—2001年度日本海洋学会賞受賞記念論文—

海洋動物プランクトンの実験生態学的研究 *

池田 勉†

要 旨

30年間にわたり、私が行ってきた飼育実験を主体とした研究とその背景を紹介する。様々な海域の表層(水温: $-1.4\sim 30^{\circ}\text{C}$)に生息する多様な動物プランクトン(乾燥重量: $10^{-3}\sim 10^3\text{ mg}$)の代謝活性(酸素消費速度, 窒素・リン排泄速度)を現場水温で測定し, その資料を解析したところ, 代謝活性は動物プランクトンの分類群や種に殆ど関係なく, 体重と生息水温の関数で示された(代謝活性—体重—生息水温関係の定式化)。深海に生息する動物プランクトンの代謝活性についても論議した。南極生態系における南極おきあみ(*Euphausia superba*)の重要性と本種の飢餓耐性, 脱皮, 発育, 多回産卵, 代謝活性など私の飼育実験で得られた新しい知見について述べた。主要動物プランクトンの生活史と物質収支について, 日本海富山湾での研究と, 近年開始した親潮域での成果の概略を述べた。

キーワード : 動物プランクトン, 南極おきあみ, 代謝活性, 生活史, 物質収支

1. はじめに

この度, 私の海洋動物プランクトンの研究成果に対して日本海洋学会賞をいただき大変光栄に思います。今回の受賞は一重に私を候補として推薦して下さいました会員をはじめ, 本賞選考委員会委員, 学会幹事, 評議員の皆様のご支持, ご支援によるものと深く感謝申し上げます。

地球表面積の71%を海洋が占めますが, 海水のあるところには必ず動物プランクトンが生活しています。我々が現在, 彼らの生物学, 生理学, 生態学について持っている知識の大部分は研究が容易な沿岸性種についてで, 外洋にのみ出現する種についてはほんのわずかしかな分かっています。水深が1,000 mを越える海洋の表面積は全海洋のその70%程度ですが, 1,000 m

以深に生活している深海性動物プランクトンに至っては殆ど未解明と云っても過言ではありません。私の海洋動物プランクトン研究の特徴は, 主として外洋性種を対象とし, 野外から採集した生きている個体を用いて種々の実験を行い, 従来のホルマリン固定標本では解析しえない多くの情報を得ることにあります。海洋生態系のなかでの物質循環, エネルギーフローの中で動物プランクトンの担っている動的役割を定量化することは動物プランクトン生態学の目指す究極目標の一つですが, その達成にはこのような実験的研究が必須であることが近年では広く認識されるようになりました。本記念論文では, 先の春季大会での受賞記念講演では時間的制約でお話できなかった部分も含めて, 私の研究の経緯とこれまでレフリー制雑誌に発表した約100編の論文の内容を大きく三つに分けてご紹介します。

私がプランクトン研究を志して北大大学院水産学研究所水産増殖学専攻(現在: 水産科学研究科環境生物資源科学専攻に改組)に進学し, 当時元田 茂教授がおら

* 2001年12月28日受領; 2002年1月15日受理。

著作権: 日本海洋学会, 2002

† 北海道大学大学院水産科学研究科

〒041-0821 函館市港町3-1-1

e-mail: tom@pop.fish.hokudai.ac.jp

れた浮遊生物学講座(現在:多様性生物学大講座に併合)で研究を始めた1960年後半は、英国のJohn Rayment, Eric Corner, カナダのBob Conover, 日本の安楽 正照, 大森 信先生らが動物プランクトンの摂餌や代謝について新しい知見を次々に論文として発表していた時期でした。これらの論文に刺激され、自分も‘生きている’動物プランクトンを使った研究をしてみたいと強く希望していました。何ができるか、色々考えました。動物の物質出納式は単純化すると「摂餌」=「代謝」+「成長」+「糞」で表されます。「摂餌」,「成長」,「糞」の測定には、先ず餌となる植物プランクトンの培養から始まり、長期の飼育には恒温設備が必要となります。当時の浮遊生物学講座の研究の主流はホルマリン固定標本の解析による生態学的研究で、動物プランクトンの長期飼育のための設備はなく、できそうにもありませんでした。一方、「代謝」は短時間で測定ができ、装置も簡単に船上でも実行可能でした。そこで、私は北大練習船おしよろ丸や水産庁調査船開洋丸などの長期航海に乗船し広範な海域で色々な動物プランクトンを手当たり次第に採集し、船上で代謝実験(酸素消費速度、窒素排泄速度の測定)を行うことにしました。幸いにして、当時は海水中のアンモニアの定量法(インドフェノール法)も確立されていました。さらに、浮遊生物学講座と他講座の共同購入で乾燥重量数ミリグラムの試料で炭素・窒素含量が測定できるCHN分析計も導入された直後で、代謝実験に使った動物プランクトンも乾燥重量測定の後、炭素、窒素含量も測定可能な状況でした。この研究の過程で、従来困難とされてきた外洋性動物プランクトンの飼育も水深200~300 mから夜間に注意深く採集すれば飼育実験が充分可能であることが分かりました。独特の色彩と泳ぎをみせる様々な動物プランクトンは、それまで脱色してしまったホルマリン固定標本しか見ていなかった私には興味をそそる大きな発見でした。博士課程3年間の実験結果をまとめた私の博士学位論文(Ikeda, 1974)が発表されたときは私は海外にいましたが、何人ものプランクトン研究者から「生きた様々な外洋性動物プランクトンを使って実験が出来るとは思わなかった」とお褒めの言葉を頂いたことを思い出します。この博士論文にある幾つかの図表は故John Rayment(1983)の大

著“Plankton and Productivity in the Oceans”に引用されています。また、博士論文に先立ち、プレリミナリーな資料をまとめた修士論文(Ikeda, 1970)の酸素消費速度—体重の図は、“Tim Parsonsら(1977)による“Biological Oceanographic Processes”やIvan Valiela著(1995)“Marine Ecological Processes”などの教科書に引用されています。

北海道大学大学院博士課程を終了後、米国マイアミ大学海洋・大気研究所のポスドク(1973~1975)、豪州海洋科学研究所研究員(1975~1982)、豪州南極局主任研究員(1982~1986)を経て帰国し、水産庁日本海区水産研究所生物環境研究室長(1986~1993)、西海区水産研究所海洋環境部長(1993~1995)、南西海区水産研究所赤潮研究部長(1995~1996)、北海道大学水産学部教授(1996~2000)、同大学大学院水産科学研究科教授(2000~現在)と職場は転々としましたが、一貫して‘生きている’動物プランクトンを使う実験的手法を中核に置いて研究を進めてきました。

2. 表層性動物プランクトンの代謝活性と体サイズ、生息水温の関係の定式化(グローバルモデル)

生物の安静時の代謝活性(Y : 1個体あたりの酸素消費速度)と体重(X)の間には $Y = aX^b$ (a, b : 定数)の関係が成り立つことが知られています。通常の実験では定数 b は0.7~0.9の範囲におさまリ、定数 a は温度によって変化します。体重1ピコグラム($1 \text{ pg} = 10^{-12} \text{ g}$)のバクテリアから数トン($= 10^6 \text{ g}$)のほ乳類(鯨類)におよぶ様々な動物の代謝活性と体重のデータを両対数グラフ上にプロットすると傾き0.75で切片の異なる3本の平行線上にデータが並びます。同じ体重で比較すると恒温動物(ほ乳類、鳥類)の代謝活性が一番高く、変温動物のその29倍、変温動物の代謝活性は中位で、最も低い単細胞生物のその8倍となります(Hemmingsen, 1960)。恒温動物の代謝活性が一番高いのは高い体温(39°C)を反映していますが、変温動物と単細胞生物の代謝活性(何れも 20°C に換算)の違いは運動能力の大小以外に未知の要因があるとされています(Banse, 1982)。

Table 1. Regression statistics of metabolic rates [Y = oxygen consumption ($\mu\text{l O}_2$ individual $^{-1}$ h $^{-1}$), ammonia excretion ($\mu\text{g N}$ individual $^{-1}$ h $^{-1}$), or phosphate excretion ($\mu\text{g P}$ individual $^{-1}$ h $^{-1}$)] on body mass [X_1 = dry (DW), carbon (CW), nitrogen (NW), or phosphorus (PW); all in mg] and habitat temperature [X_2 : $^{\circ}\text{C}$], Q_{10} calculated from a_2 are shown on the right-hand side of the table. $Q_{10} = \exp(10 \times a_2)$, (modified from Ikeda (1985)).

Metabolic activity	Body mass	N	Regression model			R ₂ (%)	Q ₁₀
			ln Y = a ₀ + a ₁ ln X ₁ + a ₂ X ₂				
			a ₀	a ₁	a ₂		
Oxygen consumption	DW	721	-0.2521	0.7886	0.0490	93.9	1.632
	CW	721	0.5254	0.8354	0.0601	95.5	1.824
	NW	721	1.7412	0.8505	0.0636	95.1	1.889
	PW	721	3.7890	0.8167	0.0552	94.0	1.737
Ammonia-N excretion	DW	1,186	-2.8900	0.7516	0.0511	85.4	1.667
	CW	1,186	-2.1763	0.8293	0.0648	86.5	1.912
	NW	1,186	-0.9657	0.8361	0.0656	86.2	1.927
	PW	1,186	1.0708	0.8063	0.0562	84.5	1.754
Phosphate-P excretion	DW	749	-4.3489	0.7983	0.0285	86.4	1.330
	CW	749	-3.6031	0.8622	0.0438	86.5	1.550
	NW	749	-2.3490	0.8704	0.0441	86.9	1.554
	PW	749	-0.1839	0.8569	0.0376	84.2	1.443

海洋には、様々な体サイズをもち分類学的にも多様な動物がプランクトンとして出現しますが、この代謝活性—体サイズの経験則を適用すれば、これらの群集の総代謝活性は比較的簡単に推定可能です。それには、Hemmingsen の変温動物の式は主として陸上動物、淡水動物の資料に基づいており、代謝活性の水温補正も実験室での短時間の順化による結果を用いていることから、新たに海洋の様々な水温環境に生息している動物プランクトンについて現場水温における代謝活性を測定する必要があります。動物プランクトンは生息深度によって表層性(水深300 m以浅)、中層性(300~1,000 m)、深層性(1,000 m以深)などに分けられますが、私は彼らのバイオマスが大きく、生息水温の地理的変化が顕著で、採集が容易な表層性の種に焦点を絞りました。この目標に向かって様々な海域の動物プランクトンについて代謝活性を測定し始めたのが北大大学院時代ですが、さらに広範な資料を補って完成し、論文として発表した

のが1985年です(Ikeda, 1985)。代謝活性の測定を行った動物プランクトンは酸素消費速度(ウインクラー滴定法による)の測定に143種、窒素排泄速度(アンモニア態、インドフェノール法)に131種、燐排泄速度(燐酸態、モリブデン酸法)に52種です(測定値はそれぞれ721, 1,186, 749個)。実験した動物プランクトン1個体の乾燥重量は 10^{-3} ~ 10^3 mgで全海洋の表層性ネット動物プランクトンのほぼ全サイズ範囲を代表し、実験(現場)水温は -1.4 ~ 30°C で全海洋の表層水温範囲と概ね一致します。これら動物プランクトンの代謝活性の変動における体重(乾燥重量、炭素重量、窒素重量、燐重量の4つで表現)と水温の寄与率(R^2)は、酸素消費速度では94~96%、窒素排泄速度では85~87%、燐排泄速度では84~87%で殆ど体重と水温で決定されていることが分かります(Table 1)。原子比で表した酸素消費速度:窒素排泄速度(O:N)比、窒素排泄速度:燐排泄速度(N:P)比、酸素消費速度:燐排泄速度(O:P)比

を‘代謝商’と呼びますが、何れも動物プランクトンの体重、生息水温に殆どまたは全く影響されず、平均はそれぞれ22, 20, 202でした。この代謝商の結果は、酸素消費速度、窒素排泄速度、リン排泄速度の内一つが既知であれば他の二つを大まかに推定することが可能であることを示します。各代謝活性に及ぼす水温の影響を van't Hoff 則の Q_{10} で表現すると、体重の表現で若干変動しますが、酸素消費速度で 1.6~1.9, アンモニア速度で 1.7~1.9, リン酸排泄速度で 1.3~1.6 となりました。Ikeda (1985) の解析に用いた極海の代謝活性資料は南極海のものですが、その後同じ低水温下に生息する北極海の動物プランクトンでも実験し、両極海の動物プランクトンの代謝活性—体重—水温関係に差がないことを確かめました (Ikeda, 1989)。

以上は海洋の表層にすむ動物プランクトンの代謝活性の話ですが、当然それよりも深い中・深層性動物プランクトンの代謝活性に興味湧いてきます。深海の動物プランクトンを生きたまま採集して実験するには、通常表層の水温は深海のそれよりも高いですから、先ず採集時に表層の水温ショックを防がなければなりません。水温だけではなく、水圧も変化しますが、水圧の減少は深海性動物プランクトンの代謝活性に殆ど影響しないことが既に何人もの研究者によって実験的に証明されています。後述の南極おきあみ調査の際、南極海の水温鉛直分布は表層から深層までほぼ均一で、深海性動物プランクトンを水温ショックなしに採集できることに気が付きました。早速、水深 1,000~2,000 m から動物プランクトンを採集し、代謝活性を測定し、同じ南極海の表層性動物プランクトン (生息水温は同じ) と比較してみました (Ikeda, 1988)。その結果、酸素消費速度で深海性動物プランクトンは表層性動物プランクトンの約 1/2 (48%) ということが分かりました。一方、海洋の深海性甲殻類の代謝活性は南カリフォルニア沖でカリフォルニア大学サンタバーバラ分校の Jim Childress 一派が一連の研究をしています。彼らの結果 (Childress, 1975; Childress and Nygaard, 1974) と比較すると、私の南極海の深海性甲殻類の酸素消費速度は同じ体重、水温での比較で高いことが分かりました。これは、同じ深海でも南カリフォルニア沖では酸素極小層がよく発達しているのに対し南極海の中層では酸

素が豊富であることに原因していると考えていますが、深海性動物プランクトンの代謝活性の定式化には体重、水温以外に生息深度や酸素濃度も考慮しなければならないかも知れません。現場水温を保持できる深海用動物プランクトンネットを作成し、現在資料を収集しているところです。

代謝活性—体重—生息水温の関係式を野外の動物プランクトン群集に適用しその総代謝活性を推定する際 (その試みの一例として, Ikeda and Motoda, 1978), その有効性は動物プランクトン群集が広範なサイズ組成をもち、その生息水温範囲も広いスケールでの計算により威力を発揮し、サイズ組成も生息水温範囲も限られた狭いスケールでの計算には相対的にエラーが大きくなることが予想されます。近年、プランクトン生物をサイズ別に分けて低次生物生産系における物質循環やエネルギーの流れを解析することが盛んになりましたが、動物プランクトン群集の代謝活性の評価にはこの私の式が使われるようになりました。生きた動物プランクトンを扱う上で、その採集方法、動物の取り扱い、測定方法、等によって代謝活性の結果に大きな違いを生ずることがあります。この点、Table 1 の結果は私が同じ方法を用いて得た結果であることから系統的なエラーは入っていますが、様々の研究者が色々な方法で測定した代謝活性のデータを寄せ集めた解析よりもエラーは格段に少ないはずです。野外で採集し、代謝実験を行う際の様々な技術的問題についても一連の研究を行いました。ここでは立ち入りません。興味のある方は、1984 年に大森信先生と共著で John Wiley 社から出版した “Methods in Marine Zooplankton Ecology” (Omori and Ikeda, 1984), また 2000 年に Academic Press 社から出版された “ICES Zooplankton Methodology Manual” の一章 Metabolism (Ikeda *et al.*, 2000) をご参照ください。

3. 南極おきあみ (*Euphausia superba*) の生物学

1977 年から 10 年計画で国際 BIOMASS (Biological Investigation of Marine Antarctic Systems and Stocks) プロジェクトが開始され、当時私が滞在していた豪州では政府の南極局 (Antarctic Division) がこ

のプロジェクトの担当部局になっていました。このプロジェクトの中心課題は南極おきあみの生物学、生態学の解明で、私は南極局のおきあみ研究チームの責任者(リーダー)として海洋科学研究所から南極局に赴任したのが1982年でした。この赴任にあたり南極局から提示された条件は、この国際プロジェクトで豪州が分担している南極海域でのおきあみ調査の立案と資料のまとめの指導(実際の作業は技官がやる)、他国がやっていないおきあみ研究の実施(そのため必要な研究費と技官に制限はつけない)、の2点でした。後者については、以前から生きているおきあみを南極海から豪州に運び大規模な飼育実験を開始する構想を練っていました。

南極おきあみは南極周辺海域に広く分布し、体長5~6 cmまで成長します。本種の南極周辺における総バイオマス(生物量)は1981年の第一回国際BIOMASS共同調査の結果によると2~6億トンで、これは地球上に棲む単一生物種として最も大きいものです。ちなみに我々人類の世界人口は最近の統計で61億、一人当たりの体重を30 kgとして、その総重量は1.9億トンです。南極おきあみは植物プランクトンを食べ、自らは鯨をはじめとして、ペンギン、海鳥、アザラシなど南極生態系の重要な種の主要な餌となっていることから南極生態系の鍵種と云われています。南極オキアミの研究の歴史は古く1930年代まで遡ることができますが、南極海は1年の約半分は表面が氷に覆われるため調査ができず、冬期間の生態については全く分かっていませんでしたし、この状況は現在でもそれほど変わりません。教科書で見られる植物プランクトン—南極おきあみ—ペンギン、鯨、あざらしの食物連鎖図は南極海の氷の消えた夏期のもので、冬期の食物連鎖については殆ど分かっていません。

南極局には1986年まで5年間勤務しましたが、毎年南極調査航海に参加して生きている南極おきあみを南極局の飼育施設に運び、そこでの飼育実験から次々と新しい知見が得られ、計25編の研究論文を発表することが出来ました。その代表的な成果を挙げると、(1)未解明であった越冬戦略の一つとして、飢餓状態で7か月にわたり脱皮を繰り返しながら体を縮小し生存可能であること(Ikeda and Dixon, 1982), (2) 卵から孵

化した幼生(ノープリウス—カリプトピス—フルシリア)の发育時間の測定(Ikeda, 1984a), (3) 1世代(卵—成熟成体)を完結した飼育(Ikeda, 1987), (4) 雌の多回産卵の証明(Thomas and Ikeda, 1987), (5) 摂餌による代謝活性の増加(特異能動作用)の証明(Ikeda and Dixon, 1984), (6) 同一個体についての脱皮間隔と脱皮間成長の長期観察(最長6年間)(Ikeda *et al.*, 1985; Ikeda and Thomas, 1987), (7) 卵から成体までの全发育段階における代謝活性の測定(Ikeda, 1984b), 等です。これらの研究で得られた資料は、現在南極おきあみの生活史・個体群変動モデルのパラメーターとして盛んに活用されています(例えば, Hofmann and Lascara, 2000; Alonzo and Mangel, 2001)。

南極おきあみの飼育については、私よりも以前に米国のMcWhinnie女史が南極半島にある米国パルマー基地に飼育実験施設をつくりました。実験室飼育による南極おきあみの脱皮の観察を初めて行ったのは英国のMackintosh(1967)で、場所は南大西洋の南ジョージア島です。日本でも、東京水産大学の村野 正昭先生が1978年の海鷹丸南極航海で、生きた個体を日本に持ち帰り、7か月にわたって脱皮と成長を観察しています(Murano *et al.*, 1979)。これらの先達に比べて、私が短期間に多くの研究成果を挙げることができたのは、第一に飼育施設を南極基地ではなく、整備の整った豪州の南極局に設置したこと(物資の供給や人的交流が容易)、第二に、南極局をあげての豊富な資金的、人的支援が得られたこと(大規模長期飼育では施設の管理、飼育海水の確保、餌料植物プランクトンの培養に人手が必要)、第三に生きたおきあみの補給が容易なこと(毎年、南極局の南極調査に参加して採集)、が挙げられます。現在、東京都の葛西水族館や名古屋港水族館の水槽で泳いでいる南極おきあみをご覧になった方もおられるかも知れませんが、そのおきあみは当時私が作成した航空機用の南極おきあみの長距離運搬コンテナで豪州の南極局から運ばれたものです(もっとも南極局からきた友人の話では、私の作ったコンテナは古くなって壊れたため最近新しいのに作り変えたとのことでした)。

4. 生活史に基づく種個体群の物質収支

南極おきあみの研究を通して、私は動物プランクトンの生活史に興味を抱くようになりました。野外の動物プランクトン群集が海洋生態系内の物質の動きに果たしている種々の役割を明らかにするためには、代謝活性以外に成長やそれに伴う物質の収支も考慮しなければなりません。それには、先ず個々の動物プランクトンの成長速度、寿命などを含めた生活史の知見が必要となります。「生活史」と言う言葉は耳新しいものではありませんが、海洋動物プランクトンでは調査が容易な沿岸種を除けば、外洋種については殆ど知見がないのが現状です。1986年5月に豪州南極局のおきあみ研究チームの後継責任者に研究の引き継ぎをし、水産庁の日本海区水産研究所に着任した時点で日本海の動物プランクトンの生活史解明を計画していました。

この生活史の研究を始めるにあたり、最も重要なポイントは野外個体群の一年間にわたる産卵、成長、バイオマスなどの基礎的知見を得るため連続採集を行うことです。これには当時富山県水産試験場におられた今村明氏の協力がなければ不可能でした。同氏の協力によって、富山湾湾央(水深約1,000 m)に定点を設け、2週間毎の水深500 mからの双子型ノルパックネットによる鉛直採集を一年間実施することができました。この富山湾での研究は既に「月刊海洋」(池田, 2001)に紹介したので重複をさけますが、現在までに私および私の研究協力者によって計14種の同湾に出現する主要動物プランクトンの生活史が一年間にわたる連続採集試料から明らかにされ、その内10種については年間生産量が算出されています。ちなみに、生活史が解明された14種は、ヒドロ水母 *Aglantha digitale* (Ikeda and Imamura, 1996), 貝虫類 *Conchoecia pseudodiscophora* (Ikeda and Imamura, 1992), かいあし類 *Metridia pacifica* (Hirakawa and Imamura, 1993), *Paraeuchaeta elongata* (Ikeda and Hirakawa, 1996), *Pseudocalanus minutus* (Yamaguchi et al., 1998), *P. newmani* (Yamaguchi et al., 1998), *Scolecithricera minor* (Yamaguchi et al., 1999), あみ類 *Meterythropeus microphthalmus* (Ikeda, 1992a), 端脚類 *Themisto japonica* (Ikeda et al., 1992), *Primno abyssalis* (Ikeda, 1995),

おきあみ類 *Euphausia pacifica* (井口ら, 1993), 毛顎類 *Sagitta elegans* (Terazaki, 1993), 尾虫類 *Oikopleura longicauda* (Tomita et al., 1999), 魚類(キュウリエソ) *Maurolicus muelleri* (Ikeda, 1994) です。これらの中には、一年を通して産卵し野外採集試料の解析からではコホートの選別が不可能(成長が把握できない)な種もあり、そのような種については飼育実験によりその成長速度を推定しました。物質収支に関する計算では、*E. pacifica* (Iguchi and Ikeda, 1999) と *T. japonica* (Ikeda and Shiga, 1999) の個体群について、生産量を体組織、脱皮、卵生産に分け、さらに代謝量も維持代謝、日周鉛直移動代謝に分けて算出し、*M. muelleri* では個体の一生にわたるエネルギー配分表を作成しました(Ikeda, 1996)。 *T. japonica* の代謝活性の測定には、本種が一日間に400~500 mにおよぶ日周鉛直移動を行い、その過程で大きな水温変化に遭遇することから、この水温変化をシミュレートした飼育水槽中で飼育しその影響を解析しました(Ikeda, 1992b)。この富山湾の動物プランクトンの生活史の解析、各種個体群の物質収支の計算は現在も継続中です。

1996年に思いがけなく、かつて自分がプランクトンの研究を始めた北大旧浮游生物学講座に戻ることになりました。当講座は初代教授の元田 茂先生がおられた時代は、北洋のプランクトン研究に国際的なリーダーシップをとっていましたが、その後北洋の動物プランクトンの生活史研究では米国、カナダに遅れをとってしまいました。先ず、この遅れを取り戻すことを目標にして、米国、カナダの研究者が東部海域のStation Pで解明した動物プランクトンの生活史が、西部海域でどうなっているかを調べるため親潮流域に定期採集域Site H(当初、Station Pに対応したStation Hとなるはずが実際の採集地点が散らばってしまった)を設定しました。幸いにも、熱心な大学院生に恵まれ、今日までにこの海域での主要なかいあし類(*Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus*, *N. flemingeri*, *Eucalanus bungi*, *Metridia pacifica*, *M. okhotensis*, *Paraeuchaeta elongata*, *Gaidius variabilis*, *Pleuromamma scutellata*, *Heterorhabdus tanneri*, *Pseudocalanus minutus*, *P. newmani*), 毛顎類(*Sagitta elegans*, *Eukrohnia hamata*), 端脚類(*Themisto japonica*, *T. pacifica*, *Cyphocaris challen-*

geri, *Primno abyssalis*), 貝虫類 (*Conchoecia pseudodiscophora*), ヒドロ水母 (*Aglantha digitale*) の生物量, 鉛直分布, 生活史が既に明らかとなり (出典省略), Station P の結果を上回る成果を挙げることができました。これらの資料を基礎として, 各動物プランクトン個体群の物質収支の計算を行うのが次の段階です。

これまでの私の研究経過を辿ると単純な現象 (代謝活性のグローバル モデル) から複雑な現象 (生活史, 物質収支) へと進行しているように見えますが, 後者の一見複雑に見える現象も資料が蓄積されれば単純な法則性が見つかるかも知れません。常に広い視点を忘れず, 流行に流されず, 今後も地道に研究を進めていきたいと思っています。

5. おわりに

最初に述べましたように, 私は大学院を修了して最初の 13 年間 (米国 2 年, 豪州 11 年) を海外の 3 つの研究所で過ごしました。海外での研究は日本の大学・研究所に籍を置いて一定期間滞在するのと, 私のように海外の研究機関の職員として給料も研究費もその研究機関からもらう二つのケースがあります。前者は, いわば「お客さん」ですから居心地がよいのは当然ですが, 後者は必ずしもそうではありません。後者のケースで自分の研究を海外で発展させたいと強く希望する若い人がその初志を貫けるように, 私の経験から以下の三つの留意点を挙げておきます (もとより保障の限りではありません)。

- (1) 少しは所属組織の役にたて
- (2) 同じ研究組織に留まろうとするな
- (3) 継続して論文を書け (でないとすぐに忘れられる)

(1) は, 自分の研究は勿論大事であることは当然ですが, 同僚との研究協力や所属組織が目指している目標に対して応分の協力をしていれば, いざと云うときに親身になって応援してくれます。人の心情は何処の国も同じです。(2) は, 同じ職場に長くいればいるほど居心地は良くなりますが概ね研究のアクティビティは低下します。(3) は, 最も大事で幾ら優れた論文を発

表しても後が続かないと研究者として留まることが難しくなります。

私の 30 年間にわたる研究生生活を振り返る時, 多くの方々のご厚意とご協力に支えられていた幸運に改めて気づきます。とりわけ故元田 茂先生, 川村 輝良先生には北大大学院時代に自由な研究環境の中で将来プランクトン研究者となる基本を教えて頂きました。米国滞在中は Mike Reeve 氏から動物プランクトンの飼育のセンスを, Tim Parsons 先生, 故三井 旭先生からは私の身元保証人 (reference) として格別のご支援を受けました。豪州海洋科学研究所の Red Gilmartin, John Bunt 両所長, 南極局の Pat Quilty 研究部長, 同僚の Harvey Marchant 氏は私の研究を様々な場面で支援してくれました。旧浮游生物学講座出身の大森 信, 谷口 旭両先輩は何時も私を温かく励ましてくれました。Charlie Miller 先生からは動物プランクトン生活史に関して沢山の助言を頂きました。北大に来て始めた親潮域の動物プランクトン研究が短期間のうちに急速に進んだのは一重に大学院学生の熱意のお陰です。これらの方々, そしてここでは書ききれない多数の先輩, 後輩, 友人のご厚情と, ワークホリック気味の私の生活を陰で支えてくれた妻和子に感謝します。

References

- Alonzo, S. H. and M. Mangel (2001): Survival strategies and growth of krill: avoiding predators in space and time. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **209**, 203–217.
- Banase, K. (1982): Mass-scaled rates of respiration and intrinsic growth in very small invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **9**, 281–297.
- Childress, J. J. (1975): The respiratory rates of midwater crustaceans as a function of depth of occurrence and relation to the oxygen minimum layer off southern California. *Comp. Biochem. Physiol.*, **50A**, 787–799.
- Childress, J. J. and M. Nygaard (1974): Chemical composition and buoyancy of midwater crustaceans as a function of depth of occurrence off southern California. *Mar. Biol.*, **27**, 225–238.
- Hemmingsen, A. M. (1960): Energy metabolism as related to body size and respiratory surface, and its evolution. *Rep. Steno. Meml. Hosp.*, **9**, 1–110.
- Hirakawa, K. and A. Imamura (1993): Seasonal abundance and life history of *Metridia pacifica* (Copepoda:

- Calnoida) in Toyama Bay, southern Japan Sea. Bull. Plankton Soc. Japan, 40, 41–54.
- Hofmann, E. E. and C. M. Lascara (2000): Modeling the growth dynamics of antarctic krill *Euphausia superba*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 194, 219–231.
- Iguchi, N. and T. Ikeda (1999): Production, metabolism and production/biomass (P/B) ratio of *Euphausia pacifica* (Crustacea; Euphausiacea) in Toyama Bay, southern Japan Sea. Plankton Biol. Ecol., 46, 68–74.
- 井口 直樹, 池田 勉, 今村 明 (1993): 富山湾におけるツノナシオキアミ (*Euphausia pacifica* Hansen) の成長と生活史. 日本海産水産研究所報告, 43, 69–81.
- Ikeda, T. (1970): Relationship between respiration rate and body size in marine planktonic animals as a function of temperature of habitat. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 21, 91–112.
- Ikeda, T. (1974): Nutritional ecology of marine zooplankton. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 22, 1–97.
- Ikeda, T. (1984a): Development of the larvae of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) observed in the laboratory. J. exp. mar. Biol. Ecol., 75, 107–117.
- Ikeda, T. (1984b): Sequences in metabolic rates and elemental composition (C, N, P) during the development of *Euphausia superba* Dana, and estimated food requirement during its life cycle. J. Crust. Biol., 4 (Spec. No.4), 273–284.
- Ikeda, T. (1985): Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and habitat temperature. Mar. Biol., 85, 1–11.
- Ikeda, T. (1987): Mature Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) grown from eggs in the laboratory. J. Plankton Res., 9, 565–569.
- Ikeda, T. (1988): Metabolism and chemical composition of crustaceans from the Antarctic mesopelagic zone. Deep-Sea Res., 35, 1991–2002.
- Ikeda, T. (1989): Are Antarctic zooplankton metabolically more cold adapted? An intra-generic comparison of oxygen consumption rates. J. Plankton Res., 11, 619–624.
- Ikeda, T. (1992a): Growth and life history of the mesopelagic mysid *Meterythrops microphthalmus* in the southern Japan Sea. J. Plankton Res., 14, 1,767–1,779.
- Ikeda, T. (1992b): Growth and metabolism of the hyperiid amphipod, *Themisto japonica* (Bovallius), reared in the fluctuating and constant temperature in the laboratory. J. Plankton Res., 14, 925–935.
- Ikeda, T. (1994): Growth and life cycle of the mesopelagic fish *Maurolicus muelleri* (Stenopterygidae) in Toyama Bay, southern Japan Sea. Bull. Plankton Soc. Japan, 40, 127–138.
- Ikeda, T. (1995): Distribution, growth and life cycle of the mesopelagic amphipod *Primno abyssalis* (Hyperidea: Phrosinidae) in the southern Japan Sea. Mar. Biol., 123, 789–798.
- Ikeda, T. (1996): Metabolism, body composition and energy budgets of the mesopelagic fish *Maurolicus muelleri* in the Sea of Japan. Fish. Bull. US., 94, 49–58.
- 池田 勉 (2001): 動物プランクトンの生活史と生産量の総合研究—日本海富山湾でのケース スタディ. 月刊海洋, 号外 27, 25–31.
- Ikeda, T. and P. Dixon (1982): Body shrinkage as a possible over-wintering mechanism of the Antarctic krill, *Euphausia superba* Dana. J. exp. mar. Biol. Ecol., 62, 143–151.
- Ikeda, T. and P. Dixon (1984): The influence of feeding on the metabolic activity of Antarctic krill (*Euphausia superba*). Polar Biol., 3, 1–9.
- Ikeda, T., P. Dixon, and J. Kirkwood, (1985): Laboratory observations on the moulting, growth and maturation of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). Polar Biol., 4, 1–18.
- Ikeda, T. and K. Hirakawa (1996): Early development and estimated life cycle of the mesopelagic copepod *Paraeuchaeta elongata* in the southern Japan Sea. Mar. Biol., 126, 261–270.
- Ikeda, T., K. Hirakawa, and A. Imamura (1992): Abundance, vertical distribution and life cycle of a hyperiid amphipod *Themisto japonica* in Toyama Bay, southern Japan Sea. Bull. Plankton Soc. Japan, 39, 1–16.
- Ikeda, T. and A. Imamura (1992): Population structure and life cycle of the mesopelagic ostracod *Conchoecia pseudodiscophora* in Toyama Bay, southern Japan Sea. Mar. Biol., 113, 595–601.
- Ikeda, T. and A. Imamura (1996): Abundance, vertical distribution and life cycle of a hydromedusa *Aglantha digitale* in Toyama Bay, southern Japan Sea. Bull. Plankton Soc. Japan, 43, 31–43.
- Ikeda, T. and S. Motoda (1978): Estimated zooplankton production and their ammonia excretion in the Kuroshio and adjacent seas. Fish. Bull. US, 71, 357–367.
- Ikeda, T. and N. Shiga (1999): Production, metabolism and production/biomass (P/B) ratio of *Themisto japonica* (Crustacea; Amphipoda) in Toyama Bay, southern Japan Sea. J. Plankton Res., 21, 299–308.
- Ikeda, T. and P. G. Thomas (1987): Longevity of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) based on a laboratory experiment. Proc. NIPR Symp. Polar Biol., 1, 56–62.
- Ikeda, T., J. J. Torres, S. Hernandez-Leon, and S.P. Geiger (2000): Metabolism. In: ICES Zooplankton

- Methodology Manual, edited by R. P. Harris and others. Academic Press, San Diego and San Francisco.
- Mackintosh, N. A. (1967): Maintenance of living *Euphausia superba* and frequency of moults. Norsk Hvalfangst-Tid., **56**, 97–102.
- Murano, M., S. Segawa and M. Kato (1979): Moults and growth of the antarctic krill in laboratory. Trans. Tokyo Univ. Fish., **3**, 99–106.
- Omori, M. and T. Ikeda (1984): Methods in Marine Zooplankton Ecology. John Wiley and Sons Inc., USA 332 pp.
- Parsons, T. R., M. Takahashi, and B. Hargrave (1977): Biological Oceanographic Processes. Pergamon Press, Oxford and New York 332 pp.
- Raymont, J. E. G. (1983): Plankton and Productivity in the Oceans. Vol. 2. Zooplankton. Pergamon Press, Oxford and New York 824 pp.
- Terazaki, M. (1993): Seasonal variation and life history of the pelagic chaetognath, *Sagitta elegans* Verrill, in Toyama Bay, southern Japan Sea. J. Plankton Res., **15**, 703–714.
- Thomas, P. G. and T. Ikeda (1987): Re-maturation and growth of spent female *Euphausia superba* observed in the laboratory. Mar. Biol., **95**, 357–363.
- Tomita, M., T. Ikeda, and N. Shiga (1999): Production of *Oikopleura longicauda* (Tunicata: Appendicularia) in Toyama Bay, southern Japan Sea. J. Plankton Res., **21**, 2,421–2,430.
- Valiela, I. (1995): Marine Ecological Processes. Springer, New York and Berlin 686 pp.
- Yamaguchi, A., T. Ikeda, and N. Shiga (1998): Population structure and life cycle of *Pseudocalanus minutus* and *Pseudocalanus neumani* (Copepoda: Calanoida) in Toyama Bay, southern Japan Sea. Plankton Biol. Ecol., **45**, 183–193.
- Yamaguchi, A., T. Ikeda, and K. Hirakawa (1999): Diel vertical migration, population structure and life cycle of the copepod *Scolecithricella minor* (Calanoida: Scolecithricidae) in Toyama Bay, southern Japan Sea. Plankton Biol. Ecol., **46**, 54–61.

Experimental Study on the Ecology of Marine Zooplankton

Tsutomu Ikeda*

Abstract

My experiment-oriented research achievements in ecological studies on marine zooplankton in the past 30 years are reviewed. First, on the basis of the data collected from polar seas through tropical seas, metabolic activities (oxygen consumption, nitrogen excretion and phosphorus excretion) of epipelagic marine zooplankton were expressed as a function of body mass (dry weight, carbon weight, nitrogen weight and phosphorus weight) and habitat temperature. This set of global equations provides a solid basis for assessing energy flux and associated material cycling by zooplankton communities in the epipelagic marine realm at large spatial scales. Second, the Antarctic krill (*Euphausia superba*) was successfully transported from Antarctic waters to the cold-room at the Australian Antarctic Division, where new information about biology and physiology of this animal, including starvation tolerance (one possible overwintering mechanism), lifetime fecundity, larval development, growth, longevity, and specific dynamic action in metabolism, was gained by the successful establishment of techniques of their long-term maintenance. These new data advanced our knowledge about unique features of this key species in the Antarctic marine ecosystem. Third, life cycle patterns and material budgets of various zooplankton populations in Toyama Bay (southern Japan Sea) have been evaluated through the analyses of seasonal population structure data and laboratory rearing experiments. Similar studies are now in progress in the Oyashio region (western subarctic Pacific). All these results of my research clearly demonstrate the experimental approach to be a powerful tool to solve many problems associated with ecological research on marine zooplankton.

Key words : zooplankton, Antarctic krill, metabolic rates, life cycle, material budget

(Corresponding author's e-mail address : tom@pop.fish.hokudai.ac.jp)

(December 28, 2001 received; January 15, 2002 accepted)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2002)

* Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, Hakodate 041-0821, Japan