

## 海洋食物網における浮遊性カイアシ類ニッチェの再評価

### Evaluation of niches of pelagic copepods in marine food web

代表研究者 広島大学生物生産学部助手 大塚 攻  
Res. Assoc., Fac. of Applied Biological Science, Hiroshima Univ.  
Susumu OHTSUKA

*Relationships between mouthparts and gut contents of calanoid copepods.* Relationships between mouthparts and gut contents of pelagic, neustonic and hyperbenthic calanoid copepods (22 families; 107 species) of the Seto Inland Sea and its environs were examined in detail to evaluate niches of the copepods in marine food web. Ten types of mouthparts were classified based mainly on structures of inner lobes of maxillule, maxilla, and maxilliped. Gut content analysis revealed main food items of each type. A brief description of the mouthpart and main food of each type is given as follows. (Families belonging to each type and the number of species examined are shown in parentheses.)

- Type I. Maxilliped larger than maxilla, located in relative position against maxilla to cover whole outer side of maxilla.
- I-1-A. Setae on maxilla and maxilliped consisting mainly of spinulose composite setae; tip of setae on maxilla not reaching anteriorly beyond posterior end of labrum. Main food: particles such as phytoplankters; microzooplankters; detrital matter such as fecal pellets. (Aetideidae 3 spp.; Calanidae 6 spp.; Calocalanidae 3 spp.; Eucalanidae 8 spp.; Lucicutidae 1 sp.; Mecynoceridae 1 sp.; Metridinidae 2 spp.; Paracalanidae 6 spp.; Pseudocyclopidae 1 sp.; Pseudocyclopiidae 1 sp.; Stephidae 1 sp.; Temoridae 3 spp.)
  - I-1-B. Mouthpart similar to that of Type I-1-A; all setae on maxillary endopod sensory. Main food: particles such as phytoplankters; discarded larvacean houses; carcasses and/or exuviae of copepodids. (Scolecithricidae 6 spp.)
  - I-2-A. Maxillulary endopod modified into grasping organ; maxilliped considerably elongate, its terminal setae developed, serrated, with hook on tip. Main food: copepods and other macrozooplankters. (Euchaetidae 8 spp.)
  - I-2-B. Inner lobes and endopod of maxillule reduced; both maxilla and maxilliped stout, terminally having serrate setae without hook on tip. Main food: copepodids and/or copepod nauplii. (Arietellidae 6 spp.)
- Type II. Maxilliped small, located between right and left maxillae or covering only outer basal parts of maxilla.
- II-1-A. Maxilla with regularly spinulose setae as in Type I-1-A, but terminal setae more developed than proximal ones. Main food of inshore species: particles and microzooplankters. Main food of offshore species: copepodids and/or copepod nauplii. (Centropagidae 6 spp.)
  - II-1-B. Fifth and sixth inner lobes of maxilla having stout, serrate setae with terminal hook. Main food: copepods. (Heterorhabdidae 1 sp.)
  - II-1-C. Maxilla developed, bearing sharply pointed and heavily chitinized setae without serrated parts; second inner lobe of maxillule modified into grasping organ. Main food: larvaceans. (Candaciidae 7 spp.)
  - II-2-A. Mouthpart similar to that of Type II-1-A, but maxilliped more reduced than in II-1-A. Main food: particles and microzooplankters (*Acartia*, *Calanopia* and small species of *Labidocera*); particles and micro- and macrozooplankters (*Pontella* and large species of *Labidocera*). (Pontellidae 17 spp.)
  - II-2-B. Maxilla having stout, serrate setae with hook terminally; second inner lobe of maxillule expanded and modified into grasping organ. Main food: copepodids. (Pontellidae 9 spp.)

II-2-C. Maxilla similar to that of Type II-2-B; second inner lobe of maxillule elongate and modified into grasping organ. Main food: copepods and other zooplankters. (Tortanidae 3 spp.)

Copepods which employ both suspension and raptorial feeding methods belong to Types I-1-A, B, II-1-A (inshore species) and II-2-A. Small species of Type I-1-A seem to be typical particle feeders mainly with suspension feeding. *Scolecithrix danae* belonging to Type I-1-B may frequently use raptorial feeding to catch discarded larvacean houses and carcasses and/or exuviae of copepodids. Types I-2-A, B, II-1-A (offshore species), II-1-B, C and II-2-B, C are typical raptorial predators.

*Larvacean houses as food for Oncaea.* A poecilostomatoid copepod *Oncaea* frequently attached on discarded (sometimes occupied) larvacean houses to feed on phyto- and zooplankters remaining on the houses at a small inlet, Honmura Bay, Kuchinoerabu Island (Kagoshima Prefecture) that is strongly influenced by Kuroshio Current, while neither discarded nor occupied larvacean houses were accompanied with copepods at a station in the Seto Inland Sea. Therefore the attachment of *Oncaea* on the houses may occur exclusively in oligotrophic waters.

## 研究目的

海洋動物プランクトンで最も重要なカイアシ類の天然餌料についての研究は、海洋の食物網構造、生産機能を知る上で必要不可欠なものであるにもかかわらず、十分になされていない。現在でも、カイアシ類は植食者、肉食者、雑食者というカテゴリーに便宜的に分類されているが、近年の著者の研究によってこの概念を大きく変更しなければならないことが判明しつつある。本研究では瀬戸内海とその周辺海域の浅海域に生息する浮遊性、極表層性、近底層性のカラヌス目カイアシ類を主な対象として消化管内容物を時空間的に調査し、これらの主要食物及びそのサイズ、それらの変動性を明らかにし、カイアシ類の食物網での生態的地位を明らかにすることを目的とした。さらにカイアシ類の口器、特に、大顎咀嚼部、第1, 2小顎、顎脚の微細形態と主要食物との関連性を機能形態学的に解明することも目的とした。

変口器目 *Oncaea* 属は、尾虫類の放棄されたハウスに付着し、それに残存する植物プランクトンなどを摂餌するという特殊な摂食生態をもっており (Allredge 1972, 1976)、このような現象が時空間的に普遍的に起こるかどうかを調査した。

## 研究経過

1982年から1989年の間に、瀬戸内海及びその周辺海域から得られた浮遊性、極表層性カイアシ類は、主として広島大学練習船豊潮丸によっ

て、それぞれ、NORPAC ネット (目合い: 0.1 mm) と MTD ネット (目合い: 0.3 mm), ORI ニューストーンネット (目合い: 0.3 mm) で採集された。近底層性カイアシ類は、1982年から1989年の間に、和歌山県白浜町京都大学瀬戸臨海実験所周辺で、スキンあるいは SCUBA ダイビングによって得られた標本を用いた他、新たに1990年7月に日本海の七類 (島根県) において SCUBA ダイビングによって採集された *Pseudocyclops* 属を用いた。補足的に、1989年5月に慶良間列島沖で採集された *Paramisophria japonica* の消化管内容物も調査した。

*Oncaea* 属が尾虫類の放棄されたハウスに付着し摂食する現象については、黒潮の影響を強く受けた口之永良部島 (鹿児島県) の本村湾及び内湾の瀬戸内海備後灘に位置する仙酔島の広島大学水産実験所沖で、1989年以降、継続的に調査している。これらの観察はスキンあるいは SCUBA ダイビングによって行われた。また、摂食の様子をビデオにも記録した。

## 研究成果

### 1) カラヌス目カイアシ類の口器構造と消化管内容物

カラヌス目カイアシ類の摂食様式は、現在、懸濁物摂食と捕獲摂食の2つが知られている。107種のカラヌス目カイアシ類について口器構造、特に水中から餌を取り込む際に最も重要な第2小

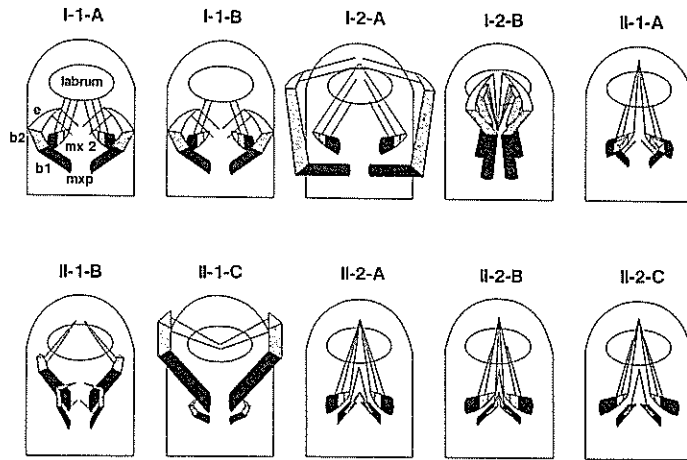


図1. カラス目カイアシ類の10型の口器構造。第2小顎、顎脚、上唇の相対的な位置関係を模式的に示す。  
labrum: 上唇; mx2: 第2小顎; mxp: 顎脚; b1: 第1基節; b2: 第2基節; e: 内肢。

顎と顎脚の形態及び消化管内容物の対応から、各カイアシ類がいかなる摂食方法をとるか検討した。

浮遊性種—19科76種 (①Acartiidae 5種; ②Aetideidae 3種; ③Arietellidae 1種; ④Calanidae 6種; ⑤Calocalanidae 3種; ⑥Candaciidae 7種; ⑦Centropagidae 6種; ⑧Clausocalanidae 2種; ⑨Eucalanidae 8種; ⑩Euchaetidae 8種; ⑪Heterorhabdidae 1種; ⑫Lucicutidae 1種; ⑬Mecynoceridae 1種; ⑭Metridinidae 2種; ⑮Paracalanidae 6種; ⑯Pontellidae 3種; ⑰Scolecithricidae 6種; ⑱Temoridae 4種; ⑲Tortanidae 3種) が調査対象であった。これらを、第2小顎と顎脚の形態から、9つの口器タイプに大別できた(図1)。なお、II-2-B型は極表層性の *Pontellopsis*, *Pontellina* 属から構成される。以下に各型の簡単な説明、推定される主な摂食様式、主要食物とその時空間的な変異性、その型を構成する科(上記の番号で示す)を記す。

I型は顎脚が大型で、第2小顎を外部から被覆するほど発達している。以下の4型がある。

I-1-A: 第2小顎の内葉、内肢の大型刺毛の内側には、2列の小刺毛が規則的に生える。顎脚は上唇を越えない。懸濁物摂食。大型種は捕獲摂食も頻繁に用いると推定さ

れる。植物プランクトンなども粒子(数 $\mu\text{m}$ から体長の10%程度のサイズ)、微小動物プランクトン(有鐘纖毛虫、大型種はカイアシ類ノープリウスなども捕食)、原索類の糞粒などのデトリタスも摂食している。餌料の時空間的な変動が大きい。(②, ④, ⑤, ⑧, ⑨, ⑫, ⑬, ⑭, ⑮, ⑲)

I-1-B: I-1-A型と類似するが、第2小顎の内肢はすべて感覚毛で構成される。懸濁物摂食と捕獲摂食の両方。植物プランクトンなどの粒子、カイアシ類の死体、脱皮殻、放棄された尾虫類ハウスなどのデトリタス。餌料の時空間的な変動は多少ある。(⑰)

I-2-A: 顎脚が大型で、主要な捕獲器官となる。顎脚上の大型刺毛には鋸歯が密生し、その先端には鉤爪を備える。第1小顎内肢は把握器に変形する。捕獲摂食のみ。カイアシ類とその他の大型動物プランクトン。その種類が時空間的に変動することがある。(⑩)

I-2-B: 第2小顎、顎脚とも大型であるが、主要な捕獲器官は前者。前型同様、両付属肢の大型刺毛には鋸歯が生える。第1小顎

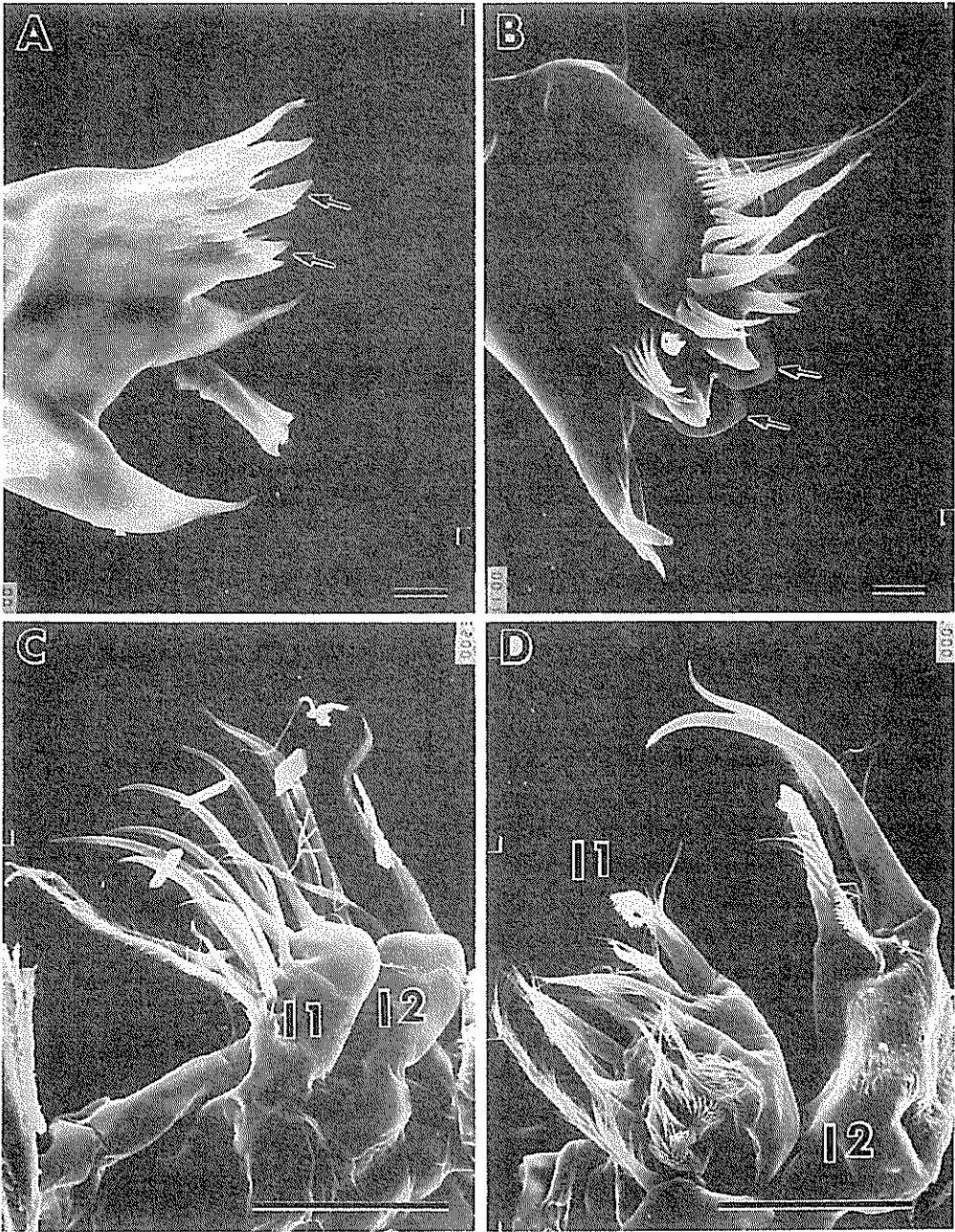


図2. *Labidocera japonica* (A, C) と *Pontellopsis yamadae* (B, D) の大顎咀嚼部 (A, B) と第1小顎 (C, D). 矢印は、第1, 2中央歯を示す。11: 第1内葉; 12: 第2内葉。スケール: 0.01 mm (A, B); 0.05 mm (C); 0.1 mm (D).

は退化的。捕獲摂食のみ。カイアシ類と他の大型動物プランクトン (小型種はカイアシ類ノープリウス)。(3)

II型は顎脚が小型で、第2小顎の基部のみを覆うか左右第2小顎間に挿入されるように配置する。以下の6型がある。

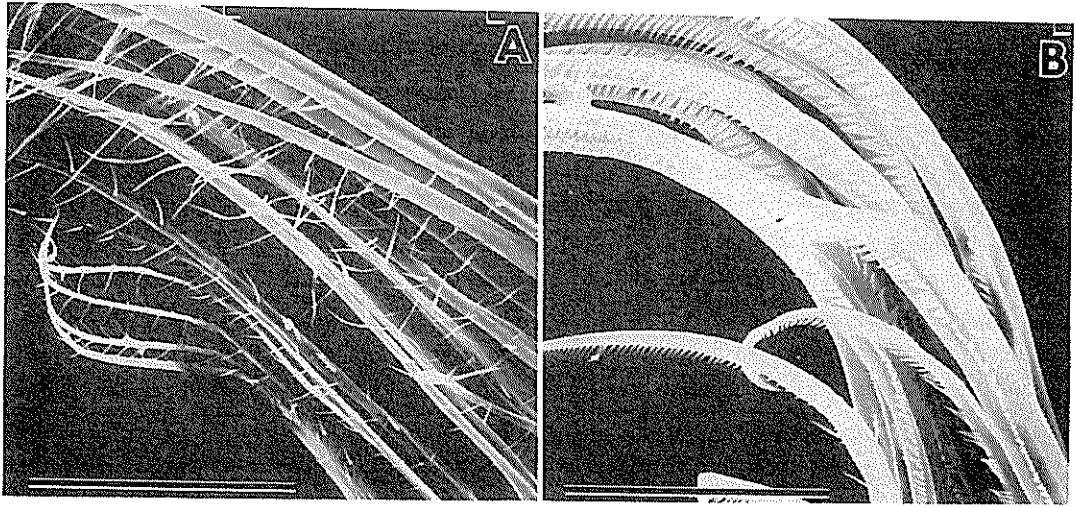


図3. *Labidocera japonica* (A) と *Pontellopsis yamadae* (B) の第2小顎の大型刺毛の内縁。スケール: 0.1 mm.

- II-1-A: 第2小顎の大型刺毛はI-1-A型同様であるが、上唇を越えるほど長い。内湾性種と外洋性種では、第2小顎の刺毛の発達程度、大顎咀嚼部の構造が異なり、後者がより肉食である。懸濁物摂食と捕獲摂食（ただし、外洋性種が懸濁物摂食を行うかは疑問である）。内湾性種は植物プランクトンなどの粒子と微小動物プランクトン、外洋性種はカイアシ類。内湾性種の餌料は時空間的変動性が認められる。(⑦)
- II-1-B: 第2小顎の第5, 6内葉上には鋸歯が生え、先端が鉤爪となった強い刺毛がある。捕獲摂食のみ。カイアシ類。(⑩)
- II-1-C: 第2小顎の大型刺毛は、鋸歯などの装飾物を欠き、著しくキチン化し、先端は鋭利である。捕獲摂食のみ。海域、季節を問わず、尾虫類（尾長1~3 mm）のみを専食する。(⑥)
- II-2-A: II-1-A型に類似するが、顎脚の機能はさらに補助的。懸濁物摂食と捕獲摂食を行うが、大型種は捕獲摂食の傾向が強い。植物プランクトンなどの粒子と微小動物プランクトン、大型種は大型動物プランクトンも捕食。(①, ⑯, 極表層性の

*Labidocera*, *Pontella* 属も本型に含まれる)

- II-2-B: 第2小顎の大型刺毛は鋸歯を備え、先端は鉤爪となる。第1小顎内葉は膨張して、鋸歯の生えた大型刺毛を持ち、把握器に変形。捕獲摂食のみ。カイアシ類（コベボディッド）。(極表層性の *Pontellopsis* と *Pontellina* 属)
- II-2-C: II-2-B型に類似するが、第1小顎、顎脚の構造に相違がある。捕獲摂食。カイアシ類の他、微小動物プランクトン。動物プランクトンの種類が時空間的に多少変動する。(⑱)

極表層性種—調査対象はポンテラ科の *Labidocera* 属8種、*Pontella* 属6種、*Pontellina* 属2種、*Pontellopsis* 属7種であった。この内、特に優占した2種 *Labidocera japonica* と *Pontellopsis yamadae* について詳細に検討した。両種の口器付属肢の形態を図2, 3に示した。なお、*Labidocera*, *Pontella* 属の口器タイプはII-2-A型、*Pontellopsis*, *Pontellina* 属はII-2-B型に属する。大顎咀嚼部(図2A, B)は、*P. yamadae* の中央歯(矢印)が板状で、*L. japonica* に比較して強いことが分かる。第1小顎の第1, 2内葉(図2C, D)が *P. yamadae* では著しく膨張し、鋸歯を備えた

強大な刺毛を有するのに対して、*L. japonica* ではそのような膨張や大型刺毛はみられず、懸濁物食者と類似した第1小顎を持つ。顕著な相違点は、第2小顎に見られ、その先端の大型刺毛の一部を図3に示す。*L. japonica* では、刺毛の内側に2列の小刺毛が規則正しく生えているが、*P. yamadae* では鋸歯が刺毛内側に密生する。このような口器形態、特に第2小顎の刺毛形態から、*L. japonica* は懸濁物摂食も行うことが可能であるが、*P. yamadae* は捕獲摂食のみを行うと推定された。消化管内容物においても、両者には大きな相違があり、*L. japonica* はカイアシ類ノープリウスと植物プランクトンの珪藻、鞭毛藻などの粒子の両方が主要な餌であったが、*P. yamadae* はより大型の動物プランクトン、*Acartia*, *Paracalanus* などのコペポディッドのみが主要な餌であった。これらの結果は、正確に口器構造の相違と対応しており、*P. yamadae* がより肉食であると結論された。同科のカイアシ類でも、このような口器形態と天然餌料の顕著な差があることを初めて明らかにした。

近底層性種—調査対象は4科5属8種 (*Metac-*

*alanus acutioperculum*; *M. curvirostris*; *Paramisophria itoi*; *P. platysoma*; *P. japonica*; *Pseudocyclops* sp.; *Pseudocyclops* sp.; *Stephos pacificus*) であった。*Pseudocyclops*, *Stephos*, *Pseudocyclops* の第2小顎の内葉、内肢上一様に、規則的に小刺毛が生える刺毛を持つことから、3種とも懸濁物摂食者のような口器を持つ。*Stephos*, *Pseudocyclops* では第5内葉上には鋸歯を備えた強い刺毛が存在することから、動物も捕食することが予想された。最初の5種は、口器タイプはI-2-B型に属し、他の3種は全てI-1-A型に属する。*Paramisophria*, *Metacalanus* は、第2小顎、顎脚の先端部分には鋸歯を備えた強い刺毛が生えており、典型的な捕獲摂食者と考えられた。I-1-A型の *Pseudocyclops*, *Pseudocyclops*, *Stephos* は底生性の羽状目珪藻を主食としていた。*Pseudocyclops* や *Stephos* では、甲殻類の破片や繊毛虫も検出された。*Paramisophria* は、底生性カイアシ類、矢虫を、*Metacalanus* は底生性のカイアシ類ノープリウスを捕食していた。近底層性種の食性も浮遊性種同様に多様性に富んでいるが、主要な餌は表在性ベントスである点が特徴である。

表1. 口之永良部島本村湾における尾虫類ハウスへのカイアシ類の付着率

観 察 日	観察した尾虫類ハウスの個数		カイアシ類のハウスへの付着率 (%)
	放棄されたもの	虫体の存在するもの	
1989年 5月14日	2	4	16.7*
5月16日	19	6	24.0*
10月 9日	9	1	40.0*
10月14日	0	1	100.0
10月15日	9	2	18.2*
10月16日	2	1	0.0
1990年 3月13日	11	6	17.6*
8月 1日	17	0	0.0
8月 2日	19	0	15.8*
8月 8日	20	0	10.0*
11月 2日	17	3	20.0*
11月 3日	16	3	10.5*
11月 5日	16	2	0.0
1991年 3月10日	5	4	0.0
3月12日	10	0	40.0*
3月13日	13	7	30.0
5月 9日	3	16	10.5*

\* 放棄されたハウスにのみカイアシ類が付着していたことを示す。

表 2. 瀬戸内海仙酔島における尾虫類ハウスへのカイアシ類の付着率

観 察 日	観察した尾虫類ハウスの個数		カイアシ類のハウス への付着率 (%)
	放棄されたもの	虫体の存在するもの	
1990年 5月19日	16	1	0
6月30日	26	8	0
7月19日	44	5	0
8月30日	17	3	0
9月15日	2	0	0
10月13日	8	1	0
11月28日	47	35	0
12月24日	7	2	0
1991年 1月12日	13	10	0
2月23日	15	6	0
3月21日	3	0	0
4月2日	6	1	0

## 2) *Oncaea* 属カイアシ類の尾虫類ハウスに対する付着と摂食

口之永良部島本村湾と瀬戸内海でのカイアシ類の尾虫類ハウスの付着状況を表 1, 2 に示した。瀬戸内海では、ハウス内の虫体の有無に関係なく、カイアシ類の付着は全く観察できなかったが、口之永良部島では、季節と無関係に常にカイアシ類の付着が確認された (平均 21.4%)。虫体のいるハウスにも、今回カイアシ類が付着していることが確認された。付着していたカイアシ類は、大部分が *Oncaea* 属のコペポディッドであった。*Oncaea* は、ハウスに第 2 触角で付着して、ハウス内を自由に動き回り、移動の際には、遊泳肢を用いるのが観察された。特にハウス内の food-concentrating filter に口を近づけているのが観察され、おそらく、その上に付着している微小な動植物プランクトンを摂食していると考えられる。

### 今後の課題と発展

本研究において、浅海性カラヌス目カイアシ類の天然餌料特性が明らかにされ、口器構造との関連が整理された。しかし、本研究ではほとんど扱わなかった中深層以深に生息するカイアシ類では、その餌料環境が表層と大きく異なり (植物プランクトンなどの粒子やそれらを直接摂食する粒子食者が量的に少なくなる)、カイアシ類の天然餌料と口器構造の関連性も浅海性種のものとは異

なることが予想できる。最近では、表層から深層への栄養供給源として糞粒などの沈降粒子が注目されており、これらが深層性カイアシ類の餌料となっていることは、表層性種の結果をみても間違いない。本研究において確立した消化管内容物検出方法によって、カイアシ類の消化管から原索類の糞粒あるいは尾虫類の放棄されたハウスを検出できることが判明しており、今後、深海性カイアシ類の天然餌料を探る上で基礎となった。

カラヌス目以外のカイアシ類では、変口器目の *Oncaea* spp. と餌料としての放棄された尾虫類ハウスとの関係を中心に研究を行ったが、外洋の影響を強く受けている海域では、恒常的に *Oncaea* はハウスを餌料として利用しているが、内湾では、ハウスが全く利用されていない (少なくとも、カイアシ類の付着は全くみられない) 状況にあり、どのような条件で放棄されたハウスが利用されるのかは、今後解明すべき点である。カラヌス目カイアシ類、*Oncaea* 以外で、その天然餌料が詳細に調査されるべき重要な浮遊性カイアシ類としては、ハルパクチクス目 *Microsetella*, *Euterpina*, キクロプス目では Oithonidae, 変口器目では *Corycaeus* などが挙げられ、これらについても本研究で行った機能形態学的な解析が必要である。

謝 辞 最後に、本研究に御助成くださった日

産科学振興財団，御助成を決定くださった同財団の選考委員の方々，推薦くださった日本海洋学会に深謝いたします。また，本研究での SCUBA 潜水観察では，特に，久保信隆氏に御世話になったので，ここに感謝の意を表します。

#### 発表論文

- 1) Ohtsuka, S. and N. Kubo (1991): Larvaceans and their houses as important food for some pelagic copepods. *Bull. Plankton Soc. Japan*, Spec. Vol.: 535~551
- 2) Ohtsuka, S., A. Fosshagen and A. Go (1991):

The hyperbenthic calanoid copepod *Paramisophria* from Okinawa, South Japan. *Zool. Sci.*, 8: 793~804.

- 3) Ohtsuka, S. and T. Onbé (in press): Relationship between mouthpart structures and *in situ* feeding habits of species of the family Pontellidae. *Mar. Biol.*
- 4) Ohtsuka, S. (in press): Calanoid copepods collected from the near-bottom in Tanabe Bay on the Pacific coast of the Middle Honshu, Japan. IV. Pseudocyclopiidae. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*