



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	深海性動物プランクトンの代謝活性(総説)
Author(s)	池田, 勉
Citation	日本プランクトン学会報, 56(2), 91-110
Issue Date	2009-08-26
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/68768
Type	journal article
File Information	HUSCUP-Review.pdf



深海性動物プランクトンの代謝活性 (総説)

池田 勉^{1)*}

〒040-0065 函館市豊川町 16-3-1001

¹⁾ 現在: オーストラリア国立海洋科学研究所

Metabolism of deep-sea zooplankton (review)

TSUTOMU IKEDA*

16-3-1001 Toyokawa-cho, Hakodate, 040-0065 Japan

¹⁾ Present address: Australian Institute of Marine Science, P.M.B. No. 3, Townsville M. C., Queensland 4810, Australia

* E-mail: tom@pop.fish.hokudai.ac.jp

Abstract Because of logistic difficulties and technical complexities, experimental study on the metabolism of deep-sea zooplankton had been lagged far behind those of epipelagic zooplankton until the observation of lower oxygen consumption rates of deeper-living mysids, euphausiids, decapods and micronektonic fishes in early 1970s. Since then, many studies followed and confirmed the pattern. *In situ* observations with submersibles revealed that many deep-sea pelagic fishes and large crustaceans are “lethargic”, which was postulated to be due to extremely higher water contents or lower muscle (protein or nitrogen) contents in their bodies. According to “Visual Interactions Hypothesis (VIH)”, reduction in metabolism seen in deep-sea pelagic crustaceans, fishes and cephalopods with image-forming eyes are a result from the relaxation of selection for strong swimming abilities (which accompany with high metabolic rates) for both predators and prey as the visual reactive distances shorten with increasing depth. For zooplankton taxa lack image-forming eyes (copepods, chaetognaths, medusae etc.) the VIH predicts neither depth-related changes in the metabolism nor chemical composition. However, recent studies on metabolism, chemical composition (N contents) and protein synthesis activity (RNA : DNA ratios) of pelagic copepods revealed the depth-related pattern similar to that of taxa with image-forming eyes, leading an alternative “Predation-Mediated Selection Hypothesis (PMSH)”. PMSH explains depth-related reduction in metabolism to be a result of lowered selective pressure of high activity toward depth in all taxa with and without eyes. Differences between VIH and PMSH are discussed in the light of rational of the definition of the depth of occurrence of zooplankton (“the minimum depth of occurrence” or “mid-capture depth”) and expression of metabolic rates (wet mass specific rate or N-mass specific rate). In terms of metabolic rate of animals standardized to a body mass of 1 mg body N at 1°C (assumed $Q_{10}=2$), oxygen consumption rates of diverse pelagic taxa including large crustaceans, fishes, cephalopods and copepods from 500–2,000 m depth are shown to converge at $2\text{--}3 \mu\text{l O}_2 \text{ mg N}^{-0.8} \text{ h}^{-1}$. As an extension of PMSH, a global-bathymetric model for oxygen consumption by copepods with four parameters (body mass, temperature, depth, oxygen saturation) was shown to be superior to casual global model for general epipelagic zooplankton with two parameters (body mass, temperature) to predict observed oxygen consumption rates of diverse deep-sea zooplankton species. Considering large regional variations in the deep-sea environments of the world oceans, the data of deep-sea zooplankton without eyes presently available represent only from two regions (off south California and Oyashio region, western subarctic Pacific). For the validation of VIH or PMSH, there is an urgent need to collect more metabolic data on zooplankton from diverse deep-sea environments in future study.

Key words: deep-sea, metabolism, zooplankton, micronekton, Visual Interactions Hypothesis, Predation-Mediated Selection Hypothesis

1. はじめに

海洋は深さによって大きく表層 (epipelagic; 0~200 m), 中層 (mesopelagic, midwater; 200~1,000 m), 深層 (bathypelagic; 1,000 m 以深) に分けられる。深層をさらに漸深層 (bathypelagic; 1,000~4,000 m), 深層 (abyssopelagic; 4,000~6,000 m), 超深層 (hadypelagic; 6,000 m 以上) に細分することもある。「深海」は一般に表層以深を指す (深海=中層+深層)。全海洋の容積は $1349 \times 10^6 \text{ km}^3$ (Menard & Smith 1966), 平均水深が 3,700 m であるから, 全海洋容積に占める表層, 中層, 深層の割合はそれぞれ 5, 22, 73% となり (=200, 800 または $2,700 \times 100 / 3,700$), 中・深層合わせて全海洋容積の実に 95% を占める。「…この巨大な広がりや環境条件の均一さという点からみれば, 海のなかでもとくに『海らしい部分』『海の本質的部分』『は外洋深海ということになるだろう, p. 92, 西村三郎 (1981)』。

外洋の食物連鎖の出発点である植物プランクトンの生産は表層の有光層に限られ, それに直接・間接的に依存する動物プランクトンの現存量 (バイオマス) は表層から遠ざかるにつれて指数関数的に減少することが世界の海域で観察されている (Vinogradov 1968, Vinogradov & Tseitlin 1983, Koppelman & Weikert 1992, 1999)。近年, 西部北太平洋の数地点で行われた従属栄養細菌, 植物プランクトン, 原生動物プランクトン, 動物プランクトンの表層から水深 5,000~6,000 m におよぶ広範な調査では, いずれの生物群のバイオマスも深度の増加に伴い急速に減少することが明らかにされたが, その減少度合いが大きい順に並べると動物プランクトン—植物プランクトン—微小動物プランクトン—従属栄養細菌であった (Yamaguchi et al. 2002, 2004)。生物群毎に異なる深海でのバイオマスの減少度合いは, それぞれのバイオマスを支える栄養供給量の多寡が反映していると思われる。この観点から深海に生息する動物プランクトン群集は最も厳しい栄養制限下にあることが伺えるが, 群集を構成する個々の個体の代謝活性は表層群集のそれと比べて異なるのかどうかは別問題である。

海洋における炭素循環の最近の試算によると, 全海洋の表層から中層へ輸送される有機物量は 1 年間で 18~19 Gton (>70% が POC)。そのほとんどが (約 92%) が海底に達するまでに無機化され, 海底に堆積するのはわずか 0.01 Gton (基礎生産の 0.03%) である (del Giorgio & Duarte 2002, Aristegui et al. 2005)。深海での有機炭素の無機化はそこに生息する生物群 (従属栄養細菌, 原生動物, 動物プランクトン, マイクロネ

クトン, ネクトン) の代謝活動によるが, それぞれの生物群についての生理・生態学知見が現在極めて限られているため, この試算の妥当性を生物側から検証することは困難である。Hernández-León & Ikeda (2005a) は世界各海域で報告されている動物プランクトンのバイオマス資料と単位バイオマスあたりの代謝活性資料を総合して, これまで試算されていた全海洋 (表層から深層まで) における動物プランクトンの代謝活性は過小評価で, 実際はその 3~8 倍であることを示唆している。

本稿では, 動物プランクトンを中心にマイクロネクトンも含めて, 深海の漂泳動物の代謝活性に関わるこれまでの成果について述べ, 問題点と今後の展望について論ずる。以下で明らかになるように, 深海性マイクロネクトンは表層性マイクロネクトンのような高い遊泳能力はもっていないので大型動物プランクトンと見なせるかも知れない。また, 深海漂泳動物の代謝活性について現在提唱されている作業仮説に関連して深海性ベントスや洞窟性動物の代謝活性についても触れた。

2. 代謝活性とその測定法

「代謝」とは体内において取り込んだ食物を消化・分解し, 新組織の合成, エネルギー獲得とその結果生じた終産物を体外に排出する一連の過程を指す。獲得されたエネルギーはアデノシン三リン酸 (ATP) の形で生体内に蓄えられ, 生体の様々な活動 (運動, 新組織合成, 浸透圧調整など) に利用されるが, ATP の大部分は生体内の最も重要な生化学反応回路であるトリカルボン酸回路 (TCA サイクル) で作られ, 酸素はこのサイクルを駆動する際に必要となる。酸素消費速度が代謝活性の指標としてよく使われる理由がここにある。代謝終産物の二酸化炭素, アンモニア, リン排泄速度も代謝活性の指標となりうる。しかし, 海水中の二酸化炭素は測定が煩雑であり, アンモニア, リン酸排泄は代謝基質 (蛋白, 脂肪, 炭水化物) の種類によって大きく影響を受けるので代謝の全体像を必ずしも反映していない。この代謝基質による代謝終産物の違いから酸素消費速度とアンモニア排泄速度を同時に測定し, その比 (O:N 比) から全代謝基質に占める蛋白の割合を知ることができる (Ikeda et al. 2000)。

海洋動物プランクトンの代謝活性の測定は, 野外で採集した個体をあらかじめ植物プランクトンなど酸素収支に関わる粒状物を除去した現場海水とともに密閉容器に封入, 一定時間現場水温でインキュベートして, その間の容器内の溶存酸素の経時的減少を酸素電極でモニターしその傾きから計算する方法, または現場海水のみの対

照容器も同時に準備して一定時間後、実験容器、対照容器内の溶存酸素濃度を酸素電極やウインクラー滴定法などで測定し、その両者の差から計算する方法などが一般的である (Omori & Ikeda 1984). いずれの方法でも、実験生物を容器に封入するため密閉容器法 (Sealed chamber method, または Water-bottle method) と呼ばれる。密閉容器法は簡便で広く普及しているが、欠点として野外から採集した個体を一定時間実験環境下に置くため、彼らの自然環境下における生理状態が変化してしまう可能性がある (詳しくは Ikeda et al. 2000, Hernández-León & Ikeda 2005b 参照). 表層性動物プランクトンと異なり、深海性動物プランクトンを用いる実験では、表層と深層の水温差が大きい中・低緯度海域では採集時の水温ショックを避けるため採集深度の水温を保持する特殊なコッドエンドが用いられる (Childress et al. 1978). 1980 年後半からは水温の鉛直変化がほとんどない高緯度海域 (南極海や冬季の亜寒帯域) で深海性動物プランクトン、マイクロネクトンの代謝活性測定が行われるようになった (Ikeda 1988, Torres & Somero 1988, Torres et al. 1994, Ikeda et al. 2006b). 水温以外にも、中・深層から採集される過程で動物プランクトンは急速な減圧や酸素濃度の変化を受け、そのため正常な生理状態から逸脱している可能性がある (詳しくは 4-1, 4-2 参照).

深海から採集された個体の生理状態の異常・正常を判定するため生体内の電子伝達系 (ETS) や中間代謝に関わるクエン酸合成酵素 (CS), ピルビン酸転移酵素 (PK), 乳酸脱水素酵素 (LDH), リンゴ酸脱水素酵素 (MDH) などを抽出し、その活性を密閉容器法で測定された代謝活性と比較する方法がある。生体内ではこれらの酵素活性は基質や補酵素の制限下にあるが、その濃度が不明のため生体内 (*in vivo*) での活性を測定することはできない。測定できるのは抽出した酵素に基質や補酵素を十分に与えた最適条件下 (*in vitro*) の最大活性であり、換言すれば酵素濃度である (Ikeda et al. 2000). 生体中の酵素量の増減には時間を要するため、中・深層からの短時間の採集過程においては変化しないと考えられ、採集直後に液体窒素で保存した個体を磨砕、抽出した酵素の活性 (= 期待される最大酸素消費速度) と実際に密閉容器法で測定された酸素消費速度の比が理論値または一定値から逸脱しているかどうかによって実験個体の代謝活性の正常・異常を判定するわけである。ETS 活性: 酸素消費速度比についてはこれまで多くの動物プランクトンで資料が蓄積されているが、CS, LDH, MDH 活性では酸素消費速度との比較事例が少ない。また、CS 活性と酸素消

費速度の相関は魚類マイクロネクトンでは良いが動物プランクトンでは必ずしも良くないことが経験的に知られている (Thuesen et al. 1998, Ikeda 2008).

研究者間での実験プロトコルの違いが動物プランクトンの代謝活性に与える影響については表層種ではよく調べられているが (Ikeda et al. 2000), 中・深層種では知見がない。例外として中層性櫛水母 *Bathocyroe fosteri* の酸素消費速度が採集から実験までの時間や実験容器のサイズで変化したこと (Youngbluth et al. 1988), ノルウェイ・フィヨルドの中層に生息する水母 *Periphylla periphylla* の酸素消費速度はカリフォルニア沖の中層に生息する同一種で別の研究者 (Thuessen & Childress 1994) が測定した値の 1/6 であったことが報告されている (Youngbluth & Båmstedt 2001).

中・深層性動物プランクトンの代謝活性実験には、実験個体の深海での採集、船上への回収が不可欠であるが、潜水艇を使って深海現場で密閉容器に直接実験個体を誘導し、そのまま酸素消費速度を測定する方法がある。Smith (1982, 1985) はこの方法でカリフォルニア沖の水深 1,300~2,600 m の海域で近底層の動物プランクトン混合群 (カイアシ類, 端脚類, 多毛類, 水母類などを含む) の酸素消費速度とアンモニア排泄速度の測定に成功している。現場環境を直接反映した貴重な資料であるが、単一種についての資料ではないので本稿では紹介のみにとどめる。

3. 種間比較のための代謝活性の標準化

動物プランクトンの代謝活性に関わる 2 大要因は温度と体サイズである (Ikeda et al. 2000). そのため温度環境・体サイズ (= 体重) が異なる動物プランクトンの代謝活性を比較するには、同一温度、同一体重の個体の代謝活性に標準化する必要がある。ここでいう温度は動物プランクトンを採集した現場の水温 (“生息” 水温) で、代謝活性の “実験” 水温である (実験水温 = 生息水温). 生息水温と実験水温が異なる、いわゆる “順化 (acclimation)” 実験では水温-代謝活性関係は順化時間によって変化するため標準化の目的には使えない (詳しくは Clarke 1987 参照). ここでは Table 1 に示した様々な海域の表層 (現場水温: $-1.4 \sim 30^{\circ}\text{C}$) から採集された各種動物プランクトン (体サイズ: $10^{-3} \sim 10^3 \text{ mg}$ 乾重量) の広範な資料から計算された代謝活性 (Y : 酸素消費速度)-体重 (X_1)-水温 (X_2) 関係のグローバルモデル (Ikeda 1985) を基本として以下の標準化を行う。

水温の標準化: 水温 $t_1^{\circ}\text{C}$ で測定された酸素消費速度 Y_{t1} を $t_2^{\circ}\text{C}$ の代謝活性 Y_{t2} に換算するには Q_{10} を用い

Table 1. Global model of oxygen consumption rates (Y : $\mu\text{l O}_2$ individual $^{-1}\text{h}^{-1}$) for marine epipelagic zooplankton as a function of body mass (X_1 : mg individual $^{-1}$) and habitat temperature (X_2 : $^{\circ}\text{C}$); $\ln Y = a_0 + a_1 \ln X_1 + a_2 X_2$ (Ikeda 1985), and global-bathymetric model of oxygen consumption rates (Y : $\mu\text{l O}_2$ individual $^{-1}\text{h}^{-1}$) for pelagic copepods as a function of body mass (X_1 : mg individual $^{-1}$), habitat temperature (X_2 : $^{\circ}\text{C}$), oxygen saturation (X_3 : 1.00 for full saturation) and capture depth (X_4 : m); $\ln Y = a_0 + a_1 \ln X_1 + a_2 X_2 + a_3 X_3 + a_4 \ln X_4$ (Ikeda et al. 2007a). DM: dry mass; N: nitrogen mass; C: carbon mass; R^2 : correlation coefficient.

Model	Body mass unit	n	Regression coefficients					R^2
			a_0	a_1	a_2	a_3	a_4	
Global model	DM	721	-0.252	0.789	0.049			93.9
	C	721	0.525	0.835	0.060			95.5
	N	721	1.741	0.851	0.064			95.1
Global-bathymetric model	DM	253	-0.815	0.750	0.064	0.539	-0.091	75.2
	C	253	-0.392	0.700	0.065	0.549	-0.085	72.2
	N	253	1.073	0.796	0.063	0.543	-0.079	80.3

る; $Q_{10} = (Y_{t1}/Y_{t2})^{10/(t_1 - t_2)}$, よって $Y_{t2} = Y_{t1} \times Q_{10}^{(t_1 - t_2)/10}$. グローバルモデル (Table 1) の水温 (X_2) の回帰係数 a_2 から Q_{10} は体重の単位により 1.6~1.9 と計算されるが ($Q_{10} = \exp[10 \times a_2]$), ここでは単純化し $Q_{10} = 2$ とする. ちなみに, 極海から熱帯にかけて (水温範囲: 40°C) 生息する計 69 種の硬骨魚の現場水温で測定された酸素消費速度資料の解析から, 動物プランクトンと近似した生息水温-代謝活性関係が報告されている ($Q_{10} = 1.83$, Clarke & Johnston 1999). Q_{10} 値は現象の記述であり, 速度論的に扱うにはアレニウス理論式に基づく活性化エネルギー (E_a) を用いることになるが, 標準化にはどちらを使っても精度はあまり変わらない (Ikeda et al. 2007).

体サイズ (= 体重) の標準化: 酸素消費速度 (Y : $\mu\text{l O}_2$ 個体 $^{-1}\text{h}^{-1}$) と体重 (X_1 : mg) の関係は経験的に $Y = \alpha X_1^{\beta}$ (α, β は定数, $\beta < 1.0$) で表される. 定数 α は $X = 1$ の個体の Y であるので AMR (Adjusted Metabolic Rate) とも呼ばれ, 代謝活性の種間比較に用いられる; $\alpha (= \text{AMR}) = Y/X_1^{\beta}$. Table 1 のグローバルモデルでは $\beta = a_1$ で体重単位によって 0.75~0.85 と変化するが, ここでは単純化して 0.8 とする. これはバクテリア, 原生動物, 無脊椎動物, 脊椎動物 (体重範囲: 10^{-12} ~ 10^6 g 湿重量) の酸素消費速度-体重関係の解析から導出された $\beta = 0.75$ (Hemmingsen 1960) に近い. 海洋動物プランクトンの体サイズは表層, 中層, 深層の順に大型化する傾向がオキアミ類, アミ類, カイアシ類, 毛顎類で観察されており (Mauchline 1972), 代謝活性の深度比較にはこの深度による体サイズの違いを考慮する必要である.

体重 (X_1) の単位として乾重量, 有機物重量 (乾重量-灰分重量), 炭素, 窒素などが使われる (Ivleva 1980, Ikeda 1985). 体成分が種間で変わらなければどの単位を使っても結果は同じであるが, 体成分が種間で大きく

異なる場合は, 体重単位の選定によって結果が変わってしまう. 一例として, いずれも南極海に生息するが体化学成分が大きく異なる南極オキアミ *Euphausia superba* (水分は湿重量の 88%, 窒素含量は乾重量の 10~11%) とサルバ *Salpa thompsoni*, *Ihlea racovitzai* (水分: 96%, 窒素含量: 1~3%) の同一体重個体の酸素消費速度を比較してみると湿重量単位で前者は後者の 17 倍, 乾重量単位で 4 倍, 窒素単位で 0.8 倍となった (Ikeda & Mitchell 1982). 代謝活性の種間比較の体重単位として, 生物の生きている状態を直接反映した湿重量が適切という意見と (Childress et al. 2008), 生命の主体は蛋白質 (酵素の本体で代謝活性は酵素の濃度と活性によって決定される) でありその指標として窒素 (動物プランクトン試料ではその 68~84% が蛋白質由来, Ventula 2006) が適切という意見がある (Ikeda 2008). 体重単位の選定にあたっては論理的な面だけではなく, 実際の測定における精度といった技術面からの考慮も必要である. 測定技術面からは, 動物プランクトンのような mg オーダーの小さな個体では表面積: 体積比が大で秤量台に試料を置いた途端に体表からの水分蒸発で湿重量は徐々に減少し, 正確に湿重量を秤量するのは至難の業である. 動物プランクトン試料は一度乾燥すれば長期にわたって保管が可能で, その乾燥重量も安定しており, 窒素含量の測定も近年の元素分析器の普及により容易となっている. ちなみに, 湿重量を主張する Childress らはこれまで主として魚類や大型甲殻類を研究対象としており, 実験個体の湿重量を秤量することに何ら技術的問題はないと思われる (乾重量や窒素含量を測定することのほうが困難かもしれない). バクテリアから大型哺乳類まで広汎な生物を扱った代謝活性-体重関係の系統発生解析においても, 分類群間における体構造 (= 化学組成) の相違の影響を最小限に押さえるには体重単位とし

Table 2. Metabolic comparison of meso/bathypelagic micronektonic crustaceans (mysids, euphausiids, decapods, amphipods, ostracods etc), fishes and cephalopods and planktonic copepods occurring from 500–2,000 m depth (MDO or capture depth). Temperatures, body mass and oxygen consumption rate units were all standardized to express as AMR at 1°C assuming $Q_{10}=2$. WM=wet mass DM=dry mass. Modified from Ikeda et al. (2006b).

Animals	Image-forming eye A: absent, P: present	Study site	T°C	n	Original units		AMR at 1°C ($\mu\text{l O}_2\text{mg N}^{-0.8}\text{h}^{-1}$)	Reference
					Body mass	O ₂ consumption rate		
Micronektonic crustaceans	P	off South California	5	10	0.07–48.2 g WM	0.0015–0.036 $\mu\text{l O}_2\text{mg WM}^{-1}\text{h}^{-1}$	1.97±0.64	Childress 1975
	P	Antarctic waters	–1 to 0.3	7	50–403 mg DM	2.8–63.3 $\mu\text{l O}_2\text{individual}^{-1}\text{h}^{-1}$	3.32±1.08	Ikeda 1988
Micronektonic fishes	P	off South California	5	9	2.9–110 g WM	0.005–0.026 $\mu\text{l O}_2\text{mg WM}^{-1}\text{h}^{-1}$	2.87±1.60	Torres et al. 1979
Micronektonic cephalopods*	P	off Hawaii/off South California	5	6	0.5–223 g WM	0.07–0.18 $\mu\text{l mol O}_2\text{g WM}^{-1}\text{h}^{-1}$	3.17±19.3	Seibel et al. 1997, 2004
Copepods**	A	W. subarctic Pacific	2 to 3	111	0.025–2.38 mg N	0.05–4.16 $\mu\text{l O}_2\text{individual}^{-1}\text{h}^{-1}$	2.13±0.77	Ikeda et al. 2006b
	A	off South California	5	10	0.007–0.061 g WM	0.7–1.7 $\mu\text{l mol O}_2\text{g WM}^{-1}\text{h}^{-1}$	2.72±1.56	Thuesen et al. 1998

* N was estimated from protein by multiplying 0.2

** Mesopelagic-upper bathypelagic data

て窒素が適切であることが古くより知られている (Zeuthen 1947, 1953). 生物海洋学の分野では生物量の単位として窒素よりも炭素が常用されているが (Postel et al. 2000), 動物プランクトンの中には発育段階において大量の油球 (炭素含量が >80% 乾重量のロウエステルが主成分) を体内に蓄積する種がいるため厳密な種間の代謝活性比較の共通単位としては適切でない場合がある (Ikeda 2008).

これらの標準化の 1 例として, これまで様々な単位で報告されている中・深層性の甲殻類・魚類・頭足類マイクロネクトン, カイアシ類プランクトンの酸素消費速度を上述の手順に沿って水温 1°C, 体重 1 mg N 個体の酸素消費速度 (AMR: $\mu\text{l O}_2\text{mg N}^{-0.8}\text{h}^{-1}$) に換算した結果を Table 2 に示す. これら動物群の体サイズ, 形態, 遊泳能力などが互いに大きく異なるにもかかわらず AMR は驚くほど狭い範囲 (2~3) に収まることが判る.

4. 生息深度の増加に伴い代謝活性は低下する (大型動物プランクトンとマイクロネクトン)

Childress (1971) は, カリフォルニア沖の水深 0~400, 400~900, 900~1,300 m から採集されたクサウオ科・ゲンゲ科魚類マイクロネクトン, オキアミ類, アミ類, 端脚類, 十脚類, 貝虫類計 12 種について酸素消費速度を常圧 (1 気圧), 一定水温 (中間採集層 600 m の 5.5°C) で測定し, 採集深度 (=出現深度) の増加に伴い単位湿重量あたりの酸素消費速度 (Wet-Mass specific

Metabolic Rate: WMMR) は低下し, 900~1,300 m では 0~400 m の 1/10 程度となることを報告した. この研究では, 実験に用いた動物が採集された水深の水温, 酸素飽和度, 後述の代謝活性に与える体サイズの影響や, 酸素消費速度を標準化の際の体重単位については考慮されておらず, 結果の解釈には検討の余地があるが, 生息深度が代謝活性に影響することを明確に示した最初の論文である. その後同様な方法で, 同じカリフォルニア沖で採集した中層性甲殻類 (アミ類, 十脚類, 端脚類など) 28 種と中層性魚類マイクロネクトン 3 種 (Childress 1975), 各種のハダカイワシ類を含む中層性魚類マイクロネクトン 23 種 (Torres et al. 1979), 頭足類マイクロネクトン 33 種 (Seibel et al. 1997) の酸素消費速度の詳細な測定が次々となされ, Childress (1971) が示唆した最小出現深度 (MDO: Minimum Depth of Occurrence=その種個体群の 90% 以上が分布する水深の上限, Childress & Nygaard 1973) の増加に伴う WMMR の減少がより広範な資料からも確認された (Table 3). 中層性アミ類, 十脚類, オキアミ類などについては酸素消費速度だけでなく, アンモニア排泄速度も表層性の類似種のそれに比べて低いことが判った (Quetin et al. 1980, Ikeda 1988). Fig. 1 は魚類マイクロネクトン (Torres et al. 1979), 甲殻類マイクロネクトン (Childress 1975) の単位湿重量あたりの酸素消費速度 (WMMR) と, それを体重 1 mg N の個体に換算した酸素消費速度 (AMR) に換算した結果をそれぞれの種の最小

Table 3. Depth-related patterns in oxygen consumption rates in terms of AMR ($\mu\text{O}_2\text{mg N}^{-0.8}\text{h}^{-1}$) or WMMR ($\mu\text{l O}_2\text{mg WM}^{-1}\text{h}^{-1}$) and body structure in terms of water content (% of WM) and nitrogen composition (% of DM) having been evaluated on various pelagic animal taxa. Symbols in parentheses are those re-calculated by the present author. WM: wet mass. N: nitrogen mass

Animal taxa	Image-forming eye A: absent P: present	Depth-related pattern (+: increase, -: decrease, 0: no change)				Study site	Reference
		O ₂ consumption		Body composition			
		AMR	WMMR	Water	Nitrogen		
Medusae	A		0		0	off California off North Carolina	Thuesen & Childress 1994 Bailey et al. 1995
Copepods	A	-	(-)	0	-	off California W. subarctic Pacific	Thuessen et al. 1998 Ikeda et al. 2006a, b
Chaetognaths	A		0			off California	Thuessen & Childress 1993a
Mysids,	P	(-)	-			off California	Childress 1971
Euphausiids			-			off S. California	Childress 1975
Decapods,			-			off Hawaii Islands	Cowles et al. 1991
Amphipods,			-			off S. California/Baja California	Quetin et al. 1980
Isopods			-	0		Antarctic waters	Ikeda 1998
			-			Antarctic waters	Torres et al. 1994
				0	-	off S. California	Childress & Nygaard 1974
				0		Gulf of Mexico	Donnelly & Torres 1988
Fishes	P		-			off California	Childress 1971
		(-)	-			off S. California	Torres et al. 1979
			-			Antarctic waters	Torres & Somero 1988
				+	0	off S. California	Childress & Nygaard 1973
				+	0	eastern N. Pacific	Bailey & Robison 1986
				+	0	Gulf of Mexico	Donnelly & Torres 1988
Cephalopods	P	0*	-	+	*	off California, off Hawaii	Seibel et al. 1997. Seibel & Childress 2000

* after Childress et al. 2008

出現深度 (MDO) に対してプロットしたもので、何れの酸素消費速度の表現を用いても MDO の増加に伴い酸素消費速度が有意に低下することが分かる ($p < 0.01$).

カリフォルニア沖で、24 種の魚類マイクロネクトンの筋肉から抽出した中間代謝酵素 CS, PK, MDH の 10°C における活性 (単位湿重量あたり) と最小出現深度 (MDO: 10~1,200 m) の関係を解析したところ、MDO の増加とともに何れの酵素活性も急激に低下することが確認され (Childress & Somero 1979), これは上述の Torres et al. (1979) が報告した中層性魚類マイクロネクトン 23 種の酸素消費速度-MDO 関係と一致し、酸素消費速度の測定に供された個体の生理状態が正常であったことと MDO の増加に伴う代謝活性の低下が再確認されたことになる。その後、同様な酵素活性-MDO 関係は水温が鉛直的に一様な南極海の中層性魚類マイクロネクトン 4 種 (MDO < 500 m) についても観察されている (Torres & Somero 1988).

なぜ生息深度の増加に伴い代謝活性がさがるのか？ここで引用した過去の研究では水温の影響はあらかじめ

同一水温の値に標準化しているので除外し、Childress (1995), Seibel & Drazen (2007) の総説を参考にして表層から深層に向かって変化する他の環境要因 (水圧、酸素飽和度、食物供給、光) について考察する。

4-1. 水圧

水圧は中・深層を通して水深の増加とともに一定の割合で増加を続ける (水深 10 m 増加ごとに 1 気圧 [=101 kPa] 増加)。Schlieper (1968) の総説によると、実験的に海洋生物 (浅海性のカニ、ヒトデ、カレイなど) を 100 気圧程度の高圧下に曝し、彼らの酸素消費速度へ与える影響を調べる研究は 1920 年後半まで遡る。1960 年代に入り、動物プランクトンの代謝活性-水圧-水温関係の研究は大規模な日周鉛直移動 (毎日数 100 m を往復) を行う翼足類、オキアミ類、十脚類を対象に行われた (Napora 1964, Teal & Carey 1967, Pearcy & Small 1968, Teal 1971, Smith & Teal 1973)。これらの研究では、野外で採集した動物プランクトンを実験室に運び、幾つかに設定した水温下で加圧 (<700 気圧) して彼らの酸素消費速度への影響が観察された。その結果、種に

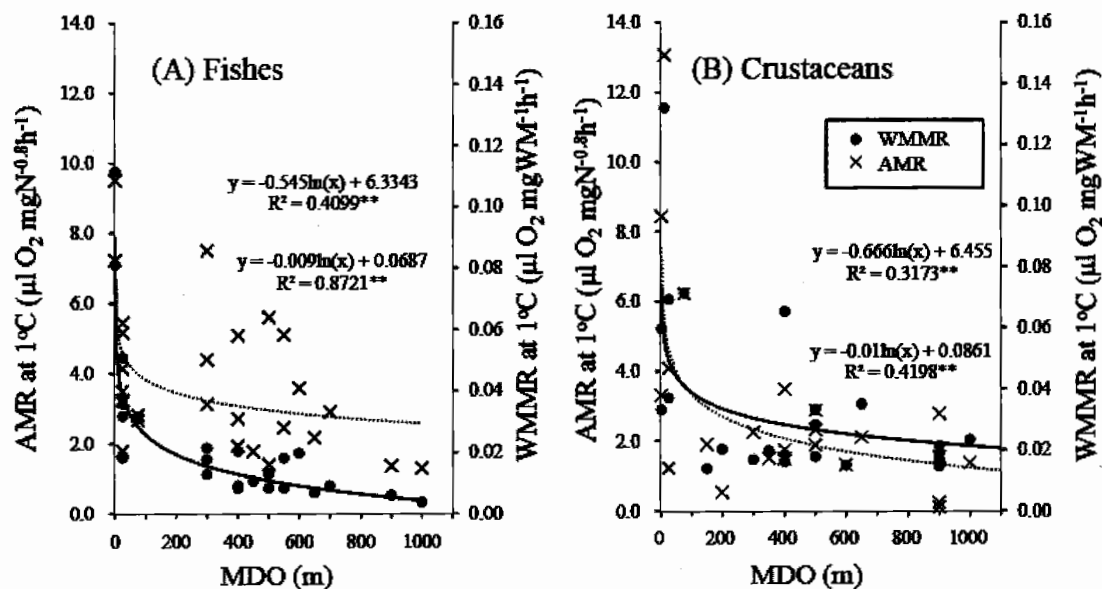


Fig. 1. Relationships between minimum depth of occurrence (MDO) and oxygen consumption rates at 1°C (expressed as N based-adjusted metabolic rates [AMR] and wet-mass specific rates [WMMR]) for (A) micronektonic fishes and (B) micronektonic crustaceans. WMMR data for micronektonic fish and crustaceans are from Torres et al. (1979) and Childress (1975), respectively, and calculation of AMR was made by the present author by using chemical composition data in Childress & Nygaard (1973) and Childress & Nygaard (1974). Note that the regression lines are all significant. ** $p < 0.01$.

よって若干の相違はあるものの酸素消費速度は加圧によって増加し、水温の低下で減少した。したがって、日周鉛直移動を行う動物プランクトンが下降時に経験する水圧増加と水温低下、上昇時に経験する水圧減少と水温上昇では互いの影響は相殺され、酸素消費速度は一定に保たれることが明らかとなった。

一方、あまり顕著な日周鉛直移動を行わない中層性カイアシ類、毛顎類、多毛類、魚類、頭足類（イカ）についても同様な加圧実験が行われた。中層性水母類、櫛水母類などで減圧によって酸素消費速度が減少する結果 (Bailey et al. 1994) を例外として、通常彼らが経験する100~140気圧（水深1,000~1,400 m相当）の範囲内では常圧（1気圧）で測定された酸素消費速度とほとんど差がないことが示された (Meek & Childress 1973, Childress 1977, Belman 1978, Childress & Thuesen 1993, Thuesen et al. 1998, Ikeda et al. 2006a)。これらの結果から、生息深度の増加に伴う代謝活性の急速な低下の原因として水圧の増加が主要因であるとは思われない。

水圧に関する身近な例として、「潜水病」で知られる減圧症は潜水中のスクーバダイバーの身体組織や体液中に溶けていた気体が急速に浮上する際に水圧の低下により体内で気化して気泡を発生し、血管を閉塞して発生する障害である。しかし、我々人間と異なり甲殻類の循環系

は開放系であるため血液に相当する体液は血管ではなく組織間を流れるので閉塞は発生しないと考えられる。実際、Ozaki & Ikeda (1998) は陸上実験室の常圧下で中層性カイアシ類の1種 *Paraeuchaeta elongata* の卵を孵化させ通常の脱皮を経て成体まで发育させており、Childress & Price (1978) は中層性アミ類の一種 *Gnathophausia ingens* を陸上実験室（常圧）で長期飼育し脱皮間隔を観察している。魚類で浮力調節機能を持つ浮袋をもつ種では急速な減圧によって浮袋中のガスが著しく膨張して口から飛び出すなどの障害があるが、深海魚の多くは浮き袋を持たないか、持つ場合でも浮袋の壁が厚いグアニン層で覆われていたり、内容物として気体ではなく油が入っているなどの適応がみられる (Herring 2002)。

4-2. 酸素濃度

中・深層性動物プランクトン・マイクロネクトンの代謝活性研究が活発に行われたカリフォルニア沖を含む太平洋東部域、大西洋西部域、インド洋北部域の中層では酸素極小層 (OML: Oxygen Minimum Layer) が発達し、酸素濃度は $0.2 \text{ ml O}_2 \text{ l}^{-1}$ (酸素飽和度で2.7%) まで低下する (Childress & Seibel 1998)。動物プランクトンの多くはOMLを避けてその上層と下層に分布するが、カイアシ類、アミ類、オキアミ類の一部はOML内に生息している (Vinogradov & Voronina 1962)。酸素消費

速度と酸素濃度（飽和度）との関係は、前者が後者に正比例するタイプ (metabolic conformer) と、前者が後者のあるレベル（臨界酸素濃度: P_c ）までは一定であるが P_c 以下になると正比例するタイプ (metabolic regulator), これらの中間タイプにわけられる。表層は酸素が豊富であり、そこに生息する動物プランクトンは一般に metabolic conformer であるが (Davenport & Trueman 1985), OML 付近に生息するカイアシ類, オキアミ類, アミ類, 十脚類, 魚類の多くは metabolic regulator で, P_c も酸素飽和度 3~6% と極めて低く, 低酸素濃度で通常の酸素消費速度を維持する能力を有している (Childress 1975, 1977, Meek & Childress 1973). OML 内に生息しているオキアミ *Euphausia mucronata*, アミ *Gnathophausia ingens* はとりわけ低い P_c を有し, 極めて低酸素環境でも一定の酸素消費速度を持続できることが報告されている (Teal & Carey 1967, Childress 1968). *G. ingens* は表面積の大きい鰓や他の多くの動物プランクトンの体液中に通常存在しない酸素運搬タンパク質（ヘモシアニン）を有するなど (Feel 1978) 極端な低酸素環境での生活に適応した形態・生理的特性を有する (Childress & Seibel 1998). Childress & Seibel (1998) は (1) OML 以深の酸素濃度が高い水深に生息するマイクロネクトンの代謝活性は OML 内に生息するマイクロネクトンよりも低いこと, (2) OML が顕著に発達したカリフォルニア沖の中層性マイクロネクトンの代謝活性は, OML の発達が顕著ではないハワイ諸島沖の中層に生息している同種の代謝活性と比べてほぼ同じであることから中層の低酸素濃度が中・深層性マイクロネクトンの低酸素消費速度の原因ではないと考えた。しかし, 酸素の豊富な南極海中層に生息する十脚類, アミ類, オキアミ類, 貝虫類の酸素消費速度を測定した Ikeda (1988) は, OML の発達したカリフォルニア沖の中層に生息するこれらの分類群の結果に比べ有意に高い (1.7 倍) ことから, 生息環境の酸素濃度が影響した可能性を指摘している (Table 2). 最近提出されたカイアシ類の酸素消費速度のグローバル・バシメトリックモデル (後述 12 参照) では, 体重, 水温, 採集深度, 酸素濃度が重要な独立変数となっており, 深度の増加に伴う代謝活性の変化には酸素濃度と深度の両方が関与していることを示す。

4-3. 食物供給

動物プランクトンの酸素消費速度は飢餓状態で減少することが多くの実験によって示されている (Ikeda et al. 2000 参照). 中・深層性動物プランクトン・マイクロネクトンの食物供給は直接・間接的に表層の植物プランク

トン生産に依存しており, その表層からの供給量は深度の増加と共に減少するため, 大型動物プランクトン, マイクロネクトンで観察された生息深度に伴う酸素消費速度の低下は (Fig. 1), 上記飢餓実験の結果を演繹すれば, 食物供給量の減少が原因である可能性を有する。もし食物供給の多寡が代謝速度に影響するという説明が正しければ, 表・中・深層性動物プランクトンの酸素消費速度は基礎生産力の高い海域と低い海域とで相違が生じる筈である。実際, Bailey & Robison (1986) は生産力の高いカリフォルニア海流域, さらに沖合の生産力の低いアラスカ還流域, その中間海域で 15 種の中層性魚類の化学組成を測定し, 同一種でも生産力の高い海域の個体の水分 (% 湿重量) は低く, 脂肪分 (% 湿重量), エネルギー含量 (kcal/湿重量) は高いことを報告している (タンパク質 [% 湿重量] では有意な差なし)。しかし, これまで貧栄養の亜熱帯, 熱帯の表層性動物プランクトンの代謝活性が富栄養の高緯度海域の表層性動物プランクトンのそれに比較して低い証拠はなく, 実測された代謝活性と現場水温から計算された Q_{10} も通常の値 (2~3) の範囲に収まる (Ivleva 1980, Ikeda 1985). 生産力の低いハワイ沖と生産力の高いカリフォルニア沖に生息する中層性アミ類, オキアミ類, 十脚類の酸素消費速度に大きな地域差はみられない (Cowles et al. 1991). 一般に食物供給の制限は, 個体レベルでは発現せず個体群サイズ (= バイオマス) の減少となって現れる (Childress 1995). 代謝活性はその生物の生活のコストであり, どのような極限環境下でもそこに生息している生物はその環境に適応し進化してきたものであると考えれば, その極限環境要因そのものが彼らの個体レベルでの代謝活性を抑制している筈がない (Seibel & Drzen 2007).

4-4. 光

海中に侵入した太陽光は中層の下部に到達する過程で殆ど散乱・吸収され, 可視光線は水深 1,000 m 以深には存在しないと考えられる (Warrant & Locket 2004). 表層性カイアシ類やオキアミ類についての実験で, 暗状態にくらべて明状態で酸素消費速度が高いことが報告されているが (Ikeda et al. 2000 参照), これは光が直接代謝活性に影響したのではなく, 光が遊泳行動へ影響し, それが間接的に代謝活性に反映したものと解釈される。また, 多くの動物プランクトン, マイクロネクトンで観察されている日周鉛直移動は概ね 1 日を 1 サイクルとした明暗周期 (昼夜) と一致しているが, 日周鉛直移動の直接原因は光ではなく大型視覚捕食者からの逃避行動と考えられている (最近の総説として Miller 2004). このように, 光の代謝活性に与える影響は直接ではなく行動

を介する間接的なものであると思われ、特に機能的な眼を有するアミ類、オキアミ類、端脚類、十脚類、魚類、頭足類（イカ）にとっては視覚を通して相互作用（捕食-被食、交尾など）に重要な役割を演じていると考えられる。しかし、彼らの「光-行動-代謝活性」関係は未だ定量化されていない。

暗黒の深海にもアミ類、オキアミ類、端脚類、十脚類、魚類、頭足類（イカ）が生息するが、視覚は彼らにとって何の役に立っているのか？ Widder (2002) によると、動物プランクトン、マイクロネクトンの現存種の実に 80% について生物発光が確認され、誘因、擬態 (counter-illumination)、情報伝達、警告、目眩し、捕食者撃退など様々な機能を有する。彼らの中には暗黒を背景に微弱な生物発光の点滅を敏感に感知し、その位置と距離の正確な把握に特化した様々なデザインの眼を備えているものもある（動物プランクトンでは巨大なパラボラ眼をもつ *Cephalophanes* カイアシ類、*Gigantocypris* 貝虫類など、Herring 2002 参照）。薄明光の中層に生息する動物プランクトンやマイクロネクトンは下腹部に発光器を備えたり、光の進入方向に沿った極端に扁平で銀色の体や、透明な体によって下層に影を作らず、暗黒の下層にいる視覚捕食者から身を隠している。食物不足がより深刻な深層では眼は一層小型化するが生物発光の点滅の位置と距離の正確な把握にさらに特化している。深海の水柱に比べ食物が比較的豊富な海底上に生息するベントス生物の眼は大きく、魚類などでは他の生物に遭遇する水平方向が良く見える眼を有している (Warrant &

Locket 2004)。

5. 生息深度の増加に伴い体筋肉も退化する（大型動物プランクトンとマイクロネクトン）

上述の酸素消費速度と酵素活性の研究と並行して、カリフォルニア沖での魚類マイクロネクトン、オキアミ類、アミ類、端脚類、十脚類、貝虫類について体化学組成（水分、蛋白、脂肪、炭水化物、灰分、炭素、窒素、エネルギー含量）の詳細な分析も行われた (Childress & Nygaard 1973, 1974)。その結果、生息深度の増加に伴い顕著にみられた体化学組成の変化は、魚類マイクロネクトンでは水分の増加 (Fig. 2A)、甲殻類では窒素含量 (単位乾重量あたり) の減少であった (Fig. 2B, Table 2)。いずれの動物群でも単位湿重量あたりで表現すれば、体の筋肉量の指標である蛋白または窒素量が深度とともに減少し、これは遊泳能力が低下することを意味する。プランクトンネットを水深 1,000 m 程度までおろし採集した経験がある人なら、その採集物のなかに通常のカイアシ類、毛類類に混じってマイクロネクトンと呼ばれる大型の紅い十脚類、黒色・銀色の魚類がよく入っていることに気がつくだろう。表層性マイクロネクトンは活発な遊泳力をもつため、通常プランクトンネットで採集することは至難の業であるが深海性マイクロネクトンが簡単に小型のプランクトンネットで捕獲できることは彼らの遊泳能力が乏しいこと示唆する。深海性魚類マイクロネクトンは表層性魚類マイクロネクトンのように常に泳ぎ回っているのではなく、水中に浮遊して餌生物の

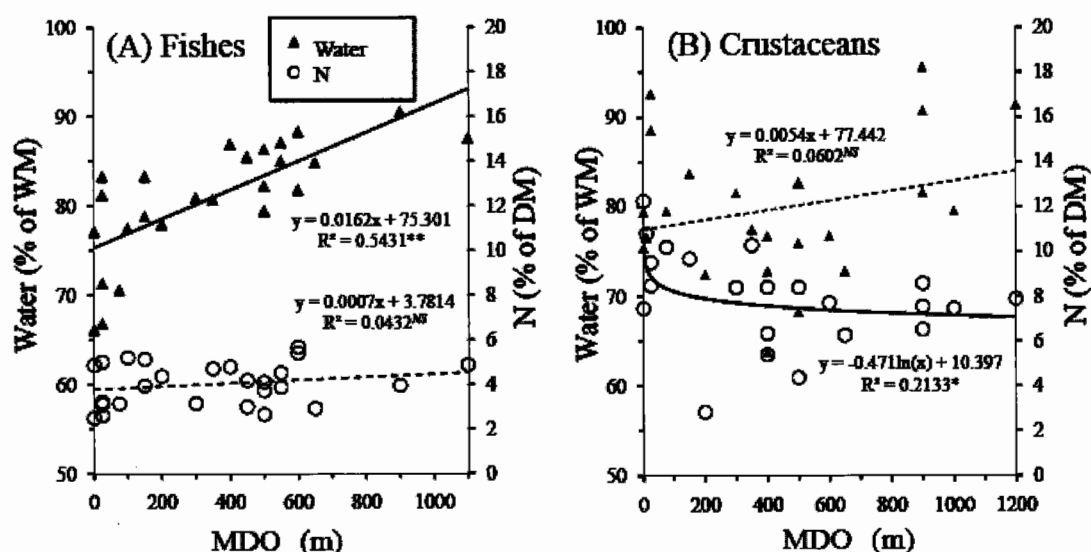


Fig. 2. Relationships between minimum depth of occurrence (MDO) and water content and N composition for (A) micronektonic fishes (data from Childress & Nygaard 1973) and (B) micronektonic crustaceans (data from Childress & Nygaard 1974). NS: not significant, * $p < 0.05$.

来るのを待つ 'sit-and-wait' (Denton & Marshall 1958) が基本的な摂餌パターンであることが有人潜水艇による調査で観察されて以来、魚類以外の中・深層性マイクロネクトンや動物プランクトンでも緩慢な動きで浮遊 (lethargic) を主体とした彼らの生活行動が頻繁に有人・無人潜水艇のカメラで記録されるようになった (Robison 2004). 深海魚で代表される巨大な口、鋭い歯、長い鰭条と先端の発光器、突出した眼球、奇異な体形はいかに捕食に要するエネルギーを最小化し、得られるエネルギーを最大化するために適応した結果と理解される (Herring 2002).

これらの結果から、甲殻類、魚類マイクロネクトンで観察された MDO の増加に伴う単位湿重量あたりの酸素消費速度 (WMMR) の低下に対しては、彼らの体筋肉の退化による遊泳能力の低下が大きく関与していることが容易に想像される。3. で述べたように、体の窒素量は蛋白量に比例しており、蛋白は体筋肉を構成していることから、体筋肉退化の影響は酸素消費速度を単位窒素量あたりで表現することによって除外することができる。この体筋肉退化の影響と体重の相違の影響を取り除いた AMR-MDO 関係から、相関係数は若干減少するものの、依然 MDO の増加に伴う AMR の減少パターンは有意であった (Figs. 1, 2). この結果は、甲殻類、魚類マイクロネクトンで観察された MDO の増加に伴う酸素消費速度の減少は単純に体筋肉の退化だけでは説明できないことを示唆する。

6. 深海生物モデルとしての真洞窟生物

深海生物の代謝活性・体化学組成と環境要因との関係を解析する上で、石灰洞窟内にのみ生息する真洞窟生物 (troglobites) との比較研究は興味深い。なぜなら、暗黒、低温、乏しい食物供給、安定した環境は深海も洞窟も共通するが、水圧、酸素濃度、捕食者については両環境で大きく異なり (洞窟では常圧、酸素飽和、大型捕食者欠如)、比較研究によってこれら三つの環境要因の代謝活性・体化学組成への影響が評価できると期待されるからである。真洞窟生物として知られるドウクツギョ科魚類は、北アメリカの石灰洞窟内の地下水の流れに棲み、体長は 9 cm を超えず、眼は小さく退化または痕跡的であり、測定された酸素消費速度 (湿重量 5 g, 水温 5°C に標準化) は海洋表層性魚類マイクロネクトンのそれよりも遥かに低く、深層性マイクロネクトンのそれに相当する (Poulsen & While 1969, Poulsen 2001). 洞窟内でドウクツギョ科魚類の捕食者は存在せず、彼らは人為的に刺激を与えても殆ど逃避行動を示さない。体化学組成で

は、蛋白含量は表層性魚類マイクロネクトンのそれよりも低い深層性魚類マイクロネクトン魚類よりも高い。海洋深層での流れは軽微であるが、洞窟内では時々洪水が発生する。したがって、ドウクツギョ科魚類の中位の蛋白含量 (遊泳に必要な筋肉) は洪水に流されない遊泳力を確保するための適応と Poulsen (2001) は考えている。深海魚でも流れが強い海山 (seamount) 周辺に生息する種の体の蛋白含量が同じ水深に生息する底生魚類よりも高いことが知られている (Koslow 1997). このように、深海魚類マイクロネクトンとドウクツギョの代謝活性と体化学組成には類似点があり、それらの要因として水圧や酸素濃度は関与していないことが示唆されるが、両生態系には以下のような根本的な違いがある。

魚類の種分化の観点から、洞窟生態系は深海生態系に比べて時空間スケールで比べ物にならない位小さく、捕食者が欠如していることから種分化が促進されなかったと推察される。洞窟は中緯度に存在する最も古いものでも 100~300 万年程度しか経っていないが (Poulsen 2001) 深海の低水温は今日まで 5 千万年、生命維持に不可欠な酸素濃度は 9 千万年前から存在している (Childress 1995). この時空間スケールの違いも、生物種多様性がなぜ洞窟で低く深海で高いかの理由である。ドウクツギョに見られる眼の退化・消失や体色の退色 (白またはピンク) など深海魚に見られない特徴は、洞窟内では進化の方向が逆向きに働いた (退行進化) と考えられる (Parker 2003). 洞窟水生生物の代謝活性についての知見は現在のところ淡水魚類に限られているが、多様な動物プランクトンを含む海産無脊椎動物の出現がバーミューダの洞窟で報告されており (Sket & Iliffe 1980), 今後これらの洞窟性動物プランクトンの代謝活性の研究が進めば、深海動物プランクトンとの比較が可能となろう。

7. ベントスの代謝活性は生息深度に影響されない?

近年、海洋の中・深層のあちこちで熱水噴出口が発見されている。熱水噴出口付近の環境は周辺の深海環境に比べて暗黒、水圧では同じであるが、その存在の不安定さ (熱水噴出の停止などにより寿命は数年~数 10 年程度; Miller 2004), 高温、化学合成細菌による活発な有機物生産 (豊富な食物供給) とそれに依存する独特な生物群集 (ベントス) で決定的に異なる。この熱水噴出口周辺に群生するカニ、二枚貝、ハオリムシ、タコの酸素消費速度と浅海に生息するそれぞれ類似動物群の酸素消費速度 (WMMR) を同一水温で直接比較したところ有意な差は見られず、唯一異なる環境条件である生息水深の影響は検出されなかった (Childress & Mickel 1985,

Seibel & Childress 2000).

カリフォルニア沖の様々な水深(150~2,000 m)の海底に生息する11種の十脚類の酸素消費速度(WMMR)は水温に影響されるが、生息深度とは無関係であった(Childress et al. 1990). これと同じ結果は、南カリフォルニア沖の水深1,300 mの海底で潜水艇を使って現場水深で密閉容器に捕集し測定したクモヒトデとナマコの酸素消費速度についても報告されている(Smith 1983). 水深1,920~4,420 m(水温1~2℃)の海底から捕獲・回収された端脚類6種の常圧下で測定された酸素消費速度は浅海域の同様な水温に生息する端脚類のそれと有意に異ならなかった(Treude et al. 2002). このように、これまでのベントスの代謝活性—生息深度に関する研究結果では、プランクトン・マイクロネクトンと異なり、生息深度の影響は認められていない。しかし、これまでのベントスの酸素消費速度の比較は湿重量あたり(WMMR)であり、今後窒素単位(AMR)での再吟味が必要である。

深海の近底層(benthopelagic)ネクトンの代謝活性は、隣接して生息するベントスのそれと異なり、水深の影響を受けることが報告されている。潜水艇を使った現場水深での実験で、水深1,000~3,600 mの近底層で捕獲、測定したヨコエソ科、ソコダラ科、ヌタウナギ科魚類4種の酸素消費速度(WMMR)は、表層に生息する類似種のそれよりも低く、Table 2で示した中・深層性魚類マイクロネクトンのそれに近かった(Smith & Hessler 1974, Smith 1978, Smith & Laver 1981). 有人潜水艇を用いた深海生物の現場実験はこれまでの船上実験などに比べて、実験生物に与える人為操作の影響を最小限に抑えることができる利点を有するが、潜水艇の調達に多大の費用、時間、リスクがかかるのが欠点である。この欠点を改善する目的でBailey et al. (2002)は最大水深6,000 mまで作動可能な近底層魚介類の行動撮影カメラと酸素消費速度測定装置を搭載した自動沈下—設置—回収システム(autonomous lander vehicle)を開発した。このシステムを水深4,000 mに設置して、Bailey et al. (2002, 2005)はヨロイダラ(*Coryphaenoides armatus*)やトゲヒオドシエビ(*Acantheephyra eximia*)の酸素消費速度(WMMR)を測定したところ、Smithらの一連の結果と同様、表層性の類似種のそれに比べて有意に低かった。

8. 視覚相互作用仮説(Visual Interactions Hypothesis)の台頭

生息深度の増加に伴う代謝活性の変化になぜ大型動物

プランクトン・マイクロネクトンとベントスで違いがあるのか?この疑問に対する一つの回答として、Childress & Mickel (1985)は視覚相互作用仮説を提唱した。この仮説によると、海底に棲むベントスは捕食者に対して隠れる遮蔽物(岩石の陰、砂泥の中など)があるのに対して水柱に棲む大型プランクトン・マイクロネクトンはそれがない。したがって機能的(=解像力を有する)な眼を有するアミ類、オキアミ類、十脚類、魚類、頭足類などは、明るい表層では彼らの餌生物や捕食者であるネクトン(中・大型魚介類)の存在を遠くから感知し、より素早く泳いで捕捉・逃避できる(=高い代謝活性を伴う)種が進化の過程で選択された。一方、光が僅かかまたは全く届かない中・深層では餌生物は見えず、捕食者の捕食圧は激減するため、表層とは異なって強力な遊泳力は進化の過程で選択圧として働かなかった。実際、暗黒の深海では視覚よりも生物の発する化学物質や遊泳の際に生ずる海水の振動などの刺激受容が捕食-被食関係の主役であり生物間の相互認識距離が急速に短縮するため強力な遊泳力は必要なかったと思われる。

視覚相互作用仮説と機能的な眼を持たない中型動物プランクトンとの関係はどうか? 海洋動物プランクトンとして数量的に最も優占するカイアシ類に加えて毛顎類や水母類、貝虫類は機能的な眼を持たない。前述の*Cephalophanes*属カイアシ類、*Gigantocypris*属貝虫類は巨大なパラボラ眼を有するがこれは深海の微弱な光の検出に特化したもので解像能力はないと思われる(Nishida et al. 2002, Herring 2002). 刺激受容器の一つとして、視覚は他の触覚、聴覚、嗅・味覚と異なりその進化が時間経過にともない段階的に進行するのではなく、「見えない」状態から「見える」状態に飛躍的に進化する点で大きく異なる(Parker 2003). したがって、視覚相互作用仮説によれば機能的な眼を持たない動物プランクトンの代謝活性・体化学組成いずれも生息深度に影響されないことになる。ChildressとThuesenは機能的な眼をもたないカイアシ類30余種(Thuesen et al. 1998)、毛顎類11~17種(Thuesen & Childress 1993a)、水母類19種(Thuesen & Childress 1994)の代謝活性について精力的な調査を行い、これらの動物群の酸素消費速度(単位湿重量あたり)、中間代謝酵素活性(CS, LDH, PK など、いずれも単位湿重量あたり)はどちらも最小出現深度(MDO; <1,400 m、実際の採集深度は<2,000 m)に関係なく一定であったと報告している(Table 2). ただし、体化学組成については報告がないため、カイアシ類を除いて(Table 2)彼らの酸素消費速度を窒素単位のAMRに換算することができない。

このように、動物プランクトンのなかでも機能的な眼を備えるアミ類、オキアミ類、十脚類、魚類、頭足類、眼を持たないカイアシ類、毛類類、水母類などについて観察された生息深度-代謝活性関係の相違は視覚相互作用仮説で全て矛盾なく説明できる (Childress 1995)。

9. カイアシ類についての再検証

海洋の中・深層における物質循環解明の一環として、動物プランクトン群集やその中で最も重要なカイアシ類個体群の総酸素消費速度を推定する場合、上述の視覚相互作用仮説を採用すれば既存の表層性動物プランクトン混合動物群 (Ikeda 1985) やその中の主要分類群であるカイアシ類 (Ikeda et al. 2001) の体重と生息水温を独立変数としたグローバルモデルがそのまま適用できることを意味する。機能的な眼を持たない動物プランクトンを対象とした Thuesen, Childress の研究は主として中層に酸素極小層がよく発達しているカリフォルニア沖を中心に行われたものであるが、その結果が同じ中・深層でも水温、酸素濃度などが異なる他の海域でも適用できるかどうか検証する必要がある (Ikeda et al. 2006b)。

西部北太平洋に位置する親潮域の中・深層はカリフォルニア沖に比べてより低水温、中程度の酸素極小層の発達で特徴づけられる (Favorite et al. 1976)。Ikeda et al. (2006b) は親潮域の中層 (500~1,000 m)、上部深層 (1,000~2,000 m)、下部深層 (2,000~3,000 m) の3層から採集された合計 50 種以上のカイアシ類の酸素消費速度 (単位体窒素あたり) を測定し、標準化した水温

(1°C)、体サイズ (1 mg 窒素) で比較したところ、中層の結果が上部・下部深層のそれよりも有意に高い (1.4 倍) ことを見出した (Fig. 3A)。同時に測定された ETS 活性から、実験個体の生理状態を判定すると ETS:R 比は 3 採集層を通して理論値 (2; Owens & King 1975) に近く、全採集層を通して実験個体が採集ストレスを受けた徴候は見いだせなかった (Fig. 4C に 3,000~5,000 m 採集資料を加えて表示)。この親潮域の 500~3,000 m から採集したカイアシ類の酸素消費速度は同程度の低温環境である南極・北極海の表層に生息するカイアシ類のその 1/3~1/2 であった (Fig. 3A)。すなわち、Thuesen et al. (1998) の結果と異なり、カイアシ類の酸素消費速度は採集深度の増加とともに急速に減少することになる。

Ikeda et al. (2006b) のカイアシ類の代謝活性-深度関係解析は、Thuesen et al. (1998) を含む Childress, Torres, Seibel ら一連の研究が種固有の MDO (カイアシ類だけ各種の深度分布資料が不足のため最小採集深度 [MCD: Minimum Capture Depth] を使用) をもつ“種”間の比較であるのに対して、予め段階的に設定した水深層 (例えば中層 500~1,000 m では 750 m のように、解析ではその中央値を使用した) で採集された“個体”間の比較である。したがって、Thuessen et al. の資料は種-代謝活性-MDO が 1 セットの species-structured data であり、Ikeda et al. の資料は体重 (mg 窒素)-代謝活性-採集深度が 1 セットの size-structured data である。両者の大きな違いは同一種でも採集深度や发育ステージ (copepodid stage)、性が異なればそれぞれ独立

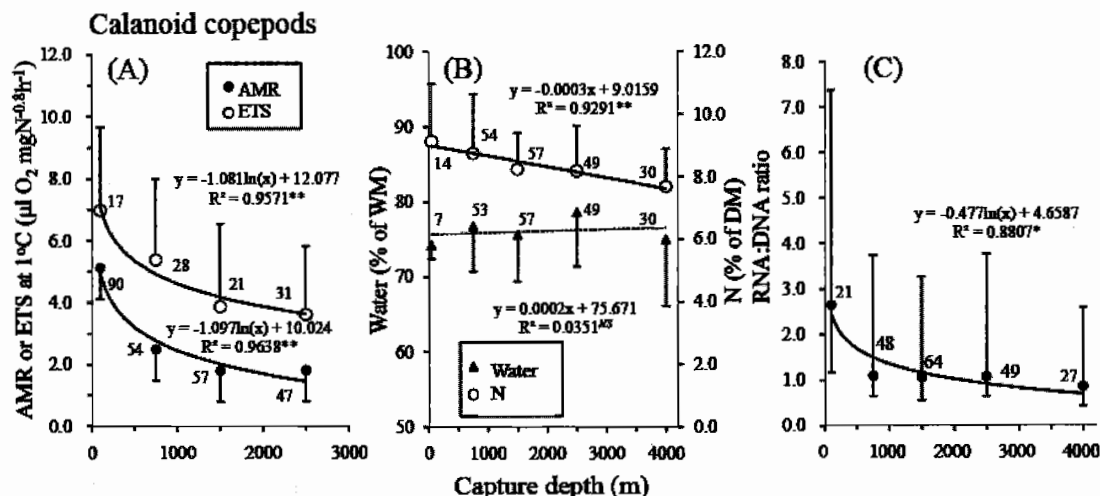


Fig. 3. Relationships between capture depth and (A) N-based adjusted metabolic rates (AMR) and electron transfer activity (ETS) both at 1°C (from Ikeda et al. 2006b, Ikeda unpublished data), (B) water content and N composition from Ikeda et al. (2006a), and (C) RNA:DNA ratios for calanoid copepods (Ikeda et al. 2007b). Symbols, error bars, and associated numerals represent means, 1SD intervals (means+1SD, means-1SD or means±1SD), and number of data, respectively.

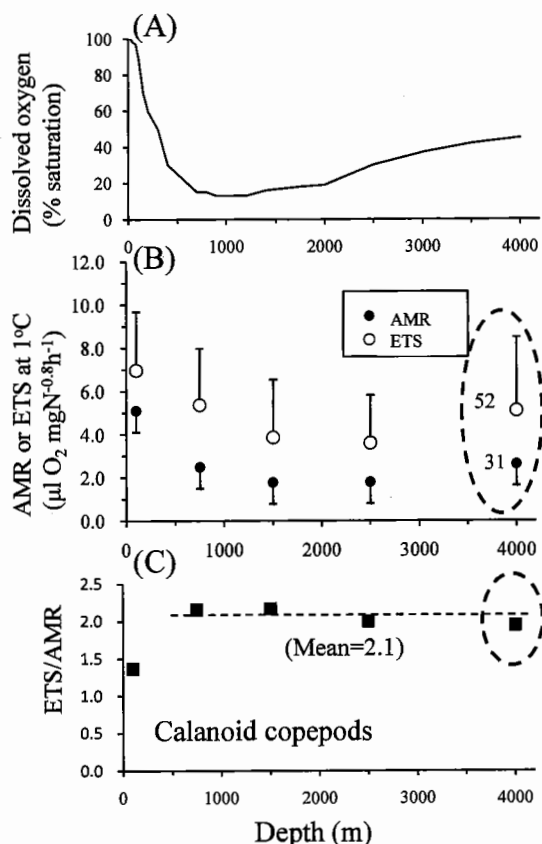


Fig. 4. (A) Vertical profile of dissolved oxygen in the Oyashio region, (B) relationships between capture depth and N-based adjusted metabolic rates (AMR) and electron transfer activities (ETS) at 1°C of calanoid copepods (the same data in Fig. 3A plus the 4,000 m data), and (C) ETS/AMR ratios calculated from respective means in (B). Note that both AMR and ETS recover at 4,000 m depth (circled by hatched line) yet maintaining near constant ETS/AMR ratios (2.1) close to the theoretical value (2.0) (the anomalous epipelagic ratio is due to a combination of mean AMR from Arctic/Antarctic copepods and mean ETS of those from Oyashio region, cf. Ikeda et al. 2006b). Symbols, error bars, and associated numerals represent means, 1SD intervals (means+1SD or means-1SD), and number of data, respectively.

のデータセットとして size-structured data では扱うが species-structured data ではまとめられて単一データセットとなる。このため size-structured data を用いた採集深度-酸素消費速度（窒素単位の AMR）の解析では、採集深度毎の发育ステージや性などの組成の違いがノイズとなるため、これらの属性に食性（肉食，デトリタス食，懸濁物食）を独立変数として酸素消費速度（AMR）（＝従属変数）への影響を同時にステップワイズ多重回帰分析 (Sokal & Rolf 1995) で検定し酸素消費速度-採集深度の負関係が有意であることを確認している。

論理的に、機能的な眼を持たないカイアシ類の代謝活性が彼らの生息深度と無関係であれば、これらの定義や解析方法の違いにかかわらず同じ結論が得られる筈であるがそうならなかったことは上述の通りである。Thuessen et al. (1998) の中・深層性カイアシ類の湿重量単位の酸素消費速度を窒素単位の換算して、Ikeda et al. (2006b) の結果と比べると有意な差はみられないので (Table 2, Mann-Witney U-test, $p > 0.29$), 両者の結論の相違は Thuessen et al. の解析に用いた表層性カイアシ類の酸素消費速度（自らの資料ではなく他の研究者からの引用）が異常に低かったためと推測される (Ikeda et al. 2006b).

ここで、北太平洋亜寒帯域の中・深層に大量に出現する大型カイアシ類の *Neocalanus* 属が Thuessen et al. (1998), Ikeda et al. (2006b) のいずれの研究にも含まれていない理由を述べておく。 *Neocalanus* 属は生活史を通して大規模な鉛直移動（個体発生的鉛直移動）を行い、その範囲は活発に摂餌と成長を行う表層から休眠・成熟・産卵を行う中・深層に及ぶ（小針・池田 2000）。休眠中の個体は大量の脂質を体に蓄積し、代謝活性は同じ水深に生息する中・深層性種に比べ 1/2 ないし 1/3 と低い。成体雄雌は休眠期に引き続いて摂餌は行わないが、彼らの代謝活性は同じ水深に生息する中・深層性種と同程度に回復することが報告されている (Ikeda et al. 2004)。 *Neocalanus* 属のように生活史を通して表層-深層に移動・分布する動物プランクトンをロシア研究者は“広層性 (eurybathic)” 種と呼んでいる (Zenkevitch 1963)。

10. 新たな“捕食淘汰 (Predation-Mediated Selection)” 仮説

機能的な眼をもたないカイアシ類の酸素消費速度が採集深度の増加に伴い減少すると報じた Ikeda et al. (2006b) の結果は視覚相互作用仮説では説明できない。 Ikeda et al. (2006b) の捕食淘汰仮説 (predation-mediated selection hypothesis) は、動物プランクトン・マイクロネクトンに対する捕食圧は明るい表層で最大であり、そこでは視覚の有無に関わらず捕食逃避のため遊泳力のある（代謝活性の高い）種が進化の過程で選択されるとする点で視覚相互作用仮説と異なる。深度の増大に伴う光の減衰とともに視覚捕食者による動物プランクトンへの捕食圧減少するため、深層では逃避のための活発な遊泳力は選択圧とはならない。食物の乏しい中・深層環境では代謝活性を低くして、時々得られる食物の有効利用に向けた生活スタイルが種個体群維持に有

利なのであろう。この捕食淘汰仮説に関連して、親潮域の表層、中層、上部深層、下部深層、超深層から採集されたカイアシ類69種について体化学成分（水分、炭素、窒素、灰分）とエネルギー含量を測定したところ、窒素（単位乾重量あたり）のみが深度の増加とともに有意に減少し（Fig. 3B）、他の成分では採集深度との明瞭な関係は見られなかった（Ikeda et al. 2006a）。窒素は主としてタンパク質（筋肉）由来であることから（Ventura 2006）、深層に生息するカイアシ類は個体レベルにおいて筋肉量が少なくかつ筋肉あたりの酸素消費速度を低下させていることになり（Fig. 3A）、これは機能的な眼を有する中・深層性アミ類、オキアミ類、十脚類、端脚類、等脚類の結果と同じである（Fig. 1, Table 2）。

また、捕食淘汰仮説は眼を有しない多様な動物プランクトンの中でも視覚捕食者に見つかりにくい小型のものや体が透明なものでは活発な遊泳力（＝高い代謝活性）は明るい表層においても重要な選択圧にはならなかった可能性がある。すなわち、体が小型のものや透明なものでは視覚捕食者に見つかりにくく、そのため代謝活性も体筋肉量もともと低く、生息深度が増加しても Fig. 3B に示したカラヌス目カイアシ類ほど明確に低下しないと推察される。ポエキロストム目オンケア科カイアシ類は全海洋の中・深層に広く分布する小型の動物プランクトンである（多くは体長<1 mm）。Nishibe & Ikeda (2008) は親潮域に生息するオンケア科カイアシ類4種のうち表層種（*Triconia borealis*）と中層種（*Triconia canadensis*, *Oncaea grossa*, *O. parila*）の酸素消費速度と体化学組成を測定したところ、いずれも生息深度による相違は見られなかった。しかし、同海域の中層に生息する中型カラヌス目カイアシ類（Ikeda et al. 2006a）に比べて、これら4種の窒素含量は乾重量の7～10%で同程度であったが、酸素消費速度（窒素単位のAMR）は0.2～0.4倍でかなり低かった。機能的な眼をもたない水母類や毛顎類の酸素消費速度は視覚相互作用仮説からは生息深度と無関係とされているが（8参照）、捕食淘汰仮説からは生息深度と関係があることが予測されるものの彼らの体が透明なことからカイアシ類（Fig. 3A）ほど顕著ではないかも知れない。

11. 深海動物プランクトンの蛋白合成活性

野外の魚類稚仔や動物プランクトンの栄養状態や成長（＝蛋白合成活性）の指標として核酸比（RNA:DNA）が近年用いられるようになった（Buckley 1984, Wagner et al. 1998）。遺伝情報の担い手であるデオキシリボ核酸（DNA）は細胞の核に含まれ、細胞あたりのDNA量は栄

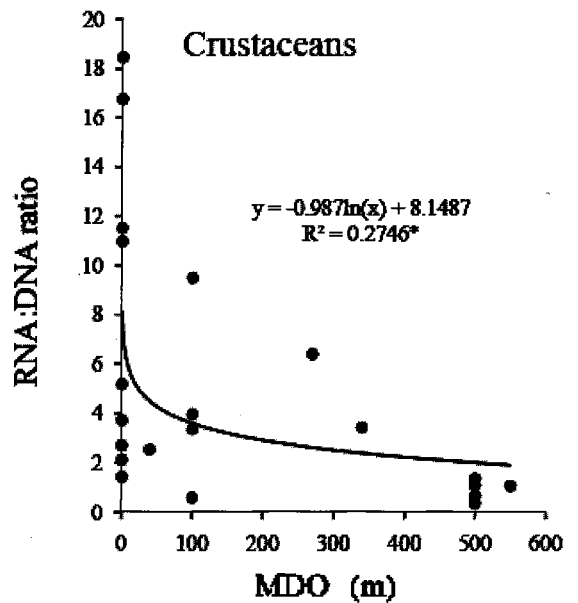


Fig. 5. Relationship between minimum depth of occurrence (MDO) and RNA:DNA ratios for micronektonic crustaceans in the Antarctic waters (data from Donnelly et al. 2004).

養状態や成長に関係なく一定である。リボ核酸（RNA）はDNAの遺伝情報を細胞質中に伝え、蛋白合成に関与しているためRNA:DNA比は活発に成長している生物ほど高いことが予想される。成長に必要な有機物合成のうち蛋白合成は最もエネルギーを必要とすることから（Thor 2000）、酸素消費速度の低下は成長速度の減少を意味する。そうであれば、視覚相互作用仮説の予想に反して生息深度の増加に伴って低下するカイアシ類の酸素消費速度（AMR）はRNA:DNA比からも検証できるはずである。この考えに沿って、Ikeda et al. (2007b) は西部北太平洋亜寒帯域の表層、中層、深層、超深層から採集された合計80種のカイアシ類について調査したところ、彼らのRNA:DNA比は表層から中層にかけて大きく減少、その後中層—超深層にかけて低い値で推移していた（Fig. 3C）。RNA:DNA比は採集深度だけではなく分析に供したカイアシ類の发育段階・雄雌、食性、体サイズ（＝蛋白量）などによっても変化する可能性があるため、これらの要因を全て独立変数としRNA:DNA比を従属変数としたステップワイズ多重回帰分析（Sokal & Rolf 1995）で検定したところ、採集深度の増加に伴いRNA:DNA比が段階的に減少することが確認された（Ikeda et al. 2007b）。このRNA:DNA比の結果は、同じ西部北太平洋亜寒帯域のカイアシ類で観察された採集深度の増加に伴う体窒素単位のAMRの減少（Ikeda et al. 2006b）を支持すると同時に、乾重量当たりの体窒素

含量の減少 (Ikeda et al. 2006a) と合わせて、より深海に生息するカイアシ類ほど遊泳力 (=体筋肉)、代謝活性、成長能力など生活活性全般が低下していることを示す。

機能的な眼を有する甲殻類マイクロネクトンの AMR-MDO 関係については既に述べたが (Fig. 1), 南極海の表層-深層に生息する端脚類 13 種、十脚類 4 種、オキアミ類 3 種、等脚類 1 種、アミ類 3 種、貝虫類 1 種について RNA:DNA 比-MDO 関係が Donnelly et al. (2004) によって報告されている (Fig. 4)。表層種で大きな変動があるものの MDO の増加に伴い RNA:DNA 比は低い値のみとなり、全体として RNA:DNA 比と MDO の間には有意な負関係がみられ、この結果は上述のカイアシ類の結果と同一である。すなわち、機能的な眼の有無にかかわらずこれらの甲殻類の蛋白合成能は生息深度の増加に伴って減少する。

深海性動物プランクトンやマイクロネクトンの生活史や成長パターンに関する知識は現在極めて限られている (Mauchline 1991 の総説を参照)。Mauchline (1991) は生息水温があまり変わらない高緯度海域の表層性、中・深層性甲殻類、魚類マイクロネクトン各種について報告されている最大体長-寿命資料から成長速度 (=最大体長/寿命) を見積もった結果、生息深度による相違がないことを見出した。より食物供給の少ない中・深層環境でそこに生息する種が表層種と同程度の成長を可能にしている理由として以下の二つを挙げている; (1) 表層種では冬期に成長が鈍化・停止するが中・深層種では四季を通して成長する、(2) 表層種の一生を通じた成長パターンは年齢の進行に伴い減衰する曲線であるが中・深層種では年齢の進行に伴う減衰が見られず直線となる。この Mauchline の結論は、上記の RNA:DNA 比から推定された結論と一致しない。しかし、体長に基づく成長速度と蛋白に基づく成長速度 (RNA:DNA 比) の比較には体長-体重-蛋白量関係の違いを考慮する必要がある。既に魚類、甲殻類マイクロネクトンで明らかにされているように、単位湿重量あたりまたは単位乾重量あたりの蛋白量は生息深度 (または MDO) の増加とともに減少する (Figs. 2, 3)。したがって、表層、中・深層種の成長速度は体長で表現した場合は同じであっても、蛋白量に換算すれば表層種に比べて中・深層種で低くなると思われる。

12. カイアシ類のグローバル・バシメトリック (global-bathymetric) モデル

世界海洋の表層に生息する動物プランクトンの代謝活

性 (Y: 酸素消費速度, アンモニア排泄速度, 磷排泄速度) の変動の 84~96% は体重 (X_1) と生息水温 (X_2) の変動によるもので (Ikeda 1985), Y を従属変数とし, X_1 , X_2 を独立変数として得られた重回帰式をグローバルモデルと呼ぶ (酸素消費速度のグローバルモデルを Table 1 に示す)。カイアシ類のグローバル・バシメトリックモデル (Ikeda et al. 2007a) は、表層種についてはこのグローバルモデルに使われた資料に未発表資料を加え、それに Ikeda et al. (2006b) の親潮域の中・深層 (500~3,000 m) 種の資料 (Fig. 3A), 新たに得た親潮域の超深層 (3,000~5,000 m) 種の資料 (Fig. 4B) を統合したものである (合計 108 種)。Fig. 4B で注目すべき点は、表層から下部深層にかけて減少傾向であった AMR, ETS が超深層で増加傾向へ転じたことで、これは酸素飽和度のパターンと概略一致する (Fig. 4A)。ETS/AMR 比は中層-超深層を通して一定で理論値 (2) に近いことから、この超深層の資料が異常とは考えられない。この超深層での結果から、独立変数として上述の X_1 , X_2 に新たに採集 (=出現) 深度 (X_3), 酸素飽和度 (X_4) を加え重回帰分析したところ、すべての独立変数が有意であり ($p < 0.05$), Y の変動の 72~80% を説明することができた (Table 1)。ここでは、カイアシ類以外の中・深層性動物プランクトンの酸素消費速度の実測値に対して、上記のグローバルモデルとグローバル・バシメトリックモデルからの予測値を比較することによって採集深度とそれに付随する酸素飽和度の効果を評価してみた。

本解析に用いた酸素消費速度の実測値は、親潮域の水深 750~4,000 m で採集された水母 2 種、貝虫類 2 種、アミ類 1 種、端脚類 2 種、オキアミ類 2 種、十脚類 2 種、コノハエビ 1 種、毛顎類 6 種ですべて著者の未発表資料である (Table 4)。オキアミ類 *Bentheuphausia amblyops* については 1 測定値しかなく、確認のため Torres & Childress (1985) が報告したカリフォルニア沖での同種の測定値も参照した。これらの動物群のなかで機能的な眼をもたないのは、水母類、貝虫類、毛顎類である。全種を通して、体重は 0.072~3.75 mg N, 実測酸素消費速度は 0.13~8.73 $\mu\text{l O}_2 \text{ individual}^{-1} \text{ h}^{-1}$ の範囲にあった。実測値: 予測値比でみると、機能的な眼をもつアミ類、端脚類、十脚類、コノハエビでは、実測値はグローバルモデルからの予測値よりもグローバル・バシメトリックモデルからの予測値に近く、機能的な眼を持たない水母類、貝虫類、毛顎類においても同様であった。全体として、グローバルモデルの予測値は常に過大 (実測値の 1.6~9.0 倍, 平均: 4.6 倍) であり、グローバル・バシメトリックモデルの予測値のほうが実測値に近かつ

Table 4. Observed oxygen consumption rates (R_{obs} , Ikeda, unpublished data) of zooplankton captured from mesopelagic, bathypelagic or abyssopelagic zone of the western subarctic Pacific Ocean, as compared with the rates predicted from Global Model ($R_{\text{pred 1}}$; Ikeda 1985) and Global-bathymetric Model ($R_{\text{pred 2}}$; Ikeda et al. 2007a). Note that $R_{\text{pred 1}}$ for animal taxa which lack image-forming eyes (boldface values) are consistently overestimated. Means $\pm$ SD.

Animal taxa	Image-forming eye A: absent P: present	Species	Capture depth (m)	O ₂ saturation	Expt. temp. (°C)	n	Body mass (mgN)	R_{obs} ($\mu\text{l O}_2 \text{ indiv}^{-1} \text{ h}^{-1}$)	$R_{\text{pred 1}}$ ($\mu\text{l O}_2 \text{ indiv}^{-1} \text{ h}^{-1}$)	$R_{\text{pred 2}}$ ($\mu\text{l O}_2 \text{ indiv}^{-1} \text{ h}^{-1}$)	$R_{\text{pred 1}}/R_{\text{obs}}$	$R_{\text{pred 2}}/R_{\text{obs}}$
Medusae	A	<i>Crossota</i> sp.	750	0.13	3	9	0.22 $\pm$ 0.29	0.46 $\pm$ 0.43	1.90	0.67	4.08	1.44
		<i>Pantachogon</i> sp.	1,500	0.20	2	3	2.48 $\pm$ 0.79	3.58 $\pm$ 2.55	14.65	4.46	4.09	1.25
Ostracods	A	<i>Conchoacia haddoni</i>	1,500	0.20	2	2	0.072 $\pm$ 0.016	0.29 $\pm$ 0.00	0.68	0.25	2.39	0.88
		<i>Concoecissa ametera</i>	2,500	0.32	1.5	9	0.21 $\pm$ 0.04	0.61 $\pm$ 0.27	1.68	0.60	2.77	0.99
Mysids	P	<i>Eucopia</i> spp.	1,000	0.17	3	18	2.84 $\pm$ 2.72	2.96 $\pm$ 2.23	16.53	5.08	5.59	1.72
Amphipods	P	<i>Lanceola loveni</i>	1,500	0.20	2	4	0.49 $\pm$ 0.32	0.63 $\pm$ 0.52	3.56	1.18	5.60	1.86
		<i>Phronima sedentaria</i>	750	0.13	3	3	0.43 $\pm$ 0.52	1.44 $\pm$ 1.67	3.34	1.14	2.32	0.79
Euphausiids	P	<i>Euphausiid calyptopis</i>	4,000	0.45	1.5	2	0.26 $\pm$ 0.03	0.33 $\pm$ 0.01	1.98	0.72	6.08	2.22
		<i>Tessabrachion aculatus</i>	750	0.13	3	2	0.95 $\pm$ 0.02	4.07 $\pm$ 0.62	6.59	2.15	1.62	0.53
		<i>Bentheuphausia amblyops</i>	4,000	0.45	1.5	1	3.75	8.73	19.31	6.10	2.21	0.70
		<i>Bentheuphausia amblyops</i> *	1,000	0.10	3.5	16	2.65	6.41 $\pm$ 0.67	16.32	4.84	2.61	0.78
Decapods	P	<i>Hymenodora frontalis</i>	1,500	0.20	2	3	1.46 $\pm$ 0.85	2.17 $\pm$ 0.36	9.50	2.98	4.37	1.37
		<i>Acanthophyla quadrispinosa</i>	1,000	0.17	2.5	2	1.54 $\pm$ 1.96	2.88 $\pm$ 3.31	9.65	3.06	3.35	1.06
Leptostracans	P	<i>Nebaliopsis typica</i>	2,500	0.32	1.5	2	0.29 $\pm$ 0.31	0.57 $\pm$ 0.44	2.27	0.80	3.97	1.40
Chaetognaths	A	<i>Caecosagitta macrocephala</i>	1,500	0.20	2	3	0.66 $\pm$ 0.53	0.70 $\pm$ 0.68	4.55	1.49	6.50	2.13
		<i>Pseudosagitta scrippsae</i>	750	0.13	3	7	0.83 $\pm$ 0.18	1.15 $\pm$ 0.28	5.89	1.94	5.12	1.68
		<i>Solidosagitta zetesios</i>	1,500	0.20	2	7	0.93 $\pm$ 0.26	1.18 $\pm$ 0.49	6.09	1.96	5.16	1.66
		<i>Eukrohnia bathypalagica</i>	750	0.13	3	16	0.13 $\pm$ 0.02	0.15 $\pm$ 0.06	1.22	0.44	8.12	2.95
		<i>Eukrohnia fowleri</i>	2,500	0.32	1.5	32	0.68 $\pm$ 0.29	0.50 $\pm$ 0.21	4.52	1.52	9.04	3.03
		<i>Eukrohnia hamata</i>	750	0.13	3	5	0.10 $\pm$ 0.02	0.13 $\pm$ 0.04	0.97	0.36	7.49	2.76
Grand mean											4.62	1.56

* Data from Torres & Childress (1985) (110–70 rate at 3.5°C in their Table 3, assuming DM of specimens of 41.65 mg).

た(実測値の0.7~3.0倍, 平均1.6倍). この結果は, 水母類や毛顎類の酸素消費速度は“最小出現深度(MDO)とは無関係”とする視覚相互作用仮説(8参照)を支持する Thuesen, Childress らの実験結果と一致せず, 機能的な眼の有無にかかわらず酸素消費速度は生息深度の増加とともに減少する捕食淘汰仮説(10参照)を支持するように見える. なお, グローバル・バシメトリックモデルにおいて, 捕食淘汰仮説に対応している独立変数は採集(=出現)深度(X_3)である.

13. 問題点と今後の展望

深海性動物プランクトンの代謝活性研究は Childress, Torres, Thuessen, Seibel らの魚類, 甲殻類, 頭足類マイクロネクトンの研究の延長として発展したといえるだろう. 視覚相互作用仮説は, これら多岐にわたる分類群の湿重量あたりの酸素消費速度(WMMR)と最小出現深度(MDO)の相関解析から導かれたものであり, 機能的な眼を有する魚類, 甲殻類, 頭足類マイクロネクトンではMDOの増加に伴いWMMRが低下する(同時に魚類, 頭足類では体成分中の水分が増加し, 甲殻類では窒素含量が減少する). そして機能的な眼を持たないカイアシ類, 毛顎類, 水母類などの動物プランクトンではWMMR-MDO間に有意な相関は見られないとされている(Table 3). 一方, Ikeda et al. (2006)の捕食淘汰仮説は, 同一水温, 同一体サイズに標準化した酸素消費速度(AMR)と採集(=出現)深度の相関関係より導かれたもので, 機能的な眼を有する魚類, 甲殻類マイクロネクトン(Figs. 1, 2), 有しないカイアシ類(Fig. 3)に関係なく出現深度の増大に伴い低下する. そして, 水深500~2,000 mにおけるこれら動物群のAMRは2~3 ($\mu\text{l O}_2 \text{ mg N}^{-0.8} \text{ h}^{-1}, 1^\circ\text{C}$)の狭い範囲に収まる(Table 2). 両仮説の妥当性の判定には, 今後深海性動物プランクトンの代謝活性と体化学組成についてさらなる資料の蓄積が必要であることは論をまたない. 特に深海性多毛類やヒモムシについては Thuesen & Childress (1993b)の断片的な資料があるのみであり, 深海性尾虫類などについては未だ資料がない.

ベントスは本稿の主題から外れるが, 彼らの代謝活性(WMMR)-生息深度関係の欠如は視覚相互作用仮説を支える一つの柱である(7参照). しかしながら深海ベントスの種多様性に比較して代謝活性の研究例が少なく(Mahaut et al. 1995), 今後窒素単位のAMRを用いて代謝活性-生息深度関係の検証を重ねる必要がある.

グローバルな視点で世界の中・深層の海洋環境を見た場合, 同じ中・深層でも水温, 塩分, 酸素濃度などは深

層大循環を反映して地理的に大きく異なる(NODC homepage <http://www.nodc.noaa.gov/> 参照). これまで深海性動物プランクトンの代謝活性の研究が実施された海域はカリフォルニア沖, 西部亜寒帯北太平洋, 南極海, メキシコ湾などに限られている(Table 1). これらの海域間でも水深の増加に伴う水温や酸素濃度に海域差はある程度認められるが, より極端な深海環境-アラビア海, スールー海, 地中海のように水温の異常に高い海域や, 北極海のように酸素濃度が高い海域-に生息する動物プランクトンの代謝活性について資料を収集することが重要となろう. このような海域から収集した資料を総合することによって, 水深, 水温, 酸素濃度の環境パラメーター間の共変動によるノイズを小さくすると同時に各パラメーターの代謝活性への影響をより精度よく分離・定量化できる. この観点から, 上述のカイアシ類のグローバル・バシメトリックモデルでは一つの海域(西部北太平洋亜寒帯)の資料に基づいているため, 0~4,000 mの水深, 水温, 酸素濃度は互いに強く相関しており, モデルの信頼性を高めるには上記の異常な深海環境での代謝活性資料を総合した統計解析が必要である(Ikeda et al. 2007a).

謝 辞

本稿は, 日本学術振興会科学研究費補助金(14209001)による研究成果の一部である.

引用文献

- Aristegui, J., S. Agusti, J. J. Middelburg & C. M. Duarte 2005. Respiration in the mesopelagic and bathypelagic zones of the oceans, pp. 181-205. In *Respiration in aquatic ecosystems* (eds. Del Georgio, P. A. & P. J. Ieb Williams). Oxford Univ. Press, Oxford, 315 pp.
- Bailey, D. M., A. J. Jamieson, P. M. Bagley, M. A. Collins & I. G. Priede 2002. Measurement of in situ oxygen consumption of deep-sea fish using an autonomous lander vehicle. *Deep-Sea Res. I* **49**: 1519-1529.
- Bailey, D. M., P. M. Bagley, A. J. Jamieson, A. Cromarty, M. A. Collins, A. Tselepidis & I. G. Priede 2005. Life in a warm deep sea: routine activity and burst swimming performance of the shrimp *Acantheephyra eximia* in the abyssal Mediterranean. *Mar. Biol.* **146**: 1199-1206.
- Bailey, T. G. & B. H. Robison 1986. Food availability as a selective factor on the chemical compositions of midwater fishes in the eastern North Pacific. *Mar. Biol.* **91**: 131-141.
- Bailey, T. G., J. J. Torres, M. J. Youngbluth & G. P. Owen 1994. Effect of decompression on mesopelagic gelatinous zooplankton: a comparison of in situ and shipboard measurements of metabolism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **113**: 13-27.
- Bailey, T. G., M. J. Youngbluth & G. P. Owen 1995. Chemical composition and metabolic rates of gelatinous zooplank-

- ton from midwater and benthic boundary layer environments off Cape Hatteras, North Carolina, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **122**: 121-134.
- Belman, B. W. 1978. Respiration and the effects of pressure on the mesopelagic vertically migrating squid *Histioteuthis heteropsis*. *Limnol. Oceanogr.* **23**: 735-739.
- Buckley, L. J. 1984. RNA-DNA ratio: as index of larval fish growth in the sea. *Mar. Biol.* **80**: 291-298.
- Childress, J. J. 1968. Oxygen minimum layer: vertical distribution and respiration of the mysid *Gnathophausia ingens*. *Science* **160**: 1242-1243.
- Childress, J. J. 1971. Respiratory rate and depth of occurrence of midwater animals. *Limnol. Oceanogr.* **16**: 104-106.
- Childress, J. J. 1975. The respiratory rates of midwater crustaceans as a function of depth of occurrence and relation to the oxygen minimum layer off southern California. *Comp. Biochem. Physiol.* **50A**: 787-799.
- Childress, J. J. 1977. Effects of pressure, temperature and oxygen on the oxygen-consumption rate of the midwater copepod *Gausia princeps*. *Mar. Biol.* **39**: 19-24.
- Childress, J. J. 1995. Are there physiological and biochemical adaptations of metabolism in deep-sea animals? *Trends Ecol. Evol.* **10**: 30-36.
- Childress, J. J. & T. J. Mickel 1985. Metabolic rates of animals from the hydrothermal vents and other deep-sea habitats. *Bull. Biol. Soc. Wash.* **6**: 249-260.
- Childress, J. J. & M. Nygaard 1973. The chemical composition of midwater fishes as a function of depth of occurrence off southern California. *Deep-Sea Res.* **20**: 1093-1109.
- Childress, J. J. & M. Nygaard 1974. The chemical composition and relative buoyancy of midwater crustaceans as a function of depth off Southern California. *Mar. Biol.* **27**: 225-238.
- Childress, J. J. & M. H. Price 1978. Growth rate of the bathypelagic crustacean *Gnathophausia ingens* (Mysidacea: Lophogastridae). I. Dimensional growth and population structure. *Mar. Biol.* **50**: 47-62.
- Childress, J. J. & B. A. Seibel 1998. Life at stable low oxygen levels: adaptations of animals to oceanic oxygen minimum layers. *J. Exp. Biol.* **201**: 1223-1232.
- Childress, J. J. & G. N. Somero 1979. Depth related enzymic activities in muscle, brain and heart of deep-living pelagic marine teleosts. *Mar. Biol.* **52**: 273-283.
- Childress, J. J. & E. V. Thuesen 1993. Effects of hydrostatic pressure on metabolic rates of six species of deep-sea gelatinous zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **38**: 665-670.
- Childress, J. J., B. A. Seibel & E. V. Thuesen 2008. N-specific metabolic data are not relevant to the 'visual interactions' hypothesis concerning the depth-related declines in metabolic rates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **373**: 187-194.
- Childress, J. J., A. T. Barnes, L. B. Quetin & B. H. Robison 1978. Thermally protecting cod ends for the recovery of living deep-sea animal. *Deep-Sea Res.* **25**: 419-422.
- Christensen, J. P. & T. T. Packard 1979. Respiratory electron transport activities in plankton: Comparison of methods. *Limnol. Oceanogr.* **24**: 576-583.
- Clarke, A. 1987. The adaptation of aquatic animals to low temperatures. In *The effects of low temperatures on biological systems*, pp. 315-348. In *The Effects of Low Temperatures on Biological Systems* (eds. Grout, B. W. W. & G. J. Morris), Edward Arnold, London, 500 pp.
- Clarke, A. & N. M. Johnston 1999. Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish. *J. Anim. Ecol.* **68**: 893-905.
- Cowles, D. L., J. J. Childress & M. E. Wells 1991. Metabolic rates of midwater crustaceans as a function of depth of occurrence off the Hawaii Islands: food availability as a selective factor? *Mar. Biol.* **110**: 75-83.
- Davenport, J. & E. R. Trueman 1985. Oxygen uptake and buoyancy in zooplanktonic organisms from the tropical eastern Atlantic. *Comp. Biochem. Physiol.* **81A**: 857-863.
- del Giorgio, P. A. & C. M. Duarte 2002. Respiration in the open ocean. *Nature* **420**: 379-384.
- Denton, E. J. & N. B. Marshall 1958. The buoyancy of bathypelagic fishes without a gas-filled swimbladder. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, **37**: 753-767.
- Donnelly, J. & J. J. Torres 1988. Oxygen consumption of midwater fishes and crustaceans from the eastern Gulf of Mexico. *Mar. Biol.* **97**: 483-494.
- Donnelly, J., H. Kawai, S. P. Geiger & J. J. Torres 2004. Metabolism of Antarctic micronektonic Crustacea across a summer ice-edge bloom: respiration, composition, and enzymatic activity. *Deep-Sea Res. II* **51**: 2225-2245.
- Favorite, F. A. J. Dodimead & K. Nasu 1976. Oceanography of the subarctic Pacific region, 1960-1971. *Bull. Int. Pacif. Fish. Commn.* **33**: 1-187.
- Feel, R. W. 1978. Oxygen affinity of the hemolymph of the mesopelagic mysidacean *Gnathophausia ingens*. *J. Exp. Zool.* **204**: 267-274.
- Hemmingsen, A. N. 1969. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. *Rep. Steno meml. Hosp.* **9**: 1-110.
- Hernández-León, S. & T. Ikeda 2005a. A global assessment of mesozooplankton respiration in the ocean. *J. Plankton Res.* **27**: 153-158.
- Hernández-León, S. & T. Ikeda 2005b. Zooplankton respiration, pp. 57-82. In *Respiration in aquatic ecosystems* (eds. del Giorgio, P. A. & P. J. leib Williams). Oxford Univ. Press, Oxford, 315 pp.
- Herring, P. 2002. *The biology of the deep ocean*. Oxford Univ. Press, Oxford, 314 pp.
- Ikeda, T. 1985. Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. *Mar. Biol.* **85**: 1-44.
- Ikeda, T. 1988. Metabolism and chemical composition of crustaceans from the Antarctic mesopelagic zone. *Deep-Sea Res.* **35**: 1991-2002.
- Ikeda, T. 2008. Metabolism in mesopelagic and bathypelagic copepods: Reply to Childress et al. (2008). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **373**: 193-198.
- Ikeda, T., Y. Kanno, K. Ozaki & A. Shinada 2001. Metabolic rates of epipelagic marine copepods as a function of body mass and temperature. *Mar. Biol.* **139**: 587-586.
- Ikeda, T. & A. Mitchell 1982. Oxygen uptake, ammonia excretion and phosphate excretion by krill and other Antarctic zooplankton in relation to their body size and chemical composition. *Mar. Biol.* **71**: 283-298.
- Ikeda, T., F. Sano & A. Yamaguchi 2004. Metabolism and body composition of a copepod *Neocalanus cristatus* (Crustacea) from bathypelagic zone of the Oyashio region, western subarctic Pacific. *Mar. Biol.* **145**: 1181-1190.

- Ikeda, T., F. Sano & A. Yamaguchi 2007a. Respiration in marine pelagic copepods: a global-bathymetric model. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **339**: 215-219.
- Ikeda, T., A. Yamaguchi & T. Matsuishi 2006a. Chemical composition and energy content of deep-sea calanoid copepods in the Western North Pacific Ocean. *Deep-Sea Res.* **53**: 1791-1809.
- Ikeda, T., F. Sano, A. Yamaguchi & T. Matsuishi 2006b. Metabolism of mesopelagic and bathypelagic copepods in the western North Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **322**: 199-211.
- Ikeda, T., F. Sano, A. Yamaguchi & T. Matsuishi 2007b. RNA: DNA ratios of calanoid copepods from the epipelagic through abyssopelagic zones of the North Pacific Ocean. *Aquat. Biol.* **1**: 99-108.
- Ikeda, T., J. J. Torres, S. Hernandez-Leon & S. P. Geiger 2000. Metabolism, pp. 455-532. In *ICES zooplankton methodology manual* (eds. Harris, R. P. et al.). Academic Press, San Diego, 684 pp.
- Ivleva, I. V. 1980. The dependence of crustacean respiration rate on body mass and habitat temperature. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **65**: 1-47.
- 小針 統・池田 勉 2000. 親潮域における *Neocalanus* 属カイアシ類の生活史. 日本プランクトン学会報 **47**: 129-135.
- Koppelman, R. & H. Weikert 1992. Full-depth zooplankton profiles over the deep bathyal of the NE Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **86**: 263-272.
- Koppelman, R. & H. Weikert 1999. Temporal changes of deep-sea mesozooplankton abundance in the temperate NE Atlantic and estimates of the carbon budget. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **179**: 27-40.
- Koslow, J. A. 1997. Seamounts and the ecology of deep-sea fisheries. *Amer. Sci.* **85**: 54-74.
- Mahaut, M.-L., M. Sibuet & Y. Shirayama 1995. Weight-dependent respiration rates in deep-sea organisms. *Deep-Sea Res.* **42**: 1575-1582.
- Mauchline, J. 1972. The biology of bathypelagic organisms, especially Crustacea. *Deep-Sea Res.* **19**: 753-780.
- 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. & T. Nemoto) Hokusen-sha, Tokyo, 261 pp.
- Meek, R. P. & J. J. Childress 1973. Respiration and the effect of pressure in the mesopelagic fish *Anoplaster cornuta* (Beryciformes). *Deep-Sea Res.* **20**: 1111-1118.
- Menard, H. W. & S. M. Smith 1966. Hypsometry of ocean basin provinces. *J. Geophys. Res.* **71**: 4305-4325.
- Miller, C. B. 2004. *Biological Oceanography*. Blackwell, Malden, USA, 402 pp.
- Napora, T. A. 1964. The effect of hydrostatic pressure on the prawn *Systellaspis debilis*. *Occ. Publ. Narragansett mar. Lab., Univ. Rhode Isl.* **2**: 92-94.
- Nishibe, Y. & T. Ikeda. 2008. Metabolism and elemental composition of four oncaeid copepods in the western subarctic Pacific. *Mar. Biol.* **153**: 397-404.
- Nishida, S., S. Ohtsuka & A. R. Parker 2002. Functional morphology and food habits of deep-sea copepods of the genus *Cephalophanes* (Calanoida: Phaennidae): perception of bioluminescence as a strategy for food detection. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **227**: 157-171.
- 西村三郎 1981. 地球の海と生命. 海鳴社, 東京, 284 pp.
- Omori, M. & T. Ikeda 1984. *Methods in marine zooplankton ecology*. John Wiley and Sons Inc., USA, 332 pp.
- Owens, T. G. & F. D. King 1975. The measurement of respiratory electron-transport system activity in marine zooplankton. *Mar. Biol.* **30**: 27-36.
- Ozaki, K. & T. Ikeda 1998. Development time and generation length of the mesopelagic copepod *Paraeuchaeta elongata* reared in the laboratory. *Plankton Biol. Ecol.* **45**: 75-78.
- Parker, A. R. 2003. *In the blink of an eye*. The Free Press, UK, 316 pp.
- Pearcey, W. G. & L. F. Small 1968. Effects of pressure on the respiration of vertically migrating crustaceans. *J. Fish. Res. Bd. Canada* **25**: 1311-1316.
- Postel L, Fock H, Hagen W (2000) Biomass and abundance, pp. 83-192. In *ICES zooplankton methodology manual* (eds. Harris, R. P. et al.) Academic Press, San Diego, 684 pp.
- Poulsen, T. L. 2001. Adaptations of cave fishes with some comparison to deep-sea fishes. *Environ. Biol. Fishes.* **62**: 345-364.
- Poulsen, T. L. & W. B. White 1969. The cave environment. *Science* **165**: 971-981.
- Robison, B. H. 2004. Deep pelagic biology. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **300**: 253-272.
- Quetin, L. B., R. M. Ross & K. Uchio 1980. Metabolic characteristics of midwater zooplankton: ammonia excretion, O: N ratios, and the effect of starvation. *Mar. Biol.* **59**: 201-209.
- Schlieper, C. 1968. High pressure effects on marine invertebrates and fishes. *Mar. Biol.* **2**: 5-12.
- Seibel, B. A. & J. J. Childress 2000. Metabolism of benthic octopods (Cephalopoda) as a function of habitat depth and oxygen concentration. *Deep-Sea Res.* **47**: 1247-1260.
- Seibel, B. A. & Drazen, J. C. 2007. The rate of metabolism in marine animals: environmental constraints, ecological demands and energetic opportunities. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **362**: 2061-2078.
- Seibel, B. A., E. V. Thuesen, J. J. Childress & L. A. Gorodezky 1997. Decline in pelagic cephalopod metabolism reflects differences in locomotory efficiency. *Biol. Bull.* **192**: 262-278.
- Sket, B. & T. M. Iliffe 1980. Cave fauna of Bermuda. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **65**: 871-882.
- Smith, K. L., Jr. 1978. Metabolism of the abyssopelagic rat-tail *Corphaenoides armatus* measured in situ. *Nature* **274**: 362-364.
- Smith, K. L., Jr. 1982. Zooplankton of a bathyal benthic boundary layer: In situ rates of oxygen consumption and ammonium excretion. *Limnol. Oceanogr.* **27**: 461-471.
- Smith, K. L., Jr. 1983. Metabolism of two dominant epibenthic echinoderms measured at bathyal depths in the Santa Catalina Basin. *Mar. Biol.* **72**: 249-256.
- Smith, K. L., Jr. 1985. Macrozooplankton of a deep sea hydrothermal vent: In situ rates of oxygen consumption. *Limnol. Oceanogr.* **30**: 102-110.
- Smith, K. L., Jr & R. R. Hessler 1974. Respiration of benthopelagic fishes: In situ measurements at 1230 meters. *Science* **184**: 72-73.
- Smith, K. L., Jr & M. B. Laver 1981. Respiration of the bathypelagic fish *Cyclothone acclinidens*. *Mar. Biol.* **61**:

- 261-266.
- Smith, K. L., Jr & J. M. Teal 1973. Temperature and pressure effects on respiration of thecosomatous pteropods. *Deep-Sea Res.* **20**: 853-858.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. Freeman, New York, 859 pp.
- Teal, J. M. 1971. Pressure effects on the respiration of vertically migrating decapods Crustacea. *Am. Zool.* **11**: 571-576.
- Teal, J. M. & F. G. Carey 1967. Effects of pressure and temperature on the respiration of euphausiids. *Deep-Sea Res.* **14**: 725-733.
- Thor, P. 2000. Relationship between specific dynamic action and protein deposition in calanoid copepods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **245**: 171-182.
- Thuesen, E. V. & J. J. Childress 1993a. Enzymatic activities and metabolic rates of pelagic chaetognaths: Lack of depth-related declines. *Limnol. Oceanogr.* **38**: 935-948.
- Thuesen, E. V. & J. J. Childress 1993b. Metabolic rates, enzyme activities and chemical composition of some deep-sea pelagic worms, particularly *Nectonemertes mirabilis* (Nemertea; Hoplonemertinea) and *Poebius meseres* (Annelida; Polychaeta). *Deep-Sea Res.* **40**: 937-951.
- Thuesen, E. V. & J. J. Childress 1994. Oxygen consumption rates and metabolic enzyme activities of oceanic California medusae in relation to body size and habitat depth. *Biol. Bull.* **187**: 84-98.
- Thuesen, E. V., C. B. Miller & J. J. Childress 1998. Ecophysiological interpretation of oxygen consumption rates and enzymatic activities of deep-sea copepod. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **168**: 95-107.
- Torres, J. J., A. V. Aarset, J. Donnelly, T. L. Hopkins, T. M. Lancraft & D. G. Ainley 1994. Metabolism of Antarctic micronektonic Crustacea as a function of depth of occurrence and season. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **113**: 207-219.
- Torres, J. J., B. W. Belman & J. J. Childress 1979. Oxygen consumption rates of midwater fishes as a function of depth of occurrence. *Deep-Sea Res.* **26**: 185-197.
- Torres, J. J. & J. J. Childress 1985. Respiration and chemical composition of the bathypelagic euphausiid *Bentheuphausia amblyops*. *Mar. Biol.* **87**: 267-272.
- Torres, J. J. & G. N. Somero 1988. Metabolism, enzyme activities and cold adaptation in Antarctic mesopelagic fishes. *Mar. Biol.* **98**: 169-180.
- Treude, T., F. Janßen, W. Queisser & U. Witte 2002. Metabolism and decompression tolerance of scavenging lysianassoid deep-sea amphipods. *Deep-Sea Res. I* **49**: 1281-1289.
- Ventura, M. 2006. Linking biochemical and elemental composition in freshwater and marine crustacean zooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **327**: 233-246.
- Vinogradov, M. E. 1968. *Vertical distribution of oceanic zooplankton*. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 339 pp.
- Vinogradov, M. E. & V. B. Tseitlin 1983. 4. Deep-sea pelagic domain (aspects of bioenergetics), pp. 123-165. In *Deep-Sea Biology. The Sea 8* (ed. Rowe, G.T). John Wiley & Sons, New York, 572 pp.
- Vinogradov, M. E. & N. M. Voronina 1962. Influence of the oxygen deficit on the distribution of plankton in the Arabian Sea. *Deep-Sea Res.* **9**: 523-530.
- Wagner, M., E. Durbin & L. Buckley 1998. RNA : DNA ratios as indicators of nutritional condition in the copepod *Calanus finmarchicus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **162**: 173-181.
- Warrant, E. J. & N. A. Locket 2004. Vision in the deep sea. *Biol. Rev.* **79**: 671-712.
- Widder, E. A. 2002. Bioluminescence and the pelagic visual environment. *Mar. Fresh. Behav. Physiol.* **35**: 1-26.
- Yamaguchi, A., T. Ikeda, Y. Watanabe, J. Ishizaka 2004. Vertical distribution patterns of pelagic copepods as viewed from the predation pressure hypothesis. *Zool. Stud.* **43**: 475-485.
- Yamaguchi, A., Y. Watanabe, H. Ishida, T. Harimoto, K. Furusawa, S. Suzuki, J. Ishizaka, T. Ikeda & M. M. Takahashi 2002. Community and trophic structures of pelagic copepods down to greater depths in the western subarctic Pacific (WEST-COSMIC). *Deep-Sea Res. I* **49**: 1007-1025.
- Youngbluth, M. J. & U. B&amstedt 2001. Distribution, abundance, behavior and metabolism of *Periphylla perphylla*, a mesopelagic coronate medusa in a Norwegian fjord. *Hydrobiologia* **451**: 321-333.
- Youngbluth, M. J., P. Kremer, T. G. Bailey & C. A. Jacoby 1988. Chemical composition, metabolic rates and feeding behavior of the midwater ctenophore *Bathocyroe fosteri*. *Mar. Biol.* **98**: 87-94.
- Zenkevitch, L. 1963. *Biology of the Seas of the U.S.S.R.* (English translation by Botcharkaya, S.). George Allen and Unwin Ltd, London, 955 pp.
- Zeuthen, E. 1947. Body size and metabolic rate in the Animal Kingdom with special regard to the marine microfauna. *C. r. Trav. Lab. Carlsberg (Sér chim)* **26**: 17-161.
- Zeuthen, E. 1953. Oxygen uptake as related to body size in organisms. *Q. Rev. Biol.* **28**: 1-12.