

春季富山湾におけるオキアミ類 *Euphausia pacifica* の日周鉛直移動

井口 直樹¹⁾

Spring Diel Migration of a Euphausiid *Euphausia pacifica* in Toyama Bay, Southern Japan Sea

Naoki IGUCHI¹⁾

Abstract

This paper describes the diel vertical migration (DVM) of each developmental stage of a euphausiid *Euphausia pacifica* in Toyama Bay, southern Japan Sea, based on the samples obtained with multiple MTD nets and a PCP net on 9-11 March 1992. Eggs were laid near the surface and occasionally sank down into deep water (600m depth) before hatching. The naupliar I stage hatched out at depth, and during development probably moved up to the surface layer by Calyptopsis I. Calyptopsis I to III stages proved to be non-migratory, occurring in the surface layer (<100m depth) throughout the day and night. The onset of prominent DVM took place in the Furcilia II stage, linked to the morphological change of their pleopods as they adapted to swimming behavior. The amplitude of the DVM increased with developmental stage: 200m in Furcilia II to 300m in adults (including females attached with spermatophore). As a whole, however, the *E. pacifica* population did not perform DVM due to the predominance (57% to the total numerical abundance) of non-migratory stages (Calyptopsis I to III). Surface dwelling of Calyptopsis I (the first feeding stage) throughout the day might be closely associated with their feeding mode during early development and survival in the dense phytoplankton layers.

Key words: *Euphausia pacifica*, euphausiid larvae, Japan Sea, spawning behavior, vertical migration

緒 言

北部北太平洋に広く分布する冷水性オキアミ類の一種 *Euphausia pacifica* は動物プランクトンにおける代表的大型植食者であり、一般に数百メートルに及ぶ顕著な昼夜鉛直移動を行うことが知られている (MAUCHLINE and FISHER 1969). この生態特性は本種個体群の生活史を解明していくうえで、重要な意義を持つものであり、小達(1991)は、餌生物の密度変化・光等をオキアミ類の移動要因として報告している。また、BOLLENE *et al.* (1992) は個体発生的な移動、動物プランクトン食性魚類からの逃避による影響についても指摘している。

1995年3月14日受理 日本海区水産研究所業績A第502号

¹⁾ 〒951 新潟市水道町1丁目5939-22 日本海区水産研究所

(Japan Sea National Fisheries Research Institute, Suido-cho, Niigata 951, Japan)

E. pacifica は、日本海南部の富山湾において、動物プランクトン現存量の年平均に対する割合で約30%を占め、単一種としては最優占しており (HIRAKAWA *et al.* 1992)、当海域における低次生物生産構造を把握する為の鍵種として重要な位置を占める。井口ら(1993)によれば、富山湾における本種(後幼生期)の夜間浮上時における最大分布層は、月によって異なり、6・12月は表層まで浮上したのに対して、9月には100m 深付近に留まった。このような本種の昼夜鉛直移動パターンの季節的变化は有光層水温の季節変化と結びついた産卵、幼生の発育、成長及び摂餌などの生物学的諸特性と密接な関連を持つものと考えられる。しかし、富山湾において *E. pacifica* の主産卵期であり、そのふ化幼生の生残にとって重大な時期に相当する春季における、本種の昼夜鉛直移動と生息環境との関連については、未だ明らかにされていない。

本研究は、富山湾における *E. pacifica* の産卵生態及び初期幼生の昼夜鉛直移動様式を解明することを目的とし、野外採集試料に基づき、産卵期である春季の発育段階別昼夜鉛直分布を明らかにすると共に、それらと海洋構造との関連について調べた。更に、本研究結果と夏季の鉛直移動パターン(井口ら 1993)との比較・検討を行い、併せて *E. pacifica* の生活史における幼生の昼夜鉛直移動を考察した。

本文に先立ち、御校閲いただいた日本海区水産研究所海洋環境部小川嘉彦部長、平川和正生物環境研究室長、有益な御批判と御意見を賜った東北大学農学部遠藤宜成助教授に感謝する。また、標本の採集にご協力頂いた日本海区水産研究所所属みずほ丸廣橋昇保船長ならびに乗組員の方々に御礼申し上げる。

材 料 と 方 法

1992年3月9～10日にかけて富山湾湾央の1定点(水深約1000m)において (Fig. 1), 昼夜各1回、日本海区水産研究所調査船みずほ丸(150トン)によりMTDネット(目合:0.35mm, 口径56cm, 側長1.7m, MOTODA 1971)を用いて試料の採集を行った。この定点は、大陸棚が狭小でしかも急深な海底地形、上層の対馬暖流水と下層の日本海固有水の挙動の影響を受ける海洋構造といった、富山湾の特徴として挙げられる2点とも持ち、よって富山湾全体を代表する

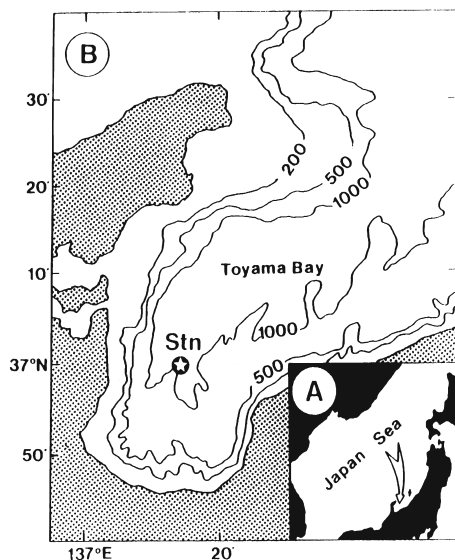


Fig. 1. A: Location of Toyama Bay in the southern Japan Sea. B: Location of the sampling station (circled star) in Toyama Bay, and superimposed depth contours (200, 500, and 1000m).

Table 1. Depth sampled for *Euphausia pacifica* in the daytime and nighttime with MTD nets.

Sampling time	Sampling depth (m)	
	1st cast	2nd cast
09:29-12:00	0, 8, 30, 40, 60, 90, 110, 130, 170,	210, 260, 300, 340, 380, 430, 510, 600
21:43-00:20	0, 8, 40, 60, 120, 160,	260, 350, 400, 440, 530, 620

地点である (内山 1993; 山田・木谷 1994). MTD ネットは約600m 深から表面までを昼間 (09:29~12:00) は17層, 夜間 (21:43~00:20) は12層に分け約44~58分間曳網した. 採集深度はネット枠に装着した深度計により補正して求めた (Table 1). MTD ネット曳網の直前にはCTD (Neil Brown 社製) を用いて0~700m 深までの水温・塩分を測定した. 同時に, クロロフィル *a* 濃度の鉛直分布を調べるために, ロゼット採水器を用いて標準層 (0, 10, 20, 30, 50, 75, 100, 125, 150, 200, 300, 400m) から, その測定用試料を採水した.

有光層において, MTD ネット採集より更に詳細な *E. pacifica* の鉛直分布構造を明らかにするため, MTD ネット終了後の10~11日にかけて, PCP (Palumbo-Chun-Petersen) 型ネット (目合: 0.04mm, 口径: 45cm, 側長: 180cm) を用いて100m 深から表面までの鉛直区分採集 (0~10, 10~20, 20~30, 30~50, 50~75, 75~100m の計6層) を行った. 採集は約6時間間隔で真夜中 (00:40~01:05), 日出直前 (05:30~05:47), 日中 (12:35~13:00), 日没直後 (18:00~18:23), 真夜中 (00:00~00:27) の計5回実施した. これらの全採集試料は船上で直ちに10%中性ホルマリンで固定した. *E. pacifica* の発育段階の識別方法はSUH *et al.* (1993) の分類基準を参照し, 卵, 幼生期 (ノープリウス I~II 期, メタノープリウス期, カリプトピス I~III 期, フルシリア I~VI 期), ジュヴェナイル期 (外部形態より雌雄の区別が不可能), 成体雌・雄の計16段階に分けた. また, 成体については, 雌では精包の受精嚢への付着の有無, 雄では射精管内の精包の有無を各々調べた. 更に, 卵は実体顕微鏡下で外部形態を観察し, その発達程度によって次のようにステージ I~III の3段階に区分した.

ステージ I: 卵は分割が殆ど進んでおらず, 半透明で薄緑色を示す.

ステージ II: I と III の中間段階.

ステージ III: 3対の付属肢 (触角 I, 触角 II, 大顎) の発達を確認出来る卵.

結 果

1 海洋構造

採集点の0~700m 深における夜間の水温及び塩分の鉛直分布を Fig. 2 に示す. 水温は海面から120m 深まではほぼ一定 (11°C) であったが, それ以深では急激に低下し, 200m 深では2.5°C に達した. 一方, 塩分は表層で最低 (33.54) を示したが, 深度が増すにつれて増加し, 150m 深付近で最大 (34.10) に達した. 表層の塩分低下は河川水の稀釈の影響によるものと考えられる (長田・奈倉 1993). しかしながら, 塩分極大層において, 塩分34.2以上の高塩分水として定義される対馬暖流 (YASUI *et al.* 1969) は観察されなかった. 更に, 300m 以深では水温 1°C 以下, 塩分34.0~34.1のほぼ均質な日本海固有水 (須田 1932; YASUI *et al.* 1969) が存在した. この様な温度・塩分の鉛直分布特性は昼間でも観察され, 春季の富山湾における代表的海洋構造 (今村ら 1985) を示しているといえる.

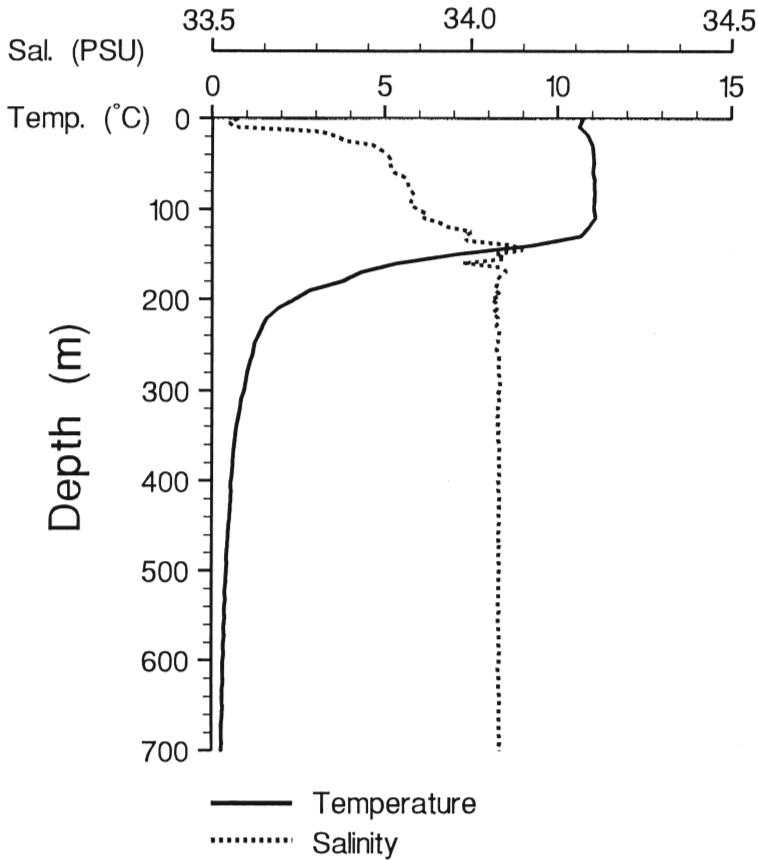


Fig. 2. Vertical profiles of temperature and salinity.

2 昼夜鉛直分布

(1) 卵及びノープリウス

MTD ネット採集試料に基づく、卵及びノープリウス幼生の発育段階別の昼夜鉛直分布を見ると (Fig. 3), 卵は昼間では100m 以浅, 特に40~60m 深で濃密に分布し, 60m 深で最大(1046 個/100m³)に達した. 他方, 夜間では卵は40m 以浅では採集されず, 160m 深で最大の分布(212 個/100m³)が観察されたが, その値は昼間の約 1/5 であった. このことは, 本種が夜間には顕著な産出卵のピークを形成しないことを示している. 300~600m 深では, 昼夜間でその出現量に大差はなく, ほぼ一様に出現する傾向を示した. 各採集深度毎の発育段階別の出現割合を見ると (Table 2), 昼間では, ステージ I が 0~60m 層で56~88%, ステージ II は主に170~260 m 深で57~87%, ステージ III では260m 以深の全層に亘り48~81%を占め, ステージが進んだ卵ほど, より深部でその出現割合を増す傾向を示した. 夜間ではステージ I はわずかに出現しただけであり, 昼間と異なった分布様相を示したが, ステージ II・III は昼間とほぼ類似した鉛直分布パターンを示した.

ノープリウスのうち, I 期は昼夜共に採集されなかった (Fig. 3). また, II 期は夜間400m 深にわずかに出現したが (1 個体/100m³), 昼間は採集されなかった. 他方, メタノープリウスになると, 最大分布層 (昼間183個体/100m³, 夜間14個体/100m³) は昼夜ともほぼ同じ深度

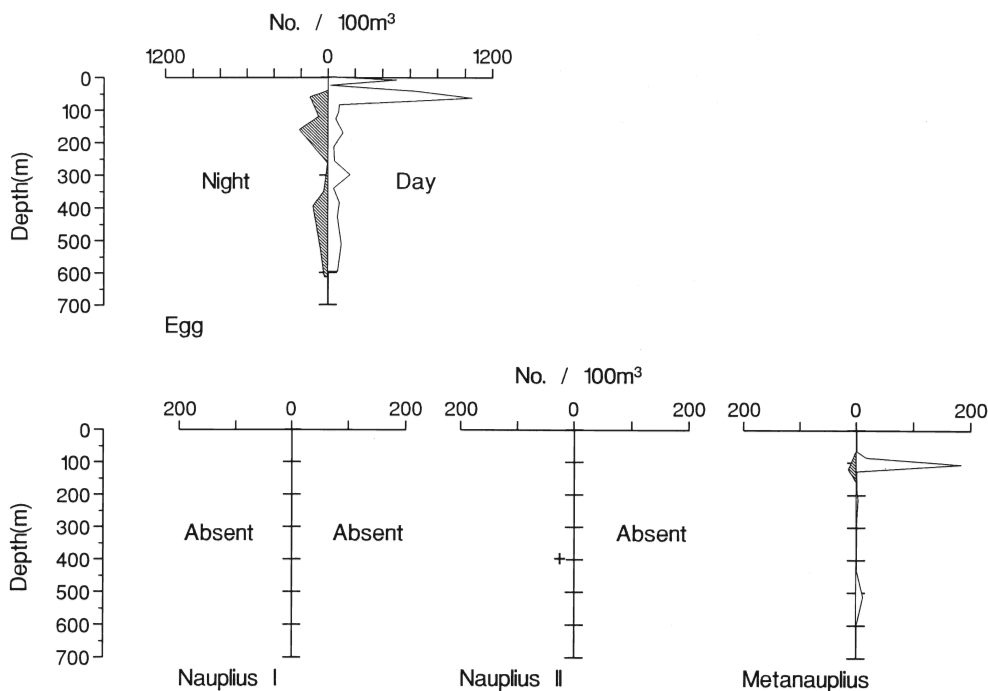


Fig. 3. Vertical distribution in numerical abundance of eggs and three developmental stages (Nauplius I and II, Metanauplius) of *Euphausia pacifica* obtained by MTD net hauls during the daytime (open) and at night (shaded).

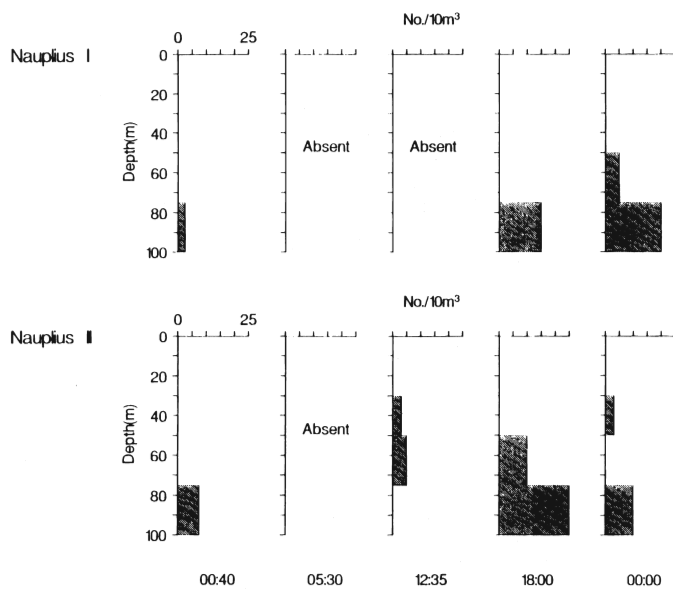


Fig. 4. Vertical distribution in numerical abundance of two developmental stages (Nauplius I and II) of *Euphausia pacifica* in five PCP net hauls at ca. 6 h intervals. Sampling times are given in the lower diagrams on the horizontal axis.

Table 2. Relative abundances (%) of three developmental stages eggs at each sampling depth.

Depth (m)	I	II	III
Day			
0	73.6	22.8	3.5
8	56.0	39.2	4.7
30	85.7	0.0	14.2
40	87.6	12.3	0.0
60	69.3	30.6	0.0
90	35.1	45.9	18.9
110	14.2	14.2	71.4
130	0.0	37.2	62.7
170	0.0	87.0	12.9
210	0.0	73.3	26.6
260	0.0	56.6	43.3
300	0.0	34.2	65.7
340	3.6	28.5	67.8
380	0.0	51.8	48.1
430	0.0	34.3	65.6
510	0.0	39.0	60.9
600	3.4	15.7	80.7
Night			
0, 8, 40		Absent	
60	0.0	100.0	0.0
120	0.0	85.7	14.2
160	0.0	34.6	65.3
260	0.0	73.0	26.9
350	0.0	45.6	54.3
400	2.4	42.6	55.0
440	2.8	47.2	50.0
530	4.0	28.6	67.2
620	3.3	23.3	73.3

(110-120m 深) に形成される特徴を示した。

ノープリウス I 及び II 期は MTD ネット試料では出現しなかったり、しても極めて少数しか出現しなかったため、それらの分布量の経時変化を PCP ネット採集試料に基づき検討した (Fig. 4)。ノープリウス I と II 期は、日出直前～日中の採集の一部では出現しなかったが、昼夜を通じ、共におおよそ 50m 以深に分布し、時間経過にともなう顕著な分布傾向の変化はみられなかった。

(2) カリプトピス、フルシリア及び成体

MTD ネット採集試料に基づき、カリプトピス、フルシリア及び成体までの発育段階毎の出現個体数による昼夜鉛直分布を見ると (Fig. 5)、カリプトピスのうち I～III 期の出現は、昼夜ともほぼ 100m 以浅に限定された。この発育期間中、主分布層は 25～60m 深 (I 期: 昼～2696 個体/100m³, 夜～784 個体/100m³, II 期: 昼～444 個体/100m³, 夜～343 個体/100m³, III 期: 昼

～243個体/100m³, 夜～171個体/100m³)の比較的狭い範囲で観察され、各期を通じての鉛直分布様式には、発育期及び昼夜による顕著な差異は認められなかった。

フルシリアについてみると、夜間の出現様式は、カリプトピスと同様に100m以浅に限定され、特にI～IV期では表面と50m深で濃密に分布した。これに対して、昼間の出現は100m以深にも及んでおり、カリプトピスと明らかに異なる分布パターンを示した。昼間の主分布層はI期では110m深(102個体/100m³)付近に、II期では110m深(124個体/100m³)と210m深(77個体/100m³)に、更に、III期以降になると、210m深(III期136, IV期54, V期18, VI期8個体/100m³)にみられた。すなわち、フルシリアでは発育が進行するにつれて、昼間の分布深度が次第に深部へと移行していく特徴がみられた。従って、フルシリアの鉛直分布様式は、II期以降になると昼夜により著しく異なり、移動距離は約200mに達することが明らかになった。

成体では雌・雄共に類似した昼夜鉛直分布様式を示した。昼間の主分布層は300m深(雌:20個体/100m³, 雄:15個体/100m³)に見られたのに対し、夜間には表面付近(0～8m深)(雌:18個体/100m³, 雄:20個体/100m³)まで浮上した。この主分布層の昼夜間での移動距離はフルシリア(ジュベナイルを含む)のそれ(約200m)と比較し、約100m延長した。

受精嚢に精包を付着していた雌個体は主として夜間は0～60mに、また昼間には200～300mにそれぞれ主分布層が観察されたことから、交接後の個体の鉛直分布には未交接成体雌のそれと比べて差異は見られなかった。また、射精管に精包が観察された雄個体も、そうでない雄成体と同じ分布様式を示した。

考 察

以上の結果(Fig. 5)から *E. pacifica* の顕著な昼夜鉛直移動はフルシリアII期で始まり、発育段階が進むにつれて、その移動距離を増すことが明らかになった。フルシリアのうち、遊泳肢として機能する腹肢はI期では皆無、またはつぼみ状原基であるが、II期では刺毛を生じた内外肢が発生し、遊泳に適したパドル状の形態へと変化する。更に、III期では5対が揃い完成する。このように形態の発達過程と鉛直移動の開始はよく一致しており、顕著な鉛直移動の開始は、本種の腹肢の発達にともなった行動とみなすことができる。一般的に、鉛直移動の開始には、光受容器官の発達・走光性が関与していると言われていたが、強い遊泳力を備えるまでに発育した個体群が主分布層の相違を明確に示すことができると考えられる。

E. pacifica の産卵は、(1)交接後の雌による昼夜移動の特徴、(2)夜間の40m以浅に卵が分布しておらず、昼間の60m層にピークを形成するという産出卵の鉛直分布特性、(3)発育が進んだ卵ほど下層に分布していたことを考え合わせると、ひとつの仮説として、夜間浮上した交接後の雌が、日出前後に深層に下降移動する際に、各個体同時に浮上層内で産卵を行っていることが示唆される。昼間60m深に濃密に分布した卵は沈降しながら、次第に拡散していった結果、夜間では、昼間観察された程顕著なピークは見られなくなるものと解釈される。

採集地点での海洋構造によると(Fig. 2)、産出卵は水温120m以深では急激な水温低下に遭遇し、特に1℃以下の日本海固有水内(300m以深)では、ふ化時間の遅延に伴い(IGUCHI and IKEDA 1994)、ノープリウスの発生及び成長は著しく抑制されることが考えられる。飼育実験によると本種のふ化ノープリウスは卵黄で栄養を賄い、外部栄養に依存していないので、水温1℃では摂餌を開始するカリプトピスI期に達するまでに全て死亡することが知られている(IGUCHI and IKEDA 1994)。また、南極海で卓越する *E. superba* の飼育実験(水温0, 1, 2℃)でもノープリウス幼生は、より高水温で貯蔵エネルギーを効率よく利用し、カリプトピスI期で飢餓状

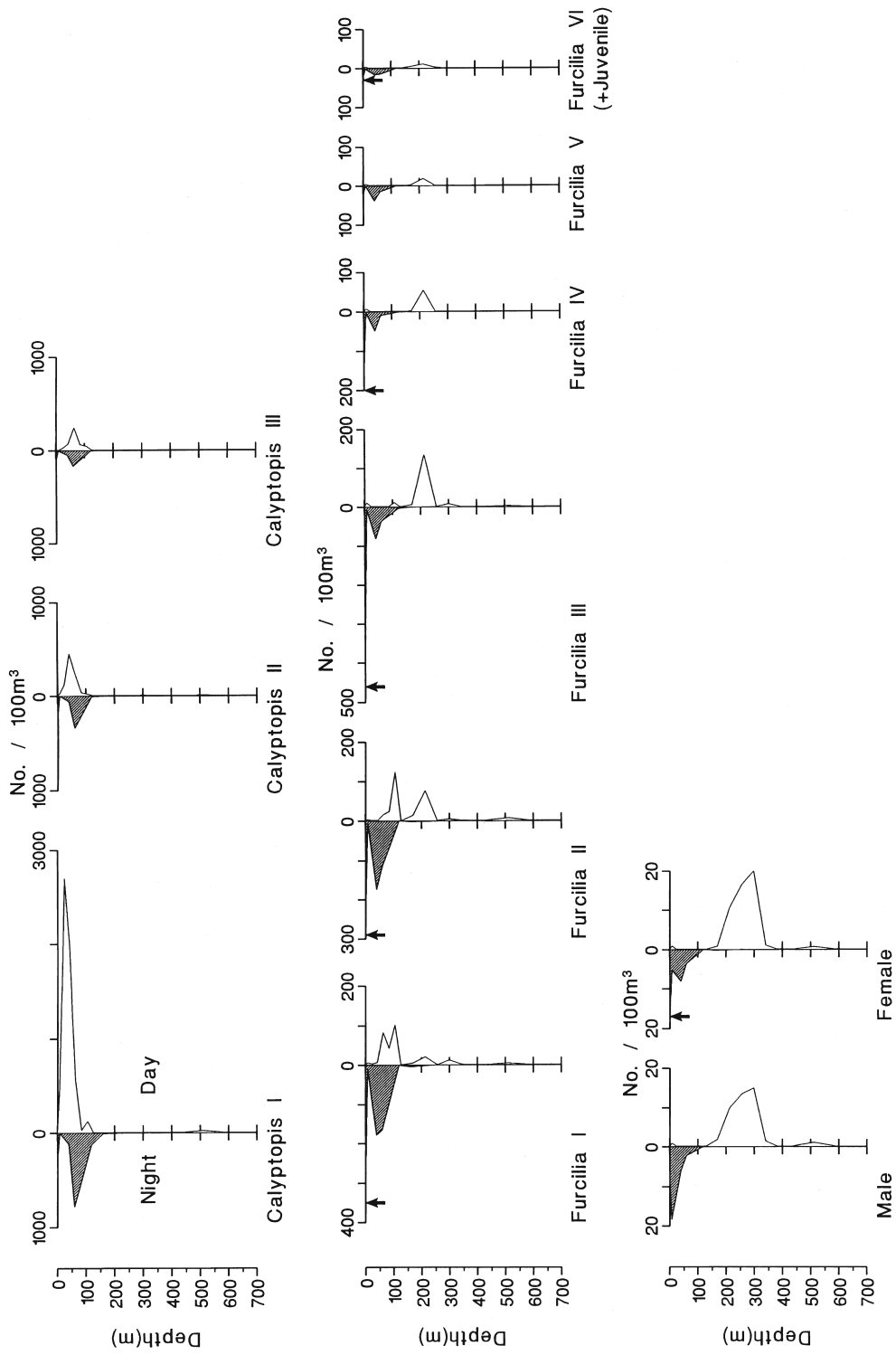


Fig. 5. Vertical distribution in numerical abundance of 12 developmental stages (Calyptopsis I to III, Furcilia I to VI, Juvenile, Male, Female) of *Euphausia pacifica* obtained by MTD net hauls during the daytime (open) and at night (shaded). Arrows denote the maximum abundance at the surface layer.

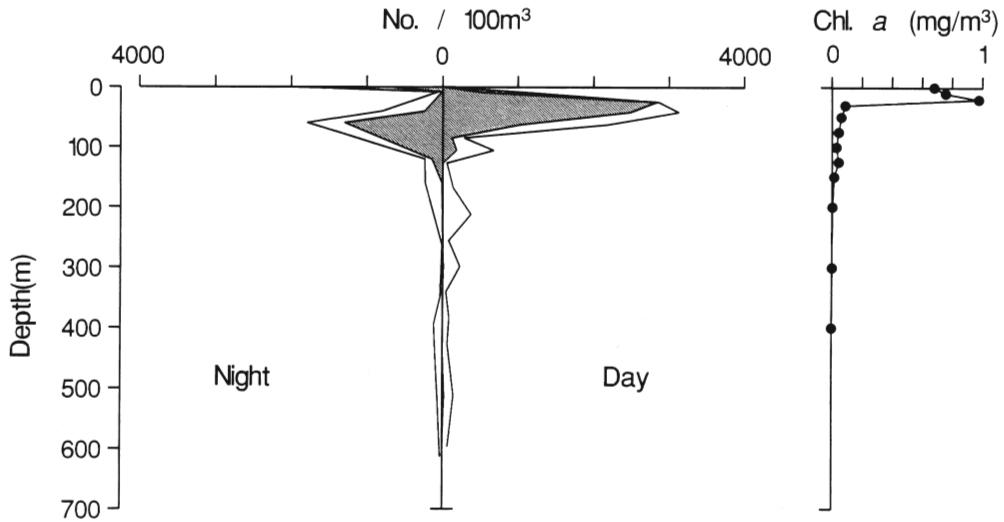


Fig. 6. Vertical distribution in the total numerical abundance (solid line) and the number of Calyptopsis I to III (shaded) of *Euphausia pacifica* obtained by MTD net hauls during the daytime and at night, compared to the vertical profile of chlorophyll *a* concentration (right panel).

態の期間がある範囲（10～14日）を越えると、その後、餌を与えても死亡してしまうことが明らかにされている（ROSS and QUETIN 1989）。これらの知見に照らして考えると、日本海固有水中にふ化ノープリウスが長期間に亘り残留することは、初期生残及びエネルギー収支の面から不利益である。実際に日本海固有水中に分布する卵が再生産に寄与しているかどうかは定かではないが、生残するためには、ふ化幼生は短期間で極低温かつ餌料に乏しい日本海固有水中から抜け出し、好適な餌料環境である表層へ移動することが必要となるであろう。

卵から成体までの各発育段階毎の鉛直分布をまとめ、全体としてみると（Fig. 6）、カリプトピスが全体の57%を占め、卓越したことから、出現個体数としての昼夜鉛直移動は見出されなかった。これは従来富山湾で観察された、6・9・12月における200～300m幅をもつ昼夜鉛直移動（井口ら 1993）と大きく異なり、春季特有の *E. pacifica* の鉛直移動様式であるといえる。本種の生活史の中でのカリプトピスの位置づけを、この様な昼夜鉛直移動から考えると、カリプトピスは昼夜を通して表層に停滞し続ける期間であるといえる。カリプトピスの密度分布と植物プランクトン現存量の指標であるクロロフィル *a* 濃度を対比してみると、両者は共に100m以浅で大きな値を示した（Fig. 6）。このことからカリプトピスの鉛直分布は、生残・成長に不可欠である餌料としての植物プランクトンの鉛直分布と密接な関連を持つものと考えられる。

文 献

- BOLENS, S. M., FROST, B. W. and LIN, T. S. (1992) Recruitment, growth, and diel vertical migration of *Euphausia pacifica* in a temperate fjord. *Mar. Biol.*, **114**, 219-228.
- HIRAKAWA, K., IMAMURA, A. and IKEDA, T. (1992) Seasonal variability in abundance and composition

- of zooplankton in Toyama Bay, southern Japan Sea. *Bull. Japan Sea Natl. Fish. Res. Inst.*, (42), 1-15.
- IGUCHI, N. and IKEDA, T. (1994) Experimental study on brood size, egg hatchability and early development of a euphausiid *Euphausia pacifica* from Toyama Bay, southern Japan Sea. *Bull. Japan Sea Natl. Fish. Res. Inst.*, (44), 49-57.
- 井口直樹・池田 勉・今村明 (1993) 富山湾におけるツノナシオキアミ (*Euphausia pacifica* HANSEN) の成長と生活史. 日本研報告, (43), 69-81.
- 今村 明・石森繁樹・川崎賢一 (1985) 富山湾 III物理. 日本全国沿岸海洋誌. 日本海洋学会沿岸海洋研究部会編, 東海大学出版会, 東京, 990-1000.
- 小達和子 (1991) 三陸・常磐沿岸のツノナシオキアミとその漁業. 水産研究叢書, **40**, 1-97.
- MAUCLINE, J. and FISHER, L. R. (1969) The biology of euphausiids. *Adv. Mar. Biol.*, **7**, 1-454.
- MOTODA, S. (1971) Devices of simple plankton apparatus, V. *Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ.*, **22**, 101-106.
- 長田 宏・奈倉昇 (1993) 富山湾における河川水の流入とクロロフィル *a* 濃度の季節変化. 日本研報告, (43), 55-68.
- ROSS, R. M. and QUETIN, L. B. (1989) Energetic cost to develop to the first feeding stage of *Euphausia superva* DANA and the effect of delays in food availability. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **133**, 103-127.
- 須田院次 (1932) 日本海の底層水について (予報). 海洋時報, **4**, 221-240.
- SUH, H.-L., SOH, H. Y. and HONG, S. Y. (1993) Larval development of the euphausiid *Euphausia pacifica* in the Yellow Sea. *Mar. Biol.*, **115**, 625-633.
- 内山 勇 (1993) 富山湾及び周辺海域の平均的流動パターン. 富山県水産試験場研究報告, (4), 11-30.
- 山田東也・木谷浩三 (1994) 直接測流による富山湾の流動. 日本研報告, (44), 19-30.
- YASUI, M., YASUDA, T., TANIOKA, K. and SHIOTA, O. (1967) Oceanographic studies of the Japan Sea —Water characteristics—. *Oceanogr. Mag.*, **19**, 177-192.