



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	北部北太平洋における毛顎類(肉食性動物プランクトン)の生活史と経年変動に関する研究
Author(s)	西内, 耕
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(水産学)
Dissertation Number	甲第4957号
Issue Date	1999-12-24
DOI	https://doi.org/10.11501/3163855
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/51628
Type	doctoral thesis
File Information	000000349046.pdf



主論文

北部北太平洋における毛顎類
(肉食性動物プランクトン) の
生活史と経年変動に関する研究

西内 耕
平成11年

①

主 論 文

北部北太平洋における毛顎類
(肉食性動物プランクトン) の
生活史と経年変動に関する研究

西内 耕

平成11年

第Ⅰ章 序論	
Ⅰ-1. 北部北太平洋	1
Ⅰ-2. 毛顎類	3
Ⅰ-3. 北太平洋における毛顎類研究の現状	5
Ⅰ-4. 本研究の目的	5
第Ⅱ章 材料と方法	
Ⅱ-1. 動物プランクトン試料採集	7
Ⅱ-1-1. 生活史解析用試料	7
Ⅱ-1-2. 小・中規模時空間変動解析用試料	7
Ⅱ-1-3. 経年変動解析用試料	8
Ⅱ-2. 試料の処理	8
Ⅱ-3. 海洋環境データ	9
Ⅱ-4. 解析方法	9
Ⅱ-4-1. 出現個体数の算出	9
Ⅱ-4-2. 生活史解析	10
Ⅱ-4-3. 小・中規模空間変動解析	11
Ⅱ-4-4. 経年変動解析	12
第Ⅲ章 結果	
Ⅲ-1. 個体群構造と生活史	13
Ⅲ-1-1. 海洋環境	13
Ⅲ-1-2. 種組成	15
Ⅲ-1-3. 個体群構造	19
Ⅲ-1-3-1. 個体数の季節変化	19
Ⅲ-1-3-2. 鉛直分布	20
Ⅲ-1-3-3. 体長	25
Ⅲ-1-4. 生活史	28
Ⅲ-2. 小・中規模の時空間変動とその変動要因	32
Ⅲ-2-1. 海洋環境	32
Ⅲ-2-2. 種組成	32
Ⅲ-2-3. 個体数変動	35
Ⅲ-2-3-1. 採集精度	35
Ⅲ-2-3-2. 緯度分布	35
Ⅲ-2-3-3. 採集時間	36
Ⅲ-2-3-4. その他の変動要因	38
Ⅲ-2-4. 体長と成熟段階組成	38
Ⅲ-3. 経年変動とその機構	41
Ⅲ-3-1. 海洋環境	41
Ⅲ-3-2. 群集構造	51
Ⅲ-3-2-1. 群集構造	51
Ⅲ-3-2-2. 優占種の出現個体数	53
Ⅲ-3-2-3. 6月上・下旬間における変動	54
Ⅲ-3-3. 経年変動	55
Ⅲ-3-3-1. 水温と全動物プランクトンバイオマス	55
Ⅲ-3-3-2. 毛顎類	61
Ⅲ-3-3-2-1. 西部トランセクト	61
Ⅲ-3-3-2-2. 中央トランセクト	61
Ⅲ-3-3-3. 変動要因	67
Ⅲ-3-3-3-①. 生物・物理環境	70
Ⅲ-3-3-3-②. 成熟度	73
Ⅲ-3-3-3-③. 世代時間	73
第Ⅳ章 総合考察	
Ⅳ-1. 生活史の比較	76
Ⅳ-2. 小・中規模時空間変動	81
Ⅳ-3. 同一水系内での経年変動	87
第Ⅴ章 要約	99
第Ⅵ章 謝辞	101
第Ⅶ章 参考文献	102

第1章 序論

1-1. 北部北太平洋

北太平洋の表層循環には低緯度海域に高気圧性（時計回り）の中央北太平洋循環と高緯度海域に低気圧性（反時計回り）の亜寒帯循環がある。亜寒帯循環は東西北太平洋の2つの循環系、西部亜寒帯循環とアラスカ循環、更に北太平洋の縁辺海であるベーリング海のベーリング海循環、オホーツク海のオホーツク循環の4つの副循環系からなっている（Fig. 1 a）。アラスカ循環を駆動しているアラスカ海流系はアリューシャン列島の南縁を西流しつつベーリング海に流れ込む。ベーリング海で卓越する低気圧性のベーリング循環からは、東カムチャッカ海流がカムチャッカ半島東岸を南下し、オホーツク海からの海水の影響を受けて西岸境界流である親潮となる。親潮は西部亜寒帯循環を駆動しつつ北海道東南沖において日本東岸沿いを北上する黒潮（暖流）とぶつかり、混合しながら北緯40度付近を東流し亜寒帯海流系を形成し、アメリカ大陸西岸で北上して、アラスカ循環の起源となっている。また、一部は南下し、カリフォルニア海流となっている。

亜寒帯循環は前述のように幾つかの海流系によって形成されているわけであるが、近年亜寒帯北太平洋における東西2つの循環系において海洋生態系の解明に向けて多くの研究が行われ、アラスカ循環では春期に一次生産は高くなるが（例えば、Martinら 1989；Welschmeyerら 1991）、亜寒帯北大西洋で一般に見られるような植物プランクトンのブルーミングは観察されず（Parsons & Lalli 1988）、その低クロロフィル状態は、植物プランクトンの生長に必要な微量元素である鉄不足（Martinら 1989；Coale 1991）、動物プランクトンによる大きな摂食圧（Frost 1987；Welschmeyer 1991）の何れか、またはこの2つの要因を合わせたもの〔大型の植物プランクトンは鉄制限を受け、小型の植物プランクトンは摂食圧を受ける（Boydら 1996）〕で説明されている。一方西部亜寒帯循環では、春に珪藻を中心とした植物プランクトンの顕著なブルーミングが発生することが知られている。その原因としては、西部亜寒帯循環ではアラスカ循環よりも密度躍層の形成時期が早く、植食性動物プランクトンが増加する前に一次生産を高めることができることや、植物プランクトンの主構成要素である珪藻の細胞サイズが前者では後者

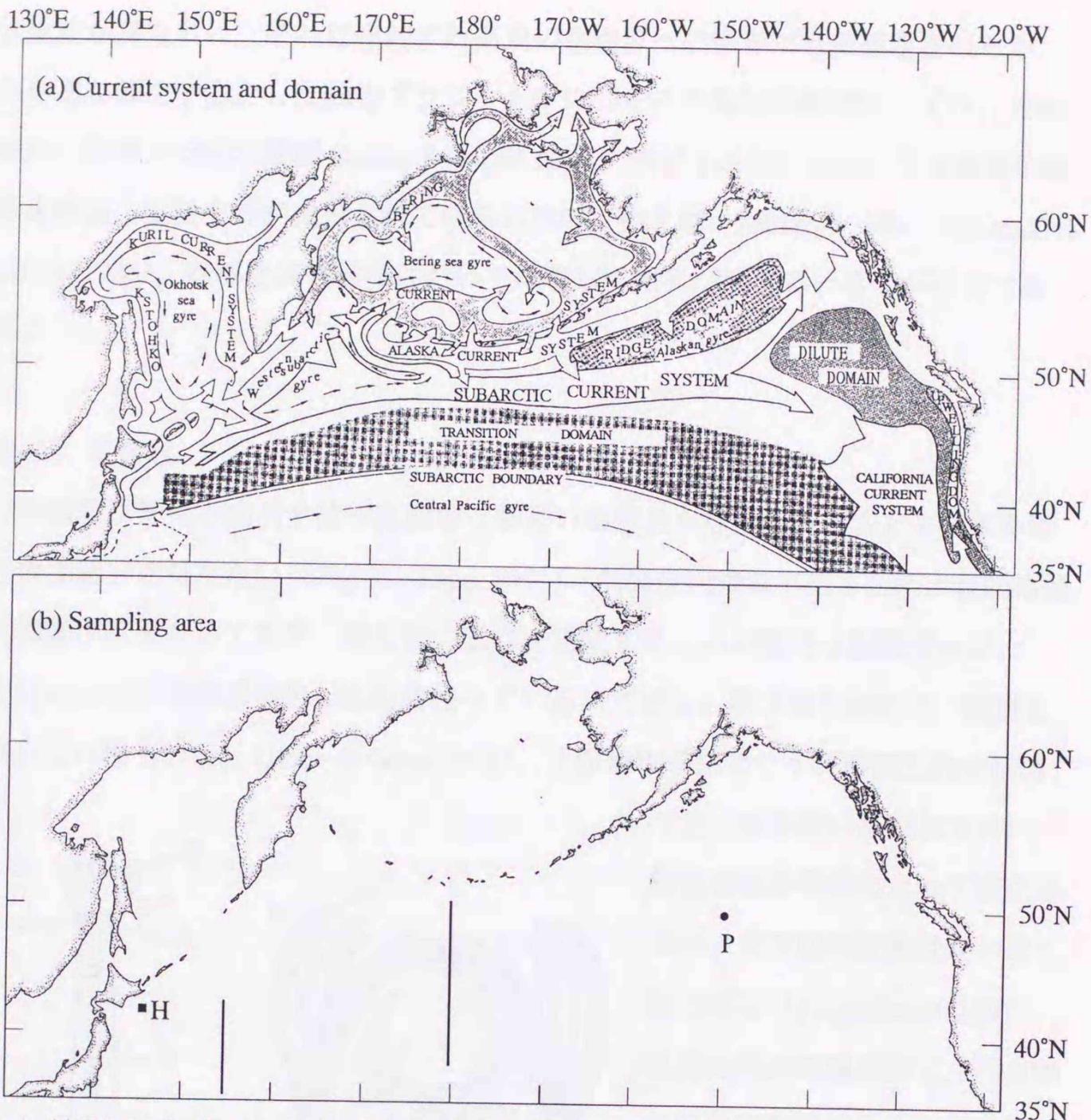


Fig. 1. (a) Schematic diagrams indicating extent of domains and current systems in the subarctic Pacific Region (redrawn from Favorite et al. 1976; PICES Annual Report 1993); (b) the transects at which the plankton samplings were carried out on the Oshoro Maru cruises (along 180° longitude) and the Hokusei Maru cruises (along 155° longitude) in the summers of 1979 through 1997 and 1992 through 1997, respectively. Site H and Station P denote locations where life cycle studies of chaetognaths have made in the present study and Terazaki & Miller (1986).

よりも大きいことなどが考えられている (Tadokoro & Sugimoto 1997). また、一次生産性 (単位クロロフィル量当たりの一次生産) は、アラスカ循環よりも西部亜寒帯循環の方が低く、植物プランクトン群集の種組成が異なる可能性が指摘されている (Shiomoto & Ishida 1998).

以上のように、一次生産を制御するメカニズムとして、物理化学的海洋環境、摂食者である動物プランクトンとの相互作用、および植物プランクトンの出現種組成等が東西の循環系間で異なっている事を示唆する結果が集積しつつある。一

次生産が異なれば、それに連結する高次の生物群への影響が当然想定されるが、かいあし類を中心とした動物プランクトンに関する生態学的研究は、アラスカ循環内に位置する海洋観測 Station P (北緯 50 度, 西経 145 度) において主要種の個体群動態, 生活史等が報告されているものの (例えば, Millar ら 1984 ; Terazaki & Millar 1986), 西部亜寒帯循環においては著しく知見が欠けているのが現状である。

1-2. 毛顎類

毛顎類は顎毛と歯列を持った頭部と細長い躯体からなり, 消化管と生殖巣を除き内部器官を持たない (Fig. 2, Kapp 1991). 活発な肉食者であるため比較的複雑な神経構造を有しており, 餌生物の動きを認知するための精巧な振動受容器と, 種によって多様な構造をした目を持っている (ただし, 眼色素を持たず, 視覚を有しない種もある) (Bone & Goto 1991). 毛顎類は多様なサイズの餌生物を捕獲

でき, 餌生物の種類は水柱内の餌生物量や季節によって変化するが, 主要な餌生物はかいあし類である (Feigenbaum 1991). 雄性先熟の雌雄同体で, 基本的には他家受精であると考えられており, その成長過程において形態変異を行わず, 直達成長である (Pearre 1991).

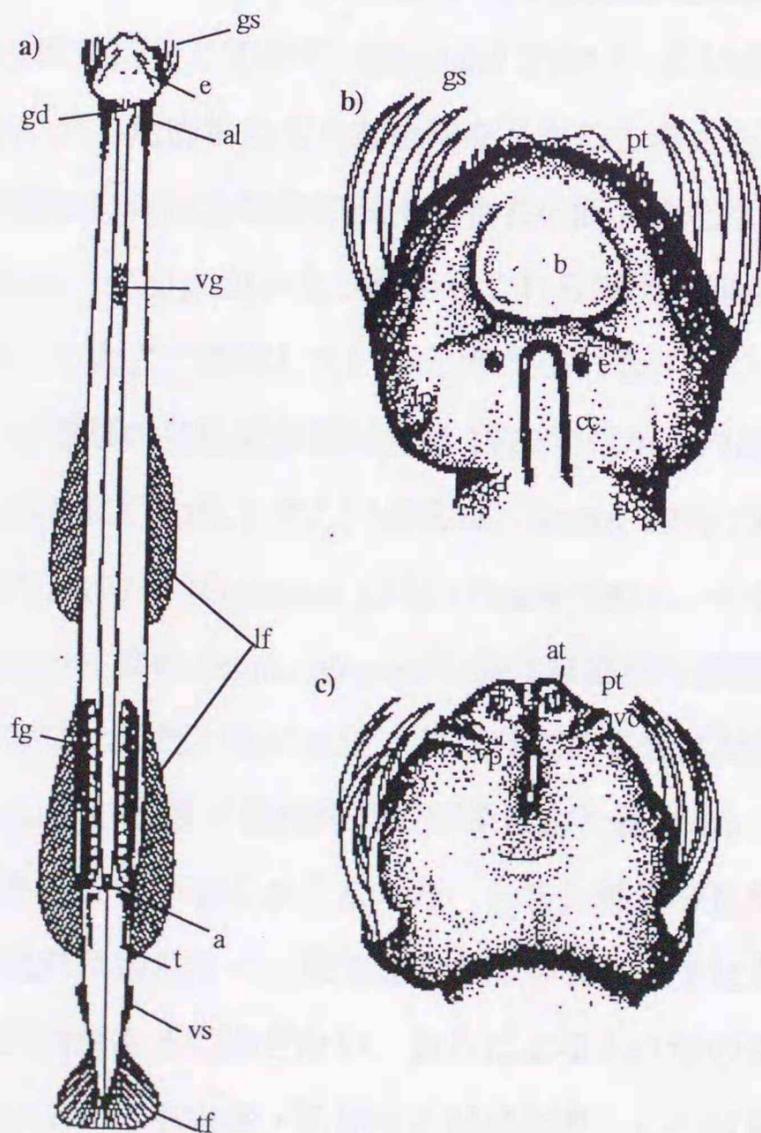


Fig. 2. Schematic diagram of Chaetognath (Sagitta); a) over view, b) head, dorsal view, and c) head, ventral view. a, anus; al, alveolar tissue; e, eye; fg, female gonad; gd, gut diverticle; gs, grasping spines; lf, lateral fin; t, testis; tf, tail fin; vg, ventral ganglion; vs, seminal vesicle; at, anterior teeth; b, brain; cc, corona ciliata; h, hood; lp, lateral plate; m, mouth; p, apical pit; pt, posterior teeth; vo, vestibular organ; vp, vestibular pit. Redrawn from Kapp (1991).

毛顎類を最初に記載したのは Slabber (1778) であり、彼は sea worm, arrow worm, または Sagitta と呼んだ。当初からこの動物群が系統分類学上どの位置に属するのかわかり不明であり、現在においてもこの点は明らかとはなっていない。毛顎類の形態学、行動学、生態学、生物地理学、分類学に関しては、Bone ら (1991) が総述している。

毛顎類は、海底から沿岸、外洋まで、あらゆる海洋環境中から発見されており、現在、世界で 115 種 (Bieri 1991)、太平洋で 40 種以上 (Pierrot-Bults & Nair 1991)、日本周辺海域では 30 種 (日本産海洋プランクトン検索図説 1996) が報告されている。また、毛顎類は沖合域に出現する動物プランクトン群集中でかいあし類に次いで優占し、世界中の海洋において毛顎類生物量はかいあし類生物量の 10~30% と見積もられている (Ryther 1969; Reeve 1970)。夏期の北部北太平洋やベーリング海では表層から深層まで、動物プランクトン湿重量の 10% 程度を占める事が報告されている (Kotori 1972)。近年、毛顎類の肉食者としての役割が注目されており、例えば南極海では *Eukrohnia hamata* が 1 日にかいあし類現存量の 0.2% を捕食しており (Øresland 1995)、かいあし類の生産が停滞する冬期間にはかいあし類群集に大きな影響を与えられている (Øresland 1990, 1995)。毛顎類自体は魚類等の高次捕食者の餌生物となっていることから (David 1955; Reeve 1966)、かいあし類からこれら高次の捕食者へエネルギーを輸送する仲介者として大きく貢献していると考えられる。

毛顎類の生活史研究は特に 1970 年代から内湾・沿岸域に分布する種を対象として活発に行われてきた (例えば、Reeve 1970; Jakobsen 1971; Sameoto 1971, 1972, 1973; Nagasawa 1972; Pearre 1973)。その中で Sameoto (1971) は St. Margaret 湾の *Sagitta elegans* の個体群動態を詳細に調べ、水温と世代時間との関係を定式化した。特に水温 - 世代時間の経験式は他の内湾、沿岸域に出現する *S. elegans* の水温 - 世代時間の関係によく適合し、水温が世代時間を制限する主要因であることが明らかとなった。一方、外洋域に分布する毛顎類の生活史に関する研究例は殆どなく、東部北太平洋の Station P における Terazaki & Miller (1986) の研究例があるに過ぎない。彼らによると外洋の毛顎類の生活史特性は同一種 (*S. elegans*) でも内湾・沿岸域とは異なり、これは遺伝的な相違や外部環境の相違

(餌条件, 水温など) によるものと考えられる.

1-3. 北太平洋における毛顎類研究の現状

北太平洋における毛顎類の研究は Aida (1897) が三崎湾で毛顎類 12 種を報告したことから始まり, Michael (1911), Tokioka (1939, 1940), Thomson (1947) 等が毛顎類の分類, 地理的分布に関する研究の基礎を作った. その後, 地理的分布に関する研究は Bieri (1959), Alvariño (1964a, b; 1967a, b) 等により行われ, 彼らは毛顎類の分布が大西洋の毛顎類群集と同様に水塊の構造と良く対応していることを確認した. また, 鉛直分布に関しては Michael (1911; 1919) の報告に始まり, 1950 ~ 1960 年代に多くの研究が行われた (例えば, Kitou 1966; Kotori 1969). その結果, 毛顎類の鉛直分布が種あるいは成熟ステージによって異なることが明らかとなり, Alvariño (1964a) はその生息水深によって, 毛顎類を表層性種 (150-200m 以浅; *Sagitta elegans*, *S. minima* 等), 中深層性種 (200-1000m; *Eukrohnia hamata*, *E. bathypelagica* 等), 深層性種 (1000m 以深; *E. fowleri*, *S. macrocephala* 等) に分けた. また, *S. elegans* や *E. hamata* では成熟が進んだ個体ほど深層に分布する Ontogenetic vertical migration を行っている可能性が指摘されている (Kitou 1967; Terazaki & Marumo 1979). これらの研究は主として毛顎類の北太平洋での地理的分布, 鉛直分布を明らかにしたと同時に, 動物プランクトン群集中でしばしばかいあし類に次いで優占することを確認したものであるが, 生活史や個体群動態に関する生態学的研究はこれまで殆ど実施されていない.

1-4. 本研究の目的

海洋生態系を理解する上で, そこに生息する生物の時空間的な変動を考慮することは重要である. 例えば動物プランクトンのパッチネスは魚類 (LeBrasseur 1969; Lasker 1975) やプランクトン食性の海産哺乳類 (Kawamura 1985) の生残に深く関連しており, 餌資源として重要であるだけでなく, 動物プランクトン自身の個体群動態や群集構造の研究に深く関わっている (例えば, Wiebe 1970; Cheney 1985 など).

このような背景から, 動物プランクトンの分布の変動に関する研究は数多く行

われており，新しい採集，観察機器と数理モデルの発達により，様々な時空間スケールでのプランクトンの分布特性が示されるようになり，水平方向に1～100 km 程度範囲では植物プランクトンの分布は水温などの物理環境の変動と良く一致して変動し，もっと小さいスケールではあまり変動しないものの，動物プランクトンの分布は大きなスケールよりも小さなスケールの方が変動しやすい傾向にあることや，亜寒帯域の動物プランクトン生物量の変動は冬の環境に影響を受け，その影響は周年通してみられるが，植物プランクトン現存量の変動は各季節の物理環境の影響を大きく受け，その影響は持続しないこと等が明らかになった（例えば，Mackas 1979；Colebrook 1986；Tsuda 1993；Abraham 1998）．これまでの研究において，採集機器の特性を知ることの重要性が指摘されており（Stommel 1963；Haury 1977），近年 Valiela（1995）はパッチネスの性質は観測の視点と空間スケールに依存しており，水塊の物性と生物の行動がパッチネスの形成には重要であるが，それは観測のスケールによってマスクされる可能性を指摘している．例えば，生物の濃密パッチが数センチのスケールで分布しても，数メートルのスケールで採集すれば，そのパッチネスは認識できない．水柱内のプランクトンの分布は陸上の生物群集とは異なり，実際に目で見るとは非常に困難であることが研究の隘路となっている．このように動物プランクトンの変動を調べるには様々な時空間スケールでの変動を調べる必要がある．

本研究は北太平洋亜寒帯域における毛顎類の生態学を大きく前進させる目的で，西部亜寒帯南西部の親潮域（Site H）で周年にわたる連続採集資料から優占種の個体群構造を解析し，それぞれの種の深度分布・生活史について考察した（1年規模，定点観測）（III-1）．毛顎類優占種について，個体数密度・成熟度組成の小・中規模時空間変動とそれに関わる環境要因について解析した（1日規模，数 km 規模）（III-2）．さらに，同一水系における毛顎類優占種について19年間の資料を用いて経年変動のパターンと，その機構について考察した（1～数年規模，数 100km 規模）（III-3）．

第II章 材料と方法

II-1. 動物プランクトン試料採集

II-1-1. 生活史解析用試料

生活史解析に必要な時系列試料の採集は北緯 41 度 30 分～42 度 30 分，東経 145 度～146 度で囲まれる海域 Site H（水深 2000～7000m）において 1996 年 9 月から 1997 年 10 月の期間に毎月 1～2 回の頻度で，計 15 回行った [Fig. 1 (b), Table 1]。動物プランクトンは原則として海表面～温度躍層，温度躍層～250m，250～500m，500～1000m，1000～2000m の 5 層を開閉式のネット（口径 60-cm，目合い幅 0.1-mm；河村 1968；Kawamura 1989）を鉛直曳して採集した。濾水量を推定するために，ネット開口部には濾水計（離合社製）を，到達深度を記録するためにネットのサスペンダーに TSK 深度距離計（鶴見精機工作所製）あるいは RMD 深度計（離合社製）を取り付けた。採集に関する資料は Table 1 にまとめた。

Table 1. Zooplankton sampling data in the Oyashio region, off southeastern Hokkaido (Site H). Asterisks and hyphens denote the success and failure of sampling, respectively. T.C. = depth of thermocline (in parenthesis is assumed one because of the lack of clear thermocline). Abbreviations of ships are Os: TS "Oshoro Maru"; Ho: TS "Hokusei Maru"; Hs: RV "Hokushin Maru"; Hk: R "Hokko Maru"; Ts: RV "Tansei Maru".

Sampling date	Time	T.C. (m)	Discrete sampling depth (m)					The maximum depth of sampling (m)	Vessel
			0-T.C.	T.C.-250	250-500	500-1000	>1000		
4 Sep. 1996	Night	30	*	*	*	*	*	1800	Os
19 Sep. 1996	Night	30	*	*	*	*	*	1500	Ho
2 Oct. 1996	Day	30	*	*	*	*	*	1500	Ho
8 Dec. 1996	Night	80	*	*	*	*	*	1700	Hs
13 Jan. 1997	Day	50	*		10-500		300-1700	1700	Hk
20 Feb. 1997	Night	(100)	*	*	*	-	-	500	Hs
17 Mar. 1997	Night	(100)	*	*	*	*	*	2000	Hk
11 Apr. 1997	Night	(100)	*	*	*	*	*	1500	Ho
7 May. 1997	Night	(100)	*	*	-	*	*	2000	Hk
4 Jun. 1997	Night	80	*	*	*	*	-	1000	Os
26 Jun. 1997	Night	20	*	*	*	*	*	2000	Ho
2 Jul. 1997	Night	40	*	*	*	*	*	2000	Ho
17 Aug. 1997	Night	80	*	*	*	*	*	2000	Os
26 Aug. 1997	Day	20	*	*	*	*	*	2000	Ts
5 Oct. 1997	Night	75	*	*	*	*	*	2000	Ho

II-1-2. 小・中規模時空間変動解析用試料

北海道大学練習船おしよる丸の第 69 次北洋航海において 1996 年 6 月 10～19 日間に 180 度線子午線に沿った北緯 37～51 度のトランセクト上の 29 定点で調査を行った (Figs 1 & 32)。動物プランクトン試料は濾水計を装着した双子型の

Norpac net (口径 45-cm, 側長 180-cm, 目合い幅 0.35-mm, Motoda 1957; Morioka 1965) を用いた水深 150m から海表面までの鉛直曳で採集した。29 定点中, 7 地点では更に 4 時間間隔で 5~6 回の採集を行った。それ以外にも 2 定点で通常の採集に加えて昼間あるいは夜間の採集を行い, 昼夜データとした。

II -1-3. 経年変動解析用試料

北部北太平洋の東経 155 度線 (西部トランセクト) と 180 度子午線 (中央トランセクト) に沿ったトランセクト上で調査を行った (Figs 1, 29 & 32)。中央トランセクトでの調査 (動物プランクトン採集と水温・塩分の測定) は北海道大学練習船おしよろ丸により 1979~1997 年の間毎年 6 月初旬から中旬にかけ北緯 37~51 度間を 0.5 度毎に行われた (19 年間のデータセット)。西部トランセクトでは北海道大学練習船北星丸により 1982~1991 年までは海洋環境測定のみが, 1992 年以降は海洋環境測定に加えて動物プランクトン採集が毎年 6 月の初旬 (1 次航海) と下旬 (2 次航海) の 2 回, 北緯 35 度~44 度間を 0.75 度毎に行われ, 両トランセクトでの調査は現在 (1999 年) も続行中である。本研究に用いたのは中央トランセクトの 1979~1997 年の 19 年間, 西部トランセクトの 1982~1997 年の 16 年間 (動物プランクトン試料は 1992~1997 年の 6 年間) のデータセットである。何れのトランセクトにおいても動物プランクトン試料は濾水計を装着した Norpac net (口径 45-cm, 側長 180-cm, 目合い幅 0.35-mm, Motoda 1957) を用い水深 150m から海表面までの鉛直曳で採集した。

全ての試料について, 採集時には繰り出したワイヤーの傾角を傾角板で測定し, 傾角が大きい時はネットリングが目的とする水深に到達する様に繰り出すワイヤー長を補正した。ネットの濾水量はそのリングに装着した濾水計の回転数より計算した。

II -2. 試料の処理

いずれの採集においても, 採集した動物プランクトン試料は直ちに 5% 中性ホルマリンで固定した。固定試料は陸上の実験室に持ち帰り, Site H の固定試料は 24 時間以上静置した後, 沈殿量 (ml) を測定し, 東経 155 度 (西部トランセク

ト) と 180 度線 (中央トランセクト) で採集した固定試料は元田式分割器 (Motoda 1959) を用いて二つの副試料に分割し, 片方の副試料は動物プランクトンの湿重量 (mg WW 1000m⁻³) を測定し, 残りの副試料は保存試料とした. Site H については全試料, 西部トランセクトと中央トランセクトについては保存試料 (1/2 サンプル) について実体顕微鏡下 (最大倍率 80 倍) で毛顎類をソートし, 種を査定した後種毎に計数した. ただし, 5 mm 未満の小型個体については実体顕微鏡下では種の査定が困難であったので, Nagasawa (1976) の方法に従い生物顕微鏡下 (倍率 800 倍) で目と眼色素の形態から種の査定を行った.

優占種の成熟段階は McLaren (1969), Sameoto (1973), および Zo (1973) らの基準に習って, 卵巣が無い個体をステージ 1, 発達途中の卵を保持しているが成熟卵は無い個体をステージ 2, 成熟卵を持つ個体をステージ 3 とした. これらに加え, *Eukrohnia bathypelagica* では卵巣が萎縮し, 抱卵部が崩れた個体を確認できたので, それらをスペントとして扱った. 生活史解析用試料と中央トランセクトの試料については, 優占した種の体長 (頭先から尾鰭を除いた尾部末端まで) を実体顕微鏡に装着した接眼マイクロメーターで 0.1 mm の精度で測定した.

II -3. 海洋環境データ

海洋環境パラメーターとして, 水温と塩分を動物プランクトン採集の直前あるいは直後に各定点で測定した. 1979 ~ 1983 年の中央トランセクト, 1982 ~ 1988 年の西部トランセクト上の各定点では, 基準層 (0, 10, 20, 30, 50, 75, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 500, 750, 1000, 1500, 2000-m) の水温と塩分を, 水温は転倒型水温計で, 塩分はナンゼン式採水器で採水した海水を Auto-Lab salinometer でそれぞれ測定した. 中央トランセクトでは 1984 年以降, 西部トランセクトでは 1989 年以降の測定には CTD (Neil Brown Mark III B) を使用した. 中央トランセクト (1979 ~ 1997 年) と西部トランセクト (1982 ~ 1997 年) の海洋学的データは全て既に公表されている (Hokkaido Univ. 1980 ~ 1998).

II -4. 解析方法

II -4-1. 出現個体数の算出

各採集層（中央トランセクトと西部トランセクトでは0～150m層，Site HではTable 1に示した5層）における毛顎類の個体数密度（ X ；individuals 1000m^{-3} ）はネットの開口部の中央部付近に装着した濾水計の針の回転数の読み取り値から以下の式を用いて計算した。

$$X = (\text{計数した毛顎類の個体数}) / [(R \text{ read} / R \text{ cal}) * \pi * r^2] * 1000$$

ここで $R \text{ read}$ は濾水計の読み取り値， $R \text{ cal}$ は濾水計のキャリブレーション値（回転数/m），そして r (m) はネットリングの半径である。ただし，西部トランセクトと中央トランセクトの試料は副試料（1/2分割）のみを計数しているため計数した個体数を2倍した。なお，Site Hでは鉛直区分採集を行っているため，鉛直区分採集層で欠測層が生じた場合はその採集日の前後における採集日の同一採集層の結果を平均して補間し，水柱当たり個体数（individuals m^{-2} ）は，各採集層の立方メートル当たりの個体数密度に曳網した深度を乗じ，その値を全ての採集層について積算して求めた。

II-4-2. 生活史解析

II-1-1. 生活史解析用試料に関して，優占した種はその世代時間を推定するためにコホート解析を行った。まず各採集日の体長組成データから主要な産卵期を推定し，産卵期とそれ以外の時期にわけて積算した。このようにして得られた積算ヒストグラムは幾つかの正規分布を示すコホートが混合しており，死亡率は一定であると仮定すると，その累積百分率を正規確率紙上にプロットした時の変曲点により各コホートを分解することが出来る（Omori & Ikeda 1984 参照）。

正規分布が複合した理論曲線は，

$$\hat{Y}_j = \sum_i \frac{a_i}{\sqrt{2\pi\sigma_i^2}} e^{-\frac{(x_j - \mu_i)^2}{2\sigma_i^2}}$$

で表すことが出来る。このとき， a_i ；コホート i の高さ， μ_i ；コホート i の平均体長， σ_i^2 ；コホート i の分散を示す。この理論式から求めた値 \hat{Y}_j と，実測値 Y_j との残差平方和，すなわち

$$J_{SS} = \sum_j (\hat{Y}_j - Y_j)^2$$

が最小となるような a_i , μ_i , σ_i を最小二乗法により求めた。計算には MS EXCEL Ver. 5.0 (Microsoft 社製) の Solver 機能を使用した。正規確率紙での変曲点の明確な判別が困難であった場合には以下に示す AIC を計算し、最もあてはまりが良いものを採択した。

$$AIC = 2 \sum_j \ln l_j + 2k, \left(l_j = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} e^{-\frac{(\hat{Y}_j - Y_j)^2}{2\sigma^2}} \right)$$

ここで、 l_j ; 残差平方, k ; パラメーターの自由度を示す。

最後に、この様にして求めた各コホートの時間的推移から世代時間を推定した。

II-4-3. 小・中規模空間変動解析

毛顎類の空間分布、時間的変動の解析にあたり、1回の曳網で得られた結果の精度(変動)を把握することは重要である。双子型ノルパックネットでの採集によって同時に得られた2試料を用いて採集された毛顎類個体数の差から種毎の変動特性を見積もった(本研究では小規模パッチネスと定義する)(II-1-2. 小・中規模時空間変動解析用試料)。本研究で使用した試料は副標本(1/2分割)のため、採集精度には分割による偏差も含まれているが、分割による偏差は同じ確率で起こると仮定し、今回の解析では考慮しなかった(Griffiths et al. 1984 参照)。

小規模パッチネスは同時に採集した2つの試料の片方をAサンプル、もう片方をBサンプルとすると、以下の式で求めた値の95%信頼限界で与えられる。

$$100 * |A-B| / [(A+B) / 2]$$

ここでA, BはそれぞれAサンプルとBサンプルの毛顎類の個体数密度である。この式によって得られた値のヒストグラムは低い値に偏っていたので、対数変換して正規分布に近づけ、その95%信頼限界上限値の常数への変換値を小規模パッチネスとした。

次に、南北分布の特性を把握するために Runs-test (Tate & Clelland 1957) を行い、その南北方向の分布の変動が、ある傾向を持っているのか、ランダムな性質を持つのかを判断した。続いて Kendall's 順位相関係数を計算し、一定のトレンドを持つのかどうかを検定した (Sokal & Rohlf 1995)。ここで、トレンドが存在したときには直線回帰によってトレンドを除去し、採集期間の総平均からの偏差を算出した。

最後に、個体数変動をコントロールしていると思われる環境要因を解明するために、ステップワイズ法を用いた重回帰分析を行った。独立変数としては採集地点、採集時間、全動物プランクトン・バイオマス、海表面と水深 150m の水温、塩分、密度および水温、塩分、密度躍層の深度と強度を用いた。水深 1m あたりの値の変化が最も大きかった水深を躍層の深度、その値を躍層の強度と定義した。解析には SYSTAT (SPSS Inc.) を用い、許容度 (tolerance) > 0.01, 有意水準 $p < 0.1$ を独立変数 (環境要因) の採択基準とした。重回帰モデルは以下の式で示され、全ての独立要因を当てはめてから基準に満たない変数を除去していく Backward 法で変動要因を推定した。

$$Y = a + b_1X_1 + b_2X_2 + \dots + b_nX_n$$

ここで a は切片, b_1, b_2, \dots, b_n はそれぞれの独立変数 (X_1, X_2, \dots, X_n) の係数を示す。

II -4-4. 経年変動解析

毛顎類群集の成熟段階組成を数値化して統計的に検定するために成熟度指数 (Maturity Index ; 以後 MI) を計算した (II -1 -3. 経年変動解析用試料)。例えば、ステージ 1 のみで占められている個体群の MI は 1 (1×1)、ステージ 1 とステージ 2 がそれぞれ 50 % を占める個体群では 1.5 [$(1 \times 0.5) + (2 \times 0.5)$]、ステージ 3 のみでは 3 (3×1) となり、MI 値が大きい個体群は成熟度が高いと判断できる。

また、水温 (0 ~ 150m 水深の積算水温)、全動物プランクトン湿重量、毛顎類

個体数, MI の変動に有意な経年変動が存在するかを 2-way ANOVA によって検定し, 有意な年変動が認められたときにはその変動のランダム / 非ランダム性とトレンド解析のため, Runs-test を行い, Kendall's 順位相関係数を求めた. 次に相関分析を行い, 個体数, 成熟度指数と環境要因 (0-150m 積算水温, 全動物プランクトン・バイオマス, かいあし類個体数密度, サケ・マス類 CPUE) の関係を調べた. かいあし類個体数密度の資料は小針 (1999) の *Neocalanus* 属かいあし類のコペポダイト 5 期 (CV) のデータを参照し, サケ・マス類 CPUE 資料はおしよろ丸により 1979 年以来毎年夏季に中央トランセクト上の数地点で流し網により捕獲した漁獲データを用いた (Hokkaido Univ. 1980 ~ 1998). さらに, 各年次の成熟ステージ別個体数の交互相関をタイムラグ (最大 2 年) を設定して調べた.

第 III 章 結果

III -1. 個体群構造と生活史

III -1-1. 海洋環境

北太平洋において亜寒帯循環の西岸境界流として知られる親潮は, 千島列島沿いを南西方向に流れ, 本州北部の東岸に達した後北緯約 40° でその流れの方向を東に転ずる (Reid 1973 参照). 親潮は循環していく最中にオホーツク海系水, 津軽暖流系水および黒潮系水と混合しながらその海水の性質を変化させていく (Kono 1996). 親潮の転流域の南方は黒潮続流域となっており, 黒潮続流はその曲がりくねった流れのパターンによって親潮の南下流と転流の間に捕捉され, "暖水コア・リング" となる.

本研究の Site H は親潮の南下流の南部に位置する. 研究期間を通して, 表面水温は 2°C (1997 年 3, 4 月) ~ 18°C (1996, 1997 年の 9, 10 月) まで変化した (Fig. 3a). 塩分 33.0 ~ 33.3, 水温 3°C 以下で特徴づけられる親潮系水 (Ohtani 1971) は 1996 年 9, 12 月と 1997 年の 2 ~ 8 月の水深 150m 以浅で見られた (Figs 3 & 4). 4 ~ 12 月はより低塩分で季節的に暖められた水が水深 50m 以浅を覆った (おそらくはオホーツク海を起源にする水). 表面水温が 10°C 以上になったのは 1996 年の 9 ~ 11 月と 1997 年の 6 ~ 10 月であり, この時水温躍層は水深

20～50m に良く発達していた。水深 200m での水温（4℃以上）と 0～200m 層の塩分（33.5 以上）から判断した黒潮続流を起源とする暖水コア・リングの影響は、1996、1997 両年の 10 月と 1997 年 1 月に見られた (Fig. 4)。水深 200～1500m 層の水温・塩分は周年通してそれぞれ 2～3 度、33.5～34.5 の範囲で、あまり変化しなかった。

以上の結果をまとめると、Site H は時折暖水コア・リングの影響を受けた水が水深 200m 以浅に出現するが、全ての季節を通して低塩分で特徴づけられる親潮系水が水深 150m 以浅に存在し、春から秋にかけてはその上約 50m 層におそらくはオホーツク海を起源とする低塩分で高温の水が出現する、亜寒帯循環の影響を強く受けた海域といえる。

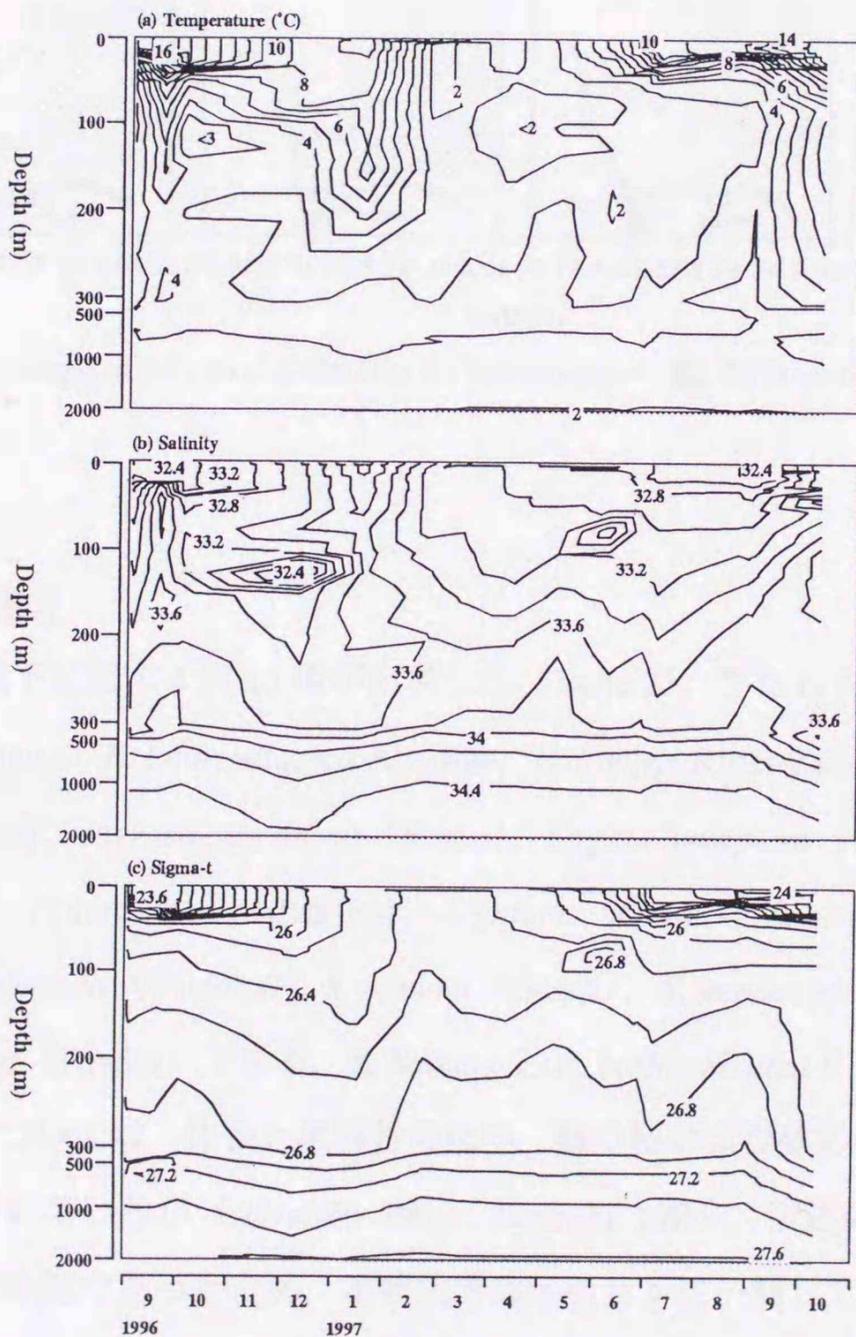


Fig. 3. Seasonal changes in vertical profiles of temperature (a), salinity (b) and sigma-t (c) at Site H in the Oyashio region. Note that depth scales are not even.

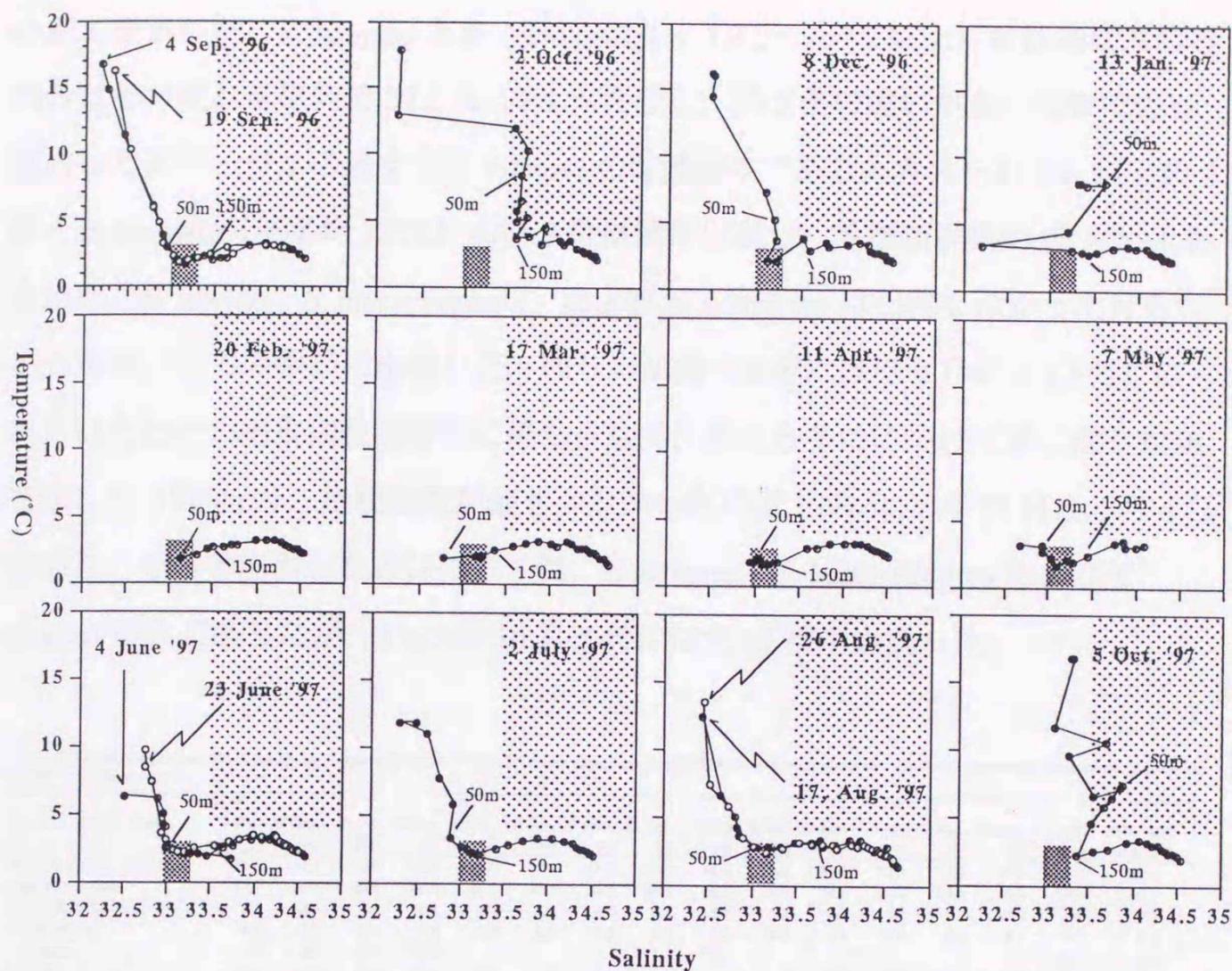


Fig. 4. Seasonal changes in T-S curves at Site H in the Oyashio region. ▨; the range of Oyashio water. ▩; the range of WCR.

III -1-2. 種組成

毛顎類は以下に記す 4 属 15 種が出現した (Table 2). すなわち, *Eukrohnia hamata* (Möbius), *E. bathypelagica* Alvariño, *E. fowleri* Ritter-Zahony, *Krohnitta subtilis* (Grassi), *Pterosagitta draco* (Krohn), *Sagitta hexaptera* (d'Orbigny), *S. lyra* (Krohn), *S. scrippsae* (Alvariño), *S. enflata* (Grassi), *S. elegans* (Verrill), *S. pseudoserratodentata* (Tokioka), *S. minima* (Grassi), *S. neodecipiens* (Tokioka) および *S. zetesios* (Fowler) である. *E. hamata* と *E. bathypelagica* の小型個体 (10 mm 未満) については, 体長と尾部長の比率, 鰭の幅および体の固さ等により識別できるとされているが (Alvariño 1962; Terazaki 1986), 後述のように本研究ではその識別は困難であったため, 本研究では区別せずに一括して扱った. *E. hamata* と *E. bathypelagica* のステージ 1 は, 年間平均で毛顎類群集の 44.8 % を占

め最も優占した。 *E. hamata* と *E. bathypelagica* (ステージ 2 以上) の群集に占める割合はそれぞれ年平均で 37.6 %, 7.1 % を示し, 約 5 倍の違いがあったので最も優占したステージ 1 の多くは *E. hamata* の若齢個体であると考えられる。以上の 2 種と *S. elegans* (年平均 7.0%) の計 3 種は周年出現し, 毛顎類群集の 95 % 以上を占めた。 *E. fowleri*, *S. macrocephala*, および *S. scrippsae* は出現しなかった月もあったが, 全ての季節に出現した。残りの 9 種の出現はほぼ 9 月から 12 月に限られていたため, 出現種数は春季に最も少なく, 秋から冬にかけて多くなる傾向を示した (Table 2)。出現種数が最も少なかったのは 1997 年 3 月 17 日と 6 月 4 日であり, その時出現したのは優占 3 種, *E. hamata*, *E. bathypelagica* および *S. elegans* のみであったが, 1997 年 10 月 5 日には全 15 種が出現した。

Table 2. Specific composition (%) of pelagic chaetognaths at Site H. "-" and "*" denote nil and less than 0.1% of abundance, respectively. Number in parenthesis below sampling date is the number of species occurred.

Species & maturity stage	1996		1997													1996 + 1997 mean, (15)
	4-Sep. (7)	19-Sep. (11)	2-Oct. (11)	8-Dec. (9)	13-Jan. (5)	20-Feb. (3)	17-Mar. (4)	11-Apr. (5)	7-May (4)	4-June (3)	23-June (8)	2-July (6)	17-Aug. (4)	26-Aug. (5)	5-Oct. (14)	
Stage 1 of <i>E. ham.</i> + <i>E. bathy.</i>	41.3	43.3	40.9	44.8	46.0	51.4	54.8	42.9	44.6	38.8	51.5	31.8	57.2	44.8	45.9	44.8
<i>Eukrohnia hamata</i> [†]	42.7	33.7	40.9	44.4	41.3	37.9	34.9	44.8	45.5	39.1	37.9	41.2	29.8	38.9	33.8	37.6
<i>E. bathypelagica</i> [†]	3.7	8.4	4.1	3.8	8.2	8.4	8.4	6.8	6.7	5.7	4.0	6.0	8.7	5.7	4.0	7.1
<i>Sagitta elegans</i>	8.6	5.8	10.2	2.5	4.2	2.3	0.8	5.2	2.6	16.4	3.3	17.9	2.1	6.8	0.5	7.0
<i>S. scrippsae</i>	-	5.5	0.7	1.0	-	-	-	-	0.5	-	*	*	-	-	11.3	1.4
<i>E. fowleri</i>	3.3	0.2	0.6	0.1	0.2	-	1.1	0.2	-	-	2.5	2.7	2.3	3.7	0.2	1.1
<i>S. minima</i>	*	1.2	1.5	2.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.6	0.5
<i>S. nagae</i>	0.3	1.4	0.5	0.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.8	0.3
<i>S. macrocephala</i>	*	0.1	0.3	*	0.2	-	-	0.2	-	-	0.6	0.4	-	*	0.2	0.1
<i>S. regularis</i>	-	-	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	*
<i>S. enflata</i>	-	-	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	*
<i>S. neodecipiens</i>	-	0.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	*
<i>S. zetesios</i>	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	*
<i>K. subtilis</i>	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-	*	*
<i>S. lyra</i>	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	*	*
<i>S. pseudoserratodentata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	*

†; abundance excluding stage 1

Figure 4 に示した T-S ダイアグラムからも分かるように, 本研究で採集海域とした Site H は低温低塩分で特徴づけられる親潮域に位置する。しかしながら, Site H の南東に広がる海域は黒潮と親潮が会う混合海域となっており, そのため, しばしば時計回りの暖水塊が分離され (暖水コア・リング), 近隣海域に長期にわたって滞留する。本研究期間では 1996 年 10 月, 1997 年 1 月, 10 月に暖水コア・リングの影響があり, 特に 1997 年 10 月は高温水が水深 300m 付近まで到達しており, 最も影響が強かったものと考えられる。毛顎類の種組成を見ても, 1997 年 10 月には調査期間中に出現した全種類が出現し, 特に *Sagitta minima* (Pierrot-Bults 1991) や本州周辺の沿岸水の指標種とされている沿岸性種の *S. nagae* (Kitou 1974) が他の時期に比べて多く出現した。このとき親潮域で優占した *S. elegans*,

Eukrohnia hamata, *E. bathypelagica* の主分布層は他時期の結果に比べて採集層にして1層分深くなっており, 暖水塊の影響を避けて分布深度を深くしたものと解釈できる。

本研究域で最も優占した *Eukrohnia hamata* と *E. bathypelagica* の分類学的問題点に付いて記す。 *E. bathypelagica* は *E. hamata* の近縁種として, Alvariño (1962) が北太平洋において記載し, その後, インド洋 (Alvariño 1964), アフリカ大陸南西海域 (Furnestin 1964), 大西洋 (Alvariño 1969), ベーリング海 (Alvariño 1972), チリ沖の南西太平洋 (Fagetti 1972), およびノルウェー海域 (Sands 1980) でその出現が記録されている。ノルウェー海 (Sands 1980) と北東部北太平洋 (Terazaki 1986) では *E. bathypelagica* の生活史の解明が試みられたが, ノルウェーでは小型個体が出現せず, 北太平洋では中間サイズの個体が出現しなかったため, その生活史は未だ明らかにはなっていない。Alvariño (1962) が記載した *E. bathypelagica* は, 脆弱で透明な体, 尾部隔壁部での体のくびれがないこと, 未成熟個体のコイル状にまいた卵巣, および相対的に長い尾部等の特徴を有する。これまでの *E. bathypelagica* の出現の記載は以上の形態的特徴に基づいて行われており, 本研究においても, これらの特徴を基に *E. bathypelagica* を査定した。しかし Terazaki (1986) も述べているように, 卵巣が発達するステージ2以降の大型個体では外部形態の違いから, これら2種の識別は比較的容易であったが, 卵巣が発達する前のステージ1では両種の識別が困難であった。そこで, Alvariño (1962) と Sands (1980) が報告している *E. hamata* と *E. bathypelagica* の尾部長 / 体長比を本研究の結果と比較したところ, 大型個体においてもこの比の種間の違いは小さく, 他の研究者が *E. hamata* と *E. bathypelagica* について報告している尾部長 / 体長比の中間的な値を示した (Fig. 5)。 *E. bathypelagica* の小型個体の識別方法については, 体内に油球を持たない, 同程度の体サイズの *E. hamata* と比べて体幅が大きいとの指摘があり, またその個体の顎毛数を *E. hamata* と比較すればより確実に識別できると考えられる (寺崎, 私信)。しかし, 本研究ではサンプル処理時間の制限等で, これらの観察は実施できなかった。なお *E. bathypelagica* のステージ3個体が多かった層の試料を寺崎博士に観察していただいたところ, 少数の *E. bathypelagica* ステージ1が確認されたが, 圧倒的に *E. hamata* が多数を占め

ていた。また、上述のように *E. hamata* のステージ 2 以上の個体数は、*E. bathypelagica* よりも年平均で 5 倍以上多かったことから、本研究では *E. hamata* と *E. bathypelagica* を混合したステージ 1 のピークの変動は前者のステージ 1 の変動を大きく反映していると仮定し *E. hamata* の生活史を解析した。

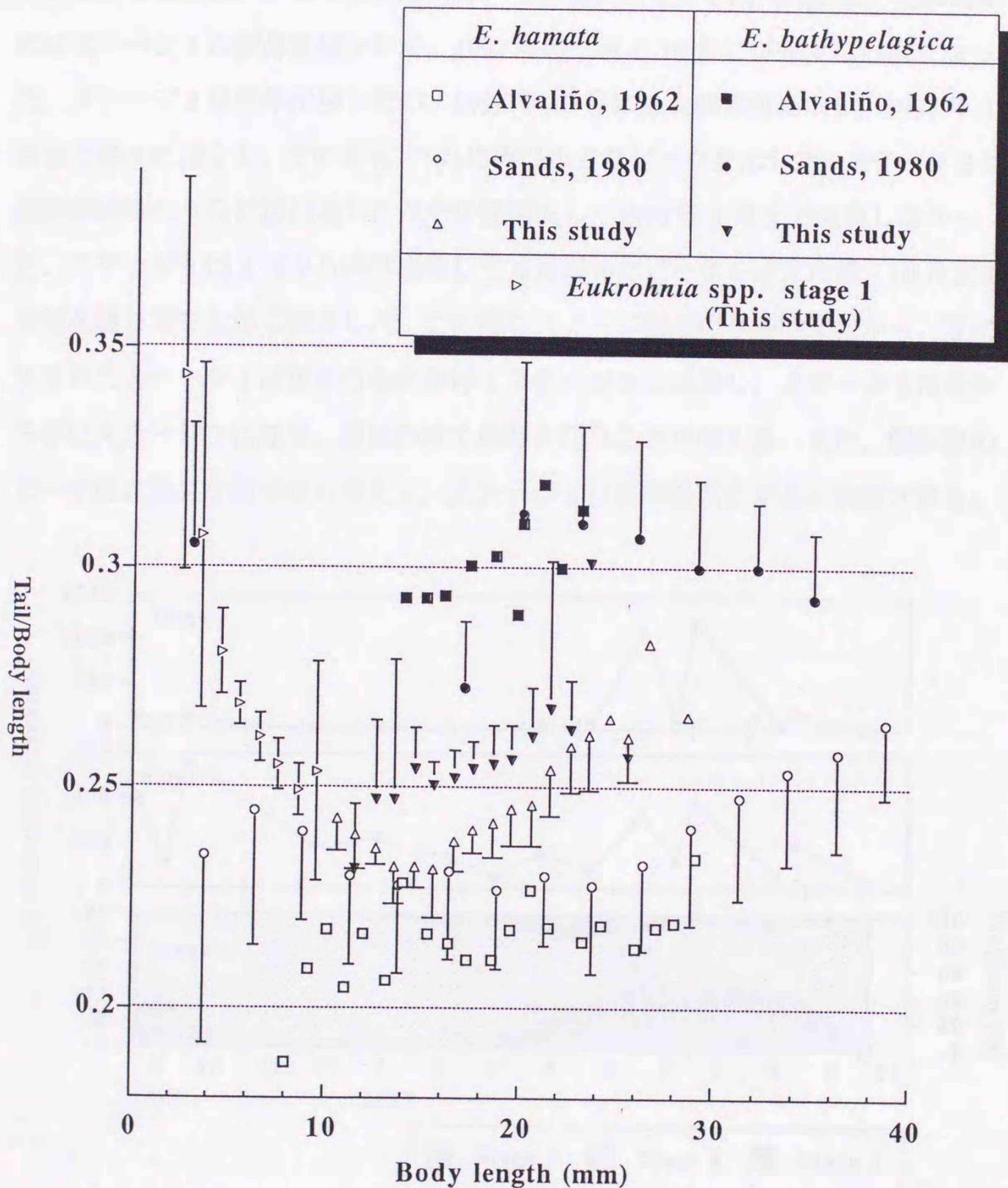


Fig. 5. The relationship between tail length /body length ratio and body length of *Eukrohnia hamata* and *E. bathypelagica* reported by previous workers and obtained in this study.

III-1-3. 個体群構造

III-1-3-1. 個体数の季節変化：

Sagitta elegans の成熟段階別の水柱当たり個体数（現存量）の変動を見ると、ステージ1個体は個体群のピークと同じ6月と7月に顕著なピークを示し、この時期に大きな加入、つまり主要な産卵があったことを示した（Fig. 6）。他の時期にはステージ1の個体数は少なく、1997年の2月と10月には完全にいなくなった。ステージ2は周年出現したが、1996年10月に最大個体数を示し、1997年3月まで徐々に減少し、その後6、7月に再び小さなピークを示した。ステージ3は観測開始時の9月には出現したがその後消失し、1997年1月まで出現しなかった。ステージ3は2月から再び出現して6月初旬にピークを迎えた後、10月まで増減を繰り返しながら減少した。このようなステージ組成の季節的变化から、夏に生まれたステージ1は秋から冬にかけてステージ2に成長し、ステージ2は冬から春にステージ3になり、夏にかけて産卵を行うことが伺える。また、個体数のピーク後の急激な減少から考えて、ステージ3は産卵後死亡すると推定される。

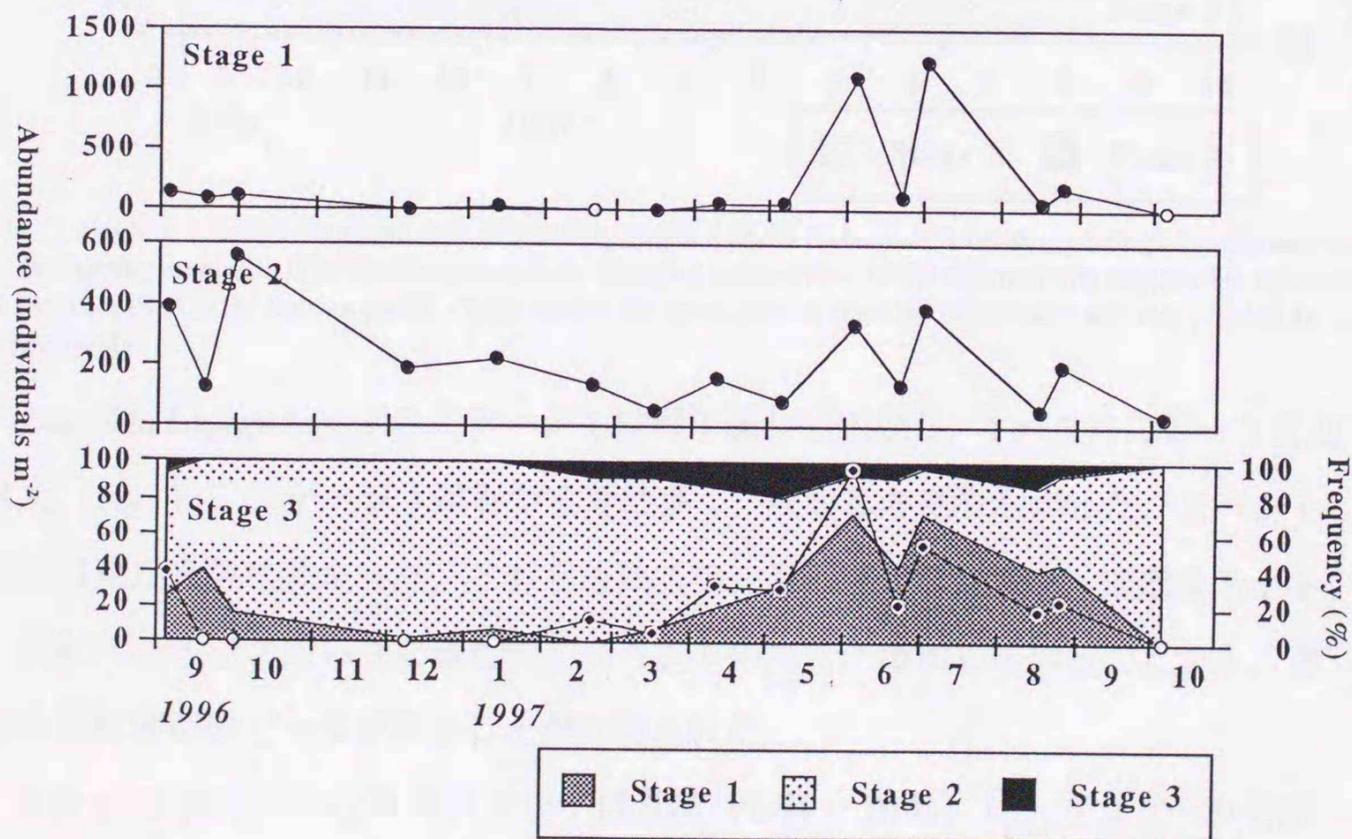


Fig. 6. Seasonal changes in abundance of maturity stages 1, 2 and 3 *Sagitta elegans* at Site H in the Oyashio region. Relative composition of the three maturity stages is superimposed in the bottom panel. Open circles denote no occurrence.

Eukrohnia hamata のステージ 2 は周年出現し、6 月と 7 月にピークが存在した。成熟個体は夏から秋（6 月～12 月）にかけて増加したが、1 月～5 月には少なく、特に 3 月には出現しなかった（Fig. 7）。ステージ 2, 3 の組成を見ると 8～9 月にステージ 3 が多く、主な産卵が秋に行われていた事を示唆した。*E. hamata* + *E. bathypelagica* のステージ 1 は周年出現し、その季節変動は *E. hamata* のステージ 2 と同様の変動パターンを示した（Fig. 7）。

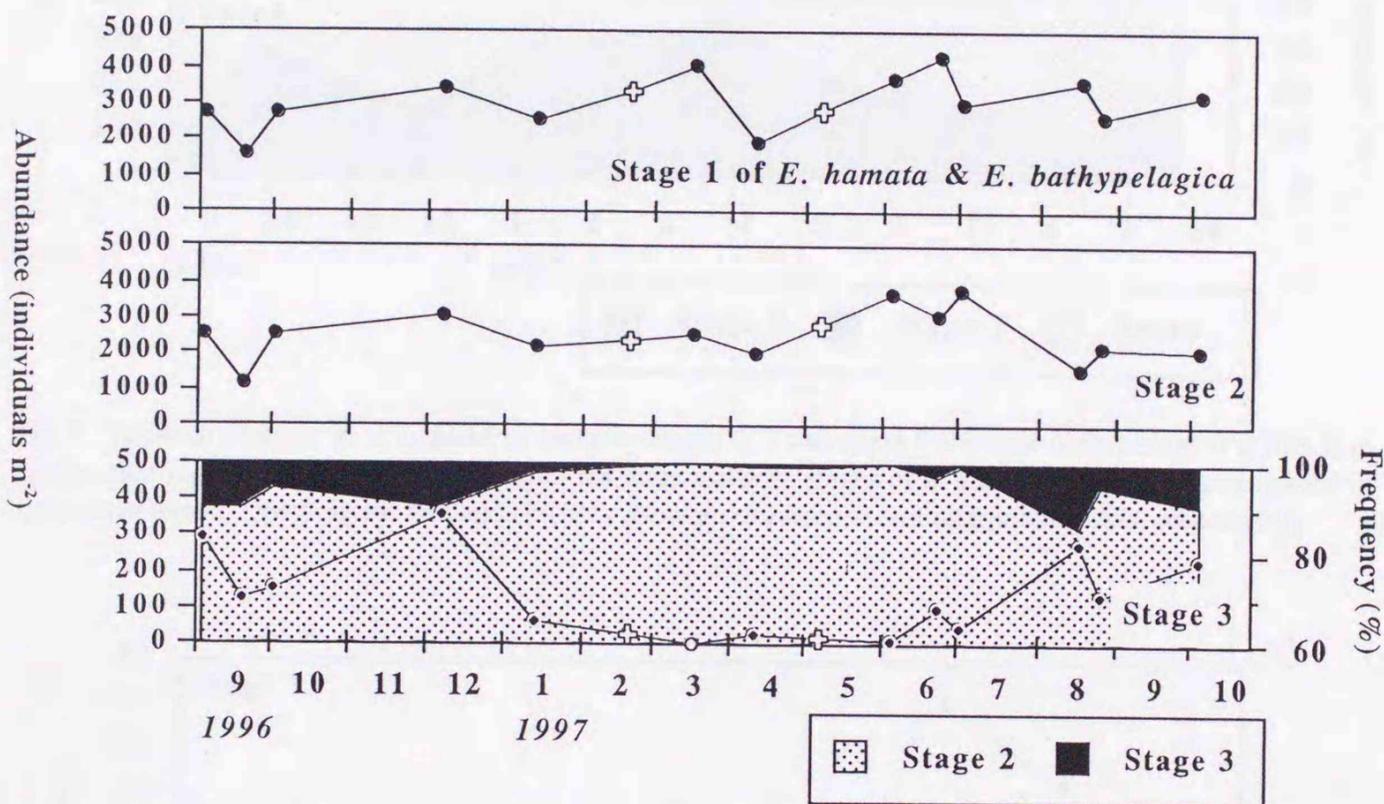


Fig. 7. Seasonal changes in abundance of maturity stages 2 and 3 *Eukrohnia hamata*, and stage 1 *E. hamata* + *E. bathypelagica* at Site H in the Oyashio region. Relative composition of the two maturity stages of *E. hamata* is superimposed in the bottom panel. Open circles and open crosses show no occurrence and interpolated data, respectively.

Eukrohnia bathypelagica のステージ 2 は周年通して出現し、1～3 月にピークを迎えた（Fig. 8）。ステージ 3 は春から夏に多く、秋から冬に少なかった。スペント個体は夏から秋に多かった。これら成熟ステージの組成を見ても、成熟段階が冬～春にステージ 2 から 3 に移行し、スペントの割合が増加していることから、春から夏に産卵のピークがあることが示唆された。

Eukrohnia fowleri の全てのステージは夏期（6 月～10 月）に大きなピークを示し、3 月にも増加した他は殆ど出現しなかった（Fig. 9）。

Ⅲ-1-3-2. 鉛直分布：

Sagitta elegans の全てのステージは周年通して 500m 以浅に分布し、特に個体群

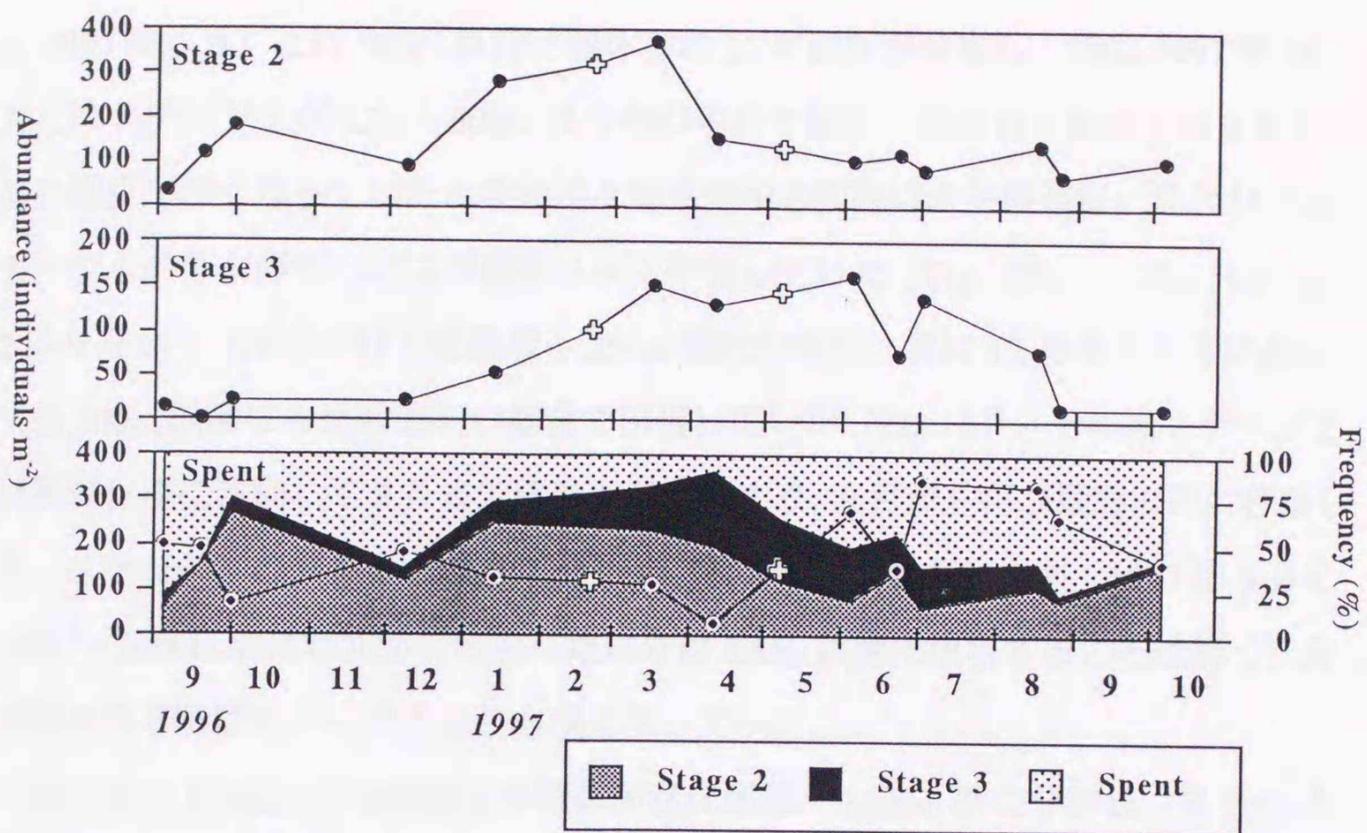


Fig. 8. Seasonal changes in abundance of maturity stages 2, 3 and spent *Eukrohnia bathypelagica* at Site H in the Oyashio region. Relative composition of the three maturity stages of *E. bathypelagica* is superimposed in the bottom panel. Open circles and open crosses show no occurrence and interpolated data, respectively.

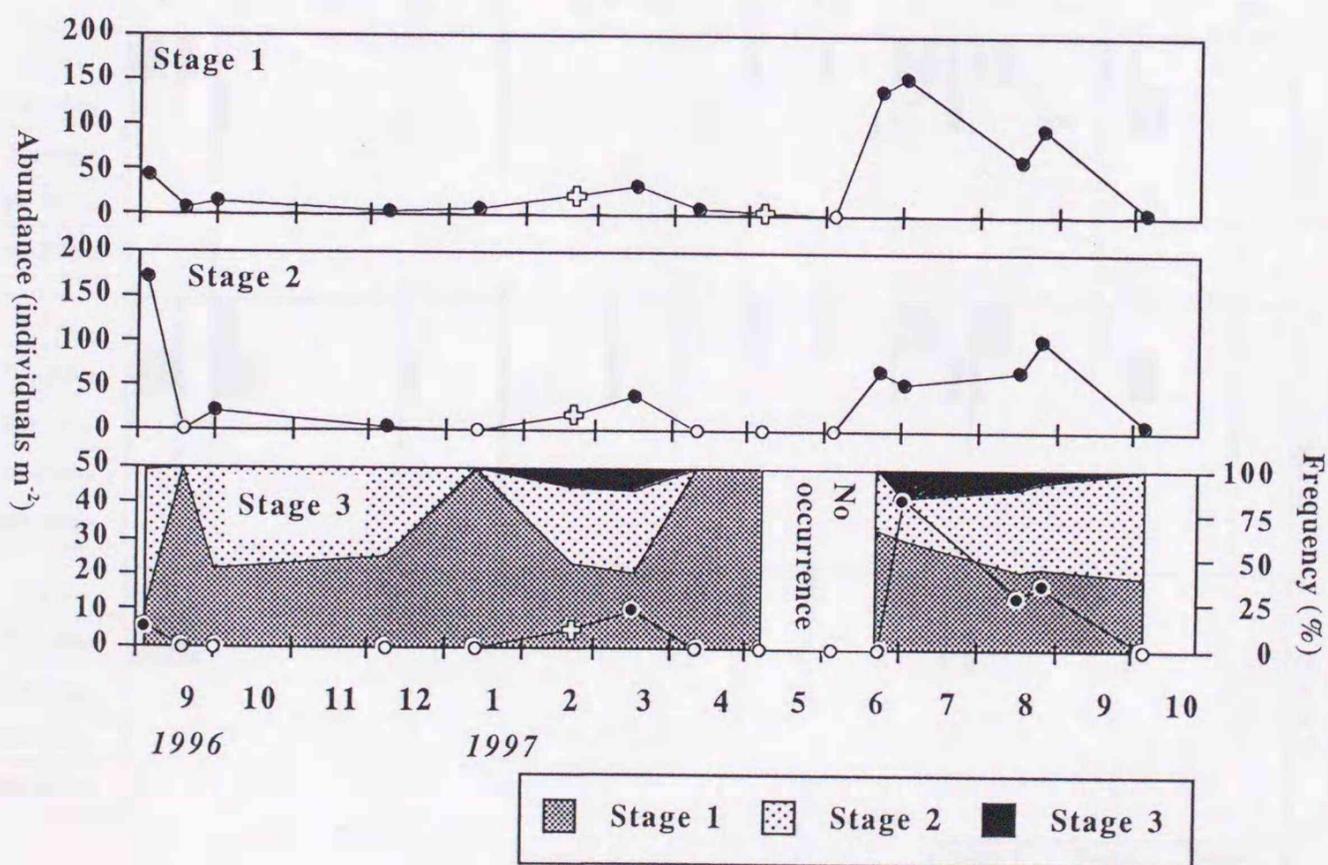


Fig. 9. Seasonal changes in abundance of maturity stage 1, 2 and 3 *Eukrohnia fowleri* at Site H in the Oyashio region. Relative composition of the three maturity stages of *E. fowleri* is superimposed in the bottom panel. Open circles and open crosses show no occurrence and interpolated data, respectively.

の大部分は 250m 以浅に集中していた (Fig. 10). ただし, 秋から冬 (1996 年 9 月 ~ 1997 年 1 月) には 500m 以深に個体群の 25 % 程度が分布し, 特に 1997 年 10 月にはステージ 2 が 250 ~ 500m に分布の中心を持ち, 他の月に比べて明らかに分布深度が深くなっていた. 季節的な鉛直分布の変動は成熟段階毎に異なり, ステージ 1 の分布の中心はほぼ躍層以浅に存在していた (Fig. 10). 一方, ステージ 2 は 9 月から 3 月にかけては躍層 ~ 250m 層に分布し, 特に 12 月から 3 月にかけては 500m 以深にも比較的高い割合で出現していた (Fig. 10). その後ステージ 2 は躍層以浅に移動して 8 月まで躍層以浅に留まり, 9 月から再び躍層以深に移動した. ステージ 3 の分布中心層はステージ 2 とほぼ一致していたが, 1997 年 5 月に 1000 ~ 2000m 層にわずかに出現した以外は 500m 以深に出現することは無く, 分布深度の下限はステージ 2 よりも浅くなっていた.

Eukrohnia hamata は周年殆どの個体が温度躍層 ~ 1000m 層に分布し, ステージによって分布深度が異なっていた (Fig. 11). ただし, 1997 年 10 月には全てのステージで 1000m 以深に多くの個体が分布し, 他の月の結果と大きく異なった. ス

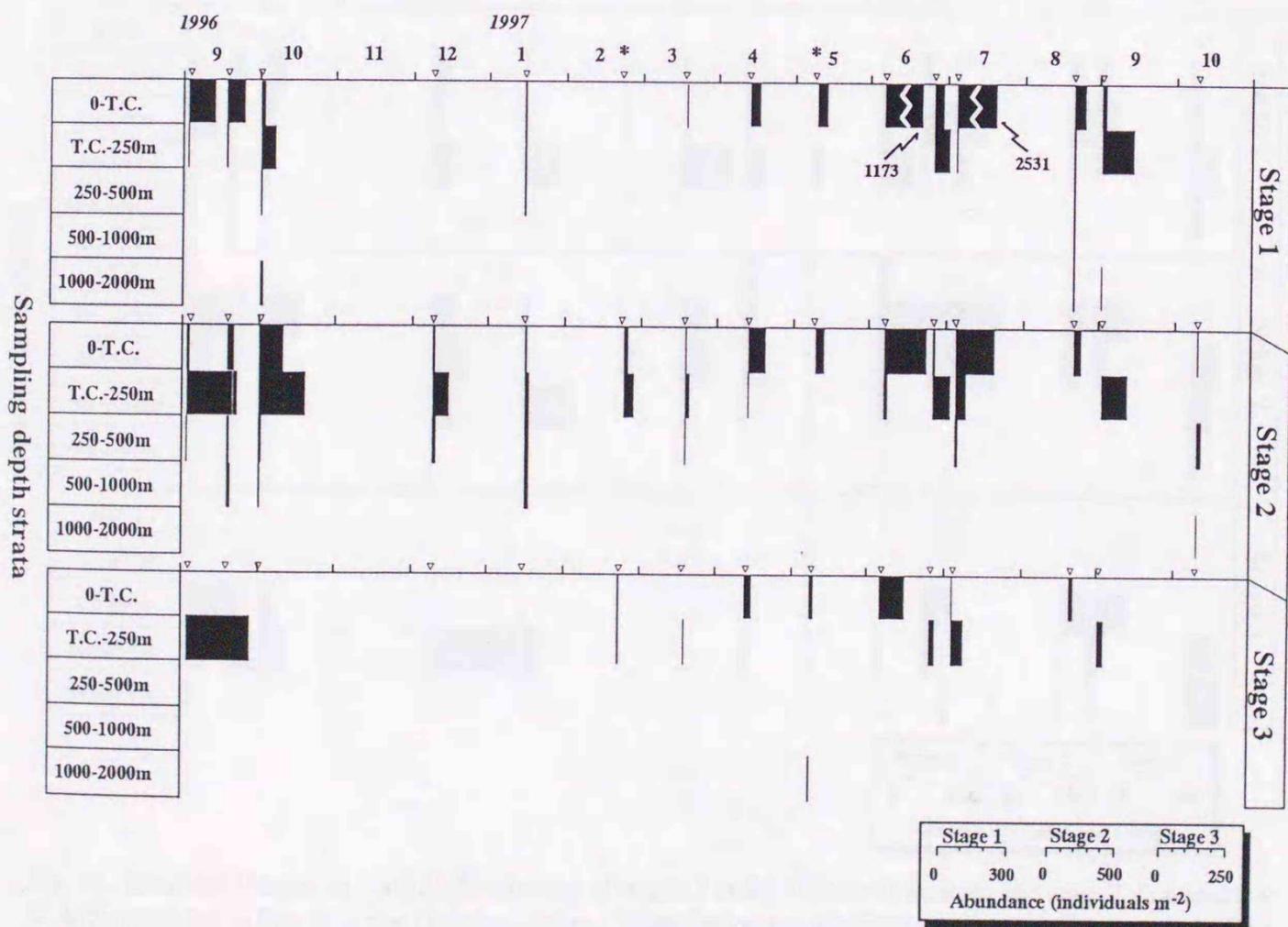


Fig. 10. Seasonal changes in vertical distribution of each maturity stage of *Sagitta elegans* at Site H in the Oyashio region. Triangles on top abscissa of each panel denote sampling dates.

ステージ2の分布の中心は9月には温度躍層～250m層にあり、その後緩やかに250～500m層に移動し、4月まで留まっていた。6月には躍層以浅と500m以深に2極分布した後、夏の間は再び温度躍層から250m層に多く分布していた (Fig. 11)。ステージ3の分布層はステージ2と同様な変動パターンを示したが、その分布深度はステージ2よりも一層深く、夏から秋には250～500m、冬から春には500～1000m層に分布の中心が存在した。また、深層へ移動するタイミングはステージ2よりも約2ヶ月早く、浅層へ上がるタイミングは約1ヶ月遅かったため、深層に滞留する時間はステージ2に比べ約3ヶ月長くなっていた。

Eukrohnia hamata + *E. bathypelagica* のステージ1個体の分布の中心は、1996年9月には躍層～250m層に存在していたが、1997年4月にかけて500～1000m層に移動し、その間上層と下層の2極的な分布パターンを示した (Fig. 11)。その後、1997年5～10月には *E. hamata* のステージ3と良く対応してその分布層を移動していた。

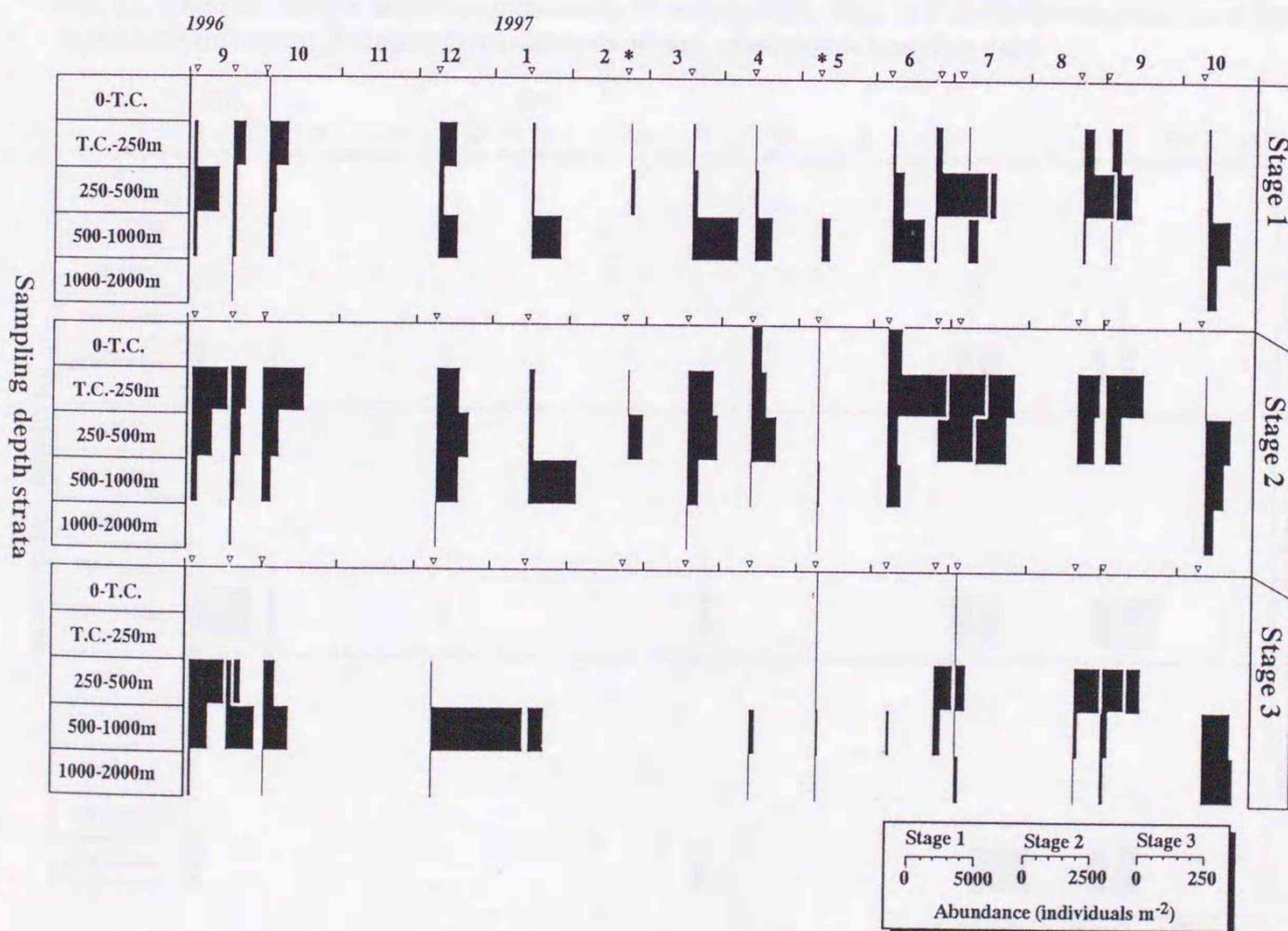


Fig. 11. Seasonal changes in vertical distribution of stages 2 and 3 *Eukrohnia hamata* and stage 1 *E. hamata* + *E. bathypelagica* at Site H in the Oyashio region. Triangles on top abscissa of each panel denote sampling dates.

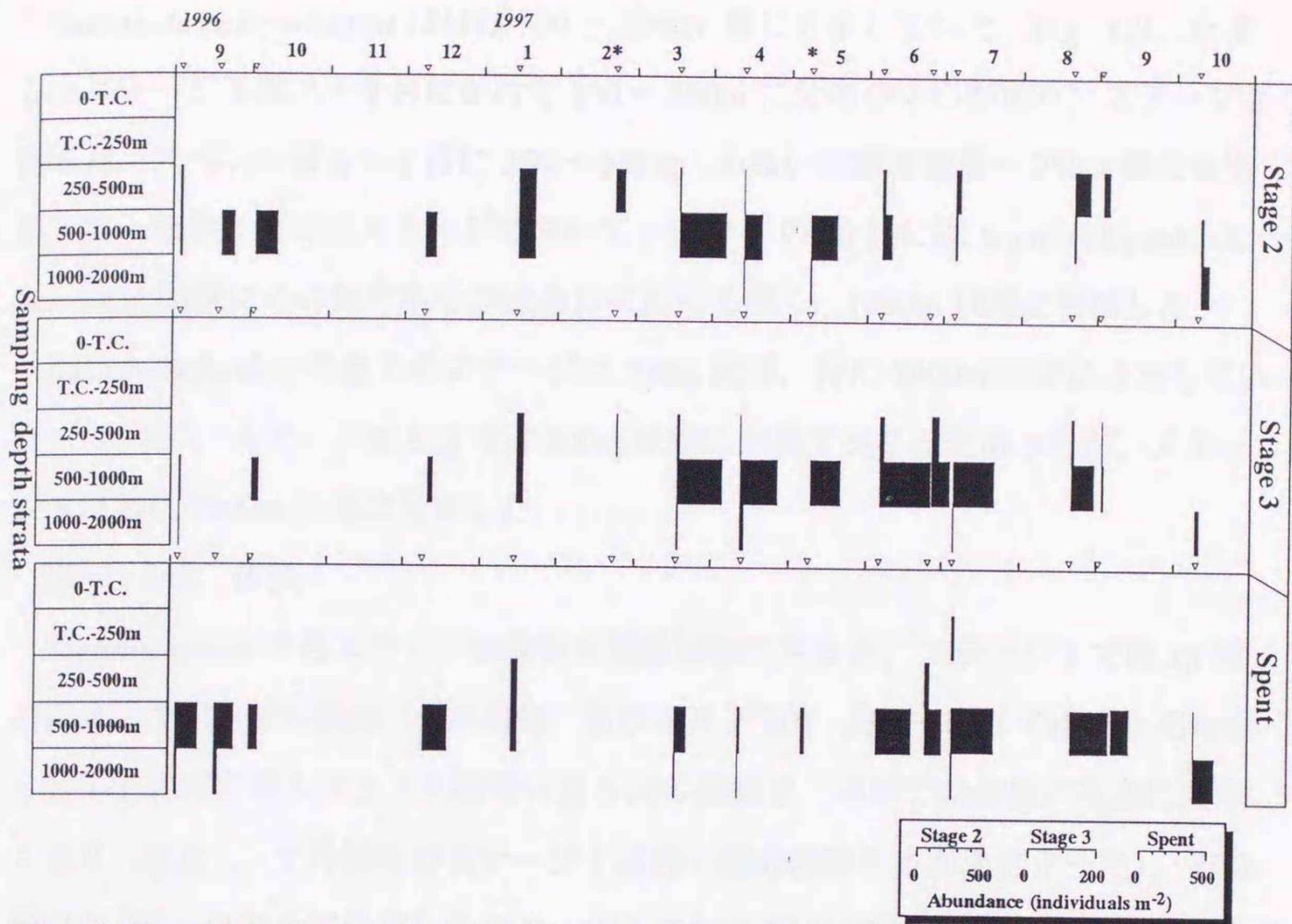


Fig. 12. Seasonal changes in vertical distribution of each maturity stage of *Eukrohnia bathypelagica* at Site H in the Oyashio region. Triangles on top abscissa of each panel denote sampling dates.

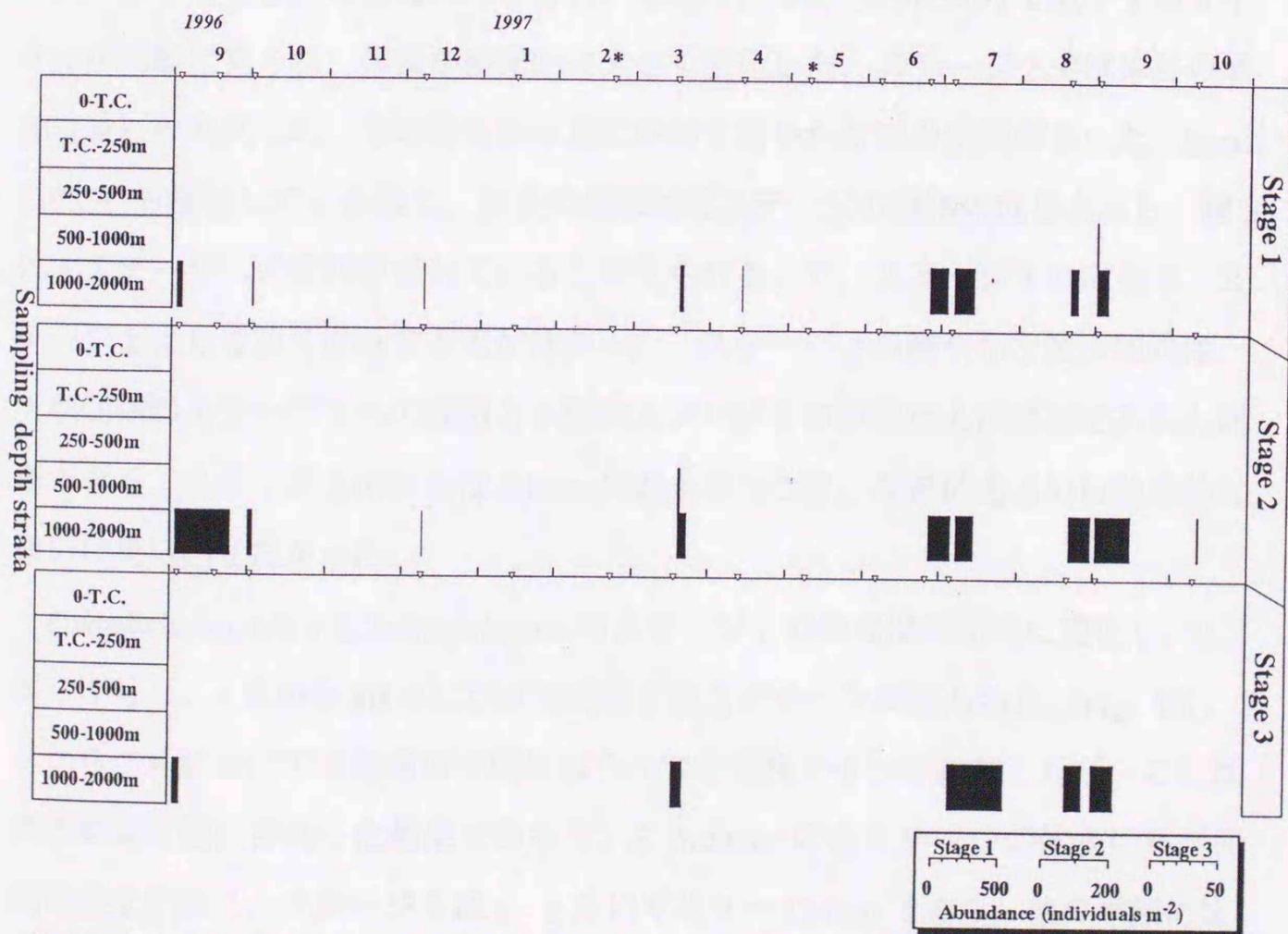


Fig. 13. Seasonal changes in vertical distribution of each maturity stage of *Eukrohnia fowleri* at Site H in the Oyashio region. Triangles on top abscissa of each panel denote sampling dates.

Eukrohnia bathypelagica はほぼ 500 ~ 1000m 層に分布していた (Fig. 12). ただし, ステージ 2 は 7 ~ 9 月にかけて 250 ~ 500m に分布の中心があり, ステージ 3 は 6 月, スペントは 6 ~ 7 月に 250 ~ 500m, あるいは温度躍層 ~ 250m 層にも出現した. なお, 全てのステージにおいて, 1997 年の 10 月には *Sagitta elegans*, *E. hamata* と同様にその分布中心が他の月に比べて深く, 1000m 以深に移動した.

Eukrohnia fowleri の全てのステージは 500m 以深, 特に 1000m 以深に分布していた (Fig. 13). ステージ 1 と 2 では 500m 以浅に出現することもあったが, ステージ 3 は常に 1000m 以深に分布した.

Ⅲ-1-3-3. 体長:

Sagitta elegans の各ステージの体長を採集層別に見ると, ステージ 1 では 15 回の観測中 3 回 (9 月初旬, 7 月初旬, 及び 8 月下旬), ステージ 2 では 9 月初旬から翌年 1 月までの 5 回と 7 月初旬の計 6 回の観測で, 深層での体長が有意に大きくなり (ただし, 7 月初旬のステージ 1 は浅い層の個体の方が大きかった), その傾向は 500m 以深まで分布したステージ 2 において特に顕著であった (Fig. 14). ステージ 1 では春から秋に向けて体長が増加し, 冬から春に向けて減少するサイクルが明瞭に見られ, 体長が季節的に大きく変化した. ステージ 2 では体長の増加は秋にのみ見られ, その後冬から夏にかけて緩やかな減少傾向があった. Sands (1980) も指摘している様に, 体長の増加は同ステージの個体の成長を示し, 減少は次ステージへの成熟を示していると考えられるので, ステージ 1 の成長は, ステージ 2 よりも速く進行する事が分かった. ステージ 2 の緩やかな減少傾向は, 大型個体のステージ 3 への成熟と小型のステージ 2 の新規加入が原因であると判断できる. ステージ 3 の体長は 30mm 付近をばらつき, 季節的あるいは鉛直的な違いは見い出せなかった.

Eukrohnia hamata + *E. bathypelagica* のステージ 1 の体長は季節的に変化し, 9 月から 5 月と, 4 月から 10 月にかけて成長する 2 パターンが見られた (Fig. 15). 3 月から 7 月にかけては両者の中間にもう一つの成長ラインが存在したが, これは両者が同じ層に存在した結果であろう. *E. hamata* の各ステージの体長にも季節的な変化があり, ステージ 2 は 1, 2 月に平均 9 ~ 13 mm であり, 他の季節に比べて小さかったが, 他の季節は 9 ~ 20 mm 間で深層の方が大きい傾向を示した

(Fig. 15). ステージ3でもステージ2同様に、深層で大きく、かつ冬に小さく春から秋に大きい傾向があった。

Eukrohnia bathypelagica のステージ間での体長の変化は小さかったが、最も大きいステージは季節により異なり、冬から春にはステージ2, 3が大きく、秋にはスペントが最も大きくなった [Fig. 16 (a)].

Eukrohnia fowleri の各ステージの体長は、3月のステージ2が他の時期と比べて大きかったのを除くと季節的な変化は殆ど無かった [Fig. 16 (b)].

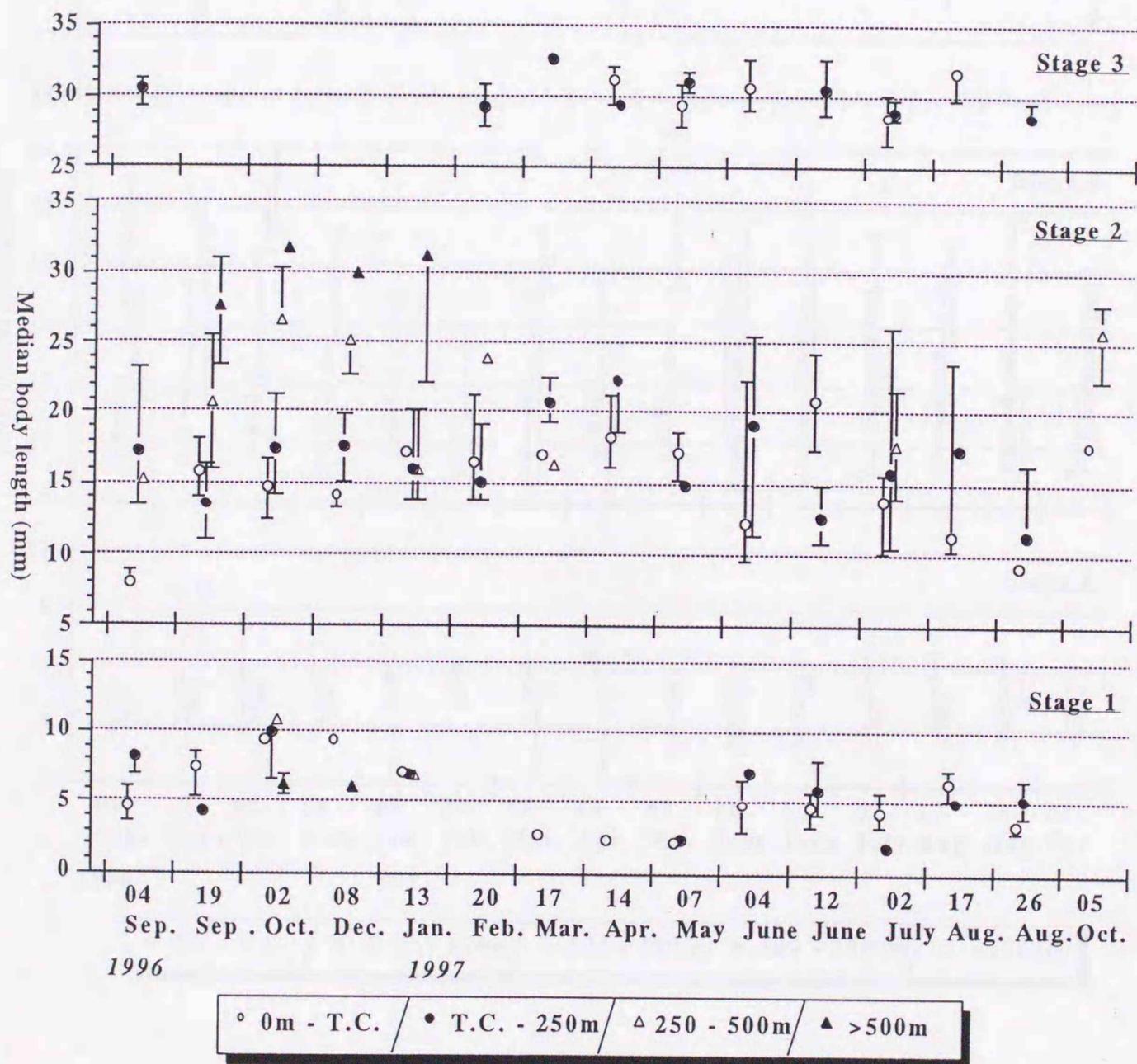


Fig. 14. Median body length (mm) of each maturity stage of *Sagitta elegans* from four depth strata; 0m-thermocline, thermocline-250 m, 250m-500m, and >500m. Vertical bars denote the depth ranges where 25% and 75% of the population resided.

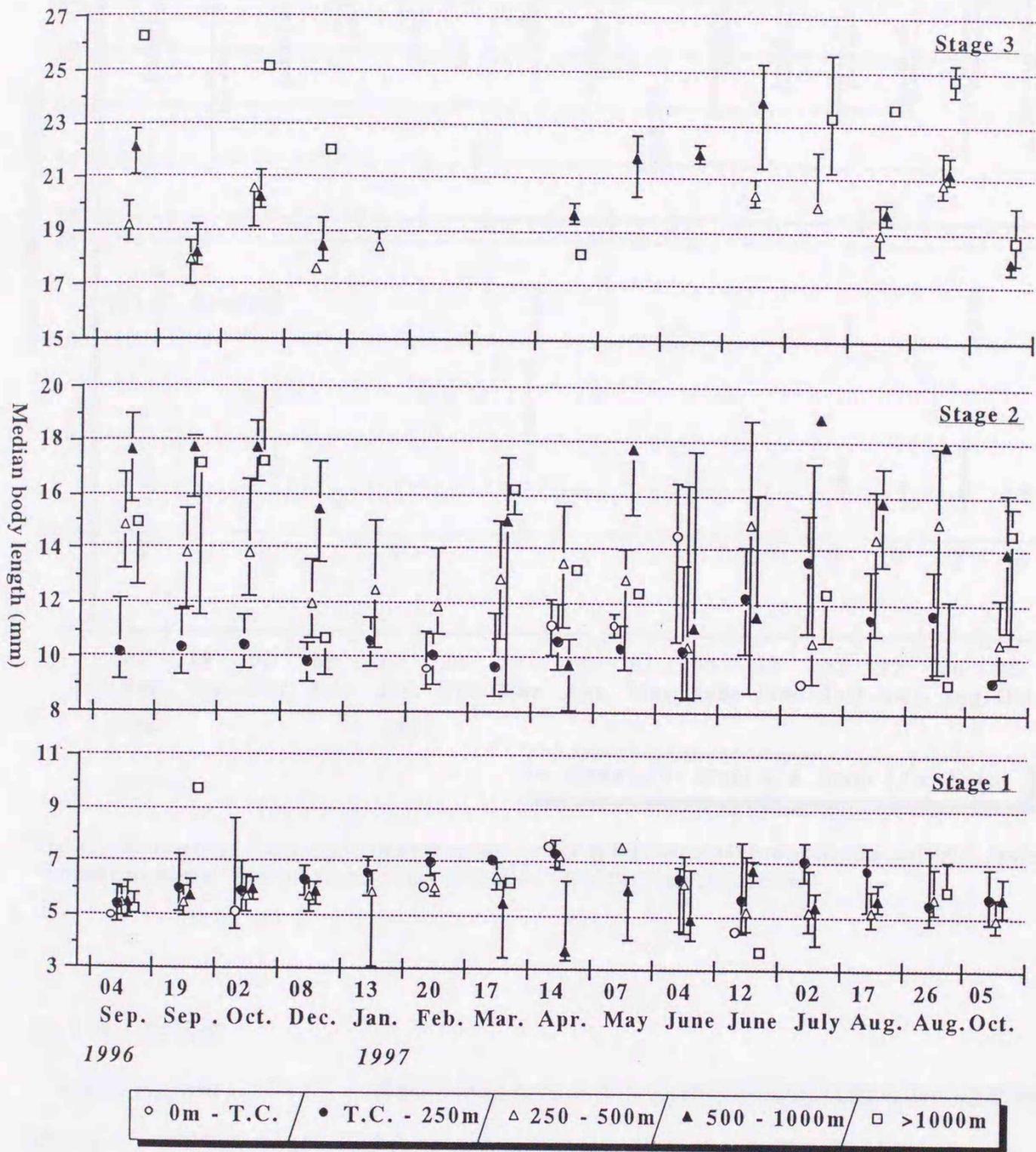


Fig. 15. Median body length (mm) of maturity stages 2 and 3 *Eukrohnia hamata* and stage 1 *E. hamata* + *E. bathypelagica* from five depth strata; 0m-thermoclinne, thermocline-250m, 250m-500m, 500m-1000m, and >1000m. Vertical bars denote the depth ranges where 25% and 75% of the population resided.

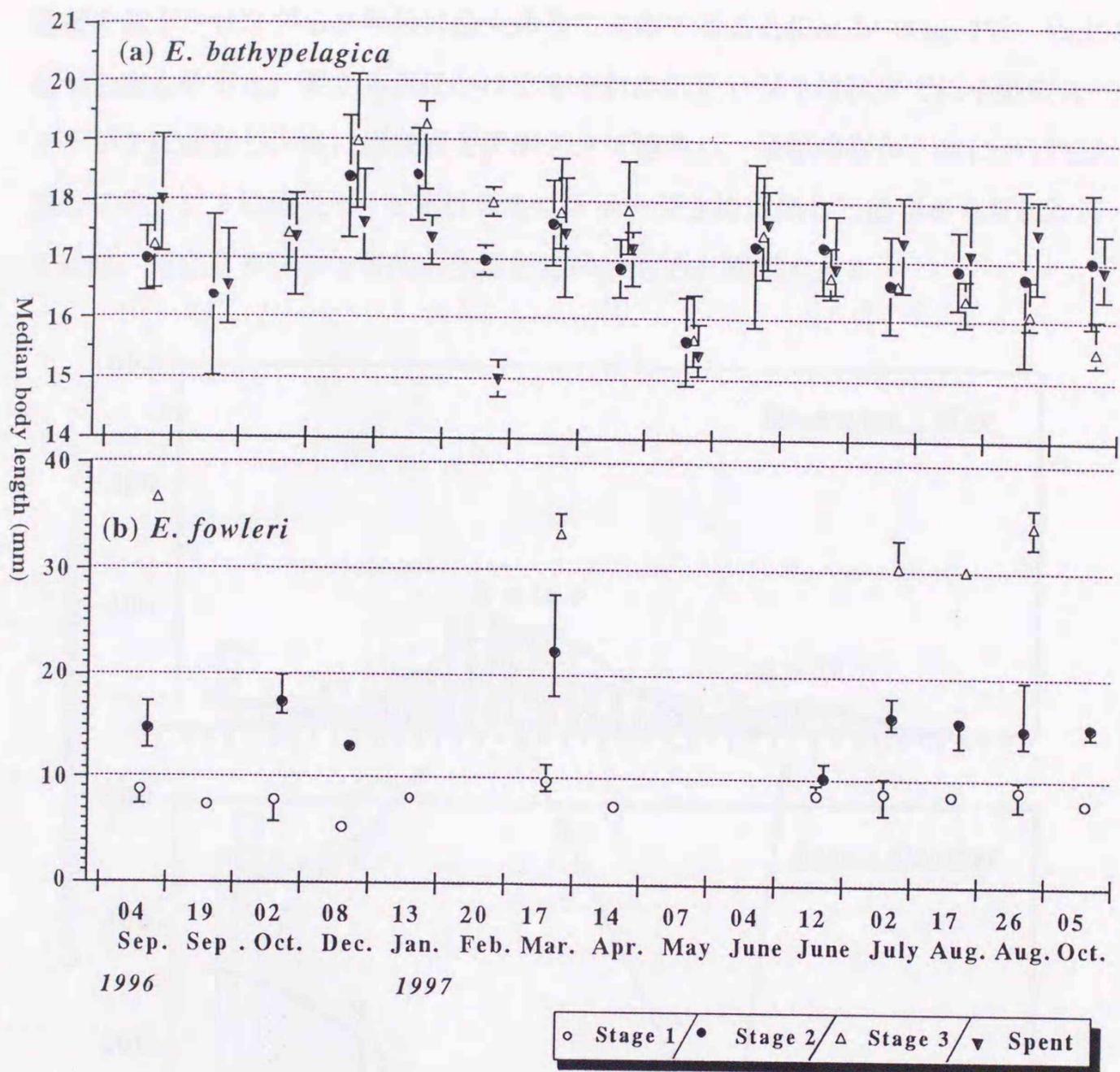


Fig. 16. Median body length (mm) of each maturity stage of (a) *Eukrohnia bathypelagica* and (b) *E. fowleri*. Vertical bars denote the depth ranges where 25% and 75% of the population resided.

III -1-4. 生活史

Sagitta elegans について、月毎の体長ヒストグラムから成長を見積もるには産卵期が長く、産卵期の規模もばらついていたこと、採集された個体数が少なかったことから、同時期に生まれた個体群の成長を月毎の体長の変化で追跡することは困難であったので、死亡率は一定と仮定し、主要な産卵期を含む6~10月と、成長停滞期を含む12~5月にデータを分けてそれぞれ積算し、正規確率紙を利用してコホートをわけた(II-4-2. 参照)。その結果、それぞれの季節で2つの顕著な体長モードが存在し、産卵期の小型体長モードから山を追跡すると、徐々に成長

速度を低下させながら2年後に最大体長に到達することになる (Fig. 17). 以上の結果をまとめると, 春から夏にかけて生まれたステージ1は秋までに小型のステージ2に成長し, 冬には成長を停滞させて越冬し, 翌年の春から秋にかけて大型のステージ2に成長し, 2年目の冬にステージ3に成熟した後春から夏にかけて産卵, 死亡する2年1世代の生活史を持つものと判断できる.

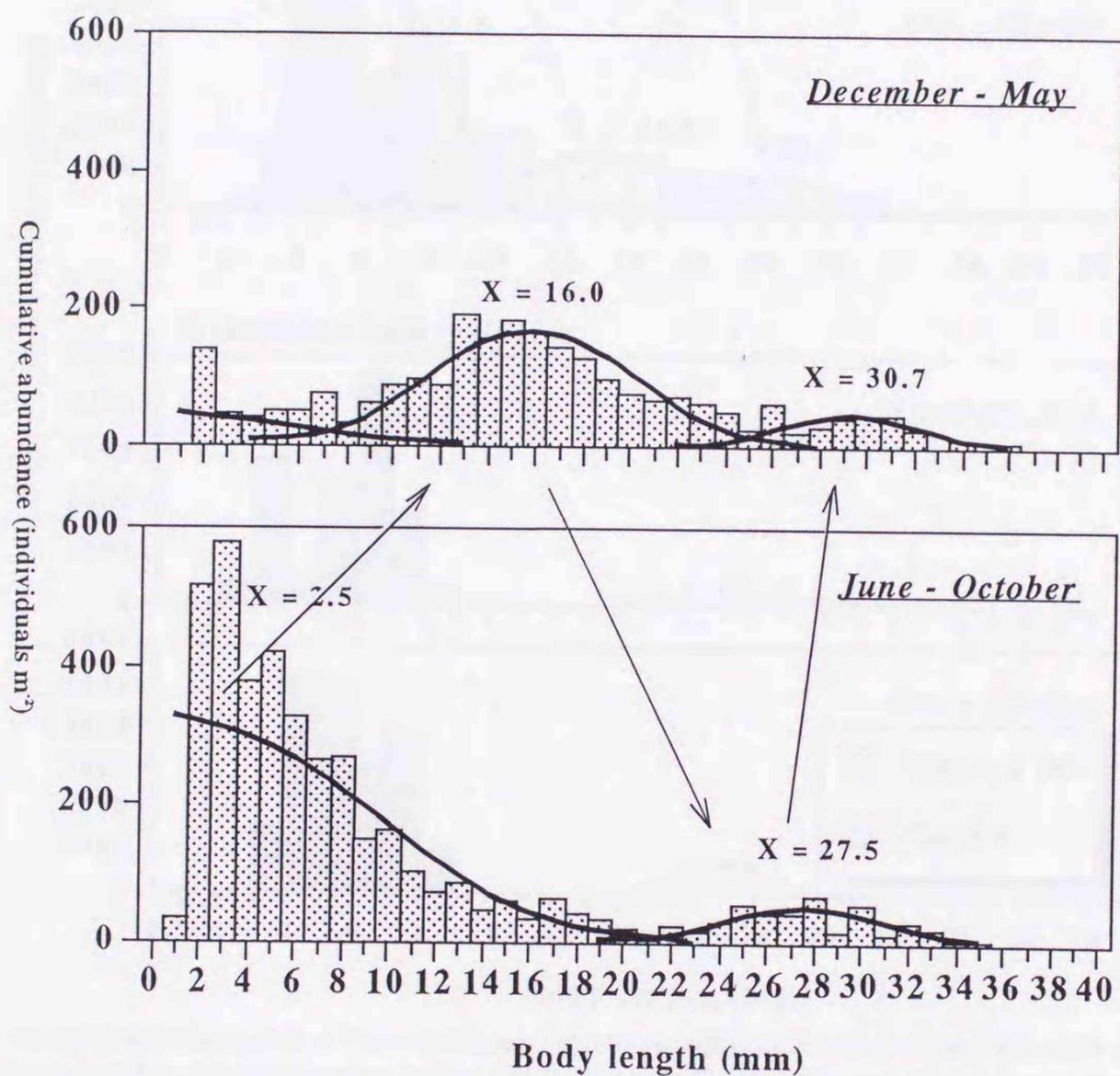


Fig. 17. Body length distribution of *Sagitta elegans* during no or less active spawning season (top: December to May data pooled) and active spawning season (bottom: June to October data pooled). Discrete cohorts and fitted normal distribution curves are superimposed. Arrows denote estimated growth sequences of cohorts.

Eukrohnia hamata の体長組成は, その体長組成に3つ以上のピークが認められ, 幾つかの個体群が混在している可能性を示した (Fig. 18). そこで *Sagitta elegans* と同様に正規確率紙を利用して, 積算した体長組成を正規分布に分解したところ, それぞれ4つのモードが確認できた (Fig. 18). ここで, *E. hamata* は数的に *E. bathypelagica* を圧倒していることから, ステージ1の体長モードは *E. hamata* のス

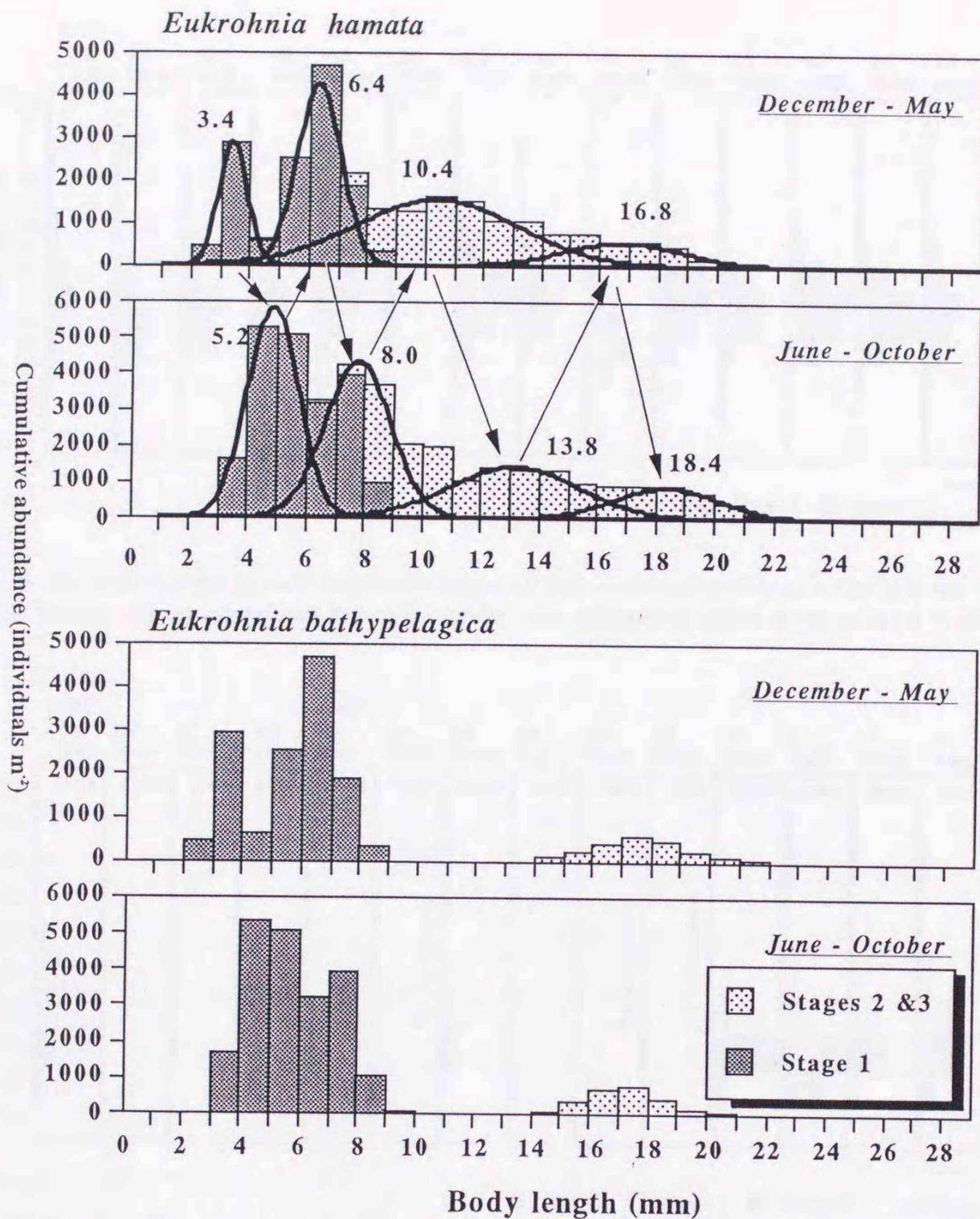


Fig. 18. Body size distribution of *Eukrohnia hamata* (top two panels) and *E. bathypelagica* (bottom two panels) based on pooled data from December to May and from June to October. The same histograms of stage 1 (*E. hamata* + *E. bathypelagica*) are superimposed in each species. Discrete cohorts and fitted normal distribution curves are superimposed only for *E. hamata*, together with estimated growth sequences of cohorts (Arrows).

ステージ1が大部分を占めると仮定した。このステージ1のモードを追跡すると、*E. hamata* は冬から春に生まれ、次世代を産出するのに4年を要する可能性が示唆された (Fig. 18)。

Eukrohnia bathypelagica のステージ2以上の個体は周年17mmを中心に分布し、体長の季節的な変動は小さかった (Fig. 19)。成熟段階で見ると、秋にスペントが最も優占し、冬から春にかけてステージ2からステージ3に成熟、その後夏から

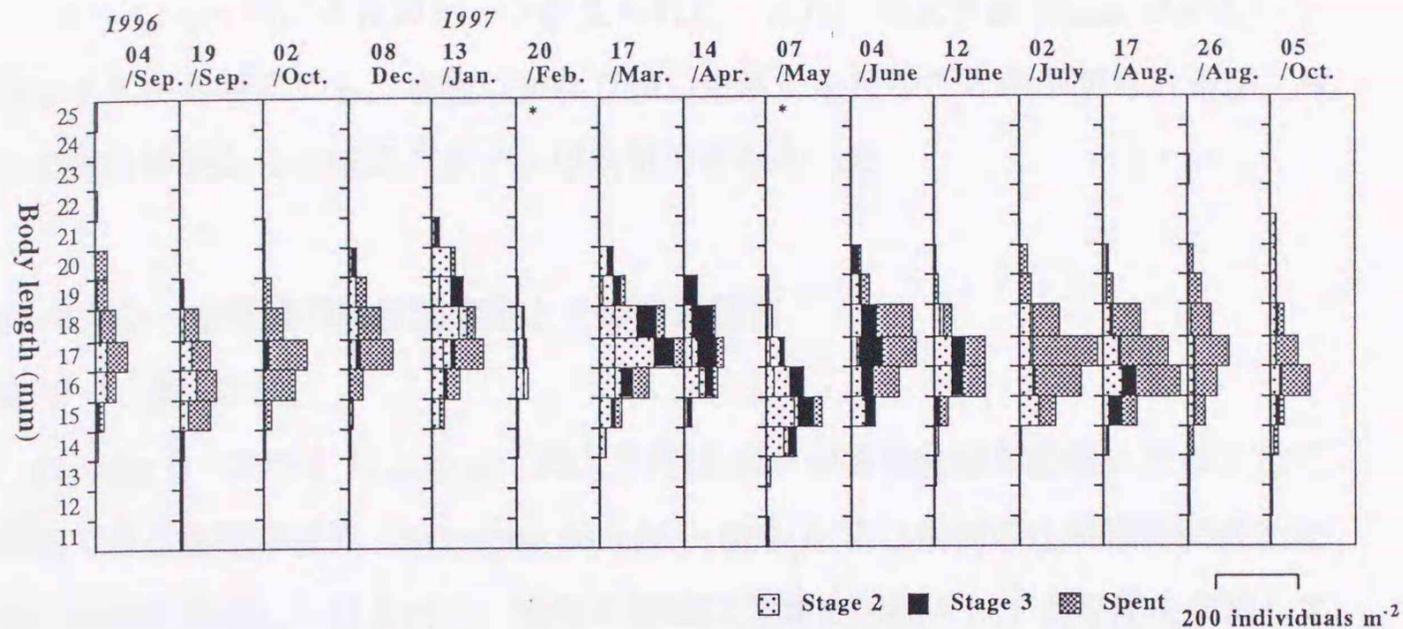


Fig. 19. Seasonal changes in body length distribution of *Eukrohnia bathypelagica* at Site H in the Oyashio region. Panels with asterisk indicate failure in sampling over the entire 0-2000m depth strata (cf. Table 1).

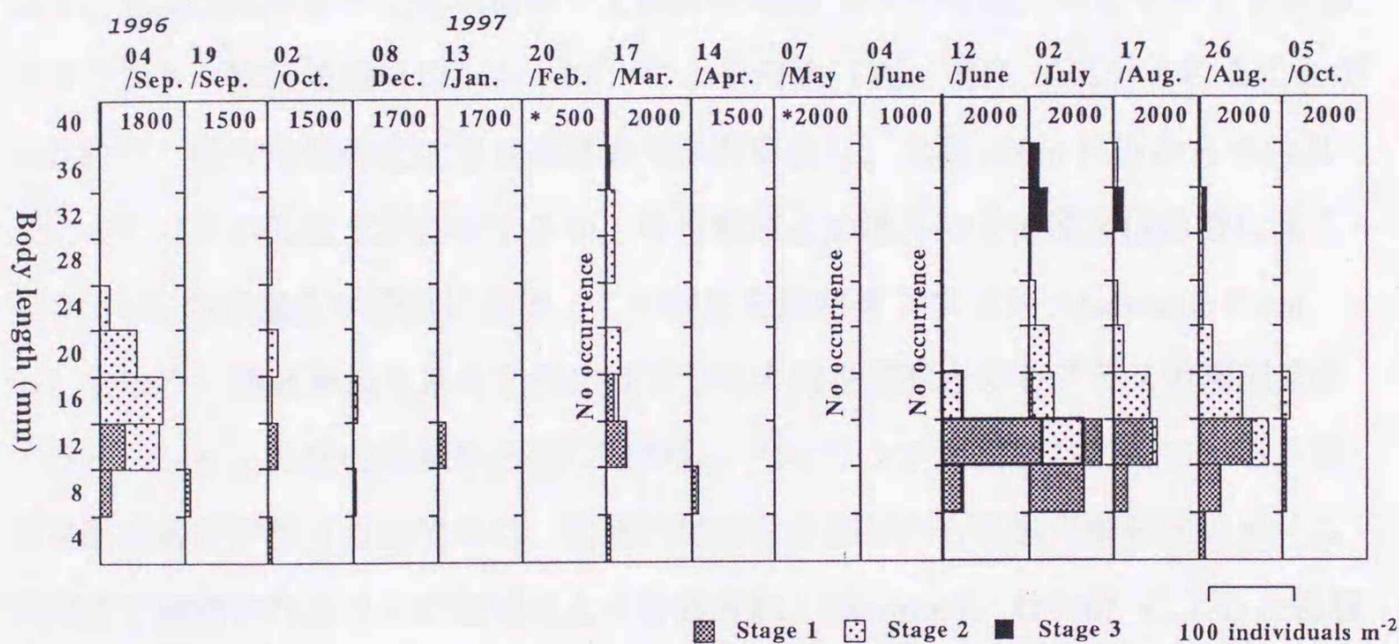


Fig. 20. Seasonal changes in body length distribution of *Eukrohnia fowleri* at Site H in the Oyashio region. Panels with asterisk indicate failure in sampling over the entire 0-2000m depth strata (cf. Table 1).

秋に再びスペントで占められる明確な季節性が存在した。

Eukrohnia fowleri は本研究で得られた年間 15 回の試料の中で、採集深度が 1000m 以浅に満たない場合には採集されず、1500m からの採集でも少数の小型個体が得られたにとどまり、体長組成を解析することができたのは 1997 年 6 月から 8 月の計 4 回の採集試料であった (Fig. 20)。この期間、体長組成に大きな変化は見られず、ステージ 3 が採集されなかった 1997 年 6 月 12 日を除いて 8 ~ 12 mm

と 28 ~ 32 mm 間に体長のピークが見られた。また、最大体長 40mm 以上という体サイズから考えても、本種はかなり長い生活史を持つことが予想されるが、今回の採集結果からは成長パターンは解析できなかった。

III -2. 小・中規模の時空間変動とその変動要因

III -2-1. 海洋環境

Favorite ら (1976) によると、北太平洋は 34.0 の等塩分線が鉛直に走ることで識別できる亜寒帯境界 (Subarctic Boundary; SB) により南側の亜熱帯海流系と北側の亜寒帯海域に分けられる。南側の海域は黒潮を起源として太平洋を東流している中央北太平洋海流の一部をなしていると考えられる。亜寒帯海域では SB のすぐ北側の海域には移行領域が存在するが、Roden (1982), Anma ら (1990) により、北部北太平洋中央海域において移行領域は 33.6 の等塩分線を中心とする塩分フロント (移行領域フロント; TF) により南北 (TS, TN) に区分されることが示された。移行領域の北には亜寒帯海流系が東流し、水深 100m 付近からそれ以深に 4℃以下の低温水が存在するが、移行領域との境界でその深度は急激に深くなり、4℃の等温線が鉛直に走る。この境界を亜寒帯フロント (Subarctic Front; SF) という。亜寒帯海流系の北側にはアラスカ湾を起源とするアラスカ海流系がアリューシャン列島の南縁を西流しながら、ベーリング海に流れ込んでいる。亜寒帯海流系とアラスカ海流系は、鉛直的に見ると深層から低温高塩分水のドーム状構造で識別されるリッジ領域により分断され、Favorite ら (1976) によると表層域では低塩分水 (< 32.8) がアリューシャン水系の顕著な特徴となっており、アラスカ海流系の影響を受けていると考えられる。

1996 年の水温と塩分の鉛直分布は前段落で示した一般的な特徴を良く示し、ST, TS, TN, SA, 並びに AS の分布範囲はそれぞれ 37.0°N ~ 40.5°N, 41.0°N ~ 44.0°N, 44.5°N ~ 46.0°N, 46.5°N ~ 48.5°N, 並びに 49.0°N ~ 51.0°N であった (Fig. 21)。加えて、TN 内の 42°N と 42.5°N の間には 33.8 の等塩分線を中心とする塩分フロントが識別できた。

III -2-2. 種組成

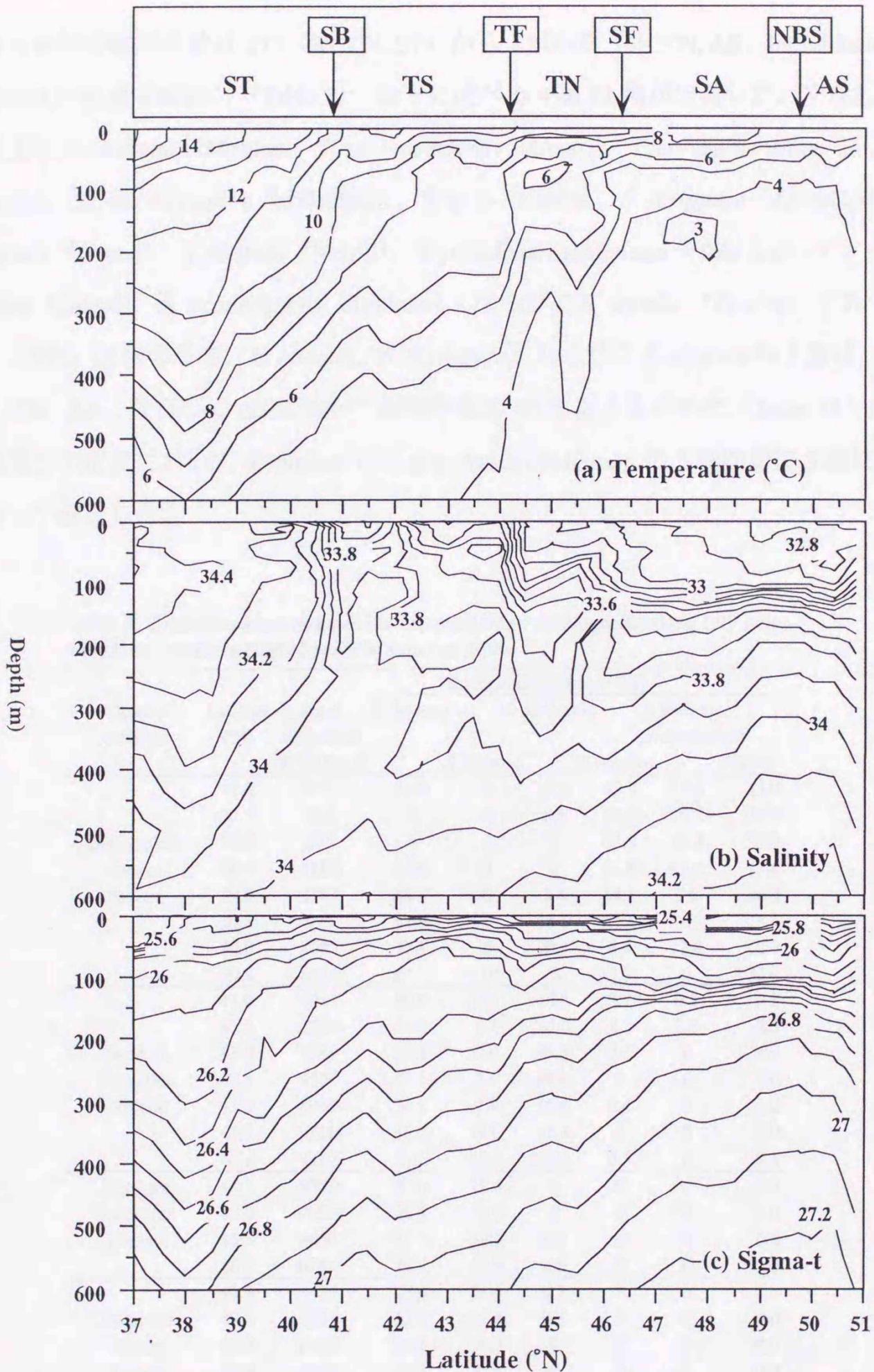


Fig. 21. Vertical profiles of temperature (a), salinity (b), and sigma-t (c) along 180° longitude during 10-21 June, 1996. The position of each five oceanic subarea; Alaska Current System (AS), Subarctic Current System (SA), Northern Transition Domain (TN), Southern Transition Domain (TS), and Subtropical Current System (ST) and each four oceanic boundary and front; Subarctic Boundary (SB), Transitional Front (TF), Subarctic Front (SF), and Northern boundary of SA (NBS) are superimposed on the top of the figure.

全毛顎類の総個体数は 275 (38.0°N, ST) から 115662 (49.5°N, AS) individuals 1000m⁻³ の範囲で変動し (Table 3), 以下に述べる 4 属 12 種が出現した. すなわち *Eukrohnia hamata* (Möbius), *Krohnitta subtilis* (Grassi), *Pterosagitta draco* (Krohn), *Sagitta hexaptera* (d'Orbigny), *S. lyra* (Krohn), *S. scrippsae* (Alvariño), *S. enflata* (Grassi), *S. elegans* (Verrill), *S. pseudoserratodentata* (Tokioka), *S. minima* (Grassi), *S. neodecipiens* (Tokioka), ならびに *S. zetesios* (Fowler) である. これら 12 種のうち, *E. hamata*, *S. scrippsae*, ならびに *S. elegans* の 3 種は TS, TN, SA, ならびに AS において総個体数の 95 % 以上を占めた (Table 3). ST では南方の定点において *S. minima* と *S. pseudoserratodentata* の 2 種が前述 3 種に代わって優占した.

Table 3. Total abundance and specific composition of chaetognaths along 180° longitude in the northern North Pacific in summer, 1996.

Oceanic subareas	Latitude (°N)	Total abundance (N 1000m ³)	Relative composition (%)					
			<i>E. hamata</i>	<i>S. elegans</i>	<i>S. scrippsae</i>	<i>S. minima</i>	<i>S. pseudoserratodentata</i>	Others
	37.0	3525	13.0	0	10.9	45.7	17.4	13.0
	37.5	813	0	0	8.3	50.0	16.7	25.0
Subtropical	38.0	275	0	0	0	33.3	33.3	33.3
Current	38.5	1183	23.5	0	0	11.8	47.1	17.6
System	39.0	1597	49.5	0	3.4	14.1	7.0	26.0
	39.5	973	42.9	0	14.3	21.4	0	21.4
	40.0	1086	47.1	0	20.1	8.4	12.4	12.0
	40.5	6124	64.1	0	0	3.9	0	32.0
	41.0	8047	39.9	8.3	48.5	2.7	0.1	0.5
	41.5	2724	41.0	5.1	46.2	2.6	2.6	2.6
Southern	42.0	7949	50.3	4.0	41.3	2.6	0	1.7
Transition	42.5	9174	49.1	2.8	48.1	0	0	0.0
Domain	43.0	8995	74.1	9.7	15.6	0.4	0	0.2
	43.5	10756	50.8	8.1	41.1	0	0	0.0
	44.0	9122	57.6	10.0	31.5	0.5	0	0.5
Northern	44.5	9079	87.6	12.4	0	0	0	0.0
Transition	45.0	11870	86.5	13.5	0	0	0	0.0
Domain	45.5	9632	81.2	10.0	8.6	0	0	0.2
	46.0	10268	75.4	22.0	2.6	0	0	0.0
	46.5	9439	67.9	31.4	0.7	0	0	0.0
Subarctic	47.0	8636	62.9	36.4	0.7	0	0	0.0
Current	47.5	13483	70.3	29.7	0	0	0	0.0
System	48.0	8355	60.1	39.9	0	0	0	0.0
	48.5	7734	63.8	36.2	0	0	0	0.0
	49.0	10873	33.2	66.5	0.3	0	0	0.0
Alaska	49.8	15662	51.7	48.3	0	0	0	0.0
Current	50.0	10089	0.4	99.6	0	0	0	0.0
System	50.4	13595	0.3	99.7	0	0	0	0.0
	50.8	4334	0.9	99.1	0	0	0	0.0

III-2-3. 個体数変動

III-2-3-1. 採集精度：

双子型ノルパックネットでの採集から求めた小規模パッチネスは種特異的な分布のばらつきに起因すると考えられる。つまり、小規模パッチネスの値が低い時には小規模スケールでの分布がより均一である事を示し、値が高い時には不均一に分布し、パッチを形成していると考ええる。

優占毛顎類3種の小規模パッチネスは種によって異なり、*Eukrohnia hamata* は $\pm 7.7\%$ (N=38)、*Sagitta elegans* は $\pm 16.3\%$ (N=38)、そして*S. scrippsae* は $\pm 22.9\%$ (N=18)であった。これらの値よりも大きな変動にはパッチネス以外の水平的な移流、鉛直的な移流（日周鉛直移動）、あるいは捕食などの変動要因が関与していると考えることが出来る。

III-2-3-2. 緯度分布：

Eukrohnia hamata, *Sagitta elegans*, ならびに*S. scrippsae*の緯度変化に伴う個体数密度の分布パターンは種毎に異なった (Fig. 22)。 *Eukrohnia hamata* と *Sagitta elegans* の2種はSTには僅かしか出現せず、前者はTNに向けて増加し、後者はASに向けて増加した。*S. elegans*はASで顕著な個体数密度のピークを示したが、一方*E. hamata*はASに出現しなかった。*S. scrippsae*はTSで最も多く、TSよりも南あるいは北の水系では殆ど出現しなかった (Fig. 22)。以下の緯度変化に伴う分布パターンの統計解析では、*E. hamata* と *S. elegans* についてはTSからSAまでのデータを用い、*S. scrippsae* についてはSTのみのデータを使用した。

Eukrohnia hamata と *Sagitta elegans* の緯度変化に伴う個体数密度パターンはランダムでは無く (Runs-test, $p < 0.05$), 南から北へ向けて増加する有意なトレンドを示した (Kendall's rank correlation, $p < 0.01$) (Table 4)。一方、*S. scrippsae* の南北分布には有意なトレンドは検出できず、ランダムであったが、これには解析に用いた分布範囲がSTのみに限られていたためと考えられる。

緯度と個体数密度間に正のトレンドが認められた *Eukrohnia hamata* と *Sagitta elegans* については緯度変化 (X) にたいする出現個体数 (Y) の回帰直線を計算し、それを用いて各データからトレンドを除去した。それぞれの回帰式は以下の通りである (Table 4)。

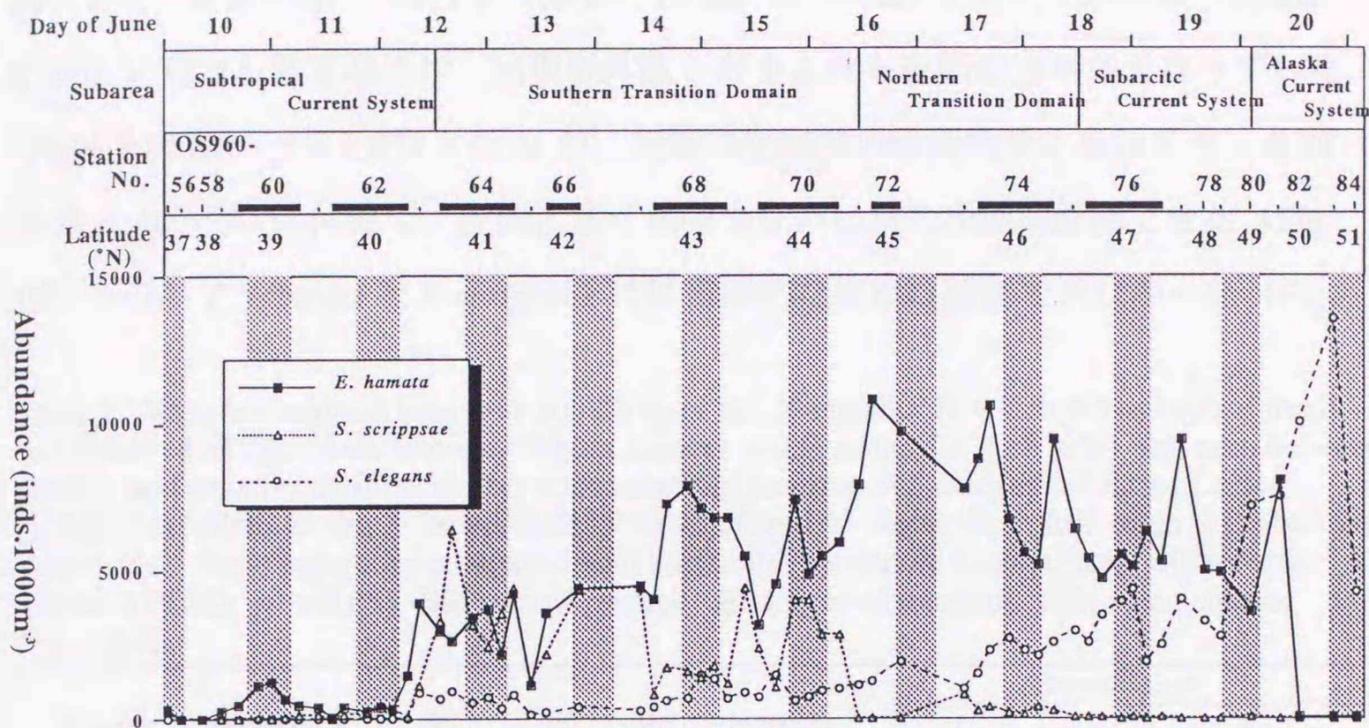


Fig. 22. Latitudinal-temporal changes in abundance of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, and *S. scrippsae* along 180° longitude during 10-21 June, 1996. Data from consecutive samplings at the same station are denoted by horizontal bar under the station number. Shaded and un-shaded columns in abundance panel show nighttime and day time, respectively.

$$Y = 0.01 X + 3.93 \quad (E. hamata)$$

$$Y = 0.32 X - 7.11 \quad (S. elegans)$$

Table 4. Tests for randomness (Runs-test) and trend (Kendall's rank correlation) on abundance (N 1000m³) of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans* and *S. scrippsae*. U: number of runs, Na: number of data greater than the median, Nb: number of data less than the median, N: count of rank, τ : Kendall's rank correlation coefficient, ts: sample statistic of t-distribution, p: probability, Y: abundance, X: latitude, a and b; constants.

	Parameter	<i>E. hamata</i>	<i>S. elegans</i>	<i>S. scrippsae</i>
Runs-test	U	15	8	10
	N _a	21	21	11
	N _b	21	21	11
	p	<0.05	<0.05	>0.20
Kendall's rank correlation	N	532	1380	114
	τ	0.27	0.70	0.23
	ts	2.60	6.75	1.51
	p	0.009	0.000	0.134
Trend model: Ln(Y) = aX + b	a	0.11	0.32	-
	b	3.93	-7.11	-

III-2-3-3. 採集時間:

Eukrohnia hamata と *Sagitta elegans* のトレンド除去データと、*S. scrippsae* のデータの総平均からの偏差を算出し、前述 (III-2-3-1) の各種の小規模パッチネスと比較すると、小規模パッチネスを超えた変動が *E. hamata* では 81.4%、*S. elegans* では 74.4%、*S. scrippsae* では 65.2% であった。確率的に各種特有の小規模パッチネスよりも大きな変動が確認されたので、この変動の 1 要因として日周鉛直移動による時間的な採集量の変動を考えた。正の変動と負の変動の比を時間を分けて

調べると, *S. elegans* では日中 (09:00 - 15:00) には 0.25 であったが深夜 (21:00 - 03:00) には 2.5 まで増加し, 出現個体数も日中よりも夜間の方が多くなっていた (Fisher's PLSD, $p < 0.05$) (Table 5). 実際の個体数の時間的変化をみても, 北緯 43 度と 46 ~ 47 度付近で, 夜間に多く昼間少ない日周の変動が確認できた (Fig. 23). 一方, *E. hamata* と *S. scrippsae* には日周的な変動は確認できなかった (Fig.

Table 5. Variance analysis (one-way ANOVA) of the abundance in which the latitudinal trend was removed of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans* and *S. scrippsae* (left side), and ratio between positive and negative incidences above the sampling precision at 3 categorized time of a day (1: Mid-day, 09:00-15:00, 2: Dawn/dusk, 15:00-21:00 and 03:00-09:00, 3: Mid-night, 21:00-03:00) (right side). Time categories connected with horizontal bar denote no significant differences (Fisher's PLSD, $p < 0.05$). SS: sum of squares. df: degree of freedom. MS: mean square. *: $p < 0.05$.

Species	Source of variation	SS	df	MS	F-value	Above/below		
						Mid-day	Dawn/dusk	Mid-night
<i>E. hamata</i>	Time	0.04	2	0.02	0.12	0.71	0.70	1.00
	Error	5.70	32	0.18				
<i>S. elegans</i>	Time	2.04	2	1.02	4.23 *	0.25	1.14	2.50
	Error	7.02	29	0.24				
<i>S. scrippsae</i>	Time	0.16	2	0.08	0.14	1.00	1.00	0.50
	Error	7.09	12	0.59				

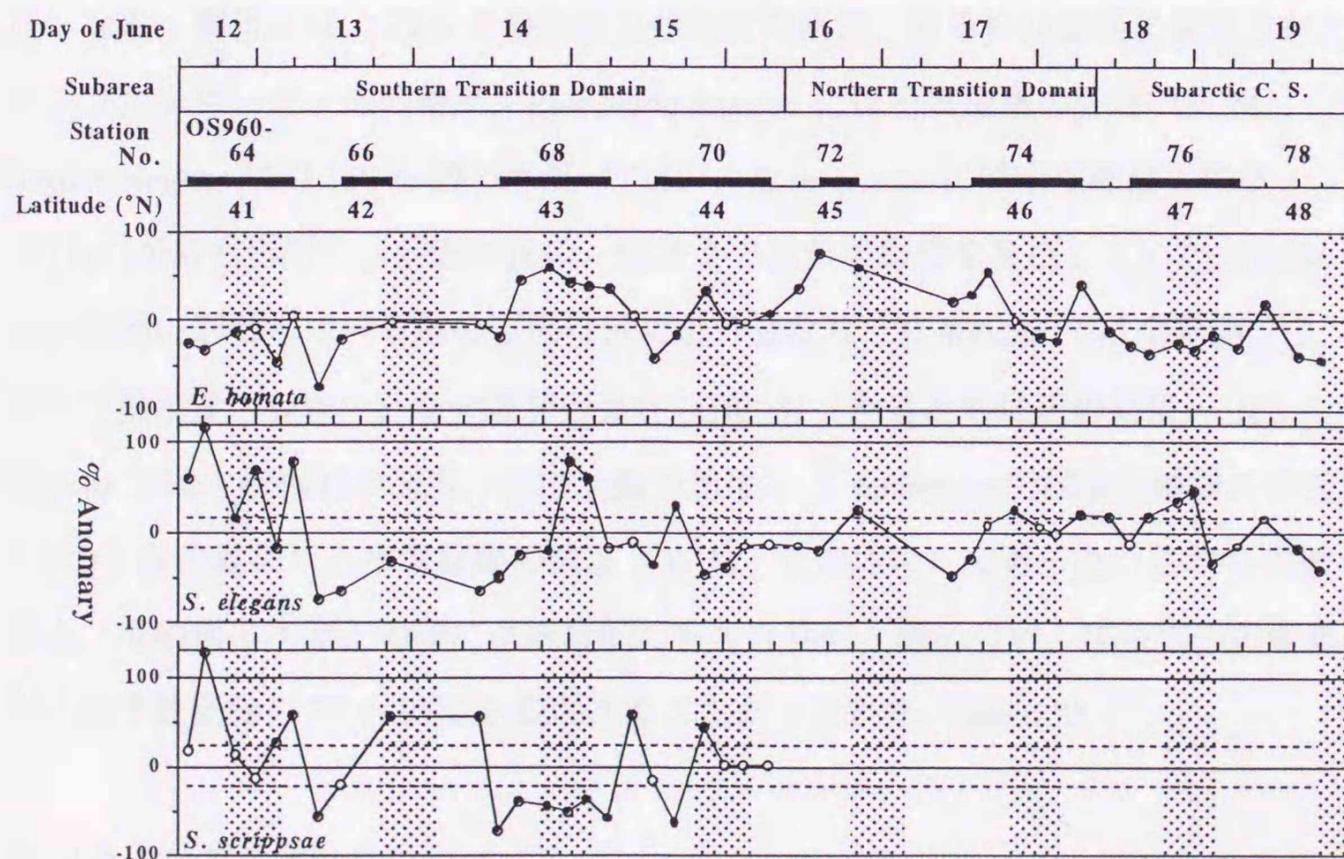


Fig. 23. Abundance anomaly (percent) in which the latitudinal trend removed of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, and *S. scrippsae* from TS to SA. Hatched horizontal lines denote sampling precision of each species (open circles: within the precision, closed circles: beyond the precision). Shaded and un-shaded columns show nighttime and day time samplings, respectively.

23, Table 5).

III -2-3-4. その他の変動要因:

日周変動にくわえて、それ以外の要因も各種の分布特性に影響していると考えられるので、ステップワイズ法を用いた重回帰分析を行い、変動要因となりうる環境要因との関係を調べた。環境要因としては Table 6 に示した 15 のパラメーターを取り上げたが、そのうちの 5 つのパラメー

Table 6. A list of environment parameters used for stepwise multiple regression analysis of the variations in chaetognath abundance. Asterisked parameters were omitted subsequently because of high multicollinearity ($r > 0.90$).

Abbreviator	Environmental parameter
PO *	Position ($^{\circ}$ N Latitude)
T0 *	0-m temperature ($^{\circ}$ C)
T150	150-m temperature ($^{\circ}$ C)
TCM	Maximum degree of thermocline ($^{\circ}$ C/m)
TCD	Depth of thermocline (m)
S0 *	0-m salinity (psu)
S150 *	150-m salinity (psu)
HCM	Maximum degree of halocline (psu/m)
HCD	Depth of halocline (m)
D0	0-m density (kg m^{-3})
D150 *	150-m density (kg m^{-3})
PCM	Maximum degree of pycnocline (sigma-t/m)
PCD	Depth of pycnocline (m)
TIME	Score (1: 09:00-15:00, 2: 15:00-21:00 and 03:00-09:00, 3: 21:00-03:00)
WW	Zooplankton biomass (mg wet weight /1000m ³)

ターは他のいずれかのパラメーター間との相関係数が高く ($r > 0.90$), 多重共線性を示す可能性が高いため解析からは除去し, 150-m 層の水温 (T150), 水温躍層の深さと強度 (TCM, TCD), 塩分躍層の深さと強度 (HCM, HCD), 表面密度 (D0), 密度躍層 (PCM, PCD) の深さと強度, 採集した時間 (Time), 動物プランクトン湿重量 (WW) のうち, どの要因が各種の変動に影響しているかを調べた。なお, 解析には, CTD での水温塩分測定の前, あるいは直後に採集されたサンプルを用いた。その結果, *Eukrohnia hamata* には密度躍層の強さ (PCM), *Sagitta elegans* には 150-m 層の水温 (T150), *S. scrippsae* には密度躍層の深度 (PCD) が最も影響し, 前者は正の, 後者 2 つは負の影響を及ぼしていた (Table 7)。変動に影響している他の要因は種により異なり, *E. hamata* では全動物プランクトン湿重量 (WW) と塩分躍層の強さ (HCM) (両者ともに正の効果), *S. elegans* では水温躍層の深度 (TCD; 負の効果), *S. scrippsae* では塩分躍層の強度 (HCD; 負の効果) と水温躍層の強度 (TCM; 正の効果) であった。これらの要因と, 毛顎類の密度との間には統計的に有意な相関が認められ, 環境要因の変動が, 個体数変動の 73 ~ 95% を説明することが示された (Table 7)。

III -2-4. 体長と成熟段階組成

Eukrohnia hamata の体長の中央値 (以下 '体長' とする) の緯度変化に伴った変動は 1 日の採集時間に関係なく平滑なパターンを示したが, 北緯 42 ~ 42.5 度,

Table 7. Stepwise multiple regression analysis (backward) of the abundance (Y: ln (N) 1000m⁻³) of *E. hamata*, *S. elegans* and *S. scrippsae* in incorporating 10 environmental parameters (X_n, n=1,2,...,10). The regression model is: $Y = a + b_1X_1 + b_2X_2 + \dots + b_nX_n$. The selection criteria of variables are >0.01 for tolerance and <0.1 for *p*. For abbreviation of parameters, see Table 4.

Species	Environmental parameter	Regression coefficient	Standard error	Standard regression coefficient	t-value	Tolerance	<i>p</i>	R ²
<i>E. hamata</i>	a	8.35	0.45		18.58		<0.001	
	PCM (b1)	50.34	13.66	0.52	3.69	0.94	0.003	0.73
	WW (b2)	-0.005	0.002	-0.46	3.38	0.93	0.006	
	HCM (b3)	-34.36	13.36	-0.35	2.57	0.89	0.024	
<i>S. elegans</i>	a	10.61	0.72		15.00		<0.001	
	T150 (b1)	-0.42	0.05	-0.89	7.68	0.99	<0.001	0.80
	TCD (b2)	-0.04	0.02	-0.21	1.83	0.99	0.090	
<i>S. scrippsae</i>	a	9.38	0.39		24.00		<0.001	
	PCD (b1)	-0.07	0.01	-1.17	10.74	0.68	0.002	0.95
	HCM (b2)	-43.84	9.48	-0.51	4.63	0.68	0.019	
	TCM (b3)	8.93	3.47	0.23	2.57	0.96	0.082	

44 ~ 44.5 度, および 46.0 ~ 46.5 度間で大きく変化した (Fig. 24). これらの境界は 33.8 の塩分フロント, 移行領域フロント, および亜寒帯フロントと良く対応していた (Fig. 21 参照). *E. hamata* の成熟段階組成はステージ 1 と 2 に集中し, 成熟個体 (ステージ 3) は出現しなかった. 北緯 42.5 度より南の地点ではステージ 2 が個体群の 98% 以上を占めていたが, それ以北ではステージ 1 と 2 が出現し, ステージ 1 の割合は北部に行くに従って徐々に減少した.

Sagitta elegans の体長と成熟段階組成の変動は *Eukrohnia hamata* とは異なり, 近接する地点間での大きな変動は小さく, その体長は 1 日の採集時間によって変化したものの (後述), 北部に行くに従って減少した (Fig. 24). *S. elegans* 個体群の 25% から 75% が含まれる体長の範囲 (以下 '体長範囲') は *E. hamata* よりも広く, 多様な体長の個体が同時に存在していた. *S. elegans* では全ての成熟段階が出現したが, *E. hamata* と同様その個体群はステージ 1 と 2 が中心となっていた. しかし, ステージ 1 の割合は *E. hamata* とは逆に北部に行くに従って徐々に増加した.

南部移行領域における *Sagitta scrippsae* の体長変動は, 1 日の採集時間に依存しない平滑なパターン, 北緯 42.5 度を境とした急激な変動, そして狭い体長範囲という 3 つの点で南部移行領域の *Eukrohnia hamata* のそれと類似していた (Fig. 24). *S. scrippsae* でも *S. elegans* 同様に全ての成熟段階が出現したが, その組成はやはりステージ 1 と 2 に偏っていた. 体長変動だけでなく, 成熟段階組成も *E.*

hamata に類似し、北緯 42.5 度より南ではステージ 2 が 50%以上を占めたが、それ以北ではステージ 1 がほぼ 60%以上を占め優占した。また、ステージ 3 は北緯 42.5 度より南でわずかに出現した。

以上の様な 3 種の毛顎類の体長と成熟段階組成の変動において、*Sagitta elegans* の変動は明確な日周変動を示した (Fig. 24)。夜間の *S. elegans* の体長は昼間のそれよりも大きく、体長範囲は下限 (25%) と上限 (75%) の両方、あるいはどちらか一方が夜間に増加し、特に上限の変動が大きかったため、夜間に体長範囲は広がっていた。また、殆どのステージ 3 は夜間にのみ出現し、昼間に出現することは少なかった。

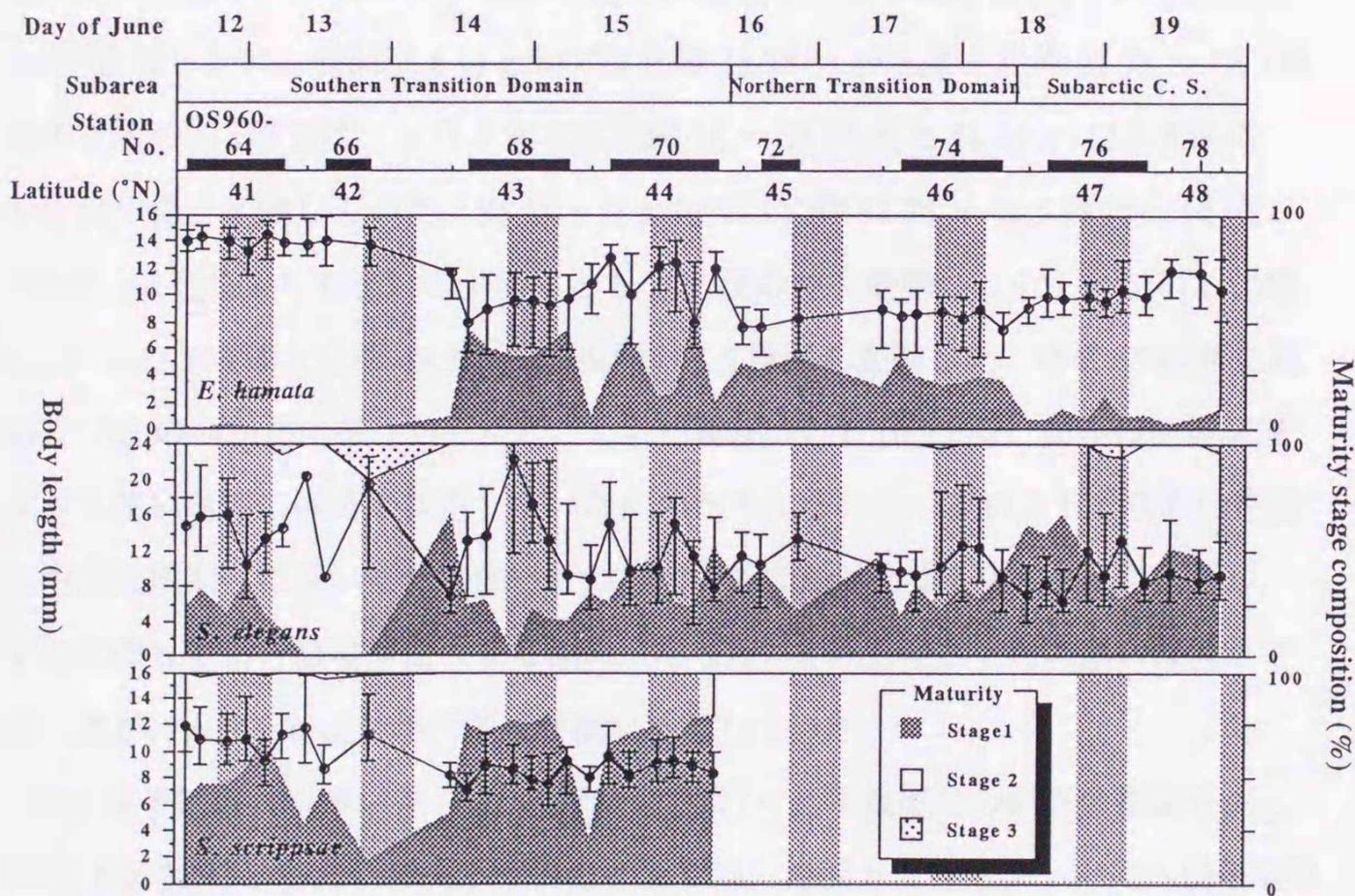


Fig. 24. Latitudinal-temporal changes in median body length and maturity stage composition of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, and *S. scrippsae* in TS to SA. Vertical bars denote the body length range in which 25-75% of the population included. Shaded and un-shaded columns show nighttime and day time samplings, respectively.

III-3. 経年変動とその機構

III-3-1. 海洋環境

東経 155 度線（以後西部トランセクト）に沿った水温塩分の鉛直分布図を Fig. 25 から Fig. 28 に示した。亜寒帯海流系と移行領域を分ける水温 4℃の亜寒帯フロントは 1 次航海（以下 6 月上旬, Figs 25 & 26), 2 次航海（以下 6 月下旬, Figs 27 & 28) 共に調査範囲の最北部に確認できたが, 1989, 1991, 1993, 1995, 1997 年の 6 月上旬にはフロントが調査範囲以北に位置していた。北部北太平洋中央域では移行領域を南北に区分する移行領域フロント (TF) となっている塩分 33.6 を中心とする塩分フロントは, 西部トランセクトでは亜寒帯フロント (SF) の位置と一致し, 移行領域 (TD) は南北に区分出来なかった。塩分 34.0 の亜寒帯境界 (SB) は例年確認できたが, 年によってその位置は大きく異なった。以上のように判別した各年のフロント, 境界の位置を経年的に並べた図を Fig. 29 に示した。SB が位置していた範囲は 6 月上旬では北緯 38.75 ~ 39.5 度と北緯 41.75 ~ 42.5 度間の 3 度の幅で変動し, 6 月下旬では北緯 38 ~ 38.75 度と 41.75 ~ 42.5 度間の 3.75 度の幅を変動していた。SF は 6 月上旬では北緯 41.75 ~ 42.5 度間と 44 度（あるいはそれよりも北）の少なくとも 2.25 度の幅を変動し, 6 月下旬では北緯 41.75 ~ 42.5 度間と北緯 43.25 ~ 44 度間の 1.5 度間を変動した。特に 1983 年には SF と SB の判別が出来なかったが, これは緯度 45 分 (0.75 度) 刻みの採集間隔よりも狭い範囲に両者が接近していたためと考えられる。フロントと境界の位置に明白な周期性は見いだせなかったが, 年毎の変動はあるものの SB が南下し, それに伴って移行領域が拡大する傾向があった。6 月上旬と下旬の違いは僅かであったが, 6 月下旬には移行領域が南に移動していた。

180 度子午線（以後中央トランセクト）に沿った水温塩分の鉛直分布図を Fig. 30 と Fig. 31 に示した。中央トランセクトでは, 西部トランセクトに比べ例年亜寒帯海流系 (SA) の北方境界の亜寒帯フロント (SF), 移行領域フロント (TF), 亜寒帯境界 (SB) が明白であった。それらの位置を経年的に並べた図を Fig. 32 に示した。SA の北方境界は 1988 年（北緯 47.5 ~ 48 度間）を除いて全ての年で北緯 48.5 度以北に位置した。SF は変動幅が狭く, 北緯 45 ~ 45.5 度間と北緯 47 ~ 47.5 度間の 2 度の幅で変動した。SB は SF に比べて変動幅が広く, 北緯 38.5 ~ 39 度

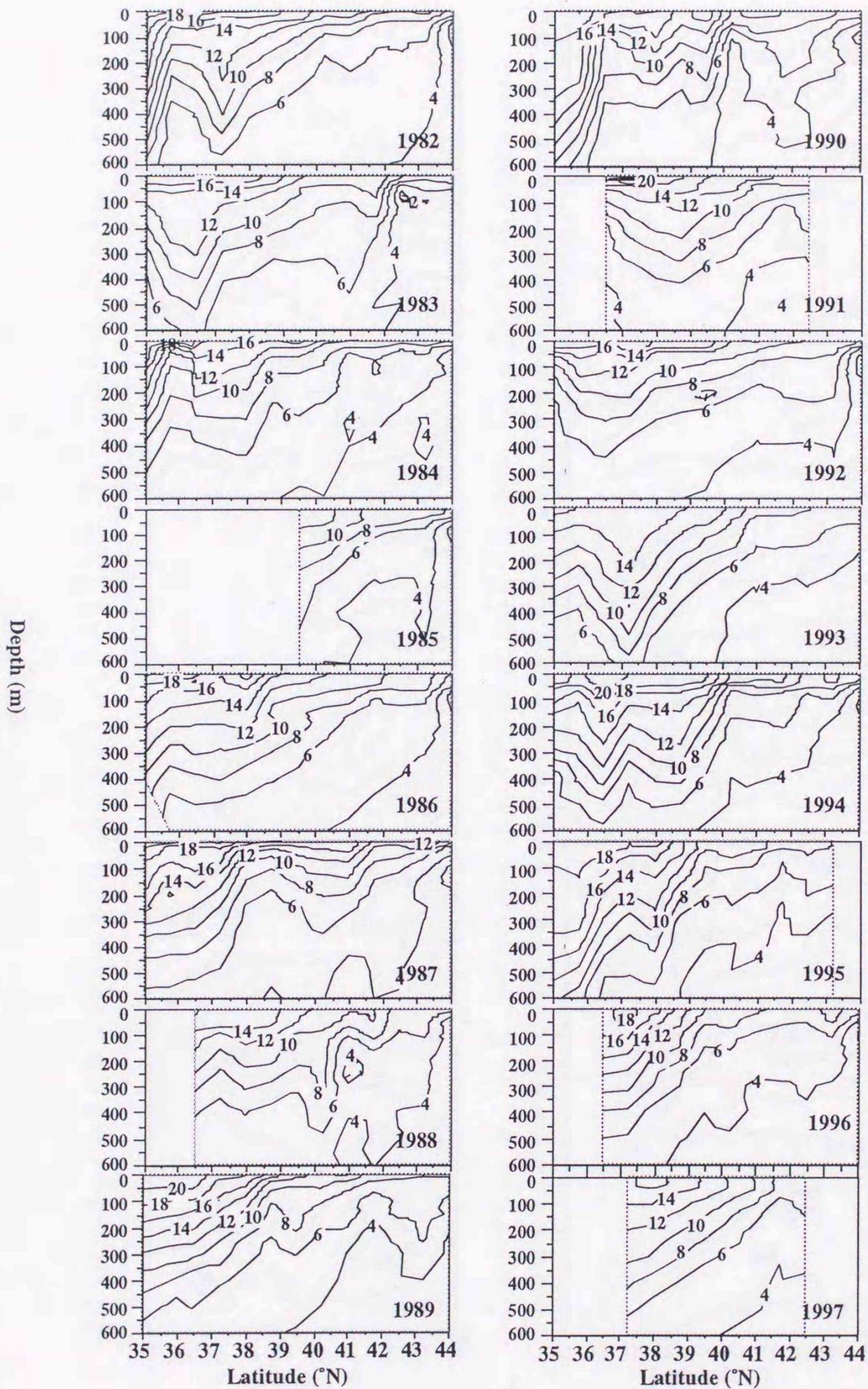


Fig. 25. Vertical profiles of temperature ($^{\circ}\text{C}$) along 155°E longitude during early June of 1982 through 1997.

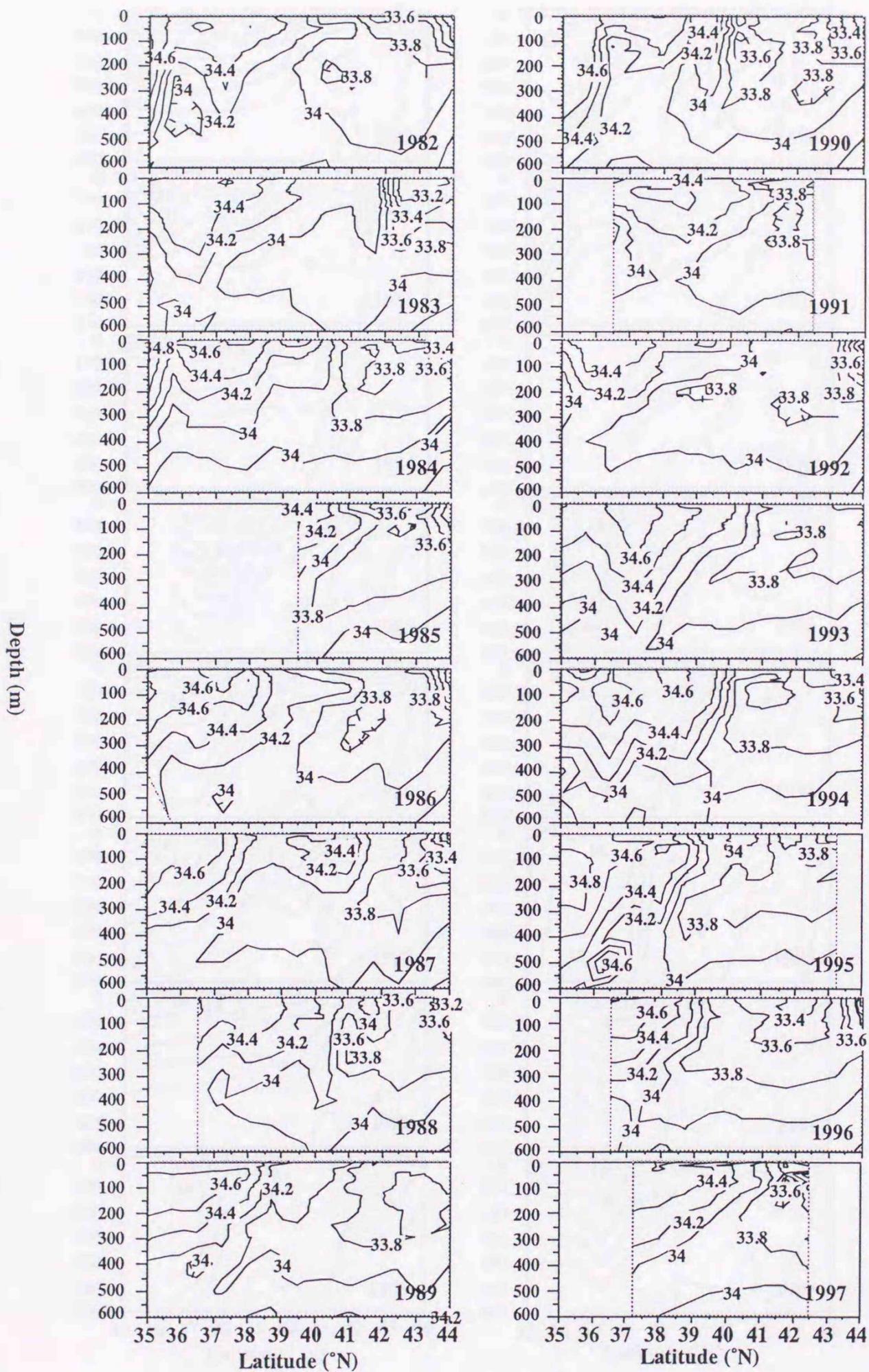


Fig. 26. Vertical profiles of salinity along 155° E longitude during early June of 1982 through 1997.

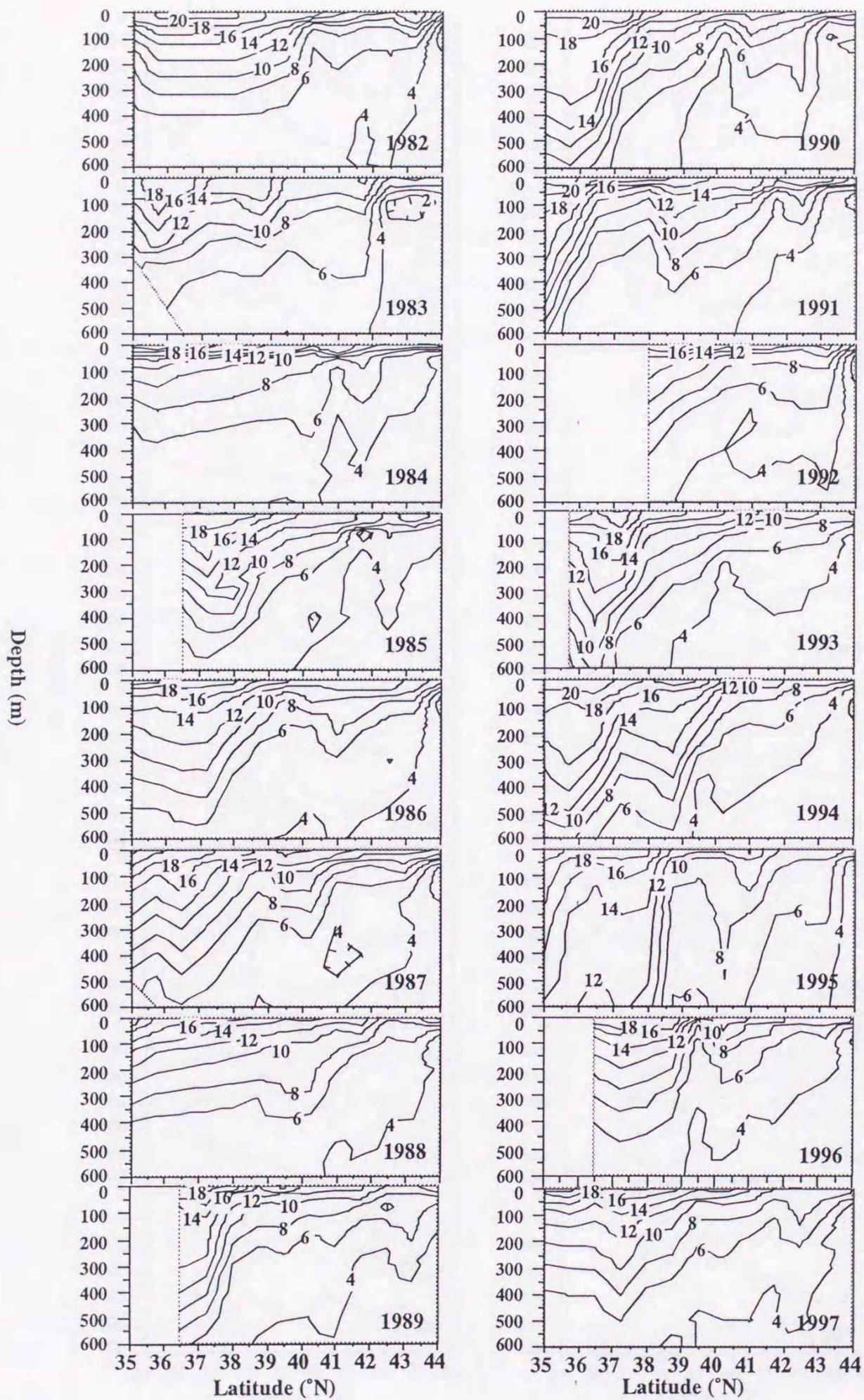


Fig. 27. Vertical profiles of temperature ($^{\circ}\text{C}$) along 155°E longitude during late June of 1982 through 1997.

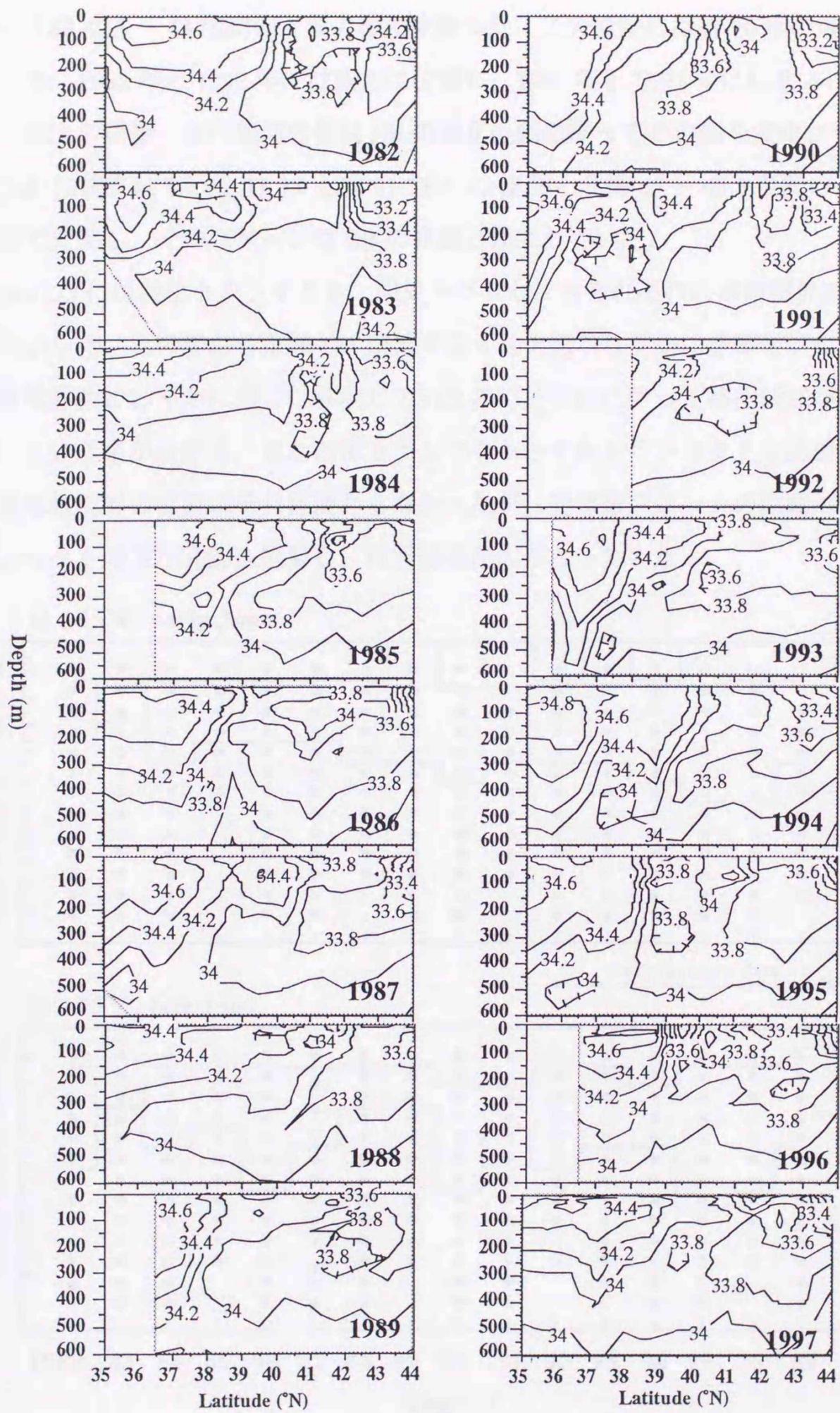


Fig. 28. Vertical profiles of salinity along 155° E longitude during late June of 1982 through 1997.

間から北緯 42.5 ~ 43 度間の 4 度の幅で変動した。この変動には約 10 年の周期が観察でき、1982 年と 1992 年には南方に位置し、1987 年と 1997 年には北方に位置した。以上の結果、移行領域の幅は SB の南北振動に従ってその幅を変化させた。SB と SF に挟まれている TF は北緯 41.75 ~ 42 度間と北緯 45 ~ 45.5 度間の 3.25 度の幅で変動し、そのパターンは SB の変動と類似していた。

Figure 33 には西部トランセクト、中央トランセクトそれぞれの水系境界の平均位置を示した。この図から東経 155 度線では 6 月上旬から下旬に亜寒帯フロント、亜寒帯境界共にわずかに南方に移動していたので、それに伴って移行領域が南に移動していた事が分かる。また西部トランセクトと中央トランセクトを比較すると、亜寒帯境界の位置はそれ程変わらなかったが、亜寒帯フロントの位置は中央トランセクトの方が北部に位置し、移行領域が広がっていた。

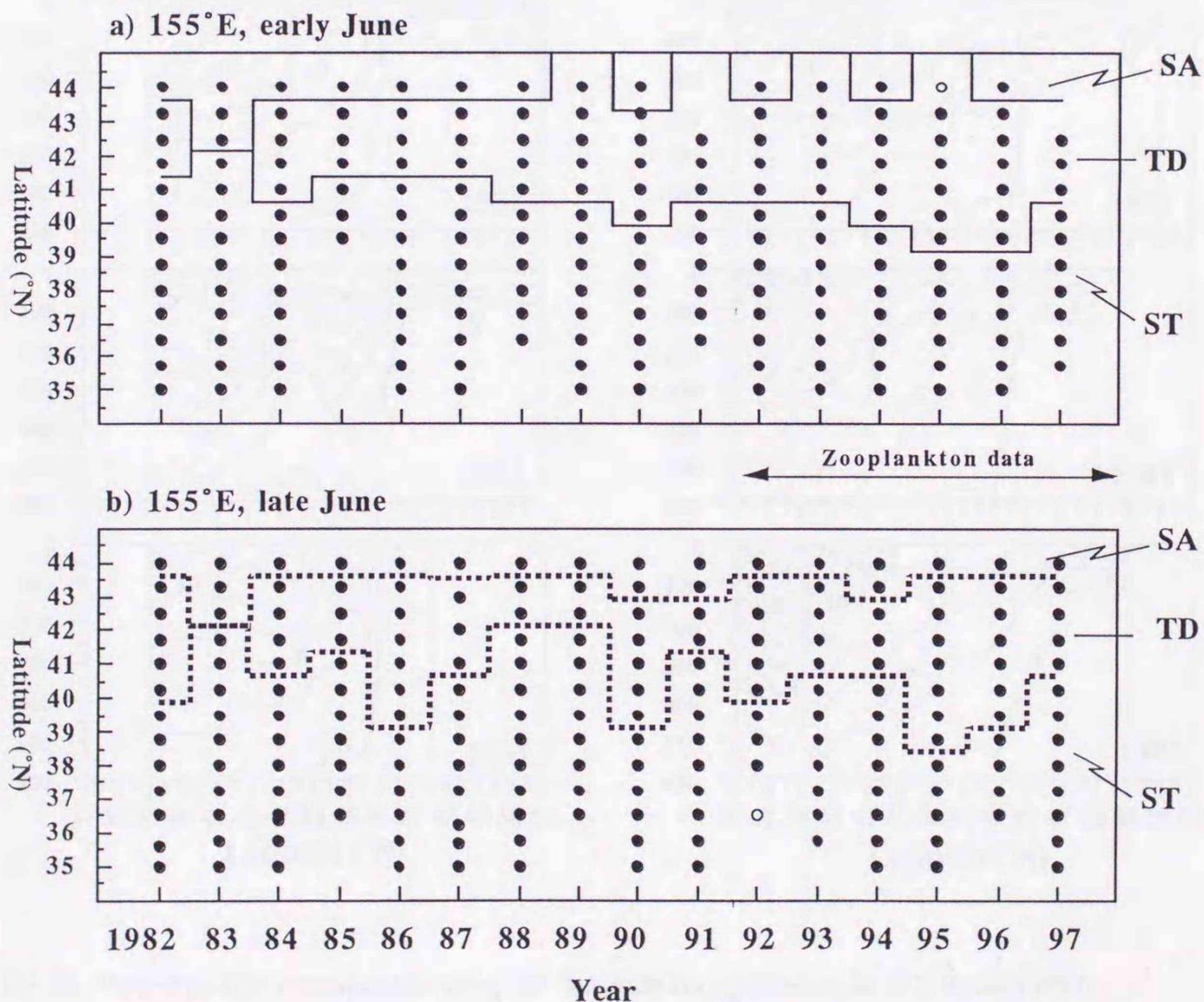


Fig. 29. Interannual changes in the locations of Subarctic Current System (SA), Transition Domain (TD), and Subtropical Current system (ST) of the northern North Pacific Ocean along 155° E during early June (a), and late June (b) in 1982-1997. Only hydrographic observation was carried out until 1992. From 1992 onward, both hydrographic observation and zooplankton sampling were made (Note: open circles are hydrographic observations only).

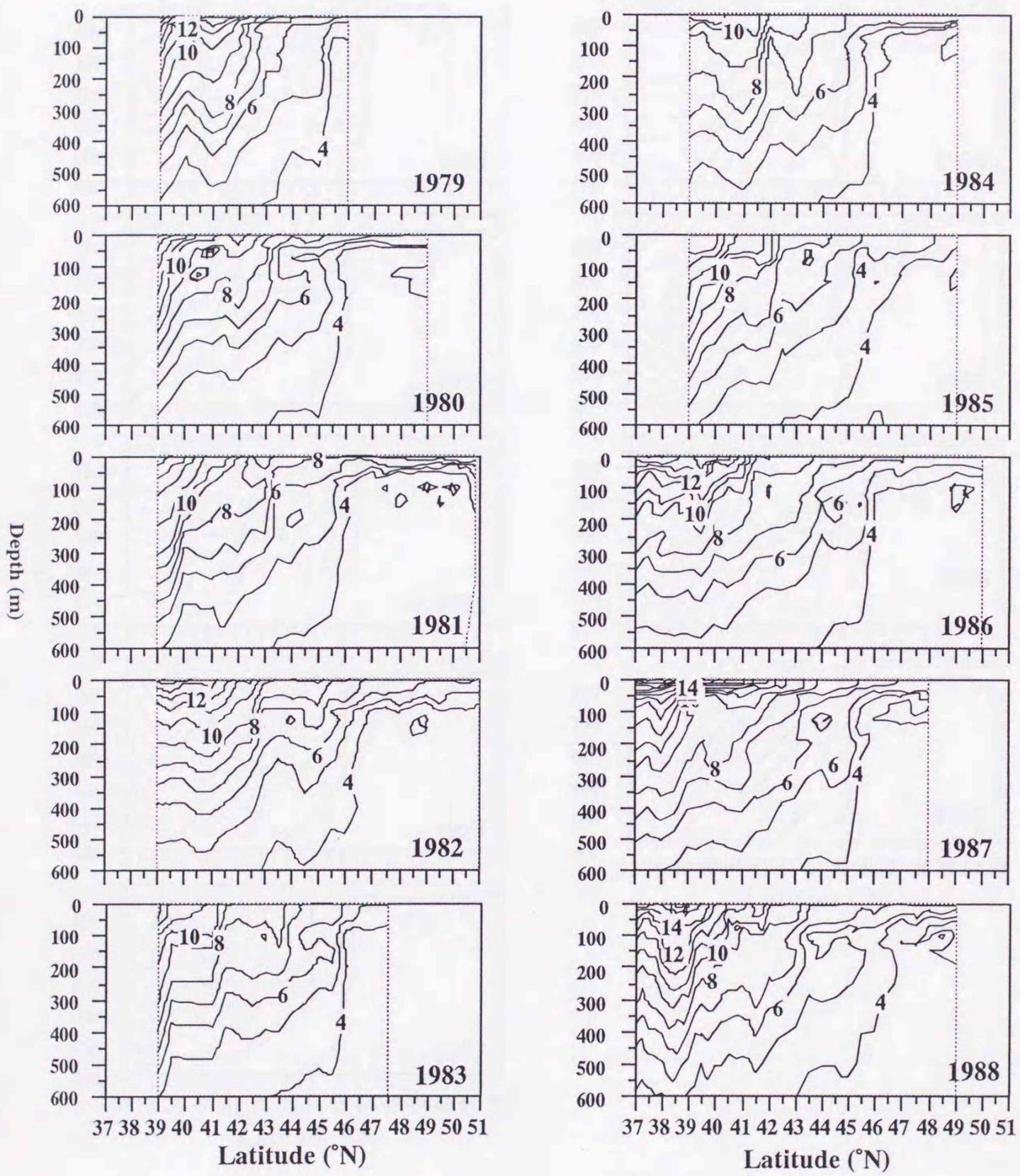


Fig. 30. Vertical profiles of temperature along 180° longitude during summers in 1979 through 1987.

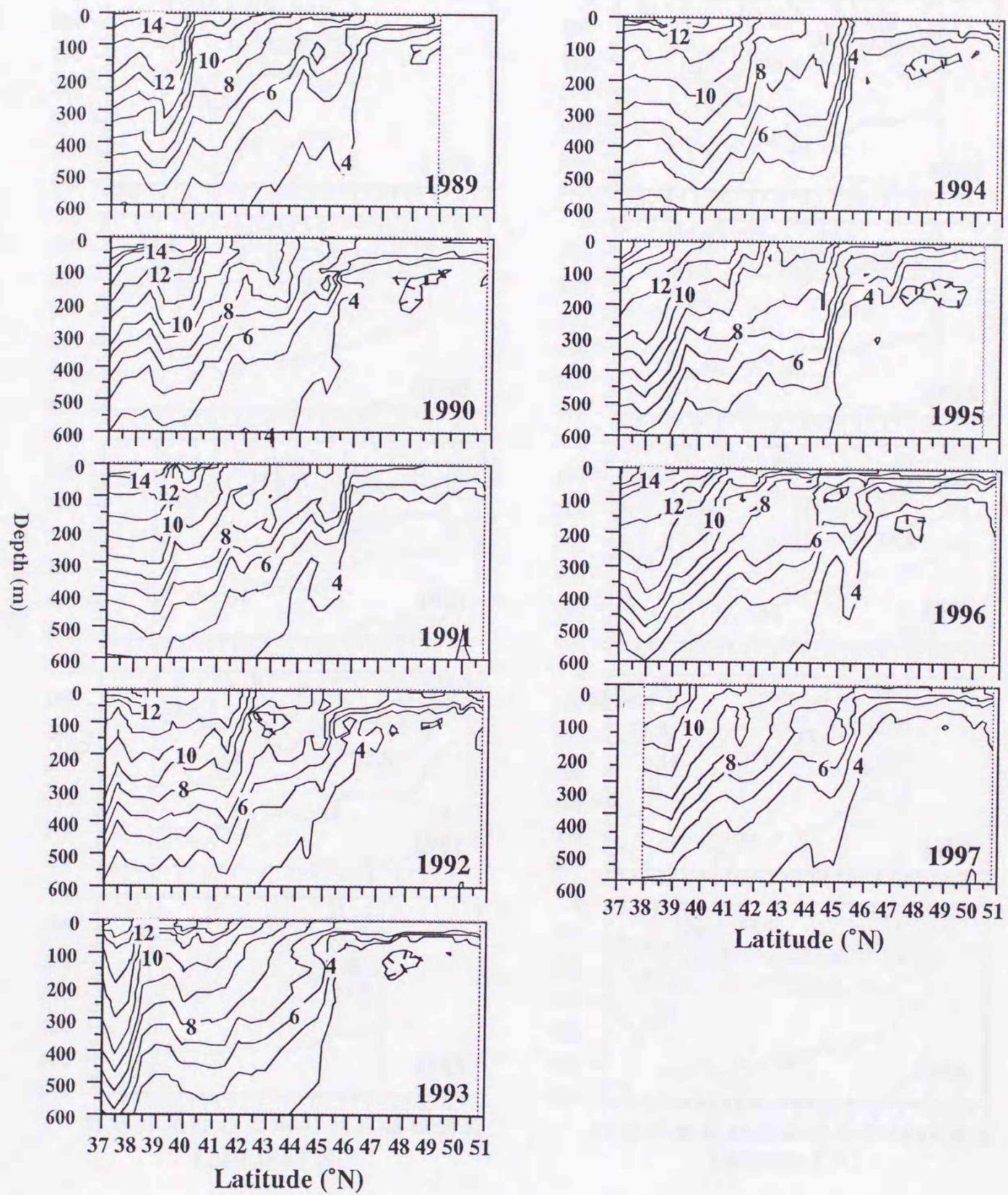


Fig. 30. Continued.

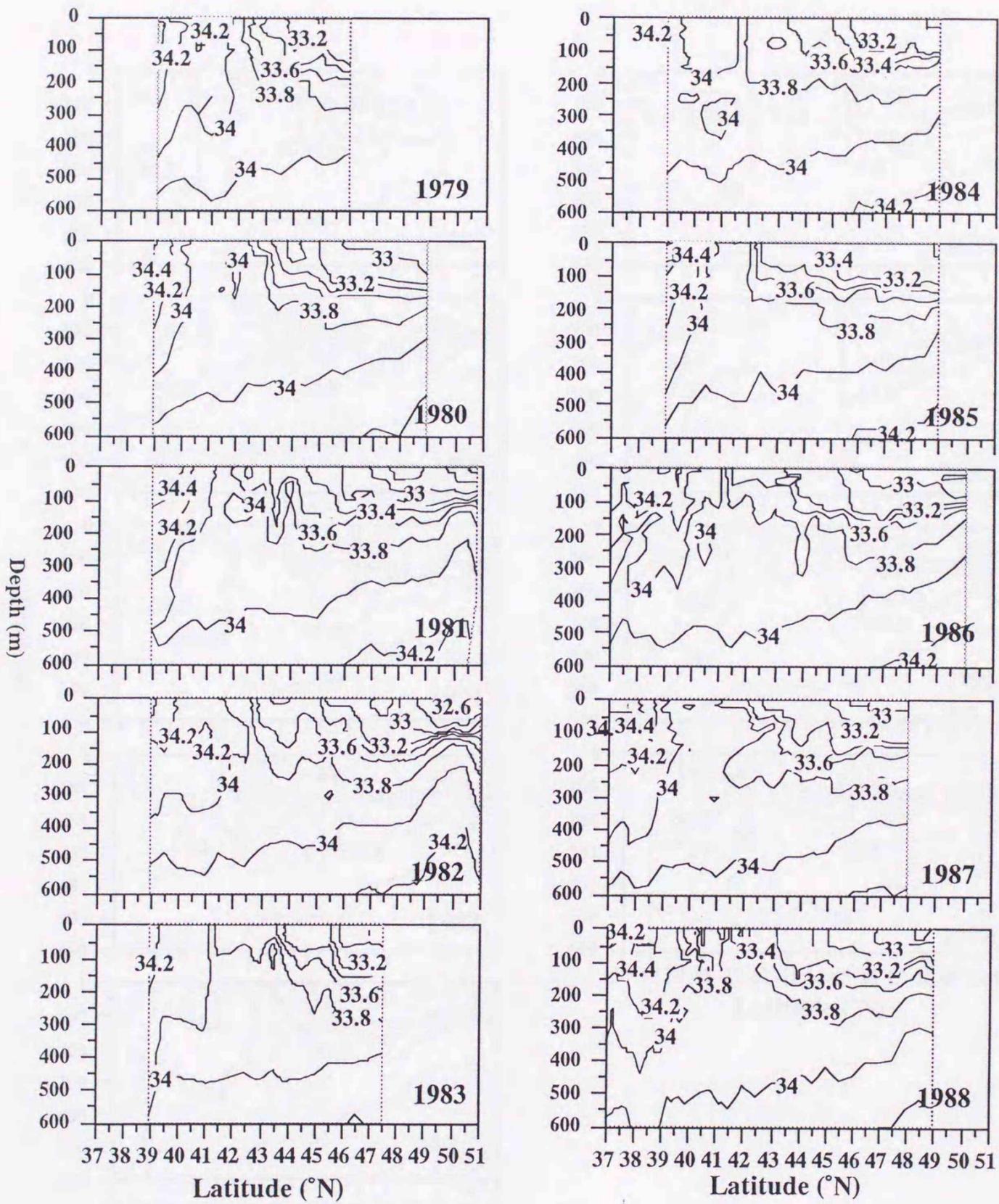


Fig. 31. Vertical profiles of salinity along 180° longitude during summers in 1979 through 1997.

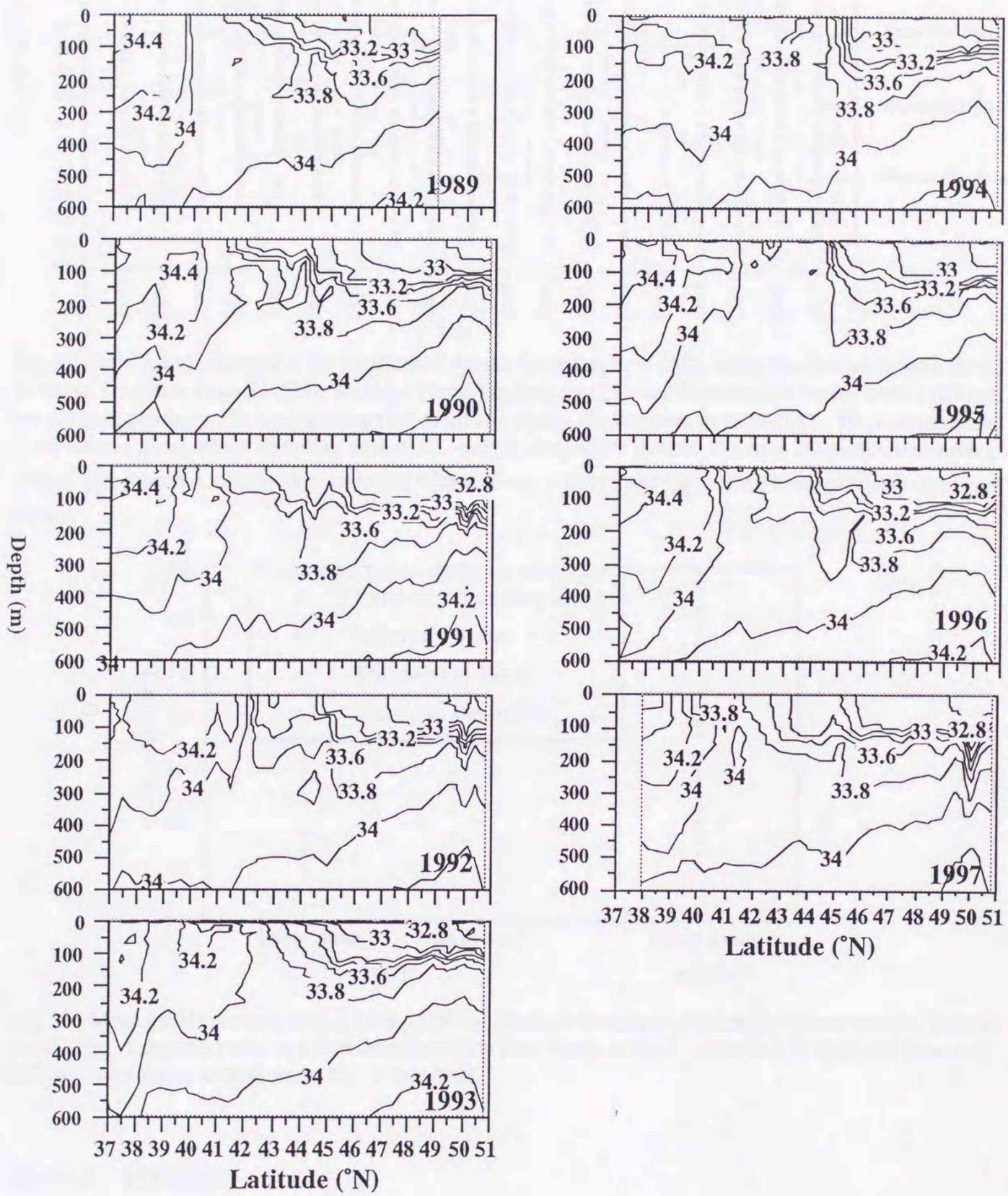


Fig. 31. Continued.

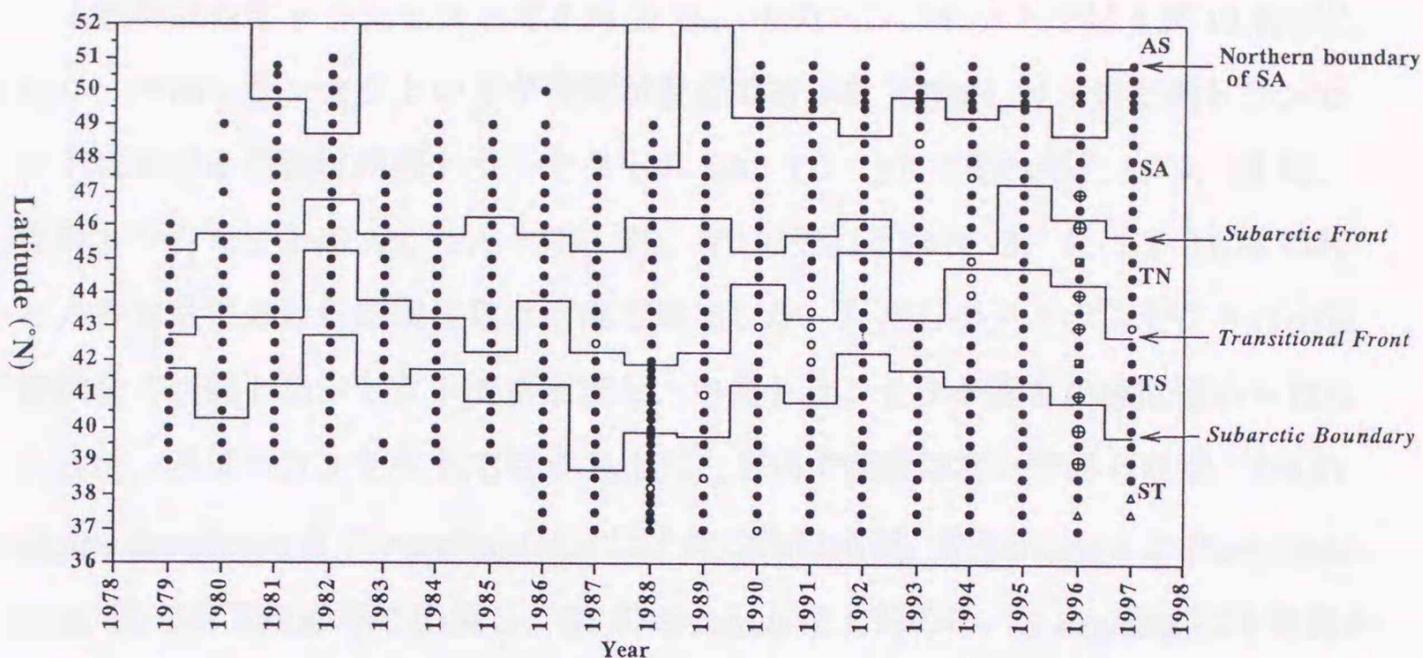


Fig. 32. Inter-annual changes in the locations of Alaska Current system (AS), Subarctic Current System (SA), Northern Transition Domain (TN), Southern Transition Domain (TS), and Subtropical Current system (ST) of the northern North Pacific Ocean along 180° longitude during the summers in 1979-1997. ●; hydrographic observation / zooplankton sampling station, ○; only hydrographic station, △; only zooplankton sampling station, ⊕; repeated zooplankton sampling station (every 4 hour), and ■; day/night zooplankton sampling station.

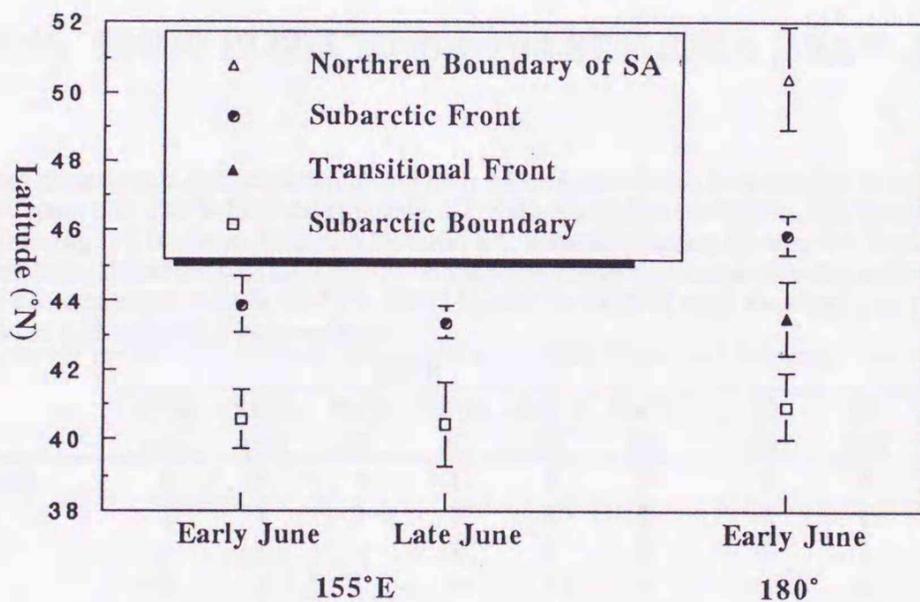


Fig. 33. Mean (\pm SD) position during 1979 - 1997 of Northern boundary of subarctic current system, Transitional Front, Subarctic Front, and Subarctic Boundary from North to South. Note that Transitional Front was difficult to recognize at stations on 155° E longitude.

III -3-2. 群集構造

III -3-2-1. 出現種： 経年変動を解析するに当たり、はじめに東経 155 度と 180 度子午線の地理的相違、および 155 度での約半月の採集期間の差によって、毛顎類群集構造がどのように変化しているかを見るために、各トランセクトのデータをそれぞれ集計し、水系毎に平均した (Table 8).

毛顎類は西部トランセクトで4属22種、中央トランセクトでは4属12種が出現し、西部トランセクトの方が種数が豊富であった (Table 8)。また両トランセクトにおける種数は西部トランセクトのSA, TD, STでそれぞれ3, 9, 21種、中央トランセクトのAS, SA, TN, TS, STでそれぞれ3, 3, 5, 10, 11種であり、各水系における出現種数は南部で増加した。ただし中央トランセクトの出現種は全て西部トランセクトでも出現し、中央トランセクト固有の種は認められなかった。西部トランセクトでは6月上旬と下旬で種数は同一であったが、TDの *Sagitta decipience* と *S. neodecipience* は上旬のみに出現、*S. hexaptera* と *Pterosagitta draco* は6月下旬のみに出現し、STの *S. betodi* は上旬のみ、*S. neglecta* は下旬のみに出現し、6月上旬と下旬で出現種は多少異なった。ただし西部トランセクトのSAでは6月上旬下旬ともに *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, *S. scrippsae* の3種が出現した。中央トランセクトのAS, SAにおいても *E. hamata*, *S. elegans*, *S. scrippsae* の3種のみが出現し、これら3種は両トランセクトの他の全ての水系にも出現したが、残りの19種はTDあるいはSTに出現し、SAやASには出現しなかった。

Table 8. A list of chaetognath species occurred and their relative abundance from stations along 155° E (1992-1997 data pooled) and 180° longitudes (1979-1997 data pooled). ST; Subtropical Current System, TD; Transition Domain, ST; Southern Transition Domain, TN; Northern Transition Domain, SA; Subarctic Current System, AS; Alaska Current System. Early June (1) and Late June (2) data are separated for 155° E longitude transect. Relative abundance categories "-", "1", "2", "3", and "4" denote no occurrence, 0-25%, 25-50%, 50-75%, and 75-100% of total abundance, respectively. The number of species appeared in each subarea is in parenthesis.

Species	155° E						180°				
	ST(1) (21)	ST(2) (21)	TD(1) (9)	TD(2) (9)	SA(1) (3)	SA(2) (3)	ST (11)	TS (10)	TN (5)	SA (3)	AS (3)
<i>Eukrohnia hamata</i>	1	1	1	1	3	3	2	3	4	3	1
<i>Sagitta elegans</i>	1	1	3	3	1	2	1	1	1	2	4
<i>S. scrippsae</i>	1	1	1	2	1	1	2	2	1	1	1
<i>S. minima</i>	2	2	1	1	-	-	1	1	-	-	-
<i>S. nage</i>	2	3	1	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. lyra</i>	1	1	1	1	-	-	1	1	1	-	-
<i>S. pseudoserratodentata</i>	1	1	1	1	-	-	1	1	-	-	-
<i>S. hexaptera</i>	1	1	-	1	-	-	1	1	-	-	-
<i>S. decipiens</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. neodecipiens</i>	1	1	1	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>S. zetesios</i>	1	1	-	-	-	-	1	1	1	-	-
<i>S. enflata</i>	1	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>S. pacifica</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. robusta</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. ferox</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. bipunctata</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. neglecta</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. regularis</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. bedoti</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pterosagitta draco</i>	1	1	-	1	-	-	1	-	-	-	-
<i>Krohnitta subtilis</i>	1	1	-	-	-	-	1	1	-	-	-
<i>K. pacifica</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-

西部トランセクトの優占種は6月上旬下旬共に *Eukrohnia hamata* (SA), *Sagitta elegans* (TD), *S. minima* と *S. nageae* (ST) であったのに対し, 中央トランセクトでは *S. elegans* (AS), *E. hamata* (SA, TN および TS), *E. hamata* と *S. scrippsae* (ST) であり, 優占種は水系毎に一部異なり, かつ両トランセクトの同一水系間でも一部異なっていた。

III-3-2-2. 優占種の出現個体数:

西部トランセクトにおいて *Eukrohnia hamata* は SA で最も多く, TD と ST には殆ど出現しなかった (Fig. 34). *Sagitta elegans* も SA で最も多く, TD, ST と南方にむけて段階的に減少していた. *S. scrippsae* は SA で最も少なく, TD で最も多く, ST で再び減少していた. *S. minima* と *S. nageae* は SA, TD には殆ど出現せず, ST に集中して出現していた. このとき, 水温は SA, TD, ST の順に低く, 全動物プランクトン・バイオマスは SA で最も多く, TD と ST では少なかった. 6月上旬と下旬を比べると, SA では *E. hamata*, *S. elegans*, *S. scrippsae* の3種が減少し, TD では *E. hamata* と *S. elegans* が減少したのに対し *S. scrippsae* は増加, ST では *S. scrippsae*, *S. minima*, *S. nageae* の3種が増加していた. このとき水温は全ての水系で上昇傾向にあり, 全動物プランクトン・バイオマスは SA では減少傾向にあったが, TD と ST ではあまり変化していなかった。

中央トランセクトの *Eukrohnia hamata* は AS で最も少なく, SA で最も多くなり TN, TS, ST と徐々に減少していた. *Sagitta elegans* は AS と SA で多く, TN, TS, ST と徐々に減少していた (Fig. 35). *S. scrippsae* は AS, SA, TN には殆ど出現しなかったが, TS, ST に集中して出現し, TS で最も多かった. このとき水温は AS, SA, TN, TS, ST の順に低く, 全動物プランクトン・バイオマスは AS と ST で少なく, TN に向けて増加した。

Eukrohnia hamata, *Sagitta elegans*, *S. scrippsae* の個体数密度の水系間の差異は西部トランセクトと中央トランセクトで一致した. 水温の変動傾向も一致していたが, 全動物プランクトン・バイオマスは西部トランセクトでは SA で最も多かったのに対し, 中央トランセクトでは TN で最も多く, 両トランセクトで異なっていた。

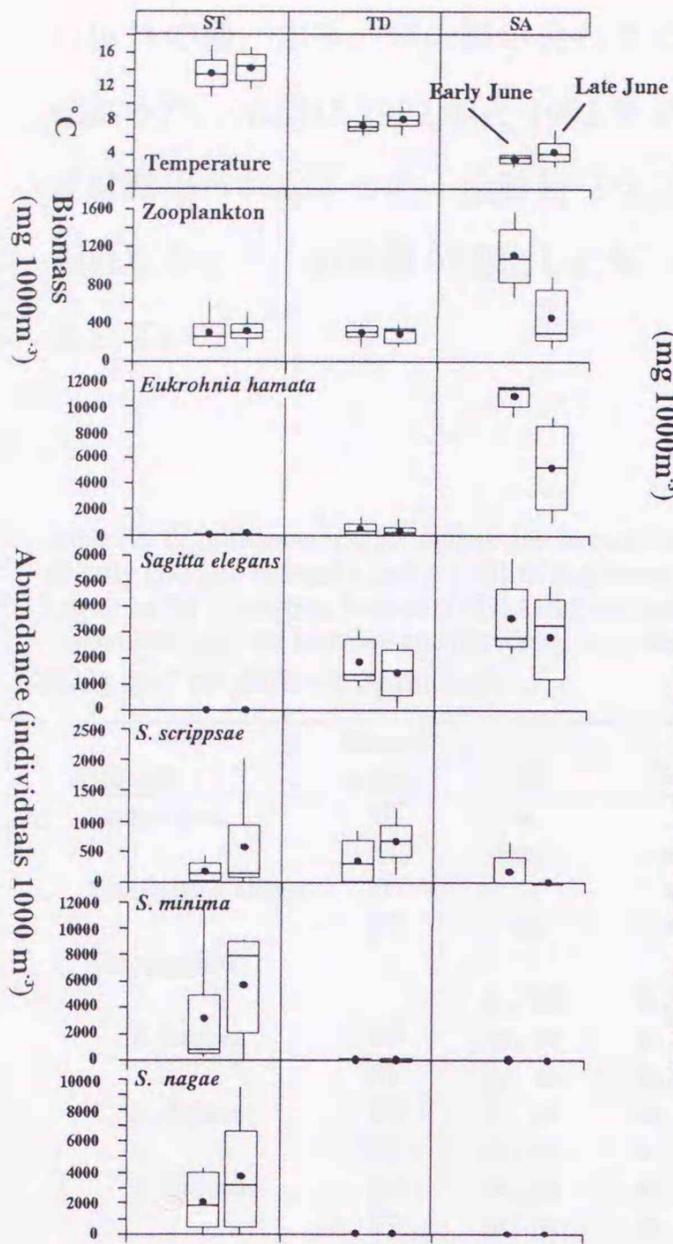


Fig. 34. Temperature, zooplankton biomass, and abundance of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, *S. scrippsae*, *S. minima*, and *S. nage* in the Subarctic Current System (SA), Transition Domain (TD), and Subtropical Current System (ST) along 155° E longitude. The abundance was expressed as median (50%) and 25-75% of the population (rectangles with partition of 50%), and mean and its range (solid circles and vertical bars).

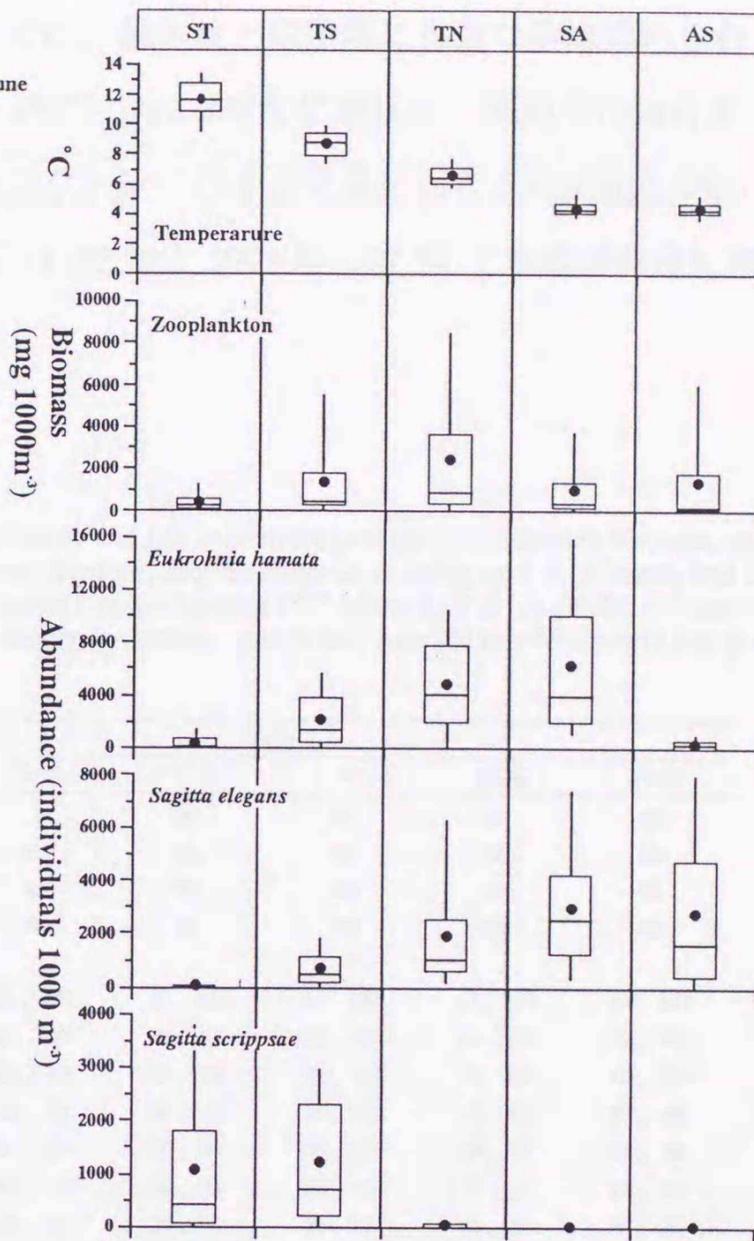


Fig. 35. Temperature, zooplankton biomass, and abundance of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, *S. scrippsae* in the Alaska Current System (AS), Subarctic Current System (SA), Northern Transition Domain (TN), Southern Transition Domain (TS), and Subtropical Current System (ST) along 180° longitude. The abundance was expressed as median (50%) and 25-75% of the population (rectangles with partition of 50%), and mean and its range (solid circles and vertical bars).

Ⅲ-3-2-3. 6月上・下旬間における変動：

西部トランセクトにおける優占5種の出現個体数と成熟度指数の6月上旬と下旬の差を見ると (Table 9), *Eukrohnia hamata* と *Sagitta minima* では有意差は見られず, *S. elegans* では1992年のTDで個体数が減少し, 1993年のSTで個体数が増加した. *S. scrippsae* では1996年のTDで個体数が増加, 成熟度は減少し, 1997年のSTで個体数が増加した. *S. nage* では1993年に成熟度指数が減少した. そ

れ以外の種、水系、年の組み合わせでは、個体数と成熟度に有意な差は認められなかった。水温は1992年と1993年のTDでのみ有意に増加し、他の年には有意差は認められなかった。全動物プランクトン・バイオマスにも有意な変化は認められなかった。個体数が変化した年（1992年と1993年）はSTで水温が有意に増加していた。

Table 9. Significance test for differences between early and late June in temperature, zooplankton biomass, and density (D) and maturity index (MI) of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, *S. scrippsae*, *S. minima*, and *S. nagae* in the Transition Domain (TD) and Subtropical Current System (ST) along 155° E longitude. “+” and “-” denote significant increase and decrease, respectively, from early June to late June (Mann-Whitney U test, $p < 0.05$). “ns” not different significantly.

Variables	Oceanic subarea	Year					
		1992	1993	1994	1995	1996	1997
Temperature	TD	+	+	ns	ns	ns	ns
	ST	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Zooplankton biomass	TD	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	ST	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Chaetognaths							
		D, MI					
<i>E. hamata</i>	TD	ns, ns					
	ST	ns, ns					
<i>S. elegans</i>	TD	-, ns	ns, ns	ns, ns	ns, ns	ns, ns	ns, ns
	ST	ns, ns	+, ns	ns, ns	ns, ns	ns, ns	ns, ns
<i>S. scrippsae</i>	TD	ns, ns	ns, ns	ns, ns	ns, ns	+, -	ns, ns
	ST	ns, ns	+, ns				
<i>S. minima</i>	TD	ns, ns					
	ST	ns, ns					
<i>S. nagae</i>	TD	ns, ns					
	ST	ns, ns	ns, -	ns, ns	ns, ns	ns, ns	ns, ns

III -3-3. 経年変動

III -3-3-1. 水温と全動物プランクトンバイオマス

西部トランセクト、中央トランセクト共に、0～150m水深積算水温（以下‘水温’とする）は地点間の変動も大きかったが、西部トランセクトの6月下旬のTDを除く全ての水系で有意な年変動があった（Tables 10 & 11）。動物プランクトンバイオマスは中央トランセクトでは全ての水系で有意な経年変動を示したが、西部トランセクトでは6月下旬のTD以外の水系では有意な年変動は見られなかった（Tables 12 & 13）。

西部トランセクトの水温の年変動は6月上旬のSTで有意な上昇傾向にあったが、全ての水系でランダムパターンを示した（Table 14, Fig. 36）。一方中央トラン

Table 10. Variance analysis (two-way ANOVA) of the temperature (0-150 m) in the Transition Domain (TD) and Subtropical Current System (ST) along 155° E longitude in early (1) and late June (2). SS: sum of squares, df: degree of freedom, MS: mean square. *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

Cruise	Subarea	Source of variation	SS	df	MS	F- value
155° E (1)	TD	Year	20.84	14	1.49	2.73 **
		Position	12.06	6	2.01	3.69 **
		Error	21.79	40	0.54	
	ST	Year	126.68	15	8.45	3.59 ***
		Position	449.38	9	49.93	21.25 ***
		Error	202.09	86	2.35	
155° E (2)	TD	Year	23.64	14	1.69	1.71
		Position	20.02	6	3.34	3.37 **
		Error	39.55	40	0.99	
	ST	Year	120.47	15	8.03	3.87 ***
		Position	532.45	9	59.16	28.53 ***
		Error	184.54	89	2.07	

Table 11. Variance analysis (two-way ANOVA) of the temperature (0-150 m) in the Alaska Current System (AS), Subarctic Current System (SA), Northern Transition Domain (TN), Southern Transition Domain (TS), and Subtropical Current System (ST) along 180° longitude in early June. SS: sum of squares, df: degree of freedom, MS: mean square. *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

Subarea	Source of variation	SS	df	MS	F- value
AS	Year	4.29	10	0.43	9.72 ***
	Position	1.34	7	0.19	4.34 **
	Error	1.32	30	0.04	
SA	Year	12.05	18	0.67	17.33 ***
	Position	6.66	10	0.67	17.24 ***
	Error	3.25	84	0.04	
TN	Year	28.03	18	1.56	12.97 ***
	Position	26.27	10	2.63	21.88 ***
	Error	6.96	58	0.12	
TS	Year	19.17	18	1.06	5.72 ***
	Position	10.16	12	0.85	4.55 ***
	Error	11.73	63	0.19	
ST	Year	40.31	18	2.24	3.91 ***
	Position	56.64	11	5.15	8.98 ***
	Error	54.47	95	0.57	

Table 12. Variance analysis (two-way ANOVA) of the zooplankton biomass in the Transition Domain (TD) and Subtropical Current System (ST) along 155° E longitude in early (1) and late June (2). SS: sum of squares, df: degree of freedom, MS: mean square. *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

Cruise	Subarea	Source of variation	SS	df	MS	F- value
155° E (1)	TD	Year	0.42	5	0.08	2.30
		Position	0.34	6	0.06	1.57
		Error	0.58	16	0.04	
	ST	Year	1.17	5	0.23	1.03
		Position	0.93	7	0.13	0.59
		Error	4.53	20	0.23	
155° E (2)	TD	Year	1.05	4	0.26	4.88 *
		Position	0.51	6	0.09	1.58
		Error	0.81	15	0.05	
	ST	Year	1.17	4	0.29	0.74
		Position	0.73	7	0.10	0.26
		Error	5.57	14	0.40	

Table 13. Variance analysis (two-way ANOVA) of the zooplankton biomass in the Alaska Current System (AS), Subarctic Current System (SA), Northern Transition Domain (TN), Southern Transition Domain (TS), and Subtropical Current System (ST) along 180° longitude in early June. SS: sum of squares, df: degree of freedom, MS: mean square. *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

Subarea	Source of variation	SS	df	MS	F- value
AS	Year	4.23	10	0.42	9.30 ***
	Position	0.35	7	0.05	1.11
	Error	1.18	26	0.05	
SA	Year	6.21	18	0.34	6.59 ***
	Position	0.99	11	0.09	1.73
	Error	4.76	91	0.05	
TN	Year	13.57	17	0.80	6.98 ***
	Position	1.48	10	0.15	1.29
	Error	6.63	58	0.11	
TS	Year	6.55	18	0.36	4.64 ***
	Position	1.17	12	0.10	1.24
	Error	5.64	72	0.08	
ST	Year	7.57	18	0.42	6.17 ***
	Position	2.39	16	0.15	2.20 **
	Error	6.67	98	0.07	

セクトの水温は SA と ST で非ランダムで、有意な上昇傾向にあり、AS, TN, TS ではランダムパターンを示したが、全ての水系で上昇傾向にあった (Table 14, Fig. 37). 全動物プランクトン・バイオマスは上述の通り、西部トランセクトではデータ数が少なかったため Runs-test は行わなかったが、トレンド解析の結果 6 月上旬の SA と TD では減少傾向、6 月上旬の ST と 6 月下旬は増加傾向にあり、特に 6 月下旬の TD ではその傾向は有意であった (Table 14, Fig. 36). 中央トランセクトの全動物プランクトン・バイオマス変動はすべてランダムであり、有意なトレンドは認められなかったが全ての水系で減少傾向を示した (Table 14, Fig. 37).

西部トランセクトの 6 月上旬と下旬の間の水温の経年変動は全ての水系で正の相関を示し、特に、SA と ST では有意であり、同水系において水温和の経年変動は半月程度の期間ではあまり変化しないことが分かった (Table 15). 西部トランセクトと中央トランセクトの水温和の経年変動の間には有意な関係は認められなかったが、6 月上旬との関係では SA から ST にかけて相関が負から正に変化し、6 月

Table 14. As part of analysis of interannual variation pattern, test for randomness (Runs-test) and trend (Kendall's rank correlation) of temperature and zooplankton biomass in the Alaska Current System (AS), Subarctic Current System (SA), Northern Transition Domain (TN), Southern Transition Domain (TS), and Subtropical Current System (ST) in early (1) and late June (2) along 155° E longitude and along 180° longitude. Na: number of data greater than the median. Nb: number of data less than the median. U: number of runs. τ : Kendall's coefficient of rank correlation. *: $p < 0.1$, **: $p < 0.05$

Transect	Subarea	Temperature					Biomass					
		N	N _a	N _b	U	τ	N	N _a	N _b	U	τ	
155° E												
(1)	SA	11	5	5	6	-0.17	3	-	-	-	-0.33	
	TD	15	7	7	7	0.16	6	-	-	-	-0.07	
(2)	ST	16	8	8	6	0.42 *	6	-	-	-	0.41	
	SA	16	8	8	9	0.02	5	-	-	-	0.40	
	TD	15	7	7	8	-0.05	5	-	-	-	0.80 *	
	ST	16	8	8	8	0.23	5	-	-	-	0.40	
	180°											
		AS	11	5	5	5	0.05	11	5	5	5	-0.42
	SA	19	9	9	6	* 0.36 *	19	9	9	9	-0.27	
	TN	18	9	9	12	0.32	18	9	9	9	-0.15	
	TS	19	9	9	8	0.24	19	9	9	10	-0.22	
	ST	19	9	9	4	** 0.40 *	19	9	9	14	-0.12	

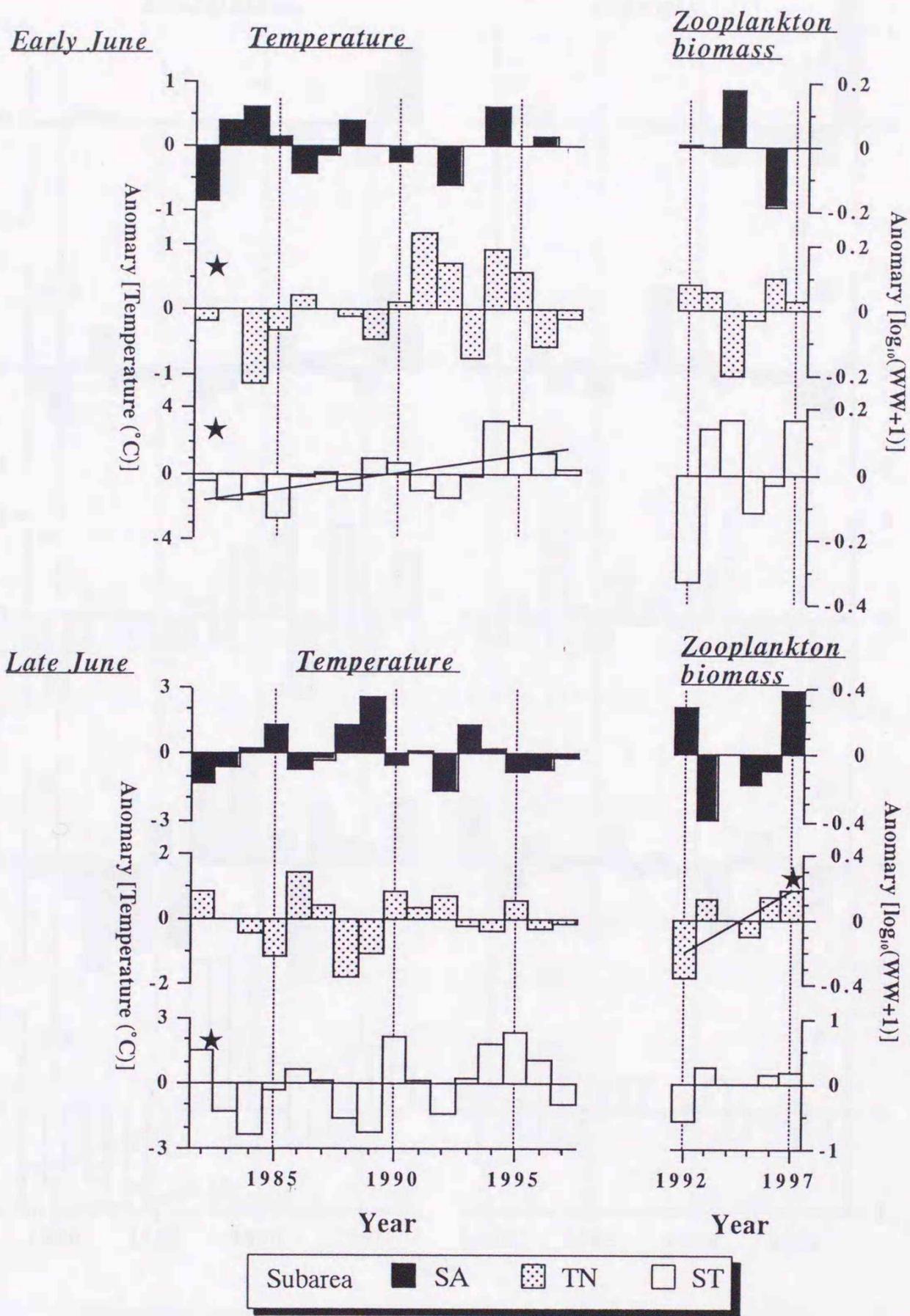


Fig. 36. Inter-annual anomalies of temperature (integrated over 0-150m depth) and zooplankton biomass in the Subarctic Current System (SA), Transition Domain (TD), and Subtropical Current System (ST). Closed star show a significant inter-annual variability (ANOVA, $p < 0.05$), and a linear trend is superimposed for the data series only when Kendall's rank correlation was $p < 0.05$.

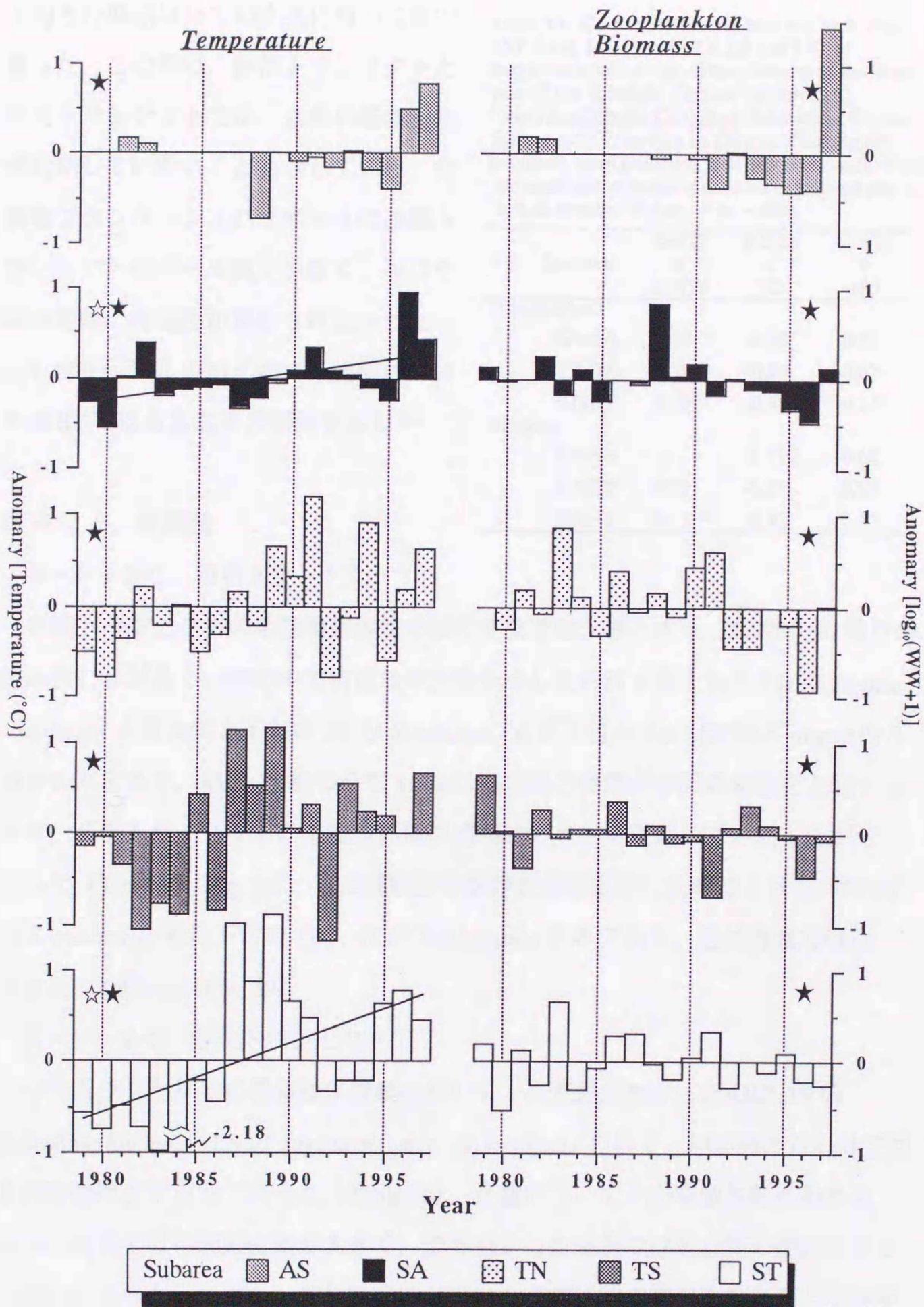


Fig. 37. Inter-annual anomalies of temperature (integrated over 0-150m depth) and zooplankton biomass in the Alaska Current System (AS), Subarctic Current System (SA), Northern Transition Domain (TN), Southern Transition Domain (TS), and Subtropical Current System (ST). Closed and Open star show significant inter-annual variability (ANOVA, $p < 0.05$) and non-randomness in inter-annual variability (Runs-test, $p < 0.05$), respectively; and linear trend is superimposed based on Kendall's rank correlation at $p < 0.05$.

下旬との関係は全ての水系において負であった。この事は、西部トランセクトと中央トランセクトでは、水温の経年変化が同期していないことを示している。全動物プランクトン・バイオマスは西部トランセクトのデータ数が少なく、かつその年変動に有意性が認められなかった。6月上旬と下旬のバイオマス比較においてはSTでは有意な正の相関を示した。

III -3-3-2. 毛顎類

III -3-3-2-1. 西部トランセクト：

西部トランセクトの毛顎類個体数の経年変動では、種と水系、時期の20通りの組み合わせがある。その中で有意な年変動を示したのは6月上旬のTDの*Sagitta scrippsae*、6月上旬と下旬のSTの*S. minima*、6月下旬のTD、STの*S. nagae*の5通りのみであり、他の15組のうち10組は地点間の変動が年間の変動を上回っており、西部トランセクトの毛顎類群集は地理的に大きく変動していたことが分かった (Table 16, Fig. 38)。また成熟度指数が有意に変動したのは6月上旬のSTの*S. minima*と6月下旬のTD、STの*S. scrippsae*のみであり、他は有意ではなかった (Table 17, Fig. 39)。

III -3-3-2-2. 中央トランセクト：

中央トランセクトの個体数年変動において、有意差が無かったのはASの*Eukrohnia hamata*、TNの*Sagitta elegans*、*S. scrippsae*のみで、他の組み合わせではその変動は全て有意であった (Table 18)。各種について、出現個体数が最も高かった水系では年間の変動が大きく、最も低かった地点では地点間の変動が大きい傾向にあった。つまり、個体数密度が高い水系では地点間の変動を超えた経年変動が存在し、低い水系では地点間のばらつきが大きくなっていた。

TSとSTの*Sagitta scrippsae*、SAの*Eukrohnia hamata*と*S. elegans*、ASの*S. elegans*の年変動は非ランダムであり、その他の水系、種の組み合わせの年変動は

Table 15. Correlation matrix between early June 155° E (1), late June 155° E (2) and 180° of temperature and zooplankton biomass in the same year of the Subarctic Current System (SA), Transition Domain (TD), and Subtropical Current System (ST). The data in TN and TS along 180° longitude were pooled as TD. 155° E (1) and 155° E (2) of zooplankton biomass couldn't be calculated due to lack of number of data. *; $p < 0.05$

Subarea	155(1) x 155(2)	155(1) x 180	155(2) x 180
Temperature			
SAxSA	0.69 *	-0.28	-0.27
TDxTD	0.39	0.20	-0.07
STxST	0.59 *	0.39	-0.27
Biomass			
SAxSA	-	0.72	0.62
TDxTD	0.05	-0.37	-0.15
STxST	0.92 *	0.12	0.37

Table 16. Variance analysis (two-way ANOVA) of the abundance [$\log_{10}(N+1) 1000m^{-3}$] of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, *S. scrippsae*, *S. minima*, and *S. nage* in the Transition Domain (TD) and Subtropical Current System (ST) along 155°E longitude in early June (1) and late June (2). SS: sum of squares. df: degree of freedom, MS: mean square. *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

Species	Subarea	Source of variation	155°E(1)				155°E(2)			
			SS	df	MS	F-value	SS	df	MS	F-value
<i>E. hamata</i>	TD	Year	3.82	5	0.76	0.50	17.65	5	3.53	2.62
		Station	4.97	6	0.83	0.54	15.40	7	2.20	1.63
		Error	21.34	14	1.52		21.55	16	1.35	
	ST	Year	6.35	5	1.27	1.61	6.48	5	1.30	1.93
		Station	20.93	7	2.99	3.80 **	21.21	7	3.03	4.52 **
		Error	17.32	22	0.79		15.42	23	0.67	
<i>S. elegans</i>	TD	Year	0.80	5	0.16	2.91	5.39	5	1.08	2.84
		Station	0.33	6	0.05	0.99	1.43	7	0.20	0.54
		Error	0.77	14	0.05		6.08	16	0.38	
	ST	Year	5.97	5	1.19	2.56	7.89	5	1.58	2.35
		Station	16.83	7	2.41	5.16 **	27.22	7	3.89	5.78 ***
		Error	10.25	22	0.47		15.46	23	0.67	
<i>S. scrippsae</i>	TD	Year	17.92	5	3.58	3.82 *	1.61	5	0.32	2.41
		Station	7.68	6	1.28	1.37	1.28	7	0.18	1.36
		Error	13.12	14	0.94		2.14	16	0.13	
	ST	Year	6.23	5	1.25	1.25	12.48	5	2.50	2.39
		Station	15.40	7	2.20	2.21	9.94	7	1.42	1.36
		Error	21.95	22	1.00		24.05	23	1.05	
<i>S. minima</i>	TD	Year	10.04	5	2.01	2.36	10.11	5	2.02	2.72
		Station	1.56	6	0.26	0.30	23.30	7	3.33	4.47 **
		Error	11.91	14	0.85		11.92	16	0.74	
	ST	Year	15.11	5	3.02	4.57 **	14.15	5	2.83	3.31 *
		Station	10.34	7	1.48	2.23	7.58	7	1.08	1.27
		Error	14.57	22	0.66		19.64	23	0.85	
<i>S. nage</i>	TD	Year	4.10	5	0.82	1.65	16.51	5	3.30	3.65 *
		Station	20.25	6	3.38	6.79 **	26.41	7	3.77	4.18 **
		Error	6.96	14	0.50		14.46	16	0.90	
	ST	Year	3.61	5	0.72	0.34	14.00	5	2.80	3.22 *
		Station	17.37	7	2.48	1.17	4.02	7	0.57	0.66
		Error	46.49	22	2.11		20.02	23	0.87	

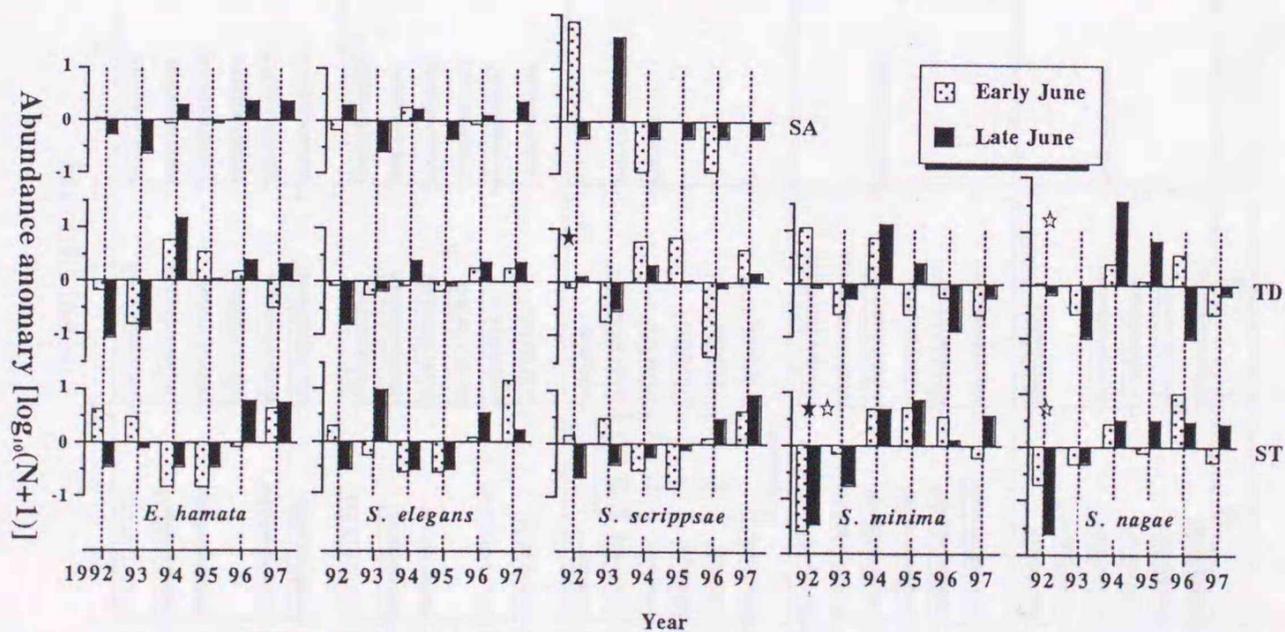


Fig. 38. Inter-annual anomalies of abundance of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, *S. scrippsae*, *S. minima*, and *S. nage* in the Subarctic Current System (SA), Transition Domain (TD), and Subtropical Current System (ST) along 155° longitude. Closed and open stars denote significant inter-annual variability in early June and late June, respectively (ANOVA, $p < 0.05$).

Table 17. Variance analysis (two-way ANOVA) of the maturity index of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, *S. scrippsae*, *S. minima*, and *S. nage* in the Transition Domain (TD) and Subtropical Current System (ST) along 155°E longitude in early (1) and late June (2). SS: sum of squares. df: degree of freedom, MS: mean square. *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$

Cruise	Species	Subarea	Source of variation	SS	df	MS	F-value
155°E(1)	<i>E. hamata</i>	TD	Year	0.28	5	0.06	2.60
			Position	0.21	5	0.04	1.91
			Error	0.20	9	0.02	
		ST	Year	0.14	3	0.05	0.34
			Position	0.24	4	0.06	0.45
			Error	0.41	3	0.14	
	<i>S. elegans</i>	TD	Year	0.24	5	0.05	0.70
			Position	0.30	6	0.05	0.72
			Error	1.18	17	0.07	
	<i>S. scrippsae</i>	TD	Year	1.84	5	0.37	2.35
			Position	0.54	5	0.11	0.70
			Error	1.25	8	0.16	
		ST	Year	0.14	5	0.03	0.17
			Position	0.50	7	0.07	0.45
			Error	2.25	14	0.16	
	<i>S. minima</i>	ST	Year	0.75	5	0.15	4.65 **
			Position	0.33	7	0.05	1.45
Error			0.58	18	0.03		
<i>S. nage</i>	ST	Year	0.41	5	0.08	0.82	
		Position	0.67	7	0.10	0.97	
		Error	1.67	17	0.10		
155°E(2)	<i>E. hamata</i>	TD	Year	0.91	5	0.18	1.34
			Position	0.24	6	0.04	0.29
			Error	2.32	17	0.14	
		ST	Year	0.07	5	0.01	0.47
			Position	0.06	6	0.01	0.35
			Error	0.25	8	0.03	
	<i>S. elegans</i>	TD	Year	0.84	5	0.17	3.79
			Position	0.06	6	0.01	0.22
			Error	0.71	16	0.04	
	<i>S. scrippsae</i>	TD	Year	1.75	5	0.35	6.13 **
			Position	0.36	6	0.06	1.05
			Error	0.97	17	0.06	
		ST	Year	0.33	5	0.07	2.86 *
			Position	0.35	7	0.05	2.14
			Error	0.39	17	0.02	
	<i>S. minima</i>	ST	Year	0.66	5	0.13	2.02
			Position	0.17	7	0.03	0.38
			Error	1.31	20	0.07	
	<i>S. nage</i>	TD	Year	0.24	4	0.06	0.18
			Position	0.12	4	0.03	0.09
			Error	0.67	2	0.33	
ST		Year	0.13	5	0.03	0.68	
		Position	0.17	7	0.02	0.64	
		Error	0.76	20	0.04		

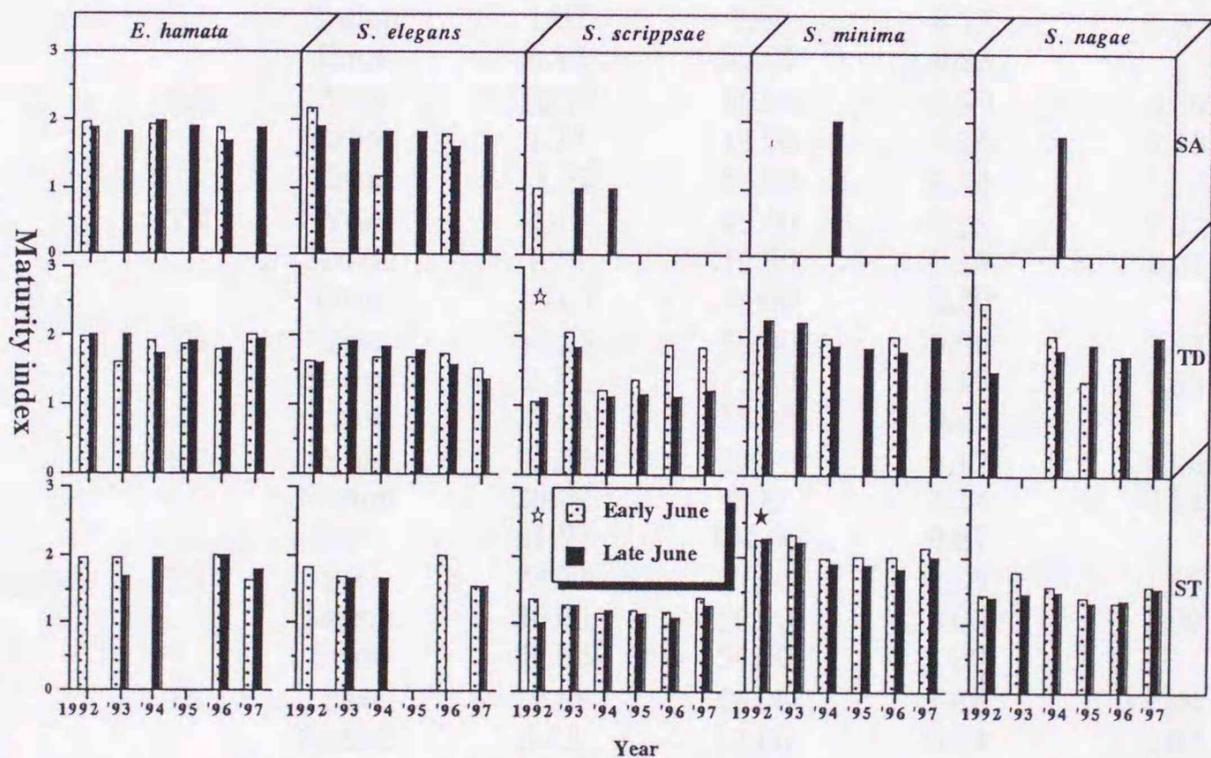


Fig. 39. Inter-annual changes in maturity index of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, *S. scrippsae*, *S. minima*, and *S. nage* in the Subarctic Current System (SA), Transition Domain (TD), and Subtropical Current System (ST) along 155° E longitude in early and late June. Closed and open stars denote significant variabilities in early June and late June, respectively (ANOVA, $p < 0.05$).

ランダムであった (Table 19). また, 有意なトレンドが検出されたのは ST の *S. scrippsae* (負のトレンド) と TN の *S. scrippsae* ならびに *S. elegans* (正のトレンド) であった (Table 19).

Table 18. Variance analysis (two-way ANOVA) of the abundance [$\log(N+1)$ 1000m⁻³] of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, and *S. scrippsae* in the Alaska Current System (AS), Subarctic Current System (SA), Northern Transition Domain (TN), Southern Transition Domain (TS), and Subtropical Current System (ST) along 180° longitude. SS: sum of squares. df: degree of freedom. MS: mean square. *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

Species	Subarea	Source of variation	SS	df	MS	F-value
<i>E. hamata</i>	AS	Year	18.60	10.00	1.86	1.32
		Station	8.10	7.00	1.16	0.82
		Error	38.02	27.00	1.41	
	SA	Year	12.59	18.00	0.70	2.75 **
		Station	19.44	11.00	1.77	6.95 ***
		Error	21.35	84.00	0.25	
	TN	Year	18.21	17.00	1.07	3.14 ***
		Station	5.94	10.00	0.59	1.74
		Error	18.41	54.00	0.34	
	TS	Year	28.13	18.00	1.56	3.34 ***
		Station	4.73	12.00	0.39	0.84
		Error	27.14	58.00	0.47	
	ST	Year	69.91	18.00	3.88	3.38 ***
		Station	21.64	6.00	3.61	3.14 **
		Error	117.13	102.00	1.15	
<i>S. elegans</i>	AS	Year	36.01	10.00	3.60	15.88 ***
		Station	1.07	7.00	0.15	0.67
		Error	6.12	27.00	0.23	
	SA	Year	10.58	18.00	0.59	4.19 ***
		Station	1.75	11.00	0.16	1.13
		Error	11.77	84.00	0.14	
	TN	Year	4.43	17.00	0.26	1.32
		Station	1.79	10.00	0.18	0.91
		Error	10.63	54.00	0.20	
	TS	Year	14.33	18.00	0.80	3.65 ***
		Station	2.23	12.00	0.19	0.85
		Error	12.66	58.00	0.22	
	ST	Year	75.02	18.00	4.17	6.86 ***
		Station	26.02	6.00	4.34	7.14 ***
		Error	61.97	102.00	0.61	
<i>S. scrippsae</i>	TN	Year	28.77	17.00	1.69	1.55
		Station	30.60	10.00	3.06	2.80 **
		Error	59.06	54.00	1.09	
	TS	Year	29.58	18.00	1.64	4.09 ***
		Station	5.13	12.00	0.43	1.07
		Error	23.29	58.00	0.40	
	ST	Year	44.22	18.00	2.46	3.35 ***
		Station	28.27	6.00	4.71	6.42 ***
		Error	74.84	102.00	0.73	

Table 19. As part of analysis of interannual variation pattern, test for randomness (Runs-test) and trend (Kendall's rank correlation) of the abundance of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, and *S. scrippsae* in the Alaska Current System (AS), Subarctic Current System (SA), Northern Transition Domain (TN), Southern Transition Domain (TS), and Subtropical Current System (ST) along 180° longitude. Na: number of data greater than the median. Nb: Number of data less than the median. U: number of runs. τ : Kendall's coefficient of rank correlation. *: $p < 0.1$, **: $p < 0.05$, ***: $p < 0.01$

Oceanic subareas	Number of data	<i>E. hamata</i>				<i>S. elegans</i>				<i>S. scrippsae</i>							
		N _a	N _b	U	τ	N _a	N _b	U	τ	N _a	N _b	U	τ				
AS	11	5	5	7	-0.24	5	5	10	***	0.09	5	5	-	-			
SA	19	9	9	6	* -0.23	9	9	17	***	0.04	9	9	-	-			
TN	18	9	9	13	0.12	9	9	9		0.31	*	9	9	10	0.33	*	
TS	19	9	9	7	-0.10	9	9	9		-0.03		9	9	5	*	0.24	
ST	19	9	9	12	0.01	9	9	11		-0.15		9	9	6		-0.43	**

経年変動のパターンにいくつかの顕著な特徴が見いだせたので、以下に北部の水系から順に記す (Fig. 40). AS の *Eukrohnia hamata* の年変動は有意ではなくランダムに変動したが, *Sagitta elegans* は奇数年から偶数年に向かって増加し, 偶数年から奇数年に向かって減少する明白な2年周期の増減パターンを示した. SA の *E. hamata* には10年以上の長周期の変動が認められ, 1983~1990年間の正偏差期から90年代の負偏差期への移行がうかがえる. SA の *S. elegans* はAS同様の2年周期の変動パターンを示したが, その振幅はASに比べて小さかった. TNでは有意な年変動が認められたのは *E. hamata* のみであり, かつ *E. hamata*, *S. elegans* および *S. scrippsae* の変動に周期的な変動は見受けられなかったが, 1991年に3種ともに他の年よりもかなり減少していた. また, *S. elegans* と *S. scrippsae* には年と共に増加する正の相関が認められた. TSにおける3種の年変動は有意であったが, その変動パターンは種によって異なり, *E. hamata* と *S. elegans* はランダムに変動し, *S. scrippsae* は3~4年程度の負の偏差期から長い正の偏差期へ移行するパターンが見受けられた. またTN同様にTSにおいても1991年に大きな減少が観察され, 本領域では1985年にも *S. elegans* と *E. hamata* が大きく減少した. STでは3種共に有意な年変動を示し, *E. hamata* と *S. elegans* ではその変動はランダムであったが, 両種ともに1980年代後半から1990年代半ばまで長い負の偏差期を持っていた. STの *S. scrippsae* には年と共に減少する負のトレンドがあった.

成熟ステージ組成は経年的にばらついてはいたが, 水系あるいは種によって組成

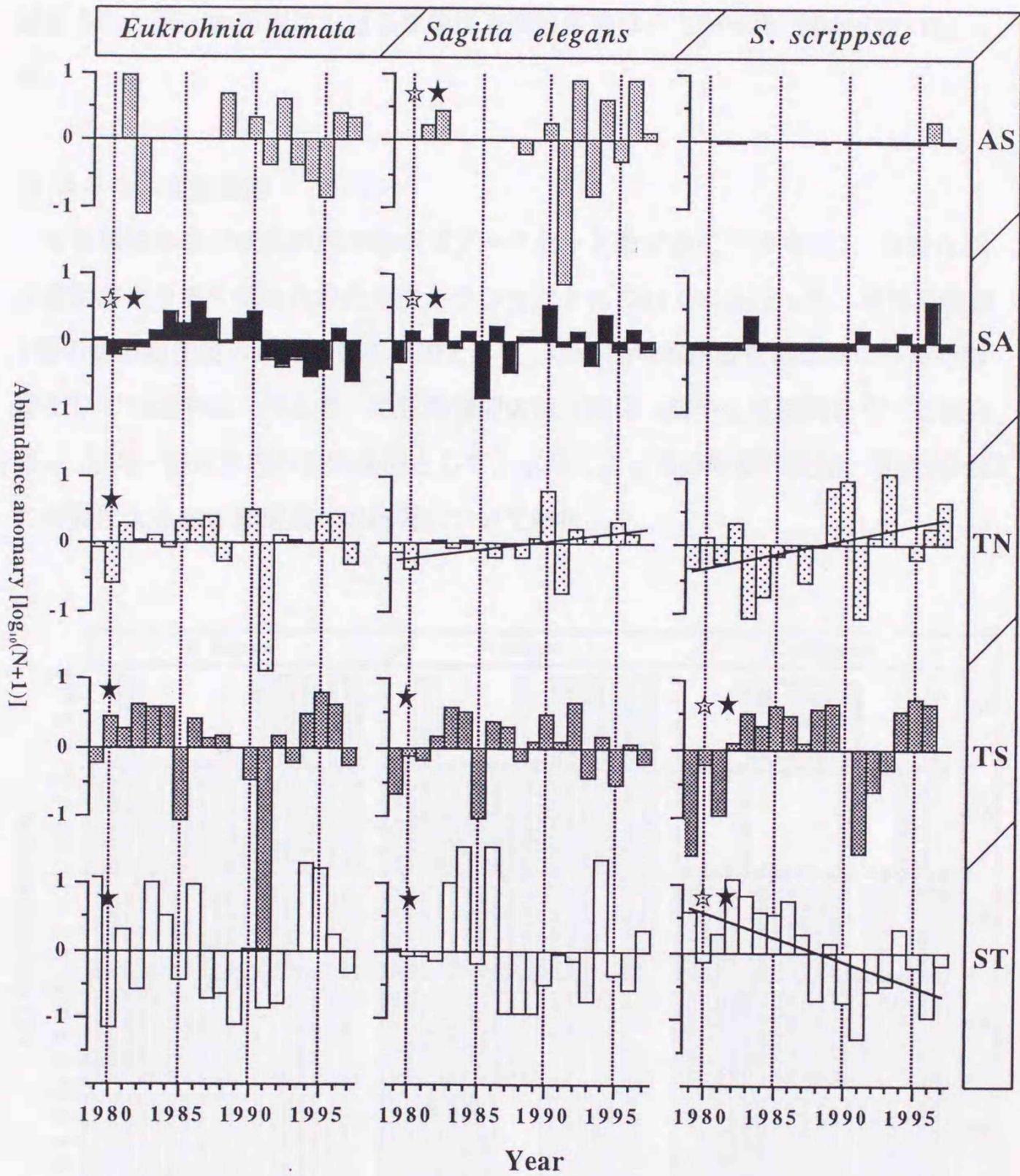


Fig. 40. Inter-annual anomalies of abundance of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, and *S. scrippsae* in the Alaska Current System (AS), Subarctic Current System (SA), Northern Transition Domain (TN), Southern Transition Domain (TS), and Subtropical Current System (ST). Closed and Open stars denote significant variability (ANOVA, $p < 0.05$) and non-randomness in the variability (Runs-test, $p < 0.05$), respectively; and a linear trend is superimposed for the data series only when Kendall's rank correlation was $p < 0.05$.

が異なった (Fig. 41). そこで各水系の MI について分散分析を行ったところ, TN の *Sagitta scrippsae*, ST の *S. elegans* を除いた全ての組み合わせで有意な年変動が認められ, 同一水系内における採集地点間の変動は小さかった (Table 20, Fig. 42).

III -3-3-3. 変動要因

毛顎類個体数の変動要因の解析はデータセット数が多く (19 年間), 有意な経年変動がより多く認められた中央トランセクトについてのみ行った. 重要毛顎類 3 種の個体数密度の長期変動の要因として, ①外部環境が直接個体群に与える影響として水温や餌, 捕食者, 毛顎類種間の相互関係 (餌や生息空間をめぐる競合等), ②同一個体群内の変動要因として, 水系による産卵時期の変動, ③世代時間の相異による個体群構造への影響について解析した.

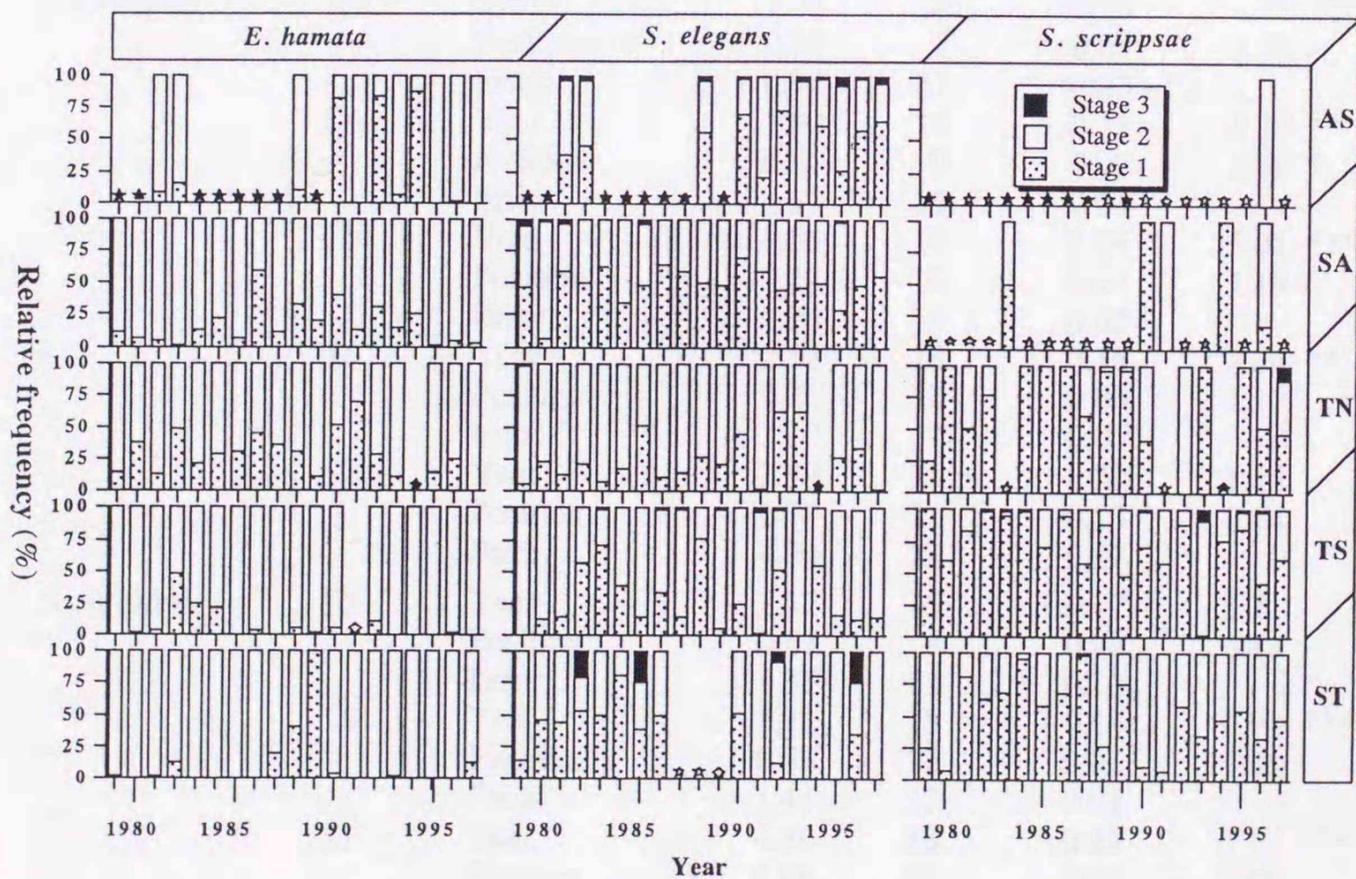


Fig. 41. Inter-annual changes in maturity stage compositions of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, *S. scrippsae* in the Alaska Current System (AS), Subarctic Current System (SA), Northern Transition Domain (TN), Southern Transition Domain (TS), and Subtropical Current System (ST) along 180° longitude during summers in 1979-1997. Closed and open asterisks show no sampling and no occurrence, respectively.

Table 20. Variance analysis (two-way ANOVA) of the Maturity Index of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, and *S. scrippsae* in the Alaska Current System (AS), Subarctic Current System (SA), Northern Transition Domain (TN), Southern Transition Domain (TS), and Subtropical Current System (ST) along 180° longitude. SS: sum of squares, df: degree of freedom, MS: mean square. *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$.

Species	Subarea	Source of variation	SS	df	MS	F- value
<i>E. hamata</i>	AS	Year	2.43	10	0.24	4.60 **
		Position	0.07	7	0.01	0.20
		Error	1.01	19	0.05	
	SA	Year	0.82	18	0.05	3.73 ***
		Position	0.15	9	0.02	1.31
		Error	0.99	81	0.01	
	TN	Year	0.62	17	0.04	3.15 ***
		Position	0.19	10	0.02	1.60
		Error	0.62	53	0.01	
	TS	Year	0.42	17	0.02	2.80 **
		Position	0.13	12	0.01	1.18
		Error	0.49	55	0.01	
	ST	Year	0.49	18	0.03	3.94 ***
		Position	0.06	10	0.01	0.94
		Error	0.49	71	0.01	
<i>S. elegans</i>	AS	Year	1.62	10	0.16	4.77 ***
		Position	0.36	7	0.05	1.50
		Error	0.92	27	0.03	
	SA	Year	1.90	18	0.11	2.39 **
		Position	0.83	9	0.09	2.09 *
		Error	3.57	81	0.04	
	TN	Year	1.53	17	0.09	5.01 ***
		Position	0.22	10	0.02	1.19
		Error	0.96	53	0.02	
	TS	Year	2.88	18	0.16	2.84 **
		Position	0.76	12	0.06	1.12
		Error	3.20	57	0.06	
	ST	Year	2.99	15	0.20	1.16
		Position	1.39	11	0.13	0.74
		Error	4.80	28	0.17	
<i>S. scrippsae</i>	TN	Year	2.57	15	0.17	1.71
		Position	0.67	8	0.08	0.83
		Error	1.31	13	0.10	
	TS	Year	3.31	18	0.18	6.92 ***
		Position	0.58	12	0.05	1.84
		Error	1.41	53	0.03	
	ST	Year	4.20	18	0.23	3.13 ***
		Position	0.69	11	0.06	0.85
		Error	6.64	89	0.07	

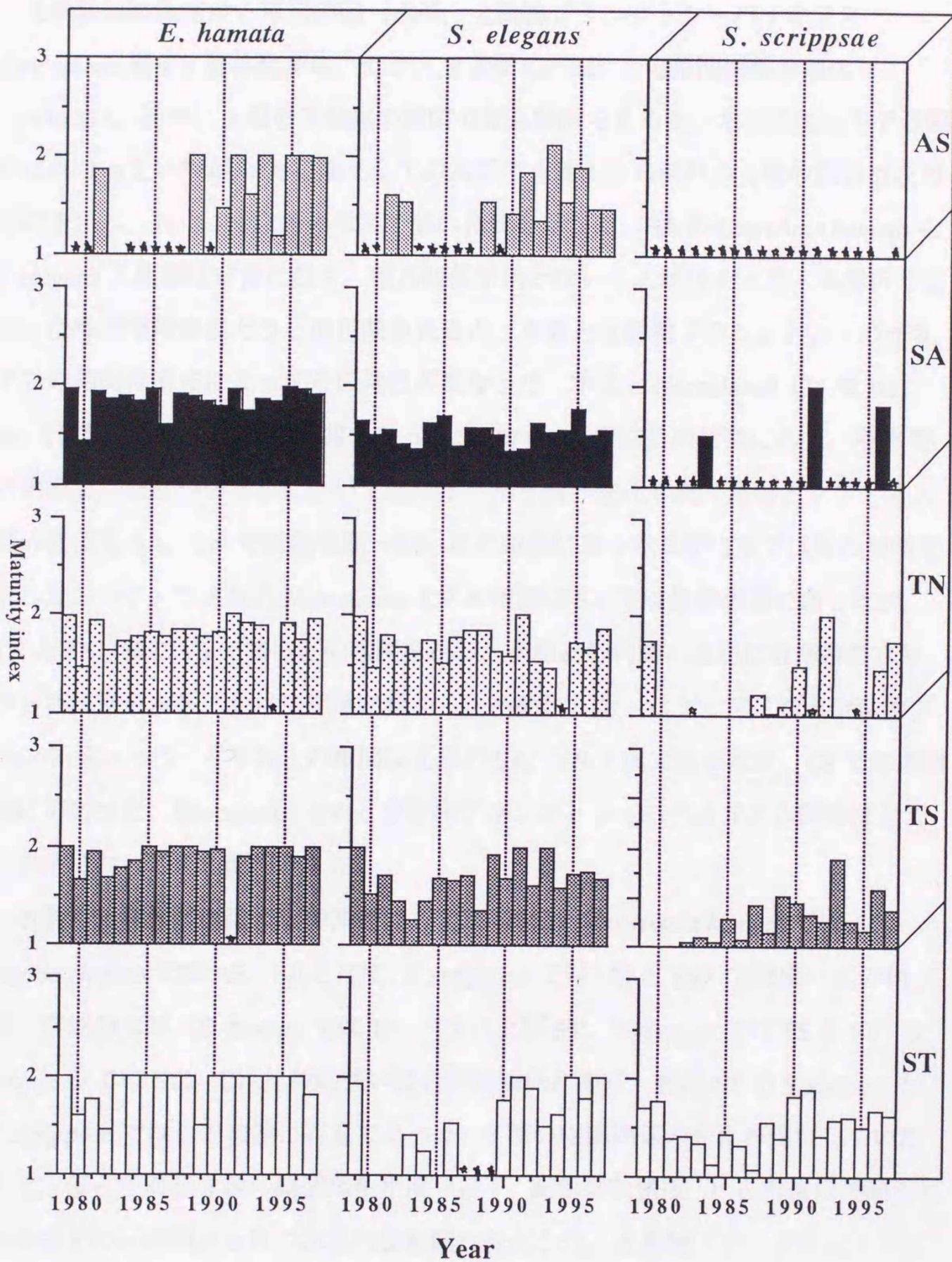


Fig. 42. Inter-annual changes in maturity index of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, and *S. scrippsae* in the Alaska Current System (AS), Subarctic Current System (SA), Northern Transition Domain (TN), Southern Transition Domain (TS), and Subtropical Current System (ST) along 180° longitude during summers in 1979-1997. Open and Closed stars show no sampling and no occurrence, respectively.

Ⅲ-3-3-3-①. 生物・物理環境：

毛顎類個体数密度と環境要因（水温，全動物プランクトン・バイオマス，*Neocalanus* 属 CV 個体数密度，サケ・マス類 CPUE）との相関関係を調べた（Table 21）。初めに3種の毛顎類の種間の相互関係を見ると，水系によってその関係は異なっていたが，SAを除く全ての水系で3種のうち何れか2種の関係は正の相関を示し，特にTN以南の水系で強い相関を示した。SAの*Eukrohnia hamata* と*S. elegans*の相関は非常に低く，相互関係が殆どないことが分かった。本解析で使った外部環境要因どうしの相関を見ると，水温と全動物プランクトン・バイオマスの相関は海域によってその符号が異なった。水温と*Neocalanus* CVはAS，SAでは無相関～弱い正の相関であったがTN～STでは負の相関にあり，亜寒帯の水系から亜熱帯の水系にかけて相関が正から負へ変化した。水温とサケ・マス類の関係もSA，TNでは無相関～弱い正の相関にあったのがTSでは負の相関を示した。サケ・マス類と*Neocalanus* CVの相関はSAでは負の相関にあったが，TNとTS，特にTSで強い正の相関を示し，水温との相関とは逆に亜寒帯の水系から亜熱帯の水系にかけて相関が負から正へ変化した。サケ・マス類と全動物プランクトン・バイオマスとの相関は北部のSA，TNで負であったが，TSでは無相関にであった。*Neocalanus* CVと全動物プランクトン・バイオマスの関係は全ての水系において正相関を示した。

水温と毛顎類個体数密度の関係は，北部の水系（*Eukrohnia hamata* ではAS，*Sagitta elegans* ではAS，SAとTN，*S. scrippsae* ではTNとTS）では弱い正の相関，南部の水系（*E. hamata* ではTN，TSおよびST，*S. elegans* ではTSとST，*S. scrippsae* ではST）では比較的強い負の相関関係にあり，特にSTの*S. elegans* と*S. scrippsae*ではその相関は有意であった。3種の相関関係の変化が類似していたので，優占毛顎類3種の総個体数密度（以下'総個体数密度'）と水温の相関も北の水系での正相関から南の水系の負相関へ変化した。全動物プランクトン・バイオマスと毛顎類個体数密度との相関関係は弱く，有意な相関は認められなかったが，TNとTSではTSの*E. hamata*を除いて全て負の相関を示し，他の水系では全て正の相関であった。この傾向は毛顎類の総個体数密度との相関においても同じであった。*Neocalanus* CVと毛顎類個体数密度の相関はTSの*S. elegans*とTNの

Table 21. Correlation matrix between abundance of three chaetognaths and environmental parameters [temperature (temp.; °C) zooplankton biomass (WW; mg 1000m⁻³), *Neocalanus* CV [log(n+1) 1000m⁻³], and Salmon (CPUE)] in the Alaska Current System (AS), Subarctic Current System (SA), Northern Transition Domain (TN), Southern Transition Domain (TS), and Subtropical Current System (ST) along 180° longitude. Inter-specific interactions and interaction between environmental parameters are also analysed. *; $p < 0.05$, **; $p < 0.01$, ***; $p < 0.001$. '-' denote no data.

Species	Subarea	Correlation				
		Temp.	W.W.	<i>Neocalanus</i> CV	Salmon	Inter-specific interaction
<i>E. hamata</i>	AS	0.13	0.29	0.30	-	x <i>S. elegans</i> 0.26
	SA	-0.13	0.30	0.10	0.08	-0.01
	TN	-0.46	-0.26	0.44 *	0.36	0.76 ***
	TS	-0.32	0.17	0.71 ***	0.54 *	0.21
	ST	-0.36	0.34	0.61 **	-	0.60 **
<i>S. elegans</i>	AS	0.18	0.19	0.77 **	-	x <i>S. scrippsae</i> -
	SA	0.24	0.10	0.19	-0.43	-
	TN	-0.14	-0.21	0.18	0.18	0.55 *
	TS	-0.44	-0.25	-0.10	0.52 *	0.09
	ST	-0.71 ***	0.05	0.35	-	0.50 *
<i>S. scrippsae</i>	TN	0.08	-0.40	-0.27	-0.35	x <i>E. hamata</i> 0.32
	TS	0.13	-0.24	0.51 *	0.41	0.54 *
	ST	-0.50 **	0.10	0.42	-	0.36
Total	AS	0.133	0.169	0.84 **	-	-
	SA	-0.05	0.291	0.25	-0.18	-
	TN	-0.58 *	-0.3	0.53 **	0.54	-
	TS	-0.34	-0.15	0.44	0.50 *	-
	ST	-0.36	0.223	0.54 **	-	-
Inter-parameters correlation						
Subarea	WW	<i>Neocalanus</i>	Salmon	<i>Neocalanus</i>	WW	WW
	x Temp.	x Temp.	x Temp.	x Salmon	x Salmon	x <i>Neocalanus</i>
AS	0.56	0.12	-	-	-	0.26
SA	-0.27	0.00	-0.01	-0.45	-0.37	0.38
TN	0.29	-0.52 *	0.14	0.19	-0.20	0.27
TS	-0.22	-0.14	-0.45	0.58 *	0.02	0.45
ST	0.17	-0.55 *	-	-	-	0.18

S. scrippsae の弱い負の関係を除くと全て正の相関関係にあったが、種により相関の強い水系は異なり、*E. hamata* は TN, TS および ST, *S. elegans* は AS, *S. scrippsae* は TS で有意であった。総個体数密度の経年変動も各種の正相関の影響を受け、*Neocalanus* CV との相関は全ての海域で正の相関関係にあった。サケ・マス類 CPUE と毛顎類個体数密度との相関は SA では *E. hamata* との相関が殆ど無く、*S. elegans* で負の相関、TN では *E. hamata* と *S. elegans* で正の相関、*S. scrippsae* では負の相関であったのが、TS では3種とも正相関であり、特に *E. hamata*, *S. elegans* ではその相関は有意であった。サケ・マス類 CPUE と総個体数密度の相関は、SA では相関は殆どなかったが、TN と ST では正の相関にあった。SA では、流し網を実施しなかった年も多く、データが少なかったことも相関がはっきりしなかった要因として考えられる (Fig. 43)。そこで Shiomoto ら (1997)

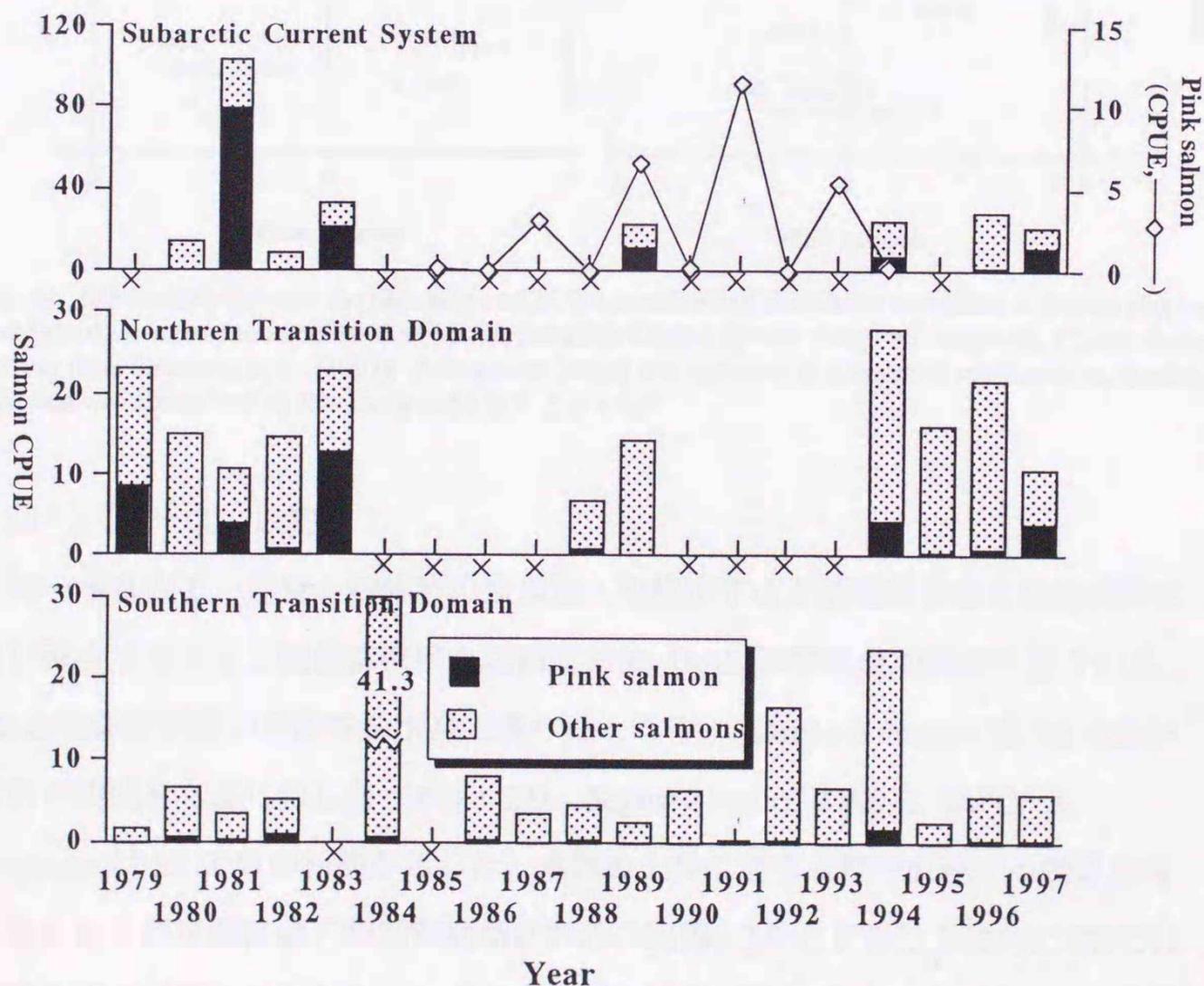


Fig. 43. Inter-annual variabilities in CPUE of salmon in the Subarctic Current System, Northern Transition Domain, Southern Transition Domain. Crosses denote no data. Inter-annual variabilities of the pink salmon CPUE in the Bering Sea was superimposed on the top panel (data from Shiomoto et al. 1997).

の結果を利用して、おしよろ丸のデータの補足を試みた。Shiomotoら（1997）はカラフトマスのみを扱っていたため、おしよろ丸のデータもカラフトマスのみを抽出した。両データをそのまま比較できないので、それぞれのデータを平均値0、標準偏差1になるように標準化し、その標準化データを合わせてSAの毛顎類との相関を調べた。すると*E. hamata*には相関は認められなかったが、*S. elegans*にははずれ値（1985年）を除くと有意な負の相関が認められた（Fig. 44）。

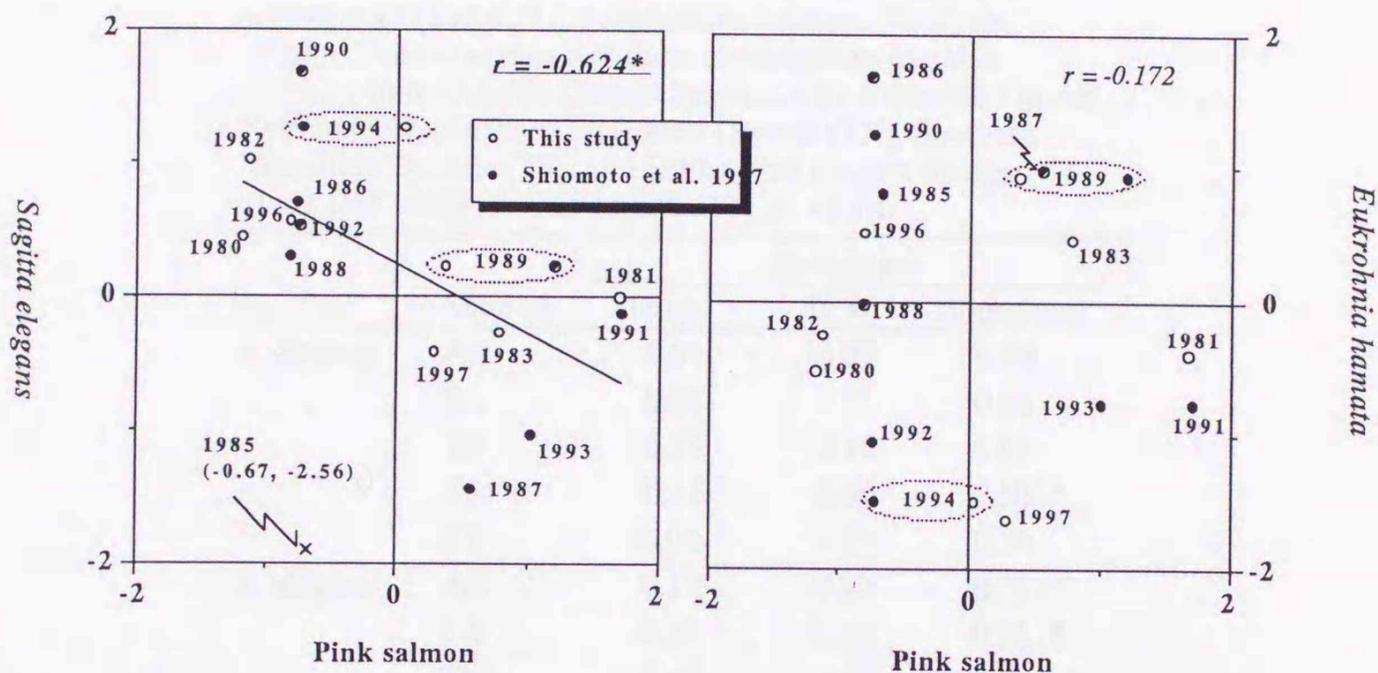


Fig. 44. Relationship between the pink salmon CPUE anomalies and abundance anomalies of *Sagitta elegans* and *Eukrohnia hamata* (number 1000 m⁻³) in the Subarctic Current System along 180° longitude. Closed circles derived from Shiomoto et al. (1997). A data point (cross) was excluded in correlation coefficient calculation. The data was normalized to zero mean and 1 SD. *; $p < 0.05$.

Ⅲ-3-3-3-②. 成熟度：

同一水系内で一定量の個体群の新規加入を想定すると新規個体群の数は成熟に伴い減少するので、個体群密度と成熟度指数（MI）の間に負相関が予想される。MIと個体数密度の相関を各水系で調べたところ、*Eukrohnia hamata*はTSにおいて負の相関を有意に示した（Table 22）。*Sagitta elegans*はASとSAで、*S. scrippsae*はSTで負の相関を示した。水温の上昇は通常成熟を促進する効果を有するため、両者間には正相関が期待される。実際、MIと水温は3種共にTSでは有意な正の相関を示したものの、他の水系では有意な相関は認められなかった。

Ⅲ-3-3-3-③. 世代時間：

本研究で親潮域（Site H）において、*Eukrohnia hamata*と*Sagitta elegans*はそれ

ぞれ4年, 2年の世代時間を持つことが明らかとなったことから, 個体群が水系毎に独立していると仮定すればある年の個体群が以降の年の個体群に影響することが考えられる. そこで, 各年の成熟ステージ間の相関を最大2年のタイムラグを置いて調べた (Table 23). *E. hamata* の成熟ステージ間の相関はいずれの水系においてもタイムラグ0年の時に最も大きい正の値を示し, AS や SA ではタイムラ

Table 22. Correlation matrix between maturity index and temperature (Temp.; °C), zooplankton biomass (W.W.; mg 1000m⁻³), and abundance of three chaetognaths (number 1000m⁻³) in the Alaska Current System (AS), Subarctic Current System (SA), Northern Transition Domain (TN), Southern Transition Domain (TS), and Subtropical Current System (ST) along 180° longitude. *; $p < 0.05$, **; $p < 0.01$.

Species	Subarea	Correlation		
		Temp.	W.W.	Abundance
<i>E. hamata</i>	AS	0.04	-0.02	0.48
	SA	0.37	-0.32	-0.16
	TN	0.23	0.10	-0.13
	TS	0.55 *	0.00	-0.50 *
	ST	-0.02	0.22	0.34
<i>S. elegans</i>	AS	-0.17	-0.37	-0.72 *
	SA	-0.28	-0.19	-0.51 *
	TN	0.41	0.38	-0.42
	TS	0.48 *	0.09	-0.41
	ST	0.33	0.24	0.01
<i>S. scrippsae</i>	TN	0.15	-0.19	0.15
	TS	0.55 *	-0.24	0.17
	ST	0.20	-0.16	-0.62 **

グが大きくなるにつれて減少した. TN以南の水系では2年までのタイムラグ間で相関の値はばらつき, その符号も変化していたので, 各年の各成熟ステージ毎の個体群密度の変動は互いに比較的独立したものであることが判る. *Sagitta elegans* も *E. hamata* 同様, タイムラグが0年のときの相関が最も高い正の値を示したが, ASの全てのステージの組み合わせとSAのステージ1と2の間の関係はタイムラグ2年での正相関も強く, 2年周期の個体群変動と一致した. しかしSAのステージ2x3, 1x3ではそのような関係は見られず, 前者ではタイムラグ0年では無相関であり, タイムラグ1年で正の相関を示した. 一方, 後者はタイムラグ0年では負の相関を示し, タイムラグ1, 2年での相関は低かった. TNとTSでは, *E.*

hamata 同様タイムラグ 0 年以外の相関は低く、符号はばらつき、年毎の変動はばらついていた。しかし、ST ではその変動はタイムラグの増加に伴い相関は徐々に減少した。*S. scrippsae* ではいずれの水系においてもその関係はタイムラグ 0 年に最も高い正の相関を示し、タイムラグの増加に伴って相関は低くなった。

Table 23. Cross-maturity stage lag-correlation matrix of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, and *S. scrippsae* in the Alaska Current System (AS), Subarctic Current System (SA), Northern Transition Domain (TN), Southern Transition Domain (TS), and Subtropical Current System (ST) along 180° longitude. Lag-correlation means that lower maturity stage in the past year influenced to higher one, and "0" means correlation between two maturity stages in the same year. -; correlation coefficient is ranged from -0.1 to 0.1. *; $p < 0.05$ level (bold style figures)

Species	Subarea	Crossed stage	Lag (year)		
			-2	-1	0
<i>E. hamata</i>	AS	1 x 2	0.17	0.50	0.63 *
	SA	1 x 2	0.34	0.41	0.63 *
	TN	1 x 2	-	-0.15	0.68 *
	TS	1 x 2	0.24	-	0.55 *
	ST	1 x 2	-	-0.16	0.24
<i>S. elegans</i>	AS	1 x 2	0.74 *	-0.31	0.85 *
		2 x 3	0.37	-	0.87 *
		1 x 3	0.66 *	-	0.82 *
	SA	1 x 2	0.33	-0.26	0.65 *
		2 x 3	-	0.38	-
		1 x 3	0.14	0.14	-0.42
	TN	1 x 2	-0.17	-0.43	0.60 *
	TS	1 x 2	-	-0.20	0.61 *
	ST	1 x 2	0.12	0.14	0.81 *
<i>S. scrippsae</i>	TN	1 x 2	-	-	0.56 *
	TS	1 x 2	-	0.25	0.57 *
	ST	1 x 2	0.18	0.38	0.62 *

第IV章 総合考察

IV-1. 生活史の比較

毛顎類に限らず、浮遊性の動物プランクトンの生活史を解析するときには、現場の水理環境を把握することは重要である。毛顎類の生活史に関しては、これまで数多くの研究が行われ、特に *Sagitta elegans* は最も良く研究されている種である。*S. elegans* の年間世代数については過去に多くの報告があるが、その大部分は年 0.5 ~ 3 世代までの範囲に収まっている（例えば、Alvarez-Cadena 1993 ; Conway & Williams 1986 ; Jakobsen 1971 ; King 1979 ; Øresland 1985 ; Sameoto 1971 ; Terazaki 1993 ; Zo 1973）。Russell (1932) は English Channell の *Sagitta elegans* について、年間 4 ~ 5 世代を報告したが、Jakobsen (1971) が指摘したように、水塊の季節的変動や混合が顕著な海域では起源の異なる個体群が混合して、見かけの繁殖回数が過大に見積もられる危険性があり、多分過大評価であろう。生活史の研究が、これまで水塊の変動が少ない内湾やフィヨルドなどで数多く行われているのは、定期的な採集のし易さに加えて、この危険性を考慮しているからと思われる。

本研究で生活史が推定できたのは *Sagitta elegans* と、*Eukrohnia hamata* の 2 種であり、*S. elegans* は 2 年、*E. hamata* は 4 年の世代時間を持つ可能性が示された。北極海を含む高緯度海域では両種共に 2 年 1 世代が報告されており、*S. elegans* では日本海からも 2 年 1 世代が報告されている。北極海 (Bogorov 1940 ; Dunbar 1962 ; McLaren 1966) では高緯度域の低水温が、日本海 (Nihsizawa 1997) でも、水深 200m 以深に広がる低温 (< 1 °C 程度) で特徴づけられる日本海固有水がその成長を遅滞させていると考えられている (Nihsizawa 1997 ; Terazaki 1993a ; Terazaki 1993b)。

一方、Sameoto (1971) は、カナダ東岸の St. Margaret's Bay において、*Sagitta elegans* の詳細な個体群解析を周年にわたって行い、その中で亜個体群 (Subpopulation) の 1 世代の日数 (L.C.) と、その個体群が生涯にわたって経験する平均水温 (T : °C) との関係を数式化し、次式を得た。

$$L.C. = 611.51/T0.811$$

この経験式は、これまで様々な地域に分布する *Sagitta elegans* の生息水温と世代時間とも良く一致しており、生息水温が毛顎類の世代時間を決定している大きな環境要因であることは間違いない。*S. elegans* は毛顎類の中では最も多くの研究が蓄積されており、再生産と生活史に関しては Weinstein (1972), Kotori (1979) や Pearre (1991), 季節変動や鉛直分布, 摂餌生態に関しては Terazaki (1998) 等の総説がある。生活史パターンを地理的に見ると、北大西洋では低緯度海域ほど一世代の長さが短くなるとともに、年間世代数が増加し (例えば, Jakobsen 1971), かつ成熟体長と水温の間には逆相関関係がある (Weinstein 1972)。しかし、これら *Sagitta elegans* の生活史についてのこれまでの知見の大部分は全て内湾や沿岸域に分布する個体群についてのもので外洋域に生息する個体群には必ずしも適用できない。一例として, Terazaki & Miller (1986) は, Station P (東部北太平洋) での結果から高水温期の個体群の成長が早いのは Sameoto (1971) の結果と一致するが、体サイズが沿岸域に比べて非常に大きく、最大で 48mm に達するのは、水温からも餌の生物量からも説明できず、個体群間の遺伝的相違が原因かもしれないと述べている。

ここでは、本研究の結果と Terazaki & Miller (1986) の結果を比較することで、外洋生態系における *S. elegans* の特徴および海域間の相違について考察する。はじめに体長組成の季節変化から求めた世代時間を両者で比べると、Station P では 6~10 ヶ月、Site H では 2 年であった。これらの世代時間を上述の Sameoto の式に当てはめると、推定される生息水温は Station P では 2.4~3.2 °C、Site H では 0.82 °C であり、実際の生息水温 (それぞれ 4.0~13.8 °C、2~17 °C) よりも低くなる。また、成熟体長はそれぞれの海域で、24~48mm、24~37mm であり、最小成熟体長は両海域で同じであったが最大成熟体長は 10mm 以上の差がある。Site H での生息水温の変動幅は Station P よりも広く、環境変動が大きいと言えるが (田所 & 杉本 1997)、そのような環境中で、ステージ 2 の大型個体は高水温期 (9~1 月) を深層で過ごし、またこの時期には顕著な成長の停滞が観察された。親潮域の *S. elegans* の世代時間が 2 倍以上長いのに、その成熟体長が小さいのは、Station

Pの個体群よりも長い成長停滞期を持つためと考えられる。この成長停滞が休眠によるものなのか、あるいは生殖腺成熟に優先的にエネルギーを配分しているためかは、本研究の結果からは判別できなかった。

外洋域の *S. elegans* の体長が沿岸域よりも大きい理由については、Terazaki & Miller (1986) が指摘した遺伝的差異の他に、餌サイズに関連した適応が考えられる。毛顎類の環境中の餌生物にたいする選択性は過去に幾つか報告があり、Fulton (1984) は *Sagitta hispida* を用いた摂餌実験において、大型で活発に活動する *Acartia tonsa* に対する捕食圧が、小型で活性の低い *Oithona colcarva* よりも高かったことを報告している。その選択性は主に餌サイズと餌生物の逃避能力に関係していると考えられており、同一種内でも大型個体がより大きい餌生物を捕食することが分かっている (例えば、Reeve 1966, 1972; Øresland 1987; Feigenbaum 1982)。沿岸域に比べ外洋域には大型のかいあし類が多く、亜寒帯太平洋では体長5~10mmに達する *Neocalanus* 属かいあし類が卓越する。毛顎類は餌を丸飲みするため、口の大きさは餌の利用可能サイズを決定する (Feigenbaum 1991)。口の大きさは体サイズと比例し、体サイズが大きい方が大型の餌生物を利用できるため、体サイズの大型化は外洋環境への適応という観点から有利であると考えられる。

Eukrohnia hamata の生活史は、前述のように北極海域において2年1世代が推定されているが、これらの研究は周年にわたる調査からではなく限定された季節の体長、成熟段階組成から推定されたものが多い (例えば、Bogorov 1940; Sameoto 1987)。例外として、Sands (1980: 2年1世代) と Terazaki & Miller (1986: 1世代8~10ヶ月) は季節的にその成長を追跡した。*E. hamata* の成熟体長は、ベーリング海では最大35mm (Bogorov 1940)、ノルウェー海域では最大40mm (Sands 1980) まで到達するのに対し、Station Pでは22~28mm (Terazaki & Miller 1986)、親潮域では17~26mm (本研究) であり、高緯度域程大きくなる傾向にある。ノルウェー海域の Korsfjord では *E. hamata* の個体群の大部分は250m以深に分布し、生息水温は3℃以下である (Matthews 1973)。親潮域の *E. hamata* の生息水温は2~3℃であり、ノルウェー海域のそれとの違いはあまりないといって良いだろう。しかし本親潮海域で推定された *E. hamata* の世代時間4年

はノルウェー海域の本種個体群のその倍である。また、最大体長はノルウェー海域の *E. hamata* と比べ親潮域でのそれは 35%ほど小さく、Station P のそれよりもやや小さい。親潮域の *E. hamata* の世代時間が長いにも関わらず、体長が小さいことは体サイズの上限が遺伝的に決定しているためか、あるいは *S. elegans* と同様に長い成長停滞期を持つためかもしれない。

Eukrohnia bathypelagica の産卵周期や生活史、成長速度に関する知見は現在著しく不足している。Terazaki & Miller (1986) は Station P において *E. bathypelagica* の成熟個体と孵化直後の個体が常に出現したことから本種の産卵は周年行われていると考えたが、生活史の解明はできなかった。また同じ論文で、Terazaki & Miller (1986) は、中間サイズの *E. bathypelagica* が殆ど出現しなかったことを指摘した。Sands (1980) は Korsfjord において *E. bathypelagica* の出現は一時であり、大型の個体に限られていたと報告している。本研究の親潮域においても中間サイズの *E. bathypelagica* は出現せず、その理由は解明できなかったものの、大型個体のステージ 2 は春に向けてステージ 3 へと成熟し、産卵後の夏にスペントとなる明らかな季節的な成熟段階の進行が確認された。一般に、毛顎類は産卵後に死亡するが (McLaren 1969)、Terazaki (1982) は *E. bathypelagica* と *E. fowleri* について、抱卵嚢がこわれた個体が多く存在し、そのうち幾つかの個体では卵巣中に新しい卵を持っていることを発見し、これらの種が長い産卵期を持ち、数回にわたって卵を放出すると考えている。親潮域においてもスペント個体が常に存在し、特に夏から秋に多かったことは、Terazaki (1982) の考えを支持し、一度産卵したスペント個体は再び成熟し、産卵することを示していると考えられる。

北太平洋における *Eukrohnia fowleri* の分布中心は 2000m 以深にあると考えられ (Kotori 1972 参照)、今回の 2000m 深までの採集ではその生活史を明らかにするために十分な試料は得られなかった。Station P では周年通して小型個体と成熟個体が出現するが明確な産卵期が認められなかったため、生活史は解明されていない (Terazaki & Miller 1986)。

本研究により、同一海域における毛顎類 4 種の生態が互いに異なり、また、亜寒帯循環の東西間 (Site H と Station P) でも異なることが示された (Fig. 45)。大きくまとめるとその違いは分布深度、産卵時期および世代時間に見られた。分布

深度についてみると Site H, Station P 共に *Sagitta elegans* は表層域, *Eukrohnia hamata* と *E. bathypelagica* は中深層域, *E. fowleri* は深層域を主な生息域にしていたが, *S. elegans*, *E. hamata*, *S. scrippsae* の生息水深は Site H の方が深かった. 特に Site H の *S. elegans* と *E. hamata* は冬期 (*E. hamata* はさらに晩夏) に分布層を深くしており, この様な長期間の分布深度の変化は Station P では見られない. この「より深い層に長期間留まる」生態が, 世代時間を長くする一因になっていると考えられる. 主な産卵時期は, Site H では *S. elegans*, *E. hamata*, *E. bathypelagica* 共に年一回で, *S. elegans* は, 晩春~夏, *E. hamata* は秋~初冬, *E. bathypelagica* は春~秋であり, 分布層の近い2種 (*S. elegans* と *E. hamata*, *E. hamata* と *E. bathypelagica*) では異なっていた. 一方の Station P では *S. elegans* と *E. hamata* には春~夏, 夏~秋, 秋~冬の3回の産卵期が認められ, その時期は重なる部分もあるが *E. hamata* が先行する形ですれていた. *E. bathypelagica* には明確な産卵期は見られず, 年中産卵の可能性が示された. *Eukrohnia fowleri* には両海域共に年中産卵の可能性が示された.

Gibbons (1994) によると, 各栄養段階を通して, 外洋の生物量は沿岸域や湧昇域に比べて低いので, 鉛直的な空間や栄養資源を分割して利用することは近縁種やギルド (同じような資源を利用する似たニッチを占める生物集団; Root 1967) 内での種間競争を緩和すると考えられ, それは主に外洋の環境が長期にわたって安定していることで進化してきたと考えられる. 毛顎類は餌を丸飲みにするため, 大きくなるほど捕食可能な餌生物は多くなる. 一方小型の個体は捕食可能なサイズに限られるため, 小型の個体ほど餌をめぐる競争は強くなるであろう. 分布深度と産卵時期の違いはこの様な競争を避けるのに適応的である. 毛顎類4種の生活史特性の違いは同一海域での共存に有利に働いているに違いない. おそらく彼等は北太平洋において, 種間競争を避けて, 肉食性動物プランクトンのギルドを形成しているのであろう.

上述のように分布深度が近い種の主な産卵期が異なることは生活史の初期段階において餌をめぐる競争を避け, ニッチを確保するための適応として捉えられるが, 海域間の産卵期の違いは説明できない. 一般に低緯度海域では動物プランクトンの生活史は短く一年に数世代を繰り返すかえし, 明白な産卵期を持たないが, 水

温の低い中～高緯度海域では生活史が長く、水温や餌環境の季節変化が大きいので産卵期にも季節性が見られる (Mauchline 1998 参照). Site H と Station P はそれぞれ北緯 41 度, 50 度に位置し, Station P の方が若干北に位置する. しかし, Site H の方が季節的な水温変化が大きい (田所 & 杉本 1998). また, より環境変動が大きい上層に生活する *S. elegans* と *E. hamata* では明確な季節性が見られたのに対し, より下層に分布する *E. bathypelagica* では不明瞭となり, *Eukrohnia fowleri* では季節性が見られない. さらに, 世代時間が推定できた 2 種, *S. elegans* と *E. hamata* についてその成長速度を海域間で比較すると, Station P ではそれぞれ 5.0～6.0, 2.5～3.0mm / month であったのに対し, Site H ではそれぞれ 0.6～2.1, 0.2～0.6mm / month であり, Site H の値は Station P のそれぞれ 12～35%, 8～20% であった (Fig. 45 参照). 以上のことは, Site H と Station P の間の海洋環境の違い (特に Site H での冬～春の低水温) は Site H の毛顎類にとっては消極的 (餌要求量を低くし, 成長速度をおさえることで, 将来の餌不足を乗り切る), Station P の毛顎類にとっては積極的生活史戦略 (餌要求量を最大限にし, その時の成長を最大にする) が個体群維持に適応的であることを示しているのかもしれない. 今後, 海域間の個体群の遺伝的差異, 飼育実験による成長速度の測定等により毛顎類生態の海域間の差異を検証していく必要がある.

IV-2. 小・中規模時空間変動

本研究では, Mackas (1995) が動物プランクトンの生物量の変動を解析した手法を参考にして, 1996 年に北部北太平洋中央トランセクトで得られた資料を用いて優占する毛顎類 3 種, *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans* および *S. scrippsae* の時空間的な変動特性を, (1) 小規模パッチネス, (2) 日周変動, (3) 中規模の空間分布に類別し, それぞれの要因について考察した (Fig. 46).

小規模パッチネス: 海洋において, 動物プランクトンの小規模パッチネスは幾つかのプランクトンネットについて調べられてきた (例えば, Motoda 1955, 1957; Morioka 1965; Wiebe 1972; Lee 1979 など). その結果, 小規模パッチネスは約 10% から 500% の範囲にあり, 採集された動物プランクトンの種類により異なることが示された (Motoda & Anraku 1955 参照). 過去の研究においては小規

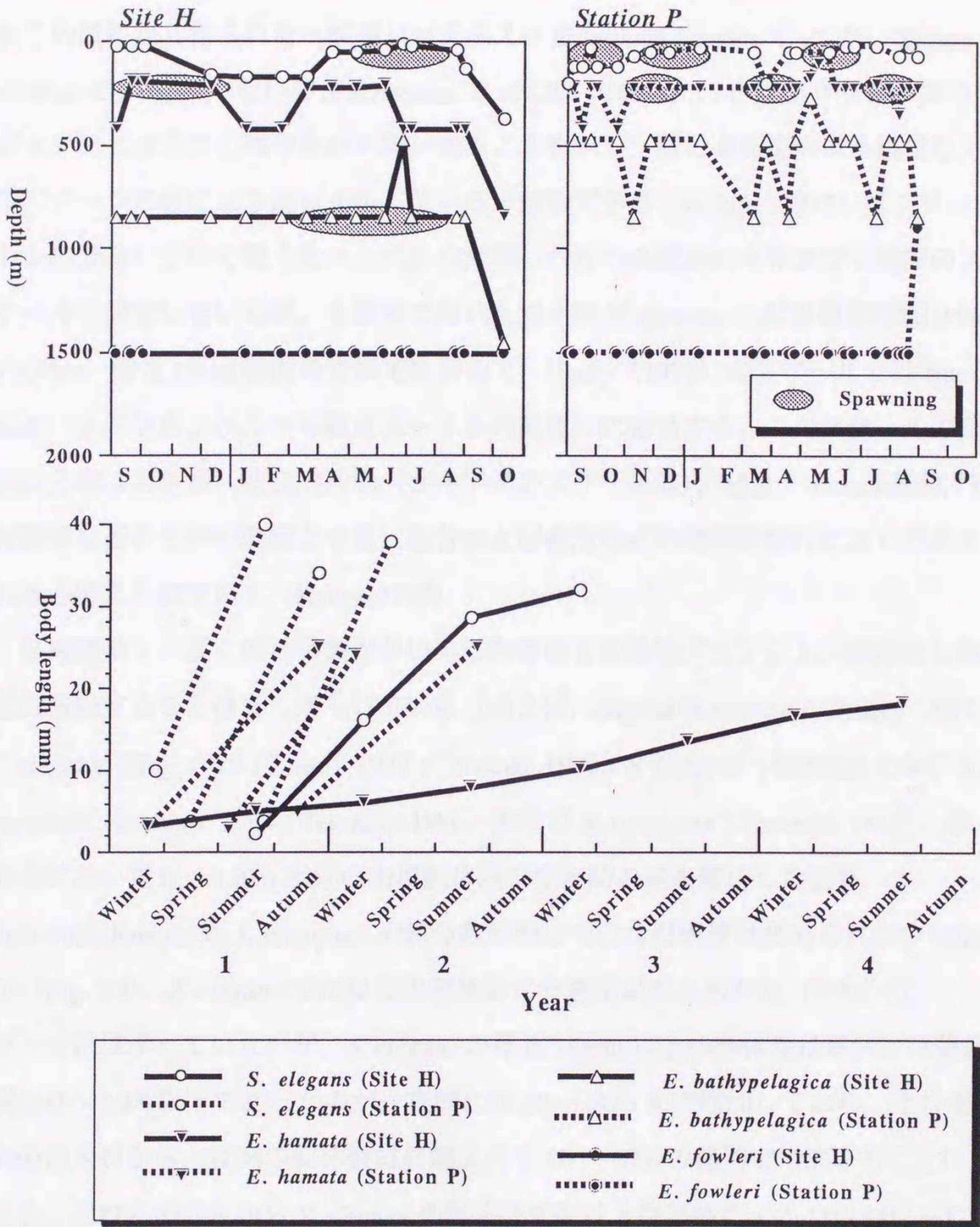


Fig. 45. Schematic diagrams of seasonal vertical distribution patterns of *Sagitta elegans*, *Eukrohnia hamata*, *E. bathypelagica*, and *E. fowleri*, and growth of *S. elegans* and *E. hamata* at the Site H (upper left panel, this study) and at the Station P (upper right panel, Terazaki & Miller 1986).

模パッチネスを見積もるために、同一ネットを用いて繰り返し採集を行っているが、本研究ではタイムラグを無くするために、双子型の Norpac net を用いた。これらの試料から得られた小規模パッチネスは *Eukrohnia hamata* で $\pm 7.7\%$ 、*Sagitta elegans* で $\pm 16.3\%$ 、そして *S. scrippsae* で $\pm 22.9\%$ であった。小規模パッチネスの値が大きいたることは分布が不均一であることを示し、種による違いは小規模な分布パターンの種による違いを示していると解釈できる。Haury (1977) はプランクトンの分布について微小なパッチから海洋レベルの広範囲の分布まで6段階のスケールを設定しているが、本研究で用いた双子型 Norpac net の採集範囲は幅 0.9m x 0.45m、深さ 150m 程度の空間であるので、Haury (1977) のスケールでは fine-scale (メートルレベルから数百メートルの範囲) に相当する。このスケールの変動は分布は再生産、社会的行動 (オキアミのスクール等)、捕食、および種間、種内競争などの生物的要因と水温、塩分および密度などの物理的要因により形成されると考えられている (Haury 1977)。

日周変動：多くの毛顎類がかいあし類等の他の動物プランクトン同様に日周鉛直移動することは良く知られている (例えば、*Sagitta tasmanica* : Cheney 1985, *S. elegans* : King 1979 ; Kotori 1972 ; Terazaki 1979, *S. friderici* : Gibbons 1994, *S. regularis* : Gibbons 1994 ; Terazaki 1996, および *S. scrippsae* : Terazaki 1992)。本研究において 0 ~ 150m 水柱の出現個体数の昼夜間の差を解析した結果、*Eukrohnia hamata* と *S. scrippsae* の個体数変動に明白な日周性は認められなかったが (Fig. 23), *S. elegans* では昼夜の個体数に有意差が認められた (Table 5)。データには示していないが、*S. elegans* の体長 18mm 以上の個体数は昼間には個体群の 0 ~ 10% 以下であったのが、夜間には 20 ~ 50% まで増加しており、それぞれの最大値から、夜間の個体数は昼間よりも 10 ~ 50% の範囲で増加することになる。これらのことから *S. elegans* の個体数変動は大型個体による DVM (成長に伴った鉛直移動) の影響を受けていることが判る。これまでの多くの研究で、*S. elegans* の DVM の移動距離は成熟段階と体長によって変化することが報告されており (Russell 1931 ; Pearre 1973 ; King 1979 ; Terazaki 1979), 北太平洋において計算された移動距離は幼体で 0 ~ 20 m, 成熟個体で 150 ~ 200 m である (Terazaki 1979)。*S. elegans* 個体数の日周変動パターンは幾つかの採集地点で明白では無

かったが、その原因として DVM の影響が本種の小規模パッチネス (16%) によってマスクされたと考えられる。

Sagitta elegans とは対照的に、*Eukrohnia hamata* と *S. scrippsae* の DVM に関する情報は現在著しく不足している。Kotori (1976) は夏期の北部北太平洋において *Eukrohnia hamata* が日周的に鉛直移動しているとしても、本種の DVM は *Sagitta elegans* ほど顕著ではないと報告した。また、Hagen (1985) は夏期 (2月) の南極半島海域において *E. hamata* の DVM は見られなかったとしている。これらの結果は本研究の結果と一致し、夏期の *E. hamata* は基本的には顕著な DVM を行わないことを示す。冬期間の鉛直移動に関しては報告が無く、水柱が混合し、鉛直的な環境変動が少ない時期における本種の日周行動についてはこれからの研究が待たれる。一方、*S. scrippsae* の DVM については、黒潮暖水塊における研究で夜間に水温躍層 (水深 30m) 以浅に出現する小規模な昼夜移動が観察されているが (Terazaki 1992)、この時の *S. scrippsae* は暖水塊の縁辺域から暖水塊内に運ばれたと考えられており、通常の生息域での本種の DVM については報告例がない。本研究の結果からは *S. scrippsae* の DVM については確認できなかった。

中規模の空間分布 (= 緯度分布パターン) : 本研究で得られた毛顎類 3 種の緯度分布パターンは同水系で毛顎類の分布と出現個体数を 8 年間 (1982 ~ 1989 年) にわたって調べた Nishiuchi ら (1997) の結果と良く一致している。Nishiuchi ら (1997) は、ST は高水温のため冷水性種とされている *Sagitta elegans* と *Eukrohnia hamata* にとって好適な生息域ではなく、それが ST での両種の低い出現個体数の要因であると考えた。実際、本研究においてもこれら 2 種の毛顎類の出現個体数は ST において非常に低く、出現しない地点もあった (Table 3)。しかし、Nishiuchi ら (1997) は低水温で経年的な温度差が小さい亜寒帯域における *S. elegans* と *E. hamata* の分布パターンの相違の理由については説明していない。

産卵時期の地理的差異 : 作業仮説として個体群の再生産が可能な環境下では個体数のピークは新生個体の新規加入期にあり、新生個体数は次の産卵期に向けて捕食・自然死亡により徐々に減少するので個体数の緯度的変動は産卵期の緯度的変動を反映すると考える (Fig. 46 参照)。本研究により、*Sagitta elegans* と *Eukrohnia hamata* の体長と成熟段階組成の緯度的変動が明らかになった (Figs. 22

& 24) ので、これらの結果をもとにこの作業仮説を検証する。本研究において ST から SA 間の Station での採集には 7 日間を要したが、これまでに知られている亜寒帯域の毛顎類の生活史 (6 ヶ月以上, Trazaki 1986) と比べると、この程度の日数は短く、この作業仮説の検証には影響しない。 *E. hamata* の出現個体数は TN で最も多く、そこから南北に向けて減少していた (Fig. 22)。 TN における *E. hamata* 個体群は TS, SA のそれらに比べて小型体長とステージ 1 個体の卓越で特徴づけられ (Fig. 24)、このことは他の水系に比べて TN では産卵期と調査時期との間隔がより短かったことを示唆する。 *Sagitta elegans* の個体数は AS に向けて増加していた (Fig. 22)。 *S. elegans* の体長は南から北に向けて徐々に減少し、一方ステージ 1 の個体群内の割合は増加していたので (Fig. 24)、北部の個体群ほど調査時期と産卵時期がより近接していたと考えられる。 *S. scrippsae* は TS のみに多く出現していた (Fig. 22)。 TS の *S. scrippsae* 個体群は 33.8 の塩分フロントを境に体長と成熟段階組成が異なり、南部は大型体長、ステージ 2 の優占、北では小型体長、ステージ 1 の優占でそれぞれ特徴づけられる。このことは、同一水系内においても地点により、産卵期が異なることを示し、その産卵時期は塩分フロントの北部においてより調査時期に近かったと考えられる。

以上のことから毛顎類 3 種の緯度的あるいは水系間の個体数変動の主要因は、環境変化に起因する生活史サイクルのずれであると考えられる。そこで毛顎類では最も良く生活史が調べられている *S. elegans* の主要な産卵期を調べたところ、地理的に遠隔な海域間では明白ではなかったが、近縁海域では緯度的な産卵期の違いが確認できた (Table 24)。緯度的な産卵期の変動については水温や餌となる他動物プランクトンの生産サイクルの違いに起因していると考えられる。 *S. hispida* で餌料かいあし類の増加は産卵量の増大をもたらすことが実験的に証明されている (Reeve 1970)。

環境要因の抽出： 前節では、毛顎類 3 種の個体数密度と成熟ステージ組成の緯度的変動を比較して、産卵期の緯度的なずれが個体数密度に反映していることを示した。本節では、全調査地点の資料に基づいた個体数密度と環境要因との関わり方の解析結果 (Table 7) について論議する。 *Eukrohnia hamata* の個体数変動は密度躍層の強さ (PCM) と正の相関にあり、動物プランクトン・バイオマス

(WW) と塩分躍層の強さ (HCM) とは負の相関にあった。個体数変動が PCM, HCM と互いに逆の相関を示したことは, *E. hamata* が 0 ~ 150m 水柱のある一定の層に集群していることを示す。Lea (1955) および Sund (1959) はアラスカ湾とその近隣海域において, *E. hamata* の分布は低塩分と高水温に制限されることを報告している。海水の密度はほぼ水温と塩分により決まるため, アラスカ湾の *E. hamata* の分布は海水密度の影響をも受けていることが考えられる。本研究において *E. hamata* が大規模な DVM を行わないことが明らかとなったが, この結果は本種の生存がある一定の安定した環境に依存していることを示す。また, *E. hamata* は成長に伴い分布深度が変わり, 成熟した大型個体が深層に分布する (ontogenetic vertical migration) ので (Alvariño 1964 ; Kitou 1967), *E. hamata* は長い時間 (月スケール) をかけて, 徐々に密度変化に順応していくことが想定される。*E. hamata* 個体数と全動物プランクトン・バイオマスとの負の相関は, 捕食-被食関係ではなく豊富な動物プランクトン群集は水柱があまり成層していない海域に多いことの反映と思われる。

Sagitta elegans は 150m 水深の水温が高いとき, 出現個体数を減少させた。本種が北太平洋において低水温に適応していることはよく知られており (Pierrot-Bults & Nair 1991), *S. elegans* は高水温を避けていることを示す。水温躍層の深度 (TCD) とは負の相関にあり, 躍層が深くなると個体群が水柱内で分散し, 密度が低くなることが考えられるが, TCD の影響は T150 に比べて小さかった (Table 7)。今回使用したステップワイズ法を用いた重回帰分析では, DVM を反映した時間の効果が検出されなかったが, これは解析に用いたデータが CTD のキャストを実施した日中の採集に限られており, 夜間のデータが含まれていないためと解釈できる。

Sagitta scrippsae の分布範囲は TS 内に集中し, DVM は行わず, 密度躍層の深さ (PCD) および塩分躍層の強度 (HCM) と強い負の相関があった (Table 7)。Alvariño (1962) は, アメリカ大陸の近くで南へ曲がるカリフォルニア海流は *S. scrippsae* の分布と良く一致し, 本種はカリフォルニア海流の良い指標となることを指摘している。このことから, *S. scrippsae* はある一定の環境に良く適応しているためその個体群は環境変動に脆弱であることが予想される。従って, 物理的な

障壁である密度躍層が深くなったり塩分躍層が強くなると、中層性種である *S. scrippsae* の分布の上限が制限されたり鉛直移動が妨げられ、表層域での出現個体数が減少することになる。

本解析から、*Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, *S. scrippsae* の個体数密度と密接に関連している主環境要因が種毎に異なっていることが示されたが (*E. hamata* と *S. scrippsae* に共通した HCM の負効果を除いて)；この結果はこれら 3 種の毛顎類個体数密度の緯度的分布が異なること、分布水深が互いに異なること (III-1-3-2)、日周鉛直移動行動の差異 (IV-2) 等を考慮すると極めて妥当なものと考えられる。このように広域的に見れば、種特有の環境要因と、前節で述べた産卵期の緯度的なずれがそれぞれの種の個体数密度の大小に大きく作用していることになる。しかし本解析は 1 年間のうち限られた季節に得られた資料に基づいたもので、環境要因と産卵期のずれに関する解析は出来なかった。

毛顎類の緯度分布パターンは、様々なスケールの変動が複雑に関係しあって形成されていることが示された (Fig. 46)。基本的な分布パターンは、緯度的な産卵期のずれが個体数のピーク的位置を決めているという仮説により説明できた。その基本的な分布パターンに環境変動の影響が加わっているのだが、その影響は種により異なり、これは種毎の生態が異なっていることの反映であると判断できる。また、採集が水深 150m からの鉛直曳のため、*S. elegans* の分布パターンには DVM が反映され、夜間に多くなっていた。さらに、種特異的な小規模パッチネスの影響がこれらの変動パターンに重なっている。

本研究は毛顎類の分布と環境変動を異なる水系の資料を合わせて広域的に捉え、個体数密度と環境との関わりを詳細に解析したものである。そこで次章では環境変動が比較的小さい同一水系内での個体群の経年変動について生物的要因に主眼を置いた解析を行なう。

IV-3. 同一水系内での経年変動

近年、プランクトン群集の長期変動に関する研究が活発に行われるようになった (例えば、Colebrook 1986 ; Aebischer ら 1990 ; Brodeur & Ware 1992 ; Mackas 1995 ; Polovina ら 1995 ; Roemmich & McGowan 1995 ; Brodeur ら 1996 ;

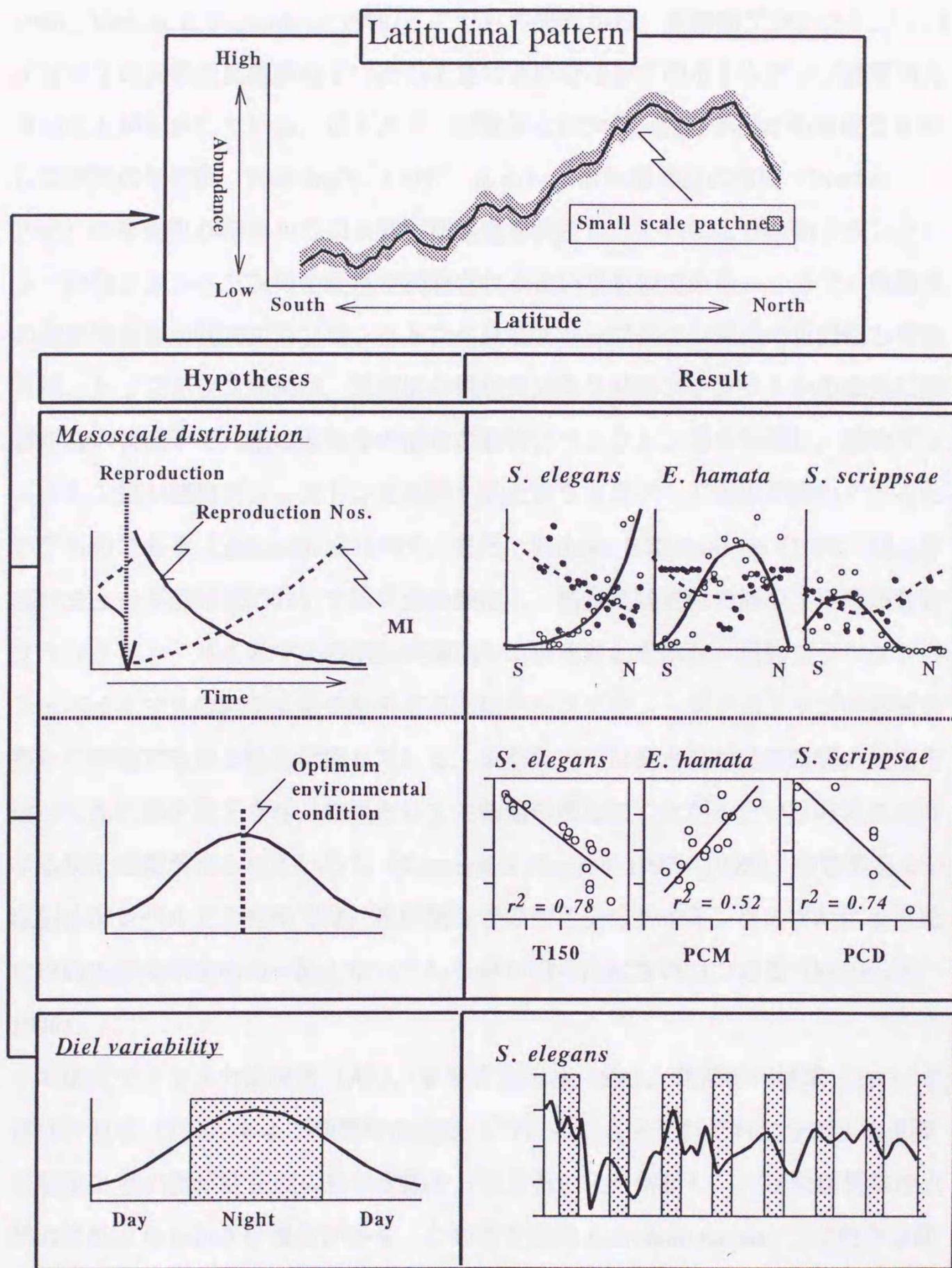


Fig. 46. Schematic diagrams of four attributes affecting to latitudinal abundance pattern of *Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, and *S. scrippsae* along 180° longitude in the northern North Pacific Ocean in summer. T150; 150-m temperature (°C), PCM; Maximum degree of pycnocline (sigma-t/m), PCD; Depth of pycnocline.

McGowan ら 1996 ; Conversi & Hameed 1997 ; Shiomoto ら 1997 ; Mackas ら 1998 ; Verheye & Richardson 1998). これらの研究から, 全動物プランクトン・バイオマスの長期変動機構の1つとして食物連鎖を通してのボトムアップ効果が大いことが示されている. ボトムアップ効果とは大気-海洋変動が引き起こす混合層深度の年変動 (Polovina ら 1995), あるいは沿岸湧昇流の強度 (Mackas 1995) の年変動が深層からの栄養塩補給量を決定し, それにより植物プランクトン~動物プランクトンの生産量が制限されるというものである. 一方で, 魚類等の高次捕食者が低次餌料プランクトンへ及ぼすトップダウン効果の可能性も指摘され, トップダウン効果は, 栄養塩の量が充分あり植物プランクトンの成長に影響がない状況下で, 主に魚類等の捕食が動物プランクトン量を制限し, 動物プランクトン量が植物プランクトンを制限するというカスケード効果が働いているというものである (Shiomoto ら 1997). また, Verheye & Richardson (1998) は, 南部バミューダ湧昇域において湧昇流の強化と, 捕食魚類資源の減少, 甲殻類動物プランクトン・バイオマスの増加が同期していることを示し, 動物プランクトン・バイオマスの経年変動を解析する際にトップダウン・ボトムアップの影響を等しく考慮する重要性を指摘している. また最近では高水温が発育時間の短縮を通して死亡率を低下させ, 結果として生物量の増加につながるという考えを支持する解析結果が得られているし (Conversi & Hameed 1997, 1998), 分類群あるいは個体群レベルでの変動では, 産卵期などの生活史のタイミングのずれによる死亡率の差が長期変動の一因となっている事が明らかにされつつある (Mackas ら 1998).

本研究でアラスカ海流系 (AS), 亜寒帯海流系 (SA), 北部移行領域 (TN), 南部移行領域 (TS), および亜熱帯海流系 (ST) の5水系それぞれに分布する主要毛顎類3種の個体数密度の経年変動を分散分析により解析し, 年変動は採集地点間の変動よりも大きい場合が多く, この年変動は *Eukrohnia hamata* では亜寒帯海流系, *Sagitta elegans* ではアラスカ海流系と亜寒帯海流系, *S. scrippsae* では南部移行領域と亜熱帯海流系において, 非ランダムであり (Runs-test; $p < 0.05$), 他の水系ではランダム, つまり年々の変動が水系間で独立していることが明らかとなった (Tables 19 & 20). 本研究では, 同一水系内の毛顎類個体数密度の経年変動の

要因として、0～150m 積算水温、全動物プランクトン・バイオマス、*Neocalanus* 属かいあし類 CV の個体数密度（小針 1999）と、サケ・マス類の CPUE および毛顎類の産卵時期との関係を調べたが、これらの影響について考察する。さらに近年注目を浴びている大気－海洋の数年～数十年規模の変動と動物プランクトンの関わりについて考察する。

水温：同一水系において、0～150m 積算水温に経年変動が認められたので、それぞれの水系で毛顎類個体数密度と水温との相関を調べると、この相関は北部の水系では低い南部の水系で高くなっていた（Table 21）。水温の経年変化は南部の水系ほど大きかったため、毛顎類に対する影響も大きかったものと判断できる。また、それらの関係は南部では負の相関であったが、北部では正の相関へ変化した。地理的に環境変化の影響が異なることは Planque & Fox（1998）が大西洋たら（*Gadus morhua*）の新規加入量と水温との関係で示しており、寒冷な水系では水温上昇は正の効果があるが、温暖な環境下での水温上昇は負の効果をもたらす。亜熱帯海流系では毛顎類 3 種共に水温と負の相関関係にあり、かつこれら 3 種の互いの個体数密度の変動は正の相関関係にあったので、高水温が 3 種の個体群を減少させることが示された（Table 21）。とくに *S. scrippsae* の変動には大きな特徴があり、最も好適な生息域と推測される（III-2 参照）南部移行領域を挟む亜熱帯海流系と北部移行領域では互いに異なるトレンド（長期的な一定の傾向）を示し、亜熱帯海流系では減少傾向に、北部移行領域ではランダムではあったが増加傾向にあった（Fig. 40）。水温はどの水系においても 19 年間を通して増加傾向にあったので、水温との相関は亜熱帯海流系では負、北部移行領域では弱いながらも正であった（Table 21）。このことにより分布の南北縁辺域においては水温が制限の一要因として挙げられ、南限では高水温、北限では低水温が個体数増加の制限要因となっていることが示された。

全動物プランクトン・バイオマス：毛顎類の個体数密度と全動物プランクトン・バイオマスの間には有意な相関関係は認められなかった（Table 21）。本研究では全動物プランクトン・バイオマスは毛顎類の餌料の指標として取り扱ったが、中には毛顎類が捕食しない（あるいは捕食できない）プランクトンも含まれており、動物プランクトン・バイオマスは毛顎類の餌の指標としてはあまり適切

ではなかったことが分かる。また、毛顎類は個体数密度で表現しており、その中には様々な成熟度、体サイズの個体が含まれているため、個体数密度と捕食圧は必ずしも正比例していない。これらのことが、毛顎類と餌量として考えたときの全動物プランクトン・バイオマスとの関係を部分的にマスクしてたのは確かである。しかし、移行領域、特に TN では3種の毛顎類の個体数密度はいずれも全動物プランクトン・バイオマスと負の相関を示していることから（他の水系は全て正の相関）、生物間相互作用が作用していることは明らかであるが、毛顎類の捕食によるトップ・ダウン効果と言うよりは、北部北太平洋でしばしば卓越するサルパ類（大型の被囊類）との関係が間接的に作用していると考えられる。北部北太平洋での全動物プランクトン・バイオマスの上昇は大型のサルパ *Salpa aspera* と *Cyclosalpa bakeri* によるところが大きい（青野 私信, 志賀ら 1995）。濾過食者であるサルパ類は摂食能力が非常に高く、南極海ではサルパが卓越する地点で南極オキアミ *Euphausia superba* の個体数密度が低い一因として餌をめぐる競合が考えられている（Nishikawa et al 1995）。本研究水系でもサルパが卓越する環境では餌をめぐる競争者であるかいあし類が少ない事が予想され、それを餌とする毛顎類も少ないと解釈できる。

かいあし類（餌料生物）： *Neocalanus* 属かいあし類は北部北太平洋の表層に夏季卓越することが知られている（小針 1999）。本解析に用いたコペポダイト5期（CV）は体長5～10mmと大型のため毛顎類の小型個体の餌とはならないが、より若いコペポダイト期に毛顎類の捕食圧を受ける可能性は充分考えられる。本解析の結果、*Neocalanus* CVと毛顎類の個体数密度間の関係は TS と ST の *Eukrohnia hamata*, AS の *S. elegans*, TS の *Sagitta scrippsae* では有意な正相関であり、毛顎類総個体数密度では全ての水系で正相関であった（Table 21）のは、毛顎類と *Neocalanus* CVの個体数変動が同期していたことを示す。*Neocalanus* 属かいあし類も亜寒帯性の動物プランクトンであることから、その個体数変動は高水温に制限されていることが考えられる。STでの毛顎類個体数と *Neocalanus* CVの正相関は小針（1999）も指摘しており、彼はその関係を「異なる生物が独立して物理的環境の影響を受けた結果の見かけ上の相関」と判断した。ASにおける *S. elegans* との個体数の正相関は両者の2年周期の変動パターンを良く示している

(Fig. 40, 小針 1999 の Figs 69, 70 & 71 参照). SA では *S. elegans* と同様に *Neocalanus* CV も 2 年周期の変動パターンを示していたが, 後者は 1979 ~ 1980 年代半ばにかけてはそのパターンは明白でなくなり, これにより *S. elegans* との相関が不明瞭になった事が分かる. AS と SA のような経年的な物理的環境変動が亜熱帯水系に比べて小さい亜寒帯水系における両者の変動特性が類似した原因として, 亜熱帯水系と同様に「異なる生物が独立して環境の影響を受けた結果の見かけ上の相関」と考えられる. ただし, ここでの環境要因は以下に述べる魚類による捕食である.

サケ・マス類 (捕食者) : 北太平洋には動物プランクトン食性魚類としてカラフトマス, ギンザケ, ベニザケ, シロザケ, サンマなど多くの種が挙げられ, 亜寒帯北太平洋の表層域にはサケ・マス類が卓越する (LeBrasseur 1972 ; PICES Annunal Report 1993). 近年これら魚類と動物プランクトン・バイオマスの相互関係についての研究が行われ, Odate (1993) は夏季の北太平洋中緯度海域 (北緯 41° 付近) の動物プランクトンはサンマの捕食を受けて減少している可能性を示し, Shiomoto ら (1997) はベーリング海でのカラフトマス CPUE と北部北太平洋亜寒帯水系での全動物プランクトン湿重量の経年変動の位相が逆であることから, 全動物プランクトン湿重量の経年変動にはカラフトマスの捕食によるトップ・ダウン作用が働いている可能性を示した. 本研究の結果, 毛顎類 3 種それぞれの個体数密度とサケ・マス CPUE の相関が南方の水系ほど強くなり, その関係が一致 (いずれも負の相関) したのは, サケ・マス類 CPUE が TS で水温と負の相関にあったことを考えると, 亜寒帯性の魚類であるサケ・マス類が南部の海域において毛顎類同様に水温に制限された結果と判断できる (Table 21). この事は優占した 3 種の毛顎類同様亜寒帯性の動物プランクトンである *Neocalanus* CV の個体数密度と水温およびサケ・マス類 CPUE との相関が毛顎類とそれらの相関と同じ傾向を持つことから伺える (Table 21). 以上のことから亜寒帯水系に主な生息域を持つ海洋生物は分布の南辺域では食地位や分類群に関係なくその経年的な個体群維持に水温の影響を強く受けていることが分かった.

SA のカラフトマス CPUE と *Sagitta. elegans* の個体数密度の有意な負の相関から, 亜寒帯域での *S. elegans* の個体数変動にカラフトマスの捕食圧 - トップダウン

効果が影響している可能性は大きい (Fig. 44). もちろん他のサケ・マス類の捕食の影響は無視できないであろう. ここで Takeuchi (1972) が北太平洋のサケ・マス類の胃内容物を調べた結果を検討する. ギンザケ, カラフトマス, シロサケで胃内容物中に毛顎類 (*S. elegans*) が存在した割合は, カラフトマスが 32.4% と最も高い (Fig. 47: データは Takeuchi 1972 の Appendix Tables B, C & D を使用). また胃内容物中の動物プランクトンのなかで *S. elegans* が占める割合はサケ・マス類 3 種共に 20% 以下が最も多かったが, カラフトマスとシロサケでは 20% 以上を占める個体も存在した. この事はこれら 3 種の中では毛顎類に対する影響はカラフトマスが最も大きいことを示唆する. 亜寒帯北太平洋に出現する毛顎類の中で *S. elegans* しか捕食されていなかったことについて Takeuchi (1972) は, サケ・マス類の捕食する深度が主に 50m 以浅に限られているためと考えている. 以上の事は本研究において *E. hamata* と *S. elegans* の個体数密度の経年変動の傾向が異なっていたことの解釈を可能にし, *S. elegans* がカラフトマスの捕食の影響を受ける一方で, *E. hamata* はあまり捕食されていなかったことが *S. elegans* と *E. hamata* の経年変動に異なる傾向を作り出した原因と判断される.

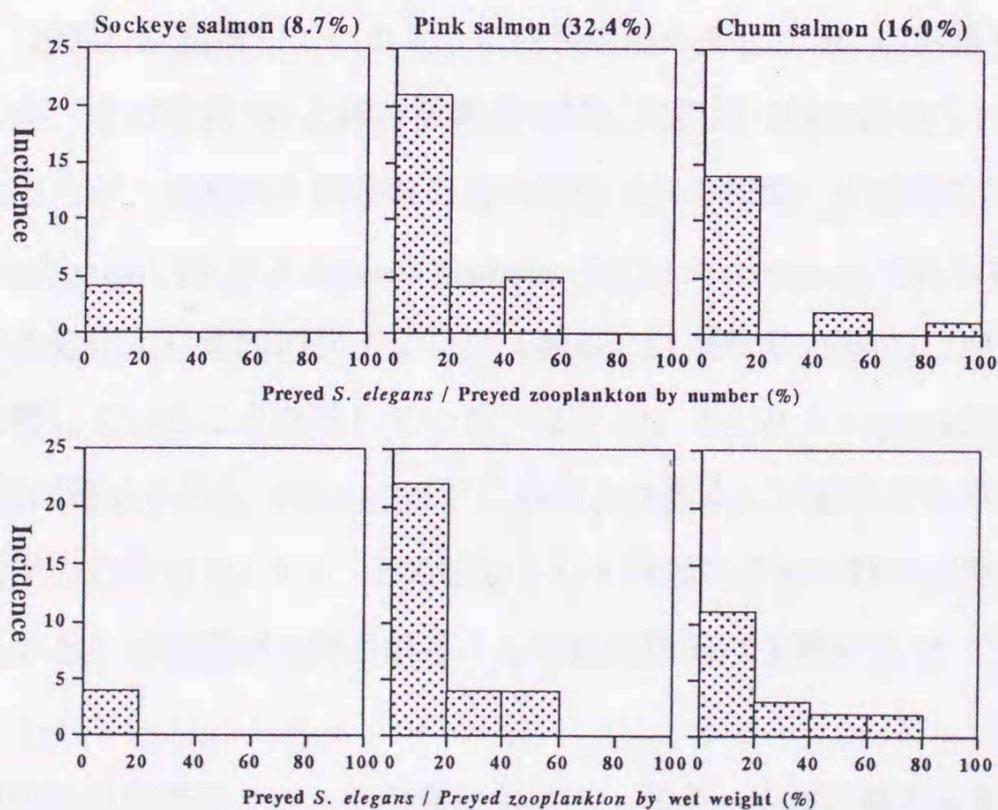


Fig. 47. Incidence of *Sagitta elegans* (%) in guts of Sockeye salmon, Pink salmon, and Chum salmon in the northern North Pacific from spring through summer, in terms of number (upper panels) and wet weight (lower panels). The figures (%) in parentheses on the top abscissa denote the number of salmon which preyed on *S. elegans* (Calculated from Appendix Table B, C, and D in Takeuchi 1972).

産卵時期 : 動物プランクトンの変動要因として最近 Mackas ら (1998) は、北東部北太平洋で優占する大型かいあし類 *Neocalanus plumchrus* の表層における個体数密度のピークの時期は産卵期の前半と後半の各コホートの生残率の違いで説明できるとした。つまり前半のコホートの生残が良いときにはピークは早まり、後半のコホートの生残が良いときにはピークは遅くなる。このとき、水温が高いときにはピークを迎えるタイミングが早く、水温が低いときには遅いので、彼らは高水温が前半のコホートの生残に有利に働き、低水温が後半のコホートの生残に有利に働くものと考えたが、それがどの様に (成層形成の時期など) もたらされるかは明らかにしていない。また、水温上昇による発育速度の上昇も指摘しているが、この効果だけでバイオマスピークのずれを説明するには小さ過ぎるとしている。本研究では毎年同じ時期の採集なので、各年の個体数密度ピークの時期について調べることは出来ないが、成熟度から産卵期のずれについて考察することが可能である。つまり、成熟度が高い年は早いタイミングで再生産が行われ (あるいは産卵期前期の生残が良い)、低い年には遅い (あるいは産卵期後期の生残が良い) と仮定すると、遅い年の方が生まれてから採集されるまでの時間が短い - 死亡する個体数が少ない - つまり個体数が多いと考えられる。ここで Mackas ら (1998) が指摘しているように成長速度の変化が MI に影響している可能性もあるが、その場合 MI と個体数密度の間には相関は特に認められないはずである。ところが、成熟度と個体数の良い関係 (負の相関) は亜熱帯海流系以外の水系の *S. elegans*, TS の *Eukrohnia hamata*, ST の *S. scrippsae* で見られ、この事は成長速度の変化より産卵のタイミング (あるいは生残率の違い) が毛顎類の MI に大きく影響していることを示している。また AS, SA の *S. elegans* 以外は水温と MI に正相関が認められた (Table 22)。この事より高水温が産卵期を早め (あるいは産卵期前半の生残を良くし)、その結果として採集時の個体群の成熟度が高く個体数が少ないという仮説は支持される。このような関係は 3 種共に TS で顕著に現れている。

気象 - 海洋の長期変動 : 太平洋における、気象 - 海洋の経年変動としては南米ペルー沖の水温上昇で知られるエル・ニーニョ現象を含む ENSO (El Niño / Southern Oscillation) が良く知られている (例えば, Cane 1983 ; 渡邊ら 1995 ; 花

輪 1998). ここ最近では 1982/83 年と 1991/92 年に大規模なエル・ニーニョ現象が起きていたことが分かっている (Jacobs et al 1994 ; Karl et al 1995). 本研究では亜寒帯境界の南北位置が 10 年周期で振動しており, 亜寒帯境界が最も北に位置した年 (82 年と 92 年) は, ちょうどエル・ニーニョの年と対応している. このエル・ニーニョの影響は約 2 年ほど続いた事が知られており (Cane 1983 ; Barber & Chávez 1983, 1986 ; Rasmusson & Wallace 1983), さらに近年ではその影響が北太平洋まで伝搬し, 1982/83 年のエルニーニョの影響が 10 年後 (1992/93 年) の黒潮続流の北上を引き起こしていたことが海洋観測の結果とモデルにより証明された (Jacobs et al 1994). 本研究の結果, ST の水温は 19 年間の上昇傾向の中で 1982 ~ 1984 年, 1992 ~ 1994 年にはそれぞれの前後の 3 ~ 4 年よりも水温が低く, エルニーニョに関連した境界位置の北上により, 水温が低くなったと考えられる (Figs 32 & 37 参照). この低水温化は亜熱帯海流系においても亜寒帯性の毛顎類の生息に適した環境を作りだし, 個体数増加に貢献したものと考えられる. よって, ST の毛顎類は水温を通して気象変動に影響された可能性が大きい. また近年, 北部北太平洋付近の大気や海表面水温が様々な時間スケールの周期で変動している事が示されており, なかでも北東部北太平洋ではスペクトル解析により QBO (Quasi-Biennial Oscillation) と呼ばれる約 2 年周期の変動が, 海表面水温と動物プランクトン・バイオマスに見出され (Conversi & Hameed 1997, 1998), その位相が若干ずれている事から大気-海洋の長期変動が生物に及ぼす影響を示すものとして注目されている. この 2 年周期の変動は SA, AS のカラフトマス, *Sagitta elegans* および *Neocalanus* CV の 2 年周期の変動に関連している可能性はあるが, それが捕食-被食関係に影響するのか, それぞれの個体数変動に影響するのかは今回の研究では解明できない. AS, SA の *E. hamata* 個体数密度の経年変動はシロザケ CPUE の変動や *Neocalanus* CV の個体数変動との関係から *S. elegans* の様には説明できなかった. 本研究において 150m 深からの採集では *E. hamata* の成熟個体が採集されなかったことや, 釧路沖での鉛直区分採集において主分布域は温度躍層から水深 500m の間だったことから考えて, 中央トランセクトでの *E. hamata* の主分布域は 150m 以深であると判断される. *S. elegans* は典型的な表層分布種であり, 150m 深からの採集で全てのステージが採集されているので, 表層水

温の変動や、視覚捕食者である魚類の捕食の影響を大きく受ける。*E. hamata* は個体群の一部しか採集していないので、個体群全体の変動をうまく捉えることが出来ていないのかもしれない。しかし、明白な10年規模の変動は偶然と見るよりは何らかの影響を受けていると考える方が妥当であろう。上述のQBOの他に、大気や海表面水温が周期十年～数十年規模で変動すること (Dicadal / Interdecadal Climate Events, DICE) はよく知られており (渡邊ら 1995; 花輪 1997, 1998), *S. elegans* より世代時間が長く生息深度が深層に及んでいる *E. hamata* は表層の短期的な環境変動よりも大規模 (長期的) な環境変動に良く対応しているものと判断した。

経年変動の解析は中央トランセクトの資料で行ったが、その変動が他のトランセクトの同一水系においても同様に起きているのだろうか? 中央トランセクトで観察された経年変動と西部トランセクトのそれを比較すると、両者は大きく異なり、西部トランセクトでは水温の年変動は確認できたものの、地点間の変動が年変動を大きく上回り、動物プランクトン・バイオマスに有意な年変動は無かった。さらに、西部トランセクトでは毛顎類個体数は殆どの種で年変動は確認できず、地点間の変動が大きかった。この事は、西部トランセクトの資料は6年間であり中央トランセクトの19年間に比べて短期間であることが考えられるが、北部北太平洋の毛顎類群集の経年変動は地理的に均一ではなく、同一水系においても地理的に異なる可能性が示された。ちなみに、北東部北太平洋の Station P とカリフォルニア海流域の間では動物プランクトン・バイオマスの変動が逆のパターンを示す事が報告されている (Brodeurら 1996)。動物プランクトン経年変動の地理的差異の有無の確認とその機構の解明は今後の大きな課題として挙げられる。

本研究では亜寒帯性の毛顎類の同一水系内での長期変動を調べたが、その変動の機構は水系によって異なった (Fig. 48)。要約すると AS, SA の *Sagitta elegans* では捕食, *Eukrohnia hamata* には DICE, TN ではサルパと毛顎類のかいあし類を介した間接的な関係, TS では採集前の産卵期のずれによる死亡量の違い, ST では高水温による生息環境の悪化が、毛顎類の個体数密度の経年変化に影響していることが示唆された。この結果は、好適な生息環境 (北方水系) においては、その変動要因は複雑になっており、直接的・間接的な (直接要因 — 捕食 / 被食, 間接

要因—気象の変化など) 多様な効果が働き, しかもその要因は種によって異なる. 一方, 不適な環境では (つまり高水温域), その水温が直接的な制限要因となり, 種間の変動傾向は類似する, 即ち直接の単純な効果が大きくなる事を示している.

これまで動物プランクトンは魚介類資源の餌料としての重要性から, その動態の研究はネットで採集された総生物量に注目したものが多かった. 近年, 本論文を含めた多くの研究により総生物量を構成する各分類群, 個体群レベルでの研究が行われるようになり, 栄養段階 (食地位), 生活史を含めて, 環境変動に対する個体群の反応を高精度で解析することが可能となった. 今後は, このような個体群レベルの研究を他の動物プランクトン種へ展開することにより, 環境変動に対する動物プランクトン群集全体の反応を把握することが, 海洋生態系変動を解明する上で極めて重要であると思われる.

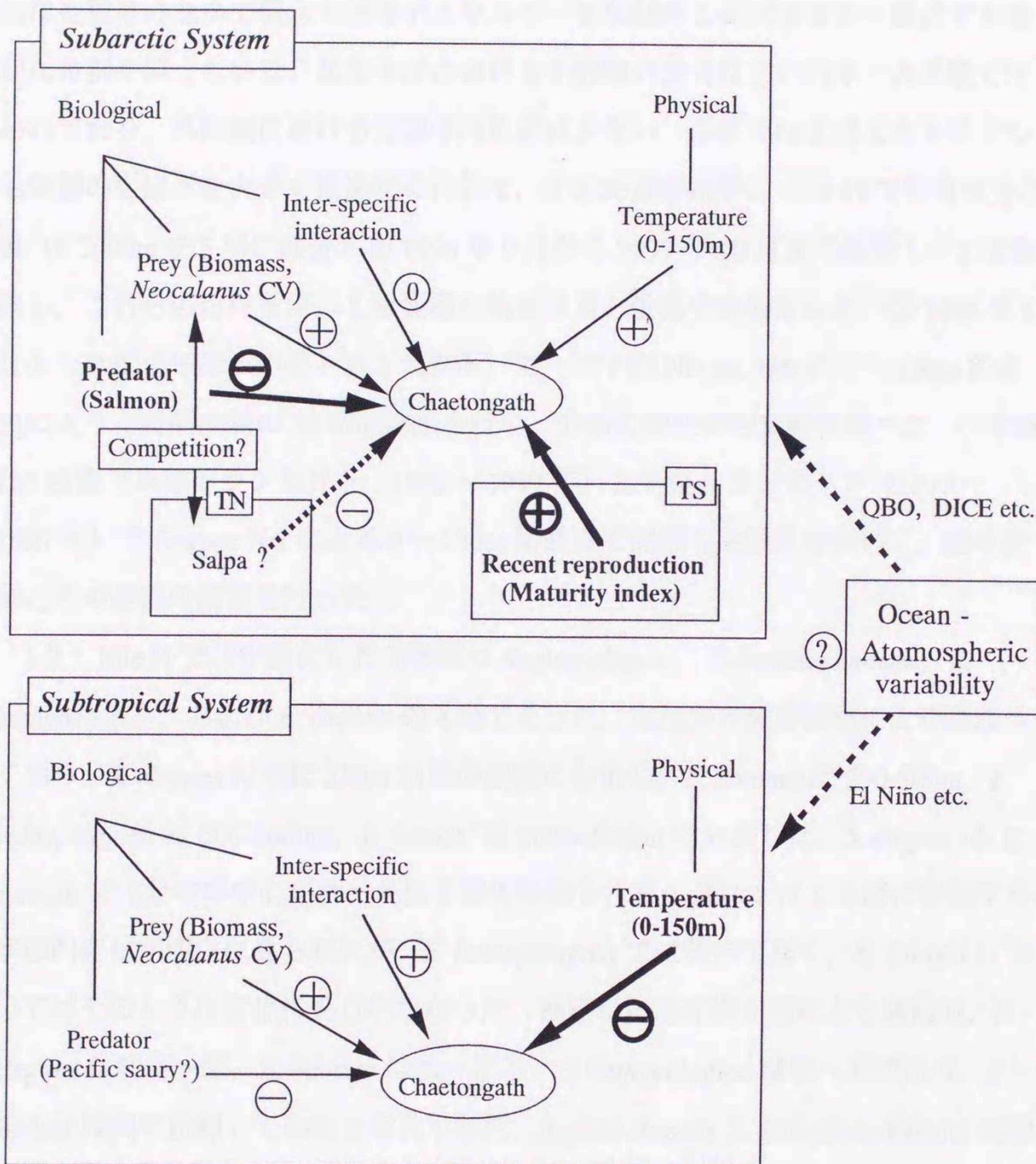


Fig. 48. A generalized diagram for the correlations of the summer abundance of chaetognaths along 180° longitude in the northern North Pacific Ocean to some biological and physical parameters. ⊕; positive, ⊖; negative, 0; neutral. Bold style arrows denote the dominant attributes.

第V章 要約

(1) 肉食性動物プランクトンとして主にかいあし類を捕食する毛顎類は、海洋生態系のなかで低次生産者のエネルギーを魚類等の高次捕食者へ輸送する重要な役割を担っている。北太平洋における毛顎類の研究は主に沿岸・内湾域で行われており、外洋域における生態学的知見は少ない。本研究は北部北太平洋での毛顎類の生態学を大きく推進する目的で、①北海道釧路沖の Site H で鉛直区分採集 (0-2000m を 5 層に区分) を 1996 年 9 月から 1997 年 10 月まで毎月 1~2 回実施し、これらの資料を用いて重要種の鉛直分布と生活史を解析した。② 1996 年 6 月の 180 度子午線 (中央トランセクト) で、双子型 Norpac Net の 0~150m 鉛直曳により 4 時間間隔の 24 時間採集を行い、分布の時空間的変動を調べた。③ 東経 155 度線 (西部トランセクト; 1992~1997 年) と中央トランセクト (1979~1997 年) で Norpac Net による 0~150m 鉛直曳で採集した試料を用いて、経年変動とその要因の解析を行った。

(2) Site H で周年優占した毛顎類は *Sagitta elegans*, *Eukrohnia hamata*, *E. bathypelagica*, および *E. fowleri* の 4 種であった。主な分布深度は種により異なっており、*S. elegans* は主に 250m 以浅の表層に分布し、*E. hamata* は 250-500m, *E. bathypelagica* は 500-1000m, *E. fowleri* は 1000-2000m に分布した。*S. elegans* と *E. hamata* では分布の中心が秋~冬に下層の移動し、春~夏にかけて上層に移動する季節的変化が明白に見られたが、*E. bathypelagica* では明白でなく、*E. fowleri* についてはそのような変化は見られなかった。推定した産卵期も種により異なり、*S. elegans* は晩春~夏、*E. hamata* は秋~初冬、*E. bathypelagica* は春~夏であり、*E. fowleri* は周年産卵していると考えられた。*Sagitta elegans* と *Eukrohnia hamata* に関しては、体長モードの時間的変化から世代時間をそれぞれ 2 年、4 年と推定した。この値は従来知られていた毛顎類の世代時間 (内湾・沿岸域で 1 年未満、北東部北太平洋で 6~12 ヶ月) よりも長く、極海域の値 (2 年程度) に近い。

(3) 中央トランセクトで優占した毛顎類 3 種、*Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, *S. scrippsae* の時空間変動を①小規模パッチネス、②日周変動、③中規模の空間分布に分けて解析した。平均出現密度からの偏差で表した小規模パッチネ

スは *E. hamata* が $\pm 7.7\%$, *S. elegans* が $\pm 16.3\%$, *S. scrippsae* が $\pm 22.9\%$ であり, 種によって異なった. 出現パターンに日周変化が認められたのは *S. elegans* のみであった. 個体数密度のピークが見られた水系は *S. elegans* が最も北部にあり, 次いで *E. hamata*, *S. scrippsae* の順であった. この中規模の空間分布 (出現密度の緯度変化) の相異は, 産卵期が種間で異なり, また同一種内でも緯度によって異なることで説明でき, これは餌をめぐる種間競争を避けた適応の結果と考えられた. また, 10 種類の環境要因と毛顎類出現密度との相関をステップワイズ法を用いた多重回帰分析を行ったところ, *E. hamata* には密度躍層の強さ (正相関), *S. elegans* には水温 (負相関), *S. scrippsae* には密度躍層の深さ (負相関) が最も影響し, 3 種の毛顎類の生態の違いを反映していた.

(4) 中央トランセクト上の採集地点を水温・塩分特性により北からアラスカ海流系 (AS), 亜寒帯海流系 (SA), 北部移行領域 (TN), 南部移行領域 (TS), 亜熱帯海流系 (ST) に区分し, それぞれの水系における重要毛顎類 3 種 (*Eukrohnia hamata*, *Sagitta elegans*, および *S. scrippsae*) の個体数密度の経年変動を分散分析したところ, 有意な経年変動が見られた.

(5) 経年変動パターンとその要因について, AS, SA の *S. elegans* には偶数年に多く, 奇数年に少ない明白な 2 年周期の変動, 同水系の *E. hamata* には 10 年規模の長周期の変動がそれぞれ認められ, 前者にはカラフトマスの捕食, 後者には長周期の気象変動 (DICE) が影響している可能性が示唆された. TN では毛顎類と全動物プランクトンの関係が負の相関関係にあり, これは TN での全動物プランクトン・バイオマスの大きな要因となっているサルパとかいあし類の餌 (植物プランクトン) をめぐる競合の結果, かいあし類の数が減り, それによって毛顎類が餌 (かいあし類) 制限を受けるという, かいあし類を介した間接的な関係が考えられた.

(6) TS の毛顎類個体数密度の経年変動は水温と負の関係にあり, 水温と成熟度指数 (MI) は正の相関にあったので, 水温上昇が産卵期を早めた結果, 産卵から採集までの時間が長くなり, 死亡量が多くなるためである可能性が考えられた. ST の毛顎類では水温と個体数の間に負相関が認められたが, この時水温と MI には相関が無く, 特に *E. hamata* と *S. elegans* では MI と個体数密度にも相関が無く,

亜寒帯性の毛顎類にとって高水温が個体群維持の制限要因になっている事が分かった。

(7) 本研究により、好適な生息環境（北方水系）においては、毛顎類の個体数密度の経年変動要因は複雑になっており、直接的・間接的な多様な効果が働き、しかもその要因は種によって異なるが、不適な環境では（つまり高水温）、その水温が直接的な制限要因となり、種間の変動傾向は類似することが示された。

第VI章 謝辞

稿を終わるにあたり、終始懇切なる指導と激励をいただき、校閲の労を賜った北海道大学水産学部教授、池田 勉 博士に心より感謝の意を表します。また、同大学教授、三宅 秀男 博士、菅野 泰次 博士ならびに同大学助教授、志賀 直信 博士には本論文に対して適切なご指摘・校閲をしていただき、感謝致します。また、同大学助手、伴 修平 博士には研究を進めるにあたっての適切なアドバイスをいただきました。

本研究で使用した動物プランクトン試料ならびに海洋環境データは北海道大学練習船「おしよろ丸」、「北星丸」、東京大学海洋研究所調査船「淡青丸」、水産庁海洋調査船「海洋丸」、北海道区水産研究所調査船「北光丸」、の船長、士官、ならびに乗組員の皆様および同乗された多くの研究者、学生の方々の御協力によって採集・観測されたものです。謹んで感謝申し上げます。特に釧路沖の Site H における試料採集に関しては、その殆どが北海道大学水産学部の小針 統 博士と山口 篤 博士の両氏が乗船して採集したものです。深く感謝いたします。また、小針 統 博士には貴重なデータを快く使用させて頂きました。記して感謝いたします。

私が北海道大学水産学部生物海洋学講座に在籍中、多くの学生・院生との関わりの中で、研究に関して数々の有益なアドバイスを頂き、議論を重ねてきました。その全ての方々に感謝いたします。

第七章 引用文献

- Abraham, R. E. (1998). The generation of plankton patchiness by turbulent stirring. *Nature*, **391** : 577-580.
- Aebischer, N. J., J. C. Coulson, & J. M. Colebrook (1990). Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature*, **347** : 753-755.
- Aida, T. (1897). Chaetognaths of Misaki Harbor. *Annot. Zool. Japan*, **1** : 13-21.
- Alvarez-Cadena, J. N. (1993). Life Cycle, Abundance, Gonadic Stages and Size Frequency Distribution of the Chaetognath *Sagitta elegans* Verrill in the North-eastern Irish Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **37** : 15-25.
- Alvariño, A. (1962). Two new Pacific chaetognaths: Their distribution and relationship to allied species. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif. Tech. Ser.*, **8** : 1-50.
- Alvariño, A. (1964a). Bathymetric distribution of chaetognaths. *Pac. Sci.*, **18** : 64-82.
- Alvariño, A. (1964b). The chaetognaths of the Monsoon Expedition in the Indian Ocean. *Pac. Sci.*, **8** (3) : 336-348.
- Alvariño, A. (1967a). Bathymetric Distribution of Chaetognatha, Siphonophorae, Medusae, and Ctenophore off San Diego, California. *Pac. Sci.*, **21** : 474-485.
- Alvariño, A. (1967b). The Chaetognatha of the NAGA Expedition (1959-1961) in the South China Sea and the Gulf of Thailand Part 1-Systematics. *Naga Rep.*, **4-2** : 1-87.
- Alvariño, A. (1969). Atlantic Chaetognatha distribution and essential notes of systematics. *Trab. Inst. esp. Oceanogr.*, **37** : 1-290.
- Anma, G., K. Masuda, G. Kobayashi, H. Yamaguchi, T. Meguro, S. Sakaki, & K. Ohtani (1990). Oceanographic structures and changes around the Transition Domain along 180° longitude, during June 1979-1988. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **41** (2) : 73-88 (In Japanese with English abstract).
- Barber, R. T., & F. P. Chávez (1983). Biological Consequence of El Niño. *Science*, **222** : 1203-1210.
- Barber, R. T., & F. P. Chávez (1986). Ocean variability in relation to living resources during the 1982-83 El Niño. *Nature*, **319** : 279-285.

- Bieri, R. (1959). The distribution of the planktonic chaetognatha in the Pacific and their relationship to the water masses. *Limnol. Oceanogr.*, **4** (1) : 1-28.
- Bieri, R. (1991). Systematics of the chaetognatha. p 122-136. In: *The biology of chaetognaths* (eds. Q. Bone, H. Kapp, & A. C. Pierrot-Bults). New York, Oxford university press.
- Bogorov, B. G. (1940). On the biology of Euphausiidae and Chaetognatha in the Barrents Sea. *Byull. Mosk. Ova. Ispytat Prir. Otd. Biol.*, **49** (2) : 3-18.
- Bone, Q., & T. Goto (1991). Nervous system. p 18-31. In: *The biology of chaetognaths* (eds. Q. Bone, H. Kapp, & A. C. Pierrot-Bults). New York, Oxford university press.
- Bone, Q., H. Kapp, & A. C. Pierrot-Bults (Ed.). (1991). *The Biology of Chaetognaths*. New York, Oxford University Press. 173pp.
- Boyd, P. W., D. L. Muggli, & D. E. Varela (1996). In vitro iron enrichment experiments in the NE subarctic Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **136** : 179-193.
- Brodeur, R. D., B. W. Frost, S. R. Hare, R. C. Francis, & W. J. J. Ingraham (1996). Interannual variations in zooplankton biomass in the Gulf of Alaska, and covariation with California current zooplankton biomass. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, **37** : 80-99.
- Brodeur, R. D., & D. M. Ware (1992). Long-term variability in zooplankton biomass in the subarctic Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr.*, **1** : 32-88.
- Cane, M. A. (1983). Oceanographic events during El Niño. *Science*, **222** : 1189-1194.
- Cheney, J. (1985). Spatial and temporal abundance patterns of oceanic chaetognaths in the western North Atlantic-II. Vertical distributions and migrations. *Deep-Sea Res.*, **32** : 1061-1075.
- Coale, K. H. (1991). Effect of iron, manganese, copper, and zinc enrichments on productivity and biomass in the subarctic Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, **36** : 1851-1864.
- Colebrook, J. M. (1986). Environmental influences on long-term variability in marine plankton. *Hydrobiologia*, **142** : 309-325.
- Conversi, A., & S. Hameed (1997). Evidence for quasi-biennial oscillations in zooplankton

- biomass in the subarctic Pacific. *J. Geophysic. Res.*, **102** (c7) : 15659-15665.
- Conversi, A., & S. Hameed (1998). Common signals between physical and atmospheric variables and zooplankton biomass in the Subarctic Pacific. *ICES J. Mar. Sci.*, **55** : 739-747.
- Conway, D. V. P., & R. Williams (1986). Seasonal population structure, vertical distribution and migration of the chaetognath *Sagitta elegans* in the Celtic Sea. *Mar. Biol.*, **93** : 377-387.
- David, P. M. (1955). The distribution of *Sagitta gazellae* Ritter-Zahony. *Discovery Rep.*, **27** : 235-278.
- Dunbar, M. J. (1962). The life cycle of *Sagitta elegans* in Arctic and Subarctic Seas, and the modifying effects of hydrographic differences in the environment. *J. Mar. Res.*, **20** : 76-91.
- Fagetti, E. (1972). Bathymetric distribution of chaetognaths in the south eastern Pacific ocean. *Mar. Biol.*, **17** : 7-29.
- Favorite, F., J. A. Dodimead, & K. Nasu (1976). Oceanography of the subarctic pacific region, 1960-1971. *Bull. Int. North Pacific Fish. comm.*, **33** : 1-187.
- Feigenbaum, D. (1991). Food and feeding behaviour. p 45-54. In: *The biology of chaetognaths* (eds. Q. Bone, H. Kapp, & A. C. Pierrot-Bults). New York, Oxford University Press.
- Feigenbaum, D. L. (1982). Feeding of the chaetognath *Sagitta elegans*, at low temperature at Vineyard Sound, Massachusetts. *Limnol. Oceanogr.*, **27** : 699-706.
- Frost, B. W. (1987). Grazing control of phytoplankton stock in the open subarctic Pacific Ocean: A model assesing the role of mesozooplankton, particularly the large calanoid copepods, *Neocalanus* spp. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **39** : 49-68.
- Fulton, R. S., III (1984). Effects of chaetognath predation on nutrient enrichment on enclosed estuarine copepod communities. *Oecologia* (Berlin), : 97-101.
- Furnestin, M. L., & F. Ducret (1964). *Eukrohnia proboscidea*, nouvelle espece de Chaetognathe. *ICES, C. M.*, Doc. No. **37**. : 3.
- Gibbons, J. M. (1994). Diel vertical migration and feeding of *Sagitta friderici* and *Sagitta*

- tasmanica* in the southern Benguela upwelling region, with a comment on the structure of the guild of primary carnivores. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **111** : 225-240.
- Griffiths, F. B., G. H. Brown, D. D. Reid, & R. P. Parker (1984). Estimation of sample zooplankton abundance from Folsom splitter sub-samples. *J. Plankton Res.*, **6** (5) : 721-731.
- Hagen, W. (1985). On distribution and population structure of Antarctic chaetognatha. *Meeresforsch.*, **30** : 280-291.
- 花輪 公雄 (1997). 北太平洋に見出された約10年 / 数十年スケール変動. *月刊海洋* **29** : 637-641.
- 花輪 公雄 (1998). 気候のレジームシフトと海洋生態系の応答. *月刊海洋* **30** : 389-394.
- Haury, L. R., J. A. McGowan, & P. H. Wiebe (1977). Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. p. 277-327. In *NATO conference on marine biology: Spatial pattern in plankton communities*, 3 (ed. J. H. Steele), Erice, Plenum Press.
- Hokkaido Univ. (1980). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **23**. Fac. Fish Hokkaido Univ. 322pp.
- Hokkaido Univ. (1981). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **24**. Fac. Fish Hokkaido Univ. 299pp.
- Hokkaido Univ. (1982). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **25**. Fac. Fish Hokkaido Univ. 351pp.
- Hokkaido Univ. (1983). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **26**. Fac. Fish Hokkaido Univ. 364pp.
- Hokkaido Univ. (1984). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **27**. Fac. Fish Hokkaido Univ. 376pp.
- Hokkaido Univ. (1985). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **28**. Fac. Fish Hokkaido Univ. 390pp.
- Hokkaido Univ. (1986). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **29**. Fac. Fish Hokkaido

- Univ. 348pp.
- Hokkaido Univ. (1987). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **30**. Fac. Fish Hokkaido Univ. 402pp.
- Hokkaido Univ. (1988). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **31**. Fac. Fish Hokkaido Univ. 396pp.
- Hokkaido Univ. (1989). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **32**. Fac. Fish Hokkaido Univ. 434pp.
- Hokkaido Univ. (1990). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **33**. Fac. Fish Hokkaido Univ. 374pp.
- Hokkaido Univ. (1991). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **34**. Fac. Fish Hokkaido Univ. 362pp.
- Hokkaido Univ. (1992). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **35**. Fac. Fish Hokkaido Univ. 374pp.
- Hokkaido Univ. (1993). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **36**. Fac. Fish Hokkaido Univ. 383pp.
- Hokkaido Univ. (1994). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **37**. Fac. Fish Hokkaido Univ. 347pp.
- Hokkaido Univ. (1995). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **38**. Fac. Fish Hokkaido Univ. 363pp.
- Hokkaido Univ. (1996). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **39**. Fac. Fish Hokkaido Univ. 314pp.
- Hokkaido Univ. (1997). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **40**. Fac. Fish Hokkaido Univ. 327pp.
- Hokkaido Univ. (1998). Data Rec. Oceanogr. Obs. Exp. Fish. No. **41**. Fac. Fish Hokkaido Univ. 328pp.
- Jacobs, G. A., H. E. Hurlburt, J. C. Kindle, E. J. Metzger, J. L. Mitchell, W. J. Teague, & A. J. Wallcraft (1994). Decade-scale trans-Pacific propagation and warming effects of an El Niño anomaly. *Nature*, **370** : 360-363.
- Jakobsen, T. (1971). On the biology of *Sagitta elegans* Verill and *Sagitta setosa* J. müller in

- inner Oslofjord. *Norwegian J. Zool.*, **19** (2) : 201-225.
- Kapp, H. (1991). Morphology and anatomy. p 5-17. In: *The biology of chaetognaths* (eds. Q. Bone, H. Kapp, & A. C. Pierrot-Bults). New York, Oxford University Press.
- Karl, D. M., R. Letelier, D. Hebel, L. Tupas, J. Dore, J. Christian, & C. Winn (1995). Ecosystem changes in the North Pacific subtropical gyre attributed to the 1991-1992 El Niño. *Nature*, **373** : 230-234.
- Kawai, H. (1972). Hydrography of the Kuroshio Extension. p In: *Kuroshio: its physical aspects* (eds. H. Stommel & K. Yoshida). Tokyo, University of Tokyo Press.
- 河村 章人 (1968). ガマガチ式垂直閉鎖ネット試験. *日本プランクトン学会報*, **15** : 11-12.
- Kawamura, A. (1989). First sinking mouth ring for closing NORPAC net. *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.*, **55** : 11-21.
- Kawamura, A., & K. Hirano (1985). The spatial scale of surface swarms of *Calanus plumchrus* Marukawa observed from consecutive plankton net catches in the northeastern North Pacific. *Bull. Mar. Sci.*, **37** : 626-633.
- King, K. R. (1979). The life history and vertical distribution of the chaetognath, *Sagitta elegans*, in Dabob Bay, Washington. *J. Plankton Res.*, **1** : 153-167.
- Kitou, M. (1966). Chaetognaths collected on the Fifth Cruise of the Japanese Expedition of Deep Seas. *La mer*, **4** (3) : 15-23.
- Kitou, M. (1967). Distribution of *Eukrohnia hamata* (chaetognatha) in the western North Pacific. *Inf. Bull. Planktol. Japan*, Commemo. No. of Dr. Matsue, Y. : 91-96.
- Kitou, M. (1974). Chaetognatha. p 65-86. In: *Marine Plankton* (eds. R. Marumo). Tokyo, Univ. of Tokyo Press (In Japanese).
- 小針 統 (1999). 北太平洋亜寒帯域における *Neocalanus* 属カイアシ類 3 種の生活史と経年変動. pp. 192. 博士論文.
- Kono, T. (1996). Modification processes of the intermediate subarctic water in the western North Pacific and its relation to formation of the North Pacific Intermediate water. *Bull. Hokkaido Natl. Fish Res. Inst.*, **60**: 145-223
- Kotori, M. (1969). Vertical distribution of Chaetognaths in the Northern North Pacific and

Bering Sea. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **16** (1) : 52-57.

- Kotori, M. (1972). Vertical distribution of chaetognaths in the northern North Pacific Ocean and Bering Sea. p 291-308. In: *Biological Oceanography of The Northern North Pacific Ocean* (eds. A. Y. Takenouti, M. Anraku, K. Banse, T. Kawamura, S. Nishizawa, T. R. Parsons, & T. Tsujita). Tokyo, Idemitsu Shoten.
- Kotori, M. (1976). The biology of chaetognatha in the Bering Sea and the northern North Pacific Ocean, with emphasis on *Sagitta elegans*. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **23** (2) : 95-183.
- Kotori, M. (1979). Reproduction and Life History of *Sagitta elegans* Verrill (Review). *Bull. Plankton Soc. Japan*, **26** (1) : 25-39.
- Kuhl, W. (1938). Chaetognatha. p 1-226. In: *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Band 4, Vermes, Abteilung 4, Buch 2, Teil 1*.
- Lasker, R. (1975). Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between in-shore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fish. Bull.*, **73** : 453-462.
- Lea, H. E. (1955). The chaetognaths of western Canadian coastal waters. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **12** (4) : 593-617.
- LeBrasseur, R. J. (1972). Utilization of herbivore zooplankton by maturing salmon. p 581-588. In: *Biological Oceanography of the northern North Pacific Ocean* (eds. A. Y. Takenouti, M. Anraku, K. Banse, T. Kawamura, S. Nishizawa, T. R. Parsons, & T. Tsujita). Tokyo, Idemitsu shoten.
- LeBrasseur, R. J., W. E. Barraclough, O. D. Kennedy, & T. R. Parsons (1969). Production studies in the strait of Georgia. Part III. Observations on the food of larval and juvenile fish in the Fraser River plume, February to May, 1967. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **3** : 51-56.
- Lee, W. Y., & B. J. McAlice (1979). Sampling variability of marine zooplankton in a tidal estuary. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, **8** : 565-582.
- Mackas, D. L. (1995). Interannual variability of the zooplankton community off southern Vancouver Island. p 603-615. In: *Climate change and northern fish popula-*

- tions. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. (ed. R. J. Beamish).
- Mackas, D. L., & C. M. Boyd (1979). Spectral analysis of zooplankton spatial heterogeneity. *Science*, **204** : 62-64.
- Mackas, D. L., R. Goldblatt, & A. G. Lewis (1998). Interdecadal variation in developmental timing of *Neocalanus plumchrus* populations at Ocean Station P in the subarctic North Pacific. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **55** : 1878-1893.
- Martin, J. H., S. E. Fitzwater, R. M. Gordon, & W. W. Broenkow (1989). VERTEX: Phytoplankton/iron studies in the Gulf of Alaska. *Deep-Sea Res.*, **36** : 649-680.
- Marumo, R. (1966). *Sagitta elegans* in the Oyashio Undercurrent. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **22** (4) : 129-137.
- Matthews, J. B. L., & N. J. Sands (1973). Ecological studies on the deep-water pelagic community of Korsfjorden, western Norway: the topography of the area and its hydrography in 1968-1972, with a summary of the sampling programmes. *Sarsia*, **52** : 29-52.
- McGowan, J. A., D. B. Chelton, & A. Conversi (1996). Plankton patterns, climate, and change in the California current. *CalCOFI Rep.*, **37** : 45-68.
- McLaren, I. A. (1966). Adaptive significance of large size and long life of the chaetognath *Sagitta elegans* in the arctic. *Ecology*, **47** (5) : 852-855.
- McLaren, I. A. (1969). Population and production ecology of zooplankton in Ogac Lake, a Landlocked Fjord on Baffin Island. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **26** : 1485-1559.
- Michael, E. L. (1911). Classification and vertical distribution of the Chaetognatha of the San Diego region. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **8** : 21-186.
- Michael, E. L. (1919). Report on the Chaetognatha collected by the United States Fisheries Steamer "Albatross" during the Philippine Expedition, 1907-1910. *Bull. 100, U.S. natn. Mus.*, **1** : 235-277.
- Miller, C. B., B. W. Frost, H. P. Batchelder, M. Clemons, & R. Conway (1984). Life histories of large grazing copepods in a subarctic ocean gyre: *Neocalanus plumchrus*, *Neocalanus cristatus*, and *Eucalanus bungii* in the northeast Pacific. *Prog. Oceanog.*, **13** : 201-243.

- Morioka, Y. (1965). Intercalibration of catch efficiency between bolting silk net and pylon net. *Inf. Bull. Planktol. Japan*, **12** : 54-60.
- Motoda, S. (1957). North Pacific standard plankton net. *Inf. Bull. Planktol. Japan*, **4** : 13-15.
- Motoda, S. (1959). Devices of simple plankton apparatus. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **7** : 73-94.
- Motoda, S., & M. Anraku (1955). The variability of catches in vertical plankton hauls. *Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ.*, **6** (2) : 152-175.
- Nagasawa, S., & R. Marumo (1972). Feeding of a pelagic chaetognath, *Sagitta nagae* Alvarino in Suruga Bay, Central Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **28** : 181-186.
- Nagasawa, S., & R. Marumo (1976). Identification of Young Chaetognath Based on the Characteristics of Eyes and Pigmented Regions. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **32** (2) : 46-52.
- 日本産海洋プランクトン検索図説 (1996). 千原 光雄・村野 正昭 編, 東海大学出版会, 1574pp.
- Nishikawa, J, M. Naganobu, T. Ichii, H. Ishii, M. Terazaki, & K. Kawaguchi (1995). Distribution of Salps near the South Shetland Islands during austral summer, 1990-1991 with special reference to krill distribution. *Polar Biol.*, **15** : 31-39
- Nihsizawa, S., & K. Hirakawa (1997). Seasonal change of the size distribution and generation length of the chaetognath *Sagitta elegans* in the Japan Sea: Arctic characteristics at a temperate latitude. *Bull. Japan Sea Natl. Fish. Res. Inst.*, **47** : 95-103.
- Nishiuchi, K., N. Siga, & S. Takagi (1997). Distribution and abundance of chaetognaths along 180° longitude in the northern North Pacific Ocean during the summers of 1982 through 1989. *Plankton Biol. Ecol.*, **44** : 55-70.
- Odate, T. (1996). Abundance and size composition of the summer phytoplankton communities in the western North Pacific Ocean, Bering Sea, and Gulf of Alaska. *J. Oceanogr.*, **52** : 335-351.
- Ohtani, K. (1971). Studies on the change of the hydrographic conditions in the Funka Bay

- II. Characteristics of the water occupying the Funka Bay. *Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ.*, **22** : 58-66.
- Omori, M., & T. Ikeda (1984). *Methods in marine zooplankton ecology* John Wiley & Sons, Inc. 332pp.
- Øresland, V. (1985). Temporal size and maturity-stage distribution of *Sagitta elegans* and occurrence of other chaetognath species in Gullmarsfjorden, Sweden. *Sarsia*, **70** : 95-101.
- Øresland, V. (1987). Feeding of the chaetognaths *Sagitta elegans* and *S. setosa* at different seasons in Gullmarsfjorden. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **39** : 69-79.
- Øresland, V. (1990). Feeding and predation impact of the chaetognath *Eukrohnia hamata* in Gerlache Strait, Antarctic Peninsula. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **63** : 201-209.
- Øresland, V. (1995). Winter population structure and feeding of the chaetognath *Eukrohnia hamata* and copepod *Euchaeta antarctica* in Gerlache Strait, antarctic peninsula. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **119** : 77-86.
- Parsons, T. R., & C. M. Lalli (1988). Comparative oceanic ecology of the plankton communities of the subarctic Atlantic and Pacific Oceans. *Oceanogr. Mar. Biol.*, **26** : 317-359.
- Pearre, S. Jr. (1973). Vertical migration and feeding in *Sagitta elegans* Verrill. *Ecology*, **54** : 300-314.
- Pearre, S. Jr. (1991). Growth and reproduction. p 61-75. In: *The biology of chaetognaths* (eds. Q. Bone, H. Kapp, & A. C. Pierrot-Bults). New York, Oxford University Press.
- PICES Annual Report (1993). 91pp.
- Pierrot-Bults, A. C., & V. R. Nair (1991). Distribution patterns in chaetognaths. p 86-116. In: *The biology of chaetognaths* (eds. Q. Bone, K. Kapp, & A. C. Pierrot-Bults). New York, Oxford University Press.
- Planque, B., & C. J. Fox (1998). Interannual variability in temperature and the recruitment of Irish Sea Cod. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **172** : 101-105.
- Polovina, J. J., G. T. Mitchum, & G. T. Evans (1995). Decadal and basin-scale variations in

- mixed layer depth and the impact on biological production in the Central and North Pacific, 1960-88. *Deep-Sea Res.*, **42** (10) : 1701-1716.
- Rasmusson, E. M., & J. M. Wallace (1983). Meteorological aspects of the El Niño/southern oscillation. *Science*, **222** : 1195-1202.
- Reeve, M. R. (1966). Observations on the biology of a chaetognath. p 613-630. In: *Some contemporary studies in marine science* (eds. H. Barnes). London, George Allen and Unwin Ltd.
- Reeve, M. R. (1970). The biology of Chaetognatha I. Quantitative aspects of growth and egg production in *Sagitta hispida*. p 168-169. In: *Marine Food Chains* (eds. S. J. H.). Edinburgh, Oliver and Boyd.
- Reeve, M. R., & M. A. Walter (1972). Observations and experiments on methods of fertilizations in the chaetognath *Sagitta hispida*. *Biol. Bull.*, **143** : 207-214.
- Reid, J. (1973). *North Pacific Ocean waters in winter*. The Johns Hopkins Oceanographic studies No. 5. The Johns Hopkins Press, Baltimore, pp1-96
- Roden, G. I., B. A. Taft, & C. C. Ebbesmeyer (1982). Oceanographic aspects of the emperor seamounts region. *J. Geogr. Res.*, **87** (C12) : 9537-9552.
- Roemmich, D., & J. McGowan (1995). Climatic Warming and the Decline of Zooplankton in the California Current. *Science*, **267** : 1324-1327.
- Root, R. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecol. Monogr.*, **37** : 317-350.
- Russell, F. S. (1931). The vertical distribution of marine macroplankton. X. Notes on the behaviour of *Sagitta* in the Plymouth area. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **17** : 391-407.
- Russell, F. S., & D. S. C. B.A. (1932-1933). On the Biology of *Sagitta*. The Breeding and Growth of *Sagitta elegans* Verrill in the Plymouth Area, 1930-31. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **18** : 131-143.
- Ryther, J. H. (1969). Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*, **166** : 72-76.
- Sameoto, D. D. (1971). Life history, ecological production, and an empirical mathematical model of the population of *Sagitta elegans* in St. Margaret's Bay, Nova Scotia.

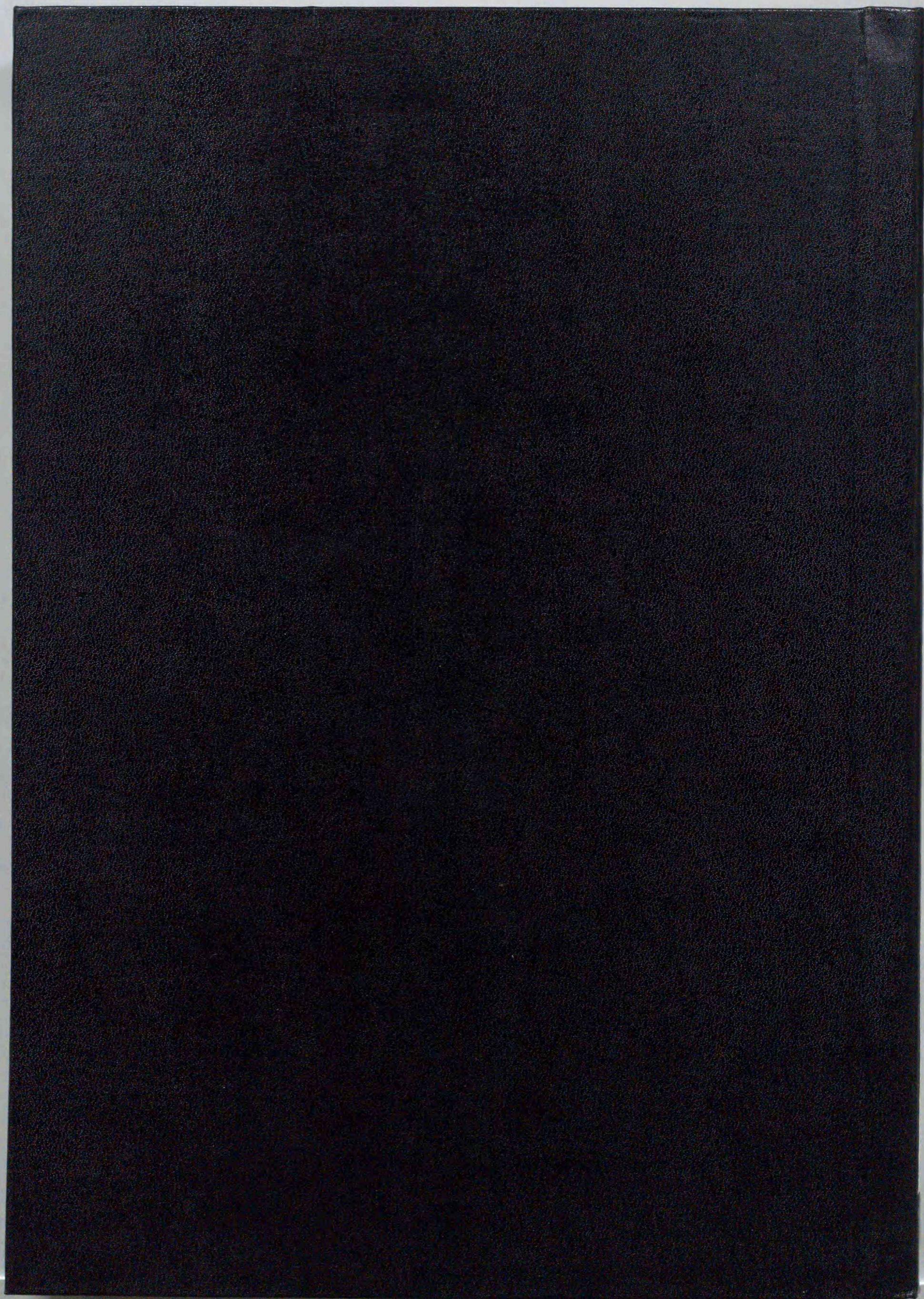
- J. Fish. Res. Bd. Canada*, **28** (7) : 971-985.
- Sameoto, D. D. (1972). Yearly respiration rate and estimated energy budget for *Sagitta elegans*. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **29** (7) : 987-997.
- Sameoto, D. D. (1973). Annual life cycle and production of the chaetognath *Sagitta elegans* in Bedford Basin, Nova Scotia. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **30** (3) : 333-344.
- Sameoto, D. D. (1987). Vertical distribution and ecological significance of chaetognaths in the Arctic environment of Baffin bay. *Polar Biol.*, **7** : 317-318.
- Sands, N. J. (1980). Ecological studies on the deep-water community of Korsfjorden, western Norway. *Sarsia*, **65** (1) : 1-12.
- 志賀 直信, 沼田 耕志, 藤谷 一良 (1995). 北太平洋以降領域における夏季の動物プランクトン群集およびバイオマスの長期変動. *月刊海洋* **27** (7) : 408-414.
- Shiomoto, A., & Y. Ishida (1998). Primary production and chlorophyll a in the northwestern Pacific Ocean in summer. *J. Geophysic. Res.*, **103** (C11) : 24651-24661.
- Shiomoto, A., K. Tadokoro, K. Nagasawa, & Y. Ishida (1997). Trophic relations in the subarctic North Pacific ecosystem: possible feeding effect from pink salmon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **150** : 75-85.
- Slabber, M. (1778). *Natuurkundige Verlustingen behelzende microscopise Waarneemingen van in-en uitlandse Water-en Land-dieren Haarlem*, J. Bosch. 166pp.
- Sokal, R., & F. J. Rohlf (1995). *Biometry* (Third edition). New York, W. H. Freeman and Company. 887pp.
- Stommel, H. (1963). Varieties of oceanographic experience. *Science*, **139** : 572-576.
- Sund, P. N. (1959). The distribution of chaetognatha in the gulf of Alaska in 1954 and 1956. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **16** (3) : 351-361.
- Tadokoro, K., & T. Sugimoto (1997). West-east comparison of seasonal variation in phytoplankton biomass in the subarctic North Pacific Ocean. *PICES IV Annual meeting*.

- 田所 和明, 杉本 隆成 (1998). 生態系変動に対する物理環境変動の影響. 月刊海洋 30 (7) : 412-418
- Takeuchi, I. (1972). Food animals collected from the stomachs of three salmoid fishes (Oncorhynchus) and their distribution in the natural environments in the northern North Pacific. *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.*, **38** : 119pp. (In Japanese with English abstract).
- Tate, M. W., & R. C. Clelland (1957). *Nonparametric and shortcut statistics* Danville, Interstate printers and publishers. 171pp.
- Terazaki, M. (1992). Horizontal and vertical distribution of chaetognaths in a Kuroshio warm-core ring. *Deep-Sea Res.*, **39** (Suppl. 1) : S231-S245.
- Terazaki, M. (1993a). Deep-sea adaptations of the epipelagic chaetognath *Sagitta elegans* in the Japan Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **98**: 79-88.
- Terazaki, M. (1993b). Seasonal variation and life history of the pelagic chaetognath, *Sagitta elegans* Verrill, in Toyama Bay, southern Japan Sea. *J. Plankton Res.*, **15** (6) : 703-714.
- Terazaki, M. (1998). Life history, distribution, seasonal variability and feeding of the pelagic chaetognath *Sagitta elegans* in the Subarctic Pacific: A review. *Plankton Biol. Ecol.*, **45** (1) : 1-17.
- Terazaki, M., & R. Marumo (1979). Diurnal vertical migration of *Sagitta elegans* Verrill in the western North Pacific Ocean. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **26** (1) : 11-18.
- Terazaki, M., & C. B. Miller (1982). Reproduction of meso- and bathypelagic chaetognaths in the genus *Eukrohnia*. *Mar. Biol.*, **71** : 193-196.
- Terazaki, M., & C. B. Miller (1986). Life history and vertical distribution of pelagic chaetognaths at Ocean station P in the subarctic Pacific. *Deep-Sea Res.*, **33** : 323-337.
- Terazaki, M., H. Saito, H. Kasai, T. Kono, Y. Kawasaki, & S. Taguchi (1995). Horizontal distribution and seasonal variability of the epipelagic chaetognath *Sagitta elegans* in relation to hydrography in the western subarctic Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr.*, **4** (2) : 158-170.

- Thomson, J. M. (1947). The chaetognaths of Southern Australia. *Com. Sci. Ind. Res. Bull.* (Div. Fish. Rept. No. 14), **222** : 1-43.
- Tokioka, T. (1939). Chaetognatha collected chiefly from the Bays of Sagami and Suruga with some notes on the shape and structure of the seminal vesicle. *Rec. Oceanogr. Works Japan*, **10** (2) : 123-150.
- Tokioka, T. (1940). The chaetognath fauna of the waters of Western Japan. *Rec. Oceanogr. Works Japan*, **12** : 1-22.
- Tokioka, T. (1959). Observations of the taxonomy and distribution of chaetognaths of the North Pacific. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, **7** (3) : 350-454.
- Tsuda, A., H. Sugisaki, T. Ishimaru, T. Saino, & T. Sato (1993). White-noise-like distribution of the oceanic copepod *Neocalanus cristatus* in the subarctic North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **97** : 39-46.
- Valiela, I. (1995). *Marine ecological processes* (2nd edition). New York, Springer. 686pp.
- Verheye, H. M., & A. J. Richardson (1998). Long-term increase in crustacean zooplankton abundance in the southern Benguela upwelling region (1951-1996): bottom-up or top-down control? *ICES J. Mar. Sci.*, **55** : 803-807.
- 渡邊 朝生, 水野 恵介, 岡崎 誠 (1995). 北太平洋の表層水温の十年変動. 月刊海洋 号外 **9** : 160-168.
- Weinstein, M. (1972). Studies on the relationship between *Sagitta elegans* Verrill and its endoparasites in the southwestern Gulf of St Lawrence. *PhD Thesis*, McGill University, Montreal, 202pp.
- Welschmeyer, N. A., R. Georricke, S. Strom, & W. Peterson (1991). Phytoplankton growth and herbivory in the subarctic Pacific: A chemotaxonomic analysis. *Limnol. Oceanogr.*, **36** : 1631-1649.
- Wiebe, P. H. (1970). Small-scale spatial distribution in oceanic zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **15** : 205-217.
- Wiebe, P. H. (1972). A field investigation of the relationship between length of tow, size of net and sampling error. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, **34** (2) : 268-275.
- Yasuda, I., K. Okuda, & M. Hirai (1992). Evolution of a Kuroshio warm-core ring - vari-

ability of the hydrographic structure. *Deep-Sea Res.*, **39** (Suppl. 1) : S131-S161.

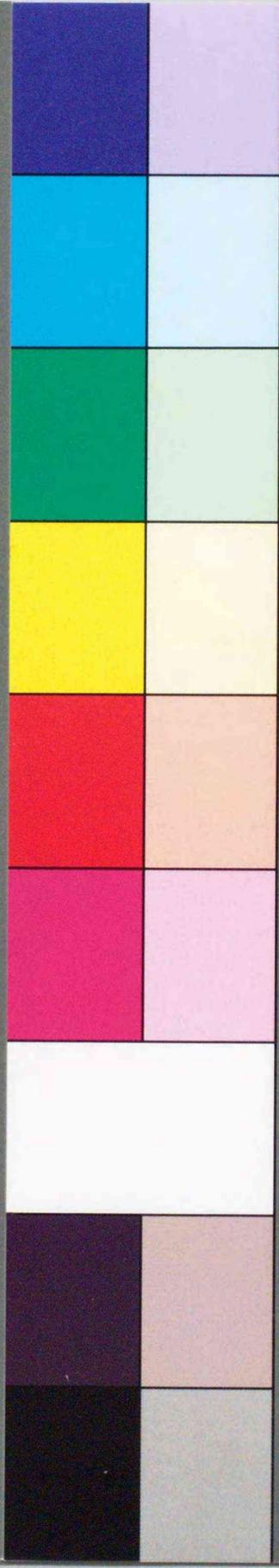
Zo, Z. (1973). Breeding and growth of the chaetognath *Sagitta elegans* in Bedford Basin. *Limnol. Oceanogr.*, **18** (5) : 750-756.



inches 1 2 3 4 5 6 7 8
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black



Kodak Gray Scale

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19



© Kodak, 2007 TM: Kodak