

学 位 論 文 題 名

洞爺湖における浮游性サイクロポイダ橈脚類

*Cyclops strenuus* に関する生態学的研究

学位論文内容の要旨

本研究は、典型的な貧栄養湖である洞爺湖において、浮游性サイクロポイダ橈脚類 *Cyclops strenuus* の個体群動態と、これを制御する要因について明らかにすることを目的として、1992年5月から1996年12月にかけて、およそ10日毎の環境要因の測定と採水・プランクトンネットによる *C. strenuus* の採集を行った。野外個体群の発育時間と死亡率は、10日毎の採集試料からコホート解析により求めた。また、*C. strenuus* の摂餌戦略を理解するため、消化管内容物および消化管内植物色素の分析を行い、食性および摂餌の日周性について調べた。これに加えて、*C. strenuus* およびその餌生物の鉛直分布についても調べ、生活史パラメータとの関連について考察した。さらに、餌の量と質が *C. strenuus* の成長と再生産に与える影響を確かめるため、室内飼育実験を行い、現場個体群のそれと比較した。

湖水は1年を1周期として、5月初旬に表層から昇温し、6月下旬に水深10m付近に水温躍層が形成され以後10月下旬にかけて20mまで下降すること、1-4月には3-4℃で全層均一となり循環期の様相を呈することが示された。

*C. strenuus* の総個体数密度は調査開始時より徐々に増加し、1993年12月に最大値、 $1 \times 10^4$  ind  $m^{-3}$  を示した後1994年6月まで急激に減少した。1994年6-12月は  $2 \times 10^3$  ind  $m^{-3}$  程度で推移したが、以後1995、1996年の最大値は  $1 \times 10^3$  ind  $m^{-3}$  を上回ることにはなかった。調査期間を通して全てのステージが出現し、卵塊をもった雌成体も通年出現した。

調査期間中、1-2ヶ月の間隔で行った昼夜鉛直区分採集の結果から、*C. strenuus*は、循環期には水柱内全層に分散したが、循環期以外では分布上限深度は水温14℃の深度と一致し、水温躍層が深くなるにつれ分布深度も深くなることが分かった。成層が崩れる11月には分布層が浅くなり、再び20m以浅にも出現した。このため、*C. strenuus*が経験する水温の変動範囲は周年を通して4-10℃と極めて小さかった。

鉛直分布の季節変化は、コペポダイト1-6 (C1-6) 期では、光条件や植物プランクトンの鉛直分布とは関係なく、水温の鉛直勾配が近接要因であった。一方、ノープリウス幼生の鉛直分布は水温よりも植物プランクトンの鉛直分布に強く影響された。調査期間を通して、ノープリウス幼生には明瞭な昼夜移動は認められなかった。C1-6期では、成層期の前後には、夜間に水面直下まで上昇する鉛直移動が見られたが、水面直下に達する個体の割合は低かった。成層期にも昼夜移動は見られたが、水温躍層を超える上昇はみられず、移動振幅も小さかった。

*C. strenuus*の消化管内容物では植物プランクトンが卓越し、過去の研究で肉食の傾向が強いとされてきた雌成体でも植物プランクトンに依存していることが分かった。消化管内植物色素量は、鉛直移動の有無にかかわらず夜間に増加し日中減少する日周変化を示したことから、摂餌に日周性があり、夜間に増加することが示された。一方、*C. strenuus*一個体あたりの動物プランクトン捕食数には日周変化および密度依存性の何れも観察されなかったが、これは餌となる動物プランクトンの現存量が小さいためと考えられた。

コホート解析により、調査期間を通して5つのコホート（「1992」、「1993a」、「1993b」、「1994」および「1995a」）が判別され、これらにより見積もられた*C. strenuus*現場個体群の死亡率から、産出された卵の60-90%がノープリウス期で死亡し、成体までの生存率は最大でも7%に過ぎないことが示された。ただし、成体までの生存率にはコペポダイトステージの死亡率も関与し、初期コペポダイトステージの死亡率が高かったコホート「1993a」と「1995a」で最も低かった。初期コペポダイトステージ

では、それらが経験する平均クロロフィルa量と期間生存率との間に有意な正の相関関係があり、餌不足により死亡率が増加することが示唆された。

コホート解析により見積もられた、*C. strenuus*現場個体群の成体までの累積発育時間は201-271日と算出されたが、後述の室内実験で得られた値の3-4倍ほど長い。すなわち、洞爺湖での*C. strenuus*の発育時間は、餌を潤沢に与えた場合の発育時間よりも著しく長く、現場個体群は調査期間を通して厳しい餌制限下にあったことが分かった。

室内飼育実験で餌としてクリプト藻、*Cryptomonas tetrapyrenoidosa* (CP) を $10^3$  cells ml<sup>-1</sup>で与えた*C. strenuus*は、孵化後ノープリウス4期までに死亡したが、 $4 \times 10^4$ 、 $4 \times 10^3$  cells ml<sup>-1</sup> (H区、M区) では全個体が成体まで発育し、*C. strenuus*は植物プランクトンのみで成熟できることが分かった。コペポダイト3期 (C3期) までは、餌密度の減少は発育を遅滞させ体長を減少させた。C4期以降も、発育時間はL区で短い傾向を示したが、個体差が大きく実験区間差は明瞭でなかった。一方、体長はM区で有意に大きくなった。なお、CPとともに動物プランクトンを餌として添加しても (HP区) 発育・成長には影響がみられなかった。

室内飼育実験のH区、M区およびHP区とも、*C. strenuus*の産卵間隔に有意差はなく、本種が低餌環境下でも効率よく再生産を行うことが示唆された。M区の産卵数と卵生産速度は、H区およびHP区のそれらよりも1.5倍ほど有意に大きかった。これは雌成体の体長がM区で有意に大きいためであり、卵嚢内卵数 (Eps) と頭胸部長の関係は、 $Eps = 100.42 L^{3.28}$ で表すことができ、これは野外個体群における結果と統計的に有意な差異はなかった。

以上の野外調査と室内飼育実験の結果を総合し、生活史戦略の観点から洞爺湖に生息する*C. strenuus*で明らかとなった特徴は、本種が成層期には深水層に終日分布することである。この究極要因としては、低水温層に分布することで、一定の卵生産速度を維持しつつ、代謝を低下させ餌要求量を最小限にすることが考えられ、本種的生活史が現場の貧栄養環境に適応していることを示唆する。室内飼育実験の結果から、現場での発

育・成長の遅滞と幼生期の死亡の原因として餌不足が示唆されたが、これは鉛直分布が適応的ではないことを意味するのではなく、むしろ洞爺湖の餌環境が低水温下で代謝を抑えてもなお不足するほど低密度であることを示すと考えられる。さらに、成層期の*C. strenuus*分布深度における照度は、視覚捕食者であるプランクトン食性魚類の摂餌速度が激減する照度以下であったことから、洞爺湖に生息するヒメマスおよびワカサギの捕食を回避する上でも適応的であると考えられた。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 池 田 勉

副 査 教 授 中 尾 繁

副 査 教 授 菅 野 泰 次

学 位 論 文 題 名

洞爺湖における浮游性サイクロポイダ橈脚類

*Cyclops strenuus* に関する生態学的研究

サイクロポイダ橈脚類（以下サイクロポイダと略記）は富栄養水域で卓越し、小型動物プランクトン群集に多大な影響を与える肉食者である。餌となる動物プランクトン現存量の小さな貧栄養湖では、サイクロポイダの生態は富栄養水域とは異なることが予想されるが、それについて詳細に追及した研究は極めて少ないのが現状である。本申請者の論文は、洞爺湖で卓越するサイクロポイダ *Cyclops strenuus* の個体群動態を主とした生態を、約5年間（1992年5月～1996年12月）にわたる野外採集試料の解析と飼育実験から明らかにし、貧栄養湖のサイクロポイダの生活史戦略について考察を試みたものである。その得られた結果およびそれに基づく論議のうち、審査員一同は以下の諸点を特に評価すべきものとしてとりあげた。

第一に、野外採集試料の消化管内容物の解析から、洞爺湖の本種個体群が、発育の進行にともない植食性から肉食性へと移行する富栄養湖のサイクロポイダとは異なり、生活史の全ての段階で植物プランクトンを主な餌として利用することを見い出し、餌となる動物プランクトンの現存量が小さい貧栄養湖では、動物プランクトンよりも高密度で存在する植物プランクトンを捕食する摂餌戦略が適応的であると論じている点があげられる。貧栄養湖のサイクロポイダの食性に関しては、本申請者の論文が初の報告であり、サイクロポイダの多様な餌環境への適応戦略を知る上で極めて重要な知見である。

第二に、鉛直区分採集の結果から、本種個体群の鉛直分布が水柱の温度成層構造とよく一致することを見い出し、これと本種個体群の生活史戦略の関連を論議した点があげられる。すなわち

本種個体群は、1・4月の循環期には水柱内全層に分散したのに対し、循環期以外では分布上限深度は水温14℃の深度と一致し、水温躍層が深くなるにつれ分布層も深くなること、成層が崩れる11月には分布層が浅くなり、再び20m以浅にも出現すること、そのため本種個体群が経験する水温の変動範囲は周年を通して4・10℃とさきわめて小さいことが明らかとなった。この鉛直分布の究極要因は、通年にわたり低水温層に分布することで、一定の卵生産速度を維持しつつ、代謝を低下させ餌要求量を最小限にすることであると論じているが、これは、本種の生活史が洞爺湖の貧栄養環境に適応していることを強く示唆するものである。

第三に、本種の発育・成長と再生産に与える餌条件の効果を、植物プランクトンと動物プランクトンの両方を餌として、実験的に確かめた点である。その結果、本種は植物プランクトンのみで生活環を終了できること、動物プランクトンを餌として与えても、発育・成長と再生産にはその効果もみられないことが見いだされた。これは、既に述べた消化管内容物の解析結果ともよく一致し、サイクロポイダの食物要求が種毎に大きく異なり、従来の理解よりも大きな可塑性を持つことを示す新たな知見をもたらした。また本種では、餌密度の低下にともない発育時間は延長するが、雌では体サイズが増加するという特徴が明らかにされた。これは、低餌条件下では成熟を遅くして再生産のエネルギーを蓄えるための適応と考えることができ、このため低餌条件下でも卵生産速度が減少しないものと考えられ、ここでも本種の生活史が洞爺湖の貧栄養環境に適応していることを示唆する新知見が得られた。

第四に、洞爺湖における本種個体群の死亡率と発育時間を、コホート解析により見積もり、飼育実験の結果とあわせて、湖の餌環境を評価した点をあげることができる。調査期間を通して5つのコホートが判別され、いずれも産出された卵の60・90%がノープリウス期で死亡し、成体までの生存率は最大でも7%に過ぎないこと、いずれのコホートでも、成体までの累積発育時間は室内実験で得られた値の3・4倍ほど長いことが見いだされた。飼育実験の結果から、現場での発育の遅滞と幼生期の死亡の原因として餌不足が示唆されたが、これは上述した本種個体群の鉛直分布が適応的ではないことを意味するのではなく、むしろ洞爺湖の餌環境が低水温下で代謝を抑えてもなお不足するほど低密度であることを示すと結論している。

以上のように、本申請者の論文は貧栄養湖のサイクロポイダの生態を広範な資料から解明し、サ

イクロボイダの多様な餌環境への適応戦略、および湖沼生態系における機能的役割について、包括的に解析した初めての研究として高く評価できる。よって審査員一同は本論文が博士（水産学）の学位を授与するのに十分な内容を有するものと判定した。