

浮遊性カイアシ類の両極および反赤道分布について

大塚 攻*・谷村 篤**・町田龍二***・西田周平***

*広島大学大学院生物圏科学研究科附属瀬戸内圏フィールド科学教育研究センター竹原ステーション・**三重大学大学院生物資源学研究科・***東京大学海洋研究所

Bipolar and antitropical distributions of planktonic copepods

Susumu Ohtsuka*, Atsushi Tanimura**, Ryuji J. Machida*** and Shuhei Nishida***

*Takehara Marine Science Station, Setouchi Field Science Center, Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University, 5-8-1 Minato-machi, Takehara, Hiroshima, 725-0024, Japan (ohtsuka@hiroshima-u.ac.jp); **Graduate School of Bioresources, Mie University, 1577 Kurimamachiya-cho, Tsu, Mie, 514-8507, Japan (tanimura@bio.mie-u.ac.jp); ***Ocean Research Institute, University of Tokyo, 1-15-1 Minamidai, Nakano-ku, Tokyo, 164-8639, Japan (ryuji@ori.u-tokyo.ac.jp, nishida@ori.u-tokyo.ac.jp)

Abstract. Bipolar and antitropical distributions of planktonic copepods are reviewed from the previous data. Some particle-feeding copepods show an antitropical distribution in the oceanic regions without tropical submergence in the deep waters. A molecular phylogenetic analysis has revealed that four closely related species of the genus *Neocalanus* consist of a sister group which clearly exhibits an antitropical distribution: three species in the subarctic seas and a single one in the subantarctic seas. Their origins and evolutionary processes are inferred on the basis of synapomorphies, habitats and life cycles of these copepods and the oceanic topography. Upwelling regions off the western coasts of the American continents could have been a corridor for the dispersal of the ancestor from one hemisphere to another. As for the neritic *Labidocera pectinata* species group the Wallacea and its neighboring areas were supposedly related to the formation of the antitropical distribution of the components during the Pleistocene. Some deep-sea species show a bipolar distribution, only one of which, *Spinocalanus antarcticus*, is exclusively distributed in the Arctic and Southern Oceans. Ecological characteristics of polar copepods are also compared.

Key words: copepod, life cycle, mtDNA, *Neocalanus*, *Oithona*, ontogenetic vertical migration, upwelling, Wallacea, zoogeography

はじめに

カイアシ類は顎脚綱 (Maxillopoda), カイアシ亜綱 (Copepoda) に属する微小甲殻類で, 浮遊性種の他に底生性, 寄生・共生性の種も多く存在し, 現在 12,000 種ほどが知られている (Boxshall and Halsey, 2004). 動物の中でもっとも大きなバイオマス, 広範な生息域および多様な生活様式を持つとも言われている (Huys and Boxshall, 1991; 大塚, 2006). 浮遊性カイアシ類の分布は水平的, 鉛直的に広範に及び, 高山の湖沼から外洋, 極表層から 10,000 m を超える深海にまで生息し, 魚類や無脊椎動物の重要な天然餌料になっている (Huys and Boxshall, 1991; Mauchline, 1998). 一方, 寄生・共生性種は様々な魚類, 無脊椎動物を宿主とし, 水産業に大きな経済的損失を与えるものも少なくない (Huys and Boxshall, 1991).

カイアシ類は体が脆弱なため, 同じ顎脚類に属する微小甲殻類であり, 化石が豊富産する貝類とは対照的に化石が極端に少ない動物である (Huys and Boxshall, 1991). 最古のものは白亜紀前期の地層から発見されている魚類寄

生性種である (Cressey and Patterson, 1973). 一般的に, 寄生性種の祖先は元来自由生活性であるので, その起源はさらに遡ることができよう. 生物地理学, 古生物学的な状況証拠からその起源は古生代デボン紀あるいはそれ以前に遡り, 祖先の生活様式は浅海底生性であったことが示唆されている (Huys and Boxshall, 1991; Boxshall and Jaume, 2000; 大塚, 2001, 2006; Bradford-Grieve, 2002). しかしながら, カイアシ類は分類群 (目) ごとに胚発生以後の発生がパターン化 (節や刺毛などのエレメントの増減に一定のパターンが認められる) しており, 成体に達すると脱皮を行わず (e.g. Ferrari, 1988; Boxshall and Huys, 1998), 同じ発生ステージ間の形質の比較が容易にできる. したがって, 形態に基づくカイアシ類の系統解析が他の甲殻類に比較して活発に行われている. 系統解析および分布パターンから様々な植民ルート, 進化プロセスが推定されている (Huys and Boxshall, 1991; Ohtsuka *et al.*, 1994, 2005; Ohtsuka and Reid, 1998; Bradford-Grieve, 2002). 一方, ミトコンドリア DNA, 核のリボゾーム DNA などの塩基配列を基に様々な分類群で分子系統学的解析が活

発に行われつつある (e.g. Hill *et al.*, 2001; Bucklin *et al.*, 2003; Huys *et al.*, 2006; Machida *et al.*, 2006)。

浮遊性カイアシ類の分布は北極海、南大洋および周辺海域にも及び、特に南極周辺海域では多くの固有種が知られる (Mauchline, 1998; Razouls *et al.*, 2000)。また、他の海洋生物同様に、同一種あるいは近縁種どうしが両極あるいは反赤道分布を示すケースも知られており、それらの系統や進化に関する研究も行われている (Nishida, 1985; Machida *et al.*, 2006)。Burrige (2002) は、反赤道分布とは北緯 23°と南緯 23°付近に同一種あるいは近縁種が赤道の非分布域を挟んで分布するパターンと定義している。しかし、カイアシ類では南北半球のさらに高緯度 (北・南極収束線より極より) に分布の中心があるケースもある。「両極分布 (bipolar)」, 「反赤道分布 (antitropical)」の 2 つの用語は似て非なる場合もあり、その分布パターン形成メカニズムなどは様々である。カイアシ類を含む動物プランクトンにおいて反赤道分布をするものは比較的知られているが、厳密な意味での両極分布、つまり南北極に分布する種は極めて稀である。これは両極の地形、地史が異なるためと考えられる。本稿では主に浮遊性カイアシ類の反赤道分布及びその起源などについて過去の研究例を参考に論議する。

反赤道分布

動物プランクトンの反赤道分布には 2 つのパターンがあり、1 つは、表層においては一見反赤道分布を示す種でも、実際には熱帯域では深層に潜行して生息している場合で (例えば Van der Spoel and Heyman, 1983)、厳密には反赤道分布と言いがたい。この例としてヤムシ類 *Eukrohnia hamata* がよく知られており、本種は太平洋、大西洋ともに北緯 60°以北および南緯 50 ~ 60°以南では表層にまで分布するが、赤道付近では約 1,000 m が分布の上限で、両極に近づくにしたがって上限生息深度が徐々に浅くなる (Pierrot-Bults and Nair, 1991)。このような分布が可能なのは肉食性かデトリタス食性などに限定されると考えられる (Machida *et al.*, 2006)。もう 1 つのパターンは、熱帯域における深層への潜行がないケースである。植物プランクトンなどの粒子を主食とする粒子食性カイアシ類などは表層に分布の中心があるためである (Machida *et al.*, 2006)。反赤道分布という用語は後者のパターンに限定して使用されるべきであると考えられる。

反赤道分布の形成メカニズムについては諸説あるが、大きく 2 つに分けられる (Briggs, 1987; Burrige, 2002)。1 つは分散 (dispersal) によるもので、南北半球いずれかに生じた種が反対の半球へある時期 (氷期など) に移動したとするシナリオである。もう 1 つは分断 (vicariance) によるもので、かつては赤道を中心に広範囲に分布していたが、物理化学あるいは生物学的要因により赤道付近で絶滅が起こり、南北に個体群あるいは種が分断されたという

プロセスである。ここでは前者のプロセスを紹介する。

反赤道分布を示すカイアシ類にはメカニズムの点から 2 類型がある。I 型: 東太平洋中央部を介した分散 (及び分断) 作用によると考えられるパターン。II 型: 西太平洋ワラシア周辺における分散・分断作用を介したパターン。以下に各パターンの具体例について解説する。

オイトナ属 *Oithona* 3 種 (*Oithona similis*, *O. atlantica*, *O. longispina*)

キクロプス目 (Cyclopoida) に属し、汽水域から外洋域に広く分布するオイトナ科 (Oithonidae) 2 属 22 種の表形学 (phenetics) による類縁性と地理分布が Nishida (1985) によって詳細に研究されている (図 1)。これらのうち 3 種が反赤道分布を示す。いずれも外洋性とされるが、*Oithona similis* は日本周辺の内湾域にも普通に見られる (Ueda, 1991)。

O. similis はインド・太平洋域において量的にも多い種で、北極収束線 (Arctic Convergence) 以北、南極収束線 (Antarctic Convergence) 以南を中心に分布するが、実際には北西太平洋では北緯 25°までも分布している (図 1B)。一方、東太平洋では高緯度から赤道まで広範囲に分布し、特に赤道付近で量的に多い。これは東太平洋の南北米大陸のペルー沖、オレゴン・カリフォルニア沖で沿岸湧昇及び赤道湧昇が起こっており、同緯度の他海域より低水温となっていることが原因であろう。本種は両極 400 m 以浅において優占種として出現し、Kongsfjorden (スピッツベルゲン、北極海) では全カイアシ類個体数の 29% (平均 295 個体/m³)、Admiralty Bay (キングジョージ島、南大洋) では 51% (平均 40 個体/m³) を占める (Walkusz *et al.*, 2004)。なお、本種は大西洋の広範囲からも多数の出現記録があるものの、分類学的な再検討が必要であると指摘されている (Nishida, 1985)。*O. similis* は粒子食性が強く、中層にも出現するものの表層に分布の中心がある (Nishida and Marumo, 1982) ことから、熱帯域における深層への潜行はないことも予想される。

Nishida (1985) によると、*Oithona atlantica* は *O. similis* と同様の分布を示すが、量的には少なく、また、北極収束線以北では稀である。*O. longispina* は南北収束線の間に分布して熱帯域では分布を欠く。ただし、東太平洋では赤道付近でも分布する。

ネオカラヌス属 *Neocalanus*

カラヌス目 (Calanoida)、カラヌス科 (Calanidae) に属するネオカラヌス属 (*Neocalanus*) は外洋を主な生息域とする粒子食者である。本属には 6 種 (1 種には二形がある) が知られるが、分布の点から亜北極域 (*N. flemingeri*, *N. plumchrus*, *N. cristatus*)、環熱帯域 (*N. gracilis*, *N. robustior*)、亜南極域 (*N. tonsus*) に生息する 3 つの分布域を持つグループに分けられる (Bradford and Jillett, 1974) (図 2)。

なお、*N. tonsus* が南大洋に分布していない理由として

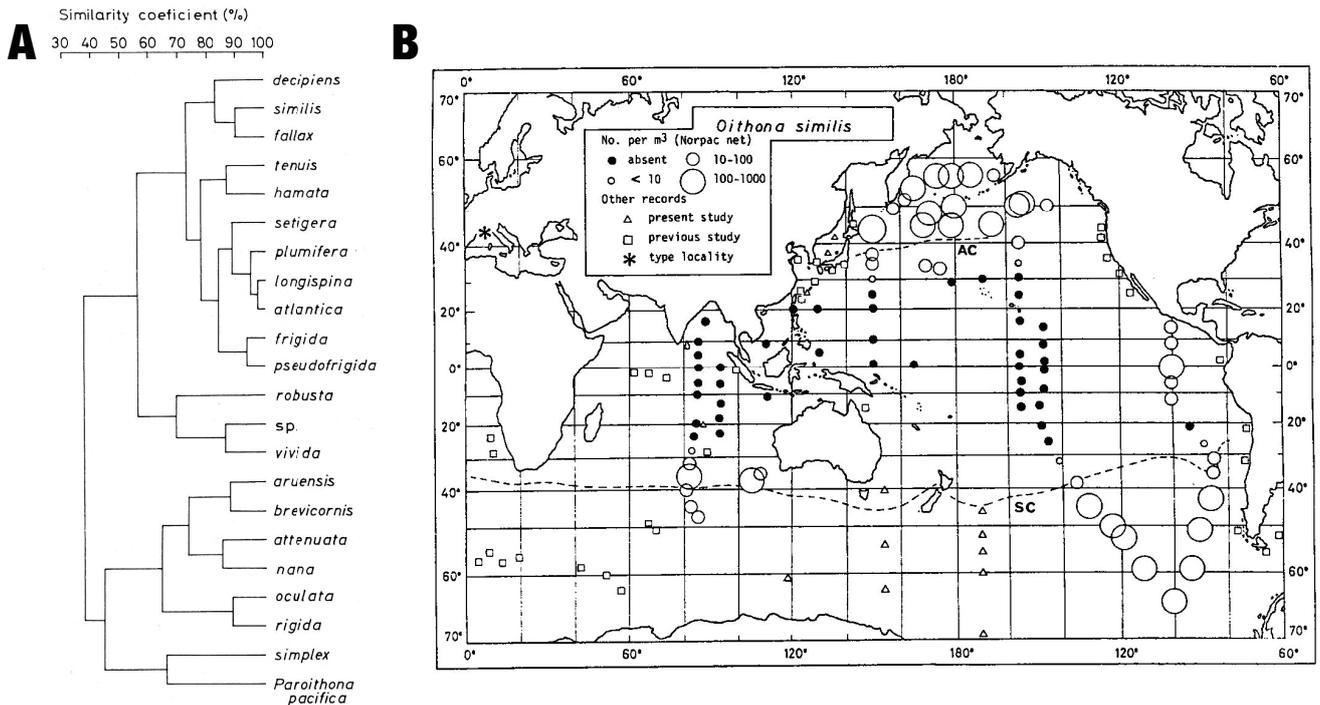


図1. オイトナ科 22 種の表形図 (A) と *Oithona similis* のインド・太平洋における分布 (B). 点線は北極収束線 (AC) と亜熱帯収束線 (SC) を示す (Nishida, 1985 より, 東京大学海洋研究所より許可を得て複製).

Fig. 1. Phenogram of 22 species of the family Oithonidae (A) and distribution of *Oithona similis* in the Indo-Pacific (B). Dotted line: AC, Arctic convergence (AC); and subtropical convergence (SC) (after Nishida, 1985, with a permission of the Ocean Research Institute, University of Tokyo).

粒子食で同じようなニッチを占める南大洋に固有の大型カイアシ類 (*Calanus propinquus*, *C. simillimus*, *Calanoides acutus*, *Rhincalanus gigas*) やオキアミ類との競合が指摘されている (Machida *et al.*, 2006). 同様に, 亜北極域に生息する 3 種が北極海に生息できないのは, 南大洋同様に類似したニッチを有するカラヌス科の大型種 (*Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus*) との競合やベーリング海などの浅海があるために深海での休眠ができないためと推測する.

Machida *et al.* (2006) はこれら 6 種のミトコンドリア DNA の COI, ND4L, ND6, srRNA, IrRNA 領域 (ca. 4kb) を比較して系統を推定した (図 2). 系統関係は分布パターンの類似性と完全に一致していた. まず, 熱帯性種群と反赤道分布を示す分類群が最初に分岐し, 亜北極域に生息する 3 種は亜南極域に生息する *N. tonsus* と姉妹群を形成した. 前者はまず *N. cristatus* が分岐し, 次いで *N. flemingeri* と *N. plumchrus* が分岐している.

この亜北極域と亜南極域に生息している姉妹群はどのように形成されたのかについて Machida *et al.* (2006) が推測を行っている. ネオカラヌス属については, 北半球あるいは南半球のいずれかで分化が起こり, なんらかのメカニズムで反対の半球にも分布を拡大したために生じたという. その根拠として, 亜北極域と亜南極域に生息している 4 種が単系統群を形成すること, 全種が顕著な個体発

生に伴う季節的鉛直移動 (ontogenetic vertical migration; OVM) を行うことである. OVM は高緯度地方における植物プランクトンの生産の顕著な季節的变化に対する適応現象であり, 熱帯域において生じる現象ではないからである. このような植物プランクトン (珪藻類) のブルームが定期的に生じる環境が成立した後に派生した系統であることはまちがいない. Van der Spoel and Heyman (1983) は両極のプランクトン群集は始新世以降における環熱帯群集からの派生を推定している. 南極大陸には新生代中新世後期にはすでには大規模な氷床が発達していたと推定されており, 南半球における冷涼な気候帯はそれ以前のジュラ紀末からすでに生じていた (西村, 1981).

南北半球間をどのように移動したかについては 2 つの仮説が存在する. 1 つは, 前述したように熱帯域においては低温の深層を介して移動したという考え方, もう 1 つは氷河期に表層の水温が下がった時に表層を通して移動したという考え方である (Dunbar, 1979). Machida *et al.* (2006) は, ネオカラヌス属が基本的に植物プランクトンなどの粒子を主食とする食性であるから後者の説を支持している. 東太平洋は湧昇のために現在においても低水温域が存在し, 氷期にはさらに低水温域が拡大し, この海域が通路となって南北半球間の移動が可能になったというシナリオである (例えば Burrige, 2002). また, 氷期においても環熱帯域に生息していた *N. gracilis*, *N. robustior* (あるいは

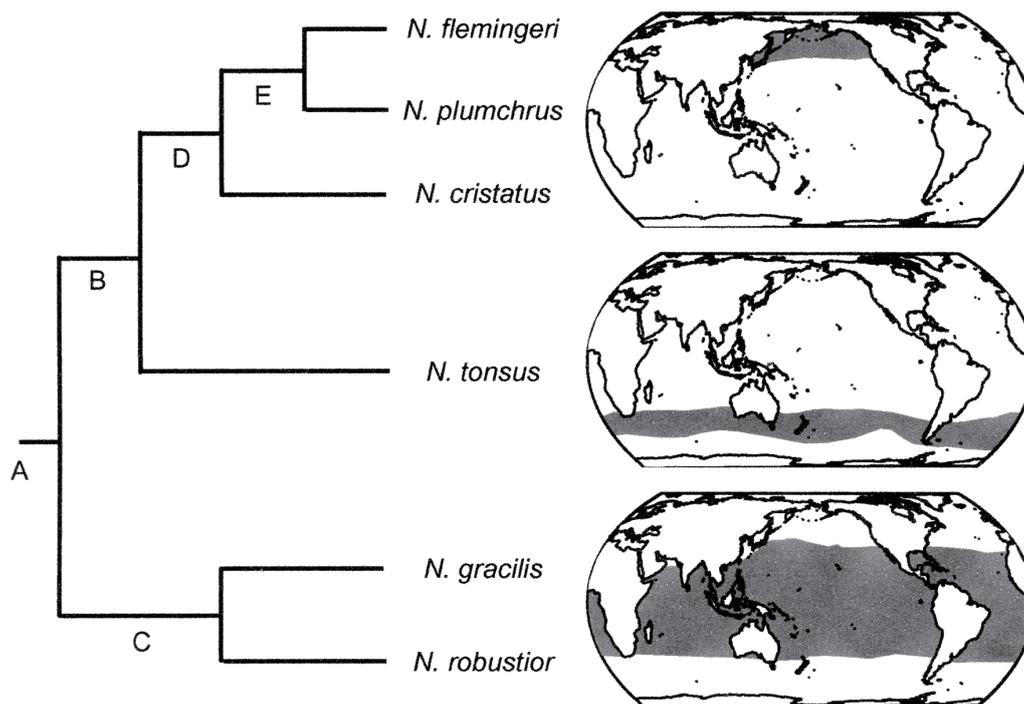


図2. ネオカラヌス属6種の系統樹と分布, A-Eは各クレードを示す (Machida *et al.*, 2006より, Springer-Verlagより許可を得て複製).
 Fig. 2. Cladogram and distribution of 6 species of the genus *Neocalanus*, A-E each showing clade (after Machida *et al.*, 2006, with a permission from Springer-Verlag).

両者の共通祖先)は絶滅することなく生息していたと推定している。ただし, Machida *et al.* (2006)は, カイアシ類の分子時計に関する知見が確立していないので氷期の時期を特定していない。Burrige (2002)は反赤道分布をする魚類13種の分岐年代を分子時計で推定したが, 半数以上は鮮新世～更新世に南北の種分化が生じたが, 例外的にはさらに古い起源を持ち始新世～中新世に生じたと考えられる例もあると指摘している。

分散の方向性については, Machida *et al.* (2006)は指摘していないが, 亜北極性3種には成体雌雄の口器が退化するという共有派生形質を共有しているため, 亜南極性種 *N. tonsus* あるいはその祖先種が最初に分化したと考えられる。さらに, これが南半球から北半球へは東太平洋湧昇域の通路を介して拡散した可能性がある。分散の時期に関しては, 西村 (1981)が指摘するように南半球はすでにジュラ紀末から冷涼な気候帯が出現していたが, 始新世末の南極大陸とオーストラリア大陸の分裂後, さらに周南極海流の成立した漸新世には寒冷化が加速して周辺海域で顕著な植物プランクトン(珪藻類)のブルームが起り始めた時期と推定される。漸新世は地球規模で急激に寒冷化し, 季節性が顕著になったとされる時期であるが, 南極ではすでに氷河で覆われていたのに対して, 北極ではそのような状態ではなかった (Gould, 2001)ということからも南半球でより早く分化が起こった仮説を裏付けるものである。ただし, 南半球から東太平洋を経

由して北半球全域へ拡散を促進する海流については現在の海流系ではうまく説明できない。さらに問題となるのは南北半球で季節が逆転するため, カイアシ類の成長時期と休眠時期の繰り返す生活史のパターンも逆転することである (Ohman *et al.*, 1989; Tsuda *et al.*, 1999; 小針・池田, 2000)。しかし, 近年, バラスト水によって北太平洋の温帯～亜熱帯沿岸性カイアシ類 *Acartia omorii*, *Acartia sinjiensis*, *Centropages abdominalis*, *Oithona davisae* が南半球のチリやオーストラリア沿岸に導入, 定着した例が知られているため (Hirakawa, 1986, 1988; Ueda and Hiromi, 1987), 生活史の季節性の逆転は比較的容易なのかもしれない。

大西洋の亜北極区と亜南極区に反赤道分布する浮遊性有孔虫3種 *Globigerina bulloides*, *Turborotalita quinqueloba*, *Neogloboquadrina pachyderma* のSSU rDNAを比較した結果, 両個体群が遺伝的に近縁であり, 遺伝子交換が現在でも東部海域において2つの寒流, ペンガル海流, カナリー海流の影響で起こっているためであると推定された (Darling *et al.*, 2000)。特に, 18000年前の最終氷期には熱帯域の水温が現在よりも3～5℃低下したと推定されており, この時期に南北半球の個体群の遺伝子交流は強化されたと推定している。太平洋のネオカラヌス属においても同様のシナリオで分布が説明できるかもしれない。

ネオカラヌス属において, 亜北極域では3種も存在するが, 亜南極域では1種のみである。この理由として前者で

はオーホーツク海、日本海などの縁海の存在を指摘している (Machida *et al.*, 2006). つまり、中新世中期以降の海退によって、これらの縁海は孤立した海域になったが、太平洋と海峡において接続していた地史が知られる (西村, 1980, 1981). この沿海において多くの海洋生物が種分化を起こしたことが知られている. 一方、南半球にはこのような縁海がほとんど存在しない. 北半球の北緯 40°以北に主に生息する外洋表層性ヤムシ類 *Sagitta elegans* が日本海においては日本海の特異な海洋構造に適應して母集団とは異なる独自の進化を遂げていることが指摘されている (Terazaki, 1993). 日本海は中新世中期以降の海退期には孤立した閉鎖海域になったが、海峡部を通じて太平洋や東シナ海と接続したことが示唆されている (西村, 1981; 小泉, 2006). 日本海では、27000～20000 年前に成層化によって深海が無酸素状態になって深海動物が一掃され、その後 20000～10000 年前に津軽海峡を通して親潮の進入があり、10,000 年前には対馬海峡から対馬暖流の流入が起こったことが堆積物の研究から明らかになっている (例えば Terazaki, 1993), ニッチが空白となっていた深海に 20,000～10,000 年前に進入して適應した (Terazaki, 1993). このように外洋性種の分化に関与できる環境が日本海にはあった. また、東シナ海、オホーツク海も鮮新世～更新世にかけて孤立した閉鎖海域となったことが示唆されており (西村, 1981), 地形学的な点から日本海とオホーツク海においては北半球に生息するネオカラヌス属 3 種の種分化に関与している可能性がある. 特に、*N. cristatus* は他 2 種に比較すると非常に大型で、休眠する水深も最も深いので (小針・池田, 2000: *N. cristatus* 1000～1500 m; *N. flemingeri* 250～1000 m; *N. plumchurus* 500～1000 m), 他 2 種より水温のより低い海域で分化した可能性がある.

ラビドケラ・ペクチナータ種群 *Labidocera pectinata* group

カラヌス目ポンテラ科 (Pontellidae) に属し、インド・西太平洋要素の *Labidocera pectinata* 種群 7 種の系統関係および種分化が Fleminger (1986) によって推定されている. この種分化過程の詳細については邦訳を参照されたい (大塚, 2001). ここでは要点のみを記述する.

更新世に氷期 (おそらく、リス氷期、ウルム氷期) の分断作用と間氷期の分散の繰り返しによって現在の分布が形成されたと推定している. 種分化をもたらす分断作用としては氷期における陸塊の出現や淡水の影響を推測している. 北半球の *L. japonica*-*L. rotunda* クレードと南半球の *L. papuensis*-*L. carpentariensis*-*L. moretoni* クレードおよび赤道付近に生息する *Labidocera* sp. が姉妹群を形成する. 前二者が分断作用によって形成された反赤道分布とみなせる.

両極分布

Razouls *et al.* (2000) は南大洋に出現するカイアシ類

346 種を分布パターンから細分した. その結果、57 種が固有種、289 種が非固有種であると区分した. 非固有種の大部分 (275 種) は南大洋の環境には適應できない偶発的出現種としている. また、21 種を両極分布種として分類しているが (表 1), これらはほぼ全てが深海性種で、食性は肉食あるいは粒子 (あるいはデトリタス) 食と考えられる. 出現が両極海に分布が限定され、北太平洋や北大西洋に出現しないものはこの中の 1 種 *Spinocalanus antarcticus* のみである (cf. Razouls *et al.*, 2000, 2005-2008).

Razouls *et al.* (2000) はカラヌス目カイアシ類 *Microcalanus pygmaeus* を両極種として分類していないが (表 1), 過去の報告 (Grice, 1962; Schnack-Schiel and Mizdalski, 1994) から明らかに両極分布種である. 両極において鉛直分布や鉛直移動も詳しく調査されている. 北極においては水深が浅い場所 (バロー水道) で 5, 6 月には 60～105 m を中心に分布し (Fortier *et al.*, 2001), 水深が深い場所 (東カナダ半島) では夏季には表面～水深約 500 m まで分布している (Longhurst *et al.*, 1984). いずれの場合も水温が 2℃～-2℃の範囲である. 南極においては、いずれの季節も表層～1000 m にまで分布しているが、水温・塩分躍層 (pycnocline), つまり水深 200～500 m に分布の中心があり、夏季には分布の上昇傾向がある (Schnack-Schiel and Mizdalski, 1994). 分布中心の水温はいずれの季節も 1℃以下である. 本種は熱帯域の深海における出現は確認されていない.

西村 (1981) は南大洋生物群集には始新世に隔離された古い群集に加え、北太平洋を起源とする、鮮新世末までに新たに植民した生物群集の存在を指摘している. その 1 つは深海性種であり、水深 1000～4000 m に存在する南大洋へ向う深層流による拡散の結果、定着した種である. 両極分布を示すカイアシ類の種もこのカテゴリーに分類されると思われる.

ネオカラヌス属同様に同属種間で両極分布を示す分類群にカラヌス科のカラヌス属 *Calanus* が存在する. この属には 16 種が知られているが (Boxshall and Halsey 2004), 北極海には 2 種 *C. hyperboreus*, *C. glacialis*, 南大洋には 2 種 *C. pronpinquus*, *C. simillimus* が生息している (Brodsky, 1975; Bradford, 1988; Conover, 1988; Hulsemann, 1991, 1994). このうちの 10 種についてミトコンドリア DNA の COI 領域 (633 bp) による分子系統学的解析が行われているが、系統樹は南北半球に分断して生息する種間で明瞭な姉妹群の形成を示さない (Hill *et al.*, 2001). 今後、ネオカラヌス属で行われた程度の広範な領域を比較して再検討する必要がある.

極域のカイアシ類の生態的特徴

両極 (反赤道ではなく) 分布を考える上で、両極の生物群集の生物地理的特徴を把握することは重要である. 北極海と南大洋の生物地理学的相違点については、西村 (1981)

表1. 両極分布を示す南極種. ●は産出する海岸を示す (Razouls *et al.*, 2000, 2005-2008)
Table 1. Antarctic species showing bipolarity. ● indicating the occurrence in each ocean (after Razouls *et al.*, 2000, 2005-2008).

	Arctic Ocean	North Pacific	North Atlantic	Sampling depth (m)
<i>Aetideopsis minor</i> *	●			0-1000
<i>Batheuchaeta peculiaris</i>		●		300
<i>Chiridius polaris</i>		●		0-1000
<i>Gaetanus paracurvicornis</i>		●	●	3000-5000
<i>Pseudochirella batillipa</i>	●	●		>2000
<i>Pseudochirella spectabilis</i>	●	●	●	0-5000
<i>Augaptilus cornutus</i>		●	●	3000
<i>Candacia falcifera</i>		●	●	300-1000
<i>Epicalymma schmitti</i>	●	●	●	500-2000
<i>Epicalymma umbonata</i>	●	●	●	1000-2000
<i>Lubbockia carinata</i>		●		1000-2000
<i>Lubbockia flemingeri</i>		●		1000-2000
<i>Lubbockia forcipula</i>		●		1000-2000
<i>Lubbockia wilsonae</i>		●		1000-2000
<i>Oncaea lacinia</i>	●		●	0-125
<i>Oncaea parila</i>	●	●	●	0-2000
<i>Oncaea prolata</i>		●		0-2000
<i>Oncaea compacta</i>	●	●		1000-2000
<i>Oncaea pumilis</i>	●	●		1000-2000
<i>Spinocalanus horridus</i>	●	●	●	1000-2000
<i>Spinocalanus antarcticus</i>	●			1200

*occurring in South Atlantic

に詳しく解説されている。西村（1981）によれば、第三紀に入って寒冷化が進行した際、北極海は閉鎖海の性質が強まったために海洋生物群集の大量絶滅が起こって系統的に古い種族が一掃されたのに対して、南大洋ではそのような大量絶滅はなく、約5000万年前以降の南極還流の形成によって固有種族が発展した。カイアシ類においては両極においてそれぞれ固有種が存在するが、属レベルで固有なものは南大洋には存在する一方、北極には存在しない。このことも西村の仮説を裏付ける証拠であろう。それぞれの固有種は両極で共通した生態を持つ一方、異なる生理生態も存在するので簡単に紹介する。

極域の動物プランクトンの生活サイクルは、周年にわたる低温環境と極端な日射量と顕著な一次生産の季節性及び周年または季節的に海表面を覆う海氷の存在に左右される。冬季、南大洋のおよそ半分の面積の $19 \times 10^6 \text{ km}^2$ が海氷で覆われ、春～夏にかけて海氷は溶けて縮小するが、南極大陸の周りの約 $3.6 \times 10^6 \text{ km}^2$ ほどは溶けずに残る (Dieckmann and Hellmer, 2003)。一方、冬季、北極海を中心にその周辺の海洋のおよそ $16 \times 10^6 \text{ km}^2$ が海氷でおおわれ、夏季でも $10 \times 10^6 \text{ km}^2$ 溶けずに残る。

カラヌス科に属する固有の粒子食者が南北極域に生息しており、*C. alanus hyperboreus*、*C. glacialis* が北極海中心に、*Calanoides acutus* 及び *Calanus propinquus*、*C. similimus* が南大洋中心に分布する (Brodsky, 1975)。これらの分布は海氷の分布域とほぼ一致する (Conover and Huntley, 1991; Mauchline, 1998)。一次生産の高まる夏季に表層域で再生産を行い、一次生産が起らない冬季は深層に移動するOVMを行う (Mauchline, 1998)。これらの再生産と

急激な成長は春～夏にかけての海氷の後退に伴った植物プランクトンのブルームに依存しているという共通した特徴をもっている。また、餌が欠乏する冬季に備えて餌が豊富な夏季に脂質 (ワックスエステル wax ester) を合成・蓄積する。脂質は休眠中の呼吸基質となり (Lee *et al.*, 1971, 1972)、卵生産の材料となるので (Lee *et al.*, 1972; Sargent *et al.*, 1977)、脂質を合成・蓄積する能力は、高緯度海域の動物プランクトンの生残にとって不可欠な要素である。一方、*C. propinquus* の個体群の一部は冬季でも海氷下部に留まって活発に摂餌活動を行う。*C. propinquus* の周年にわたる摂餌活動を可能にしているは夏の間体内に蓄積したトリアシルグリセロール (triasylglycerol) を主成分とする脂質にあるといわれている (Hagen *et al.*, 1993)。ワックスエステルが休眠の間の代謝エネルギーの保存のための脂質とするなら、トリアシルグリセロールは摂餌などの活動を促進する脂質といえる (Sargent and Henderson, 1986)。

南極大陸沿岸域には海氷と密接な関係をもちながら生活するカイアシ類が知られている (Tanimura *et al.*, 1996; Dahms *et al.*, 1990)。 *Paralabidocera antarctica* (Tanimura *et al.*, 1996)、 *Stephos longipes* (Kurbjewit *et al.*, 1993; Schnack-Schiel *et al.*, 1995) 及び *Drescheriella glacialis* の3種である。例えば、*P. antarctica* は1年の生活史をもっている。本種の成体は初夏に成熟し、海氷と海水の境界域で交尾し、夏の終わりに産卵する。ノープリウス幼生は、海氷の形成とともにただちに海氷下部に入り休眠する。*Stephos longipes* は夏になると海氷が融解する海域に分布する。本種のノープリウス幼生は、冬季に氷の中で過ごす。コペポデイド後期や成体は海水下海中の深層で越

冬する。海氷のない夏季は完全にプランクトン生活を営む。一方、北極域の海氷中からキクロプス目の *Cyclopina schneideri* とハルパクチ目の *Tisbe furucata* が見い出されている (Grainger, 1991)。これらは *S. longipes* と似た生活史をもっていると考えられているが詳細は不明である (Schnack-Schiel, 2003)。

休眠卵を産出するカラヌス目ディアプトムス上科 (Diptomoidea) に属する汽水～沿岸性種は北極海周辺で数多く知られるが (Mauchline, 1998)、南大洋では報告例がない。こうした卵の休眠性は元来熱帯・亜熱帯起源の祖先が氷期に縁海に隔離されて獲得したと考えられている (Ohtsuka and Reid, 1998)。したがって縁海の多い北半球で休眠卵を持つカイアシ類が多い訳である。

上記のように、沿岸性種や外洋において少なくとも生活史の一部において表層に起こる植物プランクトンのブルームを利用するカイアシ類は両極分布を示すことはない。つまり、現在と類似する生態系が確立してからの植民、適応進化と考えられる。

謝辞

シンポジウムへの招待及び本原稿執筆の機会を与えてくださった相田吉昭博士、鈴木紀毅博士には深謝する。また、原稿について貴重なコメントをいただいた山口篤博士、松岡篤博士には記して感謝する。本研究は環境省地球環境総合研究 (D-72) の一部として行なわれた。

文献

Boxshall, G. A. and Halsey, S. H., 2004. *An introduction to Copepod Diversity*. 966p., The Ray Society, London.

Boxshall, G. A. and Huys, R., 1998. The ontogeny and phylogeny of copepod antennules. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **353**, 765-786.

Boxshall, G. A. and Jaume, D., 2000. Making waves: the repeated colonization of fresh water by copepod crustaceans. *Ecological Research*, **31**, 61-79.

Bradford, J. M., 1988. Review of the taxonomy of the Calanidae (Copepoda) and the limits to the genus *Calanus*. *Hydrobiologia*, **167/168**, 73-81.

Bradford, J. M. and Jillett, J. B., 1974. A revision of genetic definitions in the Calanidae (Copepoda, Calanoidae). *Crustaceana*, **27**, 5-16.

Bradford-Grieve, J. M., 2002. Colonization of the pelagic realm by calanoid copepods. *Hydrobiologia*, **485**, 223-244.

Briggs, J., 1987. Antitropical distribution and evolution in the Indo-West Pacific Ocean. *Systematic Zoology*, **36**, 237-247.

Brodsky, K. A., 1975. Phylogeny of the family Calanidae (Copepoda) on the basis of a comparative morphological analysis of its characters. *Geographical and Seasonal Variability of Marine Plankton*. 127p., Jerusalem Program for Scientific Translation.

Bucklin, A., Frost, B. W., Bradford-Grieve, J., Allen, L. D. and Copley, N. J., 2003. Molecular systematics and phylogenetic assessment of 34 calanoid copepod species of the Calanidae and Clausocalanidae. *Marine Biology*, **142**, 333-343.

Burridge, C. P., 2002. Antitropicality of Pacific fishes: molecular insights. *Environmental Biology of Fishes*, **65**, 151-164.

Conover, R. J., 1988. Comparative life histories in the genera *Calanus* and *Neocalanus* in high latitudes of the northern hemisphere. *Hydrobiologia*, **167/168**, 127-142.

Conover, R. J. and Huntley, M., 1991. Copepods in ice covered seas - distribution, adaptations to seasonally limited food, metabolism, growth patterns and life cycle strategies in polar seas. *Journal of Marine Systems*, **2**, 1-41.

Cressey, R. F. and Patterson, C., 1973. Fossil parasitic copepods from a Lower Cretaceous fish. *Science*, **180**, 1283-1285.

Dahms, H. U., Bergmann, M. and Schminke, H. K., 1990. Distribution and adaptations of sea ice inhabiting Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) of the Weddell Sea (Antarctica). *Marine Ecology*, **11**, 207-226.

Darling, K. F., Wade, C. M., Stewart, I. A., Kroon, D., Dingle, R. and Brown, A. J. L., 2000. Molecular evidence for genetic mixing of Arctic and Antarctic subpolar populations of planktonic foraminifers. *Nature*, **405**, 43-47.

Dieckmann, G. S. and Hellmer, H. H., 2003. The importance of sea ice: an overview. In Thomas D. N. and Dieckmann, G. S., eds., *Sea Ice. An Introduction to its Physics, Chemistry, Biology and Geology*, 1-21. Blackwell, Oxford.

Dunbar M. J., 1979. The relation between the oceans. In van der Spoel, S., and Pierrot-Bults, A. C., eds., *Zoogeography and Diversity of Plankton*, 112-125. Halsted Press, New York.

Ferrari, F. D., 1988. Developmental patterns in numbers of ramal segments of copepod post-maxillipedal legs. *Crustaceana*, **54**, 166-181.

Fleminger, A., 1986. The Pleistocene equatorial barrier between the Indian and Pacific Oceans and a likely cause for Wallace's line. *Unesco Technical Papers in Marine Science*, **49**, 84-97.

Fortier, M., Fortier, L., Hattori, H., Saito, H. and Legendre, L., 2001. Visual predators and the diel vertical migration of copepods under Arctic sea ice during the midnight sun. *Journal of Plankton Research*, **23**, 1263-1278.

Grainger, E. H., 1991. Exploitation of arctic sea ice by epibenthic copepods. *Marine Ecology Progress Series*, **77**, 119-124.

Grice, J. D., 1962. Copepods collected by the nuclear submarine Seadragon on a cruise to and from the North Pole, with remarks on their geographic distribution. *Journal of Marine Research*, **20**, 97-109.

Gould, S. J., 2001. *The Book of Life*. 256p., W.W. Norton & Company, New York.

Hagen, W., Kattner, G. and Graeve, M., 1993. *Calanoides acutus* and *Calanus propinquus*, Antarctic copepods with different lipid storage modes via esters or triacylglycerols. *Marine Ecology Progress Series*, **97**, 135-142.

Hill, R. S., Allen, L. D. and Bucklin, A., 2001. Multiplexed species-specific PCR protocol to discriminate four N. Atlantic *Calanus* species, with an mtCOI gene tree for ten *Calanus* species. *Marine Biology*, **139**, 279-287.

Hirakawa, K., 1986. A new record of the planktonic copepod *Centropages abdominalis* (Copepoda, Calanoida) from Patagonian waters, Chile. *Crustaceana*, **51**, 296-299.

Hirakawa, K., 1988. New records of the North Pacific coastal planktonic copepods, *Acartia omorii* (Acartiidae) and *Oithona davisae* (Oithoniidae) from Southern Chile. *Bulletin of Marine Science*, **42**, 337-339.

Hulsemann, K., 1991. *Calanus euxinus*, new name, a replacement name for *Calanus ponticus* Karavaev, 1894 (Copepoda: Calanoida). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, **104**, 620-621.

Hulsemann, K., 1994. *Calanus sinicus* Brodsky and *C. jashanovi*, nom. nov. (Copepoda: Calanoida) of the north-west Pacific Ocean: a comparison, with notes on integumental pore pattern in *Calanus* s. str. *Invertebrate Taxonomy*, **8**, 1461-1482.

Huys, R. and Boxshall, G. A., 1991. *Copepod Evolution*. 468p., The Ray Society, London.

Huys, R., Llewellyn-Hughes, J., Olson, P. D. and Nagasawa, K., 2006.

- Small subunit rDNA and Bayesian inference reveal *Pectenophilus ornatus* (Copepoda incertae sedis) as highly transformed Mytilicolidae, and support assignment of Chonracanthidae and Xarifiidae to Lichomolgoidea (Cyclopoida). *Biological Journal of the Linnean Society*, **87**, 403-425.
- 小針 統・池田 勉, 2000. 親潮域における *Neocalanus* 属カイアシ類の生活史. 日本プランクトン学会報, **47**, 129-135.
- 小泉 格, 2006. 日本海と環日本海地域. 145p., 角川書店, 東京.
- Kurbjeweit, F., Gradinger, R. and Weissenberger, J., 1993. The life cycle of *Stephos longipes* - an example for cryopelagic coupling in the Weddelle Sea (Antarctica). *Marine Ecology Progress Series*, **98**, 255-262.
- Lee, R. F., Nevenzel, J. C. and Paffenhöfer, G.-A., 1971. Importance of wax esters and other lipids in the marine food chain: phytoplankton and copepods. *Marine Biology*, **9**, 99-108.
- Lee, R. F. Nevenzel, J. C. and Paffenhöfer, G.-A., 1972. the presence of wax esters in marine planktonic copepods. *Naturwissenschaften*, **59**, 406-411.
- Longhurst, A., Sameoto, D. and Herman, A., 1984. Vertical distribution of Arctic zooplankton in summer: eastern Canadian archipelago. *Journal of Plankton Research*, **6**, 137-168.
- Machida, R. J., Miya, M. U., Nishida, M. and Nishida, S., 2006. Molecular phylogeny and evolution of the pelagic copepod genus *Neocalanus* (Crustacea: Copepoda). *Marine Biology*, **148**, 1071-1079.
- Mauchline, J., 1998. The biology of calanoid copepods. *Advances in Marine Biology*, **33**, 1-710.
- Nishida, S., 1985. Taxonomy and distribution of the family Oithonidae (Copepoda, Cyclopoida) in the Pacific and Indian Oceans. *Bulletin of the Ocean Research Institute, University of Tokyo*, **20**, 1-167.
- Nishida, S. and Marumo, R., 1982. Vertical distribution of cyclopoid copepods of the family Oithonidae in the western Pacific and eastern Indian Oceans. *Bulletin of Plankton Society of Japan*, **29**, 99-118.
- 西村三郎, 1980. 日本海の成立 (改訂版). 228p., 築地書館, 東京.
- 西村三郎, 1981. 地球の海と生命—海洋生物地理学的序説. 284p., 海鳴社, 東京.
- Ohman, M., Bradford, J. M. and Jillett, J. B., 1989. Seasonal growth and lipid storage of the circumglobal subantarctic copepod, *Neocalanus tonsus* (Brady). *Deep-sea Research*, **36**, 1309-1326.
- 大塚 攻, 2001. 浮遊性カイアシ類の動物地理. 月刊海洋, 号外 **26**, 48-55.
- 大塚 攻, 2006. カイアシ類・水平進化という戦略. 海洋生態系を支える微小生物の世界. 260p., 日本放送出版協会, 東京.
- Ohtsuka, S., Boxshall, G. A. and Roe, H. S. J., 1994. Phylogenetic relationships between arietellid genera (Copepoda: Calanoida), with the establishment of three new genera. *Bulletin of the Natural History Museum, Zoology Series*, **60**, 105-172.
- Ohtsuka, S., Nishida, S. and Machida, R., 2005. Systematics and zoogeography of the deep-sea hyperbenthic family Arietellidae (Copepoda: Calanoida) collected from the Sulu Sea. *Journal of Natural History*, **39**, 2483-2514.
- Ohtsuka, S. and Reid, J. W., 1998. Phylogeny and zoogeography of the planktonic copepod genus *Tortanus* (Calanoida: Tortanidae), with establishment of a new subgenus and descriptions of two new species. *Journal of Crustacean Biology*, **18**, 774-807.
- Pierrot-Bults, A. C. and Nair, V. R., 1991. Distribution patterns in Chaetognatha. In Bone, Q., Kapp, H., and Pierrot-Bults, A. C. eds., *The Biology of Chaetognaths*, 86-116, Oxford University Press, Oxford.
- Razouls, S., de Bovée, F., Kouwenberg, J. and Desreumaux, N., 2005-2008. Diversity and geographic distribution of marine planktonic copepods. <http://copepods.obs-banyuls.fr/en>
- Razouls, S., Razouls, C. and de Bovée, F., 2000. Biodiversity and biogeography of Antarctic copepods. *Antarctic Science*, **12**, 343-362.
- Sargent, J. R. and Henderson, R. J., 1986. Lipids. In Corner, E. D. S. and Hara, O., eds., *The Biological Chemistry of Marine Copepods*, 59-108. Clarendon Press, Oxford.
- Sargent J. R., Gatten, R. R., Corner, E. D. S. and Kilvington, C. C., 1977. On the nutrition and metabolism of zooplankton. XI. Lipid in *Calanus helgolandicus* grazing *Biddulphia sinensis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **57**, 525-533.
- Schnack-Schiel, S. B., 2003. The macrobiology of sea ice. In: Thomas, D. N. and Dieckmann, G. S., eds., *Sea Ice. An Introduction to its Physics, Chemistry, Biology and Geology*, 211-239. Blackwell, Oxford.
- Schnack-Schiel, S. B. and Mizdalski, E., 1994. Seasonal variations in distribution and population structure of *Microcalanus pygmaeus* and *Ctenocalanus citer* (Copepoda: Calanoida) in the eastern Weddell Sea, Antarctica. *Marine Biology*, **119**, 357-366.
- Schnack-Schiel, S. B., Thomas, D. M., Dieckmann, G. S., Eiken, H., Gradinger, R., Spindler, M., Weissenberger, J., Mizdalski, E. and Beyer, K., 1995. Life cycle strategy of the Antarctic calanoid copepod *Stephos longipes*. *Progress in Oceanography*, **36**, 45-75.
- Tanimura, A., Hoshiai, T. and Fukuchi, M., 1996. The life cycle strategy of the ice-associated copepod, *Paralabidocera antarctica* (Calanoida, Copepoda), at Syowa Station, Antarctica. *Antarctic Science*, **8**, 257-266.
- Terazaki, M., 1993. Deep-sea adaptation of the epipelagic chaetognath *Sagitta elegans* in the Japan Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **98**, 79-88.
- Tsuda, A., Saito, H. and Kasai, H., 1999. Life histories of *Neocalanus flemingeri* and *Neocalanus plumchurus* (Calanoida: Copepoda) in the western subarctic Pacific. *Marine Biology*, **135**, 533-544.
- Ueda, H., 1991. Horizontal distribution of planktonic copepods in inlet waters. *Bulletin of Plankton Society of Japan*, Special volume, 143-160.
- Ueda, H. and Hiromi, J., 1987. The *Acartia plumosa* T. Scott species group (Copepoda, Calanoida) with a description of *A. tropica* n.sp. *Crustaceana*, **53**, 225-236.
- Van der Spoel, S. and Heyman, R. P., 1983. *A Comparative Atlas of Zooplankton. Biological Patterns in the Oceans*. 186p., Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Walkusz, W., Kwaśniewski, S., Dmoch, K., Hop, H., Zmijewska, I., Bielecka, L., Falk-Petersen, S. and Siciński, J., 2004. Characteristics of the Arctic and Antarctic mesoplankton in the neritic zone during summer. *Polish Polar Research*, **25**, 275-291.