

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 20 日現在

機関番号：17301

研究種目：新学術領域研究(研究領域提案型)

研究期間：2012～2016

課題番号：24121006

研究課題名(和文)生物生産調節メカニズムの解明

研究課題名(英文)Mechanisms controlling the biological productivity of the open ocean

研究代表者

武田 重信(TAKEDA, Shigenobu)

長崎大学・水産・環境科学総合研究科(水産)・教授

研究者番号：20334328

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 59,800,000円

研究成果の概要(和文)：太平洋における様々な海洋区系において、物質循環を駆動する海洋一次生産の調節機構の解明に取り組んだ。太平洋における微生物および植物プランクトンの栄養塩制限状態、特にリンや鉄の制限状態について明らかにした。亜熱帯海域において温度の上昇が真核植物プランクトンの平均サイズを増加させることが示唆され、混合栄養生物の外洋における重要性が浮かび上がった。北太平洋亜寒帯域、北太平洋亜熱帯域、太平洋赤道域、南太平洋亜熱帯海域の生物生産調節メカニズムの特徴から、鉄が各海洋区によって多様な役割を果たしていること、貧栄養な亜熱帯海域における生産構造を記述する上でリン循環を考慮することが不可欠であることが認識された。

研究成果の概要(英文)：In various ocean provinces in the Pacific, this study worked on elucidation of the control mechanism of the primary production which drove material cycling in the ocean. The macro- and micro-nutrients limitation status of microbes and phytoplankton, especially phosphorus and iron limitation, was clarified in the Pacific. It was suggested that an increase in sea surface temperature will lead to a prevalence of the larger eukaryotic phytoplankton in the subtropical waters, probably due to the enhancement of phagotrophic mixotrophy under the warmer, more oligotrophic environments. Based on the extracted major environmental factors controlling the primary productivity in the subarctic and subtropical North Pacific, the equatorial Pacific, and the subtropical South Pacific, it was recognized that a micro-nutrient iron plays various roles in each ocean provinces, and the phosphorus cycle is a key for description of the biological production processes in the oligotrophic subtropical waters.

研究分野：海洋生物地球化学

キーワード：海洋生態 物質循環 植物プランクトン 栄養塩 微量金属 太平洋

## 1. 研究開始当初の背景

植物プランクトンは、全球一次生産の約半分を担い、炭素をはじめとする親生物元素の循環を駆動する地球生態系の重要な構成要素である。海洋物質循環の起点となる一次生産の調節機構としては、古典的には光や水温といった物理的要因と、硝酸塩、リン酸塩、溶存ケイ酸といった栄養塩の供給、そして動物による捕食が考えられてきた。近年、これらの要因に加えて、鉄などの微量金属が大きな影響を及ぼしていること、二酸化炭素濃度やビタミン類も関与していることが分かってきた。また、複数の栄養塩が同時に不足していたり、ある種の金属元素の不足が他の栄養塩の取り込みを減退させたりするという、複数の要素が絡み合う「共制限」という状態が海洋においても頻繁に起こっていると考えられつつある。しかし、これらの知見は沿岸部や高栄養塩・低クロロフィル(HNLC)海域など特定の場に集中しており、その他の外洋域において生物生産の個々の調節作用が各海洋区系でどのような共通性あるいは差異を示すのかについて比較検討した事例はほとんどなかった。また、調節要素がそれぞれどのような相互作用を示すのかについても、特定の植物プランクトン培養株を使った室内実験に基づく極めて限定的な研究例があるのみで、現場での実態解明が不可欠であった。

最新の分析技術を用いた研究により、ある種の溶存物質の存在量のみから生物生産の調節要因を推定することが困難であることが明らかになってきた。例えば、鉄などの微量金属は、その多くが海水中で有機錯体やコロイド粒子として存在している。生物生産への作用を考える上で、その物理・化学形態の理解が鍵となるが、その動態の解明は未だ大きな課題となっている。また、硝酸塩、リン酸塩は、旧来法による測定では熱帯・亜熱帯の外洋表層において常に枯渇していると考えられていたが、実際はナノモルレベルで濃度が変動しており、それに伴って生物生産も増減している可能性が高いことから、これらの新しい視点に立った研究の展開が求められていた。

このような栄養塩制限の指標としては、従来一義的に適用されてきたレッドフィールド比(C:N:P=106:16:1)や、それを他の元素に拡張した固定的な比が化学量論的な解析に用いられてきた。しかし、植物プランクトンの栄養塩の獲得戦略(窒素固定、有機窒素・有機リン・有機錯体鉄の利用)や生体分子の元素組成(脂質膜のリン含量、電子伝達体の中心金属)の多様性を考慮すると、このような固定比ではなく、むしろその比からのずれと、それを生じさせる要因を把握することが、海洋の各区系における物質循環機能を理解する重要な鍵になる。すなわち、化学形態を考慮した上で、複数の要素が複合的に作用するという前提で共制限の概念を導入す

ること、より具体的には、植物プランクトン群集全体を単一系と見なさず、細胞レベル・群集レベルで何をどの程度シフトさせるのかといったトリガーとしての各調節要素の役割を評価することによって、これまでの単一要素による生物生産の制限モデル(リービッヒの最小律)から脱却することができると考え、以下の研究に取り組んだ。

## 2. 研究の目的

本研究では、研究領域を通じて新たに構築される各海洋区系について、物質循環を駆動する海洋表層の生物生産活動の調節機構を解明することを目的とした。そこで、調節要素として、栄養塩、微量金属、光に重点を置き、栄養塩と微量金属については化学形態の違いを考慮するとともに、化学量論的バランス(元素比)および複合作用に着目することにより、単一の制限要因を前提としたリービッヒモデルを超えた新たな調節モデルの構築を目指した。調節要素が生物生産に及ぼす作用については、多様な栄養塩獲得戦略を擁する個々の生物機能に着目し、細胞レベルから群集レベルまでの解析を行った。物理場や光環境の変動とも関連付けながら、調節要素の実態やそれともなう調節機構の変動を昼夜変動から季節変化までの時間スケールで明らかにした。群集組成や生理活性が表層群集とは大きく異なる亜表層の生物群集を表層群集と対比させて、水柱全体の生物生産調節機構の総合的な理解を試みた。

## 3. 研究の方法

(1) 各海洋区系における生物生産調節要素の相互作用の解明

各海洋区系における栄養物質のマニピュレーション実験

各海洋区における微量金属および栄養塩濃度と植物プランクトン応答の関連性を明らかにするため、太平洋を広くに調査する白鳳丸 KH-12-3 次航海(H24年7~8月)・KH-12-4 次航海(H24年8~10月)・KH-13-7 次航海(H25年12月~H26年2月)・KH-14-3 次航海(H26年6~8月)・KH-14-7 次航海(H26年12月~H27年1月)・長崎丸 419 次航海(H27年7月)・新青丸 KS-16-9 次航海(H28年7月)に乗船し、複数の海洋区系をカバーする形で実験を行った。海洋表層および亜表層の現場植物プランクトン群集をクリーン採水して、数日から1週間スケールの船上での添加培養実験を実施した。コントロールする調節要素としては、鉄・窒素・リン・ビタミン類・微量金属(鉄、ニッケル、亜鉛、コバルトなど)・光に着目し、植物プランクトンの生理状態および増殖能と群集組成の変化について、クロロフィル分析、フローサイトメトリー、植物色素組成解析、顕微鏡観察などによりモニタリングを行った。

植物プランクトン培養株による室内実験  
代表的な植物プランクトン種や窒素固定

シアノバクテリアの培養株を用いて、栄養塩、微量金属、光等の各種の調節要素を変化させながら、生理状態の変化や化学形態と栄養物質の取り込み能の関係などを調べた。また、現場環境における特定の植物プランクトンの制限状態を診断するため、一部の培養株を用いて各種遺伝子が発現する条件を検討した。

(2) 各海洋区系における生物生産調節要素の実態と時空間変動の把握

上記の研究航海において、マニピュレートを行う生物生産要素の海洋現場における変動状況を把握するため、栄養塩・溶存微量金属の濃度、大気降下物質中の栄養塩・微量金属の濃度、有機錯体鉄のキャラクタリゼーション、水中光環境などに関する洋上観測と試料採取・分析を行った。また、窒素・リン及び鉄のストレスマーカーとなる遺伝子の発現解析を複数のシアノバクテリア類を対象として実施し、南北太平洋における植物プランクトン種ごとの栄養制限状態を調べた。さらに、各航海において同時に行われる他の研究計画班の観測研究と連携することにより、物理環境から生物群集構成に至るまでの包括的な場の把握を、海洋区系毎に行った。

(3) 海洋生物生産の調節機構モデルの構築

各海洋区系の生産調節機構について得られた知見を整理し、複数の調節要素による複合作用を考慮した新たな生物生産の調節機構モデルを作成した。これまでの生物地球化学物質循環モデルにおいては、増殖制限に際して窒素・リン・鉄の濃度と存在比のみが問題とされていたが、本研究では化学形態の異なる各栄養素が植物プランクトンの各機能群の相対的な組成や生理活性を変化させるという新たな視点を物質循環に組み込んで解析した。

#### 4. 研究成果

(1) 太平洋の植物プランクトン群集における窒素・リンおよび微量栄養素による共制限

窒素あるいは鉄が主要な制限栄養素となっている太平洋の亜熱帯域および亜寒帯域において、他の栄養素による共制限状態を明らかにするため、栄養物質のマニピュレーション実験を行った。亜熱帯域表層水の栄養塩濃度に関して、西部北太平洋では硝酸塩とリン酸塩が共に検出限界以下であったにもかかわらず、植物プランクトン群集が応答を示したのは硝酸塩に対してのみであり、硝酸塩とリン酸塩の共制限は認められなかった。その要因として、植物プランクトンは有機態リンを利用して増殖していた可能性が考えられた。亜熱帯域における植物プランクトン群集の応答は、窒素源として尿素や他の無機態窒素を添加した場合にも見られた。西部北太平洋では、シアノバクテリアとピコ・ナノ真核植物プランクトンにおいて、尿素とニッケルの共制限が起こり得ることが実験結果から初めて明らかになった。

北太平洋亜寒帯域では、植物プランクトン群集が鉄制限を受けている西部海域においては渦鞭毛藻が、窒素制限を受けていた東部海域では渦鞭毛藻とシアノバクテリアが、ビタミンB<sub>12</sub>との共制限を受けていることが示唆された。渦鞭毛藻は混合栄養性であり、ビタミンB<sub>12</sub>に反応した他の植物プランクトンや細菌群を摂食した可能性も考えられた。

外洋の溶存鉄濃度は亜表層クロロフィル極大層付近で極小を示す傾向にあることから、有光層下部では、光と鉄などの微量金属が植物プランクトンの増殖に複合的に作用していることが予想される。そこで、西部北太平洋の亜表層における栄養塩と微量金属の詳細な鉛直分布を調べた。その結果、亜熱帯域および亜寒帯域の亜表層クロロフィル極大層付近に分布する植物プランクトン群集は、光量ならびに鉄の不足によって硝酸塩を有効に利用できていなかったことが示唆された。また、有光層直下の硝酸塩躍層付近で溶存亜鉛濃度の急激な減少が認められ、亜熱帯域と同様に表面混合層内の溶存コバルト濃度が低くなっていた。溶存鉄がほぼ枯渇した環境下で、亜鉛やコバルトの濃度変化が、亜熱帯域と亜寒帯域で共通して見られたことは極めて興味深い発見である。

(2) 環境因子と植物プランクトン群集構造の関係

全球的なデータ解析から、海水温と植物プランクトンのサイズ構造との間の密接な関係が明らかになっている。一般的に、水温が高くなるほど植物プランクトンの平均細胞サイズは小さくなるが、これは水温の直接的な影響よりもむしろ、表層水温の高い海域での強い成層にともなう栄養塩供給の減少の影響が主要であると解釈されている。また、植物プランクトン群集のサイズ組成はより高次の生態系の群集構造を規定し、海洋生態系全体の輸出生産の効率や漁業生産を左右する起点となっている。この機構の理解を通じて、将来の地球温暖化が海洋生態系に与える影響を評価することができるが、現在のモデルは極域から亜熱帯域にいたるまでの30 °Cの温度範囲をもとにした推定であり、せいぜい2~3 °C程度と予想される温度上昇に対する推定のためには大雑把すぎる。海洋の半分を占める亜熱帯域における僅かな温度変化が植物プランクトン群集のサイズ組成に与える影響を評価するため、2008年以降の航海で採集したフローサイトメトリーのデータのうち、細胞サイズに関わるデータを精査した。*Synechococcus*、ピコ・ナノ真核植物プランクトン、ナノシアノバクテリアの細胞サイズに最も強い影響を及ぼす因子は夕方を頂点とする日周変化であった。この影響を関数当てはめにより除去すると、真核植物プランクトンの細胞サイズは水温と正の、リン酸塩濃度と負の相関を示すことが明らかになった。他の2植物プランクトン群については有意な影響を及ぼす因子はなかった。これは温暖化にとも

なう成層の強化が細胞サイズの低下をもたらすという一般的な予想に反するものであり、既存の生物地球化学モデルに重要な示唆を与えるものである。

この直感に反する結果を説明する因子として混合栄養生物を仮定し、中部北太平洋南北測線において混合栄養性ナノ鞭毛虫の密度および摂餌速度を測定した。全ナノ鞭毛藻に占める混合栄養生物の割合は亜熱帯循環内で高く、その割合はリン酸塩濃度と負の相関を示していた。これは混合栄養という戦略がサイズによる栄養塩取り込みにおける不利を克服する上で有効であることを示唆しており、貧栄養海域における栄養塩制限が群集構造に与える影響を考える上で極めて重要であることを示している。

### (3) 蛍光プローブや分子マーカーを用いた植物プランクトン制限状態の解明

太平洋亜熱帯域はほぼ全域にわたって表層で硝酸塩などが枯渇し、窒素制限となっている。一方、一部の海域では窒素固定生物が繁栄し、大気中の窒素を起源とする窒素循環が展開されている。このような海域ではリンや鉄といった元素が生物生産を規定する要因となりうる。そこで、微生物群集のリン制限を様々なアプローチで明らかにした。

リン酸塩制限の指標として過去広く用いられてきたのがアルカリホスファターゼ活性である。アルカリホスファターゼはほぼすべての生物が有するリン酸エステル加水分解酵素であり、無機リン酸の欠乏にともない有機態リンを利用するために細胞内外に放出される。これまで、アルカリホスファターゼといえば最も単純な構造であるリン酸モノエステルを対象にしたものが圧倒的であり、外洋におけるリン酸ジエステルの動態はほとんどわかっていない。そこで、加水分解により強い蛍光を発するリン酸ジエステル基質を用いてリン酸ジエステラーゼ活性を太平洋全域で測定したところ、モノエステラーゼと同様に表層リン酸塩が枯渇した西部北太平洋亜熱帯域の北緯20度以北で高く、リン酸ジエステルのリン酸枯渇下での生物利用が示唆された。ただし、その活性はモノエステラーゼ活性より1桁以上低く、モノエステルと比べるとジエステルは生物利用能の比較的低い画分だと考えられる。また、リン酸モノエステルおよびジエステルの平均回転時間はそれぞれ数日と数百日のオーダーとなり、ジエステルが生物地球化学的に不活性な画分であること、ジエステルの中でも活性の異なる画分が混在していることが明らかになった。

海洋の溶存有機態リンのうち、その存在が指摘されながら最も動態が不明なものがホスホン酸を含むC-P結合をもつ化合物である。そこで、ホスホン酸蛍光基質を新たに合成し、太平洋の東経150度北緯20度および西経170度線上北緯0度から40度までの計9測点において10 mにおけるC-Pリアーゼ活性を調べたところ、有意なC-Pリアーゼ活性は北緯20~30度の

4測点のみで検出され、その他の測点では蛍光の増加は見られないか極めて小さかった。C-Pリアーゼの有無は生物種によって異なることはこれまで報告されている。今回検出されたC-Pリアーゼの活性は、非窒素固定性のシアノバクテリアや従属栄養性細菌によるものと考えられる。測定されたホスホン酸の最大分解速度を同海域の無機リン酸取り込み速度およびリン酸エステル類の最大加水分解速度と比較すると、亜熱帯海域表層ではC-Pリアーゼのリン循環への寄与は有意であるものの極めて小さいことが明らかになった。

細胞内外の酵素以外にも、特定の栄養塩ストレス状態に反応して発現し、分子マーカーとしてはたらくタンパク質が数多く報告されている。その中でも *Synechococcus* は窒素・リン・鉄の制限状態を診断するための分子マーカーが報告されているため、それらを利用して太平洋の広域で *Synechococcus* の制限状態の診断を試みた。南北太平洋熱帯亜熱帯域における解析の結果は、各種栄養塩の分布や過去の培養実験の結果と大まかには矛盾せず、手法の有効性はある程度担保された。しかし、PCR後のゲル泳動でバンドが複数観察されることもあり、手法には改良の余地が認められた。今後はさらに遺伝子の領域や生物種の適用範囲を拡大していくことにより研究を展開していくことが期待できる。

### (4) 中部北太平洋における植物プランクトン群集の亜表層水添加に対する増殖応答

海洋一次生産の調節機構として重要な硝酸塩、リン酸塩、溶存ケイ酸などの栄養塩と、それら栄養塩の利用を含む様々な代謝過程に関与している微量金属類の海洋表層における生物利用能は、沿岸域からの供給、大気からの沈着、深層からの供給などによって変化し、各過程の相対的な寄与の違いが、その海域の生物生産を特徴付ける要因の一つとなっている。また、亜表層の植物プランクトン群集は、生物量・群集構造・生理活性等の点で表層群集と異なることから、水柱全体の生物生産調節機構を理解するためには、亜表層群集がもつ栄養獲得戦略を表層群集と対峙させながら解析することも重要である。そこで、中部太平洋の亜熱帯から亜寒帯にかけての海域において、表層および亜表層植物プランクトン群集を対象に、有光層以深からの栄養塩や鉄供給に対する増殖応答を調べた。

その結果、亜寒帯の高栄養塩・低クロロフィル海域だけでなく、北緯35度付近においても、表層植物プランクトン群集の増殖に関して鉄が不足する傾向にあることが明らかになった。また、亜表層クロロフィル極大層付近の植物プランクトン群集では、亜熱帯の北緯20度付近まで、下層から供給される栄養塩に対して鉄が相対的に不足し易い環境となっていた。有光層下部における鉄の相対的な消費が大きいことは、表層群集の鉄制限を強化する要因の一つになっている可能性があると考えられる。

#### (5) 太平洋における微量金属元素等の広域分布の特徴

鉄を指標にした海洋区系を検討するため、太平洋における溶存鉄濃度データベースを作成し、大まかな分布の特徴を抽出した。鉄供給・循環過程に関する既存知見やモデル計算結果と、溶存鉄の分布パターンを照らし合わせた結果、陸域・沿岸、大気、熱水からの供給と、冬季鉛直混合や島嶼・海流の影響を強く受けている海域に大きく区分されると考えられ、北太平洋の西部海域は多様な形で鉄供給を受けていることが示された。高緯度域ではHNLC海域にも鉄供給源が存在していることになるが、これらの海域では光合成に十分な光が利用可能な夏季の成層期と鉄供給が必ずしも同調していない可能性が考えられた。

太平洋の複数の海洋区系をまたがる西経170度線上の南極海から北極海までの観測点において、生物生産に関わりの深い微量金属を対象に、表層200 m以浅における溶存濃度の広域的な分布パターンの特徴を明らかにした。表層の溶存鉄濃度は広い海域で低い値を示したが、特に中緯度域で下層からの鉛直的な鉄供給フラックスが小さくなっていると考えられ、亜熱帯海域では亜表層クロロフィル極大層付近での溶存鉄の消費が認められた。マンガン、ニッケル、コバルト、銅の有光層内の溶存濃度については、高緯度海域で値が高くなる傾向を示し、ニッケル、コバルト、亜鉛に関しては亜熱帯海域で特徴的に低くなるなど、表層での生物活動による消費や亜表層からの鉛直的な供給フラックスの緯度変化、北半球の中層に広がる貧酸素水の影響、南北太平洋の亜熱帯と亜寒帯との間の特徴的な濃度分布パターンの違いなどを見出した。このような太平洋の南北間における微量金属の溶存濃度分布パターンの差異は、現場のプランクトン群集による微量金属の獲得・利用戦略の違いを生み出し、高緯度海域の表層群集ならびに低緯度海域の亜表層群集による生物生産性に重要な影響を及ぼしている可能性がある。

また、航海中には大気エアロゾルや雨水試料を採取して、太平洋の広い範囲で栄養塩の沈着フラックスを見積もった結果、大気から海洋へ沈着する無機窒素の季節的な変動幅や、人為起源の汚染物質ならびに火山活動による影響、南北太平洋での沈着量の違いなども明らかになった。

#### (6) 太平洋の各海洋区における海洋生物生産の調節機構の特徴

これまでの研究で得られた知見と、各海域に特徴的な植物プランクトン元素比などを併せて考察し、太平洋の各海洋区系における新たな生物生産調節機構モデルを整理した。

北太平洋亜寒帯域の高栄養塩・低クロロフィル(HNLC)海域では、有光層内全体で鉄が主要な調節因子となっており、外部からの鉄の供給量に応じたケイ藻類による新生産と、有光層内で循環する鉄に依存した小型藻類による再生産が共存していると考えられ

た。鉄供給には、冬季を中心とした季節的な鉛直混合・黄砂などの大気降下物・沿岸域からの水平移流や渦による輸送などが関係しており、気候変動の影響を受け易い。新生産には大型ケイ藻の寄与が大きく、生物ポンプ機能を強める上で重要な役割を果たしているが、細胞に含まれる生元素のストイキオメトリー(C/Fe比など)の変化が物質循環に影響を及ぼしている可能性がある。

同じくHNLC海域である太平洋赤道域では、鉄が主要な調節因子となるが、東向きに流れる赤道潜流によって輸送される太平洋西部の島嶼陸棚や海底火山活動に由来する鉄に依存する形となっている。また、赤道湧昇により下層から供給された栄養塩を含む表層水が東西・南北方向に輸送される過程で、調節因子に水平的な勾配が生じている。この輸送過程では、下層からの栄養素の供給場と表層で生産された有機物の沈降場との間に時空間的なズレを生じ、表層と下層の間で物質循環のつながりが弱くなっている。ここで新生産に寄与するのは主に小型羽状目珪藻であるが、ケイ酸塩が窒素やリンと比べて相対的に不足し易い環境にあることから(特に南太平洋側)、その増殖には、鉄に加えてケイ素も調節要素の一つとして関与していると考えられる。

北太平洋亜熱帯では、窒素が主な一次生産の調節因子となっている。有光層の下から供給される硝酸塩の弱光条件下での利用や表層での生物窒素固定に対して、鉄がトリガーとして作用することに加えて、特に西部海域では窒素固定が活発に行われてリンが不足し易くなることから、海水中のリンの存在形態と植物プランクトンの有機態リン利用能が一次生産の群集構造を決定する要因となっている。

南太平洋亜熱帯でも、窒素が主な一次生産の調節因子となっているが、同時に鉄が決定的に不足している。西部海域では、ダストや島嶼由来の鉄供給に応じた窒素固定が物質循環に重要な役割を果たしており、その結果リン酸塩が不足するため有機態リンの利用も促されている。一方、東部海域では、バイオマスが極めて低く、再生循環するアンモニウム塩の利用に依存した微小植物プランクトンと従属栄養生物中心の物質循環が営まれており、余剰のリン酸塩が残存している。

#### (7) まとめと今後の展望

将来にわたる海の利用を展望した新たな海洋像の提示を目指す本領域の全体構想の中で、本計画研究は各海洋区系の物質循環の特徴と生態系機能の解明を担い、低次生物生産を駆動するキープロセスの調節メカニズムの解析を進めた。新たに提示した海洋生物生産の複合的な調節メカニズムは、海洋区系の物質循環・生産力のモデル解析に用いられている各プロセスの定式化された経験則の見直しにつながり、水産資源と海洋生態系の価値評価に用いる生態系モデルの高度化に

大きく寄与すると考えられる。また、各海洋区系の物質循環機能およびそれを担う海洋生態系への理解が深まったことで、社会的・経済的な海洋の価値評価に基づく環境政策の策定や、地球環境に対する人間活動の影響予測研究の前進にも貢献するものと期待される。さらに、海洋の持続的利用のための海洋ガバナンスの構築に関して、海洋鉄肥沃化による二酸化炭素吸収促進を具体的例として班間連携研究により取り組んだ科学的知見に基づく経済価値評価の議論は、自然科学と社会科学の連携の効果的な進展を図る上での貴重な礎になる。

また、本研究項目における重要な成果として、太平洋における有機態リンの利用動態が明らかになった。旧来はこの知識はリン酸モノエステルおよび DNA に集中していたが、今回の研究によりリン酸ジエステルや C-P 化合物にまで拡大した。今後は有機態窒素化合物や有機錯体鉄へと同様の手法を敷衍することで、無機塩が枯渇した海域においてさらに多様な有機態の栄養塩の動態が明らかになっていくであろう。植物プランクトンサイズ組成の解析の結果は、これまでの全球的な解析から得られた結果とは真逆なものである。これは温暖化の影響の将来予測に修正を迫るものである。その背景にあるのは、これまでの生物地球化学モデルのなかでパラメータ化されてこなかった、外洋における混合栄養生物が物質循環においてこれまでの想定以上に重要である可能性である。混合栄養生物は栄養塩の取り込みのほか、細胞の元素組成や再生効率なども独立栄養生物とは異なることがわかっているため、これらを適切に外洋生態系モデルに取り込むことができればその精度は改善することが見込まれる。

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

### [雑誌論文](計 18 件)

Sato, M., T. Shiozaki and F. Hashihama, 2017. Distribution of mixotrophic nanoflagellates along the latitudinal transect of the central North Pacific. *Journal of Oceanography*, 73, 159-168. DOI: 10.1007/s10872-016-0393-x, 査読有

Yamaguchi, T., K. Furuya, M. Sato and K. Takahashi, 2016. Phosphate release due to excess alkaline phosphatase activity in *Trichodesmium erythraeum*. *Plankton and Benthos Research*, 11, 29-36. DOI: 10.3800/pbr.11.29, 査読有

Shiozaki, T., S. Takeda, S. Itoh, T. Kodama, X. Liu, F. Hashihama, and K. Furuya, 2015. Why is *Trichodesmium* abundant in the Kuroshio? *Biogeosciences*, 12, 6931-6943. DOI:10.5194/bg-12-6931-2015, 査読有

Sato, M., T. Kodama, F. Hashihama and K.

Furuya, 2015. The effects of diel cycles and temperature on size distributions of pico- and nanophytoplankton in the subtropical and tropical Pacific Ocean. *Plankton and Benthos Research*, 10, 26-33. DOI: 10.3800/pbr.10.26, 査読有

Masuda, T., K. Furuya, T. Kodama, S. Takeda and P.J. Harrison, 2013. Ammonium uptake and dinitrogen fixation by the unicellular nanocyanobacterium *Crocospaera watsonii* in nitrogen-limited continuous cultures. *Limnology and Oceanography*, 58, 2029-2036. DOI: 10.4319/lo.2013.58.6.2029, 査読有

Sato, M., R. Sakuraba and F. Hashihama, 2013. Phosphate monoesterase and diesterase activities in the North and South Pacific Ocean. *Biogeosciences*, 10, 7677-7688. DOI: 10.5194/bg-10-7677-2013, 査読有

### [学会発表](計 43 件)

Takeda, S., Distributions of dissolved trace metals along a 170°W section in the Pacific Ocean. 2017 Aquatic Sciences Meeting, 2017 年 2 月 27 日, ハワイコンベンションセンター(ホノルル, 米国)

Sato, M., T. Shiozaki and F. Hashihama, Distribution of mixotrophic phytoplankton along the latitudinal transect of the central North Pacific. Ocean Biogeochemistry Gordon Research Conference, 2016 年 6 月 13 日, 香港中文大学(香港, 中国)

Takeda, S., Y. Wakuta, M. Sato, Growth response of phytoplankton assemblage to additions of subsurface water in the central North Pacific. 国際シンポジウム Developing New Ocean Provinces on Their Biogeochemistry and Ecosystems, 2015 年 12 月 3-4 日, 東京大学(東京都文京区)

### [図書](計 1 件)

芳村 毅・橋濱史典・梅澤 有・鈴木光次・横川太一・佐藤光秀・太田尚志・太田秀和. 2015. 海洋観測ガイドライン第四巻 採水分析 II (粒子態). 日本海洋学会海洋観測ガイドライン編集委員会編, 日本海洋学会発行. G4052JP: 001-004.

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

武田 重信 (TAKEDA, Shigenobu)

長崎大学・水産・環境科学総合研究科(水産)・教授

研究者番号: 20334328

### (2) 研究分担者

佐藤 光秀 (SATO, Mitsuhide)

東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・助教

研究者番号: 60466810