



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	中・深層性かいあし類をめぐる被食・捕食関係
Author(s)	山口, 篤; 池田, 勉
Citation	日本プランクトン学会報, 50(2), 114-119
Issue Date	2003-08-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/53067
Rights	© 2003 日本プランクトン学会
Type	journal article
File Information	yamaguchi-ikeda2003.pdf



6) 中・深層性かいあし類をめぐる被食・捕食関係

山口 篤・池田 勉

北海道大学大学院水産科学研究科 〒041-8611 北海道函館市港町 3-1-1

Ecological features of meso- and bathypelagic copepods as viewed from prey-predator interactions

ATSUSHI YAMAGUCHI AND TSUTOMU IKEDA

Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, 3-1-1 Minatomachi, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan
E-mail: a-yama@fish.hokudai.ac.jp

Abstract Recent progress in the study on vertical partitioning, ontogenetic vertical migration and life cycles of meso- and bathypelagic copepods in the western subarctic Pacific is reviewed from the viewpoint of prey-predator interactions. *Gaidius variabilis* and *Pleuromamma scutellata* are particle feeders, and their spawning seasons were well synchronized with that of the phytoplankton bloom. Judging from their vertical distribution depth (*G. variabilis*; 600–1500 m, *P. scutellata*; 200–600 m), it is suggested that they are depending on directly sinking particles from the euphotic zone. *Scolecithricella minor* is known to be a detritus feeder, and their reproduction/active growth season was closely associated with high abundance of appendicularians. It implies that discarded 'house' of appendicularians is a major food source for *S. minor*. As a typical carnivore, *Heterorhabdus tanneri* is characterized by intermolt growth of young copepodids being 3 times greater than those of other species, and they achieve a large organic matter deposition during high the abundance season of their potential food (other zooplankton). The vertical distribution of congener species is never overlapped. In the subarctic Pacific, four *Metridia* spp. and three *Paraeuchaeta* spp. are predominant. For *Metridia* species, *M. pacifica* distributed mainly at 0–250 m, *M. okhotensis* at 250–1000 m, *M. asymmetrica* at 1000–2000 m and *M. curticauda* at >2000 m depths. For *Paraeuchaeta*, *P. elongata* was at 0–500 m, *P. birostrata* at 250–1000 m and *P. rubra* at 500–2000 m depths. Since feeding modes of congener species are similar, vertical partitioning of their habitats within the genus is advantageous to reduce feeding competition between the species. The ontogenetic vertical migration patterns of meso- and bathypelagic copepods are characterized by developmental ascent. In the subarctic Pacific, three *Paraeuchaeta* species, *Gaidius variabilis* and *Metridia asymmetrica* exhibited the ontogenetic vertical migration pattern. Since their lifetime fecundity is low, starting the early life at depth is advantageous to reduce their predation mortalities. This explanation appears to be consistent with the observation that the fecundity of these copepods decreases with increasing depth. At the same time, developmental ascent is considered to be advantageous to achieve better growth in food-rich upper layers.

Key words: life cycle, ontogenetic vertical migration, mesopelagic, bathypelagic, copepods

はじめに

外洋生態系は、鉛直的に表層 (epipelagic: 200 m 以浅)、中層 (mesopelagic: 200–1000 m) および深層 (bathypelagic: 1000 m 以深) に区分される (Angel 1989). これまで海洋におけるかいあし類の生態学的研究は沿岸性種や表層性種を中心に行われ、多くの知見が蓄積されている (Mauchline 1998). 一方、中・深層性種については外洋での調査であることや採集器具、技術等の制約を受けるため、その生態学的知見は極めて乏しい (Vinogradov 1997).

Roe (1972) は北大西洋において、かいあし類の個体数は深度

が増すにつれて指数関数的に減少するが、種および属の数は逆に中・深層でピークを持つことを観察した。種および属の数が中・深層でピークを持つことはその後、サルガッソー海 (Deevey & Brooks 1977)、地中海 (Scotto di Carlo et al. 1984)、グリーンランド海 (Richter 1994)、北極海 (Kosobokova & Hirche 2000) および西部北太平洋亜寒帯域 (Yamaguchi et al. 2002a) でも確かめられており、広く全海洋に共通する現象と考えられる。西部北太平洋亜寒帯域における例を示すと (Fig. 1), 昼夜とも種および属数は水深 1000 m 付近と 2500 m 付近にピークのある 2 極分布を示しており、群集類似度の

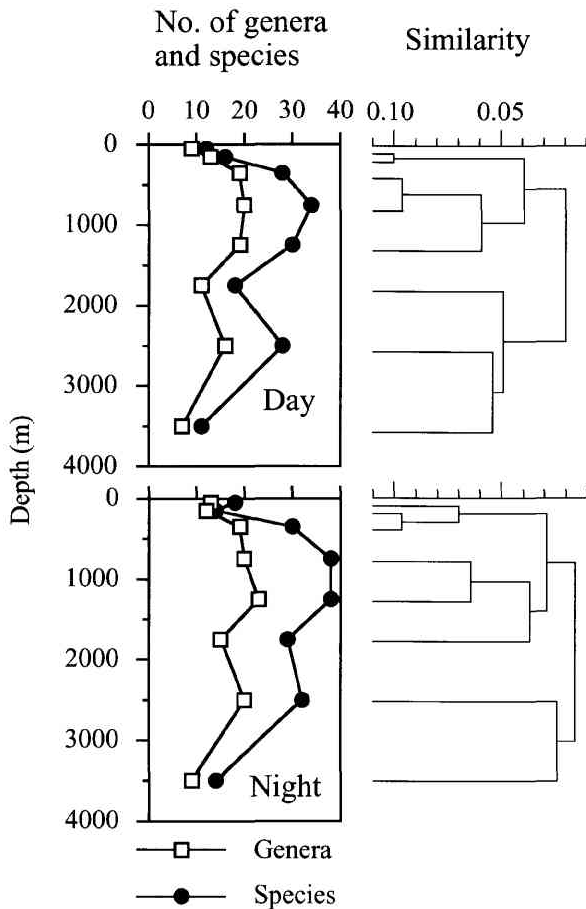


Fig. 1. Vertical distribution of the number of genera and species of calanoid copepods at St. KNOT in the western subarctic Pacific Ocean, 19-21 August 1998 (left) and similarity indices clustered by Mountford's method (right). Modified from Yamaguchi et al. (2002a).

解析でも表層, 中層および深層の3つに分けられる。かいあし類の種分化には摂餌生態の影響が大きいと考えられており (大塚・西田 1997), 種および属数の中・深層で多いことは, 深度増加に伴う餌の量および質的な変化に対応した摂餌生態の多様性を示しているものと考えられる。

また, 中・深層性魚類のヨコエソ科 (Gonostomatidae) やハダカイワシ科 (Myctophidae) は, 中・深層性かいあし類の特定の種 (Metridinidae 科や Aetideidae 科) を選択的に摂餌することが知られている (Merrett & Roe 1974, Gordon et al. 1985, Lancraft et al. 1988, Hopkins & Sutton 1998)。この Species-specific な捕食関係は中・深層性魚類間で餌の競争を避けるため有効であり, 特定種の選定にはかいあし類の種間における生物発光の有無や遊泳行動の相違が関連していると考えられている (Hopkins & Sutton 1998)。

潜水艇を用いた採集からは, 大型尾虫類のハウス上にはデトライタス食性かいあし類 (Scolecitrichidae 科や Poecilosto-

matoida かいあし類) が高密度で生息していることが報告されている (Steinberg et al. 1994, Steinberg 1995)。尾虫類のハウスは粘液多糖類で構成され, 尾虫類はハウスの中で水流を起こし, ハウス内に導いた海水から粒状物を集めて摂餌している。近年, 尾虫類が頻繁に放棄するハウスに付着した動植物, 糞粒やハウスの外膜に依存しているかいあし類の生態が注目されている。ハウス内でのかいあし類の摂餌行動は Steinberg (1995) によって観察されており, Scolecitrichidae 科の *Scopalatum vorax* はハウス内で懸濁物を摂食したり, ハウス自体を (おそらく第2下顎で) つまみ上げて食べる2通りの摂餌方式が観察されている。尾虫類ハウスはかいあし類以外の動物, 例えばウナギ類のレプトケファルス幼生, 端脚類, 貝虫類, オキアミ類, 多毛類などにとっても餌料供給の場あるいは餌料そのものであると考えられている (Alldredge 1976, Steinberg et al. 1994, Mochioka & Iwamizu 1996)。

中・深層は環境の変化に乏しいため, そこに生息する生物の行動は生物間の相互作用で決まるところが多いと考えられる。本論文では西部北太平洋亜寒帯域の St. KNOT や Site H (Fig. 2) において得られた中・深層性かいあし類の生態的特徴のうち, 生物間の相互作用, 特に被食・捕食関係から引き起こされていると考えられる現象として, ①餌供給と再生産の季節的なカップリング, ②同属種間の鉛直的な棲み分け, ③発育に伴う鉛直移動, の3点について考察する。

餌供給と再生産の季節的なカップリング

中・深層性かいあし類の生活史には明確な季節性が見られる。同じ海域でも再生産時期は種によって異なり, それは各々の種の餌となる動・植物プランクトンの季節変動と密接に関連していることが数種で確かめられている。

Pleuromamma scutillata は西部北太平洋亜寒帯域の水深100~300 m に分布し, 夜間に上昇する明確な日周鉛直移動を行う粒子食性かいあし類である (Yamaguchi & Ikeda 2000a)。Site H における本種の各発育段階の出現には明確な季節性があり, 成体の出現ピークは植物プランクトンの春季ブルームの開始時期 (4月) とほぼ一致していた (Fig. 3)。C1 の出現ピークが9~10月に見られたことから, 卵とノープリウス期の発育時間は最大5~6カ月と見積もられた。C1 から成体までの発育時間はそれぞれの出現ピークの追跡から推定可能で, 6~7カ月と見積もられた。コペポダイト期の1世代時間中に占める割合は50~58%であり, これは表層性, 沿岸性かいあし類の一般的なコペポダイト期の発育時間の割合 (45~68%: Landry 1983, Webber & Roff 1995) とよく一致していた。これらの結果から, 西部北太平洋亜寒帯域において本種は約1年の世代時間を持ち, 主産卵期は植物プランクトンの春季ブルーム期に一致していることが示唆された (Yamaguchi & Ikeda 2000a)。

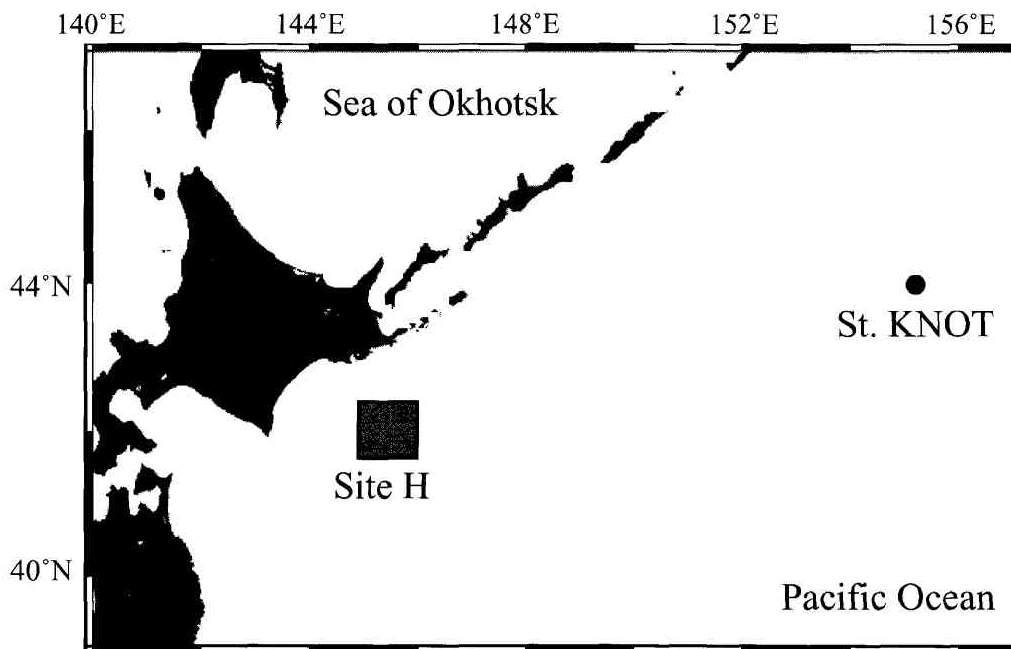


Fig. 2. Location of Site H (shaded box) and St. KNOT (solid circle) in the western subarctic Pacific.

同じ海域において、典型的な肉食性種である *Heterorhabdus tanneri* は水深 300~1000 m に分布し、夜間に上昇する日周鉛直移動を行っている。*H. tanneri* のコペポダイト中期 (C3~C5) における脱皮間成長は、一般的なかいあし類よりも約 3 倍も大きく、1 回の脱皮で脱皮間成長 (脱皮前後の体重増加割合) は最大 965% (C3~C4 間) にも達する。各発育段階の出現個体数には大きな季節変動が見られ、C3 と C4 は 6~7 月に、C5 は 9~10 月に優占し、成体は 12 月に多かった。釧路沖において本種は主として 12 月に産卵し、孵化した個体群は成長して翌年の 12 月に再び産卵し新しい個体群を形成すると考えられた (1 年 1 世代)。この生活史の利点は脱皮間成長の大きい発育段階の時期を、餌となる動物プランクトン量の多い夏季に過ごすことにあると考えられる (Yamaguchi & Ikeda 2000a)。

このほかにも中層に分布する典型的なデトライタス食性種 *Scolecithricella minor* について、日本海富山湾においてその再生産時期が、現場においてデトライタスの起源となる“ハウス”を供給する尾虫類の最大出現時期と一致していること (Yamaguchi et al. 1999) や、中層に分布する粒子食性種 *Gaidius variabilis* は北海道釧路沖においてその再生産時期を植物プランクトンの春季ブルーム期に同調させていることが知られている (Yamaguchi & Ikeda 2000b)。このように中・深層に生息するかいあし類にも生活史に明確な季節性が見られ、それは各々の種の生息海域で餌となる動・植物プランクトンの季節変動と密接に関連していることが示唆された。

これらの結果に見られるように、中・深層性種の個体群構造や再生産サイクルに明確な季節性が見られたのは一次生産が季

節によって大きく変動する高緯度海域で特徴的な現象と考えられ (Bakke 1977, Hopkins 1982, Richter 1994)、餌供給が再生産時期やその規模に大きな影響を及ぼすことは表層性種に限らず (Runge 1985, Hirche & Bohrer 1987)、中・深層性種にも当てはまることを示唆している。

同属種間の鉛直的棲み分け

西部北太平洋亜寒帯域の 0~4000 m 水柱を通して粒子食性かいあし類の *Metridia* 属は *M. pacifica*, *M. okhotensis*, *M. asymmetrica* と *M. curticauda* の 4 種が優占する (Yamaguchi et al. 2002a)。これら 4 種は体サイズもよく似通っており、*M. pacifica* は 2.6~3.1 mm (雌成体の全長)、*M. okhotensis* は 4.2~4.5 mm、*M. asymmetrica* は 3.9~4.2 mm および *M. curticauda* は 2.5~3.6 mm である (Brodskii 1950)。この同属の 4 種の鉛直分布深度は互いに異なる。つまり、表面から 250 m までは *M. pacifica*、250 m から 1000 m には *M. okhotensis* が、*M. asymmetrica* はその下の 1000~2000 m に、そして *M. curticauda* は水深 2000 m 以深に分布していた (Fig. 4)。

同様な傾向は肉食性かいあし類の *Paraeuchaeta* 属の 3 種にも見られる (Yamaguchi & Ikeda 2002a)。3 種の体サイズは 6.3~8.0 mm (雌成体の全長) の範囲にあり似通っているが、その分布深度は浅いほうから順に *P. elongata* が 310 ± 74 m (年平均 $\pm$ 標準偏差)、*P. birostrata* が 800 ± 111 m および最も深い *P. rubra* が 1163 ± 220 m であった (Yamaguchi & Ikeda 2002a)。

同属の種は摂餌生態が互いに似ていることが知られている

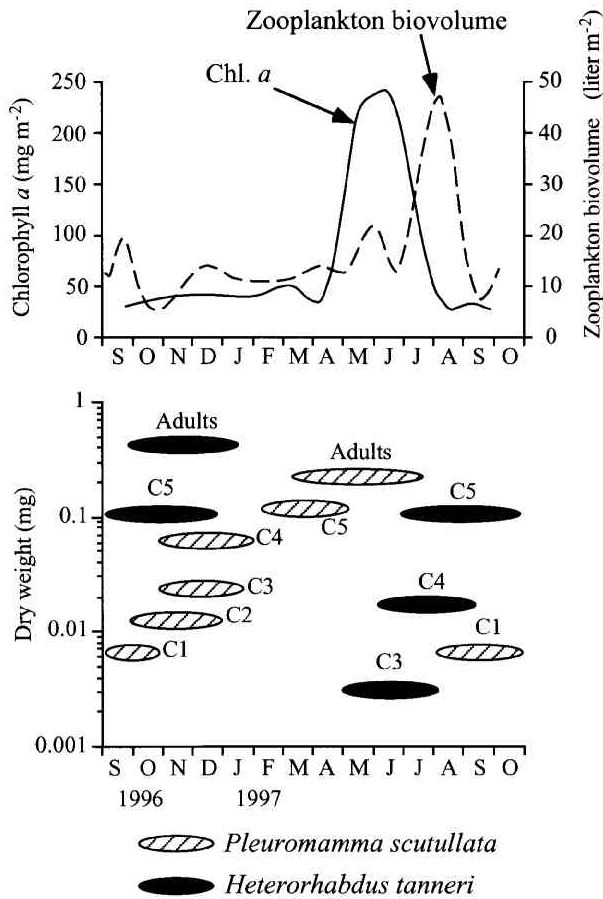


Fig. 3. Schematic diagrams of seasonal cycles of chlorophyll *a* and zooplankton biovolume (top) and developmental increases in body dry weight of *Pleuromamma scutellata* (C1 through adults) and *Heterorhabdus tanneri* (C3 through adults) at Site H in the western subarctic Pacific Ocean during 1996–1997. Modified from Yamaguchi & Ikeda (2000a).

(Arashkevich 1969, 大塚・西田 1997). 上述の同属種間でも口器付属肢の Mandible (上顎) の Cutting blade (咀嚼歯) は互いによく似ている (山口未発表). 体サイズも互いに同程度である同属の種間では餌のサイズや嗜好性も似ていることが予想される. 同属の種間で分布深度を変えることは餌の少ない中・深層において、餌をめぐる競争を緩和する点で適応的であると考えられる.

发育に伴う鉛直移動

かいあし類の发育に伴う鉛直移動 (個体発生的鉛直移動) としては、これまで *Calanus* 属, *Neocalanus* 属, *Eucalanus* 属や *Rhincalanus* 属といった、初期发育段階では表層で摂餌を行い、後期发育段階では中・深層に潜るという「发育に伴って分布深度が深くなる (developmental descent)」型がよく知られている (Mauchline 1998).

しかし、西部北太平洋亜寒帯域における中・深層性かいあし

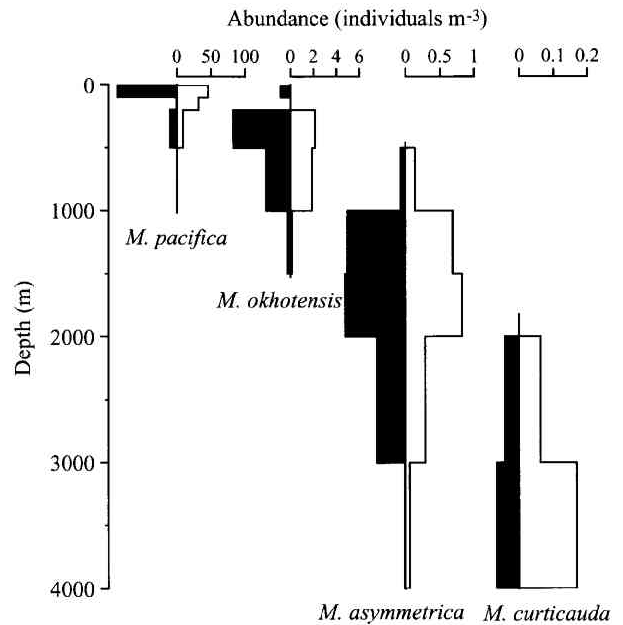


Fig. 4. Vertical distributions of total copepodid stages of four *Metridia* species: *M. pacifica*, *M. okhotsensis*, *M. asymmetrica* and *M. curticauda*, at St. KNOT in the western subarctic Pacific Ocean, 19–21 August 1998. Open and solid histograms indicate day and night data, respectively. Note that abundance scales are different with species. Modified from Yamaguchi et al. (2002a).

類は、その多くが初期发育段階において深い層に分布し、以降の发育に伴って分布深度が浅くなるという型の鉛直移動を行っていた. このような「发育に伴って分布深度が浅くなる (developmental ascent)」かいあし類には *Paraeuchaeta* 属 3 種や *Gaidius variabilis* (Yamaguchi & Ikeda 2000b, 2002a), *Metridia asymmetrica* などがある (Fig. 5). この現象は日本海における中層性かいあし類 *Paraeuchaeta elongata* について初めて報告されて以来 (Morioka 1975), 文献上でも散見されるが (例えば Binet 1977 など), その存在が詳細に知られるようになったのは最近のことである (例えば, かいあし類: Weikert & Koppelman 1993, Richter 1994, Falkenhaus et al. 1997, 貝虫類: Kaeriyama & Ikeda 2002). この developmental ascent が報告されているのがいずれも中・深層性動物プランクトンであることは、中・深層性動物プランクトンにとって初期发育段階を深い層で過ごすことに、何らかの生態学的意義があることを示唆している.

一般的に中・深層性動物プランクトンは生涯産卵数が少なく、大型の卵を産むことが知られている (Mauchline 1991). 生涯産卵数が少ない中・深層性動物プランクトンは初期減耗を極力回避することがその個体群維持に重要な課題となっている. Developmental ascent は、遊泳能力の低い初期发育段階の時期は捕食圧の低い (= 捕食者が少ない) 深い層に留まり、遊泳

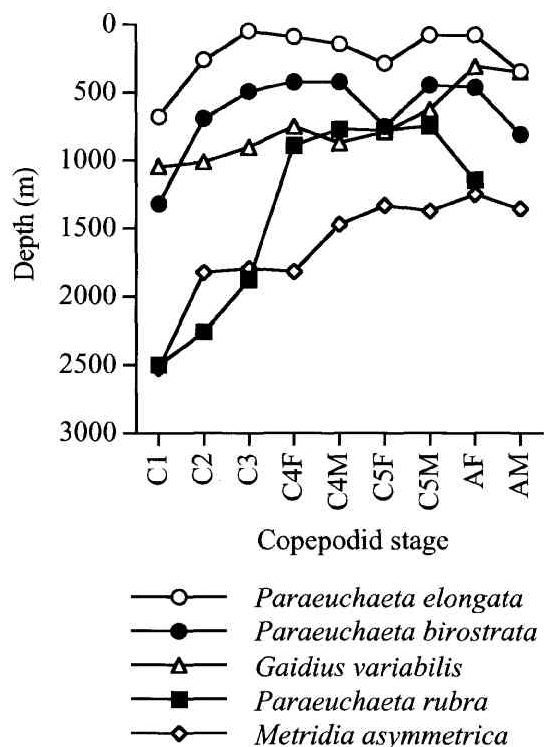


Fig. 5. Ontogenetic changes in the vertical distribution patterns ($D_{50\%}$) of *Paraeuchaeta elongata*, *P. birostrata*, *P. rubra*, *Gaidius variabilis* and *Metridia asymmetrica* at St. KNOT in the western subarctic Pacific Ocean, 19–21 August 1998. F: female, M: male, AF: adult female, AM: adult male. $D_{50\%}$: the depth at where the 50% of population resided. Modified from Yamaguchi et al. (2002a).

能力の発達した発育段階になって初めて浅い層に移動することを示す。Yamaguchi & Ikeda (2002b) はさらに中・深層性かいあし類 *Paraeuchaeta* 属 3 種を例に、より浅い層に分布する発育段階ほど脱皮間成長が大きいことから、中・深層性かいあし類が餌料の多い浅い層へ上昇移動することは、成長に必要な餌を獲得するためと説明している。

今後の課題

本稿では、中・深層性かいあし類の生態学的特徴のうち、生物間の相互作用、特に被食・捕食関係から引き起こされていると考えられる現象について述べた。これまで、中・深層生態系の研究は有人・無人潜水艇によるクラゲなどゼラチン質動物プランクトンの重要性の評価や、大型なマイクロネクトンの動態を把握することに研究の主眼が置かれていたが、近年は従来の研究では扱われなかった、より小型なプランクトン群集の動態が注目されている（例えば Koppelman et al. 2003 を参照）。特に、中・深層域においても従属栄養性バクテリアの生産量と有機炭素輸送量が互に関連していること (Harris et al. 2001) や、中・深層においても従属栄養性バクテリアと原生動物プラ

ンクトンの分布は互いに密接に関連していることは興味深い現象であり (Tanaka & Rassoulzadegan 2002, Yamaguchi et al. 2002b)、今後は、生物地球化学的な物質循環に果たす中・深層性プランクトン群集の役割の定量評価が重要になってくるものと思われる。中・深層の動物プランクトン群集で優占するかいあし類については、潜水艇による現場実験や船上実験により呼吸量や摂餌量を測定し、物質循環に果たす役割を精度よく評価することが次なる課題である。

引用文献

- Allredge, A. L. 1976. Discarded appendicularian houses as sources of food, surface habitats, and particulate organic matter in planktonic environments. *Limnol. Oceanogr.* 24: 855–866.
- Angel, M. V. 1989. Does mesopelagic biology affect the vertical flux?, pp. 155–173. In *Productivity of the Ocean: Present and Past* (eds. Berger, W. H., V. S. Smetacek & G. Wefer). John Wiley & Sons, Dahlem Konferenzen.
- Arashkevich, Ye. G. 1969. The food and feeding of copepods in the north-western Pacific. *Oceanology* 9: 695–709.
- Bakke, J. L. W. 1977. Ecological studies on the deep-water pelagic community of Korsfjorden, Western Norway. Population dynamics of *Euchaeta norvegica* (Crustacea: Copepoda) from 1971 to 1974. *Sarsia* 63: 49–55.
- Binet, D. 1977. Cycles biologiques et migrations ontogénétiques copépodes pélagiques des eaux Ivoiriennes. *Cahiers O.R.S.T.O.M., Series Oceanographie* 15: 111–138.
- Brodskii, K. A. 1950. Calanoida of the far-eastern seas and polar basin of the USSR, pp. 1–442. In *Keys to the Fauna of the USSR, No. 35* (ed. Strelkov, A. A.). Moskva, Leningrad (English translation, I.P.S.T., Jerusalem, 1967).
- Deevey, G. B. & A. L. Brooks 1977. Copepods of the Sargasso Sea off Bermuda: species composition, and vertical and seasonal distribution between the surface and 2000 m. *Bull. Mar. Sci.* 27: 256–291.
- Falkenhaus, T., K. S. Tande & T. Semenova 1997. Diel, seasonal and ontogenetic variations in the vertical distributions of four marine copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 149: 105–119.
- Gordon, J. D. M., S. Nishida & T. Nemoto 1985. The diet of mesopelagic fish from the Pacific coast of Hokkaido, Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan* 41: 89–97.
- Harris, J. R. W., E. D. Stutt & C. M. Turley 2001. Carbon flux in the northeast Mediterranean estimated from microbial production. *Deep-Sea Res. I* 48: 2631–2644.
- Hirche, H.-J. & R. N. Bohrer 1987. Reproduction of the Arctic copepod *Calanus glacialis* in Fram Strait. *Mar. Biol.* 94: 11–17.
- Hopkins, C. C. E. 1982. The breeding biology of *Euchaeta norvegica* (Boeck) (Copepoda: Calanoida) in Loch Etive, Scotland: assessment of breeding intensity in terms of seasonal cycles in the sex ratio, spermatophore attachment, and egg-sac production. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 60: 91–102.
- Hopkins, T. L. & T. T. Sutton 1998. Midwater fishes and shrimps as competitors and resource partitioning in low latitude oligotrophic ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*

- 164: 37-45.
- Kaeriyama, H. & T. Ikeda 2002. Vertical distribution and population structure of the three dominant ostracods (*Discoconchoecia pseudosicophora*, *Orthoconchoecia hadoni* and *Metaconchoecia skogsbergi*) in the Oyashio region, western North Pacific. *Plankton Biol. Ecol.* **49**: 66-74.
- Koppelman, R., H. Fabian & H. Weikert 2003. Temporal variability of deep-sea zooplankton in the Arabian Sea. *Mar. Biol.* **142**: 959-970.
- Kosobokova, K. & H.-J. Hirche 2000. Zooplankton distribution across the Lomonosov Ridge, Arctic Ocean: Species inventory, biomass and vertical structure. *Deep-Sea Res.* **47**: 2029-2060.
- Lancraft, T. M., T. L. Hopkins & J. J. Torres 1988. Aspects of the ecology of the mesopelagic fish *Gonostoma elongatum* (Gonostomatidae, Stomiiformes) in the eastern Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **49**: 27-40.
- Landry, M. R. 1983. The development of marine calanoid copepods with comment on isochronal rule. *Limnol. Oceanogr.* **28**: 614-624.
- Mauchline, J. 1991. Some modern concepts in deep-sea pelagic studies: patterns of growth in the different horizons. pp. 107-130. In *Marine Biology, its Accomplishment and Future Prospect* (eds. Mauchline, J. and T. Nemoto). Hokusen-sha, Tokyo.
- Mauchline, J. 1998. The Biology of Calanoid Copepods. *Adv. Mar. Biol.* **33**: 1-710.
- Merrett, N. R. & H. S. J. Roe 1974. Patterns and selectivity in the feeding of certain mesopelagic fishes. *Mar. Biol.* **28**: 115-126.
- Mochioka, N. & M. Iwamizu 1996. Diet of anguilloid larvae: leptocephali fed selectively on larvacean houses and their fecal pellets. *Mar. Biol.* **125**: 447-452.
- Morioka, Y. 1975. A preliminary report on the distribution and life history of a copepod, *Pareuchaeta elongata*, in the Vicinity of Sado Islands. *Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab.* **26**: 41-56.
- 大塚 攻・西田周平 1997. 海産浮遊性橈脚類 (甲殻類) の食性再考. *海の研究* **6**: 299-320.
- Richter, C. 1994. Regional and seasonal variability in the vertical distribution of mesozooplankton in the Greenland Sea. *Ber. Polarforsch.* **154**: 1-87.
- Roe, H. S. J. 1972. The vertical distributions and diurnal migrations of calanoid copepods collected on the SONDA cruise, 1965. I. The total population and general discussion. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **52**: 277-314.
- Runge, J. A. 1985. Relationship of egg production of *Calanus pacificus* to seasonal changes in phytoplankton availability in Puget Sound, Washington. *Limnol. Oceanogr.* **30**: 382-396.
- Scotto di Carlo, B., A. Ianora, E. Fresi & J. Hure 1984. Vertical zonation patterns for Mediterranean copepods from the surface to 3000 m at a fixed station in the Tyrrhenian Sea. *J. Plankton Res.* **6**: 1031-1056.
- Steinberg, D. K. 1995. Diet of copepods (*Scopelatum vorax*) associated with mesopelagic detritus (giant larvacean house) in Monterey Bay, California. *Mar. Biol.* **122**: 571-584.
- Steinberg, D. K., M. W. Silver, C. H. Pilskaln, S. L. Coale & J. B. Paduan 1994. Midwater zooplankton communities on pelagic detritus (giant larvacean houses) in Monterey Bay, California. *Limnol. Oceanogr.* **39**: 1606-1620.
- Tanaka, T. & F. Rassoulzadegan 2002. Full-depth profile (0-2000 m) of bacteria, heterotrophic nanoflagellates and ciliates in the NW Mediterranean Sea: Vertical partitioning of microbial trophic structures. *Deep-Sea Res. II* **49**: 2093-2107.
- Vinogradov, M. E. 1997. Some problems of vertical distribution of meso- and macroplankton in the Ocean. *Adv. Mar. Biol.* **32**: 1-92.
- Webber, M. K. & J. C. Roff 1995. Annual biomass and production of the oceanic copepod community off Discovery Bay, Jamaica. *Mar. Biol.* **123**: 481-495.
- Weikert, H. & R. Koppelman 1993. Vertical structural patterns of deep-living zooplankton in the NE Atlantic, the Levantine Sea and Red Sea: a comparison. *Oceanologica Acta* **16**: 163-177.
- Yamaguchi, A. & T. Ikeda 2000a. Vertical distribution, life cycle, and body allometry of two oceanic calanoid copepods (*Pleuromamma scutellata* and *Heterorhabdus tanneri*) in the Oyashio region, western North Pacific Ocean. *J. Plankton Res.* **22**: 29-46.
- Yamaguchi, A. & T. Ikeda 2000b. Vertical distribution, life cycle and developmental characteristics of mesopelagic calanoid copepod *Gaidius variabilis* (Actideidae) in the Oyashio region, western North Pacific Ocean. *Mar. Biol.* **137**: 99-109.
- Yamaguchi, A. & T. Ikeda 2002a. Vertical distribution patterns of the three mesopelagic *Paraechaeta* species (Copepoda: Calanoida) in the Oyashio region, western subarctic Pacific Ocean. *Bull. Fish. Sci. Hokkaido Univ.* **53**: 1-10.
- Yamaguchi, A. & T. Ikeda 2002b. Reproductive and developmental characteristics of three mesopelagic *Paraechaeta* species (Copepoda: Calanoida) in the Oyashio region, western subarctic Pacific Ocean. *Bull. Fish. Sci. Hokkaido Univ.* **53**: 11-21.
- Yamaguchi, A., T. Ikeda & K. Hirakawa 1999. Diel vertical migration, population structure and life cycle of the calanoid *Scolecithricella minor* (Calanoida: Scolecithricidae) in Toyama Bay, southern Japan Sea. *Plankton Biol. Ecol.* **46**: 54-61.
- Yamaguchi, A., Y. Watanabe, H. Ishida, T. Harimoto, K. Furusawa, S. Suzuki, J. Ishizaka, T. Ikeda & M. M. Takahashi 2002a. Community and trophic structures of pelagic copepods down to the greater depths in the western subarctic Pacific (WEST-COSMIC). *Deep-Sea Res. I* **49**: 1007-1025.
- Yamaguchi, A., Y. Watanabe, H. Ishida, T. Harimoto, K. Furusawa, S. Suzuki, J. Ishizaka, T. Ikeda & M. M. Takahashi 2002b. Structure and size distribution of plankton communities down to the greater depths in the western North Pacific Ocean. *Deep-Sea Res. II* **49**: 5513-5529.