

学際連携研究報告書

平成 2 5 年度

東京大学 大気海洋研究所

はじめに

学際連携研究は、平成23年度より開始した公募型の共同研究事業である。本共同研究では、全国の個人またはグループの研究者と本研究所の教員が協力して、海洋や大気に関わる基礎的研究および地球表層圏の統合的理解の深化につながる研究を実施する。特に、複数の学問分野の連携による学際的な共同研究の推進を目指すことから、「学際連携研究」と名付けられた。本共同研究には以下の二つの形態がある。

(1) 特定共同研究

本研究所が提案し、地球表層圏変動研究センターが中心となって計画的に推進する特定共同研究課題について、所内の研究グループと所外の研究者が協力して進める共同研究。

(2) 一般共同研究

全国の個人またはグループが提案する研究テーマについて、所外と所内の研究者が協力して進める共同研究で、本所の研究目的に貢献が期待できるもの。新しい研究の展開のきっかけとなるポテンシャルを秘めた萌芽的あるいは試行的研究を歓迎する。また、新規プロジェクトの立案にむけてのフィージビリティ研究（打ち合わせ会議や予備調査の実施などを含む）も審査の対象とする。

平成25年度の実績は、特定共同研究の応募数が2件（同採択数2件）、一般共同研究の応募数が6件（同採択数4件）であった。

本冊子は、平成25年度採択課題の成果報告をまとめたものである。関連分野の研究者の皆様に有効にご活用いただけると幸いである。

東京大学大気海洋研究所
共同利用運営委員会
学際連携研究部会

平成25年度学際連携研究 一覧

【特定共同研究】

番号	申込者氏名	所属機関	役職	研究課題	大気海洋研究所 共同研究教員
1	奥野 淳一	国立極地研究所	特任研究員	粘弾性地球変形モデルを用いた第四紀海水準変動の理論研究	横山 祐典
2	横川 太一	愛媛大学沿岸環境科学研究センター	講師	細菌生物量・生産量の超広域高解像度空間分布データを基にした有機物分解機構の解明	羽角 博康
合計					

【一般共同研究】

番号	申込者氏名	所属機関	役職	研究課題	大気海洋研究所 共同研究教員
1	鋤柄 千穂	名古屋大学地球水循環研究センター	機関研究員	水塊前線の鉛直流が及ぼす低次生物生産への影響	岡 英太郎
2	広瀬 裕一	琉球大学理学部海洋自然科学科	教授	サルパ類の被囊微細構造とその生態機能	西川 淳
3	西垣 肇	大分大学教育福祉科学部	准教授	海洋深層における測流結果と再解析データとの比較	藤尾 伸三 柳本 大吾
4	中村 将	一般財団法人沖縄美ら島財団総合研究センター	参与	広塩性板鰐類オオメジロザメの生殖・適応生理学研究:次世代シーケンサーによる遺伝子情報基盤の整備	兵藤 晋
合計					

目次

学際連携研究報告書

【特定共同研究】

- | | | |
|--|-----|---|
| 1. 粘弾性地球変形モデルを用いた第四紀海水準変動の理論研究 | ・・・ | 1 |
| 2. 細菌生物量・生産量の超広域高解像度空間分布データを基にした有機物分解機構の解明 | ・・・ | 3 |

【一般共同研究】

- | | | |
|--|-----|----|
| 1. 水塊前線の鉛直流が及ぼす低次生物生産への影響 | ・・・ | 5 |
| 2. サルパ類の被囊微細構造とその生態機能 | ・・・ | 7 |
| 3. 海洋深層における測流結果と再解析データとの比較 | ・・・ | 9 |
| 4. 広塩性板鰓類オオメジロザメの生殖・適応生理学研究：次世代シーケンサーによる遺伝子情報基盤の整備 | ・・・ | 11 |

粘弾性地球変形モデルを用いた第四紀海水準変動の理論研究

Theoretical Quaternary sea-level reconstructions using the viscoelastic earth deformation model

奥野 淳一, 極地研, E-mail: okuno(at)nipr.ac.jp

横山 祐典, 東大・大気海洋研, E-mail: yokoyama(at)aori.u-tokyo.ac.jp

Jun'ichi Okuno, National Institute of Polar Research

Yusuke Yokoyama, Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo

Abstract

We develop a gravitationally self-consistent sea-level calculation code on a spherically symmetric, self-gravitating, viscoelastic and rotating Earth. We incorporate the rotational feedback effect induced by the glacial isostatic adjustment (GIA) to predict the past relative sea-level (RSL). The contribution to the RSL prediction from GIA-induced rotational change is about ± 2 m at 6000 yrBP in regions where the rotationally induced signal is a maximum. In addition, the results of sea-level change at 14000 yrBP based on the new GIA model show that the RSL observations obtained from Tahiti and Great Barrier Reef provide an important constraint on the source and magnitude of meltwater pulse event at 14000 yrBP.

1. はじめに

今から約 2 万年前には最終氷期最盛期 (Last Glacial Maximum: LGM) と呼ばれる地球の両極域に大規模な氷床が発達した時期があり、その大陸氷床の発達のため、海水準は現在よりも 120–130 m 低下していたと考えられている (たとえば Yokoyama *et al.*, 2000)。この LGM 以降、それらの氷床が融解することで海水量は増加し、グローバルな海水準は現在のレベルまで上昇した。この退氷期の海面上昇速度 (特に約 14000 年前の急激な海面上昇期) や北半球の大陸氷床が融解完了したと考えられている約 6000 年前以降の氷床融解は、融解源の氷床やその時間変化について、現在も議論されている問題である。

一方で、このような氷床変動は、地球表面上の『荷重』の再分配をもたらし、それに起因する地球内部のゆっくりとした変形を引き起こす。これを氷河性地殻均衡 (Glacial Isostatic Adjustment: GIA) と呼び、地球を粘弾性体と仮定し荷重変化に伴う地球の変形をシミュレートすることで、世界各地の第四紀海水準変動を再現することができる (中田・奥野, 2012 など)。

本研究課題では、GIA モデルによる過去の海水準再現の高精度化の為に、これまで導入されていたなかった GIA によって引き起こされる地球回転変動の効果を新しく開発し、従来の GIA モデルに実装した。さらに、このモデルを用いて、主に約 14000 年前の急激な海面上昇期に注目し、いくつかの融解シナリオに基づいた海水準上昇の空間分布を再現し、観測値と比較するための基礎データを整備した。

2. 問題設定・方法

地球回転が寄与する地球の変形成分は、球面調関数の次数 2 の成分に相当し、氷床融解に伴う質量の再分配によって引き起こされる地球の大規模な変形 (GIA) が影響している。LGM 以降の大陸氷床の融解による表面荷重の解放の後、アイソスタシーを回復するための変動 (GIA) が起こり、これが地球内部も含めた質量の再分配によって地球の形状軸が移動する真の極移動 (True Polar Wander: TPW) をもたらす。TPW に伴って遠心力による赤道部分のバルジが移動し、球面調関数の P_{21} に対応する全地球的な隆起沈降が生じる。この地球変形が過去の海水準再現に与える効果について、Nakada and Okuno (2013) による定式化に基づいて計算コードを開発し、従来の GIA モデルに導入した。また、極移動速度等に対する地球内部粘性構造依存性などについて、詳細な解析を行

った (Nakada and Okuno, 2013)。

さらに、今回新しく地球回転変動の効果を導入した GIA モデルを用いて、第四紀後期の海水準変動を再現した。本研究課題では、約 14000 年前に起こったとされる急激な海水準上昇イベント (メルトウォーターパルス 1a: MWP-1a) に注目した。このイベントは、約 14000 年前に約 500 年で 20 m 程度の急激な海水準上昇が起こったとされるもので、これまでのサンゴ礁の掘削研究よりその証拠が得られている (Deschamps *et al.*, 2012 など)。最近では、統合国際深海掘削計画 (IODP) 第 310 次航海により、南太平洋に位置するタヒチ島においてサンゴ礁堆積物を取得し、過去 2 万年間の海水準変動曲線を高精度で復元し、MWP-1a の詳細なタイミングと振幅が明らかにされた (Deschamps *et al.*, 2012)。さらに、IODP 第 325 次航海ではオーストラリア・グレートバリアリーフにおけるサンゴ礁掘削が実施され、東京大学大気海洋研究所においてサンゴ礁の年代測定などの解析が進み、LGM 以降の海水準の詳細が明らかにされつつある (Yokoyama *et al.*, 2013)。このようなサンゴ礁堆積物コアの解析から明らかにされた LGM 以降の海水準変動より、グローバルな氷床量変動やその起源を推定するためには、氷床の融解や海水の増加によって引き起こされる地球の変形 (GIA) を精度良く見積もることが必要不可欠である。そこで、本研究課題にて開発している GIA モデルを適用し、海水準変動の理論値とコアの解析結果と比較するために、約 14000 年前の MWP-1a イベントにおける北半球、南極両氷床の寄与やその規模についていくつかのシナリオに基づく計算を行った (Yokoyama *et al.*, 2013)。

3. 結果と考察

3-1 地球回転変動の効果

地球回転変動の過去の海水準変動に対する効果を、本研究課題で開発した GIA モデルにより求めた (Fig. 1)。これによると、6000 年前の海水準にして最大で ± 2 m 程度の差をもたらし、Yokoyama *et al.* (2012) でも指摘されているように、完新世の氷床融解を詳細に議論するためには、この効果の導入が不可欠であることが確認された。

3-2 MWP-1a における海水準

これまでのタヒチやバルバドスの海水準変動より報告されていた MWP-1a における海面上昇量は、「25 m/500 年」であったが、Deschamps *et al.* (2012) により、「14–18 m/350 年」であり、上昇速度は 40mm/年にも及ぶことが示された。また、

海水準上昇のタイミングについても、サンゴ礁の正確な年代測定より、これまで言われていた開始時期より約 500 年早い 14600 年前に上昇が始まったことが明らかになった。グレートバリアリーフでも、そのタイミングについては調和的な解析結果が得られている (Yokoyama *et al.*, 2013)。今回は、融解源(ローレンタイド氷床もしくは西南極)と融解量 (22 m, 25 m) それぞれ 2 つの場合を仮定した。計算結果は、仮定した融解シナリオによってはタヒチとグレートバリアリーフでの海面上昇量が大きく異なり、これらの地域の海水準の観測値を詳細に検討することで、MWP-1a の詳細を規定できる可能性を示唆している。

4. まとめと今後の展望

本研究課題では、GIA モデルの高度化のために地球回転変動効果を導入し、その影響を確認した。さらに、MWP-1a の起源とその量について、今回開発した GIA モデルを用いて、MWP-1a の氷床融解についての基礎研究を行った。その結果、タヒチとグレートバリアリーフにおける海水準変動が明らかにされることで、MWP-1a の起源とその量について規定できる可能性が示された。本研究の意義は、退氷期の氷床融解について、地形地質学的観測と、詳細な年代測定、そして、固体地球のモデリングを組み合わせ、気候変動の大きな要素である氷床融解現象にアプローチしている点である。このような研究による成果は、地球温暖化予測のための気候モデルを制約する境界条件や、近年の氷床融解に関連した極めて短期間の人工衛星などによる測地学的データが、どのような要因によるものなのかを検討するための重要な資料となる。地球システムの理解にはこのような研究成果の蓄積が必要不可欠であり、今後も、東大大気海洋研究所が取得した、海水準変動データとモデル計算の比較検討を進め、LGM 以降の詳細な

海面変動について考察していく予定である。

参考文献

- (1) Yokoyama, Y., K. Lambeck, P. De Deckker, P. Johnston, and L. K. Fifield, 2000: "Timing of the Last Glacial Maximum from observed sea-level minima", *Nature*, 406, 6797, 713–716.
- (2) 中田正夫, 奥野淳一, 2012: " グラシオ・ハイドロアイス タシー", *地形*, 第 32 巻 第 3 号, 327–331.
- (3) Nakada, M., and J. Okuno, 2013: "GIA-related rotational variations for the Earth with low-viscosity D" layer", *Geophys. J. Int.*, 195, 725–739.
- (4) Deschamps, P., N. Durand, E. Bard, B. Hamelin, G. Camoin, A. L. Thomas, G. M. Henderson, J. Okuno, and Y. Yokoyama, 2012: "Ice-sheet collapse and sea-level rise at the Bølling warming 14,600 years ago", *Nature*, 483, 7391, 559–564.
- (5) Yokoyama, Y., Esat, T. M., Thompson, W. G., Thomas, A. L., Webster, J., Miyairi, Y., Matsuzaki, H., Okuno, J., Fallon, S., Braga, J. -C., Humblet, M., Iryu, Y. and D. C. Potts, 2013: "Sea level record obtained from submerged the Great Barrier Reef coral reefs", AGU fall meeting, San Francisco, Dec., 2013.
- (6) Yokoyama, Y., J. Okuno, Y. Miyairi, S. Obrochta, N. Demboya, Y. Makino, and H. Kawahata, 2012: "Holocene sea-level change and Antarctic melting history derived from geological observations and geophysical modeling along the Shimokita Peninsula, northern Japan", *Geophys. Res. Lett.*, 39, L13502, doi:10.1029/2012GL051983.

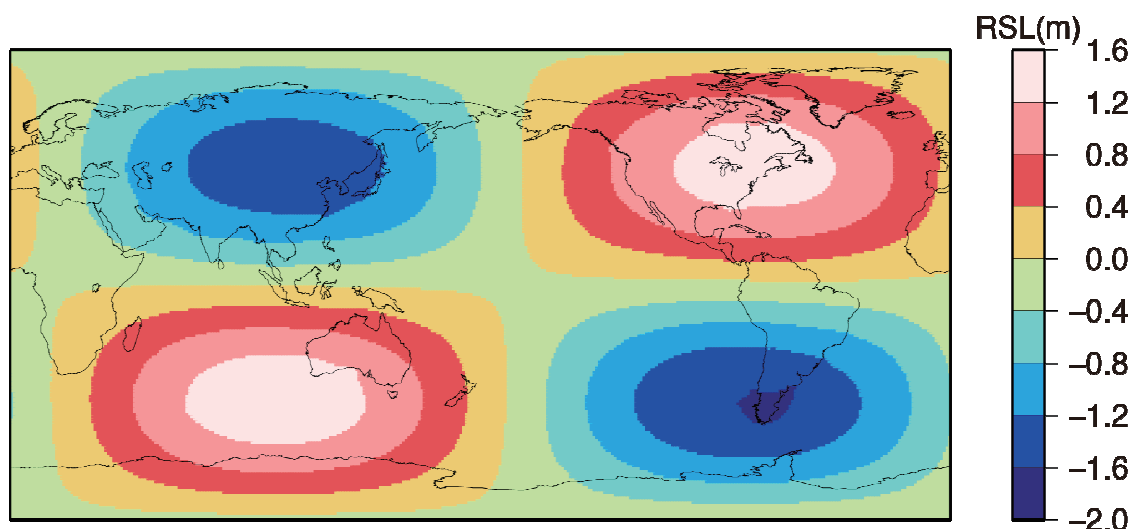


Fig. 1 地球回転変動が 6000 年前の海水準復元に与える効果。地球内部粘性モデルは、最上部弾性層の厚さ 100 km、上部マントルの粘性率 5×10^{20} Pa s、下部マントルの粘性率 10^{22} Pa s を採用している。

細菌生物量・生産量の超広域高解像度空間分布データを基にした 有機物分解機構の解明

Large-scale, high-resolution geographical variation in prokaryotic abundance and production:
A new assessment of organic matter degradation process in the pelagic system.

横川 太一, 愛媛大・沿岸環境科学研究センター, E-mail: taichi.yokokawa(at)ehime-u.ac.jp

羽角 博康, 東大・大気海洋研, E-mail: hasumi(at)aori.u-tokyo.ac.jp

永田 俊, 東大・大気海洋研, E-mail: nagata(at)aori.u-tokyo.ac.jp

Taichi Yokokawa, Center for Marine Environmental Studies, Ehime University
Hiroyasu Hasumi, Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo
Toshi Nagata, Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo

Abstract

Heterotrophic prokaryotes (bacteria and archaea) play important roles in major biogeochemical processes of the oceans. However the processes mediated by heterotrophic prokaryotes have yet to be incorporated explicitly in global biogeochemical models. Incorporation of prokaryote processes to global biogeochemical models has been partly hampered due to the paucity of large-scale, high-resolution geographical variation data regarding prokaryotic abundance and production distributions in the oceans. In this study, we examined our published data, which described in the “Earth Surface system Dynamic Database” of Center for earth system dynamics, regarding the variation in prokaryotic production across oceanic regions. Partial least squares (PLS) regression analysis was performed using the dataset (KH04-5 & KH05-2) to predict prokaryotic production. Our results showed that predicted values of prokaryote production were statistically correlated to the measured prokaryotic production ($r = 0.92$). To validate the model, the predicted values were compared with the independently measured data set (KH13-7) showing that significant correlation ($r = 0.93$) between the predicted and measured values. These results suggest that prokaryotic production can be predicted by environmental factors using a PLS regression model.

1. はじめに

本研究グループの先駆的な研究により、海洋中深層における有機物分解過程において細菌が中心的役割を果たしていることが明らかになってきている。とくに、北太平洋では、中深層における細菌生物量・生産量が粒子態有機炭素 (POC) フラックスとの強い共役関係があることが明らかになっている (Nagata et al. 2000)。また、本グループが行ってきた広域観測 (太平洋中央部の南北断面、北大西洋深層水流に沿った北半球断面) から、大洋スケールにおいて、細菌生物量・生産量は非常に大きく変動し、生物量に関しては、同一水深面において 2 桁、深度方向で 3 桁程度の変動幅があること。また、細菌生産量では、同一水深面において 3 桁、深度方向で 5 桁程度の変動がみられた。この変動要因として、太平洋では POC フラックスが大きく影響していること (Yokokawa et al. 2013)、一方で、大西洋では水塊構造が強く影響を与えている傾向がみられている (Reinthal et al. 2006)。

これらの研究結果をあわせると、表層の基礎生産分布および水塊構造の特徴によって、異なった有機物場が形成されること、そして、それぞれの有機物場に応答して、細菌生物量・生産量の空間分布が大きく異なっている事が強く予想される。つまり、細菌動態は、細菌に利用される溶存態有機物の分布あるいは分解パターンと強く関係性を示す事が予測される。したがって、細菌生物量・生産量の時空間パターンの把握とその要因の解析は、全球規模での有機物分解機構の理解に重要である。

本共同研究の目的は、細菌生物量・生産量の広域高解像度空間分布データを基に、海洋における有機物分解量の空間分布パターンの抽出を行うとともに、生物地球化学-物理結合モデル「溶存態有機物循環の

全球モデル」を用いて、観測およびモデル解析の両面から、全海洋規模の有機物分解機構を明らかにする事である。

2. 問題設定・方法

課題①: 太平洋における細菌生物量・生産量分布の広域高解像度空間分布データセット (本研究グループが観測したデータセット; 地球表層圏データベースにおいて全深度微生物分布として 2013 年 9 月 9 日に公開; 世界において唯一の細菌生物量・細菌生産速度の公開データベースである) の解析により、全球規模での細菌動態のパターンの抽出を行った。この課題では細菌生産速度の分布パターンの抽出に “R” ver 3.0.2, “pls” package ver 2.4-3 の Partial Least Squares Regression (PLS 回帰, Mevik et al. 2013) を用いてモデルの選択を行った。PLS 回帰は因子の数が多く、因子間の冗長性が高い場合に使われる予測モデルである (例えば, Kawamura et al. 2010)。

課題②: 2013 年度白鳳丸航海 (KH13-7) において、細菌生物量・生産量の太平洋中央部南北断面観測を実施する。得られるデータと課題①で作成した PLS 回帰モデルを使い、KH13-7 環境データを基にした細菌生産速度の推定およびその推定結果の妥当性を検証する。また、KH13-7 航海における細菌生物量・生産量の超広域高解像度空間分布パターンの解析を行う。

3. 結果と考察

課題① (太平洋における細菌生産および生物量分布の広域高解像度空間分布データセットの解析および全球規模での細菌動態のパターンの抽出) では、KH04-5 および KH05-2 における対数変換した細菌

生産速度をそれに対応する「深度, 水温, Sigma-theta, 溶存酸素濃度」の4環境要因を説明変数としてPLS回帰を行った。なお, 細菌生産速度と4環境要因それぞれとの間には相関関係はなかった(いずれも $p > 0.05$)。このPLS回帰モデルを使って, 4環境要因から, 再度, 細菌生産速度の予測を行った。予測値と実測値との相関を調べたところ, 両者の間に強い相関関係が確認された ($r = 0.92$, $p < 0.001$, 図1A)。さらに両者間の回帰直線の傾きは 0.84 ± 0.01 であった。この結果は, 4環境要因を用いたPLS回帰モデルが細菌生産速度を精度高く説明できることを示唆している。実測値と予測値の鉛直分布を図1Bに示す。予測値と実測値のズレが100 – 1000 mの中深層および3000 m以深で確認されるが, いずれの予測値も各深度における実測値の変動幅内に収まっている。

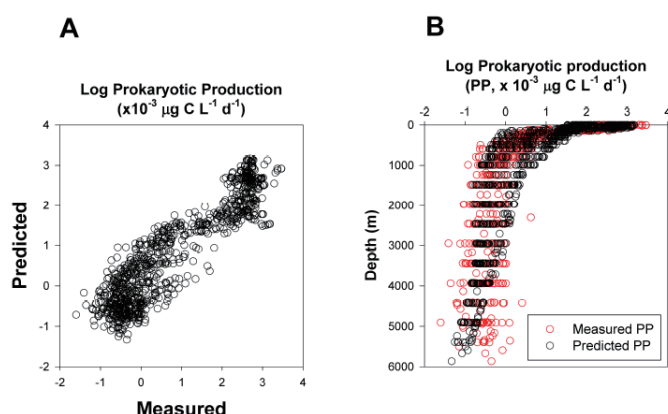


図 1. 細菌生産速度の実測値 (KH04-5&05-2) と予測値 (KH04-5&05-2) との比較 (A)。その実測値と予測値の鉛直分布 (B)。

課題②, KH13-7 航海において, 西経 170 度線上の8測点 (0 度～南緯 40 度) で細菌生物量・生産量の観測を実施した (合計 200 試料, 観測者: 愛媛大学 横川太一; 産業技術総合研究所 山田奈海葉)。

予測値 (課題①で作成した回帰モデルに KH13-7 航海の4環境要因を挿入) と実測値との相関を調べたところ, 両者の間に強い相関関係が確認された ($r = 0.93$, $p < 0.001$, 図2A)。また, 両者間の回帰直線の傾きは 0.82 ± 0.02 であった。さらに, 実測値と予測値の深度分布においても, 予測値が実測値の変動幅に収まる一致を示した (図2B)。この結果は, 独立したデータセットである「KH04-3, KH05-2 観測データ」を用いた PLS 回帰モデルが「KH13-7」の細菌生産速度の変動を予測できた事を意味する。つまり, 少なくともこの3航海が網羅した海域では細菌動態が同様の環境要因によって制限されていると考えることができる。

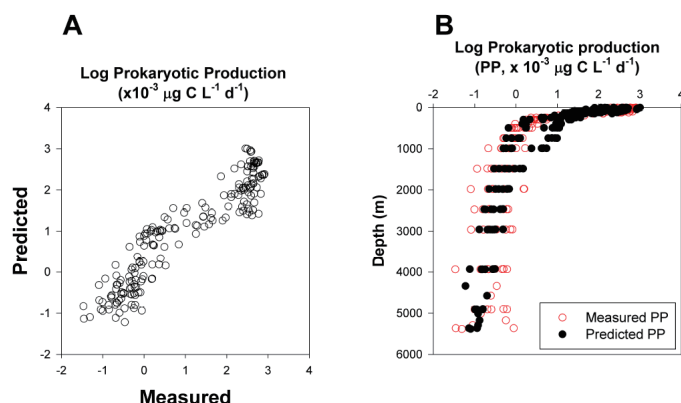


図 2. 細菌生産速度の実測値 (KH04-5&05-2) と予測値 (KH13-7) との比較 (A)。その実測値と予測値の鉛直分布 (B)。

4. まとめと今後の展望

今後の実施項目として以下の5点が挙げられる。

- 1) 本研究で作成した PLS 回帰モデルの他海域データでの検証。
- 2) PLS 回帰モデルを使用した大洋間比較。
- 3) 環境データを用いた細菌生産量の推定。
- 4) 推定値を用いた細菌生産量の空間分布パターンと生物地球化学-物理結合モデル「溶存態有機物循環の全球モデル」との比較
- 5) KH13-7 航海の観測データの空間分布解析。

参考文献

- Nagata T, Fukuda H, Fukuda R, Koike I (2000) Bacterioplankton distribution and production in deep Pacific waters: Large-scale geographical variations and possible coupling with sinking particle fluxes. *Limnol Oceanogr* 45:426-435.
- Yokokawa T, Yang Y, Motegi C, Nagata T (2013) Large-scale geographical variation in prokaryotic abundance and production in meso- and bathypelagic zones of the central Pacific and Southern Ocean. *Limnol Oceanogr* 58:61-73.
- Reinthal and seven coauthors (2006) Prokaryotic respiration and production in the meso- and bathypelagic realm of the eastern and western North Atlantic basin. *Limnol Oceanogr* 51:1262-1273.
- Kawamura K and five coauthors (2010) Testing genetic algorithm as a tool to select relevant wavebands from field hyperspectral data for estimating pasture mass and quality in a mixed sown pasture using partial least squares regression. *Grassl Sci* 56:205-216.
- Mevik B, Wehrens R, Liland KH (2013) Partial Least Squares and Principal Component Regression. In: R package version 2.4-3.

水塊前線の鉛直流が及ぼす低次生物生産への影響

Effects on low trophic levels caused by vertical flows at water-mass fronts

鋤柄 千穂, 名大・水循環セ, E-mail: suki(at)nagoya-u.ac.jp

岡 英太郎, 東大・大気海洋研, E-mail: eoka(at)aori.u-tokyo.ac.jp

Chiho Sukigara, Hydrospheric Atmospheric Research Center, Nagoya University

Eitarou Oka, Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo

Abstract

Spatial observations of water structures and biological and chemical parameters were conducted in Kuroshio-Oyashio Extension region (40-42°N, 151-163°E) and an anticyclonic eddy (39.5-42°N, 146-148°E) during *Hakuho-maru* KH-13-3 cruise in April 2013. CTD and XCTD observation revealed complicated spatial structures in the surface, which contained well-mixed water (the depth of the euphotic layer < the depth of the mixed layer) and stratified water (the euphotic layer > the mixed layer). Incubation experiments were also conducted to measure primary productivities in the water heaved from the disphotic layer to the euphotic layer and respiration rates in the water sunk from the euphotic layer to the disphotic layer. A high primary productivity ($90 \mu\text{gC L}^{-1} \text{day}^{-1}$) was observed in the disphotic water (at the 200 m depth) which were incubated in the surface light condition. Respiration rates and production rates in the disphotic water incubated in weaker light (1 and 10 % of the surface light intensity) were lower comparing with results in the surface light.

1. はじめに

黒潮続流の南北の海域では、中規模渦などの水塊構造の変動にともない、強い鉛直流が発生することがある。このような鉛直流は、比較的限られた空間スケールで発生する現象であるが、数日から数週間という短い時間で密度面を100m以上変化させることもあり、その海域の有光層付近の生物過程に大きな影響を及ぼすことが予想される (Martin et al. 2001, Lima et al. 2002)。2008年の白鳳丸 KH-08-3 次航海では、亜熱帯海域の高解像度観測を行い、渦の通過にともなう密度面上昇に関連した栄養塩供給と基礎生産の増大を示す酸素濃度の増加や、黒潮続流域南側での下降流にともなうクロロフィルや亜硝酸濃度の特徴的な鉛直プロファイルを観察することができた (Sukigara et al. 投稿中)。しかし、これらの現象を量的に評価するためには、鉛直流が発生した時の生物応答の時間変化を測定し、明らかにする必要がある。本研究では、白鳳丸 KH-13-3 次航海に参加し、強い鉛直流が低次生態系へおよびす影響を調べるための観測および実験を行った。

2. 問題設定・方法

申請者は、白鳳丸 KH-13-3 次航海 (2013 年 4-5 月) に参加した。この航海では、亜寒帯域における水塊構造と生物・化学パラメータの空間変動を高解像度で観察することを目的としており、黒潮親潮続流域 (北緯 40-42 度東経 151-163 度) と釧路沖の高気圧性渦 (北緯 39.5-42 度東経 146-148 度付近) を、経度 1 度毎の CTD と経度 10 分ごとの XCTD 観測を行った。

CTD 観測点では、水温、塩分、溶存酸素の鉛直プロファイルを測定し、クロロフィルおよび栄養塩用のサンプルを鉛直的に採水した。また、植物プランクトンの生理活性を測定する高速フラッシュ励起蛍光光度計 (FRRF) を用いた観測も行った。

また、鉛直流の発生にともなう水塊内の生物応答を調べるため、採水試料を用いて以下の培養実験を行った。

①下降流にともなう生物応答

有光層から弱光層に輸送された時の生物の呼吸速度と栄養塩放出量を見積もるため、有光層中から採水した試水を酸素瓶およびポリカーボネートボトルに入れ遮光し 1 日～1 週間

程度培養して、酸素消費量と栄養塩増加量を求めた。また、培養した試水中の植物プランクトンの光合成系 II の量子収率 (F_v/F_m) と光吸収断面 (σ_{PSII}) の時系列変化を、FRRF を用いて調べた。

②上昇流にともなう生物応答

弱光層から有光層へ急激に輸送された時の、生物基礎生産速を見積もるため、弱光層から採水した試水を①と同様の瓶に入れ、光強度を海洋表面の 1、10、100% に調節した環境下で 1 日間～1 週間程度培養し、溶存酸素と栄養塩の濃度変化を求めた。また、①と同様に、FRRF を用いて F_v/F_m と σ_{PSII} の変化を調べた。

3. 結果と考察

・水塊構造および生物・化学パラメータの空間分布について

黒潮親潮続流域の観測では、亜寒帯フロント沿いの北太平洋で最も深い冬季混合層の形成直後の物理・化学・生物学的鉛直構造を捉えることができた。この海域の有光層震度は約 50 m であった。有光層より深い混合層は、東経 153、158、160、161 度に見られ、これらの観測点では表層付近の溶存酸素が未飽和となっていた。また、これらの観測点のクロロフィルは、混合層で一様であり濃度も比較的低かった ($0.5-0.7 \mu\text{g L}^{-1}$)。さらに、 F_v/F_m と σ_{PSII} も混合層内で均一であった。このことは、これらの観測点における混合層中で、水や溶存物質が均一なだけでなく、植物プランクトンも均一に分布していることを示唆するものであった。一方で、混合層深度が有光層深度より浅い観測点では、混合層内の酸素飽和度が 99-102% の間を変化した。クロロフィル濃度に関しては、 $1.0 \mu\text{g L}^{-1}$ を越える観測点 (東経 154、155.5、160 度) と、 $0.5-0.7 \mu\text{g L}^{-1}$ の観測点 (東経 152、155、156、157、162、163 度) が混在していることが明らかとなった。混合層深度が比較的低いこれらの点で生物・化学パラメータが大きく変化するの、混合層の浅化 (成層化) が始まってからの時間やその間の日射などに大きく影響されるためと考えられる。

高気圧性渦内の観測は、航海の前半と後半に行われ、渦の中心部分を 2 回、端を 2 回観測した。航海前半に行われた渦中心の観測では、混合層は 100 m 以上であり、混合層内での溶存酸素は過飽和でクロロフィル濃度は $0.5 \mu\text{g L}^{-1}$ 程度であった。しかし、航海後半に行われた観測では、渦の中心およ

び端で混合層が浅く (5~40 m)、混合層内での溶存酸素は過飽和でありクロロフィル濃度も高かった。特に渦の端では $10 \mu\text{g L}^{-1}$ 以上になる観測点もあった。

・ 培養実験について

① 下降流にともなう生物応答

CTD 観測点 C002 (北緯 41.5 度東経 163 度) で、水深 5 m (光強度 100 %)、水深 20 m (光強度 10 %)、水深 50 m (光強度 1 %)、水深 200 m (光強度 0 %) の水を遮光し、水温 5 度の水槽中で培養した。培養期間は、0、1、3、7 日とした。溶存酸素濃度および栄養塩濃度は、培養時間にかかわらず有意な変化が現れなかった。一方、クロロフィルは、水深 5、20、50 m の培養 0 日目の濃度が $0.4 \mu\text{g L}^{-1}$ であったが、培養 3 日目に減少し始め、7 日目には $0.2 \mu\text{g L}^{-1}$ となった。なお、対象実験として行った水深 200 m のクロロフィルは、培養 0 日目で $0.2 \mu\text{g L}^{-1}$ であり、培養 7 日目でも有意な変化は見られなかった。 F_v/F_m は、培養 0 日目の値が水深 0 m で 0.7、20 m で 0.6、50 m で 0.5、200 m で 0.4 であった。水深 0 と 20 m の F_v/F_m は培養 3 日目に 0.4 まで減少した。培養 7 日目にはすべての水深の F_v/F_m が 0.4 となった。一方、 σ_{PSII} は培養期間を通して大きな変化が見られなかった。これらの結果から、下降流によって有光層から弱光層に輸送された水塊中において、数日間の時間スケールでは酸素濃度の変化が有意に現れないこと、一方でクロロフィル濃度や F_v/F_m は減少する傾向があることが明らかとなった。同様の内容実験は、高気圧性渦の端 (北緯 40°21.26 度東経 146°50.79 度) でも行ったが、ほぼ同様の結果が得られた。

② 上昇流にともなう生物応答

CTD 観測点 C002 で、水深 200 m の水を光強度が 0、1、10、100 % になるように遮光布で覆い、甲板水槽で培養した。培養期間は、0、1、3、7 日とした。光強度 0、1、10 % では、培養期間を通して、溶存酸素、クロロフィル、栄養塩濃度に大きな変化は見られなかった。光強度 100 % は、培養 3 日目までは他の光強度と同様の変化を示していた。しかし、培養 7 日目では、光強度 100 % ではクロロフィル濃度が 0 日目と比較して 20 倍の $3.8 \mu\text{g L}^{-1}$ に増加していた。硝酸は $4.6 \mu\text{mol L}^{-1}$ 減少した。硝酸の減少量から求めた培養 3 日目から 7 日目までの基礎生産速度は、 $7.5 \mu\text{mol C L}^{-1} \text{ day}^{-1}$ ($90 \mu\text{g C L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) となった。この基礎生産の急激な増加は、培養 3 日目から 7 日目まで比較的晴天が続き、植物プランクトンへの光供給が安定して行われたことが一因と考えられる。なお、 F_v/F_m は、すべての光強度および培養期間で大きな変化が見られなかったが、 σ_{PSII} は光強度 100 % において 800 から 500 まで低下した。

4. まとめと今後の展望

白鳳丸航海 KH-13-3 次航海では、黒潮親潮続流域での冬季混合層の形成直後における水塊構造および生物・化学パラメータの空間分布を明らかにすることができた。CTD および XCTD 観測の結果、混合層深度は測点ごとに変化し複雑な水塊構造の存在を示した。また、生物・化学パラメータの鉛直変化は、水塊構造と完全には一致せず、水塊の混合および成層後の経過時間により変化することが示唆される結果となった。

生物・化学パラメータ (クロロフィル・栄養塩・溶存酸素・ F_v/F_m ・ σ_{PSII}) の水塊の鉛直輸送に対する応答を調べるため、培養実験を行った。その結果、下降流に対する生物応答はほとんど見られず、上昇流に対しては光強度 100 % で晴天が続いた時、大きな生産速度 ($90 \mu\text{g C L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) が観察された。これらの実験から、亜寒帯海域の冬季から春季にかけての基

礎生産の制限要因は、晴天日が少なく水塊構造が不安定なため、植物プランクトンへ光が十分供給されないことが示唆された。また、弱光層では、酸素濃度がほとんど変化しなかったことから、生物活性が低いことが明らかとなった。この結果は、過去に亜寒帯域で行った実験結果とも整合する。さらに FRRF で観測されるパラメータ (F_v/F_m と σ_{PSII}) の時間変化についても明らかにすることができた。

今後の展望としては、KH-13-3 次航海で観測した水塊構造および生物・化学パラメータの空間分布を、培養実験の結果とあわせて解析し、水塊の混合から成層に至る過程での物理・生物過程の時間変化を明らかにしたい。また、本研究では、冬季混合の直後を観測したため、栄養塩濃度が高く、鉛直混合による栄養塩供給の影響を評価することができなかった。今後、特に亜熱帯海域や夏季の亜寒帯域で、水塊の上昇、下降、および混合による生物活動への影響を観測する実験を行いたいと考えている。

参考文献

- (1) Martin, A., Richards, K. J., and Fasham, M. J. R., 2001: "Phytoplankton production and community structure in an unstable frontal region" J. Mar. Syst. Vol. 28, 65-89.
- (2) Lima, I. D., Olson, D. B., and Doney, S. C., 2008: "Biological response to frontal dynamics and mesoscale variability in oligotrophic environments: Biological production and community structure" J. Geophys. Res., Vol. 107, No. C8, doi 10.1029/2000JC000393.
- (3) Sukigara, C., Suga, T., Toyama, K., and Oka, E.: "Biogeochemical responses associated with the passage of a cyclonic eddy based on shipboard observations in the western North Pacific" (submitted)

サルパ類の被囊微細構造とその生態機能

Salp's tunic: Ultrastructures and their ecological functions

広瀬 裕一, 琉球大・理, E-mail: euichi(at)sci.u-ryukyu.ac.jp

眞山 博幸, 旭川医大・化学, E-mail: mayama(at)asahikawa-med.ac.jp

西川 淳, 東大・大気海洋研, E-mail: jn(at)aori.u-tokyo.ac.jp

Euichi Hirose, Faculty of Science, University of the Ryukyus

Hiroyuki Mayama, Department of Chemistry, Asahikawa Medical University

Jun Nishikawa, Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo

Abstract

Salps are gelatinous zooplankton that have a transparent body. The integumentary tissue of salps, tunic, is also transparent and gelatinous. In some species of salps, the tunic surface has an array of minute protuberances. Since such structures are known to have anti-reflection function in nocturnal insects, we examined the ultrastructures and optical properties of the tunic of *Thalia rhomboides* that has tunic with an array of protuberances. Spectrophotometrically, the tunic was very transparent in the range of UV and visible wave light, indicating the tunic is not a barrier to protect the body from UV radiations. The hemispherical protruberances were found in both solitary and aggregate phase of *Thalia rhomboides*. Based on the array model of the solitary phase (40 nm high; 100 nm interval), the light reflectance was calculated using rigorous coupling wave analysis. The light reflection on the array of protuberances are expected be slightly smaller than those on the flat surface. The anti-reflection function would be beneficial to escape from their predators that use visual sense to find their prey.

1. はじめに

動物の体表には高さ100 nm程度の微小突起が密生する構造がある場合が知られており、ニップルアレイ構造と呼ばれている。この構造は、例えば蛾の複眼表面などに存在しており、光反射を低減する効果を持つといわれている (Stravenga et al. 2006)。このような光反射低減効果は、海洋表層で素早く遊泳できない動物プランクトンにとっては、視覚依存捕食者から自身をカモフラージュするのに役立つと推測されるが、これまで海洋生物を対象とした実証的な研究は全くなされてこなかった。申請者は、海洋の動物プランクトンであるサルパ類やヒカリボヤ類の外被組織構造を研究してきており、種によってはこれらの生物の外皮組織 (被囊) にニップルアレイ構造が存在することを確認している (Hirose et al. 1999)。

サルパは透明なゼラチン質プランクトンであり、この透明な体は視覚依存捕食者に対して効果的であると想像される。サルパには夜間にのみ浅い深度へ移動する鉛直運動を行うグループと一日中浅い深度に分布するグループが知られているが、これまでの知見では、ニップルアレイを持つ種は後者に含まれている。このことから、サルパにおいてもニップルアレイが光学的な効果を持つ可能性が期待される。また、昼間に浅い深度に分布することで紫外線 (UV) の影響を受ける可能性があることから、この構造がUVに対する防御効果を持つことも考えられる。一般にUVは水によく吸収されるが、低緯度域の透明度が高い海域では、有害なUVBがある程度の深さまで透過することから、特に低緯度域に分布する種においてはUV防御の重要性は高いものと思われる。

そこで、本研究では、低緯度域に分布する昼行性サルパの被囊の光吸収特性を調べるとともに、被囊クチクラにおけるニップルアレイ構造のサイズを計測した。得られたサイズデータをもとに、サルパのニップルアレイ構造による光反射低減の効果について、厳密結合波解析によって検証を行った。以上の結果をもとに、ニップルアレイ構造がサルパ類の生態適応にどう関わっているかについて考察した。

2. 問題設定・方法

4月に琉球大学熱帯生物圏研究センターを利用して、瀬底島 (沖縄県) 沿岸において、プランクトンネットを用いて

*Thalia rhomboides*の単独個体及び連鎖個体を採集した。採集したサルパは生きたまま研究室に持ち帰り実験に供した。また、真鶴沖 (4月)、福島沖 (5月、9月)、タイ (7月)、フィリピン (8月)、相模湾 (10月)、マレーシア (11月)、三陸沖 (2月) にも採集を試みたが、いずれにおいてもサルパを得ることができなかった。

未固定の被囊を石英セルに貼付け、紫外～可視光 ($\lambda = 280 \sim 800 \text{ nm}$) の領域の吸光度をダブルビーム分光光度計 (UV-1650PC、島津) を用いて測定した。また、被囊の一部を2.5%グルタルアルデヒドで固定し、オスミウム酸で後固定を行い、走査型電子顕微鏡 (JSM-6060LV; JEOL) 及び透過型電子顕微鏡 (JEM-1011; JEOL) による観察のための試料を常法により作成した。

ニップルアレイの高さ及び間隔は透過型電子顕微鏡像より、Image-Jを用いて計測を行った。この計測結果をもとにして、単独個体のニップルアレイのモデルを設定し、DiffractionMOD3.2 (Rsoft Design Group, Inc.) を用いてニップルアレイ表面の光反射特性のシミュレーションを厳密結合波解析によって行った。シミュレーションでは、ニップルの形状を半径40 nmの半球が半径40 nmの円柱の上ののったものとした。また、海水の屈折率は1.343とし、被囊の屈折率は未知であるが海水に近いものであると考えられることから1.443と仮定している。なお、シミュレーションを行うにあたっては北海道大学電子科学研究所の酒井大輔博士と柴田智広氏に協力いただいた。

3. 結果と考察

Fig. 1に示すように未固定の *Thalia rhomboides* 被囊の吸収スペクトルはUV-Bから可視光の全域において光を良く透過している。これは *T. rhomboides* の被囊が藻類通り透明であり、「色」や「影」として視認することが困難であることを示す。従って、本種の視認には、被囊表面における光反射が重要であると考えられる。一方で、有害なUV-Bもよく透過していることから、本種の被囊は紫外線防御の機能をほとんど果たしていないと考えられる。

電子顕微鏡による観察から被囊表面のクチクラには半球状の突起構造が密生することが明らかとなった (Fig. 2)。この構造は単独個体と連鎖個体の両方に認められたが、突起の高

さや密度は単独個体の方が大きい傾向にあった (Fig. 3)。これは、連鎖個体の成長速度が著しく大きいことと関連しているかもしれない。

計測結果をもとに、半径 40 nm の半球が 100 nm 間隔で配置した構造を単独個体のニップルアレイの標準モデルとした。この場合、半球の基部の間隔は 20 nm となる。

厳密結合波解析を用いて標準モデル上の光反射のシミュレーションを行ったところ、 80° 以下の入射角ではほとんど反射がなく、大きな入射角の光反射が重要であることが示された (Fig. 4)。これは実際にサルパを観察する際に、暗視野や斜光照明を用いなければ視認が難しいことと一致している。また、反射率は入射光の波長によってほとんど変化しないことから、紫外線防除の機能は認められない。また、ニップルアレイ構造がない表面と比較した場合、高入射角においてニップルアレイ構造がある方が光反射は若干小さいことが確認された。この差はわずかではあるが、捕食者によって視認される可能性がわずかでも下がることは、本種の適応度に大きな影響があると考えられる。

さらに、ニップルの高さや間隔を変えてシミュレーションを行ったところ、標準モデル (高さ 40 nm, 間隔 100 nm) は光反射機能にとっては最適ではないことがわかった。ニップルアレイの構造には物理的強度や資源配分の点から様々な制約があると考えられる。また、この構造は光反射以外の機能も果たしている可能性があり、それぞれの機能の兼ね合いで構造が決まっているのだろう。実際に、ニップルアレイ構造には泡付着防除機能があることがわかっている (Hirose et al., 2013)。

4. まとめと今後の展望

サルパにおけるニップルアレイ構造の機能について、光学特性の面から検討を進めることができた。特に、実際の計測値をもとにしたシミュレーションは、生物の「形」の機能を明らかにする上で有望な取組みになると期待している。本研究では *Thalia rhomboides* を対象としたが、今後より多くの種で計測を行うことを目指したい。

参考文献

1. Stavenga DG, Foletti S, Palasantzas G, Arikawa K. 2006. Light on the moth-eye corneal nipple array of butterflies. *Proc. R. Soc. B* 273: 661–667.
2. Hirose E, Kimura S, Itoh T, Nishikawa J. 1999. Tunic morphology and cellulosic components of pyrosomas, doliolids, and salps (Thaliacea, Urochordata). *Biol. Bull.* 196: 113–120.
3. Hirose E, Mayama H, Miyauchi A. 2013. Does the aquatic invertebrate nipple array prevent bubble adhesion? An experiment using nanopillar sheets. *Biol Lett* 9: 20130552.

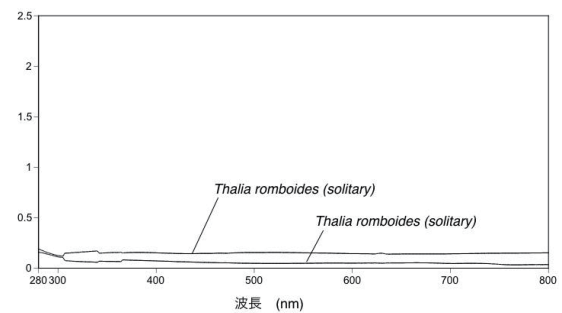


Fig. 1. Absorption spectra of the tunic of *Thalia rhomboides*.

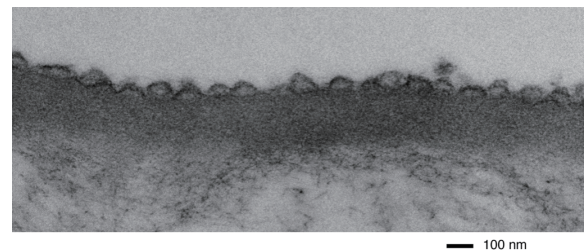


Fig. 2. TEM image of the tunic cuticle of *Thalia rhomboides* (solitary phase).

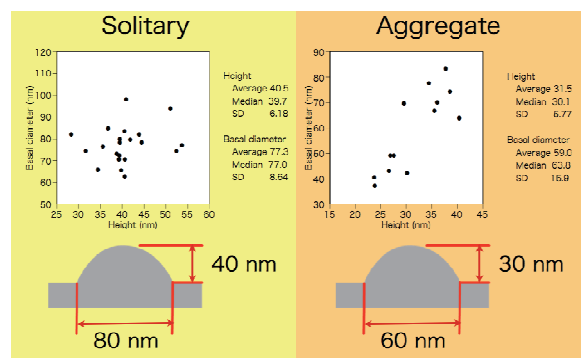


Fig. 3. Measurement of the height and basal diameter of the minute protuberances in *Thalia rhomboides*

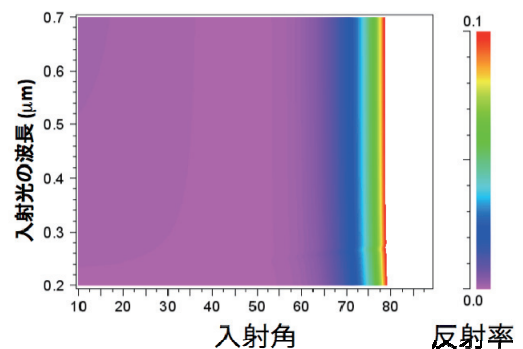


Fig. 4. Simulation of light reflection (P wave) on the nipple array model of *Thalia rhomboides*.

海洋深層における測流結果と再解析データとの比較

Comparison of the oceanic deep currents between observations and reanalysis data

西垣 肇, 大分大・教育福祉科学, E-mail: gaki(at)oita-u.ac.jp

藤尾 伸三, 東大・大気海洋研, E-mail: fujio(at)aori.u-tokyo.ac.jp

柳本 大吾, 東大・大気海洋研, E-mail: daigo(at)aori.u-tokyo.ac.jp

Hajime Nishigaki, Faculty of Education and Welfare Science, Oita University

Shinzou Fujio, Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo

Daigo Yanagimoto, Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo

Abstract

We compare the observed mean deep currents in reanalysis data with observations in order to find out if the deep currents in the reanalysis data are realistic. The observed data used here is a collection of existing data in the western North Pacific around 4000 m depth. The reanalysis data used here is 17-year average of the FRA-JCOPE2 reanalysis data processed by JAMSTEC (Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology). The observed mean deep currents and the reanalysis data show agreements to some extent. Specifically, around Kuril Trench and Japan Trench, the current directions agree well and the current speeds tend to be excessive in the reanalysis data. In the open ocean, the currents agree to some extent in both directions and speeds.

1. はじめに

海洋深層の流れは、地球規模の熱塩循環とそれに伴う熱収支・熱輸送に密接に関連し、ひいては気候変動にとっても鍵となる、重要な物理量である。力学の観点においては、順圧成分（鉛直積分流量）に密接に関連する、興味深い物理量である。しかし、その観測には多大な費用、時間、人手がかかるため、データの量は限られている。

近年の数値モデル・データ同化技術などの発達に伴って、海況の再解析データが作成されるようになってきた。再解析データは、広い時間・空間の範囲で高い解像度のデータが得られることが魅力である。しかし、結果の現実性が必要である。海洋再解析データは、表層については一定の現実性が確認されており、海況の診断・予報について実用可能な段階にある（例えば Miyazawa et al. 2009）。しかし、深層流についてはその現実性は調べられていない。

本研究は、深層流について、海洋再解析データがどれだけ現実的かを知ることを目的とする。方法として、北太平洋西部における既存の係留観測結果と、海洋研究開発機構が作

成・製品化している FRA-JCOPE2 再解析データ (Miyazawa et al. 2009) との比較を行う。最初の段階として、時間平均流に注目する。

2. 方法

観測データは、北太平洋西部の深さ 4000 m 前後における係留測流の時間平均流を収集して利用する (Fujio and Yanagimoto 2005, Yanagimoto et al. 2010, Owens and Warren 2001 ほか)。観測期間は測点ごとに異なるが、すべての測点で約 280 日間以上、多くの点では 1~2 年間である。

FRA-JCOPE2 再解析データの作成に用いられる JCOPE2 モデルは 30°S における流速をゼロとしており、地球規模の熱塩循環は含まれない。データ作成の際のデータ同化は、次のように行われる。海面高度偏差、海面水温、水温・塩分 3 次元分布のデータ（海面から深さ 2000 m まで）が EOF モードに投影され、数値モデルに同化される。その EOF モードは水温・塩分 3 次元分布の歴史的データより算出される。それには順

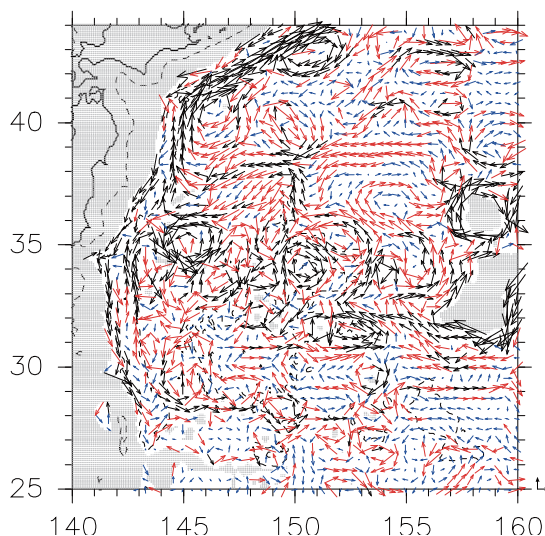


Fig. 1 Mean velocity at 4000 m depth of the FRA-JCOPE2 reanalysis data. Black arrows show velocity over 4 cm s^{-1} , red ones from 2 to 4 cm s^{-1} , and blue ones under 2 cm s^{-1} .

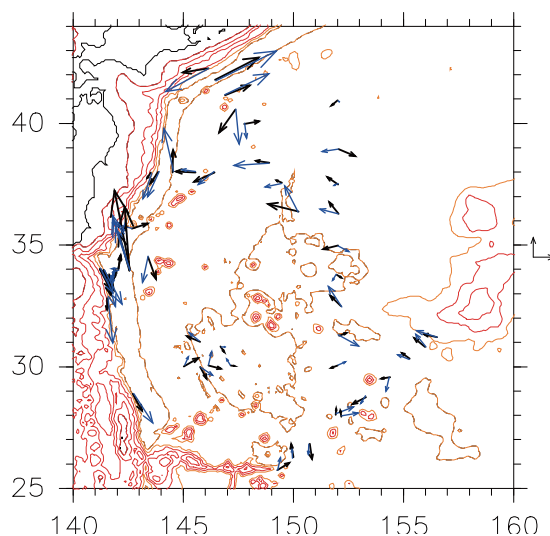


Fig. 2 Mean velocity of the collected observations (black arrows) and those of the FRA-JCOPE2 reanalysis data (blue ones). The samples at the right side show 4 cm s^{-1} . The colored lines are isodepths, whose intervals are 1000 m.

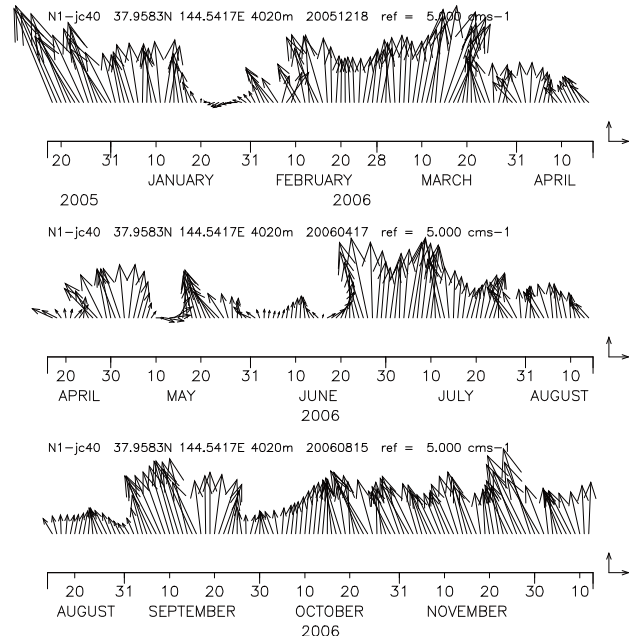
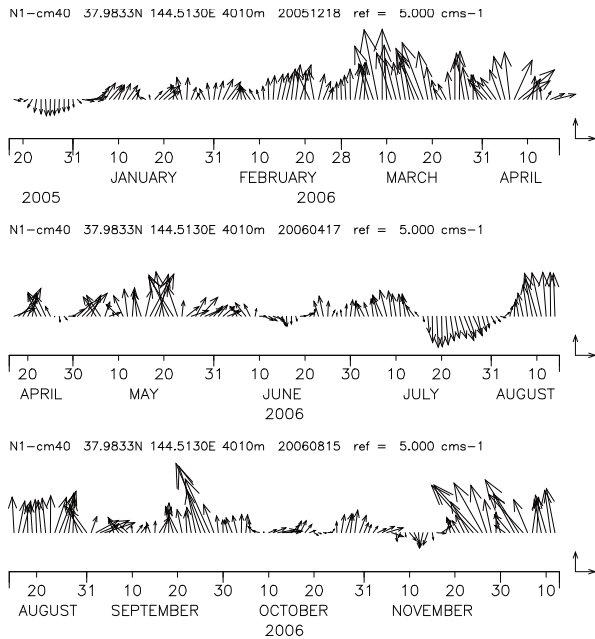


Fig. 3 Daily mean velocity of the observation (left) and FRA-JCOPE2 reanalysis data (right) at 37°59'N, 144°31'E, 4010 m depth. The samples show velocity of 5 cm s⁻¹.

圧成分が含まれないので、データ同化は傾圧成分に影響し、順圧成分に影響しない。

再解析データにおける深層流の現実性について考察する。熱塩循環が含まれず、2000 m 以深の観測データは同化に用いられず、深層流に重要とみられる順圧成分はデータ同化の影響を受けないため、現実性は疑問に思われる。しかし、風応力の力学的効果と、順圧成分と傾圧成分との相互作用 (JEBAR 項など) はモデルに含まれるので、深層流がある程度再現されていることも考えられる。

本研究では再解析データの 17 年間 (1993 ~ 2009 年) 平均場を用いる。その 4000 m 深における流速分布を Fig. 1 に示す。千島海溝と日本海溝の両縁に沿う強い流れ、35°N 付近に蛇行を伴う東向流、38°N に西向流が見られる。海山や海膨のまわりの高気圧性循環がいくつか見られる。

3. 結果と考察

各測点における観測と再解析データの平均流速を Fig. 2 に示す。海溝の近く両縁においては、流向はよく一致し、流速は再解析データのものが過大傾向にある。外洋側の測点においては、両者の流向のずれは大多数の測点で 45° 以下で、流速の絶対値は同程度である。これらの意味で、両者の流速は大まかには合っている。

観測と再解析の平均流速は、前述の考察からすると、想像以上に合っていると印象づけられる。特に、数値モデルに熱塩循環が含まれていないことに関しては、その状況についてさらに検討する必要がある。

JCOPE2 モデルは、鉛直σ座標に基づいている。このタイプのモデルは、急峻な地形において流速が過大になりやすいことが指摘されている。このことが、海溝両縁において平均流速を過大傾向にしているのかもしれない。

時間平均流に注目してきたが、流速変動についても解析を進行中である。その例を Fig. 3 に示す。観測と再解析データを比べると、卓越周期はある程度合い、変動の位相は不一致、

振幅は過大傾向であることが示唆される。

4. まとめと今後の展望

深層の平均流について、観測と再解析データの比較を行った。両者は大まかには合っていた。海溝の近くでは流向はよく合い、流速は過大傾向だった。外洋では多くの測点で比較的合っていた。

残された課題として、地球規模の熱塩循環との関連を検討すること、流速の時間的変動を詳しく検討することが、あげられる。

今後の進展の見通しにふれる。今回の結果より、再解析データの深層流に一定の現実性が見られたことを受け、再解析データを用いて深層流の流量と空間的構造を調べることが考えられる。また JCOPE2 以外の数値モデルや再解析データを用いることもあげられる。

参考文献

- (1) Miyazawa, Y., R. Zhang, X. Guo, H. Tamura, D. Ambe, J.-S. Lee, A. Okuno, H. Yoshinari, T. Setou and K. Komatsu, 2009: "Water mass variability in the western North Pacific detected in a 15-year eddy resolving ocean reanalysis", J. Oceanogr., 65, 737-756.
- (2) Fujio, S. and D. Yanagimoto, 2005: "Deep current measurements at 38°N east of Japan", J. Geophys. Res., 110, C02010.
- (3) Yanagimoto, D., M. Kawabe and S. Fujio, 2010: "Direct velocity measurements of deep circulation southwest of the Shatsky Rise in the western North Pacific", Deep-Sea Res. I, 57, 328-337.
- (4) Owens, W. B. and B. A. Warren, 2001: "Deep circulation in the northwest corner of the Pacific Ocean", Deep-Sea Res. I, 48, 959-993.

広塩性板鰐類オオメジロザメの生殖・適応生理学研究 次世代シーケンサーによる遺伝子情報基盤の整備

Physiological researches on reproduction and environmental adaptation of euryhaline bull shark:
Improvement of genetic information of elasmobranchs using a next generation sequencer

中村 将, 沖縄美ら島財団, E-mail: m-nakamura(at)okichura.jp
兵藤 晋, 東大・大気海洋研, E-mail: hyodo(at)aori.u-tokyo.ac.jp
Masaru Nakamura, Okinawa Churashima Research Center, Okinawa Churashima Foundation
Susumu Hyodo, Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo

Abstract

The cartilaginous fish is the earliest extant group of jawed vertebrates, and represent an important group in evolutionally, physiological, ecological, and resource aspects. The present study aimed to improve the genetic information in elasmobranchs to facilitate physiological researches. We conducted transcriptome analyses of the hypothalamus/pituitary, eggshell gland, embryonic body, and yolk-sac membranes using a next generation sequencer (Roche 454 GS junior). We found a large number of transcripts including reproductive and osmoregulatory hormones, structural proteins related to the eggshell formation, enzymes, and cell adhesion proteins that isolate the internal environment of embryo from the external marine environment. Furthermore, gonadal sex differentiation was examined in the developing embryos of Cloudy catshark. The transcriptome information will be of assistance to clarify molecular mechanisms of sex determination and differentiation in cartilaginous fish.

1. はじめに

軟骨魚類は海洋生態系食物連鎖の上位に位置し、尿素による環境適応や体内受精による卵生から胎生までの多様な繁殖戦略など、進化・生理・生態・資源といった様々な観点から重要な動物群である。しかしながらその研究はきわめて遅れており、その大きな原因は飼育実験の難しさと遺伝子をはじめとする分子基盤の欠如にある。軟骨魚類の多くは大型で外洋性のため、研究室レベルでの飼育実験はほとんど不可能である。また、軟骨魚類のゲノムサイズは一般に他の魚類と比べて大きい。ライフサイクルが長いということも、遺伝学的なアプローチを困難なものとしている。

昨年度の連携研究において、広塩性オオメジロザメ *Carcharhinus leucas* を軟骨魚類の環境適応や繁殖生理学のモデルとして研究を立ち上げるため、美ら島財団（美ら海水族館）にて飼育実験を行い、その腎臓サンプルを用いて次世代シーケンサー（NGS）によるトランスクリプトーム解析を行った。淡水移行により発現が高まる遺伝子と弱まる遺伝子が多数得られ、その中でも NaCl の再吸収に関わる *12a3* と呼ばれる遺伝子がオオメジロザメの広塩性の鍵を握る分子であり、オオメジロザメがなぜ淡水に進入できるのかという謎を解明する糸口を発見した。

このように、重要だがしかし研究が進んでいないサメ・エイ研究領域に、NGS による先端的解析を導入し、その研究を展開・推進することに成功した。平成 25 年度の連携研究では、生殖器官ならびにさまざまな制御中枢が存在する視床下部・脳下垂体などでもトランスクリプトーム解析を行う。並行して発生過程での性分化の過程を調べ、分子レベルの研究のための形態学的基盤をつくる。昨年の適応生理学に加え、生殖生理学、発生生理学などの分野でも軟骨魚類の遺伝子情報基盤を整備し、研究を展開させることを目的とした。

2. 問題設定・方法

生殖・発生研究はトラザメをモデルとする。親魚ならびに

発生中の胚のサンプルを集め、親魚については視床下部・脳下垂体ならびに生殖関連器官、胚については胚体と卵黄囊上皮に関してトランスクリプトームを行う。また、発生中の胚の組織切片を作成し、生殖腺とその付属器官の発達を光学・電子顕微鏡で観察し、性分化の過程を調べた。飼育実験とサンプリングは中村が中心となって沖縄で行う。一方で、採取した組織からの核酸調整、次世代シーケンサーによるトランスクリプトーム解析、同定した遺伝子の機能解析は、共同研究者である大気海洋研究所の兵藤、渡邊を中心として行った。トラザメの視床下部・脳下垂体・生殖器官の研究は、宮崎大学の香川教授、内田准教授との共同研究である。

オオメジロザメに関しては、昨年のトランスクリプトーム研究で明らかになった現象が、実際の生活史の中でも起こっているのかを明らかにするため、フィールド研究を立ち上げる。また、腎機能の指標として遊泳中のサメから尿を採取する方法を開発する。

3. 結果と考察

1) トランスクリプトーム解析（トラザメの視床下部・脳下垂体、卵殻腺、卵黄囊上皮）:

大気海洋研究所が所有する 454 GS Junior を使い、リード数約 15 万、平均リード長 400 塩基程度の安定したデータが得られた。コンティグ作成の後、singleton を含めて Blast2Go ソフトウェアを用いるアノテーションを行った。

視床下部サンプルからは 3,775 個の contig 配列（平均 contig 長 687 塩基）、下垂体-視床下部組織からは 2,477 個の contig 配列（平均 contig 長 679 塩基）が形成された。これらのうちの約 58% が、既に知られている機能分子群と高い相同性を示した。例えば、生殖腺刺激ホルモン放出ホルモン、メラニン凝集ホルモン、バソトシンといった視床下部で産生される内分泌因子、下垂体ホルモンの成長ホルモン、プロオピオメラノコルチン、GPHα 鎖サブユニット、甲状腺刺激ホルモン β 鎖サブユニットをコードする遺伝子群が見出された。

一方、卵殻腺については、平均長391塩基のcontig配列を1741個得ることができた。そのうちの954個(約55%)の配列が既知の機能分子と高い相同性を示した。type I及びtype II keratinやコラーゲンといった構造タンパク質や、コラーゲン形成に関わる酵素群などが存在していた。このことから、卵殻腺のbaffle zoneでは卵殻の成分としてケラチン等が生成され、卵殻の形成を行う重要な部位であることが明らかとなった。

軟骨魚類の発生過程において、肝臓など親魚の器官が未発達な時期には、卵黄囊上皮が尿素合成を初めとするさまざまな役割を担っていることが最近わかってきた。そこで、卵黄囊上皮を中内胚葉由来の内膜と、外胚葉由来の外膜に分け、トランスクリプトーム解析を行った。内膜からは、尿素合成酵素群をはじめとする、中内胚葉器官の機能に関連した遺伝子型数得られた。一方で、外膜には密着結合タンパク質であるクローディンなど、膜の透過性に関わるようなタンパク質の遺伝子が多数得られた。興味深いことに、糖質コルチコイド受容体の発現が外膜で高かった。糖質コルチコイドがクローディンの発現を制御するという結果が哺乳類などでは得られており、外部環境と直に接する外膜の透過性を制御しているのかもしれない。

2) トラザメの性分化過程の解明：

トラザメは親魚でも小型で実験室でも容易に飼育できること、産卵、ふ化、稚魚の飼育が可能であることから軟骨魚類の生理的機構を解明する上で適した種と判断される。はじめに、産卵後45日からふ化後4ヶ月にわたって生殖腺および生殖腺付属器官の分化、発達過程を経時的に組織学的観察を行った。産卵後45日では、生殖腺を含む多くの内臓器官(肝臓、腸、胃など)の形成が見られた。腸管背部にある一層の体腔上皮組織が腸間膜を挟んで左右両側で筋肉側に陥入し体軸に沿って細い管を形成する。将来この管は、雌では輸卵管、卵殻線、子宮へと分化する。雄では、輸精管等に一部分化するものと思われる。その後、再び体腔上皮組織の陥入が左右で起こる。多数の球状濾胞を体軸に沿って形成する。この濾胞は、ミュラー管の背部に移動して、雌雄共に将来腎臓へと分化する。腸間膜と体腔上皮が繋がる部位の左右に他の細胞と比べても大型でエオシン好性の顆粒を少量細胞質に持つ生殖細胞が単独または数個の集塊となって体軸に沿って分布しているのが確認されたが、性的に未分化の状態であった。産卵後60-90日において二型が確認された。一型は、エビゴナダルオーガン(EGO)の体側にわにある一層の上皮細胞層に包まれて生殖細胞が並んでいた。残りは、生殖細胞とそれを取り囲む体細胞組織がEGO内に入り込んで分布していた。前者は卵巣、後者は精巣へとその後分化するものと判断された。

硬骨魚類の性分化には性ホルモンが分化誘導に関与していることが明らかになってきている。軟骨魚の性分化と性ホルモンとの関係を明らかにするためには、性分化過程におけるステロイドホルモン産生細胞(SPC)の分化、発達を調べることが有効であると考えられる。はじめに、軟骨魚類のSPCの微細構造学的特徴を明らかにすることを試みた。トラザメの成熟卵巣が入手できなかったため、成熟したカマストガリザメの卵巣より得た成熟卵を取り巻く濾胞組織の観察を行った。組織学的観察よりサメの濾胞組織は薄い卵膜の外側に数層の細胞からなる厚い顆粒膜細胞層、その外側には内層と外層の二層からなる莢膜細胞層が見られた。内層と外層の間にはエオシン好性の組織が発達していた。この組織は、電子顕微鏡観察よりコラーゲンであることが判明した。内層の細胞の核は扁平で細胞質も乏しかった。外層の細胞の核は円形で細胞質は豊富であった。両細胞の細胞質には大型のミトコンドリア

と小胞体を確認された。これらの細胞学的特徴は硬骨魚類の生殖腺に見られるSPCの見られる構造と一致することから、SPCであることが明らかになった。しかし、機能的に両細胞は異なるものであるかは分からなかった。今後、SPCの基礎的観察を基にトラザメの性分化に伴うSPCの分化、発達について微細構造学的に調べていきたい。

3) 遊泳中のサメからの採尿方法の検討

昨年の連携研究において、オオメジロザメの広塩性を規定する膜タンパク質の存在が腎臓において示唆された。その発現が実際に腎機能に影響を与えるのかどうかを調べるためには、異なる環境で遊泳するサメから尿を採取することが必要不可欠である。水族館で飼育中のオオメジロザメをこの目的には使用できなかったため、兵藤が美ら海水族館に滞在し、レモンザメの幼魚を用いて採尿方法を検討した。その結果、ヒト用のバルーン付フォーリーカテーテルをサメに装着し、レッグバッグを定期的に交換することにより遊泳中のサメからも無麻酔下で採尿することができた。今後は連続的に採尿できるように装置を改良することと、オオメジロザメに装着することを試みる。

4. まとめと今後の展望

以上の通り、昨年のオオメジロザメの腎臓と鰹に加え、生殖関連器官、内分泌中枢である視床下部・脳下垂体、さらには発生中の胚や卵黄囊上皮といったさまざまな器官・組織でトランスクリプトーム解析を行い、遺伝子情報基盤を蓄積することができた。この情報基盤を軟骨魚類研究者コミュニティに提供することで、我々が進めている環境適応や生殖機能の生理学的研究だけでなく、広く軟骨魚類研究を推進させることが可能となるだろう。実際、昨年の日本比較内分泌学会大会では、「サメ類の生理学研究の現状と展望」というサメ研究を推進するキックオフシンポジウムが開催された。このシンポジウムをさらに発展させ、本年6月には沖縄においてサメ類の生理学者、大学院生が合宿形式で情報交換を行う場が企画されている。共同研究も宮崎大学や岡山大学、北里大学、理化学研究所など着実に広がっており、大気海洋研究所が中心となった学際連携研究は上記の核であり、その意義は極めて高いものであったと考えている。

発表業績

- 1) 兵藤晋。軟骨魚類におけるトランスクリプトーム解析：広塩性オオメジロザメを例に。日本動物学会、ホメオスタシスバイオロジーシンポジウム、岡山大学、2013年9月28日。
- 2) 中村将、高岡博子、村雲清美、兵藤晋、佐藤圭一。トラザメの性分化。日本比較内分泌学会シンポジウム、宮崎大学、2013年10月24日。
- 3) 高木互、兵藤晋、梶村麻紀子、田中宏典。サメの発生過程における体液調節機構。日本比較内分泌学会シンポジウム、宮崎大学、2013年10月24日。
- 4) 兵藤晋、渡邊太朗、若林翠、高部宗一郎、植田啓一、松本葉介、松本瑠偉、村雲清美、中村将。オオメジロザメのトランスクリプトーム解析：異なる生息環境での変化。日本比較内分泌学会シンポジウム、宮崎大学、2013年10月24日。

原著論文

Takagi W, Kajimura M, Tanaka H, Hasegawa K, Bell JD, Toop T, Donald JA, and Hyodo S, Urea-based osmoregulation in the developing embryo of oviparous cartilaginous fish: contribution of the extraembryonic yolk sac during the early developmental period. *J. Exp. Biol.*, in press, 2014.