

トワイライトゾーンの生物たち －中深層生態系の構造と特徴－

Biology in the twilight zone
– Structure and characteristics of the mesopelagic ecosystem –

齊藤 宏明
Hiroaki SAITO

Abstract

The mesopelagic layer is known as “twilight zone” and is situated between the euphotic and aphotic layers, ca. 200–1000 m. As the mesopelagic ecosystem is fuelled by organic matter produced in the euphotic layer, some organisms are adapted to sense and feed on sinking particles from the euphotic layer. They are often inactive in dimlit and cold mesopelagic layer compared with organisms in the sunlit and warm epipelagic layer. On the other hand, many mesopelagic zooplankton and micronekton carry out vertical migration to the epipelagic layer for foraging. In this study, the structure of the mesopelagic ecosystem and dynamic interaction between epipelagic and mesopelagic ecosystems are described.

Key Words: mesopelagic layer, twilight zone, plankton, myctophid, biological pump

諸 言

海洋生態系において、植物による光合成が行われているのは、海洋表面からせいぜい 200 m までの有光層に限られる。この有光層以深から 1000 m までの層は中深層 (mesopelagic layer) と呼ばれる。この中深層には、光合成に十分な光は到達しないが、動物が光を感知し、摂餌や捕食者の識別に利用できる程度の強さの光が到達する。そのため、この“薄暗い層”を、トワイライトゾーンと呼ぶこともある。前述の通り光合成が行われないトワイライトゾーンの生態系は、有光層から輸送される有機物によって駆動されている。陸上の生態系に例えれば、地下水や蝙蝠などによって運ばれる有機物に依存する洞窟内の生態系のようなものである。光の到達しないトワイライトゾーンという言葉から、単調で不活発な生物活動をイメージするかもしれない。しかし、

その言葉から受ける印象とは異なって、トワイライトゾーンの生態系は種多様性が高く、活発な生物活動が行われている。ただし、中深層生態系を構成する生物については、博物学的な知見はあるものの、それらの種の生物量や生態そして物質循環過程に果す役割には不明な点が多い。すなわち、中深層生態系に対する我々の理解は、霧の中に翳る人影が盛んに動いているのをぼんやりと認識している程度、といえるのかもしれない。

中深層生態系は暗く冷たく、明るく暖かい表層生態系とは大きく異なっている。しかし、中深層の生物は表層から隔絶しているわけではない。イカ類、マグロ類、海産哺乳類等多くの表層性生物が中深層にまで沈降して捕食活動を行っている。また、ハダカイワシ等の中深層性生物が表層に上昇して、捕食活動を行っている。特に、ハダカイワシ類は生物量が多く、それらの捕食活動が、表層性魚類の餌料生

物を消費したり、仔稚魚を捕食したりするなどして、浮魚等水産資源変動にも影響を与える可能性がある。そこで、農林水産技術会議は、水産総合研究センターや大学などからなる研究チームを結成し、プロジェクト「海洋生物資源の変動要因の解明と高精度変動予測技術の開発（海洋生物資源）」のなかで、「深層生態系・生物資源の解明及び表層との相互作用の解明（DEEP: Deep-sea Ecosystem and Exploitation Programme）」を2002年より開始した。本報告は、このDEEPプロジェクトにおける研究成果の概要である。

中深層生態系の生物

中深層生態系の生物は有光層から輸送される有機物に依存している。この有機物を得るために生物は様々な進化を遂げたが、その捕食行動から、中深層の生物を大きく2つに分けることが可能である。一つは、中深層に定常的に生息し、中深層から沈降する粒子または鉛直移動する生物を待ち受ける行動様式を持つ生物であり、もう一つは活発に遊泳を行って餌を探索する生物である。前者の行動戦略は、遊泳行動をとらずに、もしくは不活発な遊泳行動によって、沈降する有機物や生物を待ち受けるもので、クラゲ類、クシクラゲ類、ヤムシ類等のゼラチナスプランクトンのように一般的に脆弱な筋肉しか持たない場合が多い。これらの生物は水分が多く、アノモニアを蓄積するなどして中性浮力を達成している種も多い。このような中性浮力の獲得は、中深層性のイカ類であるサメハダホウズキイカ科にもみられる。サメハダホウズキイカ科のイカ類は、表層性のイカ類の漏斗から水流を吐き出すことにより得られる強いジェット推進力を用いる不連続な遊泳様式とは異なって、通常は小さな鰓（イカの“耳”的こと）によって遊泳している。この遊泳様式はゆっくりとした連続的な遊泳、すなわちエネルギー消費が少なく、待ち伏せ型の摂餌行動に有利な行動をとる事が可能である。サメハダホウズキイカ科のイカ類は、頭足類の一つの科としては最も種数が多いばかりでなく、生物量も多い。これらのこととは、待ち伏せ型の行動

様式の中深層生態系における利点を示唆している。

遊泳しながら餌を探索する生物では、甲殻類、魚類、頭足類等が優占しているが、これらの生物群は、餌の探索範囲によって2つに分けることが出来る。一つは中深層内に終日滞まって中深層に分布する餌を探索するタイプであり、もう一方は表層にまで移動して、表層の生物を捕食して中深層に戻るという鉛直移動を行うタイプである。後者のような表層に達する日周鉛直移動を行う生物は、カイアシ類、オキアミ類などの甲殻類プランクトンやハダカイワシ等魚類マイクロネクトンに多く見られる。餌の豊富な表層で捕食活動を行い、また、水温の高い表層に分布することによる速い成長速度が達成されることもある、中深層で優占する生物も多い。これらの生物による日周鉛直移動行動は、表層で光合成によって固定された有機物の、中深層生態系への輸送機構として重要であり、この点については後述する。一方、中深層に終日滞在する生物には、ハダカイワシ類、頭足類、十脚類（遊泳性のエビ類）等が多い。日周鉛直移動をする種に比べると、同じ分類群の中では中深層の下層に分布することが多く、また、水分含量の多い種が多い。

沈降粒子による有機物輸送過程

前述の通り、中深層生態系は表層から輸送される有機物に依存している。その輸送過程は様々であるが、多くは生物または生物行動が関わっている。このような生物による有機物輸送機構は“生物ポンプ”と呼ばれる。

生物ポンプのうち、もっとも良く調べられてきたのは、沈降粒子による輸送である。小さな粒子(<0.01 mm)は沈降速度が遅く、物質の鉛直輸送に対する機能は小さい。一方、大きな粒子(0.01-10 mm程度)は1日に数～数百mの速度で沈降するため、このような大きな粒子を形成する生物活動が、生物ポンプとして重要である。

大型粒子形成機構として重要なのは、植物プランクトンの珪藻である。珪藻は二酸化ケイ素（シリカまたはオパールとも呼ばれる）の殻を持ち、直径が

0.01–0.1 mm 程度で植物プランクトンとしては大型の部類に属するうえ、多くの種は、細胞が連結して群体を作ってその長さが 1 mm を超すこともある。また、珪藻の一部は休眠胞子を作るが、それらの殻は厚いため密度が高くなり、大きな沈降速度を持つ。亜寒帯域や温帯域において、沈降粒子による有機物輸送量には大きな季節変化が見られるが、それらは、珪藻沈降量の季節変化とほぼ一致しており、有機物輸送過程における珪藻の役割の重要性を示している。

もう一つの重要な沈降粒子形成機構は、甲殻類動物プランクトンによる糞粒形成である。カイアシ類やオキアミ類といった動物プランクトンには、小さな植物プランクトンを捕食するものが多く、それらは 0.1–1 mm 程度の長さの、膜で包まれた糞粒を排泄する。魚類の糞は水中で拡散してしまうが、甲殻類動物プランクトンの糞粒は膜で包まれているため散らばることがなく、また、餌に含まれた炭素や窒素の 3 割程度が消化されずに残っているため、元の植物プランクトンよりも大きな粒子として深層へ輸送される。

ある深度 (z) に達する沈降粒子による輸送量 (PF) は次の式で示される

$$PF = a (z/z_{eu})^{-0.858}$$

ここで Z は深度、 Z_{eu} は有光層深度であり、 a は有効層直下における沈降粒子量である。すなわち、有光層の 2 倍の深さに至るまでに、有光層から沈降する粒子の 45 % が消費され、4 倍の深さでは 70 % が消費される事を示している。一般に有光層深度は沿岸域では 10–30 m、亜寒帯外洋域では 50–60 m、亜熱帯域では 80–120 m 程度であるから、有機物の大半が中深層の上部で消費され分解されてしまうことがわかる。親潮域で周年に亘り沈降粒子量を測定したところ、水深 1 000 m では $3.9 \text{ gC m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ であった。この沈降粒子量から推定すると 150 m 層は $19 \text{ gC m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ が輸送されていることになる。

鉛直移動行動による有機物輸送

海洋生物には、夜間に表層に分布し、昼に中深層

に移動するという日周鉛直移動を行う種類が多く見られる。特に動物プランクトンやマイクロネクトンで顕著に見られるこの行動は、昼間には表層に分布する visual predator による捕食を避けて中深層に分布し、視覚の効きづらい夜間に表層に移動し、表層に豊富な動・植物プランクトンを摂食するという、被捕食のリスクと摂食による利益を天秤にかけて選択された行動である。表層で摂食した生物は、中深層に戻ると呼吸し、排泄し、また、他の生物に捕食されることによって、中深層に有機物を運ぶ働きをしている。日周鉛直移動性の動物プランクトンとして北太平洋の亜寒帯域で優占するのは *Metridia* 属のカイアシ類である。体長 2–3 mm 程の大きさの *Metridia* は、昼間は 150–500 m 程の中深層に分布し、夜間は表層に移動し、植物プランクトンを中心捕食する。*Metridia* の日周鉛直移動によって 150 m 以深に輸送される炭素量は、親潮域で $3.1 \text{ gC m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ と推定された。この量は、沈降粒子によって輸送される炭素量の 16 %、基礎生産の 1.5 % に相当する (Takahashi *et al.*, unpublished)。

カイアシ類の中には、春から夏にかけて表層で摂食・成長し、中深層で越冬したり産卵する種類がある。これらは個体発生的鉛直移動 (ontogenetic vertical migration: OVM) または季節的鉛直移動と呼ばれ、亜寒帯海域で最も優占している *Neocalanus* 属や *Eucalanus* 属のカイアシ類が行う。これらのカイアシ類は、表層における春季の高い生産を蓄積して沈降し、中深層で捕食されるため、中深層の生物にとっての生物ポンプとしてだけではなく、季節変動の大きな亜寒帯域の生産を安定的に供給する緩衝装置の役割も果している。これら OVM を行うカイアシ類によって 200 m 以深に輸送される炭素量は、親潮域で $5.2 \text{ gC m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ に達する。

中深層へ有機物を輸送するもう一つの主役はハダカイワシである。ハダカイワシは北部北太平洋の生物量が 1 億トンに達すると推定されており、浮魚類も含めて魚類で最も優占する分類群である。多くの種が、夜間表層に移動する日周鉛直移動を行って表層のカイアシ類など動物プランクトンを捕食する。DEEP 研究の当初は、浮魚類の稚仔魚に対する捕

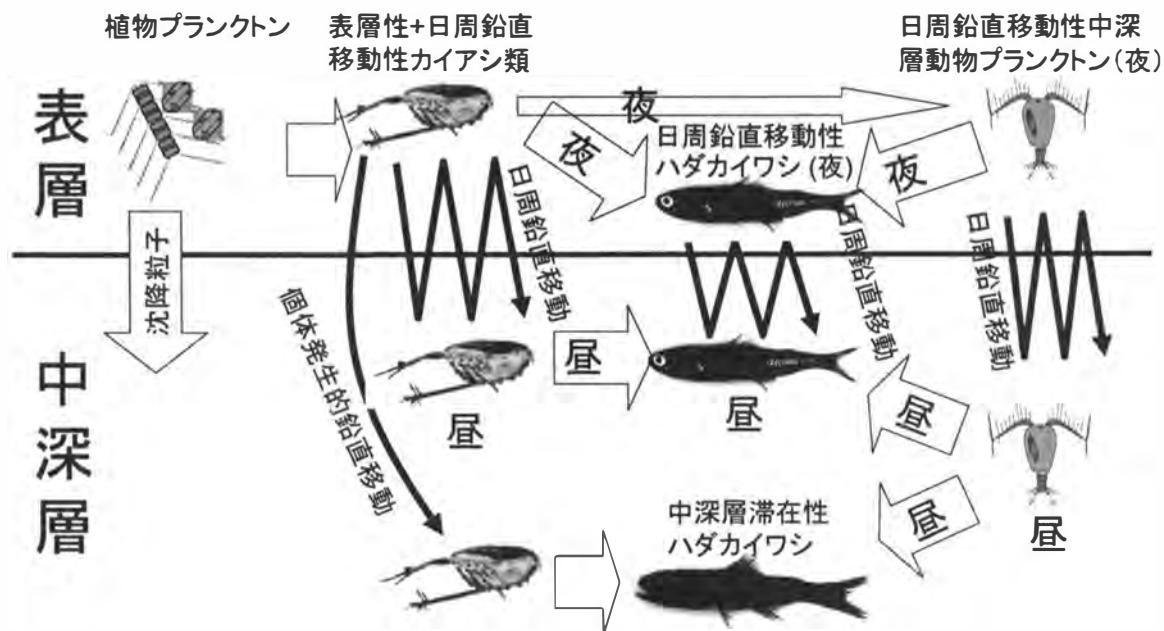


図1 表層で生産された有機物の生物活動による中深層への輸送機構

食圧も高いのではないかと想定されていた。しかし、胃内容物に対する魚類の割合は低く、浮魚類の初期減耗に与える影響は少ないと考えられる。

ハダカイワシ類が海洋生態系に果す役割を明らかにするために問題となるのは、正確な生物量が不明なことである。ハダカイワシ類は体長が数cmから20cm程度の大きさを持つ小型の魚類であり、採集のためには、大型で高速曳網が可能な採集具が必要である。しかも中深層に達する曳網には多くの時間を要する。さらに、採集具の採集効率も不明であった。DEEPプロジェクトでは、5ノット程度の高速曳網が可能な採集具(MOHTネット)を開発すると共に、科学魚探による定量把握を試みている。現在、MOHTネットの採集効率が確定しつつあり、今後ハダカイワシ生物量の定量的評価を行っていく予定である。

表層生態系と中深層生態系の相互関係

従来、中深層への有機物輸送機構としては沈降粒子が主要な経路であり、生物の鉛直移動行動の役割は量的にはあまり重要ではないと推定してきた。しかし、DEEPプロジェクトの中で、様々な生物

による鉛直移動行動が、沈降粒子と同様に中深層生態系を駆動させるための生物ポンプとして機能していることが明らかになった(図1)。特に、輸送量の定量的評価がされたことはDEEPプロジェクトによる大きな成果の一つである。今後、定量採集ネット、科学魚探などによる中深層性十脚類、ハダカイワシ類、オキアミ類の生物量の定量的評価がなされる予定であり、これによって、今まで見過ごされてきた中深層性生物および中深層生態系が海洋システムのなかで果す役割がより正確に把握できるようになると期待されている。一方、ハダカイワシに次いで大きな生物量を持つと考えられている中深層性の頭足類については、より強い遊泳力をもつため現有的採集具による定量採集が困難である上、科学魚探による推定も困難で、生物量評価の糸口も見えない状態である。また、ハダカイワシよりも大型の魚類やクラゲ類の生物量も未だ不明である。DEEPプロジェクトはトワイライトゾーンの一部分を照らすサーチライトとなつたが、中深層を覆うヴェイルをとり、我々がトワイライトゾーンの生態系をより良く理解するためには、光学的な観測機器などを含む技術開発を含め更なる研究が必要である。