

氏 名(本籍)	あき 秋	ほ 保	た 太	ろう 郎
学位の種類	博 士 ( 農 学 )			
学位記番号	農 博 第 8 6 8 号			
学位授与年月日	平 成 1 8 年 3 月 2 4 日			
学位授与の要件	学位規則第 4 条第 1 項該当			
研究科専攻	農学研究科環境修復生物学専攻 (博士課程)			
学位論文題目	女川湾における尾虫類, 特に <i>Oikopleura dioica</i> の生態に 関する研究			
論文審査委員	(主 査)	教 授	谷 口	旭
	(副 査)	教 授	南	卓 志
		教 授	松 田	一 寛
		助教授	遠 藤	宜 成

# 論文内容要旨

## はじめに

尾虫類はオタマゴヤとも呼ばれ、脊索動物門、尾索動物亜門、尾虫綱、尾虫目に属するゼラチン質動物プランクトンである。尾虫類は「ハウス」と呼ばれる分泌性の非常に精巧な濾過装置の中で生活し、ハウスに備わる Inlet filter と Food concentrating filter の2つの目合いの異なるフィルターを使うことで摂食に適したサイズの粒子を濾過摂食している。特に、サブマイクロサイズの Food concentrating filter を持つことにより、尾虫類はバクテリアやコロイド粒子すらも直接摂食することが可能だといわれている。

尾虫類はこのようなハウスを絶え間なく更新して植物プランクトンやバクテリアなどが付着した古いハウスを海中へ放棄し続け、放棄された大量のハウスは“Marine snow” となって中深層や海底の生物群集へ有機物を供給することがすでに知られている。近年、カイアシ類やオキアミ類、ウナギ科魚類仔魚などの胃内容物中に高い頻度で尾虫類ハウスが出現することが報告され、ハウスに付着した植物プランクトンやバクテリアなどの微小な有機物が上位捕食者に直接転送される独特の食物網 “Appendicularian short-circuit” を形成していることが指摘されている。バクテリアなどの微小な有機物を上位捕食者に伝達する経路としては “Microbial food web” の存在が知られているが、多くの栄養段階を経るために有機物の多くが経路内で代謝されてしまうと考えられている。一方、尾虫類やそのハウスを介した食物網 Appendicularian short-circuit は、Microbial food web よりも有機物の伝達が直接的なため非常に効率の良い経路であると考えられるが、その定量的な研究は行われていない。

これまで、尾虫類に関する研究は室内実験を中心に盛んに行われてきたものの、自然群集を対象とした研究報告は少ない。本研究では宮城県の女川湾において、尾虫類の現存量と季節変動に関する基礎的調査に加え、ハウス生産量に関する飼育実験および現場観測を行い、Appendicularian short-circuit を介した有機物フラックスの定量化を試みた。

## 1、女川湾における尾虫類の出現とその季節変動

尾虫類の種組成、現存量およびそれらの季節変動を調べるために、女川湾最奥部に定点St. 1（平均水深23 m）を設け（Fig. 1）、2002年11月から2003年12月の14ヶ月間に27回の採集を行った。動物プランクトンはNORPACネット（目合100  $\mu\text{m}$ ）による海底直上からの鉛直曳きによって採集し、実体顕微鏡下で尾虫類の計数および種の同定を行った。同時に、海洋環境調査としてSTDによる水温および塩分観測、水深 0、5、10、15、20 m 各層のクロロフィルa濃度の定量を行った。また、尾虫類現存量が高くなると予想された2003年6-12月には、餌環境をより詳細に見るために、ピコ (< 2  $\mu\text{m}$ )、ナノ (2-20  $\mu\text{m}$ )、マイクロ (> 20  $\mu\text{m}$ ) の各サイズ画分のクロロフィルa濃度と、バクテリア現存量もあわせて調査した。

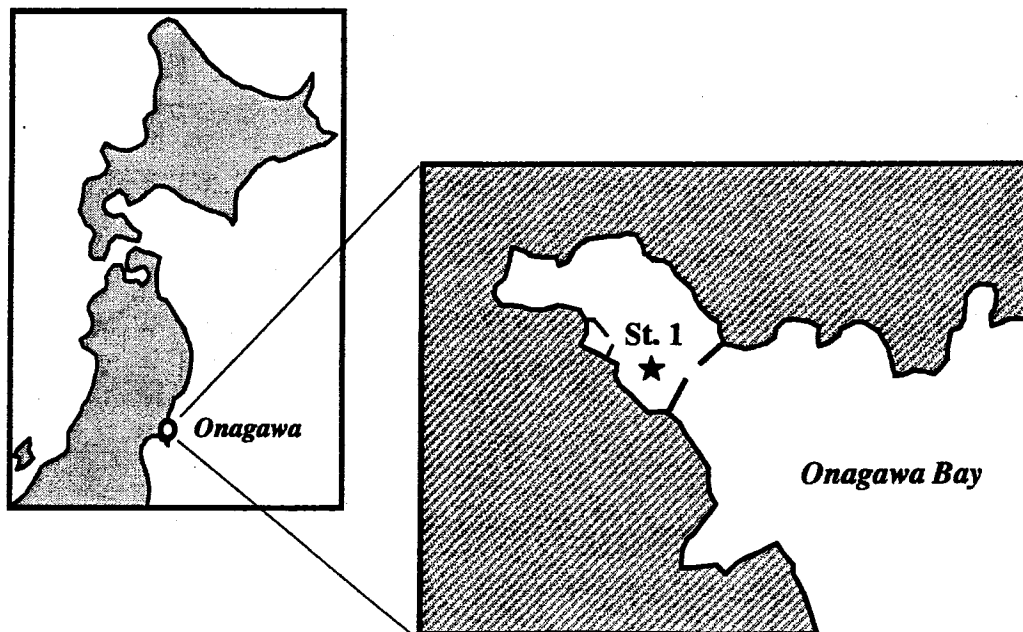


Fig. 1. Location of the sampling station in Onagawa Bay on the northwestern Pacific coast of Japan.

観測期間中、女川湾では *Oikopleura gracilis*、*O. longicauda*、*O. rufescens*、*O. dioica*、*O. parva*、*O. cophocerca*、*Fritillaria borealis*、*F. pellucida* の2属8種の尾虫類の出現が確認された (Table 1)。また、尾虫類は低水温期には出現せず、初夏から冬に

Table 1. Occurrence of appendicularians at St.1 in Onagawa Bay during the period from November 2002 to December 2003.

	2002		2003													
	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D		
<i>Oikopleura gracilis</i>	+	+	+	+	+			+				+		+	+	
<i>O. longicauda</i>	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>O. rufescens</i>		+													+	+
<i>O. dioica</i>	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>O. parva</i>	+	+										+				+
<i>O. cophocerca</i>		+										+		+	+	+
<i>Fritillaria borealis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>F. pellucida</i>	+			+										+	+	+

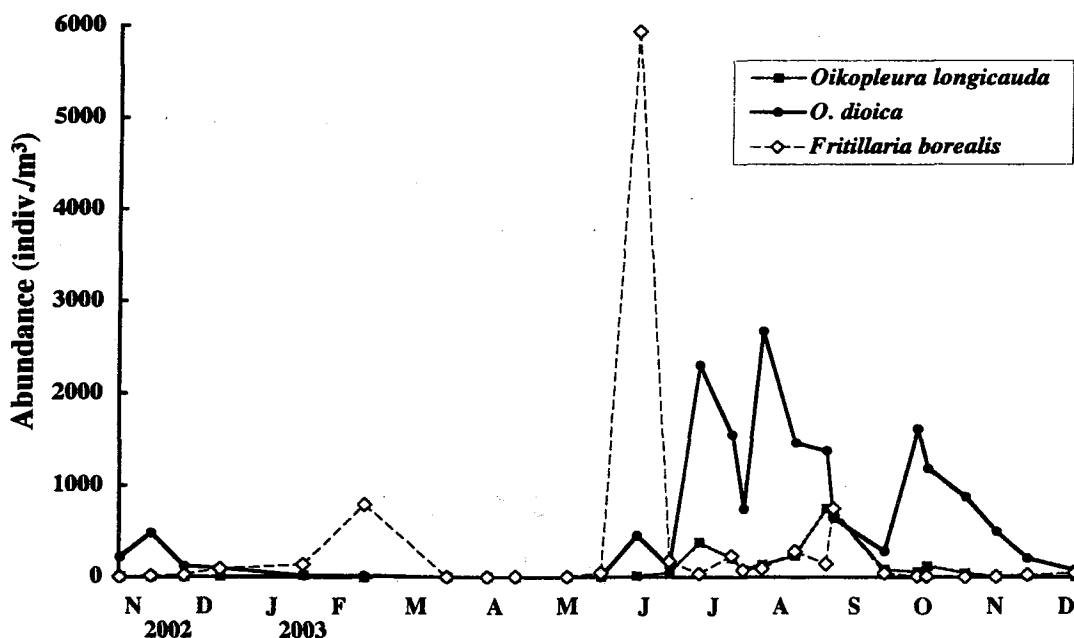


Fig. 2. Temporal variations in abundance of three dominant appendicularian species at St. 1 in Onagawa Bay during the period from November 2002 to December 2003.

かけて多く出現した。この傾向は、*O. longicauda*、*O. dioica*、*F. borealis* の3種において顕著であった。これら3種は2003年3-5月の低水温期を除いて高い頻度で出現し、その間73-100%の優占率を示した。また、夏季の高水温期には高い現存量を示し (Fig. 2)、成熟個体の出現も観察された。以上のことから、これらの優占種に代表される女川湾の尾虫類群集は初夏に暖水とともに流入し、高水温期間には湾内で活発に再生産を行っているものの、冬季の水温低下とともに死滅すると

考えられた。一方、*O. gracilis*、*O. rufescens*、*O. parva*、*O. cophocerca*、*F. pellucida* については、出現が秋から冬に限られていた上に現存量も低く、成熟個体も観察されなかった。したがって、これらの 5 種は津軽暖流系水の流入に伴って湾内に入るものの、湾内では増殖できないものと判断された。以上をまとめると、女川湾内には固有の尾虫類群集は存在せず、全て湾外から移入してくること、そのうち高水温期に湾内で増殖できる 3 種が優占種となること、しかし、後者もまた低水温期には死滅することが明らかになった。

女川湾における尾虫類の出現は流入湾外水に支配されており、その指標として水温と塩分が使えると考えられる。そこで、高水温期における現存量変動の要因を調べるために、2003年6-12月期の優占種3種の現存量と水温および塩分との相関解析ならびに餌環境の指標となるサイズ別クロロフィルa濃度およびバクテリア現存量との相関解析をそれぞれ行った (Table 2)。その結果、暖水性が強い*O. longicauda*の現存量は水温の支配を強く受けていたこと、適温範囲の広い*O. dioica*はこの期間においてはナノサイズ以下の植物プランクトン現存量の支配を受けていたことが明らかになった。

Table 2. The correlations of each abundance (indiv./m<sup>3</sup>) of three dominant appendicularian species to mean concentrations of size fractioned chl. *a* (μg/L), bacteria abundance (cells/mL), mean temperature (°C) and salinity in the water column at St. 1 in Onagawa Bay during the period from June to December 2003.

	Chlorophyll <i>a</i>					Bacteria	Temp.	Salinity
	Pico-	Nano-	Pico + Nano-	Micro-	Total			
<i>Oikopleura longicauda</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	$r = 0.601^*$	$r = -0.613^*$
<i>O. dioica</i>	NS	$r = 0.559^*$	$r = 0.646^{**}$	$r = 0.524^*$	$r = 0.602^*$	NS	NS	NS
<i>Fritillaria borealis</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

n = 16, \*\*significant at p < 0.01, \*significant at p < 0.05, NS not significant

## 2、*Oikopleura dioica*の二次生産者としての機能とその生産量

水温が最も高い、すなわち尾虫類の生理活性が最も高いと予想された2003年9月2-4日に、東北大学大学院農学研究科附属複合生態フィールド生態研究センターにおいて、Appendicularian short-circuitを介した有機物フラックスを見積もるための飼育実験を行った。St. 1において女川湾の最優占種である*O. dioica*を採集し、同時に採集した海水から20  $\mu\text{m}$ 以上の粒状物を除いた自然海水中で飼育を行い、ナノサイズ以下の粒状有機物がハウスおよびその付着物として上位食段階へ転送される量を測定した。飼育には容積1 Lのポリカーボネイト製ボトルを使用し、海水1 Lに対して*O. dioica*を10個体ずつ入れたものを実験区、海水のみのもを対照区としてそれぞれ24時間飼育した。この実験は2回繰り返された。そして、これにより粒状有機物 (POC)、クロロフィル*a*、バクテリアの除去率をそれぞれ調べるとともに、ハウス生産速度と放棄ハウス炭素量の測定を行った。

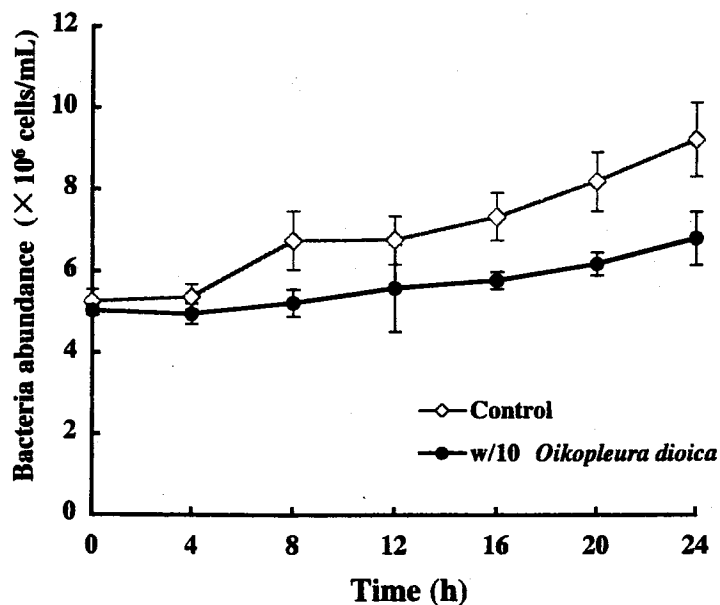


Fig. 3. Temporal variations in bacteria abundance with (w/10 *Oikopleura dioica*) or without *Oikopleura dioica* (Control).

バクテリアの除去率は有意に高く、*O. dioica*では $2.4 \times 10^8$  cells/individ./d、炭素量換算で $4.8 \mu\text{g C/individ./d}$ であった (Fig. 3)。また、飼育実験期間中の総ハウス炭素量、

すなわち、1個体の*O. dioica*によって放棄ハウスの形で転送されるナノサイズ以下の粒状有機物量は7.4  $\mu\text{g C}/\text{indiv.}/\text{d}$ であり、このうち1.4  $\mu\text{g C}$ は摂食されずにハウスへ付着したバクテリアであったと推定された。しかし、この時のハウス生産速度は3.98 houses/indiv./dという低い値であった。検鏡の結果、飼育海中には長さ80  $\mu\text{m}$ を超える針状の珪藻*Pseudo-nitzschia* sp.が優占しており、これが30  $\mu\text{m}$ 以上の粒子を通さないといわれる*O. dioica*ハウスのInlet filterの目詰まりを起こしたために、*O. dioica*の摂食が阻害されたと考えられた。すなわち、このときには不適サイズの珪藻の卓越により、結果的に餌不足が起こったといえる。

### 3、女川湾における尾虫類ハウスの沈降量

尾虫類が高い現存量を示す夏秋に相当する2003年7月、9月、10月に、St. 1の水深5 mおよび15 mに2つのセディメントトラップを3-5日間係留し、女川湾における尾虫類ハウスの沈降量を実測した。同時に各トラップ係留深度から水面までのNORPACネットによる鉛直採集を行い、先述の優占種3種の0-5 m、5-15 m層における現存量をそれぞれ測定した。得られた現存量データと、室内実験によって明らかにされている既報のハウス生産速度 (Sato *et al.*, 2003) ならびにハウス生産速度と水温および塩分との関係式 (Sato *et al.*, 2001) から、St. 1における3種の尾虫類ハウスの生産量をそれぞれ計算し、沈降量との比較を行った。

7月および10月の0-15 m層におけるハウス沈降量は計算で求められたハウス生産量とほぼ等しく、生産されたハウスのほとんどが沈降中に他の生物に利用されることなく下層へ移送されていたと考えられた (Fig. 4)。一方、9月には計算で求められたハウス生産量に対する沈降量の比が極めて低く、実際のハウス生産量は計算値より甚だしく低かったか、あるいは沈降中に高い摂食圧を受けて消費されていた可能性が示唆された。9月のトラップ係留期間は上述の飼育実験を行った時期と一致するが、この間のクロロフィル*a*濃度、すなわち潜在的な餌料プランクトン量は増加していたにもかかわらず、*O. dioica*現存量は急激に減少していた (Fig. 2)。

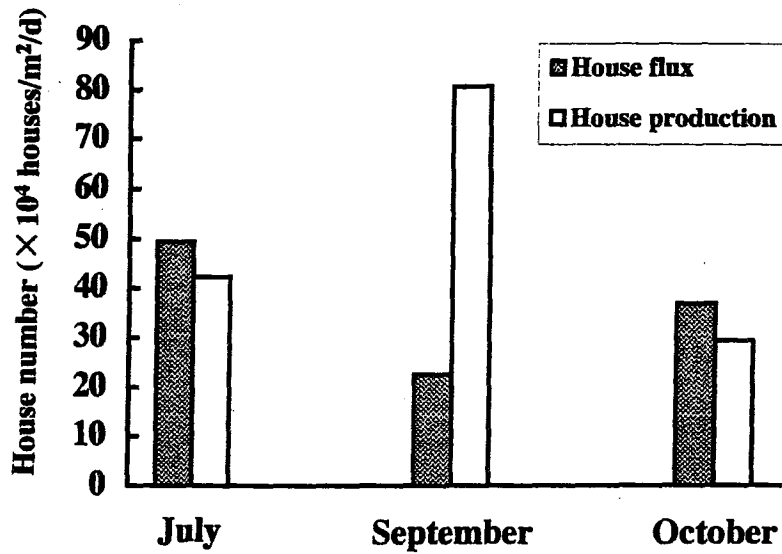


Fig. 4. Total house flux and estimated house production in 0-15 m layer at St. 1 during each sampling period from 23 to 28 July, 1 to 4 September and 10 to 14 October 2003.

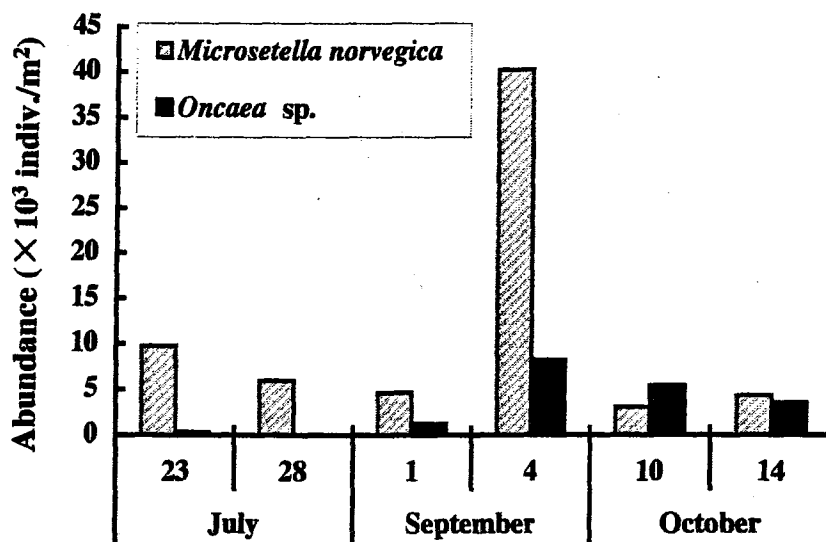


Fig. 5. Abundance of *Microsetella norvegica* and *Oncaea* sp. at St. 1 on 23 and 28 July, 1 and 4 September, and 10 and 14 October 2003.

このことは、現場においても飼育実験と同様に珪藻*Pseudo-nitzschia* sp.による摂食阻害が起こっていたことを示している。このことが、9月の*O. dioica*ハウスの沈降量が低かった理由であり、水温および塩分との関係から計算したハウス生産量の



過大評価を招いた理由であると考えられる。一方で、*O. longicauda*と*F. borealis*の現存量はこの間にも減少しておらず、両種には*Pseudo-nitzschia* sp.による摂食阻害は起こらないといえる。また、トラップ係留期間にわたり、沈降ハウスを摂食することが知られているカイアシ類*Oncaea* sp.および*Microsetella norvegica*の現存量を調べたところ、どちらも9月4日に高かった (Fig. 5)。このことから、9月にはカイアシ類による沈降ハウスの消費が起こっていたと推察され、Appendicularian short-circuitが機能していた可能性が高い。このとき*O. dioica*の放棄ハウスを介してカイアシ類へ転送される有機物フラックスは、飼育実験で得られた値から90.7 mg C/m<sup>2</sup>/dと計算され、そのうち17.0 mg Cが沈降ハウスに付着したバクテリアであると推定された (Fig. 6)。

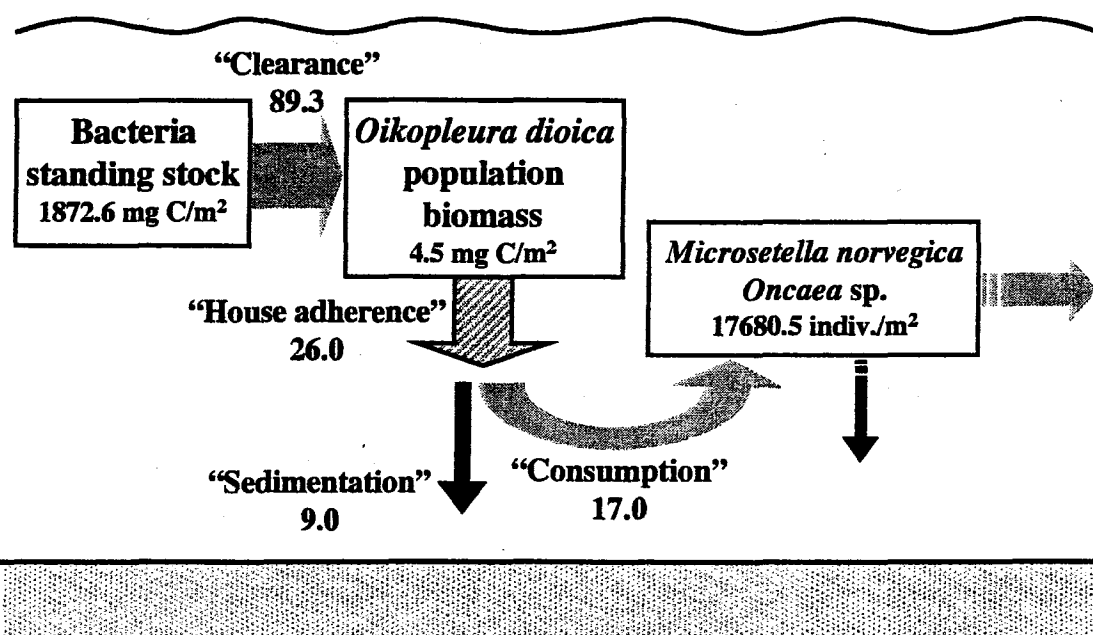


Fig. 6. Estimated carbon flow (mg C/d) from bacteria to higher trophic levels through the "appendicularian short-circuit" by *Oikopleura dioica* in the upper 15 m layer at St. 1 in Onagawa Bay during the period from 1 to 4 September 2003.

## まとめ

以上に述べた本研究の成果をまとめると、(1) 女川湾において尾虫類は水温の

高い初夏から冬にかけて出現し、この期間にピコ・ナノプランクトンを消費して大量のハウスを生産する重要な二次生産者であることが明らかになった。(2) 女川湾の最優占種*O. dioica*の現存量は、至適水温期には摂食に適したナノサイズ以下の植物プランクトン現存量に支配されていることが明らかになった。(3) 環境水中の植物プランクトンの大きさや形状によってはハウスのInlet filterが詰まることで尾虫類が摂食阻害を受け、現存量やハウス生産量の低下を引き起こす可能性が示唆された。この現象はInlet filter構造の違いによって種特異的に発現していると考えられた。(4) 沿岸域では尾虫類の現存量は高いものの、その放棄ハウスはすぐに海底に沈降してしまうため、水柱中の食物連鎖に連結しないとされてきたが、女川湾ではその推測は当たらず、沈降ハウスが優占するカイアシ類に摂食され、Appendicularian short-circuitが成立していることが示唆された。(5) Appendicularian short-circuitを介してバクテリアから上位捕食者へ移送される有機物フラックスを17.0 mg C/m<sup>2</sup>/dと見積もったほか、女川湾における尾虫類の重要度を初めて定量的に示すことができた。

## 引用文献

- Sato, R., Y. Tanaka and T. Ishimaru (2001) House production by *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) under laboratory conditions. *J. Plankton Res.*, **23**: 415-423.
- Sato, R., Y. Tanaka and T. Ishimaru (2003) Species-specific house productivity of appendicularians. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **259**: 163-172.

## 論文審査結果要旨

昆虫類は尾索動物亜門に属する動物プランクトンであり、精巧な濾過機構を備えたハウスを形成し、バクテリアなどの微細粒子を摂食している。植物プランクトンやバクテリアなどが過剰に付着したハウスは海中へ放棄されて甲殻類プランクトンや魚類稚仔に摂食されるので、ハウスを介して微小粒子と上位捕食者が直接連鎖する“Appendicularian short-circuit”が成立する。これによって有機物転送効率が高められるが、その定量的研究は行われていない。本研究は、宮城県女川湾において Appendicularian short-circuit の定量的解析を行なったものである。

女川湾内定点で2002年11月-2003年12月に27回の観測を行い、2属8種の昆虫類の出現および *Oikopleura longicauda*, *O. dioica*, *Fritillaria borealis* の3種の優占を明らかにした。その季節消長から、同湾には暖水とともに湾外から流入し、冷水期に死滅すると判断した。

最優占種 *O. dioica* の飼育実験では、放棄ハウスとともに上位食段階へ移送されるナノサイズ以下の粒状有機炭素量を測定し、そのバジェットを以下のように推定した。日間バクテリア摂取率は  $4.8\mu\text{g C/indiv./d}$ 、ハウスとそれに付着して放棄される有機物は合計  $7.4\mu\text{g C/indiv./d}$ 、うち  $1.4\mu\text{g C}$  が付着バクテリアである。観察されたハウス生産速度は  $3.98\text{houses/indiv./d}$  であったが、これは摂食に適さない珪藻がハウスの filter に目詰りしたために過小評価された可能性が高い。

2003年7月、9月、10月に、セディメントトラップによるハウス沈降量の実測結果を昆虫類現存量から推定されるハウス生産量と比較し、7、10月には両者がほぼ等しいが、9月には沈降量の方が少ないことを明らかにした。それにも拘わらずカイアシ類による放棄ハウスの消費は明らかで、女川湾でも  $90.7\text{mgC/m}^2/\text{d}$  に達する Appendicularian short-circuit が機能していることを示した。

以上の成果は、本邦初であるのみならず、世界的に見ても稀少な定量的成果であり、海洋の食物連鎖研究に大きな貢献をなすものと期待される。よって審査委員一同は博士（農学）授与に値するものと判断した。