

北部広島湾における海洋細菌の現存量と生産量, および従属栄養性微小鞭毛虫類の季節変化

今井一郎・山口峰生

Seasonal Fluctuations in Abundance and Production of Bacteria, and Quantitative Relation with Heterotrophic Microflagellates in Northern Hiroshima Bay, Seto Inland Sea

Ichiro Imai and Mineo Yamaguchi

From March 1984 through to September 1985, seasonal fluctuations in abundance and production of bacteria, and the quantitative relation with heterotrophic microflagellates were investigated at a station in northern Hiroshima Bay, Seto Inland Sea. The mean cell volume of bacteria measured by image analysis ranged between 0.074 and 0.115 μm^3 (mean of total measurements = 0.094 μm^3 , n=1260). Bacteria measured with DAPI-staining and epifluorescence microscopy were $0.9 \times 10^6 \sim 4.8 \times 10^6$ cells $\cdot\text{ml}^{-1}$ in number and 7.6 $\sim 40.4 \mu\text{gC} \cdot \text{l}^{-1}$ in biomass. Bacterial production determined by the FDC (frequency of dividing cells) method ranged between 5.5 and 63.3 $\mu\text{gC} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$. The bacterial biomass and production were more abundant from May to October, and averaged 15% of the phytoplankton biomass and 26% of primary production, respectively. Heterotrophic microflagellates (HMF) were $1.0 \times 10^3 \sim 8.8 \times 10^3$ cells $\cdot\text{ml}^{-1}$ in number and 1.8 $\sim 20.1 \mu\text{gC} \cdot \text{l}^{-1}$ in biomass, and were more abundant from June to September. The mean ratios of HMF/bacteria were 1/613 in number and 0.47/1 in biomass, respectively. Grazing rates of HMF on bacteria estimated from HMF densities and water temperatures ranged between 0.007 $\cdot\text{h}^{-1}$ and 0.127 $\cdot\text{h}^{-1}$ with the higher rates in the summer. The ratio of the grazing rate to the bacterial growth rate (grazing/growth, %) was estimated to be 15% \sim 162% with a mean of 67%. It is inferred that bacteria utilized about a half of the primary production and then bacteria were vigorously grazed by HMF in the food webs of coastal seas such as Hiroshima Bay.

Key words: Hiroshima Bay, Bacteria, Biomass, Production, Heterotrophic microflagellates, Microbial loop

近年の測定技術の著しい発達により、海洋の生態系における海洋細菌の挙動が次第に明らかにされつつあり、とりわけ物質循環の中で果たす役割の重要性が認識されるようになってきた。すなわち細菌は、代謝・増殖活動を通じて、

無機栄養塩を再生回帰させる分解者としての役割を演ずるだけでなく、自身の増殖による粒状有機物の生産者としての役割をも果たしているのである。増殖した細菌は、従属栄養性微小鞭毛虫類 (Heterotrophic microflagellates : 以後

HMFと称する)を中心とする微小な原生動物に捕食されて、食物連鎖を通じて無機化され、あるいは高次段階の動物へと転送されることになる。このような連環は微生物ループ(Microbial loop)と呼ばれ(Azam *et al.* 1983)、水界の物質循環と食物連鎖(食物網)を理解する上で極めて重要な鍵となる(Sherr *et al.* 1986, 今井 1989, 1990, 谷口 1990a, b, 永田1993b, 木暮 1994a)。

細菌とHMFは微生物ループの根幹を成す、重要な生物群である。しかしながら、我が国の周辺海域において、これら生物群の量的な変動と関係を調べた研究は、極めて少ないのが現状である。そこで本研究では、北部広島湾に位置する水産庁南西海区水産研究所の棧橋において、周年にわたり季節的に、海洋細菌の密度、現存量、FDC法(Hagström *et al.* 1979)による細菌増殖速度、および生産量を測定した。さらに、細菌の捕食者であるHMFの、周年にわたる密度と現存量の季節変化を調べ、細菌捕食速度を算出して、それらの微生物ループにおける役割を考察した。

材料および方法

細菌密度と現存量

1984年3月26日から1985年9月10日まで、原

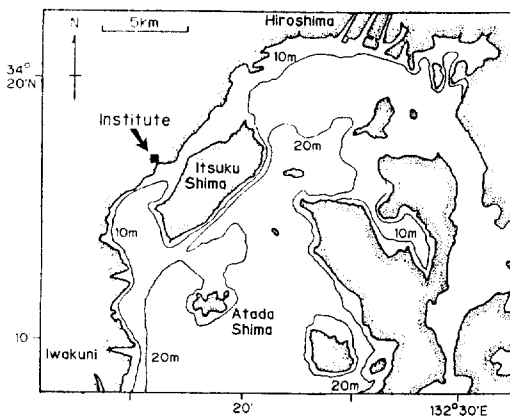


Fig.1. The sampling location at the pier of the Nansei National Fisheries Research Institute in Hiroshima Bay, Seto Inland Sea. Water samples were collected from 2m depth.

則として毎月1回、計21回、北部広島湾に位置する南西海区水産研究所の棧橋(Fig.1)において、2m層から採水を行った。採水試料はねじ口試験管に収容して、グルタルアルデヒドを用いて固定し(最終濃度0.5%)、冷蔵保存した。試水中の総細菌数は、蛍光染料DAPI(4'-diamidino-2-phenylindole)を用いた染色(最終濃度 $0.5\mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$)を行った後、Sudan black Bで染めた孔径 $0.2\mu\text{m}$ のNuclepore filter(Zimmermann *et al.* 1978)上に濾過捕集し、無蛍光イマーションオイルで封入して落射蛍光顕微鏡による直接検鏡によって計数を行った(Porter and Feig 1980, 今井 1984)。また各試水中の細菌細胞の平均体積(各試水で60細胞計測)は、画像解析によって求めた(今井 1984)。炭素量変換係数としては $0.087\text{gC}\cdot\text{cm}^{-3}$ (Ferguson and Rublee 1976)を用い、上述の方法で求めた各試水中の総細菌密度と細菌細胞平均体積から、炭素量としての細菌現存量を算出した。

FDC法による細菌増殖速度と生産量

FDC法(分裂細胞頻度法)は、細胞分裂が進行中の細菌細胞が全体に対して占める割合(Frequency of dividing cells: FDC, %)を測定することにより、試水中の細菌の増殖速度を推定する方法である(Hagström *et al.* 1979, Larsson and Hagstrom 1982)。本法により、海水中の細菌増殖速度、さらには生産量を求めた。

南西海区水産研究所棧橋の2m層の水温が、約 10°C (1984年4月3日)、 15°C (5月11日)、 20°C (6月29日)、および 25°C (8月1日)に達した時に採水を行い、得られた海水を孔径 $2\mu\text{m}$ のNuclepore filterで濾過して、細菌捕食者を除いた試水を調製した。実験には、細菌捕食者を除いただけの試水、および除菌海水(孔径 $0.22\mu\text{m}$ のメンブラン・フィルターで濾過)でこの試水を1/2, 1/5, 1/10に希釈したものを用いた。また、1/2と1/10に希釈したものについては、栄養強化培養液(Trypticase peptone 500mgとYeast extract 50mgを1 literの海水に添加した)(Ishida *et al.* 1980, Imai 1987)を加えて、Trypticase peptone濃度が $5\text{mg}\cdot$

l^{-1} , $10mg \cdot l^{-1}$, および $20mg \cdot l^{-1}$ になるように調製した実験シリーズを設けた。以上から、各温度の実験において、実験開始時の細菌密度と添加有機物濃度の組合せにより、10通りが設定されたことになる。このような操作は、種々の増殖速度を得るために行ったものである。これらの培養には、 $450^{\circ}C$ で最低1時間燃焼処理した試薬瓶を用いた。当該温度において暗条件下で培養し、4~5時間毎に少量の試水を採取して、グルタルアルデヒドで固定した(最終濃度0.5%)。前述のDAP I染色と落射蛍光顕微鏡を用いた直接検鏡計数法によって、総細菌数の経時的变化を調べて増殖速度(μ)を計算すると同時に、FDCを測定した(30視野以上)。細胞の中央部付近にくびれを生じている細胞を細胞分裂が進行中のものとした(Hagström *et al.* 1979)。

各温度条件について、対数増殖期初期のFDCとその時の μ の間の回帰直線式を計算し、これをFDCから μ を推定するための基本式とした。任意の温度におけるFDCと μ の関係式は、その温度に近い2式の傾きと切片を比例計算して求めた。なお、温度が $10^{\circ}C$ 以下の場合には $10^{\circ}C$ の関係式を、 $25^{\circ}C$ 以上の場合には $25^{\circ}C$ の関係式を用いて、 μ を計算した。

HMF密度と現存量

HMF ($10 \mu m$ 以下)の計数は、DAP I - FITC (Fluorescein isothiocyanate) 二重染色と落射蛍光顕微鏡を用いた直接検鏡計数法によった(Sherr and Sherr 1983a, b, 今井・伊藤 1984)。栈橋から得た固定試水を、共栓試験管あるいは共栓三角フラスコに5~25mlとり、DAP Iを最終濃度 $0.1 \mu g \cdot ml^{-1}$, およびFITCを $1 \sim 2 \mu g \cdot ml^{-1}$ になるよう各々加えた。Sudan black Bで染色した孔径 $1.0 \mu m$ のNucleopore filter上に濾過捕集し、検鏡計数を行った。青色励起と紫外線励起を使い分け、接眼格子(10×10)内に見えるHMFを25視野以上、合計50細胞以上を計数して細胞密度($cells \cdot ml^{-1}$)を求めた。また、1試料につき50細胞の粒子径を接眼ミクロメーターで測定し、球あるいは回転楕円体として平均体積を求めた。炭素量変換係数として $0.07gC \cdot cm^{-3}$ (Sorokin

1979)を用い、これに平均体積と細胞密度を乗じて、炭素量としての現存量を算出した。

HMFによる細菌捕食速度は、以下のようにして推定した。Andersen and Fenchel (1985)が報告した自然海水中のHMFの濾水率 $1.0 \times 10^{-5} ml \cdot h^{-1} \cdot cell^{-1}$ (温度 $15^{\circ}C$)の値を用い、濾水率の Q_{10} の値を2として(Fenchel 1987, Nagata 1988), 現場水温とHMF細胞密度から、細菌捕食速度を算出した。

結果および考察

細菌の増殖速度とFDC

$10^{\circ}C$ から $25^{\circ}C$ までの間、 $5^{\circ}C$ 毎に4段階に設けた実験温度における、細菌のFDCと増殖速度(μ)の関係をFig.2に示した。温度の高い

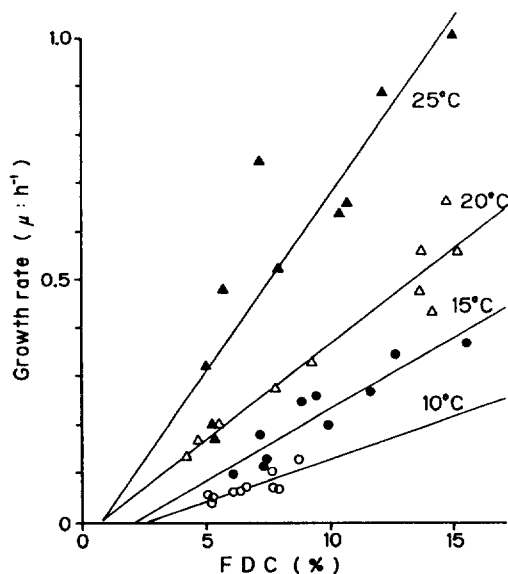


Fig.2. Relationship between the FDC (Frequency of Dividing Cells) and growth rates at four different temperatures.

方が、回帰直線の傾きが大きく、同一のFDCの値でも高い μ を与えることがわかる。それゆえ、FDCだけでなく温度も、 μ を得るための必須のパラメーターとなっていることが明らかである。各温度におけるFDCと μ の関係式は、Table 1に示した通りである。

Newell and Christian (1981)は、FDCと μ の関係式 $\ln \mu = 0.299 \cdot FDC - 4.961$ を提起した。

Table 1. Growth rate equations as a function of FDC (frequency of dividing cells) at four different temperatures.

Temperature	Equation
10°C	$\mu = 0.0174 \cdot \text{FDC} - 0.0421$ (n=10, r=0.83*)
15°C	$\mu = 0.0296 \cdot \text{FDC} - 0.0615$ (n=10, r=0.93**)
20°C	$\mu = 0.0395 \cdot \text{FDC} - 0.0249$ (n=10, r=0.96**)
25°C	$\mu = 0.0731 \cdot \text{FDC} - 0.0507$ (n=10, r=0.89**)

* significant at the 1% level

** significant at the 0.1% level

Table 2. Range and mean of bacterial data obtained at the sampling station.

	Minimum		Maximum	Mean
Number ($\times 10^6$ cells·ml ⁻¹)	0.9	—	4.8	2.1
Mean volume (μm^3)	0.074	—	0.115	0.094
Biomass ($\mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$)	7.6	—	40.4	16.8
Growth rate (h ⁻¹)	0.018	—	0.150	0.060
Production ($\mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$)	5.5	—	63.3	24.7
Biomass ratio (%)	5	—	31	15
(Bacteria/Phytoplankton)				
Production ratio (%)	3	—	197	26
(Bacteria/Phytoplankton)				

これは温度26~29°Cの条件下で導き出した式であり、低温下でのものがないので、 μ の季節変化を把握することは不可能である。今井 (1985) も1983年7月の周防灘において、 $\ln\mu=0.408\cdot\text{FDC}-4.281$ (r=0.80, n=31)の関係式を得ているが、これも同様のことがいえる。Hagström *et al.* (1979) と Larsson and Hagström (1982) は5~15°Cの関係式を、Hagström and Larsson (1984) は0~20°Cの関係式を提出している。本研究によって今回得られた各温度(10~25°C)でのFDCと μ との関係式によって、瀬戸内海のような温帯水域の周年にわたる細菌の増殖速度の測定が可能になった。

水界の細菌の増殖速度に関しては、³Hで標識したthymidineの取り込み速度を基本にした方法 (Fuhrman and Azam 1980, 木暮 1994b) が、世界的には一般的に用いられている。しかしながら、我が国周辺水域においては放射性物質の使用が厳しく制限されているので、この方法は使用困難である。FDC法は、やや熟練を要求

されるが、放射性物質の使用や現場での培養を必要としないため、FDCと μ の関係式を用意しておけば、多数の試料について細菌の増殖速度を季節的に調べることができる (Hagström *et al.* 1979, 今井 1989, 木暮 1990) という大きな利点を持つ。

細菌の現存量と生産量

南西海区水産研究所の棧橋2m層における、1984年3月26日から1985年9月10日までの間の、総細菌数、現存量、生産量、および水温の季節的変動をFig. 3に、そして細菌に関する値の変動の幅と平均値をTable 2に要約して示した。水温は9.0~27.6°Cの間で変動した。総細菌数は $0.9\times 10^6\sim 4.8\times 10^6$ cells·ml⁻¹の間で変動し、冬季の低水温期に少なく、比較的水温の高い時期に多かった。同じ場所で、1990年7月4日~1991年7月2日の間毎週1回、0m, 3m, 海底上1mの各層から採水して、同様に総細菌数を調べた結果、 $1.01\times 10^6\sim 4.89\times 10^6$ cells·ml⁻¹の間で変動し、やはり高水温期に多く低水温期

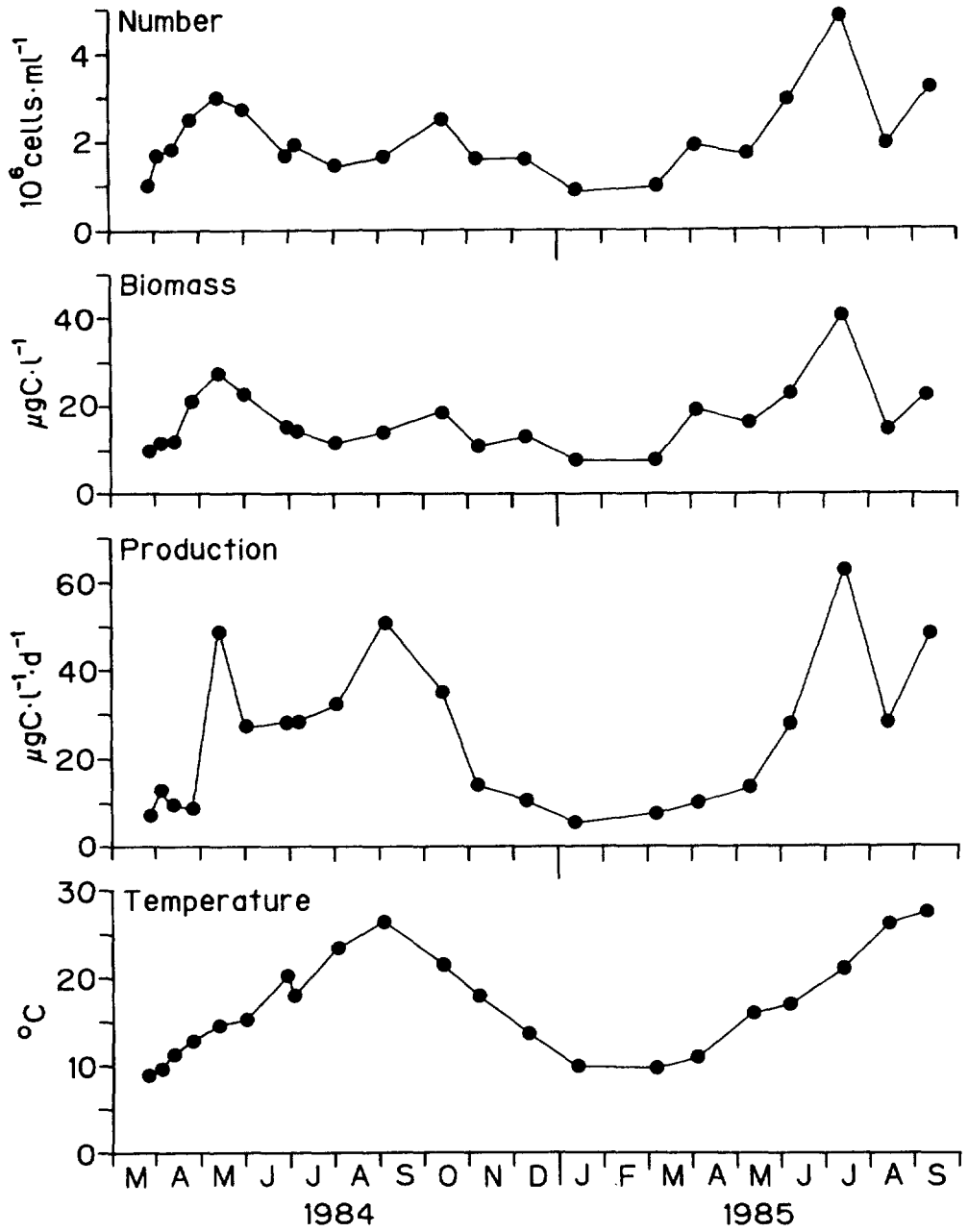


Fig.3. Seasonal variation in the number, biomass, production of bacteria, and the water temperature at 2m depth at the sampling station.

に少ない傾向が観察されている (Iwamoto *et al.* 1994)。一般的に沿岸水域においては、 $1 \times 10^6 \sim 5 \times 10^6$ cells \cdot ml $^{-1}$ の細菌密度を示すと総説されているが (Es and Meyer-Reil 1982), Fig.3 の結果はこれに良く合致している。また総細菌数は高水温期に高い傾向があったが、米国チェサピーク湾においても同様の傾向が観察されている (Ducklow and Shiah 1993)。

各調査時の試水中の細菌の平均体積は、 $0.074 \sim 0.115 \mu\text{m}^3$ の範囲の値 (平均 $0.094 \mu\text{m}^3$) を示した (Table 2)。同様の方法を用いて1982年5, 7, 10月の周防灘における試水中の細菌の平均体積が測定されており、 $0.041 \sim 0.126 \mu\text{m}^3$ (平均 $0.098 \mu\text{m}^3$) の値が報じられている (今井 1984)。また山口県大海湾からは、 $0.083 \sim 0.091 \mu\text{m}^3$ の細菌平均体積が得られている (Imai 1987)。細菌の平均体積の測定に関しては種々問題があるが (永田 1993a), 各地の沿岸海域からは、概ね $0.05 \sim 0.15 \mu\text{m}^3$ の細菌平均体積の値が報告されている (今井 1989)。

炭素量としての細菌現存量は、 $7.6 \sim 40.4 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$ の範囲の変動を示し、細胞数の場合と同様に高水温期に多かった (Fig.3)。1982年の周防灘において $3.8 \sim 25.5 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$ の細菌現存量が、1983年の山口県大海湾では $4.8 \sim 21.1 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$ の値が報告されている (今井 1984, Imai 1987)。本研究においては、細菌の現存量を算出する際に炭素量変換係数として $0.087 \text{gC}\cdot\text{cm}^{-3}$ (Ferguson and Rublee 1976) を用いた。この値はこれまでに報告されている値の範囲では小さい方に位置する (永田 1993a)。それゆえ、本研究で得られた細菌現存量の値は、やや過小に見積られている可能性がある。しかしながら、生物量として“少なくともこれだけ以上は存在している”という下限の目安になると考えられる。Nagata and Watanabe (1990) は、天然の細菌群集は栄養状態にかかわらず炭素量/体積の比が比較的安定しており、その結果に基づき炭素量変換係数として $0.14 \text{gC}\cdot\text{cm}^{-3}$ の値を提案している。この値を用いるならば、細菌現存量は $12.2 \sim 65.0 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$ (平均 $27.0 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$) と見積られる。前述の、本研究と同じ場所における Iwamoto *et al.* (1994) の細菌現存

量の見積りの結果 (炭素量変換係数 $0.12 \text{gC}\cdot\text{cm}^{-3}$ を使用) を参照すると、 $11.9 \sim 57.5 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$ の値が得られており、上記の値と殆ど一致している。

同じ場所で同時に実施された植物プランクトンに関する調査結果 (1984年3月26日～1985年7月12日) によると、同一試料中のクロロフィル a 量は $1.1 \sim 7.1 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ (平均 $3.3 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) であった (山口ほか 1995)。これに、炭素量変換係数 (C/Chl.a) として40 (山口・安楽 1984) を乗じて植物プランクトンの現存量を算出すると、 $42 \sim 283 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$ (平均 $132 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$) となる。各調査時の細菌現存量を植物プランクトン現存量と比較すると、 $5 \sim 31\%$ (平均 15%) に相当した (Table 2)。1982年7月と10月の周防灘における細菌現存量の植物プランクトンに対する割合は、それぞれ 24% と 18% と算出されている (今井 1984)。植物プランクトンに対する細菌現存量の割合は、前者が減少するに連れて高くなる傾向があるとされ、前者が $25 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$ 以下になると細菌現存量の方が大きくなるといわれている (Simon *et al.* 1992)。細菌は生物量の面からも、海域の生態系において相当に大きな比重を占めているといえよう。

細菌の生産量は、 $5.5 \sim 63.3 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$ の間で著しい季節変化を示し、低水温期に小さく、高水温期に大きい傾向が明らかである (Fig.3)。このような季節的変化の傾向は、米国チェサピーク湾においても観察されている (Ducklow and Shiah 1993)。FDC法を用いて他の沿岸海域で測定された細菌生産量としては、春の米国ジョージア州沿岸で $19 \sim 178 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$ (Newell and Christian 1981)、夏季のバルト海沿岸において $10 \sim 30 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$ (Larsson and Hagström 1982)、9, 10月のデンマークのリムフィヨルドにおいて $2.6 \sim 14.5 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$ (Riemann *et al.* 1984)、1983年7月の周防灘で $3.6 \sim 19.2 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$ (今井 1985) の値等が報告されている。陸水域における我が国でのFDC法による測定例をみると、琵琶湖の4月～10月で $9 \sim 33 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$ (Nagata 1987)、同じく琵琶湖の2～6月で $4.1 \sim 33 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$ (Nakano 1992) の報

告等がある。水界における細菌生産量は、概ね $0.4\sim 150\mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$ の範囲にあると総説されている (Cole *et al.* 1988)。

同じ場所で同時に実施された植物プランクトンの基礎生産に関する測定結果 (1984年3月26日~1985年7月12日) をみると、 $26\sim 915\mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$ (平均 $266\mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$) である (山口ほか 1995)。細菌生産量を基礎生産量と比べると、 $2.6\sim 197\%$ (平均26%) に相当した (Table 2)。水界における細菌生産量は、基礎生産量の約30%であると総説されており (Cole *et al.* 1988)、本研究の結果は平均的な値となった。細菌の有機物同化効率は約50%とされており (Payne 1970)、基礎生産の約半分が、広島湾では細菌を經由していることになる。細菌の増殖のための基質となる有機物は、基礎生産者による細胞外排出有機物 (一般的に基礎生産の5~15%程度; Larsson and Hagström 1982, 永

田 1993b) のみに由来するとするならばこのことは説明が困難であり、食物網全体から捕食や排泄等を通じて有機物が供給されていると考えなければならないであろう (Jumars *et al.* 1989, 永田1993b)。今後このような方面からの研究の進展が望まれる。

HMF密度と現存量

南西海区水産研究所の栈橋2m層における、1984年3月26日から1985年9月10日までの間の、HMFの細胞数と現存量の変動をFig.4に、HMFに関するデータの要約をTable 3に示した。HMF細胞数は $1.0\times 10^3\sim 8.8\times 10^3$ cells $\cdot\text{ml}^{-1}$ の範囲で変動し、冬季の低水温期に低密度、高水温期に高密度であった。同じ場所で、1990年7月4日~1991年7月2日の間毎週1回、0m、3m、海底上1m層から採水して、同様にHMF数を調べた結果、 $1.01\times 10^3\sim 10.0\times 10^3$ cells $\cdot\text{ml}^{-1}$ の間で変動し、やはり高水温期

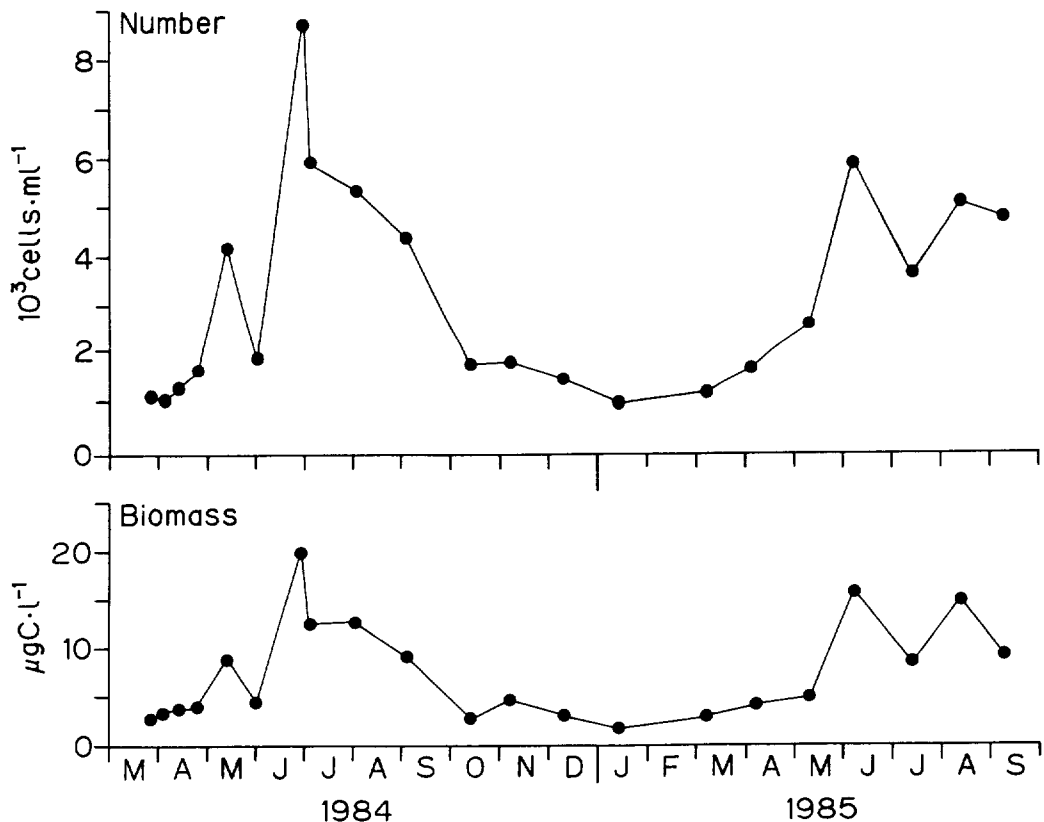


Fig.4. Seasonal variation in number and biomass of heterotrophic microflagellates (<10µm) at 2m depth at the sampling station.

Table 3. Range and mean of data of heterotrophic microflagellates (HMF) obtained at the sampling station.

	Minimum	Maximum	Mean
Number ($\times 10^3$ cells \cdot ml $^{-1}$)	1.0	8.8	3.2
Mean volume (μ m 3)	25.9	44.2	33.7
Biomass (μ gC \cdot l $^{-1}$)	1.8	20.1	7.4
Numerical ratio (Bacteria/HMF)	193	1587	613
Biomass ratio (%) (HMF/Bacteria)	15	134	47
Grazing ratio (%) (Grazing/Bacterial growth)	15	162	67

に少ない傾向が観察されている (Iwamoto *et al.* 1994)。一般的に沿岸水域においては、 10^3 cells \cdot ml $^{-1}$ のオーダーでHMFが生息していることが知られており (Fenchel 1982, 今井 1989, Sanders *et al.* 1992), Fig.3の結果はこれによく合っている。我が国沿岸水域においてもHMFの細胞密度に関するデータが蓄積されつつあり、やはり概ね 10^3 cells \cdot ml $^{-1}$ のオーダーと報告がなされている (今井・伊藤 1984, 今井 1990, 岩本ほか 1993, Iwamoto *et al.* 1994, Nakamura *et al.* 1994, 深見・宇野 1995)。

各調査時の試水中のHMFの平均体積は、 $25.9 \sim 44.2 \mu\text{m}^3$ (平均 $33.7 \mu\text{m}^3$) の範囲であった (Table 3)。1983年5月と7月の周防灘においてHMFの平均細胞体積が測定されており、それぞれ $57 \mu\text{m}^3$, $29 \mu\text{m}^3$ の値が得られている (今井・伊藤 1984, 今井 1989)。

炭素量としてのHMF現存量は、 $1.8 \sim 20.1 \mu\text{gC} \cdot \text{l}^{-1}$ (平均 $7.4 \mu\text{gC} \cdot \text{l}^{-1}$) と見積られ、細胞数と同様に高水温期に多く低水温期に少ない傾向が明らかである (Fig.4, Table 3)。同じ場所でのIwamoto *et al.* (1994) の測定結果では、HMF現存量は $5.2 \sim 51.8 \mu\text{gC} \cdot \text{l}^{-1}$ の値であった。1983年5月の周防灘では $1.9 \sim 13.9 \mu\text{gC} \cdot \text{l}^{-1}$ のHMF現存量が報告されている (今井・伊藤 1984)。

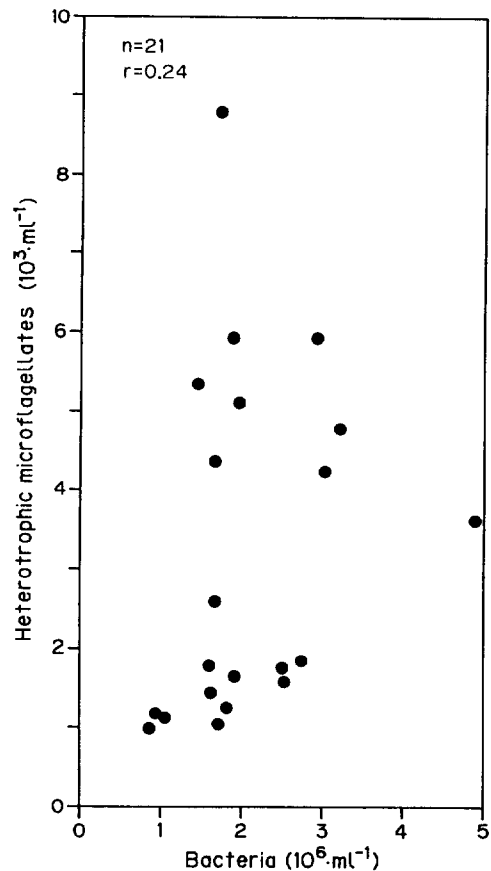


Fig.5. Relationship between the number of bacteria and heterotrophic microflagellates at 2m depth at the sampling station.

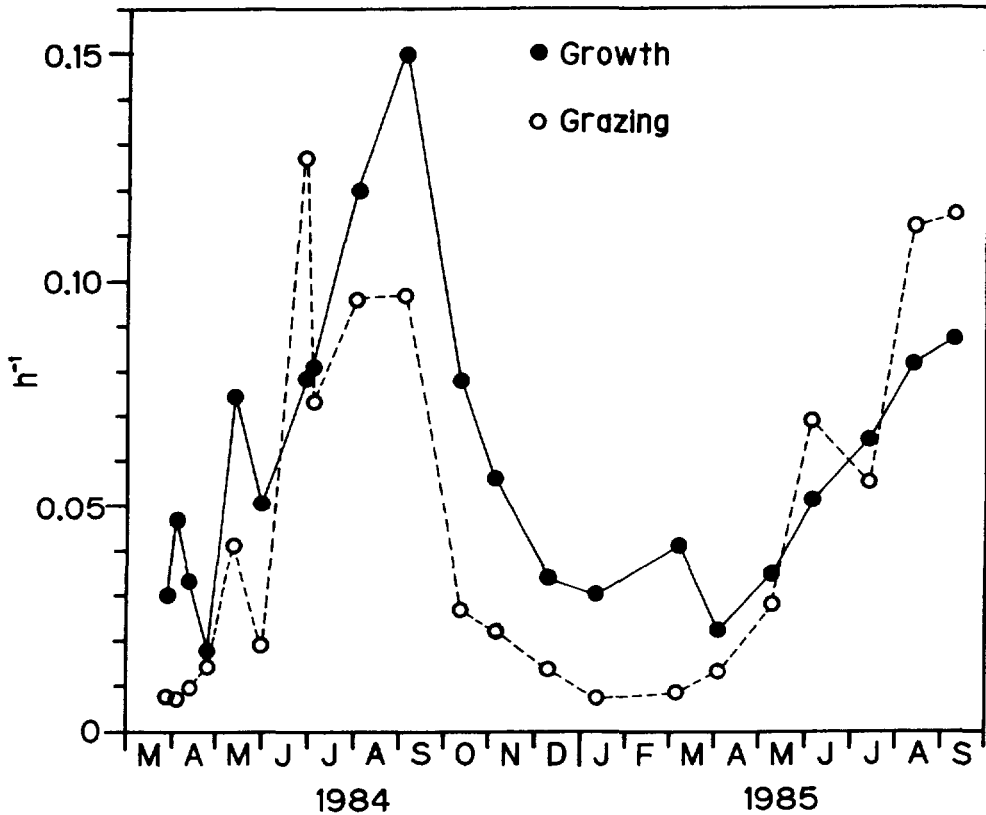


Fig.6. Seasonal changes in the growth rate of bacteria and the grazing rate on bacteria by heterotrophic microflagellates at 2m depth at the sampling station.

細菌とHMFの定量的関係

各調査時の細菌細胞数とHMF細胞数との関係は、Fig.5に示した通りである。有意な関係は認められないが、HMF 1細胞当りの細菌数の比は193~1587 (平均 613) の範囲にあった (Table 3)。後に同じ場所で実施された調査結果 (Iwamoto *et al.* 1994) によると、この比は374~2171の変動幅を持ち、平均は881であったという。1984年5月の周防灘においては平均値として、約1000の値が報告されている (今井・伊藤 1984)。種々の水界におけるHMF数と細菌数の計測データを取りまとめ、Sanders *et al.* (1992) は上述の比が概ね1000の周辺であると報じている。

細菌現存量に対するHMF現存量の比 (%) は、15~134%の範囲 (平均47%) であった (Table 3)。1983年5月の周防灘において、こ

の比の平均値が50%であったと報告されている (今井・伊藤 1984)。現存量でみるとHMFは細菌の約半分程度を占めており、量的に重要な生物群であることがわかる。また、餌である細菌が現存量として捕食者に対し少なく感じられるが、高い増殖速度 (生産量) を考慮するならばあるいは説明が可能かもしれない。

Fig.6に、細菌群集の増殖速度と、HMFによる細菌の捕食速度を示した。細菌の増殖速度は $0.018 \cdot h^{-1} \sim 0.150 \cdot h^{-1}$ (平均 $0.060 \cdot h^{-1}$) であり (Table 2)、夏季の高水温期に高く冬季の低水温期に低いという顕著な季節変動が認められた。HMFによる細菌の捕食速度は、 $0.007 \sim 0.127 \cdot h^{-1}$ の範囲と試算され、やはり冬に小さく夏に大きいという著しい季節変化がみられた。次に、細菌の増殖速度に対する、HMFによる細菌捕食速度の比 (grazing/growth : %)

を計算したところ、15~162% (平均 67%) であり、細菌の増殖速度と被捕食速度は割合によく釣り合っているという結果になった。McManus and Fuhrman (1988) や Sanders *et al.* (1992) の総説によると、水界の生態系において細菌の増殖と被捕食(おもにHMFによる)は概ね釣り合っているという。特に夏季には細菌の増殖速度は非常に高いにもかかわらず、細菌の密度自体はオーダーが変わる程には極端に変化しないのは、その時期にこのように高い捕食圧がかかっており、動的平衡状態が成立している結果と考えられる。現場海域においては、このように細菌は活発に増殖し、一方で高い速度で捕食されており、低次生物生産過程を通じての物質循環は、相当に高い速度で展開しているものと想像される。

摘 要

1984年3月26日から1985年9月10日の間、北部広島湾に位置する南西海区水産研究所の棧橋の2 m層において、海洋細菌の現存量、生産量、ならびに従属栄養性微小鞭毛虫類の季節変化を調べた。

細菌の増殖速度を知るためFDC法を検討し、10~25°Cの各温度におけるFDC(細胞分裂程度、%)と増殖速度(μ)との関係式を得た。これにより、周年にわたる細菌の μ の測定が可能になった。

総細菌数をDAPI染色と落射蛍光顕微鏡による直接検鏡法によって調べた結果、 $0.9 \times 10^6 \sim 4.8 \times 10^6$ cells \cdot ml $^{-1}$ (平均 2.1×10^6 cells \cdot ml $^{-1}$) の密度変化を示した。画像解析によって求めた試水中の細菌の平均体積は、 $0.074 \sim 0.115 \mu\text{m}^3$ (平均 $0.094 \mu\text{m}^3$) であった。炭素量としての細菌現存量は $7.6 \sim 40.4 \mu\text{gC} \cdot \text{l}^{-1}$ (平均 $16.8 \mu\text{gC} \cdot \text{l}^{-1}$) と見積られた。細菌の生産量は、 $5.5 \sim 63.3 \mu\text{gC} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ (平均 $24.7 \mu\text{gC} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$) の範囲で変動し、基礎生産量の平均26%であった。細胞密度、現存量、および生産量は、高水温期に高く低水温期に低いという顕著な季節性が認められた。

細菌捕食者のHMFは、細胞数で 1.0×10^3

$\sim 8.8 \times 10^3$ cells \cdot ml $^{-1}$ (平均 3.2×10^3 cells \cdot ml $^{-1}$)、現存量で $1.8 \sim 20.1 \mu\text{gC} \cdot \text{l}^{-1}$ (平均 $7.4 \mu\text{gC} \cdot \text{l}^{-1}$) で変動し、やはり高水温期に多く低水温期に少なかった。

HMFによる細菌の捕食速度は、夏季に高く冬季に低い傾向があった。細菌の増殖速度(μ)に対するHMFの細菌捕食速度の比(%)は、15~162% (平均 67%) と算出され、細菌の増殖と被捕食は動的な平衡状態にあるものと考えられた。

謝 辞

本研究に対し有益なご助言と激励を賜った、元南西海区水産研究所赤潮部長の安楽正照博士(現在海外漁業協力財団)ならびに同所元赤潮生物研究室長の伊藤克彦博士(現在養殖研究所)に、深く感謝の意を表します。本研究は、科学技術庁振興調整費による「海洋生物資源の生産能力と海洋環境に関する研究」、および環境庁の国立機関公害防止等試験研究費による「潮間帯周辺海域における浄化機能と生物生産に関する研究」の一部として実施したものである。

文 献

- Andersen, P. and T. Fenchel, 1985: Bacterivory by microheterotrophic flagellates in seawater samples. *Limnol. Oceanogr.*, **30**, 198-202.
- Azam, F., T. Fenchel, J.G. Field, J.S. Gray, L.-A. Meyer-Reil and F. Thingstad, 1983: The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10**, 257-263.
- Cole, J.J., S. Findlay and M.L. Pace, 1988: Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **43**, 1-10.
- Ducklow, H.W. and F.K. Shiah, 1993: Bacterial production in estuaries. In "Aquatic Microbiology-An ecological approach" (ed. by Ford, T.E.), Blackwell Sci. Publ., Oxford, 261-287.
- Es, F.B.van and L.-A. Meyer-Reil, 1982: Biomass and metabolic activity of heterotrophic marine bacteria. In "Advances in microbial Ecology vol. 6" (ed. by Marshall, K.C.), Plenum Press, New York, 111-170.
- Fenchel, T., 1982: Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and

- importance as bacterial consumers. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **9**, 35-42.
- Fenchel, T., 1987: Ecology of Protozoa: The biology of free-living phagotrophic protists. Sci. Tech. Publishers.
- Ferguson, R.L. and P. Rublee, 1976: Contribution of bacteria to standing crop of coastal plankton. *Limnol. Oceanogr.*, **21**, 141-145.
- Fuhrman, J.A. and F. Azam, 1980: Bacterioplankton secondary production estimates for coastal water of British Columbia, Antarctica and California. *Appl. environ. Microbiol.*, **39**, 1085-1095.
- 深見公雄・宇野 潔, 1995: 土佐湾の沿岸フロントおよび黒潮フロント海域における細菌ならびに細菌捕食性鞭毛虫の分布と変動. 沿岸海洋研究ノート, **33**, 29-38.
- Hagström, A. and U. Larsson, 1984: Diel and seasonal variation in growth rates of pelagic bacteria. In "Heterotrophic activity in the sea" (ed. by Hobbie, J.E. and P.J. LeB. Williams), Plenum Press, New York, 249-262.
- Hagström, A., U. Larsson, P. Horstedt and S. Normark, 1979: Frequency of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments. *Appl. environ. Microbiol.*, **37**, 805-812.
- 今井一郎, 1984: 周防灘における海洋細菌の粒子径組成と現存量. 南西水研研報, **17**, 183-196.
- 今井一郎, 1985: 微生物の動態. 海洋生物資源の生産能力と海洋環境に関する研究(第I期)成果報告書. 科学技術庁研究調整局, 233-236.
- Imai, I., 1987: Size distribution, number and biomass of bacteria in intertidal sediments and seawater of Ohmi Bay, Japan. *Bull. Jpn. Soc. microb. Ecol.*, **2**, 1-11.
- 今井一郎, 1989: 沿岸域における微生物の生態. 沿岸海洋研究ノート, **27**, 85-101.
- 今井一郎, 1990: 海洋における従属栄養性微小鞭毛虫類の細菌捕食者としての役割. 月刊海洋, **22**, 60-66.
- 今井一郎・伊藤克彦, 1984: 1983年5月周防灘における従属栄養性微小鞭毛虫類の分布. 南西水研研報, **17**, 219-233.
- Ishida, Y., K. Shibahara, H. Uchida and H. Kadota, 1980: Distribution of obligately oligotrophic bacteria in Lake Biwa. *Bull. Jpn. Soc. sci. Fish.*, **46**, 1151-1158.
- 岩本典子・今井一郎・上 真一, 1993: 夏季の広島湾における細菌と従属栄養性微小鞭毛虫類の出現密度の変動. 日本プランクトン学会報, **40**, 55-66.
- Iwamoto, N., I. Imai and S. Uye, 1994: Seasonal fluctuation in abundance of bacteria, heterotrophic nanoflagellates, autotrophic nanoflagellates and nanodiatoms in Hiroshima Bay, the Inland Sea of Japan. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **41**, 31-42.
- Jumars, P.A., D.L. Penry, J.A. Baross, M.J. Perry and B.W. Frost, 1989: Closing the microbial loop: dissolved carbon pathway to heterotrophic bacteria from incomplete ingestion, digestion and absorption in animals. *Deep-Sea Res.*, **36**, 483-495.
- 木暮一啓, 1990: 生産速度. 沿岸環境調査マニュアル II [水質微生物編], 日本海洋学会編, 恒星社厚生閣, 288-294.
- 木暮一啓, 1994a: 微生物を介した物質循環. 現代の水産学, 日本水産学会出版委員会編, 恒星社厚生閣, 181-190.
- 木暮一啓, 1994b: チミジン物語. 微生物の生態19 - 物質循環における微生物の役割, 日本微生物生態学会編, 学会出版センター, 73-89.
- Larsson, U. and A. Hagström, 1982: Fractionated phytoplankton primary production, exudate release and bacterial production in a Baltic eutrophication gradient. *Mar. Biol.*, **67**, 57-70.
- McManus, G.B. and J.A. Fuhrman, 1988: Control of marine bacterioplankton populations: measurement and significance of grazing. *Hydrobiologia*, **159**: 51-62.
- Nagata, T., 1987: Production rate of planktonic bacteria in the north basin of Lake Biwa, Japan. *Appl. environ. Microbiol.*, **53**, 2872-2882.
- Nagata, T., 1988: Seasonal abundance, grazing impacts on bacteria, and vertical distribution of heterotrophic microflagellates in the south basin of Lake Biwa. *Jpn. J. Limnol.*, **49**, 167-174.
- 永田 俊, 1993a: 浮遊性細菌の炭素現存量-測定方法の諸問題-。日本微生物生態学会報, **8**, 49-58.
- 永田 俊, 1993b: 微生物ループと水圏物質循環-溶解有機物の生成と分解をめぐって-。日本微生物生態学会報, **8**, 149-155.
- Nagata, T. and Y. Watanabe, 1990: Carbon-and nitrogen-to-volume ratios of bacterioplankton grown under different nutritional conditions. *Appl. environ. Microbiol.*, **56**, 1303-1309.
- Nakamura, Y., K. Fukami, S. Sasaki and J. Hiromi, 1994: Population dynamics of bacteria and heterotrophic nanoflagellates following the summer diatom bloom in the Seto Inland Sea. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **41**, 1-8.
- Nakano, S., 1992: Changes in bacterioplankton production and dominant algal species in the north basin of Lake Biwa. *Jpn. J. Limnol.*, **53**, 145-149.
- Newell, S.Y. and R.R. Christian, 1981: Frequency of dividing cells as an estimator of bacterial productivity. *Appl. environ. Microbiol.*, **42**, 23-31.
- Payne, W.J., 1970: Energy yields and growth of heterotrophs. *Ann. Rev. Microbiol.*, **24**, 17-52.

- Porter, K.G. and Y.S. Feig, 1980: The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.*, **25**, 943-948.
- Rieman, B., P. Nielsen, M. Jeppesen, B. Marcussen and J.A. Fuhrman, 1984: Diel changes in bacterial biomass and growth rates in coastal environments, determined by means of thymidine incorporation into DNA, frequency of dividing cells (FDC), and microautoradiography. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **17**, 227-235.
- Sanders, R.W., D.A. Caron and U.-G. Berninger, 1992: Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters: an inter-ecosystem comparison. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **86**, 1-14.
- Sherr, B. and E. Sherr, 1983a: Enumeration of heterotrophic microprotozoa by epifluorescence microscopy. *Est. coast. Shelf Sci.*, **16**, 1-7.
- Sherr, E.B. and B.F. Sherr, 1983b: Double-staining epifluorescence technique to assess frequency of dividing cells and bacterivory in natural populations of heterotrophic microprotozoa. *Appl. environ. Microbiol.*, **46**, 1388-1393.
- Sherr, E.B., B.F. Sherr and G.A. Paffenhofer, 1986: Phagotrophic protozoa as food for metazoans: a "missing" trophic link in marine pelagic food webs? *Mar. microb. Food Webs*, **1**, 61-80.
- Simon, M., B.C. Cho and F. Azam, 1992. Significance of bacterial biomass in lakes and the ocean: comparison to phytoplankton biomass and biogeochemical implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **86**, 103-110.
- Sorokin, Yu.I., 1979: Zooflagellates as a component of the community of eutrophic and oligotrophic waters in the Pacific Ocean. *Oceanology*, **19**, 316-319.
- 谷口 旭, 1990a: 微小動物プランクトン研究の歴史と将来の展望(I). 月刊海洋, **22**, 3-9.
- 谷口 旭, 1990b: 微小動物プランクトン研究の歴史と将来の展望(II). 月刊海洋, **22**, 55-59.
- 山口峰生・安楽正照, 1984: 瀬戸内海西部周防灘における基礎生産について. 南西水研研報, **17**, 135-149.
- 山口峰生・今井一郎・松尾 豊, 1995: 広島湾における植物プランクトンの現存量と光合成速度の季節変化. 南西水研研報, **28**, 63-72.
- Zimmermann, R., R. Iturriaga and J. Becker-Birck, 1978: Simultaneous determination of the total number of aquatic bacteria and the number thereof involved in respiration. *Appl. environ. Microbiol.*, **36**, 926-935.

1995年12月12日受理 (Accepted on December 12, 1995)

南西海区水産研究所業績A第47号 (Contribution No.A47 from the Nansei National Fisheries Research Institute)

今井一郎: 京都大学農学部熱帯農学専攻 〒606-01 京都市左京区北白川追分町 (I. Imai: Division of Tropical Agriculture, Faculty of Agriculture, Kyoto University, Kyoto 606-01, Japan)

山口峰生: 南西海区水産研究所赤潮環境部 〒739-04 広島県佐伯郡大野町丸石2-17-5 (M. Yamaguchi: Red Tide Research Division, Nansei National Fisheries Research Institute, 2-17-5 Maruishi, Ohno, Saeki, Hiroshima 739-04, Japan)