

— 総 説 —

レッドフィールド比：研究の歴史と現状，今後の展望*

田口 哲^{†**}

要 旨

海洋生態系解析における生物元素比として多用されているレッドフィールド比について，その研究の歴史と現状，今後の展望について述べる。深層水中の無機態窒素とリンの比 (N/P 比) は 16:1 でほぼ一定であり，海産植物プランクトンの N/P 比はこの比によって決まっている。N/P 比について，特に，単一種あるいは単一分類群による室内実験の結果と，ある生態系全体の結果とを直接比較することはできない。地質学的な風化によって供給される深層水の窒素やリンと植物プランクトンの N/P 比の関係についても述べる。現存する植物プランクトンの N/P 比は，色素をもととする分類群 (上科) ごとに遺伝的に保存された形質に依存しているとする，その色素分類群が出現した時代の深層水の N/P 比を反映していると考えられる。さらに，深層水の N/P 比を決める要因として，空気中の窒素を固定する生物による影響を考慮することの必要性についても述べる。

キーワード：窒素固定，硝酸塩，リン酸塩，植物プランクトン，ストイコメトリー

1. はじめに

地球上の生物を取り扱うときに，その生物がどのような環境で誕生したかが常に問題視される。原始海洋に生息していた原始生物は，宇宙に起源をもつ元素群で形成された。そうした元素の中で，生物にとって特に重要な

元素があり，その割合は地球の進化とともにあまり変化しなかったものもあれば，わずかではあるが変化してきたものもある。炭素や窒素やリン等は生物体を形成する元素であり，微量元素は生物活性に直接関係する元素である。生物体を形成する炭素に対する窒素の比は C/N 比と呼ばれる。C/N 比は，成長や分類群による窒素含量の違いによって変化するが，タンパク質が生物体の基本であることは変わらないため，3.3 を下回ることはない。また，窒素に対するリンの比である N/P 比は，生物体形成を考える上で重要な元素比であり，細胞外の環境中の N/P 比に大きく影響を受けて変化する。この生物体の N/P 比がどのように決定されているのかという問題に取り組んだのがレッドフィールド博士であった。

アルフレッド・レッドフィールド博士は，米国ペンシ

* 2016 年 1 月 20 日受領；2016 年 5 月 30 日受理

著作権：日本海洋学会，2016

† 東京大学大気海洋研究所

〒277-8564 千葉県柏市柏の葉 5-1-5

** 著者連絡先：

TEL：042-656-4668

e-mail：satoru.sio@gmail.com

ルヴェニア州フィラデルフィア市で1890年に生まれ、1983年に92歳で亡くなった。米国東海岸にあるウッズ・ホール海洋研究所在職中に、深層水中のN/P比はほぼ16であり、海産プランクトンのN/P比はこの比によって決まる可能性を発表した (Redfield, 1958)。その後、この比はレッドフィールド比として広く世界で用いられるようになった。海洋表層で栄養塩を取り込んだ植物プランクトンは、やがては死亡して形を変えて深層へと運ばれ、分解によって無機の栄養塩となる。このために、深層の無機の栄養塩のN/P比は植物プランクトン細胞のN/P比と同じであるはずだと考えたのである。

レッドフィールド比はなぜ16なのか？ この値はどんな意味をもつ値なのか？ 本稿では、宇宙での元素の誕生から、地球での生命誕生や藻類進化とこれらの元素との関係について述べ、さらにレッドフィールド比の意味やその使い方について考察する。なお、海洋の光合成生物として、「植物プランクトン」、「微細藻類」、「藻類」といった複数の呼び方が使われるが、本稿で議論するレッドフィールド比 (N/P = 16) が対象とするのは「植物プランクトン」である。「植物プランクトン」と「微細藻類」はほぼ同義だが、微細藻類のうち特に浮遊生活をするものを植物プランクトンと呼ぶ。また、「藻類」はコンブやワカメなど大型の底生藻類も含むより大きな光合成生物群を意味している。

2. 元素の誕生

現在地球上に生存する生物体は、海産プランクトンも含めて体内の元素組成はほぼ一定である (Fig. 1)。最も多い元素は酸素であり、60%以上を占めている。窒素は4番目に多く、リンは7番目に多い。生物体のN/P比は、栄養状態が良ければおよそ16の値をとるとされている。この値は、どのようにして決まったのだろうか。この疑問に答えるには、現在地球上にある元素が本来どこで生まれたのかを知る必要がある。

はじめに、宇宙での元素の誕生について考えてみよう。元素がどのようにして生まれたのかを理解するためには、元素周期律の世界を地球の世界と同様に考えていくと、大変理解しやすい (Fig. 2)。原始宇宙の時代にビッグバンが起これ、はじめに生まれた元素は水素であった。そ

れは、何もなかった元素周期律の海から、水素の区画が頭をだして、北の沖に浮かぶ孤島となったようなものであった。水素の島が波の上に姿を現すや、それとほとんど間をおかずに生まれたのが元素周期律の世界で北東岬にあるヘリウムである。最初のすさまじい3分間 (短期間) に、水素原子がぶつかりあい、融合してヘリウムとなった。星のライフサイクルにおける水素燃焼の段階で、水素の原子核が融合してヘリウムになる。ヘリウムが出来てからは、数百万年を過ぎても何も起こらなかった。宇宙は水素とヘリウムの二つの原始元素で満たされていたが、その分布は均一ではなかった。何もない空間と物質が集中する空間の区別はだんだんと明らかになり、密度の高い星雲が出来、さらに星となった。元素周期表で右上に存在する元素番号が5番のバリウム、炭素、窒素、酸素、そして26番の鉄までの元素はビッグバン以降の一連の過程で生まれ、その後の元素は星の収縮と爆発の繰り返しで出来、星の爆発によって元素が宇宙に広がったと考えられている (Burbidge *et al.*, 1957)。その時に、周期表において7番目の窒素の真南に位置した15番目の元素がリンであった。炭素は宇宙で3番目に豊富な元素である (Fig. 3)。ここから明らかなように、宇宙には水素原子1万個につき、炭素原子がわずか1個しか存在していない。また、窒素は4番目に多く、リンは8番目に多い元素である。

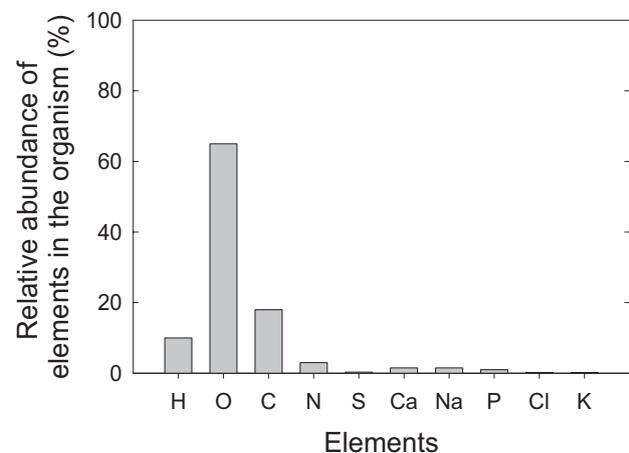


Fig. 1. Atomic composition of organism.

H 1																		He 2
Li 3	Be 4											B 5	C 6	N 7	O 8	F 9	Ne 10	
Na 11	Mg 12											Al 13	Si 14	P 15	S 16	Cl 17	Ar 18	
K 19	Ca 20	Sc 21	Ti 22	V 23	Cr 24	Mn 25	Fe 26	Co 27	Ni 28	Cu 29	Zn 30	Ga 31	Ge 32	As 33	Se 34	Br 35	Kr 36	
Rb 37	Sr 38	Y 39	Zr 40	Nb 41	Mo 42	Tc 43	Ru 44	Rh 45	Pd 46	Ag 47	Cd 48	In 49	Sn 50	Sb 51	Te 52	I 53	Xe 54	
Cs 55	Ba 56	⁵⁷⁻⁷¹	Hf 57	Ta 58	W 59	Re 60	Os 61	Tr 62	Pt 63	Au 64	Hg 65	Tl 66	Pb 67	Bi 68	Po 69	At 70	Rn 71	
Fr 72	Ra 73	⁸⁹⁻¹⁰³	Rf 74	Db 75	Sg 76	Bh 77	Hs 78	Mt 79	Ds 80	Rg 81	Cu 82		Fl 83		Lu 84			
			La 85	Ce 86	Pr 87	Nd 88	Pm 89	Sn 90	Eu 91	Gd 92	Tb 93	Dy 94	Ho 95	Er 96	Tm 97	Yb 98	Lm 99	
			Ac 100	Th 101	Pa 102	U 103	Np 104	Pu 105	Am 106	Cm 107	Bk 108	Cf 109	Es 110	Fm 111	Md 112	No 113	Lr 114	

Fig. 2. Periodic table of the elements.

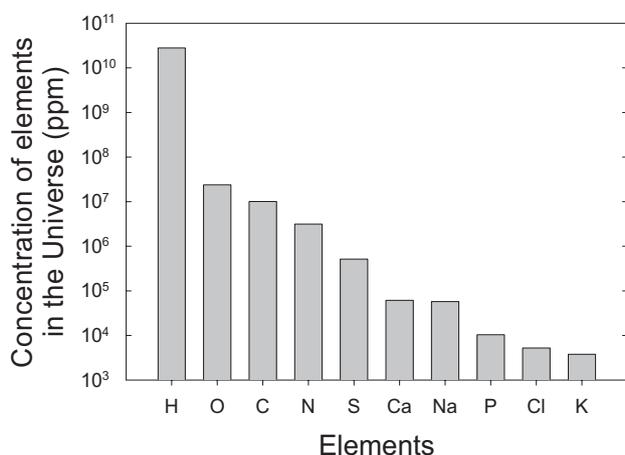


Fig. 3. Atomic composition of the Universe.

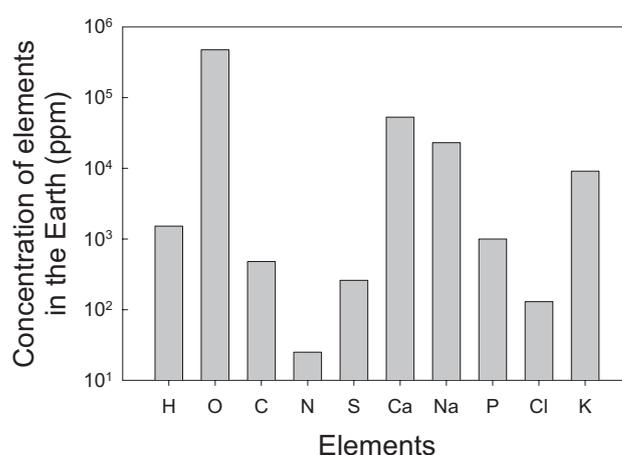


Fig. 4. Atomic composition of the Earth.

3. 地球と生物体の元素

地球に存在する元素は宇宙に存在する元素と同じであるが、その割合は両者の間で全く異なる (Fig. 4)。地球では窒素は 10 番目に多く、リンは 6 番目に多い元素となる。また、注目すべき点はリンが窒素の 100 倍近く存在することである。地球にはリンが多量にあるのに、生物体ではリンの存在量が減るのは、生物が岩石中にあるリ

ンを直接には利用できないからである。岩石が風や雨、潮の満ち引きによって削り取られる、いわゆる風化作用によって、そこに含まれる元素が水中に溶け出し、そこで初めて生物が利用できる栄養塩となる。さらに、月の誕生は、地球上に存在する元素比と深く関わっている。最近の米国 NASA の研究によると、月は、地球に火星ほどの大きさの惑星であるピアが衝突し、溶解した両者の一部がはじき出されて形成されたと考えられている (Cannup, 2012)。それ以前においても、地上では風や雨

で岩石の風化はすでに起こっていたが、月の誕生によって潮汐が発生するようになると、潮の満ち引きで海岸の岩石は常に削り取られ、岩石に含まれる元素がより多く海水中に溶け出し、栄養塩として存在するようになった。このことにより、非生物過程による海洋への元素比が決まっていた。

ここで少し生物のことを考えてみよう。生物体はどのようにしてできているのか？ 元素表に見られる炭素から鉄までの元素は、結合の度合いが強い元素群である。生物体は、この元素群の元素を基とする共有結合で出来ている。

4. 藻類の多様化と N/P 比の関係

始生代以前の地球ではその上空にオゾン層は存在しなかった。地球に直接到達する紫外線や雷光により、分子がお互いに結合し、有機化合物が生成され、凝縮されてさらに複雑な有機化合物が生成していった。その時に大事なことは、地球は水蒸気で覆われていたため、太陽からの光のうち可視光とその付近の波長しか到達しなかったということである (Fig. 5)。この限られた波長の光が地球上に到達すると何が起こったのか考えてみよう。原始的な単細胞生物は、発酵 (有機物の部分分解による嫌気環境でのエネルギー生産) のような効率の悪い生物活

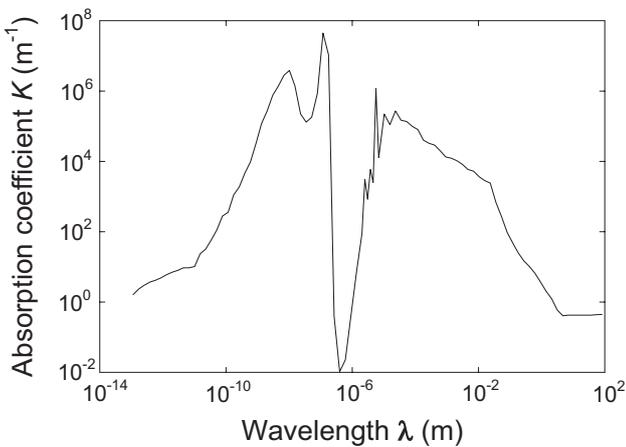


Fig. 5. Absorption coefficients at the different wavelengths of solar light in the atmosphere. (after Miller 2004)

動によって、細々と生きていた。その時に、単細胞生物が目をつけたのが、元素の中でも光を吸収できる機能を作り出す可能性のあるマグネシウムだった (Fig. 6)。マグネシウムを中央に持つクロロフィルが合成され、さらにクロロフィルにより集められた光エネルギーを化学エネルギーに変える光伝達系が形成され、光合成生物が誕生した。30億年前ころには、酸素発生型光合成生物であるシアノバクテリアが誕生した。この光合成により、大気中に酸素が満たされるようになり、さらにオゾン層が形成された。オゾン層が紫外線を吸収することにより、地球上に届く紫外線の量は劇的に減少した。その結果、陸上にも生物が進出できるようになった。

水圏の内部でもさまざまな進化が起こり、藻類の多様化が起こった。ここでは、藻類は元素の取り込み、栄養塩の取り込みをどのように行うのか考えながら、多様な藻類の進化について見てみよう。

海水中に浮かんでいる細胞は、自分の細胞の周りの栄養塩を容易に取り込める。しかし、いったん栄養塩を取り込んでしまうと、自分の細胞の周りには栄養塩が枯渇した層ができる。このとき、自ら移動できる能力を持ち合わせていない細胞は、栄養塩を取り込むことができないため、このままでは生きていけない。そこで、鞭毛を持って、栄養塩が枯渇した境界層を打ち破ることが出来るように進化したのが、現在の海洋でも優占するプラシ

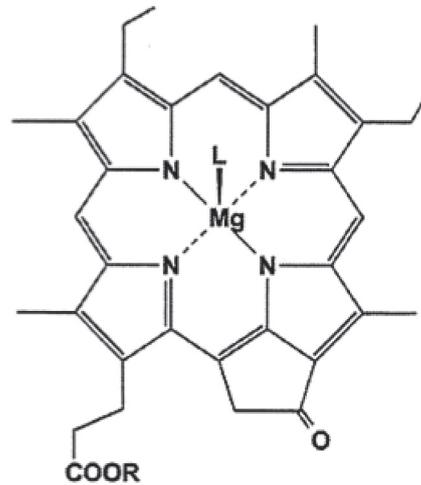


Fig. 6. Molecular structure of chlorophyll *a*. Note magnesium atom in the center.

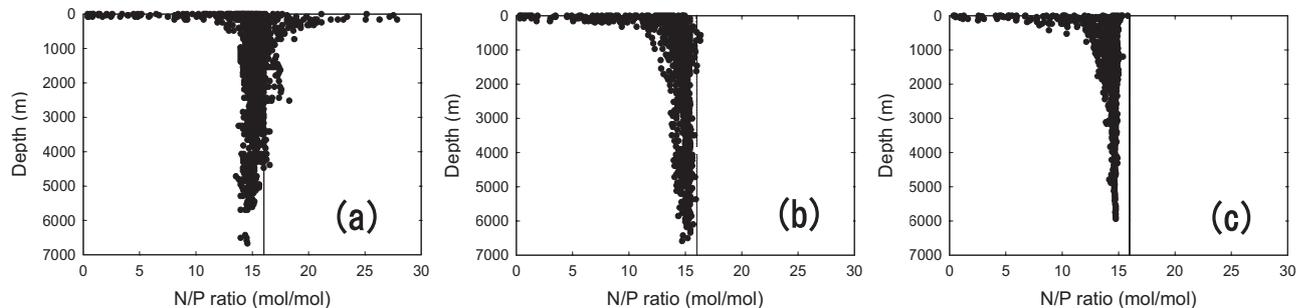


Fig. 7. Vertical distribution of N:P ratios in the Atlantic (a), the Pacific (b), and the Indian Ocean (c). (after Falkowski and Raven 2007)

ノ藻類 (Prasinophyceae) や緑藻類 (Chlorophyceae) である。これらの分類群はクロロフィル b 群と呼ばれ、古生代の海 (Palaeozoic oceans) で最も優占していた藻類とされている (Quigg *et al.*, 2003)。

クロロフィル b 群の後に優占したのは、クロロフィル c 群と呼ばれる分類群である。その中でも、より海水が成層するような沿岸域でも、もっと積極的に運動できるように進化したのが、渦鞭毛藻類である。渦鞭毛藻類は、地球表面に到達する光合成有効放射光に対するフォトレセプターを初めて細胞内に持った生物とされている (Gehring, 2005)。藻類は、光合成を行うために、表層混合層に存在しなくてはならない。しかし、表層混合層の栄養塩は常に使われる状態であるために、特に硝酸塩の濃度が低く、栄養塩の N/P 比は 4 よりも小さくなることが多い (Fig. 7)。そこで、渦鞭毛藻類は光受容体を使って昼夜の光の変化を認識し、夜間には表層混合層から深層へと移動する。表層混合層と比べると、深層は栄養塩が豊富にあるので、夜間の移動によって栄養塩を細胞にたっぷり溜め込むことができる。深層には、リン酸塩に比べて硝酸塩が比較的多く存在するので、N/P 比は 16 に近づく。渦鞭毛藻類は、昼間には再び表層混合層へと移動し、夜間に溜め込んだ栄養を使って光合成を充分に行うことができる。N/P 比を扱うときにはそれぞれの濃度も考慮に入れておく必要がある。

沿岸域では、渦鞭毛藻類とは異なり、細胞自らの重さで境界層から抜け出すように進化した種もいる。それが珪藻類である。珪藻類は、シリカ (二酸化珪素) でできたガラス質の殻を持つ。この藻類は、元素周期律表で炭素

のすぐ南隣にあり炭素と同じような働きをする珪素原子を、細胞組織体として利用することにより、他のどの藻類よりも有効に採光できる分類群に進化している。光をよく透過するシリカで細胞は囲まれているため、光の少ない層に運ばれても、光を効率よく吸収できる。また、比重の大きいシリカのために表層混合層に自ら留まることはできないが、表層混合層下や沿岸域での栄養塩供給や、湧昇による栄養塩供給など、比較的高い濃度の硝酸塩供給に対して、これをより効率良く利用できるように進化している。渦鞭毛藻類や珪藻類はクロロフィル c 群と呼ばれ N/P 比は 16 以下の値をとる (Quigg *et al.*, 2003)。

鞭毛藻類や珪藻類に加えて、さらに別の進化を遂げてきたのが、*Trichodesmium* のような窒素固定のできる分類群である。この種もリンの供給率にしたがって N/P 比が変化することが知られている (White *et al.*, 2006)。窒素固定生物によって大気中から供給される窒素が、深層で再生産され表層に運ばれる硝酸塩とリン酸塩の比にどのような影響を与えるのかはまだ明らかにされていない。

地質年代スケールで見れば、風化によって深層の N/P 比はしだいに減少し、いつしか現在の定常状態の濃度に到達したと考えられている。プラシノ藻類 (Prasinophyceae) と緑藻類 (Chlorophyceae) は、藻類進化の初期に誕生した光合成生物であり、いまから 10 億年前の海に優占する生物であった。その生物体の N/P 比は、約 25 ~ 30 と報告されている (Fig. 8) (Quigg *et al.*, 2003)。その後、風化される割合が窒素とリンで異なっていたため、

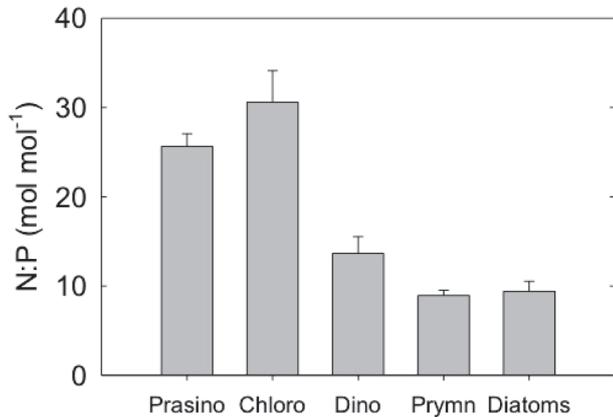


Fig. 8. N:P ratios of phytoplankton groups. (after Quigg et al. 2003)

海水中の N/P 比は減少し、それにあわせて、より低い N/P 比をもつ渦鞭毛藻類 (Dinoflagellates) やプリムネシウム藻類 (Prymnesiophyceae), 珪藻類 (Diatoms) が出現し、海洋で優占するようになったと考えられている (Quigg et al., 2003)。

5. 現在の海

定常状態にある現在の海の N/P 比はどうなっているだろうか。ここに、今までの測定値を用いて N/P 比を計算し、深度ごとにプロットした図がある (Fig. 7)。この図で大事なことは、個々の値ではなく、深度とともにある値に収束していく傾向があることである。500 m 以下の深層海水中の硝酸塩とリン酸塩比の平均値は、モル比で計算すると大西洋で 15.01 であり、太平洋で 14.76 であり、インド洋で 14.32 である (Falkowski and Raven, 2007)。大西洋の表層で最も高い比を示したのは、地中海からの海水の影響があるためである。また、インド洋で最も低い比であるのは、大西洋や太平洋がそれぞれ南北方向に大洋で連結しているのと比べて、インド洋の北側は大陸で囲まれているため、海表面積あたりで考えてみると北からのリンの風化による供給が多いためである (Conkright et al., 2000)。その他、窒素固定の海域による違いが、N/P 比が異なることの一つの要因である (Martinez et al., 1981)。リンは大気と海洋との間で交換はないが、

窒素はその交換があり、窒素固定は無視できないほど存在する (Klausmeier et al., 2004)。最も深い 5000 m の深度の N/P 比を比較してみると、ほぼ 15 と良く似た値となる。レッドフィールドは、その当時の測定方法でアメリカ東海岸沖の深層の海水中の窒素とリンを測定した。窒素は硝酸塩としてリンはリン酸塩として測定した。当時の測定精度と深層までの測定回数が少なかったことを考えれば、彼の値が 16.0 であったとしても無理はない。いま、仮に深層水の N/P 比が、全ての有機物が分解して生まれた最終 N/P 比と考えると、レッドフィールド比は 15.0 と修正したほうが生物地球化学的には正しいかもしれない。あるいは、今後新しく進化してくる藻類の N/P 比は 15.0 かもしれない。どちらにしても、全ての生物体は平均的には同じ N/P 比を持つという仮定に対しては、N/P 比は分類群で異なるという結果が報告されている (Atkinson and Smith, 1983 ; Quigg et al., 2003 ; White et al., 2006)。

海洋の表層混合層では、硝酸塩濃度もリン酸塩濃度も低い。また、N/P 比はレッドフィールド比よりも低く常に変動している。すなわち、植物プランクトンは栄養塩の供給濃度も供給比も様々に変化する環境下に生息している。しかもそれぞれの分類群は、種固有の N/P 比を獲得している。これらの細胞は表層にいつまでも留まるのではなく、自ら沈降するし、動物によって捕食され糞粒としても深層に運ばれる。従って、レッドフィールド比が 16 であることの生態学的意義を考える上では、その値が鉛直湧昇や水平移入による栄養塩供給に加えて、窒素固定による大気窒素の供給と深層への運搬、沈降懸濁粒子や溶解有機物の分解による窒素とリンの供給といった様々な要素を含む海洋過程によって規定されているものとして扱うことが重要である。

6. レッドフィールド比の本来の意味

生命体では、炭素、窒素、リンの割合は Fig. 1 に示した割合に従って進化した (Sterner and Elser, 2002)。したがって、地球地質年代的に長い時間スケールでは、細胞内の元素組成は地球環境中の元素組成を反映することになる。しかし、生物体の N/P 比はレッドフィールド比の 16 でなければならないという理論的な根拠はない。理

論的な微細藻類の N/P 比の最小値と最大値はそれぞれ 8.2 と 45.0 であるとされている (Klausmeier *et al.*, 2004)。さらに資源競争条件での化学量論モデルによれば、微細藻類の最適 N/P 比は、対数増殖期で 8.2 であり、窒素制限下では 37.4, リン制限下では 45.0 であるとされている (Klausmeier *et al.*, 2004)。もう一つ大事な点は、栄養塩量に制限のない、かつ相対的にどの栄養塩も制限になっていない細胞の N/P 比を海産プランクトンの N/P 比と定義していることである (Goldman *et al.*, 1979)。現実には、常に栄養塩が充分にあるわけではない。ちなみに、相対的に欠乏する元素が成長の制限要因となる現象は、リービッヒの法則 (Liebig's law) と呼ばれている (Odum, 1971)。

藻類細胞の栄養塩の取り込みについて、レッドフィールド比の正しい使い方を考えてみよう。環境中の栄養塩濃度と N/P 比の関係について、横軸に培地中の N/P 比を示し、左の縦軸に培地中の硝酸塩かリン酸塩の濃度を示す図を作成する (Fig. 9)。ただし、それらの濃度の最

小値はゼロではなく、細胞の成長を制限する濃度で、限りなくゼロに近い値とする。仮に、リン酸塩の濃度が一定で、横軸の左端で N/P 比が 4 となり、右端で N/P 比が 32 となるように硝酸塩の濃度が増加すると仮定する。硝酸塩濃度の増加を示す線 (一点破線) がリン酸塩濃度の線 (実線) と交わる点の N/P 比は臨界比 (Critical ratio) と呼ばれる。N/P 比が臨界比よりも小さいと、硝酸塩制限となり、臨界比よりも大きいとリン酸塩制限となる。N/P 比が小さい状態では、細胞の成長は窒素によって制限を受けるので、硝酸塩と N/P 比の増加とともに細胞の生体量 (破線) は増加する。しかし、N/P 比が臨界比を超えるとリン酸塩制限となるため、硝酸塩の濃度が増加し続けても細胞の生体量はそれ以上増加しない。同様の関係は、硝酸塩の濃度を一定としてリン酸塩が減少する場合にも当てはまる (Fig. 10)。すなわち、現実の世界では、制限している栄養の濃度によって、細胞の成長が制限される。ここで、自然藻類群集の細胞の生理的状态がなんらストレスを受けていない状態では、臨界比

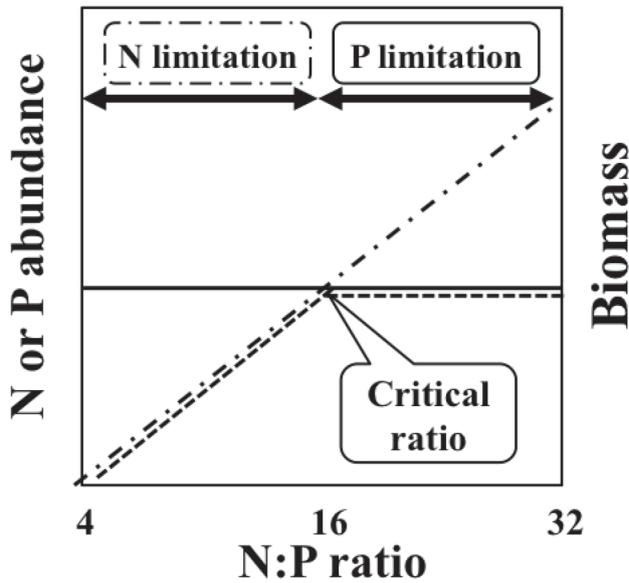


Fig. 9. Relationship between N:P ratios, N or P abundance in the medium, and biomass of organisms. Constant P concentrations in the medium (solid line) while N concentrations (broken line with one dot) increase in a range of N:P ratios between 4 and 32.

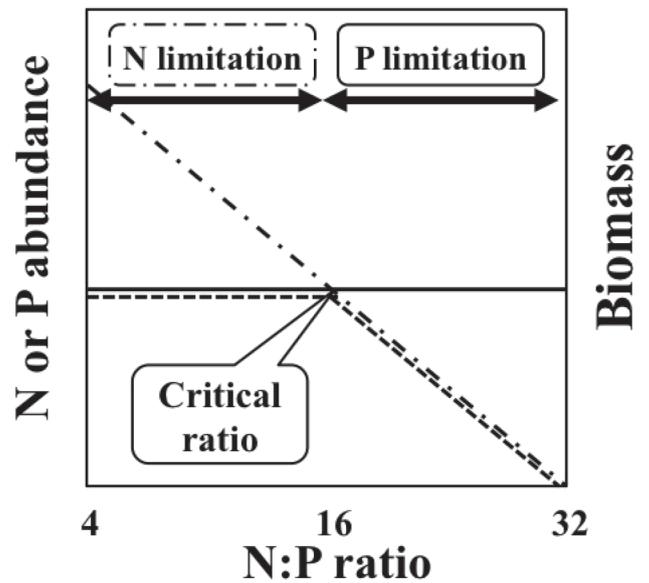


Fig. 10. Relationship between N:P ratios, N or P abundance in the medium, and biomass of organisms. Constant N concentrations in the medium (solid line) while P concentrations (broken line with one dot) decrease in a range of N:P ratios between 4 and 32.

は8.2を示すと考えられる。現実には、環境中の藻類細胞は何らかの生理学的ストレスを受けるため、図に示したようなN/P比の値をとるとは限らない。しかし、このように環境中と細胞内の元素比の関連性を示したレッドフィールド比の考え方をもとにすることにより、環境中の元素比から自然藻類群集の細胞の成長を推測することが出来る。

7. まとめ

近年、コンピューターの高性能化により、生物地球化学において数値モデルによる研究が進展してきた。しかしながら、数値モデル研究の中には、レッドフィールド比は栄養塩比や植物プランクトン種組成に影響されない安定したパラメーターであるとして、その変動可能性がモデル出力に影響を及ぼすことを十分に考慮しないものがある、といった問題点がある。さらに、海洋学ではストイキオメトリーに基づく生物現存量のリン制限説と、実験生理学的な結果に基づく生物現存量の窒素制限説がある。前者は現場における生物体のN/P比が比較的に高いことを根拠としており、後者は栄養添加等の実験条件下における生物体の増加を根拠としているが、両者の違いを理解するには対象とする時間の違いを考慮する必要がある(e.g., Smith, 1984)。元々、レッドフィールド比は地質年代学な時間のスケールで扱うものである。しかし、実験生物学の分野では、短期間の実験において、レッドフィールド比をもとにして微細藻類の栄養塩の取り込みや細胞の成長などの生理生態学的研究を行うことがある。例えば、培養実験で培地中のN/P比を8.2に揃えて、十分に栄養塩を与えても、生物体である細胞のN/P比はその細胞の生理学的状態により8.2になるとは限らない。まして、培地中のN/P比が変われば、細胞のN/P比は8.2にはならない。

レッドフィールド自身が認めたように、植物プランクトンのN/P比16は単に現在の海洋に生息する植物プランクトン群集の平均的な値を示しているにすぎない。この16という値の正当性の科学的な証拠は存在していない。この比は、植物プランクトン群集の成長状態や種によって異なるし、進化過程によっても異なる。また、窒素固定の影響も無視できない。深層から表層の植物プラ

ンクトンに供給された窒素やリンは、粒子の沈降によって再び深層に回帰し一定のN/P比が維持されている。しかし、窒素固定によって大気中から新たな窒素が供給され、これらの植物プランクトンが沈降すれば、結果として深層水中の窒素が正味で増加し、N/P比は上昇することになる。このように、窒素固定生物の増殖と沈降は、局所的かつ短い時間スケールでは海水中のN/P比に影響を与えると考えられる。しかし、窒素固定とは反対に、堆積物や貧酸素環境での脱窒によって窒素が大気中に除去される過程も存在するため、海洋全体でみれば両者がバランスしており窒素固定の直接的な影響によって平均的な深層のN/P比が変わることはないだろう。ただし、大規模な貧酸素化など海洋環境の大きな変動によって窒素固定と脱窒のバランスが大きく変化するようなイベントが起これば、深層のN/P比は現在の値とは異なる値となるかもしれない。

8. 将来への展望

地球化学的な手法により、海洋の栄養塩供給源のN/P比の解明と、生物活動後の栄養塩のN/P比との比較、さらにこの両者と微細藻類のN/P比との相互関係の解明が望まれる。さらに、色素分類群による細胞のN/P比の違いについて分子生物学的な手法を用いた共進化の研究を行うことにより、生命の起源までを明らかにすることが期待できるだろう。また、微細藻類の成長に対するN/P比の影響を正しく理解できれば、環境の悪化に対する藻類の適応やストレスへの応答の研究をさらに進めることができる。例えば、ストレス下で細胞内に生産される紫外線吸収物質やカロチノイドなどの研究が進み、ストレス物質の発見や機能解明につながれば、健康食品、医薬品、及び医療等の分野への発展が期待される。

謝辞

この原稿を書く機会を提供し、原稿に建設的な助言を度々いただいた濱崎恒二博士に感謝します。さらに、査読者から指摘いただいた多くの助言には大変感謝します。

References

- Atkinson, M. J. and S.V. Smith (1983): C:N:P ratios of benthic marine plants. *Limnol. Oceanogr.*, **28**, 568–574.
- Burbidge, E. M., G. Burbidge, W. A. Fowler, and F. Hoyle (1957) Synthesis of the elements in stars. *Rev. Mod. Phys.* **29**, 547–650.
- Cannup, R. M (2012): Forming a moon with an Earth-like composition via a giant impact. *Science*, **338**, 1052–1055.
- Conkright, M. E., W. W. Gregg, and S. Levitus (2000): Seasonal cycle of phosphate in the open ocean. *Deep-Sea Res. I.* **47**, 159–175.
- Falkowski, P. G. and J. A. Raven (2007): Aquatic photosynthesis. Second edition, Princeton University Press, Princeton.
- Geider, R. J. and J. La Roche (2002): Redfield revisited: variability of C:N:P in marine microalgae and its biochemical basis, *Euro. J. Phycol.*, **37**, 1–17.
- Gehring, W. J. (2005): New perspectives on eye development and the evolution of eye and photoreceptors. *J. Hered.*, **96**, 171–184.
- Goldman, J. C. (1986): On phytoplankton growth rates and particulate C:N:P ratios at low light, *Limnol. Oceanogr.*, **31**, 1358–1361.
- Goldman J. C., J. J. McCarthy, and D. G. Peavy (1979): Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in ocean waters. *Nature*, **279**, 210–215.
- Klausmeier, C. A., E. Litchman, T. Daufresne, and S. A. Levin (2004): Optimal nitrogen-to-phosphorus stoichiometry of phytoplankton, *Nature*, **429**, 171–174.
- Martinez, L. A., M. W. Silver, J. M. King, and A. L. Alldredge (1983): Nitrogen fixation by floating diatom mass: A source of new nitrogen to oligotrophic ocean waters. *Science*, **221**, 152–154.
- Miller, C. B. (2004): Biological Oceanography, Oxford University Press, New York, 416p.
- Odum, E. P. (1971): Fundamentals of ecology, Saunders, New York, 574p.
- Quigg, A., Z. V. Finkel, A. J. Irwin, Y. Rosenthal, T.-Y. Ho, J. R. Reinfelder, O. Schofield, Morel F. M. M., and P. G. Falkowski (2003): The evolutionary inheritance of elemental Stoichiometry in marine phytoplankton, *Nature*, **425**, 291–294.
- Redfield, A. C. (1958): The biological control of chemical factors in the environment. *Am. Sci.*, **46**, 205–222.
- Redfield, A. C., B. H. Ketchum, and F. A. Richards (1963): The influence of organisms on the composition of seawater, p26–77. In *The sea*, vol. 2, edited by Hill, M. H., Wiley, New York.
- Smith, S. V. (1982): The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: An empirical and theoretical analysis. *Limnol. Oceanogr.*, **27**, 1101–1112.
- Smith, S. V. (1983): Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. *Science*, **221**, 669–671.
- Smith, S. V. (1984): Phosphorus versus nitrogen limitation in the marine environment. *Limnol. Oceanogr.*, **29**, 1149–1160.
- Sterner, R. W. and J. J. Elser (2002): Ecological stoichiometry, Princeton University Press, Princeton.
- White, A. E., Y. H. Spitz, D. M. Karl, and R. M. Letelier (2006): Flexible elemental stoichiometry in *Trichodesmium* spp. and its ecological implication. *Limnol. Oceanogr.*, **51**, 1777–1790.

The Redfield ratio: history, present status, and perspective

Satoru Taguchi*

Abstract

The Redfield ratio is widely employed as a biochemical composition in the analysis of marine ecosystems. Here, its history and present status are discussed. The Redfield ratios of inorganic nitrogen to phosphorus in deep oceanic waters are approximately 16:1 and are relatively stable because of the production of nitrogen and phosphorus by weathering and transport to deep oceanic waters over geological time. The ratios in natural assemblages of phytoplankton are believed to be controlled by the oceanic ratios. Originally developed by Dr. Redfield, the theory proposes a ratio of 16:1 for nitrogen and phosphorus and is named the Redfield ratio. The ratio was originally considered to apply over long time scales, such as geological time in the field, and not over short time scales such as in laboratory biological experiments. Therefore, the ratios of inorganic nitrogen to phosphorus should not be directly compared between laboratory experiments on single species or taxa or with respect to observations on marine ecosystems. Rather, the ratios should be carefully considered when the Redfield ratio is utilized as the biochemical composition of the system. Nitrogen fixation is also considered to be one factor that determines the ratios in deep oceanic waters. Assuming that the ratios within existing phytoplankton were preserved for each superfamily of phytoplankton classified by pigment composition, the ratios might be reflected by deep oceanic water where the superfamily occurred. Additional studies of this elemental stoichiometry are one of the key issues in marine biogeochemistry.

Key words : Nitrate, Nitrogen fixation, Phosphate, Phytoplankton, Stoichiometry

(Corresponding author's e-mail address : satoru.sio@gmail.com)

(Received 20 January 2016 ; accepted 30 May 2016)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2016)

* Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo
5-1-5, Kashiwanoha, Kashiwa-shi, Chiba 277-8564 Japan
TEL: +81426564668
e-mail: satoru.sio@gmail.com