

富山湾におけるカイアシ類 *Metridia pacifica* (Calanoida) の現存量変動のモデル化への試み*¹

角南 靖夫*²・平川 和正*³

Attempt for Modeling of the Variability in Biomass of *Metridia pacifica* (Copepoda: Calanoida) in Toyama Bay, in the Southern Japan Sea

Yasuo Sunami and Kazumasa Hirakawa

A simulation model was developed for predicting the variation of biomass and growth of *Metridia pacifica* (Copepoda: Calanoida) in Toyama Bay, in the Southern Japan Sea. In formulating the model, it was assumed that growth of *M. pacifica* was determined by using the experimental data on development and growth of *Calanus sinicus*¹⁾ and also assumed that *M. pacifica* in Toyama Bay was food-limited. It was found that *M. pacifica* completed one generation cycle in a year under the condition of a mean temperature of 2.21°C in the model. The model has consistently indicated the observed biomass peak of *M. pacifica* in late October²⁾ by assuming the reproduction of this species in the middle of January. It can also be expected to produce the observed peak in the beginning of April by assuming reproduction occurs in late June.

1. はじめに

地球温暖化されたとき主要水産資源の変動を予測するには、海洋の低次生産者すなわち魚介類の餌となるプランクトンの現存量がどうなるかを調べるのが重要である。一般にカイアシ類は海洋において最も優占する動物プランクトン群であり、卵から成体までの様々な発育段階を通じて、魚介類の極めて重要な餌料となっている。

本研究で対象にしたカイアシ類の一種 *Metridia pacifica*

(成体雌の体長：約3.0mm)は亜寒帯域から温帯域にかけて広く分布し、富山湾においては年平均現存量(湿重量)で全カイアシ類の36.5%を占め²⁾、マサバやホタルイカなどの主要餌料となっている。また本種は夏期の高水温期(有光層水温：約20°C以上)では昼夜鉛直移動を著しく抑制し、コペポダイトV期の状態で、中・深層に留まることから、その産卵・成長過程は水温の季節変化と密接な関連をもつことが知られている²⁾。しかしながら、この様な水温変化が本種の生活史を介して、個体群現存量の維持にどれ

水産大学校研究業績 第1534号、1995年12月22日受付。

Contribution from National Fisheries University, No.1534, Received Dec., 22 1995.

*1 この研究は農林水産技術会議の一般別枠研究「地球環境変化」の課題「主要水産資源の変動予測技術の開発」として行った。

*2 水産大学校教養学科自然科学教室(Laboratory of Natural Sciences, Division of General Education, National Fisheries University)。

*3 日本海区水産研究所(Japan Sea National Fisheries Research Institute)。

程影響を及ぼしているのか、まだ量的に把握されていない。

本研究では、魚介類の主要餌料であるカイアシ類の個体群変動を予測するための手法開発の一例として、*M. pacifica*を取り上げ、その個体群現存量の季節変動を水温の関数としてモデル化することを試みた。

2. カイアシ類の数値モデル

モデル化は以下の方法で行った。まず *M. pacifica* と同じカラノイダ目の *Calanus sinicus* についての飼育実験から得られた発育時間と水温との関係式¹⁾および水温と体長との関係¹⁾を使ってカイアシ類の成長モデルを作成した。その方法は2.1に述べる。また *M. pacifica* と同じカラノイダ目の *Acartia clausi* について測定した各ステージでの生残率³⁾を使ってカイアシ類の個体数変動モデルを作成した。その方法は2.2に述べる。これらの2つのモデルを富山湾の *M. pacifica* に適用して、富山湾における表層および中・深層の水温データを用いて、本種の現存量の季節変動を求めた。その結果については2.3で述べる。

2.1 カイアシ類の成長モデル

カイアシ類の成長モデルを作るため、*C. sinicus* を水温10.3, 13.0, 15.0, 17.5, 20.2℃において潤沢な餌条件のもとで飼育し得られた次に示す発育時間と水温との関係式¹⁾を使用した。本種は代表的温帯性種であるが、*M. pacifica* と同じカラノイダ目に属し、ほぼ等しい体長をもつ(成体雌の体長: 約2.7mm)。

$$D_H = 55.3(T+0.7)^{-1.44} \quad (1)$$

$$D_{CI} = 528(T+0.7)^{-1.44} \quad (2)$$

$$D_{CVI} = 1258(T+0.7)^{-1.44} \quad (3)$$

$$L = 1334(T+0.7)^{-0.86} \quad (4)$$

D_H : 卵から孵化するまでの日数

D_{CI} : 孵化してコペポダイトI期までの日数

D_{CVI} : 孵化してコペポダイトVI期までの日数

L : 最大生存日数

T : 水温

カイアシ類は脱皮を重ねることにより、ノープリウスI～VI期とコペポダイトI～V期を経て成体になる。モデルでは卵から孵化してノープリウスII期までを第1ステージとし、ノープリウスIII期からノープリウスVI期までを4ステージに、コペポダイトI期からコペポダイトVI期(成体)までを6ステージにそれぞれ分けて取り扱った。ノープリ

ウス期とコペポダイト期の各ステージのそれぞれの滞留日数は(1)から(4)までの式を使って決めた。すなわちノープリウス期の各ステージの滞留日数は孵化からコペポダイトI期までの日数 D_{CI} を6等分して、コペポダイト期の各ステージの滞留日数は孵化からコペポダイトVI期までの日数 D_{CVI} と孵化からコペポダイトI期までの日数 D_{CI} との差を5等分して、水温に依存する形で決めた。また、成体ステージの滞留日数は最大生存日数 L と孵化からコペポダイトVI期までの日数 D_{CVI} との差から水温に依存する形で決めた。このようにカイアシ類の成長はノープリウス期とコペポダイト期は等時成長を仮定したが、*C. sinicus* の飼育実験によれば、ノープリウスIII期とコペポダイトV期のステージの滞留日数は他のステージに比べて長かった¹⁾。

C. sinicus のノープリウス期とコペポダイト期の水温と体長(μm)との関係¹⁾及び体長と体重(μgC)との関係式¹⁾を用いて、異なる実験水温における各ステージの体重(μgC)を求めた。更に有機炭素重量/湿重量比(0.045)⁴⁾を用いて、各ステージごとの湿重量(μg)に換算した結果をTable 1に示す。

カイアシ類の成長モデルは水温に依存するように次の(5)式で表した。この成長モデルの作成方法はマイワシに適用した方法を使った⁵⁾。カイアシ類は脱皮を重ねて非連続的に成長するが、成長モデルの近似として、摂食(同化)の項は体重 w の2/3乗に比例するものとした。カイアシ類は摂食した餌料を消化、吸収し、排泄などの代謝(異化)を行い、成長および再生産を行う。(5)式では同化および異化の項に水温に依存する項として Kremer and Nixon⁶⁾ が使った指数型を適用した。各ステージにおける体重 $w(i)$ の変化は次の11個の微分方程式で表した。

$$\begin{aligned} dw(i)/dt = & C \cdot (a(i)w(i)^{2/3} - bw(i)) \cdot \\ & \exp((\ln Q_{10}/10) \cdot T) \end{aligned} \quad (i=1 \sim 11) \quad (5)$$

ここで i は各ステージを、 T は水温を表す。パラメータは $a(i)$ 、 b 、 Q_{10} と C である。 C は餌の充足度を示す。植物プランクトンを潤沢に与えて飼育した場合には $C=1$ とした。

各ステージの体重の初期値および終値はそれらの平均がTable 1に示す水温が10.3℃の場合の体重のデータを再現するように決めた。その結果をTable 2に示す。(5)式のパラメータ $a(i)$ 、 b 、 Q_{10} 決め方は、水温の係数 Q_{10} の値を、1.6、1.7、1.8、1.9、2.0、2.1と変化させ、また代謝を表す部分の係数 b の値を2、3、4、5、6と変化さ

Table 1. The relationship between body length (μm) and wet body weight (μg) for naupliar and copepodite stages of *Calanus sinicus* at five temperatures.

Temp. ($^{\circ}\text{C}$)		10.3		13		15		17.5		20.2	
Stage		(μm)	(μg)	(μm)	(μg)	(μm)	(μg)	(μm)	(μg)	(μm)	(μg)
Naupliar	II	210	3.38	210	3.38	210	3.38	210	3.38	210	3.38
	III	280	7.12	270	6.48	270	6.48	270	6.48	270	6.48
	IV	320	10.1	320	10.1	320	10.1	320	10.1	320	10.1
	V	400	17.9	390	16.8	380	15.7	370	14.7	370	14.7
	VI	440	22.9	430	21.6	430	21.6	430	21.6	420	20.3
Copepo-dite	I	680	31.5	680	31.5	680	31.5	680	31.5	680	31.5
	II	900	81.2	900	81.2	900	81.2	900	81.2	900	81.2
	III	1280	267	1240	240	1200	215	1200	215	1200	215
	IV	1600	567	1520	477	1520	477	1480	436	1440	397
	V	2000	1210	1900	1010	1850	927	1800	845	1760	783
	VI	2280	1880	2160	1560	2160	1560	2120	1470	2080	1380

せ、 b と Q_{10} のそれぞれの組み合わせに対して、パラメータ $a(i)$ を Table 2 の各ステージの体重の初期値および終値を再現するように決めた。このように決めたパラメータ $a(i)$ 、 b と Q_{10} の値を使って、水温が 10.3, 13.0, 15.0, 17.5, 20.2 $^{\circ}\text{C}$ の場合について、成体の体重を計算した。 b と Q_{10} の組み合わせについて計算した結果のうち、(b , Q_{10}) = (3, 2.0), (4, 1.9), (5, 1.9), (6, 1.9) の 4 個の組み合わせについて Fig.1 に示す。Fig.1 において点線で表した測定データ¹⁾は、水温が高くなれば 15.0 $^{\circ}\text{C}$ を除いて体重が小さくなっている。ここで Fig.1 に示した 4 個の組み合わせが、高水温になれば体重が小さくなる傾向を示している。その他の組み合わせは、高水温の 20.2 $^{\circ}\text{C}$ のとき、成体の体重が測定データよりも著しく大きくなるかあるいは、小さくなるかどちらかである。また、Fig. 1 において (6, 1.9) の組み合わせは、20.2 $^{\circ}\text{C}$ のときの体重が 17.5 $^{\circ}\text{C}$ のときの体重よりも大きくなっている。以上の結果を考慮し、成長モデルに適用するパラメータとして $b=5$ と $Q_{10}=1.9$ の組み合わせを選んだ。このときのパラメータ $a(i)$ の値を Table 2 に示す。

このように決めたパラメータ $a(i)$ 、 b と Q_{10} の値を使って、水温が 10.3, 13.0, 15.0, 17.5 および 20.2 $^{\circ}\text{C}$ のそれぞれの場合に、カイアシ類の成長について解いたものを、

Table 2. Weight (μg) in each developmental stage at 10.3 $^{\circ}\text{C}$ applied to eq. (5) and also values of parameter $a(i)$ applied to eq. (5) for $Q_{10}=1.9$ and $b=5$.

i	Weight (μg)	$a(i)$
1	0.22 - 5.25	108.56
2	5.25 - 8.59	67.91
3	8.59 - 14.0	76.34
4	14.0 - 20.4	73.77
5	20.4 - 27.2	61.07
6	27.2 - 56.4	127.87
7	56.4 - 174	249.78
8	174 - 417	286.67
9	417 - 887	320.69
10	887 - 1541	312.32
11	1541 - 2213	69.98

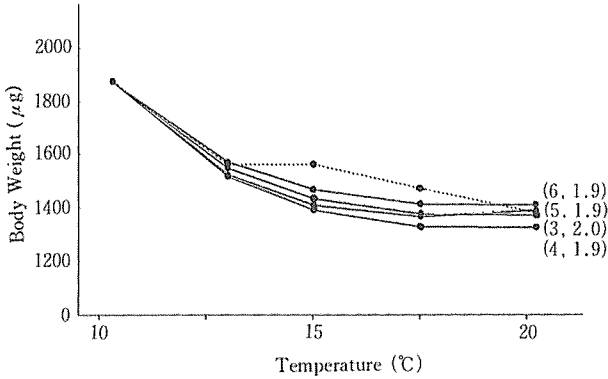


Fig. 1. The relationship between body weight of adult and water temperature for parameter values $(b, Q_{10}) = (3, 2.0), (4, 1.9), (5, 1.9)$ and $(6, 1.9)$ at five temperatures (10.3, 13.0, 15.0, 17.5 and 20.2°C). The dashed line shows the observed data.¹⁾

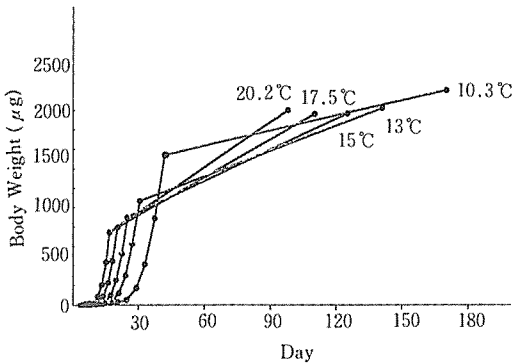


Fig. 2. The calculated growth curve of Calanoida at five temperatures (10.3, 13.0, 15.0, 17.5 and 20.2°C).

発育日数と体重との関係でFig. 2に示す。Fig. 2が示すようにいずれの水温でも成体のステージの滞留日数は、他のステージに比べて長く、また体重の増加は水温が低いほど緩やかである。成体になるまでは水温が高くなると、カイアシ類の成長が早くなるが、体重は小さくなる傾向にある。ノープリウス期のⅡ期からⅥ期までの各ステージの水温と体重の関係をFig. 3aに、またコペポダイト期のⅠ期からⅤ期までと成体については、Fig. 3bにそれぞれ示す。Fig. 3bが示すように、成体の体重は高水温になると小さくなっている。これはTable 1の測定データの傾向を再現している。

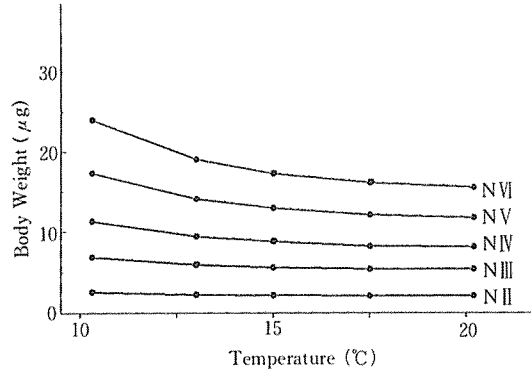


Fig. 3a. The relationship between water temperature and body weight for naupliar stages of Calanoida.

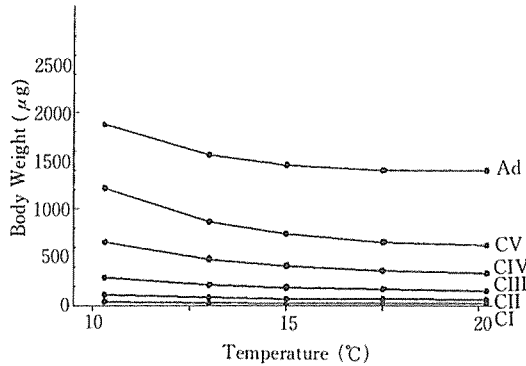


Fig. 3b. The relationship between water temperature and body weight for copepodite stages of Calanoida.

2.2 カイアシ類の個体数変動モデル

カイアシ類の個体数 $N(i)$ の変動を表す式は

$$dN(i)/dt = -k(i) \cdot N(i) \quad (i = 1 \sim 11) \quad (6)$$

と表す。ここでパラメータ $k(i)$ は、*M. pacifica* と同じカラノイダ目の *Acartia clausi* について Uye³⁾ により求められた各ステージの生残率を再現するように、 $k(i) = 5$ (year^{-1}) ($i = 1 \sim 8$), $k(i) = 4$ (year^{-1}) ($i = 9 \sim 11$) と決めた。

2.3 富山湾における *M. pacifica* 個体群変動モデル

富山湾の *M. pacifica* の現存量(湿重量)の季節変動につ

いては Hirakawa and Imamura²¹ が1990年2月から1991年1月までの1年間について報告している。それによると、本種の現存量は4月初めと10月末にピークをもち、また本種の各ステージの密度を測定している。富山湾に生息する *M. pacifica* の世代時間は1年であることも指摘している²¹。さらに本種の現存量の10月末のピークは成体雌雄によるものであり、4月初めのピークはコペポダイトV期によることを示している。

カイアシ類の成長モデルおよび個体数変動モデルを富山湾における *M. pacifica* に適用した。このモデルでは *M. pacifica* は1月中旬に孵化し、その後成長を続け、秋・冬期に成体へと脱皮し、翌年1月中旬に産卵し、更に数ヶ月後に死滅するものとして取り扱った。富山湾において本種の昼夜鉛直分布から²¹、*M. pacifica* は8月～10月を除き昼間(6:00～18:00)は300m深の中・深層で、他方、夜間(18:00～6:00)には表層へ浮上し、生活していると考えられる。富山湾の本種の昼夜の生活領域における水温は観測データ²¹から Fig.4 のように表される。ここで夜間は表層のデータを使い、昼間は300m深のデータを用いた²¹。また、夏の表層水温が高い8月～10月の間は夜も中・深層に留まるので、8月～10月の夜間も300m深の中・深層のデータを使った。最大生存日数が長い富山湾の *M. pacifica* は餌が充分あればコペポダイトV期において大きな幼生になる。そこで *M. pacifica* は *C. sinicus* よりも若干大きな成体に成長するように *C* の値を決めた。水温の低い富山湾では *M. pacifica* の餌となる植物プランクトンは夜間に *M.*

pacifica が表層で生活するときも十分でなく、(5)式の係数は $C=0.3$ とした。また昼間に中・深層で生活するときは更に餌は少なく $C=0.1$ とした。このように決めた *C* の値では *M. pacifica* の成体の重量は1926 μg になり *C. sinicus* よりも若干大きくなっている。*M. pacifica* は脱皮して、成体になって、成体期間の1/3経過してから、体重の1割相当の卵を産むものとする。

モデルでは *M. pacifica* の各ステージの滞留日数は水温に依存するので、モデルにおける本種の年間を通しての平均生息水温を産卵時期から決めることが可能である。本種は昼間は中・深層へ下降移動し、夜間は表層に移動する生活を繰り返しているが、本種の昼夜鉛直分布と水温との関連から、年間を通しての本種の平均生息水温が2.21°Cであるとすれば、毎年1月中旬に産卵をくり返す。もし平均生息水温が2.21°Cより高ければ、産卵時期は1月中旬よりも早くなり、また逆に低ければ産卵時期は遅くなる。個体数の初期値(孵化による加入量)はノープリウスI期とII期の個体数の測定値²¹を参考にして、1m³あたり150個と仮定した。生残率については *A. clausi* の各ステージの生残率²¹との間には大きな差はないものとした。

M. pacifica の現存量は個体数と個体当りの体重の積で表し、本種が1月中旬と6月末に産卵・孵化し、その後成長を続け成体になるとして、本種の現存量を3年間について計算した結果を Fig. 5 に示す。本種の富山湾における現存量は10月末及び4月初めに各々ピークを形成した。またもし水温の温暖化により表層および中・深層の水温が1°Cだけ上昇したとすれば、産卵時期は変化しないものとして計算した結果、本種の現存量は Fig. 6 のように季節変動した。

4. まとめ

本種の富山湾における現存量は、10月末及び4月初めに各々ピークを形成した(Fig. 5)。10月末のピークは富山湾における本種個体の現存量の、秋から初冬にかけての増加(主要発育期群は成体雌雄)を再現している。他方、もし *M. pacifica* が6月末に産卵して孵化するとすれば現存量は翌年4月初めにピークを形成したことになる。このピークは野外調査で、4月初めに観察された現存量の増加(主要発育期群はコペポダイトV期幼生)を再現している。しかしながら、4月初めのピークを形成する加入群は野外調査から見いだすことが出来なかった²¹。したがって、冬期(1月中旬)産卵による孵化幼生群の加入の他に、富山湾外

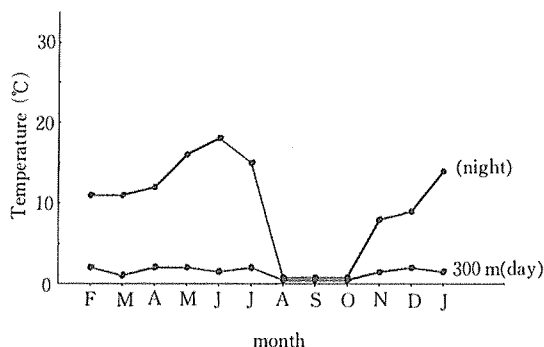


Fig. 4. Seasonal change in water temperature applied to this model in Toyama Bay. *Metridia pacifica* is abundant about 300 m depth during day and also abundant surface layer during night. *M. pacifica* is abundant about 300 m depth during both day and night from August to October.

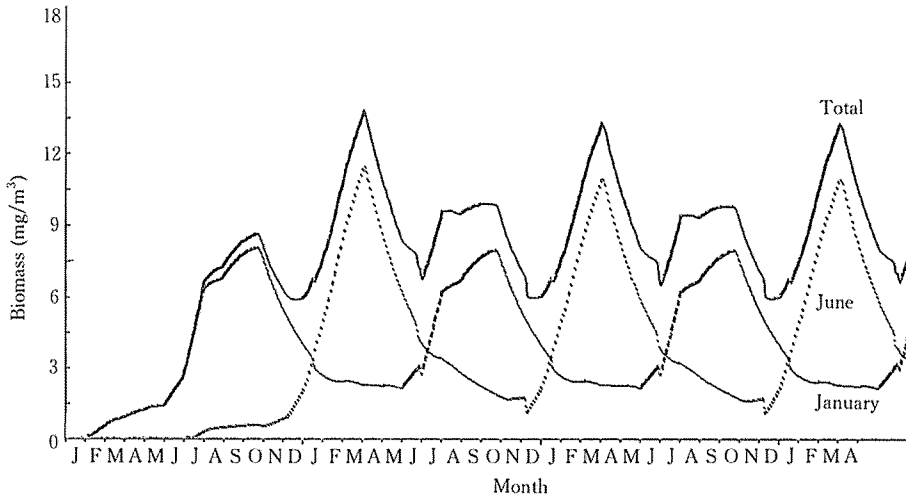


Fig. 5. Trends in simulated biomass of *Metridia pacifica*. The calculation is made by assuming that *M. pacifica* is hatched in the middle of January and also late June.

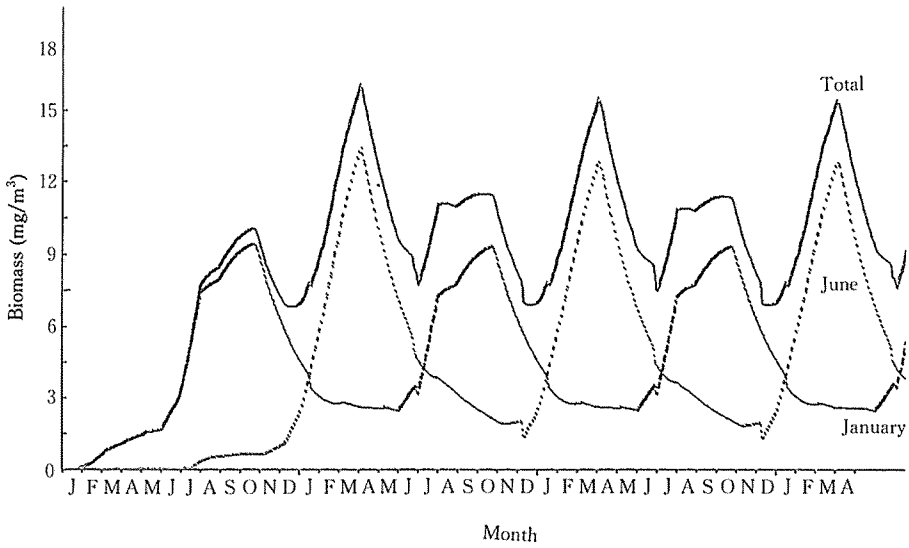


Fig. 6. Trends in simulated biomass of *Metridia pacifica*. The calculation is made by assuming that *M. pacifica* is hatched in the middle of January and also late June and the mean water temperature raises by 1 °C from the temperature in Fig. 4.

で6月末に産卵・孵化し、春季富山湾にコペポダイト期幼生として加入する群の存在を考慮する必要があり、そのような仮説を現場調査より検証することが不可欠と考える。また、カイアシ類の個体群変動の現実的な数理モデルを作るためには、*M. pacifica* について、低温での飼育実験のデータが今後必要である。*M. pacifica* は Fig. 4 のような水温の海域で昼と夜とでは鉛直運動を繰り返しながら生活しているが、もし水温の温暖化により表層および中・深層の水温が1℃だけ上昇したとして計算した Fig. 6 の季節変動は通常の水温で計算した Fig. 5 の季節変動と比べると本種の現存量は約20%増大することが本研究のこのモデルで予測された。

文 献

- 1) S. Uye: *Hydrobiologia*, **167/168**, 285-293(1988).
- 2) K. Hirakawa and A. Imamura: *Bull. Plankton Soc. Japan*, **40**, 41-54(1993).
- 3) S. Uye: *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **57**, 55-83(1982).
- 4) 西沢 敏編：生物海洋学—低次食段階論—，恒星社厚生閣，東京，1989，pp. 202-206.
- 5) 角南 靖夫：水産大学校研究報告，**41**，1-8(1993).
- 6) J.N. Kremer and S.W. Nixon: *A Coastal Marine Ecosystem (Ecological studies, 24)*, Springer-Verlag, 1978.