

氏 名(本籍)	た 田 なか 中 つね 恒 お 夫
学位の種類	博 士 (農 学)
学位記番号	農 博 第 5 6 1 号
学位授与年月日	平 成 10 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水産学専攻 (博士課程)
学位論文題目	Dynamics of the Heterotrophic Nanoflagellate-Bacteria Associations in a Coastal Marine Environment (内湾域における従属栄養性微小鞭毛虫-細菌系の動力学)
論文審査委員	(主 査) 教 授 谷 口 旭 教 授 秦 正 弘 教 授 大 森 迪 夫

論文内容要旨

【はじめに】 海洋生態系において、細胞サイズが $2\ \mu\text{m}$ 以下のピコプランクトン、 $2\text{-}20\ \mu\text{m}$ のナノプランクトン、 $20\text{-}200\ \mu\text{m}$ の微小動物プランクトンから構成される微生物食物網 (microbial food webs) が表層系に遍在することが近年明らかとなり、その重要性が注目されている。そのなかで細胞サイズがそれぞれ $0.5\text{-}1\ \mu\text{m}$ 、 $2\text{-}8\ \mu\text{m}$ にある従属栄養性細菌 (bacteria: 以下、細菌とする) および従属栄養性微小鞭毛虫 (heterotrophic nanoflagellates; HNF: 以下、微小鞭毛虫とする) は、最もサイズの小さい捕食・被捕食関係をなしている。この捕食・被捕食関係は表層系内の無機物および有機物のすみやかな生産・消費・分解過程において重要な役割を担っていると考えられる。したがって、両者の関係を明らかにすることは、海洋における親生元素循環を理解するための重要な課題のひとつである。しかし、これらの微細な生物は比代謝活性が高く、環境変動に応じてすみやかに変化するために、現場における現存量の動態に関してさえ十分に研究されていない。

本研究ではこの観点から、宮城県女川湾において現場調査を行うことによって、まず細菌および微小鞭毛虫を含めたピコ・ナノプランクトン群集全体の季節変動を明らかにした。続いて、微小鞭毛虫および細菌の季節変動と短期変動を統合して考察することによって、両者の密度の関係を示す新たな概念図を考案した。この概念図の妥当性は、現場調査に加えて室内実験を併せて行うことによって検証された。

【材料と方法】 女川湾奥に設定した測点 (St. 1; 水深 $5\text{-}6.5\ \text{m}$; Fig. 1) において、以下の2シリーズの現場調査を行った。A) 1993年12月から1995年3月までの16ヶ月間、原則として約1週間に1回の頻度で合計76回、B) 1996年1月から1997年2月までの約1年間、原則として1週間に3回の頻度で合計180回の調査を、それぞれ行った。細菌および微小鞭毛虫の細胞数密度は、それぞれDAPI染色法、DAPI + proflavine二重染色法で作成した試料を落射蛍光顕微鏡下で検鏡して計数した。この間、海洋環境条件として、水温、塩分、溶存酸素量、栄養塩およびクロロフィル a 量を、それぞれ常法によって観測した。また、1996年6月から1997年6月までの間、擬似現場法によって細菌の増殖速度を測定した。

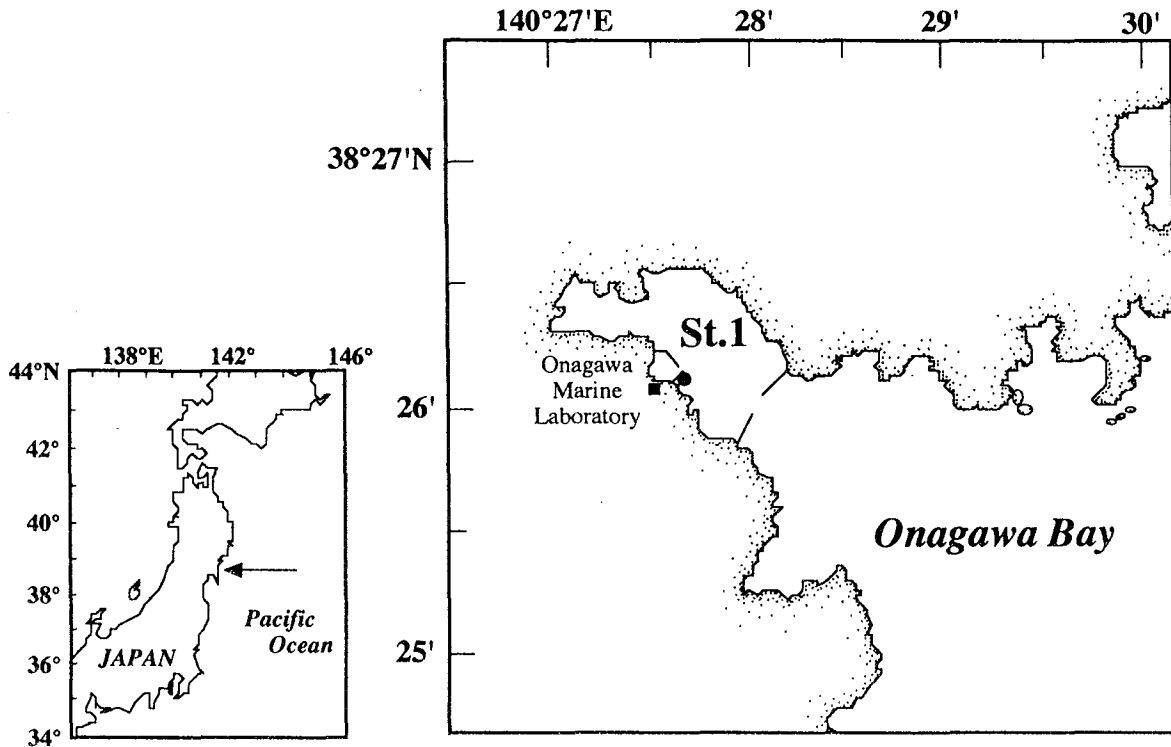


Fig. 1. Location of the sampling station in Onagawa Bay on the northeastern Pacific coast of Japan.

【結果と考察】

1. 女川湾のピコおよびナノプランクトン群集の季節変動 (シリーズA)

女川湾の海洋環境は、温帯から亜寒帯沿岸域において一般的にみられる顕著な季節変動を示した。ピコ・ナノプランクトン群集のうち現存量の大きかった細菌、藍藻類、独立栄養性ナノ鞭毛藻 (ANF) および従属栄養性ナノプランクトン (HNP) の密度は、それぞれ 2×10^5 - 4×10^6 、20-370,000、30-4,200 および 30-7,200 cells ml⁻¹ の範囲で変化した。すなわち、細菌以外は顕著な季節変化を示し、高水温期に多かった。全クロロフィルa濃度の季節変化から、植物プランクトン現存量の多い、いわゆる "growing season" は3~9月の間であることがわかった (Fig. 2a)。またそのサイズ組成から、マイクロ植物プランクトン群集 (>10 μm 画分) が growing season を通して卓越していたが、6~9月の高水温期にはピコ・ナノ植物プランクトン群 (<10 μm 画分) に偏ることが明らかになった (Fig. 2b)。したがって、女川湾では採食食物連鎖が基本骨格であるが、高水温期には微生物食物網の果たす役割が相対的に大きくなっていたと考えられる。

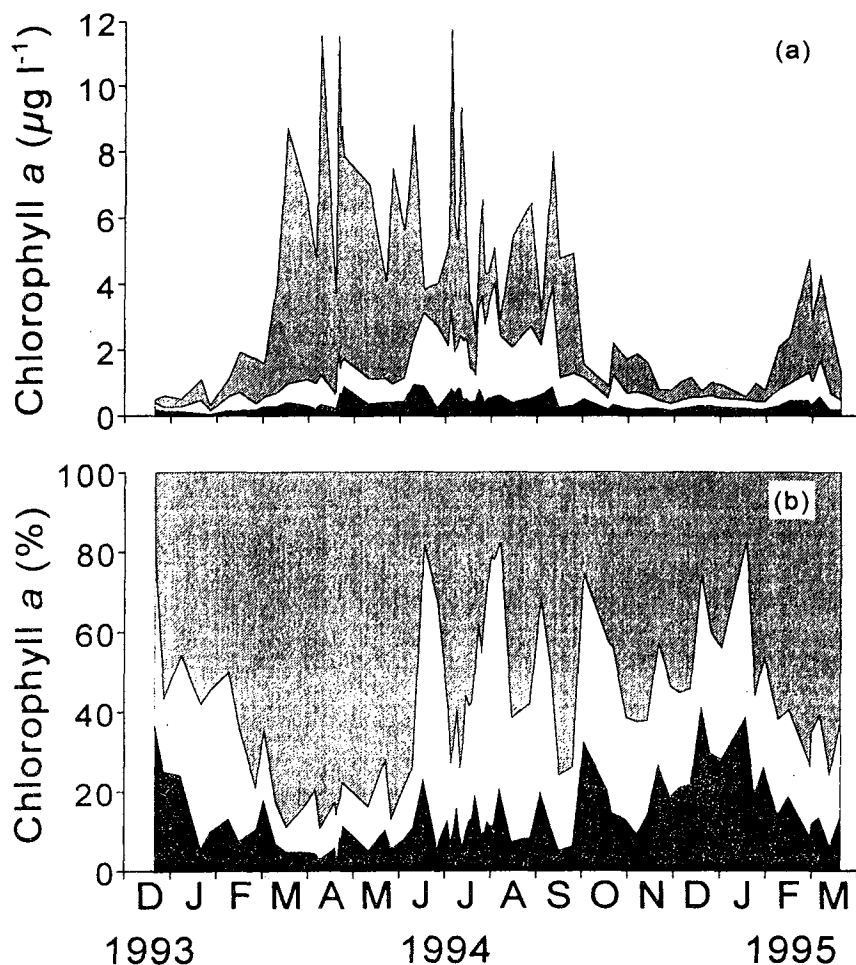


Fig. 2. Seasonal changes of three size fractions of mean chlorophyll *a* concentrations ($\mu\text{g l}^{-1}$) in the top 5 m water column (a) and its size composition (%) in the water column (b) at St.1 observed during the period from December 1993 to March 1995. Shaded part: $>10 \mu\text{m}$ fraction; blank part: $2-10 \mu\text{m}$ fraction; black part: $0.2-2 \mu\text{m}$ fraction.

2. 沿岸域における微小鞭毛虫および細菌の密度の関係 (シリーズA)

細菌の密度は大部分が $5 \times 10^5 - 2 \times 10^6 \text{ cells ml}^{-1}$ の狭い範囲にあったのに対して、主要な細菌捕食者とされている細胞サイズが $2-5 \mu\text{m ESD}$ (equivalent spherical diameter) の微小鞭毛虫は $30-6,700 \text{ cells ml}^{-1}$ の範囲にわたって、春から夏にかけて多く、冬に少ないという顕著な季節変化を示した (Fig. 3)。

夏と冬にそれぞれ1ヶ月間1日おきに行った短期変動調査の結果から、細菌と微小鞭毛虫の密度は、ロトカ・ボルテラモデルのような時間差を伴った振動を示すことが明らかになった。すなわち、夏には2~6日の時間差を伴いながら4~10日の周期で変動し、冬には2~4日の時間差を伴いながら6~10日の周期で変動していた (Fig. 4)。このような短い時間差は、微小鞭毛虫が細菌の密度もしくは増殖速度の増加に対してすみやかに反応していることを示唆している。さらに、周年、細菌の密度が $10^5 \text{ cells ml}^{-1}$ のレベルよりも低くなることはなかったが、これは、細菌捕食性微小鞭毛虫の捕食閾値または成長閾値として過去に報告されている値とほ

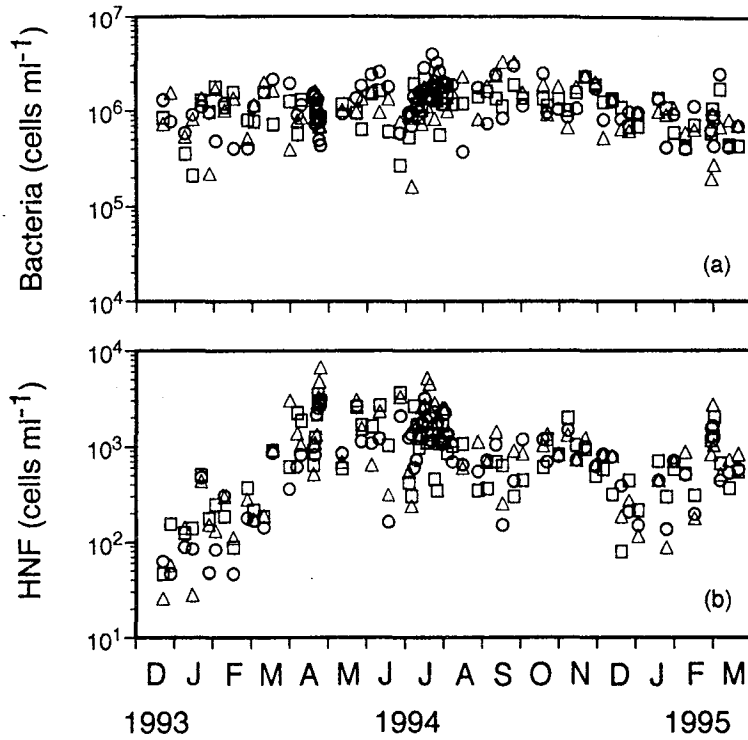


Fig. 3. Seasonal changes in abundance of (a) bacteria and (b) HNF at 0 (○), 2 (△) and 5 m (□) at St.1 during the period from December 1993 to March 1995.

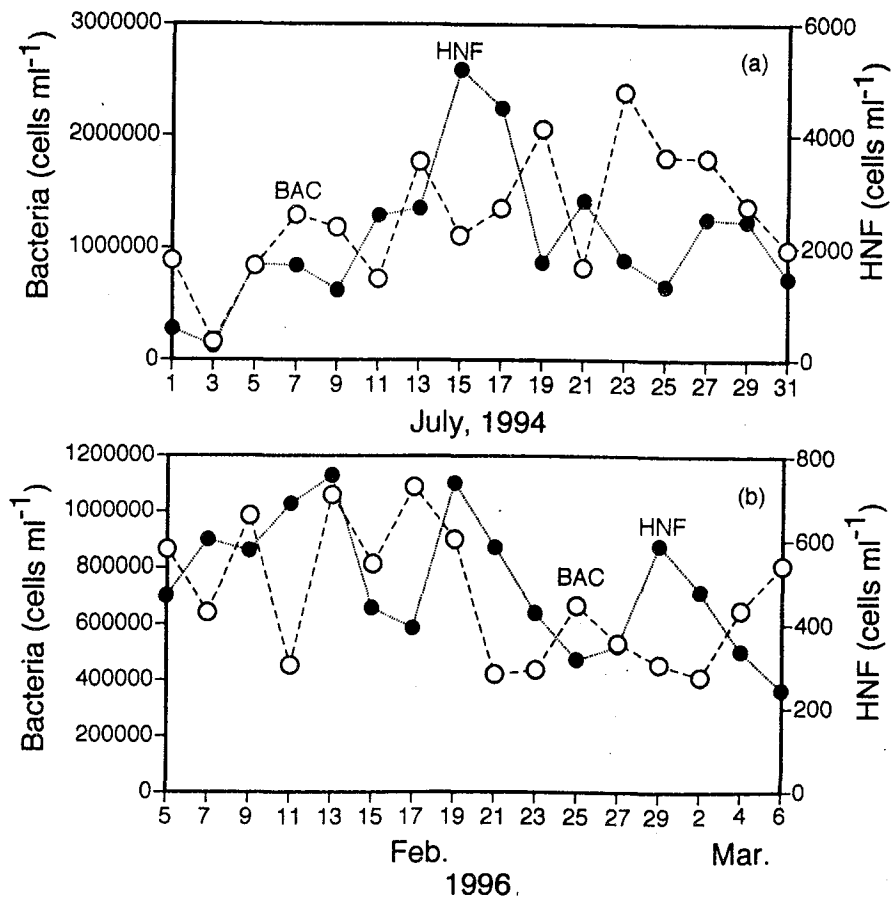


Fig. 4. Temporal changes in abundance of bacteria (○) and HNF (●) at 2 m at St.1 during the period (a) from 1 to 31 July 1994 and (b) from 5 February to 6 March 1996.

ば一致している。すなわち、微小鞭毛虫の閾値を伴ったすみやかな捕食応答が、細菌の密度をつねに狭い範囲に保つ上で重要な役割を果たしていると推察される。

また、両者の密度の短期変動を位相空間上にプロットすると、それぞれの軌道はある特定の領域に収束されるようにして回転し、かつ時期によって位置が異なっていた (Fig. 5)。

同様に、両者の月ごとの平均値と標準偏差の値を周年にわたって位相空間上にプロットすると、細菌の密度はほとんど季節変化を示さないのに対して微小鞭毛虫は顕著な季節変化を示すために、微小鞭毛虫-細菌系は縦長の扁平した領域に収束した (Fig. 6)。

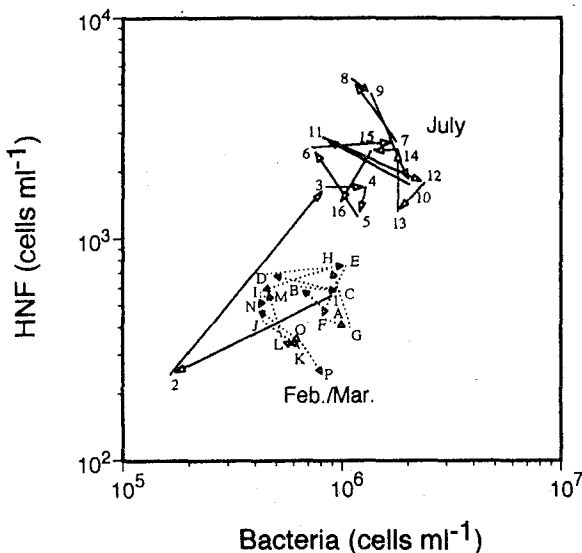


Fig. 5. Behavior of the HNF-bacteria system in each short-term observation given in a 2-dimensional phase space. The arrows with solid line and number (July) and the arrows with dotted line and letter (February/March) are shown to mark the direction of the change.

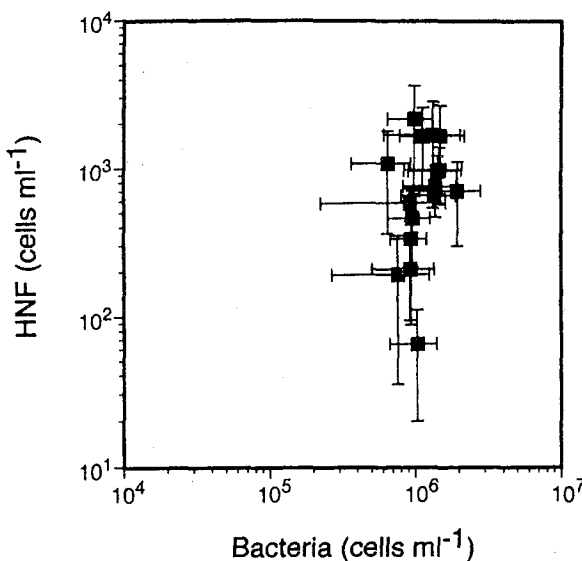


Fig. 6. Seasonal relationship between abundance of HNF and bacteria from monthly means with standard deviations for all individual points at 0, 2 and 5 m at St.1 during the period from December 1993 to March 1995.

以上のような両者の季節的な変動と短期的な変動を統合して考察した結果、現場における細菌と微小鞭毛虫の密度の関係を解釈するための新たな概念図を考案した (Fig. 7)。すなわち短い時間スケールでは、突発的に生じる環境変動に関係なく、両者の関係は位相空間上の特定の領域に渦として表れるので、これを新たに "Predator-prey eddy" と名付けた。この eddy は特定の環境要因の季節変化の影響を受けながら位相空間上を移動すると考えられる。したがって、両者の周年サイクルは、この eddy が連続的に移動することによって形成されると考えられる。

この概念図とこれまでに海洋および淡水から報告されてきた微小鞭毛虫と細菌の密接な関係を考慮すると、以下のような仮説が導き出される。1) 微小鞭毛虫および細菌の密度の関係、すなわち Predator-prey eddy は水圏生態系に広く存在する。2) 位相空間上における eddy の位置と規模は、各生態系内のそれぞれの時期における環境条件によって決定される。3) 位相空間上における周年サイクルの占める領域は、それぞれの生態系に特有の栄養条件によって決定される。つまり、4) それぞれの生態系における微小鞭毛虫-細菌系の周年サイクルには、アトラクターが存在していると考えられる。

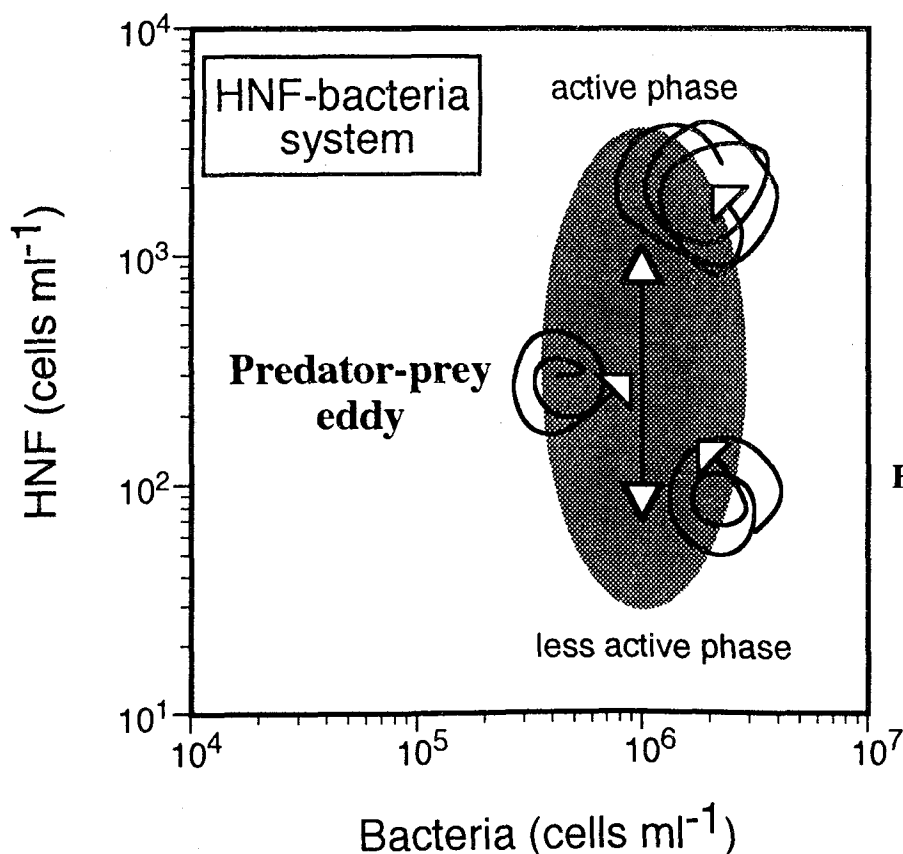


Fig. 7. Schematic diagram of the numerical relationship between HNF and bacteria.

3. 微小鞭毛虫および細菌群集の動態に関する解析（シリーズB）

細菌の増殖速度は $0.013-0.131 \text{ h}^{-1}$ の範囲で顕著な季節変化を示した（Fig. 8）。すなわち、12～4月の低水温期においても少なくとも2日に1回の割合で分裂し、また6～11月の高水温期には1日に1～5回ほど分裂することが明らかになった。しかし、細菌の密度は周年を通して $4 \times 10^5-4 \times 10^6 \text{ cells ml}^{-1}$ の範囲にあり、前回の調査と同様にほとんど季節変化を示さなかった（Fig. 9a）。したがって、基質や水温等の条件は細菌の増殖速度を大きく左右するものの、細菌の増加に対するすみやかな捕食応答がつねに作用しているために、細菌の密度はほとんど季節変化を示さないものと考えられる。一方、捕食者である微小鞭毛虫は $40-4,600 \text{ cells ml}^{-1}$ の範囲にあり、顕著な季節変化を示した（Fig. 9b）。

短い時間スケールでは、両者は周年にわたっておおむね2～7日の時間差を伴いながら3～16日の周期で振動していた。そのピークの時間差と周期には季節による違いは見られず、また異なる水深（0, 2, 5 m 層）においても、ほぼ等しかった

（Fig. 4 参照）。さらに、他の海域から報告されている時間差と周期の値もおおむねこれに等しい。つまり、さまざまな環境にわたって、両者の捕食・被捕食関係はかなり一定した周期的変動則を保っていることが示唆される。

1996年2月から1997年1月の間に観測された周年の変動をプロットすると、eddy は、1年の大半は反時計回りの軌道を示し、その位置と規模は季節とともに連続的に変化することが明らかになった（Fig. 10: 見やすくするために周年のデータを月ごとに分けて図示した）。また eddy の占める領域が前回の調査結果（シリーズA）とおおむね一致していたことは（Fig. 11 参照）、女川湾における微小鞭毛虫-細菌系には内湾固有のアトラクターが存在することを示すものと考えられる。このことは、本研究で新しく提唱する概念図（Fig. 7）の妥当性を検証するものであるといえる。

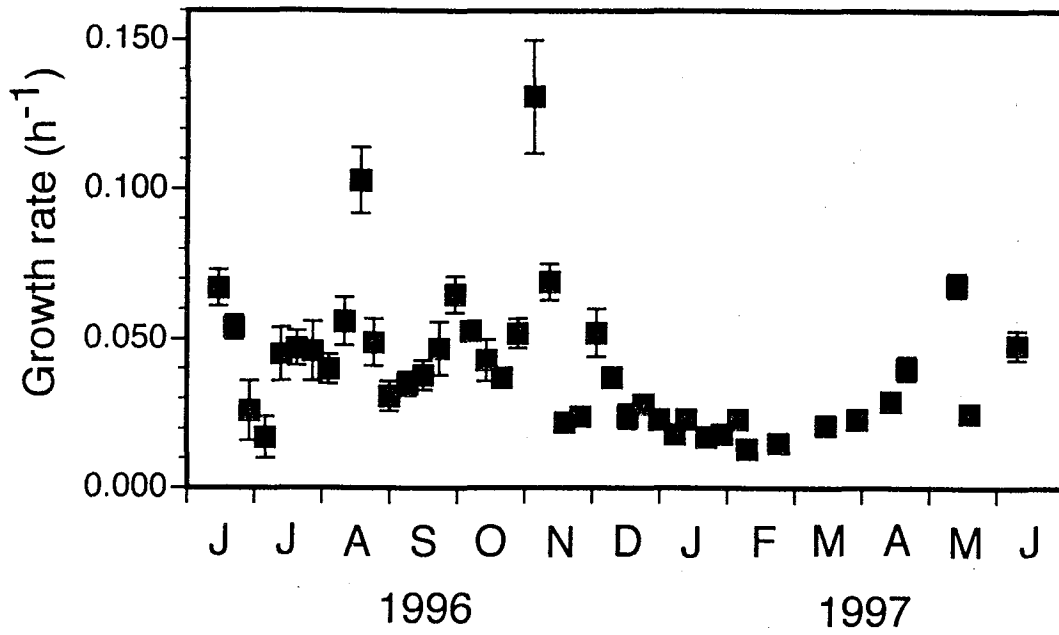


Fig. 8. Seasonal changes in bacterial specific growth rate (h^{-1}) with standard error during the period from June 1996 to June 1997.

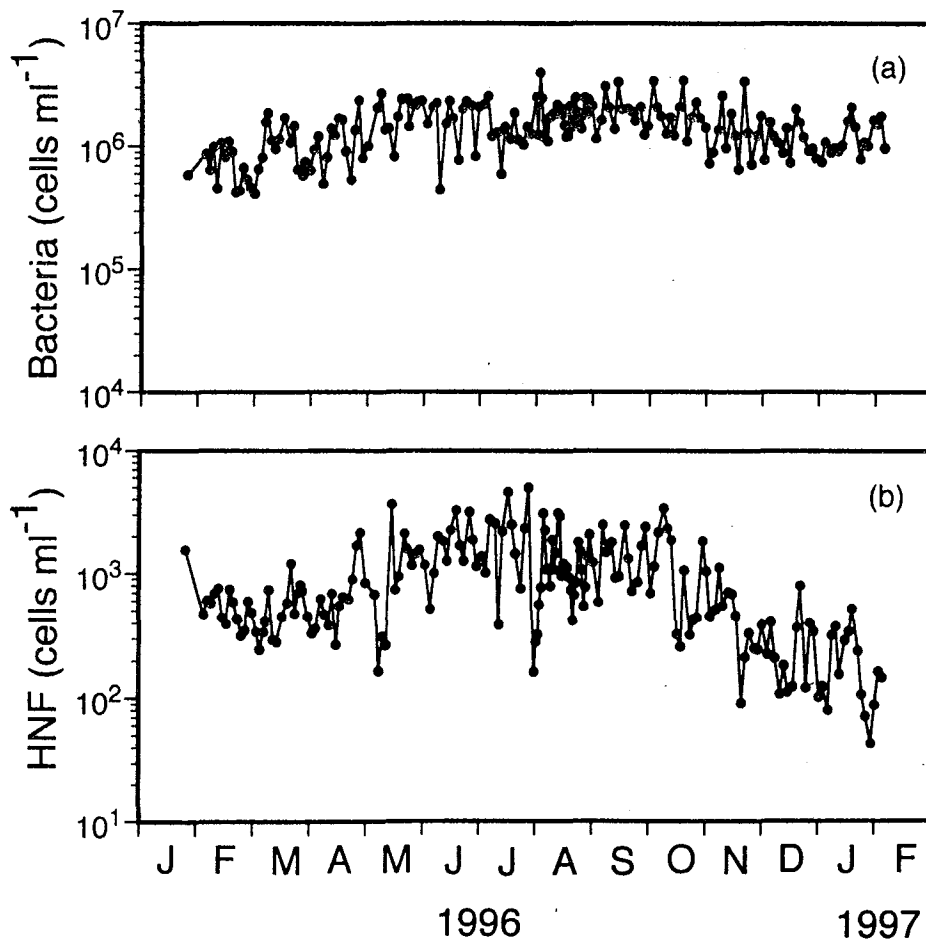


Fig. 9. Seasonal changes in abundance of (a) bacteria and (b) HNF observed at 2 m at St.1 during the period from January 1996 to February 1997.

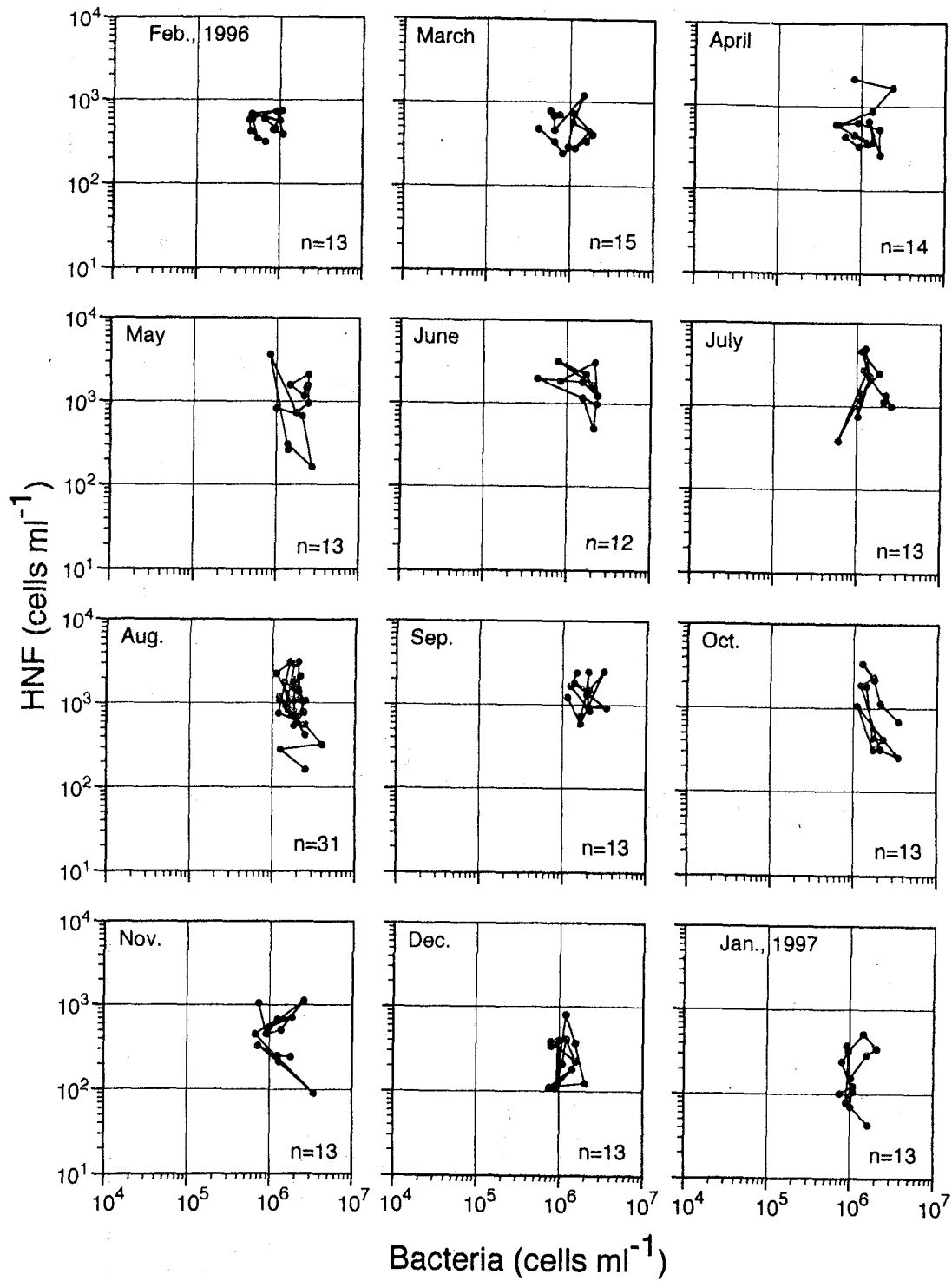


Fig. 10. Seasonal changes in predator-prey eddy of the HNF-bacterial system in phase space observed during the period from February 1996 to January 1997.

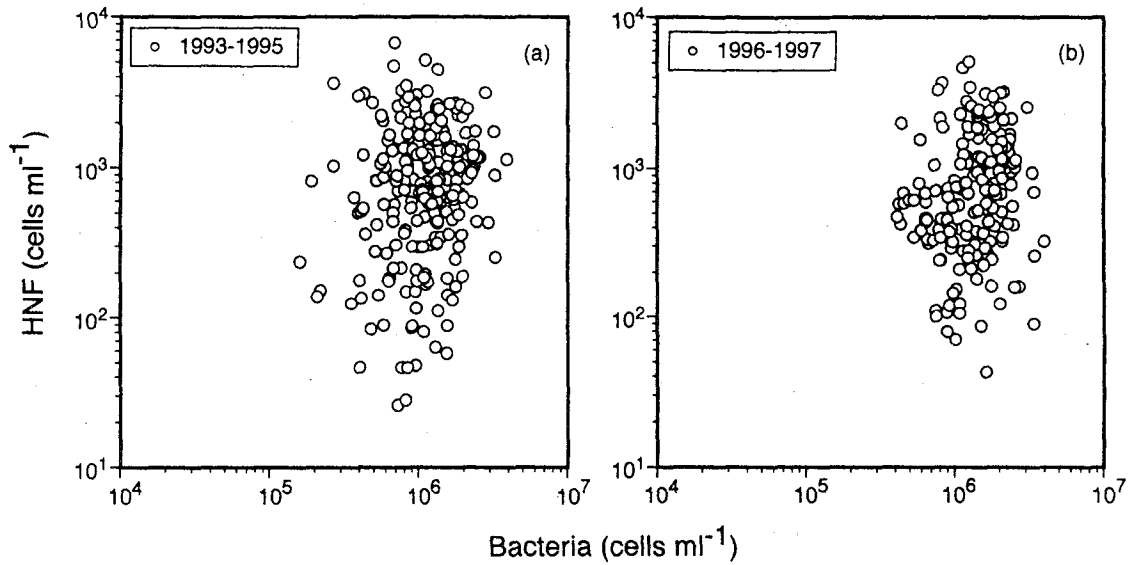


Fig. 11. Plots of HNF abundance against bacterial abundance during the periods (a) from December 1993 to March 1995 at 0, 2 and 5 m (n=227) and (b) from January 1996 to February 1997 at 2 m (n=180) at St.1.

【おわりに】 微小鞭毛虫と細菌の密接な捕食・被捕食関係の重要性は次第に明らかになってきており、近年の生物海洋学分野の重要な研究対象となっている。したがって今日では、その生理生態学的な研究は少なくないが、現場における群集動態を周年にわたって短い時間間隔で連続的に調査した例はほとんどない。本研究では女川湾においてそれを遂行し、微小鞭毛虫と細菌が Predator-prey eddy を形成しており、それが女川湾固有のアトラクターにおいて周年変化を繰り返していることを初めて示しえた。このような微小鞭毛虫-細菌系にみられる強固さは、同様の系が海洋に限らず淡水の水圏生態系にも広く共通して存在するという可能性を示唆している。

論文審査結果要旨

海洋表層系に遍在する微小鞭毛虫と細菌は捕食・被捕食関係を構築しており、有光層内のすみやかな物質循環を促進していると考えられている。しかし、これらの微細な生物は比代謝活性が高く、環境変動に応じて速やかに群集密度を変化させるために、現場における現存量の動態に関してさえ十分な知見が得られてはいない。

本研究は、宮城県女川湾をフィールドとして、まず細菌および微小鞭毛虫を含めたピコ・ナノプランクトン群集全体の密度の季節変動を明らかにした。つまり湾内の環境が温帯沿岸域に特有な季節変動を示すに従って、微小鞭毛虫の密度は顕著な季節変化を示した。しかし、細菌の密度はほとんど季節変化を示さなかった。これらの結果から、細菌と微小鞭毛虫の密度の変動は、ロトカ・ボルテラのモデルのような時間差を伴った振動パターンを示すことが明らかになったが、それは、位相空間上において、ある特定の領域に収束するような軌道を描いた。その領域は、細菌の密度の季節変動幅が小さいために、位相空間上では縦長の領域を占めた。

著者は、以上のことから微小鞭毛虫と細菌の捕食・被捕食関係を示す、新たな概念図を考案した。すなわち短い時間スケールでは、両者の関係は位相空間上の特定の狭い領域に渦として現れるので、これを新たに“Predator-prey eddy”と名付け、このeddyが環境要因の季節変化につれて位相空間上を移動すると考えた。従って、微小鞭毛虫-細菌系の周年サイクルは、このeddyが連続的に移動するというモデルに要約された。

引き続き行った疑似現場培養実験および現場調査の結果、細菌の増殖速度が顕著な季節変化を示すことが明らかになった。しかし、現場における細菌の密度は前回と同様に、わずかな季節変動しか示さなかった。従って、細菌の増殖に対して微小鞭毛虫の速やかな捕食応答が常に作用していたと考えられる。両者の群集密度のピークのずれと周期の長さには季節による違いは見られず、それらは他の海域からの報告値ともおおむね一致していた。つまり、環境の差に関係なく両者の捕食・被捕食関係はある一定の変動範囲に収束していることが確認された。また、eddyは位相空間上に常に存在し、その位置と規模は時間とともに連続的に変化することも確認できたので、前述の新たな概念図の妥当性を検証したことになる。

以上のように、本研究は、微小鞭毛虫と細菌の関係をPredator-prey eddyとして提示し、その関係の季節変化を新たな概念図で示してその妥当性を検証することに成功した。これはほとんど全ての水圏生態系に適用可能な概念であると考えられ、物質循環モデルの構築に大きく貢献できることが期待される。よって審査員一同は、著者に学位（農学）を授与するに値するものと判定した。