微生物食物連鎖を含む概念的食網モデルの構築と細菌が食網動態におよぼす影響

加藤 伸悟¹・増田 貴則^{1*}

¹鳥取大学大学院 工学研究科 (〒680-8550鳥取市湖山町南4丁目101番地)

*E-mail: masuda@sse.tottori-u.ac.jp

水界の食網モデルには、栄養塩濃度の違い(栄養塩段階)によって異なる食網動態の変化を表現することが求められる。また主要な分解者・基礎生産者である細菌は、食網全体に影響をおよぼすものと考えられる。本研究では、観測事象による検証を踏まえた食網モデル構築と、それを用いて細菌が食網動態におよぼす影響を示すことを目的とした。本モデルは、栄養塩段階ごとの食網動態を表現するものであることが示された。細菌はリン再生を変化させ、水界バイオマスに影響をおよぼした。また、細菌を出発点とする微生物食物連鎖は、下位生産者への捕食圧、上位捕食者へのエネルギー伝達の面で重要な役割を果たし、食網動態の適切なモデル化に寄与している。細菌を出発点とするインパクトは食網全体に影響を与えるものであることを示した。

Key Words : food web model, microbial loop, bacteria, biomass, phosphorus regeneration, protists

1. はじめに

水界食物連鎖は、Azam et al.¹⁾により微生物食物連鎖という概念が示される以前は、生食連鎖が物質循環を形成しており、動物プランクトンなどの高次栄養生物はもっぱら植物プランクトンを栄養源として生活していると考えられてきた²⁾。その際、細菌の役割は有機物分解のみと考えられてきたが、Azam et al.¹⁾は水界には生食連鎖のほかに溶存態有機物を細菌群集が利用して増殖することを出発点とする微生物食物連鎖の存在を示し、その後の関連研究によって、溶存有機物→細菌→原生動物という物質循環が食物連鎖の上位に位置する消費者(動物プランクトンなどの高次栄養生物)にリンクしていることが明らかとなった。微生物食物連鎖の出発点となる細菌の生産速度は、植物プランクトンの光合成生産の20~30%(平均)に相当するとされている³⁾。

実験および観測において微生物食物連鎖の存在および重要性が現象レベルで確認されている一方で、微生物の動態を数式で表したシミュレーション解析により、微生物食物連鎖のメカニズムおよび物質循環過程を解明しようとするモデル研究が行われてきた。DeAngelis et al.⁴⁾は、植物プランクトンと植食動物の捕食・被捕食関係、デトリタス、制限栄養物質に加えて、バクテリア、底生生物、藻食・雑食性魚類等を考慮した非定常条件での生食・微

生物食物連鎖による詳細な食網モデルを構築し、栄養物質質量の変化影響および各要素量を減じることによる連鎖網攪乱からの回復力と、両連鎖の関連性を解析した。

Jose et al.⁵⁾は、生食連鎖と微生物食物連鎖の相互影響に着目した定常状態でのモデル検討を行い、生食連鎖と微生物食物連鎖は、広食性動物、栄養物質収支とデトリタス生産を通して動的に結びついており、微生物食物連鎖が生食連鎖に影響をおよぼしうることが示した。これらは、微生物食物連鎖を考慮したモデルを用いた食網の動態解析を行った研究の一例であるが、DeAngelis et al.⁴⁾やJose et al.⁵⁾のような概念的モデルは、モデルに適用される様々なパラメータを他研究から引用しており、モデル計算結果の妥当性検証がなされていない。

Chen et al.⁶⁾は、水理水質モデルに微生物食物連鎖をカップリングした3次元モデルを構築し、ミシガン湖を対象にモデル検証を行ったうえで、底質再浮遊によるデトリタスフラックスの影響を評価した。小山ら⁷⁾は、生食連鎖を基本に従属栄養細菌および硝化細菌を組み込んだ生態系モデルを構築し、硝化や脱窒に関わる細菌群の反応を表現したことにより窒素の再現性向上を図ることができたと報告している。Chen et al.⁶⁾や小山ら⁷⁾のような実水域を対象にモデルを適用した研究では、特定の栄養塩塩段階の水域を対象としており、栄養度の違いにより異なる形態をとると考えられる食網動態についての検証

また、小山ら⁷⁾では、窒素循環に注目して浮遊細菌群のモデル化の有用性について考察しているが、食物網は生態系における「食う－食われる」関係（食物連鎖）を描いたネットワークであることから想像するに、細菌を出発点とする微生物食物連鎖をモデル化する有用性は、食物網全体の「食う－食われる」の関係性を考察する際にも波及するものと考えられる。

そこで本研究では、生食連鎖と微生物食物連鎖に属する生物個々の主な機能に着目した概念的食網モデルを作成し、様々な栄養塩段階におけるバイオマスとその構成割合、そして栄養塩再生について、観測事象との比較により検証を行い、栄養塩段階によって異なる形態の食網動態を表現しうるモデルを構築した。

2. 研究方法

(1) 食物網モデルの構築

食物網における生物は被捕食関係を通して相互に関係しあっており、食物網のモデル化に際しては、それら関係を適切に考慮することが必要となる。

子として、その収支が重要であると考え、

生食連鎖として、生物利用可能な溶存無機態リン(DIP)を摂取して一次生産を行うマイクロサイズ植物プランクトンとナノ・ピコサイズ植物プランクトン、それら植物プランクトンをサイズにより捕食対象とするメソサイズ動物プランクトンとマイクロサイズ動物プランクトンを配置した。

III 390

b) リン循環のモデル化

リンは、植物プランクトンおよび細菌増殖の必須元素であり、増殖のためのリン摂取をめぐって両者は競合関係にある。

リンは、生産者による水中から細胞内への取り込み、捕食活動にともなう呼吸、排泄・死滅による水中回帰、摂取・捕食による生物間輸送により食物網を循環するが、それら循環過程は各生物の炭素：リン比（C:P比）と捕食物のC:P比によって変化する¹⁷⁾。生物態のC:P比は各生物によって様々な値をとることが知られており、中野¹⁷⁾によると細菌のC:P比は植物プランクトンと比べて低く、植物プランクトンの中でも珪藻類はシアノバクテリアと比較して高いとされている。生体に必須のある元素が他の元素に比べて欠乏した餌を与えられた捕食者は、この欠乏した元素を主に自身の体を作るために利用するため、その元素の排出は小さく抑えられる¹⁸⁾。したがって、被捕食物によって捕食者のリン回帰量や高次生物へのリン輸送量が異なることとなる。また水中の栄養段階の違いによってもリン循環における各生物の果たす役割が異なるとされている¹⁹⁾。

以上のようなリン循環過程を表現するため、本食物網モデルでは、文献値を参考に各生物に対して異なるC:P比を設定し、原生生物および動物プランクトンは摂取物から得られるリン量と自身のC:P比に応じて、排泄および呼吸によるリン排出量を調整することとした。基質のC:P比に応じて自身のC:P比が変化する細菌に対して、原生生物および動物プランクトンは可能な限り一定のC:P比を保持することとなる。植物プランクトンのC:P比は一定値としている。系外流入とデトリタスによって構成される有機物は、各生物のC:P比、系外からの炭素負荷によりC:P比が変化する。

c) モデル基礎式

本研究で構築した食物網モデルの基礎式を表-1に示す。なお設定パラメータを付録に示す。

基礎生産者である植物プランクトンはDIPを摂取して増殖し、呼吸と細胞外排出、死滅により減少する。消費者である動物プランクトンと原生生物は自身よりサイズの小さい生物を捕食することで増殖し、呼吸と排泄、死滅により減少する。細菌はDIPと有機物を摂取して増殖し、排出と死滅により減少するが、排出に関する細菌成長効率(同化率)については、実験および観測結果において時空間的に大きなばらつきがあり、特定の値を当てはめるのには問題がある²⁾。過去の研究において、溶存有機態炭素濃度（DOC）との正相関²⁰⁾、C:N比（炭素：窒素比）との負相関²¹⁾が示されている。また、Smith and Prairie²²⁾はカナダ ケベック州の栄養塩段階の異なる20の湖沼の水質と細菌成長効率を調査している。調査結果の

水中C:P比（溶存有機態炭素：溶存全リン）と細菌成長効率の関係を図-2に示す。成長効率は10～50%程度を取り、C:P比との負相関性が見られる。本食物網モデルでは、Smith and Prairie²²⁾の調査結果を用いて、細菌が利用できる基質のC:P比と成長効率の関係を定式化した。なお、細菌成長効率の関係を組み込むことの影響を確認することを主眼として、簡単のために細菌以外の他従属栄養生物の成長効率は一定値とした。

(2) 食物網モデルの検証

構築した食物網モデルを用いて系外からのリン負荷量変化（0.0～0.01 g day⁻¹）に対する食物網動態を解析し、様々な栄養塩段階の実水域バイオマス観測結果との比較を行うことで、モデルの検証を行った。

a) 解析条件

本食物網モデルでは、細菌の基質となる炭素の系外負荷も設定している。実流域の炭素負荷量は、リン負荷と同様に流域土地利用等に応じて増減するものと考えられることから、森林流域流出水^{23) 24)}、汚水処理排水²⁵⁾、雨水²⁶⁾、水田排水²⁶⁾、農地排水²⁶⁾を対象としたリンおよび炭素濃度を整理した。それら測定水のC:P比は、森林流域で300程度と高く、処理排水および農地排水で20程度と低い。この結果測定値をもとに、リン濃度と炭素濃度の関係式（図-3）を作成して設定した。単位容量ボックスを模した水界に対して、炭素およびリン負荷を定常条件として与えた。また系外への流出は、モデル全要素について基本流出率、サイズが比較的大きいメゾおよびマイクロ動物プランクトン、マイクロ植物プランクトン、原生生物については魚類等高次生物による捕食流出率を考慮した。

図-2 水中C:P比と細菌成長効率の関係（観測プロット：Smith and Prairie²²⁾）

表-1 食物網モデル基礎式

■マイクロ植物プランクトン C_{A1} ・ナノ・ピコ植物プランクトン C_{A2} ($gC\ m^{-3}$)		■植物プランクトン態リン N_{Ai} ($gP\ m^{-3}$)	
$\frac{dC_{Ai}}{dt} = B_i - \sum_{i=2}^5 B_i$ - 流出	(1a)	$\frac{dN_{Ai}}{dt} = P_i - \sum_{i=2}^5 P_i$ - 流出	(1b)
摂取 $B_1 = G_{Ai} \cdot \frac{DIP}{K_{Ai} + DIP} \cdot C_{Ai}$		摂取 $P_1 = B_1 \cdot \gamma_{Ai}$	
呼吸排出 $B_2 = r_{Ai} \cdot C_{Ai}$		呼吸排出 $P_2 = B_2 \cdot \gamma_{Ai}$	
細胞外排出 $B_3 = e_{Ai} \cdot B_1$		細胞外排出 $P_3 = B_3 \cdot \gamma_{Ai}$	
被食 $B_4 = \delta_{Ai} \cdot \frac{G_{Z1} \cdot C_{Ai}}{K_{Z1} + C_{Ai}} \cdot C_{Z1} + \delta_{Ai} \cdot \frac{G_P \cdot C_{Ai}}{K_P + C_{Ai}} \cdot C_P$		被食 $P_4 = B_4 \cdot \gamma_{Ai}$	
死滅 $B_5 = m_{Ai} \cdot C_{Ai}^2$		死滅 $P_5 = B_5 \cdot \gamma_{Ai}$	
■メソ動物プランクトン C_{Z1} ・マイクロ動物プランクトン C_{Z2} ($gC\ m^{-3}$)		■動物プランクトン態リン N_{Zi} ($gP\ m^{-3}$)	
$\frac{dC_{Zi}}{dt} = B_4 - \sum_{i=6}^9 B_i$ - 流出	(2a)	$\frac{dN_{Zi}}{dt} = P_4 - \sum_{i=6}^9 P_i$ - 流出	(2b)
捕食 $B_4 = \delta_{Ai} \cdot \frac{G_{Z1} \cdot C_{Ai}}{K_{Z1} + C_{Ai}} \cdot C_{Z1} + \delta_{Pi} \cdot \frac{G_{Z1} \cdot C_P}{K_{Z1} + C_P} \cdot C_{Z1}$ $+ \delta_{Z1} \cdot \frac{G_{Z1} \cdot C_{Z2}}{K_{Z1} + C_{Z2}} \cdot C_{Z1}$ (:メソ動物のみ) $+ \delta_{ZB} \cdot \frac{G_{Z2} \cdot C_B}{K_{Z2} + C_B} \cdot C_{Z2}$ (:マイクロ動物のみ)		捕食 $P_4 = \delta_{Ai} \cdot \frac{G_{Z1} \cdot C_{Ai}}{K_{Z1} + C_{Ai}} \cdot C_{Z1} \cdot \gamma_{Ai} + \delta_P \cdot \frac{G_{Z1} \cdot C_P}{K_{Z1} + C_P} \cdot C_{Z1} \cdot N_P / C_P$ $+ \delta_{Z1} \cdot \frac{G_{Z1} \cdot C_{Z2}}{K_{Z1} + C_{Z2}} \cdot C_{Z1} \cdot N_{Z2} / C_{Z2}$ (:メソ動物のみ) $+ \delta_{ZB} \cdot \frac{G_{Z2} \cdot C_B}{K_{Z2} + C_B} \cdot C_{Z2} \cdot N_B / C_B$ (:マイクロ動物のみ)	
被食 $B_6 = \delta_{Z1} \cdot \frac{G_{Z1} \cdot C_{Z2}}{K_{Z1} + C_{Z2}} \cdot C_{Z1}$ (:マイクロ動物のみ)		被食 $P_6 = B_6 \cdot N_{Z2} / C_{Z2}$ (:マイクロ動物のみ)	
排泄 $B_7 = (1 - \varepsilon_Z) \cdot B_4$		排泄 $N_{Z1} / C_{Z1} \geq \gamma_{Z1}$ の場合 $P_7 = B_7 \cdot \gamma$ (γ :捕食物のリン含有率)	
呼吸排出 $B_8 = r_{Z1} \cdot B_4$		$N_{Z1} / C_{Z1} < \gamma_{Z1}$ の場合 $P_7 = 0$ (γ_{Z1} :動物プランクトンのリン含有率理想値)	
死滅 $B_9 = m_{Z1} \cdot C_{Z1}^2$		呼吸排出 $N_{Z1} / C_{Z1} > \gamma_{Z1}$ の場合 $P_8 = N_{Z1} - C_{Z1} \cdot \gamma_{Z1}$ $N_{Z1} / C_{Z1} < \gamma_{Z1}$ の場合 $P_8 = 0$ $N_{Z1} / C_{Z1} = \gamma_{Z1}$ の場合 $P_8 = B_8 \cdot \gamma_{Z1}$	
■原生生物 C_P ($gC\ m^{-3}$)		■原生生物態リン N_P ($gP\ m^{-3}$)	
$\frac{dC_P}{dt} = B_{10} - B_4 - \sum_{i=11}^{13} B_i$ - 流出	(3a)	$\frac{dN_P}{dt} = P_{10} - P_4 - \sum_{i=11}^{13} P_i$ - 流出	(3b)
捕食 $B_{10} = \delta_B \cdot \frac{G_P \cdot C_B}{K_P + C_P} \cdot C_P + \delta_A \cdot \frac{G_P \cdot C_{A2}}{K_P + C_{A2}} \cdot C_P$		捕食 $P_{10} = \delta_B \cdot \frac{G_P \cdot C_B}{K_P + C_B} \cdot C_P \cdot N_B / C_B + \delta_A \cdot \frac{G_P \cdot C_{A2}}{K_P + C_{A2}} \cdot C_P \cdot \gamma_{A2}$	
被食 $B_4 = \delta_P \cdot \frac{G_{Z1} \cdot C_P}{K_{Z1} + C_P} \cdot C_{Z1} + \delta_P \cdot \frac{G_{Z2} \cdot C_P}{K_{Z2} + C_P} \cdot C_{Z2}$		排泄 $N_P / C_P \geq \gamma_P$ の場合 $P_{11} = B_{11} \cdot \gamma$ (γ :捕食物のリン含有率)	
排泄 $B_{11} = (1 - \varepsilon_P) \cdot B_{10}$		$N_P / C_P < \gamma_P$ の場合 $P_{11} = 0$ (γ_P :原生生物のリン含有率理想値)	
呼吸排出 $B_{12} = r_P \cdot B_{10}$		呼吸排出 $N_P / C_P > \gamma_P$ の場合 $P_{12} = N_P - C_P \cdot \gamma_P$ $N_P / C_P < \gamma_P$ の場合 $P_{12} = 0$ $N_P / C_P = \gamma_P$ の場合 $P_{12} = B_{12} \cdot \gamma_P$	
死滅 $B_{13} = m_P \cdot C_P^2$		死滅 $P_{13} = B_{13} \cdot N_P / C_P$	
■従属栄養細菌 C_B ($gC\ m^{-3}$)		■細菌態リン N_B ($gP\ m^{-3}$)	
$\frac{dC_B}{dt} = B_{14} - B_4 - B_{10} - \sum_{i=15}^{16} B_i$ - 流出	(式4a)	$\frac{dN_B}{dt} = P_{14} - P_4 - P_{10} - \sum_{i=15}^{16} P_i$ - 流出	(4b)
摂取 $B_{14} = G_B \cdot \frac{OM}{K_C + OM} \cdot \frac{N'}{K_N + N'} \cdot C_B$ $N' = DIP + N_{OM}$		摂取 $P_{14} = B_{14} \cdot (N_{OM} / OM) + \max(B_{14} \cdot N_B / C_B - B_{14} \cdot (N_{OM} / OM), 0)$	
排出 $B_{15} = (1 - \varepsilon_B) \cdot B_{14}$		排出 $P_{15} = B_{15} \cdot N_B / C_B$	
死滅 $B_{16} = m_B \cdot C_B^2$		死滅 $P_{16} = B_{16} \cdot N_B / C_B$	
■有機物 OM ($gC\ m^{-3}$)		■有機態リン N_{OM} ($gP\ m^{-3}$)	
$\frac{dOM}{dt} =$ 生物遺骸 + 排泄物 + B_3 $- B_{14}$ - 流出 + 炭素流入	(5a)	$\frac{dN_{OM}}{dt} =$ 生物遺骸 + 排泄物 - P_{14} - 流出 + リン流入 $\times (1 - R_i)$	(5b)
生物遺骸 $B_5 + B_9 + B_{13} + B_{16}$		生物遺骸 $P_5 + P_9 + P_{13} + P_{16}$	
排泄物 $B_7 + B_{11}$		排泄物 $P_7 + P_{11}$	
■溶存無機態リン DIP ($gP\ m^{-3}$)		細菌摂取	
$\frac{dDIP}{dt} = P_{15} + P_3 - P_1 - P_{14}$ - 流出 + リン流入 $\times R_i$ (6)		$P_{14} = \max(B_{14} \cdot N_B / C_B - B_{14} \cdot (N_{OM} / OM), 0)$	
■全リン $T-P$ ($gP\ m^{-3}$)		■全リン $T-P$ ($gP\ m^{-3}$)	
$T-P = N_{Ai} + N_{Z1} + N_P + N_B + N_{OM} + DIP$	(7)		
■選択捕食		マイクロ動物プランクトンの選択捕食	
メソ動物プランクトンの選択捕食		マイクロ動物プランクトンの選択捕食	
$\delta_{A1} = \frac{\pi_{A1} \cdot C_{A1}}{\pi_{A1} \cdot C_{A1} + \pi_{P1} \cdot C_P + \pi_{Z1} \cdot C_{Z2}}$		$\delta_{A2} = \frac{\pi_{A2} \cdot C_{A2}}{\pi_{A2} \cdot C_{A2} + \pi_{P2} \cdot C_P + \pi_{ZB} \cdot C_B}$	
$\delta_{P1} = \frac{\pi_{P1} \cdot C_P}{\pi_{A1} \cdot C_{A1} + \pi_{P1} \cdot C_P + \pi_{Z1} \cdot C_{Z2}}$	$\delta_{Z1} = 1 - \delta_{A1} - \delta_{P1}$	$\delta_{P2} = \frac{\pi_{P2} \cdot C_P}{\pi_{A2} \cdot C_{A2} + \pi_{P2} \cdot C_P + \pi_{ZB} \cdot C_B}$	$\delta_{ZB} = 1 - \delta_{A2} - \delta_{P2}$
原生生物の選択捕食			
$\delta_B = \frac{\pi_{PB} \cdot C_B}{\pi_{PB} \cdot C_B + \pi_{PA} \cdot C_{A2}}$	$\delta_A = 1 - \delta_B$

図-3 系外負荷C:P比

計算結果と実水域観測結果の比較においては、水域ごとの富栄養度を考慮して比較するため、表-2のように栄養塩段階を設定し、計算結果のT-P濃度から各栄養塩段階に相当する計算結果バイオマス平均値と観測結果を比較することとした。なお、本モデル解析は、栄養塩段階の変化とそれに応じた基礎的な生物相互作用の関係から、細菌が食物網におよぼす影響を把握することを目的としており、水温や日射変化等の環境因子の影響を踏まえない概念的なモデル解析である。計算結果との比較に用いる観測結果についても、年間にわたり複数回計測された値の平均値を用いることで、環境因子の影響を可能な限り排除したものとしている。

表-2 栄養塩段階

栄養塩段階	T-P濃度
極貧栄養	0.004 mg L ⁻¹ 以下
貧栄養	0.004 ~ 0.010 mg L ⁻¹
中栄養	0.010 ~ 0.035 mg L ⁻¹
富栄養	0.035 ~ 0.1 mg L ⁻¹
過栄養	0.1 ~ 10 mg L ⁻¹

※極貧栄養～富栄養まではOECD²⁷⁾にもとづきランク分け、過栄養は後述する実水域の過栄養湖T-P濃度を参考に10mg L⁻¹までとした。

b) 食物網モデルと観測事象の比較

本食物網モデルの検証として、バイオマスとその構成割合、植物プランクトンおよび捕食者の優占関係、エネルギーフロー、植物プランクトン一次生産速度、リン再生について、モデル計算結果と観測事象を比較した。

(3) 細菌が食物網動態におよぼす影響

食物網の個体群動態は直接・間接の種間相互作用の影響を受けるが捕食・被食関係を通じた相互作用の生じ方は食物網の構造に依存するものである²⁸⁾。

本食物網モデルの解析より、バイオマスや種間相互関係は栄養塩段階ごとに異なる形態をとり、また細菌は分解者として水中の栄養塩再生に大きな役割を果たし、ま

た、細菌由来のエネルギーが上位生物を支持する存在であると仮定すると、リン再生者、そして、低次生産者としての細菌によるインパクトは食物網全体にまでおよぶものと考えられる。

ここでは、植物プランクトンと動物プランクトンを中心とする「生食連鎖モデル」を構築し、本研究で構築した食物網モデルの解析結果を対照させることで、細菌が食物網動態に与える影響を考察した。

a) 生食連鎖モデルの構造

本研究における生食連鎖モデルの位置づけは、微生物食物連鎖を考慮し、また細菌の存在によって栄養塩再生およびエネルギーフローが変化する食物網モデルとは対照的に、動物プランクトンと植物プランクトンのみにより構成され「食う・食われる」の関係性を単純化すること、また細菌を考慮しないために一定速度で栄養塩が再生されること、および基礎生産を植物プランクトンのみが担うことを想定するものである。両モデル解析結果の比較により、微生物食物連鎖による食物網全体への影響を把握できるものと考えられる。

本研究で用いた生食連鎖モデルを図-4に示す。生食連鎖モデルは、基礎生産者としてマイクロおよびナノ・ピコ植物プランクトン、消費者としてメソおよびマイクロ動物プランクトンを配置し、リンを含有する有機物（外部負荷、生物遺骸、排泄物により構成）が一定速度で分解されてリンが水中回帰する。有機物分解速度は、後述する食物網モデル解析結果の「細菌による有機物摂取速度÷有機物現存量」の平均値 0.034 day⁻¹とした。各モデルパラメータは食物網モデルと同値とした。

b) 細菌が食物網動態におよぼす影響の評価

細菌が食物網動態におよぼす影響は、各栄養塩段階における両モデル結果（各段階の平均値）から、段階ごとのバイオマスとその構成の変化、動物プランクトンおよび植物プランクトンの種間優占関係についての結果の違いに着目し、細菌がどのように関与しているかを考察した。

図-4 生食連鎖モデル

3. 検証結果

(1) バイオマスとその構成比の検証

極貧栄養～過栄養塩段階の食物網モデル計算バイオマスと観測バイオマスとその構成割合の関係を図-5aと図-5bに示す。

栄養塩段階ごとのトータルバイオマスとその構成割合について、Auer et al.²⁹⁾やEyto and Irvine³⁰⁾は、地域に点在する貧栄養～過栄養湖沼における季節別のバイオマスを観測し、栄養塩段階の上昇とともにトータルバイオマスは上昇し、植物プランクトンの構成割合が増加する一方で、動物プランクトン、細菌、原生動物の割合は減少したことを示している。Özen et al.³¹⁾のメソコズムへの栄養塩添加実験（メソコズムT-P : 0.0118 mgP L⁻¹→0.0733 mgP L⁻¹）でも、栄養塩段階の変化にともなったバイオマスとその構成変化は同様の傾向が観測されている。また、個々の

湖沼における観測結果^{12) 17) 29) 30) 31) 36) 37) 38)}でも栄養塩段階との関係性は概ね一致している。本食物網モデルのトータルバイオマスも栄養塩段階とともに上昇し（図-5a）、その構成割合は、植物プランクトンは増加（貧栄養30%から過栄養65%）、動物プランクトン（貧栄養31%から過栄養11%）、細菌（貧栄養22%から過栄養12%）、原生動物（貧栄養18%から過栄養12%）は減少しており（図-5b）、植物プランクトン優占に変化している。ここで、貧栄養塩段階での構成割合は、動物プランクトンが最も高く、植物プランクトン、細菌、原生動物の順で小さい。Eyto & Irvine³¹⁾による貧栄養湖におけるバイオマス構成割合観測結果と一致している。

植物プランクトンの優占関係について、Caron et al.³²⁾によると、貧栄養湖では植物プランクトンによる年間炭素固定量の50～70%が1～2μmの生物に起因するとされている。

図-5 栄養塩段階ごとの計算バイオマスと観測バイオマスの関係。a) バイオマス、計算値のバーは各栄養塩段階の最大と最小バイオマス。b) バイオマス構成割合。c) 植物プランクトン構成割合と基礎生産者（ナノ・ピコ植物と細菌）に占めるナノ・ピコ植物プランクトンの割合計算結果。d) 生物サイズ別のバイオマス構成割合計算結果、図中 [] 数値は捕食者に占める原生動物割合、【 】数値は捕食者に占めるメゾ動物割合。

貧栄養に相当する実水域では、ピコ植物プランクトンが全植物プランクトンのバイオマス (Chl-a) と生産を支配する³³⁾。中栄養以上では、Jeppesen et al.³⁴⁾が、デンマークの浅い湖沼における湖水中T-P濃度減少とバイオマス変化の関係を調査し、11年間で各年夏季平均T-Pが0.3 mg L⁻¹程度から0.16 mg L⁻¹程度に単調減少するなかで、植物プランクトンの構成割合は、異質細胞を持たないシアノバクテリアが顕著に減少 (約36%→約16%)、異質細胞性シアノバクテリアおよび渦鞭毛藻は増加、緑藻と珪藻はほぼ変化がなかったことを示している。Auer et al.²⁹⁾の貧栄養から過栄養に相当する55湖沼 (ドイツ) の2カ年四季調査においても、植物プランクトンのうち、シアノバクテリアは栄養塩段階の上昇とともに顕著に増加し、過栄養湖では植物プランクトンバイオマスの50%にも達するが、過栄養以下ではサイズが比較的大きなクリプト藻や珪藻が優占していることを示している。これら観測結果からは、比較的高い栄養塩段階において、微小植物プランクトンから比較的大型な植物プランクトンへの優占種変化が起きていることがわかる。

食物網モデルでは、貧栄養以下はナノ・ピコサイズ、中栄養および富栄養ではマイクロ、過栄養では再びナノ・ピコが優占している (図-5c)。栄養塩段階と植物プランクトン優占関係は、観測結果と同様の傾向が示されている。

水界の基礎生産を担うシアノバクテリアと細菌の関係については、Auer et al.²⁹⁾は、栄養塩段階の上昇にともなってシアノバクテリアの割合が増加 (中栄養75%から過栄養90%程度) することを示している。食物網モデルの基礎生産者 (ナノ・ピコ植物プランクトンと細菌) に占めるナノ・ピコ植物プランクトンバイオマスの割合は、中栄養から過栄養にかけて増加しており (中栄養58%, 過栄養73%) (図-5c)、関係性は観測結果と一致している。

栄養塩段階と捕食者の優占関係について、Auer et al.²⁹⁾では捕食者 (動物プランクトンと原生生物) に占める原生生物の割合は中栄養湖から過栄養湖で 24%から 42%に増加し、Özen et al.³⁰⁾の実験結果では、リン濃度と動物プランクトンバイオマスが正相関を示す一方で、カイアシ類バイオマスが負相関を示しており (枝角類もしくはワムシが増加)、栄養塩段階の上昇とともに大型動物プランクトンの組成割合が減少して小型動物プランクトンが増加、動物プランクトンは小型種優占に変化している。食物網モデルでは、捕食者 (両動物プランクトンと原生生物) に占めるメゾ動物プランクトン (カイアシ類に相当) の割合は栄養塩段階の上昇とともに減少 (貧栄養 53%から過栄養 27%)、一方で原生生物の割合は増加しており (貧栄養 37%から過栄養 51%) (図-5d)、小型動物プランクトンの優占傾向が示されている。

(2) 植物プランクトンの一次生産速度の検証

極貧栄養～過栄養塩段階の植物プランクトン一次生産速度の比較を図-6に示す。一次生産速度の観測値は、栄養塩段階が進むにつれて大きく増加している。食物網モデルについても、栄養塩段階と速度の関係は同様であり、また、観測値の範囲内に収まっている。

図-6 栄養塩段階ごとの食物網モデルと観測の一次生産速度の関係、計算値のバーは各栄養塩段階の最大と最小値。

(3) エネルギーフローとリン再生の検証

食物網モデルにおける高次生物 (動物プランクトン) への物質フローを図-7に示す。

Heath et al.⁴⁰⁾はエリー湖の富栄養な沿岸域では生食連鎖、貧栄養な沖合域では微生物食物連鎖が高次生物への炭素循環に大きな役割を担っていることを示している (それぞれ炭素フローの93%と86%)。

食物網モデルの炭素フローは、貧栄養以下では両連鎖合計に占める微生物食物連鎖の割合が90%、富栄養以上では生食連鎖が80%程度を占めており、栄養塩段階によって高次生物のエネルギー依存が大きく異なり、割合と傾向ともに実水域と一致している。リンフローについても、貧栄養以下で微生物食物連鎖、富栄養以上で生食連鎖が支配的であるが、中栄養では両連鎖がほぼ同程度、また富栄養でも40%程度が微生物食物連鎖を経由している。富栄養塩段階においても、高次生物が比較的多くのリンを微生物食物連鎖から得ていることは、微生物食物連鎖のインパクトをはかるうえで重要と考えられる。

ところで、各生物に摂取されたリンは、呼吸、排泄、死滅により水中に回帰する。特に呼吸によって排出される無機態リン (リン再生) は、基礎生産者に速やかに取り込まれることから、水中の基礎生産を支持する重要な要素と考えられる。食物網モデルにおける従属栄養生物のバイオマスあたりのリン再生速度を図-8に示す。栄養の乏しい状況下においては排出速度が低く、系外負荷のC:P比が高く炭素に対してリンが不十分であることから、リンを保持しようとする機能が働いている。既存調

査研究においては、富栄養湖では細菌のリン含量が高いため捕食者である鞭毛虫からのリン排出が多く⁴³⁾、一方で貧栄養湖では細菌のC:P比が高いために鞭毛虫リン排出が低く抑えられる¹⁹⁾とされている。

食物網モデルのリン排出再生の構成割合を図-9に示す。貧栄養以下では、40%程度が細菌による呼吸排出、60%程度が植物プランクトンによる細胞外排出によって再生されている。中栄養以上では、細菌による排出が60%程度を占めており、細菌は水界のリン再生機能において主要な役割を担っている。

以上のように、バイオマスとその構成比、植物プランクトン一次生産、従属栄養生物のリン排出速度について、食物網モデルは観測事象の特徴を捉えている。本研究で構築した食物網モデルは、水温等の環境因子による影響を排除した条件下において、栄養塩段階ごとに異なる食物網動態を表現しうるものと判断される。

図-7 生食・微生物食物連鎖の炭素・リンフローの関係。生食連鎖はマイクロ植物→メゾ動物、ナノピコ植物→マイクロ動物への経路。微生物食物連鎖は原生生物→メゾ動物、原生生物&細菌→マイクロ動物への経路。

図-8 バイオマスあたりのリン排出再生速度

図-9 呼吸によるリン排出再生の構成割合

4. 細菌が食物網動態におよぼす影響

食物網モデルと生食連鎖モデルのトータルバイオマスを図-10に示す。栄養塩段階とともに上昇し観測値の範囲内に収まっているが、極貧～貧栄養塩段階で生食連鎖モデル、中栄養～富栄養で食物網モデル、過栄養では生食連鎖モデルが上回る関係となっている。食物網モデルと生食連鎖モデルの大きな違いの一つに細菌による有機物分解能の変化があり、分解能変化は含有されるリン再生速度の違いにつながる。両モデルの有機物分解速度とリン再生速度を図-11に示す。なお生食連鎖モデルの有機物分解によるリン再生は、有機物が一定速度で分解され含有リンが水中回帰することとしている。食物網モデルの細菌による有機物分解速度(=細菌排出速度÷有機物量)は、有機物を摂取する細菌の現存量(自身の活性状態、他生物との相互関係によって変化)と非同化率(1-同化率)によって変化し、極貧栄養から富栄養にかけて上昇、過栄養で減少に転じており、栄養塩段階の違いによりオーダーが異なる。両モデルのリン再生速度、その主要な部分を占める細菌再生または有機物分解再生は、トータルバイオマスと同じ関係性にあり、極貧～貧栄養および過栄養で生食モデル、中～富栄養で食物網モデルが優位となっている。

以上より、食物網モデルにおける細菌の存在は、栄養塩段階に応じたリン再生速度の変化として現れ、それは水界のトータルバイオマスに影響をおよぼすものと考えられる。

図-10 各モデルのトータルバイオマス

図-11 両モデルの有機物分解速度とリン再生速度。図中 [] 数値は食物網モデルの細菌再生割合、【】数値は生食モデルの有機物分解再生割合。

各モデル結果の最も大きな違いの一つに植物プランクトン出現状況がある。トータルバイオマスに占める植物プランクトンの割合（図-12）は、食物網モデルでは栄養塩段階とともに上昇しており、中栄養以上でマイクロ植物プランクトンとナノ・ピコ植物プランクトンが共存している。一方、生食連鎖モデルでは、各栄養塩段階で植物プランクトンが7割以上を占め、栄養塩段階とともにその割合は微増する。出現する植物プランクトンはナノ・ピコ植物プランクトンが支配的であり、マイクロ植物プランクトンは過栄養塩段階のみで現存する結果となっている。

サイズの異なる植物プランクトンは増殖や死滅等に関するパラメータも異なるが、上位生物からの捕食関係が大きく異なる。マイクロ植物プランクトンは連鎖最上位に位置するメゾ動物プランクトンから、ナノ・ピコ植物プランクトンは中位に位置するマイクロ動物プランクトンもしくは原生生物からの捕食圧を受ける。Auer et al.²⁹⁾およびÖzen et al.³⁰⁾では、栄養塩段階の上昇にともない小型の動物プランクトンが優占していくとの観測結果が示されている。両モデルの捕食者（食物網モデル：メゾ・マイクロ動物および原生生物、生食連鎖モデル：メゾ・マイクロ動物）に占めるメゾ動物プランクトンの構成割合（図-13）は、食物網モデルが貧栄養から過栄養まで低下傾向であり観測事象と一致しているのに対して、生食連鎖モデルは過栄養を除きメゾ動物プランクトンが優占し、その構成割合は富栄養まで上昇している。つまり、食物網モデルは中栄養以上でメゾ動物プランクトン以外の捕食者が、生食連鎖モデルはメゾ動物プランクトンが優占する状況にある。また、メゾ動物プランクトン自身とその捕食対象バイオマスは、中栄養および富栄養において食物網モデルが生食連鎖モデルを大きく上回っている。食物網モデルでは、メゾ動物プランクトンの捕食速度を上回る被食生物生産が成立しており、他捕食者の現存増加により優位性が高まっているものと考えられる。一方、生食連鎖モデルでは、メゾ動物プランクトンの捕食対象となる生物生産が低く、メゾ動物プランクトンの捕食圧が連鎖を支配する状況にあり、マイクロ植物プランクトンはその影響を直接的に受けるために現存できていないと考えられる。

ここで、同じ栄養塩段階において、各モデルで捕食に関するバイオマスがなぜ大きく異なり、極端な優占状態となるのかを考察する。

食物網モデルの消費に係る炭素フロー（富栄養段階）を図-14に示す。マイクロ植物プランクトンとナノ・ピコ植物プランクトンはトータルバイオマスの約3割と約2割を占めており共存する状態にある。ナノ・ピコ植物プランクトンへは原生生物から高い捕食圧がかか

っており、マイクロ動物プランクトンのそれを大きく上回っている。モデル研究や観測値をもとに設定された摂食速度は、マイクロ動物プランクトンよりも原生生物が大きい。ナノ・ピコ植物プランクトンをマイクロ動物プランクトンのみが捕食する生食連鎖モデルに対して、食物網モデルでは原生生物からナノ・ピコ植物プランクトンへの高い捕食圧が加わり、ナノ・ピコ植物プランクトンのバイオマス増加に歯止めをかけているものと考えられる。

図-12 トータルバイオマスに対する植物プランクトン構成比

図-13 メゾ動物プランクトンの捕食者構成割合と捕食対象バイオマス

図-14 食物網モデルの消費に係る炭素フロー（富栄養段階）

また、ナノ・ピコ植物プランクトンから原生生物またはマイクロ動物プランクトンを経由して、栄養段階最上位に位置するメゾ動物プランクトンへの炭素フローは、原生生物経由が上回っており、メゾ動物プランクトンへの重要なエネルギーパスとなっている。このことは、メゾ動物プランクトンがマイクロ植物プランクトン以外のエネルギー源をマイクロ動物プランクトンのみに依存する生食連鎖モデルと比べて、食物網モデルではマイクロ植物プランクトンへの捕食圧の軽減に役立つものと考えられる。つまり、食物網モデルでは、栄養段階下位から上位へのエネルギー輸送において原生生物が重要な役割を担うことで、極端なバイオマスの偏りが生じにくくなっている。

食物網モデルでは、原生生物が栄養段階下位と上位をつなげる存在として機能することに加えて、細菌も大きな役割を担っている。生食連鎖モデルに原生生物を加えたモデル（食物網モデルから細菌を除外したモデル）のバイオマスを図-15に示す。ナノ・ピコ植物プランクトンは原生生物からの捕食圧によりバイオマスが小さく、中栄養以上ではマイクロ植物プランクトンが優占する。原生生物は、栄養塩段階の進行に応じたバイオマス増加が鈍く、捕食者に占める割合は栄養塩段階の進行とともに減少している。食物網モデルの炭素フローに見られるメゾおよびマイクロ動物プランクトンの原生生物捕食、そして原生生物のナノ・ピコ植物プランクトン捕食の関係から判断すると、原生生物に対しては栄養段階上位生物からのトップダウンが支配的ではないと考えられる。したがって、生食連鎖モデルに原生生物を加えたモデルの原生生物は、エサ（ナノ・ピコ植物プランクトン）の不足によりバイオマス増加が鈍いものと考えられる。食物網モデルにおける細菌は、原生生物の捕食対象であり、原生生物のバイオマスを支持し、かつナノ・ピコ植物プランクトンへの捕食圧を軽減しうる存在である。

以上より、原生生物はナノ・ピコ植物プランクトンへの効果的な捕食圧をおよぼしつつ最上位捕食者であるメゾ動物プランクトンへのエネルギー伝達において重要な役割を担う。また、原生生物からメゾ動物プランクトンへのエネルギー伝達は、メゾ動物プランクトンからマイクロ植物プランクトンへの捕食圧を軽減させうるものであり、生食連鎖モデルに見られる植物プランクトンの極端な優占状態解消に役立っている。それらの原生生物により駆動されるエネルギーフローには、原生生物のエネルギー源としての細菌の存在が根底にあるものと考えられる。

図-15 原生生物を加えた生食連鎖モデルのバイオマス、図中【】数値は植物プランクトンに占めるナノピコ植物の割合、[]数値は捕食者に占める原生生物の割合。

5. まとめ

本研究では、生食連鎖と微生物食物連鎖に属する生物個々の主な機能に着目した概念的食物網モデルを構築し、様々な栄養塩段階におけるバイオマスとその構成割合、一次生産速度、そして栄養塩再生について、観測事象との比較により検証を行った。また、微生物食物連鎖をモデルに考慮すること、および、細菌が食物網動態におよぼすインパクトを見いだすことを目的として、生食連鎖モデルと食物網モデルの結果の違いについて考察した。

構築した食物網モデルは、バイオマスとその構成比の栄養塩段階変化、植物プランクトン一次生産、両連鎖のエネルギーフロー、従属栄養生物のリン再生速度について、実水域における観測事象の特徴を捉えており、被捕食関係に基づく生物種間相互関係を表現しているものと考えられる。

食物網モデルと生食連鎖モデルの解析結果を比較した結果、栄養塩段階ごとのバイオマスとその変化、種間優占関係に大きな違いが生じた。

細菌の存在は、栄養塩段階に応じたリン再生速度の変化として現れ、それは水界のトータルバイオマスに影響をおよぼすものであると考えられる。また、細菌を出発点とする微生物食物連鎖は、ナノ・ピコ植物プランクトンへの捕食圧、上位捕食者であるメゾ動物プランクトンへのエネルギー伝達の面で重要な役割を果たしており、観測事象に見られる栄養塩段階とともに変化する食物網動態の適切なモデル化に寄与しているものと考えられる。

本研究では、限定された環境下を想定した概念的モデルを用いて、細菌が食物網全体におよぼすインパクトを把握できたものと考えられる。

謝辞：研究の一部はJST CREST, JSPS 科研費22360215, 河川財団河川整備基金, 住友財団環境研究助成の補助を受け実施したものである。ここに記し感謝の意を表す。

食物網モデルパラメータ

パラメータ	単位	説 明	設定値	参 照
マイクロ植物 プランクトン	G_{A1}	day ⁻¹ 最大増殖速度	2.2	堀口ら ⁴⁰⁾ Chen et al. ⁴⁵⁾ Nakata et al. ⁴⁶⁾ 田中ら ⁴⁷⁾ の平均値
	K_{A1}	gP m ⁻³ リン半飽和濃度	0.010	Nakata et al. ⁴⁷⁾ をもとに調整
	e_{A1}	day ⁻¹ 細胞外排出率	0.050	木暮 ⁴⁸⁾
	r_{A1}	day ⁻¹ 呼吸速度	0.152	Hart D. R. ⁴⁹⁾ Nakata et al. ⁴⁶⁾ 田中ら ⁴⁷⁾ の平均値
	m_{A1}	m ³ gC ⁻¹ day ⁻¹ 死滅速度	0.18	田中ら ⁴⁷⁾ をもとに調整
ナノ・ピコ植物 プランクトン	G_{A2}	day ⁻¹ 最大増殖速度	6.4	堀口ら ⁴⁰⁾ Chen et al. ⁴⁵⁾ Nakata et al. ⁴⁶⁾ 田中ら ⁴⁷⁾ の平均値
	K_{A2}	gP m ⁻³ リン半飽和濃度	0.010	Nakata et al. ⁴⁷⁾ をもとに調整
	e_{A2}	day ⁻¹ 細胞外排出率	0.050	木暮 ⁴⁸⁾
	r_{A2}	day ⁻¹ 呼吸速度	0.168	Hart D. R. ⁴⁹⁾ Nakata et al. ⁴⁶⁾ 田中ら ⁴⁷⁾ の平均値
	m_{A2}	m ³ gC ⁻¹ day ⁻¹ 死滅速度	0.36	田中ら ⁴⁷⁾ をもとに調整
原生生物	G_P	day ⁻¹ 最大摂食速度	2.4	Hadas et al. ⁵⁰⁾
	ε_P	0-1 同化効率	0.59	Hansen et al. ⁵¹⁾ 堀口ら ⁴⁴⁾ Hart D. R. ⁴⁹⁾ , Chen et al. ⁴⁵⁾ Nakata et al. ⁴⁶⁾ , 田中ら ⁴⁷⁾ の平均値
	K_P	gC m ⁻³ 捕食に関する半飽和濃度	0.142	Anderson et al. ⁵²⁾
	r_P	0-1 捕食活動に対する活動呼吸の割合	0.25	木暮 ⁴⁸⁾
	m_P	m ³ gC ⁻¹ day ⁻¹ 死滅速度	2.17	田中ら ⁴⁷⁾ をもとに調整
メソ動物 プランクトン	π_{PB-PA}	0-1 捕食選択性 (細菌orナノ・ピコ植物)	0.5	
	G_{Z1}	day ⁻¹ 最大摂食速度	0.30	田中ら ⁴⁷⁾ をもとに調整
	ε_{Z1}	0-1 同化効率	0.68	Urabe et al. ⁵³⁾
	K_{Z1}	gC m ⁻³ 捕食に関する半飽和濃度	0.0645	堀口ら ⁴⁴⁾
	r_{Z1}	0-1 捕食活動に対する活動呼吸の割合	0.25	木暮 ⁴⁸⁾ をもとに調整
マイクロ動物 プランクトン	m_{Z1}	m ³ gC ⁻¹ day ⁻¹ 死滅速度	0.59	田中ら ⁴⁷⁾
	$\pi_{P1-Z1-A1}$	0-1 捕食選択性 (原生生物orマイクロ動物orマイクロ植物)	1/3	
	G_{Z2}	day ⁻¹ 最大摂食速度	0.30	田中ら ⁴⁷⁾ をもとに調整
	ε_{Z2}	0-1 同化効率	0.68	Urabe et al. ⁵³⁾
	K_{Z2}	gC m ⁻³ 捕食に関する半飽和濃度	0.0645	堀口ら ⁴⁴⁾
細菌	r_{Z2}	0-1 捕食活動に対する活動呼吸の割合	0.25	木暮 ⁴⁸⁾ をもとに調整
	m_{Z2}	m ³ gC ⁻¹ day ⁻¹ 死滅速度	0.59	田中ら ⁴⁷⁾
	$\pi_{A2-P2-B}$	0-1 捕食選択性 (ナノ・ピコ植物or原生生物or細菌)	1/3	
	G_B	day ⁻¹ 最大摂食速度	2.80	Nakata et al. ⁴⁶⁾ 田中ら ⁴⁷⁾ の平均値
	ε_B	0-1 同化効率	0.119~0.642	基質C:P比で変化
組成	K_C	gC m ⁻³ 炭素半飽和濃度	0.130	Nakata et al. ⁴⁶⁾
	K_N	gP m ⁻³ リン半飽和濃度	0.010	田中ら ⁴⁷⁾
	m_B	m ³ gC ⁻¹ day ⁻¹ 死滅速度	7.96	田中ら ⁴⁷⁾ をもとに調整
	γ_{A1}	マイクロ植物プランクトン	0.0159 (162.6)	Brzezinski ⁵⁴⁾ Reiners ⁵⁵⁾ Goldman et al. ⁵⁶⁾ Goldman et al. ⁵⁷⁾
	γ_{A2}	ナノ・ピコ植物プランクトン	0.0164 (157.7)	Watanabe ⁵⁸⁾ Hessen & Lyche ⁵⁹⁾ Urabe ⁶⁰⁾ Nakano ⁶¹⁾ Eccoeston-
その他	γ_P	原生生物	0.0256 (100.8)	Parry & Leadbeater ⁶²⁾ Chrzanowski et al. ⁶³⁾ Bertilsson et al. ⁶⁴⁾ Quigg et al. ⁶⁵⁾ Leonardos & Geider ⁶⁶⁾ Fu et al. ⁶⁷⁾
	γ_{Z1}	メソ、マイクロ動物プランクトン	0.0225 (115.0)	をもとに各生物平均値を設定 (従属栄養生物は捕食対象物の組成に応じて変化)
	γ_B	細菌	0.0527 (49.0)	
	0-1	流入リンのDIP比率	0.4	ラヒムほか ²³⁾ , 高村ほか ²⁴⁾ , 矢橋ほか ²⁵⁾ の平均値
	day ⁻¹	魚類等高次生物による捕食率 (メソ動物・マイクロ動物・マイクロ植物・原生生物)	0.01	Gophen et al. ⁶⁸⁾ , 山本ら ⁶⁹⁾ をもとに調整
	day ⁻¹	基本流出率	0.001	

※ 細菌成長効率 $\varepsilon_B = (-13.331 \cdot \ln(\text{基質C:Pモル比}) + 121.24) \div 100$, 基質C:Pモル比 = $OM/(N_{OM} + DIP)$

参考文献

- 1) Azam F., Fenchel T. et al. : The ecological role of water column microbes in the sea. Marine Ecology-Progress Series, 10, pp. 257-263, 1983.
- 2) 木暮一啓：微生物ループと生食食物連鎖ーその歴史的背景と近年の研究の展開についてー, 日本プランクトン学会報, 46(1), pp. 22-33, 1999.
- 3) Cole J. J., Findlay S. E. G. & Pace M. L. : Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems ; A cross-system overview, Mar. Ecol. Prog. Ser., 43, pp.1-10, 1988.
- 4) DeAngelis D. L. ,Bartell S. M. and Brenkert A. L. : Effects of nutrient recycling and food-chain length on resilience, The American Naturalist, Vo.134, pp.778-805, 1989.
- 5) Josè L. A. and Jörgen R. : The Coupling Between Grazing and Detritus Food Chains and the Strength of Trophic Cascades Across a Gradient of Nutrient Enrichment, Ecosystems, Vol. 11(6), pp.980-990, 2008.
- 6) Chen C., Wang L. et al. : A modeling study of benthic detritus flux's impacts on heterotrophic processes in Lake Michigan. Journal of Geophysical Research, 109: pp. 257-263, 1983.
- 7) 小山由美子, 藤田昌史, 信岡尚道, 三村信男：浮遊細菌

- 群の動態を考慮した汽水域生態系モデルの構築, 土木学会論文集, Vol.66, No.1, pp.1141-1145, 2010.
- 8) Tanaka T. : Determining the availability of phosphate and glucose for bacteria in P-limited mesocosms of NW Mediterranean surface waters, Aquat Microb Ecol 56, pp.81-91, 2009.
- 9) 原成光：従属栄養鞭毛虫類, 月刊 海洋, Vol.22, No.1, 1990.
- 10) 中野伸一：湖沼・海洋の微生物食物網における摂食者・被食者としての鞭毛虫, 月刊 海洋, 号外, No.35, 2003.
- 11) Sherr E.B., Rassoulzadgan F., Sherr B.F. : Bacterivory by pelagic choreotrichous ciliates in coastal waters of the N. W. Mediterranean Sea , Mar. Ecol. Prog. Ser. 55 , pp.235-240, 1989.
- 12) Sommer, U. and Stibor H. : Copepoda - Cladocera - Tunicata: The role of three major mesozooplankton groups in pelagic food webs. Ecological Research 17: pp.161-174, 2002.
- 13) 高村典子：生態系再生の新しい視点ー湖沼からの提案, 共立出版, 2009.
- 14) 越川海, 原田茂樹, 渡辺正孝：溶存有機物の微生物食物連鎖を経由する高次栄養塩段階への伝達, Bull.

- Plankton Soc. Japan 46(1), pp.78-87, 1999.
- 15) Kleppel G. S. : Tropic interactions between copepods and microplankton; A question about the role of diatoms, *Limnol. Oceanogr.* 36, pp.172-178, 1991.
 - 16) Hart D. R. and Stone L. : Seasonal dynamics of the Lake Kinneret food web: The importance of the microbial loop, *Limnol. Oceanogr.*, 45(2), pp.350-361, 2000.
 - 17) 中野伸一 : 湖沼有機物動態における微生物ループでの原生動物の役割, *日本生態学会誌*, No.50, pp.41-54, 2000.
 - 18) Sterner R. W. : The ratio of nitrogen to phosphorus resupplied by herbivores zooplankton and the algal competitive arena, *American Naturalist*, 136, pp.209-229, 1990
 - 19) Nakano S. : Estimation of phosphorus release rate by bacterivorous flagellates in Lake Biwa, *Japanese Journal of Limnology*, 55, pp.201-211, 1994.
 - 20) Middelboe M. and Søndergaard M. : Bacterioplankton Growth Yield: Seasonal Variations and Coupling to Substrate Lability and β -Glucosidase Activity, *Applied and Environmental Microbiology*, pp.3916-3921, 1993.
 - 21) Kroer N. : Bacterial growth efficiency on natural dissolved organic matter, *Limnol. Oceanogr.*, 38(6), pp.1282-1290, 1993.
 - 22) Smith E. M. and Yves T. Prairie Y. T. : Bacterial metabolism and growth efficiency in lakes: The importance of phosphorus availability, *Limnol. Oceanogr.*, 49(1), pp.137-147, 2004.
 - 23) イリシャット ラヒム, 浮田正夫, 関根 雅彦 : 森林流域における TN, TP および COD の流出機構のモデル化に関する研究, *土木学会論文集*, No. 601/VII-8, pp.73-84, 1998.
 - 24) 高村典子, 中川恵, 若菜勇 : 達古武沼の水質特性および水質分布に影響する要因について, *陸水学会誌*, 68, pp.81-95, 2007.
 - 25) 矢橋毅, 古川溶介, 渡辺 孝雄 : 生活排水の水質特性の解析と処理水における水質変化, *水環境学会誌*, 第 23 巻, 第 9 号, pp.584-589, 2000.
 - 26) 宇土顕彦, 笠文彦, 大久保卓也 : 灌漑期の水田における水量収支と栄養塩収支, *水環境学会誌*, 第 23 巻, 第 5 号, pp.298-304, 2000.
 - 27) OECD : Eutrophication of Water Monitoring, Assessment and Control, 1982.
 - 28) 近藤倫生 : 食物網の複雑性と柔軟性, 個体群の安定性について, *日本生態学会誌*, Vol.55, pp.249-261, 2005.
 - 29) Auer B., Elzer U. and Arndt H. : Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation, *JOURNAL OF PLANKTON RESEARCH*, VOLUME 26 NUMBER 6, pp.697-709, 2004.
 - 30) E. de Eyto and Irvine K. : Variation in the biomass of functional groups comprising the open-water plankton of shallow lakes in Ireland, *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, vol. 105B(1), pp.53-58, 2005.
 - 31) Özen A. et al. : Šorf M. and Trochine C. : Long-term effects of warming and nutrients on microbes and other plankton in mesocosms, *Freshwater Biology*, 58, pp.483-493, 2013.
 - 32) Caron D. A., J. C. Goldman, O. K. Andersen & M.R. Dennett : Nutrient cycling in a microflagellate food chain, Population dynamics and carbon cycling, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 24, pp.243-254, 1985.
 - 33) Weisse T. : Dynamics of Autotrophic Picoplankton in Marine and Freshwater Ecosystems, *Advances in Microbial Ecology*, Vol.13, pp.327-370, 1993.
 - 34) Jeppesen E., Jensen J. P. and Søndergaard M. : Response of phytoplankton, zooplankton, and fish to re-oligotrophication: An 11 year study of 23 Danish lakes, *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 5(1), pp.31-43, 2002.
 - 35) Gaedke U. and Straile D. : Seasonal changes of the quantitative importance of protozoans in a large lake. An ecosystem approach using mass-balanced carbon flow diagrams, *Marine Microbial Food Webs*, 8, pp.163-188, 1994.
 - 36) Blomqvist P., Jansson M., Drakare S., Bergström A.-K., Brydsten L. : Effects of Additions of DOC on Pelagic Biot in a Clearwater System: Results from a Whole Lake Experiment in Northern Sweden, *Microb Ecol*, 42, pp.383-394, 2001.
 - 37) Havens K. E., Beaver J. R. and East T. L. : Plankton biomass partitioning in a eutrophic subtropical lake: comparison with results from temperate lake ecosystems, *Journal of Plankton Research*, vol.29(12), pp.1087-1097, 2007.
 - 38) Conty A., Bécarea E. : Unimodal patterns of microbial communities with eutrophication in Mediterranean shallow lakes, *Hydrobiologia*, 700, pp.257-265, 2013
 - 39) Lovell C. R., Konopka A. : Primary and bacterial production in two dimictic Indiana Lakes, *Appl. environ. Microbial.*, 49, pp.485-491, 1985.
 - 40) Nixdorf B. and Arndt H. : Seasonal Changes in the Plankton Dynamics of a Eutrophic Lake Including the Microbial Web, *Int.Revue ges. Hydrobiol.*, 78, pp.403-410, 1993.
 - 41) Heath R. T., Hwang S. -J. and Munawar M. : A hypothesis for the assessment of the importance of microbial food web linkages in nearshore and offshore habitats of the Laurentian Great Lakes, *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 6(3), pp.231-239, 2003.
 - 42) Tulonen T. : Bacterial Production in a Mesohumic Lake Estimated from $[^{14}C]$ Leucine Incorporation Rate, *Microb Ecol*, 26, pp.201-217, 1993.
 - 43) Vadstein O., Olsen Y., Reinertsen H. & Jensen A. : The role of planktonic bacteria in phosphorus cycling in lakes – Sink and link, *Limnology and Oceanography*, 38, pp.1539-1544, 1993.
 - 44) 堀口文男, 中田喜三郎, 西田壽夫 : サイバース生態系モデルの開発と東京湾への適用, *J. Adv. Mar. Sci. Tech. Soci.*, Vol.4, No.1, pp.95-122, 1998.
 - 45) Chen C., Wang L. and Ji R. et al. : Impacts of suspended sediment on the ecosystem in Lake Michigan: A comparison between the 1998 and 1999 plume events, *J. Geophys. Res.*, 109, pp.1-18, 2004.
 - 46) Nakata K., Doi T. : Estimation of primary production in the ocean using a physical-biological coupled ocean carbon cycle model, *Environmental Modelling & Software* 21, pp.204-228, 2006.
 - 47) 田中陽二, 中村由行, 鈴木高二朗, 井上徹教, 西村洋子 : 微生物ループを考慮した浮遊生態系モデルの構築, *港湾空港技術研究所報告*, Vol.50(2), 2011.

- 48) 小暮一啓：海洋の生物の連鎖ー生命は海でどう連鎖しているかー, 東海大学出版会, pp.84-102, 2006.
- 49) Hart D. R. and Stone L. : Seasonal dynamics of the Lake Kinneret food web: The importance of the microbial loop, *Limnol. Oceanogr.*, 45(2), pp.350-361, 2000.
- 50) Hadas O., Pinkas R., Albert C., Bloem J., Cappenberg T. and Berman T. : The effect of detrital addition on the development of nanoflagellates and bacteria in Lake Kinneret, *Journal of Plankton Research* Vol.12(1), pp.185-199, 1990.
- 51) Hansen P. J. and Bjørnsen P.K. : Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 2-2,000- μ m body size range, *Limnol. Oceanogr.*, 42(4), pp.687-704, 1997.
- 52) Anderson R., Kjelleberg S., McDougald D., Jürgens K. : Species-specific patterns in the vulnerability of carbon-starved bacteria to protist grazing, *Aquat Microb Ecol*, Vol. 64, pp.105-116, 2011.
- 53) Urabe J. and Watanabe Y. : Difference in the Bacterial Utilization Ability of Four Cladoceran Plankton (Crustacea:Cladocera), *Nat. Hist. Res.*, No.1, pp.85-92, 1990.
- 54) Brzezinski M. A. : The Si:C:N ratio of marine diatoms: Interspecific variability and the effect of some environmental variables, *J. Phycol.*, 21, pp.347-357, 1985.
- 55) Reiners W. A. : Complementary models for ecosystems, *Am Nat* 127, pp.59-73, 1986.
- 56) Goldman J. C., Caron D. A., Denner M. R. : Regulation of gross growth efficiency and ammonium regeneration in bacteria by C:N ratio, *Limnol Oceanogr*, 32, pp.1239-1252, 1987.
- 57) Goldman J. C., Caron D. A. and Denner M. R. : Nutrient cycling in a microflagellate food chain: IV. Phytoplankton-microflagellate interactions, *Marine Ecology progress Series*, 38, pp.75-87, 1987.
- 58) Watanabe Y. : C:N:P ratios of size-fractionated seston and planktonic organisms in various trophic levels, *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.*, Ver. 24, pp.195-199, 1990.
- 59) Hessen D. O. and Lyche A. : Inter- and intraspecific variations in zooplankton element composition, *Archiv fur Hydrobiologie*, 121, pp.343-353, 1991.
- 60) Urabe J. : N and P cycling coupled by grazer's activities : food quality and nutrient release by zooplankton, *Ecology*, 74, pp.2337-2350, 1993.
- 61) Nakano S. : Carbon:nitrogen:phosphorus ratios and nutrient regeneration of a heterotrophic flagellate fed on bacteria with different element ratios, *Archiv fur Hydrobiologie*, 129, pp.257-271, 1994.
- 62) Eccleston-Parry J. D. & Leadbeater B. S.C. : Regeneration of phosphorus and nitrogen by four species of heterotrophic nanoflagellates feeding on three nutritional states of a single bacteria strain, *Applied and Environmental Microbiology*, 61, pp.1033-1, 1995.
- 63) Chrzanowski T. H., Marcia K., Elser J. J. et al. : Element ratios and growth dynamics of bacteria in an oligotrophic Canadian shield lake, *Aquat Microb Ecol*, 11, pp.119-125, 1996.
- 64) Bertilsson S., Berglund O., Karl D. M. et al. : Elemental composition of marine *Prochlorococcus* and *Synechococcus*: implications for the ecological stoichiometry of the sea, *Limnol. Oceanogr.*, 48, pp.1721-1731, 2003.
- 65) Quigg A., Finkel Z. V., Irwin A. J. et al. : The evolutionary inheritance of elemental stoichiometry in marine phytoplankton, *Nature*, 425, pp.291-294, 2003.
- 66) Leonardos N. & Geider R. J. : Effects of nitrate:phosphate supply ratio and irradiance on the C, N:P stoichiometry of *Chaetoceros muelleri*, *Eur. J. Phycol.*, 39, pp.173-180, 2004.
- 67) Fu F.-X., Warner M. E., Zhang Y. et al. : Effects of increased temperature and CO₂ on photosynthesis, growth, and elemental ratios in marine *Synechococcus* and *Prochlorococcus* (Cyanobacteria), *J. Phycol.*, 43, pp.485-496, 2007.
- 68) Gophen M. and Threlkeld S. : An experimental study of zooplankton consumption by the Lake Kinneret sardine, *Arch. Hydrobiol.*, 115, pp.91-95, 1989.
- 69) 山本譲司, 鋤崎俊二, 堀口文男 : サイゼベース生態系モデルを用いた動物プランクトンの季節変動解析について, 海洋理工学会 平成 21 年度秋季大会 講演論文集, pp.99-102, 2009.

(2014.5.23 受付)

Development of Food Web Model Including Microbial loop and Impact on Food web dynamics by Bacteria

Shingo KATO, Takanori MASUDA

The food web model of water mass is urged to be able to express change of the food web dynamic which changes with trophic levels. Moreover, it is thought that bacteria which are main decomposer affect the whole food web in respect of nutrient reproduction. The purpose of this study is to construct a Food web model based on verification by an observation phenomenon and to show the influence which bacteria have on a food web dynamic using a model.

It was shown that the built model can reproduce the biomass and its composition, energy flux and phosphorus regeneration by the different trophic level. Bacteria changed phosphorus regeneration and affected the Total biomass. Moreover, the microbial food chain which makes bacteria a starting point played the important role in the field of the predation pressure to a primary producer, and the energy transfer to a higher level predator, and has contributed to suitable modeling of a food web dynamic state. It was shown that the impact which makes bacteria a starting point is what affects the whole food web.