

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 7 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2012～2015

課題番号：24310007

研究課題名(和文)動物プランクトン自然死亡の再評価：非捕食死・部分被食死が生態系に与える影響の解明

研究課題名(英文) Re-evaluation of natural mortality of zooplankton; importance of non-consumptive mortality

研究代表者

高橋 一生 (TAKAHASHI, Kazutaka)

東京大学・農学生命科学研究科・准教授

研究者番号：00301581

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：海洋における動物プランクトンの生産(二次生産速度)は、魚類生産や、生物ポンプによる炭素輸送に大きな影響を与える。このため動物プランクトンの成長、再生産について多くの研究が行われ知見が蓄積されてきた。一方で、現場の個体群動態を支配し、魚類生産や物質循環に直接寄与しているはずの自然死亡についての研究は極めて乏しく、とくに捕食以外の要因で死亡する個体が物質循環に果たす役割については不明な点が多い。本研究は親潮黒潮混合域に時として高密度で出現する浮遊性被囊類ウミタル類および沿岸性カイアシ類の非捕食死亡要因とその生態系における重要性を評価した。

研究成果の概要(英文)：Production of zooplankton is an essential link to determine the fisheries production and efficiency of biological pump. Therefore, a lot of effort has been invested to investigate the growth and reproduction of zooplankton in the field. On the other hand the mortality, which directly contribute to the fisheries productivity and material cycle is still remained mostly unknown. In particular role of non-consumptive mortality (mortality other than predation) in the marine ecosystem needs to be evaluated due to its significance to connect between grazing food web and microbial loop. This project aims to evaluate the significance of the non-consumptive mortality in the marine ecosystems, focusing on the pelagic tunicates, doliolid in the Oyashi-Kuroshio Mixed water region and pelagic copepod in the coastal area.

研究分野：生物海洋学

キーワード：生物生産 海洋生態 プランクトン 環境変動 地球化学

## 1. 研究開始当初の背景

(1) 海洋における動物プランクトンの生産(二次生産速度)は、魚類生産や、生物ポンプによる炭素輸送に大きな影響を与える。このため動物プランクトンの成長、再生産について多くの研究が行われ知見が蓄積されてきた。一方で、現場の個体群動態を支配し、魚類生産や物質循環に直接寄与しているはずの自然死亡についての研究は極めて乏しい。従来の研究では、死亡要因の多くは被捕食によるものであると推定されてきたが、近年被捕食以外の要因が時として死亡の主要因となる例が報告されるようになってきた。このような“一見”、無傷に見える死亡個体(非捕食死)は、ネット採集・固定試料計数に基づく従来の二次生産速度見積もりが過大評価であった可能性を示し、更には、動物プランクトンの死亡が生食食物連鎖だけでなく、微生物による有機物の分解を起点とする微生物食物連鎖にも影響を与えている可能性がある。

(2) 死亡要因の大半を占めるとされる捕食過程についても見直しが必要と思われる現象が発見されている。申請者らは亜熱帯域を中心に優占群となるにも関わらず、食性が明らかにされていなかったポエキロストム目カイアシ類数種の摂餌行動を観察し、これらのカイアシ類が自らの体長と同等かそれ以上の動物プランクトンを襲うこと、しかしながら捕食する部分は餌生物の一部に限られ、破棄された食べ残しは、深層へのフラックスとなることを見いだしている。この観察結果は、「大が小を食べる」ことが原則とされてきた海洋食物網の一般的概念に反し、我々が従来想定していない物質循環経路、食物網が海洋に存在していることを示唆している。

## 2. 研究の目的

以上の背景から、本研究は、動物プランクトン自然死亡過程の再評価を行うことを目的とし、とくにその全容が明らかにされていない「非捕食死」および「部分被食死」が生態系に与える影響の解明を目指す。具体的に以下の点について研究を行う。

(1) 非捕食死亡要因の特定と物質循環への寄与の解明: 夏季に親潮-黒潮移行域で、突発的に濃密な集群を形成するウミタル類、*Doliolita gegenbauri* に着目し、現場観測、飼育実験、過去試料解析を通じて、本種個体群の自然死亡各過程の時空間変動の詳細を把握し、死亡過程が各海域の食物網、物質循環に与える影響について明らかにする。非捕食死亡は、生体染色法、セジメントトラップ、ビデオプランクトンレコーダー(VPR)、大深度鉛直区分採集等により、従来の手法では得られなかった現場での発生状況の時空間的変動を明らかにする。

(2) 部分被食死の定量化: 動物プランクトン死亡過程において、新規の概念である部分被食死については、まずこの現象の普遍性を確認する。とくに強い関与が疑われるのは、これまで摂

餌生態が明らかにされていない肉食性・雑食性プランクトン、とくにポエキロストム目カイアシ類について、摂餌遊泳行動の観察、胃内容物等の測定を行い、本来の食性を明らかにする。さらに餌料生物と推定された動物プランクトンを用いた捕食実験を行い、部分被食死の発生頻度を定量し、遺棄された餌生物の性状(傷口の形状、沈降速度、分解速度等)と、現場のセジメントトラップ試料から、“部分被食死遺骸”フラックスを定量し、微生物食物網への影響、深層への物質輸送に果たす役割を明らかにする。

(3) 沿岸域における非捕食死亡発生に定量化手法の開発: 沿岸域は環境変動が激しく、これによって突発的に非捕食死亡が増加する可能性が示唆されてきた。しかしながら我が国沿岸域では、研究例が乏しく十分な知見が得られていない。本研究では三陸大槌湾において非捕食死亡個体出現率を明らかにする。沿岸、外洋域を含め非捕食死亡個体が深層へのフラックスに一定の寄与を果たしている可能性が示唆されてきたが、これを正確に定量する技術は確立されていない。本研究では生体染色法をセジメントトラップ実験に組み込むことで深層へ輸送される非捕食死亡個体を定量する手法を開発することを目的とする。

## 3. 研究の方法

(1) 親潮黒潮移行域において VPR を用い、ウミタル高密度群の観測を行った。VPR 観測は黒潮続流より親潮側に派生した暖水ストリーマーを横切る観測線上において2回行った。調査は水産総合研究センター調査船蒼鷹丸のサイドウインチを用い、船速2ノット、ワイヤー繰り出し/巻き上げ速度 0.2m/秒で表層から推進50mの間をヨーヨー曳航により行った。撮影間隔は15fps、視野サイズは37.9×37.9mmであった。一曳航あたりの曳航距離は約12kmであった。曳航と同時にVPRに取り付けてあるセンサーにより水温、塩分、深度、クロロフィルaを測定し、得られた画像情報と併せて環境要因とウミタル分布との関連を解析した。

得られた画像情報からウミタルステージ、サイズを判別し、既存のアロメトリー式より現場における摂餌圧を算出した。また形状(体長・体幅比)の変化を測定することにより個体の健康状態を推定し、飢餓による死亡および深層への沈降量を見積もった。

(2) ウミタル類高密度発生海域に多く出現するサフィリナ科カイアシ類について、その摂餌行動、摂餌速度、物質循環に対する寄与を明らかにするための船上実験を行った。実験は水産総合研究センター調査船若鷹丸で行った。プランクトンネットによって得られたサフィリナ科カイアシ類のうち最も優占する *Sapphirina nigromaculata* の雌個体に同

所的に出現したウミタル類 *Doliioletta gegenbauri* の有性生殖個体を与えて、捕食行動を観察した。また排泄された糞粒の計数値から摂餌速度を求めた。さらに同航海で行われたセジメントトラップ試料を用いて、サフィリナ科カイアシ類が摂餌後遺棄したウミタル遺骸による下層へのフラックス量を概算した。

(3)日本沿岸域における非捕食死亡個体の重要性を把握するため、三陸海岸大槌湾において水柱内および沈降フラックス内における非捕食死亡個体の出現割合と生物量を生体染色法により求めた。沈降フラックス中における非捕食個体の割合は、ニュートラルレッドを含んだ高塩分海水を満たしたセジメントトラップを現場海域(水深 38 m)に設置し求めた。

#### 4. 研究成果

##### (1)移行域ウミタルブルーム発生様式の解明

ウミタル高密度群は暖水ストリーマー周辺海域において最大 4600 個体/m<sup>3</sup> の高密度群を形成していた。この高密度パッチは 12km の観測ライン上に数個観察され、その水平スケールが 2-3km であった。物理構造の解析から個々のパッチは密度躍層以深から表層へのサブメソスケールの湧昇と対応していることが明らかとなった。この湧昇域ではクロロフィル濃度の上昇が見られたことから、ウミタルはこの基礎生産の上昇に対して無性生殖により素早く増殖し高密度パッチを形成したと考えられた。体長、ステージ組成、個体密度より算出された高密度群の摂餌圧は、生息している水塊全体を 2-3 日で濾過するほど高く、遊泳能力が低いウミタル類は高密度群を形成後、ほどなく餌料不足に陥る可能性が考えられた。そこで健康状態の指標となる体長・体幅比と個体密度との関係を見ると、疲弊した個体(体長体幅比が低い)個体の出現率は個体密度と有意に相関していることが明らかとなった。このことは高密度個体群が餌料不足により死亡しているという予測を支持している。またウミタル個体群の分布下限は密度躍層下部と対応していたが、疲弊した個体(体長体幅比が低い)の出現率は、密度躍層下部で高くなったことから、疲弊個体はやがて、下層へ沈降し物質輸送へ寄与すると考えられる。沈降速度、サイズ、密度より見積もった沈降量は一日あたり、粒子態炭素による輸送量の 8-17% に相当し、ウミタルの高密度群形成とそれに続く、非捕食死亡がこの海域の表層から下層への物質輸送に大きく寄与していることが明らかとなった。また VPR ではサフィリナ科カイアシ類、ヒドロクラゲ類、浮遊性多毛類などがウミタルを捕食している様子を捉えることにも成功し、従来捕食者に関する知見が極めて乏しかったウミタル類について、海洋生食連鎖中

での役割を明らかにすることができた。

##### (2)サフィリナ科カイアシ類のウミタル類に対する捕食

*Sapphirina nigrimaculata* 雌個体はウミタルに遭遇すると素早くウミタル体表面に第二触角を用いて取りつき、組織を食い破り体腔内に侵入し、ウミタルの消化管や内臓、鰓を摂餌した。ウミタルが小型の場合は最終的に個体全体を捕食したが、大型の場合はウミタル全体の約半分程度を摂餌した後、遺棄する様子が観察された。一日の摂餌量は雌成体炭素量の 29-37% に相当した。サフィリナ科カイアシ類がウミタル類に付着している様子は VPR による現場観察でも確認された。現場個体密度と VPR により求められた付着率から算出したウミタル個体群に対する接触率は、一日あたり個体群炭素量の平均 0.7% 程度と低いことが明らかとなった。しかしながらウミタル個体群が衰退する時期には一日あたり 2% 程度と上昇し、ウミタル個体群の消長に一定の寄与を果たしていることが示唆された。またセジメントトラップ試料解析から、サフィリナ科カイアシ類に捕食された後、遺棄されたと思われるウミタル遺骸が発見された。ウミタル遺骸の沈降粒子状炭素、窒素に対する寄与は 150m 深では 1% 程度と低いものの、遺骸沈降速度が 400m/d 程度と速いことから深層へ物質輸送に一定の寄与を果たしている可能性がある。

##### (3)沿岸域における非捕食死亡発生率

非捕食死亡個体の出現について 5 月および 6 月にそれぞれ 5 日間の連続観測を行った。生体染色法によってセジメントトラップ試料中から非捕食死亡個体を区別することに成功した。セジメントトラップ中には常に非捕食死亡個体が出現し、カラヌス目、キクロプス目カイアシ類が常に 60-96% を占めた。一方、生きたままトラップに捉えられる「スイマー」の個体数は常に非捕食死亡個体よりも 1-2 桁高く、とくにキクロプス目カイアシ類が優占していた。トラップ中のカイアシ類非捕食死亡個体の出現数はトラップ設置層の流速と負の相関を示したことから、海況が穏やかな際には死亡個体の下層への輸送が促進されることが示された。本研究では非捕食死亡個体の割合はトラップ中に捉えられた粒子態沈降粒子の最大で 10% 程度を占めることが明らかとなった。また「スイマー」は粒子態沈降粒子の 87% を占めたことからセジメントトラップを用いた物質循環の研究においては、スイマーの除去が重要であることが改めて示された。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 12 件)

Shimode, S., K. Takahashi, Y. Shimizu, T. Nonomura, & A. Tsuda, 2012 (査読有)  
Distribution and life history of *Eucalanus californicus* in the northwestern Pacific: mechanisms to retain its population within the high primary production area.  
*Progress in Oceanography*, 96: 1-13  
doi:10.1016/j.pocean.2011.08.002

Shimode, S., K. Takahashi, Y. Shimizu, T. Nonomura, & A. Tsuda, 2012 (査読有)  
Distribution and life history of two planktonic copepods *Rhincalanus nasutus* and *Rhincalanus rostrifrons* in the northwestern Pacific Ocean.  
*Deep-Sea Research I*, 65: 133-145  
doi:10.1016/j.dsr.2012.03.008

Takahashi, K., T. Ichikawa, H., Saito, S. Kakehi, Y. Sugimoto, K. Hidaka, K. Hamasaki, 2013 (査読有)  
Sapphirinid copepods as predators of doliolids: their role in doliolid mortality and sinking flux.  
*Limnology and Oceanography*, 58: 1972-1984  
doi:10.4319/lo.2013.58.6.1972

Shiozaki, T., S.-I. Ito, K. Takahashi, H. Saito, T. Nagata, & K. Furuya, 2013 (査読有)  
Regional variability of factors controlling the onset timing and magnitude of spring algal blooms in the northwestern North Pacific.  
*Journal of Geophysical Research-Ocean*, 118: 1-18  
doi:10.1002/2013JC009187

浜崎恒二・石坂丞二・齊藤宏明・杉崎宏哉・鈴木光次・高橋一生・他一名 2013 (査読有)  
海洋学の10年展望(III) -日本海洋学会将来構想委員会生物サブグループの議論から-  
海の研究 22: 253-272  
<http://ci.nii.ac.jp/naid/110009685105>

高橋一生, 2013 (査読無)  
黒潮続流域における浮魚仔稚魚の餌料環境  
水産海洋研究 77 : 351-352  
<http://www.jsfo.jp/sympo/pdf/2013/substance.pdf>

Ivory, J. A., K. W. Tang, & K. Takahashi, 2014 (査読有)  
Use of Neutral Red in short-term sediment traps to distinguish between zooplankton swimmers and carcasses.  
*Marine Ecology Progress Series*, 505: 107-117  
doi:10.3354/meps10775

Nishibe, Y., K. Takahashi, T. Shiozaki, S. Kakehi, H. Saito, & K. Furuya, 2015 (査読有)  
Size-fractionated primary production in the Kuroshio Extension and the adjacent regions in spring.  
*Journal of Oceanography*, 71: 27-40

doi:10.1007/s10872-014-0258-0

Takahashi, K. 他2名, 2015 (査読有)  
Diel distribution and feeding habits of *Neomysis mirabilis* under seasonal sea ice in the subarctic lagoon, northern Japan.  
*Aquatic Biology*, 23: 183-190  
doi:10.3354/ab00620

Nishibe, Y., K. Takahashi, T. Ichikawa, K. Hidaka, H. Kurogi, 他2名 2015(査読有) Degradation of discarded house by oncaeid copepod.  
*Limnology and Oceanography*, 60: 967-976  
doi: 10.1002/lno.10061

Takahashi, K., T. Ichikawa, C. Fukugama, M. Yamane, S. Kakehi, Y. Okazaki, H. Kubota, & K. Furuya, 2015 (査読有)  
In situ observations of a doliolid bloom in a warm water filament using a video plankton recorder: bloom development, fate, and effect on biogeochemical cycles and planktonic food webs.  
*Limnology and Oceanography*, 60: 1763-1780  
doi: 10.1002/lno.10133

Takahashi, K., T. Ichikawa & K. Tadokoro, 2015 (査読有)  
Diel colour changes in male *Sapphirina nigromaculata* (Cyclopoida, Copepoda)  
*Journal of Plankton Research*, 37: 1181-1189,  
doi: 10.1093/plankt/fbv088

〔学会発表〕(計7件)  
Takahashi, K.; Ichikawa, T.; Fukugama, C.; Kakehi, S.; Okazaki, Y., Yamane, M.; Furuya, K.: HIGH RESOLUTION VERTICAL AND HORIZONTAL PROFILES OF DOLIOLID BLOOM DETERMINED BY THE VISUAL PLANKTON RECORDER IN THE WESTERN NORTH PACIFIC.  
ASLO 2013 Aquatic Sciences Meeting  
2013年2月20日  
New Orleans (米国)

高橋一生・市川忠史・福釜知佳・山根美咲・笥茂穂・岡崎雄二・久保田洋・古谷研.  
ビデオプランクトンレコーダーを用いたウミタル類高密度群の高解像度観察  
2013年度日本海洋学会春季大会.  
2013年3月  
東京海洋大学(東京都)

Takahashi, K., Ichikawa, T.: DIEL COLOUR CHANGES IN MALE *SAPPHIRINA NIGROMACULATA*(CYCLOPOIDA, COPEPODA).  
ASLO 2015 Aquatic Sciences Meeting  
2015年2月26日  
Granada (スペイン)  
高橋一生.

光と動物プランクトン  
「光とプランクトン研究」

2015年3月21日  
2015年度日本海洋学会春季大会.  
東京海洋大学(東京都)

高橋一生.  
*Acartia clausi* コペポダイト期における摂  
餌遊泳行動の発達  
「*Acartia* 属カイアシ類の生物学」  
2015年3月21日  
2015年度日本海洋学会春季大会.  
東京海洋大学(東京都)

高橋一生  
親潮域カイアシ類群集の摂餌圧  
「A-line モニタリングから海洋モニタリン  
グの可能性を探る」  
2015年3月25日  
2015年度日本海洋学会春季大会.  
東京海洋大学(東京都)

高橋一生・市川忠史・田所和明  
カイアシ類 *Sapphirina nigromaculata*  
雄における体色の日周変化  
2015年9月29日  
2015年度日本海洋学会秋季大会.  
愛媛大学(松山市).

〔図書〕(計 2件)  
山村織生・津田 敦・鈴木光次・高橋一生  
海洋生態系の食物関係、シリーズ現代の生  
態学 10巻「海洋生態学」共立出版 2015

高橋一生,  
光と動物プランクトン  
月刊海洋「光とプランクトン研究-現状と展  
望-」2015

#### 6. 研究組織

##### (1)研究代表者

高橋一生 (TAKAHASHI, Kazutaka)  
東京大学大学院農学生命科学研究科・准教授  
研究者番号：00301581

##### (2)研究分担者

岡崎雄二 (OKAZAKI, Yuji)  
国立研究開発法人・水産研究・教育機構  
東北区水産研究所・資源環境部・主任研究員  
研究者番号：90392901

##### (3)連携研究者

浜崎恒二 (HAMASAKI, Koji)  
東京大学大気海洋研究所・准教授  
研究者番号：80277871

日高清隆 (HIDAKA, Kiyotaka)  
国立研究開発法人・水産研究・教育機構  
中央水産研究所・主任研究員