

動物プランクトンの鉛直移動機構と水中照度条件との関連に関する研究

伊藤, 克彦
九州大学農学部水産学教室

<https://doi.org/10.15017/23045>

出版情報：九州大学農学部学藝雑誌. 25 (1), pp.71-96, 1970-07. 九州大学農学部
バージョン：
権利関係：



動物プランクトンの鉛直移動機構と 水中照度条件との関連に関する研究*

伊 藤 克 彦

Studies on the vertical migration of zooplankton in relation
to the conditions of underwater illumination

Katsuhiko Itoh

目 次

I. 緒 論	71	5) DSL 資料について	81
II. 研究史	71	2. 論 議	84
III. 現状と問題点	74	i) 本研究結果からの鉛直移動機構につ いての考察	84
IV. 本 論	75	1) Photokinesis と I_z および dI_z/dz との組合せについて	84
1. 実験および結果	75	2) 水中光条件からみた DSL と <i>Daph-</i> <i>nia pulex</i> その他表層性種との鉛直 移動機構の差異について	85
i) 屋内における実験的研究	75	ii) 従来の鉛直移動の説について	88
材 料		V. 綜 括	89
実験装置		謝 辞	
方 法		引用文献	
結 果		Summary	
ii) 屋外池における研究	76		
1) 自然光下での観察	76		
方 法			
結 果			
2) 人工光下での観察	77		
方 法			
結 果			
iii) 実験結果からの考察と I_z についての 実験式の提出	78		
iv) 実験式の検証	79		
1) 屋外池の <i>Daphnia pulex</i> について	79		
2) 人工光下の実験池の <i>Daphnia</i> <i>pulex</i> について	79		
3) 沿岸水中の <i>Acartia erythrea</i> について	80		
4) 他の動物プランクトン資料について	80		

I. 緒 論

動物プランクトンの日周期鉛直移動の問題については、ほぼ1世紀前より多くの研究がなされてきたが、いまだに確たる定説を得るに至っていない。近年、この浮遊性甲殻類の鉛直移動の問題はそれ自身の興味ある問題としてばかりでなく表層—深層間の生体有機物質の移送に関係する問題として注目されるようになってきた。^{6,99)}

本研究はこの動物プランクトンの鉛直移動現象に関する室内および野外観察をもとにし、水中照度条件に注目してこの現象の機構の解明を試みたものである。

II. 研究史

動物プランクトンの多くが夜間表層に上昇し日中深層に下降するということはよく知られているところである。この現象の存在は19世紀後半の有名な Challenger-expedition による資料に基づいて Brady によつて注目されたのが最初である。⁹⁸⁾

* 九州大学農学部水産学教室業績. Contributions from the Fisheries Laboratory, Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka, Japan.

その後、多くの expedition やその他の観測から、この移動が日出前に急速に上昇し日中深層に沈み日没頃再び上昇し、以後沈降するという日周期鉛直移動の一般的な型の存在が明らかにされた。⁷⁷⁾

一方、戦後、音響測深儀の発達に伴い海底以外の所に音響反射体が存在し(いわゆる偽底像)、その反射体が日周期鉛直移動を行なうことが観察された。その後、これが動物プランクトンを主とする動物群のために起されるものであることが明らかにされるに至った(Hersey et al. 1952,⁴⁸⁾ Tucker 1951,⁹⁵⁾ Johnson et al. 1956,⁵⁴⁾ Boden 1962¹⁰⁾).

この動物プランクトンの日周期鉛直移動の機構については Michael (1911)⁶⁵⁾ がその原因について初めて言及して、その原因を種毎に固有の適正等照度面をたどる反応であるとした。この発表に端を発し、その後光以外の要因(水圧,^{27, 42, 61, 78, 79)} Thermocline や Halocline^{39, 40, 62)} を含めて多くの研究が野外において、また室内において活発に進められてきた。⁶⁴⁾ そして、動物プランクトンが夏には一定の深さに留まるが、春と秋には顕著な鉛直移動を行なうという Bogorov (1946)¹⁵⁾ の極地における鉛直移動と光に関する観測から、光がこの移動の主な要因であると認められるに至った。

野外における観測を基礎とし、特に光を中心にして研究を進めた人達は Michael の適正等照度面をたどるという考えをもとにしてその機構を解明しようとした。すなわち Esterly (1911, '12, '19)^{30, 31, 33)} による一連の研究に始まり、Russell (1925, '26, '27, '28a, b, '31, '34)⁸⁰⁻⁸⁶⁾ の光を主要因として結論づける段階を経て Clarke (1933, '34a, b, c)¹⁸⁻²¹⁾ の多くの精細な調査研究によって、この鉛直移動の原因としての Michael の考えに基礎的概念が与えられるに至った。その後、水中照度と動物プランクトンの動きとの関係について多くの観測がなされてきた(Nicholls 1933,⁷⁶⁾ Welsh et al. 1937,¹⁰⁶⁾ Kikuchi 1937,⁵⁸⁾ Johnson 1938,⁵²⁾ Waterman et al. 1939,¹⁰⁵⁾ Cushing 1951,²⁵⁾ Yamazi 1957¹⁰⁹⁾) が、その適正等照度の概念をさらに発展させることはできなかった。

一方では、この鉛直移動の機構の解析は deep scattering layer (DSL) または sonic scattering layer (SSL) に関する観測をもとにして進められてきた。まず Moore (1950, '52)^{67, 68)} は DSL の主要構成種の1つと考えられている *Euphausia* の動きについて、これが水温その他の要因に影響されない限り、動物プランクトンの移動は一定等照度面をたどるように

して移動するという考えを示したが、彼は (Moore 1953, '55)^{69, 71)} この DSL の鉛直移動が水温によって影響されることに気付き、水温と光の両者の関連において DSL の動きを説明しようとしたが、それも自然における DSL の鉛直移動の説明には十分なものにはなり得なかつた。そのため、彼は (Moore 1956, '57, '58, '60)^{70, 72, 73, 74)} 前記2要素に水圧を考慮して DSL の鉛直移動の理論的解析を試み、鉛直移動の原因となる要素が浅層では光、深層では水温によって占められることを指摘した。しかし、それによつても彼は十分に鉛直移動の機構に説明を与えることができなかった。

近年、水中照度の測定機器類の大幅な進歩にともない DSL の動きとその時の光条件についての観測がさらに詳細に行なわれるようになった。そして、Clarke (1956)²²⁾ や Boden & Kampa (1954, '58)^{56, 11)} は日没時の DSL の動きが必ずしも等照度面に従うのではなく、日没にともなう等照度面の上昇速度よりも速い速度で移動することを認め、更に、動物が移動開始時の定位深度での照度の100倍以上もの明るさの所まで移動することを観測したと報告している。その後、Frassetto & Della Croce (1965)³⁷⁾ も地中海の DSL について同様な現象を認めている。また、Blaxter (1967)⁹⁾ は日没時の SSL の鉛直移動が水中灯の明るさによつてその上昇が妨げられるが、消灯後は通常の上昇の型に従つて上昇を行なうことと、水中灯による照明の有無で SSL の定位照度が変化することを観察している。それに対し、鈴木(1966, '67)^{91, 92)} は北西部太平洋および東部インド洋の DSL の移動が等照度面をたどると報告している。このように、DSL の動きと水中照度との関係についてさまざまな観測結果が報告されているのであるが、Clarke (1962)²³⁾ は彼の観測に基づき DSL の鉛直移動の機構として、天空光の時間にともなう照度の変化率と水中照度の影響を提唱している。また、Boden や Kampa は鉛直移動を行なう生物自体の眼の光受容色素の最大吸収スペクトルと DSL 出現深度における水中の最大透過波長とが比較的良好一致を示す (Kampa 1955,⁵⁵⁾ Boden & Kampa 1960¹²⁾) ことから、日没時において最大透過率をもつ波長光の照度の変化と DSL の鉛直移動とを観測して、DSL が最大透過率をもつ波長(474m μ)の光の示す等照度面をたどつて動くことを報告している (Boden & Kampa 1964, '67)^{13, 14)}

室内における鉛直移動の機構に関する研究は常に野外における結果と対照されながら進められてきた。こ

の問題の研究は J. Loeb の tropism の概念を基にして発展した。^{49, 63)}そして, Esterly (1907)²⁹⁾はこの考えを鉛直移動の説明に用いた最初の人である。それ以後, 光はあくまで鉛直移動の主要因とされていたのではあるけれども, その動きを支配するものとして刺戟に対する動物自体の orientation の問題に注意が向けられるようになり, 鉛直移動の機構に関して phototropism と geotropism とに基づく考えが強調されるに至った。^{*}すなわち, Fox (1925)³⁴⁾は *Paramecium* と echinoderm larvae とが紫外線に対して負の phototropic 反応を示すことを認めた。その後 Spooner (1933)⁹⁰⁾は鉛直移動の説明として phototaxis の正負の転換によつて動物が適正照度に従つて動くという考えを述べている。また, 照度の減少が負の geotaxis を起すという Clarke (1930)¹⁶⁾の考えや, 動物の移動反応が水温変化にともなう phototropism と geotropism との転換の組合せとその釣合いとして説明されるのではないかとする Kikuchi (1938)⁵⁹⁾の考えがある。その他に, その tropism の転換に影響をおよぼす要因として多くの説明がなされてきた (Johnson et al. 1939,⁵³⁾ Foxon 1940,³⁵⁾ Grosser et al. 1953³⁸⁾) が, Motoda (1953)⁷⁵⁾による要約を借りて言えば次のようである。まず phototropism の転換要因については水温, 化学物質および食物があり, 次に geotropism の変化に光, 水温および深さがあるという。かくして geotropism や phototropism による鉛直移動の説明についてその正負の転換要因が明るさだけによるのではないとか, 種類によりその要因が異なり, ある場合には明るさであるとか, 他では水温であるとかして統一をみるに至つていなかつた。⁹⁸⁾その後, Hardy & Paton (1947)⁴¹⁾と Cushing (1955)²⁶⁾の plastic tube を使つた外洋での実験から動物が浅層に置かれた場合の方が深層に置かれた場合に比して下降する個体数の割合が高いことが明らかとなつた。そして,

^{*} Harris (1955)⁴⁶⁾が tropism という言葉の不明確さを指摘するまでは tropism と taxis や kinesis との言葉の使い分けが明確にされておらず混乱状態にあつた。しかし, 現在では tropism は主に植物および付着動物の刺戟に対する運動反応を表現する場合に, taxis や kinesis は動物の場合に使われることが一般に認められている。しかし, Harris (1955)⁴⁶⁾以前の報告を引用する場合には各研究者の使つた言葉をそのまま引用しておくことにした。

Hardy & Bainbridge (1954)⁴³⁾による plankton wheel による実験から動物の鉛直移動は主に正負の phototropism によるのではないかということが想像されるに至つた。これに対し, Harris (1953, '55)^{44, 46)}は動物の光に対する反応から Hardy 等の説明の中の tropism という語の不明瞭さを指摘して, 実験室内で *Daphnia magna* の眼の動きと体位および運動に関する観察を行ない *D. magna* が orthophotokinesis により移動し一定の適正照度に従うことを認めた。しかし, 彼の使つた動物は複眼を有するものであり, 単眼のもの室内および野外における行動²⁾が photokinesis に支配されているか否かは問題として残されていた。

また, 光の性質を鉛直移動の機構に結びつけた研究がある。まず Smith & Baylor (1953)⁸⁹⁾や Dingle (1962)²⁸⁾は水中光の長波長光と短波長光とに対する動物の移動反応の状態から, その運動を red dance (長波長光条件下で起り, 主に運動は鉛直方向であり振幅は比較的小さくそれほど活発な運動を示さない) と blue dance (短波長光条件下で起り, 主に水平方向の運動を示しその運動は活発である) との2つに分けて, これらの運動の相互の組合せと照度との相互作用によつて鉛直移動が行なわれるのではないかとしている。これに対し, 赤色光源と白色光源とで動物の移動反応の状態に差がなかつたことが報告されている (Björnberg et al. 1968).⁸⁾

次に, 複眼を有する海産・淡水産の甲殻類の多くが偏光面に反応して運動することは Waterman (1950)¹⁰¹⁾の *Limulus* に関する実験に始まり, その後, この方面について多くの研究が行なわれてきた (Baylor et al. 1953,⁷⁾ Waterman 1954, '61,^{102, 104)} Bainbridge et al. 1957, '58^{4, 5)}). そして, Umminger (1967, a·b)^{96, 97)}は彼の研究から複眼を持つものばかりでなく, 単眼を有する甲殻類でも十分に偏光面の變化に反応し, 偏光面に対する動物の定位が1日を通して rhythmical に変化すること (明期の始めと12時間後に動物は偏光面に垂直に泳ぎその途中では偏光面に平行に泳ぐ) と, 橈脚類の naupliar eye は偏光を受けたとしても習性的に橈脚類がそれに反応しないことがあることを認め, さらに, その偏光受容可能種が必ずしも鉛直移動を行なうとはかぎらないことを述べている。

以上のように, これらの光スペクトルや偏光のような要素が鉛直移動の機構として論議されてきているが, これらの要素が鉛直移動に直接的に結びつくか否

かについてはまだ多くの疑問点が残されている。

以上は主に光が本来持つている性質の面から鉛直移動の機構に触れたものであるが、Schallick (1942, '43)^{87, 88)} は光が水中に透過した際の光の散乱現象に注目した。そして、散乱光条件下においては動物は自然沈降し、散乱光条件から暗に光条件が変化すると動物は上昇を起すという観察から彼は水中光の角度分布と鉛直移動との間に密接な関係が存在することを強調した。また、Conover (1956)²⁴⁾ によつて *Acartia* 類が散乱光中では頭を上にして 1st antenna を上げたまま自然沈降することが観察されているし、著者等⁵⁾ は水中光の散乱状態を非常に大きくした光条件下での *Temora turbinata* と *Corycaeus affinis* の鉛直分布が直上光条件下の場合と比べ非常に異なっていることを認めている。このように、水中光の角度分布の変化に対し動物の運動とその分布様式とが変つてくることが観察されてきているが、このような要因と鉛直移動との関連についてはいまだ充分な解析は行なわれていない。

直接的には光と関係がないように見える要因として Esterly (1917)³²⁾ が提出した鉛直移動と内的リズムの関連性についての考えは彼以後しばらくの間かえりみられなかつた。しかし、否定的な結果ではあつたが Schallick⁸⁷⁾ や Conover²⁴⁾ の *Acartia* 類を使つた実験から、この問題が少しずつ注目されるようになった。そして、Harris (1963)⁴⁵⁾ は室内で *Calanus* が暗所中で 24 時間、明所中で 28 時間の鉛直移動のリズムを示すことを認めて内的リズムの鉛直移動に対する重要性を強調している。それに対し、日食時に DSL が日中でも通常の鉛直移動を起しうること (Backus et al. 1965)¹⁾ と室内で照度を変えることによつて容易に鉛直移動を起させることができることから、内的リズムの存在を疑問視するものもある。

III. 現状と問題点

以上のように、野外観測や室内実験を基とした多くの研究から鉛直移動を支配しているものがあくまで光であることは確認されている。しかし、その光の中のどのような要素が鉛直移動の機構の中心となつていのかについては、いまだ確かな結論を得るに至っていない。しかしながら、Harris (1953, '55, '56)^{44, 46, 47)} の一連の研究から不十分ではあつたが、一応動物プランクトンが photokinetic 運動によつて等照度面をたどるという考えが、この鉛直移動の機構として述べられ、この問題は解決したかのように思われていた。

しかし、Clarke²³⁾ の天空光の時間当りの照度の変化率を鉛直移動の機構に結びつけた意見や、必ずしも DSL が等照度面をたどらないという多くの観測^{22, 37)} などから、現在、動物が等照度面をたどると断言することは早計であり、また、動物の photokinetic 運動が複眼生物には存在するが、単眼生物には存在するかどうか疑問とする意見があり、鉛直移動の機構については想像のつかない状態にあつた。従つて、著者等⁵⁾ は単眼生物の光に対する運動反応が複眼生物と同様に photokinesis であるか否かという問題と鉛直移動が、果して等照度面に従うものであるかどうかという問題に注目し、室内実験を基にしてこれらの問題の解析を試みた。その結果、*Acartia erythrea* Giesbrecht⁹⁴⁾、*Temora turbinata* (Dana) および *Corycaeus affinis* McMurrich について表面照度の強さを徐々に変えることによつて、野外で起る日周期鉛直移動と類似の移動を室内で再現させることができることを実証した。そして、特に、*A. erythrea* についてその個体の光に対する運動状態を観察したところ、*A. erythrea* の運動速度が照度の対数と一定関係をもつて変化することから、菊池 (1946)⁶⁰⁾ と Fraenkel (1961)³⁶⁾ の kinesis に関する定義に従つて単眼生物の光にたいする移動反応が kinesis であることをあきらかにした。

次に、媒質の消散係数と表面照度とを変化させた場合、*A. erythrea* の分布中心の動きは消散係数が一定の場合、照度が増加するにつれて、その分布中心深度は深くなるが、その場の照度(定位照度)は明るくなる。また、逆に表面照度に変化しない場合、消散係数が大きくなるにつれてその分布中心の深さ(定位深度)は浅くなるのではあるが定位照度は暗くなる。すなわち、その動物の定位深度(Z)での明るさ(I_2)は表面照度(I_0)と消散係数(μ)との関数であつて

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

でよく表わされることが認められた。それ故、その定位深度(Z)は種々の表面照度と消散係数条件下で

$$Z = \frac{2.3}{\mu} (0.324 \log I_0 + 0.085\mu - 0.467)$$

によつて求められることになる。しかしながら、この関係については野外における実際の状態との比較検討がなされていながつたので、どの程度の正確さでこの関係が成立し得るかは問題があつた。また、この計算式は単なる現象の数式化であり、鉛直移動の機構を表わしているものではない。

従つて、ここでは *Daphnia pulex* (De Geer) を

Table 1. The intensity of illumination (I_z) at the depth of distribution-centre of *Daphnia pulex* (Z) under the conditions of various surface light intensities (I_0) and extinction coefficients (μ).

Surface light intensity (lux)	Extinction coefficient (μ)							
	2.85		4.6		7.4		8.7	
	Z(cm)	I_z	Z	I_z	Z	I_z	Z	I_z
430	11	310	11	260	8.5	225	12	150
980	17	600	15	480	12	390	14	280
2800	27	1250	23	960	18.5	700	20	470
4400	40	1400	29	1150	21	920	22	650
6400	49	1550	35	1240	24	1040	23	800

使つて前報における同じ実験装置によつて動物の分布中心の定位照度とその深さに対する計算式を求め、その式の野外への適用の可能性を検討し、これを基にしてさらに詳細な鉛直移動の機構の解明を試みた。

IV. 本 論

1. 実験および結果

i) 屋内における実験的研究

材 料

供試動物は構内の動物性餌料培養地から採集された *Daphnia pulex* (De Geer)⁶⁶⁾ の大型個体 (体長 \geq 1.4 mm) である。また、野外観測は同培養池の *D. pulex* について行なわれた。ただし、出現した *D. pulex* の体長は非常に幅広い範囲にわたつていたので、これを大型群と小型群とに分けた。その区分の基準として成熟個体の最小体長を基準とすることが最も妥当であると考えられたのでこれを適用した。この方法によつて求めた基準体長は 1.4 mm である。この値は Hutchinson (1967)⁴⁹⁾ による *D. pulex* の最小成熟個体の体長 (1.5 mm) に近い値を示す。

実験装置

実験装置は前報⁵⁰⁾ と同じ、高さ 100 cm、直径 5 cm の透明ガラス円筒水槽である。水温は全実験期間を通じて 15°C 前後に調節した。しかし、実験中照明ランプによる表面水温の上昇が幾分存在する (表面で約 0.8°C) が、この水温の上昇は動物の鉛直分布には影響はなかつた。光条件については水槽直上に顕微鏡照明装置 (白熱電球 30 ワット) を取り付け、電球自体のもつ光線のむらをなくすため電球下方 5 cm に厚さ 2 mm の擦りガラス板を置くことによつて直上光条件を作つた。

方 法

水槽内の淡水は 90 cm の高さとし、その水に市販

の blue-black ink を混ぜ、その量を調節して (0.05~0.25 ml/l) 消散係数 2.85, 4.6, 7.4 および 8.7 の媒質を作成した。その消散係数は直径 5 cm、長さ 20 cm のガラス製円筒水槽を用い水槽内の媒質 (インク混合水) が均一の照度の減衰を与えるものとみなし、東芝セレンウム水中照度計による水面上の照度と 20 cm 下での透過光の照度の測定値とから Lambert の式¹⁰⁰⁾ に従つて求めたものである。

各実験時には *D. pulex* の大型個体 30~40 個体を使用し、実験前最低 1 時間暗条件下に動物を放置した。そして、表面照度を 0 から 430, 980, 2800, 4400 および 6400 lux に順次 15 分間隔で変化させた時の動物の鉛直分布の状態を測定した。この分布の測定は実験槽を 10 等分し、各区分中の個体数を肉眼により計数する方法によつた。

結 果

D. pulex の分布中心の動きに注目すると、Table 1 に示すごとく同一消散係数 (μ) の媒質で照度が増加するにつれて *D. pulex* の分布中心の深度* は深くなつてゆくが、その各深さでの水中照度は表面照度の増加につれて増加してゆく。例えば、消散係数 (μ) が 2.85 の場合分、表面照度 (I_0) が 430 lux の時の分布中心の深さは約 11 cm、その明るさは約 310 lux、980 lux ではそれぞれ 17 cm、600 lux、2800 lux では 27 cm、1250 lux、4400 lux では 40 cm、1400 lux、6400 lux では 49 cm、1550 lux となる。一方、同じ表面照度で消散係数が異なつた場合、分布中心の深度は消散係数が大きくなるにつれて浅くなるが、その各深さでの明るさは減る傾向にある。例えば表面照度

* (出現全個体数)/2= Σ (表面から各深さに出現する個体数) となる深さとする。

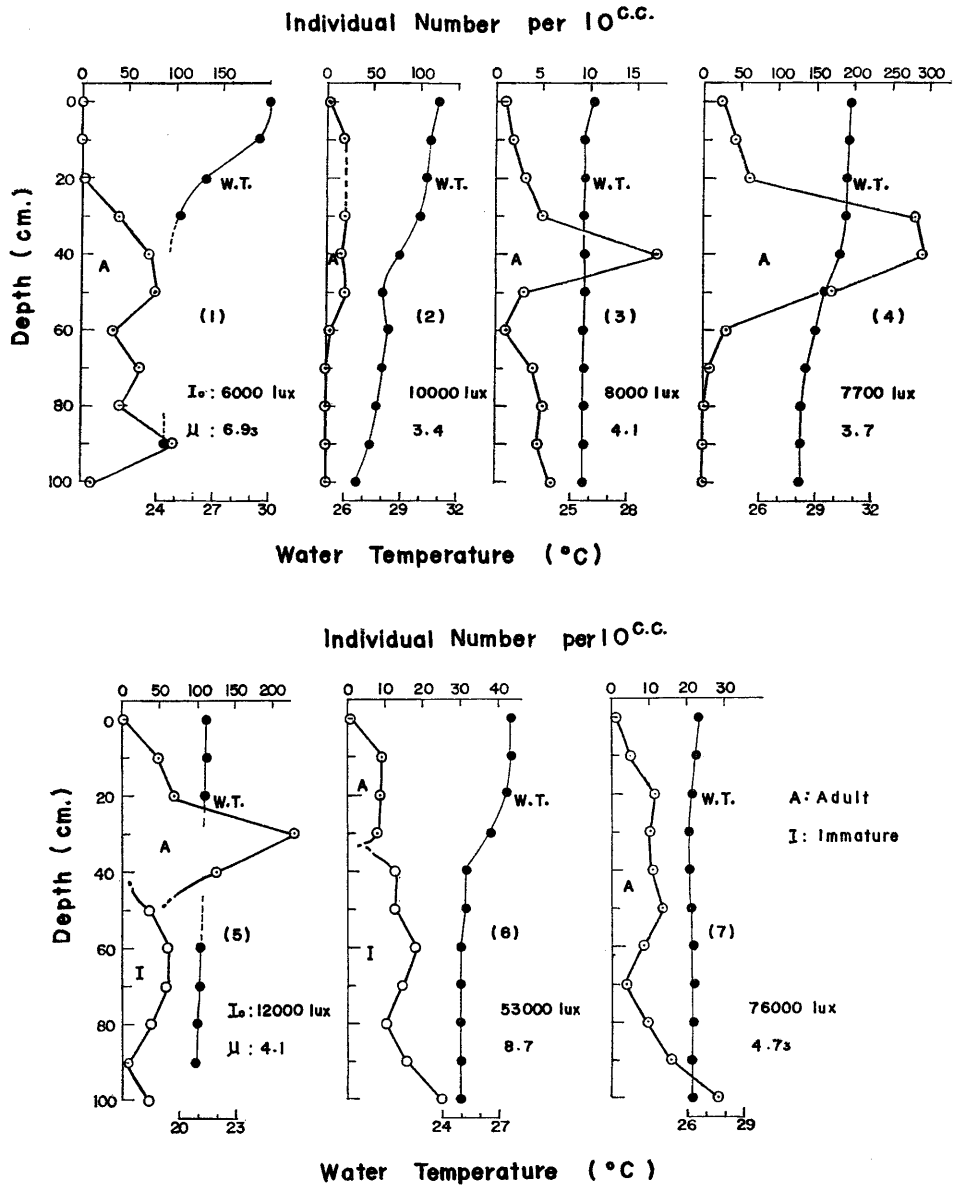


Figure. 1. The vertical distribution of *Daphnia pulex* under various light intensities at the surface (I_0) and extinction coefficients (μ) in a small pond, in the daytime.

4400 lux の際、消散係数 2.85 の時には分布中心の深さ 40 cm, その場の明るさ 1400 lux, 4.6 の時に 29 cm で 1150 lux, 7.4 の時には 21 cm で 920 lux, 8.7 の時には 22 cm で 650 lux である。このように *D. pulex* の照度並びに消散係数の変化に対する分布中心の動きは, *Acartia erythrea* において認められた動き⁵⁰⁾と, 類似の形をとることがわかる。

ii) 屋外池における研究

1) 自然光下での観察 方法

動物性餌料培養池で日中における *D. pulex* の分布状態について観察を行なった。この培養池は直径約 26 m の四分円形で水深は約 1 m である。採集は表面から池底まで、10 cm 深間隔で、各層について定量採

水法（日立ハンディーポンプによる 500 ml 採水）によつた。

試料はフォルマリン固定後その中の全個体数を計数し、その個体数をその層の代表値とした。なお、吸水速度は約 100 ml/sec である。同時に水温並びに水中照度を測定した。

結 果

上下層における水温の差が比較的小さい場合にはほとんどいつもある層に動物の密集団が出現することが認められる (Fig. 1-3, 4, 5) が、上下層の水温の差が大きいため上層への本来の分布が妨げられたと思われる例もある (Fig. 1-1)。ここで特に注目すべきことは大型個体 (体長 ≥ 1.4 mm, 記号 A) と小型個体 (< 1.4 mm, 記号 I) との間の分布の相違である。すなわち、大型群は常に小型群よりも浅層に分布し両群は互に混合せず、それぞれで一線を形成している

(Fig. 1-5, 6)。この現象については Worshington (1931)¹⁰⁸⁾ によつて Lake Lucern における *D. longispina* や *Bosmina* などの枝角類の鉛直分布に特徴的に認められている現象と類似している。しかしながら、水温が特に障害になつていないと思われる条件下でも特定の層に密集団を作らず、全体にほぼ均一な分布を示す場合や、動物は全層を通じて出現するが極端に底層部に集中する場合 (Fig. 1-2, 7) が見受けられた。この点については十分に解釈できないが水温や光以外の要因が働いていたとも考えられる。

2) 人工光下での観察

方 法

同培養池で夜間、懐中電灯を水深 20 cm に水平に固定し光源から 10, 20, 25, 30, 40 および 60 cm の場所で 10 ml 大型ピペットによつて定量採水 (10 ml) を行ない、その中の出現個体数を算定した。この方法

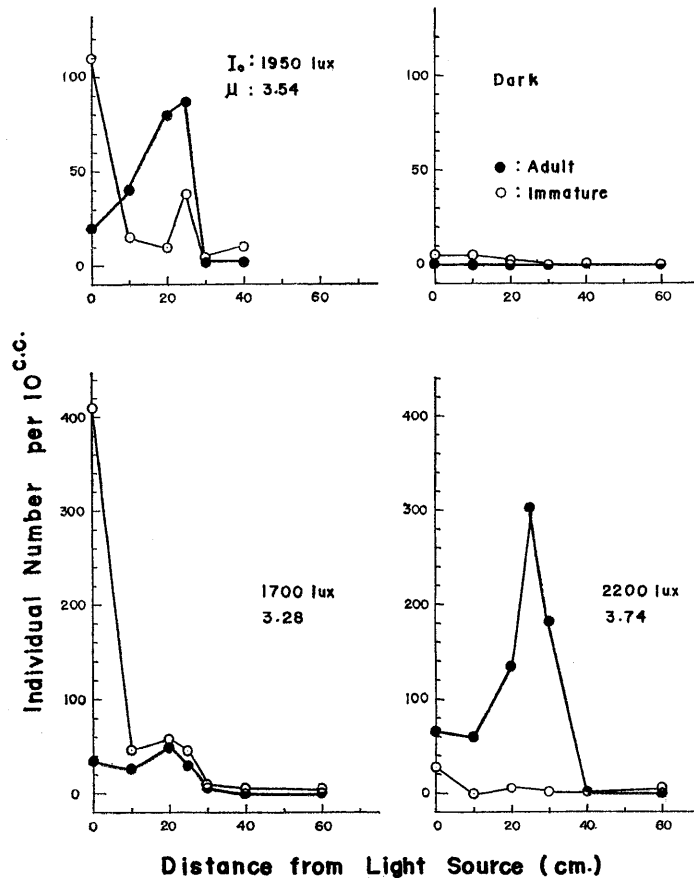


Figure 2. The horizontal distribution of *Daphnia pulex* under the conditions of various intensities of artificial light source (I_0) and of various extinction coefficients (μ) in a small pond, at night.

で採集された個体数がある場所の分布量を代表するかどうかは問題があつたが、2 対ずつの採水結果の間には差異はほとんど認められなかつたので、この採集法による個体数を各層における代表値とみなした。

結 果

光源照度 1950 lux で消散係数 3.54 と 1700 lux で 3.75 の 2 例の条件下では小型群の個体数は非常に多い (Fig. 2)。そして、全体として光源から遠ざかるにつれて小型群の個体数は急激に減少するが大型群の個体数はそうではなくその出現の最大密度層は約 25 cm 付近に現われることが認められる。30 cm 以遠になると大型群の個体数は急激に減少してしまう。また、光源照度 2200 lux, 消散係数 3.74 の時は小型群の数が非常に少なく、ほとんど大型群のみで構成されていたが、前述の場合と同様な分布状態が認められ最大密度層が 20~30 cm (特に 25 cm 付近) のところに存在することが認められた。そして、40 cm 以遠では僅かしか出現しなかつた。この懐中電灯による *D. pulex* の小型群と大型群の位置は昼間の自然光条件下で認められた分布型とは全く逆の様相を呈する。すなわち、小型個体は懐中電灯光条件下では大型個体よりも相対的に明るい位置 (光源に近く) に、自然光条件下では大型個体よりも暗い所 (深い位置) に群を形成することである。

iii) 実験結果からの考察と I_z についての実験式の提出

著者等⁵⁰⁾ は 1968 年に表面照度の変化に対する海産橈脚類 *A. erythraea* の分布中心の移動反応について観察して、分布中心の深さとその場の明るさが媒質の消散係数と表面照度とによつて決定されることを実験的に明らかにした。従つて、ここでは、まず枝角類の *D. pulex* について表面照度並びに消散係数と分布中心の動きとの間に如何なる関係が存在し、その関係が野外での現象にどの程度の正確さで適用し得るかにについて検討する。

Table 2. Values of a and b in the medium of various extinction coefficients (μ) for *Daphnia pulex*.

μ	a	b
2.85	8.512	0.603
4.6	7.312	0.603
7.4	5.888	0.603
8.7	3.963	0.603

Harris (1955)⁴⁶⁾ は *D. magna* の光に対する運動状態について観察を行ない、十分に光に定位した動物では一定好適照度に従うことを報告している。しかし、本研究における *D. pulex* の鉛直移動の状態をみると (Table 1), 消散係数の変化と表面照度の変化に対し動物の定位深度並びにその場所での水中照度が一定ではなく常に変化することが認められる。

いま、*D. pulex* に関する各表面照度・消散係数組毎の実験値に基づき、定位深度での照度と表面照度お

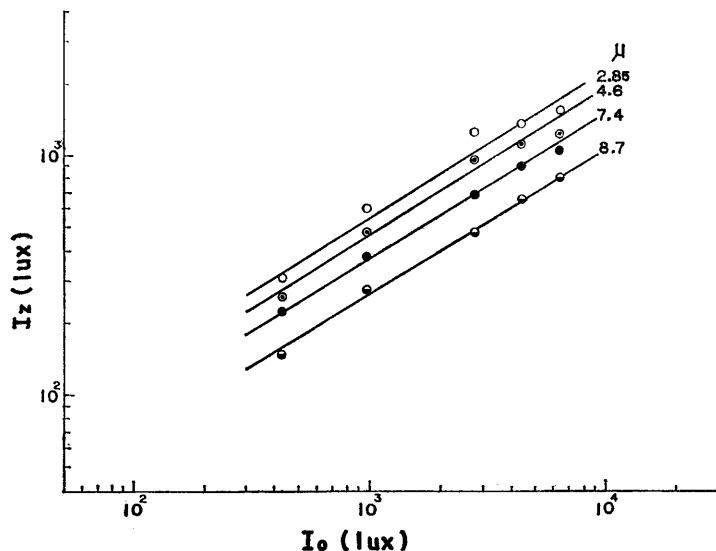


Figure 3. Relation between light intensities at the surface (I_0) and at the depth of distribution-centre of *Daphnia pulex* (I_z) in the medium of various extinction coefficients (μ).

よび消散係数との関係を検討すると、表面照度 (I_0) と定位照度 (I_z) との関係は、実験条件の範囲内ではほぼ

$$I_z = aI_0^b \quad (a, b \text{ は定数})$$

で表わされる (Fig. 3). そして、各消散係数 (μ) での係数 a および b は Table 2 の値をとり、 a と μ との間には

$$\log a = -0.035\mu + 1.021$$

の関係が認められる。従つて、定位深度での照度は

$$\log I_z = (1.021 - 0.035\mu) + 0.603 \log I_0 \quad (1)$$

となる。式 (1) に基づき *D. pulex* の鉛直移動は一定好適照度に従うのではないことが認められる。すなわち、一定消散係数条件下で表面照度が変化する場合にのみ動物の定位深度における照度は表面照度の変化と一定関係をもつて変化する。

いま、実験に供した媒質が均質であり Lambert⁽¹⁰⁾ の式

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

に従つて水中照度に変化するとすれば式 (1), (2) より動物の定位深度 (Z) は、

$$\begin{aligned} Z &= \frac{2.3}{\mu} (0.397 \log I_0 + 0.035\mu - 1.021) \\ &= \frac{1}{\mu} (0.913 \log I_0 - 2.348) + 0.085 \quad (3) \end{aligned}$$

で表わされる。

iv) 実験式の検証

1) 屋外池の *D. pulex* について

構内餌料培養池における *D. pulex* の分布中心の深さを採集時の表面照度と消散係数とから式 (3) に従つて計算値として求めた。そして、それらの値と実際の分布中心の深度との比較を行なつた (Table 3)。

Table 3 に示すごとく 3 と 4 とは比較的計算値に近い分布中心深度を示すのであるが、5 の場合、A 群

の下層に I 群が存在していたことにより、I 群が存在しない場合よりも幾分浅層に分布中心が現われてきたものと考えられる。特にその著しい例は 6 の場合である。この場合は I 群が A 群に比べ圧倒的に量的優位にあるために、A 群を浅層部分に押しやつてしまつた結果であろう。従つて、池中に I 群と A 群が存在する場合には、この両群の群密度の相互関係が光による分布決定要因よりも強く働いていることが予想される。しかも、I 群が量的に A 群よりも少なくとも、A 群の分布は I 群によつてかなりの影響を受けるようである。この他に水温が光要因よりも強く分布に影響していると思われる例は Table 3-1 に認められる。それによれば、水温は 10 cm 深で 29.7°C, 30 cm 深で 25.6°C と急激な低下を示している。そして動物の 30~40 cm 深で浅への出現は非常に少なくなつてい。このような特異な水温分布のため動物がこれを避けた結果として実際の分布中心の深度が現われたとすれば、式 (3) からの計算値 (37.5 cm) に比較して、それが深層に出現したこともうなずけるであろう。

このように動物性餌料培養池での自然光条件下での式 (3) に基づく分布中心の深度の推定は 1, 2 の合致しないものがあるが、それほど不自然ではない。

2) 人工光下の実験池の *Daphnia pulex* について

同培養池での懐中電灯による夜間観測の結果を示すと Table 4 の通りである。この夜間観測において分布中心の位置の計算値と実測値との間にはかなり良い一致が認められる。このような事実を基にすると *D. pulex* の adult の分布中心深度の表面照度と消散係数とに基づく計算式 (3) は特別な外的条件による影響がなければ、野外のこの動物の分布中心の位置を推定するのによく適用できる。

以上は成熟個体についてのものであつたが、未成熟

Table 3. The comparison between the depths observed and calculated from the equation for *Daphnia pulex*, under the conditions of various surface light intensities (I_0) and extinction coefficients (μ).

* A and I indicate the depth of distribution-centre of adult and immature.

No.	Date	I_0 (lux)	μ	Observed depth (cm)	Calculated depth (cm)	Vertical distribution of W. T.
1	Jun. 18. '68	6000	6.9 ₃	50	37.5	thermocline
2	Jul. 18.	10000	3.4	—	46.5	uniform
3	Aug. 1.	8000	4.1	40	38.2	"
4	Aug. 5.	7700	3.7	40	40.5	"
5	Sep. 4.	12000	4.1	A*: 30 I: 67	41.6	"
6	Sep. 5.	53000	3.8 ₇	A*: 20 I: 65	59.0	"
7	Sep. 6.	76000	4.7 ₃	45	52.8	"

Table 4. The comparison between the distances of distribution-centre observed horizontally from light source and calculated ones from the equation, under the conditions of various extinction coefficients (μ) and artificial light intensities (I_0).

Date	I_0 (lux)	μ	Observed distance (cm)	Calculated distance (cm)
Oct. 5. '68	1950	3.54	25	26.6
Oct. 8.	2200	3.74	26	27.2
Oct. 15.	1700	3.28	20	26.3

群 (I 群) の分布状態については Fig. 1 の 5 と 6 にみるごとく I 群は常は A 群の下方に出現しているのに対し、夜間観測では逆に光源により近い距離の所に密集して出現し、光源を離れるにつれて個体数は急激に減少してゆく。このように両光条件下の I 群の分布状態は互に逆の分布型を有することが分る。主に水棲無脊椎動物に関し、immature は adult に比して殆んどの場合方向性のある光に対し taxis 的反応を強く示すことが知られている。従つて、培養池における自然光条件下と人工光条件下とでの adult と immature との間の分布状態の相違は、自然光条件下ではいつも adult が上層部に位置を占めているため、本来 phototaxis 的傾向の強い immature は adult によつて、その上層部へ移動が妨げられた結果起つてきたものと考えられよう。それ故、immature の量が adult に比して非常に多くなると、その両者の量的関係から immature の上昇しようとする力が大きくなり、adult が表層に圧迫される現象が出現したと考えられる。そして、懐中電灯を水中に水平につし点灯した場合、immature は taxis によつて光源に蝟集したものであろう。

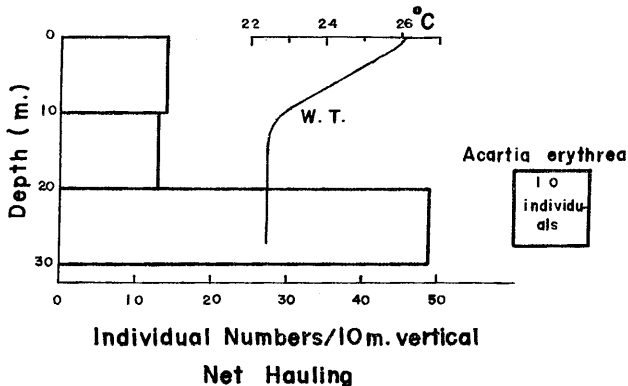


Figure 4. The vertical distribution of *Acartia erythrea*, at the north of Ainosima off Tsuyazaki. Extinction coefficient $\mu=0.17$. Surface light intensity $I_0=97000$ lux. The theoretical depth of distribution-centre calculated from equation: 23 meters.

3) 沿岸水中の *Acartia erythrea* について
海における *A. erythrea* の分布状態について僅か 1 例であるが観測を行なつた。場所は津屋崎沖相ノ島北方の水深 32 m のところである。採集は気象台式 C ネット (網目 GG 54) により 0~10, 10~20 および 20~30 m の層別垂直曳きによつて行なわれた。同時に水温と水中照度を測定した。その結果は Fig. 4 に示す。曳網に際して濾水量の測定が不完全なため、一応定速度で一定距離を曳いたことにより常に一定量の水を濾過していたものとみなすと、*A. erythrea* は表面近くでは少なく 20~30 m 層に最多個体数の出現を認めた。その時の現場水温は表面で 26.1°C, 20 m 深で 22.5°C であり、10 m 深まで急激な水温の低下が認められている。一方、水中照度は表面で 97000 lux, 2 m 深で 70000 lux, 6 m 深で 3400 lux という減衰を示し、消散係数で表わすと 0.17 であつた。著者等⁵⁰⁾による既報の *A. erythrea* の分布中心の深度の計算式に $I_0=97000$ lux, $\mu=0.17$ を代入することによつて深度を求めると約 23 m 深を得る。採集法が比較的正確さを欠くので断言することはむづかしいが、実際の分布中心の深度を求めると 25 m 深付近となり両値にはかなり良い一致があると言える。

4) 他の動物プランクトン資料について

Motoda (1953)⁷⁵⁾ は支笏湖と津軽十二湖で各種動物プランクトンの鉛直分布の日周変化について詳細な観測を行なつた。ここではその観測結果に基づいて 2 種の動物プランクトンの分布状態から、その分布中心の深度と表面照度との関係について検討を行なつた。しかし、観測時の表面照度と消散係数については確実な値を得ることがむづかしいので、次のような仮定条件下で論を進めた。

表面照度: 資料には観測時刻と天候とが明記されているので、福岡管区気象台 1967 年 8 月の快晴時と曇天時の毎時の天

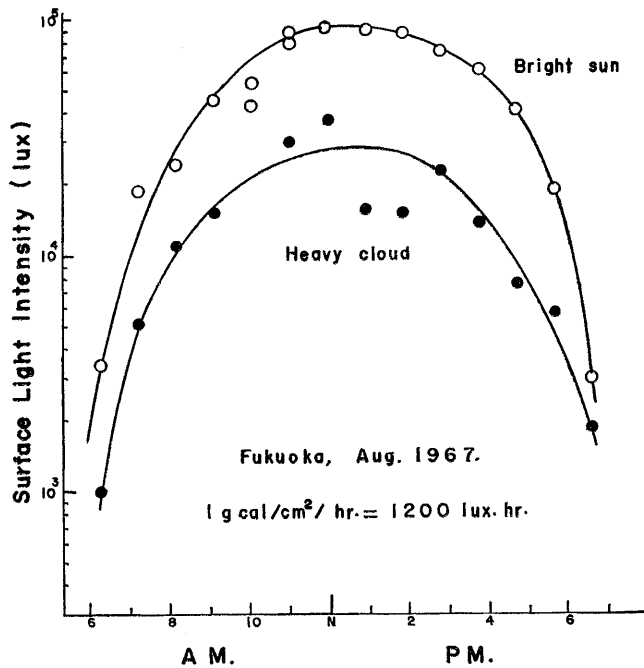


Figure 5. The change of the surface light intensity at Lake Shikotsu or Tsugarujuni, calculated from sky light intensity during the daytime under bright sun and heavy cloud at Fukuoka, correcting the difference of latitude.

空照度の資料をもとに緯度による時差を補正した各観測時での天空照度を表面照度に換算し ($1 \text{ g}\cdot\text{cal}/\text{m}^2/\text{hr}=1200 \text{ lux}\cdot\text{hr}$)⁹³⁾ それらの値を代表させた (Fig. 5).

消散係数：支笏湖と津軽十二湖の平均的透明度をそれぞれ 19 m (最大透明度 23.5 m)¹¹⁰⁾ と 4.3 m とし、菊池 (1935)⁵⁷⁾ の山湖での透明度 (T) と消散係数 (μ) との関係式 $\mu=1.9 T^{-1}$ より消散係数を求めて支笏湖で 0.1, 津軽十二湖で 0.44 とした。

以上の仮定条件下で *D. longispina* O. F. Müller と *Acanthodiptomus yamanaensis* (Brehm) が *D. pulex* や *A. erythrea* と同様な形式の動きを示すとすれば分布中心の深度 (Z), 表面照度 (I_0) および消散係数 (μ) の間には

$$Z = \frac{2.3}{\mu} (\kappa \log I_0 + m\mu - n)$$

(κ, m, n は定数)

の関係が存在し、これらの定数は種毎に消散係数如何に拘らず一定値をとることが予想される。前記の条件を仮定すると *D. longispina* と *A. yamanaensis* の分布中心の深度と表面照度との関係は Fig. 6 のよう

になり、 κ 値を求めると *D. longispina* については支笏湖で 0.338, 津軽十二湖で 0.344, *A. yamanaensis* の雄では 0.356 と 0.340, 雌では 0.274 と 0.230 になり互に近い値を示すことが認められるのであるが、*A. yamanaensis* の copepodite stage では全体に分散が著しく、またこれが copepodite stage の種々の stage のものを含んでいると考えられるので一概には言えないが、adult に比べこの stage のものは鉛直移動を明瞭にしめさないのではないかと考えられる。

以上のように鉛直移動を行なう種類に関し κ 値は μ の変化に対して互に近い値をとることが認められることから、前述の *D. pulex* や *A. erythrea* で明らかにしてきたように *D. longispina* や *A. yamanaensis* においても分布中心の深度とその深さでの明るさは表面照度と消散係数との関数であると言える。

5) DSL 資料について

今までは主として比較的表面層性の動物プランクトンの照度変化に対する移動反応について言及してきた

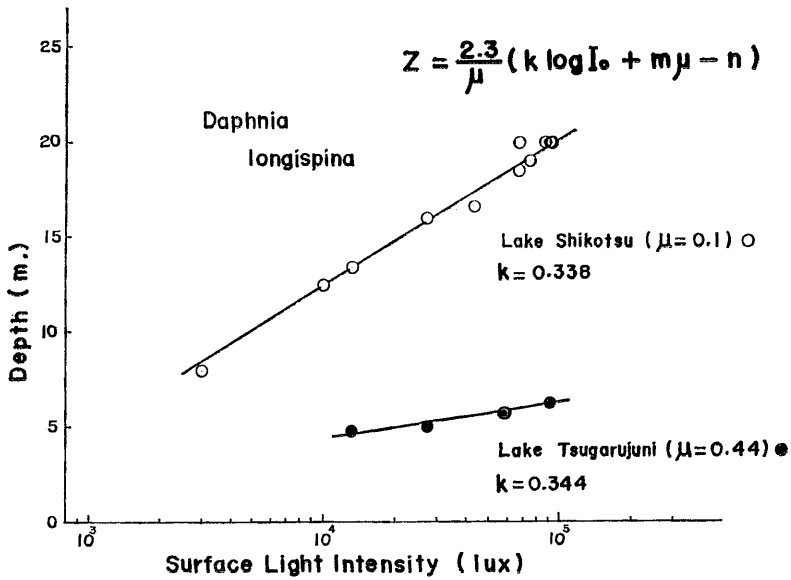


Fig. 6 (A)

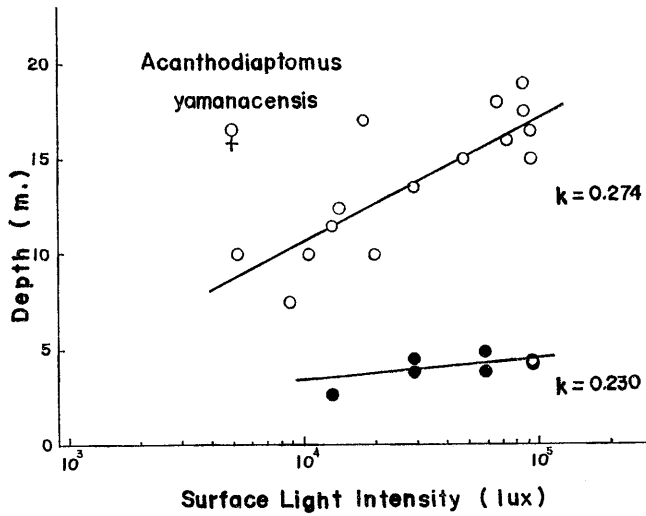


Fig. 6 (B)

が、ここでは鈴木 (1966, '67)^{91,92)} の北西部太平洋と東部インド洋での DSL の分布状態と天空照度に関する資料に基づき DSL の定位深度 (Z) における定位照度 (I_z) とその時の表面照度 (I_0) との関係について

検討する。ただし、その水域における消散係数については深さとそれに伴う相対照度の変化から、水域の消散係数を求めそれが深さに関係なく一定値をとると仮定して論を進めた。

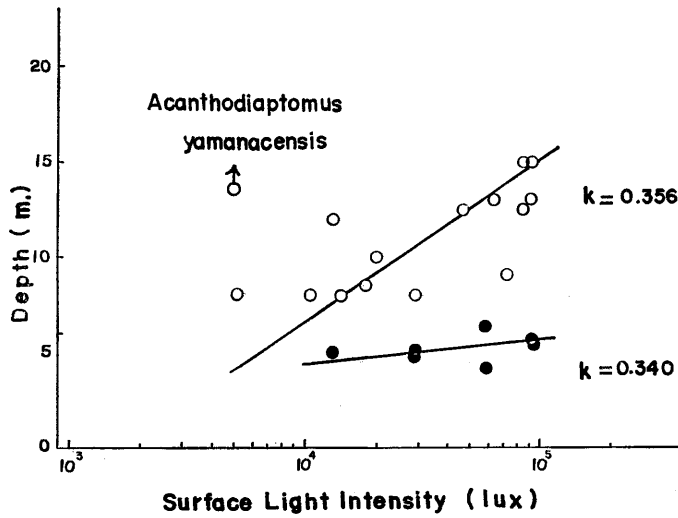


Fig. 6 (C)

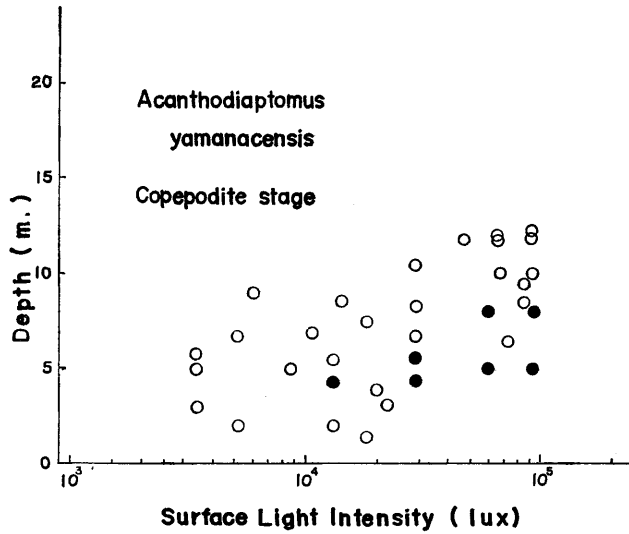


Fig. 6 (D)

Figure 6. Relation between the surface light intensity (I_0) and the depth of distribution-centre of zooplankton (Z) in each of Lake Shikotsu and Tsugaru juni, (Calculated from Motoda's data in 1953).

Fig. 7 に示すように北西部太平洋の DSL と東部インド洋の DSL とは共に表面照度 (I_0) の増加に対し、その定位深度 (Z) は深くなり、しかもその定位照度 (I_z) は暗い方に移る。そして、それらの DSL はあ

る程度の深さ以上になると、その定位照度は一定値をとる傾向が認められるようになる。このように前述の *Daphnia* 類や *A. erythrea* その他の表層性プランクトンについて認めた I_z-I_0 関係とは異なり DSL の場

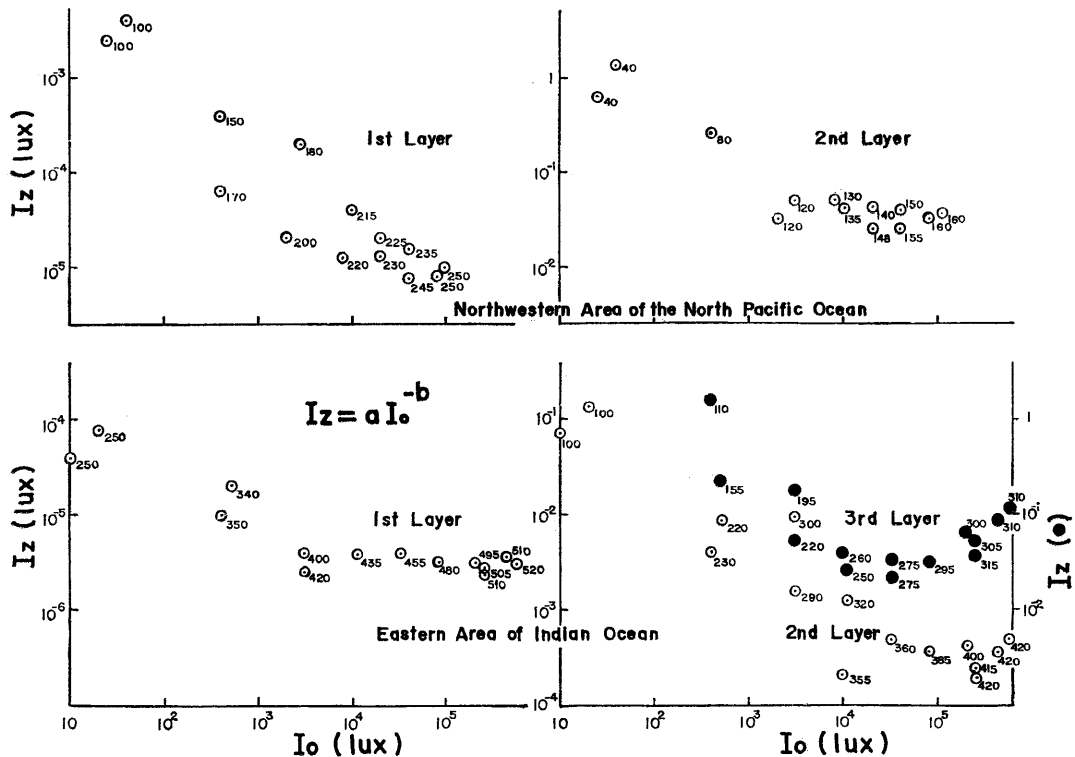


Figure 7. Relation between the intensity of illumination at the depth of DSL (I_z) and the surface light intensity (I_0). Each subscript indicates the depth of DSL. (Calculated from Suzuki's data in 1966, '67).

合は

$$I_z = aI_0^{-b}$$

(a, b は定数)

の形をとることが認められるのである。このような表層性種と DSL 生物との I_z-I_0 関係の相違は動物の光受容器の機能的な面と水中光条件の深さにともなう質的な変化状態との関係で起つてきていると予想されるが、この点については、さらに後章にて論議することにする。

2. 論 議

1) 本研究結果からの鉛直移動機構についての考察

1) Photokinesis と I_z および dI_z/dZ との組合せについて

種々の消散係数 (μ) と表面照度 (I_0) との条件下において動物の定位照度の逆数 ($1/I_z$) とその定位深度における単位深さ当りの照度の変化率 (以後 dI_z/dZ と示す) との間には Fig. 8 に示す関係が存在する。

いま、個体の移動運動について注目すると *Acartia erythrea* や *Corycaeus affinis* のような橈脚類にしろ

Daphnia 類のような枝角類にしろ、その遊泳運動は形こそ種類によつて異なるが、すべて小さな上下運動の繰返しによつて移動を行なつており、その上昇と下降は結局その上向きの運動と下向きの運動によつて決められると考えられる。従つて、動物はこの運動によつて常に光受容器に照度の変化を受けていると考えられる。このことに加えて動物の定位照度と定位深度とを推定する際に、消散係数が常に重要な働きをしていることから、照度に加えて dI_z/dZ がこの鉛直移動を支配する重要な要因であると考えざるを得ない。

いま、*Daphnia pulex* と *A. erythrea* について、この dI_z/dZ , I_z , I_0 および μ との関係は Fig. 8 に示す通りである。両種とも定位深度での照度は前述したごとく、 μ が一定の時には表面照度の変化とともに変わることを示してきたが、 dI_z/dZ と I_z との関係は一定 I_0 の条件下では μ が大きくなるにつれて定位深度 (Z) での dI_z/dZ は大きくなるが I_z は暗くなる。しかし、*A. erythrea* の場合、 μ が 4.2 付近になると μ の増大とともに確かに I_z は暗い方に移

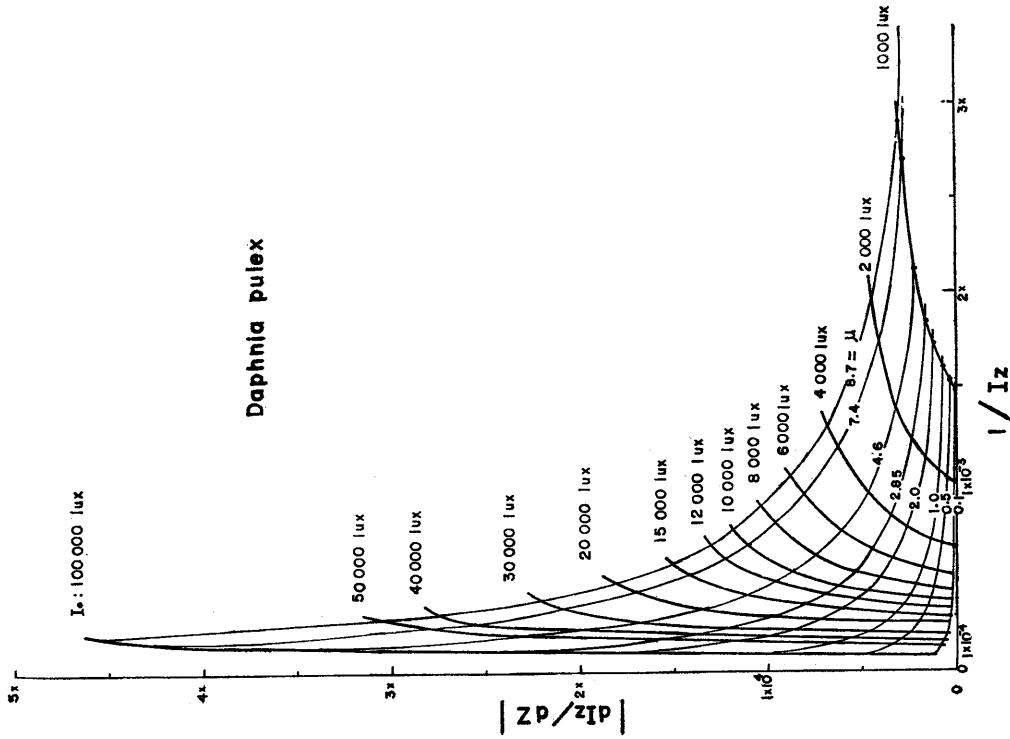


Fig. 8 (A)

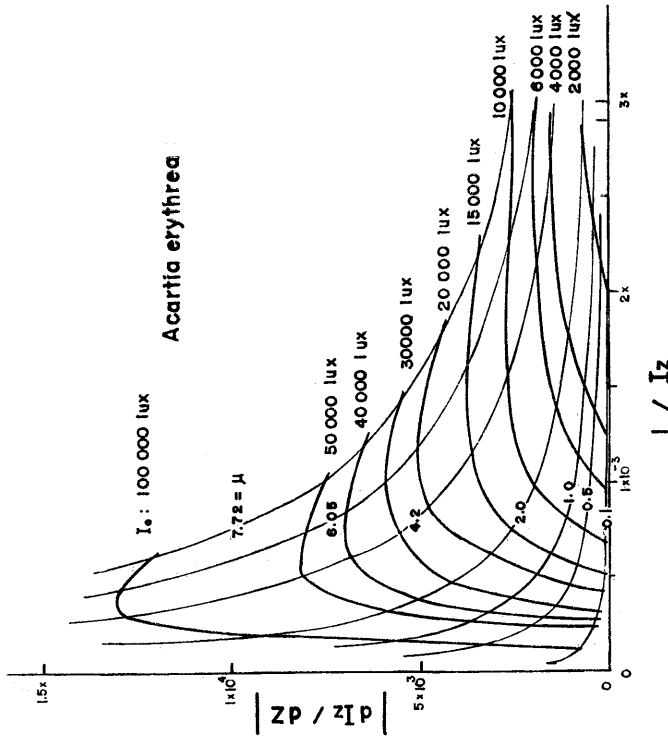


Fig. 8 (B)

Figure 8. Relation between the rate of illumination change per unit of depth in meter ($|dI_z/dz|$) and the reciprocal of illumination ($1/I_z$), at the depth of distribution-centre of zooplankton under the conditions of various surface light intensities (I_0) and extinction coefficients (μ).

るのであるが、その場の dI_z/dZ は逆に減少するようになる。この機構についてはいまだ明らかではなく、今後更に検討する必要があると考えられるが、いづれにしる野外で認められる μ の範囲内においてはこのような現象は現われてこないと言える。一方、一定 μ の条件下では dI_z/dZ と I_z とは I_0 の増減に対しても増減を行なう。このように動物の定位深度での dI_z/dZ と I_z とは一見無秩序に動いているように見えるが、動物の定位深度での dI_z/dZ と I_z の相互の動きから動物プランクトンの鉛直移動の機構に働いている要因として I_z と dI_z/dZ の役割を検討すると次のようになるであろう。いま消散係数 (μ) が一定の場合、Lambert の式から dI_z/dZ と I_z の逆数 ($1/I_z$) との積は一定値 (μ) をとることは明らかである。すなわち、 dI_z/dZ と $1/I_z$ とは双曲線の関係にあることがわかる (Fig. 8)。 μ の値如何に拘らず $1/I_z$ が大きい場合、換言すれば、小さい I_z に適応している動物の場合には、その場の dI_z/dZ はそれほどの変化を示さない。すなわち、動物の定位位置の維持は見かけ上 I_z で決められているように見える。しかし、 I_z の大きい所では逆に dI_z/dZ がその定位位置の維持に関与することになる。そして、その両端部以外の場合には I_z と dI_z/dZ とが相互に動物の移動を制御し合っていることになる。前者の例としては DSL 生物の場合が挙げられる。これに対し表層性のプランクトンは比較的明るい照度に適応しているので、 I_z の僅かな照度変化に対し dI_z/dZ は大きな変化を示す。従つて、これらのプランクトンにとつては dI_z/dZ が動物の定位位置の維持に関与する主な要因となると言える。

故に、深層性種 (DSL 生物) については主に照度が、表層性種については dI_z/dZ と I_z とが相互に定位位置の維持のための動物の運動に作用するが、特に dI_z/dZ が動物の photokinetic 運動を支配するものと考えられる。

2) 水中光条件からみた DSL と *Daphnia pulex* その他表層性種との鉛直移動機構の差異について

今まで動物プランクトンの鉛直移動の際の光刺激に対する運動反応が photokinesis であり、DSL の場合には主に照度が、表層性プランクトン (*Daphnia*

や *Acartia* など) では主に dI_z/dZ の大きさの変化が動物の定位位置の維持のための運動を支配することについて論じてきた。また、水中光の角度分布がこの photokinetic 運動を起す基盤としての動物の光に対する定位に関係しており、⁵⁰⁾ DSL 生物および *Daphnia* その他の動物プランクトンが一定方向からくる光成分 (動物の感応可能な方向性を持つ光成分) に対して移動運動を行なうことについて述べてきた。

さて、DSL における I_z-I_0 関係は $I_z=AI_0^b$ 、また *D. pulex* では $I_z=AI_0^b$ の形でよく示される。しかしながら、前述したごとく DSL においては I_0 の指数は負となり *D. pulex* においては正となるという点で両者は対照的である。このことは DSL 生物と *D. pulex* とにおけるそれぞれの光受容器の機能的な面と水中光条件との間の関係の差異が上式の b の符号の変化として表わされてきていると考えられる。そこで、まず、*D. pulex* についてはすでに Fig. 3 に示した I_z-I_0 関係で b が一定値をとることを述べたが、さらに詳細に検討すると *D. pulex* の分布中心の定位深度 (Z) と定位照度 (I_z) とは表面照度の増加とともに徐々に大きくなる方向に変化するが、定位照度の増加率は表面照度の増加率に比して徐々に小さくなるのが分る (Fig. 9-c)。従つて、上式が十分に満足した形でこの変化状態を表わすには、表面照度の増加につれて b の値は小さくなる必要がある。この b の値の変化する要因としては2つの要素が考えられる。第1には、動物の特定波長の光の示す照度に対する反応と深さともなう透過波長幅の変化との関連に帰因する場合。第2には、水中光の角度分布の深さともなう変化と動物の光受容器の機能との関連による場合である。

まず第1の場合について、 $I_{0\lambda}$ と $I_{z\lambda}$ とをそれぞれ透過光の特定波長 (λ) の光の示す表面照度と定位深度 (Z) での照度とし、 I_0 と I_z は透過光全体の示す表面照度と定位照度、 μ と μ_λ は透過光全体による照度の消散係数と波長 λ の光の示す照度の消散係数とすると、

$$\begin{aligned} I_{z\lambda} &= I_{0\lambda} e^{-\mu_\lambda Z} \\ I_z &= I_0 e^{-\mu Z} \\ \frac{I_{z\lambda}}{I_z} &= \left(\frac{I_{0\lambda}}{I_0} \right) e^{(\mu - \mu_\lambda) Z} \end{aligned} \quad (4)$$

いま、 $(I_{0\lambda}/I_0)$ が照度の変化に対して一定の比率 (<

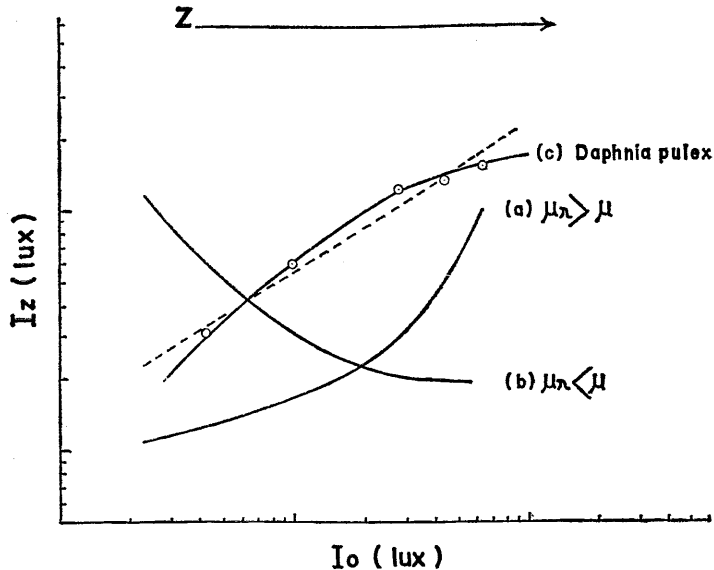


Figure 9. Schematic representation of the relation between I_z and I_0 , estimated from $\mu-\mu_\lambda$ relation in the equation (4). μ_λ and μ indicate the extinction coefficient of light energy of a certain wavelength (λ) and of total light energy.

1) を維持し、しかも深さの増加につれて μ が変化せず、動物が波長 λ の光の示す等照度面をたどって移動を行なう ($I_{z\lambda} = \text{const}$) とする。その場合、動物の最大感応波長光の消散係数 (μ_λ) の方が全透過光の消散係数 (μ) よりも大きい場合 ($\mu_\lambda > \mu$)、 I_0 の増加と共に Z は深くなるため右辺全体は小さくなる。そのため、この等式 (4) が成立するためには I_z は I_0 の増加とともに大きくなってゆかねばならない。すなわち、 b の値は大きくなってゆくことである (Fig. 9-a)。しかし、これは実際の *D. pulex* についての I_z-I_0 関係とは異なり *D. pulex* の動きをよく説明しない。また、 $\mu_\lambda < \mu$ の波長の光に動物が反応して移動を行なうならば、 I_0 の増加と共に右辺全体は大きくなるので I_z は I_0 の増加 (Z の増加) とともに小さくなるを要する。すなわち、 I_z-I_0 関係は Fig. 9-b の形で変化することになる。このように、*D. pulex* に関する b の変化は第 1 の場合の要素では十分に説明し得ないのである。

次に、水中光の角度分布に関して (第 2 の場合) b の変化について検討する。この水中光の角度分布が深くなるにつれて均一性を増すことはよく知られており、Whitney (1964)¹⁰⁷⁾ はその角度分布の形が散乱係数と吸収係数の関数であろうと推定している。いま、*D. pulex* についてその光受容器上に受ける刺戟

と動物の感応可能な方向性を持つ光成分 (直接的に動物の定位に関係をもつと考えられる成分) と全体光成分との関係によつて b の値が決まってくるならば、 I_0 の増加につれて Z は増加するので全体光成分に対する動物の感応可能な方向性をもつ光成分の割合は小さくなってゆき、 b の値は小さくなる。そして動物の I_z-I_0 関係は Fig. 9-c で表わされ、これは *D. pulex* の場合で認めた関係とよく一致する。

DSL の場合には *D. pulex* に関する項で述べたように $\mu_\lambda < \mu$ の条件を満たす波長 λ の光の等照度面 ($I_{z\lambda}$) に従つて DSL が動くと考えれば、動物は I_0 の増加につれて下降しその定位照度 (I_z) は小さくなる。しかし、表面照度 (I_0) の増加率に対するその定位照度 (I_z) の減少率は一定ではなく、 I_0 が増加する (定位深度が深くなる) につれてその減少の割合は小さくなり、最後には I_0 の変化に対しても I_z はほぼ一定値をとるようになる (Fig. 9-b)。この関係は I_0 の増加に対し b 値が小さくなることによつて式 (4) は満足されることになるが、その b の値は前述した *D. pulex* の場合とは異なり水中光の透過波長幅の深さにもなう変化と動物の光受容器の感応波長幅との関係に依存すると考えられる。すなわち、 I_0 の増加につれて動物 (DSL 生物) は下降するが深くなるにつれて水中の透過波長は、最大透過波長を中心にした限られ

た波長の光が主体をなしてくる。この場合、動物の感応波長幅が比較的狭く、その上この最大透過波長幅内に動物の最大感応波長が存在すれば I_0 の増加につれて動物が下降すると透過波長幅は徐々に狭ばまり、より動物の最大感応波長に近づく。そして最終的には DSL の定位照度は透過波長光の全照度で測つても、特定波長の光の照度でみても DSL が一定照度面をたどることになる。それに対し、 I_0 の減少とともに DSL が上昇すると透過波長幅は拡がるため DSL が等 I_{21} をたどつていても、透過波長の全照度の面からみると DSL の定位照度はだんだん明るくなつてゆき、あたかも DSL が日没とともに明るい照度を求めて上昇するように見える。

従つて、表層性種と深層性種とにおける I_{21} - I_0 関係式の b の値および符号の変化はセレンウム照度計による測定の結果として理解しうる。故に、これら浮遊性甲殻類の鉛直移動は鉛直方向で方向性のある光で、特

に動物の感応可能な波長幅の光の示す等照度深度をたどる photokinetic 運動である。そして、動物の定位位置の維持には表層性種では主に dI_{21}/dZ の大きさ、深層性種では I_{21} (波長 λ の光の示す照度) そのものの示す大きさの変化によつて決められると言える。かくして、DSL が $474 \text{ m}\mu$ の等照度面をたどつて動くという Boden & Kampa¹⁴⁾ の観測も、Clarke²²⁾ らの透過光の全照度による DSL の定位照度の測定で I_0 が減少した際、DSL の定位照度が動物の上昇につれて明るい方に移つてゆくことや、Blaxter⁹⁾ による観測についても、前述の理論に従えば説明を与えることができる。

ii) 従来の鉛直移動の説について

動物が好適照度面に従つて動くという考えが多くの人々によつて述べられてきている。著者は前回と今回の観察とその他の資料から表層性種と DSL 生物の定位照度が表面照度と消散係数との関数であり、見かけ

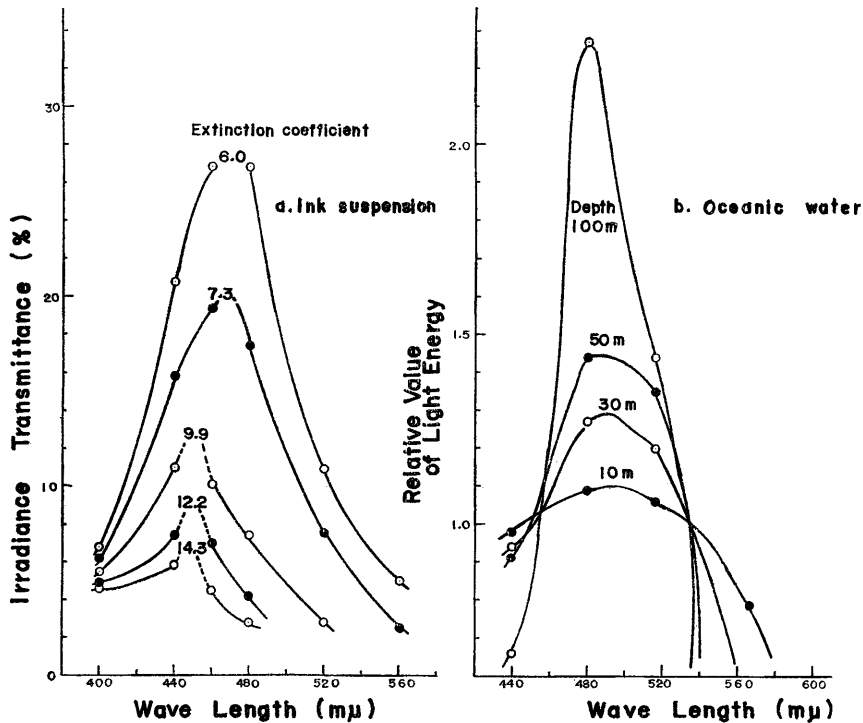


Figure 10. The distribution of spectrum energy in water.

- The distribution of spectrum energy at the depths of distribution-centre of *Daphnia pulex* in the medium of various extinction coefficients (μ) under the condition of a constant surface light intensity.
- The distribution of spectrum energy assuming that of $540 \text{ m}\mu$ at every depth to be unit in oceanic water. (Calculated from Sverdrup's data in 1942).

上その定位照度は一定ではないことを明らかにした。すなわち、表層性種および DSL 生物の鉛直移動は水中に透過する光の全照度で表わした等照度面を維持して動く移動反応ではなく、動物の受容可能な波長でしかも動物の定位に関係する方向成分（主に鉛直方向）の光の示す等照度面に従う移動運動であると言える。

次に、光が水中に透過すると長波長側の光成分が表層部で大部分吸収されてしまうこと (Jerlov 1968)⁹¹⁾ はよく知られているが、近年、このような海水中の波長分布の状態が動物の鉛直移動に対し、重要性を持つことが強調されてきた。著者は青色および緑色光源を使った際の表層性種の鉛直移動の観察で両光源でその分布の状態に差を認めなかつた。いま、水中光の波長組成と鉛直移動との関連性を知るため、*D. pulex* の実験時の種々の消散係数を持つ各媒質の透過光の波長組成を求めた (Fig. 10-a)。また、資料から外洋水中での波長組成の深さにともなう変化状態を調べた⁹²⁾ (Fig. 10-b)。それによれば、消散係数の増加につれて動物の定位深度における透過波長は徐々に短波長側に移り、全体の波長組成は常に変化している。このことは外洋水中の深度の増加と共に起る波長組成の変化に似ている。従つて、動物が上昇・下降する際に光受容器上に受ける波長組成は天空光の波長組成が変化しない限り動物の鉛直移動とともに常に変化していることになる。それ故、*D. pulex* や *A. erythrea* のような表層性プランクトンについては、本実験でその定位深度が水中照度と消散係数とによつて式示され得たこと、および動物の光受容器の受容可能波長幅が非常に広い⁹³⁾ 透過するほとんどすべての波長に動物が感応しうると考えられることから、前述した如く表層性種においては波長組成よりも、むしろ水中光の角度分布の大きさがその鉛直移動に関与すると言える。それに対し、DSL 生物は比較的狭い波長幅の光（最大透過波長を中心にした光）の示す等照度面に従つて動くことから、受容可能波長以外の波長組成がいかに変化しても、それは動物の鉛直移動には影響を及ぼさないものと考えられる。

この他に photokinesis による上昇後の下降への転換が geotaxis によるものとする意見や、日出没時の上昇は photokinesis ではなく負の geotaxis によるものとする意見がある。^{16, 17, 94)} しかし、実際の観測から運動速度が明るさの変化と関係することと光刺激がなくつた場合、一般に自然沈降という形をとることを考えると、これらの動物の鉛直移動にとつて geotaxis の意義は小さいと考えられる。

最後に、鉛直移動に対する偏光と内的リズムの役割について触れる。海水中の偏光はかなりの深さまで存在することはよく知られている。¹⁰³⁾ 著者は直上光源による簡単な偏光装置を用いて、偏光に対する動物の鉛直移動状態について観察を行なつたが、その際、動物の鉛直移動反応に特別な変化を認めなかつた。また、内的リズムの役割については本研究において表面照度を変化させることによつて、室内で動物の鉛直移動を再現させることができることから考えると、この内的リズムと鉛直移動との関係はあるにしても、その重要性は光要因に比して非常に小さいと考えられる。

V. 総 括

1) 室内において種々の表面照度並びに消散係数の条件下での *Daphnia pulex* の光に対する移動反応の状態について解析し、これが野外の観測結果に適用しうることを証明し、これを基として動物プランクトンの鉛直移動の機構の解明を試みた。

2) 方法は直径 5 cm, 高さ 100 cm の円筒水槽を用い、blue-black ink の量を調節して4段階の消散係数を持つ媒質を作成し、それらの各消散係数条件下で表面照度を変化させた場合の *Daphnia pulex* の分布中心の動きを追跡した。

3) その結果、室内において鉛直移動を再現させることができた。

4) *D. pulex* の分布中心の深度とその場の明るさは一定消散係数の条件下では表面照度の増加につれてその定位深度は深くなるが、その時の定位照度は明るくなる。逆に、表面照度が減少すると定位深度は浅くなるが、その場の明るさは暗くなる。

5) 分布中心の定位照度 (I_z) は表面照度 (I_0) と消散係数 (μ) の関数であり、

$$\log I_z = (1.021 - 0.035\mu) + 0.603 \log I_0$$

でよく表わされる。また、その定位深度 (Z) は、

$$Z = \frac{2.3}{\mu} (0.397 \log I_0 + 0.035\mu - 1.021)$$

で与えられる。

6) 動物性餌料培養池の日中における表面照度と現場の消散係数の条件下で *D. pulex* の鉛直分布の状態を観測した。

7) 野外でのそれぞれの表面照度と消散係数と分布中心深度の計算式とからその分布中心の深度を求めると、それらの値は実測深度とかなり良い一致を示す。

8) 池に大型群と小型群の両方が存在している場合には、大型群に対するこの計算深度は実際の深度に比

べ少しずつ深い所に出現する。この不一致は両群が互に分布に影響し合ったことによるものである。

9) 夜間における懐中電灯の光に対する *D. pulex* の分布状態に関する観測においても大型群については計算値と実測値との間に良い一致が認められた。しかし、小型群は光源付近に濃密群を形成した。

10) *D. pulex* の adult と immature とは光に対する反応に相違が認められ、immature は光に対し taxis 的傾向を示す。

11) *Acanthodiptomus yamanaensis* や *D. longispina* についても、それらの分布中心の深度とその深さでの明るさ(定位照度)は表面照度と消散係数との関数である。

12) この定位照度の実験式は海産および淡水産の種々の浮遊性甲殻類の実際の定位位置および定位照度の推定に適用できる。

13) DSL 生物の鉛直移動に関する野外観測の資料から表面照度の増加に対しその定位深度は深くなり、しかもその定位照度は暗い方に移るが、ある程度の深さ以上になるとその定位照度は一定値をとる傾向を示すことがわかった。

14) DSL 生物の定位照度 (I_z) についての計算式は表層性種の場合と異なり $I_z = aI_0^b$ の形で表わされる。

15) *Acartia* や *Daphnia* のような表層性種の光に対する運動は photokinesis であるが、DSL 生物についてもその構成種によつては photokinesis であると考えられる。

16) 水中光の角度分布が非常に均一性を増すと動物は光に対し定位位置を維持できなくなり自然沈降をします。

17) 水中光の角度分布の大きさは動物の定位およびその位置の決定と維持に関係するが、そのみでは鉛直移動の機構を説明することができない。

18) 野外で認められるその角度分布の条件下では動物は一定方向からくる光成分(動物の感応可能な方向性を持つ光成分)に対し反応し、それによつ移動を行なうと考えられる。

19) 動物の遊泳速度が照度と関係すること、光刺激がなくなると自然沈降の形をとることから動物の鉛直移動にとつて geotaxis は photokinesis に比べその意義は小さい。

20) 種々の表面照度条件下での動物の定位照度の逆数 ($1/I_z$) とその定位深度での dI_z/dZ との関係から消散係数の値如何にかかわらず、非常に小さな照度に

適応している生物においては見かけ上、その定位位置の維持は照度の大きさの変化に支配され、比較的大きな照度に適応しているもの(表層性種)については逆に照度よりはむしろ dI_z/dZ の大きさの変化によつて支配されていると言える。

21) *D. pulex* と DSL 生物の両者において比較的狭い照度条件下では b は一定値をとるとみなしうる(特に *D. pulex*) が詳細には b は一定値をとらず、表面照度の増加につれて小さい値をとる方向に変化する。

22) 両者の I_z-I_0 関係における b 値の符号の相違およびその値の I_0 の変化 (Z の変化) にもなう変動は水中の光条件の深さにもなう変化と動物の光受容器の機能との関連によると言える。

23) *D. pulex* では b はその光受容器上に受ける刺激並びに深さにもなう変化する動物の感応可能な方向性を持つ光成分の全体光成分に対する割合の変化との関連によつて決まってくる。

24) DSL 生物では b は動物の受容可能な波長幅と深さに伴う透過光の波長幅の変化との関係によつて決まってくる。

25) 表層性種はその感応波長幅が広く動物の感応可能な方向性を持つ光成分の示す全照度に対し反応して移動を行なう。それに対し、深層性種(DSL 生物)の場合には、その出現深度における最大透過波長幅が動物の光受容器の最大感応波長幅に近似する。すなわち、動物はその感応可能な方向性を持つ限られた波長の光成分の示す照度に反応する。

26) 従つて、表層性種と深層性種とにおける I_z-I_0 式の b 値およびその符号の変化はセレンウム照度計による測定の結果として理解しうる。

27) 鉛直移動に対する偏光と内的リズムの役割はほとんど無視できる。

28) 結論的に言えば、これら浮遊性甲殻類の鉛直移動は鉛直方向に方向性のある光で、特に動物の感応可能な波長幅の光の示す等照度深度をたどる photokinetic 運動である。そして、動物の定位位置の維持は表層性種では主に dI_z/dZ の大きさ、深層性種では $I_{z\lambda}$ (波長 λ の光の示す照度) そのものの示す大きさの変化によつて決められると言える。

謝 辞

本研究の遂行にあたり、終始、懇篤な御指導と御校閲の労をとられた九州大学農学部花岡資教授に深謝の意を表す。また多くの有意義な文献の御紹介を得た三重県立大学水産学部に野福三助教授、長崎大学水産

学部柴田恵司助教授ならびに供試動物の採集に多大の御協力を得た九州大学農学部付属水産実験所古川哲二技官に対し厚くお礼申し上げる。

引用文献

- 1) Backus, R. H., R. C. Clarke, Jr. and A. S. Wing (1965): Behaviour of certain marine organisms during the solar eclipse of July 20, 1963. *Nature*, 4975, 989-991.
- 2) Bainbridge, R. (1952): Underwater observations on the swimming of marine zooplankton. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 31, 107-112.
- 3) Bainbridge, R. (1961): Migrations, pp. 431-463. In T. H. Waterman, (Editor), *The physiology of crustacea. II. Sense organs, integration, and behaviour.* Academic Press, New York.
- 4) Bainbridge, R. and T.H. Waterman (1957): Polarized light and the orientation of two marine crustacea. *J. exp. Biol.*, 34, 342-364.
- 5) Bainbridge, R. and T.H. Waterman (1958): turbidity and the polarized light orientation of the crustacean, *Mysidium*. *J. exp. Biol.*, 35, 487-493.
- 6) Banse, K. (1964): On the vertical distribution of zooplankton in the sea. pp. 53-125. In M. Sears, (Editor), *Progress in oceanography. II.* Pergamon Press, London.
- 7) Baylor, E. R. and F. E. Smith (1953): The orientation of Cladocera to polarized light. *Amer. Natural.*, 87, 97-101.
- 8) Björnberg, T. K. S. and K. M. Wilbur (1968): Copepod phototaxis and vertical migration influenced by Xanthene Dyes. *Biol. Bull.*, 134 (3), 398-410.
- 9) Blaxter, J. H. S. and R. I. Currie (1967): The effect of artificial light on acoustic scattering layers in the ocean. *Symp. zool. Soc. London*, (19), 15-26.
- 10) Boden, B. P. (1962): Plankton and sonic scattering. *Rapp. et Procé-Verb.*, 153, 171-177.
- 11) Boden, B. P. and E. M. Kampa (1958): Lumière, bioluminescence et migrations de la couche différente profonde en Méditerranée occidentale. *Vie et Milieu*, 9, 1-10.
- 12) Boden, B. P., E. M. Kampa and J. M. Snodgrass (1960): Underwater daylight measurements in the Bay of Biscay. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 39, 227-238.
- 13) Boden, B. P. and E. M. Kampa (1964): In inshore sonic scattering layer. *Prec. Symp. DSL.*, 1-7.
- 14) Boden, B. P. and E. M. Kampa (1967): The influence of natural light on the vertical migrations of an animal community in the sea. *Symp. zool. Soc. London*, (19), 15-26.
- 15) Bogorov, B. G. (1946): Peculiarities of diurnal vertical migration of zooplankton in polar seas. *J. mar. Res.*, 6 (1), 25-32.
- 16) Clarke, G. L. (1930): Changes of phototropic and geotropic signs in *Daphnia* induced by changes of light intensity. *J. exp. Biol.*, 7, 109-131.
- 17) Clarke, G. L. (1932): Quantitative aspects of the change of phototropic sign in *Daphnia*. *J. exp. Biol.*, 9, 180-211.
- 18) Clarke, G. L. (1933): Diurnal migration of plankton in the Gulf of Maine and its correlation with changes in submarine irradiation. *Biol. Bull.*, 65, 402-436.
- 19) Clarke, G. L. (1934a): Further observations on the diurnal migration of copepods in the Gulf of Maine. *Biol. Bull.*, 67, 432-455.
- 20) Clarke, G. L. (1934b): The diurnal migration of copepods in St. Georges Harbor, Bermuda. *Biol. Bull.* 67, 456-460.
- 21) Clarke, G. L. (1934c): Factors affecting the vertical distribution of copepods. *Ecol. Monogr.*, 4, 530-540.
- 22) Clarke, G. L. and R. H. Backus (1956): Measurements of light penetration in relation to vertical migration and records of luminescence of deep-sea animals. *Deep-Sea Res.*, 4 (1), 1-14.
- 23) Clarke, G. L. and E. J. Denton (1962): Light and animal life. pp. 456-468. In M. N. Hill, (Editor), *The sea. I.* Wiley, New York.
- 24) Conover, R. J. (1956): Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. *Bull. Bingh. oceanogr. Collec.*, 15, 156-233.
- 25) Cushing, D. H. (1951): The vertical migration of planktonic crustacea. *Biol. Rev.*, 26 (2), 158-192.
- 26) Cushing, D. H. (1955): Some experiments on the vertical migration of zooplankton. *J. anim. Ecol.*, 24, 137-166.
- 27) Digby, P. S. B. (1967): Pressure sensitivity and its mechanism in the shallow marine environment. *Symp. zool. Soc. London*, (19), 159-188.
- 28) Dingle, H. (1962): The occurrence and ecological significance of color responses in some marine crustacea. *Amer. Natural.*, 96 (888), 151-159.
- 29) Esterly, C. O. (1907): The reactions of *Cyclops* to light and to gravity. *Amer. J.*

- Physiol., 18, 47-57.
- 30) Esterly, C. O. (1911): The vertical distribution of *Eucalanus elongatus* in the San Diego region during 1909. Univ. Calif. Publ. Zool., 8, 1-7.
- 31) Esterly, C. O. (1912): The occurrence and vertical distribution of the Copepoda of the San Diego region with particular reference to nineteen species. Univ. Calif. Publ. Zool., 9, 253-340.
- 32) Esterly, C. O. (1917): The occurrence of a rhythm in the geotropism of two species of plankton copepods when certain recurring external conditions are absent. Univ. Calif. Publ. Zool., 16, 393-400.
- 33) Esterly, C. O. (1919): Reactions of various plankton animals with reference to their diurnal migrations. Univ. Calif. Publ. Zool., 19, 1-83.
- 34) Fox, H. M. (1925): The effect of light on the vertical movements of aquatic organisms. Biol. Rev., 1, 219-224.
- 35) Foxon, G. E. H. (1940): The reactions of certain mysids to stimulation by light and gravity. J. mar. biol. Ass. U. K., 24 (1), 89-97.
- 36) Fraenkel, G. S. and D. L. Gunn (1961): The orientation of animals, kinesis, taxis and compass reactions. Dover Publ., New York.
- 37) Frassetto, R. and N. Della Croce (1965): Observations of DSL in the Mediterranean. Bull. Inst. oceanogr. Monaco, 65 (1344), 1-16.
- 38) Grosser, B. I., E. R. Baylor and F. E. Smith (1953): Analysis of geotactic response in *Daphnia magna*. Ecology, 34, 804-805.
- 39) Hansen, K. V. (1951): On the diurnal migration of zooplankton in relation to the discontinuity layer. J. du Conseil, 17 (3), 231-241.
- 40) Harder, W. (1968): Reactions of plankton organisms to water stratification. Limnol. Oceanogr., 13 (1), 156-168.
- 41) Hardy, A. C. and W. N. Paton (1947): Experiments on the vertical migration of plankton animals. J. mar. biol. Ass. U. K., 26, 467-526.
- 42) Hardy, A. C. and R. Bainbridge (1951): Effect of pressure on the behaviour of decapod larvae (crustacea). Nature, 167, 354.
- 43) Hardy, A. C. and R. Bainbridge (1954): Experimental observations on the vertical migrations of plankton animals. J. mar. biol. Ass. U. K., 33, 409-448.
- 44) Harris, J. E. (1953): Physical factor involved in the vertical migration of plankton. Quart. J. micr. Sci., 94, 537-550.
- 45) Harris, J. E. (1963): The role of endogenous rhythms in vertical migrations. J. mar. biol. Ass. U. K., 43 (1), 153-166.
- 46) Harris, J. E. and U. K. Wolfe (1955): A laboratory study of vertical migration. Proc. roy. Soc., London (B), 144, 329-354.
- 47) Harris, J. E. and P. Mason (1956): Vertical migration in eyeless *Daphnia*. Proc. roy. Soc., London, (B), 145, 280-290.
- 48) Hersey, J. B., H. R. Johnson, and L. C. Davis (1952): Recent findings about the deep scattering layer. J. mar. Res., 11 (1), 1-9.
- 49) Hutchinson, G. E. (1967): The vertical migration and horizontal distribution of the zooplankton. pp. 725-809. A treatise on limnology. II. Introduction to lake biology and the limnoplankton. Wiley, New York.
- 50) 伊藤克彦・花岡資 (1968): 動物プランクトンの鉛直移動と照度変化に関する実験的観察. 日本海洋学会誌, 24 (3), 87-93.
- 51) Jerlov, N. G. (1968): Optical oceanography. Elsevier Publ. Comp. Amsterdam.
- 52) Johnson, W. H. (1938): The effect of light on the vertical movements of *Acartia clausi* (Giesbrecht). Biol. Bull., 75, 106-118.
- 53) Johnson, W. H. and J. E. Raymond (1939): Reactions of *Centropages typicus* to light and gravity. Biol. Bull., 77, 200-215.
- 54) Johnson, H. R., R. H. Backus, H. B. Hersey, and D. M. Owen (1956): Suspended echo-sounder and camera studies of midwater sound scatterers. Deep-Sea Res., 3, 226-272.
- 55) Kampa, E. M. (1955): Euphausiopsin, a new photosensitive pigment from the eyes of euphausiid crustaceans. Nature, 175 (4466), 996-998.
- 56) Kampa, E. M. and B. P. Boden (1954): Submarine illumination and the twilight movements of a sonic scattering layer. Nature, 174, 869-871.
- 57) 菊池健三 (1935): 湖水の水中光度と透明度との関係. 陸水学雑誌, 5, 121-124.
- 58) Kikuchi, K. (1937): Studies on the vertical distribution of plankton crustacea. I. A comparison of the vertical distribution of the plankton crustacea in six lakes of middle Japan in relation to the underwater illumination and the water temperature. Rec. oceanogr. Wks. Jap., 9 (1), 61-85.
- 59) Kikuchi, K. (1938): Studies on the vertical distribution of the plankton crustacea. II. The reversal of phototropic and geotropic

- signs of the plankton crustacea with reference to the vertical movement. *Rec. oceanogr. Wks. Jap.*, 10, 17-42.
- 60) 菊池健三 (1946): 動物の行動. 河出書房, 東京.
- 61) Knight-Jones, E. W. (1955): Responses of some marine plankton animals to changes in hydrostatic pressure. *Nature*, 175 (4465), 941-942.
- 62) Lance, J. (1962): Effect of water of reduced salinity on the vertical migration of zooplankton. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 42, 131-154.
- 63) Loeb, J. (1918): Forced movements, tropisms and animal conduct., pp. 47-49. In E. J. Kormondy, (Editor), *Reading in ecology*, (1965). Prentice-Hall, London.
- 64) Marshall, S. M. and A. P. Orr (1950): On the biology of *Calanus finmarchicus*. XI. Observations on vertical migration especially in female *Calanus*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 39, 135-147.
- 65) Michael, E. L. (1911): Classification and vertical distribution of the Chaetognatha of the San Diego region. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 8, 1-21.
- 66) 水野寿彦 (1964): 日本淡水プランクトン図鑑. 保育社, 東京.
- 67) Moore, H. B. (1950): The relation between the scattering layer and the Euphausiacea. *Biol. Bull.*, 99, 181-212.
- 68) Moore, H. B. (1952): Physical factors affecting the distribution of euphausiids in the North Atlantic. *Bull. mar. Sci. Gulf and Caribbean*, 1 (4), 287-305.
- 69) Moore, H. B. (1955): Variations in temperature and light response within a plankton population. *Biol. Bull.*, 108 (2), 175-181.
- 70) Moore, H. B. (1958): *Marine ecology*. Wiley, New York.
- 71) Moore, H. B., H. Owre, E. C. Jones, and T. Dow (1953): Plankton of the Florida Current. III. The control of the vertical distribution of zooplankton in the daytime by light and temperature. *Bull. mar. Sci. Gulf and Caribbean*, 3, 83-95.
- 72) Moore, H. B. and E. G. Gorwin (1956): The effect of temperature, illumination, and pressure on the vertical distribution of zooplankton. *Bull. mar. Sci. Gulf and Caribbean*, 6 (4), 273-287.
- 73) Moore, H. B. and D. L. O'berry (1957): Plankton of the Florida Current. IV. Factors influencing the vertical distribution of some common copepods. *Bull. mar. Sci. Gulf and Caribbean*, 7 (4), 297-315.
- 74) Moore, H. B. and J. C. Bauer (1960): An analysis of the relation of the vertical distribution of three copepods to environmental conditions. *Bull. mar. Sci. Gulf and Caribbean*, 10 (4), 430-443.
- 75) Motoda, S. (1953): Observations on diurnal migration of plankton crustaceans in Lakes Shikotsu, Hokkaido, and Tsugarujuni, Aomori, and some experiments. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1 (1), 1-56.
- 76) Nicholls, A. G. (1933): On the biology of *Calanus finmarchicus*. III. Vertical distribution and diurnal migration in the Clyde Sea area. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 19 (1), 139-164.
- 77) Raymont, J. E. G. (1963): *Plankton and productivity in the oceans*. Pergamon Press, London.
- 78) Rice, A. L. (1962): Responses of *Calanus finmarchicus* (Gunnerus) to changes of hydrostatic pressure. *Nature*, 194 (4834), 1189-1190.
- 79) Rice, A. L. (1964): Observations on the effects of changes of hydrostatic pressure on the behaviour of some marine animals. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 44, 163-175.
- 80) Russell, F. S. (1925): The vertical distribution of marine macroplankton. An observation in diurnal changes. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 13 (4), 769-809.
- 81) Russell, F. S. (1926): The vertical distribution of marine macroplankton. IV. The apparent importance of light intensity as a controlling factor in the behaviour of certain species in the Plymouth area. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 14 (2), 415-440.
- 82) Russell, F. S. (1927): The vertical distribution of plankton in the sea. *Biol. Rev.*, 2 (3), 213-262.
- 83) Russell, F. S. (1928a): The vertical distribution of marine macroplankton. VI. Further observations on diurnal changes. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 15 (1), 81-103.
- 84) Russell, F. S. (1928b): The vertical distribution of marine macroplankton. VII. Observations on the behaviour of *Calanus finmarchicus*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 15, 429-454.
- 85) Russell, F. S. (1931): The vertical distribution of marine macroplankton. XI. Further observations on diurnal changes. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 17 (3), 767-784.
- 86) Russell, F. S. (1934): The vertical distribution of marine macroplankton. XII.

- Some observations on the vertical distribution of *Calanus finmarchicus* in relation to light intensity. Biol. Bull., 65, 402-436.
- 87) Schallek, W. (1942): The vertical migration of the copepod *Acartia tonsa* under controlled illumination. Biol. Bull., 82, 112-126.
- 88) Schallek, W. (1943): The reaction of certain crustacea to direct and to diffuse light. Biol. Bull., 84, 98-105.
- 89) Smith, F. E. and E. D. Baylor (1953): Color responses in the Cladocera and their ecological significance. Amer. Natural., 87 (832), 49-55.
- 90) Spooner, G. M. (1933): Observations on the reactions of marine plankton to light. J. mar. biol. Ass. U. K., 19 (1), 385-438.
- 91) 鈴木恒由 (1966): 東部インド洋 (ジャワ南方水域) における DSL について. 魚群探知機によるマグロ資源研究協議会報告. p. 65-87, 日本水産資源保護協会編.
- 92) 鈴木恒由・伊藤 準 (1967): 北西部太平洋水域における DSL について. I. 垂直移動, 水中照度及びプランクトン量などについて. 日水誌, 33 (4), 325-337.
- 93) Sverdrup, H. U., M. W. Johnson, and R. H. Fleming (1942): The oceans, their physics, chemistry, and general biology. Prentice-Hall, London.
- 94) Tanaka, O. (1965): The pelagic copepods of the Izu region, middle Japan, Systematic account XIII. Parapontellidae, Acartiidae and Tortanidae. Publ. Seto mar. biol. Lab., 12 (5), 379-408.
- 95) Tucker, G. H. (1951): Relation of fishes and other organisms to the scattering of underwater sound. J. mar. Res., 10, 215-238.
- 96) Umminger, B. L. (1968a): Polarotaxis in copepods. I. An endogeneous rhythm in polarotaxis in *Cyclops vernalis* and its relation to vertical migration. Biol. Bull., 135 (1), 239-251.
- 97) Umminger, B. L. (1968b): Polarotaxis in copepods. II. The ultrastructural basis and ecological significance of polarized light sensitivity in copepods. Biol. Bull., 135 (1), 252-261.
- 98) 上野福三 (1964): 海洋における光学的現象とプランクトン. 日仏海洋学会誌 "うみ", 2 (1), 55-58.
- 99) Vinogradov, M. E. (1962): Feeding of the deep-sea zooplankton. Rapp. Cons. Explor. Mer, 153, 114-120.
- 100) 和達清夫, 他 (1960): 海洋の事典, 東京堂出版, 東京.
- 101) Waterman, T. H. (1950): A light polarization analysis in the compound eye of *Limulus*. Science, 111, 252-254.
- 102) Waterman, T. H. (1954a): Polarized light and angle of stimulus incidence in the compound eye of *Limulus*. Proc. nat. Acad. Sci. Wash., 40, 258-262.
- 103) Waterman, T. H. (1954b): Polarization patterns in submarine illumination. Science, 120, 927-932.
- 104) Waterman, T. H. (1961): Light sensitivity and vision. pp. 1-64. In T. H. Waterman, (Editor), The physiology of crustacea. II. Sense organs, integration, and behaviour. Academic Press, New York.
- 105) Waterman, T. H., R. F. Nunnemacher, F. A. Chace, Jr. and G. L. Clarke (1939): Diurnal vertical migration of deep-water plankton. Biol. Bull., 76, 256-279.
- 106) Welsh, J. H., F. A. Chace, Jr. and R. F. Nunnemacher (1937): The diurnal migration of deep water animals. Biol. Bull., 73 (2), 185-196.
- 107) Whitney, L. V. (1946): The angular distribution of characteristic diffuse light in natural waters. J. mar. Res., 4, 122-133.
- 108) Worshington, E. B. (1931): Vertical movements of freshwater macroplankton. Int. Rev. Hydrobiol., 25, 394-436.
- 109) Yamazi, I. (1957): Plankton investigation in inlet water along the coast of Japan. XX. Diurnal change of plankton animals at an innermost station in Wakayama Harbor. Publ. Seto mar. biol. Lab., 6 (2), 109-224.
- 110) 吉村信吉 (1937): 湖沼学, 山省堂, 東京.

Summary

Recently, the attention has been drawn to the vertical migration of planktonic crustaceans in the fact that the phenomenon is an interesting subject not only as itself but also as a problem concerned in the transport of living organic substances from surface to deep layers in the ocean. In the present paper, the moving behaviour of planktonic crustaceans to light and the mechanism of the vertical migration were analysed under the conditions of various surface light intensities and extinction coefficients of water.

The media of various extinction coefficients were prepared by regulating the volume of

blue-black ink to be dropped into seawater or freshwater filled in glass tube-tank (5 cm diameter \times 100 cm height). The intensity of underwater illumination of the tube was measured by photometer with Selenium photo-cell. It was observed that the planktonic crustaceans (some species of copepods and daphnids) gave rise to the vertical migration in the tube when the surface light intensity was changed gradually. In the case of adult, their moving behaviour was recognized to be a photokinetic one showing that their swimming speed towards the light source was regulated by the intensity of underwater illumination at the depth where the animals were present, while in immature, it was likely to phototaxis. When the surface light intensity of artificial light source was changed, the depth of distribution-centre (Z) of the species living in surface layer or the intensity of illumination at the depth (I_z) could be given by the following equation with two parameters, surface light intensity (I_0) and extinction coefficient of water (μ);

$$I_z = aI_0^b, \quad a = f(\mu)$$

where 'a' and 'b' are constants having each a different value by species. In the case of *Daphnia pulex*, for example, the equation was given as follows;

$$\log I_z = (1.021 - 0.035 \mu) + 0.603 \log I_0$$

$$Z = \frac{2.3}{\mu} (0.397 \log I_0 + 0.035 \mu - 1.021)$$

and, for *Acartia erythrea*, 'a' in the equation is $0.467 - 0.085 \mu$, and 'b' is 0.676. It was confirmed that the depth of the distribution-centre of these species calculated from the above equation corresponded with the actual one from the field observations. Thus, it was approved that the general equation could be sufficiently applied to estimate the depth where these species distributed in the daytime in the sea or lake. In the species living in surface layer, it was recognized that the value of 'b' in the above equation was positive, and under the condition of a constant coefficient (μ), the higher the surface light intensity (I_0), the deeper the depth of the distribution-centre (Z). The intensity of illumination at the depth (I_z) does not show such a constant value as had been described by many authors. According to the present reconsideration about the data from the observations of DSL or SSL, it was revealed that the higher the surface light intensity, the lower the intensity of illumination at the depth, that is to say, the intensity of illumination at the depth of DSL was given by the following equation;

$$I_z = aI_0^{-b}$$

It was seen, in detail, that 'b' value in both $I_z - I_0$ relationships changed gradually to a smaller value as the surface light intensity became higher. In the species living in surface layer, however, 'b' value was regarded to be constant within the limits of empirical condition. Then, it is well known that, as the light is transmitted to the deeper layer, the degree of the angular distribution becomes more uniform. It was observed in *A. erythrea* and other species that when the angular distribution became extremely uniform (almost completely diffused light condition), the planktonic organisms could not maintain their position and regardless of the intensity of illumination they sank passively down as they were in the dark condition. Therefore, it is apparent that these species are directly susceptible and react to a certain directional component in the angular distribution of the transmitted light at the depth.

It is considered that the difference of the $I_z - I_0$ relationships between the species living in surface and deep layers and the change of 'b' value with surface light intensity are caused by the difference of the functional character of their light receptor and the change of the light spectra with depths. The wavelengths of the transmitted light in such a depth as DSL appears are dominant at the range between 470-480 m μ , for which the photosensitive pigment in light receptor of organisms in DSL has been reported to show the largest absorbance. Whereas, the species living in surface layer are susceptible and react to the transmitted light of the wide range of wavelengths. Therefore, the different signs of 'b' in the above mentioned equations given for the species living in surface and deep layers can be understood as the results of measuring the light intensity by the Selenium photometer which is susceptible to a certain range of wavelength of light. Thus, it can be concluded that the animals migrate tracing photokinetically the depth of equal intensity of underwater illumination of vertically directional light which is susceptible to the photo-receptor.

In addition, it is recognized that, according to the character of light in water, the product of the rate of illumination change per unit of depth in meter (dI_z/dZ) and the reciprocal of

the intensity of illumination at certain depth ($1/I_z$) indicates a constant value. When the species living in surface layer undergo the vertical migrations, they show upward or downward migration with restless up-and-down small movements. On this basis, it can be said that the maintenance of the positions of species living in surface layer (which adapt to relatively high light intensity) is determined by the change of the magnitude of dI_z/dZ , while that of species living in deep layer (which adapt to very weak light intensity) may be determined mainly by that of the magnitude of I_z itself.