

日本海におけるキタヤムシの体長組成の季節変化と 世代長の特徴：温帯海域における極域的特徴*1*2

西濱 士郎¹⁾・平川 和正²⁾

Seasonal Change of the Size Distribution and Generation Length of the Chaetognath *Sagitta elegans* in the Japan Sea: Arctic Characteristics at a Temperate Latitude *1*2

Shirou NISHIHAMA¹⁾ and Kazumasa HIRAKAWA²⁾

Abstract

Analysis of the size frequency distributions of *Sagitta elegans* from Yamato Tai in the central Japan Sea during 1993 to 1995, shows that the arrow worm has a life span of two years. The population consists of two groups breeding in different years. Spring juveniles [Stage I, body length (B. L.) 4-20mm] mostly grow to Stage II individuals (B. L. 30 mm) by the following spring (1 year old). *S. elegans* seems to mature and reproduce (Stage III, B. L. 26-40mm) during the spring of the second year after hatching. Compared with populations in other waters of the world, specimens from the central Japan Sea have a longer life span and a larger maturity size. Such characteristics are similar to arctic populations, and this is considered to be caused by the low temperature (< 5°C) of the Proper Water of the Japan Sea. We estimated the mean water temperature at which *S. elegans* grew as 0.8°C.

Key words : Generation length, Japan Sea, *Sagitta elegans*, Size distribution

緒 言

キタヤムシ (*Sagitta elegans* VERRILL, 1873) は、環北極圏および隣接する冷水域に広く分布する代表的な肉食性プランクトンである (ALVARIÑO 1965; BIERI 1959; PIERROT-BULTS and NAIR 1991)。日本近海では、本種は北日本の沿岸から沖合域にかけて広く分布しており、その水平・垂直分布パターンや幼生の生態に関する研究がある (鬼頭 1974; KOTORI 1975; KOTORI and KOBAYASHI 1979; TERAZAKI and MARUMO 1979; TERAZAKI 1993; 西濱ら 1995)。

本種の生活史に関しては、ヨーロッパや北米の大西洋側で多くの研究 (例えば RUSSELL 1932; SAMEOTO 1971; TISELIUS and PETERSON 1986; CONWAY and WILLIAMS 1986; PEARRE 1991 など) が

1997年1月13日受理 日本海区水産研究所業績A第512号

¹⁾ 〒907-04 沖縄県石垣市字椋海大田148-446 西海区水産研究所石垣支所

(Ishigaki Tropical Station, Seikai National Fisheries Research Institute, Fukai-Ohta, Ishigaki, Okinawa 907-04, Japan)

²⁾ 〒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)

*1 本研究は環境庁地球環境研究総合推進費「衛星可視域データのグローバルマッピングによる広域環境変動に関する研究」の一部として行った。

*2 本研究の一部は、平成7年8月日本生態学会第42回大会で発表した。

行われてきているのに対して、本邦周辺海域では生活史に関する定量的な研究は少なく、TERAZAKI(1993)によって富山湾における報告がされているにすぎない。これらの報告および小鳥(1979)とPEARRE(1991)の総説によれば、キタヤムシの成熟体長、寿命、年間世代数などが、海域によって異なることが知られている。例えば、カナダ北極圏のハドソン湾では、寿命は2年(年間世代数は0.5)であるが(DUNBER 1962)、大西洋における分布南限付近では、寿命は3ヶ月から7ヶ月で、年間に2から3世代がある(例えばSAMEOTO 1971; Zo 1973; CONWAY and WILLIAMS 1986 など)。この変異は生息水温に関係していると考えられ、高水温ほど成長・成熟が早くなり、寿命が短くなる。したがって、JAKOBSEN(1971)や小鳥(1979)が指摘したように、低緯度海域ほど寿命が短く、年間世代数(あるいは繁殖回数)は増加すると考えられる。

本研究では、日本海中央部大和堆水域におけるヤムシ類の生産過程を把握するため、本水域で周年を通じ優占したキタヤムシ(西濱ら 1995)の体長組成とその季節変化を解析した結果、特徴的な生活史型を明らかにすることができたので、報告する。

本文に先立ち、ご校閲いただいた日本海区水産研究所黒田一紀海洋環境部長に、厚くお礼申し上げます。

材料と方法

動物プランクトンは、日本海区水産研究所の調査船「みずほ丸」(156トン)によって採集された。調査時期は、1993年8月と10月、1994年4月、8月、10月、および1995年4月、6月、8月、10月の9回である。採集は大和堆水域の9定点(Fig. 1)で、口径45cm、目合0.33mmのノルバックネットを用いて、昼夜を問わず、水深500mからの鉛直曳きによって行った(Table 1)。各定点では採集と同時に、CTDによる水深1000mまでの海洋観測を行った。海洋構造の概要については、すでに西濱ら(1995)によって報告されている。

採集したサンプルは船上で10%ホルマリン海水で固定し、陸上の研究室に持ち帰って選別を行った。体長が10mm以上のヤムシ類は肉眼ですべて拾い出し、10mm未満の個体については、サンプルをフォルサム型プランクトン分割器で1/2から1/32に分割して、実体顕微鏡下で選別した。得られたヤムシ類は種レベルに同定し、キタヤムシについては成熟度の判別と体長の測定を行った。成熟度の判別はZo(1973)の用いた簡便法に従って、次の3つの発育段階に区別した。卵巣が全く見られない幼体をStage I、発達途上の卵巣はあるが成熟卵が認められない未成体をStage II、成熟卵が1つ以上認められる成体をStage IIIとした。体長は頭部の先端から尾鰭を除いた尾部の先端までとし、実体顕微鏡下で0.1mmまで読みとり、体長頻度分布図を作成した。体長頻度分布図の解析にはPROGEAN Ver.4.0(堤・田中 1994)を用い、多峰型頻度分布を正規分布に分解した。

結 果

各調査時期における調査定点毎のキタヤムシの分布密度(個体数/m³)を、Fig. 2に示してある。季節間の差異の有無を調べるために、1993年は2群の比較であるからMANN-WHITNEY検定を行い、1994年と1995年は多群の比較になるのでKRUSKAL-WALLIS検定を行った。1993年と1994年については季節間の差異は認められないが($P > 0.1$)、1995年の4月から10月には分布密度が著しく減少している傾向がある($P < 0.005$)。しかし、調査期間中の大和堆水域のキタヤムシの分布密度は、1993年8月と10月、及び1995年の4月と6月に1.0個体/m³より高い値を示す定点

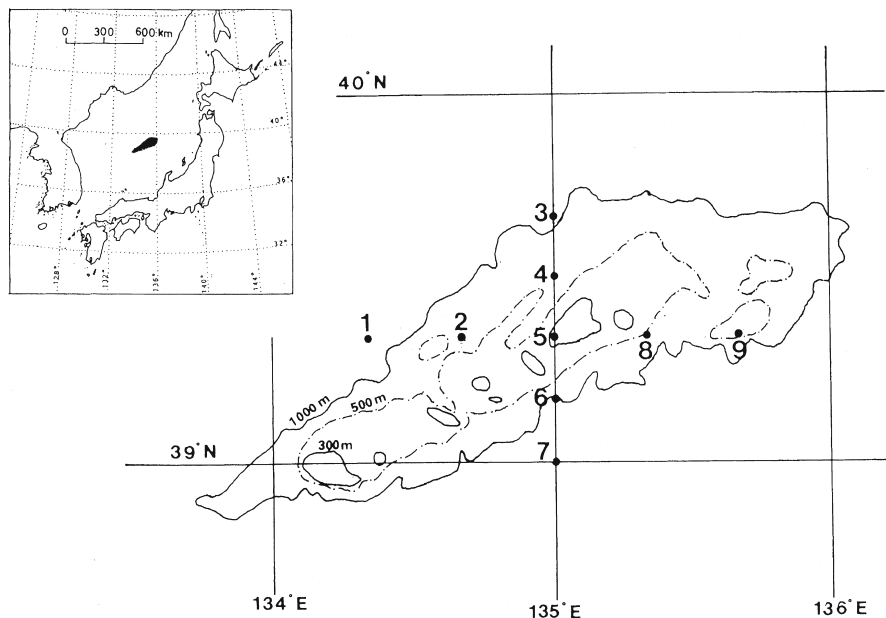


Fig. 1. Location of the study area (Yamato Tai) and positions of the sampling stations.

Table 1. Date and sampling stations surveyed at Yamato Tai.

	Date		Sampling stations
1993	20-22	August	P 1 - P 9
1993	2 - 3	October	P 1 - P 9
1994	20-21	April	P 1 - P 9
1994	23-25	August	P 1 - P 9
1994	8 -10	October	P 1 - P 9
1995	25	April	P 1, P 2, P 5 - P 9
1995	16	June	P 2, P 4 - P 6, P 8
1995	25-30	August	P 1 - P 9
1995	27-28	October	P 1 - P 9

もあったが、全調査期間を通じて、1.0個体/m³以下の値を示した定点が、全体の92.4%(79サンプル中73サンプル)を占め、全サンプルの平均値は0.55個体/m³であったので、変動が少なく比較的安定していたと言えよう。

1993年8月から1995年10月までのキタヤマシの体長組成を、Fig. 3に図示した。1993年8月と10月には、32-33mmと19-20mmにモードを持つ2つのサイズグループが認められる。前者をA群、後者をB群とする。A群は未成熟なStage II、B群はStage Iの幼体でほとんどが占められていた。1994年4月には10mm未満の個体が出現し、ヒストグラムは5つのグループに分けることができた。成熟の進んだStage IIIの個体は26mm以上に出現し、34mm台にモードをもつこれらの成体は、A群が成熟したものと考えられる。同様に、26-28mmにモードのあるStage IIから成るグループはB群と推定される。残る3つのグループは、全て未成熟のStage Iから構成されて

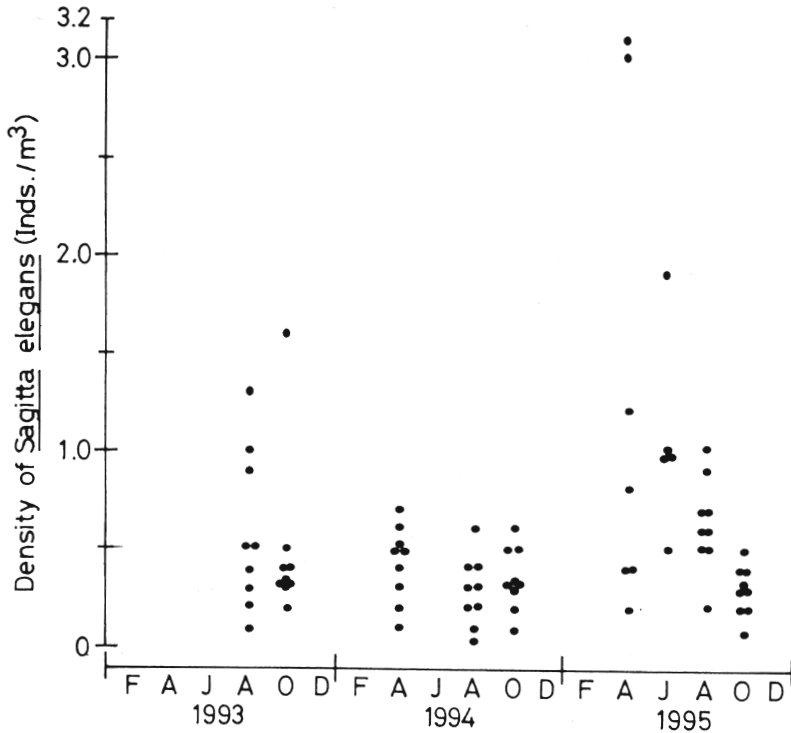


Fig. 2. Seasonal change of the density of *Sagitta elegans* (individuals per m³) at Yamato Tai. Each point represents the density for a station.

おり、A群から産出された1994年の新規発生群と考えられる。これらを各々C1、C2、C3とする。

1994年8月には、成熟個体からなるA群は消失し、B群のモードは30mmに達した。16-18mmにモードがあるグループは、細かく3つの群に分けることもできるが、群間の重なりが大きかったため、これはC1からC3がまとまったものと考えて、これをC群とした。同年10月には、ヒストグラムはより明瞭な2峰型になり、モードはそれぞれ2mmずつ増大した(B群：32-33mm, C群：18-20mm)。

1995年4月には前年の4月同様、幼体のStage I から成体のStage IIIまでが混在し、体長組成は多峰型を示した。B群のモードは36-38mmに、そしてC群は28-30mmに達しており、30mm以上にStage IIIの個体が出現していた。D1とD2は全てStage Iの幼体であったことから、春季までにB群から生まれた新規発生群と考えられる。6月にはB群が消失し、D1とD2はまだ分離可能であったが、続く8月には分離できなくなったので、これをD群とした。8月と10月のヒストグラムの形は、1993年および1994年の8月と10月のそれらと類似した2峰型となり、モードの位置もほぼ一致していた。

以上、体長および成熟段階組成の季節的推移から、各群の発生年と親子関係をまとめると、次のようになる。すなわちA群は1992年に発生し、これが1994年の4月までに発育・成熟してC群を産出し、同様にB群が1993年に発生し、1995年春季までにD群を産出したと考えられる(Fig. 4)。したがって大和堆水域に生息するキタヤムシは、春季に発生し、1世代の長さは約2年、成熟体長は26-40mmであり、1年交代で繁殖する2つの別個のグループがあることになる。

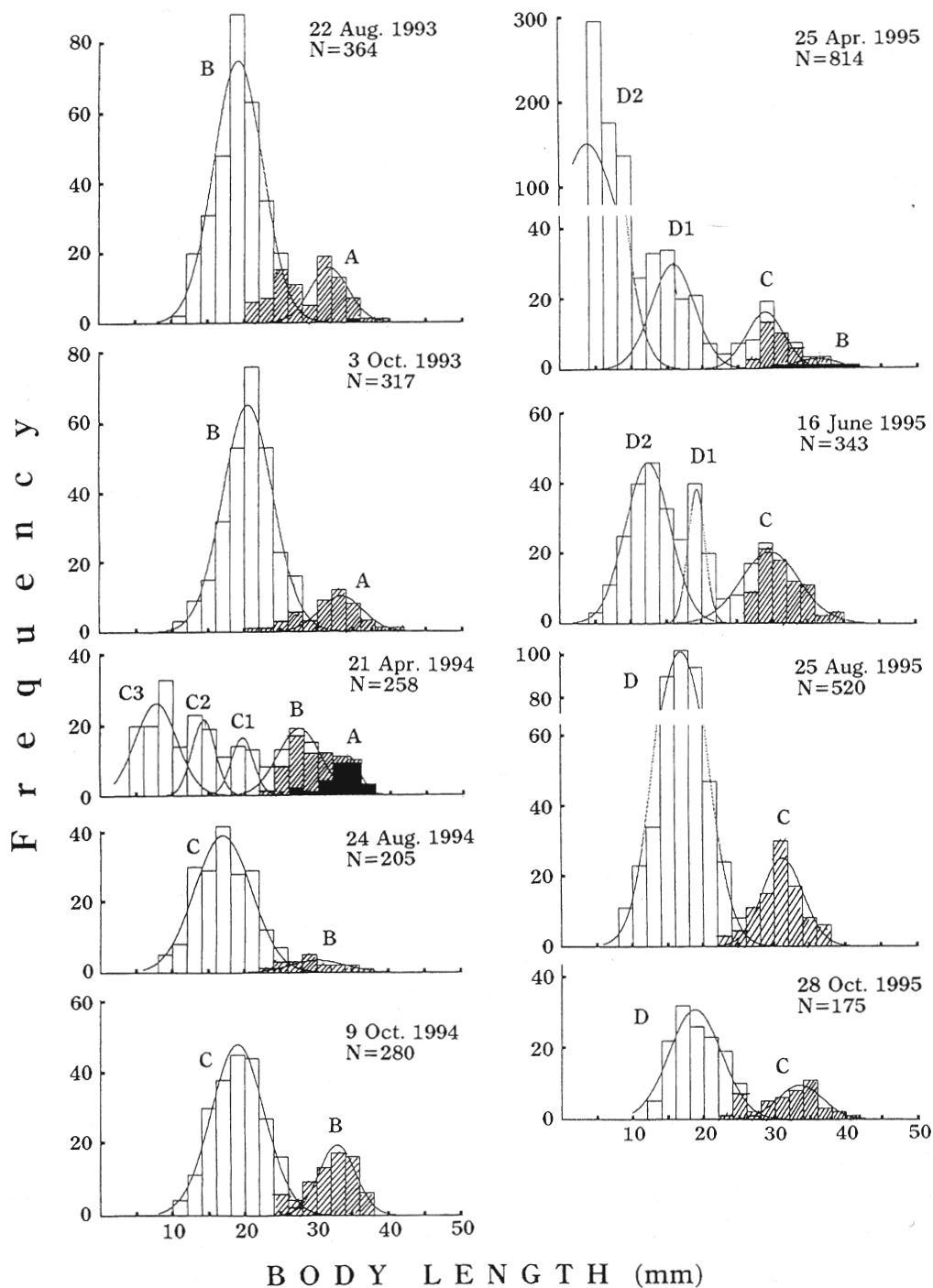


Fig. 3. Seasonal change of the size distribution of *Sagitta elegans* at Yamato Tai. White areas; stage I, hatched areas; Stage II, black areas; Stage III. Specimens for all stations are combined for each sampling period (see Table 1). Curves were fitted by cohort analysis using PROGEAN Ver. 4.0 (TSUTSUMI and TANAKA 1994).

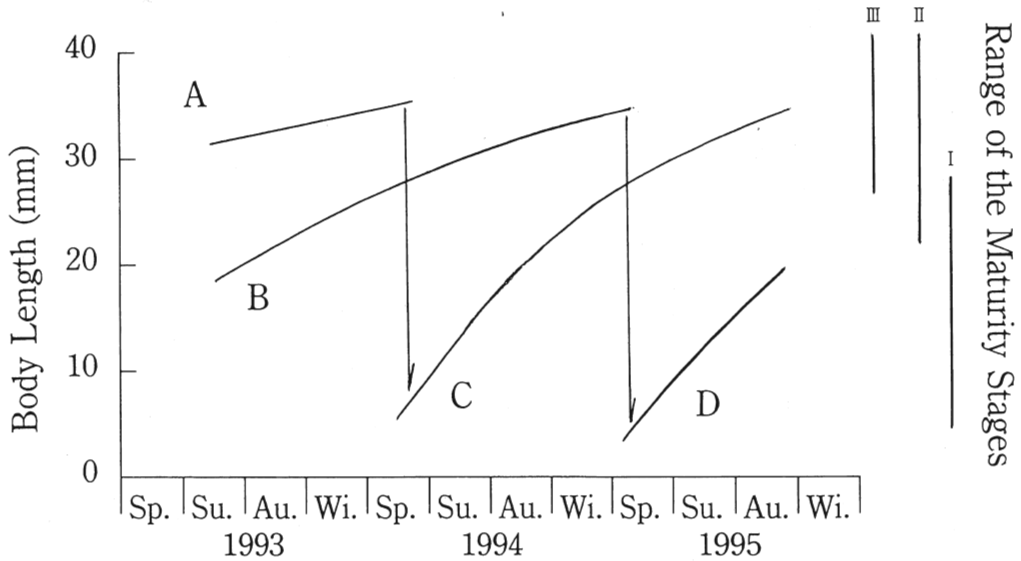


Fig. 4. Schematic diagram of the growth and reproductive cycles of *Sagitta elegans* at Yamato Tai, central Japan Sea. Curves were drawn by tracing the major mode of each year class. Arrows indicate that group A produced group C and group B produced group D.

考 察

ヤムシ類などの動物プランクトンの世代解析においては、生物学的に起源の異なる群が混合している可能性に留意しなければならない。例えば、RUSSELL(1932)はEnglish Channelのキタヤムシには年間4または5世代があるとしているが、JOKOBSEN(1971)が指摘したように、English Channelのような、異水塊の季節的移動や混合が顕著な海域では、起源の異なる個体群が混合して、見かけの繁殖回数や世代数が増えて、生活史の研究は困難になる。またDUNBER(1962)は、潮流の強い海域では大型個体に偏った組成が見られることから、小型個体が潮流に運ばれて流出する可能性を論じている。

西濱ら(1995)によると、大和堆水域は季節的に冷水と暖水が混合する海域であるが、その混合層は表層から約200mまでに限られ、キタヤムシが周年分布していると考えられる200-500m(西濱)*には及ばない。また、キタヤムシの主分布域である深層水の流動は微弱なものであり(長沼 1993)、海域間で大きな移出入があるとは考えにくい。したがって本研究で扱った試料は、時空間的に比較的均質な母集団から得られたものと考えてよいであろう。調査期間中の分布密度の変動が小さかったこと、8月および10月における3年間の体長組成に顕著な相違が認められないことも、このことを支持している。

北大西洋におけるキタヤムシの生活史の研究から、低緯度海域ほど一世代の長さが短くなり、年間世代数が増加すると言われてきた(例えば、JAKOBSEN 1971)。これまでに報告されているキタヤムシの年間世代数と成熟体長の中から、定量的なデータが掲載されているものを、海域毎に列挙してみた(Table 2)。CONWAY and WILLIAMS(1986)と本研究の結果を除けば、低緯度海

*未発表資料

Table 2. Geographical comparison of the number of generations and maturity size of *Sagitta elegans* in various waters of the northern hemisphere.

Locality	Latitude	Number of Generations per yr.	Maturity Size (mm)	Reference
ARCTIC WATERS				
Hudson Bay	65° N	0.5	20 - 40	DUNBER (1962)
NORTHEASTERN ATLANTIC				
Oslofjorden	60° N	1	18 - 30	JAKOBSEN (1971)
Gullmarsfjorden	58° N	1	15 - 31	ØRESLAND (1985)
Irish Sea	54° N	1	12 - 24	ALVAREZ-CADENA (1993)
Celtic Sea	51° 30' N	3	10 - 20	CONWAY and WILLIAMS (1986)
NORTHWESTERN ATLANTIC				
Saint Margaret's Bay	44° 30' N	2	13 - 30	SAMEOTO (1971)
Bedford Basin	44° 30' N	2	18 - 30	ZO (1973)
Long Island Sound	41° N	2	13 - 22	TISELJUS and PETERSON (1986)
NORTHEASTERN PACIFIC				
Dabob Bay	47° 45' N	2	17 - 30	KING (1979)
JAPAN SEA				
Toyama Bay	37° N	2	26 - 36	TERAZAKI (1993)
Yamato Tai	39° N	0.5	26 - 41	This study

域ほど成熟体長が小型化し、年間世代数が増える傾向が伺える。CONWAY and WILLIAMS (1986)の研究海域は緯度は51° 30' Nであり、キタヤムシの分布から見ると、北東大西洋岸での南限に近い(ALVARIÑO 1965; PIERROT-BULTS and NAIR 1991)。したがってこの海域に限れば、先の地理的クラインに当てはまると言えよう。

本研究では、日本海中央部大和堆水域のキタヤムシは、1世代が2年(年間世代数0.5)、成熟体長が26-40mmと推定されたが、これはDUNBER(1962)が報告しているハドソン湾(65° N)での例に酷似している(Table 2)。大和堆水域は北緯39-40° に位置し、キタヤムシの分布南限(35° - 40° N)に近い(BIERI 1959; ALVARIÑO 1965; PIERROT-BULTS and NAIR 1991)。したがって、緯度だけから考えるならば、年間2世代以上の世代数が予測される。実際に、日本海南部の富山湾(37° N)においては、本種は年間2世代、成熟体長26-36mmを示すことが報告されている(TERAZAKI 1993)。しかしながら、本研究で明らかになった長寿命は、大和堆水域のキタヤムシが同じ分布南限に近い富山湾とは異なり、高緯度海域と類似した環境に生息していることを示している。

北極圏と大和堆水域のキタヤムシに共通する環境条件としては、低水温が考えられる。DUNBER(1962)が調査を行った海域では、調査が実施された7-8月でさえ、表層水温はほとんどの地点で5℃以下であり、50-100m以深では氷点下になる(DUNBER 1958)。大和堆水域でのキタヤムシの生息水温は、主分布層である200-500mにおける水温分布からみると、通常0.5-5℃である(西濱ら 1995)。水温躍層が顕著でない時期には、夜間に未成熟個体が表層(16-17℃)に現れることもあるが(西濱)*、年間を通じての本種の生息域は日本海固有水(T: <1.0℃, S: 34.0-34.1PSU)であるといつてよい。このような低水温環境に生息するため、本種

*未発表資料

の成長速度は遅くなり、世代の長さが2年におよぶと考えられる。

環境水温がキタヤムシの生活史に大きな影響を与えることを定量的に明らかにしたのは、SAMEOTO(1971)である。彼はカナダ東岸のSaint Margaret's Bayにおいて、詳細な個体群解析を行い、様々な生活史パラメータと水温の関係を数式化した。その中で、亜個体群の1世代の日数(GT)と亜個体群が経験する平均水温(T°C)との関係を求め、次式を得ている。

$$GT = 611.51/T^{0.811}$$

大和堆における結果(730日)をこの式に代入すると、水温0.8°Cが得られる。これは大和堆の水深250-400mで記録される水温であり(西濱)*、キタヤムシの主分布層によく一致する。TERAZAKI(1993)も、富山湾のキタヤムシの世代長(300-365日)をこの式に代入して算出した1.9-2.3°Cの水温が、富山湾の水深250-300mで周年観測される値であると述べている。SAMEOTO(1971)の式は、最小二乗法で求めた経験式であり、必ずしも他の海域の事例に適用できないかもしれない。しかしながら、本式は日本海での2つの事例に対して、妥当な値(生活史を通しての生息水温)が算出されたことから、キタヤムシの世代長と生息水温との関係を解析していく上での有効な指針として利用できるであろう。

文 献

- ALVAREZ-CADENA, J. N. (1993) Life cycle, abundance, gonadic stages and size frequency distribution of the chaetognath *Sagitta elegans* VERRILL in the north-eastern Irish Sea. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **37**, 15-25.
- ALVARIÑO, A. (1965) Chaetognaths. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **3**, 115-194.
- BIERI, R. (1959) The distribution of the planktonic Chaetognatha in the Pacific and their relationship to the water masses. *Limnol. Oceanogr.*, **4**, 1-28.
- CONWAY, D. V. P. and WILLIAMS, R. (1986) Seasonal population structure, vertical distribution and migration of the chaetognath *Sagitta elegans* in the Celtic Sea. *Mar. Biol.*, **93**, 377-387.
- DUNBER, M. J. (1958) Physical oceanographic results of the "Calanus" expeditions in Ungava Bay, Frobisher Bay, Cumberland Sound, Hudson Strait and northern Hudson Bay, 1949-1955. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **15**, 155-201.
- DUNBER, M. J. (1962) The life cycle of *Sagitta elegans* in arctic and subarctic seas, and the modifying effects of hydrographic differences in the environment. *J. Mar. Res.*, **20**, 76-91.
- JAKOBSEN, T. (1971) On the biology of *Sagitta elegans* VERRILL and *Sagitta setosa* J. MÜLLER in inner Oslofjord. *Norwegian J. Zool.*, **19**, 201-225.
- KING, K. R. (1979) The life history and vertical distribution of the chaetognath, *Sagitta elegans*, in Dabob Bay, Washington. *J. Plankton Res.*, **1**, 153-167.
- 鬼頭正隆 (1974) 毛顎類. pp65-85. 元田茂編 海洋学講座第10巻 海洋プランクトン, 東京大学出版会, 東京.
- KOTORI, M. (1975) Morphology of *Sagitta elegans* (Chaetognatha) in early larval stages. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **31**, 139-144.
- 小島守之 (1979) *Sagitta elegans* VERRILLの生殖と生活史(総説). 日本プランクトン学会報 **26**, 25-39
- KOTORI, M. and KOBAYASHI, T. (1979) Plankton investigations in Ishikari Bay, Hokkaido. IV. A brief description of five species of Chaetognatha, with a note on their vertical distribution. *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.*, (44), 39-55.
- 長沼光亮 (1993) 日本海の特長(Ⅱ). 日本海区水産試験研究連絡ニュース, (365), 1-7.
- 西濱士郎・井口直樹・平川和正 (1995) 日本海中央部大和堆水域におけるヤムシ類の出現量および種組成の季節変化. 日水研報告, (45), 47-58.
- ØRESLAND, V. (1985) Temporal size and maturity stage distribution of *Sagitta elegans* and occurrence of other chaetognath species in Gullmarsfjorden, Sweden. *Sarsia*, **70**, 95-101.
- PEARRE, S. JR. (1991) Growth and reproduction. pp61-75. In *The Biology of Chaetognaths*. ed. by BONE Q., KAPP H. and PIERROT-BULTS A. C. Oxford Science Publications, Oxford.

*未発表資料

- PIERROT-BULTS, A. C. and NAIR, V. R. (1991) Distribution patterns in Chaetognatha. pp86-116. In *The Biology of Chaetognaths*. ed. by BONE Q., KAPP H. and PIERROT-BULTS A. C. Oxford Science Publications, Oxford.
- RUSSELL, F. S. (1932) On the biology of *Sagitta*. The breeding and growth of *Sagitta elegans* VERRILL in the Plymouth area, 1930-31. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **18**, 131-146.
- SAMEOTO, D. D. (1971) Life history, ecological production, and an empirical mathematical model of the population of *Sagitta elegans* in St. Margaret's Bay, Nova Scotia. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **28**, 971-985.
- TERAZAKI, M. (1993) Seasonal variation and life history of the pelagic Chaetognatha, *Sagitta elegans* VERRILL, in Toyama Bay, southern Japan Sea. *J. Plankton Res.*, **15**, 703-714.
- TERAZAKI, M. and MARUMO, R. (1979) Diurnal vertical migration of *Sagitta elegans* VERRILL in the western North Pacific Ocean. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **26**, 11-17.
- TISELIUS, P. T. and PETERSON, W. T. (1986) Life history and population dynamics of the chaetognath *Sagitta elegans* in central Long Island Sound. *J. Plankton Res.*, **8**, 183-195.
- 堤 裕昭・田中雅生 (1994) グラフ化法およびシンプレックス法をもとにしたコンピュータ・プログラムによる体長頻度分布のコホート解析について. 日本ベントス学会誌, (46), 1-10.
- ZO, Z. (1973) Breeding and growth of the chaetognath *Sagitta elegans* in Bedford Basin. *Limnol. Oceanogr.*, **18**, 750-756.