HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	南極海生態系研究の現状と展望 ： 炭素循環と低次生産者の視点から
Author(s)	茂木, 正人; 真壁, 竜介; 高尾, 信太郎
Citation	低温科学, 76, 71-93
Issue Date	2018-03-31
DOI	https://doi.org/10.14943/lowtemsci.76.71
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/70327
Type	departmental bulletin paper
File Information	12_Lowtemsci76_P71-93.pdf



Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

低温科学 76 （2018） 71–93
doi: 10.14943/lowtemsci. 76. 71

南極海生態系研究の現状と展望
―炭素循環と低次生産者の視点から

茂木　正人[1, 2)]，真壁　竜介[2, 3)]，高尾　信太郎[2, 3)]

本稿では，南大洋における生態系研究の現状と課題を整理した．南大洋の生態系を論じるうえで最も重要な種はナンキョクオキアミであるが，近年ハダカイワシ科魚類が注目されている．日本の生態系研究チームはハダカイワシ科の中でも季節海氷域に分布する *Electrona antarctica*（ナンキョクダルマハダカ）をターゲットのひとつとして研究しているが，その繁殖生態や初期生活史については未解明の部分が大きい．季節海氷域では海氷に含まれるアイスアルジーや海氷融解時におこる植物プランクトンの大増殖を起点に始まる食物網が存在する．海氷と海氷下の生態系は密接な関係があり，温暖化による海氷変動は生態系変動をもたらすことになる．

Research issues and vision in the Southern Ocean ecosystem

Masato Moteki[1, 2], Ryosuke Makabe[2, 3] and Shintaro Takao[2, 3]

This paper reviewed research issues on the Southern Ocean (SO) ecosystem and proposed a vision for them. While the most important species to be addressed for understanding the ecosystem is Antarctic krill *Euphausia superba*, research articles on the myctophid (lanternfish) ecology in the SO have been frequently published in the last decade. Japanese research team determines Antarctic myctophid fish *Electrona antarctica* as a target species. However, only fragments of information have been available on the reproductive biology and early life history in the species. In the marginal ice zone, there is an energy pathway originating from ice algae as well as from phytoplankton bloom found near the ice edge in the ice melting season. Change in sea ice dynamics with climate changes is most likely to affect the ecosystem in the water column under sea ice.

キーワード：南大洋食物網，動物プランクトン，ナンキョクオキアミ，ハダカイワシ科魚類，仔魚，生物ポンプ
Southern Ocean foodweb, zooplankton, *Euphausia superba*, myctophids, larval fish, biological carbon pump

1. はじめに

南大洋は冬季，およそ 2000 万 m^2 の面積が海氷に覆われる．この面積は南極大陸よりも広く世界の海のおよそ 10％を占める．一方夏季には，この面積の 80％以上の海氷が融解し，海面が現れる．この毎年繰り返される季節変化は南大洋の生物の生活にとってきわめて重要なイベントである．氷縁域でしばしば見られるブルーム（植物プランクトンの大増殖，氷縁ブルーム ice edge bloom と呼ばれる）は，植物プランクトンを摂食する動物プランクトン（二次生産者あるいは一次消費者）にとって重要であるばかりでなく，そこから三次，四次の栄養段階へ食物網が続く（Arrigo et al., 2010）．また，海氷中や海氷底面には Sea Ice Biota（SIB）と呼ばれる生物群集が存在することが知られている（Garrison, 1991; Horner et al., 1992; Legendre et al., 1992; Bluhm et al., 2010）．定着氷

茂木　正人
東京海洋大学　海洋環境科学部門
〒108-8477　東京都港区港南 4-5-7
Tel. 03-5463-0527
e-mail：masato@kaiyodai.ac.jp
1）東京海洋大学　海洋環境科学部門
Department of Ocean Sciences, Tokyo University of Marine Science and Technology, Tokyo, Japan
2）国立極地研究所　生物圏研究グループ
Bioscience Group, National Institute of Polar Research, Tachikawa, Japan
3）総合研究大学院大学　複合科学研究科
School of Multidisciplinary Sciences, The Graduate University of Advanced Studies, Tachikawa, Japan

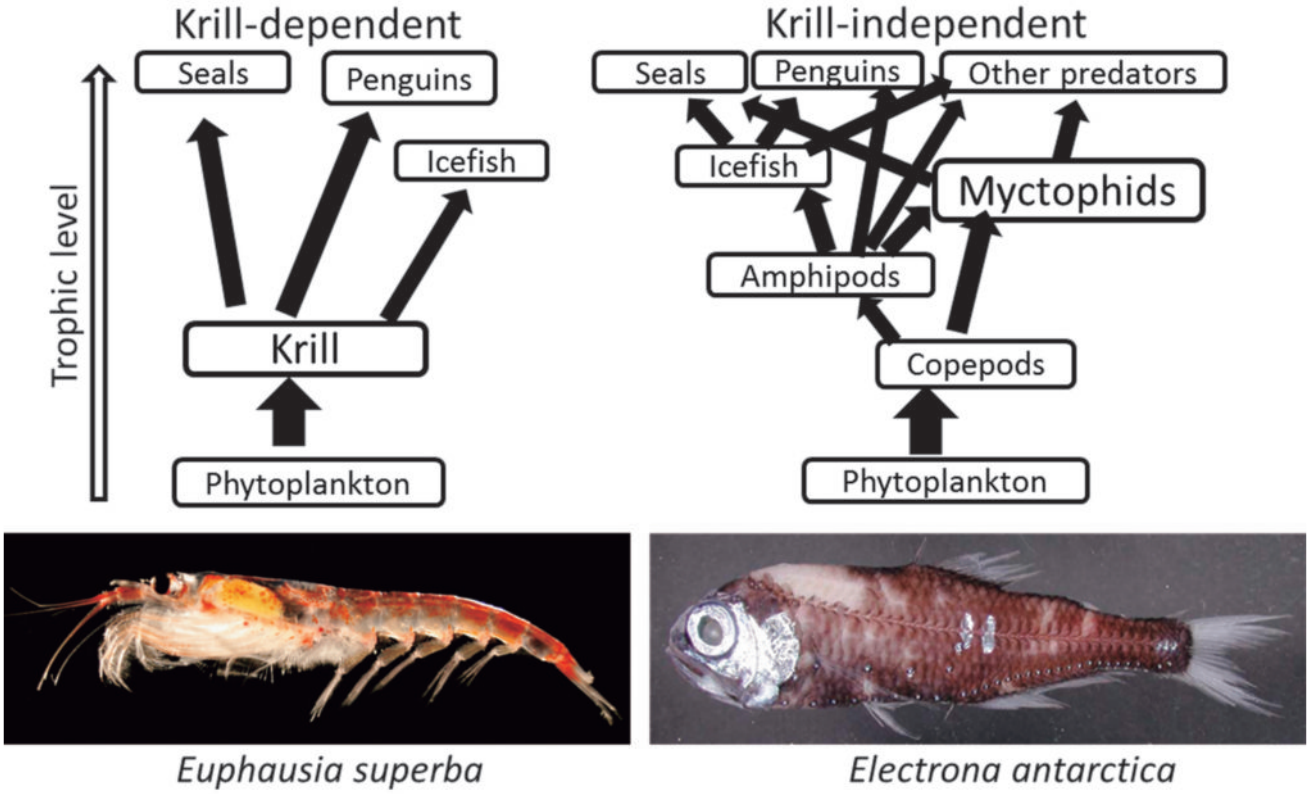


図 1：大西洋セクター，スコシア海の食物網の概念図（Murphy et al., 2007 を改変）．ナンキョクオキアミに依存する食物網（左，krill-dependent pathway）と依存しない食物網（右，krill-independent pathway）．左の図では，ナンキョクオキアミ（krill, *Euphausia superba*）が基礎生産者である植物プランクトンを摂食し，ナンキョクオキアミは鰭脚類（seals，ナンキョクオットセイ，カニクイアザラシ，ウェッデルアザラシなど）やペンギンなどに食べられる．右はナンキョクオキアミが少ない場合の食物網．植物プランクトンはカイアシ類に摂食され，カイアシ類は端脚類（Amphipods）やハダカイワシ類（Myctophids）に食べられる．写真の *Electrona antarctica* は南大洋で最も生物量の大きいハダカイワシ科魚類．ハダカイワシ類は鰭脚類やペンギン，飛翔性の海鳥類など（other predators）に捕食される．右の図ではコオリウオ類（Icefish）が高次捕食者の下に位置しているが，インド洋セクターではハダカイワシ類とコオリウオ類は同所的に分布しない（本文参照）．本文中では，左右の食物網をそれぞれ適宜 krill-centered pathway，copepods-myctophids centered pathway と表記しているが同じ意味である．

の底面は想像以上に複雑な構造を呈し，珪藻類を中心としたアイスアルジー（海氷に生息する微細藻類）のみならずその構造を利用してカイアシ類，端脚類，オキアミ類，魚類など多様な動物も生息している（Bluhm et al., 2010）．同様に，冬季に広大な面積を覆っている浮氷中にも珪藻類などの基礎生産者，カイアシ類ノープリウス幼生，有孔虫などからなる微小な SIB が高密度で含まれている（Swadling, 2014; Ojima et al., 2017）．これらの SIB は春から夏の海氷融解期に海中に放出され，氷縁ブルームとは別に食物網の起点となる可能性もある（本巻の須藤ほかも参照）．

南大洋の食物網については *Euphausia superba*（ナンキョクオキアミ，krill）を抜きにして論じることはできない．*E. superba*（以下，オキアミ）の生物量は膨大で，鯨類，鰭脚類（アザラシやオットセイ），ペンギン類や飛翔性海鳥類など多くの捕食者の餌となっている（Trathan and Hill, 2016）．一方，近年ではハダカイワシ類（Myctophidae, myctophids）やカイアシ類（Copepoda, copepods）を中心においた食物網の図も描かれるようになり（図 1；Murphy et al., 2007），特にハダカイワシ類に着目した論文も頻繁に出版されている（Collins et al., 2008, 2012; Flynn and Williams, 2012; Saunders et al., 2014, 2015, 2017; Moteki et al., 2017a, 2017c）．これらオキアミとハダカイワシは，大陸棚斜面から外洋域にかけて分布するキー・プレーヤーであるが，さらに長期間海氷に覆われる大陸棚海域には *Euphausia crystallorophias*（コオリオキアミ，ice krill）や *Pleuragramma antarcticum*（コオリイワシ，silverfish）といったやはり大きな生物量をもつ種が分布している（Hubold, 1985; Kock, 1992）．これら 2 種はエネルギー量もオキアミに匹敵するかそれ以上であることから（Hückstädt et al., 2012），南大洋生態系変動を理解するうえで重要である（Ducklow et al., 2006, 2012; Smith et al., 2012）．同様に，広大な外洋域をもつインド洋セクターでは *Thysanoessa*

spp.（オキアミ科の一種）についての研究も待たれる．

これらの食物網はいずれも季節海氷域を舞台としたもので，海氷の存在・季節的消長と密接な関係をもつ．しかしその海氷の存在そのものが研究者のアクセスを阻み，海氷下の生態系について多くの謎が残っており，周年にわたる生物の動態や生活史の理解には程遠いのが現状となっている．気候変動に伴う海氷変動は生態系の構造を変貌させるだろうとの予測から，現在，日本の南大洋生態系研究チームは，オーストラリアの研究者と連携を取りながら，東京海洋大学練習船「海鷹丸」を観測プラットフォームの主力として観測を継続している（図 2；Moteki et al., 2017b）．ターゲット海域は，オーストラリアの南側から昭和基地までをカバーする「南大洋インド洋セクター」である．本稿は，最近のトピックを取り上げながら南大洋の生態系を概説するとともに，食物網を中心に研究課題を抽出・整理することを目的とした．特に，近年注目されながらも未知の部分が大きいハダカイワシ科魚類について紙面を割いた．

プランクトンについては和名の無いものも多いが，魚類の和名は岩見ほか（2001）によって，水産上重要な 54 種について整理・提唱されている．研究者ではない方々にとっては和名があるとイメージしやすいかもしれないが，逆に先入観を招いてしまうこともある．例えば，南極海とその周辺海域でのみ進化した魚類の分類群ノトセニア亜目 Notothenioidei にはナンキョクカジカ亜目の和名が当てられるが，日本にもいるカジカの仲間とは直接の類縁性は無い．本稿では，読みにくくなることを避けるため頻出する重要な種にのみ和名と学名を表記したあと和名を使用したが，頻出しない種は学名のみ使用した．ただし，*Electrona antarctica* については頻出するものの，和名がナンキョクダルマハダカと長いため，学名を短縮し *E. antarctica* として使用した．イメージをつかむ参考に，いくつかの生物の写真を図 3 と 4 に示した．

2. 南大洋の食物網・エネルギー転送経路

南大洋の生態系を論じるとき，最も重要な種はオキアミといって差し支えないであろう．オキアミは推定 4 億トンの生物量を誇り（Siegel and Watkins, 2016），鯨類，ペンギン類，オットセイなど大型動物の主要な餌となっており，その生物量の変動は彼ら高次捕食者の個体群変動に影響を及ぼす可能性をもっている（Trathan and Hill, 2016）．南大洋の食物網は，しばしばこのオキアミを中心に描かれる．実際に，Antarctic food web という言葉でインターネット検索するといくつかの図を見つけることができる．これらの図では，ひときわ大きいオキアミの写真を中心として，エネルギー・炭素の流れが描かれている．オキアミは主として植物プランクトンを摂食し，そのオキアミは上述の大型動物（高次あるいは頂点捕食者）に食べられる．つまり食段階としては下から 1（植物プランクトン），2（オキアミ），3 段階（捕食者）のみとなる．このように短い食段階を経て高次までつながる食物網は，エネルギーの転送効率が高いため，鯨類を始めとした大型動物の莫大な生物量を支えることができる．

南極海の生態系についての研究は，スコシア海（Scotia Sea）や南極半島の西側海域（Western Antarctic Peninsula, WAP）を中心に盛んに行われてきた．この海域は，島嶼（とうしょ）が多く分布し海底地形が複雑で大陸棚域が散在する．こういった地形に南極周極流がぶつかると湧昇流が形成され，海底から植物プランクトンの増殖に必要な栄養塩や鉄が表層（有光層）に供給される（Murphy et al., 2012）．そのためこれらの海域では一次生産が活発で，珪藻類を主食とするオキアミの生物量も大きい（Holm-Hansen et al., 2004; Murphy et al., 2012）．

南極海は東向きの南極周極流が大陸周辺を回っていることから，プランクトンなど海洋生物の分布は南極海全体で概ね一様である，と長年考えられてきた．スコシア海や南極半島西側海域において膨大な生物量をもつオキアミについても，その他の海域でも同じレベルの生物量が存在すると考えられていたわけである．ところが，近年，各国の調査で得られたデータを統合することによりオキアミの分布パターンが明らかとなってきた結果（KRILLBASE; https: //www. bas. ac. uk/project/krill-base/），オキアミの全生物量の 70％がスコシア海や南極半島を含む 0° から 90° E の 25％くらいの海域に集中しているということが分かった（Atkinson et al., 2004, 2008）．

さらにはそのスコシア海でも，オキアミの生物量には年変動や季節変動があることなどが分かってくるにつれ，オキアミを介さないエネルギー経路・食物網が提唱された．Murphy et al. (2007) は，スコシア海の食物網をシンプルな図で表した（図 1）．左側はオキアミを中心とした栄養段階が 3 つの食物網 krill-centered (krill-dependent) pathway で，右側はオキアミが少ない年の食物網 copepods-fish centered (krill-independent) pathway である．これらの食物網では，端脚類 Amphipods やカイアシ類 Copepods，コオリウオ科魚類 Icefish，ハダカイワシ科魚類 Myctophids も含まれている．端脚類のうち *Themisto gaudichaudii* は詳細な分布様式や生態につ



図 2：（上）東京海洋大学練習船「海鷹丸」．全長 93 m，国内総トン数 1886 トン，ベッド数 107．日本の南大洋生態系研究のプラットフォームとなっている．砕氷船ではないが，船首を強化した耐氷船．コンピューター支援により船の位置・方角を一定に保つことが可能で，深海数千 m までの塩分・水温等の海洋環境データを取得することができる．（左下）RMT1＋8 の投入．開閉式のプランクトン採集システム．上部に網口 1 m^2（目合 335 μm，白色）のネット，下部に 8 m^2（4.5 mm，緑色）のネットを 3 セット備えている．最上部のフレームで保護されたコントロールユニットは，ワイヤーケーブルを通じて船上のパソコンとされており，研究室でモニターを見ながら任意の深度で上下のネットの開閉が同時にできる．海鷹丸では 2000 m の深度からの採集が可能．2 ノット程度の速度で曳航し，ゆっくり巻き上げながら採集する．RMT は，ナンキョクオキアミの分布密度を把握するための世界標準となっている．（右下）IONESS（アイオネス）の投入．RMT と同様の開閉式プランクトン採集システムで，一度の曳網で 8 層からの層別採集ができる．短時間でプランクトンや魚類仔魚の鉛直分布データを得る強力な観測機器．

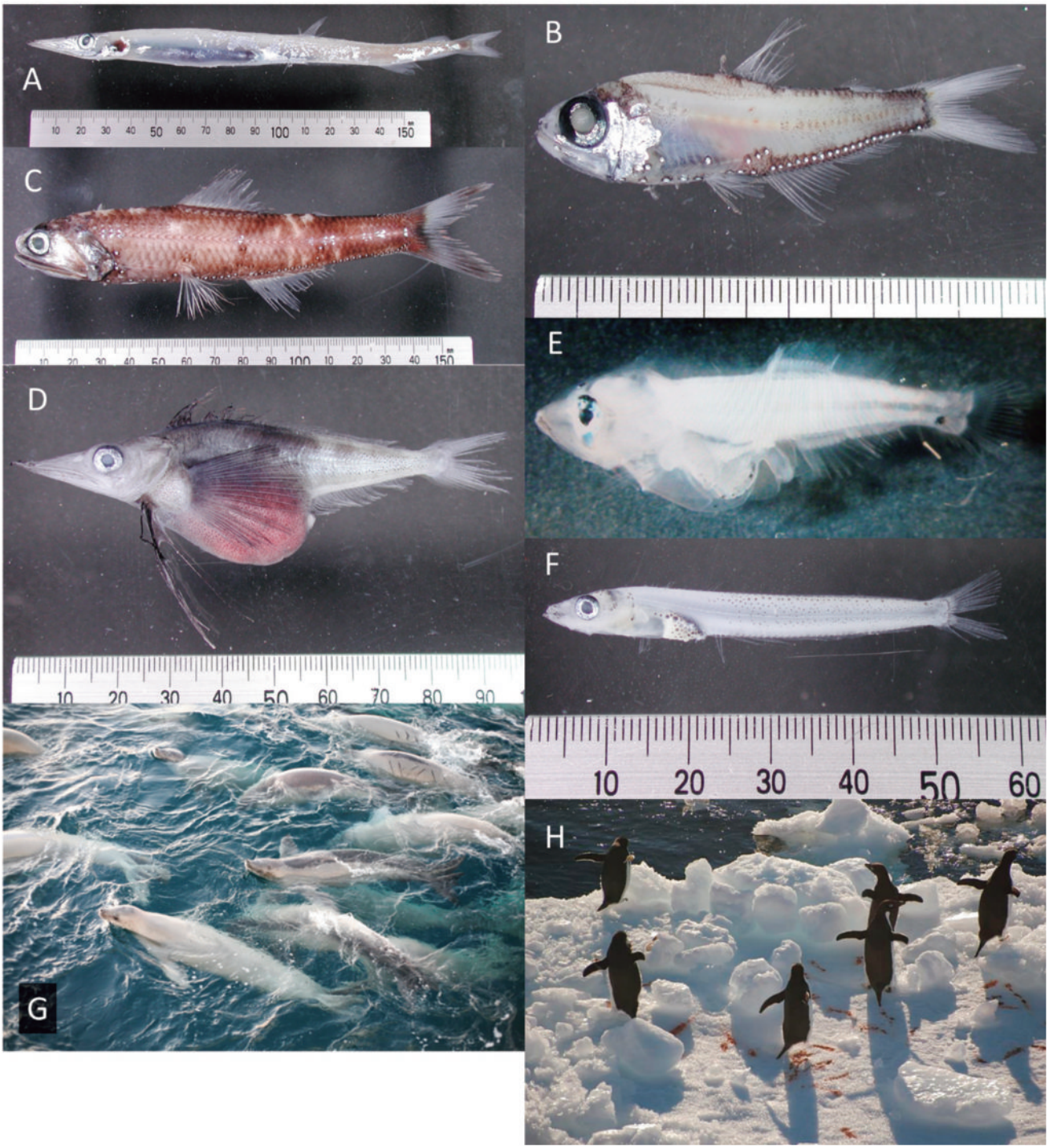


図 3：南大洋の魚類と大型動物（魚類はすべて生鮮状態で撮影）．A：ハダカエソ科 *Notolepis coatsi*；B：ハダカイワシ科 *Protomyctophum bolini*；C：ハダカイワシ科 *Gymnoscopelus nicholsi*；D：コオリイワシ（ノトセニア科）*Pleuragramma antarcticum*；E：ハダカイワシ科 *Electrona antarctica* の仔魚；F：コオリウオ科 *Neopagetopsis ionah*，胃にオキアミ類が充満している；G：カニクイアザラシ *Lobodon carcinophagus*，海洋観測中に海鷹丸に集まってくることがある；H：アデリーペンギン *Pygoscelis adeliae*，近づく海鷹丸に驚いて逃げる後姿．海氷に描かれた赤い模様は彼らの糞．オキアミ類を食べたものと推測される．

いての知見は未だ乏しいが，南極海のあらゆる場所に多く分布し，様々な生物の餌となっている種である（Bocher et al., 2001; Padovani et al., 2012）．カイアシ類は南極海のみならず世界の海で食物網をつないでいる．南極海ではいくつかの大型の種について盛んに研究されてきた一方，小型の種は不遇の扱いを受けてきた．しかし，細かい目合（60–100 μm）のネットで採集すると小型の種が数的に卓越し，生物量においても大型種のそれを上回ることがあることなどが近年分かってきた（Makabe et al., 2012, 2017）．コオリウオ類は，南極海の

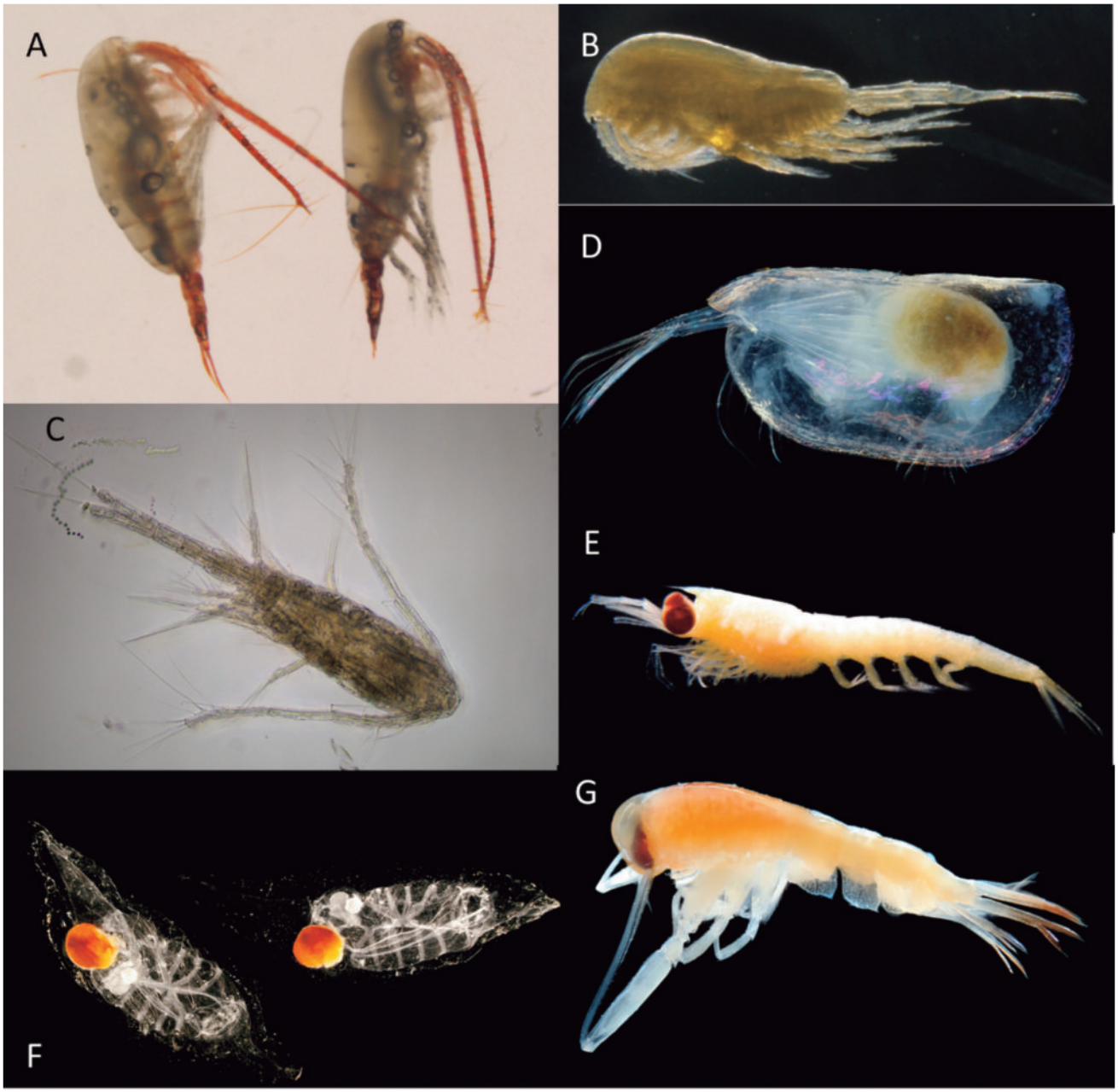


図 4：南大洋の動物プランクトン．A：カイアシ類 *Calanus propinquus*，B：カイアシ類 *Metridia gerlarchei*，C：カイアシ類 *Oithona similis*，D：貝形類 Ostracoda sp.，E：オキアミ類 *Thysanoessa* sp.，F：サルパ *Salpa thompsoni*，G：端脚（たんきゃく）類 *Themisto gaudichaudii*.

極寒環境で進化したノトセニア亜目魚類を構成する科のひとつである（川口，2005）．ノトセニア類はほぼ底生性で大陸棚上に分布する．中でもコオリウオ科魚類は比較的大型の種が多く，しばしば大型動物にも食べられているが，krill-dependent pathway ではオキアミの捕食者としても登場する．そして，ハダカイワシ科魚類である．南大洋の外洋域には 35 種が知られているが，生物量が多い種は *Electrona antarctica*，*E. carlsbergi*，*Gymnoscopelus braueri*，*G. opisthopterus*，*Krefftichthys anderssoni*，*Protomyctophum bolini*（図 3）などで，彼らは実際にキングペンギン，ナンキョクオットセイ，ミナミゾウアザラシなどの重要な餌となっている（Sabourenkov, 1990; Collins et al., 2008; Koubbi et al., 2011; Saunders et al., 2017）．

窒素の安定同位体比 δ^{15}N と炭素の安定同位体比 δ^{13}C を組み合わせた食物網解析の手法は，現在では定番といってもよい（富永・高井，2008）．δ^{15}N の値は食物段階の目安，δ^{13}C は炭素供給源を示す．縦軸に δ^{15}N，横軸に δ^{13}C を取ると，δ^{15}N は食物段階が上がると上昇するが δ^{13}C はあまり変化しないので，ひとつの経路であればグ

ラフ上で縦に各分類群のプロットが並ぶ．南大洋でも近年盛んに安定同位体比を使った食物網の研究が行われている（Cherel et al., 2011; Hückstädt et al., 2012; Stowasser et al., 2012）．スコシア海でも，懸濁粒子食者 suspension feeder から魚類，海鳥類，オットセイまでの 38 分類群について安定同位体分析を行った研究がある（Stowasser et al., 2012）．この研究では図 1 の二つの食物網の構成種を扱っているため，上述のようなグラフを作成すると各分類群のプロットが不規則に散在しただけのように見えるが，それぞれの食性を既往の知見に基づいて検討すると，多くの分類群が植物食性の懸濁粒子食者（つまりはオキアミ）の 1–1.5 段階上に位置することが分かった．このことは，粒子状有機物 Particulate organic matter（POM，植物プランクトン起源）→オキアミ→高次捕食者（脊椎動物）というエネルギーの流れがあることを意味し，krill-dependent pathway が安定同位体比分析からも証明されたことを示している．さらに，ナンキョクオットセイやミナミオオフルマカモメなどが，その上の第 4 段階にあることは，カイアシ類－ハダカイワシ類を介した krill-independent pathway の存在をも示している．

3. インド洋セクターの食物網

スコシア海で提唱されている二つの食物網について南大洋インド洋セクターで検証していくことは，日本の生態系研究チームの命題のひとつである．我々が本格的な南大洋生態系の研究を始めたとき，インド洋セクターにおけるプランクトンや魚類の分布様式を解明することを当面の目標とした．一般に海洋では生産性の高い表層域 epipelagic zone（水深 0–200 m）の研究が先行する．南大洋インド洋セクターでも同様で，表層を研究対象とした動物プランクトンの分布についての研究が，オーストラリアによる大規模な研究プログラムによって行われていた（Nicol et al., 2000, 2010b）．表層域の研究とは異なり，中・深層 meso- and bathypelagic zones（中層 200–1000 m，深層 1000–3000 m）からの生物採集は，十分に長いワイヤー（目標深度の 2 倍程度）を巻いたウィンチが船舶に備えられていることが必要となる．また，どの深度から生物が採集されたのかを知ることは重要な情報となることから，開閉式ネットの装備も求められる．当然ながら，繰り出すワイヤーが長くなれば 1 地点当たりの観測時間も長くなるので，全体の観測点数は減らさなくてはならない．中・深層を含めた分布様式の解明のためには，これらいくつかの条件を満たすことやデメリットがあることも理解する必要がある．一方で，我々が研究を始めた時期には，バイオテレメトリーの手法を使った研究により，ペンギン類やミナミゾウアザラシなどが数百 m 以上の深度まで潜行することが明らかになり始めており，その深度にどのような生物がどれくらい生息しているのかということが，次の研究課題となっていた．2000 年になって，上述の条件を満たすネットやウィンチ等の設備を装備した東京水産大学（現東京海洋大学）練習船「海鷹丸」が建造された（図 2）．海鷹丸では RMT1+8（長方形中層トロール rectangular midwater trawl，1 m^2 と 8 m^2 のネットを備え，1 回の曳網で 3 層から採集ができる）など開閉式のネットを用いた深度 2000 m までの生物採集が可能となり，2002 年 12 月から 2003 年 1 月にかけて，新しい海鷹丸での南大洋観測航海が開始された．その後，南大洋航海は毎年のように継続され，この稿が出版される 2018 年に，インド洋セクターにおいて行われる航海が 13 回目となる（Moteki et al., 2017b）．

海鷹丸を使った一連の研究から，インド洋セクターの中・深層を含めた動物プランクトンや魚類の空間分布様式が徐々に分かってきた．そのひとつは，魚類やカイアシ類，オキアミ類，浮遊性刺胞動物類が，大陸棚縁辺部（水深約 1000 m）を境に南北で群集組成が変化することである（Amakasu et al., 2011; Moteki et al., 2011; Ono et al., 2011; Toda et al., 2014; Tachibana et al., 2017）．例えば魚類では，北側ではノトセニア亜目魚類，南側では中深層性魚類が優占する群集で構成される．オキアミ類については，北側のナンキョクオキアミが，南側になるとコオリオキアミ *Euphausia crystallorophias* が中心の群集に切り替わる．このような大陸棚縁辺部で切り替わる分布様式については，Van de Putte (2010) も指摘している．

Murphy et al. (2007) の右側の食物網に戻ると（図 1），ハダカイワシと並ぶ位置にコオリウオ Icefish が入っている．しかしインド洋セクターでは，ハダカイワシ類とコオリウオ類がほとんど同所的に分布しないことから，この図からコオリウオ類を除外したものがインド洋セクター外洋域の現実の食物網により近いと考えられる．したがって，ハダカイワシ類の重要性はスコシア海より相対的に高くなっているだろう．スコシア海で見られるこの同所的分布は，この海域の複雑な海底地形に起因する複雑なフロント構造と関係していると見るべきである（Holm-Hansen et al., 2004; Murphy et al., 2012）．

4. 大陸棚域の食物網：コオリオキアミとコオリウオ

前述したように南大洋には，オキアミを中心とした食物網 krill-centered pathway と，カイアシ類・ハダカイワシ類を中心とした食物網 copepod-myctophid centered pathway がある．そして，もうひとつ重要な食物網がある．コオリオキアミ ice krill・コオリイワシ silverfish を中心とした食物網である（Smith et al., 2012）．krill-centered に倣って書けば ice krill/silverfish centered pathway ということになる．コオリオキアミもコオリイワシも主として大陸棚域に分布する．これら 2 種は前述の二つの食物網と同様に補完関係にあり，どちらかの生物が少ないともう一つの食物網に依存するという構図になっている．例えば，アデリーペンギン（図 3）は海氷が少ないときにはコオリイワシ，多いときにはコオリオキアミを食べる傾向にある（Ainley et al., 1998）．

大陸棚域は当然のことながら海氷に覆われる期間が長くなるか，もしくは周年に渡って覆われるため，コオリオキアミとコオリウオ（図 3）の生活は海氷と密接に関係があると想像される．コオリオキアミは珪藻類やデトリタス detritus（生物由来の有機物粒子．プランクトンの遺骸そのものやそれらが凝集したもの，動物プランクトンの糞粒など．通常微生物群集を伴う），小型の動物プランクトンなどを摂食するため，海氷底面に繁茂する珪藻類や，これらを主体とするデトリタスが重要な栄養源と考えられる（Falk-Petersen et al., 1999）．海氷はまた，捕食者から身を守るシェルターの役割も持っているだろう．コオリイワシは，その卵が海氷底面で見つかる．この卵は海氷直下で産卵されるのか，中層で産卵されたものが浮上してくるのかは分かっていないが，孵化するまでの間，海氷下面の複雑な構造が卵を守る役割を果たすことは想像に難くない（Vacchi et al., 2004, 2012）．

このように，コオリオキアミとコオリウオが海氷に強く依存する生活史を持っているということは，海氷量の変動に生残率が影響を受けるということでもある（Mintenbeck and Torres, 2017）．彼らはいずれもアデリーペンギンやアザラシ，ミンククジラなど大型動物の餌として重要であることが知られており，彼らの生残率の変動はこれら大型動物の食性に直接影響をもたらすことになる．しかしながら，どちらの生物も海氷域に生活の場を持つという特性から，研究者にとっては生態・生活史のみならず生物量を見積もるための情報も乏しいのが現状である（O'Driscoll et al., 2017）．

したがって，インド洋セクターには，外洋域 oceanic zone にカイアシ類・ハダカイワシ類を中心とした食物網，大陸棚斜面域 slope zone に沿った形で存在するオキアミを中心とする食物網，そして，コオリオキアミ・コオリイワシを中心とした大陸棚域 neritic zone の食物網が比較的明瞭に分かれて存在すると考えられる．

5. ナンキョクオキアミについての課題

ナンキョクオキアミは世界で最も研究者から注目されている海洋生物のひとつだが，その生活についてはまだ分からないことも多い．200 m より浅い表層が彼らの主要な生息域だが，比較的頻繁に 200 m 以深の中層に鉛直回遊を行い，海底付近でもカイアシ類やデトリタスを食べていることが知られるようになった（Schmidt et al., 2011）．さらには，水深 3000 m 以上の海底付近でも摂餌の様子が遠隔操作型無人探査機（Remotely Operated Vehicle, ROV）で観察されている［Clarke and Tyler, 2008; 関連して，海底付近での交尾行動も ROV で観察されている（kawaguchi et al., 2011）］．これらの知見は，オキアミの生物量を見積もる際に表層のみならず中・深層や海底近くの生物量についても検討する必要があることを示しているだけでなく，海底付近の鉄がオキアミの糞を介して表層に供給される可能性も示唆している．オキアミは表層域で珪藻などの植物プランクトンに依存する一方で，鉛直移動によって表層の一次生産を促進している可能性がある［関連する論文として Nicol et al. (2010a)も参照されたい］．季節海氷域の生物生産を明らかにする上で，物質の沈降過程のみならず，生物が物質を有光層（光強度が海面の 1% になる深度）まで上昇させることによる生物生産に対する正の効果についても検討する必要があるだろう．

水平的な分布についても課題が残されている（以下，海洋前線の位置については図 5 を参照されたい）．これまで南極周極流南限境界 Southern Boundary of the Antarctic Circumpolar Current (SB-ACC) がオキアミの分布を決める海洋前線とされてきた．オーストラリアが実施した BROKE と BROKE-West は，オキアミを主要な研究対象とした広い水域をカバーするプロジェクトだったが，SB-ACC を越えた最も北側の観測点でもオキアミが採集され，分布の北限を特定することができなかった（Nicol, et al., 2010b; Nicol and Raymond, 2012）．最近では，南極周極流南限前線 Southern Antarctic Circumpolar Current Front (SACCF)を北限と考えると南極海全体でオキアミの分布範囲が合理的に説明ができるとされる一方，南極前線 Antarctic Polar Front (APF)

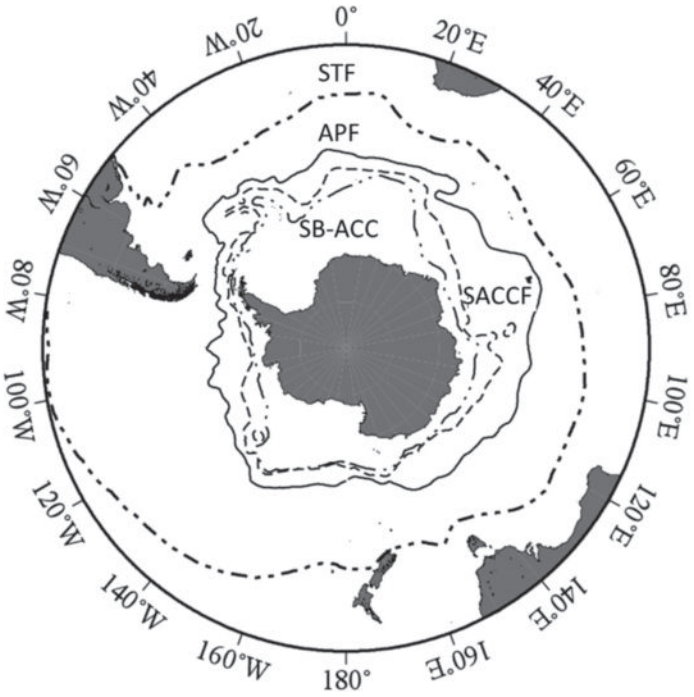


図 5：南極を取り巻く海洋前線．STF：亜熱帯前線 Sub-tropical Front，APF：南極前線 Antarctic Polar Front，SACCF：南極周極流南限前線 Southern Antarctic Circumpolar Current Front，南極周極流南限境界 SB-ACC：Southern Boundary of Antarctic Circumpolar Current．Orsi et al. (1995) のデータを元に作成．

を北限とするモデルを使った研究もある（Nicol and Raymond, 2012; Cuzin-Roudy et al., 2014）．オキアミが出現しなくなる境界の北側では，ハダカイワシ科魚類が高次捕食者の餌として優占するため，そこが copepod-myctophid centred pathway への転換ポイントとなる．この北限の見極めは，どのような環境要素がエネルギーの経路（食物網）を決めているのか知るうえで重要な課題である．この北限は海洋前線の位置とリンクしているが，前線の位置が近年南下傾向にあることが知られるようになった（Sokolov and Rintoul, 2009; Gille, 2014）．このことは，前線の南下が南大洋の生態系構造や生物過程を経て物質循環に大きな変化をもたらすことを示唆しており，注視すべき課題である．

オキアミの生物量は 5–6 年の周期で増減を繰り返すことが知られており（Atkinson et al., 2008; Ross et al., 2014; Saba et al., 2014），これは周期的な気候要素の変動（エルニーニョ現象，南極振動 Southern Annular Mode，植物プランクトンの現存量, 海氷に覆われた期間など）によって引き起こされるとされてきたが，実際にはどのモデルもこのオキアミの増減をうまく説明できていなかった．一方，Ryabov et al. (2017) は，これらの気候要素のようないわば外的要因によってこの変動が起こるのではなく，種内で生じる餌の競合によって起こることを個体発生と個体群動態を使ったモデルで示している．オキアミは夏には植物プランクトン，冬はアイスアルジーにある程度依存した生活史を持っているが，餌が切り替わる秋に一時的に飢餓に見舞われる．オキアミの生物量が増大すると，餌をめぐる競合によってこの飢餓の期間が長くなり，その結果，幼生の生き残りに影響が出る．個体群の増大と秋に起こる飢餓による縮小が，5–6 年の周期で繰り返されることによって生物量の変動が起こる．このモデルは一方で，捕食者の生物量（捕食圧）の増大がむしろオキアミの生物量の変動を安定させることも示しており興味深い．Ryabov et al. (2007)はまた，秋季における植物プランクトンの生産力の強弱が若齢オキアミの加入に大きな影響を与える可能性を示した．この研究のベースは Palmer Long Term Ecological Research (Palmer LTER) という 1990 年代に南極半島西側海域（WAP）で始まった長期観測プログラムであり（http://pal.lternet.edu/），他にも大きな成果を挙げている．いうまでもなく，オキアミ個体群の増減は南大洋生態系に大きな影響を及ぼす．長期モニタリングは経費がかかる上に研究成果も出にくいが，このような生物の変動プロセスを理解するうえで避けては通れない．

6. ハダカイワシ類の生態

ハダカイワシ科魚類には約 250 種が含まれ，北極海を除く世界中の海に分布し，そのうち 35 種が南大洋の外洋域に分布するとされている．10 年くらい前から英国南極観測局（British Antarctic Survey，BAS）を始めとして，ハダカイワシ類に焦点を当てた論文が盛んに発表されていることからも分かるとおり，ハダカイワシ類は南大洋の生態系研究における重要なポジションを確立したといってもよい（Collins et al., 2008; Shreeve et al., 2009; Saunders et al., 2014, 2015, 2017）．

南大洋を北から南へ下がっていくと途中でいくつもの海洋前線を通過する．なかでも南極前線（APF）は生物にとって重要な前線のひとつで，この前線を境に生物相が大きく変わる．この北側には亜熱帯前線 Sub-tropical Front (STF) があり，ここから南側を南大洋と定義することが多い（図 5）．冬季にほぼ海氷で埋め尽くされる南側の海域には南極周極流南縁（SB-ACC）がある．この前線も生物には重要な前線で，南北で生物相が変化することがある（Tanimura et al., 2008）．SB-ACC は，周極深層水 Circumpolar Deep Water (CDW) が湧昇する発散域であり，亜表層のポテンシャル水温極大が 1.5℃の等深線の位置として定義される．ハダカイワシ類の成魚は，それぞれの種がある程度南北に広がる分布範囲を持っている（Hulley et al., 1990; Duhamel et al., 2014）．例えば *Electrona antarctica* は南極前線（APF）より北側で採集されることはほとんど無いが，同属の *E. carlsbergi* は SB-ACC より南で採集されることはない．彼らはそれぞれ広い分布域を持っているが，仔魚はどこでもいつでも採集されるわけではなく，産卵はいくつかの条件を満たした海域・時期に行われると考えるべきである（Saunder et al., 2014）．*E. antarctica* は，大型の雌が SB-ACC より南側で見つかることや，仔魚が高緯度海域を中心に多く見つかることなどから，SB-ACC 付近まで産卵回遊を行っていると考えられている（Moteki et al., 2017a; Saunders et al., 2014, 2017）．しかし，成熟卵を持った個体や卵はほとんど見つかっておらず，産卵場所については推定の域を出ない．その他の種についても産卵生態についてはほとんど分かっていない．スコシア海での研究では，体長組成や成熟度などから *E. antarctica* と *K. anderssoni* が SB-ACC の南側で産卵している可能性が指摘されているが，その他の種については APF 付近が主要な産卵海域ではないかと推定されている（Saunders et al., 2017）．実際に我々の観測でも，60° S 以南では *E. antarctica* 以外のハダカイワシ科仔魚はほとんど採集されていない．彼らの成魚は，SB-ACC から APF までほぼ同所的に分布するが，産卵のためには比較的大きな規模の南北回遊を行っているらしい（Saunders et al., 2017）．ハダカイワシ類全体の生物量を考えると，この回遊は炭素の大規模な季節的水平移動と捉えることもでき，物質循環の視点からも重要である．

E. antarctica の産卵期についても定説がない．スコシア海では春や夏よりも秋に生殖腺の成熟度が高いことから，産卵期は秋から冬であると考えられているが（Saunders et al., 2014, 2017），インド洋セクターでは夏（1 月）でも仔魚が普通に採集されるし（Moteki et al., 2009, 2017a），WAP 海域では冬（5 月，6 月）にも採集される（Kellermann and Schadwinkel, 1991）．Efremenko (1986) は，スコシア海で卵と仔魚が 5–8 月に採集されることを示している（この論文には後述するようにやや問題もある）．一年中産卵している可能性もあるが，生物生産が大きく異なる高緯度海域の夏と冬で仔魚が適応戦略を柔軟に変えることができるのだろうか．Moline et al. (2008) は，いくつかの文献情報をまとめて産卵期を 4–6 月，孵化時期を 12–3 月としているが，産卵から孵化まで 8–9ヶ月かかるというのは，やや考えにくい．

食性は，その生物の生態を知る上で基本的な情報であり，南極海のハダカイワシ類についてもよく調べられているが，近年はやはりスコシア海における研究が盛んである（Shreeve et al., 2009; Saunders et al., 2014, 2015）．スコシア海では *E. antarctica* の他，*E. carlsbergi*，*Gymnoscopelus braueri*，*Krefftichthys anderssoni*，*Protomyctophum bolini* などが優占するが，ここでは個体数が最も多い *E. antarctica* の食性を中心に述べる．スコシア海では，*E. antarctica* の主要な餌はオキアミ，*Themisto gaudichaudii*（端脚（たんきゃく）類，図 4），*Metridia* spp.（カイアシ類，図 4）である（Shreeve et al., 2009; Saunders et al., 2014, 2015）．オキアミはハダカイワシ科魚類の餌としてはサイズが最も大きく，*E. antarctica* の他には *Gymnoscopelus nicholsi*（図 3）という大型の種しか食べていない．実際に *E. antarctica* も小型の個体はあまりオキアミを食べていない（Roweder, 1979）．結果として，ハダカイワシ科全体ではオキアミの生産量／日の約 2% を消費しているにすぎないことから（Saunders et al., 2015），ハダカイワシ科魚類が krill-independent pathway に組み込まれることに無理はない（Saunders et al., 2015; Murphy et al., 2007; Shreeve et al., 2009）．Murphy et al. (2007) が提唱した図は，複雑な食物網・エネルギーの流れを二つの経路（選択肢）に大胆に単純化して描いている．しかし，最も生物量の大きな *E. ant-*

arctica がスコシア海でオキアミを重要な餌としていることは，*E. antarctica* が krill-dependent の経路においてオキアミと高次捕食者の間に入っていることを意味する．SB-ACC 以南に多く分布しているのは *E. antarctica*，*G. nicholsi*，*G. braueri* および *K. anderssoni* で（Saunders et al., 2017），その他の種は SB-ACC 以南にはあまり出現しない．*G. braueri* と *K. anderssoni* の餌はカイアシ類が中心でオキアミをほとんど食べないが，オキアミを食べる *E. antarctica* と *G. nicholsi* は SB-ACC 以南において，他のハダカイワシ科魚類とは別のエネルギーの流れにいると考えるべきであろう．

ハダカイワシ科魚類の餌としては，同じオキアミ類でも *Thysanoessa* spp.の方がオキアミよりも重要である（Saunders et al., 2015）．オキアミが主に珪藻などの植物プランクトンを食べるのに対し，*Thysanoessa* 属はより雑食の傾向が強く，その食性はブルームの状況に比較的制限されにくいと考えられている（Falk-Petersen et al., 1999; Donnelly et al., 2006）．分布もオキアミより外洋（北側）である（Ono et al., 2011）．安定同位体比を用いた研究では，*Thysanoessa* spp.はカイアシ類などの suspension feeder に近い食段階にある（Stowasser et al., 2012）．

上記の *E. antarctica* の食性はスコシア海についての研究だが，その他の海域でも断片的ではあるが情報がある（Kozlov and Tarverdiyeva, 1989; Kock, 1992）．多くの外洋性魚類は日和見食者 opportunistic feeder であることから周りの生物相によって食性も変わる．*E. antarctica* も海域によってはスコシア海と食性が大きく異なることを示唆しているが，インド洋セクターでは包括的な食性の研究は行われていない．

7. ハダカイワシ類仔魚の研究

7.1 *Electrona antarctica* と *E. carlsbergi*

上述の研究はほぼすべてが成魚について行われたものであり，その初期生活史に焦点を当てたものはほとんどなかった．最も重要な種のひとつである *Electrona antarctica* と *Electrona carlsbergi* については，仔魚を形態で分けることすら現時点では難しい．*E. antarctica* については仔魚から稚魚にかけてのシリーズ標本に基づいた記載があるが（Rasoanarivo and Aboussouan, 1983; Moteki et al., 2017c），*E. carlsbergi* についての記載は乏しい．しかし，Moser and Ahlstrom (1974)は，変態期のサイズに言及し，*E. antarctica* が 20 mm くらいなのに対し，*E. carlsbergi* は 12–13 mm としている．しかし，この論文は仔魚の形態に基づく総説的な記述の一部で，論文から同定の根拠を検証することはできないし，仔魚のサイズが小さい場合の同定形質についての記載も無い．North and Kellermann (1989)は，暫定的な同定と断った上で，10 mm の *E. carlsbergi* 仔魚のスケッチを掲載している．我々の研究チームで *E. antarctica* については，仔稚魚期の形態発育や仔魚の分布様式についての研究を行ったが（Moteki et al., 2007a, 2017c），仔魚の同定については既往の論文や成魚の分布域を参考にしたものの，暫定的であることは否定できない．

Efremenko (1986)は，スコシア海において *E. antarctica* と *E. carlsbergi* を含むハダカイワシ科魚類 10 種の卵と仔魚の分布を記述しており，しばしば引用される．この論文はすべてが「真実ならば」重要な情報を含むが，各種の同定の根拠が確認できない．根拠となる論文が示されてはいるが，その多くがロシア語でしか出版されておらず国内では入手困難である．同定は，シリーズ法で行ったことが書かれている．シリーズ法とは，同定可能な比較的大きな個体から，単独では同定不可能な発育初期の個体を連続的に揃えたシリーズを基に，シリーズすべての同定・記載を行う方法である．方法自体は仔稚魚研究には一般的だが，これを卵にまで遡って同定したという記述をそのまま信用してよいものか悩ましい．実際に前述の North and Kellermann (1989) も *E. carlsbergi* の記述にこれらの論文を引用していない．同定以外にも，鉛直分布や出現時期について述べているが，いっさいのデータが示されていない．じつは，6 章で引用した Moline et al. (2008) はこの論文を引用しているが，卵・仔魚の出現時期については無視したふしが伺える．一方で, Efremenko (1986) は出現時期をほぼ周年としている．Efremenko は南大洋の仔魚の形態記載や出現様式について大きな貢献をしてきた研究者で，筆者は Efremenko (1986) も大部分は「真実」であると思っているが，未だにそれを検証できないでいる．いずれにしても，*E. antarctica* と *E. carlsbergi* の仔魚の形態学的な判別方法の確立は，初期生活史の研究を進めるうえで必須である．余談だが，この論文は Journal of Ichthyology という英文誌で読むことができるが，この雑誌は Voprosy Ikhtiologii というロシア語の雑誌をイスラエルの会社が英文に翻訳したものであり，オリジナルではない．ロシア（旧ソ連）には魚類学の大きな蓄積があるが，その大部分がロシア語なのが残念である．Journal of Ichthyology は高価で，現在日本では国立科学博物館のみが購入している．

これらの 2 種の分布域は，*E. antarctica* が APF 以南，

E. carlsbergi が APF 以北というイメージであるが，APF 付近ではオーバーラップする．実際に我々が研究を行った 140°E トランセクトでも，わずかだが *E. antarctica* が 60°S 以南でも採集された．特にスコシア海では，このイメージは怪しくなる．こちらでは同所的な分布が普通に見られるといってもよい（Saunders et al., 2015）．これは，すでに触れたハダカイワシとコオリウオの同所的分布の原因と同様で，海洋フロント構造が複雑に入り組んでいることに起因していると思われる．WAP においても *E. antarctica* が大陸棚海域に分布することが知られているが，これも上部周極深層水 Upper Circumpolar Deep Water (UCDW) が大陸棚上に乗り上げてくることと関係していると解釈されている（Donnely and Torres, 2008）．

7.2　なぜ初期生活史の研究をするのか

魚類のみならず生物の死亡率は，体の発達が未熟な状態で生まれて間もない時期に高い．この時期をうまく乗り越えられれば（生き残れれば），成体になれる確率は大きく高まる．つまり生活史初期の生残率が，その生物の個体群動態に大きな影響を及ぼす．この考え方は水産資源学の分野において魚類資源の将来予測に応用されているものである．つまり，仔魚や卵の分布・密度からその年級群の資源予測を行うことができる．仔魚の減耗要因については餓死や捕食が考えられ，魚類はそれぞれの進化の過程で，卵やふ化仔魚に対する捕食者の少ない場所，あるいは孵化した仔魚がすぐに餌にありつける場所を産卵場所として選択するようになったはずである．したがって，卵や仔魚が多く採集される場所の環境条件や仔魚の餌生物を始めとした初期生活史を知ることにより，仔魚が生き残るために何が好ましい条件かを明らかにすることができれば，地球温暖化によってその条件が変化したときに，その種の個体群変動を予測することが可能となる．ハダカイワシの個体群変動の影響は，食物網を通して広範に及ぶことが想定されるため，ハダカイワシ類の初期生活史を解明することは重要であるといえる．

このような背景と動機から我々は初期生活史の研究に力を入れているが，実際にはハダカイワシ成魚の定量的な採集が一般に困難であることも背景としてある．英国南極観測局（British Antarctic Survey, BAS）は RMT25（網口が 25m^2 の開閉式ネット）という巨大なネットを用いてマイクロネクトンの定量化に努力を払っているが，海鷹丸では設備的に使用は困難である（Piatkowski et al., 1994）．

仔稚魚研究の意義や，仔稚魚の一般的な生態については田中ほか（2009）によくまとめられている．より深く学ばれる方にお勧めしたい．

7.3　*Electrona anratctica* 仔稚魚の形態発育と個体発生的鉛直移動

E. antarctica は変態期 transformation stage を持つ（Moteki et al., 2017c）．ハダカイワシ類は大きな眼を有し，体や頭部の体側から腹面にかけて発光器を持つことが大きな特徴であるが，仔魚期にはこれらの特徴はない．仔魚は体表の色素が乏しく，ほぼ半透明である（ホルマリン固定後は白色）．顎歯や咽頭歯などの口腔内の歯はわずかに見られるか出現していない．餌を濾しとるための鰓耙（さいは）を支える骨もまだ軟骨の状態である．稚魚期は，体制（細胞・組織・器官などの分化の程度やそれらの配置の状態から見た生物体の基本構造）は成魚とほぼ同じであるが成熟までにしばらくかかる発育段階である．仔魚は体長 19–21 mm の変態期を通して一気に稚魚期に入る．「一気に」と書いたのは，極めて狭い体長範囲で体制の変化が起こること，そして変化の経過が分かる変態期の個体が極めて少ないことから，短期間のうちに不連続的ともいえる変化が起きていると判断されるためである．実際に Moteki et al. (2017c) では，112 個体の仔稚魚（6–37 mm）を調べたが変態期と定義できたのは 6 個体にすぎなかった．この変態期には，まず体表が色素に覆われ，その後，眼径と上顎長が急速に増大し，発光器が出現する．顎や口腔内の歯は急速に増加，骨格全体も軟骨から硬骨へ発達（化骨）し，摂餌関連・遊泳関連の機能が完成する．このような体制の変化は，生息場所や食性の変化と結びついたものであると考えられるが，実際に分布深度も急速に変化する．

仔魚期にはほとんどの個体が 200 m 以浅で採集されるのに対し，変態期と稚魚期の個体は 200 m より深い深度から採集される．ただし，*E. antarctica* の変態期以降の個体は，他のハダカイワシ類と同様に日周鉛直移動 Diurnal (Diel) Vertical Migration（DVM；詳しくは後述）を行い夜間には 100 m 付近まで上昇してくる．しかし，仔魚期については今のところ DVM を行うという積極的な証拠は得られておらず，行ったとしても小規模であると考えられる．この鉛直移動を可能にするのは，稚魚期の骨格や鰭の完成によるものと考えてよい．また，大きな眼や発光器の獲得は，急速に乏しくなる 200 m 以深の光環境では必須であろう．上顎長の発達は，生物量が小さくなる中・深層の餌環境への適応，つまり餌サイズの選択肢を広げるためであると考えられる．このような個体発生と形態発育に伴う鉛直分布の変化を個体発生的鉛

直移動 Ontogenetic Vertical Migration (OVM) とよぶ．*E. antarcitca* は，南大洋の高緯度域（SB-ACC 付近より南，大陸棚縁辺部まで）において最も個体数・生物量の大きい魚類である．他にも *Notolepis coatsi*（図 3），*Bathylagus antarcticus*，*Cyclothone microdon* などが多く採集され，Lutzow-Holm Bay の北側海域では，これら 4 種が，採集された魚類全体の個体数の 95％を占めることもある（Moteki et al., 2009）．この OVM は 4 種のうち *Notolepis coatsi* と *B. antarcticus* でも認められている．*C. microdon* はおそらく秋から冬が産卵期と考えられるが，仔魚期の個体が夏季には採集されていないため，OVM の有無は確認できていない（Gon, 1990; Moteki et al., 2009）．

7.4 *Electrona antarctica* 仔魚の空間分布：なぜそこにいるのか

海洋大のチームはそれまで主力としてきた RMT に加え，IONESS（アイオネス Intelligent Operative Net and Environment Sensing System）を用いた観測を 2010/2011 の航海から始めた．この IONESS は海外ではほとんど知られていないギアであるが，MOCNESS（モクネス Multiple Opening/Closing Net Environmental Sensing System）は海洋生物学研究者の間では有名なので，海外で IONESS の説明をするときには MOCNESS と瓜二つだと言えばよい（Wiebe et al., 1985）．IONESS は開閉式ネットで，1 回の曳網で 8 層からの層別採集が可能である．この IONESS を使って，140°E と 110°E トランセクトで表層から 400 m までの *E. antarctica* 仔魚の空間分布を調査した（Moteki et al., 2017a）．これまで述べてきたように，推定される生物量などから本種は南大洋食物網における重要種のひとつと考えられているにも関わらず，水平分布パターンの詳細も分かっていなかったが，本研究から仔魚が一定の分布パターンを持っていることが明らかになった．夏季の南大洋では，大陸棚海域から斜面にかけて −1℃ 以下の低水温の南極冬季水（WW: Winter water）が分布するが，大陸棚斜面よりやや北側に位置する SB-ACC とよばれる前線近傍では 1.5℃ 以上の周極深層水（CDW: Circumpolar Deep Water）の湧昇がみられる．仔魚は，140°E トランセクトでは SB-ACC 付近に多く分布し，110°E では SB-ACC 付近からさらに北側の 60°S 付近まで分布域が広がっていた．ふたつのトランセクトでは分布パターンがやや異なるように見えるが，水塊としてみると WW と CDW の混合水塊である変質周極深層水 Modified CDW (MCDW) を中心に分布しているといってよい．

では，この分布パターンが仔魚にとってどのようなメリットがあるのだろうか．仔魚にとってのメリットは，その水塊が保育所 nursery として適しているかどうか，言いかえると餌場として適当か，捕食者から逃れるのに適しているかどうか，という点であろう．多くの海産魚の卵は，直径 1 mm 前後の分離浮性卵（岩や海藻などの基質に産みつけられるのではなく，海中にばら撒かれ漂いながら発生が進む）である．孵化したばかりの仔魚は，口がまだ開いていないが，大きな卵黄を持ちこれを栄養源として発育する．卵黄（内部栄養）を使い切るころには口が完成し，仔魚は餌を摂る（外部栄養）ことができるようになる．この内部栄養から外部栄養へのスムーズな切り替えには，口に入る適当な大きさ，遊泳能力の乏しい仔魚でも捕らえることが可能な十分に遅い動き，十分な栄養価，あまり泳ぎ回らなくても遭遇することが可能な分布密度など，餌（生物）についてのいくつかの条件が求められる．このタイミングでこれらの餌条件に出くわさないと仔魚は飢餓になるであろうし，弱れば肉食性のプランクトンに食われることになるだろう（Hunter, 1981；田中ほか, 2009）．

これらの条件が，MCDW に揃っているのか，これを検証することは環境変動と *E. antarctica* 仔魚の生残率の変動を理解するうえで不可欠となりそうだが，仔魚が何を餌としているのかを知ることから始める必要がある．餌生物を特定し，その餌生物の分布や動態を知ることができれば，環境変動が生態系に及ぼす影響を理解するうえで大きな前進になる．MCDW は，CDW と WW の間に分布する混合水塊である．WW は冬季に冷やされた表層数十 m から 100 m くらいまでの層が，夏季になって表層部分だけが温められ，結果的に中層に残された低水温の水塊である．夏季，140°E トランセクトでは −1℃ 以下の水塊は 63°S–63.5°S くらいまで広がるが，110°E トランセクトでは 60°S 以北まで深度 50–100 m の層に広がっている．これは 140°E に比べて 110°E の方が，海氷が遅くまで残っていることと関係がありそうである．110°E トランセクトの西側には水深の浅い海脚（海底の大きな高まりから外の方へ突き出している小規模な隆起部のこと）が北側に張り出しており，この海域には CDW の影響が及びにくく，海氷が比較的遅い季節まで残る傾向がある．*E. antarctica* の産卵・孵化の盛期は不明であるが，我々が観測を行っている 1 月の観測では卵や孵化直後の仔魚が得られていないことを考えると，1 月には盛期を過ぎているのかもしれない．推定されている仔魚の期間（孵化から稚魚になるまでの日数）に 30–47 日を適用すると（Greely et al., 1999），我々が採

集した仔魚は遅くとも 12 月には孵化していることになる．仔魚が多く採集される海域は 12 月はまだ海氷に覆われており，*E. antarctica* は海氷下あるいは海氷縁の近傍で産卵・孵化している可能性を示唆している．この海氷の存在が，上述の餌条件を提供するうえで鍵となっているかもしれない．

仔魚の生き残り条件を考える上でもうひとつ必要なことは捕食者の存在であるが，これについてはほとんど不明である．捕食者には端脚類や肉食性のカイアシ類，浮遊性刺胞動物（クラゲなど），その他の魚類など多様な生物が考えられる．これらから逃れるには暗い場所，つまり深い方に生息することが有効だが，彼らの生息場所は比較的明るい表層 0–200 m である．彼らは捕食者から見つからないために暗い場所に逃れるのではなく，半透明の体を持つことによって，彼らから見つからないように進化してきたのかもしれない．

7.5 *Electrona antarctica* 仔魚の食性

E. antarctica 仔魚の食性についてはスコシア海での研究がある（Gorelova and Efremenko, 1989）．この研究では体長 10 mm 以下と 10 mm 以上の仔魚とに分けて解析している．10 mm 以下では甲殻類の卵が消化管から多く見出されている他，オヨギゴカイ類（多毛類）の剛毛束 chaetae が高い頻度で出現している．10 mm 以上の仔魚では空消化管率が 90–100％と高く，唯一見つかったのは剛毛束であった．剛毛束は我々の分析（未発表）においてもしばしば出現しているが，デトリタス塊の中に見られることが多いことから，他の動物プランクトンや魚類がオヨギゴカイ類を食べた後に排出した糞を仔魚が食べているのではないかと考えている．10 mm 以下の仔魚でも空消化管率は高く（57–89％）Gorelova and Efremenko (1989) もこのことについて，他の研究（他の種）でも仔魚の消化管からあまり餌が見つからないこと，そして，これはエネルギー要求の証拠（evidence of their energetic requirements；飢餓の指標という意味か？）かもしれない，とコメントしている．しかし，仔魚が皆飢餓では生き残れない．

仔魚の食性を調べるには，Gorelova and Efremenko (1989) のように消化管内容物を調べれば分かるはずだが，ネットに捕らわれてからはコッドエンド（網の末端部，サンプルが溜まる部分）で他のプランクトンと一緒に揉まれるうちに，食べたものを吐き出したり，他のプランクトンを飲み込んだりすることがあるといわれている．様々な種の仔魚でしばしば観察される高い空消化管率は，消化管の通過時間の速さと関係があるのかもしれないし，未発達な消化管の構造と関係しているのかもしれない．安定同位体比や脂肪酸組成といったバイオマーカーの分析により過去数週間分の食べたものの履歴を知る手法もあるが，正確な分析には一定の重量の試料が必要である．したがって，体長数 mm の仔魚の分析にはある程度の個体数を集めることが必要であり，アクセスが容易ではない南大洋での研究には忍耐が求められる．また，バイオマーカーによる分析も顕微鏡による観察を補完するものに過ぎないので，消化管内容物の顕微鏡観察は必須であり，こちらも忍耐の必要な作業となる．我々も *E. antarctica* の消化管内容物の研究を始めたとき，仔魚の初期における高い空消化管率に遭遇し，課題を残した．現在は，採集時にできるだけダメージを与えないことや，観察の手法を改善することなどの対応をしており，近いうちにいくつかの新たな知見が得られるものと確信している．

前述したとおり，仔魚が生残するためには，いくつかの餌条件が必要なことを考えると，nursery の海域・環境や餌の組成はある程度安定していると考えられる．一方で親魚は，産卵期以外はいくつかの海洋前線をもまたがって広く分布する．このことは，ある程度餌の選択性に柔軟性があることを示し，食べられる餌を食べていると考えられる（日和見食者 opportunistic feeder とよばれる）．したがって，親魚は餌環境が変化しても急に個体群動態に影響を及ぼすことはないが，仔魚にとって餌環境の変化は重要であり，その変化は生残率の低下に直結するだろう．

8. 日周鉛直移動

ハダカイワシ類のような中・深層性魚類を含めて，プランクトンや魚類の多くは夜間に浮上し日中は深い深度に戻っていく日周鉛直移動 Diurnal (Diel) Vertical Migration (DVM) を行う．DVM は世界中の海や湖で毎日繰り返される生物群集の移動としては最も大規模な移動である．基本的には日出と日没に伴う光環境の変化と密接に関係し，一般的には視覚的捕食者からの逃避（visual predator avoidance）が最大の要因と考えられている（Lampert, 1993）．南極においても基本的には捕食者からの逃避行動が重要な引き金となっていると認識されている（Robison, 2003）．生産性の高い表層にいれば餌生物が豊富かもしれないが，視覚的捕食者には当然狙われやすくなる．

このような普遍的とも思われる生物の移動も極域ならではの例外がある．真夏の高緯度域は太陽が沈まなくな

る．この白夜に表層に上昇すれば捕食者に狙われやすくなるかもしれない．夏季に北から南へ向かって観測を進めていくと，徐々に夜の時間が短くなる．エコーサウンダー（計量魚群探知機）を用いた観測では，*E. antarctica* と推定される魚群が 60°S 以南で DVM を行うのが観察されたが，南に行くにつれ（夜の時間が短くなるにつれ），60°S では魚群が表層近くまで上昇するのに対し，64°S 付近では深度 150–250 m までしか上昇しなくなり，65°S では上昇が見られなくなった（Moteki et al., 2017a）．この南北方向の DVM 様式の差異はそのまま季節変化（日照時間の変化）に現れるはずである．この *E. antarctica* の鉛直移動のパターンは，エコーサウンダーには映らない捕食者や餌生物の移動とも同期していると考えるべきで，生物が関与する鉛直的な物質の移動パターンが季節によっても大きく変化することを示している．しかしながら，我々が知っているその実態は主に夏についてであり，氷に覆われる季節についてはほとんど何も知らない．ハダカイワシ類は，光の乏しい海氷域では捕食者から見つかりにくくなるために表層近くまで上昇しているかもしれない．しかし，海氷縁辺域 Marginal Ice Zone (MIZ) で，飛翔性の海鳥類が *E. antarctica* や *Notolepis coatsi* といった中・深層性魚類を捕食していることも知られており，海氷分布と生態系の関係性を調べる研究が必要である（Ainley et al., 1986）．

9. *Notolepis coatsi* と *N. anulata*（ハダカエソ科）の分布

N. coatsi は，南大洋季節海氷域の大陸棚縁辺部から SB-ACC に分布する魚類としては，*E. antarctica* と並んで個体数の多い中・深層性魚類である（Van de Putte et al., 2010; Moteki et al., 2011）．エネルギー量も大きく，高次捕食者の餌としても重要である（Van de Putte et al., 2010）．しかし，なぜかハダカイワシ類ほど注目されておらず，研究対象としても適当かもしれないと考え，我々のチームでこっそり研究を始めている．*E. antarctica* と同様に，まずは仔魚の分布について大学院生が解析を始めたところ，早速興味深い発見があった．我々が主として研究対象としている 60°S 以南には，既往の知見では *Notolepis* 属のうち *N. coatsi* のみが分布すると考えられていたが，同属の *N. annulata* 仔魚が SB-ACC 以南（およそ 63°S 以南）のサンプルに少なからず見出されたのである．*N. annulata* は，*E. carlsbergi* と同様に APF 以北を主な分布域とする種である．さらに我々の調査ではなぜか 60°S 以北では *N. annulata* 仔魚が採集されていない．さらなる広域の分布調査が必要であるが，*N. annulata* 仔魚の分布が APF 以南の季節海氷域の中でもかなり南側にあるということは，親魚による産卵のための南下回遊が行われていることを意味する．APF 以北に分布の中心をもつ種としては，海氷の影響を強く受ける海域までわざわざやってくる意味を知ることは，海氷が生態系にもつ意義を考える上で興味深い．

10. 魚類仔魚の同定に関する問題点

実は *Notolepis coatsi* と *N. annulata* の仔魚を見分けるのは簡単ではない．体長約 20 mm 以上の個体では，腹部の黒色素胞の位置で両種を判別することが可能であるが（Efremenko, 1979; Post, 1987; North and Kellermann, 1989），それより小さい個体では種同定は難しい．結果として本属についても仔魚の分布に関する研究はほとんど行われてこなかった．これは *Electrona* 属についても同様で，*E. carlsbergi* 仔魚については非常に簡単な記載があるが，その仔魚を *E. carlsbergi* と同定した根拠が示されていないうえに，*E. antarctica* との識別点も尾柄部に黒色素胞があるかないかという一点にすぎない（North and Kellermann, 1989）．したがって，現時点では採集場所以外に *E. carlsbergi*（APF 以北）と *E. antarctica*（APF 以南）を区別する材料はないが，*E. carlsbergi* が海氷近くまで産卵回遊する証拠でも出てきたらそれもできなくなる（幸いにして今のところそういった証拠はない）．*Notolepis* 属にせよ *Electrona* 属にせよ，2 種を分子生物学的手法により判別することは可能であるが，分析のためには採集された仔魚をエタノール固定か冷凍保存する必要がある．しかし，これらの固定・保存方法では，標本が破壊されてしまうため，同定結果が得られても同一標本の形態観察は不可能ということになってしまう．例えば，冷凍標本を解凍した場合，筋肉や骨格が未発達な仔魚では脱水などにより形態が大きく変わってしまうため，その復元すら困難である．エタノール固定でも同様で，仔魚の重要な標徴形質となりうる黒色素胞も消失してしまう．この問題を回避するためには，小さい個体から大きい個体まで連続的に何らかの形質でつながる一連の標本群（シリーズという）が必要で，このシリーズの一部を DNA 分析用に保存し，残りを形態観察用にホルマリン固定する．DNA 分析により種が確定できれば，シリーズ全体が同種ということになるので，そのシリーズを使って形態の記載が可能となる．しかし現実的には，採集直後に船上で，プランクトンサンプルの中から半透明の仔魚を抜き出し，生鮮状態のまま

形態観察・体長測定等を行い，シリーズ標本を集めるのは至難の業である．しかし，*Electrona* 属については，APF から南北に十分離れた海域で採集された仔魚は別種である可能性が高く，これらの形態比較ができれば両種を区別する形態形質を明らかにできると考えられる．

11．生態系変動

11.1　ナンキョクオキアミ vs.サルパ

オキアミと並んで個体数・生物量において重要な動物プランクトンに，サルパ *Salpa thompsoni* がいる（図 4）．サルパは尾索類というグループに属する，ゼラチン質の管状の体をもったプランクトンである．ゼラチン質といっても筋肉もあり，体を収縮させることによって体の中に水を通してジェット推進で移動することができる．個別に遊泳し無性生殖を行う段階（単独個体 solitary）と，鎖状につながり有性生殖を行う段階（連鎖個体 aggregate）を繰り返す生活環を持っている．サルパはオキアミと同じ suspension feeder であり，植物プランクトンを主な起源とする懸濁粒子をろ過摂食していることから，餌について両者は競合している可能性がある（Perissinotto and Pakhomov, 1998a, b）．サルパは，特に餌が多いときに大増殖し，植物プランクトンの増殖速度を上回る勢いで摂食することがある．しかし，基本的に分布の中心は異なっている（Nishikawa et al., 1995; Hosie et al., 2000; Pakhomov et al., 2002）．オキアミは主として SB-ACC より南側に分布するが，サルパはその北側に分布の中心がある．ところが，1926 年以降の信頼できるデータを統合して解析したところ，1970 年代になってからオキアミの南極全体の個体数密度が大きく減少していることが分かってきた（Atkinson et al., 2004）．オキアミの個体数密度は前の冬の海氷面積（氷縁の緯度）と正の相関があることが知られている［一方で，1970 年代のオキアミ密度が周期的に起こる高密度の時期だった可能性も指摘されている（Loeb and Santora, 2015）］．これは海氷の分布面積が，冬季に海氷を餌（アイスアルジー）の供給元あるいはシェルター／ nursery として利用する幼生の生残率に影響を与えていることなど，オキアミが，その生活史全般に渡って海氷に大きく異存しているためである（Ross et al., 2004; Quetin et al., 2007; Meyer et al., 2017）．また，海氷の減少と関連して植物プランクトンが小型化していることも，オキアミの減少につながっていると言われている（Moline et al., 2004, 2008）．もともとオキアミが多い大西洋セクターでは温暖化の進行が深刻で，このことが生物量の減少につながっていると考えることができる．

こういった背景のもと，一方でサルパは増加し，さらに分布域が南下しているらしい．上述したとおり，本来 SB-ACC の南側にはほとんど出現しないか，出現してもそこでは水温が低すぎて再生産できないとされていたが，成熟個体が安定的に見られるようになってきている（Ono et al., 2010; Pakhomov et al., 2011; Ono and Moteki, 2013, 2017）．もともと比較的暖かい水を好むサルパにとっては，海水温の上昇は何も困ることではないだろう．サルパは，魚類や海鳥類によって捕食されるケースは知られているが，栄養価が低く，特に海鳥類のような高エネルギーを要求する内温動物の主要な餌となっているとは考えにくい（Pakhomov et al., 2002; Dubischar et al., 2006; Saunders et al., 2015; Thiebot et al., 2017）．つまり，食物連鎖によって炭素を高次へとつなぐ役割をほとんど担っていないことになる（Dubischar et al., 2006）．しかし，サルパは生態系においては別の点で重要な役割がある．彼らは沈降速度が速い大きな糞粒を生産することが知られ，南極のサルパとは別種だがその糞粒は理論的には 2700 m/日の速さで沈むという（Bruland and Silver, 1981）．加えて，しばしば大増殖して短い世代をもつことなどは，表層の炭素を海底に運搬・隔離するプロセス（生物ポンプ）や深海への有機物供給における貢献といった点において大きな役割を持っているはずである（Phillips et al., 2009）．オキアミとともに，役割は異なるが，サルパの個体群変動は大きな生態系変動の観点からも，もっと注目されてもよいだろう（生物ポンプについては本巻の須藤ほかも参照）．

11.2　高次捕食者の餌としてのオキアミ類・魚類の質（エネルギー量）

多くの高次捕食者が依存しているオキアミ類の総脂質量は，季節や海域によって大きく異なっている．例えば，南極半島の西側海域（WAP）で得られた値は，インド洋で得られた値よりざっと 50％も高い（Färber-Lorda et al., 2009; Ruck et al., 2014）．また WAP では，同じ時期でも水温の低い高緯度・岸寄り海域の方が，高い海域（低緯度海域）よりも高くなることが知られている（Ruck et al., 2014）．これらのデータは，温暖化による水温上昇等によって，単純にオキアミの分布や生物量が変動するのみならず，餌としての質が変動することも示している．同じオキアミを食べるにしても餌のエネルギー量が異なれば，捕食者は行動を変えなければならない．エネルギーが低ければ多く食べる必要があるし，その他の餌を食べることで補完する必要が生じるかもしれない．

WAP では，上部周極深層水（Upper Circumpolar Deep Water, UCDW）が陸棚上に侵入することによって *E. antarctica* が陸棚上に分布すると考えられている（Donnely and Torres, 2008）．また，*E. antarctica* の総脂質量はオキアミよりも多いことが知られる（Ruck et al., 2014）．彼らは，本来の分布域である外洋域より Land-based の捕食者に利用されやすいと考えられ，実際にアザラシやオットセイ，海鳥類に捕食されている（Barrera-Oro, 2002）．彼らは，年・海域・季節，あるいは大陸棚域に UCDW が卓越するか否かによって，結果的にオキアミか *E. antarctica* の食べやすい方を選択するのだろう．一方，アデリーペンギンのヒナでは，より総脂肪量の多いコオリイワシを選択した方が，コオリオキアミだけを食べているときよりも成長や生残が良いという研究もあり（Chapman et al., 2011），環境変動が餌の質の変化を通して大型捕食者の個体群変動に影響を与えると考えられる．

著しい気候・環境変化が進行している南極半島西部では，オキアミを主な餌としているカニクイアザラシ（図3）も *E. antarctica* やコオリイワシなどの魚類に餌生物をシフトしている可能性が，安定同位体比を使った研究で示唆されている（Hückstädt et al., 2012）．また，冬季にはオキアミへの依存度が下がることも分かってきた．彼らは柔軟に気候変動に対応していくと考えられるが，餌そのもののシフトのみならず餌の質の変化が個体群変動や食物網全体に与える影響についても注視していく必要があるだろう．

12. 生態系構造が炭素隔離を制御する？

南大洋における炭素の循環は，植物プランクトンやアイスアルジーが光合成によって海水中に溶け込んでいる二酸化炭素を吸収することから始まる．これらの光合成活動によって合成された有機炭素は，オキアミをはじめとする従属栄養生物に利用されることで食物連鎖が始まる．これらの有機物は形を変えながら様々な過程を経て一部は深層へ沈降するが，そのほとんどは表層で分解されて溶存有機物となり滞留するか，利用した生物の呼吸によって二酸化炭素となり，再び大気–海洋間のガス交換に寄与することとなる．全球的に見た場合，一般に光合成生産のわずか 10% 程度が中層以深に沈降すると言われているが（Martin et al., 1987），実は海域や季節間でその程度には大きなバラツキがある．これらの生物活動を介した深層への炭素隔離（生物ポンプ）には，生態系の構造が大きな役割を果たしている．南大洋を代表する二次生産者としてオキアミとサルパが重要であり，これらが大型の糞粒 faecal pellet を排泄することで，炭素の隔離効率は著しく高くなる．また，マリンスノー（1 mm 以上の不定形粒子）も炭素隔離のドライバーとなる．マリンスノーの多くは粘性物質による植物プランクトンの凝集，尾虫類のハウス，有殻翼足類の mucus web が元になっていることが知られている（Alldredge and Silver, 1988）．植物プランクトンの凝集には植物プランクトン自体の生理状態が関与しており，残りの二つは尾虫類，有殻翼足類自体の量と摂餌活性が鍵となっていると考えられる．また，このような生物ポンプを促進する動物のほとんどは，オキアミやサルパと同様に体サイズの割に非常に小さな粒子を餌にできる特徴を持つことが多いことにも触れておきたい．例えば尾虫類は数 mm 以上のものも少なくないが，1 μm 以下の粒子を捕食可能であることから，食物連鎖を大きくショートカットすると言われている（Choe and Deibel, 2008）．摂餌を通して有機物を大型化する動物群の機能と動態を把握することは，表層生態系の構造と物質循環を把握する上で欠かすことができないが，南大洋においてオキアミ以外の動物に対する我々の理解はあまりにも乏しい．

生物過程を経て沈降した粒子は，光合成が起こらない中・深層生態系を支える重要な餌でもある．言い換えれば，中層以深の生態系中で生じる沈降粒子の利用が炭素隔離の量と期間を規定する可能性があるということである．実際に多くの海域において，200–1000 m 深度における沈降粒子量の減衰はバクテリアの分解速度から予想されるよりも遥かに大きい．このギャップの原因は *Oithona* 属や *Oncaea* 属など，小型カイアシ類の沈降粒子食であると考えられている（González and Smetacek, 1994; Turner, 2004）．しかし，中層以深における動物の摂餌生態と沈降粒子の関係に関する研究は依然として進んでいない．小型カイアシ類の知見についても，現場レベルでは沈降粒子の大きな減衰が見られた深度で個体数密度が多かったことくらいで，あとはごく限られた飼育実験に基づく推測である場合がほとんどである．表層から沈降した有機物粒子を捕食し，沈降粒子フラックスの減衰に寄与する動物は他にも多く存在するだろう．

ここで述べてきた炭素の隔離量とその変動を決定する二つの生物過程に関する知見を蓄積し，定量的な理解を深めることは，南大洋生態系の構造と気候変動との関係を理解するとともに，二酸化炭素変動に対する南大洋生態系からのフィードバックを評価する上でも重要である．

13. まとめ

ナンキョクオキアミや *E. antarctica* を抜きにして南大洋の生態系研究は議論できないが，その他にも注目されるべきバイプレーヤーはいる．例えばオキアミ類 *Thysanoessa* spp.（本属は南大洋に 2 種分布するが形態的な分類は困難）であるが，その生物量や生態的意義は十分に把握・議論されていない．南大洋の生態系については，いくつもの重要な総説や本が書かれているが *Thysanoessa* spp.をフォーカスした議論はオキアミに比べて著しく少ない．彼らの総脂肪量がオキアミに匹敵すること，オキアミのような大きな集団を形成しないものの広大な分布域を持つこと，オキアミの脂質の組成が主としてトリグリセリドなのに対して *Thysanoessa* spp.ではワックスエステルであることなどを考慮すると，生態系における役割は，両者で異なるものの，もう少し議論されるべきであろう（Falk-Petersen et al., 1999, 2000; Lee et al., 2006; Haraldsson and Siegel, 2014）．

本稿では，南大洋の生態系・食物網に関して，これまで得られた知見や研究課題について論じてきた．しかし，その多くがスコシア海や WAP で得られたものであり，東南極（インド洋セクターが大部分を占める）の情報は未だに乏しいのが現状である．スコシア海や WAP は生産性が高い海域で，オキアミを始めとして生物が多い場所である．同様に，インド洋セクターでもプリッツ湾からケルゲレン海台にかけての海域で高いクロロフィル *a* 濃度（植物プランクトン現存量の指標）が観測されている（Moore and Abbott, 2000）．言うまでもなく，生産性が高い海域を観測することは，南大洋全体の生物生産の理解に欠かせない．このような海域には植物プランクトン食性が強いオキアミが優占することになる．しかし，生産性が高いプリッツ湾からケルゲレンにかけての海域を別にすれば，インド洋セクターの大部分は水深 4000–5000 m の海底地形の変化が乏しい海域が広がっている．この広大なのっぺりした海域は生産性が相対的に低いが，栄養段階がオキアミよりやや高い *Thysanoessa* spp.が優占し，複数種のハダカイワシ科魚類の生物量を支えている（Stowasser et al., 2012; Saunders et al., 2015）．生産性の高い海域では相対的に少ない種ではあるが，インド洋セクターでは一次・二次生産者を上位の食段階につなぐ重要な担い手でもある．南大洋生態系の理解は，どうしてもオキアミに引っ張られがちで，オキアミが少ないインド洋セクターでの研究は遅れる傾向にある．我が国が対象とするインド洋セクターの大部分は南大洋に散見される krill-independent pathway が優占的な海域であり，この生態系構造と動態の解明なくして南大洋全体の理解には到達できないと筆者らは考えている．

謝辞

2009 年に東京海洋大学と国立極地研究所は連携協定を締結し，それ以来，共同研究体制を維持・強化してきた．本稿に書かれた研究アイデアは，この間に多くの研究者や学生と重ねてきた共同研究や議論を基にしている．特に，石丸隆博士（東京海洋大学），福地光男博士（国立極地研究所），小達恒夫博士（国立極地研究所），Graham Hosie 博士（Sir Alister Hardy Foundation for Ocean Science）には，我々の研究の基礎を築いていただいた．Robert A. Massom 博士（Australian Antarctic Division）との議論は，*E. antarctica* の初期生活史と海氷との関係を研究するきっかけとなった．ここに記して感謝したい．ナンキョクオキアミ（図 1）とサルパ（図 4-F）の写真は戸田亮二氏（東京大学）に提供していただいた．カニクイアザラシ（図 3-G）は，東京海洋大学水産専攻科の実習生が撮影したものである．お礼申し上げる．

参考文献

Ainley, D. G., W. R. Fraser, C. W. Sullivan, J. J. Torres, T. L. Hopkins and W. O. Smith (1986) Antarctic mesopelagic micronekton: evidence from seabirds that pack ice affects community structure. *Science*, **232**, 847–849.

Ainley D. G., P. R. Wilson, K. J. Barton, G. Ballard, N. Nur and B. Karl (1998) Diet and foraging effort of Adélie penguins in relation to pack-ice conditions in the southern Ross Sea. *Polar Biol.*, **20**, 311–319.

Alldredge, A. L. and M. W. Silver (1988) Characteristics, dynamics and significance of marine snow. *Prog. Oceanogr.*, **20**, 41–82.

Amakasu, K., A. Ono, D. Hirano, M. Moteki and T. Ishimaru (2011) Distribution and density of Antarctic krill (*Euphausia superba*) and ice krill (*E. crystallorophias*) off Adélie Land in austral summer 2008 estimated by acoustical methods. *Polar Sci.*, **5**, 187–194.

Arrigo, K. R., T. Mock and M. P. Lizotte (2010) Primary producer and sea ice. In: Thomas, D. N. and G. S. Dieckmann (eds.) *Sea Ice, Second Edition*, 283–325. Wiley-Blackwell, West Sussex.

Atkinson, A., V. Siegel, V. E. Pakhomov and P. Rothery (2004) Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature*, **432**, 100–103.

Atkinson, A., V. Siegel, V. E. Pakhomov, P. Rothery, V. Loeb, R. M. Ross, L. B. Quetin, K. Schmidt, P. Fretwell, E. J. Murphy, G. A. Tarling and A. H. Fleming (2008) Oceanic circumpolar habitats of Antarctic krill. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **362**, 1–23.

Barrera-Oro, E. (2002) The role of fish in the Antarctic marine food web: differences between inshore and offshore waters in the southern Scotia Arc and west Antarctic Peninsula. *Antarctic Sci.*, **14**, 293–309.

Bluhm, B. D., R. R. Gradinger and S. B. Schnack-Schiel (2010) Sea ice meio- and macrofauna. In: Thomas, D. N. and G. S. Dieckmann (eds.) *Sea Ice, Second Edition*, 357–393. Wiley-Blackwell, West Sussex.

Bocher, P., Y. Cherel, J. -P. Labat, P. Mayzaud, S. Razouls and P. Jouventin (2001) Amphipod-based food web: *Themisto gaudichaudii* caught in nets and by seabirds in Kerguelen waters, southern Indian Ocean. *Mar. Eco. Prog. Ser.*, **223**, 261–276.

Bruland, K. W. and M. W. Silver (1981) Sinking rates of fecal pellets from gelatinous zooplankton (Salps, Pteropods, Doliolids). *Mar. Biol.*, **63**, 295–300.

Chapman, E. W., E. E. Hofmann, D. L. Patterson, C. A. Ribic and W. R. Fraser (2011) Marine and terrestrial factors affecting Adélie penguin *Pygoscelis adeliae* chick growth and recruitment off the western Antarctic Peninsula. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **436**, 273–289.

Cherel, Y., P. Koubbi, C. Giraldo, F. Penot, E. Tavernier, M. Moteki, C. Ozouf-Costaz, R. Causse, A. Chartier and G. Hosie (2011) Isotopic niches of fishes in coastal, neritic and oceanic waters off Adélie land, Antarctica. *Polar Sci.*, **5**, 286–297.

Choe, N. and D. Deibel (2008) Temporal and vertical distribution of three appendicularian species (Tunicata) in Conception Bay, Newfoundland. *J. Plankton Res.*, **30**, 969–979.

Clarke, A. and P. A. Tyler (2008) Adult Antarctic krill feeding at abyssal depths. *Curr. Biol.*, **18**, 282–285.

Collins, M. A., J. C. Xavier, N. M. Johnston, A. W. North, P. Enderlein, G. A. Tarling, C. M. Waluda, E. J. Hawker and N. J. Cunningham (2008) Patterns in the distribution of myctophid fish in the northern Scotia Sea ecosystem. *Polar Biol.*, **31**, 837–851.

Collins, M. A., G. Stowasser, S. Fielding, R. Shreeve, J. C. Xavier, H. J. Venables, P. Enderlein, Y. Cherel and A. Van de Putte (2012) Latitudinal and bathymetric patterns in the distribution and abundance of mesopelagic fish in the Scotia Sea. *Deep-Sea Res. II*, **59–60**, 189–198.

Cuzin-Roudy, J., J. -O. Irisson, F. Pinot, S. Kawaguchi and C. Vallet (2014) Southern Ocean euphausiids. In: De Broyer, C. et al. (eds.) *Biogeographic atlas of the Southern Ocean*, 309–320. Scientific Committee of Antarctic Research, Cambridge.

Donnelly J, T. T. Sutton and J. J. Torres (2006) Distribution and abundance of micronekton and macrozooplankton in the NW Weddell Sea: relation to a spring ice-edge bloom. *Polar Biol.*, **29**, 280–293.

Donnely, J. and J. J. Torres (2008) Pelagic fishes in the Marguerite Bay region of the West Antarctic Peninsula continental shelf. *Deep-Sea Res. II*, **55**, 523–539.

Dubischar, C. D., E. A. Pakhomov and U. V. Bathmann (2006) The tunicate *Salpa thompsoni* ecology in the Southern Ocean II. Proximate and elemental composition. *Mar. Biol.*, **149**, 625–632.

Ducklow, H. W., W. Fraser, D. M. Karl, L. B. Quetin, R. M. Ross, R. C. Smith, S. E. Stammerjohn, M. Vernet and R. M. Daniels (2006) Water-column processes in the West Antarctic Peninsula and the Ross Sea: interannual variations and foodweb structure. *Deep-Sea Res. II*, **53**, 834–852.

Ducklow, H., A. Clarke, R. Dickhut, S. C. Doney, H. Geisz, K. Huang, D. G. Martinson, M. P. Meredith, H. V. Moeller, M. Montes-Hugo, O. Schofield, S. E. Stammerjohn, D. Steinberg and W. Fraser (2012) The marine system of the western Antarctic Peninsula. In: Rogers, A. D., N. M. Johnston, E. J. Murphy and A. Clarke (eds.) *Antarctic Ecosystems, An Extreme Environment In A Changing World*, 121–159. Wiley-Blackwell, West Sussex.

Duhamel, G., Percy-Alexander Hulley, R. Causse, P. Koubbi, M. Vacchi, P. Pruvost, S. Vigetta, J. -O. Irisson, S. Mormède, M. Belchier, A. Dettai, H. W. Detrich, J. Gutt, C. D. Jones, K. -H. Kock, L. J. L. Abellan and A. Van de Putte (2014) Biogeographic patterns of fish. In: De Broyer, C. et al. (eds.) *Biogeographic atlas of the Southern Ocean*. 321–325. Scientific Committee of Antarctic Research, Cambridge.

Efremenko, V. N. (1979) A description of the larvae of *Notolepis coatsi* (Paralepididae, Pisces). *J. Ichthyol.*, **18**, 500–503.

Efremenko, V. N. (1986) Distribution of eggs and larvae of Myctophidae in the Southern Ocean. *J. Ichthyol.*, **26**, 141–147.

Falk-Petersen, S., J. R. Sargent, O. J. Lønne and S. Timofeev (1999) Functional biodiversity of lipids in Antarctic zooplankton: *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus*, *Thysanoessa macrura* and *Euphausia crystallorophias*. *Polar Biol.*, **21**, 37–47.

Falk-Petersen, S., W. Hagen, G. Kattner, A. Clarke and J. Sargent (2000) Lipids, trophic relationships, and biodiversity in Arctic and Antarctic krill. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **57** (Suppl. 3), 178–191.

Färber-Lorda, J., R. Gaudy and P. Mayzaud (2009) Elemental composition, biochemical composition and caloric value of Antarctic krill: implications in Energetics and carbon balances. *J. Mar. Syst.*, **78**, 518–524.

Flynn, A. J. and A. Williams (2012) Lanternfish (Pisces: Myctophidae) biomass distribution and oceanographic-topographic associations at Macquarie Island, Southern Ocean. *Mar. Freshwater Res.*, **63**, 251–263.

Garrison, D. L. (1991) Antarctic sea ice biota. *Amer. Zool.*, **31**, 17–33.

Gille, S. T. (2014) Meridional displacement of the Antarctic Circumpolar Current. *Phil. Trans. Roy. Soc. A*, **372**, 20130273, doi:10.1098/rsta.2013.0273.

Gon, O. (1990) Gonostomatidae. In: Gon O. and P. C. Heemstra (eds.) *Fishes of the Southern Ocean*. 116–122. J. L. B. Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown.

González, H. E. and V. Smetacek (1994) The possible role of the cyclopoid copepod *Oithona* in retarding vertical flux of zooplankton faecal material. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **113**, 233–246.

Gorelova, T. A. and V. N. Efremenko (1989) On the food composition of the larvae of two species of lantern anchovies (Myctophidae) from the Scotia Sea. *J. Ichthyol.*, **29**, 106–109.

Greely, T. M., J. V. Gartner Jr. and J. J. Torres (1999) Age and growth of *Electrona antarctica* (Pisces: Myctophidae), the dominant mesopelagic fish of the Southern Ocean. *Mar. Biol.*, **133**, 145–158.

Haraldsson, M. and V. Siegel (2014) Seasonal distribution and life history of *Thysanoessa macrura* (Euphausiacea, Crustacea) in high latitude waters of the Lazarev Sea, Antarctica. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **495**, 105–118.

Holm-Hansen, O., M. Naganobu, S. Kawaguchi, T. Kameda, I. Krasovski, P. Tchernyshkov, J. Priddle, R. Korb, M. Brandon, D. Demer, R. P. Hewitt, M. Kahru and C. D. Hewes (2004) Factors influencing the distribution, biomass, and productivity of phytoplankton in the Scotia Sea and adjoining waters. *Deep-Sea Res. II*, **51**, 1333–1350.

Horner, R., S. F. Ackley, G. S. Dieckmann, B. Guiliksen, T. Hoshiai, L. Legendre, I. A. Melnikov, W. S. Reeburgh, M. Spindler and C. W. Sullivan (1992) Ecology of sea ice biota 1. Habitat, terminology, and methodology. *Polar Biol.*, **12**, 417–427.

Hosie G. W, M. B. Schultz, J. A. Kitchener, T. G. Cochran and K. Richards (2000) Macrozooplankton community structure of East Antarctica (80–150° E) during the Austral summer of 1995/1996. *Deep-Sea Res. II*, **47**, 2437–2463.

Hubold, G. (1985) The early life-history of the high-Antarctic silverfish, *Pleuragramma antarcticum*. In: Siegfried, W. R., P. R. Condy and R. M. Laws (eds.) *Antarctic Nutrient Cycles And Food Webs*, 445–451. Springer-Verlag, Berlin.

Hücktstädt, L. A., J. M. Burns, P. L. Koch, B. I. McDonald, D. E. Crocker and D. P. Costa (2012) Diet of a specialist in a changing environment: the crabeater seal along the western Antarctic Peninsula. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **455**, 287–301.

Hulley, P. -A. (1990) Myctophidae. In: Gon O. and P. C. Heemstra (eds.) *Fishes of the Southern Ocean*, 146–178. J. L. B. Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown.

Hunter, H. R. (1981) Feeding ecology and predation of marine fish larvae. In: Lasker, R. (ed.) *Marine Fish Larvae,* 33–77. Washington Sea Grant Program, University of Washington Press, Washington.

岩見哲夫，川口創，永延幹夫（2001）南極海およびその周辺海域より報告のある魚類の標準和名のリストならびに新和名の提唱．遠洋水研報，**36**，29–36.

川口弘一（2005）南極の自然史　ノトセニア魚類の世界から．東海大学出版会，秦野.

Kawaguchi, S., R. Kilpatrick, L. Roberts, R. A. King and S. Nicol (2011) Ocean-bottom krill sex. *J. Plankt. Res.*, **33**, 1134–1138.

Kellermann, A. and S. Schadwinkel (1991) Winter aspects of the ichthyoplankton community in Antarctic Peninsula waters. *Polar Biol.*, **11**, 117–127.

Kock, K. -H. (1992) *Antarctic fish and fisheries*. Cambridge University Press, New York.

Koubbi, P., P. -A. Hulley, P. Pruvost, P. Henri., J. -P. Labat, V. Wadley, D. Hirano and M. Moteki (2011) Size distribution of meso- and bathypelagic fish in the Dumont d'Urville Sea (East Antarctica) during the CEAMARC surveys. *Polar Sci.*, **5**, 195–210.

Kozlov, A. N. and M. I. Tarverdiyeva (1989) Feeding of different species of Myctophidae in different parts of the Southern Ocean. *J. Ichthyol.*, **29**, 160–167.

Lampert, W. (1993) Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: new evidence for the predator-avoidance hypothesis. *Archiv für Hydrobiologie Ergebnisse der Limnologie*, **39**, 79–88.

Lee, R. F., W. Hagen, G. Kattner (2006) Lipid storage in marine zooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **307**, 273–306.

Legendre, L., S. F. Ackley, G. S. Dieckmann, B. Gulliksen, R. Horner, T. Hoshiai, I. A. Melnikov, W. S. Reeburgh, M. Spindler and C. W. Sullivan (1992) Ecology of sea ice biota. *Polar Biol.*, **12**, 429–444.

Loeb, V. J. and J. A. Santora (2015) Climate variability and spatiotemporal dynamics of five Southern Ocean krill species. *Prog. Oceangr.*, **134**, 93–122.

Makabe R., A. Tanimura and M. Fukuchi (2012) Comparison of mesh size effects on mesozooplankton collection efficiency in the Southern Ocean. *J. Plankton Res.*, **34**, 432–436.

Makabe R, A. Tanimura, T. Tamura, D. Hirano, K. Shimada, F. Hashihama and M. Fukuchi (2017) Meso-zooplankton abundance and spatial distribution off Lützow-Holm Bay during austral summer 2007–2008. *Polar Sci.*, **12**, 25–33.

Martin, J. H., G. A. Knauer, D. M. Karl and W. W. Broenkow (1987) VERTEX: carbon cycling in the northeast Pacific. *Deep-Sea Res. II*, **34**, 267–285.

Meyer, B., U. Freier, V. Grimm, J. Groeneveld, B. P. V. Hunt, S. Kerwath, R. King, C. Klaas, E. Pakhomov, K. M. Meiners, J. Melbourne-Thomas, E. J. Murphy, S. E. Thorpe, S. Stammerjohn, D. Wolf-Gladrow, L. Auerswald, A. Gotz, L. Halbach, S. Jarman, S. Kawaguchi, T. Krumpen, G. Nehrke, R. Ricker, M. Sumner, M. Teschke, R. Trebilco and N. I.

Yilmaz (2017) The winter pack-ice zone provides a sheltered but food-poor habitat for larval Antarctic krill. *Nat. Ecol. Evol.*, **1**, 1853–1861.

Mintenbeck, K. and J. J. Torres (2017) Impact of climate change on the Antarctic silverfish and its consequences for the Antarctic ecosystem. In: Vacchi, M., E. Pisano and L. Ghigliotti (eds.) *The Antarctic Silverfish: A Keystone Species In A Changing Ecosystem*, 253–286. Springer, Cham.

Moline, M. A., H. Claustre, T. K. Frazer, O. Schofield and M. Vernet (2004) Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend. *Glob. Change Biol.*, **10**, 1973–1980.

Moline, M. A., N. J. Karnovsky, Z. Brown, G. J. Divoky, T. K. Frazer, C. A. Jacoby, J. J. Torres and W. R. Fraser (2008) High latitude changes in ice dynamics and their impact on polar marine ecosystems. *Ann. NY. Acad. Sci.*, **1134**, 267–319.

Moore, J. K. and M. R. Abbott (2000) Phytoplankton chlorophyll distributions and primary production in the Southern Ocean. *J. Geophys. Res.*, **105**, 28709–28722.

Moser, H. G. and E. H. Ahlstrom (1974) Role of larval stages in systematic investigations of marine teleosts: the Myctophidae, a case study. *Fish. Bull.*, **72**, 391–413.

Moteki, M., N. Horimoto, R. Nagaiwa, K. Amakasu, T. Ishimaru and Y. Yamaguchi (2009) Pelagic fish distribution and ontogenetic vertical migration in common mesopelagic species off Lützow-Holm Bay (Indian Ocean sector, Southern Ocean) during austral summer. *Polar Biol.*, **32**, 1461–1472.

Moteki, M., P. Koubbi, P. Pruvost, E. Tavernier and P. -A. Hulley (2011) Spatial distribution of pelagic fish off Adélie and George V Land, East Antarctica in the austral summer 2008. *Polar Sci.*, **5**, 211–224.

Moteki, M., K. Fujii, K. Amakasu, K. Shimada, A. Tanimura and T. Odate (2017a) Distributions of larval and juvenile/adult stages of the Antarctic myctophid fish, *Electrona antarctica*, off Wilkes Land in East Antarctica. *Polar Sci.*, **12**, 99–108.

Moteki, M., T. Odate, G. W. Hosie, K. T. Takahashi, K. Swadling and A. Tanimura (2017b) Ecosystem studies in the Indian Ocean sector of the Southern Ocean undertaken by the training vessel the *Umitaka-maru*. *Polar Sci.*, **12**, 1–4.

Moteki, M., E. Tsujimura and P. -A. Hulley (2017c) Developmental intervals during the larval and juvenile stages of the Antarctic myctophid fish *Electrona antarctica* in relation to changes in feeding and swimming functions. *Polar Sci.*, **12**, 88–98.

Murphy, E. J., J. L. Watkins, P. N. Trathan, K. Reid, M. P. Meredith, S. E. Thorpe, N. M. Jonston, A. Clarke, G. A. Tarling, M. A. Collins, J. Forcada, R. S. Shreeve, A. Atkinson, R. Korb, M. J. Whitehouse, P. Ward, P. G. Rodhouse, P. Enderlein, A. G. Hirst, A. R. Martin, S. L. Hill, I. J. Staniland, D. W. Pond, D. R. Briggs, N. J. Cunningham and A. H. Fleming (2007) Spatial and temporal operation of the Scotia Sea ecosystem: a review of large-scale links in a krill centred food web. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **362**, 113–148.

Murphy, E. J., J. L. Watkins, P. N. Trathan, K. Reid, M. P. Meredith, S. L. Hill, S. E. Thorpe, N. M. Jonston, A. Clarke, G. A Tarling, M. A. Collins, J. Forcada, A. Atkinson, P. Ward, I. J. Staniland, D. W. Pond, R. A. Cavanagh, R. S. Shreeve, R. Korb, M. J. Whitehouse, P. G. Rodhouse, P. Enderlein, A. G. Hirst, A. R. Martin, D. R. Briggs, N. J. Cunningham and A. H. Fleming (2012) Spatial and temporal operation of the Scotia Sea ecosystem. In: Rogers, A. D., N. M. Johnston, E. J. Murphy and A. Clarke (eds.) *Antarctic Ecosystems, An Extreme Environment In A Changing World*, 160–212. Wiley-Blackwell, West Sussex.

Nicol, S., T. Pauly, N. L. Bindoff and P. G. Strutton (2000) "BROKE" a biological/oceanographic survey of the coast of East Antarctica (80–150° E) carried out in January-March 1996. *Deep-Sea Res. II*, **47**, 2281–2298.

Nicol, S., A. Bowie, S. Jarman, D. Lannuzel, K. M. Meiners and P. van der Merwe (2010a) Southern Ocean iron fertilization by baleen whales and Antarctic krill. *Fish and Fisheries*, **11**, 203–209.

Nicol, S., B. Raymond and K. Meiners (2010b) BROKE-West, a large ecosystem survey of the South West Indian Ocean sector of the Southern Ocean, 30° E–80° E (CCAMLR Division 58.4.2). *Deep-Sea Res. II*, **57**, 693–700.

Nicol, S. and B. Raymond (2012) Pelagic ecosystems in the waters off East Antarctica. In: Rogers, A. D., N. M. Johnson, E. J. Murphy and A. Clarke (eds.) *Antarctic Ecosystems, An Extreme Environment In A Changing World*, 243–254. Wiley-Blackwell, West Sussex.

Nishikawa, J., M. Naganobu. T. Ichii, H. Ishii, M. Terazaki and 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.

North, A. W. and A. Kellermann (1989) Key to early stages of Antarctic fish. In: Kellermann, A. (ed.) *Identification Key and Catalogue of Larval Antarctic Fishes*, BIOMASS Sci. Ser. 10, 1–44. Alfred-Wegener-Institut, Bremerhaven.

O'Driscoll, R. L., I. Leonori, A. De Felice and G. J. Macaulay (2017) Acoustic methods of monitoring Antarctic silverfish distribution and abundance. In: Vacchi, M., E. Pisano and L. Ghigliotti (eds.) *The Antarctic Silverfish: A Keystone Species In A Changing Ecosystem*, 237–252. Springer, Cham.

Ojima, M., K. T. Takahashi, T. Iida, M. Moteki, N. Miyazaki, A. Tanimura and T. Odate (2017) Variability of the fauna within drifting sea ice floes in the seasonal ice zone of the Southern Ocean during the austral summer. *Polar Sci.*, **5**, 19–24.

Ono, A., T. Ishimaru and Y. Tanaka (2010) Distribution and

population structure of salps off Adélie Land in the Southern Ocean during austral summer, 2003 and 2005. *La mer*, **48**, 55–70.

Ono, A., M. Moteki, K. Amakasu, R. Toda, N. Horimoto, D. Hirano, T. Ishimaru and G. W. Hosie (2011) Euphausiid community structure and population structure of *Euphausia superba* off Adélie Land in the Southern Ocean during austral summer 2003, 2005 and 2008. *Polar Sci.*, **5**, 146–165.

Ono, A. and M. Moteki (2013) Spatial distributions and population dynamics of two salp species, *Ihlea racovitzai* and *Salpa thompsoni*, in the waters north of Lützow-Holm Bay (East Antarctica) during austral summers of 2005 and 2006. *Polar Biol.*, **36**, 807–817.

Ono, A. and M. Moteki (2017) Spatial distribution of *Salpa thompsoni* in the high Antarctic area off Adélie Land, East Antarctica during the austral summer 2008. *Polar Sci.,* **12**, 69–78.

Orsi, A. H., T. Whitworth III and W. D. Nowlin, Jr. (1995) On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep-Sea Res. I,* **42**, 641–673.

Padovani, L. N., M. D. Viñas, F. Sánchez and H. Mianzan (2012) Amphipod-supported food web: *Themisto gaudichaudii*, a key food resource for fishes in the southern Patagonian Shelf. *J. Sea Res.*, **67**, 85–90.

Pakhomov, E. A, P. W. Froneman and R. Perissinotto (2002) Salp/krill interactions in the Southern Ocean: spatial segregation and implications for the carbon flux. *Deep-Sea Res. II*, **49**, 1881–1907.

Pakhomov, E. A., C. D. Dubischar, B. P. V. Hunt, V. Strass, B. Cisewski, V. Siegel, L. von Harbou, L. Gurney, J. Kitchener and U. Bathmann (2011) Biology and life cycles of pelagic tunicates in the Lazarev Sea, Southern Ocean. *Deep-Sea Res. II*, **58**, 1677–1689.

Perissinotto, R. and E. A. Pakhomov (1998a) Contribution of salps to carbon flux of marginal ice zone of the Lazarev Sea, southern ocean. *Mar. Biol.*, **131**, 25–32.

Perissinotto, R. and E. A. Pakhomov (1998b) The trophic role of the tunicate *Salpa thompsoni* in the Antarctic marine ecosystem. *J. Mar. Syst.*, **17**, 361–374.

Philipps, B., P. Kremer and L. Madin (2009) Defecation by Salpa thompsoni and its contribution to vertical flux in the Southern Ocean. *Mar. Biol.*, **156**, 455–467.

Piatkowski, U., P. G. Rodhouse, M. G. White, D. G. Bone and C. Symon (1994) Nekton community of the Scotia Sea as sampled by the RMT 25 during austral summer. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **112**, 13–28.

Post, A. (1987) Results of the research cruises of FRV "Walther Herwig" to Southe Africa. LXVII. Revision of the subfamily Paralepidinae (Pisces, Aulopiformes, Alepisauroidei, Paralepididae). I. Taxonomy, morphology and geographical distribution. *Arch. FischWiss.*, **38**, 75–131.

Quetin L. B., R. M. Ross, C. H. Fritensen and M. Vernet (2007) Ecological responses of Antarctic krill to environmental variability: can we predict the future? *Antarctic Sci.*, **19**, 253–266.

Rasoanarivo, R. and A. Aboussouan (1983) Larves de *Electrona antarctica* (Gunther, 1878) (Teleostei, Myctophidae) recoltees durant la campagne FIBEX-MD/25 dans le sud-ouest de l'Ocean Indien. *Cybium*, **7**(2), 75–86.

Robison, B. H. (2003) What drives the diel vertical migrations of Antarctic midwater fish? *J. Mar. Biol. Ass. UK*, **83**, 639–642.

Ross, R. M., L. B. Quetin, T. Newberger and S. A. Oakes (2004) Growth and behavior of larval krill (*Euphausia superba*) under the ice in late winter 2001 west of the Antarctic Peninsula. *Deep-Sea Res. II*, **51**, 2169–2184.

Ross R. M., L. B. Quetin, T. Newberger, C. T. Shaw, J. L. Jones, S. A. Oakes and K. J. Moore (2014) Trends, cycles, interannual variability for three pelagic species west of the Antarctic Peninsula 1993–2008. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **515**, 11–32.

Roweder, U. (1979) Feeding ecology of the Myctophid *Electrona antarctica* (Günter, 1878) (Teleostei). *Meereforsch.*, **27**, 252–263.

Ruck, K. E., D. K. Steinberg and E. A. Canuel (2014) Regional differences in quality of krill and fish as prey along the Western Antarctic Peninsula. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **509**, 39–55.

Ryabov, A. B., A. M. de Roos, B. Meyer, S. Kawaguchi and B. Blasius (2017) Competition-induced starvation drives large-scale population cycles in Antarctic krill. *Nature Ecol. Evol.*, **1**, 1–8.

Saba, G. K., W. R. Fraser, V. S. Saba, R. A. Iannuzzi, K. E. Coleman, S. C. Doney, H. W. Ducklow, D. G. Martinson, T. N. Miles, D. L. Patterson-Fraser, S. E. Stammerjohn, D. K. Steinberg and O. M. Schofield (2014) Winter and spring controls on the summer food web of the coastal West Antarctic Peninsula. *Nat. Commun.*, **5**, 4318, doi:10.1038/ncomms5318.

Sabourenkov, E. N. (1990) Myctophids in the diet of Antarctic predators. *Selected Scientific Papers (SC-CAMLR-SSP/8)*, 335–368. CCAMLR, Hobart.

Saunders, R. A., M. A. Collins, E. Foster, R. Shreeve, G. Stowasser, P. Ward and G. A. Tarling (2014) The trophodynamics of Southern Ocean *Electrona* (Myctophidae) in the Scotia Sea. *Polar Biol.*, **37**, 789–807.

Saunders, R. A, M. A. Collins, P. Ward, G. Stowasser, S. L. Hill, R. Shreeve and G. A. Tarling (2015) Predatory impact of the myctophid fish community on zooplankton in the Scotia Sea (Southern Ocean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **541**, 45–64.

Saunders, R. A., M. A. Collins, P. Ward, G. Stowasser and G. A. Tarling (2017) Southern Ocean mesopelagic fish communities in the Scotia Sea are sustained by mass immigration. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **569**, 173–185.

Schmidt, K., A. Atkinson, S. Steigenberger, S. Fielding, M. C. M. Lindsay, D. W. Pond, G. A. Tarling, T. A. Klevjer, C. S. Allen, S. Nicol and E. P. Achterberg (2011) Seabed foraging by Antarctic krill: implications for stock assessment, bentho-pelagic coupling, and the vertical transfer of iron. *Limnol. Oceangr.*, **56**, 1411–1428.

Shreeve R. S., M. A. Collins, G. A. Tarling, C. E. Main, P. Ward and N. M. Johnston (2009) Feeding ecology of myctophid fishes in the northern Scotia Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **386**, 221–236.

Siegel, V. and J. L. Watkins (2016) Distribution, biomass and demography of Antarctic krill, *Euphausia superba*. In: Siegel V. (ed.) *Biology and Ecology of Antarctic Krill*, 21–100. Springer, Cham.

Smith, Jr., W. O., D. G. Ainley, R. Cattaneo-Vietti and E. E. Hofmann (2012) The Ross Sea continental shelf: regional biogeochemical cycles, trophic interactions, and potential future changes. In: Rogers, A. D., N. M. Johnston, E. J. Murphy and A. Clarke (eds.) *Antarctic Ecosystems, An Extreme Environment In A Changing World*, 160–212. Wiley-Blackwell, West Sussex.

Sokolov, S. and S. R. Rintoul (2009) Circumpolar structure and distribution of the Antarctic Circumpolar Current fronts: 2. Variability and relationship to sea surface height. *J. Geophys. Res.*, **114**, C11019, doi:10.1029/2008JC005248.

Stowasser, G., A. Atkinson, R. A. R. McGill, R. A. Phillips, M. A. Collins and D. W. Pond (2012) Food web dynamics in the Scotia Sea in summer: a stable isotope study. *Deep-Sea Res. II*, **59–60**, 208–221.

Swadling, K. M. (2014) Sea-ice metazoans. In: De Broyer, C. et al. (eds.) *Biogeographic Atlas Of The Southern Ocean*, 321–325. Scientific Committee of Antarctic Research, Cambridge.

Tachibana, A., Y. Watanabe, M. Moteki, G. W. Hosie and T. Ishimaru (2017) Community structure of copepods in the oceanic and neritic waters off Adélie and George V Land, East Antarctica, during the austral summer of 2008. *Polar Sci.*, **12**, 34–45.

田中克，田川正朋，中山耕至（2009）稚魚　生残と変態の生理生態学．京都大学出版会，京都.

Tanimura, A., S. Kawaguchi, N. Okai, J. Nishikawa, S. Toczko, K. T. Takahashi, M. Terazaki, T. Odate, M. Fukuchi and G. Hosie (2008) Abundance and grazing impacts of krill, salps and copepods along the 140°E meridian in the Southern Ocean during summer. *Antarctic Sci.*, **20**, 365–379.

Thiebot, J.-B., J. P. Y. Arnould, A. Gómez-Laich, K. Ito, A. Kato, T. Mattern, H. Mitamura, T. Noda, T. Poupart, F. Quintana, T. Raclot, Y. Ropert-Coudert, J. E. Sala, P. J. Seddon, G. J. Sutton, K. Yoda and A. Takahashi (2017) Jellyfish and other gelata as food for four penguin species - insights from predator-borne videos. *Front. Ecol. Environ.*, **15**, 437–441.

Toda, R., D. J. Lindsay, V. L. Fuentes and M. Moteki (2014) Community structure of pelagic cnidarians off Adélie Land, East Antarctica, during austral summer 2008. *Polar Biol.*, **37**, 269–289.

富永修，高井則之（2008）安定同位体スコープで覗く海洋生物の生態．恒星者社厚生閣，東京.

Trathan, P. N. and S. L. Hill (2016) The importance of krill predation in the Southern Ocean. In: Siegel, V. (ed.) *Biology and Ecology of Antarctic Krill*, 21–100. Springer, Cham.

Turner, J. T. (2004) The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food web. *Zool. Stud.*, **43**, 255–266.

Vacchi, M, M. La Mesa, M. Dalu and J. Macdnald (2004) Early life stages in the life cycle of Antarctic silverfish, *Pleuragramma antarcticum* in Terra Nova Bay, Ross Sea. *Antarctic Sci.*, **16**, 299–305.

Vacchi, M., P. Koubbi, L. Ghigliotti and E. Pisano (2012) Sea-ice interactions with polar fish: focus on the Antarctic silverfish life history. In: di Prisco, G. and C. Verde (eds.) *Adaptation and Evolution in Marine Environments, Volume 1*, 51–73. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.

Van de Putte, A. P., G. D. Jackson, E. Pakhomov, H. Flores and F. A. M. Volckaert (2010) Distribution of squid and fish in the pelagic zone of the Cosmonaut Sea and Prydz Bay region during the BROKE-West campaign. *Deep-Sea Res. II*, **57**, 956–967.

Wiebe, P. H., A. W. Morton, A. M. Bradley, R. H. Backus, J. E. Craddock, V. Barber, T. J. Cowles and G. R. Flier (1985) New developments in the MOCNESS, an apparatus for sampling zooplankton and micronekton. *Mar. Biol.*, **87**, 313–323.