

## 橈脚類ノープリウスの形態、生態、分類 ならびに分化に関する研究

古賀文洋

Morphology, Ecology, Classification and Specialization of  
Copepods Nauplius

Fumihiro KOGA

Nauplii of copepods (Crustacea) are the source for copepodite and adult stages, and an appropriate prey for small carnivores including fish larvae.

Newly hatched nauplii were obtained from the egg-carrying females and pelagic eggs spawned by matured females in the laboratory. Females and some nauplii were also collected from the coastal waters of north-west Kyushu.

Cyclopoida nauplii are oval or rice grain-shaped. The dorso-ventrally depressed Harpacticoida nauplii with the reduced appendages creep on the substratum. Calanoida nauplii have various pelagic forms having compound caudal armature and appendages, with many setae adapted to the floatation.

Mandible of Cyclopoida nauplii has the fork-like prehensile setae on endopodite to capture food. Excluding *Longipedia*, Harpacticoida nauplii have the mandible with a strong scythe-like hook terminally on endopodite to collect food. In Calanoida, the mandible of last nauplius stage has the rudimentary cutting edge on coxa and endopodite with a branch-like trap for collecting food.

In Calanoida, the nauplii of *Eucalanus* (Amphascandria) and *Sinocalanus* (Heterarthrandria) have asymmetrical caudal armature, which is the modification of *Calanus* (Amphascandria) type. In Harpacticoida, a median spine of *Longipedia weberi* nauplius becomes short accompanying with growth, and disappears in later stages. The 1st nauplius stage of *Microsetella norvegica* has the process at the end of body, like a median spine of *Longipedia*. The other nauplii have no process, and have symmetrical caudal armature resemble to that of Cyclopoida.

Maxillule of Harpacticoida nauplii appears in the 2nd or 3rd stages as a ventral seta, and is rudimentary in later stages. In Cyclopoida nauplii it appears in the 2nd or 3rd

## 古賀

stages as a seta, and grows 2-lobed appendage as in *Longipedia*. In Calanoida nauplii, maxillule appears in the 4th stage as a rudimentary appendage, with several setae in Amphascandria. It appears in the 2nd or 3rd stages as a seta in Heterarthrandria, and grows 2-lobed appendage during later stages. In Centropagidae (Heterarthrandria), *Centropages* nauplius indicates the Amphascandria type, while *Sinocalanus* nauplius reveals the Heterarthrandria type concerning maxillule growth.

Finally, it is concluded that the developmental type of caudal armature and maxillule could be classified depending on the degree of specialization: from Amphascandria, through Heterarthrandria, to the type of Harpacticoida, Cyclopoida and parasitic species including pseudonauplius of *Clavella*. Namely, the specialization in copepod nauplii indicates the simplification of shape, short cut of stage, and the degeneration.

## 目 次

緒論	100
第1章 研究史	102
第2章 形態特性	106
2・1 体形	107
2・2 付属肢	109
2・2・1 第1触角	109
2・2・2 第2触角	110
2・2・3 大顎	111
2・2・4 第1下顎	112
2・3 尾部保護装置	113
2・4 考察	114
第3章 生態特性	118
3・1 繁殖生態	118
3・2 運動および摂餌	120
3・2・1 運動	121
1 浮遊型 ( <i>Calanus</i> 型)	122
2 準浮遊型 ( <i>Cyclops</i> 型)	122
3 擬浮遊型 ( <i>Caligus</i> 型)	122
4 ほふく型 ( <i>Harpacticus</i> 型)	122
3・2・2 摂餌	122
1 濾過摂餌型 ( <i>Calanus</i> 型)	122
2 擬肉食型 ( <i>Cyclops</i> 型)	122

3 雜食型 ( <i>Acartia</i> 型) .....	122
4 デトリタス摂餌型 ( <i>Harpacticus</i> 型) .....	122
5 油球栄養型.....	123
3・3 寄生.....	123
3・4 考察.....	124
第4章 種特性と検索.....	126
4・1 種特性.....	127
4・1・1 Calanoida.....	128
(A) 対称尾部保護装置型.....	128
1 腹部屈曲型 ( <i>Calanus</i> 型) .....	128
(1) 大型.....	128
(2) 中型.....	129
(3) 小型.....	130
2 前端偏平卵型.....	133
(B) 非対称尾部保護装置型.....	135
3 肥大菱卵型.....	135
(1) 短尾刺毛型.....	135
(2) 長尾刺毛型.....	137
4 両生類幼生型 (細長後体部分離型) .....	138
(1) 長甲殻型 (強大尾刺毛型) .....	138
(2) 短甲殻型.....	139
5 長卵型 (後・背尾刺毛型).....	141
(1) 腹鉤型 ( <i>Centropages</i> 型) .....	141
(2) 無腹鉤型.....	143
i) 橋状触角型.....	143
ii) 羽状触角型 ( <i>Pseudodiaptomus</i> 型) .....	144
6 五角卵型 ( <i>Tortanus</i> 型) .....	146
7 長身型.....	147
(1) 長 <i>Calanus</i> 型 ( <i>Eucalanus elongatus</i> 型).....	147
(2) 三角頭型 (楔型).....	149
i) 右強大尾棘型 ( <i>Rhincalanus</i> 型).....	149
ii) 左強大尾棘型 ( <i>Pontella</i> 型).....	150
a 左大尾棘型.....	150
b 極大尾棘型.....	151
4・1・2 Harpacticoida .....	153
1 卵一西洋梨型 ( <i>Longipedia</i> 型) .....	153

古賀

2 偏平卵型 ( <i>Microsetella</i> 型).....	158
3 円盤型 ( <i>Harpacticus</i> 型).....	159
(1) 小触角型.....	159
(2) 極小触角型.....	161
4 · 1 · 3 Cyclopoida.....	164
1 短触角型.....	165
(1) 短棒状触角型.....	165
(2) L字状触角型 ( <i>Oithona</i> 型).....	165
2 長触角型.....	166
(1) 長刺毛型 ( <i>Oncaeaa</i> 型).....	166
(2) 米粒型 (擬 <i>Oncaeaa</i> 型).....	169
4 · 2 検索.....	181
4 · 2 · 1 発育段階の検索.....	182
I Calanoida.....	182
II Cyclopoida .....	182
III Harpacticoida .....	183
4 · 2 · 2 目の検索.....	183
4 · 2 · 3 科, 属, 種の検索.....	184
I Calanoida .....	184
1 科, 属の検索.....	184
2 種の検索.....	185
(1) <i>Calanus</i> 型.....	185
(2) Eucalanidae .....	185
(3) Euchaetidae .....	185
(4) Centropagidae .....	186
i) <i>Sinocalanus</i> 属.....	186
ii) <i>Centropages</i> 属.....	186
(5) Pseudodiaptomidae .....	186
i) <i>Pseudodiaptomus</i> 属.....	186
(6) Temoridae .....	187
i) <i>Temora</i> 属.....	187
ii) <i>Eurytemora</i> 属.....	187
(7) Pontellidae .....	187
i) <i>Labidocera</i> , <i>Epilabidocera</i> 属.....	187
ii) <i>Pontellopsis</i> 属.....	188
(8) Acartiidae .....	188

(9) Tortanidae .....	188
II Harpacticoida .....	189
1 属の検索.....	189
2 種の検索.....	189
(1) <i>Longipedia</i> 属.....	189
(2) <i>Microsetella</i> 属.....	190
(3) <i>Euterpina</i> 属.....	190
(4) <i>Tigriopus</i> 属.....	190
(5) <i>Tisbe</i> 属.....	190
III Cyclopoida .....	191
1 属の検索.....	191
2 種の検索.....	191
(1) <i>Oithona</i> 属.....	191
(2) <i>Oncaeaa</i> 属.....	191
(3) <i>Corycaeus</i> 属.....	192
4・3 考察.....	192
第5章 原始型および分化.....	193
5・1 原始型.....	194
5・1・1 繁殖生態.....	194
5・1・2 食性.....	196
5・1・3 遊泳法.....	198
5・1・4 尾部保護装置.....	198
5・2 系統的発育特性.....	200
5・2・1 <i>Longipedia</i> の特性.....	200
5・2・2 <i>Centropagidae</i> の特性.....	202
5・2・3 第1下顎の意義.....	204
5・3 種間関係と分化.....	205
5・3・1 Calanoida .....	205
5・3・2 Harpacticoida .....	207
5・3・3 Cyclopoida および寄生性橈脚類.....	209
5・3・4 成体の非対称性.....	210
5・4 考察.....	211
(1) 原始種.....	212
(2) 単純化.....	212
第6章 論議.....	214
6・1 形態および生態の原始性とその分化.....	214

6・2 発育特性と分化	219
摘要	221
文献	223

## 緒論

橈脚類は、世界の淡、海水域に広く分布するが、特に海洋の生態系では、一次生産者と高次消費者をつなぐ一次消費者としての重要な位置を占める生物である。また、その幼生は、橈脚類個体群の生態、系統などの研究においても重要な鍵となるノープリウスである。

甲殻類の中で橈脚類は、その幼生が無節卵型の典型的なノープリウスとして孵化し、水中の自由な遊泳生活のための基本型を持った原始的動物である。ノープリウスは6回の脱皮後コペポダイト期になるが、この時、その体形は生涯の中で最も著しい変化をする。このようにノープリウスは、体節、付属肢の構造および体形がコペポダイト期および成体と異なっており、形態のみでノープリウスと成体を関連づけることが困難である。それゆえ、橈脚類の生活史、特に、ノープリウスの研究には飼育による個体の形態変化の追求が必要である。

橈脚類ノープリウスの体構造をみると、付属肢として第1触角、第2触角および大顎がある。この外、メタノープリウスには第1下顎、第2下顎および遊泳脚の原基も出現する。ノープリウス体後部には尾刺毛、棘および鉤からなる尾部保護装置があり、これらは様々な種の特徴を示す。第1触角は感覚器官および運動器官としての性格を持つ。この第1触角の長さおよび刺毛の長さと数には種による変化がある。そのため、逆に、その形状からノープリウスの運動力および生息場所が判断される。第2触角および大顎は2枝型付属肢である。一般的にみて、それらの外枝は運動に関係し、底節、基節および内枝は口器の補助器官であり、その形状から摂食習性が判断できる。第1下顎の出現時期および発育にはグループ特性がある。例えば、Calanoida グループの第1下顎は、Harpacticoida および Cyclopoida グループより出現時期が遅いが、それより発育した付属肢になる。反対に、Harpacticoida グループは、第1下顎は原基としての1～2本の刺毛に留まる。尾部保護装置は、Calanoida では複雑な非対称形であり、Harpacticoida および Cyclopoida では簡単な対称形である。概して、長い刺毛を多数備えた長い付属肢を持つ種類は浮遊性であり、少数の刺毛を備えた短い付属肢を持つ種類は遊泳力が劣る。このようなノープリウスの形態的特性を生態的特性と比較検討し、体系化することは橈脚類研究に必要であり、成体の研究のみでは根拠の少なかった進化についての考察にも多くの論拠を提供すると考えられる。

橈脚類の寿命は数か月とみられ、それらは増殖期以外の期間を若令期かまたは耐久卵として過す。この若令群は次の増殖適期になると成長し、新しい世代を産出する。また、耐久卵は増殖適期に孵化し、新しい世代のノープリウスとして出現する。このようなノープリウスは非常に小さいが、コペポダイトおよび成体への重要な予備群を構成している。実際、ノープリウスの出現割合が高い個体群は増殖の盛んな状態にあり、その個体群は増大期にある。橈脚類の群は、個体群の種類、発育段階別組成が季節または場所で異なるが、それは海洋生態系における小型肉食動

物の理想的な餌として食物連鎖の中で重要な役割をはたす。それゆえ、橈脚類の分布および組成は海流、水塊の動き、更に漁場の指標として利用できる。

橈脚類は、種苗生産、稚仔魚飼育に際し、ワムシ類に次ぐ時期の重要な餌として採集または培養して使用されている。培養できる橈脚類は少なく、その代表種は *Tigriopus japonicus* MORI である。しかし、本種は浮遊性でなく這い回る習性を持ち、理想的な餌料ではない。このため、餌として有効と考えられる数種について大量培養の可能性が研究されている。

以上のように橈脚類の研究は動物学的にのみならず、海洋学的および水産学的にも重要で、その基礎として生活史を明らかにする必要がある。更に、その一環としてノープリウスの体形、付属肢および尾部保護装置の形態、更に、生態の研究が必要である。また、それらの成長に伴う変化、種類間の差異などを比較検討して類型化し、橈脚類のノープリウスに関する知見を体系化する必要がある。

次に、採集、飼育など研究法を述べる。本研究でとり扱った標本は、主として九州北西部、福岡市周辺の内湾から沖合までの水域で採集した橈脚類のノープリウスである。橈脚類のノープリウスの分類に関する知見は少ない。このため、採集試料のうち種名の明らかな成体を飼育し、ノープリウスを得て種名を明らかにした。また、ノープリウスを飼育し、成長による形態の変化を追跡観察して、同定の助けとした。

採集方法としては、外洋性のやや大型種は口径45cm、長さ160cmの円錐形の採集網（濾過部網、GG-54、目合-0.33mm）によって海底から表面までの垂直曳で採集した。沿岸の小型種および一部のノープリウスは、口径30cm、長さ120cmの円錐形の採集網（濾過部網 NXX-13、目合-0.1mm）によって採集した。

採集した標本中の携卵個体は、直ちに200～300mlのビーカーに個別に分離した。浮遊卵を産出する種類は、産卵直前の個体を検鏡して個別にビーカーに分離し、飼育した。未成熟個体は、雌雄の各1対を同一ビーカーに入れて飼育した。また、未選別の採集標本は混合種のまま0.5, 1,あるいは5lのビーカーに珪藻などの餌と一緒に入れて数日間飼育した。この間に、健全な個体を前記の方法で分離し、小型容器で個別に飼育した。浮遊卵および孵化幼生の出現後、容器から成体のみを取り除き、幼生の生育をみた。また、天然に出現するノープリウスを分離し、成体までの飼育を試みた。飼育中の水温変化防止のため一部の容器は、恒温器中に、一部の容器は、ほぼ恒温の流水中に設置した。餌としては、海産の单細胞藻類 (*Chlorella* sp., *Chaetoceros* sp., *Nitzschia* sp.), 酵母, 原生動物などを使用した。

本研究では、まず種名の明らかな成体を飼育し、それより生ずるノープリウスを得てノープリウスの同定に資し、また、その成長過程を追求することに力点をおいた。次に、ノープリウスの体形、付属肢、すなわち、第1、第2触角、大顎、および第1下顎、更に、尾部保護装置などについての成長による形態変化を模式化し、また、種間の関係を検討し、類型化を試みた。このようにして、ノープリウスの発育段階を明らかにし、従来知見の乏しかったノープリウス期の同定に資する検索表を作成した。更に、各グループの比較研究に基づいて、橈脚類の原型を推測し、それからの分化についても考察した。

## 第1章 研究史

本論は橈脚類の生活史に出現するノープリウスを対象にしている。この研究のため、橈脚類のノープリウスに関する研究の歴史をみて、研究の流れを知り、知見を集約することが重要である。更に、このような知見を橈脚類ノープリウスの類型化、橈脚類研究の体系化に役立て、海洋生産上重要な役割を担う橈脚類の動的生態研究の礎石とする必要がある。

海洋における橈脚類およびそのノープリウスは1719年に LEEUENHOCK によって最初に記載されている (DIETRICH, 1915)。また、LEEUENHOCK は、*Cyclops* (Copepoda) の胚、卵の孵化、ノープリウスを観察し、また、雌成体が産卵後その卵を捕食することを認めた。更に、彼は死んだ成熟雌の卵嚢から幼生をとり出すことも行った。1770年には、GUNNERUS が *Calanus finmarchicus* を *Monoculus finmarchicus* として記述した (MARSHALL and ORR, 1955)。DIETRICH (1915)によれば、MÜLLER は、1776年に、*Cyclops* を昆虫として考えていたが、同じ年に、*Cyclops longicornis* の名の橈脚類として記述した。更に、彼は、ノープリウスに対し *Nauplius* および *Amymone* 属を作った。DEGEER は、1783年に橈脚類 (*Monoculus*) の胚とノープリウスを記述した。19世紀に入って1820年には、JURINE は胸節を持つノープリウスを詳細に記述し、1833年には RATHKE は橈脚類の若い形態としてのノープリウス (*Cyclops quadricornis* 二期のノープリウスおよび二期のコペポダイト) を記述した。KOCH は、1835年に *Diaptomus hyalina* である *Glaucea hyalina* を記述した。HOEKS は、1877年に橈脚類の卵発生および *Cyclops* ノープリウス、更に、*Canthocamptus staphylinus* の二つのノープリウスを記述した。SØMME (1934)によると、KRØYER は1845年に *Calanus hyperboreus* ノープリウス6期および第2、第3のコペポダイト期を記述した。GURNNEY (1934)によると、CLAUS は1866年に *Calanella* の幼生として長いノープリウスの概形を図示した。1881年には、GROBBEN が橈脚類 (*Cetochilus septentrionalis* GOODSR = *Calanus finmarchicus* GUNNERUS) の発育、第1、第2、第4、第5ノープリウス期および第1コペポダイト期について初めてある程度の確かさで記述をした。けれども彼は、ノープリウスの分類学的な性格および明確な脱皮回数の記載をしなかった。1882年になると、REHBERG は *Cyclopoida* の発育をあつかい、初期のコペポダイト期に興味を示した。1892年には、CANU は海洋橈脚類の発育を記述し、また、MAUPUS は海洋 Harpacticoida の *Belisaris viguieri* の発育を記述し、更に、その橈脚類の幼期を含む12期の発育段階を認めた。1894年には、MRÁZEK は *Epaclophanus richardi* MRÁZEK の後期ノープリウスを描写した。1895年には GIESBRECHT はコペポダイト期への脱皮の観察によって *Rhincalanus nasutus* GIESBRECHT ノープリウスを同定した。更に、1907年に KLINTZ は、*Cyclops* の正常な後期の成長には6回の脱皮があることを記述した。CLAUS (1893) は *Cyclops* および *Pontellina* の発育を記述している。20世紀になると、OBERG (1906) はキール湾産橈脚類のノープリウス6期およびコペポダイト6期の発育について優れた研究を行った。

このように18世紀には、橈脚類のノープリウスの存在が確認され、報告されているが、系統だ

った研究報告はない。橈脚類の分類が体系づけられた19世紀後半になって、ノープリウスの科学的研究が緒についた。現在のノープリウス研究の端緒をなしたのは、20世紀初頭の OBERG である。それ以後、DIETRICH, LEBOUR, NICHOLLS, JOHNSON, 花岡など多くの研究者によって橈脚類の生活史の研究が進められた。

次に、20世紀前半の橈脚類生活史の研究をみる。DIETRICH (1915) は、*Diaptomus vulgaris* SCHMEIL, *Cyclops strenuus* FISHER と *Canthocamptus staphylinus* の胸節、遊泳脚および尾叉、更に、完全なノープリウス（2期のオルトノープリウスおよび3期のメタノープリウス）および第1コペポダイト期を記述した。MURPHY (1923) は、卵から成体まで、ノープリウス6期、コペポダイト5期、および成体、を通して飼育した。GURNEY (1930) は、*Longipedia* の3型、緑色（I型）、桃色（II型）、黄色（III型）の幼生を記載した。NICHOLLS (1936) によれば、この緑色（I型）は、*Longipedia coronata* CLAUS に類似し、体構造から *Longipedia minor* T. and A. SCOTT と同定される。更に、桃色（II型）は疑いもなく *Longipedia scotti* G. O. SARS に属する種とした。ELSTER (1932) は、*Heterocoope weismanni* IMHOFF の発育および胸脚の形態を記述した。GIBBONS and OGILVIE (1932) は *Oithona helgolandicus* CLAUS および *Oithona spinirostris* CLAUS の発育段階について記述した。NICHOLLS (1934) は *Euchaeta norvegica* BOECK の発育段階を記述した。PINE (1934) は *Cyclops viridis* JURINE の卵から成体までの変態を記述した。CAMPBELL (1934) は *Calanus tonsus* BRADY および *Euchaeta japonica* MARUKAWA の生活史（付属肢及び遊泳脚）を記述した。JOHNSON (1934a) は、*Tortanus discaudatus* (THOMPSON and SCOTT) の浮遊卵を同定し、本種の生活史を記述し、更に、*T. discaudatus* の成長段階の検索表も作った。JOHNSON (1934b) は、*Epilabidocera amphitrites* McMURRICH の発育段階を記述し、その検索表を作った。また、JOHNSON (1935) は、*Labidocera trispinosa* および *Labidocera jollae* の発育段階を記述し、それらの検索表を作った。GURNEY (1934) は、*Rhincalanus cornutus* ノープリウスの5期およびコペポダイトの5期、更に、*Rhincalanus nasutus* ノープリウスの4期を記述した。また、STEUER (1935) は *Rhincalanus gigas* ノープリウスの4期およびコペポダイトの3期を記述した。NICHOLLS (1935) は、*Longipedia coronata* CLAUS, *Longipedia scotti* G. O. SARS, および *Longipedia minor* T. and A. SCOTT の幼期を記載し、GURNEY の*Longipedia* 3型と比較した。FRASER (1936) はイギリスのマン島のプールにおける *Tigriopus furvus* (FISHER) の出現、生態、更に、生活史を報告した。この FRASER (1936) のノープリウス期の記載には、第4期が欠けており、そのノープリウス期は6期である（花岡、1944）。JOHNSON (1937) は、*Eucalanus elongatus* DANA var. *bungii* GIESBRECHT の発育段階について研究し、そのノープリウス期の検索表を作った。花岡 (1940) は、三崎沿岸エビ島の岩礁プールにおける *Tigriopus japonicus* MORI ノープリウスについて研究し、更に、橈脚類的一般的生殖法についても記述した（花岡、1942）。NICHOLLS (1941) はドンガラ（西オーストラリア、ジエルドトン南部）における *Metis jusseaumei* (RICHARD) の発育について報告した。JOHNSON (1948) は、*Pseudodiaptomus euryhalinus* JOHNSON の発育を報告し、更に、JOHNSON and OLSON (1968) は *Tisbe furcata* (BAIRD) の生活史およびその生物学的研究をした。千葉

## 古賀

(1956) は橈脚類分類研究の中で、橈脚類の発育も記述している。花岡 (1952) は *Oncaeа mediterraneа* および *Corycaeus* sp. の数個のノープリウスを記述した。また、花岡 (1952) は、遊泳型橈脚類ノープリウスの 2 型について記述し、更に、ノープリウス付属肢の発育を比較し、橈脚類ノープリウスの検索表を作った。

20世紀前半における橈脚類生活史の研究は多数の研究者によって行われた。この中では JOHNSON による橈脚類生活史の研究は多岐に亘り、優れた内容である。

このような多数のノープリウスを対象にした研究と異なり、特定種、特に *Calanus finmarchicus* について深く掘り下げた研究をしたのは MARSHALL and ORR (1952, 1954, 1955) である。*Calanus finmarchicus* の発育については、LEBOUR がすでに1916年に研究しており、SØMME (1934) は *Calanus finmarchicus* および *Calanus hyperboreus* の発育模式図を作った。MARSHALL and ORR (1955) による海産橈脚類の生物学的研究における *Calanus finmarchicus* 研究のように CONOVER (1956) は *Acartia clausi* および *A. tonsa* の成長、分布、生理などを研究した。これらの研究から橈脚類の飼育による生理、生態研究が橈類研究の一つの重要な課題となった。

橈脚類を中心としたプランクトン群集には複雑な相互作用がみられる。例えば、橈脚類による小型単細胞藻類、纖毛虫類などの捕食、さらに橈脚類内における *Eucalanus*, *Euchaeta* などの大型種による幼生、若令期個体の捕食である。このような橈脚類にみられる食性は ODUM (1952), RILEY (1946), RILEY and BUMPUS (1946), RILEY (1947) などによって記述されているプランクトン群集中の複雑な相互関係、食物連鎖関係の一部分である。

20世紀前半に研究され、明らかになったノープリウスの種類は橈脚類の一部に過ぎない。しかし、20世紀後半には橈脚類の生活史、特にノープリウスについて多数の研究報告がある。次に、それらを年次別に列挙する。

LINDQUIST (1959) は *Limnocalanus grimaldii* ノープリウスを報告した。UMMERKUTTY (1960, 1964) は *Tisbintra joresi*, *Pseudodiaptomus aurivilli* および *Labidocera bengalensis* の生活史を記載した。GAUDY (1961) は *Temora stylifera* の幼期を、TOKIOKA and BIERI (1966) は *Microsetella gracilis* の幼期を記載した。古賀 (1960a, 1968b, 1970a, b) は *Pareuchaeta russelli*, *Centropages abdominalis*, *Centropages yamadai*, *Undinula vulgaris*, *Tigriopus japonicus* などのノープリウスの形態、更に、古賀 (1973) は成体の飼育によって得たノープリウスの形態を記載し、橈脚類増殖機構におけるノープリウスの重要性を強調した。BERNALD (1963) は *Euterpina acutifrons*, HAQ (1965) は *Euterpina acutifrons* および *Oithona nana* の発育を記載した。CRISAFI (1965) は *Pontella mediterranea*, GONZALEZ (1968) は *Diaptomus proximus*, GRICE (1968) は *Pseudodiaptomus coronatus*, LAWSON and GRICE (1970, 1973) は *Centropages typicus* および *Paracalanus crassirostris*, 更に、GIBSON and GRICE (1976) は *Pontella meadi* を記述した。HIRAKAWA (1974) は *Microsetella norvegica*, UYE and ONBE (1975) は *Pseudodiaptomus marinus* の発育を記載した。BJÖRNBERG (1965, 1966, 1967, 1972) は *Undinula vulgaris*, *Eucalanus pileatus*, *Eucalanus attenuatus*, *Macrosetella gracilis*, 更に、カリブ海の多数のノープリウスを報告した。TISBE 類については、THIA-ENG (1975) は *Tisbe longisetosa*, LOPEZ

(1980) は *Tisbe cucumariae* の生活史を報告した。*Oithona* 類については、GOSWAMI (1975) が *Oithona brevicornis* および *Oithona hebes*, UCHIMA (1979) は *Oithona brevicornis* の生活史を報告した。

橈脚類の大量飼育については米国では ZILLIOUX ら (1969, 1970) の *Acartia* 研究がある。日本では1970年代から仔稚魚の適正餌料確保のため橈脚類利用研究が始まった (古賀ら, 1972, 1973 a, 1973b)。その代表種は *Tigriopus japonicus* である。本種は、森 (1938) によって報告されており、その直後には時岡ら (1939) によってタイドプールにおける生態、塩分濃度と生活力の関係が研究された。本種の温度、塩分抵抗性については、松谷 (1958, 1960 a, 1960 b, 1961 a, 1961 b), 更に、各種化学薬品に対する抵抗性は、花岡 (1940) が報告した。武田 (1939, 1941 a, 1941 b, 1948, 1954) は、環境変化、各種薬品による本種の性決定について報告した。*Tigriopus japonicus* の産卵生態およびノープリウスについては花岡 (1940), 生活史については古賀 (1970) および伊藤 (1970) が報告し、高野 (1968, 1971) は、本種飼育の総括的報告をした。本種の増殖生態および飼育法については花岡 (1973), 北島 (1973), 古賀 (1973, 1975, 1976, 1977 a, 1977 b, 1978, 1979 a, 1979 b, 1979 c, 1981) などの研究があり、仔稚魚餌料化を試みた。また、古賀 (1976, 1980) は枝角類の魚類餌料化も試みた。

橈脚類の生活史の研究は、その飼育技術を発達させ、近年ではその卵の知見がえられ始めた。橈脚類卵の研究は20世紀前半では少なく、後半の JOHNSON (1934, 1967) による *Tortanus* 卵, MARSHALL and ORR (1952, 1954) による *Calanus* 卵の研究が著名である。BREWER (1964) も *Diaptomus stagnalis* 卵および孵化を報告した。古賀 (1968) は、橈脚類の多様な浮性卵を報告し、橈脚類の卵研究復活の端緒となった。SAZHINA (1968) は *Pontella mediterranea* および *Centropages ponticus* の卵を報告した。1970年代には橈脚類卵研究が増大している。LAWSON and GRICE (1970) は *Centropages typicus* 卵を研究した。KASAHIARA UYE and ONBE (1974, 1975 a, 1975 b), および弘田・宇野 (1977) らは橈脚類の天然卵を報告した。CORKETT and ZILLIOUX (1975) は *Acartia tonsa*, *Temora longicornis*, *Pseudocalanus elongatus* の産卵、岩崎・加藤・藤永 (1975) は *Acartia clausi* の成熟および産卵条件を研究した。橈脚類の精子形成および雄の生殖器について HEBERER (1924, 1932) は Calanidae, Eucalanidae, Euchaetidae, Temoridae, Centropagidae, Diaptomidae, Pontellidae, Metidae および Acartidae によって研究し、種間関係を模式化して報告した。

以上のように橈脚類の生活史の研究は多数にのぼるがまだ不完全である。それ故、生活史、特にノープリウスの研究の蓄積が必要である。

次に、対馬暖流の影響を受ける九州北西部水域に出現する橈脚類についてみると、森 (1929), MORI (1937), 山田 (1933, 1935), 千葉・鶴田 (1951), 田中 (1957), 田中・吉賀 (1958), TANAKA・IRIE・IIZUKA and KOGA (1961), TANAKA・KOGA ら (1962) の研究がある。更に、沿岸域の種類について古賀 (1973), 古賀・渡辺・大隈 (1974), 古賀・大内 (1975), 古賀 (1980) などの分類および生態研究がある。また、日本周辺における橈脚類分類の主な研究として、浮遊性橈脚類の研究 (MORI, 1973), 相模湾の Eucalanidae (田中, 1935), 更に、伊豆水域の橈脚

類に関する一連の研究 (TANAKA, 1956 a, 1956 b, 1958, 1963, TANAKA and OMORI, 1968) がある。これらの種類は、田中 (1957) による浮遊性橈脚類の綜説の中で日本近海浮遊橈脚類分類表として列挙されている。このような研究は本論の橈脚類成体の分類に参照した。

## 第2章 形態特性

橈脚類が属している甲殻類は水底、水中、潮干帶、岩礁、浮遊物、陸地、更に、寄生宿主の生物体などの多様な環境に適応した生活をし、その発育法および形態は変化に富む。ほとんどの甲殻類は水中で産卵する。孵化した幼生の体形および習性は成体と甚だしく異なる。この幼生は脱皮とともに急激な形態変化をもたらす変態をしながら成長する。幼生の孵化時期は種によって異なり、発育過程の種々の段階で孵化する。そのためノープリウス段階が自由遊泳体または卵中の胚体にあたる種がみられる。この孵化期の差は生殖生態分化に伴う卵形、卵黄量変化の影響が考えられる。例えば、卵径0.5~0.7mmの比較的に大きな卵を持つザリガニ類の孵化時期は遅く、孵化幼生の形態は成体に類似する。逆に、クルマエビ類卵の直径は小さく0.26~0.30mmであり、幼生はイセエビ類またはザリガニ類より早期に孵化する。この孵化幼生は成体と著しく異なった形態を持つノープリウスである。

橈脚類のノープリウスは、最小の基本型を示す水生の甲殻類で、孵化直後は、オルトノープリウスである。その体形は、無節の卵円型であり、3対の付属肢、すなわち、第1触角、2枝の第2触角および大顎を持つ。吻は、体前端にあり、種による大小の差がみられる。吻後方のノープリウス眼は、赤褐色であるが、種によって不明確である。腹側にある上唇は付属肢に囲まれ、その後端に細い多数の棘がある。第1触角は3節であり、端節には多数の刺毛がある。第2触角2枝であり、底節、基節、内枝および1~2本の刺毛を持つ数節の外枝からなる。大顎もまた、2枝であり、第2触角同様、底節、基節、内枝、外枝からなるが、口器の補助器官としての役割が大きい。このため、特異な摂餌をする *Harpacticoida* では内枝が著しく変形している。第1下顎は第2~4期に出現する。この時、幼生はオルトノープリウスからメタノープリウスに変化する。第1下顎は、初期には1個の刺毛などの原基として出現するが、ノープリウス後期には2葉になる。第2下顎は、第5期に原基として出現し、第6期にはより発育する。顎脚は、第2下顎と同様に、第5期に原基として出現し、第6期にはより発育する。遊泳脚としては第1、第2脚の原基が第6期に出現する。尾部保護装置 (*Caudal armature*) は体後部にある (Fig. 1)。

尾部保護装置を構成する刺毛 (seta) は、尾端部にあり、僅かに柔軟性がある。その側縁には整然とした多数の微細な棘がある。尾触毛 (feeler) は、柔軟であり、側縁の微細な棘がない。側面に微細な棘を持つ尾棘 (end spine) は、強く、柔軟性がない。この尾棘と刺毛との区別ができる尾部保護装置がある。微細な針状棘は腹部などにあり、列状棘もみられる。鉤 (hook) は、太く短い棘状突起である。種によってその側縁に鋸歯状構造がみられる。

尾部保護装置は、孵化直後には1対の感覚毛 (1対の棘または刺毛) のみであるが、ノープリ

ウスの成長に従って、尾棘、腹棘、更に、側棘が出現する。これらの棘の存在、左右の不等性などに種の特徴がある。例えば、発達した多数の棘を持つのは Calanoida の *Calanus*, *Eucalanus* および *Pontella* 型のノープリウスである。反対に、このような棘は Calanoida の *Eurytemora*, Harpacticoida, Cyclopoida および寄生種には存在しない。変型した棘状刺毛を持つ種として Calanoida の *Centropages* がある。このような尾部の棘は、同一種でも成長に従った変化を示す。

ノープリウスは、一般に 6 期があり、脱皮後コペポダイト期に変化する。コペポダイト期は成体とほぼ同様の形態的特徴を示すが、ノープリウスは親とは著しく異なる形態を示す。そのため、成体の形態からそのノープリウスを、またノープリウスの形態からその成体を推定することは困難である。橈脚類ノープリウスには、種の生態的特性の影響が現われ、様々な形態を示す (Fig. 2)。

## 2・1 体形

ノープリウスの体形、付属肢および尾部保護装置は、習性、特に、摂餌の習性に適応した変化を示す。橈脚類の Calanoida, Cyclopoida および Harpacticoida ノープリウスは、6 期であり、その全期に 3 対の機能的な付属肢がある。ノープリウスの体形および付属肢の形態は種類および

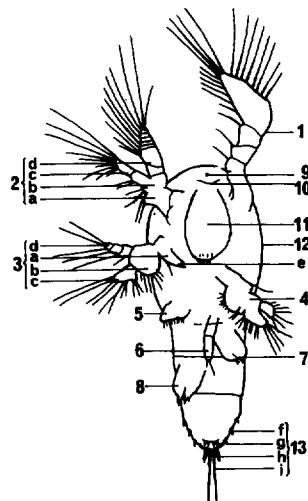


Fig. 1 Schematic diagram of the organization of copepod nauplius.

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

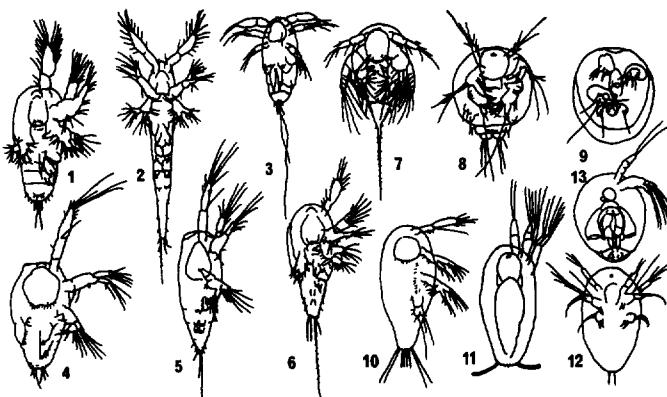


Fig. 2. Variation in shape of copepod nauplii.

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

発育段階によって異なる。ノープリウスは第6回の脱皮後、第1コペポダイト期に変態する。この時、橈脚類は急激な形態の変化を示す。コペポダイト期の体形および付属肢は成体の形態に類似し、この期間の変態に伴う形態変化は僅かである。第2次性徵は最初に第4期の第1触角、第5脚および腹節に現われる。

橈脚類の生活史は種類によって異なる。甚だしく変化しているのは寄生性の橈脚類である。真性の寄生種は、宿主に適応した変化をし、特異な体形を示す。しかし、いずれにしても大多数の寄生性橈脚類の孵化幼生は典型的なノープリウスである。魚類表皮の寄生種である橈脚類に近縁の鰓脚類のチョウ (*Argulus japonicus THIELE*) の胚は、卵中でノープリウス段階を経て、コペポダイト期まで発育し、孵化する。孵化後、チョウは4回脱皮をし成体に成長する。このように橈脚類は浮遊性から寄生性種まで多様な生態および生活史を示す。

*Calanus* 型ノープリウスは、最も浮遊生活に適応した体形であり、濾過摂餌の習性を示す。また、*Calanoida* の中で *Calanus* 以外のノープリウスは、*Calanus* 型から変化した体形を示し、摂餌生態も変化している。*Cyclopoida* ノープリウスの体形は、典型的な卵型であり、餌を捕食する機能的な付属肢を持つ。*Harpacticoida* ノープリウスの体形は、偏平な卵型であり、沈積した食物を摂餌するに適した機能的な付属肢を持つ。

*Calanoida* では多数のノープリウスが、非対称の尾部保護装置を持ち、変化に富む体形を示す。これらのノープリウスは甲殻が明確なものおよび未発育のものがある。また、*Calanus* 型ノープリウスは腹側に屈曲した背腹に可動の後体部がある。この形態を示す *Calanidae*, *Paracalanidae*, *Pseudocalanidae* などのノープリウスは体長の差によって3型、すなわち、大、中、小の *Calanus* 型に分けられる。例えば *Calanus hyperboreus* は大型、*Paracalanus* は小型であり、*Calanus sinicus* などは中型である。*Calanus* 型が変化した体形を示す *Eucalanus pileatus* などのノープリウスは短い紡錘型である。このノープリウスには、体前端に下向きのくちばし状の突起があり、*Calanus* 型のように屈曲する腹部がない。体後端の突出部は2分され、各々2個の刺毛がみられる。*Rhincalanus* ノープリウスは伸長した紡錘型であり、体前縁は鈍角である。体後部は次第に細くなり、そこに尾部保護装置がある。この尾部刺毛は左右非対称で、右側の刺毛が強く、長い。*Euchaeta* ノープリウスの体形は、卵型に近い西洋梨型であり、長い尾部感覚毛を持つ。しかし、*Euchaeta* 型形態を示す *Centropages furcatus* ノープリウスにはこの長い感覚毛はない。*Sinocalanus* および *Temora* のノープリウスの体形はオタマジャクシ型である。この類の甲殻は明白で、その形態は卵または長卵型である。*Centropages* ノープリウスは、やや伸びた卵型であり、体後部が次第に細長くなっている。尾端で体正中線に沿って後方に伸びた感覚刺毛および背方に伸びた感覚刺毛は他の尾刺毛より長い。*Eurytemora* ノープリウスの尾端にある刺毛中、内側の2本は他の刺毛より短い。*Pseudodiaptomus* ノープリウスの体形は水滴型であり、その後端に裂け目がある。*Pontellidae* のノープリウスは、*Rhincalanus* のように鈍角の体前部および細長い体後部を持つ紡錘型である。しかし、その尾部保護装置は、*Rhincalanus* と異なり、左の尾刺毛が強く長い。*Tortanus* のノープリウスは前端が平旦で、後端が丸味を帯び、第2触角が位置する両体側が最も膨らんだ5角の卵型である。*Acartia* ノープリウスは、前縁が平旦で、後縁が丸い

卵型であり、腹部に多数の棘がある。この体形は、*Tortanus* の体形に似るが、体側の膨らみがない。

*Harpacticoida* のノープリウスは背腹に偏平な体形であり、偏平卵型か円盤型である。第1触角は小さい。*Longipedia* ノープリウスの体形は強大な1本の尾棘を持つ卵型である。しかし、*Longipedia weberi* ノープリウスは西洋梨型である。このノープリウスの強大な1本の尾棘は成長に従って退化し、消失する。

*Cyclopoida* ではノープリウスの体形は、西洋梨型であり、やや細くなった体後部には対称の尾部保護装置がある。甲殻は未発育であり、明らかではない。寄生性の橈脚類ノープリウスの体形は*Cyclopoida* のように卵型であるが、その付属肢、尾部の刺毛などは未発育である (Fig. 3)。

一般に甲殻類のノープリウスは、卵型であり、対称の尾部保護装置を持つのが正常型である。橈脚類の初期のオルトノープリウスはこの正常型である。しかし、メタノープリウスは、環境に適応した種特有の形態を示し (Fig. 2)，一部の種では体形および付属肢が非対称になる。それゆえ、対称の尾部保護装置を持ち卵型の体形を示すノープリウスがノープリウスの原型であると考えられる。

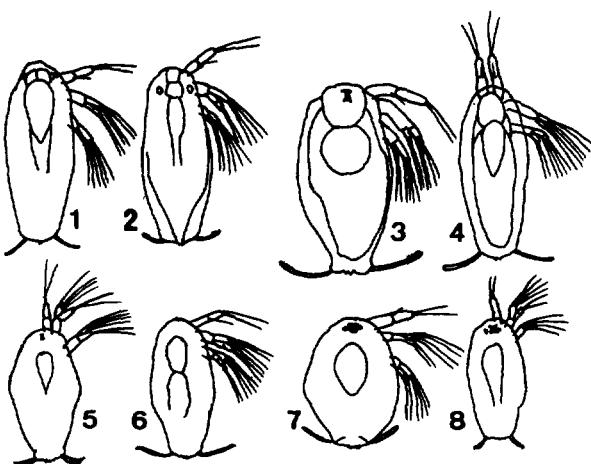


Fig. 3. Some typical nauplii of parasitic copepods (after HEEGAARD, 1947).

1-2: *Caligus curtus* (Stage I, II); 3-4: *Caligus rapax* (Stage I, II); 5-6: *Caligus diaphanus* (Stage I, II); 7-8: *Lepeophtheirus pectoralis* (Stage I, II).

## 2・2 付属肢

後期ノープリウスの主要な付属肢である第1、第2触角、および大顎には種の特徴がみられる。このような付属肢の特徴の類型化によってノープリウスを大別することができ、更に、その基本型が判る。

### 2・2・1 第1触角 (Fig. 4)

第1触角は、感覚器官であり、また重要な運動器官でもある。この運動器官としての特徴は端節に現われる。この端節は、偏平梢円状、橈状、棒状、矮形などの種々の形状を示し、その外縁に多数の刺毛がみられる。先端の刺毛は3～4本で、非常に長い。背縁の刺毛数は腹縁の刺毛数より多い。これらの刺毛は、ノープリウスの初期にはほとんどないが、少数の種には僅かにみられる。第1触角端節の刺毛数は、*Cyclopoida* および *Harpacticoida* より *Calanoida* が多く、更に、種によって変化している。*Pseudodiaptomus* の第1触角端節は、偏平な卵型であり、多数の刺毛

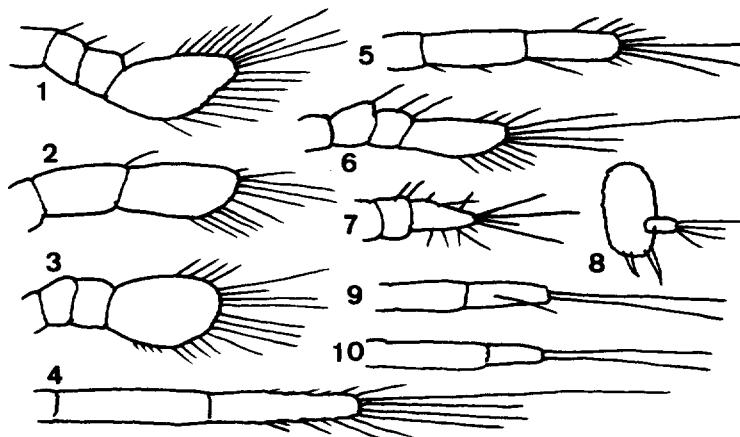


Fig. 4. Antennules of nauplii.

1: *Calanus sinicus*; 2: *Centropages abdominalis*; 3: *Pseudodiaptomus marinus*; 4: *Labidocera acuta*; 5: *Corycaeus affinis*; 6: *Longipedia weberi*; 7: *Tigriopus japonicus*; 8: *Metis josseaumei*; 9: *Caligus curtus*; 10: *Haemocera danae*.

によって縁どりされ、水に対する抵抗性を増大している。したがって、このノープリウスは橈脚類の中でも浮遊生活に適した種類である。*Calanus* 型ノープリウスの橈状の第1触角もまた多、数の刺毛で縁どられてい。*Centropages* は、*Calanus* 型の橈状の第1触角を持つが、しかし、端節腹縁に

刺毛がない。*Eucalanus* および *Labidocera* は長い棒状の第1触角を持つ。この触角端節には先端に長い3~4本の刺毛があるが、背腹縁の刺毛は *Calanus* および *Pseudodiaptomus* より少ない。

*Cyclopoida* ノープリウスは、棒状の第1触角を持つ。この端節の先端には3~4本の刺毛、背腹縁には数本の小さな刺毛があるに過ぎない。それゆえ、*Cyclopoida* ノープリウスは *Calanoida* ノープリウスより浮遊生活には適していない。寄生性橈脚類のノープリウスは刺毛数の少ない棒状で、最も単純な形状の第1触角を持つ。*Harpacticoida* ノープリウスの第1触角は短く各節は矮小である。その端節には比較的多数の刺毛があり、更に、*Calanoida* の *Pseudodiaptomus* にみられる感覚毛も存在する。この *Harpacticoida* の第1触角は運動器官よりは感覚器官そのものであると考えられる。最も変化した第1触角は、*Metis* 型ノープリウスの第1触角であり、咀しゃく刺毛を持つ基節がある。

## 2・2・2 第2触角 (Fig. 5)

ノープリウスの第2触角は2枝型付属肢である。*Calanoida* ノープリウスの第2触角は典型的な2枝型である。橈状の外枝は腹側に多数の刺毛を持ち、これは第1触角のように運動器官としての機能がある。外枝は種特徴が少なく、これによる種の区別は困難である。基節と内枝の基部は、食物をくだくための数個の粗い刺毛を持つ摂餌補助器官である。この摂餌補助器官は大顎同様種の特徴を示す。このような基節および内枝基部の種特性についてみると、*Euchaeta* は刺毛が少なく、*Tortanus* および *Acartia* は少数の小さな刺毛を持ち、更に、*Labidocera* は少数の小さな刺毛および多数の小棘を持つ。しかし、*Calanoida* の他の種類はこれらの部分に粗い刺毛がある。*Calanoida* の多数のノープリウスの第2触角底節には細い1本および太い摂餌のための2本の刺毛がある。

### 橈脚類ノープリウス

#### Cyclopoida ノープリウスの

第1触角外枝は長い棒状であり、腹側に多数の刺毛がある。その内枝には3本の強く粗い刺毛がある。したがって Cyclopoida は、捕食能力を持つと考えられる。底節には Calanoida のノープリウス同様に細い1本と太い2本の摂餌のための刺毛がある。

Harpacticoida では、*Longipedia* を除くノープリウスの第2触角底節には歯を持つ1個の突起があり、基節には僅かに刺毛がみられる。外枝は矮小であり、Cyclopoida のそれより少ない刺毛で縁どりされている。水中の移動器官としての能力に劣る無節内枝は、比較的大きく、摂餌のための僅かな刺毛、1本の側刺毛、更に2本の端刺毛を持ち、食物を口までかき寄せる役割をする。*Longipedia* の第2触角は Calanoida の *Centropages* と Cyclopoida グループの触角との中間型を示す。

寄生性橈脚類ではノープリウスの第2触角の底節および基節に刺毛がないが、しかし、内枝および外枝には若干の刺毛がある。Monstrilloida のノープリウスは底節に摂餌のための小さな鉤を持つ。このように寄生種のノープリウスは貧弱な刺毛からなる付属肢を持つ。このことは、寄生種のノープリウスが初期から、後期を省いてコペポダイトイ期に成長するため、機能性の低い付属肢でもその短期間の生活に十分役立ち、それ以上の発育をしなかったためと考えられる。

#### 2・2・3 大顎 (Fig. 6)

Calanoida ノープリウスの大顎外枝は腹側および先端に多数の刺毛を持つ。内枝は先端に数本の長い刺毛および側縁に若干の粗い刺毛を持つ。しかし、*Acartia* および *Tortanus* の大顎の外枝には、側縁に数本の強い鉤状刺毛がみられる。Calanoidaの大顎底節には一般的に2~3個の歯を持った強い突起および数本の刺毛がある。しかし、*Euchaeta* の大顎底節は未発育の歯を持った膨らんだ節であり、反対に *Eucalanus* にみられる大顎底節は非常に発達した切歯端の突起を持つ節である。このように大顎は種による差がみられるが、Calanoida グループの大顎は遊泳および摂餌の機能を持つ顎脚である。

Cyclopoida グループの大顎は、内、外枝側縁の3~4本の強く粗い刺毛を除けば、Calanoida

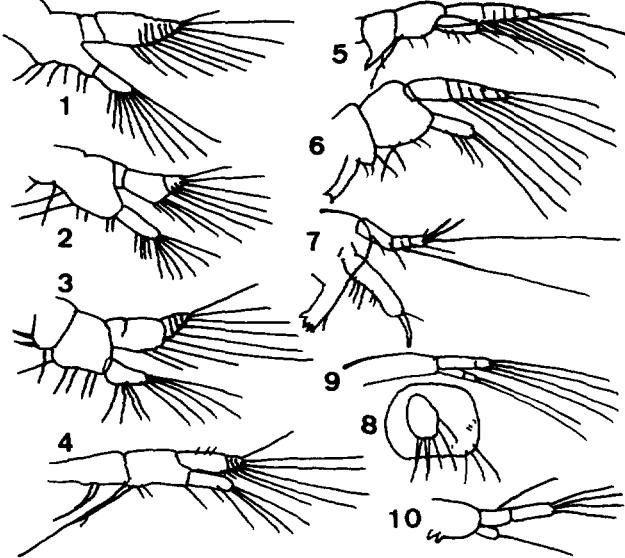


Fig. 5. Antennae of nauplii.

- 1: *Calanus sinicus*;
- 2: *Centropages abdominalis*;
- 3: *Pseudodiaptomus marinus*;
- 4: *Labidocera acuta*;
- 5: *Corycaeus affinis*;
- 6: *Longipedia weberi*;
- 7: *Tigriopus japonicus*;
- 8: *Metis josseaumei*;
- 9: *Caligus curtus*;
- 10: *Haemocera danae*.

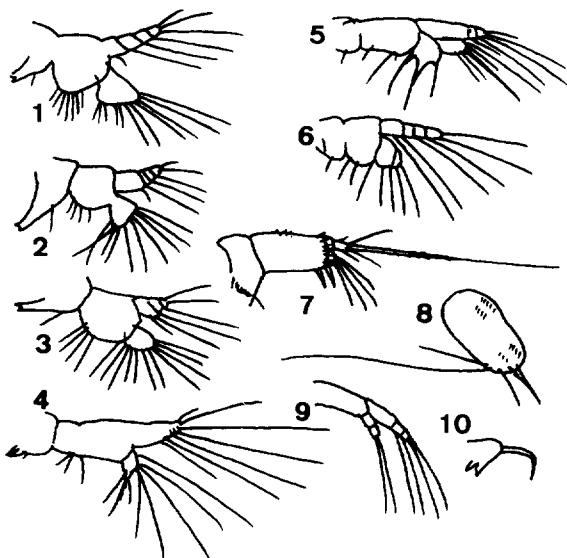
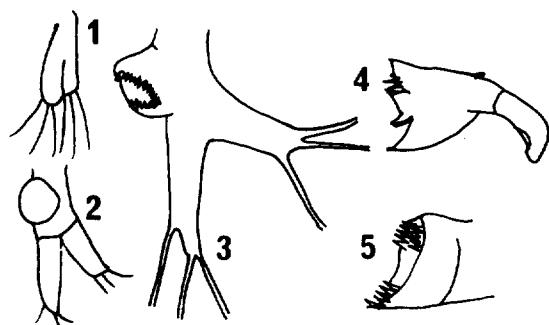


Fig. 6. Mandibles of nauplii.

1: *Calanus sinicus*; 2: *Centropages abdominalis*; 3: *Pseudodiaptomus marinus*; 4: *Labidocera acuta*; 5: *Corycaeus affinis*; 6: *Longipedia weberi*; 7: *Tigriopus japonicus*; 8: *Metis josseaumei*; 9: *Caligus curtus*; 10: *Haemocera danae*.

Fig. 7. Development of the mandible of *Penaeus japonicus* BATE (Macrura, Decapoda), (after HUDDINAGA, 1935).

1: Nauplius I; 2: Nauplius IV; 3: Nauplius VI; 4: Protozoaea; 5: Protomysis.

機能的な顎脚に発育し、成体の第1下顎の形態を示す。Calanoida の Heterarthrandria 族における第1下顎の芽は1本の刺毛として第3期に現われる。これは、後期には Amphascandria 族のもの同様多数の刺毛を持つ付属肢になる。この族の *Centropages* ノープリウスの第1下顎は、Amphascandria 族のように第4期に数本の刺毛を持つ未発育の付属肢として最初に現われ、発育する。しかし、*Acartia* ノープリウスの第1下顎は1本の鉤として第3期に出現するが、

のそれに類似する。小さな底節には1本の棘状刺毛がある。この大顎の底節の突起は Calanoida のそれより未発育であり、また、内、外枝の刺毛数は少ない。それゆえ、Cyclopoida ノープリウスの大顎は、Calanoida のそれより食物を濾過し、碎く能力に劣る。しかし、この大顎内枝の3~4本の太い捕食刺毛は、Cyclopoida の特徴であり、動物性餌料捕食の役をなす。

Harpacticoida グループの大顎は底節および基節の明確な区分がない。基節には多数の小刺毛がある。外枝に長い1本および短い数本の刺毛があり、内枝は刺毛、鉤または小さな突起に退化している。ノープリウスはこの付属肢によって食物を集め、それを第2触角の底節の有歯突起によって碎く。この形態のノープリウスは、浮遊性ではなく、水中の自由な遊泳ができない。寄生性橈脚類の大顎は、2枝型である。しかし、それは単純で、刺毛が少ないクルマエビ類初期幼生の大顎に類似した形態 (Fig. 7) を示す。

#### 2・2・4 第1下顎 (Fig. 8)

橈脚類ノープリウスの第1下顎は必ずしも機能的な付属肢ではない。Calanoida の Amphascandria 族では第1下顎は第4期に未発達な下顎として現われる。それは、後期には更に

後期でも数個の強い鉤に留まる。

*Harpacticoida* ノープリウスの第1下顎は、第2期か第3期に1本の大きな刺毛として現われ、それ以後ほとんど発育せず2本か、また数本の刺毛に留まる。

*Cyclopoida* ノープリウスの第1下顎は、*Harpacticoida* 同様第2期かまたは第3期に1本の単純な刺毛として現われるが、後期には数本の細く短い刺毛を持つ未発育の顎脚まで発育する。

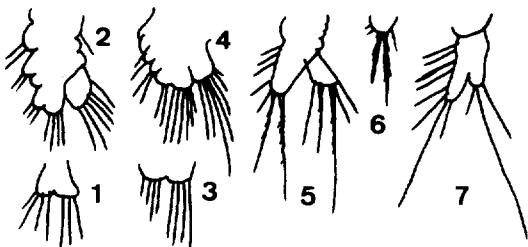


Fig. 8. Maxillules of nauplii.

1-2: *Calanus sinicus* (Stage IV, VI); 3-4: *Centropages abdominalis* (Stage IV, VI); 5: *Longipedia weberi* (Stage VI); 6: *Tigriopus japonicus* (Stage VI); 7: *Oithona brevicornis* (Stage VI).

### 2・3 尾部保護装置

ノープリウスの尾部保護装置は、平衡器官、感覚器官、更に、捕食者からの保護器官としての重要な役割をはたしている。これらの形態は、種および属の特徴を示すが、総括的にみると族または、目の特徴もみられる。

*Calanoida* ノープリウスの尾部保護装置は Fig. 9 のように変化に富む形態を示す。*Calanus* の尾部保護装置は、対称的な形態であり、橈脚類中最も複雑な構造を示す。この *Calanus* 型は、

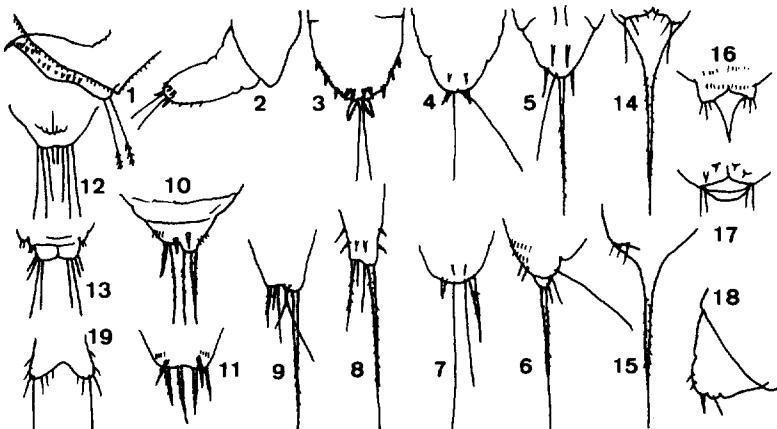


Fig. 9. Posterior portion of nauplii (ventral view, except 1, 2, 15, 18 which are lateral views).

1: *Moina macrocoda*; 2-3: *Calanus sinicus*; 4: *Centropages abdominalis*; 5-6: *Centropages hamatus*; 7: *Centropages typicus*; 8: *Sinocalanus tenellus*; 9: *Eurytemora pacifica*; 10: *Tortanus forcipatus*; 11: *Tortanus discaudatus*; 12: *Oithona brevicornis*; 13: *Tigriopus japonicus*; 14-15: *Longipedia spinirostris*; 16: *Longipedia weberi* (Stage III); 17-18: *Longipedia weberi* (Stage VI); 19: *Penaeus japonicus*.

1対の尾鉤、2対の腹鉤、3対の側鉤、尾端の1対の感覚毛、更に、体側の多数の小棘からなる構造である。*Eucalanidae* ノープリウスの尾部保護装置は、*Calanus* 型の変形であり、尾端の右

側の装置が左側のものより大きな右強大尾部保護装置型である。*Euchaeta* の尾部保護装置は、強い鉤および棘がなく、非対称な数対の大小の尾触毛を持つ。この中の1対は、極めて長く、*Euchaeta* の長尾触毛型の特徴である。このように *Amphascandria* グループの尾部保護装置は対称かまたは右側装置が左側のものより発達している。*Heterarthrandria* グループについてみると *Acartia* ノープリウスの尾部保護装置はほぼ左右対称である。*Centropages* では1対の尾鉤は対称とみられるが、*Centropages typicus* の左尾鉤は右尾鉤より大きい。この *Centropagidae* に属す *Sinocalanus* の尾部保護装置は、*Centropages* のものと異なり、尾棘、尾鉤、腹鉤の他、側鉤を持つ。これは左の尾鉤を強大にした *Calanus* 型変形である。*Pseudodiaptomus* の尾部保護装置はこの *Sinocalanus* 型に類似した形態である。*Labidocera* および *Pontellopsis* の尾部保護装置は *Amphascandria* の *Eucalanus* および *Rhincalanus* とは左右逆の非対称構造である。*Eurytemora* の尾部保護装置は、腹鉤、側鉤、などがなく、尾端にある非対称の尾棘のみである。この構造は *Cyclopoida* および *Harpacticoida* ノープリウスの尾部保護装置に類似する。

*Cyclopoida* および *Harpacticoida* ノープリウスの尾部保護装置は *Calanoida* のそれとは異なる2~4対の対称な大小の刺毛からなる単純な形態である。尾部保護装置の種の特徴は、尾刺毛の数および長さの差にみられる。*Cyclopoida* の左右の尾部保護装置は近接し、*Harpacticoida* のものは明らかに左右に分離している。*Harpacticoida* の *Longipedia* ノープリウスの尾部保護装置は1個の強大な中央尾棘が特異なものである。

寄生橈脚類の多くのノープリウスは尾端に平衡または感覚器官としての1対の刺毛を持つのが特徴である。

橈脚類のノープリウスの基本型となるのは、体形が卵型であり、第1触角が推進器官および感覚器官の機能を持ち、運動および摂餌の機能を持つ未分化な形態の第2触角ならびに大顎を持つものである。また、尾部保護装置の原型は鉤などがなく単なる1対の感覚毛のみで構成されたものと考えられる。この形態は、橈脚類のほとんどの孵化ノープリウスが示しているが、発育とともに変化する。橈脚類ノープリウスの中で遊泳、摂餌、および防御のための装置が発達せず、しかも卵円型の単純な形態を示す種は、寄生性種のノープリウスである。それは成長後も孵化直後の体形を留め、橈脚類の中で基本型を示す種類である。しかし、この単純な形態は寄生のために特殊化した習性に起因しており、この型のノープリウスを持つ種類を橈脚類の原始的種類であるとは考えられない。

## 2・4 考察

下等な甲殻類はノープリウス幼生を持つ。しかし、これらには橈脚類ノープリウスのような多様な形態および生態がみられない。

多様な環境に生息し、多様な卵から孵化する橈脚類ノープリウスは、孵化直後はオルトノープリウスであり、卵型で、3対の付属肢、すなわち第1、第2触角および大顎を持つ水中生活のための最小の基本型である。第1下顎はメタノープリウス期に出現する。その出現時期および発育様式は種類の特性を現わす。ノープリウスは成長に従って卵型の基本型から種特有の形態になり、

環境に適応した運動および摂餌生態を示す。ノープリウスの形態について花岡（1952）は、Calanoida を含む Gymnoplea は羽状毛が発達した長大な付属肢を持つ側偏した豆型であり、Podoplea の Cyclopoida は体の伸長、側偏が少なく、Harpacticoida は上下に偏平な円盤状であって、これらの中で Calanoida の側偏した卵円型の体形を基本型とみている。また、ノープリウスをステージ（S）と体長（B）の関係から  $B = bS^a$  と  $B = \beta e^{2s}$  の 2 群に分け、更に第 1 触角の長さとの関係から形態区分をした。しかし、生態特性による形態の体系化を行っていない。

## 形 態

寄生種のノープリウスは、古い宿主を離れ、新しい宿主に寄生する生態の中で生活の場を拡大する準備期間である。したがってそれは、体内に油球などの多量の栄養物質を持ち、摂食能力の低い形態であり、その期間も短く、後期のメタノープリウス期がない。このことから寄生種のノープリウスが単純な卵形であることが理解される。

卵型のノープリウスは *Cyclops* にもみられる。寄生種のイカリムシのノープリウスは *Cyclops* のそれに類似した形態を示し、Cyclopoida の中には準寄生種も含まれている。このように寄生種に近い位置にある Cyclopoida の体形は卵型である。しかし、その付属肢は捕食のために発達し、その形態には種の特性がある。

Harpacticoida の *Longipedia* は、卵型の腹部が僅かに突出した西洋梨型であり、*Calanus* の初期の形態を示す。その付属肢も浮遊のために適応した形状である。しかし、他の Harpacticoida は、*Longipedia* と異なり、背腹軸に偏平な体形である。例えば、*Microsetella* は偏平な卵型であり、*Tigriopus*, *Tisbe* などは円盤型の体形であり、その付属肢も基質上を這い廻る習性に適した形状である。

浮遊生態を持つ Calanoida は多様な形態を示す。卵型の後体部が突出し、可動の節を持つ体形は *Calanus* の腹部屈曲型であり、浮遊のために適応した付属肢および尾部保護装置がある。更に、後体部が細長くなった両生類幼生型（オタマジャクシ型）の体形は *Sinocalanus* および *Temora* にみられる。卵型の前端が偏平な体形は *Acartia* であり、それが変化した五角卵型は *Tortanus* の体形である。肥大した菱卵型は *Eucalanus pileatus*, *Euchaeta* などの体形である。伸長した紡錘型は *Eucalanus* にみられ、更に、体後部が伸長した楔型の長身体は、*Rhincalanus*, *Pontella* にみられ、低抗が少なく、直進性に優れている。

以上の体形に種々の構造の付属肢および尾部保護装置が加わり、多様な種の形態特性を示す。すなわち、尾部保護装置対称型（Calanoida の *Calanus*, *Acartia* 更に、Harpacticoida, および Cyclopoida），尾部保護装置非対称型（Calanoida），長尾触毛型（*Euchaeta*），短触角型（Harpacticoida），棒状触角型（Cyclopoida），扇状触角型（*Pseudodiaptomus*），熊手状大顎型（Cyclopoida），刷毛状大顎型（Harpacticoida），などである。

## 付 屬 肢

GAULD (1958) は Calanoida および Cyclopoida ノープリウスの第 1 触角について簡単に触

れたが、花岡（1952）は第1触角（A）と体長（B）の伸長の関係、 $A=cB^d$  から  $d=0.96$  と  $d=0.57$  の2群を認めた。 $d=0.96$ 群は、第1触角の伸長率が体伸長率に等しく、浮遊性種と記述している。一般にノープリウスの付属肢は体長とともに成長するため、両者の伸長率の比は両者の単純比から判る。したがって第1触角が体長と比較して長い種類は浮遊性の性質があり、短い種類は浮遊力が劣ることになる。

第1触角は感覚と運動器官を兼ね、様々な形状がある（Fig. 4）。*Pontellopsis* および *Eucalanus* にみられる長いへら状の触角は最も遊泳力に富む形状である。この他、遊泳に適した橈状触角は *Calanus* および *Centropages* にみられる。*Pseudodiaptomus* にみられる多数の刺毛を持つ羽状触角は最も浮遊に適した形状と考えられる。寄生橈脚類の第1触角は、長いが、刺毛数が少ないために浮遊能力が劣る。感覚毛を持つ短い第1触角は、這い廻る習性に適し、*Harpacticoida* のノープリウスにみられる。*Cyclopoida* の第1触角は、棒状であり、*Calanoida* と *Harpacticoida* の中間型である。*Oncaeida* の第1触角は比較的に長く、*Oithona* の第1触角は、それより短く、第1節で屈折したL字型である。花岡（1952）は第1触角第2節の区分数によってノープリウスを分類しているが、これは観察時の生育条件で異なり、区分の種間に生態的な関係がみられない。

以上のようにノープリウスの第1触角は、伸長率が類似していても、その形状に差があり、機能も異なる。第1触角の伸長率が  $d=0.96$ 群でも、この中には浮遊適応形態である羽状、橈状、棒状型などがあり、その感覚および運動性の機能は多様である。それゆえ、第1触角は長さとともにその形状がノープリウスの生態上重要な意味を持つ。

第2触角は、本来感覚としての器官であるが、ノープリウスでは運動および摂餌器官としての機能がある。*Calanoida* では外枝は6～8節からなる多節の橈状である。基部にある第1節は短く、第2節は長く、第3節以上は端部で密接している。*Cyclopoida* の第2触角外枝は棒状の多節で、節の間隔は *Calanoida* のそれより長い。*Harpacticoida* 第2触角の外枝は、短小な4節で、その第2、第4節には比較的長い刺毛があり、感覚の機能を持つ。*Harpacticoida* の *Longipedia* の外枝は多節棒状の *Cyclopoida* 型である。花岡（1956）は多節の形状が浮遊性の性格を持つとしたが、多節でも節の形状で、生態に差がみられる。種の生態特性は内枝および底節の形状にみられる。すなわち、*Calanoida* 第2触角内枝は多数の刺毛が網状となり、水流を起こし、餌を集め機能がある。*Cyclopoida* 第2触角内枝は刺毛が少ない *Calanoida* 型である。*Calanoida* ならびに *Cyclopoida* の底節および基節は比較的強い刺毛があり、これは咀しゃく補助器官の役をする。*Longipedia* を除く、*Harpacticoida* 第2触角内枝は、先端の刺毛が鉤状の突起に変化した鎌状であり、これは水底に堆積した餌を搔き集める機能を持つ。底節の切歯端を持つ突起は、内枝によって集められた餌を碎く機能がある。このように *Harpacticoida* の第2触角は摂餌のために特殊化している。

大顎についてみると、*Calanoida* の底節には後期に強い切歯端を持つ咀しゃく突起がみられるが、*Cyclopoida* および *Harpacticoida* にはない。*Calanoida* および *Cyclopoida* の基節は膨み、そこに数本の刺毛がある。*Harpacticoida* 大顎では刺毛は少ない。*Calanoida* の外枝は4～5節

であり、遊泳の機能がある。内枝は多数の刺毛があり、瀧過摂餌の機能を持つ。しかし、この目の *Tortanus* では内枝の腹部に数本の刺毛の集合した太い突起があり、瀧過摂餌より捕食の機能を持つ。Cyclopoida は、内枝の腹側に熊手状の 3～4 本の強い刺毛を持ち、捕食の習性がある。Harpacticoida では大顎の外枝は小さく、その先端の長い刺毛には武器および感覚の機能がある。内枝は退化し、そこに小さな突起および数本の刺毛がある。この目の *Longipedia* の大顎は Calanoida 状であるが、咀しゃく突起ではなく、真性の浮遊種と異なる。このように大顎には橈脚類を大別できる形態的特性がある。

第 1 下顎の出現および発育には Calanoida, Cyclopoida ならびに Harpacticoida 間の差が明らかにみられる (Fig. 8)。第 1 下顎は、Calanoida では第 4 期に数本の刺毛を持つ未発育の付属肢として出現し、第 6 期には 1～2 本の刺毛を持つ多数の原節を持ち、摂餌器官としての機能を持つ。Cyclopoida の第 1 下顎は、第 2, 3 期に 1 本の刺毛として出現し、6 期には数本の刺毛を持つ 2 葉の付属肢になる。Harpacticoida の第 1 下顎は、第 2, 3 期に 1 本の刺毛として出現し、6 期でも数本の刺毛を持つ原基である。*Longipedia* の第 1 下顎は Cyclopoida 型の発育をする。

以上の付属肢をみると Calanoida は第 1 触角の推力によって遊泳する。第 2 触角は遊泳を補助し、餌を集め、それを大顎に送って碎く。大顎の外枝は遊泳の補助の役をする。第 1 下顎は摂餌の補助の役割をしている。Cyclopoida の第 1, 第 2 触角は Calanoida 同様であるが、大顎内枝は熊手状刺毛を持ち捕食の機能を持つ。Harpacticoida の第 1 触角は感覚器官としての性質が強い。この類は水底などを這い廻り、第 2 触角で餌を搔き集めて碎き、大顎は Calanoida の第 1 下顎の働きのような摂餌の役割をしている。寄生種のノープリウスの第 2 触角および大顎は内、外枝には数本の刺毛のみを持ち、顎脚としての機能がない。

### 尾部保護装置

尾部保護装置は感覚および防御の役割の外、体の平衡器官としての役割をはたす。これは、孵化直後のノープリウスでは 1 対の刺毛のみであるが、成長に従って刺毛、棘、鉤状の突起が現われ、その数も増大する。しかし、寄生種の尾部保護装置は尾触毛に終始する。*Calanus* 型の後体部は尾刺毛、腹鉤、側棘などからなる最も複雑な尾部保護装置がある。これは尾刺毛、尾爪、側棘列を持つ原始的甲殻類である鰓脚類の枝角類の後体部に類似している (Fig. 9-1~3)。この型は、浮遊生活に適応しており、水との摩擦、外敵に対する防御手段としての高い機能がある。*Eucalanus elongatus* 型の尾部保護装置は、*Calanus* 型の右側が長く、*Sinocalanus* では左側が長く変形した形状で、非対称である。このように *Calanus* を除く Amphascandria 族の尾部保護装置は右側が、Heterarthrandria 族では左側が強大な非対称型である。この型の中で単純なもののは *Centropages* 型であり、各々の 1 対の尾刺毛（棘）、尾鉤および腹鉤からなる (Fig. 9-4~7)。1 対の尾刺毛は尾端において左右より背腹に位置している。腹側尾端の 1 本は *Pseudodiaptomus* にみられる中央尾棘のように強大であり、背側の 1 本は細く短い。*Euchaeta* の 1 対の尾刺毛は、極めて長い触角状であり、この類ノープリウスの運動性が劣ることを示している。Cyclopoida

および *Harpacticoida* の尾部保護装置は尾端に対称の数対の刺毛を持つ十脚類型である。*Longipedia* 型は尾端に 1 本の強大な中央棘があり、これは、*Centropages* 型の 1 本の尾刺毛に相当する。この痕跡は *Microsetella* および *Euterpina* にもみられる。*Calanoida* 尾部保護装置の非対称性は、*Calanus* 型の左右対称性と *Centropages* 型の 1 対の尾刺毛が示す背腹対称性との分化の過程で生じた現象であろう。

このように尾部保護装置には種の特性がみられ、FABER (1966) はこれによってナラガンセット湾のノープリウスの分類を研究した。しかし、それは種数が少なく、種の形態特性の体系づけが行われなかった。

### 第3章 生 態 特 性

橈脚類は地球上の各種水域、例えば、湖沼、河川、更に、海洋においてプランクトンおよびメイオペントスとしての生態を示す。中には地衣類群体中の生息種もみられる。九州北西部水域においても橈脚類は内湾、沿岸、更に沖合の多様な環境に生息している(田中・古賀, 1958, TANAKA · IRIE · IIZUKA and KOGA, 1961, TANAKA · KOGA, 1962, 古賀・渡辺・大隈, 1974, 古賀・大内, 1975, 古賀, 1980)。このように橈脚類は多様複雑な環境および生物群中において種特有の適応および増殖戦略を示す。例えば、潮溜り生息種の *Tigriopus japonicus* (*Harpacticoida*) は塩分および温度変化の激しい環境に適応し増殖する。しかし、その成長速度は温度函数である(古賀, 1979)。*Calanoida* の中には環境不適時を休眠卵で過ごし、好適時の多数産卵によって種族維持、増殖を画る種がいる。その繁殖生態はノープリウス形態および生態との関係が深い。ノープリウス摂餌生態には浮遊食物の濾過摂餌、デトリタス摂餌、他生物の捕食、油球栄養、更に寄生生態もみられる。ノープリウスが持つ生態特性は重要な進化の産物であり、それがまた種の形態にも影響している。本章ではこのような橈脚類の産卵生態および卵型、更に、ノープリウスの形態、運動、摂餌生態をみた。

#### 3・1 繁殖生態

甲殻類の産卵生態は 2 群に大別される。第 1 群の種類は、産卵後、生殖孔およびその近くに付着した卵嚢卵保護の習性によって特徴付けられる。第 2 群は、水中に卵を自由に産出し、卵の保護をしない種類である。

*Malacostraca* の中のアミ類、等脚類および端脚類数種、更に、十脚類の多数種は、オキアミ類およびエビ類数種の例外を除き、第 1 群に属し、産卵後卵を抱卵し、保護する習性を持つ。*Entomostraca* の一員である鰓脚類は、環境条件の好適時には卵を抱卵して、孵化までの短期間、その保護下においている。けれども、厳しい生息環境では逆境に耐える被覆を持つ耐久卵を産出する。このように鰓脚類は二型の産卵生態を示す。しかし、鰓脚類の短期間に孵化する卵は未受精卵であり、この単為生殖を含む産卵生態は原始的と考えられる。

橈脚類は重要な *Entomostraca* の一員である。一般に橈脚類は、卵を水中に自由に産出せず、

腹部生殖節に付着した卵嚢および卵紐中に産卵し、保護する (Fig. 10)。この産卵生態の Calanoida および Harpacticoida の多数種は 1 個の卵嚢を、Cyclopoida の多数種は 2 個の卵嚢を持つ。Monstrilloida の雌成体は生殖節に付着した 2 本の卵の糸を携帯する。

Caligoida の雌成体は生殖節の両側に付着した卵の紐を携帯する。多くの寄生性橈脚類の雌は、宿主に固着し、そして多様な卵の糸を产出する。卵嚢卵产出種である Hapactioida の *Tigriopus japonicus* は、100~130日間生存し、その間に最高43回の産卵をした (古賀, 1975)。この雌成体は、分離飼育では17~23回以後未受精卵を产出するが、雄との同時飼育時には再び受精卵を产出した。若齢期交尾による雌の保存精子は約20回の産卵に有効であり、約1,000個の卵が受精すると考えられる。産卵数は、初期には少ないが、次第に増大し、50個に収斂する。産卵回数を20回とみれば、総産卵数は1,000個であり、40回の産卵では2,000個になる。

橈脚類の一部の種類は浮性卵を产出する。特に、Calanoida の種類にこの性質がみられる。そ

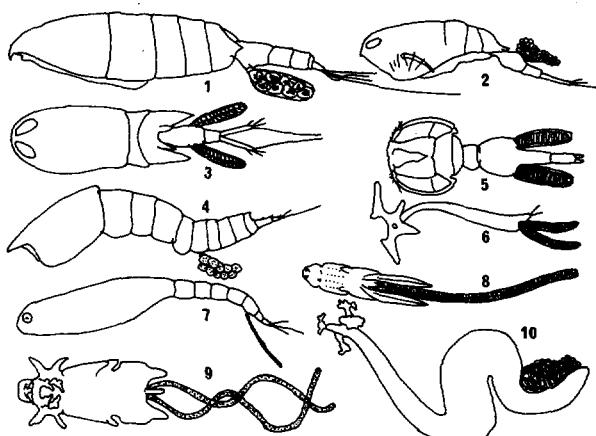


Fig. 10. Female of copepods with various types of egg-masses (after KOGA, 1973).

1: *Pareuchaeta russelli*; 2: *Corycaeus affinis*; 3: *Corycaeus crassiusculus*; 4: *Euterpinia acutifrons*; 5: *Trebius latifurcatus*; 6: *Lernaea cyprinacea*; 7: *Haemocera danae*; 8: *Lernanthropus kroyeri*; 9: *Chondracanthus lophii*; 10: *Lernaeocera branchialis*.

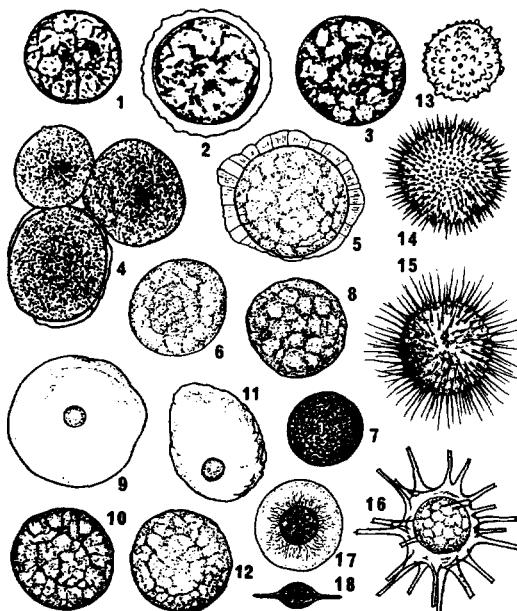


Fig. 11. Various types of copepod eggs released freely in water (after KOGA, 1973).

1: *Calanus finmarchicus*; 2: *Calanus finmarchicus*, Tromsø form; 3: *Calanus helgolandicus*; 4: *Calanus hyperboreus*; 5: *Undinula vulgaris*; 6: *Temora discudatus*; 7: *Labidocera acuta*; 8: *Pontellopsis yamadae*; 9-10: *Eucalanus elongatus*; 11-12: *Eucalanus crassus*; 13: *Centropages hamatus*; 14: *Centropages yamadai*; 15: *Centropages abdominalis*; 16: *Centropages furcatus*; 17-18: *Tortanus discudatus* (egg and case, viewed from above and side).

の産卵数についてみると *Centropages abdominalis* は1回に130個の浮性卵を産出する(古賀, 1960)。*Calanus finmarchicus* は、24時間に20~60個、最高150個の卵を産卵する。その総産卵数は、200~300であるが、74日間に586個の産卵の事例がある(MARSHALL and ORR, 1955)。これは *Tigriopus japonicus* の産卵に比較し、1回の産卵数では多く、総卵数では劣った。しかし、橈脚類の産卵は、餌料および温度などの環境条件で左右され、一概には比較できない。

浮性卵には Fig. 11 のように2型がある。一つは球型で、卵殻に浮遊装置を欠く。この典型的な例は *Calanus* 卵である。他の形態は *Eucalanus*, *Centropages*, *Tortanus* などの卵にみられるような浮遊装置を持つ浮性卵である。*Centropages* 卵は、多様な棘を持つ卵殻で特徴づけられ、水中に漂うための適応の好例である。*Eucalanus* 卵は透明なコロイド状物質を含むケース中にいる(KOGA, 1968a)。

橈脚類の産卵生態 卵の性状とノープリウス体形との関係を Table 1 に示した。Table 1 の

Table 1. Matrix of the type of nauplius and the characteristics of copepod egg.

Body type	Egg type		Egg in the sac
	Pelagic eggs (Calanoida)		
	globular	with floating devices	
1. Dorso-ventral flexure ( <i>Calanus</i> type)	<i>Calanidae</i>		Calanoida <i>Pseudocalanus minutus</i>
2. Tadpole-shaped	<i>Sinocalanus</i> <i>Temora</i>		
3. Elongated	<i>Labidocera</i> <i>Pontellopsis</i>	<i>Eucalanus</i> <i>Rhincalanus</i>	
4. Egg~Pear-shaped	<i>Acartia</i>	<i>Centropages</i>	Calanoida <i>Diaptomus</i> <i>Pseudodiaptomus</i> <i>Eurytemora</i> Members of Cyclopoida Parasitic copepod Members of Harpacticoida
5. Flattened egg-shaped			

ように卵~西洋梨型体形のノープリウスを持った *Euchaeta*, *Diaptomus*, *Eurytemora* などの Calanoida, Harpacticoida, Cyclopoida および寄生種は一般に卵嚢卵を産出する。

浮性卵産出の種は好転した環境条件で孵化し、成長する。その好適環境時の効率よい生活のため、ノープリウスは摂餌行動など種特有の生態を示す。この生態はまたその形態にも影響を与える。例えば、Calanoida の *Calanus* は、腹部が屈曲し、多数の刺毛のある付属肢を持ち、浮遊生活に適応している。*Eucalanus*, *Rhincalanus*, *Labidocera* および *Pontellopsis* などは、体形が伸長し紡錘型となり、行動性に適応している。

### 3・2 運動および摂餌

甲殻類の付属肢は、GAULD (1958)によれば、第1触角は主として平衡器官であり、第2触角

は主な運動器官、更に、大顎は本来の食物採集の付属肢である。しかし、付属肢の機能はそのようすに単純なものと考えられない。

甲殻類ノーブリウスの第1、第2触角および大顎外枝は重要な運動器官である。葉脚類の第1触角は棒状付属肢かまたは小さな1本の刺毛であり、更に、それが消失した種もいる。第2触角は運動の機能を持つ発達した付属肢である。大顎は、内枝を欠き、運動器官より摂餌器官に分化している。このような葉脚類は眞の浮遊性種ではない。介形類ノーブリウスは、棒状の第1触角、第2触角および大顎の単純な外枝を持ち、這い廻る習性を示す。蔓脚類ノーブリウスは、第2触角および大顎の外枝は発達した棒状であり、準浮遊性の体形を示す。オキアミ類ノーブリウスは、第2触角と大顎の外枝および第1触角が棒状であり、準浮遊性の体形を示す。クルマエビ類ノーブリウスは棒状の第1触角および第2触角の外枝、更に、3本の端刺毛を持つ簡単な外枝の大顎を持った準浮遊性種である。

甲殻類の中で葉脚類、橈脚類および蔓脚類のノーブリウスは付属肢によく発達した咀しゃく刺毛を持つ。葉脚類ではこの咀しゃく刺毛は非常に強大である。例えば、第2触角には橈脚類 Cyclopoida のように底節に2叉の咀しゃく刺毛が、更に、基節には1本の強く長い刺毛がある。大顎1底節の咀しゃく突起には貧弱な切歯端の存在する種とないものがある。基節には2本の強大な咀しゃく刺毛がある。大顎の内枝は消失しており、外枝には橈脚類の Harpacticoida のそれに似た数本の咀しゃく刺毛があり、食性はデトリタス摂餌に近いと考えられる。介形類のノーブリウスは第2触角および大顎の内枝を欠く。第2触角の底節および基節には1本の刺毛がある。大顎の底節には貧弱な切歯を持つ咀しゃく突起があり、基節には小さな1本の刺毛がある。このような介形類のノーブリウスの食性はデトリタス摂食と考えられる。蔓脚類(フジツボ類)ノーブリウスの付属肢の咀しゃく刺毛は、葉脚類のそれより短かく、橈脚類に類似する。第2触角底節の咀しゃく突起に切歯端として少数の鉤があり、更に、基節には若干の強い咀しゃく刺毛がある。大顎底節には1本の強い咀しゃく刺毛および1本の小さな刺毛があり、基節には数本の咀しゃく刺毛がある。内枝第1節には橈脚類 Cyclopoida に類似した3本の熊手状の咀しゃく刺毛がある。このような付属肢からみると蔓脚類ノーブリウスは Cyclopoida に類似した食性を示し、擬似雑食性と考えられる。実際には、この類が草食の性質を持つことは藤永および笠原(1942)による珪藻類の *Skeletonema costatum* を使用したタテジマフジツボの飼育から判る。オキアミ類およびクルマエビ類のノーブリウスには摂餌器官としての咀しゃく刺毛がない。Fig. 7にクルマエビ大顎の発育を示した。ノーブリウスの大顎は運動器官として機能的な内、外枝を持つ。次のゾエアの大顎は、口器として機能的な切歯端があり、内、外枝は消失する。このように進化した甲殻類の大顎は、幼生では運動機能があるが、発育とともに口器本来の性格が強くなる。

### 3・2・1 運動

橈脚類のノーブリウスの主な付属肢は第1触角、第2触角および大顎となるが、これらは種の生態特性によってその形態と機能が変化している。この中で運動に関与するのは第1触角、第2触角および大顎の外枝であり、運動器官としての重要な役割をする。このような橈脚類付属肢の

形状および体形によって運動型態は4型に、更に、摂餌型態は5型に区別される。

### 1. 浮遊型 (*Calanus* 型)

第1触角は橈状であり、端節背腹縁に多数の長い刺毛がある。体形は卵円型から伸長した紡錘型である。尾部保護装置は最も複雑である。多数の *Calanoida* ノーブリウスがこの型である。

### 2. 準浮遊型 (*Cyclops* 型)

第1触角は、棒状であり、その先端に数本の長い刺毛がある。しかし、背腹縁の刺毛は短い。第2触角には多数の長い刺毛を持つ橈状または棒状の外枝がある。体形は卵円型かまたは円筒状卵型である。尾部保護装置は単純である。多くの *Cyclopoida* ノーブリウスがこの型に属している。

### 3. 摂浮遊型 (*Caligus* 型)

各付属肢は先端に数本の刺毛を持つ簡単な構造である。体形は卵円型である。尾部保護装置はノーブリウスの中で最も単純である。寄生種の多数のノーブリウスはこの型に属す。

### 4. ほふく型 (*Harpacticus* 型)

小さな棒状の第1触角の端節先端に数本の長い刺毛があり、背腹縁には数本の短い刺毛がある。体形は偏平な卵円型である。尾部保護装置は比較的複雑である。多くの *Harpacticoida* および *Monstrilloida* のノーブリウスはこの型に属す。

## 3・2・2 摂 餌

第2触角および大顎の底節、基節、更に、内枝は摂餌器官としての重要な役割をする。大顎底節の鋭い切歯端を持つ頸基は食物を碎き、咀しゃくする働きをする。第2触角および大顎の底節と基節の大きな刺毛は、食物をひっかけて破碎する補助咀しゃく器である。

### 1. 濾過摂餌型 (*Calanus* 型)

第2触角の底節には2本の強い咀しゃく突起、基節には数本、内枝には多数の長い刺毛がある。大顎の底節には鋭い切歯端、基節には多数の長い刺毛、内枝には数本の細長い刺毛がある。 *Calanoida* の多数種がこの型に属す。

### 2. 摂肉食型 (*Cyclops* 型)

第2触角の底節には2本の強い咀しゃく突起、基節には僅かな刺毛、内枝には数本の短い刺毛がある。大顎の底節には1本の棘、基節には僅かな刺毛、内枝には強い捕食刺毛がある。 *Cyclopoida* の多数種がこの型に属す。

### 3. 雜食型 (*Acartia* 型)

第2触角の底節には2本の強い咀しゃく突起、基節には若干の刺毛、内枝には数本の長い刺毛がある。大顎の底節には突起、基節には数本の刺毛、内枝には数本の強い咀しゃく用突起および細長い刺毛がある。*Acartia*, *Eucyclops*, 更に, *Longipedia* のノーブリウスがこの型に属している。

### 4. デトリタス摂食型 (*Harpacticus* 型)

第2触角の底節には切歯端がある。基節には若干の刺毛があるが、時には刺毛を欠く。更に、

内枝には1本の刺毛および1本の強い咀しゃく刺毛が先端にある。大顎は、退化した付属肢であり、特に、内枝が退化している。Harpacticoida の多数種がこの型に属している。

##### 5. 油球栄養型

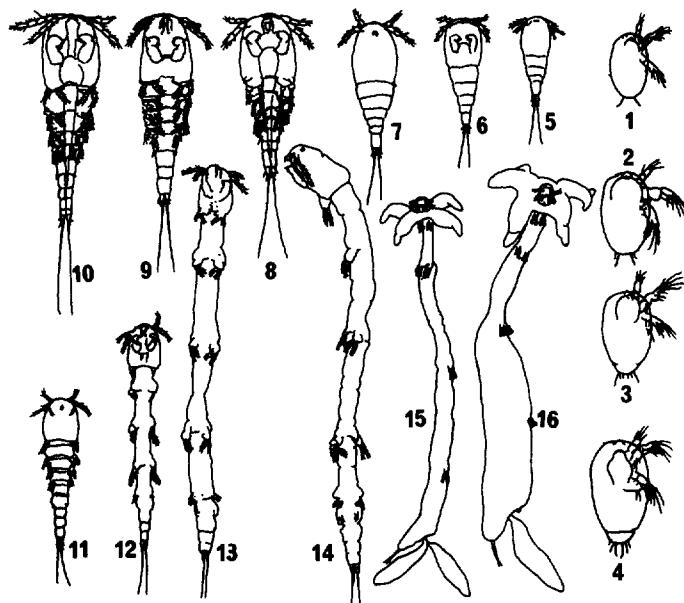
これには *Euchaeta* および寄生種にみられる二型がある。*Euchaeta* 型では第2触角ならびに大顎の底節および基節には数個の小さな棘がある。この型のノープリウスは体内に多量の油球があり、これによってノープリウス期を過ごす。このため口器としての付属肢は貧弱である。*Euchaeta* ノープリウスがこの型に属す。*Caligus* 型の第2触角および大顎の節は、細長く、摂餌のための刺毛を欠く。この型には寄生橈脚類の多数種が属している。これらのノープリウスは、宿主に到達するまでの短い期間の水中生活のため、摂餌の必要性を欠き、しかも、発育段階を短縮した成長を示す。

このように運動および摂餌の生態に適応した付属肢の構造には種の特性が現われており、ノープリウスの運動と摂餌行動を組合せた生態は付属肢の形態から次の6型が考えられる。(1)浮遊一濾過摂餌型 (*Calanus* 型)。(2)準浮遊一擬肉食型 (*Cyclops* 型)。(3)準浮遊一雑食型 (*Acartia* 型)。(4)ほふく一デトリタス摂食型 (*Harpacticoida* 型)。(5)準浮遊一油球栄養型 (*Euchaeta* 型)。(6)擬浮遊一油球栄養型 (*Caligus* 型)。この運動と摂餌生態の中で基本型となるのは孵化直後の形態を留める準浮遊、および擬浮遊の油球栄養型である。

### 3・3 寄 生

橈脚類には多数の共生および寄生種が存在する。これらは、哺乳類、魚類、海鞘類、甲殻類、軟体動物、環形動物、更に、苔類などに共生または寄生しており、その生活および寄生の生態も多様である。このような種類は、Cyclopoida, Harpacticoida の一部にも存在している。この外、環形動物に寄生する Monstrilloida、海鞘類に寄生する Notodelphyoida、端脚類寄生種である Herpyllobioida、更に、魚類寄生の種類を含む Caligoida および Lernaeopodoida などがある。

寄生種の中には真正の寄生種の外、一般的な橈脚類の形態のままで寄生する準寄生種がある。WILSON (1921) による準寄生の橈脚類は、真正の寄生と異なり、その生活圏に自由生活と寄生生活の転換がみられる。これは水中での自由な遊泳能力を持ち、寄生生活の場を一時的に離れて他の宿主に移すことの出来る種類である。真正の寄生橈脚類は寄生のために適応した変態のため異様な形態を示す。魚類の皮膚、鰓および鰓などに着生するイカリムシ (*Lernaea cyprinacea* LINN.) (Fig. 12) には浮遊期のノープリウス4期と準寄生のコペポダイト6期がある。交尾後、最終コペポダイトの雌は、魚類の皮膚、鰓および鰓に固着し、最後の産卵期に変態する(笠原、1962)。また、魚類の寄生種である Caligoida の *Lernaeocera branchialis* (LINN.) は生涯に二つの宿主に寄生する生態を持つ。幼生はヒラメ類の鰓に寄生するが、成体はヒラメを離れる。雄はそれ以上の変態をせず、まだヒラメ類に寄生中の未熟な雌と交尾をする。雌はヒラメを離れ、タラに寄生して成熟する(SNORDGRASS, 1956)。Caligoida の *Caligus curtus* (O. F. MÜLLER) は、ノープリウスおよびコペポダイトの各2期があり、次の寄生期のカリムスの5期から成体になる。

Fig. 12. Development of *Lernaea cyprinacea* LINNE (after KASAHARA, 1962).

1-2: Nauplius I, II; 3-4: Metanauplius I, II; 5-10: Copepodite I-VI;  
11-16: Successive stage of female during metamorphosis.

成体は、普通の橈脚類の形態を持ち、宿主に付着せず、雌雄共、自由に遊泳する (HEEGAARD, 1947)。Monstrilloida のノープリウスは、遊泳に適せず、宿主に着生し、卵型になる。腹腔の血管中に移った寄生体の腹部には前方へ伸びた食物吸収器官の 2 本の細長い腕状突起が生じてくる。触角が吻内で再び形成された時、寄生体は幼生の表皮中で成体形に成長する。寄生体は宿主を離れる時、多棘の表皮および栄養腕を捨て、遊泳態の橈脚類型成体になる。このように寄生種は多様な生態への適応分化を示す。

### 3・4 考 察

節足動物は原始的多毛類から進化してきたものと考えられ、現在でも原始的な節足動物は多毛類の形態および生態を残す。節足動物に属し、その生態および形態特性を持つ甲殻類でも下等な種類または発育初期には多毛類状の形態および生態がみられる。橈脚類の幼生は、多毛類トロコフォラ幼生期に相当する段階を卵中で過ごし、次の浮遊期幼生に相当するノープリウス期で孵化する。このように下等な甲殻類の幼生はほとんどノープリウス期で孵化する。高等な甲殻類の幼生は、ノープリウス期を卵中で過ごし、更に発育の進んだゾエアやミシス期で孵化する。高等な甲殻類の中でもクルマエビの幼生はノープリウス期で孵化する原始性を持つ種類である。この類の卵は約 0.2mm であり、産卵数は約 70 万の多数である。甲殻類では水中に自由に産出される浮性卵は、体長に比較して小さく、卵黄量も少ない。そのため胚は発生の早期に孵化する原始性がある。反対に、多くのエビやカニの高等な種類は、産卵後、卵を体の一部に付着させ、孵化まで保

育する。

橈脚類の産卵型式には、他の甲殻類のように産卵後、体の一部に卵を付着させて保育する種類および浮性卵を産出する種類がある。Calanoida には、浮性卵産出および両方の性質を持つ Heterarthrandria 族の種類がみられる（古賀、未発表）。これは、原始的な鰓脚類の産卵様式であり、この産卵様式からみれば橈脚類の中では Calanoida が原始的である。

橈脚類の卵は小さく、卵中には胚の発育に充分な卵黄がなく、ゾエアまたはミシス期より早いノーブリウス期で孵化する。そのため、摂餌の諸器官は早期から機能的である。また、水中の様々な環境における生活のためノーブリウスは様々な運動および摂餌の型態を持ち、それは 6 型に大別される。例えば、浮遊一濾過摂餌型 (*Calanus* 型) は、多数の刺毛を持つ橈状の第 1 触角および大顎の外枝によって浮遊し、その内枝および基節の刺毛によって餌を集め、底節の咀しゃく突起によって固い餌を碎き摂餌する型である。準浮遊一擬肉食型 (*Cyclops* 型) は、第 1 触角、第 2 触角、および大顎の外枝が棒状である。大顎の底節には切歯突起がなく、内枝は熊手状となり、固い餌より柔らかな餌を捕捉摂餌する型である。準浮遊一雑食型 (*Acartia* 型) は、体形、付属肢などが *Calanus* と *Cyclops* 型の中間型であり、大顎内枝が熊手状で、両者の食性、すなわち、雑食性を示す。ほふくーデトリタス摂餌型 (*Harpacticus* 型) は、短い第 1 触角、細い棒状の第 2 触角および大顎の外枝のため浮遊性に劣る。したがって、この型のノーブリウスは、底面を這い廻り、変形した鎌状の第 2 触角および鉤状突起の大顎内枝によって餌を搔き集め、摂餌する型である。準浮遊一油球栄養型 (*Euchaeta* 型) は、本質的には *Calanus* 型であるが、各付属肢が未発達であり、長い尾触毛を持つ。また、これは体内に油球などの栄養物質を多量に持ち、運動性および摂餌機能に劣る型である。擬浮遊一油球栄養型 (*Caligus* 型) は、形態が孵化時のままの基本型であり、体内に多量の栄養物質を持つ型である。これは寄生生態の中において退化し、省略の過程にみられる浮遊期の生態と考えられる。以上の生態特性は固定的でなく、環境要素の変化に応じてある程度の変質がみられる。更に、橈脚類ノーブリウスには基本型を変質した多様な運動および摂餌生態がみられる。

浮遊し、摂餌する機能を持つのは Calanoida であり、濾過摂餌のために最も適応したのが *Calanus* 型である。その変型の *Eucalanus* 型は濾過摂餌より動物食の性質を持ち始めている。これに類似の形態は Heterarthrandria 族の *Pontellopsis* にもみられ、動物食の性質が強い。Calanoida の主要な口器である大顎は、ノーブリウス期と成体では大きな形態の差がなく、その機能差も少ないとみられる。

*Cyclopoida* ノーブリウスの体形は、単純な卵型が多く、遊泳力の点では Calanoida ノーブリウスに劣る。しかし、大顎は、熊手状の内枝を持ち、餌を掴む機能があり、動物食の性質を示す。しかし、成体では大顎は本来の食物の咀しゃく器官に変化する。

*Harpacticoida* ノーブリウスの体形は、偏平な円盤状で、這い廻る生活に適応している。大顎、内枝および外枝が変化しており、餌をかき集め、また、嚙じり採る機能がある。外枝の長い刺毛は対象物を探知する触毛の働きをする。*Cyclopoida* 同様、成体の大顎は本来の食物咀しゃく器官に変化する。

以上のように **Calanoida** ノープリウスは成体に連続した線上の同一範囲の運動および攝餌生態を示す。**Cyclopoida** および **Harpacticoida** ノープリウスはコペポダイド期および成体とは不連続な生態を示す。寄生種のノープリウスは、その成体の寄生生活の単なる場の拡大のために現われた寄生の準備期である。

#### 第4章 種特性と検索

橈脚類は、水域に広く出現し、その環境に適応して繁殖する。その幼生は、甲殻類の中においては早い発育段階であるノープリウスとして孵化する。ノープリウスは、水中生活のために機能的な諸器官を持ち、環境に適応した様々な形態および生態を示す。ノープリウスの形態については、北部九州沿岸に出現する種を中心に種別形態を明らかにし、既知種と比較検討し、分類を体系づけた。6期を経過するノープリウスは、初期から種の形態的特徴を示すが、それは必ずしも明確ではない。そのため、この分類は、種特徴が明らかになる後期ノープリウスの体形、尾部保護装置、付属肢などの形態特性に基づいて行った。ノープリウス間の形態の差がない近縁の種類、また、その形態の差が付属肢の刺毛数などの僅かな差に過ぎない種類は、便法として体長、体色などによって分類した。しかし、これは必ずしも適正な分類ではなく、今後の課題である。

橈脚類の分類は、成体の第1触角および第5脚にみられる第2次性的特徴、特に、雄にみられる雌把握器の形態特徴による。そのため第2次性徴が現われないノープリウスの分類には成体の分類基準は該当しない。しかし、第2次性徴によって分類された成体のグループについてみると、それらのノープリウスにも同一グループとしての形態的特徴がある。第2次性的特徴によってまとめられたグループの中には例外的性徴の種も含まれている。例えば、**Calanoida** の **Amphascandria** に属す *Megacalanus longicornis* SARS および *Bathycalanus Richardi* SARS の雄は **Heterarthrandria** の雄の形態的特徴を持つ（田中、1957）。これらをノープリウス第1下顎の発育様式によって **Amphascandria** に包括すればその矛盾がないと考える。しかし、**Heterarthrandria** に属す *Acartia* ノープリウスの第1下顎の発育様式は、このグループの中では例外的な発育であり、新たな矛盾がもたらされる。このような数例の例外を除外すれば従来の成体の形態特徴によって分類されたグループは、そのノープリウスの形態特徴によって分類されるグループに適合している。

甲殻類の中における橈脚類の分類上の位置については研究者によって差がみられる。無脊椎動物の中で橈脚類について記述した BARNES (1968) などは、橈脚類を甲殻類の1亜綱とし、**Calanoida** などについては目として位置付けており、伊藤 (1966) もこの基準によって橈脚類を分類している。GIESBRECHT (1892), WILSON (1932), 田中 (1957) などの橈脚類研究者は、橈脚類を甲殻類の1目とし、**Calanoida** などについては亜目の単位で分類している。本論では、橈脚類を甲殻類の1亜綱とし、その中の **Calanoida** などは目の基準において分類した。この分類基準に従って、ノープリウスをその形態特性からグループ分けした。

次に、九州北西部水域において得られたノープリウスを例挙する。

Sub-class COPEPODA	
Order CALANOIDA	Family PONTELLIDAE
Tribe Amphascandria	<i>Labidocera acuta</i> (DANA)
Family CALANIDAE	<i>Pontellopsis yamadae</i> MORI
<i>Calanus sinicus</i> BRODSKY	Family ACARTIIDAE
<i>Undinula vulgaris</i> (DANA)	<i>Acartia clausi</i> GIESBRECHT
Family EUCLANIDAE	<i>A. erythraea</i> GIEBSRECHT
<i>Eucalanus attenuatus</i> (DANA)	Family TORTANIDAE
<i>E. bungii</i> var. <i>californicus</i> JOHNSON	<i>Tortanus forcipatus</i> (GIESBRECHT)
<i>E. crassus</i> GIESBRECHT	Order HARPACTICOIDA
<i>E. pileatus</i> GIESBRECHT	Family LONGIPEDIIDAE
<i>Rhincalanus cornutus</i> DANA	<i>Longipedia brevispinosa</i> GURNEY
<i>R. nasutus</i> GIESBRECHT	<i>L. weberi</i> A. SCOTT
Family PARACALANIDAE	Family ECTINOSOMIDAE
<i>Paracalanus aculeatus</i> GIESBRECHT	<i>Microsetella norvegica</i> (BOECK)
<i>P. parvus</i> (CLAUS)	Family HARPACTICIDAE
<i>Acrocalanus gibber</i> GIESBRECHT	<i>Tigriopus japonicus</i> MORI
<i>A. gracilis</i> GIESBRECHT	Family TISBIDAE
Family EUCHAETIDAE	<i>Tisbe furcata</i> (BAIRD)
<i>Pareuchaeta russelli</i> (FARRAN)	Family TACHIDIIDAE
Tribe Heterarthrandria	<i>Euterpina acutifrons</i> (DANA)
Family CENTROPAGIDAE	Order CYCLOPOIDA
<i>Centropages abdominalis</i> SATO	Family OITHONIDAE
<i>C. furcatus</i> (DANA)	<i>Oithona brevicornis</i> GIESBRECHT
<i>C. yamadai</i> MORI	Family ONCAEIDAE
<i>Sinocalanus tenellus</i> (KIKUCHI)	<i>Oncaeaa venusta</i> PHILIPPI
Family PSEUDODIAPICTOMIDAE	Family CORYCAEIDAE
<i>Pseudodiaptomus marinus</i> SATO	<i>Corycaeus affinis</i> McMURRICH
Family TEMORIDAE	<i>C. pacificus</i> F. DAHL
<i>Temora turbinata</i> (DANA)	<i>C. speciosus</i> DANA
<i>Eurytemora pacifica</i> SATO	

#### 4・1 種特性

Calanoida 目ノープリウスは非常に変化のある形態を示すが、その主な形態は卵型ないし西洋梨型である。*Calanus* 型ノープリウスの腹部は甲殻から明確に分離し、背腹に屈曲する。*Eucalanus*

および *Pontella* ノープリウスは、伸長した体形を示す。*Calanoida* ノープリウスは、*Calanus* 型を除いた *Amphascandria* 族が左側より右側が長い非対称尾部装置を持ち、反対に、*Heterarthrandria* 族が右側より左側が長い非対称尾部保護装置を持つ特徴がある。後期ノープリウスにおいて大顎底節に出現する有歯突起もまたその特徴である。

*Cyclopoida* 目ノープリウスは、卵円型であり、大顎の円側に3～4本の強い咀しゃく刺毛を持つ。しかし、第2触角および大顎の底節には歯を持つ突起がない。

*Harpacticoida* 目の多くのノープリウスは、偏平な卵円型であり、対称な尾部保護装置を持つ。メタノープリウスには第2触角底節に歯を持つ突起がある。しかし、*Longipedia* 型のノープリウスは、外観が卵型ないし西洋梨型であり、後端に1本の中央尾棘を持つ。

寄生性橈脚類の多くのノープリウスは卵円型であり、第1触角は2節である。しかし、*Monstrilloida* ノープリウスの第1触角は3節である。その大顎は1本の強い鉤に変化している。

このような様々な橈脚類ノープリウスの種特性の体系化のため、九州北西部水域に出現する橈脚類ノープリウスを飼育し、その成長および種特性を研究した。更に、これらの種の形態特性を Table 2 に整理した。

#### 4・1・1 Calanoida 目

*Calanoida* 目ノープリウスは橈脚類の中でも非常に変化に富むノープリウスである。その体形には卵型、細長い紡錘型、更に、体後部が分離し腹側に屈曲した形態および体後部が伸長したオタマジャクシ型などがある。また、尾部保護装置には、左右対称のものより非対称のものが多い。後期ノープリウスには、歯を持つ咀しゃく突起が大顎底節に出現する。第1下顎は後期ノープリウスでは比較的発達した付属肢になる。

##### (A) 対称尾部保護装置型

###### 1 腹部屈曲型 (*Calanus* 型)

ノープリウスの体形は卵円型ないし西洋梨型である。体前部は丸く、甲殻から分離した体後部は、後方に突出し、尾刺毛を備える。この体後部は屈折し、背腹屈曲節となる。最終ノープリウス期の尾部保護装置は2本の尾触毛、1対の尾鉤、2対の腹鉤と3対の側鉤からなる。尾端の尾鉤は側縁が鋸歯状となった葉状鉤である。第1触角は、橈状であり、その第2節には3本、端節には先端に4本、背縁に6～8本、更に、腹縁に4本の刺毛がある。第2触角は、底節に弱小な1本の刺毛と強大な2本の刺毛、更に、基節基部に1本の強大な咀しゃく刺毛を持つ。切歯端を持つ大顎底節の咀しゃく突起は第6期に出現する。未分化の第1下顎は第4期に出現する。

*Calanus* 型形態の多数種は属および種特性が少ないが、体長によって3型に大別できる。九州沿岸の *Calanus* 型種は主に中、小型 *Calanus* 型である。

###### (1) 大型

大型 *Calanus* 型ノープリウス（体長0.2～0.8mm）は主に冷水域に出現する。*Calanus*

### 桡脚類ノープリウス

*hyperboreus* (KRØYER) ノープリウスはノルウェー近海から報告され (SØMME, 1934), *Calanus plumchrus* MARUKAWA ノープリウスはカナダのジョージア海峡深層水から *Calanus tonsus* BRADY として報告されている (CAMPBELL, 1934)。

#### (2) 中型

中型 *Calanus* 型ノープリウス (体長0.1~0.5mm) の代表種は北海に分布する *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS) および *C. helgolandicus* (CLAUS) ノープリウスである。日本近海にはこれらの近縁種である *Calanus pacificus* BRODSKY および *Calanus sinicus* BRODSKY が出現する。従来、*Calanus helgolandicus* とみられた九州沿岸域の *C. sinicus* のノープリウスは *Calanus finmarchicus* ノープリウスから区別できない。*Calanus finmarchicus* ノープリウスは LEBOUR (1918), および MARSHALL and ORR (1955) によって報告されている。

#### Calanidae

##### *Calanus sinicus* BRODSKY (Fig. 13. Table 2-(1))

孵化後のノープリウスの口は大きな上唇の下にある。体前部にあるノープリウス眼は赤褐色である。初期ノープリウスの体形は、すんぐりした卵円型であるが、成長とともに伸長する。体後部は腹側に曲った背腹屈曲節になる。

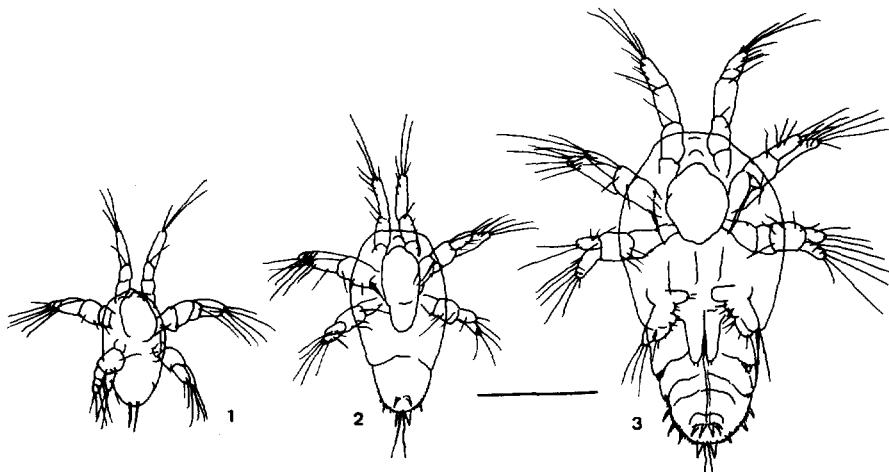


Fig. 13. Nauplii of *Calanus sinicus*. Scale=0.1mm.

1-3: Stage I, Stage III, Stage VI.

*Calanus sinicus* および *Calanus helgolandicus* ノープリウスは *C. finmarchicus* および *C. pacificus* の分布域より南の水域に出現する。*C. sinicus* は九州北西部沿岸水域に春季多数出現する海洋経済上重要な種である。

*Undinula vulgaris* (DANA) (Table 2-(2))

初期、卵円形であるノープリウスは成長にしたがって次第に伸長する。背腹屈曲節である腹部は腹側に屈折している。大きな卵形の上唇には小さな棘が少数存在する。体前方に暗赤色の小さな眼点がある。初期には単純な膨みに過ぎない大顎の咀しゃく器は、後期には3個の歯を持つ曲った突起になる。

*Undinula vulgaris* ノープリウスは、*Calanus finmarchicus* および *C. sinicus* 型であるが、その出現期によってこれらの種類から区別できる。BJÖRNBERG (1972) によって記載された *Calanoides carinatus* (KRØYER) などは当水域に出現しないので混同がない。*Undinula vulgaris* ノープリウスは古賀 (1968), および BJÖRNBERG (1972) によって報告されている。

## (3) 小型

小型 *Calanus* 型ノープリウス (体長, 0.05~0.3 mm) には *Paracalanus*, *Acrocalanus*, *Pseudocalanus* などが属している。

## Paracalanidae

## Paracalanus 属

前体部の甲殻は卵型であり、腹部は甲殻から分離する。この体後部は、よく発達した尾部保護装置を持ち、腹側に屈曲した背腹屈曲節である。これは、体が小型であることを除くと、*Calanus* ノープリウスに類似する。また、九州近海に出現する *Paracalanus parvus*, *Paracalanus aculeatus* 両種の形態も類似している。*Paracalanus parvus* ノープリウスについては OBERG (1906), *Paracalanus aculeatus* ノープリウスの第4, 第5期については BJÖRNBERG (1972) が報告している。

*Paracalanus parvus* (CLAUS) (Fig. 14)

ノープリウスは、初期、幅広い卵型であるが、発育にしたがって体長が伸長する。これは、*Calanus* のノープリウスのように体前部が丸く、体後部が甲殻から分離し、腹側に屈曲した背腹屈曲節である。本種は、世界の海洋に広く分布し、九州北部でも多数出現する。福岡湾では夏～秋季に本種の単一種が多数増殖する傾向を示す。福岡湾の本種ノープリウスは、小型の *Calanus* 型であるが、更に、その中に大小の2型が混在する。

*Paracalanus aculeatus* GIESBRECHT (Fig. 15. Table 2-(5))

体は幅広い卵型であり、体前部が丸い。体後部は次第に細くなり、その後端に尾部保護装置がある。この突出した体後部は背腹屈曲節である。体色は淡褐色である。体前端には吻が微かに認められる。この吻のやや後方に赤褐色の眼点が存在する。上唇は付属肢に取り囲まれている。著者は本種の飼育によってノープリウス2期をえることができた。本種の第4, 第5ノープリウスはブラジルのサントス沖から報告されている (BJÖRNBERG, 1972)。

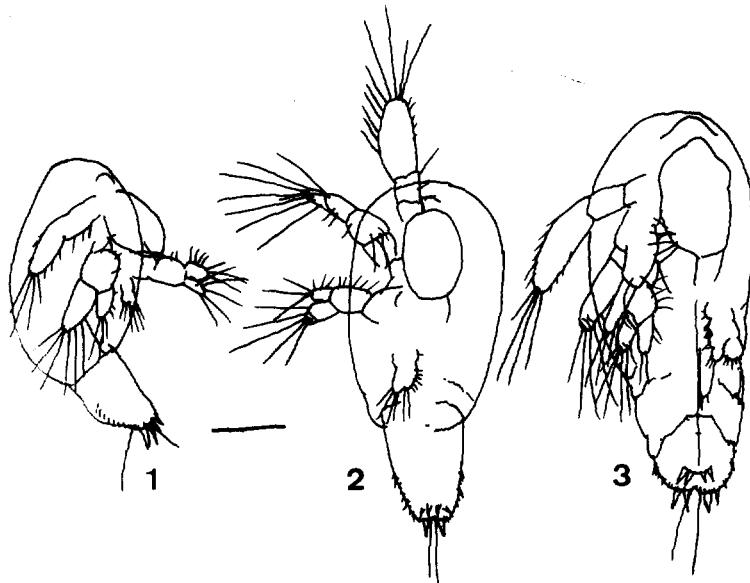


Fig. 14. Nauplii of *Paracalanus parvus*. Scale=0.1mm.

1-3: Stage IV-VI.

本種は九州北西部水域で8月～10月に出現する小型橈脚類である。

#### *Acrocalanus* 属

本属は小型種である。体形は幅の広い卵型であり、前端が丸く、尾部保護装置を持つ体後部がやや細くなっている。小さな吻は体前端に認められ、その後方に赤褐色の眼点がある。上唇は付属肢に取り囲まれている。体後部は腹側に屈曲し、そこに尾部保護装置がある。

本属の *Acrocalanus gibber* および *Acrocalanus gracilis* は8月～10月に九州北部水域に出現在する種である。

#### *Acrocalanus gibber* GIESBRECHT (Fig. 16. Table 2-(6))

第1、第2期のノープリウスが室内で得られた。卵は直徑0.07mmの球型で、赤い顆粒を持つ黄褐色である。第1ノープリウスは0.095mmの幅の広い卵型である。細くなった体後部は、1対の小さな触毛を備え、背腹屈曲節の特徴を示す。第2ノープリウスは0.12mmである。1対の長い触刺毛を持つ体後部は体前部から明らかに区別でき、背腹屈曲節の機能を示す。

#### *Acrocalanus gracilis* GIESBRECHT (Fig. 17. Table 2-(7))

第3、第4期のノープリウスが室内で得られた。体色は赤褐色である。第3ノープリウスの体

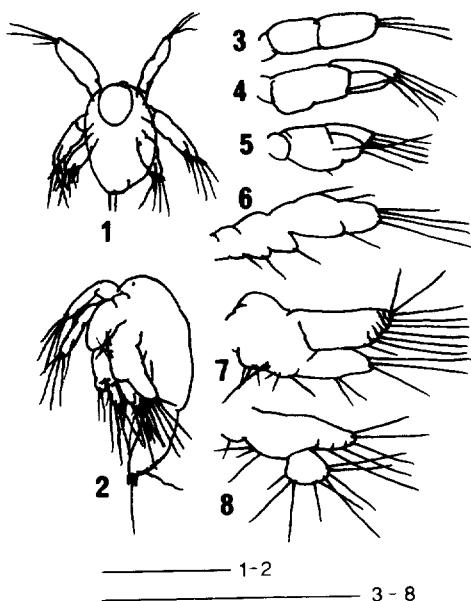


Fig. 15. Nauplii and appendages of *Paracalanus aculeatus*. Scale=0.1mm.

1, 2: 1st and 3rd nauplii; 3, 6: Antennules (Stage I, III); 4, 7: Antennae (Stage I, III); 5, 8: Mandible (Stage I, III).

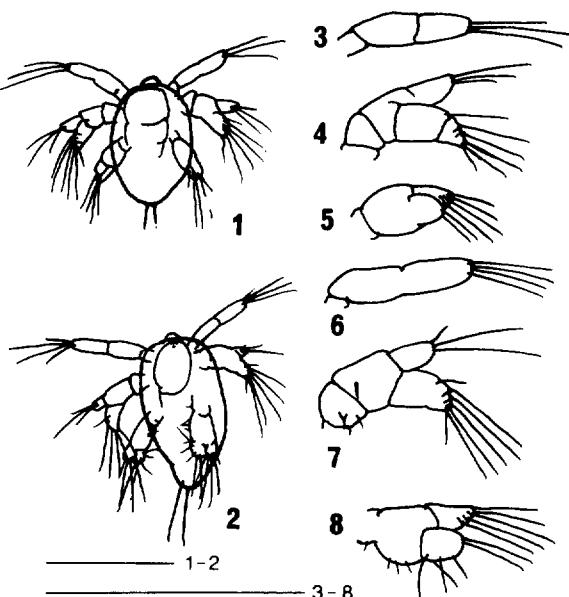


Fig. 16. Nauplii and appendages of *Acrocalanus gibber*. Scale=0.1 mm.

1, 2: 1st and 2nd nauplii; 3, 6: Antennules (Stage I, II); 4, 7: Antennae (Stage I, II); 5, 8: Mandibles (Stage I, II).

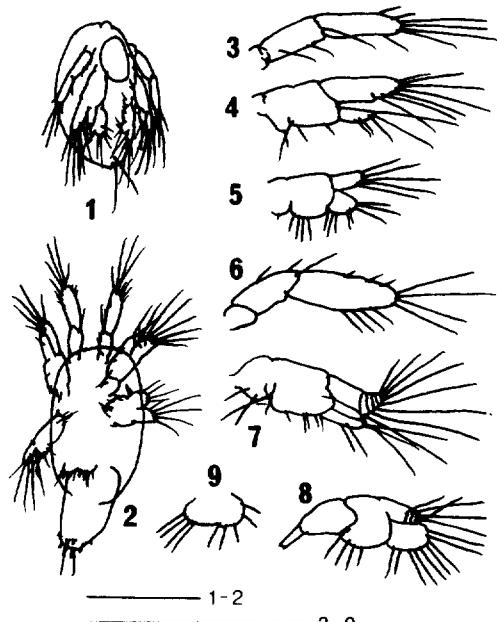


Fig. 17. Nauplii and appendages of *Acrocalanus gracilis*. Scale=0.1 mm.

1, 2: 3rd and 4th nauplii; 3, 6: Antennules (Stage III, IV); 4, 7: Antennae (Stage III, IV); 5, 8: Mandible (Stage III, IV); 9: Maxillule (Stage IV).

長は0.13mmである。体後部は体前部から明らかに分離した背腹屈曲節であり、そこに1対の触刺毛、尾鉤、腹鉤および小さな側棘がある。第4ノープリウスの体長は0.19mmである。その体後部に尾部保護装置の3対の側鉤が出現する。

#### Pseudocalanidae

体は卵型であり、腹部は体前部から分離している。この体後部は、腹側に屈曲した背腹屈曲節となり、よく発達した尾部保護装置を備えている。本科のノープリウスは *Calanus* および *Paracalanus* ノープリウスに酷似する。OBERG (1906) は *Pseudocalanus minutus* (KRÖYER) ノープリウスが *Paracalanus parvus* に類似することを記述している。

以上のように *Calanus* 型ノープリウス

は相互に類似している。このことは、成体においても、分類基準となる種の特徴がコペボダイト期後半の第5脚などに現われる第2次性徴の僅かな差であることからも、理解される。

小型の *Calanus* 型ノープリウスについては、*Paracalanus aculeatus* 以外にも、*Paracalanus crassirostris*, *Calocalanus pavo*, *Clausocalanus furcatus* などが BJÖRNBERG (1972) によって、また *Paracalanus crassirostris* が LAWSON and GRICE (1973) によって報告されている。

## 2 前端偏平卵型

### Acartiidae

体は、前端が偏平、後端が丸い卵型である。腹部は、*Calanus* のように体前部から明らかに分離せず、背腹屈曲節にはなっていない。体後部には多数の粗い棘の列がある。尾部には第1～2期を除くと、2本の柔軟な触角毛、2個の尾鉤と腹鉤からなる対称の尾部保護装置がある。これらの鉤は、*Calanus* のように数個の棘が融合して出来たと考えられ、側縁が鋸歯状になった葉状鉤である。上唇は後部を微細な棘で覆われる。第1触角は *Centropages* のそれに類似する。第2節の腹側に3本の刺毛があり、この中の基部の刺毛は小さく、先端部の刺毛は長い。第2触角は、底節と基節各々に1本の刺毛と1個の強い咀しゃく刺毛を持つ。第2触角の内枝、外枝および大顎は *Centropages* のものに類似する。しかし、*Acartia* では大顎基節に咀しゃく突起が出現しない。第1下顎になる刺毛は、第3期に出現するが、次期には第1下顎の原基に変化する。

*Acartia clausi* GIESBRECHT (Fig. 18. Table 2-(1))

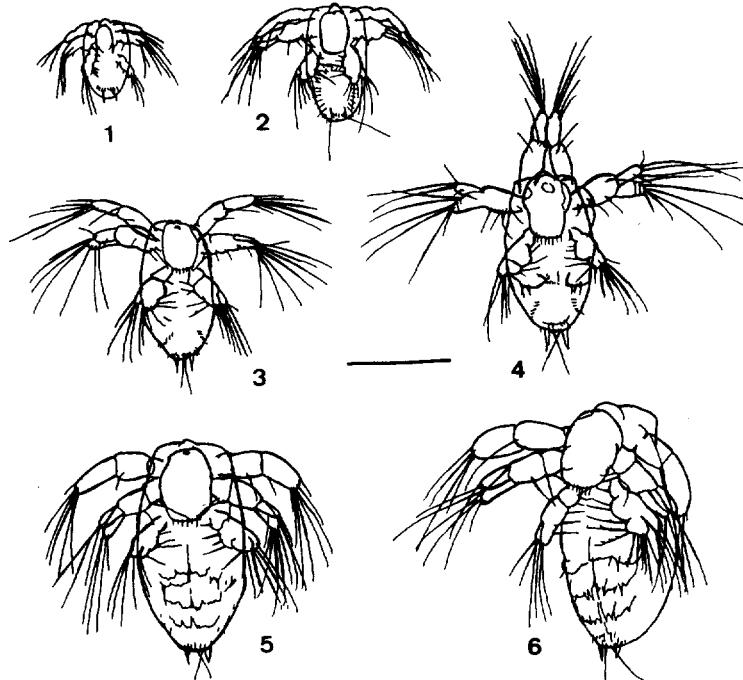


Fig. 18. Nauplii of *Acartia clausi* (after KOGA, 1973). Scale = 0.1 mm.  
1-6: Stage I-VI.

体形は、前端が偏平、後端が丸い卵型である。尾部には *Calanus* 同様に葉状の尾、腹鉤がある。*Acartia clausi* ノープリウスの体後部にある鉤と1列の棘は *Calanus* のそれに比較して大きい。

*Acartia clausi* は、九州北西部沿岸に冬～春に多数出現する。その生活史は実験室で観察できた。類似種の *Acartia tonsa* は日本近海に出現しない種であるが、ZILLIOUX 博士の協力によりマイアミでの観察ができた。CONOVER (1956) による *Acartia clausi* および *Acartia tonsa* の付属肢などの記述は詳細でない。

*Acartia erythraea* GIESBRECHT (Fig. 19, 20. Table 2-(8))

本種は九州北西部沿岸に夏から秋に多数出現する。体は、前縁が偏平で、後端が丸い卵型であり、BJÖRNBERG (1972) が記載した南部ブラジル沿岸の *Acartia lilljeborgi* の体形に類似する。その付属肢の刺毛は *Acartia clausi* に類似している。*Acartia erythraea* ノープリウスは尾部と上唇の棘および尾鉤が他種に比較して長い特徴がある。

*Acartia bifilosa* および *Acartia longiremis* ノープリウスは第2触角底節に3本の刺毛を持つ特徴がある (OBERG, 1906)。*Acartia danae* ノープリウスは、*Acartia lilljeborgi* に類似しているが、大きな刺毛を持つ上唇が特異である (BJÖRNBERG, 1972)。*A. lilljeborgi* ノープリウ

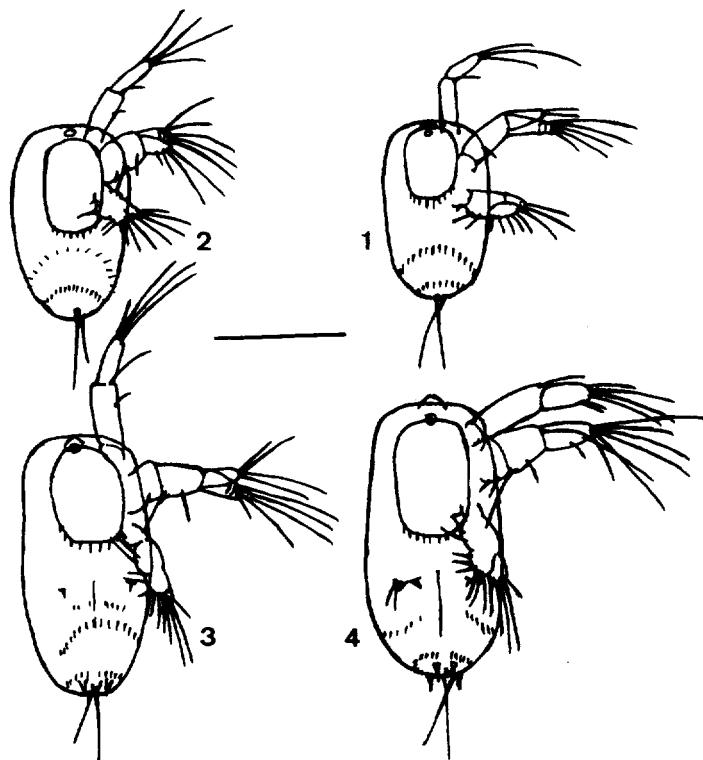


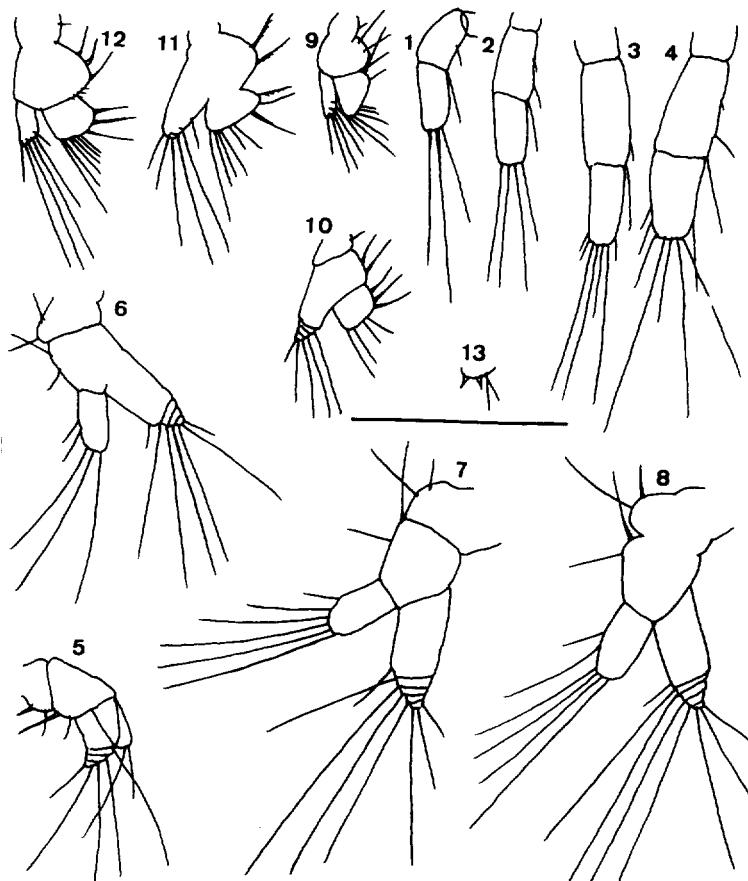
Fig. 19. Nauplii of *Acartia erythraea*. Scale=0.1 mm.  
1-4: Stage I-IX.

ス腹部の鉤および1列の棘は *A. bifilosa* のそれより小さい。このノープリウスは透明であり、肛門の周囲に3個の色素粒がある。*A. bifilosa* ノープリウスの腸は餌によって緑色かまたは淡黄色を帯びる、このことは本種が植物食であることを示唆している。*Acartia negligens* ノープリウスは *A. lilljeborgi* のそれに類似するが、しかし、その尾部保護装置は *A. clausi* のものに類似する (BJÖRNBERG, 1972)。*Acartia negligens* ノープリウスは、大顎底節基部の特徴的大きな刺毛によって *A. lilljeborgi* および *A. danae* から区別できる。九州近海での主な *Acartia* ノープリウスは *A. clausi* および *A. erythraea* であった。この外、*A. danae*, *A. longiremis*, *A. negligens*, *A. steueri* などのノープリウスの出現が考えられたが採集できなかった。

## (B) 非対称尾部保護装置型

## 3 肥大菱卵型

## (1) 短尾刺毛型

*Eucalanidae (Eucalanus pileatus 型)*Fig. 20. Appendages of *Acartia erythraea* nauplii. Scale=0.1 mm.

1-4: Antennules (Stage I-IV); 5-8: Antennae (Stage I-IV);  
9-12: Mandibles (Stage I-IV).

体は、肥大した卵型であり、体前端腹側に小さなくちばし状の突起がある。後期ノープリウスでは後端に不規則な裂け目がある。初期ノープリウスの尾部保護装置は、尾部腹側にある2個の小さな尾鉤のみである。後期の尾部には4個の小さな腹鉤、2本の感覚毛と2本の尾刺毛がある。体前端は、僅かに縮まり、幾分突出している。上唇はほとんど四角であり、その後部は毛で覆われている。第1触角は、大きくて長く、*Calanus* のものに類似する。その第1、2節は特に長い。第2触角は、底節に2本の咀しゃく刺毛があり、基節基部に2本の長い刺毛、上部には1本の刺毛と1本の太く長い刺毛がある。大顎には幅広い節がある。内枝の腹側に4本の長い刺毛、外枝には6本の刺毛がある。大顎底節の歯を持つ咀しゃく突起は後期に出現する。未発育の第1下顎は第4期に出現する。

#### *Eucalanus attenuatus* (DANA)

体は、太い長卵形であり、前端部がほぼ三角形になっている。体前部の小さなくちばし状突起、尾部の不規則な切れ込みおよび尾部保護装置は*Eucalanus pileatus* 形態に類似する。第1触角は大きなへら状である。第2触角の底節上部に1本の刺毛がみられる。また、大顎の内枝内側に4本の長い刺毛がみられる。このような付属肢の節と刺毛の構造は*E. pileatus* のそれに極めて類似する。

本種は、九州北西部沖合水域に出現し、第2、3期のノープリウスが室内飼育で得られた。暖かい大西洋の大陸棚水域から*E. attenuatus* ノープリウスの6期が報告されている(BJÖRNBERG, 1967, 1970)。

#### *Eucalanus crassus* GIESBRECHT (Fig. 21-1)

本種のノープリウスは大型で、特に肥大した丸味のある菱型の体形を示す。一般に、ノープリウスは小型のため目の粗い動物プランクトン用ネット(目合0.33mm)では採集されない。しかし、本種のノープリウスは大型のため九州北西部沖合では動物プランクトン用ネットでしばしば採集される。出現期は10~12月である。

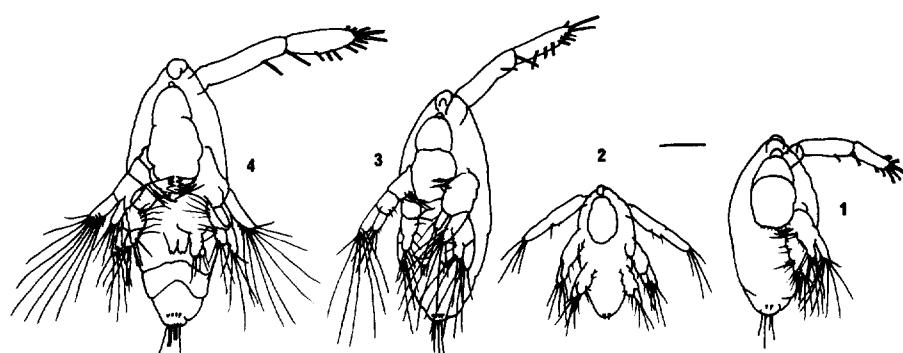


Fig. 21. Nauplii of *Eucalanus*. Scale=0.1 mm.

1: *Eucalanus crassus* (Stage III); 2-4: *Eucalanus pileatus* (Stage II, V, VI).

体前部には *Eucalanus* の特徴である小さなくちばし状突起、また、尾部には不規則な切れ込みが確認される。第1触角は大きなへら状である。第2触角底節上部の強い刺毛および大顎の構造も *Eucalanus pileatus* 形態に類似する。本種は、肥大体形によって他 *Eucalanus* のノープリウスから容易に識別される。本種のノープリウスは BJÖRNBERG (1970) によって大西洋から最初に報告された。

*Eucalanus pileatus* GIESBRECHT (Fig. 21-2~4, Table 2-(3))

第1期ノープリウスは卵型であり、その付属肢の刺毛は少ない。後期ノープリウスは、体長が伸び、体の前、後端がやや締った太い長卵型となる。体前端下部に小さなくちばし状の突起がある。尾部保護装置を持つ後端には不規則な切れ込みがみられる。第1、第2期の尾部保護装置は尾端腹側にある1対の小さな鉤のみである。後期ノープリウスには4個の小さな腹鉤、2本の尾触角、更に、2本の尾刺毛がみられる。各付属肢は、先端部が淡い桃色またはオレンジ色を帯び、強い刺毛がある。第1触角はへら状の大きな付属肢である。第2触角底節上部に1本の大きな刺毛がある。外枝の第2節は大きいが、他の節は小さい。大顎内枝内縁に4本の刺毛がある。外枝第1節は大きく、他の節は小さい。第1下顎は第4期に数本の刺毛の原基として出現する。

*E. pileatus* は九州北西部沖合には普通に出現する種であり、このノープリウスは BJÖRNBERG (1967) によってカリブ海から最初に報告されている。

(2) 長尾刺毛型

**Euchaetidae**

初期、ノープリウスは典型的な卵型であるが、成長とともに体形は伸長し、第6期には橢円型になる。体前端は僅かに突起し、そこに小さな吻がある。体後端は、丸いが、しかし、後期ノープリウスでは複雑なひだがみられる。第2期に1対の尾触角が出現し、第6期まで存在する。第6期には、この外2対の短い触毛が出現する。これらの触毛には微細な棘毛は存在しない。体は、種々の大きさの赤い油球のため腹部が赤味を帯びる。この腹部は体前部から分離していない。

*Pareuchaeta russelli* (FARRAN) (Fig. 22, Table 2-(8))

第1期ノープリウスは、ずんぐりした卵型であり、前端がやや突出し、後端は丸い。この体後端には感覚毛がない。第3期までは丸い卵型であるが、第4期以後は体後部が伸長し、橢円型になる。腹部は体前部から明確には区別できない。その腹部にある赤い種々の大きさの油球はノープリウスに赤味を与えている。小さな吻は第3期に出現する。付属肢は体に比較して小さい。この付属肢に取り囲まれて上唇がある。1対の尾部触毛は第2期の体後端に出現する。この触毛は体長より僅かに長い。第6期ノープリウスには新しい1対の短い触毛が出現する。*Pareuchaeta russelli* ノープリウスは *Euchaeta norvegica*, *Euchaeta marina*, *Pareuchaeta elongata* ノープリウスに類似するが、尾部の触毛によって識別される。

*Euchaeta norvegica* ノープリウスおよび第1コベボダイト期は NICHOLLS (1934) によって報

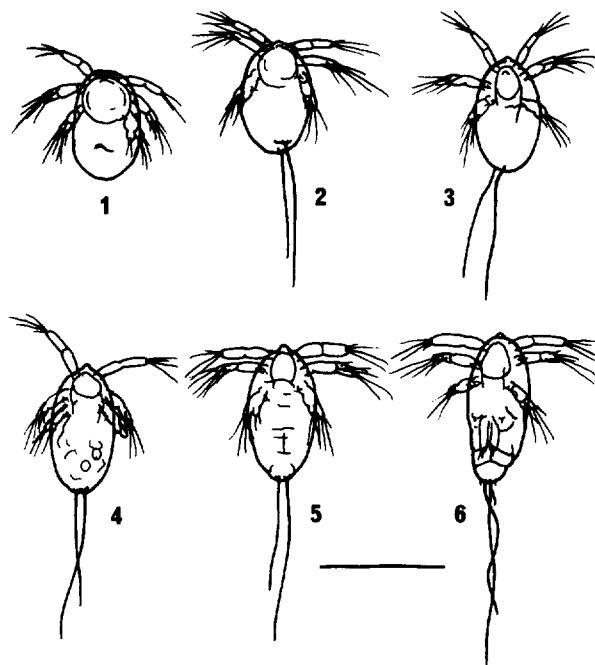


Fig. 22. Nauplii of *Pareuchaeta russelli* (after KOGA, 1966). Scale=0.5 mm.  
1-6: Stage I-VI.

告されている。CAMPBELL (1934) は、*Pareuchaeta elongata* を *Euchaeta japonica* として、そのノープリウスを記載した。BERNARD (1965) は *Euchaeta marina* のノープリウスを報告している。

*Pareuchaeta russelli* は日本近海に普通に出現し、九州北西部沖では秋から冬にかけて多数出する。本種のノープリウスは古賀 (1960) によって報告された。*Euchaeta marina*, *Pareuchaeta elongata* は、九州近海にも出現するが、そのノープリウスは得られなかった。

#### 4 両生類幼生型（細長後体部分離型）

##### (1) 長甲殻型（強大尾刺毛型）

###### *Sinocalanus* 属

*Sinocalanus* は Centropagidae に属しており、そのノープリウスもまたこの科の特徴を示す。体は、*Temora* ノープリウスのように前縁が丸く、体後部が次第に細くなったオタマジャクシ型である。体後部は付属肢を持つ体前部より分離しているが、*Calanus* ノープリウスのように腹側に屈曲していない。付属肢は *Calanus* のそれに類似す。第1下顎になる1本の刺毛は第3期に現われる。体後端に不等の長く強い尾棘があり、左刺毛は右刺毛より長い。

###### *Sinocalanus tenellus* (KIKUCHI) (Fig. 23, 24. Table 2-(1))

体はオタマジャクシ型であるが、第6期には紡錘型になる。付属肢の節と刺毛数は *Calanus* /

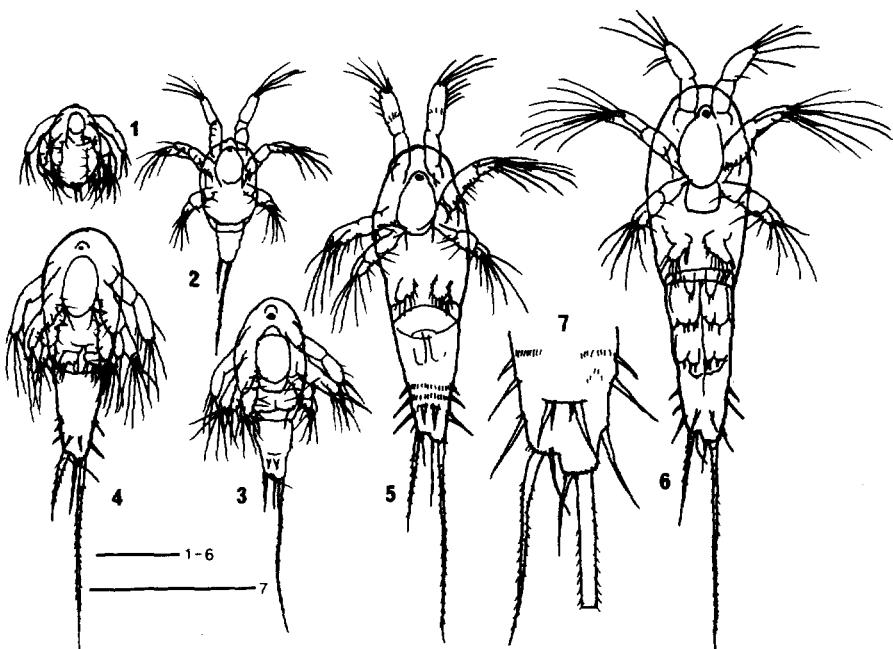


Fig. 23. Nauplii of *Sinocalanus tenellus*. Scale = 0.1 mm.  
1-6: Stage I-VI; 7: Caudal armature (Stage VI).

ーブリウスのそれらに類似する。尾端に強大な左尾棘がある。この尾棘は LINQUIST (1959) が報告した *Limnocalanus grimaldii* (De GUERNE) のそれより短い。

本種は北部九州の淡水および汽水湖に冬～初夏にかけて多数出現する。本種のノープリウスは松平 (1957) によって最初に報告されている。

## (2) 短甲殻型

### *Temoridae*

#### *Temora* 属

ノープリウスの体形はオタマジャクシ型であり、体前端は丸く、体後部は次第に細くなっている。体後部は、体前部から分離しているが、*Calanus* ノープリウスのように屈曲していない。上唇は微細な棘で覆われている。付属肢の形態は *Calanus* のものに類似する。第1下顎は1本の腹部刺毛として第3期に出現するが、後期には多数の刺毛を持つ付属肢に発育する。体後端にある強大な1対の尾棘が対称である種および左側尾棘が右のものより長い非対称な種もみられる。この尾棘のほか、後期ノープリウス後体部には2対の腹鉤および2～3対の側鉤が出現する。このような *Temora* ノープリウスの体後部構造は *Calanus* 型の非対称型変型である。しかし、側鉤は第5期には *Calanus* 型のように3対であるが、第6期には再び2対に減少している。*Temora* 型の尾部保護装置を持つ *Sinocalanus* ノープリウスは、第6期においても側鉤が3対であり、更に、甲殻長が甲殻幅の1.5倍以上であり、この比が1.4倍以下の *Temora* ノープリ

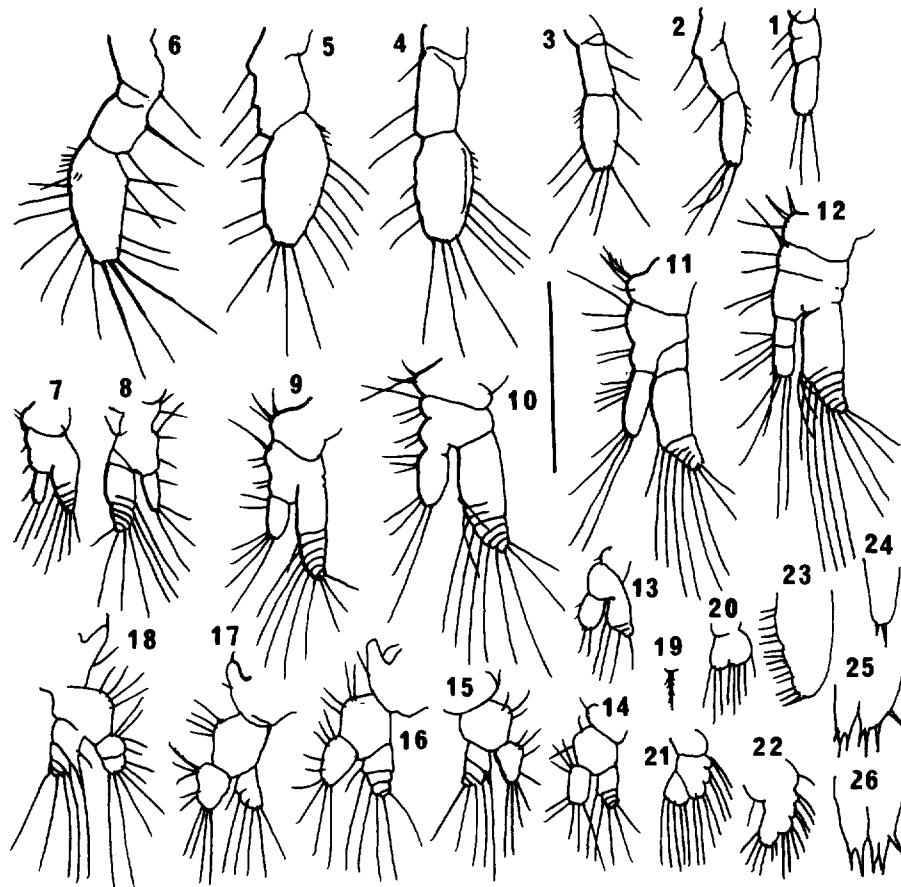


Fig. 24. Appendages of *Sinocalanus tenellus* nauplii. Scale=0.1 mm.

1-6: Antennules (Stage I-VI); 7-12: Antennae (Stage I-VI); 13-18: Mandibles (Stage I-VI); 19-22: Maxillules (Stage III-VI); 23: Maxilla (Stage VI); 24: Maxillipede (Stage VI); 25, 26: 1st and 2nd swimming feet (Stage VI).

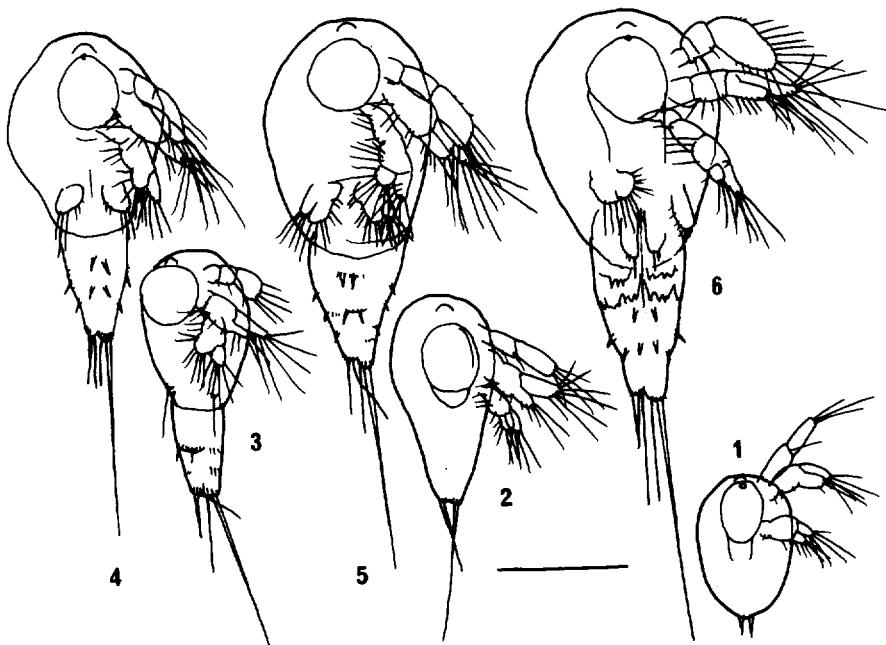
ウスから識別される。

#### *Temora turbinata* (DANA) (Fig. 25. Table 2-(12))

本種のノープリウスは九州北西部の沿岸水中に、特に、秋期に多数出現する。体はオタマジャクシ型である。甲殻から分離した体後部は伸長し、その尾端に非対称な1対の強大な尾棘を備えている。体色は淡緑色である。付属肢の構造および刺毛数は *Calanus* の付属肢に類似している。この *T. turbinata* ノープリウスについては BJÖRNBERG (1972) が南米キュラソーの内湾から第4期および第6期?を報告し、更に研究中である。

OBERG (1906) が報告した *Temora longicornis* ノープリウスは、*T. turbinata* のもの同様に体長より短い非対称尾部保護装置を持つが、その尾棘が *T. turbinata* のものより長いことで識別される。

*Temora stylifera* ノープリウスについては GAUDY (1961) が第2～第6期を、 BJÖRNBERG

Fig. 25. Nauplii of *Temora turbinata*. Scale=0.1 mm.

1-6: Stage I-VI.

(1972) が第5期のみを報告している。このノープリウスは、尾端に存在する1対の強大な尾棘が対称で、体長と等長であり、*T. turbinata* および *T. longicornis* ノープリウスから識別される。

## 5 長卵型（後・背尾刺毛型）

(1) 腹鉤型 (*Centropages* 型)*Centropagidae*

体は、前端が丸く、体後部が細くなった長卵型である。ノープリウス眼は、大きく、吻の基部に存在する。丸い五角形をした上唇の平端な後縁に小さな棘がみられる。腹部は、*Calanus* 型と異なり明確な区別が出来ない。尾端中央やや左側の刺毛は後方に伸び、その右背方に位置する刺毛は背方に伸びる。1対の尾鉤は、対称であるが、*Centropages typicus* ノープリウスでは非対称である。第1触角は橈状で、比較的長く、*Calanus* 型に類似する。しかし、その端節腹縁には1刺毛のみであり、*Calanus* 型の触角と識別される。第2触角と大顎の節および刺毛の形状は*Calanus* のものに類似する。第1下顎は、第3期において単一の刺毛として出現する。

*Centropages abdominalis* SATO (Fig. 26. Table 2-(9))

本種は九州北部沿岸域および内湾では冬季多数出現する。体は長卵型であり、前端が丸い。体後部は、次第に細くなり、淡い赤褐色を帯びる。暗赤色のノープリウス眼は、比較的大きく、体前

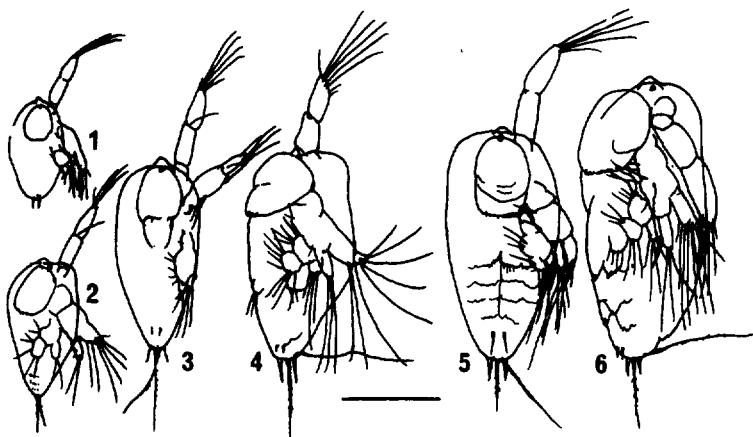


Fig. 26. Nauplii of *Centropages abdominalis* (after KOGA, 1960). Scale=0.1 mm.  
1-6:Stage I-VI.

端の吻の基部にある。本種のノープリウスは、古賀（1960）によって報告され、形態は OBERG (1906) が報告した *Centropages hamatus* ノープリウスに類似している。これらのノープリウス尾端の 1 対の鉤は対称である。

#### *Centropages furcatus* (DANA)

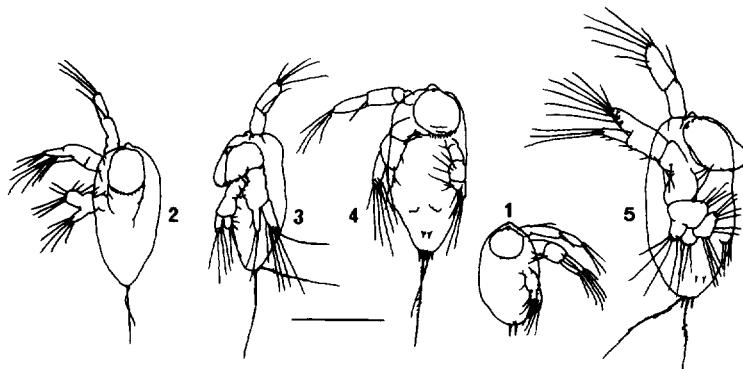
本種は九州西部の水域では秋季多数出現する種である。室内で本種を飼育し、卵のみを得た (Fig. 11-16)。この卵からノープリウスは得られず、ここでの記述は採集ノープリウスによる観察の結果である。なお、BJÖRNBERG (1972) は、本種をブラジル沖から採集し、室内飼育で得たノープリウスを報告している。

ノープリウスは肥大したやや長い卵型の体形である。丸い体前端はやや締っている。体後部は次第に細くなり、尾端に長い 2 本の刺毛、更に、1 対の小さな鉤がある。この外、後期ノープリウスには 1 対の側鉤および 2 対の腹鉤がある。これらの尾部鉤は非常に小さい。吻は比較的大きく体前端にある。上唇は矩形状の卵型であり、平端な後縁には多数の小さな棘がみられる。付属肢の形態は、他の *Centropages* のものに類似する。しかし、この種の第 1、第 2 触角にある数本の刺毛は比較的に長い。

#### *Centropages yamadai* MORI (Fig. 27. Table 2-(10))

本種は、九州北西部沿岸域では普通種であり、*Centropages abdominalis* と異なり夏に多数出現する。体は、前端が丸く、体後部が細くなった長卵形である。体前端にある吻は比較的大きく、その基部に赤褐色の眼点がある。体前部腹側にある上唇はその後縁部を小さな棘で覆われている。ノープリウスは大顎の内、外枝、更に、体後部が淡褐色を呈している。尾端の 1 対の鉤は対称である。

本種は、*Centropages abdominalis*, *Centropages hamatus* に類似するが、体色および出現期

Fig. 27. Nauplii of *Centropages yamadai* (after KOGA, 1970). Scale=0.1 mm.

1:Stage I; 2, 3:Stage II (ventral and lateral view); 4: Stage III;  
5:Stage IV.

よって他種から区別される。LAUSON and GRICE (1969) が記載した *Centropages typicus* のノープリウスは尾端の左右にある非対称な 1 対の尾鉤によって他種とは識別される。このほか、*Centropages* には黒海から *Centropages krphyeri* ノープリウスが報告されているが、本種は日本近海には出現せず、種類間の混同は起こり得ない。

## (2) 無腹鉤型

### i) 橢状触角型

#### *Temoridae*

##### *Eurytemora* 属

*Temoridae* に属す *Eurytemora* ノープリウスはこの科の特性を示す。この属のノープリウスには 6 期があり、卵型の第 1 期を除いた体形は伸長した卵型を示す。細くなった体後部は、甲殻より分離せず、*Calanus* 型のように腹側へ屈曲していない。尾部保護装置は、非対称であり、左の器官が右のものより長い。第 1 触角は、*Calanus* 型同様に成長に従って発育するが、*Eurytemora* では第 5 期以後は発育しない。大顎の有歯咀しやく突起は第 4 期に出現する。第 1 下顎は、第 3 期に刺毛として出現する。第 1, 第 2 遊泳脚は第 5 期に腹部体腔内に数本の刺毛を持つ脚芽としてみられる。第 6 期に体表面に出現する。

##### *Eurytemora pacifica* SATO (Fig. 28, 29. Table 2-(13))

体は、前縁が丸く、体後部が次第に細くなった長卵型である。尾部保護装置は 4 ~ 6 本であり、左側尾棘が比較的に長い。腹部には刺毛がみられない。

本種は佐藤 (1913) によって北海道の沿岸水中から最初に報告された冷水系種である。しかし、本種は九州北部でも福岡湾の河口域に冬季多数出現するため、本種を採集飼育することができた。千葉 (1956) は、下関港において採集した本種の発育を報告している。本種以外の *Eurytemora* ノープリウスについては *Eurytemora hirundoides* を DAVIS (1943) が、また、*Eurytemora*

*herdomani* を JOHNSON (1966) が報告している。これらのノープリウスは、*Eurytemora parifica* のそれに類似しているが、左側尾棘の 1 本が *Eurytemora pacifica* のそれより短い。*Eurytemora hirundooides* ノープリウスは、大顎内枝の端部と準端部に各 2 本の刺毛を持つため、大顎内枝に 4 本の端部刺毛と 2 本の準端刺毛を持つ *Eurytemora herdomani* ノープリウスから識別される。

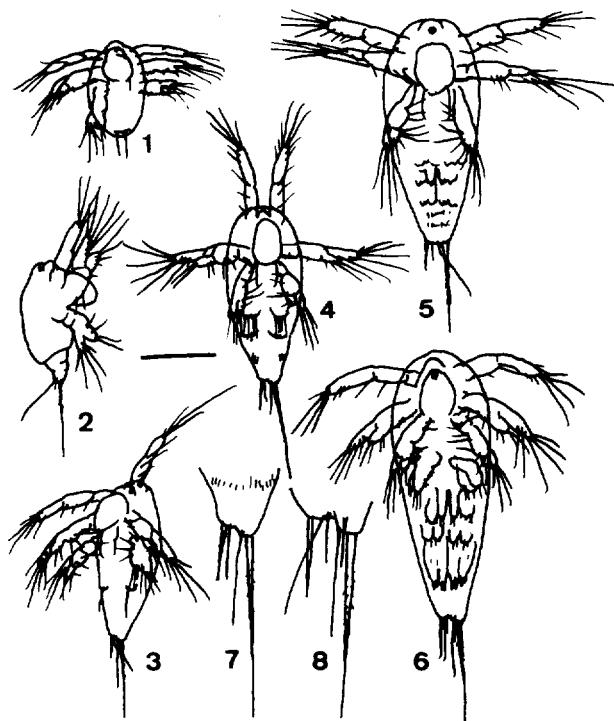


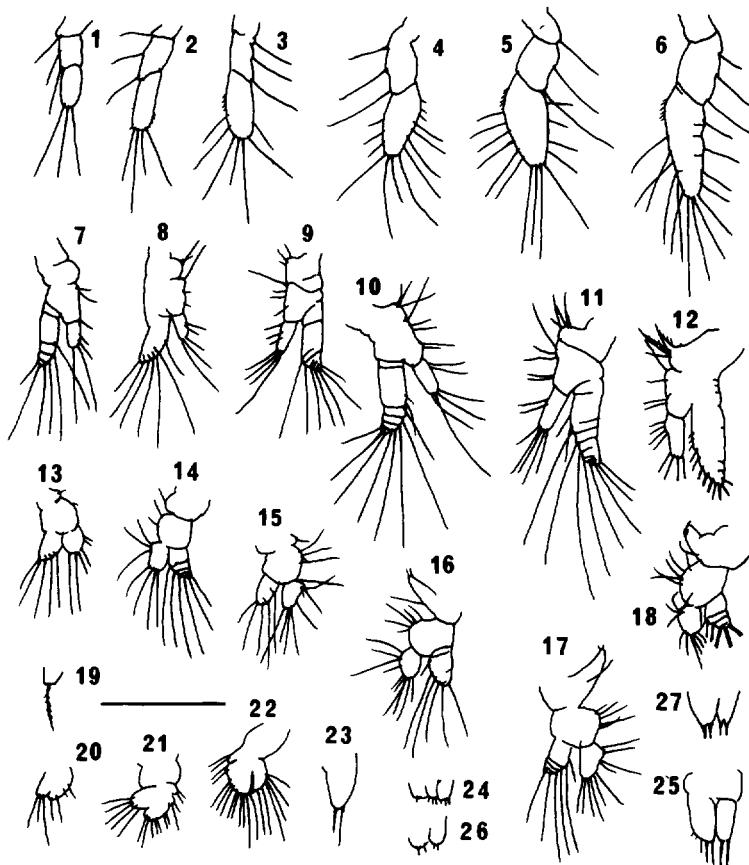
Fig. 28. Nauplii of *Eurytemora pacifica*. Scale = 0.1 mm.  
1-6: 1st-6th nauplii; 7, 8: Caudal armature of Stage V, VI.

## ii) 羽状触角型 (*Pseudodiaptomus* 型)

### *Pseudodiaptomidae*

#### *Pseudodiaptomus* 属

ノープリウスの体形は、前端が丸く、後端が次第に細くなった卵型であり、*Centropages* の体形に類似する。腹部は、甲殻から分離せず、*Calanus* 型ノープリウスと異なり、腹側に屈曲していない。体前端の吻は比較的大きい。小さなノープリウス眼は赤褐色である。上唇は卵型であり、その腹側が多数の小棘で覆われている。第 1 触角は多数の棘毛を持つ翼状である。第 2 触角と大顎は *Calanus* のそれに類似する。大顎基節の咀しゃく突起は第 5 期に出現する。尾部保護装置として尾端中央の左側に強い尾棘と数本の短い刺毛があり、そのやや背方には長い毛状の 1 本の刺毛がある。第 1 下顎は、*Pseudodiaptomus marinus* には第 3 期、*Pseudodiaptomus coronatus* および *Pseudodiaptomus euryhalinus* には第 2 期に 1 本の刺毛として出現する。JOHNSON (1948)

Fig. 29. Appendages of *Eurytemora pacifica* nauplii. Scale=0.1 mm.

1-6: Antennules (Stage I-VI); 7-12: Antennae (Stage I-VI); 13-18: Mandibles (Stage I-VI); 19-22: Maxillules (Stage IV-VI); 23: Maxillipede (Stage VI); 24-25: 1st swimming feet (Stage V, VI); 26-27: 2nd swimming feet (Stage V, VI).

による *Pseudodiaptomus coronatus* は第2期ノープリウスとして孵化し、その発育段階は5期と考えられた。しかし、上・遠部(1975)は *Pseudodiaptomus marinus* によって2~4分間で通過する第1期を観察し、報告した。このため *Pseudodiaptomus* のノープリウス期について再検討する必要がある。

#### *Pseudodiaptomus marinus* SATO (Fig. 30. Table 2-14)

体は、前端が丸く、体後部が細くなった型である。体後端のほぼ中央に、後方に伸びた1本の強い尾棘があり、その右側背後に背方に伸びた触刺毛がある。この刺毛はノープリウス後期では先端が二叉になることがある。他の鉤状の刺毛は小さい。第1触角端節は丸く平たいうちわ状であり、*Pseudodiaptomus euryhalinus* のそれに類似する。その先端に3本の棘毛と1本の感覚毛があり、背腹縁の刺毛数は *Calanus* のそれと同一である。

本種は九州北部沿岸では春~秋季に出現する沿岸種である。著者は、第2~6期ノープリウス

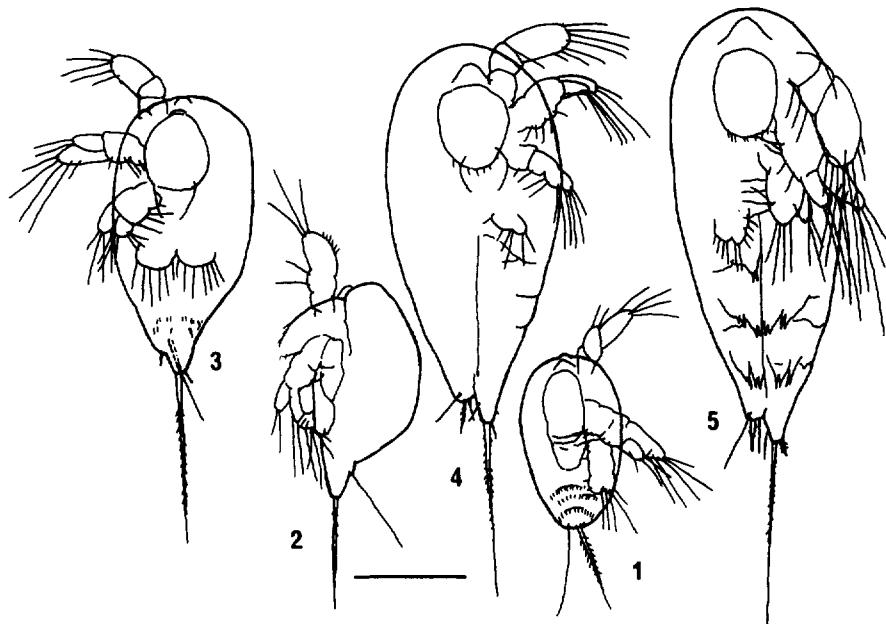


Fig. 30. Nauplii of *Pseudodiaptomus marinus*. Scale=0.1 mm.  
1-5: Stage II-VI.

を観察したが、第1期が観察できなかった。本種以外の *Pseudodiaptomus* ノープリウスについて GRICE (1968) はウッズ・ホール沿岸の *Pseudodiaptomus coronatus*, JOHNSON (1948) はカリフォルニア沿岸の *Pseudodiaptomus euryhalinus*, BJÖRNBERG (1972) はブラジル沿岸の *Pseudodiaptomus acutus* を報告した。旧大陸では、UMMERKUTTY (1964) は印度のマナール湾の *Pseudodiaptomus aurivilli*, ALVAREZ and KEWALMANI (1969) はボンベイ近郊のタナ運河の *Pseudodiaptomus ardjuna* を報告した。これらの中で、*Pseudodiaptomus marinus* の体後端の触刺毛は強大な尾棘のやや背方にあり、この特徴によって他のノープリウスから識別される。

#### 6 五角卵型 (*Tortanus* 型)

##### *Tortanus* 属

体は前端が平旦かまたはやや角ばっており、体両端が広く膨み、体後端が細くなった形態である。しかし、第1期ノープリウスは典型的な卵型である。大きく広い上唇は、ハート型で前端が狭く、後端がへこんでいる。この後端は第1期以外では弱い刺毛を小数個備えている。体後部は、*Calanus* 型と異なって屈曲せず、むしろ、真っすぐである。尾部の刺毛や尾棘は、非対称であり、右側のものが左側のものより長い。第1触角はへら状である。その第2節には長い1本の刺毛、更に、端節には3~4本の長い刺毛がある。第2触角の底節と基節には1本の強い咀しゃく刺毛があり、内、外枝には数本の長い刺毛がある。大顎の内枝には1本の強い咀しゃく刺毛があり、外枝は比較的に小さい。他の *Calanoida* ノープリウスにみられる大顎底節の歯を持つ咀しゃく突起は *Tortanus* では出現しない。第1下顎は第3期に1対の刺毛として腹部に出現する。

*Tortanus forcipatus* (GIESBRECHT) (Fig. 31. Table 1-(19))

体は丸い五角卵形である。体前端は広く平旦かやや丸味がある。僅かに突出した体後部尾端には *Eurytemora* に類似した尾部保護装置があり、それは後期ノープリウスでは1対の非対称な尾棘、尾刺毛、および腹鉤である。このノープリウスは第1触角端部、第2触角の内外枝、更に、大顎の内枝が褐色を帯びる。しかし、体の部分は無色、または非常に淡い黄褐色を帯びている。

本種は、暖水域の沿岸性浮遊種であり、九州北西部沿岸水には9月に多数出現する。JOHNSON (1934)はワシントン州、フライデイ港の *Tortanus discaudatus* ノープリウスを報告した。こ

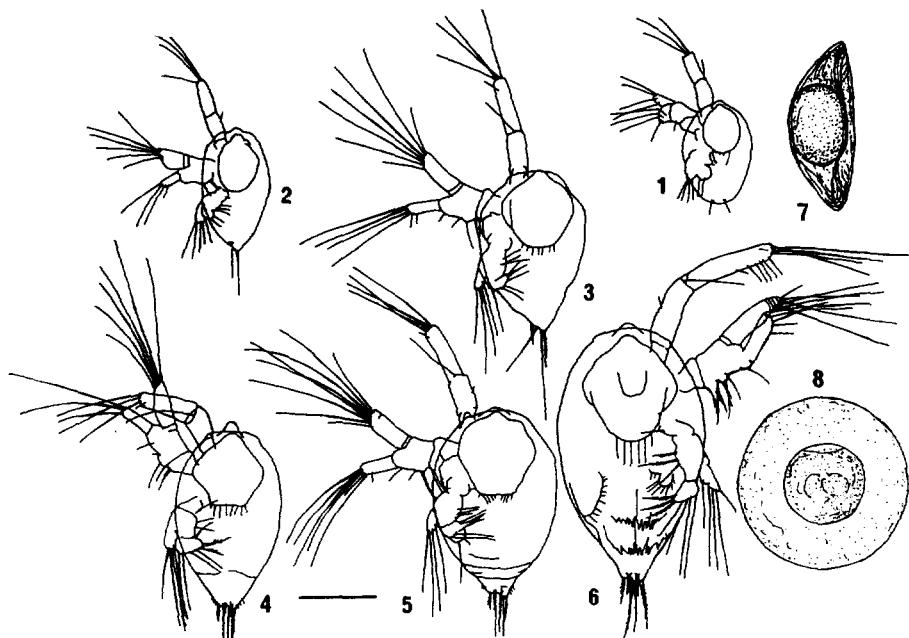


Fig. 31. Nauplii and egg of *Tortanus forcipatus*. Scale=0.1 mm.

1-6: Stage I-VI; 7-8: Egg and case, viewed from side and above.

のノープリウスは比較的に長い第2触角先端部の赤燈色の色素によって容易に識別される。この色素は明白ではないが、大顎にも存在する。*Tortanus forcipatus* ノープリウスはこの体色の外、尾端の長い左尾棘によって *Tortanus discaudatus* から区別できる。両種の卵は鞘が異なる。

### 7 長身型

#### (1) 長 *Calanus* 型 (*Eucalanus elongatus* 型)

##### *Eucalanidae*

##### *Eucalanus* 属

ノープリウスは *Calanus* のノープリウスを前後に伸長した体形を示す。甲殻から分離した体後部は、円筒状であり、*Calanus* のように腹側へ屈曲していない。尾部保護装置は、*Calanus* 型

の右側刺毛などが左側より長く変形し、非対称となっている。しかし、その鉤、刺毛、尾触毛などの数は *Calanus* のそれと同様である。第1触角は長いへら状であるが、その刺毛数は *Calanus* のそれに準じている。第2触角、大顎の形態もまた *Calanus* 型である。第1下顎は、第4期に数本の刺毛を持つ原基として出現する。第6期では未発達ながら第2下顎、顎脚、更に、第1、第2遊泳脚がみられる。

*Eucalanus bungii* var. *californicus* JOHNSON

体は伸長しており、体前部から分離した体後部が特に長い。尾端には右の刺毛が左のものより長い非対称の1対の尾刺毛がある。上唇は普通の大きさで、やや細長い。後期ではその上部は短い毛で覆われている。体前端はやや縮り、僅かに突出する。後期では、そこにこぶ状の小さな突起がみられる。ノープリウスは透明であるが、体の一部分や第1触角が非常に淡い黄色を呈している。尾部は一般に橙色を帶びている。第2触角基部のやや前方両体側の組織中に1個の暗い色

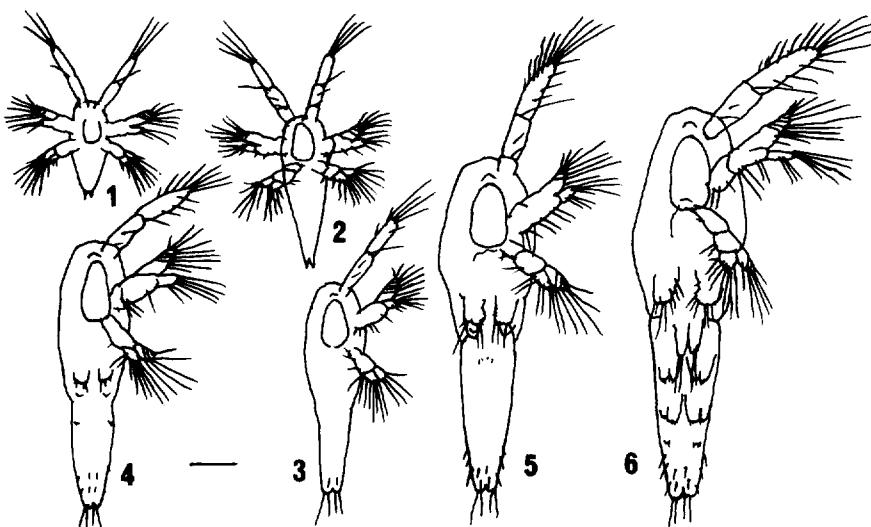


Fig. 32. Nauplii of *Eucalanus bungii californicus* (after JOHNSON, 1937). Scale=0.1mm.  
1-6: Stage I-VI.

素体がある。

本種は九州北西部沖合の水深、80~100mの底層水から採集された。その採集標本中には体内に卵母細胞を持つ成体やノープリウスが混在している。JOHNSON (1937) は *Eucalanus bungii* var. *californicus* と考えられる *Eucalanus elongatus* var. *bungii* GIESBRECHT ノープリウスをカリフォルニア沿岸域から報告した (Fig. 32)。しかし、*E. elongatus* および *E. bungii* var. *californicus* 両種の識別は、成体における大顎上の刺毛の差によって行うため、両種のノープリウスは極めて類似しているものと考えられる。

(2) 三角頭型（楔型）

i) 右強大尾棘型 (*Rhincalanus* 型)

Eucalanidae

*Rhincalanus* 属

*Rhincalanus cornutus* DANA (Fig. 33, 34. Table 2-(17))

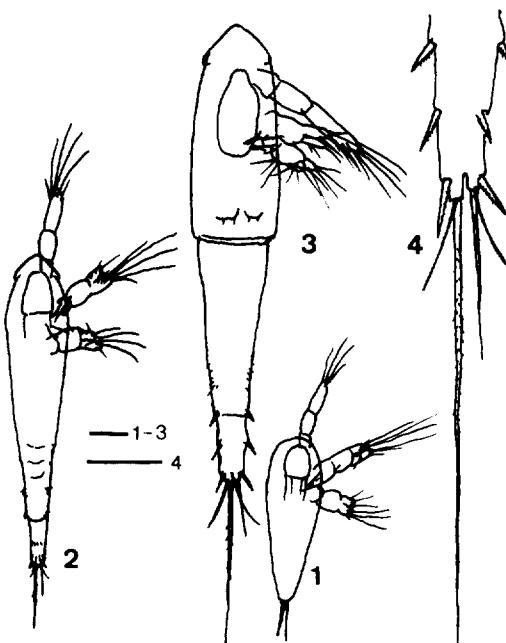


Fig. 33. Nauplii of *Rhincalanus cornutus*. Scale=0.1 mm.

1-3: Stage II, III, V; 4: Caudal armature (Stage V).

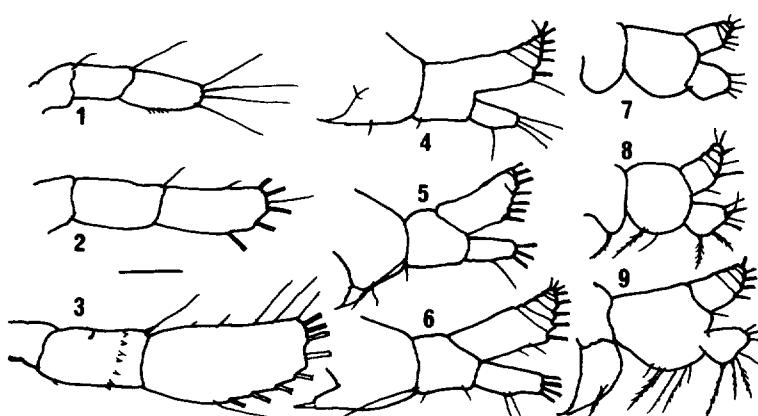


Fig. 34. Appendages of *Rhincalanus cornutus* nauplii. Scale=0.1 mm.

1-3: Antennules (Stage II, III, V); 4-6: Antennae (Stage II, III, V); 7-9: Mandibles (Stage II, III, V).

ノープリウスは、前端が三角形であり、体後部が次第に細くなった特異な体形である。尾端に、右の尾棘が左のものより長い1対の非対称な刺毛がある。*Rhincalanus* は、このような細長い体形と大きな右尾刺毛によって、細長い体形の *Eucalanus* および *Pontella* 型ノープリウスから識別される。矩形状上唇は、非常に長く、微細な毛で覆われる。後期ノープリウスは、体後部が第2下顎を持った体前部から分離している。付属肢は *Calanus* のものに類似している。しかし、本種の第1触角第2節の刺毛は1個であり、他種では数個の棘である。第2触角基節の咀しゃく突起先端は強い鉤である。

九州北西部沖合では *Rhincalanus cornutus* および *R. nasutus* 2種がしばしば採集される。これらのノープリウスは GURNEY (1934) によって最初に報告されている。また、南氷洋の *Rhincalanus gigas* ノープリウスは STEUER (1935) によって報告されている。これらの3種は、極めて類似し、識別が困難である。これらの種には、発育段階による刺毛数および第1下顎の出現の差がみられるが、最も単純な差は体長である。この体長は *R. gigas*, *R. cornutus*, そして *R. nasutus* の順に小さい。

#### ii) 左強大尾棘型 (*Pontella* 型)

##### a 大左尾棘型

##### *Pontellidae*

##### *Labidocera* 属

体は前端が僅かに突出する。体後部は次第に細くなり楔型を呈し、尾棘は左側のものが強大である。このノープリウスは、同じ楔型の *Eucalanidae* から大きな右尾棘によって識別される。上唇は、心臓型であり、前端が突出し、広く丸い後端中央部はややへこむ。第1触角は、*Tortanus* のように長いへら状であり、端節の背腹縁に多数の刺毛、先端に3~4本の刺毛がある。大顎内枝の腹縁は突出している。後期には大顎底節に咀しゃく突起が出現する。第1下顎は第3期に数本の刺毛として出現する。

##### *Labidocera acuta* (DANA) (Fig. 35, 36. Table 2-(5))

本種のノープリウスは九州北西部の沖合水には秋季に出現する。体は、前端が突出した鈍角であり、体後部が細くなった楔型である。この体形は左の長い尾棘を除くと *Rhicalanus* に類似する。小さな吻の基部にある小さな眼点は暗赤褐色である。ノープリウスは、体後部、尾部の鉤、消化管、更に、第2触角と大顎の外枝先端部が淡い褐色を帯びる。第1, 第2触角、大顎などの付属肢は長く、その刺毛も長い。付属肢に取り囲まれた上唇は著しく長く、その後端にまばらな棘を備える。

JOHNSON (1934, 1935) はカリフォルニア南部沿岸から *Epilabidocera amphitrites*, *Labidocera trispinosa* および *L. jollae* のノープリウスを報告した。BJÖRNBERG (1972) はブラジルとキュラソー沖から *Labidocera fluvialis* および *Labidocera acutifrons* のノープリウスを報告した。*Epilabidocera amphitrites* ノープリウスの体後端や第1触角端は橙褐色であり、それは

桡脚類ノープリウス

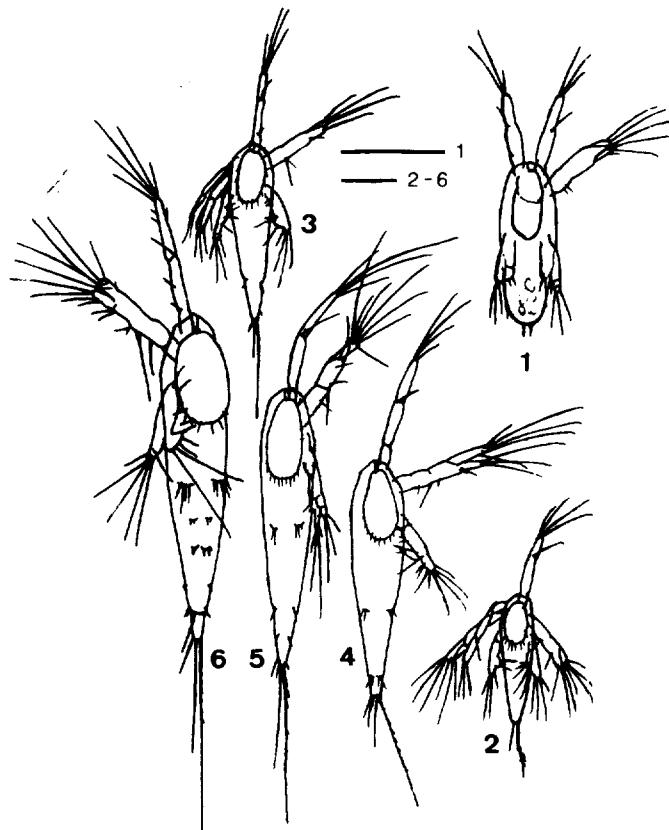


Fig. 35. Nauplii of *Labidocera acuta*. Scale=0.1 mm.  
1-6: Stage I-VI.

*Labidocera jollae* ノープリウスでは明白な青緑色である。*L. trispinosa* ノープリウスでは第1触角の端節と第2触角が微かに橙色であるが、第2触角底節の橙色は濃い。*L. acutifrons* ノープリウスは青黄色であり、*L. fluviatilis* ノープリウスはうす桃色である。*Labidocera acuta* ノープリウスは、尾端の左尾棘が体長の1/2より長く、それより短かい左尾棘を持った他の*Labidocera* ノープリウスから単純に識別される。

b 極大左尾棘型

Pontelliidae

*Pontellopsis* 属

体は、非常に長い楔型であり、頭部が突出した純角である。細長い体後部の左側尾端に、極めて長く、強い尾棘がある。右側の尾棘は細く、短い。この尾棘の内側に2本の弱い刺毛がある。*Pontellopsis* ノープリウスは、*Labidocera* および *Rhincalanus* のそれに類似するが、しかし、*Pontellopsis* ノープリウスが強大な左尾刺毛を持つことによって他種から識別される。第1、第2触角は *Labidocera* のように長い。特に、第2触角内枝は外枝より長くなっている。第1下顎は第3期に刺毛として大顎の後方に出現する。

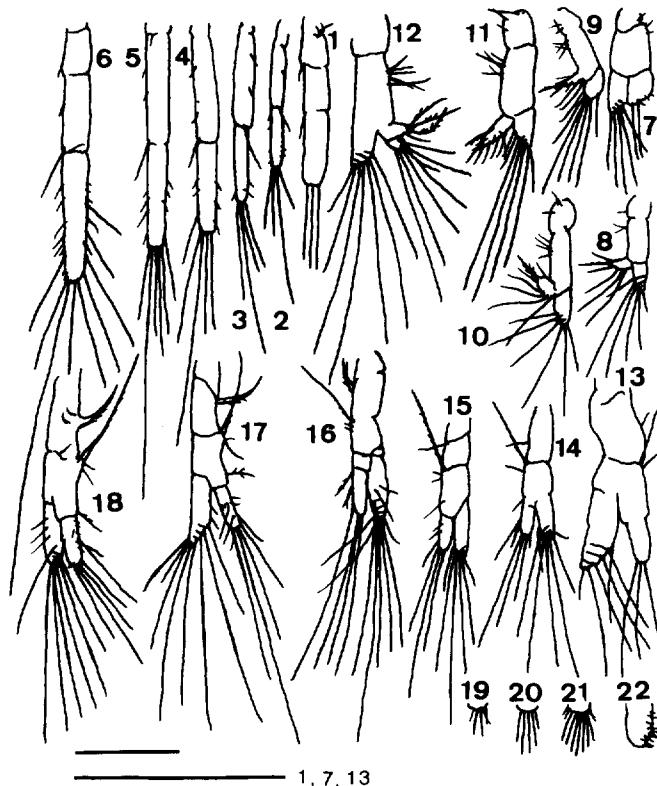


Fig. 36. Appendages of *Labidocera acuta* nauplii. Scale=0.1 mm.

1-6: Antennules (Stage I-VI); 7-12: Antennae (Stage I-VI); 13-18: Mandibles (Stage I-VI); 19-21: Maxillules (Stage IV-VI); 22: Maxilla (Stage VI).

*Pontellopsis yamadae* MORI (Fig. 37, 38. Table 2-16)

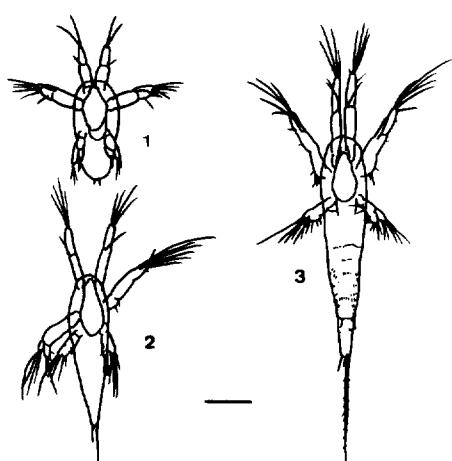


Fig. 37. Nauplii of *Pontellopsis yamadae*.

Scale=0.1 mm.

1-3: Stage I-III.

本種は九州北西部沖合水域には10月～12月頃出現する。体前部は三角形であり、伸長した体後部は次第に細くなる。暗赤褐色の小さな眼点は小さな吻の基部にある。上唇は、前端が僅かに突出し、後端が丸くなった西洋梨型である。体は体後部と第1、第2触角の先端半分が淡い赤褐色を帶びている。しかし、他の部分は全く無色透明である。

JOHNSON (1965) は *Pontellopsis occidentalis* ノープリウスを南カリフォルニアの沿岸水から報告している。このノープリウスの第1触角は褐色であり、その色は先端から刺毛にかけて濃くなっている。体後部は赤味を呈しているが、それは尾端部では淡くなる。腹部は赤褐色の油

球含む。一般に、*Pontellopsis* ノープリウスは低鹹水では桃色であり、高鹹水では青緑色である。BJÖRNBERG (1972) は南ブラジル沖合水から *Pontellopsis brevis* ノープリウスを報告した。GIBSON and GRICE (1976) はウッズホール近海から *Pontella meadi* ノープリウスを報告した。これらのノープリウスから *Pontellopsis yamadae* ノープリウスは左尾棘が体長の 1/2 より短いことによって識別される。

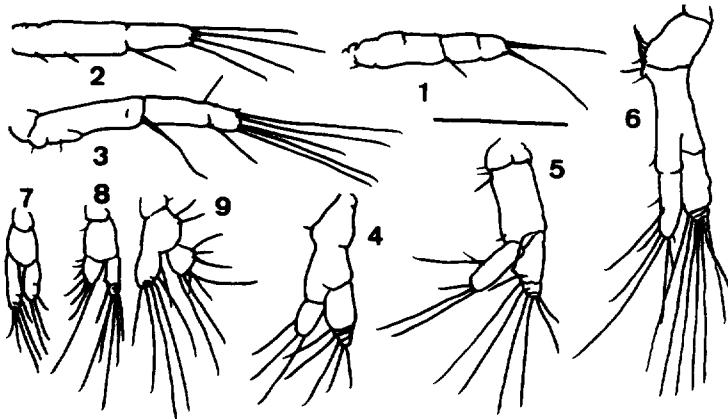


Fig. 38. Appendages of *Pontellopsis yamadae* nauplii. Scale=0.1 mm.

1-3 : Antennules (Stage I-III); 4-6: Antennae (Stage I-III); 7-9: Mandibles (Stage I-III).

#### 4・1・2 Harpacticoida 目

Harpacticoida のノープリウスは単純な体形を示す。*Longipedia* ノープリウスは Calanoida のような卵型、西洋梨型の体形を持つ。*Tigriopus*などの他種のノープリウスは偏平な円盤状の体形を持つ。この体形は水中の自由な遊泳より、基質上を這い廻る生活に適応を示している。そのため、付属肢は食物を掻き集める構造に変形している。第1下顎は第2、第3ノープリウス期に单一の刺毛として出現するが、ほとんどそれ以上の発育をしない。尾端の数対の尾部保護装置は、短く、左右対称である。

##### 1 卵一西洋梨型 (*Longipedia* 型)

###### *Longipedidae*

###### *Longipedia* 属

ノープリウスは体前部が丸く、後端が僅かに突出した西洋梨、または橢円型である。第1触角は小さく、3節である。第1節には刺毛がなく、第2節には3本の刺毛がある。長い端節の背腹縁には若干の刺毛、先端には1本の感覚毛および3本の刺毛がある。第2触角は、*Calanus* 型にみられる2枝型である。底節には1本の毛状刺毛および1~2本の強い咀しゃく刺毛がある。基節には2~3本の刺毛および2本の咀しゃく刺毛がある。内枝の側縁には2~4本、更に、先端

には2~5本の刺毛がある。外枝は、よく発達して長く、5~9節である。この第1節には刺毛がなく、他の各節には1本の刺毛がある。しかし、端節には2~3本の刺毛がみられる。大顎も*Calanus* のように2枝である。小さい底節には1本の咀しゃく刺毛があり、基節には3~5本の刺毛がある。内枝の第1節には3本の強い刺毛のほか、1~2本の刺毛があり、第2節には6本の刺毛がある。4節である外枝には6本の刺毛があり、この中の2本は特に強く、長い。第1下顎は第2~3期ノープリウスに小棘を持つ1本の大きな刺毛として出現する。これは次第に発達し、2葉になる。この内葉には2本の強い刺毛のほか、数本の刺毛があり、外葉には1本の強い刺毛のほか、数本の刺毛がある。尾部保護装置は、第1期では尾部腹縁に1対の刺毛があるが、後期ノープリウスには腹側に2対の棘、更に、尾端に1対の刺毛がみられる。*Longipedia* の特徴である尾端の1本の大きな中央棘は、ノープリウス全期にみられる。しかし、この類の中にはそれが初期のみに存在するか、または欠陥した種がある。

*Longipedia brevispinosa* GURNEY (Fig. 39, 40. Table 2-(20)

体は西洋梨型であり、その体後部は次第に細くなり、1本の中央棘で終る。体前端は、丸いが、

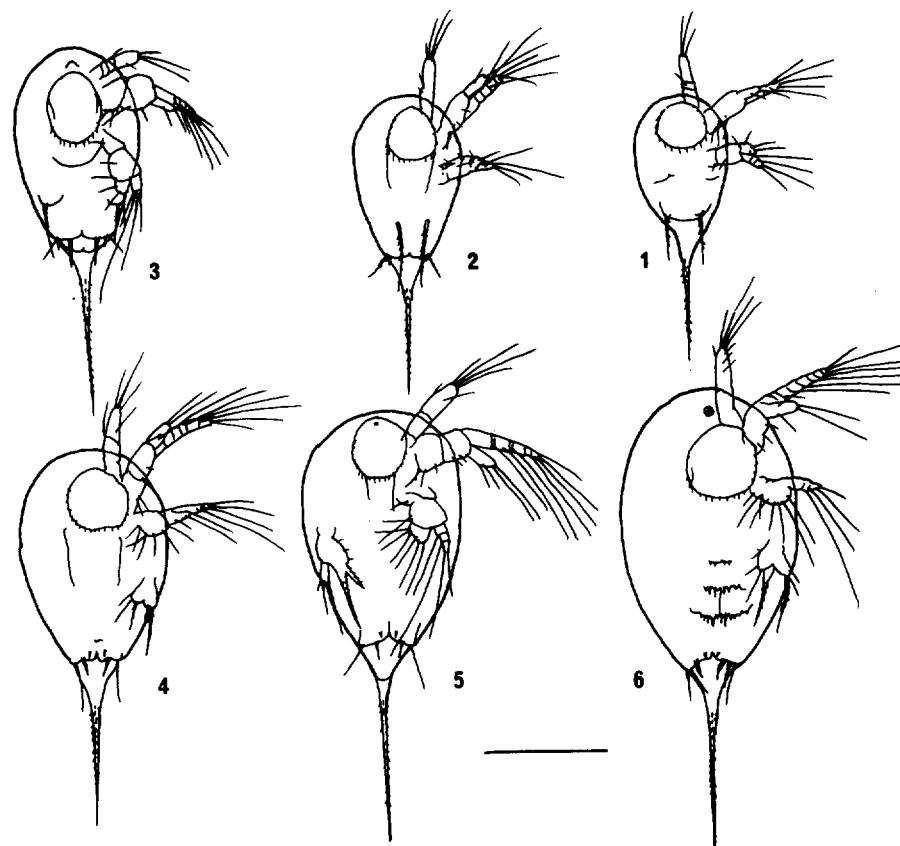


Fig. 39. Nauplii of *Longipedia brevispinosa*. Scale=0.1 mm.  
1-6: Stage I-VI.

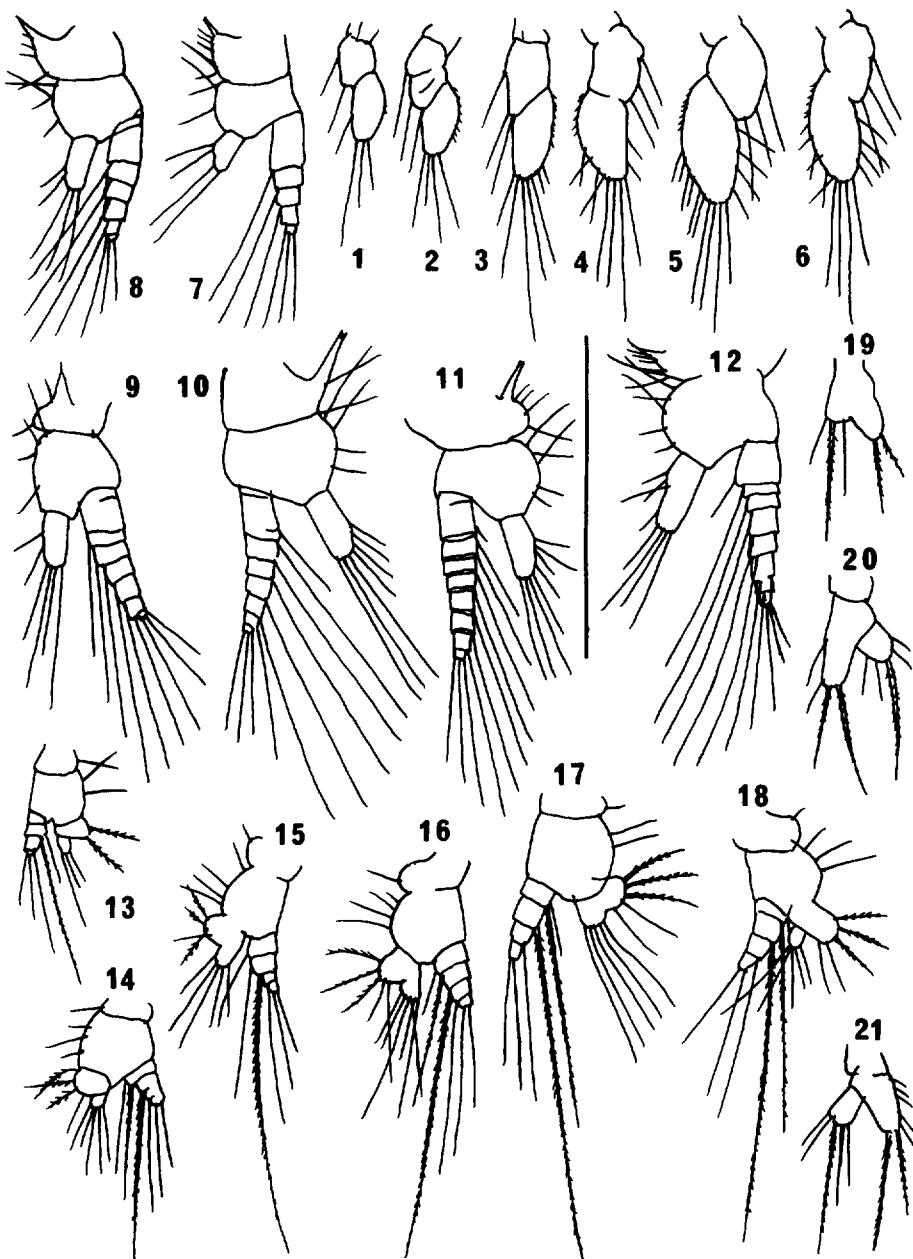


Fig. 40. Appendages of *Longipedia brevispinosa* nauplii. Scale=0.1 mm.

1-6: Antennules (Stage I-VI); 7-12: Antennae (Stage I-VI); 13-18: Mandibles (Stage I-VI); 19-21: Maxillules (Stage IV-VI).

*Longipedia coronata* のそれのように前方、上方に突出していない。体は淡い黄色を帯びる。上唇は、丸く、小さな棘で覆われている。第1触角は小さい。3本の刺毛を持つ第2節は不完全であるが2~3節に分離している。端節背縁の小さな棘は、成長に従って長くなる。端節先端には1本の感覚毛と3本の刺毛がある。第2触角底節と基節には強い咀しゃく刺毛と数本の刺毛があ

る。大顎は第2触角に類似する。底節の歯を持つ咀しゃく突起はノープリウス期には出現せず、外枝第2節の棘状刺毛は強く長い。第1下顎として1対の棘状刺毛が第2期に出現する。それは、以後の発育段階では2節になり、その先端に大きな刺毛、更に、側縁に小さな刺毛がみられる。尾部保護装置は、肛門部にあり、第2期では上方に向いた1対の刺毛と1対の小さな尾棘である。

*Longipedia brevispinosa* は九州北西部沿岸水域では一般的な種である。底層曳の網で採集した雌からノープリウスを得て、飼育した。本種のノープリウスは *Longipedia minor* のそれに酷似する。

*Longipedia weberi* A. SCOTT (Fig. 41, 42. Table 2-(21))

体は前端が丸く、後端が僅かに突出した卵、球型である。頭胸部の甲殻は側面からみると明白である。体は淡い緑色である。腹側に突出した上唇は丸く、小さな棘で覆われる。第1触角は、小さくて、不明瞭に2~3節に分離する。その第2節には3本の刺毛があり、端節の背縁には多数の小棘、先端には1本の感覺毛および3本の刺毛がある。第2触角は *Calanus* のそれに類似する。しかし、その外枝は非常に長い。また、大顎は第2触角形状を呈しているが、その外枝第2節の棘状刺毛は強く長い。底節には有歯突起がみられない。第1下顎は、棘状刺毛として第2期に出現し、後期には2節となり、数本の刺毛が生じる。尾部保護装置は、第1期では腹部の1対の棘状刺毛である。第2期には1対の尾刺毛と1対の尾鉤がある。*Longipedia minor* の尾部鉤は非常に小さい。第3期には1対の腹鉤が増加し、第4期には、更に1対の腹鉤が出現する。*Longipedia weberi* 尾端の中央棘は第1期では *Longipedia brevispinosa* と同様である。しかし、それは、ノープリウスの成長に従って短くなり、第5期には消失する。NICHOLLS (1935) は、尾棘が完全に反転しない *Longipedia* ノープリウスの多数個体、または、*Longipedia scotti* ノ

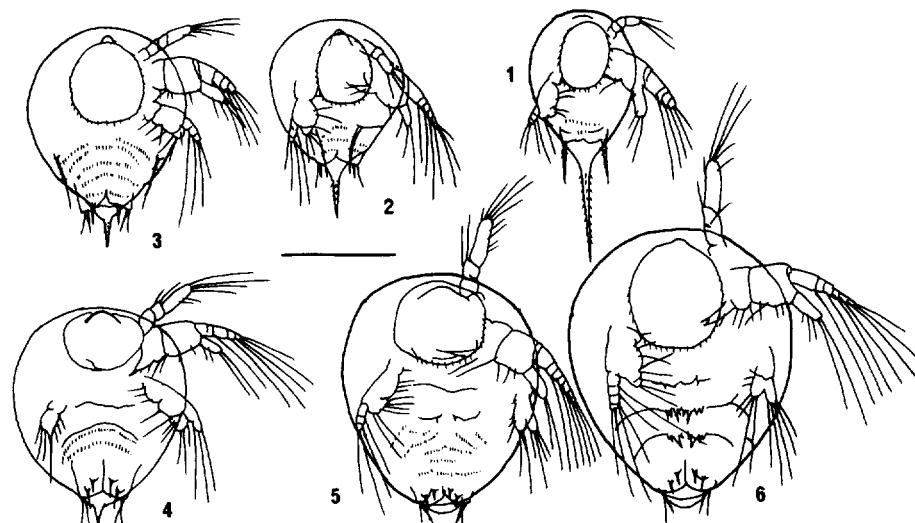
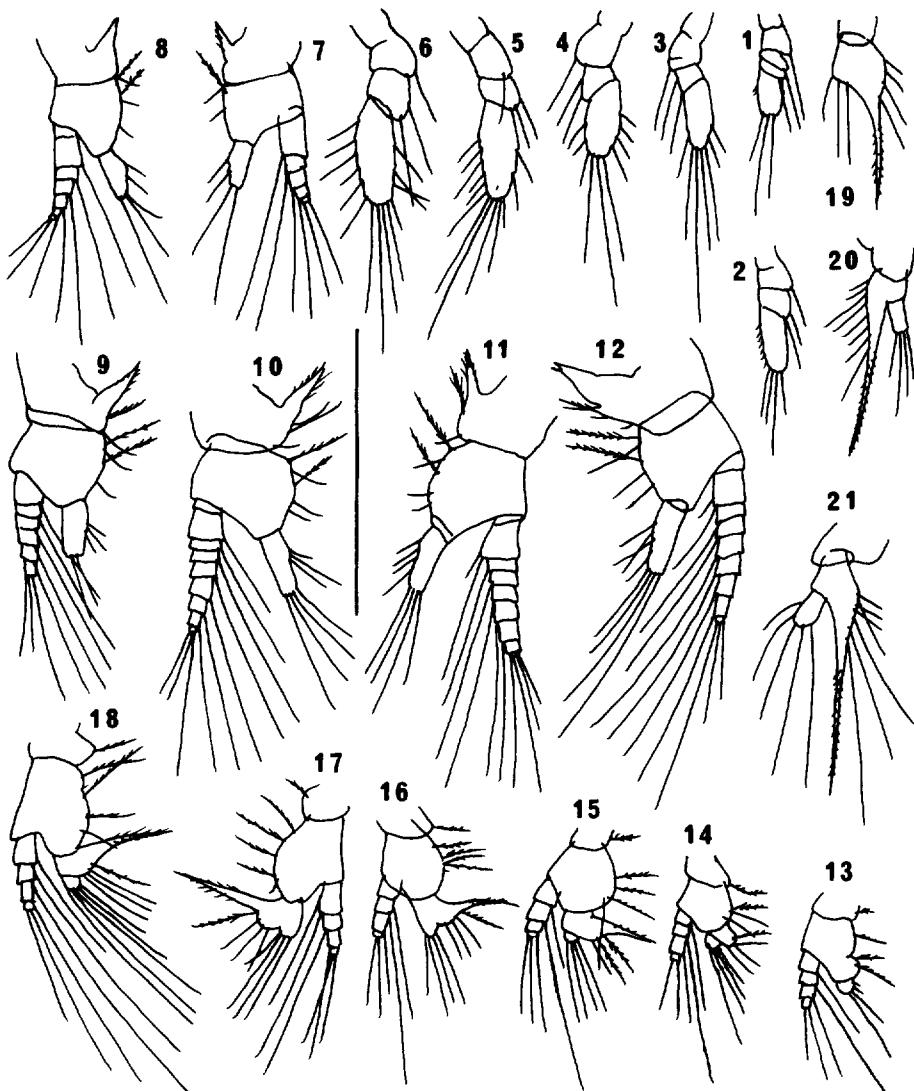


Fig. 41. Nauplii of *Longipedia weberi*. Scale=0.1mm.  
1-6: Stage I-VI.

Fig. 42. Appendages of *Longipedia weberi* nauplii. Scale=0.1mm.

1-6: Antennules (Stage I-VI); 7-12: Antennae (Stage I-VI); 13-18: Mandibles (Stage I-VI);  
19-21: Maxillules (Stage IV-VI).

ープリウス一群の尾棘欠損を記述している。彼は、このことは孵化時の尾棘の反転の失敗と考えた。しかし、*Longipedia weberi* のように成長とともに次第に消失する尾棘を持つ種類があり、尾棘欠損は種によって異なり、それがその反転失敗のみであるとは考え難い。

*Longipedia weberi* ノープリウスは、福岡湾において秋期に多数出現し、浮遊生態を示す。採集し、室内で飼育した雌成体からノープリウスが得られた。このノープリウスの飼育によって全期が観察できた。

GURNEY (1930) は、*Longipediidae* のノープリウスを最初に報告したが、種の同定をしなか

った。しかし、NICHOLLS (1935) はこれらの種が *Longipedia scotti* および *Longipedia minor* であると記載した。*Longipedia coronata* ノープリウスは細長い体、前端に突起したヘルメット状頭部によって識別できる。*Longipedia scotti* ノープリウスは、体前部が丸く、体後部が細い。上唇は長方形である。本種の第1触角は *Longipedia minor* の4節に対し3節である。第1下顎外枝は、*Longipedia minor* では1本の強い棘が特徴であるが、*Longipedia scotti* では数本の等長棘である。

## 2 偏平卵型 (*Microsetella* 型)

### Ectinosomidae

#### *Microsetella* 属

体は背腹軸に偏平となった卵型である。体は淡い褐色またはうす桃色である。前、後縁を多数の微棘で覆われた上唇は偏平の円形である。第1触角は小さく、その端節には Calanoida ノープリウスのように多数の刺毛がない。第2触角の底節は退化しており、基節には1本の強い咀しゃく突起がある。長い内枝側縁には多数の棘がある。小さな内枝は、数節からなり、その第2節には強く短い刺毛がある。大顎外枝の棘毛は強く、特に第2節の1本の刺毛は強く長い。Calanus のように大顎底節には有歯突起は出現しない。第1下顎は、第2期に太い刺毛として出現するが、*Calanus* のような機能的な付属肢にはならない。*Longipedia* ノープリウスのような中央棘はないが、最初のノープリウス2期には後方に伸びた突起がみられる。初期、尾部保護装置は1対の強い刺毛であるが、後期ではこのほか、数本の刺毛が出現する。

#### *Microsetella norvegica* (BOECK) (Fig. 43. Table 2-(22))

体は、偏平な卵型であるが、初期には尾端に突起がみられる。体は淡褐色である。本種のノープリウスは、*Microsetella rosea* のそれに極めて類似する。第1触角は小さい。第2触角の底節には1本の刺毛がある。基節には1本の咀しゃく刺毛と数本の細長い刺毛がある。大きな内枝には多数の棘がある。また、その側縁には1~3本の毛状刺毛、先端には2本の刺毛がある。5節の外枝は小さく、2~4節には各々1本の刺毛があり、端節には2本の刺毛がある。大顎の底節には1本の刺毛があり、基節には1~3本の細長い刺毛がある。内枝腹縁には2本の強い咀しゃく刺毛および4本の細長い刺毛がある。小さな外枝は3節であり、その第1節には太く短い1本の刺毛、第2節には1本の長い刺毛、更に、第3節には2刺毛がある。第1下顎は未発達の太い刺毛として第4期に出現する。尾端には1対の強い尾棘が全期に存在するが、このほか、1対の短い棘および尾触毛が第3期以後出現している。

本種は、九州北西部沿岸水域では、特に、福岡湾の底層水に、秋季に多数出現する。本種のノープリウスについて HIRAKAWA (1974) が北海道の忍路湾から報告している。本種のノープリウス形態は *Microsetella rosea* のそれと同一である (BJÖRNBERG, 1972)。しかし、*Microsetella rosea* ノープリウスの体色はうす桃色であり、両種は体色から識別できると考えられる。

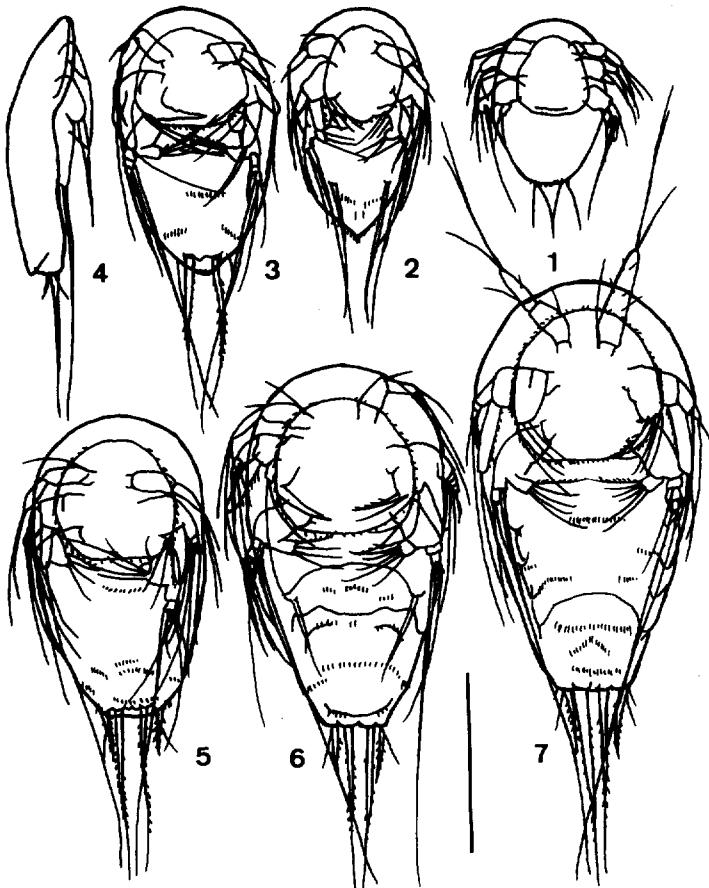


Fig. 43. Nauplii of *Microsetella norvegica*. Scale=0.1mm.  
1-6: Stage I-VI.

### 3 円盤型 (*Harpaticus* 型)

#### (1) 小触角型

##### Tachidiidae

##### *Euterpina* 属

ノープリウスの体形は初期は偏平円型であるが、後期には偏平卵型になる。腹部は、第3期に明らかになるが、*Calanus* ノープリウスのように腹側に屈曲していない。膨んだ尾端は鋸歯状である。小さな第1触角には *Microsetella* のように細長い端節があり、そこに2本の刺毛および1本の感覺毛がある。第2触角底節には鋭い鋸歯刃を持つ咀しゃく突起がある。大顎内枝は底節から分離せず、1本の強い鉤および多数の細長い刺毛を持つ。第1下顎は、第6期に小さな原基としてみられるが、その他の発育段階では不明である。尾部保護装置として2個の尾鉤および2本の長い刺毛が全期にみられる。このほか、2本の小さな刺毛が第4期に現れる。

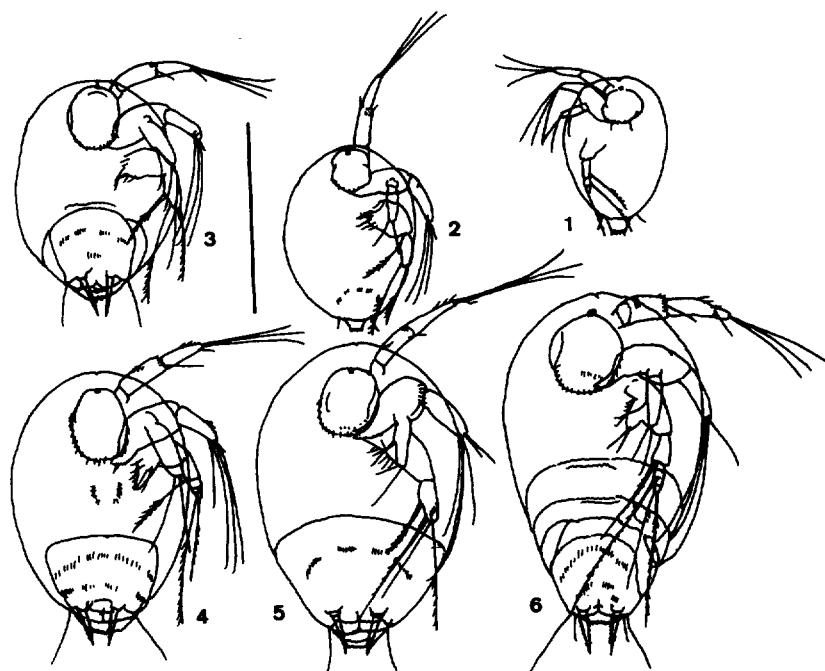


Fig. 44. Nauplii of *Euterpina acutifrons*. Scale=0.1mm.

1-6: Stage I-VI.

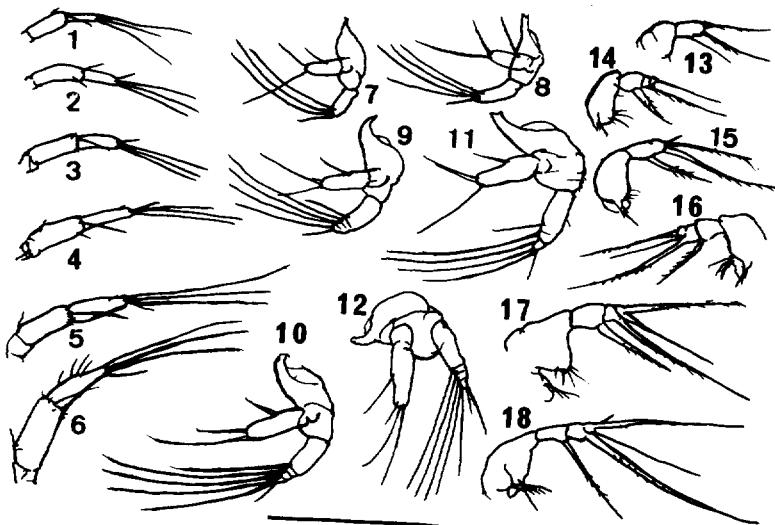


Fig. 45. Appendages of *Euterpina acutifrons* nauplii. Scale=0.1mm.

1-6: Antennules (Stage I-VI); 7-12: Antennae (Stage I-VI); 13-18: Mandibles (Stage I-VI).

*Euterpina acutifrons* (DANA) (Fig. 44, 45. Table 2-(24))

ノープリウスは初期円盤型である。腹部は第3期に明白になり、以後、それは後方に伸び、体は偏平梢円型になる。体は無色であるが、時々、体後半が緑色顆粒によって緑色を帯びる。また、消化管が食物によって緑色となることがある。小さな暗赤色の眼点は体前端の小さな刻み目の中にある。比較的小さな上唇は付属肢に囲まれている。第1触角は小さく、その第2節には多数の小棘がある。細長い端節の腹縁先端部に1本の刺毛、背縁には数本の小さな刺毛、更に、端節先端には2本の刺毛および1本の感覚毛がある。第2触角底節には鋭い歯の咀しゃく突起および1本の刺毛があり、基節には2本の刺毛がある。内枝には、側縁に1本の太い鉤があり、先端に2本の刺毛がある。外枝は6節であり、第2節が特に長い。第2～第5節には各々1本の長い刺毛があり、端節には大小各々1本の刺毛がある。大顎の底節には全期間を通じ1本の刺毛のみがある。この内枝は多数の棘を持つ1本の強い突起となり、その基部に多数の刺毛がある。外枝は大きく、第1、第2節に1本の長い棘状刺毛、端節に小さい1本および1本の長く太い刺毛がある。第1下顎および遊泳脚の原基は第6期に認められる。尾部保護装置として尾端腹側には、2本の鉤および2本の長い刺毛が全期間に存在し、更に、第4期に2本の小さな尾刺毛が出現する。

本種のノープリウスは暖海の沿岸水域に広く分布する。九州北西部では夏から秋にかけて多数出現する。本種のノープリウスは *Tisbe furcata* のように比較的強い底生性を示す。本種のノープリウスの全期が実験室で得られた。水温20°C～25°Cの時、5～8日間、平均では6日間でコベポダイオ期に発育した。本種のノープリウスについては BERNARD (1963) および EL-MAGHRABY (1964), HAQ (1965) などの報告がある。

## (2) 極小触角型

**Tisbidae***Tisbe* 属

ノープリウスは、背腹軸に偏平で、ほぼ円盤型である。後期では体後部は、後方に突出しているが、*Calanus* 型ノープリウスのように腹側に屈曲していない。第1触角は小さく、端節の側縁には小さい刺毛が僅かにあり、先端には1本の感覚毛と3本の刺毛がある。第2触角の底節にはよく発育した咀しゃく突起がある。大きな内枝には1本の鉤および刺毛がある。大顎の基節は小さく、小さな内枝の側縁には3本の鉤がある。外枝は3節で、第2節は特に長い。第1下顎は第2期に1本の棘状刺毛として出現する。尾部保護装置として第1期の尾端腹側に1対の刺毛がある。これは以後の発育段階では次第に長くなる。このほか、尾部には数本の小さな刺毛が出現する。

*Tisbe furcata* (BAIRD) (Fig. 46. Table 2-(23))

体は、無色の円盤型であり、後期には体後部が後方に伸び、体前部からは分離する。ノープリウス眼は赤く小さい。上唇は偏平で丸く、微棘で覆われている。第1触角は小さく、第2節には

4本の小さな刺毛がある。端節には腹縁に2本、背縁に4本、更に、先端に3本の刺毛および1本の感覚毛がある。第2触角の底節には強い咀しゃく突起と1本の刺毛がある。基節には1本が小さく、2本が長い刺毛がある。長い内枝の側縁には大小各1本の刺毛があり、先端には1本の小さな刺毛と1本の強い把握のための鉤がある。5~6節からなる小さな外枝には6本の刺毛がある。大顎の小さな底節には刺毛がなく、基節には大小、各1本の棘状刺毛がある。内枝の側縁には3本の強い鉤および1本の刺毛があり、先端には太い3本および細い2本の刺毛がある。小さな外枝は3節であり、第1節には2本の刺毛、第2節には長く強い1本の刺毛、更に、先端には2本の刺毛がある。第1下顎は、第2期に1本の強い棘状刺毛として出現し、第4期には4本の刺毛を持つ1対の付属肢となる。第6期には遊泳脚の原基が出現する。尾部保護装置として、体長の半分よりやや短い1対の刺毛が全期間に存在する。このほか、短い刺毛が第3期に1対、

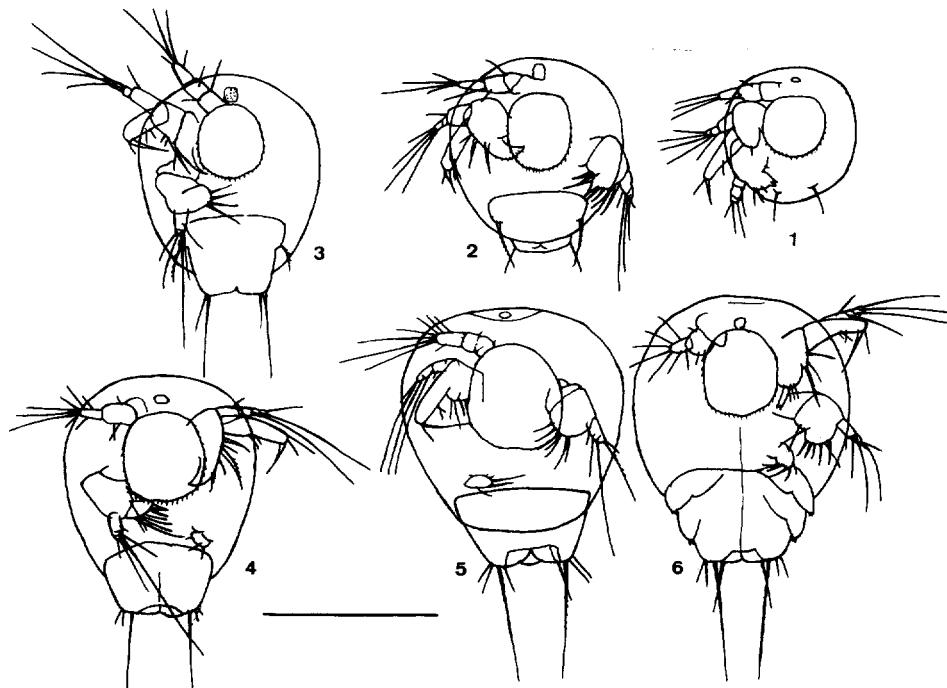


Fig. 46. Nauplii of *Tisbe furcata*. Scale=0.1 mm.

1-6: Stage I-VI.

第4期に1対、更に、第5期には最も内側に1対の小さな刺毛が出現する。

本種は、沿岸水域には夏~秋季に多数出現し、また、室内槽にもしばしば出現して、増殖する。ノープリウスは海底、海藻上、また水槽底や側面を這い廻る習性がある。本種のノープリウスについて、花岡（1940）は三浦半島三崎から、JOHNSON and OLSON（1948）は南カリホルニアのラ・ホヤから報告した。THIA-ENG（1975）は、シンガポール海峡近くの水族館の水槽から採集した *Tisbe longisetosa* の卵を持つ雌個体からノープリウスを得て、これを珪藻 (*Navicula* spp.) で

## 橈脚類ノープリウス

飼育し、研究した。LOPEZ (1980) はラ・ホヤのスクリップス研究所に出現する *Tisbe cucumariae* ノープリウスをテトラミンで飼育し、研究した。*T. cucumariae* はナマコ類に寄生する種としてフランスから報告されている。THIA-ENG (1975) による *T. Longisetosa* の付属肢の刺毛数などは不明確である。しかしながら、これら3種のノープリウスの形態は極めて類似している。*T. cucumariae* ノープリウスの大顎、外枝先端の長い勅毛は他の短い刺毛の約3倍である。*Tisbe furcata* および *Tisbe longisetosa* では、この長い刺毛は短い刺毛の約2倍である。*Tisbe furcata* ノープリウスは、第1、第2期を除く発育段階の第2触角の円筒状内枝側縁に大小2本の刺毛を持ち、1本の刺毛を持つ *Tisbe longisetosa* のそれから区別出来る。この刺毛は、*Tisbe cucumariae* ノープリウスでは *Tisbe furcata* 同様2本である。

これらの種と近縁の *Tisbintra jonesi* ノープリウスは、UMMERKUTTY (1960) が印度、マナ湾の中央海洋研究所の水槽から採集し、貝類の粉末および海藻の細片で飼育し、報告した。

### Harpacticidae

#### *Tigriopus* 属

ノープリウスは偏平な円盤型である。しかし、後期では後体部は *Tisbe* 型同様に後方に突出する。第1触角は、小さく、3節であり、第2節に3本の刺毛、端節の側縁に多数の刺毛、更に、先端に3本の刺毛と1本の感覚毛がある。第2触角の底節には強い切断刃を持つ咀しゃく突起がある。大きな内枝の先端には1本の強い把握鉤がある。大顎の底節は膨らみ、そこに1本の刺毛がある。内枝は、1本の強い鉤と数本の刺毛を持つ小さな膨らみに過ぎない。第1下顎は1本の刺毛として第2期に出現する。1対の尾刺毛が全期間に尾端腹側にみられ、これは成長に従って次第に伸長する。このほか、尾端に僅かに小さい刺毛が出現する。

#### *Tigriopus japonicus* MORI (Fig. 47. Table 2-(25))

体は背腹軸に偏平な円盤型である。体は橙色、または赤褐色である。腹部は、第3期に明白になり、以後の発育段階では伸長する。体前端やや後部にある赤い眼点は明らかに認められる。丸い上唇は微棘で覆われている。後期ノープリウスは各付属肢の節数および刺毛数は初期の段階からほとんど変化しない。後期ノープリウスの第1触角は、小さく、3節であり、第1節には1本の刺毛、第2節には2本の刺毛および1本の棘がある。端節の腹縁には3本、背縁には5本、更に、先端には3本の刺毛および1本の感覚毛がある。第2触角の底節は強い咀しゃく刃を持つ。小さな基節は3本の刺毛の棘を持つ。大きな内枝は、側縁に2本の刺毛、先端に1本の小刺毛および強い鉤を持つ。長い外枝は、各節に1本の刺毛を持つ3節、更に、大小3~5本の刺毛と1つの棘を持つ端節となる。大顎の膨らんだ底節は1本の小棘毛を持つ。基節は1本の鉤および多数の微棘を持つ。小丘状の内枝は1本の強い鉤および数本の刺毛を持つ。短い外枝は2節である。その第1節には1~2本の刺毛および多数の棘があり、端節には大小1本の刺毛がある。第1下顎は、多数の微棘を持つ1本の腹刺毛として第2期に出現する。遊泳脚の原基は第6期に出現する。尾部保護装置として1対の強い尾刺毛が全期にみられる。第2期には小さな1対の尾刺

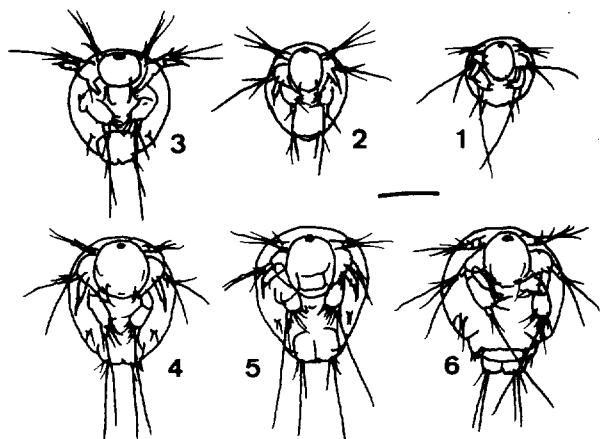


Fig. 47. Nauplii of *Tigriopus japonicus* (after Koga, 1970). Scale=0.1 mm.  
1-6: Stage I-VI.

毛が出現する。第3期には、1対は長く、そして1対は短い尾刺毛が加わる。第6期の尾部保護装置は大小各々2対の尾刺毛である。

本種は、暖水沿岸性種であり、春～夏季に潮溜りに多数出現する。本種は、環境変化に対する適応性が強い広塩、広温性の動物である。室内飼育によって全期のノープリウスが観察された。各期の期間は24～25°C水温条件において18～20時間であった。本種について花岡（1940）はノープリウス期のみを、更に、古賀（1970）および伊藤（1970）は全期を通した生活史を報告した。*Tigriopus japonicus*に類似した*Tigriopus furvus*についてFRASER（1936）は英國のマン島の岩礁のプールから5期のノープリウスを報告した。この報告に対し花岡（1944）は第4期の欠落を指摘している。

#### 4・1・3 Cyclopoida

この種類のノープリウスは、典型的な卵型であり、Calanoidaのように体後部の屈曲、伸長などの多様な体形の変化がみられず、また、Harpacticoidaノープリウスのような偏平な体形でもない。対称な尾部保護装置はHarpacticoida型よりやや長い。第1触角は、棒状であるが、Harpacticoida型より長く、Calanoida型に近い形状である。しかし、その刺毛数はCalanoida型より少ない。第2触角は、Calanoida型であり、その底節および基節に強い刺毛がある。大顎の内枝は、CalanoidaおよびHarpacticoida型と異なり、基部の側縁に3～4本の強大な刺毛がある。これは、いわゆる熊手状であり、食物を濾し採るより、むしろ摑み捕る機能を示す。第1下顎は、Calanoidaの一部およびHarpacticoida型のように最初は1本の刺毛として第2かまたは第3期に出現する。これは、Harpacticoida型のような1～2本の刺毛に留まらず、数本の刺毛を持つ2枝型の未発育の付属肢になる。しかし、Calanoida型のように多数の節および刺毛を持つ付属肢までには発育しない。

### 1. 短触角型

体は、前端が丸く、体後部がやや細い卵型である。尾部保護装置は尾端、腹側に数対あり、*Harpacticoida* 状の尾刺毛は比較的に短い。*Cyclopidae* のノープリウスは第1触角が短棒状である。第1触角基部が曲ったL字状触角は *Oithona* ノープリウスにみられる。*Cyclopidae* は、主に淡水種であり、DIETRICH (1915), PINE (1934) および花岡 (1944) の研究がある。

#### (1) 短棒状触角型

この型に属す既知のノープリウスは主に淡水産の *Cyclopidae* である。

#### (2) L字状触角型 (*Oithona* 型)

##### *Oithonidae*

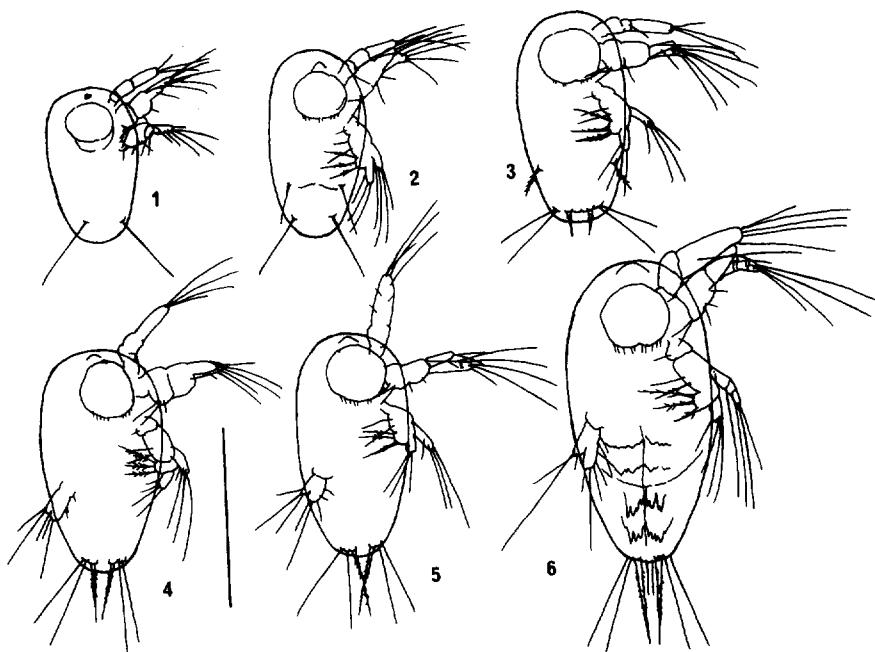
###### *Oithona* 属

体は体後部が細くなった卵型である。体前方腹側にある上唇は、前端が丸く、後端に若干の小さな棘がある。ノープリウス眼は赤褐色斑である。初期、尾部腹側にある尾部保護装置は、後期では尾端に移行し、刺毛数も増加する。第1触角は短く、基部でL字状に屈曲する。大顎の内枝には、熊手状になった3本の強い刺毛がある。第1下顎は第2期に1本の刺毛として出現する。

*Oithona* ノープリウスについての研究は、OBERG (1906) の *Oithona similis* に関する最初の報告以後多種が研究されている。GIBBONS and OGILVIE (1933) は *Oithona helgolandicus* (= *O. similis*) と *Oithona spinirostris* (= *O. plumifera*) を、MURPHY (1923) は *Oithona nana* の簡単な研究を報告している。BJÖRNBERG (1972) は *Oithona ovalis* および *Oithona simplex* ノープリウス全期、更に、*Oithona nana*, *Oithona oculata* および *Oithona plumifera* ノープリウスの少数期を記述している。GOSWAMI (1975) は *Oithona brevicornis* および *Oithona hebes* を報告している。しかし、これらの記載の中で付属肢の節、刺毛数など不明確な種が多く、これは更に検討する必要がある。次に、九州北西部水域から観察された *Oithona* ノープリウスについて述べる。

##### *Oithona brevicornis* GIESBRECHT (Fig. 48. Table 2-(26))

体は小さな卵型である。細い尾刺毛は、体尾端腹側にあり、後方から外側に伸びる。この尾刺毛は *Oithona similis* および *Oithona ovalis* のものに似る。尾刺毛は、第1, 第2期では1対であり、第3期以後は2対となる。第3期では、この尾刺毛の間に1対の尾棘が現われ、第5期では、最も内側に新に1対の小さな尾棘が出現する。第1触角の第2節には3本の刺毛がある。端節先端には第1～第6期まで4本の刺毛がある。また、背縁には第4～6期間に4, 4, 7, 7本の刺毛があり、*Calanus* の2, 4, 6, 8と異なる。後期ノープリウスについてみると第2触角の底節には3本、基節には4本、内枝側縁および先端には各々3本の刺毛がある。7節である外枝の第2節および端節には、3本の刺毛があり、他の節には各1本の刺毛がある。大顎の底節には1本、基節には3本、内枝第1節には3本、端節側縁に2本、更に、先端に3本の刺毛があ

Fig. 48. Nauplius of *Oithona brevicornis*. Scale=0.1mm.

1-6: Stage I-VI.

る。外枝は4節であり、各節に1本の刺毛がある。第1下顎は第2期に1本の刺毛として出現する。しかし、後期にはこの下顎の底節原基に3本、内枝に2~3本、更に、外枝に1~2本の刺毛がある。遊泳脚は第6期に第1、第2脚のみ出現する。これらは内枝に2本、外枝に2~3本の刺毛がある。

*Oithona brevicornis* は九州北西部沿岸、特に湾内に多数出現する。ノープリウスは室内飼育で観察され、各発育段階の期間は約2日であった。GOSWAMI (1975) は24~27°Cでの飼育で8~10日間に全期を観察した。また、UCHIMA (1979) は東京湾の *O. brevicornis* を報告した。しかし、これらの記載は付属肢の刺毛数に差がみられる。

九州北西部水域に出現する主な *Oithona* 類は、*Oithona brevicornis*, *Oithona plumifera*, *Oithona similis* などである。これらのノープリウスを採集し、観察し、既報のノープリウスと比較した結果、刺毛数などに差がみられた。このような種類については更に飼育し、発育過程の形態などを検討する必要がある。

## 2. 長触角型

### (1) 長刺毛型 (*Oncaeae* 型)

#### *Oncaeidae*

##### *Oncaeae* 属

体は、卵型であり、*Calanus* ノープリウスのように体後部が屈曲していない。小さな眼点は赤褐色である。比較的大きな付属肢に囲まれた上唇は後端に微細な棘を持つ。第1触角は長く、特

橈脚類ノープリウス

に第2節が長い。また、第2触角の外枝も長い。大顎の内枝第1節には熊手状の3本の強い刺毛がある。第1下顎は最初に1本の刺毛として第3期に出現する。後期の第1下顎は1本の長い刺毛を持つ原型である。尾部の尾鉤は未発育である。この尾鉤が出現しない種もある。尾部の刺毛は長く、触毛になっている。

*Oncaeaa venusta* PHILIPPI (Fig. 49, 50. Table 2-(27))

本種は各地に広く分布する種である。本種は九州北西部水域では周年出現するが、特に、秋から冬季に多数出現する。成体は水底との関係が深い生活の形態を示す。しかし、ノープリウスは浮遊性格の強い体形を示す。携卵中の雌成体を分離飼育し、ノープリウスを得て、その特性をみた。18~20°C温度で飼育したノープリウス期間は、第1~第3期が各々1日であり、第4期が4日、第5期が6日間であった。

体は典型的な卵型である。体の後部、第1触角の先端部および先端の刺毛は黄色を帯びた赤褐色を呈している。しかし、他の部分は全く無色である。小さな眼点は暗赤褐色である。第1触角は長く、第1節に1本の刺毛、第2節に2本の長い刺毛、端節の腹縁に2本、背縁に4本、更に、先端に4本の刺毛がある。第2触角の底節には1本の刺毛および2本の咀しゃく刺毛がある。基節には2本の刺毛および1本の咀しゃく刺毛がある。内枝には側縁に4本、更に、先端に3本の刺毛がある。外枝は、7節であり、第1節には刺毛がなく、第2節には2本、第3~第6節には各々1本、更に、端節には3本の刺毛がある。大顎には底節に1本、更に、基節に3本の刺毛が

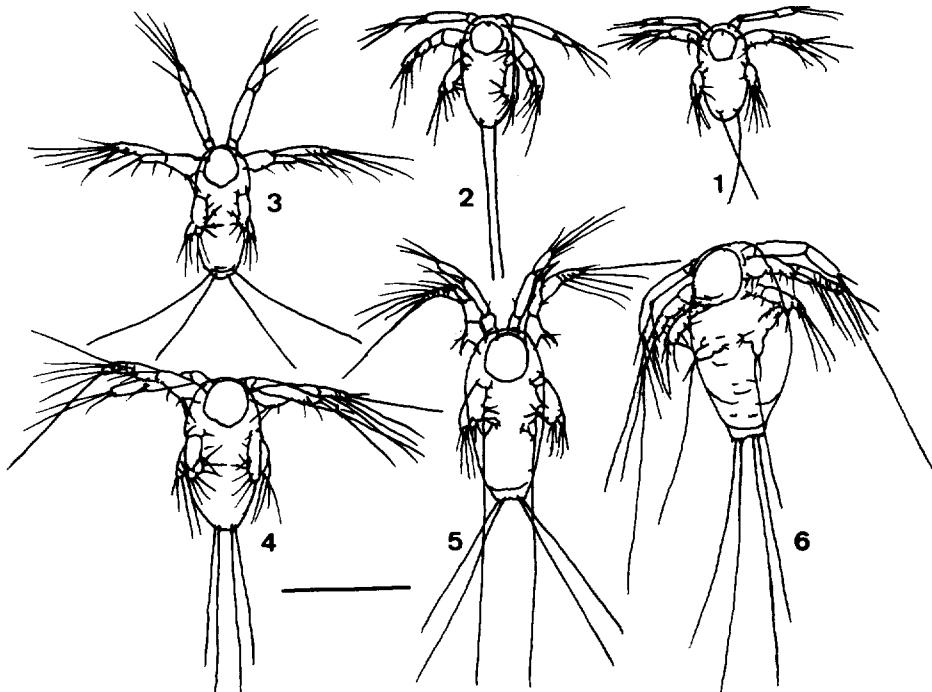
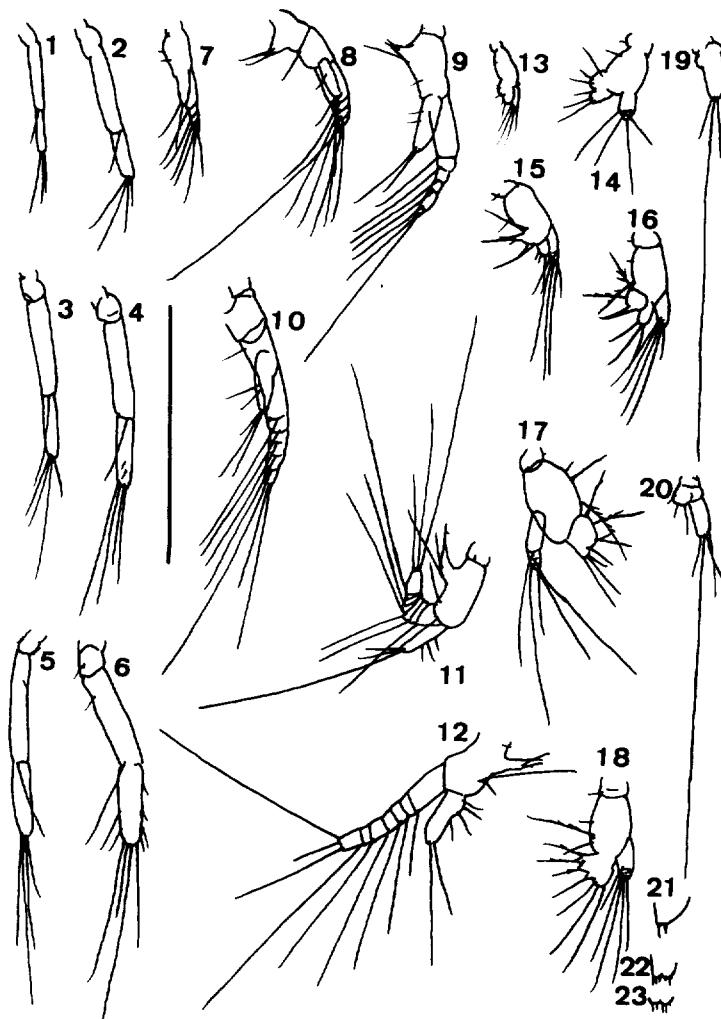


Fig. 49. Nauplii of *Oncaeaa venusta*. Scale=0.1mm.

1-6: Stage I-VI.

Fig. 50. Appendages of *Oncaeа venusta* nauplii. Scale=0.1mm.

1-6: Antennules (Stage I-VI); 7-12: Antennae (Stage I-VI); 13-18: Mandibles (Stage I-VI); 19-20: Maxillules (Stage V, VI); 21: Maxillipede (Stage VI); 22, 23: 1st and 2nd swimming feet (Stage VI).

ある。内枝には側縁および先端に各3本の刺毛がある。外枝は、4節であり、第1～第3には各1本、更に、端節に2本の刺毛がある。第1下顎には内枝に3本、更に、外枝に3本および1本の長い刺毛がある。遊泳脚は原基として出現する。第1脚には内、外枝ともに3本の刺毛がある。第2脚には内枝に3本、更に、外枝に2本の刺毛がある。尾部保護装置として2本の長い触刺毛と数本の小さな棘がある。

九州南東部沿岸水域の *Oncaeа mediterranea* ノープリウスは花岡（1952）によって報告されている。このノープリウスは黄色味のある赤褐色を付属肢およびその刺毛に現わしている。尾部の触刺毛は体長より短い。BJÖRNBERG (1972) はサントス（ブラジル）沖やキュラソー沖から

## 橈脚類ノープリウス

*Oncae media* ノープリウスを報告した。このノープリウスは黄色ないし橙色であり、第1および第2触角の外枝が特に長い。*Oncae media* は、*Oncae venusta* ノープリウスに類似するが、尾刺毛の長さが体長と等しいことでそれから区別できる。

### (2) 米粒型（擬 *Oncae* 型）

#### Corycaeidae

##### *Corycaeus* 属

体は、*Oncae* のノープリウスに類似するが、腹部尾端が僅かに膨出した米粒型である。この膨出部に比較的長い数本の尾刺毛がある。腹部は *Calanus* 型ノープリウスのように屈曲しない。赤褐色の眼点は非常に小さい。各付属肢は比較的長い。大顎内枝に Cyclopoida 特有の熊手状の強い3本の刺毛がある。第1下顎は第4期に出現し、数本の刺毛を持つ内、外枝からなる原基である。外枝には1本の長い刺毛がある。遊泳脚は他種にみられるような原基としても、ノープリウス期には出現しない。

#### *Corycaeus (Ditrichocorycaeus) affinis* McMURRICH (Fig. 51, 52. Table 2-(28))

体はやや左右に側偏した卵型、すなわち米粒型である。体色は淡い黄褐色である。赤褐色の小さな眼点は左右の第1触角の中央に位置する。吻と上唇は比較的に小さい。上唇の後部は微細な棘で覆われている。最後のノープリウスについてみると、第1触角は棒状である。第1節に1本、第2節に2本の刺毛があり、端節先端の4本の刺毛は長く、腹縁の2本および背縁の2本の刺毛は短い。第2触角の底節には2本の強い咀しゃく用刺毛がある。基節には1本の刺毛および1本の強い咀しゃく刺毛がある。内枝側縁および先端に各々4本の刺毛がある。外枝は7節であり、各々0, 2, 1, 1, 1, 1, 3本の刺毛がある。大顎底節には、膨みはあるが、*Calanoida* のような歯のある咀しゃく突起がなく、1本の刺毛がある。基節には2本の刺毛および1本の咀しゃく突起がある。内枝の側縁には熊手状の強い刺毛があり、先端に5本の刺毛がある。外枝は4節であり、各節に1本の刺毛がある。第1下顎は、第4期に出現し、内枝に4本、更に、外枝に3本および1本の長い刺毛がある。体後端、腹側に4本の長い尾刺毛がある。

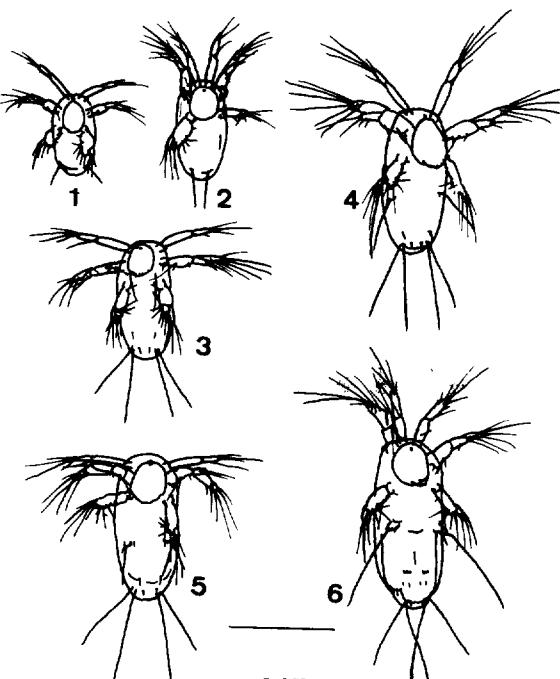
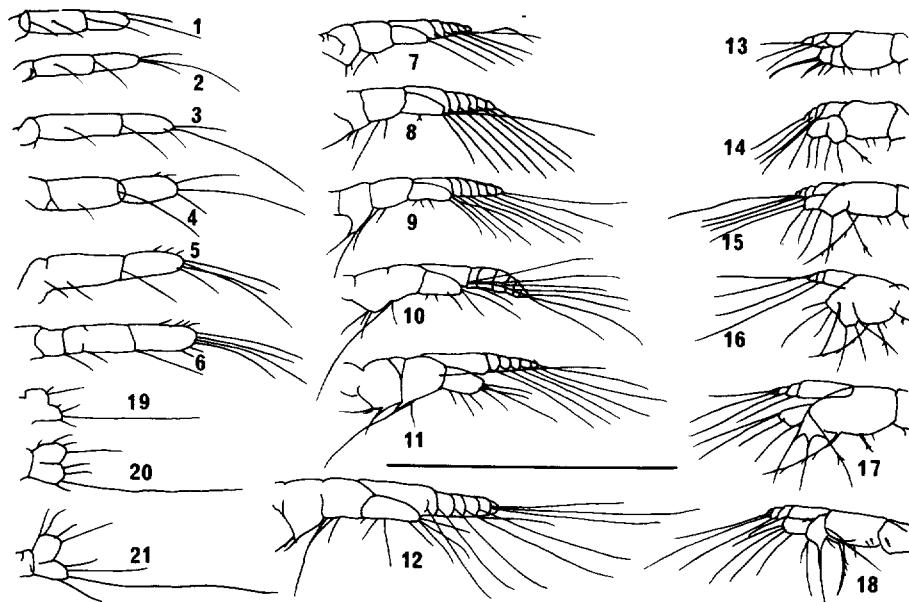


Fig. 51. Nauplii of *Corycaeus affinis*. Scale=0.1mm.  
1-6: Stage I-VI.

Fig. 52. Appendages of *Corycaeus affinis* nauplii. Scale=0.1mm.

1-6: Antennules (Stage I-VI); 7-12: Antennae (Stage I-VI);  
13-18: Mandibles (Stage I-VI); 19-21: Maxillules (Stage IV-VI).

毛がある。腹部には極めて小さな6本の腹鉤がある。

本種は、九州北西部水域に普通に出現し、冬～春季に最も多く、採集される。雌の1回の産卵数は22～28個で、平均は20個である。産卵後、この雌は卵を生殖節の背縁に付着させている。卵は、不透明黄色であり、*Corycaeus speciosus* 卵のような透明ではなく、*Corycaeus crassiusculus* よび *Corycaeus andrewsi* 卵のような緑色でもない。孵化は卵後部から始まる。飼育温度17.7～20.4°Cでは第1期は1～4日間、第2、第3、第5期は各々約1日間、第4および第6期は2～3日間であった。成長の速い個体は孵化から1週間で第1期のコペポダイト期に変化した。

#### *Corycaeus (Onchocorycaeus) pacificus* F. DAHL (Fig. 53, 54. Table 2-(29))

本種は、九州北西部沖合に出現する種であるが、*Corycaeus affinis* のような一般的な出現種ではない。室内飼育によって本種のノーブリウスの第2～第4期を観察できた。水温22°Cにおける各期の期間は約1日であり、本種は毎日次の段階へ脱皮発育した。

米粒状体型は *Corycaeus affinis* および *Corycaeus speciosus* より丸

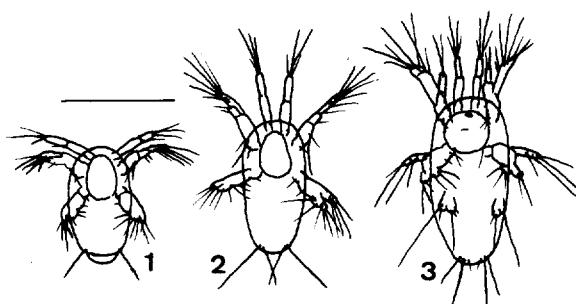


Fig. 53. Nauplii of *Corycaeus pacificus*. Scale=0.1mm.  
1-3: Stage II-IV.

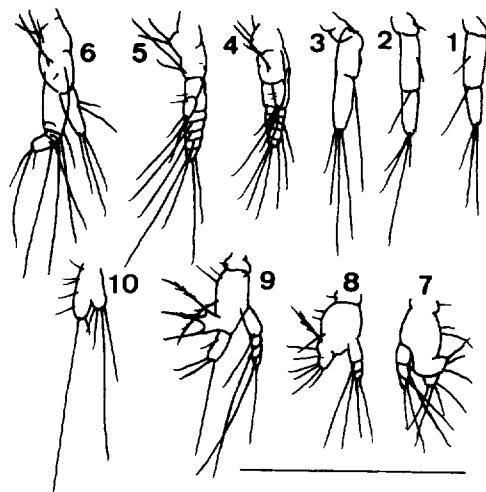


Fig. 54. Appendages of *Corycaeus pacificus* nauplii. Scale=0.1mm.

1-3: Antennules (Stage II-IV); 4-6: Antennae (Stage II-IV); 7-9: Mandibles (Stage II-IV); 10: Maxillule (Stage IV).

て出現する。後期ではこの下顎の内、外葉にそれぞれ7本および4本の刺毛がある。

*Corycaeus* の付属肢は互に類似した構造を示す。特に、*Corycaeus pacificus* 付属肢の節および刺毛は *Corycaeus speciosus* に類似する。*Corycaeus affinis* は、大顎内枝先端の刺毛数が5本であり、これらの2種から識別される。

#### *Corycaeus (Corycaeus) speciosus* DANA (Fig. 55, 56. Table 2-(30))

本種は九州北西部沖合水域にしばしば出現する大型の *Corycaeus* である。本種のノープリウスは室内飼育によって第2, 4, 5期の3期のみが得られた。水温22°Cの条件では孵化ノープリウスは、2日間で第2期に発育し、第2期のノープリウスは1日後第4期に、その翌日には第5

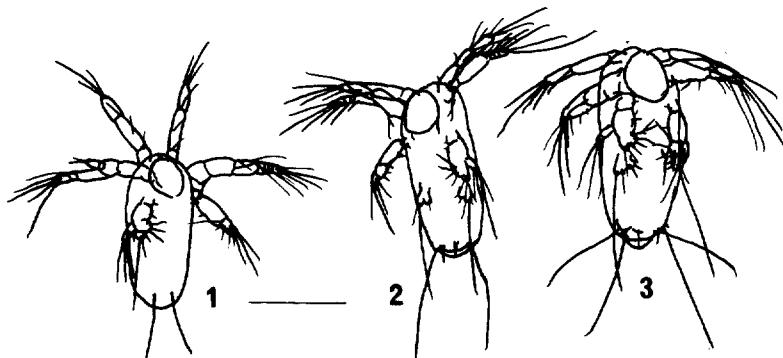


Fig. 55. Nauplii of *Corycaeus speciosus*. Scale=0.1mm.  
1-3: Stage II, IV and V.

期に発育した。

体は *Corycaeus affinis* に似た米粒状である。眼点、吻および上唇は比較的小さい。尾部保護装置は、第2期には1対の尾刺毛のみであるが、第4期には2対の刺毛と1対の腹鉤であり、第5期には2対の尾刺毛および腹鉤である。第5期ノープリウスの第1触角の第1、第2節に各々2本の刺毛があり、端節の腹、背および先端には各々1、4、4本の刺毛がある。第2触角の底節ならびに基節には1本の太い刺毛および1本の細い刺毛がある。内枝の内縁には3本の刺毛があり、先端には4本の刺毛がある。外枝の7節には各々10、2、1、1、1、1、2本の刺毛がある。大顎の底節には1本、基節には3本の刺毛がある。内枝の内縁には3本の強い熊手状の刺毛があり、先端には4本の刺毛がある。外枝は4節であり、各々1、1、1、2本の刺毛がある。第1下顎は2葉の原基である。この内葉には4本、外葉には4本の刺毛があり、この中の1本は極めて長い。

BJÖRNBERG (1972) は *Corycaeus speciosus* の第1期ノープリウスを南米のキュラソーから報告した。このほか、彼女は *Corycaeus giesbrechti* および *Corycaeus amazonicus* 第1、第2期ノープリウスを報告している。

このように *Corycaeus* については *Corycaeus affinis* 以外は一部のノープリウスが観察されているのみである。そのため種間の比較検討ができない。しかし、*Corycaeus affinis* は第1下顎の内、外葉に各々1本の長い刺毛があり、これによって他種と識別できると考えられる。

Table 2. Segmentation and setation of appendages of nauplii.

(Numerals: numbers of setae; h: hook; s: spine; ss: many spines; mp: masticatory process; tp: toothed process; a:aesthete; +: indicates separate groups of setae; basip: basipodite; endop: endopodite; exop: exopodite; vent: ventral; dors: dorsal; lat: lateral; term: terminal; rud: rudimentary; Roman numerals: indicates stage of nauplius)

#### Calanoida

##### (1) *Calanus sinicus* (I-VI)

Body length(mm): 0.19; 0.22; 0.304; 0.391; 0.45; 0.52.

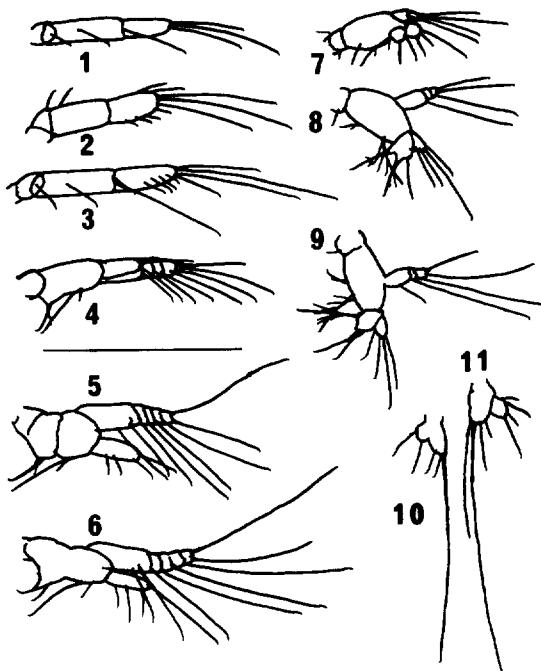


Fig. 56. Appendages of *Corycaeus speciosus* nauplii. Scale=0.1mm.

1-3: Antennules (Stage II, IV-V); 4-6: Antennae (Stage II, IV-V); 7-9: Mandibles (Stage II, IV-V); 10, 11: Maxillules (Stage IV, V).

橈脚類ノープリウス

Antennule: 1st segm: 0(I-VI), 2nd segm: 3(I-VI), 3rd segm(vent+dors+term): 0·0·3; 0·0·4; 1·2·4; 3·4·4; 4·6·4; 5·8·4.

Antenna: coxa: 1mp+1; 2mp+1(II-VI), basip: 2+1; 1mp+1+1; 1mp+2+1; 1mp+2+2(IV-VI), endop(lat+term): 1·2; 2·3; 3·4(III-IV); 4·5(V-VI), exop: 0·1·1·1·1·2; 0·1·1·1·1·1·2; 0·2·1·1·1·1·3; 0·3·1·1·1·1·3(IV-V); 0·4·1·1·1·1·3.

Mandible: coxa: 1(I-III); 1tp+1(IV-VI), basip: 2(I-II); 1+2; 1+4; 1mp+4; 1mp+5, endop: 1st+2nd segm(lat+term): 2·(1+2); 3·(2+3); 3·(2+4); (3+2)·(2+4)(IV-VI), exop: 1·1·1·2; 2·1·1·1·2(II-VI).

Maxillule (precoxa-coxa-basip-endop-exop): 0·0·0·5·3(IV); 2·2·(1+2)·(2+2+4)·5(V); 4~8·(2+1)·(4+2)·(2+2+4)·7(VI).

Maxilla: 0·2(VI). The 1st and 2nd foot: rud(VI).

Caudal armature: end setae: 2(I-VI), end hooks(spines): 2(III-VI), ventral hooks(spines): 2(III); 4(IV-VI), lateral hooks(spines): 6(IV-VI), small spines: 3 rows(III).

(2) *Undinula vulgaris* (I-VI)

Body length(mm): 0.15; 0.20; 0.27; 0.35; 0.44; 0.50.

Antennule: 1st segm: 0(I-VI), 2nd segm: 3(I-VI), 3rd segm(ventral+dors+term): 0·0·3; 0·0·4; 1·2·4; 3·4·4; 4·6·4; 5·8·4.

Antenna: coxa: 0; 1; 2mp+1(III-VI), basip: 0(I-II); 1mp+2+1(III); 1mp+2+2(IV-VI), endop(lat+term): 0·2; 2·2; 2·4; (1+2)·4; (1+2)·5; 4·5, exop: 0·1·1·1·3(I-II); 0·2·1·1·1·3(III-IV); 0·1·1·1·1·3(V-VI).

Mandible: coxa: 0(I); 1(II-III); 1tp+1(IV-V); 1tp+2(VI), basip: 0; 2; 3; 4(IV-VI), endop(lat+term): 0; 3·(2+3); 4·(2+4)(III-VI), exop: 1·1·1·2; 2·1·1·2(II-VI).

Maxillule(coxa-basip-endop-exop): 0·0·4·4(IV); 2·2·(2+4)·6(V); ?(VI).

Maxilla, Maxillipede, The 1st and 2nd feet: rud(VI).

Caudal armature: end setae: 2(I-VI), end hooks(spines): 2(III-VI), ventral hooks(spines): 2(III); 4(IV-VI); lateral hooks(spines): 6(IV-VI), small spines: ss(III-VI).

(3) *Eucalanus pileatus* (I-VI)

Body length(mm): 0.23; 0.28; 0.35; 0.42; 0.49; 0.55.

Antennule: 1st segm: 0(I-VI), 2nd segm: 1(I); 2+1(II-VI), 3rd segm(vent+dors+term): 0·0·3; 1?·0·4; 1·2·4; 2·4·4; 3·6·4; 4·8·4.

Antenna: coxa: 1(I-II); 2mp(III-VI), basip: 0; 1+1; 2+1; 2+1+1(IV-VI), endop(lat+term): 0·2; 2·3; 2·4; 3·4(IV-V); 4·5, exop: 0·1·1·1·1·2; 0·(1+1)·1·1·1·2; 0·2·1·1·1·3; 0·(2+1)·1·1·1·3; 0·3·1·1·1·1·3; 0·4·1·1·1·1·1·3.

Mandible: coxa: 0(I); 1(II-III); 1tp+1(IV-VI), basip: 1(I-II); 3(III); 4(IV); 5(V-VI), endop(lat+term): 1·2; 2·(2+2); (2+2)·(2+4)(III-VI), exop: 1·1·2(I); (1+1)·1·1·2(II-VI).

Maxillule(endop-exop): 3+2(rud, IV); 5·4(V); 7·5(VI).

Maxilla: rud(VI). Maxillipede: 2(rud, VI).

The 1st foot(endop-exop): 2·3(rud, VI). The 2nd foot(endop-exop): 2·1(rud, VI).

Caudal armature: end setae: 0; 2; 4(III-VI), ventral hooks: 2(III); 4(IV-VI).

(4) *Rhincalanus cornutus* (II, III, V)

Body length(mm): 0.46; 0.68; 1.20.

Antennule: 1st segm: 1(II-III, V), 2nd segm: 1+ss(II-III, V), 3rd segm(vent+dors+term): 0·ss·4(3+a); 1s·2·4(3+a); (2+2)·6·4(3+a).

古 賀

Antenna : coxa : 1mp+1(II-III, V), basip : 1(II-III) ; (1+1)·1(V), endop(lat·term) : 1·3(II-III) ; 2·(1+3)(V), exop : 0·2·1·1·1·2 ; 0·2·1·1·1·1·2 ; 0·3·1·1·1·1·2.

Mandible : coxa : 1 ; 1tp ; 1tp+1, basip : 2 ; 3 ; 4+1, endop(lat·term) : (1+1)·(1+3) ; 3·4 ; (3+1)·4, exop : 2·1·1·2(II-III, V).

Maxillule : 1+1(V).

Caudal armature : end spines : 1+1(II-III, V), end setae : 2+2(III, V), ventral hooks : 2(III, V), lateral hooks : 4(V).

(5) *Paracalanus aculeatus* (I, III-V)

Body length(mm) : 0.084 ; 0.155 ; 0.21 ; 0.22.

Antennule : 1st segm : 0(I, III-V) ; 2nd segm : 0(I) ; 3(III-V), 3rd segm(vent·dors·term) : 0·0·3 ; 1·2·4 ; 3·4·4 ; 4·6·4.

Antenna : coxa : 0(I) ; 1mp? (IV-V), basip : 0 ; 2+1 ; 2+2(IV-V), endop(lat·term) : 0·2 ; 1·3 ; 2·3(IV-V), exop : 0·1·1·1 ; 0·2·1·1·1·1·3 ; 0·2·1·1·1·1·3.

Mandible : coxa : 0(I) ; 1(III) ; 1tp+1(IV-V), basip : 1(I) ; 3(III) ; 4(IV-V), endop : 1st·2nd segm(lat+term) : 0·2 ; 3·(2+4)(III-V), exop : 1·1·1·1(I) ; 1·1·1·2(III-V).

Maxillule : rud(IV) ; 1+6+s(V).

Caudal armature : end setae : 2(I, III-V), end hooks : 2(III-V), ventral hooks : 2(III) ; 4(IV-V), lateral hooks : 6(IV-V), small spines : ss(III-V).

(6) *Acrocalanus gibber* (I, II)

Body length(mm) : 0.095 ; 0.12.

Antennule : 1st and 2nd segm : 0(I-II), 3rd segm(term) : 3 ; 4.

Antenna : coxa : 0 ; 1mp+1, basip : 0 ; 1, endop(term) : 3 ; 3, exop : 0·1·1·1·1·2 ; 0·2·1·1·1·2.

Mandible : coxa : 0 ; 1, basip : 0 ; 3, endop : 1st·2nd segm(lat+term) : 0·2 ; 3·(1+2), exop : 1·1·1·1 ; 1·1·1·2.

Caudal armature : end setae : 2 ; 2.

(7) *Acrocalanus gracilis* (III, IV)

Body length(mm) : 0.13 ; 0.19.

Antennule : 1st segm : 0(III-IV), 2nd segm(III-IV), 3rd segm(vent·dors·term) : 1·2·4 ; 3·4·4.

Antenna : coxa : 2mp+1(III-IV), basip : 1mp+1+1 ; 1mp+2+2, endop(lat·term) : 2·3(III-IV), exop : 0·1·1·1·1·3 ; 0·2·1·1·1·3.

Mandible : coxa : 1 ; 1tp, basip : 4 ; 4, endop : 1st·2nd segm(lat+term) : 3·(2+3) ; 3·(2+4), exop : 1·1·1·2 ; 2·1·1·2.

Maxillule(end·exop) : 5·4(rud, IV).

Caudal armature : end setae : 2 ; 2, end hooks : 2 ; 2, ventral hooks : 2 ; 4, lateral hooks : 6(IV), small spines : ss(III-IV).

(8) *Pareuchaeta russelli* (I-VI)

Body length(mm) : 0.41 ; 0.42 ; 0.44 ; 0.48 ; 0.52 ; 0.57.

Antennule : 1st segm : 0(I-VI), 2nd segm : 1(I-VI), 3rd segm(vent·dors·term) : 0·0·3 ; 0·0·4 ; 0·ss·4 ; 0·(2+2)·4 ; 0·(4+2+ss)·4 ; (1+ss)·(6+ss)·(4+ss).

Antenna : coxa : 0(I-VI), basip : 0(I-VI), endop(lat·term) : 1·2 ; 1·3 ; 2·3(III-VI), exop : 0·1·1·1·1·2(I-II) ; 0·2·1·1·1·3(III-VI).

Mandible : coxa : 0(I-VI), basip : 0(I-VI), endop(lat·term) : 0·2(I) ; 1·3(II-III) ; 2·3(IV-VI), exop :

1.1.1.2(I-III), 1.1.1.1.2(IV-V), 1.1.1.1.3(VI).

Maxillule(endop-exop) : 3-6(VI). Maxilla : rud(VI). Maxillipede : 2(rud, VI).

The 1st foot(endop-exop) : 3-3(VI). The 2nd foot(endop-exop) : 2-2(VI).

Caudal armature : end setae ; 0(I) ; 2(II-V) ; 6(VI).

(9) *Centropages abdominalis* (I-VI)

Body length(mm) : 0.10; 0.143; 0.187; 0.223; 0.256; 0.28.

Antennule : 1st segm : 0(I-VI), 2nd segm : 2(I-VI), 3rd segm(vent-dors-term) : 0-0-3; 0-0-(3+1); 0-2-(3+1); 0-4-(3+1); 0-6-(3+1); 0-(6+ss)-(3+1).

Antenna : coxa : 1(I); 1mp+1(II); 2mp+1(III-VI), basip : 1(I); 1mp+1(II); (1mp+2)·1(III), (1mp+2)·2(IV-VI), endop(lat-term) : 0-2; 2-3; 2-4; 3-4; 4-5(V-VI), exop : 0-1-1-1-1; 0-2-1-1-1-2; 0-2-1-1-3; 0-3-1-1-1-3; 0-3-1-1-1-3; 0-5-1-1-1-3.

Mandible : coxa : 1(I-III); 1tp+1(IV-VI), basip : 0(I); 3mp(II-III); 4mp(IV-VI), endop(lat-term) : 1-(1+2)(I); 3mp-(2+4)(II-III); 4mp-(2+4)(IV-VI), exop : 1-1-1-1(I); 1-1-1-2(II-III); 2-1-1-2(IV-VI).

Maxillule(precoxa-coxa-basip-endop-exop) : rud(IV-V); 2s-1s-4-7-8(VI).

Maxilla : 8(rud, VI). Maxillipede : 2(rud, VI).

The 1st foot(endop-exop) : 3-5(VI). The 2nd foot(endop-exop) : 2-3(VI).

Caudal armature : end setae : 1+1(dors)(I-VI), end hooks : 2(III-VI), ventral hooks : 2(III-VI), small spines : ss(III-VI).

(10) *Centropages yamadai* (I-IV)

Body length(mm) : 0.105; 0.142; 0.17; 0.20.

Antennule : 1st segm : 0(I-IV), 2nd segm(I-IV), 3rd segm(vent-dors-term) : 0-0-3; 0-0-(3+1); 0-2-(3+1); 0-4-(3+1).

Antenna : coxa : 1(I); 1mp(II); 2mp+1(III-IV), basip : 1mp+1; 1mp+1+1; 1mp+2+1; 1mp+2+2, endop(lat-term) : 1-2; 2-3; 2-4; 2-4, exop : 0-1-1-1-2; 0-2-1-1-1-2; 0-2-1-1-1-3; 0-3-1-1-1-3.

Mandible : coxa : 1(I-II); 1tp+1(III-IV), basip : 1mp(I); 2mp(II-III); 4(IV), endop(lat-term) : 1-(1+2)(I); 3mp-(2+3)(II-III); 4mp-(2+4).

Maxillule(endop-exop) : 3-3(IV).

Caudal armature : end setae : 1+1(dors)(I-IV), end hooks : 2(III-IV), ventral hooks : 2(III-IV), small spines : ss(III-IV).

(11) *Sinocalanus tenellus* (I-VI)

Body length(mm) : 0.11; 0.16; 0.215; 0.28; 0.36; 0.43.

Antennule : 1st segm : 1(I-VI), 2nd segm : 2(I-VI), 3rd segm(vent-dors-term) : 0-0-3; 0-ss-4; 1-(2+4s)-4; 3-(4+4s)-4; 4-(6+ss)-4; 5-(8+ss)-4.

Antenna : coxa : 1(I); 2mp+1(II-VI), basip : 1+1; 1mp+2+2(III-VI), endop(lat-term) : 1-2; 1-(1+2); 2-(2+2); 3-(2+2); 4-(2+2); 4-(3+2), exop : 0-1-1-1-1-2; 0-1-1-1-1-2; 0-1-1-1-1-1-2; 0-2-1-1-1-1-3; 0-2-1-1-1-1-1-2; 0-4-1-1-1-1-1-2.

Mandible : coxa : 1(I-III); 1tp+1(IV-VI), basip : 0-2; 3; 4(IV-VI), endop(lat-term) : 2-(1+2); 3-(2+3); 3-(1+2+2); 3-(2+2+2); 4-(2+2+2)(V-VI), exop : 1-1-1-1(I); 1-1-1-2(II-III); 2-1-1-2(IV-VI).

Maxillule(precoxa-coxa-basip-endop-exop) : 1(bud, III); 0-0-0-(2+3)-3(rud, IV); 0-2-2-(2+2)-5(V); (1+1)-2-2-(2+2)-(2+4)(VI).

Maxilla : ?. Maxillipede : rud(V), 2(rud, VI).

The 1st foot(endop-exop) : (1+2)-(3+1)(VI). The 2nd foot(endop-exop) : 2-(2+1)(VI).

## 古賀

Caudal armature : end spines : 2(I-VI), end setae : 2(III-VI), ventral hooks : 2(IV), 2+2(V, VI), lateral hooks : 4(II); 6(III-VI), small spines : ss(II-VI).

### (12) *Temora turbinata* (I-VI)

Body length(mm) : 0.11; 0.15; 0.18; 0.21; 0.24; 0.27.

Antennule : 1st segm : 1(I-VI), 2nd segm : 2(I-VI), 3rd segm(vent-dors-term) : 0·0·3; 0·0·4; 1·2·4; 2·4·4; (2+2)·(6+4s)·4; (2+3)·(8+4s)·4.

Antenna : coxa : 1; 1+1; 2mp+1(III-VI), basip : 1; 1mp+1+1; 1mp+2+1(III-VI), endop(lat-term) : 1·2; 2·3; 3·4(III-IV); 4·(3+2)(V-VI), exop : 0·2·1·1·2; 0·2·1·1·1·2; 0·3·1·1·1·1·2; 0·3·1·1·1·1·3(IV-V); 0·(3+1s)·1·1·1·1·1·3.

Mandible : coxa : 1(I-III); 1tp+1(IV-VI), basip : 2; 2; 3; 5(IV-VI), endop(lat-term) : 2·(1+2)(I); 3·(2+3)(II-III); (3+1)·(2+2+2)(IV-VI), exop : 1·1·1·2(I); 2·1·1·2(II-IV); 1·1·1·1·2(V-VI).

Mandible : coxa : 1(I-III); 1tp+1(IV-VI), basip : 2(I-II); 3(III); 5(IV-VI), endop(lat-term) : 2·(1+2)(I); 3·(2+3)(II-III); (3+1)·(2+2+2)(IV-VI), exop : 1·1·1·2(I); 2·1·1·2(II-IV); 1·1·1·1·2(V-VI).

The 1st foot(endop-exop) : 3·3(rud, VI). The 2nd foot(endop-exop) : 2·2(rud, VI).

Caudal armature : end spines : 1+1(I-VI), end setae : 1+1(III-VI), ventral hooks : 2(III), 2+2(IV-VI), lateral hooks : 2+2(IV); 2+2+2(V); 2+2(VI), small spines : ss(III-VI).

### (13) *Eurytemora pacifica* (I-VI)

Body length(mm) : 0.135; 0.18; 0.22; 0.255; 0.30; 0.36.

Antennule : 1st segm : 1(I-VI), 2nd segm : 2(I-VI), 3rd segm(vent-dors-term) : 0·0·3; 0·ss·4; 1·2·4; 3·4+ss·4; 4·6·4(V-VI).

Antenna : coxa : 0; 1+1; 2+1(III-VI), basip : 1mp+1+1(I-II); 1mp+2+1(III); 1mp+2+2(IV-VI), endop(lat-term) ; 2·2; 2·3; 3·(2+2)(III-IV); 3·(2+3); 4·(2+3), exop : 0·1·1·3; 0·1·1·1·1·2; 0·1·1·1·1·3; 0·(1+2)·1·1·1·1·3(IV-V); 0·(1+3)·1·1·1·1·3.

Mandible : coxa : 1(I-III); 1tp+1(IV-VI), basip : 1; 2; 4; 5(IV-VI), endop(lat-term) : 2·(2+2); 3·(2+2); 4·(2+3); 4·(2+4)(IV-VI), exop : 1·1·1·2; 2·1·1·2(II-VI).

Maxillule(coxa-basip-endop-exop) : 1(rud, III); 0·0·(2+2)·3(IV); 2·(2+2)·(2+3)·5(V); 2·(2+2)·(3+4)·7(VI).

Maxilla : rud(VI). Maxillipede : 2(rud, VI).

The 1st foot(endop-exop) : 3·(2+1+2s)(V-VI). The 2nd foot(endop-exop) : 2·2(rud, V); 2·3(rud, VI).

Caudal armature : end spines : 2(I); 1+1(II-V); (1+1)·(1+1)(VI), end setae : 1+1(III-VI), small spines : ss(II-VI).

### (14) *Pseudodiaptomus marinus* (II-VI)

Body length(mm) : 0.15; 0.21; 0.24; 0.32; 0.37.

Antennule : 1st segm : 1(II-VI), 2nd segm : 2(II-VI), 3rd segm(vent-dors-term) : ss·ss·(3+a); 1s·(2+3s)·(3+a); 4·(4+3s)·(3+a); 4·(6+2s)·(3+a); 4·(8+2s)·(3+a).

Antenna : coxa : 1(II); 2mp+1(III-VI), basip : 1mp+1+1(II); 1mp+2+1(III-VI), endop(lat-term) : 1·3; 2·4; 3·4; 3·(3+3); 4·(3+3), exop : 0·1·1·1·1·3; 0·1·1·1·1·1·3; 0·(1+2)·1·1·1·1·3(IV-V); 0·(1+3)·1·1·1·1·3.

Mandible : coxa : 1(II-IV); 1tp+1(V-VI), basip : 2(II-III); 4(IV-VI), endop(lat-term) : (2+2)·3; (3+2)·3; (3+2)·(2+2+2)(IV-VI), exop : 2·1·1·2(II-VI).

Maxillule(endop-exop) : 1(rud, III); 3·6(IV); 4·9(V); 7·(2+2+3+2)(VI).

Maxilla(coxa-basip-endop) : 2·(2+2)·(2+4+4)(VI). Maxillipede : 2(VI)

The 1st foot : 3·2(VI). The 2nd foot : 3·2(VI).

焼脚類ノーブリウス

Caudal armature : end spines(setae) : 1+1(dors)(II-III) ; 1+1(dors)+2(IV) ; 1+1(dors)+2+2(V) ; 1+1+2(dors)+2+2(VI), small spines; 3 rows(II), 2 rows+ss(III).

(15) *Labidocera acuta* (I-VI)

Body length(mm) : 0.174; 0.27; 0.37; 0.47; 0.55; 0.65.

Antennule : 1st segm : 1(I-VI), 2nd segm : 1+1(I-VI), 3rd segm(vent·dors·term) : 0·0·3; ss·ss·4; 1·2·4; 3·4·4; 4·(2+2+2)·4; 5·(2+2+2)·4.

Antenna : coxa : 1; 1mp; 1mp+1(III-VI), basip : 1mp+1; 1mp+1+1; 1mp+2+1(III-VI), endop(lat·term) : 1·2; 2·3; (4+2+ss)·3(III-IV); (4+2+ss)·4(V-VI), exop : 0·1·1·1·1·2; 0·2·1·1·1·2; 0·3·1·1·1·3(III-IV); 0·4·1·1·1·3; 0·5·1·1·1·3.

Mandible : coxa : 1(I-II); 2(III); 1mp+1(IV-VI), basip : 2(I-II); 3(III); 4(IV); 5(V-VI), endop(lat·term) : 2·(1+2); (3+1)·3; (3+2)·5(III-V); (3+2)·6, exop : 1·1·1·2(I); 2·1·1·2(II-VI).

Maxillule : 1(bud, III); 6(IV-V); 11(VI). Maxilla : rud(VI).

The 1st foot(endop·exop) : 3·3(VI). The 2nd foot(endop·exop) : 2·3(VI).

Caudal armature : end spines : 2(I); 1+1(II-III); 4(IV-VI), ventral hooks : 2(V-VI), lateral hooks : 2(V-VI), small spines : 1 row(II-III); 3 rows(IV); 5 rows(V-VI).

(16) *Pontellopsis yamadae* (I-III)

Body length(mm) : 0.215; 0.33; 0.485.

Antennule : 1st segm : 0(I-III), 2nd segm : 1; 1+1; 2, 3rd segm(vent·dors·term) : 0·0·2; 0·0·4; 1·(1+ss)·5.

Antenna : coxa : 1; 1; 2mp+1, basip : 0; 2+1; 1mp+2+1, endop(lat·term) : 1·2; 2·3; 3·5, exop : 0·1·1·2; 0·1·1·1·1·3; 0·1·1·1·1·1·3.

Mandible : coxa : 0(I-II); 1(III), basip : 0; 1; 2, endop(lat·term) : 1·2(I), 3·(3+2)(II-III), exop : 1·1·1·2(I); 2·1·1·2(II-III).

Maxillule : 1(bud, III).

Caudal armature : end spines : 2(I-III), end setae : 2(II-III), ventral hooks : 2(III), small spines : 4 rows+ss.

(17) *Acartia clausi* (I-VI)

Body length(mm) : 0.09; 0.12; 0.152; 0.185; 0.217; 0.250.

Antennule : 1st segm : 0(I-VI), 2nd segm : 2+1s(I-II); 2+1s+ss(III-IV); 2+1(V-VI), 3rd segm(vent·dors·term) : 0·0·3; 0·0·4; 1·(2+ss)·(3+1); 1·3·(3+1); 1·4·(3+1); 1·6·(3+1).

Antenna : coxa : 1(I); 1+1(II-IV); 1mp+1(V-VI), basip : 1+1(I-IV); 1mp+1(V-VI), endop(lat·term) : 1·2; 1·(1+2); 2·4(III-IV); 2·(1+4)(V-VI), exop : 0·1·1·1·1·2; 0·2·1·1·1·2; 0·2·1·1·1·1·2(III-VI).

Mandible : coxa : 1(I-VI), basip : 2(I-II); 2+ss(III-IV); 2+1+ss; 2mp+1, endop(lat·term) : 2·(1+2)(I); (2+1)·(2+2+2)(II-VI), exop : 1·1·1·2(I-II); 2·1·1·2(III-VI).

Maxillule : 1(rud, III); 1+2(rud, IV-VI).

Maxilla : 3(rud, VI). Maxillipede : 1(rud, VI).

The 1st foot(endop·exop) : 3·(2+2)(V); (1+2)·(2+2s)(VI). The 2nd foot(endop·exop) : 2·2(rud, VI).

Caudal armature : end setae : 2(I-VI), end spines : 2(III-VI), ventral hooks : 2(IV-VI), small spines : ss(I-VI).

(18) *Acartia erythraea* (I-V)

Body length(mm) : 0.114; 0.124; 0.167; 0.21.

Antennule : 1st segm : 0(I-V), 2nd segm : 2+1s(I-V), 3rd segm(vent·dors·term) : 0·0·3; 0·0·(3+1); 1·2·(3+1); 1·3·(3+1); 1·4·(3+1).

**Antenna**: coxa : 1mp+1(I-V), basip : 1mp+1(I-V), endop(lat-term) : 1·3; 2·3; 2·4(III-V), exop : 0·2·1·1·1·2(I-II); 0·2·1·1·1·3(III-V).

**Mandible**: coxa : 1(I-V), basip : 2(I-II); 2+ss(III-V), endop(lat-term) : 3·(2+3)(I-II); 3·(2+2+2)(III-V), exop : 1·1·1·1; 1·1·1·2; 2·1·1·2(III-V).

**Maxillule** : 1(rud, III); 1+2(IV); 3+2(V).

**Caudal armature**: end setae : 2(I-V), end hooks : 2(III-V), ventral hooks : 2(IV-V), small spines : ss(I-V).

(19) *Tortanus forcipatus* (I-VI)

**Body length(mm)** : 0.127; 0.15; 0.19; 0.23; 0.263; 0.32.

**Antennule**: 1st segm : 0(I-VI), 2nd segm : 1+1s(I-II); 1+2s(III-VI), 3rd segm(vent-dors-term) : 0·0·3; 0·0·4; 1·0·4; 1·3s·4; 1·6s·4.

**Antenna**: coxa : 1(I-II); 2mp(III-VI), basip : 1(I); 1mp+1+1(II-VI), endop(lat-term) : (1+1)·2; (1+1)·3; (2+1)·(1+3); (2+1)·4(IV-VI), exop : 0·1·1·1·2(I), 0·2·1·1·1·2(II-III); 0·2·1·1·1·1·2(IV-VI).

**Mandible**: coxa : 1(I-VI), basip 2(I); 3(II); 4(III-VI), endop(lat-term) : (2+1)·2; 3·4; 3mp·(1+3); 3mp·(2+2)(IV-VI), exop : 1·1·1·2(I); 2·1·1·2(II-VI).

**Maxillule** : 1(bud, III); 2(rud, IV-V); rud(VI).

**Maxilla** : 2(rud, V); rud(VI). **Maxillipede** : 1(rud, V); 2(rud, VI).

The 1st foot(endop-exop) : 3·2(rud, VI). The 2nd foot(endop-exop) : 2·2(rud, VI).

**Caudal armature**: end setae : 2(I-VI), end spines : 2(III-VI), ventral hooks : 2(III-VI).

**Harpacticoida**

(20) *Longipedia brevispinosa* (I-VI)

**Body length(mm)** : 0.10; 0.13; 0.16; 0.18; 0.22; 0.23.

**Antennule**: 1st segm : 0(I-VI), 2nd segm(3 parts) : 3(I-VI), 3rd segm(vent-dors-term) : 0·ss·(2+a); 0·(1+ss)·(3+a); 1·(2+ss)·(3+a); 2·(4+ss)·(3+a); 4·(6+ss)·(3+a); 5·(6+ss)·(3+a).

**Antenna**: coxa : 1mp+1+4ss; 1mp+1; 2mp+1(III-VI), basip : 2mp+1+1(I-III); 2mp+1+2(IV-VI), endop(lat-term) : 2·2; 2·3; 3·4(III-IV); (1+3)·4(V-VI), exop : 0·1·1·1·1·2; 0·1·1·1·1·2; 0·1·1·1·3; 0·1·1·1·1·1·1·3; 0·2·1·1·1·1·1·3(V-VI).

**Mandible**: coxa : 1(I-VI), basip : 2; 3; 4; 4+ss(IV-VI), endop(lat-term) : 2·4; (3+1)·(4+1); (3+1)·(4+2); (3+2)·(4+2)(IV-VI), exop : 1·1·1·2(I); 2·1·1·2(II-VI).

**Maxillule**(endop-exop) : 1(II-III), 2·(1+1+1); (2+2)·(2+1+2); (4+2+2)·(2+1+2).

**Maxilla** : rud(VI). **Maxillipede** : rud(VI).

The 1st foot(endop-exop) : 2·(1+2s)(VI). The 2nd foot(endop-exop) : 2·(1+1s)(VI).

**Caudal armature**: end spine(median spine) : 1(I-VI), end setae : 2(vent, I); 2(II); 2+2(III-VI), ventral setae : 2(III-VI), ventral hooks : 2(IV-VI).

(21) *Longipedia weberi* (I-VI)

**Body length(mm)** : 0.12; 0.13; 0.16; 0.18; 0.21; 0.24.

Segmentation and setation of appendages of *L. weberi* are like that in *L. brevispinosa* with some exceptions. **Antennule**: 3rd segm(vent-dors-term) : 1·ss·(3+a)(II), 4·(6+ss)·(3+a)(VI). **Antenna**: coxa ; 1mp+4ss(I); 1mp+1+ss(II); 2mp+1+ss(III-VI), exop : 0·1·1·1·1·3(II). **Caudal armature**: end spine(median spine) : 1(I-IV); absent(V-VI). ventral hooks : 2(III); 2+2(IV-VI).

(22) *Microsetella norvegica* (I-VI)

**Body length(mm)** : 0.091; 0.12; 0.14; 0.17; 0.20; 0.23~0.26.

**Antennule**: 1st segm : 0(I-VI), 2nd segm : 1(I); 2+1(II-VI), 3rd segm(vent-dors-term) : 0·0·(2+a)(I);

## 橈脚類ノープリウス

**0·0·(1+2+a)(II-III) ; 0·1·(1+2+a)(IV-V) ; 1·2·(1+2+a)(VI).**

**Antenna : coxa : 1(I-VI), basip : 1h+2(I) ; 1mp+3(II-VI), endop(lat-term) : 0·2 ; (1+ss)·2 ; (2+ss)·2(III-VI), exop : 0·1·1·1·2(I) ; 0·2·1·1·2(II-V) ; 0·(2+ss)·1·1·2(VI).**

**Mandible : coxa : 0(I) ; 1(II-VI), basip : 1(I) ; 2(II-VI), endop : 1+2(I) ; 2mp+2+2(II-V) ; 2mp+5(VI), exop : 1·1·2(I-VI).**

**Maxillule : 1(IV) ; 1+1s(V-VI).**

**The 1st foot(endop-exop) : rud(V) ; 2·2(VI). The 2nd foot(endop-exop) : rud(V) ; 3·3(VI).**

**Caudal armature : end process(median process) : 1(I-III) ; absent(IV-VI), end spines : 2(vent, I-II) ; 2(term, III) ; 2+2(IV) ; 2+2+2(V-VI), end setae : 2s(vent, II) ; 2(term, III-VI), small spines : 1 row (I-II) ; 2 rows(III) ; ss(IV-VI).**

### (23) *Tisbe furcata* (I-VI)

**Body length(mm) : 0.078 ; 0.105 ; 0.124 ; 0.14 ; 0.15 ; 0.166.**

**Antennule : 1st segm : 0(I-VI), 2nd segm : 2+? (I) ; 3(II) ; 2+2(III-VI), 3rd segm(vent-dors-term) : 0·0·(2+a) ; 0·0·(3+a)(II-III) ; 1·2·(3+a) ; 2·4·(3+a) ; 2·4·(3+a)·ss(vent~dors)(V-VI).**

**Antenna : coxa : 1tp+1(I) ; 1tp+1mp+1(II-VI), basip : 1mp+2(I-II) ; 2mp+2(III-VI), endop(lat-term) : 1·(1h+1)(I-II) ; 2·(1h+1)(III-VI), exop : 0·1·1·1·(1+1)(I) ; 0·2·1·1·2(II-IV) ; 0·1·1·1·2(V-VI).**

**Mandible : coxa : 0(I-VI), basip : 1(I) ; 2(II-VI), endop(lat-term) : 2h·(2+1)(I) ; 3h·(2+2)(II-III) ; 3h·(3+2)(IV) ; (3h+1)·(3+2)(V-VI), exop : 1·1·2(I) ; 2·1·2(II-VI).**

**Maxillule(endop-exop) : 1(II-III) ; 2·2(IV-VI).**

**Maxilla, Maxillipede, The 1st and 2nd foot : rud(VI).**

**Caudal armature : end setae : 2(I-II) ; 2+2(III) ; 2+4(IV) ; 2+6(V-VI).**

### (24) *Euterpinia acutifrons* (I-VI)

**Body length(mm) : 0.09 ; 0.108 ; 0.127 ; 0.15 ; 0.175 ; 0.194.**

**Antennule : 1st segm : 0(I-VI), 2nd segm : 3(I) ; 3+ss(II-VI), 3rd segm(vent-dors-term) : 0·0·3 ; 0·0·(2+a) ; 1·2·(2+a) ; 2·4·(2+a)(IV-VI).**

**Antenna : coxa ; 1mp(I) ; 1tp+1+1(II-VI), basip : ?, endop(lat-term) : 1·(2+ss)(I-V) ; 1·(3+ss)(VI), exop : 0·1·1·(1+1)(I) ; 0·1·1·1·(1+1)(II) ; 0·1·1·1·(1+2)(III-VI).**

**Mandible : coxa : 0(I) ; 1(II-VI), basip : 0(I) ; 2(II-VI), endop(lat-term) : 0(I) ; 1h·4(II-VI), exop : 1·1·1(I-II) ; 1·1·2(III-VI).**

**Maxillule : rud(VI).**

**Caudal armature : end process : present(I-II) ; absent(III-VI), end setae : 2(I-IV) ; 2+2(V-VI), small spines : 1row(II) ; 2 rows(III) ; 3 rows(IV-VI).**

### (25) *Tigriopus japonicus* (I-VI)

**Body length(mm) : 0.12 ; 0.14 ; 0.17 ; 0.19 ; 0.22 ; 0.24.**

**Antennule : 1st segm : 1(I-VI), 2nd segm : 2+1s(I-VI) ; 3rd segm(vent-dors-term) : 0·0·(2+a) ; 1·0·(3+a) ; 1·2·(3+a) ; 1·5·(3+a) ; 3·5·(3+a)(V-VI).**

**Antenna : coxa : 1tp+1(I-VI), basip : 2+1+ss(I-VI), endop(lat-term) : (1h+1)·(1h+1s)(I-VI), exop : (1+ss)·1·(1+2+1s)(I-V) ; (1+ss)·1·1·(1+4+1s)(VI).**

**Mandible : coxa : 1(I-V) ; 1tp+1(VI), basip : 1h+ss(I-VI), endop : 1h+3(I-III) ; 1h+4(IV) ; 1h+5(V-VI), exop(1st·2nd segm) : 0·(1+2+ss)(I) ; ss·(1+2+ss)(II) ; (1+ss)·(1+2+ss)(III-IV) ; (1+1+ss)·(1+2+ss)(V-VI).**

**Maxillule : 1(III) ; 2+ss(IV-VI).**

**Maxilla : rud(V-VI). Maxillipede, The 1st and 2nd foot : rud(VI).**

Caudal armature : end setae : 2(I) ; 2+2(II) ; 2+2+2(III) ; 2+2+2+2(IV-VI), small spines : 1 row (III) ; 3 rows (IV-VI).

**Cyclopoida**

(26) *Oithona brevicornis* (I-VI)

Body length(mm) : 0.09 ; 0.10 ; 0.11 ; 0.12 ; 0.13 ; 0.15.

Antennule : 1st segm : 0(I-VI), 2nd segm : 3(I-VI), 3rd segm(vent-dors-term) : 0.1.3 ; 0.0.4 ; 0.2.4 ; 0.4.4 ; 0.6.4 ; 6.8.4.

Antenna : coxa : 2(I) ; 3(II-VI), basip : 2+1(I-III) ; 4(IV-VI), endop(lat-term) : 2.2(I) ; 2.3(II-III) ; (2+1).3(IV-VI), exop : 0.2.1.1.2(I) ; 0.2.1.1.1.2(II-III) ; 0.3.1.1.1.3(IV-VI).

Mandible : coxa : 1(I-VI), basip : 1(I) ; 2(II-III) ; 2+1(IV-VI), endop : 1st + 2nd segm(lat-term) : 1.(2+2)(I) ; 3.(2+3)(II-VI), exop : 1.1.1.2(I) ; 1.1.1.1(II-VI).

Maxillule(precoxa-endop-exop) : 1(bud, II-III) ; 1.(2+2).(1+2)(IV) ; 3.(2+3).(1+2)(V-VI).

The 1st foot(endop-exop) : 2.(3+1)(VI), The 2nd foot(endop-exop) : 2.2(VI).

Caudal armature : end setae : 2(I-II) ; 4(III-VI), end spines : 2(III-IV) ; 2+2(V-VI), small spines : 2(VI).

(27) *Oncaeaa venusta* (I-VI)

Body length(mm) : 0.076 ; 0.086 ; 0.105 ; 0.117 ; 0.132 ; 0.15.

Antennule : 1st segm : 0(I) : 1(II-VI), 2nd segm : 1(I-IV) ; 2(V-VI), 3rd segm(vent-dors-term) : 0.0.3(I) ; 0.0.(3+1)(II) ; 0.2.(3+1)(III-V), 2.4.(3+1)(VI).

Antenna : coxa ; 1mp(I), 2mp(II-V), 2mp+1(VI). basip : 1mp+1(I); 1mp+1+1(II-VI). endop(lat-term) ; 1.2(I-II) ; 2.2(III) ; 3.3(IV-V) ; 4.3(VI), exop : 0.1.1.1.1.2(I) ; 0.1.1.1.1.2(II-IV) ; 0.2.1.1.1.1.3(V-VI).

Mandible : coxa : 1(I-VI), basip : 1(I) ; 1+1(II-IV) ; 2+1(V-VI), endop(lat-term) : 3.(2+1)(I-VI), exop : 1.1.1.1(I-II) ; 1.1.1.2(III-VI).

Maxillule(endop-exop) : 1(III) ; 2(IV) ; 3.(3+1)(V) ; 3.4(VI). Maxilla : 2(VI).

The 1st foot(endop-exop) : 3.3(VI). The 2nd foot(endop-exop) : 3.2(VI)

Caudal armature : end setae : 2(I-II) ; 4(III-V) ; 4+ss(VI).

(28) *Corycaeus affinis* (I-VI)

Body length(mm) : 0.077 ; 0.092 ; 0.111 ; 0.132 ; 0.146 ; 0.163.

Antennule : 1st segm : 1(I-VI), 2nd segm : 2(I-VI), 3rd segm(vent-dors-term) : 0.0.3 ; 0.0.4(II-III) ; 1.2.4 ; 1.3.4 ; 2.4.4.

Antenna : coxa : 2mp(I-VI). basip : 1mp+1(I-VI), endop(lat-term) : 0.2 ; 2.3 ; 3.3(III-IV) ; 4.3 ; 4.4, exop : 0.1.1.1.1.2(I) ; 0.1.1.1.1.1.2(II-III) ; 0.2.1.1.1.1.3(IV-VI).

Mandible : coxa : 1(I-VI), basip : 2(I-II) ; 1mp+1+1(III-VI), endop(lat-term) : 3.3(I) ; 3.5(II-VI), exop : 1.1.1(I) ; 1.1.1.1(II-VI).

Maxillule(endop-exop) : 1(bud, III) ; 3.4(IV) ; 4.4(V-VI).

Caudal armature : end setae : 2(I-II) ; 4(III-VI), ventral hooks : 4(III-V) ; 6(VI).

(29) *Corycaeus pacificus* (II, III, IV)

Body length(mm) : 0.105 ; 0.115 ; 0.145.

Antennule : 1st segm : 1(II-IV), 2nd segm : 2(II-IV), 3rd segm(vent-dors-term) : 0.0.3(II-III) ; 0.0.4(IV).

Antenna : coxa : 2mp(II-IV), basip : 1mp+1(II-IV), endop(lat-term) : 2.3(II-IV), exop : 0.1.1.1.1.2(II-III) ; 0.2.1.1.1.1.2(IV).

Mandible : coxa : 1(II-IV), basip : 2(II) ; 3(III-IV), endop(lat-term) : 3.4(II-IV), exop : 1.1.1.1(II-IV).

## 橈脚類ノープリウス

Maxillule(endop-exop) : ? (III) ; 7-4(IV).

Caudal armature: end spines: 2(II) ; 4(III-IV), ventral hooks: 2(IV).

(30) *Corycaeus speciosus* (I, II, IV, V)

Body length(mm) : 0.12; 0.155; 0.18; 0.20.

Antennule: 1st segm: 0(I); 1(II-V), 2nd segm: 1(I); 2(II-V), 3rd segm(vent-dors-term) : 0-0.3; 0-0.4; 1-3.4; 1-4.4.

Antenna: coxa: 1(I); 1mp+1(II-V), basip: 1+1(I); 1mp+1(II-V), endop(lat-term) : 1-2(I-II); 2-3(IV); 3-4(V), exop: 0-1-1-3; 0-1-1-1-1-2; 0-2-1-1-1-2(IV-V).

Mandible: coxa: 1(I-V), basip: 2(I-II); 3(IV-V), endop(lat-term) : 2-3(I); 3-3(II); 3-4(IV-V), exop: 1-1-2(I); 1-1-1-1(II-IV); 1-1-1-2(V).

Maxillule(endop-exop) : 3-(3+1)(IV); 4-(2+1+1)(V).

Caudal armature: end setae: 2(I-II); 4(IV-V), ventral hooks: 2(IV); 4(V).

## 4・2 検 索

橈脚類ノープリウスは成長に伴う形態特性がある。孵化直後の形態は *Harpacticoida* の円盤型以外はほとんど卵型である。ノープリウスは第1, 第2触角および大顎の3対の付属肢を持ち、尾部には1対の尾部保護装置を備えている。第1触角端節先端の刺毛は、第1期では3本で、第2期以後は4本である。このほか、端節の背、腹縁にある刺毛は成長に従って増加する。しかし、これらの刺毛の区分が *Pseudodiaptomus* などでは不明確である。第2触角、大顎、更に、尾部保護装置の刺毛および棘数は成長とともに増加する。第1下顎は、*Calanoida* では第4期に数本の刺毛を持つ付属肢として出現するが、*Cyclopoida* および *Harpacticoida* では2~3期に1本の刺毛として出現する。後期のこの下顎は、*Cyclopoida* では数本の刺毛を持つ2葉の形態まで発育するが、*Harpacticoida* では1~2本の刺毛に留まり、それ以上の発育をしない。*Harpacticoida* の中でも *Longipedia* の第1下顎は、*Cyclopoida* 型第1下顎の原基まで発育する。この第1下顎の出現によってオルトノープリウスはメタノープリウスになる。種形態の特徴はこの段階から一層明確になる。しかし、寄生種は、成長後期でも第1下顎は出現せず孵化直後の原型を留め、特に、付属肢の底節、基節などの口器補助装置の発育が悪い。この傾向は多数の油球を持つ *Euchaeta* にもみられる。

*Calanoida* グループは浮遊および捕食行動に適した体形を示す。この中の *Rhincalanus*, *Pontella* などは抵抗の少ない紡錘型の特異な体形である。*Calanoida* の特徴は後期ノープリウス大顎底節に出現する食物切断有歯突起である。*Harpacticoida* グループの体形は這い廻る行動に適した円盤型である。その第1触角は小さく、第2触角および大顎は餌をかき集める構造を示す。*Cyclopoida* グループの体形は卵型であり、後期でも孵化直後の原型を留める。この類は大顎内枝の熊手状刺毛が特徴であり、底節の切歯突起は出現しない。

以上のような種の特徴を整理、分類し、また、発育段階別の特徴も活かし、九州北西部近海の種を主対象として検索表を作成した。

検索中の種名に続く括弧内のローマ数字は、数字に相当するノープリウス期である。

#### 4・2・1 発育段階の検索

孵化直後のノーブリウスは、卵型の体形に3対の付属肢、更に、1対の尾刺毛を持つ基本型である。この形態は成長にしたがって変化する。すなわち、それは各付属肢の刺毛および節数増加、新しい付属肢および遊泳脚の出現、更に、尾部保護装置の刺毛、棘などの増加である。これらにはノーブリウス期6期に対応した発育特性がみられる。この発育特性は、特に、(1) 第1触角端節の先端部、背縁および腹縁の刺毛数増加、(2) 第1下顎の出現時期および形態の発育変化、(3) 第2下顎、頸脚、遊泳脚などの原型の出現、(4) 尾部装置形状変化、例えば、その構成数の増加および形態の、対称形から非対称形への変化などに顕著である。このような形態の発育段階別変化は、種類によっては属または科単位によってグループ分けでき、更に、特異な形態および発育の寄生種を除外すれば、橈脚類として概括することができる。けれども、第1下顎の出現および発育様式からみて橈脚類ノーブリウスの発育段階特性は目単位までの概括が適当である。すなわち、Calanoida グループ、Harpacticoida グループおよび Cyclopoida グループであり、Calanoida グループは更に、Amphascandria および Heterarthrandria グループに分けることが適当であろう。しかし、これらのグループの中の数種にはグループ別発育様式と異なる発育がみられ、その中には橈脚類分化を指標するものがある。

#### I. Calanoida

- |   |   |           |
|---|---|-----------|
| 1 | a. 第1触角端節の先端に3刺毛がある。尾刺毛（棘）は1対で、等長である。（ <i>Euchaeta</i> は尾刺毛を欠く）   | ..... 第1期 |
|   | b. 第1触角端節の先端に4刺毛がある。尾刺毛（棘）は1対で、不等長である（ <i>Calanus</i> , <i>Acartia</i> は等長）   | ..... 第2期 |
|   | c. 第1触角端節に先端の4刺毛の他、背腹縁にも刺毛がある。尾刺毛（棘）は2対以上である  | ..... 2   |
| 2 | a. 第1下顎はなく（ <i>Amphascandria</i> 族）、第1下顎になる1本の腹刺毛がある（ <i>Heterarthrandria</i> 族）。第1触角端節、背縁に2本の刺毛がある（ <i>Euchaeta</i> は数本） | ..... 第3期 |
|   | b. 第1下顎は数本の刺毛を持つ突起である。第1触角の端節、背縁に4本の刺毛がある。  | ..... 第4期 |
|   | c. 第1下顎は数本の刺毛を持つ未発育な2葉である。第1触角の端節、背縁に6～8本の刺毛がある   | ..... 3   |
| 3 | a. 第2下顎、頸脚、遊泳脚の原基がない、原基の出現個所にひだが出来る   | ..... 第5期 |
|   | b. 第2下顎、頸脚、遊泳脚の原基がある  | ..... 第6期 |

*Heterarthrandria* 族、*Acartia* の第1下顎の発育は、Calanoida の中では特異的であり、それは第1触角端節の刺毛変化で検索するのが適当である。

#### II. Cyclopoida

## 橈脚類ノーブリウス

- 1 {
  - a. 尾部保護装置は1対である ..... 2
  - b. 尾部保護装置は2対以上である ..... 3
}
- 2 {
  - a. 第1触角先端に3本の刺毛がある ..... 第1期
  - b. 第1触角先端に4本の刺毛がある ..... 第2期
}
- 3 {
  - a. 第1下顎は1本の腹刺毛である ..... 第3期
  - b. 第1下顎は未発達の顎基である ..... 4
}
- 4 {
  - a. 遊泳脚がない ..... 5
  - b. 遊泳脚の原基がある ..... 第6期
}
- 5 {
  - a. 遊泳脚などの出現場所に、ひだや棘がない ..... 第4期
  - b. 遊泳脚などの出現場所に、僅かにひだや棘がある ..... 第5期
}

### III. Harpacticoida

- 1 {
  - a. 第1下顎はない ..... 第1期
  - b. 第1下顎は1本の腹部刺毛である ..... 2
  - c. 第1下顎は数本の刺毛のみが、数本の刺毛を持つ原基である ..... 3
}
- 2 {
  - a. 尾部保護装置は1対である ..... 第2期
  - b. 尾部保護装置は2対以上である ..... 第3期
}
- 3 {
  - a. 遊泳脚の原基がある ..... 第6期
  - b. 遊泳脚がない ..... 4
}
- 4 {
  - a. 腹部の分離は不完全で、遊泳脚、第2下顎などの出現場所に、ひだや棘がない ..... 第4期
  - b. 腹部は分離し、遊泳脚、第2下顎などの出現場所に、ひだや棘がある ..... 第5期
}

Harpacticoida の発育段階の検索は第1下顎が出現しない *Euterpina* には不適であり、また、*Longipedia* には Cyclopoida の検索が適当である。

#### 4・2・2 目の検索

- 1 {
  - a. 大顎は機能的である ..... 2
  - b. 大顎はブラン状である ..... Caligoida-1, (Lernaeidae)
  - c. 大顎は鉤状である ..... Monstrilloidea
  - d. 大顎はない (Pseudo-nauplius) ..... Clavella
}
- 2 {
  - a. 大顎の底節および基節に数本の刺毛がある ..... 3
  - b. 大顎の基節に小棘がある ..... Notodelphyoida
  - c. 大顎の底節および基節に刺毛や棘がない ..... 5
}
- 3 {
  - a. 大顎内枝に熊手状刺毛がない ..... 4
  - b. 大顎内枝に熊手状刺毛があり、把握機能がある ..... Cyclopoida
}

## 古賀

- 4 { a. 第1触角は多数の刺毛を持ち、幅広く、長い..... Calanoida  
     b. 第1触角は小さい..... Harpacticoida
- 5 { a. 体形は西洋梨型である ..... Caligoida-2  
     b. 体形は卵円型である ..... 6
- 6 { a. 体後端は丸い..... Caligoida-2, (Lernaeidae)  
     b. 体後端は突出する ..... Lernaeopodoida, (Chondracanthidae)

### 4・2・3 科、属、種の検索

#### I. Calanoida

- 1 科、属の検索
- 1 { a. 尾部保護装置は対称である..... 2  
     b. 尾部保護装置は非対称である..... 4
- 2 { a. 体は伸長した西洋梨型で、体後部は背腹軸に屈曲する（腹部屈曲型、*Calanus* 型）..... 3  
     b. 体は前端が偏平な卵型（*Acartia* 型）で、体後部は屈曲しない..... Acartidae
- 3 { a. 体は比較的大きい（0.2～0.8mm、大型 *Calanus* 型）..... *Calanus* (Calanidae)  
     b. 体は中型である（0.1～0.5mm、中型 *Calanus* 型）..... *Calanus*, *Undinula* (Calanidae)  
     c. 体は極めて小さい（0.05～0.3mm、小型 *Calanus* 型）  
                ..... *Paracalanus*, *Acrocalanus* (Paracalanidae)
- 4 { a. 体は前端が偏平な五角卵型（*Tortanus* 型）である..... Tortanidae  
     b. 体は卵型で、体後部の分離は不明確である..... 8  
     c. 体は肥大した卵型または菱型で、体後端に裂け目がある..... 5  
     d. 体はオタマジャクシ型で分離した体後部は長い..... 7  
     e. 体は伸長している..... 6
- 5 { a. 体は、肥大した菱型で、尾刺毛は短い（*Eucalanus pileatus* 型）..... Eucalanidae-1  
     b. 体は多量の油球を持つ肥大卵型で、尾刺毛は長い  
                ..... Euchaetidae (*Euchaeta*, *Pareuchaeta*)
- 6 { a. 体は伸長した *Calanus* 型（*Eucalanus elongatus* 型）である..... Eucalanidae-2  
     b. 体は前端が鈍角で、体後部が細長い楔型である..... 10
- 7 { a. 甲殻は比較的長い。強大な尾棘がある..... *Sinocalanus* (Centropagidae)  
     b. 甲殻は短い..... *Temora* (Temoridae)
- 8 { a. 2本の尾刺毛（尾棘）は後方および背方へ伸びる（*Centropages* 型）..... 9  
     b. 尾刺毛（尾棘）は単純で、最内側の1対は小さい..... *Eurytemora* (Temoridae)
- 9 { a. 第1触角は橈状である ..... *Centropages* (Centropagidae)  
     b. 第1触角は羽状である ..... *Pseudodiaptomus* (Diaptomidae)
- 10 { a. 右尾棘（尾刺毛）は強大で、体は長楔型である..... *Rhincalanus*  
     b. 左尾棘（尾刺毛）は強大（*Pontella* 型）である..... 11

- 11 | a. 左尾棘は右尾棘より僅かに長い ..... *Labidocera*  
     | b. 左尾棘は右尾棘より極めて長い ..... *Pontellopsis*

*Calanoida* にみられる尾部保護装置の非対称性は種の特徴を示す。しかし、初期ノープリウスの尾部保護装置はほとんど対称であり、種の特徴がない。そのための検索、種の特徴が明確に現われた後期ノープリウスを対象にして作成した。

## 2 種の検索

ノープリウスは成長段階に対応して体節、付属肢、および尾部保護装置の構造が変化する。種検索の際にはこのことを考慮する必要がある。

### (1) *Calanus* 型

*Calanidae* ノープリウスは大、中型 *Calanus* 型であり、体構造、付属肢の節および刺毛数が相互に類似し、種の同定は困難である。このためノープリウス同定には成体の出現期および場所との関係によって判断しなければならない。

*Paracalanidae*, *Pseudocalanidae* ノープリウスは、小型の *Calanus* 型であり、種間の差が少なく、これらの同定には *Calanidae* 同様に成体の出現状態なども考慮しなければならない。BJÖRNBERG (1972) はこれらの数種の詳細な検索を作った。しかし、ノープリウス検索には、それらの付属肢の節、刺毛などの個体変化を考慮しなければならない。

### (2) *Eucalanidae*

- 1 | a. 体は肥大した菱型 (*Eucalanus pileatus* 型) である ..... 2  
     | b. 体は円筒状体後部が後方に伸長した *Calanus* 型 (*Eucalanus elongatus* 型) である ..... *E. bungii* var. *californicus*  
     | c. 体は前端が純角で、体後部が細長い楔型 (*Rhincalanus* 型) である ..... 3  
 2 | a. 大顎内刺に9刺毛がある ..... *Eucalanus attenuatus* (V, VI)  
     | b. 大顎内刺に10刺毛がある ..... *E. crassus* (III-VI)  
 3 | a. 体は *Rhincalanus cornutus* および *R. nasutus* より長い ..... *R. gigas*  
     | b. 体は *R. gigas* および *R. cornutus* より小さい ..... *R. nasutus*  
     | c. 体は *R. gigas* より小さく、*R. nasutus* より大きい ..... *R. cornutus*

### (3) *Euchaetidae*

- 1 | a. 尾部保護装置はない ..... 2  
     | b. 尾部保護装置は非常に短い ..... *Pareuchaeta elongata* (II-VI)  
     | c. 尾部保護装置は体長の1.5倍より短い ..... 4  
     | d. 尾部保護装置は体長の1.5倍より長い ..... *Euchaeta marina* (III-VI)

古賀

- 2 { a. 第2触角内枝先端に2本の刺毛がある ..... 3  
     b. 第2触角内枝先端に3本の刺毛がある ..... *Euchaeta marina* (I)
- 3 { a. 第2触角基節に刺毛がない ..... *Pareuchaeta russelli* (I)  
     b. 第2触角基節に1本の刺毛がある ..... *Pareuchaeta elongata* (I)  
     c. 第2触角底節に2本の刺毛がある ..... *Euchaeta norvegica* (I)
- 4 { a. 第2触角の内枝側縁に1刺毛がある ..... 5  
     b. 第2触角の内枝側縁に2刺尾がある ..... *Pareuchaeta russelli* (III-VI)
- 5 { a. 第1触角先端に短い1本と長い3本の刺毛がある ..... *Euchaeta marina* (II)  
     b. 第1触角先端に長い4本の刺尾がある ..... *Pareuchaeta russelli* (II)

(4) *Centropagidae*

i) *Sinocalanus* 属

- 1 { a. 体後部の側鉤および腹鉤は太い ..... *S. tenellus*  
     b. 体後部の側鉤および腹鉤は細い ..... *S. grimaldii*

ii) *Centropages* 属

- 1 { a. 尾鉤は非対称である ..... *C. typicus*  
     b. 尾鉤は対称である ..... 2
- 2 { a. 第1触角は体長の $\frac{1}{2}$ より長い ..... *C. furcatus*  
     b. 第1触角は体長の $\frac{1}{2}$ より短い ..... 3
- { a. 体は無色である ..... *C. hamatus*  
       b. 体後部および大顎の内外枝の刺毛は淡褐色である ..... *C. yamadai*  
       c. 体後部のみ淡赤褐色である ..... *C. abdominalis*

(5) *Pseudodiaptomidae*

i) *Pseudodiaptomus* 属

第2期

- 1 { a. 背部尾刺毛は中央尾棘より短い ..... 2  
     b. 背部尾刺毛は中央尾棘よりやや短い ..... 3
- 2 { a. 第2触角、内枝の刺毛は $1+3$ である ..... *P. marinus*  
     b. 第2触角、内枝の刺毛は $2+3$ である ..... 4
- 3 { a. 第2触角、内枝の刺毛は $1+3$ である ..... *P. aurivilli*  
     b. 第2触角、内枝の刺毛は $2+3$ である ..... 5
- 4 { a. 大顎、内枝の刺毛は $3+2+2=7$ である ..... *P. acutus*  
     b. 大顎、内枝の刺毛は $3+2+3=8$ である ..... *P. ardjuna*

燒脚類ノーブリウス

- 5 { a. 大顎、内枝の刺毛は  $3 + 2 + 3 = 8$  である ..... *P. euryhalinus*  
 b. 大顎、内枝の刺毛は  $4 + 2 + 3 = 9$  である ..... *P. coronatus*

第3期～第6期

- 1 { a. 中央尾棘は体長の  $\frac{1}{4}$  以下である ..... *P. euryhalinus*  
 b. 中央尾棘は体長の  $\frac{1}{3}$  以上である ..... 2
- 2 { a. 中央尾棘、刺毛の基部に短い鉤状棘がある ..... 3  
 b. 中央尾棘、刺毛の基部に短い刺毛がある ..... 4
- 3 { a. 背部尾刺毛は柔かい ..... *P. marinus*  
 b. 背部尾刺毛は固い ..... *P. ardjuna*
- 4 { a. 中央尾棘と対の尾刺毛は短い ..... *P. aurivilli*  
 b. 中央尾棘と対の尾刺毛は等長である ..... 5
- 5 { a. 中央尾棘と同床の尾刺毛は短い ..... *P. acutus*  
 b. 中央尾棘と同床の尾刺毛は等長である ..... *P. coronatus*

(6) *Temoridae*

i) *Temora* 属

- 1 { a. 1対の尾棘は強大で、体長と等長である ..... *T. stylifera*  
 b. 1対の尾棘は非対称で、体長より短い ..... 2
- 2 { a. 強大な左尾棘は右尾棘の1.5～2倍である ..... *T. longicornis*  
 b. 強大な左尾棘は右尾棘の2～3倍である ..... *T. turbinata*

ii) *Eurytemora* 属

- 1 { a. 左尾刺毛は体長の  $\frac{2}{5}$  倍より長い ..... *E. pacifica*.  
 b. 尾刺毛は比較的短い ..... 2
- 2 { a. 大顎内枝の先端に2本、内縁に1本の刺毛がある ..... *E. hirundooides* (I)  
 b. 大顎内枝の先端に2本、内縁に2本の刺毛がある ..... *E. herdomani* (I)  
 c. 大顎内枝の先端に3本、内縁に2本の刺毛がある ..... *E. hirundooides* (II-VI)  
 d. 大顎内枝の先端に4本、内縁に2本の刺毛がある ..... *E. herdomani* (II-VI)

(7) *Pontellidae*

i) *Labidocera*, *Epilabidocera* 属

- 1 { a. 第1触角、第2節の刺毛は1本である ..... *Labidocera fluviatilis*  
 b. 第1触角、第2節の刺毛は2本である ..... 2
- 2 { a. 強大な左尾棘は体長の  $\frac{1}{2}$  より長い ..... 3  
 b. 強大な左尾棘は体長の  $\frac{1}{2}$  より短い ..... 4

- 3 { a. 大顎内枝先端の刺毛は 4 本である ..... *L. bengalensis*  
     b. 大顎内枝先端の刺毛は 4 本ではない ..... *L. acuta*
- 4 { a. 大顎内枝に 5 本の刺毛がある ..... *Epilabidocera amphitrites* (I)  
     b. 大顎内枝に 6 本の刺毛がある ..... *Labidocera trispinosa* (I)  
     c. 大顎内枝の先端部に 3 ~ 4 本の刺毛がある ..... *Labidocera trispinosa* (II-VI)  
     d. 大顎内枝の先端部に 5 ~ 6 本の刺毛がある ..... *Epilabidocera amphitrites* (II-VI)

ii) *Pontellopsis* 属

- 1 { a. 強大な左尾棘は体長の  $\frac{1}{2}$  である ..... *P. occidentalis*  
     b. 強大な左尾棘は体長の  $\frac{1}{2}$  より長い ..... 2  
     c. 強大な左尾棘は体長の  $\frac{1}{2}$  より短い ..... *P. yamadae*
- 2 { a. 頭部は鈍角である ..... *P. brevis*  
     b. 頭部は鋭角である ..... *P. meadi*

## (8) Acartiidae

- 1 { a. 第 2 触角基節に 3 刺毛がある ..... *Acartia bifilosa*, *A. longiremis* (II-VI)  
     b. 第 2 触角基節に 1 刺毛がある ..... *A. lilljeborgi* (I)  
     c. 第 2 触角基節に 2, 底節に 1 刺毛がある ..... 2  
     d. 第 2 触角基節, 底節に各々 2 刺毛がある ..... 5
- 2 { a. 第 1 触角先端に 3 刺毛がある ..... *A. clausi*, *A. tonsa* (I)  
     b. 第 1 触角先端に 4 刺毛がある ..... 3
- 3 { a. 大顎底節の 1 刺毛は太く, 棘がある ..... *A. negligens*  
     b. 大顎底節の 1 刺毛は細い ..... 4
- 4 { a. 上唇には強い棘がある ..... *A. danae* (II)  
     b. 上唇には微細な棘がある ..... *A. lilljeborgi* (II-VI)
- 5 { a. 大顎基節に 2 刺毛がある ..... 6  
     b. 大顎基節に 2 刺毛のほか, 棘や刺毛がある ..... 8
- 6 { a. 第 1 触角先端に 3 刺毛がある ..... 7  
     b. 第 1 触角先端に 4 刺毛がある ..... *A. danae* (III-VI)
- 7 { a. 大顎内枝の刺毛は  $2 + 1 + 2 = 5$  である ..... *A. bifilosa*, *A. longiremis* (I)  
     b. 大顎内枝の刺毛は  $3 + 2 + 3 = 8$  である ..... *A. erythraea* (I)
- 8 { a. 腹部の小棘群は粗い ..... *A. clausi*, *A. tonsa* (II-VI)  
     b. 腹部の小棘群は微細である ..... *A. erythraea* (II-VI)

## (9) Tortanidae

## 橈脚類ノーブリウス

- 1 { a. 左尾刺毛は右刺尾の1.5倍より長い ..... *Tortanus forcipatus*  
b. 長尾刺毛は他の尾刺毛より僅かに長い ..... *T. discaudatus*

## II. Harpacticoida

*Longipedia* を除く、大部分の Harpacticoida ノーブリウスは這い廻る習性のため円盤型体型である。

### 1 属の検索

- 1 { a. 体は卵一西洋梨型で、大顎底節の有歯突起がない (*Longipedia* 型) ..... *Longipedia*  
b. 体は偏平卵型 (*Microsetella* 型) である ..... *Microsetella*  
c. 体は矮卵型 (*Macrosetella* 型) である ..... *Macrosetella*  
d. 体は円盤型 (*Harpacticus* 型) である ..... 2
- 2 { a. 第1触角は小型棒状である ..... 3  
b. 第1触角の基部は広く膨む ..... *Metis*
- 3 { a. 第1触角は体長の $\frac{1}{6}$ より短い (小触角型) ..... 4  
b. 第1触角は体長の $\frac{1}{4}$ より短い (極小触角型) ..... 5
- 4 { a. 第2触角、内枝の先端に2本の長刺毛がある ..... *Euterpina*  
b. 第2触角、内枝の先端に1本の把握毛がある ..... *Canthocamptus*
- 5 { a. 大顎内枝に2~3本の鉤がある ..... *Tisbe*  
b. 大顎内枝は強い鉤である ..... *Tigriopus*

### 2 種の検索

#### (1) *Longipedia* 属

- 1 { a. 頭部は突出し、ヘルメット状である ..... *L. coronata*  
b. 頭部は突出しない ..... 2
- 2 { a. 尾端に強い棘はなく、丸い突起がある ..... *L. weberi* (V, VI)  
b. 尾端に1本の強い棘がある ..... 3
- 3 { a. 腹部に多数の小棘がある。1本の尾棘は短い ..... 4  
b. 腹部に小棘がない。1本の尾棘は長い ..... 5
- 4 { a. 後体部の刺毛および鉤は小さい ..... *L. weberi* (I-IV)  
b. 後体部の刺毛や鉤は大きい ..... *L. scotti*
- 5 { a. 大顎外枝、第2節の刺毛は強大である ..... *L. brevispinosa*  
b. 大顎外枝、第2節の刺毛は他の刺毛と等長である ..... *L. minor*

*Longipedia* の第1下顎は Cyclopoida 同様の発育をする。そのため、この類の発育段階の検索は、Cyclopoida に準ずる。

(2) *Microsetella* 属

- |                     |                     |
|---------------------|---------------------|
| (a) 体はうす桃色である ..... | <i>M. rosea</i>     |
| (b) 体は茶褐色である .....  | <i>M. norvegica</i> |

発育段階についてみると、第1期では尾端に鋭角の大きな突起がある。それは、第2期では小さく、第3期以後は消失する。この突起以外の発育段階の特徴は *Harpacticoida* の他種同様である。

(3) *Euterpina* 属

この属の *Euterpina acutifrons* は成体およびノープリウス期が明らかにされている種である。本種の第1下顎はノープリウス期には出現しない。このため *Harpacticoida* の発育段階の検索は本種には適用できず、次の検索を作った。

*Euterpina* ノープリウス発育段階の検索

- |                                       |     |
|---------------------------------------|-----|
| 1 (a) 尾部に1対の鉤がある .....                | 2   |
| (b) 尾部に1対の鉤および触刺毛がある .....            | 3   |
| (c) 尾部に1対の鉤および長、短2対の触刺毛がある .....      | 4   |
| 2 (a) 第1触角先端に3本の刺毛がある .....           | 第1期 |
| (b) 第1触角先端に3本および短い1本の刺毛がある .....      | 第2期 |
| 3 (a) 第2触角、外枝先端に長短各1本の刺毛がある .....     | 第3期 |
| (b) 第2触角、外枝先端に短い2本および長い1本の刺毛がある ..... | 第4期 |
| 4 (a) 第2触角、内枝先端に2本の刺毛がある .....        | 第5期 |
| (b) 第2触角、内枝先端に3本の刺毛がある .....          | 第6期 |

(4) *Tigriopus* 属

- |  |                     |
|--|---------------------|
| (a) 第2触角、内枝先端に僅かに曲った鉤があり、内枝側縁に1本の鉤および2本の<br>小さな刺毛がある ..... | <i>T. japonicus</i> |
| (b) 第2触角、側縁に1本の鉤がある .....                                  | <i>T. furvus</i>    |

(5) *Tisbe* 属

九州沿岸には *Tisbe furcata* 1種のみが出現した。この属には3種のノープリウスが報告されており、初期ノープリウスの形態は、相互に類似し、識別が困難である。

- |  |                                |
|--|--------------------------------|
| 1 (a) 大顎外枝先端の1本の強く長い刺毛は、短い他刺毛の約3倍である ..... | <i>T. cucumariae</i>           |
| (b) 大顎外枝先端の1本の強く長い刺毛は他の短い刺毛の約2倍である .....   | 2                              |
| 2 (a) 第2触角の円筒状内枝側縁に1本の刺毛がある .....          | <i>T. longisetosa</i> (III-VI) |
| (b) 第2触角の円筒状内枝側縁に大小、2本の刺毛がある .....         | <i>T. furcata</i> (III-VI)     |

発育段階についてみると第1～第3および第6期は尾刺毛、第1下顎および遊泳脚の発達から

他属同様に検索できる。しかし、第4期は3対の尾刺毛の存在によって、また、第5期は4対および内側の小さい1対の尾刺毛によって識別する方が容易である。

### III. Cyclopoida

この目にはノーブリウスの明らかな種が少なく、種の検索は必ずしも完全ではない。

#### 1 属の検索

- |   |  |                  |
|---|--|------------------|
| 1 | a. 第1触角は短く、体長の $\frac{1}{2}$ 以下である（短触角型）                             | 2                |
|   | b. 第1触角は体長の $\frac{1}{2}$ より長い                                       | 3                |
| 2 | a. 体は卵型で、第1触角は短棒状である（棒状短触角型）   | <i>Cyclops</i>   |
|   | b. 体は卵型、第1触角は基部で曲る（L字状触角型— <i>Oithona</i> 型）                         | <i>Oithona</i>   |
| 3 | a. 第1触角、第2節は長く、端節の1.5倍である。尾刺毛と第1下顎の刺毛は長い<br>(長刺毛型— <i>Oncaeaa</i> 型) | <i>Oncaeaa</i>   |
|   | b. 第1触角、第2節は端節より短い   | 4                |
| 4 | a. 強い尾鉤がない（擬 <i>Oncaeaa</i> 型）                                       | <i>Corycaeus</i> |
|   | b. 強い尾鉤がある（尾鉤型）  | <i>Farranula</i> |

#### 2 種の検索

##### (1) *Oithona* 属

*Oithona* 属ノーブリウスは、相互に類似した刺毛数を示し、初期形態がほとんど識別できない。

- |   |  |                        |
|---|--|------------------------|
| 1 | a. 第1下顎に鋸歯状の刺毛がある                        | <i>O. simplex</i>      |
|   | b. 第1下顎に細く短い刺毛がある                        | 2                      |
| 2 | a. 尾刺毛は体長と等長である                          | <i>O. nana</i>         |
|   | b. 尾刺毛は体長より短い                            | 3                      |
| 3 | a. 内側の尾棘は小さく弱い                           | <i>O. spinirostris</i> |
|   | b. 内側の尾棘は太い                              | 4                      |
| 4 | a. 大顎、内枝側縁に3本、先端に4本の刺毛がある                | <i>O. ovalis</i>       |
|   | b. 大顎、内枝側縁に3本、先端に2+3本の刺毛がある              | 5                      |
| 5 | a. 体は小さい                                 | <i>O. brevicornis</i>  |
|   | b. 体は大きく、 <i>O. brevicornis</i> の1.3倍である | <i>O. similis</i>      |

##### (2) *Oncaeaa* 属

3種のノーブリウスについて検索を作った。

- |   |                 |                        |
|---|-----------------|------------------------|
| 1 | a. 尾刺毛は体長より短い   | <i>O. mediterranea</i> |
|   | b. 尾刺毛は体長と等長である | <i>O. media</i>        |
|   | c. 尾刺毛は体長より長い   | <i>O. venusta</i>      |

(3) *Corycaeus* 属

*Corycaeus* は、第1下顎および尾部刺毛の一部が長く、*Oncaeae* に似る。BJÖRNBERG (1972) は *C. amazoensis*, *C. giesbrechti* の第1, 2期および *C. speciosus* の第1期、著者は *C. pacificus* の第2～4期、*C. speciosus* の第2, 4, 5期のノープリウスを記載し、更に、*C. affinis* の全期を飼育し、観察した。この属の研究は、少なく、種間の比較検討および検索ができなかった。

## 4・3 考 察

ノープリウスの種の形態特性は、成長による変化があり、種の特性は、初期よりも後期に一層明確になる。花岡 (1952) は、3対の付属肢を持つオルトノープリウスを *Gymnoplea* 亜目（主に、現在の *Calanoida* 目）の第1, 第2期、更に、*Podoplea* 亜目（主に、現在の *Cyclopoida*, *Harpacticoida* 目）の第1期の指標とした。また、第1下顎を持つメタノープリウスでは第1下顎の発育を指標として *Gymnoplea* および *Podoplea* を含むステージの検索を作った。この第1下顎の出現および発育様式は種によって異なる。例えば、*Calanoida* における *Amphascandria* 族では、第1下顎は、数本の刺毛を持つ原基として第4期に出現し、第6期には機能的な付属肢になる。*Heterarthrandria* 族の第1下顎は1本の刺毛として第3期に出現する。これは *Acartia* および *Tortanus* を除き、第4期以後 *Amphascandria* 族同様の発育をする。しかし、*Heterarthrandria* 族、*Centropages* 属の第1下顎は *Amphascandria* 族同様の出現および発育様式である。*Cyclopoida* および *Harpacticoida* の第1下顎は第2～3期に出現するため、その出現および発育様式が花岡 (1952) のステージの検索には該当しない。*Harpacticoida* の第1下顎は、*Longipedia* では *Cyclopoida* 同様の発育様式を示すが、*Tigriopus* では第6期でも2本の刺毛を持つ原基であり、*Euterpina* 類では出現しない。しかし、この第1下顎の出現および発育変化は発育段階の重要な鍵である。

以上のことからノープリウスの発育段階については一部の例外を除き、複数の検索（目単位）が必要である。しかし、櫛脚類全体としてみたノープリウスには成長に伴う基本的な変化がみられる。すなわち、第1期では、第1, 第2触角および大顎からなる3対の付属肢があり、第1下顎はない。第1触角の先端の刺毛は3本であり、尾端の刺毛は1対である。第2期では、第1触角先端の刺毛は4本になり、以後それは継続する。第1下顎は、種類によって異なるが、この第2期と次の第3期の腹部に1本の刺毛として出現する。1対の尾刺毛は *Calanoida* の一部の種類では第2期に非対称形に変化する。第3期では、尾刺毛は数対に増加する。第4期では、第1下顎は数本の刺毛を持つ原基であるが、*Harpacticoida* においては1～2本の刺毛にすぎない。第2下顎、遊泳脚などはまだ出現しない。第5期では、腹部は完全に分離しており、その第2下顎、遊泳脚などが出現する場所に棘およびひだがみられる。第6期では、第2下顎、遊泳脚などの原基が出現する。このようにノープリウスには成長による形態の変化がみられる。この成長による形態変化の中にも種特性は明らかに現われている。この種の形態特性は、ノープリウス期からコペポダイオ期に変化した時、著しく変化する。

橈脚類のノープリウスには発育段階別の形態に種の特徴があり、検索が可能である。ノープリウスには6期の発育段階があるため、花岡(1952)およびFABER(1966)のように種ならびに発育段階の同時検索は少種では可能であるが多数種では繁雑になる。このため発育段階ならびに種の検索は分離するのが適当である。しかし、*Pseudodiaptomus*など数種については発育と種検索の分離ができず、発育段階別に検索しなければならない。MARSHALL and ORR(1955)の記載によれば*Calanus finmarchicus*および*Calanus helgolandicus*両種のノープリウスは、同一形態であり、その付属肢の刺毛に出現数の幅があり、識別が困難である。*Calanus*型の形態を持つ種類では、その分類が成体における形態の僅かな変化に基づいており、ノープリウスには種的形態特性が少ない。BJÖRNBERG(1972)は*Calanus*型ノープリウスの数種類について分類表を作った。しかし、*Calanus*類の検索については以上のことを充分に検討しておく必要があり、ここでは検索が作成できなかった。CyclopoidaおよびHarpacticoidaは、ノープリウスの形態の明らかな種が少なく、そのため検索が不完全である。

## 第5章 原始型および分化

現在、橈脚類は、大洋、沿岸、海岸の潮溜まり、内湾、河口、河川、湖沼などの表層から水底まで、更に、海水から淡水までの広い生活圏に多様な形態および生態を以て出現する。そのため橈脚類は、多様な環境条件、および食物状態に適応した生態を示す。例えば、それらの摂餌行動をみると、水中にけん濁している食物を濾過し、水底のデトライタスを集め、他の生物を攻撃し、更に、宿主に寄生するなどの摂餌習性がある。このような種の行動特性は重要な進化の産物であり、それはまた、形態上の適応変化を伴っている。本論では多様な生態を持つ橈脚類ノープリウスの生育時の形態変化によって橈脚類種間の相互関係を検討し、原始的種類から特殊化した種類までの分化の方向について考察を試みる。

橈脚類の原始的種類および分化については、主として成体の体構造から研究され、諸説がある。次に、GIESBRECHT(1892), LOWNDES(1935), HEEGAARD(1940), 花岡(1952), SANDERS(1962), 安楽(1963), BJÖRNBERG(1972), の記載から原始種および分化の説を整理した。

甲殻類の肢構造の研究から葉脚類型付属肢を持つ種類を最も原始的形態とする“Sympod(脚基)説”に基づいてCalanoidaのCalanidaeを橈脚類中最も原始的と見る説(GIESBRECHT)がある。逆に、葉脚類型の肢が遊泳のために特に発達した分化の形態を現わしていると考え、Calanoidaを浮遊生活に適応して高度に分化した種類とする説(HEEGAARD)がある。SNORDGRASS(1956)は、甲殻類変態の研究において水生の原始的節足動物が三葉虫型の胸脚および有節(8節)脚を持つ歩行动物であり、不必要的多数の脚を持っており、それが現代型の多様な付属肢に変化して来たとし、ある面でHEEGAARD説を支持している。

食性からみて濾過摂餌が最も原始的であり、それから捕獲摂餌が分化したとする説(CANNON, DAHL)があり、逆に、濾過摂餌が捕獲習性から分化したとする説(GURNEY, LOWNDES, FRAYER)もある。捕獲習性を原始的とする考えの中にもCentropagidaeを含むCalanoidaを原始的とす

る考え方 (GURNEY, LOWNDES), および Cyclopoida を原始的とする考え方 (FRAYER) がある。

更に、橈脚類生殖器の比較に基づき Calanoida を原始的とする考え方 (HEBERER), また, Calanoida ノープリウスが進化の低い性質を持つことから Calanoida を原始的とみる考え方(花岡), 逆に, Cyclopoida が原始的形態を残し (HEEGAARD, SARS), これから Calanoida, Harpacticoida, 更に, Monstrilloida および Notodelphoida などの寄生種が分化したとする考え方がある。ノープリウスの研究に基づいて, Calanoida グループは, *Longipedia* および *Oithona* を通して Harpacticoida および Cyclopoida グループから分化し, 最も進化しており, Cyclopoida グループは, 付属肢の単純な刺毛, 対称な尾部保護装置, 更に, 2葉型の大顎内枝を持ち, 原始的であるとの考え方 (BJÖRNBERG) がある。

このように橈脚類の原始的種類, 更に, 分化についてその局部的研究を論拠とした諸説がある。このため著者は, 橈脚類の生活史, 特に, ノープリウス成長に伴う形態変化などの系統発生の種特性に関する知見を整理し, 橈脚類の原始種と分化を検討した。すなわち, ノープリウスの付属肢および尾部保護装置の形態と機能は, 種の分化および生態に応じて生じた形態であり, 生態上重要な意味を持つ。また, 一部のノープリウスの成長に伴う形態変化は系統的分化の方向を示す。それゆえ, 橈脚類における原始種についてはノープリウスを含めた研究が必要である。

## 5. 1 原始型

節足動物は原始的体節動物類から進化してきており, 現在でも原始的節足動物は多毛類に類似した形態および生態を残している。甲殻類の中でも下等な種類および発育初期段階の幼生には多毛類に類似した形態がみられる。

橈脚類などの幼生は, 多毛類のトロコフォラ幼生期に当る段階を卵中の胚として過ごし, 次の浮遊期幼生に相当する発育段階, すなわち, ノープリウスで孵化する。このノープリウスの形態は, フツウゴカイ (*Neris pelagica* (LINNAEUS)) およびゴカイ (*Neanthes diversicolor* (MÜLLER)) の浮遊期幼生の形態に類似する。多毛類の疣足はノープリウスの付属肢に相当し, また背, 腹, 尾端の棘毛および端部纖毛環 (Telotroch) はノープリウスの尾部保護装置に相当すると考えられる。したがって橈脚類の原始的種類, また, それからの進化を考察するには橈脚類のみでなく下等な甲殻類, 更に, 高等な甲殻類の形態および生態に対比し, 検討することが必要であり, 橈脚類の生活史, 系統発生などの比較研究も必要である。

更に, 普通の形態および生態を示す種類のほか, 特異的な形態および生態を示す種類についてその特異性などの研究が重要である。例えば, 甲殻類では前記の橈脚類およびクルマエビなどのノープリウスは成体と異なる形態を示す特異な発生過程の生物である。このノープリウスの中でも更に, 特異な形態および生態を持つ種について研究し, 検討することが必要である。

### 5. 1. 1 繁殖生態

橈脚類の生活史にはノープリウス期があり, それが多様な形態を示す要因の1つとして産卵様式および, 卵形状の多様性が考えられる。

## 橈脚類ノープリウス

甲殻類では成体の大きさに関係なく小型卵産出の種類にはノープリウスがみられる。また、小型のノープリウスは成体に成長するまでの脱皮回数が多い。大型卵産出の種類の幼生は、卵中で発生初期を通過し、後期で孵化するので、成体までの脱皮回数が少ない。

橈脚類についてみると沿岸水域に生息する種の *Oithona brevicornis* は、非常に小さく、成体の体長は約0.5mmであり、その卵の直径もまた約50μmと小さい。外洋に生息する *Calanus hyperboreus* は、比較的大きく、体長が7～9mmであり、卵径は0.2～0.3mmである (SøMME, 1934)。

橈脚類の卵は、種類による差があるが、いずれも1mm以下の小型卵として産出される。このように橈脚類の卵は小さく、胚の発育のために充分な卵黄を含んでいない。そのため孵化幼生は、ノープリウスであり、水中生活のため摂餌活動が必要であり、そのための機能的な器官を持たなければならない。一方、小さな卵でも多量の卵黄および油球を含む卵から孵化したノープリウスは単純な卵円型の体形であり、その摂餌器官は機能的ではない。このような摂餌習性の差異はノープリウスの体形に大きな影響を与えており、また、それがノープリウスの個体生態の中で種特性として現われる。すなわち、前述のノープリウスの体形、運動および摂餌器官の多様な変化があり、それが生活史の変化ならびに種の分化を招いていると考えられる。その極端な例は寄生種にみられる。

産出された卵の性状は、孵化幼生の形態および生態に影響を与えるだけでなく、孵化時期にも関係する。橈脚類のノープリウス期は6期であり、第6回の脱皮後コペポダイト期へ、それから次に続く5回の脱皮後成体へ変化する。しかし、種によってはノープリウス期が短縮していることがある。例えば、UYE and ONBE (1975) による *Pseudodiaptomus marinus* を除く *Pseudodiaptomus* をみると JOHNSON (1948) による *P. euryhalinus*, 更に、GRICE (1968) による *P. coronatus* のノープリウスは第1期を卵中で過ごし、第2期で孵化する。そのためこれらのノープリウス期は5期になっている。更に、ノープリウス期が減少しているのは寄生橈脚類である。橈脚類に近縁の寄生種である鰓尾類のチョウではノープリウスが完全に省略されている。

以上のように下等な甲殻類では産出された卵が少なく、卵中に胚の発育に充分な卵黄を含まず、幼生はノープリウスで孵化する。しかし、分化が進んだ高等な種類になると幼生は、胚としてノープリウスを卵の中で過ごし、後期で孵化する。したがって生活史の中にノープリウス期を現わす種類は原始的要素を持つと考えられる。橈脚類は、生活史の初期にノープリウスを持つため、甲殻類の中でも比較的原始的段階の生物である。更に、橈脚類の中でもノープリウス期が短縮している種類、すなわち、寄生種などは分化および特殊化が進んだ種類とみられる。

次に産卵方法および卵の形態と孵化ノープリウスの形態および生態との関係からその原始性をみる。甲殻類の産卵方法は、水中に直接卵を産出するものと、産卵後、卵を体の一部に付着させて保護するものの2型がみられる。例えば、高等な甲殻類である十脚類の多くのエビ類は産卵後抱卵し、卵を保護する習性がある。しかし、クルマエビ類は水中に浮性卵を産出し、孵化幼生にノープリウスを持ち、原始性を持つ種類とみられる。

橈脚類の産卵方法には他の甲殻類のように産卵後、卵塊を体の一部に付着し、保護する種 (Fig. 10) 並びに水中に直接卵を産出する種 (Fig. 11) がある。この二つの産卵様式を甲殻類の産卵様

式に対応してみると、直接卵を水中に産出する様式の方が原始的とみられる。それゆえ、Table 1 の中でこの生態を持つ Calanoida グループが他の橈脚類より原始的とみられる。

橈脚類の浮性卵についてみると Table 1 のように浮遊装置を持つ卵は、より浮遊に適応した分化をしていると考えられる。また、浮性卵の中でも *Eucalanus* の卵は、コロイド状の物質を含む被囊の中にあり、露出して産出された卵より卵嚢卵に近い条件を持つとみられる。更に重要なことは Calanoida の Heterarthrandria 族に属す *Eurytemora pacifica* の産卵生態である。本種は、低水温の繁殖期には卵嚢卵を産出するが、高水温になると耐久卵としての球型卵を産出する。このことは、*E. pacifica* が *Calanus* などの沖合水の比較的安定した条件と異なり、変化の激しい環境条件下に生息することに対する適応とみることができる。この産卵生態は、原始的鰓脚類にもみられ、卵嚢卵のみを産出する産卵様式より原始的であるが、浮性卵のみの産卵様式より分化していると考えられる。

以上のことから橈脚類の産卵生態では、浮遊および保護装置を持たない球型の浮性卵産出が原始的産卵様式と考えられる。この産卵様式が浮遊装置を持つ浮性卵の産出様式に分化したものとみられる。卵嚢形成の産卵様式を持った Cyclopoida, Harpacticoida, および多くの寄生種はさらに分化した産卵生態を持つものと考えられる。環境条件により卵嚢卵および耐久卵産出の両方の産卵様式を持つ *Eurytemora pacifica* は両者を結ぶ重要な種類であり、この種を含む Heterarthrandria グループから Cyclopoida, Harpacticoida および寄生種の産卵生態が分化したものと考える。このような分化した産卵生態を持つ種のノープリウスには分化した種の特性がある。逆に、クルマエビ類のような未分化な産卵生態を持つ種が産出する浮性卵から孵化するノープリウスもまた 1 種の原始性を示すものと考えられる。

### 5. 1. 2 食 性

橈脚類は、非常に小さく、短期間に数回産卵し、多数の卵を産出する。そのために卵中には胚の発育に充分な卵黄が蓄えられず、胚は小さく原始的ノープリウス幼生で孵化するものと考えられる。この小さなノープリウスは成体まで多くの脱皮をして成長する。それらは環境条件に適応した体と付属肢による運動および摂餌活動を行い、その生命を維持する。橈脚類の食性には濾過摂餌、肉食、雑食、デトリタス摂餌および寄生などの変化がある。濾過摂餌者は付属肢の刺毛の濾過装置に懸った食物粒子を刺毛で口部へ掃きよせて摂餌する。肉食者は個々の捕獲行為によって捕獲した他の生物を摂食する。デトリタス摂餌者は主としてデトリタスの大きな粒子を摂食する。魚類、海鞘類および多毛類に寄生する橈脚類はそれらの体液を利用して生活をする。このような摂餌行動などにみられる生活様式の変化は、橈脚類の体形に多様性を与え、その分化を促進したと考えられる。

甲殻類の大顎は食物を咀しゃくする重要な口器である。多様な食物摂取のためには分化した大顎を動かす分化した筋肉が必要であり、それを支配する神経も必要である。橈脚類の Calanoida ノープリウスは濾過摂餌のために分化した大顎がある。この大顎は、底節、基節、内外枝からなる 2 枝型である。食物を切断するための底節突起はまだ未発達である。内枝は食物をひっかける

ため樹枝状である。外枝は運動器官としての性質を持つ。Calanoida ではノーブリウスから成体に成長しても大顎の形態は僅かに変化するに過ぎない。特に、*Calanus* では成体における大顎は、底節の有歯突起の歯がやや大きくなり、その数が増加すること以外は、ノーブリウス期の形態以上に変化しない。このことは Calanoida にみられる大顎がノーブリウスにおける運動器官としての性格を終生保持することを示しており、この大顎を動かす神経および筋肉もまたノーブリウス期からほとんど発育しないものと考えられる。

Cyclopoida ノーブリウスの大顎は底節に咀しゃくのため突起を持たない。捕食の働きをする内枝には熊手状の刺毛があり、大顎の筋肉は食物を単に碎くことよりも食物を捕えるため神経の支配下で運動している。成体の大顎は、咀しゃく器官としてノーブリウスのそれより発達しているので、それを動かす筋肉も、一層発達していると考えられる。

Harpacticoida では *Longipedia* ノーブリウスの大顎は Calanoida のそれに類似している。*Longipedia* の大顎は成体においてもノーブリウス期のそれ以上に発達はしていない。Harpacticoida の多くのノーブリウスの大顎は食物を集めるため内枝先端に 1 本の強い鉤がある。この鉤を動かすため大顎の筋肉および神経は分化していると考えられる。成体の大顎は、ノーブリウスのそれよりも食物を碎く専用化のための発達が一層進んでいる (Fig. 6, 57)。

捕食のために一部が鉗になった胸脚を持つ甲殻類は、それを動かすために分化した筋肉および神経を持ち、進化の進んだものと考えられる。橈脚類では、付属肢の一部が把握器として変化したものによって捕食行動をする種、更に、大顎などの口器が咀しゃく器官として発達した種は、それを動かす筋肉および神経が分化していると考えられる。したがって、Calanoida のように多数の刺毛を備えた内、外枝を持つ大顎は、本来の口器としての機能より運動器官としての機能を多く残した原始的顎脚である。

高等な甲殻類の生活史の中における大顎の機能は、幼生では摂餌並びに運動器官であるが、成長に伴い運動器官よりも摂餌器官としての形態および機能を持つ。しかし、橈脚類の Calanoida グループの大顎は成長による口器の機能化が若干発達するのみであり、その基本的形態は成体、幼生ともに同一で

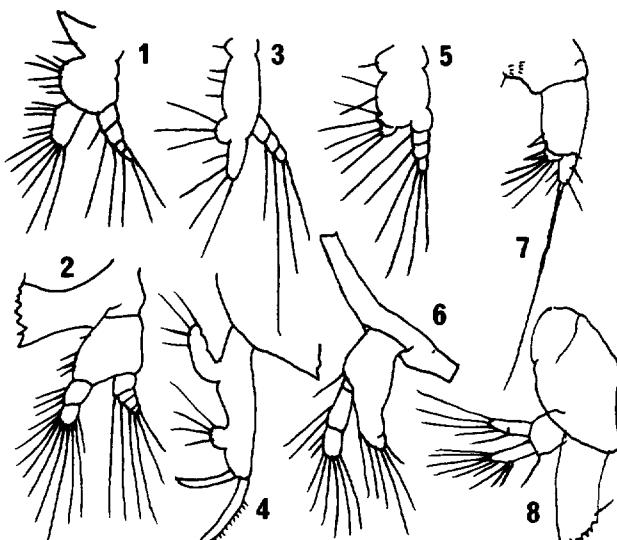


Fig. 57. Mandibles of copepods.

(An odd number shows the mandibles of nauplii. An even number shows the mandibles of adult).

1, 2: *Calanus sinicus* (Calanoida); 3, 4: *Oithona brevicornis* (Cyclopoida); 5, 6: *Longipedia weberi* (Harpacticoida); 7, 8: *Tigriopus japonicus* (Harpacticoida).

ある原始的段階にあるとみられる。

### 5. 1. 3 遊泳法

ノープリウスから成体までの生涯の浮遊種は、*Calanus* 型などの種であり、Calanoida に属している。Calanoida の *Eucalanus*, *Labidocera*, *Candacia* などの積極的な捕食活動種は、単なる浮遊の濾過摂餌種より発達した神経組織および筋肉を持つと考えられる。*Eurytemora*, *Pseudodiaptomus* などのノープリウスは浮遊生活をするが、成体は必ずしも浮遊のみの生活ではない。これらの種は、飼育中に容器壁や水底にしばしば休止し、時には水底に沈下した餌を摂食する行動が観察される。このような *Eurytemora*, *Pseudodiaptomus* などのノープリウス期が浮遊性で、成体が半浮遊性である生態は、*Calanus* などの浮遊性の生態から分化しており、更に、歩行性などへの分化が考えられる。

Harpacticoida の *Longipedia* は、他の Harpacticoida の種のように海底や海藻上に生息するが、他種よりもしばしば水底を離れて遊泳する。そのノープリウスは、成体と異なり浮遊生活をしており、各地の沿岸水からしばしば採集される。Harpacticoida でも *Microsetella* および *Tigriopus* などのノープリウスは、*Longipedia* と異なり水底を這い廻る習性を持ち、このため付属肢を動かす機能的な筋肉および神経組織を持つとみられる。Harpacticoida の中で *Microsetella* および *Euterpina* のノープリウスは、それらの尾棘の発育様式からみて浮遊生態を持った *Longipedia* から分化したとみられる。したがって、浮遊性のノープリウスは、ほふく性の種類より原始的な過程にあると考えられる。結局、Harpacticoida の中で原始的な種類とみられる *Longipedia* ノープリウスのみが他種と異なった浮遊の生態を持っており、これから他種のほふく性の生態が分化したと考えられる。

*Cyclopoida* について成体の行動様式をみると、*Oithona* は浮遊性を示す種であるが、他の種類は、真正の浮遊性ではなく、Calanoida の *Eurytemora* などにみられる半浮遊性の生態を持つ。しかし、その中には *Oncaeae* のように水底と密接な関係の生活をする種もある。このように Cyclopoida および Harpacticoida は、水中を泳いだり、這い廻る生活のため浮遊性種より発達した筋肉および神経を持つと考えられる。

以上のように Calanoida の *Eucalanus*, *Labidocera*, *Candacia*, *Eurytemora*, 更に、Cyclopoida および Harpacticoida の種類は、*Calanus* などの浮遊性種と異なった複雑な生態を持つため浮遊性種より発達した神経組織および筋肉を持つと考えられる。このことから逆に、浮遊生活をし、単純な濾過摂餌をする *Calanus* などの種類が原始的と考えられる。このように橈脚類の原始性の検討に当ってはノープリウス期の体形のみでなく、運動器官および摂餌器官の形態と機能の成長に伴う変化も考慮しなければならない。

### 5. 1. 4 尾部保護装置

鰓脚類の中で下等な多毛類のように多数の体節があり、肛刺毛に類似した1対の尾叉を持つ葉

脚類は原始的性格が強い。鰓脚類に属する枝角類の *Daphnia* も原始的甲殻類である。その後腹部は腹側から前方に屈曲し、甲殻を掃除するための特殊な爪および棘を持つ。その尾部保護装置は Fig. 9-1 のように 1 対の尾刺毛、尾爪および側棘列で形成されている。もし枝角類の尾部の刺毛を尾叉と同一部分に移動してみれば、その後腹部は背腹に屈曲する腹部節を持つ *Calanus* 型ノープリウスに類似する。また、この鋸歯状尾爪は、*Centropages* および *Acartia* では鋸歯状尾鉤としてみられ、枝角類の後体部は鰓脚類と橈脚類との近い系統関係を示す。それゆえ、枝角類の祖先が橈脚類の祖先に進化し、現在見られる橈脚類各目に分化したことと考えられる (Fig. 9)。

橈脚類の初期ノープリウスには多毛類の肛棘毛のような原始的な 1 対の尾刺毛がある。しかし、橈脚類ノープリウスの尾部保護装置はコペボダイト期においては、十脚類の幼生が持つ尾部保護装置に類似した尾叉に変化する。このように尾部保護装置をみると橈脚類ノープリウスには、進化に伴った多毛類の肛刺毛の影響が鰓脚類の尾棘を経て尾刺毛に出現するとみられ、それは *Harpacticoida* および *Cyclopoida* のような十脚類幼生型の尾部棘への進化の過程を示すと考えられる。

橈脚類の *Calanoida* の *Amphascandria* においては多毛類の肛刺毛のような尾刺毛は、第 1 期ノープリウスに現われ、それはよく発達した感覚器官である。*Heterarthrandria* においては退化した肛刺毛状尾刺毛は第 3 期ノープリウスに現われる。しかし、この族の *Centropages* ノープリウスには肛刺毛状の尾刺毛が第 1 期ノープリウスに現われる。*Centropages* の尾刺毛は非対称で、一つの体正中線に沿って後方へ、他の一つは背後に向って伸びている。

甲殻類における非対称性は異尾類および十脚類の鉗脚および体形にみられる。しかし、いずれの種類も幼生は対称性を示している。ヤドカリ類の非対称体形は柔かい体保護の貝殻の影響とみられ、鉗脚の非対称性は摂餌および武器としての機能分化による左右の鉗脚に生じた生態的な差の現象とみられる。橈脚類、*Calanoida* の後期ノープリウスにみられる体形ならびに尾部保護装置の非対称性は成長に伴う種特有の運動および摂餌行動の変化によって生じた非対称性であり、生態的分化であるとみられる。したがって、*Calanoida* にみられる体形および尾部保護装置の対称性は、非対称性よりも基本的な、原始的形態である。対称的形態は *Calanidae*, *Centropagidae*, *Acartiidae* などのノープリウスにみられ、これらは成長後も第 5 脚に若干の非対称性を示すのみであり、原始的要素を持つグループであろう。

*Harpacticoida* の *Longipedia* ノープリウスは体後端に 1 個の強い中央尾棘を持つ。この尾刺は、水中の体前進の際、体の平衡を保つ働きをするため、これを持つノープリウスが浮遊生活をすることを示す。更に、Fig. 44 の *Longipedia weberi* ノープリウス、尾棘の退化は、浮遊性からほふく性へのノープリウス生態の変化を示している。この 1 個の尾棘の痕跡は *Microsetella* の第 1 期ノープリウスにも現われるが、それは成長に従って消失する。多くの *Harpacticoida* ノープリウスは、偏平卵型であり、ほふく型の性質を持つ。その尾部保護装置は十脚類の幼生のそれに類似している。このような *Harpacticoida* のノープリウスの尾部保護装置は *Longipedia* のノープリウスから分化したものと考えられる。

**Cyclopoida**においてノープリウスの尾部保護装置は分化に従って退化の傾向を示している。この目の中で *Cyclops* ノープリウスは体後部に 4～5 対の多数の尾刺毛を持つ。この中でも 5 対の尾刺毛を持つ *Eucyclops serrulatus* ノープリウスは比較的原始的である。海洋の **Cyclopoida** の中で *Oithona* ノープリウスのように 4 対の尾刺毛を持つ種類が比較的原始的である。

寄生橈脚類のノープリウスは、寄生性 **Cyclopoida** の祖先型から *Lernaea cyprinacea* を経て分化したと考えられる。寄生橈脚類のノープリウスは 1 対の尾刺毛を持つ卵球型の最も単純な体型である。これらは、メタノープリウス期を略して、オルトノープリウスからコペポダイト期に成長する特殊な橈脚類である。このことはノープリウスが水中において積極的に生活することより、単に生活の場を拡げる重要な浮遊期であることを意味している。このような寄生種は、**Cyclopoida** などからの特殊化を示しており、橈脚類の種の分化に多くの手掛けを与えている。

## 5.2 系統的発育特性

橈脚類は多様な生活史を示し、その個体発育過程に系統の発生過程の変化を現わす種がみられる。例えば、**Calanoida** の *Centropages* および **Harpacticoida** の *Longipedia* では生活史、特に、ノープリウスの成長過程にみられる形態変化は橈脚類の分化の方向に示唆を与えている。このようなノープリウスの形態変化に基づいて橈脚類の原始的種類と分化について検討した。

### 5.2.1 *Longipedia* の特性

**Harpacticoida** の *Longipedia* ノープリウスの付属肢についてみると、第 1 触角は他の種類のように短小である。しかし、その端節の背、腹縁には **Calanoida** ノープリウス同様に多数の刺毛がある。第 2 触角は、**Calanoida** のそれに類似し、浮遊生活を示している。その底節には、他の **Harpacticoida** ノープリウスのような咀しゃく突起がない。基節は、小さくなく、膨らんでおり、**Calanoida** のように腹縁に多数の刺毛を持つ。内枝もまた **Calanoida** のように先端および側縁に多数の刺毛を持つ (Fig. 40, 42)。他の **Harpacticoida** ノープリウスの内枝は、先端に 1 個の大きな鉤状の刺毛を持ち、*Longipedia* のそれと異なる。大顎は、底節に歯のある突起がなく、外枝の第 2 節に 1 本の長く強い刺毛を持つ **Harpacticoida** の特徴がみられる。しかし、2 節である内枝は **Calanoida** ノープリウスのように長い刺毛を装備している。このような付属肢からみた *Longipedia* ノープリウスは浮遊生活に適応していると考えられる。

*Longipedia* ノープリウスでは第 1 下顎は第 2 期に 1 本の強い刺毛として現われ、同じ **Harpacticoida** に属する他属と同様の特徴を示す。しかし、*Longipedia* の第 1 下顎は第 6 期に 1～2 本の強い刺毛と細い数本の刺毛を持つ **Cyclopoida** 型の 2 枝型付属肢まで発育する。このように *Longipedia* ノープリウスの第 1 下顎の発育は **Harpacticoida** および **Calanoida** の中間型を示す (Fig. 8)。しかし、第 1 下顎の発育様式の比較のみでは橈脚類における種分化の客観的な判断は困難である。

橈脚類分化の 1 指標は *Longipedia* ノープリウスの尾部保護装置であり、その中の強大な尾棘の発育方法が分化の指標となる。Table 3 に *Longipedia* ノープリウス尾棘の成長に伴う変化を

示した。Table 3 のように *Longipedia brevispinosa* の尾棘は成長に伴って伸長するが、全長に

Table 3. Change of end median spine in length (mm) of two species of *Longipedia*.

Stage	<i>Longipedia brevispinosa</i>				<i>Longipedia weberi</i>			
	Body	Spine(S)	Total(T)	S/T	Body	Spine(S)	Total(T)	S/T
I	0.10	0.12	0.22	0.55	0.12	0.10	0.22	0.45
II	0.13	0.12	0.25	0.48	0.13	0.04	0.17	0.24
III	0.16	0.15	0.31	0.48	0.16	0.03	0.19	0.16
IV	0.18	0.15	0.33	0.45	0.18	0.02	0.20	0.10
V	0.22	0.15	0.37	0.41	0.21	—	0.21	—
VI	0.23	0.16	0.39	0.41	0.24	—	0.24	—

に対する尾棘長の比率は次第に小さくなる。また、*Longipedia scotti* の尾棘もノーブリウス全期に存在するが、成長とともに著しく短くなる (NICHOLLS, 1933)。*Longipedia weberi* の第1期ノーブリウスは *Longipedia brevispinosa* のような尾棘を示す。しかし、この尾棘は、体の成長にもかかわらず著しく短くなり、第5期では消失する (Fig. 58)。

福岡湾の *Microsetella norvegica* (Fig. 43, 58), および HIRAKAWA (1974)による *M. norvegica*

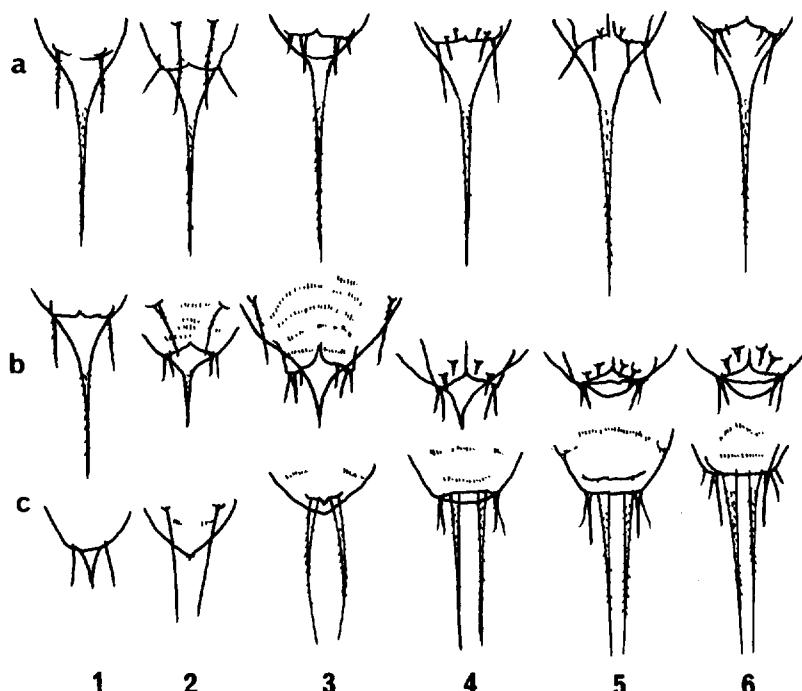


Fig. 58. Development of caudal armature in the nauplii of *Longipedia* and *Microsetella*.  
a : *Longipedia brevispinosa*; b : *Longipedia weberi*; c : *Microsetella norvegica*;  
1-6: Stage I-VI.

第1期ノープリウスの体後部には1個の突起が存在する。この突起は、*Longipedia* ノープリウスの尾棘と本質的に同じものと考えられる。BJÖRNBERG (1972) の *Microsetella rosea* ノープリウスには突起を持つ第1期は見落されて記載がないが、本種も *Microsetella norvegica* 同様に尾棘が再現されると推定される。このように *Longipedia weberi* および *Microsetella norvegica* ノープリウスは系統的なそれらの祖先型の尾棘を再現し、分化の過程を示唆する。また、*Euterpina* でもノープリウスの発育過程で、体後端の膨らみがみられる。これは HAQ (1965) の記載にもみられる本種の特性であり、本質的には *Microsetella* の突起と同じと考えられる。

以上のように *Longipedia* ノープリウスの1個の強大な尾棘は、系統的にみると、進化が進むに従って消失する性格のものと考えられる。このことは Harpacticoida の原始種、更に、その分化の方向についての考察に重要な意義を持つ。すなわち、*Longipedia brevispinosa* にみられるノープリウスは、卵球型で、強大な尾棘を全期に持ち水中を自由に遊泳している。ノープリウスの行動にはこの尾棘が一つの平衡器の働きをする。この尾棘が消失した時、*Longipedia weberi* の遊泳には回転運動が伴う。*Microsetella* ノープリウスの体形は、偏平な卵型であり、自由な水中の遊泳が困難となり、器壁面またはデトリタスの中を這い廻る習性が強くなる。このような尾棘の消失と体形の変化は運動および食性に大きな変化をもたらしている。逆に、このようなノープリウスの習性変化が尾棘の消失を促したとも考えられる。このような *Longipedia weberi* および *Microsetella* の尾棘の変化からみて、Harpacticoida は *Longipedia* から出発し、*Microsetella* および *Euterpina* を経て多くの偏平円状のノープリウスを持つ種に分化したと考えられる。

### 5. 2. 2 Centropagidae の特性

Calanoida, Heterarthrandria 族の1科である *Centropages* は沿岸から外洋まで広く生息している。同科の *Sinocalanus* は、汽水域に生息し、室内では淡水から海水まで広く適応して増殖する種である。

*Centropages* ノープリウスの第1下顎は第4期に数本の刺毛を持つ原基として出現し、以後2葉の付属肢まで発育する。この発育法は、*Centropages* が属す Heterarthrandria グループよりもむしろ、Amphascandria グループの特徴を示す特異的なものである。*Sinocalanus* ノープリウスの第1下顎は、第3期に1本の刺毛として出現し、2葉の付属肢になる Heterarthrandria 族本来の発育法を示す。このように Centropagidae は、第1下顎が数本の刺毛を持つ原基として出現する種類 (Amphascandria) と1本の腹刺毛として出現する種類 (Heterarthrandria, Harpacticoida, Cyclopoida) との接点を示すとみられる。

体形および尾部保護装置をみると *Centropages* ノープリウスの体形は、前体部が太く、後体部が細い卵型である。この後体部は、*Calanus* および *Sinocalanus* のように甲殻から分離せず、そこに1対の非対称で長い尾刺毛および対称の腹、尾鉤より成る単純な尾部保護装置がある。*Centropages furcatus* の腹鉤は、小さく、2対である。*Centropages typicus* の尾部保護装置は、いずれも非対称で、強大な左尾部保護装置を持つ種類の原型を示す。*Sinocalanus* の体形は、近縁の *Temora* と同様に、後体部が分離したオタマジャクシ形である。その尾部保護装置は、左側

の刺毛が強大な *Hetrartrandria* グループの特徴を持つが、尾、腹側棘などに *Calanus* および *Rhincalanus* 型類似した型態を示す。

このように *Sinocalanus* は、*Heterartrandria* グループの非対称な尾部保護装置の基本型であり、その環境適応性から *Heterartrandria* グループの分化に重要な役割を果たしたと考える (Fig. 59)。*Sinocalanus* については *Centropagidae* から独立した新科に移すのが適当である。

*Calanus* 型の尾部保護装置には 2 対の尾刺毛、1 対の尾鉤、2 対の腹鉤、3 対の側鉤、および多数の小棘がある。これら棘状鉤は側縁が鋸歯状の葉状鉤である。この葉状鉤は *Centropages furcatus* および *Centropages abdominalis* 尾端にもある。しかし、*C. abdominalis* 尾鉤の鋸歯は貧弱である。この鋸歯状尾鉤は、*Acartia* にもあり、*Acartia* と *Calanus* および *Centropages* との接点を示す。*Acartia* ノープリウスの体後部には多数の小棘が存在するが、それは *Calanus* 体後部の小棘数より少ない。こ

の鋸歯状尾鉤は多数の小棘の集合とみられ、この尾鉤の存在、更に、その貧弱化は、小棘数の減少を意味している。このような小棘の減少、鋸歯状尾鉤の存在からみて同一の祖先型が *Calanus*、*Centropages* および *Acartia* 型に変化したと考えられる。

前述の *Longipedia weberi* ノープリウスの中央尾棘の消失、並びに *Centropages hamatus* の尾端で背方に伸びた 1 本の刺毛が他の *Centropages* に比べ小さくなっていることから、このような刺毛が消失する過程にある種の存在も考えられる。*Centropages* 型の尾端背部の刺毛を除けば、*Longipedia* 型および *Centropages* 型の尾部保護装置などに両型間の類似性と接点が認められ、*Centropages* 型が *Longipedia* 型の原始型であることも考えられる (Fig. 58, 59, 60)。

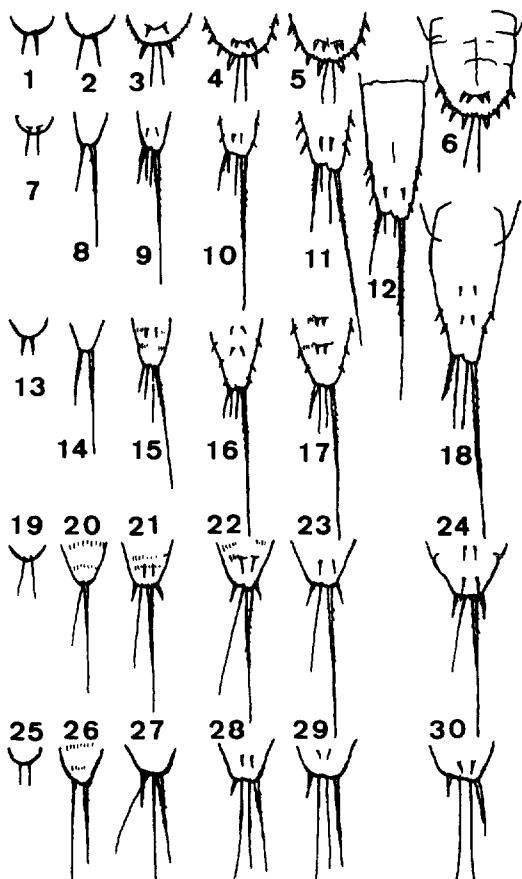


Fig. 59. Caudal armature of the 1st-6th nauplii of *Calanus*, *Centropages*, *Sinocalanus* and *Temora*.

1-6: *Calanus*; 7-12: *Sinocalanus*; 13-18: *Temora*; 19-24: *Centropages hamatus*; 25-30: *Centropages typicus*.

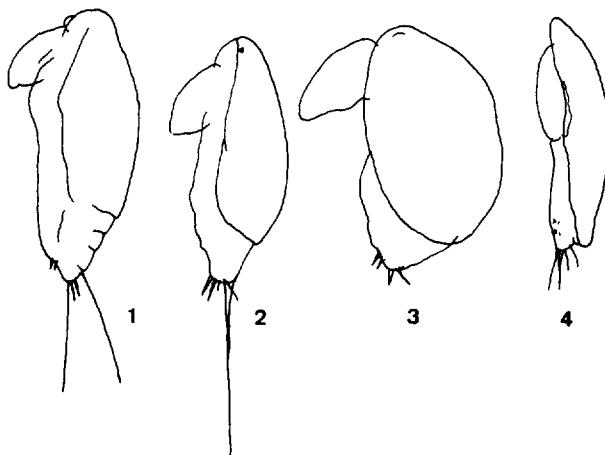


Fig. 60. Nauplii of *Centropages*, *Longipedia* and *Microsetella* (lateral view).

1: *Centropages abdominalis*; 2: *Longipedia brevispinosa*; 3: *Longipedia weberi*; 4: *Microsetella norvegica*.

### 5. 2. 3 第1下顎の意義

*Harpacticoida* の中で、偏平な円盤状体形を持つ *Harpacticus* 型ノープリウスは、卵型または西洋梨型体形を持つ *Longipedia* 型から分化したことが推測された。このノープリウスの体形変化は食性の変化をも、もたらしている。偏平なノープリウスは食物として堆積しているデトリタスおよび微細な生物を摂取する。また、この食性変化は、ノープリウス付属肢の形態変化および機能の変化をもたらしている。このように、すでに分化した現在の付属肢の形態から橈脚類の分化の方向を結論づけることは困難である。しかし、橈脚類の付属肢の中で、第1下顎はその分化の方向を示唆できる唯一の付属肢である。橈脚類のオルト・ノープリウスは第1下顎がなく、この下顎を持つノープリウスはメタノープリウスである。

*Harpacticoida* ノープリウスの第1下顎は単一の大きな刺毛として第2～3期に出現し、その後も1～2本の刺毛に留まり、発育しない。しかし、*Longipedia* の第1下顎になる腹部刺毛は、ノープリウスの成長とともに数本の刺毛を持つ *Cyclopoida* にみられる2葉の付属肢に発育する。

次に、*Harpacticoida* 第1下顎の発育様式にみられる2型の関係についてみる。*Longipedia weberi* ノープリウス尾端の強大な中央棘は成長とともに小さな突起になり消失すること、*Microsetella norvegica* では、第1期ノープリウスにみられる尾端の1本の突起が第2期以後、消失していくこと、更に、*Euterpina acutifrons* ノープリウスの尾端の膨みが系統的発育からみて突起と同一のものとみられることなどは、*Longipedia weberi* から *Microsetella norvegica*、更に、*Euterpina acutifrons* への変化を示している。このようなことから *Harpacticoida* ノープリウスでは、*Longipedia* 型のように数本の刺毛を持つ2葉型の第1下顎を持つことが原始的であり、逆に未発達の1～2本の強い刺毛に過ぎない第1下顎の原基を持つことは前者より特殊化が進んだ段階にあると考えられる。

*Longipedia* 第1下顎の発育は、*Calanoida* と典型的な *Harpacticoida* ノープリウス第1下顎

との中間型を示す。Cyclopoida ノープリウスの第1下顎は、第2～3期に1本の刺毛として出現し、成長とともに数本の刺毛を持つ2葉型となり、*Longipedia* のそれに類似している。Calanoida ノープリウスの第1下顎は数本の刺毛を持つ準底節、基節、内枝および外枝からなり、機能性を持つ付属肢である。このことから橈脚類のノープリウスは、単純な第1下顎を持つほど分化が進んだ段階であると考えられ、最も複雑な第1下顎を持つ Calanoida ノープリウスが最も原始的である。それより単純な第1下顎を持つ Cyclopoida および Harpacticoida ノープリウスは Calanoida ノープリウスより分化の進んだ段階にあると考えられる。

Calanoida の中で *Amphascandria* グループの第1下顎は、数本の刺毛を持つ未発育の付属肢として第4期に現われ、以後の発育段階においては数本の刺毛を持つ多節の付属肢に発育する。*Heterarthrandria* グループについてみると第1下顎は、Cyclopoida および Harpacticoida 型のように単一の刺毛として第3期に出現するが、*Amphascandria* 型の数本の刺毛を持つ多節の付属肢に発育する。それ故、第1下顎の発育に関していえば、*Amphascandria* のノープリウスが *Heterarthrandria* のそれより原始的と考えられる。

*Heterarthrandria* の *Centropages* 第1下顎は、1本の強大な刺毛として第3期に出現せず、*Amphascandria* ノープリウスのように第4期に数本の刺毛を持つ未発育の原基として出現し、機能的な付属肢まで発育する。このような付属肢を持つ *Centropages* ノープリウスが *Heterarthrandria* の中で最も原始的と考えられ、これから *Heterarthrandria* 型の発育様式の第1下顎を持つ他の種類に分化したと考えられる。

*Heterarthrandria* の *Acartia* の第1下顎は、第3期に1本の腹部刺毛として出現する。しかし、これは、第6期においても短い数本の鈎を持つ原基に留まり、この族の他種にみられる数本の刺毛からなる多節の付属肢まで発育しない。*Acartia* 第1下顎の形状は、*Amphascandria* 型第4期の原基状であり、Calanoida の中では最も単純な形態である。また、これは、Cyclopoida 型と Harpacticoida 型第1下顎の発育様式の中間型でもあり、その分化の過程を示している。しかし、現在の *Acartia* の生態は、必ずしも両者の中間型ではなく、水底と密接な関係を持つとはいえない。

### 5. 3 種間関係と分化

橈脚類ノープリウス形態および生態の比較研究から Calanoida の *Calanus* 型形態を持つ種が最も原始型に近いとみられる。この *Calanus* 型を基にし、それから分化して現在広くみられる多様な形態および生態を示すに至ったと考えられる。Fig. 61 にノープリウスの尾部保護装置から推測した橈脚類の種間の関係を示した。

#### 5. 3. 1 Calanoida

Calanoida ノープリウスの尾部保護装置についてみると、対称構造の装置は、*Calanus* 型、*Centropages* 型および *Acartia* 型ノープリウスなどの一部にみられるが、他の種類では左右いずれかの装置が長い特殊化した構造である。甲殻類における体形の対称性を基本型とみれば、ノ

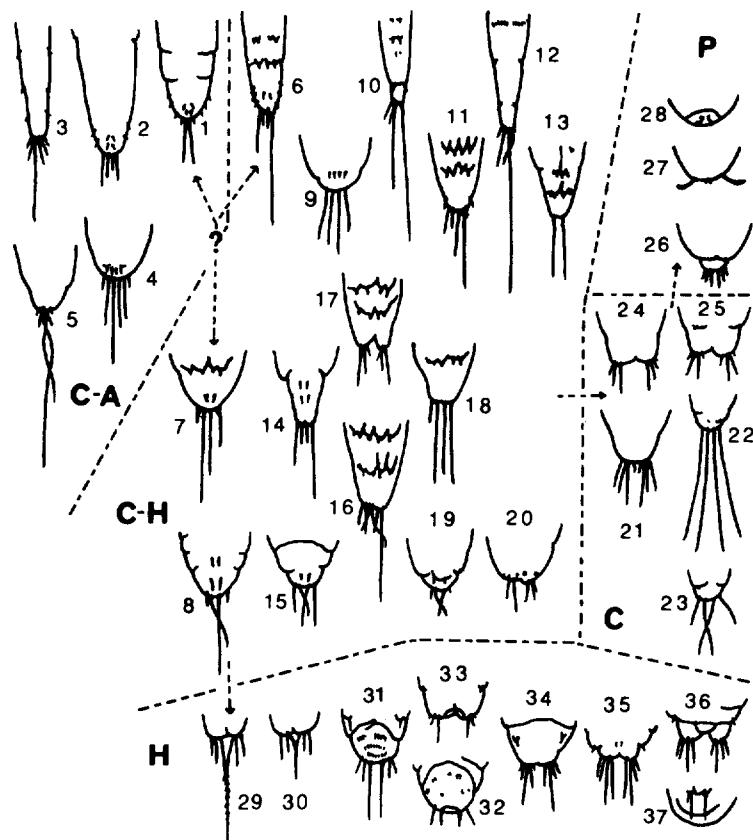


Fig. 61. Correlation and flow chart of the differentiation of caudal armature in copepod nauplii.

1: *Calanus sinicus*; 2: *Eucalanus bungii californicus*; 3: *Rhincalanus cornutus*; 4: *Eucalanus pileatus*; 5: *Pareuchaeta russelli*; 6: *Sinocalanus tenellus*; 7: *Centropages typicus*; 8: *Centropages hamatus*; 9: *Centropages furcatus*; 10: *Labidocera acuta*; 11: *Labidocera trispinosa*; 12: *Pontella occidentalis*; 13: *Candacia* sp.; 14: *Temora longicornis*; 15: *Eurytemora hirundoides*; 16: *Eurytemora pacifica*; 17: *Diaptomus proxus*; 18: *Pseudodiaptomus coronatus*; 19: *Acartia bifilosa*; 20: *Tortanus discaudatus*; 21: *Oithona similis*; 22: *Oncaeа venusta*; 23: *Corycaeus affinis*; 24: *Mesocyclops furcatus*; 25: *Eucyclops serrulatus*; 26: *Lernaea cyprinacea*; 27: *Caligus curtus*; 28: *Clavella unicata*; 29: *Longipedia coronata*; 30: *Longipedia scotti*; 31: *Microsetella norvegica*; 32: *Euterpinia acutifrons*; 33: *Canthocamptus staphilinus*; 34: *Tisbe furcata*; 35: *Tigriopus japonicus*; 36: *Tigriopus fulvus*; 37: *Metis josseaumei*; C-C: Calanoida, Amphascandria; C-H: Calanoida, Heterarthrandria; H: Harpacticoida; C: Cyclopoida; P: Parasitic copepods.

一ノープリウス尾部保護装置の分化も *Calanus* 型を基準にして進んだと理解できる。

*Amphascandria* グループのノープリウスについてみれば *Calanus* には対称の 2 対の腹部鉤, 1 対の尾鉤, 3 対の側鉤, 1 対の尾触毛および多数の側棘を持つ背腹に屈曲する腹節がある。*Eucalanus* 型はこの *Calanus* 型尾部保護装置が非対称に変化し, 右の 2 本の尾刺毛が左のそれより長くなり, 4 個の腹鉤および 3 対の側鉤を持った伸長した腹節となっている。この族の中で退化した形態を示す *Euchaeta* 型尾部保護装置は, 尾端で背腹に分離しており, 腹触毛が背触毛より長い。この形態は *Eucalanus pileatus* 型から分岐したとみられる。このように *Amphascandria*

における分化は *Calanus* 型の祖先から *Eucalanus* を経て *Rhincalanus*, *Euchaeta*, 更に, その他の多種類に分化したと考えられる。

*Heterarthrandria* グループにおいては *Calanus* と同一の祖先型から *Centropagidae* の祖先を経て, この族の中で比較的原始的な形態を持つ種類の *Centropages*, *Sinocalanus* および *Acartia* 型が分化し, これらが多様型に分化したと考えられる。例えば, *Heterarthrandria* において *Centropagidae* のノープリウスは *Calanus* 型に類似した付属肢および対称の尾部保護装置を持つ。*Centropages* 尾部保護装置の構造は 1 対の腹鉤, 尾鉤, および 1 対の非対称な尾刺毛からなる。*Calanus* 型を強大にした 1 対の尾刺毛の一つは, 体後端腹側の正中線上にあり, 他の一つは, そのやや背方にある。*Sinocalanus* および *Temora* にみられる尾部保護装置もまたこの *Heterarthrandria* 族では原始的である。何故なら, これらの 2 種が痕跡的な体節を持ち, 甲殻から分離した腹部に 2 対の腹鉤, 1 対の毛状刺毛, 1 対の非対称で強大な尾刺毛および 2 ~ 3 対の側鉤から構成された比較的複雑な構造の *Calanus* 型変形の尾部保護装置を持つためである。

*Centropages* および *Acartia* を除く *Heterarthrandria* の多数の種類にみられる尾部装置は, 左側の装置が右側のものより長く, *Amphascandria* とは逆の非対称性を示す。*Diaptomus* 型は尾部に非対称な 1 対の長い刺毛, 1 対の尾鉤およびそのやや腹側にある 1 対の腹鉤を持つ。*Pseudodiaptomus* 型は非対称な 3 対の尾刺毛を持つ。このような尾部保護装置からみて *Diaptomus* および *Pseudodiaptomus* 型が *Centropages* 型から分岐している。成体の頭部後端両側の突起の消失によって *Temora stylifera* から分岐したとみられる *Temora turbinata* は, 各々 2 本の左長尾刺毛と右短刺毛, 2 対の側鉤, および 4 個の腹鉤を持つ。この *Temora* 型は 3 対の非対称の長い尾刺毛を持つ *Eurytemora* 型に分化したと考えられる。*Tortanus* および *Acartia* 型尾部保護装置は 1 対の腹鉤, 1 対の尾鉤および 1 対の尾刺毛よりなり, これらも *Centropages* 型から派生したと考えられる。*Labidocera* 型尾部保護装置は 2 本の長い左の尾刺毛, 2 本の短い右の尾刺毛, 1 対の腹鉤および 1 対の側鉤よりなる。また, *Pontellopsis* 型装置が長い左と短い右の 1 本の尾刺毛, 1 対の腹鉤および腹部の多数の小棘よりなるため, *Sinocalanus* 型から *Labidocera* および *Pontellopsis* 型への分化が考えられる。

以上のように *Heterarthrandria* グループにおいては, 原始的形態の *Centropagidae* に基づく分化に数本の道が考えられる。第 1 は *Centropages abdominalis* 型に近い *Sinocalanus* の祖先型から *Temora* 型へ, それから浮遊性で伸長した非対称体形を現わす *Pontella* 型への分化である。第 2 は, *Centropages furcatus* 型から捕食性の機能的な付属肢および対称の尾部保護装置を持つ *Acartia* 型への分化である。第 3 は, *Centropages typicus* 型から *Eurytemora*, *Pseudodiaptomus*, *Tortanus*, そして右側が長い 3 対の尾部保護装置を持つ *Heterarthrandria* の多数種への分化である。更に, *Centropagidae* 型を基にした分化に *Centropages hamatus* から *Harpacticoida* の *Longipedia* 型への分化が考えられる。

### 5. 3. 2 Harpacticoida

Fig. 63 は *Harpacticoida* の起源ならびに分化を推測するために *Longipediidae* および

*Microsetellidae* におけるノープリウス尾部保護装置の発育過程を示したものである。この目の中で最も原始的な *Longipedia minor* 型ノープリウスは *Centropages hamatus* 型の祖先から分化したと考えられる。*C. hamatus* ノープリウスは後体部に 1 本の強い正中線上の刺毛と背後に伸びた小さな刺毛を持つ。この小刺毛は分化が *Longipedia* 型に進んだ時消失したと考えられる。また、*Longipedia minor* の尾端にある 1 本の中央棘は、偏平な橢円型の体形を持つ *Microsetella* 型ノープリウスに分化が進んだ時、消失したと考えられる。このように *Harpacticoida* の多くの種類のノープリウスが現わす偏平な円盤型体形は、*Longipedia* の卵円型体形から分化したものと考えられる。

*Longipedia* の中で *Longipedia minor* ノープリウスは *Centropages* 体形に類似した卵型の体形を示す。*Longipedia minor* ノープリウスは、体前端が丸く、体後端は僅かに突出し、そこに 1 本の中央棘および 2 対の尾刺毛を備えている。このノープリウスの第 1 下顎は *Cyclopoida* のそれに類似している。*Longipedia* 以外の *Harpacticoida* ノープリウスには体後端に中央棘がみられない。*Longipedia* 類の中でも *Longipedia weberi* ノープリウスは第 1 期には *Longipedia minor* のように体部後端に 1 本の中央棘があるが、それは成長とともに著しく短くなり、第 5 期には消失する。このノープリウスは典型的な西洋梨型であり、これは卵型と円盤型の中間型である。

このように *Longipedia* 類のノープリウスは、*Harpacticoida* の中でも特異的な存在であり、原型を示していると考えられる。また、*Longipedia* の中でも *Longipedia minor* 型ノープリウスが基本型であると考えられることから *Harpacticoida* におけるノープリウス体形の分化は、この *Longipedia minor* 型から始まったとみられる。また、*Longipedia* の中では原始型である *Longipedia minor* から *Longipedia scotti* を経て *Longipedia weberi* 型に分化したことが考えられる。更に、*Longipedia weberi* 型ノープリウスから *Microsetella* 型ノープリウスに分化が進んだと考えられる。

*Microsetella* ノープリウスは体後部に 1 対の長く太い刺毛、1 対の短く太い刺毛、更に、2 対の短い尾刺毛からなる *Harpacticoida* 型尾部保護装置を持つ。そのうえこの *Microsetella* ノープリウスの体形は偏平な卵型であり、この体形は *Harpacticoida* 型の尾部保護装置を持った偏平な体形を現わすノープリウスの中では基本型である (Fig. 61)。淡水産 *Harpacticoida* 型の *Chanthocamphthus staphylinus* ノープリウスは尾部保護装置として 1 対の長い二叉の刺毛および 3 対の尾刺毛を持つ。海産では *Euterpina* ノープリウスは 1 対の尾鉤および尾刺毛を持ち、*Tisbe* ノープリウスは長、短各 2 対の尾刺毛を持ち、更に、*Tigriopus* ノープリウスは 1 対の長い刺毛および 3 対の短い刺毛を持つ。これらの構造は十脚類幼生の尾部保護装置に類似している。*Metis* ノープリウスは後体部腹側にある 2 本の長い刺毛および 2 本の棘からなる尾部保護装置を持つ。このように偏平な体形の *Harpacticus* 型ノープリウスの体形分化についてみると、*Microsetella* 型体形から *Chanthocamphthus*, *Euterpina*, *Tisbe*, *Tigriopus*, 更に、*Metis* 型などのノープリウスの体形が分化したと考えられる。

### 5. 3. 3 Cyclopoida および寄生性橈脚類

*Cyclopoida* ノープリウスの第1下顎は、第2～3期に腹部における1本の刺毛として出現し、2葉型の顎脚まで発育し、*Calanoida* および *Harpacticoida* にみられる第1下顎の中間型を示している。*Cyclopoida* 段階まで分化した顎脚は、*Calanoida* のもののように水中に懸濁する有機物を集めることより微小生物を捕える機能を示す。尾部保護装置についてみると *Cyclopoida* ノープリウスは、*Calanoida* 型の強い尾棘、尾刺毛および尾鉤を持たず、*Harpacticoida* 型の単純な形態の尾部保護装置および体形を現わす。*Cyclops* 型および *Oithona* 型ノープリウスは3～4対の対称の尾刺毛を持つ。この刺毛数は *Cyclopoida* のノープリウスとしては比較的に多い。*Cyclopoida* では浮遊性に劣る種類の *Oncaeae*, *Corycaeus* および半寄生種はさらに単純化した尾部保護装置を持つ。このように、*Cyclopoida* の中で分化した種類のノープリウス尾部保護装置は単純化しており、5対の尾刺毛の *Cyclops* および4対の尾刺毛の *Oithona* ノープリウスの尾部保護装置は、*Cyclopoida* の基本型とみられる。この型の尾部保護装置は *Calanoida* の *Diaptomus*, *Tortanus* および *Acartia* 型の装置に類似している。それゆえ、*Diaptomus* 型の祖先が *Cyclops* に分化し、それから *Cyclopoida* の多くの種類に分化したと考えられる。また、*Calanoida* の *Acartia* および *Tortanus* 型の祖先から *Cyclopoida* の *Oithona* 型への分化があったことも考えられる。

*Cyclopidae* では *Cyclops serrulatus* ノープリウスが原始型で、これから *Cyclopoida* の特徴である捕食機能の付属肢を持つ *Macrocylops fuscus* ノープリウス型が分化したと考えられる。この *Cyclops* 型から3対の長い刺毛および1対の短い刺毛の尾部保護装置を持つ *Oithona* 型ノープリウスへ分化したと考えられる。また、*Cyclops* 型は、2対の細長い尾部感覚毛を持つ *Oncaeae* 型を経て2対の感覚毛、1対の尾鉤および2対の腹鉤を持つ *Corycaeus* ノープリウス型へ分化したと考えられる。

寄生性の橈脚類は *Cyclops* 型から分化したと考えられる。*Lernaea* 型の *Lernaea cyprinacea* ノープリウスには退化した3対の尾刺毛を持つ4期がある。これは、*Cyclopoida* グループのノープリウス初期の4期に該当する。このように寄生種のノープリウス形態の退化から、*Lernaea* 型ノープリウスが寄生性の橈脚類の基本型とみられる。寄生種の中では、この *Lernaea* 型から尾部に2本の平衡触毛を持つ卵型の体形で、また、単純な形態の *Caligus*, *Lepeophtherirus*, *Haemobaphis*, *Acanthochondria* および *Chondrachantus* に分化したと考えられる。これらのノープリウス期には2期があり、これは *Cyclopoida* ノープリウスの初期の2期に該当する。また、*Lernaea* 型ノープリウスは *Monstrilloidea* および *Clavella* 型にも分化したとみられる。この *Clavella* 型ノープリウスは大顎および尾端の平衡触毛を欠くプシュード・ノープリウスである (Fig. 62)。更に、寄生橈脚類は、このような退化したノープリウスを持つ種から、ノープリウスを欠きコペボダイト期で孵化する種類の鰓尾類(チョウ類)に分化したことも考えられる。以上の寄生種の分化は特異な例であると考えられる。

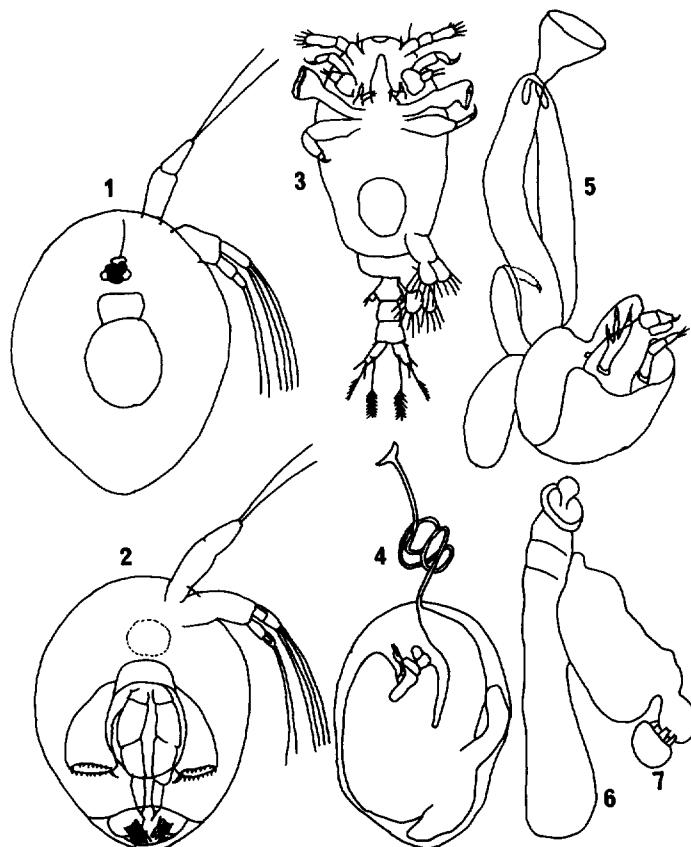


Fig. 62. Schematic development of *Clavella uncinata* (after HEEGAARD, 1947).

1-2: Pseudonauplius; 3: Copepodite; 4: Pupa; 5: 1st stage after pupa;  
6: Female, in fertilization stage with male (7) attached; 7: Male.

### 5. 3. 4 成体の非対称性

甲殻類のノープリウスは対称の尾部保護装置を持つのが標準型であり、橈脚類においても Cyclopoida, Harpacticoida, 更に、寄生種などのノープリウスは標準的な対称の尾部保護装置を示す。しかし、Calanoida グループのそれは特異である。例えば、*Calanus* 型ノープリウスは、体後部の尾端、腹部、更に、体側部を対称で強い鈎および多数の棘で保護している。これ以外の多数の種の尾部保護装置は、初期において標準的な対称形であるが、成長に従って非対称の装置に変化する。この非対称化は、Amphascandria においては右側の尾部保護装置が左側のものより長く、反対に、Heterarthrandria では左側の尾部保護装置が右側のものより長くなる。このような尾部保護装置を持つ代表種は、Amphascandria では *Rhincalanus* であり、Heterarthrandria では *Pontella* および *Labidocera* である。

尾部保護装置はノープリウスの腹～尾部にある。この腹部は本質的にみて成体の腹部と異質のものである。ノープリウスがコペボダイト期に変化する期間にその体後部は、非常に伸長し、成体型の腹節になる。この時ノープリウス期の尾部保護装置は、完全に変質するが、その形態は成体の形態に影響を与えている。この現象は Calanoida の Amphascandria よりも Heterarthrandria

において明白である。

*Heterarthrandria* の代表として *Centropages* をみると、ノープリウスでは尾部保護装置の1対の腹鉤および尾鉤は対称である。1対の尾刺毛は非対称で、その1本は中央刺毛であり、他の1本は丁度その背側にあって背方に伸びている。このような体制の影響は成体における尾叉の対称形、そして、最後の胸節および第5遊泳脚の非対称形態として現われる。*Labidocera* ではノープリウスの尾部保護装置の左側が標準型であるため、その成体では尾叉および第5遊泳脚の左側のみが標準型である。

以上のように橈脚類ノープリウスの体形、特に、その非対称性はそれらの成体の形態に影響を与えており、例えば、ノープリウスの右側が標準型で、左側が変化した尾部保護装置を現わすならば、その成体の尾叉および第5遊泳脚は、右側が標準型で、左側が変化してくると考えられる。また反対に、ノープリウスの左側が標準型で、右側が変化した尾部保護装置 (*Heterarthrandria*)を持つ時、その成体の尾叉および第5遊泳脚は、左側が標準型で、右側が変化すると考えられる。

このグループの成体の雄では雌と交尾するため把握機能を持った触角、第5遊泳脚および尾叉は、右側より左側が発達している。この把握装置は、雌との交尾機能のみでなく、餌捕獲の機能を持つ。この交尾および捕食の生態において触角の1方のみが把握装置に変化することにより、1対の触角の両方のものが把握装置に変化することが有効である。この現象は、*Cyclopoida* および *Harpacticoida* にみられ、それらの体形を対称にしている。結局、橈脚類、特に *Calanoida* における形態の非対称性にはそのノープリウスの非対称性、更に、成体の生殖および摂餌生態が作用していることが考えられる。

#### 5.4 考 察

ノープリウスの形態、生態、更に、それらの発育変化の比較検討によって橈脚類の分化を示す幾つかの鍵をえた。例えば、*Longipedia weberi* の中央尾棘の消失現象、*Microsetella norvegica* および *Euterpina acutifrons* の尾端突起の比較検討から *Harpacticoida* の分化の方向を推測した。これらのノープリウスの生態および形態からみて卵型ないし西洋梨型で浮遊性の *Longipedia* (*Calanoida* 型形態) が底生で円盤型の *Harpacticoida* 型に分化すること、第1下顎からみると1本の腹刺毛が2葉の形態まで発育する *Longipedia* グループ (*Cyclopoida* 型) から1～2本の腹刺毛に終始するグループ (*Harpacticoida* 型) に分化することが推測される。したがって成体の生態は、浮遊性の生態から底生、寄生、更に、それらの中間の生態へ変化したと考えられる。

寄生種を含む *Cyclopoida* および *Harpacticoida* の成体の付属肢および遊泳脚には著しい特殊化がみられる。このため、ノープリウスがその生態のために機能化した付属肢を持つことは、成体の生態に適した付属肢の発育の妨げになるとされる。この意味において寄生種にみられる後期ノープリウスの省略はその1例であろう。このことは橈脚類の分化がノープリウスの形態の単純化、また省略へ進んだことを示す。逆に *Calanoida* においては浮遊生活に適応した運動および摂餌のため刺毛の多い口器は、ノープリウス期に出現し、以後殆ど発育しない原始的性格

を示している。

### (1) 原始種

浮遊性のノープリウスを持つ Calanoida グループでは、非対称性の強い種が対称型の種より分化が進んでいる。すなわち、*Calanus* 型から *Eucalanus*, *Rhincalanus* および *Sinocalanus*, *Centropages* 型から *Centropages typicus*, 更に、*Acartia* 型から *Tortanus* が分化したものと考えられる。このような形態の変化からみて Calanoida の Amphascandria の中では *Calanus* 型, Heterarthrandria の中では Centropagidae および *Acartia* が基本型と判断される。

*Centropagidae* の *Sinocalanus* および *Centropages furcatus* は *Eucalanus* 尾部保護装置と対称的な *Calanus* 型の変形を示している。*Sinocalanus* は Heterarthrandria の非対称型ノープリウスの基本型の1つである。この *Sinocalanus* の成体は、*Centropages* と同一形状の付属肢および遊泳脚を持つ。そのノープリウスの第1下顎は1本の腹部刺毛からの発育型式 (Heterarthrandria 型) であるが、*Centropages* は *Calanus* 型 (Amphascandria 型) の第1下顎の発育型式を示す (Fig. 8)。*Sinocalanus* メタノープリウスの初期に出現し、後に第1下顎となる1本の腹刺毛は、*Calanus* 型オルトノープリウスの第1下顎の出現場所に存在する小棘群が変化したものと考えられる。

*Centropagidae* グループのノープリウスには *Calanus* より単純な形態の *Centropages*, 更に、*Calanus* 型変形の *Centropages furcatus* および *Sinocalanus* がある。成体についてみると *Centropages* および *Sinocalanus* は同一形態である。したがって *Calanus* より単純なノープリウスを持つ *Centropages* が原始的といえない。

結局、橈脚類の原始種は *Centropages* および *Calanus* に近いものと考えられる。このことから橈脚類の分化は、Calanoida の Amphascandria については原始種→*Calanus*→*Eucalanus* などが、Calanoida の Heterarthrandria については原始種→*Centropages*, 原始種→(*Calanus*)→*Sinocalanus*→*Diaptomus* など、さらに原始種→(*Centropages*)→*Acartia*→*Tortanus* が考えられる。Cyclopoida については *Diaptomus* および *Acartia* (または *Tortanus*) の祖先型→*Cyclops* および *Oithona* の分化が考えられ、Harpacticoida においては原始種→*Longipedia*→*Microsetella*→*Tigriopus* などの分化が考えられる。

### (2) 単純化

SANDERS (1963) によるカシラエビ類、鰓脚類、蔓脚類、橈脚類およびヒゲエビ類のノープリウスならびにメタノープリウス発育特性の記載にみられるように甲殻類の原始的な発育傾向は、多数の脱皮による体節の連続的な増加で性格づけられる。橈脚類の発育特性についてみると体節の増加は段階的におこるが、付属肢の増大は継続的ではなく、その脱皮回数、体節および付属肢の数は鰓脚類に比較して少ない。このような発育様式から判断すれば、橈脚類は原始的な発育特性を持つ鰓脚類などから進化したと考えられる。同様に、橈脚類の中では、多数の体節、付属肢、尾部保護装置、および脱皮回数を持つ種が原始的であり、これから体節、付属肢、尾部保護装置

などが減少し、退化する分化をしたと考えられる。

橈脚類の第1下顎の発育様式は、この単純化を示している。すなわち、Calanoida の Amphascandria グループの第1下顎は、数個の刺毛を持つ未発育の付属肢として第4期に現われ、後期には底節、基節、内枝および外枝に多数の刺毛を持つ付属肢に発育する。Heterarthrandria グループの第1下顎は Cyclopoida および Harpacticoida グループのように第2～3期に1本の刺毛として出現する。Harpacticoida グループの第1下顎は、第2～3期に1個の刺毛として出現するが、後期でも発育せず、下顎の原基としての1～2本の刺毛に止っている。更に、Harpacticoida の *Euterpina* では第1下顎はノーブリウス期には出現しない。このような橈脚類の第1下顎は、Centropagidae および Longipedia の第1下顎の発育特性からみて単純化の道を辿っている。

産卵様式、食性、大顎の発育および機能の分化などからみれば、橈脚類では Calanoida 型ノーブリウスは、原始的要素を持つ形態であり、機能的な2葉の第1下顎がある。このような Calanoida 型ノーブリウスが、1～2本の腹刺毛にすぎない第1下顎および数対の尾刺毛を持つ円盤型の Harpacticoida 型ノーブリウスに、2葉の第1下顎の原基および数本の尾刺毛を持つ捕食種ならびに寄生種を含む Cyclopoida 型ノーブリウスに、更に、第1下顎を欠き、1対の尾刺毛のみを持つ寄生種に単純化、退化したことが考えられる。このように橈脚類のノーブリウスには SANDERS (1963) が記述している甲殻類の単純化、退化、特殊化が重要な分化過程としてみられる。橈脚類の分化については Calanoida の Centropagidae および Harpacticoida の Longipedia など、各種形質の分化を示唆する形態変化、すなわち、系統の発生過程を示す発育種の研究および比較検討が必要である。

現在の橈脚類は様々な水生生活のために適応した種々の形態および生態を示している。この形態および生態は、今までの種特有の分化の結果であり、現在の形態の单なる比較検討のみでは原始種を見誤る恐れがある。例えば、Cyclopoida および寄生種のノーブリウスの体形は、孵化直後にみられる単純な卵型の基本型を示しており、その形態のみを以ってみれば Calanoida 型に比較して、原始的形態とみられる。現在の Cyclopoida ノーブリウスの形態は好適な時期および環境におけるそれ自体の、生活より物理的な拡散による生活圏の拡大、そして早急な成長などによる成体（生殖体）の生活を支えるためのみに現われた形態である。そのためノーブリウス形態には退化同様の変化が生じ、更に、寄生種では後期幼生の省略がみられる。したがって、現在の Cyclopoida ノーブリウスは、このように分化の過程の形態を示すが、その単純な形態を以て原始種とはいえない。Harpacticoida では感覚器官、運動器官および摂餌器官である付属肢は底生生活のために適応した特殊な形態分化を示す。そのため単純な円盤型の体形を以て Harpacticoida が Calanoida 類より原始種とはいえない。Calanoida の中でも Centropagidae のグループは *Calanus* 型と同一の祖先型から分化したとみられるが、現在その一部の種は *Calanus* より幾つかの点において、むしろ原始的な形態を残している。この現象は、現在の *Calanus* が浮遊生活のために優れた形態適応をしたことによると考えられる。このようなことから橈脚類における

る分化の研究は、単なる形態の比較のみでなく動的な形態変化、すなわち、成長に伴う形態および生態の変化を総合的に研究し、また、橈脚類以外の原始的甲殻類についても発育様式を考慮し、比較検討しなければならない。

## 第6章 論議

橈脚類は多様な環境に適応して浮遊し、這い廻り、寄生するなどの種々の生態および形態を示し、一次消費者として重要な生物である。その生活史の中で重要な位置を占めるノープリウスもまた環境に適応した種々の形態および生態を持つため、それらの種特性の研究を行った。ノープリウスの中には単純な基本的形態であっても、それが必ずしもその種の原始型を示すものではない矛盾した事例がみられた。このため本論では橈脚類ノープリウスの基本型の外、原始型についても検討した。この検討はノープリウスの成長段階に現われた種々の形質に基づいて行った。

橈脚類の中における原始型および原始的グループについては様々な説がある。GIESBRECHT (1892) は、濾過摂餌をする原始的葉脚類にみられる偏平な葉状で二枝型の付属肢を持った Calanoida を原始的グループと考えた。また花岡 (1952) も、ノープリウスの顎脚内枝の比較研究に基づいて原始的な濾過摂餌グループである Calanoida 型から種々の形態が生じたと考えた。LOWNDES (1935) は、橈脚類の進化が原始的な肉食種から草食種に進んだと考え、*Centropages* を含む Calanoida が最も原始的であると考えている。HEEGAARD (1947) は、Cyclopoida を原始グループと推定し、これから Calanoida, Harpacticoida および寄生生活グループが分化してきたと考えた。BJÖRNBERG (1972) も、Cyclopoida ノープリウスの付属肢が比較的簡単な刺毛を備え、対称の尾部保護装置を持つこと、また、Calanoida および Harpacticoida の大顎内枝の 1 葉に対し Cyclopoida の大顎内枝が 2 葉であること、などから Cyclopoida ノープリウスが最も原始的形態を持つと記述している。以上のように橈脚類の原始的グループに関するこれら諸説については安楽 (1963) の食性論にみられるように多数の異論がある。これらの諸説は、現在までの分化の結果である橈脚類の成体形に基づく研究であり、それ以上の論議の発展は期待できない。しかし、SANDERS (1963) はカシラエビ類の体形および発生を研究し、他種との系統発生の比較研究に基づき甲殻類の進化が非対称化、単純化、退化、更に、特殊化したと記述している。本論ではこのような生活史にみられる形質の変化に基づく橈脚類の原始型を検討した。

### 6.1 形態および生態の原始型とその分化

橈脚類の中における原始型および分化を考察するに当っては形態、生態、生活史などの比較検討が必要である。

**孵化幼生の特性と繁殖生態** 甲殻類における多様な幼生の中で、無節のノープリウスは水中において自由に生活できる原始的最小形である。ここでは、甲殻類の多様な生活史の中において、孵化幼生にノープリウスを持つ橈脚類の特性をみる。

下等な甲殻類とみられる鰓脚類の無殻類幼生はほとんどノープリウス期で孵化する。例えば、

*Apus* および *Branchinella* の孵化幼生は第2期メタノーブリウスである。この幼生は、特異な形態変化をせず、一連の脱皮による単なる体節および脚の増大に伴う小さな変化を行いつつ成体の性質を持つ体形に成長する。貝形類の幼生は、ノーブリウス期で孵化し、形態変化の小さい5回の脱皮によって成体まで成長する。沿岸性の蔓脚類は一般に体前端両側に突起を持つノーブリウスで孵化する。次の段階のシプリスは開閉筋を有する2枚の殻を持った自由遊泳の幼生である。6対の遊泳脚を持つシプリスは短期間の遊泳生活後、固い物質に第1触角で固着し、成体に成長する。

軟甲類の中で薄甲類、ムカシエビ類、アミ類、クマ類、タナイス類、等脚類、端脚類などは、切甲類の孵化幼生より多くの付属肢および完全な体節を持つ後期幼生で孵化する。オキアミ類の孵化幼生は3対の付属肢、単純な眼および大きな上唇を持つ典型的なノーブリウスである。第2期ノーブリウスは3対の付属肢以外に第1、第2小顎、頸脚を持つメタノーブリウスである。次期は長身で発達した甲殻を持つ第1カリプトピスである。この段階初期に甲殻内の単眼は未発達の複眼に変化する。腹部は多節となり、尾肢が発達する。次のフルキリア幼生は、成体に類似し、初期の体形は伸長し、透明である。眼柄を持つ眼は甲殻の下から突出する。このフルキリアの期間は種で異なり、*Nyctiphantes* および *Meganyctiphantes* では12期で (LEBOUR, 1925), *Thysanoessa* では14期 (MACDONALD, 1928) である。次のキルトピアは第1、第2触角が発達しており、8~13の脱皮後成体型の付属肢および発光器官を持つ若いオキアミになる。

十脚類幼生は頸脚以外に未発達の付属肢を持つゾエア期で孵化する。しかし、ある種の幼生は、卵中でアミ類に類似し、機能的な胸脚を持つミシスまで発育してから孵化する。更に、数種は卵中で殆ど成体まで発育してから孵化する。クルマエビ類は、ノーブリウスを持つ唯一の十脚類である。クルマエビ類にはノーブリウス2期、更に、4期のメタノーブリウスがある。次の3期であるゾエアの第1期はプロトゾエアであり、第3期がいわゆるゾエア幼生である。ミシス期は3期または4期がある。次はポストミシスまたはポストラーバと呼ばれる幼生期である (藤永, 1935, 1942)。サクラエビ類の生活史はクルマエビに類似する。サクラエビ類のノーブリウス期は2期である。次のプロトゾエアに相当するエラホカリスは3期である。ミシスに相当するアカンソゾマは2期であり、次のポストラーバの4期をへて成体へ成長する (大森, 1970)。

爬行類、イセエビ類の *Jasus lalandii* の成長段階にはノーブリオゾーマ、ペルルス、更に、カラカレアス期がある (VON BONDE and MARCHAND, 1935)。

異尾類の生活史をタラバガニでみると、ゾエア期は4期、短尾類のメガロバ期に相当するグラウコテは1期であり、次のポストラーバは成体形を示す (丸川, 1933)。

短尾類の幼生は、胸節上の長い背棘、棘状の吻、更に、背中の正中線上に突起を持つゾエアとして孵化する。ゾエアの棘の形状は種で異なり、更に、側棘を持つ種がある。しかし、それは *Ebalia* および *Pinnotheridae* には存在しない。最後のゾエア幼生は、カニ状のメガロバになり、更に、稚カニに成長する。LEBOUR (1928) によると *Ebalia tuberosa* (PENNANT) のゾエアは4期、メガロバは1期である。丸川 (1933) によると *Erimacrus isebecki* (BRANDT) にはゾエアの4期およびメガロバの2期、すなわち、プロトメガロバおよびメタメガロバがある。八塚 (1962)

によるとタイワンガザミ (*Neptunus pelagicus LINNAEUS*) のゾエア期は 4 期、メガロバ 2 期である。

口脚類には互いに無関係な成長をする二つの幼生型がある。一つは *Lysiosquilla* および *Cornida* の初期の単純なアンチゾエア (エリクトス) 幼生であり、他の幼生は *Squilla*, *Pseudosquilla*, *Odontodactylus*, *Gonodactylus* などにみられるプショードゾエア (アリマ) である。この幼生の眼には眼柄がある。アンチゾエアおよびプショードゾエアは第 5 期以後互いに類似した構造を示す (DICKIN and COLLEFAX, 1940)。

橈脚類は、成体が数百  $\mu\text{m}$  から数  $\text{mm}$  程度に過ぎない小型の甲殻類である。その孵化幼生は、数対の付属肢を持つ典型的なノープリウスであり、次のコペボダイト期から成体へ成長する。この成体は、高等な甲殻類にみられるゾエアまたはミシス期幼生に相当する形態特性を持ち、橈脚類が甲殻類の中において未分化な下等な段階であることを示している。

以上のような甲殻類にみられる多様な生活史の中において、下等な甲殻類の孵化幼生がノープリウスであることは、それらの遺伝子が未分化であることに原因することも考えられる。けれども、下等な甲殻類である鰐脚類の中でも種によってノープリウス幼生の孵化時期に差があり、高等な甲殻類のカニ類の中でもゾエアおよびメガロバ期の長さに差がみられる。イセエビ類にはノープリオゾーマまたはフイロゾーマがあり、シャコ類にはアンチゾエまたはプショードゾエアなど種によって異なる形態の孵化幼生がみられる。更に、エビ類の中にはクルマエビ類およびサクラエビ類のように孵化幼生に未発育段階であるノープリウスがみられる。このことはクルマエビ類が小型卵を大量に産出する戦略の繁殖生態を持つためであろう。エビ類にみられる孵化幼生の発育段階の差はエビ類の遺伝子の大きさより遺伝情報の差に基づくものと考えられる。このようなことから橈脚類などの下等な甲殻類にみられる幼生の孵化時期は、未分化な遺伝子を含む小型卵産出の繁殖生態に関するものと考えられる。

繁殖生態についてみると節足動物祖先の形質を持つとされる多毛類には水生の節足動物である甲殻類にみられる卵嚢卵産出の習性がない。甲殻類の中で原始的な鰐脚類には卵嚢卵産出および浮性卵産出の生態があり、抱卵習性を持つ高等な十脚類の中で原始的とみられるクルマエビ類は浮性卵を産出する。したがって、橈脚類では卵嚢卵のみでなく浮性卵 (Fig. 10, 11) 産出の性質の種類を含む *Calanoida* が原始的とみられる。休眠卵を含む浮性卵の中には単なる球状の卵の他、卵表面に浮遊および保護のための様々な装置を持つ種々の卵がある。前者は *Calanus*, *Acartia* などに、後者は *Centropages*, *Tortanus* などにみられる卵であり、後者の卵が前者より浮遊機構に関して分化していると考えられる。

休眠卵は原始的な甲殻類の不適環境に対する適応である。このほか、橈脚類の不適環境下の生態には *Harpacticoida* の *Heteropsyllus nunnii* のように被囊を作り、休眠する種 (COULL and GRANDT, 1981), 更に, *Tigriopus japonicus* のように幅広い環境変化に適応して常に卵嚢卵を産出する種が知られている。これらは特異な分化をした種類である。

橈脚類の卵は、小さく卵中には胚発育に充分な卵黄がなく、ノープリウス期段階で孵化する。このノープリウスは、多量の栄養物質を含む卵から孵化したものと異なり、水中生活のため機能

的な運動器官および摂餌器官を持つ必要がある。また、橈脚類は水域のあらゆる場所に出現するので、その環境への適応のために諸器官および体形が変化している。

**体形** ノープリウスは、卵型で孵化するが、発育に従って種特性が明らかになる (Fig. 2, 3)。寄生種および Cyclopoida ノープリウスの体形は、終始基本型の卵型であり、Calanoida ノープリウスは卵型から様々な形態に変化する。比較的単純な体形は *Centropages* および *Acartia* にみられる卵型であり、この *Acartia* 型は前端が偏平である。これは両体側が膨出して五角卵型 (*Tortanus* 型) になり、更に、肥大し、菱卵型 (*Eucalanus elongatus*, *Euchaeta* 型) になる。菱卵型は、伸長し、紡錘型 (*Eucalanus* 型)、更に、伸長した長身型の楔型 (*Rhincalanus*, *Pontella* 型) になる。伸長した体形は、水の抵抗が少なく、直進性に優れている。したがって、この体形を持つ種類は単なる濾過摂餌よりも捕食による動物食の習性が強いとみられる。卵型体は体後部の一部が膨むと西洋梨型 (*Longipedia* 型) になり、突出した体後部が曲ると、腹部屈曲型 (*Calanus* 型) になる。また、後体部が細長く伸長すれば、両生類幼生型 (オタマジャクシ型—*Sinocalanus*, *Temora* 型) になる。卵型および西洋梨型が偏平に変化したのは、Harpacticoida 型の体形である。体形および各種の付属器官は種の形態特徴があり、その成長による変化から種および発育段階が検索できる。

以上のように橈脚類ノープリウスの基本体形は卵型である。しかし、現在、この卵型の体形を持つ種が原始的とはいえない。例えば、寄生種ノープリウスは卵型であり、付属肢および尾部保護装置は退化が進んでいると考えられる単純な形態である。このノープリウスは、寄生生態のために機能的分化が不要であり、退化および消失する過程の形態である。このため卵型の基本体形のノープリウスを持つ種を原始的であるとはいえない。

**尾部保護装置** 寄生種は特殊化した種類であり、そのノープリウスの尾刺毛（触毛）は1対で、最も単純な形状である。これを除き橈脚類ノープリウスにおいては、1対の尾刺毛、尾鉤および腹鉤の *Centropages* 型が単純な形状の尾部保護装置である。この中の尾端の1対の刺毛は左右より背腹に配置している。尾鉤は対称であるが、*Centropages typicus* では成長に従って非対称になる。複雑な形状の尾部保護装置は *Calanus* 型の尾刺毛、尾鉤、腹鉤、側棘などからなるものである。これは鰐脚類のミジンコ類の後体部にみられる尾刺毛、尾爪、側棘列の形状に類似し、更に、多毛類にみられる背、腹、尾端の棘毛および端部纖毛環に相当するものと考えられる (Fig. 9)。

側縁が鋸歯状を呈した尾部の鉤は、*Calanus*, *Centropages* および *Acartia* ノープリウスにみられる。この鋸歯状鉤は多数の小棘の集合によって形成されたものであり、ミジンコ類の体後部に多数存在している。これは、更に、多毛類の纖毛環との関係も考えられる。*Acartia* には、*Calanus* のように腹部の鋸歯状鉤がなく、その位置に纖毛環状の1列の小棘列が出現する。しかし、これは発育後期には消失する。橈脚類においては、体後部の鋸歯状鉤は消失する器官であり、その過程で小棘列が現われたものと考えられる。このことから *Calanus* 型の鋸歯状鉤から *Acartia* および *Centropages* 型のそれが派生したとみられる。このような消失する尾部器官の例として *Longipeida* の1本の中央尾棘がある。

尾部保護装置の非対称性は *Calanoida* の種類のみにみられる。この尾部保護装置は孵化直後の第1期では対称であり、発育とともに非対称型になる。非対称尾部保護装置は *Calanus*, *Centropages* および *Acartia* にみられる対称な尾部保護装置の基本型から派生したと考えられる。例えば、*Calanus* 型の尾部保護装置を基本型とした非対称型装置を持つものとして、右が左より強大になった *Amphascania* グループには *Eucalanus elongatus* があり、左が右より強大になった *Heterarthrandria* グループには *Sinocalanus tenellus* がいる。*Centropages* 型の中では、*Centropages abdominalis* などは対称型であり、これから成長とともに非対称型に変化する *Centropages typicus* 型の尾部保護装置が派生している (Fig. 59)。成体において強い非対称性を示す種が存在することから推測して、*Acartia* ノープリウスの尾部保護装置にも対称型から非対称型化する過程のものが考えられる。しかし、まだその報告例はない。

*Cyclopoida* および *Harpacticoida* ノープリウスの尾部保護装置は体の尾端にある対称な数対の刺毛のみである。この型の尾部保護装置は高等な甲殻類幼生にみられる装置に類似し、橈脚類では分化した形態であろう。

**運動および摂餌器官** 原始甲殻類であるデボン紀の *Lepidocalis* は触角を運動に利用したとみられており、現生種でも原始的な鰐脚類である枝角類が触角を運動に利用する。他の甲殻類でもノープリウスは体の推進に触角を利用する。また、橈脚類ノープリウスも触角を運動器官として利用しているが、その機能は種によって異なり、その分化の程度に差がみられる。

ノープリウスの第1触角は、*Calanoida*においては、多数の刺毛を備えた橈状で長く、体推進の重要な働きをする。この目の *Pseudodiaptomus* の第1触角は、先端に1本の感覚毛があり、感覚器官としての機能が分化している。*Cyclopoida* ノープリウスの第1触角は、*Oncaeae* および *Corycaeus* では長い棒状で、体推進の機能を持ち、*Oithona* および *Cyclops* では短いL字状で、推進力が劣る。このような第1触角は、*Calanoida*に比較し、刺毛数および運動機能が劣っている。*Harpacticoida* ノープリウスの第1触角は、感覚毛を持つ棒状であり、体推進の機能は他の2グループより劣る。これを持つ種類は這い廻る習性にその触角としての本来の機能を活用している。しかし、*Longipedia* は比較的長い第1触角を持ち、このグループでは浮遊の習性が強い (Fig. 4)。

*Calanoida* ならびに *Cyclopoida* ノープリウスの第2触角では底節および基節は咀しゃくの補助器官の働きをする。外枝は水流を起し、餌の捕獲および体推進の役割をしている。*Harpacticoida* ノープリウスの第2触角は、底節および基節が咀しゃくの器官として発達している。内枝は、先端に大きな鉤を持つ鎌状であり、食物を切り裂き、また搔き集める機能を持つ (Fig. 5)。

*Calanoida* ノープリウスは濾過摂餌のために分化した2枝型の大顎を持つ。この外枝は水流を起し、内枝は樹枝状で、食物を濾過、選別する機能がある。底節の食物を碎くため有歯突起はノープリウス期では貧弱であるが、その後期に出現し、成長に従って増大する。この底節以外の形態には、成長によても大きな変化がない。*Cyclopoida* の大顎の底節の咀しゃく突起はノープリウス期にはない。内枝には熊手状の刺毛があり、食物を摑む機能がある。しかし、成体におけるこの大顎は本来の咀しゃく器官として発達する。*Harpacticoida* の中では、ノープリウスの大

顎内枝は消失し、その場所に1個の強大な鉤および数本の刺毛を持つ。これによって大顎は食物を搔き集める働きをする(Fig. 6)。大顎は成体においては食物を碎く本来の口器に発達する(Fig. 57)。花岡(1956)は内枝の変化に基づいてノープリウスの類似性から *Calanus* 型を基本型としている。

橈脚類ノープリウスは、一般に触角が体推進の運動器官を兼ねる。また、大顎も口器より、水流を起こす機能と同時に食物採集の機能を併せて持つ。このような機能の触角および大顎は原始的性質を示す。*Calanoida* グループの大顎は、成体においてもノープリウス期の形態を留め、口器の機能より、水流を起こす運動器官としての機能を残した顎脚である。それゆえ、このような大顎を持つ *Calanoida* グループが橈脚類では原始的とみられる。橈脚類にみられる捕食および寄生の生態は、ノープリウス期の付属肢の機能化、退化などの特異な分化様式をもたらしたと考えられる。

## 6. 2 発育特性と分化

ノープリウスは、孵化直後は卵型の体に第1、第2触角および大顎の3対の付属肢を持つオルトノープリウスである。ノープリウスの第1期は尾端の刺毛(棘)が1対であり、第1触角の先端の刺毛は3本である。第2期では第1触角端節の刺毛は4本になる。この端節の腹縁および背縁の刺毛は、成長に従って増加し、発育段階の1つの指標となる。ノープリウスは第1下顎が出現するとメタノープリウスに変化する。この時期は、*Calanoida* の *Amphascandria* では第4期、*Heterarthrandria*、*Cyclopoida* および *Harpacticoida* では第2～3期である。第1下顎は、このように族および目などに出現期、形状、更に、発育様式に差がみられる。*Harpacticoida* ノープリウスの第1下顎はメタノープリウス後期でも1～2本の腹部刺毛に留まり、*Euterpina* のノープリウス期には出現しない。このため橈脚類における“メタノープリウス”的用語は必ずしも適当ではない。このほか、識別し易い発育段階の指標形質は第2下顎および遊泳脚の出現であり、後体部の装置も発育段階の指標に適している。発育段階の総括的検索は目または族単位で可能である。一般に、一度出現した形態の形質は発育する傾向を示すが、中には成長とともに消失する特異な形質もみられる。

橈脚類では体形、口器、運動器官、感覚器官、尾部保護装置などの外部形態、および産卵、運動、摂餌などの生態に種間の変化がある。その変化の方向は不明である。しかし、橈脚類には系統発生を示す発育の少種が存在し、これを鍵として変化の方向、分化を具体的に論議できる。

*Centropages* の第1下顎は、第4期に数本の刺毛を持つ原基として出現し、後期には2葉の付属肢まで発育する。この発育様式は *Centropages* が属す *Heterarthrandria* より、むしろ *Calanus* が属す *Amphascandria* の特徴である。

*Sinocalanus tenellus* は *Centropagidae* に属す汽水性種である。そのノープリウスは、*Centropages* と異なり、近縁の *Temora* 同様、体後部が伸長し、オタマジャクシ型の体形である。尾端には、*Calanus* 型の左側尾刺毛が強大なものに変形した尾部保護装置がある。第1下顎は、第3期においては1本の刺毛にすぎないが、後期には2葉の付属肢まで発育する *Heterarthrandria*

の特性を示す (Fig. 8)。

この第1下顎の発育様式から *Centropagidae* は、 *Amphascandria* および *Heterarthrandria* の接点であり、また、そのノープリウスが *Heterarthrandria* の非対称尾部保護装置の基本型を示すため、このグループでは原始種と考えられる。更に、*Heterarthrandria* 型の第1下顎の発育に類似した第1下顎が *Cyclopoida* および *Harpacticoida* の *Longipedia* にもみられ、これらと *Centropagidae* との接点が考えられる。

*Longipedia* は、*Harpacticoida* に属し、成体はこの目の形態特性および生態特性を持つ。しかし、ノープリウスは成長、形態および生態が特異である。この *Longipedia* および *Centropages* の成長、更に、形態の検討から橈脚類の原始種、分化の方向が推定される。*Longipedia* の中央尾棘は消失する器官であるが、*Longipedia* の系統発生として一時的に出現したものとみられる。その出現の種特性から *Harpacticoida* においては、分化が *Longipedia* から *Microsetella* および *Euterpina*、更に、*Harpacticoida* の多数種に進んだことが考えられる。

このことは橈脚類の分化の方向を示す鍵となる。すなわち、第1下顎は、1本の腹部刺毛から数本の刺毛を持つ2葉の原基に発育する様式から、ノープリウス全期間を1～2本の未発育の腹部刺毛に留まる様式に変化し、尾部保護装置は、腹棘および強大な尾棘が消失し、数対の尾棘(刺毛)を持つ十脚類型に変化したことが理解される。また、ノープリウスが浮遊性からほふく性に、濾過摂餌からデトリタス摂餌に分化したと考えられ、橈脚類においては第1触角および大顎の運動性の強い種から触角および口器としての機能を持つ種類に分化したと考えられる。

中央尾棘は、橈脚類では特異な存在であり、*Longipedia* 以外にはみられない。これと類似の器官は、*Centropages* の1本の尾刺毛である。この種の尾端には背方に伸びた他の1本の尾刺毛がある。この尾刺毛は *Centropages hamatus* では短小化している。*C. hamatus* は *Centropages* の中では分化が進んでおり、分化の過程における背方に伸びた尾刺毛の退化が考えられる。このようにみて *Longipedia* の中央尾棘の起源として *Centropages* の尾刺毛が想定される (Fig. 58)。

第1下顎の発育様式についてみると *Centropagidae* のそれが、1本の刺毛として出現するその発育様式の原点である。*Longipedia* (*Cyclopoida* 型) は第1下顎が *Calanoida* および *Harpacticoida* 型の中間型であり、*Calanoida* を経て分化したと考えられる。

*Cyclopoida* は、第1下顎が *Longipedia* 同様の発育をすることから *Calanoida* 型からの派生が考えられる。このほか、*Cyclopoida* は、産卵生態、遊泳法、口器の発育、触角の機能、寄生種の存在などから *Calanoida* からの分化が考えられる。

*Calanoida* の形態は変化に富むが、橈脚類の中では原始的な形態および生態を残す種類である。この類の中では *Calanus*, *Centropages* および *Acartia* の対称型が基本型である。しかし、*Heterarthrandria* に属す *Centropagidae* には *Calanus* 型変形の非対称な尾部保護装置を持つ *Sinocalanus*、更に、*Centropages* 型変形の非対称な尾部保護装置を持つ *Centropages typicus* がみられる。*Acartia* 第1下顎の発育は、*Calanoida* では特異であり、*Harpacticoida* 型に近い、更に、*Acartia* 成体には非対称形態の種がいることなどから *Amphascandria* に属する *Calanus* 型が橈脚類の原始型に近いと推測される。

## 橈脚類ノープリウス

*Calanoida* ノープリウスの非対称性は成体に影響する。例えばノープリウスの右側尾部保護装置が強大な時、成体の形態は右側が標準型で、左側が変形し (*Amphascandria*)、ノープリウスの左側尾部保護装置が強大な時、成体の形態は右側が変形した形態になる。対称性の強いノープリウスを持つ *Calanus*, *Cantropages* および *Acartia* の成体は一般に対称の形態であり、この類の基本型を示す。しかし、対称的形態の *Cyclopoida* および *Harpacticoida* はその対称性のゆえに原始的とはいえない。これらは、対称性を示していても、体形、付属肢、遊泳脚などに特異的な変形を示している。

結局、橈脚類は、対称的形態の *Calanoida* グループを基本型とし、それから非対称形に、更に、寄生種を含む *Cyclopoida* および底生の *Harpacticoida* のような対称形を示すが変形した形態を持つグループに分化したと考えられる。ノープリウスに関してみると、これらの分化したグループにみられる単純な形態が分化の進んだ段階にあると考えられる。すなわち、ノープリウスは、成体の個体維持、生活圏拡大のための存在であり、その生活機能を最小限に留めた浮遊物化傾向がある。この現象は、分化、特殊化の進んだ種に著しく、分化の進んだ種のノープリウス形態は孵化直後の単純な形態を留める。原始的産卵生態の浮性卵および耐久卵産出種では、ノープリウスと成体の生活場所に時空的差があり、成体補給群としてのノープリウスは、生活適応が必要であり、その形態に機能性を示すと考えられる。けれども、それは皮相的機能性に過ぎないと考えられる。

## 摘要

橈脚類は、海洋に広く分布し、食物連鎖における一次消費者、仔稚魚餌料、水塊指標種などの重要な役割を果している。橈脚類の研究は、分類の確立した成体が主対象であるが、近年、ノープリウスを含む生活史の研究も増加している。しかし、これはまだ不充分であり、橈脚類、および微小動物プランクトン生態研究の隘路になっている。本論文では、九州北部沿岸に出現する橈脚類の主要な目である *Calanoida*, *Cyclopoida* および *Harpacticoida* ノープリウスの成長ならびに形態を研究し、分類するとともに、その尾部保護装置、第1下顎などの発育様式、産卵、運動、摂餌などの生態を比較検討し、橈脚類の原始型および分化を研究した。

ノープリウスは、卵嚢卵の他、卵表面に棘、膠状物質、莢などを持つ浮性卵から孵化する。ノープリウスは6期があり、それは、第1触角端節の刺毛数、体尾端の刺毛(棘)数、第1下顎の発育、遊泳脚の出現などから識別出来る。ノープリウスは次のコペポダイト5期を経て成体になる。

ノープリウス形態は、基本型の卵型の他、米粒型、偏平卵型、円盤型、西洋梨型、腹部屈曲型、両生類幼生型、前端偏平卵型、五角卵型、肥大菱卵型、紡錘型、楔型などがある。尾部保護装置および付属肢からみたその形態は、対称尾部保護装置型、非対称尾部保護装置型、長尾触毛型、橈状触角型、棒状触角型、短触角型などである。これらの形態特性からノープリウスは分類される。例えば、短棒状触角を持つ偏平卵型種は *Harpacticocida* グループ、棒状触角を持つ卵型または米粒型種は *Cyclopoida* グループ、刺毛の多い橈状触角および非対称尾部保護装置を持つ多

様な形態の種類は *Calanoida* グループである。寄生種のノープリウスは、刺毛の少ない触角および外側に曲がった1対の尾刺毛を持つ卵型である。これらの形態はその運動、摂餌などの生態と密接な関係がある。

ノープリウスの生態は、浮遊一濾過摂餌型 (*Calanus* 型)、準浮遊一擬肉食型 (*Cyclops* 型)、準浮遊一雜食型 (*Harpacticus* 型)、準浮遊一油球栄養型 (*Euchaeta* 型)、擬浮遊一油球栄養型 (*Caligus* 型)、などに分類される。

ノープリウスの形態は、孵化直後は卵型の基本型であり、成長に伴って変化する。しかし、特殊化した寄生種のノープリウスは、後期においても卵型であり、卵型を示す種が必ずしも原始種ではない。本論文では、飼育中に観察できた系統の発生過程の形態変化を示す *Longipedia* などの2、3種を鍵としてノープリウスの成長に伴う形態変化を比較し、原始型を検討した。

橈脚類は主に卵嚢卵を産出するが、*Calanoida* の中には、浮性卵産出種のほか、原始的鰓脚類にみられる両型の産卵生態を示す種が存在する。浮性卵出種は、エビ類の中でのクルマエビ類の産卵生態からみて原始的であり、その卵からの孵化幼生も原始的段階と考えられる。

尾部保護装置についてみると、*Calanoida* ノープリウスの中で *Calanus*, *Acartia*, *Centropages* 型は対称型グループに属している。これらの尾鈎には共通の小鋸歯構造がある。非対称型グループの *Eucalanus* (*Amphascandria* 族) および *Sinocalanus* (*Heterarthrandria* 族) 型尾部保護装置は *Calanus* 型変形であり、*Calanus* 型が一つの原型とみられる。*Cyclopoida* および *Harpacticoida* ノープリウスの尾部保護装置は十脚類幼生型である。這い廻る生態の *Harpacticoida* の中で浮遊性の *Longipedia* ノープリウスには強い中央尾棘がある。しかし、それは *Longipedia weberi* では後期には消失する。また、その痕跡は底生の *Microsetella* 初期ノープリウスの尾端にもみられる。このことから *Harpacticoida* ノープリウスの分化は浮遊種から底生種に進んだものと推測される。

*Harpacticoida* ノープリウスの第1下顎は、一般に、数本の刺毛であるが、*Euterpina* には出現しない。逆に *Longipedia* ノープリウスの第1下顎は、第2期に1本の刺毛として出現し、後期には2葉の器官まで発育する。*Cyclopoida* ノープリウスの第1下顎は *Longipedia* 同様の発育をする。*Calanoida* ノープリウスの第1下顎は、*Amphascandria* では第4期に数本の刺毛の原基、*Heterarthrandria* では第2～第3期に1本の刺毛として出現する。しかし、*Centropagidae* (*Heterarthrandria*) では *Centropages* が *Amphascandria* 型、*Sinocalanus* が *Heterarthrandria* 型第1下顎の発育を示す。以上のことからノープリウスの尾部保護装置および第1下顎発育様式は *Calanoida* の *Amphascandria* 型が *Heterarthrandria*, *Cyclopoida*, *Harpacticoida* 型に分化したものと考えられる。

橈脚類の分化は、ノープリウスについてみると形態の単純化、発育段階一部の省略、生態の特殊化などによって特徴づけられる。このような複雑な要因から現在、浮遊生活適応の複雑な形態のノープリウスを持つ *Calanus* グループが高い分化段階であり、単純な形態のノープリウスを持つ *Cyclops* グループが原始的であるとはいえない。

橈脚類は、ノープリウスの形態、生態などから判断して、祖先型から原始性を保つ *Calanoida*

の *Calanus*, *Centropages*, *Acartia* などが分化し、これらの祖先から Harpacticoida の *Longipedia*, Cyclopoida の *Cyclops* および *Oithona* が分化し、次に寄生種が派生したものと推察される。

## 謝 辞

終わりに臨み、本研究の端緒を与えられた恩師田中於菟彦博士に対し、謹んで感謝の意を表すとともに、本論文について終始懇篤なる助言と校閲の労を執られた九州大学教授、板沢靖男博士を始め、塚原博博士、平島義宏博士、ならびに九州大学助教授、松浦修平博士に深厚な謝意を表する。更に、本論文作成にあたり終始多大の御援助、御配慮された南西海区水産研究所赤潮部長安楽正照博士に衷心より御礼申し上げる。

## 文 献

- 1) ALVEREZ, V. and H. G. KEULMANI, 1969: Naupliar development of *Pseudodiaptomus ardjuna* BREHM (Copepoda). *Crustaceana*, **18**, 269-276.
- 2) 安楽正照, 1963: 橋脚類の食性について(総説). 日本プランクトン研連会報. **9**, 5-35.
- 3) BARNES, R. D., 1968: Invertebrate zoology. SANDERS Co., Philadelphia and London, x+743pp.
- 4) BERNARD, M., 1963: Le cycle vital en laboratoire d'un copépode pélagique de Méditerranée *Euterpinia acutifrons* CLAUS. *Pelagos*, **1**, 35-48.
- 5) BERNARD, M., 1963: Le développement nauplien de deux copépodes carnivores *Euchaeta marina* (PRESTANDER.) et *Candacia armata* (BOECK). *Pelagos*, **2**(1), 51-71.
- 6) BJÖRNBERG, T. K. S., 1965: Observation on the development and the biology of the Miraciidae DANA (Copepoda: Crustacea). *Bull. Mar. Sci.* **15**(2), 512-520.
- 7) BJÖRNBERG, T. K. S., 1966: The developmental stages of *Undinula vulgaris* (DANA) (Copepoda). *Crustaceana*, **11**(1), 65-76.
- 8) BJÖRNBERG, T. K. S., 1967: The larvae and young forms of *Eucalanus* DANA (Copepoda) from tropical Atlantic water. *Crustaceana*, **12**(1), 59-73.
- 9) BJÖRNBERG, T. K. S., 1972: Developmental stages of some tropical and subtropical planktonic marine copepods. Studies on the fauna of Curaçao and other Caribbean Islands. **40**(136), 1-185.
- 10) BREWER, R. H., 1964: The phenology of *Diaptomus stagnalis* (Copepoda: Calanoida): the development and the hatching of the egg stage. *Physiol. Zoology*, **37**(1), 1-20.
- 11) CAMPBELL, M. H., 1934: The life history and post embryonic development of the copepods, *Calanus tonsus* BRADY and *Euchaeta japonica* MARUKAWA. *J. Biol. Bd. Can.*, **1**(1), 1-65.
- 12) CANOVER, R. J., 1965: Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. *Bull. Bing. Ocean. Coll., Peab. Mus. Nat. Hist. Yale. Univ.*, **15**, 157-283.
- 13) 千葉卓夫, 1956: 橋脚類の発生並びに分類に関する研究. 水産講習所研究報告, **6**(1), 1-90.
- 14) CLAUS, C., 1893: Ueber die Entwicklung und System der Pontelliden. *Arb. Zool. Inst. Wien.*, **10**, 233-282.
- 15) COOLEY, J. M., 1971: The effect of temperature on the development of resting eggs of *Diaptomus pregonensis* LILLJ. (Copepoda: Calanoida). *Limnol. Oceanogr.*, **16**(6), 921-926.
- 16) CORKETT, C. J. and E. J. ZILLIOUX, 1975: Studies on the effect of temperature on the egg laying of

古賀

- three species of calanoid copepods in the laboratory (*Acartia tonsa*, *Temora longicornis* and *Pseudocalanus elongatus*). Bull. Plankton Soc. Japan, **21**(2), 13-21.
- 17) COULL, B. C. and J. GRANT, 1981: Encystment discovered in a marine copepod. Science, **212**(4492), 342-344.
- 18) CRISAFI, P. P., 1965: Les copépodes du détroit de messine oeufs, études naupliens et segmentation du corps du copépode pélagique *Pontella mediterranea* CLAUS. Comm. Int. Explor. Sci. Mer Méditerr., Rapp. et P. V., **18**(2), 412-416.
- 19) DAHL, E., 1956: On the differentiation of topography of the crustacean head. Acta Zoologica, **37**, 123-192.
- 20) DAVIS, C. C., 1943: The larval stages of the calanoid copepod *Eurytemora hirundoides* (NORDQUIST). Publ. Chesapeake Biol. Lab., **58**, 1-52.
- 21) EL-MAGHRABY, A. M., 1964: The developmental stages and occurrence of the copepod *Euterpinus acutifrons* in the marine environment of Alexandria, U. A. R. Annales and Mag. Nat. Hist Series 13, **7**(76), 223-233.
- 22) ELSTAR, H. J., 1932: Monographische Studien an *Heterocope weismanni* IMHOFF. I. Postembryonal-Entwicklung und Morphologie. Inter Rev. der Ges. Hydrob. und Hydrol., **27**, 177-233.
- 23) FRASER, J. H., 1936: The occurrence ecology and life history of *Tigriopus fulvus* (FISCHER). J. Mar. Biol. Ass. U. K., **20**, 523-536.
- 24) GAUDY, P. R., 1961: Note sur les stades larvaires de *Temora stylifera* DANA. Rec. Trav. St. Mar. End., Bull. **22**(36), 115-122.
- 25) GAULD, D. T., 1958: Swimming and feeding in Crustacean larvae: The nauplius larva. Proc. Zool. Soc. London, **132**, 31-50.
- 26) GIBBONS, S. G. and H. S. OGILBY, 1933: The development stages of *Oithona helgolandica* and *Oithona spinirostris*, with a note on the occurrence of body spines in Cyclopoid nauplii. J. Mar. Biol. Ass. U. K., **18**, 529-550.
- 27) GIBSON, V. R. and G. D. GRICE, 1976: Developmental stages of *Pontella medi* WHEELER (Copepoda: Calanoida). J. Fish. Res. Board Can., **33**(4), 847-854.
- 28) GIESBRECHT, W., 1892: Systematik und Faunistik der Pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-abchnitte. Fauna u. Flora Neapel, **19**, ix+831pp.
- 29) GONZALEZ, S. A., 1968: Desarrollo larvario de *Diaptomus proximus* KIEFER (Copepoda, Calanoida). Hydrobiologia, **32**, 528-544.
- 30) GOSWAMI, S. C., 1975: Metamorphosis of two species of genus *Oithona* BAIRD (Copepoda). Indian J. Mar. Sci., **4**, 60-67.
- 31) GRICE, G. D., 1968: The developmental stages of *Pseudodiaptomus coronatus* WILLIAMS (Copepoda, Calanoida). Crustaceana, **16**, 291-301.
- 32) GURNEY, R., 1930: The larval stages of the copepod *Longipedia*. J. Mar. Biol. Ass. N. S., **16**(2), 461-474.
- 33) GURNEY, R., 1934: The development of *Rhincalanus*. Discovery Rep., **9**, 207-214.
- 34) 花岡 資, 1940: Harpacticoid Copepoda 2種の繁殖及び変態. 水産学会報, **8**(1), 32-44.
- 35) 花岡 資, 1942a: 真正橈脚類の生殖 I. 科学, **9**(13), 494-496.
- 36) 花岡 資, 1942b: 真正橈脚類の生殖 II. 科学, **9**(14), 533-536.
- 37) 花岡 資, 1944a: 淡水産 Cyclops 属 nauplius. 水産学会報, **9**, 109-137.
- 38) 花岡 資, 1944b: Copepoda nauplius の脱皮成長. 水産学会報, **9**, 139-151.
- 39) 花岡 資, 1952a: 独立生活橈脚類のノーブリウスに関する研究. 内水研報告, **1**, 1-36.
- 40) 花岡 資, 1952b: *Oncaea mediterranea* 並 *Corycaeus* sp. の nauplius. 内水研究報告, **1**, 37-41.
- 41) HEBERER, G., 1924: Die Spermatogenese der Copepoden. I. Die Spermatogenese der Centropagiden

- nebst Anhang die Oogenese der *Diaptomus castor*. Z. wiss. Zool., **123**, 555-646.
- 42) HEBERER, G., 1932a: Die Spermatogenese der Copepoden. II. Das Conjugations und Reduktionsproblem in der Spermatogenese der calanoiden Copepoden, mit einem Anhang über die Spermatogenese von *Sapphirina ovatolanceolata* (DANA). Z. wiss. Zool., **142**(4), 191-253.
- 43) HEBERER, G., 1932b: Untersuchungen über Bau und Funktion der Genitalorgane der Copepoden. I. Der männliche Genitalapparat der calanoiden Copepoden. Z. mikr. anat. Forsch., **31**(2-3), 250-424.
- 44) HEEGAARD, P., 1947: Contribution to the phylogeny of the arthropods. Copepoda. Skrif. Univ. Zool. Mus. København, **8**, 236pp., 27pls..
- 45) HAQ, S. M., 1965: Development of the copepod *Euterpinia acutifrons* with special reference to dimorphism in the male. Proc. Zool. Soc. London, **144**, 175-201.
- 46) HIRAKAWA, K., 1974: Biology of a pelagic harpacticoid copepod, *Microsetella norvegica* BOECK in Oshoro Bay, Hokkaido. Bull. Plankton Soc. Japan, **21**(1), 41-54.
- 47) 弘田禮一郎・宇野修次, 1977: 天草松島近海における橈脚類浮遊卵の季節的消長. 日本プランクトン学会報, **24**(2), 1—8.
- 48) 藤永元作, 1935: 車蝦属 (*Penaeus*) の研究. 第1報, クルマエビ (*Penaeus japonicus* BATE) の発生, (1). 早鞆水産研究報告, **1**, 51pls., 21pls..
- 49) HUDINAGA, M., 1942: Reproduction, development and rearing of *Penaeus japonicus* BATE. Japan. J. Zool., **10**(2), 305-392, 16-46pls..
- 50) 藤永元作・笠原 崑, 1942: タテジマフジツボの飼育と変態. 動物学雑誌, **54**(3), 108—118.
- 51) ITO, T., 1970: The biology of a harpacticoid copepod, *Tigriopus japonicus* MORI. Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool., **17**(3), 474-500.
- 52) 岩崎英雄・加藤 仁・藤山虎也, 1977: 海産橈脚類, *Acartia clausi* GIESBRECHT の飼育—I. 成熟および産卵に影響する諸要因. 日本プランクトン学会報, **24**(1), 55-61.
- 53) JOHNSON, M. W., 1934a: The life history of the copepod, *Tortanus discaudatus* (THOMPSON & SCOTT). Biol. Bull., **67**(1), 182-200.
- 54) JOHNSON, M. W., 1934b: The developmental stages of the copepod, *Epilabidocera amphitrites* McMURRICH. Biol. Bull., **77**(3), 466-483.
- 55) JOHNSON, M. W., 1935: The developmental stages of *Labidocera*. Biol. Bull., **68**(3), 397-421.
- 56) JOHNSON, M. W., 1937: The developmental stages of the copepod, *Eucalanus elongatus* DANA var. *bungii* GIESBRECHT. Trans. Amer. Micros. Soc., **56**(1), 79-98.
- 57) JOHNSON, M. W., 1948: The postembryonic development of the copepod, *Pseudodiaptomus euryhalinus* JOHNSON and its phylogenetic significance. Trans. Amer. Micros. Soc., **67**(4), 319-330.
- 58) JOHNSON, M. W., 1965: The nauplius larvae of *Pontellopsis occidentalis* ESTERLY (Copepoda, Calanoida). Trans. Am. Micros., **84**(1), 43-48.
- 59) JOHNSON, M. W., 1966: The nauplius larvae of *Eurytemora herdmani* THOMPSON & SCOTT, 1897 (Copepoda, Calanoida). Crustaceana, **11**(3), 307-313.
- 60) JOHNSON, M. W., 1967: Some observations on the hatching of *Tortanus discaudatus* eggs subjected to low temperatures. Limnol. and Oceanogr., **12**(3), 405-410.
- 61) JOHNSON, M. W. and B. J. OLSON, 1948: The life history and biology of a marine harpacticoid copepod, *Tisbe furcata* (BAIRD). Biol. Bull., **95**(3), 320-332.
- 62) 笠原正五郎, 1962: 寄生橈脚類, イカリムシ (*Lernaea cyprinacea* L.) の生態と養魚池におけるその被害防除に関する研究. 東大水実業績, 第3号, 103—196.
- 63) KASAHARA, S., S. UYE and T. ONBÉ, 1974: Calanoid copepod eggs in sea-bottom muds. Mar. Biol., **26**(2), 167-171.
- 64) KASAHARA, S., S. UYE and T. ONBÉ, 1975: Calanoid copepod eggs in sea-bottom muds. II. Seasonal cycles of abundance in the populations of several species of copepods and their eggs in the Inland

古賀

- Sea of Japan. Mar. Biol., **31**, 25-29.
- 65) KASAHARA, S., S. UYE and T. ONBE, 1975b: Calanoid copepod eggs in sea-bottom muds. III. Effects of temperature, salinity and other factors on the hatching of resting eggs of *Tortanus forcipatus*. Mar. Biol., **31**, 31-35.
- 66) 北島 力, 1973 : コベボーダの大量増殖の試験的試み. 日本プランクトン学会報, **20**(1), 54-60.
- 67) KOGA, F., 1960a: The developmental stages of nauplius larvae of *Pareuchaeta russelli* (FARRAN). Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., **26**(8), 792-796.
- 68) 古賀文洋, 1960b : *Centropages abdominalis* SATO のノープリウス幼生. 日本誌, **26**(9), 877-881.
- 69) KOGA, F., 1968a: On the pelagic eggs of Copepoda. Jour. Oceanogr. Soc. Japan, **24**(1), 16-20.
- 70) KOGA, F., 1968b: On the nauplius of *Undinula vulgaris* (DANA), (Copepoda, Calanoida). Jour. Oceanogr. Soc. Japan, **24**(4), 173-177.
- 71) 古賀文洋, 1970a : *Tigriopus japonicus* MORI かいあし類の生活史について. 日本海洋学会誌, **26**(1), 11-21.
- 72) KOGA, F., 1970b: On the nauplius of *Centropages yamadai* MORI, Copepoda. Jour. Oceanogr. Soc. Japan, **26**(4), 195-202.
- 73) 古賀文洋, 1971 : カイアシ類(甲殻類)の季節変動の研究. 九大水産実験所報告, **1**, 61-74.
- 74) 古賀文洋, 1973 : コベボーダの飼育による生活史の研究. 特にノープリウスについて. 日本プランクトン学会報, **20**(1), 30-40.
- 75) 古賀文洋, 1975 : 魚類の初期餌料としての動物プランクトンの探索と大量培養の研究一Ⅱ. 昭和48年度福水試研業報, 171-186.
- 76) 古賀文洋, 1976 : 魚類の初期餌料としての動物プランクトンの探索と大量培養研究一Ⅲ. 昭和49年度福水試研業報, 129-143.
- 77) 古賀文洋, 1977a : 魚類の初期餌料としての動物プランクトンの探索と大量培養研究一Ⅳ. 昭和50年度福水試研業報, 89-100.
- 78) 古賀文洋, 1977b : マダイ種苗生産技術の現状と問題点 Ⅳ-3. コベボーダの生産. 日本資源保護協会, 東京, 138-143.
- 79) 古賀文洋, 1978 : 魚類の初期餌料としての動物プランクトンの探索と大量培養一Ⅴ. 昭和51年度福水試研業報, 124-132.
- 80) 古賀文洋, 1979a : 魚類の初期餌料としての動物プランクトンの探索と大量培養一Ⅵ. 昭和52年度福水試研業報, 77-85.
- 81) 古賀文洋, 1979b : 餌料用動物プランクトンの大量培養Ⅴ. ティグリオフス (*Tigriopus japonicus*) の培養. 水産増殖叢書, **28**, 64-77. 日本水産資源保護協会, 東京.
- 82) 古賀文洋, 1979c : 魚類の初期餌料. 水産技術と経営, **25**(7), 75-88.
- 83) 古賀文洋, 1980 : 釣川地先海域総合調査1. 環境生物(a)プランクトン, 昭和53年度福水試研業報, 62-65.
- 84) 古賀文洋, 1981 : チグリオフスの培養・増殖, **18**(7), 54-57.
- 85) 古賀文洋・渡辺一民・大隈 迪・一松正直, 1972 : イシガレイ・マコガレイの種苗生産基礎試験. 昭和46年度福水試研業報, 225-230.
- 86) 古賀文洋・渡辺一民・大隈 迪・一松正直, 1973a : マダイ種苗生産基礎試験. 昭和47年度福水試研業報, 96-99.
- 87) 古賀文洋・渡辺一民・大隈 迪・一松正直, 1973b : イシガレイ・マコガレイ種苗生産基礎試験. 昭和47年度福水試研業報, 100-103.
- 88) 古賀文洋・渡辺一民・大隈 迪, 1974 : 魚類の初期餌料としての動物プランクトンの探索と大量培養の研究一. 昭和47年度福水試研業報, 104-115.
- 89) 古賀文洋・大内康敬, 1975 : 遠賀地区漁業振興調査Ⅱ. 生物生産の特性. 昭和48年度福水試研業報, 96-99.

- 90) LAWSON, T. J. and G. D. GRICE, 1970: The developmental stages of *Centropages typicus* KRØYER (Copepoda, Calanoida). *Crustaceana*, **18**, 187-208.
- 91) LAWSON, T. J. and G. D. GRICE, 1973: The developmental stages of *Paracalanus crassirostris* DAHL, 1894 (Copepoda, Calanoida). *Crustaceana*, **24**, 43-56.
- 92) LEBOUR, M. V., 1916: Stages in the life history of *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS), experimentally reared by Mr. L. R. CRAWSHAY in the Plymoush laboratory. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **11**(1), 1-17.
- 93) LEBOUR, M. V., 1925: The Euphausiidae in the neighbourhood of Plymouth. II. *Nyctiphantes couchii* and *Meganyctiphantes norvegica*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **8**, 810-829, 9pls.
- 94) LEBOUR, M. V., 1928: Studies of the Plymouth Brachyura II. The larval stages of *Ebalia* and *Pinnotheres*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **15**, 109-122.
- 95) LINQUIST, A., 1959: Studien ueber das Zooplankton der Bottensee I. Nauplien und Copepoditen von *Limnocalanus grimaldii* (DE GUERNE) (Copepoda, Calanoida). *Rep. Inst. Mar. Res. Lysekil. Stockholm, Ser. Biol.*, **10**, 1-19.
- 96) LOPEZ, C. W., 1980: Description of the larval stages of *Tisbe cucumariae* (Copepoda; Harpacticoida) and comparative development within the Genus *Tisbe*. *Mar. Biol.*, **57**(2), 61-71.
- 97) LOWNDES, A. G., 1935: The swimming and feeding of certain calanoid copepods. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1935, papers, 687-715.
- 98) MACDONALD, R. M. A., 1928: The life history of *Thysanoessa raschi*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **15**, 57-79, 7pls.
- 99) MALAQUIN, A., 1901: Le parasitisme évolutif des Monstrillides (Crustacés Copepodes). *Arch. Zool. Exp. Gén.* 3, Sér. 9, 81-232, 7pls..
- 100) MARSHALL, S. M. and A. P. ORR, 1952: On the biology of *Calanus finmarchicus*. VII. Factors affecting egg production. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **30**, 527-548.
- 101) MARSHALL, S. M. and A. P. ORR, 1954: Hatching in *Calanus finmarchicus* and some other copepods. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **33**, 393-410.
- 102) MARSHALL, S. M. and A. P. ORR, 1955: The biology of a marine copepod. OLIVER & BOYD, Edinburg, vii + 188pp..
- 103) 丸川久俊, 1933: たらばがに調査. 水産試験場報告, 152pp., 19pls..
- 104) 松平近義, 1957: Copepoda (*Sinocalanus tenellus*) の培養とその観察. 日本プランクトン連絡協誌, 5号. 1—6.
- 105) 森 眩似, 1929: 朝鮮海峡附近より採集せし浮遊橈脚類に就きて, 及び二新種の記載 (その二). 動物学雑誌, **41**(487), 192—212, 図版VII-X.
- 106) MORI, T., 1937: The pelagic copepoda from the neighbouring waters of Japan. 養賢堂, 東京, 150pp. +80pls..
- 107) MORI, T., 1938: *Tigriopus japonicus*, a new species of neritic Copepoda, *Zool. Mag. (Japan)*, **50**(5), 294-295, pl. IX.
- 108) MURPHY, H. E., 1923: The life history *Oithona nana*, reared experimentally. *Univ. Calif. Publ. Zool., Berkeley*, **22**(13), 449-454.
- 109) NICHOLLS, A. G., 1933: On the biology of *Calanus finmarchicus* 1. Reproduction and seasonal distribution in the Clyde Sea-area during 1932. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **19**, 83-110.
- 110) NICHOLLS, A. G., 1934: The developmental stages *Euchaeta norvegica* BOECK. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, **54**(1), 31-50.
- 111) NICHOLLS, A. G., 1935: The larval stages of *Longipedia coronata* CLAUS, *L. scotti* G. O. SARS, and *L. minor* T. and A. SCOTT, with a description of the male of *L. scotti*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **20**, 29-45.
- 112) NICHOLLS, A. G., 1941: The developmental stages of *Metis jousseaumei* (RICHARD) (Copepoda,

古賀

- Harpacticoida). Annals and Mag. Nat. Hist., Ser. 11, 317-328.
- 113) OBERG, M., 1906: Die Metamorphose der Plankton-copepoden der Kieler Bucht. Wiss. Meeresuntersuch. Abt Kiel, 9, 37-175.
- 114) ODUM, E. P., 1953: 生態学の基礎. 朝倉書店, 東京, 432pp..
- 115) 大森 信, 1970: 海洋動物プランクトンの生産生態研究の問題. さくらえび研究に関する連絡. 日本海洋学会誌, 26(4), 242-252.
- 116) PINE, R. L., 1934: Metamorphoses of *Cyclops virides*. Trans. Amer. Microsc. Soc., 53, 286-792.
- 117) RILEY, G. A., 1946: Factors controlling phytoplankton populations on Georges Bank. J. Mar. Res., 6(1), 54-73.
- 118) RILEY, G. A., 1947: A theoretical analysis of the zooplankton population of Georges Bank. J. Mar. Res., 6(2), 104-113.
- 119) RILEY, G. A. and D. F. BAMPS, 1946: Phytoplankton and zooplankton relationship on Georges Bank. J. Mar. Res., 6(1), 33-47.
- 120) SANDERS, H. L., 1963a: The Cephalocarida. Functional morphology, larval development, comparative external anatomy, Mem. Connecticut Acad. Arts Sci., 15, 1-80.
- 121) SANDERS, H. L., 1963b: Phylogeny and evolution of Crustacea. XIII. Significance of the Cephalocarida. Mus. Camp. Zool., Camb. Mass. Sp. Publ. 1963, 163-175.
- 122) 佐藤忠勇, 1913: 浮遊性橈脚類(其一), 水産調査報告, 第1冊. 北水試, 79pp.+8pls.
- 123) SAZHINA, L. J., 1968: On hibernating eggs of marine Calanoida. Zool. Zh., 47(10), 1554-1556.
- 124) SNORDGRASS, R. E., 1956: Crustacean metamorphoses. Smith. Misc. Coll., 131(10), 1-78.
- 125) SØMME, J. D., 1934: Animal plankton of the Norwegian coast waters and the open sea. I. Production of *Calanus finmarchicus* (GUNNER.) and *Calanus hyperboreus* (KRØYER) in the Lofoten area. Rep. Norw. Fish. and Mar. Invest., 6(9), 1-163.
- 126) STEUER, R., 1935: Postembryonalentwicklung von *Rhincalanus gigas* BRADY. Akad. d. Wiss., Abt. 1, 144(7-8), 383-390.
- 127) 武田信之, 1939: 海産橈脚類 *Tigriopus japonicus* MORI の雌雄性に及ぼす外界の影響. I. 塩素加里の作用に就て(予報). 動物学雑誌, 51(1), 1-13.
- 128) 武田信之, 1941a: 海産橈脚類 *Tigriopus japonicus* MORI の雌雄性に及ぼす外界の影響(I)塩素酸加里及び塩化加里の影響. 動物学雑誌, 53(1), 22-31.
- 129) 武田信之, 1941b: 海産橈脚類 *Tigriopus japonicus* MORI の雌雄性に及ぼす外界の影響(II)クロレトノ, 抱水クロラール及びデュードチロジンの影響. 動物学雑誌, 53(3), 158-170.
- 130) 武田信之, 1948: 海産橈脚類 *Tigriopus japonicus* MORI の雌雄性に及ぼす外界の影響(III)温度の影響及び水棲無脊椎動物の性決定に関する一般的な考察. 生物, 3(1), 12-21.
- 131) 武田信之, 1954: 海産橈脚類 *Tigriopus japonicus* MORI における温度適応. 生理生態, 6(1), 49-54.
- 132) 高野秀昭, 1968: かわった養殖. シオダマリミジンコ. 養殖, 5(8), 105-108.
- 133) TAKANO, H., 1971: Breeding experiments of marine littoral copepod. *Tigriopus japonicus* MORI. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 64, 71-81.
- 134) 田中於菟彦, 1935: 相模湾の橈脚類 Fam. Eucalanidae I. 水産学会報, 6(3), 142-154.
- 135) 田中於菟彦, 1957: 対馬暖流のプランクトン. 第1報日本海の浮遊性橈脚類, 32pp., I-Vpls..
- 136) TANAKA, O., 1956a: The pelagic copepods of the Izu region, middle Japan. Systematic account I. Family Calanidae and Eucalanidae. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 5(2), 251-272.
- 137) TANAKA, O., 1956b: The pelagic copepods of the Izu region, middle Japan. Systematic account II. Family Paracalanidae and Pseudocalanidae. Seto Mar. Biol. Lab., 5(3), 367-406.
- 138) TANAKA, O., 1958: The pelagic copepods of the Izu region, middle Japan. Systematic account V. Family Euchaetidae. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 6(3), 328-367.
- 139) TANAKA, O., 1963: The pelagic copepods of the Izu region, middle Japan. Systematic account IX.

Family Centropagidae, Pseudodiaptomidae, Temoridae, Metridiidae and Lucicutiidae. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 11(1), 7-55.

- 140) 田中於菟彦・古賀文洋, 1958 : 対馬暖流開発調査報告書 第2輯 卵・稚魚・プランクトン篇, 第4章 浮遊性橈脚類の出現種 (長崎近海に出現するその他の動物プランクトン), 水産庁. 132—137.
- 141) TANAKA, O., F. KOGA, H. IRIE and S. IIZUKA, 1961 : The fundamental investigation on the biological productivity in the north west of Kyushu I. The investigation on plankton. Records of oceanographic works in Japan. Sp. No. 5, 1-57.
- 142) TANAKA, O., F. KOGA, H. IRIE, S. IIZUKA, Y. DOTU, K. UCHIDA, S. MITO, S. KIMURA, O. TABETA and S. IMAI, 1962 : The fundamental investigation on the biological productivity in the north west of Kyushu II. Study on plankton productivity in the neighbouring waters of Genkai-nada region. Records of oceanographic works in Japan. Sp. No. 6, 1-20.
- 143) THIA-ENG, C., 1927 : The developmental stages of *Tisbe longisetosa* GURNEY, 1927 (Copepoda, Harpacticoida). Crustaceana, 28(2), 158-167.
- 144) TOKIOKA, T. and R. BIERI, 1966 : Juveniles of *Macrosetella gracilis* (DANA) from clumps of *Trichodesmium* in the vicinity of Seto. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 14(3), 177-184.
- 145) 時岡 隆・鈴木武文, 1939 : タイドプールに棲む橈脚類の1種 *Tigriopus japonicus* MORI に関する小観察. 生態学研究. 5. 152—159.
- 146) UCHIMA, M., 1979 : Morphological observation of developmental stages in *Oithona brevicornis* (Copepoda, Cyclopoida). Bull. Plankton Soc. Japan, 26(2), 59-76.
- 147) UMMERKUTTY, A. N. P., 1960 : Studies on Indian copepods 2. An account of the morphology and life history of a harpacticoid copepod, *Tisbintra jonesi*, sp. Nov. from the Gulf of Mannar. J. Mar. Biol. Ass. India, 2(2), 149-164.
- 148) UMMERKUTTY, A. N. P., 1964 : Studies on Indian copepods 6. The post-embryonic development of two calanoid copepods, *Pseudodiaptomus aurivilli* CLEVE and *Labidocera bengalensis* KRISHNASWAMY. J. Mar. Biol. Ass. India, 6(1), 48-60.
- 149) UYE, S. and T. ONBÉ, 1975 : The developmental stages of *Pseudodiaptomus marinus* SATO (Copepoda, Calanoida) reared in the laboratory. Bull. Plankton Soc. Japan, 21(2), 1-12.
- 150) VON BONDE, C. and J. M. MARCHAND, 1935 : The natural history and utilization of the Cape crawfish, kreef or spiny lobster, *Jasus (Polinurus) lalandii* (MILNE EDWARDS) ORTMANN. Dep. Com. and Ind., Fish. Mar. Biol. Sur. Div. Fish. Bull., 1, 55pp., 8pls., 9maps.
- 151) WILSON, C. B., 1921 : The north American semiparasitic copepods of the genus *Clausidium*. Proc. U. S. Nat. Mus., 59, 425-431, 2pls..
- 152) WILSON, C. B., 1932 : The copepods of the Woods Hole region Massachusetts. U. S. Nat. Mus., Bull. 158, xix+635pp., 41pls..
- 153) 山路 勇, 1966 : 日本海洋プランクトン図鑑. 保育社, 東京. x+24+369pp..
- 154) 八塚 剛, 1962 : カニ類とくにタイワンガザミ *Neptunus pelagicus* L. の幼生の人工飼育に関する研究. 宇佐臨海研報, 9(1), 1—88.
- 155) ZILLIOUX, E. J., 1969 : A continuous recirculating culture system for Planktonic copepods. Mar. Biol., 4, 215-218.
- 156) ZILLIOUX, E. J. and N. LACKIE, 1970 : Advances in the continuous culture of planktonic copepods. Helgol. Wiss. Meeres., 21, 401-444.