

細菌の多様性が支配する海洋炭素循環

Bacterial diversity controls the carbon cycle in the oceans

三木健・横川太一・永田俊・山村則男（京都大学生態学研究センター）

Takeshi Miki, Taichi Yokokawa, Toshi Nagata, Norio Yamamura (Center for Ecological Research, Kyoto University)

序論

生態学者は現在、種多様性や群集組成、生態系機能といったものを決める重要な要因として、局所群集間での生物個体の移動分散という過程に注目している(1,2,3,4)。とくに、メタ群集理論においては、それぞれの局所群集が環境変動に対して柔軟に応答し生態系機能を維持し続けるためには、局所群集間のつながりが必須のものであるという予測をたてている(5,6,7)。しかし、この理論は、単純な競争群集や被食—捕食者群集といった単純な相互作用だけを含むモデル生態系にのみ適用されており、種間に複雑な相互作用が存在するような現実的なシステムの挙動については理解が進んでいない。

そこで、私たちは、海洋における従属栄養細菌群集がメタ群集として振る舞う、よいモデル系であると考え、メタ群集理論に基づく数理モデルの数値解析により、細菌群集が環境変動に対してどのように応答するかを予測することにした。海洋生態系において細菌群集は、有機物の分解、溶存態有機物の上位栄養段階への伝達、粒子態有機物の溶存化とその沈降といった複数の生態系機能を担っている。また環境間の細菌個体の分散が局所細菌群集の組成の決定要因になっていることもすでに明らかとなっている。植物プラントンによる一次生産由来の二種類の有機物（粒子態有機物:POC と溶存態有機物:DOC）と細菌との相互作用に注目して、メタ群集からの細菌個体の移入の影響を受ける局所細菌群集が、一次生産速度の増加という環境変動に対して、どのように応答し、生態系機能（細菌による有機物の二次生産および粒子態有機物の沈降）がどう変化するかを予測するモデルを構築した。

モデル

均一混合空間における N タイプ（生態型）の細菌からなる局所群集を考える。この N 種類のタイプの細菌は2種類の有機物 POC と DOC をめぐって競争しているものし、離散時間の個体群動態としてモデル化する。そして、それぞれのタイプの細菌は、二つの状態（海水中に浮遊し DOC を利用可能な状態「自由遊泳性個体」と粒子態有機物に付着し POC を利用可能な状態「付着性個体」）を可変的に取りうるとする。ここで4つのタイプ特異的な形質を考える。タイプ j に対して（1）単位時間内に、付着性個体が POC を分解する確率「加水分解速度」 h_j 、（2）加水分解によって生じた DOC を付着性個体が吸収できる割合「吸収率」 u_j 、（3）付着性個体が単位時間内に、自由遊泳性個体へと細胞状態を転換する確率「脱出率」 d_j 、（4）自由遊泳性個体が単位時間内に、付着性個体へと転換する確率「付着率」 a_j の4つである。タイプ間の競争は、全タイプ自由遊泳性個体間での DOC 吸収をめぐる競争と、全タイプ付着性個体間での POC への付着をめぐる競争の2種類を考える。また加水分解によって生じた DOC のうち、付着性個体が吸収できなかった部分 $(1 - u_j)$ はそのまま水中へと放出され、自由遊泳性個体によって利用される。これが、局所群集内での有機物資源と細菌との相互作用である。

次に、 N タイプの細菌が同一頻度で存在するメタ群集を考え、各時間ステップの最後にこのメタ群集から上記の局所群集へと細菌個体の移入を仮定する。メタ群集において、 N タイプそれぞれの4つの形質 (h_j, u_j, d_j, a_j) は、 $[0, 1]$ からランダムに選んで割り当てる。局所群集体積あたりの移入全個体数を I_m とし、 N タイプそれぞれは I_m/N 個体ずつ移入とする。局所群集での個体数のバランスを保つため、各タイプの密度に依存して全タイプ合計で I_m だけが移出すると仮定した。これがメタ群集と局所群集との間のやりとりである。

このような設定のもとで、 $N = 1000$ として、植物プランクトンから供給される POC の供給速度が、低い値から高い値へと10倍に増加したとき、局所細菌群集の組成の変化の程度、変化の方向性（つまりどのような形質の細菌へと置き換わるか）、細菌による二次生産速度と POC の沈降速度の変化の程度が、メタ群集からの移入速度 I_m にどう依存するかを数値計算により予測した。なお、局所群集の変化のしかたは、当然メタ群集での各細菌タイプへの形質の割り当て方に依存するので、その割り当て方の異なるメタ群集を10

00個作り、それぞれの場合の局所群集の変化の仕方を計算し、その平均値と95%信頼区間を求めた。

結果と考察

まず、環境変化、すなわち有機物資源 POC の供給量の増加によって細菌群集の組成がどの程度変化するかを β -diversity という指標を用いて計算した(図 1.1)。 β -diversity は、環境変化の前後であわせて出現した細菌タイプの数、環境変化の前後それぞれで出現した細菌タイプの数の平均で割った値として定義され、前後で全く組成が変化していなければ 1、前後で全く異なるタイプが出現していたら 2 という値を取る。図 1.1 から、移入速度 (Immigration rate) が中程度のときに、組成の入れ替わりの程度が最大になることが分かった。この予測は、従来のより単純な相互作用系のモデルの予測と一致している(5,7)。

次に、このような細菌タイプ組成の変化によって、環境変化の前後でどのようなタイプの種が優占していたのかを調べた(図 1.2, ~1.5)。これは、それぞれの細菌タイプの形質をその密度で重み付けして足し合わせた「群集平均形質」を計算することによって求めた。図より、メタ群集からの移入が中程度のとき、POC への群集平均付着速度 (attachment rate 図 1.2)、POC の群集平均加水分解速度 (hydrolysis rate 図 1.3)、加水分解後の DOC の群集平均吸収率 (uptake ratio: 図 1.4) はすべて、POC の供給速度が低いとき (環境変化前: □) に比べて、その供給速度が高くなったとき (環境変化後: ■) に有意に増加することが分かった ($P < 0.001$)。それに対し、POC からの群集平均脱出率 (detachment rate: 図 1.5) については、環境変化前後で有意な差は見られなかった。

以上より、メタ群集から局所群集への移入率が中程度のときには、POC という有機物資源の供給量が増えると、POC への付着率がより高く、いったん POC に付着するとすぐに加水分解し、しかも加水分解して生じた DOC は水中には放出せずに自分で吸収してしまうという形質を持った細菌が優占するように細菌群集の組成が変化することが分かった。それでは、このよう細菌群集で平均してみたときの特性が変わった結果、細菌群集の担っている生態系機能 (細菌の二次生産と POC の沈降) はどのように変化したのだろうか？

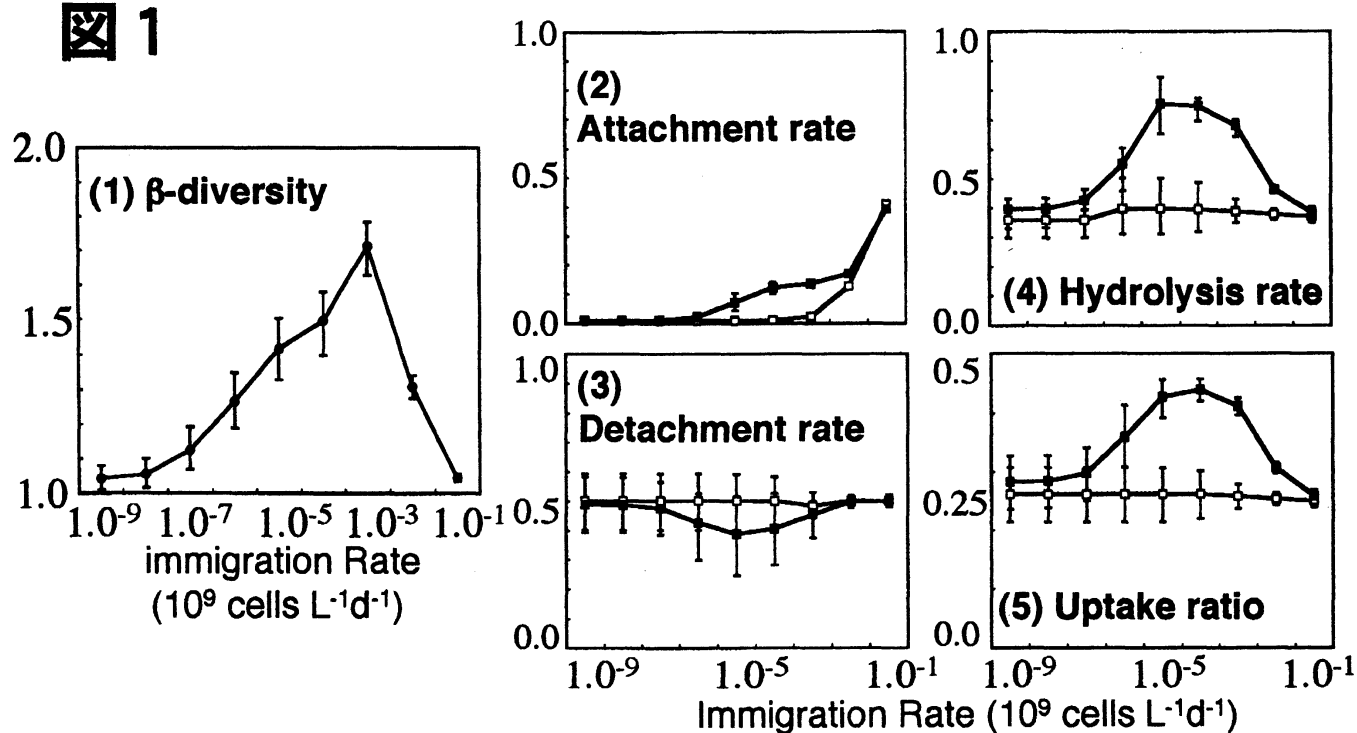
図 2 は、環境変化 (POC 供給量が 10 倍に増加) の前後での細菌生産速度の比 (Δ bacterial

production:図 2.1) と POC の沈降速度の比 (Δ sinking flux of POC 図 2.2)を表している。この図から、細菌生産速度の増加は、メタ群集からの移入速度が中程度の時にその程度が最大となり、その結果として、同時に POC の沈降速度の増加は最も抑制されるということが予測された。このとき、POC という沈む可能性のある有機物のインプットが10倍になっても、それを分解する細菌群集の特性が変わるせいで、アウトプットである POC の沈降は約6倍にしか増加しないのである。

本研究により、メタ群集理論は、複雑な相互作用を含む生物群集の振る舞いを予測するのにも十分適用できることが示唆された。細菌群集に限らず、海洋生態系の中で重要な生態系機能(=物質循環過程)を担っている生物の多くはサイズの小さな微生物であり、彼ら微生物群集の振る舞いを予測するには局所群集間のつながりを考慮したメタ群集モデルが有用であろう。また本研究では、複雑な相互作用といっても、資源利用をめぐる相互作用しか考慮しなかったが、今後、被食—捕食関係も含めた多栄養段階の食物網モデルへとメタ群集理論の適用の幅を広げていくことも、生物群集が環境変動に対してどのように応答するかを予測するためには必要になっていくと思われる。

参考文献

1. Mouquet N, Loreau M (2002) Am. Nat. 159: 420-426
2. Mouquet N, Loreau M (2003) Am. Nat. 162:544-557
3. Leibold M et al. (2004) Ecol.Let. 7:601-613
4. Gross KL et al. (2005) Ecology 86:476-486
5. Loreau M et al. (2003) PNAS 100:12765-12770
6. Leibold M, Norberg J (2004) Limnol. Oceanogr. 49:1278-1289
7. Kitayama K (2005) Science 308: 633b

1

2
