

グラム陰性バクテリオプランクトンの生物生産*

姜 憲**・関 文 威**

Biomass production of gram-negative bacterioplankton

Hun KANG and Humitake SEKI

Abstract: It has been considered that the bacteria in the aquatic ecosystem are important nutritional sources for zooplankton partly because the bacterial biomass occupies a large portion of particulate organic matter in the ecosystem, and partly because bacteria are adaptive to zooplankton prey by reproducing rapidly. Gram-negative bacteria have been shown to be able to assimilate dissolved organic matter, especially in the oligotrophic aquatic ecosystem, more efficiently than gram-positive bacteria by means of binding proteins that are involved in the nutrient transport system. Hence the predominance of gram-negative forms decreased with reference to eutrophication. There are significant differences between bacterioplankton and attached bacteria in various aquatic ecosystems in relation to the concentration of dissolved organic matter from the points of nutritional and chemical constituents of the organic matter.

水圏における動物プランクトンの栄養源としての細菌の重要性は次の三点から論じられるべきであろう。第一は動物プランクトンの餌料として天然に存在している懸濁態有機物中を占める細菌量の解明、第二は動物プランクトン餌料として植物プランクトンとの適性の比較、第三は細菌が生物生産を行う速度の解明である。

第一の視点に立って、まず動物プランクトンが要求する餌料濃度を考察する。PARSONS and SEKI (1969) は大きさが違う動物プランクトンに餌料として要求される懸濁態有機炭素量を解析している (図 1)。解析対象としての動物プランクトンは *Calanus finmarchicus* で、体重が 0.005, 0.05, 0.5, 5 mg の 4 段階のものを用いている。そして、要求餌量は Winberg の式 (1956) に基いて、80% の同化効率の場合を設定している。その結果、成長率が 7% の場合には、大型の *Calanus* には 100 $\mu\text{g}/\text{l}$ の懸濁態有機炭素餌料が最低必要であり、最も小型の *Calanus* には 250 $\mu\text{g}/\text{l}$ 以上もの餌料が必要で

あることが明らかとされた。この解析では懸濁態炭素が水塊の不連続層でよく形成される集塊 (aggregate) が存在する環境での考察はなされていない。この解析結果で明らかにされた *Calanus* の要求懸濁態有機炭素濃度は海洋の有光層において普遍的であるが、200 m 以深の深海では存在し得ない程高い値である。成長率 0.7% の場合は 7% の場合より要求餌料濃度は低いとしても、体重 0.5 mg の *Calanus* が成長するために要求する懸濁態炭素濃度はやはり深海に実在し得ない程高い値である。さらに動物プランクトンの捕食は餌料濃度に依存して開始したり停止したりする。この餌料濃度は *Pseudocalanus* においては 58 $\mu\text{g}\cdot\text{C}/\text{l}$, *Euphausia pacifica* においては 131 $\mu\text{g}\cdot\text{C}/\text{l}$ であり (PARSONS, 1967), *Calanus* において約 70 $\mu\text{g}\cdot\text{C}/\text{l}$ (ADAM and STEELE, 1966) などが知られている。このように、摂餌の開始に影響する餌料密度の効果は、海洋のほとんどの場所で、常に限定要因になるものと推察される (図 2)。

つぎに、動物プランクトンの餌料供給源は植物プランクトンだけではあり得ない例を挙げる (図 3)。太平洋と熱帯の海域では動物プランクトンと植物プランクトンとの両者が示す現存量の季節変動は被食者-捕食者の関係とは言い難い。

* 1985年1月22日受理 Received January 22, 1985

** 筑波大学生物科学系

〒305 茨城県新治郡桜村天王台 1-1-1

Institute of Biological Sciences, University of Tsukuba, Sakura-mura, Ibaraki 305

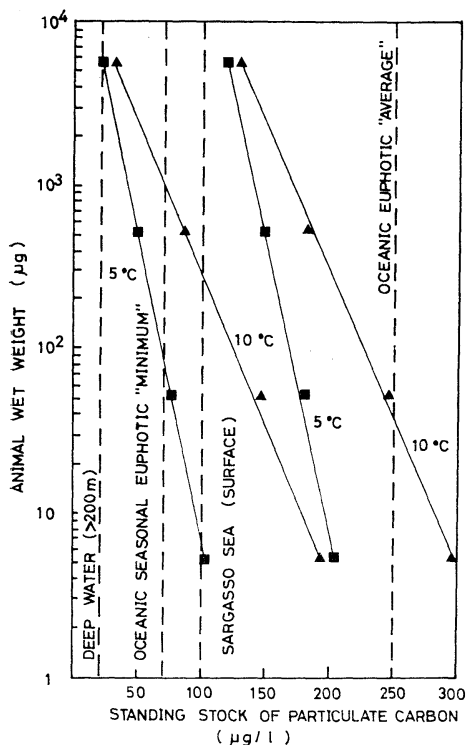


Fig. 1. Approximate standing stock of particulate carbon required by different sized zooplankton at 5 and 10°C and at two growth rates (0.7, ■-■; and 7%, ▲-▲ per day). (PARSONS and SEKI, 1970).

大型動物プランクトンを餌としている魚, *Alosa aestivialis* を Crystal Lake に導入して, 優占動物プランクトン種を大型から小型に変えた結果, 湖中の生物群集が貧栄養型から富栄養型に変化した例がある (図 4)。この場合, 貧栄養型水界では植物プランクトンが動物プランクトンの主要な餌となりえる。しかし, 小型の動物

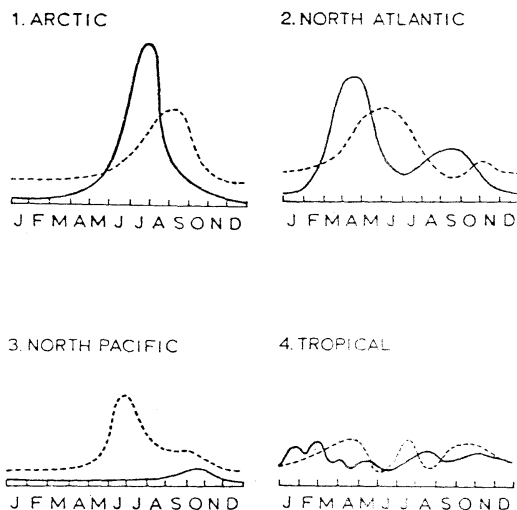


Fig. 3. Summary of seasonal cycles in plankton communities (— changes in phytoplankton biomass; --- changes in zooplankton biomass; HEINRICH, 1962)

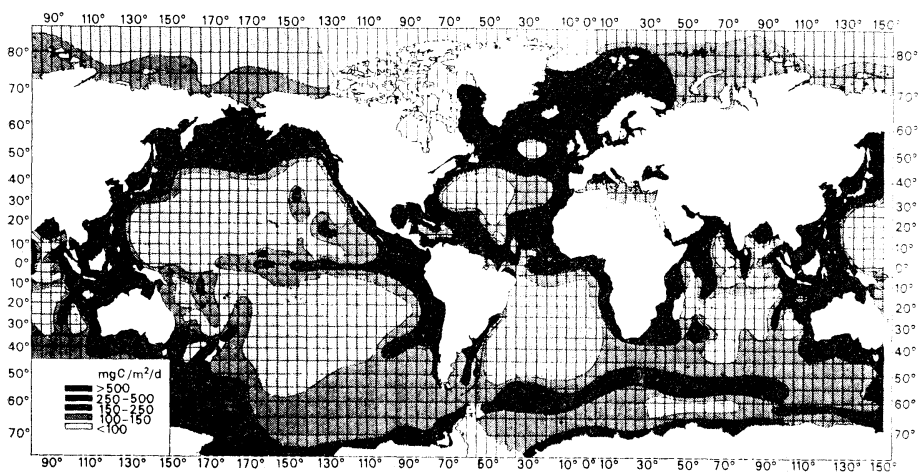


Fig. 2. Primary production in the world's oceans in mgC fixed per square meter per day. (map 1. 1. in Atlas of the Living Resources of the Seas F.A.O., ROME, 1972)

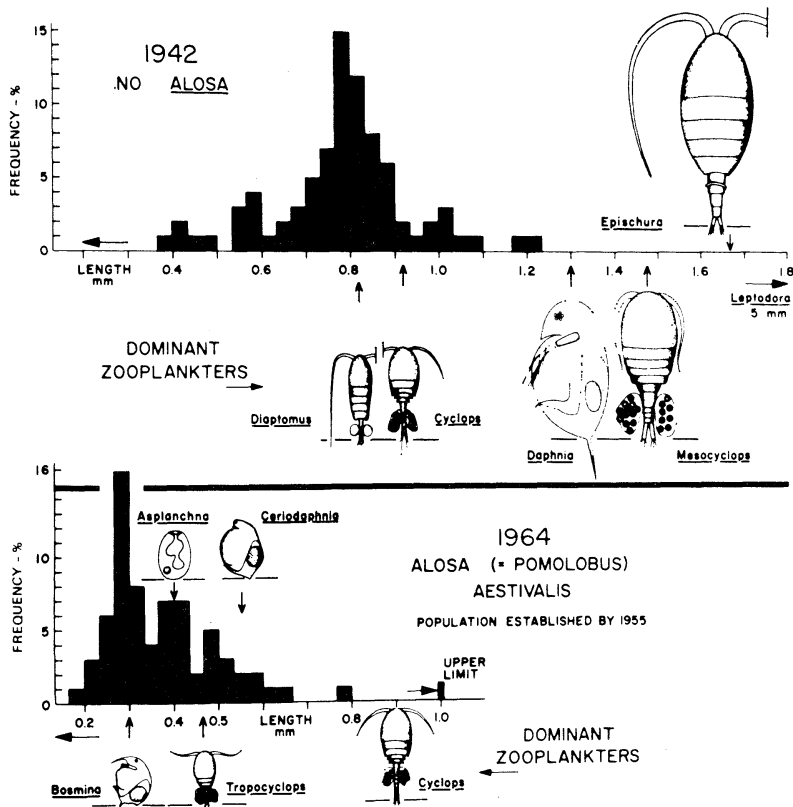


Fig. 4 Size-frequency diagrams indicating the effect of the introduction of an obligate planktivore on the size — hence, species composition — of the crustacean zooplankton of a small lake. (BROOKS and DODSON, 1965.)

プランクトンしか生息していない富栄養型の水界では、植物プランクトンの他にデトリタス、細菌などの小型懸濁粒子が動物プランクトンの餌として重要性を帯びてくることになる。これに関連して、富栄養化に伴った各水界の有機物質組成分布の変化が解析されている(図5)。両極端の例として富栄養型水界の霞ヶ浦と貧栄養型水界の太平洋とを比較してみよう。溶存態有機物の量を100とした時、平均的な組成分布は、霞ヶ浦において植物プランクトン20、バクテリア10、デトリタス2であるが、太平洋においてデトリタス0.1、植物プランクトン0.02、バクテリア0.002である。このように富栄養型の水界では細菌が水中の有機物成分を占める重要性は貧栄養型の水界より高くなっている。したがって、すべての水界生態系において、貢献の仕方は様々であるとしても細菌が生物生産過程で動物プランクトンの餌料として重要な位置を占めていることに疑いはない。

ほとんどすべての水界生態系では溶存態有機物は生物

作用による生産と消費との過程が平衡状態にあるために、濃度的にはほぼ定常状態にあることが知られている。そして二つの生物作用のうち消費過程は主に従属栄養細菌によってなされている。そして溶存態有機物はほとんどの水域で1 mg/l以下の濃度で存在している。この準位での有機物濃度を利用して生活できる生物は、ごく限られた特定の細菌群であることが判明している(SEKI, 1982)。これらの細菌群は主に自由遊泳して生活する形態を有するもの、つまりバクテリオプランクトンである。

一般に細菌は細胞膜の物理構造によってグラム陰性菌とグラム陽性菌に区別されるが、グラム陰性菌は陽性菌より栄養摂取において優れていることが判明している(HAROLD, 1972)。グラム陰性菌は細胞膜を構成するリポ多糖類と原形質膜との間に周辺結合蛋白質が存在し、栄養物質を能率よく捕獲して、細胞膜の物質輸送に関与している細胞膜結合担体(carrier)に渡すからである。

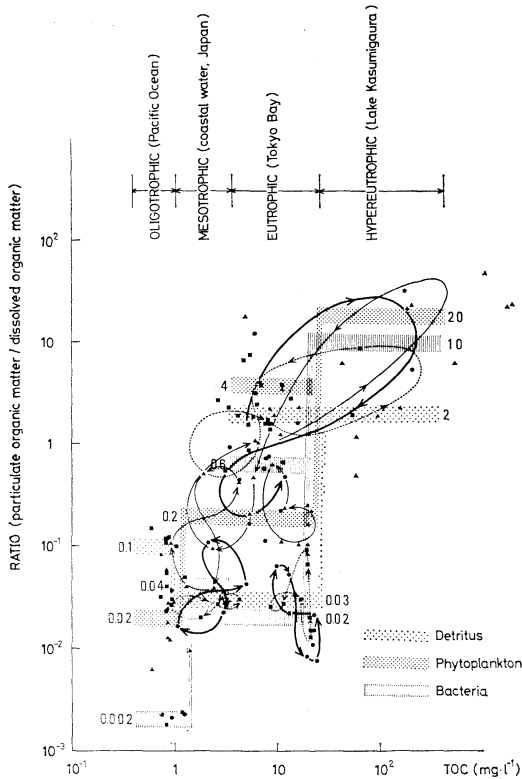


Fig. 5. Constituent distribution of organic matter in various aquatic environments with reference to eutrophication. (SEKI, H. and NAKANO, H. 1982)

このように栄養摂取機構のうえから、低濃度の栄養環境におけるバクテリオプランクトン群集はグラム陰性菌が大部分を占めていることが推察される。事実、ZOBELL (1946) による海洋中の天然細菌相と KUSNEZOW (1959) による湖水中の天然細菌相の研究によれば、99%程度のグラム陰性菌が貧栄養型水中で検出されている。これに加えて、中栄養型と富栄養型の淡水池でグラム陰性バクテリオプランクトンの生物生産における役割を研究した結果 (KANG and SEKI, 1983) を示そう (図6-10)。

中栄養型淡水池新池における溶存態有機炭素の濃度とグラム陰性バクテリオプランクトンの密度との関係には、顕著な季節的変動が認められる(図6-7)。この変動様式に基いて、1年間を4期にわけてこの両者の関係を数理解析して、図8-10に示す結果を得ている。各図の上半分は両者の現存量の変動を正弦曲線に回帰し、その曲線式を微分して得られる。1日当りの変化量を図の下半分に示したものである。溶存態有機炭素の濃度における

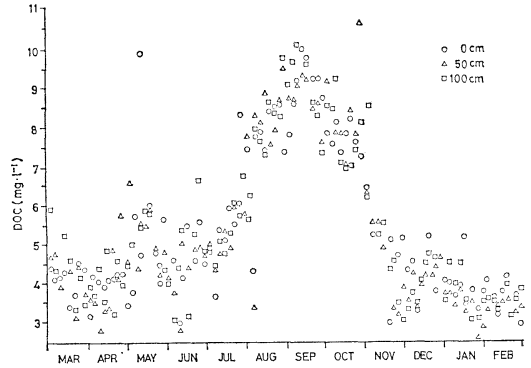


Fig. 6. Seasonal distribution of dissolved organic carbon (DOC) in the water of Shin-ike Pond. (KANG and SEKI, 1983).

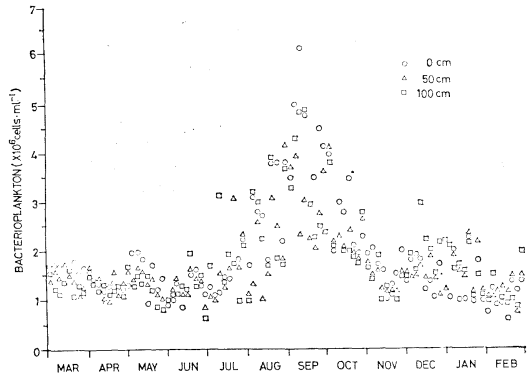


Fig. 7. Seasonal distribution of gram-negative bacterioplankton in the water of Shin-ike Pond. (KANG and SEKI, 1983).

増加の始りとグラム陰性バクテリオプランクトンの密度における増加の始りとの間にズレがみえる。このズレは1期において5日間(図8)、2期において4.5日間(図9)、3期において0日間(図10)、4期においては36日間(図11)であった。この現象は、グラム陰性バクテリオプランクトンの栄養摂取速度が非常に速いので植物プランクトンブルームの初期においては植物プランクトンから溶存態有機物が水中に放出され始めても、溶存態有機物の現存量は見掛上ふえない。その後、植物プランクトンから供給される溶存態有機物量がグラム陰性バクテリオプランクトンによる同化速度以上に増加してくれば水中の溶存態有機物濃度がはじめて増加を始める。このようにグラム陰性バクテリオプランクトンの変動に一定誘導期において、溶存態有機物濃度が変動している。このような様式により、中栄養型淡水池で溶存態有機物は

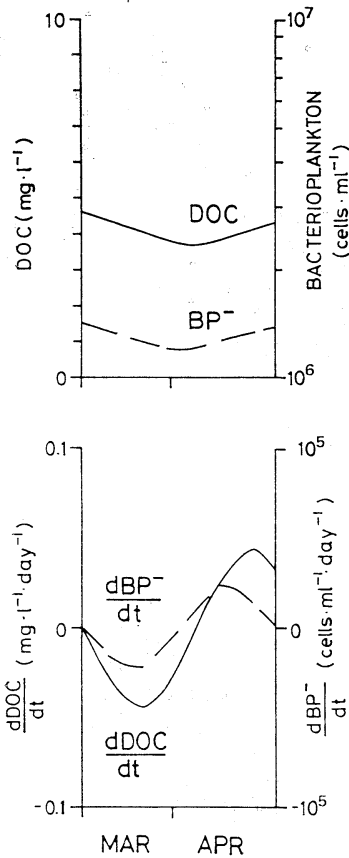


Fig. 8. Mathematical models of the abundance (DOC) and its fluctuation rate ($d\text{DOC}/dt$) of dissolved organic carbon ($F=15.04$, $F_{0.01}=8.53$), as well as the abundance (BP^-) and its multiplication rate ($d\text{BP}^-/dt$) of gram-negative bacterioplankton ($F=4.51$, $F_{0.05}=4.49$) of Shin-ike Pond during the first period (sample number=18). (KANG and SEKI, 1983).

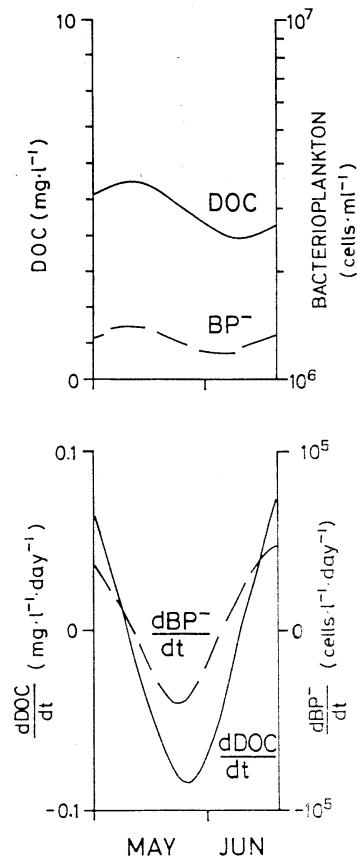
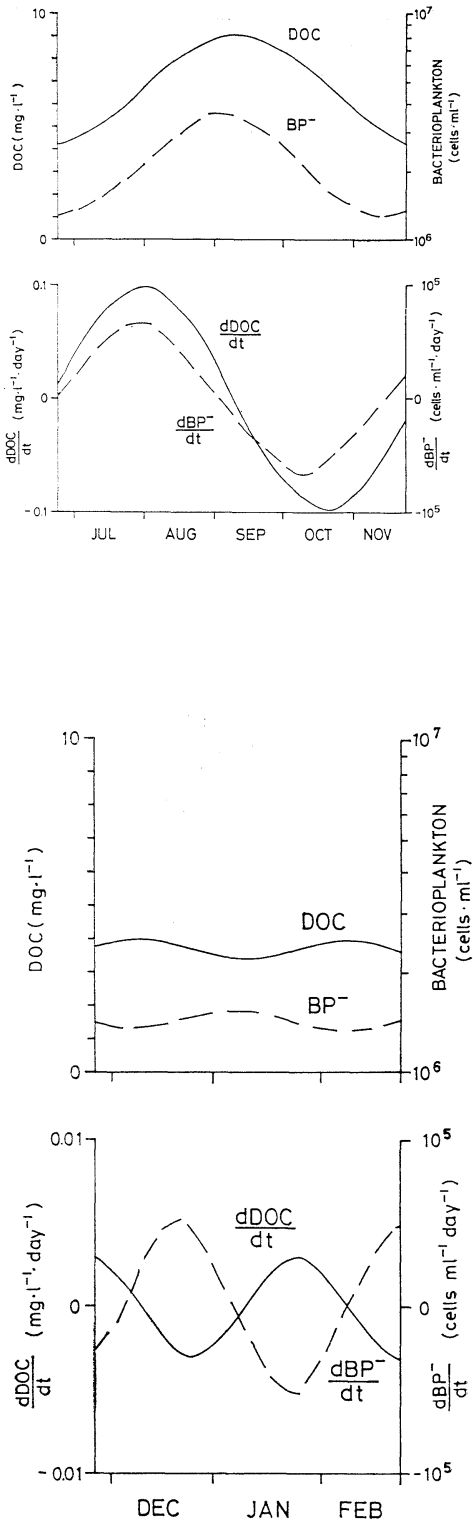


Fig. 9. Mathematical models of the abundance (DOC) and its fluctuation rate ($d\text{DOC}/dt$) of dissolved organic carbon ($F=22.21$, $F_{0.01}=9.07$), as well as the abundance (BP^-) and its multiplication rate ($d\text{BP}^-/dt$) of gram-negative bacterioplankton ($F=5.58$, $F_{0.05}=4.67$) of Shin-ike Pond during the second period (sample number=15). (KANG and SEKI, 1983).

グラム陰性バクテリオプランクトンの餌料となることが明らかとなった。

ところで、この天然細菌相を占めるグラム陰性菌の優占性は、水界環境の栄養準位の上昇によって低下することが三種類の 水界、すなわち、貧栄養型の Campbell River 河口域、典型的中栄養型の新池、富栄養型との境界附近の準位にある中栄養型沼の筑波大学構内松美池で明らかとなった。すなわち、Campbell River 河口域ではグラム陰性菌が占める割合が約97%であり、新池では約80%、松美池では約60%であることが認められ

た。一方、水中の懸濁物に付着しているグラム陰性菌は環境水中の溶存態有機物濃度とは直接的な関係は認められない。各水界における浮遊性と付着性の細菌群は、溶存態有機物濃度との関係において統計的に有意性が認められた (図 12)。すなわち、新池におけるバクテリオプランクトンにおいては ① $Y = -4.10 \times + 64.33$ ($F=6.87$, $F_{0.05}=4.04$) 新池における付着細菌においては ② $Y = -7.43 \times + 92.90$ ($F=5.12$, $F_{0.05}=4.04$) 松美池におけるバクテリオプランクトンにおいては ③ $Y = -7.43 \times + 78.8.30$ ($F=9.32$, $F_{0.01}=6.90$) 松美池に



←Fig. 10. Mathematical models of the abundance (DOC) and its fluctuation rate ($dDOC/dt$) of dissolved organic carbon ($F=374.12$, $F_{0.01}=7.24$), as well as the abundance (BP^-) and its multiplication rate (dBP^-/dt) of gram-negative bacterioplankton ($F=103.56$, $F_{0.01}=7.24$) of Shin-ike Pond during the third period (sample number=46). (KANG and SEKI, 1983).

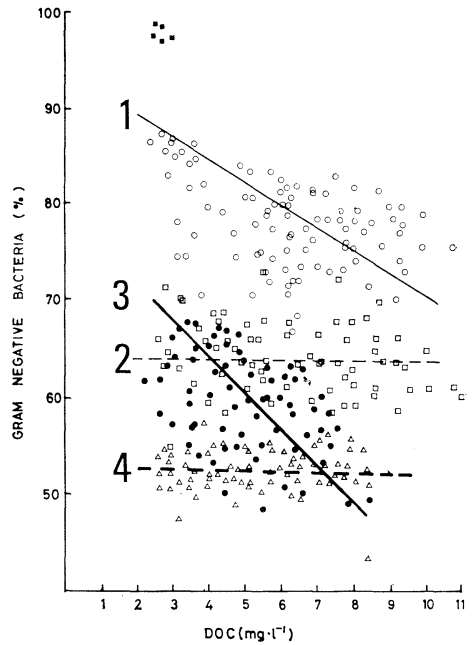


Fig. 12. The relationships between the gram-stain bacterial communities and concentration of dissolved organic carbon in a pond and bog. Bacterioplankton (○) and attached bacteria (□) in a pond, Shin-ike, bacterioplankton (●) and attached bacteria (△) in a bog, Matsumi-ike.

←Fig. 11. Mathematical models of the abundance (DOC) and its fluctuation rate ($dDOC/dt$) of dissolved organic carbon ($F=4.83$, $F_{0.05}=4.26$), as well as the abundance (BP^-) and its multiplication rate (dBP^-/dt) of gram-negative bacterioplankton ($F=4.96$, $F_{0.05}=4.26$) of Shin-ike Pond during the fourth period (sample number=26). (KANG and SEKI, 1983).

おける付着細菌においては ④ $Y = -4.02 \times + 53.80$ ($F=5.17$, $F_{0.05}=3.94$). ①と②との回帰直線が交わる点における溶存態有機物の濃度は 15.4 mg/l であり、この濃度においては新池に生息する浮遊性と付着性のグラム陰性菌にとっては栄養環境が同じであることを示唆している。すなわち、細菌の栄養源となってる同化され易い溶存態有機物の濃度は固体表面のない水中と懸濁物周辺と同じ状態になってると考えられる。また②と③との交点は 4.62 mg/l であるから新池における 15.4 mg/l と松美池における 4.62 mg/l の濃度の有機物は天然細菌群集にとって全く同じ栄養価であることを示している。この結果は、貧栄養型水塊ほど溶存態有機物を占める腐植質が多くなるという従来の知見と一致している (VALLENTYNE, 1957)。一方、細菌が摂取可能な物質の最低濃度は貧栄養型、中栄養型、富栄養型の水界でそれぞれ 0.5 , 5 , 50 mg/l であることが判明している (JANNASCH, 1967)。したがって、図 10 に示した研究結果、細菌の栄養摂取様式からの微生物学的側面と水中の有機物の定性定量的な化学的側面とから妥当な現場観測結果と考えられる。

以上のように、水界のバクテリオプランクトン群集は水圏の栄養環境に応じて、グラム染色特性で表示される栄養摂取様式を変えながら、腐食連鎖の起点として重要な生態的地位を保っている。

文 献

- ADAMS, J. A. and J. H. STEELE (1966): Shipboard experiments on the feeding of *Calanus finmarchicus* (Gunnerus) In: Some Contemporary studies in marine science. BARNES, H. led. Allen and Unwin Ltd., London, 19-35.
- BROOKS, J.L. and S.I. DODSON (1965): Predation, body size, and composition of plankton. Science, **150**, 28-35.
- HAROLD, F. M. (1972): Conservation and transformation of energy by bacterial membrane. Bacteriol. Rev., **36**, 172-230.
- HEINRICH, A.K. (1962): The life histories of plankton animals and seasonal cycles of plankton communities in the oceans. J. Cons. Int. Explor. Mer. **27**, 15-24.
- JANNASCH, H. W. (1967): Growth of marine bacteria in limiting concentrations of organic carbon in seawater. Limnol. Oceanogr., **12**, 264-271.
- KANG, H. and H. SEKI (1983): The gram-stain characteristics of the bacterial community as a function of the dynamics of organic debris in a mesotrophic irrigation pond. Arch. Hydrobiol., **98**, 39-58.
- KUSNEZOW, S. I. (1959): The Rolle der Mikroorganismen im Stoffkreislauf der Seen. Veb. Deutscher Verlag der Wissenschaften., Berlin, 301.
- PARSONS, T. R., R. J. LEBRASSEUR and J. D. FULTON (1967): Some observations on the dependence of zooplankton grazing on the cell size and concentration of phytoplankton. J. Oceanogr. Soc. Japan., **23**, 11-18.
- PARSONS, T. R. and H. SEKI (1970): Importance and General Implications of Organic Matter in Aquatic Environments. In: Organic Matter in Natural Waters. HOOD, D. W. (ed.), University of Alaska, Fairbank, 1-27.
- SEKI, H. (1982): Organic Material in Aquatic Ecosystem. CRC Press, Inc: Boca Raton. Florida, 201.
- SEKI, H. and H. NAKANO (1981): Production of bacterioplankton with special reference to dynamics of dissolved organic matter in a hypertrophic lake. Kieler Meeresforsch., Sonderh., **5**, 408-415.
- VALLENTYNE, J. R. (1957): The molecular nature of organic matter in lakes and oceans with lesser reference to sewage and terrestrial soils. J. Fish. Res. Canada, **14**, 33-82.
- WINBERG, G. G. (1956): Rate of metabolism and food requirements of fishes. Nauchnye Trudy Belorusskovo Gosudarstvennovo Universiteta imeni V. I. Lenina. Minsk. F. E. J. FRY and W. E. RICLER (ed.) Transl. Ser. No. 194. Fish. Res. BD. Canada, 253.
- ZOBELL, C. E. (1946): Marine microbiology. Chronica Botanica Press. Waltham, 240.