令和元年度水産学進歩賞

沿岸域における微小動物プランクトンの動態と微生物食物網での機能^a

神 山 孝 史

国立研究開発法人 水産研究・教育機構

Population dynamics of microzooplankton and the function in microbial food webs in coastal waters

TAKASHI KAMIYAMA

Fisheries Research and Education Agency, Yokohama, Kanagawa 220-6115, Japan

1. はじめに

微小動物プランクトンは、概ね 200 μm 以下の動物群を総称し、繊毛虫類、従属栄養渦鞭毛虫類、有孔虫類等の原生生物と後生動物の幼生がその構成生物となる。小型であり、脆弱な体をもつ生物群も含まれるため、プランクトンネットによる定量採集では、従来、その存在が見過されてきたグループである。しかし、1970 年代からその存在量の多さがあらゆる海域で明らかにされる中で、¹⁾ その機能についても注目されてきた。特に、繊毛虫類や従属栄養渦鞭毛虫類のような原生生物は、他の微生物群集を利用するとともに、高次の生物群に利用される食物網の位置にある。多様な微生物群由来の溶存有機物が食物網に入りエネルギーの環を作るいわゆる微生物ループ²⁾の中でも、こうした食位置にある原生生物は重要な機能を果たすと考えられる。しかし、こうした生物群の海洋での動態や微生物ループを含めた微生物食物網での機能については、情報が少なく、その実態については不明な点が多かった。沿岸域でのこの分野の研究は、低次の食物網構造の理解につながり、そこで起こる様々なイベントや水産物までの生産構造を解釈するためのブレークスルーになる可能性がある。ここでは、微小動物プランクトンの中の主要群である繊毛虫類を中心に、著者らが行ってきた沿岸域における動態と微生物食物網での機能に関する研究の成果を紹介する。なお、本稿での微生物食物網は、バクテリアおよび独立栄養微細藻類を起点とする食物網と考え、それと直接関係する高次生物群も含めて取り扱うこととする。

2. 繊毛虫類の動態と他の微生物群集との関係

繊毛虫類は、葉緑体をもつ混合栄養形態をとるものも

多いが光合成機能は補助的であり、基本的には他の生物を栄養源とする生物といえる。³⁾ 他の生物から効率的にエネルギーを得ることで時に植物プランクトンに匹敵あるいはそれを凌ぐ増殖能力をもつ特徴が整理されている。⁴⁾ 筆者も、国内でまだ実施例が少ない中、植物プランクトンを餌料とした有鐘繊毛虫類の培養技術を確立し、沿岸種の数種の増殖速度を測定し、その特徴の解明に貢献した。⁵⁾ 培養技術はその後の繊毛虫類を使用した多様な室内および現場実験の基盤となった。

高い増殖能力は、環境変化に応じて鋭敏に反応する個体群動態の特徴をもたらす。広島湾で行った 2 週間ごとの 3 年間の有鐘繊毛虫類の定点調査では、その多くの種類が限られた時期に集中して出現することを把握し、それが環境条件と密接に関係していることを明らかにした。⁶⁾ また、高頻度の定点調査を実施し、赤潮の消長に伴う微生物群集と繊毛虫類の出現数の変化を追跡したところ、赤潮形成の崩壊時期にバクテリア、その捕食者となる従属栄養ナノ鞭毛虫類、その両者の捕食者となる無殻繊毛虫類の出現密度の各ピークが数日のタイムラグで連続して起きる現象を捉えた。この結果は赤潮生物の衰退にともなう溶存有機物の増加をトリガーとして、これらの微生物群のエネルギーがダイナミックに連鎖することを明示したものである。⁷⁾

3. 個体群動態にかかわるシスト

上述のような沿岸域の有鐘繊毛虫各種の季節性はどのような仕組みで起きるのであろうか？沿岸域の一部の渦鞭毛藻類では、海底のシストの発芽が海水出現のトリガーになると考えられていたが、シストを形成する繊毛虫類でも同様な可能性が考えられる。著者は、ほとんど

不明であった海底泥中の有鐘纖毛虫シストの脱シスト条件を検討し、脱シストを引き起こす温度域が種類毎に異なり、それが海水中に出現する時の温度域と一致することを明らかにした。また、一定以上の光強度や植物プランクトンの細胞外分泌物が脱シストを促すことも解明し、その結果をもとに有鐘纖毛虫類の個体群動態の一部を解明した。さらに、バクテリアや植物プランクトンシストの数を推定する手法として使用されていた MPN 法を纖毛虫類に適用し、海底泥中の脱シスト活性のある纖毛虫シストの定量法を開発し、広島湾における海底のシスト分布の明らかにした。これらの成果を含めた纖毛虫シストの情報については、総説としてまとめている。⁸⁾

4. 食物網における消費者としての機能

生態系における微小動物プランクトンの重要な役割の一つが、基礎生産生物の消費である。Landry and Hassett⁹⁾によって提唱された希釈法は、微小動物プランクトンによる基礎生産生物の消費を推定する方法として、世界の多くの海域で適用されてきたが、1990年代前半まではそれを現場で実施した研究は少なかった。¹⁰⁾ 著者らは広島湾での年間を通じた採水調査の際に本手法による現場実験を実施し、全画分とナノサイズ画分の植物プランクトンの現存量と生産量に対する捕食圧を推定し、広島湾における基礎生産生物の消費者としての微小動物プランクトンの機能を明らかにした。¹¹⁾

また、この方法はバクテリアに対する捕食圧推定にも適用できるため、2つの希釈法実験を組み合わせることで、バクテリアと植物プランクトンの生産力とそれらに対する微小動物プランクトンの捕食圧をもとめ、さらに各生物群の生産速度を実測し、バクテリアおよび植物プランクトンを起点とする微小動物プランクトンに至るエネルギーフローを定量的に評価する試みを行った。瀬戸内海3海域で夏と秋に実施した結果から、季節や海域による違いがあるが、バクテリアからのエネルギーフローが植物プランクトンからのフローよりも卓越することが認められた(神山 未発表)。微生物食物網のエネルギーフローについては、広島湾内の異なる海域での微細藻類・バクテリア等微生物と無殻纖毛虫類の現存量の関係を比較することによる評価も行い、海域間でのその効率性が異なることを明らかにした。¹²⁾

微小動物プランクトンの餌料はバクテリアを含めたピコ、ナノおよびマイクロサイズの動植物プランクトンであり、その摂食生態は多様である。筆者らはこれまでの纖毛虫類に関する知見を総説するとともに、³⁾ 有鐘纖毛虫類について多様な大きさの植物プランクトンに対する捕食速度を求め、その口径と餌料の大きさの間には密接な関係があることや選択性を見出した。¹³⁾ また、有害毒藻類と相互作用に関する検討を進め、以下のようにそ

のブルーム発生に及ぼす影響を評価した。

渦鞭毛藻 *Heterocapsa circularisquama* は、貝類を殺す赤潮原因種として二枚貝養殖業に恐れられた種類である。著者らが有鐘纖毛虫類 *Favella* 属2種に本種を餌として与えた実験では、本種が 1000 cells ml⁻¹ を超える高密度状態で *Favella* 属は致死効果を受けるが、¹⁴⁾ 数 100 cells ml⁻¹ 以下のレベルでは本種を活発に捕食し、他の好適な餌料と同様な増殖応答を示した。¹⁵⁾ さらに、蛍光色素で生体染色した *H. circularisquama* を現場海水中に注入し、出現していた纖毛虫類各種が食胞内にそれを取り込む速度から、本種に対する多種の纖毛虫類の捕食速度を測定した。¹⁶⁾ そして、本種が赤潮形成初期の状態にあった広島湾において、纖毛虫類の分布調査や高頻度の定点調査を行い、纖毛虫各種の出現密度にそれぞれの捕食速度をあてはめ、纖毛虫類群集が本種に与えていた捕食圧を推定した。これら結果から、本種の赤潮発生初期には纖毛虫類群集の捕食圧がその変動に大きな影響を及ぼすとともに、赤潮発生予測の際にその捕食圧を考慮することで精度向上が図れることを実証した。^{16,17)}

渦鞭毛藻 *Alexandrium tamarense* は二枚貝の麻痺性貝毒を引き起こす原因生物であり、春季におけるそのブルームは各地で二枚貝類の出荷自主規制をもたらす。本種は動物プランクトンに嫌われる種類であるが、³⁾ 同じ時期に出現する大型の纖毛虫 *Favella taraiakensis* は本種を活発に捕食し、増殖することが確認された。¹⁸⁾ その増殖応答と捕食速度および *A. tamarense* の増殖パラメーターをもとにこれら2者の細胞密度の変化についてのシミュレーションを行った結果、纖毛虫の捕食圧が *A. tamarense* の個体群動態に大きな影響を及ぼすことがありえることが判明した。¹⁸⁾

5. 他生物の餌料としての機能

微小動物プランクトンは微生物の消費者として重要な機能を果たすとともに、より高次の生物群に利用されことで、そのエネルギーを受け渡す。実際に、微小動物プランクトンが多様な生物の消化管内から検出されることから、その餌料としての機能の重要性が指摘されていたが、定量的な知見は限られていた。¹⁹⁾ 著者らは、多様な生物に対する纖毛虫類の餌料価値や成長に及ぼす貢献等について検討を行ってきた。

天然海域の魚類の資源加入の良否を左右する一つの大きな要因が、仔稚魚期の減耗であり、特に、仔稚魚が適する餌料に十分遭遇できるかどうかがかギとなる。天然海域の仔稚魚の消化管内容物の調査結果から、一般に仔稚魚の多くはカイアシ類ノープリウスを主要な初期餌料としているが、仔稚魚の餌要求量を満たすためにはそれと同様な大きさの他の餌料も利用している可能性がある。沿岸域に多量かつ普遍的に存在する纖毛虫類もその

候補となるが、仔稚魚の生残に及ぼす影響などを詳細に検討した事例はほとんどなかった。Nagano *et al.*^{20,21)} は、著者と共同で繊毛虫類をマハタやナンヨウハギの孵化仔魚に餌料として与え、その生存に及ぼす効果を検討した。その結果、繊毛虫類の添加密度が高いほど生存日数が延び、無給餌区よりも1~3日の延命効果があることが判明した。また、蛍光ビーズで標識した無殻繊毛虫類を与えた実験では消化管内に蛍光が観察され、仔魚が無殻繊毛虫類を捕食していることを証明した。これらの研究では実際に繊毛虫類を餌料として長期間生存させることができなかったが、少なくとも数日間の延命効果でも、その間にノープリウス幼生に出会うチャンスが増え、仔魚期の初期減耗を低減させる可能性がある。

懸濁物捕食者である二枚貝類も微小動物プランクトンの捕食者となる。室内実験において、マガキに培養した繊毛虫類を与え、海水中のその密度の減少から捕食応答を調べた結果、マガキはいずれの種類も活発に捕食し、その捕食速度は植物プランクトンと同等な値となった。その際に、餌料とした繊毛虫類に窒素安定同位体 (^{15}N) を標識していたため、実験終了後のマガキの体内の ^{15}N の割合の上昇を検出することによって、マガキ体内に繊毛虫類の窒素分が同化されたことを確認できた。また、現場のマガキの消化管内の一部を毎月観察し、微小動物プランクトンの個体数の変化を同じ海域の海水中での出現数の動向と比較した。その結果、マガキは海水中の出現密度の高低と同調して微小動物プランクトンを捕食していたが、植物プランクトンの多い時にはその貢献度が下がった。これらの成果から、マガキは多様な微小動物プランクトンを海水中への出現に応じて消費しその体内成分に同化していることやその貢献度は植物プランクトンの量によって変わることが確認された。²²⁾

微小動物プランクトン間にも捕食—被捕食の関係もある。渦鞭毛藻類は葉緑体を持ちながら他の微生物を捕食することがあり、繊毛虫類もその餌料となる。2006年に世界で初めて下痢性貝毒原因種である渦鞭毛藻 *Dinophysis* 属の培養が初めて可能になったが、²³⁾ その成功は餌料源として繊毛虫 *Mesodinium rubrum* を使用したことによる。著者も同年にこの繊毛虫類の培養に成功していたため、直ちにその可能性を検討することができた。その後、*Dinophysis acuminata* の培養に成功し、本種が下痢性毒を生産することを初めて培養条件下で確認することができた。²⁴⁾ その後、共同研究者とともに *Dinophysis fortii*, *Dinophysis caudata*, *Dinophysis infundibulum*, *Dinophysis tripos* の捕食、増殖、毒性生産などの解明を先駆的に進め、これまで不明であった *Dinophysis* 属の生理生態の情報を蓄積してきた。²⁵⁾ *Dinophysis* 属が他の生物を餌料源として増殖する可能性はあるが、今のところその増殖と貝毒発生には、*M.*

rubrum の存在が一つのカギとなっていると考えられる。

近年、世界的にクラゲ類の大発生が頻発し、時に社会問題にもなっている。その原因の一つが富栄養化による低次食物網の仕組みの変化と考えられた。富栄養化とともに栄養塩環境の変化が珪藻から小型鞭毛虫類の優占化をもたらし、それを利用する微小動物プランクトンの増加をもたらすと考えられる。このような背景のもと、ミズクラゲに注目し微小動物プランクトンとその各世代（ポリプ、エフィラ、メテフィラ）との関係を解明するため、培養した繊毛虫類などを餌料とした詳細な室内実験を行った。その結果、ポリプはおよそ 20 μm 以上の繊毛虫類を活発に捕食し、活発な無性的増殖を行うことが確認された。²⁷⁾ 総成長効率（成長量/捕食量）も高く、特にアルテミアのような甲殻類よりも繊毛虫類を餌料とした方が増殖を強く促進した。高い増殖能力は夏季の野外の微小動物プランクトン群集を用いた現場実験でも確認された（神山 未発表）。また、エフィラも培養実験下で繊毛虫類を活発に捕食し、成長することが確認された。²⁸⁾ 一方、エフィラからメテフィラ（小型のメデューサ）になると繊毛虫類への捕食活性は低下することが確認され、メデューサになるとその食性が中大型動物プランクトンや魚類等の動物群に変化することが裏付けられた。²⁸⁾ ポリプ、エフィラでの主な餌料源がメデューサと異なることは、ミズクラゲの増大には好都合である。なぜなら、中大型動物プランクトンは微小動物プランクトンの捕食者であり、メデューサの増加による中大型動物プランクトンの減少は、トップダウン効果の低減により微小動物プランクトンの増加をもたらす。それはポリプ・エフィラの生息環境を良くすることになり、ポリプの増加とエフィラの生残を高めることになる。その結果、メデューサの増加をさらに加速させるシナリオが想定できる。このように、ミズクラゲ各世代への繊毛虫類の餌料価値を明らかにすることで、ミズクラゲ大発生のメカニズムの解明の一部に貢献することができた。

6. おわりに

微小動物プランクトンの各グループの生態研究についてはまだ歴史が浅く、沿岸・外洋域での出現機構と生態系での機能の理解は十分とはいえない。学術的な貢献のみならず水産業につながる海域の生産機構への理解のためにもその研究の進展が今後重要になると思われる。

謝 辞

ここで紹介した成果は、著者が水産庁南西海区水産研究所赤潮環境部、国立研究開発法人水産研究・教育機構瀬戸内海区水産研究所・東北区水産研究所に所属した時代に各部署の上司、同僚と共同して調査研究を進め、得られたものであり、その際には、支援スタッフを含め組

織の内外の多くの方に多大なご協力やご指導をいただきました。これらすべての方々に深く感謝申し上げます。特に、本研究テーマのきっかけを作っていただき、基本的な研究者としての姿勢をご指導いただいた南西海区水産研究所時代の上司である會澤安志博士、今回の日本水産学会水産学進歩賞へご推薦いただくとともにバクテリア、従属栄養ナノ鞭毛虫類等の微生物の取扱いや赤潮関係研究でのご指導、ご教授、ならびに様々な成果公表のアピールにご支援いただいた北海道大学名誉教授の今井一郎先生に心より感謝いたします。さらに、瀬戸内海区水産研究所時代での当時の上司であった本城凡夫先生、池田 勉先生には各種成果を論文としてまとめる際に有益なご助言、ご指導いただきました。合わせてここで厚くお礼申し上げます。

文 献

- 1) 谷口 旭. 微小動物プランクトンの存在. 「生物海洋学—低次食段階論—」(西澤 敏編) 恒星社厚生閣, 東京. 1989; 27-48.
- 2) Azam F, Fenchel T, Field JG, Gray JS, Meyer-Reil LA, Thingstad F. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1983; **10**: 257-263.
- 3) 神山孝史. 沿岸域における繊毛虫類の摂食生態 (総説). 日本プランクトン学会報 1999; **46**: 113-133.
- 4) Kamiyama T. Planktonic Ciliates: Diverse Ecological Function in Seawater. In: Ohtsuka S, Suzaki T, Horiguchi T, Suzuki N, Not F (eds). *Marine Protists Diversity and Dynamics*. Springer, Tokyo. 2015; 277-309.
- 5) 神山孝史, 会澤安志. 培養実験下での2種の有鐘繊毛虫 *Tintinnopsis beroidea* と *Amphorella quadrilineata* の増殖. 日本プランクトン学会報 1987; **34**: 185-191.
- 6) Kamiyama T, Tsujino M. Seasonal variation in the species composition of tintinnid ciliates in Hiroshima Bay, the Seto Inland Sea of Japan. *J. Plankton Res.* 1996; **18**: 2313-2327.
- 7) Kamiyama T, Nagasaki K, Itakura S. Changes in microbial loop components: effects of a harmful algal bloom formation and its decay. *Aquat. Microb. Ecol.* 2000; **21**: 21-30.
- 8) Kamiyama T. Comparative Biology of Tintinnid Cysts. In: Dolan JR, Montagnes DJS, Agatha S, Coats DW, Stoecker DK (eds). *The Biology and Ecology of Tintinnid Ciliates: Models for Marine Plankton*. John Wiley & Sons (Blackwell Publishing Limited), UK. 2013; 171-185.
- 9) Landry MR, Hassett RP. Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton. *Mar. Biol.* 1982; **67**: 283-288.
- 10) Dolan JR, Gallegos CL, Moigis A. Dilution effects on microzooplankton in dilution grazing experiments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2000; **200**: 127-139.
- 11) Kamiyama T. The impact of grazing by microzooplankton in northern Hiroshima Bay, the Seto Inland Sea, Japan. *Mar. Biol.* 1994; **119**: 77-88.
- 12) Kamiyama T, Arima S, Tsujino M. Characteristics of the distribution of bacteria, heterotrophic nanoflagellates and ciliates in Hiroshima Bay in summer. *Fish. Sci.* 2003; **69**: 755-766.
- 13) Kamiyama T, Arima S. Feeding characteristics of two tintinnid ciliate species on phytoplankton including harmful species: effects of prey size on ingestion rates and selectivity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2001; **257**: 281-296.
- 14) Kamiyama T, Arima S. Lethal effect of the dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* upon the tintinnid ciliate *Favella taraiakensis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1997; **160**: 27-33.
- 15) Kamiyama T. Growth and grazing responses of tintinnid ciliates feeding on the toxic dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama*. *Mar. Biol.* 1997; **128**: 509-515.
- 16) Kamiyama T, Takayama H, Nishii Y, Uchida T. Grazing impact of the field ciliate assemblage on a bloom of the toxic dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama*. *Plankton Biol. Ecol.* 2001; **48**: 10-18.
- 17) Kamiyama T, Matsuyama Y. Temporal changes in the ciliate assemblage and consecutive estimates of their grazing effect during the course of a *Heterocapsa circularisquama* bloom. *J. Plankton Res.* 2005; **27**: 303-311.
- 18) Kamiyama T, Tsujino M, Matsuyama Y, Uchida T. Growth and grazing rates of the tintinnid ciliate *Favella taraiakensis* on the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense*. *Mar. Biol.* 2005; **147**: 989-997.
- 19) Stoecker DK, Capuzzo JMcD. Predation on protozoa: its importance to zooplankton. *J. Plankton Res.* 1990; **12**: 891-908.
- 20) Nagano N, Iwatsuki Y, Kamiyama T, Shimizu H, Nakata H. Ciliated protozoans as food for first-feeding larval grouper, *Epinephelus septemfasciatus*: Laboratory experiment. *Plankton Biol. Ecol.* 2000; **47**: 93-99.
- 21) Nagano N, Iwatsuki Y, Kamiyama T, Nakata H. Effects of marine ciliates on survivability of the first-feeding larval surgeonfish, *Paracanthurus hepatus*: laboratory rearing experiments. *Hydrobiologia* 2000; **432**: 149-157.
- 22) Kamiyama T. Microzooplankton as a food source for the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: seasonal variation in gut contents and food availability. *Fish. Sci.* 2011; **77**: 961-974.
- 23) Park MG, Kim S, Kim HS, Myung G, Kang YG, Yih W. First successful culture of the marine dinoflagellate *Dinophysis acuminata*. *Aquat. Microb. Ecol.* 2006; **45**: 101-106.
- 24) Kamiyama T, Suzuki T. Production of Dinophysistoxin-1 and pectenotoxin-2 by a culture of *Dinophysis acuminata* (Dinophyceae). *Harmful Algae* 2009; **8**: 312-317.
- 25) 長井 敏, 神山孝史. *Dinophysis* 属の培養と増殖特性. 「有害有毒プランクトンの科学」(今井一郎, 山口峰生, 松岡数充編). 恒星社厚生閣, 東京. 2016; 282-289.
- 26) Kamiyama T. Planktonic ciliates as a food source for the scyphozoan *Aurelia aurita* (s.l.): Feeding activity and assimilation of the polyp stage. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2011; **107**: 207-215.
- 27) Kamiyama T. Planktonic ciliates as food for the scyphozoan *Aurelia aurita* (s.l.): Effects on asexual reproduction of the polyp stage. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2013; **445**: 21-28.
- 28) Kamiyama T. Planktonic ciliates as food for the scyphozoan *Aurelia coerulescens*: feeding and growth responses of ephyra and metephyra stages. *J. Oceanogr.* 2017; **74**: 53-63.