1996 年度日本海洋学会賞受賞記念講演

海洋の物質循環における微生物機能*

關 文威[†]

Microbial Function in the Geochemical Cycles of Marine Ecosystem

— Lecture by the Member Awarded the Oceanographic Society
of Japan Prize for 1996 —

Humitake Seki[‡]

Abstract

Marine microorganisms transform a wide variety of organic compounds in the way as follows: Firstly, the turnover times of easily metabolizable constituents have been shown to be less than a few days in hypereutrophic waters, a few days in eutrophic waters, between a few days and several tens of days in mesotrophic waters, and several tens of days in the surface layer of oligotrophic waters. Secondly, the turnover times of moderately resistant constituents have been shown to be between several days and several tens of days in hypereutrophic waters, between several tens of days and several months in eutrophic waters, several months in mesotrophic waters, and a few years in the surface layer of oligotrophic waters. Finally, the decomposition rates of most refractory constituents of organic materials are regulating the outside cycling rim of turnover of biological elements as a whole; i. e., the turnover times of refractory constituents, both in dissolved and particulate form, have been shown to be between half a year and one year in hypereutrophic waters, several years in eutrophic waters, several tens of years in mesotrophic waters, and between several tens of years and hundreds of years in the surface layer of oligotrophic waters, and possibly several thousands of years in the deep layer of oligotrophic waters.

1. 海洋生態系における生元素の生物化学的 循環

海洋生態系における生物地球化学的過程は、主に微生物による生化学的作用の駆動を受けつつ、生元素あるいは化合物の種類ごとに独自の物質循環を永続している。

* 1996 年 4 月 9 日受領；1996 年 4 月 30 日受理

[†] 筑波大学生物科学系；〒305 つくば市天王台1-1-1

[‡] Institute of Biological Sciences, University of Tsukuba,
Tennou-dai 1-1-1, Tsukuba, Ibaraki, 305 Japan

そして、海洋内部での独立した循環としてのみならず、陸水圏と大気圏における循環との関係においても地球規模で定常平衡 (Fig. 1) を保っている。

また、すべての生元素は互いに歯車のように噛み合いながら、生物作用の駆動を受けて地球化学的循環を繰り返している。この観点から、生化学的過程のほとんどに関与している多量生元素をモデルとすれば、循環の動力学的側面が容易に理解される。この目的に最適な元素は炭素をおいて他にない。

海洋生態系における有機炭素の動態は、その存在量を

X , 定常的に供給される速度を L , 定常的に分解消失する速度を K とすれば, 理論式 $X = \frac{L}{K}(1 - e^{-Kt})$ と表わすことができる. この生物地球化学的循環において, 95%の定常平衡に達するための所要時間 T は $T = 3/K$ から得られる.

この理論式に基づいて, カナダ太平洋沿岸海域に世界で初めてセディメントトラップを設置し, 沿岸海域の有機物循環における回転時間を求めている. 海底堆積物表面中の有機炭素量は $2,010 \text{ g C/m}^2$, セディメントトラップで測定された年間供給懸濁態有機炭素量は 200 g C/m^2 であり, また, 海底堆積物表面中の有機窒素量は 142 g N/m^2 , セディメントトラップで測定された年間供給懸濁態有機窒素量は 27 g N/m^2 であり, さらにまた, 海底堆積物表面中の有機リン量は 30.3 g P/m^2 , セディメントトラップで測定された年間供給懸濁態有機リン量は 4.9 g P/m^2 であった. したがって, 沿岸海域において有機物が生物地球化学的循環に要する時間は, 有機炭素において 30 年, 有機窒素において 16 年, 有機リンにおいて 19 年である. すなわち, 沿岸海域の中栄養型水塊における生元素の回転時間は数十年であることが明らかになったのである.

Skopintsev (1966) も, 全海洋の溶存態有機物が生物地球化学的循環の上から定常状態にあると仮定して, ほぼ同様な解析法を用いて推算を行なっている. その推算によれば, 外洋域での溶存態有機物の総量は $2 \times 10^{18} \text{ g C}$, 年間供給される溶存態有機物量が $1.3 \times 10^{15} \text{ g C}$ であるから, 溶存態有機物の回転時間は 2,100 年から 4,000 年となる. 天然放射性炭素の測定による研究からも, 深層水中での溶存態有機物の平均滞留時間は 3,740 年との見積もりもある (Williams *et al.*, 1969). さらに, 北太平洋の外洋域における観測地点 ($47^\circ 51.1' \text{ N}$, $176^\circ 20.6' \text{ E}$) の海底堆積物表面中の有機炭素量は 893 g C/m^2 , セディメントトラップで測定された年間供給懸濁態有機炭素量は 0.896 g C/m^2 であるから (Tanoue & Handa, 1981), 外洋域における懸濁態有機物の回転時間は 3,083 年であると推算される. したがって, 外洋域の貧栄養型水塊において, 生元素の生物地球化学的な物質循環には数千年の回転時間を要することに間違いなさそうである.

これに対して, 富栄養化の極相にある水圏生態系での代表例を霞ヶ浦において見る事ができる. 霞ヶ浦では年間が, 溶存態有機物を供給する植物とそれを栄養摂取している浮遊細菌との関係が異なる四期として分類され

る. この四期とは, (1) 緑藻類, 鞭毛藻類, 珪藻類によって構成されている春季藻類大増殖時期, (2) 藍色細菌類の大増殖による夏季「水の華」形成時期, (3) 珪藻類の優占する秋季藻類大増殖時期, (4) 高多様性種組成の植物プランクトン群集が低個体群密度に出現する冬季基礎生産停滞期である. このように基礎生産者によって性格付けできる各々の時期において, 浮遊細菌が利用している溶存態有機物には腐植質も含まれているはずであるが, 有機物分解過程が最も卓越している秋期末には溶存態有機物濃度が $100 \mu\text{g C/l}$ 付近にまで低下している. このような低濃度は, 外洋の著しく貧栄養型である深層水塊においても稀にしか観測されない. しかも, この有機物は溶存態であるから, 沈澱して湖底堆積物中に埋没したものではなく, 細菌活動によって摂取分解を受けたものと見なされる. そして, 少なくとも, この最低濃度に達した時期には, 溶存態有機物中の腐植質の大半も細菌活動の摂取分解を受けている状態に達しているものと見なされ得る. したがって, この時期の前後における溶存態有機物の動態を解析すれば, 富栄養型の極相に達している水圏生態系での腐植質の生物地球化学的循環様式が解明できるはずである. ここにおいて, 霞ヶ浦における各時期の溶存態有機物動態を, 環境水中への動植物からの排出増加と浮遊細菌による摂取分解との両過程による定常振動波として, 数理曲線に回帰することが理論的である. ここに, 溶存態有機炭素濃度を y , 1978 年 5 月 1 日からの日数を t とすれば, 次の関係式が得られる.

$$\text{春季 } \log y = 0.443 - 0.0617 \sin \frac{\pi}{36}(t + 13.3)$$

$$\text{夏季 } \log y = 0.577 - 0.479 \sin \frac{\pi}{60}(t + 78.5)$$

$$\text{秋季 } \log y = -0.00983 + 0.270 \sin \frac{\pi}{45}(t + 201)$$

$$\text{冬季 } \log y = 0.277 - 0.155 \sin \frac{\pi}{48}(t - 281)$$

この回帰式を微分することによって, 溶存態有機物が動植物により分泌排出作用を受けて増加する速度と, 浮遊細菌により摂取分解作用を受けて減少する速度とが求められる. その結果, 霞ヶ浦における溶存態有機物の地球生物化学的回転時間は, 春期には 188 日, 夏期には 52 日, 秋期には 61 日, 冬期には 101 日であることが判明した. 霞ヶ浦において, アミノ酸の回転時間は 10 時間程度であるから, 全溶存態有機物の生物地球化学的循環は代

Fig. 1. Steady-state equilibrium of geochemical cycles in the atmosphere, lithosphere and hydrosphere; For them to be maintained in the future as they have over the last million of so years (painted by Andrey S. Isakoff)

謝が容易な有機物よりも 200 倍から 300 倍も遅いことになる。

このような溶存態有機物の季節変動と連携して、浮遊細菌の個体群密度も増殖期と死滅期とを繰り返す経年定常振動波として、次のような統計的に極めて有意な数理論曲線 ($F = 23.11$, $F_{0.01} = 7.68$) に回帰することができる。

$$\log x = 12.9 + 0.5 \sin \frac{\pi}{190}(t + 23.3)$$

ここで x は細菌密度 (細胞数/ m^2), t は 1978 年 5 月 1 日からの日数である。

水圏生態系に生息している細菌群集が、有機栄養物質摂取とそれに伴う増殖様式の上で多様性に富んでいるならば、有機栄養物質の摂取分解消失様式も細菌の増殖様式も、それぞれに異なる基本定常振動波が複雑に組み合わせ、著しく交錯した経年定常振動波として顕われるはずである。ところが、霞ヶ浦のような強度の富栄養型水圏では、浮遊細菌群集の増殖様式は上記のように単純な経年定常振動波として表わされるので、天然浮遊細菌群集の栄養生理的多様性は著しく低いものと見なされる。

2. 海洋生態系における各種有機物の生物化学的循環

2.1. 生物細胞構成物質

海洋生態系における物質循環の従属栄養過程では、生化学的分解作用を受ける非生体有機物が二通りの経路で加入している。

第一の加入経路は、動植物の死骸とその破片の形成である。この過程において、アミノ酸、ケト酸、脂肪酸などが海水環境中に溶出する。セルロースやキチンのような生化学的にかなり安定な懸濁物質も環境海水の中に放出される。この加入経路による非生体有機物質の供給は、基礎生産量の 20% から 30% に相当している。

第二の加入経路は、生物生体からの細胞外への有機化合物の分泌である。海洋植物プランクトンは、光合成の際に生合成する有機物の 35% 未満を環境海水中に分泌放出する。この過程で分泌される有機物は、多糖類、ポリペプチド、アミノ酸、グリコール酸、酵素などである。海洋動物プランクトンは、健康な生物個体であっても、多量の有機物を環境海水中に分泌することが明らかにされて

いる。この動物プランクトンによる分泌量は基礎生産量の 5% から 30% に相当している。

このように、生物の生体と死骸から海洋環境に加入してくる非生体有機物は、年間に海洋単位平方メートル当たり、18 g から 42 g であると推算されている。

生物の生体、死骸、あるいは排泄物の内部や表面は、ここで生息している従属栄養微生物群集にとって極めて好適な栄養環境を形成している。この栄養環境を構成している有機物質は微生物に代謝され易く、その濃度は微生物摂取の好適な濃度範囲内にある。問題があるとすれば、どのようにして従属栄養微生物が細胞壁を通過して植物細胞内に侵入するか、また、従属栄養微生物が植物細胞壁のセルロースやキチンのような巨大な重合体有機化合物を如何に栄養摂取するかである。この従属栄養戦略に関しては、特種な従属栄養微生物が細胞外酵素によって植物細胞壁の重合体有機化合物を加水分解して、侵入孔を開けるとともに、加水分解産物を微生物細胞内に摂取代謝しているのである。

2.2. セルロース

海洋に生息している真核植物のほとんどの種類は細胞壁をセルロースで形成している。セルロースは非水溶性で加水分解され難い。しかも、加水分解酵素セルラーゼを分泌する微生物種類は少ないので、海洋中のセルロースは生化学的に安定である。したがって、真核植物の分解は細胞の破損部分からの細菌侵入により始まるのである。細胞内に侵入した細菌群は、容易に代謝され得る有機化合物から摂取を始めるが、セルロースなどの生化学的に安定性の高い有機化合物の分解も平行して徐々に行なう。分解中期には、原生動物などの細菌捕食性植食動物が植物死細胞の周辺に群がるようになる。ついで分解終期には、植物死細胞中の代謝され易い有機物が多種類の従属栄養微生物によって利用され尽くされ、セルロースなどの生化学的に比較的安定した化合物が特種微生物の加水分解酵素によって分解するのである。

海洋に懸濁するセルロースは主に真核植物プランクトンの細胞壁に由来している。それらは、植物プランクトンの自然死による死細胞もあるが、多くは植食動物による捕食の際に破片や糞粒となったものである。海中に非生体セルロースが増加すると、セルラーゼを分泌する種類が細菌相を優占するようになる。セルラーゼを分泌する

細菌は、セルロースを唯一の有機栄養源として利用するもの (I 型) と、代謝され易い有機物を主な栄養源としながらセルロースも利用するもの (II 型) とに大別される。

水圏におけるセルロース粒子の生化学的動態を、特に霞ヶ浦において研究している。この強度の富栄養型湖では、夏季植物プランクトンブルームの初期において、真核植物プランクトン群集の密度が高くなると、それらの細胞壁構成物質であるセルロースが増加する。真核植物プランクトン群集が死滅期に達する頃には、植物プランクトン相は藍色細菌に優占されてしまう。藍色細菌は細胞構成物質としてセルロースを含有しないので、植物プランクトンブルームを形成していた真核植物プランクトン群集が死滅する夏季中期以降は、セルロースは湖中で生産されなくなってしまう。

植物プランクトンブルーム形成種が真核植物プランクトンから藍色細菌に移行する時期には、死後間もない生物死骸に付着する微生物群集をセルロース分解細菌のうち II 型が優占するようになる。セルロース分解細菌 II 型は、真核植物プランクトンの活発なセルロース生産から、僅か 5 日程度の遅れで生息密度の増加を始める。セルロース分解細菌 II 型の個体群数が、植物プランクトン死細胞の各個体当たり 2×10^3 程度になれば、湖中からのセルロース分解消失が顕著になる。

この時期の水柱におけるセルロース粒子の消長は、真核植物プランクトンによる生産主導型から従属微生物による分解主導型へ移行する過程と見なすことができるから、三角関数として回帰することが理論的である。すなわち、

$$\log Y = 3.0 + 0.71 \sin \frac{\pi}{47}(t - 75)$$

ここで、 Y はセルロース粒子濃度 (g C/m^3)、 t は 1978 年 5 月 1 日以降の日数である。この回帰式を微分すれば、セルロース粒子の消長速度が求められるから、

$$\frac{dY}{dt} = \frac{0.71\pi}{47} \cos \frac{\pi}{47}(t - 75) \times 10^{[3.0+0.71 \sin \frac{\pi}{47}(t-75)]}$$

このセルロース粒子の消長式から、水柱に存在するセルロース粒子は分解細菌 II 型の活動によって、生成後の 20 日以内に完全に分解消失することになる。

その後、懸濁物中の代謝され易い有機物が微生物群集に摂取されてしまうと、セルロースが懸濁物のほとんどを占めるようになり、セルロース分解細菌 I 型が従属微

生物相を優占するようになる。このセルロース分解細菌 I 型は、真核植物プランクトンによる顕著なセルロース生産から約 16 日の遅れで、細菌密度を増加させている。そして、セルロース分解細菌 I 型が各セルロース粒子上で細菌個体群数が 4×10^6 以上になる頃には、粒子を構成するセルロースはやや急速に分解消失するようになるが、セルロースが完全に分解消失してしまうまでには約 200 日もの長い期間が必要である。

2.3. キチン

水圏に棲息している植食動物あるいは肉食動物のうちで最も重要な生態的地位を占めている甲殻類は、その殻の化学的主成分としてキチンを多量に生産している。これらの動物が肉食動物によって捕食される際の破片や糞粒には、キチン含有量は高い。キチンは、セルロースと同様に非水溶性であり、この加水分解を触媒する酵素キチナーゼを分泌する微生物種は少ない。したがって、キチンは生化学的に安定した有機物の一つであり、水圏における生化学的な生成と分解消失の様式はセルロースと同様に研究解析することができる。水柱に非生体キチンが増加すると、キチナーゼを分泌する種類が細菌相を優占するようになる。キチナーゼを分泌する微生物は、キチンを唯一の有機栄養源として利用するもの (I 型) と、代謝され易い有機物を主な栄養源としながらキチンも利用するもの (II 型) とに大別される。

霞ヶ浦において、初夏にはユスリカの幼虫や甲殻類によって多量のキチンが生産される。夏中期に到ると、藍色細菌の大量死に伴って水柱の溶存酸素濃度が $1 \text{ mg O}_2/\text{l}$ 程度まで低下する。この溶存酸素の濃度は、好気性微生物の呼吸経路には必要十分であるが、節足動物には致命的に低過ぎる。したがって、節足動物によるキチン生産のほとんどは停止してしまうが、細菌によるキチン分解は溶存酸素濃度に律速されることなく継続する。この時期には、死後間もない生物死骸に付着する微生物相をキチン分解細菌 II 型が優占している。甲殻類などによる急速なキチン生産から、キチン分解細菌 II 型は僅か 5 日程度の遅れで急速な生息密度の増加を開始する。その後、懸濁物中の代謝され易い有機物が微生物群集に摂取され尽くすと、キチンが懸濁物のほとんどを占め、キチン分解細菌 I 型が微生物相を優占するようになる。そして、節足動物による活発なキチン生産から約 20 日の遅れで、

キチン分解細菌 I 型の生息密度が増加する。水中に懸濁するキチン粒子に付着する両型キチン分解細菌数が粒子の g 乾量当たり 10^6 から 10^7 になる頃には、キチンは湖中から急速に分解消失してしまう。

この時期におけるキチン粒子の消長は、次式に回帰することができる。

$$Y = 2.6 e^{-0.085t}$$

ここで、 Y は水柱のキチン粒子濃度 (g C/m^2)、 t は 1978 年 8 月 22 日以降の日数である。この回帰式を微分することによって、キチン粒子の消長速度は求められるから

$$\frac{dY}{dt} = -0.22 e^{-0.085t}$$

このキチン粒子の消長式から、霞ヶ浦に懸濁するキチン粒子の分解細菌の作用によって、分解速度の最も速い夏季には一週間程度で、また、最も遅い冬季には約 200 日で完全に分解消失することになる。

霞ヶ浦において観測したキチンの動態は、実験生態学的に解明した海洋におけるキチンの循環と同様な様式を示している。キチンは非水溶性有機物質であるから、天然水中も実験系水中もキチン粒子周辺の微小環境が微生物活動に与える影響に大差はないから、動力学的に同じキチン分解が進行するのである。これらの研究結果を海洋中の物質循環過程に演繹すれば、微生物作用によるキチン分解消失には、中栄養型水塊においては数ヶ月、貧栄養型水塊においては二三年、また深海においては数百年の年月が必要であると推定される。

2.4. 溶存態有機物

海洋生物の生体や死骸から溶出した溶存態有機物は、再び物理化学的作用によって懸濁態の型にならない限り、従属栄養細菌によって溶存態のまま摂取された後に、代謝経路を通じて酸化分解されて、無機化合物になる。

海洋における従属栄養細菌相は、桿状のグラム陰性細菌によって優占されている。すべてのグラム陰性細菌は、その細胞の原形質膜とリポ多糖類の細胞壁との間に、細胞周辺腔を持っており、そこには栄養摂取上の能動的輸送に関与する周辺結合蛋白質が存在する。この周辺結合蛋白質は、細菌細胞から容易に離着することができ、栄養摂取の初期過程において栄養物質と結合してから、栄養物質を原形質膜内に存在する細胞膜結合担体蛋白質に

渡す働きを果たしている。渡された栄養物質は細胞膜結合担体蛋白質と結合すると、化学変化を受けないまま原形質膜を通過して、細胞質内に運び込まれる。グラム陽性細菌には周辺結合蛋白質が存在しないので、栄養摂取の初期過程において栄養物質を栄養物質輸送担体に渡す役目を有する機能体は介在していないが、その他すべての栄養摂取様式はグラム陰性細菌と同じである。

この能動的輸送系によって、微生物が栄養摂取を行なうと、環境中の 100 倍から 1 万倍もの濃度の栄養物質が細胞内に保持される。そして、細胞内の栄養物質濃度が特定の閾値に達すると、栄養摂取を停止する飽和効果が表われる。

生物の細胞膜を栄養物質が透過輸送される場合は、栄養物質輸送担体が介在している。この機構における栄養物質輸送担体の作用は、化学反応機構における酵素の作用と動力学的に同一の形式をとっている。したがって、生物細胞における栄養摂取様式は、ミハエリス—メンテンの速度論 (Michaelis-Menten's theory) で表わすことができる。すなわち、

$$\frac{v}{V} = \frac{S}{K_m + S}$$

ここで、 v は栄養物質の摂取速度、 S は環境中の栄養物質濃度、 V は最大摂取速度、 K_m はミハエリス定数である。ミハエリス定数は栄養摂取の速度が $v = \frac{1}{2}V$ となるような半速基質濃度と数値的に一致する。海洋細菌のように低濃度栄養物質に依存している生物では、栄養摂取系の効率は極めて高く、ミハエリス定数値は一般に小さい。このような栄養摂取系においては、低濃度の栄養物質で飽和効果が現われる。

海洋微生物の栄養摂取機構がミハエリス—メンテンの速度論に基づいているから、放射性同位体でラベルした各種の有機化合物を微量に試水中に添加して、試水中の微生物による栄養物質の摂取様式を疑似現場的に研究することが可能である。そして、海洋における溶存態有機物の現存量が生成分解過程と定常平衡状態にあることに基づいて、各種有機化合物の海洋における滞留時間を求めることができる。

溶存態有機物の現存量は、ある特定の海洋水塊内に限っても、時空間的に著しく変動している。そして、その溶存態有機物の現存量変動過程は、生物学的な生成消失過程によって律速されている。したがって、この互いに関与

Fig. 2. The mode of steady-state oscillation as indicated by the relation of the turnover time of glutamic acid and concentration of inorganic nitrogen in water of Shimoda Bay and Kuroshio Counter Current.

しあっている両過程の除数として表わされる有機物回転時間や有機物回転速度は、時空間的要因が相殺されるので、溶存態有機物の分解消失様式を水塊環境との関係において解析する上での優れたパラメータとなる。

一般に、海洋水塊型は富栄養化との関係において、(1) 外洋海域の水塊に特徴的な貧栄養型、(2) 沿岸海域、あるいは外洋湧昇域の水塊に特徴的な中栄養型、(3) 陸域からの栄養塩供給の高い内湾や内海、あるいは河口域の水塊に特徴的な富栄養型に類別することができる。そして、ある水塊が隣接する水塊からの影響を殆ど受けずに、半ば独立した生態系を保っておれば、その内部における溶存態有機物の回転速度は富栄養化の進行している水塊生態系ほど速く、その溶存態有機物回転速度は特定の振幅範囲内を経時的に定常振動している (Fig. 2)。

この定常振動は、主に海洋従属栄養微生物の栄養摂取における動力学的な舵取機構によって制御されるものと推定される。その推定根拠は次の通りである。特定の水塊中に溶存しているアミノ酸の回転時間と無機態窒素濃度との間には、無機態窒素の年間変動平均濃度付近に極小値を持つ二次関数として、統計的に有意に回帰される関係が認められる。グルタミン酸、アスパラギン酸、グリシ

ン、アラニン、リジンなどの生物体構成多量アミノ酸類の間では、この数理関係には統計的な差が認められない。この数理関係において、まず、海水に溶存する無機態窒素濃度が低い場合には、海水に溶存する無機態窒素のほとんどは植物プランクトンに摂取されて、その生体を構成する有機態窒素となっている。この時期の物質循環は独立栄養過程によって優占されているから、海水中に溶存しているアミノ酸濃度は微生物栄養摂取における最低閾値付近にまで低下しており、それを摂取利用しようとしている従属栄養細菌の摂取速度も著しく低下している。したがって、この時期には海水に溶存しているアミノ酸の回転時間は長くなる。ところが、海水に溶存している無機態窒素の濃度が極大に達している場合にも、海水中に存在しているアミノ酸や蛋白質などの有機態窒素化合物の濃度は生化学的分解可能な濃度閾値付近にまでには低下していない。すなわち、この時期には物質循環が従属栄養過程の終期に達しているとは見なし難い。そこで、無機態窒素がアミノ酸の最終分解生成物であることから、環境水中に溶存する高濃度の無機態窒素が、微生物によるアミノ酸代謝過程の第一段階にあたる栄養摂取過程を阻害しているという仮説を立てることができる。この仮説における栄養摂取過程の阻害機構は、生体内代謝経路における最初の生化学反応を触媒する酵素活性が、その経路の最終生産物によって特異的に阻害される現象と同一に見なせるのである。この阻害機構が機能すれば、この時期においても海水に溶存しているアミノ酸の回転時間が長くなり得るはずである。次いで、海水中に高濃度溶存している無機態窒素が植物プランクトンによって摂取されて、その濃度が低下すれば、栄養摂取過程における阻害機構は解除されて、海水中のアミノ酸回転速度が高揚されることとなる。

この栄養摂取の舵取機構に制御されている溶存態有機物の回転時間が有する振幅範囲は、同じ栄養型に統括される全ての水塊群内の生態系において概ね共通しているが、栄養型の異なる水塊内の生態系群間においては特定の閾値を境に隔離されている (Fig. 3)。この振幅範囲は富栄養型水塊内の生態系において最も幅広く、中栄養型水塊から貧栄養型水塊の生態系における振幅範囲となるにしたがって幅狭くなっている。各栄養型内の水塊生態系における有機物の回転時間を比較してみれば、周年にわたる期間においても、貧栄養型水塊内と富栄養型水塊

Fig. 3. Turnover times of amino acids in different trophic watermasses of the Pacific Ocean without regard to seasons. Amino acids examined at every sampling station are aspartic acid, glutamic acid, glycine, alanine, and lysine.

内では有機物の回転時間の振幅範囲域に共通する部分は認められない。ところが、中栄養型水塊内における有機物回転時間と、貧栄養型水塊内あるいは富栄養型水塊内における有機物回転時間とでは、同じ季節には共通部分は認められないが、異なる季節には共通部分が認められる場合がある。このことは、異なる栄養型水塊群間においても、種々の環境要因が複数で影響しあえば、共通レベルの生物地球化学的な活性が存在し得ることを示しているのである。

以上の海洋における溶存態有機物動態に係わる定常振動機構は、生物活動が関与している全ての物質動態過程において認められる。海洋環境との関係が明確に示されている他の例として、海水中における溶存態有機物の濃度とそれを摂取している浮遊細菌の個体群密度との関係が挙げられる。この場合にも、それぞれの水塊生態系内における栄養利用関係の経時的定常平衡振動幅が、水塊栄養型に特徴的な閾値を境に隔離されている。

これら生物過程に係わる定常振動機構に、異なる栄養型水塊間に存在する経時的定常平衡振動幅の閾値を超え

るほどの強力なストレスが加われば、経時的定常平衡を保持しようとする生態系舵取機構は制御能力を失ってしまうことが明らかである。そして、生物過程の定常振動が増幅して、可逆範囲の臨界点となっている閾値を飛び越えた時には、生態系が保持している舵取機構の構成要因群が壊滅してしまう。

このカタストロフィー発生に伴い、これら生物過程に係わる定常振動機構は、エネルギー準位を異にする次の栄養型水塊生態系に特徴的な生態系舵取機構の制御を新たに受けるようになる。このような、ある水塊生態系がカタストロフィーを次々に経ながら、連鎖的に段階的なエネルギー励起を受けて、生態系舵取機構の変革と多様性の低下を伴う過程こそが、富栄養化と呼ばれている現象である。

天然細菌群集の栄養摂取系様式が周年を通じて比較的安定している海洋の各種栄養型水塊においては、アミノ酸摂取様式を統計的に有意な動力学モデルとして表わすことができる (Fig. 4)。日本沿岸域水塊における詳細は次の通りである。

(1) 貧栄養型水塊: 代表的な黒潮においては次の通りである。

$$\frac{v}{0.013} = \frac{S}{9.5 + S}$$

黒潮の海水中に溶存するアミノ酸濃度の95%信頼限界は $16.3 \pm 15.5 \mu\text{g/l}$ であり、天然細菌群集の栄養摂取速度の95%信頼限界が $0.0075 \pm 0.0058 \mu\text{g/l/hr}$ であると測定されている。したがって、黒潮中の天然細菌群集がミハエリスーメンテン速度論において取り得る全ての栄養摂取速度幅が、実際の海洋現場の栄養摂取に用いられていることになる。この栄養摂取系によって、黒潮の海水中に溶存しているアミノ酸は回転時間2ヶ月から3ヶ月で地球化学的に循環している。

(2) 中栄養型水塊: 代表的な黒潮反流においては次の通りである。

$$\frac{v}{0.47} = \frac{S}{92 + S}$$

黒潮反流の海水中に溶存しているアミノ酸濃度の95%信頼限界は $6.9 \pm 2.7 \mu\text{g/l}$ であり、天然細菌群集の栄養摂取速度の95%信頼限界が $0.034 \pm 0.020 \mu\text{g/l/hr}$ であると測定されている。したがって、黒潮反流中の天然細菌群集がミハエリスーメンテン速度論において取り得る最大

Fig. 4. [Left] Range of the generalized model Michaelis-Menten kinetics for the assimilation of amino acids by natural microbial communities (95% confidence limits). (a) In each water mass of the Pacific coast; (b) in each water mass of a Canadian estuary. [Right] Coastal sampling stations in the Pacific. (a) Japanese coast: KC, Kuroshio Current (oligotrophic); KCC, Kuroshio Counter Current (oligo-mesotrophic); SB, Shimoda Bay (meso-eutrophic); TB, Tokyo Bay (eutrophic). (b) Canadian coast: DP, Discovery Passage (oligo-mesotrophic); PB, Patricia Bay (mesotrophic); AI, Alberni Inlet (eu-mesotrophic); CR, Campbell River Estuary (mesotrophic); FR, Fraser River Estuary ((eu) eutrophic waters, (meso) mesotrophic waters).

摂取速度の10%程度においてのみ、実際の海洋現場の栄養摂取が行なわれていることになる。この栄養摂取系によって、黒潮反流の海水中に溶存しているアミノ酸は回転時間が数日から数十日で地球化学的に循環している。

(3) 一般的な富栄養型水塊: 代表的な下田湾水においては次の通りである。

$$\frac{v}{2.1} = \frac{S}{40 + S}$$

下田湾の海水中に溶存しているアミノ酸濃度の95%信頼限界は $21 \pm 6 \mu\text{g/l}$ であり、天然細菌群集の栄養摂取速度の95%信頼限界が $0.69 \pm 0.24 \mu\text{g/l/hr}$ であると測定されている。したがって、下田湾の天然細菌群集がミハエリスーメンテン速度論において取り得る最大摂取速度の40%程度において、実際の海洋現場の栄養摂取が行なわれていることになる。この栄養摂取系によって、下田湾の海水中に溶存しているアミノ酸は回転時間が2日から3日で地球化学的に循環している。

(4) 強度の富栄養型水塊: 代表的な東京湾水において

は次の通りである。

$$\frac{v}{3.4} = \frac{S}{26 + S}$$

東京湾の海水中に溶存しているアミノ酸濃度の95%信頼限界は $27 \pm 7 \mu\text{g/l}$ であり、天然細菌群集の栄養摂取速度の95%信頼限界が $1.9 \pm 0.6 \mu\text{g/l/hr}$ であると測定されている。したがって、東京湾の天然細菌群集がミハエリスーメンテン速度論において取り得る最大摂取速度の35%から67%程度において、実際の海洋現場の栄養摂取が行なわれていることになる。この栄養摂取系によって、東京湾の海水中に溶存しているアミノ酸は回転時間が1日から2日で地球化学的に循環している。

アメリカ大陸西海岸周辺海域の所在する富栄養化のレベルが異なる種々な水塊においても、日本沿岸域における測定結果と同様に、天然細菌群集の栄養摂取系様式が異なることが明らかになっている (Fig. 4)。そして、富栄養化の準位が変動し易い中栄養型から強度な富栄養型の水塊においては、栄養型の準位が高い水塊程、そこに生

息している天然微生物群集のミハエリス定数は低く、濃度的に変動し易い栄養環境に生息する微生物の栄養摂取機構が効率良く機能している。また、貧栄養型水塊においては、ミハエリス定数は著しく低く、常に低濃度に保たれている栄養環境に極めて良く適応している。

謝 辞

私には尊師と仰ぐ科学者がある。松江吉行先生に Claude E. ZoBell 先生, Timothy R. Parsons 先生である。尊師からの指導は、科学哲学思想に止まらず、大学人としての在り方にも及んでいる。また、日本に海洋学を興した偉大な方々からも、海洋学の展望を教示されたことを光栄に思っている。特に、宇田道隆、菅原健、佐々木忠義、元田茂の諸先生による御指導を忘れることはできない。

学位取得後のカナダ留学中に、「議論を誘発せざる研究は発表に値せず」とか「研究発表せよ、然らずんば学界を去るのみ」なる欧米科学者の嗜を知った。欧米人は肉食獣で闘争的であるから、雑食獣の日本人である故に柔和な私は欧米科学者との闘争には巻き込まれなくなかったが、数年以内の短期闘争を数回、長期闘争を一回、国際的規模で引き起こしてしまった。長期闘争は二十余年にわたり、終期には多数の研究者を巻き込んだ国際的に活発な研究へと進展して、今から数年前に我方の正当性が最終的に認められた。「論理が帰納するところを透視して研究に入るべし」との諸先生の教訓を守ったこと、二十数年前に市村俊英教授の好意によって筑波大学生物科学系に移籍して一般生物学に知識を拡げ得たこと、終始一貫して精神的支援を続けてくれている親しい友人達の好意があったことに、深い想いを致している。

これらの国際的闘争の経過結末を見守ってくれていた後進の海洋微生物学者によって、この度の日本海洋学会賞が推薦されたことを知り、受賞対象が研究内容の静的評価を超えた動的な評価にあることに深い感動を覚える。それは、海洋微生物学が海洋学の範疇で最も重要な学問領域の一つであることを認識した上で、学問の進歩を国際的共通認識を経つつ行なおうとする行為である。そして、日本に海洋学を興した偉大な科学者の志を継いで、海洋学の発展を国際先端において牽引しようとする決意の表われであるとも解釈させられるからである。

References

- Seki, H. (1966): Seasonal fluctuation of heterotrophic bacteria in the sea of Aburatsubo Inlet. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **22**, 93-104.
- Seki, H. (1967): Mineralization rate of organic carbon by microorganisms in the sea. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **23**, 18-23.
- Seki, H. (1967): Ecological studies on the lipolytic activity of microorganisms in the sea of Aburatsubo Inlet. *Rec. Oceanog. Wks. Japan*, **9**, 75-113.
- Seki, H. and C.E. ZoBell (1967): Microbial assimilation of carbon dioxide in the Japan Trench. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **23**, 182-188.
- Seki, H. (1968): Relation between production and mineralization of organic matter in Aburatsubo Inlet, Japan. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **25**, 625-637.
- Seki, H., J. Skelding and T.R. Parsons (1968): Observations on the decomposition of a marine sediment. *Limnol. Oceanogr.*, **13**, 440-447.
- Seki, H. (1969): Marine microorganisms associated with the food of young salmon. *Appl. Microbiol.*, **17**, 252-255.
- Seki, H., K.V. Stephens and T.R. Parsons (1969): The contribution of allochthonous bacteria and organic materials from a small river into semi-enclosed sea. *Arch. Hydrobiol.*, **66**, 37-47.
- Seki, H. and D.G. Robinson (1969): Effect of decompression on activity of microorganisms in seawater. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, **54**, 201-205.
- Seki, H. and O.D. Kennedy (1969): Marine bacteria and other heterotrophs as food for zooplankton in the Strait of Georgia during winter. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **26**, 3165-3173.
- Seki, H. (1970): Microbial biomass in the eutrophic zone of the North Pacific Subarctic Water. *Pacific Science* **24**, 269-274.
- Seki, H. (1970): Microbial biomass on particulate organic matter in seawater of the euphotic zone. *Appl. Microbiol.*, **19**, 960-962.
- Seki, H. (1971): Microbial clumps in seawater in the euphotic zone of Saanich Inlet (British Columbia). *Mar. Biol.*, **9**, 4-8.
- Seki, H., I. Koike, E. Matsumoto and A. Hattori (1972): A study on the distribution of total bacteria, bacterial aggregates and heterotrophic bacteria in the sea 1. In the subarctic Pacific region and the western north Pacific central region. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **28**, 103-108.

- Seki, H. (1972): Formation of anoxic zone in seawater. In: A.Y. Takenouti (ed.), Biological Oceanography of the Northern North Pacific Ocean. Idemitsu Shoten: 487-493.
- Seki, H. (1972): The role of microorganisms in the marine food chain with reference to organic aggregate. In: U. Melchiorri-Santolini and J.W. Hopton (eds.), Proceedings of the IBP-UNESCO Symposium on Detritus and its Role in Aquatic Ecosystems. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., **29** Suppl., 245-259.
- Seki, H., T. Nakai and H. Otake, (1972): Regional difference on turnover rate of dissolved materials in the Pacific Ocean at summer of 1971. Arch. Hydrobiol., **71**, 79-89.
- Seki, H. (1973): Silica gel medium for enumeration of petroleumlytic microorganisms in the marine environment. Appl. Microbiol., **26**, 318-320.
- Seki, H. (1973): Microbial respiration in marine environments during summer. La mer, **11**, 147-152.
- Seki, H., T. Nakai and H. Otake (1974): Turnover of dissolved materials in the Philippine Sea at winter of 1973. Arch. Hydrobiol., **73**, 238-244.
- Seki, H., H. Shinoyama, M. Muto and H. Numano (1974): Decomposition of particulate organic materials in Tokyo Bay at summer stagnation period in 1972. La mer, **12**, 9-15.
- Seki, H., T. Nakai and H. Otake (1974): Petroleumlytic bacteria in different watermasses of the Pacific Ocean in January 1973. La mer, **12**, 16-19.
- Seki, H., T. Tsuji and A. Hattori (1974): Effect of zooplankton grazing on the formation of an anoxic layer in Tokyo Bay. Est. Coast. Mar. Sci., **2**, 145-151.
- Seki, H., H. Abe, Y. Yamaguchi and S. Ichimura (1974): Bacteria on petroleum globules in the Philippine Sea in January 1973. J. Oceanogr. Soc. Japan, **30**, 151-156.
- Seki, H. E. Wada, I. Koike and A. Hattori (1974): Evidence of high organotrophic potentiality of bacteria in the deep ocean. Mar. Biol., **26**, 1-4.
- Seki, H., J. Matsuo, M. Yamashita and H. Numano (1974): Halophilism of microorganisms in the eutrophied bay of Tokyo at the end of summer stagnation period. La mer, **12**, 186-191.
- Seki, H., Y. Yamaguchi and S. Ichimura (1975): Turnover rate of dissolved organic materials in a coastal region of Japan at summer stagnation period of 1974. Arch. Hydrobiol., **74**, 297-305.
- Seki, H. (1976): Method for estimating the decomposition of hexadecane in the marine environment. Appl. Environ. Microbiol., **31**, 439-441.
- Seki, H. and Y. Yokohama (1978): Experimental decay of eelgrass (*Zostera marina*) into detritus particles. Arch. Hydrobiol., **84**, 109-119.
- Seki, H. and A. Ebara (1980): Effect of seawater intrusion on microorganisms in the River Teshio, Hokkaido, Japan. J. Oceanogr. Soc. Japan, **36**, 30-34.
- Seki, H., E.A. MacIsaac and J.G. Stockner (1980): The turnover rate of dissolved organic materials in waters used by anadromous Pacific salmon on their return to Great Central Lake on Vancouver Island, British Columbia, Canada. Arch. Hydrobiol., **88**, 58-72.
- Seki, H., T. Terada and S. Ichimura (1980): Steady-state oscillation of uptake kinetics by microorganisms in mesotrophic and eutrophic watermasses. Arch. Hydrobiol., **88**, 219-231.
- Seki, H. and H. Nakano (1981): Production of bacterioplankton with special reference to dynamics of dissolved organic matter in a hypereutrophic lake. Kieler Meeresforschungen, Special Volume for the 15th European Symposium on Marine Biology, **5**, 408-415.
- Seki, H., N. Aoshima, F.A. Whitney and C.S. Wong (1981): Microbial readjustment to new balance after influx change of inorganic material in marine dysphotic layer. Water Air Soil Pollut., **16**, 331-337.
- Seki, H., F. Whitney and C.S. Wong (1981): Uptake kinetics of dissolved organic materials in a marine ecosystem with experimental precedence of the detritus food chain. Arch. Hydrobiol., **92**, 409-418.
- Seki, H. (1982): Organic Materials in Aquatic Ecosystems. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida., 201pp.
- Seki, H. (1982): Monitoring of eutrophication by microbial uptake kinetics of dissolved organic matter in waters. Proceedings of the 2nd International Symposium on Integrated Global Monitoring of Environmental Pollution. Environ. Monitor. Assess., **2**, 387-391.
- Seki, H., F.A. Whitney and C.S. Wong (1983): Copper effect on dynamics of organic materials in marine controlled ecosystems. Arch. Hydrobiol., **96**, 176-189.
- Seki, H. and E. Takahashi (1983): Spring bloom in a hypereutrophic lake, Lake Kasumigaura, Japan -I. Succession of phytoplankton with different accessory pigments. Water Res., **17**, 441-445.
- Seki, H. and A. Masaki (1983): Spring bloom in a hypereutrophic lake, Lake Kasumigaura, Japan -III. Phytoplankton abundance in standing stock of organic matter in lake water. Water Res., **17**, 441-445.
- Seki, H., T. Saido, K. Iseki, F. Whitney and C.S. Wong (1984): Uptake kinetics of microorganisms in the sulfuretum of Saanich Inlet. Arch. Hydrobiol., **100**, 73-81.

- Seki, H., A. Otsuki, S. Daigobo, C.D. Levings and C.D. McAllister (1984): Microbial contribution to the mesotrophic ecosystem of the Campbell River Estuary during summer. *Arch. Hydrobiol.*, **102**, 215-228.
- Seki, H. (1985): Enrichment of the Pacific waters and steady-state oscillation of uptake kinetics by microorganisms. *Proceedings of the 14th Pacific Science Congress, Ecological Consequences of Ocean Pollution*, Gidrometeoizdat. Leningrad, 67-72. (in Russian)
- Seki, H. (1986): Thresholds in eutrophication of natural waters. *Proceedings of the 1st International Symposium on Integrated Global Ocean Monitoring. Environ. Monitor. Assess.*, **7**, 39-46.
- Seki, H., A. Otsuki, Y. Hara, K.V. Stephens, C.D. Levings and C.D. McAllister (1987): Dynamics of organic materials in the Campbell River Estuary at the time of the spring bloom of phytoplankton. *Arch. Hydrobiol.*, **111**, 209-216.
- Seki, H., A. Otsuki, Y. Hara and C.D. McAllister (1987): Microbial kinetics and phytoplankton in salmonid habitat of the Campbell River Estuary in autumn. *Arch. Hydrobiol.*, **111**, 217-224.
- Seki, H., Y. Hara, T.J. Brown and C.D. McAllister (1987): Contribution of the microbial activities in winter to the nutrient cycling in salmonid habitats of the Campbell River Estuary. *Arch. Hydrobiol.*, **111**, 225-234.
- Seki, H., A. Otsuki, Y. Fukuyo, K.V. Stephens, C.D. Levings, H. Yamagishi, M. Kotyk and C.D. McAllister (1988): Influence of seawater discharge on the uptake kinetics of dissolved organic materials by microorganisms in the Fraser River Estuary, British Columbia. *Arch. Hydrobiol.*, **112**, 55-65.
- Seki, H., M. Yonemori and T. Ito (1988): Effect of rapid oligotrophication by an aquatic treatment pilot plant on the microbial community of a mesotrophic bog I. Effect on the epiphyton community. *Water Air Soil Pollut.*, **42**, 387-396.
- Seki, H. and T. Naganuma (1989): Growth characteristics of *Thiobacterium* sp. from the plume of hydrothermal vents of the North Fiji Basin. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **54**, 199-202.
- Seki, H. (1991): Microbial energetics in marine hypoxic water. *Mar. Pollut. Bull.*, **22**, 163-164.
- Seki, H. (1992): Microbial uptake kinetics in Pacific coastal waters of different degrees of eutrophication. *Sci. Total Environ.*, Suppl. 1992: 957-972.
- Seki, H. (1993): The kinetics of amino acid uptake by microorganisms in lake and river waters of the temperate and subarctic zones under different trophic conditions. *Hydrochemistry 1993: Hydrological, Chemical and Biological Processes of Transformation and Transport of Contaminants in Aquatic Environments*. IAHS Publ., **219**, 91-97.
- Seki, H. (1994): Uptake kinetics of the microbial populations with different redox pathways in the sulfuretum of Saanich Inlet. *La mer*, **32**, 41-44.
- Seki, H. (1995): Extreme environments for life. *Proc. Toyama International Symposium "Life in Extreme Environments"*, 2-9.
- Seki, H. (1995): Stability and importance of detritus food chains in the marine food web. *Proc. PICES 4th Annual Meeting*, 57.
- Skopintsev, B. A. (1966): Some aspects of the distribution and composition of organic matter in the waters of the ocean. *Oceanology*, **6**, 441-450.
- Tanoue, E. and N. Handa (1981): Vertical transport of organic materials in the northern north Pacific as determined by sediment trap experiment. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **36**, 231-245.
- Williams, P. M., H. Oeschger and P. Kinney (1969): Natural radiocarbon activity of the dissolved organic carbon in the north-east Pacific Ocean. *Nature*, **224**, 256-258.