

氏 名(本籍)	鈴木 利一
学位の種類	博士 (農 学)
学位記番号	農博第 479 号
学位授与年月日	平成 6 年 3 月 25 日
学位授与の要件	学位規則第 4 条第 1 項該当
研究科専攻	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	PRODUCTIVITIES OF PLANKTONIC CILIATES AND THEIR ROLE IN PARTITIONING OF CARBON FLUX IN THE WESTERN SUBARCTIC AND SUBTROPICAL PACIFIC OCEAN (西部亜寒帯および亜熱帯太平洋におけ る繊毛虫プランクトンの生産と炭素フ ラックスの分岐上での役割)
論文審査委員(主査)	教授 谷口 旭 教授 秦 正 弘 教授 大方 昭 弘

# 論文内容要旨

はじめに

海洋における食物連鎖には、古典的な採食食物連鎖 (grazing food chain) と、近年注目されている微生物環 (microbial loop) がある。採食食物連鎖は、珪藻や渦鞭毛藻などの大型植物プランクトンの一次生産に始まり、大型動物プランクトン、さらには魚へとつながる経路をいい、栄養塩の供給が大きい亜寒帯海域や湧昇海域で卓越するといわれている。微生物環は、植物プランクトンの細胞外生産、動物プランクトンの有機物排泄さらにそれらの死骸等の分解過程によって生ずる溶存有機物質(DOM)をエネルギー源とするバクテリアの生産を出発点にするもので、これと平行してバクテリアサイズでの藍藻類や鞭毛藻などの一次生産物が、鞭毛虫や繊毛虫等の小型の動物プランクトンに利用される系である。後者は小型の各構成者プランクトンの速やかな生産と代謝によって低濃度の栄養塩分を繰り返し利用する系となり、貧栄養の亜熱帯海域で卓越しているといわれる。

このふたつの食物連鎖を連結しているのが、繊毛虫である。ピコサイズ、ナノサイズの植物プランクトンやバクテリアの生産が、高次の栄養段階に伝わるか否かはこの連結の太さによる。ここでは、典型的に海洋環境条件が異なっている、亜寒帯海域および亜熱帯海域における繊毛虫プランクトンの現存量と生産量を測定し、それぞれの海域における繊毛虫プランクトンの重要性について考察する。

まず繊毛虫の生産量を求めるために、繊毛虫自然群集の(I)増殖速度と(II)現存量を明らかにした。次に、有鐘繊毛虫のロリカが生産層より深層へ沈降する量を求めるために、(III)ロリカの沈降速度、分解速度、および(IV)現場深海での分布を求めた。

## I. 繊毛虫プランクトンの増殖速度 (バッグ実験)

繊毛虫の増殖は2分裂によって行われる。その増殖速度に関する過去の報告値は、単種飼育実験によって計測したものであり、そのまま現場に適用することはできない。そこで、生息環境水温条件下において自然混合群集をバッグに収容して飼育実験を行い、集団全体の増殖速度を求めた。富山湾夏期(高温条件下)においては、256時間にわたる飼育実験を4実験区、また亜寒帯域(45° N, 165° E)春期(低温条件下)においては、約100時間にわたる飼育実験を3実験区で行った。富山湾夏期における飼育培養実験では、有鐘繊毛虫が顕著な増殖を示し、その優占種4種の増殖期間中の平均増殖速度と最大増殖速度は、それぞれ0.034 - 0.099 /h (世代時間にして7 - 20時間)、0.077 - 0.15 /h (世代時間にして5 - 9時間)であった(Table 1)。

繊毛虫全体の増殖は、優占種の増減が重なり合わさって形成されており、小型の種類が実験初

Table 1. Mean and maximum growth rates at 26.7 °C of four dominant tintinnid species in Toyama Bay.

Species	Growth rate ( $r$ : $h^{-1}$ )	
	Mean	Maximum
<u>Ascampbelliella</u> sp.	0.060-0.099	0.080-0.12
<u>Eutintinnus lususundae</u>	0.034-0.059	0.077-0.15
<u>Eutintinnus tubulosus</u>	0.052-0.090	0.092-0.15
<u>Metacyclis</u> sp.	0.057-0.067	0.080-0.12

$$r = (\ln N_t - \ln N_0) / t$$

Table 2. Mean growth rates of mixed ciliate populations observed by bag experiments.

Experiment	Procedure	Temp. (T: °C)	Growth rate ( $r$ : $h^{-1}$ )	
KH-91-3	Bag A	Unfiltered	9.6	0.00789
	Bag B	Filtered	7.1	0.00738
	Bag C	Filtered	7.9	0.00973
Toyama	Bag 1	Unfiltered	26.7	0.0338
	Bag 2	Filtered	26.7	0.0331
	Bag 3	EDTA	26.7	0.0527
	Bag 4	<u>Penilia</u>	26.7	0.0357

$$r = 0.00427 \times 10^{(0.0357T)} \quad r = 0.98$$

$$Q_{10} = 2.28$$

期にピークを示し、大型の種類は実験後期にピークを示した。

また繊毛虫集団全体の増殖速度は、高温条件下で行った富山湾夏期の4実験区において高い値を示し(0.033 - 0.053 /h: 世代時間にして13 - 21時間)、低温条件下で行った亜寒帯春期の3実験区では低い値を示した(0.0074 - 0.0097 /h: 世代時間にして71 - 94時間) (Table 2)。また、増殖速度 ( $r$ ) と温度 ( $T$ ) の関係は ( $r=0.00427 \times 10^{(0.0357T)}$ ) となり、この時の $Q_{10}$ は、2.28であった。

## II. 西部亜寒帯および亜熱帯太平洋の繊毛虫プランクトンの現存量

繊毛虫プランクトンは細胞が非常に弱く、ネット採集ではほとんど壊れてしまうこと、外部形態による種類の同定が困難なことより、外洋域での現存量測定の例は極めて少ない。この研究では、採水法を採用することにより可能な限り穏やかに採集固定を行い、顕微鏡下にて細胞数密度、サイズを計測した。観測点は西部北太平洋(春期)の亜寒帯域St. A、St. A'および亜熱帯域St. Bで、それぞれ5シリーズの観察を行い、また東北沖海域の亜寒帯域(秋期)で5測点、さらに、オーストラリア東沖海域の亜熱帯域(春期)で7測点でも観測を行った(Fig. 1)。出現した繊毛虫はロリカの有無により有鐘類と裸の繊毛虫に大別し、裸の繊毛虫はさらにその栄養により、自家栄養、混合栄養および従属栄養に分類した。

春期亜寒帯域においては、混合栄養裸の繊毛虫類のなかで比較的大きなサイズの個体が多く出現したが(球換算直径: E. S. D.  $\doteq$  40  $\mu$ m)、秋期亜寒帯および亜熱帯域においては、比較的小型の個体(E. S. D.  $\doteq$  20  $\mu$ m)が優占した。従属栄養裸の繊毛虫のなかでは、海域や季節を問わず、小型の個体(E. S. D.  $\doteq$  20  $\mu$ m)が優占した。有鐘繊毛虫は、海域や季節によるサイズの違いは明確に見られないが、E. S. D. にして、30 - 40  $\mu$ mのものが多く出現した。

繊毛虫全体の鉛直分布は、植物プランクトン現存量の極大層ではなく、その上、すなわち、おそらくは一次生産の極大層と推定される深度に多く出現する傾向がみられた。その分布を混合栄養裸の繊毛虫、従属栄養裸の繊毛虫および有鐘類の3分類群について細かくみると、混合栄養裸の繊毛虫がより浅層に、有鐘類がより深層に分布する傾向が見られた(Fig. 2)。

繊毛虫の現存量は、亜寒帯海域の春期で大きく1.2 - 2.4 g wet weight/m<sup>2</sup>、亜寒帯海域の秋期および亜熱帯海域で少なくそれぞれ0.27 - 0.62、0.12 - 0.67 g wet weight/m<sup>2</sup>であった。全体的に、従属栄養裸の繊毛虫が優占していたが、亜寒帯海域春期においては、混合栄養裸の繊毛虫も従属栄養裸の繊毛虫と同程度に出現した(Fig. 3)。

上記の増殖速度と現存量のデータより、繊毛虫の生産量を計算すると、亜寒帯海域の春期では

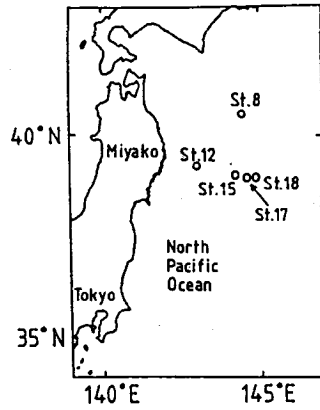
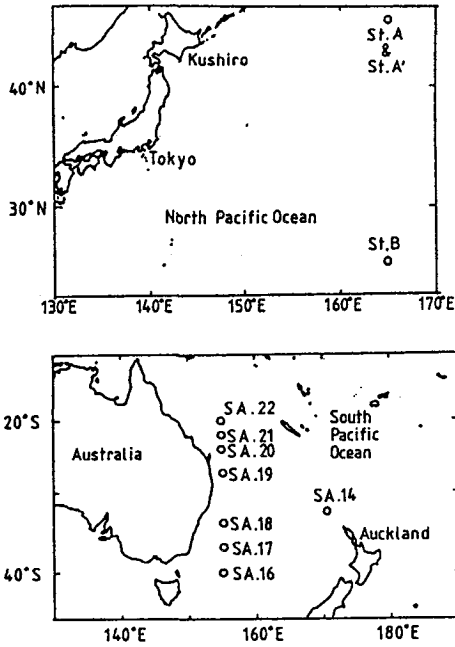


Fig. 1. Sampling stations occupied on the Cruise KH-91-3 (top left), KH-91-6 (top right) and KH-92-4 (bottom) of R/V Hakuho Maru

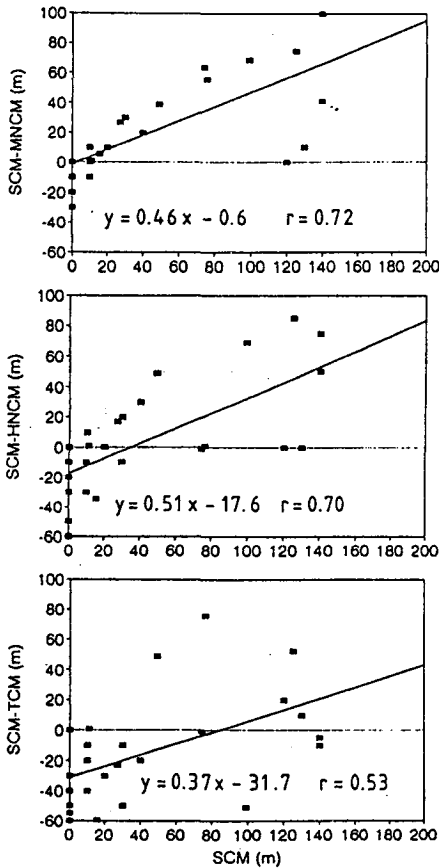


Fig. 2. Relation of discrepancy in vertical positions between the layer of chlorophyll a maxima and the layer of maxima of mixotrophic naked ciliates (top), heterotrophic naked ciliates (middle) and tintinnid ciliates (bottom) to the depth of the chlorophyll a maxim (SCM)

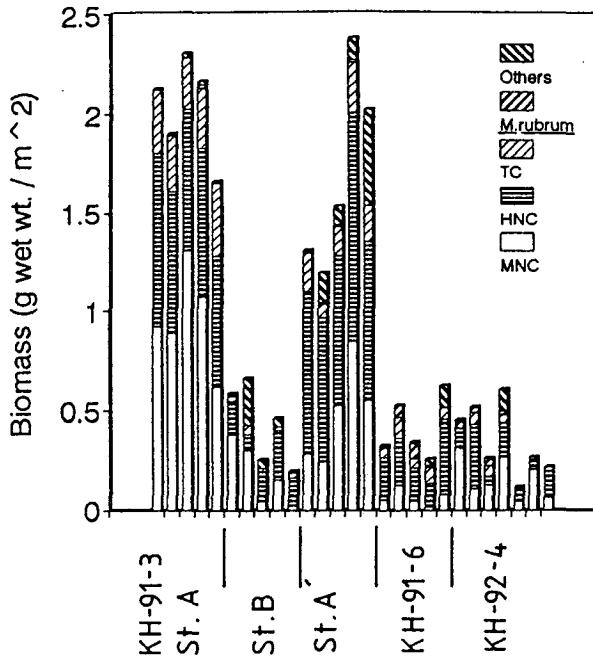


Fig. 3. Integrated biomass of mixotrophic naked ciliates (MNC), heterotrophic naked ciliates (HNC), tintinnid ciliates (TC), Mesodinium rubrum and "Others" at 27 stations investigated in this study

Table 3. Mean sinking rate ( $m d^{-1}$ ) and its coefficient of variation (%) observed at different experimental temperature and their normalized rate at 20 °C of loricae of tintinnid species. Normalized sinking rate was calculated by Stoke's law.

Species	Temp. (°C)	Sinking rate ( $m d^{-1}$ )	Normalized (20°C) ( $m d^{-1}$ )
<u>Acanthostomella norvegica</u>	16	0.22 (20)	0.25
<u>Favella tarakaensis</u>	20	2.08 (20)	2.08
<u>Helicostomella subulata</u>	16	0.41 (33)	0.46
<u>Parafavella spp.</u>	16	0.51 (26)	0.57
<u>Ptychocylis obtusa</u>	16	0.59 (23)	0.66
<u>Tintinnopsis ampla</u>	22	16.5 (33)	15.9
<u>Tintinnopsis beroldea</u>	16	1.69 (24)	1.90

0.19 - 0.38 g wet weight/m<sup>2</sup>/day、亜寒帯海域の秋期では、0.08 - 0.23 g wet weight/m<sup>2</sup>/day、亜熱帯海域では0.08 - 0.52 g wet weight/m<sup>2</sup>/dayとなった。増殖速度は高温条件下では大きくなるので、現存量の海域差と比べて、生産量の海域差は小さかった。

### III. 有鐘織毛虫のロリカの沈降速度と分解速度

有鐘織毛虫のロリカには、透明で壁に付着物のないhyalineロリカと、壁に円石藻や珪藻の破片や有機物無機物デトライタスが付着しているagglutinatedロリカとが存在する。倒立顕微鏡を用い、3%NaCl溶液中を沈降するロリカに焦点を合わせながら微動ハンドルを回転させ、その回転速度で沈降速度を測定した。沈降速度は、hyalineのロリカで0.25 - 2.08 m/day、agglutinatedのロリカで1.9 - 15.9 m/day であり(Table 3)、hyalineロリカの沈降速度はロリカのサイズと良い相関がみられた(Fig. 4)。

有鐘織毛虫のロリカの分解速度は、採集したロリカを直ちにホルマリンで固定したものと、5℃暗黒下においてろ過海水中に一年間保存しておいたものとの比によって求めた。ロリカの分解速度は、種によって大きく異なるが、hyalineのロリカ（あるいはhyalineの部分）の場合、その分解速度定数は0.69 - 2.36 /yearであった (Table 4)。

### IV. 有鐘織毛虫のロリカの大深度鉛直分布

深海底近くまでの大深度に至る有鐘織毛虫のロリカの鉛直分布を、三陸沖の日本海溝域における3測点St. 8, St. 12およびSt. 17 (水深1800m - 7500m)およびオーストラリア東方海域の2測点St. SA 16およびSt. SA 19(ともに水深4500m)(Fig. 1)で測定した。いずれの測点でも、ロリカの現存量は表層で大きく深層で小さいが、深度に伴うその減少率は表層付近で大きかった(例としてFig. 5)。また、水柱中における全深度のロリカの種組成は、St. 12を除きほぼ同一なので、同一水塊中のロリカが沈降したと思われる。沈降速度が100 - 150 m/yearにすぎないロリカが、分解されずに単独で水深7000mという超深海に到達するとは考えにくいことから、深層に分布するロリカは、大型動物のフィーカルペレットにより急速に輸送されたものと考えられる。

また、生産層より沈降するロリカは、水柱中で分解される量と分解されずに海底へ到達する量の和に等しく、ロリカの鉛直フラックスはロリカの分布に比例するというモデルを仮定すると、生産層より沈降するロリカが計算により求められる(Fig. 6)。それによると、生産層より沈降するロリカの量は $6.1 \times 10^3 - 1.3 \times 10^5$  Nos./m<sup>2</sup>/dayとなり、水柱中の各深度で種組成が大きく異なるSt. 12では小さく、その他の測点では、海域に関わらずほぼ同じ値であった(Table 5)。

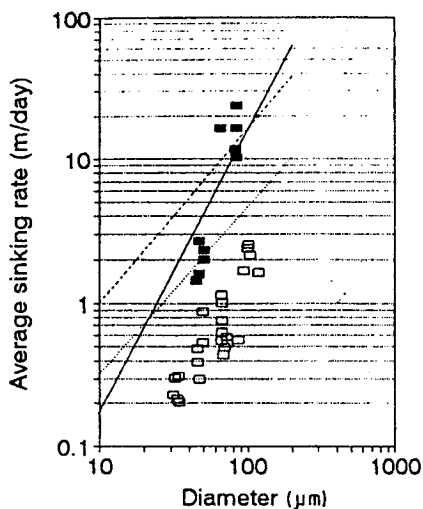


Fig. 4. Relation of loricae size to sinking rate. Solid line shows the relation predicted by the equation of McNown and Malaika (1950) for hyaline loricae. Dotted and dashed lines show sinking rates of growing and senescent cells of diatoms (Smayda 1970).

Table 4. Decomposition of loricae of four tintinnid species in dark at 5 °C during one year.  $C_f$  and  $C_u$  are concentrations of loricae in fixed and unfixed samples.

Specie	$C_f$ (Nos. $l^{-1}$ )	$C_u$ (Nos. $l^{-1}$ )	Decomposition rate ( $D$ : $y^{-1}$ )
<u>Codonellopsis morchella</u>	133	67	0.69
<u>Dadayiella ganymedes</u>	45	17	0.97
<u>Parafavella</u> spp.	49	14	1.23
<u>Poroecus</u> sp.	85	8	2.36



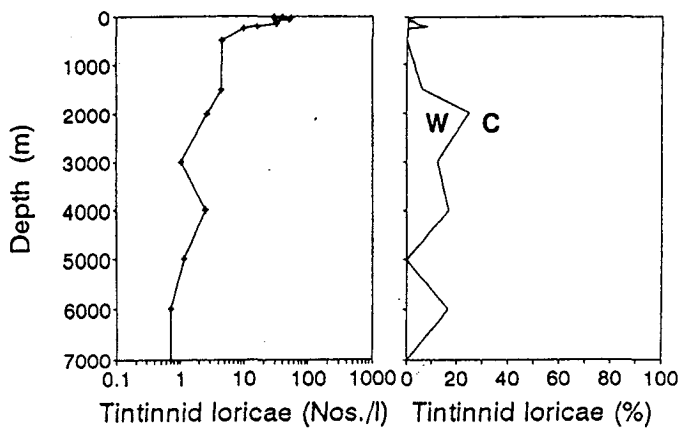


Fig. 5. Vertical profile of tintinnid loricae in number (Nos.  $l^{-1}$ ) (left) and in percent composition of warm (W) and cold (C) water species (right) observed at St. 8 on the Cruise KH-91-6

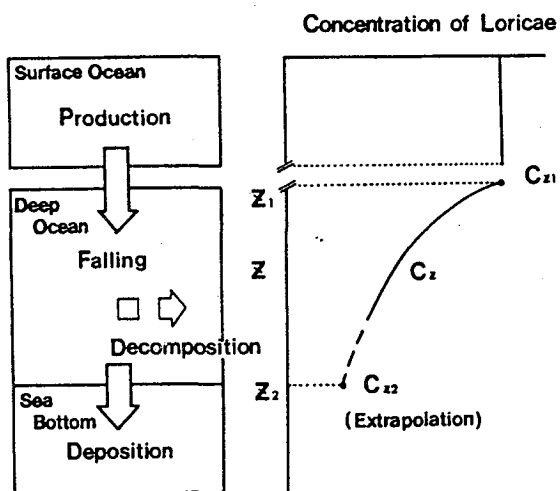


Fig. 6. Calculation of amount of falling loricae from surface ocean into deep ocean

Input to deep ocean

$$\text{Falling} = \text{Decomposition} + \text{Deposition}$$

$$\left[ \begin{array}{l} \text{Decomposition} = \int_{z_1}^{z_2} C_z \cdot D \, dz \\ \quad \quad \quad (D: \text{decomposition rate}) \\ \text{Deposition} = (C_{z_2}/C_{z_1}) \cdot \text{Falling} \end{array} \right.$$

$$\text{Falling} = \int_{z_1}^{z_2} C_z \cdot D \, dz + (C_{z_2}/C_{z_1}) \cdot \text{Falling}$$

$$= (1 - (C_{z_2}/C_{z_1})) \cdot \int_{z_1}^{z_2} C_z \cdot D \, dz$$

## V. 繊毛虫プランクトンの生産とその重要性

生産層より沈降するロリカの量は序論で述べたように、大型動物プランクトンによる有鐘繊毛虫の被摂食量と等しいとみなされる。これらの値は繊毛虫の生産に対して亜寒帯域では1.6 - 13.7%(St. 12を除く)、亜熱帯域では3.0 - 15.6%に相当し、海域による顕著な差はみられなかった(Table 5)。また、一次生産に対する繊毛虫プランクトンの生産量は亜寒帯海域では6.9%、亜熱帯海域では30%に相当し、生産層より沈降する繊毛虫由来の粒状有機炭素は、総粒状有機炭素フラックスに対して亜寒帯域では0.6%、亜熱帯域では8.5%に相当した(Fig. 7)。

以上のように表層海洋におけるプランクトン性繊毛虫類群集の生産の重要性は、高次の食段階にエネルギーや物質を伝える栄養階層としてよりも、特に貧栄養の亜熱帯海域では、微生物環を機能させることによって再生生産系を実現するという点でより重要であることが理解された。

Table 5. Falling, production and their ratio of tintinnid loricae. Falling is downward flux at the bottom of production layer (100 m depth at Sts. 8, 12 and 17, and 150 m at SAs. 16 and 19).

Station	Falling(A) (Nos. m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	Production(B) (Nos. m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	(A)/(B)x100 (%)
St. 8	3.8x10 <sup>4</sup> -1.3x10 <sup>5</sup>	9.4x10 <sup>5</sup>	4.0-13.7
St. 12	6.1x10 <sup>3</sup> -2.1x10 <sup>4</sup>	3.0x10 <sup>6</sup>	0.2-0.7
St. 17	3.5x10 <sup>4</sup> -1.2x10 <sup>5</sup>	2.2x10 <sup>6</sup>	1.6-5.6
SA. 16	3.1x10 <sup>4</sup> -1.1x10 <sup>5</sup>	1.0x10 <sup>6</sup>	3.0-10.3
SA. 19	2.2x10 <sup>4</sup> -7.4x10 <sup>4</sup>	4.8x10 <sup>5</sup>	4.6-15.6

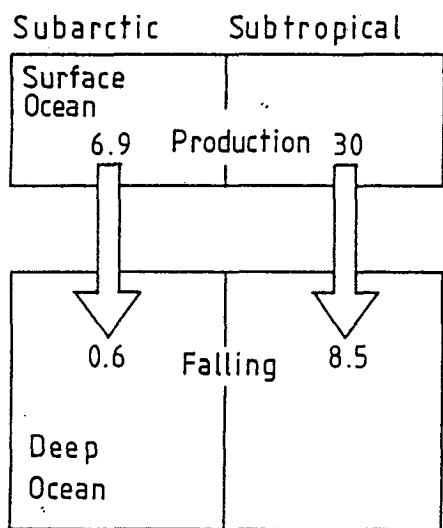


Fig. 7. Ratio (%) of ciliate production to primary production in surface ocean and that (%) of ciliate flux to total flux into deep ocean

## 論文審査の要旨

海洋における食物連鎖には、古典的な採食食物連鎖 (grazing food chain) と、近年注目されている微生物環 (microbial loop) がある。採食食物連鎖には、珪藻や渦鞭毛藻などの大型植物プランクトンの一次生産に始まり、大型動物プランクトン、さらには魚へとつながる経路をいい、栄養塩の供給が大きい亜寒帯海域や湧昇海域で卓越する。この二つの食物連鎖を連結しているのが、繊毛虫プランクトンである。ピコサイズ、ナノサイズの植物プランクトンや細菌の生産がどの程度高次の栄養段階に伝わるかは、この連結の太さによって決定される。すなわち、有光層中の微生物環をめぐる炭素フラックスと、より高次の生産層へ移出される炭素フラックスの分岐が、繊毛虫類によって支配されているといえる。本研究では、典型的に海洋環境条件が異なっている亜寒帯海域および亜熱帯海域における繊毛虫プランクトンの現在量と生産量を測定し、それぞれの海域における炭素フラックス分岐に果たす繊毛虫プランクトンの重要性について考察したものである。具体的には、繊毛虫自然群集の(i)増殖速度と(ii)現存量、および(iii)有鐘繊毛ロリカの沈降速度、分解速度ならびに(iv)現場深海での分布を実測し、考察の基礎とした。

本研究の過程で明らかにされた成果は、(i)繊毛虫プランクトンの自然混合群集の平均的な増殖速度が、亜熱帯環境では $0.033-0.053/h$  (世代時間にして13-21時間)、亜寒帯環境では $0.0074-0.0097/h$  (世代時間にして71-94時間)であり、増殖速度( $r$ )と環境水温( $T$ )の関係は $r = 0.00427 \times 10^{(0.0357T)}$ となること、(ii)繊毛虫の現存量が亜寒帯海域の春期で大きく $1.2-2.4 g \text{ wet weight}/m^3$ 、亜寒帯海域の秋期および亜寒帯海域で少なく、それぞれ $0.27-0.62$ 、 $0.12-0.67 g \text{ wet weight}/m^3$ であること、(iii)有鐘繊毛虫ロリカの沈降速度は $0.25-15.9 m/day$ であり、分解速度定数は $0.69-2.36/year$ であること、(iv)水深1800-7500mの測点における、大深度にいたる有鐘繊毛虫のロリカの鉛直分布の実態などである。これらのうち(iii)(iv)は本研究によって初めて明らかになった知見である。また、本研究のユニークな論理として、沈降速度が $100-150 m/year$ にすぎないロリカが水深7000mの超深海にも分布するのは、大型動物のフエカルベレットにより急速に輸送されるからであるとして、それを被捕食量の指標とした点があげられる。さらに以上のような知見を基礎にして繊毛虫による炭素フラックスの分岐を計算し、高次生産層へのフラックスが亜寒帯亜熱帯とも $1.6-15.6\%$ で、残り $84.4-98.4\%$ は微生物環内を再循環するフラックスであること、すなわちプランクトン性繊毛虫類群集の生産の重要性は、高次の食段階にエネルギーや物質を伝える栄養階層としてよりも、特に貧栄養の亜熱帯海域では、微生物環を機能させることによって再生生産系を実現するという点でより重要であることが示された。以上のような定量的な知見は従来ほとんどなかったものであり、高次生産層を利用する水産学の観点からも、最大の温室効果ガス  $CO_2$  の行方を理解する環境科学の観点からも、本研究の成果は高く評価される。よって博士 (農学) の学位を授与するにふさわしいものと判定した。