

7. 研究総括

岡地 賢（コーラルクエスト）

7-1. これまで実施した研究課題とおもな成果

本事業で実施する調査研究の目的は、研究コンソーシアムとの連携のもと、オニヒトデが大量発生するメカニズムを明らかにし、人為的要因が関与しているならば、それらを低減または除去する抜本対策を検討することである。

調査研究事業では、平成24年度に行ったオニヒトデ大量発生原因に関するレビューに基づき、現在有力な仮説とされている「幼生生き残り仮説」が沖縄県内の大量発生にもあてはまるかどうか検証することを目的に、初期生活史の生存率に影響をあたえるおもな要因を、水質（幼生期の餌）、海流（幼生分散）、捕食者（稚ヒトデ期の生存）、サンゴの量（稚ヒトデの餌と成長）として各要因の相対的な重要性を評価するための研究課題および研究計画を定め、各分野のコンソーシアムメンバーの協力により研究活動がすすめられてきた。ここでは、各研究課題のこれまでの実施状況および成果をまとめ、次項で調査研究により得られた幼生生き残り仮説についての重要な示唆について総括する。

平成25年度から平成29年度にかけて本事業で実施した研究課題と実施工程を表3-7-1に、各研究課題の年度別目標と成果概要および示唆・提言を表3-7-2から表3-7-15にとりまとめた。

表3-7-1では16件の研究課題を掲げているが、これらのうち、栄養塩濃度調査（I-A-1）とクロロフィル分布調査（I-B-1）は調査地点と採水サンプルを共用し、分析も同じコンソーシアムメンバーが担当しているため合わせて1件の成果としてとりまとめた。コネクティブティ（II-A-2）については、平成25年度と26年度はコンソーシアムメンバーによるGPSブイを使用した分散経路推定を、平成27年度と28年度はJVによるプランクトンサンプル採集を行ったため、それぞれを分けて2件として、また、III-A個体群動態で掲げた3件の課題は稚ヒトデ期から成体まで一連の関連課題としてあわせて1件に、IV-A大量発生パターン解析で掲げた2件の課題も統計モデリングとそのために必要なデータ集計としてあわせて1件としてとりまとめた。したがって、事業期間中に実施した調査研究の件数はのべ16件、報告書に成果をまとめた件数は14件となる。なお、すべての調査研究が事故や特段の遅滞、大きな問題などはなく、ほぼ計画通りに実施された。

章末の表3-7-19には、平成25年6月から平成30年3月までに国内外の学会や学術論文等により公表された、本事業の調査研究による合計44件の業績を掲げた。この内訳は、国内学会での発表が27件、国際学会での発表が9件、学術雑誌での論文出版が8件であった。国内学会では平成27年と29年のサンゴ礁学会でオニヒトデのセッションを企画し、研究コンソーシアムメンバーおよびJVに発表の場を提供した。平成28年にハワイ・ホノルル市で開催された国際サンゴ礁学会では、本事業で協定を締結しているAIMSのウチッケ博士、ドハティ博士と共同でオニヒトデセッションを企画し、研究コーディネイターの岡地が座長をつとめた。また、論文のうち1件はAIMSのメリン博士、ウチッケ博士と岡地との共著論文である。平成29年度に那覇市で開催したオニヒトデシンポジウムでは、研究コンソーシアムメンバー6名と検討委員1名がそれぞれ口頭発表を行ったが、表中ではシンポジウム全体を事業の1件の成果として記載した。

表3-7-1. 沖縄県オニヒトデ総合対策事業で実施した研究課題と実施工程

テーマ	研究分野	研究課題	平成 25 年度	平成 26 年度	平成 27 年度	平成 28 年度	平成 29 年度	研究コンソーシアムメンバー・その他備考
I 水質	A. 栄養塩変動	1. 栄養塩濃度調査	23 地点で通年採水	23 地点で通年採水	13 地点で繁殖期に採水	17 地点で繁殖期に採水	海域 13 地点 + 河川 17 地点	金城孝一博士(沖縄県衛生環境研究所)・JV I-B-1 クロロフィル分布調査と合わせて実施。
		2. 流出源評価		データ入力・GIS 構築	GIS 更新・重点海域評価			JV
	B. 植物プランクトン変動	1. クロロフィル分布調査	栄養塩と同地点採水+CTD	栄養塩と同地点採水+CTD	栄養塩と同地点採水+CTD	栄養塩と同地点採水	栄養塩と同地点採水	金城孝一博士(沖縄県衛生環境研究所)・JV I-A-1 栄養塩濃度調査と合わせて実施。
		2. クロロフィル衛星データ解析	画像取得・解析手法検討	画像解析試行	画像追加・解析			JV
II 幼生分散	A. メタ個体群	1. 集団遺伝解析	県内各地の集団遺伝構造解析	遺伝子流動パターン解析				安田仁奈准教授(宮崎大学)・JV
		2. コネクティビティ	繁殖期調査・GPS ブイ放流	GPS ブイ放流・分散経路推定	プランクトンサンプリング	プランクトンサンプリング		中村雅子博士(沖縄科学技術大学院大学)((H25-26) JV(H27-28)
	B. 幼生生態	3. 幼生餌料制限			POM 飼育実験・同位体比分析	POM 飼育実験・同位体比分析	飢餓耐性実験・脂質分析	山本修一教授・中富伸幸研究員(創価大学)・JV
III 個体群プロセス	A. 個体群動態	1. 稚ヒトデ調査	密度・成長率調査(北谷・恩納)	密度・成長率調査(北谷・恩納)	密度・成長率調査(北谷・恩納)	死亡率調査(北谷)	死亡率調査(北谷)	JV
		2. 成体密度調査	41 地点観察 + 北谷・恩納測線	26 地点観察 + 北谷・恩納測線	30 地点 + 北谷・恩納測線	28 地点観察	28 地点観察	JV
		3. サング群集調査	北谷・恩納測線調査	北谷・恩納測線調査	北谷・恩納測線調査			JV
IV 大量発生予察	A. 大量発生パターン解析	1. 個体群統計モデリング	各種環境要因のモデル化	各種環境要因のモデル化	幼生分散モデル化	幼生分散モデル改善	幼生分散モデル改善	熊谷直喜博士(国立環境研究所) 当初計画の海流検討は本課題で実施
		2. 大量発生要因時間・空間解析	恩納駆除データ GIS+モデル化	恩納駆除データ GIS+モデル化	恩納駆除データ GIS+モデル化	恩納駆除データベース追加	恩納駆除データベース追加	JV IV-A-1 個体群統計モデリングとあわせて実施
	B. ケミカルシグナル	1. 幼生・稚ヒトデトラップ開発	着生誘引・摂餌刺激物質探索	着生誘引・摂餌刺激物質探索	トラップ開発・捕獲実験	トラップ開発・捕獲実験	トラップ開発・捕獲実験	JV
V 効果的防除	A. 駆除手法	1. 注射駆除効果検証		酢酸注射影響評価室内実験				JV
	B. モニタリング手法	1. モニタリングロボット開発			曳航ロボット・システム開発	曳航ロボット・システム開発	曳航ロボット・システム開発	武村史朗(沖縄工業高等専門学校), 高橋悟(香川大学), 川端邦明(日本原子力研究開発機構), 相良慎一(九州工業大学), 鈴木剛(東京電機大学)
	C. 研究成果とりまとめ	1. 成果発表等			日本サング礁学会(11月)	国際サング礁学会(6月)	シンポジウム開催(11月)	研究コンソーシアムメンバー・JV

表3-7-2. 栄養塩濃度調査(I-A-1)およびクロロフィル分布調査(I-B-1)の年度別目標および成果概要(課題 No.は表3-7-1に準じる).

年度	目標	実施項目および成果概要
H25	沖縄島西海岸沿岸における年間の栄養塩濃度とクロロフィル量変化の把握	<ul style="list-style-type: none"> ● H25年4月～H26年2月にかけて合計15回、沖縄島西海岸の23地点で海水サンプルを採取するとともにCTDで現場測定. ● 分析項目:濁度, TN, DTN, DIN(NO2+NO3, NH4), TP, DTP, DIP(PO4), TOC, DOC, Chla ● CTD測定項目:測定項目:水深, 水温, 塩分, 電気伝導度, 濁度, 蛍光強度 ● 栄養塩濃度は河口付近で高く, 陸域由来の影響が大きいと考えられる.また, TOCとDOC以外は残波以南>残波以北(P<0.01)であった.顕著な季節変動はなかったが, 4～5月と10～11月に上昇する傾向がみられた. ● クロロフィル量の全平均は$0.30 \pm 0.02 \mu\text{g/L}$(範囲0.03～5.11, N=273)であった.地域間の比較では残波以南>残波以北(P<0.01)に, また, 4～5月と9～10月に上昇する季節変動がみられた.一方, 高濃度値は夏期～秋期に観測された.
H26	沖縄島西海岸沿岸における年間の栄養塩濃度とクロロフィル量変化の把握	<ul style="list-style-type: none"> ● H26年5月～12月にかけて合計7回、沖縄島西海岸の23地点(8月以降に1地点追加)で海水サンプルを採取するとともにCTDで現場測定.6月に多雨後の採水も実施. ● 栄養塩濃度は降雨後に高くなった(降雨による塩分低下の影響を排除した結果). ● クロロフィル量の全体平均は$0.17 \pm 0.02 \mu\text{g/L}$(範囲<0.05～1.79, N=174)であったが, 栄養塩濃度と同様に降雨後に高くなっていた(P<0.01).地域間の比較ではH25と同じく残波以南>残波以北であった. ● 通常時のクロロフィル量は平均$0.15 \mu\text{g/L}$でオニヒトデ幼生の必要量以下であるため, 植物プランクトン以外に溶解有機物が餌となっている可能性が指摘された.
H27	オニヒトデの繁殖期を中心とした, 沖縄島西海岸沿岸における栄養塩濃度変化とクロロフィル量の把握	<ul style="list-style-type: none"> ● H27年6月～9月にかけて合計6回、沖縄島西海岸の13地点で海水サンプルを採取するとともにCTDで現場測定.H25～26の分析項目に遊離アミノ酸と単糖類を追加. ● クロロフィル量については, 上記以外にもプランクトンサンプル時(Ⅱ-A-2 コネクティブティ)にも採水し追加分析した. ● クロロフィル量の全体平均は$0.27 \pm 0.02 \mu\text{g/L}$(範囲<0.05～3.09, N=229)であった.地域間の比較で残波以南>残波以北となっていることや, 降雨後および夏期に高くなる傾向は過年度と同じであった.
H28	オニヒトデの繁殖期を中心とした, 沖縄島西海岸沿岸における栄養塩濃度変化とクロロフィル量の把握	<ul style="list-style-type: none"> ● H28年6月～9月にかけて合計13回、沖縄島西海岸の17地点で海水サンプルを採取するとともにCTDで現場測定.H25～27の分析項目にフェオフィチンaを追加.プランクトンサンプル時(Ⅱ-A-2 コネクティブティ)にも採水し追加分析した. ● クロロフィル量の全体平均は$0.19 \pm 0.02 \mu\text{g/L}$(範囲0.04～1.23, N=150)で, 残波以南>残波以北の傾向は過年度と同じであった. ● フェオフィチンaは平均$0.43 \pm 0.03 \mu\text{g/L}$(範囲0.07～1.92, N=150)で, クロロフィルとの総和は平均$0.56 \mu\text{g/L}$, 存在比(フェオフィチン/クロロフィル)は平均1.86となった.フェオフィチンはクロロフィルの残渣であることから, 海水中に植物プランクトン由来の粒子が多く存在する可能性が示唆された.
H29	沖縄島西海岸沿岸と主要河川における栄養塩濃度とクロロフィル量の把握	<ul style="list-style-type: none"> ● H29年6月と7月の2回、沖縄島西海岸の15地点で海水サンプルを, H29年6月の1回, 西海岸の主要15河川の21地点で河川水サンプルを採取.分析項目はH28までと同じだが, 河川水についてはクロロフィル/フェオフィチンを除外した. ● クロロフィル量とフェオフィチン量の全体平均は, $0.19 \pm 0.08 \mu\text{g/L}$(範囲0.04～0.90, N=29), $0.22 \pm 0.15 \mu\text{g/L}$(範囲0.04～0.73, N=29)であった. ● 河川水の栄養塩濃度は, 山林部を流れる河川より市街地を流れる河川のほうが高く, 海域の水質には土地利用の影響が大きいことが示唆された.
<p><全体目標> 沖縄島西海岸沿岸における水質変動を把握し, 大量発生要因としての重要性を評価する.</p>		<p><研究を通じた示唆・提言></p> <ul style="list-style-type: none"> ● 沖縄島西海岸のクロロフィル量の総平均($0.20 \mu\text{g/L}$)は, オニヒトデ幼生の生存可能な範囲を下回っているが, 場所や時期によっては生存可能な範囲($0.25 \mu\text{g/L}$以上)に上昇し, また, 植物プランクトンの死骸など幼生の餌が多い可能性もある. ● クロロフィル量の上昇は陸域由来の栄養塩流入によって引き起こされ, 場所により人間活動が原因となっていると考えられる. ● オニヒトデ大量発生と水質の関係を明らかにするにはまだ課題が残るが, 陸域からの汚濁負荷を抑制する対策は必要だと思われる.

表3-7-3. 流出源評価(I-A-2)の年度別目標および成果概要(課題 No.は表3-7-1に準じる).

年度	目標	実施項目および成果概要
H26	陸域から沿岸海域に流れ込む負荷量を、沖縄県内の土地利用データ、統計データを用いてBOD換算値とし、GIS化して広い範囲で比較する。	<ul style="list-style-type: none"> ●平成17年度～21年度に発行された統計情報(人口、下水道、家畜家禽、事業所、観光、地目)と土地利用現況図を利用して、汚濁負荷の原単位(BOD)に排出率及び除去率を考慮した単位面積あたりの負荷量を、家庭排水、畜産排水、商業、土地利用(田、畑、山林、原野、その他)の項目で市町村毎に算出した。 ●沖縄島では那覇市や沖縄市、宮古島では平良市(現宮古島市)、石垣島では石垣市など、各地域の人口が集中している地域で負荷量が高い傾向があった。 ●栄養塩類の流出に関係していると考えられる下水処理施設、商工業施設、米軍敷地内施設、各家庭のベランダなど、統計情報に反映されない負荷源の整理が必要。
H27	統計資料に反映されていなかった特定事業場の負荷量を、前年度に作成した陸域海域区分毎のBOD負荷量データに追加する。	<ul style="list-style-type: none"> ●沖縄県が平成20年度に実施した上乘せ排水基準見直し時の特定事業場排水の推定負荷量データを、平成26年度に作成したGISの陸域海域区分の属性データに追加した。 ●26年度と同様、沖縄島では那覇市や沖縄市、宮古島では平良市(現宮古島市)、石垣島では石垣市など、人口が集中している地域で負荷量が高い傾向があった。特定排出施設の負荷が考慮されたことで、宜野湾市や那覇市周辺の負荷量が増加した。 ●地目分類別の負荷量は畜産排水が約51%、家庭排水が約25%と過半を占めていた。
	<p><全体目標> 陸域から沿岸海域に流れ込む負荷量を、沖縄県内の土地利用データ、統計データを用いてBOD換算値のGISを作成し広い範囲で比較する。</p>	<p><研究を通じた示唆・提言></p> <ul style="list-style-type: none"> ●本研究で求めたBOD負荷量を求める原単位調査は主に温帯域で行われており、種々の条件が異なる沖縄では正確ではないかもしれないが、相対的に汚濁負荷が大きい地域を広い範囲で把握できた。 ●BOD負荷量と栄養塩負荷は違うものなので、もし大量発生が陸域由来の栄養塩類と関係するならば、実効的な対策を行うためには栄養塩類負荷の高い地域や負荷源を特定する必要がある。 ●オニヒトデ幼生が粒子態または溶存態の有機物を餌として利用しているのであれば、BOD原単位に基づいた推定は有効だと考えられる。

表3-7-4. クロロフィル衛星データ解析 (I-B-2) の年度別目標および成果概要 (課題 No. は表3-7-1 に準じる).

年度	目標	実施項目および成果概要
H25	<ul style="list-style-type: none"> ● 公開されている衛星画像を用いて、沖縄島周辺海域のクロロフィル a 濃度分布の解析手法を検討する。 	<ul style="list-style-type: none"> ● 現在利用できる観測衛星の観測波長帯と分解能をリストアップし、目的に合致した衛星画像データとして、NASA の TERRA/AQUA 衛星が取得し、公開されている MODIS 画像データを選定した。 ● 宇宙航空研究開発機構(JAXA)のウェブサイトから MODIS データをダウンロードして GIS ソフトで読み込み、陸や雲などのデータを null 値処理した後のバイナリデータをクロロフィル濃度に変換、月別に作図した。
H26	<ul style="list-style-type: none"> ● H25 年度の水質モニタリング結果と衛星画像データを比較。 ● 大量発生が起きた 2 年前を中心に取得された衛星画像のクロロフィル a 濃度分布を解析。 	<ul style="list-style-type: none"> ● H25 年度のクロロフィル分布調査 (I-B-1) の採水日に取得された MODIS 画像データの中心点から半径 500m の範囲に含まれるクロロフィル a 濃度推定値と実際の観測(分析)データを比較した。AQUA 衛星データと分析データとの間に弱い相関はみられたが、全般的に分析データの方が高い傾向にあり、特に沿岸部では誤差が大きくなるため注意が必要である。 ● 2008~2013 年の 6~8 月に取得された MODIS 画像データをダウンロード、GIS 化し、7 日間ごとに平均したクロロフィル濃度を 3 段階(0.2mg/m³ 以上、0.5mg/m³ 以上、0.8mg/m³ 以上)に分けて出現頻度を算出した。中国大陸や台湾付近、各島の周囲で特に 2008~2011 年に上記 3 段階のクロロフィル a 濃度出現頻度が高かった。一方、2012 年と 2013 年のクロロフィル a 濃度(0.2mg/m³ 以上)の出現頻度は他の年より低かった。
H27	<ul style="list-style-type: none"> ● H25, 26 年度の水質モニタリング結果と衛星画像データを比較。 ● 大量発生 の 2 年前を中心に取得された衛星画像のクロロフィル a 濃度分布を解析。 	<ul style="list-style-type: none"> ● H26 年度の分析データと衛星データとはほとんど相関がなかった。沖縄島西海岸、特に沿岸部においては両者の間に差があったと考えられる。 ● 恩納村で 2011 年に増加したオニヒトデが着底したと思われる 2009 年には沖縄島周辺で 0.2mg/m³ 以上のクロロフィル a 濃度が高い頻度で出現し、離れた場所からの加入ポテンシャルが高かったと考えられる。2013 年は恩納村の広い範囲で多くの稚ヒトデが観察されたが、沖縄島周辺における同年のクロロフィル a 濃度は低かった。
<p><全体目標> 人工衛星のクロロフィル a 観測データを解析して、オニヒトデ大量発生と植物プランクトン量(クロロフィル量)の関係を推定する。</p>		<p><研究を通じた示唆・提言></p> <ul style="list-style-type: none"> ● 衛星観測によるクロロフィル a 濃度は分析データと少なからず差があり、特に沿岸部では濁度の影響などにより差が大きくなることもある。しかし、短時間で広範囲の濃度分布を把握する方法として優れており、相対的な傾向を把握する目的で用いることが妥当であろう。 ● 衛星データのクロロフィル a 濃度分布とオニヒトデ個体群の増減との間に明確な関係は見いだせなかった。外洋で相対的にクロロフィル a 濃度が高いときは離れた場所からの幼生加入が多くなる可能性があり、低いときは沿岸部など周辺海域から加入した可能性が高いと思われる。

表3-7-5. 集団遺伝解析(Ⅱ-A-1)の年度別目標および成果概要(課題 No.は表3-7-1に準じる).

年度	目標	実施項目および成果概要
H25	<ul style="list-style-type: none"> ● 沖縄県内の集団遺伝構造を解析するためのサンプル採取. ● 新たなマイクロサテライト遺伝子座とミトコンドリア遺伝子解析により集団分化の検出を試みる. 	<ul style="list-style-type: none"> ● 沖縄県内のサンプルとして、沖縄島(恩納村・本部町)、石垣島(3地点)、宮古島(2地点)で採取した合計637個体と、比較用とした宮崎、小笠原、フレンチポリネシアなどのサンプルもあわせ、のべ25集団のサンプルについて、ミトコンドリア遺伝子領域とマイクロサテライトマーカー遺伝子座を用いて解析した. ● 黒潮の上流側に位置する石西礁湖から下流側の宮崎に至るまで高い遺伝的多様性が示され、遺伝的に均一であることがわかった. ● 本研究で使用した中立遺伝子マーカーは琉球列島とフレンチポリネシアの進化的な違いをはっきりと示せる解像度を持っていたにもかかわらず、沖縄県内および宮崎の集団遺伝構造は検出できず、各海域内で集団間の移住が頻繁に起きていることが示唆された. ● オニヒトデ集団における集団のマイクロサテライト領域およびミトコンドリア Dloop 領域の変異速度より幼生分散による移住の量が多いため、遺伝的組成が均一になり集団遺伝構造をもたないことが推定された. ● 琉球列島集団内では幼生分散はかなり日常的に起こっており、シンク側の海域がオニヒトデに好都合な場合に、様々な集団から流れ着いた幼生が生き残ることで、それぞれの集団サイズが一気に増加していることが推定された.
H26	<ul style="list-style-type: none"> ● 琉球列島のオニヒトデ集団の遺伝的構成を、方向性も含めさらに詳細に調べる. 	<ul style="list-style-type: none"> ● 合祖理論に基づくベイズファクターによるミトコンドリア遺伝子流動のモデルテストを行った結果、沖縄島と石西島の集団はそれぞれ独立集団とみなしながらも両方向の遺伝子流動があるとするモデルが最適であったが、方向性としては石垣島から沖縄島への移住が卓越していると考えられた. ● 同様に、沖縄島恩納村と宮古島の間でも両方向の流動があり、宮古島から沖縄島への移住が卓越していた. また、石垣島と宮古島の間では、黒潮と反対向きに宮古島から石垣島への移住が卓越していた. ● マイクロサテライト遺伝子座を用いたベイズ比較解析でも、石垣島から宮崎にかけて広範囲に均質なモデルと、黒潮北上モデルとでは後者がより強く支持された. ● 非中立と考えられる受精関連遺伝子であるバインディン領域の解析を行い、沖縄島(恩納村)、石垣島、宮崎の間で EXACT テストを行ったところ、宮崎と沖縄島との間で有意な分化が検出された. また、SNP マーカーが使用可能なサンプルを選び、40 遺伝子座をランダムに抽出して分化係数を算出した結果も、宮崎の集団がゲノムレベルで沖縄の集団とは分化していることがわかった.
<p><全体目標> 琉球列島におけるオニヒトデの集団遺伝構造を明らかにすると同時に、長い時間スケールで起こってきた遺伝子流動(幼生分散)の卓越する方向について推定する.</p>		<p><研究を通じた示唆・提言></p> <ul style="list-style-type: none"> ● 沖縄島、宮古島、石垣島、それぞれの間に双方向の遺伝子流動はあるものの、全体的には黒潮方向が卓越しており、沖縄島がシンクになりやすいと考えられる. ただし、宮古島で大量発生が起きたときには石垣島と沖縄島の両方に幼生が拡散する可能性があるので注意が必要である. ● 非中立遺伝子の解析により、沖縄島と宮崎の間でわずかな遺伝分化を検出できたことから、沖縄島から宮崎への幼生分散は中立遺伝子で推定されていたほど多くないと思われる.

表3-7-6. コネクティビティ(Ⅱ-A-2, 平成25-26年度)の年度別目標および成果概要(課題 No.は表3-7-1に準じる).

年度	目標	実施項目および成果概要
H25	<ul style="list-style-type: none"> ● GPS 搭載漂流ブイを用いてオニヒトデの産卵時期における表層付近の海流を評価する. ● 生殖腺の発達度合いから産卵時期を特定する. 	<ul style="list-style-type: none"> ● 恩納村でのオニヒトデ産卵時期だと予想された平成 25 年 7 月 4 日と 23 日に, 同村沿岸の 5 地点から 1 個ずつ, 合計 10 個の GPS 搭載ブイ(以下 GPS ブイ)を放流. うち 7 個の GPS ブイは回収後に再利用可能であったため, 8 月 23 日に再放流した. すべての GPS ブイについて最長 4 週間にわたって衛星通信により軌跡を記録した. ● 3 回に分けて GPS ブイを放流したところ, 放流地点によって流れていく方向が違う, 産卵時期は北側に向けた流れが比較的多い, 同じ地点から放流しても時期によって流れる方向が違うことがわかった. ● 恩納村で採取された成体のオニヒトデから取り出した生殖線の組織切片観察では, 成熟した卵巣は 8 月 20 日採集分までしかみられなかった. ただし, 成熟卵は 11 月に採集した個体でもまばらにみられた.
H26	<ul style="list-style-type: none"> ● GPS 搭載漂流ブイを用いてオニヒトデの産卵時期における表層付近の海流を評価する. 	<ul style="list-style-type: none"> ● 平成 26 年 6 月 30 日に前年と同じ 5 地点から 5 個の GPS ブイを放流した. それらのうち回収した 2 個と新しい 3 個の GPS ブイを 7 月 12 日に放流, 再び回収された 2 個の GPS ブイを 8 月 11 日に 2 地点から放流した. GPS ブイ軌跡は最長 6 週間記録した. ● 平成 25 年度と同様に, 恩納村沿岸域に沿って名護湾まで北東方向に向かう流れが卓越する傾向や, 名護湾周辺に数時間から数日滞留する傾向が観測された. ● 多くのブイが放流後 1 日から 12 日までの間に恩納村から本部半島, あるいは伊平屋島や奥の海岸など, 本島北部を中心とする海岸に漂着した. 恩納村沿岸を離れて 2 週間以上漂流した後に再び恩納村沿岸へ戻ってきたブイが 1 個あったが, それ以外のブイは慶良間諸島, 渡名喜島, 久米島, 与論島などの周辺離島に漂着・接近するか, または外洋を漂流し続けた.
<p><全体目標> 恩納村沿岸域におけるオニヒトデ幼生の分散・加入過程の推定.</p>		<p><研究を通じた示唆・提言></p> <ul style="list-style-type: none"> ● 恩納村沿岸で産まれたオニヒトデ幼生の分散過程として, おおむね次の 2 つの可能性が考えられる: <ul style="list-style-type: none"> a) 数日~2 週間以内では, 恩納村から名護湾, 本部半島周辺の沿岸域を漂流する. b) 沿岸を離れると外洋を漂流し, 周辺離島に接近・漂着するか, 奄美・本州方面へ向かう. ● 本州まで到達するほど長距離移動した GPS ブイもあったが, 幼生は漂流期間が長引くと拡散し, 外洋では餌が少ないと思われるので, 無効分散になる可能性が推察される.

表3-7-7. コネクティビティ(Ⅱ-A-2, 平成27-28年度)の年度別目標および成果概要(課題 No.は表3-7-1に準じる).

年度	目標	実施項目および成果概要
H27	<ul style="list-style-type: none"> ● 野外で採集したプランクトンサンプル中のオニヒトデ幼生を検出する. 	<ul style="list-style-type: none"> ● 平成27年6月下旬~8月に週1回, 沖縄島西海岸に設定した22地点の水深7m以浅で濾水計付き北太平洋標準プランクトンネット(目合60μm, 口径45cm, 側長180cm)を用いてプランクトンサンプルを211検体採集した. また, 浅瀬海域(恩納村名嘉真と北谷町砂辺)では小型ネット(目合60μm, 口径25cm, 側長70cm)を用いて7月1日~27までほぼ毎日泳ぎ曳きによる採集も行った. ● 固定・濃縮したプランクトンサンプル(100mL)の1/20量に含まれるプランクトンを実体顕微鏡で観察し, 抽出したヒトデ型幼生のDNA塩基配列シーケンスを読み取ってデータベースとの相同性検索により種同定を試みた. ● 実体顕微鏡観察の結果, 211検体中8検体からヒトデ幼生が9個体確認された. ただし, ヒトデ幼生が確認された検体はすべて8月14日以降に採集したもので, 8月13日以前に採集した検体からはヒトデ幼生が見つからなかった. この理由として, ネットの目詰まりなどにより濾水量に差があった可能性が考えられたため, 検鏡するサンプル量を補正して再度観察したところ7月21日~31日に採集した検体から3個体のヒトデ幼生が確認された. しかし, これらのヒトデ型幼生はすべてオニヒトデではなかった. ● H27年度の結果として算出されたヒトデ型幼生の密度は2個体/0.91m³と低く, 本来の目的である幼生分布把握には濾水量が不十分だと考えられた.
H28	<ul style="list-style-type: none"> ● 野外で採集したプランクトンサンプル中のオニヒトデ幼生を検出し, 分布状況を把握する. 	<ul style="list-style-type: none"> ● 前年度の結果をふまえて, 目合いを125μmに改良した太平洋標準プランクトンネットを船舶曳きし, 濾水量を100m³としてプランクトンサンプルを採集した. ● 平成28年6月から9月上旬にかけて沖縄島西海岸の16地点で週1回ないし2回の採集を行い, 125検体のサンプルが得られた. このうち25検体からヒトデ型幼生42個体が検出され, 3個体がオニヒトデ幼生であることが確認された(万座南0.20個体/m³, 比謝川0.40個体/m³).
<p><全体目標> 野外で採集したプランクトンサンプル中のオニヒトデ幼生を検出し, 分布状況を把握する.</p>		<p><研究を通じた示唆・提言></p> <ul style="list-style-type: none"> ● 平成26年度の試行サンプリングでは7月11日に囊胚が採集されたので, その前日に産卵があったと思われる. 28年度は, 6月21日に初期ビピンナリア幼生, 29日に中期ビピンナリア幼生が確認されたことから, 6月18日から24日の間に産卵があったと推定された.

表3-7-8. 幼生餌料制限(Ⅱ-B-3)の年度別目標および成果概要(課題 No.は表3-7-1に準じる).

年度	目標	実施項目および成果概要
H27	<ul style="list-style-type: none"> ● オニヒトデ幼生が海水中の粒子状有機物(POM)を餌として利用可能かどうか明らかにする. 	<ul style="list-style-type: none"> ● (実験A)実験室で培養した初期ビピンナリア幼生を, 異なるサイズのフィルター(0.22μm, 2μm, 20μm)で濾過または培養植物プランクトンを添加(2000cell/mL)した自然海水で約2週間飼育した. 飼育海水のサンプルは毎日採取し, クロロフィル, 鞭毛虫数, バクテリア数, 栄養塩濃度, 全炭素(TOC), デトリタス態炭素を測定した. ● (実験B)上記の2種類の濾過(2μm, 20μm)処理した自然海水に安定同位体(重炭素, 重窒素)を添加, 太陽光下でインキュベートした後に幼生を入れて, 24時間または48時間飼育した. 同時に, POMとして安定同位体でラベルしたサンゴ粘液を添加した海水も幼生を24時間または48時間飼育した. ● 実験A, Bともに, 飼育海水と幼生を一定間隔で採取し, 安定同位体比を測定した. ● 実験Aの結果, 2μmと20μmのフィルターで濾過した海水中で飼育した幼生の同位体比は, 時間とともにそれぞれの飼育海水POMの同位体比に近くなった. ● 実験Bの結果, 幼生の同位体比は, POMおよびサンゴ粘液の同位体比と同じく時間とともに増加した.
H28	<ul style="list-style-type: none"> ● 幼生が餌として同化するPOM画分の解明および餌としてのデトリタスの評価. ● 餌条件の違いによる幼生の脂質組成の変化を把握. 	<ul style="list-style-type: none"> ● (実験A)培養した初期ビピンナリア幼生を, 次の5つの条件で飼育した: ①20μm 濾過海水, ②20μm 濾過海水を加熱処理(POMをデトリタス化), ③0.7μm 濾過海水, ④0.7μm 濾過海水に培養植物プランクトンを添加(2000cell/mL), ⑤先の④を加熱処理(植物プランクトンをデトリタス化). 飼育開始から3日間隔で幼生の成長段階と体長を観察・記録, H27と同様に幼生の同位体比分析用試料と海水サンプルも採取. ● (実験B)培養した初期ビピンナリア幼生を, 培養植物プランクトンの添加量を変えた6つの条件で飼育した(すべて1μm 濾過海水): ①高密度(クロロフィル 1.0μg/L), ②低密度(0.2μg/L), ③初期3日間のみ高密度→低密度, ④初期3日間低密度→3日間高密度→低密度, ⑤6日間低密度→3日間高密度→低密度. 試料・サンプル採取は実験Aと同じ. ● 実験Aの結果, 幼生の成長は①>④>⑤>②>③の順であった. 加熱処理した海水で飼育した幼生の同位体比変化は, 加熱処理していない海水で飼育した幼生の同位体比変化ほど大きくなかった. ● 実験Bの結果, 幼生の成長は①>③=②>④>⑤の順であった. 飼育幼生の脂肪酸組成は, 卵や胚に豊富に含まれていた長鎖脂肪酸とステロール類が, 成長がすすむにつれて顕著に減少した.
H29	<ul style="list-style-type: none"> ● 脂質組成からみた幼生のデトリタス利用と飢餓耐性の評価. 	<ul style="list-style-type: none"> ● 初期ビピンナリア幼生と初期ブラキオラリア幼生を, 培養植物プランクトン(P)とデトリタス(D)の添加時期を変えた5つの条件で飼育した: ①濾過海水(P/D 添加なし), ②飼育開始2日目からP 添加, ③5日目からP 添加, ④8日目からP 添加, ⑤2日目からP/D 添加. 3日間隔で幼生の成長段階と体長を記録, 幼生試料を採取. ● 幼生の成長は, ビピンナリア期が②>③>④>①>⑤, ブラキオラリア期は②>③>④=⑤>①であった. 脂質組成をみると, 卵と胚に豊富な多価不飽和脂肪酸は, いずれの幼生も②には含まれていたが, ①と⑤にはまったく含まれていなかった.
<全体目標>	野外におけるオニヒトデ幼生の餌資源の解明.	<p><研究を通じた示唆・提言></p> <ul style="list-style-type: none"> ● 幼生は植物プランクトン以外のPOMを, これまで利用できないと考えられていた2μm以下の粒子に加え, デトリタスやサンゴ粘液も餌として同化できることがわかった. ● 植物プランクトンに加え, 自然のPOMが存在することで成長が促進される. ● ビピンナリア期・ブラキオラリア期ともに3~6日間の飢餓状態におかれても, 再び餌が与えられると成長・発達できる. ● 幼生の成長には多価不飽和脂肪酸(必須脂肪酸)が不可欠である.

表3-7-9. 稚ヒトデ調査(Ⅲ-A-1), 成体密度調査(Ⅲ-A-2), サンゴ群集調査(Ⅲ-A-3)の年度別目標および成果概要(課題 No.は表3-7-1に準じる).

年度	目標	実施項目および成果概要
H25	● 沖縄島の2ヶ所(恩納村・北谷町)で稚ヒトデ密度の経時変化と成長率を把握する.	● 平成25年11月～26年1月にかけて,恩納村(4ヶ所)と北谷町砂辺(1ヶ所)でランダムコドラート法による稚ヒトデ密度調査を行ってデータ解析したところ,水深10m以浅で,また,時期が後になるほど密度が高くなることがわかった. ● 北谷町で採集した稚ヒトデの直径データから,平成25年夏に着底したとみなされるサンゴモ食期稚ヒトデの成長式が得られた:<St=23.2127exp0.002570t-22.7127>
H26	同上	● 平成26年9月～27年1月にかけて, H25年度と同じ場所・方法で稚ヒトデ密度調査を行い, N-mixtureモデルにより潜在的稚ヒトデ密度を推定したところ, H25年度のデータでは北谷町の密度が恩納村の約10倍であったが, H26年度は恩納村での発見数が少なく推定が成立しなかった. ● 稚ヒトデ調査を行った場所でベントスサンプルを採集した. 恩納村, 北谷町ともに多毛類と甲殻類が多く, 前者のうちウロコムシ類やイソメ類, 後者のうち短尾類が稚ヒトデの捕食者である可能性が高いと思われた.
H27	同上	● 平成27年11月～12月にかけて, 恩納村万座と北谷町砂辺で過年度と同じ方法で稚ヒトデ密度調査と潜在的稚ヒトデ密度推定を行ったが, 12月の北谷町のデータ以外は計算が収束せず比較ができなかった. ● 恩納村での駆除個体測定と, 北谷町での潜水採集で収集したオニヒトデの直径データから, それぞれの場所での成長式が得られた: <恩納村 St=347.6424*0.0001453 ^{exp(-0.003606t)} > <北谷町 St=27.2722*0.02520 ^{exp(-0.008637t)} または St = 3.8885exp0.004693t> ● 得られた成長式から着底後1, 2, 3年後の直径を算出すると下記のとおりであった: 恩納村 35mm, 184mm, 293mm; 北谷町 23mm, 27～120mm, 27～240mm
H28	● 北谷町で稚ヒトデの食痕を目印として生死判定し, 死亡率を推定する.	● 平成28年11月30日～29年1月26日にかけて, 北谷町砂辺の礁斜面で稚ヒトデの新鮮な食痕を目印として個体の生死判定を行う死亡率調査を行った. ● 稚ヒトデの生息が見込まれる72個の食痕群にラベルを付け, 約2週間間隔で追跡観察した. 途中でラベル脱落など観察対象から除外した63個に対し, 食痕の増加により最終回まで稚ヒトデが生息すると思われた食痕群は37個で, 1日あたり死亡率は0.93%と推定された.
H29	同上	● 平成29年11月7日～30年2月9日にかけて, 北谷町砂辺の礁斜面でのべ349個の食痕群を6回(1回あたり9日～28日間)観察して死亡率を推定した. ● 1日あたり死亡率は0.97%～1.93%で, 累計すると調査期間に稚ヒトデ個体の約72.4%が減耗したことになる.
<p><全体目標> オニヒトデの個体群形成におよぼす稚ヒトデ期の減耗の影響を評価する.</p>		<p><研究を通じた示唆・提言></p> <ul style="list-style-type: none"> ● 他のサンゴ礁海域で得られているデータと同様, 沖縄島においてもオニヒトデの大量発生集団は着底後2年ないし3年とみなして差し支えない. ● 稚ヒトデから成体までの成長が恩納村と北谷町で大きく異なるのは, 餌であるサンゴの被度の違いによると考えられる(表3-7-10参照).サンゴが豊富であることは大量発生要因のひとつであろう. ● サンゴモ食期後半の死亡率が継続すると, 着底後1年で個体群はほぼ死滅することになる. 稚ヒトデの死亡率は個体群形成のプロセスにおいて重要なパラメータであろう.

表3-7-10. 成体密度調査(Ⅲ-A-2), サンゴ群集調査(Ⅲ-A-3)の年度別目標および成果概要
(課題 No.は表3-7-1に準じる).

年度	目標	実施項目および成果概要
H25	● 稚ヒトデ調査を行う場所の基礎情報として, 成体密度およびサンゴ群集(被度と構成)を把握する.	<ul style="list-style-type: none"> ● 稚ヒトデ調査を行った場所(恩納村伊武部と北谷町砂辺)の水深8mに測線(50m・5本)を設置し, フォトトランセクト法によるサンゴ群集調査を行った. サンゴ被度が恩納村30.5%, 北谷町2.6%, ソフトコーラル被度は恩納村0.4%, 北谷町57.8%, 石灰藻被度は恩納村19.2%, 北谷町11.3%であった. ● 沖縄県内の合計41地点でスポットチェック法に準じた成体密度調査を行い, 各島嶼の成体密度平均値を求めた(沖縄島1.33~1.55, 慶良間諸島0.33, 久米島0.63, 西表島0.33, 単位0.125ha⁻¹).
H26	同上	<ul style="list-style-type: none"> ● 稚ヒトデ調査を行った場所(恩納村万座と北谷町砂辺)でH25年度と同じ方法でサンゴ群集調査を行った.サンゴ被度は恩納村11.6%, 北谷町2.6%, ソフトコーラル被度は恩納村1.5%, 北谷町49.4%, 石灰藻被度は恩納村11%, 北谷町10.4%であった. ● 沖縄県内の合計26地点でスポットチェック法に準じた成体密度調査を行い, 各島嶼の成体密度平均値を求めた(沖縄島0.25~3.38, 慶良間諸島0.89, 単位0.125ha⁻¹).
H27	同上	<ul style="list-style-type: none"> ● 稚ヒトデ調査を行った場所(恩納村万座と北谷町砂辺)でH25, H26年度と同じ方法でサンゴ群集調査を行った.サンゴ被度は恩納村18.3%, 北谷町2.2%, ソフトコーラル被度は恩納村2.1%, 北谷町54.1%, 石灰藻被度は恩納村9.9%, 北谷町9.2%であった. ● 沖縄県内の合計28地点でスポットチェック法に準じた成体密度調査を行い, 各島嶼の成体密度平均値を求めた(沖縄島3.00~3.36, 慶良間諸島0.38, 久米島0.0, 単位0.125ha⁻¹).
H28	● 沖縄県内のオニヒトデ個体群の基礎情報として, 広範囲の成体密度を把握する.	<ul style="list-style-type: none"> ● 沖縄県内の合計28地点でスポットチェック法に準じた成体密度調査を行い, 各島嶼の成体密度平均値を求めた(沖縄島3.29~4.38 慶良間諸島0.06, 久米島0.06, 単位0.125ha⁻¹).
H29	同上	<ul style="list-style-type: none"> ● 沖縄県内の合計28地点でスポットチェック法に準じた成体密度調査を行い, 各島嶼の成体密度平均値を求めた(沖縄島2.50~3.38 慶良間諸島0.31, 久米島0.0, 単位0.125ha⁻¹).
<p><全体目標> オニヒトデの個体群形成におよぼす稚ヒトデ期の減耗の影響を評価する.</p>		<p><研究を通じた示唆・提言></p> <ul style="list-style-type: none"> ● 恩納村ではサンゴ被度が高くソフトコーラル被度が低いが, 北谷町砂辺ではサンゴ被度が低くソフトコーラル被度が高い.石灰藻被度はほぼ同等である. ● 過去5年間にわたり, 沖縄島の恩納村と本部町では, スポットチェック法に準じる方法で調べる成体密度が大量発生または準大量発生とみなされる値である.一方, 慶良間と久米島では平成25年のみ要注意の範囲になったが, それ以降は通常分布である.

表3-7-11. 個体群統計モデリング(IV-A-1), 大量発生要因時間・空間解析(IV-A-2)の年度別目標および成果概要(課題 No.は表3-7-1に準じる).

年度	目標	実施項目および成果概要
H25	<ul style="list-style-type: none"> ● 基本的環境要因をGIS化するとともに統計モデリングを行う. ● 恩納村のオニヒトデ駆除効率を推定する. 	<ul style="list-style-type: none"> ● データ整備した環境要因:オニヒトデ個体密度, サンゴ被度, 海面水温, 水深・海底傾斜, 海岸最短距離, 海岸線凸凹(いずれも沖縄島).これらの適合を比較したところ, ベストモデルはサンゴ被度, つぎに水深, 海岸線凸凹を含むモデルであった. ● 平成25年3月~7月の駆除データをGIS化できるようID付与および位置情報にしたがって分類, 3回以上の駆除を行っている海域(500mメッシュ)を抽出した.駆除モデルに基づき効率を推定すると, 生息数の5%まで減らすのに約15回, 1%まで減らすには約25回の駆除が必要と見積もられた.
H26	<ul style="list-style-type: none"> ● 解析対象となる環境要因を追加してモデルを改善し, 大量発生しやすい場所の共通性探索. 	<ul style="list-style-type: none"> ● 新たにデータ整備した環境要因:海面水温, クロロフィル a, 海流, 海岸線・海底凸凹, 河口からの距離.前年データも含め, 累積ロジットモデル(CLM)と, ランダムフォレスト(RF)を使用したモデルで解析した.発生条件推定のため回帰木も使用. ● CLMによる解析の結果, サンゴ被度, サンゴ被度二乗, 水深, 波浪を含むモデルがベストであった.RFによる解析では, サンゴ被度, 水深, 海底傾斜, クロロフィル a 最小月, 海岸線凸凹が重要性の高い要因とされた.発生条件としては平均水温23.81°Cで弱い起伏がある場所となったが, さらなる検討が必要である. ● 駆除効率推定モデルの改善により, 恩納村の最北東部を除いて大量発生基準の15個体/ha未滿に密度が抑えられており, 駆除作業が適切であることが支持された.
H27	<ul style="list-style-type: none"> ● オニヒトデ幼生の分散シミュレーションを試み, 県内外の海域間の幼生コネクティビティを調べる. 	<ul style="list-style-type: none"> ● オニヒトデ発生パターンの類似性から沖縄県内および台湾・フィリピン北部を24の区画に分類した.海流は既報の過去10年分の10kmグリッドデータを, クロロフィル量は同じ期間の5kmグリッドデータを使用し, クロロフィル-幼生生存率のロジスチック式と, 平均3週間の対数正規分布に従う浮遊期間を仮定した.各区画から1万個体の幼生が放出される試行を2万回繰り返して到達確立のマップを得た. ● 幼生の分散パターンは年変動が大きく, 沖縄島発の幼生は沖縄島周辺に留まることがあれば, 宮古・八重山へ黒潮と逆流することもあった.クロロフィル量変動の組み込み方など改善課題が残った.
H28	<ul style="list-style-type: none"> ● 幼生分散シミュレーションの改良, 高速化, 17年分の実行と, 発生パターンを推定する時系列統計モデルの試作. 	<ul style="list-style-type: none"> ● 海流/クロロフィルの17年分(1998~2014年)データ追加にともない, 拡散アルゴリズム改良(マルコフ連鎖モデル実装)と記述言語変更により高速化した.試行毎に10万個体の幼生を放出するシミュレーションを1万回繰り返した. ● シミュレーションの結果, 黒潮に沿った拡散パターンと, おそらくは反流による逆向けのパターンもみられたが, 各諸島内のコネクティビティが高く, 諸島間の分散が低頻度であることが示された. ● オニヒトデ成体, サンゴ被度, 幼生シミュレーションの結果を組み合わせた個体群動態シミュレーションでは, 定常の低密度状態のオニヒトデ個体群から大発生が起こりうるということが解析的に示された.
H29	<ul style="list-style-type: none"> ● 幼生分散シミュレーション・時系列統計モデル・個体群動態シミュレーションの実行. 	<ul style="list-style-type: none"> ● シミュレーションにより, より広い範囲において大きな年変動を伴うコネクティビティが成立していることが示された.分散距離を集計すると, 幼生の約60%が産まれた海域の100km以内, 約30%が100-250km, 10%未滿が250-500km, 1%未滿が500km以遠となった. ● 個体群動態シミュレーションでは, 定常の低密度状態のオニヒトデ個体群から大量発生が起こりうるということが解析的に示された.
<p><全体目標> 統計モデリングによる海域別の「大量発生の起きやすさ」を推定し, 沖縄県内における新しいオニヒトデ大量発生予察手法を確立する.</p>		<p><研究を通じた示唆・提言></p> <ul style="list-style-type: none"> ● オニヒトデ対策の方針として, 産まれた幼生が戻ってくる傾向が強い海域ではその周辺での栄養塩排出を抑制する, 他海域からの幼生が集中しやすい海域では成体駆除に重きを置くという順応的な対策が考えられる.多くの幼生着底が100km以内という傾向を踏まえれば, 沖縄県の各諸島内での栄養塩対策は有効であろう. ● 国外からの幼生供給量は八重山西部への低頻度に限られていたことから, 県外からの過剰な幼生供給によって大量発生が引き起こされたというよりは, 県内に低頻度に生息していた成体がソース個体群となったと解釈できる.これに関連する環境の変化として, 2002年以降の全般的なクロロフィル濃度の増大の影響が考えられた.

表3-7-12. ケミカルシグナル(IV-B-1)の年度別目標および成果概要(課題 No.は表3-7-1に準じる).

年度	目標	実施項目および成果概要
H25	<ul style="list-style-type: none"> ● 幼生着生誘引物質の有効濃度の確認, 稚ヒトデの摂餌行動刺激物質の活性試験. 	<ul style="list-style-type: none"> ● 後期ブラキオウリア幼生の着生誘引試験では、グアム産コブイシモのメタノール抽出物から単離した Inducer A が 2.5nmol/mL で 100%の誘引活性を示した。またその類縁体と考えられたフタル酸ジ-n-ブチル, フタル酸-ジ-エチルヘキシル, フタル酸ジイソノニルに誘引活性はなかった(0.1~100nmol/mL)。 ● サングモ食期の稚ヒトデ摂餌行動刺激誘引試験では、生きたコブイシモとその抽出物質に誘引活性はなかった。また、成体オニヒトデの摂餌行動刺激物質であるベタイン, アラキドン酸, カルニチン, グリシン(10⁻²M 溶液 10μLを紙フィルターに添加)においても誘引行動は観察されなかった。それら原因は、稚ヒトデの育成不良が原因と思われる。
H26	<ul style="list-style-type: none"> ● 幼生の着生誘引物質の活性確認, 担持素材探索, 活性試験. ● サングモ食期稚ヒトデの摂餌行動刺激物質探索, 活性試験, トラップ開発 	<ul style="list-style-type: none"> ● 後期ブラキオウリア幼生の着生誘引試験において、Inducer A と Inducer B に誘引活性を確認し、それら物質の担持素材の探索として、濾紙や寒天, セルロース TLCなどを試した。結果、1.5%寒天がもっとも良い誘引活性を示した。しかし、Inducer B の直接添加における活性を上回ることにはなかった。 ● サングモ食期の稚ヒトデ摂餌行動刺激誘引試験では、明確な行動活性のある8日齢または1mm以上の稚ヒトデを用いた。しかしながら、生きたコブイシモや、その抽出物(水溶性・脂溶性), ベタイン, アラキドン酸, グリシンなどに誘引行動を示さなかった。 ● サングモ食期稚ヒトデ摂餌行動刺激誘引試験では、ベタイン寒天(10⁻²M)とリノレン酸寒天(10⁻²M)に誘引活性が観察された。また誘引試験のため開発した3種の稚ヒトデトラップは、一度入った稚ヒトデを逃がさないこともわかった。
H27	<ul style="list-style-type: none"> ● 幼生の着生誘引物質を用いたトラップ開発. ● 稚ヒトデの摂餌行動刺激物質を用いたトラップ開発. 	<ul style="list-style-type: none"> ● 過年度に使用した Inducer A の精製をさらに進めた。また Inducer B は、HPLC の展開溶媒を変更し、さらに精製することに成功した。 ● サングモ食期稚ヒトデは、トラップに生きたサングを投入した場合、室内試験において高い捕獲率が観察された(50%以上)。よってサング抽出物中の活性フラクションに着目して分離・精製を進めることとした。 ● 海洋試験用トラップとして、室内試験用トラップの大きさ・形状・強度などを改良した。また海洋でのトラップ設置方法などの検討も行った。
H28	<ul style="list-style-type: none"> ● 幼生の着生誘引物質の同定. ● 稚ヒトデの摂餌行動刺激物質を用いたトラップ開発. 	<ul style="list-style-type: none"> ● Inducer A, A' (Aの類似物質), Bを質量計で測定したところ、A'とBに各ピークがクロマトグラム上で観察された。 ● 大きさの異なる2つのタイプの稚ヒトデトラップを軸に海洋試験を行った。試験中に様々な改良を行い合計8タイプのトラップを作製した。 ● サングモ食期稚ヒトデ摂餌行動刺激誘引試験では、H27年度に誘引活性がみられたフラクションとは別のフラクションに安定した活性が観察された。またサンプルの量的供給を満たすため新たに22.2kgのサングを用い分離・精製を開始した。
H29	<ul style="list-style-type: none"> ● 幼生の着生誘引物質の同定. ● 稚ヒトデの摂餌行動刺激物質を用いたトラップ開発. 	<ul style="list-style-type: none"> ● H28年度の質量分析結果から5つの候補物質を決定して着生誘引試験をしたが、どの物質にも着生誘引活性は観察されなかった。サングモを再採集して分離・精製をすすめている。 ● サング抽出物を分離した結果、複数の物質が稚ヒトデの摂餌刺激行動に関与していることがわかった。摂餌行動刺激誘引試験方法をI字型水路に変更して、短時間で強い誘引現象を観察できる試験を構築した。 ● 海洋試験において2ヶ月間、2試験区(9.86m², 4.77m²)で14個のトラップ(タイプ12、13及び14)を用いて試験した結果、6個体の稚ヒトデを捕獲することができた。
<p><全体目標> オニヒトデ幼生や稚ヒトデのトラップを開発し、大量発生予察手法としての利用を検討する。</p>		<p><研究を通じた示唆・提言></p> <ul style="list-style-type: none"> ● 幼生の着生誘引物質探索を行って単一物質まで精製できたが、活性物質が微量であったため、同定をめざした量的供給のためミナマイシモの抽出・単離精製を進める。 ● 改良を繰り返した結果、稚ヒトデ導入部を6個ないし8個で直径90mmのトラップが最良と思われた。このトラップを野外に設置して、サングモ食期稚ヒトデの捕獲に成功した。

表3-7-13. 注射駆除効果検証(V-A-1)の年度別目標および成果概要(課題 No.は表3-7-1に準じる).

年度	目標	実施項目および成果概要
H26	<ul style="list-style-type: none"> ● 酢酸注射駆除の影響調査を実施するうえで必要な基礎データとして、オニヒトデ個体に注射した酢酸がどの程度体外に漏出するかを調べる。 ● 酢酸がオニヒトデの臓器や他の組織に与える影響を観察する。 	<ul style="list-style-type: none"> ● 短時間試験として、水槽に個別に入れたオニヒトデ 3 個体に 15%酢酸を 10mL 注射し、0、10、30、60、120、180 分後に行動を観察し飼育水を採水した。採水がすべて終了した後に各個体を解剖して内臓や組織のダメージを調べた。採水サンプルは HPLC で直接分析した。 ● オニヒトデは注射後すぐに水槽壁面から落ちるか、底面で動きを停止した。3 時間後に解剖すると、全個体で肝盲囊の変色が見られた。2 個体の水槽中では、注射直後の酢酸濃度が最も高くなり、注射した酢酸がほぼ全量(22.9mg/L)漏出したと思われる。酢酸濃度はその後時間とともに減少した。 ● 長時間試験として、オニヒトデ 6 個体に酢酸注射後、0、3、6、24、27 時間後の酢酸濃度を測定した。 ● 注射後の行動は短時間試験とほぼ同様で、3 時間で全個体の管足が停止した。24 時間後には飼育海水が白濁し腐敗臭も感じられ、この時点までに全個体が死亡したと思われる。27 時間後には飼育水が懸濁し腐敗臭はさらに強くなった。 ● 注射後 3 時間で酢酸の漏出が始まり、6 時間ですべての個体からの漏出を確認した。その後 24 時間後までに酢酸濃度は減少したが、27 時間後に再び上昇した。注射した酢酸量に照らせば、24 時間で注射した酢酸がすべて体外に漏出し、27 時間後の再上昇は死亡したオニヒトデ体内の腐敗がすすんだ結果蓄積されていたと考えられる。 ● 酢酸の水生生物に対する毒性は、例えばミジンコで 47mg/L、淡水魚(ブルーギル)で 75mg/L と報告されているが、LC50 はそれぞれ 24 時間と 96 時間の暴露が必要である。酢酸は自然海水中で比較的急速に生分解され、野外では波浪や潮流による攪拌・拡散があるため、海域での危険性はかなり低減されると思われる。
<p><全体目標> 酢酸注射駆除が周辺環境に与える影響を評価する。</p>		<p><研究を通じた示唆・提言></p> <ul style="list-style-type: none"> ● オニヒトデの大量発生が起こり、主とした駆除対策を 15%酢酸注射方法へ転換した場合、大量の酢酸が駆除に使用されることになる。オニヒトデの体内へ打ち込んだ酢酸はオニヒトデ体内で分解・吸収されることはなく、確実に海洋へ漏出する。酢酸の漏出は非常に局所的で短時間な汚染であるが、予防原則の観点から本研究結果は重要な知見であると言える。

表3-7-14. モニタリングロボット開発(V-B-1)の年度別目標および成果概要(課題No.は表3-7-1に準じる).

年度	目標	実施項目および成果概要
H27	<ul style="list-style-type: none"> ● 水深 10~30m で使用可能なロボットの要素機能確認. ● 海底画像中のサンゴ被度・オニヒトデ食痕およびオニヒトデ個体の自動検出技術の開発. ● サンゴ礁定点観測システムの開発 	<ul style="list-style-type: none"> ● ロボットの曳航索の長さおよび電圧降下量の確認, 本体部の耐圧強度計算, 部品構成, 海底からの高度維持のための揚力計算, レーザー利用高度維持システムの設計と基礎実験(プール内)を行った. ● 海底画像解析に必要な動画処理手法を開発するため, 海底画像サンプルのサンゴ画像をテキストに基づき分類可能であることを検証した. ● 海底画像から自動的にオニヒトデを検出する方法として, 機械学習と処理アルゴリズムを併用することを検討するため, それぞれについてサンプル画像を用いて処理するとともに精度向上をはかることとした. ● 定点観測用のセンサノード(画像, 温度, 加速度, GPS データ)の設計・試作および水中試験を行った.
H28	<ul style="list-style-type: none"> ● ロボットの水槽試験および野外試験. ● サンゴ検出のテキスト解析アルゴリズムの改善. ● オニヒトデ検出のアルゴリズム改善. ● サンゴ礁定点観測システムの開発 	<ul style="list-style-type: none"> ● マンタ法(速度2~3 ノット)と観察水深(5~7m)を上回る効率でデータ取得が可能なロボットを試作し, 水槽(プール)内で高度維持機能を確認後, 野外で曳航試験を実施した. その結果, ロボット本体がロール回転することや, カメラ部への漏水, 高度維持レーザーの写し込み不良などの課題が明らかとなった. ● サンプル画像を処理した結果, サンゴの正答率は静止画では 78.7%, 動画では 61.9%となった. しかし, オニヒトデは個体の部位別にテキストが異なるため改善が必要であることがわかった. ● オニヒトデの自動検出については, 機械学習のさらなる精度向上のために処理画像サイズ増大, 不正解画像の増加, 強分類器増加という課題を見出すことができた. ● センサノードの改良機試作と野外実験を行い, 20 時間まで安定してデータを取得できることを確認した. 夜間のサンゴ蛍光画像取得も一部成功した. 通信方法としてアンテナが水没しない水深では WiFi が安定していることがわかった.
H29	<ul style="list-style-type: none"> ● ロボットの野外試験で見出された課題の改善. ● サンゴ検出のテキスト解析アルゴリズムの改善. ● オニヒトデ検出のアルゴリズム改善. ● サンゴ礁定点観測システムの開発 	<ul style="list-style-type: none"> ● H28 年度の野外試験でロール回転した不具合を修正するため, 主翼と尾翼の角度を検出できるようにし, 本体下側にも垂直尾翼を取り付けた. カメラ部の漏水防止のため, シール方法を変更した. さらに, 高度計測方法をレーザー式から超音波式に変更した. ● サンゴの種別検出手法として, テキスト解析と線形判別分析を併用することで, 枝状サンゴの正答率が 56.8%に向上した. ● オニヒトデ検出の追加学習の結果, 検出精度が向上することがわかった. ● H28 年度の試作機の 4 点を改良した: 水密性の向上, 画像鮮明化ハイパスフィルタ搭載, 通信ユニットおよびセンサユニット間の通信ライン変更, ソフトウェア変更. 特に WiFi に無線通信(Wireless Line)を導入したことにより水密性が向上した. 2018 年 1 月 9 日から 10 日にかけて, 瀬底研究施設で 22 時間の連続データ取得試験(動作間隔 20 分, 動作時 3 秒毎 30 回)を行い, LED 照明による蛍光画像(成育部分計測)取得を含む一連の動作を確認した.
<p><全体目標> 潜水では困難な水深帯のモニタリングおよびモニタリングの省労力化</p>		<p><研究を通じた示唆・提言></p> <ul style="list-style-type: none"> ● オニヒトデは大量発生時には深場から上ってくるなどの情報もあるが, その水深帯での広域な調査は潜水では困難である. また深場にもサンゴがあるものの, その情報は十分ではない. これらの課題解決のためのロボット開発であった. 本事業では実用化には至らなかったものの, モデルとなる試作機等は完成した. 今後, これらの改良等によって潜水では困難な水深帯のモニタリングが可能になることが望まれる.

表3-7-15. 成果発表等(V-C-1)の年度別目標および成果概要(課題 No.は表3-7-1に準じる).

年度	目標	実施項目および成果概要
H27	<ul style="list-style-type: none"> ● 日本サンゴ礁学会にてオニヒトデセッションを企画・開催. 	<ul style="list-style-type: none"> ● 日本サンゴ礁学会第18回大会(平成27年11月29日慶應大学)において, オニヒトデの発表セッション「オニヒトデの大量発生」を企画,本事業の研究コンソーシアムから4名, JVから1名が口頭発表を行った.
H28	<ul style="list-style-type: none"> ● 国際サンゴ礁学会にてオニヒトデセッションをAIMSと共同企画・開催. 	<ul style="list-style-type: none"> ● 国際サンゴ礁学会第13回大会(平成28年6月21日ハワイ州ホノルル市)において, 協定を締結しているAIMSのウチツケ博士, ドハティ博士とともにオニヒトデセッションを共同企画, 開催した. 本事業の研究コンソーシアムから1名が口頭発表, 1名がポスター発表を行った. また, JVの岡地がセッション座長をつとめた.
H29	<ul style="list-style-type: none"> ● 沖縄県オニヒトデ総合対策事業シンポジウム企画・開催. ● 日本サンゴ礁学会にてオニヒトデセッションを企画・開催. 	<ul style="list-style-type: none"> ● 沖縄県オニヒトデ総合対策事業シンポジウム「オニヒトデ大量発生メカニズムとその対策—これまでにわかったことから私たちに何ができるか考える」を企画・開催し, 一般の来場者に向けて研究コンソーシアムとJVから調査研究の成果を発表した. 詳細は本報告書第6章を参照. ● 日本サンゴ礁学会第20回大会(平成29年11月23日東京工業大学)において, オニヒトデの発表セッション「沖縄県におけるオニヒトデ大量発生」を企画, 開催した. 研究コンソーシアムから1名, JVから1名が口頭発表を, コンソーシアムから3名がポスター発表を行った.
<p><全体目標> オニヒトデ総合対策事業で実施する調査研究の成果を公表・広報する.</p>		<p><研究を通じた示唆・提言> 上記の学会発表を含め, 事業を実施した5年間で合計44件の学会発表や論文出版が行われた(章末の表3-7-16). 事業の主旨, 調査研究の目的や実施内容, 成果は当初の計画どおり一般および専門家に公表・広報できたものと思われる.</p>

7-2. オニヒトデ大量発生要因に関する考察

本項では、調査研究の目的として掲げた「幼生生き残り仮説」について、過去の議論の経緯に最新の知見を加えてレビューし、現在の考え方を解説する。その後、本事業および過去の調査研究結果から、沖縄県における幼生生き残り仮説の検証をすすめてゆく。

7-2-1. 幼生生き残り仮説について

これまで、オニヒトデが大量発生するメカニズムを説明するさまざまな仮説が提唱されてきた。現在、最も有力視されているのは「幼生生き残り仮説」- 陸域の栄養塩流出でサンゴ礁海域の植物プランクトンが増殖し、それらを餌としてオニヒトデ幼生の生存率が高まって加入が増大し大量発生を引き起こす - であることは既報のとおりである。その先駆けとなった Birkeland (1982) は、太平洋におけるオニヒトデの大量発生がもっぱら標高の高い島で起きて、環礁島のような低い島ではほとんど起きなかったことに着目し、記録的な多雨や干魃後の洪水から3年後に大量発生が起きやすいことを統計的に示した。Lucas (1982) は、培養珪藻などの植物プランクトンを異なる密度でオニヒトデ幼生に与えて飼育し、幼生が生き残るためにはクロロフィル量換算で $0.4\mu\text{g/L}$ 以上の餌が必要であることを示した。この値が当時のグレートバリアリーフで観測されたクロロフィル量をやや上回っていたことから、Lucas は野外で通常は飢餓状態のオニヒトデ幼生が、植物プランクトンが増加すると生き残るようになる、つまり、野外での生存率は餌の量によって制限されていることを示唆した。その一方で、Olson (1987) は特殊な装置を使用してグレートバリアリーフの海中で幼生を飼育し、大部分の幼生が12~14日という短期間で着底したことから幼生生き残り仮説を否定するとともに、幼生が植物プランクトン以外の餌を利用している可能性を指摘した。しかしながら、後の再現実験により、Olson (1987) の飼育装置内では周囲の海水中よりも植物プランクトンが増加する可能性があることがわかったため (Okaji 1993)、幼生生き残り仮説は別の方法で再検証が必要となった。

幼生生き残り仮説が議論となったのは、野外におけるオニヒトデ幼生の主な餌が何か、また、その餌がどの程度あれば幼生が成長・生存できるのかがわからなかったためである。野外でオニヒトデ幼生の餌となる可能性が高い植物プランクトンとしては、ピコプランクトン ($0.2\sim 2\mu\text{m}$) とナノプランクトン ($2\sim 20\mu\text{m}$) がある。サンゴ礁の自然海水中で幼生を一定時間飼育して胃内容物を検査すると、ピコプランクトン (直径 $1\sim 2\mu\text{m}$ のラン藻) とナノプランクトン (直径 $3\sim 4\mu\text{m}$ の真核藻類) の数はほぼ同程度であったが、海水中に存在する密度は千倍以上 (ナノ < ピコ) の差があったので、ピコプランクトンに対する捕食効率が非常に低いことがわかった。さまざまな大きさの培養植物プランクトンやバクテリア、プラスチックビーズなどを使った捕食実験でも同じ傾向が確認されたことから、オニヒトデ幼生は $2\mu\text{m}$ 以下の餌をほとんど捕食できないことが明らかとなった (Ayukai 1994; Okaji et al. 1997a)。また、溶存有機物としてオニヒトデ幼生の栄養源になる可能性がある遊離アミノ酸の吸収率を測定し、自然海水中の濃度 (数十~数百ナノモル) における吸収量を算出すると、基礎代謝量 (生存に最低限必要なエネルギー量) の10%に満たないこともわかった (Okaji et al. 1997b)。これらの研究によって、野外での主な餌がナノプランクトンであると確認できたので、Okaji (1996) は、栄養塩を添加しておもにナノプランク

トンを増殖させたサンゴ礁の海水を使用し、クロロフィル a を指標として様々なプランクトン密度で幼生を飼育し、餌量と生存率および成長率の関係式を得た (図 3-7-1)。オニヒトデ幼生は海水中のクロロフィル a 濃度が $0.25\mu\text{g/L}$ 未満 (植物プランクトン密度 220 cell/mL 未満) ではほとんど生存できず、 $0.25\mu\text{g/L}\sim 0.80\mu\text{g/L}$ の範囲 ($220\sim 670\text{ cell/mL}$) ではクロロフィル a 濃度とともに生存率が増加し (クロロフィル a 濃度の倍加ごとに後期ブラキオラリアまでの生存確率が 8.3 倍)、 $2.0\mu\text{g/L}$ 以上 (1700 cell/mL 以上) になると幼生の成長や生存は餌の影響を受けなくなる。

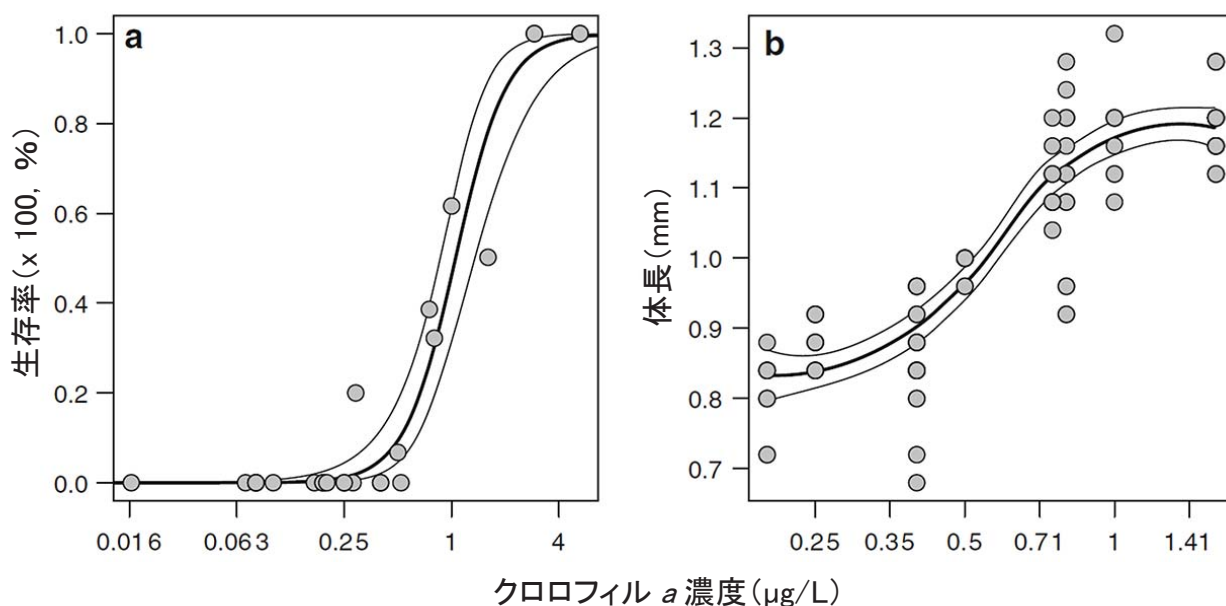


図3-7-1. 海水中のクロロフィル a 量 (横軸) と生存率 (左) および最大体長 (右) の関係 (Okaji 1996 のデータに基づき Fabricius et al. 2010 が作成).

オニヒトデ幼生の生存率とクロロフィル a 濃度の関係が明らかになるとともに、グレートバリアリーフが陸域由来の栄養塩によって富栄養化していることを示すデータも蓄積され、2000 年代初めには幼生生き残り仮説は強い支持を得るようになった (eg. Brodie et al. 2005, 2007)。Fabricius et al. (2010) らは、グレートバリアリーフでオニヒトデの大量発生が始まった年 (1979 年と 1994 年) の 3~5 年前の記録的な多雨の洪水プルームが、大量発生が始まるケアンズ沖海域で滞留したことや、ケアンズ沖海域のクロロフィル a 濃度 (平均 $0.54\mu\text{g/L}$) が大量発生が起きない北部海域 ($0.26\mu\text{g/L}$) の約 2 倍であること、そして、これらの値を前述の生存率-クロロフィル a 濃度曲線にあてはめるとケアンズ沖海域での幼生の生存率は北部海域の約 8 倍になり、その状態が恒常的に続いた場合、過去のモニタリング結果と同様に大量発生が 10~15 年周期で起きることを個体群モデルにより示した (図 3-7-2)。

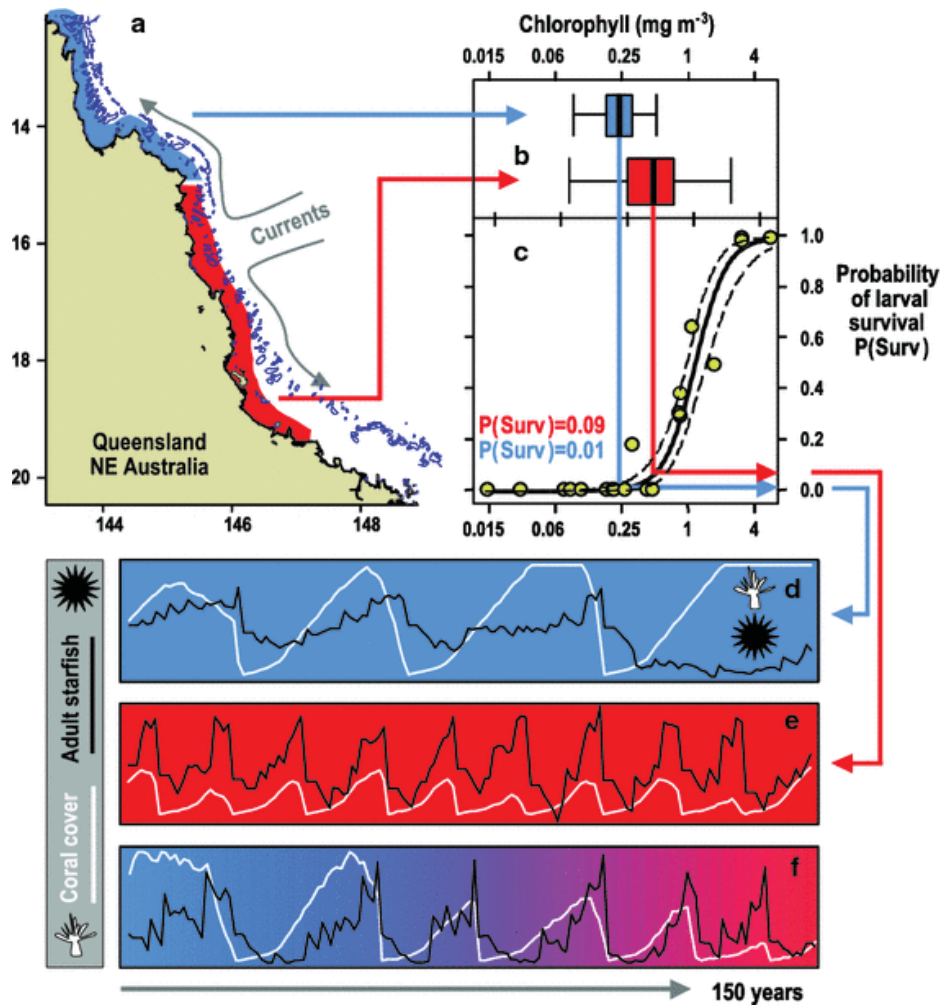


図3-7-2. グレートバリアリーフにおける幼生き残り仮説の解説図. 左上: オーストラリア大陸沿岸でクロロフィル a 濃度が高い海域 (赤色) と低い海域 (青色)、右上: それぞれの海域におけるクロロフィル a 濃度の観測平均値 (赤色海域 $0.54\mu\text{g/L}$ 、青色海域 $0.26\mu\text{g/L}$)、各平均値に対応するオニヒトデ幼生の生残率 (赤色海域 $P=0.09$ 、青色海域 $P=0.01$)、下: 過去 150 年間の赤色海域 (e) と青色海域 (d) におけるオニヒトデ個体群の推移 (黒線) とサンゴ被度 (白線). f は過去 150 年間のグレートバリアリーフのクロロフィル a 濃度変化により、大量発生頻度が短くなってサンゴ被度が十分回復しないことを示している (Fabricius et al. 2010 より抜粋).

グレートバリアリーフだけではなく、太平洋の島嶼地域においても、植物プランクトンの増殖がオニヒトデの大量発生をまねく可能性が示されている。Houk et al. (2007) は、ハワイ諸島、マーシャル諸島、マリアナ諸島でほぼ同時期に起きたオニヒトデの大発生は、植物プランクトンが豊富な北太平洋の水塊 (クロロフィル前線) が平年よりも南下して、オニヒトデ幼生の餌が豊富な環境ができたためではないかと推論した。他にも似た例として、インドネシア沿岸にあった多量の植物プランクトンを含んだ水塊が、北赤道反流とミンダナオ渦によってパラオに到達し、その 3 年後にパラオ沿岸でオニヒトデの大発生が起きたことをあげている。Houk and Raubani

(2010) は、バヌアツ共和国沿岸のオニヒトデ大発生が、初夏の強い西風で発生した湧昇流が深層の栄養塩を表層に供給し、その結果植物プランクトンが増殖したために引き起こされた可能性を衛星画像データの解析から指摘した。これらの事例は、栄養塩が増加する原因をおもに自然現象に求めている点がグレートバリアリーフの幼生生き残り仮説とは異なっている。

2010年にグレートバリアリーフで4回目の大量発生が始まったことを契機として、オニヒトデの大量発生要因に関する研究が再びオーストラリア各地で行われるようになった。特に、幼生生き残り仮説において「情報ギャップ (Information Gap)」あるいは「ミッシングリンク (Missing Link)」と呼ばれた、データや科学的根拠が希薄な部分が注目された。例えば、オニヒトデの繁殖期にケアンズ沖海域でクロロフィル a 濃度が頻繁に高くなっている一方で、大量発生が十数年に一度しか起きないことから、プランクトン増殖が必ずしも重要な要因ではない可能性が指摘されていた (Pratchett et al. 2014)。これに対し、Wooldridge and Brodie (2015) は、記録的な多雨による洪水が起きた年に、ラニーニャからエルニーニョへの急激な移行 (南方振動指数がプラスからマイナスに変わる年) が重なると、大陸沿岸の海流が影響を受けて、ケアンズ沖付近で産まれた幼生がクロロフィル a 濃度の高い海域に滞留しやすくなって大量発生が起きたことを示した。また、幼生生き残り仮説の根拠となった Fabricius et al. (2010) の生存率-クロロフィル a 濃度曲線については、培養植物プランクトン (*Proteomonas sulcata*) を餌とした追試が2例行われた。Wolfe et al. (2015) は、ケアンズ沖海域で近年頻繁に観測されるクロロフィル a 濃度 (10^3 - 10^4 cell/mL、約 $1\mu\text{g/L}$) のときにオニヒトデ幼生の成長率と生存率が最大になり、かつてサンゴ礁海域で普通であったクロロフィル a 濃度 (0 - 10^2 cell/mL、 0 ~ $0.1\mu\text{g/L}$) や、洪水で多量の栄養塩が流出したときに観測されるクロロフィル a 濃度 (10^5 cell/mL、 $>10\mu\text{g/L}$) では成長率、生存率ともに低下することを飼育実験で示して幼生生き残り仮説を支持した。Pratchett et al. (2017a) も Wolfe et al. (2015) と同じ餌、同じ餌密度の範囲を設定し、幼生数を増やした飼育実験で同様の結果を得た。これらの実験結果をまとめた Brodie et al. (2017) は、オニヒトデ幼生の成長と生存が最適になるクロロフィル a 濃度の範囲 (0.6 ~ $1.0\mu\text{g/L}$) が、ケアンズ沖海域のみならず、南東方向の数百キロにわたる広い海域においても降雨後などに観測されることから、陸域からの栄養塩流出が大量発生とその繁殖による二次的な拡大をさらに悪化させていると結論づけた。ただし、同じ実験結果を含め近年のオニヒトデ研究をレビューした Pratchett et al. (2017b) は、Wolfe et al. (2017) の飼育実験において、幼生の死滅領域と考えられていたクロロフィル a 濃度 ($0.25\mu\text{g/L}$) 以下でも一定数の幼生が着底まで生存したことや、先の飼育実験で使われた培養植物プランクトン (*P. sulcata*) のクロロフィル a 含有率が自然の植物プランクトンより低いことをあげ、幼生生き残り仮説の検証においてはクロロフィル a 濃度以外の餌の指標も検討すべきだと述べている。さらに Pratchett et al. (2017b) は、グレートバリアリーフと太平洋の一部の島嶼地域において、幼生生き残り仮説のシナリオに基づいてオニヒトデの大量発生メカニズムが説明され、一定の支持を受けていることは認めながらも、1) クロロフィル a 濃度とオニヒトデ幼生の着底密度、稚ヒトデ密度、成体密度の間に相関があるか、2) 記録的な多雨・洪水などのイベント発生年と大量発生年のタイムラグがなぜ揺らぐか、3) 野外でのおもな餌が何であるか、4) 幼生の成長や生存が外部からの栄養だけに依存して変化しているかどうか (卵黄栄養、捕食などの影響とどちらが大きい)、など未検証の課題が多いことも指摘した。

7-2-2. オニヒトデ幼生の分散（コネクティビティ）

海流に支配される幼生分散は、オニヒトデの個体群形成および維持機構に大きな影響をおよぼす自然要因である（James and Scandol 1992）。本事業では、沖縄県内各地あるいは沖縄本島西海岸で生まれたオニヒトデ幼生の分散パターンを、集団遺伝学、GPS 搭載海流ブイ、統計モデリングの3つのアプローチにより調べた。

平成25年と26年に実施した集団遺伝解析（表3-7-5）では、フィリピンから和歌山までのオニヒトデ個体群が一つの遺伝子プールに属するという既報の解析結果（Yasuda et al. 2009）を進展させ、解析対象とするマイクロサテライト遺伝子座をさらに増やすとともに、ミトコンドリア遺伝子も解析することで地域的な集団分化の検出が試みられた。もし、海流による幼生分散に一定のパターンがあるなら、沖縄県内およびその周辺海域の各地に散在するオニヒトデ集団の遺伝構造に方向性が反映されると考えられたためである。

本研究で使用したオニヒトデ集団遺伝子サンプルは、沖縄県内では11地点（石垣島3地点、宮古島2地点、沖縄島恩納村5地点と本部町1地点）、比較用として宮崎県、小笠原諸島、フレンチポリネシアなどを含めた合計25地点から採取した（1地点1集団）。平成25年度の解析では、集団の有効な大きさが核遺伝子の4分の1であり、ソーティング速度の速いミトコンドリア遺伝子領域（Dloop 領域）と、進化速度が速く生態学的時間スケールでの集団分化をより反映しやすいマイクロサテライトマーカー遺伝子座を15遺伝子用いた。沖縄県内の集団のDloop 領域の解析については、Timmer et al. (2012) が用いた配列と同じ領域を用いた。しかし、解析の結果は、石垣島から宮崎まで、オニヒトデの遺伝子は多様かつ均質であるという過去の解析結果と変わりはなかった。これは、同じDloop 領域を用いた解析で数百メートル～数キロメートルしか離れていないサンゴ礁の内外でも集団の分化が起きていることを示した Timmers et al. (2012) の解析結果とは対照的である。そこで、平成26年度には新規の遺伝子マーカー（Yasuda 未発表）を加え、合祖理論に基づくベイズファクターによる遺伝子流動の方向推定を行い、石垣島、宮古島、沖縄島のそれぞれの島嶼間で相対的な移住量を推定したところ、ミトコンドリア遺伝子の1遺伝子座についてのみであるが、すべての海域間で双方向の遺伝子流動が起きているものの、全般的には黒潮に沿って南から北への流動が卓越することと、3つの島嶼のうちでは沖縄島がシンク（幼生の着底場所）になりやすいことが示唆された（図3-7-3）。

集団遺伝解析により推定される分散パターンが、各地の集団分化が検出されるような長期間にわたる平均的なものであることに対し、GPS 搭載ブイを用いた表層海流観測では単一世代の幼生運搬の方向が推定される（表3-7-6）。平成25年と26年の6月下旬～8月上旬にかけて恩納村沿岸で放流・追跡されたGPS ブイは、放流した地点や時期によって様々な軌跡を描いた（図3-7-4）。放流から3日目まではおもに恩納村沿岸から本部半島付近を漂流したが、7日目には多数のブイが恩納村沖合や本部半島周辺を漂流している一方で、一部のブイは沖縄島北部沖や伊平屋・伊是名付近に達した。30日目には沖縄島の周辺を漂流するブイや、北東・北西の沖合海域を漂流するブイ、奄美諸島付近までいったん北上した後に慶良間諸島西側を通過して南海上へ向かったブイ、東海岸を南下した後に東へ向かうブイや、黒潮に沿って本州沿岸まで達したブイもあった。軌跡から測定した30日間のブイの移動距離は約500kmから最長で1358kmであった。他方、表3-7-16に示すように、放流後2週間以内に恩納村～本部町沿岸に漂着したブイは多く、2

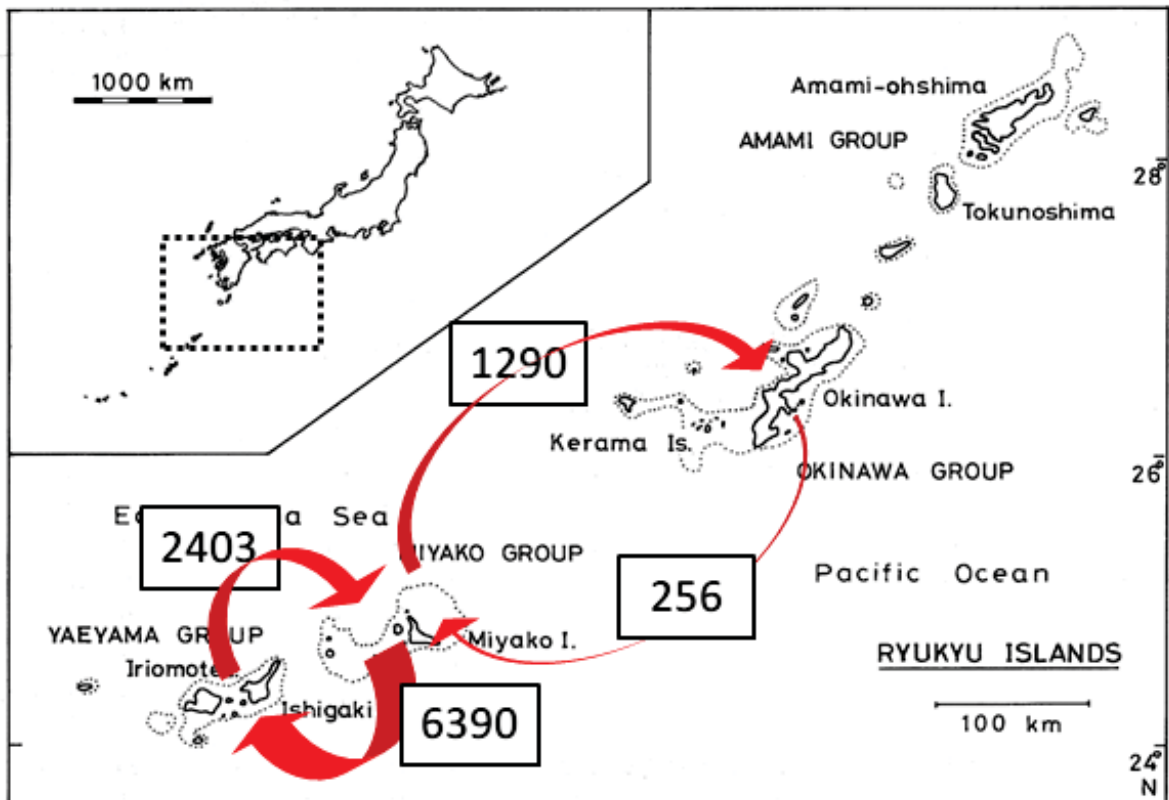
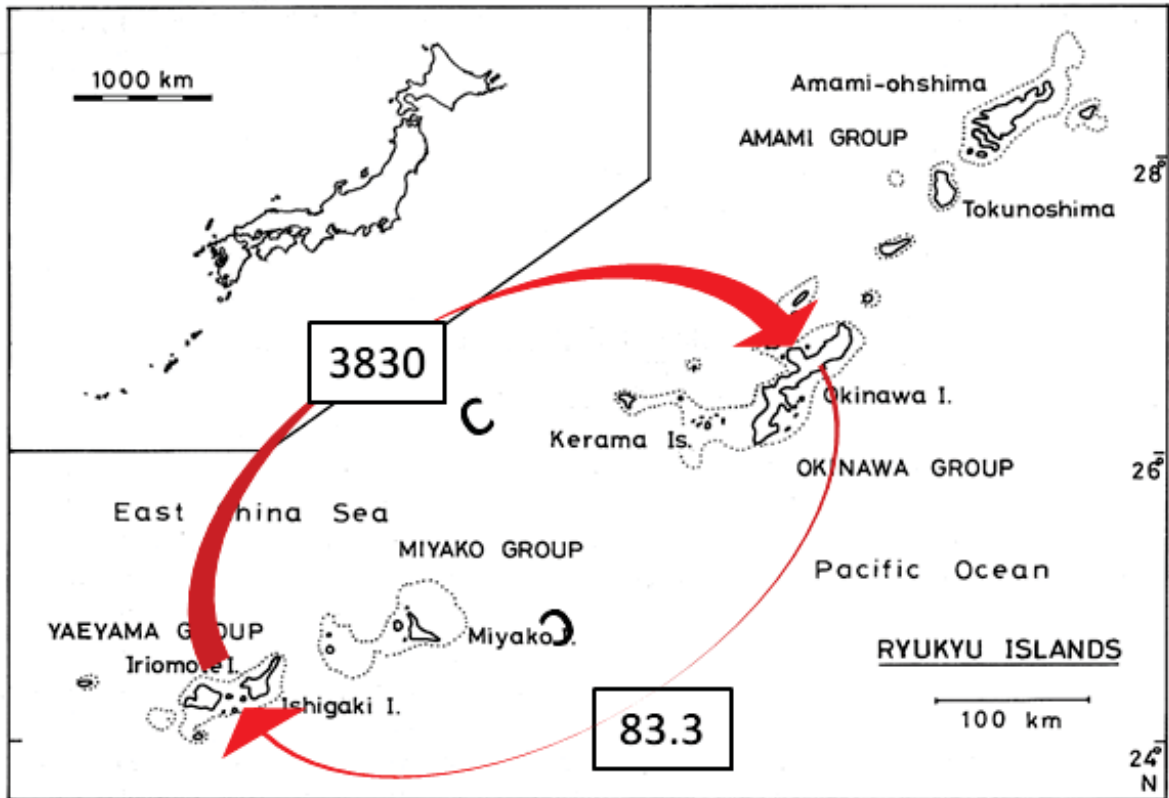


図3-7-3. 石垣島、宮古島、沖縄島の間で推定したミトコンドリア遺伝子の1遺伝子座から推定された相対的な移住量(数値は合祖理論に基づくベイズファクターにより最適とされたモデルで推定された $M=m/\mu$ の値)。平成26年度報告書の記載に基づいて作成。

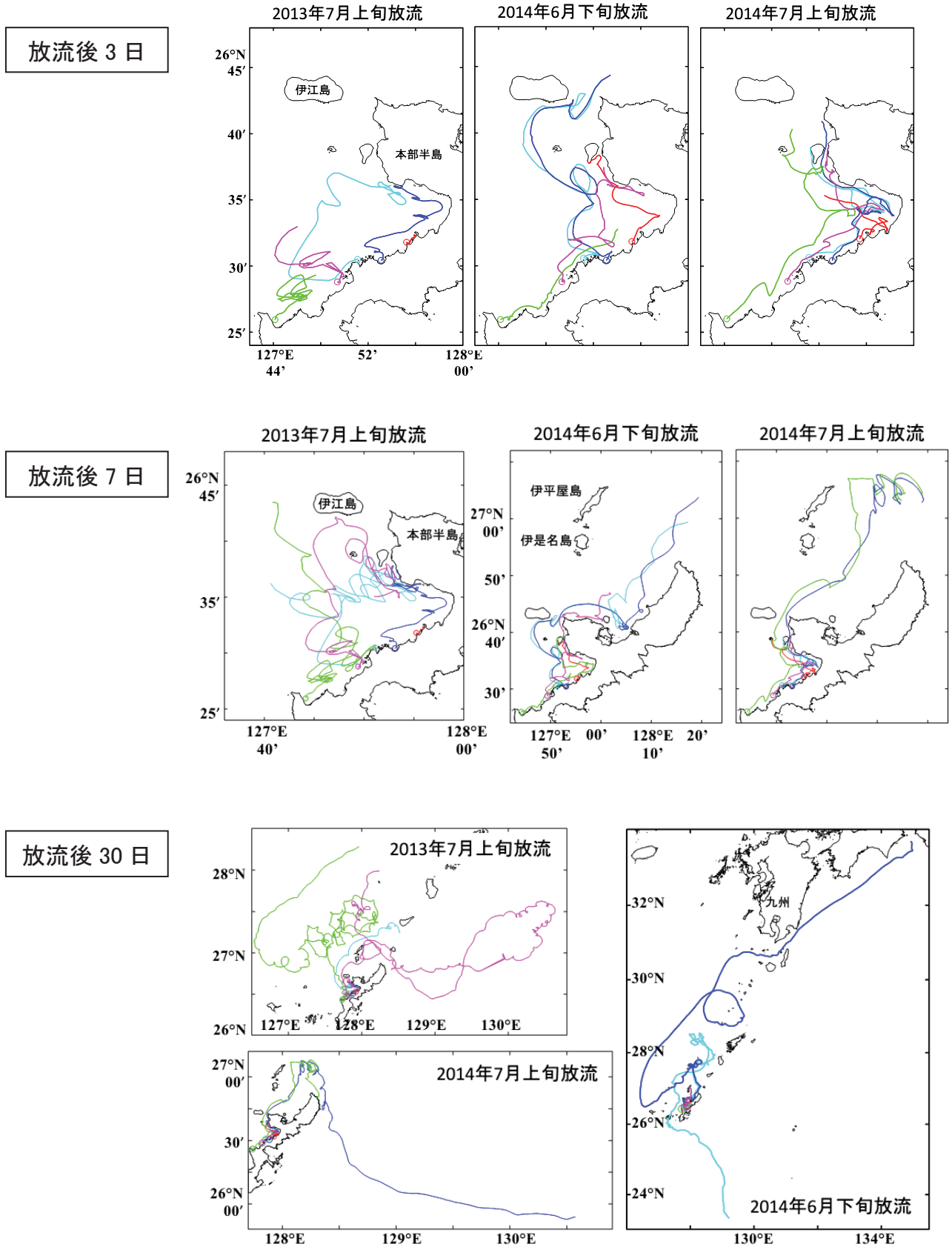


図3-7-4. 沖縄島恩納村の沿岸から放流したGPS搭載ブイの軌跡. 上段:放流後3日, 中段:放流後7日, 下段:放流後30日. 平成26年度報告書より転載.

表3-7-16. 平成25年度と26年度に放流したGPSブイの漂流軌跡まとめ. 平成26年度報告書より転載.

No.	地点名	年	投入日	<2週間に漂着			2週間後		2-4週間に漂着・沿岸数km以内			4週間後		
				漂着日	日数	位置	日	位置	漂着日	日数	位置	日	位置	
1	伊武部	2013	7/4	7/6	2部瀬名									
			7/23	7/27	4世富慶									
			8/23	8/27	4許田									
		2014	6/30	7/3	3瀬底島南									
			7/12	7/17	5水納島南									
2	安富祖	2013	7/4	7/10	6本部町									
			7/23	7/24	1部瀬名									
			8/23	8/30	7瀬底島西									
		2014	6/30			7/14	伊平屋島北40km				7/28	奄美大島北40km		
			7/12		7/26	沖縄島南東200km(7/27でデータなし)								
3	万座	2013	7/4			7/18	沖永良部島北40km			7/29	25与論島沿岸1km <small>注7/24-25の移動が不自然</small>	8/1	沖縄島北東20km	
			7/23	7/24	1瀬良垣									
			8/23			9/6	9/1伊平屋島東4kmでデータなし							
		2014	6/30			7/14	奄美大島西100km					7/28	慶良間沿岸1km	
					7/12	7/15	3瀬底島西							
					8/11		8/25	瀬底島南3km			8/26	15安富祖沖2km		
										9/2	22残波沖0.2km			
										9/5	25慶良間黒島北2km			
								9/7	27渡名喜島北東					
4	谷茶	2013	7/4			7/18	与論島西1km					8/1	沖縄島東北東230km	
			7/23	7/27	4瀬良垣									
			8/23			9/6	沖縄島南東60km					9/20	伊計島東7km	
		2014	6/30	7/9	9伊平屋島南東									
					7/12	7/15	3本部町							
			8/11		8/25	徳之島西130km					9/8	奄美大島東北東110km		
5	長浜	2013	7/4			7/18	沖永良部島西北西80km					8/1	沖永良部島東80km	
			7/23	7/26	3富着									
			8/23			9/6	沖永良部島西北西130km					9/20	沖永良部島西北西230km	
		2014	6/30	7/6	6瀬底島西									
			7/12	7/24	12奥									

赤字: 漂着

青字: 沿岸数km以内

週間以上漂流したブイのなかには、沖縄本島の沿岸近くや、与論島、渡名喜島、慶良間諸島の沿岸3km以内に接近したブイも少なからずあった。これらの結果をまとめた平成26年度報告書では、恩納村から放流したGPSブイのゆくえはおおむね次の2とおりとされた:

a) 数日~2週間以内では、恩納村から名護湾、本部半島周辺の沿岸域を漂流する。

b) 沿岸を離れると外洋を漂流し、周辺離島に接近・漂着するか、奄美・本州方面へ向かう。

すなわち、恩納村沿岸で産まれたオニヒトデ幼生は、十数日以内に沿岸を離れた場合はいったん外洋に出て、沖縄島の東海岸や座間味島、渡嘉敷島などに漂着・接近するなど、沖縄島周辺の様々な場所に流れて行く可能性が示唆された。漂流を続けたブイのなかには本州方面まで到達したのもあった。ただし、漂流期間が長くなると幼生は拡散する傾向にあり、また、沖縄周辺の外洋や黒潮流域の表層ではオニヒトデ幼生の餌(植物プランクトン)がきわめて少ないため、浮遊期

間が長びくと無効分散になることも推察される。これらの結果をまとめた Nakamura et al. (2015) は、恩納村沿岸域には、他の海域から運搬されてきたオニヒトデ幼生が加入すると示唆した。

個体群統計モデリング（表 3-7-1 1）で実施した幼生分散シミュレーションは、観測に基づいて計算済みの値が公表されている 10km ないし 8km グリッドに平滑化された海流データを利用し、妥当と思われる確率分布でその海流にしたがって幼生が移動したときの分散パターンを推定する方法である（本章 4. 個体群統計モデリング参照）。この方法の計算精度は一般的な数値モデルや粒子拡散モデルと比べて劣るが、計算コストが抑えられる代わりに、シミュレーションの期間や範囲を拡大して全体的な傾向を捉えることができる。このメリットを活かし、沖縄県内の 23 海域と台湾・フィリピン・グアム・鹿児島県島嶼部の 7 海域を加えた合計 30 海域において、1998 年（平成 29 年度は 2003 年）から 2014 年の各海域での繁殖期に産まれた幼生（各海域から 1 万個体出発 x 1 万回繰り返し）の分散経路と到達海域が計算された。なお、計算においては、過去の飼育実験などによる経験的な浮遊幼生期間を設定し（平均を 21 日、標準偏差を 1.1 とした対数正規分布に従うと仮定し、シミュレーション試行毎に乱数を引き期間を設定）、浮遊期間中の餌指標であるクロロフィル a 濃度に関連した生存率は Fabricius et al. (2010) の関係式（図 3-7-1）を再現したロジスティック式を反映させ、さらに、幼生の生存シナリオとして次の 5 パターンを設定した：p1) 分散経路におけるクロロフィル a 濃度の平均と分散にしたがい生存；p2) クロロフィル a 濃度分布の下限（分散の 10% 分位点）にしたがい生存；p3) クロロフィル a 濃度分布の上限（分散の 90% 分位点）にしたがい生存；p4) 幼生期間の 5 日目までのクロロフィル a 濃度にしたがって生存；p5) クロロフィル a 濃度の影響を受けずに予め設定した幼生期間が尽きるまで生存。

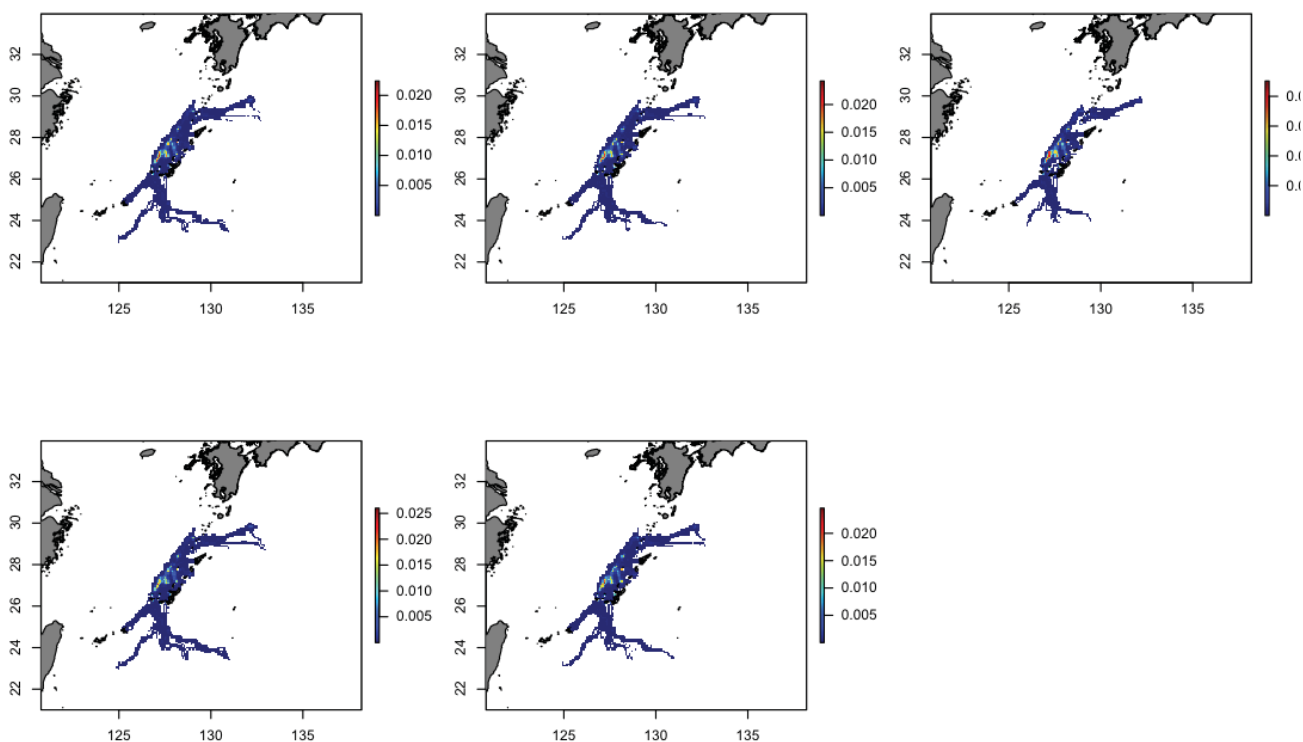


図3-7-5. 恩納村海域を出発点とした 2014 年の幼生分散シミュレーションの到達確率の例. 数字は 10,000 回シミュレーションのうち、幼生が各グリッドに到達した回数. クロロフィル a 濃度に対する生存シナリオは、上段左から p1, p2, p3, 下段左から p4, p5. 平成 28 年度報告書より転載.

計算の結果、沖縄本島、宮古諸島、八重山諸島のそれぞれの島嶼で産まれたオニヒトデ幼生は広い範囲へ分散する一方で、島嶼内あるいは島嶼間でコネクティビティに高低差があることが示された（図3-7-5、図3-7-8）。コネクティビティが高い、沖縄県内の各島嶼と奄美・トカラ列島の間の海域内で単一のメタ個体群が形成されるとの示唆は、Yasuda et al. (2009) の集団遺伝解析により琉球列島全体がほぼ均一の遺伝子プールだという報告を支持している。また、トカラ列島以北の九州、四国、紀伊半島にはどの年のシミュレーションでも幼生が到達しなかったという点については、沖縄と宮崎との集団間でごくわずかだが分化がみとめられたという遺伝子解析の結果と整合する。海産無脊椎動物の幼生分散を調べる手法として、公表されている海流データと統計モデリングを組み合わせたシミュレーションは初めての試みであるが、野外での実態はある程度再現できていると思われる。

幼生分散シミュレーションで得られた重要な結果が、オニヒトデ幼生の多くは産まれた海域と同じ海域か、または近隣海域へ到達する確率が高いという点である。シミュレーション全体を通じると、幼生着底の約60%が100 km以内の海域、30%が100-250 km、10%未満が250-500 km、1%未満が500 km以上という傾向であった（図3-7-6、図3-7-7）。出発海域と到達海域を距離別に集計すると、年変動は大きかったが、海域別のおおよそのソース（幼生の分散元）・シンク（幼生の加入先）の傾向も明らかとなった。例えば、遠方へと幼生を供給しやすいソース傾向の強い出生区画としてはフィリピンやグアム（但し日本付近には到達しない）があげられる。年変動があるため傾向は弱いですが、恩納村や本部町、宮古島もソースになることが多かった。恩納村がソースになりやすいという点は、前述したNakamura et al. (2015) や、1900年代初頭以降に起きたわが国の大量発生記録をまとめたYasuda (2018) の結論と同じである。しかし、Nakamura et al. (2015) がブイを放流した2014年の海流データに基づくシミュレーションによれば、恩納村

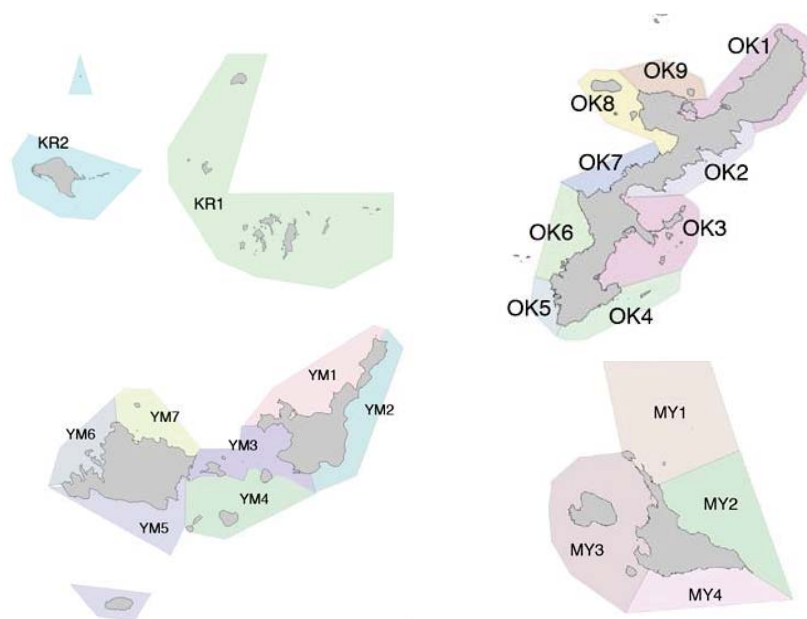


図3-7-6. 幼生分散シミュレーションの解析単位として使用した沖縄県内の区画。(左上)慶良間諸島、(右上)沖縄本島、(左下)八重山諸島、(右下)宮古諸島。図3-7-7、3-7-8と対応。平成29年度報告書より転載。

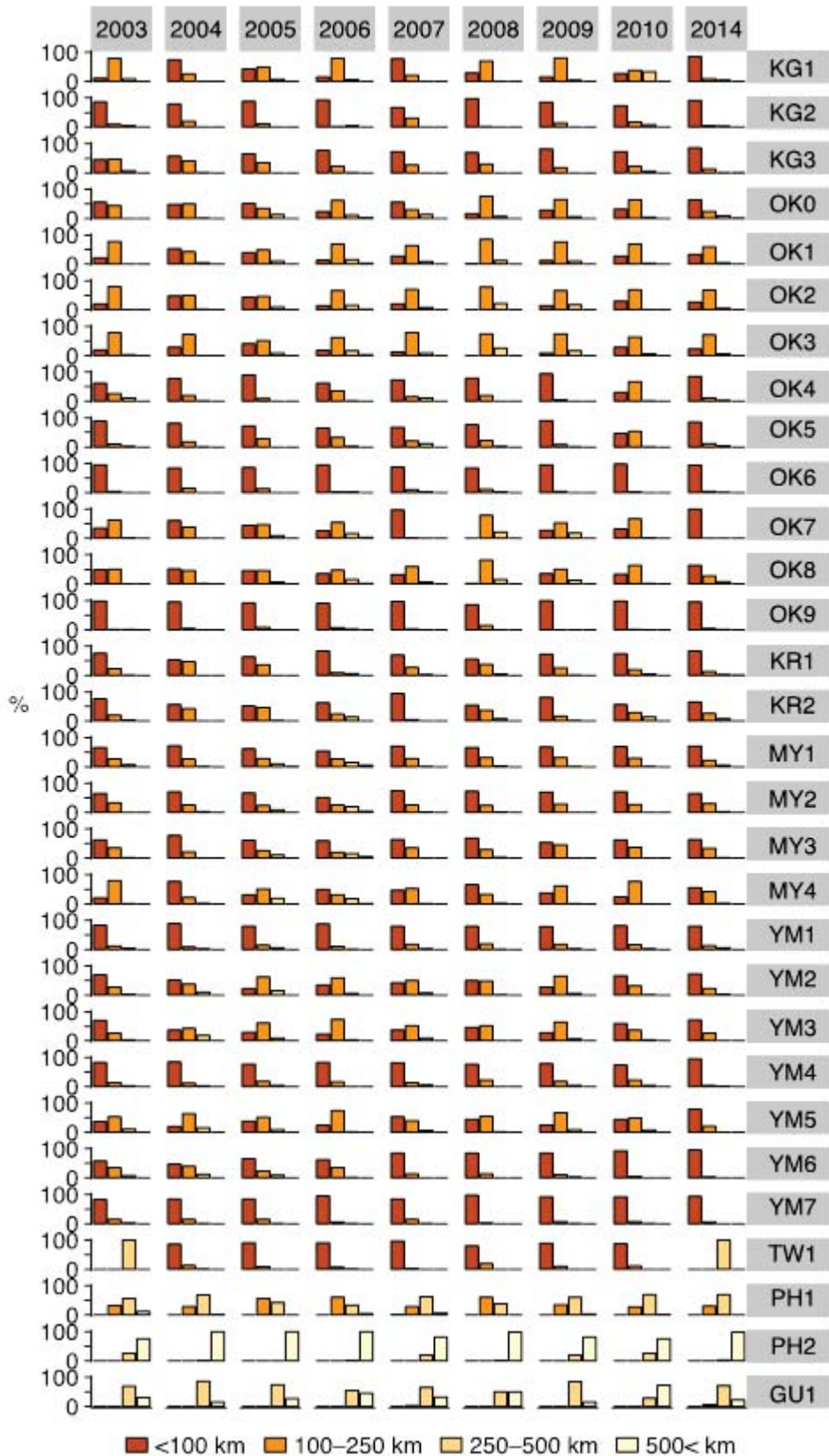


図3-7-7. 幼生分散シミュレーションにおいて出生区画から各距離範囲へと着底したオニヒトデ幼生の割合(%). 区画名の略号は図3-7-7を参照. 2003~2010、2014年の各30区画からのp1シナリオ(クロロフィル濃度平均+分散). 平成29年度報告書より転載.

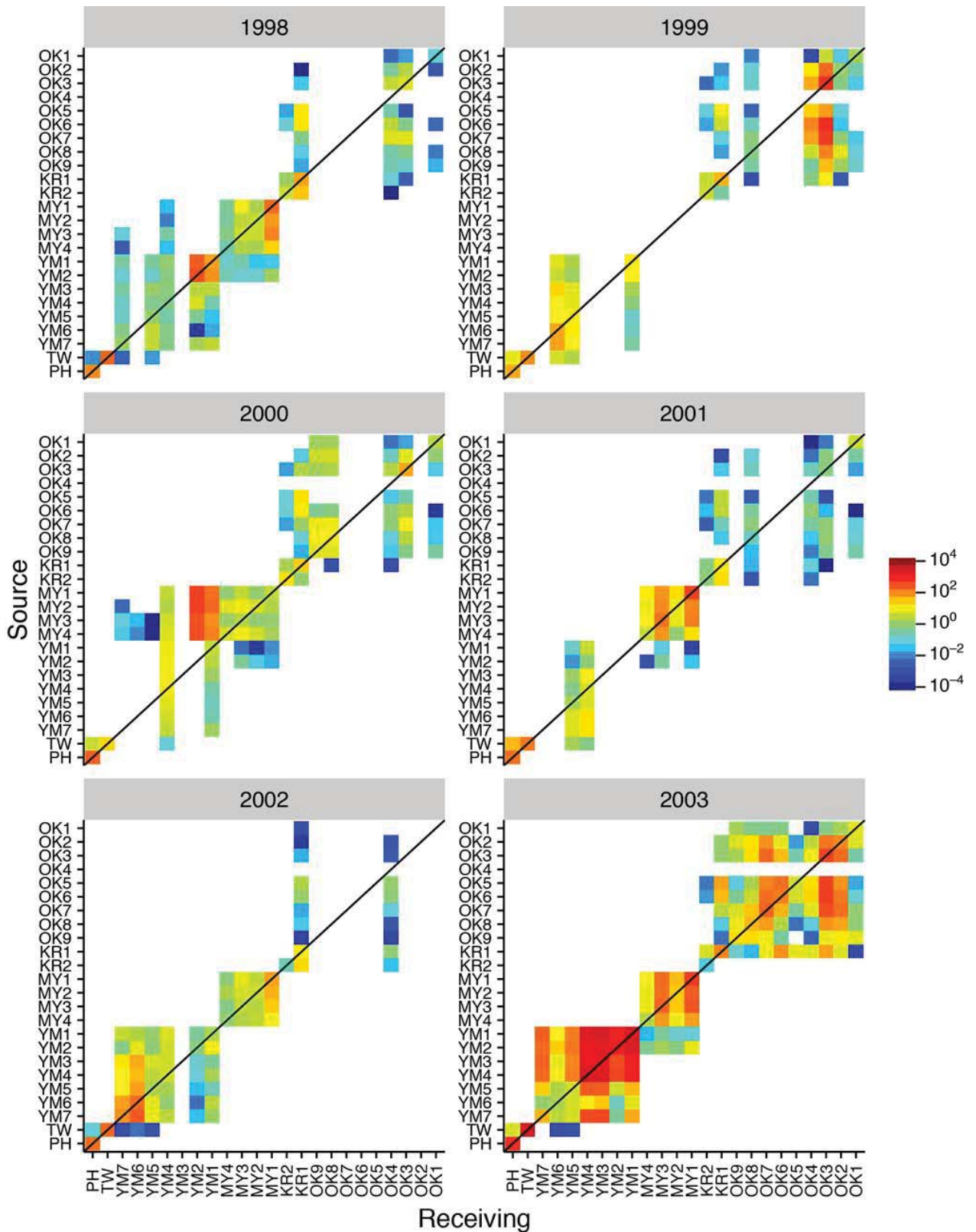


図3-7-8(1). 幼生分散シミュレーションによるオニヒトデ幼生のコネクティビティ(1998~2003年). 区画名の略号は図3-7-7を参照. 各パネルの縦軸は source site(供給側)、横軸は receiving site(加入側). 値は供給側からの 10 万個体あたりの平均加入幼生数. 平成 29 年度報告書より転載.

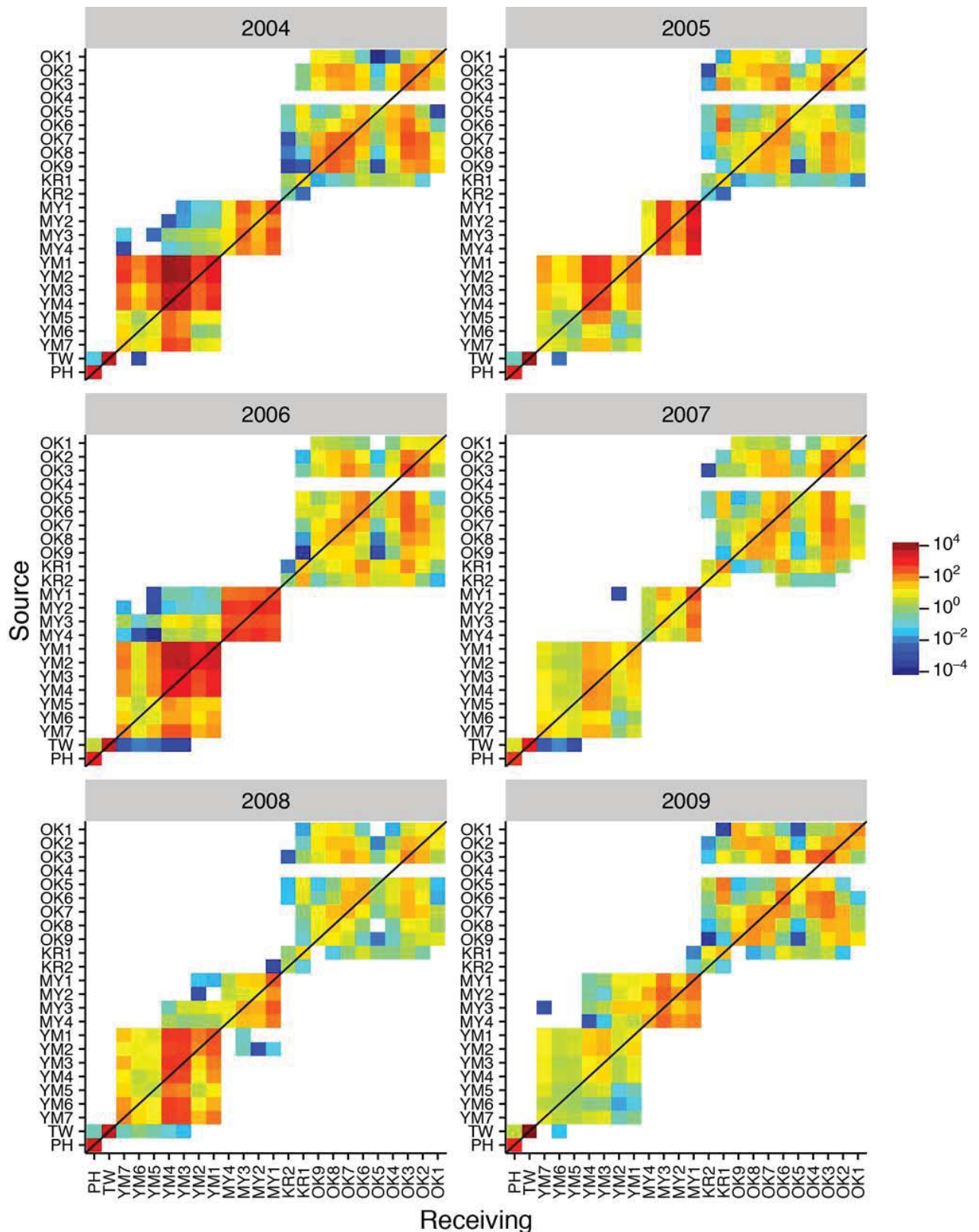


図3-7-8(2). 幼生分散シミュレーションによるオニトデ幼生のコネクティビティ(2004~2009年). 区画名の略号は図3-7-7を参照. 各パネルの縦軸は source site(供給側)、横軸は receiving site(加入側). 値は供給側からの 10 万個体あたりの平均加入幼生数. 平成 29 年度報告書より転載.

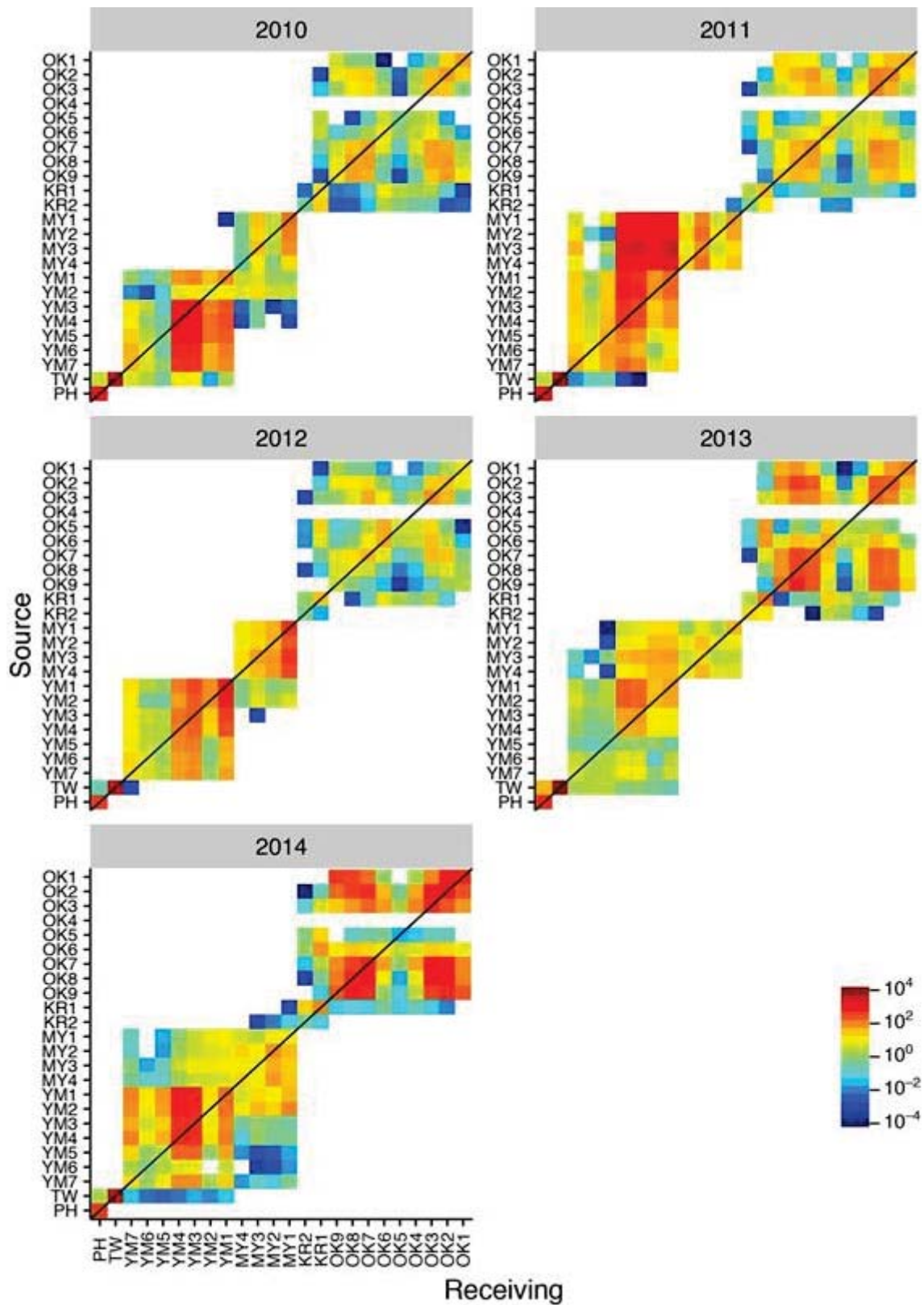


図3-7-8(3). 幼生分散シミュレーションによるオニヒトデ幼生のコネクティビティ(2010~2014年). 区画名の略号は図3-7-7を参照. 各パネルの縦軸は source site(供給側)、横軸は receiving site(加入側). 値は供給側からの10万個体あたりの平均加入幼生数. 平成29年度報告書より転載.

海域（図3-7-6のOK7）から出発した幼生は、同海域と隣接海域にも到達するが、同程度に沖縄本島北部の国頭村沿岸および中部東海岸（OK1、OK2、OK3）、まれに慶良間・久米島（KR1、KR2）に到達する結果となっており、それより遠方に幼生が到達する確率は非常に低かった（図3-7-8）。他方、恩納村へ加入する幼生は、隣接する本部町（OK8）のほか、今帰仁村（OK9）、国頭村（OK1）、中部東海岸（OK2）がおもな出発海域という結果であった。このような沖縄本島中北部の東西海域間のコネクティビティは、図3-7-8（3）で示されている2010年から2014年以外の年においても高い傾向がみられ、この点がNakamura et al.（2015）が示唆した、恩納村を出発する幼生の分散傾向とは異なっていた。この理由としては、両者が使用した海流データが本質的に同一ではないこと、そして、シミュレーションでは外洋域の餌不足や浮遊期間超過による幼生の死亡が計算されていたことがあげられる。それゆえ、本シミュレーションの結果から、沖縄県海域のオニヒトデの個体群維持に関わる幼生分散は、八重山・宮古・本島という島嶼単位が基本の、比較的ローカルなスケールの現象と見方ができる。

過年度の個体群統計モデリング結果から、オニヒトデ成体の発生頻度にはサンゴ被度や流動（地形）といった環境要因が関連することが分かった。後者は幼生の加入頻度との関連を示していると予想されたため、幼生分散シミュレーションと成体の発生頻度とを時系列的に結びつける個体群動態シミュレーションを行ったところ、定常の低密度状態のオニヒトデ個体群から大量発生が起りうるものが解析的に再現された（平成28年度報告書参照）。先に述べたとおり、幼生は産まれた海域やその近隣海域以遠への分散頻度が低いことや、国外からの幼生供給が八重山西部の一部海域に限られていたという、17年分の幼生分散シミュレーション結果をふまえると、沖縄県内の大量発生は、国外からの過剰な幼生供給によって引き起こされたというよりは、県内に自然状態で生息していた低密度の成体個体群が幼生の供給源となったと解釈できる。また、2002年を境として、八重山・宮古・本島の各島嶼内の海域でコネクティビティが顕著に高まっているのは、クロロフィルa濃度の全般的な上昇によるものと思われる（平成28年度報告書）。

7—2—3. 幼生餌料

冒頭でも述べたとおり、1990年代以前の幼生生き残り仮説をめぐる議論は、幼生が野外で実際に捕食し、主な栄養を依存している餌が特定できていないために収束しなかった。その後、Ayukai (1997)、Okaji (1996)、Okaji et al. (1997a)らの研究によって、植物プランクトンが主な餌であるとの結論が導かれたことで、Brodie et al. (2005, 2007) や Fabricius et al. (2010)により改めて幼生生き残り仮説が提唱された。ところが、Fabricius et al. (2010) がオニヒトデ幼生の生存下限としたクロロフィル a 濃度 (0.25 $\mu\text{g/L}$) の妥当性が、近年行われた追試でふたたび議論の対象となった (Pratchett et al. 2017a, b; Wolfe et al. 2017)。これらの追試では、単一種の培養藻 (*Proteomonas sulcata*) を餌とし、その量を三段階 (クロロフィル a 濃度、 $<0.1\mu\text{g/L}$ 、 $0.1\text{--}1.0\mu\text{g/L}$ 、 $>10\mu\text{g/L}$) に設定して飼育したとき、クロロフィル a 濃度が $0.1\mu\text{g/L}$ 程度でも一定数の幼生が生存、着底したためである。この結果に対し、Brodie et al. (2017) と Uchicke et al. (2017) は、追試で使われた培養藻は細胞あたりのクロロフィル含有量がきわめて少ない種であるため、それのみを餌とする飼育実験では生存下限のクロロフィル a 濃度を評価することは難しいと批判した。Fabricius et al. (2017) が示した生存下限のクロロフィル a 濃度 (0.25 $\mu\text{g/L}$) は、培養藻の仲間である鞭毛虫類が一部を構成するナノプランクトン (2–20 μm) のみならず、それらの 1000 倍以上の密度で存在するピコプランクトン (0.2–2 μm) も含めた植物プランクトン全体の合計クロロフィル a 濃度であるため、餌料制限を論じるうえで同列に比較できないのである。

生存下限のクロロフィル a 濃度を知ることは、幼生生き残り仮説を検証するうえで重要な課題である。沖縄本島西海岸の水質モニタリングでは、慢性的にオニヒトデの個体密度が高い恩納村沿岸で観測されたクロロフィル a 濃度が、総じて Fabricius et al. (2010) が示した生存下限より低かった (表 3—7—2)。前項のコネクティブティ研究では、恩納村沿岸は幼生のソース海域になりやすいと示唆されているが、個体密度が高いことは他海域からのシンク海域であるとも考えられ、どちらであるにせよ浮遊初期または後期に遭遇する海水中の餌が少ないと、幼生の成長や生存あるいは着底サイズが影響をうける (Okaji 1996; Wolfe et al. 2017)。仮に、そうした影響を受けてなお恩納村沿岸の個体密度が高いのであれば、その理由は餌料よりも繁殖 (受精率) や幼生分散 (集中あるいは滞留) であるかもしれない。それゆえ、本事業でもオニヒトデ幼生の餌料、餌指標としてのクロロフィル a 濃度および生存下限値について再検討することとした (表 3—7—8)。なお、この研究では、オニヒトデ幼生の餌となる可能性がある 20 μm 以下の粒子；植物プランクトン、バクテリア、デトリタス、従属栄養性原生動物などを総じて「POM (Particulate Organic Matter、懸濁態有機物)」と呼ぶ。

1990年代に行われたオニヒトデ幼生の捕食生態研究では、自然海水の段階的濾過により POM をサイズ分画した海水で飼育し成長と生存を比較する方法や、各種の POM を含む海水中に幼生を一定時間インキュベートした後に胃内容物を蛍光観察する方法によって幼生の餌料が何であるか調べていた (cf. Okaji 1996; Ayukai 1997)。しかし、サンゴ礁海域の POM の主成分であるデトリタス (有機物粒子) (Nakajima et al. 2010) が含まれる場合はその検出が困難であるうえ、幼生が濾過捕食によって胃に取り込んだ POM の全てが同化されて成長に利用されるとは限らない。そのため、本研究では、幼生が餌として同化した POM の炭素・窒素安定同位体比が生物体組織にも反映される性質を利用した「全炭素・窒素安定同位体比分析法」による餌の特定を試みた。

オニヒトデ幼生がPOMを餌として利用できるかどうかを調べるために、平成26年度の予備実験と平成27年度の本実験（実験A）では、目合いの異なるメッシュやフィルターで段階的に濾過し（0.2 μ m～200 μ m）、サイズ分画したPOMを含む海水中で約2週間飼育した幼生の炭素・窒素同位体比を測定した（表3-7-17）。表中には記していないが、受精後から人工海水のみで飼育した、まったく餌を与えない対照区も設定した。また、同位体比測定サンプルとして、人工媒精の際に卵を採取した親ヒトデの生殖巣や、媒精後の胚（桑実胚期）も採取して同位体比を測定した。また、平成27年度の実験Bでは、2段階（2 μ m、20 μ m）に分画した生物体POMを安定同位体（重炭素： ^{13}C と重窒素： ^{15}N ）で標識した海水中でオニヒトデ幼生を飼育し、それらの同化の有無を調べた。

表3-7-17. 平成26年度（予備実験）、27年度（実験A、B）に実施した、飼育オニヒトデ幼生の炭素・窒素同位体比測定実験の実験区。同位体標識に用いた ^{13}C は重炭酸ナトリウム（ $\text{NaH}^{13}\text{CO}_3$ ）、 ^{15}N は硝酸ナトリウム（ $\text{Na}^{15}\text{NO}_3$ ）である。0.2 μ m濾過海水には原理的に有機物粒子が含まれないため、DOM（Dissolved Organic Matter、溶存有機物）のみとした。

実験区（予備実験）	0.7 μ m濾過海水	20 μ m濾過海水	200 μ m濾過海水	人工海水+培養藻
含まれるPOM	バクテリア デトリタス	植物プランクトン バクテリア ナノ鞭毛虫 デトリタス	植物プランクトン バクテリア ナノ鞭毛虫 デトリタス	植物プランクトン
実験区（実験A）	0.2 μ m濾過海水	2 μ m濾過海水	20 μ m濾過海水	人工海水+培養藻
含まれるPOM	なし （DOMのみ）	バクテリア ナノ鞭毛虫 デトリタス	植物プランクトン バクテリア ナノ鞭毛虫 デトリタス	植物プランクトン
実験区（実験B）		^{13}C ・ ^{15}N 標識 2 μ m濾過海水	^{13}C ・ ^{15}N 標識 20 μ m濾過海水	^{13}C ・ ^{15}N 標識 サンゴ粘液
含まれるPOM		バクテリア ナノ鞭毛虫 デトリタス	植物プランクトン バクテリア ナノ鞭毛虫 デトリタス	サンゴ粘液 バクテリア

図3-7-9に示すとおり、予備実験、実験AおよびBのいずれにおいても、口が完成する以前の胚や、外部からの餌の供給がまったくない幼生は、もともとの卵細胞内に貯蔵されていた栄養（卵黄）を消費するだけなので、炭素・窒素同位体比は親の生殖巣の同位体比とほぼ同じであった。一方で、植物プランクトンだけを餌として与えた幼生の炭素同位体比は、ビピンナリア期からブラキオラリア期へと成長するにつれて餌の炭素同位体比へ徐々に近くなり、約2週間後には餌とほぼ同じになった。植物プランクトンを与えた幼生の窒素同位体比が餌より3~6‰高くなっているのは、捕食による濃縮が反映されているためである。予備実験の2つの実験区、200 μ mメッシュ濾過海水（以降は<200 μ mと表記）と<20 μ m、および、本実験A、Bの2つの実験区、<20 μ mと<2 μ mに分画したPOMの安定同位体比は、いずれも窒素同位体比が約5‰、炭素同位体比が約-22.0‰で、POMのサイズによる有意差はなかった。採水日による安定同位体比の変動幅は、窒素同位体比では $\pm 2\sim 3\%$ 、炭素同位体比では $\pm 1\sim 2\%$ で、より小さいサイズのPOMの方が変動は小さかった。

自然海水由来のサイズ分画したPOMを与えて飼育した幼生の同位体変化をみると、予備実験の<20 μ mおよび実験Aの<20 μ mと<2 μ mでは、幼生の炭素同位体比は成長につれて徐々に低下し、約2週間後の実験終了時にはそれぞれのPOMに近い値へと変化した。<20 μ mのPOMには植物プランクトンが含まれているので、幼生が餌として同化することは予想された。しかし、物理的に取り込めないか、あるいは取り込んだとしても栄養源とならないと従来は考えられていた<2 μ mのPOMをオニヒトデ幼生が同化できることがこの実験により初めて示された。

実験Bの安定同位体で標識したPOMを与えた実験区の幼生は、<20 μ mと<2 μ mともに、対照区より明らかに高い濃度の同位体が幼生から検出された。無機物の同位体標識が幼生体内に取り込まれたことは、<20 μ m、<2 μ mのそれぞれの分画に含まれる微小生物のうち、光合成によって同位体標識を有機物として固定する生物や、その分解物がオニヒトデ幼生に捕食、同化されたことを示しているに他ならない。さらに、実験Bでは、サンゴ粘液を同位体標識して幼生の飼育水中に添加したところ、その同化も確認された（Nakajima et al. 2016; 本章2. の表3-2-1）。この実験からは、幼生が液体（溶存態）としてのサンゴ粘液を吸収したのか、それとも、粘液を採取する際に完全に除去できなかった海水中のバクテリアやデトリタスが付着したPOMとして捕食したのかは不明だが、少なくとも、これまでまったく知られていなかったサンゴ由来の有機物という餌資源が明らかとなった。

POMをほとんど含まない<0.2 μ mや<0.7 μ m濾過海水や対照区では、実験開始後約一週間で幼生の体が萎縮し始め、胚のように退化して死滅する個体が観察されたが、<2 μ mでは幼生がビピンナリア後期まで成長し、体の萎縮は見られなかった。2 μ mのフィルターで濾過した海水で飼育したオニヒトデ幼生がビピンナリア以降に発達しないことは、Okaji (1996) と Fabricius et al. (2010) の飼育実験でも一貫して得られた結果である。これらの観察結果から、<2 μ mのPOMが幼生の餌としてビピンナリア期までの成長と生存にある程度貢献していると考えられる。ただし、<20 μ mのPOMを含む海中ではブラキオラリア初期まで成長する個体が多数確認されたのに対し、<2 μ mではブラキオラリア期へ成長した個体が見られなかったことから、オニヒトデ幼生は<2 μ mのPOMを餌として利用できるが、通常自然海水中に存在する量はビピンナリア期以降の成長や生存が支えられるほどではなく、餌としての価値は補助的なものと思われる。

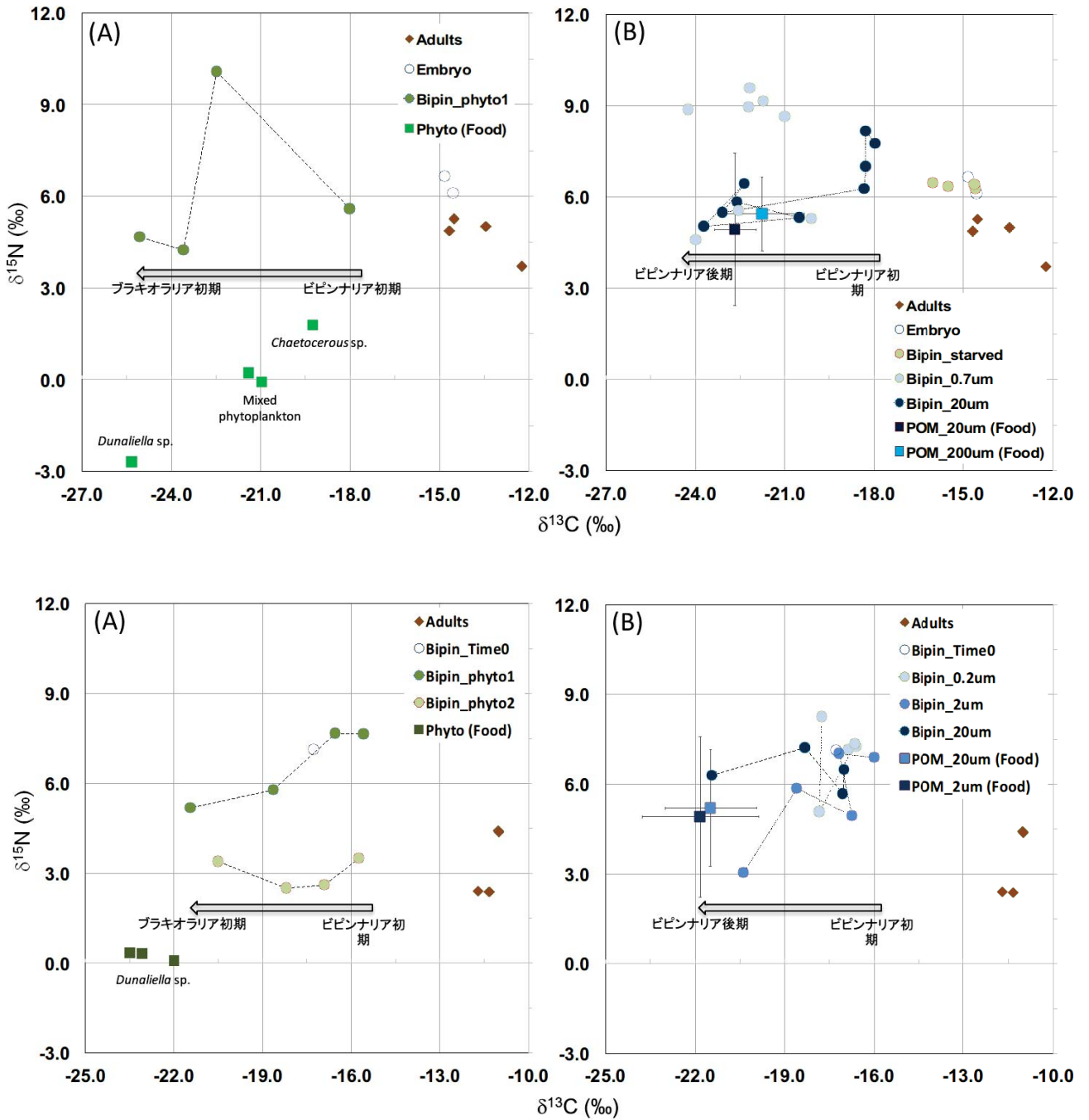


図3-7-9. 平成26年に行った予備実験(上)と、平成27年に行った本実験(下)の、(A)植物プランクトンを餌とした実験区と(B)POMを餌とした実験におけるオニヒトデ幼生(Bipin)および成体(Adult)と餌(Food)の炭素安定同位体比($\delta^{13}\text{C}$)と窒素安定同位体($\delta^{15}\text{N}$)。点線は各実験区における同位体比の継時変化を示しており、幼生の同位体比(丸印)が、ビピンナリア期からブラキオラリア期への成長とともに、餌(植物プランクトンは緑色の四角、POMは紺色と青色の四角)の同位体比に近くなった。平成29年度報告書(第3章-2。)より転載。

平成 27 年の実験時は、瀬底実験所に近い山川港で毎日(台風の日をのぞき)新鮮な海水を汲み、濾過処理をした後に飼育水槽の換水を行った。その際、各実験区の海水からサンプルを採取し、栄養塩濃度(アンモニア態窒素、硝酸・亜硝酸態窒素、リン酸態リン、ケイ酸塩)、クロロフィル a 濃度、バクテリア密度、ナノ鞭毛虫密度をそれぞれ測定した。後者 3 項目は POM を構成する主要な生物群で、これらについては既往の式を用いて炭素量に換算し、同じ海水サンプル中の全有機炭素との差分をデトリタスの炭素量として(詳細は 2. 幼生餌料制限を参照)、それぞれの相対比および濃度構成比の日変動をみたところ、 $<20\mu\text{m}$ と $<2\mu\text{m}$ とともに、POM のおよそ 70% 以上はデトリタスとバクテリアが占めていた。様々な粒子の複合体としての POM の同位体比が幼生の同位体比に反映されたことは、オニヒトデ幼生が植物プランクトンのみならず、バクテリアやデトリタスも餌として同化したことを示唆している(図 3-7-10)。

図中の植物プランクトンの分画に、Fabricius et al. (2010) が提唱したクロロフィル a 濃度の生存下限 ($0.25\mu\text{g/L}$) を炭素換算した値のラインを重ねると、海水サンプルを分析した 10 日間で、植物プランクトン由来の炭素量が生存下限を下回ったのは、 $<20\mu\text{m}$ では 2 日であったのに対し(平均値 $0.28\mu\text{g/L}$ 、範囲 $0.16-0.40$)、 $<2\mu\text{m}$ では 7 日であった(平均値 $0.13\mu\text{g/L}$ 、範囲 $0.08-0.22$)。オニヒトデ幼生がもっぱら植物プランクトンを捕食するという従来の知見に基づくならば、 $<20\mu\text{m}$ と $<2\mu\text{m}$ の間で幼生の成長および発達段階に差が生じた理由を、クロロフィル a 濃度の差に求められるかもしれない。しかし、バクテリアやデトリタスが大部分を占める POM をオニヒトデ幼生が同化したという本研究の結果は、クロロフィル a 濃度だけで餌の量を評価できない可能性を示している。とりわけ、植物プランクトンの構成比率が低い自然状態のサンゴ礁海域では、これまでクロロフィル a 濃度で表現されてきた $0.25\mu\text{g/L}$ という生存下限が POM の総量や構成によって揺らぐ可能性があるため、POM を構成する各分画に幼生がどのくらい栄養を依存しているかを今後の研究で調べることが望ましい。もし植物プランクトン以外の POM が幼生の成長や生存に影響をおよぼすことがわかれば、将来の大量発生予察や大量発生抑止を目的とする水質管理策を検討するうえで、オニヒトデ幼生の餌の量を評価できるクロロフィル a 濃度以外の水質項目が必要であろう。

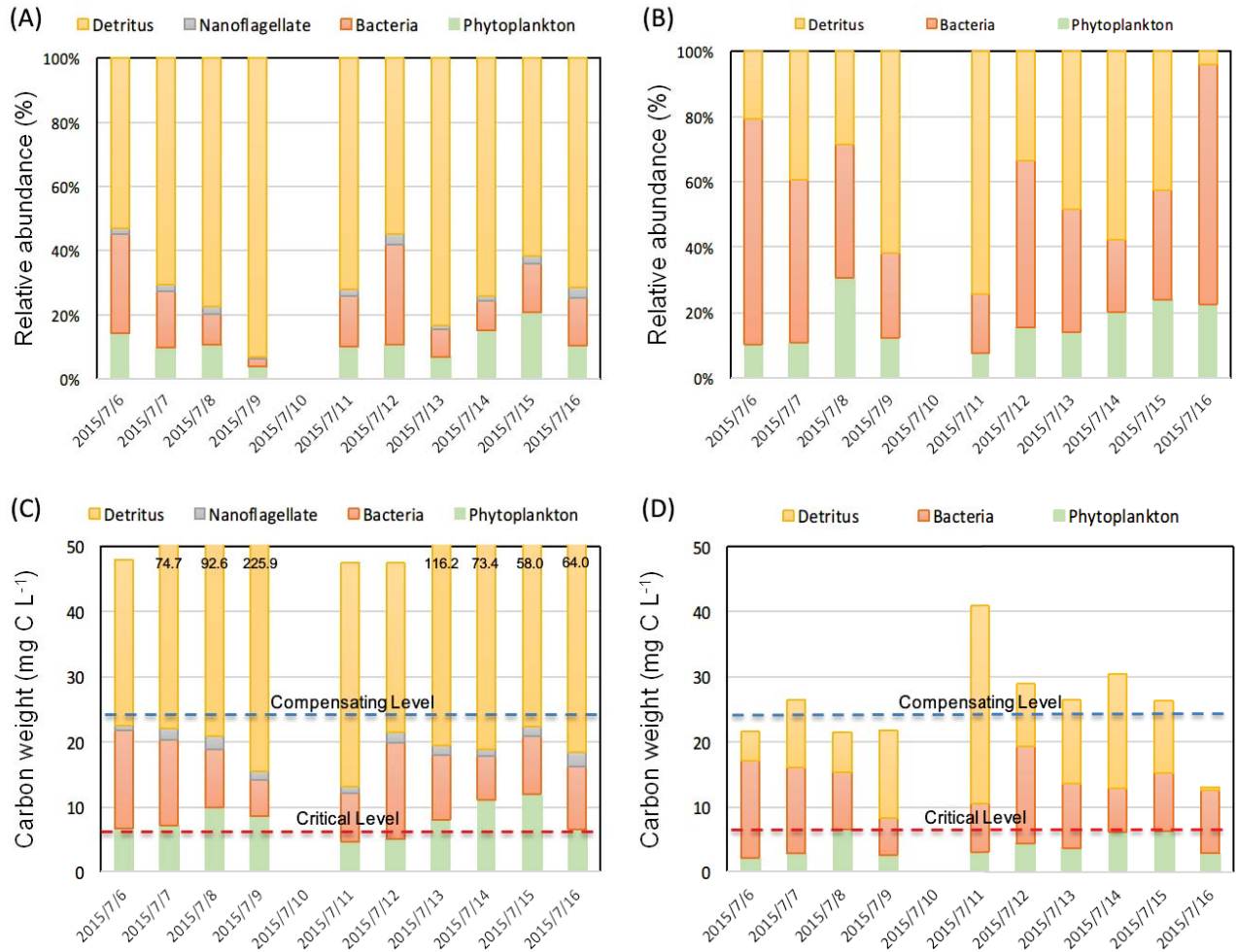


図3-7-10. 平成27年に行った本実験で使用した海水中の、デトリタス(黄色バー), ナノ鞭毛虫(灰色バー), バクテリア(赤色バー), 植物プランクトン(緑色バー)の, 炭素換算したときの相対存在比(上)および炭素換算濃度(下). (A) <math>< 20 \mu\text{m}</math> の POM 中の相対存在比, (B) <math>< 2 \mu\text{m}</math> の POM 中の相対存在比, (C) <math>< 20 \mu\text{m}</math> の POM 中の濃度, (D) <math>< 2 \mu\text{m}</math> の POM 中濃度. 図中の赤点線はクロロフィル a 濃度の生残下限(0.25 $\mu\text{g/L}$)を炭素量換算した値を, 青点線はクロロフィル a 濃度の補償点(0.80 $\mu\text{g/L}$; これ以上では生残率が餌の影響を受けない濃度)を炭素量換算した値を示す. 7月10日は台風通過のため採水ができなかった. 平成29年度報告書(第3章-2.)より転載.