

氏 名
授 与 学 位
学 位 授 与 年 月 日
学 位 授 与 の 根 拠 法 規
研 究 科, 専 攻 の 名 称

渡 辺 競
農 学 博 士
昭 和 36 年 6 月 29 日
学 位 規 則 第 5 条 第 1 項
東 北 大 学 大 学 院 農 学 研 究 科
博 士 課 程 (水 産 学 専 攻)

学 位 論 文 題 目

水界における第二次生産機構に
関する研究

指 導 教 官
論 文 審 査 委 員

東北大学教授	松	平	近	義
東北大学教授	松	平	近	義
東北大学教授	今	井	丈	夫
東北大学教授	土	屋	靖	彦

論文内容要旨

天然の Zooplankton 量は季節的にかなり激しく変動する。この現象は従来その生育環境である水の物理化学的性状や気象の変化或は餌料生物量の変動によるものと考えられ現場の調査研究では水温、塩分、栄養塩、PH、光学的性質などの Plankton の生理生態に主として影響すると思われる諸要因の変化と Phytoplankton 及び Zooplankton の個体数変動との相関関係を求めることによって季節変化の現象が説明され、更に一方実験室ではその結果を裏付ける数多くの飼育培養試験が行われて来た。

この様な調査研究の応用性は決して少なくはない。しかし水産学の立場から Phytoplankton に始まる第一次生産から順次高次栄養階層に至る生産を主眼として取扱う場合には必ずしも満足なものとは言えない。その理由として第一に Plankton が主として単位容積中の個体数で算定され、物質と生物を量的に同一単位で取扱われなかったことが挙げられる。それには水中にごく微量に分布する Plankton を量的に簡単に測定することが従来きわめて困難であったという無理からぬ理由があった。第二に挙げられることは Plankton の多くは環境の変化に対してきわめて鋭敏で飼育培養実験がほとんど出来なかったため天然の現象の再現が困難で、その解析が充分でなかったことである。

幸にも最近の化学界における微量化学分析技術や放射性同位元素応用の技術の発達はその等の応用によって Plankton の量的把握を容易ならしめ、また一方吾々研究室の Plankton 培養技術の進歩もまた 2・3 の実験生物につき本研究の遂行を可能ならしめ、またそれが本研究の動機ともなった。

水界における生産は単的には環境と生物間の物質と Energy の移行と復帰の形で示される。今生産を機械的に水界における物質の循環の一環として見る時は一定の環境の下では生物が存在する限り、生物量はある種の平衡を保っているであろうということは容易に推定される所であるが、その平衡量或は生産量を測定するに当って単なる物質的取扱をすることは、はなはだ危険である。それはその過程において多くの生物自身のもつ性質が介在して来るからである。水界における生物は決して単純なものではなく多くの種個体群から成っていて幾つかの生態系を形づくっている。しかし、その中には代謝様式の相似た幾つかの Group があるからそれらを幾つかの生産系列(栄養階層)に組み替えて生産の研究を進めることが出来る。

本研究は水界における生産の一段階である第二次生産すなわち光合成植物群である Phytoplankton を摂取して自己の体を作ってゆく Zooplankton の生産過程を天然にたまたま起り得るとされる 2・3 の環境条件下で実験的に再現させその生産過程を量的に追求し並びに変動要因を解析したものである。生産機構の解析に当っては先に指摘したように生物自体の持つ生理生態的要素を重視し単なる物質的取扱に落ち入らない様特に留意した。すなわち、第1章には実験生物(淡水産 *Moina macrocopa* 汽水産 *Sinocalanus tenellus*) の習性及び生活史を既往の研究に著者の観察記録を加えて論述し、実験生物の生物学的特性を明らかにし、第二次生産機構解析の根幹とした。

第2章では、まず実験下の生産過程を従来の研究方法に従って個体群密度をもって表示し、その結果を考察した。これによって既往の現場調査において知られている諸現象がある程度解析出来た。また一面には実験生物の生物学的特性が明らかになった利点があり、第3章以下に述べた生産過程の解析に役立った。結果を要約すると次の如くである。

I 種個体群密度の律動性

種個体群の密度はその増加過程において第一次生産者すなわち餌料が定常的に保たれても個体群の種類によっては必ずしも安定な平衡密度が持続せずその間に大なり小なりの律動が繰り返

返えされる。これは種個体群の生態に基づいていることが分った。

Sinocalanus の場合には個体密度は約一ヶ月の長い週期で大きく律動するが、一週期間に約10日～15日間のやゝ変動の少ない平衡状態とも見られる一期間がある。

生産が始まったばかりの環境水にはごく小数の個体しかいないが若干の遅滞期間の後次第に成熟して成体となり大きな増殖能力を持つようになる。これらは連続的に多数の卵を産み、その卵は大部分が *Nauplius* に孵化して個体密度は初期の Peak に達する。*Nauplius* は平均18時間に1回ずつ6回脱皮して Stage VI を経て *Copepodid* にまで発育する。*Copepodid* stage では平均24時間に1回ずつ5回脱皮して成体となるがその間の生残り率は90% でかなり大きい。しかしその後は *Nauplius* の新たな発生は間歇的になりその死亡率の変動も影響して総個体数は小さく律動するが、この期間は個体密度は餌料の濃度に対して飽和に達し(第2章Ⅲ節) *Nauplius* の発生の停止と老年群を主とした多数の個体の死亡によって平衡は急激に破れ、律動の最初の週期が終り次の週期に入る。

この様に個体密度の律動は主として種個体群の生態(年齢, 組成, 出生, 死亡)に基因しているが、律動の最大値と平衡密度は餌料濃度によって定まり、水温の条件が異なると律動の様相は全く異なって来ると同時に律動の振幅もまた変化する。

Moina の場合には個体密度は初期律動を経過して平衡状態に入りこれはそのままきわめて長く継続される。

しかし、この平衡状態においてもその間に微小な律動が繰り返されているのでこれを後期律動と呼び初期律動と区別した。

この個体密度変動要因は *Sinocalanus* の場合と同様個体群の生態によって説明される。すなわち飼育開始時には成体はわずかしかないが、夫々皆大きな増殖能力を持っているので個体数は間もなく著しく増加する。しかしこの間に成体の増殖能力は次第に衰えてくるので初期律動の Peak が形成される。その後成体の増殖能力がますます衰えるため若年個体の出生数は次第に少なくなるが、この間に成体数は徐々に増加する。そしてこの過程では死亡数が出生数より多いため総個体数は次第に減少する。その結果個体群がほとんど成体だけで占められる様になり初期律動が終り平衡期に入る。平衡期に入ると成体数の減少が始まりほとんど同時に若年個体の数が増加して後期律動の Peak に達する。次に成体の増殖力が衰えて出生数が少なくなると同時に若年個体の死亡数も増加するため次第に個体群は成体群のみで占められる様になり、総個体数は減少して律動が完了し再び次の律動に入る。かくして全般的には小さな後期律動が繰り返されながらも個体密度の平衡状態が見られる。

この様に *Moina* の場合においても形式は *Sinocalanus* と異なるが、個体密度は個体群の生態的要因によって律動する。一方初期律動の Peak と平衡密度は *Sinocalanus* の場合と同様餌料濃度によって定まり、律動の形式は水温によって顕著に変化するが特に水温が高くなると後期律動の振幅の増大が目立った。これはおそらく高温では代謝活動の活潑化による個体の生活史の短縮によるものであろう。

これらの関係は餌料と水温の条件を変換することによつて更に裏付けられた。すなわち餌料濃度と水温の組合せが同一であれば個体数は常に同一の律動型をとり、過去のそれ等の条件には無関係に新たな条件に特有な律動型をとることが分った。

II 種個体群の現場量増加過程と現場量平衡

第二次生産を環境と生物間の物質と Energy の移行と復帰(還元)の一環として表現するならば第二次生産下における物質の移行は物質の質量で示した第二次生産者の純生産量すなわちその同化量から異化量を差引いた量で表示され、実際にはその現場量(成長増殖量-死亡量)の変動曲線から求めることが出来る。

第二次生産過程を炭素または窒素量単位で示した現場量変動曲線で解析すると、これは個体群密度の変動曲線によるものとは全く異なった結果を与えた。餌料濃度が定常的な場合において個体群密度は時間の経過と共に律動するが現場量は普通生物の増重曲線に見られると同じS字曲線を描いて増加し、一定期間の後平衡量に達する。これは *Moina* についても *Sinocalanus* についてもほぼ同一経過をたどった。なお詳細に曲線を検討すると現場量増加過程は5つのPhaseに分けられる。(i) 遅滞期間 (ii) 遅滞期間から指数的増加に移る期間 (iii) 指数的増加の前半期 (iv) 指数的増加の後半期 (v) 平衡期である。

これらの各Phase間の期間、曲線の勾配、微細な変動は餌料と水温の条件でも著しく変るが年令組成に基づく個体群の代謝活動のいかんによっても影響される。

現場量は第一次生産者すなわち餌料の濃度が定常的に保たれ、水温が種個体群の適温にある時はある期間の後平衡に達する。平衡量は主として餌料濃度によって定まり、*Moina* の場合には餌料濃度に正比例的であったが、*Sinocalanus* の場合には指数曲線的関係が見られた。平衡量に及ぼす水温の影響もまた顕著で適温範囲を越えた場合は平衡量は下降し場合によっては平衡が破れる。これは *Sinocalanus* において特に著しかった。これ等の関係は餌料と水温条件の置換によって立証された。

要するに、第一次生産が定常的な時は第二次生産は環境条件が生産者に致命的影響を与えない限り第一次生産と量的(物質)に平衡するといえる。この際平衡量は第一次生産者の現場量と第二次生産を構成する種個体群の代謝の活力によって定まり、平衡関係は環境条件の変化によって変動するか失われる。こゝに重要な点は、この量的平衡関係において、種個体群の生態的特性(個体群密度、個体の形態と大きさ、年令組成など)の影響は極度に打消され、あたかも化学平衡に類似した関係が見られることでこれは第二次生産を量的に取り扱う場合にきわめて重要である。

III 個体群及び個体の代謝と転換効率

第二次生産において物質で示した現場量の増加は種個体群の代謝の結果であり、種個体群の代謝は個体の代謝の総和であるから、これ等を詳しく検討した(第2章Ⅵ節)

餌料の摂取量及び摂取率(摂取量/餌料添加量%)はその増加過程において餌料濃度が定常なる場合、時間の経過と共に現場量増加曲線と平行してS字曲線を描いて増加する。現場量の平衡期において摂取率は100%近い値が測定された。

しかし同化率(同化量/摂取量%)呼吸排泄率(呼吸排泄量/摂取量%)転換効率(成長増殖量/摂取量%)は現場量増加過程の各Phaseで異なる。同化率は各Phaseで大きい変動はないが、一般に現場量増加の遅滞期間で小さく平衡期で大きい傾向があった。一方呼吸排泄率は *Moina*, *Sinocalanus* 共に現場量の指数的増加期(ii~iii)において小さいが平衡期には増加して著しく大きくなった。転換効率は両者共に現場量の指数的増加期(ii, iii, iv)において大きい(最大40%)平衡期では激減して効率はきわめて小さくなる(10%)。なおこれらの効率に及ぼす環境の影響は第3章で検討した。

個体の代謝は環境条件の他に個体の年令によって異なるのが特徴的である。

Moina の場合、若年、青年、成体の各期の1日1匹当りの炭素摂取量は成体において最も大きい、各個体の単位炭素量当りの摂取量に換算した値は成体になるほど小さくなり、これは年令と共に個体の活力が減少して来ることを示す。同化率は成体においてやや低い。

Sinocalanus につき、Nauplius, Copepodid, Adultの三期について求めると、1日1匹当りの炭素摂取量は *Moina* と同じく成長と共に大きくなるが、各個体の単位炭素量当りの摂取量は *Moina* の場合と異なって逆に大きくなった。同化率は *Moina* と同じ傾向を示した。

この様に個体の代謝の各要素は年令によって異なるが、これは現場量平衡を理解する上に重

要である。すなわち個体群の増加過程において現場量増加曲線がS字曲線を描き、その間の個体群密度と年齢組成の大きな変動にかゝらず、律動の小さいのは個体の代謝量の総和において個体群の代謝量を規制し、また反面個体群の代謝は個体の代謝を通じて個体群の密度と年齢を調節しているものと見られる。

IV 第二次生産下における環境内の物質移行と復帰

第二次生産下においては第二次生産者の代謝活動によって物質は第一次生産を介して絶えず第二次生産者に移行すると同時に分解変質し環境へ復帰還元し環境を変化させ、これはまた再び第二次生産に影響を及ぼす。第2章Ⅱ節にはこの過程を窒素 (Moina の場合) と炭素 (Sinocalanus の場合) について追跡した。Moina の場合には窒素は生産過程において環境水中に Moina 態, Scenedesmus 態, Detritus 態, Colloid 態, 溶解性有機態及び無機態の形で出現し, Sinocalanus の場合には炭素は Sinocalanus 態, Chaetoceros 態, Detritus 態, 有機態及無機態の形で現われる。

餌料濃度 (第一次生産) が定常的な場合における現場増加過程の遅滞期間においては Moina の場合ほとんど Scenedesmus-N で占められるが、現場量の指数的増加期では Colloid-N 溶解性有機-N, 無機-N が出現し始め、平衡期に入るに従って特に無機-N が増加する。しかし実験条件下の平衡期においては、これら等の各態窒素は一定に保たれているのは興味がある。この関係は Sinocalanus についても同様であった。これ等は池中観測結果と一致する。

V 第二次生産の機構とその考察

今新しい環境に一つの種個体群が入って来たとする。これは時間の経過に伴って次第に生理生態的条件 (例えば年齢組成と年齢に応じた生理状態) や生化学的な性状が変化する。

しかし、これ等の変化の状況にはかなり規則的な週期性があるから説明上 1 Cycle を円形の環に描いたとすると種個体群の種類によって夫々異った環が得られるはずである。生産系においてこれ等の各環はあたかも歯車のかみ合せの如く時間の経過に伴って回転を続けているであろう。Zooplankton の1つの種個体群を考えた場合、これには一つ或は二つ以上の Phytoplankton の種個体群の環や Bacteria の種個体群の環が互に連関しながらかみ合っていると見なせよう。

夫々の環において 1 Round が進行する過程では種個体群全体としての生理生態的条件が次第に変化するから、各環のかみ合せいかんによって、Zooplankton の生産に変化を生ずる。また環境の物理化学的諸要因や Phytoplankton の濃度やその生化学的特性は夫々単独で或は幾つか複合して上記の環の動きを促進したり、抑制したり、かみ合せの状態を変化させていると考えられる。(第3章)この様な生産過程が生産系における第二次生産の基本型であろう。この様に生産の機構はきわめて複雑でありながら、環境内における物質とそれに加わる Energy は生産過程において環境と生物間を絶えず移行循環するが、それ等の動きは時間の経過と共に定常化への方向に向く傾向が見られる。この傾向は第二次生産過程において特に顕著であって本研究において実験的に確かめられた。またその原理の応用によって人工管理の下に第二次生産を高めそれを高度に維持することが出来た。(第4章)

本研究が水界の生産性を向上させる方策を考える時の指針として幾分なりとも役立つことがあれば幸いである。

審 査 結 果 要 旨

本論文は水界における生産の一段階である第二次生産即ち植物プランクトンから動物プランクトンに至る生産過程を天然においてしばしば起る二、三の環境条件下で実験的に再現させ、その生産過程を最近の微量化学分析法並びにアイソトープ、トレーサー法を応用して量的に追求し併せて生産の変動要因を解析したものである。

先ず生産を量的に取扱うに当って実験生物（淡水産 *Moinamacrocopa*, 汽水産 *Sinocalanus tenellus*）自体のもつ生物学的特性に特に留意し、それ等の習性及生活史を詳しく研究した。この面で特に著者が明らかにした点は摂餌及消化時間についてである。次に *Moina* と *Sinocalanus* について夫々環境条件を一定にし餌料濃度を定常的に保ち乍ら 200 日及び 100 日間の長期に亘って培養し、その間における種個体群の密度と現場量の増加過程を測定し、併せて環境条件及餌料の質と量との関係を研究した。種個体群の密度はその増加過程において餌料濃度が定常的に保たれても種個体群の種類によっては必ずしも安定な平衡密度が持続せずその間に大なり小なりの律動が繰返えされる。これ等の律動は種個体群の生態的要素特に年令組成、出生及死亡に基因していることを明らかにした。又個体密度の最大値と平衡密度は水温と餌料濃度によって定まり、これ等の条件が異ると律動の様相が全く異って来ると同時に律動の振幅も変化するが、餌料濃度と水温の組合せが同一であれば個体数は常に同一の律動型をとり、過去のそれ等の条件には無関係に新たな条件に特有な律動型をとることを餌料と水温条件の変換によって証明した。次に第二次生産を環境と生物間の物質循環の一環と考え、現場量増加過程を餌料からの炭素と窒素の移行量を以て解析し併せて代謝に基づく環境内におけるそれ等の元素の分布と循環を追跡した。餌料濃度が定常的な場合において個体群密度は時間の経過と共に律動するが現場量は S 字曲線をえがいて増加し、一定期間の後平衡量に達し、殆んど律動がみられない。平衡量は主として餌料濃度によって定まるが、水温の影響は極めて顕著で実験生物の適温範囲をこえると平衡量は、下降し、場合によっては平衡が破れた。これ等の結果から第一次生産が定常的な時は第二次生産は環境条件が生産者に致命的影響を与えない限り第一次生産と量的に平衡すると結論した。又平衡量は第一次生産者の現場量と第二次生産を構成する種個体群の代謝の活力によって定まり、平衡関係は環境条件の変化によって変動するか失われるが量的平衡関係においては種個体群の生態的特性（個体群密度、個体の形態と大きさ、年令組成等）の影響は極度に打消され恰かも化学平衡に類似した関係がみられることを示した。一方第一次生産が一時的な場合は第二次生産者の現場量は正規曲線をえがいて変動し、第一次生産が断続的な場合は現場量は波状曲線をとって変動することも明かにした。更にこれ等の生産過程を個体群及個体の代謝の面からも検討し環境内における第一次生産者と第二次生産者は時間の経過に伴って次第にその生理状態や生化学的性状が変化することを明らかにし、第一次生産より第二次生産に至る転換効率はそれ等の生物学的条件の組合せによって種々変動することを確めた。最後にこれ等の原理を応用して *Moina* 及び *Sinocalanus* の高密度培養法を提示した。

以上の諸点に関する知見は筆者が始めて明らかにしたものであり特に種個体群密度の律動性と現場量平衡に関する知見は生態学的にも極めて興味がある。

又本実験において従来あまり試みられなかった動物プランクトンの長期間の培養を通じて環境との関連性を良く保ちながら第二次生産を量的に明らかにした努力は多とするに値し、アイソトープを応用した動物プランクトンの代謝の測定法は、この分野の研究に新たな発展の方向を与えたものといえよう。又本知見は水産生物の餌料や種苗の生産面においても基礎知見としてその応用性も少くない。

本論文は農学博士の学位を与えるのに十分な価値を有するものと認める。