

学 位 論 文 題 名

北部北太平洋における毛顎類(肉食性動物プランクトン)
の生活史と経年変動に関する研究

学位論文内容の要旨

毛顎類は海洋一次生産の主要な消費者であるかいあし類を捕食する肉食性動物プランクトンである。そのバイオマスはしばしばかいあし類に次ぐ高い値（全動物プランクトン・バイオマスの30%程度）を示すため、海洋生態系のなかで低次生産者のエネルギーを魚類等の高次捕食者へ輸送する重要な役割を担っていると考えられている。しかし北太平洋における毛顎類のこれまでの研究は主に沿岸・内湾域で行われており、外洋域における知見は少ない。また、水平分布や鉛直分布など生物学的観点からの研究は数多くあるが、生態学的観点からの研究は限られている。本研究は北部北太平洋での毛顎類の生態学を大きく推進する目的で、重要種の鉛直分布と個体群構造の季節変化および生活史を明らかにし、個体数密度の時間的（日周）変化と空間的变化（緯度分布）の特徴とその要因、さらには同一水系内での個体数密度の経年変動（19年間）とその要因について解析したものである。

生活史解析用の動物プランクトン試料は北海道釧路沖の Site H において鉛直区分採集（0～2000 m を5層に区分）を1996年9月から1997年10月まで毎月1～2回実施して採集した。分布の時空間的変動解析用の試料は、1996年6月の180度子午線（中央トランセクト）において双子型 Norpac Net の0～150 m 鉛直曳により4時間間隔の24時間採集を行って得た。経年変動解析用の試料は東経155度線（西部トランセクト；1992～1997年）と中央トランセクト（1979～1997年）において Norpac Net による0～150m 鉛直曳により採集し

た。

Site H で周年優占した毛顎類は *Sagitta elegans*, *Eukrohnia hamata*, *E. bathypelagica*, および *E. fowleri* の 4 種であった。主な分布深度は種により異なっており, *S. elegans* は主に 250 m 以浅の表層に分布し, *E. hamata* は 250 ~ 500 m, *E. bathypelagica* は 500 ~ 1000 m, *E. fowleri* は 1000 ~ 2000 m に分布した。 *S. elegans* と *E. hamata* では分布の中心が秋~冬にかけて下層に移動し, 春~夏にかけて上層に移動する季節的変化が明白に見られたが, *E. bathypelagica* では明白でなく, *E. fowleri* についてはそのような変化は見られなかった。推定した産卵期も種により異なり, *S. elegans* は晩春~夏, *E. hamata* は秋~初冬, *E. bathypelagica* は春~夏であり, *E. fowleri* は周年産卵していると考えられた。 *S. elegans* と *E. hamata* に関しては, 体長モードの時間的变化から世代時間をそれぞれ 2 年, 4 年と推定した。この値は従来報告されている毛顎類の世代時間 (内湾・沿岸域で 1 年未満, 北東部北太平洋で 6 ~ 12 ヶ月) よりも長く, 極海域の値 (2 年程度) に近い。

中央トランセクトで優占した毛顎類 3 種, *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, *S. scrippsae* の時空間変動を①小規模パッチネス, ②日周変動, ③中規模の空間分布に分けて解析した。平均出現密度からの偏差で表した小規模パッチネスは *E. hamata* が $\pm 7.7\%$, *S. elegans* が $\pm 16.3\%$, *S. scrippsae* が $\pm 22.9\%$ であり, 種によって異なった。出現パターンに日周変化が認められたのは *S. elegans* のみであった。個体数密度のピークが見られた水系は *S. elegans* が最も北部にあり, 次いで *E. hamata*, *S. scrippsae* の順であった。この中規模の空間分布 (出現密度の緯度変化) の相異は, 産卵期が種間で異なり, また同一種内でも緯度によって異なることで説明でき, これは餌をめぐる種間競争を避けた適応の結果と考えられた。また, 10 種類の環境要因と毛顎類出現密度との相関をステップワイズ法を用いた多重回帰分析を行ったところ, *E. hamata* には密度躍層の強さ (正相関), *S. elegans* には水温 (負相関), *S. scrippsae* には密度躍層の

深さ（負相関）が最も影響し、3種の毛顎類の生態の違いを反映していた。

中央トランセクト上の採集地点を水温・塩分特性により北からアラスカ海流系（AS）、亜寒帯海流系（SA）、北部移行領域（TN）、南部移行領域（TS）、亜熱帯海流系（ST）に区分し、それぞれの水系における重要毛顎類3種（*Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, および *S. scrippsae*）の個体数密度の経年変動を分散分析したところ、有意な経年変動が見られた。

経年変動パターンとその要因について、AS、SAの *S. elegans* には偶数年に多く、奇数年に少ない明白な2年周期の変動、同水系の *E. hamata* には10年規模の長周期の変動がそれぞれ認められ、前者にはカラフトマスの捕食、後者には長周期の気象変動（DICE）が影響している可能性が示された。TNでは毛顎類と全動物プランクトンの関係が負の相関関係にあり、これはTNでの全動物プランクトン・バイオマスの大きな要因となっているサルバとかいあし類の餌（植物プランクトン）をめぐる競合の結果、かいあし類の数が減り、それによって毛顎類が餌（かいあし類）制限を受けるという、かいあし類を介した間接的な関係が考えられた。TSの毛顎類個体数密度の経年変動は水温と負の関係にあり、水温と成熟度指数（MI）は正の相関にあった。これは水温上昇が産卵期を早めた結果、産卵から採集までの時間が長くなり、死亡量が多くなるためであることを強く示唆する。STの毛顎類では水温と個体数の間に負相関が認められたが、この時水温とMIには相関が無く、特に *E. hamata* と *S. elegans* ではMIと個体数密度にも相関が無かったので、亜寒帯性の毛顎類にとって高水温が個体群維持の制限要因になっている事が分かった。

本研究により、好適な生息環境（北方水系）においては、毛顎類の個体数密度の経年変動要因は複雑になっており、直接的・間接的な多様な効果が働き、しかもその要因は種によって異なるが、不適な環境では（つまり高水温）、その水温が直接的な制限要因となり、種間の変動傾向は類似することが示された。

これまで動物プランクトンは魚介類資源の餌料としての重要性から、その動態の研究はネットで採集された総生物量に注目したものが多かった。近年、本論文

を含めた多くの研究により総生物量を構成する各分類群，個体群レベルでの研究が行われるようになり，栄養段階（食地位），生活史を含めて，環境変動に対する個体群の反応を高精度で解析することが可能となった．今後は，このような個体群レベルの研究を他の動物プランクトン種へ展開することにより，環境変動に対する動物プランクトン群集全体の反応を把握することが，海洋生態系変動を解明する上で極めて重要であると思われる．

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 池 田 勉

副 査 教 授 菅 野 泰 次

副 査 教 授 三 宅 秀 男

学 位 論 文 題 名

北部北太平洋における毛顎類(肉食性動物プランクトン) の生活史と経年変動に関する研究

毛顎類は海洋生態系内で肉食者として卓越し、主要な一次消費者であるかいあし類を捕食する。自身は魚類などの高次捕食者に捕食されるため、毛顎類は低次生産者のエネルギーを魚類などの高次捕食者へ輸送する重要な役割を担っている。海洋生態系における毛顎類の重要性が認識されている一方で、北太平洋における毛顎類の研究は主に沿岸・内湾域で行われており、外洋域における生態学的知見は極めて少ないのが現状である。本申請者の論文は、北部北太平洋での毛顎類の生態学を大きく推進させる目的で、①北部北太平洋親潮域における優占毛顎類4種のライフサイクル、②個体数密度の緯度分布、③個体数密度の経年変動、に関する研究を行った。その得られた結果およびそれに基づく議論のうち、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、親潮域における1年間にわたる月毎の鉛直区分採集の結果から、親潮域に優占する毛顎類4種は主分布層と産卵期が互いに異なっている事を見い出し、ライフサイクルの初期段階において餌の競合を避けていることを示した。また、表層と中深層に分布する2種、*Sagitta elegans*と*Eukrohnia hamata*はそのライフサイクルにおいて分布深度を深くする時期があることを見い出した(*S. elegans*は冬期、*E. hamata*は冬期と夏期)。水温の季節変動が親潮域に比べて小さい北東部北太平洋ではこの様な現象は見られず、冬期の低水温で特徴的な親潮域では分布層の移動は個体群維持に適応的であると判断している。さらに、親潮域の毛顎類の世代時間は

北東部北太平洋よりも2から4倍長く (*S. elegans*は2年, *E. hamata*は4年), 低水温により成長が低く抑えられた結果であると論じている. 親潮域の毛顎類のライフサイクルに関しては本申請者の論文が初の報告であり, 毛顎類の外洋環境への適応を知る上で極めて重要な知見である.

第二に, 南北トランセクトに沿った4時間間隔の24時間採集の結果から, 毛顎類 (*E. hamata*, *S. elegans*, *S. scrippsae*) の緯度的な個体数変動が小規模パッチネスの大きさ, 日周鉛直移動, 産卵期のずれ, 環境要因により影響を受けていることを明らかにし, 分布パターンが様々な時空間スケールの要因により制限されていることを議論した点が挙げられる. すなわち, 産卵が直前に行われていた地点では若齢個体が多いため個体数密度のピークが形成され, それによって各種の中規模分布が形成されている事を明らかにした. そして *E. hamata*には密度躍層の強さ, *S. elegans*には水温, *S. scrippsae*には密度躍層の深さが, その分布パターンに最も影響を与えている事を示し, この違いを種間の生態の違いで説明している. また, *S. elegans*は夜間は上層に昼間は下層に分布する日周鉛直移動 (DVM) の影響で個体数密度が変動していることを発見した. 以上の変動に加えて, 種特異的な小規模パッチネスによって分布パターンが変動する事を示した. 毛顎類の南北分布を異なる時空間スケールに分解, 統計的処理をしてその要因を解析し, 水平分布を論じる際の時空間的な変動要因の重要性を明らかにした点が評価できる.

第三に, 19年間の経年試料から毛顎類の経年変動パターンを明らかにし, その要因を議論した点を挙げる事ができる. 即ち, 亜寒帯海流系で優占する2種, *S. elegans*と*E. hamata*はそれぞれ, 偶数年に多く奇数年に少ない2年周期の変動と10年周期の変動パターンを示し, 表層性種の *S. elegans*はカラフトマスの捕食によるトップ・ダウン効果が, 中深層性種の *E. hamata*は10年規模の環境変動であるDICEがそれぞれ変動要因であると判断した. 一方, 亜熱帯海流系における毛顎類の経年変動は水温と強い負の相関関係にあり, 冷水性毛顎類の個体群維持には高水温が制限要因になることを明らかにした. 近年, 海洋生態系の長期的変動に注目が集まる中, 有用魚介類資源の餌となる動物プランクトンの重要構成群である毛顎類の経年変動の機構を解き明かし, 今後の長期変動研究における個体群レベルでの解析の重要性を示した.

以上のように, 本申請者の論文は外洋域の毛顎類の生態を広範な資料から解明し, 毛顎類の外洋環境への適応, 緯度分布に影響する異なる時空間スケールの変動要因, さらに経年変動のパター

ンとその要因について詳細に解析した初めての研究として高く評価され、審査員一同は本研究の申請者が博士（水産学）の学位を授与される十分な資格を有するものと判定した。