

令和 5 年 5 月 30 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2022

課題番号：18K05779

研究課題名(和文) 沿岸性カイアシ類における卵休眠の地理的変異：個体群比較によるアプローチ

研究課題名(英文) Geographical variation in egg dormancy in coastal copepods: an approach from inter-population comparison

研究代表者

西部 裕一郎 (Nishibe, Yuichiro)

東京大学・大気海洋研究所・准教授

研究者番号：50403861

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：沿岸性カイアシ類 *Acartia hudsonica* における卵休眠の地理的変異を明らかにすることを目的として、水温環境の異なる2つの海域(大槌湾と舞鶴湾)に生息する個体群について、個体数密度と休眠卵生産の季節変化および休眠卵の生理学的特性を比較した。その結果、舞鶴湾では初夏に個体群が水柱から消失する直前に休眠卵を集中的に産むのに対し、大槌湾では個体群が周年出現し、急発卵と休眠卵を同時に産む両戦略をとっていることが分かった。また、休眠卵の孵化における温度反応や休眠期間も個体群によって異なることが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

沿岸性カイアシ類における卵休眠の地理的変異についてはこれまで数例しか報告されておらず、特に休眠卵の生理学的特性においても個体群間で変異が存在することはほとんど知られていなかった。そのため、本研究の結果は、変動の激しい沿岸環境に生息する動物プランクトンの環境適応や生活史の進化を理解する上で重要な知見となる。また、これらの結果は、同種であっても個体群によって環境応答性が異なることを示しており、海洋の温暖化による沿岸生物の季節性や分布の将来変化を予測する上でも重要な情報を提供する。

研究成果の概要(英文)：Geographical variation in egg diapause in the coastal copepod *Acartia hudsonica* was investigated in the two populations from different temperature regimes (Otsuchi Bay and Maizuru Bay). This study showed that *A. hudsonica* females switched abruptly from subitaneous to resting egg production just before disappearing in early summer in Maizuru Bay, while in Otsuchi Bay active *A. hudsonica* populations were present year-round and females produced both subitaneous and resting eggs simultaneously during spring-early summer. The inter-population difference was also found in the duration of egg diapause and its relation to temperature.

研究分野：生物海洋学

キーワード：動物プランクトン カイアシ類 休眠 地理的変異 沿岸域

1. 研究開始当初の背景

海洋の沿岸域では、生物を取り巻く環境は外洋域と比べて時間的に大きくかつ複雑に変化する。このような環境への適応として、沿岸域に生息する一部の浮遊性カイアシ類は、成長・繁殖や生存に不適な時期を、海底堆積物中で卵の状態では休眠する生活史を持つ。カイアシ類の休眠卵生産は悪環境に対する即時的応答ではなく、雌が事前に受容した環境シグナルによって誘発され、光周期や水温が重要な要因であることが分かっている。また、卵休眠は多くのカイアシ類において、冬季の低水温あるいは夏季の高水温を避けるための適応だと考えられているが、餌資源をめぐる競争や捕食といった生物学的要因が影響する場合も知られている。

一方、沿岸域は地理的な異質性が高いため、同種であっても地理的に離れた個体群間では経験する環境は大きく異なる。そのため、各地域の個体群はそれぞれ生息地の環境に適応した生活史を持ち、休眠卵生産における環境条件への応答や卵休眠の適応的意義も個体群によって異なることが予想される。しかし、沿岸性カイアシ類の休眠卵生産の季節性や環境応答性を、同種の個体群間で比較した研究は世界的にもわずかであり、地理的変異の実態についてはほとんど分かっていない。

2. 研究の目的

本研究では、個体群比較によるアプローチから、沿岸性カイアシ類における卵休眠の種内地理的変異の実態とその形成要因を解明することを目的とした。具体的には、本邦の沿岸域に広く分布する沿岸性カイアシ類を対象とし、野外における休眠卵生産の季節性とこれに影響する環境要因を地理的に離れた個体群間で比較し、変異の実態を把握するとともに、飼育下での共通環境条件に対する休眠卵生産の環境応答性を個体群間で比較し、地理的変異の要因を明らかにすることを目的とする。

3. 研究の方法

本研究では、カイアシ類 *Acartia hudsonica* と *Acartia steueri* の2種を対象とし、大槌湾（岩手県）を主なフィールドとして野外調査と産卵実験を実施した。野外調査は、大槌湾の湾奥に設定した測点において月に1~2回の頻度で実施し、水温等環境要因の測定とプランクトンネットを用いた試料採集を行った。試料は固定試料と生鮮試料を採集し、前者はカイアシ類の個体群動態の分析に、後者は陸上実験室での産卵実験に用いた。産卵実験は、野外調査時の現場環境を模した水温・光周期下で行い、現場海水を満たしたボトルに雌個体を1個体ずつ入れ、24時間インキュベートし、産出された卵を計数した。卵はろ過海水を加えたガラスシャーレに移した後、同様の条件下で数日から数ヶ月間インキュベートし、孵化日を記録した。*A. hudsonica* の急発卵（通常に孵化する卵）と休眠卵には形態的な差異がないため、予め求めた経験式を用いて実験水温から急発卵の孵化時間を推定し、その2倍以上の時間を孵化に要したものを休眠卵とした。また、大槌湾との比較のために、舞鶴湾（京都府）で過去に採集された固定試料を分析し、*A. hudsonica* の個体群動態を調べるとともに、産卵実験を行った。さらに、大槌湾と舞鶴湾で採集した個体をもとに、実験室内での *A. hudsonica* の継代飼育系の確立を試みた。

4. 研究成果

1) *Acartia hudsonica* の卵休眠と生活史の地理的変異

大槌湾では、*A. hudsonica* はプランクトン個体群が周年出現し、その個体数密度は1月から6-7月にかけて高く、8月から11月に低下した。雌の休眠卵生産には明瞭な季節性があり、春季から初夏（4~7月）と冬季（1~2月）に確認された。特に5月から7月には実験に供した個体の55~87%が休眠卵を産み、雌1個体の産卵数に対する休眠卵の割合は31~66%であった。一方、舞鶴湾では、*A. hudsonica* は11月から水柱に出現し始め、1月から5月にかけて比較的高い個体数密度で変動を繰り返した後、6月に個体数密度を急激に低下させ、7月には出現が全く見られなくなった。同様の季節的消長は翌年も確認されたことから、舞鶴湾ではプランクトン個体群は夏季から秋季にかけて水柱から完全に消失することが分かった。舞鶴湾での産卵実験は5月と6月のみ実施し、5月には実験に供した雌の27~67%が休眠卵を産み、全卵数に占める休眠卵の割合は15~64%であったのに対し、6月には全ての雌が休眠卵を産み、休眠卵の割合は99%と非常に高かった。

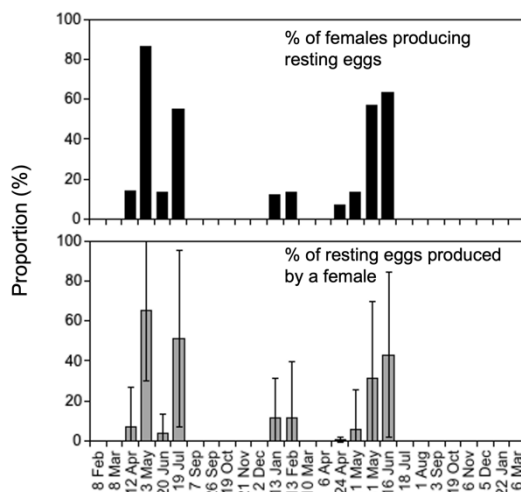


図. 大槌湾におけるカイアシ類 *Acartia hudsonica* の休眠卵生産の季節変化

A. hudsonica は東アジアから北米東岸にかけての沿岸域に分布する冷水性種である。大槌湾では、夏季の表層水温は最高でも 23°C を超えないのに対し、舞鶴湾では 30°C に達することを考慮すると、舞鶴湾では夏季の水温が *A. hudsonica* の生理的な限界を超えるため、高水温になる以前 (16~20°C) に休眠卵を産み、夏季から秋季には海底堆積物中で卵の状態に休眠すると考えられる。また、プランクトン個体群が水柱から消失する直前の 6 月には、全ての雌がほぼ休眠卵しか産まなかったことを合わせて考えると、舞鶴湾において *A. hudsonica* が休眠卵を生産する適応的意義は高水温期の回避であると推測された。一方、大槌湾では、*A. hudsonica* はプランクトン個体群が周年出現するにもかかわらず、5~7 月を中心に雌の休眠卵生産が認められた。*A. hudsonica* の個体数密度は夏季から秋季にかけて低かったが、この時期の雌 1 個体あたりの卵生産速度は他の時期と比べて同程度であり、急発卵の孵化率も 80% 以上と高かったことから、大槌湾では水温による生理的な制約は受けていないと推測される。舞鶴湾とは異なり、大槌湾では、休眠卵を産んだ雌の 54~100% が急発卵も同時に産んでおり、全産卵数に占める休眠卵の割合は最大でも 66% に留まった。こうした産卵特性は、生理的に異なる 2 タイプの卵を同時に産むことで幼生の加入時期を時間的に分散させる両賭け戦略と考えられる。そのため、大槌湾における本種の休眠卵生産は、不規則で予測困難な環境変化 (例えば、餌資源) への適応という意味を持つ可能性が示唆された。

大槌湾において *A. hudsonica* の休眠卵生産が認められた期間はほぼ長日条件 (日長が 13 時間以上) であった。一方、水温については、9~16°C の広い範囲で休眠卵生産が認められ、明瞭な傾向は見られなかった。そのため、*A. hudsonica* の休眠卵生産を誘発する環境要因として、長日が第一義的に重要であると考えられる。しかし、短日条件 (日長が 11 時間以下) である冬季にも、割合は低いものの休眠卵生産が認められたことから、光周期以外の環境要因が寄与している可能性も否定できない。*A. hudsonica* の休眠卵生産が認められた期間は、本種の個体数密度が高かった期間と重なるため、個体数密度の増加も休眠卵生産の誘発要因として機能しているのかもしれない。舞鶴湾では、限られた時期 (5~6 月) にしか産卵実験を行っていないため、休眠卵生産の誘発要因を明確にすることはできなかったが、毎年高水温期を回避するために休眠卵を産むとすると、周期的な環境シグナルである光周期 (長日) が最も可能性が高い要因と考えられる。

大槌湾の *A. hudsonica* から得られた休眠卵は、産卵実験を行った各月の現場水温 (9~16°C で一定) において高い割合 (>80%) で孵化し、大槌湾の最低 (5°C) および最高水温 (20°C) においても同様に孵化したことから、休眠覚醒に特別な温度刺激を必要としないことが分かった。また、各ブルードの休眠卵は数十日から数ヶ月間に渡って散発的に孵化し、個々の卵の孵化日が 100 日以上異なるブルードも見られた。各ブルードの半数孵化時間は平均 20~92 日で、水温が高いほど休眠期間が短くなる傾向を示した。舞鶴湾の個体から得た休眠卵は、産卵実験を行った 5~6 月の現場水温 (16、20°C で一定) において 95% 以上の高い割合で孵化した。また、現場水温に加えて、10°C、15°C および 25°C で孵化の有無を経時的に観察したところ、10°C と 15°C では高い割合 (>98%) で孵化したが、25°C で孵化した卵は 1% 程度であり、高水温によって休眠からの覚醒が抑制されることが示唆された。10°C、15°C および 20°C で孵化した休眠卵の半数孵化時間はいずれも約 80 日で、水温による違いは認められなかった。また、休眠卵の孵化は大槌湾と同様にブルード内で非同調的であった。このように、休眠卵の孵化パターンは個体群間で共通していたものの、休眠覚醒の温度反応は個体群間で異なることが明らかになった。

(2) *Acartia hudsonica* の継代飼育系の確立

大槌湾から採集した個体をもとに、実験室内での *A. hudsonica* の継代飼育系を確立した。飼育条件は、水温 12°C、明暗周期 12 時間に設定し、塩分濃度を調整した濾過海水に、餌料としてケイ藻類 *Thalassiosira weissflogii* とクリプト藻類 *Rhodomonas salina* をそれぞれ 10^3 cells/ml になるように与えた。この飼育条件下では、*A. hudsonica* は約 1 ヶ月で成熟、産卵し、飼育容器内で孵化した幼生によって自然に世代更新されるため、定期的な給餌および換水のみで 1 年以上の長期間に渡って飼育系を維持することができた。舞鶴湾から採集した個体についても同様に飼育系の確立を試みたが、採集時期が 5~6 月に限られたこともあり、実験室内で安定して継代することができなかった。そのため、飼育個体を用いた休眠卵生産における環境応答性の個体群間比較は今後の課題として残された。

(3) *Acartia steueri* の休眠卵生産

大槌湾における *A. steueri* の休眠卵生産の季節性を明らかにするために野外調査と産卵実験を 1 年間実施したが、いずれの時期においても本種の休眠卵生産は認められなかった。*A. steueri* の休眠卵は棘状の突起を有するため急発卵との識別は容易であり、前年に実施した予備調査では、大槌湾では 2~3 月 (水温 8°C) に休眠卵を産むことが確認されていた。また、大槌湾に近接し、水温条件に近い越喜来湾では、*A. steueri* は 10~12 月 (12~20°C) にかけて休眠卵を産むことが報告されている (Yamada et al. 2020)。これらの結果から、三陸沿岸域における *A. steueri* の卵休眠は日和見的であり、水温以外の要因が本種の休眠卵生産に影響している可能性が考えられた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Tang K. W., Ivory J. A., Shimode S., Nishibe Y., Takahashi K.	4. 巻 76
2. 論文標題 Dead heat: copepod carcass occurrence along the Japanese coasts and implications for a warming ocean	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 ICES Journal of Marine Science	6. 最初と最後の頁 1825 ~ 1835
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/icesjms/fsz017	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Okazaki Y., Takahashi K., Nishibe Y., Ichinomiya M.	4. 巻 181
2. 論文標題 Post-spring-bloom feeding rates of krill <i>Euphausia pacifica</i> (Euphausiacea) in the Oyashio region, western North Pacific	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Progress in Oceanography	6. 最初と最後の頁 102245 ~ 102245
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.pocean.2019.102245	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Takahashi K., Ichinomiya M., Okazaki Y., Nishibe Y.	4. 巻 68
2. 論文標題 Higher ingestion rates and importance of ciliates in the diet of a large, subarctic copepod revealed by larger volume incubations	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Limnology and Oceanography	6. 最初と最後の頁 790 ~ 802
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/lno.12310	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Minegishi Y., Wong M. K. S., Nakao M., Nishibe Y., Tachibana A., Kim Y. J., Hyodo S.	4. 巻 32
2. 論文標題 Species specific patterns in spatio temporal dynamics of juvenile chum salmon and their zooplankton prey in Otsuchi Bay, Japan, revealed by simultaneous eDNA quantification of diverse taxa from the same water samples	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Fisheries Oceanography	6. 最初と最後の頁 311 ~ 326
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/fog.12631	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

〔学会発表〕 計3件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 西部裕一郎
2. 発表標題 沿岸性カイアシ類の緩発性休眠卵：その生理学的特性と生活史における役割
3. 学会等名 2019年日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 長友 佑太郎, 佐藤 拓哉, Zhou Fanyu, 一戸凌, 平井 惇也, 西部 裕一郎, 橋濱 史典, 高橋 一生
2. 発表標題 東部インド洋熱帯・亜熱帯外洋域における魚類マイクロネクトン群集の分布と変動要因
3. 学会等名 日本海洋学会 2019年度秋季大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Saito H., Nakagiri N., Jiang S., Nishibe Y.
2. 発表標題 Factors controlling reproduction of copepods in the Kuroshio region
3. 学会等名 International Symposium on Small Pelagic Fish: New Frontiers in Science for Sustainable Management
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------