

平成 30 年 6 月 12 日現在

機関番号：17301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2014～2017

課題番号：26440244

研究課題名(和文)海水温上昇が温帯域海岸の底生動物個体群に及ぼす未知の影響

研究課題名(英文)Unanticipated effect of seawater temperature rise on benthic populations in warm temperate shores

研究代表者

玉置 昭夫(TAMAKI, Akio)

長崎大学・水産・環境科学総合研究科(水産)・教授

研究者番号：40183470

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,000,000円

研究成果の概要(和文)：九州・天草の干潟に棲む十脚甲殻類ハルマンズナモグリの幼生は、外海の水温20～24℃の深度で育つ。幼生は植物プランクトン食であり(安定同位体比解析)、幼生集団の最終齢到達期間には2つのピークがあった(孵化後29・34日目；水温22℃・珪藻で飼育)。干潟個体群は、大潮を中心とする半月周期で幼生放出・再産卵を繰り返していた。再産卵には直前交尾が必要であった。以前の幼生飼育で、水温20～24℃と25.5℃それぞれで30・35日、25・28日の発育ピーク期間が記録されていた。今後の海水温上昇により、成長が速い方の幼生の帰着時期が大潮以前になり、幼生放出から帰着までの月周期が乱される可能性がある。

研究成果の概要(英文)：Planktonic larvae of the ghost shrimp, *Nihonotrypaea harmandi*, released from a tidal flat in Amakusa, Kyushu, grow in the water depths with temperatures of 20-24°C in the nearby coastal ocean. They were estimated to feed on phytoplankton by stable isotope analysis. A larval assemblage reared with diatoms at 22°C reached its final developmental stage in two peaks, 29 and 34 d after hatching. The field adult population repeated larval release and embryo re-deposition in a semilunar cycle with its centers on the spring tide periods. The immediate copulation was needed for the embryo re-deposition. A previous larval rearing experiment had recorded the two peak larval developmental durations of 30 and 35 d and 25 and 28 d at 20-24°C and 25°C, respectively. Future seawater temperature rise may disturb a lunar cycle of the larval hatching to return to the adult habitat by moving the final larval stage in the faster growing assemblage forward to dates before the spring tide period.

研究分野：生物学

キーワード：十脚甲殻類 干潟 幼生孵化 幼生回帰 浮遊幼生期間 大潮 (半)月周期 海水温

1. 研究開始当初の背景

(1) 海洋潮間帯に棲む多くの十脚甲殻類は、内部陸棚域で数週間過ごす浮遊幼生を放出する。1日2回潮の海岸では、大潮期間の夜の下げ潮時に幼生(zoea 1: Z1)を放出する種が最も多い。最終齢期幼生(decapodid: D)は、大潮期間の夜の上げ潮時に成体生息地に戻される。一般に、大潮-小潮周期における幼生放出・帰着時の正・逆方向の輸送効率は、潮流速度が最高となる大潮時に最大になると考えられている。幼生発育期間の平均値が放出・帰着の両ピーク間隔と一致する度合い、分散が適正帰着時期のズレをもたらす度合いは海水温と食物条件で変わりうる。近年の海水温上昇は、ベントス幼生の発育期間を短縮することで無効分散と被食リスクを下げ、出自個体群を含むメタ個体群の維持に寄与するとの仮説がある(Duarte, 2007)。しかし、十脚甲殻類幼生では、Dの帰着時期が大潮時よりも早くなり、帰着率が低くなる可能性もある(Dの帰着時期と大潮期間の不一致: 本研究の仮説)。研究当初は、両仮説を検証する試みは無かった。

(2) 西九州・天草の富岡湾の砂質干潟(以下、富岡干潟)には、エビ亜目・アナエビ下目・スナモグリ科のハルマンスナモグリ(*Nihonotrypaea harmandi*)が、地下数十cmの巣穴に、160個体/m²以上の密度で生息している。スナモグリ類の成体は強力な基質攪拌作用を有し、砂泥底ベントス群集の構造と浅海生態系の物質循環に大きな影響を及ぼす生態系エンジニアとして知られている。一方、個体群動態を律する繁殖行動と浮遊幼生期の生態はほとんど知られていない。富岡干潟でのハルマンスナモグリ(以下、スナモグリ)の繁殖期は6-10月である。幼生は干潟から10-20km沖合にある水深60-80mの天草灘で主に生育し、Z1-6期を経てDとなる。Z'sは主に水深20-50mの水柱を鉛直移動する(その水温は20-24°C; Tamaki et al., 2010)。

幼生の平均生息水深は約40mである。Dも鉛直移動し、昼間は海底に、夜間は水柱にいる。(1)で挙げた仮説を検証することに向けては、以下の項目を実施する必要があった。

個体の交尾・受精・抱卵(=抱胚)の様式の把握(アナエビ類での観察は皆無)。

1日間の昼夜および干満周期のいつ幼生放出が起こるかの特定、幼生の室内飼育(エビ亜目の幼生の飼育では、ワムシ・アルテミアのノープリウス等のマイクロ動物プランクトン給餌が定法; 植物プランクトンのみでの完全飼育例は皆無): -1 予備的飼育実験では、D出現日の頻度分布は2つの正規分布からなる複合分布を呈していた。これが、個体群の卵サイズ頻度分布の2峰性に由来することの実証; -2 野外の幼生の生息深度における水温条件のもと、植物プランクトンのみを与えたときの、D出現日の頻度分布と生残率の把握、野外における幼生の主要食物源の特定、個体群レベルでの成体の繁殖周期と雌による幼生放出周期の特定、繁殖期間を通して、干潟に着底するDの個体数密度の時間変動の把握、Z1放出とD帰着に及ぼす下げ潮流・上げ潮流の効率評価、海水温上昇がD帰着時期と大潮期間の不一致を引き起こしうるかの検討。

2. 研究の目的

富岡干潟のスナモグリ個体群を対象とし、上記1.(2)の項目 - の実施を目的とした。

3. 研究の方法

以下は上記1.(2)の各項目に対応している。

透明小型容器内で雄1個体と雌2個体に少量の砂と透明小管(人工巣)を与え、照明下で行動観察とビデオカメラ撮影を行った。

大潮干潮時、孵化直前の胚を抱く雌を30数個体、富岡干潟で採集した。実験室で小容器に個別に収容し、日没後から翌朝まで15-30分おきに幼生孵化の有無を確認した。

-1 大潮干潮時、抱卵直後および孵化直前の胚を抱く雌をそれぞれ 70 数個体と 60 数個体、富岡干潟で採集した。前者は現場でホルマリン固定した。後者は実験室で個別に小容器に入れ、孵化直後の Z1 をホルマリン固定した。前者では、各雌から 10 個の卵を選び、回転楕円体としての体積を推定し、平均値を出した。後者では、各雌から 10 個体の Z1 を選び、全長を測定後、平均値を出した。両者とも、平均値の頻度分布を作った。

-2 夏季の大潮の昼間干潮時、孵化直前の胚を抱く雌を 50 数個体採取し、実験室水槽に収容した。同日夜から翌朝までに孵化した Z1 全体を約 4,500 個体と 3,800 個体に分け、水温を 22°C に設定した 30 l 水槽にそれぞれ収容し、1 日 1 回、市販の濃縮珪藻 (*Chaetoceros gracilis*) $5.0\text{--}6.7 \times 10^3$ 細胞を与えた。D の初出現日以降、毎日、出現個体数を記録した。

水柱食物連鎖上の本種幼生の位置 (Trophic position: TP) について、2012・2013 年の夏季、天草灘で採集された幼生試料を用い、バルク安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$) およびアミノ酸安定同位体比に基づいて推定を行った。その結果、アミノ酸同位体比 $\text{TP}_{\text{Glu/Phe}}$ は 2.1 で、幼生が植物プランクトン食であることが示唆されていた。バルク解析では、植物プランクトン由来のデトリタス食であることが示唆されていた。本研究で、アミノ酸同位体比解析で原生生物の寄与を評価できる $\text{TP}_{\text{Ala/Phe}}$ に着目し、試料を再解析した。また、バルク解析による TP 推定の精度を上げるため、濃縮係数 ($\Delta\delta^{13}\text{C} \cdot \Delta\delta^{15}\text{N}$: 幼生を珪藻給餌飼育したとき、個体と珪藻それぞれの $\delta^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$ 時間平衡値の差として定義) を再測定した。

、富岡干潟の雌個体群による抱卵と幼生放出の周期性、および個体群に新規加入する D の周期性を調べるため、1994 年の繁殖期を通して、原則として 3 日ごとに定面積採集 (原則として $2,000 \text{ cm}^2$) を行っていた (未

発表)。個体群への D の加入は主に 7 月から 10 月までの大潮ごとにかかるが、全体として大きく 2 群に分けられる (Tamaki et al., 1997)。これらが翌年に引き継がれ、1 年前期群・1 年後期群となる。これらは、D の加入の翌々年に融合して 2 年群となり、最後の繁殖に参加した後、8 月までに死滅する。繁殖期の初め (6-7 月) には 2 年群と 1 年前期群のみが主に抱卵し、7 月末-8 月初めから 1 年後期群が抱卵群の主体となる。これら 3 つのコホートは、個体群の全長頻度分布を構成する正規分布として分離できる。本研究では、1994 年の未発表データを解析した。ここで、抱卵雌の胚の発達期は 3 つに分けた (卵ノープリウス期と発眼期を選別した後、抱卵直後から卵ノープリウス期までを初期胚とした)。さらに、以下の未発表データも解析した。1 日間の昼夜・潮位変化に対応した、干潟個体群からの幼生放リズムを調べるため、1992 年と 1994 年の夏季に 1 回ずつ富岡湾内でプランクトンネットによる水柱鉛直曳き採集を高頻度で行った。抱卵期間の水温依存性を決めるため、Tamaki et al. (1996) にある値を使用した。大潮期間における幼生放出ピークの日を特定するため、新月の日の前後 3-4 日間、干潟で雌を 70 個体ずつ採集し、抱卵雌がもつ発眼胚・新規産卵胚の日変化を追跡した。

干潟から放出された幼生を輸送する潮流速の時間変化を調べるため、2010 年 5 月から 1 年間、2 次元電磁流速計による測定を干潟直上 (10 cm) で行った。この観測値に対して潮汐の分潮パラメータによる調和解析を施して、1994 年の流動を再現し、Z1 の放出と D の帰着に及ぼす下げ潮流・上げ潮流の効率を評価した。

4. 研究成果

以下は上記 1. (2) の各項目に対応している。

Somiya & Tamaki (2017). 非活発時の個体は水平に造られた巣穴に留まっていた。特定

ペアの配偶行動が3回記録された。交尾3-4日前に雄が雌の巣穴を探索・訪問し始めた。交尾は最終的に雌が雄の巣穴を訪問して行われた。交尾時間は91-105秒であった。交尾後、雌の第8胸節腹板の表面に精包が1個付着していた。交尾後3-14分間、相互訪問した後、雌は60-74分間、閉鎖空間に籠もった。交尾44分後に産卵を始め、12分間で受精卵を第1・2腹肢に付着させた。水温20-25°Cのもとで13-19日後、幼生が孵化した。雌は、抱卵期間中に卵巣が十分に発達した場合には、幼生放出の約1時間後に交尾し、再抱卵とその後の幼生放出を行った(連続産卵)。本結果の意義は、雌の抱卵には直前交尾が必要であること(貯蔵精子による多回産卵は無いこと)・雌個体群による幼生放出と直後の再抱卵が、繁殖期間中に周期的に起こりうることを示した点にある。

Tamaki et al. (2018b). 2つの室内観察機会とも、幼生の孵化は日没と日出の時刻の間に起こった。干潮時刻(それぞれ02:00と03:20)までにそれぞれ71%と100%の雌が幼生を放出した。満潮・干潮時刻の間隔を1.0とすると、放出ピーク時刻はそれぞれ0.80と0.59であった。このとき野外の下げ潮流速は最大値付近に達していたと推測される(項目)。

-1 Umezawa et al. (2018). 受精直後の卵体積と孵化直後のZ1全長の頻度分布は、2峰型の複合正規分布形を示した。卵・Z1それぞれで、2つの正規分布のピークに対応する大・小の卵体積値および(全長値)³の比は、共通して1.2であった。このことは、個体群に大卵と小卵を産む個体が含まれていることを示している。小卵は多回産卵に伴って生じる可能性がある(玉置、未発表データ)。

-2 Umezawa et al. (2018). 2基の幼生飼育水槽の水温平均値(±SD)は22.2±0.25°C、22.3±0.1°Cであった。塩分平均値(±SD)は33.5±0.2、33.4±0.2であった。両水槽とも、Dは26日目から40日目まで出現した。各水槽で、

出現日に対する出現個体数分布は2つの正規分布に分けられた。それぞれの平均出現日(±SD)は、28.7±1.0日目と34.2±2.6日目(開始時Z1総数4,500の水槽)および28.8±1.4日目と35.3±2.3日目(同総数3,800の水槽)であった。2つの出現群があったことは、卵体積が異なる2群があったことに対応して、発育速度に差が生じたためと考えられる。Dの総計生残率はそれぞれ3.9%と3.4%であった。以上の出現日と生残率に関する数値は、過去に行われた「ワムシとアルテミア・ノープリウス給餌・30 l水槽に数千個体のZ1収容・水温21°Cと24°C」の条件での数値と近かった(Tamaki et al., 2013): 水温21°Cでは、出現個体数の日分布を構成する2つの正規分布における平均出現日は30日目と35日目、総生残率は7.35%; 水温24°Cでは、30日目と34日目、総生残率は4.7%。また、未発表結果として、「水温25.5°Cで、25日目と28日目、総生残率5.8%」、「水温27°Cで、27日目のみ、総生残率0.7%」も得られている。

Umezawa et al. (2018). Z6幼生のTP_{Ala/Phe}値は2.7であり、植物プランクトン及びそのデトリタスに付随した原生生物を含む粒状有機物を濾過摂食していると推定された。野外ではマイクロ動物プランクトンを摂食していないと判断された。これは、エビ亜目幼生の食性に関する新しい知見である。

Tamaki et al. (2018b). 1994年の繁殖期間を通して、富岡干潟の雌個体群は離散的な新規抱卵を8回行った。最初の2回は2年群と1年前期群が、また、3回目からは1年後期群が主体となっていた。最初の2回の抱卵ピークと大潮-小潮周期との関連は不明確で、ピークの周りの日にちの分散も大きかったが、3回目からは満月と新月の日とピークがほぼ一致していた。ピーク周りの日にちの分散も正規分布に近く、SDは2-3日であった。3回目から8回目までの抱卵では、表層海水温が25°C以上になり、これに対応して抱卵期間は

14.4 日間と推定された。したがって、幼生の放出ピークも、上記抱卵日の順では、新月と満月に来ると予測され、実際そうであった。また、新月の日をはさんだ 1 週間にわたる、抱卵個体のもつ胚発達の日変化でも、新月の日に幼生放出のピークがあった。1994 年には、幼生の各放出ピークに続いて、雌の再抱卵ピークが満月・新月の日に起こったと推定された（同日内の連続産卵）。

富岡湾での幼生採集では、満潮時刻が日没後に来るときは満潮時から 1 時間後に、また、日没前に来るときは日没時に、幼生放出がピークに達していた。室内では、夜間の干潮時刻の少し前に幼生放出のピークがあったが（項目 ）、野外では満潮が引き金になっていると推察された。干潟の高潮帯の個体群では、干出事前に幼生を放出することは適応的行動であろう。干潟に設置した流速計の観測値から下げ潮流速が求められ、これに夜間の満潮から干潮までの時間を掛け合わせると、干潟から沖合に向けた幼生輸送効率の指標（単位は距離）が得られる。幼生輸送効率指標は、大潮-小潮周期では大潮期間に最大になるが、その期間内では満月・新月の日の 1-3 日後に来る大潮中日（潮位差が最大となる日）に最大値に達していた。満月・新月の日の指標値は最大値の約 90%であった。

以上の結果をまとめると、雌個体群における 3-8 回目の抱卵ピークは、主に 1 年後期群の雌・雄が満月・新月の日に同調して交尾したためと考えられる。本種の配偶システムは抱卵直前に交尾する型であるので（項目 ）、初回の満月（新月）に配偶行動を同調させれば、その後の幼生放出・再抱卵は自動的に半月周期で繰り返されることになるだろう。

Tamaki et al., in prep. 富岡干潟の本種個体群からの幼生（Z1）放出ピークが満月・新月の日に同期した半月周期で巡っているならば、D の着底ピークの周期はどうであろうか？ 1994 年の干潟での定期採集は 3 日ごとに

行われたので、隣り合う採集日間で加入個体の重複計数を最小限にするため、Tamaki et al. (2013) に基づいて対象個体の全長を 4.05 mm（最小全長）4.95 mm の範囲に限定した。その結果、D の着底もほぼ半月周期を保って起こっていたこと・その各ピークは満月・新月の日の 1-3 日前にあったこと・日にちに対する個体数密度分布は正規分布型を呈せず、左側に歪んでいたこと・最後の 2 回の幼生放出群に対応する着底群は存在しなかったことが明らかになった。野外の幼生は植物プランクトン・デトリタス食であり（項目 ）、珪藻のみで完全飼育ができたので（項目 -2）、室内で確認された幼生の浮遊期間は野外での浮遊期間として採用できる。水温が 20-24°C の範囲にあるとき、大卵に由来する幼生の浮遊期間のピークは 29 あるいは 30 日間であった。これは、満月・新月の日に同調して行われる幼生放出から 1 ヶ月後の満月・新月の日に合わせて D の帰着ピークが来るような日程が初期生活史に組み込まれていることを示唆している。

Tamaki et al., in prep. D の帰着ピークの頃、上げ潮流速は大潮-小潮周期で最大値近くに達していた（項目 ）。しかし、日周期では、D は夜間しか水柱に浮上しないため、夜と上げ潮の位相が合うのは、満月・新月の日の少し前になる（富岡湾口部にたまたま存在している D が干潟に運ばれる際の時間枠）。そのため、干潟での D の着底ピークが項目 のようになったと考えられる。小卵に由来する幼生の浮遊期間のピークは 34・35 日間であったこと、また、大卵・小卵のいずれの場合でも D 出現ピーク周りの日にちの分散がかなり大きかったことは、天草灘にあって干潟に帰着可能な D の潜在個体数の時間分布を幅広くしているだろう。

Tamaki et al., in prep. 今後、海水温が上昇し、例えば幼生の生息深度における値が 25.5°C になると、幼生の浮遊期間のピーク値

は25日目と28日目となる(項目 -2)。第1のピーク値が、29日目から短縮されることは、Dの帰着時期と中潮期間の最後~大潮期間の初めとの不一致を引き起こすかもしれない。これは干潟個体群の縮小につながる。しかしこの負の影響は、Dの第2の出現ピークの到来が早められることで緩和あるいは打ち消されるかもしれない。総合的な結果は、雌個体群における大卵と小卵の構成比によって決まるだろう。幼生の生息深度における水温が27°Cになると、生残率が大きく低下する可能性がある(項目 -2)。干潟個体群は維持できなくなるかもしれない。

その他。本研究は富岡干潟で35年間以上続けてきたスナモグリ個体群とベントス群集のモニタリングと連動して行われた。スナモグリ個体群の長期変動はD期幼生加入密度の年変動を反映しており、その結果、群集構成種の個体群に正・負の影響が及ぼされた。正の影響(穿掘性端脚類に対して): Tamaki et al. (2018a); 負の影響(濾過食性巻貝に対して): Tamaki and Takeuchi (2016)。

<引用文献>

- Duarte, C.M. 2007. Trends Ecol. Evol., 22:331-333.
Tamaki, A. et al. 1996. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 76:675-689.
Tamaki, A. et al. 1997. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 210:223-250.
Tamaki, A. et al. 2010. Estuar. Coast. Shelf Sci., 86:125-136.
Tamaki, A. et al. 2013. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 443:90-113.

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6件)

- Tamaki, A., J. Itoh, Y. Hongo, S. Takeuchi, T. Takikawa. 2018b. Normal establishment of a semilunar brooding and larval-release cycle in the course of the reproductive season of the ghost shrimp population on a warm-temperate intertidal sandflat. Journal of Shellfish Research, 37(2). (in press). 査読有。
Umezawa, Y., A. Tamaki, T. Suzuki, S. Takeuchi, C. Yoshimizu, I. Tayasu. 2018.

Phytoplankton as a principal diet for callianassid shrimp larvae in coastal waters, estimated from laboratory rearing and stable isotope analysis. Marine Ecology Progress Series, 592:141-158. 査読有。

doi.org/10.3354/meps12507

Tamaki, A., T. Kagesawa, S. Takeuchi, H. Ohashi, S. Yang, S. Sassa. 2018a. Facultative commensalism of a free-burrowing urothoid amphipod with a deep burrow-dwelling callianassid shrimp in intertidal sand. Marine Biology, 165:36. 査読有。

doi.org/10.1007/s00227-018-3296-0

Yamada, A., R. Somiya, N. Ikeda, A. Tamaki. 2017. The complete mitochondrial genome of the burrowing ghost shrimp, *Nihonotrypaea harmandi* (Bouvier, 1901), (Crustacea, Decapoda, Axiidea, Callianassidae) - a validation of the genus and species classifications. Mitochondrial DNA B Resources, 2:238-239. 査読有。

doi.org/10.1080/23802359.2017.1318676

Somiya, R., A. Tamaki. 2017. Unraveling mating behavior for Axiidea (Crustacea: Decapoda): burrow-dwelling callianassid shrimp in intertidal sandflat. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 486:305-313. 査読有。

doi.org/10.1016/j.jembe.2016.09.019

Tamaki, A., S. Takeuchi. 2016. Persistence, extinction, and recolonization of an epibenthic gastropod population on an intertidal sandflat: 35-y contingent history of a key species of the benthic community in metapopulation and metacommunity contexts. Journal of Shellfish Research, 35:921-967. 査読有。

doi.org/10.2983/035.035.0419

[学会発表](計3件)

Somiya, R., T. Suzuki, A. Tamaki. 2017. Motion of appendages during swimming and feeding in zoeae of the ghost shrimp, *Nihonotrypaea harmandi*. The Third Asian Marine Biology Symposium in Kumamoto, Japan.

宗宮 麗・鈴木利一・玉置昭夫. 2015. ハルマンスナモグリのゾエア幼生の遊泳パターン. 平成27年度日本甲殻類学会大会.

宗宮 麗・鈴木利一・玉置昭夫. 2014. ハルマンスナモグリ浮遊幼生の消化管に存在する単細胞プランクトンの殻. 2014年度日本プランクトン学会・日本ベントス学会合同大会.

6. 研究組織

(1)研究代表者

玉置 昭夫 (TAMAKI, Akio)

長崎大学・水産・環境科学総合研究科(水産)・教授

研究者番号: 40183470