動物プランクトンの鉛直移動と照度変化 に関する実験的観察*

伊藤克彦** 花岡 資**

Experimental Observations on the Vertical Migration of Zooplankton under Changes of Light Intensity

Katsuhiko ITOH and Tasuku HANAOKA

Abstract: In a tank filled with a suspension of several drops of ink in sea water, the movements of Copepoda were observed under both overhead and diffuse light conditions.

1) Each of 3 species of Copepoda shows a complete cycle of vertical migration when an overhead light source is cyclically varied in intensity. 2) They seem to have the adaptability to sudden increase and decrease in light intensity. 3) The light response in *Acartia erythrea* is of photokinesis. 4) The light intensity at the depth of the distributional centre of *Acartia erythrea* is not a definite one, but is represented by the following equation:

$$\log I_z = (0.467 - 0.085 \mu) + 0.676 \log I_0,$$

where I_0 = light intensity at the surface.

I_z = light intensity at the depth of the distributional centre of *A. erythrea*.

μ = extinction coefficient.

5) The movement of animals under diffuse light conditions is quite different from that under overhead light conditions.

1. 緒 論

動物プランクトンの日周鉛直移動の機構については CUSHING (1951)¹⁾, BAINBRIDGE (1961)²⁾ および BANSE (1964) 等³⁾ の総説をはじめ多くの研究が報告されている。特に HARDY (1954)⁴⁾ は Plankton wheel を用い、日周鉛直移動を室内で再現し、いろいろな動物プランクトンの運動速度を測定した。しかし、動物自体の光に対する反応については詳細に触れなかった。これに対し HARRIS (1953, '55)⁵⁾⁶⁾ は *Daphnia magna* の光に対する運動性が kinesis であることを述べ、更に光に対する適応現象の存在を指摘している。このような室内での研究をはじめ多くの野外観察

の結果に基づき (CLARKE, 1934⁷⁾; JOHNSON, 1938⁸⁾; WATERMAN, 1939⁹⁾; BOGOROV, 1940¹⁰⁾) 鉛直移動の機構を好適照度を求める動物の運動反応とする説と、更に、透過光の時間に伴う変化速度 (dI_0/dt) がその機構に密接に関係していることを強調する説 (CLARKE, 1956, '62)¹¹⁾¹²⁾ とがある。これに対し、水中における光の方向性が動物の鉛直移動を誘起する一つの要因ではないかとの考えもある (KIKUCHI, 1938¹³⁾; SCHALLEK, 1942, '43¹⁴⁾¹⁵⁾; MOTODA, 1953¹⁶⁾)。ここでは3種の橈脚類の照度変化に対する運動状態の実験観察から動物プランクトンの鉛直移動に関しその機構を考察した。

2. 方法並びに供試動物

実験槽は高さ 100 cm, 直径 5 cm の透明ガラス円筒水槽で全実験期間を通じて水温は 19~23°C

* 1968年2月23日受理

** 九州大学農学部 水産学科 Department of Fisheries,
Faculty of Agriculture, Kyushu University

に調節した。ただし、各実験時の水温はほぼ一定であり現場水温に近いものであった。

直上光条件を作るため、水槽直上に顕微鏡照明装置（白熱電球 30 W）を取り付け、電球の下方 5 cm の所に厚さ 2 mm の乳白色ガラス板を置いた。また、散光条件を作るため、上記照明装置の代りに水槽上方 20~80 cm に長さ 60 cm の 20 W 昼光色蛍光灯 2 本を水平につし水槽との間に模造紙を置いた。水槽内の海水は 90 cm の高さとし、その海水にインクを混ぜ、その量を調節して（3~6 滴/l）数段階の消散係数（ μ ）を持つ海水を作った。ただし、散光条件下の場合は 1 段階に留めた。使用したインク量では供試動物に有害な作用は認められなかった。

供試動物は *Acartia erythrea* GIESBRECHT, *Temora turbinata* (DANA) および *Corycaeus affinis* McMURRICH でいずれも津屋崎沖水深 5 m 層より採集したものである。各実験には 20~25 個体を使った。

鉛直分布の測定は実験槽を 9 等分し各区分中の個体数計数によって行なった。また、特定個体の存在位置を一定時間間隔で追跡し記録した。

実験条件で外洋水の光条件と異なる主な点は、水中照度の減衰状態が動物の運動距離に比べ大きいこと。投射光の時間に伴う照度変化が大きく、自然の照度変化とはかなり差があること等である。

個体数計数はすべて肉眼で行なった。その際、懐中電燈を数秒間点灯したが、これは動物の分布に直接影響を及ぼさなかった。

3. 結果

1) 直上光条件下での表面照度の変化に対する動物の反応

(1) 群の分布様式の変化

直上光条件下で表面照度を 5,000 lux まで変化させた。その際、実験動物はあらかじめ少なくとも 1 時間あるいはそれ以上暗所においた。*Acartia erythrea* (Fig. 1-A) では、始め底層部と中層部とに分布していたものは弱表面照度で全体に表面に向かって泳ぎ上る。更に表面照度が強くなると上昇はおさえられ表面照度が 5,000 lux に近づくにつれて動物は下降し、中層部に一群を形成する傾向を示す。以後、表面照度が弱くなり始めると群は再び上昇を起すがこの上昇は下降よりも急速に起る。光がなくなると運動は鈍くなり全体に沈降する。*Temora turbinata* (Fig. 1-B) も前種の移動様式と似た型を示すが前種より顕著である。*Corycaeus affinis* は前 2 種と形態的に異なりレンズ状の双眼を有する種で、その移動様式は前 2 種のものと似ていたが、底層部に移動を行なわない個体が常に存在していた。しかし、表面照度の変化に対する上記 3 種の動物の移動様式をみると、野外での日周鉛直移動が再現されていると言える。

表面照度の変化に対する群の動きは、表面照度を急に強くすると、3 種とも群の分布中心は下降する (Fig. 2) ののであるが、その際照度変化前の動物の定位照度 (I_z) と同じ照度の深さまで下降することなく間もなく上昇に転じ、もとの定位の照度よりも強い定位照度を示す深さに達して留ま

Fig. 1. The distribution of each twenty individuals group of Copepoda throughout a laboratory cycle on vertical migration. Figures below the diagrams represent time in minutes from the start of rise of voltage; those above the diagrams indicate the light intensity at the surface in lux.

A: *Acartia erythrea*. B: *Temora turbinata*. C: *Corycaeus affinis*.

Fig. 2. Movement of the distributional centre of Copepoda subjected to a sudden increase and decrease in light intensity. The changes occur at the point marked by the arrows. Figures above each arrow show the intensities of illumination in lux after the change.

A: *Acartia erythrea* B: *Temora turbinata*. C: *Corycaeus affinis*.

る。ただ、*Acartia* で上記第1段階の下降を見せずに強い照度の位置にそのまま移動する例がみられた。いずれにしろ、表面照度がより強く変わった場合、これらの動物はそれまでいた定位照度よりも強い照度に定位することができる。

(2) 種々の消散係数条件下での動物群の動き

インク量を調節して水槽内の海水の消散係数(μ)を7.72, 6.05および4.20の3段階に変えて、実験動物として *A. erythrea* を用い、その群中心の分布位置をいろいろな表面照度(I_0)下で測定した。資料の測定値の振れが大きく正確なことは言えないが、Fig. 3に示すようにそれぞれの μ の条件下では表面照度が増加するにつれて分布中心の定位深度(z)は深くなるが定位照度(I_z)は増加してくる。逆に、表面照度が一定の場合は μ が大きくなるにつれて動物の分布中心の定位深度が浅くなり定位照度は減少する。

(3) 移動の速さとその変化

A. erythrea と *C. affinis* について特定の個体を追跡し、その移動状態をみると、群の移動様式を大体反映しているので (Fig. 4), *A. erythrea* について更に詳細に移動速度を求めた。Fig. 5にみられるように暗に放置していた状態から表面照度を150 luxに、および400 luxにした時いずれの場合も共に底層にいた動物は加速度的に上昇する。表面照度(I_0)が150 luxの時には水中照度60 lux, 400 luxの時には150 lux前後で速度は一定となり以後減速され、表面照度150 luxの時には水中照度が110 lux前後、400 luxの時

には270 lux前後で上昇しなくなる。このように動物の上昇速度は水中照度の変化と関係があることがわかる。

2) 散光条件下の光に対する動物の反応

観察は *T. turbinata* と *C. affinis* を用い散光条件下にて行なったが、これらの動物は前述の直

Fig. 3. Movement of the distributional centre of *Acartia erythrea* in the medium of various extinction coefficients (μ) and the light intensities at the surface (I_0). Small circles represent the values obtained at each experiment and large circles the mean values.

Fig. 4. The vertical movement of each individual of Copepoda in an ink suspension during a period of 300 minutes. The changes of light intensity occur at the point marked by the arrows. Figures above each arrow show the light intensities in lux at various depths after the change.

A: *Acartia erythrea*.

B: *Corycaeus affinis*.

Fig. 5. Relations between swimming velocity of *A. erythrea* (V) and light intensity (I_z), at the depth where the animal moves upward, under a certain light intensity at the surface (I_0).

○ = light intensity at the surface 150 lux.

● = light intensity at the surface 400 lux.

上光条件とは異なる分布様式を示した。すなわち、Fig. 6 に示すように両種とも暗所では上層部に多数分布していたが、照明後顕著な下降を示し、表面照度が強くなるにつれてその下降は著しくなった。光がなくなると動物は急速に上昇し再び表層部に集合した。

4. 論 議

HARRIS (1955)⁶⁾ は *Daphnia* の運動および眼の動きと体位に関し観察を行ない、十分に光に定位した動物ではある程度の正確さで一定好適照度帯に従って上下移動することを報じている。もし、*Acartia erythrea* の鉛直移動が HARRIS の

Fig. 6. The distribution of each 20 individuals group of Copepoda under the diffuse light condition. Figures above the diagrams represent the light intensities in lux at the surface.

A: *Temora turbinata*.

B: *Corycaeus affinis*.

Fig. 7. Relation between light intensity at the surface (I_0) and it at the depth of distributional centre of *Acartia erythrea* (I_z) in the medium of various extinction coefficients (μ).

述べる一定好適照度に従う運動であるとするならば、消散係数の値が異なっても動物の定位深度での照度 (I_z) はほぼ一定になるはずである。しかし、Fig. 3 に示すように等しい表面照度で消散係数 (μ) が大きくなるにつれ定位深度での照度が弱照度の方へ移行することが見られる。いま、Fig. 3 の各 $I_0 \cdot \mu$ 組ごとの実験値に基づき直線を求めると (Fig. 7), 表面照度 (I_0) と定位照度 (I_z) との関係は

$$I_z = a I_0^b$$

$$a = f(\mu)$$

Table 1. Values of a and b in the medium of 3 extinction coefficients (μ).

μ	a	b
4.20	1.282	0.676
6.05	0.892	0.676
7.72	0.645	0.676

で表わされる。そして係数 a および b は Table 1 に示す値となり a と μ との間には

$$\log a = 0.467 - 0.085\mu$$

の関係が認められる。

従って、

$$\log I_z = (0.467 - 0.085\mu) + 0.676 \log I_0 \quad (1)$$

(1) 式に基づき、動物の定位照度は一定の好適照度に従うというよりは表面照度 (I_0) と消散係数 (μ) によって決定されることになる。すなわち、消散係数 (μ) が一定で表面照度が増加する場合、動物の定位深度における照度は表面照度 (I_0) の変化と一定関係をもって変化する。

一方、次の関係が LAMBERT の式として成立する。

$$I_z = I_0 e^{-\mu z} \quad (2)$$

(1) と (2) 式より、動物の定位深度は

$$Z = \frac{1}{\mu e'} (0.324 \log I_0 + 0.085\mu - 0.467)$$

$$= \frac{1}{\mu} (0.745 \log I_0 - 1.074) + 0.1955 \quad (3)$$

(3) 式から求めた Z , μ , I_0 , および I_z 間の関係は

Fig. 8. Relation between light intensity at the surface (I_0), extinction coefficient (μ) and the intensity of the illumination (I_z) at the depth (Z) of the distributional centre.

Fig. 8 に示される。今、消散係数を 0.4, 表面照度を 10^4 lux とすると, *A. erythrea* の分布中心は約 5 m 層となり, その深さの明るさは約 1,370 lux である。これを実証する定量的な観測資料はないが, これまでの定性的な知見によれば不自然な値ではない。

HARRIS (1953)⁵⁾ は実験に基づき *Daphnia* の光に対する運動性は Photokinesis であると論じている。しかし, 対象とした動物が複眼であるので単眼生物の光に対する運動性も Photokinesis であるかどうかは問題があった。この点を明らかにするために本研究では単眼の *A. erythrea* の光に対する運動性を水槽中で観察した。その結果, *A. erythrea* は水平に体位し円を描きながら移動することが明らかにされた。また, Fig. 5 に示すように, 上昇の際にはその速度は水中照度の変化に伴い変化することがわかる。従って, *A. erythrea* のような単眼生物の光に対する運動性も Photokinesis によって支配されるものと言える。

散光条件下での動物の反応について, SCHALLEK (1942, '43)¹⁴⁾¹⁵⁾ は一方向の光が強い場合に, *Acartia tonsa* は正の Phototaxis を示すが, 散光になると負になることを実験的に確かめている。Fig. 6 にみられる散光条件下での動物の移動様式は直上光条件下における様式と相異している。この様式の相異は水中光の方向性の強さによって決定されると考えられる。

5. 要 約

実験水槽を用いて直上光条件下と散光条件下とで3種の橈脚類の照度変化に対する運動状態を観察した。

その結果, 1) 動物プランクトンの日周鉛直移動現象の室内における再現が可能であった。2) 照度の急激な変化に対して動物は適応現象を示す。3) *Acartia erythrea* の光に対する運動性は Photokinesis により支配されている。4) *A. erythrea* の分布中心の定位照度は一定ではなく, $\mu \cdot I_0$ の関数で表わされる。

$$\log I_2 = (0.467 - 0.085\mu) + 0.676 \log I_0$$

ここで, I_0 : 表面照度

I_2 : 定位深度での照度 (定位照度)

μ : 消散係数

5) 散光条件下の動物の動きは直上光条件下の場合とは非常に異なっている。

文 献

- 1) CUSHING, D. H. (1951): The vertical migration of planktonic Crustacea. Biol. Rev., **26**, 158-192.
- 2) BAINBRIDGE, R. (1961): Migrations. pp. 431-463. In T. H. WATERMAN, (Editor), The Physiology of Crustacea. II. Sense Organs, Integration, and Behavior. Academic Press, New York.
- 3) BANSE, K. (1964): On the vertical distribution of zooplankton in the sea. pp. 53-125. In M. SEARS, (Editor), Progress in Oceanography. 2. Pergamon Press, London.
- 4) HARDY, A. C. and R. BAINBRIDGE (1954): Experimental observations on the vertical migrations of plankton animals. Jour. Mar. biol. Ass. U. K., **33**, 409-448.
- 5) HARRIS, J. E. (1953): Physical factors involved in the vertical migration of plankton. Quar. Jour. Micr. Sci., **94**, 537-550.
- 6) HARRIS, J. E. and U. K. WOLFE (1955): A laboratory study of vertical migration. Proc. Roy. Soc. London. (B), **144**, 329-354.
- 7) CLARKE, G. L. (1934): Further observations on the diurnal migration of copepods in the Gulf of Maine. Biol. Bull., **67**, 432-448.
- 8) JOHNSON, W. H. (1938): The effect of light on the vertical movements of *Acartia clausi* (Giesbrecht). Biol. Bull., **75**, 106-118.
- 9) WATERMAN, T. H., R. F. NUNNEMACHER, F. A. CHACE, JR. and G. L. CLARKE (1939): Diurnal vertical migration of deep-water plankton. Biol. Bull., **76**, 256-279.
- 10) BOGOROV, B. G. (1946): Peculiarities of diurnal vertical migrations of zooplankton in polar seas. Jour. Mar. Res., **6**, 25-32.
- 11) CLARKE, G. L. and R. H. BACKUS (1956): Measurements of light penetration in relation to vertical migration and records of luminescence of deep-sea animals. Deep-Sea Res., **4**, 1-14.

- 12) CLARKE, G. L. and E. J. DENTON (1962): Light and animal life. pp. 456-468. In: M. N. HILL, (Editor), The sea. 1. Wiley, New York.
- 13) KIKUCHI, K. (1938): Studies on the vertical distribution of the plankton Crustacea. II. The reversal of phototropic and geotropic signs of the plankton Crustacea with reference to the vertical movement. Rec. Oceanogr. Wks. Jap., **10**, 17.
- 14) SCHALLEK, W. (1942): The vertical migration of the Copepod *Acartia tonsa* under controlled illumination. Biol. Bull., **82**, 112-126.
- 15) SCHALLEK, W. (1943): The reaction of certain Crustacea to direct and to diffuse light. Biol. Bull., **84**, 98-105.
- 16) MOTODA, S. (1953): Observations on diurnal migration Crustacea in lake Shikotsu and Tsugarujuni, Aomori and some experiments on photo- and geotropism. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., **1**, 1-56.