



Title	日本海富山湾とその周辺海域における浮遊性小型カイアシ類ノープリウス幼生に関する生物学および生態学的研究
Author(s)	高橋, 卓
Citation	北海道大学. 博士(水産科学) 甲第13735号
Issue Date	2019-09-25
DOI	10.14943/doctoral.k13735
Doc URL	<a href="http://hdl.handle.net/2115/89433">http://hdl.handle.net/2115/89433</a>
Type	theses (doctoral)
File Information	Takashi_Takahashi.pdf



[Instructions for use](#)

日本海富山湾とその周辺海域における浮遊性小型カイアシ類  
ノープリウス幼生に関する生物学および生態学的研究

(Biological and ecological study on planktonic copepod nauplii  
in and around Toyama Bay, central Japan Sea)

北海道大学大学院水産科学院

海洋生物資源科学専攻

Graduate School of Fisheries Sciences  
Division of Marine Bioresource and  
Environmental Science

高橋 卓  
Takashi Takahashi

2019年

## 目次

第1章.	緒言	1
1-1.	海洋生態系におけるカイアシ類ノープリウスの重要性	1
1-2.	日本海におけるカイアシ類に関する研究	5
1-3.	日本海におけるノープリウス捕食者としてのカタクチイワシの重要性	7
1-4.	研究の目的と論文構成	10
第2章.	富山湾の中・小型カイアシ類群集の季節変化と主要種の特定	12
2-1.	方法	13
2-2.	結果	16
2-3.	考察	19
第3章.	春・夏季富山湾周辺に出現する主要カイアシ類ノープリウスの形態	25
3-1.	キクロプス目カイアシ類 <i>Oithona</i> 属ノープリウスの形態	27
3-1-1.	材料と方法	27
3-1-2.	結果	28
3-1-3.	考察	31
3-2.	カラヌス目カイアシ類 3 属ノープリウスの形態	35
3-2-1.	材料と方法	35
3-2-2.	結果	37
3-2-3.	考察	41
第4章.	富山湾の主要小型カイアシ類ノープリウスの鉛直分布	44
4-1.	材料と方法	45
4-2.	結果	47
4-2-1.	水理環境	47
4-2-2.	カイアシ類ノープリウスの鉛直分布	48
4-2-3.	主要カイアシ類のノープリウスと雌成体の鉛直分布	49
4-2-4.	主要カイアシ類ノープリウスの発育段階別鉛直分布	51
4-2-5.	ノープリウスと雌成体の鉛直分布の季節変化	52
4-3.	考察	52

4-3-1.	ノープリウス群集とその鉛直分布の季節変化	53
4-3-2.	種内のノープリウス発育に伴う鉛直移動、雌成体との比較	56
第5章.	富山湾周辺海域の主要小型カイアシ類ノープリウスの水平分布	60
5-1.	材料と方法	62
5-1-1.	野外採集	62
5-1-2.	試料解析	62
5-1-3.	ノープリウス群集構造解析	63
5-2.	結果	63
5-2-1.	水理環境	63
5-2-2.	ノープリウス各種および発育段階毎の水平分布	64
5-2-3.	ノープリウス群集の水平分布	66
5-3.	考察	68
5-3-1.	ノープリウスの高密度分布の形成過程	68
5-3-2.	水温ならびに塩分に対する種毎の選択性	69
5-3-3.	ノープリウス群集の水平分布	70
第6章.	富山湾周辺海域のカタクチイワシ仔魚の食性	73
6-1.	材料と方法	75
6-1-1.	野外採集	75
6-1-2.	餌生物の種同定とサイズ測定	76
6-1-3.	餌料重要度指数 (%IRI) の計算	77
6-1-4.	餌生物の摂餌選択性指数 ( $L$ ) の計算	78
6-2.	結果	79
6-2-1.	水理環境	79
6-2-2.	仔魚の水平分布の経年変化と体長	80
6-2-3.	消化管内容物組成	81
6-2-4.	餌生物の環境水中密度と仔魚の消化管内容物組成	82
6-2-5.	摂餌選択性	83
6-2-6.	消化管内容物中の餌生物のサイズと仔魚の脊索長の関係	84
6-3.	考察	84

6-3-1.	カタクチイワシ仔魚の出現状況	84
6-3-2.	餌生物の環境水中密度と選択性の関係	85
6-3-3.	餌生物のサイズに対する仔魚サイズによる選択性の違い	86
6-3-4.	ノープリウスの鉛直分布とカタクチイワシ仔魚の選択性との関係	88
第7章.	総合考察	91
7-1.	ノープリウスの形態による識別	91
7-2.	ノープリウスの鉛直分布・水平分布	93
7-3.	カタクチイワシの餌としてのノープリウス	95
7-4.	まとめと将来展望	98
要約		102
謝辞		106
参考文献		107

## 第1章 緒言

### 1-1. 海洋生態系におけるカイアシ類ノープリウスの重要性

魚類成魚の食性は、肉食性、雑食性、植食性及びプランクトン食性等に分けられるが、多くの種が仔稚魚期はプランクトンを主な餌とするプランクトン食性である (Cushing, 1975)。魚類仔稚魚の餌の捕食の可否を制限する第一要因は大きさであり、餌とするか否かは口径との関係に左右される (代田, 1970)。その著者による中・小型カイアシ類ノープリウスの体幅測定結果では、概ね数十～百数十  $\mu\text{m}$  である。この大きさは、多くの魚類の前期仔魚の口径の約 50～75%に相当し、餌料として好適なサイズである (代田, 1970)。仔魚は、成長やエネルギー源として重要な不飽和脂肪酸の体内合成能を欠くため、これらを多く含むカイアシ類等を捕食する必要がある (Sargent *et al.*, 1989)。カイアシ類ノープリウスは卵から引き継いだ脂質だけで無く、自ら生産・蓄積している (Lee *et al.*, 1971)。また、海洋生態系の後生動物プランクトン分類群では、出現密度、バイオマスのいずれでも最優占するのがカイアシ類である (Mauchline, 1998)。そのため、一部の例外 (季節および海域により、底生生物の浮遊幼生や枝角類の大量発生がある場合等) を除き、海洋における摂餌開始期の仔魚にとって最も主要な餌はカイアシ類ノープリウスであるといえる (Arthur, 1976, 1977; Last, 1978a, b, 1979; 田中, 1980, 1981a)。

海域に出現するノープリウスの密度は、飼育下における魚類仔魚の生残や生育に必要な餌密度 (=限界餌料密度) を必ずしも満たしていないことが、様々な海域の観測により分かってきている (農林水産技術会議, 1961 など)。飼育実験や生理学的解析により推定された様々な仔魚の限界餌料密度は 4–8 ind. L<sup>-1</sup> (Hunter, 1977) から 371 ind. L<sup>-1</sup> (畔田, 1981) と差があるが、概ね 1 Lあたり数十個体から 100 個体以上の研究結果 (Houde, 1977, 1978 など) が多い。世界の様々な海域でのカイアシ類ノープリウスの出現密度に関する知

見を Table 1-1 に示す。汽水域や富栄養な湾内では、ノープリウスは高密度 ( $>1000 \text{ ind. L}^{-1}$ ) であるが、貧栄養な沿岸および湾内の出現密度はやや低く ( $20\text{--}100 \text{ ind. L}^{-1}$ )、外洋域の出現密度はさらに低い ( $10\text{--}20 \text{ ind. L}^{-1}$ ) ことが特徴として挙げられる。このように特に貧栄養な沿岸および外洋域のノープリウスの出現密度は、魚類仔魚の限界餌料密度よりも低い場合があり、海産仔魚の成長と生残が正常に行えない可能性がある。そのため、Hjort (1914, 1926) は「魚類の主要な個体数減耗要因は仔魚期の飢餓であり、仔魚期に好適な餌条件に遭遇できるか否かが、資源加入の良否を決定する」という仮説（飢餓仮説）を発表した。その後の研究で、仔魚の成長速度はノープリウスの分布密度と比例関係にあることや (Oozeki and Zenitani, 1996)、仔魚の成長速度の増加は、大型魚による被食を回避し得る要因となること (Shepherd and Cushing, 1980; Chambers and Leggett 1987)（成長仮説）などが報告されている。つまり、飢餓による直接的な死亡だけでなく、好適な餌条件に巡り会うことで仔魚の成長速度が増加することによる被食リスクの低下も重要と考えられている (Hare and Cowen, 1997; Takasuka *et al.* 2003)。いずれにしても、貧栄養な沿岸域や外洋域のノープリウスの出現密度は限界餌料密度よりも低い傾向にあるため (Table 1-1)、仔魚の摂餌・生育場としては、ノープリウスの分布状態（パッチ分布や集中分布域など）が重要となる (Laurence, 1974; O'Connell and Raymond 1970; 田中 1981b, c, d)。遊泳能力が少ないノープリウスの分布に影響をおよぼす物理的効果としては、光量、密度勾配などがあるが、天然海域特有の現象として、渦の形成、潮汐フロントなどがあり、その最小空間スケールとしては乱流がある。乱流によってノープリウスが空間的に集中分布して、仔稚魚の遭遇率を高めているという研究報告が蓄積されてきている (Rothschild and Osborn, 1988; Incze *et al.* 1996 など)。一方で、ノープリウスの分布は、その発生（出現）による効果も大きく、生物的要因が重要になってくる。澤田 (1996) はノープリウスが属や科によって分

布が異なることを観察し、その要因には物理および生物的要因の双方が関わることから、分布状況とその変化が複雑になることを指摘している。一方、仔稚魚期においても、魚種によって異なる餌生物の選択性をもつことが、サツパ類の *Sardinella aurita* (Morote *et al.*, 2008)、タラ類の *Theragra chalcogramma* (Nicola *et al.*, 1995 ; 現在の学名は *Gadus chalcogrammus*, Page *et al.*, 2013)、サバ類の *Scomber scombrus* (Peterson and Ausubel, 1984)、メバル属の *Sebastes spp.* (Anderson, 1994)、カタクチイワシ類の *Engraulis encrasicolus* (Conway *et al.*, 1998) などについて報告されてきている。このように、仔稚魚の餌としてノープリウスの出現密度を正確に評価するには、ノープリウスに関する種、属レベルの出現密度の解析が重要である。

汽水域や富栄養な湾内のノープリウスの生態について種レベルで解析した研究の多くは、同属種が少なく閉鎖的な湾内や汽水湖に生息する単一種の生活史に関するものである (Table 1-1)。たとえば、汽水湖での *Acartia clausi* に関する研究や (Landry, 1978, 1983)、舞鶴湾での研究などがある (Ueda, 1987; 上田, 1992)。一方、貧栄養な沿岸域や外洋域においても、魚類の餌量という観点でノープリウスを種、属レベルで解析している報告は少ない。たとえば、貧栄養な外洋域から開放的な湾内にかけて同時に採集したカイアシ類の成体密度からノープリウスの種組成を推測した研究や (Nakatani *et al.*, 2007; Takahashi and Uchiyama, 2008)、科・属レベルでノープリウスを同定した研究などがある (澤田, 1996; Lagadeuc *et al.*, 1997; 平川ら, 2004) が、全体に研究件数は少ない。仔稚魚の生残に必要なノープリウスの高密度分布の形成要因を明らかにするためには、各属・各種に適した生態的事項を類推していくことが必要不可欠である。そのためには、ノープリウスの出現密度の分析においても種・属レベルの同定が重要になってくる。

さらに、仔稚魚の消化管内容物についても、種レベルでノープリウスを解析した報

告は少ない。このように、ノープリウスを種レベルで解析できない背景には、種同定方法が未だ確立されていないという根本的な理由がある。カイアシ類ノープリウスの形態・分類学は20世紀前半に本格的に海外で始まり、Oberg (1906) によってキール湾のカイアシ類7種についてノープリウス、コペポダイトそれぞれ6つの発育段階が詳細な図版により報告され、形態比較もなされた。その後、複数種のノープリウスの形態比較を行った研究として、Gibbons and Ogilvie (1933)、Johanson (1934a, b, 1935)、Conover (1956) などがある。さらに、Björnberg (1972) はカリブ海の温帯・亜熱帯性種の約40の分類群(科までの記載種を含む)のノープリウスの形態をまとめ、検索表を作成した。一方、日本沿岸に生息するノープリウスの分類については花岡(1952)により最初の検索表が、その後に古賀(1984)によりさらに詳しい検索表が作成された。さらにその後、国内に出現するカイアシ類ノープリウス期幼生に関する研究は、個々の種の生活史に関する報告が多い。例えば *Oithona brevicornis* (本種は後に Nishida and Ferrari, 1983 と Frank and Orsi, 1984 によって *Oithona davisae* という別の種に変更される) に関する、コペポダイト期を含めたノープリウス期の詳細な形態変化の報告がある (Uchima, 1979)。また、*Hemicyclops* 属の生活史研究の際に、同属2種のノープリウスについて発育段階別の形態変化の記載がある (Itoh and Nishida, 2007, 2008)。しかし、各属の代表種の形態は多く記載されているが、近縁種との識別点を明記した研究は少なく、多くの近縁種が同所的に出現する天然海域でのノープリウスの種または属の同定は、依然として困難なままである。また、カイアシ類ノープリウスは、サイズの的に小型プランクトンの範囲(体幅0.02–0.2 mm以内)にあり (Dussart, 1965; 大森・池田, 1976)、採集には目合いの細かなネットまたは採水による必要があり、これもノープリウスの出現密度に関する研究が進んでいない一要因となっている。

## 1-2. 日本海におけるカイアシ類に関する研究

本研究の対象海域である富山湾周辺海域が位置する日本海は、その面積は隣接する太平洋の 1%にも満たない縁辺海である（竹松, 1994）。しかし最大深度は 3796 m に達し、地球温暖化の深海への影響をはじめとする、大洋の様々な事象を予測・検証するミニ海洋としての重要性が指摘されている（平川ら, 1999b）。日本海は他の海域とつながる 4 つの海峡の全ての水深が 140 m 以浅と浅く、半閉鎖的な海洋となっている。日本海の海洋構造は、黒潮から分離北上する対馬暖流と、沿海州に沿って南下するリマン海流の影響を受ける水深 300 m 以浅の表層と、それ以深の深海からなり、後者には四季を通じて低温（1°C以下）で隣接海域から隔離された日本海固有水が存在し、この日本海固有水は日本海全容積の 85%以上を占める（Yasui *et al.*, 1967）。一方、日本海の表層は深海に較べ著しく大きな環境変動を示す。特に水温は約 10–30°Cと一年を通じて大きく変動し、塩分も対馬暖流、気温、降水、河川水等の影響を受け大きな変化を示す（富山県水産試験場, 1991）。

日本海における生物地理学的研究は、Nishimura (1965a, 1965b, 1966, 1968, 1969) によって大きく進展した。日本海の海洋構造は前述の二層構造を示すが、Nishimura (1969) は両水深層を昼夜移動する大型カイアシ類（*Metridia pacifica* や *Paraeucheta elongata* など成体の体長が 2 mm 以上の種）が有用魚介類（サケ *Oncorhynchus keta*、スケトウダラ *Gadus chalcogrammus*、ハタハタ *Arctoscopus japonicus*、イカ類など）の重要な餌料生物となっていることを示唆した。日本海の浮遊性カイアシ類に関する研究は、目合い 033 mm 以上のネット採集に基づき、バイオマスで優占する大型種を中心に行われてきた。そのような研究報告としては深滝 (1961)、Heinrich (1961, 1962)、Vinogradov and Sazhin (1978)、Ikeda *et al.* (1990, 1992)、Hirakawa *et al.* (1990, 1992)、Dolganova *et al.* (1999)、Chiba and Saino (2003) などがある。また、日本海の 2 つの水深層間を昼夜移動する

*M. pacifica* (Morioka, 1976; Hirakawa, 1991; Hirakawa and Imamura, 1993)、*Pseudocalanus minutus* と *Pseudocalanus newmani* (Yamaguchi *et al.*, 1998)、*Scolecithricella minor* (Yamaguchi *et al.*, 1999)、*Paraeuchaeta elongata* (Morioka, 1975; Ikeda and Hirakawa, 1996)、*Neocalanus plumchrus* (Miller and Terazaki, 1989) などの中・大型カイアシ類に関する研究成果は多い。一方、日本海の沖合域や富山湾などの貧栄養湾内の表層に分布する、小型カイアシ類（目合い 0.33 mm のプランクトンネットでは過小評価される種）や、ノープリウスに関する詳しい研究例は、澤田（1996）による若狭湾での研究、平川ら（2004）、Takahashi and Uchiyama（2008）による富山湾での研究などに限られている。このように日本海でも、仔稚魚の餌としてノープリウスを扱った研究例はあるものの、その重要性に比べて知見は十分とはいえない。

日本海は半閉鎖的であるものの、北太平洋から多種多様な動物種の移流侵入が対馬暖流を介して絶えずあるが、そのほとんどは冬季の冷水や低塩分の流入によって死滅する無効分散である（沖山, 1985）。そのため、日本海の動物相は北太平洋からの移住に成功した少数種より構成されている。日本海における動物相の貧弱さはカイアシ類にも当てはまり、富山湾に出現するカイアシ類は 69 種で（高橋, 未発表データ）、七尾湾などの汽水性海域の出現種（Oya *et al.*, 2002）を含めても 100 種未満である。このカイアシ類の出現種数は太平洋側の駿河湾での 328 種（児玉・久保田, 1984）に比べて圧倒的に少ない。カイアシ類は海洋の動物プランクトン相にほぼ普遍的に優占し、非常に多くの種を含む分類群である（大塚, 2006）。カイアシ類は小型でその形態も複雑なため、その重要性に比べて種レベルでの生態に関する知見は未だ不十分である。カイアシ類群集の密度や構成種の変動を調査する海域として、構成種の少ない日本海は比較的調査を行いやすい海域であるといえる。特に、日本海中央部に位置する富山湾では、春季に出現するカイアシ類は少数の冷水性

種と広域性種に限られており、また優占カイアシ類の種数が少ない。ゆえに、富山湾はノープリウス群集を種レベルまで解析することが容易という利点がある。

本研究で主な対象とした富山湾は、日本海中央部に位置し大陸棚の発達が乏しく、湾央の水深は 1200 m に達し、海洋構造も前述の日本海の特徴にあるように明瞭な 2 層構造を示す。富山湾には北アルプスからの河川水や地下水が流入する。特に春から夏季にかけて表層は、多量の融雪水の影響で他の海域に較べて著しく低温・低塩分となる。夏から秋季にかけては、対馬暖流水の流量増大により暖水性の種が増加する。冬季には強い季節風（北西風）による吹送流によって、冷水性種が運ばれる。このように、富山湾は湾口が広く空いているため海流や季節風の影響を受ける外洋性内湾であり、外洋域と変わらない環境にあるといえる。湾内の基本的な流れは対馬暖流水が能登半島沿いに湾奥に進み、北東進して湾外に流れ出る一方向の流れである（内山, 1993）。

### 1-3. 日本海におけるノープリウス捕食者としてのカタクチイワシの重要性

日本海富山湾で仔稚魚期にカイアシ類ノープリウスを捕食している魚類を Table 1-2 に示す。カタクチイワシ *Engraulis japonicus* はノープリウスを捕食する仔稚魚の中で最も個体数が多い。外洋域で再生産を行う浮魚類の中で、イワシ類は水産資源上重要な多獲性浮魚である。イワシ類の仔魚がノープリウスを捕食しているという報告は、北米産マイワシ類（Arthur, 1977）、北米産カタクチイワシ類（Arthur, 1976）、ペルー産カタクチイワシ類（Mendiola, 1974）、アルゼンチン産カタクチイワシ類（Ciechomsky, 1967）など多数ある。このように世界の様々な海域において、イワシ類の餌料生物としてカイアシ類ノープリウスの重要性は広く認識されている。

日本においても、イワシ類の資源変動調査における調査項目として、ノープリウス

群集や仔稚魚の消化管内容物に関する調査研究が実施されている。特に 1980 年代に著しい豊漁を示したマイワシ *Sardinops melanostictus* に関して、ノープリウスを対象とした調査研究が太平洋側を中心に行われた（中田, 1997; 船越ら, 1983, 1984; 林ら, 1994; 銭谷, 2000）。日本近海のマイワシやカタクチイワシ仔魚の共同研究の結果でも、初期餌料としてノープリウスはそれら消化管内容物の個体数の 71–91%を占めて卓越することが報告されている（農林水産技術会議, 1961）。

漁獲統計資料によると、日本海北区（石川県以北から北海道沖）でのマイワシの漁獲量は 1980 年代から増加して、1990～1991 年には 20 万トン以上あったがその後急速に減少し、本研究を行った 1997～2007 年には千トンにも満たなくなり、年間の水揚げが 0 トンの漁港もあった。マイワシ資源の年変動には、冬季の鉛直混合の強弱が影響すると考えられている（檜山 1998）。このように 1992 年以降は、日本海のマイワシ漁獲量は低いままであり、仔稚魚サンプルはほとんど得られなかった。そのため、本研究ではマイワシ仔稚魚を調査対象にできなかった。ここで注目されるのは、Table 1–2 の作成資料とした林（1990）によるデータの取得時期において、未だマイワシの豊漁期間中の 1986～1987 年であったのにも関わらず、カタクチイワシの卵の方がマイワシよりも 2 桁以上多い現存量約 17000 個体/年を示したことである。

日本海でのカタクチイワシ漁獲量は、1997 年以降も 1 万トン近くある（<http://abchan.job.affrc.go.jp/pr/maiwashio404/p16.html>）。能登周辺海域で 1994 年以降、毎年 5 月に行われたノープリウス分布調査では、1997 年から 2000 年にかけてカイアシ類ノープリウスの出現密度は高い水準にあり、この時期にカタクチイワシの漁獲量が多かったこととの関連性が指摘されている（森本ら, 2005）。カタクチイワシはカイアシ類ノープリウスを餌とする一方、自身は仔稚魚期にマアジ *Trachurus japonicus* など、未成魚期には

マサバ *Scomber japonicus* 当歳魚など、成魚期にはマサバやブリ *Seriola quinqueradiata* などの、多くの水産有用魚種に餌生物として利用されている（畔田・落合, 1962; 飯塚・浜崎, 1986）。このように、日本海ではカタクチイワシは、糧秣種（かいば種; foraging species）としてプランクトンによる低次生産をより高次の水産有用魚種に受け渡す、海洋生態系における鍵種であると考えられる。野外におけるカイアシ類の成体やノープリウスの出現密度が、瀬戸内海のカタクチイワシ仔魚の生残率（Zenitani *et al.*, 2007, 2011）や成長率（Zenitani *et al.*, 2007）や、陸奥湾のイカナゴ属の1種の栄養状態や生残率（Nanjo *et al.*, 2017）に大きな影響を及ぼすことが報告されており、カタクチイワシが海洋生態の物質輸送の役割としてその重要性が認識されている。

日本海においてカタクチイワシとマイワシの主要産卵場は、能登半島周辺から新潟沿岸域にかけてあることが知られており、日本海系群と呼ばれている（江波, 1974）。日本海沿岸で1978年から始められたイワシ類の卵・仔稚魚の分布に関する研究（後藤, 1998）と併行して、能登半島周辺海域ノープリウスの分布密度に関する調査は1990年代から始まり、現在も継続して行われている。それらの成果から、カタクチイワシの主要な産卵海域は能登半島の西側海域にあることが明らかになった（近藤, 1971; 後藤・平井, 1999）。能登半島の西側海域で生まれたカタクチイワシの仔稚魚は対馬暖流により富山湾に輸送され、生残と成長のためにカイアシ類ノープリウスを捕食する（Fig. 1-1）。そのため、富山湾にはカタクチイワシ仔稚魚が多く出現する（Table 1-2）。

富山湾の湾央部でのノープリウス出現密度は春季に増加することが知られている（井口・辻本, 1997; Takahashi and Uchiyama, 2008）。毎年5月に富山湾の表層0-50 mより採集されたノープリウスの平均出現密度は、1994年からの15年間のデータをまとめると20-90 ind. L<sup>-1</sup>である（平川ら, 2004; Takahashi and Uchiyama, 2008; 森本, 未発表

データ)。平川ら (2004) によると、5月の富山湾でノープリウスはキクロプス目の *Oithona* 属が優占する。また、イワシ類仔魚が餌とするノープリウスも *Oithona* 属が多いことが報告されている (平川・後藤, 1996; Hirakawa *et al.*, 1997)。一方、上・山岡 (1990) による瀬戸内海での調査や、中田 (1997) による太平洋側黒潮域の調査では、*Paracalanus* 属を中心とするカラヌス目カイアシ類のノープリウスが、野外環境水中とイワシ類仔稚魚消化管内容物のいずれにも多いことが報告されている。このように、環境水中と消化管内容物のいずれにおいても、優占するノープリウスが *Oithona* 属であることが富山湾ではみられた。

#### 1-4. 研究の目的と論文構成

日本海中央部に位置する富山湾周辺海域における浮魚類群集において、その仔稚魚期にカイアシ類のノープリウスを餌とするカタクチイワシが優占し、有用高次魚種の餌になることなどにより、海洋生態系の鍵種となっている。このカタクチイワシの資源量を左右する要因として最も重要なカイアシ類ノープリウスの出現種、出現密度などに関する知見は、その重要性に比べて乏しいのが現状である。そこで本研究は、富山湾の主要カイアシ類ノープリウスの形態記載を行うとともに、種同定の方法を確立することを試みた。またこの同定方法に基づき、野外でのノープリウス群集の鉛直分布と水平分布を明らかにし、カタクチイワシ仔稚魚消化管内容物を解析することにより、春～夏季にかけての富山湾でのノープリウスを中心とする海洋低次生態系構造の変化を明らかにすることを目的とした。

本論文の構成は以下の通りである。まず富山湾周辺海域で小型カイアシ類の動態と優占種の特定を目標として、1997年～1999年の3年間にわたり月一回以上の頻度で採集された時系列採集試料を解析した (2章)。これにより特定された優占カイアシ類9種の

うち、飼育実験等によって得られたキクロプス目 *Oithona* 属の 3 種、カラヌス目カイアシ類 3 属 *Paracalanus*、*Clausocalanus*、*Pseudocalanus* のノープリウス各発育段階の形態記載を行い、種同定の方法を確立した (3 章)。これらの種同定の方法を用いて、1997 年 5～8 月にかけて富山湾の 1 定点にて層別採水採集に基づく試料を解析し、野外でのノープリウス群集の鉛直分布を明らかにした (4 章)。この時期、富山湾には融雪水による低塩分水や対馬暖流の勢力拡大による躍層発達などが起こるが、その環境変動に応じた、ノープリウス群集の鉛直分布が明らかになった。また 2005 年 5 月 13 日～21 日の短期間に、若狭湾から新潟沖までの広範囲に及ぶ 60 定点にて、細かい目合い (60  $\mu\text{m}$ ) のプランクトンネット採集を行い、ノープリウス群集の水平分布を明らかにし、それらを規制する環境要因を明らかにした (5 章)。2006 年と 2007 年の 4, 5, 6 月には、若狭湾から新潟沖に設けた 28 定点にてプランクトンネット採集によりカタクチイワシ仔魚を採集した。これら仔魚の消化管内容物を解析し、ノープリウスは種まで同定を行い、同時期の環境水中における種組成と比較を行い、カタクチイワシ仔魚による餌選択性の有無を評価した (6 章)。これら一連の研究を通して得られた結果に基づき総合考察を行い、本研究で明らかにできた点と、残された課題をレビューし、該当分野の将来の研究方向を提案する (7 章)。

## 第2章 富山湾の中・小型カイアシ類群集の季節変化と主要種の特定

日本海のカイアシ類を中心とする動物プランクトンの生態に関する研究は、さまざまに行われているが、序論でも示したように大型のカラヌス目カイアシ類に関する報告が多い。一方、*Oithona* 属などの小型カイアシ類の成体、コペポダイト期やノープリウスに関する知見は乏しいのが現状である。

カタクチイワシ仔稚魚の餌生物は小型カイアシ類のノープリウスである（三谷, 1987; 魚谷, 1988; Conway *et al.*, 1998; Catalan *et al.*, 2010）。富山湾のマイワシやカタクチイワシ仔稚魚の消化管内容物からも、冷水性で比較的小型の *Oithona* 属のノープリウスが最も多く出現し、次いで Paracalanidae 科、Clausocalanidae 科のノープリウスが多いことが報告されている（平川・後藤, 1996; Hirakawa *et al.*, 1997）。日本海南部の能登半島周辺海域にて、カタクチイワシの卵や仔稚魚は 3~8 月頃に出現し（中央水産研究所, 1999）、特に 5~6 月に多いことが知られている（林, 1990）。日本海南部海域の小型カイアシ類ノープリウスの分布、季節変化に関する知見としては、若狭湾での研究報告がある（澤田, 1996）。この研究では、5~8 月の若狭湾でノープリウスの種を同時期に出現するカイアシ類の成体から推定したが、海域が比較的南部であるうえに、3~4 月といった低水温期のデータがないことから、優占種に冷水性種が含まれていなかった。富山湾でネット採集と採水に基づき、ノープリウスの季節変化を調べた報告もあるが（井口・辻本, 1997）、ノープリウスの分類レベルが形態タイプ分けに留まっており、種的特徴に関する知見は乏しい。同じ富山湾で、マイワシ、カタクチイワシ仔稚魚の餌生物として *Oithona* 属の *O. atlantica*、*O. plumifera*、*O. similis* が重要であることを指摘した研究もある（平川ら, 2004）が、その調査は 5 月のみ行われたものであり、ノープリウスの優占種はカイアシ類成体の割合から推定されており、ノープリウス自身の形態観察に基づく結果ではない。このように、富山湾周辺海域の

カタクチイワシ仔稚魚の出現時期におけるカイアシ類とそのノープリウス優占種に関する知見は断片的で、その重要性に比べて未だ十分とは言えない。

本章では富山湾周辺海域の小・中型カイアシ類の成体（コペポダイト 5,4 期を含む）の季節変化を、ネット採集とより小型な種も定量可能な採水試料に基づき、3 年間にわたり評価した。特にカタクチイワシ仔稚魚が摂餌を行う 3~8 月にノープリウス群集を構成する、同時期における小・中型カイアシ類の優占種の特定を目的として行った。対象としたのは当海域におけるカタクチイワシやマイワシ仔稚魚の消化管内容物から確認されていた、キクロプス目の *Oithona* 属、ポエキロストム目の *Oncaea* 属、カラヌス目の Paracalanidae 科と Clausocalanidae 科、ハルパクチクス目の *Microsetella* 属などのノープリウスである（平川・後藤, 1996; Hirakawa *et al.*, 1997）。特定された優占種の再生産および成長生態について、既報の文献に基づき整理・比較し、カタクチイワシ仔稚魚が摂餌を行う 3~8 月に、これらの種のノープリウスが出現する可能性について考察した。

## 2-1. 方法

本研究では、小型カイアシ類群集をより正確に定量採集するため、プランクトンネットと採水の 2 つの採集方法を用いた。プランクトンネット試料では、雌成体の体長が 1~2 mm の中型種を対象とし、採水試料では、雌成体の体長が 1 mm 未満の小型種を対象とした。

### (1) 野外採集

1997 年 1 月~1999 年 12 月の 3 年間にわたり、富山湾内に設けた 3 つの定点 (Sts. 8, 11, 13) で調査を行った (Fig. 2-1)。調査は富山県水産試験場の調査船“立山丸”により、

12月と1~8月の間は月に2回、9~11月の間は月に1回の頻度で実施した。

各調査時に水温、塩分及びクロロフィル *a* 濃度を計測した。本研究では富山湾湾央 St. 8 (Fig. 2-1) の観測データを用いた。水温と塩分は1998年10月までは Neil Brown 社製 (MkIII B)、それ以降は Seabird 社製 (SBE911) の CTD により計測した。表面水温は棒状温度計、表面塩分は採水試料についてサリノメーターで計測した。クロロフィル *a* 濃度は水深 0-75 m のデータを用いた。クロロフィル *a* 濃度の観測は1997年3月までは、各層採水試料を 90%アセトン抽出による蛍光分析法で、それ以降はクロロテック (株) アレック電子社製 : ACL200DK) を用いて計測した。

## (2) プランクトンネット試料の解析

プランクトンネットによる採集は、改良型ノルパックネット (口径 0.45 m、側長 1.95 m、目合い 0.33 mm) による水深 500 m (水深 200 m の St.11 は海底直上) から表面までの鉛直曳きにより行った。全ての採集は昼間に行った。カイアシ類の行う日周鉛直移動を考慮して、水深 500 m からの採集を行った。ネットには濾水計 ((株) 離合社製) を取り付け、回転数から濾水量を求めた。採集された動物プランクトン試料は直ちに 10%中性ホルマリン海水により固定して、プランクトンネット試料とした。

プランクトンネット試料は、陸上実験室で全試料について体長 2 mm 以上の大型のカイアシ類の種同定とソートを行った後に、フォルサム型 (McEwen *et al.*, 1954) または函型プランクトン標本分割器 (元田, 1962) によって 1/2-1/16 に分割し、体長 2 mm 未満の小型カイアシ類が 150 個体以上になるようにした副試料より、雌雄成体、コペポダイト後期 (C4, C5) について種同定と計数を行った。キクロプス目の *Oithona* 属は西田 (1997)、ポエキロストム目の *Oncaea* 属は伊東 (1997)、カラヌス目の Paracalanidae 科と

Clausocalanidae 科は上田 (1997a,1997 b) に基づいて種同定を行った。いずれのカイアシ類も、同定に用いた上記文献の分布情報に基づき、冷水性種、暖水性種、広温性種のいずれかに区分した。

### (3) 採水試料の解析

採水は富山湾央 St. 8 (Fig. 2-1) の水深 0、25、50 m から 11 L バンドーン採水器により行った。採集物は目合い 20  $\mu\text{m}$  の濾しネットで濾過した後に、3-5% 中性ホルマリンで固定して試料とした。日本海でのカイアシ類ノープリウスの主要分布水深は水深 50 m より浅い層にあり (澤田, 1996; 平川ら, 2004)、小型カイアシ類の日周鉛直移動範囲も小さいことを考慮して、上記深度を設定した。

採水試料は陸上実験室にて、雌成体の体長が 1 mm 未満のカイアシ類の成体とコペポダイト後期 (C4 と C5) が 200 個体以上になるようにした無分割ないしは 1/2-1/16 分割試料について、種同定と計数を行った。カイアシ類の種同定と水温嗜好性の判断はネット試料と同様に行った。また、*Microsetella* 属の種同定は岩崎 (1997) に従った。

ネット試料と採水試料共に、優占種を細川ら (1968) による次式より求めた。

$$\text{Dominant species: } Ni > (1/S) \sum_{i=1}^S Ni$$

ここで、 $Ni$  は  $i$  種の出現個体数、 $S$  は試料中に出現した種数を示す。

## 2-2. 結 果

### (1) 環境要因

富山湾湾央の St. 8 の水深 0–300 m 層の水温は 2–27°C の範囲にあり、1997–99 年のいずれの年も、2–4 月には海表面から水深 150 m まで 10–12.5°C の低温で鉛直混合が起こっていた (Fig. 2–2)。いずれの年も 5 月以降に表層は徐々に昇温し、7 月以降には水深 0–50 m 間の水温は 20°C 以上となり、8 月には水温躍層が完全に形成されていた。

塩分は 32.0–34.5 の範囲にあった (Fig. 2–2)。周年を通して水深 100 m 以深は塩分 34 以上でほぼ一様であった。水深 0–20 m に塩分 33 以下の低塩分水が主に 4–7 月の間に見られ、これらは、雪解け水や梅雨による河川水の影響と解釈されている (今村ら, 1985; 長田・奈倉, 1993)。

クロロフィル a 濃度は、いずれの年も 3–4 月に高い値 (極大は 1.2–4.7 mg m<sup>-3</sup>) を示した (Fig. 2–2)。クロロフィル a 濃度の極大値には年変動があり、1997 年と 98 年の極大は 4 mg m<sup>-3</sup> 以上あったが、1999 年は 1 mg m<sup>-3</sup> 前後であった。これは、前述の河川水の影響が 1997 年と 98 年は見られたのに対し、1999 年には見られなかったことに関係していると解釈される。

富山湾にてカタクチイワシが摂餌を行う 3–8 月の環境要因は、鉛直混合状態から、夏にむかって水温上昇による成層化状態に変わることが特徴であった。クロロフィル a 濃度は鉛直混合時に高いが、表層に河川水による低塩分水が出現することによる栄養塩供給も、表面のクロロフィル a 濃度を上昇させる要因となっていた。

### (2) ネット試料による小型カイアシ類の出現

全採集期間を通して、ネット試料中には合計 69 種のカイアシ類が出現した

(Table 2-1)。このうち暖水性種(表中の略記号はW)は52種、冷水性種(C)は13種、広温性種(E)は4種であった。St. 8のネット試料によるカイアシ類全体の出現密度は毎年3~7月に多く、1999年5月に3年間の最高密度(345 ind. m<sup>-3</sup>)を示した(Fig. 2-3)。逆に種数はいずれの年も3~7月の間は少なく(9-15種)、夏~秋季にかけて増加し、10~12月に最大種数(30-40種)を示していた(Fig. 2-3)。

各種の出現密度について見ると、キクロプス目、ポエキロストム目の主要種の中では *Oithona atlantica* が最も高く、毎年5月に年間最大密度を示し、3年間の最大密度は1998年のSt. 11の364 ind. m<sup>-3</sup>であった(Fig. 2-4)。次に出現密度が高かったのは *Oithona plumifera* で、6~8月に年間最大密度を示し、3年間の最大密度は1998年のSt. 8の35 ind. m<sup>-3</sup>であった(Fig. 2-4)。これら2種以外の *Oithona* 属2種(*Oithona longispina*, *O. setigera*)の出現密度は低かった。ポエキロストム目の *Oncaea venusta* の出現密度はやや高く、最大密度は1997年12月のSt. 11の9 ind. m<sup>-3</sup>であり、秋季以降に偏って出現していた。

カラヌス目の中では *Pseudocalanus newmani* が毎年3~5月に多く、特に1997年4月のSt. 11で高密度を示した(178 ind. m<sup>-3</sup>) (Fig. 2-4)。次に出現密度が高かった種は *Paracalanus aculeatus* で、1999年12月のSt. 11で最高密度(30 ind. m<sup>-3</sup>)を示し、多く出現するのは秋以降に偏っていた。その他の7種の出現密度は低く、春-夏季に顕著な増加を示す種はなかった(Fig. 2-4)。

以上の結果から、富山湾でカタクチイワシ仔魚が摂餌を行う3~8月にノープリウス群集を構成する、ネット採集による雌成体の体長が1-2 mmの小型カイアシ類の優占種として、*O. atlantica*、*O. plumifera*、*P. newmani*の3種を選定した。

### (3) 採水試料による小型カイアシ類の出現

採水試料に基づく、雌成体の体長が 1 mm 未満の小型カイアシ類の St. 8 の季節変化を Fig. 2-5 に示す。キクロプス目とポエキロストム目の中では *Oithona similis* が多く、毎年 4 月に最大密度を示し、1998 年には 65 ind. L<sup>-1</sup> を示した (Fig. 2-5)。キクロプス目の中では *O. similis* に次いで *Oithona nana* も高密度で出現し、最大密度は 8 月に見られ、1997 年と 1999 年に多かった (10-11 ind. L<sup>-1</sup>)。他のキクロプス目は *Oithona davisae* が 8~9 月に少数出現し、*Oithona rigida* が 1998 年の 10 月に出現したのみであった。ポエキロストム目の *Oncaea media* は 3 年間にわたり 7~8 月に比較的多く出現し、最大密度は 15-18 ind. L<sup>-1</sup> であった。

カラヌス目の中では *Paracalanus parvus* s.l. (s.l.は sensu lato : 広義の意) が多く、毎年 5 月に最大密度を示し、特に 1997~98 年には 73-89 ind. L<sup>-1</sup> と高かった (Fig. 2-5)。*Clausocalanus pergens* は毎年 1~7 月にかけて比較的多く出現し、最大密度は 1997 年 4 月の 42 ind. L<sup>-1</sup> であった。また、*Paracalanus crassirostris* は毎年 9~12 月の秋・冬季にのみ出現していた。

ハルパクチクス目の中では *Microsetella norvegica* が最優占し、毎年 7 月に最大密度を示し、1997 年には 107 ind. L<sup>-1</sup> に達していた (Fig. 2-5)。他のハルパクチクス目として *Euterpina acutifrons* が 7~8 月に出現したが、その出現密度は低かった。

以上の結果から、カタクチイワシ仔魚が摂餌を行う 3~8 月の春・夏季にノープリウス群集を構成する、雌成体の体長が 1 mm 未満の小型カイアシ類の優占種として、*O. similis*、*O. nana*、*O. media*、*P. parvus* s.l.、*C. pergens*、*M. norvegica* の 6 種を選定した。

### 2-3. 考 察

富山湾においてカタクチイワシ仔魚が摂餌を行う3~8月にノープリウス群集を構成すると考えられる小型カイアシ類の優占種は、ネット試料に基づく雌成体の体長1~2 mmの種が3種、採水試料に基づく雌成体の体長が1 mm未満の種が6種の、合計9種であった。カタクチイワシ仔魚の摂餌期間(3~8月)の1平方メートルあたりの平均現存量(ind. m<sup>-2</sup>)をTable 2-2に示す。1平方メートルあたりの現存量にて表示したのは、ネット採集は0~500 m、採水は0~50 mと、それぞれ定量水深が異なるため、前述の出現密度単位(ネット:ind. m<sup>-3</sup>, 採水:ind. L<sup>-1</sup>)では直接の比較が困難なためである。ネット試料に比べて採水試料の優占種の現存量は1~2桁多く、雌成体の体長が1 mm未満の小型カイアシ類の出現密度が高いことが伺えた。採水試料に基づく優占種では*O. similis*が最も多かった(724.1×10<sup>3</sup> ind. m<sup>-2</sup>)。一方、3~8月期の後半(7~8月)にのみ出現した*O. nana*の現存量は低かった(75.0×10<sup>3</sup> ind. m<sup>-2</sup>)。ネット試料の中では*O. atlantica*が最も高く(31.5×10<sup>3</sup> ind. m<sup>-2</sup>)、その値は他の2種よりも1桁多かった。

これら9種の小型カイアシ類は、富山湾での既往研究(Hirakawa *et al.*, 1990; 井口・辻本, 1997)でも、比較的出現密度の多い種である。これら9種のうち、*O. atlantica*、*O. similis*、*P. newmani*は冷水性、*M. norvegica*は広域性種とされている(Table 2-1)。残りの*O. nana*、*O. plumifera*、*O. media*、*C. pergens*、*P. parvus* s.l.は暖水性であるが、比較的低温の温帯海域に分布する温帯性種とされており(Hirakawa and Ogawa, 1996)、富山湾には冬季の2月頃にも出現していた(Fig. 2-4, Fig. 2-5)。日本海に*Oithona*属は14種が出現することが知られている(Takahashi and Uchiyama, 2007)。このうち、本研究の優占種に挙げられた4種(*O. atlantica*、*O. nana*、*O. plumifera*、*O. similis*)以外の種(*O. simplex*など)は、亜熱帯性種である(西田 1997)。このため、夏から秋に流量の増

す対馬暖流（長沼, 2000）によって移送されてくるものと考えられる。一方、本研究による 9 優占種の多くは富山湾に周年を通して出現しており（(Fig. 2-4, Fig. 2-5)、3~8 月期の出現密度の増加は、再生産を伴う成長によることが予想される。そのため、これら 9 種に関する地理分布、生活史、再生産および成長といった生態を既往文献に基づき整理し、カタクチイワシ仔魚が摂餌を行う 3~8 月の再生産とノープリウス出現の可能性について以下に検討する。

*Oithona atlantica*: 富山湾で本種の雌成体は夏~冬季は水深 500 m 付近に分布し、3 月には水深 25-50 m に浮上するが、6 月頃には再び深海に移動する季節的鉛直移動を行う（高橋・平川, 2001）。この季節的鉛直移動は、深海での休眠と表層での再生産の 2 つのフェーズに分かれている（高橋・平川, 2001）。出現密度が最も多い 3~6 月は本種が表層に分布する季節に一致しており（Fig. 2-4）、これらが再生産の盛期と考えられる。

*Oithona nana*: 本種はその地理的分布から、暖水性種とされる（Table 2-1）（西田, 1997）。Murphy（1923）によると高水温なカリフォルニア周辺で *O. nana* は周年を通して優占しており、生態的な至適水温が高いことが伺える。Haq（1965）は水温 18°C 条件下で本種の飼育と再生産に成功している。また、Hopcroft and Roff（1996）によると、水温 28°C で産卵間隔は最も短い 1.0 日を示した。富山湾の表層水温が 18°C を超えるのは 6 月以降であり、28°C 近くになるのは 8~9 月である（Fig. 2-2）。本研究の採水試料中の成体の出現密度の増加はいずれの年も 6 月に始まり、その極大が 8~9 月にあることは（Fig. 2-5）、これら高水温に依存した本種の再生産生態とよく一致する。

*Oithona plumifera*: 本種はその地理的分布から暖水性種とされる（Table 2-1）（西田, 1997）。飼育実験に基づく本種の産卵間隔は 20°C で最大 3.2 日であるが（Paffenhöfer, 1993）、28°C では 2.2-2.5 日と短くなり（Webber and Roff, 1995a, 1995b; Hopcroft and

Roff, 1996)、単位時間あたりの卵生産量は 20°C から 28°C の水温上昇に伴い増加する。富山湾の表層水温が 20°C を超えるのは 6 月過ぎで、28°C を超えるのは真夏の 8 月であった (Fig. 2-2)。従って、本種は 6 月以降に再生産を開始し、水温の高い夏・秋季が産卵盛期であると考えられる。このことは、本種の出現密度が 6~8 月に増加していたこととよく一致する (Fig. 2-4)。

*Oithona similis* : 本種は様々な海域で周年を通して、比較的高い産卵速度を維持しているとする報告が多い (Fransz and Gonzalez, 1995; Castellani *et al.*, 2005a, 2005b)。冷水期においても高い産卵速度があり、室内実験では -1-20.5°C の広い温度範囲で、水温上昇に伴い *O. similis* の孵化時間が短くなることが知られている (Nielsen *et al.*, 2002)。富山湾では 5 月から 6 月にかけて水深 0-50 m の平均水温は、約 17.5°C から 20°C 近くまで上昇するが (Fig. 2-2)、これは *O. similis* の孵化時間が最短となる水温と一致している。採水試料中で本種の出現密度の極大は、いずれも 5 月に観察されていた (Fig. 2-5)。新潟県直江津港では 3 月末から 6 月頃までの間に、本種には 7 つのコホートが確認され、2 週間程度で個体群が入れ替わりながら出現密度を増加させていたことが報告されている (高橋, 2003)。このように本種は水温が上昇する 3~6 月の期間を通して活発な再生産と成長を行い、これが富山湾での成体の出現状況に反映されていると考えられる (Fig. 2-5)。

*Oncaea media* : 本種はその地理的分布から暖水性種とされる (Table 2-1) (伊東, 1997)。平川 (1995) は同属暖水性種の *O. venusta* の再生産が、日本海の高水温期 (20-25°C) には活発であるが、低水温期 (<15°C) には不活発なことを報告している。また、飼育実験では、*Oncaea mediterranea* の単位時間あたりの産卵数は 20°C で最も多いことが報告されている (Paffenhöfer, 1993)。同属の本種も、<15°C であった 3~5 月には (Fig. 2-2)、採水試料中に成体の出現密度は低く、水温が 20°C 以上になる 6 月以降に増加していた

(Fig. 2-5)。これら既報の産卵生態と野外での出現状況から、富山湾の本種の再生産は 6 月以降に始まり、その盛期は水温がさらに上昇し、成体の出現密度が高くなる 7~8 月にあるものと考えられる。

*Clausocalanus pergens* : *Clausocalanus* 属は広く外洋域に分布する属である (Frost and Fleminger, 1968)。地中海での調査では、外洋の貧栄養海域に分布することが明らかになっている (Peralba and Mazzocchi, 2004)。また、*Clausocalanus furcatus* 等の *Clausocalanus* 属は、外洋域で大型の植物プランクトン (珪藻類) が増殖する環境で活発に再生産を行うことが知られている (Mazzocchi and Paffenhöfer, 1998)。同属の *C. pergens* も貧栄養な外洋域で、大型珪藻類を利用して再生産を行う種であることが考えられる。富山湾では 3~4 月に珪藻類を中心としたブルームが発生する (長田・奈倉, 1993; 谷口, 1997)。本種はちょうどその時期に採水試料中の出現密度が多くなっており (Fig. 2-5)、富山湾で本種の再生産盛期は 3~4 月を中心にした春先にあると考えられる。

*Paracalanus parvus* s.l. : 本種は未だ分類が明確ではなく、s.l. (sensu lato : 広義の意) がつくように、広範囲に生息する複数種で構成されていることに注意を要する (広海, 1987)。近年、上田 (2005) により日本産の *P. parvus* s.l. について遺伝的な分類の再検討がされ始めた。さらに、Hidaka *et al.* (2016) は遺伝子解析と形態観察に基づき、太平洋岸の静岡沖には 3 種が含まれ、そのうち最も採集個体数が多いのは Cornils and Held (2014) による未記載種 *Paracalanus* sp. であることを報告している。しかし、それら 3 種の再生産生態の種間差は不明なままである。そのため、本章においては、*P. parvus* s.l. に関する既往文献による生態情報を参考にした。*Paracalanus* 属は植食性または雑食性と考えられており (Uye, 1991)、瀬戸内海では比較的富栄養な海域に多く分布する (Liang and Uye, 1996)。富山湾で 3~4 月に発生する植物プランクトンブルーム (長田・奈倉, 1993; 谷口, 1997) で

増えた珪藻類を利用して、再生産と成長を行うことによる個体数増加が考えられたが、その時期に本採水試料中の成体の出現密度はそれほど高くなかった (Fig. 2-5)。このことは、低水温によって本種の再生産が抑制されたためと考えられる。*P. parvus* の卵から成体への成長に要する時間は、水温 10.3–18°C の間で、水温上昇とともに指数関数的に短くなることが知られている (Uye, 1991)。富山湾でも 18°C を超える 5 月以降に成体の出現密度が高くなっており (Fig. 2-5)、その頃に再生産の盛期があると考えられる。

*Pseudocalanus newmani*: 本種はその地理分布から冷水性種とされており (上田, 1997a)、日本海では冬季の北西風による吹送流により沖合のリマン寒流域から沿岸に輸送されてくる冷水性種とされている (Nishimura, 1969)。本種の分布上限水温は 15°C で (山口・志賀, 1997)、富山湾では 2~5 月の低水温期に 3 世代を持ち、高水温な 6~11 月には出現しない (Yamaguchi *et al.*, 1998)。本研究のネット試料中の成体は 3~5 月に出現密度が高く (Fig. 2-4)、同じ季節には新潟県直江津港や姫川港などのごく沿岸域にも、高密度に出現する (高橋, 2001, 2003)。Corkett and McLaren (1978) は本種が室内実験では植物由来のデトリタスなども餌とするが、野外では主に珪藻類を摂餌すると結論づけている。本種は低水温の 3~4 月頃に、富山湾周辺で生じる珪藻類のブルーム (長田・奈倉, 1993; 谷口, 1997) を利用して、再生産を行うものと考えられる。

*Microsetella norvegica*: 本種はその地理分布から、広域性種とされる (Table 2-1) (岩崎 1997)。Uye *et al.* (2002) によると瀬戸内海では水温が 17–27°C の 5~11 月が本種の再生産期であり、特に 8~10 月に出現密度が急増していた。飼育実験では水温 20.7–26.7°C 条件下で、卵孵化時間や各ステージ発育時間が短いことが報告されている (Uye *et al.*, 2002)。富山湾で水温が 20–25°C になるのは 6~8 月である (Fig. 2-2)。本種はその時期に採水試料中の出現密度が高く (Fig. 2-6)、6 月以降の夏季が再生産盛期と考えられる。

このように、再生産盛期が 3~4 月と推定されたのが *C. pergens* と *P. newmani* の 2 種で、低水温条件下にある珪藻類によるブルームを利用していると考えられる。再生産盛期が春季を通しての 3~6 月にあると推定されたのは冷水性の *O. atlantica* と *O. similis* であり、それらの繁殖盛期は水温による影響が強いと考察される。これら *Oithona* 属 2 種の出現密度の増加時期については、同じ富山湾での平川ら (2004) の報告とも一致する。*P. parvus* s.l.の再生産盛期は 5~6 月と推定され、これは太平洋岸の黒潮海域での中田 (1997) の報告と時期が一致した。再生産盛期が 6~8 月にあると考えられたのは暖水性の *O. nana*、*O. plumifera*、*O. media*、*M. norvegica* の 4 種であった。これらの種は、より南方の若狭湾での 5~8 月のノープリウス群集の構成属 (澤田, 1996) と一致した。本研究から 3~8 月の春・夏季の優占種に選ばれた中・小型カイアシ類 9 種は既往文献などによる水温条件や餌環境を考慮すると、いずれの種もその期間に富山湾周辺海域で再生産している可能性が高く、ノープリウス群集の優占構成種になると考えられる。

### 第3章 春・夏季富山湾周辺に出現する主要カイアシ類ノープリウスの形態

Oberg (1906) により 20 世紀にドイツ沿岸キール湾産のカイアシ類についてノープリウス期に 6 段階、コペポダイト期に 6 段階の発育段階があるという基本的な形態変化が明らかになった。その後、各種カイアシ類の生活史に関する研究によって、各種ノープリウスの形態が徐々に明らかにされた (Gibbons and Ogilvie, 1933; Johanson 1935; など)。20 世紀後半には複数のノープリウスの形態を比較する研究が行われた。代表的なものとして Björnberg (1972) による研究がある。彼はカリブ海に生息する約 40 種のカイアシ類についてノープリウスの形態を詳細に調べ、その比較によって検索表を作成した。

日本国内でも、20 世紀後半にはノープリウスの形態識別に関する研究が多くなされ、その中には複数種を比較する研究も含まれている。花岡 (1952) は瀬戸内海のカイアシ類ノープリウスの約 30 種以上について、古賀 (1984) は対馬暖流の影響下にある九州北西部海域に出現したカイアシ類の約 100 種について、それぞれノープリウスの形態を詳しく記載し、その比較から検索表を作成した。複数種の比較を行ったそれら国内の 2 つの研究と上記 Björnberg (1972) の最大の目的は、カイアシ類の系統類縁関係を明らかにすることにあった。そのため、比較検討したのは科、属レベルを代表する種に限られたことから、検索表を本研究のような種レベルの同定に利用するには限界があった。21 世紀にも、新たにカイアシ類のノープリウスの形態に関する研究があるが、ハルパクチクス目などの限られた分類群の新記載に関するものが多い (Chullasorn *et al.*, 2011; Ivanenko *et al.*, 2008; など)。従って、それらの研究成果からは、世界中に 2000 種以上いると予想される多様なカイアシ類のノープリウスを種レベルで比較することは不可能であった。そのため、これまで世界のさまざまな海域で行われたノープリウス群集に関する研究では種レベルの分類を全く行わず、「カイアシ類ノープリウス」としてまとめられて記載されている例が多いほか、

分類していても科・属レベルの記載にとどまる、または優占する 1~3 種に限られているものが多かった (Table 1-1)。

しかし、Faber (1966) はナガランセット湾に出現する優占コペポータ 17 種のノープリウスの形態を調べ、尾部保護装置 (caudal armature) などの特徴的な形質を用いて複数種のノープリウスについて種レベルの識別が可能なことを報告した。この報告は、ノープリウスの種レベルの同定が、海域、季節などを限定して、優占種を設けて出現するノープリウスの種を限定することで、いくぶん容易になることを示している。

そこで本研究では前章で富山湾周辺の日本海沿岸に海域を限定し、カタクチイワシの産卵シーズンである春から夏 (3~8 月) (Table 1-2) に季節を限定して、優占種を設定した (Table 2-2)。優占種の *Oithona* 属のノープリウスのうち、古賀 (1984) によって検索にまで至った種は *Oithona similis* と *Oithona nana* のみであった。Gibbons and Oglive (1933) は *Oithona spinirostris* のノープリウスの形態を報告しているが、その種は命名以前に *Oithona plumifera sensu* とされ、その後 *Oithona atlantica* に改名されており (西田, 1997)、正確にはどの種に基づく記載かが不明であった。*Oncaea media* は *Oncaea* 属の検索を示した古賀 (1984) によって、類似した形態型で優占していた *Oithona* 属との識別が可能であった。Paracalanidae 科と Pseudocalanidae 科 (=Clausocalanidae 科) ノープリウスは古賀 (1984) により、小型カラヌス型に分類され、*Paracalanus parvus* のノープリウスのみ、スケッチが記載されていたが、その記載情報が少ないうえに、本研究にて同所的に出現する Pseudocalanidae 科 (=Clausocalanidae 科) ノープリウスの記載がないため、同定に用いることはできなかった。*Microsetella norvegica* は、その形態を記載した Hirakawa (1974) によって同定可能であった。そこで、本章では、前章で設けられた優占カイアシ類 9 種の中から、出現頻度が高くかつ同定が困難な *Oithona* type のうち、*Oithona*

属の各種についての識別方法を 3 章 1 項で、Paracalanidae 科、Pseudocalanidae 科 (=Clausocalanidae 科) の各属の識別方法について 3 章 2 項で扱い、同属・同科の他種も含めた形態について比較考察を行った。

### 3-1. キクロプス目カイアシ類 *Oithona* 属ノープリウスの形態

#### 3-1-1. 材料と方法

富山湾で *Oithona atlantica*、*O. plumifera* の繁殖盛期は、冷水性の前者が 3~4 月の春季に (高橋・平川, 2001)、暖水性の后者が秋季にある (Hirakawa *et al.*, 1990) と推定されている。そこで *O. atlantica* ノープリウスを 2000 年 3~4 月に、*O. plumifera* ノープリウスを同年 9~10 月に採集した。富山湾内の St. 8 (Fig. 2-1) の水深 0、25、50 m (主に水深 25 m) から 10 L を目合い 20  $\mu$ m の濾しネットで濾過して採集した。試料は 5% 中性ホルマリン海水で固定した。*Oithona similis* ノープリウスの形態比較には、雌成体から産出された卵に基づきノープリウスを各発育段階まで飼育した個体を用いた。冷水性の *O. similis* の雌成体は 2000 年 3~4 月に新潟県の直江津港より採集した。それら雌成体より産出・孵化した *O. similis* のノープリウスを 20 日間飼育しながら毎日採集を行った。飼育条件としてプラシノ藻の *Tetraselmis tetrathele*、ハプト藻の *Pavlova lutheri* (1 mL あたり  $10^9$  細胞以上) を与え、水温は 17.5°C、12L:12D の照光サイクルとした。

各種・各発育段階について約 30 個体のサンプルを形態比較に用いた。ノープリウス 1~6 期の発育段階は N1-N6 と略記する。形態の指標として以下の体部位を測定、計数した。体部位の省略記号をカッコ内に示し、測定箇所の定義等は以下の通りである。

- ・体長 (L) : 頭部先端から尾部先端までの長さ (側面観, Fig. 3-1)。
- ・体高 (H) : 背腹軸方向の最大の高さ (側面観, Fig. 3-1)。

- ・第1触角 (A1) : 先端の刺毛を計数。
- ・上顎 (Mn)、第1下顎 (Mx1)、第2下顎 (Mx2)、顎脚 (Mxp) : 存在の有無を確認。
- ・尾部保護装置(CA: caudal armatur) (古賀, 1984) : 刺毛、棘を計数。
- ・刺毛 (se.) : 細く柔らかい突起 (乳酸内で基部を揺らした時に容易に曲がる) で、倍率を上げると側面に列状の棘があるものとないもの (=蝕毛) を含む。
- ・棘 (sp.) : 刺毛よりやや太く硬い突起 (乳酸内で基部を揺らした時に曲がらない)、倍率を上げると側面に列状の棘が有る。

ノープリウスの体長 (L) や体高 (H) は 1  $\mu\text{m}$  の精度でマイクロメーターを用いて計測した。体長の差、体長 (L) と体高 (H) の比率 (H:L) の違いについて比較検定を行った。3種類以上の比較における多重性の問題を避けるために、棄却域を統計検定の組み合わせ数で調整した t 検定、すなわちボンフェローニの方法を用いた。ここでは、3種類の比較を行ったことから棄却域として 0.017 (0.05/3=0.017) を用いた。

### 3-1-2. 結果

#### (1) *Oithona* 属ノープリウスの形態的特徴

*Oithona similis* (Fig. 3-2a-f, Fig. 3-3a-f, Fig. 3-4a-c)

①体長 (L) : N1, 100–125  $\mu\text{m}$ ; N2, 120–150  $\mu\text{m}$ ; N3, 155–168  $\mu\text{m}$ ; N4, 179–194  $\mu\text{m}$ ; N5, 196–220  $\mu\text{m}$ ; N6, 217–249  $\mu\text{m}$ 。

②腹面観 : N1、N2 は卵形 (Fig. 3-2a, b)。N3 は卵形だが前端がやや角張る (Fig. 3-2c)。N4 も卵形で前面の端が角張る (Fig. 3-2d)。N5 は尾部が細く伸長し、後体部もやや角張りのある洋梨形を呈する ((Fig. 3-2e)。N6 は尾部の細い部分がさらに伸長した洋梨形を示した (Fig. 3-2f)。

③側面観：N1、N2 は卵形。体高は他の種のノープリウスより大きい (Fig. 3-3a, b)。N3 と N4 は卵形。体高が増し、背面後部がやや角張る (Fig. 3-3c, d)。N5 は幅広い卵形。体高が増し、背面は丸い (Fig. 3-3e)。N6 は全体に丸い。体高がさらに増す (Fig. 3-3f)。

④A1：刺毛は N1 で 3 本、N2 で 4 本、N3 で 5 本以上 (Fig. 3-2a-c)。

⑤Mx1：N1 には無い (Fig. 3-2a)。N2-N6 に出現する (Fig. 3-2b-f)。

⑥CA：N1、N2 は 1 対の刺毛 (2se) (Fig. 3-2a, b)。N3 では両サイドに 1 対の刺毛が追加、合計 2 対 (2 本×2 対=4 本) の刺毛 (4se) が出現する (Fig. 3-2c)。N4 では側面に 2 対の刺毛の他に、中央に 2 本の等長で短い棘 (2sp) が出現する (Fig. 3-2d, 3-4a)。N5 では側面に 2 対の刺毛、中央に 2 本の棘 (2sp) の他に 2 本の小さな刺毛 (2se) が出現する。中央の 2 本の棘 (2sp) はさらに伸長し、N4 の 3 倍の長さがあった (Fig. 3-2e, 3-4b)。

N6 で CA の形態は大きく変わらない。中央の 2 本の棘 (2sp) はさらに伸長し、N5 の 2 倍の長さになった (外側の 2 対の刺毛よりは短い) (Fig. 3-2f, 3-4c)。N4-N6 で、*O. atlantica* や *O. plumifera* の外側面にある長い刺毛の基部にあったこぶ状突起 (Fig. 3-4d-f の矢印) は本種には無い (Fig. 3-4a-c)。

*Oithona atlantica* (Fig. 3-2g-l, Fig. 3-3g-l, Fig. 3-4d-f)

①体長 (L)：N1, 128-144 μm; N2, 154-193 μm; N3, 200-216 μm; N4, 240-266 μm; N5, 273-288 μm; N6, 291-299 μm。

②腹面観：N1 は卵形 (Fig. 3-2g)。N2-N4 は卵形が伸び、体の前部がやや角張る米粒型 (Fig. 3-2h-j)。N5、N6 は体の後端部がさらに伸びる (Fig. 3-2k-l)。

③側面観：N1、N2 はやや楕円形 (Fig. 3-3g-h)。N3、N4 は楕円形 (Fig. 3-3i-j)。N5、N6 の背部はなめらかな曲線で、全体は横に長い楕円形。背面のラインと前面端境界のライ

ンとの間にできる角度 ( $An$ ) は鈍く 90 度以上である (Fig. 3-1, Fig. 3-3k-l)。

④A1 : 刺毛の数は N1 で 3 本、N2 で 4 本、N3 で 5 本以上であり、*O. plumifera*、*O. similis* ノープリウスと同様である (Fig. 3-2g-l)。

⑤Mx1 : N1 には無い (Fig. 3-2g)。N2、N3 では 1 葉で構成され 1 本の刺毛が出現した (Fig. 3-2h-i)。N4-N6 では 2 葉で構成され、外肢と内肢が明確に識別できる (Fig. 3-2j-l)。

⑥CA : N1、N2 では 1 対の刺毛 (2se) がある (Fig. 3-2g-h)。N3 ではこれらの両側のそれぞれに 1 対の刺毛が追加され、合計 2 対の刺毛 (4se) が出現する (Fig. 3-2i)。N4 では側面の 2 対の刺毛の他に、中央に 4 本の等長で短い刺毛 (4se) が出現する (Fig. 3-2j, 3-4d)。N5 では、刺毛の数と構成は N4 と変わらない。中央の 4 本の刺毛 (4se) の長さは N4 の約 2 倍に伸長し、側面の長い刺毛の 1/2 の長さである (Fig. 3-2k, Fig. 3-4e)。N6 では刺毛の数と構成は N4 や N5 と変化が無い。中央の 4 本の刺毛 (4se) はさらに伸長し、外側の刺毛の 2/3 の長さである (Fig. 3-2l, Fig. 3-4f)。N4-N6 で、外側面にある長い刺毛の基部が肥大し、こぶ状突起を形成する (Fig. 3-4d-f の矢印)。

#### *Oithona plumifera* (Fig. 3-2m-r, Fig. 3-3m-r)

①体長 (L) : N1, 134-156  $\mu\text{m}$ ; N2, 177-198  $\mu\text{m}$ ; N3, 204-215  $\mu\text{m}$ ; N4, 242-255  $\mu\text{m}$ ; N5, 258-282  $\mu\text{m}$ ; N6, 294-323  $\mu\text{m}$ 。

②腹面観 : 全発育段階で *O. atlantica* ノープリウスと同様である (Fig. 3-2m-r)。

③側面観 : N1-N3 は、扁平、長方形に近い棒状。体高は *O. atlantica* に比べて薄い。背面前部が角張っている (Fig. 3-3m-o)。N4-N6 は前体部と後体部の 4 角が角張る長方形。体高は *O. atlantica* に比べて低く、薄い。N4-N6 では背面のラインと前面端境界のラインと

の間にできる角度 ( $An$ ) がおよそ 90 度で角張っている (Fig. 3-1, Fig. 3-3p-r)。

④A1 : N1-N6 の刺毛の付き方は、*O. atlantica* ノープリウスと同様である (Fig. 3-2m-r)。

⑤Mx1 : N1-N6 の付属器の節数、刺毛の付き方は、*O. atlantica* ノープリウスと同様である。

⑥CA : N1-N6 の刺毛の数や長さとも、全ノープリウスの発育段階で *O. atlantica* ノープリウスと同様である。

## (2) 体長に対する体高の比率 (H:L)

*O. similis* ノープリウスの体長に対する体高の比率 (H:L) の平均は 0.39-0.49 の範囲にあり、発育段階の進行とともに増加する傾向を示した (Fig. 3-5)。N1 を除く発育段階で *O. similis* の H:L は *O. atlantica* に比べ大きく、範囲の重なりも無く、ボンフェローニの方法を用いた検定により両種間に有意差が認められた ( $t$ -test,  $p < 0.017$ )。発育段階に関係なく、*O. atlantica* の H:L (平均 : 0.32-0.38) は常に *O. plumifera* (平均 : 0.29-0.34) に比べて大きく、範囲の重なりも少なく、両種間には有意差が認められた ( $t$ -test,  $p < 0.017$ )。

### 3-1-3. 考 察

本研究の結果から、*Oithona* 属に関するノープリウスの種同定は次の手順で行うことが妥当と考えられた。まず体長 (Table 3-1) と *Oithona* 属内で共通する発育段階毎の形態特徴 (Table 3-2 の “Common”) に基づいて、ノープリウスの発育段階を同定し、大型種、中型種、小型種に分ける (Table 3-1)。次に、発育段階毎に種間で異なる形態的特徴 (Table 3-2 の “Variable”) を確認して種同定を行う。

カイアシ類ノープリウスの形態は成長に伴って 6 発育段階に変化する。Björnberg

(1972) は約 40 種のノープリウスの形態を記載したが、検索表などの作成がなされていない。うえに、その発育段階の一部しか記載されていない種が多かった。Faber (1966) は 17 種類のノープリウスの形態を調べ、CA の形態に基づく検索表を作成した。しかし、Faber (1966) の検索表による同定では 2 段階 (early instar: N2–N4, late instar: N5–N6) による区分であるため、発育段階が曖昧なうえ N1 が抜けていた。また、複数の目にわたった種の特徴を比較していたため、同定が混乱する可能性が高かった。一方、古賀 (1984) は目ごとに発育段階の同定を行った後に種の同定を行っており、その手順は本研究と同様である。本研究でも古賀 (1984) による目レベルの同定を用いた。それによるキクロプス目内の発育段階の同定は比較的容易であったが、本研究ではその他にも共通する発育段階毎の形態特徴を加えることで、さらに同定しやすくした。また、キクロプス目のノープリウスは全発育段階で孵化直後の原型を留める卵形を維持しており、頭部と後体部が分かれる種 (カラヌス目など) に比べて成長による体形の変化が小さく、発育段階の識別が難しかった。そのようなキクロプス目に関しては成長による体長の変化を、検索表と併せて用いて同定していくことが有効であると考えられる。

#### (1) 体長による識別

カイアシ類の体長は、生息環境 (水温や餌密度) の影響を受けて変動する (Hada *et al.*, 1986; Klein-Breteler and Gonzalez, 1982; Evans, 1981)。しかし、同一発育段階のノープリウスの体長の変動幅は、発育段階間や種間差よりも小さいことが報告されている (Björnberg, 1972)。そのため、各発育段階の体長 (体幅も含める) は、既往の研究でも、種同定の重要な形質になっていた。例えば、体長に基づくノープリウスの種同定は *Oithona* 属 (Björnberg, 1972)、*Temora* 属 (Carotenuto, 1999)、*Acartia* 属 (Yoon *et al.*,

1998) などで用いられている。

本研究で観察対象とした 3 種の他に、日本海に出現記録のある主な *Oithona* 属のノープリウスについて、各発育段階の体長を Table 3-1 にまとめる。本研究の *O. atlantica* ノープリウスと *O. plumifera* ノープリウスの体長は類似し、他種より大型 (Large) なことが両種の識別形質となる。また、他の大型種 (*Oithona longispina* など) (Table 2-1) が混在する可能性もあるが、成体の出現状況 (2 章) から判断して、その影響は僅かであると考えられる。*O. similis* ノープリウスの体長は *O. atlantica* と *O. plumifera* に比べて全発育段階にて小さい。一方で *O. nana* 等の他の *Oithona* 属 5 種に比べて、*O. similis* ノープリウスの体長は全発育段階で大きいため、中型サイズ (Middle) とされ、これが本種の有効な識別特徴であった。スコットランドでの *O. similis* ノープリウスの体長 (Gibbons and Ogilvie, 1933) は、本研究とよく一致していた (Table 3-1)。*O. nana* など他の 5 種は、*O. similis* よりも小さい小型サイズ (Small) の範囲にあり、各種間の体長は類似する (Table 3-1)。ノープリウスの体長は、同属内であれば基本的にそれらの親 (成体) の体長に比例する (古賀, 1984)。Nishida (1985) による *Oithona* 属成体の形態記載でも、*O. similis* の体長は *O. atlantica* よりも小さい一方、*O. nana* よりも大きな中間サイズにある。このように、*Oithona* 属ノープリウス種同定の形質としての体長は、3 段階に分けることが妥当と考えられる。

## (2) 各発育段階内の種同定

発育段階毎に *Oithona* 属に共通な (Common) 形態形質と、種により異なる (Variable) 形態形質を既報文献のデータ含めて整理した (Table 3-2)。なお、種同定に重要な CA の構造は別表に整理した (Table 3-3)。CA はノープリウスの形態に基づく種同定

に重要な形態形質で (Faber, 1966; Björnberg, 1972)、低倍率にて容易に観察できる部位でもある。以下、N1–N6 の各発育段階について形態に基づく種同定の方法について述べる。

N1 : 種間で共通する形態特徴は、CA が 1 対の刺毛 (2se) であった。体長が類似する *O. atlantica* と *O. plumifera* は体高 : 体長の比率 (H:L) によって識別可能であった (Fig. 3-5)。 *O. similis* は前述の体長 (中型サイズ) により識別可能である。一方、 *O. nana* 等の小型サイズの種は N1 の種同定は形態からは不可能と考えられた。

N2 : 全種で共通する形態は Mx1 原基刺毛の存在と、CA の刺毛伸長であった (Fig. 3-2b, h, n)。大・中型サイズ 3 種のノープリウスは本発育段階以降 (N2–N6)、H:L が *O. similis* > *O. atlantica* > *O. plumifera* という順序になっていることから種同定が可能である (Fig. 3-5)。ノープリウスの体高 (H) は属、科レベルの同定を行う際に重要 (例えば、ハルパクチクス目とキクロプス目が扁平である等) とされており (古賀, 1984)、種の分類形質としても重要であるといえる。小型サイズ種のうち、 *O. nana* ノープリウスは CA に両側棘 1 対 (2sp. =outer spines) が存在することから識別可能である (Murphy, 1923; Haq, 1965)。しかし、他の小型サイズ 4 種についての種同定は困難であった。

N3 : 全種で共通する形態は、 *O. simplex* と *O. hebes* (Björnberg, 1972; Zacarias and Zoppi-Roa, 1981) を除く種ではノープリウスの CA の刺毛と棘の数が増加していた (Table 3-3)。種により CA の刺毛と棘の数が異なるため、小型サイズの種についても種同定が可能になった (Table 3-3)。しかし、 *O. brevicornis* と *O. davisae* の識別は形態が同様なため困難であった (Goswami, 1975; Uchima, 1979; 古賀, 1984)。

N4 : *O. rigida* (Rao, 1985) を除く全ての種について Mx1 内肢と外肢の形成 (分離) が見られた (Fig. 3-2 d, j, p)。 *O. nana* を除く各種では CA の刺毛と棘の数の増加 (Table 3-3) が発育段階の分類形質となった。N4–N6 で、 *O. atlantica* と *O. plumifera* は

CA の両側刺毛の付け根にコブ状突起が存在した (Fig. 3-4d-f)。一方、*O. similis* にはコブ状突起が無かった (Fig. 3-4a-c)。側面観の全体形は *O. similis* では丸型 (Fig. 3-2a-f)、*O. atlantica* は楕円型 (Fig. 3-2g-l)、*O. plumifera* では扁平で長方形であった (Fig. 3-2m-r)。 *O. plumifera* ノープリウスの腹面観では全体形が細長い長方形であることは、Björnberg (1972) の描画に類似していた。

N5 : 全種で共通する形態は CA の刺毛と棘の伸長であった (Fig. 3-2e, k, q)。さらに *O. similis* と *O. nana* には、CA に 1 対の刺毛 (2se) が増加していた。また腹側観で、*O. similis* ノープリウスの全体形は特徴ある 5 角形の洋梨型をしていることで他種との識別が容易であった (Fig. 3-2e)。

N6 : 全種で、ノープリウスの後体部が伸長していた。*O. brevicornis*、*O. davisae* の CA の両側には新たな刺毛があった (Goswami, 1975; Uchima, 1979)。

以上より、小型の *Oithona* 属 4 種 (*O. brevicornis*, *O. davisae*, *O. rigida*, *O. simplex*) では N1-N2 での種同定が困難であったが、それ以外の種や発育段階では、種同定が可能になった。なお、種同定が困難であった *Oithona* 属の小型サイズ 4 種は、春・夏季における富山湾での優占種ではないことから (Table 2-2)、本研究の同定作業への影響は小さかった。

## 3-2. カラヌス目カイアシ類 3 属ノープリウスの形態

### 3-2-1. 材料と方法

*Paracalanus* については直江津港にて 2000 年の 3~5 月に採集した成体より産出した卵より孵化したノープリウスを 20 日間飼育しながら標本を採集し観察を行った。飼育は 500ml ガラス瓶内で条件としてブラシノ藻の *Tetraselmis tetrathele* とハプト藻の

*Pavlova lutheri* を餌として 1 mL あたり  $10^9$  細胞以上を与え、それを維持した。水温は 17.5°C に保ち、12L:12D の照光サイクルとした。飼育水の交換は 1 日 1 回行い、攪拌を行った。また、その交換時に 30 個体を目安に標本用のノープリウスをスポイトで抜き取りホルマリン固定した。

*Clausocalanus* と *Pseudocalanus* については、海岸部の港内に出現する期間が主に 3 月～4 月上旬と比較的短く（高橋 2001, 2003）、雌成体の採集が困難であること、雌成体がもつ卵塊が採集時や飼育時に脱落することが多く、両種ノープリウスを室内で飼育することができなかった。そこで、*Clausocalanus* ノープリウスは *Clausocalanus pergens* の成体とコペポダイト 4 期–5 期の占有率が全カイアシ類個体の 80% 以上を占めたことを確認した 1997 年 3～4 月上旬の新潟県糸魚川市姫川港（37°02'N, 137°50'E）で、バケツで採集した表面海水試料 10 L を目合い 20  $\mu\text{m}$  のネットで濾して採集した。*Pseudocalanus* ノープリウスは *Pseudocalanus newmani* の成体とコペポダイト 4 期–5 期の占有率がカラノイダ目カイアシ類個体の 91% 以上を占めたことを確認した 2000 年の 3 月下旬～4 月上旬に新潟県上越市直江津港（37°11'N, 138°15'E）で *Clausocalanus* と同様の方法で採集した。また、本属標本の一部は 1998 年 2 月に富山湾内の中央部（37°11'N, 138°15'E）の水深 25 m から 10 L を採水し目合い 20  $\mu\text{m}$  のネットで濾して採集した。採集時にその種の成体とコペポダイト 4 期–5 期の占有率がカラノイダ目カイアシ類個体の 53% を占め、それ以外のカラノイダ目は *Paracalanus* と *Clausocalanus* のコペポダイト期であった。採集した試料はすべて 5% 中性ホルマリン海水で固定した。

本研究では多くのノープリウスの同定・計数試料処理が求められる生態学的調査・研究への適用を考慮して、解剖を必要としない体各部位の長さ、第 1 触覚（前項同様 A1 と略す）、尾部保護装置（前項同様 CA と略す）、顎脚、第一遊泳肢を観察した（Fig. 3–6）。体

長 (L1) は N1 と N2 では腹面観により甲殻前縁から体後部後縁までを測定し、N3–N6 では側面観による甲殻長 (L2) + 体後部長 (L3) を測定した。CA については、体後部腹面棘 (vs)、体後部側面棘 (1s)、体後部末端棘 (ts) に分けてその数を計数した。腹面観による甲殻幅 (W1) と体後部基部幅 (W2) を測定した。W1 は甲殻の最も幅広い部分の外側縁間を、W2 は体後部と甲殻部が重なるところの外側縁間を測定した。付属肢については、第 1 触角 (A1) 末端節の刺毛の数、顎脚 (Mxp) と第 1 遊泳肢 (1stF) についてはその有無を観察した。側面観では伸縮性のある体後部の背腹屈曲節が、ホルマリン固定時に伸びた伸長個体 (stretched) と、縮んだ収縮個体 (shrunk) がみられた。収縮個体は、縮むことで体後部の最大幅部分が体後部側面棘の上にくぼ状のふくらみを示した (Fig. 3–6 の Y)。このように伸長個体と収縮個体では外見上差異が認められるため、体長計測は各発育段階、伸長・収縮個体について各 15 個体以上について、接眼マイクロメーターを用いて 1  $\mu\text{m}$  の精度で計測した。

線図形の作成は、Win-Roof (三谷商事株式会社製) によって撮影した焦点深度の異なる複数の顕微鏡写真をトレースすることで描いた。各ステージの甲殻幅 (W1) と体後部基部幅 (W2) の比率 (W2:W1) の平均値について、2 元配置分散分析および多重比較検定 (Tukey-Kramer test) を行った。

### 3-2-2. 結果

#### (1) 各属のステージ別形変化

##### *Paracalanus*

材料は直江津港で採集した *Paracalanus* の成体より得た卵から孵化したノープリウスであり、*Paracalanus* sp. と呼ぶ (Par と略記)。卵を採取した成体雌の平均体長と標準

偏差は  $0.87 \pm 0.03$  mm ( $n=20$ ) であり、体長に対する体後部、体長に対する第 4 遊泳脚外肢第 3 節の相対的長さから Hidaka *et al.* (2016) の *Paracalanus* sp. (NWP : North-West Pacific Ocean 産の意) に一致する。体は腹面観、側面観ともに N1 は卵形で前体部と体後部の分離境界は不明確 (Fig. 3-7a) であり、これは 3 属に共通する (Table 3-4)。N2 では体後部がわずかに突出し、甲殻と体後部の体形のくびれから境界線が僅かに推定されたが、それは見る角度により不明確である (Fig. 3-7b, 点線)。なお、図面では甲殻前縁の中央に突出が見えないが、見る角度によって僅かに見える。N3 以降では甲殻と体後部が分離し、特に腹面観では体後部全体の幅が狭く細長い (Fig. 3-7c-d, Fig. 3-8a-f)。各ステージの体長範囲を Table 3-5 に示す。N3 以降の値は伸長個体と収縮個体がいる。N3 以降の甲殻幅 (W1) と体後部末端幅 (W2) の比率 (W2:W1) について伸長個体と収縮個体の値の範囲を Table 3-6 に示す。Par の W2:W1 の平均値は N3-N6 全てで 0.5 以下である。

CA の腹面観 : N1 は 1 対の刺毛がみられる (Fig. 3-7a, 下の矢印)。N2 は 1 対の刺毛が N1 に比べて伸長する (Fig. 3-7b, 下の矢印)。N3 は 1 対の刺毛の他に、1 対の体後部腹面棘 (vs) と 1 対の体後部末端棘 (ts) が加わる (Fig. 3-7c, 下の矢印)。N4 は vs が 1 対追加されて 2 対に、さらに体後部側面棘 (ls) が 2 対増えて側面に棘が 2 対に増えたが、ts は 1 対のままである (Fig. 3-8a-b 下の矢印)。N5 は ls が N4 よりも 1 対増えて合計で 3 対であるが、2 対の vs、1 対の ts は N4 と変わらない (Fig. 3-8c-d 下の矢印)。N6 の vs、ls、ts の構成は N5 と同じ (Fig. 3-8e-f 下の矢印)。以上、CA の棘数の構成がステージ毎に変化することは 3 属で共通している (Table 3-4)。

A1 末端節の刺毛数 : N1 では 3 本 (Fig. 3-7a, 上の矢印)。N2 では 4 本 (Fig. 3-7b, 上の矢印)。N3 以降は 5 本以上の刺毛がある (Fig. 3-7d, 上の矢印)。以上、A1 末端節の刺毛数がステージ毎に変化することは 3 属で共通している (Table 3-4)。

第1下顎 (Mx1) と第2下顎 (Mx2) : N3以降に突起と刺毛が確認されるが、いずれも、上顎 (Mn) の下に隠れるため、解剖せずに全体を観察することは困難である。顎脚 (Mxp) : N5以降に先端に刺毛のある突起の状態で見られる (Fig. 3-8c, e, 上の矢印)。第1遊泳肢 (1stF) : N6に認められる (Fig. 3-8e, 中間矢印)。ここまでのステージ変更にもなう付属肢の構造変化は3属で共通している (Table 3-4)。

### *Clausocalanus*

材料は糸魚川港で成体、*C. pergens* の成体とコペポダイトが優占する時に採集したノープリウスであり、以下、*Clausocalanus* spp. と呼ぶ (Cla と略記)。体は腹面観、側面観ともに N1 では卵形で前体部と体後部の分離境界は不明確 (Fig. 3-7e)。N2 の体後部のくびれは小さく、甲殻と体後部の境界線は不明確なことが多いが、見る角度によっては僅かに確認できる (Fig. 3-7f)。また、本属甲殻前縁の中央部に突出がみられる (Fig. 3-7f)。N3以降では甲殻と体後部が分離し、特に腹面観では体後部全体の幅が広く太い (Fig. 3-7g-h, Fig. 3-8g-l)。また、N4以降に腹面観、側面観では体後部に波状の節構造がみられる (Fig. 3-8g-l)。各ステージの体長範囲を Table 3-5 に示したが、その値は Par に似ている。甲殻幅 (W1) と体後部末端幅 (W2) の比率 (W2:W1) の平均とその範囲を Table 3-6 に示す。本属の W2:W の平均値は収縮個体の N3 を除いて 0.5 以上である。

CA の腹面観 : N1—N6 までステージごとの vs, ls, ts の構成 (Fig. 3-7e-h, Fig. 3-8g-l 下の矢印) は Par と同様である。

A1 末端節の刺毛数 (Fig. 3-7e-f, h 上の矢印)、Mxp (Fig. 3-8i, k 上の矢印)、1stF (Fig. 3-8k, 中間矢印) の有無、形状は Par の各ステージと同様である。

## *Pseudocalanus*

材料は直江津港と富山湾中央で *P. newmani* の成体、コペポダイトが優占する時に採集したノープリウスであり、以下、*Pseudocalanus* sp. と呼ぶ (Pse と略記)。体は腹面観、側面観ともに N1 では卵形で前体部と体後部の分離境界は不明確 (Fig. 3-7i)。N2 の体後部のくびれは Par と同様にみられ甲殻と体後部の境界線が推定できる (Fig. 3-7j)。また、本属甲殻前縁の中央部に Cla と同様の突出がみられる (Fig. 3-7j)。N3 以降では甲殻と体後部が分離し、特に腹面観では Cla と同様に体後部全体の幅が広く太い (Fig. 3-7k, Fig. 3-9a, c, e)。N4 以降腹面観、側面観ともに体後部には波状の節構造がみられる (Fig. 3-9a-f)。各ステージの体長範囲を Table 3-5 に示す。

CA の腹面観 : N1 から N6 までステージごとの vs、ls、ts の構成 (Fig. 3-7i-l, Fig. 3-9a-f 下の矢印) は Par、Cla と同様である。

A1 末端節の刺毛数 (Fig. 3-7i-j, l 上の矢印)、Mxp (Fig. 3-9c, e 上の矢印)、1stF (Fig. 3-9e, 中間矢印) の有無、形状は Par、Cla の各ステージと同様である。

### (2) ステージと属間の識別形質

甲殻の発達状況、A1 末端節の刺毛数、各付属肢の有無、尾部保護装置の構造といった特徴は、同一ステージであれば属による違いはなく、ステージ間の違いは明白である (Table 3-4)。一方、同一ステージでの 3 属間の違いは、体長、全体の体形に関連する甲殻部と体後部基部幅の比率 (W2:W1) に認められ、それらの特徴について Table 3-5 と Table 3-6 にまとめた。

本研究では Pse ノープリウスの体長範囲は、发育段階によらず、Par と Cla に比べて大型であり、その範囲 (最小・最大) に重なりが無かった (Table 3-5)。一方、Par と

Cla のノープリウスの体長範囲は全ステージを通して重なりがあり、両属の体長による識別は不可能であった。

N3–N6 では、腹面観では Par の甲殻は正円に近く体後部が細い。一方、Cla の甲殻は縦長の楕円形で体後部が太いことから区別できた (Fig. 3–7a, c, e, g, Fig. 3–8a, c, e, g, i, k)。体後部基部幅 : 甲殻幅 (W2:W1) の各ステージの平均値が Par では 0.5 以下、Cla では収縮個体の N3 を除いて 0.5 以上であった (Table 3–6)。両属の伸長個体と収縮個体ごとに、W2:W1 の平均値について検定を行った。伸長個体、収縮個体ともに N3 以降は発育段階によらず、常に Cla の方が Par よりもその比率が有意に高いことが確認された (Tukey–Kramer test,  $p < 0.001$ )。なお、N5、N6 において Cla の体後部にあった波状構造は Par にはみられなかったが、実際の有無については詳しい観察を要す。

N1 では Par と Cla の識別点は明白ではない。また、N2 についても甲殻前縁の中央部の突出や、甲殻と体後部のくびれに境界線が属によりみられたが、観察角度によりそれは不明確であった。

### 3-2-3. 考 察

Lawson and Grice (1973) と Björnberg (1972) による *Paracalanus crassirostris*、Björnberg (1972) による *Paracalanus aculeatus* の N3 以降のノープリウスの全体形図は体後部が細い Par (本研究の *Paracalanus* sp.) と一致した (Fig. 3–7a–d, Fig. 3–8 a–f)。本研究ではその体後部の細さを W2:W1 で数値化した (Table 3–6)、その値が既往文献の記載図でも合致するか検討した。Björnberg (1972) の *Paracalanus crassirostris* の N6 図面の W2:W1 は 0.55 であり、本研究の Par の平均より高かったが最大と同値であった。体後部が甲殻に比して細く見えることが本属 N3 以降の共通する特徴と考えられた。なお、

Par では観察されなかった体後部の波状構造については、電子顕微鏡による観察での確認が必要と考える。

Björnberg (1972) による *Clausocalanus furcatus* の N3 以降のノープリウスの全体形図は体後部が太く Cla (*Clausocalanus* spp.) と一致した (Fig. 3-7e-h, Fig. 3-8 g-l)。その N4 図面での W2:W1 は 0.58 であり、本研究での Cla の平均 (0.59 結果) とほぼ同値であった。N3 以降の Cla は Par と比べると、体後部が甲殻に比して太いことが特徴と考えられる。また、そのような特徴のあることから、Cla 材料サンプルは、それを採集した海域で成体、コペポダイトが優占していた *C. pergens* のノープリウスである可能性が高い。

Pse (*Pseudocalanus* sp.) のノープリウスの体長が全てのステージで Par と Cla の体長に比べて明らかに大型であることで識別できる。他のカラヌス目を加えると、ノープリウスの大きさは大、中、小の 3 段階に設定された (Table 3-5)。Pse ノープリウスの体長 (155-415  $\mu\text{m}$  超) は同属の *Pseudocalanus minutus* (Kröyer) の報告値 (157-420  $\mu\text{m}$ ) (Oberg, 1906; Nichols and Thompson, 1991) とほぼ一致した。他 2 属に比べて大型である特徴をもつ Pse 材料サンプルは、それらを採集した海域で成体、コペポダイトが優占した *P. newmani* のノープリウスである可能性が高い。

本研究の Par と Cla の N1 と N2 は識別できなかった。N1、N2 といった初期ノープリウスは卵形または丸形、形態も単純で、属間差にある形質は少ない。N1、N2 で属の識別が難しいことは、*Oithona* 属 (Gibbons and Ogilvie, 1933; Björnberg, 1972; Takahashi and Uchiyama, 2007)、*Paracalanus* 属 (Lawson and Grice, 1973)、淡水の *Macrocylops* 属 (Dahms and Fernando, 1994) で報告されている。しかし、Siefert (1998) はベーリング海で重要な餌生物である *Metridia* 属と *Pseudocalanus* 属の N1、N2 の腹面

観、側面観の部位にみられる体形の違いを整理して識別しているが、それら 2 属は親成体の形態が大きく異なることから、それが可能であったと考えられる。本研究では N2 では Cla は甲殻前縁の中央部に突出がみられ、Par では甲殻と体後部のくびれに境界線がみられたが、それらの特徴は見る角度によって不明確であった。Par と Cla は親成体の形状も大きさも良く似ている。Lawson and Grice (1973) と Björnberg (1972) による *P. crassirostris* の N2 の甲殻前縁の中央部の突出は小さいが、それが見られ、Par と同様に角度によって突出状に盛り上がって見えると考えられた。従って、両属で甲殻前縁の中央部の突出の有無、甲殻と体後部のくびれは、見る角度を設定する（体を正確に固定する）ことなどにより、識別ポイントになるか否か検討を加える必要がある。

以上から、Par と Cla の N1 の識別を除くと、各ステージと 3 属の識別が可能となった。しかし、本研究では成体の採集と飼育が困難なことからノープリウスの種の特定ができなかった。今後は、採集と飼育技術の改良、遺伝子分析技術の導入により、種の識別に至るための研究も重要と考える。

#### 第4章 富山湾の主要小型カイアシ類ノープリウスの鉛直分布

古くより、浮魚類の仔稚魚の死亡要因として、摂餌開始期の飢餓死亡が大きいことが示唆されてきた (Hjort, 1914, 1926)。多くの浮魚類仔稚魚の重要な初期餌料はカイアシ類のノープリウスである (田中, 1980)。カタクチイワシ属が分布する海域のノープリウス出現密度は、仔稚魚の生残や成長に必要な餌密度より低いことが多いという報告がある (O'Connell and Raymond, 1970; Hunter, 1977; など)。このため、浮魚類の仔稚魚が飢餓死亡を回避するためには、カイアシ類ノープリウスの高密度パッチに遭遇することが重要であると考えられている (Laurence, 1974)。仔稚魚は個体発生的に、鉛直分布深度が変化する。例えば、カタクチイワシ類の仔魚は体長約 2.7 mm から摂餌を開始する (Morote *et al.*, 2010)。地中海の体長 6 mm 以下のカタクチイワシ属仔魚は運動能力が乏しく、昼夜とも 0–20 m 層に多く分布するが、体長 6–8 mm では水深 30–50 m 層に、体長 8 mm 以上になると昼はさらに下層の水深 30–80 m 層に分布し、活発な摂餌を行う (Sabatès *et al.*, 2008)。従って飢餓死亡を回避するためには、餌のカイアシ類ノープリウスと鉛直分布が一致するか否かが重要であると考えられる。

これまでカイアシ類のノープリウスの鉛直分布に関する知見は、汽水域や湾内などの富栄養海域に優占する、単一種のカイアシ類の生活史に関する研究の一環として報告されていることが多い (Table 1–1)。一方、貧栄養海域でのカイアシ類ノープリウスの鉛直分布に関する知見は少ない (Lagadeuc *et al.*, 1997)。貧栄養な外洋域でのカイアシ類ノープリウスや渦鞭毛藻類などの高密度分布域形成には、海洋表面 (主に水温躍層より以浅) での気象・海洋環境の安定性が重要であるとする「Ocean stability 仮説」が、クロロフィル *a* 濃度の極大層に注目した広範な調査により提唱されている (Lasker, 1978, 1981a, 1981b)。澤田 (1996) はノープリウスの鉛直分布に影響を及ぼす要因として、カイアシ類雌成体の

産卵量と餌密度（植物プランクトン量）、ノープリウス自体の遊泳行動など、様々な要因を挙げて検討したが、各要因がノープリウスの鉛直分布に与える相対的な重要性については不明なままであった。

カイアシ類ノープリウスの鉛直分布を規制する生物的要因を明らかにするためには、種レベルでのノープリウス鉛直分布の評価が必要不可欠である。これまでのノープリウスの鉛直分布に関する研究は科・属レベルの分類に留まっているものが多いが、これらの研究でも、鉛直分布が種毎に異なることが示唆されている（船越ら, 1983; 上・山岡, 1990; 澤田, 1996; 中田, 1997; 平川ら, 2004）。若狭湾でも *Oithona* 属ノープリウスが、鉛直的に異なる複数の塩分層で出現密度が高くなっていたことから、好適塩分の異なる複数種により構成されていたことが示唆されている（澤田, 1996）。また富山湾で *Oithona* 属ノープリウスは、水深によってサイズ組成が異なることから、好適水温等の異なる 3 種 (*O. atlantica*, *O. plumifera*, *O. similis*) によって構成されていることも示唆されている（平川ら, 2004）。このように、日本海でカイアシ類ノープリウスは種毎に鉛直分布が異なることが示唆されるが、その詳細や季節変化については不明な点が多い。

本章では富山湾北部に設けた一定点の水深 0–65 m について、鉛直的に密な採水をカタクチイワシ (*Engraulis japonicus*) 仔稚魚が主に摂餌を行う春～夏季にかけて約 2 週間の頻度で行い、出現したカイアシ類ノープリウスを種、発育段階まで同定し、ノープリウスの微細分布の季節変化を明らかにする。得られた結果から種、発育段階の鉛直分布を規制する要因を考察する。また、季節的にカタクチイワシ仔稚魚の餌環境が鉛直的にどのように変化するかを評価することを目的として行った。

#### 4-1. 材料と方法

1997年5月28日、6月9日、6月25日、7月7日、7月24日、8月4日に富山湾北部 (37° 06. 53' N , 137° 08. 28' E)、水深 180 m の St. 17 にて調査を行った (Fig. 4-1)。いずれの採集日も 11 L 型バンドーン採水器を用いて、水深 0、2.5、5、7.5、10、12.5、15、17.5、20、22.5、25、27.5、30、35、40、50、65 m の合計 17 層から、昼間 (13:48~17:30) に採水を行った。採水試料の 10 L を 20  $\mu$ m メッシュのハンドネットで濾して、中性ホルマリンを最終濃度が 1-2% になるように添加し固定した。残りの 1 L はクロロフィル *a* 濃度測定用の試水とした。採集と同時に STD (アレック電子株式会社) による水温と塩分の測定を行った。クロロフィル *a* 濃度は蛍光法により測定した (Parsons *et al.*, 1984)。

試料中のカイアシ類の成体とコペポダイト期は、合計 100 個体以上になるように、よく攪拌した試料から広口ピペットを用いて分割し、種同定と計数を行った。ただし、形態的に類似する *Microsetella norvegica* の成体とコペポダイトは識別しなかった。試料中のカイアシ類のノープリウスの種同定と計数には、2 段階の操作を行った。

まず第 1 段階として、肉眼で見える大型個体 (カイアシ類の成体、ヤムシなど) がいた場合は抜き取った後に 20 mL に濃縮し、よく攪拌した後に 1 mL を枠付きスライドグラスに注入し、古賀 (1984) に基づいて、を *Oithona* 属と *Oncaea* 属、大型カラヌス目、中型カラヌス目 (*Pseudocalanus* 属) と小型カラヌス目 (*Paracalanus* 属と *Clausocalanus* 属)、*Microsetella* 属、その他ノープリウスの 5 グループに分類して計数した。この第 1 段階の作業は 3 回繰り返し、その平均値を用いて各グループの個体密度 (ind. L<sup>-1</sup>) を計算した。

次に第 2 段階として、各グループ内の各種ノープリウスの組成比率を求めるために、*Oithona* 属と *Oncaea* 属、中型・小型カラヌス目、*Microsetella* 属の 3 グループについてそれぞれ、ノープリウスが 100 個体を超えるまで (100 個体に満たない際は全数) 乳酸を

満たしたスライドグラス上に並べ、種・発育段階毎に同定・計数した。各種・発育段階ごとの組成比率を第 1 段で得られた個体密度と掛け合わせて、種・発育段階毎の個体密度を得た。*Oithona* 属と *Oncaea* 属は、Takahashi and Uchiyama (2007) および 3 章に基づき *O. atlantica*、*O. nana*、*O. similis*、*O. plumifera*、その他 *Oithona* 属、古賀 (1984) に基づいて *Oncaea* 属に同定した。中型・小型カラヌス目は 3 章に従って *Paracalanus* sp.、*Clausocalanus* spp、*Pseudocalanus* sp.、その他中型・小型カラヌス目に同定した。*Microsetella* 属は Hirakawa (1974) と古賀 (1984) に基づき *M. norvegica* とその他 *Microsetella* 属の種に同定した。なおノープリウスの 6 発育段階は N1–N6、コペポダイトを C1–C5、成体を C6 と略す。ノープリウス、コペポダイト、成体のいずれについても単位水量 (1 L) あたりの出現密度 (ind. L<sup>-1</sup>) で表現した。各々の種の分布水深を評価するために、全ノープリウス (N1–N6) と雌成体について上層から積算して 25%、50%、75%の個体群が分布した水深を計算した (Pennak, 1943)。ノープリウスの分布水深が発育段階によって違いがあるか否かについては、クラスカル・ウォリス検定を行った。その後、有意差があった種/採集日について発育段階ごとに多重性の問題を避けるために、棄却域を統計検定の組み合わせ数で調整したボンフェローニ補正のマン・ホイットニーの U 検定を用いて比較した。ここでは、6 発育段階の比較を行ったことから棄却域として 0.0033 (0.05/15=0.0033) を用いた。

## 4-2. 結 果

### 4-2-1. 水理環境

調査期間前半の 1997 年 5 月 28 日と 6 月 9 日の水温はいずれも 20°C 以下で、鉛直的な水温差は最大 3°C だった (Fig. 4–2A)。6 月 25 日には 15 m 以浅では 20°C を超え、

海表面では 24.5°C に達し、鉛直的な水温差は最大 7°C に増加した。6 月 28~29 日にかけて通過した台風 8 号による強風の影響で、一時的に鉛直混合が起きたため (Fig. 4-2B)、7 月 7 日には表面から水深 45 m まで 21-23°C で水温差が小さくなった。7 月 24 日と 8 月 4 日には水深 15 m 以浅の水温が上昇し、再び鉛直的な水温差は 9-10°C に拡大した。一方水深 60 m 層の水温は 5 月 28 日の 16°C から 8 月 4 日の 18°C まで、表層に較べて水温上昇の変化は小さかった。

塩分は 5 月 28 日から 7 月 7 日にかけて、水深 0-7.5 m で 33.5-33.7 を示した (Fig. 4-2A)。一方、7 月 24 日と 8 月 4 日には降雨による河川水の影響のため海表面に 32 以下の低塩分が確認された。調査期間を通して水深 50 m 以深には 34.2 以上の対馬暖流周縁水 (小川, 1983) が確認された。これら水温と塩分の結果から、ここでは採集日を大きく 3 期間に区分した。以下、5 月 28 日と 6 月 9 日は弱成層期、6 月 25 日と 7 月 7 日は昇温期、7 月 24 日と 8 月 4 日は強成層期と呼称する。

クロロフィル *a* 量は弱成層期には、水深 30-40 m に極大値を示し、5 月 28 日の水深 40 m では調査期間中の最大の 1.04  $\mu\text{g L}^{-1}$  を示した (Fig. 4-2A)。全層平均値はそれぞれ 0.46  $\mu\text{g L}^{-1}$  (5 月 28 日) および 0.36  $\mu\text{g L}^{-1}$  (6 月 9 日) を示した。昇温期は鉛直的な変化は小さく、全層平均 0.22  $\mu\text{g L}^{-1}$  (6 月 25 日) および 0.31  $\mu\text{g L}^{-1}$  (7 月 7 日) を示し、弱成層期よりも低下した。強成層期には水深 5 m 付近 (7 月 24 日 : 0.37  $\mu\text{g L}^{-1}$  および 8 月 4 日 : 0.43  $\mu\text{g L}^{-1}$ ) と 35-40 m 付近 (それぞれ 0.57  $\mu\text{g L}^{-1}$  および 0.46  $\mu\text{g L}^{-1}$ ) で極大値を示し、全層平均値はそれぞれ 0.32  $\mu\text{g L}^{-1}$  および 0.26  $\mu\text{g L}^{-1}$  を示した。

#### 4-2-2. カイアシ類ノープリウスの鉛直分布

全調査期間を通して出現したカイアシ類ノープリウスは合計 10 種、雌成体は合計

33種であった。ノープリウスのうち、調査期間中にいずれかの採集層で個体数割合が20%以上を示した *O. atlantica*、*O. nana*、*O. similis*、*P. parvus* s.l.、*C. pergens*、*M. norvegica* の6種を、ここでは主要カイアシ類と定義した。主要カイアシ類は、調査期間を通したいずれの採集層でも全カイアシ類ノープリウス出現密度の80%以上を占めていた。

弱成層期には、カイアシ類ノープリウスは水深0–30 m ないしは0–40 m で高密度を示した (Fig. 4-3)。出現密度の極大値は67.4 ind. L<sup>-1</sup>と75.3 ind. L<sup>-1</sup>であった。極大層内の個体数組成は *O. similis* が最も高く平均58%を占め、*M. norvegica* (平均22%) と *O. atlantica* (12%) も比較的高い割合を占めた。これらの種は極大層内に広く分布し、その順位には入れ替えがなかった。

昇温期のノープリウスは二極分布を示し、浅い極大は水深5 m に、深い極大は35–50 m にみられた (Fig. 4-3)。極小値は水深15–20 m にみられた。各極大の密度は21–27 ind. L<sup>-1</sup> (6月25日) ないしは44–65 ind. L<sup>-1</sup> (7月7日) であった。種組成は各極大により異なり、浅い極大は *O. similis* (平均49%) と *P. parvus* s.l. (平均36%) により占められていたのに対し、深い極大は *M. norvegica* (平均79%) が卓越していた。

強成層期のうち、7月24日にはノープリウスは明確な二極分布を示し、水深0–5 m と25–40 m に極大があり、水深15–25 m に極小があった (Fig. 4-3)。一方、8月4日には深い水深30 m に極大があったが、浅い層の極大は見られなかった。極大の出現密度は7月24日には62.7 ind. L<sup>-1</sup>であったが、8月4日には25.4 ind. L<sup>-1</sup>であった。種組成は、浅い極大では *O. nana* が卓越(平均88%) し、深い極大は *M. norvegica* が優占(平均65%) した。

#### 4-2-3. 主要カイアシ類のノープリウスと雌成体の鉛直分布

*O. atlantica* ノープリウスは、弱成層期は海表面から水深 50 m までの広い深度に分布したが、昇温期から強成層期には分布深度が深くなり、かつ出現密度は減少し、強成層期にはほとんど出現しなかった (Fig. 4-4)。本種雌成体の出現密度は全期間を通して低かった ( $<0.5 \text{ ind. L}^{-1}$ )。強成層期には水深 30 m 以深にのみ出現し、8 月 4 日にはノープリウスと同様に出現密度はごく僅かであった ( $<0.1 \text{ ind. L}^{-1}$ )。

*O. nana* ノープリウスは、昇温期から強成層期にかけて多かった (Fig. 4-4)。ノープリウス個体群の多くは浅い水深 0-10 m に極大を示したが、少数は深い水深 30-50 m にも出現していた。本種雌成体はノープリウスとほぼ同様の水深に分布し、強成層期の 8 月 4 日に最大密度 ( $1.4 \text{ ind. L}^{-1}$ ) を水深 5 m に示した。

*O. similis* ノープリウスは弱成層期に多く、この時期は海表面から水深 50 m まで広範囲に分布した (Fig. 4-4)。昇温期には出現密度が減少し、強成層期にノープリウスはほとんど出現しなかった。本種雌成体は、弱成層期はノープリウスとほぼ同様の水深に広く分布し、昇温期以降はノープリウスより深い層を中心に少数が ( $<0.5 \text{ ind. L}^{-1}$ ) 分布した。

*P. parvus* s.l. ノープリウスは、いずれの期間も出現していた (Fig. 4-5)。鉛直分布の範囲は広いが、その極大はいずれの期間も水深 5-10 m の浅い深度にあった。本種は雌成体も常に出現し、その分布水深の極大は昇温期の 7 月 25 日と強成層期にはノープリウスよりも深い水深にあった。

*C. pergens* ノープリウスは、弱成層期と昇温期に主に出現し、その鉛直分布は、前述の *P. parvus* s.l. よりも深かった (Fig. 4-5)。強成層期にはノープリウスの出現密度も低く ( $<0.3 \text{ ind. L}^{-1}$ )、雌成体は出現しなかった。

*M. norvegica* ノープリウスと雌成体は、全期間を通して常に出現していた (Fig. 4-5)。本種ノープリウスには鉛直分布に明確な季節変化を示し、弱成層期には水深 30 m 以浅

の広い範囲に、昇温期と強成層期には水深 30 m 以深に主に分布した (Fig. 4-5)。本種雌成体の鉛直分布は、弱成層期にはノープリウスとよく一致していた。昇温期と強成層期に分布深度が深くなる季節変化はノープリウスと同様に雌成体にも見られたが、その分布水深はノープリウスよりも浅く、昇温期と強成層期に本種雌成体の分布極大はノープリウスよりも水深が 10-20 m ほど浅かった。

#### 4-2-4. 主要カイアシ類ノープリウスの発育段階別鉛直分布

主要カイアシ類のノープリウスの発育段階別鉛直分布を Fig. 4-6 に示す。ノープリウスの分布水深が発育段階によって差がみられたのは、6 月 9 日の *O. similis* と *M. norvegica* のみで、他は種間内における発育段階ごとの出現の差は小さくよく似た鉛直分布を示した。6 月 9 日の *O. similis* は N1 と N3-N6 の間の密度分布に有意差が認められ (Mann-Whitney's U test,  $p < 0.0033$ )、*M. norvegica* は N1 と N3-N4 の間の密度分布に有意差が認められた (Mann-Whitney's U test,  $p < 0.0033$ )。どちらも、出現密度が全体に低い N1 のみが他の発育段階と分布の異なることを示しており、それ以外の発育段階の分布は同調していた。カイアシ類の N1 は滞留時間が他の発育段階よりも短い (Uye, 1980; Landry, 1983) ため、低出現密度であったと予想される。

前述のように *O. atlantica* と *O. similis* は弱成層期に多く、この期間に全層にわたり分布したが、昇温期から強成層期には出現密度が大幅に減少し、これは全ノープリウス発育段階に共通していた。詳細に見ると、*O. similis* には 7 月 7 日に水深 20-25 m 層に極小があり、これは全ての発育段階で共通していた。

調査期間の後半の強成層期に多くなっていた *O. nana* は、強成層期の 7 月 24 日には水深 0-10 m に分布極大を示したが、水深 15-30 m 間にはほぼ全ての発育段階のノー

プリアスの出現が見られない分布の不連続を示した (Fig. 4-6)。 *P. parvus* s.l.にもこのような鉛直分布の不連続が昇温期や強成層期の水深 20–25 m 層に示した。この鉛直分布の不連続は、種内の全ノープリウス発育段階で共通していた。

昇温期と強成層期に分布水深が深くなっていた *M. norvegica* も、ノープリウスの鉛直分布は全発育段階を通して同調しており、強成層期の 7 月 24 日には全ノープリウス発育段階が共通して水深 0–5 m 層には出現しなかった。

#### 4-2-5. ノープリウスと雌成体の鉛直分布の季節変化

主要カイアシ類の季節変化として最も顕著であったのが出現密度の季節変化であった。すなわち 5~8 月にかけて出現密度が低下する *O. atlantica* と *O. similis* に対して、*O. nana* は逆に増加していた。*P. parvus* s.l.と *M. norvegica* の出現密度には明確な季節変化はなかった。出現密度が季節的に低下していた 2 種に共通するのは、高水温の強成層期になるに従い、鉛直分布が深くなっていたことである (Fig. 4-7)。一方、強成層期にかけて出現密度が高くなっていた *O. nana* は、弱成層期には海表面において少数のみ偏って出現していた。出現密度が安定していた種のうち、*P. parvus* s.l.はノープリウスに比べて雌成体の鉛直分布は常に深かったが、*M. norvegica* ではノープリウスに比べて雌成体の方が浅い層に分布していた。

#### 4-3. 考 察

富山湾ではカイアシ類ノープリウス群集の動態について種レベルの知見がこれまででなかった。本研究は同所的な優占 6 種のノープリウスの鉛直分布を明らかにするだけでなく、ノープリウスを発育段階まで同定し、雌成体との比較を行った。5~8 月にかけて行

った6回の採集では水理環境（水温、塩分、クロロフィル a 濃度）の鉛直分布も大きく異なり、季節的に大きく3期間（弱成層期、昇温期、強成層期）に分けられた。以下では、ノープリウス群集とその鉛直分布の季節変化、および種内でのノープリウスの発育に伴う鉛直分布の変化と雌成体との比較の2点に分けて考察を行う。

#### 4-3-1. ノープリウス群集とその鉛直分布の季節変化

ノープリウス群集の鉛直分布には、構成する優占種が種毎に異なる至適環境条件を持ち、その条件下の雌成体の再生産と卵孵化、そしてそれ以降のノープリウスの成長と生残の結果が反映される。水理環境条件は季節的に大きく異なるため、その変化を受けて、カイアシ類ノープリウス群集の鉛直分布も季節的に大きく異なると考えられる。

弱成層期に水温は全層を通して 20°C以下と低く、躍層も発達しないことから、カイアシ類ノープリウスは水深 0–30 m ないしは 0–40 m に広く分布し、この時の優占種は *O. atlantica*、*O. similis*、*M. norvegica*であった (Fig. 4–3)。同属の *O. atlantica* と *O. similis* を比較すると、同じ採集日では *O. similis* の方がやや分布水深が浅かった (Fig. 4–7)。本研究で扱った優占種の水温嗜好性、再生産方式（抱卵ないしは水中産卵型）、親成体の日周鉛直移動の有無、発育に伴う鉛直移動の有無、至適水温、餌生物といった生態学的特徴を Table 4–1 にまとめた。*O. atlantica* と *O. similis* の生態学的特徴は互いによく似ているが、至適水温が *O. atlantica* が 2–20°C であるのに対して、*O. similis* の方が 8–22°C と高く（高橋, 2001, 2003）、これが *O. similis* の方が *O. atlantica* に比べて、やや分布水深が浅かった理由と考えられる。

これら冷水性の *Oithona* 属 2 種 (*O. atlantica* と *O. similis*) は昇温期から強成層期へと季節が進むにつれてその分布深度は深くなっており、出現密度も低下していた

(Fig. 4-4, Fig. 4-7)。これは至適水温を超える表層の高水温を避けるために分布水深が深くなり、彼らの主要な餌である鞭毛藻類 (Eaton, 1971; Uchima, 1979, 1988; Lonsdale, 1981) が摂餌できなくなり、雌成体の再生産が不活発になり、両種ノープリウスの加入が減ったためと解釈される。

強成層期にノープリウスの鉛直分布は明確な二極分布を示し、水深 5 m 付近と 25–60 m に極大があり、水深 15–25 m に極小 (分布の不連続) が見られた。種組成は、上層と下層で異なり、浅い極大では *O. nana* が、深い極大では *M. norvegica* が優占していた (Fig. 4-3)。

強成層期に密度が増加した *M. norvegica* は広温性種として知られており、至適水温範囲は 12–28°C と広い (高橋, 2001, 2003; Table 4-1)。この温度範囲は、本研究で取り扱った富山湾北部での全ての温度範囲をカバーしており (Fig. 4-2)、5~8 月にかけて *M. norvegica* の鉛直分布に水温による制限は無かったものと判断される。それにも関わらず、*M. norvegica* のノープリウスの鉛直分布は、前述の冷水性の *Oithona* 属 2 種と同じように、昇温期と強成層期には分布深度が 20–50 m と深くなっていた (Fig. 4-5, Fig. 4-7)。もっとも、*M. norvegica* ノープリウスは昇温期と強成層期に鉛直分布を深くしていたが、出現密度は全期間を通して高い値であった (Fig. 4-5)。この *M. norvegica* が昇温期から強成層期にかけて分布深度が深いのも関わらず高い出現密度を示せるのは、本種の食性がデトライタス食性である (Marja *et al.*, 2007; Table 4-1) ことに起因していると考えられる。デトライタスは植物プランクトンが集塊したものや、動物プランクトンの糞粒や死骸が起源で、水中内では沈降する (Alldredge and Silver, 1988)。そのため *M. norvegica* は表層ではなく、少し深い層に分布し、デトライタスを餌としていると考えられる。

一方、*Oithona* 属の中でも暖水性種に分類される *O. nana* (Murphy, 1923; Haq,

1965; Hopcroft and Roff, 1996) は、弱成層期には前述の冷水性の同属 2 種 (*O. atlantica* と *O. similis*) に比べて、高温なより浅い層に分布しており (Fig. 4-7)、特に強成層期の 7 月 24 日には水深 0-5 m 層に高密度に分布した (Fig. 4-4)。 *Oithona* 属は鞭毛藻類を主要な餌とする植食性種である (Eaton, 1971; Uchima, 1979, 1988; Lonsdale, 1981)。表層の水温が低い季節には同属内で冷水性種 (*O. atlantica* と *O. similis*) のノープリウスが優占し、水温が高くなる強成層期には暖水性種 (*O. nana*) のノープリウスが優占するという。同属種間で躍層以浅を棲み分ける季節変化をもたらすメカニズムは、種による至適水温の違いであると考えられる。

優占種のうちカラヌス目の 2 種 (*P. parvus* s.l. と *C. pergens*) には、鉛直的な棲み分けが観察された。すなわち、同じ採集日であれば *P. parvus* s.l. の分布深度は *C. pergens* よりも明確に浅い層にあった (Fig. 4-7)。両者は共に珪藻類を主な餌としているが (Mazzocchi and Paffenhöfer, 1998)、至適水温の上限は *P. parvus* s.l. の方が 24°C と *C. pergens* の 20°C に比べて高く (Table 4-1)、これは表面水温が 20°C 以上に昇温する昇温期と強成層期に *P. parvus* s.l. が *C. pergens* よりも浅い層に分布していた理由であると考えられる。富山湾での大型珪藻類による植物プランクトンブルームは 1~3 月であり (谷口ら, 1997)、5~8 月には小型鞭毛藻類が優占する (長田・奈倉, 1993; 平川ら, 2004)。カイアシ類雌成体の産卵速度は餌密度が高いほど早いことが知られている (Checkley, 1980; Klein-Breteler *et al.*, 1982)。珪藻類を主な餌とするこれらカラヌス目カイアシ類 2 種の当海域での産卵盛期は、本研究の調査期間よりも早い時期にあったため、これらカラヌス目カイアシ類 2 種のノープリウスの占有率は 5~8 月の間を通して低かったものと解釈される (Fig. 4-3)。

#### 4-3-2. 種内のノープリウス発育に伴う鉛直移動、雌成体との比較

本研究ではノープリウスの種同定を行ったのみでなく、ノープリウスの発育段階まで同定を行い、ノープリウスの発育に伴う鉛直分布の変化も明らかにした。その結果、水深の違いにより発育段階間で生息水域に明確な違いを見いだすことは出来なかった (Fig. 4-6)。

多くのカイアシ類のノープリウスは、卵孵化後の最初は卵黄をエネルギーとして無摂餌で発育を行うが、N2 または N3 には卵黄を消費し、それ以降は摂餌によりエネルギーを得て成長する (Mauchline, 1998)。ノープリウスは小型で遊泳能力も乏しいため、餌の豊富な環境に留まる傾向を示し、その成長と生残には餌の多寡が重要であるとされる (Mullin *et al.*, 1985; Dagg *et al.*, 1987)。成体の全長が 2 mm 以上の大型種のカイアシ類ノープリウスは個体発生的な鉛直移動を行うことが報告されている (Fulton, 1973; Williams *et al.*, 1987)。これは発育が進むにつれて、より餌が豊富な浅い層に移動するためであると解釈されている。一方、本研究で取り扱った優占カイアシ類はいずれも体サイズが小型で (成体の全長は 2 mm 以下)、比較的高水温な表層に分布する。彼らのノープリウス発育時間は、水温 15–20°C 条件内であれば、7~15 日程度と短い (Mauchline, 1998)。カイアシ類はノープリウス幼生の段階でも、水温や塩分といった物理的要因に反応して自ら移動することが、室内実験などにより示されている (澤田・坂本, 1993)。しかし、本研究で扱ったような小型カイアシ類では、ノープリウスが小型で運動能力が低く、ノープリウス発育時間が短いことから考えて、本研究で設定した深度精度 (5 m 間隔) では、もしノープリウスの発育に伴う鉛直移動があったとしても、その規模が小さかったことが考えられる。

ノープリウスの各発育段階の鉛直分布が同調していたため、種と期間によっては、ほとんど分布しない層もあった。このほとんどノープリウスの分布しない層 (分布の不連続)

は、季節的には昇温期と強成層期の水深 20 m 付近にあることが多かった (Fig. 4-6)。前述のように、遊泳能力の乏しいノープリウスの分布が主に、水の鉛直混合などにより受動的に決定される可能性を考慮すると、密度躍層の発達する昇温期と強成層期には、躍層以浅とそれ以深に水の鉛直混合が大きく 2 分されたため、これら同種内でのノープリウスの鉛直分布に鉛直的な不連続を示したと解釈することも出来る。ノープリウスの発育段階毎に分布層が変わる鉛直移動は、本研究で扱ったような小型カイアシ類では明確で無く、その鉛直分布はノープリウス発育段階内で同調していた。それは、ノープリウスの分布が餌生物との関係だけでなく、主に物理的な水の鉛直混合によっても左右されており、物理的および生物的要因が相互に関係していることが示唆された。

ノープリウスと雌成体の鉛直分布を種内で比較すると、前述のようにノープリウスの発育時間の短い小型カイアシ類の中では、多くの種でノープリウスの鉛直分布は雌成体の鉛直分布と重複していた (Fig. 4-7)。特に *P. parvus* s.l. では雌成体の鉛直分布はノープリウスの鉛直分布よりもやや深く、出現深度幅も広いのに対して、遊泳力の乏しいノープリウスは表層付近にのみ分布し、豊富な餌を有効に摂餌するという分布パターンを示した (Fig. 4-5)。一方、*M. norvegica* はこれとは逆に、雌成体の方が同時期のノープリウスよりも浅い鉛直分布パターンがあった。*M. norvegica* の雌成体とノープリウスは、弱成層期には共に水深 0-30 m 層に分布し、鉛直分布は互いに重なっていたが、昇温期と強成層期にはノープリウスは水深 30-40 m 層に、また成体はそれよりも浅い 20 m 付近に極大を持ち、いずれも海表面近くには出現しなかった (Fig. 4-5, Fig. 4-7)。本種の至適水温 (12-28°C ; 高橋, 2001, 2003) から考えて、この季節的な鉛直分布の変化は表面の高水温を避けるためではないと考えられた。水温躍層が発達する昇温期と強成層期に分布深度が深くなっていたのは、本種の摂餌生態など、他の要因によるものと考えられる。本種の摂餌生態について、

飼育条件下では緑藻の *Isochrysis galbana* と珪藻の *Chaetoceros* spp.を餌として与えて生活史を完結させることが可能であると報告されている (Uye *et al.*, 2002)。また野外条件下では、*M. norvegica* のコペポダイト、成体は、尾虫類のハウスに付着することが観察されており、それらを摂餌することも報告されている (Marja *et al.*, 2007)。

水温躍層では上下層で密度や海水の比重が異なるため、躍層以浅で生成されたデトライタスは水温躍層付近に滞留しやすい (Alldredge and Silver, 1988)。そのため、デトライタス食性の *M. norvegica* にとって躍層付近は摂餌を行うのに好適な深度であると考えられる。*M. norvegica* の中でも雌成体は、相対的に大型で、遊泳力があるため、水温躍層の発達する昇温期や強成層期には水深 20 m 付近への集中が顕著であったためであると考えられる。

一方、*M. norvegica* のノープリウスは前述のように遊泳力が乏しいため、しばしば分布の不連続があり、その不連続は主に躍層の発達する昇温期と強成層期に、水温躍層の発達する水深 20 m 付近にあることが多かった (Fig. 4–6)。*M. norvegica* はデトライタスも餌とすることが出来るため、キクロプス目やカラヌス目のノープリウスが主に分布する躍層以浅を避けて、躍層以深に主に分布したものと考えられる。これはカイアシ類のノープリウスが、餌の質的な食い分けだけでなく、分布水深を互いに変える、鉛直的な棲み分けを行っている事例であると考えられる。本研究で見られたカイアシ類ノープリウスの鉛直的な棲み分け (*Oithona* 属が水温躍層以浅に、*Microsetella* 属が躍層以深に分布) は同じ日本海の若狭湾でも報告されており (澤田, 1996)、この両種が分布する海域で見られる普遍的な生態戦略である可能性がある。

以上より、昇温期から強成層期にみられたカイアシ類ノープリウスの 2 極分布と分布の不連続性には、密度躍層の発達、雌成体の分布移動、種による食性の違い (特に

*M. norvegica* とその他の種) による棲み分けが関係していると考えられた。

## 第5章 富山湾周辺海域の主要小型カイアシ類ノープリウスの水平分布

カイアシ類ノープリウス幼生（以下、ノープリウス）の水平分布に関する研究は汽水域、河口域といった閉鎖湾内に関するものが多い。例えば広島湾（上・山岡, 1990）では、ノープリウス群集は *Oithona* 属、*Paracalanus* 属など特定の種が高出現密度（数百から数千 ind. L<sup>-1</sup> レベル）で分布しており、この研究では種レベルでの水平分布の分析がなされている。河川流入域や湧昇域等では、栄養塩供給による高い一次生産を受けてカイアシ類の再生産も活発なことから、ノープリウスの高密度分布が出現し、それらを餌とするカタクチイワシ等が、その周辺海域に産卵場を形成することが知られている（Coombs *et al.*, 2003; Catalan *et al.*, 2010）。一方、開放的な沿岸域や沖合・外洋域の貧栄養海域では、ノープリウスの出現密度は比較的 low、構成種も多様で分析が困難なことから、水平分布に関する研究は少なく、ノープリウスを種レベルで分析した研究事例も乏しい（田中, 1981d）。

ノープリウス群集の水平分布については、水産有用魚種の仔稚魚の餌料環境としての研究事例がいくつかある。例えば、スケトウダラ（Hillgruber *et al.*, 1995; Nakatani *et al.*, 2007）、カタクチイワシ（能津, 1966; 船越ら, 1983; Okazaki *et al.*, 2002）、マイワシ（中田, 1997; Tsuda *et al.*, 2007）、プタスダラ *Micromesistius poutassou*（Hillgruber and Kloppmann, 1999）、マダラ *Gadus macrocephalus*（Takatsu *et al.*, 2002）などである。しかし、そのような研究事例の中でも、ノープリウスを種レベルで分析した研究は僅かであった（Hillgruber *et al.*, 1995; Nakatani *et al.*, 2007）。ノープリウスの高密度分布の形成要因を明らかにするためには、各属・各種に適した水温・塩分等の水環境、餌生物の状況、成体による産卵速度の変化、ノープリウスの生残などの生態的事項を類推していくことが必要不可欠である。そのため、これまでノープリウスの水平分布に関する科レベルまで分析した研究でも、種レベルの同定の必要性が指摘されている（上・山岡, 1990 など）。日本

海沿岸でのノープリウス群集に関する研究としては、若狭湾（澤田, 1996）や富山湾（平川ら, 2004）からの報告があり、それらでは科・属レベルの分析が行われているが、いずれも鉛直分布に関する研究である。また Takatsu *et al.* (2002) はマダラ仔魚の餌生物環境を評価するために、冬季陸奥湾のかいあし類ノープリウス群集の水平分布を調べ、湾内と湾外の水塊密度が釣り合う年には津軽暖流の流入が止まり、内湾性の *Centropages* 属ノープリウス（コペポダイトは大部分が *Centropages abdominalis* が生息し、ごくまれに *Centropages bradii* が混じる；高津, 未発表データ）が優占することを示している。しかしノープリウスの分類は属レベルにとどまっている。

カイアシ類成体を対象にした研究の中でも、日本海での水平分布に関する知見は、鉛直分布に関する知見に比べて少ない。近年では、広く日本海全海域（対馬暖流域からリマン海流域を含む）を緯度と経度により 8 海域に区分けし、動物プランクトン湿重量バイオマスの水平分布を明らかにし、漁場の餌環境の水平分布を評価した報告があるのみである（Hirota and Hasegawa, 1999）。カイアシ類ノープリウスの水平分布に関しては、平川ら（1999a）による能登半島周辺に生息するイワシ類仔魚の餌料環境としての全ノープリウスに関する報告以外は見当たらない。

本研究では 3 章で示した当海域のカイアシ類ノープリウスの識別方法 (Takahashi and Uchiyama, 2007 も参照されたい) を用いて、カタクチイワシの主産卵期で、その仔稚魚が摂餌を行う時期（5 月）の新潟沖から若狭湾でのカイアシ類ノープリウスの種・ステージ毎の出現密度の水平分布を明らかにする。ノープリウスの水平分布を決定しているのは、各々の種の水温や塩分などへの選択性であると考えられるが、これまでその詳細は不明であった。本研究では、カイアシ類ノープリウスの水平分布から各々の種の水温と塩分に対す

る選択性を明らかにし、ノープリウス群集の水平分布パターンを決定する要因と、高密度分布の形成要因などについて考察を行う。

## 5-1. 材料と方法

### 5-1-1. 野外採集

2005年5月13～21日の期間に京都府立海洋高等学校所属実習船「みずなぎ」により新潟沖から若狭湾までの沿岸域（岸から約40 km以内）に設けた60定点で調査を行った。定点の番号は新潟沖（北東）から若狭湾（南西）にかけて順に Sts. 1～60 とした。定点は地理的に北東から順に新潟沖（Ni）、富山湾（To）、能登北部海域（No-n）、能登西部海域（No-w）、金沢沖（Ka）、若狭湾（Wa）までの6海域に分けた（Fig. 5-1）。試料採集は、目合い63  $\mu\text{m}$ （NXX25）の改良型ノルパックネットによる水深50 m（50 mより浅い場合は海底直上5 m）からの鉛直曳きにより行った。濾水量は網口に装着した濾水計（離合社）の回転数より計算した。得られた試料は船上で最終濃度が1-2%になるように中性ホルマリンを添加して固定した。採集と同時にメモリーSTD（アレック電子社製, AST1000-PK）を用いて水温と塩分を測定した。

### 5-1-2. 試料解析

陸上実験室において、試料中のカイアシ類の成体とコペポダイト期幼体の種同定と計数は、試料をよく攪拌し、広口ピペットを用いて、それらの合計個体が150～200個体以上になるように1/80-1/400に分割した副試料を作成し、実体顕微鏡下で行った。ただし、形態的によく似ていた *Microsetella norvegica* の成体とコペポダイトについては識別を行わなかった。試料中のカイアシ類のノープリウスの種同定と計数は、4章と同様、同分類群

について 2 段階の操作によって同定、計数を行った。なおノープリウスの 6 発育段階は N1–N6、コペポダイトを C1–C5、成体を C6 と略す。各定点でのノープリウス (N1–N6) の出現密度と成体の出現密度との相関関係 (スピアマンの順位相関分析) を種毎に求めた。

### 5-1-3. ノープリウス群集構造解析

定点間のノープリウス群集の類似性を評価するために Q モード、ノープリウス各種・発育段階の分布の類似性を評価するために R モードのクラスター分析を行った (Field *et al.*, 1982; Matsuno *et al.*, 2014)。優占種ノープリウスの出現密度 (ind. L<sup>-1</sup>) に基づいて、Bray-Curtis dissimilarity による非類似度マトリックスを作成後、デンドログラムを作成し、任意の非類似度で区切った。このクラスター分析は Mulcel ( (有) オーエムエス) を用いて行った。Q モードクラスター分析により分けられた各グループ間について、水温、塩分、各種ノープリウスの出現密度の差異を一元配置の分散分析および事後検定として Tukey-Kramer の方法で評価した。ノープリウス各発育段階の出現密度と水温、塩分との関係は、スピアマンの順位相関係数により分析した。

## 5-2. 結 果

### 5-2-1. 水理環境

2005 年 5 月の海表面から水深 50 m 間の水温は、東側の新潟沖 (Ni) で最も低く、11.8–13.7°C の範囲にあった (Fig. 5-2)。いずれの海域でも水温は海表面で高く、深度が増すにつれて低下しており、海表面と水深 50 m 間の水温変動幅は各定点で 1.3–3.0°C であった。水温の変動幅が最も大きかった富山湾 (To) は、6 海域のうち海況が最も穏やかだったため海表面水温が能登北部海域 (No-n) よりも高かった。ただし、水深 5–20 m 層で水温が

急激に低下しており、水深 50 m の水温は新潟沖に近かった。

塩分は若狭湾 (Wa) から能登北部海域 (No-n) に至る海域では表面から水深 50 m まで 34.3–34.6 とほぼ一様であり、海域や水深による変化は小さかった (Fig. 5–2)。一方、富山湾 (To) と新潟沖 (Ni) での塩分は、32.3–34.2 であり、特に海表面で低かった。また、両海域での水深 50 m 層の塩分は、他の 4 海域よりも明らかに低かった。

#### 5-2-2. ノープリウス各種および発育段階毎の水平分布

本研究では、各地点でのノープリウス全体の出現密度の 80%以上 (平均 95.2%) を占めた上位 8 種 (*O. atlantica*、*O. nana*、*O. plumifera*、*O. similis*、*Paracalanus*、*Clausocalanus*、*Pseudocalanus*、*M. norvegica*) を優占種とした。以下に各種のノープリウスの各発育段階 (N1–N6)、コペポダイト (C1–C5)、成体 (C6) の水平分布を示す (Fig. 5–3, Fig. 5–4)。

*Oithona atlantica*: 全発育段階が全海域にわたり出現したが、出現密度の高い定点は東側の海域にあり、特に N2–N5 の高出現密度 ( $>8.0 \text{ ind. L}^{-1}$ ) が新潟沖 (Ni) にあった (Fig. 5–3)。本種は成体の比較的高い出現密度 ( $>1.5 \text{ ind. L}^{-1}$ ) も富山湾 (To) から新潟沖 (Ni) にあり、これらはノープリウスの水平分布と一致していた。

*Oithona nana*: N1、N6 の出現は 1–5 定点と少なかった (Fig. 5–3)。一方、N2–N5 が出現した定点は多かったが、若狭湾から能登北部海域 (No-n) までの西側の海域に偏って分布しており、能登周辺海域 (No-w, No-n) の出現密度は  $1.5–2.8 \text{ ind. L}^{-1}$  であり、他海域に比べて高かった。成体は全海域にわたり出現していたが、その出現密度は  $0.5 \text{ ind. L}^{-1}$  以下と低かった。

*Oithona plumifera*: 本種が出現した定点は、若狭湾 (Wa) から金沢沖 (Ka) の西側に偏った少数の定点 (1~6 定点) と新潟沖 (Ni) の 1 定点のみで、その出現密度は低かった ( $<1.0 \text{ ind. L}^{-1}$ ) (Fig. 5-3)。

*Oithona similis*: 全発育段階が全定点にわたり出現し、能登周辺 (No-w, No-n) よりも東の海域にて出現密度の高い定点が多く、特に新潟沖 (Ni) では N2-N6 と成体の高出現密度 ( $>8.0 \text{ ind. L}^{-1}$ ) な分布を示した (Fig. 5-3)。

*Paracalanus* sp.: 成体の種組成の解析結果より、本海域の *Paracalanus* sp. としては Hidaka et al. (2016) により報告された Cornils & Held (2014) による未記載種 *Paracalanus* sp. (NWP) のみが確認された。本種 N1 の出現は 2 定点のみで少なく、その出現密度も低かった ( $<1.0 \text{ ind. L}^{-1}$ ) (Fig. 5-4)。新潟沖 (Ni) では N2~成体の出現密度が高かった。本種 N3~成体の出現地点は富山湾 (To) から若狭湾 (Wa) までであったが、新潟沖以外の海域での本種出現密度は低い定点が多かった。

*Clausocalanus* spp.: 成体の種組成の解析結果より、本海域の *Clausocalanus* spp. としては *Clausocalanus pergens* のみが確認された。本種 N1 の出現は新潟沖 (Ni) に偏っていたが、N2~成体はほとんどの定点で出現し、特に新潟沖 (Ni) ではノープリウスの出現密度が比較的高い ( $>5.0 \text{ ind. L}^{-1}$ ) 定点が多かった (Fig. 5-4)。また、能登西部海域 (No-w) でも、N3-N6 とコペポダイトの出現密度が他海域に比べて高い ( $>3.0 \text{ ind. L}^{-1}$ ) 定点があった。

*Pseudocalanus* sp.: 成体の種組成の解析結果より、本海域の *Pseudocalanus* spp. としては *Pseudocalanus newmani* のみが確認された。本種の水平分布は能登半島以東に偏っており、金沢沖と若狭湾 (Ka, Wa) では N2 とコペポダイトがわずかに出現した (Fig. 5-4)。新潟沖 (Ni) での出現密度 ( $1.0\sim 3.0 \text{ ind. L}^{-1}$ ) は他の海域よりも高かった。

*Microsetella norvegica*: 本種 N1–N2 の出現は新潟沖 (Ni) のそれぞれ 1 定点のみであった (Fig. 5–4)。N3–N6 の出現した定点は能登半島周辺 (No-w, No-n) より西側の海域で多いが、その出現密度は低かった ( $<2.0 \text{ ind. L}^{-1}$ )。コペポダイトと成体は全定点にわたり出現し、その出現密度は  $0.5\text{--}4 \text{ ind. L}^{-1}$  であった。

このように、ノープリウスが高出現密度 ( $\geq 8.0 \text{ ind. L}^{-1}$  以上) だった種と発育段階は *O. atlantica* の N2–N5、*O. similis* の N2–N6、*Paracalanus* の N2 であった。これらノープリウス高密度分布が観察された定点は、全て新潟沖 (Ni) にあった (Fig. 5–3, Fig. 5–4)。また、*Clausocalanus* ノープリウスの比較的高い出現密度分布 ( $>5.0 \text{ ind. L}^{-1}$ ) が新潟沖 (Ni) と能登周辺海域 (No-w, No-n) で認められた。他の 3 種 *O. plumifera*、*O. nana*、*M. norvegica* のノープリウスは能登半島より西側に主に分布していたが、出現密度は低かった。

*O. nana* と *Clausocalanus* を除き、同じ定点での優占種 6 種のノープリウス出現密度と成体出現密度との間にそれぞれ有意な正の相関が認められた (Table 5–1)。

### 5-2-3. ノープリウス群集の水平分布

各定点での各種ノープリウスの発育段階別出現密度に基づく Q モードのクラスタ一解析により得られたデンドログラムを非類似度 14%、32%、64%にて区切ることにより、60 定点は A~D の 4 グループに分けられた (Fig. 5–5)。各グループには 4~41 定点が含まれ、4 グループの出現は水平的に明確に分離していた (Fig. 5–6)。グループ A は新潟沖 (Ni) の北端と南端に現れた。グループ B は新潟沖 (Ni) の中央、富山湾 (To) 奥、能登北部と西部海域 (No-n, No-w) の 3 海域に分かれていた。グループ C は新潟沖 (Ni) の 6 中央部に広がっていた。グループ D は富山湾 (To) から若狭湾 (Wa) にかけての調査海域の西側

の広範囲にあった。

環境要因としての各グループ全地点・全層の水温と塩分の平均値でも 4 グループ間で有意差が認められ ( $p < 0.001 \sim 0.01$ )、最も高水温、高塩分であったのがグループ D、低温・低塩分であったのがグループ A と C で、グループ B はいずれも両者の中間にあった (Table 5-2)。ノープリウスの出現密度 (全発育段階の合計) には、*O. atlantica*、*O. nana*、*O. similis*、*Paracalanus*、*Clausocalanus*、*Pseudocalanus* の 6 種についてグループ間の有意差が認められた ( $p < 0.001 \sim 0.01$ ) (Table 5-2)。グループ間で有意差が認められたが、このうち *O. nana* を除く 5 種は、いずれの種の出現密度もグループ D で最も少なく、グループ A では最も多かったことが特徴として挙げられる。一方、*O. nana* はグループ A では出現しなかった。ノープリウス各種/各発育段階の分布パターンを明らかにするために R モードクラスター解析を行ったところ、非類似度 20% および 60% にて、G1~G5 の 5 つのグループに分けられた (Fig. 5-7)。このうち、G2 は最も多くの種/発育段階が含まれていた。一方、他のグループは主に単一種により構成されており、グループ G1 には *O. similis* の N1、*O. atlantica* の N1 と N5-N6、G3 には *Clausocalanus* の N3-N5、G4 には *O. similis* の N2-N6、G5 には *O. atlantica* の N2-N4 が含まれていた。

グループ G1、G4、G5 を構成していた *O. atlantica*、*O. similis* の殆どの発育段階の出現密度と水温ならびに塩分との間には、それぞれ有意な負の相関が認められた (Table 5-3)。出現密度が水温ならびに塩分との間に有意な正の相関を示したのは、*O. nana* (N1 と水温ならびに塩分、N2 および N6 と水温との間を除く)、*O. plumifera* の N4、*M. norvegica* の N5-N6 であった。このように、出現密度が水温ならびに塩分との間に有意な正の相関を示したのは G2 に属する種・発育段階が多かった (Table 5-3)。

### 5-3. 考 察

#### 5-3-1 ノープリウスの高密度分布の形成過程

本研究では各種ノープリウスの発育段階別出現密度を分析することで、その水平分布の状況から A~D の 4 グループに分けられ、それは地理的な海域区分と対応していた (Fig. 5-5, Fig. 5-6)。また、ノープリウス各種/各発育段階は、その分布特性から G1~G5 の 5 つの群集グループに分けられた (Fig. 5-7)。このようなグループに分けられたのは、ノープリウスの出現密度が成体の出現密度、水温、塩分と強く関わっていたためであると考えられる (Tables 5-1~3)。なお、本研究の 8 種全ての N1 出現密度が低かったが、これは特に小さい *O. nana*, *Paracalanus*, *Clausocalanus*, *M. norvegica* の N1 の体幅が 50  $\mu\text{m}$  程度であり、採集時に網目 (63  $\mu\text{m}$ ) から抜けていることが要因と考えられた。また、摂餌前にあたるカイアシ類の N1 の滞留時間が他の発育段階よりも短い (Uye, 1980; Landry, 1983) とされるため、他 4 種の N1 も低出現密度であったと考えられた。

ノープリウスが高出現密度な群集を形成するには、カイアシ類成体の再生産、卵の孵化、ノープリウスの生残が大きな影響を及ぼす (Mauchline, 1998)。カイアシ類雌成体の産卵速度に影響を及ぼす環境要因として、水温 (McLaren, 1966; Uye, 1988) や餌密度 (Checkley, 1980; Klein-Breteler *et al.*, 1982) が関係している。汽水域、河口域、閉鎖性湾内などの富栄養海域では経時的に、①河川等からの栄養塩の流入、②植物プランクトン (クロロフィル *a* 濃度) の増加、③カイアシ類の産卵速度増加、その結果として④カイアシ類ノープリウス高密度群集の形成されるため、湾内外の栄養塩供給量の水平的な差異に起因したノープリウス群集の水平分布の違いが報告されている (上・山岡, 1990; Gao *et al.*, 2015)。一方、本研究で扱ったような開放的な沿岸域や沖合・外洋域などの貧栄養海域では、対象海域が広く、潮流などの物理環境特性の変化が大きいこと、栄養塩濃度やクロロフ

イル a 濃度が全体的に低く、またそれらの海域間差が小さいこと、さらに対象とするノープリウスの出現密度が低いことなどにより、富栄養海域と異なりカイアシ類ノープリウスの高密度形成過程を上記①～④のように明確に示すことが困難である。

本研究では 5 月の約 1 週間という限られた期間に、新潟沖から若狭湾までの広範囲な海域に、水平的に密な 60 個の定点を設けることにより、カイアシ類ノープリウスの群集構造の水平分布を明らかにすることができた。また、ノープリウスについて種同定を行うことにより、種毎の分布パターンを明らかにすることもできた。以下、種毎の水温・塩分の選択性から、貧栄養海域でのノープリウス群集の特徴を明らかにし、日本海に形成されるノープリウス高密度分布形成について、上記①～④の過程に関係する要因を考察した。

#### 5-3-2. 水温ならびに塩分に対する種毎の選択性

本研究により示されたノープリウス群集の水平分布は、構成する種毎の水温ならびに塩分への選択性の反映ともいえる。本研究で扱ったカイアシ類 8 種 6 発育段階（合計  $8 \times 6 = 48$  発育段階）のうち、大半（33 発育段階）は G2 という同じグループに属していた（Fig. 5-7）。G2 の中でも *O. nana*、*O. plumifera*、*M. norvegica* の幾つかの発育段階の出現密度は水温との間に正の相関が認められた。特に *O. nana* については、N3-N5 の出現密度が水温との間にそれぞれ有意な正の相関が認められた（Table 5-3）。このことは、*O. nana* の至適水温や産卵が活発になるのが水温 20°C 以上であるという報告とよく一致する（Haq, 1965; Hopcroft and Roff, 1996）。本研究では、調査を行ったのが 5 月であったため、いずれの海域でも水温は 20°C 以下であったが（Fig. 5-2）、より高水温に適応した *O. nana* の分布には、水温と正の関係があったと考えられる（Table 5-3）。

一方、全発育段階を通して水温と負の関係があった種は、*O. atlantica*、*O. similis*、*Paracalanus*、*Clausocalanus*、*Pseudocalanus* であった (Table 5-3)。日本近海で *O. atlantica*、*O. similis*、*Pseudocalanus* は、冷水性であるとされる (西田, 1997; 上田, 1997a)。また、*Paracalanus* と *Clausocalanus* は地理分布から暖水性種とされているが (上田, 1997b)、日本海では比較的低温な海域に分布する温帯性種とされている (Hirakawa and Ogawa, 1996)。カイアシ類の産卵速度ピークは、各々の種の水温選択性を反映することが知られている (McLaren, 1966)。冷水性種である *O. similis* の産卵速度ピークが 21.5°C であるのに対し (Nielsen *et al.*, 2002)、*Paracalanus* sp. の産卵速度ピークは 17.5°C と報告されており (Uye and Shibuno, 1992)、このことは本種が日本海で比較的低温な海域に分布する温帯性種とされていること (Hirakawa and Ogawa, 1996) と一致する。

これら水温の選択性に関する知見に比べて、カイアシ類ノープリウスの分布に対する塩分の影響に関する知見は乏しい。上田 (2001) は日本海舞鶴湾内でのカイアシ類各種成体の水平分布を明らかにし、*Paracalanus parvus* と *O. similis* は主に湾中央から湾口の中塩分～高塩分海域に分布するのに対して、*O. nana* と *M. norvegica* は主に湾口の高塩分域に分布することを明らかにした。本研究では、*O. nana* の N2-N6、*M. norvegica* の N5-N6 の出現密度と塩分との間にそれぞれ有意な正の相関が認められており (Table 5-3)、これら両種の塩分に対する選択性が上田 (2001) の報告と一致した。

### 5-3-3. ノープリウス群集の水平分布

本研究の全 60 定点のうち 41 定点はグループ D という群集に含まれていた (Fig. 5-5)。グループ D は高水温かつ高塩分で、いずれの種 of ノープリウス出現密度も低いことにより特徴づけられ (Table 5-2)、能登半島以西に位置した (Fig. 5-6)。対馬暖流

の流軸付近の平均速度は  $50 \text{ cm s}^{-1}$  とされ (西田, 1991)、観測時に日本海全体でほぼ同等の流速だった (Fig. 5-8: 緑または赤で示された海域、JADE2 日本海海況予測図、<http://jade2.dc.affrc.go.jp/jade2/>)。それに対して、本調査海域では  $0\sim 10 \text{ cm s}^{-1}$  ないしは  $10\sim 25 \text{ cm s}^{-1}$  の流速であり (Fig. 5-8: 白または青で示された海域)、海況が比較的穏やかだった。このグループ D の広がる海域は、衛星に基づくクロロフィル a 濃度の低い海域とよく一致していた (Fig. 5-9) (宇宙航空研究開発機構地球観測研究センター、[http://kuroshio.eorc.jaxa.jp/ADEOS/mod\\_nrt\\_new/](http://kuroshio.eorc.jaxa.jp/ADEOS/mod_nrt_new/))。このことは、グループ D が能登半島以西の貧栄養海域に出現する典型的なノープリウス群集だったことを示している。

一方、*O. atlantica*、*O. similis* と *Clausocalanus* のノープリウスと成体の出現密度はグループ A (新潟沖) が他 (B、C、D) よりも高かった (Table 5-2、Fig. 5-3、Fig. 5-4)。また、それら 3 種のうち、冷水性 *Oithona* 属 2 種のノープリウス全発育段階と成体の出現密度の間にはそれぞれ有意な正の相関が認められた (Table 5-1;  $P < 0.001$ ) ことから、新潟沖ではそれら冷水性 *Oithona* 属 2 種の再生産が盛んに行われていたと考察された。

新潟沖の物理特性として低水温と低塩分が挙げられ、新潟沖に融雪水を含む河川水による栄養塩供給が多いことを意味している (Fig. 5-1、Fig. 5-2; 谷口ら, 1997; 平川ら, 2004)。衛星データからも海表面クロロフィル a 濃度は、大型河川の流入している新潟沖や富山湾の沿岸域で高く、能登半島以西で低いことが分かる (Fig. 5-9)。さらに調査を行った期間 (2005 年 5 月 14 日) よりも 10 日前 (2005 年 5 月 3 日) のクロロフィル a 濃度の高い海域 (Fig. 5-9: Chl. a  $> 3 \text{ mg m}^{-2}$  のオレンジ色の海域) が沖に張り出して、ノープリウス密度が高かったグループ A~C の海域に重なっていた。このノープリウスの高密度分布を形成しているのは、平川ら (2004) の報告と同様に冷水性 *Oithona* 属 2 種であった。

*Oithona* 属の主要な餌は鞭毛藻類であり (Eaton, 1971; Uchima, 1979, 1988; Lonsdale,

1981; Nishibe *et al.*, 2010)、5月の本海域では珪藻類よりも鞭毛藻類 (*Prorocentrum* 属などの渦鞭毛藻綱を主要種とする群集) が卓越することが報告されている (谷口ら, 1997; 平川ら, 2004)。カイアシ類では、産卵速度が餌生物量に依存する (Checkley, 1980; Klein-Breteler *et al.*, 1982) ことから、鞭毛藻類の増加が *Oithona* 成体の産卵速度を増加させ、*Oithona* ノープリウスの高密度分布を形成したものと考えられた。船越ら (1983) が行った駿河湾から熊野灘にかけてのカタクチイワシ餌生物としてのノープリウス水平分布の調査では、月毎に塩分の水平分布を詳細に調べたことにより、陸からの河川水の流入の多い海域にノープリウスが高密度群集を形成することを明らかにしており、本研究でも同様な結果が得られた。また、黒潮続流域での Okazaki *et al.* (2002) や Tsuda *et al.* (2007) の研究では、貧栄養な黒潮続流域前面に形成される渦流中に水温と塩分の異なる水塊が存在し、そこで栄養塩のわずかな増加が起り、それによるクロロフィル a 濃度の増加によってノープリウスの生残が高まり、パッチ状分布が生じるといふ、物理-化学的要因に起因するノープリウスの高密度分布を報告しており、ノープリウスのパッチは栄養塩濃度に敏感であることがわかる。

以上、当海域でのノープリウス群集の水平分布は、貧栄養な能登半島西方海域 (D 海域) での出現密度は低いが、新潟沖 (A, B, C 海域) にて高く、このことは春季 (5月の弱成層期) に①富山湾から新潟沖にかけて流入する大型河川により栄養塩が供給され、②それに基づく植物プランクトン増加が確認された。それを受けて、③カイアシ類成体の産卵速度が上昇したことが、新潟沖での④ノープリウスの高密度分布をもたらした要因であることが推定された。このように、本研究では開放的な沿岸域の貧栄養海域で水平的に密な観測定点網を設けることにより、カイアシ類ノープリウスの群集構造の水平分布とその要因を明らかにすることが出来た。

## 第6章 富山湾周辺海域のカタクチイワシ仔魚の食性

仔稚魚は、餌生物であるカイアシ類の成体やコペポダイト期について種や体サイズにより異なる摂餌選択性を示すことが報告されている (Checkley, 1982; Govoni *et al.*, 1986; Nagano *et al.*, 2001)。さらにカイアシ類ノープリウスに対しても、種・属毎に異なる選択性を示すことも報告されている (Kane, 1984; Hansson *et al.*, 1990)。北海道沿岸や陸奥湾に生息するマダラ仔稚魚は、生息環境の餌中で優占する小型な餌である *Oithona* 属ノープリウスよりも、分布密度は低いものの体サイズが大型な *Pseudocalanus* 属ノープリウスを選択的に捕食し、*Pseudocalanus* 属の分布密度が低くなると *Oithona* 属ノープリウスを日和見的に摂餌することが報告されている (Takatsu *et al.*, 1995, 2002)。また、フサカサゴ属、イカナゴ属、メバル属の初期仔稚魚がノープリウスや卵に対して属毎に異なる選択性のあることも報告されている (Mitsuzawa *et al.*, 2017)。

イワシ類 (カタクチイワシ、マイワシ、ウルメイワシの総称) の仔稚魚、特に開口後の仔魚は主にカイアシ類ノープリウスを餌としている (Hunter, 1972, 1981; 田中, 1981a, b; Houde and Lovda, 1984; Nagano *et al.*, 2001)。しかし、イワシ類仔魚の餌生物ノープリウスについて種レベルの同定を行った研究例はほとんどない。イワシ類仔魚では、消化管内容物中に出現するノープリウスが、環境水中に多く出現する *Oithona* 属よりも *Paracalanidae* 科の方が多という報告が、特に太平洋側である (船越ら, 1983; 上・山岡, 1990; Nakata, 1990; 中田, 1997)。一方、日本海の富山湾では、マイワシとカタクチイワシの仔稚魚が、他の属に比べて *Oithona* 属ノープリウスを多く捕食していることが報告されているが (平川・後藤, 1996; Hirakawa *et al.*, 1997)、種レベルの選択性については不明なままである。

本研究によって、同じ *Oithona* 属ノープリウスであっても、*O. similis* と

*O. atlantica* では体長に加えて体幅など全体的な体形も異なることが明らかになった(3章)。これらノープリウスの体型の違いがイワシ類仔稚魚の摂餌量に影響を与えることも予想される。本研究ではまた、富山湾周辺海域の表層 0–65 m 間のノープリウス群集は、4~5 月には冷水性の *O. similis* と *O. atlantica* が多いが、6 月頃には暖水性の *Oithona nana* と *Microsetella norvegica* に優占種が変わり、鉛直的にも優占種が異なることが明らかになっている(4章)。若狭湾から新潟沖での 5 月のノープリウスの水平分布調査では、能登半島西側海域では暖水性種のノープリウスが少数分布したが、能登半島東側海域では冷水性種のノープリウスが高密度に分布していた(5章)。これら水平・鉛直的な各種カイアシ類ノープリウスによる時空間的変動は、仔稚魚の食性に影響を与えることが予想される。

仔稚魚の生残と餌生物の関係については、Hjort (1914, 1926) による“critical period”仮説、Cushing (1990) による“マッチ・ミスマッチ”仮説があり、摂餌開始期における仔稚魚の高生残率には、餌生物との高遭遇率が重要であると考えられている。富山湾は、イワシ類の主要産卵場とされる能登半島西側海域(近藤, 1971; 後藤・平井, 1999) から対馬海流により卵、仔魚が輸送され、イワシ類をはじめ、様々な仔稚魚の重要な成育場となっている(林, 1990, 1991) (Fig. 1-1)。富山湾で仔稚魚の主要な餌生物となっているカイアシ類ノープリウスの分布生態を調査し、仔稚魚の餌選択にどのような影響を及ぼすのかを明らかにすることは、魚類仔魚の生残機構を解明する上で、また海洋生態系のエネルギー流転経路を解明する上でも重要である。

本項では、富山湾周辺海域で優占するカタクチイワシ仔魚の消化管内容物について種、発育段階のレベルで解析を行った。また環境水中の餌生物組成を調べ、環境水中と消化管内容物中の餌生物の出現割合から摂餌選択性指数を算出し(Gabriel, 1978)、カイアシ類ノープリウスの種、発育段階レベルでの餌選択性を明らかにした。

## 6-1. 材料と方法

### 6-1-1. 野外採集

カタクチイワシ仔魚は、2006年4月（4月22日～4月26日）、5月（5月13日～5月19日）、6月（6月23日～6月27日）と2007年4月（4月22日～4月26日）、5月（5月14日～5月19日）、6月（6月22日～6月26日）の昼間に、新潟沖から若狭湾までの沿岸域に設けた St. E2、St. J33、St. 1～26 の合計 28 定点で (Fig. 6-1)、目合い 100  $\mu\text{m}$ 、口径 45 cm の改良型ノルパックネットによる海底直上 5 m（水深 150 m 以深の定点では 150 m）から海表面までの鉛直曳きで採集した。ノルパックネット採集の濾水量は 2.9-47.2  $\text{m}^3$  であった。採集個体が少なかった 4、6 月には目合い 500  $\mu\text{m}$ 、口径 60 cm のボンゴネットを水深 75 m から海水面まで斜行曳きして採集した仔魚も解析に用いた。両年とも採集された仔魚は全て 10%中性ホルマリン海水で固定した。また採集と同時に 4 月と 6 月には CTD (Seabird, SBE9plus)、5 月には STD (アレック電子, AST1000-PK) により水温と塩分を測定した。また、カラーセル採水システムによる各層採水試料に基づいて、蛍光法 (ターナー社, 蛍光光度計 10-AU) によりクロロフィル *a* 濃度を測定した。

2006 年 5 月の調査により、本調査海域のノープリウス群集は、能登半島西側海域では暖水性種の *Microsetella norvegica* 等が分布するのに対して、能登半島東側では冷水性種の *Oithona atlantica* と *O. similis* 等が多く出現し、海域により大きく二分されることが明らかになっている (5 章)。そこで、本調査も若狭湾から能登半島北端に至る海域を能登西側海域 (WoN: West of Noto Peninsula) と、能登半島北端から富山湾を経て新潟沿岸域に至る海域を能登東側海域 (EoN: East of Noto Peninsula) とに分け、海域別に仔魚の摂餌状況を調べた (Fig. 6-1)。

カタクチイワシ仔魚の生息環境水中（以降、環境水中と略す）の餌生物密度を調査するため、仔魚採集の直後に同じ定点にて、カイアシ類ノープリウス等の動物プランクトンを目合い 60  $\mu\text{m}$  の改良型ノルパックネットによる水深 50 m から水面までの鉛直曳きにより採集し、5%中性ホルマリン海水で固定した。カタクチイワシ仔魚は主に水深 50 m 以浅に分布することが知られている（沖山, 1965, 1985; 中田・今井, 1981; 桑原・鈴木, 1984; 魚谷, 1988; 林, 1990; Conway *et al.*, 1998）。そのため、本研究ではカタクチイワシ仔魚の環境水中の餌生物密度は、水深 0–50 m 間の採集試料で評価した。

本研究では目合い 100  $\mu\text{m}$  のノルパックネットによる 0–150 m 間の鉛直曳きにより、調査海域のカタクチイワシ仔魚の水平分布における出現密度の差異を、対数変換 ( $\text{Log}(x+1)$ ) した後に一元配置の分散分析および事後検定として Tukey-Kramer の方法で評価した。なお、前述のように本種仔魚の分布が水深 50 m 以浅に集中していることを考慮すると、より深い水深まで採集を行っている本研究の出現密度は濾水量が多いため、過小評価している可能性がある。

#### 6-1-2. 餌生物の種同定とサイズ測定

カタクチイワシ仔魚の消化管内容物と環境水中に出現した餌生物の種同定とサイズ測定を行った。カイアシ類ノープリウスの種と発育段階は、*Paracalanus* 属、*Clausocalanus* 属、*Oithona* 属は本研究の 3 章、*Microsetella* 属は古賀 (1984) と Hirakawa (1974) に基づいて同定を行った。消化管内容物中の個体は消化が進んだ液状のものは除き、可能な限り全ての個体について同定・計数を行った。環境水中の個体は 4 章、5 章と同様に 2 段階の工程で行った。およそ属毎にソートした副試料について、種と発育段階毎 (N1–N3 と N4–N6) に分ける方法でその密度を求めた。なお、中型・小型カラヌス目は、別途行

った環境水中の成体の種組成解析結果より、*Paracalanus* sp. (*Paracalanus* と略す) としては Hidaka *et al.* (2016) により確認された Cornils and Held (2014) による未記載種 *Paracalanus* sp. (NWP : North Western Pacific タイプ)のみが、*Clausocalanus* spp. (*Clausocalanus* と略す) としては *Clausocalanus pergens* のみが出現しており、それら 2 種のノープリウスである可能性が高い。消化管内容物に出現した餌生物の体長、体幅、体高を実体顕微鏡下で接眼マイクロメーターを用いて 10  $\mu\text{m}$  の精度で測定した。

### 6-1-3. 餌料重要度指数 (%IRI) の計算

カタクチイワシ仔魚に捕食された消化管内容物中の各種餌生物の数量比較のために、消化管内容物の種毎に以下の式で餌料個体数比 (%N) と餌料出現率 (%F) を算出し、餌料重要度指数 (IRI: index of relative importance) から %IRI を求めた。

$$\%N = \frac{\text{消化管内容物における各種の餌生物個体数}}{\text{消化管内容物における全餌生物個体数}} \times 100$$

$$\%F = \frac{\text{消化管内容物にある種が出現した仔魚数}}{\text{消化管内容物が確認された全仔魚数}} \times 100$$

$$\%N \times \%F = \text{IRI}$$

$$\%IRI = \frac{\text{ある餌生物種の IRI}}{\text{全餌生物の IRI の合計}} \times 100$$

なお、魚類に捕食された消化管内容物組成に関する研究では、本研究で用いた %N、%F の

他に%W（重量比率）を求め、%IRIを計算している研究例も多い（例えば Wallace, 1981; Laroche, 1982）。しかし、カタクチイワシ仔魚では消化管内容物中の餌生物のサイズが小さく、湿重量の測定が困難である。そのため本研究では、ニシン科サツパ類の消化管内容物研究に用いられている、%Wを使用しない上記の計算式で%IRIを求めた(Morote *et al.*, 2008)。

#### 6-1-4. 餌生物の摂餌選択性指数 ( $L$ ) の計算

カタクチイワシ仔魚の摂餌選択性指数 ( $L$ ) を計算するために、統計検定可能な餌生物種毎にオッズ比 (Odds ratio;  $O_i$ ) の自然対数  $\ln$  を求めた (Gabriel, 1978)。

$$L = \ln(O) = \ln \left[ \frac{\%p1 \cdot \%q2}{\%p2 \cdot \%q1} \right]$$

ここで、 $\%p_1$ は仔魚消化管内容物中に占めるある餌生物種  $i$  の数的割合を、 $\%p_2$ は環境水中（前述の目合い 60  $\mu\text{m}$ –50 m 鉛直曳き試料）に占めるある餌生物種  $i$  の数的割合を示す。

$L_i$ の標準誤差  $SE(L_i)$  は次式によって求め、検定量  $Z_i$ を求めた。

$$SE(L_i) = \sqrt{\frac{1}{n1 \cdot \%p1 \cdot \%q2} + \frac{1}{n2 \cdot \%p2 \cdot \%q1}}$$

$$Z_i = \frac{L_i}{SE(L_i)}$$

ここで  $n_1$ は消化管内容物中に出現した餌生物の全個体数、 $n_2$ は環境水中に出現する餌生物の

全個体数である。帰無仮説を「観察された  $L$  は 0 から有意に異ならない」と設定し、 $Z_i$  の絶対値を標準正規分布の面積を示す  $Z$  分布表の値 (1.960 および 2.576) と比較した。 $Z_i \geq 1.960$  (2.576) の場合、5% (1%) 水準で有意に正または負の選択性を意味し、 $Z_i < 1.960$  の場合、中立の選択性を意味する。なお、本研究のカタクチイワシ仔魚の消化管内容物からは有鐘纖毛虫類のツボカラムシ科 (Undellidae) が出現したが、ツボカラムシ科の平均体幅は 40  $\mu\text{m}$  のため、用いたネットの目合い (60  $\mu\text{m}$ ) よりも小さく、環境水中の分布密度を正確に把握できないため、 $L_i$  の計算にはツボカラムシ科を除外した。

## 6-2. 結 果

### 6-2-1. 水理環境

水温は、4 月にはいずれの海域でも鉛直混合により表面から水深 150 m まで水温差は小さく、2006 年は 10–12°C、2007 年は 12–14°C であった (Fig. 6–2)。2006 年と 2007 年とも、EoN は WoN に比べて水温は 1–2°C 低かった。また、いずれの海域でも、2006 年に比べて 2007 年の水温は 1–2°C 高かった。5 月には 2006 年、2007 年とも表面水温が 15°C 前後に上昇していた。5 月にも前述の 4 月に見られた水温の水平的な差 (EoN < WoN) と年による差 (2006 年 < 2007 年) はともに保持されていた。6 月には表面水温が 20°C 以上まで上昇し、水深 100 m 以浅の水温の鉛直勾配が大きくなり成層化が進んでいた。6 月には前述の 4 月、5 月に比べて水温の海域差および経年差は小さくなった。

塩分は、2006 年と 2007 年のいずれの月も水深 50 m 以深は 34.1–34.5 で差は小さかったが、水深 50 m 以浅の塩分は低く、特に 2006 年の 5 月と 2007 年の 6 月の EoN の水深 5 m には、低塩分 (33.1–33.3) が確認された (Fig. 6–2)。塩分に調査年による差は小さかったが、海域による差は特に 4 月と 5 月に大きく、EoN は WoN に比べ 0.2–0.4 低か

った。

クロロフィル *a* 濃度は最大  $3 \mu\text{g L}^{-1}$  以上の値があり、いずれの海域/年でも、4月の水深 50 m 以浅で高かった (Fig. 6-2)。6月は2007年のEoNの一部の地点の水深 5-10 m 層と2007年のWoNの一部地点の水深 30 m 層で高い値を示したものの、それ以外はいずれの海域/年でもクロロフィル *a* 濃度は低かった。

#### 6-2-2. 仔魚の水平分布の経年変化と体長

ノルパックネットに基づくカタクチイワシ仔魚の水平分布は、2006年の4月にはほとんど出現せず、特にEoNではまったく採集されなかった (Fig. 6-3)。2006年5月には主にWoNで出現し、6月にはWoN東端のSt. 10で年間最大密度 ( $6.9 \text{ ind. m}^{-3}$ ) を示した。消化管内容物があったカタクチイワシ仔魚の数は全体的に少なく、4月と6月にはボンゴネットで採集された試料も加えて消化管内容物解析に供した。

2007年のカタクチイワシ仔魚は2006年とは異なり、4月から広範囲で高密度に出現し、最大密度 ( $41.9 \text{ ind. m}^{-3}$ ) はEoNの富山湾湾口に位置するSt. 7にみられ、その値は2006年の10倍以上であった (Fig. 6-3)。5月の最大密度 (St. 18,  $10.7 \text{ ind. m}^{-3}$ ) は4月より低下していたが、分布海域は4月と同様に広がった。6月にはWoNで比較的高い出現密度 ( $>10 \text{ ind. m}^{-3}$ ) を示した定点 (Sts. 25, 19, 18) があったが、出現地点数は減少していた。

カタクチイワシ仔魚の出現密度の経時変化をTable 6-1に示す。前期仔魚、空の消化管個体の後期仔魚、消化管内容物のある後期仔魚と全仔魚のいずれについても、出現密度には年・月の間に有意差が認められ ( $p<0.001$ )、いずれのカテゴリでも最も平均密度が高かったのは2007年の4月であった。2006年は2007年に比べて出現密度が少なく、ピー

ク時期も、2007年は4月であったのに対して、2ヶ月ほど遅い6月にみられた (Table 6-1)。

各海域のカタクチイワシ仔魚の平均脊索長 (NL:Notochord length) は 3.6–7.7 mm の間にあり、2006年4月のWoNでは7.7 mmの最大個体が採集された (Table 6-2)。2006年5月、2007年4月、5月は3.7–4.8 mmの範囲にあり、両海域で平均脊索長に大きな差はなかった。しかし、両年とも6月にはEoNの平均脊索長はWoNよりも0.9–2.3 mm大きかった。

#### 6-2-3. 消化管内容物組成

カタクチイワシ仔魚に捕食された消化管内容物として、カイアシ類ノープリウス、主に *Paracalanus* 属と推測される球形のカイアシ類の放出卵、およびツボカラムシ科が確認された (Table 6-2)。消化管内容物中にノープリウスは7種が確認され、そのうち *M. norvegica*、*O. similis*、*Paracalanus*、*Clausocalanus*、*O. atlantica* の5種がノープリウス個体数の大半 (88–99%) を占めた。

2006年は6月のWoNを除き、カタクチイワシ仔魚はノープリウスを非常に高い割合で摂餌していた (%IRI = 91–100%) (Table 6-2)。ノープリウスのうち2006年4月と5月には *O. similis* と *O. atlantica* の%IRIが高かった。一方2006年6月にはWoNでは前述の2種のノープリウスに加えツボカラムシ科も多く、EoNでは *M. norvegica* の%IRIも高く、餌生物に季節的な変化がみられた。

2007年は両海域とも4月と5月はカイアシ類の卵を仔魚は高い割合で摂餌しており (%IRI = 50–90%)、次いでノープリウスが重要であった (%IRI = 10–50%) (Table 6-2)。2007年4月と5月に比較的高い%IRI (>10%) を示したノープリウスは、*O. similis* と

*Paracalanus* であった。6月にはカイアシ類の卵はほとんどなく、両海域とも *M. norvegica* の%IRIが高かった。それ以外には *O. atlantica* や EoN では *O. nana* のノープリウスも多かった。EoN ではツボカラムシ科も多かった。このように、2006年と2007年とも6月には餌のノープリウス種組成が変わり、*M. norvegica*、ツボカラムシ科が多くなっていた。経年的には、2006年には *O. similis* に加えて *O. atlantica* のノープリウスの占める割合が高かったが、2007年には *O. similis* のノープリウスだけでなくカイアシ類の卵の割合が高かった (Table 6-2)。

#### 6-2-4. 餌生物の環境水中密度と仔魚の消化管内容物組成

環境水中のカタクチイワシ仔魚の餌生物として出現した生物（網目合いより小型のツボカラムシ科を除く）の出現密度は、2006年には両海域とも調査期間を通して *O. similis* の N1-N3 と N4-N6 の密度が最も高かった (N1-N3: 5.0-18.5 ind. L<sup>-1</sup>, N4-N6: 4.1-14.5 ind. L<sup>-1</sup>) (Fig. 6-4)。また、仔魚の消化管内容物組成でも *O. similis* ノープリウスの占める割合は高かった (21-56%)。一方、両海域の環境水中では *O. atlantica* ノープリウスの占める割合は低かった (<10%) が、仔魚が捕食した消化管内容物中に占める割合は比較的高く、特に5月の EoN では約50%を占めていた。6月には両海域とも、環境水中に *M. norvegica* ノープリウスが出現し、これに応じて消化管内容物中にも本種は確認され、EoN では餌生物組成の50%以上を占めていた (Fig. 6-4)。

2007年は環境水中での *O. similis* ノープリウスの密度は2006年に比べて低かった (N1-N3: 1.3-9.9 ind L<sup>-1</sup>, N4-N6: 1.2-7.9 ind L<sup>-1</sup>) (Fig. 6-5)。仔魚が捕食した消化管内容物に占める *O. similis* ノープリウスの割合も2007年は2006年に比べて低かった。2007年の仔魚消化管内容物では4月と5月は両海域ともカイアシ類の卵の占める割合が高

く、特に4月のEoNと5月のWoNでは50%以上を占めていた。2007年6月には環境水中での*M. norvegica*の割合は低かったが、消化管内容物中には多く出現し、EoNでは40%を占めていた (Fig. 6-5)。

#### 6-2-5. 摂餌選択性

カタクチイワシ仔魚の餌生物の摂餌選択性指数 ( $L$ ) をみると、2006年で有意な選択性が認められたのは *M. norvegica*、*O. similis*、*Paracalanus*、*O. atlantica* であった (Table 6-3)。このうち *M. norvegica* には特に6月に有意に正の選択性が認められた ( $P<0.01\sim0.05$ )。 *O. similis* は数的に高い割合を占めた餌生物であったのにも関わらず (Fig. 6-4)、摂餌選択性は中立もしくは有意な負の選択性を示した (Table 6-3)。*Paracalanus* は2006年5月と6月に正と負、中立のいずれの選択性もみられた。一方、*O. atlantica* は5月のWoN, N4-N6で中立を示した以外のすべてで、時期や海域を通して有意な正の選択性を示した ( $P<0.01\sim0.05$ ) (Table 6-3)。

2007年にカタクチイワシ仔魚に有意な摂餌選択性が認められたのは、*M. norvegica*、*Paracalanus*、*Clausocalanus*、*O. atlantica*、他のカイアシ類のノープリウスや、カイアシ類の卵であった (Table 6-4)。このうち *M. norvegica* のノープリウスには特に6月に有意な正の選択性が認められた ( $P<0.01\sim0.05$ )。また、*O. atlantica* のノープリウスとカイアシ類の卵も有意な正の選択性を示した ( $P<0.01\sim0.05$ )。一方、*Paracalanus* は4月に有意な正もしくは負の選択性が認められた ( $P<0.05$ ) が、一定の傾向はなかった。*Clausocalanus* には4月では有意に負の摂餌選択性が認められた ( $P<0.01$ )。また、他のカイアシ類のノープリウスには有意な負の選択性が認められた ( $P<0.05$ ) (Table 6-4)。

#### 6-2-6. 消化管内容物中の餌生物のサイズと仔魚の脊索長の関係

カタクチイワシ仔魚の消化管内容物中から出現した餌生物の体長、体幅と体高を Table 6-5 にまとめる。平均体長もしくは卵径が最も小型な餌生物はツボカラムシ科（体長 65  $\mu\text{m}$ ）、次いでカイアシ類の卵（体長 70  $\mu\text{m}$ ）であった。ノープリウスのうち最も小型だったのは、*M. norvegica* の N1-N3 で平均 120  $\mu\text{m}$ 、最も大型だったのは *O. atlantica* の N4-N6 で平均 256  $\mu\text{m}$  であった (Table 6-5)。

餌生物としての出現密度が 5 個体に満たず少数であった *Paracalanus* の N1-N3 と *Clausocalanus* の N1-N3 を除いて、2006 年と 2007 年の各月毎に、餌生物の平均体長および体幅と、それを捕食していたカタクチイワシ仔魚の平均脊索長との関係を解析したところ、4 月の体幅を除き、餌生物の平均体長および平均体幅と仔魚の平均脊索長の間には有意な正の傾きを持つ回帰式が得られた ( $r^2 = 0.603-0.874$ ) (Fig. 6-6)。このことは、仔魚の脊索長が成長するにつれて、大型な生物を餌として摂餌できることを示している。

### 6-3. 考 察

#### 6-3-1. カタクチイワシ仔魚の出現状況

本研究の結果、2007 年は 2006 年よりカタクチイワシ仔魚の密度が有意に高かったことが明らかとなった (Table 6-1)。両年の差は水温にもあり、2006 年に比べて 2007 年は 4~5 月の水温が 1-2°C 高かった (Fig. 6-2)。カタクチイワシ親魚は産卵期間中に摂餌によって得たエネルギーを速やかに再生産に利用する性質を持ち (income breeder)、成熟開始のタイミングや産卵に対するエネルギー配分が、産卵期の生息海域の水温や餌環境により変化することが知られている (靄田, 1992; 米田・北野, 2012)。森本ら (2009) は本研究試料の採集と同時期に採集したカタクチイワシ雌親魚卵巣の成熟度調査から、2007 年は 4

月から産卵シーズンに入り、産卵は6月まで長期間続いたが、2006年は主要産卵期が遅く、5月の短期間しかなかったことを明らかにし、それが低水温と親魚への少ない餌生物量の影響であることを示唆している。2007年は4~6月の調査期間を通して産卵が続き、常に若い仔魚の加入があるため平均体長の小型（平均体長：3.6–4.8 mm）な個体が多く採集され続けた（Table 6–2）と考えられる。一方、2006年5月は産卵シーズンで若い個体の加入があり、平均体長が小型（平均体長：3.7–3.8 mm）であったが、若い個体の加入が少ない4月のWoNや6月のEoNでは大型（平均体長：6.5–7.7 mm）個体が多く採集されたと考えられた。

#### 6-3-2. 餌生物の環境水中密度と選択性の関係

*O. similis* ノープリウスの%IRIは2006年の4月、5月に両海域で特に高く（Table 6–2）、この時期に環境水中の本種ノープリウスの密度も高かった（Fig. 6–4）。日本海のカタクチイワシ仔魚の食性研究でも *Oithona* 属ノープリウスが多く捕食されていたが、その際の環境水中での本属ノープリウスの分布密度は高かった（Hirakawa *et al.*, 1997）。また、アドリア海でのカタクチイワシ類の仔魚の食性研究でも、環境水中で出現密度が高かったキクロプス目（主に *Oithona* 属）ノープリウスの%IRIは高かった（Conway *et al.*, 1998）。瀬戸内海では環境水中の *Paracalanus* 属ノープリウスの分布密度が高く、*Oithona* 属よりも *Paracalanus* 属ノープリウスが多く捕食されていた（上・山岡, 1990）。本研究ではカタクチイワシ仔魚の *O. similis* に対する%IRIが高かった（Table 6–2）。しかし、*O. similis* ノープリウスに対しては正の選択性はほとんど無く（Table 6–3, Table 6–4）、環境水中の密度が高く、遭遇機会の高い *O. similis* ノープリウスを非選択的に摂餌していたと考えられた。生息海域に高密度に存在する餌生物を捕食することは、仔魚にとって餌の探索に要するエ

エネルギーを軽減できるという利点がある。

カイアシ類の卵は 2006 年と 2007 年で環境水中の密度に大差はなかったが (Figs 6-4, Fig. 6-5)、小型のカタクチイワシ仔魚が高密度に生息した 2007 年の 4 月と 5 月にのみ、非常に高い割合でこの餌が選択的に摂餌されていた (Table 6-4)。2006 年に比べて 2007 年にはやや小型の *O. similis* ノープリウス (Table 6-5) の密度が低かったため (Fig. 6-5)、高密度に生息していた小型の仔魚はその代わりとして、逃避能力がなく、摂餌コストが低いカイアシ類の卵を選択的に摂餌した可能性がある。カイアシ類の卵は卵殻が厚く消化しづらいために消化管内容物として多く評価されやすく、消化されずに排泄されるという報告 (Conway *et al.*, 1994) があり、その重要性は過小評価されてきた。一方、Mitsuzawa *et al.* (2017) による瀬戸内海の 3 種 (カサゴ、メバル、イカナゴ) の仔稚魚の消化管内容物は、消化によるカイアシ類 *Calanus* 卵の萎縮が確認され、卵が栄養分として利用されていることを示唆している。従って、魚種や仔稚魚の発育段階によって、かいあし類の卵の消化の程度は異なることが考えられる。日本海では Hirakawa *et al.* (1997) も、5 月に富山湾で採集されたカタクチイワシ仔魚 (5 mm 以下) の消化管内容物 (個体数) の 3 割以上を占めて本種仔魚の生残を考えるうえでも重要としており、本研究でも富山湾周辺海域ではカタクチイワシ仔魚の重要な餌となり得るものと考えられる。

### 6-3-3. 餌生物のサイズに対する仔魚サイズによる選択性の違い

タラ科や異体類の仔稚魚は、餌生物の大きさは、仔稚魚の成長に伴う口の大きさが制限要因であり、口に入ることが可能かどうかを決定する要因として、餌生物の体長よりも体幅の重要性が指摘されている (Last, 1978a, 1978b; Hillgruber *et al.*, 1995)。当海域で 2006 年 5 月に採集された仔魚は特に小型個体が多く (平均脊索長: 3.7-3.8 mm)、*O. similis*

でも小型の N1–N3 (平均体幅: 65  $\mu\text{m}$ ) の消化管内容物組成 (% $p_1$ ) が高く (Fig. 6–4)、その %IRI も高かった (70.1%) (Table 6–2)。一方、それより大型の *O. similis* の N4–N6 (平均体幅: 105  $\mu\text{m}$ ) に対する負の選択性 (–2.99) が、2006 年 5 月の WoN の小型仔魚 (平均脊索長 3.7 mm) の多い海域でみられた (Table 6–3)。また、餌生物のなかで最も大型である *O. atlantica* ノープリウスでは常に N4–N6 (平均体幅: 100  $\mu\text{m}$ ) よりも小さな N1–N3 (平均体幅: 73  $\mu\text{m}$ ) で高い %IRI を示した (Table 6–2)。これらの事柄は、仔魚の体長に伴う口径の変化と、餌生物の体幅が関係していることを示唆している。代田 (1970) によると摂餌開始時のカタクチイワシ仔魚の口径は体長の 7% とされており、さらに著者は 3–4 mm の仔魚の口径 (開口率 90%) は 210–280  $\mu\text{m}$ 、そのうち平均開口率は 50–75% であると述べている。今回、最低開口率 (50%) を用いて計算した仔魚が捕食できる餌生物の大きさは 105  $\mu\text{m}$  以下となり、*O. similis* や *O. atlantica* ノープリウスの N4–N6 の体幅 (100–105  $\mu\text{m}$ ) は捕食可能限界の大きさと考えられる。これが、両種の N4–N6 の %IRI が N1–N3 に比べて常に低かった要因と考えられた。

消化管内容物から確認されたツボカラムシ科は平均体長 65  $\mu\text{m}$  で (Table 6–5)、マイクロ動物プランクトン (体長 20–200  $\mu\text{m}$ ) の範囲に入る有鐘繊毛虫類である。ツボカラムシ科はカイアシ類ノープリウスよりも小さいが (Table 6–5)、出現密度が高く、逃避能力も低いために小型仔魚が効率よく捕食できる餌料生物と考えられており (神山, 2011)、口の小さなナンヨウハギやマハタ仔魚初期の延命効果に役立つとされている (Nagano *et al.*, 2000 a, b)。カタクチイワシ仔魚は食性に関する研究が多くなされているマイワシ仔魚に比べると小型で口も小さい。ツボカラムシ科は 2006 年 6 月の WoN で %IRI が 63.2% と高い値を示しており (Table 6–2)、小さなカタクチイワシ仔魚 (平均脊索長 4.1 mm) の中でも、特に脊索長が 3 mm 台のより小型の若い仔魚にとって、重要な餌生物と考えられる。

一方で、カタクチイワシ仔稚魚はより大きな餌生物（口に入る大きさの体幅範囲でもより大型の餌生物）を選択的に捕食し、効率的な摂餌を行うことも報告されている（Conway *et al.*, 1998）。本研究ではカタクチイワシ仔魚の平均脊索長と餌生物の平均体幅と平均体長との間に有意に正の傾きを持つ回帰式が得られ（Fig. 6-6）、仔魚が成長に伴い、捕食可能になったより大型な餌生物を捕食する傾向のあることが示唆された。また、WoNで2006年の4月は採集されたカタクチイワシ仔魚は特に大きく（平均脊索長 7.7 mm）、*O. similis* の N1-N3 と N4-N6 の環境水中の密度割合（%p2）は等しいが、消化管内容物組成（%p1）では N4-N6の方が N1-N3 に比べて大幅に高く（Fig. 6-4）、%IRI も高く（Table 6-2）、選択性指数も正であったこと（Table 6-3）から、大型なカタクチイワシ仔魚はより大型の餌生物を選択していることが示された。

発生初期の段階に成長とともにより大きな餌生物を転換することは、摂餌回数を減らし、獲得エネルギーをより多く成長に配分することが出来るため、視覚捕食を行う魚類にとっては効率的な行動とされる（佐原, 1987）。本研究では、2006年4月のWonや6月のEoNで採集された大型仔魚は、小型の*O. similis* ノープリウスに比べて体長が大型な*O. atlantica* に対する捕食割合が高く（Table 6-2）、*O. atlantica* の%IRIが低い場合にも仔魚は*O. atlantica* に対して正の選択性を示していた（Table 6-3, Table 6-4）。

#### 6-3-4. ノープリウスの鉛直分布とカタクチイワシ仔魚の選択性との関係

2006年、2007年とも6月に、カタクチイワシ仔魚は非常に高い割合で*M. norvegica* ノープリウスを選択的に摂餌していた（Table 6-3, Table 6-4）。また、2007年6月の富山湾海域で*O. similis* ノープリウスは環境水中の密度が他の餌生物より高いにもかかわらず、全く捕食されていなかった（Fig. 6-5）。富山湾を含め、カタクチイワシ仔魚

の消化管内容物に関する研究で *Oithona* 属ノープリウスが重要なことが報告されているが (三谷, 1987; Hirakawa *et al.*, 1997; Conway *et al.*, 1998; 山本・片山, 2012)、それより小型で、体形も薄い *Microsetella* 属を含むハルパクチクス目のノープリウスを多く摂餌している報告は少ない。むしろ、負の選択性を示すという報告もある (Conway *et al.*, 1998; Coombs *et al.*, 2003)。

ここで注目されるのは、カタクチイワシ仔魚の索餌行動時の鉛直移動である。カタクチイワシ仔魚は夜間表層に浮上し、昼間はやや下層に分布して摂餌を行い、光環境変化への同調だけではなく、鰾機能の発達によりその行動が顕著になる (Ida, 1972; Hunter and Sanchez, 1976)。伊勢湾で、カタクチイワシの卵は 5~6 月にかけて水深 5 m 以浅に分布する (Sekiguchi *et al.*, 1989; Sekiguchi and Sugishima, 1995)。富山湾と佐渡海峡でも、カタクチイワシの卵は水深 10 m 以浅に多く、仔稚魚は運動能力が低く、それよりもやや深い水深 15-30 m 層に分布する (沖山, 1985; 林, 1990; 林ら, 1991)。カタクチイワシ仔稚魚は鰾条が発達する全長 15 mm 位の稚魚に達し、浮遊生活から遊泳生活に移行するとされ (内田ら, 1958)、それ以降はシラス期と呼ばれる (魚谷, 1988)。シラス期のカタクチイワシは、夜間は水深 10 m 付近に分布し、昼間は鰾を縮めて水深 30-40 m まで鉛直移動して活発に摂餌を行うことが知られている (魚谷, 1988)。本研究対象となった脊索長 10 mm 以下の仔魚期では鰾等の機能が発達途中であることから、鉛直移動距離は小さいことが示唆される。地中海のカタクチイワシ類仔魚は脊索長 6 mm 前後までは水深 20 m より浅い層に分布し、昼はやや下層に移動、8 mm を超えるとさらに密度躍層 (水深 20-30 m) の下側に多く分布するノープリウスを捕食するための日周鉛直移動を行うとされている (Sabatès *et al.*, 2008)。若狭湾では、脊索長 6 mm 前後のカタクチイワシ仔魚は水深 25 m 付近に多く分布することが報告されている (桑原・鈴木, 1984)。6 月の富山湾の環境水中では *M. norvegica*

ノープリウスの出現密度ピークが水深 20–30 m にみられ（本研究 4 章）、脊索長 10 mm 以下のカタクチイワシ仔魚の分布深度とほぼ一致していた。本研究で *M. norvegica* ノープリウスの選択性が高かった（Table 6–3, Table 6–4）要因として、調査海域では 6 月頃に水温の成層化がみられ、特に水温の高かった 2007 年においてノープリウスが種により分布層を変える層別分布（4 章）を示したことが影響していると考えられる。富山湾周辺海域のカタクチイワシ仔魚は多く遭遇する餌生物に摂餌対象を転換することで、餌環境が大きく変わっても、一定の摂餌量を保っているものと考えられる。カタクチイワシ仔魚が索餌行動を行う層に *O. similis* ノープリウスは少ない場合、代わりに高密度に生息している *M. norvegica* ノープリウスを捕食することで、餌に対する嗜好性よりも餌探索コストの節約を優先したものと考えられる。

このように、環境水中の餌生物の密度、餌生物のサイズ、餌生物の分布と仔稚魚の索餌行動の関係に対して、カタクチイワシ仔魚は餌生物を変化させていることが考えられた。また、その対応は仔魚のサイズによっても変わることも示唆された。本調査海域では *Oithona* 属ノープリウスの増加に続いて、6 月以降には *Microsetella* 属ノープリウスの増加が毎年生じており（4 章と 5 章）、*M. norvegica* ノープリウスはカタクチイワシ仔魚の主要な餌となっていた。すなわち春から夏にかけて本調査海域では、カタクチイワシ資源を支える餌料生物として *Oithona* 属ノープリウスから *Microsetella* 属ノープリウスへと、餌生物の転換が生じていた。また、仔魚の体サイズが大きい時には *O. atlantica* ノープリウスが、小さい時にはカイアシ類の卵、ツボカラムシ科も主要な餌生物となることが明らかになった。

## 第7章 総合考察

### 7-1. ノープリウスの形態による識別

能登半島周辺海域においてカタクチイワシの産卵は3~4月頃に始まり、8月頃まで続く(中央水産研究所, 1999)。仔魚の餌料としてカイアシ類のノープリウスは重要な位置を占めている(Hunter, 1972, 1977; Hunter and Sanchez, 1976; 三谷, 1987; 魚谷, 1988; Hirakawa *et al.*, 1997; Conway *et al.*, 1998; Catalan *et al.*, 2010; Morote *et al.*, 2010 など)。本研究では、カタクチイワシ仔魚が摂餌を行う3~8月に優占するカイアシ類群集構成種を明らかにするところから研究を進めた。富山湾における3年間の調査から、カイアシ類群集には雌成体の体長が1~2 mmの中型種が3種(*O. atlantica*, *O. plumifera*, *P. newmani*)、雌成体の体長が1 mm未満の小型種が6種(*O. similis*, *O. nana*, *O. media*, *P. parvus* s.l., *C. pergens*, *M. norvegica*)の、計9種が優占し、それらの種の繁殖生態からノープリウスが多く出現することが推定された。

それら9種のうち、文献に基づくノープリウスの種・属レベルの同定が困難なキクロプス目の*Oithona*属、カラヌス目の*Paracalanus*属、*Clausocalanus*属、*Pseudocalanus*属について、その形態学的特徴を、共通する項目毎に整理した(Table 7-1)。同種の同一発育段階内のノープリウスの体長の変動幅は、発育段階間や種間による差よりも小さく、これは既報の知見とも一致していた(Björnberg, 1972)。体長に基づくノープリウスの種同定は*Oithona*属(Takahashi and Uchiyama, 2007)、*Acartia*属(Yoon *et al.*, 1998)や*Temora*属(Carotenuto, 1999)などで行われている。本研究では、キクロプス目とカラヌス目のいずれでも、体長形質は種同定に重要であり、各目内で大・中・小の3段階に分けることが可能であった。キクロプス目では*O. atlantica*と*O. plumifera*のノープリウスは大型、*O. similis*のノープリウスは中型、*O. nana*のノープリウスは小型であった。カラヌス目の

3 属の中では、*Pseudocalanus* 属のノープリウスの体長は、全ての発育段階にて *Paracalanus* 属や *Clausocalanus* 属のノープリウスの体長に比べて、明らかに大きな中型であることで属の同定が可能であった。

形態形質が単純で、種間の類似部分の多いノープリウスでは、これら体長の他に、種同定を可能とする形態部位として、体形（プロポーション）と、体の各部位の比率、尾部保護装置（CA）の構造が種および属同定の鍵となっていた。体形では *Oithona* 属は側面観が種により異なり、*O. similis* は丸型、*O. atlantica* は楕円型 ( $An > 90^\circ$ )、*O. plumifera* は扁平かつ長方形 ( $An = 90^\circ$ ) であった。また、体高 (H) : 体長 (L) が *O. similis* > *O. atlantica* > *O. plumifera* という順になっており、それぞれで重複がないことから、種同定が可能になった。カラヌス目の N3–N6 では、腹面観で体後部が細い *Paracalanus* 属の甲殻は正円に近かった。一方、体後部の太い *Clausocalanus* 属の甲殻は縦長の楕円形であった。また、体形に関する体部位の比 ( $W2:W1, L2:D1$ ) について、両属間に有意差が認められた。CA はノープリウスの形態に基づく種同定に重要な形態形質である (Faber, 1966; Björnberg, 1972)。CA は低倍率にて容易に観察が可能な部位で、本研究でも発育段階、種・属を同定する重要な観察部位であった。本研究では特に、キクロプス目の *O. atlantica* と *O. plumifera* の N4–N6 に、CA の両側刺毛の付け根にこぶ状の突起があることを明らかにし、これらは既往の文献では報告の無かった知見である。

一方、N1 や N2 といった初期ノープリウス期では、体形も卵形もしくは丸形で、形態も単純で、種・属を同定しうる形態形質は少ないのが現状である。N1 や N2 で種・属同定が困難なことは、本研究 3 章でも明らかにした。Siefert (1998) はベーリング海でのスケトウダラ仔魚の重要な餌生物である *Metridia* 属と *Pseudocalanus* 属の N1、N2 の腹面観、側面観の部位に見られる体形の違いを整理し、属の同定を可能にしている。形態形質

に種、属による違いの乏しいノープリウスでは、体長や体形等の形質が、同定で重要になると考えられる。本研究では *O. nana* 等の小型サイズの *Oithona* 属は N1 の種同定は形態からは不可能と考えられた。カラヌス目でも *Paracalanus* 属と *Clausocalanus* 属は N1 と N2 では属の同定が不可能であった。

本研究結果の形態記載に基づくノープリウスの種・属の識別ポイントは、同一海域でノープリウスの種、属を同定する形態形質としては十分になったと考えられた。これによって能登半島から富山湾にかけての海域で、カタクチイワシ仔稚魚の餌生物生態とその選択性を観察できる条件がそろったと言える。

## 7-2. ノープリウスの鉛直分布・水平分布

富山湾での水理環境（水温、塩分、クロロフィル *a* 濃度）は季節により大きく異なり、5～8月にかけては、大きく3期間（弱成層期、昇温期、強成層期）に区分ができた。ノープリウスの鉛直分布もこれら水理環境の鉛直分布により大きく異なっていた。若狭湾から新潟沖にかけて行った水平分布調査では、調査海域でのノープリウス群集は A～D の4群集に分けられた。ノープリウス群集に影響を及ぼしていた要因として、水温、塩分およびカイアシ類親成体の出現密度が挙げられた。カイアシ類の種により異なる水温・塩分への選択性が、ノープリウス群集の水平分布を決定していると解釈することができた。水平的な群集 A～C は、低水温かつ低塩分で、カイアシ類ノープリウス・親成体とも出現密度は高く、その優占種は鉛直分布調査での春季弱成層期の種構成と一致していた。一方、水平的な群集 D は、高水温かつ高塩分で、ノープリウス出現密度も低く、鉛直分布調査で夏季強成層期の状況と一致していた。これら、鉛直分布と水平分布の調査により明らかになった、ノープリウス群集の春季と夏季の2季について鉛直分布と水平分布の特徴を模式図にまとめた

(Fig. 7-1)。この模式図で春季はおおよそ 3~6 月、夏季は 6~8 月に相当し、両者の変化は年により変わるものの、6 月頃にあるといえる。

春季(弱成層期)は、水温は全層を通して 20℃以下と低く、躍層も発達しないことから、カイアシ類ノープリウスの鉛直分布は水深 0-30 m ないしは 0-40 m の広い水深幅で、高い出現密度を示す。優占種の *O. atlantica*、*O. similis*、*M. norvegica* はこれらの深度層に一樣に分布し、特に冷水性 *Oithona* 2 種の出現密度は高い (Fig. 7-1)。水平的には、春季には能登半島以西は強成層期にある群集 D (暖水性種)が見られるが、能登半島以東は鉛直混合のある弱成層期に群集 A~C (冷水性種)が見られる。富山湾で春季の鉛直混合の残る時期(弱成層期)には、群集 A~C は水平的に狭い範囲で大きく変化し、これはカイアシ類の親成体による再生産の規模が水平的に大きく変動することの反映と考えられた。春季でのノープリウス高密度分布の形成メカニズムとして、①大型河川による栄養塩の供給、②栄養塩増加に伴う鞭毛藻類、渦鞭毛藻類の増加、③カイアシ類成体の産卵速度の増加、④ノープリウスの生残率が増加、という過程が考えられた。また本研究ではカタクチイワシの産卵が開始する 3 月のノープリウスに関する採集は行わなかったが、鉛直混合期であり、春季植物プランクトンブルーム期に相当することから(長田・奈倉 1993)、4~5 月と同様なメカニズムが働いていると考えられる。

夏季(強成層期)にノープリウスの鉛直分布は明確な二極分布を示し、水深 5 m 付近と 25-60 m に極大があり、水深 15-25 m に極小(分布の不連続)が見られる。種組成は、上層と下層で異なり、浅い極大では *O. nana* が、深い極大では *M. norvegica* が優占していた (Fig. 7-1)。浅い極大では *O. similis* も 7 月上旬までは優占しており、これは冷水性種の中で至適水温がやや高い本種の特徴であると考えられた。*M. norvegica* が昇温期から強成層期にかけて、分布水深が深いのに関わらず高い出現密度を示すのは、本種の食性がデ

トライタス食性 (Marja *et al.*, 2007) であることに起因すると考えられた (4章)。5月の水平分布調査の結果と JADE2 日本海海況予測図 (<http://jade2.dc.affrc.go.jp/jade2/>) の水温データを比較すると、強成層期への移行を示すのは群集 D の見られた海域の拡がりである。そこでは高水温・高塩分で、表層水温 (水深 1 m) の最大値が 17°C 以上であり、水平的にも 17°C 等水温ラインの範囲に一致していた。このように、水温が 17°C を超えると、暖水性カイアシ類 (*O. nana* や *M. norvegica*) の再生産が活発になり、ノープリウス群集が変化したと考えられる (Fig. 7-1)。本研究と同じ試料中のポエキロストム目カイアシ類の *Oncaea* 属でも暖水性種への変化は、水深 1 m の水温が約 17°C (水深 10 m で 16°C) にて起こることが報告されている (森本ら, 2010)。このように、夏季には水平的に D 海域が示す暖水域が拡大する。夏季でのノープリウス増加のメカニズムは、①表層水温が上昇することによる成層化と、②躍層発達による栄養塩濃度の低下、③表層の藻類の死滅、④深海へのデトライタス供給量の増加、④デトライタスを餌として利用できる *Microsetella* 属の産卵速度が増加し、ノープリウスの高密度分布をもたらす、という経路と考えられる。カイアシ類ノープリウスの分布には、生物学的、物理化学的要因が相互に関わるとされている (澤田, 1996 など)。本研究では、ノープリウスの種、属に関する正確な同定を行うことにより、春季と夏季でのノープリウス群集の鉛直および水平分布の特徴を明らかにし、その形成メカニズムを明らかにすることができた。

### 7-3. カタクチイワシの餌としてのノープリウス

海洋沖合域でイワシ類仔稚魚の成長に必要とされるノープリウスの出現密度 (限界密度) は 4–8 ind. L<sup>-1</sup> (Hunter, 1977) から 371 ind. L<sup>-1</sup> (畔田, 1981) とされており、一般的に、1L あたり数十個体から 100 個体以上となる結果が多い。この出現密度の違いは、

魚類の種やノープリウスを構成する種のサイズに起因するものである。本研究では、能登半島西方海域と能登半島東方海域でのノープリウスの平均出現密度の採集月による変化をまとめ、最大出現密度は5月の東方海域で見られ、優占種は *O. similis* で  $86.4 \text{ ind. L}^{-1}$  を示し、全ての種の合計では  $114.0 \text{ ind. L}^{-1}$  であった。本研究を行った沖合域では、イワシ類仔稚魚の成長を、単一種の餌量でまかなうことは困難で、量的に十分でない出現密度が大半を占めていた結果から、複数種を餌として捕食することにより、限界密度を満たしていると考えられる。

イワシ類仔稚魚にとって、ノープリウスが餌生物となり得る第一条件は、その大きさ（体幅）にある。一般的に餌となり得るノープリウスの体幅は、仔稚魚の口径の 50–75% 以下とされている（代田, 1970）。本研究であつかった全ての種のノープリウスの体幅が、カタクチイワシ仔稚魚の口径の 50–75% 以下の範囲にあつた。しかし、採集時期によっては、カタクチイワシ脊索長 4 mm 前後の小型仔魚の消化管内容物中に、有鐘纖毛虫のツボカラムシ科やカイアシ類の卵といったノープリウスよりも小型な分類群も多く出現していた。カタクチイワシやその近縁種の仔魚（特に発生初期の個体）は、より小型の渦鞭毛藻類等を捕食しているという報告も多くみられる（Scura and Jerde, 1977; Stoeker and Govoni, 1984; Nagano *et al.* 2000a, b）。このようにカタクチイワシ類の仔魚は、環境条件によってはノープリウスよりも小型の生物を積極的に摂餌することにより、ノープリウスだけでは不足する餌密度を補っていることが考えられた。

前述のようにノープリウスが餌生物となる条件は、①仔魚が摂餌できる大きさ（体幅）である。さらに、仔稚魚はその条件範囲で、②栄養的に有利な大型なノープリウスを選択的に捕食することが知られている（Lasker, 1981c; Nicola *et al.*, 1995; Takatsu *et al.*, 1995; Mitsuzawa *et al.*, 2017）。また、③仔魚の生息水域に多く分布するノープリウスを選

択的に捕食する例も知られており、これは餌の探索時間を短くして、捕食コストを削減する意義があるとされている (Conway *et al.*, 1998)。さらに④ノープリウスの遊泳行動が乏しく単調な、餌として食べやすい種を選択的に捕食するという報告もある (Titelman and Kiørboe, 2003; Mitsuzawa *et al.*, 2017)。これらのことを考慮すると、仔稚魚の餌料環境とその選択性を正確に評価するには、単にノープリウスの出現密度といった、遭遇率に関わる量的側面だけでなく、ノープリウスのサイズ、種組成および遊泳行動といった質的側面を評価することも重要であるといえる。

春季と夏季の富山湾周辺海域でのカタクチイワシ仔魚の餌生物として、①口に入る体サイズの条件の他に、②体サイズによる栄養学的重要性、③数的な優占度、④餌生物の遊泳行動という 3 つの観点から重要な種と分類群を Table 7-2 にまとめた。条件②の「より大きなノープリウス」という観点では、脊索長がより大型な仔魚が、いずれの季節でも *O. atlantica* に対して正の選択性を示していたことから、より大型な本種ノープリウスが相当すると考えられる。③の「生息環境に最も多く生息するノープリウス」という点では、春季に仔魚の生息海域に高密度に分布していた *O. similis* のノープリウスを多く捕食していた (%IRI が高い) 結果は、この反映であると考えられる。従来知見 (Hirakawa *et al.*, 1997; Conway *et al.*, 1998) からも、カタクチイワシ仔魚は多くの海域で数的に優占する種に対して摂餌を行う事が示されている。④の「遊泳行動が乏しく単調」という条件に合致していたのは、春季にカイアシ類の卵を選択的に摂餌しており、これは現場での密度が低くても、逃避能力のないカイアシ類の卵を選択的に摂餌していた可能性が高いといえる。また、夏季に消化管内容物として観察されたツボカラムシ科も、小型で逃避能力も低いため、小さな仔魚が効率よく捕食できる餌料生物であると考えられる (神山, 2011)。カタクチイワシ仔魚が、植物プランクトンや遊泳行動の乏しい繊毛虫類を摂餌する時期は、カイアシ類ノー

プリアスへの摂餌を成功させるための学習段階にあり、初期仔魚の成長段階での重要な時期にあると考えられている（田中, 1983）。

仔魚の摂餌では、仔魚が適切な餌に巡り会えるか否かという、餌と仔魚の時空間的なタイミングのマッチングが重要であり、これがマッチーミスマッチ仮説の概念である（Cushing, 1990）。これは前述の条件のうち、③の「仔魚の生息環境に最も多く生息するノープリウス」にも関係する。6月の昇温期から7～8月の強成層期にかけて、富山湾でノープリウス群集は種により分布層が異なる2極分布を示していた。この時期、水深20 mより深い層に *M. norvegica* ノープリアスが高密度に分布した。餌生物の分布水深がカタクチイワシ仔魚の遊泳水深に一致したため、*M. norvegica* ノープリアスが餌として多く利用されたと考えられた（6章）。カタクチイワシ仔魚の分布層に関する研究は多く行われているが、そこに分布する餌生物に関する知見は少ない。本研究では層別に採水し、ノープリウスを同定計数しているため、種ごとの分布層が明らかになった。これまで水平分布でのノープリウス群集の分布とイワシ類仔魚分布のマッチングを考察した報告はあるが（Peebles *et al.*, 1996; Sabatēs *et al.*, 2008 など）、鉛直分布でノープリウスと仔魚の分布について、マッチ・ミスマッチ仮説を考慮した研究事例は少ない。高津（1998）は1991年と1992年の冬季（1-2月）の陸奥湾のかいあし類ノープリウスの属組成を水平的かつ鉛直的に調べ、弱成層期にはノープリウスの属組成に鉛直的な差が小さいことを示しており、本研究の結果と矛盾しない。ただしこの研究でも、ノープリウスの分類は属レベルにとどまっている。

#### 7-4. まとめと将来展望

本研究は、魚類仔魚の餌として重要なカイアシ類ノープリウスの分布や、仔魚の食性を扱った研究において、そのノープリウスを種・属レベルで解析し、進めた点に特徴があ

る。春～夏季の富山湾周辺海域に優占するカイアシ類成体を特定し、それらのノープリウスの形態を詳述し、その種・属同定を可能にした。この同定技術により、カタクチイワシ仔魚の餌となるノープリウス群集の鉛直分布構造の変化、水平的に高密度分布を形成する要因を明らかにした。弱成層期の春季は冷水性 *Oithona* 属 2 種の増加が融雪水による栄養塩供給に伴う一次生産の増加に関係していた。強成層期の夏季には *M. norvegica* ノープリウスの増加とデトリタスの利用が関係すると推定した。それらノープリウス群集が選択的に有効利用されていることを、能登半島周辺海域でのカタクチイワシ仔魚の消化管内容物解析等により明らかにした。従って、本研究ではノープリウスの種・属に関する同定により、春～夏季にかけての富山湾周辺でのノープリウスを中心とする海洋低次生態系構造の変化を明らかにするとともに、カタクチイワシを代表とする高次生態系への利用の一端を解明することができた。

日本海では、本研究で扱ったカタクチイワシの他に、マイワシも同所的なノープリウスを餌とする浮魚類として重要である。カタクチイワシの繁殖期間は、若狭湾より東側では 3～8 月とされ、秋季に繁殖を行う年もあるが、マイワシの繁殖期間は短く、3 月に始まり 6 月頃に終わるとされている（中央水産研究所，1999）。このマイワシの繁殖期間は、3～4 月の鉛直混合期が主で、強成層期に移行する前に終わると言える。このことは、春季に優占するキクロプス目の *Oithona* 属のノープリウスはカタクチイワシとマイワシ両種の仔稚魚に利用されるが、夏季に優占するハルパクチクス目の *M. norvegica* ノープリウスはカタクチイワシ仔魚にのみ餌生物として利用されていると考えられた。このように、カタクチイワシはその産卵期間が長いため、季節により異なった種類のカイアシ類ノープリウスを餌生物として利用していると言える。イワシ類の産卵最適水温と仔魚の成長最適水温は互いによく一致しており、カタクチイワシが 22°C であるのに対して、マイワシは 16°C と低い

ことが知られている (Takasuka *et al.*, 2007, 2008)。日本海でマイワシ資源が高水準であった 1980 年代は、冬季にアリューシャン低気圧が発達し、季節風が強く、鉛直混合が活発で、3 月には表層に栄養塩が豊富に供給されることで動・植物プランクトン現存量が高く、この良好な餌料環境がマイワシ仔稚魚の生残を高め、資源量増加をもたらしたと考えられている (檜山, 1998; Kodama *et al.*, 2017 など)。一方、マイワシが好む冷水期の 3 月に日本海で鉛直混合が弱いと、春季植物プランクトンブルーム期の一次生産量が少なく、珪藻類の細胞数密度も低くなり、珪藻類を主な餌とするカラヌス目カイアシ類の *P. newmani* や *C. pergens* のノープリウス密度も低くなるため、餌不足が生じると考えられる。

マイワシの未成魚以上は鰓耙が細かいため、植物プランクトンなどの微小生物をより効率的に利用でき、体もカタクチイワシよりも大きく遊泳能力も高いため、高い資源量を維持することが可能である (伊東, 1961; 平本, 1996; 渡邊・和田, 1998; 谷津・渡邊, 2011)。瀬戸内海でのカタクチイワシとマイワシに関する食性研究では、両種の食性は比較的一致していたことから、餌生物をめぐる競合が両種の資源変動に影響を及ぼすことが指摘されている (渡辺・橋本, 2005; 山本・片山, 2012)。1992 年以降、日本海でマイワシ漁獲量は低水準なままであるが、2011 年 5 月に鳥取県境港を中心にマイワシのまとまった漁獲があり、2010 年と 2011 年級群の資源加入量の高いことが推測されている (鳥取水産試験場, 未発表)。前述のような、冬季のアリューシャン低気圧の発達に起因する低次生態系構造の改変がマイワシの資源加入量の増加には欠かせないと考えられる。カタクチイワシと同所に生息するマイワシの餌を巡る競合関係などの解明に、本研究によるカイアシ類ノープリウスの種同定技術を用いることが有効と考えられた。

本研究では 4 章におけるノープリウスの鉛直分布について海水密度との関係性について解析を試みたが、それを確認することができなかった。緒論でも記したように、遊泳

能力の少ないノープリウスの分布には、光量、密度躍層、流れなどの物理的影響が大きいと考えられる。特に密度境界面で生じる微細な乱流が天然海域における仔稚魚の餌との遭遇率を効果的に高めていることが分かってきている (Incze *et al.*, 1996)。従って、今後詳細にカイアシ類ノープリウスと仔魚の摂餌成功率を検討するためには、水塊の静的な挙動だけではなく、吹送流や潮汐流によって密度境界面に生じる乱流による遭遇確立の上昇過程についても検討する必要があるものと考えられる。

また、本研究で残されたもう一つの課題として、成体（抱卵個体）の採集と飼育が困難であったカラヌス目カイアシ類のノープリウスに関する種同定と形態的特徴が明確でない N1、N2 の種同定が挙げられる。この点を克服するには、採集と飼育技術の改善、または遺伝子による種同定技術の導入が有用であると考えられる。本研究では地理的に広い範囲をカバーする大量の試料について、ノープリウスの種同定を行う事を目的として、短時間にノープリウスを簡易に同定する方法を開発した。しかし、その解析には種同定に関する技術の習得が必要であり、解析には未だ多くの時間を要するという問題を抱えている。近年、遺伝子解析に基づく種同定に関する技術が進歩しており、次世代シーケンス、ユニバーサルプライマーなどの開発により比較的低いコストで精密な分析（例えば遺伝子バーコーディングなど）が可能となりつつある (Bucklin *et al.*, 2010)。将来的には、遺伝子解析技術によりカイアシ類のノープリウスに関する種同定を行うことで、作業の効率化と分析の検証を図る必要がある。

## 要 約

海洋における開口直後の魚類前期仔魚にとって、最も主要な餌はカイアシ類ノープリウスである。貧栄養な沿岸および外洋域のノープリウス出現密度は、飼育環境下で求めた魚類仔魚の限界餌料密度よりも相対的に低い場合があることが知られている。また、仔稚魚は魚種によって異なる餌生物の選択性をもつことも知られている。そのようなノープリウスの出現密度を正確に評価するには、ノープリウスに関する種、属レベルの解析が重要である。また、仔稚魚の生残に必要なノープリウスの高密度分布の形成要因を明らかにするには、各種・各属に適した生態的事項を類推していくことが必要不可欠である。

富山湾周辺海域における浮魚類群集の優占種はカタクチイワシで、ノープリウスを捕食するとともに有用高次魚種の餌になるなど、海洋生態系の鍵種となっている。一方、カタクチイワシの資源量を左右するカイアシ類ノープリウスに関する知見は、その重要性に比べて乏しいのが現状である。本研究は、富山湾に出現する主要カイアシ類のノープリウスについて、種・属別の形態記載と同定方法を確立し、その同定方法に基づきカタクチイワシ産卵期における野外でのノープリウス群集の鉛直分布と水平分布を明らかにし、カタクチイワシ仔魚消化管内容物を解析したものである。

富山湾で 3 年間にわたる調査から、カタクチイワシの産卵期にあたる 3~8 月の春・夏季の優占種は雌成体の体長が 1~2 mm の中型種が 3 種 (*O. atlantica*, *O. plumifera*, *P. newmani*)、体長が 1 mm 未満の小型種が 6 種 (*O. similis*, *O. nana*, *O. media*, *P. parvus* s.l., *C. pergens*, *M. norvegica*) の計 9 種であることが分かった。それらは既往文献による水温条件や餌環境などを考慮すると、いずれも上記期間に富山湾周辺海域で再生産を行って、発生するノープリウスが群集の主要構成種になる可能性が高かった。

それら主要種のうち詳細な形態が不明なキクロプス目とカラヌス目の形態観察を

行った。その結果、体長が種同定で重要であり、各目内で大・中・小の3段階に分けられ、春季の本研究海域内で *O. similis* と *Pseudocalanus* 属は体長のみで同定可能であった。それら体長の他に、種同定を可能とする形態部位として体形（プロポーシオン）、体の各部位の比率、尾部保護装置（CA）の構造があり、これらが種同定の鍵となった。体形では *Oithona* 属は側面観が種により異なり、*O. similis* は丸型、*O. atlantica* は楕円型、*O. plumifera* は扁平かつ長方形であった。また、体高:体長が *O. similis* > *O. atlantica* > *O. plumifera* という順に異なった。カラヌス目の N3–N6 では、腹面観で体後部が細い *Paracalanus* 属の甲殻は正円、体後部の太い *Clausocalanus* 属の甲殻は縦長の楕円形で識別された。一方、N1 や N2 といった初期ノープリウス期では、体形も卵形もしくは丸形で、形態がより単純なため、種・属を同定しうる形態形質は少なく *O. nana* 等の小型 *Oithona* 属の N1、*Paracalanus* 属と *Clausocalanus* 属の N1 と N2 の同定が困難であった。しかし、種同定の不可能なステージについては親成体の出現状況からノープリウスの出現密度を推定することができた。従って、本研究結果の形態記載に基づくノープリウスの種・属同定方法は、同一海域でノープリウスの種・属同定を可能にする形態形質としては十分と考えられた。

富山湾で水理環境（水温、塩分、クロロフィル a 濃度）は季節により大きく異なり、5~8月にかけて大きく3期（弱成層期、昇温期、強成層期）に区分された。ノープリウスの鉛直分布もそれら水理環境の鉛直分布により大きく異なった。ノープリウス群集の鉛直分布は、構成する優占種が種毎に異なる至適環境条件を持ち、その条件下の雌成体の再生産と卵孵化、それ以降のノープリウスの成長と生残の結果が反映される。水理環境条件は季節的に大きく変わるため、その変化を受けてカイアシ類ノープリウス群集の鉛直分布も季節的に大きく異なったと考えられた。弱成層期に水温は全層を通して 20℃以下と低く、躍層も発達しないことから、カイアシ類ノープリウスは 0–30 m ないしは 0–40 m 層に広く

分布し、優占種は冷水性 *O. atlantica*、*O. similis* と、広域性の *M. norvegica* であった。

昇温期を経て強成層期になると、ノープリウスの鉛直分布は明確な二極分布を示し、水深 5 m 付近と 25–60 m に極大、水深 15–25 m に極小（分布の不連続）を示した。種組成は上層と下層で異なり、浅い極大では暖水性の *O. nana* が、深い極大では *M. norvegica* が優占した。この 2 極分布と分布の不連続には、密度躍層の発達、雌成体の分布移動、種による食性の違い（*M. norvegica* とその他の種）による棲み分けが関係していると考えられた。

水平分布調査では、各種ノープリウスの発育段階別出現密度の分析から、その水平分布の状況が A~D の 4 グループに分けられ、それは地理的な海域区分に対応した。ノープリウス各種/各発育段階もその分布特性から G1~G5 の 5 つの群集グループに分けられた。このようなグループは、ノープリウスの出現密度が成体の出現密度、水温、塩分と強く関わっていたためにできたと考えられた。ノープリウス群集の水平分布は、能登半島西方海域（D 海域）で出現密度は低く、新潟沖（A, B, C 海域）にて高かった。このことは春季（5 月の弱成層期）に富山湾から新潟沖にかけて流入する大型河川の融雪水により栄養塩が供給され、それに基づく植物プランクトンが増殖し、カイアシ類成体の産卵速度が上昇したことが、新潟沖におけるノープリウスの高密度分布をもたらした要因であると推定された。

夏季（強成層期）には水平的に出現密度の低い暖水域が拡大していた。夏季におけるノープリウス群集には、表層水温が上昇することによる成層化と、躍層発達による栄養塩濃度の低下、表層の藻類の死滅、深海へのデトライタス供給量の増加、デトライタスを餌として利用できる *Microsetella* 属の産卵速度が増加し、本属ノープリウスの高密度分布をもたらすというメカニズムが考えられた。本研究ではノープリウスの種・属に関する正確な同定を行うことで、春季と夏季でのノープリウス群集の鉛直および水平分布の特徴とその形

成メカニズムを明らかにすることができた。

富山湾周辺海域のカタクチイワシ仔魚の消化管内容物と、環境水中の餌生物組成の調査から、仔魚の餌生物となる条件として 5 つの条件があることが明らかになった。条件①「口に入る体サイズ」は全てのノープリウスが該当した。条件②「より大きなノープリウス」という観点では、中型種 *O. atlantica* に対して正の選択性が見られた。条件③「生息環境に最も多く生息するノープリウス」という点では、春季に仔魚の生息海域に高密度に分布した *O. similis* ノープリウスを多く捕食していた。条件④「遊泳行動が乏しくジャンプなどの動きをしない種」という条件に合致したのは、カイアシ類の卵などであり、より小型の仔魚が効率よく捕食できる餌料生物として選択されていた。さらに、条件⑤「仔稚魚と餌生物との空間マッチング」は、カタクチイワシ仔魚の遊泳層に、*M. norvegica* ノープリウスが多く分布したため主要な餌生物となっていた。条件①～⑤に合致し、カタクチイワシ仔魚は、カイアシ類ノープリウスと卵を種ごとに効率よく選択し、摂餌していることが分かった。

本研究は、カイアシ類ノープリウスの分布や、仔魚の食性を扱った研究において、そのノープリウスを種・属レベルで同定解析した点に大きな特徴がある。本研究はその同定技術により、春～夏季にかけての富山湾周辺でのノープリウスを中心とする海洋低次生態系構造の変化を明らかにするとともに、カタクチイワシを代表とする高次生態系への利用の一端を解明することができた。本研究により得られたノープリウス同定技術の応用として、今後はカタクチイワシと同所に生息するマイワシの餌を巡る競合関係の解明に本研究の同定技術を用いることが考えられる。また、ノープリウスの種同定にも遺伝子解析を応用することで、将来的には同定作業の効率化と分析の検証が可能になると考えられる。

## 謝 辞

本稿を終えるにあたり、本研究を通じて懇切なる御指導と数々の有益な御助言を賜り、本論文を御校閲頂いた北海道大学大学院水産科学研究院准教授山口 篤准博士に謹んで御礼申し上げます。また、本稿をまとめるにあたり、御助言や御教示を賜った同大学院教授高津哲也博士、教授今村 央博士、准教授中屋光裕博士、教員松野孝平博士に、厚く御礼申し上げます。

2章、3章、4章の試料採取および共同研究に多大なる御協力を頂きました元富山県水産試験場研究員内山 勇氏に深謝いたします。また、試料の採集に協力いただいた富山県水産試験場調査船「立山丸」船長をはじめとする乗組員各位に厚く御礼申し上げます。

5章および6章の研究は、水産庁委託事業である我が国周辺水域資源調査推進委託事業におけるいわし類卵稚仔調査時に得られたプランクトン試料を基に、国立大学法人北海道大学と国立研究開発法人水産研究・教育機構日本海区水産研究所との共同研究課題「日本海中部沿岸域におけるカイアシ類幼生の分布とカタクチイワシ仔魚胃内容物との関係解明」の一環として行ったものです。この共同研究に際し、多大なる御協力をいただいた国立研究開発法人水産研究・教育機構日本海区水産研究所主幹研究員森本晴之博士、業務推進課長後藤常夫博士、生物生産グループ長井口直樹博士に深謝いたします。また、試料の採集に協力いただいた京都府立海洋高等学校所属実習船「みずなぎ」船長伊藤 誠氏をはじめとする乗組員の方々に厚く御礼申し上げます。

論文作成について懇切丁寧に御指導して頂き、多くの御助言を頂いた故大野 敦博士、元東京大学教授西田周平博士、元中央水産研究所部長平川和正博士、元高知大学教授上田拓史博士、元日本海区水産研究所部長黒田一紀博士に心より御礼申し上げます。

## 参考文献

- Allredge, A. L. and M. W. Silver (1988) Characteristics, dynamics and significance of marine snow. *Prog. Oceanogr.*, **20**, 41-82.
- Anderson, J. T. (1994) Feeding ecology and condition of larval and pelagic juvenile redfish *Sebastes* spp. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **104**, 211-226.
- Arendt, K. E., T. J. Pedersen, J. Mortensen, M. E. Blicher and S. Rysgaard (2013) A 5-year study of seasonal patterns in mesozooplankton community structure in a sub-Arctic fjord reveals dominance of *Microsetella norvegica* (Crustacea, Copepoda). *J. Plankton Res.*, **35**, 105-120.
- Arthur, D. K. (1976) Food and feeding of larvae of three fishes occurring in the California current, *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax*, and *Trachurus symmetricus*. *Fish. Bull. U. S.*, **74**, 517-530.
- Arthur, D. K. (1977) Distribution, size, and abundance of microcopepods in the California Current system and their possible influence on survival of marine teleost larvae. *Fish. Bull. U. S.*, **75**, 601-611.
- 畔田正格 (1981) 初期減耗研究の方法論について-カタクチイワシの初期生態の研究から. 漁業資源研究会議報, **22**, 7-28.
- 畔田正格・落合明 (1962) 若狭湾産マアジの系群に関する研究. 日本水産学会誌, **28**, 967-978.
- Beers, J. R. and G. L. Stewart (1967) Micro-zooplankton in the euphotic zone at five locations across the California Current. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **24**, 2053-2068.

- Beers, J. R. and G. L. Stewart (1971) Microzooplankters in the plankton communities of the upper waters of the eastern tropical Pacific. *Deep-Sea Res.*, **18**, 861-883.
- Björnberg, T. K. S. (1972) Developmental stages of some tropical and subtropical planktonic marine copepods. *Studies on the Fauna of Curacao and other Caribbean Islands*, **40**, 1-185.
- Boxshall, G. A. (1977) The depth distributions and community organizations of the planktonic cyclopoids (Crustacea: Copepoda) of the Cap Verde Islands region. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **57**, 543-568.
- Bucklin, A., S. Nishida, S. Schnack-schiel, P. H. Wiebe, D. Lindsey, R. J. Machida and N. J. Copley (2010) A census of zooplankton of the global ocean. pp. 247-265. In *Life in the World's Oceans*, edited by A. D. McIntyre, Oxford U. K., Blackwell Pub. Ltd.
- Carotenuto, Y. (1999) Morphological analysis of larval stages of *Temora stylifera* (Copepoda, Calanoida) from the Mediterranean Sea. *J. Plankton Res.*, **21**, 1613-1632.
- Castellani, C., C. Robinson, T. Smith and R. S. Lampitt (2005a) Temperature affects respiration rate of *Oithona similis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **285**, 129-135.
- Castellani, C, X. Irigoien, R. P. Harris and R. S. Lampitt (2005b) Feeding and egg production of *Oithona similis* in the North Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **288**, 173-182.

- Catalan, I. A., A. Folkvord, I. Palomera, G. Quilez-Badia, F. Kallianoti, A. Tselepidis and A. Kallianotis (2010) Growth and feeding patterns of European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) early life stages in the Aegean Sea (NE Mediterranean). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **86**, 299-312.
- Chambers, R. C. and W. C. Leggett (1987) Size and age at metamorphosis in marine fishes: an analysis of laboratory reared winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) with a review of variation in other species. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44**, 1936-1947.
- Checkley, D. M. Jr. (1980) The egg production of a marine planktonic copepod in relation to its food supply: Laboratory studies. *Limnol. Oceanogr.*, **25**, 430-446.
- Checkley, D. M. Jr. (1982) Selective feeding by Atlantic herring (*Clupea harengus*) larvae on zooplankton in natural assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **9**, 245-253.
- Chiba, S. and T. Saino (2003) Variation in mesozooplankton community structure in the Japan/East Sea (1991-1999) with possible influence of the ENSO scale climatic variability. *Progress in Oceanography*, **57**, 317-339.
- 中央水産研究所 (1999) 日本周辺水域における主要浮魚類の卵仔魚分布(1994~1996). pp. 1-107, 水産庁研究所資源管理研究報告シリーズ A-2, 中央水産研究所, 横浜.
- Chullasorn, S., W. Anansatiporn, P. Kangtia, P. Klangsin and R. Jullawateelert (2011) Review of naupliar development among Miraciidae (Copepoda, Harpacticoida) with a naupliar description of *Paramphiascella choi* sp. Nov. from Thailand. *Hydrobiologia*, **666**, 21-43.

- Ciechomsky, J. D. (1967) Investigations of food and feeding habits of larvae and juveniles of the Argentine anchovy *Engraulis anchoita*. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Inv. Rep.*, **11**, 72-81.
- Conover, R. J. (1956) Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. *Bull. Bing. Ocean. Coll., Peab. Mus. Nat. His. Yale Univ.*, **15**, 157-283.
- Conway, D. V. P., I. R. B. McFadzen and P. R. G. Tranter (1994) Digestion of copepod eggs by larval turbot *Scophthalmus maximus* and egg viability following gut passage. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **107**, 303-309.
- Conway, D. V. P., S. H. Coombs and C. Smith (1998) Feeding of anchovy *Engraulis encrasicolus* larvae in the northwestern Adriatic Sea in response to changing hydrobiological conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **175**, 223-238.
- Coombs, S. H., O. Giovanardi, N. C. Halliday, G. Franceschini, D. V. P. Conway, L. Manzueto, C. D. Barrett and I. R. B. McFadzen (2003) Wind mixing, food availability and mortality of anchovy larvae *Engraulis encrasicolus* in the northern Adriatic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **248**, 221-235.
- Corkett, C. J. and I. A. McLaren (1978) The biology of *Pseudocalanus*. *Adv. Mar. Biol.*, **15**, 1-231.
- Cornils, A. and C. Held (2014) Evidence of cryptic and pseudocryptic speciation in the *Paracalanus parvus* species complex (Crustacea, Copepoda, Calanoida). *Front. Zool.* 2014, **11**: 19.

- Cushing, D. H. (1975) *Marine Ecology and Fisheries*. pp. 1-278, Cambridge University Press, Cambridge.
- Cushing, D. H. (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Adv. mar. Biol.*, **26**, 249-293.
- Dagg, M. J., P. B. Ortner and Al-Yamani (1987) Winter-time distribution and abundance of copepod nauplii in the northern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.*, **86**, 319-330.
- Dahms, H.-U. and C. H. Fernando (1994) Redescription of female *Macrocyclus fuscus* (Jurine, 1820) (Copepoda: Cyclopoida) from Ontario with a description of naupliar stages. *J. Plankton Res.*, **16**, 9-21.
- Dolganova, N. T., K. Hirakawa and T. Takahashi (1999) Seasonal variability of the copepod assemblage and its relationship with oceanographic structures at Yamato Tai, central Japan Sea. *Bull. Japan Sea Natl. Res. Inst.*, **49**, 13-35.
- Dussart, B. M. (1965) Les differentes categories de plankton. *Hydrobiologia*, **26**, 72-74.
- Eaton, J. M. (1971) Studies on the feeding and reproductive biology of the marine cyclopoid copepod, *Oithona similis* Claus. 101pp., Ph. D. thesis, Dalhousie Univ., Halifax.
- 江波澄雄 (1974) 対馬暖流域の浮魚資源. pp. 69-88, 日本水産学会編, 対馬暖流-海洋構造と漁業-, 恒星社厚生閣, 東京.
- Evans, F. (1981) An investigation into the relationship of sea temperature and food supply to the size of the planktonic copepod *Temora longicornis* Muller in the North Sea. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **13**, 145-158.

- Faber, D. J. (1966) Free-swimming copepod nauplii of Narragansett Bay with a key to their identification. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **23**, 189-205.
- Fanta, E. S. (1976) Anatomy of the nauplii of *Oithona ovalis* Herbst (Copepoda, Cyclopoida). *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro, Zoologia*, **1**, 205-238.
- Ferrari, F. D. and J. W. Amber (1992) Nauplii and copepodid of the cyclopoid copepod *Dioithona oculata* (FARRAN 1913) (Oithonidae) from a mangrove cay in Belize. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, **105**, 275-298.
- Field, J. G., K. R. Clarke and R. M. Warwick (1982) A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **8**, 37-52.
- Fonseca, V. L. and M. S. Almeida Prado (1979) The naupliar development of *Oithona oligohalina* Fonseca & Björnberg, 1976. *Boletim do Instituto Oceanografico, Sao Paulo*, **28**, 17-22.
- Frank, D. F. and J. Orsi (1984) *Oithona davisae*, new species, and *Limnoithona sinensis* (Burckhardt, 1912) (Copepoda: Oithonidae) from the Sacramento-San Joaquin estuary. *California. J. Crustacean Biol.*, **4**, 106-126.
- Fransz, H. G. and S. R. Gonzalez (1995) The production of *Oithona similis* (Copepoda: Cyclopoida) in the Southern Ocean. *ICES J. Mar. Sci.*, **52**, 549-555.
- Frost, B. and A. Fleminger (1968) A revision of the genus *Clausocalanus* (Copepoda Calanoida) with remarks on distributional patterns in diagnostic characters. pp. 1-99, *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, London.

- Fujioka H., R. Machida and A. Tsuda (2015) Early life history of *Neocalanus plumchrus* (Calanoida: Copepoda) in the western subarctic Pacific. *Progress in Oceanography*, **137**, 196-208
- 深滝弘 (1961) 日本海におけるシロザケの水産生物学的研究. pp. 99-116, 日本海極前線の漁場の研究, 日本海区水産研究所, 新潟.
- Fulton, J. (1973) Some aspects of the life history of *Calanus plumchrus* in the Strait of Georgia. *J. Fish. Res. Board Can.*, **30**, 811-815.
- 船越茂雄・村中文夫・池田正 (1983) 駿河湾から熊野灘海域における Copepod nauplius の分布. 水産海洋研究会報, **44**, 76-88.
- 船越茂雄・村中文夫・池田正 (1984) カタクチイワシの初期餌料環境と生き残り-I. -駿河湾から熊野灘海域における橈脚類ノープリウス幼生の分布. 水産海洋研究会報, **44**, 76-86.
- Gabriel, W. L. (1978) Statistics of selectivity. pp. 62-66, In: Gutshop '78. Fish food habit studies. Proceedings of the second Pacific northwest technical workshop. Washington Sea Grant, Division of Marine Resources, University of Washington H-30, Seattle.
- Gao, Y., Z. Lai, Y. Zeng, W. Yang and C. Wang (2015) Community structure of copepods and the relationship with aquatic environmental factors in the Pearl River Delta. *J. Fish. Sci. China/Zhongguo Shuichan Kexue*, **22**, 302-310.
- Gibbons, S. G. and H. S. Ogilvie (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.

- Goswami, S. C. (1975) Metamorphosis of two species of genus *Oithona* BAIRD (Copepoda). *Indian J. Mar. Sci.*, **4**, 60-67.
- 後藤常夫 (1998) 1979~1994 年春季の日本海におけるマイワシ卵の豊度と分布. 日水研報告, **48**, 51-60.
- 後藤常夫・平井光行 (1999) 1989~1993 年 5 月の能登半島周辺海域におけるいわし類の卵の水平分布と水塊配置. 日水研報告, **49**, 81-96.
- Govoni, J. J., P. B. Ortner, E. Al-Yamani and L. C. Hill (1986) Selective feeding of spot, *Leiostomus xanthurus*, and Atlantic croaker *Micropogonias undulatus*, larvae in the northern Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **28**, 175-183.
- Hada, A., S. Uye and T. Onbe (1986) The seasonal life cycle of *Sinocalanus tenellus* (Copepoda: Calanoida) in a brackish water pond. *Bull. Plank. Soc. Japan*, **33**, 29-41.
- 花岡 資 (1952) 独立生活橈脚類のノープリウスに関する研究. 内水研報告, **1**, 1-36.
- Hansson, S., U. Larsson and S. Johansson (1990) Selective predation by herring and mysids, and zooplankton community structure in a Baltic Sea coastal area. *J. Plankton Res.*, **12**, 1099-1116.
- Haq, S. M. (1965) The larval development of *Oithona nana*. *Proc. Zool. Soc. London*, **146**, 555-566.
- Hare, J. A. and R. K. Cowen (1997) Size, growth, development, and survival of the planktonic larvae of *Pomatomus saltatrix* (Pisces Pomatomidae). *Ecology*, **78**, 2415-2431.

- 林清志 (1990) 富山湾に出現する魚卵及び仔稚魚の季節変化と鉛直分布. 富山県水産試験場研究報告, **2**, 1-17.
- 林清志 (1991) 富山湾に出現する頭足類の卵及び稚仔の分布の季節変化. 水産海洋研究, **55**, 315-322.
- 林清志, 内山勇, 笠原昭吾, 南卓志 (1991) 富山湾におけるホタルイカおよび数種の魚類の卵の鉛直分布. 日水研報告, **37**, 163-174.
- 林周・蘆田義成・川口弘一 (1994) 黒潮外側・流軸・沿岸域におけるマイワシ仔魚の栄養状態. 水産海洋研究, **58**, 145-152.
- Heinle, D. R. (1969) Temperature and zooplankton. *Chesapeake Sci.*, **10**, 186-209.
- Heinle, D. R. and D. A. Flemer (1975) Carbon requirements of a population of the estuarine copepoda *Eurytemora affinis*. *Mar. Biol.*, **31**, 235-247.
- Heinrich, A. K. (1961) Seasonal phenomena in plankton of the world ocean I. Seasonal phenomena in the plankton of high and temperate latitudes. *Ibid.*, *tom*, **51**, 57-81.
- Heinrich, A. K. (1962) The life histories of plankton animals and seasonal cycles of plankton communities in the ocean. *J. du Cons.*, **27**, 15-24.
- Hidaka, K., H. Itoh, J. Hirai and A. Tsuda (2016) Occurrence of the *Paracalanus parvus* species complex in offshore waters south of Japan and their genetic and morphological identification to species. *Plankton Benthos Res.*, **11**, 131-143.
- Hillgruber, N. and M. Kloppmann (1999) Distribution and feeding of blue whiting *Micromesistius poutassou* larvae in relation to different water masses in the Porcupine Bank area, west of Ireland. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **187**, 213-225.

- Hillgruber, N., L. J. Haldorson and A. J. Paul (1995) Feeding selectivity of larval walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the oceanic domain of the Bering Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **120**, 1-10.
- Hirakawa, K. (1974) Biology of pelagic harpacticoid copepod, *Microsetella norvegica* Boeck in Oshoro Bay, Hokkaido. I. Life History. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **21**, 41-54.
- 平川和正 (1978) 4-7 取・放水口および前面海域に出現する Copepoda ノープリウスの分類. pp. 87-108, 昭和 52 年度復水器通過影響実験調査報告書, (財) 海洋生物環境研究所.
- Hirakawa, K. (1991) Vertical distribution and reproduction of planktonic copepods in Toyama Bay, southern Japan Sea, with special reference to *Metridia pacifica*. *Bull. Plankton Soc. Japan, Spec.*, **38**, 373-382.
- 平川和正 (1995) 暖海性カイアシ類 *Oncaea venusta* Philippi (Poecilostomatoida) の卵生産への水温影響. 日水研報告, **45**, 39-45.
- 平川和正・後藤常夫 (1996) 日本海南部富山湾におけるマイワシ (*Sardinops melanostictus*) 仔魚の餌料. 日水研報告, **46**, 65-75.
- Hirakawa, K. and A. Imamura (1993) Seasonal abundance and life history of *Metridia pacifica* (Copepoda: Calanoida) in Toyama Bay, southern Japan Sea. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **40**, 41-54.
- Hirakawa, K. and Y. Ogawa (1996) Characteristics of the copepod assemblage in the southwestern Japan sea and its implication for anchovy population dynamics. *Bull. Jpn. Sea Natl. Fish. Res. Inst.*, **46**, 45-64.

- Hirakawa, K., T. Ikeda and N. Kajihara (1990) Vertical distribution of zooplankton in Toyama Bay, southern Japan Sea, with special reference to copepoda. *Bull. Plank. Soc. Japan*, **37**, 111-126.
- Hirakawa, K., A. Imamura and T. Ikeda (1992) Seasonal variability in abundance and composition of zooplankton in Toyama Bay, southern Japan Sea. *Bull. Japan Sea Nat. Fish. Res. Inst.*, **42**, 1-15.
- Hirakawa, K., T. Goto and M. Hirai (1997) Diet composition and prey size of larval anchovy, *Engraulis japonicus* in Toyama Bay, southern Japan Sea. *Bull. Japan Sea Natl. Fish. Res. Inst.*, **47**, 67-78.
- 平川和正・平井光行・後藤常夫 (1999a) シンポジウム 12 能登半島周辺水域におけるイワシ類仔魚の餌料環境. 海と空, **74**, 187-191.
- 平川和正・井口直樹・池田 勉 (1999b) 日本海における温暖化と餌料プランクトンの動態. pp. 219-238, 河野昭一・井村 治共編, 環境変動と生物集団, 海游舎, 東京.
- 平川和正・後藤常夫・平井光行 (2004) 富山湾におけるマイワシおよびカタクチイワシ仔魚の餌料としてのカイアシ類 *Oithona* 属の分布. 日本プランクトン学会報, **51**, 1-12.
- 平本紀久雄 (1996) イワシの自然誌「海の米」の生存戦略. pp. 183, 中公新書, 東京.
- Hirota, Y. and S. Hasegawa (1999) The zooplankton biomass in the Sea of Japan. *Fish. Oceanogr.*, **8**, 274-283.
- 広海十朗 (1987) 橈脚類の Paracalanidae 分類に関する経緯と現状. 日本大学農獣医学部 学術研究報告, **44**, 147-159.

- 檜山義明 (1998) 対馬暖流域での回遊範囲と成長速度. pp. 35-44, 渡邊良朗・和田時夫編, 水産学シリーズ 119 マイワシの資源変動と生態変化, 恒星社厚生閣, 東京.
- Hjort, J. (1914) Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. P. -v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.*, **20**, 1-228.
- Hjort, J. (1926) Fluctuations in the year classes of important food fisheries. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, **1**, 5-38.
- Hopcroft, R. R. and J. C. Roff (1996) Zooplankton growth rates: diel egg production in the copepods *Oithona*, *Euterpina* and *Corycaeus* from tropical waters. *J. Plankton Res.*, **18**, 789-803.
- 細川隆英・加藤陸奥雄・北沢右三・野村健一・田口亮平・鳥居酉蔵・八木誠政 (1968) 新編 生態学汎論. pp. 154-155, 養賢堂, 東京.
- Houde, E. D. (1977) Food concentrations and stocking density effects on survival and growth of laboratory-reared larvae of bay anchovy *Anchoa mitchilli* and lined sole *Archirus lineatus*. *Mar. Biol.*, **43**, 333-341.
- Houde, E. D. (1978) Critical food concentrations for larvae of three species of sub-tropical marine fishes. *Bull. Mar. Sci.*, **28**, 395-411.
- Houde, E. D. and J. A. Lovda (1984) Seasonality of occurrence, foods and food preferences of ichthyoplankton in Biscayne Bay, Florida. *Estuar Coast Shelf Sci.*, **18**, 403-419.
- Hunter, J. R. (1972) Swimming and survival of northern anchovy *Engraulis mordax*. *Fish. Bull. U. S.*, **70**: 821-831.

- Hunter, J. R. (1977) Behavior and survival of northern anchovy *Engraulis mordax* larvae. *Cal COFI Report*, **19**, 138-146.
- Hunter, J. R. (1981) Feeding ecology and predation of marine fish larvae. pp. 33-77, *Marine Fish Larvae-Morphology, Ecology and Relation to Fisheries*, (ed Lasker RI), Univ. Washington Press, Seattle.
- Hunter, J. R. and C. Sanchez (1976) Diel changes in swimbladder inflation of the larvae of the northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull. U. S.*, **74**, 847-855.
- Ida, H. (1972) Some ecological aspects of larval fishes in waters off central Japan. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **38**, 981-994.
- 井口直樹・辻本良 (1997) 富山湾におけるカタクチイワシ仔魚餌料としてのカイアシ類群集の季節変化. 日水研報告, **47**, 79-94.
- 飯塚景記・浜崎清一 (1986) 日本海南西部海域から東シナ海におけるマサバの生態-Ⅱ, 西水研報, **63**, 15-45.
- Ikeda, T. and K. Hirakawa (1996) Early development and estimated life cycle of the mesopelagic copepod *Paraeuchaeta elongata* in the southern Japan Sea. *Mar. Biol.*, **126**, 261-270.
- Ikeda, T., K. Hirakawa and N. Kajihara (1990) Some characteristics of coldwater copepod *Calanus cristatus* from regions of the Japan Sea covered by the Tsushima warm current. *Bull. Japan Sea Natio. Fish. Res. Inst.*, **40**, 51-65.
- Ikeda, T., K. Hirakawa and A. Imamura (1992) Abundance, population structure and life cycle of a hyperiid amphipod *Themisto japonica* (Bovallius) in Toyama bay, southern Japan Sea. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **39**, 1-36.

- 今村明・石森繁樹・川崎賢一 (1985) 富山湾Ⅲ物理. pp. 990-1000, 日本海洋学会沿岸海洋研究部会編, 日本全国沿岸海洋誌, 東海大学出版会, 東京.
- Incze, L. S., P. Aas and T. Ainaire (1996) Distributions of copepod nauplii and turbulence on the southern flank of Georges Bank: implications for feeding by larval cod (*Gadus morhua*). *Deep-Sea Res.*, **43**, 1855-1873.
- Itoh, H. and S. Nishida (2007) Life history of the *Hemicyclops gomsoensis* (Poecilostomatoida, Clausidiidae) associated with decapod burrows in the Tama-River estuary, central Japan. *Plankton Benthos Res.*, **2**, 134-146.
- Itoh, H. and S. Nishida (2008) Life history of the *Hemicyclops spinulosus* (Poecilostomatoida, Clausidiidae) associated with crab burrows with notes on male polymorphism and precopulatory mate guarding. *Plankton Benthos Res.*, **3**, 189-201.
- 伊東裕方 (1961) 日本近海におけるマイワシの漁業生物学的研究. 日水研報告, **9**, 1-151.
- 伊東宏 (1997) Oncaeiidae. pp. 978-988, 日本海洋プランクトン検索図説 (千原光雄・村野正昭編), 東海大学出版, 東京.
- 伊東宏・岩崎望・上田拓史・大塚政・戸田龍樹・西田周平・服部寛・平川和正 (1997) カイアシ亜綱. pp. 649-1004, 日本海洋プランクトン検索図説, (千原光雄・村野正昭編), 東海大学出版会, 東京.
- Ivanenko, V. N., F. D. Ferrari and H. -U. Dahms (2008) Nauplii of *Tagastes falcatus* (Norman, 1869) (Harpacticoida, Tegastidae), a copepod with an unusual naupliar mouth and mandible. *J. Crustacean Biology*, **28**, 270-280.

- 岩崎望 (1997) Harpacticoida. pp. 954-960, 日本海洋プランクトン検索図説 (千原光雄・村野正昭編), 東海大学出版, 東京.
- Johanson, M. W. (1934a) The life history of the copepod, *Tortanus discaudatus* (Thompson and Scott). *Biol. Bull.*, **67**, 182-200.
- Johanson, M. W. (1934b) The developmental stages of the copepod, *Epilabidocera amphitrites* McMurrich. *Biol. Bull.*, **77**, 466-483.
- Johanson, M. W. (1935) The developmental stages of *Labidocera*. *Biol. Bull.*, **68**, 397-421.
- 神山孝史 (2011) 浮遊性繊毛虫の生活史と生態的機能. 日本プランクトン学会報, **58**, 81-86.
- Kane, J. (1984) The feeding habits of co-occurring cod and haddock larvae from Georges Bank. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **16**, 9-20.
- Klein-Breteler, W. C. M. and S. R. Gonzalez (1982) Influence of cultivation and food concentration on body length of calanoid copepods. *Mar. Biol.*, **71**, 157-161.
- 児玉公成・久保田正 (1984) 駿河湾産 Calanoida および Cyclopoida (Copepoda) 目録. 東海大学海洋研究所研究報告, **6**, 29-40.
- Kodama, T., T. Wagawa, S. Ohshimo, H. Morimoto, N. Iguchi, K. Fukudome, T. Goto, M. Takahashi and T. Yasuda (2017) Improvement in recruitment of Japanese sardine with delays of the spring phytoplankton bloom in the Sea of Japan. *Fisheries Oceanography*, **27**, 289-301.
- 古賀文洋 (1984) 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. 南西海区水産研究所研究報告, **16**, 95-229.
- 近藤恵一 (1971) カタクチイワシの生態と資源. 水産研究叢書, **20**, 1-57.

- 桑原昭彦・鈴木重喜 (1984) 若狭湾西部海域に出現する主要仔魚の食性と餌生物の關係について. 日本水産学会誌, **49**, 1507-1513.
- Lagadeuc, Y., M. Boule and J. J. Dodson (1997) Effect of vertical mixing on the vertical distribution of copepods in coastal waters. *J. Plankton Res.*, **19**, 1183-1204.
- Landry, M. R. (1978) Population dynamics and production of a planktonic marine copepod *Acartia clausi* in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, **63**, 77-119.
- Landry, M. R. (1983) The development of marine calanoid copepods with comment on the isochronal rule. *Limnol. Oceanogr.*, **28**, 614-624.
- Laroche, J. L. (1982) Trophic patterns among larvae of fish species of sculpins (Family:Cottidae) in a Maine estuary. *Fish. Bull.*, **80**, 827-840.
- Lasker, R. (1978) The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California current: Identification of factors contributing to recruitment failure. *Rap. P. -v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.*, **173**, 212-230.
- Lasker, R. (1981a) The role of a stable ocean in larval survival and subsequent recruitment. pp. 80-87, *Marine fish larvae*, (ed by Lasker), University of Washington Press, Washington.
- Lasker, R. (1981b) Factors contributing to variable recruitment of the northern anchovy (*Engraulis mordax*) in the California Current: Contrasting years, 1975 through 1978. *Rap. P. -v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.*, **178**, 375-388.
- Lasker, R. (1981c) *Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology, and Relation to Fisheries*, Univ. pp. 131, Wash. Press, Seattle and London.

- Last, J. M. (1978a) The food of four species of pleuronectiform larvae in the eastern English Channel and southern North Sea. *Mar. Biol.*, **48**, 359-368.
- Last, J. M. (1978b) The food of three species of gadoid larvae in the eastern English Channel and southern North Sea. *Mar. Biol.*, **48**, 377-386.
- Last, J. M. (1979) The food of larval turbot *Scophthalmus marinus* L. from the west central North Sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, **38**, 308-313.
- Laurence, G. C. (1974) Growth and survival of haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) larvae in relation to planktonic prey concentration. *J. Fish. Res. Board. Can.*, **31**, 1415-1419.
- Lawson, T. J. and G. D. Grice (1973) The developmental stages of *Paracalanus crassirostris* DAHL, 1894 (Copepoda, Calanoida). *Crustaceana*, **24**, 43-56.
- Lee, R. F., J. Hirota and A. M. Barnett (1971) Distribution and importance of wax esters in marine copepods and other zooplankton. *Deep-Sea Res.*, **18**, 1147-1165.
- Liang, D. and S. Uye (1996) Population dynamics and production of the planktonic copepods in a eutrophic inlet of the Inland Sea of Japan. III. *Paracalanus* sp. *Mar. Biol.*, **127**, 219-227.
- Lonsdale, D. J. (1981) Influence of age-specific mortality on the life history traits of two estuarine copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **5**, 333-340.
- Marja, K., E. F. Moller, M. Maar and A. W. Visser (2007) The fate of discarded appendicularian houses: degradation by the copepod, *Microsetella norvegica*, and other agents. *J. Plankton Res.*, **29**, 641-654.

- Matsuno, K., M. Ichinomiya, A. Yamaguchi, I. Imai and T. Kikuchi (2014) Horizontal distribution of microprotist community structure in the western Arctic Ocean during late summer and early fall of 2010. *Polar Biol.*, **37**, 1185-1195.
- Mauchline, J. (1998) The biology of calanoid copepods. *Advances in Marine Biology.*, **33**, 1-710.
- Mazzocchi, M. G. and G. A. Paffenhöfer (1998) First observations on the biology of *Clausocalanus furcatus* (Copepoda, Calanoida). *J. Plankton Res.*, **20**, 331-342.
- McEwen, G. F., M. W. Johnson and T. R. Folsom (1954) A statistical analysis of the performance of the Folsom plankton splitter based upon test observations. *Arch. Meteorol. Geophys. Bioklimatol.*, **A 7**, 502-527.
- McLaren, I. A. (1966) Predicting development rate of copepods eggs. *Biol. Lab. Woods Hole*, **131**, 457-469.
- Mendiola, B. R. (1974) Food of the larval anchoveta *Engraulis ringens* J. pp. 277-286, In the Aarly Life History of Fish, ed. *J. H. S. Blaxter, Springer-Verlag*.
- Miller, C. B. and M. Terazaki (1989) The life histories of *Neocalanus flemingeri* and *Neocalanus plumchrus* in the Sea of Japan. *Bull. Japan Sea Natl. Fish. Res. Inst.*, **36**, 27-41.
- 三谷勇 (1987) シラス漁場内における魚群及び餌料生物の分布と環境対応. 水産海洋研究, **51**, 46-51

Mitsuzawa, A., H. Miyamoto and H. Ueda (2017) Feeding selectivity of early-stage fish larvae on the nauplii and eggs of different copepod species. *Plankton Benthos Res.*, **12**, 115-122.

森本晴之・後藤常夫・平川和正 (2005) 1994~2002年5月の能登半島周辺海域におけるカイアシ類ノープリウス幼生現存量の水平分布. 2005年日本プランクトン・日本ベントス学会合同大会講演要旨集, p 24, 2005年9月.

森本晴之・後藤常夫・井口直樹・和田洋蔵・久田哲二・志村健・渡辺秀洋 (2009) 2000年代春季の日本海中部沿岸域における大羽カタクチイワシの成熟・産卵特性の経年変動. 2009年水産海洋学会講演要旨集, 2009年11月.

森本晴之・井口直樹・後藤常夫 (2010) 日本海におけるカタクチイワシ春季産卵群の重要餌生物, カイアシ類の分布密度と水温の関係. 水産研究成果情報検索結果, 2010, No.29, <http://fra-seika.fra.affrc.go.jp>

Morioka, Y. (1975) A preliminary report on the distribution and life history of copepod, *Paraeuchaeta elongata*, in the vicinity of Sado Island, the Japan Sea. *Bull. Japan Sea Reg. Fish. Res. Lab.*, **26**, 41-56.

Morioka, Y. (1976) Vertical invasion of boreal calanoid copepods into the shallow warm stratum. *Bull. Japan Sea Reg. Fish. Res. Lab.*, **27**, 91-101.

Morote, E., M. P. Olivar, E. Villate and I. Uriarte (2008) Diet of round sardinella, *Sardinella aurita*, larvae in relation to plankton availability in the NW Mediterranean. *J. Plankton Res.*, **30**, 807-816.

Morote, E., M. P. Olivar, F. Villate and I. Uriarte (2010) A comparison of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) larvae feeding in the

- Northwest Mediterranean: influence of prey availability and ontogeny. *ICES J. Mar. Sci.*, **67**, 897-908.
- 元田茂 (1962) 国際インド洋調査生物関係使用器具調査方法, 日本案. 日本プランクトン研究連絡会報, **8**, 40-53.
- Mullin, M. M., E. R. Brooks, F. M. H. Reid, J. Napp and E. F. Stewart (1985) Vertical structure of near shore plankton off Southern California: a storm and a larval fish food web. *Fish. Bull.*, **85**, 151-166.
- Murphy, H. E. (1923) The life cycle of *Oithona nana*, reared experimentally. *University of California Publications in Zoology*, **22**, 449-454.
- Nagano, N., Y. Iwatsuki, T. Kamiyama and H. Nakata (2000a) Effects of marine ciliates on survivability of the first-feeding larval surgeonfish, *Paracanthurus hepatus*: laboratory rearing experiments. *Hydrobiologia*, **432**, 149-157.
- Nagano, N., Y. Iwatsuki, T. Kamiyama, H. Shimizu and H. Nakata (2000b) Ciliated protozoans as food for first-feeding larval grouper, *Epinephelus septemfasciatus*: laboratory experiment. *Plankton Biol. Ecol.*, **47**, 93-99.
- Nagano, N., Y. Iwatsuki, Y. Okazaki and H. Nakata (2001) Feeding strategy of Japanese sand lance larvae in relation to ciliated Protozoa in the vicinity of a thermocline front. *J. Oceanogr.*, **57**, 155-163.
- 長沼光亮 (2000) 生物の生息環境としての日本海. 日水研報告, **50**, 1-42.
- 長田宏・奈倉昇 (1993) 富山湾における河川水の流入とクロロフィル a 濃度の季節変化. 日水研報告, **43**, 55-68.

- 中嶋純子・木元克則・安楽正照 (1981) 有明海の低次生産-VI, 有鐘織毛虫の分布. 1981年度日本海洋学会春季大会講演要旨集, 315.
- Nakata, K. (1990) Abundance of nauplii and protein synthesis activity of adult female copepods in the Kuroshio front during the Japanese sardine spawning season. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **46**, 219-229.
- 中田薫 (1997) 黒潮周辺海域におけるマイワシの初期餌料環境に関する研究. 中央水産研究所研究報告, **9**, 19-128.
- 中田尚宏・今井千文 (1981) 神奈川県城ヶ島沖における魚卵・仔魚の鉛直分布について. 神水試研報, **3**, 19-28.
- Nakatani, T., M. Ohshima, K. Yoshida, S. Sasaki, N. Shirakawa and N. Yamamoto (2007) Food availability for first-feeding walley pollock (*Theragra chalcogramma*) larvae during winter in and near Funka Bay, Hokkaido, Japan, as inferred from copepod nauplii abundance. *Bull. Fish. Sci., Hokkaido Univ.*, **57**, 25-35.
- Nanjo N., T. Takatsu, K. Imura, K. Itoh, Y. Takeya, T. Takahashi (2017) Feeding, somatic condition and survival of sand lance *Ammodytes* sp. larvae in Mutsu Bay, Japan. *Fish. Sci.* **83**, 199-214.
- Nichols, J. H. and A. B. Thompson (1991) Mesh selection of copepodite and nauplius stages of four calanoid copepod species. *J. Plankton Res.*, **13**, 661-671.
- Nicola, H., L. J. Haldorson and A. J. Paul (1995) Feeding selectivity of larval walley pollock *Theragra chalcogramma* in the oceanic domain of the Bering Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **120**, 1-10.
- Nielsen, T. G., E. F. Møller, S. Satapoomin, M. Ringuette and P. R. Hopcroft (2002) Egg

- hatching rate of the cyclopoid copepod *Oithona similis* in arctic and temperate waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **236**, 301-306.
- Nishibe, Y., T. Kobari and T. Ota (2010) Feeding by the cyclopoid copepod *Oithona similis* on the microplankton assemblage in the Oyashio region during spring. *Plankton Benthos Res.*, **5**, 74-78.
- Nishida, S. (1985) Taxonomy and distribution of the family Oithonidae (Copepoda Cyclopoida) in the Pacific and Indian Oceans. *Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo*, **20**, 1-167.
- 西田英男 (1991) 対馬暖流の実測. 日本海ブロック試験研究集録, **20**, 15-40.
- 西田周平 (1997) Cyclopoida. pp. 935-951, 日本海洋プランクトン検索図説, (千原光雄・村野正昭編), 東海大学出版, 東京.
- Nishida, S and F. D. Ferrari (1983) Redescription of *Oithona brevicornis* Giesbrecht, and *O. aruensis* Fruchtl, new rank, with notes on the status of *O. spinulosa* Lindberg. *Bull. Plankton Society of Japan*, **30**, 71-80.
- Nishimura, S. (1965a) The zoogeographical aspects of the Japan Sea. Part I. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, **13**, 35-79.
- Nishimura, S. (1965b) The zoogeographical aspects of the Japan Sea. Part II. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, **13**, 81-101.
- Nishimura, S. (1966) The zoogeographical aspects of the Japan Sea. Part III. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, **13**, 365-384.
- Nishimura, S. (1968) The zoogeographical aspects of the Japan Sea. Part IV. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, **15**, 329-352.

Nishimura, S. (1969) The zoogeographical aspects of the Japan Sea. Part V. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, **17**, 67-142.

農林水産技術会議 (1961) イワシ類後期仔魚の食餌と加入量の関係. pp. 102-121, 水産資源に関する共同研究推進会議報告書, 農林水産技術会議, 東京.

能津純治 (1966) 豊後水道における copepoda の nauplius 期幼生の分布密度とカタクチイワシ卵・稚仔出現量の季節的変動. 日本水産学会誌, **32**, 233-236.

Oberg, M. (1906) Die Metamorphose der Plankton-Copepoden der Kieler Bucht. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen der Deutschen Meere in Kiel*, **11**, 37-175.

O'Connell, C. P. and P. Raymond (1970) The effect of food density on survival and growth of early post yolk-sac larva of the northern anchovy (*Engraulis mordax* Girard) in the laboratory. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **5**, 187-197.

小川嘉彦 (1983) 対馬海峡から日本海へ流入する海水の水温・塩分の季節変化. 水産海洋研究, **43**, 1-8.

大塚攻 (2006) カイアシ類・水平進化という戦略, 海洋生態を支える微小生物の世界. pp.260, NHK ブックス, 日本放送出版協会, 東京.

Okazaki, Y., Nakata H. and S. Kimura (2002) Effects of frontal eddies on the distribution and food availability of anchovy larvae in the Kuroshio Extension. *Marine and Freshwater Research*, **53**, 403-410.

沖山宗雄 (1965) 佐渡海峡に出現する魚卵・稚仔に関する予察的研究. 日水研報告, **15**, 13-37.

沖山宗雄 (1985) キュウリエソ-か弱き日本海の侵略者. pp118-124, 日本の海洋生物 侵略

と攪乱の生態学, 沖山宗雄・鈴木克美編, 東海大学出版会, 東京.

大森信・池田勉 (1976) 生態学研究法 5 動物プランクトン研究法. pp. 210, 共立出版株式会社, 東京.

Oozeki, Y. and H. Zenitani (1996) Factors affecting the recent growth of Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) in the Kuroshio Current. pp. 95-104, *Survival Strategies in Early Life Stages of Marine Resources*, (eds Watanabe Y, Yamashita Y, Oozeki Y), AA Balkema, Rotterdam.

Oya, F., T. Tsuji and S. Fujiwara (2002) Relative growth and feeding habits of halfbeak, *Hyporhamphus sajori*, larvae and juveniles in Toyama Bay of the Japan Sea. *Aquaculture (Suisanzoshoku)*, **50**, 47-54.

Paffenhöfer, G. -A. (1993) On the ecology of marine cyclopoid copepods (Crustacea, Copepoda). *J. Plankton Res.*, **15**, 37-55.

Parsons, T. R., Y. Maita and C. M. Lalli (1984) A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. pp. 173pp, Pergamon Press, Oxford.

Peebles, E. B., J. R. Hall and S. G. Tolley (1996) Egg production by the bay anchovy *Anchoa mitchilli* in relation to adult and larval prey fields. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **131**, 61-73.

Pennak, R. W. (1943) An effective method of diagramming diurnal movements of zooplankton organisms. *Ecology*, **24**, 405-407.

Peralba, A. and M. G. Mazzocchi (2004) Vertical and seasonal distribution of eight *Clausocalanus* species (Copepoda: Calanoida) in oligotrophic waters. *ICES J. Mar. Sci.*, **61**, 645-653.

- Peterson, W. T. and S. J. Ausubel (1984) Diets and selective feeding by larvae of Atlantic mackrel *Scomber scombrus* on zooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **17**, 65-75.
- Rao, V. R. (1958) Development of a cyclopoid copepod *Oithona rigida* (GIESBRECHT). *Andhra Univ. Mem. Oceanogr.*, **2**, 128-131.
- Rothschild, B. J. and T. R. Osborn (1988) Small-scale turbulence and plankton contact rates. *J. Plankton Res.*, **10**, 465-474.
- Sabatès, A., N. Zaragoza, C. Grau and J. Salat (2008) Vertical distribution of early developmental stages in two coexisting clupeoid species, *Sardinella aurita* and *Engraulis encrasicolus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **364**, 169-180.
- 佐原雄二 (1987) 魚の採餌行動. pp. 121, 東京大学出版会, 東京.
- Sargent, J. R., R. J. Henderson and D. R. Tocher (1989) The lipids. pp. 153-218, *Fish Nutrition*, (Halver, J. E., ed.), 2nd ed., Academic Press, San Diego, CA.
- 澤田好史 (1996) 若狭湾西部におけるカイアシ類ノープリウス幼生の濃密分布形成. 水産海洋研究, **60**, 26-35.
- 澤田好史・坂本亘 (1993) 水温・塩分の勾配がカイアシ類 *Oithona davisae* の鉛直分布におよぼす影響・室内実験. 日本プランクトン学会報, **39**, 87-96.
- Schnack, D (1974) On the biology of herring larvae in the Schlei fjord, Western Baltic. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.*, **173**, 212-230.
- Scura, D. E. and C. W. Jerde (1977) Various species of phytoplankton as food for larval northern anchovy *Engraulis mordax* and relative value of the dinoflagellates *Gymnodinium splendens* and *Gonyaulax polyedra*. *Fish. Bull. U. S.*, **75**, 577-583.

- Sekiguchi, H. and H. Sugishima (1995) Fine-scale spatial distribution of anchovy eggs in Ise Bay, central Japan. *Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr.*, **59**, 19-31.
- Sekiguchi, H., S. Itokawa and T. Ikeda (1989) An example of anchovy egg patch. *Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr.*, **53**, 1-5.
- Shepherd, J. and D. H. Cushing (1980) A mechanism for density dependent survival of larval fish as the basis of stock recruitment relationship. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, **39**, 160-167.
- 代田昭彦 (1970) 魚類稚仔魚の口径に関する研究. 日水会誌, **36**, 353-368.
- Siefert, D. L. W. (1998) Distinguishing between stage I and stage II nauplii of the copepods *Metridia* and *Pseudocalanus* from the Bering Sea. *J. Plankton Res.*, **20**, 1061-1072.
- Stoeker, D. K. and J. J. Govoni (1984) Food selection by young larval gulf menhaden (*Brevoortia patronus*). *Mar. Biol.*, **80**, 299-306.
- 高橋卓 (2001) 姫川港(新潟県糸魚川市)におけるカイアシ類群集の季節変化. 新潟県生物教育研究会誌, **36**, 31-39.
- 高橋卓 (2003) 直江津港(新潟県上越市) 内に出現したカイアシ類群集の季節変化特に *Oithona similis*. 新潟県生物教育研究会誌, **38**, 17-24.
- 高橋卓・平川和正 (2001) 冬季・春季の富山湾におけるカイアシ類群集の昼夜鉛直分布, 特に *Metridia pacifica* と *Oithona atlantica* について. 日本プランクトン学会報, **48**, 1-13.
- Takahashi, T. and I. Uchiyama (2007) Morphology of the naupliar stages of some *Oithona* species (Copepoda: Cyclopoida) occurring in Toyama Bay, southern Japan Sea.

*Plankton Benthos Res.*, **2**, 12-27.

Takahashi, T. and I. Uchiyama (2008) Seasonal changes in the density and vertical distribution of nauplii, copepodites and adults of the genera *Oithona* and *Oncaea* (Copepoda) in the surface water of Toyama Bay, southern Sea of Japan. *Plankton Benthos Res.*, **3**, 143-151.

Takasuka, A., I. Aoki and I. Mitani (2003) Evidence of growthselective predation of larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **252**, 223-238.

Takasuka, A., Y. Oozeki and I. Aoki (2007) Optimal growth temperature hypothesis: Why do anchovy flourish and sardine collapse or vice versa under the ocean regime? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **64**, 768-776.

Takasuka, A., Y. Oozeki and H. Kubota (2008) Multi-species regime shifts reflected in spawning temperature optima of small pelagic fish in the western North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **360**, 211-217.

高津哲也 (1998) 陸奥湾におけるマダラ *Gadus macrocephalus* の初期生活史に関する研究. 北海道大学大学院水産学研究科博士論文, 函館, 138pp.

Takatsu, T., T. Nakatani, T. Mutoh and T. Takahashi (1995) Feeding habits of Pacific cod larvae and juveniles in Mutsu Bay. *Japan Fish. Sci.*, **61**, 415-422.

Takatsu, T., T. Nakatani, T. Miyamoto, K. Kooka and T. Takahashi (2002) Spatial distribution and feeding habits of Pacific cod (*Gadus macrocephalus*) larvae in Mutsu Bay, Japan. *Fish. Oceanogr.*, **11**, 90-101.

竹松正樹 (1994) GREAMS 計画と日本海研究. pp. 745-746, 日本海—水と物質の循環—,

月刊海洋 26, 海洋出版株式会社, 東京.

田中克 (1980) 海産仔魚の摂餌と生残 I, 天然海域における食性. 海洋と生物, **2**, 440-447.

田中克 (1981a) 海産仔魚の摂餌と生残 II, 生残に必要な餌料限界密度の推定(1). 海洋と生物, **3**, 63-68.

田中克 (1981b) 海産仔魚の摂餌と生残 III, 生残に必要な餌料限界密度の推定(2). 海洋と生物, **3**, 140-146.

田中克 (1981c) 海産仔魚の摂餌と生残 IV, 生残に必要な餌料限界密度の推定(3). 海洋と生物, **3**, 293-299.

田中克 (1981d) 海産仔魚の摂餌と生残 V, 魚卵・仔魚の垂直分布と垂直移動. 海洋と生物, **3**, 379-386.

田中克 (1983) 海産仔魚の摂餌と生残 VI, クロロフィル極大層の仔魚の生残に果たす役割. 海洋と生物, **16**, 142-149.

谷口旭・中島羊二・鈴木利一・平川和正・今村明・池田勉 (1997) 富山湾における植物プランクトン群集の季節的消長. 日本海区水産研究所研究報告, **47**, 33-55.

谷津明彦・渡邊千夏子 (2011) 減ったマイワシ、増えるマサバ -わかりやすい資源変動のしくみ-. 146 pp., 成山堂書店, 東京.

Titelman, J. and T. Kjørboe (2003) Motility of copepod nauplii and implications for food encounter. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **247**, 123-135.

富山県水産試験場 (1991) とやまの魚. 110 pp., 富山スガキ株式会社, 富山.

Tsuda, A., Nonomura T., Toratani M. and S. Itoh (2007) Food availability for Japanese sardine in the Kuroshio extension area. 'pp. 136, *The Changing North Pacific: Previous Patterns, Future Projections and Ecosystem Impacts*, PICES. Canada.

- 靄田義成 (1992) カタクチイワシの成熟・産卵と再生産力の調節に関する研究. 水工研研報, **13**, 129-168.
- 内田恵太郎・今井貞彦・水戸敏・藤田矢郎・上野雅正・庄島洋一・千田哲資・田福正治・道津善衛 (1958) 日本産魚類の稚魚期の研究, 第1集. pp. 89+p. 186, 九集大学農学部第二教室.
- Uchima, M. (1979) Morphological observation of developmental stages in *Oithona brevicornis* (Copepoda, Cyclopoida). *Bull. Plankton Soc. Japan*, **26**, 59-76.
- Uchima, M. (1988) Gut content analysis of neritic copepods *Acartia omorii* and *Oithona davisae* by a new method. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **48**, 93-97.
- 内山勇 (1993) 富山湾及び周辺海域の平均的流動パターン. 富山県水産試験場研究報, **4**, 11-30.
- Ueda, H. (1987) Small-scale ontogenetic and diel vertical distributions of neritic copepods in Maizuru Bay, Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **35**, 65-73.
- 上田拓史 (1992) 内湾における浮遊性カイアシ類の量的変動に関する研究. 77 pp., 京都大学提出学位論文, 京都.
- 上田拓史 (2001) 内湾性カイアシ類の生態. 号外海洋, **27**, 96-104.
- 上田拓史 (2005) 日本沿岸性カイアシ類 *Paracalanus parvus* s. l. の分類形質の再検討. 日本プランクトン・日本ベントス学会合同大会ポスター.
- 上田拓史 (1997a) Calanoida, Clausocalanidae. pp. 775-786. 千原光雄・村野正昭 (編), 日本海洋プランクトン検索図説, 東海大学出版, 東京.
- 上田拓史 (1997b) Calanoida, Palacalanidae. pp. 844-851. 千原光雄・村野正昭 (編), 日本海洋プランクトン検索図説, 東海大学出版, 東京.

- 魚谷逸朗 (1988) カタクチシラスの生態, 特に摂餌生態について. 水産海洋研究会報, **52**, 244-248.
- Uye, S. (1980) Development of neritic copepods *Acartia clausi* and *A. steueri*. II. Isochronal larval development at various temperatures. *Bull. Plankton, Soc. Japan*, **27**, 11-18.
- Uye, S. (1988) Temperature-dependent development and growth of *Calanus sinicus* (Copepoda: Calanoida) in the laboratory. *Hydrobiologia*, **167/168**, 285-293.
- Uye, S. (1991) Temperature-dependant development and growth of the planktonic copepod *Paracalanus* sp. in the laboratory. *Bull. Plankton, Soc. Japan, Spec.*, **1**, 627-635.
- Uye, S and N. Shibuno (1992) Reproductive biology of the planktonic copepod *Paracalanus* sp. In the Inland Sea of Japan. *J. Plankton Res.*, **14**, 343-358.
- 上真一・山岡達 (1990) 広島湾におけるカタクチイワシ仔魚の餌料環境: 橈脚類ノープリウスの鉛直・水平分布. 水産海洋研究, **54**, 341-351.
- Uye, S., I. Aoto and T. Onbe (2002) Seasonal population dynamics and production of *Microsetella norvegica*, a widely distributed but little-studied marine planktonic harpacticoid copepod. *J. Plankton Res.*, **24**, 143-153.
- Vinogradov, M. E. and A. F. Sazhin (1978) Vertical distribution of the major groups of zooplankton in the northern part of the Sea of Japan. *Oceanology*, **18**, 205-209.
- Wallace, R. K. (1981) An assessment of diet-overlap indexes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **110**, 72-76.
- 渡辺昭生・橋本博明 (2005) 資源減少期に瀬戸内海中央部燧灘でみられたマイワシ漁獲量の

急増とその要因. 水産海洋研究, **69**, 263-270.

渡邊良朗・和田時夫 編 (1998) マイワシの資源変動と生態変化. 113pp., 水産学シリーズ (119) , 恒星社厚生閣, 東京.

Webber, M. K. and J. C. Roff (1995a) Annual structure of the copepod community and its associated pelagic environment off Discovery Bay, Jamaica. *Mar. Biol.*, **123**, 467-479.

Webber, M. K. and J. C. Roff (1995b) Annual biomass and production of the oceanic copepod community off Discovery Bay, Jamaica. *Mar. Biol.*, **123**, 481-495.

Williams, R., D. V. P. Conway and N. R. Collins (1987) Vertical distributions of eggs, nauplii and copepodites of *Calanus helgolandicus* (Copepoda: Crustacea) in the Celtic Sea. *Mar. Biol.*, **96**, 247-252.

山口篤・志賀直信 (1997) 北海道南西部恵山沖における *Pseudocalanus minutus* と *P. newmani* (Copepoda: Calanoida)の鉛直分布および生活史. 日本プランクトン学会報, **44**, 11-20.

Yamaguchi, A., T. Ikeda and N. Shiga (1998) Population structure and life cycle of *Pseudocalanus minutus* and *Pseudocalanus newmani* (Copepoda: Calanoida) in Toyama Bay, southern Japan Sea. *Plankton Biol. Ecol.*, **45**, 183-193.

Yamaguchi, A., T. Ikeda and K. Hirakawa (1999) Diel vertical migration, population structure and life cycle of the copepod *Scolecithricella minor* (Calanoida: Scolecitrichidae) in Toyama Bay, southern Japan Sea. *Plankton Biol. Ecol.*, **46**, 54-61.

山本昌幸・片山知史 (2012) 1995 年の瀬戸内海燧灘東部におけるカタクチイワシとマイワ

シの食性の比較. 水産海洋研究, **76**, 66-76.

Yasui, M., Yasuoka, T., Tanioka, K. and O. Shiota (1967) Oceanographic studies of the Japan Sea (1) - Water characteristics-. *Oceanogr. Nag.*, **19**, 177-192.

谷津明彦・渡邊千夏子 (2011) ベルソープックス 037 減ったマイワシ、増えるマサバーわか  
りやすい資源変動のしくみー. 146 pp., 成山堂書店, 東京.

米田道夫・北野載 (2012) シンポジウム記録 漁業資源の繁殖特性研究Ⅲ-2, カタクチイワ  
シ. 日本水産学会誌, **78**, 807.

Yoon, W. D., M. B. Shim and J. K. Choi (1998) Description of the developmental stages  
in *Acartia bifilosa* Giesbrecht (Copepoda: Calanoida). *J. Plankton Res.*, **20**, 923-  
942.

Zacarias, D. and Zoppi de Roa, E. (1981) Desarrollo larval y postlarval de *Oithona hebes*  
Giesbrecht (Copepoda: Cyclopoida). *Acta Cientifica Venezolana*, **11**, 109-123.

Zalkina, A. V. (1970) Vertical distribution and diurnal migration of some Cyclopoida  
(Copepoda) in the tropical region of the Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, **5**, 275-282.

銭谷弘 (2000) 太平洋岸域におけるマイワシの資源変動に関連した初期生態に関する研究.  
123 pp., 東京水産大学博士學位論文, 東京.

Zenitani, H., N. Kono and Y. Tsukamoto (2007) Relationship between daily survival rates  
of larval Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) and concentrations of copepod  
nauplii in the Seto Inland Sea, Japan. *Fish Oceanogr.*, **16**, 473-478.

Zenitani, H., N. Kono and Y. Tsukamoto (2011) Simulation of copepod biomass by prey-  
predator model in Hiuchi-nada, central part of the Seto Inland Sea. Does  
copepod biomass affect the recruitment to the shirasu (Japanese larval anchovy

*Engraulis japonicus*) fishery. *Fish Sci.*, **77**, 455-466.

Table 1-1. List for major studies on ecology of copepod nauplii from world-wide oceans (modified from Tanaka, 1981). For analysis level in taxonomic accounts, following abbreviations were used; F: down to family, G: down to genus, S: species identification (\*: only dominant species), N: no taxonomic identification.

Location	Topic	Month	Taxonomic accounts		Density (nauplii L <sup>-1</sup> )		References
			Analysis level	Dominant species	Mean	Max	
Estuary and eutrophic embayment							
Ariake Bay	Horizontal distribution	June	N		465	1052	Nakashima et al. (1981)
Fukuoka Bay	Morphology and ecology	Apr.	G	<i>Acartia</i> spp.		20	Koga (1984)
		Apr.		<i>Oithona</i> spp.		140	
Hiroshima Bay	Horizontal and vertical distribution	July	G	<i>Paracalanus</i> spp.		110	Uye and Yamaoka (1990)
		June		<i>Oithona</i> spp.		3787	
Patuxent Riv. Estuary	Seasonal change	July-Sep.	S	<i>Acartia tonsa</i> *	43	92	Heinle (1969)
Narragansett Bay	Seasonal change	Aug.-July	S	<i>Acartia clausi</i> *		82	Faber (1966)
Schlei Fjord	Food items for fishes	May- June	S	<i>Eurytemora affinis</i> *	214-418	825-917	Schnack (1974)
Patuxent Riv. Estuary	Seasonal change	Feb.-May	S	<i>Eurytemora affinis</i> *	439	2865	Heinle and Flemer (1975)
San Juan Is. Lagoon	Food items for fishes	June	S	<i>Acartia clausi</i> *	1163	1966	Landry (1978)
Pearl Riv. Delta	Community structure	four seasons	N			100	Gao et al. (2015)
Onshore region and oligotrophic embayment							
Bungo Channel	Food items for fishes	Jan.-Dec.	N		26	104	Nozu (1966)
California Current	Horizontal distribution		N		43		Beers and Stewart (1967)
Suruga Bay- Kumano-Nada	Food items for fishes	Jan.-Dec.	N		123-161	200-400	Funakoshi et al. (1983)
				<i>Microsetella</i> spp.		80	
Wakasa Bay	Vertical distribution	May-Aug.	F, G	<i>Oithona</i> spp.		30	Sawada (1996)
				Paracalanidae		180	
				<i>Oithona similis</i>		11	
				<i>Microsetella norvegica</i>		20	
Bay of Chaleur	Vertical distribution	Sep.	F, G	<i>Temora longicornis</i>		14	Lagadeuc et al. (1997)
				<i>Pseudocalanus</i> spp.		19	
				<i>Oithona</i> spp.		60	
Toyama Bay	Vertical distribution	May	G	<i>Oithona</i> spp.		60	Hirakawa et al. (2004)
Funka Bay	Food items for fishes	Feb.	S	<i>Oithona similis</i>		50	Nakatani et al. (2007)
				<i>Oithona atlantica</i>		60	
				<i>Oithona plumifera</i>		20	
Toyama Bay	Vertical distribution	Jan.-Dec.	S	<i>Oithona similis</i>		120	Takahashi and Uchiyama (2008)
Sub-Arctic fjord	Community structure	Jan.-Dec.	S	<i>Microsetella norvegica</i> *		400	Arendt et al. (2013)
Offshore Region							
Eastern Trop. Pacific	Numerical abundance	Mar.	N		27		Beers and Stewart (1971)
Bering Sea	Food items for fishes		G, S	<i>Metridia</i> spp.		3	Hillgruber et al. (1995)
				<i>Pseudocalanus</i> spp.		2	
				<i>Microcalanus</i> spp.		4	
				<i>Oithona similis</i>		22	
Kuroshio current	Food items for fishes	Apr.	G	<i>Microsetella</i> spp.		10	Nakata (1997)
				<i>Oithona</i> spp.		80	
				Paracalanidae		80	
Porcupine Bank area	Food items for fishes	Mar., Apr.	N		5		Hillgruber and Kloppmann (1999)
Kuroshio current	Food items for fishes	May-Aug	N			20	Okazaki et al. (2002)
Kuroshio current	Food items for fishes	May-Aug	N			20	Tsuda et al. (2007)
North Pacific	Life history	Oct.	S	<i>Neocalanus plumchrus</i> *		40	Fujioka et al. (2015)

Table 1-2. List of pelagic fishes which feed on planktonic copepod nauplii as prey in Toyama Bay (Hayashi, 1990; Hiyama, 1998; Chiuowsuisankenkyusyo, 1999). Note that standing stock data were derived from samplings at three stations in Toyama Bay during Oct. 1986 to Sep. 1987 (Hayashi, 1990). -: no data. E: epipelagic, M: mesopelagic, D: demersal.

Family	Common name (upper in Japanese lower in English)	Species	Habitat	Standing stock (total catch year <sup>-1</sup> )		Feeding period
				Eggs	Larvae	
Clupeidae	Urume-iwashi Big-eye sardine	<i>Etrumeus teres</i>	E	169	–	May - June
	Ma-iwashi Japanese pilchard	<i>Sardinops melanostictus</i>	E	78	–	Mar. - May
	Konoshiro Dotted gizzard shad	<i>Konosirus punctatus</i>	E	29	–	May
Engraulididae	Katakuchi-iwashi Japanese anchovy	<i>Engraulis japonicus</i>	E	17,084	3,466	Mar. - Aug.
Argentinidae	Nigisu Deep sea smelt	<i>Glossanodon semifasciatus</i>	M	155	165	all year round except Feb.
Gonostomatidae	Kyuri-eso Japanese pearlsides	<i>Maurolicus muelleri</i>	M	14,251	4,655	Mar. - Nov.
Scombridae	Ma-saba Chub mackerel	<i>Scomber japonicus</i>	E	614	151	May - June
Trichiuridae	Tachiuo Atlantic cutlassfish	<i>Trichiurus japonicus</i>	M	311	–	June - Sep.
Uranoscopidae	Mishima-okoze Japanese stargazer	<i>Uranoscopus japonicus</i>	D	11	–	Sep. - Nov.
Callionymidae	Family Nezuppo -	Callionymidae spp.	D	–	221	May

Table 2-1. List of copepod species identified in Toyama Bay during 1997 to 1999. Species were grouped with temperature preference (Itoh et al. 1997). C: cold-water species, W: warm-water species, E: eurythermal species. \*: large-sized species (total length of adult female >2 mm) not treated in this study.

No.	Group	Species	No.	Group	Species
		Calanoida			Calanoida
1	W	<i>Acartia danae</i> Giesbrecht	39	C	<i>Neocalanus cristatus</i> (Kröyer)*
2	W	<i>Acartia negligens</i> Dana	40	C	<i>Neocalanus plumchrus</i> (Marukawa)*
3	C	<i>Acartia omorii</i> Bradford	41	W	<i>Paracalanus aculeatus</i> Giesbrecht
4	W	<i>Acrocalanus gracilis</i> Giesbrecht	42	W	<i>Paracalanus parvus</i> s.l. (Claus)
5	W	<i>Acrocalanus longicornis</i> Giesbrecht	43	C	<i>Paraeuchaeta elongata</i> (Esterly)*
6	W	<i>Calanopia minor</i> A.Scott	44	W	<i>Pleuromamma gracilis</i> (Claus)
7	C	<i>Calanus pacificus</i> Brodsky*	45	C	<i>Pseudocalanus minutus</i> (Kröyer)
8	W	<i>Calanus sinicus</i> Brodsky*	46	C	<i>Pseudocalanus newmani</i> Frost
9	W	<i>Calocalanus pavo</i> (Dana)	47	E	<i>Rhincalanus nasutus</i> Giesbrecht*
10	W	<i>Calocalanus plumulosus</i> (Claus)	48	C	<i>Scolecithricella minor</i> Brady
11	W	<i>Candacia bipinnata</i> (Giesbrecht)*	49	W	<i>Scolecithrix danae</i> (Lubbock)
12	W	<i>Candacia catula</i> (Giesbrecht)*	50	W	<i>Temora discaudata</i> Giesbrecht
13	W	<i>Canthocalanus pauper</i> (Giesbrecht)	51	W	<i>Temora turbinata</i> (Dana)
14	C	<i>Centropages abdominalis</i> Sato	52	W	<i>Undinula vulgaris</i> (Dana)*
15	W	<i>Centropages bradyi</i> Wheeler			
16	W	<i>Centropages furcatus</i> (Dana)			Cyclopoida
17	W	<i>Centropages yamadai</i> Mori	53	C	<i>Oithona atlantica</i> Farran
18	W	<i>Clausocalanus arcuicornis</i> (Dana)	54	W	<i>Oithona longispina</i> Nishida
19	W	<i>Clausocalanus farrani</i> Sewell	55	W	<i>Oithona nana</i> Giesbrecht
20	W	<i>Clausocalanus furcatus</i> Brady	56	W	<i>Oithona plumifera</i> Baird
21	W	<i>Clausocalanus minor</i> Sewell	57	W	<i>Oithona setigera</i> Dana
22	W	<i>Clausocalanus pergens</i> Farran	58	C	<i>Oithona similis</i> Claus
23	W	<i>Cosmocalanus darwini</i> (Lubbock)			
24	W	<i>Ctenocalanus vanus</i> Giesbrecht			Poecilostomatoida
25	W	<i>Eucalanus attenuatus</i> (Dana)*	59	W	<i>Corycaeus affinis</i> McMurrich
26	C	<i>Eucalanus bungii bungii</i> Johnson*	60	W	<i>Corycaeus pacificus</i> F.Dahl
27	W	<i>Eucalanus crassus</i> Giesbrecht*	61	W	<i>Corycaeus speciosus</i> Dana
28	W	<i>Eucalanus hyalinus</i> Claus*	62	E	<i>Oncaea conifera</i> Giesbrecht
29	W	<i>Eucalanus mucronatus</i> Giesbrecht*	63	W	<i>Oncaea media</i> Giesbrecht
30	W	<i>Eucalanus subcrassus</i> Giesbrecht*	64	W	<i>Oncaea mediterranea</i> (Claus)
31	W	<i>Eucalanus subtenuis</i> Giesbrecht*	65	W	<i>Oncaea venusta</i> Philippi
32	W	<i>Haloptilus longicornis</i> (Claus)*			
33	W	<i>Labidocera japonica</i> Mori*			Harpacticoida
34	W	<i>Lucicutia flavicornis</i> (Claus)	66	E	<i>Euterpina acutifrons</i> (Dana)
35	W	<i>Mecynocera clausi</i> J.C.Thompson	67	W	<i>Macrosetella gracilis</i> (Dana)
36	W	<i>Mesocalanus tenuicornis</i> (Dana)	68	E	<i>Microsetella norvegica</i> (Boeck)
37	C	<i>Metridia pacifica</i> Brodsky*	69	W	<i>Microsetella rosea</i> (Dana)
38	W	<i>Nannocalanus minor</i> (Claus)			

Table 2-2. List of copepod species treated in this study which showing high abundance of nauplii in Toyama Bay during feeding season of Japanese anchovy (March-August). For raw data of water and net samplings, see Fig. 2-4 and Fig. 2-5, respectively. -: not quantified.

Order	Species	Mean abundance during March to August ( $\times 10^3$ ind. m <sup>-2</sup> )	
		Water sampling (0–50 m)	Net sampling (0–500 m)
Cyclopoida	<i>Oithona atlantica</i> Farran	–	31.5
	<i>Oithona nana</i> Giesbrecht	75.0	–
	<i>Oithona plumifera</i> Baird	–	2.3
	<i>Oithona similis</i> Claus	724.1	–
Poecilostomatoida	<i>Oncaea media</i> Giesbrecht	290.3	–
Calanoida	<i>Clausocalanus pergens</i> Sewell	433.3	–
	<i>Paracalanus parvus</i> (Claus) s.l.	631.0	–
	<i>Pseudocalanus newmani</i> Frost	–	1.8
Harpacticoida	<i>Microsetella norvegica</i> (Boeck)	703.3	–

Table 3-1. Species-comparison on total body length range ( $\mu\text{m}$ ) of *Oithona* nauplii (N1-N6).

Species	N1	N2	N3	N4	N5	N6	References
Large-sized species							
<i>O. atlantica</i>	128-144	154-193	200-216	240-266	273-288	291-299	This study
<i>O. plumifera</i>	134-156	177-198	204-215	242-255	258-282	294-323	This study
Middle-sized species							
<i>O. similis</i>	100-125 130	120-150 150	155-168 170	179-194 200	196-220 230-235	217-249 260-270	This study Gibbons and Ogilvie (1933)
Small-sized species							
<i>O. brevicornis</i>	90	100	110	120	130	150	Koga (1984)
<i>O. davisae</i>	70-90	80-105	100-115	115-125	125-135	135-160	Uchima (1979)
<i>O. nana</i>	50-85	85-100	100-110	110-125	130-145	150-175	Haq (1965)
<i>O. rigida</i>	68	112	131	150	163	194	Rao (1958)
<i>O. simplex</i>	70	-	100	110	120	140	Björnberg (1972)

Table 3-2. Species-specific morphological characteristics of *Oithona* nauplii (N1-N6) collected in Toyama Bay. Common: common characteristics for all species. Variable: characteristics varied with species. CA: caudal armature.

Stage	Point	Characteristics	References
N1	Common	•oval shape •CA : one pair setae (2se.)	1-15 2-15
	Variable	•Range of body height to body length ratio (H/L): <i>O. similis</i> = <i>O. atlantica</i> > <i>O. plumifera</i>	15
N2	Common	•Mx1: one pair spines (2sp.) present (rudiments represented) •CA : Setae elongate	2-15 2-15
	Variable	•Range of H/L: <i>O. similis</i> > <i>O. atlantica</i> > <i>O. plumifera</i> (common for after this stage). •CA : <i>O. nana</i> have one paired spines (2sp.) on outer side of setae (cf. Table 3-3)	15 2, 7, 8
N3	Common	•CA : New setae or spines, except <i>O. simplex</i> (cf. Table 3-3)	2-15
	Variable	•CA : Number increases in new setae or spines varied with species (cf. Table 3-3)	2-15
N4	Common	•Mx1 was a multi-lobed, except <i>O. rigida</i> •CA : New setae or spines, except <i>O. nana</i> (cf. Table 3-3)	2-15 2-15
	Variable	•CA : Bases of both side setae have small knob in <i>O. atlantica</i> and <i>O. plumifera</i>	15
N5	Common	•CA : Setae elongated	2-15
	Variable	•CA : New setae observed for <i>O. similis</i> and <i>O. nana</i> (cf. Table 3-3) • <i>O. similis</i> pentagonal shaped in dorsal view • <i>O. atlantica</i> and <i>O. plumifera</i> rectangle shaped in dorsal view	4, 8, 14, 15 15 15
N6	Common	•Posterior end of body well elongated	2-15
	Variable	•CA : New setae added on outer side of setae in <i>O. brevicornis</i> and <i>O. davisae</i> (cf. Table 3-3)	5, 11, 14

1: Fanta (1976), 2: Björnberg (1972), 3: Faber (1966), 4: Gibbons and Ogilvie (1933), 5: Goswami (1975), 6: Koga (1984), 7: Haq (1965), 8: Murphy (1923), 9: Oberg (1906), 10: Rao (1958), 11: Uchima (1979), 12: Fonseca and Almeida-Prado (1979), 13: Zacarias and Zappi-Roa (1981), 14: Ferrari and Amber (1992), 15: This study

Table 3-3. Species-specific list on number of setae (se.) or spines (sp.) at CA (=caudal armature) of *Oithona* nauplii (N1-N6). Based on body length, species were separated into three groups: large-, middle-, small-sized species (cf. Table 3-1).

Species	N1	N2	N3	N4	N5	N6	References
Large-sized species							
<i>O. atlantica</i>	2se.	2se.	4se.	4se.+4se.	4se.+4se.	4se.+4se.	3, 14
<i>O. plumifera</i>	2se.	2se.	4se.	4se.+4se.	4se.+4se.	4se.+4se.	1, 14
Middle-sized species							
<i>O. similis</i>	2se.	2se.	4se.	4se.+2sp.	4se.+2sp. +2se.	4se.+2sp. +2se.	2, 3, 8, 14
Small-sized species							
<i>O. brevicornis</i>	2se.	2se.	4se.+2sp.	4se.+2sp.	4se.+2sp.	2se.+4se. +2sp.	4, 5
<i>O. davisae</i>	2se.	2se.	4se.+2sp.	4se.+2sp.	4se.+2sp.	2se.+4se. +2sp.	10
<i>O. nana</i>	2se.	2se.+2sp.	2sp. +4se. +2sp.	2sp.+4se. +2sp.	2sp.+4se. +2sp.+2se	2sp.+4se. +2sp.+2se	1, 6, 7
<i>O. rigida</i>	2se.	2se.	4se.	4se.+4sp.	4se.+4sp.	4se.+4sp.	9
<i>O. simplex</i>	2se.	2se.	2se.	2se.+2sp.	2se.+2sp.	2se.+2sp.	1

1: Björnberg (1972), 2: Faber (1966), 3: Gibbons and Ogilvie (1933), 4: Goswami (1975), 5: Koga (1984), 6: Haq (1965), 7: Murphy (1923), 8: Oberg (1906), 9: Rao (1958), 10: Uchima (1979) 11: This study

Table 3-4. Common stage-specific morphologies among *Paracalanus*, *Clausocalanus*, and *Pseudocalanus*. See Fig. 3-6 for abbreviations.

Stage	caudal region distinguishable from cephalon	no. of A1 setae	Mxp	first leg	CA (other than terminal setae) spine no. represented as left+right
N1	absent	3	absent	absent	no spine (only short terminal setae)
N2	obscurely present or absent	4	absent	absent	no spine (only terminal setae)
N3	present	>5	absent	absent	1+1 ts, 1+1 vs
N4	present	>5	absent	absent	1+1 ts, 2+2 vs, 2+2 ls
N5	present	>5	1-segmented	absent	1+1 ts, 2+2 vs, 3+3 ls
N6	present	>5	3-segmented	1-segmented	1+1 ts, 2+2 vs, 3+3 ls

Table 3-5. Comparative list on mean total body length ( $\mu\text{m}$ ) of naupliar stages (N1-N6) of calanoid copepod species. Classifications (large, middle and small-sized species) are derived from Koga (1984). -: no data. Note that N3-N6 data of *Paracalanus* sp., *Clausocalanus* spp., and *Pseudocalanus* sp. of this study had two-type shapes: shrink and stretch. In this table, data on those species are shown with "shrink"- "stretch". Number in the parentheses denote number of observation.

Species	N1	N2	N3	N4	N5	N6	References
Large-sized species							
<i>Neocalanus plumchrus</i>	200	-	-	-	-	800	Koga (1984)
Middle-sized species							
<i>Calanus sinicus</i>	190	220	304	391	450	520	Koga (1984)
<i>Calanus</i> spp.	190-240	220-280	300-400	370-440	440-520	510-630	Nichols and Thompson (1991)
<i>Pseudocalanus</i> spp.	155-175 (20)	185-210 (20)	250-265 (20)	286-320 (20)	340-355 (20)	380-415 (20)	This study
<i>Pseudocalanus elongatus</i> * <sup>1</sup>	173-190	-	240-280	315	380	420	Oberg (1906)
<i>Pseudocalanus minutus</i>	157	183	264	327	365	364	Nichols and Thompson (1991)
Small-sized species							
<i>Paracalanus</i> sp.	85-90 (20)	110-125 (20)	145-185 (40)	195-250 (40)	215-295 (40)	265-320 (40)	This study
<i>Paracalanus parvus</i>	- 89	- 107	- 148	170 182	210 224	210 236	Oberg (1906) Nichols and Thompson (1991)
<i>Clausocalanus</i> spp.	85-95 (20)	110-125 (20)	160-195 (40)	190-265 (40)	235-305 (40)	240-315 (45)	This study
<i>Paracalanus crassirostris</i>	80	90	120	150	180	200	Lawson and Grice (1973)

\*<sup>1</sup>: *Pseudocalanus elongatus*=*Pseudocalanus minutus*

Table 3-6. Body size ratios of caudal region to cephalon (W2:W1) of *Paracalanus* (Par) and *Clausocalanus* (Cla). See Fig. 3-6 for abbreviations. Number in the parentheses denote number of observation. \*\*\*: significant difference between species by Tukey-Kramer test at 0.001 level ( $p < 0.001$ ).

Stage	Genus	W2 : W1							
		shtretched form				shrunk form			
		Mean	Min.	Max.	Tukey-Kramer test	Mean	Min.	Max.	Tukey-Kramer test
N3	Par	0.48 (20)	0.41	0.53	***	0.38 (20)	0.29	0.50	***
	Cla	0.56 (20)	0.50	0.67		0.44 (20)	0.40	0.50	
N4	Par	0.50 (20)	0.42	0.53	***	0.49 (20)	0.40	0.56	***
	Cla	0.59 (20)	0.55	0.67		0.56 (20)	0.50	0.65	
N5	Par	0.46 (25)	0.43	0.53	***	0.46 (15)	0.39	0.50	***
	Cla	0.70 (20)	0.55	0.78		0.54 (20)	0.48	0.62	
N6	Par	0.50 (20)	0.46	0.55	***	0.47 (15)	0.40	0.52	***
	Cla	0.55 (20)	0.52	0.68		0.53 (20)	0.50	0.68	

Table. 4-1. Comparison on ecological characteristics (thermal preference, reproduction type [egg carrying or free spawning], diel vertical migration [DVM] of adult, ontogenetic vertical migration [OVM], optimum temperature, feeding habits) of dominant copepod species in the Toyama Bay during May-August 1997. References; \*1: Itoh et al., 1997; \*2: Koga, 1984; \*3: Zalkina, 1970; Boxshall, 1977; Ueda, 1997a, b; Takahashi and Hirakawa, 2001; \*4: Takahashi and Hirakawa, 2001; \*5: Takahashi, 2001, 2003; Haq, 1965; Hopcroft and Roff, 1996; Nielsen et al., 2002; Uye and Shibuno, 1992; Uye et al., 2002; \*6: Eaton, 1971; Uchima, 1979, 1988; Lonsdal, 1981; Nishibe et al., 2010; Uye, 1991; Mazzocchi and Paffenhöfer, 1998; Uye et al., 2002.

Species	Thermal preference* <sup>1</sup>	Reproduction* <sup>2</sup>	DVM of adult* <sup>3</sup>	OVM* <sup>4</sup>	Optimum temp. (°C)* <sup>5</sup>	Feeding habits* <sup>6</sup>
<i>Oithona atlantica</i>	Cold	Egg carrying	No	Yes (developmental descent)	2-20	Flagellate
<i>Oithona nana</i>	Warm	Egg carrying	No	-	18-28	Flagellate
<i>Oithona similis</i>	Cold	Egg carrying	No	-	8-22	Flagellate
<i>Paracalanus parvus</i> s.l.	Warm	Free spawning	Yes (normal)	-	8-24	Diatom
<i>Clausocalanus pergens</i>	Warm	Egg carrying	-	-	12-20	Diatom
<i>Microsetella norvegica</i>	Eurythermic	Egg carrying	-	-	12-28	Diatom and detritus

Table 5-1. Spearman's rank correlations between nauplius abundance (N1-N6) and adult abundance of eight dominant copepods around the Noto Peninsula, central Japan Sea during May 2005. Significant correlation: \* $0.01 < p < 0.05$ ; \*\* $0.001 < p < 0.01$ ; \*\*\* $p < 0.001$ .

Species	<i>n</i>	<i>r</i>
<i>Oithona atlantica</i>	60	0.699***
<i>Oithona nana</i>	60	0.080
<i>Oithona plumifera</i>	60	0.338**
<i>Oithona similis</i>	60	0.711***
<i>Paracalanus</i> sp.	60	0.378**
<i>Clausocalanus</i> spp.	60	0.137
<i>Pseudocalanus</i> spp.	60	0.344**
<i>Microsetella norvegica</i>	60	0.341**

Table 5-2. Comparison of environmental variables (temperature and salinity) and copepod naupliar abundance at each station group (A-D) clustered based on their abundance around the Noto Peninsula, central Japan Sea May 2005 (cf. Fig. 5-5). Values are shown as means  $\pm$  standard deviations. Differences between groups were tested by one-way ANOVA with the Tukey-Kramer HSD post-hoc test. Any groups not connected by underlines are significantly different ( $p < 0.05$ ). \*\*  $0.001 < p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$ ; NS not significant.

Parameters	Station group (number of stations)				one-way ANOVA	Tukey-Kramer HSD
	A (7)	B (8)	C (4)	D (41)		
Environmental variables						
Temperature (°C)	12.7 $\pm$ 0.2	14.1 $\pm$ 1.0	12.6 $\pm$ 0.2	14.7 $\pm$ 1.2	***	<u>C</u> <u>A B</u> D
Salinity	33.6 $\pm$ 0.3	34.2 $\pm$ 0.5	33.9 $\pm$ 0.4	34.3 $\pm$ 0.3	**	<u>A C</u> <u>B</u> D
Copepod abundance (ind. L <sup>-1</sup> )						
<i>Oithona atlantica</i>	25.8 $\pm$ 8.3	4.7 $\pm$ 3.1	14.9 $\pm$ 4.9	3.6 $\pm$ 2.5	***	D <u>B C</u> A
<i>Oithona nana</i>	0 $\pm$ 0	2.0 $\pm$ 2.1	0.4 $\pm$ 0.4	0.5 $\pm$ 0.5	**	<u>A C</u> D B
<i>Oithona plumifera</i>	0.2 $\pm$ 0.5	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0.1 $\pm$ 0.4	NS	
<i>Oithona similis</i>	22.6 $\pm$ 14.8	19.4 $\pm$ 6.7	12.5 $\pm$ 3.0	6.7 $\pm$ 3.3	***	D <u>C B</u> A
<i>Paracalanus</i> sp.	7.4 $\pm$ 6.3	3.1 $\pm$ 6.1	1.6 $\pm$ 1.7	0.8 $\pm$ 0.9	***	D C B A
<i>Clausocalanus</i> spp.	10.7 $\pm$ 6.4	6.1 $\pm$ 4.6	3.9 $\pm$ 4.6	1.7 $\pm$ 1.4	**	<u>D C</u> <u>B</u> A
<i>Pseudocalanus</i> spp.	3.6 $\pm$ 4.1	0.2 $\pm$ 0.3	0.9 $\pm$ 0.9	0.1 $\pm$ 0.2	***	D <u>B C</u> A
<i>Microsetella norvegica</i>	0.8 $\pm$ 1.1	1.1 $\pm$ 1.1	0.3 $\pm$ 0.6	0.7 $\pm$ 0.7	NS	

Table 5-3. Spearman's rank correlations between temperature/salinity and abundance of naupliar stages around the Noto Peninsula, central Japan Sea during May 2005. From occurrence pattern, identified five species groups (G1-G5) are shown for each stage/species (cf. Fig. 5-7). Significant correlation: \* $0.01 < p < 0.05$ ; \*\* $0.001 < p < 0.01$ ; \*\*\* $p < 0.001$ .

Species	Stage	Temperature		Salinity		Group
		<i>n</i>	<i>r</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	
<i>Oithona atlantica</i>	N1	60	- 0.675***	60	- 0.502***	G1
	N2	60	- 0.657***	60	- 0.531***	G5
	N3	60	- 0.524***	60	- 0.273*	G5
	N4	60	- 0.607***	60	- 0.405**	G5
	N5	60	- 0.398**	60	- 0.152	G1
	N6	60	- 0.306**	60	- 0.086	G1
<i>Oithona nana</i>	N1	60	0.199	60	0.049	G2
	N2	60	0.228	60	0.277*	G2
	N3	60	0.337**	60	0.506***	G2
	N4	60	0.327*	60	0.629***	G2
	N5	60	0.473***	60	0.543***	G2
	N6	60	0.254	60	0.287*	G2
<i>Oithona plumifera</i>	N1	60	0.192	60	0.139	G2
	N2	60	0.192	60	0.139	G2
	N3	60	0.251	60	0.167	G2
	N4	60	0.279*	60	0.293*	G2
	N5	60	0.106	60	0.070	G2
	N6	60	0.198	60	0.265*	G2
<i>Oithona similis</i>	N1	60	- 0.434***	60	- 0.267*	G1
	N2	60	- 0.513***	60	- 0.338**	G4
	N3	60	- 0.375**	60	- 0.134	G4
	N4	60	- 0.329*	60	- 0.158	G4
	N5	60	- 0.472***	60	- 0.341**	G4
	N6	60	- 0.346**	60	- 0.212	G4
<i>Paracalanus</i> sp.	N1	60	- 0.005	60	- 0.036	G2
	N2	60	- 0.18	60	- 0.157	G2
	N3	60	- 0.037	60	- 0.146	G2
	N4	60	- 0.308*	60	- 0.326*	G2
	N5	60	- 0.184	60	- 0.156	G2
	N6	60	- 0.361**	60	- 0.294*	G2
<i>Clausocalanus</i> spp.	N1	60	- 0.173	60	- 0.248	G2
	N2	60	- 0.229	60	- 0.238	G2
	N3	60	- 0.174	60	0.005	G3
	N4	60	- 0.164	60	0.025	G3
	N5	60	- 0.064	60	0.120	G3
	N6	60	- 0.217	60	- 0.014	G2
<i>Pseudocalanus</i> spp.	N1	60	- 0.252	60	- 0.081	G2
	N2	60	- 0.391**	60	- 0.309*	G2
	N3	60	- 0.263*	60	- 0.208	G2
	N4	60	- 0.237	60	- 0.007	G2
	N5	60	- 0.406**	60	- 0.370**	G2
	N6	60	- 0.386**	60	- 0.263*	G2
<i>Microsetella norvegica</i>	N1	60	- 0.147	60	- 0.147	G2
	N2	60	- 0.124	60	- 0.207	G2
	N3	60	- 0.056	60	0.040	G2
	N4	60	0.11	60	0.173	G2
	N5	60	0.367**	60	0.281*	G2
	N6	60	0.413**	60	0.413**	G2

Table 6-1. Comparison on temporal changes in abundance of Japanese anchovy larvae: yolksac-larva, preflexion-larva with empty gut and gut filled preflexion-larva in the Japan Sea during April, May and June of 2006 and 2007. Values indicate mean values (ind. m<sup>-3</sup>). Temporal changes were tested by one-way ANOVA and post-hoc test by Tukey-Kramer test. \*\*\*:  $p < 0.001$ . Underlines indicate results of post-hoc test. Disconnection of lines means significant differences.

Anchovy	2006			2007			one-way ANOVA	Tukey-Kramer test					
	April	May	June	April	May	June		06-Apr	06-Jun	06-May	07-Jun	07-May	07-Apr
Yolksac-larva	0	0.18	0.13	4.09	1.38	0.72	***	<u>06-Apr</u>	<u>06-Jun</u>	<u>06-May</u>	<u>07-Jun</u>	<u>07-May</u>	<u>07-Apr</u>
Preflexion-larva with empty gut	0.01	0.25	1.17	3.40	1.68	1.89	***	<u>06-Apr</u>	<u>06-May</u>	<u>06-Jun</u>	<u>07-May</u>	<u>07-Jun</u>	<u>07-Apr</u>
Gut filled preflexion-larva	0	0.11	0.25	0.56	0.29	0.08	***	<u>06-Apr</u>	<u>07-Jun</u>	<u>06-May</u>	<u>06-Jun</u>	<u>07-May</u>	<u>07-Apr</u>
Total	0.01	0.54	1.55	8.05	3.35	2.69	***	<u>06-Apr</u>	<u>06-May</u>	<u>06-Jun</u>	<u>07-Jun</u>	<u>07-May</u>	<u>07-Apr</u>

Table 6-2. Diet organisms observed from guts of Japanese anchovy expressed by percent index of relative importance (%IRI) at west of Noto Peninsula (WoN) and east of Noto Peninsula (EoN) during April to June 2006 (upper) and 2007 (lower). %IRI were calculated by %N (percent number of each food organism) and %F (percent frequency occurrence of each food organism). Underlines indicate high %IRI values (>10). *n*: examined fish number, TL: mean total length of fish.

2006		April		May		June	
Area		WoN	EoN	WoN	EoN	WoN	EoN
Species/stage	Fish ( <i>n</i> ) TL (mm)	26 7.7	0 -	36 3.7	3 3.8	191 4.2	43 6.5
<i>Microsetella norvegica</i>	N1-N3	0		0	0	3	<u>12</u>
	N4-N6	0		0	0	1	<u>55</u>
<i>Oithona similis</i>	N1-N3	6		<u>70</u>	<u>36</u>	<u>18</u>	9
	N4-N6	<u>36</u>		0	0	0	3
<i>Paracalanus</i> sp.	N1-N3	0		0	0	0	0
	N4-N6	0		2	0	1	0
<i>Clausocalanus</i> spp.	N4-N6	0		0	0	0	0
	N4-N6	0		0	0	0	0
<i>Oithona atlantica</i>	N1-N3	<u>48</u>		<u>25</u>	<u>55</u>	2	<u>16</u>
	N4-N6	9		0	0	1	1
Other copepod nauplii	N1-N6	1		2	0	5	1
Copepod nauplii (total)		<u>100</u>		<u>99</u>	<u>91</u>	<u>32</u>	<u>97</u>
Copepoda	Egg	0		0	9	5	3
Undellidae	-	0		0	0	<u>63</u>	0

2007		April		May		June	
Area		WoN	EoN	WoN	EoN	WoN	EoN
Species/stage	Fish ( <i>n</i> ) TL (mm)	230 4.8	119 4.5	68 4.1	65 4.5	59 3.6	21 4.5
<i>Microsetella norvegica</i>	N1-N3	0	0	0	0	<u>19</u>	<u>34</u>
	N4-N6	0	0	0	0	<u>17</u>	1
<i>Oithona similis</i>	N1-N3	<u>14</u>	1	7	4	7	0
	N4-N6	<u>13</u>	2	0	<u>11</u>	8	0
<i>Paracalanus</i> sp.	N1-N3	0	1	0	0	0	1
	N4-N6	<u>13</u>	4	2	1	3	1
<i>Clausocalanus</i> spp.	N4-N6	0	0	0	0	0	0
	N4-N6	0	0	0	0	0	0
<i>Oithona atlantica</i>	N1-N3	9	2	4	6	<u>35</u>	0
	N4-N6	0	0	3	2	2	4
Other copepod nauplii	N1-N6	1	0	0	0	5	<u>22</u>
Copepod nauplii (total)		<u>50</u>	10	<u>16</u>	<u>25</u>	<u>96</u>	<u>63</u>
Copepoda	Egg	<u>50</u>	<u>90</u>	<u>84</u>	<u>75</u>	4	1
Undellidae	-	0	0	0	0	0	<u>36</u>

Table 6-3. Percentage occurrence of diet food organisms in gut of the Japanese anchovy larvae (2.8-9.5 mm in total length) (%p1) and their percentage occurrence in the pelagic environments (%p2) at west of Noto Peninsula (WoN) and east of Noto Peninsula (EoN) during April to June 2006. From %p1 and %p2, feeding selectivity (L) and standard errors ( $\pm$ SE) were calculated for each species/stage. -: no occurrence. Asterisks indicate significant selectivity (plus: positive, minus: negative). \*:  $0.01 < p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ .

2006				April				May				June			
Organisms	Area	Stage	%p1	%p2	Selectivity	( $\pm$ SE)	%p1	%p2	Selectivity	( $\pm$ SE)	%p1	%p2	Selectivity	( $\pm$ SE)	
			Diet	Water	L		Diet	Water	L		Diet	Water	L		
<i>Microsetella norvegica</i>	WoN	N1-N3	0	0	-	(-)	2	0	2.01	(1.30)	11	4	1.06	(0.31) **	
		N4-N6	0	0	-	(-)	0	1	-	(-)	5	11	-0.78	(0.34)	
	EoN	N1-N3			no sample		0	2	-	(-)	15	5	1.18	(0.47) *	
		N4-N6			no sample		0	4	-	(-)	28	10	1.31	(0.37) **	
<i>Oithona similis</i>	WoN	N1-N3	14	27	-0.85	(0.50)	43	31	0.54	(0.30)	20	19	0.09	(0.21)	
		N4-N6	30	25	0.22	(0.39)	2	25	-2.99	(1.15) *	4	16	-1.60	(0.39) **	
	EoN	N1-N3			no sample		40	26	0.63	(1.18)	13	21	-0.58	(0.43)	
		N4-N6			no sample		0	27	-	(-)	8	17	-0.92	(0.55)	
<i>Paracalanus parvus</i> s.l.	WoN	N1-N3	0	3	-	(-)	3	7	-0.72	(0.83)	2	7	-1.24	(0.53) *	
		N4-N6	0	4	-	(-)	6	7	-0.07	(0.62)	8	5	0.58	(0.33)	
	EoN	N1-N3			no sample		40	5	2.61	(1.19) *	2	4	-0.77	(1.06)	
		N4-N6			no sample		0	4	-	(-)	0	5	-	(-)	
<i>Clausocalanus pargens</i>	WoN	N1-N3	3	1	0.83	(1.16)	0	3	-	(-)	0	4	-	(-)	
		N4-N6	0	2	-	(-)	0	5	-	(-)	0	6	-	(-)	
	EoN	N1-N3			no sample		0	5	-	(-)	0	5	-	(-)	
		N4-N6			no sample		0	6	-	(-)	0	7	-	(-)	
<i>Oithona atlantica</i>	WoN	N1-N3	32	5	2.31	(0.46) **	26	2	2.75	(0.39) **	9	2	1.51	(0.40) **	
		N4-N6	16	2	2.10	(0.60) *	2	1	0.53	(1.19)	6	1	1.86	(0.53) **	
	EoN	N1-N3			no sample		20	5	1.52	(1.45) *	19	6	1.24	(0.43) *	
		N4-N6			no sample		0	3	-	(-)	4	6	-0.45	(0.77)	
Other copepod nauplii	WoN	N1-N6	5	7	-0.25	(0.77)	10	13	-0.31	(0.50)	21	12	0.67	(0.22)	
	EoN	N1-N6			no sample		0	13	-	(-)	6	7	-0.30	(0.64)	
Copepod eggs	WoN	Egg	0	25	-	(-)	7	7	0.01	(0.60)	13	14	-0.09	(0.25)	
	EoN	Egg			no sample		0	5	-	(-)	6	7	-0.25	(0.64)	

Table 6-4. As in Table 6-3 but for 2007.

2007			April				May				June			
Organisms	Area	Stage	%p1 Diet	%p2 Water	Selectivit L	(±SE)	% p1 Diet	% p2 Water	Selectivit L	(±SE)	% p1 Diet	% p2 Water	Selectivit L	(±SE)
<i>Microsetella norvegica</i>	WoN	N1-N3	0	1	—	(—)	1	0	0.98	(1.50)	15	1	3.02	(0.53) **
		N4-N6	0	2	—	(—)	2	2	0.05	(0.91)	14	2	1.96	(0.43) **
	EoN	N1-N3	0	0	—	(—)	3	1	1.18	(1.22)	38	1	4.54	(0.72) **
		N4-N6	1	0	0.64	(2.03)	1	1	-0.11	(1.25)	6	1	1.76	(1.10) *
<i>Oithona similis</i>	WoN	N1-N3	16	17	-0.05	(0.17)	16	11	0.43	(0.38)	10	16	-0.48	(0.42)
		N4-N6	14	14	0.03	(0.18)	4	9	-0.91	(0.64)	10	14	-0.32	(0.42)
	EoN	N1-N3	8	18	-0.93	(0.44)	10	10	-0.03	(0.47)	0	17	—	(—)
		N4-N6	9	18	-0.85	(0.43)	18	10	0.69	(0.42)	0	12	—	(—)
<i>Paracalanus parvus</i> s.l.	WoN	N1-N3	3	12	-1.49	(0.34) *	0	12	—	(—)	0	6	—	(—)
		N4-N6	15	7	0.86	(0.20) *	8	8	-0.03	(0.49)	6	6	0.08	0.54
	EoN	N1-N3	6	14	-0.86	(0.48)	0	2	—	(—)	6	12	-0.68	(1.04)
		N4-N6	12	11	0.11	(0.44)	5	1	1.30	(0.90)	6	10	-0.50	(1.04)
<i>Clausocalanus pergens</i>	WoN	N1-N3	2	6	-1.01	(0.41)	0	3	—	(—)	0	4	—	(—)
		N4-N6	1	8	-2.24	(0.59) **	0	5	—	(—)	0	8	—	(—)
	EoN	N1-N3	0	2	—	(—)	1	2	-0.40	(1.19)	0	6	—	(—)
		N4-N6	0	3	—	(—)	1	3	-0.88	(1.13)	0	8	—	(—)
<i>Oithona atlantica</i>	WoN	N1-N3	12	10	0.19	(0.20)	11	6	0.69	(0.47)	23	4	1.91	(0.35) **
		N4-N6	2	6	-1.02	(0.41)	10	3	1.16	(0.53) *	5	2	0.83	(0.61)
	EoN	N1-N3	9	14	-0.45	(0.44)	13	28	-0.98	(0.39)	0	6	—	(—)
		N4-N6	0	7	—	(—)	8	18	-1.00	(0.48)	13	3	1.38	(0.79)
Other copepod nauplii	WoN	N1-N6	9	13	-0.41	(0.22)	3	13	-1.63	(0.73) *	8	22	-1.11	(0.46) *
	EoN	N1-N6	6	3	0.51	(0.70)	0	3	—	(—)	25	10	1.13	(0.59)
Copepod eggs	WoN	Egg	25	5	1.84	(0.19) **	45	27	0.78	(0.28) *	7	16	-0.88	(0.49)
	EoN	Egg	50	9	2.26	(0.41) **	40	20	1.00	(0.32) **	6	15	-0.98	(1.04)

Table 6-5. Mean body sizes (length, width and height) of food organisms observed from gut of the Japanese anchovy larvae along the coast of Japan Sea during April to June 2006 and 2007. Taxa and species were arranged with the order of body length from small to large. Values in the parentheses indicate ranges.

Taxa/Species	Stage	<i>n</i>	Body length ( $\mu\text{m}$ )	Body width ( $\mu\text{m}$ )	Body height ( $\mu\text{m}$ )
Undellidae	-	365	65 (60-70)	40 (40-50)	10 (10-10)
Copepod eggs	egg	392	70 (50-80)	-	-
<i>Microsetella norvegica</i>	N1-N3	67	120 (90-150)	74 (60-90)	25 (20-30)
<i>Oithona similis</i>	N1-N3	178	135 (110-160)	65 (50-80)	50 (40-60)
<i>Paracalanus</i> sp.	N1-N3	31	138 (90-160)	60 (50-70)	65 (60-70)
<i>Clausocalanus</i> spp.	N1-N3	8	142 (100-180)	62 (60-70)	85 (80-90)
<i>Oithona atlantica</i>	N1-N3	153	165 (140-210)	73 (70-90)	70 (70-70)
<i>Microsetella norvegica</i>	N4-N6	60	171 (160-180)	115 (100-130)	45 (40-50)
<i>Paracalanus parvus</i> s.l.	N4-N6	118	215 (190-240)	110 (100-120)	100 (90-110)
<i>Clausocalanus pergens</i>	N4-N6	5	218 (204-260)	112 (110-120)	110 (110-110)
<i>Oithona similis</i>	N4-N6	113	221 (190-250)	105 (90-110)	90 (70-120)
<i>Oithona atlantica</i>	N4-N6	47	265 (250-290)	100 (90-110)	100 (80-110)

Table 7-1. List of species, body length, identifiable stage and identification point for abundant copepod nauplii around the Toyama Bay during spring to summer. H:L=body height to body length. CA: caudal armature. W2:W1=width of caudal region end : cephalic width.

	Small	Middle	Large
Cyclopoida			
Species	<i>Oithona nana</i>	<i>Oithona similis</i>	<i>Oithona atlantica</i> <i>Oithona plumifera</i>
Size (μm)	<175 (N6) <90 (N1)	250–270 (N6) 100–130 (N1)	290< (N6) 130< (N1)
Identifiable stage	N2–N6	N1–N6	N1–N6
Identification point	•body length •CA	•body length • H:L •CA	•body length • H:L •CA
Calanoida			
Species	<i>Paracalanus</i> sp. <i>Clausocalanus</i> spp.	<i>Pseudocalanus</i> sp.	* <i>Neocalanus plumchrus</i>
Size (μm)	<300 (N6) <90 (N1)	390–420 (N6) 150–190 (N1)	800< (N6) 200< (N1)
Identifiable stage	N2–N6	N1–N6	—
Identification point	•body length •body shape •N2: joint portion, prominent of cephalon •N3–N6: W2:W1	•Body length •general body shape	—

\*Koga (1984)

Table 7-2. Summary on temporal changes in nutritional prefer, numerical abundant and low swimming ability food prey for Japanese anchovy *Engraulis japonicus* around Toyama Bay during spring to summer.

Season (month)	Spring (April and May)	(June)	Summer (July and August)
Nutritional prefer prey	<i>Oithona atlantica</i> <ul style="list-style-type: none"> <li>• The large body size provide much nutrition.</li> </ul>		<i>Oithona atlantica</i> <ul style="list-style-type: none"> <li>• The large body size provide much nutrition.</li> </ul>
Numerical important prey	<i>Oithona similis</i> <ul style="list-style-type: none"> <li>• The most abundant nauplii in spring.</li> </ul>		<i>Microsetella norvegica</i> <ul style="list-style-type: none"> <li>• The vertical distribution matches with anchovy.</li> <li>• Numerical dominant nauplii in summer.</li> </ul>
Food with low swimming ability	Egg of Copepoda <ul style="list-style-type: none"> <li>• The small suitable for food of small larvae.</li> <li>• No swimming ability.</li> </ul>		Undellidae <ul style="list-style-type: none"> <li>• The small body size may prefer for food of small larvae.</li> <li>• Low swimming ability.</li> </ul>

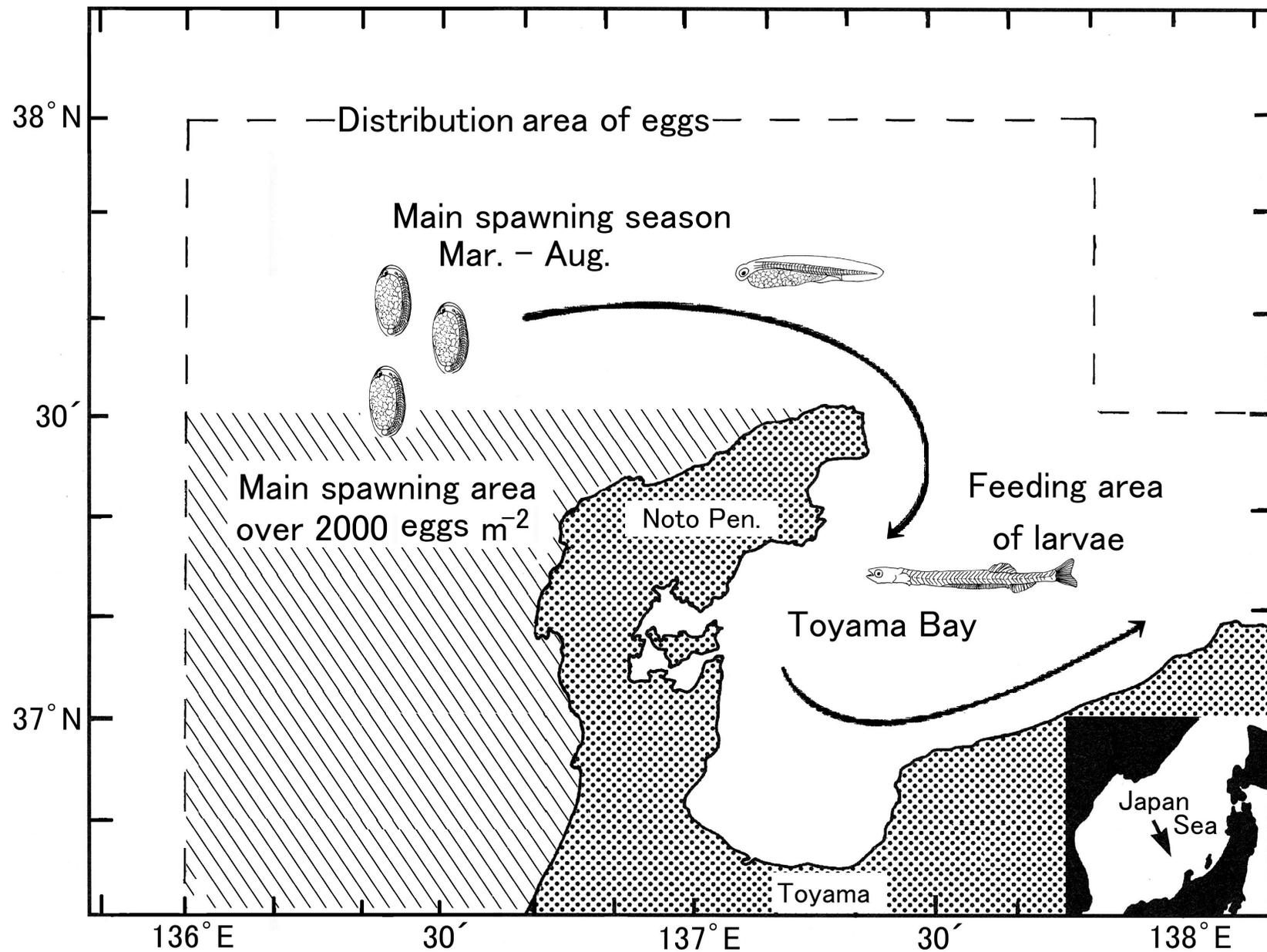


Fig. 1-1. Spawning and larval feeding areas of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* around Toyama Bay in the Japan Sea. Area covered by dashed lines indicates the distribution area of eggs. Hatched lines show the main spawning area (over 2000 eggs m<sup>-2</sup>) (Kondow, 1971; Gotow and Hirai, 1999). A solid arrows indicate directions of current flow in Toyama Bay (Uchiyama, 1993).

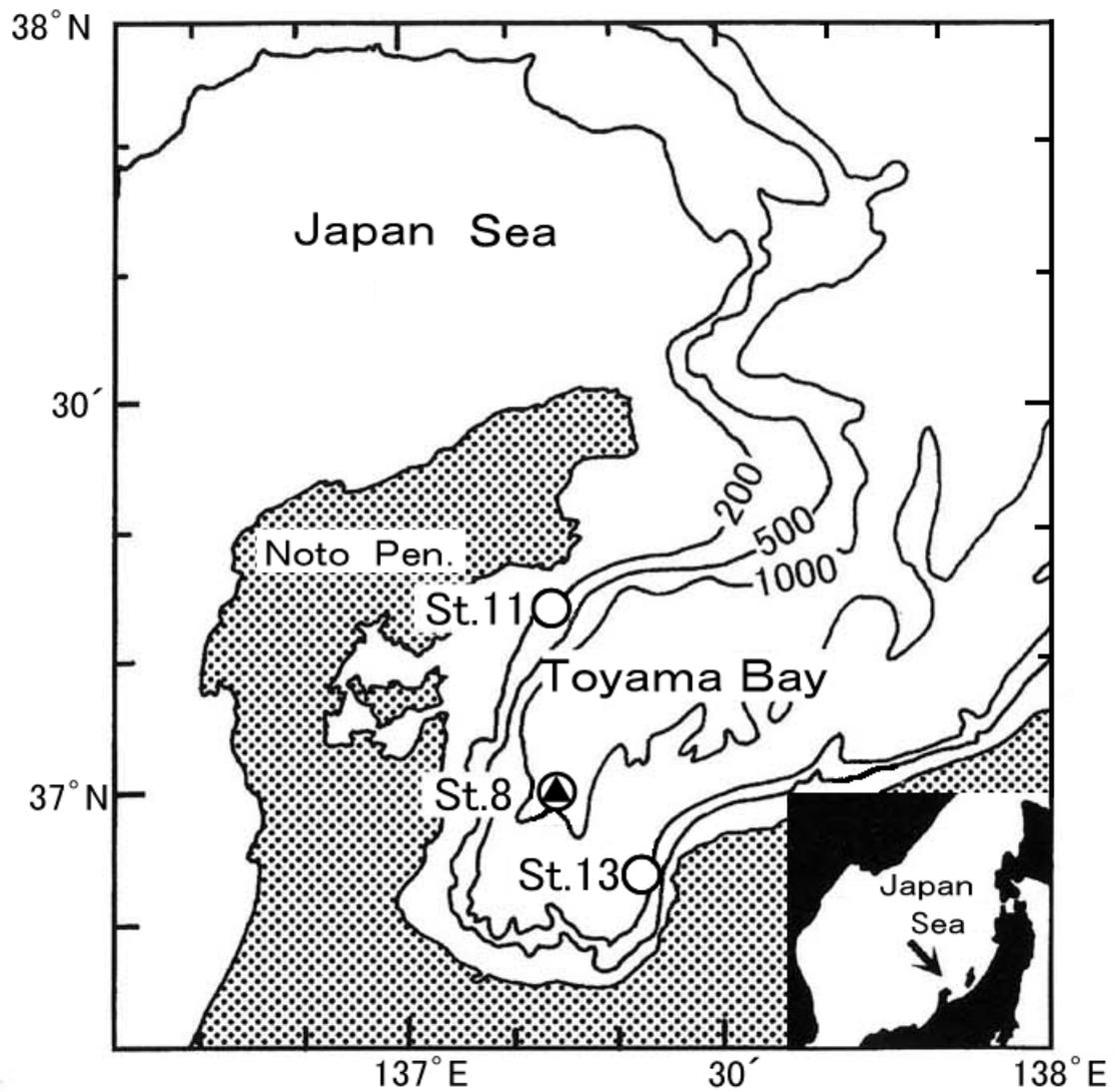


Fig. 2-1. Location of sampling stations (Sts. 8, 11, 13) in Toyama Bay, Japan Sea during 1997 to 1999. Open circles indicate stations where the net samplings were made. Solid triangle indicates station where the water samplings were made.

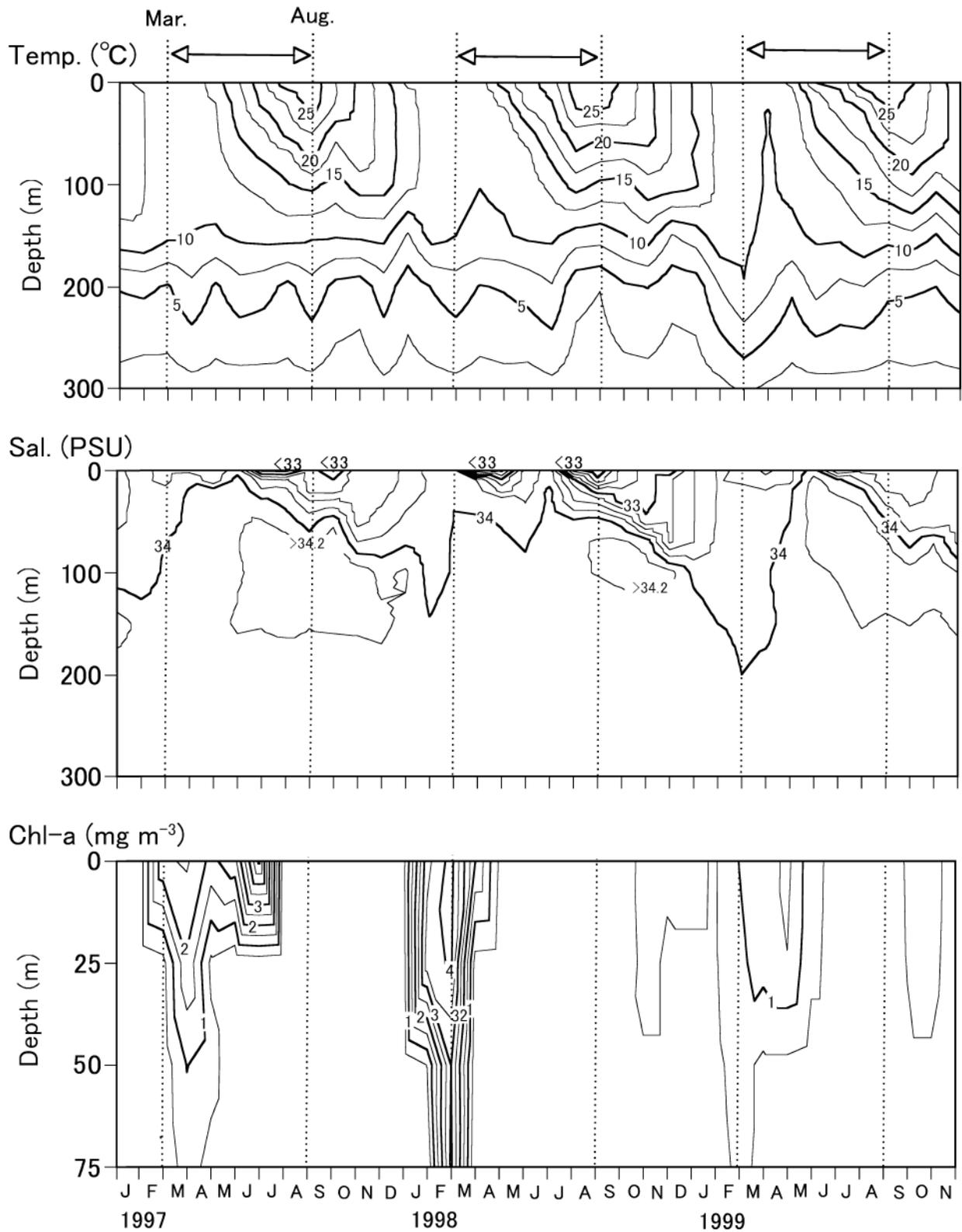


Fig. 2-2. Seasonal changes in temperature (top panel), salinity (middle panel) and chlorophyll-a (bottom panel) at St. 8 in Toyama Bay during 1997-1999. Periods shown with horizontal arrows at top abscissa indicate major feeding periods of Japanese anchovy in Toyama Bay (March-August) (cf. Table 1-2). Note that differences in depth scales of bottom panel.

## Abundance of total copepods

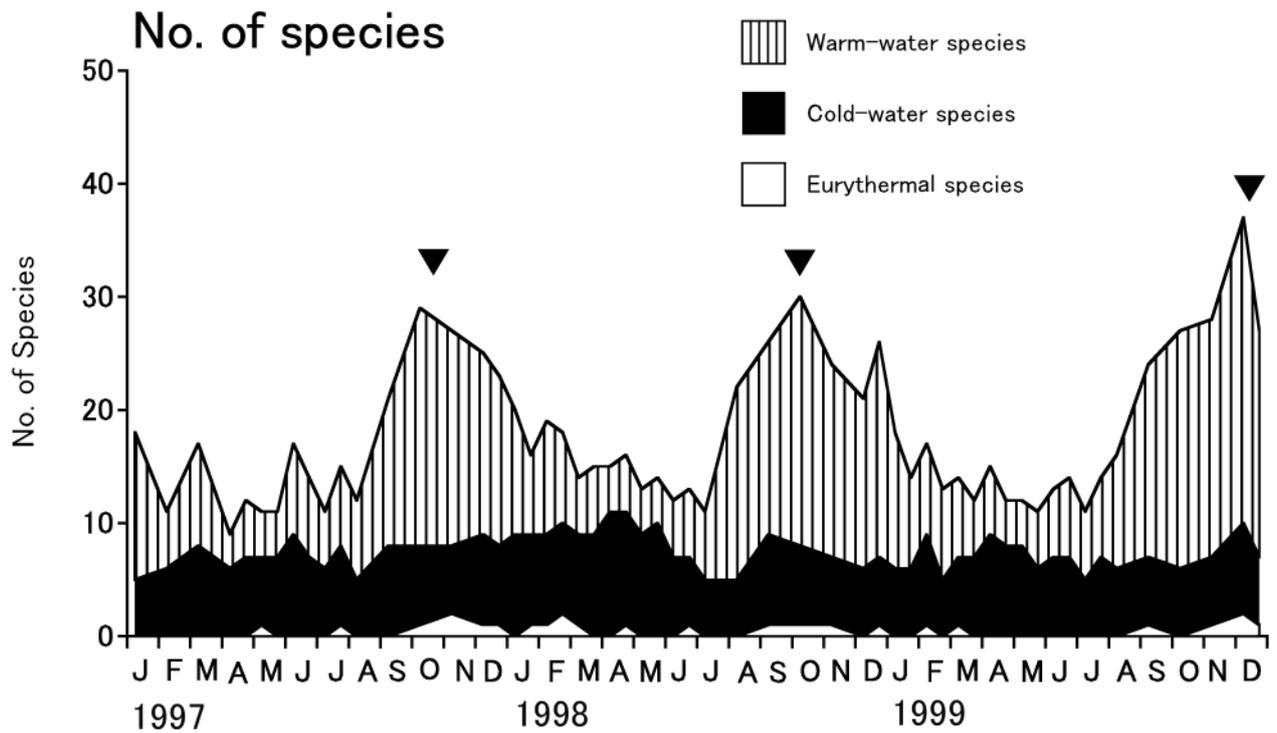
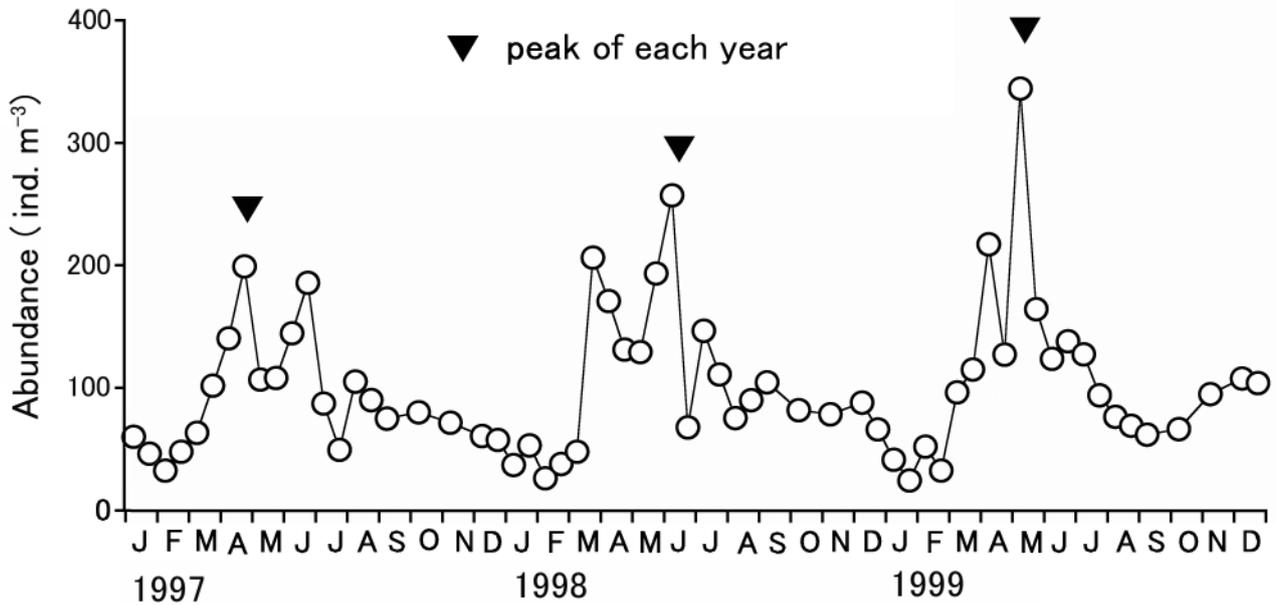


Fig. 2-3. Seasonal changes in total copepod abundance (upper panel), number of species (lower panel) based on net samplings at St. 8 in Toyama Bay during 1997-1999. From thermal preferences, species were divided into three. For thermal preference of each species, see Table 2-1. Solid triangles indicate peaks in each year.

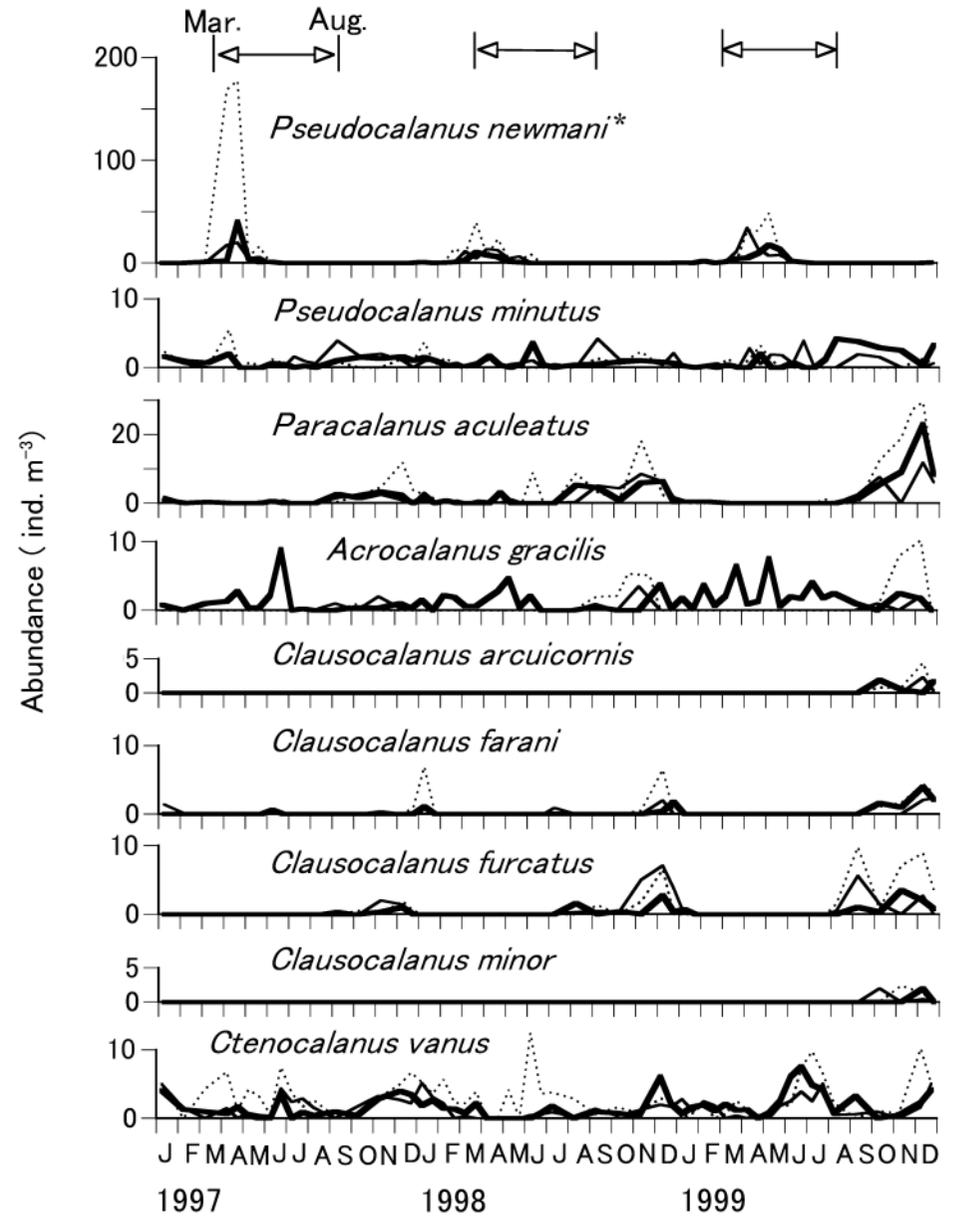
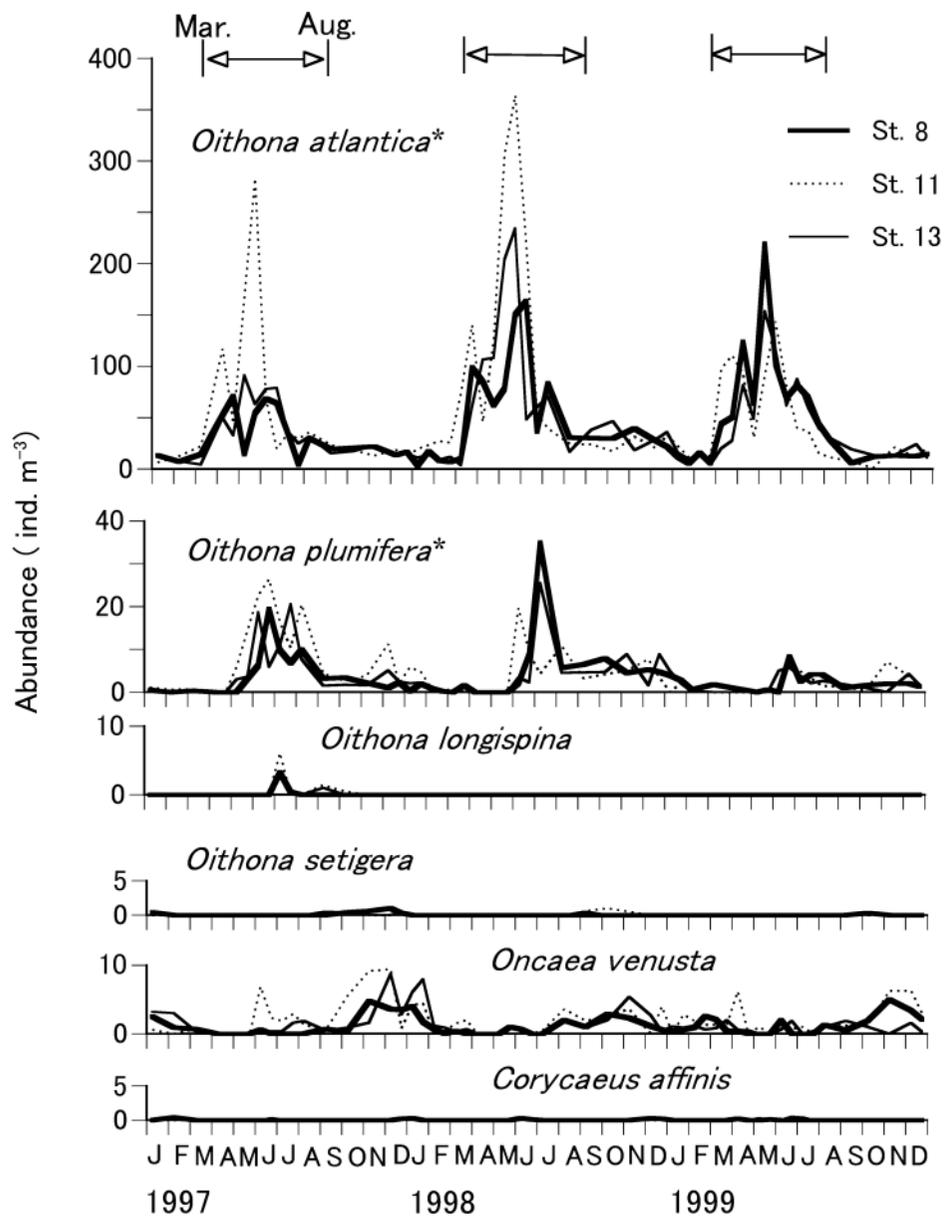


Fig. 2-4. Seasonal changes in abundance of adults and copepodid stages (C4-C5) of Copepoda at three stations (Sts. 8, 11, 13) in Toyama Bay during 1997 to 1999. Cyclopoida and Poecilostomatoida (left) and Calanoida (right). Horizontal arrows at top indicate feeding periods of Japanese anchovy (March-August). Data based on vertical tow of NORPAC net with 0.33 mm mesh from 0-500 m depth. \*: treated species in this study.

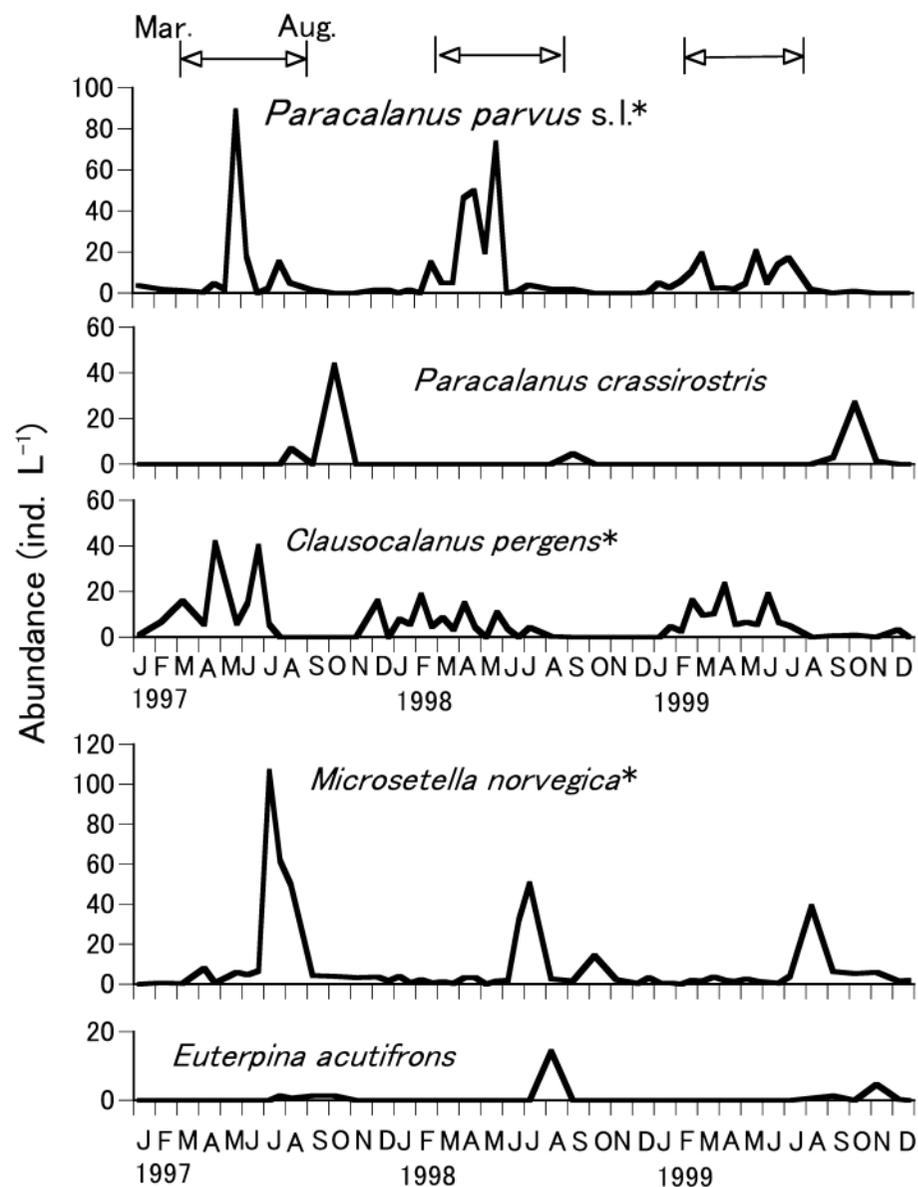
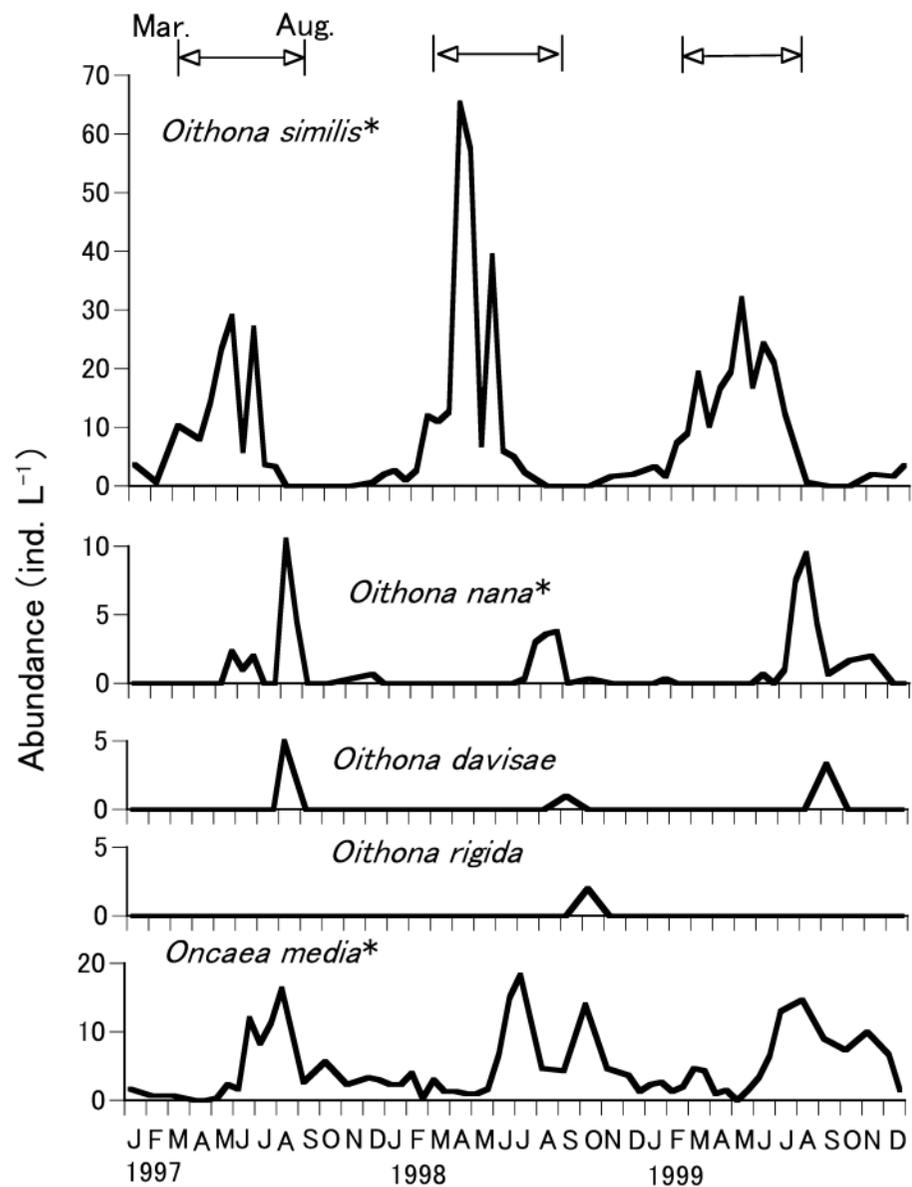


Fig. 2-5. Seasonal changes in abundance of adults and copepodid stages (C4-C5) of Copepoda at St. 8 in Toyama Bay during 1997 to 1999. Horizontal arrows at top indicate feeding periods of Japanese anchovy (March-August). Data based on mean abundance of water sampling (11 L) at three depth layers (0, 25, 50 m) of St. 8 in Toyama Bay. \*: treated species in this study.

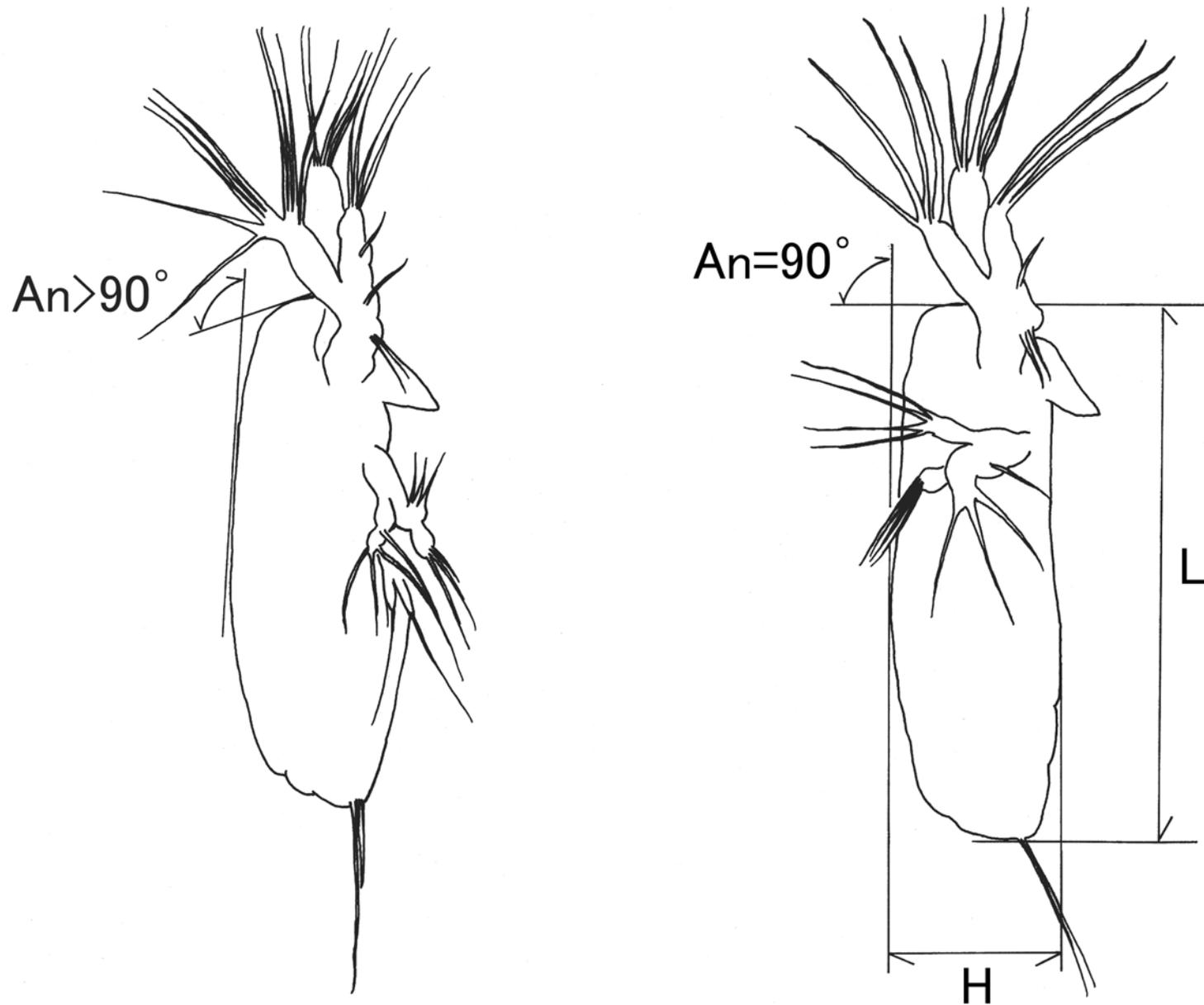


Fig. 3-1. Lateral views of *Oithona* nauplii. L: body length, H: body height. Based on the angle ( $An$ ) between dorsal line and anterior tip edge lines, *Oithona* nauplii were separated into two types: angles over  $90^\circ$  (left) and approximate  $90^\circ$  (right).

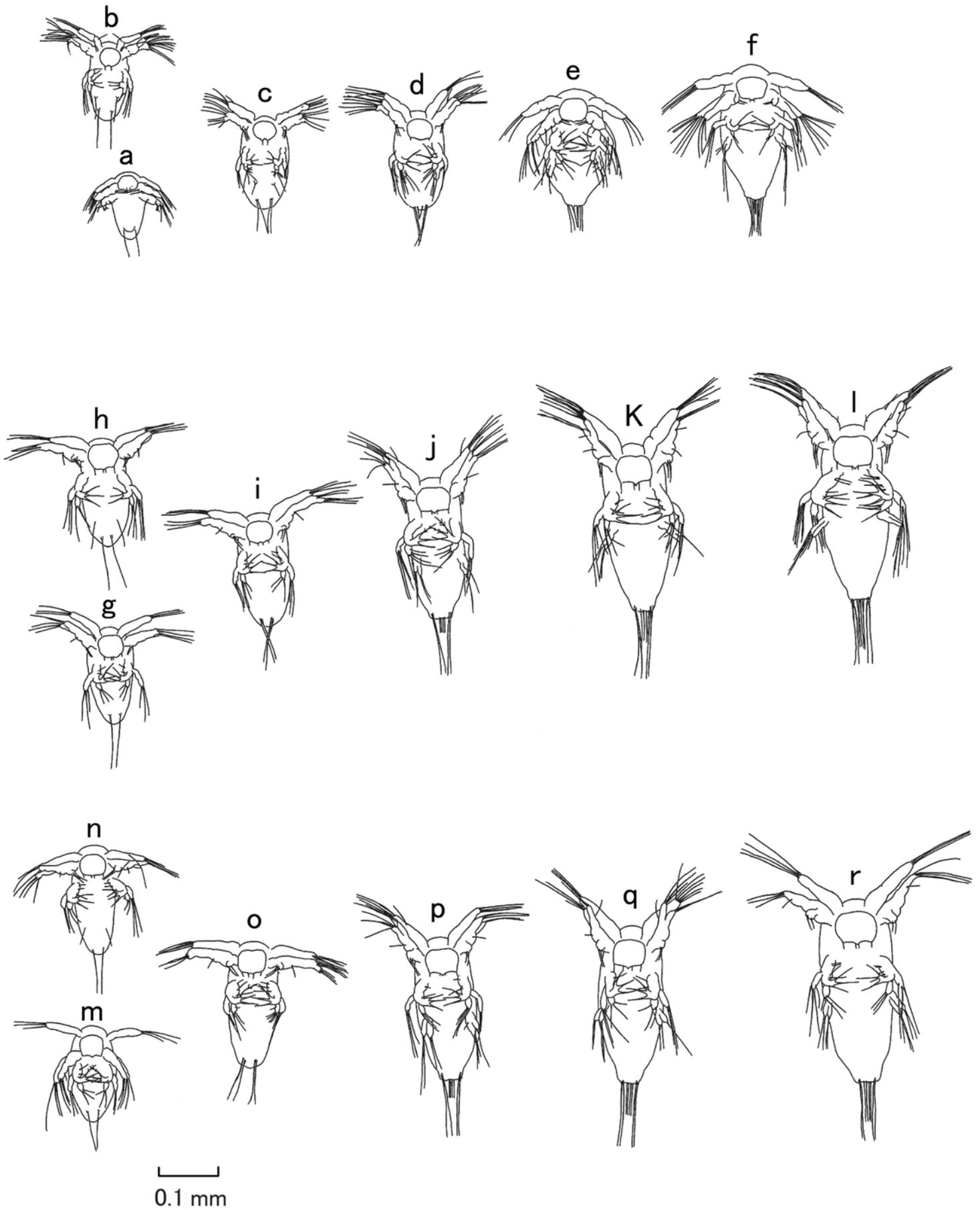


Fig. 3-2. Ventral views of *Oithona* nauplii (N1-N6). a-f: *Oithona similis* collected from Naoetsu Harbor and reared in the laboratory, g-l: *Oithona atlantica* collected from Toyama Bay, m-r: *Oithona plumifera* collected from Toyama Bay.

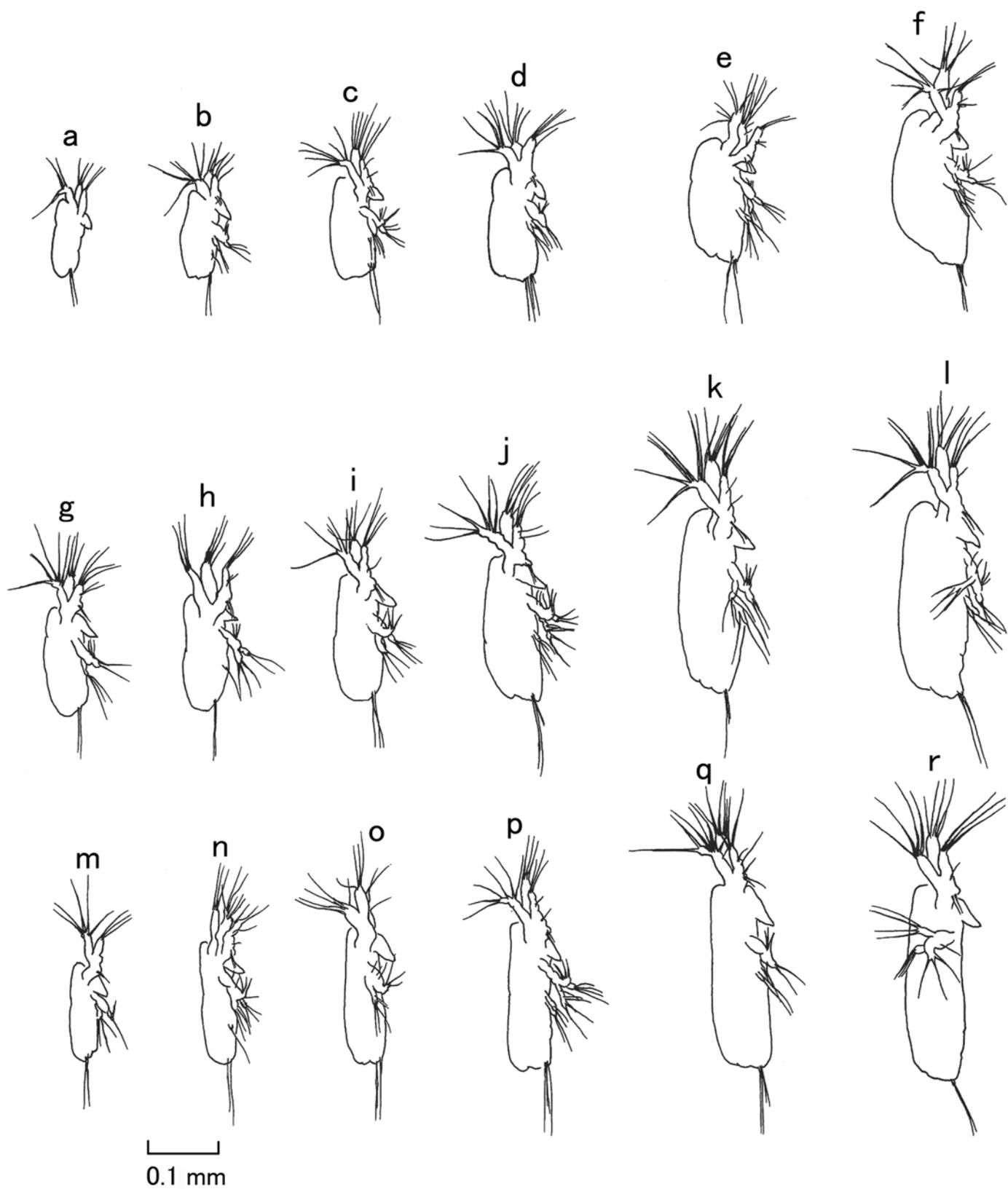


Fig. 3-3. Lateral views of *Oithona* nauplii (N1-N6). a-f: *Oithona similis* collected from Naoetsu Harbor and reared in the laboratory, g-l: *Oithona atlantica* collected from Toyama Bay, m-r: *Oithona plumifera* collected from Toyama Bay.

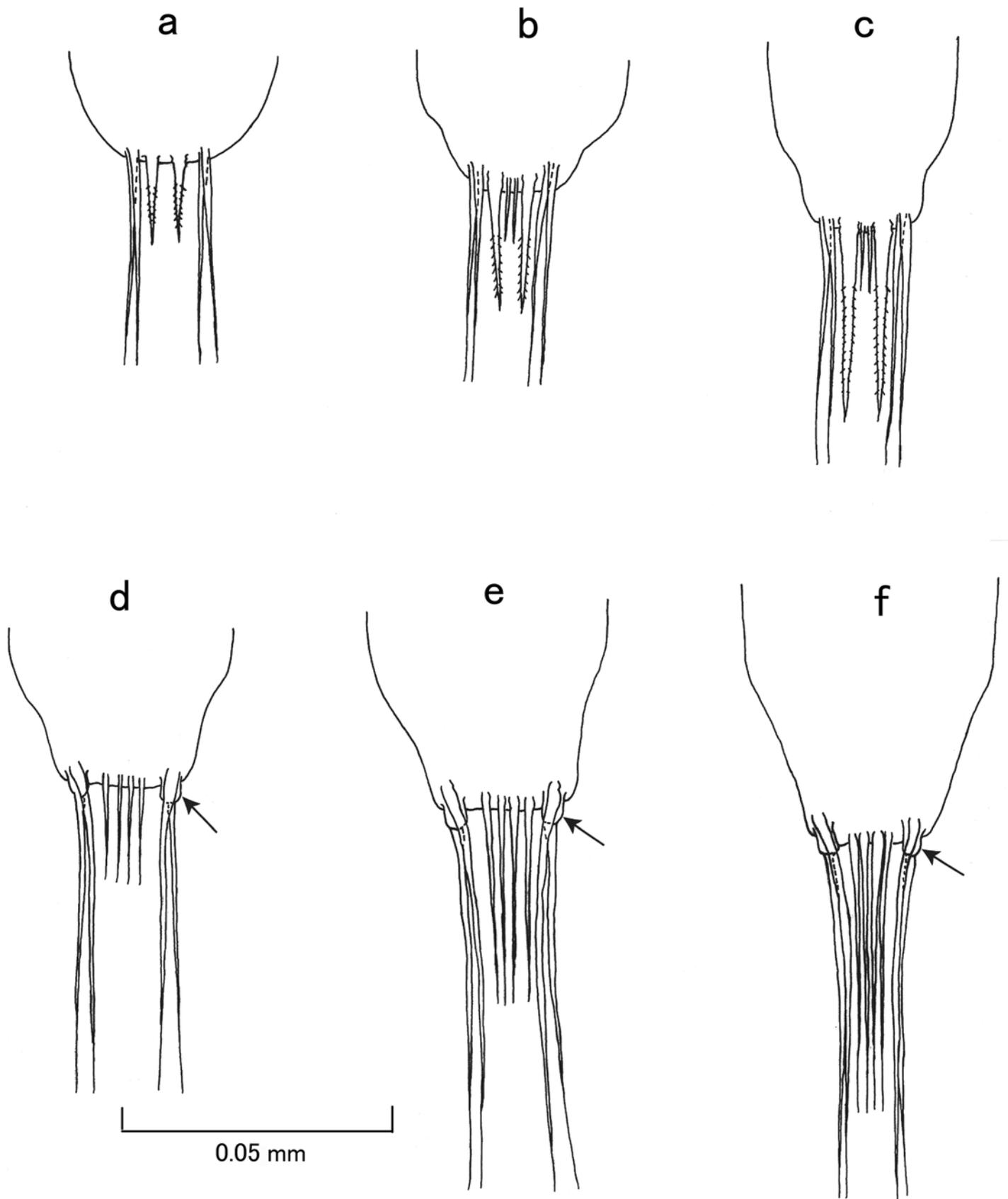


Fig. 3-4. Ventral views of CA (= caudal armature) of *Oithona* nauplii (N4-6). a-c: *Oithona similis* collected from Naoetsu Harbor and reared in the laboratory, d-f: *Oithona atlantica* collected from Toyama Bay. Arrows indicate protrusions of setae on CA.

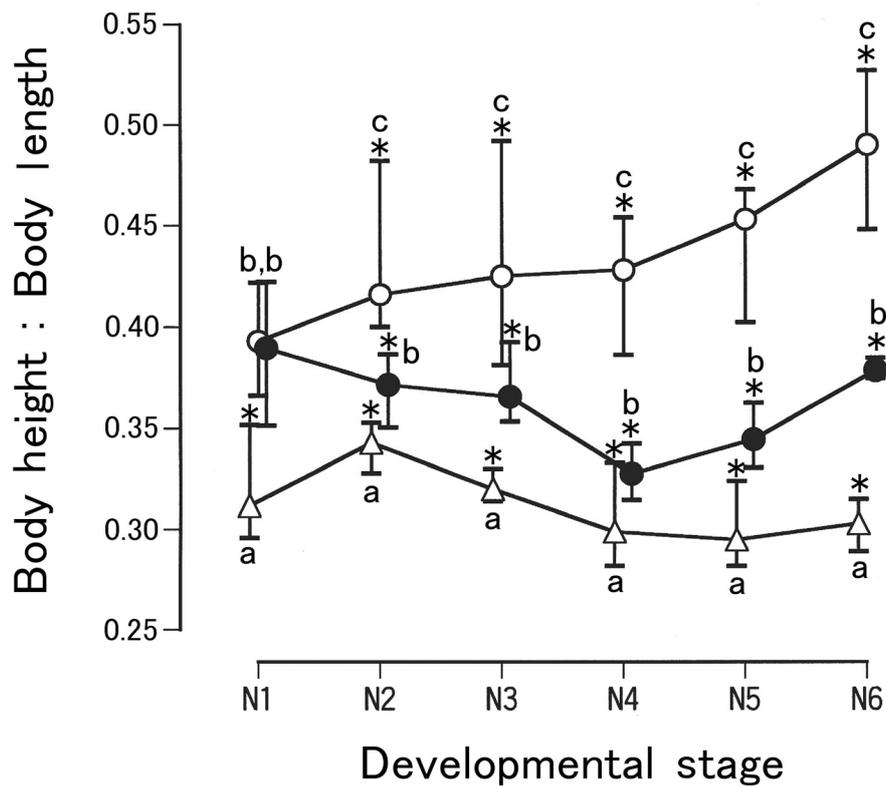


Fig. 3-5. Developmental changes in body height (maximum length of dorsal-ventral axis) to body length ratios in *Oithona similis* (○), *Oithona atlantica* (●) and *Oithona plumifera* (△) in Toyama Bay, Japan Sea. Vertical bars indicate ranges (n=30). Different letters show significant difference species by Bonferrni's multiple comparison test at 0.017 level. \*: significantly varied from other species (p<0.017).

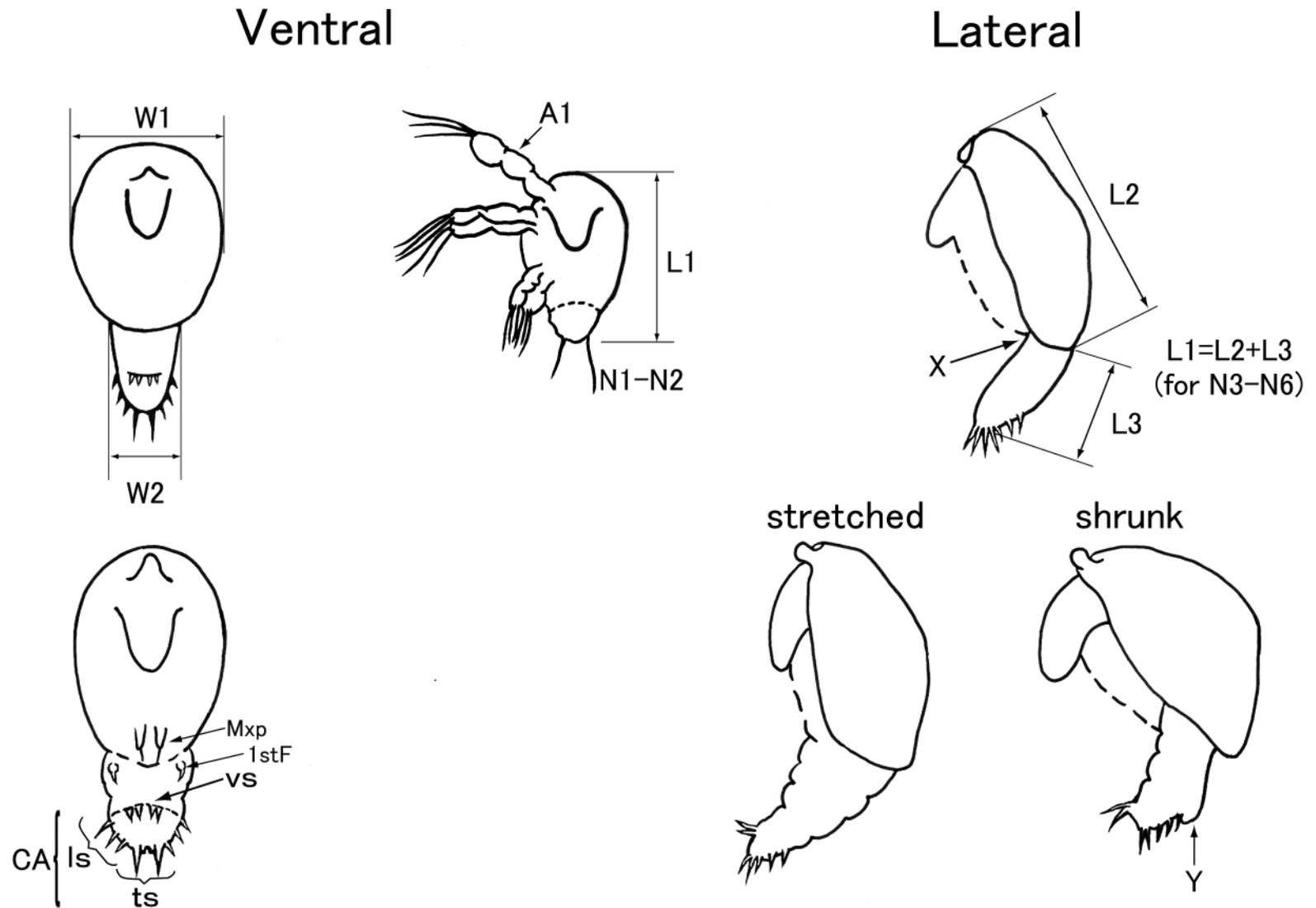


Fig. 3-6. Morphological characters used for identification of the present copepod genera. Abbreviations as follows: A1, antennule; X, boundary between anterior and caudal regions; Mxp, maxillipede; CA, caudal armature; ts, terminal spine of CA; vs, ventral spine of CA; ls, lateral spine of CA; W1, cephalic width; W2, width of caudal region base; L1, body length; L2, anterior region length; L3, caudal region length; Y, dorsal notch observed only on shrunk N3-N6 specimens; 1stF, 1st feet.

N1

N2

N3

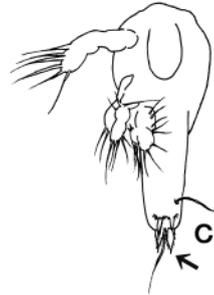
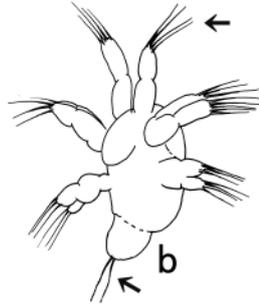
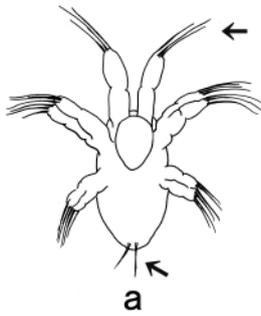
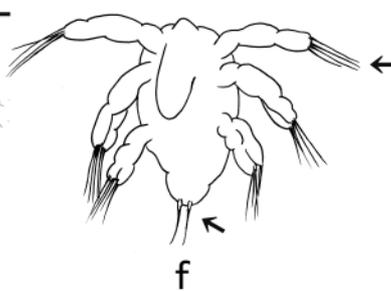
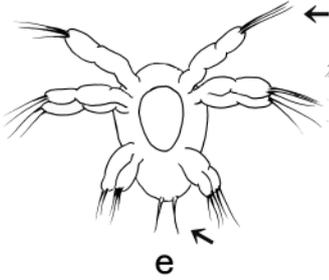
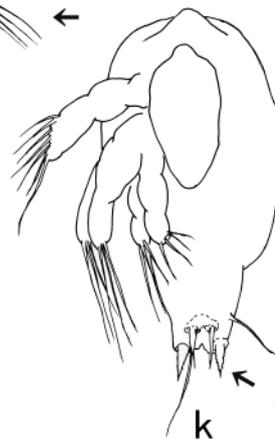
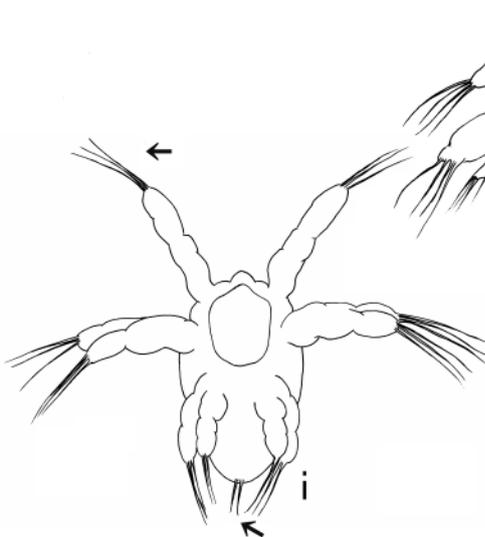
*Paracalanus* sp.*Clausocalanus* spp.*Pseudocalanus* sp.

Fig. 3-7. N1 to N3, ventral, side and lateral views: a-d, *Paracalanus* sp.; e-h, *Clausocalanus* spp., and i-l, *Pseudocalanus* sp. Arrows indicates morphological characteristics used for stage identification. Abbreviation right A1, antenna, mandible of N3. Scale bar = 100  $\mu$ m.

*Paracalanus* sp.

*Clausocalanus* spp.

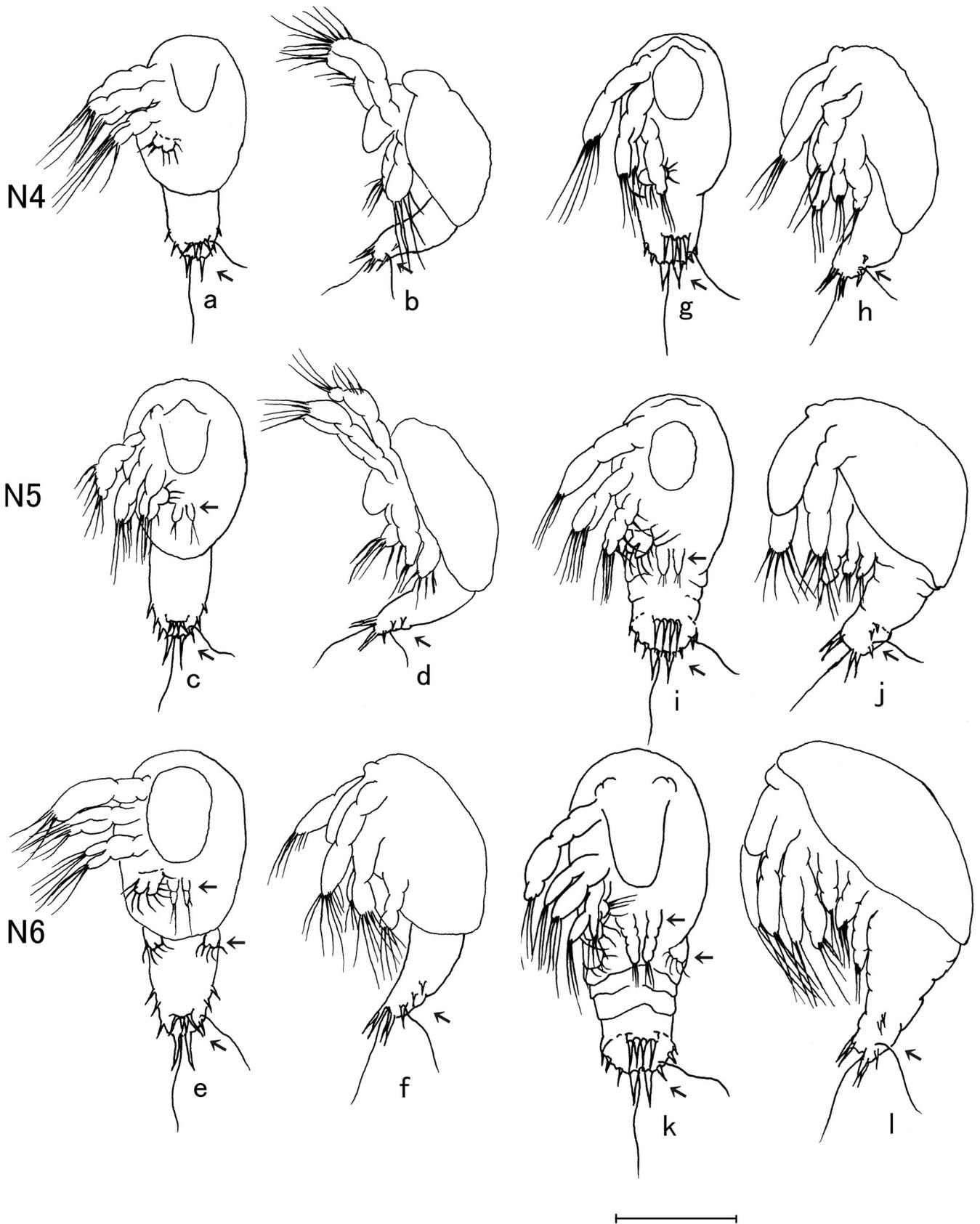


Fig. 3-8. N4 to N6, ventral and lateral views: a-f, *Paracalanus* sp.. g-l, *Clausocalanus* spp.. Arrows indicate morphological characteristics for stage identification. Abbreviation right A1, antenna, mandible, maxillule, maxilla. Scale bars = 100  $\mu$ m.

*Pseudocalanus* sp.

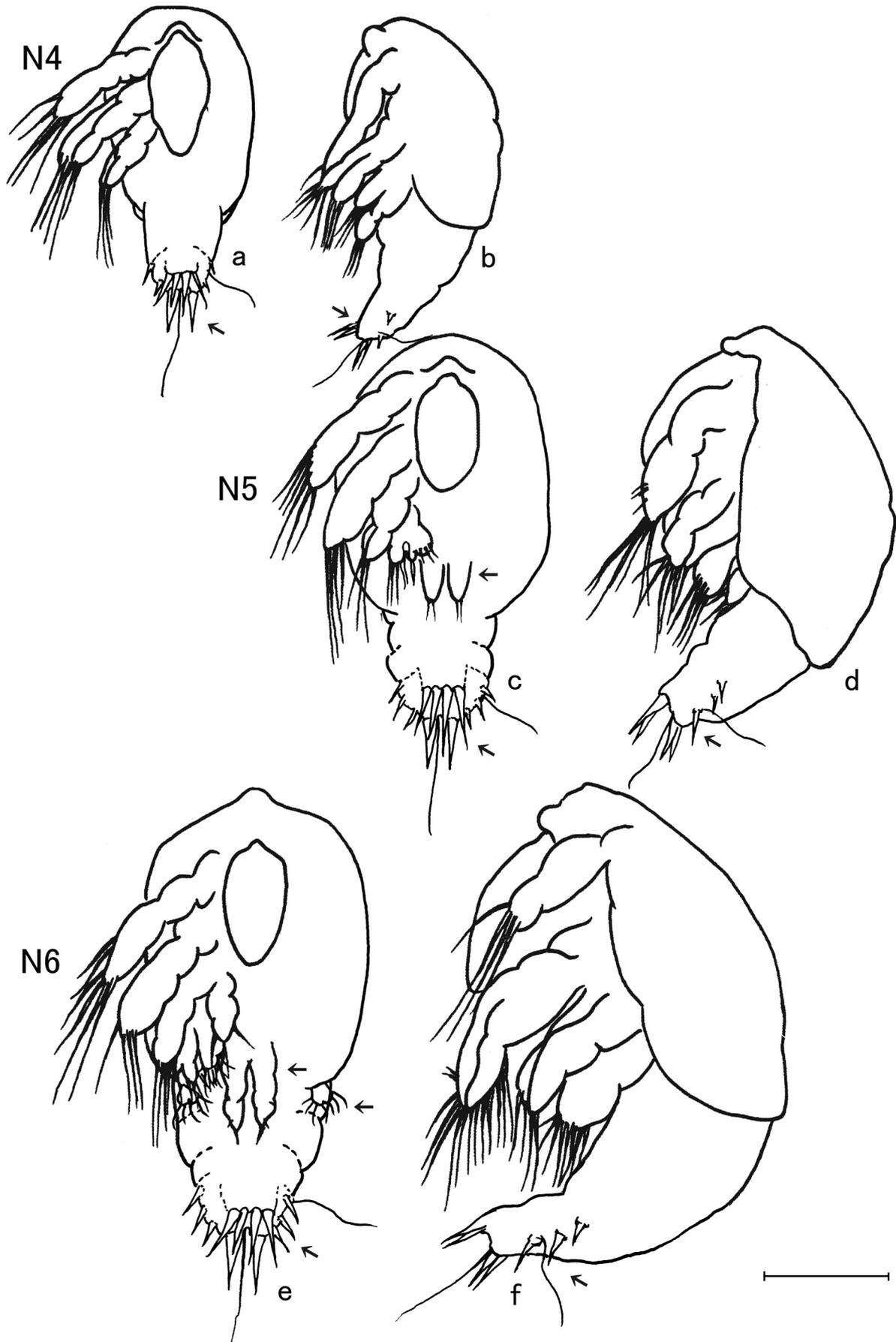


Fig. 3-9. N4 to N6, ventral and lateral views: a-f, *Pseudocalanus* sp.. Arrows indicate morphological characteristics for stage identification. Abbreviation right A1, antenna, mandible, maxillule, maxilla. Scale bars = 100  $\mu$ m.

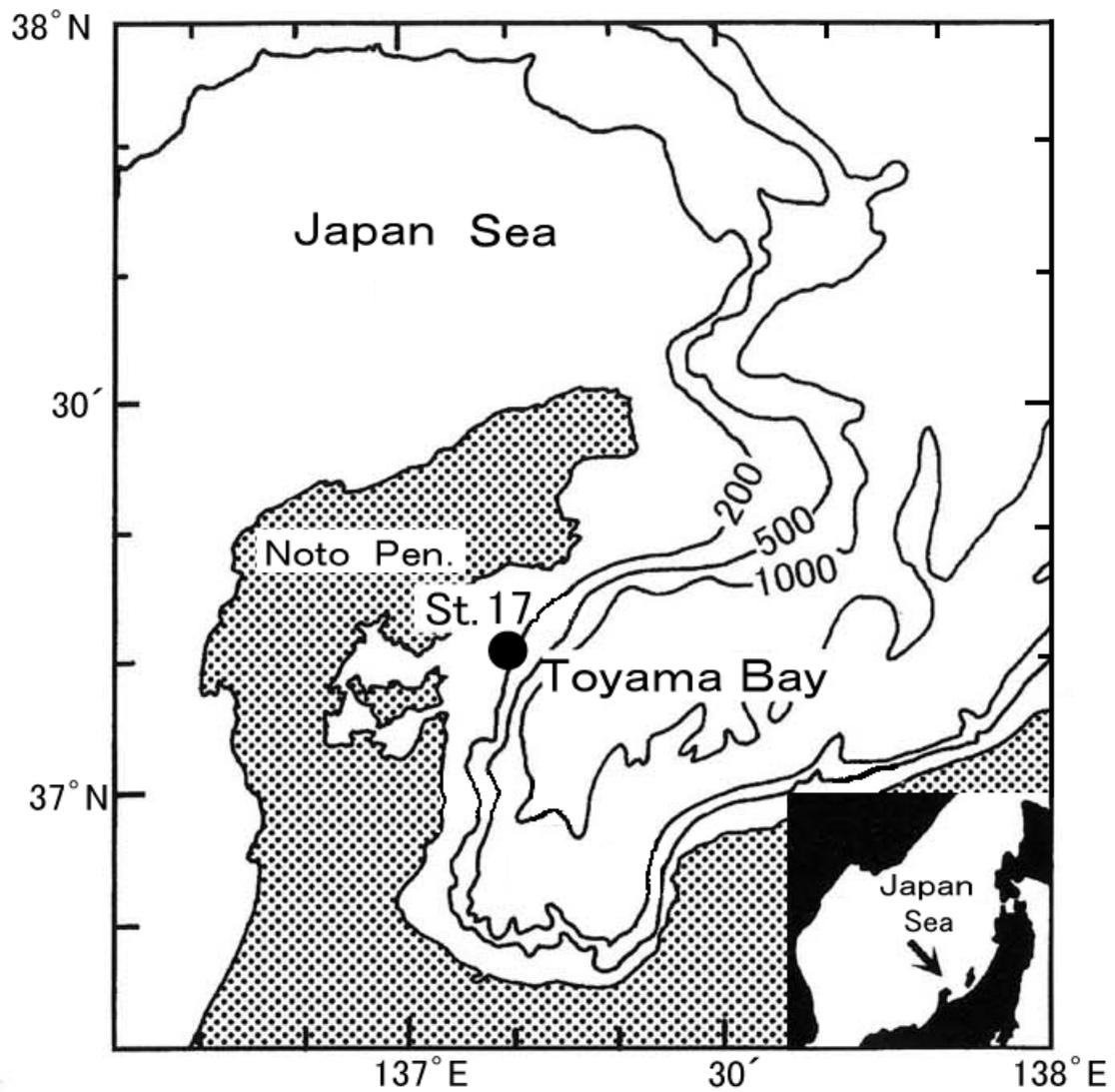


Fig. 4-1. Location of sampling station (St. 17) where short-term changes in small-scale vertical distribution of copepod nauplii were examined in the Toyama Bay, Japan Sea during 28 May - 4 August 1997.

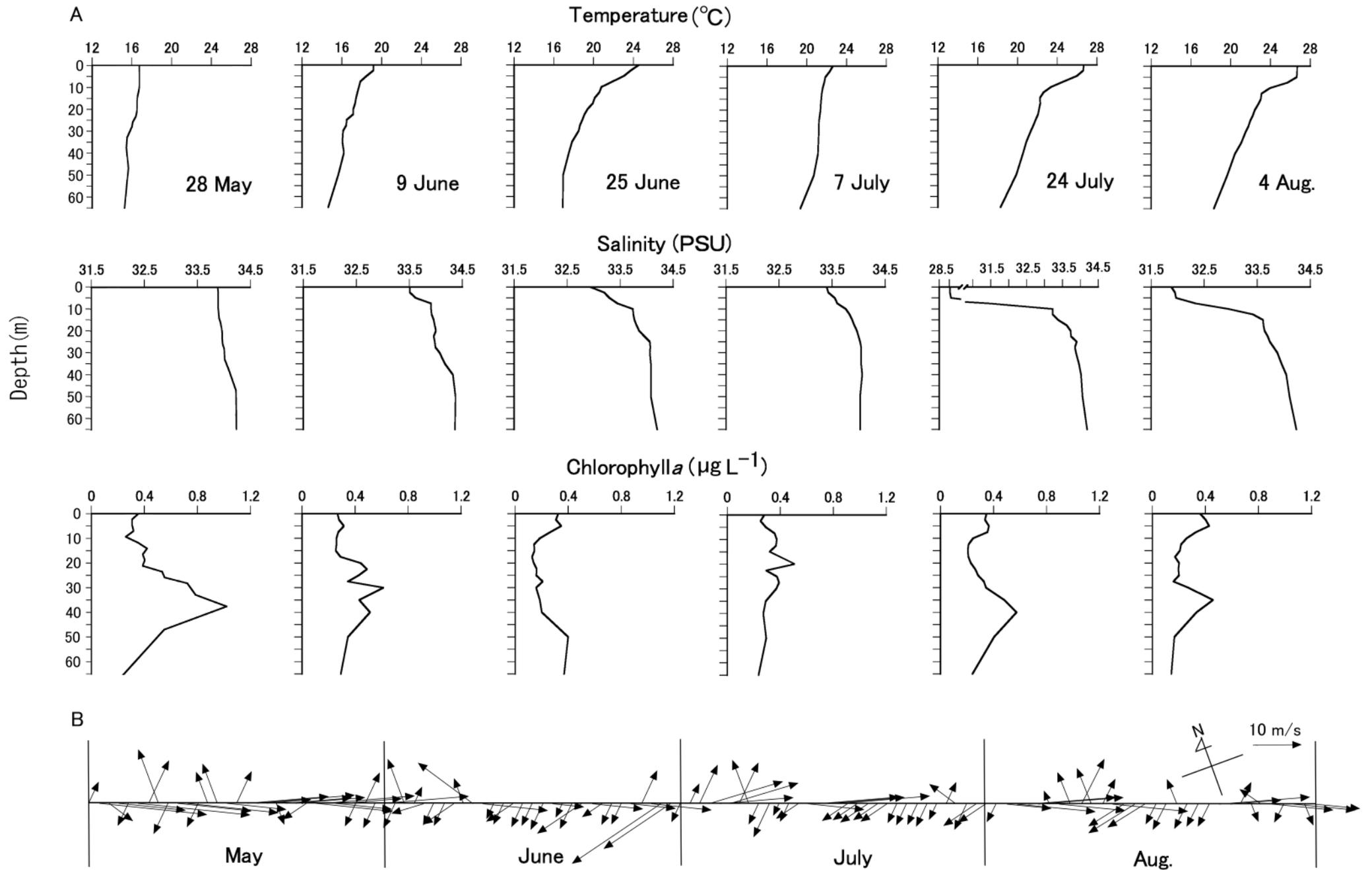


Fig. 4-2. A: Short-term changes in vertical distribution of temperature (upper panels), salinity (middle panels) and chlorophyll a (lower panels) at St. 17 in the Toyama Bay during 28 May-4 Aug 1997. B: Maximum wind direction and speed per day at Toyama city during study period.

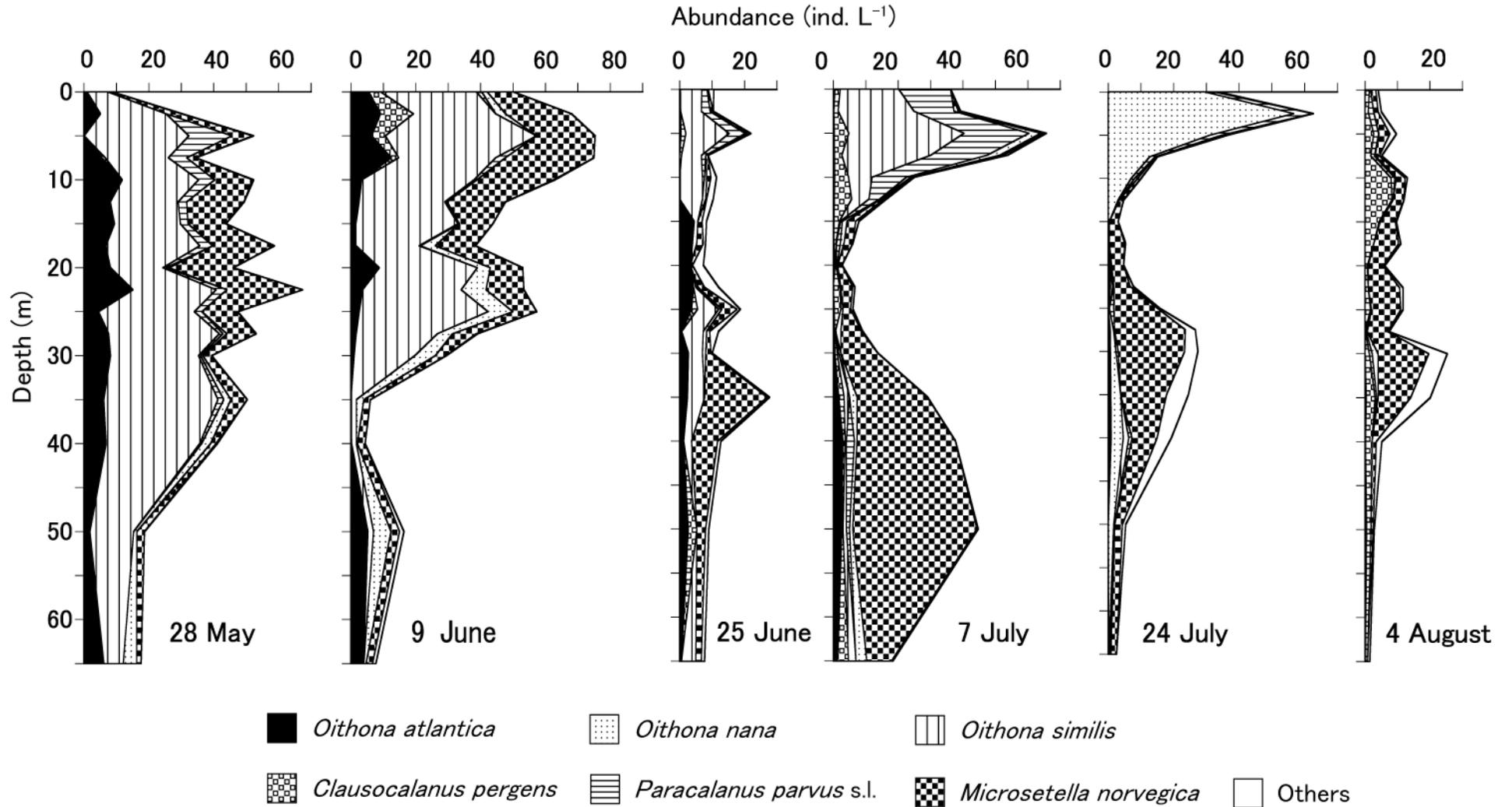
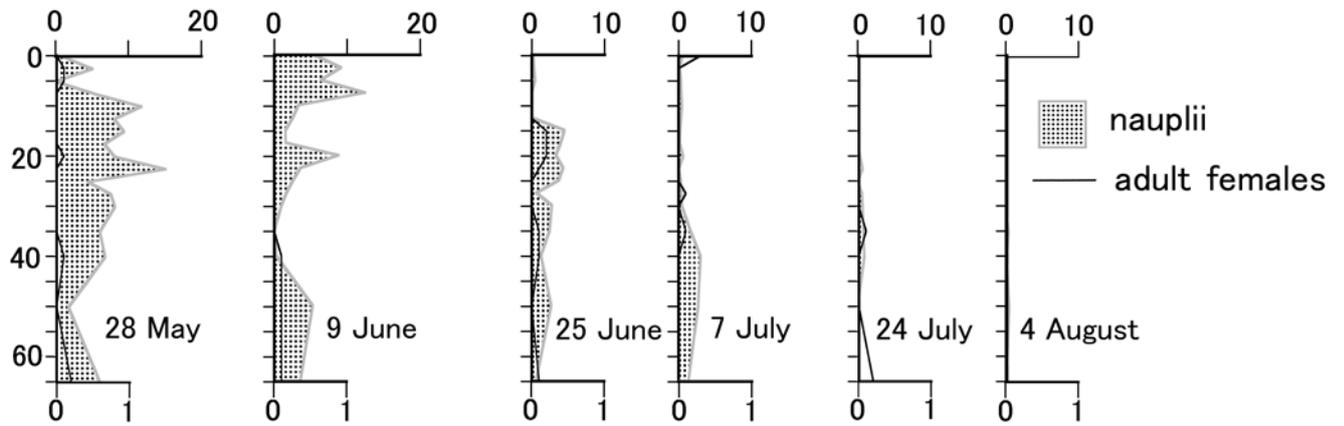


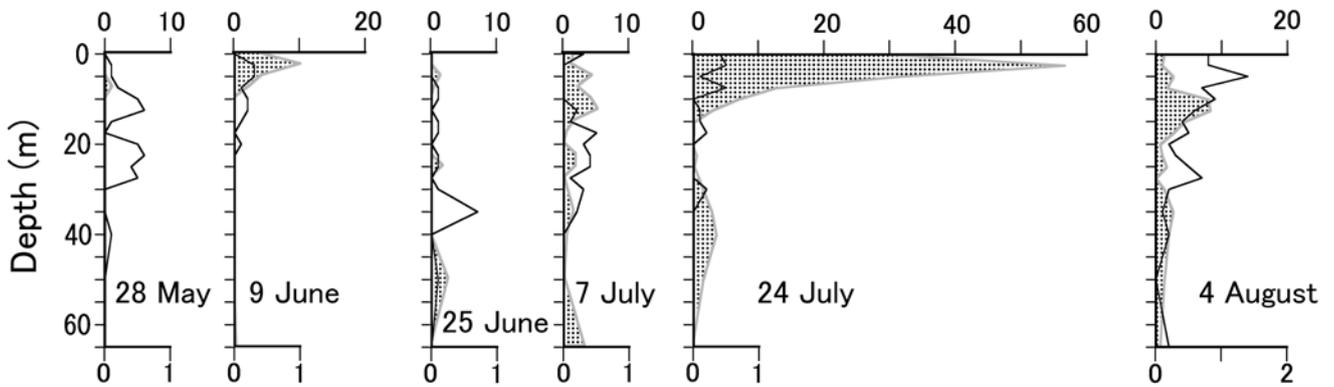
Fig. 4-3. Short-term changes in small-scale vertical distribution of copepod naupliar abundance and species composition at 0-65 m depths of St. 17 in the Toyama Bay during 28 May- 4 August 1997.

### *Oithona atlantica*

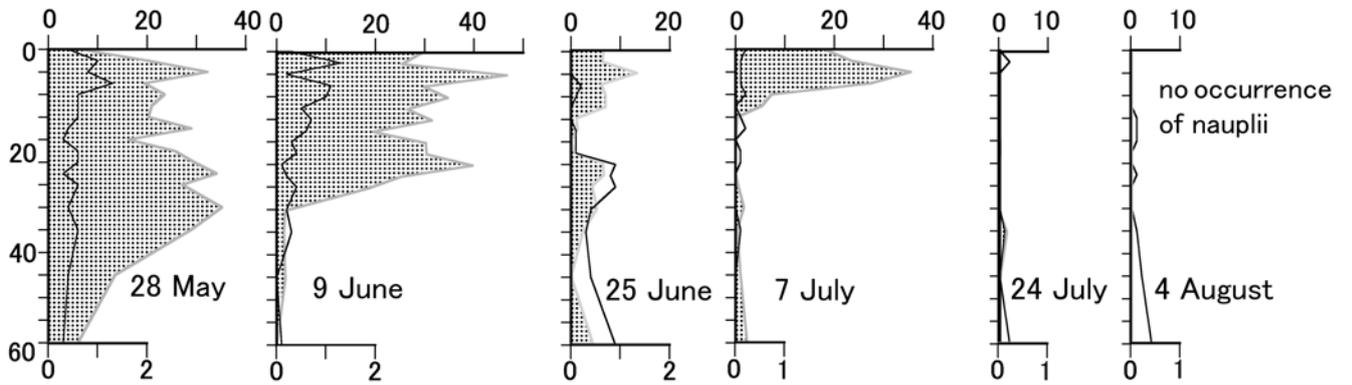
Abundance of nauplii (ind. L<sup>-1</sup>)



### *Oithona nana*



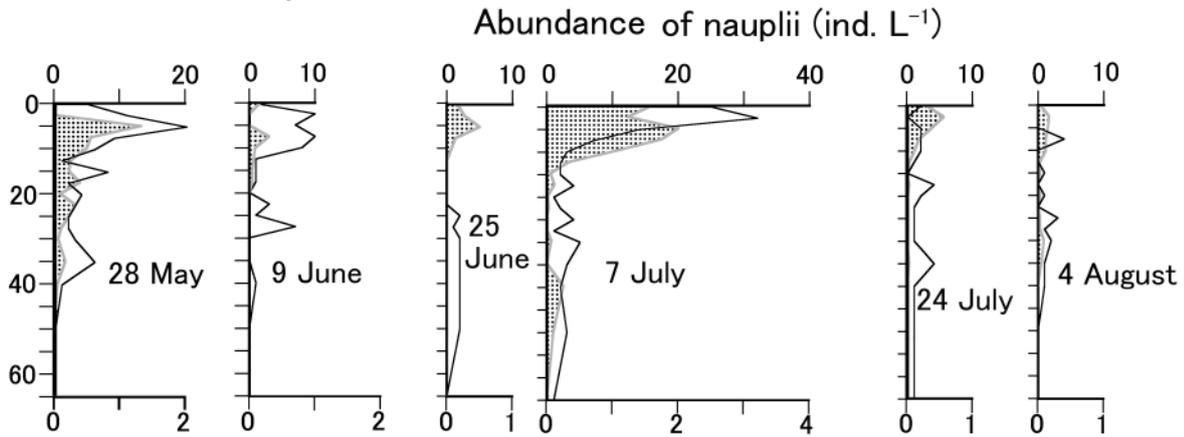
### *Oithona similis*



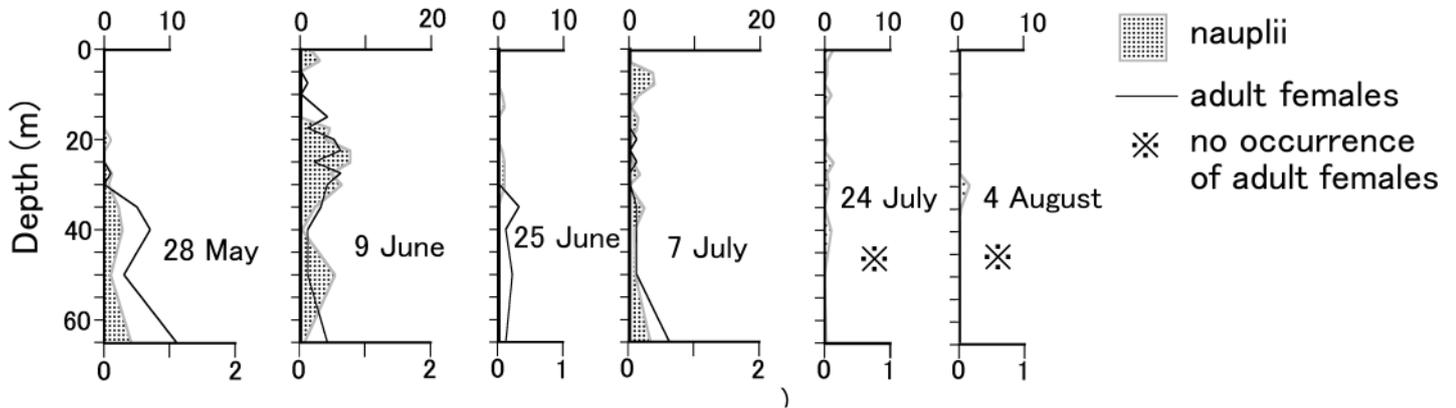
Abundance of adult females (ind. L<sup>-1</sup>)

Fig. 4-4. Short-term changes in small-scale vertical distribution of nauplii and adult females of three dominant *Oithona* species: *O. atlantica* (upper), *O. nana* (middle) and *O. similis* (lower) at 0-65 m depths of St. 17 in the Toyama Bay during 28 May- 4 August 1997.

*Paracalanus parvus* s.l.



*Clausocalanus pergens*



*Microsetella norvegica*

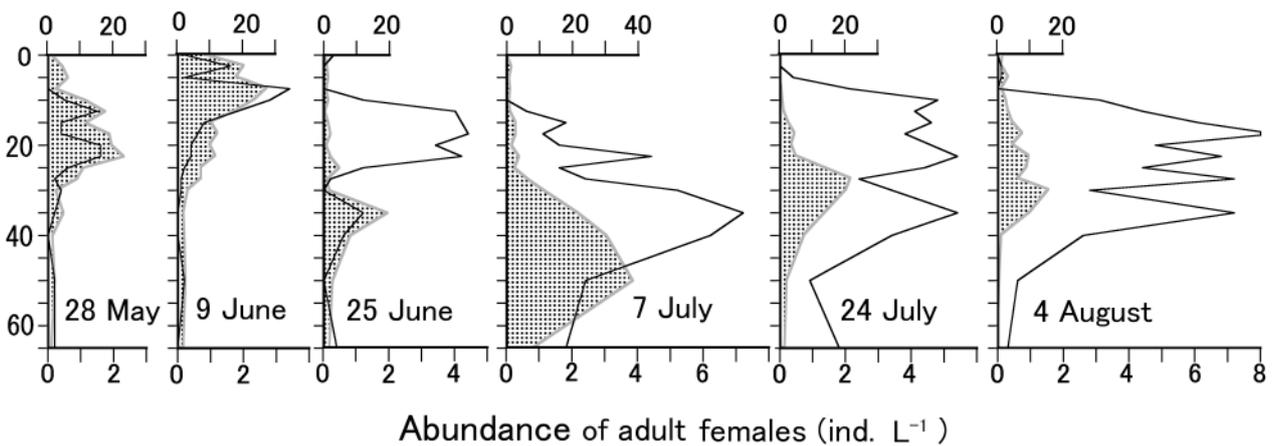
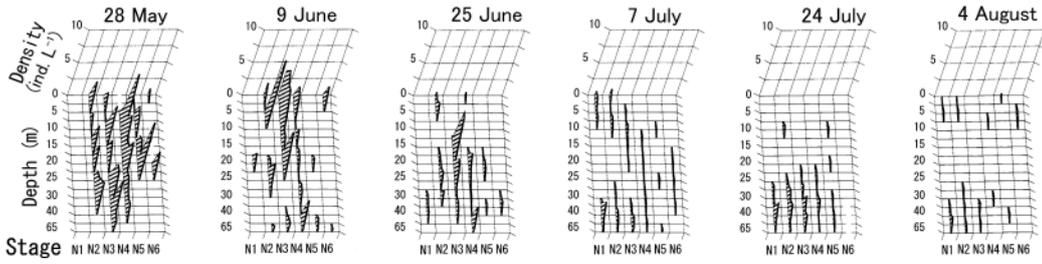
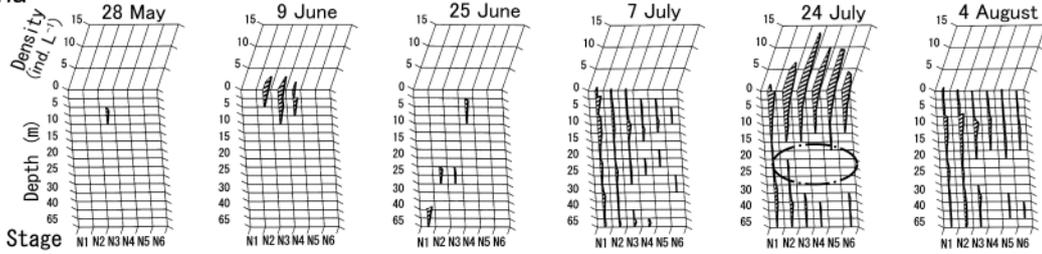


Fig. 4-5. Short-term changes in small-scale vertical distribution of nauplii and adult females of *Paracalanus parvus* s.l. (upper), *Clausocalanus pergens* (middle) and *Microsetella norvegica* (lower) at 0-65 m depths of St. 17 in the Toyama Bay during 28 May- 4 August 1997.

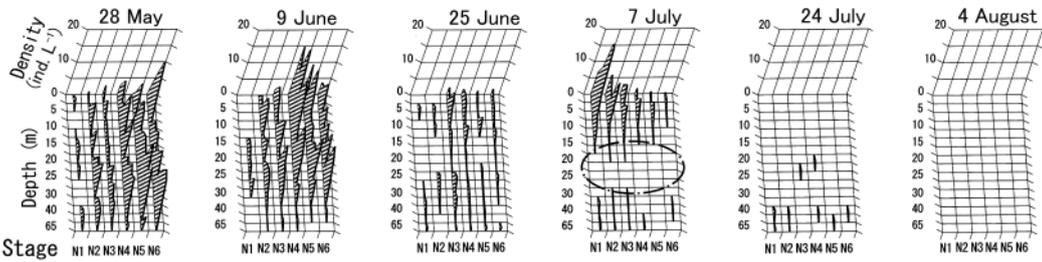
*Oithona atlantica*



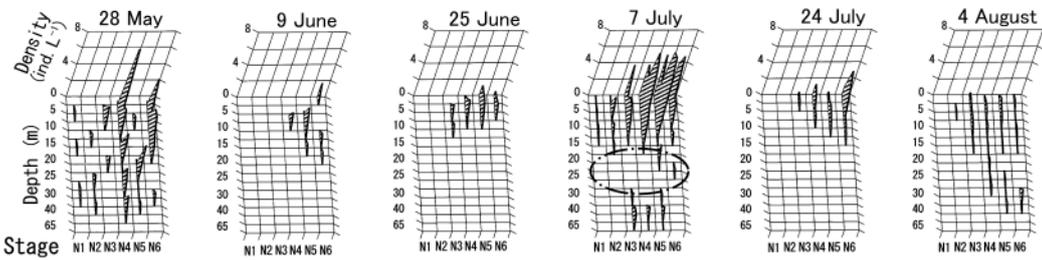
*Oithona nana*



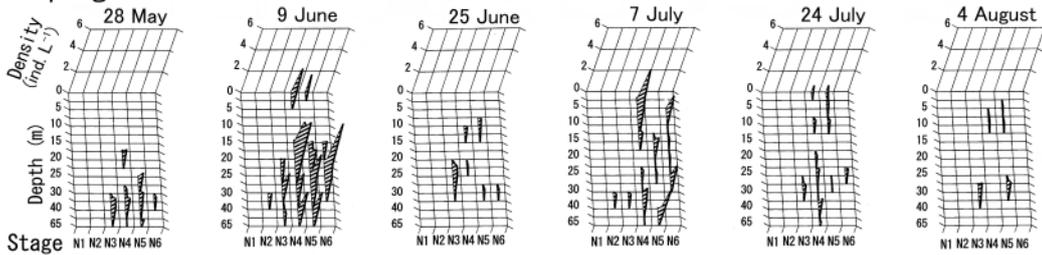
*Oithona similis*



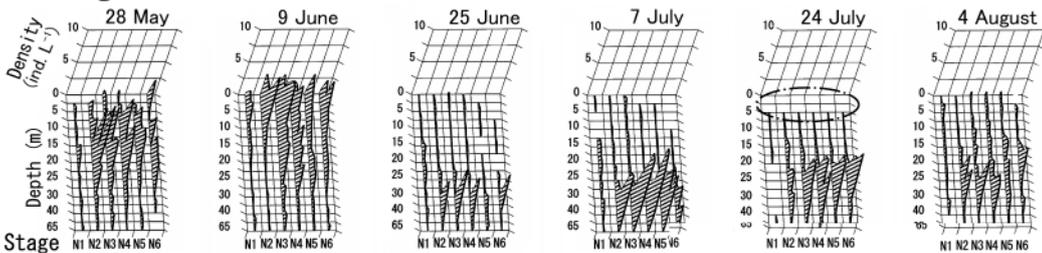
*Paracalanus parvus* s.l.



*Clausocalanus pargens*



*Microsetella norvegica*



○: Remarkable depths of less occurrence

Fig. 4-6. Stage-specific short-term changes in small-scale vertical distribution of nauplii (N1-N6) of *Oithona atlantica*, *O. nana*, *O. similis*, *Paracalanus parvus* s.l., *Clausocalanus pargens* and *Microsetella norvegica* at 0-65 m depths of St. 17 in the Toyama Bay during 28 May- 4 August 1997. Remarkable depths with less abundance were marked by dashed circles.

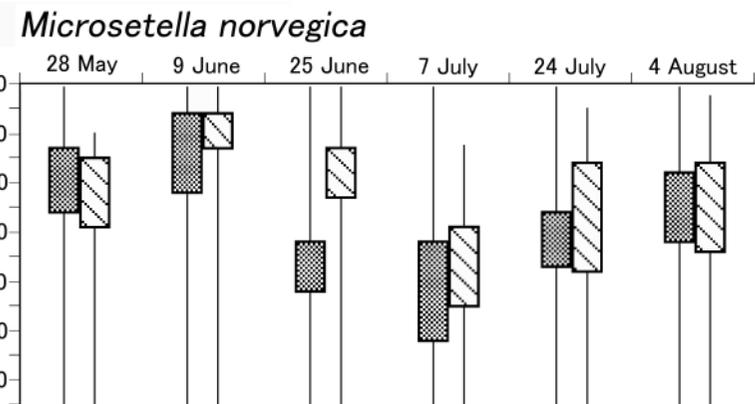
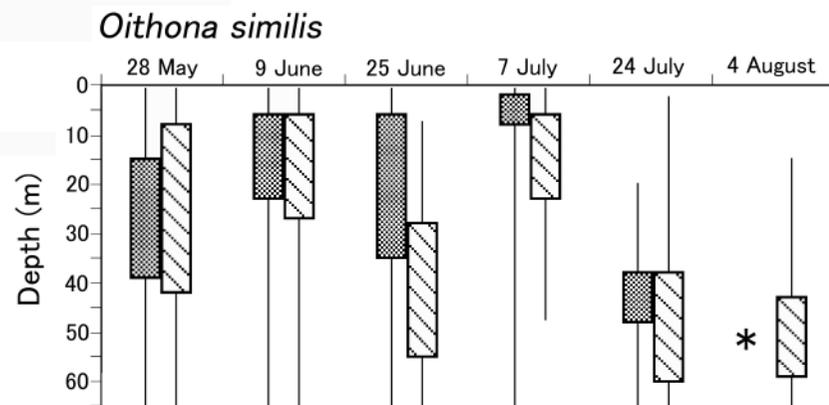
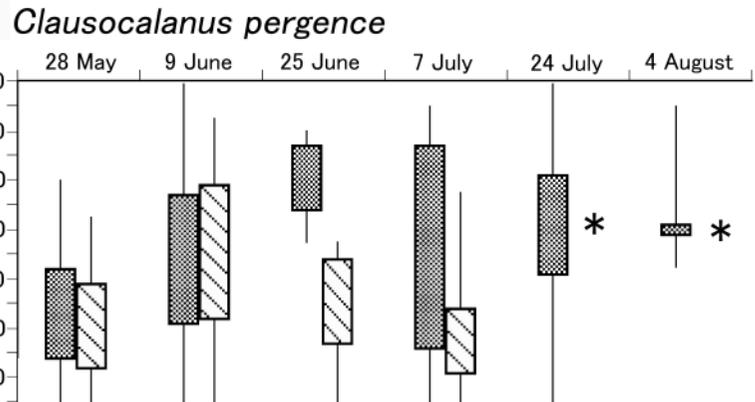
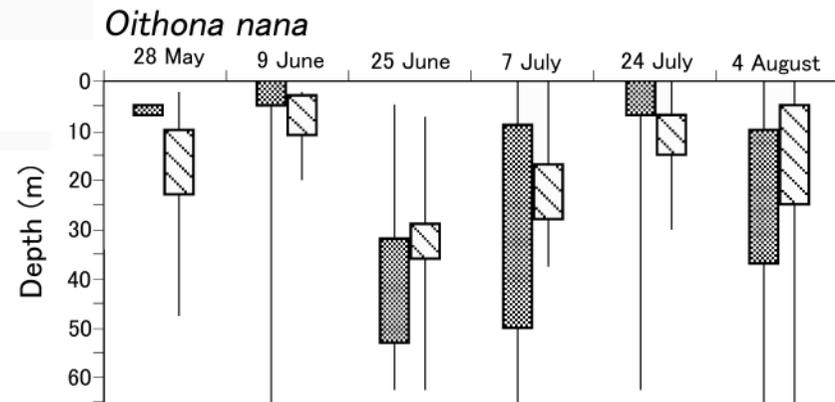
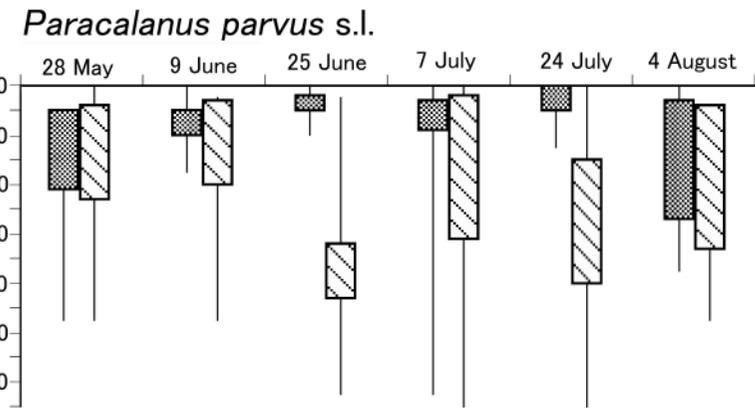
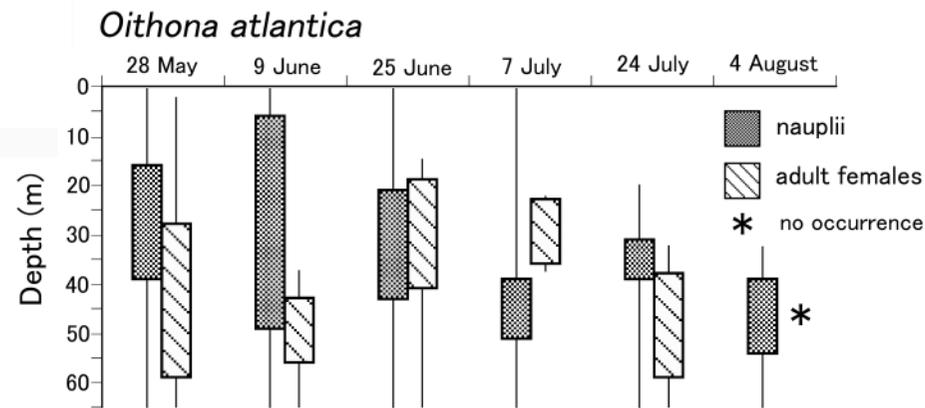


Fig. 4-7. Short-term changes in vertical distribution core (where the 50% of population occurred) of nauplii and adult females of *Oithona atlantica*, *O. nana*, *O. similis*, *Paracalanus parvus* s.l., *Clausocalanus pargense* and *Microsetella norvegica* at 0-65 m depths of St. 17 in Toyama Bay during 28 May- 4 August 1997. Columns indicate vertical distribution cores (25-75%), and bars show the vertical distribution ranges.

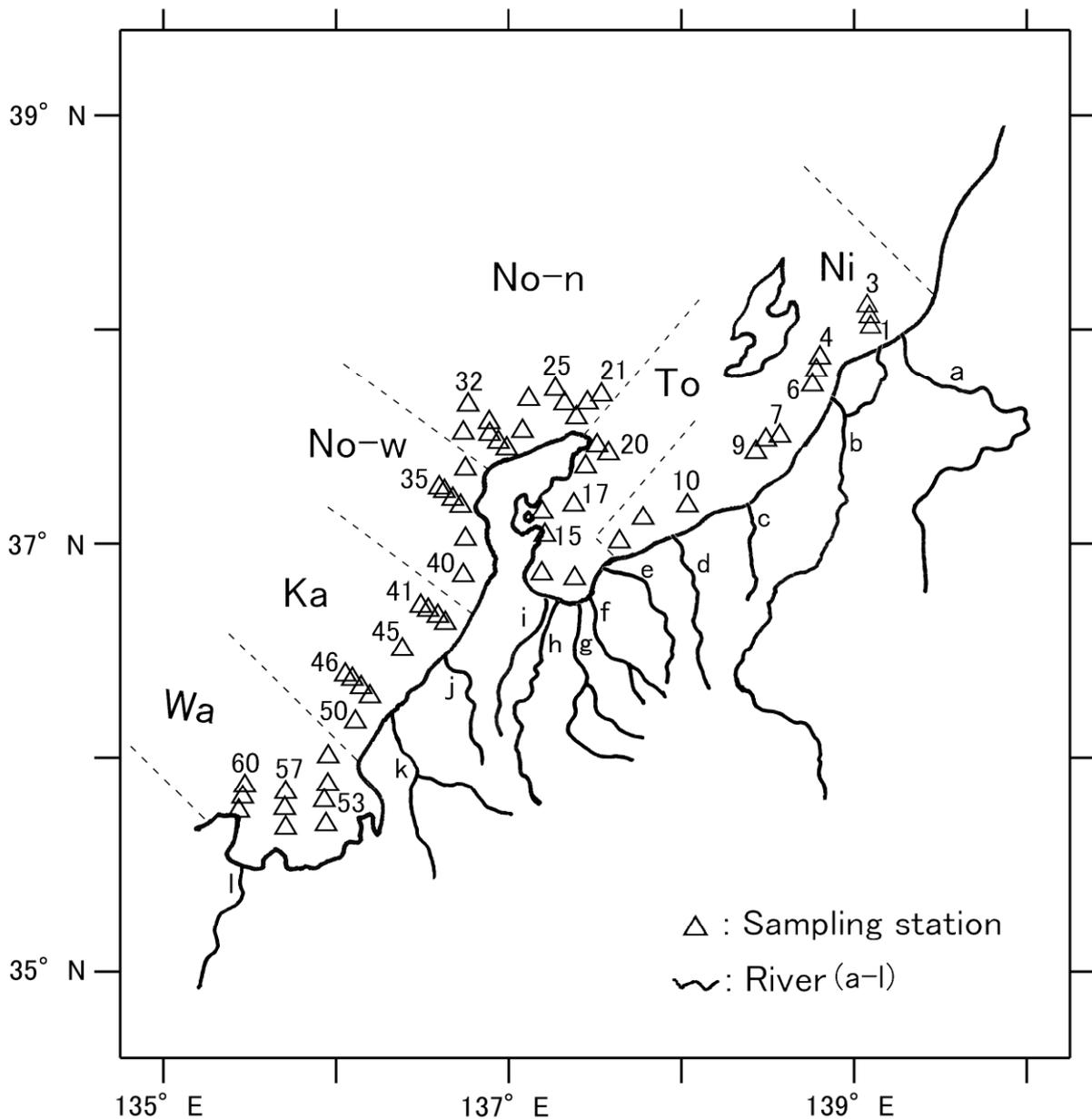


Fig. 5-1. Location of sampling stations (St. 1–60) from off Niigata to Wakasa Bay, Japan Sea in May 2005. Ni: off Niigata (St. 1–12), To: Toyama Bay (St. 13–20), No-n: north of the Noto Peninsula (St. 21–32), No-w: west of the Noto Peninsula (St. 33–40), Ka: off Kanazawa (St. 41–50), Wa: Wakasa Bay (St. 51–60), a: Agano River, b: Shinano River, c: Seki River, d: Hime River, e: Kurobe River, f: Joganji River, g: Jintsu River, h: Shou River, i: Oyabe River, j: Tedoru River, k: Kuzuryu River, l: Yura River.

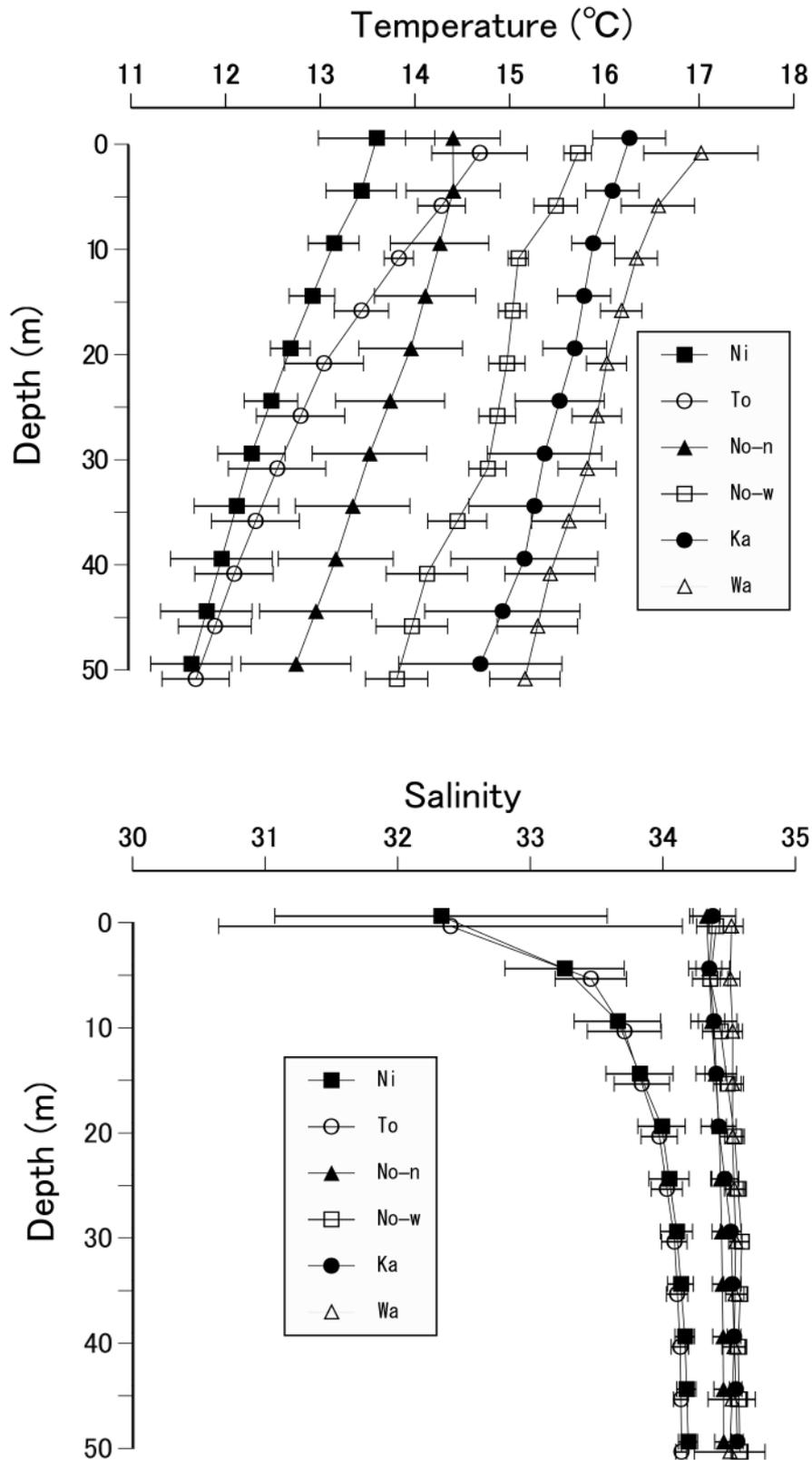


Fig. 5-2. Vertical profiles of temperature (upper panel) and salinity (lower panel) at each region around the Noto Peninsula, central Japan Sea during May 2005. Symbols and bars indicate means and standard deviations, respectively. For abbreviations of regions, see Fig. 5-1.

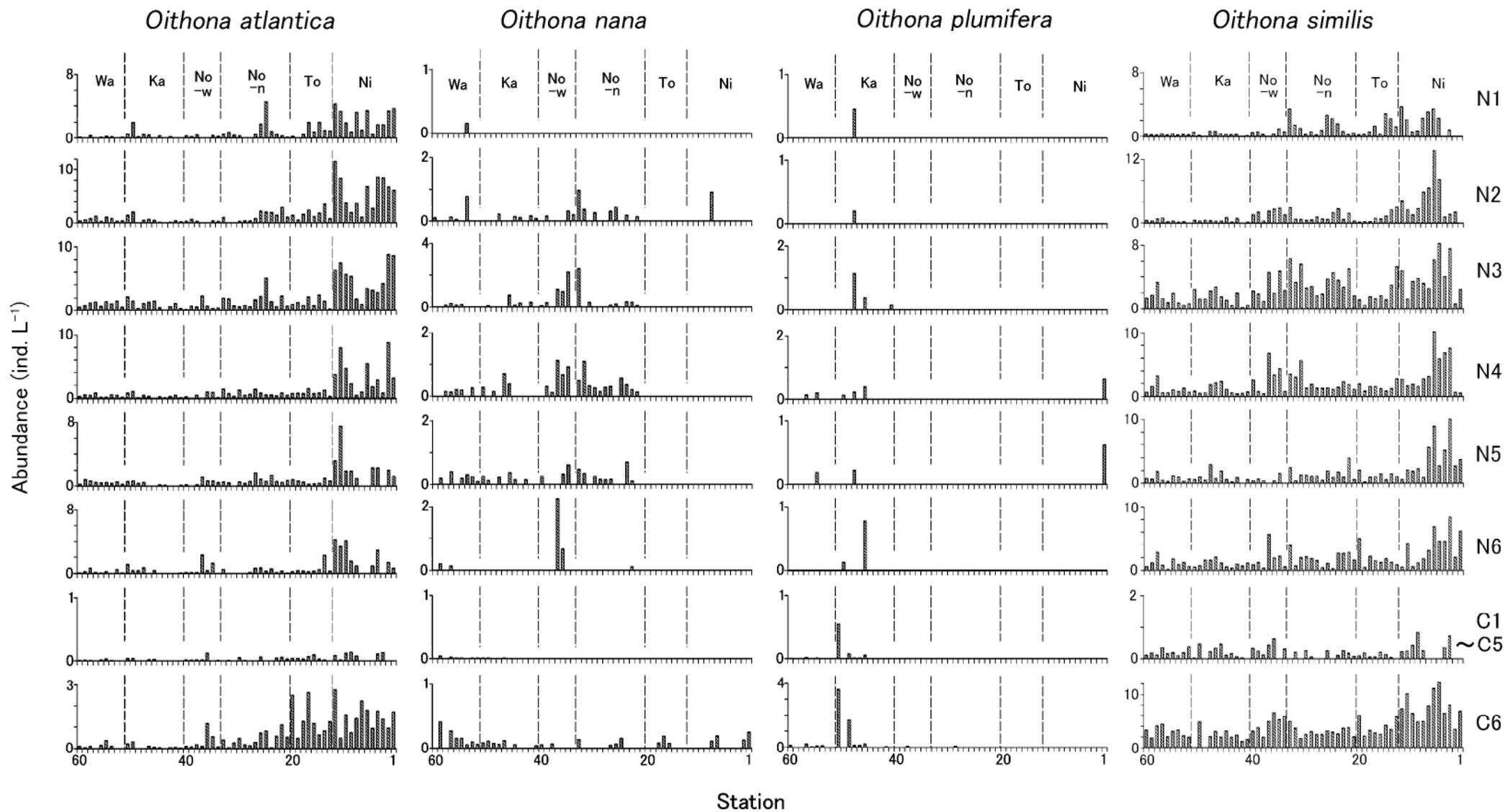


Fig. 5-3. *Oithona atlantica*, *O. nana*, *O. plumifera* and *O. similis*. Horizontal distribution of naupliar stages (N1~N6), copepodids (C1~C5) and adults (C6) at each station (St. 1–60) around the Noto Peninsula, central Japan Sea during May 2005. For abbreviations of regions, see Fig. 5-1.

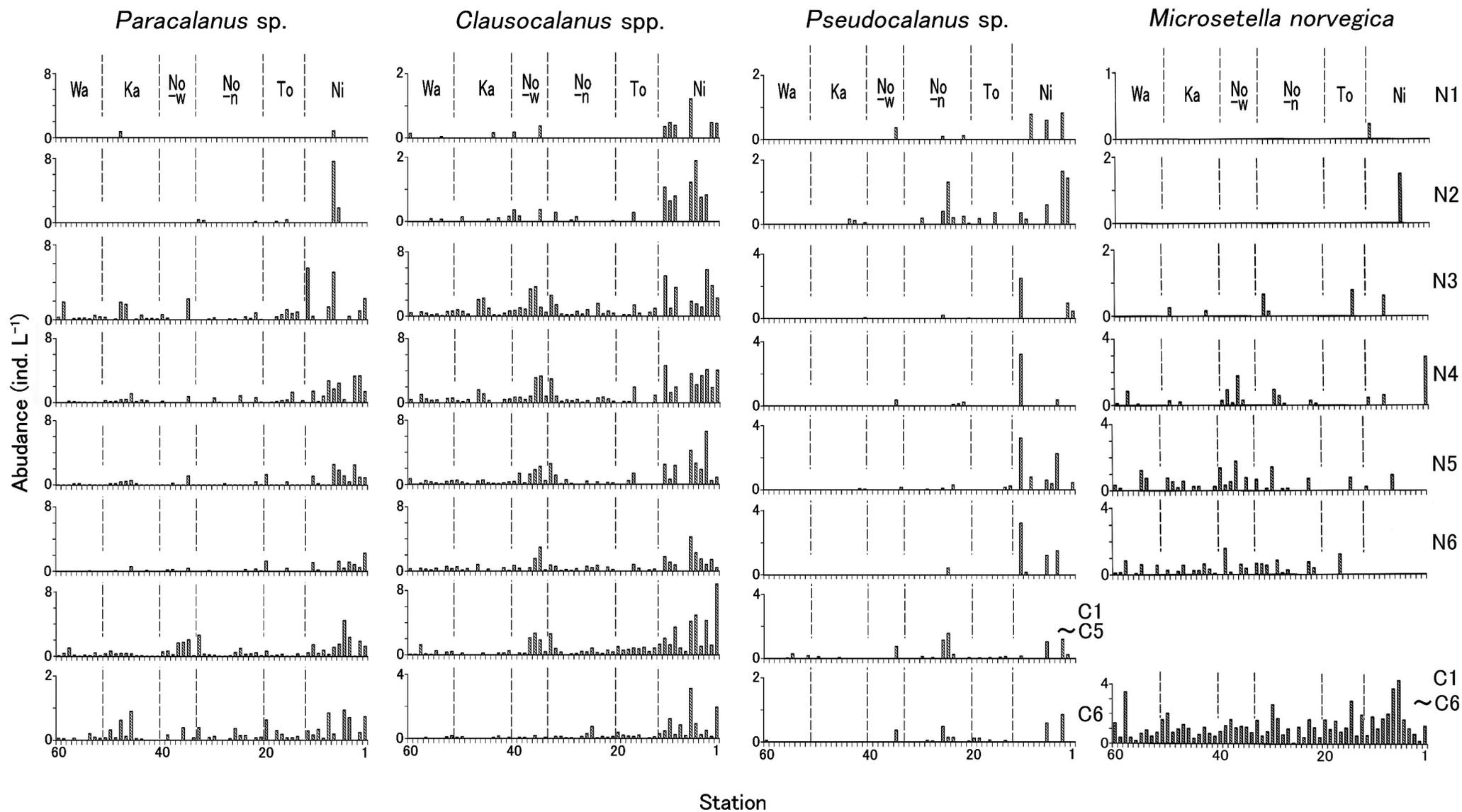


Fig. 5-4. *Paracalanus sp.*, *Clausocalanus spp.*, *Pseudocalanus sp.* and *Microsetella norvegica*. Horizontal distribution of naupliar stages (N1 ~N6), copepodids (C1~C5) and adults (C6) at each station (St. 1~60) around the Noto Peninsula, central Japan Sea during May 2005. Note that copepodids and adults were combined for *M. norvegica*. For abbreviations of regions, see Fig. 5-1.

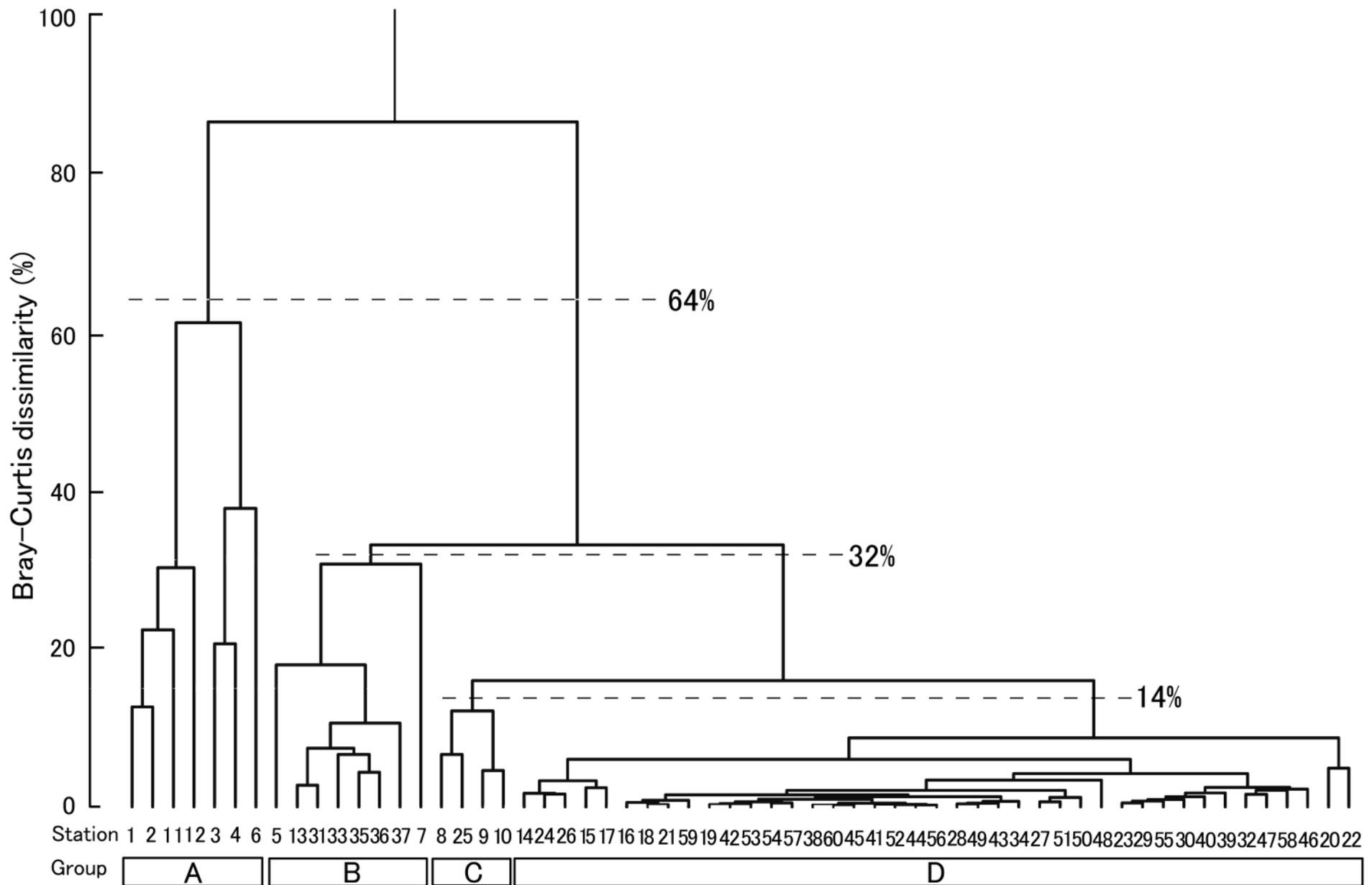


Fig. 5-5. Cluster diagram of sampling stations by Bray-Curtis dissimilarity index (%) based on abundance of naupliar stages of copepods around the Noto Peninsula, central Japan Sea during May 2005. Four station groups (A–D) were identified at 14%, 32% and 64% dissimilarity indices (dashed lines).

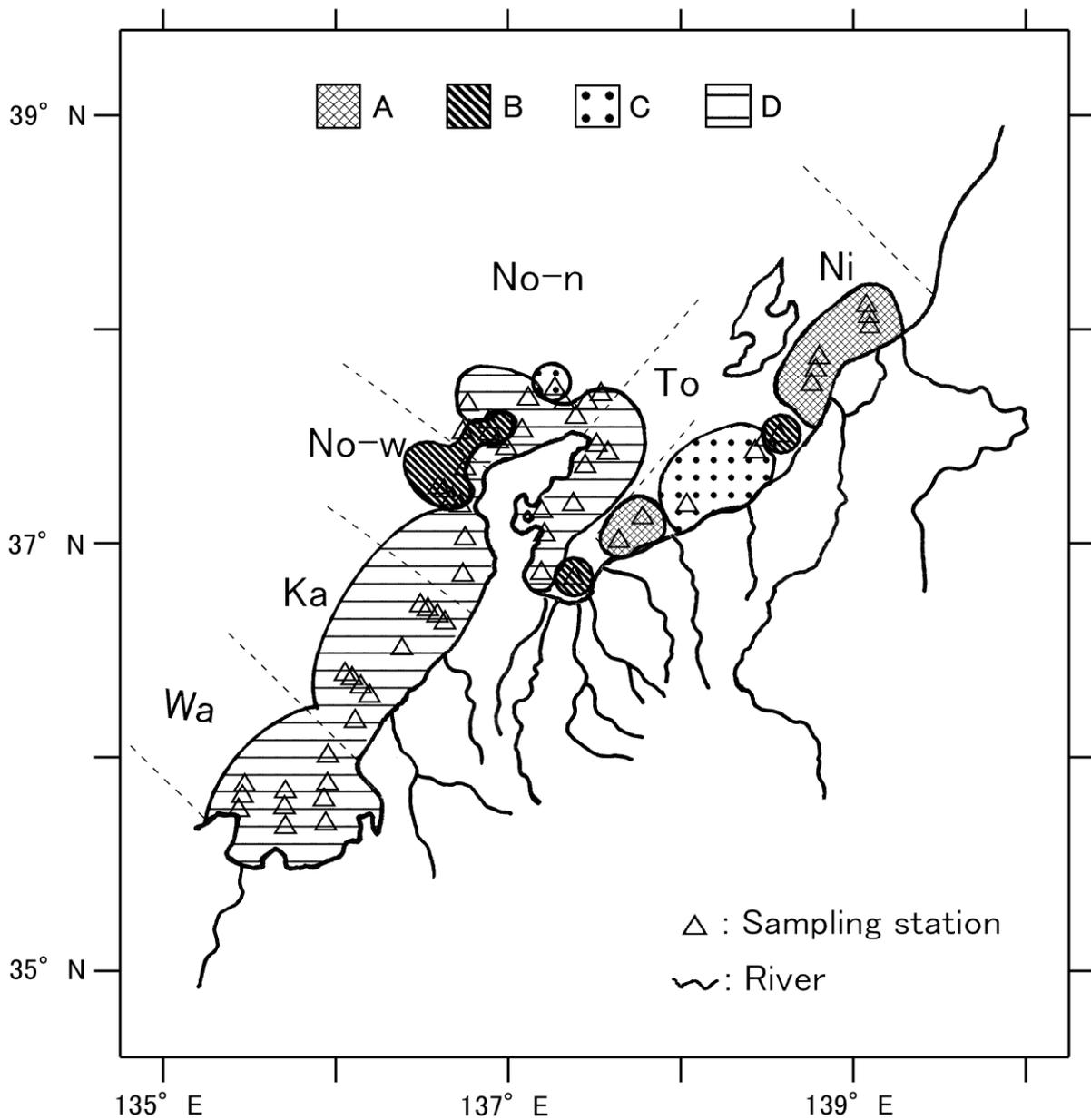


Fig. 5-6. Horizontal distribution of four station groups (A–D) identified by cluster analysis based on abundance of naupliar stages of copepods around the Noto Peninsula, central Japan Sea during May 2005 (cf. Fig. 5-5). For abbreviations of regions, see Fig. 5-1.

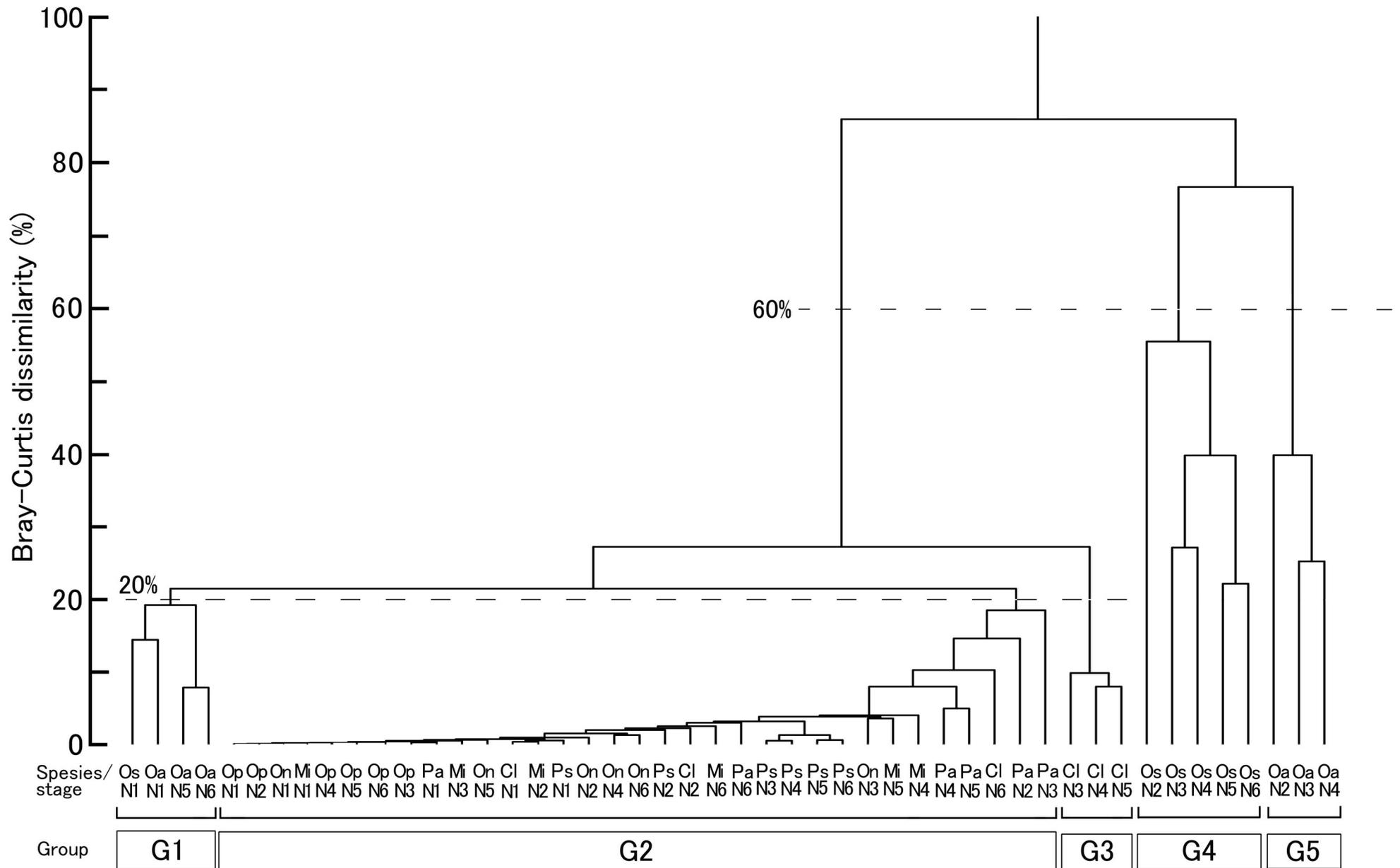


Fig. 5-7. Cluster diagram of naupliar stages of copepods by Bray-Curtis dissimilarity index (%) based on abundance of naupliar stages of eight dominant copepods around the Noto Peninsula, central Japan Sea during May 2005. Five species groups (G1-G5) were recognized at 20% and 60% dissimilarity indices (dashed lines). Oa: *Oithona atlantica*, On: *Oithona nana*, Op: *Oithona plumifera*, Os: *Oithona similis*, Pa: *Paracalanus* sp., Cl: *Clausocalanus* spp, Ps: *Pseudocalanus* sp., Mi: *Microsetella norvegica*. N1~N6: naupliar stages 1 to 6.

## Current [1 m]

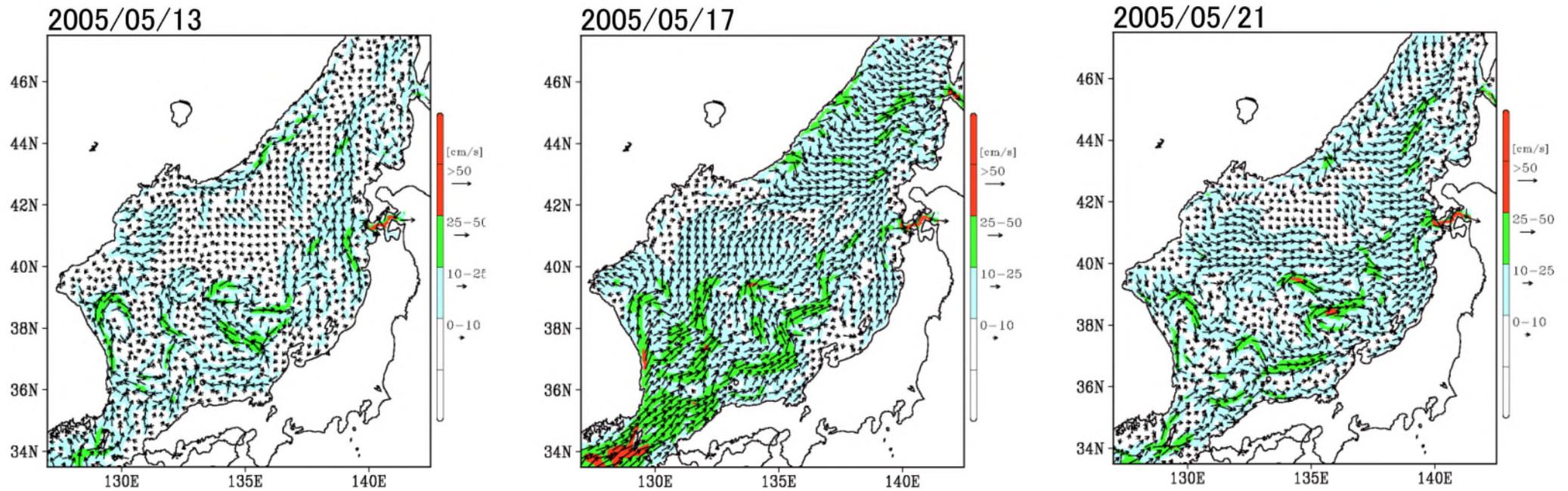


Fig. 5-8. Horizontal distribution of current flow at 1 m depth in the Japan Sea during study period (13–21 May 2005). All these images are derived from Japan Sea data assimilation experiment (JADE2) of the Japan Sea National Fisheries Research Institute.

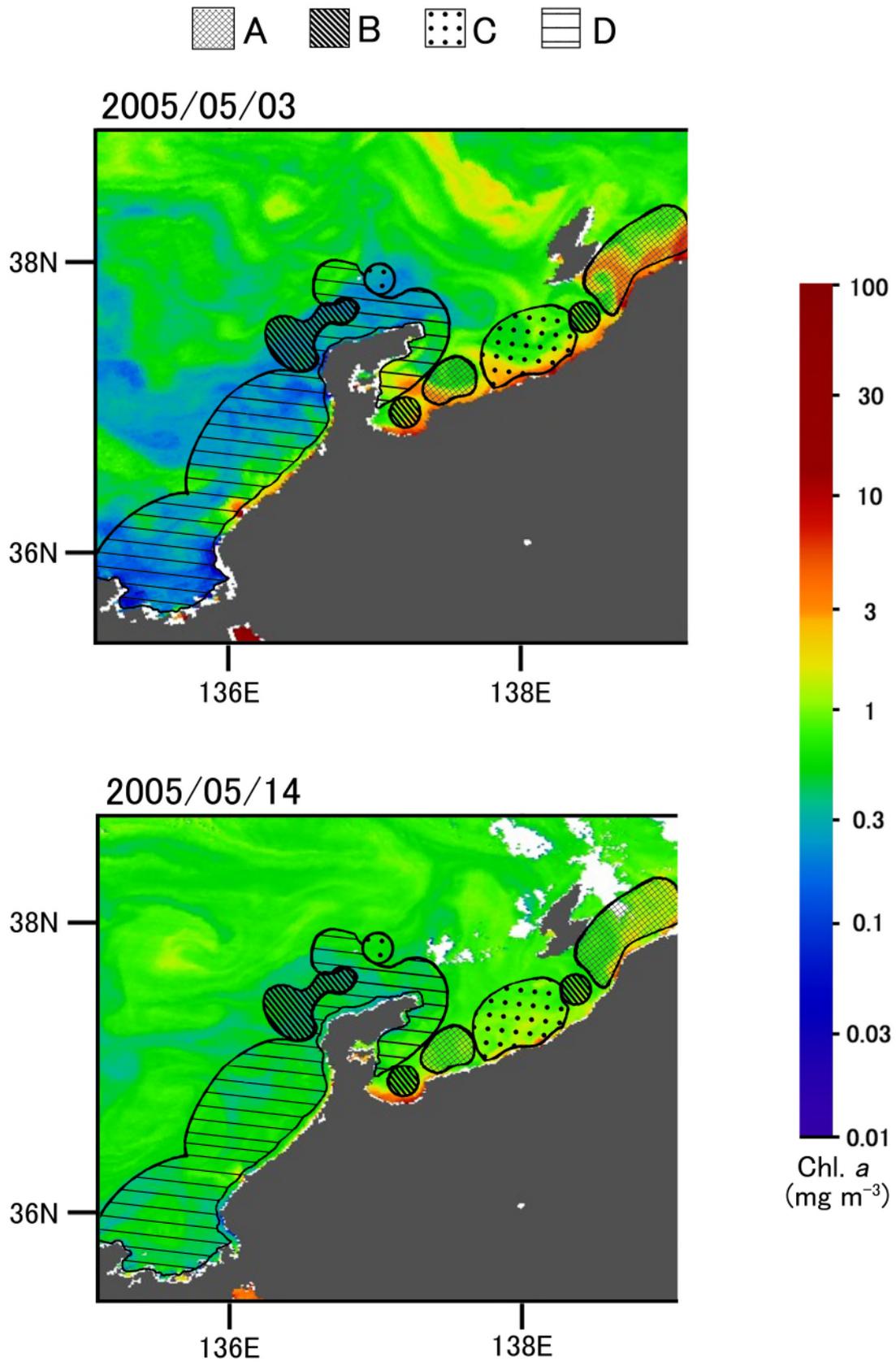


Fig. 5-9. Horizontal distribution of Chl-*a* concentration ( $\text{mg m}^{-3}$ ) of the study area in 3 and 14 May 2005. All these images are derived from JAXA/Tokai University. Horizontal distribution of four station groups (Fig. 5-5) is also shown for each panel.

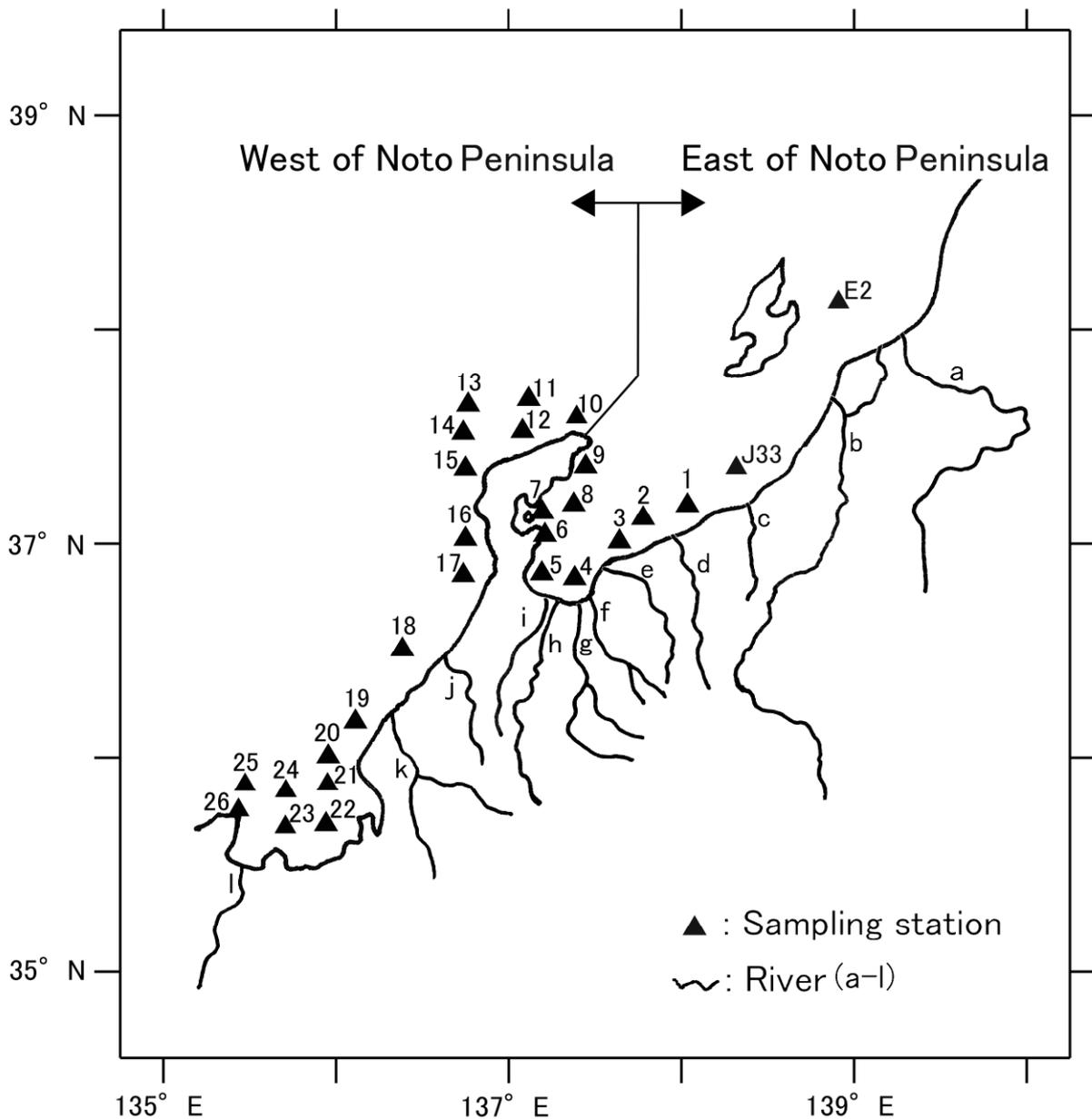


Fig. 6-1. Location of the sampling stations on Japanese anchovy larvae along the coast of Japanese Sea during April-June 2006 and 2007. From geographical location, stations were divided into two regions: west of Noto Peninsula (WoN: Sts. 10-26) and east of Noto Peninsula (EoN: Sts. E2, J33, 1-9). Major rivers are also shown: a; Agano River, b; Shinano River, c; Seki River, d; Hime River, e; Kurobe River, f; Joganji River, g; Jintsu River, h; Shou River, i; Oyabe River, j; Tedoru River, k; Kuzuryu River, l; Yura River.

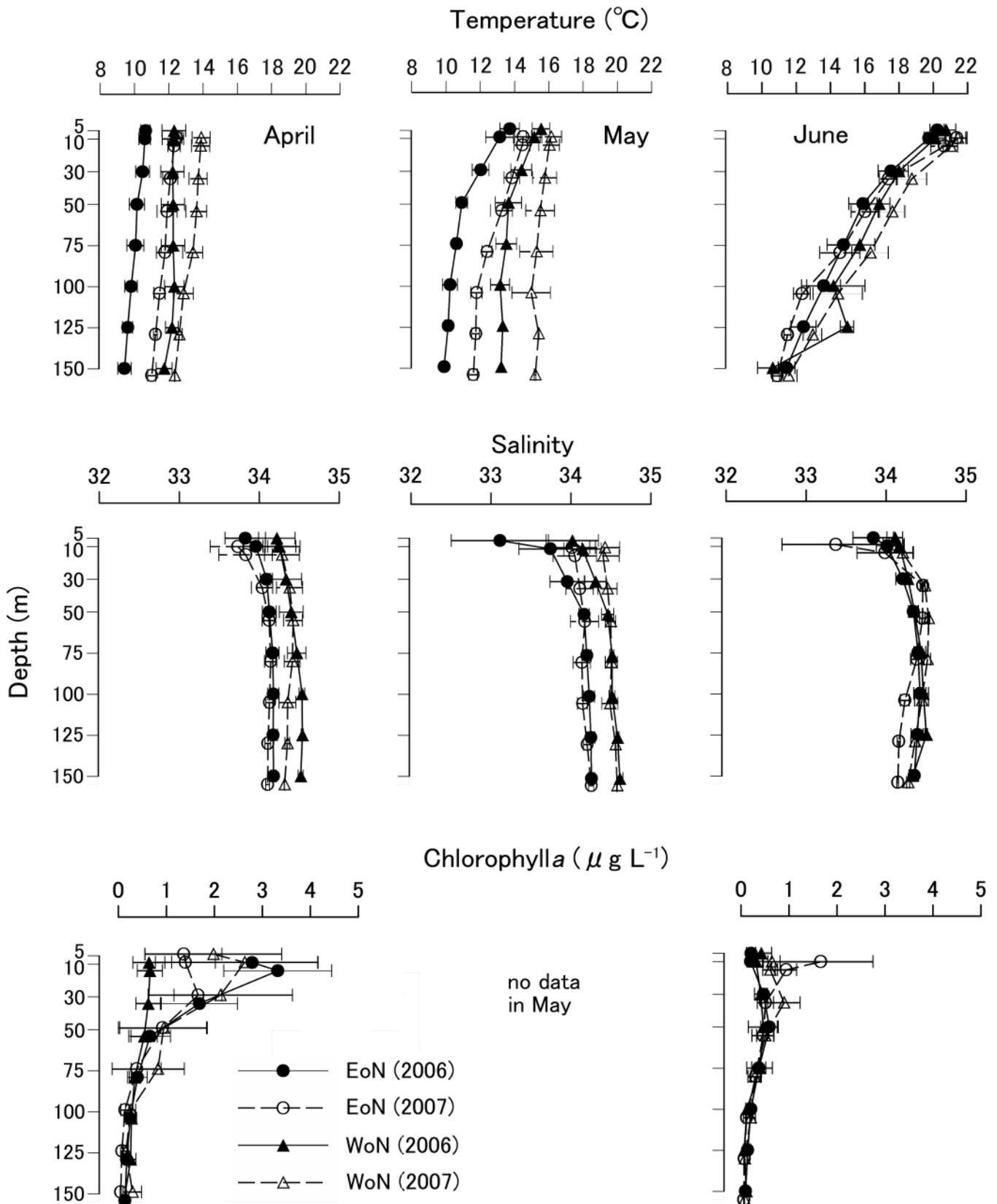


Fig. 6-2. Vertical profiles of temperature (upper), salinity (middle) and chlorophyll *a* (lower) at west of Noto Peninsula (WoN) and east of Noto Peninsula (EoN) during April to June 2006 and 2007. Symbols and bars indicate means and standard deviations, respectively.

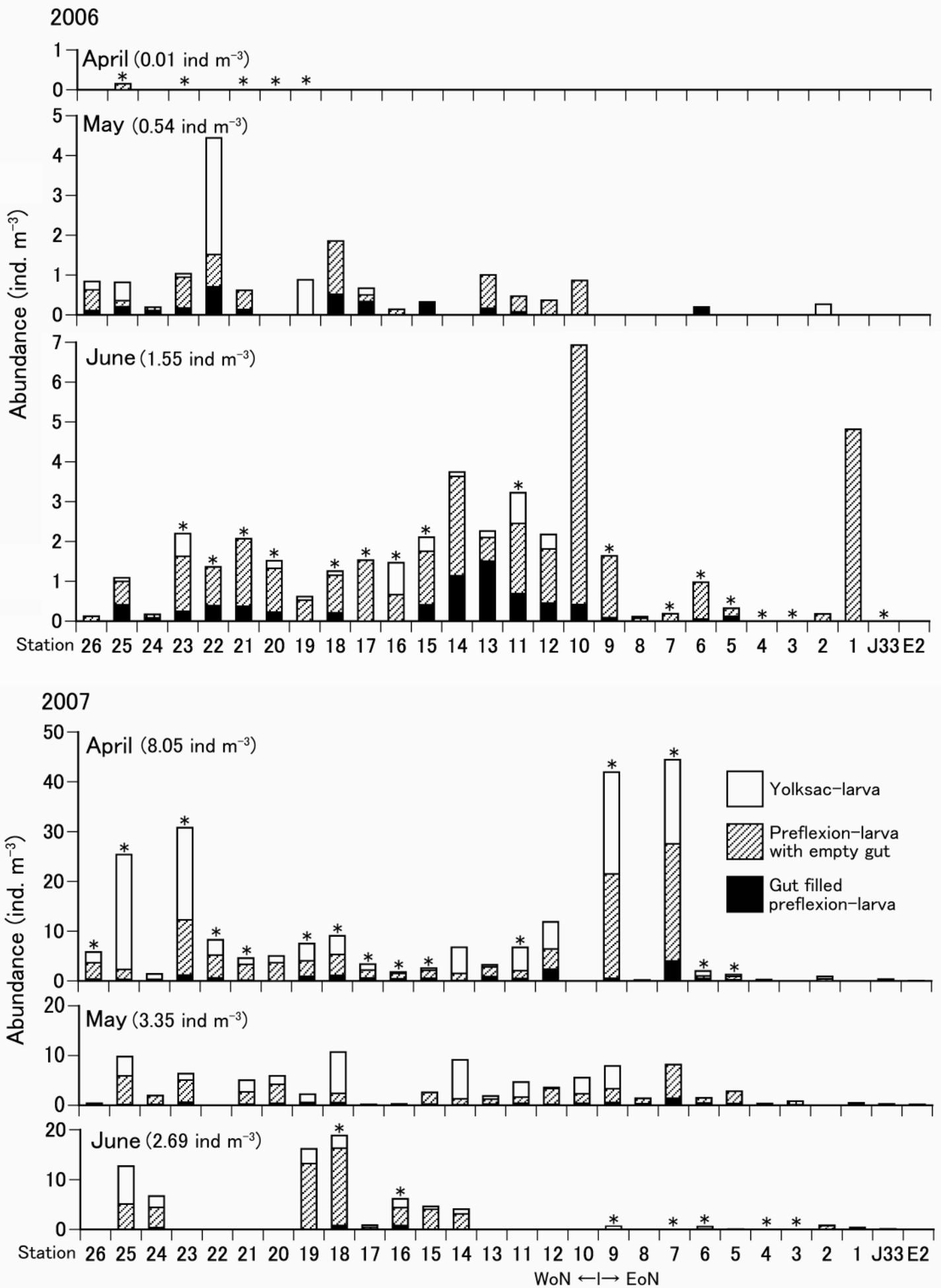


Fig. 6-3. Horizontal changes in abundance of Japanese anchovy larvae: yolksac-larva, preflexion-larva with empty gut, gut filled preflexion-larva in the west of Noto Peninsula (WoN) and east of Noto Peninsula (EoN) during April-June 2006 and 2007, which evaluated by NORPAC net samples. Asterisks indicate stations with Bongo net samplings were also conducted. For gut filled post-larva, specimens were used for gut content analysis.

2006

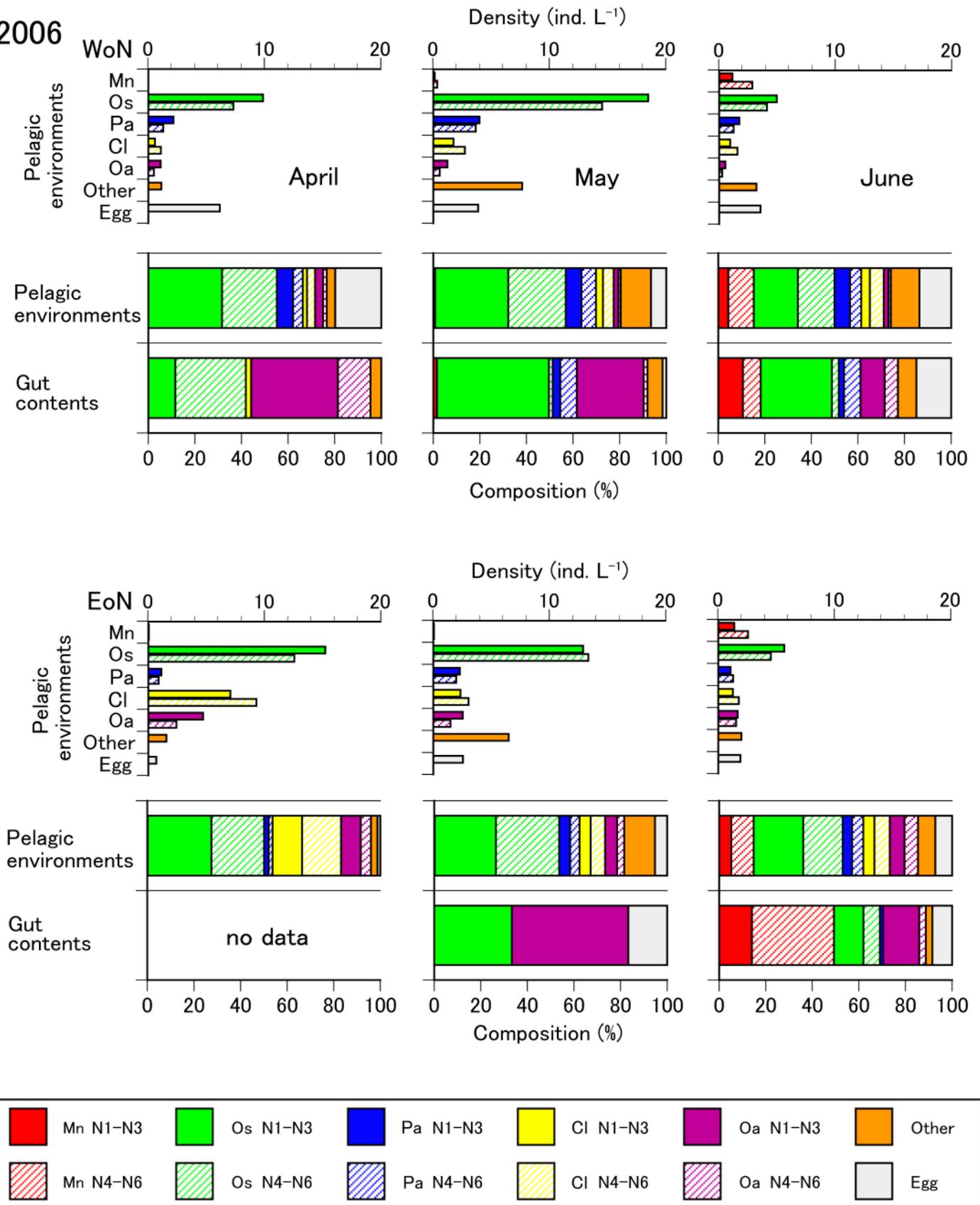


Fig. 6-4. Mean density of copepod nauplii and others in the pelagic environments and their composition in the pelagic and gut contents of Japanese anchovy larvae collected at west of Noto Peninsula (WoN, upper) and east of Noto Peninsula (EoN, lower) during April to June 2006. Mn: *Microsetella norvegica*, Os: *Oithona similis*, Pa: *Paracalanus* sp., Cl: *Clausocalanus* spp., Oa: *Oithona atlantica*, Other: other copepod nauplii, Egg: copepod eggs.

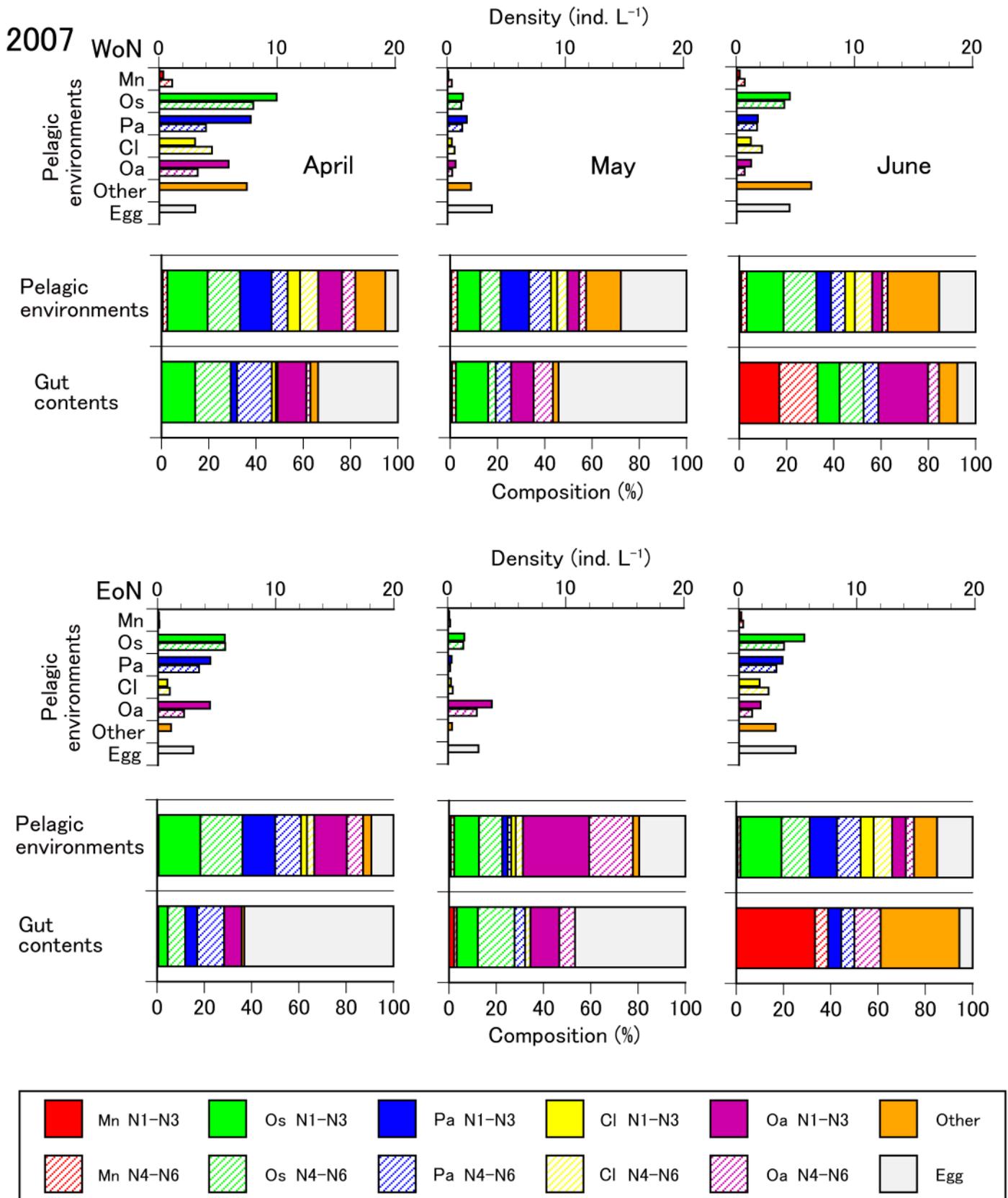


Fig. 6-5. As in Fig. 6-4 but for 2007.

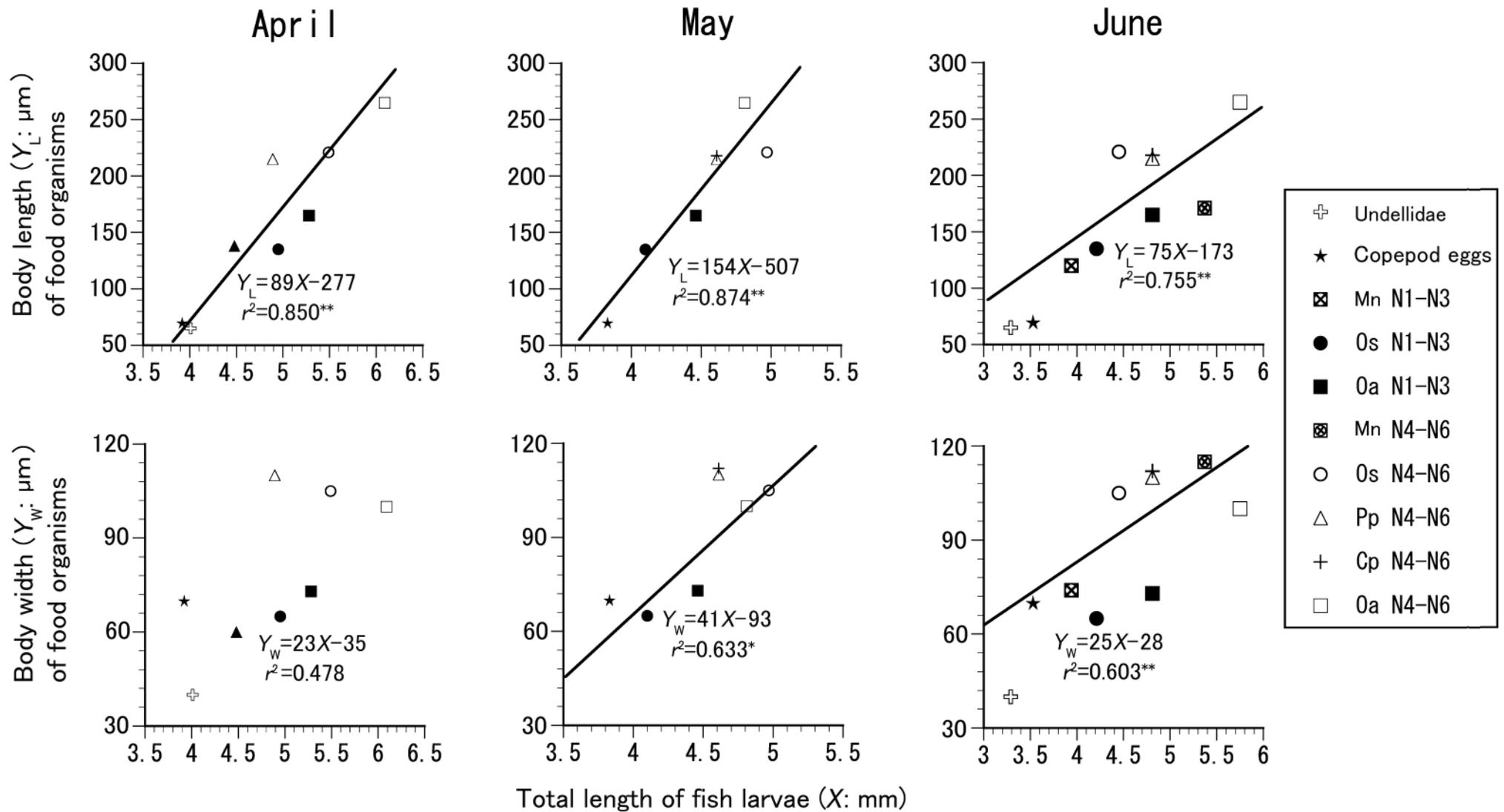


Fig. 6-6. Relationships between mean body sizes (upper: length, lower: width) of prey diet organisms and mean total length of predatory Japanese anchovy larvae on each food along the coast of Japan Sea during April to June 2006 and 2007. For significant correlations, regression lines were shown. Mn: *Microsetella norvegica*, Os: *Oithona similis*, Oa: *Oithona atlantica*, Pp: *Paracalanus parvus* s.l., Cp: *Clausocalanus peregians* nauplii. \*:  $0.01 < p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ .

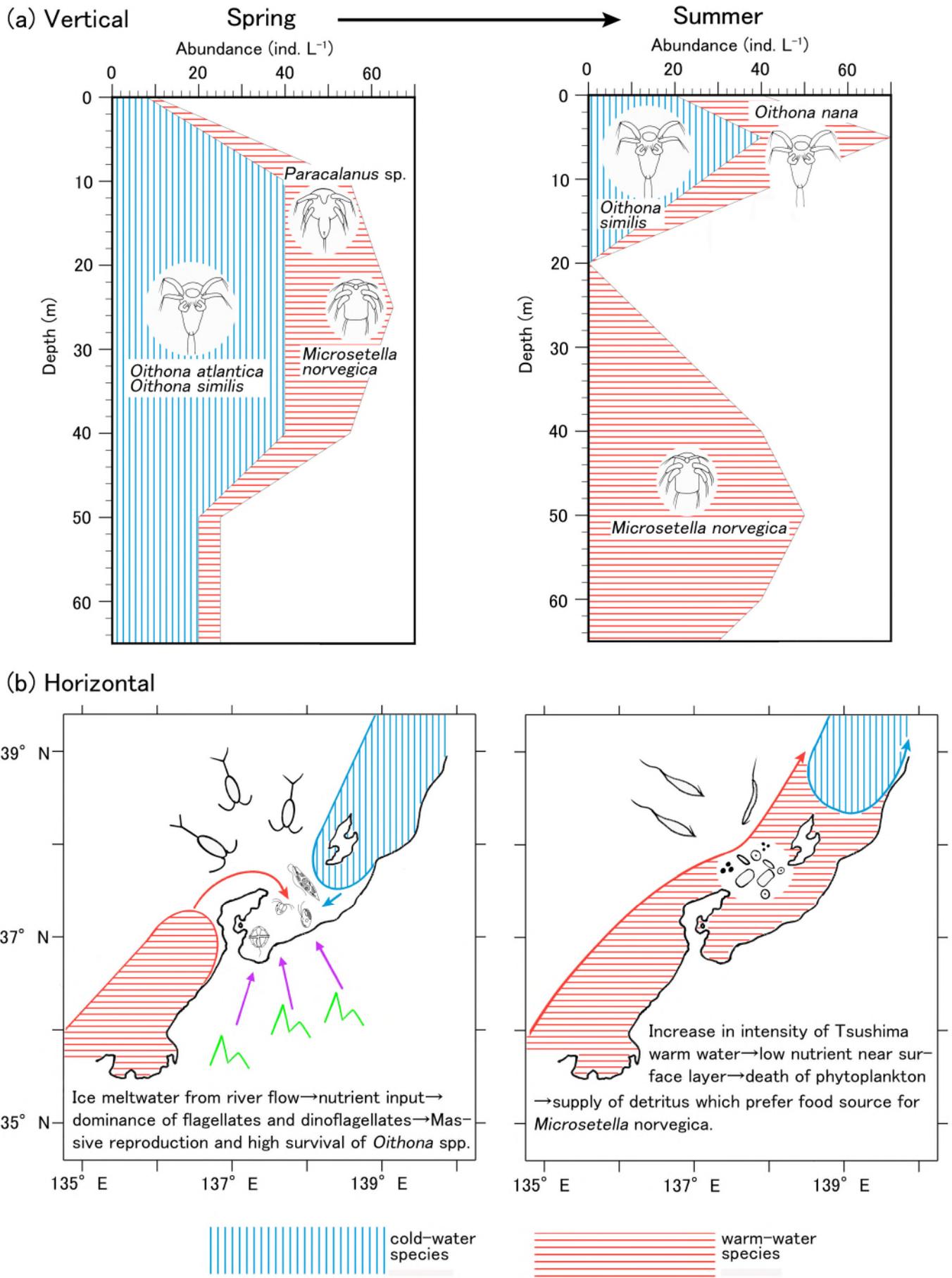


Fig. 7-1. Schematic diagram on vertical distribution (a) and horizontal (b) distribution of copepod nauplii around Toyama Bay during spring (left) and summer (right). Copepods are divided into cold-water species and warm-water species which showed with different patterns.