

南極の水圏環境における
ヒルガタワムシの生態学的研究

和田 智竹

博士（理学）

総合研究大学院大学
複合科学研究科
極域科学専攻

令和4年度
(2022)

目次

| | |
|---------------------------------------|----|
| 要旨..... | 3 |
| 第1章 研究背景と目的 | 6 |
| 1-1 研究背景..... | 6 |
| 1-2 研究目的..... | 10 |
| 第2章 宗谷海岸露岩域の水圏環境におけるヒルガタワムシ類の分布 | 11 |
| 2-1 背景と目的 | 11 |
| 2-2 方法 | 13 |
| 2-2-1 調査地..... | 13 |
| 2-2-2 微生物マットの採取..... | 13 |
| 2-2-3 水質、含水量および強熱減量の測定 | 14 |
| 2-2-4 無脊椎動物の個体数、体積の測定..... | 15 |
| 2-2-5 光合成生物の分析 | 16 |
| 2-2-6 統計解析..... | 17 |
| 2-3 結果..... | 19 |
| 2-3-1 調査地の環境..... | 19 |
| 2-3-2 無脊椎動物の現存量..... | 19 |
| 2-3-3 光合成生物の現存量..... | 20 |
| 2-3-4 群集構造の解析..... | 20 |
| 2-4 考察..... | 22 |
| 第3章 南極産ヒルガタワムシの生活史..... | 27 |
| 3-1 背景と目的 | 27 |
| 3-2 方法 | 29 |
| 3-2-1 調査地..... | 29 |
| 3-2-2 水温の測定..... | 29 |
| 3-2-3 ヒルガタワムシの採取..... | 29 |

| | | |
|------------|-------------------------------|-----------|
| 3-2-4 | ヒルガタワムシの飼育 | 29 |
| 3-2-5 | 統計解析 | 31 |
| 3-3 | 結果 | 32 |
| 3-3-1 | ヒルガタワムシの同定 | 32 |
| 3-3-2 | 季節湿地の水溫環境 | 33 |
| 3-3-3 | ヒルガタワムシの飼育可能な温度と生活史パラメータ | 33 |
| 3-4 | 考察 | 35 |
| 第4章 | 南極産ヒルガタワムシの摂餌特性 | 39 |
| 4-1 | 背景と目的 | 39 |
| 4-2 | 方法 | 41 |
| 4-2-1 | 摂餌可能な餌の粒径サイズおよび餌の種類 | 41 |
| 4-2-2 | 濾水量（速度）の推定 | 42 |
| 4-3 | 結果 | 43 |
| 4-3-1 | 摂餌可能な餌生物の粒径サイズと餌種の生活史への影響 | 43 |
| 4-3-2 | ヒルガタワムシ2種の濾水量 | 44 |
| 4-4 | 考察 | 46 |
| 第5章 | 総合考察 | 50 |
| 5-1 | 南極の水圏環境におけるヒルガタワムシの生存戦略および大発生 | 50 |
| 5-2 | ヒルガタワムシの摂食活動が南極の水圏環境に与える影響 | 58 |
| | 謝辞 | 62 |
| | 引用文献 | 64 |
| | 表の部 | 78 |
| | 図の部 | 91 |

南極の水圏環境におけるヒルガタワムシの生態学的研究

(要旨)

南極の夏季には、露岩域上の雪や氷の融水が供給される場所で微生物マットが発達し、微生物マットには、古細菌、細菌、シアノバクテリア、真菌、微細藻類、原生動物、無脊椎動物が遍在する。無脊椎動物群の中で、ヒルガタワムシ類は、南極の水圏環境において最優占する分類群の一つである。ヒルガタワムシの分布や増殖特性は、次第に解明されつつあるものの、南極の水圏環境での活動量など、未だ生態系内で担う役割等は不明である。特に、昭和基地周辺の宗谷海岸露岩域でのヒルガタワムシの研究は進んでおらず、その分布や活動実態はわかっていない。本研究は、宗谷海岸露岩域の水圏環境におけるヒルガタワムシの 1) 分布、2) 生活史、3) 摂餌特性を明らかにすることによって、南極水圏生態系におけるヒルガタワムシの役割の解明を目指した。

宗谷海岸露岩域で、過去の調査で湖底に微生物マットの発達が知られている 5 湖沼と、ヒルガタワムシの大発生を目視で視認できた 1 季節湿地を対象に、無脊椎動物群および無脊椎動物群の餌の一部となる光合成生物の現存量を調べた。その結果、今回調査した 6 地点すべてでヒルガタワムシの分布を確認し、無脊椎動物群中での最優占現存量だった。季節湿地試料の乾燥重量 1 g あたりのヒルガタワムシの個体数密度 (182 個体 / g dry weight) は、湖沼中で最大個体数密度を示した菩薩池試料 (24 個体 / g dry weight) の約 7 倍となっていた。光合成生物の総体積量についても、季節湿地試料 ($6.1 \text{ mm}^3 / \text{g dry weight}$) は、湖沼試料 ($0.7 \text{ mm}^3 / \text{g dry weight}$) と比べて有意に大きな値を示した。調査対象とした 5 湖沼は、深部には液体の水が永年存在するため、一年を通じて生物が活動できる環境であると考えられる。一方で、季節湿地は、厳冬期の間は凍結や干出、暴風

にも曝される攪乱の大きな場である。攪乱の影響が少ない湖底に発達する微生物マット群集よりも、環境変動幅の大きな季節湿地において、光合成生物群と無脊椎動物群が多量に存在し、それらの中で、ヒルガタワムシ類が南極水圏生態系の消費者群集として優占していることを捉えた。

季節湿地で採取した微生物マット試料中から、ヒルガタワムシ類を分離抽出した。抽出されたヒルガタワムシ類は、外部形態の特徴に基づいて、南極固有種の *Philodina gregaria* と *Adineta grandis* と同定された。両種とも、野外試料から抽出した世代 (F0)、F0 から生まれた子どもである第一世代 (F1)、第二世代 (F2) の三世代にわたって飼育することに成功した。両種の生活史パラメータは飼育温度によって変化し、*P. gregaria* は、3°C~20°Cの環境下で成熟・増殖し、12°C および 15°C で増殖速度が最大となった。*A. grandis* は、3°C~15°Cの環境下で成熟・増殖し、9°Cでの増殖速度が最大となった。両種が分布した季節湿地の調査期間中の平均水温は、5.8°Cだったことから、両種は成熟にやや時間を要するものの、一定数の産子が可能な温度環境にあったと考えられた。

緑藻のクロレラを餌として施与することで、両種の継代飼育を成功させ、摂餌実験を行った。両種ともに、2~10 μm の大きさの粒径物を選好的に摂食し、人工物でも積極的に体内に取り込むことがわかった。また、真菌（イースト）とバクテリアを飼料として施与した場合でも成熟し、産子に至った。しかし、飼料の種類によっては、産子に至らずに死んだ個体の割合が 50%を上回るなど、飼料の差が両種の増殖特性に影響を及ぼすことが判明した。さらに、クロレラを餌として、濾水速度と温度との関係を両種のヒルガタワムシで測定した結果、*P. gregaria* の濾水量が、*A. grandis* よりも 3~10 倍多かった。両種には、輪盤の有無という形態的な違いがあり、これによる摂食様式が濾水量の大きな差となったと考えた。また、*P. gregaria* が 6°C で示した濾水速度は、中緯度域のヒルガタ

ワムシでの実験結果と同等の速度となっていた。

本研究で調査した微生物マット群集中の乾燥重量 1 g あたりの個体数と、1 個体の 1 時間あたりの濾水量の結果は、季節湿地において乾燥重量 1 g あたり 0.12 ml の水が、ヒルガタワムシ群集によって 1 時間で濾水されるという推定をもたらした。季節湿地の平均含水量が 0.48 ml / g dry weight であることから、湿地の水量の約 20%が、毎時間ヒルガタワムシによって濾水されると推定できる。一方で、通年ヒルガタワムシが活動可能と考えられる湖底では、湖の微生物マット群集中のヒルガタワムシ平均存在量に基づいて総個体数を見積もり、その総濾水量を見積もったところ、1 年で湖水の水量の約 18%に相当する 8,760 t と推定された。

本研究によって、ヒルガタワムシ類の南極大陸上の空白地域であった宗谷海岸露岩域の湖沼や湿地で、水圏生態系での優占分布を確認したとともに、環境変動の大きな季節湿地での成熟や増殖に関わる生活史応答を実験的に解明し、ヒルガタワムシによる濾水量が湿地生態系に与える影響を、大まかではあるが、評価するための情報を提示した。

第1章 研究背景と目的

1-1 研究背景

南極大陸は、極圏に位置する氷に覆われた孤立した大陸である。大陸の周囲は、南極周極流で囲まれているため、生物の侵入は極めて限られており、乾燥や強紫外線といった厳しい気候条件により、ごく一部の生物しか生存できず、地球上で生物多様性が最も低い地域の1つである (Chown et al. 2015)。大陸の大部分は氷床で覆われているため、生物の生息は、大陸のわずか0.18%程度を占める大陸岩盤が剥き出しとなった露岩域に限られている (Burton-Johnson et al. 2016)。低温、乾燥、高い日射量などの点で地球上において極限環境の1つである南極の露岩域 (図 1-1) では、夏季に雪や氷の融水が供給されるような場所で、藻類、コケ類、地衣類群落や微生物マットが発達する (図 1-2)。露岩域の氷河が後退した場所には湖が形成され、湖面は、一年の大半を通して氷で覆われているが、一定の水深がある湖では、湖底までは完全に凍結しない。一年中氷の下に液体の水がある湖では、湖底に水生コケや藻類を中心に構築された微生物マットが発達する (Elster 2002; Elster et al. 2004; 図 1-3)。南極大陸の陸上生態系において、微生物マットは最も豊かな生物群集と考えられている (Wilson 1965; Wharrton et al. 1983; Power et al. 2020)。また、夏季に雪の融水などで液体の水が供給されることによって形成される季節湿地においても、微生物マットやバイオフィルムの発達が報告されている (Nielsen et al. 2012; Wlostowski et al. 2019)。季節湿地や湖沼中に発達する微生物マットやバイオフィルムには、古細菌、細菌、シアノバクテリア類、真菌、微細藻類、原生動物、ワムシ類を含む微小無脊椎動物の存在が報告されている (Convey 1996; Peck et al. 2006; Verleyen et al. 2012)。微生物マットを育む水圏環境には、魚類などの捕食者が存在せず、微小な生物のみで構築

された生態系となっている。

微小な生物が主体として構築された南極水圏生態系では、湖底の微生物マットにおいて、シアノバクテリア類、珪藻類、緑藻類が主要な一次生産者である (Vinocur & Pizarro 2000; De Los Rios et al. 2004; Komárek et al. 2008; Kopalová et al. 2012)。主要な消費者としては、無脊椎動物のワムシ、クマムシ、センチウ、原生動物の繊毛虫などが報告されている (Velázquez et al. 2017; Almela et al. 2019)。特にワムシ類は、濾過摂食を行う消費者として、物質循環上で重要な生物群である (Wall 2005; Almela et al. 2019)。ワムシ類の中でもヒルガタワムシ類 (図 1-4) は、南極の水圏環境に生息する無脊椎動物群の中で最も優占する分類群の一つであり (Suren 1990; Janiec 1993; Ingole & Paruekar 1993; Dartnall 1995)、亜南極、南極半島、南極大陸にかけて広く分布することが知られている (Fontaneto et al. 2015; 図 1-5)。

ヒルガタワムシ類は、体長が 60~800 μm と微小な大きさの生物群であるが、南極の探検時代より大発生が目視観察がきっかけとなって存在が知られ、Murray (1910) が初めて数種の新種記載を行うと共に、南極大陸におけるヒルガタワムシの分布を報告した。南極のヒルガタワムシ類の分布や種数は、Iakovenko et al. (2015) によってまとめられ、現在までに南極の固有種 19 種を含む 66 種が形態的特徴に基づいた種同定により報告されている。その中でも、南極固有種の 1 種である *Philodina gregaria* Murray (1910) は、南極大陸の露岩域に周極的に分布することが報告され (Murray 1910; Schmitt 1945; Donner 1972; Heywood 1977; Everitt 1981; Dartnall and Hollowday 1985; Dartnall 1992; Izaguirre et al 2003; Lukashanets et al 2019)、しばしば、南極の季節湿地や浅い湖沼の微生物マット上で大発生することも報告されている (Murray 1910; Dougherty and Harris 1963; Dougherty 1964; Dartnall 1992; 図 1-6)。Dartnall (1983) は、目視で観察できた大

発生の規模を 2000 万個体/m² と推定した。ヒルガタワムシ類は、南極から採取した試料の解析により、分布や大発生、あるいは乾眠特性を有するなど、断片的ながら一部の生物学的特徴に関しては、研究報告がなされてきた。しかし、南極の水圏環境での活動実態や生活史戦略、さらには水圏環境の物質循環に消費者生物として、どの程度貢献している生物群なのかといった、生態学的な議論ができるほどの知見はない。南極へのアクセスが限られることによる研究の機会の少なさや、微小な生物群であるがゆえに、大発生時以外には見過ごされやすいこともあり、先行研究も限られ研究が進んでいない。

南緯 69 度、東経 39 度に位置する、東南極、昭和基地周辺の宗谷海岸には、海岸の縁辺部にいくつかの露岩域が存在する (図 1-7)。これらは、最終氷期以降、地球環境規模の環境変動の影響を受け、氷河後退に伴う岩盤の露出と氷床の荷重減少により、基盤が隆起したことによって形成され (Miura et al. 2002; Kawamata et al. 2020)、露岩域で産出した二枚貝の化石の年代測定や岩石の表面露出年代の測定によって、宗谷海岸の露岩域は 1 万~5 千年前に氷から解放され表出したと推定されている (Kawamata et al. 2020)。およそ 200 km² の宗谷海岸の露岩域には、100 を超える淡水湖から超塩湖まで様々な水質の湖沼が点在している (Sugawara et al. 1959; Higano 1977; Murayama 1977; Kimura et al. 2010; Kudoh & Tanabe 2014)。これまで、日本の南極地域観測隊 (Japanese Antarctic Research Expedition、JARE) によって、宗谷海岸の露岩域において生態学的調査 (秋山 1974; Imura et al. 2003; Fujii et al. 2010; Chaya et al. 2019; Hirose et al. 2020)、陸水学的調査 (田邊・工藤 2009; Kudoh and Tanabe 2014)、地学的調査 (Matsumoto et al. 2010; Takano et al. 2012; Kawamata et al. 2020) が行われ、湖沼の水質や循環などの特性、湖沼成立の起源が異なることが報告されてきた。

多くの淡水湖沼の湖底には、南極の他の地域でも認められている微生物マッ

トが発達し、厚く堆積していることが報告されている (Imura et al. 2003; Kudoh and Tanabe 2014)。これまで、微生物マットの生物相の研究が行われ、他の南極湖沼と同様にシアノバクテリア類、微細藻類、水棲コケ (Fukushima 1961; Hirano 1983; Oguni and Takahashi 1989; Ohtsuka et al. 2006)、クマムシ (Tsujiimoto et al. 2014) の分布が報告されている。また、瀬戸 (2001)、Kudoh et al. (2008) により、ぬるめ池という塩湖において、カイアシ類のソコミジンコの存在も報告されている。いくつかの湖沼の微生物マットにおいては、16S rRNA と 18S rRNA 遺伝子を用いた遺伝子の網羅的解析も行われ、他の南極湖沼と同様に真菌やシアノバクテリア類などの多様な微生物の遺伝子が検出された (Nakai et al. 2012; Hirose et al. 2020)。しかし、微生物マット中の生物相の研究は、他の南極地域と比較して進んでおらず、上述の報告に限られている。他の南極オアシスと呼ばれる露岩域において、優占分類群であるヒルガタワムシ類の分布については、宗谷海岸の露岩域では、陸上コケからの顕微鏡観察による発見 (Sudzuki 1964) と、湖岸における発生報告 (Kudoh et al. 2022) に限られ、水圏環境の微生物マット中におけるヒルガタワムシ類の分布や存在量に関しては、正式な報告はなされていない。

1-2 研究目的

本研究では、1) 昭和基地周辺の宗谷海岸露岩域の水圏環境でのヒルガタワムシの分布実態を明らかにし、2) 南極で採取したヒルガタワムシの生活史特性を飼育実験で調べたのち、3) 濾過摂食可能な餌サイズや濾水量を実験的に求めた。

1) ~3) に基づいて、未解明であった宗谷海岸露岩域におけるヒルガタワムシの分布や微生物マット群集中の現存量、さらには水圏環境でのヒルガタワムシの増殖や物質循環上での生態学的働きを解明を目指した。

本研究論文は、第 2 章で、宗谷海岸露岩域の水圏環境中のヒルガタワムシの分布を個体数と生物体積の観点で捉えた。次に第 3 章では、種同定と継代飼育を試み、継代飼育に成功した南極産ヒルガタワムシ 2 種を異なる飼育温度条件下で飼育することで、一生涯における成熟日数、出産数、寿命の生活史特性を調べた。これにより明らかになった生活史の特性をもとに、南極の野外環境下でのヒルガタワムシの生存可能性と増殖について議論した。第 4 章では、継代飼育ができた 2 種の摂食可能な餌の大きさ、種類、時間当たりの濾水量を実験的に測定し、摂餌生態の観点から南極の水圏環境でのヒルガタワムシの濾水能力を論じた。最後に、第 5 章ではこれらをまとめて総合的に考察し、南極の水圏環境において優占分類群の一つである濾過摂食者ヒルガタワムシの生態学的役割について議論した。

第2章 宗谷海岸露岩域の水圏環境におけるヒルガタワムシ類の分布

2-1 背景と目的

海洋性南極から大陸性南極まで、南極大陸全域の湖沼や池に発達した微生物マットには、微生物などの消費者群集として、ヒルガタワムシ、クマムシ、センチュウという無脊椎動物が遍在する (Suren 1990; Ingole & Paruekar 1993; Janiec 1993; Dartnall, 1995)。これら無脊椎動物の中で、ヒルガタワムシは、季節湿地に発達した微生物マット上でしばしば大発生することが報告されている (Murray 1910; Dougherty & Harris 1963; Dougherty 1964; Dartnall 1992)。しかし、微生物マット群集自体が水圏のプランクトン群集に比べ、定量化が困難なベントス生物群であることや、アクセスが制限され、野外研究の実施が容易でない場所に発達することから、大発生現象はもちろん、微生物マット自体の生物の群集構造についての定量評価を試みた研究は、きわめて限定的である。これらに加え、季節湿地という生物活動の場は、存在期間が夏季のみと限られており、湿地の成立は天候や気象の影響を受ける。湿地にも湖底や池と同様に微生物マットが構築され、生物活動が活発に行われる重要な場所となっているが (Andriuzzi et al. 2018; 図1-2)、湿地の形成自体に環境変動が大きく作用するため、その形成過程は不安定であり、生物群の定量評価が困難である。そのため、季節湿地の生物群を定量的に評価した研究は湖沼よりもさらに限られている。

東南極、プリンスオラフ海岸の南端部、宗谷海岸に面する昭和基地周辺の宗谷海岸露岩域には、淡水湖から超塩湖まで様々な水質の湖がある (Sugawara et al. 1959; Higano 1977; Murayama 1977)。それらの中で、ほとんどの淡水湖の湖底には、他の南極露岩域に存在する淡水湖と同様に、微生物マットが発達している

(Imura et al. 2003; Kudoh & Tanabe 2014)。近年の研究では、宗谷海岸露岩域のいくつかの湖沼から微生物マットを採取し、18S rRNA 遺伝子を解析したところ、他地域の南極湖沼と同様に無脊椎動物の遺伝子が検出され、ヒルガタワムシ類の存在も示唆された (Nakai et al. 2012; Hirose et al. 2020)。また、近年実施された南極観測では、スカルブスネス露岩域にある湖岸に隣接した湿地で、ヒルガタワムシ類が大量に出現していたことが目視で観察されている (Kudoh et al. 2022)。しかし、宗谷海岸露岩域の水圏環境におけるヒルガタワムシの分布に関する報告は、これらの研究報告のみに限られ、ヒルガタワムシ類の宗谷海岸露岩域での分布に関しては、東南極において研究上の「空白地帯」となっていた (Iakovenko et al. 2015)。

本研究では、東南極の宗谷海岸にある 5 つの湖と 1 つの季節湿地の微生物マットを対象に、定量評価可能な試料採取を行い、ヒルガタワムシの分布解明を目指して、微生物マットを構成している各生物群の個体数と生物体積の測定を実施した。無脊椎動物群としては、ヒルガタワムシと同時に、クマムシとセンチウの生物体積も測定し、出現実態をまとめた。さらに、ヒルガタワムシの餌として考えられる光合成生物を目や綱レベルで分類し、それぞれの分類群の細胞数と生物体積も計測した。

2-2 方法

2-2-1 調査地

昭和基地の約 40 km 南方にあるスカルブスネス露岩域 (69°28'S、39°36'E、図 2-1) に存在する菩薩池 (標高: 130 m、面積: 0.009 km²、最大水深: 4.8 m)、仏池 (標高: 120 m、面積: 0.006 km²、最大水深: 3.0 m)、如来池 (標高: 130 m、面積: 0.007 km²、最大水深: 3.0 m)、長池 (標高: 70 m、面積: 0.048 km²、最大水深: 10.2 m)、親子池 (標高: 5 m、面積: 0.048 km²、最大水深: 8.0 m) 湖畔の季節湿地 (69°28'S、39°36'E、標高: 5 m、最大水深: 0.05 m)、およびスカルブスネス露岩域から約 30 km 南方にあるスカーレン露岩域 (69°40'S、39°25'E) にあるスカーレン大池 (標高: 10 m、面積: 0.205 km²、最大水深: 9.2 m) の 5 湖沼 1 季節湿地を調査地とした。選定理由は、湖については、過去の調査 (Imura et al. 2003; Kudoh & Tanabe 2014) で微生物マットの発達を確認されており、調査時に湖面が結氷していないこと、一方の季節湿地については、ヒルガタワムシが目視で観察可能な規模で発生していたことである。現地調査は、第 60 次南極地域観測隊の夏季活動期間 (2019 年 1 月) に実施した。

2-2-2 微生物マットの採取

湖沼では、空気注入式ゴムボート (EC2-521、アキレス株式会社) を用いて、湖氷による攪乱の影響を受けにくい、水深 2 m 以上の湖底の微生物マットを、採泥器 (Ekman-Birge、typeRIGO、Fukuhara & Sakamoto 1987) で採取した。1 回の採取で微生物マット (15×15 cm²) 厚さ 5 cm の表層のサンプルを採取した。一つの湖沼につき、5 地点でサンプリングを実施した。得られたサンプルの表面から 1~2 cm の厚さを、薬さじで 10 点採取したのち混合し、チャック付きのプラ

スチック袋に入れ、分析に使用するまで-20℃で保管した。季節湿地は、湖底のように有機物が厚く堆積しておらず、採泥器を用いてのサンプル採取は困難なため、葉さじを用いて、目視で微生物マットに赤斑が確認できた地点を中心に 10 cm 間隔で、5 地点からサンプルを採取した。得られたサンプルは、チャック付きのプラスチック袋に入れ、湖沼のサンプルと同様に分析に使用するまで-20℃で保管した。

2-2-3 水質、含水量および強熱減量の測定

湖の水質は、2019年1月4～18日の期間に（菩薩池：1月4日、仏池：1月5日、如来池：1月6日、長池：1月7日、スカーレン大池：1月18日）、多項目水質計（ProDSS、YSI）をボート上から吊下げ、水温、塩分、pHを測定した。湿地では、2019年1月11日に、上記の多項目水質計では大きすぎるため、センサーが小型で少量の水でも測定可能な防水型マルチ水質計（HJ-PC5、SATOTECH）を用いて、同様の項目を測定した。季節湿地の水深は、物差しを用いて測定した。なお、夏季の湖沼の水質は、測定時期、融雪水量、および気象条件により年で大幅に異なるため、過去の観測データ（2013年12月18日、2016年12月30日）も参考にした。

乾燥重量を測定するために、実験室に持ち帰った全てのサンプルを4℃のインキュベーターで解凍した。磁性るつぼを精密電子天秤（AJ150、METTLER TOLEDO）にて秤量した。解凍したサンプル約5gを磁性るつぼに入れ、湿重量測定を行った。その後、105℃に設定したオーブンにて質量が変化しなくなるまで4時間以上加熱し、サンプルの入ったるつぼをオーブンから取り出して冷却し、乾燥重量を求めた。サンプルの含水率は、以下の式(1)を用いて算出した。

$$\text{含水率} = \text{湿重量 (g)} / (\text{乾燥重量 (g)} + \text{湿重量 (g)}) \quad (1)$$

サンプルの強熱減量は、乾燥重量を求めたサンプルを、さらに 550°C に設定したマッフル炉で 4 時間加熱して重量の変化を測定し、以下の式 (2) を用いて強熱減量を算出した。

$$\text{強熱減量} = (\text{乾燥重量 (g)} - \text{強熱後の重量 (g)}) / (\text{乾燥重量 (g)}) \quad (2)$$

2-2-4 無脊椎動物の個体数、体積の測定

各湖沼および季節湿地について、解凍したサンプル 1 g (湿重量) を 50 ml のビーカーに入れたのち、4 ml の蒸留水を加えて攪拌し、実体顕微鏡下で観察できたヒルガタワムシの全個体数を数えた。同時に、ヒルガタワムシに加え、観察できたクマムシ、センチウの 3 分類群の個体数も計測した。この工程は、1 サンプルにつき 3 回行った。観察された個体の体積を算出するため、それぞれの分類群の個体を実体顕微鏡 (Nikon、日本) 下で撮影し、画像をもとに体幅と体長を、コンピューターにインストールしたイメージソフトウェア ImageJ (Wayne Rasband (NH), Ver.1.52) で測定した。センチウの体長は長軸を測定した。ヒルガタワムシとクマムシは体を伸縮させるため、伸びきった時の体長を測定した。ヒルガタワムシ、クマムシ、センチウの 3 分類群の体積は、Hillebrand et al. (1999) を参照し、以下の式で算出した。

$$\text{体積} = (\text{体幅} / 2)^2 \times \text{体長} \times \pi \quad (3)$$

ここで、 $\pi = 3.14$ である。

(1) 式で求めた各サンプルの乾土係数を用いて、乾燥サンプル 1 g における各分類群の占める体積 ($\text{mm}^3/\text{g dry weight}$) を算出した。分類群毎の無脊椎動物の体積は、以下のように算出した。

$$B = N \times V \quad (4)$$

ここで、 B ($\text{mm}^3/\text{g dry weight}$) は乾燥重量 1 g あたりの生物の体積、 N は、乾燥重量 1 g あたりの生物の平均個体数 (個体 / g dry weight)、 V は、3 分類群生物それぞれの体積の平均値 (mm^3) である。

2-2-5 光合成生物の分析

冷凍していたサンプルを 4°C に設定したインキュベーターに入れ、24 時間かけて解凍した。解凍後のサンプル 1 g を 50 ml のビーカーに量り取り、4 mL の蒸留水を加えたのち、サンプルが十分にほぐれるように攪拌した。ピペッターを用いて 20 μL のサンプル攪拌液をスライドグラスに分注し、カバーグラス (22 mm \times 22 mm) を被せてプレパラートを作成した。顕微鏡の接眼レンズを 10 倍、対物レンズを 40 倍に設定し、400 倍の倍率で、光合成生物を観察した。観察の際には、カバーグラス左下を起点とし、横軸方向に視野を移動させた。400 倍の倍率では、縦方向の視野範囲は 0.58 mm であったため、横方向 1 ラインあたりの面積は 12.65 平方ミリメートル (22 mm \times 0.58 mm = 12.65 mm²) となった。視野に出現した光合成生物を分類しながら、細胞数と細胞サイズを測定した。なお、シアノバクテリアについては、緑色励起光によってフィコビリタンパク質由来の橙色自家蛍光が知られているため、蛍光顕微鏡を用いて、同様の倍率 (400 倍) で観察した。出現細胞の総数が 200 に達するまで観察を続け、観察に要した

ライン数、分類群ごとの細胞数と細胞のサイズを記録した。

原核生物のシアノバクテリアは、細胞の形態学的特徴によって3グループ(単細胞性シアノバクテリア、糸状性シアノバクテリア、異質細胞形成シアノバクテリア)に分け、さらに門から属レベルで同定を行った。一方、真核生物である藻類については、形態学的特徴によって4つ(珪藻類、緑藻類、接合藻類、黄緑藻類)に分け、さらにシアノバクテリアと同様門から属レベルでの可能な範囲での同定を行った。細胞のサイズの測定は、顕微鏡に接続されたコンピューターにインストールしたイメージソフトウェア (cellSens, Ver.4.1 ソフトウェア、OLYMPUS、日本) を用いた。細胞サイズは、各藻類の長径と短径を測定すると同時に、細胞の形状を楕円、球、半球を付した円柱といった形態に近似し、体積を推定した。体積計算のための立体への近似には Hillebrand ら (1999) を参考にした。記録したライン数、細胞数、細胞の体積と、1 ラインの面積 (ラインの長さ×顕微鏡の視野の幅=12.65 mm²)、希釈率 (5 倍)、求めた各サンプルの乾土係数を用いて乾燥サンプル 1 g における各分類群の占める細胞容積を算出した。この作業を各サンプルで3回繰り返して平均、標準偏差を計算した。また、湖沼によって細胞容積の合計値を比較するため、Tukey Kramer 法で多重比較検定を実施した。統計解析はソフトウェア R の Ver.4.0.2 を用い、グラフの作成には R の ggplot2 パッケージを使用した。

2-2-6 統計解析

5 湖沼と 1 季節湿地の微生物マットから得られた無脊椎動物と光合成生物の乾燥重量あたりの生物の体積について、非計量多次元尺度法 (NMDS 法 (Non-metric multidimensional scaling)) を用いて、それぞれの試料の群集構造を比較した。NMDS 分析は、統計解析ソフト R version 4.0.2 (R Development Core Team 2020)の

vegan パッケージの metaMDS 関数を用いて行った (Oksanen et al. 2018)。また、サイト間の生物の体積データについて平均値の差の検定を実施するため、Welch t-test を行った。すべての検定では、有意水準を 0.05 と設定した。

2-3 結果

2-3-1 調査地の環境

サンプル採取時の6つの調査地は、塩分が0-1.13 ppt、pHが8.27-8.75であり、淡水、弱アルカリ性と共通していた。水温については、湖氷消失直後の長池では9.3°Cを示したものの、他の調査地では、3~5°Cを示した(表 2-1)。採取した微生物マットは全てシルトを含む有機物と生物で構成されていた。サンプルの含水量と強熱減量については、スカーレン大池で値が最も高く、長池が最も低い値を示した。季節湿地は、長池に次いで含水量と強熱減量の値が低かった。

2-3-2 無脊椎動物の現存量

今回の観察では、全6地点でヒルガワムシ、クマムシ、およびセンチウが観察され(図 2-2)、それぞれの分類群ごとに体サイズ計測を行った(表 2-2)。ヒルガタワムシは、スカーレン大池を除く5地点で個体数が無脊椎動物群中最多となった。このうち、クマムシの個体数が多かったスカーレン大池を除くすべての地点では、センチウの個体数は無脊椎動物群中で最少であった(表 2-3)。

無脊椎動物3群の体積は湿地で最大となっていた。図 2-3b と表 2-4 は、各調査地の無脊椎動物の体積を示している。各調査地で、無脊椎動物全てを合計した体積は、湿地($0.35 \pm 0.26 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1} \text{ dw}$)が5つの湖よりも7-30倍有意に高い値を示した($p < 0.01$)(表 2-5b)。湖沼試料中では、菩薩池が無脊椎動物の総体積が最も大きかった($0.05 \pm 0.02 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1} \text{ dw}$)。一方、長池($0.01 \pm 0.01 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1} \text{ dw}$)とスカーレン大池($0.01 \pm 0.01 \text{ mm}^3 \text{ g}^{-1} \text{ dw}$)で最も小さかった。無脊椎動物の3群のうち、ヒルガタワムシはすべての地点において総体積の60-90%を占めていた。

2-3-3 光合成生物の現存量

光合成生物は、シアノバクテリア類で Chroococcales、Nostocales、および Oscillatoriales の 3 目、藻類では、Chlorophyceae、Bacillariophyceae、Zygnematophyceae、および Xantophyceae の 4 綱、合計 7 分類群を識別し計数と計量を行った (図 2-4; 表 2-3)。Chroococcales、Nostocales、Oscillatoriales、Chlorophyceae、および Bacillariophyceae の 5 つの分類群は全地点で出現した。一方、藻類の Xantophyceae は、長池でのみ見つかった。生物体積については、長池以外では、シアノバクテリアが光合成生物の総体積の 70%以上を占めた。特に、Nostocales や Oscillatoriales は、高い値を示していた (図 2-3a; 表 2-4)。

光合成生物の総体積は、湿地が最も大きい値を示したものの、次に大きな値を示したスカーレン大池の値との間に有意な差は認められなかった ($p > 0.05$)。湖沼間で光合成生物の総体積の値を比較すると、スカーレン大池が最大で、他の湖沼の 3~7 倍であった ($p < 0.01$) (表 2-5a)。一方、最小は長池だった。長池と仏池では光合成生物の総体積値に有意な差があり、各湖沼が隣接し合う仏池、如来池、菩薩池では有意な差は認められなかった ($p > 0.05$)。光合成生物の総体積に占める珪藻類の割合は、仏池、如来池、菩薩池、およびスカーレン大池では 1~15%であったのに対し、長池では 90%以上、湿地では 80%以上だった (図 2-3)。仏池では、他の調査地では低い値を示したシアノバクテリアが総体積の 90%以上を占めた。

2-3-4 群集構造の解析

全サンプルの無脊椎動物と光合成生物の体積に基づいた群集構造を NMDS 法で解析した。今回得られたストレス値 (0.097) は、NMDS プロット上の結果が、

良的なあてはまりであったことを意味する。プロットはそれぞれの湖沼と湿地とサンプリング地点で集中する傾向が強く、これは同一の湖沼や湿地内での群集構造が似通っていることを示すものだった。一方、異なる湖沼、湿地間では、プロットは離れる傾向が認められた(図 2-5)。ただし、湖沼の物理的な距離が近い仏池、如来池、菩薩池ではそれぞれのプロットの距離が近接して配置されたことから、これらの湖沼の群集構造は類似している可能性を示すものであった。

2-4 考察

本研究では、観察した全ての微生物マット試料から、ヒルガタワムシ・クマムシ・センチュウが検出され、これら 3 群の無脊椎動物が宗谷海岸の湖沼や湿地にも存在していることが明らかとなった。特に、季節湿地では湖沼と比べて無脊椎動物群の個体数と生物体積が大きくなっていた。3 群の無脊椎動物群は、南極の淡水圏環境、特に湖底に発達した微生物マットに出現することが報告されている生物群である (Suren 1990; Janiec 1993; Dartnall 1995; Ellis-Evans 1996)。本研究においても、湖底に発達した微生物マット試料中に 3 群の無脊椎動物群が遍在していたことを確認した。

南極の季節湿地では、ヒルガタワムシの大発生がしばしば報告されている (Murray 1910; Dougherty & Harris 1963; Dougherty 1964; Dartnall 1992)。本研究では、スカルブスネスの親子池脇に生じた季節湿地において、ヒルガタワムシが大量に出現していたことを目視観察できた。他の文献値と比較をするため、本研究で得られた試料乾燥重量あたりの個体数密度から、1 平方メートルあたりの個体数を算出した。微生物マットの厚さ (2 cm)、および平均含水量 (0.47) から、1 平方メートルの微生物マットの乾燥重量はおおよそ 1 kg と見積もられ、厚さ 2 cm の微生物マット 1 平方メートルに存在するヒルガタワムシの個体数は、微生物マット中のヒルガタワムシ個体数密度 (182 個体 / g⁻¹ dry weight) を利用し、 1.82×10^5 と見積もられた。ヒルガタワムシ大発生時の個体数に関しては、ロス島の浅い池で 1 平方メートルあたり 4.26×10^5 個体 (Suren 1990)、シグニー島の季節湿地においては、1 平方メートルあたり 2.0×10^7 個体 (Dartnall 1992) が報告されている。本研究で見積もられた季節湿地のヒルガタワムシの個体数は、シグニー島の湿地で得られた値のおおよそ 100 分の 1 にあたり、ロス島の浅い池で得られた報告の半分程度であった。本研究では、季節湿地から微生物マットを採取

する際に、季節湿地のヒルガタワムシの平均的な存在量推定のため、肉眼レベルでヒルガタワムシが大量に出現している赤斑した場所以外からも試料採取を行った。そのため、大発生時のヒルガタワムシの個体数を過小評価している可能性がある。赤斑した場所から採取した試料のみで算出すると、1平方メートルあたりの個体数は 3.82×10^5 となり、ロス島での大発生報告の個体数密度と同等であった。

各調査地におけるそれぞれの生物群のサイズ測定結果の中で、ヒルガタワムシ類の体長に着目すると、採集場所ごとに体長差があるように見受けられた。湿地の試料から得られたヒルガタワムシの体長は、5湖沼のヒルガタワムシの体長と比べて約2倍であった(図2-6)。このような体サイズにおける顕著な違いは、湿地に出現したヒルガタワムシが湖沼のヒルガタワムシ類とは別種である可能性が考えられる。

本研究では生物の現存量に関し、生物体積を計量しており、いわゆるバイオマスとして生物の重量を直接計測してはいない。しかし、生物体積がバイオマスとしての重量に比例すると仮定すると、季節湿地で見いだされる無脊椎動物群と光合成生物群は、湖底に発達する微生物マット群集で見いだされる両群集より大きなバイオマスとなっていると推察される(図2-7)。これは、南極の季節湿地が光合成生物のバイオマスが高い生物活動の場であるという *Andriuzzi et al.* (2018) の指摘と一致するものである。

無脊椎動物群間の体積から見積もった存在量を比較すると、推定精度の評価など検討することはあるものの、調査を行った全ての湖沼の微生物マットと湿地の微生物マット試料中で、ヒルガタワムシが無脊椎動物群全体の半分以上の体積を占め、優占群集であったことが明らかである。宗谷海岸露岩域の湖沼と湿地という水圏環境、少なくとも調査を行った複数場所において、ヒルガタワムシ

が主要な無脊椎動物群集であった。

ヒルガタワムシは、シアノバクテリアや珪藻類を優先的に摂食し (Velázquez et al. 2017)、微生物マットの一次消費者として重要な役割を果たしている指摘される生物群である (Almela et al. 2019)。本研究では一次生産者 (光合成生物群) としてシアノバクテリア類 (Chroococcales、Nostocales、Oscillatoriales) と珪藻類を含む藻類 (Chlorophyceae、Bacillariophyceae、Zygnematophyceae、Xantophyceae) を識別し、計数と計量を行った。これらの光合成生物群は、宗谷海岸周辺も含めた南極湖沼の微生物マットに遍在している主要な群集である (Fukushima 1961; Hirano 1961; Elster et al. 2004)。

光合成生物の総現存量は、それぞれの湖沼に発達した微生物マット試料で異なり、スカーレン大池が最大となっていた。スカーレン大池は海跡淡水湖であり、海成堆積物層の上に淡水微生物起源の堆積物層が重積している湖沼の一つである (Matsumoto et al. 2006; Kawamata et al. 2020)。Tanabe et al. (2017) は、スカーレン大池の堆積物間隙水の栄養塩濃度が、今回試料採取を行った他の 4 つの湖よりも、顕著に高いことを報告している。南極大陸上の他地域の露岩域での研究においても、栄養塩を多く含んだ水が供給される淡水圏 (湖沼や流域) では、光合成生物のバイオマスは大きくなる傾向が認められる (Kohler et al. 2016; Wlostowski et al. 2019; Zębek et al. 2021)。本研究で調査を実施した季節湿地は、集水域にユキドリの営巣地があり、融雪水には生物活動を介した栄養塩が湖沼水中よりも高濃度に含まれ、供給されていることを示す観測事例もある (Kudoh et al. 2022)。湿地においては、季節的にはあるが、高濃度の栄養塩供給が光合成生物群の繁殖を支えていた可能性が高い。一方で、出現していた光合成生物群集組成を見ると、季節湿地においては、緑藻類 Chlorophyceae は湖沼よりも小さな値を示し、珪藻類 Bacillariophyceae は大きな値を示すなど、分類群による存在

量の違いが認められた。

Allende & Pizarro (2006) および Izaguirre et al. (2021) は、水圏環境の植物プランクトンが、大量出現したヒルガタワムシによりトップダウン制御によって群集組成が変化する可能性を示唆したが、本研究では少なくともヒルガタワムシの光合成生物総量に対するトップダウン制御との関係は不明である。これは、湖沼の微生物マットで見られたものと同様に、ヒルガタワムシが高密度となった湿地での無脊椎動物の現存量が、光合成生物群集総量の 10%未満であり (図 4)、無脊椎動物、特に優占群集のヒルガタワムシがその摂食作用を通じて光合成生物の総体積を減じさせているようには見えなかったためである。しかしながら、極域生態系において微小動物群集が、微生物や微細藻類に対して無視できないほどのトップダウン効果を有しているとの報告例もある (Vincent and Quesada 2012)。一例は、北極圏の湖沼での食物網研究で指摘がなされてもいる (Rautio and Vincent 2006)。本研究では、光合成生物群の総現存量とヒルガタワムシ存在量との比較、もしくは特定の光合成生物群存在量への影響を明確に指摘できるほどの関係の解析には至らなかった。しかし、季節湿地と湖沼で認められた光合成生物群集の量的組成の違いにヒルガタワムシをはじめとした無脊椎動物群の摂食作用が影響していた可能性を否定できるような観測事実もまた、現時点では存在しない。季節湿地と湖沼の微生物マット群集で認められた光合成生物量総量と無脊椎動物群生物量総量がおおよそ 10:1 程度の割合でみられたことは、むしろ光合成生物の総存在量、もしくは生産活動によって無脊椎動物群がボトムアップ効果として支えられているようにも捉えられる (図 2-4)。

微生物マット生態系での優占消費者群集であったヒルガタワムシが濾過摂食作用を通じ、どのような生物群へ影響しうるかは、何らかのトレーサーを用いた分析的研究による直接的な評価、あるいは摂餌実験などでさらに追及すべきと

ころと考えた。本研究の第4章において、飼育実験を通じ、その追及を試みた。

第3章 南極産ヒルガタワムシの生活史

3-1 背景と目的

宗谷海岸露岩域の水圏環境で検出された3群の無脊椎動物群集、ヒルガタワムシ・クマムシ・センチュウの中で、ヒルガタワムシは、湖沼と季節湿地の微生物マット群集の中で常に優占群集となっていた。特に、季節湿地で個体数や生物体積が大きく、これまでに他の南極露岩の湿地で大発生現象として報じられていた個体数密度と同等の規模のものであることを前章で述べた。季節湿地は南極の短い夏に、氷雪の融解水の供給によって出現・成立する場であり、水の供給やその水温環境は、気候の変動やその時の天候によって、きわめて大きく変化するものである。観測時にすでに形成されていた季節湿地に、過去の南極での報告例に匹敵するヒルガタワムシ群集が高密度で存在していたことは、この群集が湿地環境で生存でき、さらに増殖活動を営んで個体数や生物体積を増加させる能力があることを示唆するものである。

南極固有種として報じられているヒルガタワムシについては、2種での生活史と温度との関係の報告がある (Dougherty 1964、 Dartnall 1992)。それらは、南極で大発生していた群集を採集したものを実験室環境で飼育した結果を報じたものであり、固有種である *Philodina gregaria* Murray (1910) と *Adineta grandis* Murray (1910) について、6°Cの水温で成熟し、産子する低温での増殖を説明するものであった (Dougherty 1964、 Dartnall 1992)。これら2種は、水温の変動が比較的安定な湖沼より、大幅な変動が予想される季節湿地での高密度分布報告がある種である (Ingole and Paruekar 1993; Janiec 1993; Dartnall 1995)。湿地環境ゆえ、6°Cよりも広い温度域を経験していると考えられ、湿地での分布や大発生現象の説明のためにも、広範囲の温度帯での生活史応答性を調べる必要がある。優占す

る無脊椎動物群のヒルガタワムシの生活史と環境との関係をより詳細に明らかにすることは、生物の生存にとって厳しいとされる南極の環境で生き続け、さらに優占できる能力を評価することにもつながる。南極の水圏でのヒルガタワムシの消費者としての生態学的役割の解明につながる重要な研究と考えた。

本章では、南極、宗谷海岸の季節湿地に優占し分布していたヒルガタワムシの生活史の詳細な環境応答性を調べるために、実験環境下でのヒルガタワムシの継代飼育を試みた。微生物マットから乾眠していたヒルガタワムシを抽出分離し、餌としてクロレラを添加した人工培地中で長期間飼育し、生活史に関するパラメータを実験的に計測した。南極で実測された湿地の温度環境の範囲を中心に生活史パラメータの応答性を調査し、対象としたヒルガタワムシの夏季の増殖や生活史について考察した。

3-2 方法

3-2-1 調査地

宗谷海岸露岩域のスカルプスネス (69°20'S, 39°36'E) において、2 章でヒルガタワムシが目視で観察できた季節湿地 (69°28'S, 39°36'E) からヒルガタワムシ飼育試料を採取した (図 3-1)。季節湿地は、親子池に隣接した湖から湖水が海へ流出する付近に発達したものであり、観測期間中は、親子池からの流出水で終始涵養されていた。

3-2-2 水温の測定

2019 年 1 月 4 日～10 日、試料を採取した地点 (水深 0.05 cm) の水温を、温度センサー付きデータロガー (UTBI-001、TidbiTv2、HOBO) を用いて 30 分ごとに記録した。また、自動気象観測装置が湿地脇に設置されており、気象データを必要に応じて使用した。

3-2-3 ヒルガタワムシの採取

第 60 次日本南極地域観測隊 (JARE) 夏季調査活動期間中の 2019 年 1 月 10 日に、葉さじを用いて、季節湿地表面に発達した微生物マットの中で、ヒルガタワムシが集中分布していると予想された赤斑部の微生物マットを 5 点採取した。採取したサンプルは、チャック付きのプラスチック袋に入れたのち、凍結した。サンプルは実験に供するまで -20°C で保存した。

3-2-4 ヒルガタワムシの飼育

サンプルからヒルガタワムシを抽出するため、4°C のインキュベーター内でサ

サンプルを 24 時間かけて解凍したのち、ショ糖溶液の濃度勾配を利用した遠心分離法 (Freckman and Virginia, 1993) に従い、ヒルガタワムシの抽出を行った。手順としては、網目 425 μm の分析用ふるいの下に網目 40 μm の分析用ふるいをあてがい、網目 425 μm のふるいの上で蒸留水を注ぎながら試料を濾し、425 μm より大きい砂礫などを取り除いた。40 μm のふるい上に溜まった試料を 50 ml の遠沈管に入れ、蒸留水を遠沈管の 50 ml の線まで注ぎ、1 度目の遠心分離を行った (5 分、10°C、0.62 \times g)。沈殿物が浮上しないように上澄みの水を捨て、40% の濃度のショ糖水を遠沈管の 50 ml の線まで注ぎ、再度遠心分離を行った (1 分、10°C、0.62 \times g)。上澄みの溶液を、網目 25 μm の分析用ふるいの上に注ぎ、25 μm より小さなものを取り除いた。網目 25 μm のふるい上の沈殿物にはヒルガタワムシが他の夾雑物とともにいると考え、蒸留水で注ぎながらふるい上の沈殿物をシャーレに移した。抽出したヒルガタワムシ個体を、アーウィンループ (Schram and Davison, 2012) を用い、実体顕微鏡下で単離した。顕微鏡観察で外部形態や卵胎生などの特徴から種同定を行った。

Tsujimoto et al. (2015) が南極産クマムシの飼育方法として報告している培地を改変し、ヒルガタワムシの飼育培地 (ボルビック水 (キリンビバレッジ株式会社) 2.5 ml、緑藻類 *Chrorella* sp. (生クロレラ V-12、クロレラ工業株式会社、東京、日本) 0.2 ml) を調製し、培地とした。プラスチック製培養プレート (TPP 組織培養プレート、24 穴、平底) に 2.7 ml の培地を入れたのち、各穴に 1 個体入れ、複数の温度下で飼育を開始した。Hagen et al. (2009) の方法を参考に、1 週間に 1 度、1.5 ml の培地を交換した。クロレラの過剰繁殖を防ぐために、飼育実験は暗環境下で実施した。温度環境は、3°C、6°C、9°C、12°C、15°C、20°C、30°C の 7 段階に設定し、インキュベーター内で飼育した。いずれの培養プレートも、飼育初期に 6°C で 3 時間予備飼育したのち、設定温度下に移して飼育し観

察を行った。培養プレートのワムシ（以下、F0）は、実体顕微鏡で毎日観察し、出産と死亡の有無を確認した。母個体（F0）から子個体（F1）が体外へ出たら、アーウィンループで子個体を取り出し、新たに用意した培養プレートの 1 穴に移した。これを繰り返し行い、F2 世代までについて、F0 と同様に異なる温度で飼育し、成熟日数、産子数、寿命の 3 項目の生活史パラメータを求めた。

成熟日数は、先行研究（Dartnall 1992）と同様に、母体から体外に出た日を 0 日目とし、最初の子個体を、産子した日までの日数とした。産子数は、一個体の母個体から生涯に産まれた子個体の数とした。寿命は、F1、F2 については、体外へ排出されてから死ぬまでの日数とした。F0 については、採集時に成熟が進んだ活動状態のまま乾眠していたことが予想されていたため、本実験で休眠状態から活動を再開した日から、最初の出産までの日数を成熟日数、死ぬまでの日数を寿命として計測した。F0 は休眠前の成熟度合いが異なる可能性が排除できないため、これらは参考値として各データを取得したものである。各世代（F0、F1、F2）で 24 個体分のデータを集め、世代ごとの平均値を生活史パラメータとして算出した。

3-2-5 統計解析

両種それぞれで、飼育温度の違いによって生活史パラメータ（成熟日数、出産数、寿命）の平均値に有意な差が生じたかどうかを調べるため、Welch t-test を行った。すべての検定では、有意水準を 0.05 と設定した。

3-3 結果

3-3-1 ヒルガタワムシの同定

湿地の赤斑試料中から、形態的特徴の異なるヒルガタワムシが 2 種抽出された (図 3-2A1、3-2B1)。この 2 種について南極固有種のヒルガタワムシの記載文献 (Murray 1910; Donner 1965; Iakovenko et al. 2013, 2015; Lukashanets et al. 2019)、ヒルガタワムシの種同定チャート表 (Fontaneto et al. 2013) をもとに種同定を行った。ヒルガタワムシの種同定の先行研究 (Iakovenko et al. 2013; 図 3-3) を参照しつつ、ヒルガタワムシの種同定に必要な体の各部位の計測を行い、その計測結果を表 3-1 に示した。

本研究の計測結果の一つは、Murray (1910) の記載論文に記述された *Philodina gregaria* Murray (1910) の形態的特徴である、襟 (MNW) よりも大きい頭部 (CW)、胴体の太さ (BW)、深紅色の胃 (図 3-2A1)、朱色の 2 つの眼点 (図 3-2A2)) と一致した。さらに、過去の本種の形態の計測結果 (Donner 1965; Iakovenko et al. 2015; Lukashanets et al. 2019; 表 3-1) にも一致し、歯の形態 (図 3-2A3) および趾 (図 3-2A4) の形態的特徴に加え、室内および野外で観察された生物学的特徴 (輪盤を回して活発に泳ぐ、卵胎生、赤斑色のパッチを形成する増殖) も一致した。これらの特徴は、*Philodina gregaria* Murray (1910) の特徴と一致した (図 3-2A1)。

もう一方の形態が異なる個体の形態的特徴は、Murray (1910) の記載論文に記述された *Adineta grandis* Murray (1910) の形態的特徴の輪盤を欠いた頭部、頭部のヒゲ (図 3-2B2)、直線的な体形および橙色もしくは褐色の胃 (図 3-2B1)、歯の形態 (図 3-2B3) および趾 (図 3-2B4) の形態的特徴と一致した。また、顕微鏡で観察された泳がずに水底を這うという行動的な特徴や、卵胎生で 1 度に複

数匹の子個体を体内に抱えるという増殖特性も、*Adineta grandis* Murray (1910) の特徴と一致した (図 3-2B1)。

3-3-2 季節湿地の水温環境

2019 年 1 月 3 日～10 日の湿地の水温は、日単位では、夜間の 2°C から昼頃の 13°C まで変動し、およそ 10°C の周期的な変動を繰り返した (図 3-4)。観測期間全体の平均水温は 5.8°C だった。

3-3-3 ヒルガタワムシの飼育可能な温度と生活史パラメータ

P. gregaria の F0 は、3°C～20°C の温度で成熟し産子して増殖した (図 3-5)。一方、飼育温度が 30°C のときは、飼育開始 2 日以内に全個体が死亡した。

飼育できた *P. gregaria* の観察を続けたところ、増殖様式は卵胎生であり、1 回に 1 個体の子個体を産生するものだった。産子は約 3 日間隔で複数回行われ、親個体は最後の産子から 3 日以内に死亡した。成熟日数は、3°C～20°C の飼育温度で日数が短い個体では 5 日～10 日であった。産子数は、6～15°C で 10～12 個体、3°C と 20°C で 5～8 個体であった。寿命は、6～20°C で 50～65 日で、3°C で約 30 日だった。

親個体から産出された子個体 (F1、F2) の 3 つの生活史パラメータを比較すると (図 3-6)、F1 と F2 世代の間に有意に差は見られなかった (表 3-2)。成熟日数については、15～20°C で最も短く (22～23 日)、3°C で最も長かった (約 40 日)。産子数については、6～15°C で多く (13～15 個体)、3°C で最少となった (5 個体)。寿命は 6°C で最長であり (約 80 日)、3°C で最短であった (約 45 日)。

A. grandis の F0 世代は 3°C から 15°C の温度範囲で成熟して出産したが、20°C では、一日ほどで全ての個体は死亡した (1.5 ± 1.4 日; 図 3-7)。本種の増殖様式

も卵胎生であるが、一度に最大 6 個体を産生し、母個体は子どもが体外に産み出されたのち、死亡するものだった。このような増殖特性のため、成熟日数と寿命は同じ値になる。F1 と F2 の成熟日数は、9~15°C でおよそ 30 日程度となり、3°C で 50 日程度と最長となった（図 3-8）。産子数は 6~15°C でほぼ一定、4 個体程度となったが、この範囲よりも低温、あるいはこの範囲の高温側の飼育下でやや減少するものだった。

どちらの種においても、一度も産子せずに死んだ個体もいた。別途、出産することなく死んだ個体の割合も計測した（表 3-2、3）。両種ともに低温側（3°C）・高温側（20°C もしくは 30°C）で産子せずに死亡した個体の割合が大きくなっていった。

3-4 考察

P. gregaria と *A. grandis* のどちらの種においても、F0 世代の成熟日数と寿命は、F1・F2 世代より短かった。*A. grandis* については、母親が産子後すぐに死亡する生活史特性のため、産子に至った F0 とそれ以降の世代の産子数に差は認められなかった。一方、*P. gregaria* の F0 として微生物マットから抽出した個体には、すでに野外で 1 回目または数回の産子を終えた成熟個体がいた可能性がある。生涯産子数には差がなかった *A. grandis* の F0 も成熟段階が異なる個体が試料中から抽出分離されていた可能性も同様にある。両種ともに F0 と F1、あるいは F0 と F2 の間で見られた生活史パラメータの違いが、F1 と F2 の間には見られなかったこと、さらには F0 世代の成熟日数と寿命が F1 や F2 世代に比べ短かったことは、両種が明らかに異なる成熟段階で乾眠状態にあったことを示唆するものである。異なる成熟状態で乾眠でき、再活動した場合、それまでに達していた成熟状態から成長を再開できることを意味するデータと考えた。本研究で飼育実験した 2 種は、ともに卵胎生であり、乾眠状態で抽出できた個体には体内に卵や孵化した子どもを保持したものも飼育開始時点で複数個体が観察され、それらの体内の卵・子個体も死ぬことなく乾眠状態から再活動することができていた。このような乾眠能力と再活動能力は、凍結・乾燥と融解が生じる季節湿地で生存する上で、極めて重要と思われる。

本研究で野外試料から分離し飼育に成功した *P. gregaria* と *A. grandis* は、南極において周極的に同所的に分布する種として報告されている (Suren 1990; Ingole and Paruekar 1993; Janiec 1993; Dartnall 1995)。今回、同一サンプルから両種が抽出されたことは、これらの報告例と一致しており、宗谷露岩域での両種の分布を初めて確認したものであった。両種は、同一試料中に存在してはいたものの、今回の飼育実験により、*P. gregaria* は、*A. grandis* よりもやや広い範囲の水温で生

育できることが明らかとなった。

これまでの研究で *P. gregaria* と *A. grandis* に関しては、4°C~7°Cの温度範囲で、飼育途中での死亡個体を含めた成熟と寿命、産子数をまとめた研究がある。これらの研究では、南極で採取した微生物マットをミキサーにかけたものを餌として与え、F1 世代まで飼育し、成熟日数、出産数、寿命を調査していた (Dougherty 1964; Dartnall 1992)。本研究結果との比較のため、飼育過程で死亡した個体をあわせて同様の生活史パラメータとして表 3-2、3-3 に示した。比較のため、*P. gregaria* は 3°C~20°C、*A. grandis* は 3°C~9°Cの範囲で途中死んだ個体を含め計算し、F0 から得られたデータも表記したものである。これらの表から、両種が従来報告された温度範囲よりも広範囲で生育可能であること、および同一温度帯での生活史パラメータが大きくは異なることは明らかである。

南極固有種の *P. gregaria* の成熟日数は、6°Cよりも 10°Cの方が短い傾向にあると Dartnall (1992) は報告している。本研究でも、飼育可能な温度範囲では、*P. gregaria* と *A. grandis* の両種とも水温が高いほど成熟日数が短くなる傾向が認められた (表 3-2、3)。成熟日数と出産数の結果から、短期間に多数の子個体を産出する温度環境としては、*P. gregaria* では 12°C前後が最適だと考えられた。*A. grandis* もまた 9~15°Cの温度環境で成熟期間が短く、12°C程度が最適温度だと考えられた。両種ともに、飼育温度が低温 (3°C) もしくは高温 (*A. grandis* の場合は 15°C、*P. gregaria* の場合は 20°C) になると死亡率が 2 割を超え、5 割までに達する (図 3-9)。

このように飼育実験で得られた生活史パラメータは、水温環境によって変化し、特に、成熟日数でその傾向が顕著に見られた。両種を採取した湿地における 2019 年 1 月 4 日~10 日の平均水温は、5.8°Cだったことから、両種にとって、成熟にやや時間を要するものの、一定数の産子が可能な温度環境だったと考えら

れる。実際には、湿地の水温は 10°C を超える日変動が生じており、最高で 13°C 程度にも達していた。これは両種とも成熟し産子できる温度範囲ではあるが、このような日周期的な温度変動下での生活史パラメータの応答性は本実験では検討できておらず、さらなる実験が必要である。0~13°C 程度の範囲内で一日当たり数時間の低温・高温側への変動が死亡率を高めてしまう可能性は払拭できないが、個体群全体の生存に致命的な影響を与えているとは考えにくい。

スカルプスネスの気温 (Kudoh et al. 2015) と湖の水位変化のパターン (Kudoh et al. 2016、Kudoh and Tanabe 2016) は、野外調査実施年においては、集水域からの融雪水などの供給が 10 月に始まること、その後の夏季の 3~4 ヶ月間はおおむね気温が氷点以上となり融雪水の供給が続く環境であったことを示している (図 3-10)。したがって、雪氷の融解水で涵養され生じる季節湿地では、両種とも少なくとも 3 ヶ月間は水が供給され、それによって乾眠状態が解除され活動状態にあったと思われる。

この夏期間の両種的生活史と世代数を、本実験結果に基づいて推定した。季節湿地の存在期間を 100 日間、平均水温を 6°C と仮定し、本実験で求めた生活史パラメータ (成熟日数、寿命、産子数、多回の一個体産子か一回の複数個体の産子か) のデータを用いることで、生命表を作成した (表 3-4)。 *P. gregaria* は 32 日 で出産を開始し、75 日あれば 1 世代を終えることができ、70 日で 3 世代目が誕生、100 日で 4 世代目の子孫が誕生する。産子とともに親子体が死亡する *A. grandis* もまた、40 日で 1 世代を終えて次の世代が誕生、80 日で 3 世代目が誕生し、100 日間では 3 世代目の成熟途上にあると算定された。

餌資源に制限がないと仮定した場合、両種の 6°C の温度環境での比増殖率 (r) は、個体群動態を表す一般的な指数増殖の以下の式で算出できる。

$$r: (d^{-1}) = 1/td (\ln N_t - \ln N_0)$$

ここで、 N_0 は初期個体数、 N_t は td (時間：通常日数で表される) 経過後の個体数である。たとえば、 $N_0=1$ 、 td は F1 の平均寿命、 N_t は 6°C での F1 の子個体の数を採用した場合、*P. gregaria* の比増殖率は $0.05 d^{-1}$ 、*A. grandis* は $0.02 d^{-1}$ と算出される。

また、生涯の産子数 (N_0) を用いて、初期個体数 (N_i) に産子数の世代数の累積を乗じて n 世代後の個体数 (N_n) を求めることもできる。

$$N_n = N_i \cdot (N_0)^n$$

両種の寿命から、一世代を全うするには 6°C で 40~75 日ほどの日数を要すると見積もられたが、生涯の産子数や産子様式に違いがあり、一定期間 6°C の環境が続いた場合を想定すると、*P. gregaria* がより速やかに成熟し産子を開始し、多数の子孫を産出し個体数増加する可能性を示すものだった。このことは、本種が南極の湿地で目視確認できる大発生報告が複数なされてきた要因かもしれない。

第4章 南極産ヒルガタワムシの摂餌特性

4-1 背景と目的

ヒルガタワムシを含むワムシ類は、世界中の水圏に分布し、多くは輪盤に生えた繊毛運動によって粒子状物質をかき集め、濾過摂食する生物である。その摂餌様式から、水圏生態系での微生物や粒子物の消費者として食物連鎖などの研究でも取り上げられており、濾水量や餌種との関係が調べられている。

Diethelm (1998) は、ラテックスビーズを用いた濾水量測定を行い、ワムシ類カメノコウワムシの1種である *Keratella cochlearis* と *K. quadrata* の濾水量がそれぞれ、1個体・1時間当たり 0.1 μ l、0.4 μ l となったと報告している。また、Robert & Peter (1983) は、異なる餌種での濾水速度の違いを検討し、4種の餌を用いてヒルガタワムシ（属、種は不明）1個体あたりの濾水量を測定した結果、担子菌 (*Rhodotorula glutinis*) では $0.8 \pm 0.2 \mu$ l/h、担子菌 (*Rhodotorula* sp.) では $0.3 \pm 0.1 \mu$ l/h、真正細菌 (*Enterobacter* sp.) では $1.2 \pm 0.1 \mu$ l/h、そして緑藻 (*Chlamydomonas* sp.) では $0.1 \pm 0.1 \mu$ l/h と、餌種によって10倍ほどの速度の違いが生じることを報告している。一方で、ワムシ類にとって選好的な餌のサイズは、0.5~18 μ m であるという報告もあり (Reynolds 1984)、餌種のサイズによってもヒルガタワムシの濾水量は異なる可能性がある。しかし、ヒルガタワムシ類の濾水量や餌のサイズに関する実験研究は限られており、南極に生息するワムシ類の摂餌特性を詳細に調べた研究はない。

本章では、第3章でクロレラを餌として継代飼育に成功した南極固有種の2種 (*P. gregaria* と *A. grandis*) を対象に、粒形の異なる人工粒子を用いて摂餌可能な餌のサイズを調べた。さらに、異なる餌種としてバクテリアと酵母を与え、クロレラを与えた場合と同様に増殖可能かどうかを調べた。また、クロレラを餌

とした飼育培地中の時間当たりのクロレラ細胞密度の減少量から濾水量を推定した。濾水量に関し、第3章で検討したように温度との関係を調べた。

4-2 方法

4-2-1 摂餌可能な餌の粒径サイズおよび餌の種類の見査

摂餌可能な餌のサイズを明らかにするため、*P. gregaria* と *A. grandis* の飼育個体を用いて、粒形の異なる人工粒子を培地中に懸濁して与え、ろ過摂食により体内に取り込まれた粒子の顕微鏡観察を行った。使用した粒子は、消化管内で消化されずに顕微鏡観察が可能で、市販されている一定の粒径サイズのビーズ類を用いた (図 4-1)。具体的には、粒径 0.05 μm (ラテックスビーズ、アミン修飾ポリスチレン、青色蛍光)、0.1 μm (ラテックスビーズ、アミン修飾ポリスチレン、オレンジ蛍光)、2.0 μm (ラテックスビーズ、アミン修飾ポリスチレン、青色蛍光)、5.0 μm (ポリスチレンマイクロ粒子)、10.0 μm (ポリスチレンマイクロ粒子)、および 20.0 μm (Fluoresbrite(R)、YG Microspheres) の 7 種類をそれぞれ培地中に懸濁し、空胃状態にした *P. gregaria* と *A. grandis* に供与した。懸濁粒子がヒルガタワムシの体内に取り込まれている様子は、光学顕微鏡 (倍率 100 倍) を用いて 20 分間隔で観察し、動画と写真の撮影を行った。また、消化管内の粒子の確認のため、適宜、蛍光顕微鏡でそれぞれの粒子特有の蛍光の確認を行った。これらの実験は全て、6°C の温度環境下で実施した。

クロレラ (*Chlorella* sp.) 以外の餌の摂餌に関しては、市販の乾燥イースト菌と、乾燥バクテリア 3 種 (*Hyphomicrobium* sp.、*Paracoccus* sp.、*Hansenula* sp.) を飼料としてヒルガタワムシに与え、摂餌の有無と産子への影響を調べた。イースト菌と 3 種の乾燥バクテリアの餌を与えた実験については、人工粒子を用いた濾過摂食の確認と同様に、飼育開始後 1 時間程度で消化管内に供与した餌の有無を顕微鏡で観察し、その後、通常のクロレラ餌での継代飼育と同様に、6°C の温度条件下で餌入りの培地を交換しながら、およそ二ヶ月間飼育した。その間、第

3章での生活史パラメータを記録し、餌の違いが生活史パラメータに与える影響を調べた。

4-2-2 濾水量（速度）の推定

第3章で継代飼育できた、*P. gregaria* と *A. grandis* を実験に用いた。濾水量の測定は、餌としてクロレラ (*Chlorella* sp.) を一定濃度で与え、蛍光光度計 (Turner designs, USA) で培地中の蛍光強度を測定し、蛍光値の時間当たりの減少量からヒルガタワムシの濾水量を推定した。さらに、濾水量と温度との関係を探るために、*P. gregaria* は、3°C、6°C、10°C、および15°C、*A. grandis* は、3°C、6°C、および10°Cの温度条件下で濾水量測定を行った。

濾水量測定は、ボルビック水 2.0 ml にクロレラ 0.4 ml を懸濁した 2.4ml の培地を作成し、培地の中に 50 個体の *P. gregaria* を入れた。飼育実験を開始した直後の初期クロロフィル蛍光値と 24 時間経過後の蛍光値を測定し、実験区での濃度変化を求めた。対象区として、ヒルガタワムシを入れずにクロレラだけの培地の蛍光値変化を測定し、実験期間中のクロレラの放つ蛍光強度の変化の補正を行った。

P. gregaria は、実験に使用する前にボルビック水中で 2 日間絶食させ、実験直前に蒸留水中に移し、蒸留水をピペッターで混合することで飼育中に用いた餌の混入が極力ないように洗浄した個体を用いた。50 個体を用いた濾水量測定実験を 3 反復行い、平均濾水速度（すなわち、単位時間あたり・個体あたりの濾水量）を求めた。餌のクロレラが増殖して蛍光強度に影響を与えるのを防ぐため、クロレラが増殖が抑制される暗条件で実験を行った。*A. grandis* においても、同様の手法で実験を行った。得られた結果から、温度と濾水量との関係を探った。

4-3 結果

4-3-1 摂餌可能な餌生物の粒径サイズと餌種の生活史への影響

P. gregaria と *A. grandis* の両種において、2~10 μm の人工粒子（蛍光ビーズ、ポリスチレンマイクロ粒子）は体内に取り込まれ、消化管や胃内に粒子が確認できた（表 4-1、図 4-2）。2 種共に、2~10 μm の人工粒子は、施与後 60 分以内に取り込まれていた。一方、20 μm の人工粒子は、施与 24 時間後に 1 個体の *A. grandis* が取り込んでいるのを確認することができたのみで、*P. gregaria* では体内に取り込んでいる個体を観察することができなかった。0.05 μm と 0.1 μm のサイズの人工粒子については、2 種ともに施与後 1 時間以内に全ての個体が運動を停止し死んだ。粒子のサイズが小さいため、光学顕微鏡（倍率 10×100）では、体内への微細粒子の取り込みが死亡要因になったのかは、確認できなかった。ただ、死んだ親個体の体内で孵化していた子個体は、伸縮運動をして体内で生存していた。

イースト菌、バクテリア 3 種（a: *Hyphomicrobium* sp.、b: *Paracoccus* sp.、c: *Hansenula* sp.）を餌として供与した場合において、*P. gregaria* と *A. grandis* ともにこれらを摂餌することが顕微鏡で観察され、飼育を継続した結果、それらの餌のみで成熟と産子までに至った。クロレラを餌とした場合と、イースト菌・乾燥バクテリアを餌とした場合の生活史パラメータを図 4-3、4-4 に示した。

P. gregaria の成熟日数に関しては、どの餌種での結果も 32 日前後であり、t 検定による有意な差は見られなかった ($p > 0.05$)。産子数に関しては、それぞれ乾燥バクテリア a (*Hyphomicrobium* sp.) : 9.0 ± 0.7 個体、乾燥バクテリア b (*Paracoccus* sp.) : 7.4 ± 1.7 個体、乾燥バクテリア c (*Hansenula* sp.) : 7.2 ± 2.3 個体、イース

ト： 7.0 ± 2.0 個体となり、有意な差は検出できなかった ($p > 0.05$)。この産子数は、クロレラを餌とした場合のおよそ半分となっていた。寿命に関しては、乾燥バクテリア a (*Hyphomicrobium* sp.) では、2カ月の飼育期間中、産子を続けている個体の死亡は観察されず (寿命 > 60 日)、乾燥バクテリア b (*Paracoccus* sp.) では 49.3 ± 1.1 日、乾燥バクテリア c (*Hansenula* sp.) では 48.0 ± 2.0 日、イーストでは 49.6 ± 1.2 日となった。これらは、クロレラでの飼育と比べ、イーストや乾燥バクテリアでは子個体の産子回数が半減し、乾燥バクテリア a (*Hyphomicrobium* sp.) での飼育を除き、寿命が短くなっていたことを示すものだった。また、乾燥バクテリア c (*Hansenula* sp.) を与えたものでは出産に至らずに死んだ個体の死亡率が 53%となった。

A. grandis の成熟日数 (本種の場合、寿命と同一の日数) は、どの餌種での結果も 42 日前後であり、t 検定の結果有意な差は検出されなかった ($p > 0.05$)。産子数に関しては、クロレラ、乾燥バクテリア a (*Hyphomicrobium* sp.)、b (*Paracoccus* sp.) の間には有意な差は検出されなかったが、乾燥バクテリア c (*Hansenula* sp.) およびイーストを餌種とした個体は出産数がやや少なくなる傾向となった。出産に至らずに死んだ個体の割合は、乾燥バクテリア c (*Hansenula* sp.) で 53%、イーストで 20%であった。

4-3-2 ヒルガタワムシ 2 種の濾水量

P. gregaria と *A. grandis* の 1 個体、1 時間あたりの濾水量 ($\mu\text{l} / \text{h}^{-1}$) を異なる温度環境で実験測定した結果を図 4-5 に示した。*P. gregaria* は、 $3^{\circ}\text{C} \sim 15^{\circ}\text{C}$ においては摂餌活動を行い、 6°C での濾水量が最も多かった ($0.83 \pm 0.31 \mu\text{l} / \text{h}^{-1}, \text{ind}^{-1}$)。次に多い濾水量は 10°C で得られた ($0.27 \pm 0.03 \mu\text{l} / \text{h}^{-1}, \text{ind}^{-1}$) が、 6°C の濾水量と比較するとおよそ 1/3 程度であった。 3°C では、最大速度のおよそ 1/8 (0.11

$\pm 0.05 \mu\text{l} / \text{h}^{-1}, \text{ind}^{-1}$) の濾水量を示した。

A. grandis は、 $3^{\circ}\text{C} \sim 10^{\circ}\text{C}$ の範囲では、摂餌活動を行った。 6°C ($0.09 \pm 0.05 \mu\text{l} / \text{day}^{-1}, \text{ind}^{-1}$) および 10°C ($0.09 \pm 0.01 \mu\text{l} / \text{day}^{-1}, \text{ind}^{-1}$) で濾水量が最も多かった。 3°C ($0.02 \pm 0.004 \mu\text{l} / \text{day}^{-1}, \text{ind}^{-1}$) で最も少なく、 6°C および 10°C と比較すると、およそ 4 倍の差が認められた。

いずれの水温下においても、*P. gregaria* は *A. grandis* よりも濾水量が多く、その差は 3~10 倍と見積もられた。

4-4 考察

人工粒子添加実験で、*P. gregaria* は 2~10 μm の粒子を、*A. grandis* は 2~20 μm の粒子を取り込むことを確認した。これまでの研究では、ワムシ類は 0.5~18 μm サイズの餌を摂餌するという報告があり (Reynolds 1984)、本研究の結果も、これとおおむね一致するものだった。ただし、*P. gregaria* では、20 μm サイズの粒子の取り込みは確認できなかった。*P. gregaria* が 20 μm サイズの粒子を取り込めなかった要因としては、口のサイズに対して粒子が大きすぎて取り込めないという形態上の問題のほか、使用したビーズの沈降速度が 20 μm では速すぎた可能性や、ビーズの重量が重く、繊毛運動による取り込みが難しかった可能性が考えられた。*A. grandis* に関しても、24 時間内で 20 μm の粒子を取り込んだのは 1 個体のみにとどまっていたため、より小径の粒子を主要な餌としている可能性が示唆された。

本研究では、0.1 μm と 0.05 μm の人工粒子の施与後、*P. gregaria* と *A. grandis* の両種とも全個体が死亡した。ツボワムシでは、0.1 μm サイズの粒子を与えたところ、死ぬことなく体内に取り込んだとの報告があるが (Ronneberger 1998)、本研究で用いたヒルガタワムシ 2 種では 0.1 μm 以下の粒子の体内への取り込みは確認できず、施与後一時間以内に活動を停止し、死亡に至った。ビーズの大きさが小さいため、光学顕微鏡観察では死亡要因を特定することはできなかったが、体内に取り込んだ際に消化管内に沈着・吸着してしまった可能性や、体表面に吸着して何らかの代謝を阻害してしまった可能性などが考えられる。

これまでの *P. gregaria*、*A. grandis* の飼育実験を行った研究報告では、飼料として南極の微生物マットを破碎したものを使用して生活史を調べていた (Dartnall 1992)。この研究例は、本種が生きた微生物のみならず、デトライタスなどの死物や粒状有機物を餌資源として利用できる可能性を示唆するものであ

る。本研究の3章および本章での飼育実験において、この2種は中緯度（イタリア、アメリカ合衆国オレゴン州）のヒルガタワムシ類での実験研究と同様に（Ricci 1998）、藻類（クロレラ）、菌（イースト）、バクテリアを飼料としても成熟し、産子に至ることが明らかとなった。本実験で与えたバクテリア3種は、乾固した状態の不定形の粒状物であり、水圏環境中での有機物もしくはデトライタス粒子として用いたものである。クロレラとイーストの細胞のサイズはおよそ5~10 μm であり（図4-1）、このサイズの粒子は、おそらく歯で砕かれて消化されると思われるが、バクテリア細胞が噛み砕かれて消化され、成長や増殖のための栄養となるのかどうかについては、さらなる検証が必要である。また、*P. gregaria* と *A. grandis* 共に乾燥バクテリア c (*Hansenula* sp.) を飼料として供与した場合、成熟しないで死亡する個体が50%を超えた。さらに、*A. grandis* では、イースト、乾燥バクテリア c (*Hansenula* sp.) を飼料としたときの産子数が少なくなり、クロレラや乾燥バクテリア a (*Hyphomicrobium* sp.)、b (*Paracoccus* sp.) との結果に有意な差が検出された ($p < 0.05$)。これらは、餌種によつての消化されやすさを含めた栄養価の違いが、個体の死亡や生涯に産むことのできる子個体の数に影響した可能性を示唆するものと思われた（図4-4）。*P. gregaria* でも餌種により、クロレラ餌での産子数とそのほかの餌種での産子数におよそ2倍の差が認められた（図4-3）。両種のヒルガタワムシで生涯の産子数が餌種によつて変化したのに対し、成熟日数は餌種によつて変化しなかった。

クロレラを餌として濾水速度と温度との関係を2種のヒルガタワムシで実験測定した結果、*P. gregaria* が飼育温度6°Cで発揮した速度は、Wallace & Starkweather (1983) が中緯度域（アメリカ合衆国ニューハンプシャー州）のヒルガタワムシを用いて20°Cの温度環境下で測定した結果と同等の速度となっていた。本研究での比較的低温下（6°C）で発揮された濾水速度が中緯度域のヒル

ガタワムシで測定されたものと同等であったのは、*P. gregaria* の個体のサイズがヒルガタワムシ類の中でも比較的大型であることが寄与していると考えられる。

摂食と濾水量の間には比例関係があり、また食べた餌の質や量と成長や産子との間には強い相関があると思われる。第3章の結果で、*P. gregaria* は6~15°Cでの産子数が一定で、この温度範囲では高温ほど成熟日数が短くなる傾向があった。本摂餌実験で濾水速度は6°Cで最も速く、3°Cもしくは10°C以上と比べると、6°Cでの時間当たりの摂餌量はそれら温度の数倍大きくなると見積もられた(図4-2)。低温環境で一定の産子数を発揮するために多量の餌を摂餌するために濾水し、高温側では少ない餌でも一定数の産子ができるため過剰な濾水はしない可能性を考えているが、さらなる検証が必要である。一方の*A. grandis* は、3°C~10°Cの間では高温側で濾水速度が速くなり、この範囲においては高温側ほど早く成熟する3章での結果と調和的であり、摂食と増殖が素直に強く相関する現象であることを示している。3°Cでの濾水速度に比べ、6°C~10°Cでの濾水速度はおよそ5倍となり、これに比例して摂餌量が増えるとするのであれば5倍の餌を獲得していることとなる。

今回実験を行った温度範囲において、*P. gregaria* の濾水量の方が、*A. grandis* よりも3~10倍多い結果となった。両種の体サイズはほぼ同等で、両種とも比較的大型の種である(図3-1)。この違いをもたらした要因の1つとして、2種の摂食様式の違いが考えられる。本研究の研究対象種である*P. gregaria* が属する*Philodina* 属は1対の輪盤を広げ繊毛を回転させるように動かして水流を起こし、水流と共に粒状の懸濁物を網羅的に体内に取り込むような摂食方法をとる。それに対し、*A. grandis* が属する*Adineta* 属には輪盤が欠如しており、底面のものをはぎ取って吸い込む摂食方法をとる。この形態的な違いと摂餌様式の違いが濾水量の差をもたらしている可能性がある。

本実験で飼育実験に用いた 2 種のヒルガタワムシはともに季節湿地の微生物マット状に赤斑点として目視された同所的場所から採集され、飼育、継代実験に成功した種である。第 5 章においては、湿地の環境特性と飼育実験で確認した 2 種の生活史特性・摂餌特性を、主に温度環境の変動性との関係で論じ、南極の季節湿地での増殖、濾水と摂餌活動を通じた生態系への影響を考察する。

第5章 総合考察

5-1 南極の水圏環境におけるヒルガタワムシの生存戦略および大発生要因

昭和基地周辺、宗谷海岸露岩域の湖沼や湿地の水圏環境においても、他の南極露岩域と同様に生態系の消費者群集として微小な無脊椎動物が遍在し、なかでもヒルガタワムシ類は生物容積として最優占種群であった(2章、図2-7)。特に本研究で調査した季節湿地では、目視で観察できるほどの大発生が認められ、その個体数と存在量は湖沼の微生物マットの数倍~10倍に達するものだった。ヒルガタワムシの南極の季節湿地での大発生現象に関し、その基盤である微生物マット群集の餌となりうる光合成生物群集の存在量や群集組成に加えて(第2章)、ヒルガタワムシの生活史特性(第3章)、摂餌特性(第4章)に関する実験を通じた研究結果に基づき、本章では、南極の水圏環境でこの群集が生存・存続でき、時に大発生できる理由は、1) 季節湿地におけるヒルガタワムシの餌生物の豊富さ、2) 12~15°Cで最も高い増殖速度を示す増殖特性、3) 前年の活動可能な期間の長さによる乾眠個体の蓄積量、4) 乾燥・凍結を繰り返す湿地の環境特性の4つにあると考えた。それぞれについて、以下に詳しく考察する。

本研究でヒルガタワムシが大発生していた季節湿地は、スカルブスネス露岩域の海岸付近、隆起海岸上の海跡湖の一つ、親子池脇に季節的に形成されていた。親子池に隣接した湖沼の孫池もまた、隆起海岸上の海跡湖の一つであり、湖岸付近の海成堆積物上に形成されていた季節湿地にヒルガタワムシの大発生が観察されたことが本研究実施以前の第55次日本南極地域観測夏隊報告なされており(Kudoh et al., 2022)、これが本研究を始めるきっかけの1つとなった。南極大陸における、直近の氷床後退による、海岸隆起で形成された海岸段丘の海跡湖や表

出した海成堆積物には、かつて海であった時代に蓄積された海洋生物による生物生産物が化石や有機堆積物の形で現在も蓄積されている (Matsumoto et al. 2006; Kawamata et al. 2020)。これら過去の有機堆積物が現在の生態系に直接の影響を与えていることを検証することはできなかったが、海跡湖の湖底堆積物中には、微生物活動で分解されたと考えられる無機栄養塩類が高濃度で間隙水中に検出され、露岩域の山上にある淡水湖沼の堆積物の間隙水のそれよりも高濃度となっている (Tanabe et al. 2017)。また、本研究を実施した親子池脇や孫池脇の海成堆積物上の湿地に夏期に供給されていた水は、最上流部にユキドリ営巣地に端を発し、その周辺は地衣類群生地になっている。さらに、流下過程では海成堆積物域を経由・透過・通過して湿地に流下・湧出供給されている。流下過程で生物活動、海鳥の営巣・繁殖活動の際に生じる有機の排泄物や死骸、地衣類や菌類による有機物分解、堆積物中での微生物による分解作用を受け、光合成生物群にとって極地の露岩では不足しがちな無機栄養塩となって、それらの供給量を増すであろうと推察される。実際に、集水域下流側での流水と湿地で検出された水中栄養塩類は露岩上の湖沼水中で検出される栄養塩類濃度 (たとえば Kimura et al., 2010) よりも高く、末端の孫池湖水よりも有意に高濃度になっていた (Kudoh et al., 2022; 表 5-1、図 5-1)。これに対し、氷河後退後の裸地、山上の窪地に形成された湖沼などは栄養塩が検出限界以下となるような低濃度で、極貧栄養環境となっている (Kudoh & Tanabe, 2014)。海洋生産物が何らかの形で陸上へと持ち込まれた海跡湖や海鳥営巣地の影響を受ける流域に生じた季節湿地は、したがって、南極大陸上でも例外的に富栄養化が進行しやすい場と考えられる。

木村 (2005) は、スカルプスネス露岩域の 27 の湖沼群の水質と微細なプランクトン生物の調査結果をまとめ、夏季の湖水の栄養環境とこれら生物群との間

の量的な関係が、海跡湖群と山上の淡水湖群との間で顕著に異なることを報じている。夏期の複数の湖水調査結果は、海跡湖群の水中に比較的高濃度の栄養塩の存在と、高密度の微細なプランクトン生物群との間の対応関係を示している。海跡湖群ではバクテリア群集の細胞数密度はおよそ 10^6 個 / mL、炭素換算で $100\mu\text{g-C/L}$ のオーダーであったこと、また、炭素量として同等のナノサイズ ($2\text{--}20\ \mu\text{m}$) の光合成生物群の存在、1桁少ないレベルの従属栄養ナノ鞭毛虫群 (Heterotrophic Nano Flagellates) が水中に存在していたのに対し、山上淡水湖群ではそれらの群集量が1-2桁ほど小さくなっていたことを示した (図 5-2)。本研究の内容は、光合成生物群と無脊椎動物群の生物体積を計量し、海跡湖のスカレン大池と季節湿地で両群の生物量が大きかったことを指摘したことに留まるものの、木村 (2005) のバクテリア群集や従属鞭毛藻類などの存在量を合わせて考えると、微細な生物の存在量が、海跡湖などの栄養供給の大きな水圏環境ほど大きくなると推察される。本研究を実施した湿地でのヒルガタワムシ大発生は、こうした海起源の生産物の影響を受け、高密度となったバクテリアや光合成生物、さらには微生物食物網を介したヒルガタワムシの餌となりえる生物群が大量に存在し、ヒルガタワムシをはじめとする消費者群集の増殖を支えて発生した可能性が高い。Tsuji (2018)、Tsuji & Kudoh (2020) によると、スカルブスネス露岩上の複数湖沼から、菌体サイズが $4.9\text{--}6.0\ \mu\text{m}$ の *Naganishia* 属や *Cystobasidium* 属を含む 61 種の子のう菌類、16 種類の担子菌類が微生物マットの菌類相として存在していたとする報告もある。本研究を実施した湿地におけるバクテリアやナノサイズの生物群、菌類の生物量を調べた研究は未だ限られている。しかし、本研究の 4 章で実験的に捉えたヒルガタワムシの濾過摂食可能なサイズが $2\text{--}10\mu\text{m}$ 粒径であったことや、光合成生物・菌・バクテリア (デトライタス) のいずれも摂食し増殖できたことは、微細な生物の活動が活発化しや

すい季節湿地には、ヒルガタワムシにとって利用可能な餌資源が豊富に存在していた可能性を示唆しており、これがヒルガタワムシ群集の高密度化を可能とされていたと思われる。他の南極露岩域でも、季節的な流域と湿地の微細な生物群のバイオマスが高いという指摘もあり (Andriuzzi et al. 2018)、南極の湿地環境でしばしば報告されるヒルガタワムシ大発生現象は、これらの生物群の大きなバイオマスによって支えられていたのであろう。

しかしながら、南極の季節湿地は湖沼の水中環境と比べ、攪乱が大きく、生物の外圍物理化学環境としてもきわめて不安定である。たとえば、水温の変動幅は $1.5\sim 13^{\circ}\text{C}$ と大きいほか、凍結と融解に伴った物理的攪乱も大きい場である。一方、湖沼には、低温ではあるが周年液体の水が存在し、その温度変動幅も小さく、また、湖底には堆積物としての有機物蓄積としての微生物マット群集の厚い堆積もある (Tanabe et al. 2017, Kawamata et al. 2020)。湖底の微生物マット群集上でのヒルガタワムシをはじめとした消費者群集の存在量が、なぜ湿地よりも液体の水があつて生物活動が周年可能と考えられる、安定した湖沼の湖底の微生物マット上で大きくならなかつたのだろうか。

第3章の結果の一端は、飼育実験に成功したヒルガタワムシ 2 種については、乾眠前に到達していた成熟状態のまま乾眠し、水が供給されると、乾眠前に達していた成熟状態から再活動できることを示すものだった。季節湿地には、前年までに活動、増殖していた個体が乾眠して蓄積されていた可能性がある。これが季節湿地での大発生が観察される要因の一つになりえると考えた。表 5-2 に自動気象観測装置で連続記録したデータ (Kudoh et al., 2021) を使用し、大発生が観察された 2013~2014 年前後と、本研究の前年における 0°C を初めて上回った日付、 0°C を上回った日数、 0°C を上回った日の積算温度を示した。複数年の夏期間の平均気温は 0°C を上回る日数が 35 日程度の年がある一方で、大発生が観察できた

前年は、0°Cを上回る日数は60日程度あった。積算温度も100°Cを超えていたことから、大発生の前年は季節湿地での微細な生物の活動可能（増殖可能）期間が長かった事がわかる。

図5-3は、スカルブスネス露岩上の親子池の湖底の微生物マットの堆積物上の温度変動と、スカルブスネスから20kmほど離れたラングホブデ露岩域の雪鳥沢の季節流域脇の地温の観測データを示したものである（Kudoh et al., 2021）。湖底水温は、3月から11月中旬までのおよそ8カ月間は3°C以下である。その後上昇し、1月におよそ6°Cのピークを記録し、2月には再び温度が低下する。地温データは、きわめて大きな日変動幅を示しながらも、11月から2月のおよそ4カ月間は0°C以上となり、12月から1月には、しばしば10°C以上を記録していることがわかる。

3章の飼育実験で確認できたように、ヒルガタワムシの生活史パラメータは温度環境によって変化した。特に成熟日数は、実験した2種ともに低温で長期化する性質があった（図5-4）。10°Cの温度低下でおよそ2倍の日数となることから、温度計数（ Q_{10} ） ≈ 2 となり、成熟過程が典型的な温度依存で進行することを示すものであった。その一方で、生涯の産子数は5~15°Cの温度範囲では両種ともほぼ一定数となった（図5-4）。

各飼育温度下で成熟し、産子に至った2種の個体の成熟速度と増殖速度について、アレニウスプロット上で温度との関係を示した（図5-5）。成熟速度は成熟日数の逆数として求め、増殖速度は寿命（世代時間）の逆数に生涯の産子数を乗じたものとして求めた。その結果、プロットは*P. gregaria*では3~15°Cの範囲で、*A. grandis*では3~12°Cの範囲で温度と成熟・増殖速度の間には直線的な増加傾向が見られ、それより高温側では速度が低下していた。*P. gregaria*の産子数と寿命（世代時間）から求めた増殖速度は12~15°Cで最大となり、*A. grandis*の増殖

速度は 9°C で最大となっていた。これらの結果から、この温度領域がこれら 2 種の最適な増殖温度領域と見積もられた。湖沼においては、本研究のヒルガタワムシ 2 種の成熟や増殖に最適な温度環境は観測されず、短期間ではあるものの湿地では観測された。

また、3 章の結果中、成熟せずに死亡する個体の割合（死亡率）が、実験した最低温度（3°C）と最高温度付近（15~20°C）で両種ともに大きくなっており、死亡率が低温側で 50% 程度に達していた（3 章、図 3-9）。これは、湖底でおよそ 8 カ月間続く低温期間に成熟できずに死亡するヒルガタワムシ個体がかかりの数に及ぶ可能性を示唆する。湖底では常に液体の水が存在し、ヒルガタワムシは乾眠できずに、低温下での活動を続けざるを得ない。湿地においても、成熟できずに死亡率が高まる低温での活動を余儀なくされる期間はあると思われるが、湿地では急激な温度低下で凍結し、乾燥環境となっていく。その場合、ヒルガタワムシは乾眠することで、氷点以下となって凍結する南極の冬期間の活動を休止し、低温で活動することによって生じる死亡を回避していると考えられる。

ヒルガタワムシと同様に、2 章で扱った無脊椎動物群のクマムシ・センチュウ類もまた、微生物マット群集に遍在する消費者群集であり、凍結・乾燥期間に乾眠能力を有する生物群である（Crowe et al. 1992）。本研究では、すべての試料中からこれら無脊椎動物群が検出されていた。Velázquez et al. (2017) は、南極の微生物マットでのこれら消費者群集の摂餌対象となる餌について調べ、3 つの無脊椎動物の間に顕著な違いがあることを指摘した。ヒルガタワムシ類の主要な餌としての炭素源は珪藻とシアノバクテリアであり、センチュウは 30 μm よりも小さい有機物粒子、クマムシはシアノバクテリアを主要な炭素源にしていると報告した。また、Almela et al. (2019) は、南極の微生物マット中の 0.5-5.0 μm の有機物粒子は、クマムシよりもヒルガタワムシ類の炭素源になると報告して

いる。これらの研究は、同所的に存在する無脊椎動物群間に餌に対するニッチの違いがあることを示している。本研究で飼育実験に用いた *P. gregaria* は輪盤をもつ濾過捕食者であり、微生物マット表面や間隙中に懸濁した粒子状の餌を飲み込むような摂食様式を取るのに対し、もう一方の *A. grandis* は輪盤を欠き、クマムシやセンチュウと同じように水底に沈殿したものを剥ぎ取るようにして摂取を行う。第4章では、*P. gregaria* と *A. grandis* のどちらにおいても、2-10 μm の有機物粒子であれば、摂食・増殖が可能であることを示したが、同じ湿地に分布していた *P. gregaria* と *A. grandis* とでは、餌の存在位置、水中懸濁物と沈殿物のどちらを餌にするかといった点で、摂餌活動上のニッチの違いがあると考えられる。

本研究の第4章では、飼育実験した2種のヒルガタワムシの餌として、緑藻類のクロレラ、酵母、乾燥バクテリア（有機物デトライタス）を与え、いずれも個体の成熟と産子ができたことを確認した。ただし、与えた餌の種類によって生涯の産子数が2倍程度異なる結果となった（図4-3、4）。その一方で、成熟日数は餌種の違いによる影響を受けていなかった。この結果は、餌としての栄養価の違いに応じて産子数を調整しながらも、成熟日数は一定に保つという、南極の限られた成育可能期間（時間）で子を産出し世代交代して生き続けている生物としての特徴、適応現象が表れているのではないかと考えている。

ヒルガタワムシを含むワムシ類の自然界での天敵としては、仔魚や微小水生昆虫、もしくは寄生菌が知られている。無脊椎動物群に対する捕食者が存在しない東南極の水圏環境ではヒルガタワムシの天敵として考慮すべきは、寄生菌の存在である（McInnes 1995; 図5-6）。湿地では、ヒルガタワムシが乾燥・凍結期間に乾眠することで、活物寄生菌からの感染を避け、乾眠状態のまま風などによって飛散分散することによっても、寄生菌から逃避している可能性が指摘され

ている (McInnes 1995)。本研究の調査対象湖沼・湿地において、ヒルガタワムシの寄生菌が存在したかは不明だが、乾眠という手段で回避できない死亡要因が、湖底のヒルガタワムシ集団には生物相互作用上からも生じる可能性は否定できない。

5-2 ヒルガタワムシの摂食活動が南極の水圏環境に与える影響

3章と4章の結果は、本研究で用いたヒルガタワムシは2~10 μm の大きさの粒子ならば、生物粒子のみならず、人工粒子も濾過摂食する事を示した。クロレラ・酵母・バクテリアの乾燥粉末を与えた場合には、いずれも摂食して成熟し、産子することが確認できた。これらはヒルガタワムシが生きた藻類や菌類・バクテリア以外にも野外環境中に存在する死んだ生物粒子やデトリタスなども利用可能な餌資源であることを示唆するものである。本研究では濾水量推定のために緑藻のクロレラを餌として使用しており、その粒径サイズはおよそ6 μm の生細胞だった。これを用いた6°Cの温度環境における濾水速度は *P. gregaria* と *A. grandis* の間で差があったものの、1個体あたりでは0.1から1 $\mu\text{l}/\text{hour}$ となっていた。4章で考察したように、ここで推定された速度はこれまでの研究報告中にあるワムシの濾水速度としての値と同等か、やや小さめのものだった。

宗谷海岸露岩域の水圏環境で検出されたヒルガタワムシの個体数密度は、湖沼では乾燥重量1gあたり平均15個体、湿地では乾燥重量1gあたりおよそ150個体であった(2章参照)。また、2章で求めた湿地と湖沼の微生物マットの含水比がおおむね0.5程度であったことから、乾重として1gの微生物マット中にはおよそ0.5 mlの間隙水が保持されていたと推定される。ヒルガタワムシがその水中で濾水、摂食活動をしていると仮定すると、それぞれの微生物マット中の個体数密度を乗じることで、濾水の影響を推察することが可能である。

4章の濾水速度の最大値 ($0.83 \pm 0.31 \mu\text{l}/\text{h}^{-1}, \text{ind}^{-1}$) を用いた場合、湖沼の微生物マット中では、およそ0.01 ml/hour、湿地では0.12 ml/hourの速度でヒルガタワムシにより間隙水が濾過されると推定される。これらの値は湖沼の微生物マット中の間隙水の2%、湿地においてはおよそ20%に相当する間隙水がヒルガタワムシにより毎時間濾過されていることを意味する(図5-7)。湖沼の微生物

マット乾重 1 g あたりの平均含水量は 0.7 ml と、湿地の微生物マット含水量の平均値 0.5ml / g-DW よりも大きいので、湖沼ではやや影響度合いが小さくなり、1 時間あたりにヒルガタワムシによって濾過される間隙水は 1.4%程度となる。

木村 (2005) は、本研究で調査した湖沼の 1 ml 中に含まれるバクテリアや独立栄養ナノ鞭毛藻 (ANF: Autotrophic nano flagellates) 並びに従属栄養ナノ鞭毛藻 (HNF: Heterotrophic nano flagellates) の炭素量を見積もっている。木村はバクテリアや ANF、HNF は粒径サイズとして 0.2 -20 μm の多様なサイズの群集を扱っているが (図 5-2)、ここでは 2 から 5 μm サイズの生物の平均的な値 (100 $\mu\text{g-C/L}$) だけを考慮し、ヒルガタワムシの濾水によって水中から除去される炭素量を見積もった。

季節湿地が存在する 4 カ月間、1g 乾重の微生物マットに存在するヒルガタワムシ群集によって濾水される水の量は

$$0.12 \text{ (mL/hour)} \times 24 \text{ (時間)} \times 120 \text{ (日数)} \doteq 345 \text{ mL}$$

となり、34.5 $\mu\text{g-C}$ がヒルガタワムシに取り込まれる炭素量と計算できる。これは微生物マット中の間隙水 0.5mL / g-DW を期間中に 690 回 (すなわち、1 日あたり 5 回以上) 交換できる量になる。

湖では、一年を通じてヒルガタワムシが最大速度で濾過した場合を仮定すると、

$$0.01 \text{ (mL/hour)} \times 24 \times 365 \doteq 0.88 \text{ mL}$$

と計算でき、88 $\mu\text{g-C}$ が 1 g 乾重の微生物マット中でヒルガタワムシに濾過され

て取り込まれると計算できる。微生物マット間隙水量を 0.7 mL/g-DW とすれば、その交換率は 1 年以内と推定されるが、個体数密度の大きな湿地での濾水作用に比べると小規模のものであった。

これまでの南極観測で行われた湖沼の調査活動で、本調査地の季節湿地の流入元である親子池の主湖盆面積は 5.1 ha、貯水量が 166,000 t と推定されている (Kudoh et al. 2016)。本研究で求めた湖沼の微生物マット中のヒルガタワムシの個体数密度の平均値に単純に湖の面積を乗じると、親子池全体でのヒルガタワムシの総個体数が推定できる。その数量は、およそ 100 億個体と計算された。この推定値と一個体の濾水速度の積から、親子池全体の微生物マットに存在するであろうヒルガタワムシによって、1 時間あたりでおよそ 1 t の水が濾過されていると推察される (図 5-8、9)。また、ヒルガタワムシによる年間濾水量は 8,760 t と推定され、これは本湖沼の貯水量の 5% に及ぶ規模である。降雪・蒸発・集水域からの流入と湖沼からの流出という環境要因のみを考慮した水収支の見積もりでは、湖水全てが入れ替わるターンオーバー時間は 7~10 年であった。ヒルガタワムシの年間濾水量は、湖水のターンオーバー時間をさらに数年短縮する規模であると推定された。

以上、本研究のヒルガタワムシに関して、計測した存在量、実験測定して求めた濾水速度や利用可能な餌に関する研究成果は、まだまだ大まかなものではあるが、南極の水圏生態系での本生物群による濾水 (濾過摂食) 作用が、系全体に及ぼす影響の見積もりと、評価を可能とする情報を提示出来たと考える。本研究で得られた結果は、瞬間的もしくは一定期間の値を用いた推定値であるため、ヒルガタワムシによる濾水量は過大評価をしている可能性は十分考えられ、今後詳細な研究観測を行っていく必要がある。極地のヒルガタワムシが自身の生息環境で行っている物質循環上の働きに関しては、現地での研究にも挑戦し、南極

の水圏生態系での生態学的役割を直接評価し検証する研究を行う必要があるだろう。

謝辞

本研究をまとめるまでの過程において、国立極地研究所の工藤栄教授には、主任指導教員の立場として、研究計画の立案から野外調査、室内実験、投稿論文および本博士論文の執筆など、研究の全ての面において御指導頂きました。また、同研究所の内田雅己准教授には、野外調査における指導や研究に関する助言、ならびに本論文の執筆に関して細部にわたり適切な助言をいただきました。同研究所の伊村智教授にも、在学中の期間において、研究や論文執筆に関して助言をいただきました。同研究所の高橋邦夫准教授には、本論文執筆に関する適切な助言や、ヒルガタワムシの大発生に関しても適宜議論を行っていただきました。滋賀県立大学の伴修平教授、横浜国立大学の鏡味麻衣子教授には、本論文執筆にあたり多くの適切な助言をいただき、伴修平教授には、過去の観測データの提供もしていただきました。

チェコ共和国のオストラヴァ大学の Nataliia Iakovenko 博士には、ヒルガタワムシの研究を行うにあたって、ヒルガタワムシ研究の基礎を指導していただきました。現在に至るまで、わからない点が生じた際にも研究相談に乗っていただき、逐一懇切丁寧に教えていただきました。チェコ共和国の南ボヘミア大学の Josef Elster 教授には、北極南極両極での野外調査および、南ボヘミア大学における共同研究において指導していただき大変お世話になり、藻類の同定・生物量の測定にあたっては、同大学の Jana Kvideroová 博士にご協力頂きました。三菱ガス化学株式会社の大嶋豊嗣氏、玉腰優典氏、佐藤勇紀氏には、ヒルガタワムシの摂餌特性の実験を行うにあたり、乾燥バクテリアの提供や実験結果に関して適切なコメントをして頂きました。

国立極地研究所の高橋晃周准教授には、研究への適切な助言や、第 60 次南極地域観測隊の野外調査においてもサポートして頂きました。新潟大学の 大谷真

広助教授、東京医科歯科大学の島田翔医師には、第 60 次南極地域観測隊の準備から野外観測、その後も励ましの言葉や研究に関する適切な議論をしていただきました。東北大学の塩見こずえ助教授には、在学中に研究へのアドバイスや議論を適宜していただきました。本学に在籍していた小山寛氏、影沢歩友子氏には、研究の議論や研究相談にのっていただき、さまざまな面で支えていただきました。本学の徳永壮真氏には、本論文の校正および研究の議論を適宜していただきました。

私自身が参加した日本南極地域観測隊第 60 次隊での調査を含め、本研究で用いたデータは、富山県立大学の中澤暦助教授をはじめ、第 63 次隊の生物研究チームによって回収されたデータも使用させていただきました。また、第 59 次越冬隊・60 次夏隊越冬隊の皆様、各隊次での南極観測船しらせ乗員の皆様には、現地での研究の実施・運営に関して甚大なるサポートをしていただきました。また、在学中に海外での研究や学会発表を行うにあたり、本学の海外派遣プログラムにより旅費など支給して頂きました。本学の特別研究員としても採用された時には、生活費・研究費を支給して頂きました。生物圏研究グループの教員、博士研究員、事務補佐員ならびに本学の学生諸氏には普段の研究・実験から現場研究の準備に至るまで、多岐にわたって多大なるご支援、ご協力、激励をいただきました。皆様のご尽力に心より深謝申し上げます。

最後に、長年にわたり大学院における研究生活を全ての面で支えていただきました家族に謝意を表します。

引用文献

- 秋山 優. (1974) . 南極リュツォホルム湾沿岸露岩帯の藻類植生. 島根大学教育学部紀要 (自然科学) , 第 8 卷, 37-50.
- Alcantara-Hernandez, R., Centeno, C., Ponce-Mendoza, A., Batista, S., Merino-Ibarra, M., Campo, J., Falcon, L I., (2013). Characterization and comparsion of potencial denitrifiers in microbial mats from King George Island, Maritime Antarctica. *Polar Biology*, 37, (3), 403– 416.
- Allende L. & Pizarro H., (2006). Top-down control on plankton components in an Antarctic pond: experimental approach to the study of low-complexity food webs. *Polar Biology*, 29: 893– 901.
- Almela P., Velázquez D., Rico E., Justel A., Quesada A., (2019). Carbon pathways through the food web of a microbial mat from Byers Peninsula, Antarctica. *Frontiers in Microbiology*, 10, (628).
- Andriuzzi W., Stanish L., Simmons B., Jaros C., Adams B., Wall D., McKnight D., (2018). Spatial and temporal patterns of microbial mats and associated invertebrates along an Antarctic stream. *Polar Biology*, 41:1911– 1921.
- Archer, S. D. J., McDonald, I. R., Herbold, C. W., Lee, C. K., Cary, C. S., (2015). Benthic microbial communities of coastal terrestrial and ice shelf Antarctic meltwater ponds. *Frontiers in Microbiology*, (6).
- Armitage, K. B., House, H. B., (1962). A limnological reconnaissance in the area of McMurdo Sound, Antarctica. *Limnology and Oceanography*, 7, 36– 41.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A., Thingstad, F., (1983). The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 257–

263.

- Burton–Johnson, A, Black, M., Fretwell, P. T., Kaluza–Gilbert, J., (2016). An automated methodology for differentiating rock from snow, clouds and sea in Antarctica from Landsat 8 imagery: a new rock outcrop map and area estimation for the entire Antarctic continent. *Cryosphere*, 10, (4), 1665– 1677.
- Chaya, A., Kurosawa, N., Kawamata, A., Kosugi, M., & Imura, S. (2019). Community structures of bacteria, archaea, and eukaryotic microbes in the freshwater glacial lake Yukidori-Ike in Langhovde, East Antarctica. *Diversity*, 11(7).
- Chown, S. L., Clarke, A., Fraser, C. I., Cary, S. C., Moon, K. L. & McGeoch, M. A., (2015). The changing form of Antarctic biodiversity. *Nature*, 522, 431– 438.
- Convey, P., (1996). The influence of environmental characteristics on the life history attributes of Antarctic terrestrial biota. *Biological Reviews*, 71: 191–225.
- Crowe, J. H., Hoekstra, F. A. & Crowe, L. M. (1992). Anhydrobiosis. *Annu. Rev. Physiol*, 54: 579–599.
- Dartnall, H. J. G., (1983). Rotifers of the Antarctic and Subantarctic. *Hydrobiologia* 104: 57–60.
- Dartnall, H. J. G., (1992). The reproductive strategies of two Antarctic rotifers. *The zoological Society of London*, 227, 145– 162.
- Dartnall, H. J. G., (1995). Rotifers, and other aquatic invertebrates, from the Larsemann Hills, Antarctica. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania*, 129, 17– 23.
- Dartnall, H. J. G., Hollowday, E. D., (1985). Antarctic rotifers. *British Antarctic Survey, Scientific reports*, 100: 46.

- Davies, B. E., (1974). Loss-on-ignition as an estimate of soil organic matter. *Soil Science Society of America Journal*, 38 (1), 150– 151.
- De Los Rios, A., Ascaso, C., Wierzchos, J., Fernandez-Valiente, E., Quesada, A., (2004). Microstructural characterization of cyanobacterial mats from the McMurdo Ice Shelf, Antarctica. *Applied and Environmental Microbiology*, 70, (1), 569– 580.
- Diethelm Ronneberger. (1998). Uptake of latex beads as size-model for food of planktonic rotifers. *Hydrobiologia*, 387/388. 445-449.
- Donner, J., (1972). Report on the finding of Rotifera (Rotatoria) from Antarctica. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 19 (3): 251–252.
- Dougherty, E. C. & Harris, L. G., (1963). Antarctic micrometazoa; fresh-water species in the McMurdo Sound Area. *Science*, 140, 497– 498.
- Dougherty, E. C., (1964). Cultivation and nutrition of micrometazoa. 1. The Antarctic rotifer *Philodina gregaria* (Murray, 1910). *Transactions of American Microscopical Society*, 83, 1– 6.
- Ellis-Evans, J. C., (1996). Microbial diversity and function in Antarctic freshwater ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, 5, 1395– 1431.
- Elster, J., (2002). Ecological classification of terrestrial algal communities in polar environments.
- Elster, J., Benson, Erica E., (2004). Life in the polar terrestrial environment with a focus on algal and cyanobacteria. *Life in the Frozen State*, (pp. 111– 150).
- Everitt, D. A., (1981). An ecological study of an Antarctic freshwater pool with particular reference to Tardigrada and Rotifera. *Hydrobiologia*, 83: 225–237.
- Freckman, D. W., Virginia, R. A., (1993). Extraction of nematodes from Dry Valley

- Antarctic soils. *Polar Biology*, 13: 483–487.
- Fontaneto, D. & Ricci, C. (2004). Rotifera: Bdelloidea. Summer school in taxonomy, Valdieri, Italy, 1–11.
- Fontaneto, D., Iakovenko, N., De Smet, W. H., (2015). Diversity gradients of rotifer species richness in Antarctica. *Hydrobiologia*, 761(1), 235–248.
- Fujii, M., Takano, Y., Kojima, H., Hoshino, T., Tanaka, R., & Fukui, M. (2010). Microbial community structure, pigment composition, and nitrogen source of red snow in Antarctica. *Microbial ecology*, 59(3), 466-475.
- Fukuhara, H. & Sakamoto, M., (1987). An improved Ekman-Birge Grab for sampling an undisturbed bottom sediment core sample. *Limnol.*, 48, 2, 127– 132.
- Fukushima, H., (1961). Algal vegetation in the Ongul Islands, Antarctica. *Antarctic Record*, 11, 149– 151.
- Galkovskaja A., (1987). Planktonic rotifers and temperature. *Hydrobiologia*, 147:307–317.
- Gardner, W. H., (1986). Water Content. *Methods of soil analysis: Part I Physical and Mineralogical Methods*, 5.1, second edition, Chapter 21.
- Heywood, R. B., (1977). A limnological survey of the Ablation Point area, Alexander Island, Antarctica. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, 279, 39–54.
- Higano, R., (1977). Chemical features of the lake waters around Syowa Station (Japanese with English abstract). *Antarctic Record*, 58, 32– 42.
- Hillebrand, H., Kirschtel, D., Dürselen, C., (1999). Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *J Phycol* 35: 403– 424.
- Hirano, M., (1961). The algae of Syowa Base and Langhovde area. *Antarctica Record*,

11, 162– 164.

Hirano, M., (1983). Freshwater algae from Skarvsnes, near Syowa Station, Antarctica.

Mem. Natl Inst. Polar. Res., Ser. E, 35, 1– 31 with 19 pls.

Hirose, Y., Shiozaki, T., Otani, M., Kudoh, S., Imura, S., Eki, T. & Harada, N., (2020).

Investigating algal communities in lacustrine and hydro-terrestrial environments of East Antarctica using deep amplicon sequencing. *Microorganisms*, 8, (4), 497.

Iakovenko, N. S., Smykla, J., Convey, P., Kašparová, E., Kozeretska, I. A., Trokhymets,

V., Dykyy, I., Plewka, M., Devetter, M., Duris, Z., Janko, K., 2015. Antarctic bdelloid rotifers: diversity, endemism and evolution. *Hydrobiologia*, 761 (1): 5–43.

Imura, S., Bando, T., Seto, K., Ohtani, S., Kudoh, S. & Kanda, H., (2003). Distribution

of aquatic mosses in Sôya Coast region, East Antarctica. *Polar Bioscience*, 16, 1– 10.

Ingole, B. S. & Parulekar, A. H., (1993). Limnology of freshwater lakes of Schirmacher

Oasis, East Antarctica. *Proc Indian Natl Sci Acad B*, 59, 589– 600.

Izaguirre, I., Allende, L., Marinone, M. C., (2003). Comparative study of the planktonic

communities from lakes of contracting trophic status at Hope Bay (Antarctic Peninsula). *Journal of Plankton Research*, 25: 1079–1097

Izaguirre I., Unrein F., Schiaffino M., Singer D., Balagué V., Gasol J., Massana R., (2021).

Phylogenetic diversity and dominant ecological traits of freshwater Antarctic Chrysophyceae. *Polar Biology*, 44:941– 957.

Jackson, E., Hawes, I., Jungblut, A., (2021). 16S rRNA gene 18S rRNA gene diversity in

microbial mat communities in meltwater ponds on the McMurdo Ice Shelf. *Polar Biology*, 44, (4), 823– 836.

Janiec, K., (1993). The freshwater micro and maiofauna of Admiralty bay, King George

Island, South Shetland Islands. *Polar Biology*, 6, 133– 138.

- Kagami, M., Miki, T., Takimoto, G., (2014). Mycoloop: chytrids in aquatic food web. *Frontiers in Microbiology*, 5, 166.
- Kawamata, M., Suganuma, Y., Doi, K., Misawa, K., Hirabayashi, M., Hattori, A., Sawagaki, T., (2020). Abrupt Holocene ice-sheet thinning along the southern Soya Coast, Lützow-Holm Bay, East Antarctica, revealed by glacial geomorphology and surface exposure dating. *Quaternary Science Reviews*, 247, 106540.
- Kennedy F., Martin A., McMinn A., (2021). Rapid changes in spectral composition after darkness influences nitric oxide, glucose and hydrogen peroxide production in the Antarctic diatom *Fragilariopsis cylindrus*. *Polar Biology*, 44:1289– 1303.
- Kielbasa, A., Walczynska, A., Fialkowska, E., Pajdak-Stos, A., Kozlowski, J., (2014). Seasonal changes in the body size of two rotifer species living in activated sludge follow the Temperature-Size Rule. *Ecology and evolution*, 4 (24), 4678-4689.
- Kimura, S., Ban, S., Imura, S., Kudoh, S., & Matsuzaki, M. (2010). Limnological characteristics of vertical structure in the lakes of Syowa Oasis, East Antarctica. *Polar Science*, 3(4), 262-271.
- Kohler, T., Van Horn, D., Darling, J., Takacs-Vesbach, G., McKnight, D., (2016). Nutrient treatments alter microbial mat colonization in two glacial meltwater streams from the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. *FEMS Microbiology Ecology*, 92, (4).
- Koňárek, J., Elster, J., Koňárek, O., (2008). Diversity of the cyanobacterial microflora of the northern part of James Ross Island, NW Weddell Sea, Antarctica. *Polar Biology*, 31, 853– 865.
- Kopalová, K., Veselá, J., Elster, J., Nedbalová, L., Koňárek, J. & Vijver de B., (2012). Benthic diatoms (Bacillariophyta) from seepages and streams on James Ross Island (NW Weddell Sea, Antarctica). *Plant Ecology and Evolution*, 145, (2), 190– 208.

- Kudoh, S., Tanabe, Y., Takahashi, K., (2008). Abundance of benthic copepods in a saline lake in East Antarctica. *Polar biology*, 31, (12), 1539– 1542.
- Kudoh, S. & Tanabe, Y., (2014). Limnology and ecology of lakes along the Sôya Coast, East Antarctica. *Advances in Polar Science*, 25, 75– 91.
- Kudoh, S., Takahashi, K., Ishihara, T., Tsujimoto, M., Nakai, R., Suzuki, A.C., Tanabe, Y., Uchida, M., Imura, S., (2015). Meteorological data from ice-free areas in Yukidori Zawa, Langhovde, Kizahashi Hama, Skarvsnes and Skallen in Sôya Coast, East Antarctica during 2014–2015. *JARE Data Reports*, No. 339 (Terrestrial Biology 11).
- Kudoh, S., Takahashi, K., Ishihara, T., Tsujimoto, M., Nakai, R., Suzuki, C.A., Tanabe, Y., Uchida, M., Imura, S., (2016). Limnological parameters in Sôya Coast lakes between the 55th and 56th Japanese Antarctic Research Expeditions in 2014–2015— Long-term monitoring study—. *JARE Data Reports*, 344 (Terrestrial biology).
- Kudoh, S., Tanabe, Y., (2016). Limnological parameters in Sôya Coast lakes between the 53rd and 55th Japanese Antarctic Research Expeditions in 2012–2014, Long –term monitoring study–. *JARE Data Reports*, No. 343 (Terrestrial Biology 13).
- Kudoh, S., Wada, T., Uchida, M., Imura, S., (2021). Ground temperature data from an ice-free area at mid-range of Yukidori Zawa, Langhovde, East Antarctica during January 2010-January 2012. *Polar Data Journal*, Vol. 5, 37– 46.
- Lukashanets, D. A., Vezhnavets. V. V., Maysak, N. N., Hihiniak, Y. H., Borodin, O. I., Miamin, V. Y., Gaidashov, A. A., Nikitiuk. L. A., (2019). Rotifers (Rotifera) from the inland waters and terrestrial habitats of East Antarctic oases (Enderby Land and Prydz Bay). *Fragmenta faunistica*, 62 (2): 67–86.
- Lund, J. W. G., Kipling, C., Le Cren, E. D., (1958). The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting.

- Hydrobiologia, 11: 143– 170.
- Matsuda, T., (1977). Ecological investigations on free-living mites near Syowa Station, Antarctica. Adaptations within Antarctic Ecosystems, ed. By G. A. LLANO. Washington, D.C., Smithsonian Inst., 1015– 1021.
- Matsumoto, G. I., Komori, K., Enomoto, A., Imura, S., Takemura, T., Ohyama, Y. & Kanda, H., (2006). Environmental changes in Syowa Station area of Antarctica during the last 2300 years inferred from organic components in lake sediment cores. Polar Biosci., 19, 51– 62.
- Matsumoto, G. I., Tani, Y., Seto, K., Tazawa, T., Yamamoto, M., Watanabe, T., Nakamura, T., Takemura, T., & Kanda, H. (2010). Holocene paleolimnological changes in Lake Skallen Oike in the Syowa Station area of Antarctica inferred from organic components in a sediment core (sk4C-02). Journal of Paleolimnology, 44(2), 677-693.
- McInnes, S. J., 1995. Taxonomy and ecology of Antarctic Lake Tardigrades. Unpublished M. Phil. Thesis. Open University.
- Miura, H., Maemoku, H., Igarashi, A. & Moriwaki, K., (1998). Late Quaternary raised beach deposits and radiocarbon dates of marine fossils around Lützow-Holm Bay. Special map series of national institute of polar research, NO.6.
- 三浦 英樹ら (2002) 総特集—第四紀の南極氷床変動と古海洋・古気候変動、月刊地球 24 (1)、pp82
- Morgan-Kiss R., Lizotte M. P., Kong W., Priscu J. C., (2016). Photoadaptation to the polar night by phytoplankton in a permanently ice-covered Antarctic lake. Limnology and Oceanography, 61 (1), 3– 13.
- Murayama, H., (1977). General characteristics of the Antarctic lakes near Syowa Station. Antarctic Record 58, 43– 62.

- Murray, J., (1910). Antarctic Rotifera. In British Antarctic Expedition. 1907-1909. Reports on the Scientific Investigations. Biology1, 41– 65. Murray J. (ed.). London: William Heineman.
- Nakai, R., Abe, T., Baba, T., Imura, S., Kagoshima, H., Kanda, H., Kohara, Y., Koi, A., Niki, H., Yanagihara, K., Naganuma, T., (2012). Eukaryotic phylotypes in aquatic moss pillars inhabiting a freshwater lake in East Antarctica, based on 18S rRNA gene analysis. *Polar Biology*, 35, 1495– 1504.
- Nedbalová, L., Nyvlt, D., Lirio, J., Kavan, J., Elster, J., (2017). Current distribution of *Branchinecta gaini* on James Ross island and Vega island. *Antarctic science* 29, (4), 341– 342.
- Nedoma J., Vrba J., Hanzl T., Nedbalová L., (2001). Quantification of pelagic filamentous microorganisms in aquatic environments using the line-intercept method. *Microbiology Ecology*, 38:81– 85.
- Nielsen, U. N., Wall, D. H., Adams, B. J., Virginia, R. A., Ball, B. A., Gooseff, M. N., McKnight, D. M., (2012). The ecology of pulse events: insights from an extreme climatic event in a polar desert ecosystem. *Ecosphere*, 3(2), art17), 1– 15.
- Oguni, A., Takahashi, E., (1989). Floristic studies on algae from inland waters of Antarctica: II. Lake Ô-Ike, West Ongul Island. *Proc. NIPR Symp. Polar Biology*, 2, 154– 166.
- Ohtsuka, T., Kudoh, S., Imura, S., Ohtani, S., (2006). Diatom composing benthic microbial mats in freshwater lakes of Skarvsnes ice-free area, East Antarctica. *Polar Bioscience*, 20, 113– 130.
- Ohyama, Y., Matsuda, T., (1977). Free-living prostigmatic mites found around Syowa Station, East Antarctica. *Nankyoku Shiryo (Antarct. Rec.)*, 59, 172– 176.

- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Wagner, H., (2018). *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5.2.
- Peck, L., Convey, P., Barnes, D.K.A., (2006). Environmental constraints on life histories in Antarctic ecosystems: tempos, timings and predictability. *Biol. Rev.*, 81:75–109.
- Peeters, K., Hodgson, D.A., Convey, P., Willems, A., (2011). Culturable diversity of heterotrophic bacteria in Forlidas pond (Pensacola Mountains) and Lundström Lake (Shackleton Range), Antarctica. *Microbial ecology*, 62, 399– 413.
- Potapov, A. M., Beaulieu, F., Birkhofer, K., et al., (2022). Feeding habits and multifunctional classification of soil-associated consumers from protists to vertebrates. *Biological Reviews*.
- Power, S., Salvatore, M., Sokol, E., Stanish, L., Barrett, J., (2020). Estimating microbial mat biomass in the McMurdo Dry Valleys, Antarctica using satellite imagery and ground surveys. *Polar Biology* 43, 1753– 1767.
- Priddle, J. and Dartnall, H. J. G., (1978). The biology of an Antarctic aquatic moss community. *Freshwater Biology*, 8, 469– 480.
- Pushkareva, E., Kviderová, J., Šimek, M., Elster, J., (2017). Nitrogen fixation and diurnal changes of photosynthetic activity in Arctic soil crusts at different development stage. *European Journal of Soil Biology*, 79, 21–30.
- R Core Team, (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://R-project.org/>.
- Rautio M. & Vincent W., (2006). Benthic and pelagic food resources for zooplankton in shallow high-latitude lakes and ponds. *Freshwater Biology*, 51, 1038– 1052.
- Reynolds, C. S. (1984). *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University

- Press, Oxford.
- Ricci, C., (1983). Life histories of some species Rotifera Bdelloidea. *Hydrobiologia*, 104, 175–180.
- Robert, L. W., & Peter, L. S. 1983. Clearance rates of sessile rotifers: In situ determinations. *Hydrobiologia*, 104, 379-383.
- Sarma, S.S.S., Rao, T.R., (1991). The combined effects of food and temperature on the life history parameters of *Brachionus patulus* Müller (Rotifera). *Int Revue Hydrobiologia*, 76:225–239.
- Schmitt, W. L., (1945). Miscellaneous zoological material collected by the United States Antarctic Service Expedition, 1939–1941. *Proceeding of the American Philosophical Society*, 89, 297.
- Schram, M.D., Davison, P.G., (2012). Irwin Loops — A history and method of constructing homemade loops. *Transaction of the Kansas Academy of Science*, 115, 35–40.
- 瀬戸 浩二 (2001) むるめ池における水塊成層構造と低質環境、第24回極域シンポジウム講演要旨集、国立極地研究所、東京、p75
- Sudzuki, M., (1964). On the microfauna of the Antarctic Region: I. Moss-water community at Langhovde. *JARE Scientific Report*, 19, 1– 41.
- Sugawara, K., Torii, T., (1959). Chemical composition of the waters of some ponds on the East Ongul Island, Antarctica (Japanese with English abstract). *Antarctic Record*, 7, 425– 427.
- Suren, A., (1990). Microfauna associated with algal mats in melt ponds of the Ross Ice Shelf. *Polar Biology*, 10, 329– 335.
- Swadling, K. M., Gibson, J. A. E., (2000). Grazing rates of a calanoid copepod

- (*Paralabidocera antarctica*) in a continental Antarctic lake. *Polar biology*, 23, 301–308.
- Takano, Y., Tyler, J. J., Kojima, H., Yokoyama, Y., Tanabe, Y., Sato, T., Ogawa, N., Ohkouchi, N., & Fukui, M. (2012). Holocene lake development and glacial-isostatic uplift at Lake Skallen and Lake Oyako, Lützow-Holm Bay, East Antarctica: Based on biogeochemical facies and molecular signatures. *Applied Geochemistry*, 27(12), 2546–2559.
- 田邊 優貴子 & 工藤 栄 (2009) . 簡便な調査法を用いた南極湖沼の湖盆形態とその水質・水生生物との関わり. *陸水学会雑誌*, 70, 191-199.
- Tanabe, Y., Yasui, S., Osono, T., Uchida, M., Kudoh, S., Yamamuro, M., (2017). Abundant deposits of nutrients inside lakebeds of Antarctic oligotrophic lakes. *Polar Biology*, 40, 603– 613.
- Taton, A., Grubisic, S., Balthasart, P., Hodgson, D., Laybourn-Parry, J., Wilmotte, A., (2006). Biogeographical distribution and ecological ranges of benthic cyanobacterial in East Antarctic. *FEMS Microbiology Ecology*, 57(2), 272– 289.
- Toro, M., Camacho, A., Rochera, C., Rico, E., Bañón, M., Valiente-Fernández, E., Marco, E., Justel, A., Avendaño, M. C., Ariosa, Y., Vincent, W. F., Quesada, A., (2007). Limnological characteristics of the freshwater ecosystems of Byers Peninsula, Livingston Island, in marine Antarctica. *Polar biology*, 30: 635– 649.
- Tranvik, L. J., Hansson, L-A, (1997). Predator regulation of aquatic microbial abundance in simple food webs of sub-antarctic lakes. *Oikos* 79: 347– 356.
- Tsuji, M. 2018. A catalog of fungi recorded from the vicinity of Syowa Station. *Mycoscience*, 59, 319-324.
- Tsuji, M., & Kudoh, S. 2020. Soil yeasts in the vicinity of Syowa Station, East Antarctica:

their diversity and extracellular enzymes, cold adaptation strategies, and secondary metabolites. *Sustainability*, 12:4518

Tsujimoto, M., McInnes, S. J., Convey, P., Imura, S., (2014). Preliminary description of tardigrade species diversity and distribution pattern around coastal Syowa Station and inland Sør Rondane Mountains, Dronning Maud Land, East Antarctica. *Polar biology*, 37: 1361– 1367.

Velázquez D., Jungblut A., Rochera C., Rico E., Camacho A., Quesada A., (2017).

Trophic interactions in microbial mats on Byers Peninsula, maritime Antarctica. *Polar biology*, 40: 1115– 1126.

Verleyen, E., Hodgson, D.A., Gibson, J., Imura, S., Kaup, E., Kudoh, S., Wever, A. D., Hoshino, T., McMinn, A., Obbels, D., Roberts, D., Roberts, S., Sabbe, K., Souffreau, C., Tavernier, I., Nieuwenhuyze, W. V., Ranst, E. V., Vindevogel, N. & Vyverman, W., (2012). Chemical limnology in coastal East Antarctic lakes: monitoring future climate change in centres of endemism and biodiversity. *Antarctic Science*, 24, 23– 33.

Vincent, W. F., Quesada, A., (2012). Cyanobacteria in high latitude lakes, rivers and seas.

In: Whitton BA (ed) *Ecology of cyanobacteria II—their diversity in space and time*. Springer, Dordrecht, pp 371– 385.

Vinocur, A. & Pizarro, H., (2000). Microbial mats of twenty-six lakes from Potter Peninsula, King George Island, Antarctica. *Hydrobiologia*, 437, 171– 185.

Wall, D.H., 2005. Biodiversity and ecosystem functioning in terrestrial habitats of Antarctica. *Antarctic Science*, 17:523–531.

Wallace, R. L. & Starkweather, P. L. (1983). Clearance rates of sessile rotifers: In situ determinations. *Hydrobiologia*, 104, 379–383.

Wharton Jr, Robert A., Parker, Bruce C. & Simmons Jr, George M., (1983). Distribution,

- species composition and morphology of algal mats in Antarctic dry valley lakes. *Phycologia*, 22, 355– 365.
- Wilson, A. T., (1965). Escape of algae from frozen lakes and ponds. *Ecology*, 46 (3), 376.
- Wilson, C. G., & Sherman, P. W., 2011. Anciently asexual bdelloid rotifers escape lethal fungal parasites by drying up and blowing away. *Science*, 327(5965), 574-576.
- Wilson, C. G. & Sherman, P. W., 2013. Spatial and temporal escape from fungal parasitism in natural communities of anciently asexual bdelloid rotifers. *Royal Society*, 1255.
- Wlostowski, A. N., Schulte, N. O., Adams, B. J., Ball, B. A., Esposito, R. M. M., Gooseff, M. N., Lyons, W. B., Nielsen, U. N., Virginia, R. A., Wall, D. H., Welch, K. A., McKnight, D. M., (2019). The hydroecology of an ephemeral wetland in the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. *Biogeosciences*, 124 (12), 3814– 3830.
- Zhang, L., Jungblut, A., Hawes, I., Andersen, D, T., Sumner, D, Y., Mackey, T. J., (2015). Cyanobacterial diversity in benthic mats of the McMurdo Dry Valley lakes, Antarctica. *Polar Biology*, 38 (8), 1097– 1110.
- Zębek, E., Napiórkowska-Krzebietke, A., Świątecki, A., Górniak, D., (2021). Biodiversity of periphytic cyanobacteria and algae assemblages in polar region: a case study of the vicinity of Arctowski Polish Antarctic Station (King George Island, Antarctica). *Biodiversity and Conservation*, 30, 2751– 2771.

表の部

学位論文

「南極の水圏環境におけるヒルガタワムシの生態学的研究」

和田 智竹（総合研究大学院大学 複合科学研究科 極域科学専攻）

表 2-1. 各調査地の深度、水温、塩分濃度、水素イオン指数、含水量、および強熱減量

| 調査場所 | 測定日時 | 深度 (m) | 水温 (°C) | 塩分濃度 (‰) | 水素イオン指数 (pH) | 含水量 (g / g dry sample) | 強熱減量 (g / g dry sample) |
|---------------------------------|----------------------|-----------|------------|-------------|-----------------|---------------------------|----------------------------|
| 仏池 (69° 28'S, 39° 33'E) | JARE55 (18.Dec.2013) | 1.6 | 7.73 | 2.3 | 8.36 | N.D. | N.D. |
| | JARE58 (30.Dec.2016) | 2.2 | 8 | 1.02 | 7.76 | N.D. | N.D. |
| | JARE60 (05.Jan.2019) | 0 | 4.9 | 0 | 8.56 | 0.71 ± 0.03 | 0.16 ± 0.02 |
| 如来池 (69° 28'S, 39° 34'E) | JARE55 (23.Jan.2014) | 2.1 | 6.98 | 0.31 | 9.87 | N.D. | N.D. |
| | JARE58 (29.Dec.2016) | 2.6 | 7.1 | 0.33 | 8.35 | N.D. | N.D. |
| | JARE60 (06.Jan.2019) | 0.5 | 3.7 | 0.11 | 8.52 | 0.69 ± 0.11 | 0.16 ± 0.06 |
| 菩薩池 (69° 28'S, 39° 34'E) | JARE55 (23.jan.2014) | 2.8 | 7.14 | 0.2 | 9.61 | N.D. | N.D. |
| | JARE58 (25.Jan.2017) | 4 | 8.4 | 0.18 | 8.03 | N.D. | N.D. |
| | JARE60 (04.Jan.2019) | 0.2 | 3.6 | 0.18 | 8.27 | 0.74 ± 0.05 | 0.19 ± 0.04 |
| 長池 (69° 29'S, 39° 35'E) | JARE55 (17.Jan.2014) | 9.3 | 6.91 | 0.85 | 9.72 | N.D. | N.D. |
| | JARE58 (28.Dec.2016) | 9.5 | 5.4 | 0.87 | 8.63 | N.D. | N.D. |
| | JARE60 (07.Jan.2019) | 1.1 | 9.3 | 1.13 | 8.38 | 0.41 ± 0.11 | 0.02 ± 0.01 |
| スカーレン大池 (69° 40'S, 39° 24'E) | JARE55 (12.Jan.2014) | 2.3 | 4.02 | 0.16 | 10.23 | N.D. | N.D. |
| | JARE58 (04.Jan.2017) | 6.3 | 4.2 | 0.13 | 8.02 | N.D. | N.D. |
| | JARE60 (18.Jan.2019) | 1.5 | 4.9 | 0.12 | 8.63 | 0.88 ± 0.06 | 0.38 ± 0.13 |
| 季節性湿地 (69° 28'S, 39° 36'E) | JARE60 (11.Jan.2019) | 0.05 | 4.7 | 0.38 | 8.75 | 0.47 ± 0.13 | 0.06 ± 0.04 |

※ N.D.は No Data を表す。

表 2-2. 無脊椎動物（ヒルガタワムシ、クマムシ、センチュウ）の体サイズ。下欄の括弧中の数値は計測した個体数。

| 調査地 | ヒルガタワムシ | | クマムシ | | センチュウ | |
|---------|-------------------------------|------------------------------|-------------------------------|------------------------------|-------------------------------|------------------------------|
| | 体長 (μm) | 体幅 (μm) | 体長 (μm) | 体幅 (μm) | 体長 (μm) | 体幅 (μm) |
| 仏池 | 305.5 \pm 76.4 (n = 50) | 71.2 \pm 15.3 (n = 50) | 204.5 \pm 30.1 (n = 11) | 53.2 \pm 12.6 (n = 11) | 900.1 \pm 285.0 (n = 11) | 43.8 \pm 13.2 (n = 11) |
| 如来池 | 331.9 \pm 69.3 (n = 21) | 57.4 \pm 19.0 (n = 21) | 170.6 \pm 26.8 (n = 7) | 60.2 \pm 12.0 (n = 7) | 808.8 \pm 340.5 (n = 9) | 45.2 \pm 15.5 (n = 9) |
| 菩薩池 | 353.8 \pm 85.1 (n = 16) | 79.6 \pm 16.8 (n = 16) | 182.6 \pm 24.0 (n = 10) | 46.7 \pm 9.4 (n = 10) | 686.9 \pm 295.4 (n = 8) | 34.5 \pm 13.0 (n = 8) |
| 長池 | 301.2 \pm 55.4 (n = 16) | 75.7 \pm 12.0 (n = 16) | 227.9 \pm 49.1 (n = 3) | 56.9 \pm 8.7 (n = 3) | 683.1 \pm 228.4 (n = 2) | 65.5 \pm 11.1 (n = 2) |
| スカーレン大池 | 331.5 \pm 79.7 (n = 11) | 74.9 \pm 30.3 (n = 11) | 218.4 \pm 46.3 (n = 8) | 64.1 \pm 22.1 (n = 8) | 939.4 \pm 287.8 (n = 3) | 53.5 \pm 14.3 (n = 3) |
| 季節性湿地 | 409.4 \pm 37.5 (n = 100) | 69.2 \pm 22.5 (n = 100) | 266.1 \pm 16.2 (n = 100) | 47.4 \pm 10.2 (n = 100) | 867.9 \pm 95.2 (n = 100) | 29.8 \pm 11.1 (n = 100) |

表 2-3. 微生物マット乾燥重量 1g あたりの光合成生物の細胞数 ($\times 10^5$ number /g dw) 、無脊椎動物の個体数 (number /g dw)

| 調査地 | 藍藻類 | | | 藻類 | | | | 無脊椎動物 | | |
|-------------|---------------|----------------|-----------------|---------------|-------------------|------------------|--------------|---------------|---------------|-----------|
| | Chroococcales | Nostocales | Oscillatoriales | Chlorophyceae | Bacillariophyceae | Zygnematophyceae | Xantophyceae | ヒルガタワムシ | クマムシ | センチュウ |
| 仏池 | 2.49 ± 1.81 | 34.42 ± 40.42 | 12.08 ± 12.82 | 0.23 ± 0.28 | 0.04 ± 0.06 | 0.008 ± 0.030 | - | 22.6 ± 14.4 | 6.5 ± 5.2 | 1.7 ± 1.3 |
| 如来池 | 5.68 ± 6.09 | 36.32 ± 28.89 | 10.69 ± 7.24 | 2.34 ± 3.30 | 0.69 ± 0.66 | 0.77 ± 1.29 | - | 20.6 ± 10.0 | 7.4 ± 3.6 | 1.6 ± 1.6 |
| 菩薩池 | 6.94 ± 6.41 | 28.34 ± 30.03 | 12.36 ± 9.51 | 2.91 ± 3.23 | 1.38 ± 1.15 | 0.33 ± 0.52 | - | 24.2 ± 11.0 | 10.0 ± 8.6 | 3.4 ± 3.4 |
| 長池 | 0.86 ± 1.32 | 3.02 ± 4.69 | 0.22 ± 0.25 | 0.07 ± 0.09 | 6.31 ± 2.74 | - | 0.15 ± 0.55 | 7.8 ± 4.0 | 1.5 ± 1.4 | 0.2 ± 0.2 |
| スカーレン 大池 | 21.37 ± 19.83 | 6.80 ± 10.12 | 55.22 ± 104.3 | 24.33 ± 18.28 | 6.16 ± 5.30 | 1.10 ± 1.01 | - | 4.3 ± 2.1 | 6.5 ± 5.0 | 0.1 ± 0.1 |
| 季節性湿地 | 15.62 ± 7.04 | 91.73 ± 135.58 | 19.88 ± 18.91 | 0.06 ± 0.12 | 56.7 ± 117.74 | - | - | 182.8 ± 133.3 | 139.4 ± 140.5 | 2.8 ± 4.0 |

表 2-4. 微生物マット乾燥重量 1g あたりの光合成生物の生物量 ($\times 10^{-1} \text{ mm}^3/\text{g dw}$)、無脊椎動物の生物量 ($\times 10^{-2} \text{ mm}^3/\text{g dw}$)

| 調査地 | 藍藻類 | | | 藻類 | | | | 無脊椎動物 | | |
|---------|---------------|--------------|-----------------|---------------|-------------------|------------------|--------------|---------------|-------------|-------------|
| | Chroococcales | Nostocales | Oscillatoriales | Chlorophyceae | Bacillariophyceae | Zygnematophyceae | Xantophyceae | ヒルガタワムシ | クマムシ | センチュウ |
| 仏池 | 0.61 ± 1.28 | 2.25 ± 2.65 | 2.71 ± 2.77 | 0.19 ± 0.31 | 0.05 ± 0.11 | 0.03 ± 0.13 | - | 2.75 ± 1.26 | 0.30 ± 0.21 | 0.23 ± 0.10 |
| 如来池 | 0.08 ± 0.13 | 2.38 ± 1.89 | 1.70 ± 1.29 | 0.63 ± 0.72 | 0.72 ± 0.69 | 3.25 ± 1.86 | - | 1.77 ± 0.34 | 0.23 ± 0.05 | 0.10 ± 0.05 |
| 菩薩池 | 0.08 ± 0.05 | 1.85 ± 1.97 | 3.81 ± 1.11 | 1.11 ± 1.32 | 0.64 ± 0.55 | 1.19 ± 1.86 | - | 4.23 ± 1.56 | 0.49 ± 0.35 | 0.44 ± 0.39 |
| 長池 | 0.02 ± 0.02 | 0.20 ± 0.31 | 0.18 ± 0.32 | 0.02 ± 0.03 | 11.00 ± 4.94 | - | 0.01 ± 0.04 | 1.06 ± 0.45 | 0.09 ± 0.07 | 0.05 ± 0.03 |
| スカーレン大池 | 0.02 ± 0.16 | 3.79 ± 12.69 | 11.44 ± 23.82 | 10.52 ± 8.95 | 5.16 ± 4.03 | 3.23 ± 3.03 | - | 0.63 ± 0.25 | 0.46 ± 0.33 | 0.02 ± 0.02 |
| 季節性湿地 | 0.13 ± 0.06 | 6.00 ± 8.87 | 6.35 ± 8.25 | 0.01 ± 0.01 | 48.86 ± 93.17 | - | - | 28.14 ± 20.51 | 6.55 ± 6.59 | 0.17 ± 0.24 |

表 2-5. 各調査地における (a) 光合成生物総体積と (b) 無脊椎動物総体積の関係性を示した Welch t 検定の結果

(a)

| | 仏池 | 如来池 | 菩薩池 | 長池 | スカーレン大池 | 季節性湿地 |
|---------|----|-----|-----|----|---------|-------|
| 仏池 | - | ns | ns | * | ** | ns |
| 如来池 | ns | - | ns | ns | ** | ns |
| 菩薩池 | ns | ns | - | ns | * | ns |
| 長池 | * | ns | ns | - | ** | ns |
| スカーレン大池 | ** | ** | ** | ** | - | ns |
| 季節性湿地 | ns | ns | ns | ns | ns | - |

(b)

| | 仏池 | 如来池 | 菩薩池 | 長池 | スカーレン大池 | 季節性湿地 |
|---------|----|-----|-----|----|---------|-------|
| 仏池 | - | ns | * | ** | ** | ** |
| 如来池 | ns | - | ** | ** | ** | ** |
| 菩薩池 | * | ** | - | ** | ** | ** |
| 長池 | ** | ** | ** | - | ns | ** |
| スカーレン大池 | ** | ** | ** | ns | - | ** |
| 季節性湿地 | ** | ** | ** | ** | ** | - |

※ *は $p < 0.05$ 、**は $p < 0.01$ 、ns は $p > 0.05$ をそれぞれ示す。

表 3-1. 抽出されたヒルガタワムシの外部形態の計測値と文献資料との比較

| Parameter | <i>Adineta grandis</i> | | | <i>Philodina gregaria</i> | |
|-------------------------|------------------------|------------------------|--------------------------|---------------------------|--------------|
| | Present study (n = 30) | Iakovenko et al., 2015 | Lukashanets et al., 2019 | Present study (n = 30) | Donner, 1965 |
| Measures, μm | | | | | |
| TL | 478 \pm 7 | 414 \pm 61 | 465 \pm 22 | 553 \pm 39 | 676-800 |
| CW | - | - | - | 101 \pm 3 | 115 |
| BW | 94 \pm 11 | 94 \pm 22 | 108 \pm 2 | 102 \pm 9 | - |
| HL | 69 \pm 5 | 70 \pm 9 | 68 \pm 5 | 72 \pm 11 | 66 |
| HW | 61 \pm 2 | 56 \pm 7 | 58 \pm 4 | 77 \pm 14 | - |
| NL | 74 \pm 6 | 82 \pm 19 | 72 \pm 5 | 74 \pm 10 | - |
| RL | 55 \pm 3 | 52 \pm 10 | 57 \pm 2 | 72 \pm 7 | - |
| RW | 50 \pm 3 | 46 \pm 10 | 47 \pm 2 | 58 \pm 4 | - |
| FL | 53 \pm 2 | 52 \pm 12 | 51 \pm 4 | 65 \pm 8 | - |
| SL | 11 \pm 2 | 11 \pm 2 | 13 | 14 \pm 0 | 16 |
| SSW | 12 \pm 1 | 13 \pm 2 | 16 | 17 \pm 4 | - |
| RaL | 29 \pm 1 | 25 \pm 1 | 27 \pm 1 | 37 \pm 1 | - |
| Proportions, % | | | | | |
| HL / TL | 13-15 | 13-19 | 13 | 12-15 | - |
| HW / HL | 75-91 | 66-97 | 77-94 | 80-143 | - |
| NL / TL | 15-16 | 11-27 | 15-16 | 11-16 | - |
| BW / TL | 17-20 | 16-31 | 22-24 | 18-19 | - |
| RL / TL | 10-13 | 7-16 | 11-12 | 12-14 | - |
| RW / RL | 82-99 | 74-103 | 83-84 | 78-86 | - |
| FL / TL | 11 | 6-15 | 10-11 | 11-13 | - |
| SL / SSW | 75-117 | 60-98 | 81 | 72-104 | - |

表 3-2. *P. gregaria* の本研究と先行研究の生活史パラメータ

| 世代 | 温度(°C) | 成熟日数(日) | 出産数(個体) | 寿命(日) | 出産せずに死んだ個体の死亡率(割) | Reference |
|----|--------|-------------|------------|-------------|-------------------|------------------|
| F0 | 3°C | 22.6 ± 15.1 | 1.9 ± 1.6 | 28.8 ± 14.6 | - | |
| F1 | 3°C | 40.8 ± 4.7 | 5.2 ± 2.5 | 40.8 ± 4.9 | 0.38 | |
| F2 | 3°C | 39.3 ± 2.7 | 4.8 ± 1.2 | 54.4 ± 4.9 | 0.46 | |
| F0 | 6°C | 15.3 ± 7.8 | 7.7 ± 3.8 | 40.9 ± 15.4 | - | |
| F1 | 6°C | 32.9 ± 3.6 | 14.3 ± 2.8 | 78.4 ± 6.7 | 0 | |
| F2 | 6°C | 32.7 ± 2.9 | 13.5 ± 2.7 | 75.3 ± 7.6 | 0.08 | |
| F0 | 9°C | 16.7 ± 9.0 | 7.2 ± 4.2 | 40.0 ± 19.7 | - | |
| F1 | 9°C | 28.2 ± 5.8 | 13.9 ± 2.9 | 72.5 ± 8.6 | 0 | |
| F2 | 9°C | 27.0 ± 3.3 | 13.1 ± 2.5 | 68.9 ± 7.9 | 0.08 | |
| F0 | 12°C | 10.8 ± 6.9 | 8.2 ± 5.2 | 40.2 ± 14.4 | - | |
| F1 | 12°C | 24.1 ± 4.9 | 14.6 ± 2.5 | 64.0 ± 12.7 | 0.04 | |
| F2 | 12°C | 23.2 ± 4.3 | 13.4 ± 2.6 | 65.9 ± 7.7 | 0.13 | |
| F0 | 15°C | 9.5 ± 4.9 | 8.1 ± 5.4 | 37.3 ± 18.0 | - | |
| F1 | 15°C | 22.2 ± 2.7 | 15.4 ± 2.1 | 70.9 ± 7.6 | 0.04 | |
| F2 | 15°C | 21.7 ± 2.3 | 14.5 ± 2.4 | 68.0 ± 8.2 | 0.08 | |
| F0 | 20°C | 9.3 ± 9.4 | 4.1 ± 3.0 | 23.5 ± 12.6 | - | |
| F1 | 20°C | 22.2 ± 4.6 | 10.2 ± 3.2 | 55.8 ± 5.8 | 0.25 | |
| F2 | 20°C | 23.3 ± 4.6 | 8.1 ± 2.5 | 50.2 ± 5.6 | 0.38 | |
| F0 | 4-7 °C | 34.8 ± 4.4 | 18 ± 4.4 | N.A. | - | Dougerty 1964 |
| F1 | 4-7 °C | 46.1 ± 20.0 | 3.7 ± 2.2 | N.A. | - | |
| F0 | 6 °C | 36.6 ± 2.4 | 17.8 ± 2.5 | N.A. | - | Dartnall 1992 |
| F1 | 6 °C | 37.6 ± 1.4 | 13.4 ± 1.2 | N.A. | - | |
| F2 | 6 °C | 37.1 ± 0.6 | 13.6 ± 0.7 | N.A. | - | |

表 3-3. *A. grandis* の本研究と先行研究の生活史パラメータ

| 世代 | 温度(°C) | 成熟日数 (日) | 出産数 (個体) | 寿命 (日) | 出産せずに死んだ個体の死亡率 (割) | Reference |
|----|--------|-------------|------------|-------------|--------------------|---------------|
| F0 | 3°C | 34.5 ± 12.2 | 1.9 ± 1.8 | 34.5 ± 19.4 | - | |
| F1 | 3°C | 49.9 ± 4.0 | 3.0 ± 1.3 | 49.9 ± 4.0 | 0.54 | |
| F2 | 3°C | 50.7 ± 4.3 | 2.7 ± 0.9 | 50.7 ± 4.3 | 0.58 | |
| F0 | 6°C | 33.6 ± 11.2 | 2.7 ± 0.10 | 33.6 ± 11.2 | - | |
| F1 | 6°C | 38.5 ± 5.5 | 4.1 ± 1.3 | 38.5 ± 5.5 | 0.04 | |
| F2 | 6°C | 39.3 ± 5.8 | 3.8 ± 1.3 | 39.3 ± 5.8 | 0.13 | |
| F0 | 9°C | 29.7 ± 8.2 | 3.8 ± 1.4 | 29.7 ± 8.2 | - | |
| F1 | 9°C | 29.7 ± 4.3 | 4.2 ± 1.2 | 29.7 ± 4.3 | 0 | |
| F2 | 9°C | 29.6 ± 3.8 | 3.8 ± 1.3 | 29.6 ± 3.8 | 0.08 | |
| F1 | 12°C | 29.6 ± 4.6 | 3.9 ± 1.1 | 29.6 ± 4.6 | 0 | |
| F2 | 12°C | 30.0 ± 0.0 | 3.7 ± 1.3 | 30.0 ± 0.0 | 0.04 | |
| F1 | 15°C | 29.2 ± 4.1 | 3.7 ± 1.3 | 29.2 ± 4.1 | 0.21 | |
| F2 | 15°C | 28.0 ± 2.1 | 3.1 ± 1.2 | 28.0 ± 2.1 | 0.29 | |
| F0 | 20°C | - | - | - | | |
| F0 | 6°C | 33.6 ± 11.2 | 2.7 ± 0.10 | 33.6 ± 11.2 | - | |
| F1 | 6°C | 38.5 ± 5.5 | 4.1 ± 1.3 | 38.5 ± 5.5 | - | Dartnall 1992 |
| F2 | 6°C | 39.3 ± 5.8 | 3.8 ± 1.3 | 39.3 ± 5.8 | - | |

表 3-4. *P. gregaria* と *A. grandis* の飼育実験で得られた 6°Cでの生活史パラメータを用いて推定した 100 日間の生命表

P. gregaria

| 日数 | 世代 | 世代名 | 個体数 |
|-----|----|-----|-----|
| 0 | 0 | F0 | 1 |
| 10 | 0 | F0 | 1 |
| 20 | 0 | F0 | 1 |
| 30 | 0 | F0 | 1 |
| 40 | 1 | F1 | 4 |
| 50 | 1 | F1 | 8 |
| 60 | 1 | F1 | 11 |
| 70 | 1 | F2 | 18 |
| 80 | 2 | F2 | 32 |
| 90 | 2 | F2 | 56 |
| 100 | 3 | F3 | 103 |

A. grandis

| 日数 | 世代 | 世代名 | 個体数 |
|-----|----|-----|-----|
| 0 | 0 | F0 | 1 |
| 10 | 0 | F0 | 1 |
| 20 | 0 | F0 | 1 |
| 30 | 0 | F0 | 1 |
| 40 | 1 | F1 | 4 |
| 50 | 1 | F1 | 4 |
| 60 | 1 | F1 | 4 |
| 70 | 1 | F1 | 4 |
| 80 | 2 | F2 | 16 |
| 90 | 2 | F2 | 16 |
| 100 | 2 | F2 | 16 |

表 4-1. *P. gregaria*、*A. grandis* の摂餌可能な餌生物の粒径サイズ実験の結果

| | 0.05 μm | 0.1 μm | 2 μm | 5 μm | 10 μm | 20 μm | クロレラ 3-5 μm | イースト 4-6 μm | <i>Hyphomicrobium</i> <i>sp.</i> | <i>Paracoccus sp.</i> | <i>Hansenula sp.</i> |
|--------------------|---------|--------|------|------|-------|-------|----------------|----------------|-------------------------------------|-----------------------|----------------------|
| <i>P. gregaria</i> | die | die | ○ | ○ | ○ | × | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ |
| <i>A. grandis</i> | die | die | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ | ○ |

※ ○は摂餌可、×は摂餌不可、die は死んだこと（摂餌の可不可は不明）をそれぞれ示す。

表 5-1. 第 55 次日本南極地域観測夏隊でスカルブスネス孫池周辺で採集した試料中の栄養塩類の分析結果 (Kudoh et al., 2022)

| Site | Dissolved inorganic nutrients (mmol/L) | | | | Total nitrogen | Total phosphorus | Dissolved organic carbon | Chemical oxygen demand |
|---------|--|----------|-----------|----------|----------------|------------------|--------------------------|------------------------|
| | Nitrate | Ammonium | Phosphate | Silicate | (mg/L) | (mg/L) | (ppm) | (mg/L) |
| Stream | 14.5 | 0.06 | 0.03 | 95.5 | 0.17 | <0.05 | 0.6 | 3.76 |
| Wetland | 2.85 | 0.86 | 0.02 | 36 | 0.23 | <0.05 | 2.87 | 8.22 |
| Lake | 0.361 | 0.41 | 0.02 | 22.5 | 0.27 | <0.05 | 2.91 | 8.3 |

表 5-2. 夏季のスカルブスネス露岩域の気温データ

| | | | 大発生観察 の前年 | 大発生観察 | | | 大発生観察 の前年 | 大発生観察 |
|------------------|-----------|-----------|--------------|-----------|-----------|-----------|--------------|-------|
| | 2010/2011 | 2011/2012 | 2012/2013 | 2013/2014 | 2014/2015 | 2017/2018 | 2018/2019 | |
| 年 | 2010/2011 | 2011/2012 | 2012/2013 | 2013/2014 | 2014/2015 | 2017/2018 | 2018/2019 | |
| JARE隊次 | 52nd | 53rd | 54th | 55th | 56th | 59th | 60th | |
| 年度の中で初めて0°Cを超えた日 | 11月6日 | 12月12日 | 11月10日 | 11月10日 | 12月3日 | 11月6日 | - | |
| 平均気温が0°Cを超えた日数 | 49 | 34 | 68 | 58 | 38 | 60 | - | |
| 0°C以上の日の積算温度 | 111 | 60 | 159 | 93 | 62 | 112 | - | |

図の部

学位論文

「南極の水圏環境におけるヒルガタワムシの生態学的研究」

和田 智竹（総合研究大学院大学 複合科学研究科 極域科学専攻）



図 1-1. 宗谷海岸上の露岩域（スカルブスネス）の様子。夏期間には雪融け水が露岩を涵養する。



図 1-2. 水の供給によりスカルプスネス露岩域で発達した (A) 藻類・微生物マット、(B) コケ群落の様子。



図 1-3. 湖底で発達する微生物マットの様子（スカルプスネス長池水深 5 m 付近の湖底の群落。撮影：工藤）。湖底の微生物マットから立ち上がっているのは、コケボウズ。いくつかの湖底では、このようなコケボウズが構築されている。

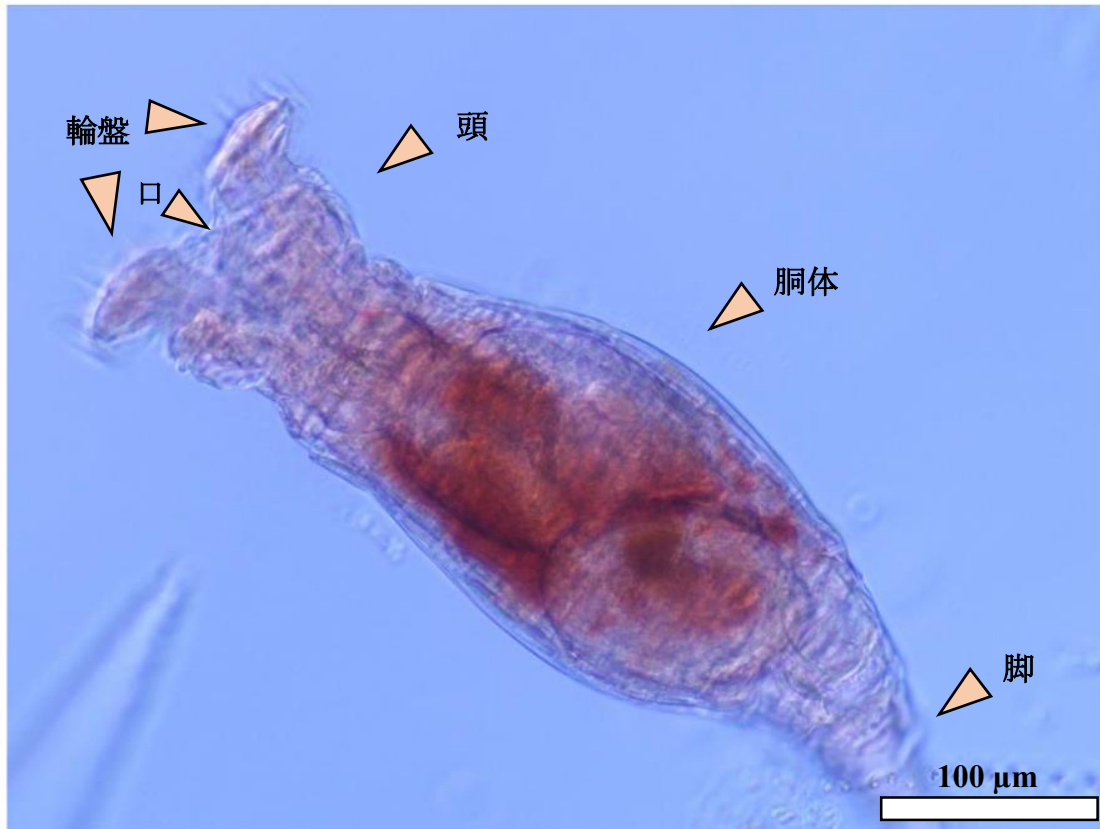


図 1-4. 南極の試料から抽出されたヒルガタワムシ

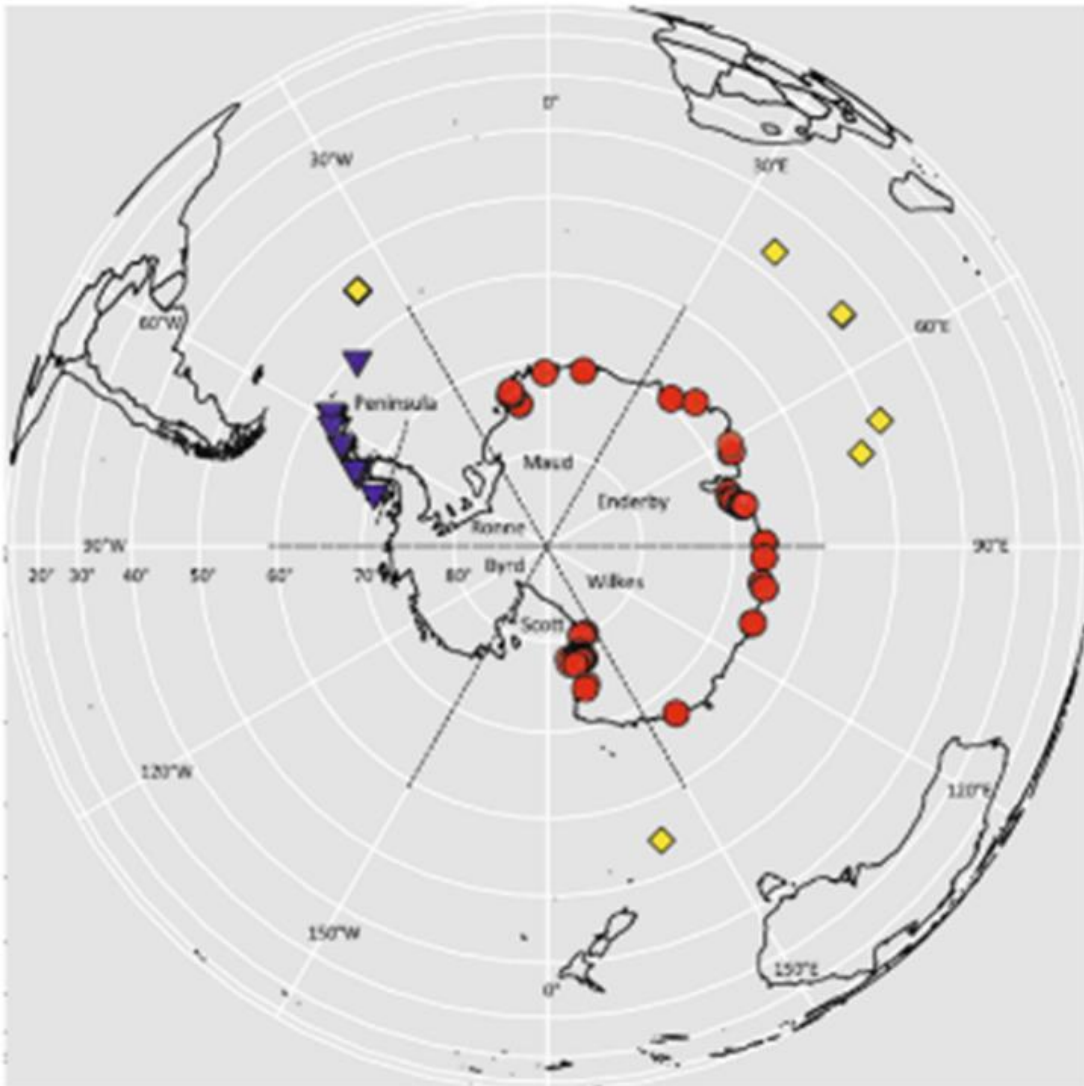


図 1-5. これまで南極でワムシ類の分布が報告された地点。黄色が亜南極、青が南極半島、赤が南極大陸をそれぞれ示す。(Fontaneto et al. 2015)

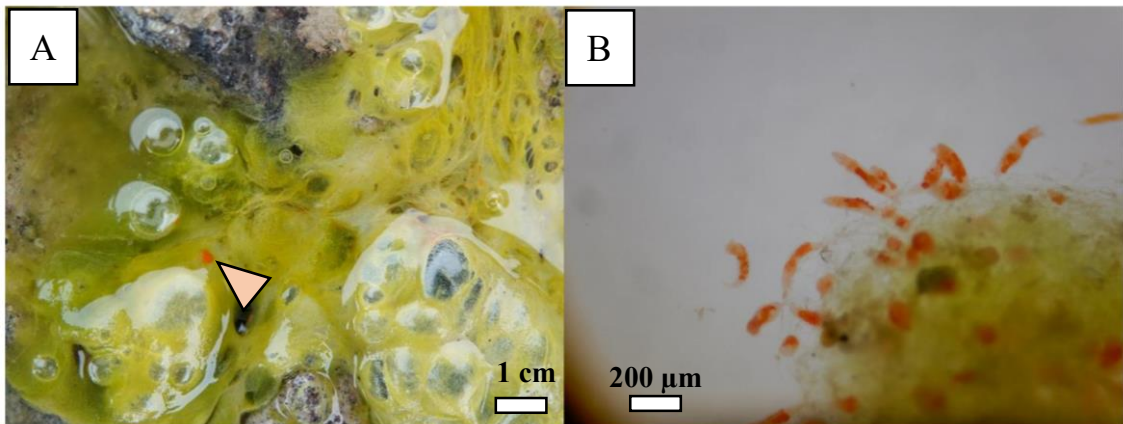


図 1-6. 宗谷海岸露岩域上に発達したバイオフィルム上で観察できたヒルガタワムシの大発生の様子

- A. 青矢印で示した赤斑部がヒルガタワムシの群集
- B. 赤斑部を顕微鏡下で観察した様子

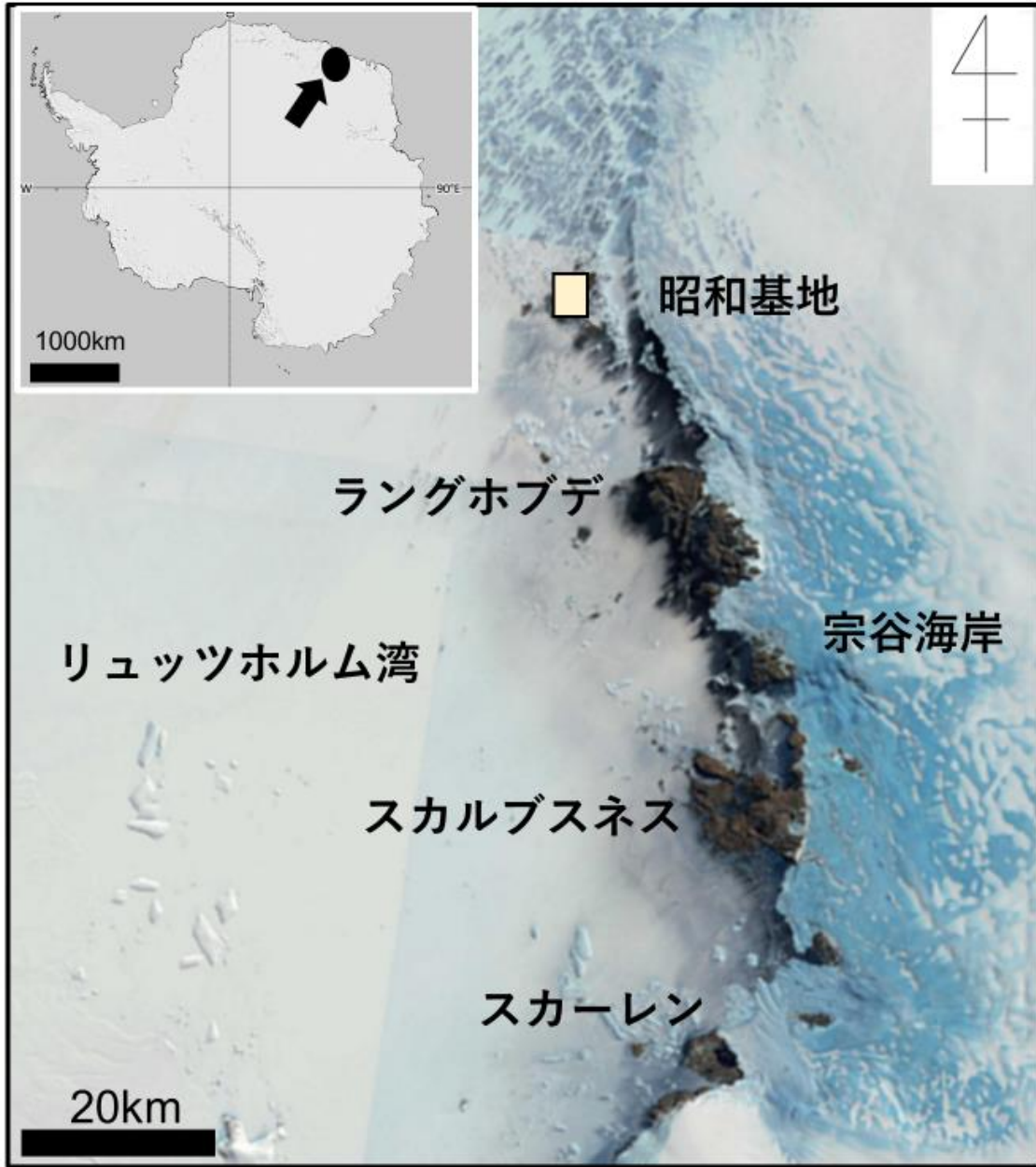


図 1-7. 東南極宗谷海岸縁辺の露岩域と昭和基地の位置

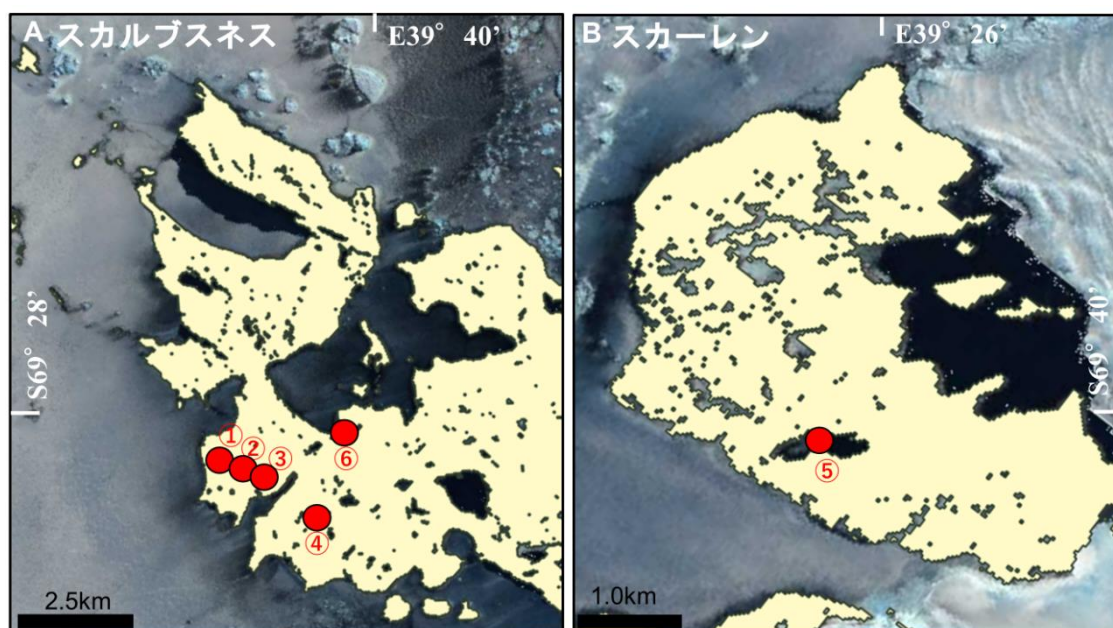


図 2-1. 調査対象地の露岩域

A. スカルプスネス露岩域、B. スカーレン露岩域

①仏池、②如来池、③菩薩池、④長池、⑤スカーレン大池、⑥季節湿地

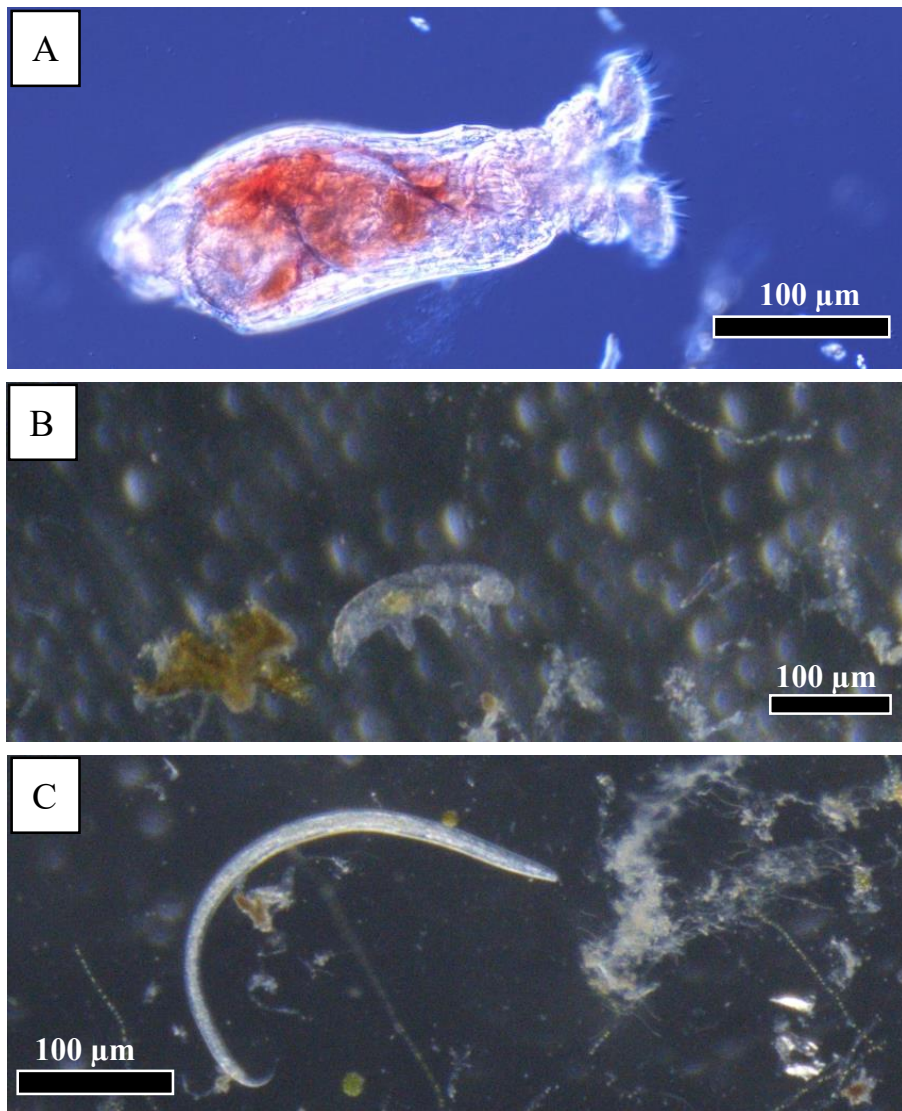


図 2-2. 抽出された無脊椎動物。

A. ヒルガタワムシ、B. クマムシ、C. センチュウ

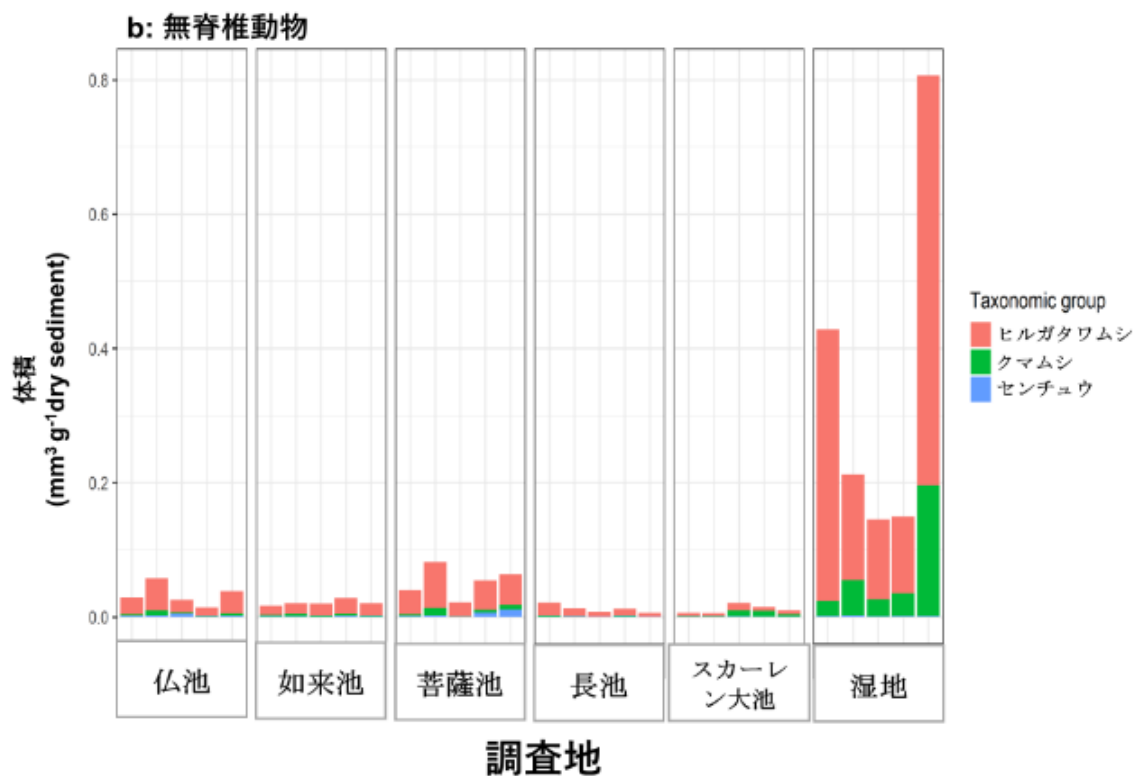
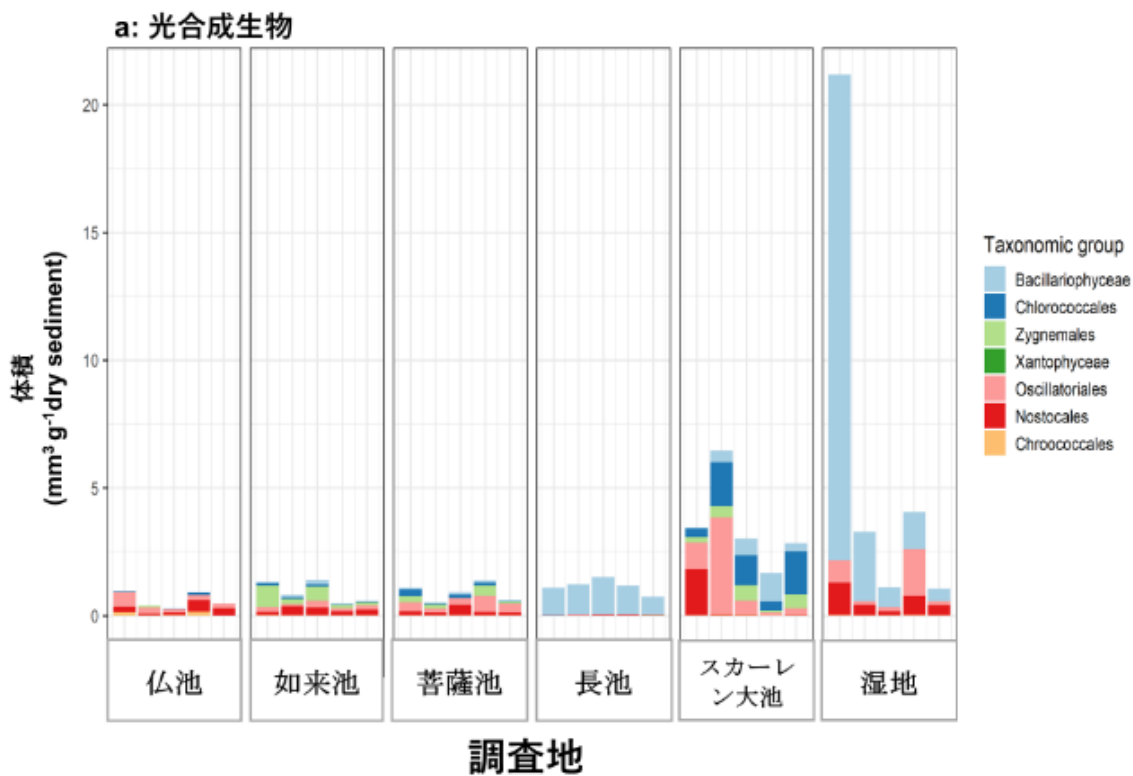


図 2-3. 各調査地点の生物の体積を示したグラフ

a. 光合成生物、b. 無脊椎動物

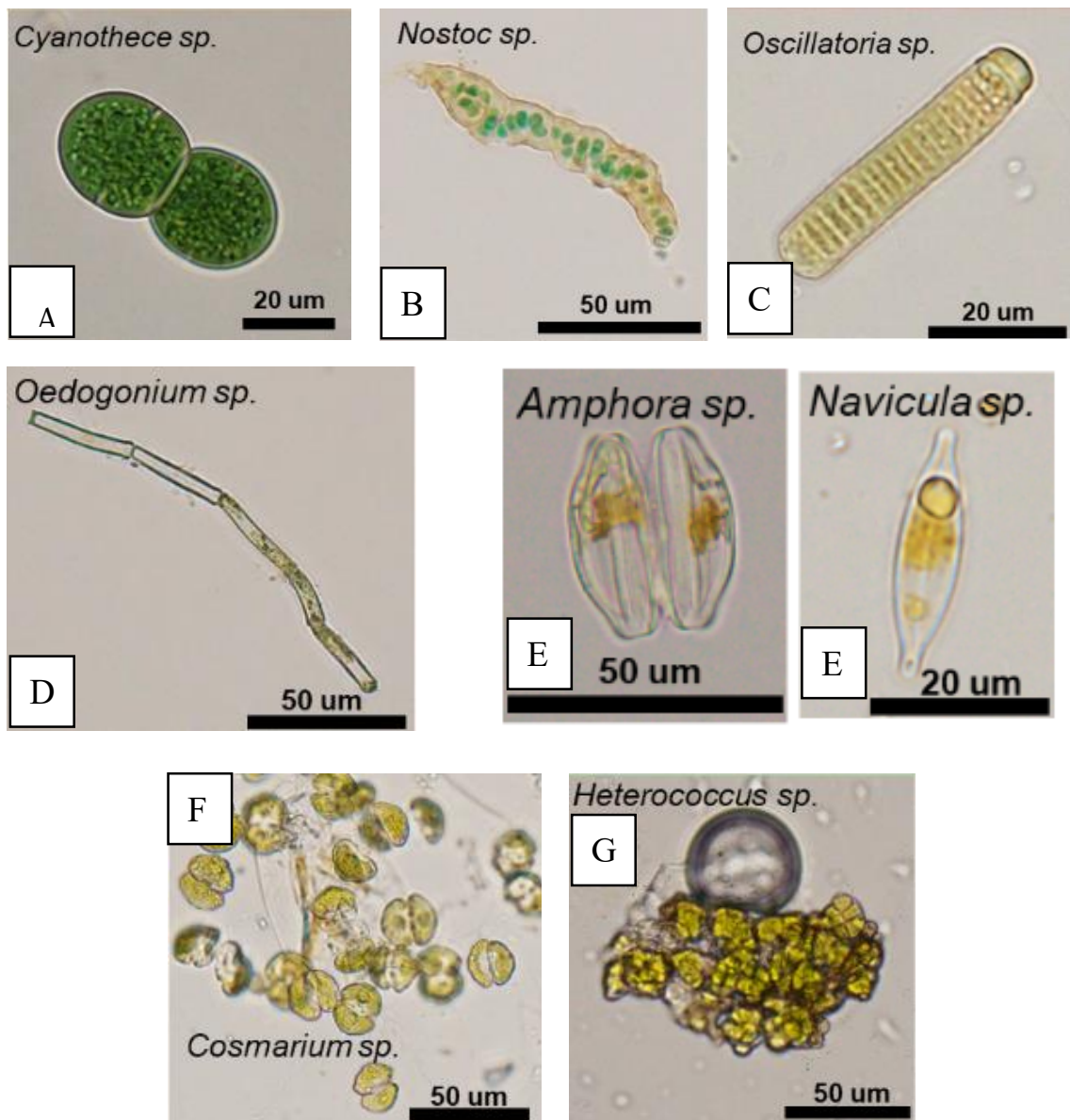


図 2-4. 観察された光合成生物

A. Chroococcales、B. Nostocales、C. Oscillatoriales、D. Chlorophyceae、E. Bacillariophyceae、F. Zygnemtophyceae、G. Xantophyceae

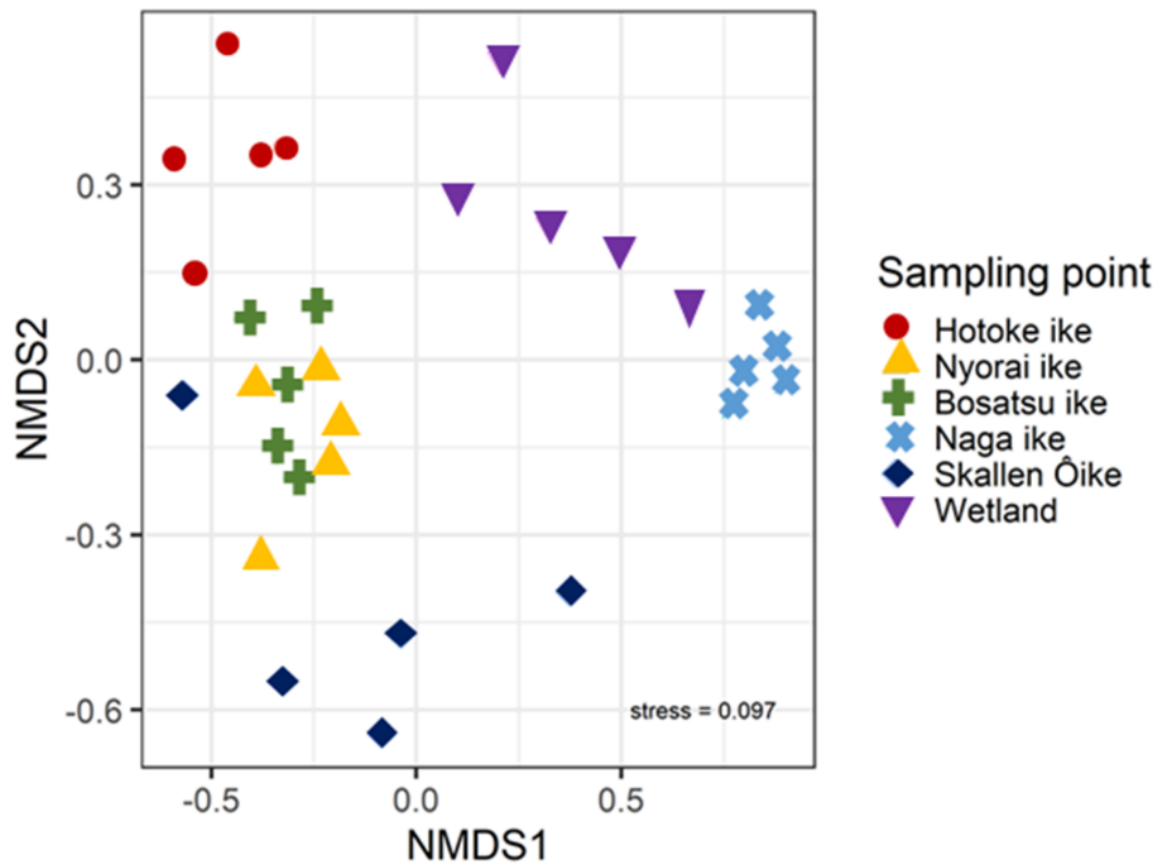


図 2-5. NMDS 解析を用いた各調査地点の群集構造を示した図

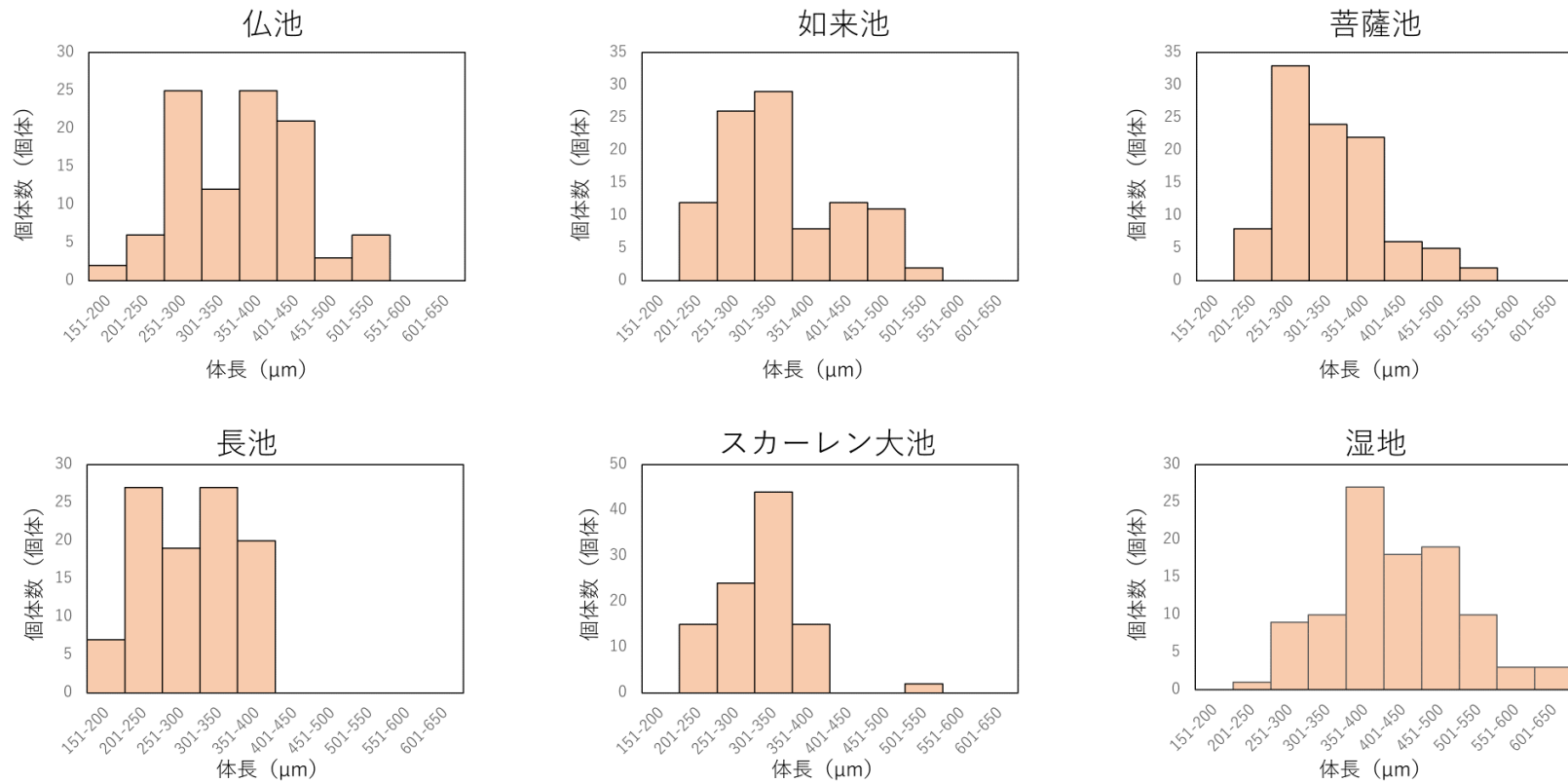


図 2-6. 調査湖沼と湿地に出現したヒルガタワムシの体長の分布。湖沼ではおおむね体長 400 μm 以下にサイズのピークが出現した。湿地では 400~500 μm 付近にピークがみられた。

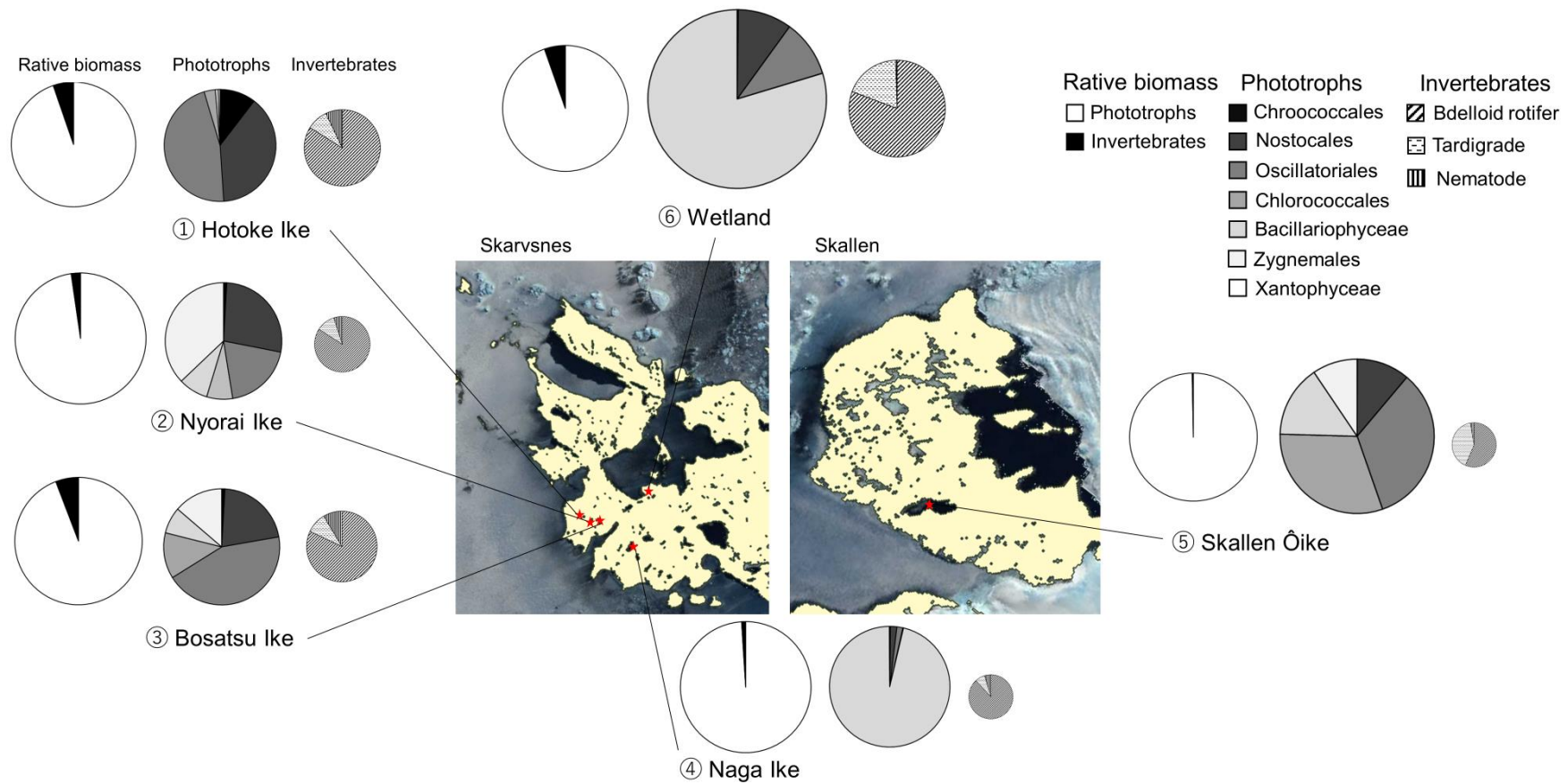


図 2-7. 2 章の研究結果をまとめた図。左の円グラフが光合成生物の総体積と無脊椎動物の総体積の比率を示したもの。中央の円グラフが光合成生物の各分類群の体積比率を示す。右の円グラフが無脊椎動物の各分類群の体積比率を示す。

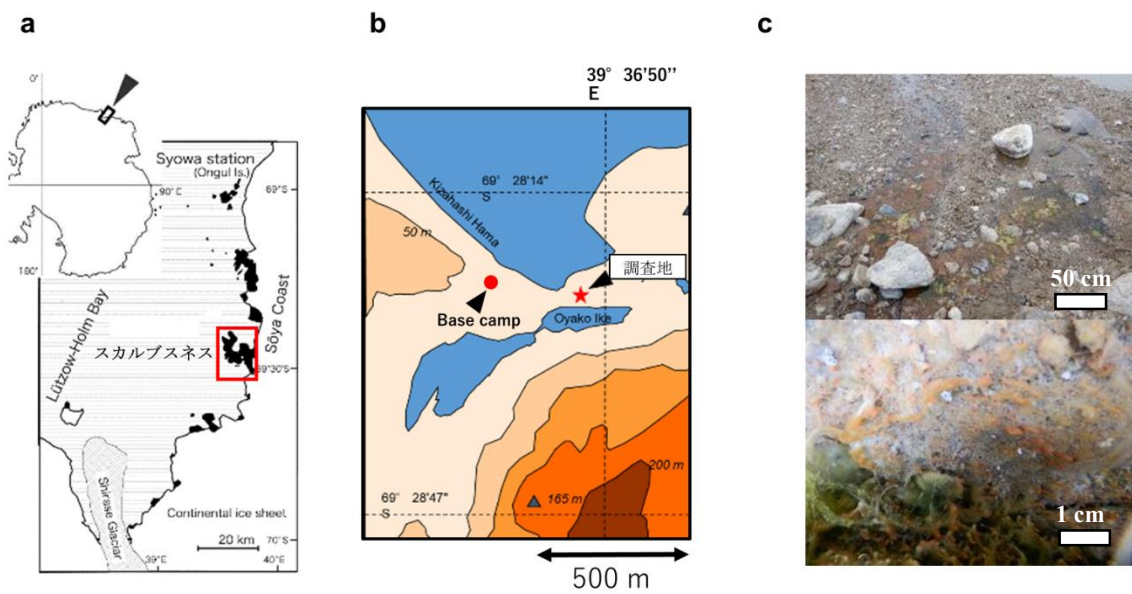


図 3-1. 第 3 章の調査サンプリング地点

a. 昭和基地周辺の露岩域、b. 調査地、c. ヒルガタワムシが大発生していた湿地（赤斑部がヒルガタワムシの群集）

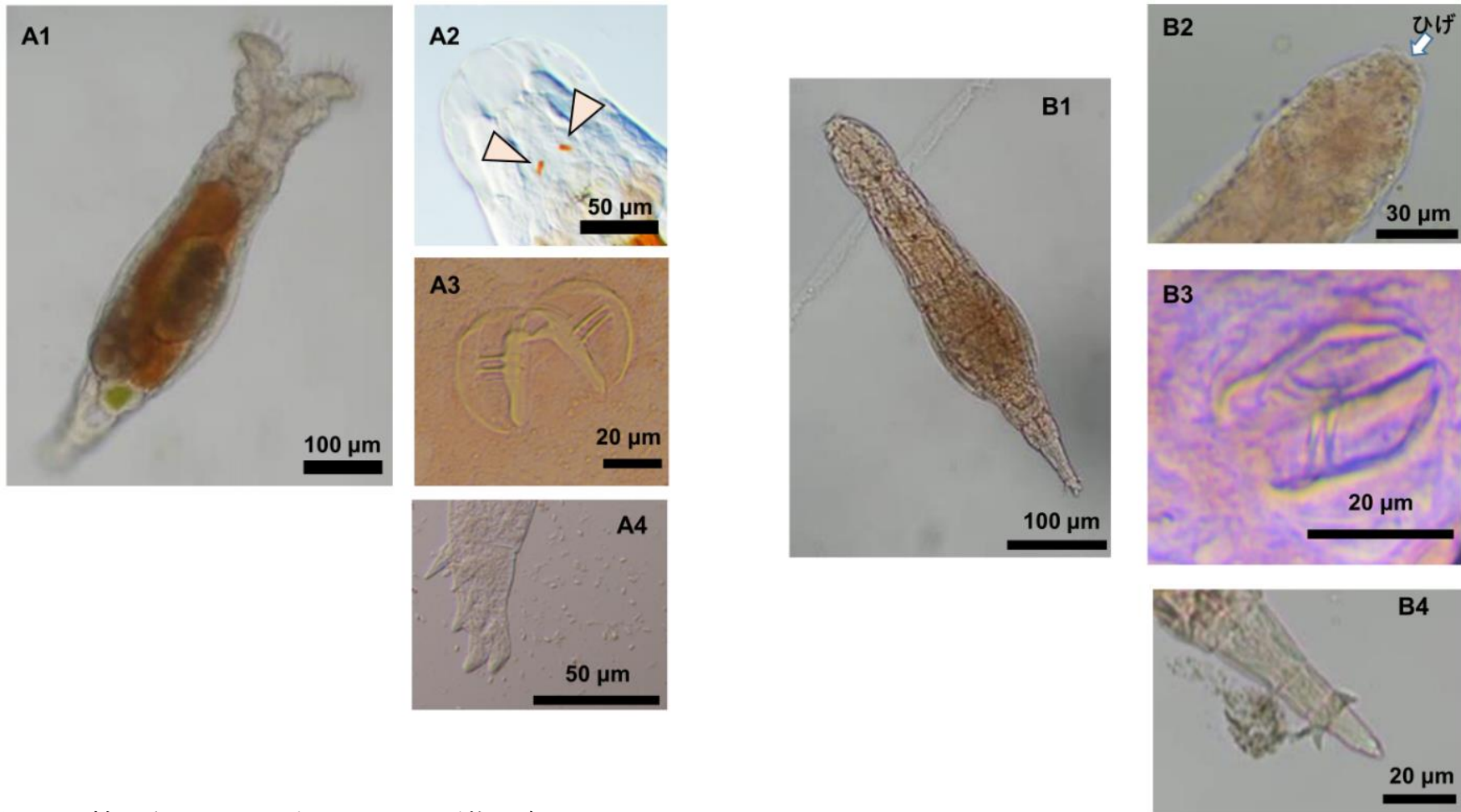


図 3-2. 抽出されたヒルガタワムシの形態写真

A1. 輪盤のある大型個体、A2. 頭部、中央の朱色が眼点、A3. 歯、A4. 趾
 B1. 輪盤のない大型個体、B2. 頭部、B3. 歯、B4. 趾

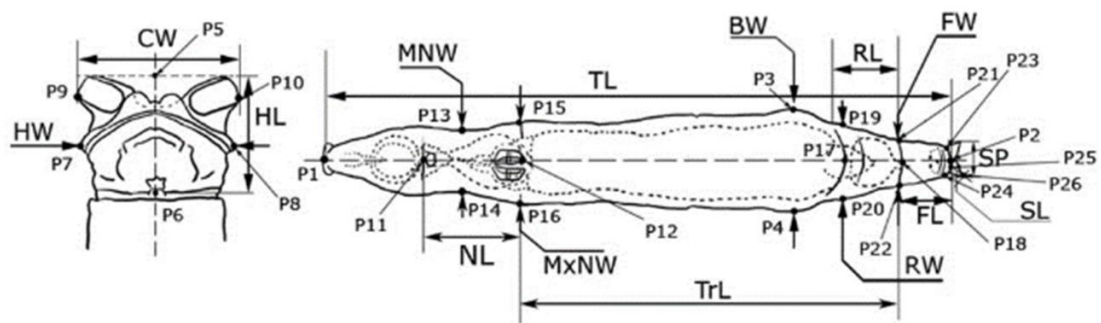


図 3-3. ヒルガタワムシの各部位の図 (Iakovenko et al. 2013 より引用)
 CW. 1 対の輪盤の幅、HW. 頭部の幅、HL. 頭部の長さ、MNW. 首の幅、
 NL. 首の長さ、TL. 体長、MxNW. 歯を含んだ首の長さ、
 TrL. 胃部からの体長、RW. 臀部の幅、RL. 臀部の長さ、FL. 脚部の長さ、
 FW. 脚部の幅、SL. 趾の長さ、BW. 胴体の幅、SP. 脚部 1 対の幅

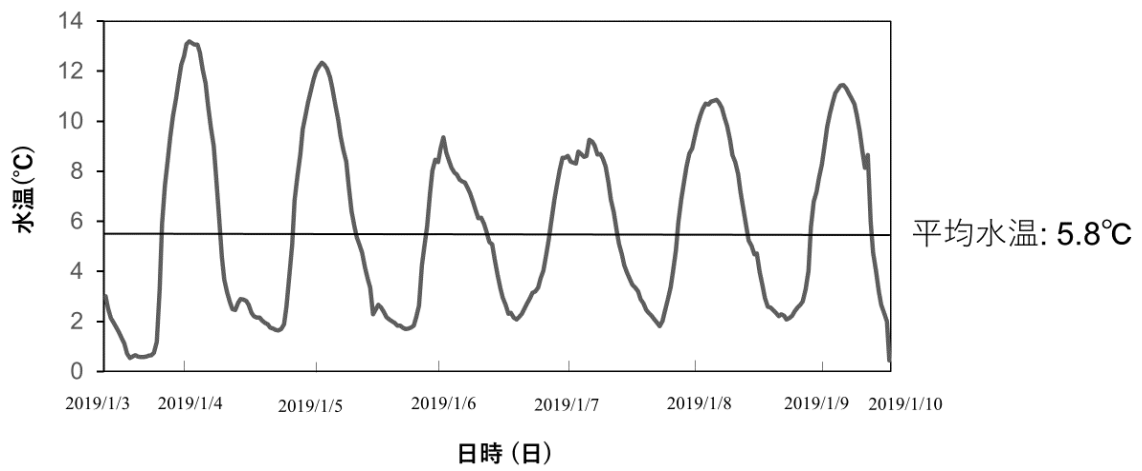


図 3-4. 季節湿地（スカルブスネス親子池脇）の水温。30 分インターバル記録

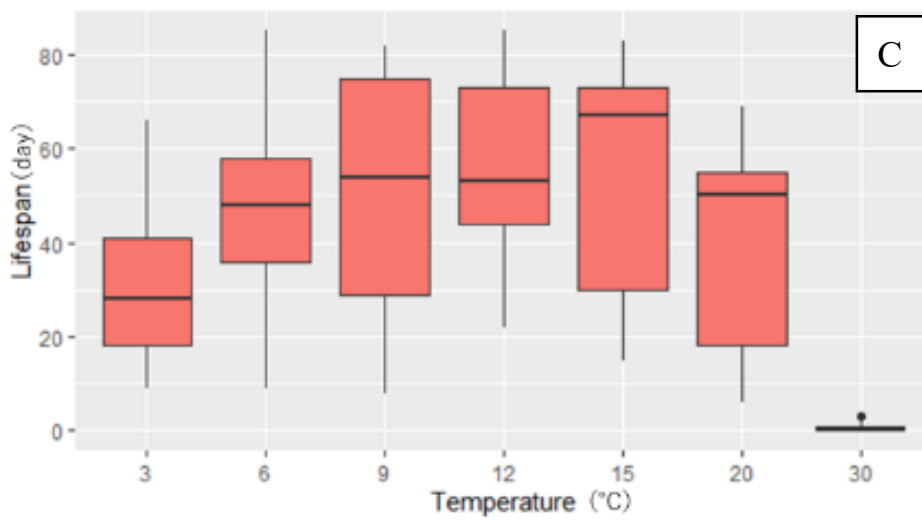
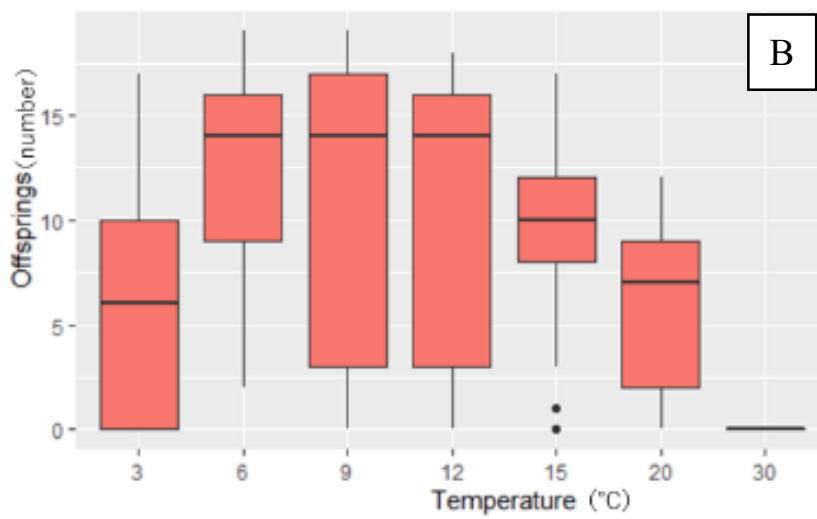
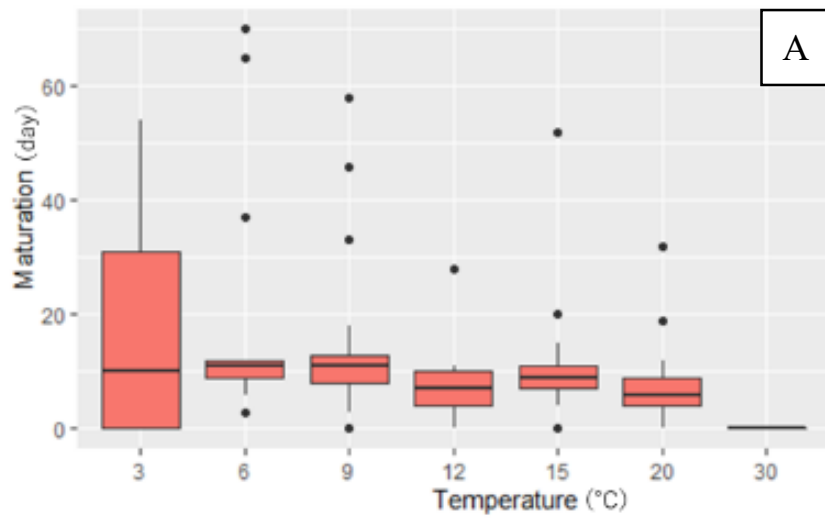


図 3-5. *P. gregaria* の F0 世代の生活史パラメータ

A. 成熟日数、B. 産子数、C. 寿命

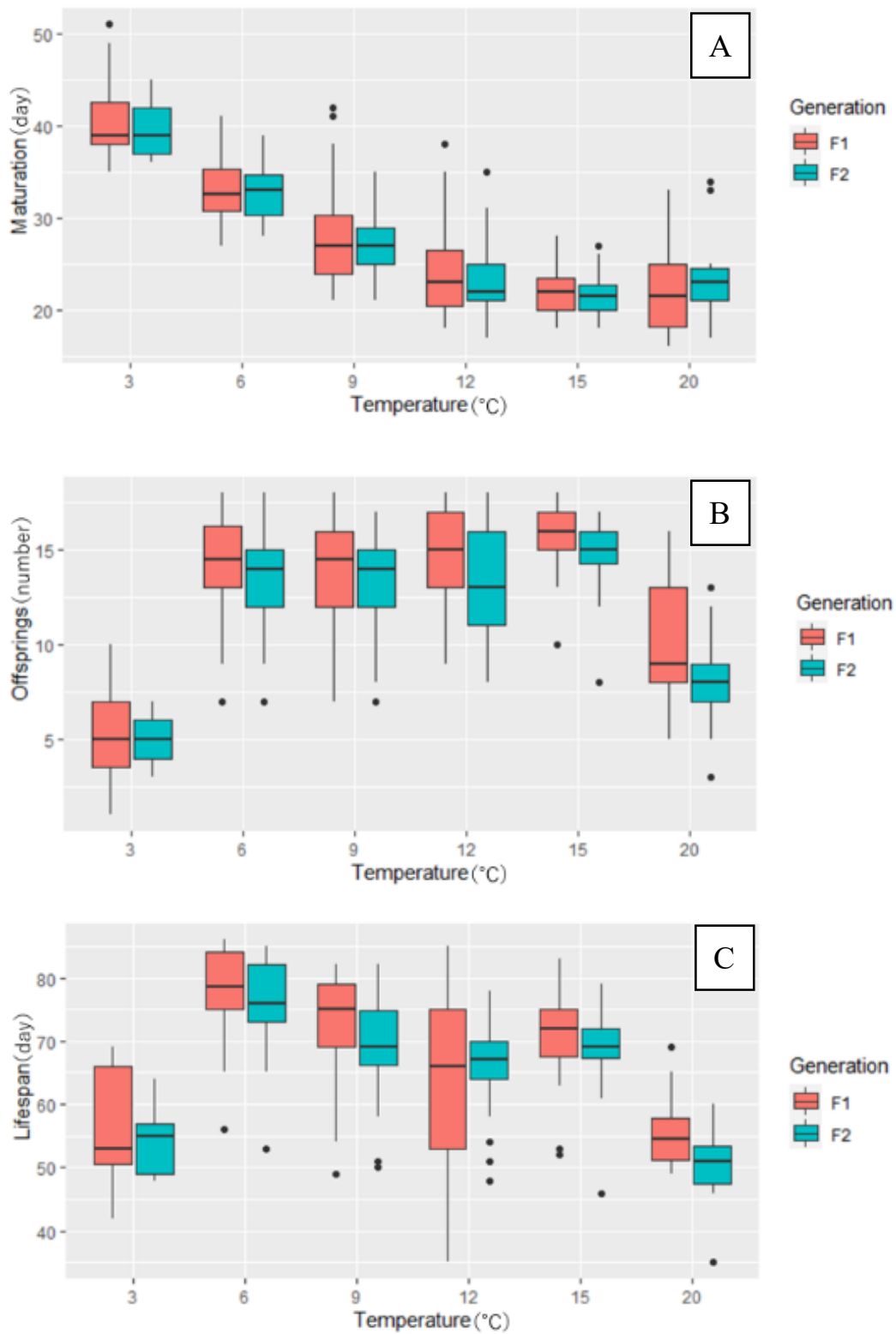


図 3-6. *P. gregaria* の F1、F2 世代の生活史パラメータ

A. 成熟日数、B. 産子数、C. 寿命

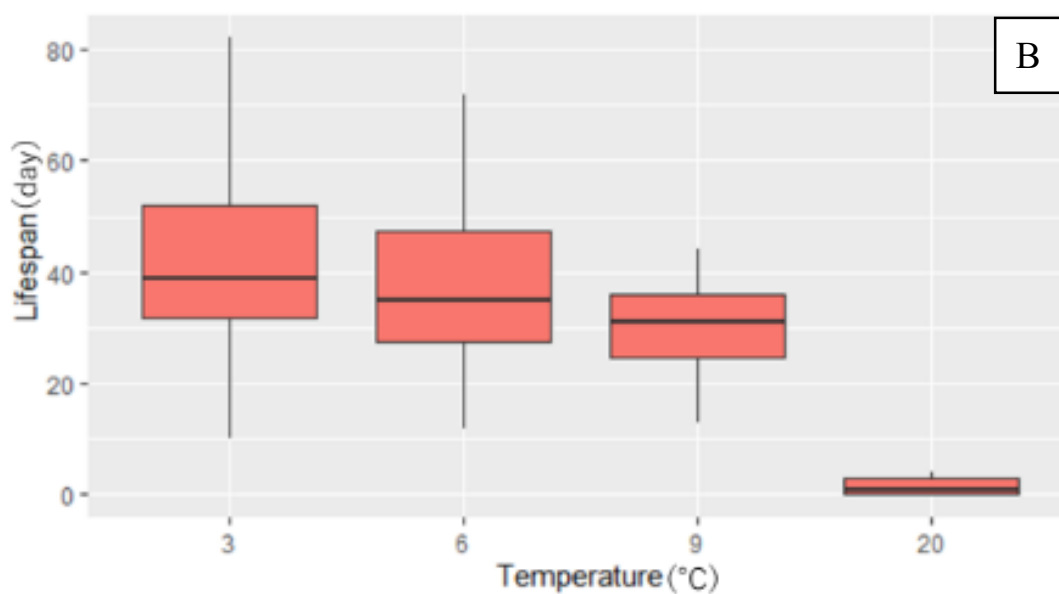
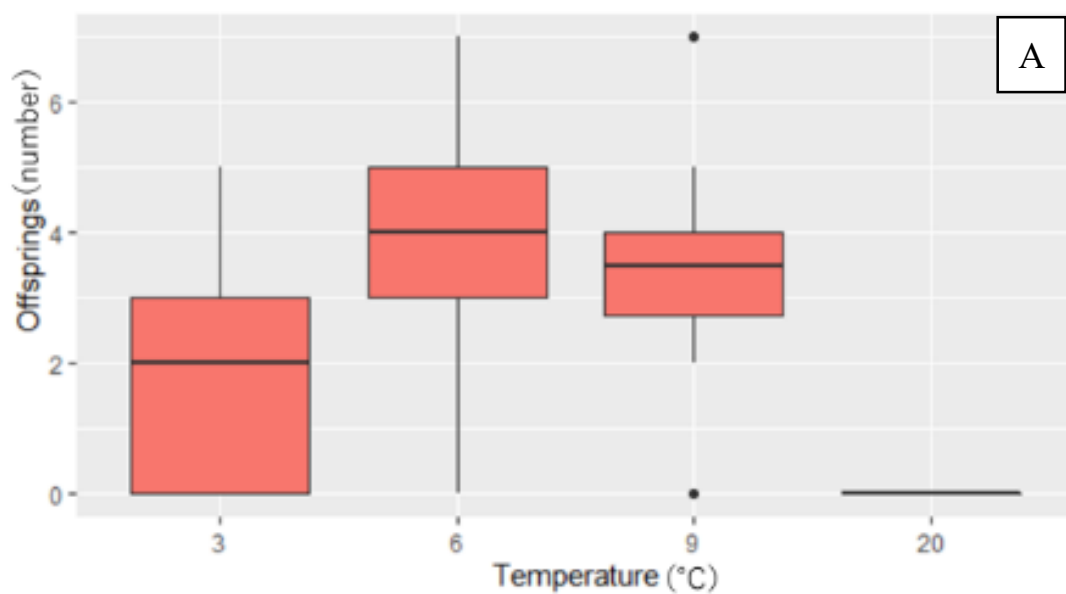


図 3-7. *A. grandis* の F0 世代の生活史パラメータ (本種は寿命と成熟日数が同じ)

A. 産子数、B. 寿命

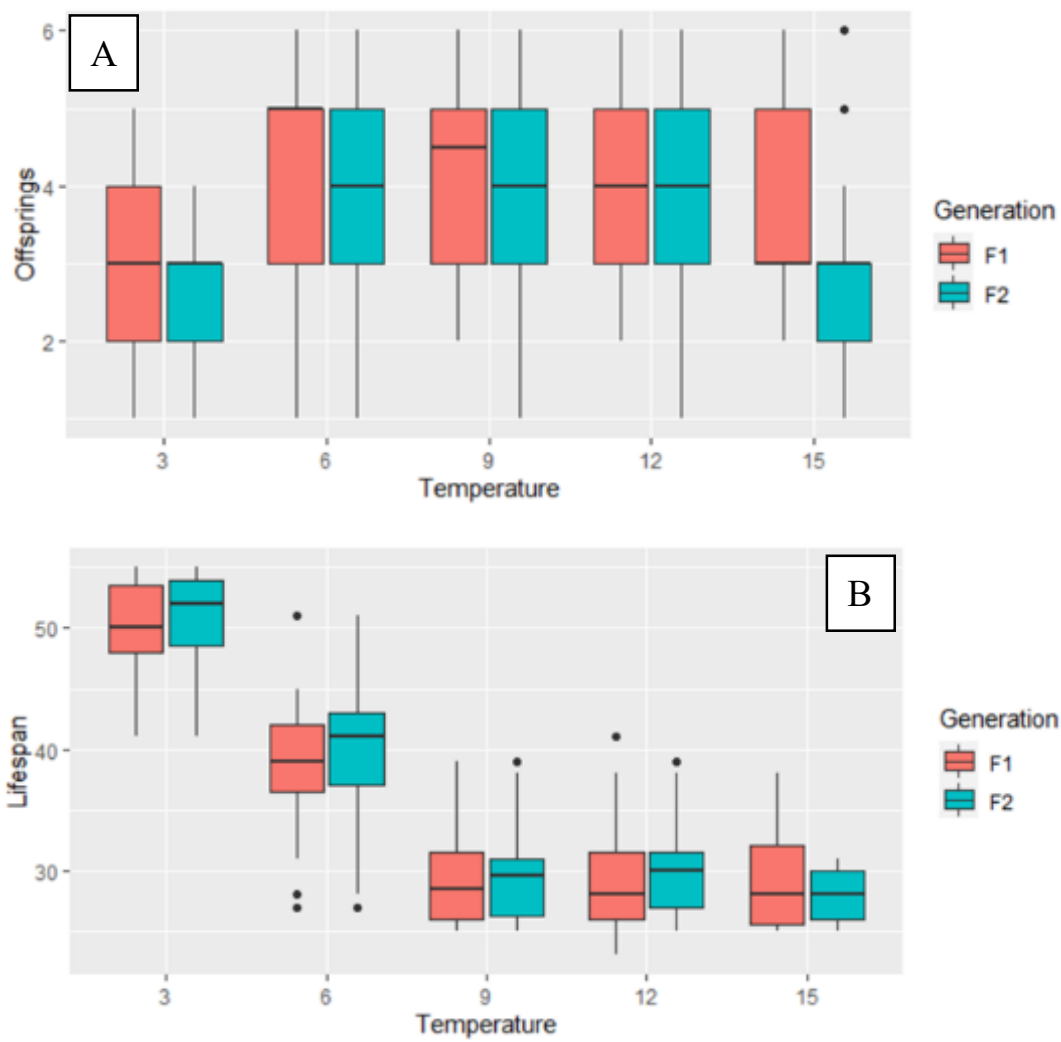


図 3-8. *A. grandis* の F1、F2 世代の生活史パラメータ（本種は寿命と成熟日数が同じ）

A. 産子数、B. 寿命

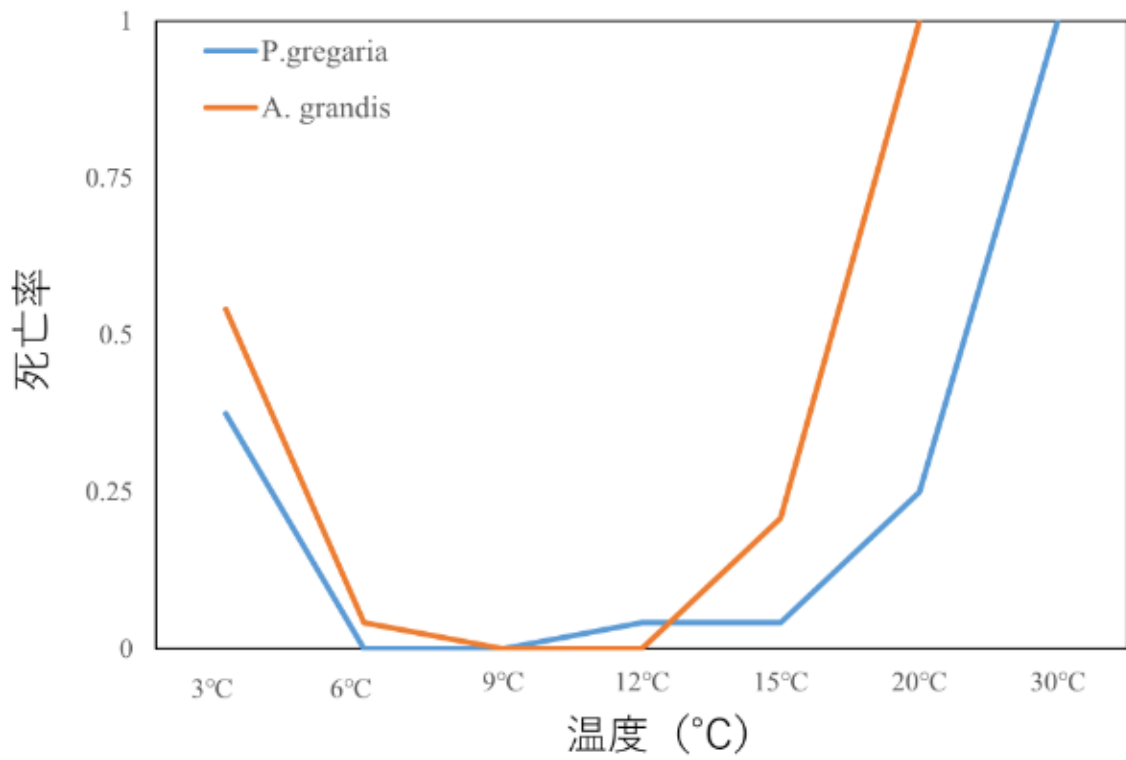


図 3-9. *A. grandis* と *P. gregaria* の死亡率と飼育温度の関係

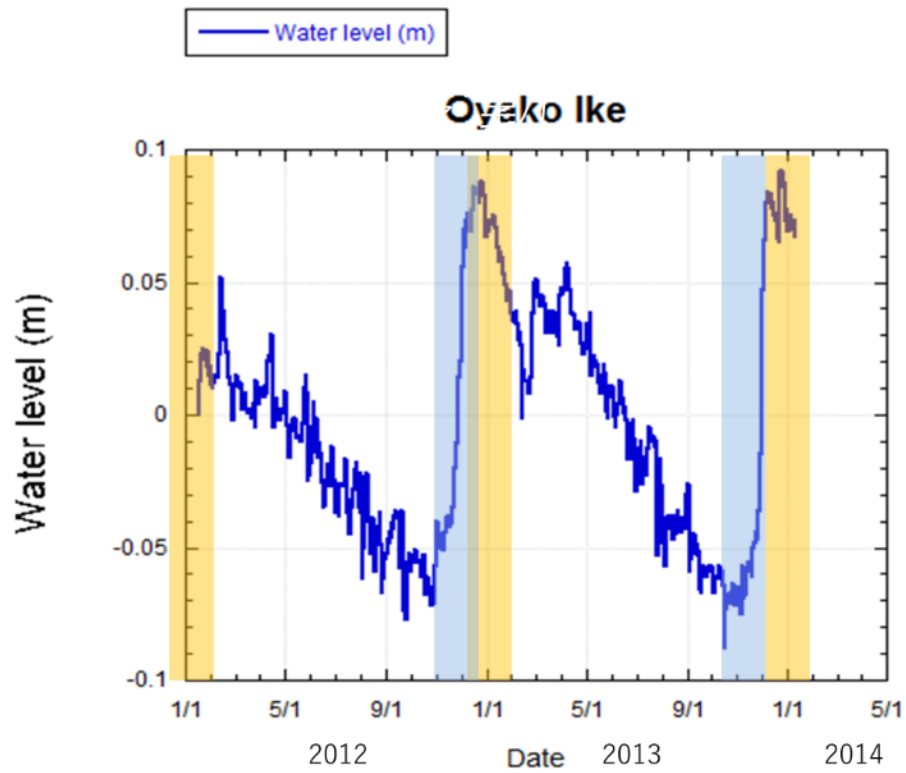


図 3-10. 親子池の年間の水位 (Kudoh et al. 2016 より引用)
湖水位の上昇は、10 月中・下旬から生じる

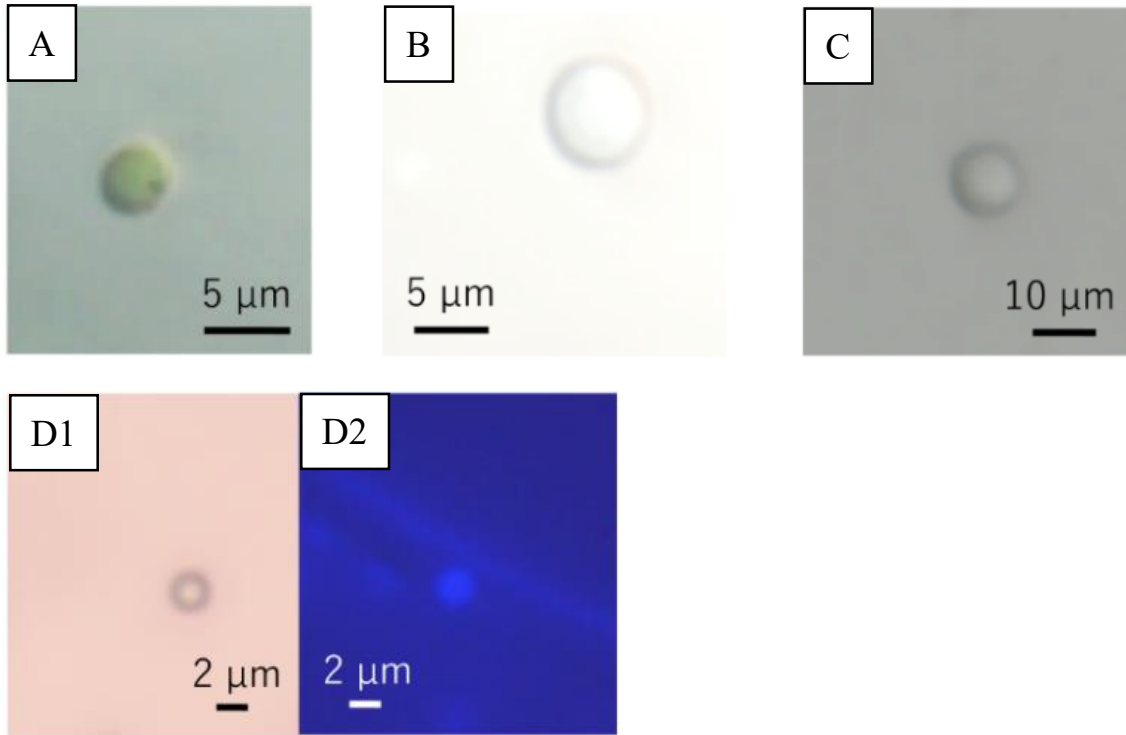


図 4-1. 摂餌実験に用いた餌生物・人工粒子

A. クロレラ、B. イースト菌、C. ポリエステレンビーズ、D1. 青色発光ビーズ、D2. D1 の青色発光ビーズを蛍光反応で光らせたもの

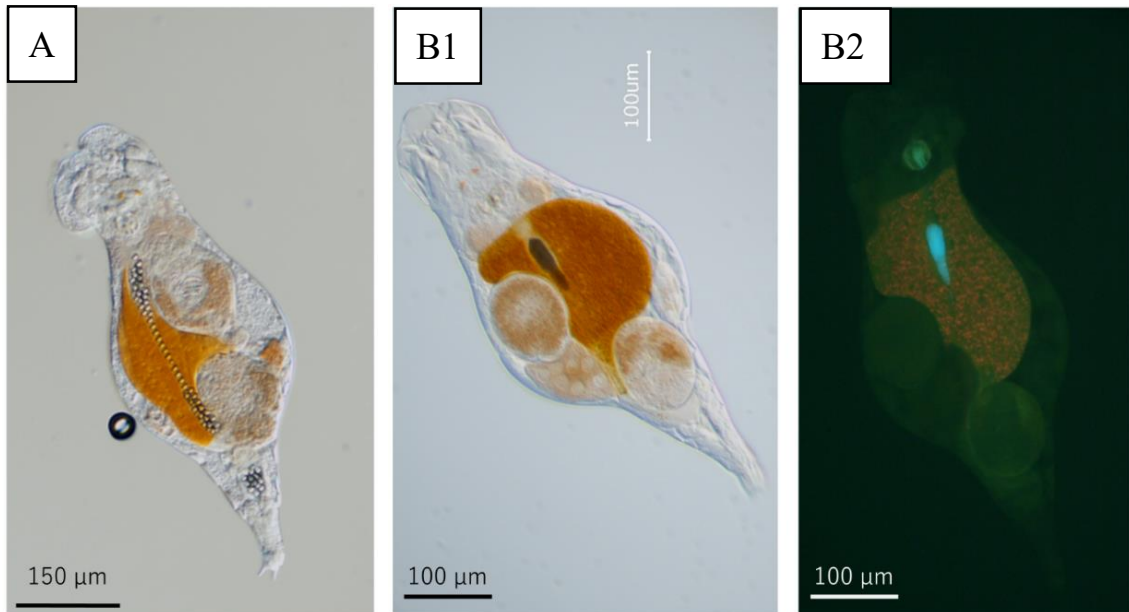


図 4-2. ヒルガタワムシ (*Philodina gregaria*) が人工粒子を体内に取り込んだ様子。

A. 10 μm のポリスチレンビーズを取り込んだ状態、

B1. 2 μm の青色発光ビーズを取り込んだ状態、 B2. B1 の状態を蛍光反応で青色に光らせたもの

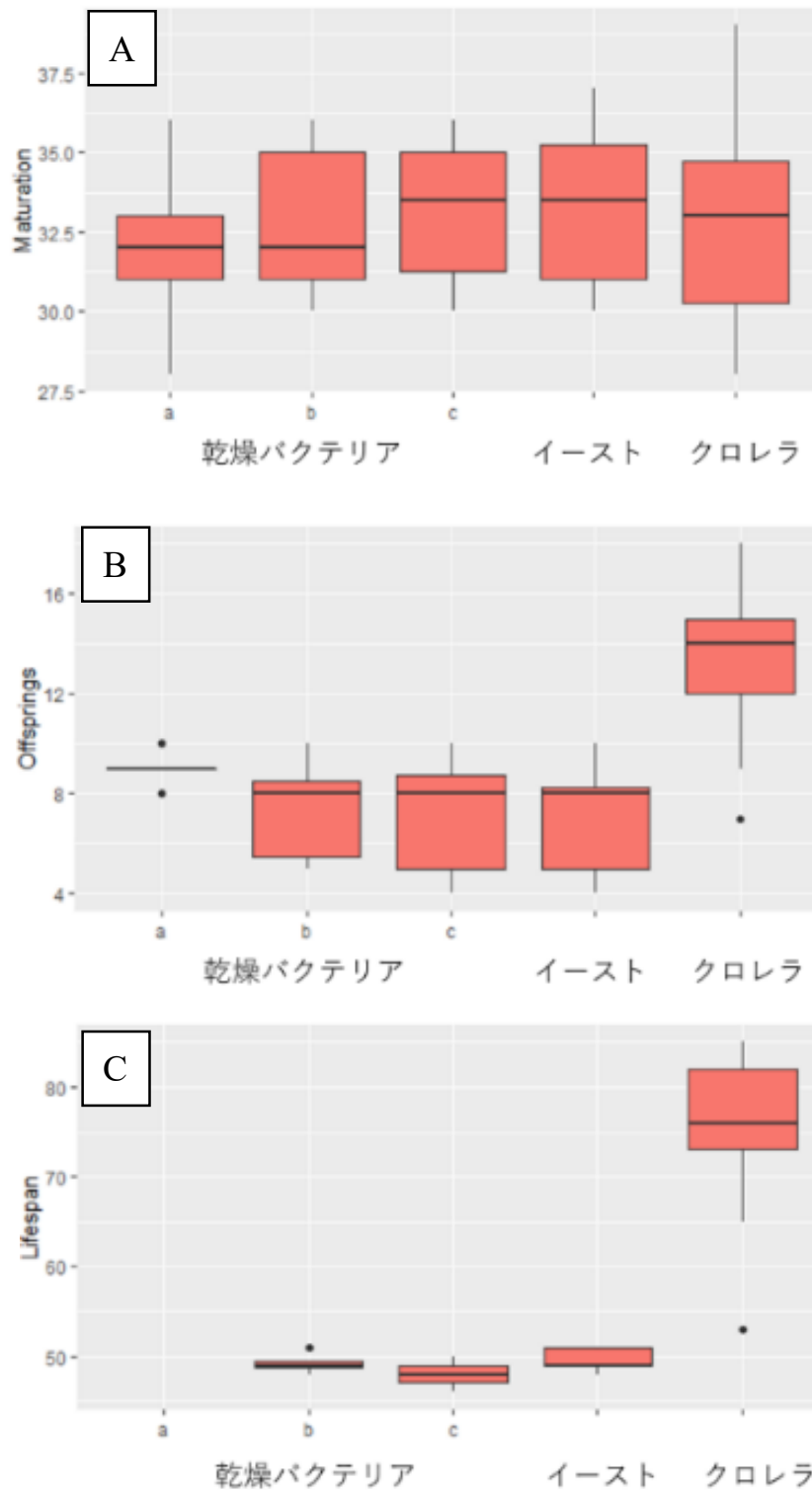


図 4-3. 継代飼育した個体から得られた *P. gregaria* 15 個体（世代不明）に乾燥バクテリアとイーストを飼料として与えた飼育実験の結果
 A. 成熟日数、B. 産子数、C. 寿命をそれぞれ示す。
 ※乾燥バクテリア a を与えた場合の寿命は 60 日以上であった。

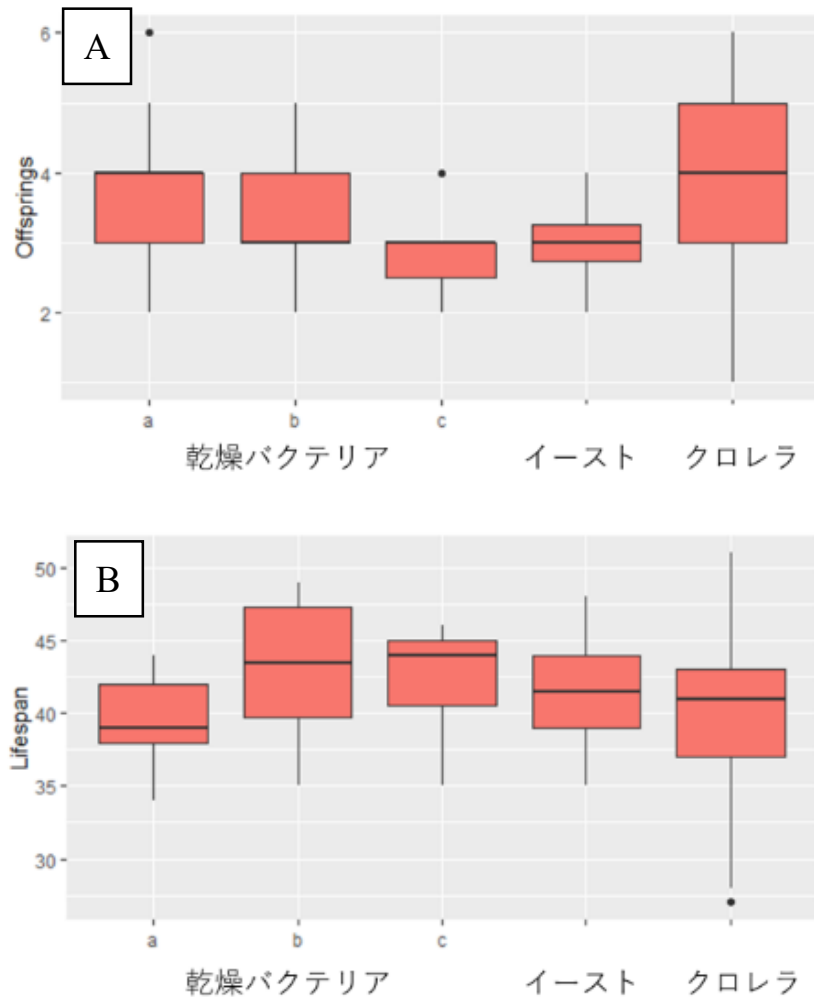


図 4-4. 継代飼育した個体から得られた *A. grandis* 15 個体（世代不明）に乾燥バクテリアとイーストを飼料として与えた飼育実験の結果（本種は寿命と成熟日数が同じ）。A. 成熟日数、B. 寿命をそれぞれ示す。

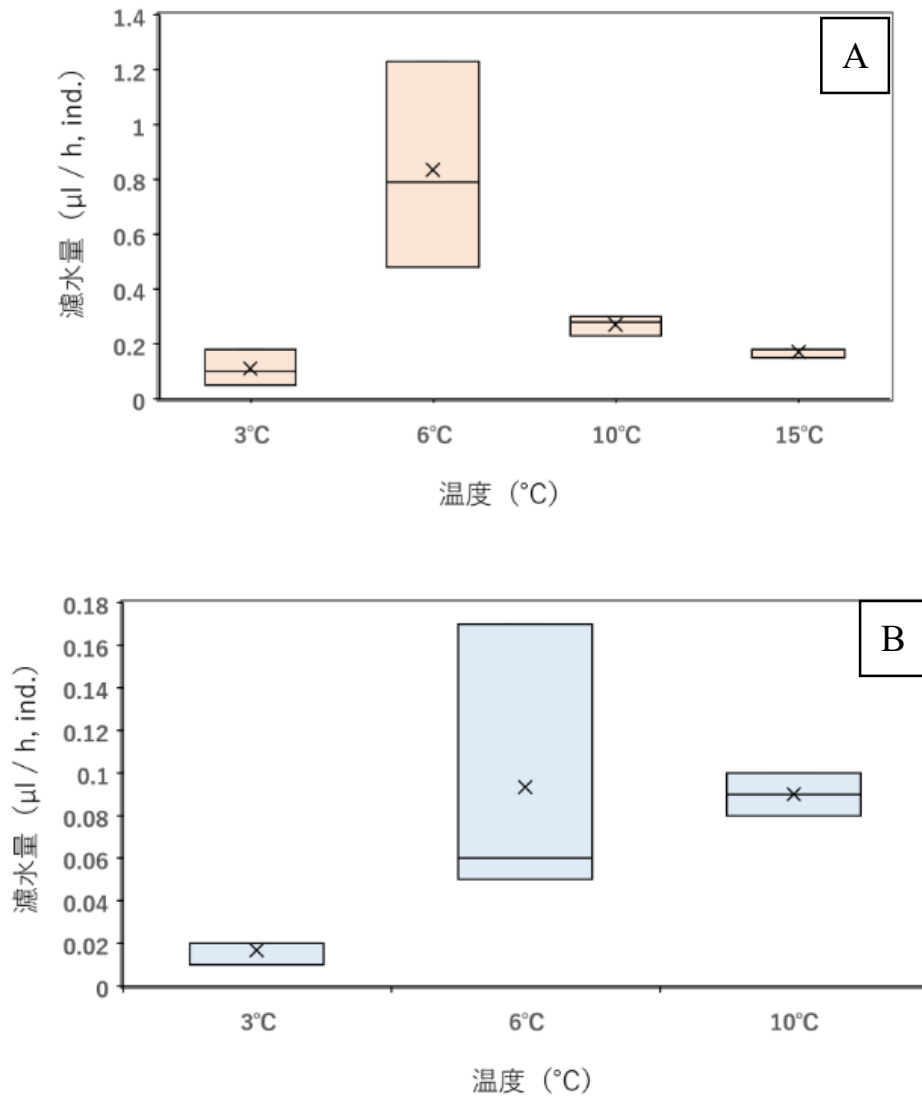


図 4-5. 2 種の 1 個体 1 時間あたりの濾過速度を示したグラフ。
 A. *P. gregaria*、B. *A. grandis* の結果をそれぞれ示す。

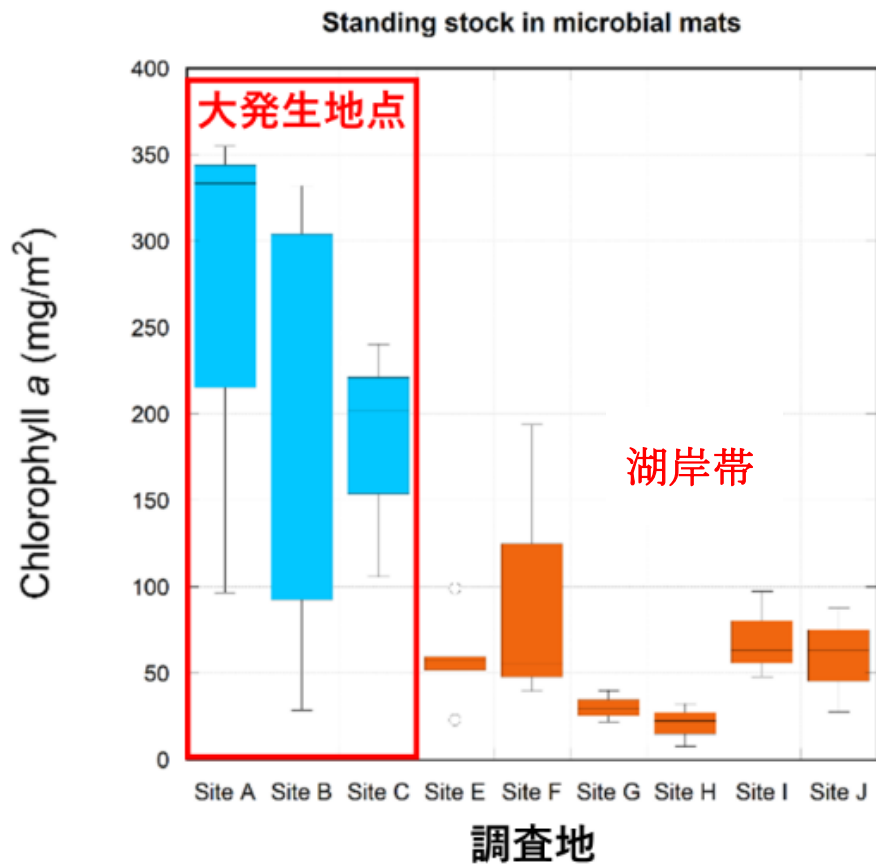


図 5-1. 目視でヒルガタワムシが観察できた微生物マット中のクロロフィル量（青）と、湖岸帯の微生物マット中のクロロフィル量（オレンジ）（Kudoh et al. 2022）

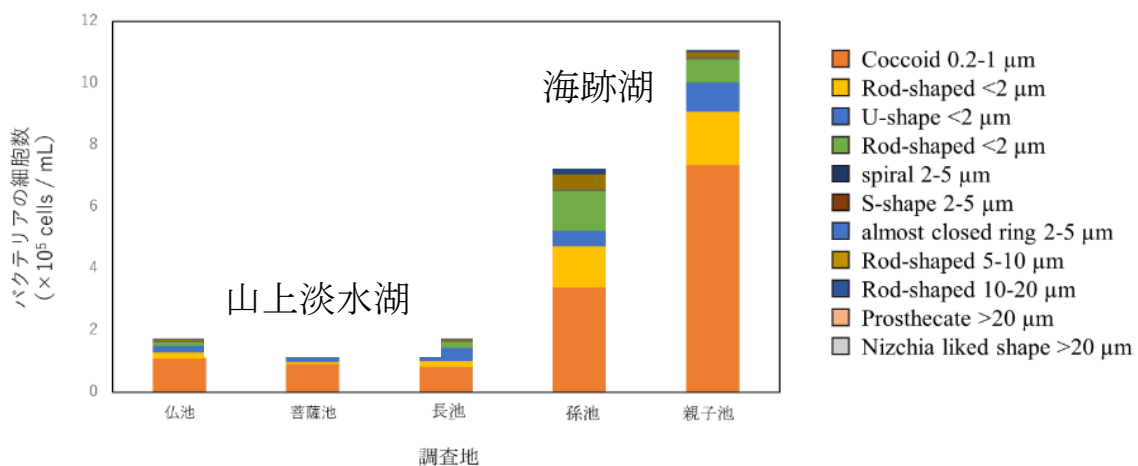
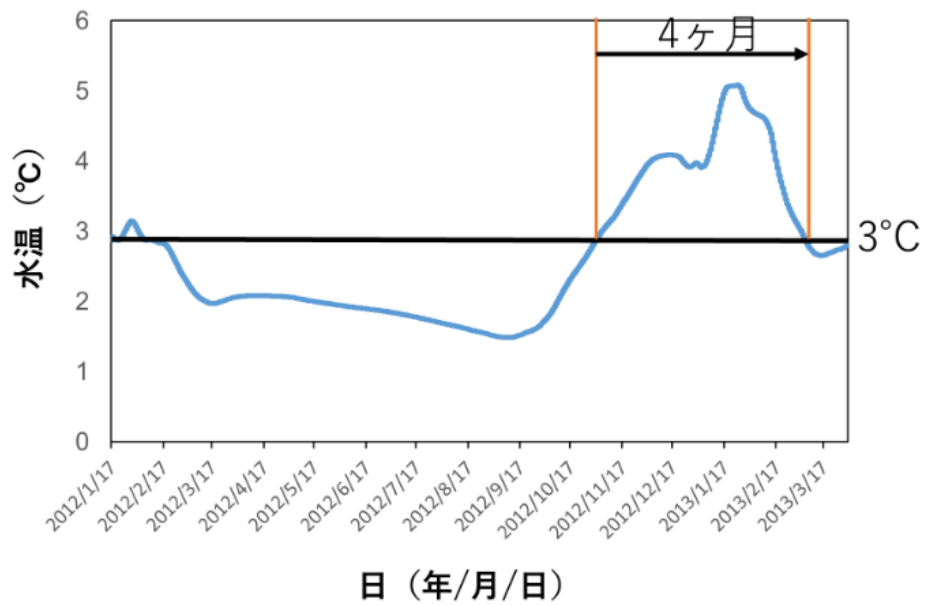
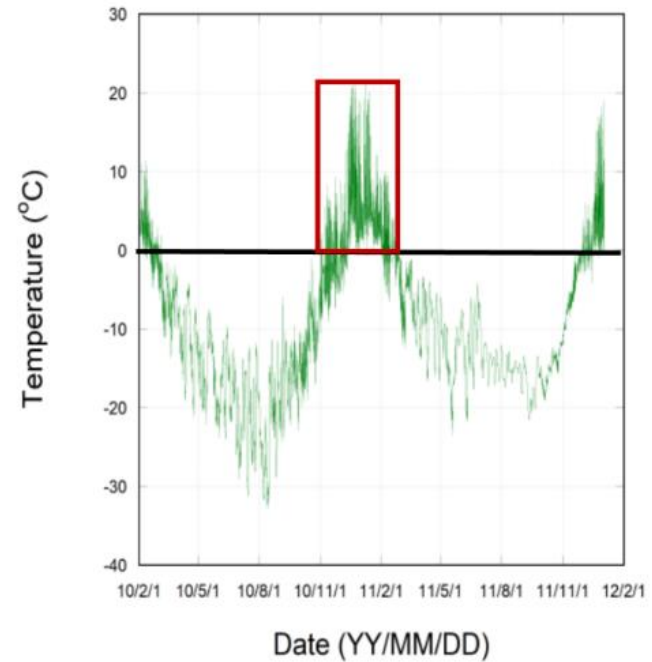


図 5-2. 山上淡水湖（仏池、菩薩池、長池）と海跡湖（孫池、親子池）水の 1 ml 中に含まれる各細菌の細胞数（木村 2005 より引用）



1年間の湖底（親子池）の水温



2年間の宗谷海岸露岩域の地温

図 5-3. 左図：スカルブスネス露岩域上の親子池の湖底の1年間の水温
 右図：宗谷海岸ラングホブデ露岩域上の2年間の地温

● 成熟日数 (Maturation time)

● 産子数 (Offsprings)

● 成熟日数 (Maturation time)

● 産子数 (Offsprings)

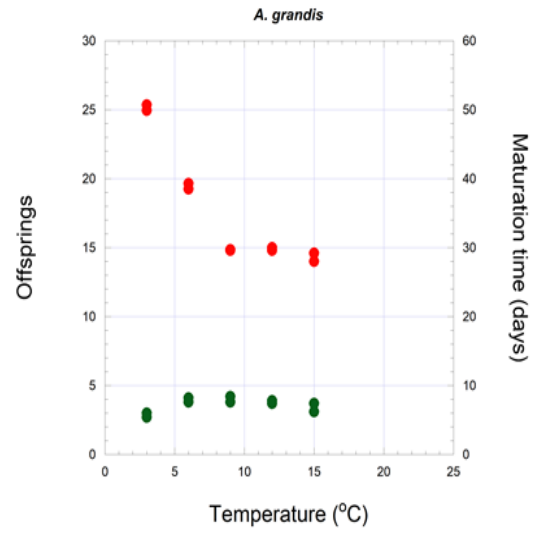
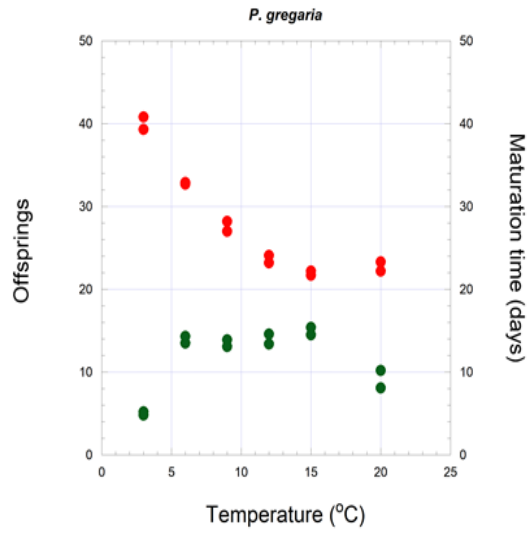


図 5-4. ヒルガタワムシ 2 種の成熟日数と生涯の産子数と温度との関係
左が *P. gregaria*、右が *A. grandis* での測定結果

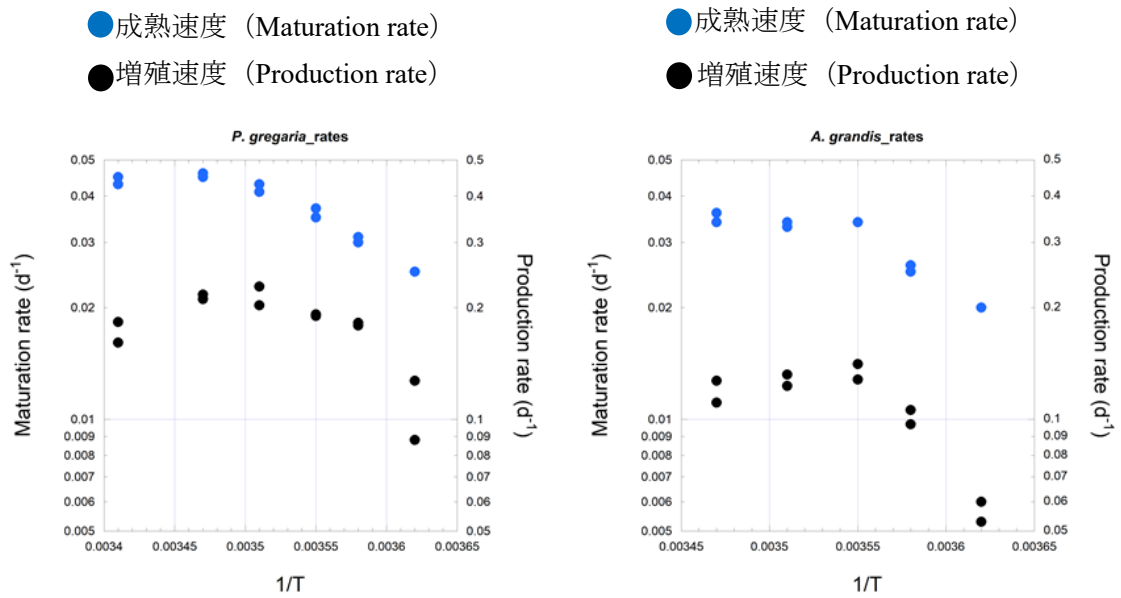


図 5-5 ヒルガタワムシ 2 種の成熟速度・増殖速度と温度との関係
左の図が *P. gregaria*、右の図が *A. grandis* の結果を示す。

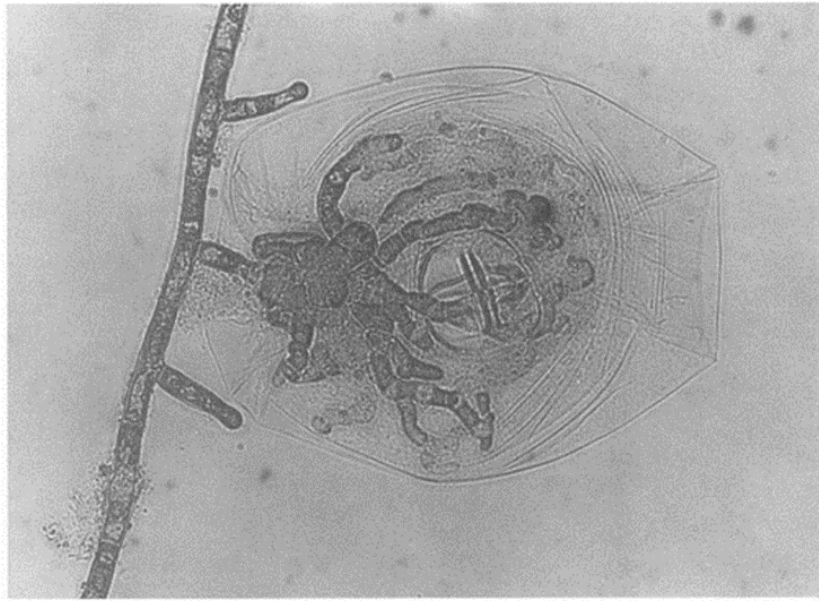


図 5-6. 南極のシグニー島で観察された菌に寄生されたヒルガタワムシ (McInnes 1995 より引用)

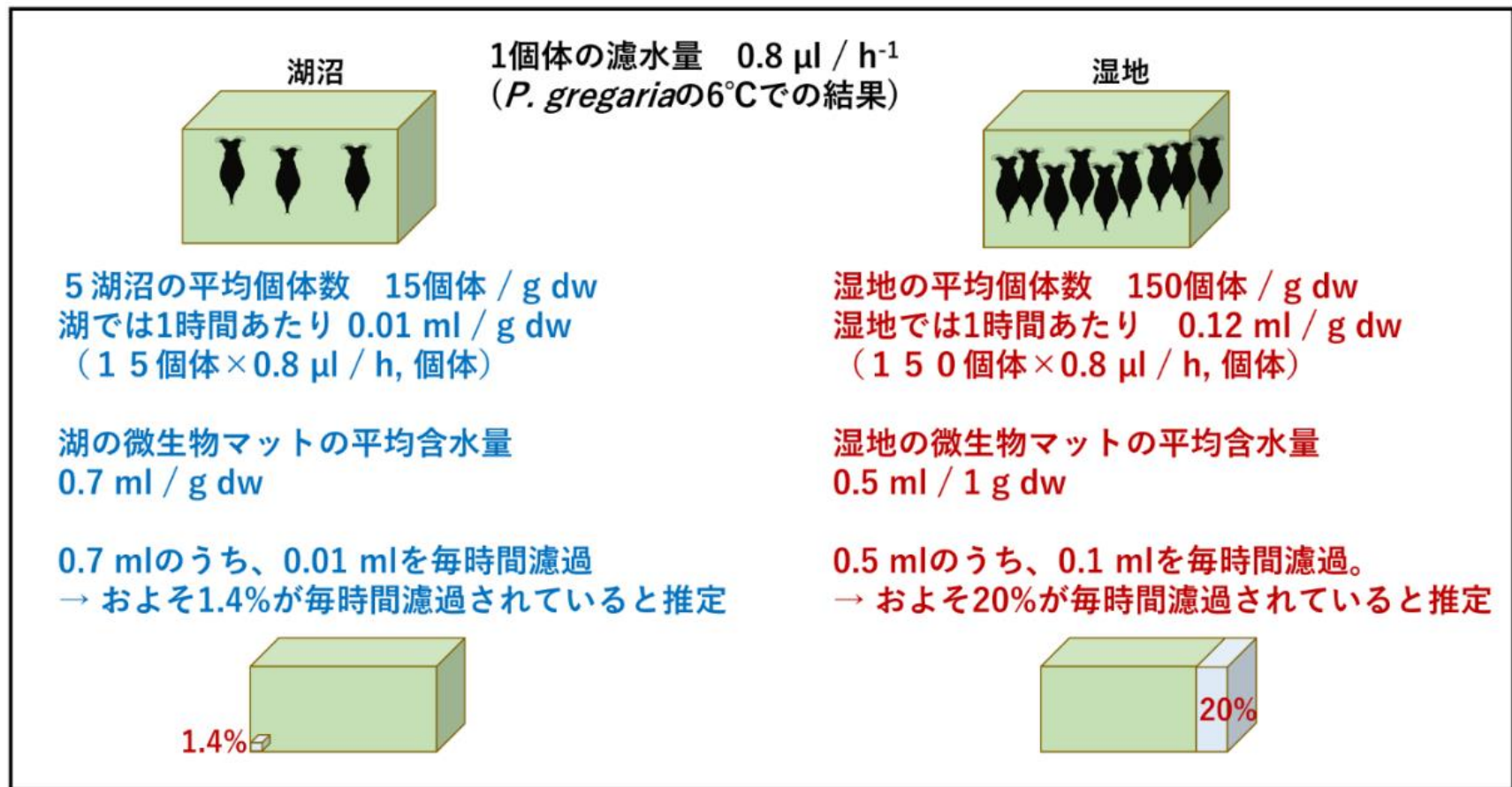


図 5-7. 湖沼と湿地におけるヒルガタワムシの推定濾水量のイメージ図

5湖沼の平均個体数：15個体 / g dw
5湖沼の湖底の年間平均水温：2.4°C
3°Cの濾水量（0.1 μl / h⁻¹, 個体）を基に推定

湖沼データが明らかになっている湖（親子池）を例に推定
親子池の面積：5.1 ha 貯水量：166,000 t

1g dwを1 cm²と仮定すると、
親子池の個体数：15 × 5.1 ha = 約100億個体
親子池全域におよそ100億個体がいると推定

100億個体と1個体の濾水量（0.1 μl / g dw）より、
100億個体 × 0.1 μl = 100万 ml / hour = 1 t / hour

1日：1 t / hour × 24 = 24 t / day
1年：24 t / day × 365 = 8,760 t / year

1年間で8,760 tの水がヒルガタワムシの働きにより濾過される

図 5-8. 湖沼におけるヒルガタワムシの年間濾水推定量

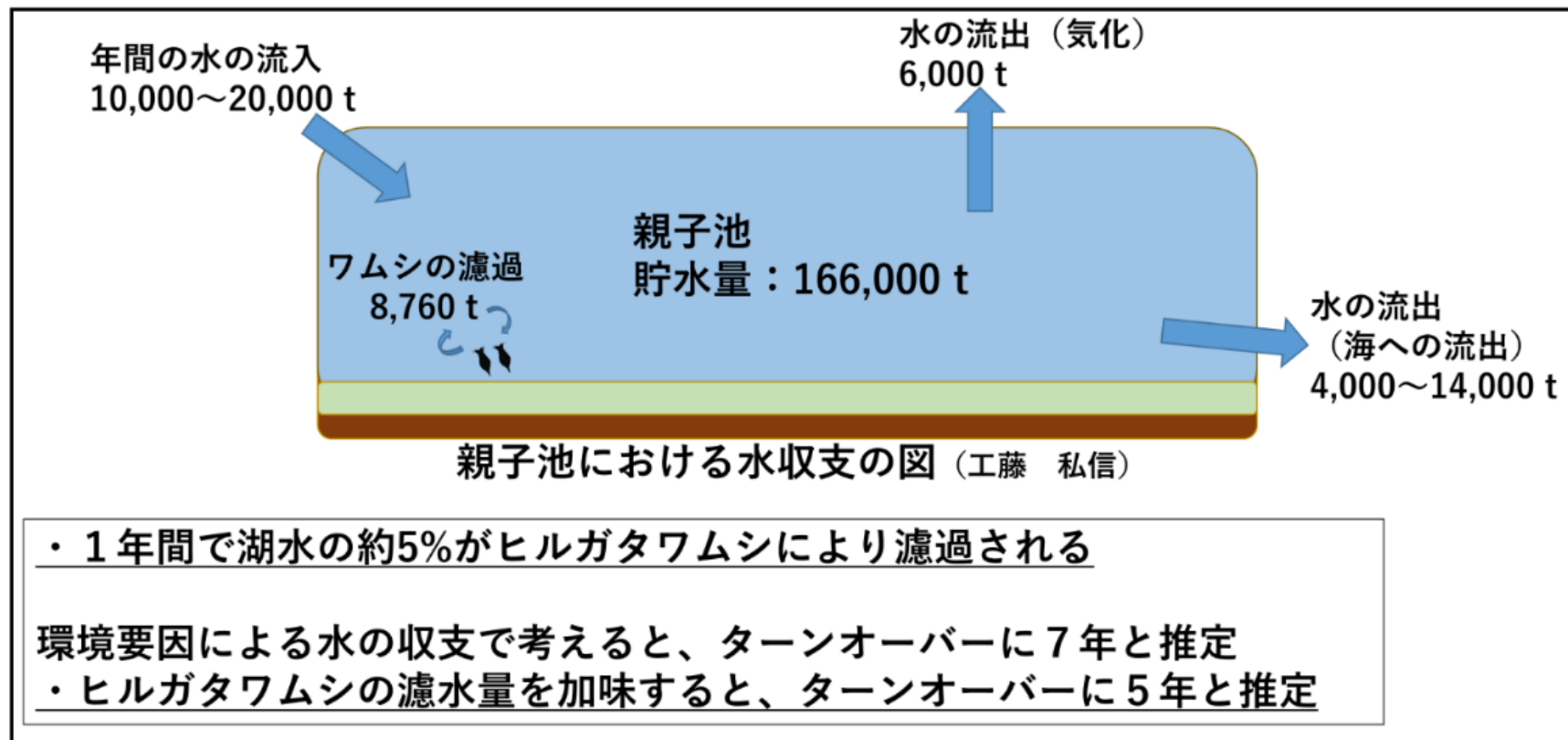


図 5-9. 湖沼におけるヒルガタワムシの推定濾水量と湖沼の環境による水収支から推定したヒルガタワムシの働き