

深海産近底層かいあし類の生態特性

(総説)

平川 和正

I. はじめに

最近の宇宙開発の目ざましい進展と呼応するかのように、ロマンと謎を秘めた深海の実態を究明する為の画期的調査・研究が日本、アメリカおよびフランス各国で深海潜水調査艇を駆使し盛んに行われている。その結果、今まで我々が沈黙の世界として捉えていた深海底のイメージを根底から覆すダイナミックな景観がサーチライトにまざまざと写し出された。一例として、黙々と夥しい水煙を吐く熱水鉱床或いはその近傍に発達した豊富な底生生物群集を挙げることができる(Grassle, 1986)。底生生物および微小生物の深海生息群は、酵素活性に及ぼす物理・化学的抑圧のため、浅海群と比較し一般に成長、成熟および代謝活性に関する諸速度が低いと言われている(Grassle, 1978)。しかし、高圧、低温、暗黒といった極めて特殊な環境にもかかわらず、何故この様な大型で成長の速い生物が濃密群を形成し、繁栄しているのか甚だ興味深い。

一方、海底面からその直上100mぐらいまでの水柱、即ち近底層(Benthic boundary layer, 通称BBL)では底生生物と浮游生物とが相互に影響し合い、更に非

生物環境要因が加わり構造的に複雑なゾーンが形成される(図1)。BBL生物のうち、動物プランクトンは海上層からの大型沈降粒子の他に、海底表面から捲き上がる粒子から成る潜在的にリッチな餌供給を受ける機会をもっている(McCave, 1976; Honjo, 1978; Rowe and Gardner, 1979など)。したがって、動物プランクト

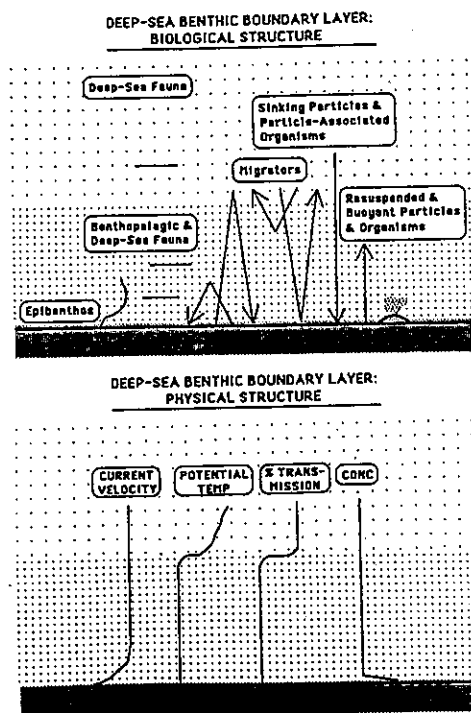


図1. 深海近底層における諸々の生物および物理的環境要因を示す模式図(Wishner and Gowing, 1987より)。

ンの個体数・現存量は粒子密度と共に深海底近くで増加し (Wishner, 1980a, b ; Smith, 1982), また動物プランクトンの酸素消費速度およびアンモニア排泄速度も同様の傾向を示した (Smith, 1982)。更に, BBL動物プランクトンの濾水速度が冬季のナラガンセット湾でのそれと統計的に有意差を生じなかったこと (図2) および比較的高い摂食速度が測定されたことから (表1), 近底層内では動物プランクトンの生産活動が割合旺盛であることが予想される。この動物プランクトン群集のうち, かいあし類が個体数で最も多く出現し (Wishner, 1980a, b ; Gowing and Wishner, 1986), 何種類かの特殊化した近底層種が見付かっている (Bradford, 1969 ; Grice and Hulsemann, 1970 ; Grice, 1972 ; Wishner, 1980a, b)。BBL動物群は水柱と底生生物群集とを連結していることからその生態学的知見は2つの全く異質な生物群集間に生ずる物質・エネルギーの循環をより詳しく理解するために重要な意義をも

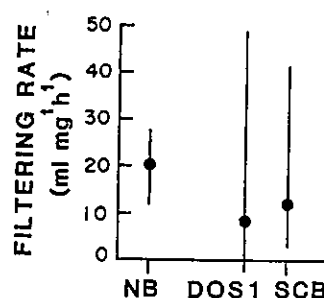


図2. サンタ・カタリーナ海盆 (SCB), 北西部大西洋 (Dos 1) およびナラガンセット湾 (NB) から採集された動物プランクトンの濾水速度 (Filtering rate) の比較。濾水速度は中央値およびその95%信頼区間によって示される (Wishner and Gowing, 1987 より)。

っている。深海BBL生態系に於けるこれら動物群の生態的地位を明らかにする為, 本報告では copepodologists にそれ程ポピュラーではない深海産BBLかいあし類に着目し, 現在までに知られている分布並びに食性から, その生態特性について述べる。

表1. サンタ・カタリーナ海盆における動物プランクトンの濾水速度 (Filtering rate) および摂食速度 (Ingestion rate)。炭素量で表示された摂食速度はコッド・エンド内 (POC) およびその周囲の環境水 (CHN) から得られた炭素濃度を用いて算出された。数値は中央値, カッコ内は範囲を示す (Wishner and Gowing, 1987 より)。

Filtering rate (ml mg ⁻¹ h ⁻¹)	Ingestion rate (μg mg ⁻¹ h ⁻¹)	C ingestion rate (POC) (μg C mg ⁻¹ h ⁻¹)	C ingestion rate (CHN) (μg C mg ⁻¹ h ⁻¹)
12.4 (0-142.0)	68.2 (0-553.6)	5.4 (0-61.7)	2.5 (0-28.4)

II. 出現種および分布

深海産 B B L 動物プランクトン群集は、真正の浮游性グループと趨底性 (Bottom-associated) グループの 2 群に区分される。B B L から採集される動物プランクトンの大部分は普通我々が深海動物プランクトンの範囲に入れている種と同じ科・属に属する (Grice and Hulsemann, 1965, 1967; Wheeler, 1970; Deevey and Brooks, 1971)。しかしながら、B B L かいあし類の何種かは B B L に固有であると考えられ、その他の種は海底からの距離に応じて増減する (Wishner, 1980b)。

Bradford (1969) はニュージーランド沖合 1200~1700m 水深で開口式 Menzies-benthic trawl を使い得られた試料から、数種の B B L かいあし類の新種を記載した。Grice and Hulsemann (1970) はウッズ・ホール海洋研究所の D S R V “ALVIN” の両舷側に装置した 2 個の開閉式プランクトンネット (網目 0.23mm, 開口部断面 D 型) によって大西洋の約 1800m の海底直上 (20~50cm) から採集された試料を検鏡し、65 種のカラノイダ亜目のかいあし類を査定し、そのうち 13 種 (*Aetideopsis magna*, *Comantenna recurvata*, *Xanthocalanus alvinae*, *X. distinctus*, *X. elongatus*, *X. macrocephalon*, *Amalophora macilenta*, *A. rotunda*, *Diaixis asymmetrica*, *Parundinella emarginata*, *Undinella altera*, *U. compacta* および *U. hampsoni*) を新種として報告した。*A. magna* を除く 12

種がすべて海底近くに分布している。Wishner (1980b) はカリフォルニア沖のサン・ディゴ・トラフの水深 1100~3200m の海底上 10~100m から “ALVIN” により得られた試料に基づき、最初の B B L 動物プランクトン群集の解析を行ない、同時に表 2 に示すかいあし類を報告した。

表 2. サン・ディゴ・トラフの海底上 10m (10mab) および 100m (100mab) から採集されたカラノイダ亜目かいあし類 (成体) の出現個体数の比較 (Wishner, 1980b より)。

		Cor- rected No. at 10 mab (see text)	No. at 100 mab	Result
<i>Probable bottom-associates from literature</i>				
Fam. Tharybidae	sp. 1	1	0	} Bottom- associate?
<i>Bathypontia</i>	sp. 1	<1	0	
<i>Chiridius</i>	sp. 1	3	0	
<i>Chiridius</i>	sp. 2a, 2b	2	2	No difference
<i>Others also showing differences</i>				
<i>Gaidius</i>	sp. 1	4	0	} Bottom- associate?
<i>Euchaeta</i>	sp. 1	14	2	
<i>Euchaeta</i>	sp. 2	8	0	
<i>Amalothrix</i>	sp. 1	7	0	
<i>Metridia</i>	sp. 1	60	45	} Bottom- avoider?
<i>Lucicutia</i>	sp. 1	4	20	
<i>Lucicutia</i>	sp. 2	<1	4	
<i>Lucicutia</i>	sp. 7	0	3	
<i>Aetideopsis</i>	sp. 1	4	30	

以前近底層種として知られていた 4 種 Tharybidae sp. 1, *Bathypontia* sp. 1, *Chiridius* sp. 1 および *Chiridius* sp. 2a, 2b) のうち、*Chiridius* sp. 2a, 2b を除く 3 種は厳密には epibenthic ではなく、海底からその直上 10m ぐらいまでの狭い範囲を自由に鉛直移動しているらしい (Wishner, 1980b)。Fleminger (1983) は深海産かいあし類 Spinocalanidae に属

する新属, 新種 *Isaaccicalanus paucisetus* を東部北太平洋 (21°N) の熱水鉱床近くでの採集試料から発見した。本種はスワームを形成し, その現存量は133mg dry wt./m³, 密度は920個体/m³を記録し (Smith, 1985), 深海では信じ難い程の高い値を示している (Smith 1985)。熱水鉱床から離れるに従って, 動物プランクトン現存量は減少するが, 依然として本種が個体数で全体の81%を占め優占していた (Smith, 1985)。Gowing and Wishner (1986)は“ALVIN”を使った東部北太平洋サンタ・カタリーナ海盆での採集調査から, 海底50m上ではより pelagic なグループである *Lucicutia*, *Scaphocalanus* および *Spinocalanus* 属が優占したのに対して, 海底1m上では趨底性の強いグループである *Undinella*, *Teneriforma* および *Xanthocalanus* 属が卓越することを明らかにした。Campaner (1986)はブラジル沖大西洋の大陸棚から Mini Biological Trawl (MBT) を用いて得られた試料を観察し, 多数の種から成る BBL かいあし類を査定した。それらのうち, 趨底性としてみなされる種は *Brachycalanus bjornbergae*, *Xanthocalanus marlyae*, *Bradyidius plinioi*, *Paracomantenna magalyae*, *Parapseudocyclops giselae*, *Scoletithricella pseudocolata* などである。

III. 食性

光学顕微鏡による大型かいあし類の消化管内容物の分析結果 (Chindonova, 1959; Wickstead, 1962; Vinogradov,

1962; Arashkevich, 1969) およびそれらと口器形態との関係 (Arashkevich, 1969) から, 1000–2000mに生息する深海産かいあし類の大部分は肉食者であると信じられていた (Wickstead, 1962; Arashkevich, 1969; Vinogradov and Tseitlin, 1983)。しかしながら, より小型のかいあし類の消化管内容物も詳しく調べた Harding (1974)は深海産かいあし類の天然餌料として動物体の破片ばかりでなく多種多様な粒子状物質が重要な部分を占めていることを初めて明らかにした。Gowing and Wishner (1986)は前述したサンタ・カタリーナ海盆の BBL かいあし類を試料として, 成体 (体長0.5mm以上) 93個体の消化管内容物を透過型電子顕微鏡 (TEM) を用いて精査した結果, 標本の63%がデトライタス食者であることが判った。表3で示される様に, BBL かいあし類は最も普通に観察されたオリーブ・グリーン・セル (或いはボディ) (直径6–48μm) を主餌料として, その他多岐にわたる粒子状物質 (無定形物質, 体組織状物質, 体表皮, ミニ・ペレット, 円石藻類, 珪藻類の破片, 腔腸動物刺胞類に特有な刺糸胞), 金属を吸着しているバクテリア (カプセルを含む) およびその様な性質をもたないバクテリアを摂食していた。メタル・バクテリアおよびそれらのカプセルは29個体の標本で検出された。この様な消化管内容物の組成 (表3) は試料採集時の環境水中の懸濁物質組成と類似していた。

これら内容物のうち, メタル・バクテ

表3. サンタ・カタリーナ海盆から採集されたかいあい類(カラノイダ垂目)の消化管内内容物。D1N4, D1N8, D2N4 および D2N8 は海底上1 m から D3D4 および D3D8 は海底上50m から採集された (Gowing and Wisner, 1986 より)。

餌タイプ: C, 甲殻類の表皮; A, 不定形物質; P, 粒子; T, 組織; TP, 少数の粒子を含む組織; P.T, 僅かな組織をもつ粒子; P.A, 不定形物質をもつ粒子。

* 多量の甲殻類表皮をもつ動物。性別: f, 雌; m, 雄; i, 未成年体; i f, 未成年体雌; i m, 未成年体雄。

表中には各々の餌タイプを含む標本数が示されている。

	Sex	Sample	Total	No. with guts	No. sectioned	Food type	Olive green material	Amorphous material	Tissue-like	Cuticle	Minipellets	Coccoliths	Diatom fragments	Radiolarian fragments	Nematocysts	Bacteria	Metal bacteria	Metal capsules	Foraminiferan fragments
<i>Chiridius polaris</i>	f	D2N4	6	5	5	3P,2TP	5	2	2	2		5	1	5		4	2	4	
<i>Chiridius polaris</i>	f	D1N4	1	1	1	PC	1		*			1	1			1		4	
<i>Chiridius polaris</i>	f	D1N8	1	1	1	A	1												
<i>Chiridius sp.</i>	i	D2N4	6	6	6	5P,1PT	6	1	4	4		5	2	6	1	5		2	1
<i>Diaxis sp.</i>	f	D2N4	7	4	5	4TP	3	4	*				4						
<i>Euchaeta sp.</i>	if	D1N4	1	1	1	C								1					
<i>Neoscolecitrix (magna ?)</i>	f	D2N4	1	1	1	TP	1	1					1						
<i>Neoscolecitrix (magna ?)</i>	f	D1N4	1	1	1	TP	1	1					1						
<i>Pachyptilus sp.</i>	im	D1N8	1	1	1	A													
<i>Scaphocalanus major</i>	f	D1N4	1	1	1	A													
<i>Scaphocalanus subbrevicornis</i>	f	D3N4	1	1	1	TP	1	1					1						
<i>Scaphocalanus sp. A</i>	f	D2N4	8	5	6	3PA,A,PT	3	2	4	2			4		1			3	
<i>Scaphocalanus sp. A</i>	f	D3N4	1	1	1	P	1	1	1				1						
<i>Scaphocalanus sp. A</i>	f	D1N4	2	2	2	P,A	1	2	1	1			1						
<i>Scolecithricella</i>	f	D3N8	2	1	1	C	1	1					1						
<i>Scopalanus sp.</i>	f	D2N4	2	1	1	PA	1	1					1						
<i>Scopalanus sp.</i>	f	D3N4	2	1	2	P	1	1					1						
<i>Teneriforma sp.</i>	f	D1N4	2	2	2	PA													
<i>Teneriforma sp.</i>	f,m	D2N4	15	3	3	PT,P,TPA	2	1	1				3		2			1	
<i>Teneriforma sp.</i>	f,m	D2N8	36	3	3	3PT,1TP	2	3	3				3		1			1	
<i>Undinella sp.</i>	f	D2N4	38	11	13	5TP,3PA,P	8	7	7				7		3			3	
<i>Undinella sp.</i>	f	D1N4	4	3	3	PA,TP	2	2	2	1			1		1				
<i>Undinella sp.</i>	m	D2N4	13	3	8	TP,P,PA	1	2	2	1	1		3		3			2	
<i>Xanthocalanus sp.</i>	f	D1N4	4	4	4	3PA,C	3	3	3	2			3		3			1	2
<i>Xanthocalanus sp.</i>	f	D2N4	1	1	1	PT	1	1					1		1			1	
<i>Xanthocalanus sp.</i>	f	D1N8	1	1	1	PT	1	1					1		1				
<i>Xanthocalanus sp.</i>	i	D2N4	3	3	3	P,PA,TP	3	1	1				3		1				
<i>Xanthocalanus sp.</i>	i,m	D1N4	3	2	3	P,PA	2	1	1				2		1				
<i>Xanthocalanus sp.</i>	i,m	D2N4	7	4	5	2P,TP,PAT	3	2	2				4		1			1	
<i>Xanthocalanus sp.</i>	if	D1N8	3	2	2	P,CP	2	2	*				2		1				
<i>Xanthocalanus (elongatus ?)</i>	f	D1N4	2	2	2	CP,PA	2	2	*				2		2			1	
<i>Xanthocalanus (elongatus ?)</i>	f	D2N4	10	8	8	6P,2PA	8	3	2	2			5		2			4	3
<i>Xanthocalanus elongatus</i>	m	D1N8	2	1	2	A	1	1					2		1				
<i>Zenkevitchella sp.</i>	i,m	D2N4	9	4	8	3P,1TP	4	2	1	1			1		3			2	
<i>Zenkevitchella sp.</i>	i	D2N8	2	2	2	2P,1TP	2	1	1				1		2			2	

リアはTEMによってのみ識別できる(図3, 写真DおよびE)。そのカプセルは天然試料では光学顕微鏡或いは走査型電子顕微鏡(SEM)を使用しては観ること

ができない。表3のかいあし類中, *Chiridius polaris*, *Chiridius* sp., *Scaphocalanus* sp. A, *Spinocalanus* sp., *Teneriforma* sp., *Undinella* sp.,

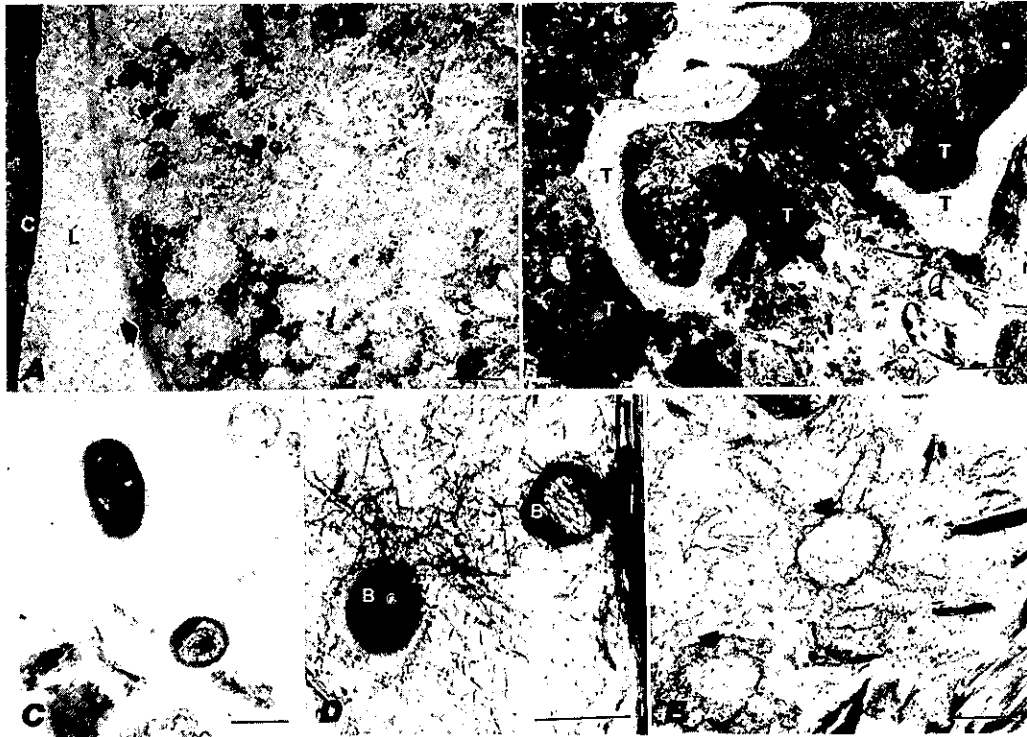


図3. サンタ・カタリーナ海盆から採集されたデトライタス食性かいあし類の消化管内容物を示す電子顕微鏡写真(TEM) (Gowin & wishner, 1986より)。

A. *Pachytilus* sp.: 不定形物質から成る糞粒の一部。矢印は糞粒の境界, Lは消化管内腔, Cはかいあし類の消化管細胞, 右下の横線は4 μ mのスケールを各々示す。

B. *Chiridius polaris*: olive green物質(矢印)の間にある消化された組織(T)。スケールは3 μ m。

C. *Teneriforma* sp.: 2個のバクテ

リア。スケールは0.5 μ m。

D. 未成体の *Chiridius* sp.: メタルを吸着しているカプセル(C)によって囲まれた2個のバクテリア(B)。スケールは0.5 μ m。

E. *Scaphocalanus* sp. A: メタルを吸着しているバクテリアの空のカプセル(矢印)。スケールは0.5 μ m。

Xanthocalanus sp. および *Zenkevitchiella* sp. の 8 種がメタル・バクテリアを摂食していた。しかしながら、大きさと形から判断して多分かいあし類のものと思われる大型糞粒にはメタル・バクテリアとそのカプセルが含まれていた事から、これらかいあし類がカプセルで包まれたバクテリアを完全に消化できたか否か疑わしい。亜熱帯太平洋からの sediment trap sample の観察結果からもこれと同じ現象が見出された (Gowing, 未発表)。Cowen and Bruland (1984) は、これらバクテリアによるメタル・コーティングは元来の細胞のサイズおよび組成変化により、微小従属栄養者の捕食に対する妨害物となる一方、恐らくより大きな捕食者によっては食われ易くなり、糞粒へと濃縮されていくことを示唆した。彼等は亜熱帯北太平洋の深海堆積物から多量のメタル・バクテリアのカプセルを発見した。それ故、BBLかいあし類はメタル・バクテリアおよびそのカプセルを取込みそれらを再び糞粒として排泄 (repackaging) することによって、メタルの再分布に重大な役割を果たしているかも知れない (Gowing and Wishner, 1986)。repackage された糞粒は元の糞粒と比べ、より速く海底へ沈降していくであろう。また、かいあし類を主群とする BBL プラクトンは、BBL 魚類の様な深海大型動物によって捕食される可能性があること (Marshall and Merrett, 1977)、更に深海底層流による移流効果も加わることを考慮すると、金属の輸送・拡散は広域に及

ぶであろう。

IV. まとめ

深海底の調査・研究は地球内部で起っているドラマチックな進化に科学的メスを入れるうえで大きな手掛かりとなるばかりでなく、将来重要視される深海底鉱物資源の探査を行なううえでも我々に価値ある情報を提供してくれるであろう。即ち、BBLかいあし類のなかから、メタル指標性の高い適種をメタル追跡用“ロボット”として使用し、地質年代的にみた海底鉱物資源の動態を予測できる日が到来するのではないか？ 夢物語ではない様な気がする。現在脚光を浴びつつある深海バクテリアの研究と並行して、産業的にも有効利用できそうな BBLかいあし類の適種選択に関する基礎的研究を充実・推進すべきである。同時に、深海 BBLにも我々の知らなかった activity の高い生態系の存在が指摘されたことから、深海鉱物資源採掘と BBL 生態系の擾乱との関連について環境保全の立場からも究明していくことが大切である。その為には、今まで海上からの採集方法では著しく困難であった BBL 生物の採集をまず深海潜水調査艇によって行なうことが必要不可欠である。

文 献

Arashkevich, Y.G. 1969. The food and feeding of copepods in the north-western Pacific. *Oceanology*, 9: 695-709.

- Bradford, J. 1969. New genera and species of benthic calanoid copepods from the New Zealand slope. N.Z.J. Mar. Freshwat. Res., 3: 473-505.
- Campaner, A.F. 1986. Planktobenthic copepods from the southern Brazilian continental shelf. Syllogenus, 58: 259-266.
- Chindonova, Y.G. 1959. The nutrition of certain groups of abyssal macroplankton in the northwestern area of the Pacific Ocean. Trudy Inst. Okeanol., 30: 166-189.
- Cowen, J.P. and K.W. Bruland, 1985. Metal deposits associated with bacteria: implications for Fe and Mn marine biogeochemistry. Deep-Sea Res., 32: 253-272.
- Deevey, G.B. and A.L. Brooks, 1971. The annual cycle in quantity and composition of the zooplakton of the Sargasso Sea off Bermuda. II. The surface to 2,000m. Limnol. Oceanogr., 16: 927-943.
- Fleminger, A. 1983. Description and phylogeny of *Isaacsicalanus paucisetus*, n. gen., n. sp., (Copepoda: Calanoida: Spinocalanidae) from an East Pacific hydrothermal vent site (21°N). Proc. Biol. Soc. Wash., 96: 605-622.
- Gowing, M.M. and K.F. Wishner, 1986. Trophic relationships of deep-sea calanoid copepods from the benthic boundary layer of the Santa Catalina Basin, California. Deep-Sea Res., 33: 939-961.
- Grassle, J.F. 1978. Diversity and population dynamics of benthic organisms. Oceanus, 21: 42-49.
- Grassle, J.F. 1986. The ecology of deep-sea hydrothermal vent communities. Adv. Mar. Biol., 23: 301-362.
- Grice, G.D. 1972. The existence of a bottom-living calanoid copepod fauna in deep water descriptions of five new species. Crustaceana, 23: 219-242.
- Grice, G.D. and K. Hulsemann, 1965. Abundance, vertical distribution and taxonomy of calanoid copepods at selected stations in the northeast Atlantic. J. Zool., 146: 213-262.
- Grice, G.D. and K. Hulsemann, 1967. Bathypelagic calanoid copepods of the western Indian Ocean. Proc. U. S. natn. Mus., 122: 1-67.
- Grice, G.D. and K. Hulsemann, 1970. New species of bottom-living calanoid copepods collected in deep water by the DSRV ALVIN. Bull. Mus. Comp. Zool., 139: 185-227.
- Harding, G.C.H. 1974. The food of deep-sea copepods. J. mar. biol. Ass. U.K., 54: 141-155.
- Honjo, S. 1978. Sedimentation of materials in the Sargasso Sea at a 5367m deep station.

- Marshall, N.B. and N.R. Merrett, 1977. The existence of a benthopelagic fauna in the deep-sea, In: A voyage of discovery, pp. 483-497. Ed. by M. V. Angel, Pergamon Press, Oxford.
- Matthews, J.B.L. 1964. On the biology of some bottom-living copepods (Aetideidae and Pheannidae) from western Norway. *Sarsia*, 16: 1-46.
- McCave, I.N. editor, 1976. The benthic boundary layer. Plenum Press. New York, 323 pp.
- Rowe, G.T. and W.D. Gardner, 1979. Sedimentation rates in the slope water of the northwest Atlantic Ocean measured directly with sediment traps. *J. mar. Res.*, 37: 581-600.
- Smith, K.L., Jr. 1982. Zooplankton of a bathyal benthic boundary layer: *In situ* rates of oxygen consumption and ammonium excretion. *Limnol Oceanogr.*, 27: 461-471.
- Smith, K.L., Jr. 1985. Macrozooplankton of a deep sea hydrothermal vent: *In situ* rates of oxygen consumption. *Limnol. Oceanogr.*, 30: 102-110.
- Vinogradov, M.E. 1962. Feeding of the deep-sea zooplankton. *Rapp. Proc.-Verb. Cons. Int. Explor. Mer*, 153: 114-120.
- Vinogradov, M.E. and V.B. Tseitlin, 1983. Deep-sea pelagic domain (aspects of bioenergetics). *In* : The sea, 8, pp.123-165. Ed. by G. T. Rowe, John Wiley, New York.
- Wheeler, E.H. 1970. Atlantic deep-sea calanoid copepoda. *Smithson. Contr. Zool.*, 55: 1-31.
- Wickstead, J.H. 1962. Food and feeding in pelagic copepods. *Proc. Zool. Soc. London*, 139: 545-555.
- Wishner, K.F. 1980a. The biomass of the deep-sea benthopelagic plankton. *Deep-Sea Res.*, 27: 203-216.
- Wishner, K.F. 1980b. Aspects of the community ecology of deep-sea, benthopelagic plankton, with special attention to gymnopleid copepods. *Mar. Biol.*, 60: 179-187.
- Wishner, K.F. and M.M. Gowing, 1987. *In situ* filtering and ingestion rates of deep-sea benthic boundary-layer zooplankton in the Santa Catalina Basin. *Mar. Biol.*, 94: 357-366.