

西部北太平洋における浮遊性軟体動物の鉛直分布

小林晴美*・寺崎 誠*

Vertical distribution of holoplanktonic mollusks in the western North Pacific

Harumi KOBAYASI* and Makoto TERAZAKI*

Abstract : The vertical distribution of planktonic gastropods was investigated in the subtropical area of western North Pacific and coastal waters of Japan from 1991 to 1994. Twenty three species of thecosomatous pteropods, nine formae of thecosomatous pteropods and five taxa of planktonic gastropods other than order Thecosomata were identified. No planktonic gastropods were found below 900m. Most species of thecosomatous inhabit 100m during the nighttime and migrate to deeper layer during the daytime. The depth where thecosomatous inhabit during the daytime depends on species and forma. In the case of some species, they distributed in the different depths depending on their growth stage.

Key words : Vertical distribution, Planktonic mollusks, Pteropods.

1. 緒言

浮遊性動物の鉛直移動は、チャレンジャー号探検航海以来知られている。多くは、昼間は深層に夜間には浅層に生活し、明け方と夕方にはその間を移動する、いわゆる日周鉛直移動を行う(村野, 1974)。鉛直分布の様式は、昼間と夜間ではかなり差のある場合があり、したがって、ある海域の浮遊性生物相を調査する際には、この移動を考慮する必要がある。

有殻翼足亜目を含む浮遊性軟体動物は、他のゼラチナス動物プランクトンと同様に、個体数密度が低い。そのため浮遊性生物群集の優占種である甲殻類に比べて注目され難く、鉛直分布についての知見が乏しい。しかしながら、分類学的研究の一環として残されたいくつかの採集報告(MASSY, 1932, TESCH, 1946, 1948)、表層曳採集の出現種と個体数の昼夜による相違から、有殻翼足亜目の昼夜鉛直移動が示唆されていた(奥谷, 1965)。有殻翼足亜目の消化管からは、植物プランクトンや動物プランクトンが見つかり、サイズ選択性の無い雑食性である(LALLI and GILMER, 1989)。糞粒は大きく、多量の珪藻類外殻を含むことから、珪酸塩を速やかに表層から深層へ輸送すると考えられている(SILVER and BRULAND,

1981)。しかしながら、摂餌や排泄の行われる時間帯や深度は不明のままであり、有殻翼足亜目による物質輸送の海洋学的な解明に必須である。鉛直分布と生態の情報が不足しているのが実情である。有殻翼足亜目の遊泳速度は、例えば *Gleba cordata* では一秒間に 45 cm と高い(GILMER and HARBISON, 1986)。そのため、従来の小型ネット採集による調査ではネット逃避の影響があり、定量採集が難しかった。本研究で用いた元田式多層水平ネット(以下MTD: MOTODA, 1971)とMultiple Opening/Closing Net and Environmental Sensing System(多段開閉ネットと環境計測システム, 以下MOCNESS: WIEBE *et al.*, 1976)は、採集能力が大きく短時間に10層以上を定量採集できるという利点を持ち、動物プランクトンの鉛直分布調査に用いられている(広田, 1995)。本研究では、日本沿岸相模湾および西部北太平洋外洋域において、これらの開閉型ネットを用いて浮遊性軟体動物の鉛直分布調査を行った。その結果、出現した翼足目の昼夜鉛直分布を明らかにし、これらの動物群の昼夜鉛直分布について類型化を試みた。さらに翼足目以外の浮遊性軟体動物(5分類群)に関してもデータを付記した。

2. 材料と方法

1991年から1994年にかけて、東京大学海洋研究所研究船白鳳丸のKH91-4次研究航海、同船淡青丸のKT92-11次研究航海、さらに水産庁「北太平洋西部亜熱帯循環系に関する調査」の一環として水産庁開洋丸のKY94

* 東京大学海洋研究所
〒164-8639 東京都中野区南台1-15-1
Ocean Research Institute, The University of Tokyo
1-15-1, Minamidai, Nakano, Tokyo 164-8639, Japan

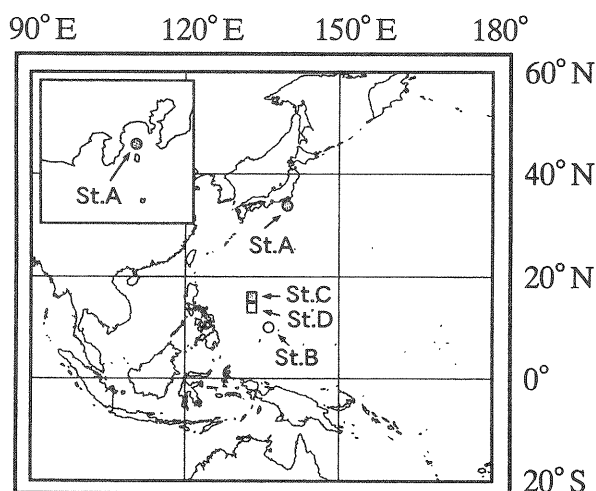


Fig. 1. Location of the sampling stations.

Table 1. Data on net collections.

Research Vessel	'Tansei Maru'		'Hakuho Maru'		'Kaiyo Maru'			
	Cruise KT92-11		Cruise KH91-4		Cruise KY94-1			
Station No.	St.A		St.B		St.C		St.D	
Day or night	Night	Day	Night	Day	Day	Night	Day	Night
Latitude	35-00 N	35-00 N	15-50 N	15-51 N	18-00 N	18-00 N	17-00 N	17-00 N
Longitude	139-20 E	139-20 E	136-54 E	136-52 E	134-00 E	134-00 E	134-00 E	134-00 E
Year	1992	1992	1991	1991	1994	1994	1994	1994
Date	Aug. 3	Aug. 3	July 2	July 2	June 12	June 12	June 13	June 13
Time (Start)	1:05	13:26	0:05	7:37	10:01	19:59	10:55	20:58
Time (Finish)	2:37	15:01	1:26	9:21	16:12	0:58	16:59	1:58
Net type	MTD	MTD	MTD	MTD	MOCNESS	MOCNESS	MOCNESS	MOCNESS
Mesh (mm)	0.33	0.33	0.5	0.5	0.33	0.33	0.33	0.33
Sampling method	Horizontal	Horizontal	Horizontal	Horizontal	Oblique	Oblique	Oblique	Oblique
Sampling depth (m)	0-440	0-450	0-500	0-500	0-1000	0-1000	0-1000	0-1000
Number of sampling layer	11	10	11	11	24	24	24	24
Filtered volume (m ³)	23-417	30-401	610-835	568-1601	180-468	144-460	109-550	125-425

-1次調査航海が行われた。これらの航海は、相模湾および西部北太平洋亜熱帯域を対象としている (Fig. 1)。試料の採集には、口径 80 cm の MTD および口部幅 0.9 m 口部高さ 1.3 m の MOCNESS を用いた。各航海ごとの調査海域と曳網方法は、Table 1 に示した。各ネットによる採集と並行して、CTD (Niel Brown 製) による海洋環境 (水温と塩分) の調査を行った。採集時には各ネットの網口に濾水計と深度計を装着し、濾水量と採集

深度を見積もった。採集した動物プランクトン試料は直ちに 10% 中性ホルマリン海水により固定した。研究室に持ち帰りプランクトン試料から浮遊性軟体動物のみを選別し、殻部の溶解を防ぐため 70% エタノール液で保存した。VAN der SPOEL *et al* (1997) に従って種の同定をした。それぞれの個体数密度 (inds. (10³m³)⁻¹) を算出し、1 を加えた値の対数を図示した。

海洋の鉛直方向の生態学的深度区分の名称は時岡 他

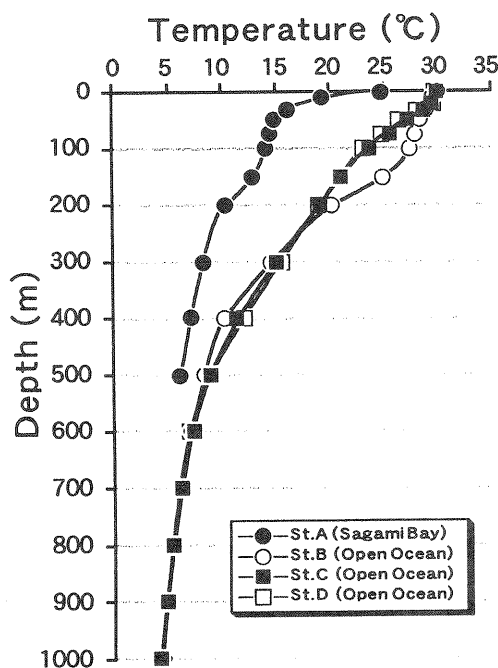


Fig. 2. Vertical profile of water temperature at each sampling station.

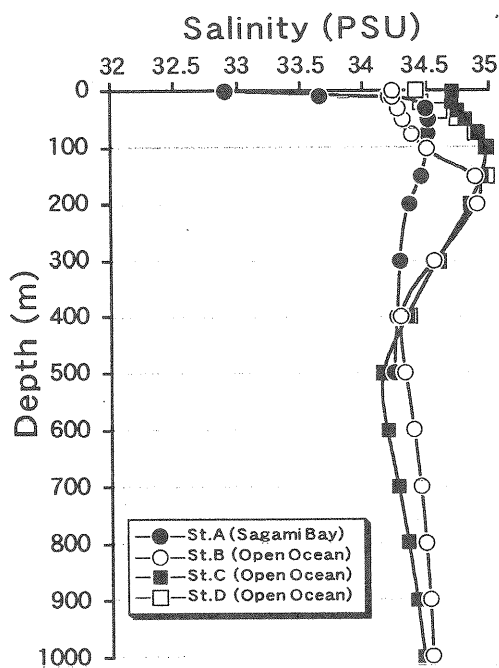


Fig. 3. Vertical profile of salinity at each sampling station.

(1972) に従った。すなわち海表面下から季節躍層の発達する深度 150 m ないし 200 m 付近までを表層、深度 200 m から 500 m もしくは 700 m を中深層、さらに深度 1000 m から 1500 m を上部漸深層とした。表層は海表面を含む深度 1 m 未満を極表層とし、さらに場合によっては深度 20 m から深度 60 m を境に上部表層と下部表層とに区別して表現した。

3. 調査地点の水温と塩分

【KT92-11 次研究航海】調査測点 7-1 および調査測点 7-12 (以下 St. A) は、伊豆大島北方相模湾のほぼ中央に位置する。調査日 4 日前の 1992 年 7 月 29 日には、黒潮は石廊崎の南 90 海里を東に流れ、八丈島の北西 20 海里から北上し、野島崎の南東 30 海里を通り北東に流れており (海上保安庁水路部, 1992), 調査時の観測点は黒潮流軸からは離れていたと判断される。調査時水温の鉛直構造は、極表層から急激に変化し深度 200 m にかけて季節躍層を、さらに 500 m 以深にかけて主躍層を形成していた (Fig. 2)。調査時の塩分の鉛直構造は、極表層から深度 30 m にかけて 34.5 以下の低塩分水が存在していた。調査時は梅雨末期にあたり、陸水に由来する低塩分水 (<33.0) が相模湾の海表面を広く被っていたと考えられる。30 m 以深では塩分の増加はなく、深度 500 m にかけて 34.52 から 34.24 に徐々に減少した (Fig. 3)。

【KH91-4 次研究航海】調査測点 St. C-10 および St. C-16 (以下 St. B) は西部北太平洋北赤道海流域にあたる。海洋環境の調査は St. B に近接する測点 St. A-24 において行った (KIMURA *et al.*, 1994)。調査時水温の鉛直構造は、極表層から急激に変化し深度 150 m にかけて、季節躍層を形成していた (Fig. 2)。さらに深度 400 m にかけては主躍層が形成され、800 m 以深では 5 °C 以下で安定していた。塩分の鉛直構造は、比較的塩分の低い水 (<34.5) が海表面から深度 100 m に存在した (Fig. 3)。深度 125 m から 250 m にかけては 34.7 以上の比較的塩分の高い水が存在し、深度 400 m にかけて顕著な塩分躍層が発達した。塩分極小は深度 400 m で 34.27 を示し、それ以深で塩分は徐々に増加した。

【KY94-1 次研究航海】調査測点 St. 16 および St. 17 (以下 St. C および St. D) は西部北太平洋北赤道海流域にあたる。調査時の水温は、表層から深度 75 m にかけて急激に変化した。さらに深度 500 m にかけては主躍層を形成し、深度 800 m 以深では 5 °C 以下で安定していた (Fig. 2)。これは St. C および St. D で同様であった。塩分の鉛直構造は、St. C では海表面から深度 50 m に 34.5 以下の比較的塩分の低い水が存在したものの、その他の特徴は両調査測点で同様であった。すなわち、深度 125 m から 250 m にかけては 34.7 以上のやや高塩の水が存在し、塩分極小は深度 500 m で 34.15、以深で塩分は徐々に増加した (Fig. 3)。

4. 結果

調査した海域から下記の 12 属 23 種 8 型の翼足目 (Order: Thecosomata) が出現した。さらに翼足目以外の浮遊性軟体動物 (5 分類群) についてもデータを付記した。

Order : Thecosomata Blainville, 1824 翼足目
Suborder : Euthecosomata Meisenheimer, 1905

有殻翼足亜目
Family : Limacinidae Gray, 1847
ミジンウキマイマイ科

- 1 *Limacina bulimoides* (d'Orbigny, 1836)
- 2 *Limacina inflata* (d'Orbigny, 1836)
- 3 *Limacina lesueuri* (d'Orbigny, 1836)
- 4 *Limacina trochiformis* (d'Orbigny, 1836)

Family : Cavoliniidae Fischer, 1883 カメガイ科
Subfamily : Clioinae van der SPOEL, 1967

ウキピンガイ亜科

- 5 *Creseis acicula* Rang, 1828
- 5-1 *Creseis acicula* forma *acicula* (Rang, 1828)
- 5-2 *Creseis acicula* forma *clava* (Rang, 1828)
- 6 *Creseis virgula* (Rang, 1828)
- 6-1 *Creseis virgula* forma *virgula* (Rang, 1828)
- 6-2 *Creseis virgula* forma *conica* Eschscholtz, 1829

7 *Styliola subula* (Quoy and Gaimard, 1827)

8 *Hyalocylis striata* (Rang, 1828)

9 *Clio pyramidata* (Linnaeus, 1767)
Clio pyramidata forma *lanceolata* (Lesueur, 1813)

10 *Clio cuspidata* (Bosc, 1802)

Subfamily : Cuvierininae van der SPOEL, 1967
ウキツツ亜科

11 *Cuvierina columnella* (Rang, 1827)
Cuvierina columnella forma *urceolaris* (Morch, 1850)

Subfamily : Cavoliniinae van der SPOEL, 1972
カメガイ亜科

12 *Diacria costata* (Pfeffer, 1879)

13 *Diacria danae* van der SPOEL, 1968

14 *Diacria maculata* (Bleeker and van der SPOEL, 1988)

15 *Cavolinia inflexa* (Lesueur, 1813)
Cavolinia inflexa forma *labiata* (d'Orbigny, 1836)

16 *Cavolinia gibbosa* (d'Orbigny, 1836)

Cavolinia gibbosa forma *gibbosa* (d'Orbigny, 1836)

17 *Cavolinia globulosa* (Gray, 1850)

18 *Diacavolinia angulosa* (Gray, 1850)

19 *Diacavolinia longirostris* (deBlainville, 1821)

20 *Diacavolinia vanutrechtii* (van der SPOEL, Bleeker and Kobayasi, 1993)

Suborder : Pseudotheosomata Meisenheimer, 1905 擬殻亜目

Family : Peraclididae TESCH, 1913
アミメウキマイマイ科

21 *Peraclis reticulata* (d'Orbigny, 1836)

22 *Peraclis apicifulva* Meisenheimer, 1906

Family : Cymbliidae Cantraine, 1841
ヤジリカンテンカメガイ科

23 *Cymbulia* spp.

Family : Desmopteridae Chun, 1889
コチョウカメガイ科

24 *Desmopterus papilio* Chun, 1889

Order : Gymnosomata De Blainville, 1824
裸殻翼足目

25 Gymnosomata spp.

Family : Hydromylidae Pruvot-Fol, 1942
マメツブハダカカメガイ科

26 *Hydromyles globulosa* (Rang, 1825)

Order : Mesogastropoda 中腹足目
Superfamily: Atlantacea Philippi, 1853

クチキレウキガイ上科

Family : Atlantidae Wiegmann and Ruthe, 1832
クチキレウキガイ科

27 *Atlanta* spp.

Benthic molluscs' planktonic larva
底生性軟体動物の浮遊幼生

28 *Gastropods veliger*

29 *Bivalves veliger*

Diacria costata, *Diacavolinia longirostris*, *Diacavolinia vanutrechtii* は採集個体が少なかったため、出現の記載のみを行った。

相模湾の St. A において採集個体が多かった *Limacina inflata*, *Limacina trochiformis*, *Clio pyramidata* forma *lanceolata* に関しては、殻長をサイズ分けし、成長段階を区別して鉛直分布を示した。

さらに下記の 5 種については、成体とベリジャー幼生に成長段階を区別して鉛直分布を示した。*Diacria maculata* (成体と幼体), *Cavolinia inflexa* forma *labiata* (成体と幼体), *Cavolinia gibbosa* forma *gibbosa* (幼体のみ), *Cavolinia globulosa* (幼体のみ), *Diacavolinia angulosa* (成体のみ)。

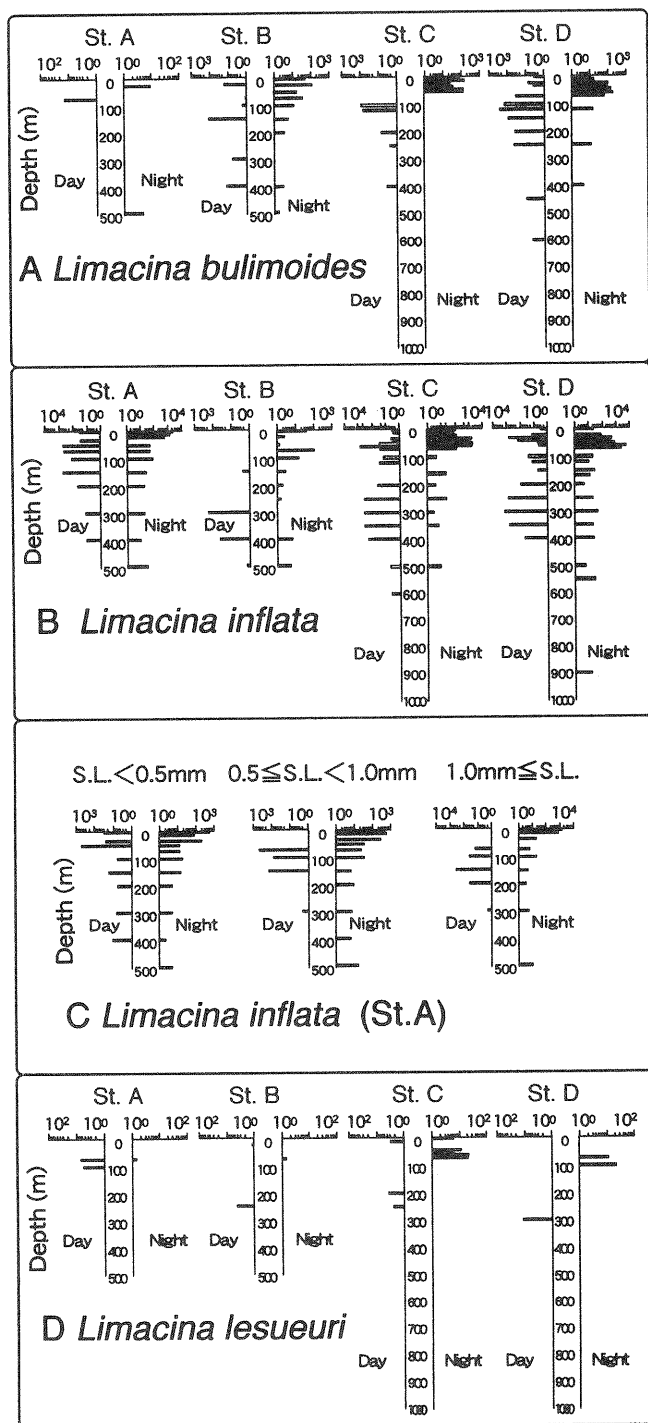


Fig. 4. Vertical distribution of population density (inds. $(10^3\text{m}^3)^{-1}$). (A: *Limacina bulimoides*, B: *L. inflata*, C: for each three size fraction on *L. inflata*, D: *L. lesueuri*)

【翼足目の鉛直分布】

Limacina 属は, *L. bulimoides*, *L. inflata*, *L. lesueuri*, *L. trochiformis* の4種が出現した。*L. bulimoides* は, 極表層から中深層にいたる深度600mに出現したが, 多くの個体は200m以浅の表層内に生息した (Fig. 4-A)。昼間は深度100mから200mの下部表層, 夜間には深度100m以浅の表層に集中することから, 表層内で昼夜鉛直移動を行うと考えられる。*L. inflata* は, 極表層から上部漸深層にいたる深度900mに出現した (Fig. 4-B)。昼間は, 極表層から深度400mに出現し, 表層内の深度100m付近と, 中深層内の350m付近とにそれぞれ出現のピークがあった。夜間は極表層から深度100mに集中して出現した。殻長0.5mm未満, 殻長0.5mm以上1.0mm未満, 殻長1.0mm以上の3つに分類したサイズ別鉛直分布では, 夜間にはどの成長段階においても極表層から深度100mに集中して出現したが, 昼間の鉛直分布は成長段階により異なった (Fig. 4-C)。すなわち, 殻長0.5mm未満の個体が深度50m, 殻長0.5mm以上1.0mm未満のより成長した個体が深度75mから150m, 殻長1.0mm以上のさらに成長した個体が深度150mから200mにそれぞれ集中して出現し, 昼間の生息層は成長が進んだ個体ほど深かった。昼間の鉛直分布に, 表層と中深層にピークがあることを前述したが, それは本種が成長段階によって昼間の生息深度が異なるからと考えられる。これらのことから, 本種は夜間上部表層に出現する昼夜鉛直移動を行い, 昼間の分布は成長段階により異なると考えられる。*L. lesueuri* は, 相模湾の St. A では深度75mから100m, 外洋域 (St. B, St. C および St. D) では深度300m以浅に出現した (Fig. 4-D)。採集個体が少なかったものの, 外洋域では昼間深度300m付近, 夜間には極表層から深度100mに出現することから, 昼夜鉛直移動を行うと考えられる。*L. trochiformis* は, 相模湾の St. A では深度500m以浅, 外洋域の St. B では採集されず, St. C と St. D では深度300m以浅に出現した (Fig. 5-A)。St. B 以外の3測点とも, 昼夜とも深度100m以浅の上部表層内に留まることから, 昼夜鉛直移動はしないと考えられる。3つに分類したサイズ別鉛直分布では, 殻長0.5mm未満の多くの個体は深度75m以浅, 殻長0.5mm以上1.0mm未満の個体は深度500m以浅, 殻長1.0mm以上のより成長した個体では深度30m以浅と深度500mに出現し, 成長段階によって生息深度が異なった (Fig. 5-B)。

Creseis 属は, *C. acicula* と *C. virgula* が出現し, それぞれ *forma acicula* と *forma clava*, *forma conica* と *forma virgula* の2つづつの種内変異型があった。*C. acicula forma acicula* は, 相模湾の St. A では深度500m以浅に出現し, 昼夜とも上部表層内, 特に極表層に多くの個体が集中した (Fig. 5-C)。しかしながら, 外洋域 (St. B, St. C および St. D) での生息深度は150m

以浅の表層内であり相模湾の結果とは異なった。また, 出現の集中する深度は昼間には深度100m付近, 夜間には極表層から50m以浅であった。これらのことから, 表層内で昼夜鉛直移動を行うと考えられる。*C. acicula forma clava* は, 昼間には1個体も採集できず, 昼夜鉛直移動は不明である (Fig. 5-D)。前述の *C. acicula forma acicula* は夜間に多くの個体が極表層に集中したが, *C. acicula forma clava* は極表層には出現せず, 下部表層内の深度50mから100mに出現し, 種内変異型によって互いの生息深度が異なった。*C. virgula forma virgula* は, 相模湾の St. A では500m以浅に出現し生息深度に幅があったものの, 多くの個体は昼夜とも極表層に集中した (Fig. 6-A)。St. B では採集されなかった。外洋域の St. C と St. D では, 深度100m以浅に出現し昼夜とも極表層から上部表層内に生息した。St. A のように極表層にのみ集中して出現する現象はなかったことから, 昼夜鉛直移動は行わないと考えられる。*C. virgula forma conica* は, 昼夜とも深度50m以浅に多くの個体が出現し, 若干の個体が深度400m付近にも出現した (Fig. 6-B)。昼夜とも上部表層内に生息し, 鉛直移動は行わないと考えられる。外洋域 (St. C および St. D) では, 昼間に多くの個体が上部表層内に集中したが, これは前述の *C. virgula forma virgula* の昼間の分布層直上にあたり, 種内変異型によって互いの生息深度が異なった。

Styliola subula は, 極表層から中深層にいたる深度600mに出現した (Fig. 6-C)。昼間は深度25mから500mに出現し, 生息深度に幅があった。外洋域 (St. B, St. C および St. D) では, 夜間に極表層から深度100mに集中したが, 相模湾 (St. A) では生息層に変化がなかった。これらのことから, 昼間は下部表層から中深層に生息し, 外洋域では夜間表層に出現する昼夜鉛直移動を行うと考えられる。

Hyalocylis striata は, 相模湾の St. A では採集されなかった (Fig. 6-D)。外洋域 (St. B, St. C および St. D) では極表層から深度350mに出現し, 昼間は深度100mから350mに, 夜間は極表層から深度100mに出現した。これらのことから本種は, 昼間は下部表層から中深層に, 夜間は上部表層に出現する昼夜鉛直移動を行うと考えられる。

Clio 属は, *Clio pyramidata forma lanceolata* と *Clio cuspidata* が出現した。*C. pyramidata forma lanceolata* は, 相模湾の St. A では表層から深度400mに, 外洋域 (St. B, St. C および St. D) では深度30mから600mに出現し, 海域によって生息深度が異なった (Fig. 7-A)。相模湾では, 昼間の鉛直分布は深度50mから150m, 夜間には極表層から深度100mに多くの個体が出現した。外洋域では, 昼間深度50mから600mと出現層に幅があり, 夜間には深度50mから100mに集中して出現したことから, 昼間は下部表層から中深層に生息

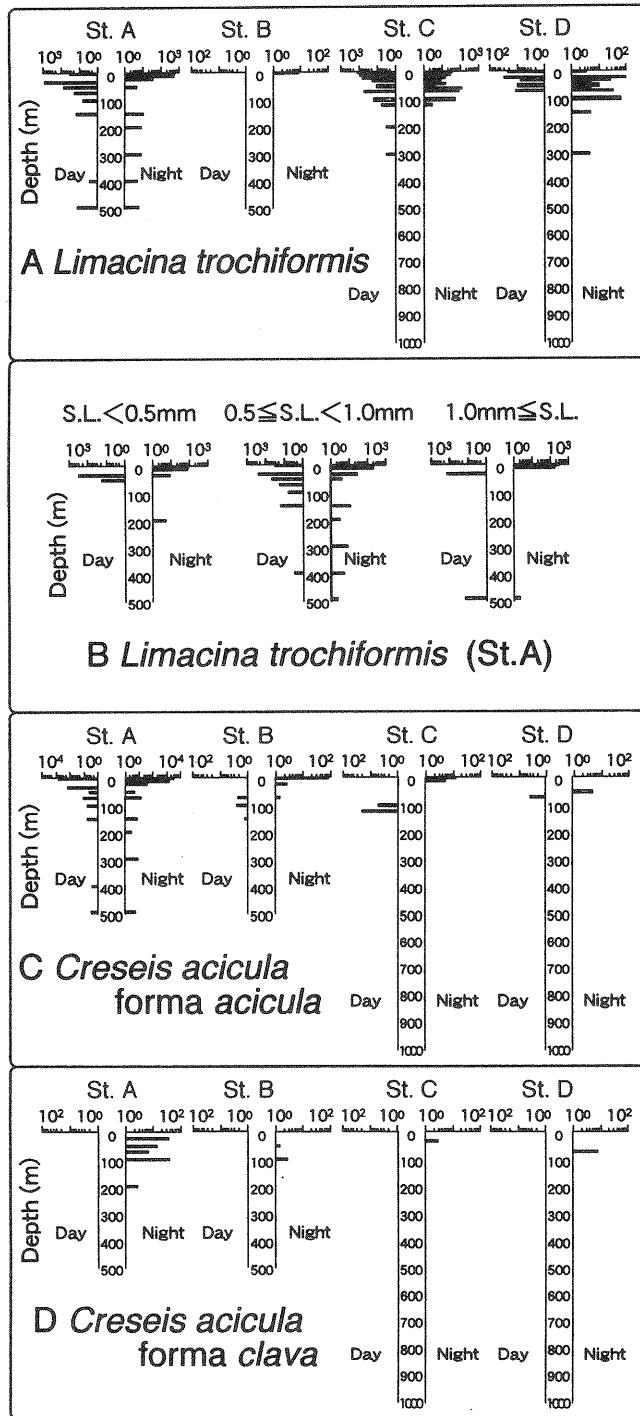


Fig. 5. Vertical distribution of population density (inds. $(10^3\text{m}^3)^{-1}$). (A: *Limacina trochiformis*, B: for each three size fraction on *L. trochiformis*, C: *Creseis acicula* forma *acicula*, D: *C. acicula* forma *clava*)

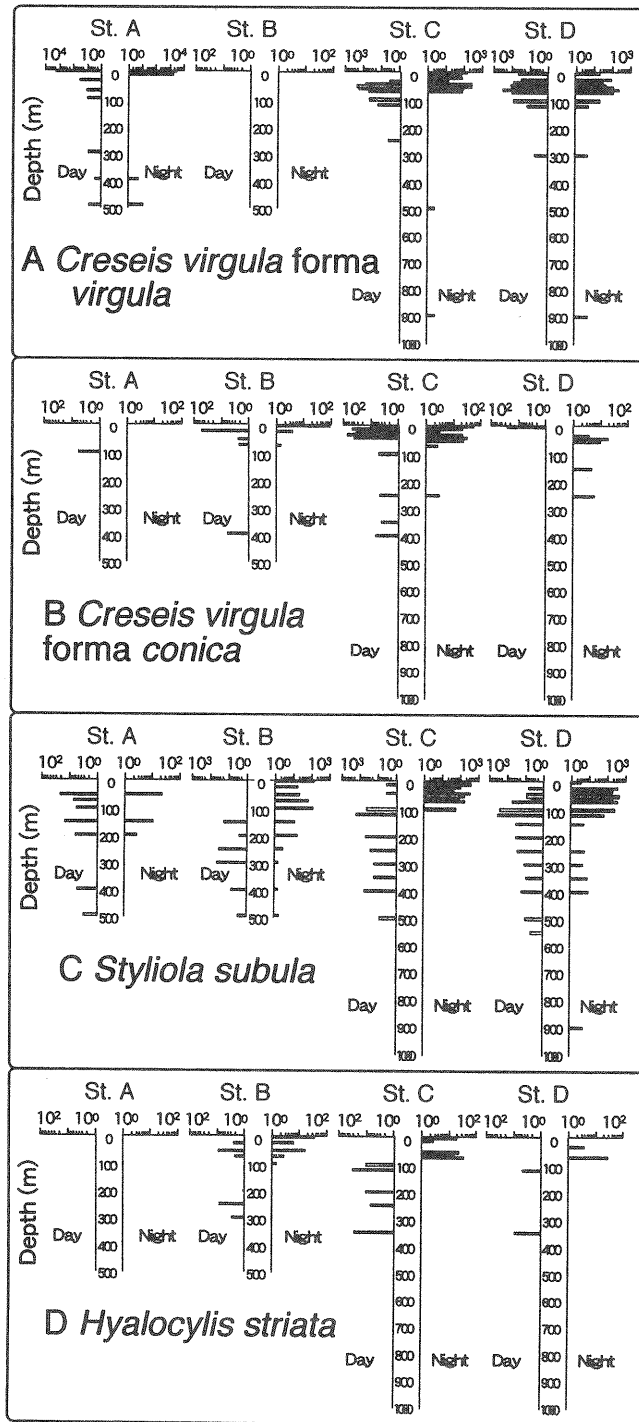


Fig. 6. Vertical distribution of population density (inds. $(10^3 m^3)^{-1}$). (A: *Creseis virgula* forma *virgula*, B: *C. virgula* forma *conica*, C: *Styliola subula*, D: *Hyalocylis striata*)

し、夜間には上部表層へ移動する昼夜鉛直移動を行うと考えられる。5つの区分に分類したサイズ別鉛直分布では、昼間に出現の集中する深度は、殻長0.5 mm以下と殻長0.5 mm以上1.0 mm未満の個体が深度50 m、殻長1.0 mm以上5.0 mm未満のさらに成長した個体が深度50 mから75 m、殻長5.0 mm以上10.0 mm未満と殻長10.0 mm以上のより成長した個体では深度150 mであった (Fig. 7-B)。夜間はどの個体も表層から深度50 mに出現した。つまり、昼間には成長段階の進んだ個体ほどより深層に生息し、夜間にはサイズに関わりなく上部表層に出現した。*C. cuspidata* は、相模湾の St. A では深度500 m以浅に、外洋域 (St. B, St. C および St. D) では中深層の深度300 mから600 mに出現した。外洋域では昼夜とも深度400 m付近の中深層に生息することから、昼夜鉛直移動は行わないと考えられる (Fig. 7-C)。

Cuvierina columnella は、*forma urceolaris* が外洋域の St. C および St. D において採集された。採集個体が少なかったものの、昼間は深度300 mと350 m、夜間は深度150 m以浅のみにおいて採集されたことから、中深層と表層との間で昼夜鉛直移動を行っていると考えられる。

Diacria 属は、*D. costata*, *D. danae*, *D. maculata* の3種が出現した。*D. costata* は、St. B で2個体のみを採集した。それぞれの採集深度は、昼間の深度200 mと夜間の深度25 mであった。昼夜鉛直移動は不明である。*D. danae* は、相模湾の St. A では採集されなかった (Fig. 7-D)。外洋域の St. B では極表層から深度500 mに出現し、多くの個体が昼間には深度150 m、夜間には極表層から深度25 mに集中した。St. C および St. D では深度150 m以浅の表層内に出現し、昼間は極表層から深度120 mに、夜間には深度50 m以浅に集中した。本種は主に表層内に生息し、下部表層と上部表層の間で昼夜鉛直移動を行うと考えられる。*D. maculata* は、深度550 m以浅に出現した。成体は採集個体が少なかったものの、昼間は深度300 mから400 m、夜間には深度30 mから100 m付近に出現することから、中深層と表層の間で昼夜鉛直移動を行っている可能性がある (Fig. 8-A)。ペリジャー幼生は深度30 mから550 mに出現し、成体の生息層よりもより広い深度に出現した (Fig. 8-B)。St. C および St. D では多くの個体が、昼間には深度50 mから100 m付近、夜間には深度75 mから175 mに集中して出現した。夜間の出現層は昼間よりも深く、通常とは逆の鉛直移動を行うか、もしくは鉛直移動を行わないと考えられる。

Cavolinia 属は、*C. inflexa*, *C. gibbosa*, *C. globulosa* の3種が出現した。*C. inflexa* の成体は、相模湾の St. A では採集されず (Fig. 8-C)、外洋域 (St. B, St. C および St. D) では、極表層から中深層にいたる深度600 mに出現した。昼間深度100 m以浅には出現しないが、

夜間には極表層から深度75 mに集中して出現することから、中深層と上部表層の間で昼夜鉛直移動を行うと考えられる。ペリジャー幼生の出現深度は、相模湾の St. A では50 m以浅、外洋域では極表層から深度400 mであり、海域によって異なった (Fig. 8-D)。外洋域では、昼間には成体の生息層よりもより浅かったが、成体と同様の昼夜鉛直移動を行うと考えられる。*C. gibbosa* と *C. globulosa* は、外洋域の St. C および St. D において若干の成体を採集したが、多くは幼体であった。*C. gibbosa* の成体は、昼夜とも深度100 m付近に出現したが、採集個体が少なく昼夜の鉛直分布に差があるかどうかは不明である。外洋域の St. C および St. D においてペリジャー幼生は、昼間には深度15 mから100 mの上部表層に出現し、夜間には深度50 mから400 mと出現層が深くなることから、昼間は上部表層に、夜間には下部表層から中深層へ移動する通常とは逆の鉛直移動を行うと考えられる (Fig. 9-A)。*C. globulosa* の成体は極表層から深度450 mに出現したが、採集個体が少なく鉛直移動は不明である。ペリジャー幼生は外洋域の St. B および St. C において、昼夜とも深度25 m以浅に出現し、昼夜鉛直移動はしないとされる (Fig. 9-B)。

Diacavolinia 属は、*D. angulosa*, *D. longirostris*, *D. vanutrechtii* の3種が外洋域 (St. B, St. C および St. D) において採集した。*D. angulosa* は200 m以浅、*D. longirostris* の成体は50 m以浅、*D. vanutrechtii* の成体は20 m以浅で採集した。*D. angulosa* は、St. C および St. D において昼間多くの個体が深度100 m付近に集中して出現したが、夜間には極表層から深度75 mに出現したことから、表層内を昼夜鉛直移動すると考えられる (Fig. 9-C)。

Peraclis 属は、*P. reticulata* と *P. apicifulva* が出現した。*P. reticulata* は、深度500 m以浅に出現し生息層に幅があった。多くの個体は昼夜とも表層内に生息し、昼夜鉛直移動はしないとされる (Fig. 9-D)。*P. apicifulva* は、相模湾の St. A では深度30 mから500 mに出現した (Fig. 10-A)。外洋域 (St. B, St. C および St. D) では多くの個体が、下部表層から中深層にあたる深度100 mから400 mに出現した。昼夜で生息層に変化がないことから、昼夜鉛直移動は行わないと考えられる。

Cymbulia spp. は、外洋域の St. B では採集されなかった。多くの個体は深度150 m以浅に出現し、昼夜とも表層内に出現した (Fig. 10-B)。

Desmopterus papilio は、極表層から深度800 mに出現したが、多くの個体は極表層から深度100 mに集中して出現した (Fig. 10-C)。昼間は極表層に出現しないが、夜間には極表層にも出現した。表層内において昼夜鉛直移動を行うと考えられる。

【翼足目以外の鉛直分布】

Gymnosomata spp. は、外洋域の St. B では採集され

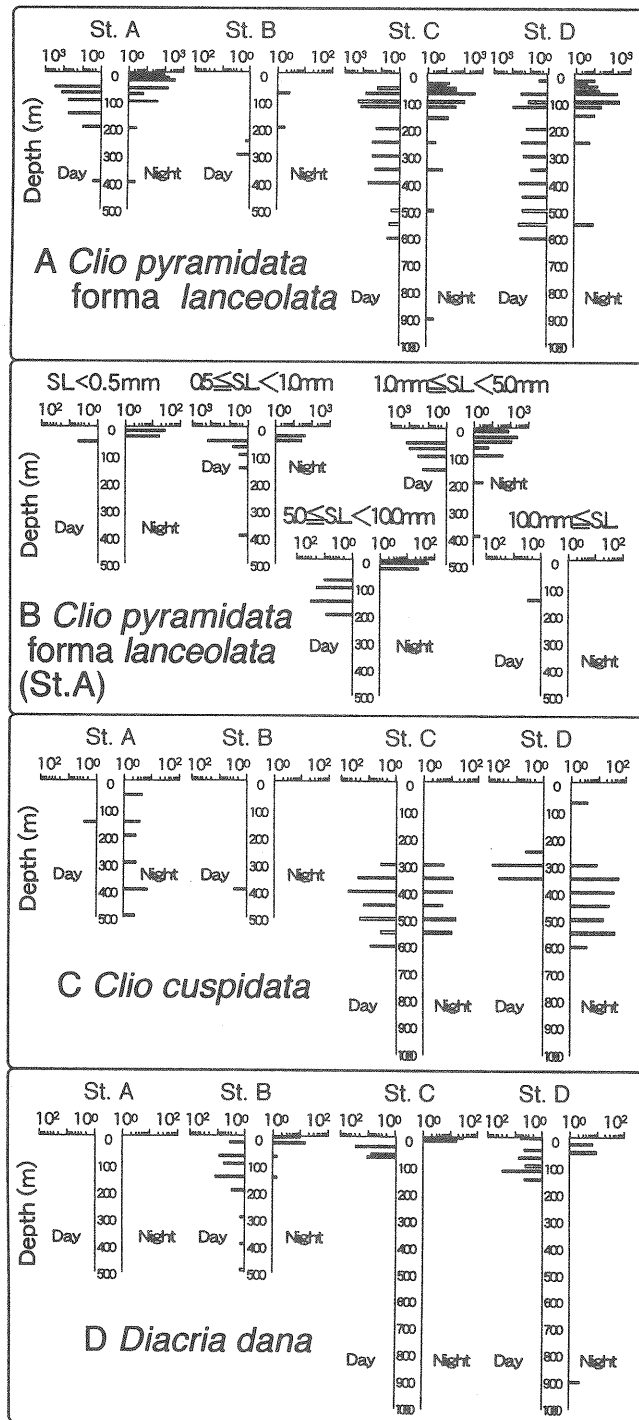


Fig. 7. Vertical distribution of population density (inds. $(10^3\text{m}^3)^{-1}$). (A: *Clio pyramidata* forma *lanceolata*, B: for each five size fraction on *C. pyramidata* forma *lanceolata*, C: *C. cuspidata*, D: *Diacria dana*)

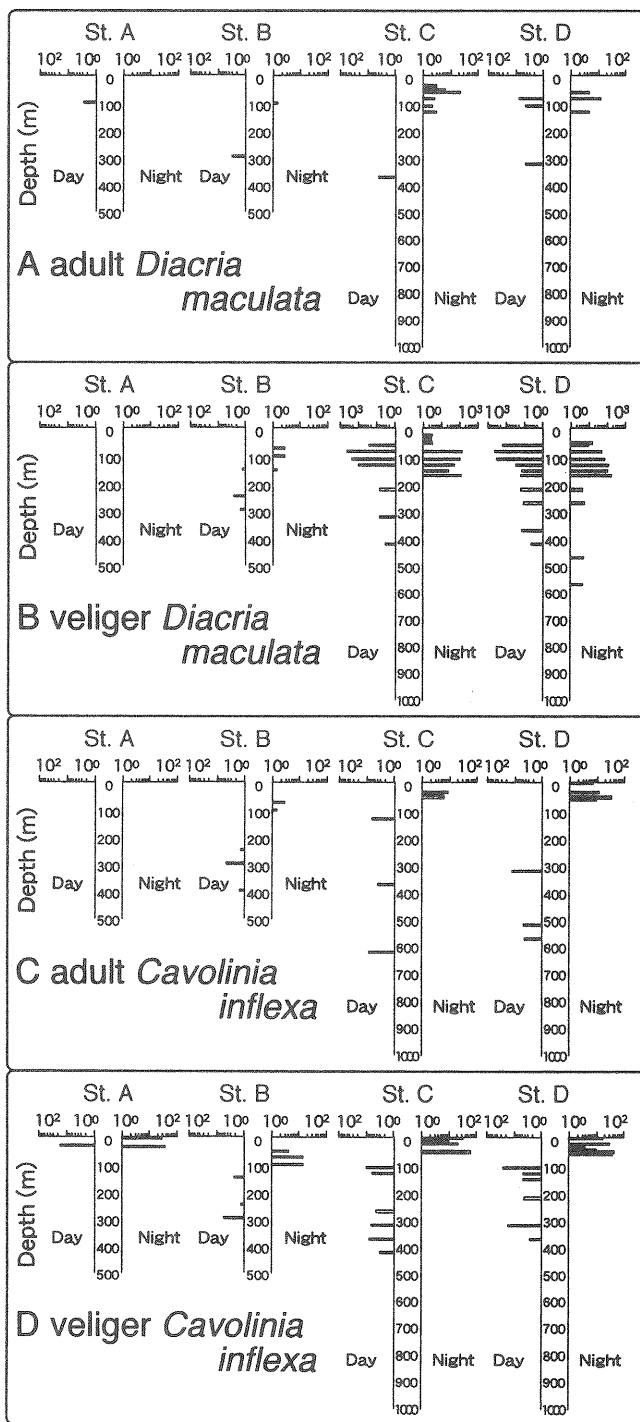


Fig. 8. Vertical distribution of population density (inds. (10³m³)⁻¹). (A: adult *Diacria maculata*, B: veliger *D. maculata*, C: adult *Cavolinia inflexa*, D: veliger *C. inflexa*)

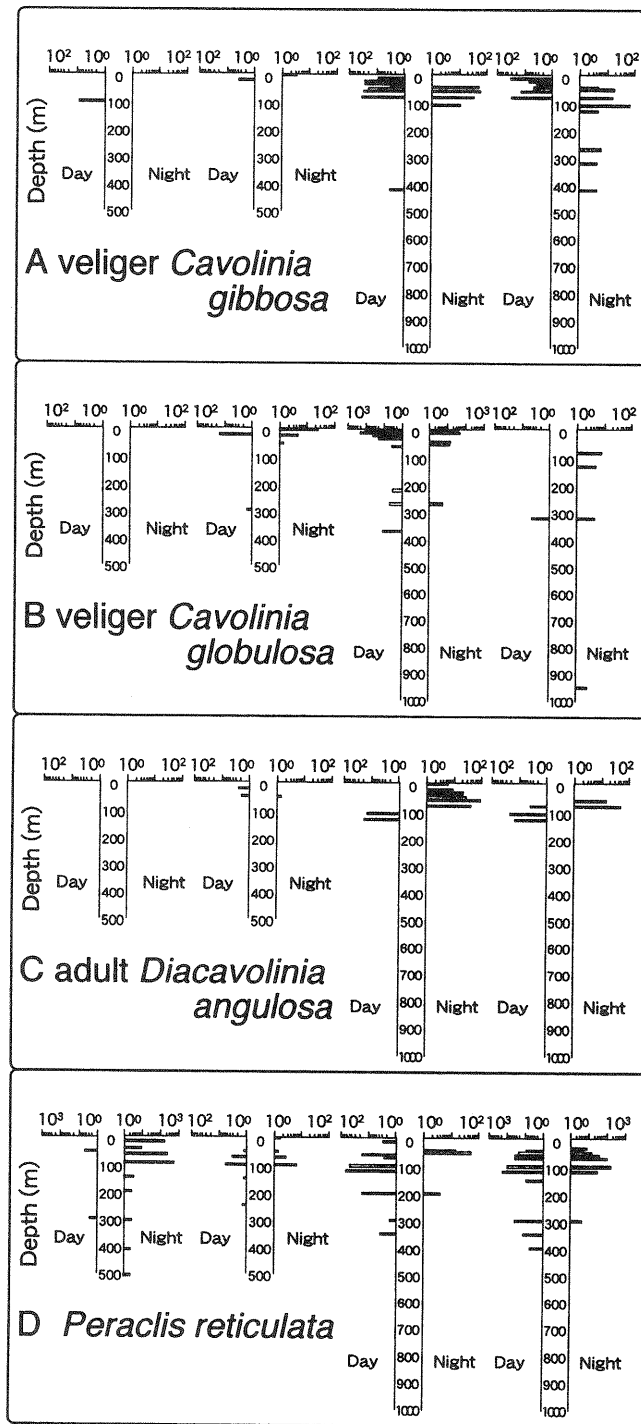


Fig. 9. Vertical distribution of population density (inds. (10³m³)⁻¹). (A: veliger *Cavolinia gibbosa*, B: veliger *C. globulosa*, C: adult *Diacavolinia angulosa*, E: *Peraclis reticulata*)

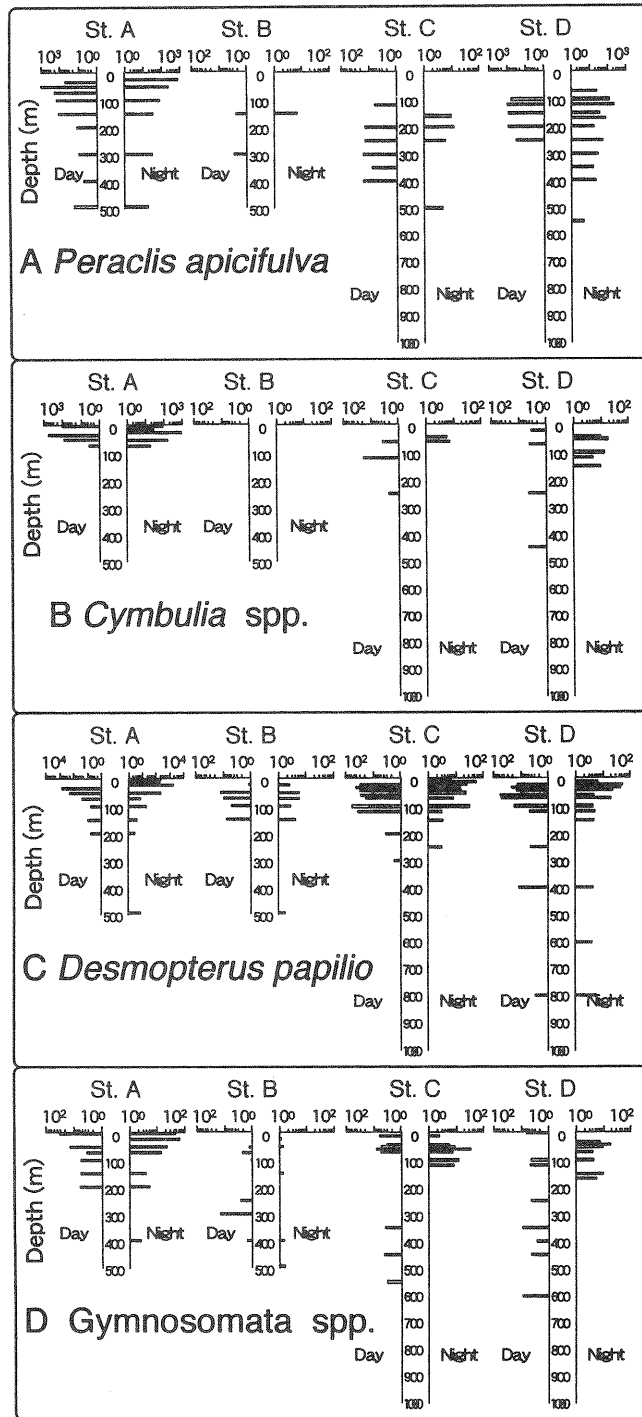


Fig. 10. Vertical distribution of population density (inds. $(10^3 \text{ m}^3)^{-1}$) . (A: *Peraclis apicifulva*, B: *Cymbulia* spp, C: *Desmopterus papilio*, D: *Gymnosomata* spp.)

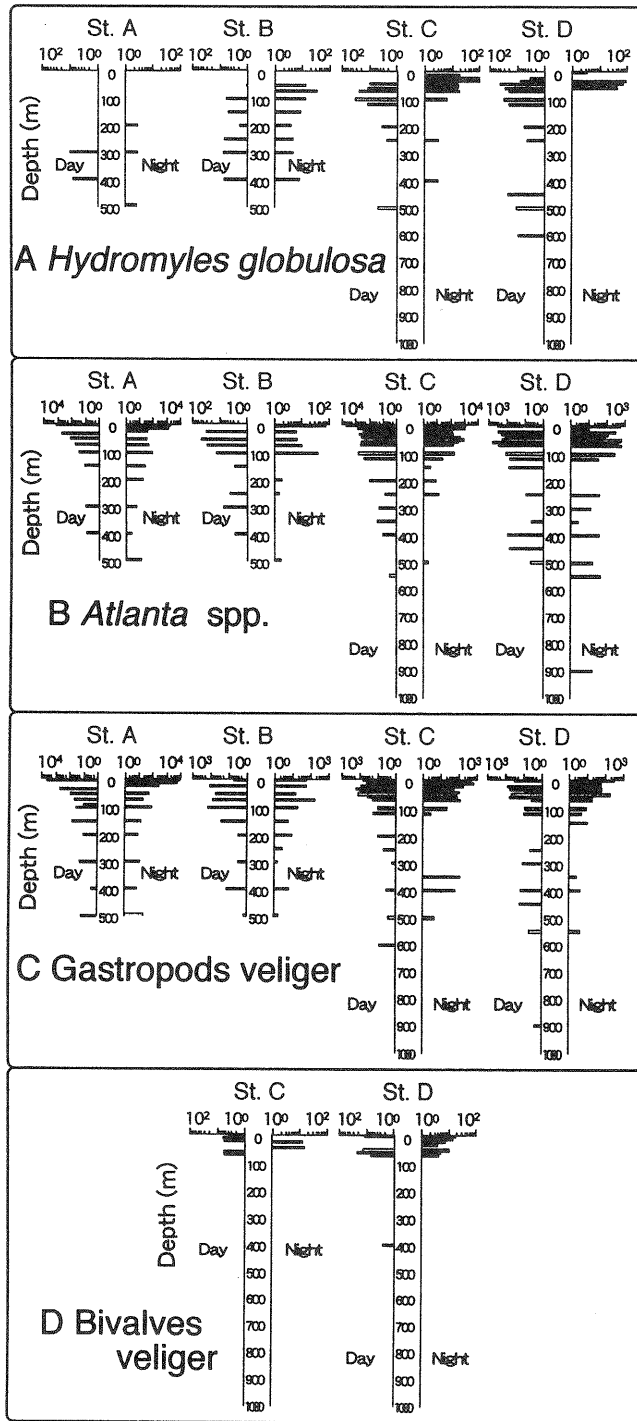


Fig. 11. Vertical distribution of population density (inds. $(10^3 \text{ m}^3)^{-1}$) . (A: *Hydromyces globulosa*, B: *Atlanta* spp., C: Gastropods veliger, D: Bivalves veliger)

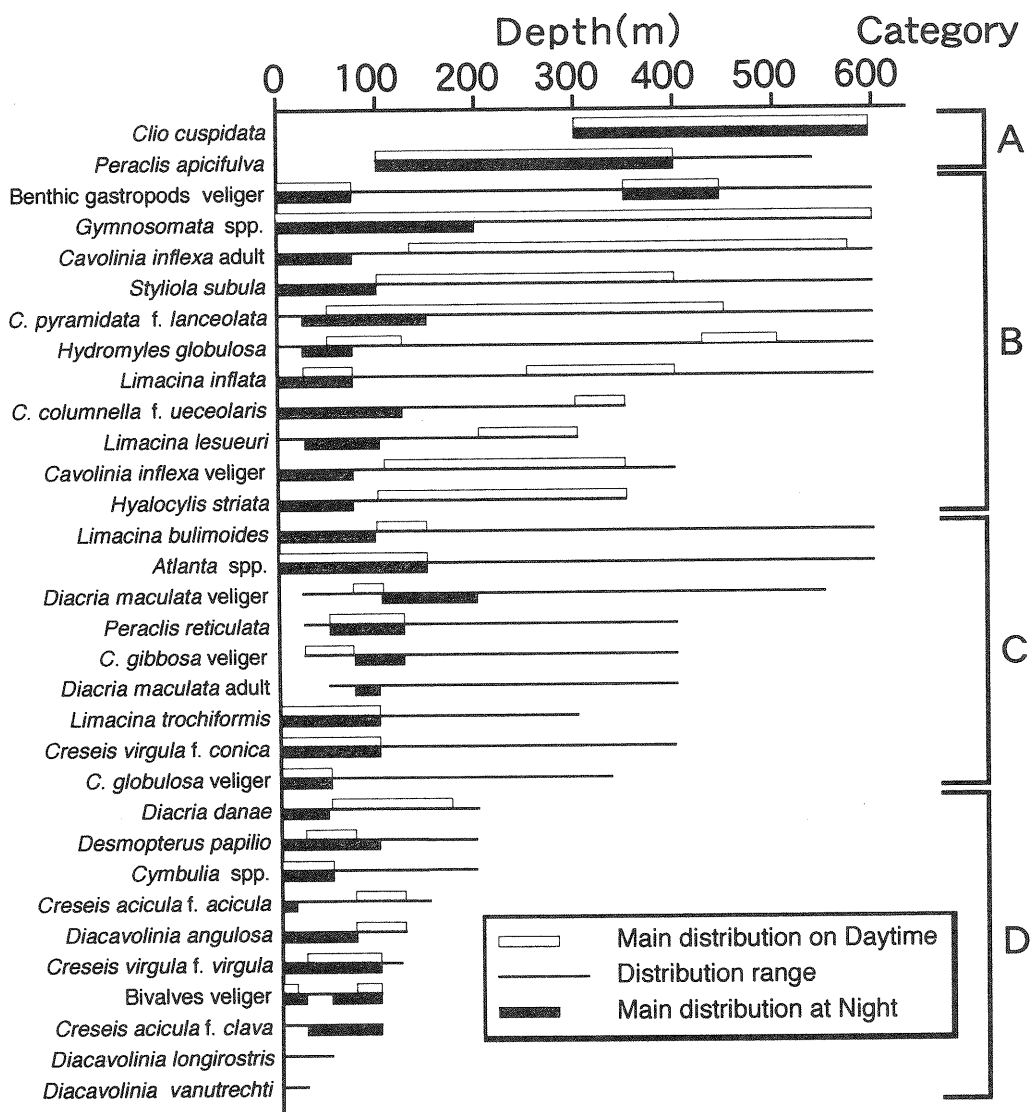


Fig. 12. Diagram of vertical distribution of planktonic mollusks and their category of distribution pattern.

なかった。昼間には極表層から深度 600 m と中深層にまで出現するが、夜間には極表層から深度 150 m の表層内に集中した (Fig. 10-D)。

Hydromyles globulosa は、相模湾では採集個体が少なく、深度 200 m から 500 m に出現した (Fig. 11-A)。外洋域 (St. B, St. C および St. D) では極表層から中深層にいたる深度 600 m に出現した。昼間には深度 25 m から 600 m と広い深度に出現し、深度 100 m 付近と深度 500 m 付近にそれぞれピークがあった。夜間には深度 100 m 以浅に集中して出現した。海域によって生

息深度が異なり、表層内もしくは表層と中深層との間で昼夜鉛直移動を行うと考えられる。

Atlanta spp. は、極表層から上部漸深層にいたる深度 900 m に出現した (Fig. 11-B)。広い深度に出現したが、多くの個体は極表層から深度 150 m の上部表層内に集中して出現し、昼夜で変化がなかった。

底生性腹足類のベリジャー幼生は、極表層から上部漸深層にいたる深度 900 m に出現した (Fig. 11-C)。深度 100 m 以浅の上部表層と深度 400 m 付近にピークがあったが、それらの由来は不明である。底生性斧足類の

ベリジャー幼生は、外洋域の St. C および St. D において採集された。極表層から深度 400 m に出現したが、多くの個体は 75 m 以浅の上部表層に出現した (Fig. 11-D)。

浮遊性軟体動物の多くは、夜間は深度 100 m 以浅の表層に出現するが、昼間の出現層は種により異なった。また 300 m 以深に出現が限られる中深層性種や、昼間に上層に出現し夜間に最も深くまで下降する「nocturnal migration」を行う種があった。*D. maculata* のように、成長段階によって昼夜の出現層が異なる種もあり、鉛直分布生態は多様であった。

外洋域 (St. B, St. C および St. D) に出現した有殻翼足亜目 20 種 8 型とその他の浮遊性軟体動物に関して鉛直分布模式を図示し (Fig. 12)、鉛直分布について以下の 4 つに類型化した。

- A 表層下縁から中深層に生息する。昼夜鉛直移動を行わない中深層性種である。*Clio cuspidata* と *Peracris apicifulva* である。
- B 表層から中深層に生息する。昼夜で主な生息層が異なり、昼間は中深層に生息し、夜間は表層へと広範囲な移動を行う。
代表種は、*Limacina inflata* である。
- C 表層から中深層に生息するが、主な生息層は表層である。
代表種は、*Limacina bulimoides* である。
- D 生息層が昼夜とも表層内に限られる。
代表種は、*Diacria danae* である。

上記カテゴリー A に含まれる *Clio cuspidata* は、昼夜移動をしない中深層種であるが、大型ネットによる表層採集によって大型の個体が希に採集されることもあり (小林, 未発表)、本調査では知り得なかった生態を持ち得る可能性がある。BEAND GILMER (1977) は、本研究では出現しなかった *Limacina helicoides*, *Clio polita*, *Clio chaptali* を深層性種 (Bathypelagic species) とし、他の浮遊性軟体動物は異なる鉛直分布生態を持つものとして区分している。これらは深度 500 m から 2000 m に出現し、*Clio cuspidata* の出現した深度 300 m から 600 m よりもさらに深層に分布する。

B および C は翼足目の鉛直分布で最も多い。これらは躍層を通過することから、水温と塩分の変化に対し広範囲に適応していると考えられる。

D は表層内に分布し、躍層以深には分布しない表層性種である。*Diacriolina* 属は、採集個体が少なかったものの、出現した 3 種ともにこのタイプであった。

5. 考察

本研究で出現した有殻翼足亜目は、相模湾では 12 種、外洋域では 20 種であった。特に、カメガイ亜科に含まれる *Diacria* 属、*Cavolinia* 属および *Diacriolina* 属は、相模湾ではほとんど採集されなかった。これらカメガイ

亜科に含まれる 3 属は、外洋域を主たる生息場とする。本来の分布域から離れた相模湾での出現は、海流による輸送の影響を大きく受ける。調査時の黒潮流軸は相模湾から離れており、黒潮による輸送個体の減少と密度低下、さらに湾内の水温および塩分の低下に示される生息環境の変化によって、出現種が減少したと考えられる。

浮遊性軟体動物の多くは、昼間表層から中深層に生息し夜間表層に出現する昼夜鉛直移動を活発に行っていると考えられる。夜間の生息層は深度 100 m 以浅に集中するが、昼間の生息層は種によって異なった。それら以外に、昼間に上層に生息し夜間に最も深くまで下降する「nocturnal migration」を行う種、深度 300 m から 500 m に生息層が限られる中深層性種が確認された。

昼間と夜間を過ごすための好適な深度は種ごとに異なり、さらに生活戦略や性によっても異なるであろう。一般に、動物プランクトンの鉛直分布は、水中照度、水温、塩分、溶存酸素濃度、水圧などの環境条件によって大きな影響を受け、上層から供給される餌料の量やその沈降速度、分解速度とも密接な関係を有する。本研究で取り上げた浮遊性軟体動物においても、生息層の幅や分布の中心といった鉛直分布が、水域ごとの海洋環境の特徴に対応し、相異していた。昼間の生息層は、相模湾では深度 100 m 付近に集中したが、外洋域では多くの種がさらに下層、すなわち下部表層から深度 400 m の中深層に集まり、水域によって鉛直分布が異なった。相模湾 St. A におけるこれらの深度 150 m から 100 m では、水温は 12.8 °C から 13.8 °C、塩分は 34.47 から 34.49 であり、低温低塩分な沿岸水の影響を大きく受けた表層水である。一方、外洋域 St. C における深度 400 m から 350 m では、水温は 11.9 °C から 13.8 °C、塩分は 34.33 から 34.49 で、西部北太平洋中層水である (KIMRA *et al.*, 1994)。浮遊性軟体動物の昼間の生息層は特定の範囲の水温と塩分によく一致し、異なる水域であればその海洋構造に応じて変化すると考えられる。

フロリダ海流域では *Limacina* 属に含まれる 4 種の昼間の生息層は、*L. bulimoides* が深度 80 m 付近、*L. inflata* が深度 236 m から 300 m 付近、*L. lesueurii* が深度 100 m 付近、*L. trochiformis* が深度 165 m 付近である (van der SPOEL, 1997)。本研究の外洋域におけるそれら 4 種の昼間の分布は、*L. bulimoides* が深度 150 m 付近、*L. inflata* が深度 200 m から 400 m、*L. lesueurii* が深度 200 m から 300 m、*L. trochiformis* が深度 100 m 以浅であった。*L. trochiformis* 以外の 3 種は、太平洋外洋域でより深層くに生息し、種毎の生息層の順番が異なった。鉛直分布、特に昼間の主な生息層が同属種間で互いに異なる傾向は、上述の *Limacina* 属以外、*Creseis* 属、*Clio* 属、*Diacria* 属、*Cavolinia* 属、*Peracris* 属にも見られた。種内変異型が認められた *Creseis aciculata* と *Creseis virgura* は、それぞれで鉛直分布が異なり、両者の生態的差異を裏付ける結果となった。有殻翼足亜

目は、雄性先熟の雌雄同体である。カメガイ科の場合、雄性個体同士が交接し精包を交換し合うことにより、有性生殖が行われる。精子は精包から伸びた軸を通して輸送され、体内に蓄えられる。雄性生殖器官が消滅し雌性生殖器官が完全に成熟して雌相に移ると、貯め込まれていた精子を用いて受精が行われる (LALLI and GILMER, 1989)。このように生活史の早い時期に配偶子の交換が行われるので、成長段階の同じ個体がある特定の水深に集中することは、他の動物プランクトンに比べて個体数密度が低い有殻翼足亜目には、繁殖の機会を高める有効な手段であると考えられる。さらに種内変異型間もしくは同属種間といった近縁種間で生息層を違えることにより、同じ種内変異型のみが集中し、生殖的隔離を強める効果があると考えられる。

生活環もしくは個体発生に伴って生息空間が変化する現象は、動物プランクトンのみならず動物界一般によく見られる現象である。底生性軟体動物においては、イシダミ (*Monodonta*) 属をはじめとして多くの腹足綱において個体の成長に伴う生息場所の変化が報告されている (IJIMA and FUROTA, 1996)。浮遊性被囊類のウミタル (*Doliolujm*) 類では、無性生殖個体 (oozoid) と有性生殖個体 (gonozoid) とではそれぞれの生息層が異なり、一生を通して鉛直分布が変化する (西川, 1995)。また、個体の日周鉛直移動幅や生息深度がその成長に伴って変化し、一般に若い個体ほど上層に見られる現象は、表層性ヤムシ類の *Sagitta elegans* (TERAZAKI, 1993, TERAZAKI and MARUMO, 1982)、オキアミ類や遊泳性エビ類等の浮遊性甲殻類 (根本, 1974, 大森, 1974) といった、遊泳力の大きい大型の動物プランクトンにおいて知られている。サイズもしくは成長段階を区別した有殻翼足亜目 *Limacina inflata*, *Creseis virgula* forma *conica*, *Clio pyramidata* forma *lanceolata*, *Diacria maculata*, *Cavolinia inflexa* は、5種とも成長段階の進んだものがより深い深度に生息し、幼体とは異なる鉛直分布であった。さらに *D. maculata* のベリジャー幼生は、昼間の分布深度が夜間よりも浅い「nocturnal migration」を行った。このような通常とは逆向きの昼夜鉛直移動は、*Limacina retroversa* においても報告がある (WORMUTH, 1985)。

SMITH and TEAL (1973) は、昼夜鉛直移動を行う表層性種と鉛直移動を行わない深層性種について、その生息深度幅における水温、水圧と呼吸との関係を調べた。その結果、生息深度範囲での水温の変化に伴って、表層性種では呼吸速度に変化が生じたが、深層性種では変化しなかった。さらに水圧に関しては、表層性種では 50 atm 以上の条件で死に至り、深層性種では 50 atm から 150 atm で通常の酸素取り込みが行われた。これらの結果から表層性種は昼間は水温の低い中深層で過ごすことにより、呼吸によるエネルギー消費を最小にし代謝効率を増大させると考えられている。本研究で出現した翼足

目の多くは、表層から中深層と生息深度幅が広く、水温や塩分の躍層を通過して活発に昼夜鉛直移動を行っていた。その移動に要するエネルギーを上回る利点の一つとして、代謝効率の増大があると考えられる。

謝 辞

本研究を遂行するにあたり、貴重なサンプルを検鏡する機会を与えて下さった中央水産研究所黒潮研究部生物生産研究室広田祐一博士に深く感謝いたします。論文校閲の労を執られた高知大学助教授岩崎望博士に心から謝意を表します。本研究の観測と採集には、東京大学海洋研究所研究船白鳳丸、同淡青丸および水産庁調査船開洋丸各船上において乗組員の方々にご協力いただきました。厚く御礼申し上げます。

文 献

- BÉ A. W. H. and R. W. GILMER (1977) : A zoogeographic and taxonomic review of euthecosomatous Pteropoda. In *Oceanic Micropaleontology*, vol. 1, chap. 6. A. T. S. Ramsay (eds.), London, Academic Press, p. 733-808.
- GILMER, R. W. and G. R. HARBISON (1986) : Morphology and field behavior of pteropod molluscs: feeding methods in the families Cavoliniidae, Limaciniidae and Peraclididae (Gastropoda: Thecosomata). *Mar. Biol.*, **91**, 47-57.
- 広田祐一 (1995) : 開洋丸調査航海報告書 黒潮の開発利用調査研究. 水産庁, 東京, 60pp.
- IJIMA, A. and T. FUROTA (1996) : Growth-related Migration of the Intertidal Snail, *Monodonta labio* (Linne) (Gastropoda, Prosobranchia), on a Rocky Shore of the Pacific Coast of Central Japan. *Benthos Res.*, **51**, 1, 27-37.
- 海上保安庁水路部 (1992) : 海流推測図, 海洋速報平成 4 年 29 号.
- KIMURA, S., H. HASUMOTO, M. KOBAYASHI and T. INAGAKI (1994) : Hydrographic structure of the North Equatorial current. In Preliminary Report of the Hakuho Maru Cruise KH-91-4. Ocean Research Institute, Univ. of Tokyo, Tokyo, p. 9-21.
- Preliminary Report of The Hakuho Maru Cruise KH-91-4. Ocean Research Institute, Univ. of Tokyo, Tokyo, p. 9-21.
- LALLI, C. M. and R. W. GILMER (1989) . Pelagic snail. Stanford University Press, California, 259pp.
- MASSY, A. L. (1932) : Mollusca: Gastropoda. Thecosomata and Gymnosomata. *Discovery Rep.* **3**, p. 267-296.
- MOTODA, S. (1971) : Devices of simple plankton apparatus V. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **22**: 101-106.
- 村野正昭 (1974) : あみ類と近底層プランクトン. 海洋学講座 10 海洋プランクトン (丸茂隆三編), 東京大学出版会, 東京, p. 111-128.
- 根本敬久 (1974) : おきあみ類. 海洋学講座 10 海洋プラ

- ンクトン (丸茂隆三編), 東京大学出版会, 東京, p. 129-150.
- 西川 淳 (1995) : 浮遊性被のう類, 特にサルバ・ウミタル類の生態学的研究. 東京大学大学院農学生命科学研究科, 博士論文, 358pp.
- 奥谷喬司 (1965) : 黒潮の浮遊性軟体動物. 日本プランクトン研究連絡会報, **12**, 37-39.
- 大森 信 (1974) : えび類. 海洋学講座 10 海洋プランクトン (丸茂隆三編), 東京大学出版会, 東京, p. 151-172.
- SILVER, M. W. and K. W. BRULAND (1981) : Differential feeding and fecal pellet composition of salps and pteropods, and the possible origin of the deep-water flora and olive-green "Cells". *Mar. Biol.*, **62**, 263-273.
- SMITH JR., K. L., and J. M. TEAL (1973) : Temperature and pressure effects on respiration of thecosomatous pteropods. *Deep-Sea Res.*, **20**, 853-58.
- TERAZAKI, M. (1993) : Deep-sea adaptation of the epipelagic chaetognath *Sagitta elegans* in the Japan Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **98**, 79-88.
- TERAZAKI, M. and R. MARUMO (1982) : Feeding habits of meso- and bathypelagic chaetognaths, *Sagitta zetesios* Fowler. *Oceanologica Acta*, **5**, 461-464.
- TESCH, J. J. (1946) : The thecosomatous pteropods. I. The Atlantic. *Dana Rep.*, **28**, 1-82.
- TESCH, J. J. (1948) : The thecosomatous pteropods. I. The Indo-Pacific. *Dana Rep.*, **30**, 1-45.
- 時岡 隆, 原田英司, 西村三郎 (1972) : 海の生態学. 生態学研究シリーズ3. 築地書館, 東京, 314pp.
- VAN der SPOEL, S., L. NEWMAN and K. W. ESSTEP. (1997) : Pelagic Molluscs of the World. The ETI-World Biodiversity Database CD-ROM series, UNESCO-Publishing, Paris, Macintosh Version 1.0.
- WIEBE, P. H., H. BURT, S. H. BOYD and A. W. MORTON (1976) : A multiple opening/closing net and environmental sensing system for sampling zooplankton. *J. Mar. Res.*, **34**, 313-326.
- WORMUTH, J. H. (1985) : The role of cold-core Gulf Stream rings in the temporal and spatial patterns of euthecosomatous pteropods. *Deep-Sea Res.*, **32**, 773-88.

Received September 22, 2000

Accepted October 31, 2001