

プランクトン食物連鎖における繊毛虫類の地位と役割

誌名	日本プランクトン学会報
ISSN	03878961
著者	神山, 孝史
巻/号	46巻1号
掲載ページ	p. 67-69
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



プランクトン食物連鎖における繊毛虫類の地位と役割

神山孝史

瀬戸内海区水産研究所

〒739-0452 広島県佐伯郡大野町丸石2-7-15

キーワード：繊毛虫類，微小動物プランクトン，微生物食物連鎖，生食食物連鎖

1. はじめに

近年、海洋のプランクトン食物連鎖における微小動物プランクトンの存在と役割が重視されるようになり、その各生物群の生体量や機能に関する研究が活発に行われるようになった。繊毛虫類はその代表的なグループであり、世界中のあらゆる海域で普遍的に出現する原生生物である。内湾域では、その出現密度は $10^2\sim 10^4\text{ cells}\cdot\text{l}^{-1}$ の桁にあり (Pierce & Turner 1992)、生産量はネット動物プランクトンを凌駕することがある (Leakey et al. 1992, Nielsen & Kiorboe 1994)。

プランクトン食物連鎖は、ナノサイズ (2~20 μm) またはマイクロサイズ (20~200 μm) の植物プランクトンを起点とする生食食物連鎖 (grazing food chain) とバクテリオプランクトン (<2 μm) を起点とする微生物食物連鎖 (microbial food chain) に大別できる。繊毛虫類はいずれの食物連鎖でも重要な地位にある。すなわち、生食食物連鎖では、代表的なネット動物プランクトンである橈脚類が効率的に利用できないナノ植物プランクトンを摂食し、自らはネット動物プランクトンの餌料となることによって高次の動物群集にエネルギーを伝達する役割を果たすと考えられる。微生物食物連鎖では、バクテリアあるいはバクテリア捕食者である従属栄養鞭毛虫類 (heterotrophic nanoflagellates; HNF) の摂食者として機能し、バクテリアからの生産エネルギーを生食食物連鎖に連結させる役割を果たすと考えられている。

2. 生食食物連鎖における地位と役割

暖水系の沿岸域では植物プランクトンの生産はナノプランクトンサイズ以下の微細藻類で占められることが多く、その摂食者としての繊毛虫類の役割は重要となる。繊毛虫類の摂食活性に関する知見の多くは、有鐘繊毛虫類を対象としたものであり、その餌料除去速度 (clearance rate) は概ね $1\sim 10\ \mu\text{l}\cdot\text{ind}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ 、炭素量換算の摂食速度は概ね $0.1\sim 1\ \mu\text{gC}\cdot\text{ind}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ となる。また、繊毛虫体炭素量に対する摂食速度の割合は、およそ $1\sim 100\ \text{h}^{-1}$ の範囲となり、他の大型動物の値に比べると極めて高い。このような高い摂食活性から、繊毛虫類は自然群集のナノ植物プランクトンに高い摂食圧を及ぼすことが推察される。広島湾では<20 μm サイズ画分のクロロフィル a に及ぼす有鐘繊毛虫類の摂食圧は、年間平均15%と見積もられた (神山, 未発表)。アメリカのナラガンセット湾でのナノ植物プランクトンの生産に対する摂食圧の推定では、年間平均で16~62% (Verity 1985, 1986, 1987)、地中海沿岸での推定では9~59% (Rasoulzadegan et al. 1988) という値が報告されている。実際の自然海水では、これらの有鐘繊毛虫類の摂食圧に他の繊毛虫類による作用が加わるため、繊毛虫群集はナノ植物プランクトン群集の重要な消費者となっていると考えられる。

繊毛虫類は様々な動物プランクトンによって捕食される。これまで橈脚類、魚類幼稚仔、クラゲ類、クシクラゲ類等様々な動物プランクトンおよび渦鞭毛藻類や繊毛虫類等の原生生物が捕食することが報告されてきた (Pierce & Turner 1992)。その中で橈脚

類による捕食に関する情報が最も多い (例えば Stoecker & Capuzzo 1990, Fessenden & Cowles 1994, Pérez et al. 1997). Stoecker & Capuzzo (1990) の総説でまとめられている5種の橈脚類の繊毛虫類に対する餌料除去速度は、概ね $1\sim 10\text{ml}\cdot\text{ind}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ の範囲にあり、植物プランクトンを餌料とした時の値よりも2~10倍高くなる。さらに、*Acartia* 属では、植物プランクトンが豊富に存在する中でも、繊毛虫類を選択的に捕食することが報告されているため (Robertson 1983, Stoecker & Sanders 1985)、自然界においても橈脚類は繊毛虫類の重要な捕食者であると推察されている。また、魚類稚仔の消化管からも有鐘繊毛虫類のロリカが検出されることがあり、その割合は魚類の体長が5~6mm以下の時に高い (Pierce & Turner 1992)。このことは、甲殻類幼生を捕食する前の段階で魚類稚仔は繊毛虫類を重要な餌料としている可能性を示している。

3. 混合栄養繊毛虫類の存在

近年、混合栄養の機能をもつ生物群がごく普通にかつ多く存在することが明らかにされ、その生理、生態、機能に関する研究が続々と報告されている。混合栄養繊毛虫類は、餌料として摂食した様々な藻類の色素胞を繊毛虫体内に残し、自分の同化器官として利用する。多くの混合栄養繊毛虫類の増殖には餌料藻類が不可欠で、その葉緑体は、繊毛虫類体内で分裂増殖しないため常に繊毛虫類は餌から葉緑体を分離し、活性を保ったまま体内に保持する必要がある。近年、蛍光顕微鏡下で自家蛍光の有無による繊毛虫類の観察方法が確立し、種々の海域で出現に関する調査が実施されるようになった。その結果、このグループの出現数が全繊毛虫類の中で占める割合は平均40~50%であり、時には90%に達することが報告された (Stoecker et al. 1987, Pierce & Turner 1992)。葉緑体の分離機構やそれを保持することの生理的な意義は不明であり、今後の研究テーマの一つであろう。

4. 微生物食物連鎖での地位と役割

バクテリアの生体量が正確に見積もられるようになり、1980年前後からその捕食者として機能している生物についての関心が高まった。繊毛虫類はその

候補者の一つとして重視されたが (例えば Fenchel 1980)、むしろバクテリア捕食者としての機能はHNFの方に焦点があったといえる (例えば Fenchel 1982)。1987年に蛍光標識バクテリアを使用した小型繊毛虫類の摂食速度の測定法が開発されると (Sherr et al. 1987)、バクテリア捕食者としての繊毛虫類の機能が見直された。たとえば、バクテリアに対する繊毛虫類の餌料除去速度は概ね $0.1\sim 1.0\mu\text{l}\cdot\text{ind}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ となり (Sherr & Sherr 1987, Sherr et al. 1989, Bernard & Rassoulzadegan 1990)、ナノ植物プランクトンに対する値より1桁低いのが、体炭素量当たりの割合は $1\sim 100\%\cdot\text{h}^{-1}$ とナノ植物プランクトン食の繊毛虫類と同様な値となる。このことは、繊毛虫類はバクテリアを餌料としても植物の場合と同等のエネルギーを得ることができることを示している。ピコプランクトンに対する繊毛虫類の摂食活性に関する知見は少ないが、概ねナノ植物プランクトン食のものと同様な餌料除去速度となる (Bernard & Rassoulzadegan 1990, Sherr et al. 1991)。実際に自然群集のバクテリアやピコプランクトン現存量に対する繊毛虫類の摂食圧を推定した例では、それぞれ最高90%、35%という値が報告され (Sherr et al. 1987, Taminéaux et al. 1997)、小型繊毛虫類はバクテリオプランクトンの捕食者として重要な役割を果たすと見なされる。

一方、HNFはバクテリアの捕食者であり、繊毛虫類はHNFの捕食者として機能すると想定されてきたが、それに関わる詳細な検討は非常に少ない。Verity (1991) はバクテリアを餌料として培養したHNFを2種の繊毛虫類に与え、その摂食速度と増殖速度を測定した。その結果、HNFを餌料とした繊毛虫類は、両種とも植物プランクトンを餌料とした時とほとんど同様の値を示した。これは、バクテリアの生産がHNFを通じて繊毛虫類に連鎖していることを証明した数少ない知見の一つである。ただし現時点では、HNFから繊毛虫類へのエネルギーの流れがどの程度普遍的なものか、さらにHNFの現存量や生産に対して繊毛虫類の摂食がどの程度影響を及ぼしているかは不明である。

5. 今後の研究の展望

以上のように、現在までのところナノ植物プランクトンの捕食者としての繊毛虫類の機能に関しては比較的多くの知見が集積されてきたが、現場群集に

対する捕食圧を定量的に評価した知見は少なく、ピコプランクトンやHNFの捕食者としての役割に対する情報はさらに欠如しているものの、プランクトン食物連鎖において繊毛虫類は、植物プランクトンおよびバクテリアを起点とするエネルギーの流れの両方に大きく係わる生物群であることが明らかになってきた。微生物食物連鎖では、繊毛虫類から高次の動物群にエネルギーが伝達されなければ、食物連鎖は断絶し有効な生産には結びつかない。したがって、両食物連鎖において繊毛虫類はより大きなサイズの動物群集へエネルギーを伝達するためのkey生物群となっていると想定される。繊毛虫類に対する食物連鎖の上位動物群による捕食に関する知見はかなり蓄積され、バクテリアを含めた基礎生産からのエネルギー収支が論じられるようになったが（例えばUitto et al. 1997）、橈脚類以外の動物群による繊毛虫類の捕食速度に関する知見は少ない。また、橈脚類といえども無殻繊毛虫類に対する捕食に関する情報は一定時間の繊毛虫密度の減少に基づく間接的な手法によって得られたものがほとんどであり、消化管の観察に基づく情報（Merrell & Stoecker 1998）は少ない。

食糧増産や水産業の振興の上で、沿岸域の高い生産ポテンシャルを我々が有効かつ持続的に利用することが必要であり、そのためには食物連鎖の構造と機能を明らかにすることが重要である。陸上からの有機物負荷が大きい我が国内湾域では、生食食物連鎖だけでなく微生物食物連鎖のエネルギーの流れが有用魚介類の生産に大きな影響を及ぼしていると予想される。両食物連鎖における繊毛虫類の機能に関する研究が今後さらに発展することが期待される。

また、このような食物連鎖を構成する上で繊毛虫類が従属栄養および混合栄養という生態戦略をもつ意義は、興味深い研究テーマとなると考えられる。

参考文献

- Bernald, C. & F. Rassoulzadegan 1990. Bacteria or microflagellates as a major food source for marine ciliates: Possible implications for the microzooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **64**: 147-155.
- Fenchel, T. 1980. Relation between particle size selection and clearance in suspension-feeding ciliates. *Limnol. Oceanogr.* **25**: 733-738.
- Fenchel, T. 1982. Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as a consumers of bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **9**: 35-42.
- Fessenden, L. & T. J. Cowles 1994. Copepod predation on phagotrophic ciliates in Oregon coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **107**: 103-111.
- Leakey, R. J. G., P. H. Burkill & M. A. Sleight 1992. Planktonic ciliates in Southampton Water: Abundance, biomass, production, and role in pelagic carbon flow. *Mar. Biol.* **114**: 67-83.
- Merrell, J. R. & D. K. Stoecker 1998. Differential grazing on protozoan microplankton by developmental stages of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* Poppe. *J. Plankton Res.* **20**: 289-304.
- Nielsen, T. G. & T. Kiorboe 1994. Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. 2. Ciliates. *Limnol. Oceanogr.* **39**: 508-519.
- Pérez, M. T., J. R. Dolan & E. Fukai 1997. Planktonic oligotrich ciliates in the NW Mediterranean: Growth rates and consumption by copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **155**: 89-101.
- Pierce, R. W. & J. T. Turner 1992. Ecology of planktonic ciliates in marine food webs. *Rev. Aquat. Sci.* **6**: 139-181.
- Rassoulzadegan, F., M. Laval-Peuto & R. W. Sheldon 1988. Partitioning of the food ration of marine ciliates between pico- and nanoplankton. *Hydrobiologia* **159**: 75-88.
- Robertson, J. R. 1983. Predation by estuarine zooplankton on tintinnid ciliates. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* **16**: 27-36.
- Sherr, E. B. & B. F. Sherr 1987. High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates. *Nature* **325**: 710-711.
- Sherr, B. F., E. B. Sherr & R. D. Fallon 1987. Use of monodispersed, fluorescently labeled bacteria to estimate in situ protozoan bacterivory. *App. Environ. Microbiol.* **53**: 958-965.
- Sherr, B. F., E. B. Sherr & C. Pedrós-Alio 1989. Simultaneous measurement of bacterioplankton production and protozoan bacterivory in estuarine water. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **54**: 209-219.
- Sherr, E. B., B. F. Sherr & J. McDaniel 1991. Clearance rates of <math><6\ \mu\text{m}</math> fluorescently labeled algae (FLA) by estuarine protozoa: potential grazing impact of flagellates and ciliates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **69**: 81-92.
- Stoecker, D. K. & J. M. Capuzzo 1990. Predation on protozoa: Its importance to zooplankton. *J. Plankton Res.* **12**: 891-908.
- Stoecker, D. K. & N. K. Sanders 1985. Differential grazing by *Acartia tonsa* on a dinoflagellate and a tintinnid. *J. Plankton Res.* **7**: 85-100.
- Stoecker, D. K., A. E. Michaels & L. H. Davis 1987. Large proportion of marine planktonic ciliates found to contain functional chloroplasts. *Nature* **326**: 790-792.
- Tamigneaux, E., M. Mingelbier, B. Klein & L. Legendre 1997. Grazing by protists and seasonal changes in the size structure of protozooplankton and phytoplankton in a temperate nearshore environment (western Gulf of St. Lawrence, Canada). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **146**: 231-247.
- Uitto, A., S.-S. Heiskanen, R. Lignell, R. Autio & R. Pajuniemi 1997. Summer dynamics of the coastal planktonic food web in the northern Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **151**: 27-41.
- Verity, P. G. 1985. Grazing, respiration, excretion, and growth rates of tintinnids. *Limnol. Oceanogr.* **30**: 1268-1282.
- Verity, P. G. 1986. Grazing of phototrophic nanoplankton by microzooplankton in Narragansett Bay, Rhode Island. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **29**: 105-115.
- Verity, P. G. 1987. Abundance, community composition, size distribution, and production rates of tintinnids in Narragansett Bay, Rhode Island. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **24**: 671-690.
- Verity, P. G. 1991. Measurement of prey uptake by marine planktonic ciliates fed plastidic and aplastidic nanoplankton. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 729-750.