

# コペポーダの飼育による生活史の研究,特にノープリウスについて

誌名	日本プランクトン学会報
ISSN	03878961
著者	古賀, 文洋
巻/号	20巻1号
掲載ページ	p. 30-40
発行年月	1973年10月

# コペポダの飼育による生活史の研究、 特にノープリウスについて

古 賀 文 洋

福岡県福岡水産試験場

## Life History of Copepods Especially of Nauplius Larvae Ascertained Mainly with Cultivation of Animals

Fumihiko KOGA

*Fukuoka Prefectural Fisheries Experimental Station, Fukuoka*

### Abstract

In general copepods do not lay eggs freely, but carry their eggs in the sac or in the egg string attached to the genital segment of the abdomen. However, some copepods deliver pelagic eggs freely. Most of calanoid copepods have this character. The eggs hatch as nauplius larvae. The adult structure is attained typically after 6 naupliar and 5 copepodite instars. There are unmodified semiparasitic copepods and also modified parasitic copepods that can only be identified as copepods by their nauplius larvae.

The nauplius larvae appear in various forms as shown in Fig. 10. Generally, the body of nauplius is symmetrical, but some calanoida nauplii are asymmetrical in shape. In Amphiscandria the nauplii have right caudal seta which is longer than the left one. In Heterarthrandria the nauplii have left caudal seta which is longer than the right one.

In Harpacticoida the nauplius of *Longipedia* has a heavy medial seta. In the 1st nauplius of *Microsetella* there appears the trace of the medial seta like that of *Longipedia*. It is considered that *Microsetella* has evolved from *Longipedia*, suggesting the phylogeny in copepods.

The following equation could be set up on the variation of some copepod populations in Fukuoka Bay.

$$dN/dt = (b - at)N \quad (1)$$

where  $dN/dt$  is the time rate of change of the copepods population,  $N$  is the logarithms of population size,  $a$  and  $b$  are constants. One could obtain directly from this equation that if the population ( $N$ ) is at its maximum:  $dN/dt = 0$ , then,  $b = aT$  where  $T$  is the time interval between the initial and maximum population sizes.

If equation (1) is integrated we obtain,  $N_t = N_0 e^{(b-at)t}$  where  $N_0$  is the initial population.

The number of nauplii in the copepod stocks indicates whether the population of copepods is increasing or not. If the nauplii are numerous in number, the population is growing.

Since copepods are very important foods for the larvae of fish seed used in the marine fish farming, we should develop methods of mass culture of copepod populations which provide a high growth efficiency.

### 緒 言

動物プランクトンの飼育、増殖を研究するには、その幼生期の研究が無視できない。動物プランクトン中多数出現するコペポダの幼生期の研究はその意味で重要であり、生態、生活史の研究上欠くことができない。

コペポダのノープリウスは最も基本的な水棲動物である。ふ化直後はオルトノープリウスで、この体は無節の卵円形であり、3対の付属肢、第1触角、2枝の第2触角と上顎を持つ。吻は体前端にあり、種によって大小の差がみられる。ノープリウス眼は赤褐色で、吻の後部にみられ、種によっては明確ではない。上唇は体前部の眼の反対の腹部にみられる。左右の付属肢の間にある上唇は種により大小があり、その後端には細かい棘が多数

みられる。第1触角は大体3節で、端節は多数の刺毛を持っている。第2触角は2枝で、基節、底節、内肢そして1~2刺毛の数節を持つ外肢よりなる。上顎もまた2枝で、第2触角同様、基節、底節、内肢、外肢よりなるが、口器の補助器官としての役割が大きい。このためハルパクチコイダの内肢は著しく変質している。

第1下顎は第3か第4期に出現し、幼生はオルトノープリウスからメタノープリウスになる。第1下顎は初期では1個の刺毛などの原基として出現するが、ノープリウス後期では2葉である。第2下顎は第5期に原基として出現し、第6期ではより分化する。顎脚は第2下顎と同様に、第5期に原基として出現し、第6期ではより分化する。遊泳脚では第1、第2脚の原基が、第6期に出現する。尾部防禦器官は体後部にみられる。これはふ化直後では1対の感覚毛(棘または刺毛)のみであるが、幼生の分化が進むにしたがって、尾棘、腹棘そして側棘が出現する (Fig. 1)。

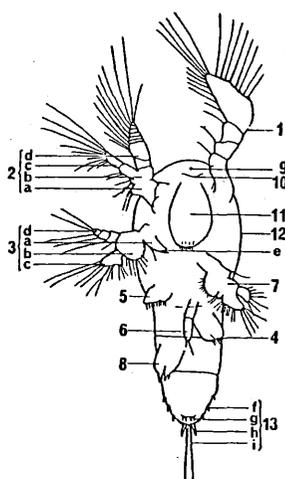


Fig. 1. Schematic diagram of the organization of copepoda nauplius. 1; Antennule. 2; Antenna. 3; Mandible. 4; Maxillule. 5; Maxilla. 6; Maxillipede. 7, 8; 1st, 2nd feet. 9; Nauplius eye. 10; Rostrum. 11; Labrum. 12; Carapace. 13; Caudal-armatures. a; Coxa. b; Basipodite. c; Endopodite. d; Exopodite. e; Gnathobase (masticatory process). f; Lateral hooks. g; Ventral hooks. h; End hooks. i; End setae (spines, feelers).

ノープリウス期は一般に6期があり、最後の脱皮後コペポダイト期に変化する。コペポダイト期はコペポダイト期としての特徴を示すが、ノープリウスは親とは異なったカテゴリーの形態を示す。そのため親の形態からそのノープリウスを推定することは困難である。

DIETRICH (1915) によると O. F. MÜLLER はノープリウスに *Nauplius* の属名を与えており、またコペポダイト期のノープリウスの最初の記述は A. V. LEEUENHOCH が行った。C. GROBBEN (1881) は初めてコペポダイト期のノープリウスの発生について記載し、その分類学的性格や脱皮などを記述した。ノープリウスの完全な形の研究は M. OBERG (1906) であり、彼はキール湾のコペポダイト期の発生の研究で、6期のノープリウス期とコペポダイト期があることを認めた。

#### 産 卵

コペポダイト期の産卵には2つの型がみられる。1つは産卵後、卵塊、卵のう、または卵紐を生殖節の下部、上部または両側に付着し、卵をふ化まで保護する型である。Fig. 2 に卵を保持した様々の型を示した。この類には

カラノイダの一部、シクロポイダ、ハルバクチコイダと寄生性の多くのコペポダがみられる。他は卵を自由に水中に産出する型である。これは殆んどカラノイダに属する種にみられる。Fig. 3-1 は *Acartia clausi* の産卵を示した。産卵直後の卵は粘性があり、相互に卵かいてなって母体にてん絡している。母体を離れた卵は西洋梨型であるが (Fig. 3-2), 数秒後には Fig. 3-3 のように球形となる。同様のことが MARSHALL and ORR (1955) によって *Calanus finmarchicus* によって観察されている。浮遊卵は Fig. 4 に示した。古賀 (1968) によると、これらの卵は単なる球形のみでなく、卵殻に種々の浮遊のための仕組を持つものがある。セントロバグス類の卵は様々な棘を持つ特徴を示す。

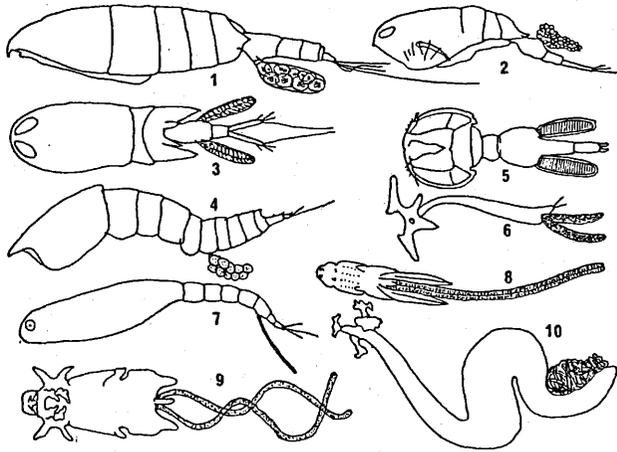


Fig. 2. The adult female with the various form of egg-mass.

- |                                     |                                      |
|-------------------------------------|--------------------------------------|
| 1; <i>Pareuchaeta russelli</i> .    | 2; <i>Corycaeus affinis</i> .        |
| 3; <i>Corycaeus crassiusculus</i> . | 4; <i>Euterpina acutifrons</i> .     |
| 5; <i>Trebius latifurcatus</i> .    | 6; <i>Lernaea cyprinacea</i> .       |
| 7; <i>Haemocera danae</i> .         | 8; <i>Lernanthropus kroyeri</i> .    |
| 9; <i>Chondracanthus lophii</i> .   | 10; <i>Lernaeocera branchialis</i> . |

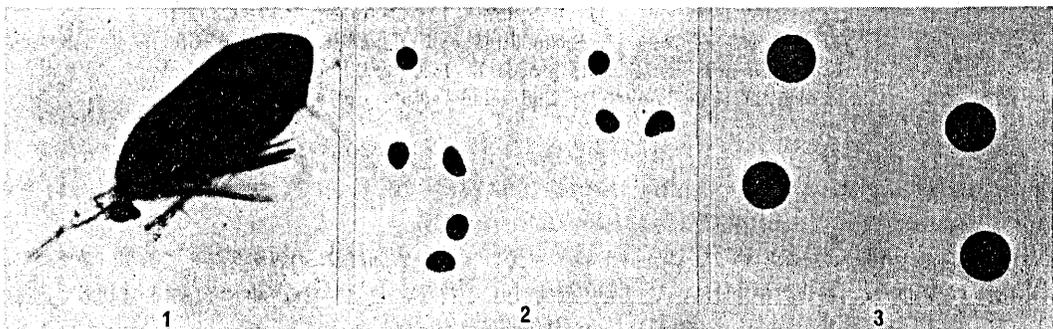


Fig. 3. The eggs laying by an *Acartia*.

- 1: The female squeezed the eggs out of the narrow genital opening.
- 2: The newly-laid eggs are roughly pear-shaped.
- 3: The eggs separated and rounded off in a few minutes after laying.

産卵数は栄養状態、産卵回数などによってことなる。一般に卵のうや卵塊中の卵数は少なく、数個から数十個である。浮遊卵の確認は困難をとまなうが、*Centropages abdominalis* では 1 回に 130 個の産卵を観察した (古

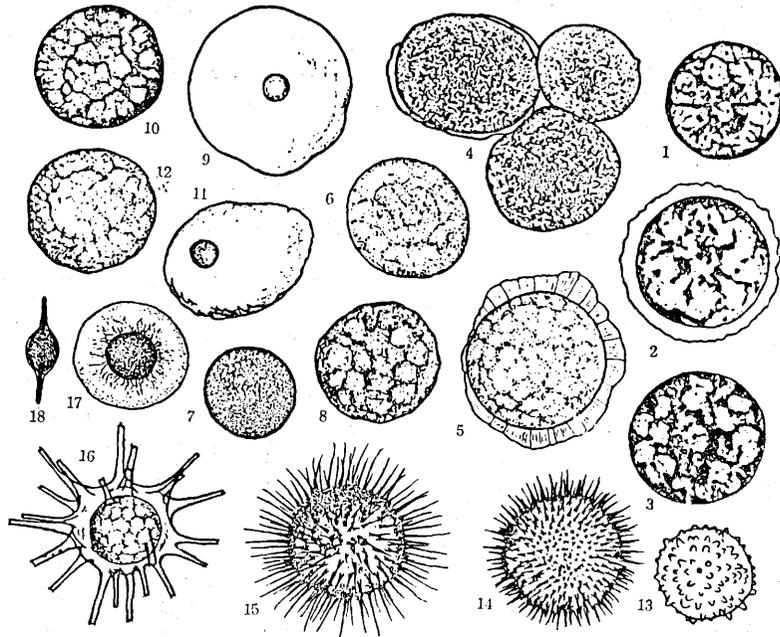


Fig. 4. The eggs which the copepods did cast freely in the water (after KOGA, 1968).  
 1. *Calanus finmarchicus*. 2. *Calanus finmarchicus*, Troms  $\phi$  form. 3. *Calanus helgolandicus*. 4. *Calanus hyperboreus*. 5. *Undinula vulgaris*. 6. *Temora discaudata*. 7. *Labidocera acuta*. 8. *Pontellopsis yamadae*. 9, 10. *Eucalanus elongatus*. 11, 12. *Eucalanus crassus*. 13. *Centropages hamatus*. 14. *Centropages yamadai*. 15. *Centropages abdominalis*. 16. *Centropages furcatus*. 17, 18. *Tortanus discaudatus* (egg and case, viewed from above and side).

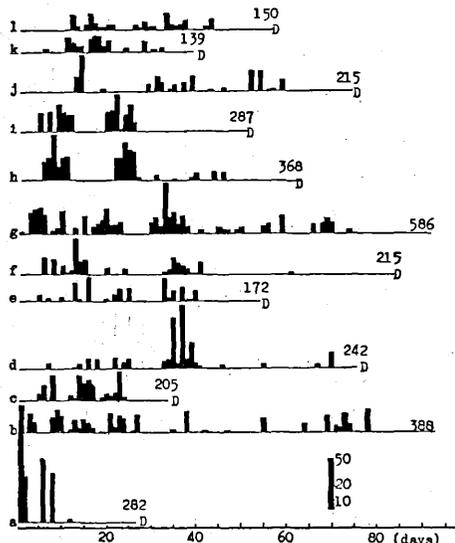


Fig. 5. Total number of eggs laid by individual *Calanus a-1* (after MARSHALL, S. M. and A. P. ORR, 1955).

賀, 1960)。これは1回の産卵数としては多いと考えられ、一般には数十個であろう。産卵回数は数回から十数回であり、花岡(1940)は *Tigriopus japonicus* で14回を観察している。MARSHALL and ORR (1955)は *Calanus* 個体の産卵数と産卵回数を観察し (Fig. 5), その産卵数が食物の量によって左右されることを研究した。また食物の種類によっても産卵数がことなることを記載している。

### 生活史

典型的なコペポダのノープリウス期は一般に6期であり、コペポダイト期もまた6期で、この最後の期は成体である。Figs. 6・7にカラノイダの *Acartia clausi*, Figs. 8・9にハルバクチコイダの *Tigriopus japonicus*

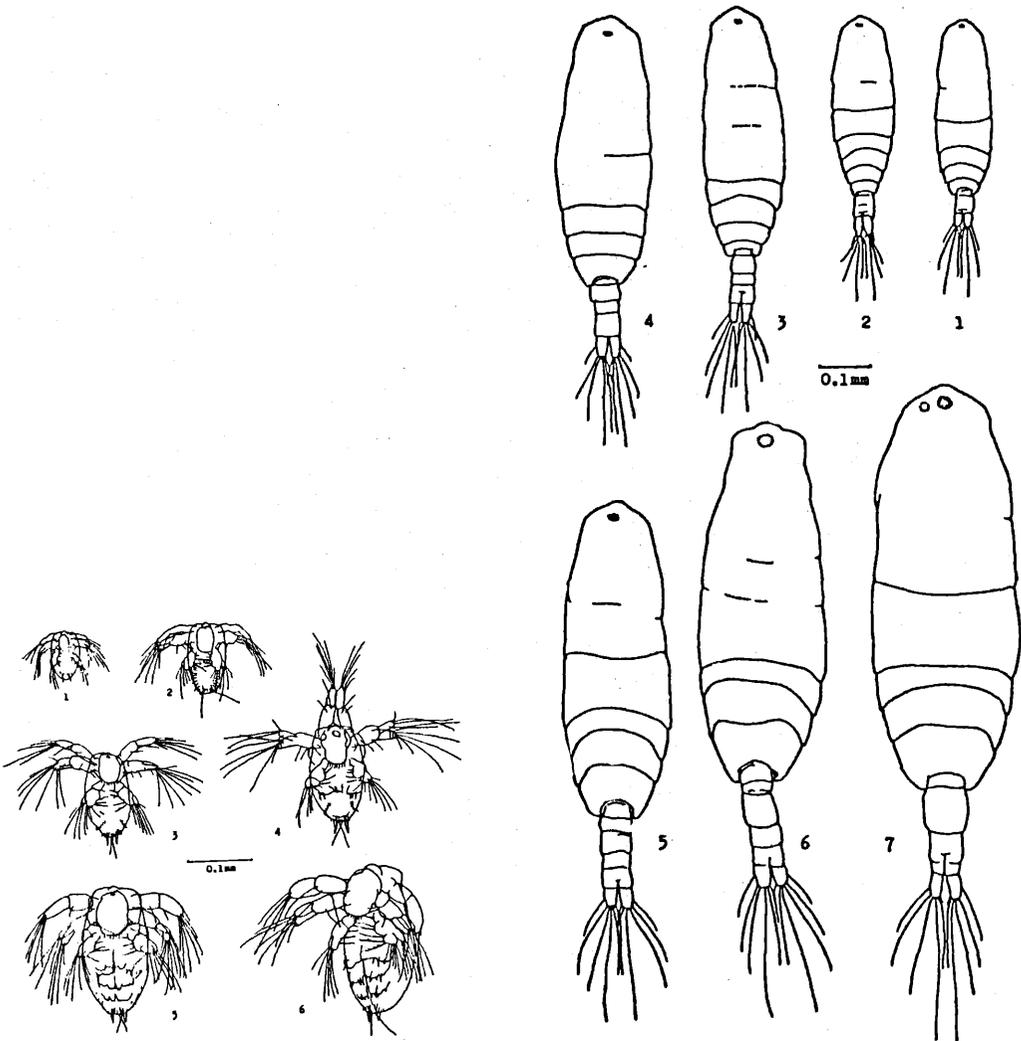


Fig. 6. The 1st-6th nauplius stages of *Acartia clausi*.

Fig. 7. The copepodite and adult stages of *Acartia clausi*.

1-5: The 1st-5th copepodite stages.  
6, 7: The adult, male and female.

のノープリウス期とコペポダイト期を示した。シクロポイダも同様の生活史を示す。生活史の長さは食物の量や水温で異なる。水温適応の強い *Tigriopus* は早いもので1週間、遅いものは数か月で成体になる(古賀, 1970)。

寄生性のコペポダは極めて変化にとんだ生活史を示す。これは半寄生性と寄生性種に大別される。前者は水中で遊泳し、宿主を変えることができ、後者は宿主の性質に適応した変態をして、宿主に寄生する。

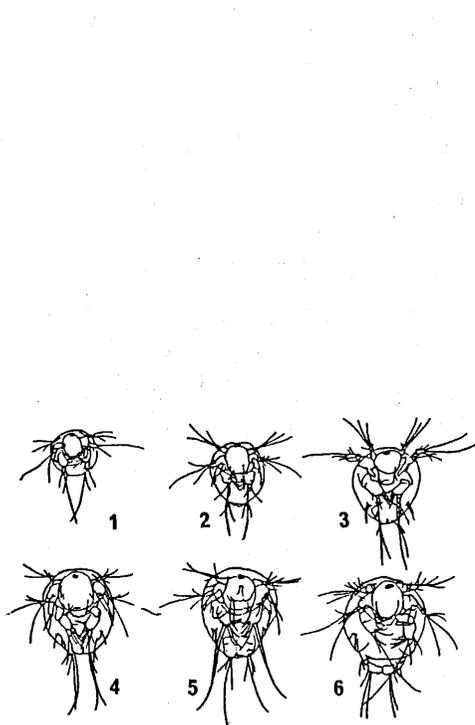


Fig. 8. The 1st-6th nauplius stages of *Tigriopus japonicus* (after KOGA, 1970).

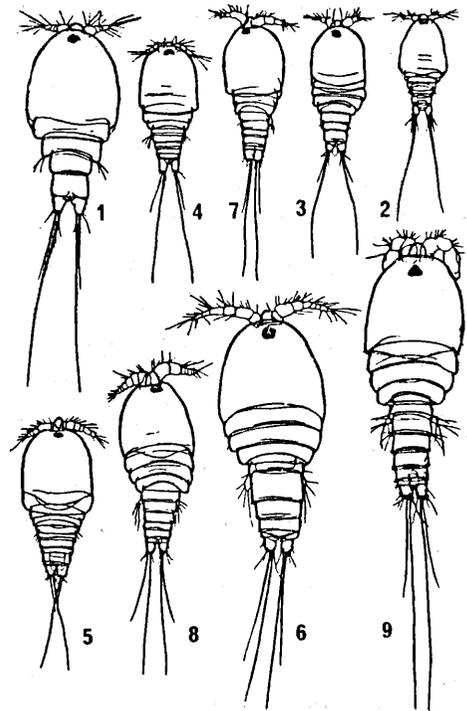


Fig. 9. Copepodite and adult of *T. japonicus* in dorsal view (after KOGA, 1970).

1-3; stage I-III. 4-6; stage IV, V and adult (female). 7-9; stage IV, V and adult (male).

魚類の鱗、鰓や鰓に寄生する *Lerne cyprinacea* では4期のノープリウスは自由に遊泳し、コペポダイトの6期は半寄生性である。しかし雌成体は宿主に寄生し、卵を造成する(笠原, 1962)。

*Caligus curtus* にはノープリウスの2期があり、これよりコペポダイト期になる。コペポダイトの2期から5期がカリムス期で、寄生期である。成体は水中を自由に遊泳している(HEEGAARD, 1947)。

モンストロイダの *Haemocera danae* はふ化直後の幼生は浮遊には適さず、環形動物の血管中に寄生し、成体は自由に水中遊泳する(MALAQUIN, 1901)。

#### 形 態

コペポダのノープリウスは変化にとみ、水中生活に適した形態を示す(Fig. 10)。

浮遊卵からふ化したノープリウスは水中で浮遊生活を送るため、非常に分化している。これに対し、卵のう卵からふ化したノープリウスは前者より遅れた分化を示す。カラヌス科では、多くの種は種々のサイズの卵を放卵

する。これらの卵よりふ化したノープリウスは種々のサイズを示すが、お互に類似し、カラヌス科の性質を現わす。

*Euchaeta* では雌は比較的大きな、多量の油球を持つ卵の塊を附着して、遊泳している。しかし、この大きな卵よりふ化したノープリウスはカラヌス科のノープリウスより未分化に止まっている。それ故、ノープリウスの分化の差が彼らの卵の大きさによるということは疑しく、この差は卵中の卵黄の量によると考えられる。貧弱な卵黄を持つ卵よりふ化したノープリウスは発達した付属肢を持ち、成体のような捕食の習性を示す。

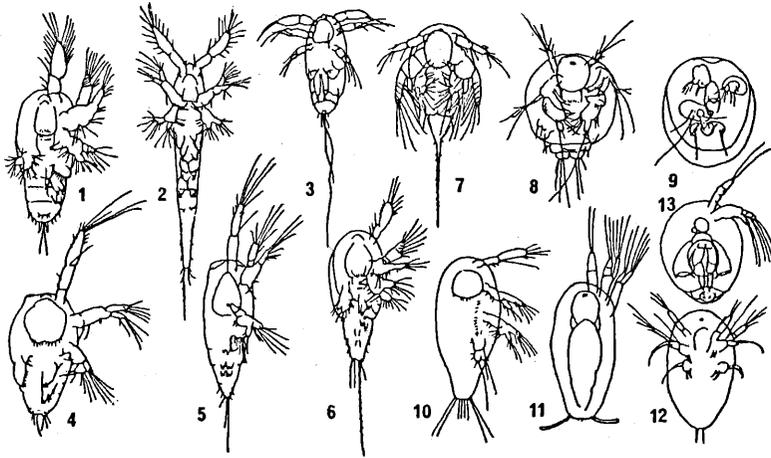


Fig. 10. The variation of copepoda nauplii in shape.

1; *Calanus*. 2; *Rhincalanus*. 3; *Pareuchaeta*. 4; *Tortanus*. 5; *Labidocera*. 6; *Temora*. 7; *Longipedia*. 8; *Tigriopus*. 9; *Metis*. 10; *Oithona*. 11; *Caligus*. 12; *Haemocera*. 13; *Clavella*.

食物に対するノープリウスの習性は、食物の種類によって変化している。すなわち、食物の種類がノープリウスの体型、付属肢や尾部防禦器関を原始型から修正していると考えられる。

最も単純な原始的形態を示すのは寄生性のコペポダのノープリウスである。シクロポイダのノープリウスも単純で、卵円形であり、対称で単純な尾部防禦器関を持っている。ハルパクチコイダのノープリウスは偏平な卵円形であり、シクロポイダに類似した尾部防禦器関を持っている。カラノイダのノープリウスは極めて変化のある形態を示す。このノープリウスにはカラヌス型、それ以外のアムファスカンドリア型がある。カラヌス型のノープリウスは腹部が甲殻より分離し、腹側に曲る構造をしている。第1触角は櫛状であり、他の付属肢と共に多数の刺毛を有し、水中の浮遊生活に適している。尾部防禦器関は最も複雑で、1対の感触毛、尾棘、3対の側部棘そして2対の腹部棘がある。これらは対称的であるが、他のカラノイダのノープリウスでは非対称である。カラヌス型以外のアムファスカンドリア型のノープリウスの尾部防禦器関は右側が左側より強く、長い、ヘテラルトランドリアでは逆に左側のものが右側のものより強く、長い。

#### ノープリウス期の減少

典型的なコペポダのノープリウス期は6期であり、コペポダイト期もまた6期で、この最後の期は成体である。JOHNSON (1948) は *Pseudodiaptomus euryhalinus* のノープリウスで5期を記載し、最初のノープリウス期は卵中で通過すると記述した。このノープリウス期の減少は多くの寄生性のコペポダに見られる。DUDLEY (1966) によると海鞘類に寄生する *Pygodelphys aquilonaris* には5期のノープリウスがある。 *Lernaea cyprinacea* には4期のノープリウスがあるが、他の多くの寄生性のコペポダではノープリウスは2期に減少してい

る。これらのノープリウスの形態は単純化している。さらに単純化し、上顎を欠くノープリウスに *Clavella uninata* のプシュードノープリウスがある (HEEGAARD, 1947)。

SANDERS (1963) は頭エビ類、鰓脚類、ヒゲエビ類、コペポダそして蔓脚類のノープリウスの生育の模式図を示した。高等な甲殻類にみられるノープリウス期の減少はその消滅である。すなわち、幼生の卵からふ化期がノープリウス期を過ぎたミスヤゾエア期であり、ノープリウス期は卵中で過すことを示している。甲殻類における卵中の胚体のふ化時期は系統発生上の1つのかぎであり、ノープリウスはその特徴の1現象である。

#### 形態の種間関係、系統発生

コペポダについて、どの種が最も原始的であるかは様々な考え方がある。これにはノープリウスを含めて検討すべきであり、花岡 (1952) はその上顎の比較検討でカラノイダを基本とし、BJÖRNBERG (1972) は尾部防禦器関や第1下顎により、単純な形態を示すシクロポイダのノープリウスが原始的であり、またこれと原始的なハルパクチコイダの *Longipedia* からカラノイダに進化したと考えた。

ノープリウスの尾部防禦器関は種間の関係をみる1つのかぎになる。ハルパクチコイダの *Longipedia* のノープリウスは他のノープリウスと異なったカテゴリーの形態を示す (NICHOLLS, 1936)。これの尾端の強い刺は成体でもそのこん跡を留める。*Microsetella* のノープリウスの第1期にはこの *Longipedia* のような刺が存在するが期が進むとそれは消失する。これはコペポダの分化の1つの方向を示唆している。

#### 個体群成長におけるノープリウスの役割

著者は福岡湾に出現するコペポダの個体群の特性を研究した。*Acartia*, *Oithona*, *Paracalanus* や *Microsetella* の出現の季節変化は Fig. 11 のとおりである。アカルチャの個体群の生長曲線を  $dN/dt=rN$  の微分

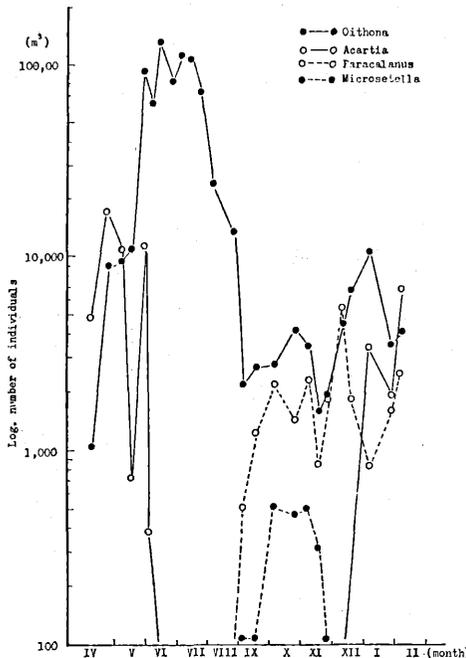


Fig. 11. Seasonal variations in number of some copepods in Fukuoka Bay.

程式から導いた (Fig. 12)。この瞬間増加率  $r$  は時間の函数として変化するので  $r=b-at$  で表わした。すなわち瞬間増加率は時間経過に比例して低下した。これより個体群の生長曲線は  $Nt=N_0e^{(b-at)t}$  とした。  $dN/dt=0$

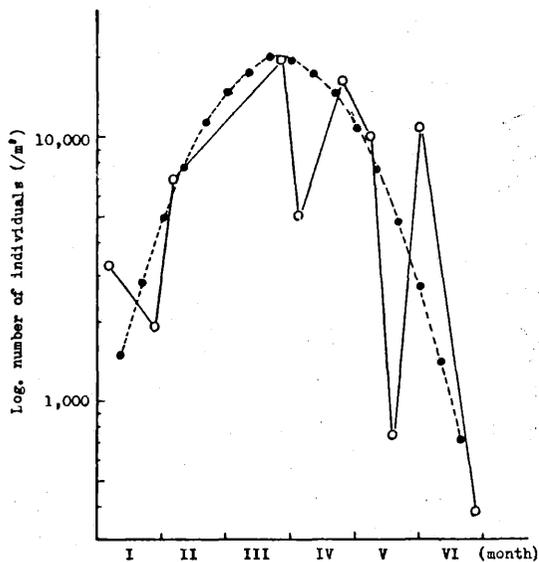


Fig. 12. Seasonal variation in observed *Acartia* population (solid line) and the theoretical population (dashed line).

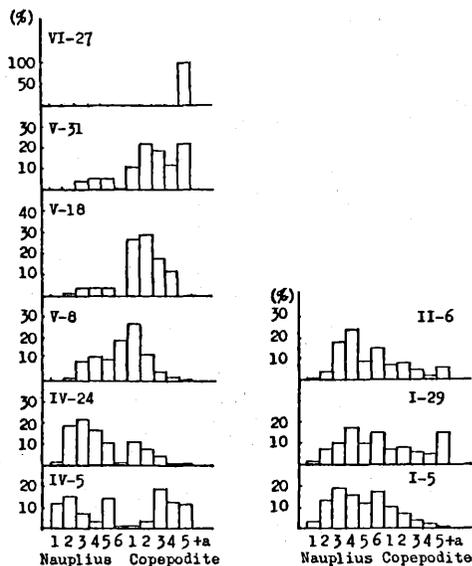


Fig. 13. Diagram showing the percentage composition in the hauls of *Acartia clausi* (5+a indicates the 5th copepodite and adult stages).

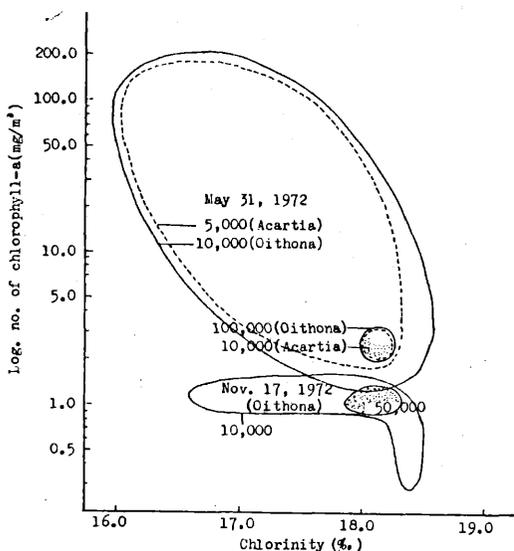


Fig. 14. Diagrammatic representation of *Acartia* and *Oithona* populations according to the various combinations of chlorophyll-a and chlorinity in Fukuoka Bay. Number of individuals indicates number in  $m^3$ .

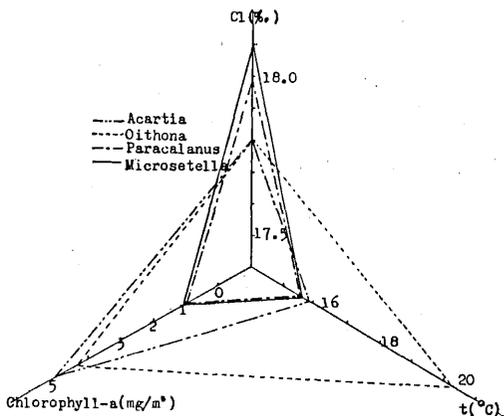


Fig. 15. Diagram of appearance of copepods in the most suitable combination of chlorophyll-a, chlorinity and temperature in Fukuoka Bay.

とすると瞬間増加率が0になり、これは個体群が最高密度に達したことを意味する。個体群が増大期か減少期にあるかはその個体数から判断できない。しかしそれは群中におけるノープリウスの占める出現割合によって推定することができる (Fig. 13)。

#### ノープリウス研究の課題

コペポータ、ノープリウスの現在の研究は分類、分布そして生活史の研究である。しかし、コペポータが水中における魚類などの有用な餌料であり、海洋の生物生産上重要な役割をはたしている。そのためコペポータ個体群の研究は必要であり、その研究にはノープリウスを欠いては不完全である。現在蛋白質資源増産のための種苗生産に際し、その幼期の餌料としてプランクトンは必要であり、ワムシ類の次の餌料としてコペポータなどが利用されている。このため *Tigriopus* などのコペポータ飼育の努力がなされている。コペポータ飼育法の向上の1つの指標にノープリウスの発生、生残そして生育量があげられる。このためコペポータ、ノープリウスの代謝の研究も必要になる。Fig. 14 に福岡湾における *Acartia* と *Oithona* の出現数をクロロフィル  $-a$  と塩素量との関係を示した。これによると両種とも塩素量では約 18%, クロロフィルでは約  $4 \text{ mg/m}^3$  が最適で、その値の上下では出現数は減少している。福岡湾のコペポータの出現とその環境要因としての水温、塩素量とクロロフィル  $-a$  の最適値との関係を示したのは Fig. 15 である。これらの研究によってコペポータの増殖機能を究明するとできると考える。

寄生性のコペポータは有害生物の1種であり、この除去にもノープリウスが関係する。笠原 (1962) は淡水魚に寄生し、被害を出すイカリムシの除去を研究した。彼によるとそのノープリウスが農薬ディーブテックスによって、魚類に影響を与えない濃度で除去しうることを報告した。また肉食性のコペポータである *Cyclops* によるイカリムシ、ノープリウスの生物的な除去法も研究課題の一つである。

#### 要 約

- 1) コペポータの産卵に浮遊卵と卵嚢卵を産出する2つの生態がみられる。
- 2) 産卵数は栄養状態などで変化し、1回に数十個であり、数回産卵する。
- 3) ノープリウス期は6、コペポダイト期は5、そして成体があるが、寄生性のコペポータでは変化した生活史を示す。
- 4) 生活史の長さは栄養状態、水温で変化する。増殖期では、1期は1~2日であり、ふ化幼生は2~4週間て成体になる。
- 5) ノープリウスの型体は一般に卵円形であるが、変化に富んでいる。ハルバクチコイダ幼生は扁平な体形を示す。しかし *Longipedia* の幼生は卵円形であり、体後端に1個の強大な刺毛がある。これはハルバクチコイダの中で原始性を示した体形であると考えられる。特異な型体はカラノイダにみられる。ユウカラヌスやポンテラ類の幼生は細長い体形を示すものがある。
- 6) 尾部防禦器関についてみると一般に対称形であるが、カラノイダでは非対称形が多く、カラヌス型を除くアムファスカンドリアでは右側の刺毛が、ヘテラルトランドリアでは左側の刺毛が他のより強大である。
- 7) コペポータの個体群の生長曲線を  $N_t = N_0 e^{(b-a)t}$  とし、これより瞬間増加率や最高密度を推定することができる。また、 $dN/dt$  が (+) か (-) かは群中のノープリウスの量で推定できる。
- 8) 稚魚の重要な餌であるコペポータの大量増殖法を究明するため、環境要因、餌料条件などを検討する必要がある。

#### 文 献

- BJÖRNBERG, T. K. S., 1972: Developmental stages of some tropical and subtropical planktonic marine copepods. *Studies on the Fauna of Curaçao and Other Caribbean Islands*, 15(136).  
DIETRICH, W., 1915: Die Metamorphose der freilebenden Süßwasser Copepoden. 1. Die

- Nauplien und das erste Copepodidstadium. *Z. Wiss. Zool.*, 113(10), 253-323.
- DUDLEY, P. L., 1966: Development and systematics of some Pacific marine symbiotic copepods. Univ. of Washington Press, v+282pp.
- GROBEN, C., 1881: Die Entwicklungsgeschichte von *Cetochilus septentrionalis* GOODSIR, Arb. Zool. Inst. Univ. Wien, 3, 1-40.
- 花岡 資, 1940: Harpacticoid Copepoda 2 種の繁殖及び変態, 水産学会報, 8(1), 32-44.
- 花岡 資, 1952: 独立生活橈脚類のノープリウスに関する研究。内水研研究報告, (1), 1-36.
- HEEGAARD, P., 1947: Contribution to the phylogeny of the arthropods, Copepoda. *Spolia Mus. Haun.*, 8, 236pp. 27pls.
- JOHNSON, M. W., 1948: The postembryonic development of the copepod *Pseudodiaptomus euryhalinus* JOHNSON, and its phylogenetic significance. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 67(4), 319-330.
- 笠原正五郎, 1962: 寄生橈脚類, イカリムシ (*Lernaea cyprinacea* L.) の生態と養魚池におけるその被害防除に関する研究。東大水実業績, (3), 103-196.
- 古賀文洋, 1960: *Centropage abdominalis* SATO のノープリウス幼生。日水誌, 26(9), 877-881.
- 古賀文洋, 1968: 橈脚類の浮遊性卵について。日本海洋学会誌, 24(1), 16-20.
- 古賀文洋, 1970: *Tigriopus japonicus* MOMI, かいあし類の生活史について。日本海洋学会誌, 26(1), 11-21.
- MALAQUIN, A., 1901: Le parasitisme évolutif des Monstrillides (Crustacés Copépodes). *Arch. Zool. Exp.*, 9(3), 81-232.
- MARSHALL, S. M. and A. P. ORR, 1955: The biology of a marine copepod. EDINBURGH, OLIVER & BOYD, vii+188pp.
- NICHLIS, A. G., 1963: The larval stages of *Longipedia coronata* CLAUS, *L. scotti* G. O. SARS, and *L. minor* T. & A. SCOTT, with a description of the male of *L. scotti*. *Jour. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 20, 29-45.
- OBERG, M., 1906: Die Metamorphose der Plankton Copepoden der Kieler Bucht. *Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel.*, 9, 37-175.
- SANDERS, H. L., 1963: Phylogeny and evolution of Crustacea. XIII Significance of the Cephalocarida. Museum of Comparative Zoology, Special Publication, 163-175.