

内湾性かいあし類の世代解析

—特に *Acartia clausi* について—

上 田 拓 史

京都大学農学部水産学科

Analysis of the Generations of Inlet Copepods, with Special Reference to *Acartia clausi* in Maizuru Bay, Middle Japan

Hiroshi UEDA

Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, Kyoto University, Kyoto

Abstract

Analysis of natural generations of inlet copepods has not been carried out extensively, even though it is important to investigate their life histories and reproductions in natural environment. Methods for the generation analysis are reviewed. Determination of generations should be done not only from absolute numbers of individuals of each developmental stage but also from percentage occurrences of the stages. Special attention should be paid for sampling, since the nauplii of inlet copepods are in general so small that they are easily lost through the mesh of ordinal plankton net. Sampling with a water sampler, together with a net, is recommended to obtain the abundance of the nauplii. Seasonal change of adult sizes, presented as histograms of each sample, is also useful to separate the consecutive generations. In certain occasions the generations could be analyzed from seasonal change of adult sex ratios. However, since the mechanism of determination of adult sex ratio in nature is still questionable, this method is not always applicable.

Generations of *Acartia clausi* in Maizuru Bay, an inlet of Wakasa Bay along the coast of the Japan Sea, were analyzed with periodical samples taken with a water sampler (1 l from 0, 2, 4, and 6 m-bottom-depth) and a quantitative net (22 cm mouth diameter and 0.1 mm mesh opening; a vertical tow from the bottom to the surface). The comparison of results taken with net and water sampler revealed that the seasonal distribution of nauplii in water samples is better for the analysis than in net samples. The results of the analysis from the abundance of each developmental stage, the percentage occurrence of the instar stages, and the adult size indicated 5 generations there during the breeding season, but the maturation of the 5th generation in the season could not be analyzed. The generation time was about 1 to 1.5 months; the initial occurrences of the adults of the 1st to 5th generation were on 5 Feb., 15 Mar., 15 Apr., and 15 May, respectively.

As it has been shown by GREZE and BALDINA (1964), temperature is an important factor in influencing the seasonal variation of the generation time in Maizuru Bay, where the temperature-generation time correlation could be explained by Bělehrádek's function. While, in some of the localities presented in Table 2, the generation times did not vary so much although the temperature in each locality varied seasonally with a fairly wide range. The reason why the generation time does not always correlate to temperature is accounted by the other environmental factors limiting the growth of copepods and by the seasonal acclimation of animals. In comparing the generation times with each other localities, geographical variation independent of temperature is found in them. This phenomenon is assumed to be attributed to the biological difference of animals between the populations of the different localities.

緒 言

内湾性かいあし類の多くは毎年決った時期に繁殖し、その繁殖期に何回かの世代がくり返される。その最初の世代の成長、産卵が個体群(コホート)内で同時に起るならば、次の世代の個体もまたある程度同調して出現することになる。こうした生活史をもつかいあし類については、定期的な採集を行なうことによって繁殖期間中の世代数および世代時間を知ることができる。天然世代の解析は野外における生活史を知るだけでなく、生産量推定の立場からも重要な意味をもつことは論をまたない。しかし、内湾性かいあし類の天然世代を解析した研究は少なく、未だ現象把握の段階にあるのが現状である。本報では過去に行なわれた世代解析の方法を紹介、検討し、その実際として筆者が舞鶴湾の *Acartia clausi* について行なった世代解析の結果を報告した上で、これまで行なわれた *A. clausi* の世代研究から天然におけるその世代時間について考察する。

天然世代の解析方法

1. 発育段階別出現量の変化

天然では、異なる世代が重複して出現しない限り、ある産卵群(または加入群)の出現から次の群の出現までを 1 世代としてみなされる。もし、採集量はその水域の季節変化を正確に反映しているならば、ある発育段階の個体の季節的増減を調べるだけで世代を知ることができる。しかし一般的には個体の不均一分布によって世代とは関係のない採集量の変動が生じ、誤った結果を導きやすい。このため、できるだけ細かく発育段階を分け、各々の季節変化を対応させて考える必要がある。

TABLE 1. SPECIES WITH IDENTIFIED NAUPLII REPRODUCED IN JAPANESE INLET WATERS. AUTHORS WHO DESCRIBED THOSE SPECIES ARE ALSO SHOWN.

| Species | Author |
|--------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>Paracalanus parvus</i> | BERG (1906), OGILVIE (1953) |
| <i>Pseudocalanus minutus</i> | BERG (1906), OGILVIE (1953), FABER (1966) |
| <i>Centropages abdominalis</i> | KOGA (1960) |
| <i>C. yamadai</i> | KOGA (1970) |
| <i>Pseudodiaptomus marinus</i> | UYE and ONBÉ (1975) |
| <i>Eurytemora pacifica</i> | CHIBA (1956) |
| <i>Acartia clausi</i> | GURNEY (1931)*, OGILVIE (1953), CONOVER (1956), SAZHINA (1960)*, FABER (1966) |
| <i>Oithona similis</i> | BERG (1906), FABER (1966) |
| <i>O. nana</i> | MURPHY (1923), HAQ (1965a), BJÖRNBERG (1972) |
| <i>O. brevicornis</i> | FABER (1966) |
| <i>Microsetella norvegica</i> | FISH (1955)*, LOVEGROVE (1956), HIRAKAWA (1974) |
| <i>Euterpina acutifrons</i> | TESCH (1915)*, RAMAMOHANA RAO (1958)*, BERNARD (1963), HAQ (1965b), EL-MAGHRABY (1965)* |

* Cited in BJÖRNBERG (1972)

かいあし類を発育段階別に扱う際、まず問題となるのがノープリウスの種の査定である。日本の内湾域に繁殖するかいあし類でノープリウスの記載がある種については Table 1 にまとめた。各発育段階(齢)の判別については、一般にノープリウス 1-3 期は尾部先端の棘または刺毛に変化が見られ、4-6 期は顎脚および遊泳脚原基の出現または発達度の違いによって分けられる。コペポダイト期では、Calanoida の場合、1-3 期は遊泳脚の数(1 期; 2 対, 2 期; 3 対, 3 期; 4 対)によって分けられ、4 期以降は腹部の節数と形態および第 5 脚の形態によって齢と雌雄の判別が可能となるが、その違いは種によって必ずしも同じ様式ではない。

発育段階別に表した季節変化のグラフから各世代に相当する加入群、生育群および産卵群といった形の推定を行なう際、先に述べた不均一分布による採集量の変動が見かけの季節的消長となって現れるため、解析は絶対量の変化だけでなく各発育段階の出現比率の変化も併せて考慮されねばならない。これは、不均一分布がある水域

では採集された絶対量よりも各発育段階の比率の方が正確にその水域の世代状況を反映するという考え (DIGBY, 1950) に基づき、世代の更新前には成体、更新後には初期幼生の比率が大きくなることが予測される。ただし、かいあし類の中には成体による集中分布(スワーム)を形成する種 (*Diaptomus gracilis*; COLOBROOK, 1960, *Acartia plumosa* および *A. steueri*; 上田, 未発表)があり、定期的な採集においてある発育段階の比率が単発的に大きくなる場合はその発育段階による集中分布が予想され、そうしたデータは世代解析に適さない。

2. 成体の大きさの変化

かいあし類の個体の大きさが季節的に変化することは古くから知られている (KRAEFFT, 1910)。DEEBY (1960, 1964, 1966) はその変化が水温の季節変化の著しい水域では発育時の水温に、水温変化の少ない水域では発育時の植物プランクトン量に相関することを見いだした。また、飼育実験から、発育時の種々の環境条件によってかいあし類の体長が変わることを示した研究も数多くなされている (大森, 1973)。このことから、同世代の個体の成長が同調して起るならば同世代の個体は似た大きさととなり、大きさの季節変化は世代のvarietyに現れるものと考えられる。実際に、世代による大きさの違いは *Calanus finmarchicus* について古くに明らかにされているが (RUSSELL, 1928; BOGOROV, 1934)、内湾性かいあし類についても成体の大きさの不連続的な変化から世代を分けることができる (DIGBY, 1950; CONOVER, 1956)。しかし、新しい世代の個体が成熟した後も前世代の成体が生残しつづけることが多く、このため大きさの変化をサンプル中に出現した個体の平均値の変化で表すと世代間の不連続性を消してしまうことになり、世代解析に用いる大きさの変化は各サンプルにおける体長組成をヒストグラムに表す方法が用いられる。裏返せば、この方法を用いることによって、成体の生存期間を推定することが可能である (CONOVER, 1956)。なお、個体の大きさには体長の他に、より正確に計測しやすい頭胸部長がよく使われる。

3. 成体の性比の変化

BOGOROV (1939) は北極海等のかいあし類の性比について調べ、一般にコペポダイト4期および5期の性比は雄の方がやや多い程度であるが、成体では雌が雄より多くなることを発見した。MARSHALL (1949) も内湾性かいあし類について同様の現象を報告している。彼らはその要因について、未成熟個体の生残率は雌雄で同じであるが成体では雌より雄の方が生存期間が短いためであると考察した。この考えに基づき、WOODMANSEE (1958) は、成体における雄の雌に対する比率が高くなるのは新しい世代の個体が成熟した時点に起ると仮定し、成体の性比の変化から *Acartia tonsa* の天然世代の解析を行なった。しかし、HEINLE (1970) の飼育実験によれば *A. tonsa* の成体雄の生存期間が雌より短いという現象は得られず、成体性比は飼育密度と関係し低密度に対する適応として雄から雌への性転換が起るのではないかと推察された。かいあし類の性転換についてはまだ明らかではないが、CONOVER (1965) は天然から *Calanus hyperboreus* の間性個体を発見しており、また PAF-FENHÖFER (1970) は *C. helgolandicus* の性比が飼育中の食物の種類によって変ることを示し、MULLIN and BROOKS (1970a) もまた同種の成体性比が飼育条件に影響されることを示唆している。このように、かいあし類の性比の決定については今後も研究される必要があり、成体性比の変化を世代解析の手段とする根拠は確立されていない。また、成体の垂直分布や昼夜移動は雌雄で異なる場合も知られ (森岡, 1975; FURUHASHI, 1976)、そのような場合個体の不均一分布に加えて一層正確な性比を反映した採集は困難となる。

くり返し述べたように、天然の世代解析は不均一分布による見かけの変動から誤った結果を導く可能性が高い。このため、同一の解析方法だけに依らず異なる方法にて同じ結果が得られることが望まれる。採集については、小型の内湾性かいあし類の場合、0.1 mm 目のプランクトンネットによる採集では大部分のノープリウスが網目を通過することに注意しなくてはならない。筆者の経験では、45 μ の網地でも *Oithona brevicornis* および内湾に産する小型の *Paracalanus* の初期ノープリウスはほとんど網目を通過し、25 μ の網地でこれらのノープリウスを完全に採集できるが、このような細かい網目のネットで水中を曳くと網地の抵抗と目づまりにより極度に濾水率が低下することはさげられない。優占種を対象とするならば、内湾におけるその繁殖期のノープリウス現存量は通常 10-1000 個体/l に達し、実際的には数 l の採水で解析に必要な採集量は得られるであろう。したが

って採集はネットのみによらず、採水を併用することが望まれるが、ただし季節および発育段階によって個体の垂直分布が異なる場合があり (LANDRY, 1977; 上田, 未発表), つねに底から海面までの多層採水を行なわねばならない。

舞鶴湾における *A. clausi* の世代解析

世代解析に用いたサンプルは、舞鶴湾内にある京都大学水産実験所の浮棧橋先端部にて、1973年11月5日から1974年10月25日まで原則的に毎月5日、15日、25日に採集したものである。浮棧橋先端部は岸から 21 m 離れ、水深は約 6 m である。採集は、北原式採水器による 0, 2, 4 m 深と底からの各 1 l 採水と、北原式定量ネットによる底から (ネットの口が底に着いてから) の垂直曳き 1 回によって行なった。採水による季節変化は 4 層の平均から求めたが、5月15日と25日の採水は 2 m 深のみから行なったため、それらの値は示さなかった。繁殖期間中の成体の大きさはネットサンプルから雌雄各 50 個体 (ただし 5月15日の雌のみサンプル中の全数42個体) を抽出し、接眼マイクロメーターを使い 0.01 mm 単位で頭胸部長を計測した。期間中の水温 (Figure 1) は各採集時にサーミスタを用い表面から底まで 1 m 間隔で測定した。

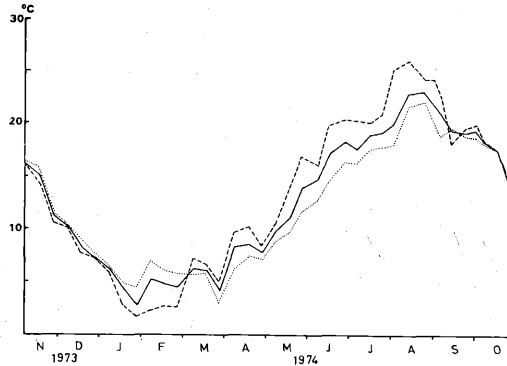


Fig. 1. Seasonal distribution of water temperature in Maizuru Bay, Nov. 1973 to Oct. 1974. Solid line; average from surface to bottom (6 m) with 1 m intervals, dashed line; surface, dotted line; bottom.

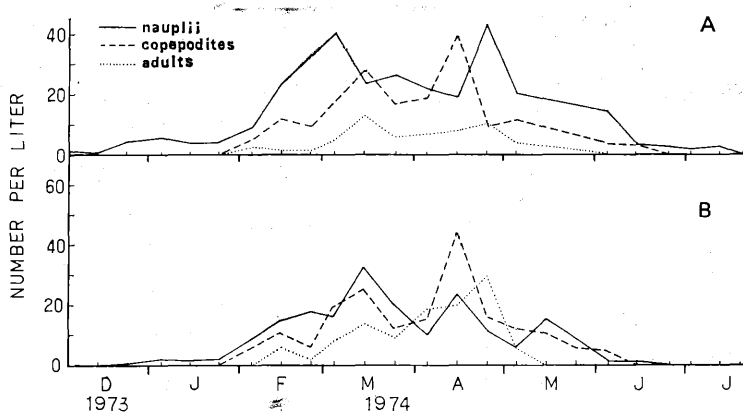


Fig. 2. Seasonal distributions of *A. clausi* adults, immature copepodites, and nauplii in Maizuru Bay during the breeding season, 1973 to 1974. A; number of individuals taken with a water sampler (average of each sampling layer), B; number of individuals collected with a net.

筆者の観察によれば、舞鶴湾の *A. clausi* は例年11月から12月に出現し、1-3月に起る珪藻 (*Chaetoceros*) のブルームの終り頃に最大繁殖期を迎え、当湾の夏季 *Acartia* 群集である *A. plumosa* が出現し始める7月頃にはサンプル中にほとんど見られなくなる。Figure 2 に採水およびネット採集による繁殖期間中のノープリウス、未成熟コペポダイト、および成体の出現量変動を示した。採水とネットによる結果を比較するとコペポダイトと成体については極大の時期が一致したが、ノープリウスの変動については異なる結果が得られた。ネットによるノープリウスの変動は、ネットサンプルの沈殿量の変化 (Figure 3) との相関がみられ、ネットの目づまりがノープリウスの採集量に影響していることがうかがえる。したがってノープリウスについては採水による結果がより正しくその季節変化を表していると考えられ、以下に述べるノープリウスの増減についてはすべて採水に基づくものである。また、採水による成体の採集量はネットと比べて一般に少ないことがわかるが、これは採集量に与える個体の逃避行動の影響が採水においてより強かったものと判断される。

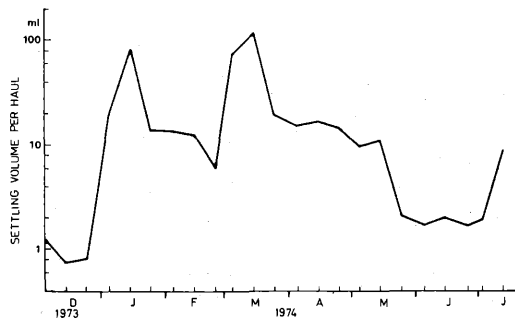


Fig. 3. Seasonal distribution of settling volumes of net samples in Maizuru Bay during the same period as in Figure 2 (plotted in log scale).

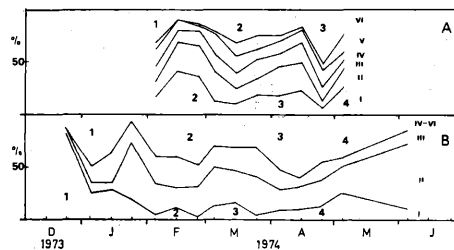


Fig. 4. Seasonal distributions of percentage occurrences of copepodite (A) and nauplius (B) stages of *A. clausi* taken with a water sampler in Maizuru Bay during the abundant periods of copepodite (5 Feb. to 5 May, 1974) and nauplius (25 Dec. 1973 to 5 Jun. 1974) stages. The instar No. is designated by Roman numeral and the generation No. analyzed from Figure 2 in Arabic.

1973年11月中の採水サンプルにはコペポダイト幼体および成体は出現せず、ノープリウスの採集量は1個体/l以下であった。繁殖期は12月25日からノープリウスの増加によって始まり、2月5日にそれが成熟したとみられる成体の最初の増加が起った(第1世代)。ノープリウスは1月15日にやや減少するが、第1世代成体の出現後2月15日から3月5日にかけて急激に増加し、そのノープリウスの増加につづく成体の増加は3月5日-15日に見られた(第2世代)。増加しづつたノープリウスは3月15日に一旦急減するが、25日には再びわずかな増加が起った。これは第2世代成体から生れたノープリウス加入群の存在を意味し、つづく4月15日-25日の成体の増加はそれらの個体が成熟したものと解釈される(第3世代)。ノープリウスは4月25日に4回目の増加が起り、これらの個体は第3世代成体から生れた第4世代の出現と考えられる。しかし、その後は各发育段階とも漸減し、

第 4 世代成体の出現期は Figure 2 からは明らかではない。

Figure 2 での世代解析ではノープリウスの加入群と成体の産卵群の明瞭な交代が見られるため、これを発育段階別 (ノープリウス: コペポダイト幼体: 成体) の出現比率の変化からみても同じ結果が得られることは述べるまでもない。また、Figure 4 には採水によるノープリウスおよびコペポダイト各々について、その頻出期間中の各齢出現比率の変化を示した (ノープリウス 4-6 期は一括して計数したため、まとめて示した)。それによると、各々の発育段階内においても Figure 2 から解析された第 1 - 第 4 世代に相当するノープリウス 1 期と同 4-6 期、およびコペポダイト 1 期と同 6 期 (成体) の周期的な交代が見られ、Figure 2 での解析を裏付けしている。

Figure 5 は成体が頻出する 2 月 5 日から 6 月 15 日までの成体の頭胸部長の変化を示したものである。雌についてみると (Figure 5A), 2 月 5 日から 3 月 5 日まで 0.79 mm から 0.83 mm の範囲にモードのある似た組成を示すが、3 月 15 日では明らかに異なる 2 つの分布の山が形成された。これは、Figure 2 より考えられた第 1 世代成体がまだかなりの個体数で生存しつづるとともに、第 1 世代より小型化した第 2 世代成体が出現したものと考えられる。この第 2 世代の大きさの組成は 4 月 5 日まで同様に続くが、4 月 15 日には全体的に小型化しそれまで稀にしか見られなかった 0.70 mm 以下の個体が頻出した。この小型化は第 3 世代成体の出現と解され、その後 5 月 5 日までモードはやや大きくなる傾向があるがいずれも 0.70-0.73 mm の範囲にモードのある第 3 世代

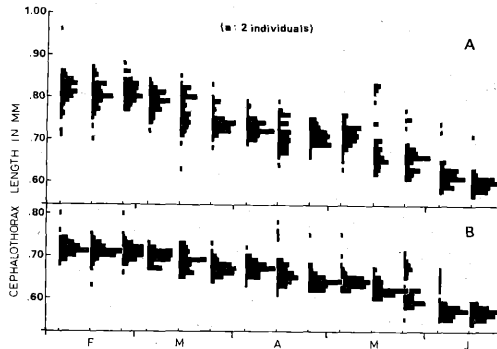


Fig. 5. Seasonal change of cephalothorax length of *A. clausi* adult female (A) and male (B) taken with a net in Maizuru Bay during the abundant period of them (5 February to 15 June, 1974).

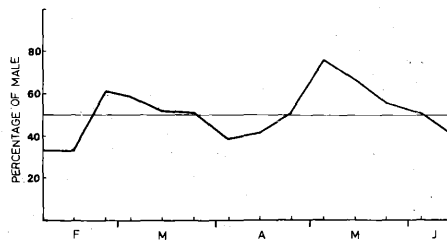


Fig. 6. Seasonal change of percentage occurrence of male in *A. clausi* adults taken with a net in Maizuru Bay during the same period as in Figure 5. The horizontal line indicates 50% level.

とみなすことに問題はなからう。5 月 15 日には、原因は不明であるが 0.80 mm 以上の大型個体が一部出現した。しかし、その他の個体はさらに小型化し、大部分は 0.70 mm 以下となった。この変化は Figure 2 からは示されなかった第 4 世代成体の出現を意味するものと考えられる。その後、0.60 mm 以下の個体を多くなる 6 月 15 日まで連続的な小型化が見られ、第 4 世代につづく第 5 世代成体の有無については不明である。以上、雌について見られた大きさの変化は雄についても同様に観察される (Figure 5B)。

第4世代成体が出現する5月15日以後、採水サンプル中のノープリウスおよび初期コペポダイトは減少しつつも7月下旬まで存在した。また、第4世代成体の雌にはそれまでの世代同様ほとんどの個体に精子嚢が観察された。これらの事実は第4世代成体においても交尾が行なわれ、第4世代成体出現後の初期幼生は第5世代の個体であることを意味するものと考えられる。5月15日以後連続的に小型化が起る原因は第5世代成体の出現による影響とも考えられるが、世代を重ねるにつれ同世代個体の発育の同調が失なわれて同世代の個体において大きさが変化することも予期され、本研究からは第5世代の個体が繁殖期間中に成熟するかどうかは推定できない。

成体性比の変化については、成体が類出する期間中の雄の占める割合の変化を Figure 6 に示したが、一般に雄が雌より少ないという現象は見られず、成体性比の変化を世代解析に用いる根拠とは矛盾する結果が得られた。

以上、Figure 2, Figure 4, および Figure 5 の結果から、舞鶴湾の *A. clausi* は繁殖期間中に5回の世代をもち（ただし、第5世代の成熟については不明）、各世代時間は約1カ月から1カ月半であるとみなされる。

考 察

・ 世代時間の季節変化

天然における *A. clausi* の世代を解析したこれまでの研究とその結果を Table 2 にまとめた。世代時間は、ある世代が成熟してから次の世代の個体が出現するまでに重大な時間的遅れがない限り、卵から成体になるまでの発育時間とはほぼ等しくなると考えられる。かいあし類の発育時間（卵の発生時間を含む）に及ぼす種々の環境条件の影響については飼育実験から多くの知見が得られている（大森，1973）。中でも水温との関係は最もよく研究され、好適水温内における発育時間と水温との関係は BÉLEHRÁDEK の式、

$$D = a(T - \alpha)^b$$

(D : 発育時間, T : 水温, a, b, α : 定数) で表されることが McLAREN (1963) によって提唱され、その後 McLAREN (1965, 1966), McLAREN *et al.* (1969), CORKETT (1970), CORKETT and McLAREN (1970), および LANDRY (1975a) らがこの式の応用について検討を行なっている。

黒海の *A. clausi* の世代時間について、GREZE and BALDINA (1964) はその季節変化が水温の変化と相関することを述べている。彼らは、*A. clausi* について行なわれた CHAYANOVA の飼育実験結果をもとに、春夏秋冬の平均水温および水温との関係を示す KROGH の曲線から各季節における発育時間を算出した。その結果、水温から計算された各季節の発育時間は天然から解析された各季節の世代時間とほぼ一致した値になることが示された。また、WOODMANSEE (1958) は *Acartia tonsa* の天然世代時間と各世代出現期の平均水温との相関が直線回帰することを示した。

舞鶴湾の *A. clausi* については、Figure 5 における前世代成体の出現日から各世代成体の出現日までを各世代の世代時間とすると（ただし、第1世代についてはノープリウスの最初の増加が起った12月25日から成体の最初の増加が起った2月5日までとする）、第1-第4世代の時間は各々42日、38日、31日、および30日となる。また、その各世代の期間内における平均水温（鉛直平均水温）は各々 9.4°, 10.2°, 11.2°, および 13.8°C であり、これから第1世代を基準にして BÉLEHRÁDEK の式により他の世代の世代時間を計算すると（脚注参照）、第2-第4世代は各々38日、34日、および27日という値が得られる。本研究の採集間隔を考慮すればこれらの値は上記の世代時間と一致したものとみなされ、舞鶴湾における世代時間の変化は水温の季節変化に対応することが明らかである。

一方、Table 2 にあげた Plymouth, Long Island Sound, Raritan Bay 等においては、黒海および舞鶴湾同様、水温の大きな季節変化があるにもかかわらず、世代時間にあまり大きな変化は認められない。DIGBY (1950) によれば、Plymouth における第1世代と第4世代発育期間内の平均水温は、与えられた水温変化の図から読み取るとそれぞれ 6°C および 17°C とされ、この値から BÉLEHRÁDEK の式で計算すると第1世代は第4世代の3.2倍の長さにならねばならない。同じく、Long Island Sound (CONOVER, 1956, ただし水温は RILEY,

(注) McLAREN *et al.* (1969) より、 $b = -2.05$, $\alpha = -8.2$ とし、また、第1世代の世代時間(日)と平均水温から $a = 15016$ とする。

1956 による) の 1953 年の第 2 世代 (平均水温 4°C) は同年第 4 世代 (同 18°C) の 4.8 倍, Raritan Bay (JEFFRIES, 1962) の第 2 世代 (同 5°C) は第 3 世代 (同 12°C) の 2.4 倍の長さになることが計算上要求される。このように、水温から期待される世代時間の季節変化と実際の季節変化とが一致しない場合があることから、天然における世代時間は必ずしも水温のみによって決定されるものではないことが示唆される。かいあし類の発育時間に影響を及ぼす水温以外の環境条件については、餌の量 (MULLIN and BROOKS, 1970b; PAFFENHÖFER, 1970) および種類 (PAFFENHÖFER, 1970; BETOUHIM-EL and KAHAN, 1972), 塩分 (KATONA, 1970; UYE and FLEMINGER, 1976) など飼育実験から知られている。また, LANDRY (1977) は Jakle's Lagoon において解析した *A. clausi* の発育時間が水温から計算された最小発育時間より一般に長くなることを見だし、この Lagoon では水温以外の条件によって発育が抑制されていると推論した。高水温期に水温以外の条件によって発育が抑制された場合、それは水温から期待されるような世代時間の季節変化をなくする原因となるであろう。

TABLE 2. NUMBER OF GENERATIONS, GENERATION TIME OF *A. clausi*, AND RANGE WATER TEMPERATURE DURING THE BREEDING SEASON IN VARIOUS LOCALITIES

| Authority | Locality | No. of gen. | Gen. time | Range of temp. |
|------------------------|--------------------------------|-------------|---------------|---------------------------------|
| DEEBY (1948) | Tisbury Great Pond | 2 | 8-10 weeks | $0-24^{\circ}\text{C}$ |
| MARSHALL (1949) | Loch Striven | 4 or more | 1-2 months* | not given |
| DIGBY (1950) | Plymouth | 5 or 6 | 1.5-2 months | $6-18^{\circ}\text{C}^*$ |
| JEFFRIES (1955)*** | Charlestone & Green Hill ponds | 2 | 10 weeks# | — |
| FROLANDER (1955)*** | Narragansett Bay | 3 | 9-10 weeks# | — |
| CONOVER (1956) | Long Island Sound | 4 | 1.5-2 months* | $2-20^{\circ}\text{C}^{**}$ |
| JEFFRIES (1962) | Raritan Bay | 3 | 7-9 weeks# | $4-18^{\circ}\text{C}$ |
| GREZE & BALDINA (1964) | Black Sea | 7 | 1-3 months | $6.8-23.5^{\circ}\text{C}^{##}$ |
| LANDRY (1977) | Jakle's Lagoon | 5 | 0.5-1 month* | $7-21^{\circ}\text{C}^*$ |
| | Maizuru Bay | 5 | 1-1.5 months | $8-20^{\circ}\text{C}$ |

* Estimated from data presented

"Time of development for a single generation"

** Estimated from Riley (1956)'s data

Range of monthly average temperature

*** Cited in JEFFRIES (1962)

BĚLEHRÁDEK の式における α の値は生物の温度適応を示す定数であり、*A. clausi* についてはここですべて同じ値を用いた (MCLAREN *et al.*, 1969)。しかし、ANRAKU (1964) は、*A. clausi* の呼吸量と水温、および摂餌量と水温との相関は異なる季節の個体間で異なる実験結果が得られ、それらには季節的適応関係のあることを報告している。また、LANDRY (1975a) は *A. clausi* の卵の発生時間と水温との相関が冬季個体と夏季個体から生れた卵では有意の差が現れることを示し、室内で冬季個体を高温に馴化するためには 2 世代以上の高温飼育が必要であると述べている。これらの知見は、出現期の異なる個体間では環境条件に対する生物学的反応の様式が異なり、世代時間の季節変化について環境に対する季節的な適応現象を考慮に入れる必要があることを示している。すなわち、水温から要求される世代時間の季節変化と実際の世代時間の変化との違いは、それぞれの世代に異なる α の値を用いることによってある程度補正されるものと考えられる。

・世代時間と地理的相異

Table 2 において、各水域の世代時間を比較すると、季節変化にもまして大きな地理的相異のあることがわかる。Table 2 にあげた各水域の繁殖期間中の最高、最低水温の平均はいずれの水域も 11°C から 15°C の範囲にあり各水域ともほぼ似かよった水温条件下にあるとみなされるが、その平均値の高い水域ほど世代時間が短くなるという相関はない。水温以外の条件については、世代の長い水域において何らかの環境条件が発育を抑制するとするならば、その悪条件は同時に生産量をも低下さすであろう。各水域での死亡率に大差がないことを仮定す

ると、世代の長い水域ほど現存量が小さくなるはずであるが、世代時間の比較的短い舞鶴湾でのコペポダイト期（成体を含む）の最大出現量は 47.5 個体/l であるのに対し、より世代の長い Tisbury Great Pond ではそれが 122 個体/l に達しており (DEEBY, 1948)、このことから水温以外の環境条件もまた世代時間に大きな地理的相異をもたらす要因になることはないかと推測される。

異なる水域から得られた同種のかいあし類を扱った実験では、CONOVER (1959) によって、同じ季節に異なる水域から採集した *A. clausi* では同一水温における呼吸率に有意差を生ずることが示された。また、MCLAREN (1965) は *Pseudocalanus* の卵径について調べ、同一湾内における季節変化に比べより顕著な地理的変異があることを発見し、さらに、卵の発生時間および成体の体長に及ぼす水温の影響が地理的に異なることを実験によって確めた。これらの実験、観察は、同一種において、形態のみならず代謝や発育にも地理的変異があることを示している。また、一定水温下における *A. clausi* の飼育実験では、卵から成体までの発育時間について CHAYANOVA (1950, GREZE and BALDINA, 1964 より引用) は 30 日 (飼育水温 17°-23°C), CORKETT (1968) は 3-4 週 (同 14°-16°C), LANDRY (1976b) は 13.3 日 (同 20°C, ただし秋季個体による実験) と 12.5 日 (同 20°C, ただし春季個体による実験) という異った値を報告しているが、これら 3 者の実験個体はいずれも異なる水域から得られたものであり、これらの実験からもその地理的変異の存在がうかがわれる。以上のことから、世代時間の地理的相異は環境決定論のみで論議されるのではなく、生物自体の地理的異質性にも帰因することが推察される。

CARRILLO *et al.* (1974) は米国の大西洋岸と太平洋岸の *A. clausi* の実験的交雑が成功しなかったことから (ただし受精嚢を有する雌はわずかながら出現した)、両個体群間に生殖隔離が起るほどの分化が見られると考え、大西洋岸と太平洋岸において一方の飼育結果から他方の個体群の生態を推し測ることは危険であると警告している。もとより内湾とは進化の要因となるたがいに地理的隔離された水域であり、そこに生息する種の形態や生理、生態には大きな地理的変異のあることが予期され、たとえ現在の環境が似た湾に生息する個体群間においても長い分化の歴史のもとに異なった生活史を形成することは十分に考えることである。Table 2 および本文中に引用した *Acartia clausi* はすべて同一の種であるとみなして考察を進めたが、BRADFORD (1976) はそれまで *A. clausi* の種名が用いられてきた世界各地の個体について 5 つの新種を記載し、1 つの亜種を種に昇格させた (日本の個体については、東京湾の個体が *A. omorii* として新種記載された)。しかし、筆者の観察では、*A. omorii* を近縁種と識別する雌第 2 腹節の小棘、および雄右第 5 脚第 2 節内縁突起の形態は変異に富み、BRADFORD の記載に当てはまらない個体も多く発見された。このため、本報では舞鶴湾の個体に対し旧来通りの種名を用いたが、内湾性かいあし類の分類は特に季節変化と地理的変異について十分な研究がなされた上、慎重に取り扱われることが望まれる。

要 約

- 1) 内湾性かいあし類の世代解析は、発育段階別出現数および出現比率の変化、成体の大きさの変化、および成体性比の変化から行なわれるが、性比による解析についてはそれを手段とする理論的根拠が確立されていない。
- 2) 通常のネットによる採集ではノープリウスが網目を通過するため、多層採水を併用することが望まれる。
- 3) 舞鶴湾の *A. clausi* について繁殖期間中の世代解析を行なった結果、5 回の世代があり (ただし第 5 世代の成熟については不明)、世代時間は約 1 カ月から 1 カ月半と推定された。
- 4) 舞鶴湾における世代時間の季節変化は水温変化と相関する。また、その相関は BĚLEHRÁDEK の式で説明された。
- 5) これまで行なわれた *A. clausi* の世代解析によると、一部の水域では水温の季節変化から期待される世代時間の変化が見られない。この原因には水温以外の発育抑制条件と生物の季節的適応現象が考えられる。
- 6) 世代時間は水域によって異なり、その相異は生物自体の地理的異質性にも帰因することが推察される。

文 献

- ANRAKU, M., 1964: Influence of the Cape Cod Canal on the hydrography and on the copepods in Buzzards Bay and Cape Cod Bay, Massachusetts. II. Respiration and feeding. *Limnol. and Oceanogr.*, **9**(2), 195-206.
- BERNARD, M., 1963: Le cycle vital en Laboratoire d'un Copépode pélagique de Méditerranée *Euterpina acutifrons* Claus. *Pelagos*, **1**(2), 35-48.
- BETOUHIM-EL, T. and D. KAHAN, 1972: *Tisbe pori* n. sp. (Copepoda: Harpacticoida) from the Mediterranean coast of Israel and its cultivation in the laboratory. *Mar. Biol.*, **16**, 201-209.
- BJÖRNBERG, T. K. S., 1972: Developmental stages of some tropical and subtropical planktonic marine copepods. *Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands*, **40**, 1-185.
- BOGOROV, B. G., 1934: Seasonal changes in biomass of *Calanus finmarchicus* in the Plymouth area in 1930. *Journal of Mar. Biol. Ass. United Kingdom*, **19**, 585-612.
- BOGOROV, B. G., 1939: Sex ratio in marine copepods (on the problem of the evaluation of plankton production). *Comptes Rendus (Doklady) de l'Académie des Sciences de l'URSS*, **23**(7), 706-709.
- BRADFORD, J. M., 1976: Partial revision of the *Acartia* subgenus *Acartiura* (Copepoda: Acartiidae). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **10**(1), 159-202.
- CARRILLO, E. B.-G., C. B. MILLER and P. H. WIEBE, 1974: Failure of interbreeding between Atlantic and Pacific populations of the marine calanoid copepod *Acartia clausi* Giesbrecht. *Limnol. and Oceanogr.*, **19**(3), 452-458.
- CHIBA, T., 1956: Studies on the development and systematics of Copepoda. *Jour. of the Shimonoseki College of Fisheries*, **6**(1), 1-90 (in Japanese).
- COLEBROOK, J. M., 1960: Some observations of zooplankton swarms in Windermere. *Jour. of Animal Ecol.*, **29**, 241-242.
- CONOVER, R. J., 1956: Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. *Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection*, **15**, 156-233.
- CONOVER, R. J., 1959: Regional and seasonal variation in the respiratory rate of marine copepods. *Limnol. and Oceanogr.*, **4**(3), 259-268.
- CONOVER, R. J., 1965: An intersex in *Calanus hyperboreus*. *Crustaceana*, **8**, 153-158.
- CORKETT, C. J., 1968: La reproduction en laboratoire des Copépodes marins *Acartia clausi* Giesbrecht et *Idya furcata* (Baird). *Pelagos*, **10**, 77-90.
- CORKETT, C. J., 1970: Techniques for breeding and rearing marine calanoid copepods. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **20**, 318-324.
- CORKETT, C. J. and I. A. MCLAREN, 1970: Relationships between development rate of eggs and older stages of copepods. *J. Mar. Biol. Ass. United Kingdom*, **50**, 161-168.
- DEEBY, G. B., 1948: The zooplankton of Tisbury Great Pond. *Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection*, **12**, 1-44.
- DEEBY, G. B., 1960: Relative effects of temperature and food on seasonal variations in length of marine copepods in some eastern American and western European waters. *Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection*, **17**, 54-86.
- DEEBY, G. B., 1964: Annual variations in length of copepods in the Sargasso Sea off Bermuda. *J. Mar. Biol. Ass. United Kingdom*, **44**, 589-600.
- DEEBY, G. B., 1966: Seasonal variations in length of copepods in south Pacific New Zealand waters. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **17**, 155-168.
- DIGBY, P. S. B., 1950: The biology of the small planktonic copepods of Plymouth. *J. Mar. Biol. Ass. United Kingdom*, **29**, 393-438.
- FABER, D. J., 1966: Free-swimming copepod nauplii of Narragansett Bay with a key to their identification. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **23**(2), 189-205.
- FURUHASHI, K., 1976: Diel vertical migration suspected in some copepods and chaetognaths in the inlet waters, with a special reference to behavioural differences between male and female, noted in the former. *Publications of the Seto Mar. Biol. Lab.*, **22**(6), 355-370.
- GREZE, V. N. and E. P. BALDINA, 1964: Population dynamics and the annual production of *Acartia clausi* Giesbr. and *Centropages krøyeri* Giesbr. in the neritic zone of the Black Sea.

- Trudy Sevastopol'skoi Biologicheskoi Stanitsii*, **18**, 249-261 (in Russian).
- HAQ, S.M., 1965a: The larval development of *Oithonina nana*. *Journal of Zoology*, **146**, 55-566.
- HAQ, S.M., 1965b: Development of the copepod *Euterpina acutifrons* with special reference to dimorphism in the male. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **144**, 175-201.
- HEINLE, D.R., 1970: Population dynamics of exploited cultures of calanoid copepods. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **20**, 360-372.
- HIRAKAWA, K., 1974: Biology of a pelagic harpacticoid copepods, *Microsetella norvegica* Boeck in Oshoro Bay, Hokkaido. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **21**(1), 41-54.
- JEFFRIES, H.P., 1962: Succession of two *Acartia* species in estuaries. *Limnol. Oceanogr.* **7**, 354-364.
- KATONA, S.K., 1970: Growth characteristics of the copepod *Eurytemora affinis* and *E. herdmani* in laboratory cultures. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **20**, 373-384.
- KOGA, F., 1960: The nauplius larvae of *Centropages abdominalis* Sato. *Bull. Japanese Soci. of Sci. Fish.*, **26**(9), 877-881 (in Japanese).
- KOGA, F., 1970: On the nauplius of *Centropages yamadai* Mori, Copepoda. *Jour. Oceanogr. Soc. Japan*, **26**(4), 195-202.
- KRAEFFT, F., 1910: Über das Plankton in Ost- und Nordsee und den Verbindungsgebieten, mit besonderer Berücksichtigung der Copepoden. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen der Kommission zur Wissenschaftlichen Untersuchung der Deutschen Meere in Kiel*, **11**, 29-99.
- LANDRY, M.R., 1975a: Seasonal temperature effects and predicting development rates of marine copepod eggs. *Limnol. Oceanogr.*, **20**(3), 434-440.
- LANDRY, M.R., 1975b: The relationship between temperature and the development of life stages of the marine copepod *Acartia clausi* Giesbr. *Limnol. Oceanogr.*, **20**(5), 854-857.
- LANDRY, M.R., 1977: Population dynamics and production of a planktonic marine copepod, *Acartia clausi*, in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington. (submitted paper to *Intern. Rev. ges. Hydrobiol.* in March, 1977).
- LOVEGROVE, T., 1956: Copepod nauplii (II). *Fiches d'identification du Zooplancton. Zooplankton Sheet*, No. 63, 4 pp.
- MARSHALL, S.M., 1949: On the biology of the small copepods in Loch Striven. *J. Mar. Biol. Ass. United Kingdom*, **28**, 45-122.
- MCLAREN, I.A., 1963: Effects of temperature on growth of zooplankton, and the adaptive value of vertical migration. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, **20**(3), 685-727.
- MCLAREN, I.A., 1965: Some relationships between temperature and egg size, body size, development rate, and fecundity, of the copepod *Pseudocalanus*. *Limnol. Oceanogr.*, **10**, 528-535.
- MCLAREN, I.A., 1966: Predicting development rate of copepod eggs. *Biological Bulletin*, **131**, 457-469.
- MCLAREN, I.A., C.J. CORKETT and E.J. ZILLIUX, 1969: Temperature adaptations of copepod eggs from the arctic to the tropics. *Biological Bulletin*, **137**, 486-493.
- 森岡泰啓, 1975: 日本海における寒海性橈脚類について. 第13回漁業資源研究会議, 環境部会. 生産力分科会, 議事要録, 7-9.
- MULLIN, M.M. and E.R. BROOKS, 1970a: Growth and metabolism of two planktonic, marine copepods as influenced by temperature and type of food. p. 74-95. In J.H. STEELE (ed.), *Marine Food Chains*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- MULLIN, M.M. and E.R. BROOKS, 1970b: The effect of concentration of food on body weight, cumulative ingestion, and rate of growth of the marine copepod *Calanus helgolandicus*. *Limnol. Oceanogr.*, **15**, 748-755.
- MURPHY, H.E., 1923: The life cycle of *Oithona nana*, reared experimentally. *University of California Publications in Zoology*, **22**, 449-454.
- OBERG, M., 1906: Die Metamorphose der Plankton-Copepoden der Kieler Bucht. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen der Deutschen Meere in Kiel*, **11**, 37-175.
- OGLIVIE, H.S., 1953: Copepod nauplii (I). *Fiches d'identification du Zooplancton. Zooplankton Sheet*, No. 50, 4 pp.
- 大森 信, 1973: コペポーダの飼育増殖に関する知見の概要と大量培養のための適種. 日本プランクト

- ン学会報, 20(1), 3-11.
- PAFFENHÖFER, G.-A., 1970: Cultivation of *Calanus helgolandicus* under controlled condition. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 20, 346-359.
- RILEY, G. A., 1956: Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. II. Physical oceanography. *Bull. of the Bingham Oceanographic Collection*, 15, 15-46.
- RUSSELL, F. S., 1928: The vertical distribution of marine macroplankton. VII. Observations on the behaviour of *Calanus finmarchicus*. *J. Mar. Biol. Ass. United Kingdom*, 15, 429-454.
- UYE, S. and T. ONBÉ, 1975: The developmental stages of *Pseudodiaptomus marinus* Sato (Copepoda, Calanoida) reared in the laboratory. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 21(2), 65-76.
- UYE, S. and A. FLEMINGER, 1976: Effects of various environmental factors on egg development of several species of *Acartia* in southern California. *Mar. Biol.*, 38, 253-262.
- WOODMANSEE, R. A., 1958: The seasonal distribution of the zooplankton off Chicken Key in Biscayne Bay, Florida. *Ecology*, 39(2), 247-262.