

溶存有機物の微生物食物連鎖を経由する高次栄養段階への 伝達

誌名	日本プランクトン学会報
ISSN	03878961
著者名	越川,海 原田,茂樹 渡辺,正孝
発行元	日本プランクトン学会
巻/号	46巻1号
巻号補足	
掲載ページ	p. 78-87
発行年月	1999年2月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



溶存有機物の微生物食物連鎖を経由する高次栄養段階への伝達

越川 海・原田茂樹・渡辺正孝

国立環境研究所 水圏環境部
〒305-0053 茨城県つくば市小野川16-2

Carbon transfer from dissolved organic matter to higher order organisms via microbial loop

HIROSHI KOSHIKAWA, SHIGEKI HARADA AND MASATAKA WATANABE

National Institute for Environmental Studies
Onogawa 16-2, Tsukuba, Ibaraki, 305-0053 Japan

Abstract: Since the concept of microbial loop was presented, it has been widely discussed about the fate of bacterial production. One of the issues is whether or not bacterial production can be transferred to metazooplankton as food source; i.e. sink or link issue. Several studies using tracer technique reported that the amount of carbon transfer from bacteria to metazooplankton was very small because many trophic steps are included in microbial loop, and then concluded that microbial loop plays a role of respiratory energy sink rather than that of food pathway for metazooplankton in aquatic ecosystems. However, recent studies have revealed that photosynthetic production is carried along not only direct food chain from phytoplankton to metazooplankton but also complex food webs; i.e. microbial food web, similar to pathways of bacterial production. Here, we will review the issue of "sink or link?" and discuss the possibility of carbon transfer from bacteria to metazooplankton according to our ^{13}C tracer experiments using *in situ* batch incubation technique within a coastal mesocosm. Our experiments showed that percentages of ^{13}C label transfer from bacteria and autotrophs to metazooplankton during 4 hours were of a similar magnitude. This result suggests that metazooplankton are potentially supported by not only autotrophs but also bacteria according to their production.

Key words: microbial loop, sink or link, bacterial production, metazooplankton

1. はじめに

F. Azamらが1983年に水界生態系の微生物食物連鎖 (microbial loop) のアイデア (Fig. 1) を世に問うまで、浮遊性バクテリアの役割は溶存有機物の分解・無機化のみであり、言うなれば、バクテリアは植物プランクトンを起点とするプランクトン食物連鎖の末端であると考えられていた。F. Azamらの論文発表以降、バクテリアサイズ (0.2~2 μm) のプランクトンを出発点とする生態系に主眼をおいた研究が一つの研究分野として確立し、活発な研究が行われてきた。

現在までに明らかにされていることは、(1) バクテリアの生産速度が、平均で植物プランクトンの光

合成生産の20~30%程度に相当し (Cole et al. 1988)、したがって微生物食物連鎖へ流れ込み得る炭素量が、プランクトン食物連鎖へのそれと比較して無視できないものであること、(2) バクテリアとバクテリアよりも一回り大きくバクテリア捕食者である従属栄養性微小鞭毛虫 (HNF; heterotrophic nanoflagellate, 2~4 μm 程度) の相対的現存量が、湖沼・海洋を問わずほぼ1:1000の数的関係にあり (Sanders et al. 1992)、バクテリア→HNFの捕食関係が水界生態系においてかなり普遍的に存在していること (例えば、Nagata 1988, Weisse 1989)、(3) HNFに加えて他のナノサイズ (2~20 μm) 原生動物 (従属栄養性鞭毛藻や繊毛虫など) がバクテリアの消費者であること (例えば、

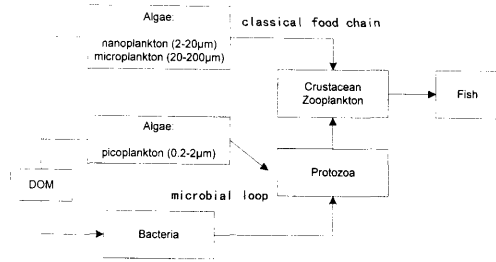


Fig. 1. A simple food web model including the classical food chain and the microbial loop from bacteria and pico-planktonic algae through protozoa to crustacean zooplankton. The latter was first presented by Azam et al. (1983).

Sherr et al. 1986a, Sanders & Porter 1988), (4) マイクロサイズ (20~200 μm) の原生動物がナノサイズの原生動物を捕食していること (例えば, Sherr et al. 1989), (5) 橈脚類が珪藻などの植物プランクトンばかりではなく原生動物を多く摂食していることがあること (例えば, Kleppel 1991, Gifford & Dagg 1991) などである。

微生物食物連鎖のアイデアが提示されるまでは、動物プランクトンなどの高次栄養生物はもっぱら植物プランクトンを栄養源として生活していると考えられてきたが、過去10数年に報告されてきたこれらの知見を合わせて考えると、溶存有機物はバクテリアによって分解され無機物として再び植物プランクトンに利用されるばかりではなく、溶存有機物→バクテリア→原生動物→動物プランクトンという微生物食物連鎖によって食物連鎖の上に位置する消費者 (高次栄養生物) に利用され「得る」ことが次第に明らかになってきたのである。しかしながら、微生物食物連鎖に含まれる捕食関係が非常に複雑 (バクテリアと動物プランクトンを繋ぐ原生動物群はあまりにも多種多様!) な為に、その定量的な把握はあまり進んでいないのが現状である。

本稿では、果たして微生物食物連鎖によってバクテリア生産が動物プランクトンに餌として供給されているのか?、その餌供給量は植物プランクトンの光合成生産の動物プランクトンへの供給量に比較してどれほどの大きさ (重要) なのか? という疑問に対して、今までに行われてきた研究を紹介し、また筆者が瀬戸内海において炭素安定同位体 (^{13}C) をトレーサとして利用して行った検証実験について述べたい。

2. Sink or Link?

バクテリア生産の動物プランクトンへの有機物伝達は、80年代半ばの“sink or link issue (Banse 1982, Ducklow et al. 1986, Sherr et al. 1987)”という議論の中でも扱われている。ただし当時の議論は、微生物食物連鎖そのものが存在しうるか否か、つまりバクテリア生産が原生動物以上の捕食者にlinkしているか、あるいはバクテリアの有機物が全く原生動物以上の捕食者に伝達されずにsinkになっているかに中心が置かれた。

例えばDucklow et al. (1986) は水界生態系におけるバクテリア生産の行方を追跡する目的でスコットランドの入り江に300 m^3 の隔離水界を作った。隔離水塊に ^{14}C -glucoseを添加し、溶存態及び粒径分画した懸濁粒子中の ^{14}C を追跡した。実験直後から1 μm 以下の粒子 (バクテリア) に ^{14}C が多く取り込まれた。しかしながら1 μm 以上の粒子 (バクテリア以外のプランクトン) への蓄積は、1~3 μm の粒子に多少認められるものの僅かであり、>100 μm の粒子 (動物プランクトン) への蓄積は更に少なかった。溶存態 ^{14}C 濃度は実験開始後数時間後には、DOCよりもDICで高くなった。これらの結果を受けてDucklow et al. は、バクテリア生産は1 μm 以上の生物群には伝達しにくく、有機物の無機化 (sink) の機能を担っていると結論した。

一方、Sherrらは同じ1986年に、ほとんどの海洋環境では<5 μm の微小藻類とバクテリアによる生産が大きな割合を占め、原生動物がこれらの微生物の主な消費者であること (linkしていること)、それらよりも大きな植物プランクトンも原生動物が捕食していることなどをまとめ (Sherr et al. 1986b)、微生物食物連鎖 (microbial loop) の存在を肯定すると共に、実際は更に複雑な捕食関係があることを見出して微生物食物網 (microbial food web; Fig. 2) という概念を発表している (Sherr and Sherr 1988)。これ以後、微生物食物網に示された植物プランクトンを餌とする植食性原生動物 (従属栄養性渦鞭毛藻、繊毛虫など) に関する研究 (例えば、Verity et al. 1993, Nakamura et al. 1996) や従属栄養性バクテリアとほぼ同じ大きさの独立栄養性藻類 (シアノバクテリア等) に関する研究 (例えば、Magazzu & Decembrini 1995) が盛んに行われ、現在では食物網を考える上で無視できない存在になっている。

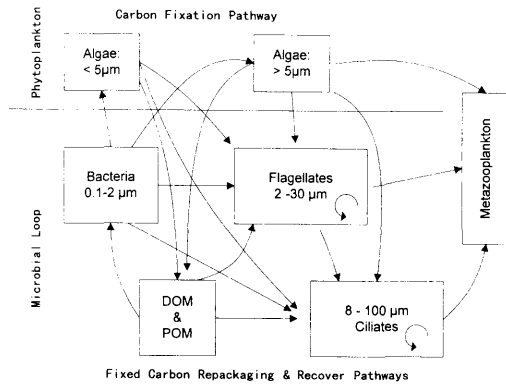


Fig. 2. A model of the microbial food web proposed by Sherr and Sherr (1988), which emphasized the diversity of connection between members of the microbial community.

さて、バクテリア生産の動物プランクトンへの伝達に話を戻そう。微生物食物連鎖というバクテリアから動物プランクトンへの伝達経路が存在するとして考えた場合、その経路を介して動物プランクトンに到達する有機物量はどの程度のものなのだろうか。ある生物間の有機物受け渡しの大きさを決める重要な要素の一つは、その伝達経路に含まれる栄養段階 (trophic step) の数である。例えば栄養段階毎のエネルギー伝達効率 (Lindeman 1942) を仮に一律20%とするならば、栄養段階が一つ増す毎に高次の消費者へ伝達され得る物質は1/5に減少してしまう。例えば橈脚類が微生物食物連鎖を介してバクテリアを利用する一つの伝達経路としてバクテリア→HNF→従属栄養性渦鞭毛藻や繊毛虫→橈脚類のようなものが考えられる。橈脚類の摂餌様式 (濾過摂食, filter feeding) では、彼らの刺毛で捕捉することのできない微小粒子の摂食効率が極端に低く、バクテリアを直接捕食することができないからである。例えば Nival & Nival (1976) は、*Acartia clausi* が成体では7µm以下の粒子を殆ど摂食できないことを実験室で確かめている。栄養段階数を4段階、伝達効率が仮に一律20%とすれば、橈脚類に伝達できるのはバクテリアが生産したものの (100%) のうち高々0.8%となる。バクテリア生産が光合成生産の20~30%に相当しても、橈脚類が植物プランクトンを直接捕食できることを考えると、バクテリア生産の橈脚類への寄与は相対的に非常に小さなものになってしまう。このようにエネルギー伝達効率の概念からは、バクテリア生産はその大半が原生動物群によって消費・無機化

され、微生物食物連鎖は「有機物伝達の終端」として機能して動物プランクトン以上の高次生物にはほとんど伝達されないと考えられる。先に紹介した Ducklow et al. (1986) のメゾコズムでの実験でも、バクテリアが取り込んだ¹⁴Cの動物プランクトンへの蓄積は極めて少なく (例えば1日後の>100µm画分への¹⁴C蓄積は全粒子の0.03%程度)。この結果は動物プランクトンへバクテリア生産が伝達する前に微生物食物連鎖の複数の栄養段階の中でほぼ無機化されてしまうことを示しているとも捉えることができる。

“sink or link” が議論されはじめた当時は、“sink”とはバクテリア有機物が原生動物にさえ伝達されずに無機化されることを指していたが、次第に少なくとも原生動物までは伝達されることが明らかとなり、“sink or link”の意味が広がっていったように思われる。一部の研究者によるものかもしれないが、“sink”とはバクテリア生産が原生動物群によって呼吸・無機化され動物プランクトン以上の高次栄養生物に有機物が伝達されないこと、逆に“link”とは微生物食物連鎖を介しても高次栄養生物に有機物が伝達されることとして定義され始めた。例えば数年前に Sanders & Wickham が発表した総説 (1993) には、バクテリアと動物プランクトンの間に多くの栄養段階が存在するならば“microbial loop is a respiratory energy sink”であると述べ、その根拠としてバクテリアを起点とする動物プランクトンへの有機物伝達の小ささを示した Ducklow et al. の実験結果を引用している。

Ducklow et al. (1986) は微生物食物連鎖と動物プランクトンの関係について立ち入った議論はしていないが、微生物食物連鎖がlinkしていると主張した Sherr et al. (1987) は Ducklow et al. (1986) への Technical Commentsの中でバクテリアと動物プランクトンの関係について次のような興味深いことを指摘している。例えば (1) Parsons et al. (1980) は、隔離水界に glucose を添加してバクテリア活性を高めると、glucose を添加しない系に比較して、動物プランクトンの生産が高くなること、また (2) Davies (1984) は、Ducklow et al. と同じ場所に設置した隔離水界に¹⁴C-NaHCO₃ を添加して光合成生産の行方を追跡した実験を行ったが、動物プランクトンへ伝達された¹⁴Cの割合は、Ducklow et al. が¹⁴C-glucoseで行った実験と殆ど同じ大きさであることなどである。つまり、必ずしも微生物食物連鎖のみが respiratory sinkとして機

能している訳ではなく、またバクテリアから動物プランクトンへの伝達が少ない環境では、植物プランクトンからの伝達も同様に少ないこともあるのではないかと言う。

さらに Sherr らの提示した微生物食物網の概念 (Fig. 2) によると、水界生態系は原生動物群が鍵となってプランクトン食物連鎖と微生物食物連鎖が複雑に交叉し、光合成生産もバクテリア生産と同様に複数の栄養段階を経て動物プランクトンに伝達されるといい、仮に微生物食物連鎖が sink として機能しバクテリアが動物プランクトンに有機物を伝達できないのであれば、光合成生産についても同様に sink として機能する可能性があり、逆に光合成生産が link していれば、微生物食物連鎖もバクテリア生産の伝達経路として link している可能性が考えられる。Sherr らはこの概念にもとづき、“the link or sink controversy becomes a nonissue” と記している。

20年前のシンプルなプランクトン食物連鎖と比較して、多種多様な食物連鎖の存在が確認されている現在においては Sherr らの主張は尤もであり、動物プランクトンへの有機物伝達から考えてもバクテリア生産と光合成生産は sink でもあり且つ link でもあるのであろう。バクテリア生産の行方に焦点をおいた“sink or link”は、もはや議論を進めるべき課題ではないのであろうか？筆者はそのようには考えない。何故なら、微生物食物網に表されるように複雑な経路が存在しようとも、例えば昔から知られている珪藻→橈脚類などのプランクトン食物連鎖が消滅した訳ではなく、依然として動物プランクトンへの重要な有機物供給源だろうと思われるし、バクテリア生産及び微生物食物連鎖の sink の大きさ及び高次栄養生物への link の大きさの定量的な把握は未だ進んでいない。またバクテリアは溶存有機物を固定して生態系に有機物を再導入する役割を担っており、それらの定量的な把握は生態系全体の生物生産・有機物循環を明らかにする上で欠くことのできないものであるからである。

3. 同位体トレーサを用いた動物プランクトンへの link の証明

水界生態系が微生物食物網で表現されるような複雑な経路として存在していることが明らかにされて以来、バクテリア生産の動物プランクトンへの寄与

の評価は更に難しくなると言えよう。たとえ橈脚類が原生動物を好んで捕食していたとしても (例えば、Kleppel 1991)、その原生動物がバクテリアによって支えられていたのか、微小藻類などの独立栄養生物によって支えられていたのかを定量的に判断することは簡単ではない。

自然生態系に存在する任意の生物間の捕食速度 (フラックス) は、例えば希釈培養法 (Landry & Hasset 1982) などを用いて測定され、ピコプランクトン (バクテリアやシアノバクテリアなど)、原生動物、動物プランクトンの捕食関係について定量的な測定を行った例もある (例えば、Nagata et al. 1996, Carriek et al. 1991)。しかし全ての捕食関係についてバクテリア生産と光合成生産起点に分けてそれらのフラックスを同時に評価することは通常困難であり、筆者の知る限り全経路のフラックスを網羅した報告は殆どない。

バクテリアから動物プランクトンへの有機物伝達量を評価する手法のうち、現在最も総合的な情報を与えてくれるのは、同位体元素をトレーサとして利用する方法であろう。同位体で標識した thymidine や glucose を系に与えるか、予めそれらで標識したバクテリアを系に与えて動物プランクトンに伝達される同位体量を時間と共に追跡する方法である。この方法ではバクテリア・動物プランクトン間に存在する原生動物群の捕食関係を「フラックス未知のある種のブラックボックス」として扱いつつながら、バクテリアから動物プランクトンへ流れる有機物量を同位体量として直接的に観測することができる。

先に紹介した Ducklow et al. (1986)、Parsons et al. (1980) をはじめ、Pernie et al. (1990)、Wylie & Currie (1991) らはバクテリアから動物プランクトンへの有機物伝達について同位体トレーサ法を用いて報告している。しかしながら Wylie & Currie 及び筆者らの報告 (Koshikawa et al. 1996, 後述) を除けば、ほとんどの研究はバクテリア起点の経路のみを対象として、光合成生産から供給される有機物量との比較を行っていないために、動物プランクトン総捕食量に対するバクテリア生産の寄与率については議論されていない。

Wylie & Currie (1991) は、湖に設置した複数の隔離水界に ^3H -thymidine あるいは ^{14}C -glucose、また ^{14}C - NaHCO_3 を加え、その後約1ヶ月に亘って DIC、DOC 及び粒径分画した POC 間の同位体の移動を観察した。

さらに隔離水界中の主要な捕食関係についてコンパートメントモデルを用意し、同位体の移動を検証データとして各コンパートメント間の炭素フラックスを計算することによってバクテリアと藻類から動物プランクトンへの炭素伝達を同時に評価することを試みた。彼らの解析結果によると、枝角目（ミジンコ）が優先する条件では、動物プランクトンへ供給された炭素の16~21%以上がバクテリアをはじめとするピコプランクトン起源であり、一方、橈脚類が優先する条件ではピコプランクトンの寄与は小さいという。また別の解析によればバクテリア及び藻類から動物プランクトンへ単位時間あたりに伝達される炭素の割合は同じ程度であるという結果を示している。彼らは、このことから動物プランクトンが光合成及びバクテリア経路から供給を受ける割合は、それぞれのバイオマス現存量の割合に依存すると考察した。

このように、Wylie & Currie (1991) はトレーサを用いることで初めてバクテリア生産と光合成生産起点を分けて動物プランクトンへの炭素供給量を見積もった。彼らの研究において筆者が最も注目したのは、優先する動物プランクトンによって動物プランクトンへのバクテリアの寄与が異なること、また単位時間あたりの動物プランクトンへの炭素伝達割合がバクテリア生産と光合成生産で同程度、つまりどちらか一方の経路においてのみ効率的な伝達が起こっている訳ではないと言うことである。まず前者については、橈脚類とミジンコの摂餌特性の違いから彼らの結果は非常に理にかなっている。橈脚類はピコプランクトンを直接摂食することはできないが、ミジンコはナノプランクトンと共にピコプランクトンを直接捕食することができ、ピコプランクトン→動物プランクトンへの短絡経路が形成されてピコプランクトンのバイオマスを効率的に利用できるという（例えば、Pace et al. 1991）。後者については、微生物食物網で予想したように光合成生産がバクテリア生産と同様にsinkでもあり、またlinkでもあることを示しているように思われる。

今にして思えば、1991年にWylieらの上述の報告をきっかけとして更にこの分野の研究が進み、バクテリア生産と光合成生産の動物プランクトンへの寄与について、さまざまな生態系において定量化され、どのような生態系でバクテリア寄与が大きいのかまた低いのかについて一般化した概念として定着して

いてもおかしくなかったはずである。しかし、筆者の知る限り、Wylieらの論文が引用・議論される機会はほとんどなく、また微生物食物連鎖に関するその後の総説を見ても、相変わらずDucklow et al. (1986) を証左としてバクテリア生産は動物プランクトンにはほとんど伝達しないと紹介されることが多い（例えば、Sanders & Wickham 1993）。Wylieらの論文が微生物生態学者に余り注目されなかった理由の一つは、同位体の移動量と捕食関係を結びつけてモデル解析を行う上で経路の栄養段階数をはじめとして様々な仮定を与えていることが挙げられると思う。少なくとも数理モデル解析に明るくない筆者にとっては、彼らの論文は必ずしも理解しやすいものではなかったし、全ての仮定が受け入れやすいものではなかった。

4. 瀬戸内海における実験

SherrらとDucklowらの議論（Sherr et al. 1987）にヒントを得て、筆者らが瀬戸内海家島諸島で微生物食物連鎖の研究を始めたのは1991年のことである。彼らの議論の中にバクテリアと光合成生産の両方から動物プランクトンへの伝達を同時に評価するというアイデアがあり、その前年まで赤潮の研究を行っていた隔離水界（メゾコズム、Watanabe et al. 1995）を利用して試してみることにした（当時、1991年初めに発表されたWylie & Currieの論文には気づかなかった）。同位体には光合成生産の測定において放射性同位体の代わりになることがHama et al. (1983) によって確認されている炭素安定同位体（ ^{13}C ）を用いることにした。既往の報告では隔離水界全体に同位体を添加し長期間（数十日）に亘ってその行方を観測する方法が採られてきたが、筆者らは、その手法（同位体の全体添加）は見送らざるを得なかった。メゾコズムは直径5m、深さ18mで容積にすると350m³に相当する。放射性元素と比較して感度の低い ^{13}C では大量の試薬を投入する必要があり生物学的にもコストの面からも不可能であり、また両方の経路の炭素伝達を評価するためには、異なる2つの同位体元素（放射性では ^3H と ^{14}C など）を使うか若しくは複数のメゾコズムを用意する必要があるからである。

そこで筆者らがメゾコズム全体に同位体添加をする代わりに行った方法が4時間の現場培養（バッチ培養）である。数十日に亘るトレーサ実験に対して、

筆者らはこの方法を短時間培養法 (short-term in situ incubation) と呼んでいる。19日間のメゾコズム期間中1日おきに、毎回メゾコズム表層から採取した海水を4.5L透明瓶に満たす。細菌生産に用いられる溶存有機炭素として5 mg/Lの $^{13}\text{C}_6\text{-glucose}$ (6個のCが全て ^{13}C 標識されたもの) あるいは光合成に用いられる溶存無機炭素としてDIC濃度の10%の $^{13}\text{C-NaHCO}_3$ を添加した後、培養瓶を採水深度に吊り下げて9:00から13:00まで4時間培養を行う。培養後、それぞれの試水の懸濁粒子を4~5画分の粒径分画を行い、それぞれの画分への ^{13}C 蓄積を安定同位体比質量分析計で測定した。

メゾコズム期間中、各経路についてそれぞれ8回のバッチ培養を行い、培養後の各画分POCの同位体比と培養前の天然同位体比を比較した。天然同位体比 (1.009 atom% 前後) に対して、 $^{13}\text{C}_6\text{-glucose}$ 添加系における同位体比 (atom%) は $0.2\ \mu\text{m}$ ~GF/C (約 $1.2\ \mu\text{m}$) 画分のPOCで1.5~2 atom%, GF/C~ $20\ \mu\text{m}$ 画分で1.5~3 atom%, ほぼ動物プランクトンで占められる $>100\ \mu\text{m}$ 画分で1.15~1.2 atom%の結果を得た。つまり僅か4時間で溶存態 glucose が動物プランクトンに伝達していることが観察されたのである。一方、 $^{13}\text{C-NaHCO}_3$ を添加した光合成経路ではGF/F~ $20\ \mu\text{m}$ 画分で3~4 atom%, $>100\ \mu\text{m}$ では1.2~1.6 atom%の蓄積が測定された。

筆者らは、この結果からバクテリア経路と光合成経路を比較する方法の一つとして、同位体伝達率 (PLT; percentage of label transfer) を定義した。各粒径画分へのトレーサ ^{13}C 伝達量 ($^{13}\text{C}_{\text{ex}}$) を式1で計算し、動物プランクトンへの同位体伝達率 (PLT) を式2のように求める。

$$^{13}\text{C}_{\text{ex}} = (a_s - a_n) \times \text{POC} \quad (1)$$

$$\text{PLT} = \left(\frac{^{13}\text{C}_{\text{ex}, 100\ \mu\text{m}}}{^{13}\text{C}_{\text{ex}, \text{all}}} \right) \times 100 \quad (2)$$

ここで a_s , a_n はそれぞれ培養後および培養前の懸濁粒子の ^{13}C 同位体比 (atom%), POCは培養後の懸濁粒子中の炭素濃度, $^{13}\text{C}_{\text{ex}, \text{all}}$ 及び $^{13}\text{C}_{\text{ex}, >100\ \mu\text{m}}$ はそれぞれ全ての画分の $^{13}\text{C}_{\text{ex}}$ の和及び $>100\ \mu\text{m}$ 画分の $^{13}\text{C}_{\text{ex}}$ である。

培養瓶の中で、 ^{13}C がバクテリアあるいは藻類 (生産者) の取り込み及び食物連鎖によって上位栄養生物へ伝達されると共に、一部は捕食者や生産者の呼吸や排泄などによって溶存態に変化しているに違

ない。従ってPLTで得られる情報はそれらを除外した正味の値 (net) である。しかしながら、動物プランクトンに伝達される ^{13}C の行方については、例えば橈脚類では消化管内の滞留時間は1~3時間程度であるという報告 (例えば, Hayward 1980, Dagg & Walser 1987) や彼らの餌となる微生物の ^{13}C 濃度が時間経過と共に高くなることを考えると、4時間の培養中に動物プランクトンが取り込んだ ^{13}C の殆どが消化管内に残留しベレットとしては排泄されていないと推定できる。また少なくとも同じ培養時間で実験を行っているので、たとえ光合成経路とバクテリア経路の間に伝達速度 (回転速度) の違いが存在しても、どちらか一方のPLTが過大評価あるいは過小評価にはならないと考えている。従ってPLTは両経路それぞれの動物プランクトンへの炭素伝達ポテンシャルの比較を行う指標となり得る。

1991年のメゾコズムは、前期に植物プランクトンとして円心目珪藻、動物プランクトンとして橈脚類が卓越し、中期は動物プランクトン現存量が少ない状態で渦鞭毛藻が赤潮を形成、後期には被囊類のウミタル (doliolid) が出現して渦鞭毛藻の赤潮が消滅するという生態系遷移であった (Fig. 3, 但し day 0 にメゾコズムに栄養塩添加を行っている)。短時間培養で測定したPLTは、概ね光合成経路がバクテリア経路を上回ったが、その範囲はバクテリア経路で0.22~1.5% (平均0.5%), 光合成経路で0.09~2.7% (平均1.0%) でほぼ同じオーダーであった。また生態系遷移に伴う経時変動は、ウミタルが卓越した後期に両経路とも最大のPLTを示し、また橈脚類が卓越した前期においては、光合成経路が高くなっていた (Fig. 3)。ウミタル卓越期に両経路で高いPLTが観察されたのは、橈脚類と異なりウミタルがピコプランクトンから大型の珪藻まで一括して捕食する能力を有している (Crocker et al. 1991) ためであろう。

この年の調査ではバクテリアや原生動物の観察をしていない為、微生物食物網における炭素の流れを推定することはできなかった。しかしバクテリア及び光合成生産の動物プランクトンへの伝達ポテンシャルが動物プランクトンの種・数によって異なること、またWylie & Currie (1991) が数値解析から導き出した結果と同様に、そのポテンシャルは両経路で大きな差がなく、バクテリア生産がその生産量に応じて動物プランクトンへの炭素供給源として機能していることが示唆された (Koshikawa et al. 1996)。

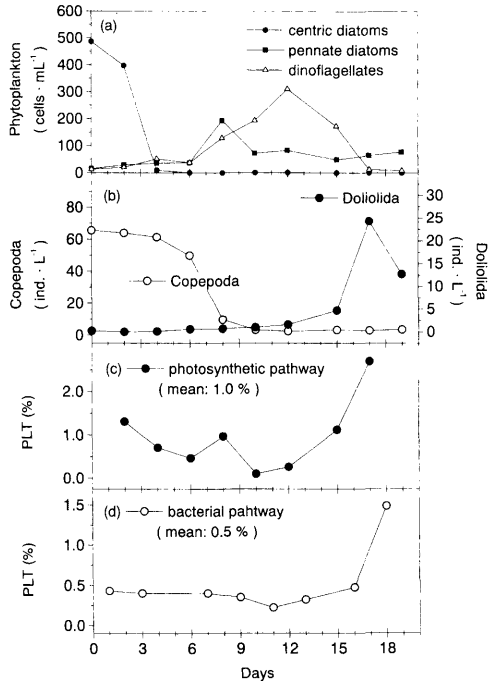


Fig. 3. Changes in Planktonic structure and PLT (percentage of label transfer) within the surface layer of mesocosm in 1991. a) Changes in phytoplankton cell density for dominant categories within the surface layer. b, c) Changes in PLT to metazooplankton in photosynthetic and bacterial carbon pathway.

これらの結論を得て、筆者らは両経路の動物プランクトンへの炭素伝達ポテンシャル (PLT) の変動と生態系構造の遷移の連関を明らかにすることを目的として、1994年同じ瀬戸内海に設置したメゾコズムで、短時間培養実験と共にバクテリアや原生動物などの観察を含めた実験を行った。

1994年メゾコズム (day 0に栄養塩添加) は14日間行い、バクテリア経路のPLTは0.17~1.1%、光合成経路のPLTは0.19~1.0%であった (Fig. 4)。それらの変動は動物プランクトン種組成の変化 (Fig. 4) によって大きく影響を受けていることが示唆された。橈脚類が優先している条件では両経路とも低く、尾虫類 (appendicularians, 主に *Oikopleura dioica*) が出現すると両経路とも高くなった。他のプランクトンの変遷は次の通りであった。実験前期 (day 0~3) には植物プランクトンとして渦鞭毛藻 (主に *Gymnodinium mikimotoi*) が卓越した。これは実験開始前から赤潮状態で存在したものである。中期 (day 4~8) には渦鞭毛藻は減少し、代わって羽状目及び円心目珪藻が

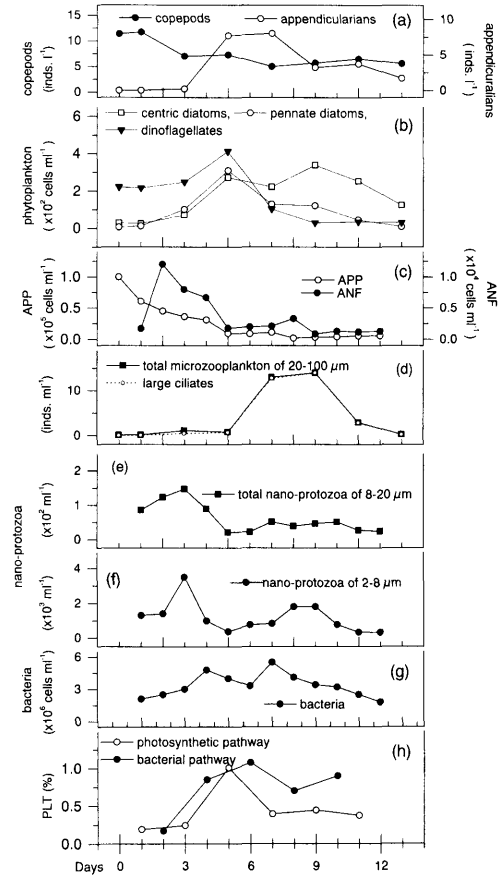


Fig. 4. Changes in Planktonic structure and PLT within the surface layer of mesocosm in 1994. Changes in a) dominant metazooplankton (copepods and appendicularians) numbers in the $>100 \mu\text{m}$ size fractions, b) phytoplankton cell density for dominant categories determined by light microscopy, c) phytoplankton cell density determined by epifluorescence microscopy; APP and ANF are autotrophic picoplankton ($0.2\sim 2 \mu\text{m}$) and autotrophic and mixotrophic nanoflagellates ($2\sim 8 \mu\text{m}$), respectively, d) micro-size zooplankton numbers, with sizes of $20\sim 100 \mu\text{m}$, comprising mainly large ciliates, e) nano-size protozoa numbers, with sizes of $8\sim 20 \mu\text{m}$, comprising heterotrophic dinoflagellates and small ciliates, f) nano-size protozoa numbers, with sizes of $2\sim 8 \mu\text{m}$, comprising mainly HNF, g) bacterioplankton numbers, h) PLT (percentage label transfer) to metazooplankton in the bacterial and photosynthetic carbon pathway.

出現、後期 (day 9~13) には円心目珪藻が卓越した。ピコサイズ藻類 (APP) の現存量は相対的に初期に多かったが、徐々に減少し中期以降は低い状態を保った。バクテリアはday 6付近に谷が見られるものの、全体としては初期から中期にかけて次第に増加し、後期に向かって減少した。ナノサイズの原生動物

(HNF, 渦鞭毛虫, 繊毛虫) は初期に増加傾向が見られたが, 中期には再び減少した. またマイクロサイズの原生動物 (主に有鐘繊毛虫) は中期から後期にかけて (day 6~day 9) 一時的に卓越した.

これらの結果から, 先ず中期に測定された高い PLT が尾虫類の捕食によるものと推定される. 尾虫類はゼラチン質のハウスに feeding filter があり, その“網目”を通過できる粒子のみを捕食することができるために, ピコ~ナノサイズの粒子を選択的に捕食するという (Aldredge & Madin 1982, King et al. 1982). 実際, 尾虫類が出現するとナノサイズ原生動物, ピコサイズ藻類は軒並み減少し, バクテリア現存量も day 6 を中心に谷を形成していた. また羽状目珪藻で優占種であった *Cylindrotheca closterium* (ESD=5 μm 程度) は, day 5 に 220 cells/ml 存在したが, day 7 には僅か 4 cells/ml まで減少した. 一方, それよりも大きな円心目珪藻の *Chaetoseris* や *G. mikimotoi* は *C. closterium* ほどの急激な減少は見られなかった. バクテリア経路では, HNF などのナノサイズ原生動物とバクテリアが同時に捕食され, 且つ HNF の数が減少することによってバクテリア→尾虫類の“短絡経路”が主要な経路となって効率的な伝達 (高い PLT) になったと考えられる. 先には述べなかったが, ウミタルが出現した 1991 年の実験 (Fig. 3) においても, こうした短絡経路が形成されていたことが予想される.

またサイズの尾虫類の餌として向かないと推定される *G. mikimotoi* (ESD=7~27 μm) も day 5 から day 7 の間に約 340 から 100 cells/ml まで減少していた. 近年の研究では, マイクロサイズの有鐘繊毛虫が大増殖したときには, ナノサイズ原生動物や藻類現存量のかなりの割合を除去することが報告されており (例えば, Verity 1991), この減少は day 6~9 にかけて増殖したマイクロサイズ有鐘繊毛虫の捕食によると推定される. またこの有鐘繊毛虫はサイズの尾虫類の餌である *C. closterium* も捕食していたと考えられ, 従って光合成経路においては有鐘繊毛虫と尾虫類の間に餌を巡った競合関係が存在したと推定される. 有鐘繊毛虫 (サイズ: <100 μm) による捕食ポテンシャルは, >100 μm の動物プランクトンについて計算した PLT には反映されていない. 有鐘繊毛虫出現後の光合成経路 PLT が低下したのは, 一つはこのためであろう.

実験前期の動物プランクトンは主に橈脚類で構成

されており, バクテリア経路ではナノサイズの原生動物を介した伝達が行われるため, 短絡経路が形成された尾虫類出現期に比較して効率が低いのは理解できる. 一方, 光合成経路では, 有鐘繊毛虫のような競合者が存在せず, 従って橈脚類は直接植物プランクトンを損失なしに捕食できると考えられる. しかしながら測定された PLT は両経路とも低いものであった. これは植物プランクトンとして *G. mikimotoi* が優先した為であると推定している. Uye & Takamatsu (1990) によると, *G. nagasakiense (mikimotoi)* は細胞中にある種の化学物質を作り, 橈脚類 (*Acartica omorii*) の捕食から逃れるという. 前期において光合成経路の PLT がバクテリア経路のそれと同様に低い理由の一つは, *G. mikimotoi* が橈脚類の餌選択性によってあまり捕食を受けなかった為であると考察される.

このように 1994 年の短時間培養実験では PLT の高低と生態系構造の関係について多くの推定を含みながらも説明することができたが, さらに光合成生産及びバクテリア生産速度を並行して測定し得られた PLT との積をとることによって, 培養時間に DIC 及び DOC から食物連鎖を経て動物プランクトンに伝達された炭素量 (C_{Transfer}) を定量化することを試みた (式 3).

$$C_{\text{Transfer}} = \text{Prod}_{4\text{h}} \times (\text{PLT} \times 0.01) \quad (3)$$

ここで, 生産 ($\text{Prod}_{4\text{h}}$) は 4 時間培養中に捕食過程などを通じて溶存化して失われたものを含まない正味の生産であり (net community production), 光合成生産は ^{13}C 法 (Hama et al. 1983) で, バクテリア生産は画像解析によって菌体体積の増加を測定する方法で行った. 求めた各経路の動物プランクトンへの炭素伝達量の比をとり, 光合成生産に対するバクテリア生産の動物プランクトンへの相対的な寄与 (CR; contribution ratio) を求めた.

バクテリア生産/光合成生産比は, 植物プランクトン現存量の大きい前期から中期にかけて最小値 (6%) を示し, その後光合成生産の減少とバクテリア生産の微増によってその比は最大 22% に達した (Fig. 5). その結果バクテリア生産の動物プランクトンへの寄与 (CR) は 6~41% の範囲で評価された (Fig. 5). バクテリア生産の寄与が最低 (6%) だった day 5 では, 尾虫類が増殖・優占した時期と重なり, 彼らが主にナノサイズの光合成生物 (*Cylindrotheca closterium* な

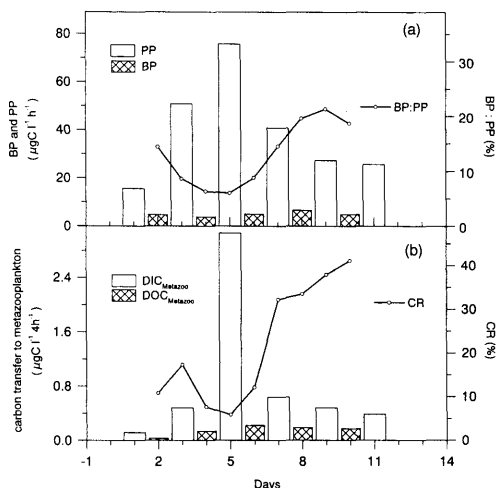


Fig. 5. (a) Comparison of net community productions between the bacterial (BP) and photosynthetic (PP) carbon pathways with the BP:PP ratios. (b) Transfers from dissolved organic (DOC) and inorganic carbon (DIC) to metazooplankton during the 4 hours in situ incubation (DOC_{Metazoo} and DIC_{Metazoo}, respectively) and the relative contribution ratio (CR) to metazooplankton between the bacterial and photosynthetic carbon flows. The temporal changes in the BP:PP and CR were estimated together with interpolated values of each adjacent datum.

ど)によって炭素供給を受けていたことがわかる。day 7以降ではCRは30~40%にも達し、橈脚類のみが存在した前期 (day 1~3) においては10~20%であった。結論として、メゾコズムの動物プランクトン群集にとって、バクテリア生産は光合成生産に比較して定量的にも無視できない炭素供給源の一つであり、また生態系の変化と共にその寄与の割合は大きく変化するのであろう (越川ら、未発表)。

5. おわりに

微生物食物連鎖はバクテリア生産を大型動物プランクトンに伝達できるのか? という命題は過去20年近くに亘って議論され、微生物食物連鎖に含まれる捕食関係についての新しい発見が過去の食物連鎖の概念をすっかり塗り替えてしまった。そこでは、確かに動物プランクトンが微生物食物連鎖に含まれる生物を糧として生活していることが示されてきた。しかしながらバクテリア生産が、実際にどれだけ動物プランクトンの炭素源として役立っているのか? という定量的な議論はあまり進まなかったように思われる。

筆者らの研究は、バクテリアから動物プランクトンまでの一連の炭素の流れを定量的に評価しようと試みた研究の数少ない例の一つだと思う。筆者の研究によれば、バクテリア生産から動物プランクトンへの伝達は、少なくともメゾコズム生態系においては、植物プランクトンから動物プランクトンへの伝達とポテンシャル的に大差ないことが示され (PLTが同一オーダーであることから)、つまり光合成生産が生態系においてlinkとして機能しているならば、バクテリア生産もlinkしていることを示している。筆者らの結論は、Sherr & Sherr (1988) が microbial food web の概念を発表した際にバクテリア及び光合成経路はsinkとしてもlinkとしても機能すると述べたことと結果的に同じである。確かに1994年の筆者らの実験では有鐘繊毛虫が出現し光合成生産が動物プランクトンに伝達し難い生態系も観察され、光合成生産もバクテリア生産と同様に複雑な経路を経て動物プランクトンに伝達され、sinkの役割が強まる生態系も存在するようである。しかしながら生態系遷移の観察によると、食物連鎖構造 (栄養段階数など) の差に加えて、出現した動物プランクトンの捕食様式や選食性などがsink or linkの役割の変化に大きく影響していることが強く示唆された。

6. 謝辞

筆者 (越川) は生物の授業を一度も受講したことがない門外漢である。卒業研究の頃にひよんなことからこの世界に足を踏み込み、その後6年の成果を本稿に投稿させていただいた。本稿中、専門用語の誤りなどがあるかもしれないが勘弁して欲しい。また誤りを指摘して下さいれば幸いです。

本研究を行った6年間、さまざまな方にお世話になった。国立環境研究所 木幡邦男先生、中村泰男先生、東京水産大学 庵谷晃先生、日本大学 広海十郎先生、東京大学海洋研究所 木暮一啓先生、永田俊先生、信州大学 加藤憲二先生、東京理科大学 佐藤一省先生、明島高司先生。ここに御名前を記させて頂き、感謝します。

引用文献

Allredge, A. L. & L. P. Madin 1982. Pelagic tunicates: unique herbivores in the marine plankton. *BioScience* 32: 655-663.

- Azam, F., T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray, L. A. Meyer-Reil & F. Thingstad 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **10**: 257–263.
- Banase, K. 1982. Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates in the marine pelagial. *Limnol. Oceanogr.* **27**: 1059–1071.
- Carrick, H. J., G. L. Fahnenstiel, E. F. Stoermer & R. G. Wetzel 1991. The importance of zooplankton-protozoan trophic coupling in Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 1335–1345.
- Cole, J. J., S. Findlay & M. L. Pace 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: A cross-system overview. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **43**: 1–10.
- Crocker, K.M., A.L. Alldredge & D.K. Steinberg 1991. Feeding rates of the doliolid, *Doliolletta gegenbauri*, on diatoms and bacteria. *J. Plankton Res.* **13**: 77–82.
- Dagg, M. J. & Jr. W. E. Walsler 1987. Ingestion, gut passage, and egestion by the copepod *Neocalanus plumchrus* in the laboratory and in the subarctic Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* **32**: 178–188.
- Davies, J. M. 1984. The use of large enclosures in marine microbial research, pp. 465–479. In *Heterotrophic Activity in the Sea* (eds. Hobbie, J.E. & P.J. LeB. Williams). Plenum Press, New York.
- Ducklow, H. W., D. A. Purdie, P. J. LeB. Williams & J. M. Davies 1986. Bacterioplankton: A sink for carbon in coastal marine plankton community. *Science* **232**: 865–867.
- Gifford, D. J. & M. J. Dagg 1991. The microzooplankton-mesozooplankton link: consumption of planktonic protozoa by the calanoid copepods *Acartia tonsa* Dana and *Neocalanus plumchrus* Murukawa. *Mar. Microb. Food Webs* **5**: 161–177.
- Hama, T., T. Miyazaki, Y. Ogawa, T. Iwakuma, M. Takahashi, A. Otsuki & S. Ichimura 1983. Measurement of photosynthetic production of marine phytoplankton population using a stable ^{13}C isotope. *Mar. Biol.* **73**: 31–36.
- Hayward, T. L. 1980. Spatial and temporal feeding pattern of copepods from the North Pacific Central Gyre. *Mar. Biol.* **58**: 295–309.
- King, K. R. 1982. The population biology of the larvacean *Oklopleura dioica* in enclosed water columns, pp. 341–351. In *Marine mesocosms* (eds. G.D. Grice, & M.R. Reeve). Springer-Verlag, New York.
- Kleppel, G. S. 1991. Trophic interactions between copepods and microplankton: A question about the role of diatoms. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 172–178.
- Koshikawa, H., S. Harada, M. Watanabe, K. Sato & T. Akehata 1996. Relative contribution of bacterial and photosynthetic production to metazooplankton as carbon sources. *J. Plankton Res.* **12**: 2269–2281.
- Landry, M. R. & R. P. Hassett 1982. Estimating the grazing impact of micro-zooplankton. *Mar. Biol.* **67**: 283–288.
- Lindeman, R. L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* **23**: 399–418.
- Magazzu, G. & F. Decembrini 1995. Primary production, biomass and abundance of phototrophic picoplankton in the Mediterranean Sea: a review. *Aquat. Microb. Ecol.* **9**: 97–104.
- Nagata, T. 1988. The microflagellate-picoplankton food linkage in the water column of Lake Biwa. *Limnol. Oceanogr.* **33**: 504–517.
- Nagata, T., K. Takai, K. Kawabata, M. Nakanishi & J. Urabe 1996. The trophic transfer via a picoplankton-flagellate-copepod food chain during a picocyanobacterial bloom in Lake Biwa. *Arch. Hydrobiol.* **137**: 145–160.
- Nakamura, Y., S. Suzuki & J. Hiromi 1996. Development and collapse of a *Gymnodinium mikimotoi* red tide in the Seto Inland Sea. *Aquat. Microb. Ecol.* **10**: 131–137.
- Nival, P. & S. Nival 1976. Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod, *Acartia clausi* (adult and copepodite stages): Effects on grazing. *Limnol. Oceanogr.* **21**: 24–38.
- Pace, M. L. G. B. McManus & S. E. G. Findly 1990. Planktonic community structure determines the fate of bacterial production in a temperate lake. *Limnol. Oceanogr.* **35**: 4, 795–808.
- Parsons, T. R., L. J. Albright, F. Whitney, C. S. Wong & P. J. LeB. Williams 1980. The effect of glucose on the productivity of seawater: An experimental approaching controlled ecosystems. *Mar. Env. Res.* **4**: 229–242.
- Pernie, G. L., D. Scavia, M. L. Pace & H. J. Carrick 1990. Micrograzer impact and substrate limitation of bacterioplankton in Lake Michigan. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **47**: 1836–1841.
- Sanders, R. W. & K. G. Porter 1988. The fate of bacteria: Microbial trophodynamics in freshwater and marine habitats. *EOS*. **69**: 1112.
- Sanders, R. W. & S. A. Wickham 1993. Planktonic protozoa and metazoa: predation, food quality and population control. *Mar. Microb. Food Webs*. **7**: 197–223.
- Sanders, R. W., D. A. Caron & U-G. Berninger 1992. Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters: An interecosystem comparison. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **86**: 1–14.
- Sherr, E. B., B. F. Sherr, R. D. Fallon & S. Y. Newell 1986a. Small aloricate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton. *Limnol. Oceanogr.* **31**: 177–183.
- Sherr, E. B., B. F. Sherr & G-A. Paffenhofer 1986b. Phagotrophic protozoa as food for metazoans: A 'missing' link in marine pelagic food webs? *Mar. Microb. Food Webs* **1**: 60–80.
- Sherr, E. B., B. F. Sherr & L. J. Albright 1987. Bacteria: Link or sink? *Science* **235**: 88–89.
- Sherr, E. B. & B. F. Sherr 1988. Role of microbes in pelagic food webs: A revised concept. *Limnol. Oceanogr.* **33**: 1225–1227.
- Sherr, E. B., F. Rassoulzadegan & B. F. Sherr 1989. Bacterivory by pelagic choreotrichous ciliates in coastal waters of the N. W. Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **55**: 235–240.
- Uye, S. & K. Takamatsu 1990. Feeding interactions between planktonic copepods and red-tide flagellates from Japanese coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **59**: 97–107.
- Verity, P. G. 1991. Measurement and simulation of prey uptake by marine planktonic ciliates fed plastidic and aplastidic nanoplankton. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 729–750.
- Watanabe, M., K. Kohata, T. Kimura, T. Takamatsu, S. Yamaguchi & T. Ioriya 1995. Generation of a *Chattonella antiqua* bloom by imposing a shallow nutrient in a mesocosm. *Limnol. Oceanogr.* **40**: 1447–1460.
- Weisse, T. 1989. The microbial loop in the Red Sea: Dynamics of pelagic bacteria and heterotrophic nanoflagellates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **55**: 241–250.
- Wylie, J. L. & D. J. Currie 1991. The relative importance of bacteria and algae as food sources for crustacean zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 708–728.