

— 2015年度 日本海洋学会 岡田賞受賞記念論文 —

造礁サンゴによる物質代謝に関する研究 —サンゴ礁物質循環の視点から—*

田中 泰章[†]

要 旨

光合成や石灰化、栄養塩吸収などに代表される造礁サンゴの代謝活動は、サンゴ礁生態系の中で起こる様々な物質循環に大きく関わっており、サンゴ礁物質循環の縮図ともいえる。そのなかでも近年は、分析技術の向上によって海水中の溶存態有機物 (DOM) が比較的精度良く定量できるようになり、サンゴ礁の生態系・生物スケールでその動態に注目が集まっている。本論文では、生態系スケールでの DOM の動態と造礁サンゴからの DOM の放出をまとめ、その C:N 比が同様の範囲にあることから、造礁サンゴが主要な DOM 生産者の一つとして機能している可能性を議論する。また、貧栄養海域にもかかわらず、造礁サンゴがアミノ酸などの窒素化合物を含む DOM を放出できる理由として、造礁サンゴとその細胞内に共生する褐虫藻との間で行われている特殊な窒素保持機構を考察する。これら一連の研究から、サンゴ礁が貧栄養な海水で満たされているにもかかわらず、高い一次生産速度を維持できる機構が明らかになってきた。

キーワード：サンゴ礁, DOM, 栄養塩, 炭素・窒素循環, 生態生理

1. はじめに—サンゴ礁海域の物質循環と造礁サンゴの役割—

サンゴ礁は熱帯・亜熱帯の浅海域に広がり、海洋を代表する生態系の一つである。透き通るようなコバルトブルーの海で、沢山の色鮮やかな魚たちが優雅に泳ぐ景観

は、まさに生物の楽園と言える。そんな楽園を作り出し、生物たちの営みを支える最も重要な存在の一つが造礁サンゴである。炭酸カルシウムを沈着させながら、枝状、テーブル状、塊状など、種によって様々な形を作り出し、長い時間をかけて複雑な三次元の海底構造を形成する。その構造を利用して、エビやカニ、魚などの多くの生物が住み着き、海洋生態系の中で最も高いといわれるサンゴ礁の生物多様性が生み出される。生物たちの棲み家が多いという物理的な構造を考えれば、サンゴ礁が生物種の宝庫となる理由は明白のように思われる。

しかしながら、この生態系を化学的な視点から眺めれば、現在のサンゴ礁科学では途端に説明が難しくなる。一般的にサンゴ礁の海水は栄養塩が少なく、藻類の成長が制限されることによって透明度の高い状態が維持され

* 2015年6月10日受理; 2015年9月23日受理
著作権: 日本海洋学会, 2015

[†] 研究の行われた機関:

琉球大学, 沖縄県国頭郡本部町瀬底 3422

・現在の所属機関:

ブルネイ・ダルサラーム大学, Jalan Tungku Link, Gadong
BE1410, Brunei Darussalam

TEL: +6732463001 FAX: +6732461502

e-mail: yasuaki.tanaka@ubd.edu.bn

ている。それにもかかわらず、単位面積当たりの総一次生産（光合成）速度は海洋生態系の中で最も高いとされている。しかし、海水中の栄養塩や有機物濃度の希薄さゆえに、その生産性のメカニズムはいまだに明らかにされていない部分が多い（Crossland *et al.*, 1991; Atkinson, 2011; de Goeij *et al.*, 2013）。つまり、生態系の根幹ともいえる有機物生産の仕組みが明らかにされていない。また、一次生産によって作られた有機物の一部は、溶存態有機物（Dissolved Organic Matter; DOM）や粒子状有機物（Particulate Organic Matter; POM）として海水中にもたらされ、生態系のおもな食物連鎖に取り込まれる（Wild *et al.*, 2004; Nakajima *et al.*, 2014）。サンゴ礁ではPOM（主にプランクトンやデトリタスなど）に比べてDOMの生産量が多く（Hata *et al.*, 2002; Miyajima *et al.*, 2007）、DOMは微生物群集にとって重要なエネルギー源となっている（Rochelle-Newall *et al.*, 2008; Nakajima *et al.*, 2009）。このような各物質の流れを明らかにすることは、広い視点で見ればサンゴ礁を一つのシステムとして理解することになり、生態系が維持される仕組みや環境変化に対する応答を理解する上でも必要不可欠な知見である。しかし、各物質の生産者や生産速度、化学組成についてはデータが極めて少ないのが現状である。海洋全体

の面積から見れば、サンゴ礁はわずか0.2%を占めるに過ぎないが、その中で繰り広げられる栄養塩循環や有機物生産のプロセスは、他の海洋生態系、特に沿岸生態系にも共通する部分が多い。多くの有機物がサンゴ礁から周辺海域に拡散していると考えられ、熱帯・亜熱帯の外洋生態系にとっては、サンゴ礁が一つの重要な有機物供給源として機能している可能性もある。

造礁サンゴはサンゴ礁生物の棲み家としてだけでなく、Fig. 1に示すように生態系の物質循環においても様々な役割を担っている。造礁サンゴは刺胞動物門に分類され、その細胞内には褐虫藻と呼ばれる単細胞藻類（*Symbiodinium* 属渦鞭毛藻）が1平方センチメートル当たり数百万細胞という高密度で共生している。褐虫藻は海水中から溶存態無機炭素（Dissolved Inorganic Carbon; DIC）と栄養塩を吸収しながら光合成を行い、有機物を作り出す（Grover *et al.*, 2002, 2003; Gustafsson *et al.*, 2013）。作られた有機物は褐虫藻や宿主である動物体サンゴのエネルギー源として使われるほか、一部はDOMおよびPOMとして細胞外に排出され、海水中の微生物によって消費される（Wild *et al.*, 2004; Nakajima *et al.*, 2014）。一方、宿主サンゴは海水中の動物プランクトンを捕食し、その栄養はサンゴと褐虫藻によって利用

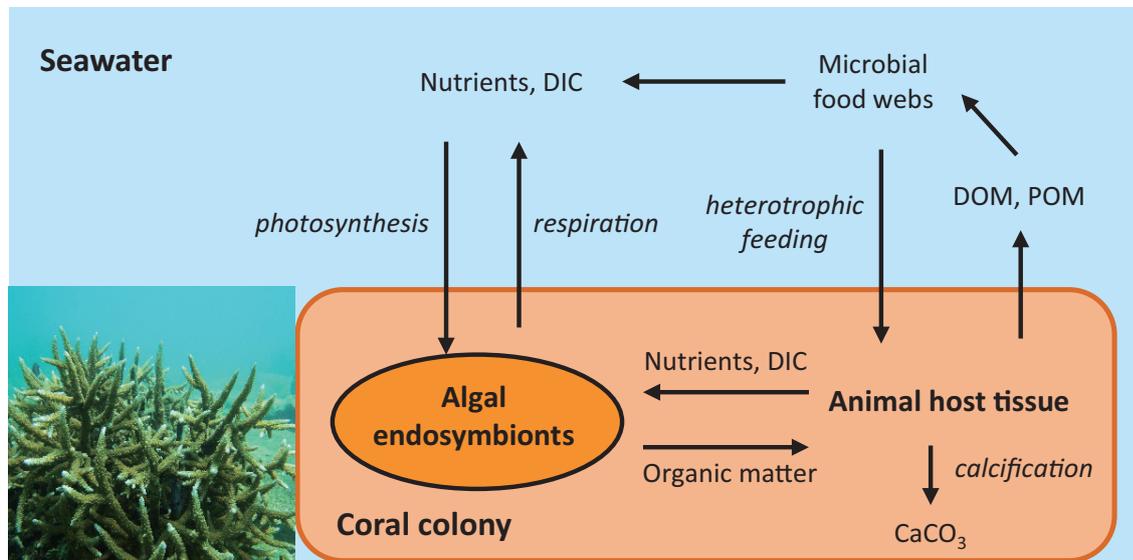


Fig. 1. Major metabolic pathways in a coral-algal symbiotic colony and the interaction with the ambient seawater. DIC: dissolved inorganic carbon, DOM: dissolved organic matter, POM: particulate organic matter.

される (Houlbreque and Ferrier-Pagès, 2009)。つまり、造礁サンゴをサンゴ-褐虫藻共生体として見た場合、独立栄養性と従属栄養性を併せ持つことになる (Grottoli *et al.*, 2006)。また、造礁サンゴは炭酸カルシウムを沈着させること (石灰化) で基盤となる骨格を自ら作り出し、ポリプと呼ばれる個体を分裂させながら群体をゆっくりと大きくしていく (Inoue *et al.*, 2012; Nishida *et al.*, 2014)。このように、造礁サンゴと海水の間では様々な物質の交換が活発に行われており、サンゴ礁海水中の有機物や栄養塩、DIC などの濃度も、造礁サンゴの代謝によって大きく変動する可能性がある (Nakajima *et al.*, 2013; Watanabe *et al.*, 2013)。人為的な攪乱を受けていないサンゴ礁では、造礁サンゴの海底被覆率は 100% になることもあり、造礁サンゴの代謝活動は生態系物質循環の縮図と言っても過言ではない。しかしながら、動物細胞内に藻類が共生するという複雑な生体構造となっているため、造礁サンゴの代謝は明らかにされていない部分も多く、生態系レベルの物質循環図を描こうとすれば、造礁サンゴという大きな空白がぽっかりと空いたままになっている。

生態系の物質循環と生物個体の代謝活動は、物理的なスケールが大きく異なるため、同じ論文で取り上げられることは少ないが、両方の視点から観察することで類似点や相違点を見出し、サンゴ礁生態系に関する新たな理解が得られるかもしれない。本論文では、サンゴ礁の物質循環と造礁サンゴの代謝活動について、近年の研究成果を概説する。特に、分析技術の向上によって知見が集まりつつある DOM の動態と、それに関連する造礁サンゴ特有の窒素代謝機能を中心にまとめ、最後に環境変化の影響についても言及する。

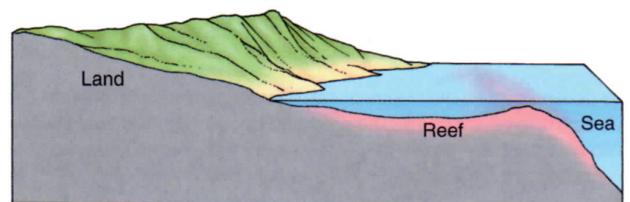
2. サンゴ礁地形

サンゴ礁地形は大きくは、fringing reef (裾礁), barrier reef (堡礁), atoll (環礁) の 3 つに分けられる。その各々を Fig. 2 (Karleskint *et al.*, 2013) に示す。日本には裾礁タイプのサンゴ礁が多く見られ、水深 1-3 m 程度の遠浅地形 (reef flat, 礁池) が沿岸域に広がることが多い (Nakamura and Nakamori 2009)。例として石垣島の裾礁を Fig. 3 に示す。礁池を外洋に向かって進んでいくと、水

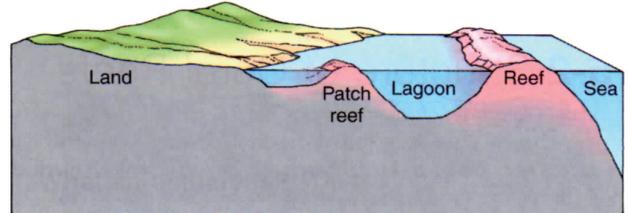
深が少し浅くなる礁嶺 (reef crest) と呼ばれる地形が見られることもある。礁嶺はちょうど平均海面付近に到達するように形成されるため、干潮時には海面上に現れることも多い。つまり、潮汐によって海面が平均海面を上回る時間帯は、礁池内に外洋の海水が流入し、混合・交換するが、平均海面を下回る時間帯には礁池は外洋海水とほとんど遮断され、反閉鎖的な環境が形成されることになる。この反閉鎖的な時間帯に礁池内の海水を連続的にサンプリングし、各種項目を分析することによって、生態系スケールの栄養塩吸収速度や有機物生産速度などを測定することが比較的容易になる。

また、裾礁は陸に隣接するため、陸域生態系の影響を受けやすいのも特徴である。河川や地下水を通して栄養塩がサンゴ礁に流入するが、陸域の土地利用によってそ

(a) Fringing reef



(b) Barrier reef



(c) Atoll

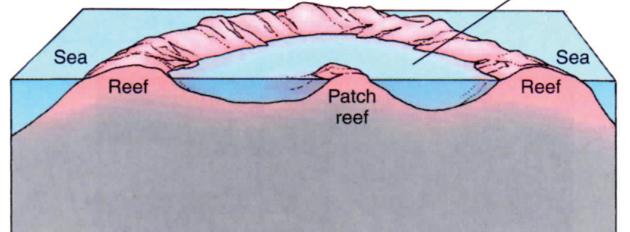


Fig. 2. Types of coral reefs. (a) fringing reef, (b) barrier reef, (c) atoll. Reproduced from Karleskint *et al.* (2013) with permission from Brooks/Cole, a part of Cengage Learning, Inc., (www.cengage.com/permissions).



Fig. 3. A fringing coral reef extending along the coast of Shiraho, Ishigaki Island, Japan. The symbols show the sites of water sampling performed in Tanaka *et al.* (2011a). Reprinted from Tanaka *et al.*, (2011a), with permission from Springer.

の流入量は大きく変化する (Umezawa *et al.*, 2002; Wooldridge, 2009)。本来、サンゴ礁は栄養塩濃度の低い海域に形成される生態系であるため、陸からの栄養塩流入は生態系の生物組成や物質循環に大きく影響することが予想される。このような環境変化の影響評価を目的として調査・研究ができることも、裾礁の利点の一つと言えるであろう。

3. サンゴ礁海域における DOM の分布と動態 —ソースかシンクか?—

海水中の溶存態有機炭素 (Dissolved Organic Carbon; DOC) と溶存態有機窒素 (Dissolved Organic Nitrogen; DON) の濃度を精度良く定量することは、海洋化学界にとって長年の課題であったが、1990年代から2000年代にかけて測定技術が向上し、比較的高い精度で定量することが可能になった (Ogawa and Ogura, 1992; Ogawa *et al.*, 1999; Sharp *et al.*, 2002, 2004)。それに伴い、サンゴ礁海域でも徐々にデータが集められ、DOC濃度はおおむね $50 \sim 100 \mu\text{mol L}^{-1}$ にあることが分かってきた (Table 1)。サンゴ礁内外の濃度差に注目すると、礁外よりも礁内で DOM 濃度が高くなるケースが多く、これはサンゴ礁内で DOM が正味に生産されていることを示している。例外的に、Paopao Bay (Moorea, French Polynesia) では礁外よりも礁内で DOC 濃度が低いことが報告され、Nelson *et al.* (2011) は外洋表層の DOC がサンゴ礁内の特殊な細菌群集によって分解されていると推察した。しかしながら、この DOM が真に外洋に由来するものかどうかについては疑問が残る。彼らが検出した外洋海水中の DOC 濃度 ($75 \sim 85 \mu\text{mol L}^{-1}$) は貧栄養なサンゴ礁海域にしては高く、住宅が立ち並ぶ集落からこの海域に河川が流入していることを考慮すれば、陸域由来の高濃度の DOM が周辺海域に拡散し、その一部がサンゴ礁で分解されている可能性もある。栄養塩環境やサンゴ礁内の生物組成によって、サンゴ礁は DOM のシンクにもソースにもなる可能性があるといえる。外洋海水中の DOM は長期間細菌の分解を免れてきた比較的難分解性の DOM である可能性が高く (Ogawa and Tanoue, 2003)、この DOM がサンゴ礁で相当量分解されるのかどうかについては、今後慎重な議論を要する。

Tanaka *et al.* (2011a) は、石垣島の白保サンゴ礁で DOM 濃度の日周変動を1時間おきに測定し、干潮時に DOM 濃度が高くなり、満潮時には礁外海水の濃度レベルに戻ること、DOC と DON の濃度変動は極めてよく一致することなどを報告した。彼らが得た DOM の日周変動を Fig. 4 に示す。DOM 濃度が潮汐サイクルに従ってこのように変動するという事は、礁池内で生産される DOM が主に水中のプランクトン (浮遊生物) ではなく、

Table 1. The concentrations of dissolved organic carbon (DOC) and nitrogen (DON) in coral reefs.
nd: no data available.

Sites	References	inshore or offshore	DOC ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	DON ($\mu\text{mol L}^{-1}$)
Shiraho Reef, Japan	Hata et al. (2002)	reef flat	60–87	nd
		offshore	68	nd
	Miyajima et al. (2007)	reef flat	52–77	4.0–7.6
		offshore	49–64	4.0–8.0
	Tanaka et al. (2011a)	reef flat	57–76	3.8–5.6
		offshore	57	4.0
	Tanaka et al. (2011b)	reef flat	66–75	4.8–5.7
offshore		57–58	3.8	
Thibodeau et al. (2013)	reef flat	nd	4.5–5.5	
	offshore	nd	3.6–4.5	
Bora Bay, Japan	Suzuki et al. (2000)	reef flat	64–129	5.6–11
		offshore	61–98	4.1–9.4
Tuamotu, French Polynesia	Torréton et al. (1997)	lagoon	105	nd
		offshore	87	nd
	Torréton et al. (2000)	lagoon	61–161	3.9–12.8
		offshore	83–86	5.5
	Bouvy et al. (2012)	lagoon	87–108	nd
offshore		82–84	nd	
Paopao Bay, French Polynesia	Nelson et al. (2011)	reef flat	63–73	nd
		offshore	75–85	nd
Noumea, New Caledonia	Mari et al. (2007)	lagoon	62–74	nd
		offshore	63	nd
	Rochelle-Newall et al. (2008)	lagoon	55–99	nd
Ningaloo Reef, Australia	Wyatt et al. (2012)	reef flat	nd	8–13
		offshore	nd	9–10
La Saline, Reunion	Tedetti et al. (2011)	reef flat	63–74	nd
		offshore	75	nd

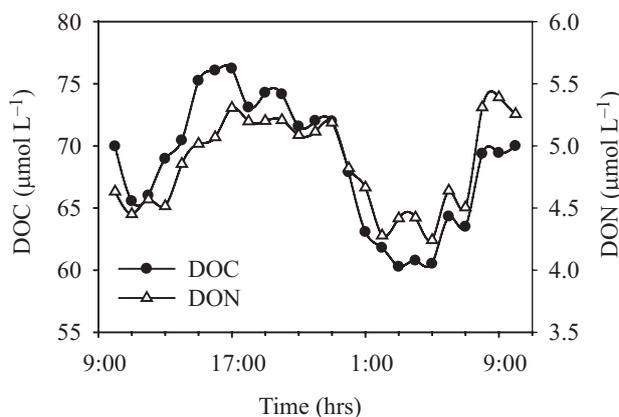


Fig. 4. The diel fluctuation of dissolved organic carbon (DOC) and nitrogen (DON) concentrations at Shiraho Reef, Japan. The seawater was sampled at the site “SG2” in Fig. 3. Obtained from Tanaka *et al.* (2011a) with modification.

ベントス（底生生物）によって生産されることを意味する。礁池における単位面積当たりのベントスのバイオマスは、同じ面積当たりのプランクトンのバイオマスに比べると1桁から2桁以上高い（Atkinson, 2011）ことから、DOMの生産はベントスの代謝活動に強く依存すると思われる。また、満潮時に礁外海水の濃度レベルに戻ることは、潮汐によって礁池内の海水が毎日ほぼ完全に礁外の海水と交換されることを意味する。このような海水滞留時間の短いサンゴ礁では、ベントスによって生産されたDOMは、数時間以内に分解されるような易分解性のDOMを除いて、そのほとんどが外洋へ流出することになる。どれだけの有機物が流出するのかは、礁池内の海水滞留時間と有機物の分解性の両条件に依存し、礁池内の海水滞留時間が短いほど、また有機物が難分解性であるほど、礁池から外洋へ流出するDOMは多くな

る。Tanaka *et al.* (2011b) は礁池内で生産された DOM の生分解性を暗条件下で評価し、約 20% はサンゴ礁内の

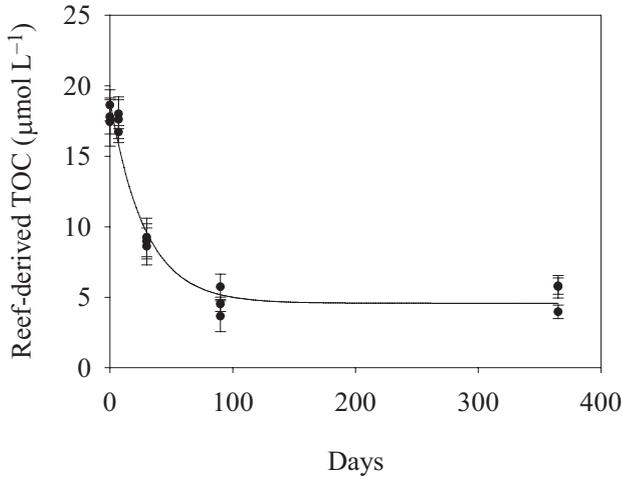


Fig. 5. The bacterial degradability of dissolved organic carbon (DOC) produced in Shiraho Reef, Japan, which was calculated from the difference in DOC degradability between the inside and outside of the reef flat. Obtained from Tanaka *et al.* (2011b) with modification.

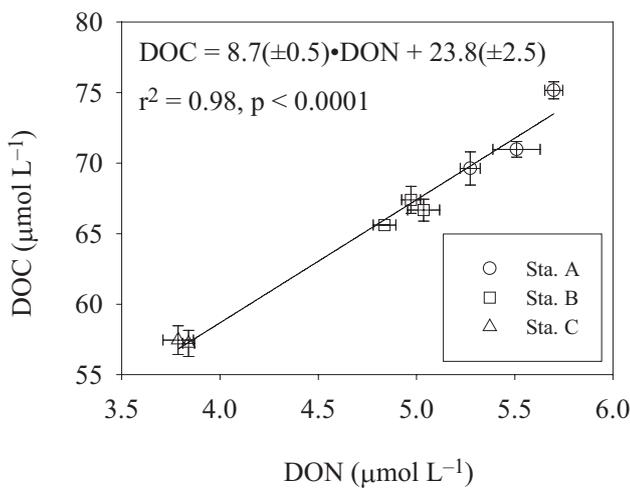


Fig. 6. The relationship between dissolved organic carbon (DOC) and nitrogen (DON) observed at Shiraho Reef, Japan. Sta. A, B, and C were located near the sites S1, S2, and B in Fig. 3, respectively. Obtained from Tanaka *et al.* (2011b) with modification.

細菌が1年かけても分解できない有機物であることを報告している (Fig. 5)。つまり、サンゴ礁内の海水滞留時間という地形条件に関わらず、礁内で生産された有機物は多かれ少なかれ礁外に流出し、外洋の生態系へ移行することになる。

DOC と DON の濃度変動パターンがよく一致していることは、昼夜に関わらず、同じような化学組成をもつ DOM が生産されていることを意味する。DOM を生産するベントスは、主にサンゴや海藻などが報告されている (Haas *et al.*, 2011; Nakajima *et al.*, 2014; Levas *et al.*, 2015)。しかし、このような生きたベントスが主な DOM 生産者だとすれば、光合成や呼吸代謝などの日周サイクルに左右されず、安定した化学組成の DOM を海水中に放出し続けていることになる。Tanaka *et al.* (2011a, b) は、サンゴ礁内外における DOC と DON の濃度をプロットし、その傾きから礁内で生産される DOM の C:N 比を計算する方法で、初めてサンゴ礁内で生産される DOM の C:N 比を正確に測定し、白保サンゴ礁では C:N 比が 9~10 であるとの結果を得た。Tanaka *et al.* (2011b) が観測で得た DOC と DON の濃度関係を Fig. 6 に示す。白保サンゴ礁沖の海洋で観測された DOM の C:N 比は 14~15 であり (Tanaka *et al.*, 2011a, b)、サンゴ礁内では外洋よりも明らかに低い C:N 比を持つ DOM が生産されていることになる。上述したように、サンゴ礁の DOM 生産はプランクトンよりもベントスの寄与が大きいと予想される。主要なベントスに注目すると、海藻や海草は約 20 程度の C:N 比を持つ (Atkinson and Smith, 1983; Lapointe, 1997) のに対し、サンゴや底生微細藻類は 5~10 程度の比較的低い C:N 比を持つ (Hillebrand and Sommer, 1999; Tanaka *et al.*, 2009)。このため、DOM は後者に由来すると考えるのが現時点では妥当であろう。

4. 物質循環における造礁サンゴの役割

4.1 DOM の生産—C:N 比は意外に低い—

本節では、サンゴ礁の主要な DOM 生産者として造礁サンゴに注目する。造礁サンゴは、目視できるほど粘性を持った有機物を海水中に放出することが古くから知ら

れている (Brown and Bythell, 2005; 中嶋・田中, 2014)。造礁サンゴが粘液を分泌する様子を Fig. 7 に示す。サンゴ礁で最も目立つベントスが目に見える形で有機物を出す様子は、サンゴ礁研究者にとって魅力的な研究対象として映り、この粘液状有機物は半世紀以上に渡って注目を集めてきた。サンゴ粘液を効率良く採取するためには、サンゴを何らかのストレスにさらすことが有効であったため (例えば空気にさらしたり、真水をかけたりする)、非日常かつ突発的な条件ではあるものの、そのようにして得られた有機物について生物・化学的な分析が行われてきた。その結果、サンゴ粘液に多くの細菌が凝集している様子や、実際に細菌数が増殖することが確認され、この粘液が生態系の微生物食物連鎖を支える重要な有機物であると考えられるようになった (Ducklow and Mitchell, 1979; Coffroth 1990)。しかしながら、そのような人為的な操作によって造礁サンゴから強制的に放出させた有機物が、実際の海域で (自然条件下で) 放出されているものと同じかどうかという疑問は、長い間払拭されずにいた。

DOM 分析技術の向上によって、2000 年代に入ってから海水中の比較的微量な DOM 濃度変化を検出できるようになり、造礁サンゴを過度なストレスにさらさず、ごく自然な条件下で培養しながら、放出される DOM を測定することが可能になった。その結果、従来の研究では目視できるほどの大きな粒子状粘液 (mucus sheets, mucus web などと呼ばれる) が注目されてきたが、実際に DOM と POM の画分に分けて定量してみると、大部分の有機物は DOM 画分に存在することが示された (Nakajima *et al.*, 2010)。上述したように、この DOM は微生物食物連鎖に取り込まれるため、サンゴ礁物質循環の新たな有機物経路として注目を集めている (Wild *et al.*, 2004; Naumann *et al.*, 2012)。しかしながら、このサンゴ由来の DOM と POM がどのくらいの速度で放出されているかという点については、いまだに定まった見解が得られていない。これまでに報告された DOC 生産速度 (サンゴ骨格単位面積当たり、単位時間当たりの速度として表されることが多い) は、 $-118 \sim 675 \text{ nmol cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ と極めて広範囲に及び、平均値を推定することさえ容易ではない (中嶋・田中, 2014)。DOC 生産速度には、DOM 生産中の光強度やサンゴの種類、培養に用いる海

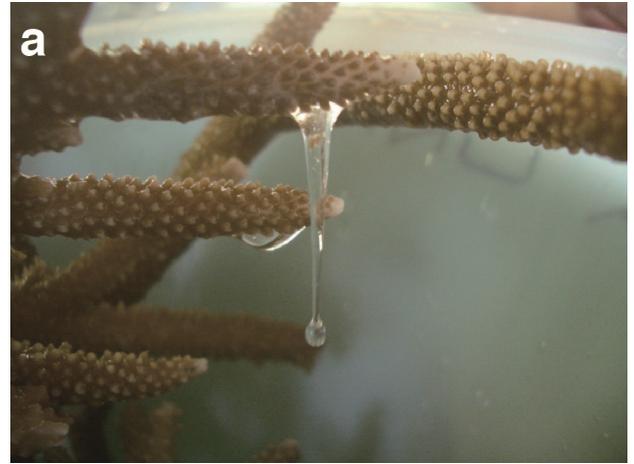


Fig. 7 Coral mucus released from a scleractinian coral. Reprinted from Nakajima and Tanaka (2014), with permission from the Japanese Coral Reef Society.

水の水質など、様々な実験条件が影響していると考えられ、中嶋・田中 (2014) が詳細に議論している。

サンゴ粘液全体に占める DOM の割合が大きいことが判明し、化学組成についても DOM を対象とした分析を行わざるを得なくなった。データはいまだに限定的ではあるが、粘液全体あるいは DOM の C:N 比はおおむね 10 前後の値が報告されている (Table 2)。この値は以前から報告されている粒子状粘液 (mucus sheets や POM) の C:N 比よりも若干高いが、造礁サンゴが貧栄養な海域に生息しているということ、褐虫藻が一次生産を行う際に吸収する C:N 比が 50 ~ 100 以上であること (Tanaka *et al.*, 2006)などを考慮すれば、予想外に低い値である。サンゴ礁という貧栄養海域に生息する微生物群集にとっては、造礁サンゴから放出される POM だけでなく、DOM もまた重要な窒素源として機能している可能性がある。Tanaka *et al.* (2009) は、造礁サンゴから放出された DON 中のアミノ酸組成を詳細に分析し、DON の少なくとも 50 ~ 60% はアミノ酸態の窒素が占めることを報告している。具体的には、グリシン・セリンが全アミノ酸分子のそれぞれ 20 ~ 30% と最も大きな割合を占め、同様のアミノ酸組成は粘液の高分子画分 (Means and Sigleo, 1986) やソフトコーラル (Schlichter and Liebezeit, 1991) を対象にした研究でも報告されている。これらの

Table 2. The C:N ratios of organic matter released from corals. a: Tanaka *et al.* (2009), b: Tanaka *et al.* (2010), c: Ferrier-Pagès *et al.* (1998), d: Tanaka *et al.* (2011c), e: Coffroth (1990), f: Wild *et al.* (2005), g: Krupp (1984).

Estimated particle size	Fraction	Method	C:N	Coral species	Reference
↓ large	DOM	under water	8.4±1.2	<i>Acropora pulchra</i>	a
		under water	21±5	<i>Montipora digitata</i>	b
		under water	2.5–13	<i>Galaxea fascicularis</i>	c
	Total mucus	air exposure	10–11	<i>Acropora formosa</i>	d
		air exposure	9–10	<i>Montipora digitata</i>	d
		distilled water spray	6.9–12	<i>Porites spp.</i>	e
	POM	under water	7.7–8.8	<i>Acropora spp.</i>	f
		air exposure	9.0	<i>Acropora millepora</i>	f
	Mucus sheets	under water	4.8–5.9	<i>Porites spp.</i>	e
	Mucus ropes	field collection	7.4	<i>Fungia scutaria</i>	g

研究結果を踏まえると、貧栄養な海域に生息しながらも、C:N比の低いDOMおよびPOMを放出し続ける造礁サンゴは、果たして栄養塩が不足しているのだろうかという疑問を持たざるを得なくなる。

4.2 窒素代謝—実は栄養塩不足ではない?—

造礁サンゴが栄養塩不足の状態にあるかどうかという問いに答えるには、造礁サンゴと褐虫藻の代謝を明らかにすることが最も重要である。これまで多くの先行研究が、その機構を解明しようと試みてきたが、細胞内共生という密接な共生関係が問題解決の障壁となってきた (Yellowlees *et al.*, 2008; 田中, 2012)。そこで近年、安定同位体トレーサーを用いた解析法の有用性が注目されている。この解析法では、 ^{13}C や ^{15}N で標識された炭酸水素塩や硝酸塩、アンモニウム塩などを海水に添加して造礁サンゴに吸収させ、宿主サンゴと褐虫藻を分離した後、安定同位体比分析によって対象元素の動態を明らかにする手法が用いられている (Grover *et al.*, 2002, 2008; Tanaka *et al.*, 2006)。また、NanoSIMSを用いてサンゴ細胞内の標識物質の拡散・分布状況を視覚的に捉える研究も始まっている (Pernice *et al.*, 2012; Kopp *et al.*, 2013)。これらの技術を用いて明らかになったことは、まず栄養塩として吸収された窒素は褐虫藻によって有機窒素に合成された後、宿主サンゴへ移行するということがあった (Grover *et al.*, 2003; Tanaka *et al.*, 2006)。これ

は褐虫藻の光合成で作られた有機炭素が宿主サンゴへ移行するという従来の知見が、窒素にも当てはまることを意味する。いったん造礁サンゴに取り込まれた窒素は、少なくとも2週間はサンゴ-褐虫藻共生系の中に保持されることが示され、高い窒素保持機能を持つと言える (Tanaka *et al.*, 2006)。この窒素保持機能については、これまでに以下の仮説が提唱されてきた。

- (1) 共生系内リサイクル仮説: 褐虫藻が宿主サンゴから排泄される NH_4^+ を再利用しながら、共生系内で窒素が循環している (Rahav *et al.*, 1989; Reynaud *et al.*, 2009)。
- (2) 宿主保持仮説: 宿主サンゴは褐虫藻から送られてくる有機炭素を呼吸基質として使うため、 NH_4^+ をなるべく排泄しないようにしている (Wang and Douglas, 1998)。
- (3) 宿主内リサイクル仮説: 宿主サンゴは NH_4^+ を排泄するが、褐虫藻から送られてくる有機炭素を利用して、宿主細胞内で NH_4^+ を再利用している (Wang and Douglas, 1998)。

これらの仮説は必ずしも互いに排他的ではなく、全ての仮説が共存する可能性がある。しかし、造礁サンゴ内の窒素代謝を明らかにするためには、もう一步踏み込んだ代謝プロセスの定量的な解明が待たれている。

共生系内の窒素リサイクル仮説 (1) は最も古くから注目されてきたが、長い間確証を得られずにいるのはその検証方法に問題があったからである。そこでは、褐虫藻

の光合成活動を長時間の暗条件下飼育や光合成阻害物質の添加などによって人為的に制止させた結果、通常では見られないような海水中の NH_4^+ 濃度の増加が観察された。言い換えれば、通常の代謝環境では褐虫藻が宿主サンゴから排泄された NH_4^+ を吸収していると解釈された (Rahav *et al.*, 1989; Szmant *et al.*, 1990)。しかしながら、そのような非現実的な環境条件下では、宿主サンゴは褐虫藻から提供される光合成産物 (主に有機炭素) を得ることができず、宿主細胞内のアミノ酸などの貯蔵物質を呼吸基質として使う可能性があり、細胞内で生成する NH_4^+ を再利用するために必要な有機炭素の不足が生じる可能性もある。これらはいずれも宿主サンゴから海水への NH_4^+ 排出を促すことになり、仮説 (2), (3) の根拠となる。

仮説 (1) を明確に立証するためには、日常的な代謝サイクルの中で、宿主サンゴから排泄される NH_4^+ が褐虫藻によって吸収されていることを示す必要があった。そこで Tanaka *et al.* (2015) は、12 時間サイクルの明暗条件下で造礁サンゴを飼育しながら、一定レベルに ^{15}N 標識された硝酸イオン (NO_3^-) を 2 か月間供給し続け、褐虫藻と宿主サンゴの同位体比変化から、両者の窒素代謝をモデル計算した。彼らはその結果から、褐虫藻は海水か

ら吸収する栄養塩由来の窒素よりも多くの窒素 (おそらく NH_4^+) を宿主サンゴから得ていることを示した。モデル計算の結果を Fig. 8 に示す。宿主サンゴの窒素バイオマス (サンゴ骨格単位面積当たりの有機窒素量) が異なる 2 種のサンゴ (*Porites cylindrica* と *Montipora digitata*) を比較すると、海水からの栄養塩吸収量はほとんど同じであるが、宿主サンゴから得る窒素量は、バイオマスの大きい *P. cylindrica* 内に共生する褐虫藻の方が明らかに多い。サンゴ細胞の窒素バイオマスが大きいほど NH_4^+ を多く排泄し、褐虫藻はより多くの窒素を利用できると考えられる。褐虫藻は宿主サンゴという栄養塩プールに浸かることで、貧栄養な海水中でも関わらず、活発に光合成を行うことができるのであろう。

こうして少なくとも仮説 (1) の信頼性が高まり、さらに定量的な評価が行われたことは、生態系レベルの窒素循環を考える上でも重要な視点をもたらしてくれる。褐虫藻を取り巻く栄養塩のプールは、宿主サンゴによって作り出されるが、その宿主サンゴのバイオマスは褐虫藻が海水中の栄養塩から作った有機物だけでなく、宿主サンゴが海水から直接捕食する動物プランクトンや細菌などの微生物によっても支えられている。つまり、造礁サンゴ群体による一次生産は、海水中の栄養塩のみによ

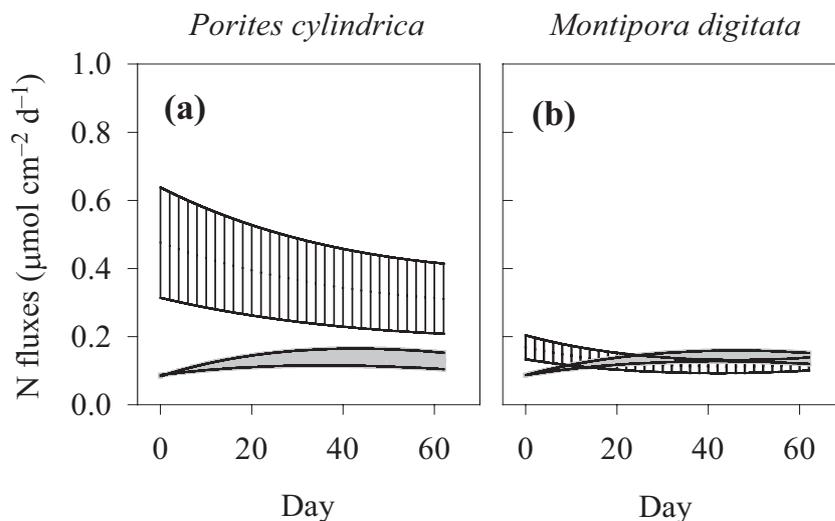


Fig. 8. Nitrogen (N) fluxes from the coral host (black stripe) and the ambient seawater (grey) into algal endosymbionts of the corals (a) *Porites cylindrica* and (b) *Montipora digitata*. Obtained from Tanaka *et al.* (2015) with modification.

て支えられているわけではなく、微生物が捕食され蓄積した、サンゴ動物細胞という濃厚な栄養塩プールによって支えられていることになる。

5. おわりに

これまでの研究によって、サンゴ礁生態系レベルで生産される DOM と、造礁サンゴという生物レベルで放出される DOM の C:N 比は、少なくとも石垣島の白保サンゴ礁ではおおむね 10 前後で一致し、ともにサンゴ礁周辺海域の DOM よりも低いこと、そして造礁サンゴはそのような DOM の生産を可能にする特殊な窒素保持能力を持つことが分かってきた。サンゴ礁の DOM 研究はまだ始まったばかりと言っても過言ではなく、今後さらにデータを集めて普遍的な概念を確立する必要があるが、生態系スケールと生物スケールの両視点で DOM の動態を見たときに、少なくとも C:N 比という点で大きな矛盾がないことは、これから研究を進めていくうえで一つの出発点となりうるだろう。現時点でサンゴ礁の主要な DOM 生産者が造礁サンゴであると結論付けるのは尚早であり、底生藻類など他の生産者から放出される DOM の C:N 比が測定されるのを待つ必要がある。仮にそれらが測定され、C:N 比のデータが生物群集ごとに得られたとしても、起源を特定するには難しいほど似たような C:N 比を持つ可能性もあり、その場合は有機物の化学組成や安定同位体比など、さらに詳細な解析が求められるであろう。

一方、定量化という点では生態系スケールと生物スケールで比較できるほどのデータが得られていないのが現状である。上述したように、造礁サンゴから放出される有機物の定量は研究間で大きな差が見られ、研究手法を統一した上でデータを集めることが必要であろう(中嶋・田中, 2014)。そして、仮にある生物種にとっての代表値と思われるような DOM 生産速度が見出されたとしても、その速度を生物スケールから生態系スケールへスケールアップして比較することも容易ではない。一般的に、造礁サンゴからの有機物生産速度はサンゴの骨格単位面積当たりで表されるのに対し、生態系レベルの有機物生産速度は海面単位面積当たりで表されるが、造礁サンゴは海底で複雑な三次元構造を形成しているため、単

純なスケールアップはできない。ましてや、サンゴ礁のベントスはサンゴだけでなく、岩盤に付着する底生微細藻類や海草、海藻なども混在するため、これらの構成種についても DOM 生産速度を測定することが必要である。また、本総説は DOM に焦点を当てたが、POM や栄養塩についても同様に生産・消費速度を定量し、それらを統合することでより包括的な物質循環モデルの作成が可能になるであろう。

本総説では取り上げることができなかったが、サンゴ礁生態系を脅かす様々な環境変化が取り沙汰されている。海水温の過度な上昇や低下は造礁サンゴの白化を招き、褐虫藻による光合成や宿主サンゴによる石灰化を減速・停止させる(Cantin *et al.*, 2010)。また、石灰化速度は海洋酸性化によって減少することが多くの研究で報告されている(Iguchi *et al.*, 2012, Kavousi *et al.*, 2015)。逆に、光合成は海洋酸性化によって増加する可能性が報告されている(Tremblay *et al.*, 2013, Tanaka *et al.*, 2014b)。これらの結果は、海洋酸性化によって生態系の光合成：石灰化比が変化する可能性を示唆する。一方、ローカルな環境変化として、サンゴ礁海水の富栄養化が挙げられる。過度の栄養塩は造礁サンゴの光合成速度を一方向的に増加させるため、やはり光合成：石灰化比を増加させることになる(Tanaka *et al.*, 2007)。光合成純生産：石灰化比は大気-海洋間の CO₂ 循環に影響し、この比が 0.6 を下回っている限りは海洋から大気へ CO₂ を放出するとされている(Frankignoulle *et al.*, 1994)。表層海水の CO₂ 分圧測定から、現在のところ多くのサンゴ礁は大気へ CO₂ を放出していると考えられる(Suzuki and Kawahata, 2003)。しかし、上述したような環境変化によって放出から吸収へ転換する可能性もある。

また、栄養塩濃度の増加は造礁サンゴ内の炭素・窒素バランスを崩し、海水中への DOM 放出速度を低下させることも指摘されている(Nauman *et al.*, 2010; Tanaka *et al.*, 2010)。これは造礁サンゴから微生物食物連鎖への有機物供給量が減少することを意味する。このようにサンゴ礁物質循環の様々なプロセスが近年の環境変化によって変わりつつある。本論文は主に炭素と窒素に焦点を当てたが、リンや鉄などその他の生元素の循環にも影響は及ぶであろう。環境変化が物質循環に与える影響を評価することは、生態系の現状評価だけでなく、将来予

測を行う上でも極めて有用な情報となる。そして本論文で考察したように、生物系と生態系の両スケールから物質循環を眺め、その類似点と相違点に着目することで、新たな課題や確実性の高い物質循環モデルの作成につながることを期待される。

謝辞

2015年3月に日本海洋学会より名誉ある岡田賞を頂き、その記念論文として本論文執筆の機会を与えて頂きました。本賞の受賞候補者として推薦して頂いた先生方、そして選考して頂いた委員会の先生方には深く感謝の意を申し上げます。本研究は、サンゴ礁の物質循環の解明に向けて、フィールド調査と室内実験の両面から取り組んだもので、これまで多くの方々にご指導・ご協力して頂きました。東京大学大気海洋研究所・小川浩史先生、宮島利宏先生、小池勲夫先生(名誉教授)には、修士課程から博士課程を通して海洋学の基礎から研究まで幅広くご指導して頂き、2008年に博士の学位を取得することができました。その後、東京工業大学に研究員として在籍したときは、灘岡和夫教授、渡邊敦助教にフィールド観測の技術を指導して頂きました。琉球大学には研究員として4年間在籍し、酒井一彦教授、中村崇講師、井口亮助教(沖縄工業高等専門学校)、井上麻夕里助教(岡山大学)、鈴木淳博士(産業技術総合研究所)らのご指導を受けながら、造礁サンゴを中心とした生物飼育実験の技術を学ぶことができました。また、その間には日本学術振興会特別研究員として米国オハイオ州立大学に留学し、Andréa Grottoli博士の研究室で安定同位体比分析の経験を積むことができました。大学院生・研究員の間、日本学術振興会には特別研究員として計5年間採用して頂き、自由で独創的な研究に邁進することができました。お世話になったすべての方々のお名前を挙げることはできませんが、この場をお借りして、これまでお世話になった皆様に心からお礼を申し上げます。

最後に本論文の査読者・編集委員の方々には、多くの助言を与えて頂き、本論文を適切に改善して頂いたことに感謝いたします。

References

- Atkinson, M. J., and S. V. Smith (1983) : C : N : P ratios of benthic marine plants. *Limnol. Oceanogr.*, **28**, 568–574.
- Atkinson, M. J. (2011) : Biogeochemistry of nutrients, p. 199–206. In *Coral Reefs : An Ecosystem in Transition*, edited by Z. Dubinsky and N. Stambler, Springer Netherlands.
- Bouvy, M., M. Combe, Y. Bettarel, C. Dupuy, E. Rochelle-Newall, and L. Charpy (2012) : Uncoupled viral and bacterial distributions in coral reef waters of Tuamotu Archipelago (French Polynesia). *Mar. Poll. Bull.*, **65**, 506–515.
- Brown, B. E., and J. C. Bythel (2005) : Perspectives on mucus secretion in reef corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **296**, 291–309.
- Cantin, N. E., A. L. Cohen, K. B. Karnauskas, A. M. Tarrant, and D. C. McCorkle (2010) : Ocean warming slows coral growth in the central Red Sea. *Science*, **329**, 322–325.
- Coffroth, M. A. (1990) : Mucus sheet formation on poritid corals : an evaluation of coral mucus as a nutrient source on reefs. *Mar. Biol.*, **105**, 39–49.
- Crossland, C. J., B. G. Hatcher, and S. V. Smith (1991) : Role of coral reefs in global ocean production. *Coral Reefs*, **10**, 55–64.
- de Goeij, J. M., D. van Oevelen, M. J. A. Vermeij, R. Osinga, J. J. Middelburg, A. F. P. M. de Goeij, and W. Admiraal (2013) : Surviving in a marine desert : the sponge loop retains resources within coral reefs. *Science*, **342**, 108–110.
- Ducklow, H. W., and R. Mitchell (1979) : Composition of mucus released by coral reef coelenterates. *Limnol. Oceanogr.*, **24**, 706–714.
- Ferrier-Pagès, C., J.-P. Gattuso, G. Cauwet, J. Jaubert, and D. Allemand (1998) : Release of dissolved organic carbon and nitrogen by the zooxanthellate coral *Galaxea fascicularis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **172**, 265–274.
- Frankignoulle, M., C. Canon, and J.-P. Gattuso (1994) : Marine calcification as a source of carbon dioxide : positive feedback of increasing atmospheric CO₂. *Limnol. Oceanogr.*, **39**, 458–462.
- Grottoli, A. G., L. J. Rodrigues, and J. E. Palardy (2006) : Heterotrophic plasticity and resilience in bleached corals. *Nature*, **440**, 1186–1189.
- Grover, R., J.-F. Maguer, S. Reynaud-Vaganay, and C. Ferrier-Pagès (2002) : Uptake of ammonium by the scleractinian coral *Stylophora pistillata* : Effect of feeding, light, and ammonium concentrations. *Limnol. Oceanogr.*, **47**, 782–790.
- Grover, R., J.-F. Maguer, D. Allemand, and C. Ferrier-Pagès (2003) : Nitrate uptake in the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *Limnol. Oceanogr.*, **48**, 2266–2274.
- Grover, R., J.-F. Maguer, D. Allemand, and C. Ferrier-Pagès (2008) : Uptake of dissolved free amino acids by the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *J. Exp. Biol.*, **211**, 860–865.
- Gustafsson, M. S. M., M. E. Baird, and P. J. Ralph (2013) : The interchangeability of autotrophic and heterotrophic nitrogen sources in Scleractinian coral symbiotic relationships : A numerical study. *Ecol. Model.*, **250**, 183–194.
- Haas, A. F., C. E. Nelson, L. W. Kelly, C. A. Carlson, F. Rohwer, J. J. Leichter, A. Wyatt, and J. E. Smith (2011) : Effects of coral reef benthic primary producers on dissolved organic carbon and microbial activity. *PLoS One*, **6**, e27973.

- Hata, H., S. Kudo, H. Yamano, N. Kurano, and H. Kayanne (2002) : Organic carbon flux in Shiraho coral reef (Ishigaki Island, Japan). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **232**, 129–140.
- Hillebrand, H., and U. Sommer (1999) : The nutrient stoichiometry of benthic microalgal growth : Redfield proportions are optimal. *Limnol. Oceanogr.* **44**, 440–446.
- Houlbrèque, F., and C. Ferrier-Pagès (2009) : Heterotrophy in tropical scleractinian corals. *Biol. Rev.* **84**, 1–17.
- Iguchi, A., S. Ozaki, T. Nakamura, M. Inoue, Y. Tanaka, A. Suzuki, H. Kawahata, and K. Sakai (2012) : Effects of acidified seawater on coral calcification and symbiotic algae on the massive coral *Porites australiensis*. *Mar. Env. Res.*, **73**, 32–36.
- Inoue, M., K. Shinmen, H. Kawahata, T. Nakamura, Y. Tanaka, A. Kato, C. Shinzato, A. Iguchi, K. Kan, A. Suzuki, and K. Sakai (2012) : Estimate of calcification responses to thermal and freshening stresses based on culture experiments with symbiotic and aposymbiotic primary polyps of a coral, *Acropora digitifera*. *Glob. Planet. Change*, 92–93, 1–7.
- Karleskint J., R. Turner, and J. Small (2013) : *Introduction to Marine Biology*, International Edition, 4E. Brooks/Cole, a part of Cengage Learning, Inc., Canada, 404pp.
- Kavousi, J., J. D. Reimer, Y. Tanaka, and T. Nakamura (2015) : Colony-specific investigations reveal highly variable responses among individual corals to ocean acidification and warming. *Mar. Env. Res.*, **109**, 9–20.
- Kopp, C., M. Pernice, I. Domart-Coulon, C. Djediat, J. E. Spangenberg, D. T. L. Alexander, M. Hignette, T. Meziane, and A. Meibom (2013) : Highly dynamic cellular-level response of symbiotic coral to a sudden increase in environmental nitrogen. *mBio* **4**, e00052–13.
- Krupp, D. A. (1984) : Mucus production by corals exposed during an extreme low tide. *Pac. Sci.* **38**, 1–11.
- Lapointe, B. E. (1997) : Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms on coral reefs in Jamaica and southeast Florida. *Limnol. Oceanogr.* **42**, 1119–1131.
- Levas, S., A. G. Grottoli, M. E. Warner, W.-J. Cai, J. Bauer, V. Schoepf, J. H. Baumann, Y. Matsui, C. Gearing, T. F. Melman, K. D. Hoadley, D. T. Pettay, X. Hu, Q. Li, H. Xu, and Y. Wang (2015) : Organic carbon fluxes mediated by corals at elevated pCO₂ and temperature. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **519**, 153–164.
- Mari, X., E. Rochelle-Newall, J.-P. Torréton, O. Pringault, and A. Jouon (2007) : Water residence time : A regulatory factor of the DOM to POM transfer efficiency. *Limnol. Oceanogr.* **52**, 808–819.
- Means, J. C., and A. C. Sigleo (1986) : Contribution of coral reef mucus to the colloidal organic pool in the vicinity of Discovery Bay, Jamaica, W.I. *Bull. Mar. Sci.*, **39**, 110–118.
- Miyajima, T., I. Koike, H. Yamano, and H. Iizumi (1998) : Accumulation and transport of seagrass-derived organic matter in reef flat sediment of Green Island, Great Barrier Reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **175**, 251–259.
- Miyajima, T., H. Hata, Y. Umezawa, H. Kayanne, and I. Koike (2007) : Distribution and partitioning of nitrogen and phosphorus in a fringing reef lagoon of Ishigaki Island, northwestern Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **341**, 45–57.
- Nakajima, R., T. Yoshida, B. A. R. Azman, K. Zaleha, B. H. R. Othman, and T. Toda (2009) : In situ release of coral mucus by *Acropora* and its influence on the heterotrophic bacteria. *Aquat. Ecol.*, **43**, 815–823.
- Nakajima, R., T. Yoshida, K. Fujita, A. Nakayama, Y. Fuchinoue, B. H. R. Othman, and T. Toda (2010) : Release of particulate and dissolved organic carbon by the scleractinian coral *Acropora formosa*. *Bull. Mar. Sci.*, **86**, 861–870.
- Nakajima, R., K. Tsuchiya, N. Nakatomi, T. Yoshida, Y. Tada, F. Konno, T. Toda, V. S. Kuwahara, K. Hamasaki, B. H. R. Othman, T. C. Segaran, and A. W. M. Effendy (2013) : Enrichment of microbial abundance in the sea-surface microlayer over a coral reef : implications for biogeochemical cycles in reef ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **490**, 11–22.
- 中嶋亮太・田中泰章 (2014) : サンゴ礁生態系の物質循環におけるサンゴ粘液の役割—生物地球化学・生態学の視点から—, 日本サンゴ礁学会誌, **16**, 3–27.
- Nakajima, R., Y. Tanaka, T. Yoshida, T. Fujisawa, A. Nakayama, Y. Fuchinoue, B. H. R. Othman, and T. Toda (2015) : High inorganic phosphate concentration in coral mucus and its utilization by heterotrophic bacteria in a Malaysian coral reef. *Mar. Ecol.*, **36**, 835–841.
- Nakamura, T., and T. Nakamori (2009) : Estimation of photosynthesis and calcification rates at a fringing reef by accounting for diurnal variations and the zonation of coral reef communities on reef flat and slope : a case study for the Shiraho reef, Ishigaki Island, southwest Japan. *Coral Reefs*, **28**, 229–250.
- Naumann, M. S., A. Haas, U. Struck, C. Mayr, M. el-Zibdah, and C. Wild (2010) : Organic matter release by dominant hermatypic corals of the Northern Red Sea. *Coral Reefs*, **29**, 649–659.
- Naumann, M. S., C. Richter, C. Mott, M. el-Zibdah, R. Manasrah, and C. Wild (2012) : Budget of coral-derived organic carbon in a fringing coral reef of the Gulf of Aqaba, Red Sea. *J. Mar. Sys.*, 105–108, 20–29.
- Nelson, C. E., A. L. Alldredge, E. A. McCliment, L. A. Amaral-Zettler, and C. A. Carlson (2011) : Depleted dissolved organic carbon and distinct bacterial communities in the water column of a rapid-flushing coral reef ecosystem. *ISME J.* **5**, 1374–1387.
- Nishida, K., K. Ishikawa, A. Iguchi, Y. Tanaka, M. Sato, T. Ishimura, M. Inoue, T. Nakamura, K. Sakai, and A. Suzuki (2014) : Skeletal oxygen and carbon isotope compositions of *Acropora* coral primary polyps experimentally cultured at different temperatures. *Geochem. Geophys. Geosyst.*, **15**, 2840–2849.
- Ogawa, H., and N. Ogura (1992) : Comparison of two methods for measuring dissolved organic carbon in sea water. *Nature*, **356**, 696–698.
- Ogawa, H., R. Fukuda, and I. Koike (1999) : Vertical distributions of dissolved organic carbon and nitrogen in the Southern Ocean. *Deep-Sea Res I* **46**, 1809–1826.
- Ogawa, H., and E. Tanoue (2003) : Dissolved organic matter in oceanic waters. *J. Oceanogr.* **59**, 129–147.
- Pernice, M., A. Meibom, A. V. D. Heuvel, C. Kopp, I. Domart-Coulon, O. Hoegh-Guldberg, and S. Dove (2012) : A single-cell view of ammonium assimilation in coral-dinoflagellate symbiosis. *ISME J.* **6**, 1314–1324.
- Rahav, O., Z. Dubinsky, Y. Aчитув, and P. G. Falkowski (1989) : Ammonium metabolism in the zooxanthellate coral, *Stylophora pistillata*. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **236**, 325–337.
- Reynaud, S., P. Martinez, F. Houlbrèque, I. Billy, D. Allemand, and C. Ferrier-Pagès (2009) : Effect of light and feeding on the nitrogen isotopic composition of a zooxanthellate coral : role of nitrogen recycling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **392**, 103–110.
- Rochelle-Newall, E. J., J.-P. Torréton, X. Mari, and O. Pringault (2008) :

- Phytoplankton-bacterioplankton coupling in a subtropical South Pacific coral reef lagoon. *Aquat. Microb. Ecol.*, **50**, 221–229.
- Schulichter, D., and G. Liebezeit (1991) : The natural release of amino acids from the symbiotic coral *Heterozenia fuscescens* (Ehrb.) as a function of photosynthesis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **150**, 83–90.
- Sharp, J. H., C. A. Carlson, E. T. Peltzer, D. M. Castle-Ward, K. B. Savidge, and K. R. Rinker (2002) : Final dissolved organic carbon broad community intercalibration and preliminary use of DOC reference materials. *Mar. Chem.*, **77**, 239–253.
- Sharp, J. H., A. Y. Beaugard, D. Burdige, G. Cauwet, S. E. Curless, R. Lauck, K. Nagel, H. Ogawa, A. E. Parker, O. Primm, M. Pujo-Pay, W. B. Savidge, S. Seitzinger, G. Spyrès, and R. Styles (2004) : A direct instrument comparison for measurement of total dissolved organic nitrogen in seawater. *Mar. Chem.*, **84**, 181–193.
- Suzuki, A., and H. Kawahata (2003) : Carbon budget of coral reef systems : an overview of observations in fringing reefs, barrier reefs and atolls in the Indo-Pacific regions. *Tellus*, **55B**, 428–444.
- Suzuki, Y., B. E. Casareto, and K. Kurosawa (2000) : Import and export fluxes of HMW-DOC and LMW-DOC on a coral reef at Miyako Island, Okinawa. *Pro 9th Int Coral Reef Symp* **1**, 555–560.
- Szmant, A. M., L. M. Ferrer, and L. M. FitzGerald (1990) : Nitrogen excretion and O : N ratios in reef corals : evidence for conservation of nitrogen. *Mar. Biol.*, **104**, 119–127.
- Tanaka, Y., T. Miyajima, I. Koike, T. Hayashibara, and H. Ogawa (2006) : Translocation and conservation of organic nitrogen within the coral-zooxanthella symbiotic system of *Acropora pulchra*, as demonstrated by dual isotope-labelling technique. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **336**, 110–119.
- Tanaka, Y., T. Miyajima, I. Koike, T. Hayashibara, and H. Ogawa (2007) : Imbalanced coral growth between organic tissue and carbonate skeleton caused by nutrient enrichment. *Limnol. Oceanogr.*, **52**, 1139–1146.
- Tanaka, Y., T. Miyajima, I. Koike, T. Hayashibara, and H. Ogawa (2008) : Production of dissolved and particulate organic matter by the reef-building corals, *Porites cylindrica* and *Acropora pulchra*. *Bull. Mar. Sci.*, **82**, 237–245.
- Tanaka, Y., T. Miyajima, Y. Umezawa, T. Hayashibara, H. Ogawa, and I. Koike (2009) : Net release of dissolved organic matter by the scleractinian coral *Acropora pulchra*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **377**, 101–106.
- Tanaka, Y., H. Ogawa, and T. Miyajima (2010) : Effects of nutrient enrichment on the release of dissolved organic carbon and nitrogen by the scleractinian coral *Montipora digitata*. *Coral Reefs*, **29**, 675–682.
- Tanaka, Y., T. Miyajima, A. Watanabe, K. Nadaoka, T. Yamamoto, and H. Ogawa (2011a) : Distribution of dissolved organic carbon and nitrogen in a coral reef. *Coral Reefs*, **30**, 533–541.
- Tanaka, Y., H. Ogawa, and T. Miyajima (2011b) : Production and bacterial decomposition of dissolved organic matter in a fringing coral reef. *J. Oceanogr.*, **67**, 427–437.
- Tanaka, Y., H. Ogawa, and T. Miyajima (2011c) : Bacterial decomposition of coral mucus as evaluated by long-term and quantitative observation. *Coral Reefs*, **30**, 443–449.
- 田中泰章 (2012) : 造礁サンゴの栄養塩利用と生態生理学的影響. 海の研究, **21**, 101–117.
- Tanaka, Y., A. Iguchi, M. Inoue, C. Mori, K. Sakai, A. Suzuki, H. Kawahata, and T. Nakamura (2013) : Microscopic observation of symbiotic and aposymbiotic juvenile corals in nutrient-enriched seawater. *Mar. Poll. Bull.*, **68**, 93–98.
- Tanaka, Y., M. Inoue, T. Nakamura, A. Suzuki, and K. Sakai (2014a) : Loss of zooxanthellae in a coral under high seawater temperature and nutrient enrichment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **457**, 220–225.
- Tanaka, Y., A. Iguchi, K. Nishida, M. Inoue, T. Nakamura, A. Suzuki, and K. Sakai (2014b) : Nutrient availability affects the response of juvenile corals and the endosymbionts to ocean acidification. *Limnol. Oceanogr.*, **59**, 1468–1476.
- Tanaka, Y., A. G. Grottoli, Y. Matsui, A. Suzuki, and K. Sakai (2015) : Partitioning of nitrogen sources to algal endosymbionts of corals with long-term ¹⁵N-labelling and a mixing model. *Ecol. Model.*, 309–310, 163–169.
- Tedetti, M., P. Cuet, C. Guigue, and M. Goutx (2011) : Characterization of dissolved organic matter in a coral reef ecosystem subjected to anthropogenic pressures (La Réunion Island, Indian Ocean) using multi-dimensional fluorescence spectroscopy. *Sci. Tot. Env.*, **409**, 2198–2210.
- Thibodeau, B., T. Miyajima, I. Tayasu, A. S. J. Wyatt, A. Watanabe, N. Morimoto, C. Yoshimizu, and T. Nagata (2013) : Heterogeneous dissolved organic nitrogen supply over a coral reef : first evidence from nitrogen stable isotope ratios. *Coral Reefs*, **32**, 1103–1110.
- Torréton, J.-P., J. Pagès, P. Dufour, and G. Cauwet (1997) : Bacterioplankton carbon growth yield and DOC turnover in some coral reef lagoons. *Proc. 8th Int. Coral Reef Sym.*, **1**, 942–952.
- Tremblay, P., M. Fine, J. F. Maguer, R. Grover, and C. Ferrier-Pagès (2013) : Photosynthate translocation increases in response to low seawater pH in a coral-dinoflagellate symbiosis. *Biogeosciences*, **10**, 3997–4007.
- Umezawa Y., T. Miyajima, M. Yamamuro, H. Kayanne, and I. Koike I (2002) : Fine-scale mapping of land-derived nitrogen in coral reefs by $\delta^{15}\text{N}$ in macroalgae. *Limnol. Oceanogr.*, **47**, 1405–1406.
- Wang, J. T., and A. E. Douglas (1998) : Nitrogen recycling or nitrogen conservation in an alga-invertebrate symbiosis? *J. Exp. Biol.*, **201**, 2445–2453.
- Watanabe, A., T. Yamamoto, K. Nadaoka, Y. Maeda, T. Miyajima, Y. Tanaka, and A. C. Blanco (2013) : Spatiotemporal variations in CO₂ flux in a fringing reef simulated using a novel carbonate system dynamics model. *Coral Reefs*, **32**, 239–254.
- Wild, C., M. Huettel, A. Klueter, S. G. Kremb, M. Y. M. Rasheed, and B. B. Jørgensen (2004) : Coral mucus functions as an energy carrier and particle trap in the reef ecosystem. *Nature*, **428**, 66–70.
- Wild, C., H. Woyt, and M. Huettel (2005) : Influence of coral mucus on nutrient fluxes in carbonate sands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **287**, 87–98.
- Wooldridge, S. A. (2009) : Water quality and coral bleaching thresholds : Formalising the linkage for the inshore reefs of the Great Barrier Reef, Australia. *Mar. Poll. Bull.*, **58**, 745–751.
- Wyatt, A. S. J., L. Falter, R. J. Lowe, S. Humphries, and A. M. Waite (2012) : Oceanographic forcing of nutrient uptake and release over a fringing coral reef. *Limnol. Oceanogr.*, **57**, 401–409.
- Yellowlees, D., T. A. V. Rees, and W. Leggat (2008) : Metabolic interactions between algal symbionts and invertebrate hosts. *Plant, Cell Environ.*, **31**, 679–694.

Coral ecophysiology from the perspective of biogeochemical cycles in coral reefs

Yasuaki Tanaka[†]

Abstract

Scleractinian corals play important roles in the biogeochemical cycles of the coral reef ecosystem through coral metabolic activities. In particular, the cycling of dissolved organic matter (DOM) in coral reefs has often been focused on in recent years because of the improvement of the DOM analytical technique. This article summarizes recent findings on DOM in coral reefs and compares the chemical characteristics between DOM released from coral colonies and DOM produced on ecosystem scales. The present review shows that the carbon to nitrogen ratios (C:N ratios) of DOM are in a similar range between coral- and ecosystem-scales in Shiraho Reef, Japan, indicating that the coral colonies might be one of the major DOM producers. The efficient nitrogen recycling in coral-algal symbiotic colonies has also been demonstrated in recent years and this explains why corals can release nitrogen-rich DOM, even though the ecosystem is filled with oligotrophic seawater. A series of these biogeochemical and ecophysiological studies would provide a better understanding of the mechanisms which have been maintaining coral reef ecosystems.

Key words : coral reefs, DOM, nutrients, carbon and nitrogen cycling, ecophysiology

(Corresponding author's e-mail address : yasuaki.tanaka@ubd.edu.bn)

(Received 10 June 2015 ; accepted 23 September 2015)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2015)

[†] University of the Ryukyus, 3422 Sesoko, Motobu, Okinawa, Japan

Present address : Universiti Brunei Darussalam, Jalan Tungku Link, Gadong BE1410, Brunei Darussalam

TEL: +6732463001 FAX: +6732461502

e-mail: yasuaki.tanaka@ubd.edu.bn