

令和 6 年 6 月 13 日現在

機関番号：82706

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2023

課題番号：18K05804

研究課題名(和文) 亜熱帯外洋域における動物プランクトンの多様性

研究課題名(英文) Diversity of oceanic zooplankton in the subtropical Pacific

研究代表者

喜多村 稔 (Kitamura, Minoru)

国立研究開発法人海洋研究開発機構・地球環境部門(地球表層システム研究センター)・副主任研究員

研究者番号：00392952

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、研究期間中および過去の調査航海から得られた試料の顕微鏡観察を行い、西部北太平洋亜熱帯域における動物プランクトンの種多様性を明らかにした。研究は大きく3つに分けられ、(1) 西部北太平洋亜熱帯外洋域における動物プランクトンの種多様性、(2) 相模湾沖合域における浮遊性刺胞類の種多様性と季節的消長、(3) 時系列観測点S1 (30N, 145E) における浮遊性刺胞類の種多様性と鉛直分布を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

西部北太平洋亜熱帯の沖合および外洋域では、動物プランクトンの種多様性と生態に関する研究はこれまで乏しかった。本研究で行った(1)出現種リストアップ、(2)種多様性や分布の時間的・空間的な変動およびその要因の考察、(3)研究が遅れていたニューストーン性種や中層性種を含む解析、は外洋域における生物多様性研究に新たな知見を与えるものである。

研究成果の概要(英文)：To understand species diversity of subtropical zooplankton in oceanic area of the western North Pacific, I carried out microscopic analysis of zooplankton which were collected during this study period and were archived. This study has three topics, (1) species diversities of neuston and zooplankton in the western subtropical North Pacific, (2) species diversity and seasonal occurrence of planktonic cnidaria in offshore area of Sagami Bay, and (3) species diversity and vertical distribution of planktonic cnidaria in the time-series station S1 located western subtropical Pacific (30N, 145E).

研究分野：海洋生態学

キーワード：動物プランクトン 種多様性 西部北太平洋 亜熱帯海域 ニューストーン 浮遊性刺胞類

1. 研究開始当初の背景

外洋域の動物プランクトン群集は、高緯度域よりも低緯度域にて種多様性の高いことが知られているが(例えば Angel et al., 2007) その理由は良く分かっていない。そもそも、古典的な群集生態学の理論では同じニッチを占める生物は競争排除が起きるために長く共存出来ないと考えられるが(Gause, 1934) 比較的均質でニッチの分化が進んでいないと考えられる水柱中においても多くのプランクトン種が存在し、この矛盾は「プランクトンのパラドックス」(Hutchinson, 1961)と呼ばれる。これらを解くにあたっては「種多様性はいかに創出され、いかに維持されるのか?」を明らかにしなければならないが、多くの分類群において種数・種組成・分布といった基本的な情報は乏しく、答えは得られていない。

陸上生態系では山火事や放牧といった中規模攪乱が生物多様性を高める要因として有力視されているが、海洋における中規模渦や台風の通過といった水中環境の攪乱と多様性の関係には注意が向けられて来なかった。一方、「多様性の高低は海洋生態系やその機能にどう影響するか?」という問いに対して、正面から答えを見出す取り組みはほとんど進んでいない。海洋生態系モデルを使って、珪藻・円石藻・窒素固定者のように分けられた機能群の多様性と生態系機能の関連を考察する取り組みがあるのみである(Vallina et al., 2017)。この問いを現場で実証的に示すことは極めて困難だと考えられるが、その理由として、出現種が多様なため多くの海域で生息種のインベントリーすら明らかになっていないこと、個々の種に対する生態学的知見の蓄積が進んでいないことが大きい。おそらく、本研究期間内に、この問いに対する実証的な答えを得るのは無理と思われるが、この問いを解き明かすにあたっての基礎をなす生息種インベントリーや生態学的知見が蓄積されなければならない。西部北太平洋域における動物プランクトン相は、海洋動物プランクトンセンサス(Census of marine zooplankton)においても研究が少なく、1870年代から1920年代にかけてのChallenger号やAlbatross号の航海における分類群別モノグラフに依る部分が大きい。個々の海域で種多様性を明らかにする調査は依然として必要な状況にある。

2. 研究の目的

西部北太平洋における動物プランクトン相解明に資するため、種多様性が高い亜熱帯海域を対象に、出現種インベントリーの作成および種多様性の時間的・空間的な変動とその要因の考察を行った。動物プランクトン群集の中で、海洋の極表層に特異的に分布するニューストン性動物プランクトンは、西部北太平洋域において知見の蓄積が遅れている生物群のひとつである。このため本研究では、この生物群の調査を柱のひとつに据えている。一方で海洋環境は、水平方向よりも鉛直方向に環境傾度が大きいため、出現種の変化も鉛直方向において大きい。西部北太平洋亜熱帯域における中層あるいは深層性動物プランクトンの種多様性理解は断片的で進んでおらず、本研究では多段開閉式ネットを用いて採集されたアーカイブ標本の解析から、中層における種多様性もテーマのひとつとした。また、西部北太平洋亜熱帯域の北縁付近では、黒潮続流の蛇行が切り離されて形成される中規模渦が多数出現することにひとつの特徴がある。上述したように、海洋の生物多様性に対する中規模擾乱の影響は未解明であるため、ふたつの低気圧性中規模渦における調査を実施した。種多様性は、出現種数や個体数密度の多寡に大きく影響されるが、個々の種の出現に影響を与える要因は様々であると予想される。本研究では、特定の分類群の季節的消長を明らかにする中で、個々の種の出現や個体数密度に影響を与える要因を考察する。これらを明らかにするために本研究では、研究期間中に実施された調査航海で得られた標本の解析とアーカイブ標本・データの解析から、以下3テーマを実施した。

- ・外洋域におけるニューストンおよび動物プランクトンの種多様性
- ・相模湾沖合域における浮遊性刺胞類の種多様性と季節的消長
- ・時系列観測点 S1 における浮遊性刺胞類の種多様性と鉛直分布

3. 研究の方法

(1)外洋域におけるニューストンおよび動物プランクトンの種多様性

研究期間中に2回の調査航海を実施し、標本採集を行った。2019年7月20~29日にかけては、調査船「白鳳丸」を用いて北緯32~36度・東経144~147度の範囲内で、主として低気圧性中規模渦におけるNORPACネットを用いた動物プランクトン採集を行った。また、調査船「みらい」を用いた航海を、2021年11月3~27日(Leg1)および2021年12月18日~2022年1月13日(Leg2)の2期に分けて計52日間、北緯25~36度・東経145~170度の範囲にかけて行った。本航海は当初、Leg1とLeg2を連続して実施する予定であったが、新型コロナウイルスの影響によりLeg間に3週間の間隔が挟まれた。この間に、調査海域の北部では冬季混合が進むなど、季節の進行による影響を考慮する必要のあるサンプル・データセットとなったことは否めない。計画では各経度上に6測点ずつ(170°N上のみ4測点)計34点のグリッド観測点を設けていたが、

荒天の影響により東経 155 度の観測は出来なかった。その一方で、航路上に追加の 4 測点と低気圧性中規模渦を横断する 13 測点を別途設けて観測を実施した。ニューストンの採集は、上記のうち 26 点のグリッド測点および 3 点の追加測点において、船速 2 ノットで航走しながらニューストンネットを 15 分間曳網することにより行った。個体数密度を定量的に把握するために、ネットの網口には濾水計を取り付け、濾水量を見積もっている。採集されたネット試料は船上で直ちにホルマリンで固定し、陸上研究室に持ち帰った後、顕微鏡下で観察を行った。

(2)相模湾における浮遊性刺胞類の種多様性と季節的消長

本テーマは、アーカイブ標本に基づく個体数データの再解析により行った。利用したアーカイブデータは、1996 年 4 月から 1997 年 3 月にかけて、相模湾沖合域の計 4 測点(35°10'N, 139°20'E: 35°10'N, 139°30'E: 35°00'N, 139°20'E: 35°00'N, 139°30'E)で採集された NORPAC ネット標本(採集深度: 150~0m)に基づく種別・月別の個体数密度である。

アーカイブデータを基に、出現種リストの作成、種別の出現頻度(occurrence rate, %)および鉛直積算した個体数密度(vertically integrated abundance, ind. m⁻²)の算出を行い、種組成および優占種の季節的消長を明らかにした。また、種多様性の季節変化を把握するために 2 種の多様度指数(species richness, Simpson's index of diversity)を算出し、群集構造の月変化を明らかにするために Bray-Curtis の類似度マトリクスと郡平均法によるクラスター解析および NMDS (Nonmetric multidimensional scaling)による座標付けを行った。Bray-Curtis 類似度の算出に際しては極めて高い個体数密度を呈する種類の影響を低減させるために個体数密度の対数変換(log₁₀(x+1))を行い、クラスター解析に際しては SIMPROF テストを実施している。

(3)時系列観測点 S1 における浮遊性刺胞類の種多様性と鉛直分布

本テーマは、西部北太平洋亜熱帯域に設けられた時系列観測点 S1 (30°N, 145°E)において、2011 年および 2012 年夏季(6~7 月)に得られたアーカイブ試料の分析により行った。試料の採集は多段開閉式ネット IONESS(Intelligent Operative Net Sampling System)を用いて、深度 1000~0m を 8 層に分け(1000~750, 750~500, 500~300, 300~200, 200~150, 150~100, 100~50, 50~0m) 昼夜別に 2 曳網ずつ行われている。得られたネット試料は船上で直ちにホルマリン固定した。

陸上研究室に持ち帰ったネット試料を用い、浮遊性刺胞類の種同定と計数を顕微鏡下で行った。これらのデータを基に、出現種リストの作成、鉛直積算した個体数密度の算出を行い、種組成および優占種の鉛直分布を明らかにした。

4. 研究成果

(1)外洋域におけるニューストンおよび動物プランクトンの種多様性

西部北太平洋亜熱帯域のうち黒潮続流に接する海域は、黒潮再循環域に形成される高気圧性循環場や黒潮続流の蛇行が切り離されて形成される低気圧性中規模渦の存在によって特徴付けることが出来る。2019 年の白鳳丸航海では、北緯 34 度・東経 146.5 度付近に中心を持つ低気圧性中規模渦内において、*Sapphirina* sp., *Euphausia similis* といった亜熱帯性動物プランクトンに加えて、*Evadone* sp., *Penilia* sp.などの沿岸性枝角類、*Neocalanus cristatus*, *Neocalanus plumchrus*, *Eucalanus bungii*, *Metridia pacifica* など代表的な亜寒帯性種が同時に採集されている。本航海では物理環境に関する詳細な解析が出来ていないが、2021~2022 年の調査航海では、低気圧性中規模渦内の亜表層には、移行域由来の性質を持つ水塊が保持されていることが明らかとなった。また、複数回の低塩化イベントも観測されており、黒潮続流や移行域とのインタラクションが断続的であったと考えられている。おそらくは 2019 年航海時にも類似の物理環境があり、低気圧性中規模渦内に出現する動物プランクトン群集の多様性を高めていたことが示唆される。

2021~2022 年に実施されたニューストン性動物プランクトン群集の広域調査において、高次分類群レベルでの解析では、シンプソンの多様度指数は 0.25 から 0.82 の間で変動し、サルバ類が特異的に大量出現(>100 ind. m⁻³)した測点で最低、低気圧性中規模渦の中心に位置する測点で最大となった。本航海において、特徴的な出現様式を見せた分類群について以下にまとめる。ユメエビ類は熱帯・亜熱帯海域の表層に広く分布する小型エビ類で、2 属 7 種が含まれる。本調査では *Lucifer typus* (ユメエビ)のみが出現し、特に北緯 32 度付近において個体数密度が高かった。また、11 月に行われた Leg1 航海と比べて 12~1 月の Leg2 航海では個体数密度が顕著に低下しており(1.9 ind. m⁻³ → 0.1 ind. m⁻³) 本種個体数は季節的に変動するものと考えられた。同様の変動はウミアメンボ類にも認められ、Leg1 (mean abundance: 5.1 ind. 100m⁻²)から Leg2 (0.1 ind. 100m⁻²)にかけて平均個体数は 1/50 に低下した。カニ類メガロパ幼生も特徴的な出現特性を有し、黒潮続流南縁に接する北緯 34~36 度において出現種数および採集個体数が多い。その一方で、北緯 28 度以南にはほとんど出現せず、北緯 34~36 度であっても低気圧性中規模渦内および黒潮-親潮移行域内に設けられた測点では採集されていない。本グループは計 12 種が出現したが、出現頻度が最も高かったのは Portunidae sp. (イワガニ科の 1 種, 28%) 採集個体数が最も多かったのは Calappidae sp. (カラッパ科の 1 種, 53%)であった。本研究で示された水平分布特性から、本グループは黒潮続流により大陸棚域から外洋に供給された後、黒潮続流の反流により亜熱帯水塊へ輸送され北緯 34~36 度付近に滞留したのと考えられた。

本研究期間内に実施したふたつの調査航海における結果から、動物プランクトン群集の多様

性には、物理的要因が大きく影響するとともに、サルパの大量出現が多様度を押し下げた事例が示すように生物的要因も重要と考えられた。

(2) 相模湾における浮遊性刺胞類の種多様性と季節的消長

相模湾における周年採集からは計 42 種の浮遊性刺胞類が得られ、このうち 33 種は終生浮遊種、9 種が一次性浮遊種（着底生活を送る期間を有する種）であった。出現種数は管クラゲ目に属する種が最も多く（26 種）、その中でも *Lensia* 属（10 種）が最多だった。江ノ島でなされた既往報告（山本他, 2023）と比べて、相模湾沖合域では花クラゲ目など一次性浮遊種の種多様性が極めて低い。また、本研究で得られた一次性浮遊種は、分裂や娘クラゲ放出を行う種が多かった（*Rathkea octopunctata*, *Sugiura chengshanense* など）。相模湾沿岸部において底生のヒドロポリプから遊離したクラゲ類の多くは短命で、その分布は沿岸部に限られるものの、浮遊生活期に無性生殖により個体数を増やせる一部の種のみが相模湾沖合まで分布域を広げることが出来たと考えられた。本研究の採集深度は 150m 以浅であるが、中深層性種である *Lensia meteori* の出現が 4, 5, 9, 12 月と頻繁に認められている。大島西水道から外洋系水が相模湾に流入する時、相模湾内には低気圧性の循環場が形成され、その中心部では湧昇が起こることが知られている。本研究における *L. meteori* の出現は、この湧昇によるものだろう。

種別の出現頻度は *Liriope tetraphylla* および *Muggiaea atlantica* が 95% で最高を記録し、*Obelia* spp. および *Perusa incolorata* (85%)、*Solmundella bitentaculata* (80%) と続いた。また、本海域では *M. atlantica* が最優占し総個体数密度の 50.5% を占め、*Obelia* spp. (19.4%)、*S. bitentaculata* (7.6%)、*R. octopunctata* (5.5%)、*S. chengshanense* (3.4%)、*L. tetraphylla* (3.1%)、*Aglaura hemistoma* (2.5%) と続いた。種多様度指数のひとつ species richness は 6.7 種（11 月）から 15.8 種（9 月）の間で変動し、10~1 月に低く、他の月に高い傾向が認められた。一方、Simpson's index of diversity は 0.45（4 月）から 0.86（12 月）の間で変動し、11~1 月に高い傾向があった。また、この指数が 0.5 を下回るのは 4 月だけで、*M. atlantica* および *Obelia* spp. の高密度出現による影響と考えられた。

浮遊性刺胞類の総個体数密度は季節的に大きく変化し、4 月に 9,200 ind. m⁻² を記録した後、5~9 月に >1,000 ind. m⁻²、10~1 月に 100~300 ind. m⁻²、2 月から再び増加し (>900 ind. m⁻²) 3 月に最高 (9,800 ind. m⁻²) を記録した。本研究で季節的消長は、種別にも明らかにされた。最優占種 *M. atlantica* は周年出現したが、4 月にピーク (6,700 ind. m⁻²) を有し、5~9 月 (400~900 ind. m⁻²)、10~1 月 (<100 ind. m⁻²) と段階的に減少した後、2 月以降に再び増加し 3 月に 5,000 ind. m⁻² に達した。前述の総個体数密度の季節的消長は、この *M. atlantica* の消長を大きく反映したものである。本種は主としてカイアシ類を中心とする動物プランクトンを捕食し、餌密度の高い時に増殖速度の高まることが知られている (Purcell, 1982)。相模湾において動物プランクトン現存量は春季に最大を示すことが報告されており、本研究で観察された *M. atlantica* の季節的消長は餌現存量の変動を反映したものと考えられた。年平均の個体数密度が 2 番目に高い *Obelia* spp. は、11 月を除いて毎月出現し、複数回のピーク (5, 9, 3 月) を持っていた。このような本種の長い出現時期と複数回のピークは他の海域においても報告されている。相模湾において本属のヒドロポリプは 4 種が報告されており、クラゲ世代の季節的消長における複数回のピークは種の違いを反映したのかもしれない。本属ヒドロポリプの生殖莢には極めて多数のクラゲ芽が形成されること (Kubota, 1981)、本属の 1 種 *Obelia geniculata* のポリプは満月毎にクラゲを遊離させることが知られている (Elmhirst, 1925)。おそらく相模湾沿岸部には *Obelia* spp. のクラゲ世代が極めて高い現存量で恒常的に分布しており、相模湾の流れ場の変動に応じて沖合域まで輸送されるものと推察された。花クラゲ目の 1 種 *R. octopunctata* は 3 月にのみ採集されたが、その個体数密度は 1,700 ind. m⁻² を記録し、この月のクラゲ群集の中では *M. atlantica*, *Obelia* spp. に次いで高かった。花クラゲ目は本種を含め計 4 種を得たが、そのすべてが 2~3 月と限られた時期にのみ出現している。この *R. octopunctata* は浮遊期に無性生殖により個体数を増加させるが、東京湾における既往報告では、その無性生殖活性が高まるのは春季の 10 日間前後と比較的短い期間に限られる。江ノ島および東京湾湾奥部では本種は高水温期にも出現するものの (山本他, 2023; 松島他, 2021) 相模湾沖合域での出現が春季に限られるのは、前述したように浮遊期の無性生殖が沖合域への進出の鍵を握るためだろう。浮遊期に無性生殖を行う種は、本種を含め計 5 種得られたが、いずれの種もその出現ピークは春季に現れる特徴があった。淡水クラゲ目の 1 種 *L. tetraphylla* は温帯域に広く分布し、しばしば高密度で出現することが知られている。相模湾において本種は夏季に個体数密度が高くなったが、世界の様々な海域で認められた出現ピーク時期は多様である。本種は物理環境の変動に対して高い適応力を有するとされ (Dutto et al., 2019)、その季節的消長に物理的要因は強く影響しないのかもしれない。事実、Yilmaz (2014) は本種の出現と物理環境の間に有意な関係を見いだせていない。一方で本種は多様な餌生物を利用し、北部アルゼンチン沖では浮魚類の産卵海域に高密度で出現して魚卵・仔稚魚を主として捕食していたとの記述がある (Yilmaz, 2014)。相模湾においては、春から夏にかけて動物プランクトン現存量は減少していくが、カタクチイワシの産卵がピークを迎える時季でもある。本研究において胃内容物解析は行

っていないが、本種の季節的消長には魚類をも餌として利用する本種の食性が関わっている可能性がある。海洋においてクラゲ類は代表的な肉食性動物プランクトンであるが、硬クラゲ目の1種 *A. hemistoma* は独立栄養性の鞭毛藻を主として捕食する (Colin et al., 2005)。本研究において本種は、4 および 9 月に出現のピークを有していた。相模湾の基礎生産は春季および晩夏から初秋にかけて高まり (Hashimoto et al., 2013) 植物プランクトン群集の中で卓越するのは珪藻ではなく鞭毛藻であることが知られている (Hashihama et al., 2008)。本研究で見出された本種の季節的消長は、動物プランクトンではなく植物プランクトン群集の消長に影響されていた可能性がある。以上のように本研究からは、相模湾に優占する浮遊性刺胞類について、食性や増殖特性の多様性が季節的消長パターンの違いに影響していることが示唆された。クラスター分析による群集構造解析の結果、相模湾における浮遊性刺胞類群集は、1~2 月、3~5 月、6 月、7~9 および 12 月、10~11 月の 5 群に分けることができ、この結果は NMDS 解析からも支持された。

(3) 時系列観測点 S1 における浮遊性刺胞類の種多様性と鉛直分布

時系列観測点 S1 における夏季の鉛直採集からは、計 54 種の浮遊性刺胞類が採集された。そのすべてが終生浮遊種であり、相模湾と異なって一次性浮遊種の出現は認められなかった。採集された 54 種のうち、87%にあたる 47 種は管クラゲ目に属する種であり、*Lensia* 属 (17 種) の種多様性が相模湾と同様に最も高かった。鉛直的には 0-50m 層において 23 種が出現し、最も種多様性が高い。本深度層における優占種は、*Bassia bassensis*, *Abylopsis* spp., *Diphyes bojyani* である。*Abylopsis* spp. には 2 種 (*A. eschscholtzi*, *A. tetragona*) が含まれるが、本研究で得られた標本は破損個体が多く、無性生殖世代の種同定が進まなかった。一方、本属 2 種の有性生殖世代は分布深度に違いが見出され、*A. eschscholtzi* が主として 0~100m、*A. tetragona* が主として 50~150m に出現した。また、中層上部である 200~500m からは 25 種が認められ、*Lensia meteori*, *Lensia subtilis*, *Eudoxoides mitra* が卓越した。さらに中層下部の 500~1000m においては 23 種が出現し、優占種は *Eudoxoides spiralis* だった。

季節 (6~7 月) および採集深度 (0~150m) を揃えて、S1 と相模湾の浮遊性刺胞類群集を比べてみる。なお、この比較において、鐘泳亜目管クラゲ類は前部泳鐘のみを使った。出現種数は、S1 (33 種) の方が相模湾 (21 種) より多く、種多様性が高い。S1 群集で優先するのは *Bassia bassensis*, *Abylopsis* spp., *Diphyes bojyani* だったのに対して、相模湾では *M. atlantica*, *S. bitentaculata*, *L. tetraphylla* であり、重複はない。また、管クラゲ目以外の各目に属するクラゲに関して、出現種数 (S1, 4 種 vs 相模湾, 8 種) および個体数ベースの割合 (S1, 3.8% vs 相模湾, 47.3%) に顕著な違いが認められ、管クラゲ類の卓越が S1 夏季の表層における浮遊性刺胞類群集を特徴付けていた。

引用文献

- Angel et al. (2007) *Prog. Oceanogr.*, 73, 60-78.
Colin et al. (2005) *Limnol. Oceanogr.*, 50, 1264-1268.
Dutto et al. (2019) *PLOS One*, 14(6), e0217628.
Elmhirst (1925) *Nature*, 116, 358-359.
Gause (1934) *The struggle for existence*.
Hashihama et al. (2008) *J Oceanogr.*, 64, 23-37.
Hashimoto et al. (2023) *Bull. Teikyo Science Univ.*, 9, 1-5.
Hutchinson (1961) *American Naturalist*, 95, 137-145.
Kubota (1981) *J Fac Sci Hokkaido Univ, Ser VI, Zool*, 22, 379-399.
松島ほか (2021) *日本プランクトン学会報*, 68, 46-57.
Purcell (1982) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 62, 39-54.
Vallina et al. (2017) *Ecol Modelling*, 361, 184-196.
山本他 (2023) *神奈川自然誌資料*, 44, 43-51.
Yilmaz (2014) *Mar. Ecol.*, 36, 595-610.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計0件

〔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
---------	---------