

## 論文の内容の要旨

論文題目 東京湾および多摩川河口域における *Hemicyclops* 属  
カイアシ類 (Poecilostomatoida, Clausidiidae) の生態

氏名 伊東 宏

*Hemicyclops* 属は、Poecilostomatoida 目、Clausidiidae 科に属する、体長 0.8~3 mm 程のカイアシ類で、極地方を除く世界各地から 39 種が知られている。本属カイアシ類は Poecilostomatoida 目の中では最も原始的なグループと考えられており、主に干潟などに生息する無脊椎動物の体表や巢孔から報告されている。その生態的知見は乏しく、種の記載で生息地や宿主（棲み場所）の知見が得られているほか、一部の種で発育段階が記載され、生活史初期、特にコペポディド I 期 (*Saphirella* 型カイアシ類) における浮遊生活が知られているに過ぎない。本属カイアシ類の生態学的研究は、Poecilostomatoida 目カイアシ類の進化を考える上で重要であるばかりでなく、近年注目される干潟の種多様性と共生（ここでは他の動物の巢孔内で宿主である動物と共に生活することを共生と呼んだ）を論議する上で、貴重な情報を与えるものと考えられる。本研究では、本属カイアシ類の生態的特徴である共生生活や生活史初期における浮遊生活が、種多様性の形成・維持や干潟など環境変動の激しい生息場での個体群維持にどのように関与しているかに焦点をあてながら、東京湾および多摩川河口域に生息する *Hemicyclops* 属カイアシ類について種多様性、分布生態および生活史の解明を行うとともに、共生生活の意義についても論議した。

### 1. 東京湾および多摩川河口域における *Saphirella* 型カイアシ類とその成体の種多様性および分布生態

*Hemicyclops* 属カイアシ類の種多様性を把握する目的で、プランクトン生活期の *Saphirella* 型カイアシ類の分布と共生生活期の成体の生息状況を 1986~1992 年に東京湾で、1999~2000 年に多摩川で調査し、飼育実験などにより適宜、両者の親子関係を解明した。

東京湾では 8 種の *Saphirella* 型カイアシ類がプランクトン中に出現し、うち 5 種が *Hemicyclops*

属、2種が *Conchylurus* 属と同定された(他1種は不明)。*Hemicyclops* 属のうち3種は *H. gomsoensis*、*H. japonicus*、*H. saxatilis* のコペポデイドI期と判明した。最も個体数密度が高かった *Saphirella* 型カイアシ類は *H. japonicus* であり、その成体は湾内海底より採集されたが、棲み場所を提供する宿主は不明である。

多摩川河口域では6種の *Saphirella* 型カイアシ類がプランクトン中に出現し、うち5種が *Hemicyclops* 属、1種が *Conchylurus* 属と同定された。*Hemicyclops* 属5種のうち、*H. japonicus* は東京湾から運ばれたものと考えられたが、他4種は多摩川河口域の干潟において成体の定住が確認され、*H. gomsoensis* がアナジャコ、*H. tanakai* はニホンスナモグリ、*H. spinulosus* はイトメ、*H. ctenidis* はゴカイを主な棲み場所(宿主)としていると考えられた。

## 2. *Hemicyclops gomsoensis* および *H. spinulosus* の生活史

*Hemicyclops* 属カイアシ類の生活史を明らかにするため、1998年5月~2000年5月、多摩川河口干潟において、アナジャコおよびヤマトオサガニの巣孔から *H. gomsoensis* と *H. spinulosus* を採集し、生活環、個体群の季節変化、環境との関係、生殖生態の解明を行った。

*H. gomsoensis* および *H. spinulosus* は、いずれも卵期を成体の雌が保有する卵嚢内で過ごし、ノープリウス期に河川水中で浮遊生活を行い、コペポデイドI期に宿主の巣孔に入り、その後は共生生活を行う。2種は春から秋にかけて再生産を行い(ノープリウス出現期:前種,4~1月;後種,4~10月)世代を繰り返すが、冬季には再生産を停止し秋季最後に発生した世代により翌年春まで個体群を維持する。巣孔内の個体数密度は高温時に高くなった〔最高値:前種,824個体/1000ml(アナジャコ巣孔);後種,132個体/巣孔(ヤマトオサガニ巣孔)〕が、そのような時期でも増水により著しい塩分の低下(<5 psu)が起こると低くなった。

*H. gomsoensis* は *H. spinulosus* に比べて多くの卵(1卵嚢中の卵数:前種,69;後種,51)を長期間にわたり生み、そのコペポデイドI期の個体数密度は、多摩川河口域のプランクトン中に出現する本属カイアシ類の中では最も高く、河口干潟の場所(上流~下流、高潮位~低潮位)や宿主の種類が異なるさまざまな巣孔に加入している。加入後の個体群には、巣孔の構造的安定性、規模、水温、塩分など環境要因の違いにより、密度やステージ組成、体長に違いを生ずるが、利用可能な巣孔を広範に利用することで、大規模かつ持続的な個体群を形成していると考えられる。本種では飼育実験により低塩分(<10 psu)での生残率や卵嚢形成が低下し、消化管内容物の観察により、珪藻類など干潟のマイクロ・メイオベントスを摂餌していることが分かった。

*H. spinulosus* では、雌に偏った性比、雄の多型、交尾前ガードといった、*H. gomsoensis* にはない生殖生態が認められた。これらは、ムラサキガイの外套腔を棲み場所とする *Midicola pontica* (Poecilostomatoida目, Myicolidae科)で知られている、先住個体の有無や性に支配される性決定メカニズム、雄の多型形成メカニズムを想定すると理解が容易であり、イトメの巣孔という狭く閉鎖的で他個体との遭遇の機会が乏しい可能性のある棲み場所で確実に配偶相手を確保するために発達した戦略と考えられる。

### 3. *Hemicyclops* 属カイアシ類における捕食者回避戦略としての巣孔共生

共生生活における捕食者回避戦略の生態学的意味を明らかにする目的で、1998～2000年の4～9月に多摩川河口域で魚類を採集しその消化管内容物を観察するとともに、1999、2000年の6～7月に疑似巣孔を用いた捕食者回避の室内実験を行った。多摩川河口干潟で、アナジャコやヤマトオサガニの巣孔を利用する *H. gomsoensis* は、野外および室内実験のいずれにおいても、巣孔を利用することにより、多摩川河口域で最も卓越するマハゼの捕食を回避していると考えられたが、巣孔へ侵入することができるマサゴハゼの捕食を受けていた。一方、狭い多毛類の巣孔を利用する *H. spinulosus*, *H. ctenidis* は、野外で採集されたマサゴハゼからは全く捕食されていなかったが、多毛類を頻繁に捕食するマハゼに捕食されていた。*Hemicyclops* 属カイアシ類における巣孔共生は、捕食者を回避する戦略としての意義が大きいと考えられるが、捕食者の種類により、有効な場合とそうでない場合がみられ、*Hemicyclops* 属カイアシ類の各種は捕食者回避戦略としてさまざまな棲み場所（＝宿主）を開拓したと考えられる。

### 4. 巣孔共生の生態的意義と種多様性形成・維持機構

本属カイアシ類の巣孔共生の意義は上述のとおり捕食者回避戦略が重要と考えられるが、これに加えて、多摩川河口域の *H. gomsoensis* では、巣孔共生により増水時の低塩分水を回避している例が認められた。無給餌条件下での本種の生残率は 10 psu 以上であれば低塩分の影響をほとんど受けないが、0 psu では直ちに死亡する。多摩川河口域では増水時に河川水が 0 psu 近くになっても、調査した巣孔、特にアナジャコの巣孔では塩分がある程度 (> 5 psu) 保たれており、*H. gomsoensis* の成体は生残していた。アナジャコの巣孔ではアナジャコ自身の水流形成により内部の海水交換が行われているが、増水時には低塩分水を避けるため海水交換の制限を行う可能性がある。*H. gomsoensis* はこのような宿主による不適環境回避の恩恵を受けていると考えられる。Poecilostomatoida 目カイアシ類には、宿主の体、体液および分泌物を餌料としているものがあるが、多摩川河口域のアナジャコの巣孔から採集された *H. gomsoensis* の消化管内容物では珪藻類の出現頻度が高かった。実験室においても宿主無しに、羽状目珪藻を餌料としてこれらのカイアシ類を飼育できたことを考慮すると、餌料の確保が巣孔共生の主要因とは考えられない。しかしアナジャコの巣孔の内壁からは、干潟表面と変わらない水準のクロロフィル-*a* が検出されており、*H. gomsoensis* にとって、生活に必要な餌条件を満たしていると考えられる。

多摩川河口域に定住する4種の *Hemicyclops* 属カイアシ類が主な棲み場所を違えている例が示すように、異なる宿主との共生生活により、棲み場所というニッチの分割・シフトを行い、共存（種多様性の維持）がなされていると考えられる。しかしその巣孔共生の主な意義は捕食者回避戦略であり、さまざま巣孔利用＝捕食者回避戦略が開発された（種多様性が形成された）背景にはさまざまな捕食者の存在が考えられる。多摩川河口域の4種のうち、捕食者回避戦略を検討した3種では、巣孔共生による捕食者回避戦略は系統類縁関係と対応して発達したと考えられ、こ

れが種分化（種多様性の形成）における重要な生態的要素となった可能性が考えられる。またこれらの種について卵の数をみるとより発達した回避戦略をもつ種ほど卵数は減少する傾向にあり、種間における個体数の関係はプランクトンとして出現するC I期でも同様であり、他の生物で知られるように防御能力と繁殖能力の間にトレードオフの関係が存在するのかも知れない。

#### 5. *Hemicyclops* 属カイアシ類の生活史と干潟における環境適応

*Hemicyclops* 属カイアシ類は、卵期を成体の雌が保有する卵嚢内で過ごし、ノープリウス期に河川水中で浮遊生活を行い、コペポディド I 期に宿主の巢孔に入り、その後は共生生活を行う。このような浮遊期をもつ生活史は、より寄生生活に適応した *Poecilostomatoida* 目カイアシ類にみられる、速やかに宿主へ到達する生活史とは対極をなし、幼生の分散・供給を行う上で有利な戦略と考えられる。多摩川河口干潟に本来東京湾海底に生息する *H. japonicus* の成体が出現した例、無酸素水塊が形成される東京湾奥の浚渫跡地に一時的に *H. japonicus* が生息するようになる例は、本属カイアシ類が生活史初期の浮遊生活により幼生の分散・供給を行い、局所的な個体群の壊滅を補填していることを示すものと考えられる。また本属カイアシ類における共生生活は先述のように捕食者や一時的な不適環境の回避に役立っている。本属カイアシ類における、生活史初期の浮遊生活および共生生活は、干潟や富栄養海域の海底など環境変動の激しい生息場で個体群を維持するには極めて重要な生態特性といえる。

本研究のフィールドとなった多摩川河口は都市圏にあるにも関わらず多くの水鳥が飛来し、貴重種を含む汽水域特有の生物相がみられる。*Hemicyclops* 属カイアシ類はここでさまざまな生物と関係（例えば、餌生物: 珪藻; 宿主: ヤマトオサガニ, アナジャコ, イトメなど; 捕食者: マハゼ, マサゴハゼなど）を持ちながら、生物群集の一部を構成していた。本属カイアシ類のコペポディド I 期 (*Saphirella* 型カイアシ類) は内湾域などでプランクトン中に出現するが、それらはその海域および周辺における多様な生物相とそれを保証する環境の存在を示すものと考えられた。

以上、本研究により、東京湾および多摩川河口域における *Hemicyclops* 属カイアシ類の種多様性ならびにそれらの分布生態、生活史、巢孔共生の意義に関し、数多くの新知見が得られた。これらは、*Poecilostomatoida* 目における多様性の創出に共生という生活様式が大きく寄与したことを示すとともに、内湾・河口域という変動の激しい生息環境における小型甲殻類の生活史戦略に関する新たな知見として海洋生態学に貢献するものと考えられる。河口干潟に生息する種では餌料生物、宿主、捕食者といった他の生物との関連が解明され、プランクトンとして出現する *Saphirella* 型カイアシ類のもつ、内湾域の生物多様性を示す環境指標としての価値が認識された。今後、宿主との関係、個体群動態などについてさらに詳細な研究を進めることにより、本属カイアシ類が内湾・河口域生態系において果たす役割を解明することが重要である。