

— 2006 年度日本海洋学会賞受賞記念論文 —

アロメトリーを応用した植物プランクトンの生物海洋学的研究*

田口 哲†

要 旨

2006 年度日本海洋学会賞を受賞したアロメトリーを応用した海洋植物プランクトンの生物海洋学的研究の概要は以下の通りである。

海洋現場における植物プランクトン群集の季節変動に関する先駆的な一連の研究を行なった結果、光・光合成曲線の立ち上がり勾配が、一定であることに疑問が生じた。ここにおいて、細胞体積が 10^6 違う、7 種類の珪藻類を用いて詳細な室内実験を行ない、低照度域において細胞体積と立ち上がり勾配、最大飽和光合成率および呼吸率との関係を明らかにした。

また、細胞炭素含量は細胞体積により推定することができ、その関係は「 $3/4$ 乗則」に従うとされていた。しかし、光合成生物である珪藻を用いた代謝速度の研究の結果、その代謝は光の吸収に依存するために、光制限下の代謝率の細胞の大きさに対する依存性は「 $3/4$ 乗則」には従わないことを初めて解明した。解明当初は異論もあったが、この事実は近年の研究で再確認されている。

海洋の光合成過程に対するアロメトリーのために、従来とは異なり、単位を用いない解析方法の導入が必要である。

キーワード：光合成特性, 光適応指数, 細胞体積, $3/4$ 乗則, 単位を用いない解析方法

1. はじめに

私は、船に乗り、海で生物の研究をすることを心に抱いて、北海道大学水産学部に入學しました。札幌で教養課程を終え、函館に移り、専門課程の授業を受けることになりました。そこでは、将来は研究者になることを心に決めていたので、先輩や先生からの教えにしたがって、いろいろな本を読む生活が始まりました。

1967 年の 4 月に、北海道大学水産学部のプランクトン教室 (浮游生物学) を卒業研究室として選びました。その当時は、今は亡き元田 茂教授と川村 輝良助教授、

そして、今でもお元気な箕田 嵩助手の 3 人の先生方が居られました。大学院生も多く、博士課程には 3 名、修士課程には 3 名が居ました。その大学院生の先輩たちに、初めて部厚い洋書を手渡されました。それが、あの有名な “*The Oceans*” (Sverdrup *et al.*, 1961) でした。それは正規のものではなく海賊版でした。当時は、アメリカで出版されていた価格の約 $1/4$ ほどでした。金のない学生にとっては、とても助かりました。週一回、一行ずつ読んでは訳すという勉強会が始まりました。しかし、それも長続きはしなかったと憶えています。この本の XVI 章が植物プランクトンを扱ったものでした。その内容は、あまり先進的なものではなく、物足りなく感じました。その時、プランクトンに興味があるのならば、面白い本があると紹介されたのが、Raymont, J. E. G. (1963) の本でした。この本の講読会が川村先

* 2006 年 10 月 6 日受領; 2006 年 10 月 24 日受理
著作権: 日本海洋学会, 2007

† 創価大学工学部環境共生工学科
〒 192-8577 東京都八王子市丹木町 1-236
e-mail address: staguchi@t.soka.ac.jp

生の指導のもと、毎週のようにありました。4年生の頃から、毎日のように日本語訳をつくり、ノートが何冊にもなりました。すべての頁を読んだのですが、ここで出会った引用論文のなかで、特に眼を引いたものがありました。それだけは、今でも赤い色鉛筆で丸印がついています。それは Gordon A. Riley の一連の論文でした。10 以上の引用論文が載っていましたが、すぐに図書館に行き、全て複写して読破しました。そのなかで、特に強烈な印象を与えられたのが、Riley, G. A. (1956) の論文でした。4年生の頃は、まだ英語力もなかったもので、自分で理解するのに時間がかかりました。この論文は何時も机の上に置き、暇さえあれば、何度も何度も読み返しました。そして、自分も何時か同じような研究をしたいと思うようになりました。Riley はその当時、酸素法で光合成を測定していました。そのなかで大変興味のある実験結果がありました。それは、酸素の生産量はクロロフィル *a* あたりで推定すると、光とともに一次的に増加することでした。

Steemann Nielsen は、1952 年に、海洋の植物プランクトンの光合成を測定できるように ^{14}C 法を導入しました (Steeman Nielson, 1952)。それ以来、彼のグループは精力的に光合成曲線の実験を行ない、学術雑誌 “*Physiologiya Plantrum*” に発表していました。彼のグループによって、“*Physiologiya Plantrum*” に発表された論文は、すべて読みました。特に興味を持ったのは、光合成曲線の立ち上がり勾配 α を細胞あたりで表わすと、低い照明で培養した *Chlorella vulgaris* では α が急となり、高い照明で培養すると α はなだらかとなり、明らかに α の傾きに差が見られます。しかし、この α をクロロフィル *a* あたりで表わすと、その傾きには差が無くなることでした。しかし、このことが理解できませんでした。細胞の内に存在しているクロロフィル *a* 色素あたりで一定となるように見えるのは、測定に問題があるはずだと考えるようになりました。

もう一つ、よく勉強したのは、Jerlov (1968) の本でした。物理式が多く出てきて、当時は、すべてを理解できませんでした。思い出してはよく読み返しました。この本を読んでから、光合成曲線の立ち上がり勾配 α と、細胞が吸収した光から、光の利用効率に興味を持ちました。これは、現在ではよく知られている、量

子収率でした。

私が学生の頃は、海洋生態系を外洋域、大陸棚域、および湧昇域の三つに分けることが提案されていました。その三つの海域に生息している生物の体の大きさに注目すると、いくつかの興味のあることが見えてきます (Fig. 1)。当時は、ピコプランクトンの存在も、それより小型の Prochlorophytes の存在も、知られていませんでした (Waterbury *et al.*, 1979, Chisholm *et al.*, 1992)。しかし、熱帯海域のような、100 m 以上にも及ぶ真光層が定常的に存在してする海域では、その層内で ecological niche の数以上の種が存在するためには、種間の競争が激しいので、植物プランクトンは特に小型化が進行したと考えられていました。大陸棚海域では、栄養塩は、非定常的に存在しているの、それを逆手に利用して、外洋域よりもやや大型の珪藻とか、渦鞭毛藻が侵占するとされてきました。また、湧昇域では、硝酸塩が多量に供給されるため、連鎖状の珪藻が侵占するとされてきました。この栄養段階において初めて存在している植物プランクトンの細胞の大きさの違いが、その後の栄養段階の数にも影響しています。大型の細胞は、栄養塩の供給が常にある海域では競争に勝つことはできるが、栄養塩の供給が少ない外洋域では遅く成長して細胞内にエネルギーを貯めることにより、小型の細胞とは異なる niche で生息していると考えられます。このように、生態系を体サイズで見えていくと、従来とは異なる考え方ができるのではないかと考えていました。

2. 植物プランクトンの光合成活性測定から出た疑問点

その当時、Riley と Steemann Nielsen との間で酸素法と ^{14}C 法との論争が盛んでした。私には、それよりも、両者ともクロロフィル *a* あたりの光合成速度が直線的に増加することを認め合っていたことに疑問を感じていました。それは光合成曲線を細胞あたりで表わすと、立ち上がり勾配 α は温度ともに変化するが、クロロフィル *a* あたりで表わすと一定であることでした。

その当時、世界的なプロジェクトである International Biological Program (IBP) が、北海道大学もその役割

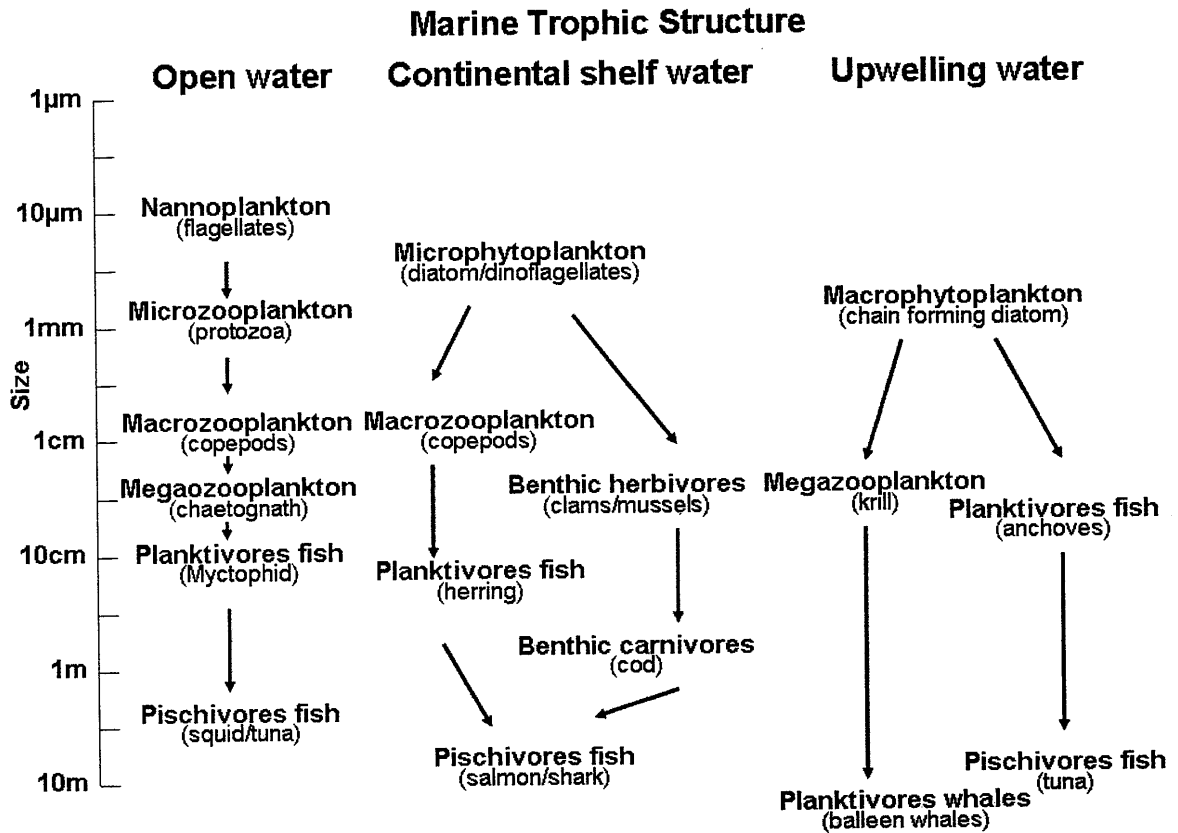


Fig. 1. Representative food chains in the open water, the continental shelves, and the upwelling regions known in 1960s. Only selected examples are shown for each level and arranged approximately based on their body size.

分担として廻ってきました。陸水関係では、北海道の大沼、洞爺湖、そして支笏湖を担当することになり、川村先生と大学院の先輩から ^{14}C 法による現場法で基礎生産量を測定することを勉強させていただきました。その時の仕事が卒業論文となり、また、川村・田口 (1970) として発表されました。サンゴ礁関係では小笠原諸島の父島二見湾を担当することになり、箕田先生と大学院の同僚と surface skin の採集方法とか ^{14}C 法による光合成曲線の実験を行ないました。その研究成果を Taguchi and Nakajima (1971), Taguchi (1975), Taguchi (1976a) として発表しました。また海洋関係では、北海道道東にある厚岸湾の北海道大学理学部付属臨海実験所を基地として、厚岸湾における光と水質を西沢 敏助教授、バクテリアを絵面 良男助手、プランクトンを川村助教授そしてベントスを富士 昭助手が研究を始めました。その時に、私は、植物プランクトンによる基礎生産に関

する研究をすることになりました。この IBP に参加できたことが、その後の私にとって良い勉強になりました。以前から気になっていた光合成曲線の実験を行ない、立ち上り勾配 α と飽和光合成速度 P_m の季節変化の研究を是非やってみたいと思い、毎月のように厚岸湾に行き、実験を行いました。

その際に最初に考慮したことは、Steemann Nielsen のように低照明度域に 2 点しか測定値がないような光合成実験でなく、なるべく測定点を増やすことでありました。その当時、米国の Riley の研究室に留学して帰国したばかりで、厚岸湾の研究グループに北洋研究施設の西沢助教授が参加されておられ、先生の指導のもと、新しいガラスのフィルター付きの培養瓶を作ってもらいました。先生には、その後、生態学の定量的な研究の指導をよく受けました。ひとまず、一年間実験を行ない、季節変化を調べていると、飽和光合成速度

Pm は温度とともに増加するとする Jorgensen (1968) とは異なる結果となりました。また、夏季に小型の珪藻の *Skeletonema costatum* が非常に卓越する時には、Talling (1957) が提唱した光適応指数である Ik の値が夏の水温が最も高く、太陽光が最も高い時に極端に低くなる結果を見出しました。その値は、最も高い11月の値の20分の1でありました。この現象は、当時の植物プランクトン生態学では解釈がついていませんでした。

その時、私が注目したことは、細胞の小さな *Skeletonema costatum* が細胞数で95%以上も卓越し、その細胞体積が $200 \mu\text{m}^3$ 以下の小型の細胞が40%以上にもなったことでありました。細胞あたりのクロロフィル a 含量も、その前後の時期よりも1桁も少なくなっていました。この研究は、修士論文とは別にした研究であり、その成果を Taguchi (1970) に発表しました。この時に、光合成活性には細胞の大きさが影響を与えるに違いないと確信を持つようになりました。同時に、光合成曲線の α と Pmax の日周変動を余弦曲線で表示しようと試みましたが、自分が作った装置では α の推定ができませんでした (Taguchi, 1976a)。その後、カリフォルニア大学サンタバーバラ校の Prezlin のグループが α も日周変動するという論文を発表して、非常に悔しい思いをしました (Harding *et al.*, 1981)。

その当時、プランクトン教室では、練習船「おしよろ丸」の北洋航海に乗船するのが、大学院生には慣例となっていました。私も自ら望んで1969年に3か月の北洋航海に乗船して、ベーリング海を対象に、植物プランクトンの生産と動物プランクトンによる消費の研究をすることとなりました。その航海で得た結果で修士論文を作成しました。

修士論文をもととして、二つの論文を1972年に発刊された元田教授の退官記念の本“*Biological Oceanography of the Northern North Pacific Ocean*”に発表しました (Taguchi, 1972, Taguchi and Ishii, 1972)。その当時、基礎生産量を推定モデルとして、Steele (1962) のモデルに夢中になり、そのモデルを使って解析を試みていました。そのときに、Steele の式を用いた Takahashi and Ichimura (1970) の論文が“*Limnology and Oceanography*”に発表されたので、非常に刺激を受け

ましたが、先を越された思いでありました。

植物プランクトン細胞の大きさの視点にたつて濾過摂餌性動物プランクトンによる、細胞の大きさによる選択性の問題にも発展させました (Taguchi and Fukuchi, 1975)。これまでは、大学院で行なった研究の一部ですが、学生時代に行なった仕事は12報の論文となりました (Taguchi, 1976c, Taguchi *et al.*, 1977, Taguchi and Iseki, 1977, Taguchi and Nishizawa, 1977)。

3. その疑問点から学んだこと

1973年3月に博士課程を修了した私は、日本学術振興会の特別研究奨励研究員となり、川村教授のもとで研究を続けることとなりました。そして8月からは、カナダ National Research Council のポストドクトラルフェローに選ばれ、カナダ東海岸にあるノバスコシア州のベッドフォード国立海洋研究所に勤務することになりました。当時、英国マン島出身の Trevor Platt 博士は数学で修士号を取得し、カナダに移民として当研究所に勤務しながら、ダルハウジー大学大学院の海洋学科で博士の学位を取得したばかりでした。その Trevor Platt 博士が私のポストドクトラルフェローの supervisor ですが、年令は同じでした。8月着任した時には Platt 博士は、ベッドフォード国立海洋研究所には居られなくて、sabbatical leave でケベック州のマックギル大学にて一年間過ごすことになっていました。その Platt 博士を指導したのが、私が大学院生の時にあこがれた Riley 博士だったのです。私は最速、Riley 博士を訪ね、直接話しができて感激しました。その後、ダルハウジー大学の海洋学科のセミナーには毎週のように参加して、Riley 博士のセミナーでの発言にはいつも注目するようにしていました。特に憶えているのは、米国ロチェスター大学の Bannister 博士が“*Limnology and Oceanography*”に新しく発表したモデルを持って講演に来られた時でした。Riley 博士は、「よく出来ているモデルだけれども、問題点があるね」と言って、一つ一つ説明されたことでした。その後 Bannister 博士は、私がハワイ大学に移った後に、Caperon 博士のもとで sabbatical leave で一年間過ごしました。その時に Bannister 博士に、Riley 博士とのやりとりの話しをしたところ、あまり憶えていなく

で、がっかりしたことを憶えています。この Bannister 博士の研究も私にとっては大きな刺激でした。

カナダ着任後、どのような研究をするのかを相談するために、ケベック市まで国内線で行き、2 日間にわたり議論しました。Platt 博士は、自分の学位論文で行なった光合成光利用効率の仕事に DCMU 阻害剤を組み合わせた仕事や、光の明暗周期を自由に変えることのできる培養器での光合成量に対する光の周期の影響の仕事や、同じ研究所の光学センサーを開発している技術者が製作した水中濁度計を使う仕事や、研究所の前にあるベッドフォード ベイスンの年間基礎生産量を推定する現場の仕事など、数多くの提案をしてきました。それに加えて、私が大学時代から疑問に思っていたことを解明するような培養実験をやりたいと申し出た時に、「やってみたら」というような軽い気持の返事が返ってきたことを憶えています。

まず、初めに試みたことは、珪藻で実験することによって決めて、ベッドフォード ベイスンから珪藻を単離する作業でした。広い範囲の細胞体積の細胞をなるべく多く集めるようにしました。しかし、その作業はそう簡単なものではなく、なかには無菌にすることが出来ない種類があったりして、最終的には、単離した中から 6 種類、そして細胞体積の分布を揃えるために、ロードアイランド大学から 1 種類を購入して $10 \mu\text{m}^3$ から $10^6 \mu\text{m}^3$ の細胞体積の範囲を確保しました。初めに求めたのが、細胞体積と細胞炭素量との関係でした。

その当時は、カナダ西海岸ナナイモに所在する国立生物研究所からカリフォルニアのサンジェゴにあるスクリップス海洋研究所で Food Chain Group の責任者として移籍した Strickland 博士のグループが、精力的に海洋生物の研究を行なっていました。そのグループで、動物プランクトンの摂餌実験を行なっていた Mullin 博士らは、従来行なわれてきた、餌としての植物プランクトンの細胞数で推定する濾水率を、もっと定量的に表現する方法はないのかと植物プランクトンの細胞体積から炭素含量を推定する実験を行なっていました (Mullin *et al.*, 1966)。

また、Food Chain Group は、ワシントン大学海洋学部主催のフライデー ハーバーでの夏季臨海実習の集中講義にも参加していました。その時に、修士論文の仕

事として、海産珪藻を用いて液胞を考慮した細胞体積と炭素との関係を明らかにしたのが Strathman (1967) でした。その後、Food Chain Group は、さらに多くの種を含んだ最終的な細胞体積から炭素含量を推定する式を完成させました (Eppley *et al.*, 1970)。私の結果は、これらの三つの式とほぼ同じであったことで、一安心しました。

細胞体積 V と細胞炭素含量 C との間には一般的に

$$C = aV^b \quad (1)$$

のアロメトリーの関係があります。ここで、 b の値は、Mullin *et al.* (1996) や Strathman (1967), そして Eppley *et al.* (1970) とともに $3/4$ であり、私の結果も同様でした。この b の値は動物界では、一般的には $3/4$ 法則あるいは Kleiber の定数と呼ばれています (Kleiber, 1961)。この次に、是非やってみたいことは、光合成曲線の実験でした。そこで、細胞が対数増殖期に入るのを見きわめる光合成曲線の実験を、6 種の珪藻を用いて細胞体積の小さい種類から、 $5 \sim 8^\circ\text{C}$ までの低温で毎週、25 リットルのビンで培養を何回も行ないました。

それまで日本ではガイガー カウンターしか使ったことがなかったので、液体シンチレーション カウンターに驚きを感じ、その原理とか使用方法を、一所懸命に勉強しました。実験を行ない、データを表にする作業が続く、そんななかで、光合成曲線を、どの式で近似するのが良いのかという議論が Jassby 博士より出されました。その当時は英語で十分に議論できるほどの力もなく、東洋人的発想も重なり、議論に参加するほどの余裕もなく、あまり良い思いではありませんでした。とにかく、低照度域にも十分な測定点があるような実験を行ないました。その部分だけの直線近似を最小二乗法で行ない、その値を近似式として Jassby and Platt (1977) の式に入れるという初歩的なコンピューターの使い方で、プログラマーの技術者が毎日のように計算してくれました。プログラマーから計算結果をもらい、グラフ用紙に一つずつ点を入れていく作業の毎日が続き、その点の動きにドキドキ、ワクワクしていました。一喜一憂、それは最終的に一直線に載るかどうかが、それは有意なのか心配でした。そして、最終的に得た

結果は以下のような式でした,

$$\alpha(\text{mgC cell}^{-1} \text{W}^{-1} \text{m}^{-2}) = 5.9 \times 10^{-10} V^{0.51} \quad (2)$$

$$P_{max}^C (\text{mgC}^{-1} \text{cell}^{-1} \text{h}^{-1}) = 1.2 \times 10^{-6} V^{0.49} \quad (3)$$

$$R (\text{mgC}^{-1} \text{cell}^{-1} \text{h}^{-1}) = 5.3 \times 10^{-10} V^{0.23} \quad (4)$$

すべて、 $P < 0.05$ で有意な結果となつて感激しました。しかし、この結果が本当に正しいかどうか、比較すべき他の研究者の結果もなく、とても不安でありました。3/4 法則に従わない結果となつて、その当時の私には、その真憑性を評価する力もありませんでした。ただし、後述する“package effect”によるのではないかと推測することはできました。

その当時、成長率 (d^{-1}) と細胞体積 (V) の間には、アロメトリーの関係があることは知られていました (Epley and Sloan, 1965)。また、同じ実験結果を用いて、Laws(1975) と Banse(1976) は、呼吸率 (d^{-1}) は、細胞体積の -0.25 乗で変化することを報告していました。また、彼らとは独立に、渦鞭毛藻では、この値は -0.15 と報告されていました (Chan, 1978)。その後、この b の値が 3/4 法則に従うはずであるという Banse (1976) の主張によって、私の仕事は世の中であまり認められなくなりました。

ここで、アロメトリーの法則に戻つて、生物が持つ生理特性について、少し述べます。生物の生理特性、例えば呼吸速度を生物の体積のアロメトリーの関数で表わすことができるとしたら、すべての生物界の法則は、単位を必要としない量で表わすことができるはずです。そして、生物の生理特性は、量と長さで時間の三つの異なる単位で表わすことができます。そのなかの一つだけが、通常は生物の生理特性の速度を決めています。他の二つは、普遍的な生理定数と定義されます。生理特性の研究では、生物体が持っているエネルギー含量とその密度の二つが最も基本的な役割を果たしています。どんな簡単なモデルでも必ずこの二つは含まれています。

生物体のエネルギー含量は、約 $4,000 \text{ J Kg s}^{-1}$ です。 $1 \text{ J} = 1 \text{ Kg m}^2 \text{ s}^{-2}$ であるので、この定数 C は

$$C = 4,000 \text{ m}^2 \text{ s}^{-2} \quad (5)$$

と書き表わすことができます。この関係は単位を除いて表わすと

$$[C] = L^2 T^{-2} \quad (6)$$

となります。

生物体の密度は容積密度あるいは重量密度で表わすことができます。海洋の生物では、例えば、泳ぐ生物にとっては、水をかき分けて泳ぐので、エネルギーの消費は、水の体積が重要となってきます。しかし陸上の生物では、体重が重要となってきます。ここでは、海洋の生物を対象として考えていきます。海水の密度 D はほぼ

$$D = 1,000 \text{ kg m}^{-3} \quad (7)$$

なので、この関係は単位を除いて表わすと

$$[D] = M L^{-3} \quad (8)$$

となります。

海洋の生物では、容積 m 、生物体重あたりのエネルギー含量 C 、及び水の密度 D の三つの一次関数で、一個体が持つエネルギー量を表わすことができます。生理特性に関係するアロメトリーの指数関数は C と D で決まります。すなわち、容積 m にアロメトリーの関係があるとすれば、その指数関数を決めているものは C と D です。これは生物学的原理に基づいて、生物体の構造とか機能は決まっているという仮説に基づいています。すなわち、生物体の構造が異なれば、生物体重あたりのエネルギー含量も変わります。また、生物体の機能が変われば、生物体の密度も変わります。

いかなる一個体が持っているエネルギー量 Q も、三つの単位のない量の関数で示すことができます、

$$Q = f A^a B^B C^c \quad (9)$$

例えば、時間あたり、動物あたりの呼吸 R を表わす単位は $\text{O}_2 \text{ animal}^{-1} \text{ s}^{-1}$ であり

$$R = M^a C^b D^c \quad (10)$$

ここで、 m は mass を表わし、 C はエネルギー含量を、そして D は密度で表わしています。それぞれの単位を除いて表わすと呼吸 R は

$$R = (M)^a (L^2 T^{-2})^b (M L^{-3})^c (= M L^2 T^{-3}) \quad (11)$$

となります。

ここで、 M を含む項を考えてみると

$$a + c = 1 \quad (12)$$

L を含む項を考えてみると

$$2b - 3c = 2 \quad (13)$$

T を含む項を考えてみると

$$-2b = -3 \quad (14)$$

となります。

これらを単純に解くと

$$a = 2/3 \quad (15)$$

$$b = 3/2 \quad (16)$$

$$c = 1/3 \quad (17)$$

となります。

すなわち、呼吸 R は、生物体積の $2/3$ で変化するはずであると予測できます。陸上動物では、 D を W に変えることにより、同様に指数を求めることができるので、

$$a = 3/4 \quad (18)$$

$$b = 5/4 \quad (19)$$

$$c = 1/4 \quad (20)$$

となります。海洋生物では、 $a = 2/3$ となり、陸上生物では、 $a = 3/4$ となります。この意味することは、陸上の動物も植物も重力に耐えるために、余計なエネルギーを必要とするということです。

ここで先程、私が推定した珪藻の呼吸と細胞体積との関係を見直すと、海洋動物で予測される $a = 2/3$ はさらに小さくなり、ほぼ $a = 1/4$ となります。これは $a = 2/3$ の約 40% です。この減少の意味することが何かを考察しました。それには、いくつかの理由が考えられます。

- (1) 独立栄養者である植物プランクトンでは、その生理活性は、光吸収に依存しています。
- (2) 植物プランクトンである珪藻はクロロフィル a 色

素のまわりを他の色素は被っているために、光吸収が package effect の影響を受けやすい。

(3) 珪藻は珪素の殻を持っているものの、海洋哺乳動物のように骨格を持っていません。

(4) 細胞体積が海洋哺乳動物よりもはるかに小さいため、水の粘性による影響が大きい。

(5) 珪藻は細胞内液胞を持つため、沈降に対するエネルギーの消費量が少ない。

ことなどが考えられます。

さらに、珪藻の総光合成速度を考えてみると、総光合成 = 純光合成 + 呼吸との関係があるので、

$$\text{総光合成} = 1.2 \times 10^{-6} V^{0.49} + 5.3 \times 10^{-10} V^{0.23} \quad (21)$$

となり、純光合成の $a = 1/2$ となり、呼吸の $a = 1/4$ となります。

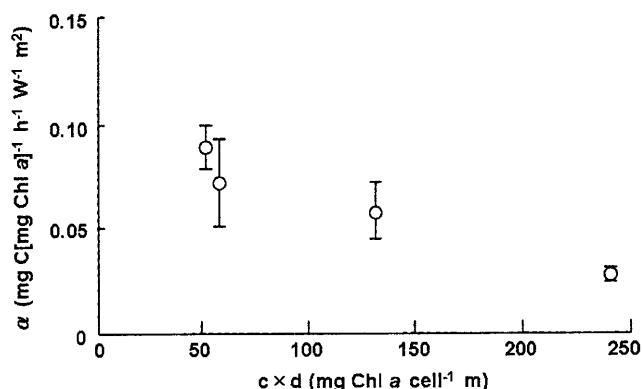


Fig. 2. Relation between initial slope (α) per unit chlorophyll a concentration and product of cellular chlorophyll a concentration and the light path of cell ($c \times d$). Bar indicates the 95% confidence limits (Taguchi, 1976).

また、 P/R 比は生態学ではよく研究の対象となってきたので、珪藻の結果を用いて計算すると、

$$\begin{aligned} P/R &= \frac{1.2 \times 10^{-6} V^{0.49}}{5.3 \times 10^{-10} V^{0.23}} \quad (22) \\ &= 0.026 \times 10^4 V^{0.26} \end{aligned}$$

となります。この結果は、Banse (1976) が植物プランクトンでは P/R 比は体サイズには依存しないとしたことと、矛盾する結果となりました。また、Banse and Masher (1980) は、速く成長している生物でも遅く成

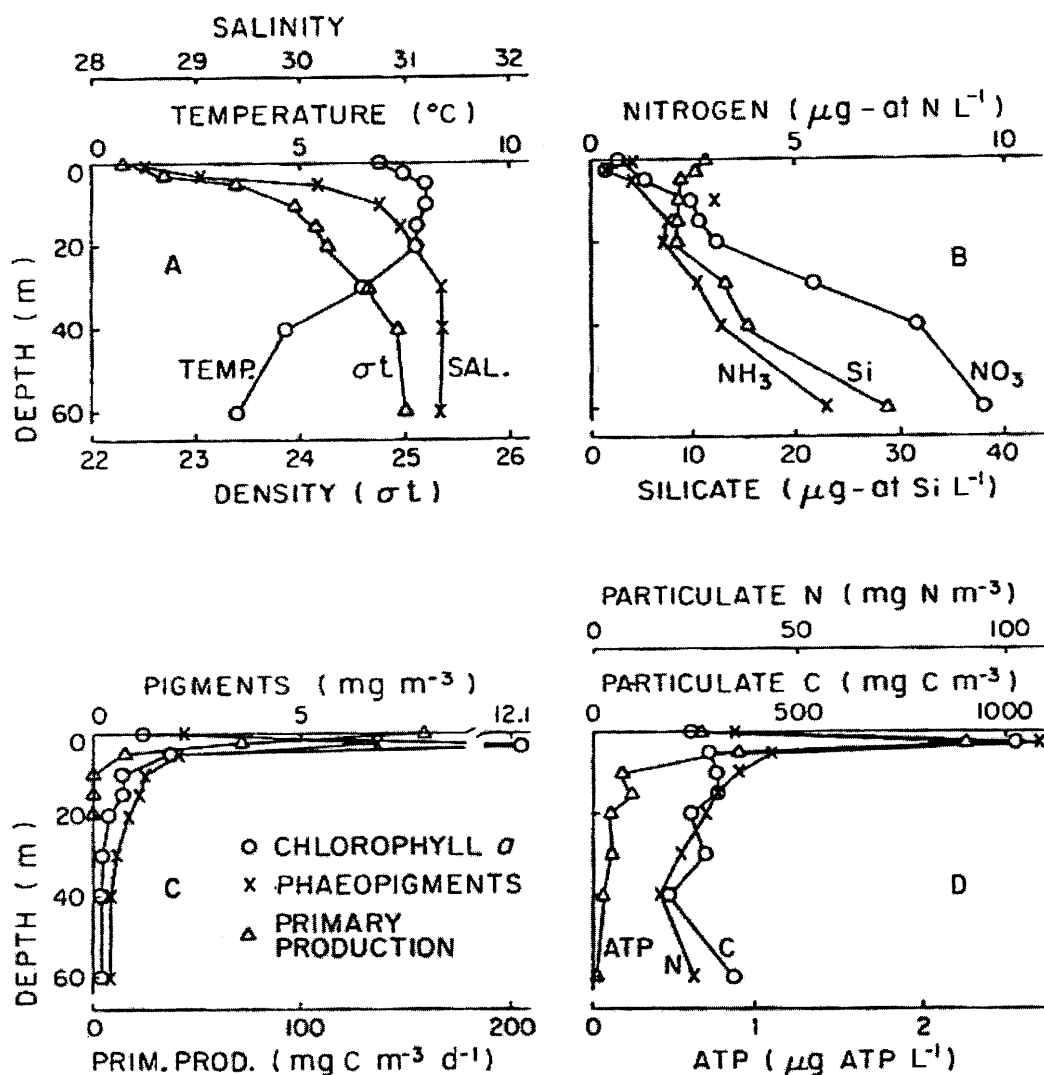


Fig. 3. Vertical profiles of temperature, salinity, and σ_t (A), ammonia, nitrate, and phosphate (B), chlorophyll *a*, pheopigments, and primary production (C), and ATP, particulate organic carbon and nitrogen on 6 November 1974 (D) (Taguchi, 1981).

長している生物でも、生産に必要なエネルギーは同じであるとしました。

さらに、大学院生時代からの疑問であった光合成曲線の立ち上がり勾配を細胞あたりの光合成速度で表わすと、 α は細胞体積との間には、

$$\alpha^c (\text{mgC cell}^{-1} \text{h}^{-1} \text{W}^{-1} \text{m}^{-2}) = 5.9 \times 10^{-11} V^{0.51} \quad (23)$$

の関係が成り立ちました。この関係を実際に見出した時には、大変うれしい気持ちでいっぱいでありました。これによって、厚岸湾で夏季に優占した珪藻 *Skeletonema costatum* の細胞の小型化でクロロフィル *a* あたりの α

が増加する可能性を示すことができました。1970年から、7年かかって、この疑問に、一つの答えを出せたことになりました。この仕事はアロメトリーが異なる種類間でも起こるとする Phylogenetic allometry を植物プランクトンでも一つの分類群の珪藻で示すことができることを示しました。

それでは、何故、細胞の大きさが α の値を支配しているのか。細胞あたりの α に関しては、細胞が大きくなれば細胞あたりの光合成量が増加します。しかし、光合成曲線の立ち上がり勾配はクロロフィル *a* 色素あたりで示すに生態学的な意味があります。この値と細胞

体積の間には,

$$\alpha^{chla} = 0.20 V^{-0.13} \quad (24)$$

の関係があります。

ここで、まず初めに考慮しなくてはならないことは、細胞内の色素による光吸収です。現在ではもっと進んだ考え方がありますが、当時、Jassby 博士らと議論して作ったモデル式に基づいて説明します。クロロフィル a あたりの α は

$$\alpha = \eta \frac{(1 - e^{-\varepsilon \rho cd})}{cd} \quad (25)$$

で表わすことができます。ここで η は比例定数、 ε は全色素量あたりの比吸光係数、 ρ はクロロフィル a に対する全色素量の割合、 c は細胞あたりのクロロフィル a 含量、 d は細胞の光路長を示しています。

この式は、細胞内の色素による self-shading の効果を考慮しています。その基本的な考え方は、細胞内には光合成色素であるクロロフィル a 以外に複数の色素が存在しているので、その他の色素によってクロロフィル a の光吸収は抑えられるのでないかに基づいていました。しかし、 $\varepsilon \times \rho$ は、現在、光吸収の研究の分野で普遍的に用いられているクロロフィル a あたりの比吸光係数である a^* と同じです。その単位は $\text{m}^2 (\text{mg Chl } a)^{-1}$ となります (Morel and Prieur, 1977)。さらに、細胞内に同じクロロフィル a 含量が存在しても、光を吸収する光路長が異なれば、光吸収効率が異なる可能性を考慮しています。これは、その当時は未だ一般的には知られていなかったクロロフィル a 自体による package effect と似たような考え方でありました (Berner et al., 1989)。

しかし、細胞内の色素の量と分布は種によって異なります。例えば、*Phaeodactylum tricornutum* や *Fragilaria* sp. や *Skeletonema costatum* や *Chaetoceros septentrionale* では、小さい二つの色素体が細胞内に存在します。また、*Thalassiosira nordenskiöldii* や *Ditylum brightwellii* や *Coscinodiscus centralis* では、細胞内に色素体がびっしりつまっています。このように、細胞内の色素の大きさおよび分布様式が異なるので、単純には関係性を見出すことはできません。そのため、一つの種だけを対象として、クロロフィル a あたりの α

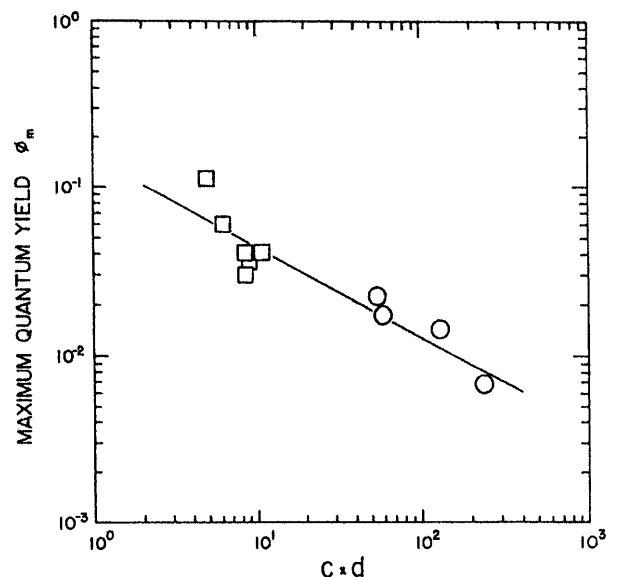


Fig. 4. Relation between maximum quantum yield (Φ_m) in mole C Einstein $^{-1}$ and product of chlorophyll a content of cell (mg Chl a cell $^{-1}$) and light path of cell (m) ($c \times d$) for *Certium longipes* (\square) (Taguchi, 1981) and *Coscinodiscus centralis* (\circ) (Taguchi, 1976).

と細胞あたりのクロロフィル a 含量とその光路長との関係を調べました。

クロロフィル a あたりの α が細胞あたりのクロロフィル a 含量 c と細胞の光路長 d の積とともに減少することを明らかにしました (Fig. 2)。すなわち、細胞あたりのクロロフィル a 含量が同じであっても細胞体積が増加するとクロロフィル a あたりの α は減少します。このことは、後に Geider et al. (1986) によっても認められました。

その後、このようなアロメトリーの法則が自然界の一つの個体群でも起こるという現場観測と実験を行うことができました (Taguchi, 1981)。ベッドフォード海洋研究所の前には、ベッドフォード ベイスンと名づけられている、連続培養装置に似た湾央の水深が 50 m より深い内湾があります。北側にある湾頭には、河川から栄養塩を豊富に含んだ陸水が流入しています。南側にある湾口は狭く浅いが、大西洋につながっています。秋季になると、表層が冷されると同時に陸水の影響を受け、表層の塩分が下がり、顕著な密度躍層が水

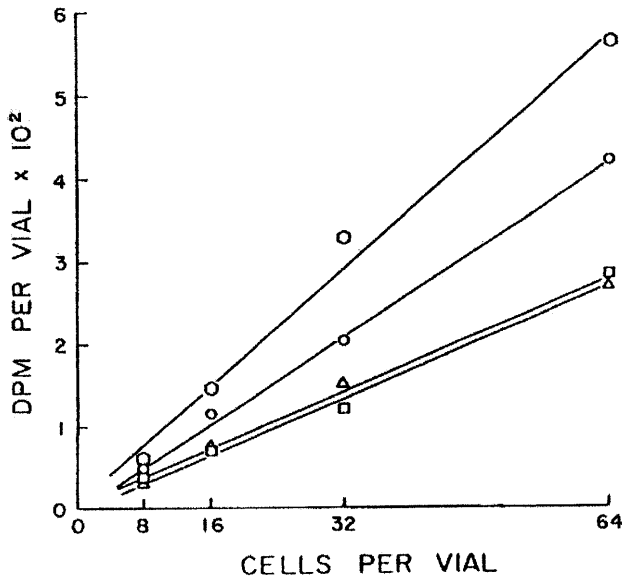


Fig. 5. Rate of $^{14}\text{CO}_2$ incorporation into protein (○), polysaccharide (□), lipids (△), and low-molecular-weight metabolites (diamond) as a function of number of isolated *Dictyocha perlaevis* vial $^{-1}$ (Taguchi and Laws, 1985).

深 2.5 m 中心に形成されます (Fig. 3)。この密度躍層に渦鞭毛藻である *Ceratium longipes* が大量に増え極大層を形成します。クロロフィル *a* 濃度も 2.5 m で 12 (mg Chl *a*) m^{-3} と高く、0 m と 5 m の深度では 2 (mg Chl *a*) m^{-3} 以下でありました。

その *Ceratium longipes* の極大層で光合成曲線の実験を行ないました。もちろん、 α や Pm や Ik も測定したのですが、吸収した光あたり生産する炭素量を示す最大量子収率に興味を持つようになっていました。*Ceratium longipes* で最大量子収率を求め、Taguchi (1976) で発表した *Coscinodiscus centralis* の α 値を最大量子収率に変換して、両者において $c \times d$ との関係を検討しました。種類は全く異なっても、最大量子収率は $c \times d$ の増加とともに減少することを示すことができました (Fig. 4)。

$$\phi m = -0.80(c \times d)^{-0.41} \quad (26)$$

この負の関係は $c \times d$ ではなく、細胞体積に対して、25

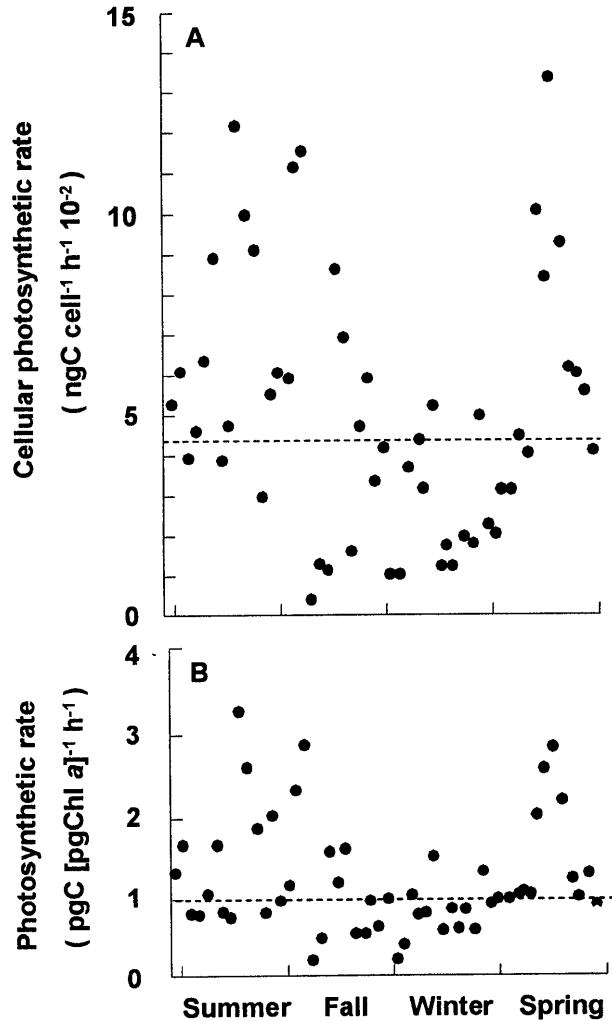


Fig. 6. Seasonal variation of cellular photosynthetic rate normalized by cell of *Dictyocha perlaevis* (A) and cellular chlorophyll *a* content (B). Dashed line indicates median (Taguchi and Laws, 1989).

年後に Finkel (2001) によって確認されました。

$$\phi m = (-1.045 \pm 0.075)V^{(-0.138 \pm 0.031)} \quad (27)$$

以上の結果は、「生物の物理的特徴はその生物の大きさに依存するばかりではなく、生理的特徴も、その生物の大きさに依存する」とするアロメトリーの理論を、植物プランクトンに適用可能であることを初めて証明したのです。

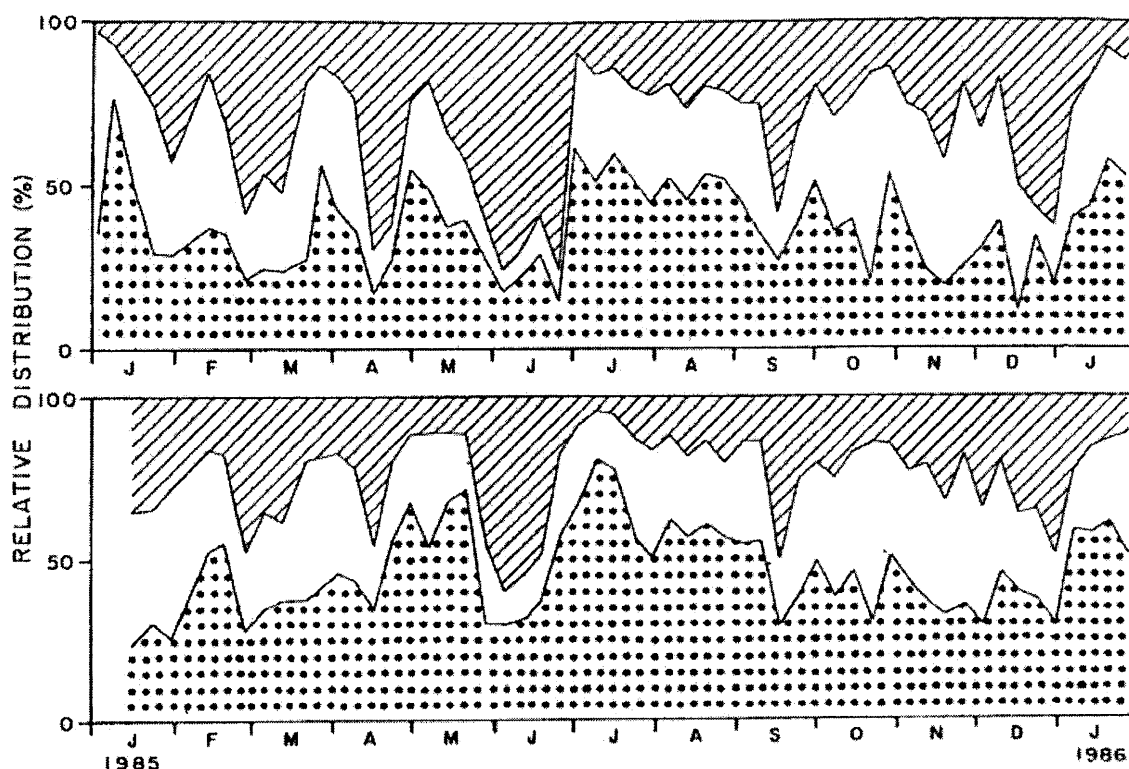


Fig. 7. Relative distribution of chlorophyll *a* concentration (top) and ^{14}C uptake rate (bottom). The stippled, clear, and hatched areas correspond to the 0.2 to 2 μm , 2 to 10 μm , and >10 μm fractions, respectively (Taguchi and Laws, 1987).

4. 解決した疑問点から応用したこと

その後ハワイ大学に移り、細胞の大きさに関する研究はできないものかと思惑錯誤をしていました。このような、植物プランクトンに対するアロメトリー理論を応用していくためには、細胞あたりの生理的特徴、すなわち、光合成特性を測定することが必要です。ましてや、実験室で培養できない種類では、新しい方法の開発が必要です。当時は、flow cytometryのような、目的とする細胞を分離することのできる機器もなく、また、蛍光を利用した Pulse Amplitude Modulation (PAM) のような、顕微鏡下で単一細胞の電子伝達速度を測定できる機器もなく、細胞あたりの光合成速度を測定する方法はありませんでした。しかし、Rivkin and Seliger (1981) は、単一細胞の ^{14}C の摂取速度を測定する方法を開発していました。その方法にさらに改良を加え、 ^{14}C の摂取速度と光合成産物の生産速度を単一細胞で測定できるようにしました (Taguchi and Laws 1985a)。

特に、当時 Silicoflagellate の培養は実験室では不可能でした。しかし、*Dictyocha perlaevis* は、細胞数は少ないが、一年中出現する種でした。蛋白質、ポリサッカライド、脂質および低分子化合物への ^{14}C の摂取速度から、蛋白質は約 30% であることが明らかとなり、その培養温度での最大成長率の 45% 位の成長速度であることも推定できました (Fig. 5)。さらに、この方法により、ハワイのオアフ島にあるカニオヘ湾における暖海種である *Dictyocha perlaevis* の ^{14}C の摂取速度を周年にわたり測定することができました (Taguchi and Laws 1989)。細胞あたりの ^{14}C 摂取速度は、年間 40 倍の変化を示すが、その季節変化は水温の変化とよく一致しました。しかし、細胞密度とは関係のないことが明らかとなりました (Fig. 6)。

1979 年のピコプランクトンの発見には大変大きな刺激を受けました。それまでは、20 μm を基準として nannoplankton と netplankton に分けて考えていたに過ぎなかったからです。太平洋の真中に位置しているハ

Table 1. Relative distribution of end product of photosynthesis from the same experiment in Table 1 in Kaneohe Bay, using a differential extraction technique (Morris *et al.*, 1974).

Size	Lipid	Low molecular intermediate compounds	Protein	Polysaccharide and nucleic acids
> 10 μm	23 \pm 5	22 \pm 3	48 \pm 3	6.2 \pm 2
10-2 μm	27 \pm 1	14 \pm 2	53 \pm 2	6.0 \pm 1
2-0.02 μm	73 \pm 1	11 \pm 1	55 \pm 2	6.2 \pm 1
GF/F-0.2 μm	26 \pm 7	12 \pm 7	51 \pm 11	9.9 \pm 4

ワイに居るのだから、一日も早く確認をしたいと考えていました。1985年にやっと時間が取れたので、毎週一回の採水計画を立てて、とにかく1年間調べてみようと考えました (Taguchi and Laws 1987)。クロロフィル *a* 濃度と ^{14}C の摂取量ともピコプランクトンの占める割合は、ほぼ50%であることを見つけました (Fig. 7)。

このピコプランクトンの季節変化の研究をしている時に、GF/F型のガラスファイバーのフィルターを用いていたので、一つの疑問が湧きました。GF/F型フィルターは0.7 μm 以上の粒径の粒子をとらえることができるとされていましたが、この孔径を通過する光合成生物は本当にいないのかという疑問でした。もしも、この体サイズの光合成生物が見つければ、アロメトリーの研究には、更なる広がりを見つめることができると考えました。

そこで、また同じカニオヘ湾で毎週調査することに加えて、外洋域での採集も行ない、GF/Fフィルターを通過して孔径0.2 μm 以上のメンブランフィルターに採集できる光合成生物の調査を始めました (Taguchi and Laws, 1988)。その結果、ピコプランクトン量の最大35%程度の量のクロロフィル *a* 量が見つかりました (Fig. 8)。しかも、それは濾過等によって破壊されたクロロフィル *a* を含む粒子ではなく、しっかりと光合成をして ^{14}C も摂取するし、ピコプランクトンと同じように、高い蛋白質への ^{14}C の摂取が観測されました (Table 1)。残念ながら、これらの微小細胞分類群の解明までには至りませんでした。その後、Prochlorococcus等の発見とその特性解明へと端緒となりました。

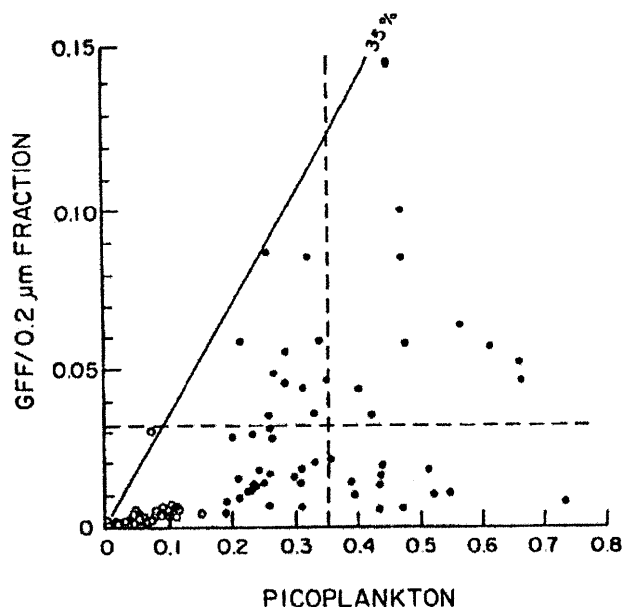


Fig. 8. Relationship of chlorophyll *a* concentration (mg m^{-3}) between picoplankton and GF/F-0.2 μm fraction. Solid circles indicate samples from Kaneohe Bay. Open circles indicate samples from open waters. Vertical and horizontal broken lines indicate mean of chlorophyll *a* concentration of picoplankton and GF/F-0.2 μm fraction, respectively, in Kaneohe Bay (Taguchi and Laws, 1988).

1970年代のオイルショックを受け、1980年代は海洋温度差発電 (Ocean Thermal Energy Conversion,

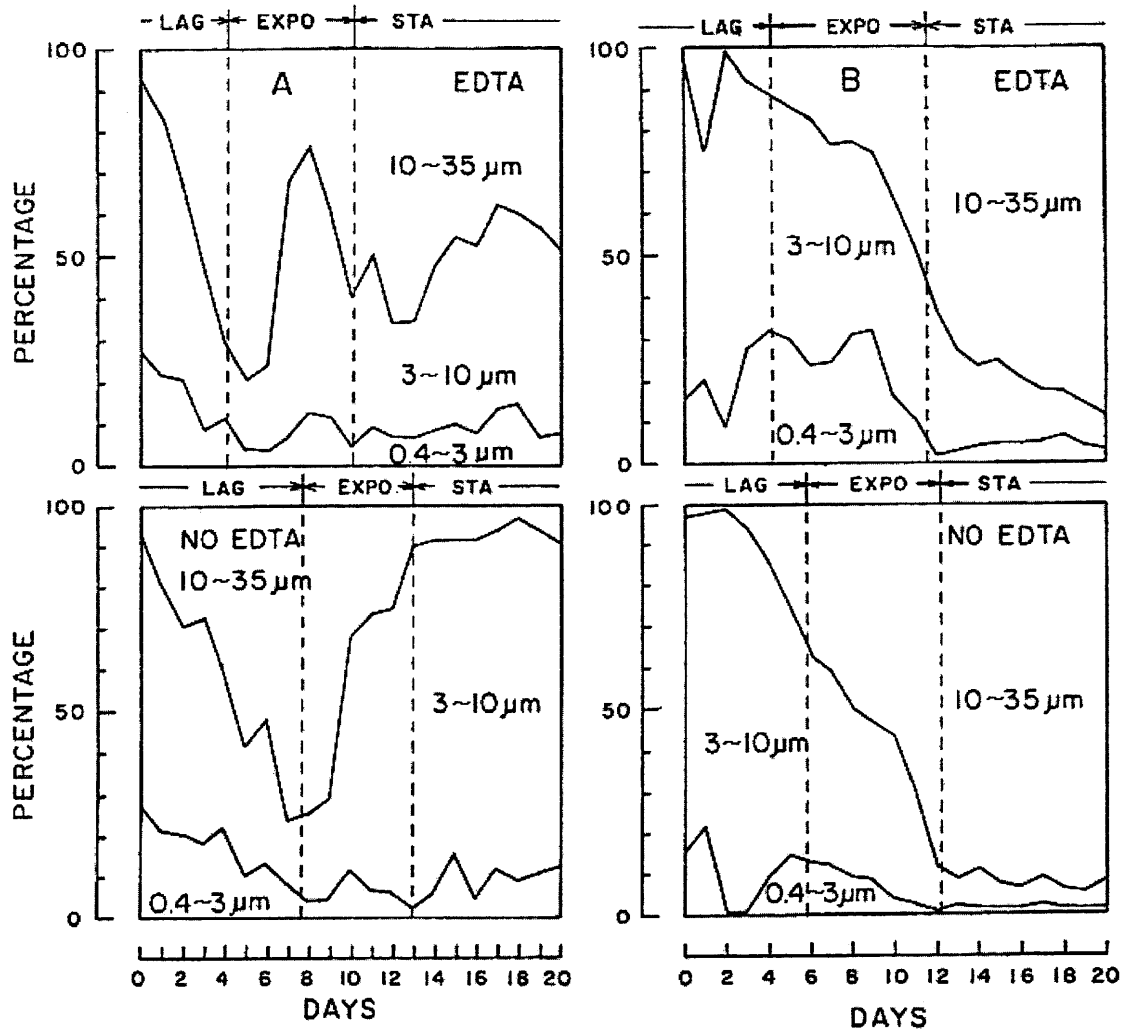


Fig. 9. Relative size distribution of natural assemblages of phytoplankton measured by chlorophyll *a* concentration in the absence (lower) and in the presence (upper) of $1.7 \mu\text{M}$ EDTA. Three size groups: $0.4\sim 3 \mu\text{m}$, $3\sim 10 \mu\text{m}$, and $10\sim 35 \mu\text{m}$ are illustrated with time in days. LAG, EXPO, and STA indicate lag-phase, exponential phase and stationary phase of growth of total phytoplankton assemblage, respectively with the mixture of 25% deep water and 75% surface water (A) and 75% deep water and 25% surface water (Taguchi *et al.*, 1987).

OTEC)の開発が進められた時期でした。温度の低い深層水を汲みあげ、温度の高い表層水との温度差を利用して発電する単純な構造です。しかし、一度汲みあげた深層水は、発電に使用した後、海に使用済みの排水として戻されます。その環境影響が問題視されました。

栄養塩添加実験は、それまで、種による応答が異なることを明らかにする研究が主流でした。硝酸塩は $40 \mu\text{m}$ 以上、リン酸塩は $\sim 3 \mu\text{m}$ 、そして珪酸塩は $75 \mu\text{m}$ 以上

含む深層水を、ハワイ近海の表層水に75%加えると、ピコプランクトンの応答は顕著でなく、 $10 \mu\text{m}$ 以上の大型の珪藻類が顕著に応答して、成長飽和期には、80%以上を占めることを明らかとしました (Fig. 9)。栄養塩の急激な増加に対する貧栄養海域の表層植物プランクトン群集の応答には、細胞の大きさを考慮する重要性を明らかとしました (Taguchi *et al.*, 1987)。

1970年代のオイルショックに関連する研究には、もう一つあります。当時の米国エネルギー省太陽エネル

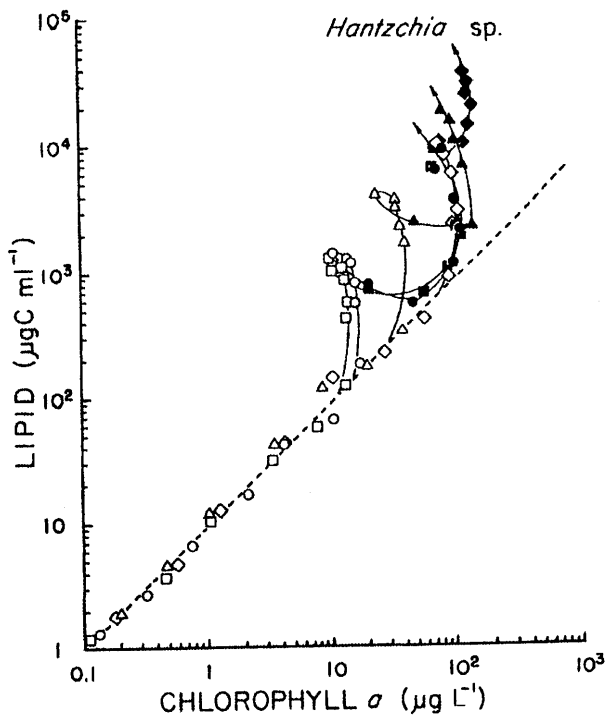


Fig. 10. Cumulative lipid production as a function of chlorophyll *a* of *Hantzschia* sp. Open and closed symbols indicate the growth before and after the silicate enrichment, respectively. Initial silicate concentration: circle, 3.1 μM ; square, 3.8 μM ; triangle, 11.9 μM ; diamond, 49.3 μM (Taguchi *et al.*, 1987).

ギー研究所は、植物プランクトンから石油を作るとしたら、石油価格と比較して、どの位の価格になるかということに関心がありました。当時、共同研究をしていた Laws 博士は、米国エネルギー省に研究計画書を提出して、研究費を5年間受給していました。屋外に2 m の巾で長さ25 m のU字型の水槽を作り、植物プランクトンの大量培養実験を始めました。多くの成果を挙げましたが、 $40 \text{ gDW m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 以上の植物プランクトンの生産を1か月以上継続できたことが、最も大きな成果でした。この研究のなかでも、細胞あたりの脂質の含量を増加させることができれば、この高い植物プランクトンの生産から、さらに高い脂質の生産、すなわち石油の高い生産に繋がることになると考えました。

ここでも、アロメトリーの考え方を元として、十分に成長した細胞の体積をさらに増加させて、細胞あた

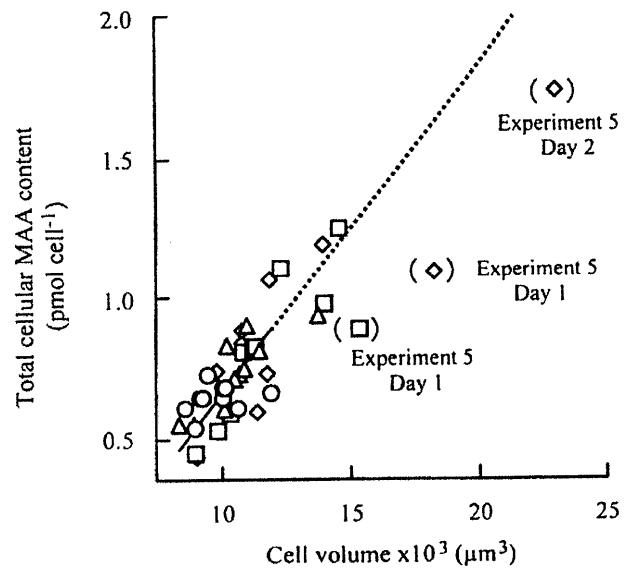


Fig. 11. Relationship between the cell volumes and total cellular MAA contents in the $> 410 \text{ nm}$ (O), $> 313 \text{ nm}$ (Δ), $> 290 \text{ nm}$ (\square), and $> 280 \text{ nm}$ treatments (\diamond). Solid line was fitted to data under UVR treatment within the same range of variation in cell volume (8.5×10^3 to $12 \times 10^3 \mu\text{m}^3$) in the $> 410 \text{ nm}$ treatment ($p < 1.001$). Dashed line indicates the extrapolation of the solid line (Taguchi *et al.*, 2004)

りの脂質の含量を増加させる実験を考えました。すなわち、細胞の体積を増加させるには、最も有効なことは何かを追求したのです。その時に考えついたことは、珪藻は、その細胞を形成するために、珪酸塩が必須であり、珪酸塩が充分でなければ、細胞は分裂できず成長を止めてしまうことでした (Taguchi *et al.*, 1987)。

すなわち、珪酸塩濃度を制御することによって、珪酸塩制限だけを起こさせて、細胞の分裂を途中で止めさせることにより、細胞の大きさを2倍に増加させ、細胞あたりの脂質の生産量を大巾に増加させることに成功したのです。3種類の珪藻で同じような結果を得ましたが、Fig. 10は、そのなかでも最も細胞体積が大きく $800 \mu\text{m}^3$ の *Hantzschia* sp. における結果を示しています。

創価大学に移ってからは、大学院学生諸君に様々な研究ができるような環境をつくることに専心しました。その一つに、植物プランクトンに対する紫外線の影響

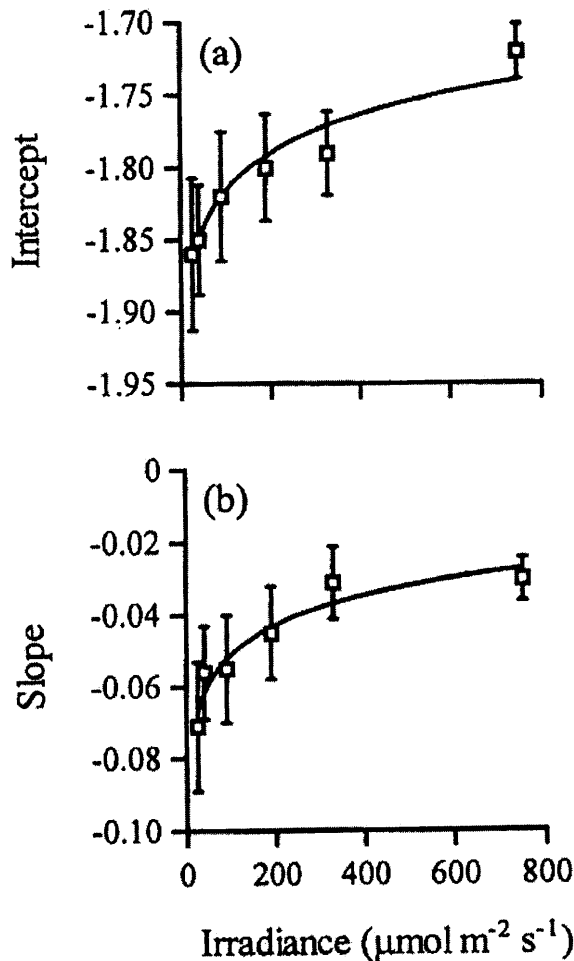


Fig. 12. Relationship between intercept (a) or slope (b) and irradiance obtained from the regression analysis for the relationship between a^* (675) and cell volume (Fujiki and Taguchi, 2002).

を明らかにする研究があります。細胞の直径が小さすぎると、紫外線吸収物質が存在していても、紫外線から身を守ることはできません (Garcia-Pichel, 1994)。しかし、細胞の体積が充分大きい場合、例えば渦鞭毛藻の *Scrippsiella sweeneyae* では、紫外線照射を受けると、細胞の大きさを増加させ、紫外線吸収物質であるマイコスポリン様アミノ酸含量を増加させることを明らかにしました (Fig. 11, Taira *et al.*, 2004)。

その次には、クロロフィル *a* あたりの比吸光係数のアロメトリー解析です。波長 674 nm でのクロロフィル *a* あたりの比吸光係数は、珪藻の *Thalassiosira weissflogii*, *Cheatocecos gracilis* および *Coscinodiscus sp.* と緑藻

の *Dunaliella tertiolecta* とプリネシウム藻の *Isochrysis galbana* と *Pleurochrysis carterae* の 6 種で、細胞体積に依存していることを光制限下の $25 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で以下に示す関係を明らかにしました (Fujiki and Taguchi, 2002),

$$a_{(675)}^* = (-1.86 \pm 0.053)V^{(-0.071 \pm 0.018)} \quad (28)$$

このような細胞体積とクロロフィル *a* あたりの比吸光係数には負の関係があることは、珪藻で Finkel (2001) によって以下のように同じ光制限下で報告されています,

$$a_{PAR}^* = (-1.59 \pm 0.052)V^{(-0.077 \pm 0.012)} \quad (29)$$

さらに、Fujiki and Taguchi (2002) は、この係数 *b* は光依存であることを示しました (Fig. 12)。この結果は 3/4 の法則が、独立栄養者である植物プランクトンの光合成活性にはうまく適用できず、新しい観点から研究をする必要性のあることを示しています。

5. 終わりに

大学 4 年生の時に抱いた単純な疑問から発した私の仕事は、自分の想像とは異なる展開をしていったように思えます。しかし、生物には様々な複雑な現象があるとしても、そこに一つの法則性を見つけるためにアロメトリーの考え方を取り入れてきたのです。そこには数多くの研究者との出会いがあり、そこで生まれた新しいアイデアが私を支えてくれたものと、感謝しています。共著者の数も 112 名になります (Table 2)。特に、日本に戻ってからは北海道水産研究所から始まり、若い人達に囲まれて、その若い人達と仕事での競争は、私にとってとても楽しいものです。

特に、1995 年に大学に移ってからは、学部時代から海洋生物学を学ぶ水産学部のような恵まれた環境ではなく、今まで 100 名以上の卒業研究の指導を戸田 龍樹、濱崎 恒二、高橋 一生、柴田 晃会員とともにこなしてきました。その中で半分以上の学生諸君が大学院に進学し、卒業後、それぞれの分野で現在活躍しています。

博士後期課程に進学して学位を取得した Victor Kuwahara, 藤木 徹一, 大井 信明, 平良 ひとみ, Sandric Leong 君には、私は今まで一人で取り組んだこと

Table 2. List of co-authors of the publications with S. Taguchi until the end of the 2005 fiscal year. Numbers in parenthesis indicate numbers of publications. Asterics indicate his students.

H. Saito (21), E. A. Laws (14), T. Toda (14), H. Kasai (12), K. Hamasaki (12), T. Kikuchi (8), *N. Ohi (7), *T. Fujiki (6), *S. C. Y. Leong (6), S. Z. El-Sayed (5), J. A. Hirata (5), Y. Nakamura (5), J. L. Goes (5), N. Handa (5), R. E. Smith (5), K. Shirasawa (5), Y. Kawasaki (4), T. Kono (4), T. Hama (4), M. Kishino (4), K. Furuya (4), *V. S. Kuwahara (4), K. Takahashi (4), K. R. Buck (3), L. Pang (3), T. Saino (3), S. Saitoh (3), M. Takahashi (3), K. Suzuki (3), *F. Satoh (3), Y. Niimura (3), T. Hirawake (3), *H. Taira (3), *Y. Ishiwata (3), *A. Mizobuchi (3), T. Kawamura (2), K. Iseki (2), B. T. Hargrave (2), P. Mayzaud (2), J. Hirota (2), F. R. Shuman (2), S. Uye (2), M. Ikeda (2), M. Ishikawa (2), *M. Horie (2), *S. Kobara (2), *T. Yoshida (2), *N. Nagao (2), *A. Murata (2), K. Nakajima, H. Ishii, S. Nishizawa, G. A. Franceschini, G. Fryxell, D. A. Stockwell, H. A. Reheim, M. A. Meyer, A. Jahn, R. Ferguson, J. A. Finn, P. Laval, D. Jones, T. Platt, G. R. DiTullio, M. Inouye, T. M. Burnett, T. Ogishima, R. R. Bidigare, P. J. Jokiel, C. L. Hunter, L. Watarai, J. Ishizaka, M. J. Kishi, M. Terazaki, H. Kiyofuji, *H. Takatsuji, M. Gosselin, S. Kudoh, B. Robineau, C. Michel, L. Legendre, O. Hasegawa, T. Yoshikawa, *T. Kaneshiro, M. Naganobu, K. Kutsuwada, Y. Sasi, V. Siegel, H. Ogawa, C. Vallets, *H. Kawamura, R. A. Kinzie, III., *T. Tokimitsu, M. Kashiwai, T. Taneda, A. Kusada, K. Matsumoto, T. Horimoto, H. Sasaki, T. Kashiwa, A. Tanaka, *T. Ishikawa, K. Yabe, *A. Imai, A. Shibata, *W. Shino, *T. Sugawara, *S. Aoki, B. Yamanoha, *H. Aono, *M. Obata, Y. Nakashima, *M. Nakazawa.

のない研究を勉強させてもらいました。大変、幸せなことだと感謝しています。今後とも、若い人達の思いもかけない発想に負けないように、何くわぬ顔をして、勉強していきたいと思います。

最後に若い人達への言葉を送ります。「人から学ぶことには、限界がありますが、真実から学ぶことには、限界はありません」。

References

- Banse, K. (1976): Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell size-A review. *J. Phycol.*, **12**, 135-140.
- Berner, T., Z. Dubinsky, K. Wyman, and P. G. Falkowski (1989): Photoadaptation and the "package" effect in *Dunaliella tentiolecta* (chlorophyceae). *J. Phycol.*, **25**, 70-78.
- Chan, A. T. (1978): Comparative physiological study of marine diatoms and dinoflagellates in relation to irradiance and cell size. I. Growth under continuous light. *J. Phycol.*, **14**, 396-402.
- Chisholm, S. W., S. L. Frankel, R. Goericke, R. J. Olson, B. Palenik, J. B. Waterbury, L. West-Johnsrud, and E. R. Zettler. (1992): *Prochlorococcus marinus* nov. gen. nov. sp.: an oxyphototrophic marine prokaryote containing divinyl chlorophyll *a* and *b*. *Arch. Microbiol.*, **157**, 297-300.
- Eppley, R. D. and P. R. Sloan (1965): Carbon balance experiments with marine phytoplankton. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **22**, 1,083-1,097.
- Eppley, R. W., F. M. Holmes and J. D. H. Strickland (1970): The ecology of the plankton off La Jolla, California, in the period April through September, 1967. III. Estimations of phytoplankton crop size, growth rate, and primary production. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, **17**, 33-42.
- Finkel, Z. V. (2001): Light absorption and size scaling of light-limited metabolism in marine diatoms. *Limnol. Oceanogr.*, **46**, 86-94.
- Fujiki, T. and S. Taguchi (2002): Variability in chlorophyll *a* specific absorption coefficient in marine phytoplankton as a function of cell size and irradiance. *J. Plankton Res.*, **24**, 859-874.
- Garcia-Pichel, F (1994): A model for internal self-shading in planktonic organisms and its applications

- for the usefulness of ultraviolet sunscreens. *Limnol. Oceanogr.*, **39**, 1,704-1,717.
- Geider, R. J., T. Platt, and J. Raven (1986): Size dependence of growth and photosynthesis in diatoms: a synthesis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **30**, 93-104.
- Harding, L. W., B. W. Meeson, B. B. Prezelin and B. M. Sweeney (1981): Diel periodicity of photosynthesis in marine phytoplankton. *Mar. Biol.*, **61**, 95-105.
- Jassby, A. T. and T. Platt (1976): Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **21**, 540-547.
- Jerlov, N. G. (1968): *Optical Oceanography*. Elsevier, Amsterdam, 194 pp.
- Jorgensen E. G. (1968): The adaptation of plankton algae. II. Aspects of the temperature adaptation of *Skeletonema costatum*. *Physiol. Plant.*, **21**, 423-427.
- 川村 輝良・田口 哲 (1970): 酸性化した洞爺湖の植物プランクと色素量および光合成量. 北大水産研究彙報, **21**, 201-209.
- Kleiber, M. (1961): *The Fire of Life: An Introduction to Animal Energetic*. John Wiley & Sons.
- Laws, E. A. (1975): The importance of respiration losses in the controlling the size distribution of marine phytoplankton. *Ecology*, **56**, 419-426.
- Morel, A. and L. Prieur (1977): Analysis variations in ocean color. *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 709-722.
- Morris, I., H. E. Glover, and C.S. Yentsch (1974): Products of photosynthesis by marine phytoplankton: the effect of environmental factors on the relative rates of protein synthesis. *Mar. Biol.*, **27**, 1-9.
- Mullin, M. M., P. R. Sloan, and R. W. Eppley (1966): Relationship between carbon content, cell volume, and area in phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **11**, 307-311.
- Raymont, J. E. G. (1963): *Plankton and Productivity in the Oceans*. Pergamon Press, Oxford, 659 pp.
- Riley, G. A. (1956): Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. IX. Production and utilization of organic matter. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, **15**, 324-344.
- Rivkin, R. B. and H. H. Seliger (1981): Liquid scintillation counting for ^{14}C uptake of single algal cells isolated from natural samples. *Limnol. Oceanogr.*, **26**, 780-785.
- Steele, J. H. (1962): Environmental control of photosynthesis in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, **7**, 137-150.
- Stemann Nielsen, E. (1952): The use of radio-active carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, **18**, 117-140.
- Strathman, R. R. (1967): Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 411-418.
- Sverdrup, H. U., M. W. Johnson, and R. H. Fleming (1961): *The Oceans: their Physics, Chemistry, and General Biology*. Prentice-Hall, Englewood, 1,087 pp.
- Taguchi, S. (1970): Seasonal variations of photosynthetic behavior of phytoplankton in Akkeshi Bay, Hokkaido, with special reference to low photosynthetic rate in summer associated with large percentage of dwarf cells. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **17**, 65-77.
- Taguchi, S. (1972): Mathematical analyses of primary production in the Bering Sea in summer, pp. 253-262. In *Biological Oceanography of the Northern North Pacific Ocean*, edited by A. Y. Takenouti, M. Anraku, K. Banse, T. Kawamura, S. Nishizawa, T. R. Parsons, and T. Tsujita, Idemitsu Shoten, Tokyo.
- Taguchi, S. (1975): Phytoplankton and primary production in Futami Bay, Chichi-Jima, Ogasawara Islands. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **22**, 1-20.
- Taguchi, S. (1976a): Short-term variability of photosynthesis in natural marine phytoplankton population. *Mar. Biol.*, **37**, 197-207.
- Taguchi, S. (1976b): Relationship between photosynthesis and cell size of marine diatoms. *J. Phycol.*, **12**, 185-189.
- Taguchi, S. (1976c): Microzooplankton and seton in Akkeshi Bay. *Hydrobiologia*, **59**, 195-204.
- Taguchi, S. (1981): Seasonal studies on the dinoflagellate *Ceratium longipes* (Bailey) Gran in the Bedford Basin, Canada. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **55**, 115-131.
- Taguchi, S. and M. Fukuchi (1975): Filtration rate of zooplankton community during spring Bloom in Akkeshi Bay. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **19**, 145-164.
- Taguchi, S. and H. Ishii (1972) Shipboard experiments on respiration, excretion, and grazing of *Calanus cristatus* and *C. plumchrus* (copepoda) in the Northern North Pacific Ocean, pp. 419-431. In *Biological Oceanography of the Northern North Pacific Ocean*, edited by A. Y. Takenouti, M. Anraku, K. Banse, T. Kawamura, S. Nishizawa, T. R. Parsons, and T. Tsujita, Idemitsu Shoten, Tokyo.
- Taguchi, S. and K. Iseki (1977): Phytoplankton flora in Akkeshi Bay, pp. 227-232. In *Productivity of Biocenoses in Coastal; Region of Japan, JIBP Synthesis Vol. 14, Japanese Committee for the International Biological Program*, edited by K. Hogetsu, M. Hatanaka, T. Hanaoka, and T. Kawamura, Univ. Tokyo Press, Tokyo.
- Taguchi, S. and E. A. Laws (1985a): Application of a single-cell isolation technique to studies of *Dictyochaete*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **23**, 251-251.

- Taguchi, S. and E. A. Laws (1987): Patterns and cause of temporal variability in the physiological condition of phytoplankton community in Kaneohe Bay, Hawaii. *J. Plankton Res.*, **9**, 1,143–1,157.
- Taguchi, S. and E. A. Laws (1988): On the microparticles which pass through glass fiber filter type GF/F in coastal and open waters. *J. Plankton Res.*, **10**, 999–1,008.
- Taguchi, S. and E. A. Laws (1989): Periodic blooms of the silicoflagellate *Dictyocha perlaevis* in the subtropical inlet, Kaneohe Bay, Hawaii, USA, pp. 67–70. In *Red Tides: Biology and Environmental Science and Toxicology*, edited by Okaichi, D. Anderson, and T. Nemoto, Elsevier, New York.
- Taguchi, S. and K. Nakajima (1971): Plankton and seston in the sea surface of three inlets of Japan. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **19**, 20–36.
- Taguchi, S. and S. Nishizawa (1977): Primary production in Akkeshi Bay, pp. 236–240. In *Productivity of Biocenoses in Coastal Region of Japan, JIBP Synthesis Vol. 14, Japanese Committee for the International Biological Program*, edited by K. Hogetsu, M. Hatanaka, T. Hanaoka, and T. Kawamura, Univ. Tokyo Press, Tokyo.
- Taguchi, S., J. A. Hirata, and E. A. Laws (1987): Silicate deficiency and lipid synthesis of marine diatoms. *J. Phycol.*, **23**, 260–267.
- Taguchi, S., K. Iseki, and T. Kawamura (1977): The estimation of annual production by phytoplankton in Akkeshi Bay, Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **33**, 97–102.
- Taguchi, S., D. Jones, J. A. Hirata, and E. A. Laws (1987): Potential effect of ocean thermal energy conversion (OTEC) mixed water on natural phytoplankton assemblages in Hawaiian waters. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **34**, 125–142.
- Taira, H., J. I. Goes, H. do R. Gomes, K. Yabe, and S. Taguchi (2004): Photoinduction of mycosporine-like amino acids and cell volume increases by ultraviolet radiation in the marine dinoflagellate *Scrippsiella sweeneyae*. *Plankton Biol. Ecol.*, **51**, 82–94.
- Takahashi, M. and S. Ichimura (1970): Photosynthetic properties and growth of photosynthetic sulfur bacteria in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, **15**, 929–944.
- Talling, J. F. (1957): Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. *New Phytol.*, **56**, 29–50.
- Waterbury, J. B., S. W. Watson, R. R. L. Guillard, and L. E. Brand (1979): Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic, cyanobacterium. *Nature*, **227**, 293–294.

Biological Oceanographic Study on Phytoplankton Based on Allometry

Satoru Taguchi †

Abstract

Biological oceanographic studies on marine phytoplankton based on allometry, conducted by the author (who was awarded the society prize for 2006) have been summarized. Curiosity on the linear increase of photosynthetic rate of the photosynthesis-irradiance curve originated from seasonal studies on natural phytoplankton assemblages in the field. A series of laboratory experiments was conducted with a 10^6 fold range of cell volume to relate the initial slope, the saturated maximum photosynthetic rate, and the respiration rate under light-limited condition to cell volume. The cellular carbon content was also successively estimated from cell volume, and this relationship followed the 3/4 rule. However, the 3/4 rule can not adequately describe the size dependence of light-limited anabolic rate since autotrophs depend on the absorption of light to drive their metabolic processes. This is also confirmed by the recent studies. Alternative dimensionless analysis should be made for the allometry of photosynthetic processes in the ocean.

Key Words : cell volume, dimensionless analysis, light adaptation index,
photosynthetic parameter

(Corresponding author's e-mail address : staguchi@t.soka.ac.jp)

(Received 6 October 2006; accepted 24 October 2006)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2007)

† Department of Environmental Engineering for Symbiosis, Faculty of Engineering, Soka University,
1-236 Tangi-cho, Hachioji-shi, Tokyo 192-8577, Japan