

— 総説 —

浮遊性カイアシ類の成長速度測定法*

小針 統†

要旨

浮遊性カイアシ類は、世界中のいずれの海域においても動物プランクトン群集の主要な構成群であり、海洋生態系において基礎生産を高次栄養段階へ転送する役割を担っている。一般的に、浮遊性カイアシ類の生産は個体群の生物量に成長速度を乗ずることによって求めることができる。生物量については技術の向上によって正確に測定できるようになってきたものの、成長速度については浮遊性カイアシ類に適した測定法がどれか検討されておらず、このため基礎生産と比べると浮遊性カイアシ類における生産の推定値が妥当かどうかよく分かっていない。本稿では、これまでに利用されてきた天然カイアシ類個体群における成長速度の測定法をレビューし、測定の際に必要な仮定をまとめ、これらの利点・欠点を明らかにすることを目的とした。天然カイアシ類個体群の成長速度を求める方法として、これまで天然コホート法、人工コホート法、脱皮率法、卵生産法、核酸・タンパク質比法、酵素活性法、経験的モデルが利用されてきた。いずれの手法も固有の仮定に起因する利点と欠点があり、今のところ普遍的に利用できる手法は存在しない。サンプリング条件やカイアシ類の種類にふさわしい手法を選ぶと共に、複数の手法を組み合わせることで欠点を補うこと、推定値の妥当性を評価することが重要である。

キーワード：カイアシ類，生産，成長速度，測定法，天然個体群

1. はじめに

カイアシ類は顎脚亜綱に属する甲殻類で、これまでに報告されているだけでも 11000 種を超える極めて種多様に富む分類群であり (Humes, 1994)，浮遊性カイアシ類はこのうちおよそ 2300 種を占める。浮遊性カイアシ類は、世界中のいずれの海域においても動物プランク

トン群集の半数以上を占める主要な構成群であり (Longhurst, 1985)，生物量においても優占する分類群である (Verity and Smetacek, 1996)。浮遊性カイアシ類は、珪藻や渦鞭毛藻などの植物プランクトンだけでなく、繊毛虫やノープリウス幼生などの微小動物プランクトンを捕食したり、植物プランクトンの凝集塊・浮遊性カイアシ類の糞粒・表層性被囊類のハウスなどの沈降粒子を摂餌するもの、他の浮遊性カイアシ類や毛顎類などの動物プランクトンを捕食するものなど、極めて多様な餌を利用している (大塚・西田, 1997)。また、浮魚類 (Burgner, 1991; Odate, 1994)，中深層性魚類 (Brodeur *et al.*, 1999; Moku *et al.*, 2000)，底魚類 (Yamamura *et al.*, 2002) や、海鳥類 (Hunt *et al.*,

* 2010 年 2 月 2 日受領；2010 年 7 月 26 日受理
著作権：日本海洋学会，2010

† 鹿児島大学水産学部水産生物・海洋学分野
〒890-0056 鹿児島県鹿児島市下荒田 4-50-20
TEL：099-286-4140
FAX：099-286-4133

1993; Russell *et al.*, 1999), 鯨類 (Kawamura, 1982) などの主な餌となっている。更に、稚魚・幼魚の成長に伴い餌となる浮遊性カイアシ類の発育段階や種が変化していくこと (Sysoeva and Degtereva, 1965), 稚仔魚の生残に浮遊性カイアシ類のノープリウス幼生生物量が影響を与えていることなども知られている (Matsushita, 1991)。これらのことから、浮遊性カイアシ類は低次食物網段階にある物質を取り込んで生産を行い、その生産を高次栄養段階へ転送する役目を果たしている (Kobari *et al.*, 2003)。

カイアシ類は甲殻類であるので、脱皮を繰り返しながら成長する。海洋漂泳区において数量的に多く出現するカラヌス目カイアシ類の場合には、卵が孵化した後ノープリウス幼生期6期およびコペポダイト幼生期5期を経て、生殖腺が成熟する成体 (コペポダイト期6期) となる。生活史は短いものでは1週間程度だが (Mauchline, 1998), 不適な環境を回避するため代謝活性をかなり減少させる休眠期を持つカイアシ類も存在し (伴, 1997), 生活史が完結するのに3年以上もかかる場合がある (Conover, 1988)。また、ある発育段階でのみ急激に筋肉組織や油球を蓄積したり (Kobari and Ikeda, 1999, 2001), 摂餌器官の退化に伴うエネルギー取り込みの中止などもしばしば見られる (Miller *et al.*, 1984; Miller, 1988)。このように、カイアシ類の成長は種間だけでなく発育段階間でも極めて激しく変動する。

この半世紀、温暖化や気候変化への懸念から海洋生態系における物質循環や栄養動態を定量的に評価する必要性が高まってきており、プランクトン群集の生産力に関する研究が多くなされてきた。植物プランクトンの生産については、これまで放射性同位体を使った¹⁴C法 (Steemann, 1952) や安定同位体を使った¹³C法 (Hama *et al.*, 1983) に加え、培養を必要としないクロロフィル蛍光を利用した方法 (鈴木ら, 2002) や海色衛星画像を使った方法 (Sathyendranath *et al.*, 1991; Behrenfeld and Falkowski, 1997) などが開発された。クロロフィル蛍光や衛星画像から求めた値の妥当性が¹⁴C法や¹³C法によって検証されつつあり、時間的・空間的に解像度が高く、リアルタイムで解析できるデータが取得できるようになってきた。浮遊性カイアシ類を含む動物プランクトンの生産についても多くの測定法が開発

され、Zooplankton Methodology Manual にまとめられている (Runge and Roff, 2000)。しかし、これらを利用する場合に必要な仮定、利点や欠点については包括的に議論されておらず (Hirst *et al.*, 2005; Kimmerer *et al.*, 2007), どの手法がどの浮遊性カイアシ類に適しているのか、また求められた推定値がどれくらい妥当かどうかについてはよく分かっていない。このため、魚介類へのエネルギーの流れや植物プランクトンに固定された炭素の行方など、浮遊性カイアシ類を含む動物プランクトンの部分は定量的評価においてブラックボックスとなることが多く、数値シミュレーションに頼らざるを得ない状況となっている。

本総説では、これまでに使われてきた浮遊性カイアシ類 (以後、カイアシ類とする) の成長速度測定法をレビューし、天然個体群で利用する際に必要な仮定、およびこれら手法の利点と欠点を明らかにすることで、どのような場合にどの測定法が適切なのかを選択できるようにすることを目的とする。

2. 動物プランクトンの生産と瞬間成長速度

一般的に、動物プランクトンの純生産速度 (P_n : mg C day⁻¹) は下式で求められる (Hirst and MaKinnon, 2001)。

$$P_n = (W_t - W_0) + EP + EX \quad (1)$$

$W_t - W_0$: 1日あたりの体躯の体重の増加分 (mgC day⁻¹)

EP : 1日あたりの卵や精胞などの生産量 (mgC day⁻¹)

EX : 1日あたりの脱皮殻やハウスなど逸脱した分の生産量 (mgC day⁻¹)

EP は成体のみ該当し、卵生産法で後述する。また、 EX は他の要素よりもかなり少ないか高次栄養段階に流れないものとして、これまであまり扱われてこなかった (この問題点については、Tomita and Ikeda, 1999 を参照されたい)。また、個体の瞬間成長速度 (g : day⁻¹) は次式で表わされる (大森・池田, 1976)。

$$g = [\ln(W_t) - \ln(W_0)] / t \quad (2)$$

W_t : t 時間後の体重 (mgC)

W_0 : 飼育開始時の体重 (mgC)

t : 経過日数 (day)

このように、瞬間成長速度を測定するにはある時間内に増加したカイアシ類の個体あたりの体重を求めればよい。今のところ、カイアシ類群集もしくは動物プランクトン群集全体の純生産速度を一度に求める手法については考案されておらず、このような場合には (1) 式を使って得られた個体群の値を種ごとに積算するしかない。本総説では、天然カイアシ類個体群に利用できる (放射性同位体を用いない) 瞬間成長速度の測定法をレビューする。

3. 天然コホート法 (Natural Cohort Method)

天然コホート法は、ある時期に同時に発生した群 (コホート) を識別し、これらがある期間内に増加させた体重を測定するものである。瞬間成長速度 (g_{NC} : day^{-1}) は、下式を使って求める。

$$g_{NC} = (\ln W_{i+1} - \ln W_i) / D \quad (3)$$

W_i : 発育段階 i の体重 (mgC)

W_{i+1} : 発育段階 $i+1$ の体重 (mgC)

D : ステージ滞留時間 (day)

天然コホート法では、定期的に取り出した標本について発育段階別計数や体サイズ測定をすると、時間経過に伴って個体数密度、発育段階組成、サイズ組成が変化してコホートを識別できるので、これを追跡することでステージ滞留時間を推定できる。天然コホート法の利点は、

利点 1 : 測定原理が単純である。

利点 2 : ほとんどの動物プランクトンに利用できる。ことにある。このため、古くからカイアシ類だけでなく端脚類、オキアミ類、十脚類などの甲殻類だけでなく (例えば, Omori, 1974; Mauchline, 1980; Yamada *et al.*, 2004), クラゲ類や毛顎類など発育段階が明瞭に区分できない分類群でも利用されてきた (例えば, Kotori, 1999; Takahashi and Ikeda, 2006)。カイアシ類については、これまでに少なくとも 20 種の瞬間成長速度に関して 21 の報告例がある (Table 1)。

McLaren (1978) は、数週間間隔で採取した標本についてカイアシ類数種における成体雌のサイズ組成や発育段階組成の変化を明らかにし、コホートを識別・追跡することで世代時間を測定した。天然コホート法と経験式から求められた世代時間がほぼ一致したことが報告さ

れているが、世代時間が短いカイアシ類ほどサンプリング間隔内に世代交代してしまう可能性があり、コホート識別が困難となることも指摘している。また、この報告ではコホートを識別するための手法が示されておらず、場合によっては世代時間がかなり変化する可能性がある。これらの問題を解決するため、Hirche *et al.* (2001) は対象とするカイアシ類のステージ滞留時間よりもサンプリング間隔が十分短くなるように、長期間にわたり高頻度で標本を採取し、天然カイアシ類の個体数密度と発育段階組成の経日変化を観察した。各発育段階の個体数密度が極大となる点を結んだり (SI : Steepest Increase Method), 各発育段階の組成比が 50% となる点を結んだりすることで (MDT : Median Development Time Method) コホート識別し、ステージ滞留時間を測定している。個体群における複数コホートの識別については魚類や貝類などで利用されている統計モデルがあるので、これらのモデルを使ってコホートを識別することも可能である (赤嶺, 2007 を参照)。天然コホート法では、以下のような仮定が必要である。

仮定 1 : 新規加入が断続的で明瞭なコホートが追跡できる。

仮定 2 : 時系列標本には同一個体群が採取されている。

このため、次のような欠点が生じる。

欠点 1 : 産卵盛期が不明瞭、あるいは常に新規加入群があるカイアシ類では複数のコホートが混ざって見かけ上 1 つのコホート形成することがあるため、ステージ滞留時間を過大・過小評価することがある。

欠点 2 : 水塊の混合・拡散が激しい海域では、同一個体群を採取することが極めて困難。

Fig. 1 は、北西部北太平洋亜寒帯域の K2 において数日間隔で採取された標本について、カイアシ類卓越種の発育段階組成を識別計数し、天然コホート法によりステージ滞留時間を推定した例である。これによると、6~7 月にかけてコベボダイト幼体 1~2 期へ発育段階組が推移していることが分かる。MDT によってステージ滞留時間を求めると 21.7 日となるが、水温・塩分から判断すると 6 月下旬に水塊が交代したので、同一水塊内でステージ滞留時間を求めると 15.7 日となり、21.7 日とい

Table 1. Application of natural cohort method for copepods. This table is modified from Huntley and Lampit (1992). Equations to measure growth rate (Eq.) are indicated in text. WT: mean or range of ambient water temperature. C: copepodite stage. N: naupliar stage.

Method Eq.	Species	Location	Estimates (day ⁻¹)	WT (°C)	Source
g _{NC}	<i>Acartia calusi</i>	Loch Striven, Scotland	0.15-0.19	11-14	McLaren (1978)
		Texel, the Netherlands	0.19-0.26	15-22	Klein-Breteler et al. (1982)
	<i>Acartia omori</i>	Fukuyama Bay, Japan	N: 0.11-0.38	9-28	Liang and Uye (1996b)
			C: 0.11-0.39	9-28	
	<i>Acartia tonsa</i>	Yaquina Bay, USA	0.23-1.04	12-31	Miller et al. (1977)
		Chesapeake Bay, USA	0.34-0.58	16-26	Heinle (1966)
	<i>Calanus finmarchicus</i>	Loch Striven, Scotland	0.21	16	McLaren (1978)
		Clyde Sea, Scotland	0.06-0.23	5-15	Nicholls (1933)
		Balsfjorden, Norway	0.05	5	Tande (1982)
	<i>Calanus glacialis</i>	North Atlantic	0.05-0.06	6-8	Hirche et al. (2001)
		Fram Strait	0.03	-2-2	Hirche and Bohrer (1987)
		Barents Sea	0.03	2	Slagstad and Tade (1990)
	<i>C. marshallae</i>	Bering Sea	0.10	6	Vidal and Smith (1986)
	<i>Centropages abdominalis</i>	Fukuyama Bay, Japan	N: 0.12-0.30	9-28	Liang et al. (1996a)
			C: 0.16-0.41	9-28	
	<i>C. hamatus</i>	Texel, the Netherlands	0.25-0.29	15	Klein-Breteler et al. (1982)
	<i>Eucalanus bungii</i>	Bering Sea	0.10	6	Vidal and Smith (1986)
	<i>Eurytemora herdmanni</i>	Texel, the Netherlands	0.15-0.29	9-15	Klein-Breteler et al. (1982)
	<i>Microsetella norvegica</i>	Fukuyama Bay, Japan	N: 0.00-0.39	9-28	Uye et al. (2002)
			C: 0.02-0.18	9-28	
	<i>Neocalanus cristatus</i>	Bering Sea	0.05-0.06	2-4	Vidal and Smith (1986)
	<i>N. plumchrus</i>		0.09	5	
		Strait of Georgia, Canada	0.08-0.09	5-7	Fulton (1973)
	<i>Oithona davisae</i>	Fukuyama Bay, Japan	N: 0.08-0.35	9-28	Uye and Sano (1998)
			C: 0.06-0.45	9-28	
	<i>O. nana</i>	Kaneohe Bay, USA	0.22	18	Newbury and Bartholomew (1976)
		Bering Sea	0.09-0.22	5-18	Vidal and Smith (1986)
	<i>Paracalanus sp.</i>	Kaneohe Bay, USA	0.92	29	Newbury and Bartholomew (1976)
		Fukuyama Bay, Japan	N: 0.06-0.19	9-28	Liang and Uye (1996c)
			C: 0.10-0.36	9-28	
	<i>Pseudocalanus minutus</i>	Loch Striven, Scotland	0.11	7	Marshall (1949)
	<i>Pseudocalanus sp.</i>	Texel, the Netherlands	0.22-0.23	15	Klein-Breteler et al. (1982)
	<i>Pseudodiaptomus marinus</i>	Inland Sea, Japan	0.24	20	Uye et al. (1983)
		Fukuyama Bay, Japan	N: 0.05-0.50	9-28	Liang and Uye (1997)
			C: 0.02-0.41	9-28	
	<i>Sinocalanus tenellus</i>	Fukuyama Bay, Japan	0.06-0.61	6-27	Kimoto et al. (1986)

うステージ滞留時間は過大評価であった。天然コホート法では、同一個体群のコホートを如何に追跡するかが鍵となる。

このような問題点を克服するため、Liang and Uye (1996a, b, c, 1997), Uye and Sano (1998), Uye *et al.* (2002) は、瀬戸内海内湾で採取した高頻度時系列標本についてコホート解析すると共に、これらカイアシ類を飼育して求めた瞬間成長速度を比較した。また、Webber and Roff (1995) もジャマイカ内湾における時

系列標本のコホート解析と共に、飼育実験により瞬間成長速度を比較している。いずれの報告でも、天然個体群と飼育個体群のステージ滞留時間は近似しており、カイアシ類個体群の瞬間成長速度を天然コホート法によって推定できたと述べられている。このように、高頻度時系列標本の天然コホート法による値を飼育個体群から求めた値と比較検討することによって、天然コホート法の欠点を補うことができる。

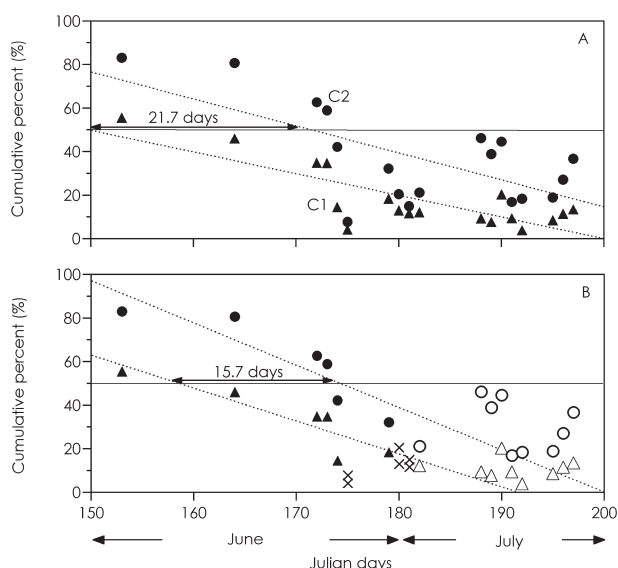


Fig. 1. Temporal changes in cumulative percent of copepodite stage 1 (C1: opened and closed triangles) and 2 (C2: opened and closed circles) for *Neocalanus plumchrus* in the water column above 150 m at K2 in the western subarctic Pacific Ocean during early summer of 2006 (Kobari and Kitamura, unpublished data). Regression lines are fitted to population for entire sampling period (50 days: A) and for period before the water mass exchange (first 30 days: closed symbols in B). Different water masses are replaced during the end of June to early July (crosses).

4. 人工コホート法 (Artificial Cohort Method)

Kimmerer and MaKinnon (1987) は、天然個体群から目的とする発育段階をメッシュで分別すれば人工的にコホートを作成できるので、これを一定時間飼育して瞬間成長速度を推定できることを示した。この手法では、プランクトンネットを緩やかに曳いて採取した生鮮カイアシ類を容器へ移し、底にメッシュを貼った筒をこの容器に沈める。これにより、筒の中には目的とするサイズ画分のみ (人工コホート) を分別することができる。目合いによって、いろいろなサイズ画分の人工コホートを作成することもできる。これら人工コホートは飼育容器へ移し、海中もしくは自然海水をかけ流した水槽に浮か

べながら飼育する。飼育開始時および終了時に採取した標本について各発育段階を識別計数すると、発育段階組成の推移が認められる。体重は発育段階別に直接測定し、これと各発育段階別個体数から飼育開始時から終了時までの人工コホート全体の体重増加を求め、下式に代入して瞬間成長速度 ($g_{ACS} : \text{day}^{-1}$) を推定する。

$$g_{ACS} = \ln[\Sigma (W_i \times R_{t,i}) / \Sigma (W_i \times R_{o,i})] / t \quad (4)$$

W_i : 発育段階 i の平均体重 (mgC)

$R_{o,i}$: 飼育開始時の発育段階 i の組成比

$R_{t,i}$: t 時間後の発育段階 i の組成比

t : 飼育時間 (day)

Kimmerer and MaKinnon (1987) は、オーストラリア内湾で優占するカイアシ類に人工コホート法を適用し、1年を通して瞬間成長速度が測定できたことを報告している。人工コホート (サイズ画分) を作成することにはいずれにも何ら違いはないが、人工コホートの重さを求める際に計算上でいくつか変則的な方法がある。コホートを識別・分別し、これらをまとめて体重測定して瞬間成長速度 ($g_{ACD} : \text{day}^{-1}$) を求めたい時には、下記の式を使って推定することができる。

$$g_{ACD} = (\ln TW_t - \ln TW_o) / t \quad (5)$$

TW_o : 飼育開始時の対象となる人工コホート全体の生物量 (mgC)

TW_t : t 時間後の対象となる人工コホート全体の生物量 (mgC)

t : 飼育時間 (day)

この方法では、体重を測定することにより標本が失われるため、その後の生残など詳細な解析ができない欠点があるが、尾虫類や毛顎類など直達発生する動物プランクトンに利用できる。他方、このような動物プランクトンでも標本を残したい場合、あるいは体サイズから間接的に体重を求めたい場合には、分別した人工コホートの体長 (体積でも可能) を測定し、これを体重に換算して瞬間成長速度 ($g_{ACLW} : \text{day}^{-1}$) を求める必要がある。このような際には、下式を用いる。

$$g_{ACLW} = (\ln LW_t - \ln LW_o) / t \quad (6)$$

LW_o : 飼育開始時における対象となる人工コホートの体長から換算した体重 (mgC)

LW_t : 飼育終了時における対象となる人工コホートの体長から換算した体重 (mgC)

Table 2. Application of artificial cohort, moulting rate, egg production, nucleic acid ratio and enzyme activity methods for copepods or other zooplankton (*). This table is modified from Hirst *et al.* (2005) and Kimmerer *et al.* (2007). Equations to measure growth rate (Eq.) are indicated in text. WT: mean or range of water temperature or range. C: copepodite stage. N: naupliar stage. NA: Not available. g_{ACVW} : growth rate estimated from volume-weight regression.

Method Eq.	Species	Location	Estimates (day ⁻¹)	WT (°C)	Source
Artificial Cohort					
g_{ACS}	<i>Acartia fancetti</i>	Westport Bay, Australia	0.03-0.26	11-22	Kimmerer & McKinnon (1987)
g_{ACLW}	<i>A. biflosa</i>	France	0.03-0.14	NA	Irigoien and Castel (1995)
	<i>A. longiremis</i>	Skagerrak, North Sea	0.15-0.24	24	Peterson <i>et al.</i> (1991)
	<i>Acartia</i> spp.	Discovery Bay, Jamaica	0.25-1.43	28	Hopcroft <i>et al.</i> (1998b)
	<i>Calanus agulhensis</i>	Agulhas Bank	0.19-0.46	17-18	Peterson and Hutchings (1995)
	<i>C. finmarchicus</i>	Skagerrak, North Sea	0.01-0.14	24	Peterson <i>et al.</i> (1991)
	<i>C. marshallae</i>	Alaska coast, USA	0.05-0.29	5-14	Liu and Hopcroft (2007)
	<i>C. pacificus</i>		0.03-0.29		
	<i>Centropages typicus</i>	Skagerrak, North Sea	0.24-0.77	24	Peterson <i>et al.</i> (1991)
	<i>C. velificatus</i>	Discovery Bay, Jamaica	0.70-1.00	28	Hopcroft <i>et al.</i> (1998b)
	<i>Corycaeus</i> spp.		0.10-0.36		
	<i>Metricia pacifica</i>	Alaska coast, USA	<0.01-0.29	5-14	Liu and Hopcroft (2006a)
	<i>Neocalanus flemingeri/plumchrus</i>		<0.01-0.24	5-9	
	<i>Oithona simplex</i>	Discovery Bay, Jamaica	0.17-0.53	28	Hopcroft <i>et al.</i> (1998b)
	<i>O. nana</i>		0.40-0.91		
	<i>Paracalanus aculeatus</i>		0.25-1.26		
	<i>P. parvus</i>	Skagerrak, North Sea	0.16-0.48	24	Peterson <i>et al.</i> (1991)
	<i>Pavocalanus crassirostris</i>	Discovery Bay, Jamaica	0.44-1.08	28	Hopcroft <i>et al.</i> (1998b)
	<i>Pseudocalanus</i> spp.	Skagerrak, North Sea	0.12-0.35	24	Peterson <i>et al.</i> (1991)
		Alaska coast, USA	0.00-0.16	4-15	Liu and Hopcroft (2008)
	<i>Temora longicornis</i>	Skagerrak, North Sea	0.15-0.56	24	Peterson <i>et al.</i> (1991)
		Norway	0.00-0.32	18	Hernandez-Leon <i>et al.</i> (1995)
	<i>T. turbinata</i>	Discovery Bay, Jamaica	0.34-1.23	28	Hopcroft <i>et al.</i> (1998b)
g_{ACVW}	<i>Calanus finmarchicus</i>	George Bank	C: -0.09-0.31 N: -0.07-0.20	NA	Campbell <i>et al.</i> (2001)
	<i>Centropages typicus</i>	Alboran Sea	<0.01-0.27	17	Calbet <i>et al.</i> (2000)
	Mixed calanoid guild	Indian Ocean	C: 0.38 N: 0.43	21-31	McKinnon and Duggan (2003)
		Great Barrier Reef, Australia	C: 0.12-0.53	22-30	McKinnon <i>et al.</i> (2005)
	Mixed cyclopoid guild	Indian Ocean	C: 0.28 N: 0.38	21-31	McKinnon and Duggan (2003)
		Great Barrier Reef, Australia	C: 0.16-0.48	22-30	McKinnon <i>et al.</i> (2005)
Moultling Rate					
g_{MR}	<i>Calanoides acutus</i>	South Georgia, Southern Ocean	0.01-0.24	0-2	Shreeve and Wad (1998), Shreeve <i>et al.</i> (2002)
	<i>Calanus agulhensis</i>	Southern Benguela, South Africa	C: 0.00-0.81 N: 0.40-0.66	12-22	Richardson and Verheye (1998)
	<i>C. chilensis</i>	Antofagasta coast, Chile	0.05-0.35	13-19	Escribano and McLaren (1999)
	<i>C. finmarchicus</i>	Skagerrak, North Sea	0.01-0.14	16-17	Peterson <i>et al.</i> (1991)
	<i>C. marshallae</i>	Oregon coast, USA	0.05-0.20	10-14	Peterson <i>et al.</i> (2002)
	<i>Centropages velificatus</i>	Discovery Bay, Jamaica	0.53-0.76	28	Hopcroft <i>et al.</i> (1998b)
	<i>Eucalanus bungii</i>	Oyashio, Japan	0.04	6	Kobari <i>et al.</i> (in press)
	<i>Euchaeta marina</i>	Discovery Bay, Jamaica	0.24-0.38	NA	Webber and Roff (1995)
	<i>Eurytemora affinis</i>	Bristol Channel, UK	0.01-0.20	6-15	Burkill and Kendall (1982)
	<i>Neocalanus cristatus</i>	Oyashio, Japan	0.06	5-6	Kobari <i>et al.</i> (in press)
	<i>N. flemingeri</i>	Oyashio, Japan	0.03-0.10	5-11	
	<i>N. flemingeri/plumchrus</i>	Alaska coast, USA	<0.01-0.22	5-9	Liu and Hopcroft (2006b)
	<i>N. plumchrus</i>	Oyashio, Japan	0.02-0.03	5-18	Kobari <i>et al.</i> (in press)
	<i>Oithona plumifera</i>	Discovery Bay, Jamaica	0.04-0.31	NA	Webber and Roff (1995)
	<i>Paracalanus/Clausocalanus</i> spp.		0.12-0.91		
	<i>Pseudodiaptomus hessei</i>	Algoa Bay, Southern Africa	0.11-0.38	16-26	Jerling and Wooldridge (1991)
	<i>Rhincalanus gigas</i>	South Georgia, Southern Ocean	0.01-0.06	0-2	Shreeve and Wad (1998), Shreeve <i>et al.</i> (2002)
	<i>Temora turbinata</i>	Discovery Bay, Jamaica	0.36-0.75	28	Hopcroft <i>et al.</i> (1998b)
	<i>Undinula vulgaris</i>		0.17-0.49	NA	Webber and Roff (1995)
Nucleic Acid Ratio					
g_{NAR}	<i>Calanus finmarchicus</i>	Laboratory	<0.01-0.40	4-12	Wagner <i>et al.</i> (2001)
Enzyme activity					
g_{AARS}	<i>Daphnia magna</i> *	Laboratory	0.04-0.21	25	Yebra and Hernández-León (2004)
	<i>Calanus helgolandicus</i>	Laboratory	0.04-0.28	13-15	Yebra <i>et al.</i> (2005)
	<i>C. finmarchicus</i>	North Atlantic (various stations)	-0.07-0.22	0-8	Yebra <i>et al.</i> (2006)
g_{CBA}	<i>Temora longicornis</i>	Laboratory	NA	15	Oosterhuis <i>et al.</i> (2000)
	Mixed calanoid guild	Strait of Georgia, Canada	0.07-0.21	8-11	Sastri and Dower (2006)

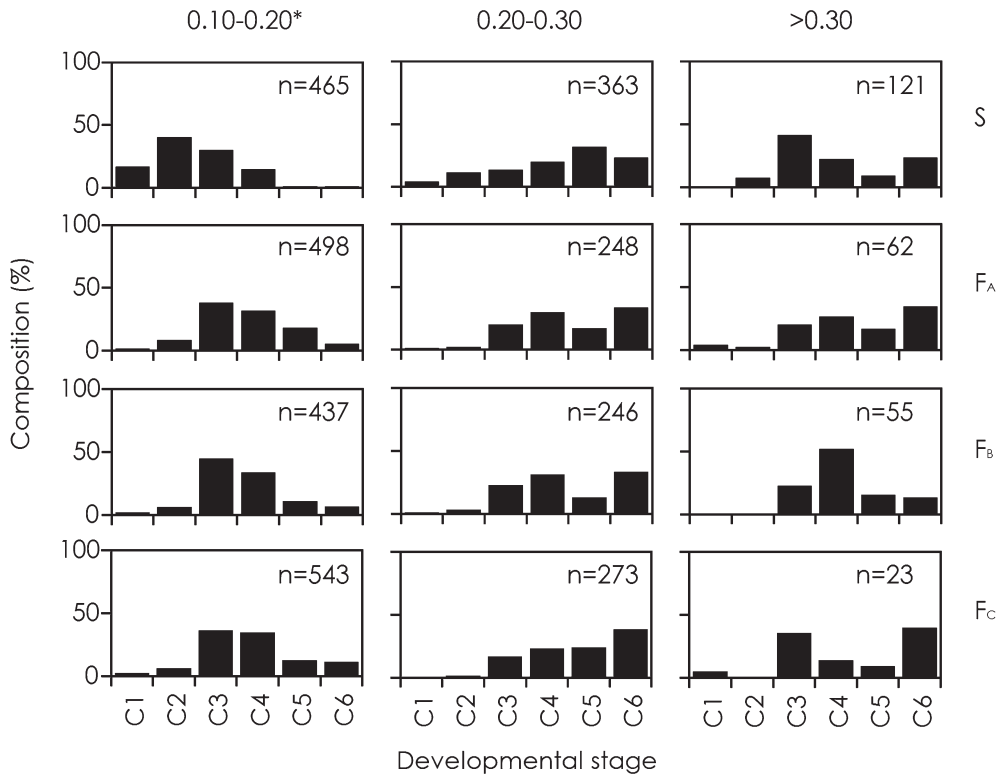


Fig. 2. Stage composition of *Paracalanus parvus* s.l. at start (S) and end (F_A, F_B, F_C) point of incubation on 7 June 2006 after Kobari *et al.* (2007). Asterisk means the experiments which size-fraction is successful and instantaneous growth rates can be estimated. n: number of animals in each experiment bag (10ℓ). C1–C6: Copepodite stage 1 to 6. F_A–F_C: Replicates at final point of incubation.

t : 飼育時間 (day)

いずれかの人工コホート法を使って、これまで少なくとも 17 種のカイアシ類の瞬間成長速度について 13 の報告例がある (Table 2)。例えば、カイアシ類ではジャマイカ内湾 (Hopcroft *et al.*, 1998b), 北海沿岸 (Peterson *et al.*, 1991), 北太平洋外洋域 (Liu and Hopcroft, 2006a, b, 2007, 2008) などいろいろな海域から報告されており、尾虫類 (Hopcroft *et al.*, 1998a) やノープリウス幼生 (Hopcroft and Roff, 1998) などにも利用されている。人工コホート法には

- 利点 1 : 常に新規加入のある (産卵盛期のない) 個体群でも利用できる。
- 利点 2 : 1 回の実験で多くの種の瞬間成長速度を測定できる。
- 利点 3 : 直達発生する動物プランクトンにも利用できる。

などの利点がある。但し、人工コホート法には次のような仮定が必要となる。

- 仮定 1 : 人工コホートの成長は、ネット採取やサイズ分画などによる人為的影響を受けない。
- 仮定 2 : 人工コホートには目的とする発育段階 (サイズ) のみが選別されている。
- 仮定 3 : いずれの人工コホートにおいても脱皮からの経過時間 (日齢組成) には偏りがない。

しかし、ネット採取やサイズ分画によりカイアシ類の剛毛が損傷されることが多く、正常に脱皮できない可能性が指摘されている (Miller, 2006)。また、これらの点に十分配慮したとしても、目的とするサイズ画分よりも小型あるいは大型の個体が人工コホートに常に混入するので、瞬間成長速度を過小・過大評価させる可能性も指摘されている (Kimmerer *et al.*, 2007)。Fig. 2 は、鹿児島湾で優占するカイアシ類について、様々な目合いで

人工コホートを作成し、これらの発育段階組成の推移を観察したものである。飼育開始時の発育段階組成を見ると、0.1~0.2 mm 区ではコペポダイト幼体4期より初期を分別できたが、その他では目的とする幼体を分別できなかったり実験中に多くの個体が死亡したため、瞬間成長速度を測定できなかった。また、目的とするカイアシ類が等時成長（脱皮から脱皮までの時間がいずれの幼体期でも同じこと）しない場合、各飼育区で脱皮から経過した日齢がばらつくと測定された体重に誤差が含まれてしまうため、結果的に瞬間成長速度にも誤差が大きくなることも指摘されている（Miller and Tande, 1993）。特に、ステージ滞留時間が長く個体数密度が低いカイアシ類では、このような欠点が顕著となる。このように、人工コホート法には次のような欠点がある。

欠点1：ネット採取やサイズ分画で生鮮個体を損傷し、死亡率を高めてしまう可能性がある。

欠点2：目的とするサイズ以外の個体が常にかつ不規則に混入する可能性があるため、瞬間成長速度の過小・過大評価を招く（実験の再現性が悪い）。

欠点3：飼育密度を設定しにくいので、密度効果や餌不足などの人為的影響を避けられない。

そこで、Kimmerer *et al.* (2007) はこのような問題点を定量的に評価し、人工コホート法の改善策について検討した。それによると、

推奨1：餌制限や密度効果などの人為的影響を抑えるため、大きな容器を使って短時間で飼育する。

推奨2：瞬間成長速度の誤差を小さくするように、飼育個体数はステージ滞留時間や飼育日数に応じて確保する。

推奨3：飼育途中で副次標本を採取して、対象とするカイアシ類が等時成長であることを確認する。

推奨4： g_{ACS} や g_{ACLW} には間接的に体重を求めるときに無視できない誤差が含まれてしまうため、人工コホートの体重を直接測定する g_{ACD} をなるべく利用する。

を推奨している。これらによって欠点をできるだけ抑えることができるが、根本的な解決策ではない。従って、

人工コホート法はステージ滞留時間が短く個体数密度が高いカイアシ類にのみ利用できる。

5. 脱皮率法 (Moult Rate Method)

自然状態下におけるカイアシ類の瞬間成長速度を飼育環境下で測定するものとして、脱皮率法は人工コホート法に並ぶ方法である。プランクトンネットを緩やかに曳いて採取した生鮮標本から対象とするカイアシ類のある発育段階を識別・分別すると、1つの発育段階から成るコホートができる。これらコホートを飼育容器に入れて、海中もしくは自然海水をかけ流した水槽に浮かべながら飼育する。飼育終了時に発育段階を識別計数すると、飼育開始時よりも発育段階が進行した個体を確認できる。各発育段階の体重は飼育個体から測定したり、別途標本から確保した同じ発育段階の体重を測定する。これらのデータは下記の式に代入し、瞬間成長速度 (g_{MR} : day^{-1}) を推定する。

$$g_{MR} = (\ln W_{i+1} - \ln W_i) / \{ [N_{i+1} / (N_i + N_{i+1})] / t \} \quad (7)$$

W_i : 発育段階 i の平均体重 (mgC)

W_{i+1} : 発育段階 $i+1$ の平均体重 (mgC)

N_i : 発育段階 i の個体数 (No.)

N_{i+1} : 発育段階 $i+1$ の個体数 (No.)

t : 飼育時間 (day)

(7) 式のうち $[N_{i+1} / (N_i + N_{i+1})] / t$ 項はステージ滞留時間 (day) となる。飼育に必要な個体数や飼育条件は Kimmerer *et al.* (2007) によって検討されており、

推奨1：餌制限や密度効果などの人為的影響を抑えるため、大きな容器を使って短時間で飼育する。

推奨2：瞬間成長速度の誤差を小さくするように、飼育個体数はステージ滞留時間や飼育日数に応じて確保する。

ことを推奨している。

脱皮率法によって測定された瞬間成長速度は、少なくとも17種のカイアシ類の瞬間成長速度について12の報告例がある (Table 2)。南大洋 (Shreeve and Ward, 1998, 2002), 北太平洋亜寒帯域 (Liu and Hopcroft, 2006b; Kobari *et al.*, 2010), イギリス沿岸 (Burkill and Kendall, 1982), チリ沖湧昇域 (Escribano and

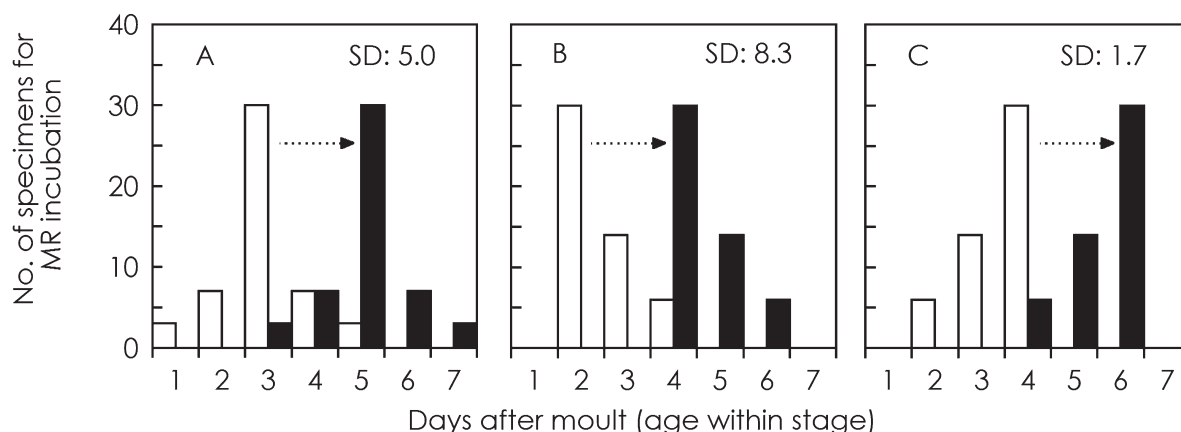


Fig. 3. Example of the application of the Moulting Rate (MR) method to derive the stage duration at the different age structure within stage in steady-state (i.e. no mortality). Opened and solid bars are age structure before and after MR experiments during 2 days, respectively. Moulting is assumed after 6 days from the last ecdysis. A: abundant in middle ages. B: abundant for newly moulted specimens. C: abundant for specimens just before ecdysis. SD: stage duration (days) estimated from MR method.

McLaren, 1999) など、様々な海域で利用されている。脱皮率法の利点は、

利点 1: 常に新規加入のあるカイアシ類でも利用できる。

利点 2: 発育段階別のステージ滞留時間を測定できる。

ことにある。但し、脱皮率法にもいくつかの仮定をおく必要がある。

仮定 1: 飼育中の体重増加率が一定である。

仮定 2: 発育段階 i と $i+1$ のステージ滞留時間は同じである。

仮定 3: いずれの飼育個体でも脱皮からの経過時間 (日齢組成) には偏りが無い。

仮定 4: 飼育個体の成長は、ネット採取や個体分別などによる人為的影響を受けない。

これまで、仮定 1 および 2 は脱皮率法においてほとんど検討されなかったが無視されてきた。しかし、多くの海産カイアシ類では連続する発育段階のステージ滞留時間や体重増加率が同じでないことが知られており (Mauchline, 1998), これまでに報告された g_{MR} には誤差が含まれていることが指摘されている (Hirst *et al.*, 2005)。そこで、Hirst *et al.* (2005) は、仮定 1 および仮定 2 を解決できる改変脱皮率法 (Modified Moulting

Rate method) を提案した。もし、脱皮直前・直後の体重、飼育中の死亡速度が分かるのであれば、下式を使って瞬間成長速度 (g_{MMR} : day^{-1}) が求められるとした。

$$g_{MMR} = \ln(W_{i-exit} / W_{i-entry}) / AD_i \quad (8)$$

$W_{i-entry}$: 発育段階 i の脱皮直後の体重 (mgC)

W_{i-exit} : 発育段階 i の脱皮直前の体重 (mgC)

AD_i : 飼育中の死亡速度で補正された発育段階 i のステージ滞留時間 (day)

脱皮直前・直後の個体を識別して、これらの体重を測定するのは困難である。しかし、発育段階 i と $i+1$ を飼育し、飼育終了時に発育段階 i 飼育群の脱皮個体 (発育段階 $i+1$ における脱皮直後) と発育段階 $i+1$ 飼育群の未脱皮個体 (発育段階 $i+1$ における脱皮直前) の体重を測定することで近似値を求めることができる (Shreeve and Ward, 1998; Kobari *et al.*, 2010)。これらによって仮定 1 および仮定 2 を改善したとしても、日齢組成を揃えること (仮定 3) は天然個体群では不可能に近い。Fig. 3 は、発育段階内の日齢組成が飼育ごとに偏った場合に脱皮率法でステージ滞留時間を測定した例を示したものである。通常、脱皮率法では飼育ごと日齢組成が同じであることを仮定しているが (Fig. 3A), 野外個体群には同じ水塊内であっても若齢もしくは老齢に偏ることは避けられない。特に、ステージ滞留時間が

長いカイアシ類では、飼育ごとに日齢組成の偏りは顕著となる。もし、採取した個体が脱皮直後であった場合、飼育中に脱皮まで至らない個体が少なくなるため、ステージ滞留時間は過大評価となる (Fig. 3B)。逆に、脱皮直前の個体が多かった場合、飼育中に脱皮する個体が多くなるため、ステージ滞留時間は過小評価となる (Fig. 3C)。Miller and Tande (1993) は、ノルウェーのフィヨルドにおけるカイアシ類個体群に合ったモデルを使って発育段階内の日齢組成の影響を評価したところ、脱皮率法で測定したステージ滞留時間は日齢組成によってかなり変動し、誤差が含まれることを指摘している。また、カイアシ類は夜間に脱皮することが多く、飼育個体の採取時間によっては脱皮率が大きくなる可能性も指摘されている (Miller *et al.*, 1984)。このように、脱皮率法には次のような欠点がある。

欠点 1 : ネット採取や個体分別などで生鮮個体を損傷し、脱皮率に影響が出る。

欠点 2 : 飼育個体の採取時間や日齢組成により、求められた瞬間成長速度の再現性が低くなる。従って、脱皮率法はステージ滞留時間が短く、脱皮前後での体重増加が秤量精度よりも十分に大きいカイアシ類であれば、妥当な瞬間成長速度を求めることができる。

6. 卵生産法 (Egg Production Method)

カイアシ類の場合、生殖腺が成熟すると脱皮を行わなくなるので、天然コホート法、人工コホート法、脱皮率法では成体の成長を求めることができない。卵生産法は、成体雌が取り込んだエネルギーは卵生産に利用されるとみなし、卵生産速度を瞬間成長速度とする方法である (Berggreen *et al.*, 1988; Poulet *et al.*, 1995; Runge and Roff, 2000)。カイアシ類には放卵型 (Broadcast spawning) と抱卵塊型 (Egg carrying) があるので、測定手法を変えなければならない。放卵型カイアシ類では、プランクトンネットを緩やかに曳いて生鮮標本を採取し、対象とするカイアシ類の成体雌を飼育容器に分別する。放卵型のカイアシ類では、放出された卵が成体によって共食いされることがあるため、底にメッシュを張ったアクリル管に成体雌を隔離して飼育する。定期的に放出された卵を計数する他、卵を採取して重さを測定する。

これらのデータを下記の式に代入すると、瞬間成長速度 (g_{EPBC} : day^{-1}) を推定することができる (Peterson *et al.*, 1991)。

$$g_{EPBC} = (E \times W_E) / [(N_F \times W_F) \times t] \quad (9)$$

E : 産卵数 (No.)

W_E : 卵 1 個あたりの重さ (mgC)

N_F : 飼育した成体雌の個体数 (No.)

W_F : 成体雌の 1 個体あたりの体重 (mgC)

t : 飼育時間 (day)

抱卵塊型カイアシ類でも、生鮮標本を採取した後に対象とするカイアシ類の成体雌を飼育容器に分別する。抱卵塊型のカイアシ類はノープリウス幼生が孵化するまで卵塊を抱えているため、単純に産卵速度を求めることができない。そこで、1 個体ずつ飼育し、卵塊の形成回数と抱卵している卵塊に含まれる卵数から産卵速度 (g_{EPEC} : day^{-1}) を推定する。

$$g_{EPEC} = (CS \times s \times W_E / W_F) / t \quad (10)$$

CS : 卵塊に含まれる卵数 (No.)

s : 卵塊の形成回数 (No.)

W_E : 卵 1 個あたりの重さ (mgC)

W_F : 成体雌の 1 個体あたりの体重 (mgC)

t : 飼育時間 (day)

抱卵塊型カイアシ類には、この変則法がいくつかある。1 つは孵化率を利用したもので、下式から求められる (Nielsen and Sabatini, 1996)。

$$g_{EPEC} = (E / N_F) \times HR \times (W_E / W_F) \quad (11)$$

E : 卵塊に含まれる卵数 (No.)

N_F : 成体雌の個体数 (No.)

HR : 孵化率 (day^{-1})

W_E : 卵 1 個あたりの重さ (mgC)

W_F : 成体雌の 1 個体あたりの体重 (mgC)

孵化率は卵の孵化時間の逆数であるので、(11) 式の HR に卵の孵化時間の逆数を代入したのもも利用される (McKinnon and Klumpp, 1998)。多くのカイアシ類において、孵化時間が Belehrádek 式で回帰できることが報告されているので (Mauchline, 1998)、水温から孵化時間を求めることができる。従って、孵化率や孵化時間を利用すれば、卵生産速度 (成体雌の瞬間成長速度) は野外から採取された標本からも求めることができる。放卵型、抱卵塊型いずれのカイアシ類でも、産卵に至る

生理過程に昼夜サイクルがあるため (Marcus, 1985; Runge, 1985; Laabir *et al.*, 1995), 飼育する場合は 24 時間であることが多い。

卵生産法の利点は、

利点 1: 成体雌の瞬間成長速度を測定できる。

利点 2: 測定が迅速で簡便である

ことにある。このため、卵生産速度の測定は熱帯 (Chisholm and Roff, 1990; Webber and Roff, 1995), 温帯 (Landry, 1978; Berggreen *et al.*, 1988; Peterson *et al.*, 1991; Uye and Shibuno, 1992; Hay, 1995; Calbet *et al.*, 2000), 極域 (Hirche *et al.*, 1991; Diel and Tande, 1992; Nielsen and Hansen, 1995) などあらゆる海域で行われてきており、求められた卵生産速度は成体雌の瞬間成長速度として報告されてきた。卵生産法では、

仮定 1: 成体雌の体重は定常状態である (増減がない)。

ことを前提としている。しかし、幼体期から体内に蓄積した油球やタンパク質が卵生産 (Hirche and Niehoff, 1996; Calbet and Irigoien, 1997) や生殖腺成熟に利用されていることが報告され (Tande and Hopkins, 1981; Hagen and Schnack-Schiel, 1996), 成体雌の体重が変化していることが指摘されている。Hirst and McKinnon (2001) によると、多くのカイアシ類では産卵の前後で成体雌の体重が増減しており、これによって求められた瞬間成長速度がかなり過小・過大評価されていることを指摘した。特に、成体になると摂餌を中止したり、体内に油球やタンパク質を蓄積させるようなカイアシ類ではこれが顕著となる。このように、卵生産法の欠点は

欠点 1: 成体雌の体重が定常状態でない場合は、

瞬間成長速度の過小・過大評価を招く。

ところにある。この問題を解決するには同一個体の体重を産卵前後で測定すればよいが、今日の秤量技術・精度では困難である。

7. 核酸・タンパク質比法 (Nucleic Acid / Protein Ratio Method)

これまで述べてきた方法は体重の増加分を測定するも

のであったが、ここで述べる方法は核酸やタンパク質を成長速度の指標とする方法である。体長や体重が増加する際に、理論的には細胞分裂に伴って個体あたりの核酸やタンパク質の含有量が増加する。核酸やタンパク質の増加が体長や体重の増加と同調すれば、個体あたりの核酸やタンパク質含有量を瞬間成長速度の指標 (g_{NAR} : day^{-1}) とすることができる (Wagner *et al.*, 1998, 2001)。

天然カイアシ類を採取した後、界面活性剤を加えてホモジネートし、遠心分離後に上清液の一部を採取する。これに核酸やタンパク質が抽出されているので、核酸の染色液を添加すると DNA と RNA の蛍光強度を測定することができる。これに RNase を添加すると RNA が分解されて蛍光を失うので、蛍光強度を測定すると DNA の蛍光強度のみを測定することができる。他方、上清液の一部にタンパク質の染色液を添加し、分光光度計を使ってタンパク質を測定する。

Wagner *et al.* (1998) は、異なる餌濃度で飼育したカイアシ類の核酸を測定したところ、低い餌濃度では RNA:DNA 比が低くなることから、栄養状態の指標となることを指摘した。Ikeda *et al.* (2007) は、表層から漸深層に出現するカイアシ類の RNA:DNA 比を測定し、深層のカイアシ類ほど代謝速度が遅く RNA:DNA 比も低くなることを指摘した。また、Wagner *et al.* (2001) は飼育したカイアシ類について時間経過に伴う体重増加を測定すると共に、核酸やタンパク質も測定して比較したところ、RNA:PRO 比がカイアシ類の瞬間成長速度の指標となることを指摘した (Table 2)。天然コホート法、人工コホート法、脱皮率法と異なり、核酸・タンパク質比法の利点は、

利点 1: 測定が迅速で簡便である。

利点 2: 個体数密度が低いカイアシ類でも利用できる。

利点 3: すべての動物プランクトンに利用可能である。

利点 4: 飼育を必要としない。

ことにある。核酸・タンパク質比法の仮定としては、

仮定 1: 体重増加による成長が核酸やタンパク質合成に同調する。

があげられる。しかし、この点について検証されたのは

カイアシ類では1種のみなので (Wagner *et al.*, 2001),

欠点1: 仮定がカイアシ類全般に成り立つかどうか
が不明。

であり、今のところあまり利用されていない。従って、
核酸およびタンパク質合成が成長過程のどこで行われて
いるか、体重増加による成長と同調しているかを多くの
カイアシ類で確かめる必要がある。測定が迅速かつ容易
なので時間的・空間的に解像度の高いデータが得られる
ことから、将来的には人工コホート法や脱皮率法などの
代替となりえる手法である。

8. 酵素活性法 (Enzyme Activity Method)

体長や体重が増加する際、タンパク質やキチンなどの
体組織が合成される。タンパク質やキチンを合成・分解
する酵素活性が体長や体重の増加と同調するならば、こ
れらの酵素活性は成長速度の指標とすることができる。
これまでのところ、カイアシ類における瞬間成長速度の
測定に適用できる酵素活性法には、AARS法と
Chitobiase法がある (Table 2)。

8.1 AARS法 (Aminoacyl-tRNA Synthetase Assay Method)

アミノアシル tRNA 合成酵素 (AARS) は、活性化
されたアミノ酸を触媒してアミノアシル tRNA を合成
する酵素の1つであり、AARS活性はタンパク合成の
制限要因である。Yebra and Hernández-León (2004)
は、このAARS活性が瞬間成長速度 (g_{AARS} : day⁻¹)
の指標となることを指摘した。

天然個体群から採取したカイアシ類は、酵素反応が進
行しないように低温に維持しながらホモジネート・遠心
分離し、上清液にピロリン酸を加える。これを37.5℃
に維持すると、AARSがアミノアシル tRNA を合成し
てピロリン酸がNADHを酸化させるため、吸光度を使っ
てAARS活性を測定する。AARS法の利点は核酸・タ
ンパク質比法と同じく、

利点1: 測定が迅速で簡便である。

利点2: 個体数密度が低いカイアシ類でも利用でき
る。

利点3: すべての動物プランクトンに利用可能であ
る。

利点4: 飼育を必要としない。

ことにある。また、同様に

仮定1: 体重増加による成長がAARS活性と同調
する。

ことを仮定しているが、これまでに報告されたのは枝角
類1種 (Yebra and Hernández-León, 2004), カイアシ
類2種 (Yebra *et al.*, 2005, 2006) である。このため、

欠点1: 仮定がカイアシ類全般に成り立つかどうか
が不明。

である。実際、AARS活性が瞬間成長速度の時間変化
とあまり同調していない場合もあることも指摘されてい
る (Yebra and Hernández-León, 2004; Yebra *et al.*,
2005)。しかし、この方法も測定が迅速で容易であるた
め時間的・空間的に解像度の高いデータが得られること
から、核酸・タンパク質比法と同様に将来的には人工コ
ホート法や脱皮率法などの代替となりえる手法である。

8.2 CBA法 (Chitobiase Assay Method)

甲殻類は、脱皮する表皮を真皮細胞から分離してから
脱皮する。キトビアーゼ (CB) は、脱皮過程において
真皮細胞から表皮を分離させるためにキチンを分解する
酵素の1つである。Oosterhuis *et al.* (2000) は、飼育
したカイアシ類の体重が増加すると飼育個体からキトビ
アーゼが飼育海水中に滲出してキトビアーゼ活性も高く
なることから、キトビアーゼ活性が瞬間成長速度 (g_{CBA} :
day⁻¹) の指標となることを示した。

この方法では、まずカイアシ類を飼育した海水を濾過
し、キトビアーゼ分解基質 (MUFNAG) を添加する。
濾過飼育海水とMUFNAGの混合液は室温で培養して
おくと、キトビアーゼがMUFNAGを分解して蛍光を
発するMUFを産出する。培養前後の混合液をフィルタ
ーで濾過し、MUFの蛍光強度を測定すると単位時間あた
りのキトビアーゼ活性を測定できる。CBA法は、飼育
された枝角類 (Sastri and Dower, 2000) やカイアシ類
(Oosterhuis *et al.*, 2000) だけでなく、カイアシ類の野
外個体群 (Sastri and Dower 2006) でも利用できるこ
とが報告されている。CBA法の利点は、

利点1：測定が迅速で簡便である。

ことにある。CBA法は、

仮定1：海水中のキトビアーゼが対象とする甲殻類プランクトンから滲出されている。

仮定2：脱皮サイクルが対象とする甲殻類プランクトンの全ての個体で同調している。

ことを前提としている。しかし、Oosterhuis *et al.* (2000) はバクテリアや微小動物プランクトンからもキトビアーゼが放出されており、これらの活性がかなり高いことを報告している。このため、

欠点1：対象とするカイアシ類のキトビアーゼ活性を特定できない。

という欠点がある。従って、バックグラウンドのキトビアーゼ活性を正確に測定することが重要であり、個体レベルでの成長の指標としては使用できない。また、CBA法は甲殻類プランクトンのみにしか利用できず、核酸・タンパク質比法やAARS法と比べると汎用性が低い。

9. 経験的モデル (Empirical Model)

天然カイアシ類個体群のコホート解析によって求められた瞬間成長速度、あるいは飼育によって求められた呼吸速度を、水温や餌などの環境要因、体サイズなどのパラメーターを独立変数として経験的モデルを構築する方法である。

Ikeda *et al.* (2001) は、カイアシ類の個体あたりの呼吸速度 ($RO : \mu\text{lO}_2 \text{ hour}^{-1}$) は水温と個体あたりの体重を下式に代入して求められるとしている。

$$\ln RO = 0.124 + 0.780 \times \ln(CW) + 0.073 T \quad (12)$$

CW : カイアシ類の個体あたりの体重 (mgC)

T : 生息水温 ($^{\circ}\text{C}$)

これまで、消化効率と総成長効率については様々な測定法によって多くの海域や種で調べられており、同化効率では0.07~0.99、総成長効率では0.04~0.74とかなり幅があることが知られている(大森・池田, 1976を参照)。しかし、Ikeda and Motoda (1978) によると平均的には同化効率が0.7、総成長効率0.3とみなせるとしていることから、(12)式を下式のように変換できる(Ikeda-Motodaモデル)。

$$g_{IM} = 0.75 \times RO \times RQ \times 12 / 22.4 \times 24 / 1000 / CW \quad (13)$$

RQ : 呼吸商

12/22.4 : 炭酸ガス1モル中(22.4ℓ)の炭素の重量(12g)

24 : 1日あたりへの変換係数

呼吸商は、代謝基質が炭水化物の場合は1、タンパク質の場合0.8、脂質の場合0.7と仮定できる(大森・池田, 1976)。Ikeda and Motoda (1978) は、これらの式を使って日本周辺海域の植食性動物プランクトン純生産速度を推定した。Ikeda-Motodaモデルでは、対象とするカイアシ類個体群が餌制限を受けていないことを前提としており、餌の生産速度と対象とするカイアシ類の摂餌速度を比較する必要がある(Ikeda and Motoda, 1978)。Ikeda-Motodaモデルは個体レベルの代謝モデルを使っているため、成長速度の短期的な変化を追跡できだけでなく、別の代謝アルゴリズム(Ikeda, 1985)を使えば、カイアシ類以外の動物プランクトンにも利用できることに利点がある。但し、同化効率、総成長効率、呼吸商など複数の仮定を踏んでいるだけでなく、同化効率や総成長効率の幅が広いこと、求められた成長速度には幅があることに注意したい。

Banse and Mosher (1980) は、対象とするカイアシ類の成熟サイズから成長速度を推定できることを示した。彼らは、カイアシ類を含む48の野外個体群の成熟サイズ、生産速度、生物量を比較したところ、成熟サイズが大型化すると年平均生物量に対する年間生産速度の比(P:B比)が指数関数的に減少することを発見した。常用対数変換したP:B比が常用対数変換した成熟サイズで直線回帰できることから、成熟サイズが1年を通じた平均的な成長速度($g_{BM} : \text{day}^{-1}$)の指標となることを指摘した(Banse-Mosherモデル)。

$$g_{BM} = 0.65 \times MS^{-0.37} \quad (14)$$

MS : 成熟サイズ (kcal)

このモデルはかなり多様な生物から構築されているものの、水温、成熟年齢、分類群別に区分しても、P:B比は成熟サイズで回帰できることも示されている。Trembley and Roff (1982) は、Banse-Mosherモデルを使って求めたカナダ陸棚域のカイアシ類生産速度は過去の推定と一致していることから、Banse-Mosherモデルは野外個体群に利用できることを報告している。モデ

ルで必要とするパラメーターが成熟サイズのみなので、断片的なデータからでも生産速度を推定できる利点はあるが、年平均的なデータベースからモデル式が構築されているので、求められた値は平均的な成長速度であること（瞬間成長速度ではないこと）、時間的・空間的な解像度が低いことに注意する必要がある。

Huntley and Lopez (1992) は、野外個体群が経験する水温から瞬間成長速度を推定できることを示した (Huntley-Lopez モデル)。彼らは、野外あるいは室内飼育されたカイアシ類個体群動態と生息水温を比較したところ、水温が高くなると瞬間成長速度 (g_{HYLZ} : day^{-1}) が指数関数的に増加することを見つけた。

$$g_{HYLZ} = 0.0445 \times e^{0.111T} \quad (15)$$

T : 生息水温 ($^{\circ}\text{C}$)

このモデルでは、かなり広い水温幅 ($-1.7 \sim 30.7^{\circ}\text{C}$) に分布するカイアシ類を網羅しており、世界中の海域で利用できる。モデルで必要とするパラメーターが水温のみなので、非常に単純である。この論文では餌が天然カイアシ類個体群の成長を制限する要因ではなかったことを指摘している。しかし、天然カイアシ類個体群では餌によって成長が制限されていることがしばしば報告されている (Burkill and Kendall, 1982; Kimmerer and MaKinnon, 1987; Peterson *et al.*, 1991)。Huntley-Lopez モデルでは沿岸域のカイアシ類データが多く使われているので、外洋域など餌制限が予測される海域のカイアシ類では注意が必要である。

Hirst and Sheader (1997) は餌の取り込みが代謝を通じて体サイズに現れるとし、天然カイアシ類個体群の体サイズと水温から瞬間成長速度を推定できることを主張した。その結果、瞬間成長速度 (g_{HTRS} : day^{-1}) は経験する水温と体サイズで回帰できることを指摘した (Hirst-Sheader モデル)。

$$\log_{10}(g_{HTRS}) = 0.0246 T - 0.2962 \times \log_{10}(CW) - 1.1355 \quad (16)$$

T : 生息水温 ($^{\circ}\text{C}$)

CW : 個体あたりの体重 (μgC)

Hirst and Sheader (1997) は、水温測定の外に対象とするカイアシ類の体重測定が必要となるが、Huntley-Lopez モデルや Ikeda-Motoda モデルよりも求めた瞬間成長速度のばらつきが小さいことを指摘している。おそ

らく、個体あたりの体重が独立変数として使われている分、餌制限を受けているカイアシ類の瞬間成長速度が間接的に説明されたものと思われる。

Hirst and Lampitt (1998) は、カイアシ類の産卵生態によって瞬間成長速度が異なることを指摘し、Hirst-Sheader モデルの改良を試みた。彼らは、産卵生態が放卵型と抱卵塊型とで区別すると、瞬間成長速度 (g_{HLLT} : day^{-1}) が水温や個体あたりの体重で回帰できることとした (Hirst-Lampitt モデル)。

放卵型

$$\log_{10}(g_{HLLT}) = 0.0087T - 0.4902 \times \log_{10}(CW) - 0.7568 \quad (17-1)$$

抱卵塊型

$$\log_{10}(g_{HLLT}) = 0.0464T - 1.7255 \quad (17-2)$$

T : 生息水温 ($^{\circ}\text{C}$)

CW : 個体あたり体重 (μgC)

Hirst-Lampitt モデルではかなり広い水温幅 ($-2.3 \sim 29.0^{\circ}\text{C}$)、沿岸域から外洋域までの広い分布域を網羅しているので、多くのカイアシ類に利用できる。

Hirst and Bunker (2003) は、これまでの経験的モデルで表現されてこなかった瞬間成長速度に対する餌制限の影響を検討し、従来水温と個体あたりの体重の他にクロロフィル a 濃度を組み込んだモデルを開発した (Hirst-Bunker モデル)。彼らは、瞬間成長速度 (g_{HB} : day^{-1}) は以下の回帰式で説明できることを示した。

放卵型・成体

$$\log_{10}(g_{HB}) = 0.0125T - 0.230 \times \log_{10}(CW) + 0.729 \times \log(CHL) - 1.348 \quad (18-1)$$

放卵型・幼体

$$\log_{10}(g_{HB}) = -0.0143T - 0.363 \times \log(CW) + 0.135 \times \log(CHL) - 0.105 \quad (18-2)$$

抱卵塊型・成体

$$\log_{10}(g_{HB}) = 0.0182T + 0.193 \times \log(CW) + 0.195 \times \log(CW) - 1.591 \quad (18-3)$$

抱卵塊型・幼体

$$\log_{10}(g_{HB}) = 0.0333T - 0.163 \times \log(CW) - 1.528 \quad (18-4)$$

T : 生息水温 ($^{\circ}\text{C}$)

CW : 個体あたりの炭素換算体重 (μgC)

CHL : クロロフィル a 濃度 ($\mu\text{g l}^{-1}$)

Hirst-Bunker モデルではかなり広い水温幅（-2.3~34.0 °C）、広い餌濃度幅（<0.1~321.6 $\mu\text{g l}^{-1}$ ）を網羅しているので、ほぼ全海洋のカイアシ類に利用できる。

経験的モデルは、これまであまり報告例がない外洋域に分布するカイアシ類の瞬間成長速度を知る場合、あるいは環境要因に対する瞬間成長速度の傾向を把握する場合には有効な手段である。また、他の測定法で得られた瞬間成長速度と比較するツールとしても利用価値がある。しかし、実測された瞬間成長速度にはいずれの経験的モデルからも離れたデータが相当数あり、これらを説明することはできない。例えば、北太平洋外洋域に分布するカイアシ類の瞬間成長速度はこれらの経験的モデルではうまく説明できないことが指摘されている（Kobari *et al.*, 2003; Liu and Hopcroft, 2006b）。従って、経験的モデルは天然カイアシ類個体群の一般的な傾向を知るためのツール、他の測定法で求めた値と比較するためのツールと考えるべきである。

10. 結論

この数 10 年間、天然カイアシ類個体群の成長速度を測定するために、様々な測定法が開発・試行されてきた。中でも、収蔵されている時系列標本から解析できる天然コホート法、短時間の飼育で求めることができる人工コホート法や脱皮率法は、多くのカイアシ類で利用され報告例も多い。しかし、いずれの測定法にも固有な仮定があり、サンプリングの条件やカイアシ類の種類によって利点と欠点のどちらも生じる。従って、天然カイアシ類個体群に普遍的に利用できるものはないので、カイアシ類の種類やサンプリングの条件に合わせて適切に選択したり（Table 3）、複数の測定法を組み合わせて欠点を補ったり推定値の妥当性を比較することが重要となる。これまで、天然カイアシ類個体群について複数の測定法を組み合わせて比較検証されたことはそれほど多くないので（Peterson *et al.*, 1991; Yebra *et al.*, 2005）、今後は何種類かのカイアシ類（例えば、分布域・寿命・分類体系などを基準として）をモデルとして、複数の測定法で求められた値を同時比較することが望まれる。また、近年ではリモートセンシングのような時間的・空間的に解像度が高く、リアルタイムで取得できるデータが求められ

Table 3. Recommendation for applicatoin of the methods to estimate growth rate for natural population of marine planktonic copepods. NC: Natural cohort. AC: Artificial cohort. MR: Moulte rate. EP: Egg production. NAPR: Nucleic acid / protein ratio. AARS: Aminoacyl-tRNA synthetase assay. CB: Chitobiase assay. EM: Empirical model. VG: Very good. G: Good. NG: No good. -: No concern. IMP: Impossible.

Occasions	Methods							
	NC	AC	MR	EP	NAR	AARS	CB	EM
Properties of copepods								
Stage duration								
Short	G	G	G	-	G	G	G	-
Long	G	NG	NG	-	G	G	NG	-
Body size								
Small	G	NG	NG	NG	NG	NG	NG	-
Large	G	G	G	G	G	G	G	-
Life stage								
Young	G	G	G	IMP	G	G	G	-
Adult	IMP	IMP	IMP	G	NG	NG	IMP	-
Density								
Low	G	NG	NG	G	G	G	NG	-
High	G	G	G	G	G	G	G	-
Environments								
Water mass exchange								
Low	G	G	G	-	-	-	-	-
High	NG	G	G	-	-	-	-	-
Location								
Coastal	G	G	G	-	-	-	-	-
Offshore	NG	G	G	-	-	-	-	-
Polar to subpolar	G	G	G	-	-	-	-	-
Tropical to subtropical	G	G	G	-	-	-	-	-
Resolution of the estimates								
Temporal	NG	G	G	G	VG	VG	VG	VG
Spatial	NG	G	G	G	VG	VG	VG	VG

つつある。これらに合わせて、動物プランクトンの速度過程測定についても、将来的には方法論の大幅な転換が必要になる。カイアシ類だけでなく多くの動物プランクトンに利用可能で、迅速にデータ化できる核酸・タンパク質比法や AARS 法は、これまでに開発された測定法の中でも今後多く利用されていくかもしれない。

謝辞

本論文を執筆するにあたって、オレゴン州立大学の C. B. Miller 博士、東京大学大気海洋研究所の津田敦博士には有益な議論と資料を提供して頂いた。また、本論文の修正においてレビュアーからのコメントを参照させて頂いた。ここに記して深く感謝申し上げる。本研究は、

科学研究費補助金若手研究 A (18681003) および若手 B (21710012) によるものである。

References

- 赤嶺達郎 (2007): 水産資源解析の基礎. 恒星社厚生閣, 東京, 115pp.
- 伴修平 (1998): 橈脚類の休眠. 海の研究, **7**, 21–34.
- Banase, K. and S. Mosher (1980): Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. *Ecological Monographs*, **50**, 355–379.
- Behrenfeld, K. J. and P. G. Falkowski (1997): Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnology and Oceanography*, **42**, 1–20.
- Berggreen, U., B. Hansen and T. Kiørboe (1988): Food size spectra, ingestion and growth of the copepod during development: implications for determination of copepod production *Acartia tonsa*. *Marine Biology*, **99**, 341–352.
- Brodeur, R., S. McKinnell, K. Nagasawa, W. Pearcy, V. Radchenko and S. Takagi (1999): Epipelagic nekton of the North Pacific Subarctic and Transition Zones. *Progress in Oceanography*, **43**, 365–397.
- Burgner, R. L. (1991): Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), p. 1–117. In: *Pacific salmon life histories*, edited by C. Groot, and L. Margolis, University of British Columbia Press, Vancouver.
- Burkill, P. H. and T. F. Kendall (1982): Production of the copepod *Eurytemora affinis* in the Bristol Channel. *Marine Ecology Progress Series*, **7**, 21–31.
- Calbet, A. and X. Irigoien (1997): Egg and faecal pellet production rates of the marine copepod *Metridia gerlachei* northwest of Antarctic peninsula. *Polar Biology*, **18**, 273–279.
- Calbet, A., I. Trepas and L. Arin (2000): Naupliar growth versus egg production in the calanoid copepod *Centropages typicus*. *Journal of Plankton Research*, **22**, 1393–1402.
- Campbell, R. G., M. M. Wagner, G. J. Teegarden, C. A. Boudreau and E. G. Durbin (2001): Growth and development rates of the copepod *Calanus finmarchicus* reared in the laboratory. *Marine Ecology Progress Series*, **221**, 161–163.
- Chisholm, L. A. and J. C. Roff (1990): Abundances, growth rates, and production of tropical neritic copepods off Kingston, Jamaica. *Marine Biology*, **106**, 79–89.
- Conover, R. J. (1988): Comparative life histories in the genera *Calanus* and *Neocalanus* in high latitudes of the northern hemisphere. *Hydrobiologia*, **167/168**, 127–142.
- Diel, S. and K. Tande (1992): Does the spawning of *Calanus finmarchicus* in high latitudes follow a reproducible pattern? *Marine Biology*, **113**, 21–31.
- Escribano, R. and I. A. McLaren (1992): Influence of food and temperature on lengths and weights of two marine copepods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **159**, 77–88.
- Escribano, R. and I. A. McLaren (1999): Production of *Calanus chilensis* in the upwelling area of Antofagasta, northern Chile. *Marine Ecology Progress Series*, **177**, 147–156.
- Fulton, J. (1973): Some aspects of life history of *Calanus plumchrus* in the Strait of Georgia. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **30**, 811–815.
- Hagen, W. and S. B. Schnack-Schiel (1996): Seasonal lipid dynamics in dominant Antarctic copepods: energy for overwintering or reproduction? *Deep-Sea Research*, **43**, 139–158.
- Hama, T., T. Miyazaki, Y. Ogawa, T. Iwakuma, T. Takahashi, A. Otsuki and S. Ichimura (1983): Measurement of photosynthetic production of marine phytoplankton population by using a stable ¹³C isotope. *Marine Biology*, **73**, 31–37.
- Hay, S. (1995): Egg production and secondary production of common North Sea copepods: field estimates with regional and seasonal comparisons. I *CES Journal of Marine Science*, **52**, 315–327.
- Heinle, D. R. (1966): Production of a calanoid copepod, *Acartia tonsa*, in the Patuxent River estuary. *Chesapeake Science*, **7**, 59–74.
- Hernández-León, S., C. Almeida and I. Montero (1995): The use of aspartate transcarbamylase activity to estimate growth rates in zooplankton. I *CES Journal of Marine Science*, **52**, 377–383.
- Hirche, H.-J. and R. N. Bohrer (1987): Reproduction of the arctic copepod *Calanus glacialis* in Fram Strait. *Marine Biology*, **94**, 11–17.
- Hirche, H.-J. and B. Niehoff (1996): Reproduction of the Arctic copepod *Calanus hyperboreus* in the Greenland Sea-field and laboratory observations. *Polar Biology*, **16**, 209–219.
- Hirche, H.-J., T. Brey and B. Niehoff (2001): A high-frequency time series at Ocean Weather Ship Station M (Norwegian Sea): population dynamics of *Calanus finmarchicus*. *Marine Ecology Progress Series*, **219**, 205–219.
- Hirche, H.-J., M. E. M. Baumann, G. Kattner and R. Gradinger (1991): Plankton distribution and the impact of copepod grazing on primary production in Fram Strait, Greenland Sea. *Journal of Marine System*, **2**, 477–494.
- 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. *Limnology and Oceanography*, **48**, 1988–2010.
- Hirst, A. G. and R. S. Lampitt (1998): Toward a global model of in situ weight-specific growth in marine planktonic copepods. *Marine Biology*, **132**, 247–257.
- Hirst, A. G. and A. D. McKinnon (2001): Does egg production represent adult female copepod growth? A call to account for body weight changes. *Marine Ecology Progress Series*, **223**, 179–199.
- 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. *Marine Ecology Progress Series*, **154**, 155–165.
- Hirst, A. G., W. T. Peterson and P. Rothery (2005): Errors in juvenile copepod growth rate estimates are widespread: problems with the Moulting Rate method. *Marine Ecology Progress Series*, **296**, 263–279.
- Hopcroft, R. R. and J. C. Roff (1998): Zooplankton growth rates: the influence of size in nauplii of tropical marine copepodites. *Marine Biology*, **132**, 87–96.
- Hopcroft, R. R., J. C. Roff and H. A. Bouman (1998a): Zooplankton growth rates: larvaceans of the genus *Appendicularia*, *Fritillaria* and *Oikopleura* from tropical waters. *Journal of Plankton Research*, **20**, 539–555.
- Hopcroft, R. R., J. C. Roff, M. K. Webber and J. D. S. Witt (1998b):

- Zooplankton Growth Rates: the influence of size and resources in tropical marine copepodites. *Marine Biology*, **132**, 67–77.
- Humes, A. G. (1994): How many copepods? *Hydrobiologia*, **292/293**, 1–7.
- Hunt, G. L., N. M. Harrison and J. F. Piatt (1993): Foraging ecology as related to the distribution of planktivorous auklets in the Bering Sea. 18–26 p. In *The status, ecology, and conservation of marine bird of the North Pacific* ed by Vermeer, K., K. T. Briggs, K. H. Morgan and D. Segel-Causey, Special Publication of the Canadian Wildlife Service, Ottawa.
- Huntley, M. E. and M. D. G. Lopez (1992): Temperature-dependent production of marine copepods: a global synthesis. *American Naturalist*, **140**, 201–242.
- Ikeda, T. (1985): Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. *Marine Biology*, **85**, 1–11.
- Ikeda, T. and S. Motoda (1978): Estimated zooplankton production and their ammonia excretion in the Kuroshio and Adjacent Seas. *Fishery Bulletin*, **76**, 357–367.
- Ikeda, T., F. Sano and A. Yamaguchi (2007): Respiration in marine pelagic copepods: a global-bathymetric model. *Marine Ecology Progress Series*, **339**, 215–219.
- Ikeda, T., Y. Kanno, K. Ozaki and A. Shinada (2001): Metabolic rates of epipelagic marine copepods as a function of body mass and temperature. *Marine Biology*, **139**, 587–596.
- Irigoin, X. and J. Castel (1995): Feeding rates and productivity of the copepod *Acartia bifilosa* in a highly turbid estuary-the Gironde (SW France). *Hydrobiologia*, **311**: 115–125.
- Jerling, H. L. and T. H. Wooldridge (1991): Population dynamics and estimates of production for the calanoid copepod *Pseudodiaptomus hessei* in a warm temperate estuary. *Estuary and Coastal Shelf Science*, **33**, 121–135.
- Kawamura, A. (1982): Food habits and prey distributions of three rorqual species in the North Pacific Ocean. *Scientific Reports of the Whales Research Institute*, **34**, 59–91.
- Kimmerer, W. J. and A. D. McKinnon (1987): Growth, mortality, and secondary production of the copepod *Acartia tranteri* in Westernport Bay, Australia. *Limnology and Oceanography*, **32**, 14–28.
- Kimmerer, W. J., A. G. Hirst, R. R. Hopcroft and A. D. McKinnon (2007): Estimating juvenile copepod growth rates: corrections, inter-comparisons and recommendations. *Marine Ecology Progress Series*, **336**, 187–202.
- Kimoto, K., S. Uye and T. Onbé (1986): Growth characteristics of a brackish-water calanoid copepod *Sinocalanus tenellus* in relation to temperature and salinity. *Bulletin of Plankton Society of Japan*, **33**, 43–57.
- Klein-Breteler, W. C. M., H. G. Fransz and S. R. Gonzalez (1982): Growth and development of four calanoid copepod species under experimental and natural conditions. *Netherlands Journal of Sea Research*, **16**, 195–207.
- Kobari, T. and T. Ikeda (1999): Vertical distribution, population structure and life cycle of *Neocalanus cristatus* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio region, with notes on its regional variations. *Marine Biology*, **134**, 683–696.
- Kobari, T. and T. Ikeda (2001): Ontogenetic vertical migration and life cycle of *Neocalanus plumchrus* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio region, with notes on regional variations in body size. *Journal of Plankton Research*, **23**, 287–302.
- Kobari, T., A. Tsuda. and A. Shinada (2003): Functional roles of interzonal migrating mesozooplankton in the western subarctic Pacific. *Progress in Oceanography*, **57**, 279–298.
- Kobari, T., A. Ueda and Y. Nishibe (2010): Development and growth of ontogenetically migrating copepods during the spring phytoplankton bloom in the Oyashio region. *Deep-Sea Research II*, **57**, 1715–1726.
- 小針統・今村汐里・上田愛・幅野明正 (2007): 鹿児島湾で卓越するカイアシ類の成長速度—疑似コホート飼育法による推定—. 鹿児島大学水産学部紀要, **56**, 45–54.
- Kotteri, M. (1999). Life cycle and growth rate of the chaetognath *Parasagitta elegans* in the northern North Pacific. *Plankton Biology and Ecology*, **46**, 153–158.
- Laabir, M., S. A. Poulet and A. Ianora (1995): Measuring production and viability of eggs in *Calanus helgolandicus*. *Journal of Plankton Research*, **17**, 1125–1142.
- Landry, M. R. (1978): Population dynamics and production of a planktonic marine copepod, *Acartia clausii*, in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie*, **63**, 77–119.
- Liang, D. and S. Uye (1996a): Population dynamics and production of the planktonic copepods in eutrophic inlet of the Inland Sea of Japan. I. *Centropages abdominalis*, the egg-carrying calanoid. *Marine Biology*, **128**, 415–421.
- Liang, D. and S. Uye (1996b): Population dynamics and production of the planktonic copepods in eutrophic inlet of the Inland Sea of Japan. II. *Acartia omorii*. *Marine Biology*, **125**, 109–117.
- Liang, D. and S. Uye (1996c): Population dynamics and production of the planktonic copepods in eutrophic inlet of the Inland Sea of Japan. III. *Paracalanus sp.* *Marine Biology*, **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. *Marine Biology*, **128**, 415–421.
- Liu, H. and R. R. Hopcroft (2006a): Growth and development of *Metridia pacifica* in the northern Gulf of Alaska. *Journal of Plankton Research*, **28**, 769–781.
- Liu, H. and R. R. Hopcroft (2006b): Growth and development of *Neocalanus flemingeri/plumchrus* in the northern Gulf of Alaska: validation of the artificial-cohort method in cold waters. *Journal of Plankton Research*, **28**, 87–101.
- Liu, H. and R. R. Hopcroft (2007): A comparison of seasonal growth and development of the copepods *Calanus marshallae* and *C. pacificus* in the northern Gulf of Alaska. *Journal of Plankton Research*, **29**, 569–581.
- Liu, H. and R. R. Hopcroft (2008): Growth and development of *Pseudocalanus* spp. in the northern Gulf of Alaska. *Journal of Plankton Research*, **30**, 923–935.
- Longhurst, A. R. (1985): The structure and evolution of plankton communities. *Progress in Oceanography*, **15**, 1–35.
- Marshall, S. M. (1949): On the biology of the small copepods in Loch Striven. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **28**, 45–122.

- Mauchline, J. (1980): The biology of euphausiids. *Advances in Marine Biology*, **18**, 373–623.
- Mauchline, J. (1998): The biology of calanoid copepods. *Advances in Marine Biology*, **33**, 1–710.
- Marcus, N. H. (1985): Endogenous control of spawning in a marine copepod. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **91**, 263–269.
- Matsushita K. (1991): How do fish larvae of limited motility encounter nauplii in the sea? *Bulletin of Plankton Society of Japan*, **Special volume**, 251–270.
- McKinnon, A. D. and S. Duggan (2003): Summer copepod growth and secondary production in subtropical waters adjacent to Australia's North West Cape. *Marine Biology*, **143**, 897–907.
- McKinnon, A. D. and D. W. Klumpp (1998): Mangrove zooplankton of North Queensland, Australia. II. Copepod egg production and diet. *Hydrobiologia*, **362**, 145–160.
- McKinnon, A. D., S. Duggan and G. De'ath (2005): Mesozooplankton dynamics in inshore waters of the Great Barrier Reef. *Estuary and Coastal Shelf Science*, **63**, 497–511.
- McLaren I. A. (1978): Generation length of some temperate marine copepods: estimation, prediction, and implications. *Journal of Fisheries Research Board Canada*, **35**, 1330–1342.
- Miller, C. B. (1988): *Neocalanus flemingeri*, a new species of Calanidae (Copepoda: Calanoida) from the subarctic Pacific Ocean, with a comparative redescription of *Neocalanus plumchrus* (Marukawa) 1921. *Progress in Oceanography*, **20**, 223–273.
- Miller, C. B. (2006): Size and growth of interzonally migrating copepods. *PICES Scientific Report*, **32**, 62–69.
- Miller, C. B. and K. S. Tande (1993): Stage duration estimation for *Calanus* populations, a modeling study. *Marine Ecology Progress Series*, **102**, 15–34.
- Miller, C. B., J. K. Johnson and D. R. Heinle (1977): Growth rules in the marine copepod genus *Acartia*. *Limnology and Oceanography*, **22**, 326–335.
- Miller, C. B., B. W. Frost, H. P. Batchelder, M. J. Clemons and R. E. Conway (1984): Life histories of large, grazing copepods in a subarctic ocean gyre: *Neocalanus plumchrus*, *Neocalanus cristatus*, and *Eucalanus bungii* in the northeast Pacific. *Progress in Oceanography*, **13**, 201–243.
- Moku, M., K. Kawaguchi, H. Watanabe and A. Ohno (2000): Feeding habits of three dominant myctophid fishes, *Diaphus theta*, *Stenobrachius leucopsarus* and *S. nannochir*, in the subarctic and transitional waters of the western North Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, **207**, 129–140.
- Newbury, T. K. and E. F. Bartholomew (1976): Secondary production of microcopepods in the southern, eutrophic basin of Kaneohe Bay, Oahu, Hawaiian Islands. *Pacific Science*, **30**, 373–384.
- Nicholls, A. G. (1933): On the biology of *Calanus finmarchicus*. I. Reproduction and seasonal distribution in the Clyde Sea area during 1932. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **19**, 83–110.
- Nielsen, T. G. and B. Hansen (1995): Plankton community structure and carbon cycling on the western coast of Greenland during and after the sedimentation of a diatom bloom. *Marine Ecology Progress Series*, **125**, 239–257.
- Nielsen, T. G. and M. Sabatini (1996): Role of cyclopoid copepods Oithona spp. in North Sea plankton communities. *Marine Ecology Progress Series*, **139**, 79–93.
- Odate, K. (1994): Zooplankton biomass and its long-term variation in the western north pacific ocean, Tohoku Sea area, Japan. *Bulletin of the Tohoku National Fisheries Research Institute*, **56**, 115–173.
- 大塚攻・西田周平 (1997): 海産浮遊性カイアシ類 (甲殻類) の食性再考. 海の研究, **6**, 299–320.
- Omori, M. (1974): The biology of pelagic shrimps in the ocean. *Advances in Marine Biology*, **12**, 233–324.
- 大森信・池田勉 (1976): 動物プランクトン生態研究法. 共立出版, 東京, 229pp.
- Oosterhuis, S. S., M. A. Baars, W. C. M. Klein-Breteler (2000): Release of the enzyme chitinase by the copepod *Temora longicornis*: characteristics and potential tool for estimating crustacean biomass production in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, **196**, 195–206.
- Peterson, W. T. and L. Hutchings (1995): Distribution, abundance and production of the copepod *Calanus agulhensis* on the Agulhas Bank in relation to spatial variations in hydrography and chlorophyll concentration. *Journal of Plankton Research*, **17**, 2275–2294.
- Peterson, W. T., J. Gómez-Gutiérrez and C. A. Morgan (2002): Cross-shelf variation in calanoid copepod production during summer 1996 off the Oregon coast, USA. *Marine Biology*, **141**, 353–365.
- Peterson, W. T., P. Tiselius and T. Kiørboe (1991): Copepod egg production, moulting and growth rates, and secondary production, in the Skagerrak in August 1988. *Journal of Plankton Research*, **13**, 131–154.
- Poulet, S. A., A. Ianora, M. Laabir and W. C. M. Klein-Breteler (1995): Towards the measurement of secondary production and recruitment in copepods. I *CES Journal of Marine Science*, **52**, 359–368.
- Richardson, A. J. and H. M. Verheye (1998): The relative importance of food and temperature to copepod egg production and somatic growth in the southern Benguela upwelling system. *Journal of Plankton Research*, **20**, 2379–2399.
- Runge, J. A. (1985): Relationship of egg production of *Calanus pacificus* to seasonal changes in phytoplankton availability in Puget Sound, Washington. *Limnology and Oceanography*, **30**, 382–396.
- Runge, J. A. and J. C. Roff (2000): The measurement of growth and reproductive rates, 401–454 p. In *I CES zooplankton methodology manual* ed by Harris, R., P. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal and M. Huntley, Academic Press, New York.
- Russell, R. W., Harrison, N. M., Hunt, G. L. (1999): Foraging at a front: hydrography, zooplankton, and avian planktivory in the northern Bering Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **182**, 77–93.
- Sathyendranath, S., T. Platt, E. P. W. Horne, W. G. Harrison, O. Ulloa, R. Outerbridge and N. Hoepffner (1991): Estimation of new production in the ocean by compound remote sensing. *Nature*, **353**, 129–133.
- Shreeve, R. S. and P. Ward (1998): Moulting and growth of the early stages of two species of Antarctic calanoid copepod in relation to differences in food supply. *Marine Ecology Progress Series*, **175**, 175–109.
- Shreeve, R. S., P. Ward and M. J. Whitehouse (2002): Copepod growth and development around South Georgia: relationships with

- temperature, food and krill. *Marine Ecology Progress Series*, **233**, 169–183.
- Sastori A. R. and J. F. Downer (2000): Rate of chitinase degradation as a measure of development rate in planktonic crustacea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **57**, 1965–1968.
- Sastori, A. R. and J. F. Downer (2006): Field validation of an instantaneous estimate of in situ development and growth for marine copepod communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **63**, 2639–2647.
- Slagstad, D. and K. S. Tade (1990): Growth and production dynamics of *Clanus glacialis* in an arctic pelagic food web. *Marine Ecology Progress Series*, **63**, 189–199.
- Stemann N. E. (1952): The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *Conseil international pour l'exploration de la mer*, **18**, 117–140.
- 鈴木光次・吉川尚・古谷研・才野敏郎 (2002): クロロフィル蛍光による植物プランクトンの光合成活性の測定. 日本プランクトン学会報, **49**, 27–36.
- Sysoeva T. K. and A. A. Degtereva (1965): The relation between the feeding of cod larvae and pelagic fry and the distribution and abundance of their principal food organisms. *International Commission of the Northwest Atlantic Fisheries Special Publication*, **6**, 411–416.
- Takahashi, D. and T. Ikeda (2002). Abundance, vertical distribution and life cycle patterns of the hydromedusa *Aglantha digitale* in the Oyashio region, western subarctic Pacific. *Plankton and Benthos Research*, **1**, 91–96.
- Tande, K. S. (1982): Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: generation cycles, and variations in body weight and body content of carbon and nitrogen related to overwintering and reproduction in the copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerrus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **62**, 129–142.
- Tande, K. S. and C. C. E. Hopkins (1981). Ecological investigations of the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: the genital system in *Calanus finmarchicus* and the role of gonad development in overwintering strategy. *Marine Biology*, **63**, 159–164.
- Tomita, M. and T. Ikeda (1999). Production of *Oikopleura longicauda* (Tunicata: Appendicularia) in Toyama Bay, southern Japan Sea. *Journal of Plankton Research*, **22**, 2421–2430.
- Tremblay, M. J. and J. C. Roff (1983): Production estimates for Scotian Shelf copepods based on mass specific P/B ratio. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **40**, 749–753.
- 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. *Marine Ecology Progress Series*, **163**, 37–44.
- Uye, S. and N. Shibuno (1992): Reproductive biology of the planktonic copepod *Paracalanus* sp. in the Inland Sea of Japan. *Journal of Plankton Research*, **14**, 343–358.
- Uye, S., I. Aoto and T. Onbé (2002): Seasonal population dynamics and production of *Microsetella norvegica*, a widely distributed but little-studied marine planktonic harpacticoid copepod. *Journal of Plankton Research*, **24**, 143–153.
- Uye, S., Y. Iwai and S. Kasahara (1983): Growth and production of the inshore marine copepod *Pseudodiaptomus marinus* in the central part of the Inland Sea of Japan. *Marine Biology*, **73**, 91–98.
- Verity, P. G. and V. Smetacek (1996): Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, **130**, 277–293.
- Vidal, J. and S. L. Smith (1986): Biomass, growth, and development of populations of herbivorous zooplankton in the southeastern Bering Sea during spring. *Deep-Sea Research*, **33**, 523–556.
- Wagner, M. M., E. Durbin and L. Buckley (1998): RNA : DNA ratios as indicators of nutritional condition in the copepod *Calanus finmarchicus*. *Marine Ecology Progress Series*, **162**, 173–181.
- Wagner, M. M., Campbell, R. G., Boudreau, C. A., and E. G. Durbin (2001): Nucleic acids and growth of *Calanus finmarchicus* in the laboratory under different food and temperature conditions. *Marine Ecology Progress Series*, **221**, 185–197.
- Webber, M. K. and J. C. Roff (1995): Annual biomass and production of the oceanic copepod community off Discovery Bay, Jamaica. *Marine Biology*, **123**, 481–495.
- Yamada Y., T. Ikeda and A. Tsuda (2004): Comparative life-history study on sympatric hyperiid amphipods (*Themisto pacifica* and *T. japonica*) in the Oyashio region, western North Pacific. *Marine Biology*, **145**, 515–527.
- Yamamura, O., S. Honda, O. Shida, T. Hamatsu (2002): Diets of wall-eye pollock *Theragra chalcogramma* in the Doto area, northern Japan: ontogenetic and seasonal variations. *Marine Ecology Progress Series*, **238**, 187–198.
- Yebrá, L. and S. Hernández-León (2004): Aminoacyl-tRNA synthetase as a growth index in zooplankton. *Journal of Plankton Research*, **26**, 351–356.
- Yebrá, L., R. P. Harris and A. T. Smith, (2005): Comparison of five methods for estimating growth of *Calanus helgolandicus* later developmental stages (CV-CVI). *Marine Biology*, **147**, 1367–1375.
- Yebrá, L., A. G. Hirst, S. Hernández-León (2006): Assessment of *Calanus finmarchicus* growth and dormancy using the aminoacyl-tRNA synthetases method. *Journal of Plankton Research*, **28**, 1191–1198.

Measurements of growth rate for natural population of planktonic copepods : a review

Toru Kobari †

Abstract

Copepods are major components of zooplankton community over the world oceans. They have important roles to transfer primary production to higher trophic levels of marine ecosystems. In general, secondary production can be estimated by animal body weight multiplying growth rate. Animal body weight has been accurately measured, but there is little information which method is relevant for estimation of growth rate. Thus, we have little knowledge on confidence of secondary production compared with that of primary production. In the present study, we review methods to measure growth rate for natural population of pelagic copepods and indicate the assumptions, the advantages and disadvantages. Seven methods have been used for measurements of growth rates of natural copepod population; natural cohort, artificial cohort, moult rate, egg production, nucleic acids ratio, enzyme activity and empirical models. Each method has specific assumptions and advantages/disadvantages dependent on environmental conditions and ecological properties of copepods. Because there is no method to be applied for all copepods, it is important to select some methods with compensation between the advantages and the disadvantages and to compare the growth rate estimates.

Key words: copepods, secondary production, growth rate, measurement, natural population

(Corresponding author's e-mail address: kobari@fish.kagoshima-u.ac.jp)

(Received 2 February 2010; accepted 26 July 2010)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2010)

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