



Title	初夏のオホーツク海における深海におよぶ優占大型カイアシ類の鉛直分布および個体群構造
Author(s)	柊, 萌乃; 山口, 篤
Citation	北海道大学水産科学研究彙報, 69(2), 83-91
Issue Date	2019-12-09
DOI	https://doi.org/10.14943/bull.fish.69.2.83
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/76383
Type	departmental bulletin paper
File Information	bull.fish.69.2.83.pdf



初夏のオホーツク海における深海におよぶ優占大型カイアシ類の鉛直分布 および個体群構造

柊 萌乃^{1)*}・山口 篤^{2,3)}

(2019年8月22日受付, 2019年9月13日受理)

Vertical distribution and population structure of large dominant planktonic copepods down to greater depths in the Okhotsk Sea during early summer

Moeno HIRAGI^{1)*} and Atsushi YAMAGUCHI^{2,3)}

Abstract

Vertical distribution and population structure of large dominant planktonic copepods (*Neocalanus cristatus*, *N. flemingeri*, *N. plumchrus*, *Eucalanus bungii*, *Metridia okhotensis*, *M. pacifica*, *Paraeuchaeta elongata*, *P. birostrata*, *P. rubra*, *Heterorhabdus tanneri*, and *Heterostylites major*) were studied down to greater depths in the Okhotsk Sea during early summer. For suspension feeders (*Neocalanus* spp., *Eucalanus bungii*, and *Metridia* spp.), their vertical distributions were well separated within 0-250 m depths. For carnivores (*Paraeuchaeta* spp. and *Heterorhabdidae*), vertical partitioning within the genus and family was also the cases throughout the 0-3,000 m water column. The vertical partitioning within the same feeding pattern copepods may have a function to reduce competition on similar food items. Population structures of the most suspension feeders were dominated by middle- to late-copepodids with low-lipid accumulation. This may reflection of their life cycle seasonal phenomena. For most of the copepods treated in this study, the sex ratio was skewed for females. It caused by the degeneration of feeding appendages (*Eucalanus bungii* and *Paraeuchaeta* spp.) and the vertical distribution behaviors (*Metridia* spp.: stay deep-layer where food-limited throughout the day) of adult males. Since adult females may perform massive feeding in adult females, their body sizes were much larger than the males.

Key words : Calanoid copepods, *Neocalanus*, *Eucalanus*, *Metridia*, *Paraeuchaeta*, *Heterorhabdus*, *Heterostylites*, Sex ratio, Lipid accumulation, Gonad maturation

緒 言

オホーツク海は、北半球で季節的に結氷する最南端の海である (Kashiwase et al., 2014 ; Simizu et al., 2014)。これは、アムール川を通して供給される淡水の量が多く、冬季のシベリア寒気団の影響を大きく受けることによる (Fujisaki et al., 2014 ; Nishioka et al., 2014)。結氷の際にブラインとして排出された低温高塩分な海水は、低塩分な表層と顕著な密度躍層を形成し、夏季でも水温 0°C 以下と低温なことから、中冷水と呼ばれ (木谷・島崎, 1971), NPIW (北太平洋中層水) の起源となることが知られている (Talley, 1991 ; Yasuda, 1997)。

この季節的な結氷と中冷水は、動物プランクトンの動

態にも大きな影響を及ぼす。例えば、隣接する北太平洋の親潮域では、大型な粒子食性カイアシ類が表層に出現する季節的タイミングが種間で異なるが、オホーツク海では結氷のため、表層に出現する季節的タイミングは同調しているが、鉛直的な棲み分けがあることが知られている (津田, 2013 ; Tsuda et al., 2015)。また、同じカイアシ類の体サイズは親潮域に比べてオホーツク海の方が大型なことが知られている (Kobari and Ikeda, 1999, 2001a, 2001b)。カイアシ類群集には、中冷水を超える日周鉛直移動能力のある *Metridia okhotensis* が優占し、その群集構造は親潮域と大きく異なることも知られている (Yamaguchi, 2015)。これらの研究は、オホーツク海と隣接する親潮域を比較したものが多く (例えば Padmavati et al., 2004 ; Shoden

¹⁾ 北海道大学水産学部
(Faculty of Fisheries, Hokkaido University)

²⁾ 北海道大学大学院水産科学院
(Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University)

³⁾ 北海道大学北極センター
(Arctic Research Center, Hokkaido University)

* 現所属 東京大学大気海洋研究所
(Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo)

et al., 2005), オホーツク海の中におけるカイアシ類の鉛直分布や個体群構造の種間比較についての知見はあまりない。

本研究は、夏季オホーツク海の水盆域に設けた1定点にて、細かな目合いの鉛直多段式プランクトンネットにより、ほぼ全水柱におよぶ鉛直区分採集を行い、試料中に出現したバイオマスに優占する大型カイアシ類6属11種について、出現個体数、個体群構造、油球蓄積、生殖腺発達度合いおよび性比について種間比較を行い、種による特徴を明らかにすることを目的として行った。

材料及び方法

野外採集

2011年6月11日の夜間(1:27-4:53)に、南部オホーツク海水盆域に設けた定点 St. OS11110 (45°24.2'N, 145°02.3'E, 水深 3,027 m) にて、目合い 63 μm の VMPS (Terazaki and Tomatsu, 1997) を用いて海表面から水深 3,000 m までを 12 層 (0-25, 25-50, 50-75, 75-100, 100-150, 150-250, 250-500, 500-750, 750-1,000, 1,000-1,500, 1,500-2,000, 2,000-3,000 m) に分けた鉛直区分採集を行った (Fig. 1)。得られた試料は船上で元田式分割器 (Motoda, 1959) を用いて 1/2 分割し、5% ホルマリン海水に保存し持ち帰った。採集と同時に CTD (SBE 911 Plus, Sea-Bird Electronics Inc.) 測定を行い、水温、塩分、溶存酸素および蛍光センサーに基づく chlorophyll *a* (Chl. *a*) データを取得した。

試料解析

本研究では、大型なカラヌス目カイアシ類6属11種: *Neocalanus cristatus*, *N. flemingeri*, *N. plumchrus*, *Eucalanus bungii*, *Metridia pacifica*, *M. okhotsensis*, *Paraeuchaeta elongata*, *P. birostrata*, *P. rubra*, *Heterorhabdus tanneri* および *Heterostylites major* を対象として、実体顕微鏡下で发育段階毎にソートおよび計数を行った。これらの種は当海域のカ

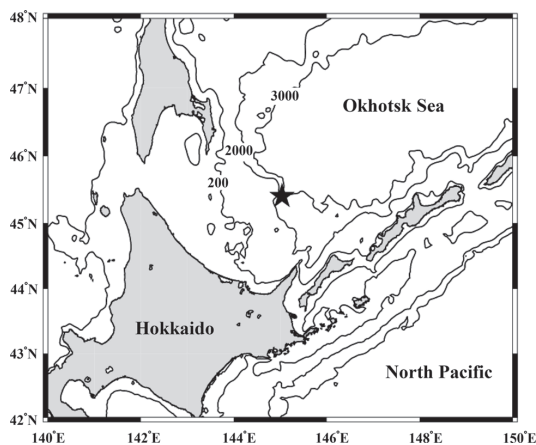


Fig. 1. Location of sampling station (star) in the southern Okhotsk Sea. Depth contours (200, 2,000 and 3,000 m) are superimposed.

イアシ類バイオマス相に優占し、食性は粒子食性から肉食性までを含み、出現深度も表層から水深 3,000 m にまで及ぶ (Yamaguchi et al., 2002; Homma and Yamaguchi, 2010; Homma et al., 2011)。試料中に個体数が多く出現した種については、1/2 分割試料をさらに分割した副試料についてソートおよび計数を行った。

これらの種のうち、*Neocalanus* 属3種、*E. bungii* および *Metridia* 属2種は、生活史の中で休眠期を持つ (Yamaguchi et al., 2011 を参照)。そのため、各個体群が休眠中か否かを判定するために雌成体の生殖腺発達度合いを記録した。*Neocalanus* 属3種は Miller and Clemons (1988) を参考に、I (卵巣に卵母細胞が存在しない)、II (粒状の未発達の卵母細胞が卵巣や卵管に存在)、III (輸卵管内に膨張した卵を持つ) の3段階に区分した。また、*E. bungii* は Yamaguchi et al. (2013) を参考に、I (卵巣が存在し、卵管の後部に卵母細胞が存在)、II (卵管の腹側に発達した卵母細胞が1列存在)、III (二列以上の卵子列が卵管に存在)、IV (卵管に卵子が存在せず脂質様の物質が存在) の4段階に区分した。*Metridia* 属2種は Tande and Grønvik (1983) を参考に、I (卵巣が小さく粒状の未発達の卵母細胞が存在)、II (卵巣が肥大化し卵母細胞

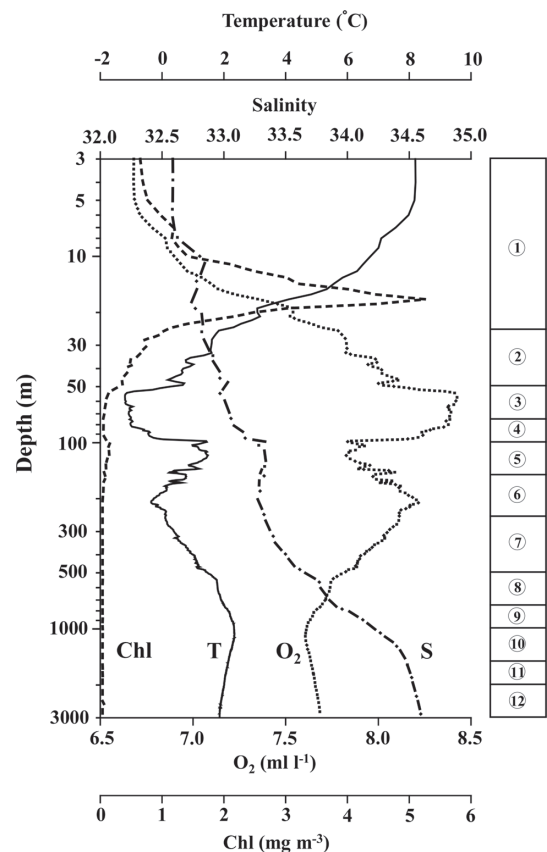


Fig. 2. Vertical profiles of temperature (T, °C), salinity (S), dissolved oxygen (O_2 , ml l^{-1}) and chlorophyll *a* (Chl, mg m^{-3}) plotted on a log depth scale at sampling station in the southern Okhotsk Sea during 11 June 2011. Circled numbers in the right column indicate depth strata of the zooplankton samplings.

胞が輸卵管の約半分を占める), III (輸卵管や卵巣内に一列に並んだ卵母細胞), IV (輸卵管内に膨張した卵を二列持つ) の4段階に区分した。これらの種についてはさらに、頭胸部 (Prosome) における油球の大きさを Low, Medium, High の3段階に区分して計数した。油球蓄積を3段階に分ける区分については, *Neocalanus* 属3種は Tsuda et al. (2001) を, *E. bungii* は Shoden et al. (2005) を, *Metridia* 属2種は Padmavati et al. (2004) を参照した。

結 果

水理環境

調査定点の水温は -1.20°C から 8.21°C の範囲にあり、海表面で高く、水深 20-50 m にかけて急激に低下し、水深 50-100 m 間には水温 0°C 以下の中冷水が存在していた (Fig. 2)。塩分は 32.6-34.6 の範囲にあり、海表面で低く、水深が増すにつれて増加していた。溶存酸素は $6.68-8.42\text{ ml L}^{-1}$ の範囲にあり、水温と明確な逆位相を示していた。Chl. *a* は $0-5.27\text{ mg m}^{-3}$ の範囲にあり、水深 20 m 以浅で高かった。

カイアシ類個体群構造と鉛直分布

粒子食性大型カイアシ類の鉛直分布を Fig. 3 に示す。*N. cristatus* の個体群は C5 が卓越し、C6 も少数が出現していた。最大個体数密度は中冷水中の 50-75 m 層に見られた。*N. flemingeri* は C5 と C6 のみが生出現し、水深 150-750 m 層に分布したが、最大個体数密度は 150-250 m 層に見られた。*N. plumchris* は主に C1-C3 の若い発育段階が 0-100 m の表層

にのみ分布し、最大個体数密度は 0-25 m 層に見られた。*E. bungii* の個体群は C4-C6 が優勢し、大半の個体が水深 75-500 m 層に分布していたが、最大個体数密度は 150-250 m 層に見られた。*Metridia* 属2種はいずれも C5 と C6 が優勢発育段階で、最大個体数密度は共に 25-50 m 層に見られた。これら粒子食性種の中では、*M. okhotensis* の最大個体数密度は 356 ind. m^{-3} と他の種よりも圧倒的に高く、水柱積算の現存量 (standing stock, ind. m^{-2}) においても $18,462\text{ ind. m}^{-2}$ と、本研究で取り扱った各種大型カイアシ類現存量の 75.6% を占めて卓越していた。

肉食性大型カイアシ類の鉛直分布を Fig. 4 に示す。*Paraeuchaeta* 属3種は属内で互いに分布水深が異なっていた。すなわち、*P. elongata* は海表面から水深 1,000 m にかけて出現し、本種の C1 や C2 など若い発育段階は水深 500 m 以深に主に分布していた。*P. birostrata* は水深 250-1,000 m に、*P. rubra* は水深 750-3,000 m にかけて分布していた。これら *Paraeuchaeta* 属3種の最大個体数密度は分布水深の浅い *P. elongata* で最も高く (1.56 ind. m^{-3})、次いで *P. birostrata* (0.54 ind. m^{-3})、最も少ないのが分布水深の最も深い *P. rubra* であった (0.24 ind. m^{-3})。Heterorhabdidae 科2種のうち、*H. tanneri* は主に水深 500-1,500 m に分布していたのに対し、*H. major* はさらに深い水深 1,000-3,000 m に主に分布していた。これら両種の最大個体数密度も、より分布水深の浅い *H. tanneri* の方が 0.52 ind. m^{-3} と、より深い *H. major* のそれ (0.16 ind. m^{-3}) に比べて高かった。

カイアシ類の性比

本研究で取り扱った大型種のうち、*E. bungii*, *Metridia*

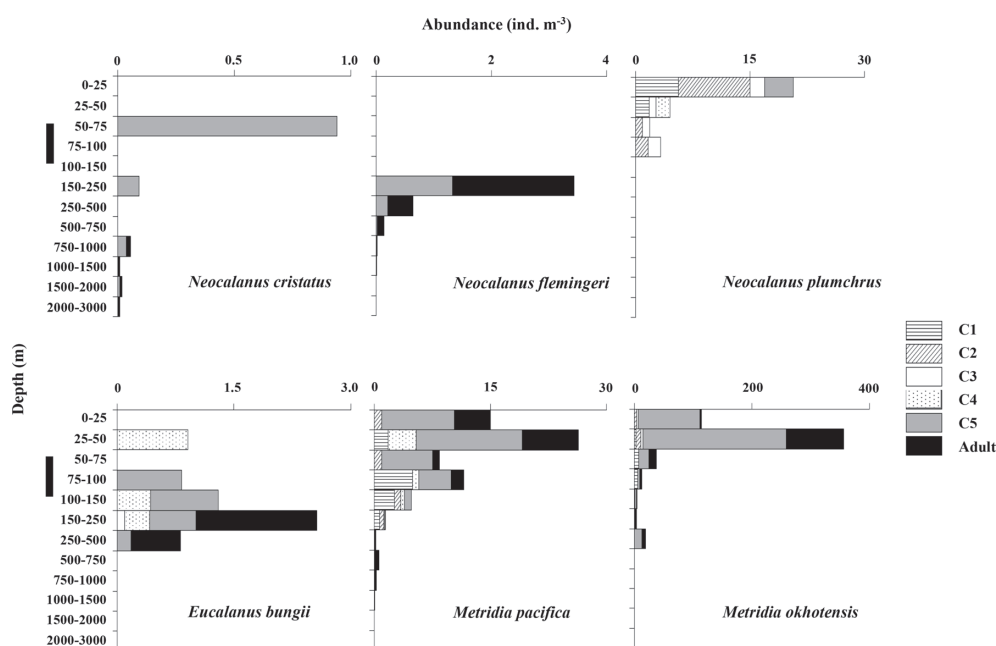


Fig. 3. Vertical distribution of suspension feeding large-sized calanoid copepods: *Neocalanus cristatus*, *N. flemingeri*, *N. plumchris*, *Eucalanus bungii*, *Metridia pacifica*, and *M. okhotensis* in the southern Okhotsk Sea during 11 June 2011. Black bars at left column indicate depth ranges of intermediate cold water were observed.

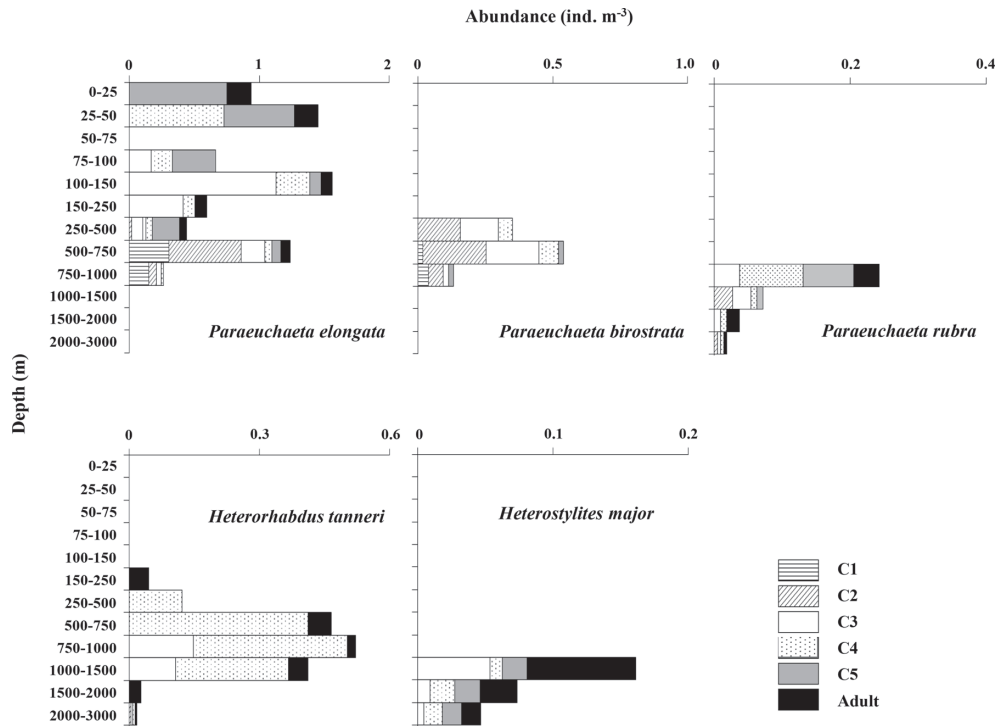


Fig. 4. Vertical distribution of carnivorous large-sized calanoid copepods : *Paraeuchaeta elongata*, *P. birostrata*, *P. rubra*, *Heterorhabdus tanneri*, and *Heterostylites major* in the southern Okhotsk Sea during 11 June 2011.

属 2 種と *Paraeuchaeta* 属 3 種は、幼体の C4 期以降から、雌雄の判別が形態的に可能である。成体 (C6) とこれらの種の幼体も含む雌雄比を Table 1 に示す。*Neocalanus* 属 2 種の C6 の性比は雄に偏っていたが、他の種では雌に偏っており、中でも *E. bungii*, *Metridia* 属 2 種, *P. elongata*, *P. rubra* および *H. tanneri* では C6 の 70-100% が雌と、雌が卓越していた。幼体 (C4-C5) の性比は、*M. pacifica* では雌に偏っていたが、それ以外の種はほぼ 1:1 か、逆に雄の方が多い種が多かった。

粒子食性カイアシ類の生殖腺発達と油球蓄積

大型粒子食性カイアシ類雌成体の生殖腺発達度合いを Table 2 に示す。本研究では雌成体の生殖腺の発達度合いを *Neocalanus* 属は 3 段階、*E. bungii* と *Metridia* 属 2 種は 4 段階に分けたが、産卵盛期の個体は、*M. pacifica* において雌成体の 3% に見られたが、それ以外の種では出現せず、大半の種の雌成体の生殖腺は未発達なままであった。

油球蓄積は、各々の種で最優占した发育段階について表示した (Table 3)。粒子食性種のうち、*N. flemingeri* は油球蓄積が最も多い個体と、ある程度蓄積した個体の割合がそれぞれ 53% および 43% と優占していた。一方、それ以外の種では、油球蓄積が乏しく、油球が充満した個体がほとんど出現しなかった種 (*N. plumchrus*, *E. bungii* および *M. pacifica*) と、油球充満個体が 25-31% とある程度出現した種 (*N. cristatus* と *M. okhotskensis*) に分けられた。

考 察

粒子食性種の生活史タイミング

本研究で取り扱った粒子食性種の世代時間はいずれも一年およびそれ以上で、その再生産や成長は季節的に限られており、深海での休眠期を持つことが知られている (津田, 2013)。季節により分布水深や個体群構造が大きく異なるため、各種の個体群が生活史のどのタイミングにあるかを評価しないと、正しい考察は行えない。そのため本研究では、雌成体の生殖腺発達と優占发育段階の油球蓄積を観察した (Tables 2, 3)。本研究で用いた VMPS の目合いは 63 μm と、各種の C1 から採集可能な目合いであるが (Yamaguchi et al., 2010), C1-C3 の初期发育段階が多かったのは *N. plumchrus* のみであった (Fig. 3)。雌成体の生殖腺はいずれの種でも未発達で (Table 2), 油球蓄積は *N. flemingeri* のみが少し多かった (Table 3)。これらのことから、各種が再生産のピークではなく、表層での成長盛期なのが *N. plumchrus* で、それ以外の種は後期发育段階までの成長を終えて、休眠のための油球を蓄積中であると解釈することが出来る。

これら粒子食性種は、表層に出現するタイミングと鉛直的な分布水深を変えて、互いに時空間的な餌の競合を避けることが知られている (Sato et al., 2011; 津田, 2013; Tsuda et al., 2014)。最大個体数密度を示した水深は浅層から深層の順に、*N. plumchrus* (0-25 m), *Metridia* 属 2 種 (25-50 m), *N. cristatus* (50-75 m), *N. flemingeri* と *E. bungii* (150-250 m)

Table 1. Comparison on sex ratio (% females : total population) of large-sized calanoid copepods in the southern Okhotsk Sea during 11 June 2011. Note that no C6 was observed for *N. plumchrus*.

Species	Stage	Abundance (ind. m ⁻²)		Sex ratio (%, female in total)
		Female	Male	
<i>Neocalanus cristatus</i>	C6	4.6	18.4	20.2
<i>Neocalanus flemingeri</i>	C6	97.9	267.4	26.8
<i>Eucalanus bungii</i>	C4	36.5	40.0	47.7
	C5	68.2	99.2	40.8
	C6	304.3	11.9	96.2
<i>Metridia pacifica</i>	C4	111.6	21.7	83.7
	C5	602.3	394.8	60.4
	C6	450.2	154.7	74.4
<i>Metridia okhotensis</i>	C4	7.3	7.3	50.0
	C5	5,921.5	6,701.0	46.9
	C6	4,673.5	30.8	99.3
<i>Paraeuchaeta elongata</i>	C4	39.7	40.4	49.5
	C5	48.1	67.4	41.7
	C6	40.3	13.5	74.9
<i>Paraeuchaeta birostrata</i>	C4	13.5	17.6	43.3
	C5	0	9.2	0
	C6	0	0	—
<i>Paraeuchaeta rubra</i>	C4	18.4	18.6	49.7
	C5	9.3	13.8	40.3
	C6	23.2	0	100
<i>Heterorhabdus tanneri</i>	C6	45.4	18.2	71.5
<i>Heterostylites major</i>	C6	36.2	31.9	53.1

であった (Fig. 3)。オホーツク海においては、結氷の影響を受けて粒子食性種内での鉛直的な棲み分けが顕著であり、浅層から深海への分布水深は非結氷期間を通して見ると、*N. plumchrus*, *N. flemingeri* と *E. bungii* の C1-C3, *N. cristatus*, *E. bungii* の C4-C6 の順であることが報告されている (Tsuda et al., 2015)。本研究の分布水深の順序はこれとはやや異なるが、これは本研究の採集期間において、前述の生活史タイミングの種間差があった反映だと考えられる。すなわち、親潮域では *Neocalanus* 属 3 種の再生産時期、成長時期は互いに異なり、*N. cristatus*, *N. flemingeri*, *N. plumchrus* の順にあることが知られている (Kobari and Ikeda, 1999, 2001a, 2001b; Tsuda et al., 1999)。オホーツク海においては、親潮域のような季節的分離は鉛直的分離に置き換えられるが、*N. plumchrus* の表層出現時期は少し遅いことが報告されており (Tsuda et al., 2015)、本研究でも、*N. plumchrus* の生活史タイミングは最も遅く、採集時に初期コペポダイト期の成長を行っていたと考えられる (Fig. 3)。

E. bungii は表層の植物プランクトンブルーム期に再生産を行うことが知られている (Yamaguchi et al., 2010; Takahashi and Ide, 2011)。本研究での Chl. *a* 濃度は最大 5.27 mg m⁻³ と、ブルーム期と言えるほど高かったが (Fig. 2)、*E. bungii* 個体群は C3 期以降により占められ、初期発育段階も出現せず、分布水深は深かった (Fig. 3)。本種は、C3 期以降で休眠する生活史が知られ (Tsuda et al., 2001, 2004)、油球蓄積量によって越冬後の生残率が決まると考えられている (Tsuda et al., 2001; Takahashi and Ide, 2011)。本研究での油球蓄積は少ないため (Table 2)、この層で摂餌を行い、油球蓄積を増して、越冬に備えているものと考えられる。オホーツク海では、主に水深 200-500 m にて *E. bungii* が摂餌をしていることが報告されている (Tsuda et al., 2015)。

Metridia 属 2 種は、顕著な日周鉛直移動を行う種である (Takahashi et al., 2009)。本研究では両種とも、表層 0-50 m 層に C5 と C6 が分布していた (Fig. 3)。これは、本研究は夜間に採集を行ったため、両種とも中冷水を越えて Chl. *a* の高い表層に上昇移動してきた結果と考えられる。*M. okhotensis* は休眠を行うことが知られているが (Padmavati et al., 2004; Arima et al., 2016)、本研究の採集時期には表層で

 Table 2. Comparison on gonad maturation of adult females of large-sized suspension feeding calanoid copepods in the southern Okhotsk Sea during 11 June 2011. Gonad maturation was scored into three (I-III, *Neocalanus* spp.) or four (I-IV, other species) categories. Values in the parentheses indicate percentage compositions in total adult female population.

Species	Abundance (ind. m ⁻²)			
	I	II	III	IV
<i>Neocalanus cristatus</i>	4.6 (100)	0 (0)	0 (0)	-
<i>Neocalanus flemingeri</i>	97.9 (100)	0 (0)	0 (0)	-
<i>Neocalanus plumchrus</i>	0	0	0	-
<i>Eucalanus bungii</i>	158.1 (52)	146.2 (48)	0 (0)	0 (0)
<i>Metridia pacifica</i>	566.6 (79)	109.6 (15)	22.9 (3)	22.4 (3)
<i>Metridia okhotensis</i>	6,553.7 (79)	1,599.2 (19)	134.9 (2)	0 (0)

Table 3. Comparison on lipid accumulation of the large-sized suspension feeding calanoid copepods in the southern Okhotsk Sea during 11 June 2011. Amount of lipid accumulation was scored into three categories : low, middle and high. Values in the parentheses indicate percentage compositions in total population of each stage.

Species	Stage	Abundance (ind. m ⁻²)		
		Low	Middle	High
<i>Neocalanus cristatus</i>	C5	28.1 (51)	13.7 (25)	13.7 (25)
<i>Neocalanus flemingeri</i>	C6M	9.2 (3)	115.2 (43)	143 (53)
<i>Neocalanus plumchrus</i>	C2	252.8 (84)	47.0 (16)	0 (0)
<i>Eucalanus bungii</i>	C6F	125.2 (41)	179.1 (59)	0 (0)
<i>Metridia pacifica</i>	C6F	309.6 (69)	131.4 (29)	9.1 (2)
<i>Metridia okhotensis</i>	C5M	1,517.5 (23)	3,125.0 (47)	2,053.9 (31)

Table 4. Comparison on prosome length between adult females and males of large-sized calanoid copepods in the Okhotsk Sea. Values are means $\pm$ sd. Differences were tested by Mann-Whitney *U*-test. *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$, ns : not significant.

Species	Prosome length (mm)		<i>U</i> -test
	Female	Male	
<i>Neocalanus cristatus</i>	7.34	6.93	ns
<i>Neocalanus flemingeri</i>	4.65 $\pm$ 0.09	4.10 $\pm$ 0.11	**
<i>Eucalanus bungii</i>	7.34 $\pm$ 0.47	5.22	ns
<i>Metridia pacifica</i>	2.11 $\pm$ 0.07	1.23 $\pm$ 0.07	***
<i>Metridia okhotensis</i>	2.89 $\pm$ 0.09	1.85 $\pm$ 0.04	***
<i>Paraeuchaeta elongata</i>	5.28 $\pm$ 0.03	4.46 $\pm$ 0.04	***
<i>Heterorhabdus tanneri</i>	3.09 $\pm$ 0.09	2.89 $\pm$ 0.01	*
<i>Heterostylites major</i>	3.72 $\pm$ 0.05	3.66 $\pm$ 0.05	ns

豊富な植物プランクトンを摂餌し、越冬のための油球蓄積を行っているところであると考えられる。

肉食性種のニッチ分割

本研究で取り扱った肉食性種は、その主分布層が表層から中・深層までを含み、同属または同科内で、種により分布水深が異なっていることが特徴的であった。すなわち浅-深の順に、*Paraeuchaeta* 属では *P. elongata*-*P. birostrata*-*P. rubra*, *Heterorhabdidae* 科では *H. tanneri*-*H. major* となっていた。種間でのこの浅-深の順序は、これらの種が分布する地理範囲(西部北太平洋亜寒帯域, ベーリング海およびオホーツク海)において共通している(Yamaguchi et al., 2004; Homma and Yamaguchi, 2010; Abe et al., 2012)。このことは、種間の浅-深の分布水深の順が、地理的な分布範囲を通してのものであることを示している。

興味深いことに、最大個体数密度は分布水深の浅い種の方が高く、水深が増すにつれて最大個体数密度が低くなっていることが明らかになった(Fig. 4)。これは、海洋漂泳区におけるエネルギーの始点が表層での植物プランクトンにあり、その後様々な生物の被食-捕食関係や沈降

粒子により、深海に物質が輸送されることを考えると(Vinogradov, 1968; Yamaguchi et al., 2002; Homma et al., 2011)、同じ食性の種に配分されるエネルギー量が、分布水深の深い種ほど少なくなることの反映であると考えられる。

このように、水深 200 m 以深の深海は餌が限られるため、同じ食性を持つ同属(同科)の種間では、餌をめぐる競合を避けるために互いに分布水深を変えており、そのパターンは、同じ種の組み合わせであればかなり強固に保持されていると考えられる。同じ食性種や分類群に見られる分布水深による棲み分けは、肉食性動物プランクトンのヤムシ類についても知られている(Ozawa et al., 2007)。同所的にヤムシ類の形態は分布水深により異なり、深海性種は浅海性種に比べて相対的に頭幅が広く、顎毛長が長いことが知られ、これは、餌の乏しい深海で餌の保持を確実にするためと考えられている(Ozawa et al., 2007)。今後、分布水深が異なることにより、カイアシ類の摂餌に関わる付属肢の形態がどのように変化しているかを明らかにすることも興味深い。

カイアシ類の性比

カイアシ類の成体の性比は雌に偏っている例が多く、その理由として雄から雌に性転換する例 (Gusmão and Mckinnon, 2009) や、元々産出された卵の性比が雌に偏っている例が報告されている (Burris and Dam, 2015)。ただ、性転換の例は Paracalanidae 科に限られ、元々の産卵時に性比

が雌に偏っている例は沿岸性の 1 種 (*Acartia tonsa*) に限られ、本研究で見られたような多くの種に当てはまる説明にはなり得ていない。

現在のところ、カイアシ類の性比に関する議論で、より蓋然性が高いと思われるのが Kjørboe (2006) である。カイアシ類雌成体の生殖節には受精を効率良く行うために、雄から渡された精子を貯蔵する受精嚢 (seminal receptacle) を持つ種と持たない種がある (Ohtsuka and Huys, 2001)。Kjørboe (2006) は受精嚢を持たない Centropagoidea 上科では、毎回の産卵ごとに受精を行う必要があるため、雌雄比はほぼ 1:1 であるのに対し、それ以外の種は 1 回の受精で複数回の産卵を行うことが出来るため、雌雄比は雌に偏ることを指摘した。またこの他に、形態的に雄成体は口器付属肢が退化し (Yamaguchi et al., 2005)、その寿命が短いため成体での性比が雌に偏る例 (*Gaetanus variabilis*) も知られている (Yamaguchi and Ikeda, 2000)。

本研究で取り扱った大型カイアシ類のうち、成体での口器付属肢の退化が見られたのは、*N. cristatus* (雌雄とも)、*N. flemingeri* (雌雄とも)、*E. bungii* (雄成体のみ)、*P. elongata* (雄成体のみ) であった (Fig. 5)。このうち、*Neocalanus* 属の成体への脱皮は深海で起こり、その口器付属肢は雌雄共に退化し、機能しないことが知られている (Brodsky, 1950)。一方、*Metridia* 属 2 種では雌雄とも機能する口器付属肢を有していたが、雄成体の体サイズは同所的な雌成体よりも明らかに小さく、約 60% 程度の大きさであることが明らかになった (Table 4)。このことは、*Metridia* 属の日周鉛直移動を観察した研究で、雌成体は活発な日周鉛直移動を行うのに対し、雄成体は終日深い層に留まる事とも関係していると思われる (Padmavati et al., 2004; Sato et al., 2011)。終日深い層に留まる雄成体が獲得できる餌資源は、表層に移動する雌成体に比べて少ないことが予想される。そのため、雄成体の体長は雌成体に比べて 60% 程度と小型なのであろう (Table 4)。雌成体が大型なことは、産卵数が増える点で、個体群維持に有利なことはよく知られている (Maly and Maly, 1999)。

本研究では数的に優占するのにも関わらず、成体での雌雄比が大きく雌に偏っていたのが *E. bungii* (96.2% が雌) と *M. okhotsensis* (99.3% が雌) であった (Table 1)。これら両種に共通するのは、生活史において雌成体は周年を通して出現するが、雄成体の出現は季節的に限定されていることである。*E. bungii* の雄成体の出現は春季植物プランクトンブルームの前の 2-4 月にのみ多く (Shoden et al., 2005)、*M. okhotsensis* の雄成体の出現は 12-3 月にかけて多いことが知られている (Arima et al., 2016)。本研究で両種の雄成体の出現が極めて少なく、雌雄比が雌に大きく偏っていたのは (Table 1)、本研究の採集期間 (6 月) が、生活史上の雄成体が少ない季節であったためだと考えられる。このように雌成体で長い時間を過ごすのに対し、雄成体で過ごす時期は極めて短いことは、雌雄での世代時間の違いをもたらし、遺伝的な多様性を確保する上で重要であると

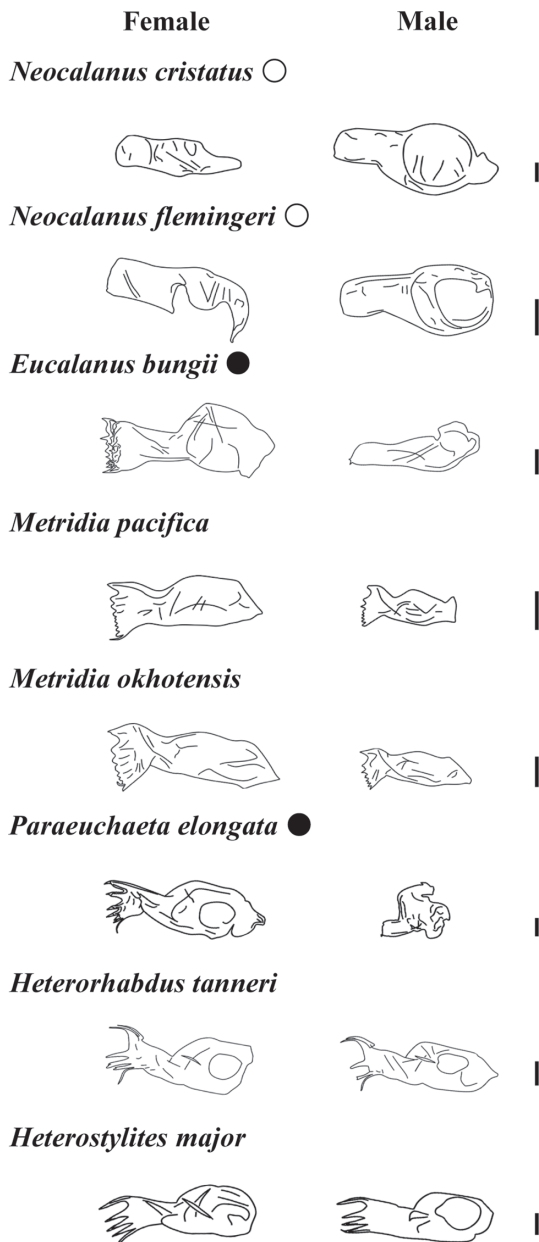


Fig. 5. Diagrams on gnathopod base of mandible of adult females and males of *Neocalanus cristatus*, *N. flemingeri*, *Eucalanus bungii*, *Metridia pacifica*, *M. okhotsensis*, *Paraeuchaeta elongata*, *Heterorhabdus tanneri*, and *Heterostylites major* in the southern Okhotsk Sea during 11 June 2011. ○: degeneration of teeth was seen for both females and males, ●: degeneration of teeth was seen only for males. Scale bars = 100 μ m.

解釈されている (Yamaguchi and Ikeda, 2000)。

謝 辞

本研究に用いた試料採集にご協力を頂きました北海道大学水産学部附属練習船おしよ丸の船長、士官ならびに乗組員の方々、そして同乗の研究者の方々に厚く御礼申し上げます。本研究は科学研究費補助金 (基盤研究 (A) 17H01483, 基盤研究 (B) 19H03037) の成果の一部です。本研究の一部は北極域研究推進プロジェクト (ArCS) において実施されました。

引 用 文 献

- Abe, Y., Ishii, K., Yamaguchi, A. and Imai, I. (2012) Short-term changes in population structure and vertical distribution of mesopelagic copepods during the spring phytoplankton bloom in the Oyashio region. *Deep-Sea Res. I*, **65**, 100–112.
- Arima, D., Yamaguchi, A., Nobetsu, T. and Imai, I. (2016) Seasonal abundance, population structure, sex ratio and gonad maturation of *Metridia okhotensis* Brodsky, 1950 in the Okhotsk Sea : analysis of samples collected by pumping up from deep water. *Crustaceana*, **89**, 151–161.
- Brodsky, K.A. (1950) Calanoida of the far eastern seas and polar basin of the USSR. *Akad. Nauk SSSR, Zool. Inst., Oprel. Faune SSSR*, **35**, 1–442.
- Burris, Z.P. and Dam, H.G. (2015) First evidence of biased sex ratio at birth in a calanoid copepod. *Limnol. Oceanogr.*, **60**, 722–731.
- Fujisaki, A., Mitsudera, H., Wang, J. and Wakatsuchi, M. (2014) How does the Amur River discharge flow over the northwestern continental shelf in the Sea of Okhotsk? *Prog. Oceanogr.*, **126**, 8–20.
- Gusmão, L.F.M. and McKinnon, A.D. (2009) Sex ratios, intersexuality and sex change in copepods. *J. Plankton Res.*, **31**, 1101–1117.
- Homma, T. and Yamaguchi, A. (2010) Vertical changes in abundance, biomass and community structure of copepods down to 3,000 m in the southern Bering Sea. *Deep-Sea Res. I*, **57**, 965–977.
- Homma, T., Yamaguchi, A., Bower, J.R. and Imai, I. (2011) Vertical changes in abundance, biomass, and community structure of copepods in the northern North Pacific and Bering Sea at 0–3,000 m depth, and their role on the vertical flux of surface-produced organic material. *Bull. Fish. Sci. Hokkaido Univ.*, **61**, 29–47.
- Kashiwase, H., Ohshima, K.I. and Nihashi, S. (2014) Long-term variation in sea ice production and its relation to the intermediate water in the Sea of Okhotsk. *Prog. Oceanogr.*, **126**, 21–32.
- Kjørboe, T. (2006) Sex, sex-ratios, and the dynamics of pelagic copepod populations. *Oecologia*, **148**, 40–50.
- 木谷浩三・島崎健二 (1971) 北部オホーツク海の夏季の海況について. 北大水産研究彙報, **22**, 231–242.
- Kobari, T. and Ikeda, T. (1999) Vertical distribution, population structure and life cycle of *Neocalanus cristatus* (Crustacea : Copepoda) in the Oyashio region, with notes on its regional variations. *Mar. Biol.*, **134**, 683–696.
- Kobari, T. and Ikeda, T. (2001a) Ontogenetic vertical migration and life cycle of *Neocalanus plumchrus* (Crustacea : Copepoda)

- in the Oyashio region, with notes on regional variations in body sizes. *J. Plankton Res.*, **23**, 287–302.
- Kobari, T. and Ikeda, T. (2001b) Life cycle of *Neocalanus flemingeri* (Crustacea : Copepoda) in the Oyashio region, western subarctic Pacific, with notes on its regional variations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **209**, 243–255.
- Maly, E.J. and Maly, M.P. (1999) Body size and sexual size dimorphism in calanoid copepods. *Hydrobiologia*, **391**, 173–179.
- Miller, C.B. and Clemons, M.J. (1988) Revised life history analysis for large grazing copepods in the subarctic Pacific Ocean. *Prog. Oceanogr.*, **20**, 293–313.
- Motoda, S. (1959) Devices of simple plankton apparatus. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **7**, 73–94.
- Nishioka, J., Mitsudera, H., Yasuda, I., Liu, H., Nakatsuka, T. and Volkov, Y.N. (2014) Biogeochemical and physical processes in the Sea of Okhotsk and the linkage to the Pacific Ocean. *Prog. Oceanogr.*, **126**, 1–7.
- Ohtsuka, S. and Huys, R. (2001) Sexual dimorphism in calanoid copepods : morphology and function. *Hydrobiologia*, **453/454**, 441–466.
- Ozawa, M., Yamaguchi, A., Ikeda, T., Watanabe, Y. and Ishizaka, J. (2007) Abundance and community structure of chaetognaths from the epipelagic through abyssopelagic zones in the western North Pacific and its adjacent seas. *Plankton Benthos Res.*, **2**, 184–197.
- Padmavati, G., Ikeda, T. and Yamaguchi, A. (2004) Life cycle, population structure and vertical distribution of *Metridia* spp. (Copepoda : Calanoida) in the Oyashio region (NW Pacific Ocean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **270**, 181–198.
- Sato, K., Yamaguchi, A., Ueno, H. and Ikeda, T. (2011) Vertical segregation within four grazing copepods in the Oyashio region during early spring. *J. Plankton Res.*, **33**, 1230–1238.
- Shoden, S., Ikeda, T. and Yamaguchi, A. (2005) Vertical distribution, population structure and life cycle of *Eucalanus bungii* (Copepoda : Calanoida) in the Oyashio region, with notes on its regional variations. *Mar. Biol.*, **146**, 497–511.
- Simizu, D., Ohshima, K.I., Ono, J., Fukamachi, Y. and Mizuta, G. (2014) What drives the southward drift of sea ice in the Sea of Okhotsk? *Prog. Oceanogr.*, **126**, 33–43.
- Takahashi, K., Kuwata, A., Sugisaki, H., Uchikawa, K. and Saito, H. (2009) Downward carbon transport by diel vertical migration of the copepods *Metridia pacifica* and *Metridia okhotensis* in the Oyashio region of the western subarctic Pacific Ocean. *Deep-Sea Res. I*, **56**, 1777–1791.
- Takahashi, K. and Ide, K. (2011) Reproduction, grazing, and development of the large subarctic calanoid *Eucalanus bungii* : is the spring diatom bloom the key to controlling their recruitment? *Hydrobiologia*, **666**, 99–109.
- Talley, L.D. (1991) An Okhotsk Sea water anomaly : implications for ventilation in the North Pacific. *Deep-Sea Res.*, **38**, S171–S190.
- Tande, K.S. and Grønvik, S. (1983) Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway : sex ratio and gonad maturation cycle in the copepod *Metridia longa* (Lubbock). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **71**, 43–54.
- Terazaki, M. and Tomatsu, C. (1997) A vertical multiple opening and closing plankton sampler. *J. Adv. Mar. Sci. Tech. Soci.*, **3**, 127–132.
- Tsuda, A., Saito, H. and Kasai, H. (1999) Life histories of *Neocalanus flemingeri* and *Neocalanus plumchrus* (Calanoida : Copepoda) in the western subarctic Pacific. *Mar. Biol.*, **135**, 533–544.

- Tsuda, A., Saito, H. and Kasai, H. (2001) Life history strategies of subarctic copepods *Neocalanus flemingeri* and *N. plumchrus*, especially concerning lipid accumulation patterns. *Plankton Biol. Ecol.*, **48**, 52-58.
- Tsuda, A., Saito, H. and Kasai, H. (2004) Life histories of *Eucalanus bungii* and *Neocalanus cristatus* (Copepoda : Calanoida) in the western subarctic Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr.*, **13**, 10-20.
- 津田 敦 (2013) 亜寒帯北太平洋における動物プランクトンを中心とした低次生態系の動態に関する研究. 海の研究, **22**, 85-96.
- Tsuda, A., Saito, H. and Kasai, H. (2014) Vertical distributions of large ontogenetically migrating copepods in the Oyashio region during their growing season. *J. Oceanogr.*, **70**, 123-132.
- Tsuda, A., Saito, H., Kasai, H., Nishioka, J. and Nakatsuka, T. (2015) Vertical segregation and population structure of ontogenetically migrating copepods *Neocalanus cristatus*, *N. flemingeri*, *N. plumchrus*, and *Eucalanus bungii* during the ice-free season in the Sea of Okhotsk. *J. Oceanogr.*, **71**, 271-285.
- Vinogradov, M.E. (1968) Vertical Distribution of the Oceanic Zooplankton. Nauka, Moscow.
- Yamaguchi, A. and Ikeda, T. (2000) Vertical distribution, life cycle, and developmental characteristics of the mesopelagic calanoid copepod *Gaidius variabilis* (Aetideidae) in the Oyashio region, western North Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, **137**, 99-109.
- Yamaguchi, A., Watanabe, Y., Ishida, H., Harimoto, T., Furusawa, K., Suzuki, S., Ishizaka, J., Ikeda, T. and Takahashi, M.M. (2002) Community and trophic structures of pelagic copepods down to greater depths in the western subarctic Pacific (WEST-COS-MIC). *Deep-Sea Res. I*, **49**, 1007-1025.
- Yamaguchi, A., Ikeda, T., Watanabe, Y. and Ishizuka, J. (2004) Vertical distribution patterns of pelagic copepods as viewed from the predation pressure hypothesis. *Zool. Stud.*, **43**, 475-485.
- Yamaguchi, A., Tachibana, S., Hirakawa, K. and Ikeda, T. (2005) Descriptions of the copepodid stages of the mesopelagic copepod, *Gaetanus variabilis* (Brotsky, 1950) (Calanoida, Aetideidae) from the Japan Sea. *Crustaceana*, **78**, 819-837.
- Yamaguchi, A., Onishi, Y., Kawai, M., Omata, A., Kaneda, M. and Ikeda, T. (2010) Diel and ontogenetic variations in vertical distributions of large grazing copepods during the spring phytoplankton bloom in the Oyashio region. *Deep-Sea Res. II*, **57**, 1691-1702.
- Yamaguchi, A., Ohgi, K., Kobari, T., Padmavati, G. and Ikeda, T. (2011) Phenology in large grazing copepods in the Oyashio region, western subarctic Pacific. *Bull. Fish. Sci. Hokkaido Univ.*, **61**, 13-22.
- Yamaguchi, A., Homma, T., Saito, R., Matsuno, K., Ueno, H., Hirawake, T. and Imai, I. (2013) East-west differences in population structure and vertical distribution of copepods along 47°N in the subarctic Pacific in June 2009. *Plankton Benthos Res.*, **8**, 116-123.
- Yamaguchi, A. (2015) Inter-oceanic comparison of planktonic copepod ecology (vertical distribution, abundance, community structure, population structure and body size) between the Okhotsk Sea and Oyashio region in autumn. *J. Nat. Hist.*, **49**, 2743-2757.
- Yasuda, I. (1997) The origin of the North Pacific Intermediate Water. *J. Geophys. Res.*, **102C**, 893-909.