

— 2014年度 日本海洋学会賞受賞記念論文 —

海洋における植物プランクトンの生理生態と 物質循環における役割に関する研究*

古谷 研†

要 旨

海洋環境の変動に応じてプランクトン群集がどのような応答をするか、またその結果として物質循環過程がどのように変動するかを解明することは生物海洋学の重要な課題である。環境が変化すると、まず群集内の各種個体群が生理的に応答し、増殖を経てやがて群集構造が変化する。生理的応答は種によって異なるので、群集の種組成によって環境変化と群集応答の関係は変化に富んだものになる。筆者はこの観点から、植物プランクトンの生態研究に取り組んできた。重点をおいたのは、分類学的帰属が不明な種が多く含まれるピコ・ナノプランクトンの組成解明と生物量把握、種あるいはグループ特性に着目した生理活性の把握である。本稿では、これまでの研究から、貧栄養海域に形成される亜表層クロロフィル極大における植物プランクトンの群集動態の解明、分類群毎の基礎生産および呼吸の把握、窒素固定生物の生態研究について得られた成果をまとめた。これらの研究に共通するのは、個生態学的な知見と現場における実験・観測を結合した生理生態学的アプローチである。生理生態学は、生物の生理学的・形態学的な機能に着目して生態学的な現象を理解しようとする分野であるが、現在、全球的な規模で進行している海洋環境の変化に対してプランクトン群集とその物質循環、そしてその結果もたらされる生態系サービスがどのように変化するかを予測する役割が加わった。

キーワード：海洋植物プランクトン、生理生態、物質循環、種特性

1. はじめに

トゥルーカラーで観た地球は鮮やかな色彩のコントラストを見せる。陸の豊かな緑に対して海の藍色は深い。一見ただけで植物の生物量の海陸の違いは明瞭である。陸上の植物炭素量は海のその4-5百倍から千倍程度あると見積もられている。それにもかかわらず海の基礎生産量は陸のそれにほぼ匹敵するほど大きい。これは、陸に比べて海では極めて小さな生物量で大きな生産

* 2015年1月4日受領；2015年1月14日受理

著作権：日本海洋学会，2015

† 東京大学大学院農学生命科学研究科

〒113-8657 東京都文京区弥生1-1-1

TEL：03-5841-5293 FAX：03-5841-5308

e-mail：furuya@fs.a.u-tokyo.ac.jp

が起こっていること、海陸では基礎生産者の炭素の回転速度（＝生産速度／生物量）が大きく異なっていることを示している。このような有機物の回転速度の違いは、海の基礎生産のほとんどが倍加速度の速い単細胞性の植物プランクトンによって担われていることによる（古谷, 2012）。陸上では、栄養塩や微量元素などの生元素は土壤中に保持されており、植物体と土壌の間をほぼ同所的に行き来しているのに対して、海洋では栄養塩が粒子化すると沈降によって絶えず生産の場である表層から除かれる傾向にあるので植物プランクトン生物量が表層に蓄積しにくく、海陸の植物量の違い、すなわち色彩のコントラストの違いの一因となっている。

植物プランクトンの速い回転速度は、個体サイズの小さい動物プランクトンをめぐる炭素の回転速度にも影響を及ぼし、漂流生態系全体として、陸域の生態系に比べて、系の回転速度が一般に大きいフローの系となっている。このため、プランクトン群集の動態は、生物自身の速い回転速度に加えて被食などの生物間相互作用、流れや沈降などの物理過程が複雑に関連しあって、空間分布や組成が決まるので、その複雑さを解きほぐすことがプランクトンの生態研究の醍醐味の源泉となっている。

2. 植物プランクトンの多様性

これまでに海洋から約 500 属 4,000 種を越える種が植物プランクトンとして記載されている（Sournia, 1991）。淡水域の約 15,000 種に比べると少ないが、実際にははるかに多くの種が海洋に存在すると考えられている。特に、数ミクロン前後以下の小型の真核種については培養が難しいこともあって分類学的な知見が乏しく、地道な株の分離培養をもとにした研究や分子生物学的なアプローチからさらに多くの種の存在が明らかになると考えられる（Balzano *et al.*, 2012）。これらのおびただしい数の種は基礎生産者としてひとくくりにされているが、それぞれの種が特有の個性を持ち、様々な動物プランクトンに食われ、海洋の物質循環において異なる役割を果たしている。そのような多様性はプランクトンの生態研究のもう一つのおもしろさであるが、多数の種が繰り返される現象の複雑さに圧倒されて多様性の海に溺れてしまいかねないことにもなる。多くの種を同時に取り扱う難し

さを切り抜ける手段として、植物プランクトン群集を化学的に捉える、即ちクロロフィル *a* を現存量の指標にすることが広く行われている。蛍光法を使えばわずかな海水量から溶媒抽出したクロロフィル *a* を定量でき、また、高速液体クロマトグラフにより夾雑物を取り除いた高精度な分析も可能である。また、水中蛍光センサーを使って水温や塩分などの物理量と同時に生体内クロロフィル蛍光によりリアルタイムで把握することも一般的である。こうした有用性から、クロロフィルの測定法の改良は繰り返さされ、現在では定番と言うべき方法が確立されている。

一方、基礎生産は炭素同位体の取り込みにより炭素ベースで測定される。これに対して生物量は炭素ベースで直接測定することができない。海水中にはデトリタスや多様な生物が混在するため、植物プランクトンのみの試料が得られないからである。このことが、植物プランクトンをめぐる炭素の回転速度についての情報を得ることを難しくしている。しかし、植物プランクトンの増殖速度と生産量、生物量とは、次の関係にあることから、増殖速度が植物プランクトンの回転の指標になっている。

$$\text{比増殖速度} = \ln(1 + \text{生産速度} / \text{生物量}) \quad \text{式 1}$$

そこで式 1 から増殖速度を求めるために、適当な炭素：クロロフィル *a* 比を仮定して、クロロフィル *a* から生物量を推定することが試みられた。しかし、クロロフィル *a* は生態炭素量のごく一部を占めるに過ぎず、細胞内クロロフィル *a* 含量は環境要因や生理状態によって大きく変化するため比は短時間で大きく変動し（Geider, 1987）、また種間の違いも大きいことから、炭素：クロロフィル *a* 比の利用は限定的に留まっている。

このようにクロロフィル *a* は植物プランクトン生物量を直接には表さないが、その点をふまえた上では現存量の指標として有用であり、海色リモートセンシングや高感度の小型水中センサーなどの新たなツールの開発が活発に進められてきた。それらに与^{あずか}って、海洋における植物プランクトンの動態に関する我々の理解は大いに進んだ。海洋環境が変化するとそれに対して群集内の各種個体群が生理的に応答し、増殖を経てやがて群集構造が変

化する。その結果がクロロフィル *a* や基礎生産の変化となつて現れる。生理的応答は種によって異なるので、群集の種組成によって環境変化とクロロフィル *a* や基礎生産の変化の関係は変化に富んだものになる。群集組成の情報がないと、途中のプロセスはブラックボックスとなる。生理生態学はこのプロセスの理解に重点をおく。すなわち生理生態学とは、生物の生理学的・形態学的な機能に着目して生態学的な現象を理解しようとする分野である。ここで生理学に加えて形態学も含めたのは、沈降や食関係などでは形態が重要な種特性となるからである (Fig. 1)。Fig. 1 では個体の大きさをハイライトして、植物プランクトン群集の変動が食物連鎖を通して漂流生

物群集全体に及ぶことを示した。動物プランクトンから鯨類までは、比較的我々にとって体感できるサイズであるが、植物プランクトンの大きさは4桁以上と、鯨類にいたる動物のサイズレンジにほぼ匹敵するものの、植物プランクトンのサイズスケールの広がりも体感しにくい。比較のために我々に可視的なサイズレンジを併置してみると、植物プランクトンの多様性が実感できるのではないかと。種による細胞サイズの違いは、植物プランクトンの生理と密接に関係しており、大きな種ほど、細胞の表面積：体積比、増殖速度、光合成量子収率、光合成の光利用効率、同化数、生体量あたりの呼吸は小さくなり、逆に栄養塩取り込みの半飽和定数、最小セルクオ

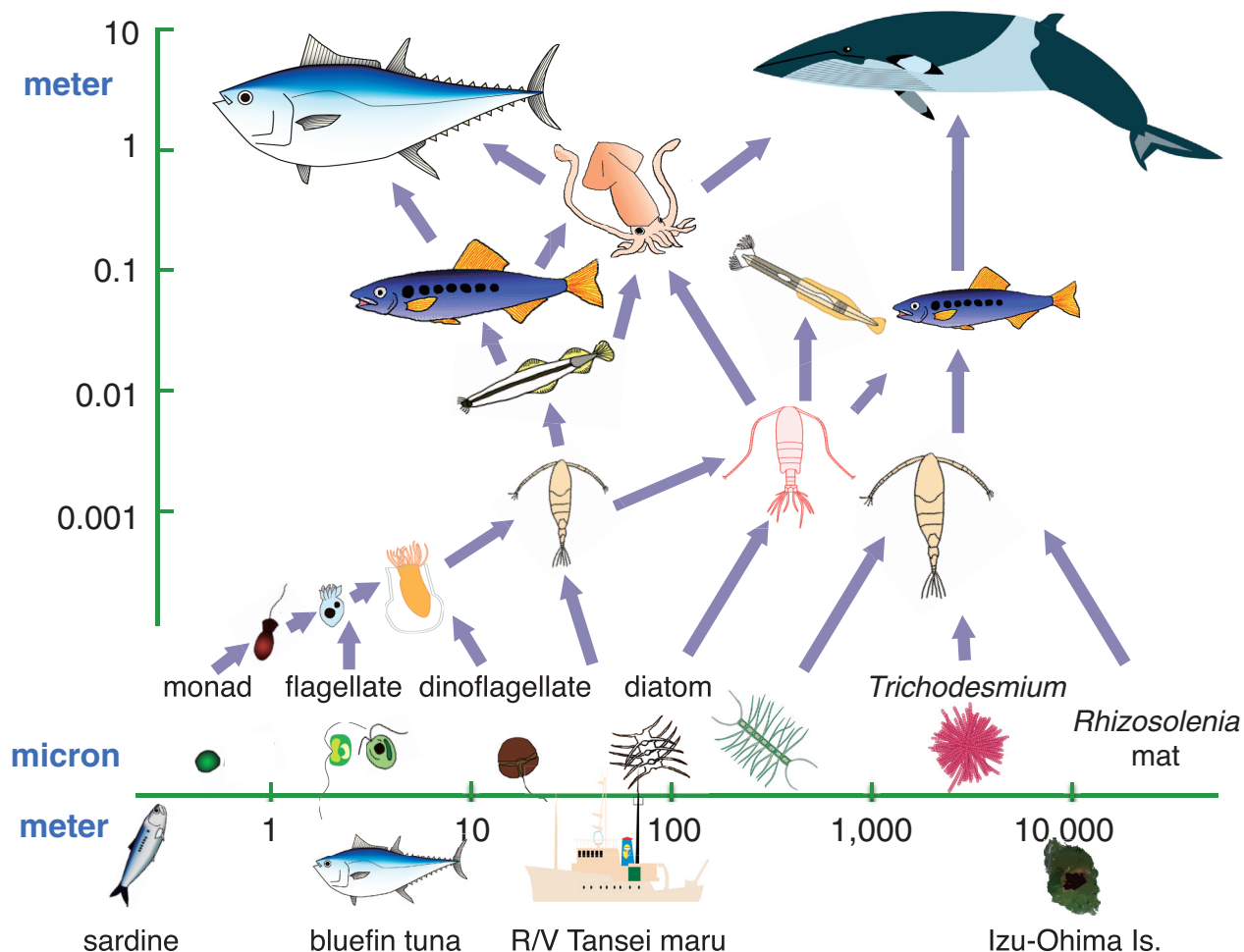


Fig. 1. Schematic view of marine grazing food chain from phytoplankton with emphasis of size range of phytoplankton and animals. Illustrations of components are prepared by Dr. Mitsuhide Sato.

タ、沈降速度は大きくなる (Sournia, 1982; Falkowski and Raven 2007)。サイズ分画を用いた研究により植物プランクトンの生理生態についての我々の理解は大いに進んできたが、形態と生理の関係性に密に裏打ちされているからである。

方法面での簡便さと相まってサイズ分画は今日でも広く用いられている。一方、生理生態の核である分類群に焦点を当てた研究は遅れがちであり、種に着目した知見は分布生態や有害プランクトンの分野に限られる傾向にある。この点は外洋域で顕著である。この度、私は「海洋における植物プランクトンの生理生態と物質循環における役割に関する研究」として2014年度日本海洋学会賞受賞の栄誉を受けた。この機会に、植物プランクトンの生理生態学における基本要素である生物量や増殖速度、群集動態について研究を進めてきた立場として、これまでの海洋植物プランクトンの生態研究から、1) 熱帯・亜熱帯海域に形成される亜表層クロロフィル極大に関する研究から生物量をどのように把握するかについて、2) 基礎生産の研究から分類群に着目した速度測定について整理する。近年、海洋の植物プランクトンの多様性を、生態系内の機能に応じて類別化して取り扱う分野が発展している。比較的大型で、栄養塩類および溶存鉄の供給に対する依存性の大きな珪藻類、炭酸カルシウムの殻を形成する円石藻類、原核生物であるシアノバクテリアなどに類別して群集を把握しようとするものである。これには、高速液体クロマトグラフィー (HPLC) によって植物色素を定量する技術の発展が大きく寄与してきた。植物プランクトンは網レベルで特有の色素持っているためそれらを定量すれば大まかに現場の群集組成が判るからである。この結果を統計的に処理すると現場クロロフィル *a* の網レベルの内訳が計算できる (Mackey *et al.*, 1996)。現在では、HPLC による植物色素の定量が、植物プランクトンに関する観測では、セミルーチ的な項目となっており、知見の集積が著しいことが機能群に着目した研究の発展を下支えしている。本稿では、3) こうした機能群の中で我々が最近研究の重点を置いている窒素固定者の動態を述べ、以上を踏まえて、4) 植物プランクトンの生理生態研究の意義を整理する。なお、本稿では、引用文献から引くことのできる文献については記載を省略して、引用数を最小限に留めたこと

を予めおことわりさせて頂く。

3. 熱帯・亜熱帯域における亜表層クロロフィル極大

表層付近の水柱が成層している海域ではしばしば真光層底部にクロロフィル極大が形成される。その成因として、1) 表層付近で増殖した植物プランクトンが沈降して水温躍層付近に達すると海水の密度が大きくなるので沈降が遅くなり滞留して蓄積する、2) クロロフィル *a* 濃度の大きな水塊が小さな水塊の下に重層する、3) 弱光環境に適応した植物プランクトンが極大層付近で増殖する、4) 弱光環境で細胞内クロロフィル *a* が増加する、5) 鞭毛藻の日周鉛直移動の過程で光量変化に同期して細胞が濃密な層ができる、などの説明が提起されている。これまでに行われた研究を総合すると、亜表層クロロフィル極大の成因は海域によって一様ではなく、複数の要因が関与して形成されるといえる。黒潮およびその南方海域に亜表層クロロフィル極大が存在することが Saijo *et al.* (1969) により報告されて以来、表面光量の1%付近、あるいはそれ以深に亜表層クロロフィル極大が緑の絨毯のように太平洋に広大に分布していることが明らかになっている (Furuya 1990)。

熱帯・亜熱帯海域に形成される亜表層クロロフィル極大の実態把握と成因が、私にとって植物プランクトンの生理生態研究の最初の課題となった (Fig. 2)。上記の成因4) では、必ずしも植物プランクトン生物量が亜表層で極大を示すとは限らないことを意味する。これに関しては生物活性を失ったデトライタス様のクロロフィルが蓄積したものであり植物プランクトンとしての実態が乏しいとする報告もあった。そうした研究では、蛍光法で測定した色素中にフェオフィチンが多いことがその証左だとしたが、後に、植物プランクトン色素の分析に高速液体クロマトグラフが用いられるようになって混在する植物色素の影響により、蛍光法がフェオフィチンを過大評価することが判明している (Welschmeyer, 1994)。

この一例にも示されるように生物量のうちわずかを占めるに過ぎないクロロフィル *a* では、クロロフィル極大の実態把握が難しいことから、まず、西部太平洋亜熱帯域をフィールドにしてクロロフィル極大を構成する植物プランクトンの生物量と組成把握に取り組んだ。熱帯・

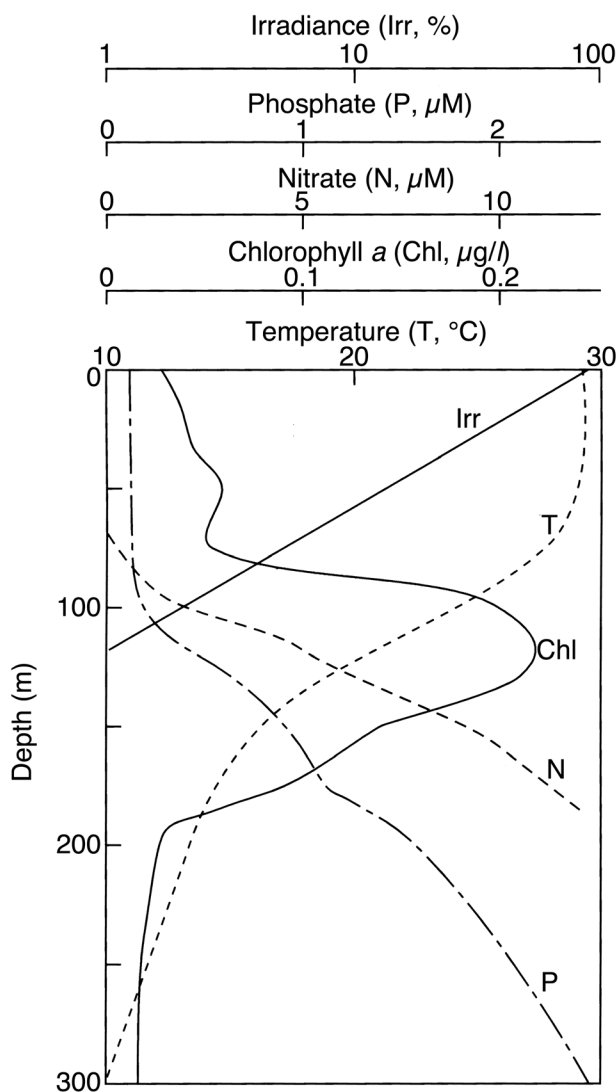


Fig. 2. Subsurface chlorophyll maximum developed at 10°N, 154°45'E. Modified from Yanagi (2011).

亜熱帯海域の植物プランクトン群集組成の解析で最も難しいのは、主要な構成種が、珪藻類や渦鞭毛藻類などと違って殻を持たないため脆弱で、通常の固定法では残存しにくく、またデトリタスやバクテリアや鞭毛虫などの従属栄養者と区別しにくいことである。この生物量測定上の問題は現在でも植物プランクトン生態の研究では古くて新しい問題であり続けている。Tsuji and Yanagita (1981) は、この問題に正面から取り組み、培養株と天

然群集を使った検討から蛍光顕微鏡下でクロロフィル蛍光を利用して植物プランクトン細胞のみを識別するための固定法、濾過法および検鏡プレパラート作成法を確立した。Furuya (1982) は、この方法を適用して植物プランクトンのクロロフィル蛍光像を船上で撮影し、それに画像解析処理を施して細胞体積を求め、これを換算して炭素量として生物量を求めた (Furuya and Marumo, 1983a; Furuya, 1990)。西部太平洋熱帯・亜熱帯域を広くカバーした観測の結果、例外なく亜表層クロロフィル極大は炭素量極大を伴っており、生物量の集積という実態をもつことが明らかになった。

この炭素量を構成する主要群は表層および亜表層クロロフィル極大ともに、珪藻類や渦鞭毛藻類、円石藻類など通常の検鏡法でも識別できるグループではなく、いわゆる「鞭毛藻とモナド」と通称される分類学的な位置が不明なピコ・ナノプランクトンであった (Furuya, 1990)。このグループを同定するためには、現場から単離して培養株を作り、それを同定することになるが、海洋植物プランクトンの多くは、バクテリアでいう、いわゆる「Viable but nonculturable」であるため、培養という人為的な眼鏡を通してしか、すなわち培養できるものしか対象にすることはできない。こうした制約のもとで培養法を検討し、さらに、現場の細胞数を推定するために希釈培養法に最確法を適用した結果、表層と亜表層クロロフィル極大では、「鞭毛藻とモナド」は属レベルで組成が異なっていることが明らかになった。さらに珪藻類や渦鞭毛藻類、円石藻類も表層と亜表層クロロフィル極大で種組成に違いが明確にあることから、亜表層クロロフィル極大には表層とは異なる独特の群集から構成されていると結論づけられた (Furuya and Marumo 1983b)。また、亜表層群集が増殖活性を持つこと (Furuya, 1990)、亜表層群集はマイクロ動物プランクトンにより摂餌され、その摂餌は植物プランクトンの生産とほぼ均衡していること (Tsuda *et al.*, 1989) が明らかになった。さらに、駒橋第2海山付近で行った観測から、海山域では硝酸塩躍層が持ち上がり、クロロフィル極大層の深度がそれに対応して浅くなりクロロフィルa濃度も周辺海域よりも高くなっていることを認めた (Furuya *et al.*, 1995; Odate and Furuya, 1998)。これらの一連の研究結果は、亜表層クロロフィル極大に低光量環

境に適応した独特の群集が存在しており、そこでの有機物生産は動物プランクトンによって利用されていることを明瞭に示している。さらに、西部太平洋赤道域の暖水プールにおける10年間の観測 (Matsumoto and Furuya, 2011)、および西部太平洋における硝酸塩の取り込み (Shiozaki *et al.*, 2009; Shiozaki *et al.*, 2012) から、亜表層群集は下層から上層への硝酸塩供給のトラップとしての機能を果たしていることが示された。以上から、亜熱帯海域に形成される亜表層クロロフィルは、かつて考えられていた上層から沈降した活性の乏しい群集、あるいは弱光環境での細胞内クロロフィル含量の増加による見かけの現象などではなく、亜熱帯海域のいわゆる2層モデルにおいて有光層底部で新生産を担う群集というのが実像と結論づけられる (Goldman, 1988)。

4. 基礎生産を担う群集

環境はたえず変動しており、それに応答して群集内の各種個体群の増殖活性も変化する。その結果、群集組成が経時的に変化して、いわゆる種遷移が起こる。これに加えて、すでに述べたように、動物プランクトンの摂餌などの除去過程や移流による異水塊の混合など水の動きも加わるので、現場の群集組成から種遷移を理解するのは難しい。さらにはこれを解きほぐして種遷移のメカニズムを理解するには、群集の構成者の生産力や増殖能を調べる必要がある。そのための最も一般的な方法は基礎生産のサイズ分画であり、群集をサイズによって2~3程度のサイズクラスに分けて解析する。この場合、各面分には多数の種が混在することになるが、赤潮現象など、特定の種に着目した研究ではその群集動態解析の解像度が混在種のために鈍くなる。とくに、赤潮原因種の生物量が低い赤潮形成初期に特に問題となる。こうしたサイズ分画方の難点を克服するために、 ^{14}C で標識した重炭酸塩を海水に添加して一定時間培養した後、顕微鏡下で対象種を拾い上げて ^{14}C の取り込みを測る (Rivkin and Seliger, 1981)、あるいは特定種について現場群集の細胞周期を追跡する方法 (Carpenter and Chang, 1988) が提案されてきた。これらの方法では細胞の単離や時系列観察に関する方法の習熟を要し、手順も複雑なため研究例は少ないが、動物プランクトンの摂

餌や流れの影響を受けないので、対象種そのものの直接解析ができる利点がある。われわれは、前者の方法を東京湾におけるラフィド藻類 *Heterosigma akashiwo* による赤潮形成に関する研究に適用した。この研究から、ブルームの形成の初期に増殖能が最も高く、個体群が増殖するに従って増殖能が低下する様態が明らかになった。すなわち、種遷移の把握では、現存量の低い段階での増殖能と環境要因との関係の理解が必須であることが判った (Han *et al.*, 1992; Han and Furuya 2000)。また、細胞周期の解析法を東南アジアで濃密な赤潮を形成するミドリヤコウチュウの増殖評価に適用した。この結果、物理的な刺激に敏感で瓶に閉じこめる培養法では増殖速度を測定することが困難な本種について、個体群の増殖において、無性世代と有性世代がそれぞれ果たす役割を明らかにすることができた (Furuya *et al.*, 2006; Sriwoon *et al.*, 2008)。

H. akashiwo の研究で明らかになったように赤潮の形成過程の理解には、当該種の赤潮初期における増殖能の把握が鍵になる。しかし、その時期には当該種の細胞数が少ないためサイズ分画法では、混在する他種の影響が大きく、当該種の高い増殖能を把握することができない。この点で ^{14}C 標識法の利点は大きいですが、顕微鏡下で種毎に細胞を拾い上げるというデータ取得の労力は極めて大きい。また、放射性同位元素の利用は管理区域に限られるため、その制約を強く受ける。これらの点を克服するため、フローサイトメトリーによる増殖能把握方法を開発した (Furya and Li, 1992)。生体内クロロフィル蛍光は、光合成の光化学反応中心IIの電子伝達の指標であり、電子伝達阻害剤で処理すると電子伝達のエネルギーが蛍光として放出される。これを利用すると、細胞サイズと側方散乱 (あるいはフィコエリスリン蛍光) のサイトグラム上で特定できる個体群に着目して電子伝達阻害剤による処理の前後での蛍光の変化から光合成能が判定できることになる。この方法を珪藻主体の春季ブルームの個体群動態解析に適用したところ、クリプト藻類 *Cryptomonas* sp. が優占するブルーム形成の経時変化を追跡できた。上記の *H. akashiwo* と同様にブルーム初期に最も光合成能が高く、ブルームの成長とともに活性は低下する傾向が確認された。この場合も優占種になる前がブルーム形成の鍵となるが、その段階ではサイズ分

画では混在する珪藻と分離できず、ブルーム形成初期に的確に種個体群の増殖能を把握することの意義が改めて確認された。

炭素同位体の取り込みにより得られる基礎生産速度が総生産なのか純生産かは、最終的な決着のついていない問いである (Platt and Sathyendranath, 1993; Sakshaug *et al.*, 1997)。1時間程度の短時間培養では総生産、24時間培養では純生産に近い値が得られるとされている。ここで鍵となるのは植物プランクトン自身の呼吸である。植物プランクトン自身の呼吸が実測できれば、純生産、すなわち生態系内で他の生物が利用できる正味の生産量を見積もることができる。しかし、実測するとなると海

水中には植物プランクトン以外にバクテリアやその他の微小な従属栄養者が混在しているため、植物プランクトンのみの呼吸を区別して測定することはできない。呼吸は好気性生物の根源的な代謝であるため、植物プランクトンのみにはたらく阻害剤は存在しないのである。また、トレーサーとして酸素同位体 $^{18}\text{O}_2$ を使った方法の開発も試みられたが、感度上の難点から天然群集への適用が進んでいない状況である。これらのことから、直接測定できるのは、培養中の溶存酸素の収支から容器内の全ての生物の呼吸である群集呼吸である。

では、群集呼吸のうちどの程度を植物プランクトン自身の呼吸がしめるのだろうか。そもそも外洋域ではプラ

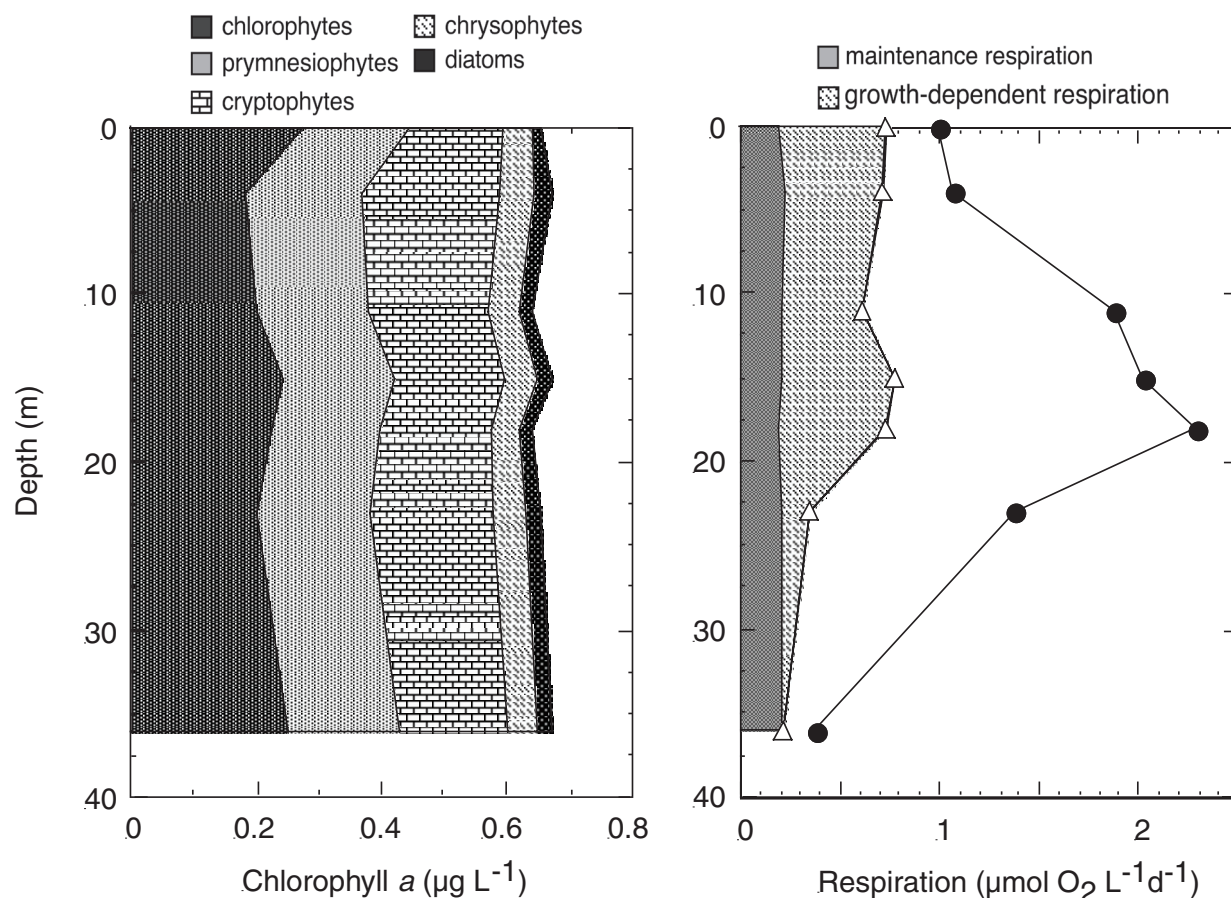


Fig. 3. Vertical profiles of phytoplankton composition in terms of chlorophyll *a* (left), and community (closed circles) and algal respiration (triangles) at a station in a Kuroshio warm core ring (right). Algal respiration is partitioned into maintenance (dark shadow) and growth-dependent respiration (pointillistic shadow). Modified from Waku and Furuya (1998).

ンクトンの生物量が小さいため培養中の呼吸による溶存酸素の変化自体が小さく、定法である Winkler 法では基礎生産や群集呼吸の測定は難しかった。このため、この疑問自体が成立しなかったが、1980 年代から 1990 年代にかけて Winkler 法に様々な改良が進められたことにより、中緯度海域から高緯度海域では外洋域でもプランクトンの呼吸に関するこうした疑問についての検討が可能になった (Furuya and Harada, 1995)。我々は、培養株で得られた植物プランクトンの呼吸に関する知見を利用して、天然プランクトン群集の群集呼吸から間接的に植物プランクトン自身の呼吸を求めた (Waku and Furuya, 1998)。植物プランクトンの呼吸は維持代謝と増殖活性に応じて変化する部分とに分けることができ、それらは網レベルで類別できることが培養細胞を使った研究から明らかになっている。そこで、現場の植物プランクトン群集の組成を網レベルで調べて、既往知見を適用することによって各分類群の呼吸を見積った。1997 年に三陸沖で実施された海色衛星 ADEOS のフィールドキャンペーンにおいて植物プランクトンの指標色素を定量して、各分類群別にクロロフィル *a* 量を見積り、これを基に各分類群の呼吸を見積もった (Fig. 3)。各分類群の呼吸を合計すれば植物プランクトンのみの呼吸が求まり、この例では水柱積算した群集呼吸のうち 61% が従属栄養者の呼吸となった。溶存酸素の微量定量は今までに一般的ではなく、群集呼吸に関する研究はあまり進んでいないが、総生産から群集呼吸を差し引いた群集生産は、大気海洋間の二酸化炭素交換や全炭酸動態の理解に大変有用であり (Midorikawa *et al.*, 2002)、今後、群集呼吸および群集生産に関する知見の重要性は増すと予想される。

5. 窒素固定者の生態

海洋において窒素とリンは欠乏しがちであり、基礎生産を強くコントロールしている重要な栄養素である。特に、成層がほぼ通年にわたり発達している亜熱帯海域および赤道湧昇の影響が及ばない熱帯域では表層の栄養塩類濃度が極めて低い状態に維持されている。このような貧栄養海域では新生産が小さく、基礎生産の大半を再生産が占めると考えられており、植物プランクトン群集

は安定した組成と低い生物量で特徴づけられる極相にあると見なされている。栄養塩測定の定法では、貧栄養海域の表層における硝酸塩・亜硝酸塩、リン酸塩濃度は通常、検出限界以下である。これらの海域においてプランクトン群集動態や有機物の生成・無機化のような生物地球化学的プロセスを理解するためには、定法の検出限界以下、すなわちナノモルレベルでの栄養塩濃度の正確な測定が極めて重要である。

こうした背景から、硝酸塩・亜硝酸塩、リン酸塩濃度の微量分析のために高感度分析手法が開発されてきた。化学発光分析法による硝酸塩測定 (Garside, 1982) やマグネシウム共沈殿法 (MAGIC 法; Karl & Tien, 1992) によるリン酸塩測定などである。これらの新たな方法により、マイクロモルレベルでは硝酸塩濃度がゼロであるといわれてきた貧栄養海域でも数~数十 nM の硝酸塩が存在していることが 2000 年頃までには明らかになってきた。しかし、それまでの研究はハワイ沖やバミューダ周辺などの局所的な研究に限られており、海洋表層における時空間分布様態、特に海盆スケールやメソスケールなどの広域分布については殆ど知見がなかった。栄養塩濃度の水平分布把握には、ガスセグメント連続フロー自動分析による連続測定が有効であることが沿岸海域や湧昇域などでの研究から実証されてきたが、測定できる濃度域がマイクロモルレベルであるため、栄養塩濃度がナノモルレベルである海域にそのままの適用することはできなかった。このため、長光路分析法 (Zhang, 2000) に様々な技術的検討を加えてナノモルレベルの栄養塩濃度の連続モニターを可能にする高感度測定法の確立を進めていた東京海洋大学の神田稷太博士と共同研究を開始し、太平洋熱帯・亜熱帯海域における表層栄養塩濃度の広域マッピングに取り組んだ。この研究により多くの新知見を得ることができ、これを中心的に進めた橋濱史典氏の研究は 2013 年度本学会岡田賞受賞として結実した (橋濱, 2013)。

この研究における重要な発見の一つは、北赤道海流の北から黒潮反流域にかけて 2000 km メーター以上にわたる広大な海域においてナノモルレベルでもリン酸塩が枯渇していることである。研究対象とした西部太平洋熱帯・亜熱帯海域の表層では、全域にわたり窒素栄養塩がナノモルレベルでも枯渇傾向であったのに対して、リン

酸塩は余剰傾向にある海域が多かったが、上記の海域ではリン酸塩が 10 nM 以下の枯渇域が存在していたのである (Hashihama *et al.*, 2009)。ここで問題になるのは、なぜリン酸枯渇域が形成されるのか、である。調査した海域では全海域を通して栄養塩の N:P 比がほぼ 0 であり、窒素の供給が一次生産の律速要因となっていることから、リン酸枯渇域の形成に窒素固定者が関与している可能性が強く示唆された。

この研究に取り組みはじめた時期に、海面栄養塩濃度の広域マッピングと平行して窒素固定者の生態研究を立ち上げていたことから、さっそく窒素固定活性の広域把握を進めた。窒素固定活性の測定法としてアセチレン還元法と重窒素法があるが、船上で速やかに測定結果が得られる前者を用いて研究をスタートしていた。アセチレン還元法はアセチレン中に夾雑するエチレンのために重窒素法に比べて感度が低いとされてきたが、私たちは、培養法の改良や純度 99.9999% のアセチレンの導入などにより、生成するエチレン濃度の検出限界を 2.1 nmol L⁻¹ まで下げることに成功し、この方法で 12 時間培養をおこなった場合、窒素固定活性は 0.09 nmol N L⁻¹ h⁻¹ まで検出することが可能となった。その結果、黒潮および黒潮続流の南縁から北赤道海流域の塩分フロントの北縁までの亜熱帯循環域で、周辺海域に比べて窒素固定活性が高いことが明らかになり、その海域は、上記のリン酸枯渇域と一致した。サイズ分画の結果、この窒素固定の高い海域では主に 10 μm 以下の窒素固定者によるものであることが判った。この画分の窒素固定活性はナノプランクトンサイズの単細胞性シアノバクテリア (以下、ナノシアノバクテリア) の現存量と有意な相関を示し、*Richelia intracellularis* や *Trichodesmium* など従来から広く研究が行われていた大型の窒素固定者は分布していなかったことから、ナノシアノバクテリアが主要な窒素固定者であることが明らかになった (Kitajima *et al.*, 2009)。窒素固定活性とナノシアノバクテリア細胞数の相関から求めたナノシアノバクテリア 1 細胞あたりの活性は、培養株で得られた既報値の範囲にあり、さらに冬季が夏季よりも活性が高く、冬季の好適なリン酸塩供給を反映していることが示唆された。すなわち、リン酸塩濃度は夏季にはほぼ枯渇状態にあり、窒素固定はリン制限を受けていたが、冬季には表面混合層が深くなるた

め、夏よりも活発になる鉛直混合により下層から表層付近へのリン酸塩供給量が高まるため、これが冬季の高い窒素固定活性を支えていたと判断された (Hashihama *et al.*, 2009)。さらに、興味深いことにリン酸枯渇域では、ナノシアノバクテリア現存量がゼロでも有意な窒素固定が認められる場合も認められ、ナノシアノバクテリア以外の小型の窒素固定者が存在することが示唆された。*R. intracellularis* や *Trichodesmium* に加えてナノシアノバクテリア以外にもプロテオバクテリア属の従属栄養性窒素固定者が海洋に広く分布しており (Shiozaki *et al.*, 2014a)、これまで考えられていた以上に海洋には多様な窒素固定者が存在していることが明らかになってきている。

ここで興味深いのは、なぜこの海域で窒素固定活性が周辺海域よりも高かったのかである。この点については、現在研究を進めているところであるが、竹村俊彦博士が運用している SPRINTARS (<http://sprintars.riam.kyushu-u.ac.jp/>) により見積もられるダスト降下量が、リン酸塩枯渇域の分布域、あるいは窒素固定活性の高い海域に合うことから、ダストによる鉄供給が主要因の一つと考えて研究を進めている (Kitajima *et al.*, 2009; Shiozaki *et al.*, 2014b)。海洋における鉄の溶解度は極めて低く、鉄を補因子としてもつニトロゲナーゼ活性は、鉄不足の影響を受けやすいため、リンの供給とともに窒素固定の制限要因と考えられている。溶存鉄の利用では、濃度そのものだけではなく、溶存鉄が結合している配位子の量と性質に強く依存することになる。海水中の溶存鉄のほとんどは配位子と結合しており、配位子との親和性はでは時空間的に変化に富んでいる (Kondo *et al.*, 2012)。溶存鉄が親和性の強い配位子と結合していると、窒素固定者はその配位子から溶存鉄をはずすことができず利用することができない。従って、ダストを介した鉄の供給と窒素固定の関係解明にあたっては、ダスト中の鉄の海水への溶解性に加えて、海水中の配位子の解析が不可欠であり、この点に関する研究は世界的にも端緒についたばかりであり、知見がほとんど無く今後の研究に待つところが大きい。

窒素固定の研究では、アセチレン還元法による解析と平行して、¹⁵N トレーサー法による研究も進めてきた。西部・中部太平洋からこれまでに得られた結果をまとめ

ると、一部の例外を除いて、窒素固定活性は、表層における硝酸塩（+亜硝酸塩）濃度が 100 nM 以下の海域でのみ認められ、活性は海域により大きく異なっていた。すなわち北半球においては、東シナ海及び黒潮域が中西部北太平洋貧栄養域に比べて有意に高く、南半球においては、フィジー島などの島周辺で高い傾向が認められた (Shiozaki *et al.*, 2010; Hashihama *et al.*, 2010)。窒素固定活性の高い海域ではいずれも *Trichodesmium* や *Richelia* が主要な窒素固定者であった。すなわち、窒素固定の高い海域、いわばホットスポットは島周りや東シナ海などの陸の近くに分布し、そこではミクロプランクトンサイズの窒素固定者が卓越する、これに対して、外洋域では概して窒素固定速度が低く、ナノシアノバクテリアが主たる窒素固定者である。西部・中部太平洋における我々のこれらの成果は全球的な窒素固定データベースの基礎資料となっている (Luo *et al.*, 2012)。

このように海洋には多様な窒素固定者が出現し、それらの分布域に明瞭な違いが認められ、環境変動に対する増殖応答特性は互いに異なっていると考えられるが、これまで海産の窒素固定者の生理特性、とくに栄養塩取り込みに関する知見は群体形成性の *Trichodesmium* に集中しており、近年、新たに海洋に広く分布することが明らかになったナノシアノバクテリアに含まれる窒素固定者については知見がほとんど得られていない。その大きな理由としてあげられるのは、通常のバッチ培養ではナノシアノバクテリアが分布する貧栄養海域をシミュレートした低い栄養塩濃度での生理解析が困難なことである。このため、我々は、フィリピン海から単離した *Crocospaera watsonii* クローン株を用いて、アンモニウム塩制限をかけたケモスタットを確立して窒素制限がナノシアノバクテリアの増殖に与える影響を解析し、*C. watsonii* は *Trichodesmium* とは異なるユニークな特性を持つことを明らかにした (Masuda *et al.*, 2013)。すなわち、*C. watsonii* は 3 nM と極めて低濃度アンモニウムを利用することができ、アンモニアの取り込みに関して窒素固定能を持たない通常の植物プランクトンの競争者になっていることが判った。また、その取り込み速度は増殖速度とともに増加し、細胞の窒素要求量の 65-95% を賄うのである。一方、窒素固定活性は 3~59 nM 以下のアンモニウム濃度の範囲では阻害を受けず、増殖速度に

よらず窒素固定活性は大きく変化しないことがわかった。これらの結果は、*C. watsonii* の増殖活性が窒素固定よりも取り込んだアンモニウムにより大きく依存しているのであり、窒素固定は、細胞外の窒素栄養塩供給の変動の影響を受けない、いわば増殖を安定的に維持するベーシックなはたらきをしていることを示している。窒素固定は光合成に比べると基質の還元に要するエネルギーレベルがかなり大きいことと考え合わせると、上記の結果は、*C. watsonii* が細胞外の低濃度までのアンモニウムを利用することにより、窒素要求を窒素固定だけでまかなう場合に比べて、エネルギー効率の良い栄養代謝を実現していることを意味しており、窒素枯渇環境で窒素固定能を持たない植物プランクトンよりも有利である点で貧栄養環境への適応と解釈することができる。このような特性をもつ窒素固定者はこれまで海洋では知られていなかった。海洋における窒素固定者の生理生態研究はまだ端緒についたばかりであるため知見はほとんど無く、栄養代謝に留まらず、*C. watsonii* などの小型窒素固定者が、ミクロプランクトンサイズの窒素固定者とは異なる環境応答特性をもつ可能性が示唆される。西部太平洋から単離された窒素固定者のクローン株は極めて限られているが、今後、分離培養が進むことによって、これまでに知られていなかった増殖特性を持つ窒素固定者の存在が明らかにされ、海洋に出現する窒素固定者の多様性の理解が大きく進むものと期待される。

6. 植物プランクトンの生理生態学

海洋における環境、生物群集、物質循環相互の関係を解明することは生物海洋学の究極のゴールである。海洋環境が変化すると、まず、植物プランクトンや細菌などの世代時間が短い小型の生物の生態や種組成の変化として現れ、それが食物連鎖や生物間他感作用などの様々な種間関係を通して生態系全体に波及する。そして、生物間の物質循環が変化する。この過程を解きほぐすことが生物海洋学研究の醍醐味であり、物理や化学分野と協働して取り組む研究の面白さである。こうした現象理解を通して原理追求が進むことに加えて、近年、植物プランクトンの生理生態学には新たな役割が加わった。それは地球規模で進行する海洋環境変動に対する海洋生態系変

化、そしてそれに伴う物質循環についての予測である。培養株を使った環境要因と生理的応答特性の関係解明は、これから起こるであろう環境変動に対する生物の応答を予測するのに極めて有効である。その典型例は、植物プランクトンを生理的特性に基づいて、多数の種あるいは機能群に類別して生態系モデルを組み立てるアプローチである (Follows *et al.*, 2007)。モデル解析から、種多様性と一次生産力の関係解明 (Vallina *et al.*, 2014) や、海盆スケールでの植物プランクトン増殖要因の割り出し (Hashioka *et al.*, 2013) などの研究が進んでいる。現場観測によるモデル予測の検証、そして現場で新たに発見された現象のモデルへの組み込み、という双方向の取り組みにより将来の海洋植物プランクトン群集の変動予測の研究は大きく進むと期待される。こうしたモデル解析による、数十年後の海洋の物質循環予測はすでに社会的な要請の段階に入っている。

海洋生態系変化についての予測力は、単に学術的な意義に留まらない。地球規模での海洋環境の変化のただ中であって、人類は海洋生態系やその物質循環が生み出す生態系サービスをこれまでと同様に享受することができるかについて答えることが、現在の海洋学の重要課題となってきたのである。植物プランクトンによる基礎生産とそれに連動した生元素の循環は、水産資源の供給や、大気組成や気候の調節、栄養塩循環などの人類の生存にとって不可欠な基盤的過程である。国連環境計画による「ミレニアム生態系評価」においても人間活動の影響により生態系サービスが劣化していることが明確に示され (<http://www.millenniumassessment.org/en/Index.aspx>)、基礎生産を様々な生態系サービスの基になる基盤サービスとして位置づけている。植物プランクトンの生理生態研究は基盤サービスとしての基礎生産の予測力を高める上で大きな意義がある (古谷 2012)。

7. おわりに

この度、荣誉ある日本海洋学会賞を受賞し大変光栄に思う。そもそも海洋学に興味があったのは、学部3年秋学期から翌年夏学期にかけての辻堯先生との教科書講読によるところが大きい。当時の学部カリキュラムには必修科目としてチューター制度があり、学生の選んだ

テーマについて教員と1年間勉強するものであった。辻先生から Wood (1965) を使って、何も知らない学生に辛抱強く丁寧な、且つ贅沢な海洋学の手ほどきを受けた。辻先生のアドバイスを参考にして、大学院では丸茂隆三先生のご指導を受けた。丸茂先生は顕微鏡観察を大変重視され、正確な種査定をプランクトンの生態研究の基礎に置くことを学び、それが今日に至る研究の軸となってきた。両先生から頂いた学恩の大きさを思い深く感謝する。

今回、評価を頂いた研究課題は「海の砂漠」と呼称される貧栄養海域から始まった。大学院を通しての課題となった亜表層クロロフィル極大の研究である。その過程で、我が国南方海域から西部太平洋、インド洋に亘る研究船「白鳳丸」、「淡青丸」航海に乗船し、乗船研究者、船長、乗組員の方々から海洋学はもとより観測のイロハから船上生活など多くを学んだ。まさに航海は学校であった。なかでも川口弘一先生、谷口旭先生、石丸隆氏、才野敏郎氏からは、海洋観測のあり方、数々の経験談、答えの難しい海洋学上の課題について議論した。時間を忘れる議論を通して、一生の仕事として生物海洋学を選ぶこととなった。その後も公私にわたり海でも陸でも忌憚なく率直で暖かいご指導を頂いた。さらに、高橋正征先生、田口哲先生、河村章人先生をはじめ多くの方との議論から、私なりの学問領域としての生物海洋学観を作ることができた。高橋先生と田口先生には米国やカナダの研究航海乗船の機会を与えて頂き、これを契機に広がった海外研究者との交流はかけがいのないものとなっている。これらの方々には深く感謝する次第である。

今回の受賞にあたり、これまで共同研究を進めて頂いた方々、そして私が指導教員を務めた学生諸君との研究が評価されたことを嬉しく思う。さらに、これまで在籍した東京大学海洋研究所プランクトン部門、三重大学生物資源学部基礎生産学研究室、東京大学大学院農学生命科学研究科水圏生物環境学研究室の皆様には日々の活動を通して多々お世話になった。あらためて感謝する次第である。

References

- Balzano, S., P. Gourvil, R. Siano, M. Chanoine, D. Marie, S. Lessard, D. Sarno, D. Vaultot (2012): Diversity of cultured photosynthetic flagellates in the North East Pacific and Arctic Oceans in summer. *Biogeosciences*, **9**, 4553–4571.
- Carpenter E.J. and J. Chang (1988): Species-specific phytoplankton growth rates via diel DNA synthesis cycles. I. Concept of the method. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **43**, 105–111.
- Falkowski, P. G., and J. A. Raven (2007): *Aquatic Photosynthesis*. Princeton Univ. Pr., New Jersey. 484 pp.
- Follows, M.J., S. Dutkiewicz, S. Grant, and S.W. Chisholm (2007): Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean. *Science*, **315**, 1843–1846.
- Furuya, K. (1982): Measurement of phytoplankton standing stock using an image analyzer system. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **29**, 131–132.
- Furuya, K. and R. Marumo (1983a): Size distribution of phytoplankton in the western Pacific Ocean and adjacent waters in summer. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **30**, 21–32.
- Furuya, K. and R. Marumo (1983b): The structure of the phytoplankton community in the subsurface chlorophyll maxima in the western North Pacific Ocean. *J. Plankton Res.*, **5**, 393–406.
- Furuya, K. (1990): Subsurface chlorophyll maximum in the tropical and subtropical western Pacific Ocean: vertical profiles of phytoplankton biomass and its relationship with chlorophyll a and particulate organic carbon. *Mar. Biol.*, **107**, 529–539.
- Furuya, K. and W. K.W. Li (1992): Evaluation of photosynthetic capacity in phytoplankton by flow cytometric analysis of DCMU-enhanced chlorophyll fluorescence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **88**, 279–287.
- Furuya, K. and K. Harada (1995): Automated precise Winkler titration for determining dissolved oxygen on board ship. *J. Oceanogr.*, **51**, 375–383.
- Furuya, K., T. Odate and K. Taguchi (1995): Effects of a seamont on phytoplankton production in the western Pacific Ocean. p.255–273. In *Biogeochemical Processes and Ocean Flux in the western Pacific*, eds. by H. Sakai and Y. Nozaki, Terra Sci. Publ., Tokyo.
- Furuya, K., H. Saito, R. Sriwoon, T. Omura, E.F. Furio, V.M. Borja, and T. Lirdwitayaprasit (2006): Vegetative growth of *Noctiluca scintillans* with green flagellate endosymbiont *Pedinomonas noctilucae*. *Afr. J. Mar. Sci.*, **28**, 305–308.
- 古谷 研 (2012): 恵みを生み出す海洋生態系. p.30–41. In *海洋保全生態学*, 白山義久・桜井泰憲・古谷研・中原裕幸・松田裕之・加々美康彦 (編), 講談社, 東京.
- 古谷 研 (2012): 海の恵みの持続的な利用にむけて. *日本水産学会誌*, **78**, 1059–1063.
- Garside, C. A. (1982): Chemiluminescent technique for the determination of nanomolar concentrations of nitrate and nitrite in seawater. *Mar. Chem.*, **11**, 159–167.
- Geider, R. J. (1987): Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll a ratio in microalgae and cyanobacteria: Implications for physiology and growth of phytoplankton. *New Phytol.*, **106**, 1–34.
- Goldman, J. C. (1988): Spatial and temporal discontinuities of biological processes in pelagic surface waters. p.273–296. In *Toward a Theory on Biological-Physical Interactions in the World Ocean* ed. by Rothschild, B. J., Kluwer Academic Pub, New York.
- Han, M.-S., K. Furuya and T. Nemoto (1992): Species-specific productivity of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae) in the inner part of Tokyo Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **79**, 267–273.
- Han, M.-S. and K. Furuya (2000): Size and species-specific primary production and community structure of phytoplankton in Tokyo Bay. *J. Plankton Res.*, **22**, 1221–1235.
- Hashihama, F., K. Furuya, S. Kitajima, S. Takeda, T. Takemura, and J. Kanda (2009): Macro-scale exhaustion of surface phosphate by N₂ fixation in the western North Pacific. *Geophys. Res. Lett.*, **36**, L03610.
- Hashihama F., M. Sato, S. Takeda, J. Kanda, and K. Furuya (2010): Mesoscale decrease of surface phosphate and associated phytoplankton dynamics in the vicinity of the subtropical South Pacific islands. *Deep-Sea Res. I*, **57**, 338–350.
- 橋濱史典 (2013): 2013 年度日本海洋学会岡田賞受賞記念論文: 高感度栄養塩類分析法を用いた亜熱帯海域表層の生物地球化学的研究. *海の研究*, **22**, 159–185.
- Hashioka, T., M. Vogt, Y. Yamanaka, C. LE Quéré, E. T. Buitenhuis, M. N. Aita, S. Alvain, L. Bopp, T. Hirata, I. Lima, S.Sailley and S. C. Doney (2013): Phytoplankton competition during the spring bloom in four plankton functional type models. *Biogeosciences*, **10**, 6833–6850.
- Karl, D. M., and G. Tien (1992): MAGIC: A sensitive and precise method for measuring dissolved phosphorus in aquatic environments. *Limnol. Oceanogr.*, **37**, 105–116.
- Kitajima, S., K. Furuya, F. Hashihama, S. Takeda, and J. Kanda (2009): Latitudinal distribution of diazotrophs and their nitrogen fixation in the tropical and subtropical western North Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, **54**, 537–547.
- Kondo, Y., S. Takeda, and K. Furuya (2012): Distinct trends in dissolved Fe speciation between shallow and deep waters in the Pacific Ocean. *Mar. Chem.*, **134–135**, 18–28.
- Luo, Y.-W., Doney, S. C., Anderson, L. A., Benavides, M., Berman-Frank, I., Bode, A., Bonnet, S., Boström, K. H., Böttjer, D., Capone, D. G., Carpenter, E. J., Chen, Y. L., Church, M. J., Dore, J. E., Falcón, L. I., Fernández, A., Foster, R. A., Furuya, K., Gómez, F., Gundersen, K., Hynes, A. M., Karl, D. M., Kitajima, S., Langlois, R. J., LaRoche, J., Letelier, R. M., Marañón, E., McGillicuddy Jr, D. J., Moisaner, P. H., Moore, C. M., Mourão-Carballido, B., Mulholland, M. R., Needoba, J. A., Orcutt, K. M., Poulton, A. J., Rahav, E., Raimbault, P., Rees, A. P., Riemann, L., Shiozaki, T., Subramaniam, A., Tyrrell, T., Turk-Kubo, K. A., Varela, M., Villareal, T. A., Webb, E. A., White, A. E., Wu, J., and Zehr, J. P. (2012): Database of diazotrophs in global ocean: abundance, biomass and nitrogen fixation rates. *Earth System Science Data*, **4**, 47–73.
- Mackey M.D., D.J. Mackey, H.W. Higgins, and S. W. Wright (1996): CHEMTAX—a program for estimating class abundances from chemical markers: application to HPLC measurements of phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **144**, 265–283.
- Masuda, T., K. Furuya, T. Kodama, S. Takeda, and P. J. Harrison (2013): Ammonium uptake and N₂ fixation by the unicellular nanocyanobacterium *Crocospaera watsonii* in N-limited continuous cultures. *Limnol. Oceanogr.*, **58**, 2029–2036.
- Matsumoto K. and K. Furuya (2011): Variations in phytoplankton dynamics and primary production associated with ENSO cycle in the western and central equatorial Pacific during 1994–2003. *J. Geophys. Res.*, **116**, C12042.
- Midorikawa, T., T. Umeda, N. Hiraishi, K. Ogawa, K. Nemoto, N. Kubo,

- and M. Ishii (2002): Estimation of seasonal net community production and air-sea CO₂ flux based on the carbon budget above the temperature minimum layer in the western subarctic North Pacific. *Deep-Sea Res. I*, **49**, 339–362.
- Odate, T. and K. Furuya (1998): Well-developed subsurface chlorophyll maximum in the vicinity of Komahashi No.2 Seamount, summer. *Deep-Sea Res. I*, **45**, 1595–1607.
- Platt, T. and S. Sathyendranath (1993): Fundamental issues in measurement of primary production. *ICES Mar. Sci. Sym.*, **197**, 3–8.
- Rivkin, R. B., and H. H. Seliger (1981): Liquid scintillation counting for ¹⁴C uptake of single algal cells isolated from natural samples. *Limnol. Oceanogr.*, **26**, 780–785.
- Saijo, Y., S. Izuka, and O. Asaoka (1969): Chlorophyll maxima in Kuroshio and adjacent area. *Mar. Biol.*, **4**, 190–196.
- Sakshaug, E., A. Bricaud, Y. Dandonneau, P. G. Falkowski, D. A. Kiefer, L. Legendre, A. Morel, J. Parslow, and M. Takahashi (1997): Parameters of photosynthesis: definitions, theory and interpretation of results. *J. Plankton Res.*, **19**, 1637–1670.
- Shiozaki, T., K. Furuya, T. Kodama, and S. Takeda (2009) Contribution of N₂ fixation to new production in the western North Pacific along 155°E. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **377**, 19–32.
- Shiozaki, T., K. Furuya, S. Kitajima, T. Kodama, S. Takeda, and J. Kanda (2010): New estimation of N₂ fixation in the western and central Pacific Ocean and its marginal seas. *Global Biogeochem. Cy.*, **24**, GB1015.
- Shiozaki, T., K. Furuya, H. Kurotori, T. Kodama, S. Takeda, T. Endoh, Y. Yoshikawa, J. Ishizaka and T. Matsuno (2012): Imbalance between vertical nitrate flux and nitrate assimilation on a continental shelf: Implications of nitrification. *J. Geophys. Res.*, **116**, C10031.
- Shiozaki, T., M. Ijichi, T. Kodama, S. Takeda, and K. Furuya (2014a): Heterotrophic bacteria are major nitrogen fixers in the euphotic zone of the Indian Ocean. *Global Biogeochem. Cy.*, **20**, 1096–1110.
- Shiozaki, T., T. Kodama, and K. Furuya (2014b): Large-scale impact of the island mass effect through nitrogen fixation in the western South Pacific Ocean. *Geophys. Res. Lett.*, **41**, 2907–2913.
- Sournia A. (1982): Form and function in marine phytoplankton. *Biol. Rev.*, **57**, 347–394.
- Sournia A., M.-J. Chretiennot-Dinet, and M. Ricard (1991): Marine phytoplankton: how many species in the world ocean? *J. Plankton Res.*, **13**, 1093–1099.
- Sriwoon, R., P. Pholpunthin, T. Lirdwitayaprasit, M. Kishino and K. Furuya (2008): Population dynamics of green *Noctiluca scintillans* (Dinophyceae) associated with the monsoon cycle in the upper Gulf of Thailand. *J. Phycol.*, **44**, 605–615.
- Tsuda, A., K. Furuya and T. Nemoto (1989): Feeding of micro- and macrozooplankton at the subsurface chlorophyll maximum in the subtropical North Pacific. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, **132**, 41–52.
- Tsuji, T., and T. Yanagita (1981): Improved fluorescent microscopy for measuring the standing stock of phytoplankton including fragile components. *Mar. Biol.*, **64**, 207–211.
- Vallina, S. M., M. J. Follows, S. Dutkiewicz, J. M. Montoya, P. Cermeno, and M. Loreau (2014): Global relationship between phytoplankton diversity and productivity in the ocean. *Nature Comm.*, **5**, 4299.
- Waku, M., and K. Furuya (1998): Primary production and community respiration in spring in a warm streamer associated with Kuroshio warm core ring. *J. Oceanogr.*, **54**, 565–572.
- Welschmeyer, N. A. (1994): Fluorometric analysis of chlorophyll a in the presence of chlorophyll b and pheopigments. *Limnol. Oceanogr.*, **39**, 1985–1992.
- 柳 哲雄 (2011): 海の科学 - 海洋学入門, 第3版, 恒星社厚生閣, 東京, 149 pp.
- Zhang, J. Z. (2000): Shipboard automated determination of trace concentrations of nitrite and nitrate in oligotrophic water by gas-segmented continuous flow analysis with a liquid waveguide capillary flow cell. *Deep-Sea Res. I*, **47**, 1157–1171.
- Wood E. J. F. (1965): *Marine Microbial Ecology*, Chapman and Hall, London, 256 pp.

Physiological ecology of marine phytoplankton and their role in material cycling

Ken Furuya[†]

Abstract

One of the goals of biological oceanography is to understand how plankton communities respond to environmental changes, and how consequent material cycling through plankton ecosystems is altered. In response to environmental change, each species population physiologically adapts to the new environment, and the community structure then shifts due to differential growth response among these species. Since physiological responses vary among species, there is quite a diverse range of community responses depending on the species composition. The author has been studying the ecology of marine phytoplankton from this taxon-oriented viewpoint. Emphasis was placed on species composition and biomass of pico- and nanoplankton, including many taxonomically unidentified species, and on evaluating taxon-specific physiological algal activities. My contributions to our understanding of phytoplankton ecology are briefly reviewed here: Population dynamics of phytoplankton in the subsurface chlorophyll maximum developed in oligotrophic oceans, taxon-specific primary production and respiration, and ecology of diazotrophs. A common approach in these subjects is physiological ecology, which combines autoecology and in-situ observation and experiments. Physiological ecology is a discipline that aims to understand ecological phenomena based on the physiological and morphological functions of organisms. In the Anthropocene, during which large-scale environmental change is proceeding at a global scale, physiological ecology has a new mission to predict how biota and associated ecosystem services will be altered.

Key words : marine phytoplankton, physiological ecology, material cycling, species specificity

(Corresponding author's e-mail address : furuya@fs.a.u-tokyo.ac.jp)

(Received 4 January 2015; accepted 14 January 2015)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2015)

[†] Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo
1-1-1, Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo, 113-8657, Japan
TEL: +81358415293 FAX: +81358415308
e-mail: furuya@fs.a.u-tokyo.ac.jp