

鹿児島湾で卓越するカイアシ類の成長速度 - 擬似コホート飼育法による推定 -

小針統,^{1*} 今村汐里,¹ 上田愛,¹ 幅野明正²

Growth Rate of Predominant Copepods in Kagoshima Bay - Estimation by Artificial Cohort Method -

Toru Kobari^{1*}, Shiori Imamura¹, Ai Ueda¹, and Akimasa Habano²

Key words : zooplankton, copepods, growth rate, stage duration, artificial cohort method

Abstract

Growth rate of predominant copepods in Kagoshima Bay was estimated by the artificial cohort method established by Kimmerer and McKinnon (1987). Most predominant calanoid copepod was *Paracalanus parvus* sensu lato in June and July, and *Paracalanus crassirostris* in September. Subsequent development was observed for some incubations, although temporal changes of stage composition was obscure for most experimental bags due to the insufficient size fractionation at start of incubation. Instantaneous growth rate was estimated to be 0.05 to 0.32 day⁻¹ for *P. parvus* s.l. and 0.06 to 0.20 day⁻¹ for *P. crassirostris*. Growth rates showed a negative correlation to ambient temperature and positive to chlorophyll *a* concentration of micro-sized phytoplankton. The estimates by artificial cohort methods were lower than those calculated from the empirical models, indicating food limitation on growth in Kagoshima Bay. Large variance of the estimates might be associated with size selective mortality and age structure within stage.

カイアシ類は、世界の海洋において豊度・バイオマス共に動物プランクトンで最も卓越する分類群である。¹⁾ 植物プランクトンだけでなく、繊毛虫などのマイクロ動物プランクトン、糞粒や死骸など様々な粒状有機物を捕捉して同化し、体内に固定したエネルギーを魚介類、鯨類、海鳥類など高次栄養段階へ転送する役割を担っていることから、²⁾ カイアシ類の生産は海洋生態系のエネルギーフローや物質循環を知る上で極めて重要なパラメータである。これまで、海洋における基礎生産の推定には多くの努力がなされてきたものの、カイアシ類の生産については成長速度の適切な測定方法が確立されていないため、知見がそれほど多くない。³⁾

これまでの研究によれば、海産カイアシ類の成長における水温と餌濃度の影響が室内飼育実験から検討されており、水温はステージ滞留時間と体重を決定し、^{4, 5)} ある水温下での成長速度は餌濃度に対して飽和するとされてきた。^{6, 7)} しかし、野外個体群が経験した餌環境を知することは極めて困難であり、室内実験結果を野外に適用することも限界がある。⁸⁾ また、野外個体群における成長速度の直接的な測定は沿岸域に限られており、高頻度時系列標本解析によって識別されたコホート解析によってのみ成されていた。⁹⁻¹⁴⁾ これは、常に新規加入のある熱帯〜亜熱帯カイアシ類や小型カイアシ類、水塊の移流や拡散が顕著な海域ではコホートを識別することが困難

1* 鹿児島大学水産学部水産生物・海洋分野

(Fisheries Biology and Oceanography Division, Faculty of Fisheries, Kagoshima University, 4-50-20 Shimoarata, Kagoshima 890-0056, Japan)

*Email: kobari@fish.kagoshima-u.ac.jp

2 鹿児島大学水産学部南星丸

(Faculty of Fisheries, Kagoshima University, 4-50-20 Shimoarata, Kagoshima 890-0056, Japan)

であったり、外洋域などではコホート解析に十分な高頻度時系列標本を確保することが現実的に難しいからである。従って、野外個体群の成長を簡便に測定する方法の確立が必要となってくる。

Kimmerer and McKinnon¹⁵⁾ は、採取された生鮮カイアシ類個体群をふるいでサイズ別に分画し、擬似的に作製したコホートを飼育することにより、成長速度を測定できることを報告した（擬似コホート飼育法）。この擬似コホート飼育法による成長速度推定の利点は、①複雑な実験プロトコルを必要としないこと、②様々な海域や動物プランクトンに適用できること、にある。

そこで本研究では、世代時間が短く、亜熱帯海域で卓越するカイアシ類が多く生息する鹿児島湾において、¹⁶⁾

擬似コホート飼育法を用いてこれらカイアシ類個体群を飼育し、成長速度の推定を試みた。

実験方法

飼育海水の作製

擬似コホート飼育法 (AC_{LW}) による飼育実験は、2006 年 6 月～9 月に鹿児島湾において、鹿児島大学水産学部練習船南星丸で行った (Table 1)。生鮮カイアシ

類を飼育するための海水は、減圧ポンプ (VP) あるいは船底ポンプ (GSP) で汲み上げた自然海水を採取し、この自然海水をナイロン製プランクトンネット地 (目合い 0.05mm) で重力濾過しながら、酸洗浄済みの 10L ポリエチレンバッグに満たした。飼育海水の入ったポリエチレンバッグは、船底ポンプで汲み上げた海水を流しながら採水深度の水温に維持した飼育水槽内に入れておいた。

生鮮標本の処理と飼育

生鮮カイアシ類は、個体の損傷を避けるために 2～5L のコットエンドを付けた大型リングネット (直径 70cm, 目合い 0.05mm または 0.10mm) を用いて毎分 30m 以下で曳網して採取し、20L ポリプロピレン製容器に静かに移し入れた。容器の底にナイロン製プランクトンネットを貼ったサイズ分画器を静かに沈めることで、生鮮カイアシ類をふるいにかけて、サイズ分画器の目合いより小型の個体から成る集団 (擬似コホート) を分画した。サイズ分画は、0.05-0.10mm, 0.10-0.15mm, 0.15-0.20mm, 0.15-0.20mm, 0.20-0.25mm, 0.25-0.30mm, >0.30mm である (Table 1)。各サイズ群の生鮮標本は等分割し、飼育海水を満たしたポリエチレンバッグにサ

Table 1. Size fraction, replicates and conditions of artificial cohort experiments. WT: ambient water temperature. CHL: chlorophyll *a* concentration. S: starting point of incubation. IM: intermediate point of incubation. F: final point of incubation. GSP: GS pump. VP: Vacuum pump.

Date	Size fraction (mm)	Replicates			Duration (hour)		Water sampling	WT (°C)	CHL (mg m ⁻³)		
		S	IM	F	IM	F			S	IM	F
Jun 07, 06	0.10-0.20	1	0	3	-	50	GSP	23.5	0.4	-	1.4
	0.20-0.30	1	0	3	-	50	GSP	23.5	0.4	-	1.3
	>0.30	1	0	3	-	50	GSP	23.5	0.4	-	1.4
Jul 18, 06	0.10-0.15	1	2	2	24	50	GSP	28.8	0.1	0.8	0.9
	0.15-0.20	1	2	2	24	50	GSP	28.8	0.1	0.6	0.9
	0.20-0.25	1	2	2	24	50	GSP	28.8	0.1	0.4	0.6
	0.25-0.30	1	2	2	24	50	GSP	28.8	0.1	0.4	0.6
	>0.30	1	2	2	24	50	GSP	28.8	0.1	1.8	1.9
Sep 25, 06	0.05-0.10	1	2	2	23	48	GSP	27.2	0.6	0.7	1.1
	0.10-0.15	1	2	2	23	48	GSP	27.2	0.6	0.7	1.1
	0.15-0.20	1	2	2	23	48	GSP	27.2	0.6	0.7	1.2
	0.20-0.25	1	2	2	23	48	GSP	27.2	0.6	0.9	1.3
Sep 25, 06	0.05-0.10	1	2	2	22	47	VP	27.2	0.6	0.8	1.1
	0.10-0.15	1	2	2	22	47	VP	27.2	0.6	0.6	1.6
	0.15-0.20	1	2	2	22	47	VP	27.2	0.6	0.6	1.5
	0.20-0.25	1	2	2	22	47	VP	27.2	0.6	0.7	1.8

イフォンで分注すると共に、実験開始時標本として採取した。生鮮カイアシ類を分注したポリエチレンバッグは飼育水槽に入れ、遮光布で海面照度の 50% に減光した。ポリエチレンバッグは約 24 時間後および約 48 時間後に取り出し、実験終了時標本を採取した。実験開始時、終了時の標本はプランクトンネット地（目合い 0.05mm）で濃縮し、中性ホルマリン（最終濃度 5%）で固定した。

飼育中の餌濃度を測定するため、実験開始時、終了時の飼育海水を採取してクロロフィル *a* 濃度を測定した。採取した海水を 20KPa 以下で減圧濾過しながら、ナイロン製プランクトンネット地（孔径 20 μ m）、ミリポア社製オムニポアフィルター（孔径 5 μ m）、ワットマン社製 GF/F フィルター（孔径 0.7 μ m）で連続サイズ分画した。濾過したフィルター類は N,N-ジメチルホルムアミド中に浸し、遮光された冷凍庫で 24 時間以上色素抽出した。¹⁷⁾ クロロフィル *a* 濃度 (*CHL*) は、ターナーデザイン社製蛍光光度計 (TD-700) を用いて非酸化法¹⁸⁾ により測定した。飼育海水の水温は、YSI ナノテック社製の YSI 63 で測定した。

検鏡

識別計数するカイアシ類は、ポリエチレンバッグ内で出現個体数が最も多かったカラノイダカイアシ類を取り扱った。固定標本を元田式プランクトン分割器で適宜分割し、実体顕微鏡下でコペポダイト 1 期～6 期の発育段階別に、成体では雌雄別に識別計数した。また、各発育段階において 50 個体をデジタルカメラ (Nikon COOLPIX) で撮影し、撮影された画像は画像解析ソフト (Lumina Vision) を用いて全長を測定し（測定精度 10 μ m）、各発育段階の平均全長 (*MTL* : mm) を求めた。

成長速度の測定

各発育段階の平均全長は、下記の既報の体長体重換算式¹⁹⁾ に代入し、発育段階 *i* の平均乾燥体重 (*MDW* : μ g) に変換した。

$$\text{Log}MDW_i = 0.8810 + 2.3579\text{Log}MTL_i \quad (1)$$

また、実験開始時と終了時の擬似コホート全体の乾燥体重 (*W* : μ g) は、下記の式により求めた。

$$W = \sum P_i \times MDW_i \quad (2)$$

ここで、 P_i は全個体数に占める発育段階 *i* の割合である。瞬間成長速度 (g_{AC} : day^{-1}) は、実験開始時と終了時の擬似コホート全体の乾燥体重の変化から求めた。

$$g_{AC} = (\text{Ln}W_t - \text{Ln}W_o) / t \quad (3)$$

W_t : 実験終了時の

擬似コホート全体の乾燥体重 (μ g)

W_o : 実験開始時の

擬似コホート全体の乾燥体重 (μ g)

t : 飼育時間 (day)

但し、飼育開始時において、自然状態下での個体数密度が低いためにポリエチレンバッグ内の個体数が 10 個体以下になった実験区や、小型あるいは大型個体が混入したために発育段階組成が二峰型を示し明瞭なコホートを作製できなかった実験区は、瞬間成長速度の誤差が大きくなるため、³⁾ 解析から除外した。

既報の 4 つのグローバルモデルからも瞬間成長速度 (g_{HLo} , g_{HS} , g_{HLd} , g_{HB}) を推定し (Table 2)、擬似コホート法の推定値と比較した。

Huntley-Lopez モデル²⁰⁾

$$g_{HLo} = 0.0445 \times e^{0.111T} \quad (4)$$

Hirst-Sheader モデル²¹⁾

$$g_{HS} = 10^{(0.0246T - 0.2962\log(CW) - 1.1355)} \quad (5)$$

Hirst-Lampitt モデル²²⁾

$$g_{HLd} = 10^{(0.0087T - 0.4902\log(CW) - 0.7568)} \quad (6)$$

Hirst-Bunker モデル²³⁾

コペポダイト幼体期 :

$$g_{HB} = 10^{(-0.0143T - 0.363\log(CW) - 0.135\log(CHL) - 0.105)} \quad (7)$$

成体 :

$$g_{HB} = 10^{(0.0125T - 0.230\log(CW) - 0.729\log(CHL) - 1.348)} \quad (8)$$

CW_i : 発育段階 *i* の炭素換算体重 (μ gC)

T : 飼育水温 ($^{\circ}$ C)

CHL : 飼育クロロフィル *a* 濃度 (μ g L⁻¹)

Table 2. Empirical models to estimate weight-specific growth rate of copepods. C1-C6: copepodite stage 1 to 6. g: weight specific growth rate (day^{-1}). WT: ambient water temperature ($^{\circ}$ C). CW: animal body carbon weight (μ gC). CHL: ambient chlorophyll *a* concentration (μ g L⁻¹).

Source	Stage	Model
Huntley & Lopez (1992)	C1-C6	$g = 0.0445e^{0.111WT}$
Hirst & Sheader (1997)	C1-C6	$\text{Log}_{10}g = 0.0246WT - 0.2965\text{Log}_{10}CW - 1.1355$
Hirst & Lampitt (1998)	C1-C6	$\text{Log}_{10}g = 0.0087WT - 0.4902\text{Log}_{10}CW - 0.7568$
Hirst & Bunker (2003)	C1-C5	$\text{Log}_{10}g = -0.0143WT - 0.363\text{Log}_{10}CW + 0.135\text{Log}_{10}(CHL) - 0.105$
	C6	$\text{Log}_{10}g = -0.0125WT - 0.230\text{Log}_{10}CW + 0.729\text{Log}_{10}(CHL) - 1.348$

炭素換算した体重は、Peter and Downing²⁴⁾に従って乾燥体重の40%とした。Huntley-Lopez モデル以外のグローバルモデルでは特定の発育段階の瞬間成長速度が算出されるので、擬似コホート法の推定値と比較するため下記の式によりグローバルモデル (g_{GM}) の瞬間成長速度を個体群全体の平均的な瞬間成長速度に変換した。

$$g = \Sigma (P_i \times g_{GM}) / 100 \quad (9)$$

結果

発育段階組成

6月には、*Paracalanus parvus* sensu latu がカラノイダ科カイアシ類で最も優占し、その発育段階組成を Fig. 1 に示した。飼育開始時 (S) において、0.10-0.20mm 分画区ではコペポダイト4期よりも若齢幼体を分画できたが、それ以外の分画区では全ての発育段階が出現するか発育段階組成が二峰型を示し、特定の発育段階を分画できなかった。飼育終了時に0.10-0.20mm 分画区ではコペポダイト3期幼体に最頻値が推移したのに対し、他の分画区では発育段階組成の推移が不明瞭であった。飼育50時間後 (F_A - F_C) の個体数密度 (n) は、0.10-0.20mm 分画区では飼育開始時と差が認められなかったが、他の

分画区では飼育開始時の75%以下となった。

7月にも *P. parvus* s.l. がカラノイダ科カイアシ類で優占したが、個体数密度 (n) は6月よりも減少した (Fig. 2)。いずれの分画区でも飼育開始時 (S) に特定の発育段階を分画できず、個体数密度が極端に低かった。飼育24時間後 (IM_A, IM_B)、50時間後 (F_A, F_B) には、いずれの分画区でも発育段階組成の推移は不明瞭であり、個体数密度は飼育開始時の30%となる実験区もあった。

9月には *Paracalanus crassirostris* がカラノイダ科カイアシ類で最も多く出現していた。GSP 海水による飼育開始時 (S) には、0.05-0.10mm 分画区でコペポダイト3期幼体よりも若齢幼体を分画できたが、他の分画区では全ての発育段階が含まれ、特定の発育段階を分画できなかった (Fig. 3)。飼育24時間後 (IM_A, IM_B)、48時間後 (F_A, F_B) には、0.05-0.10mm 分画区では明瞭な発育段階の推移が認められず、個体数密度 (n) は飼育開始時の5%まで減少した。他の分画区ではコペポダイト初期幼体が減少し成体が増加したものの、個体数密度は飼育開始時の15-60%であった。VP 海水による飼育開始時 (S) も、0.05-0.10mm 分画区ではコペポダイト3期幼体よりも若齢幼体を分画できたが、他の分画区では全ての発育

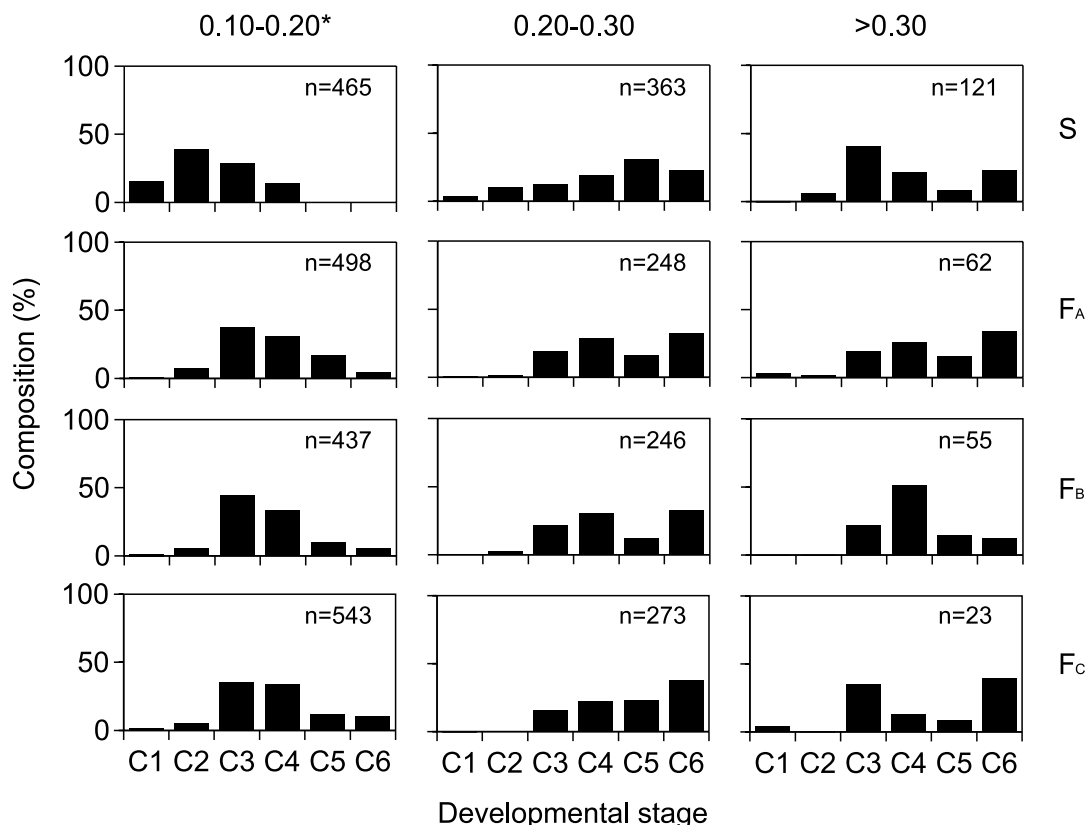


Fig. 1. Stage composition of *Paracalanus parvus* s.l. at start (S) and final (F) point of incubation on 7 June 2006. Asterisk shows the experiments which instantaneous growth rates were estimated. n: number of animals in experiment bag. C1-C6: copepodite stage 1 to 6. F_A-F_C: Replicates at final point of incubation.

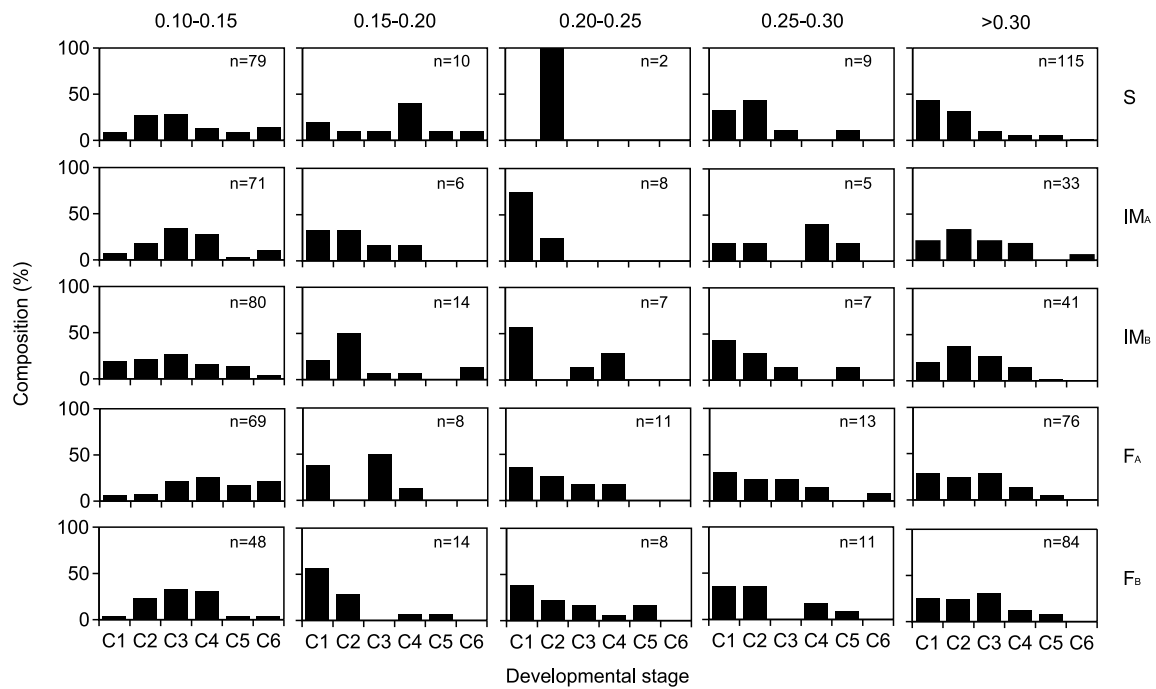


Fig. 2. Stage composition of *Paracaulus parvus* s.l. at start (S), intermediate (IM) and final point (F) of incubation on 18 July 2006. Asterisk shows the experiments which instantaneous growth rates were estimated. n: number of animals in experiment bag. C1-C6: copepodite stage 1 to 6. IM_A-IM_B: Replicates at intermediate point of incubation. F_A-F_B: Replicates at final point of incubation.

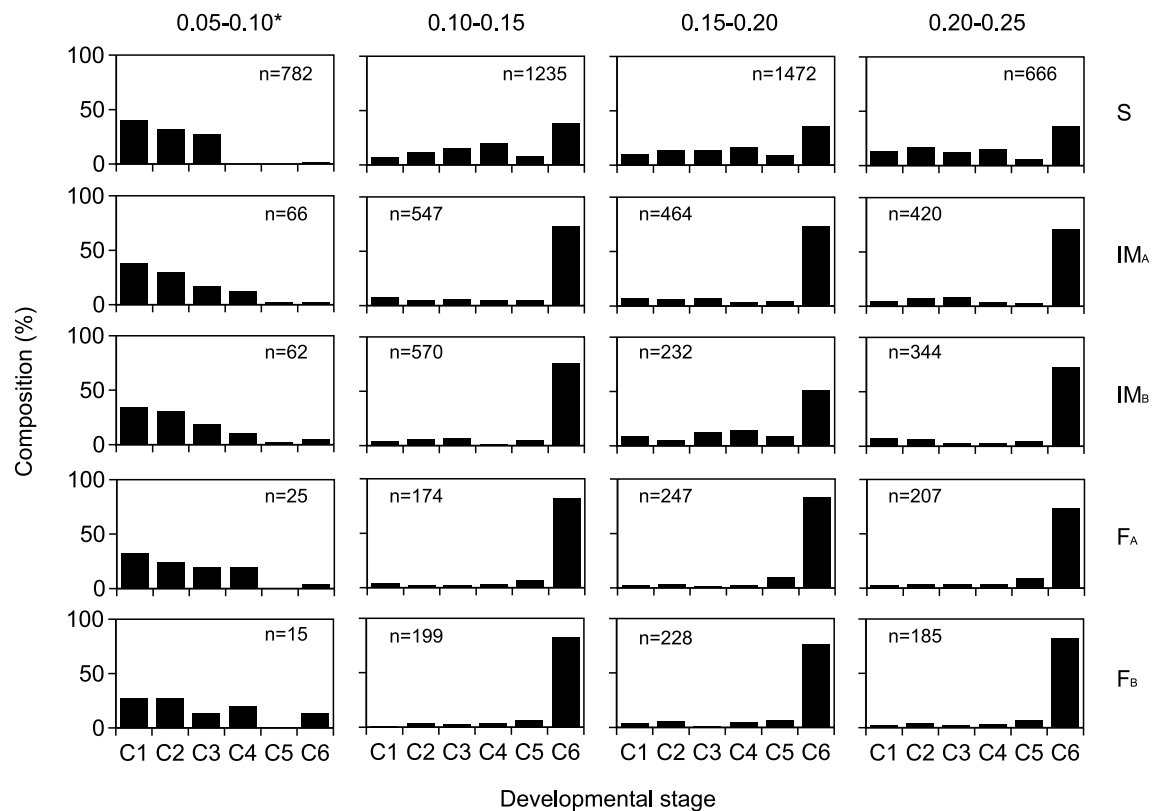


Fig. 3. Stage composition of *Paracaulus crassirostris* at start (S), intermediate (IM) and final point (F) of incubation using seawater collected by GS pump on 25 September 2006. Asterisk shows the experiments which instantaneous growth rates were estimated. n: number of animals in experiment bag. C1-C6: copepodite stage 1 to 6. IM_A-IM_B: Replicates at intermediate point of incubation. F_A-F_B: Replicates at final point of incubation.

段階が出現し、特定の発育段階を分画できなかった (Fig. 4)。飼育 24 時間後 (IM_A, IM_B), 48 時間後 (F_A, F_B) には、0.05-0.10mm 分画区でコペポダイト 3 期・4 期幼体が多くなったが、他の分画区では発育段階の推移が不明瞭であった。GSP 海水と比べると、VP 海水では飼育中において個体数密度 (n) の変化が概ね小さかったが、飼育開始時の個体数密度の 30% となる分画区もあった。

成長速度

飼育開始時に特定の発育段階群 (擬似コホート) を分別できた分画区から、瞬間成長速度を求めた (Fig. 5)。*P. parvus* s.l. では $0.05 \sim 0.32 \text{ day}^{-1}$, *P. crassirostris* では $0.06 \sim 0.20 \text{ day}^{-1}$ であり、実験区間でばらつきが認められた。グローバルモデルから推定された瞬間成長速度と比べると、6 月の瞬間成長速度は既報値とほぼ同じであったが、他の時期の瞬間成長速度はモデル推定値よりも低かった。本研究で求められた瞬間成長速度は、生息水温と負の相関、マイクロ植物プランクトンのクロロフィル *a* 濃度と正の相関を示した (Fig. 6)。これらを説明変数としたとき、統計学的に有意な重回帰式が得られた。

$$g = -0.062WT - 0.301CHLmicro + 1.920 \quad (10)$$

$$(n=15, r^2=0.550, p<0.01)$$

考察

疑似コホート法では、カイアシ類個体群を特定の発育段階あるいはサイズ組成の集団に分画することが前提となっている。しかし、本研究では全てのコペポダイト期幼体が含まれたり、分画された発育段階組成が二峰型となり、疑似コホートを作製できていないものが 16 分画区中 13 分画区で認められた (Figs. 1-4)。Kimmerer ら³⁾によれば、目的とするサイズ群外からの混入は瞬間成長速度を過大あるいは過小評価すると指摘している。このため、本研究では飼育開始時に疑似コホートを作成できていない分画区は、瞬間成長速度の推定から除外した。疑似コホートを分画できなかったのは対象となるカイアシ類に対してサイズ分画器のメッシュ目合いが適当でなかったか、分画の操作が不適切であったためと思われる。サイズ分画の失敗を減らすためには、標本を分画前に検鏡してカイアシ類のサイズ組成を確認し、適切なメッシュ幅を選別することが必要となる。

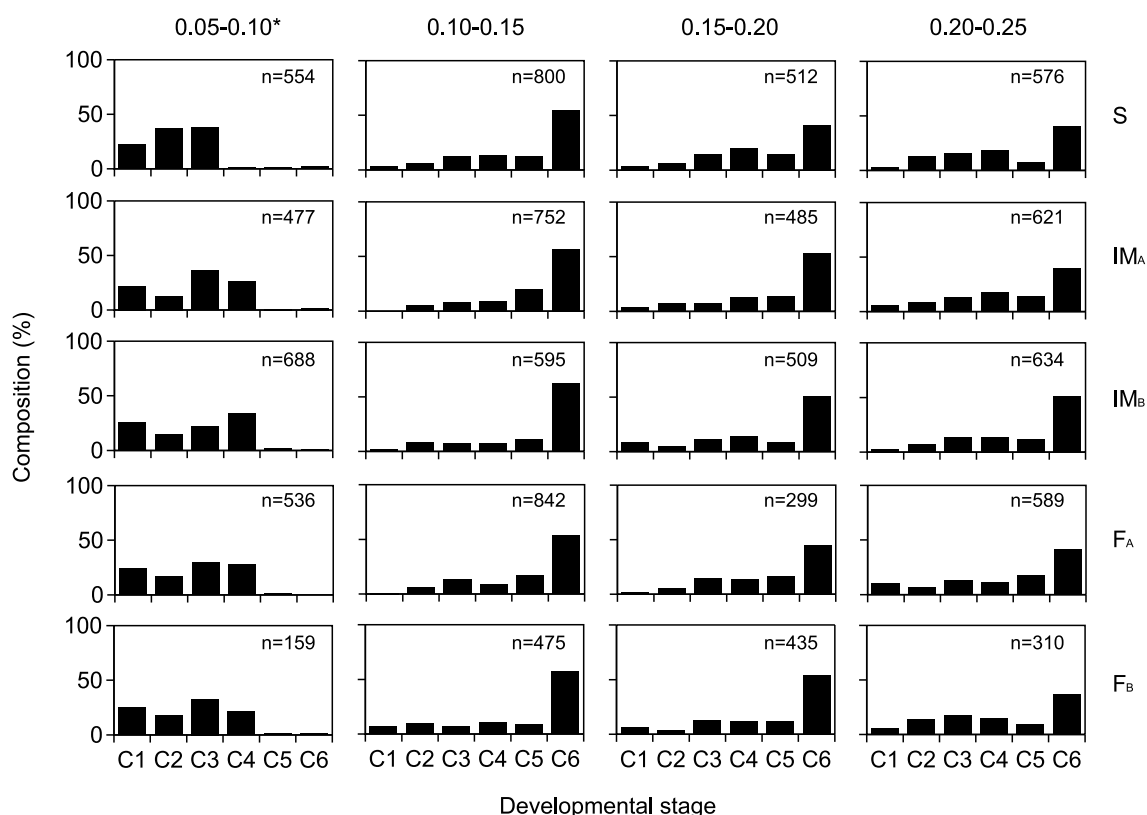


Fig. 4. Stage composition of *Paracaulus crassirostris* at start (S), intermediate (IM) and final point (F) of incubation using seawater collected by vacuum pump on 25 September 2006. Asterisk shows the experiments which instantaneous growth rates were estimated. n: number of animals in experiment bag. C1-C6: copepodite stage 1 to 6. IM_A-IM_B: Replicates at intermediate point of incubation. F_A-F_B: Replicates at final point of incubation.

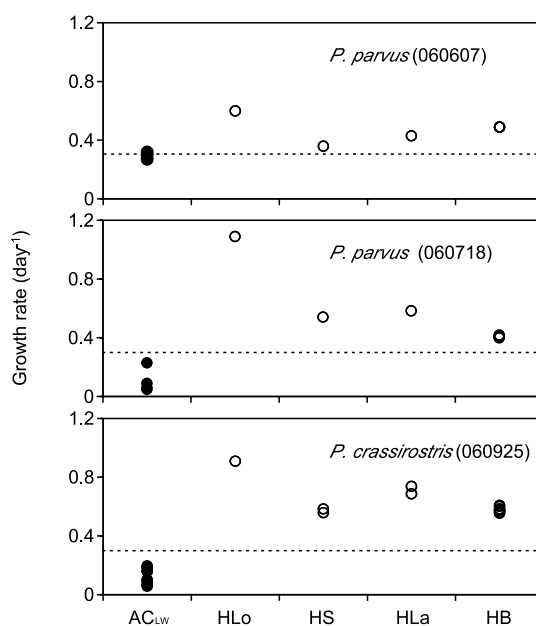


Fig. 5. Instantaneous growth rate (day^{-1}) of *Paracalanus parvus* s.l. and *P. crassirostris* estimated by artificial cohort method (solid circles) and empirical models (opened circles). Dotted lines show instantaneous growth rate of *Paracalanus parvus* s.l. reported from Inland Sea of Japan (Liang and Uye, 1996b). AC_{LW}: Artificial cohort method. HLo: Huntley and Lopez (1992). HS: Hirst and Sheader (1997). HLa: Hirst and Lampitt (1998). HB: Hirst and Bunker (2003).

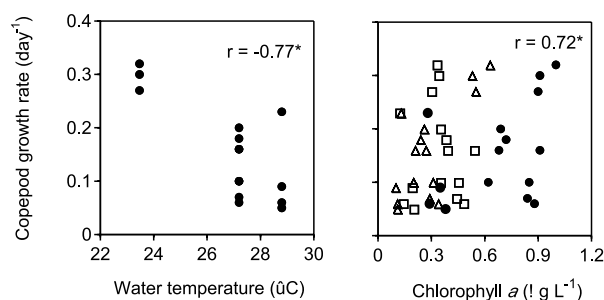


Fig. 6. Correlation of instantaneous growth rate (day^{-1}) estimated by artificial cohort method to ambient water temperature ($^{\circ}\text{C}$) and chlorophyll *a* concentration ($\mu\text{g L}^{-1}$) of pico- (opened triangles), nano- (opened squares) and micro-sized phytoplankton (solid circles). Asterisks show statistically significant at 1% levels in chlorophyll *a* concentration of micro-sized phytoplankton. *r*: Correlation coefficient.

本研究で推定された瞬間成長速度は、水温と負の相関、マイクロサイズのクロロフィル *a* 濃度と正の相関を示した (Fig. 6)。瀬戸内海における *P. parvus* s.l. では、水温が 20°C を超えると瞬間成長速度が 0.3 day^{-1} で一定となることが知られており、¹²⁾ 水温が上がると共に瞬間成長速度が減少した本研究の結果とは異なる。本カイアシ類が増える 6～7 月のクロロフィル *a* 濃度を比較すると、瀬戸内海では常に $5 \mu\text{g L}^{-1}$ を上回るのに対し、¹⁰⁾ 擬似コホートの飼育中は平均で $1 \mu\text{g L}^{-1}$ より低かった (Fig. 6)。本研究では水温と共に高くなった代謝エネルギーに対して餌濃度が飽和しておらず、餌制限を受けたために瞬間成長速度が減少したものと思われる。

実測された瞬間成長速度と比べると、グローバルモデルでの推定値はかなり高くなっている (Fig. 5)。瀬戸内

海における *P. parvus* s.l. では、コペポダイト期幼体の瞬間成長速度は $0.1 \sim 0.3 \text{ day}^{-1}$ の範囲にあることが報告されている。¹²⁾ また、この海域に分布するカラノイダ科カイアシ類の一部では、ある水温を超えると瞬間成長速度が一定となることが知られており^{11, 12)}、本研究で対象とした *Paracalanus* 属カイアシ類の瞬間成長速度は Huntley-Lopez モデルのような単純な水温依存型モデルで推定できないことが分かる。更に、本研究の結果は、水温だけでなくカイアシ類の体重を説明変数に加えた Hirst-Sheader や Hirst-Lampitt モデル、更に水温とカイアシ類の体重に加えて餌濃度も考慮した Hirst-Bunker モデルでさえも、瞬間成長速度を過大評価する傾向があることを示している。従って、グローバルモデルから鹿児島湾におけるカイアシ類の瞬間成長速度を推定するには限界がある。

本研究で求められた瞬間成長速度は同日内でもかなりのばらつきが認められるが (Table 3), これは他の擬似コホート飼育法で報告された瞬間成長速度でも認められる。¹⁵⁾ Kimmerer³⁾ らによれば, これまでカイアシ類の体重をステージ係数 (AC_{Stage}) や換算式から間接的に求める擬似コホート法 (AC_{LW}) であったためバイアスが大きくなったと指摘した。更に, 擬似コホート飼育法により瞬間成長速度を求める際には, カイアシ類の体重を直接測定する擬似コホート飼育法 (AC_{Direct}) を推奨した。³⁾ しかし, 体重を直接かつ正確に測定するには, 短時間に統計に耐えうる個体数のカイアシ類を固定せずに体重測定しなければならないが, これは現実的に困難である。他方, 擬似コホート飼育法には人為的要因によって瞬間成長速度に影響が及ぶことがある。Miller²⁵⁾ は, ネット採取の際にカイアシ類の剛毛などを傷つけるため, 成長や脱皮実験の際には注意を払うべきであることを指摘している。擬似コホート法では, ネット採取だけでなくスクリーンで分画する操作が加わるため, より大型の (後期の) コペポダイト幼体の死亡を招くおそれがある。本研究において, 9 月には飼育開始時よりもかなり個体数が減少した分画区がある (Figs. 3, 4)。このような死亡は発育段階組成の変化を小さくしたり不明瞭にするため, 瞬間成長速度を過小評価したりばらつきを大きくする原因となるかもしれない。瞬間成長速度のバ

ィアスを大きくする別の要因として, 卵やノープリウス幼生からの新規加入群がある。本研究ではいずれの時期も成体が多く出現しており (Figs. 1-4), 水温も 20℃ 以上であることから (Table 1), これらの若齢個体が短時間のうちにコペポダイト期幼体へ新規加入し, 発育段階組成の時間変化を過小評価させる可能性がある。本研究では卵やノープリウス幼生を識別していないものの, コペポダイト 1 期幼体より小型の個体はネット採取の際にメッシュ目合いから抜けているので, この要因による瞬間成長速度の過小評価は最小限度であったと思われる。更に, 日齢組成もバイアスを大きくする要因の 1 つである。Miller and Tande²⁶⁾ は, 同じステージ内の日齢組成が一樣でない時, 擬似コホート法でステージ滞留時間を推定すると大きくばらつくことを指摘している。熱帯～亜熱帯域に分布するカイアシ類は Miller and Tande²⁶⁾ がモデルとした *Calanus finmarchicus* よりもステージ滞留時間が短いものの, 飼育時間がステージ滞留時間よりも短ければ短いほど, 擬似コホート法で求めた瞬間成長速度にバイアスをもたらす要因となる。

本研究では, 擬似コホート飼育法により目的とするカイアシ類の瞬間成長速度を推定することができ, 餌制限を受けていることが示唆された。しかし, 擬似コホート飼育法には人為的あるいは本質的な誤差要因が存在するため, 推定された瞬間成長速度のばらつきに注意する必要がある。

Table 3. Variability of instantaneous growth rates (day⁻¹) estimated by artificial cohort method. CV: coefficient of variation (%).

Species	Instantaneous growth rate (day ⁻¹)			Experiment date	Source
	Mean	SD	CV		
<i>Paracalanus parvus</i> s.l.	0.29 ± 0.02		8.2	07 Jun 06	This study
	0.11 ± 0.08		77.7	18 Jul 06	"
<i>Paracalanus crassirostris</i>	0.13 ± 0.03		26.6	25 Sep 06	"
	0.13 ± 0.07		56.3	25 Sep 06	"
<i>Acartia fancetti</i>	0.18 ± 0.02		11.1	07 Nov 83	Kimmerer and McKinnon (1987)
	0.24 ± 0.05		20.8	07 Nov 83	"
	0.25 ± 0.06		24.0	28 Nov 83	"
	0.20 ± 0.06		30.0	28 Nov 83	"
	0.14 ± 0.07		50.0	04 Jan 84	"
	0.15 ± 0.04		26.7	04 Jan 84	"
	0.17 ± 0.07		41.2	04 Jan 84	"
	0.07 ± 0.04		57.1	24 Jul 84	"
	0.07 ± 0.07		100.0	24 Jul 84	"
	0.14 ± 0.04		28.6	23 Oct 84	"
	0.10 ± 0.05		50.0	23 Oct 84	"
	0.07 ± 0.01		14.3	14 Nov 84	"
	0.09 ± 0.02		22.2	14 Nov 84	"
	0.12 ± 0.02		16.7	11 Nov 83	"
	0.14 ± 0.01		7.1	11 Nov 83	"

謝辞

試料採取および船上実験に御協力頂きました鹿児島大学水産学部実習船南星丸船長および船舶職員の皆様に心から感謝申し上げます。また、本研究を通じて懇切なる御教示を賜った、鹿児島大学水産学部鈴木廣志教授ならびに四宮明彦教授に厚く感謝申し上げます。本研究の一部は、日本学術振興会科学研究費補助金若手A（北太平洋亜寒帯域におけるカイアシ類の成長過程に関する研究：18681003）による研究助成によるものである。

引用文献

- Mauclaine, J. (1998). The biology of calanoid copepods. *Adv. Mar. Biol.*, 34: 1-710.
- 小針統（印刷中）. 海洋でのマクロ動物プランクトンとのはたらきー鉛直移動性カイアシ類を中心に：生物海洋学の最近の進歩. 第3章 海洋での生物のはたらき. 月刊海洋.
- Kimmerer, W. J., A. G. Hirst, R. R. Hopcroft, and A. D. McKinnon (2007). Estimating juvenile copepod growth rates: corrections, inter-comparisons and recommendations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 336: 187-202.
- Vidal J. (1980a). Physioecology of zooplankton. II. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the development and molting rates of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Mar. Biol.*, 56: 135-146.
- McLaren, I. A. and C. J. Corkett (1981). Temperature-dependent growth and production by a marine copepod. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 77-83.
- Checkly, D. (1980). Food limitation of egg production by a marine, planktonic copepod in the sea of southern California. *Limnol. Oceanogr.*, 25, 991-998.
- Vidal, J. (1980b). Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Mar. Biol.* 56: 111-134.
- 大森信・池田勉 (1976). 動物プランクトン生態研究法. 共立出版株式会社, 東京, 46-55.
- Vidal, J. and S. L. Smith (1988). Biomass, growth, and development of populations of herbivorous zooplankton in the southern Bering Sea during spring. *Deep-Sea Res.*, 33: 523-556.
- Liang, D. and S. Uye (1996a). Population dynamics and production of the planktonic copepods in a eutrophic inlet of the Inland Sea of Japan. I. *Centropages abdominalis*. *Mar. Biol.*, 124: 527-536.
- Liang, D. and S. Uye (1996b). Population dynamics and production of the planktonic copepods in a eutrophic inlet of the Inland Sea of Japan. II. *Acartia omorii*. *Mar. Biol.*, 125: 109-117.
- Liang, D. and S. Uye (1996c). Population dynamics and production of the planktonic copepods in a eutrophic inlet of the Inland Sea of Japan. III. *Paracalanus* sp. *Mar. Biol.*, 127: 219-227.
- Liang, D. and S. Uye (1997). Population dynamics and production of the planktonic copepods in a eutrophic inlet of the Inland Sea of Japan. IV. *Pseudodiaptomus marinus*, the egg-carrying calanoid. *Mar. Biol.*, 128: 415-421.
- Uye, S. and K. Sano (1998). Seasonal variations in biomass, growth rate and production rate of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperature eutrophic inlet. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 163: 37-44.
- Kimmerer, W. J. and A. D. McKinnon (1987). Growth, mortality, and secondary production of the copepod *Acartia tranteri* in Westernport Bay, Australia. *Limnol. Oceanogr.*, 32: 14-28.
- 野沢治治・税所俊郎 (1980). 鹿児島のプランクトン. 月刊海洋科学, 12: 654-672.
- Suzuki, R. and T. Ishimaru (1990). An improved method for the determination of Phytoplankton chlorophyll using *N, N*-dimethyl formamide. *J. Oceanogr.*, 46: 190-194.
- Welschmeyer, N. (1994). Fluorometric analysis of chlorophyll a in the presence of chlorophyll b and pheopigments. *Limnol. Oceanogr.*, 39: 1985-1992.
- 弘田禮一郎 (1981). Dry weight and chemical composition of the important zooplankton in the Setonaikai (Inland Sea of Japan). *Bull. Plankton Soc. Japan*, 28: 19-24.
- Huntley, M. E. and M. M. G. Lopez (1992). Temperature-dependent production of marine copepods: a global synthesis. *Am. Nat.*, 140: 201-242.
- Hirst, A. G. and M. Shearer (1997). Are *in situ* weight-specific growth rates body-size independent in marine planktonic copepods? A re-analysis of the global syntheses and a new empirical model. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 154: 155-165.
- Hirst, A. G. and R. S. Lampitt (1998). Towards a global model of *in situ* weight-specific growth in marine planktonic copepods. *Mar. Biol.*, 132: 247-257.
- Hirst, A. G. and A. J. Bunker (2003). Growth of marine planktonic copepods: Global rates and patterns in relation to chlorophyll a, temperature, and body weight. *Limnol. Oceanogr.*, 48: 1988-2010.
- Peters, R. H. and J. A. Downing (1984). Empirical analysis of zooplankton filtering and feeding rates. *Limnol. Oceanogr.*, 29: 763-784.

-
- 25) Miller, C. B. (2005). Size and growth of interzonally migrating copepods. *PICES Scientific Report.*, 32: 62-69.
 - 26) Miller, C. B. and K. S. Tande (1993). Stage duration estimation for *Calanus* populations, a modeling study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 102: 15-34.