

北海道南西部恵山沖におけるPseudocalanus minutusとP.n ewmani(Copepoda:Calanoida)の鉛直分布および生活史

誌名	日本プランクトン学会報
ISSN	03878961
著者名	山口,篤 志賀,直信
発行元	日本プランクトン学会
巻/号	44巻1/2号
巻号補足	
掲載ページ	p. 11-20
発行年月	1997年8月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



北海道南西部恵山沖における *Pseudocalanus minutus* と *P. newmani* (Copepoda; Calanoida) の鉛直分布および生活史¹⁾

山口 篤・志賀直信

北海道大学水産学部生物海洋学講座
〒041 北海道函館市港町3-1-1

Vertical distributions and life cycles of *Pseudocalanus minutus* and *P. newmani* (Copepoda; Calanoida) off Cape Esan, southwestern Hokkaido

ATSUSHI YAMAGUCHI AND NAONOBU SHIGA

Biological Oceanography Laboratory, Faculty of Fisheries, Hokkaido University
3-1-1 Minato-machi, Hakodate, Hokkaido 041

Abstract: The vertical distributions and life cycles of *Pseudocalanus minutus* and *P. newmani* off Cape Esan, southwestern Hokkaido, were investigated. The vertical distribution patterns were examined by using samples collected by Motoda horizontal closing nets (0.35 mm mesh) in July, October and December 1994 and April 1995. For the analysis of life cycle, a series of vertical hauls with a 0.45 m net (0.10 mm mesh) was made at a time interval of 1–2 months from July 1981 to September 1982 and June 1994 to July 1995.

The vertical distribution patterns of *P. minutus* and *P. newmani* were different in several aspects. *P. minutus* exhibited a marked seasonal vertical migration, residing near surface in spring and summer, and most copepodite V stage below 200 m in autumn and winter. The copepodite V below 200 m was characterized by large deposited oil droplets, and presumed to be in “diapause”. In contrast, *P. newmani* were distributed in the upper 200 m throughout the year. *P. newmani* were more resistant to higher temperature than *P. minutus*, the highest tolerable temperature for the former being estimated to be ca. 15°C.

Both *P. minutus* and *P. newmani* showed similar seasonal changes in numerical abundance, the annual peak was reached in 2–3 months after the spring phytoplankton bloom. Life cycle modes of both species were however dissimilar. The analysis of the stage composition of copepodites suggests that the spawning of *P. minutus* occurred mainly in spring, whereas that of *P. newmani* was throughout the year. The magnitude of reproduction of *P. newmani* was small through autumn to winter. The present results are compared with those of the both species in other geographical regions.

Key words: *Pseudocalanus*, vertical distribution, life cycle, southwestern Hokkaido

Pseudocalanus 属は北半球の温帯から寒帯にかけて広く分布する小型の海産カラヌス科カイアシ類で、しばしば浅海域の動物プランクトン群集中で優占する (Corkett & McLaren 1978). 近年 Frost

¹⁾ 1997年2月14日受付, 1997年6月19日受理

(1989) は本属の分類体系を確立し、世界の海洋に7種が存在することを報告した。日本近海には *P. minutus* (Krøyer) と *P. newmani* Frost の2種が出現する (Frost 1989)。日本近海の *Pseudocalanus* 属の生態に関する研究は過去に多くあるが (例えば, Tsuda & Nemoto 1987, Saito et al. 1991 など), 同所的に出現する両種の生態学的特徴の差異に関する知見は乏しい。

Hirakawa et al. (1990) は9月の日本海富山湾において *P. minutus* が昼夜とも、主として300m以深に分布したことを報告している。一方, Sazhin & Vinogradov (1979) は6月の日本海中央部において *P. elongatus* (= *P. newmani*) が25m以浅に集中していたことを報告している。このことは日本海において両種の鉛直分布が大きく異なることを示している。*P. minutus* と *P. newmani* の分布、生活史などは互いに異なるようであるが、未だ不明の点が多い。

本研究は北海道南西部に位置する恵山沖において *P. minutus* と *P. newmani* の鉛直分布と個体群組成の季節変化を観察し、これら近縁な同属種の生態学的特徴を明らかにすることを目的とした。*Pseudocalanus* 属は恵山沖に隣接する噴火湾で周年を通して優占し (平川 1983)、湾内で春季に増加する *Pseudocalanus* 属のノープリウスやコペポダイトはスケトウダラの主要な初期餌生物である (Kamba 1977, Nakatani 1988)。つまり、*Pseudocalanus* 属は当海域の食物連鎖における鍵種であり、その生態を明らかにすることは重要である。

調査を行った恵山沖は寒流の親潮系水と暖流の津軽暖流系水がぶつかり合う混合水域であり、その表層では季節により両者が入れ替わることが知られている (Ohtani 1971)。この水塊の交代が両種に与える影響についても考察する。

材料と方法

動物プランクトン試料は北海道恵山沖水深約250mの St. PI-2 (41°50'N, 141°15'E) において1981年6月~1982年9月に、水深約350mの St. E-12 (42°00'N, 141°20'E) において1994年6月~10月に、および水深約450mの St. E-15 (42°00'N, 141°30'E) において1994年11月~1995年7月に、いずれも1~2ヶ月毎に採集した (Fig. 1)。

採集は北海道大学研究調査船うしお丸により、網目0.10mmのNorpac型ネット (口径45cm, 側

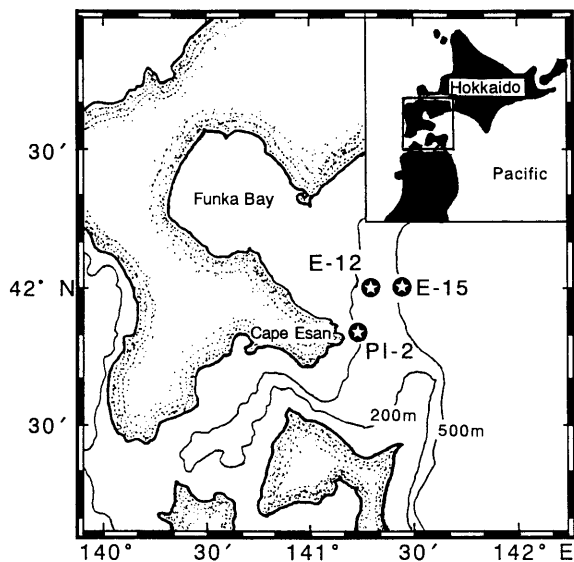


Fig. 1. Location of Hokkaido (top) and sampling stations off Cape Esan, southwestern Hokkaido (bottom). Bathymetric contours (200 and 500 m) are also shown.

長180 cm；元田 1957) を用いて行った。1981年6~7月と1994年6~11月には150 mから表面まで、その他の期間は海底直上から表面までの鉛直曳き採集を行った。

鉛直分布試料は1994年7月と10月にSt. E-12において、1994年12月と1995年4月にSt. E-15において元田式多層水平ネット (MTD ネット, 口径56 cm, 側長200 cm, 網目0.35 mm；Motoda 1971) を用いて得た。表面からSt. E-12では225 m, St. E-15では300 mまでの、合計13~15層を2回にわけて約20分間の水平同時多層曳き採集を行った。曳網深度はワイヤー角度より推定した。各ネットの口輪部には離合社製濾水計を取り付け、濾水計の回転数から濾水量を推定した。採集は全て日中に行った。試料は採集後直ちに5%中性ホルマリンで固定、保存した。環境データとして1981~1982年には転倒温度計を装着したNiskin採水器による各層採水を行い水温、塩分を測定した。塩分測定はAuto-Lab社製サリノメーターによった。1994~1995年にはSea Bird社製CTDによって水温、塩分の鉛直プロファイルを得た。ただし、CTDが使用できなかった場合は環境計測システム社製DBTを用いて水温のみを測定した。1994~1995年には0~200 m間を各層 (10~12層) 採水し、採水試料をGF/Fフィルターで濾過、90%アセトン溶液により抽出後、蛍光法 (Parsons et al. 1984) によりクロロフィル *a* (Chl. *a*) 量を測定した。

動物プランクトンの計数は採集量によって適宜1/2~1/64に分割した副標本について行った。計数は1標本、1種につき300個体を目安とした。Norpac型ネットの0.10 mmの目合では *Pseudocalanus* 属のノープリウス期幼生は網目逸出をおこす (Corkett & McLaren 1978, McLaren et al. 1989b) ので、試料中のコペポダイト期のみについて計数した。0.35 mmの目合ではコペポダイト V期 (CV) 以降のステージのみが定量可能と判断されたので、MTD ネット採集試料中の *Pseudocalanus* 属はCVおよび成体 (CVI) についてのみ計数した。

結 果

水理環境

1982年2~4月の表層100 m以浅には親潮系水 (水温 $\leq 3^{\circ}\text{C}$, 塩分 $\leq 33.3\text{‰}$; Ohtani 1971) が存在した (Fig. 2a)。1995年は3月中旬に表層50 m以浅に親潮系水の小さな流入がみられたのみであった (Fig. 2b)。親潮系水の流入は、1995年には1982年に比べ時期が遅く、規模も小さかった。表面水温は親潮系水流入時期に最も低く ($\sim 2^{\circ}\text{C}$)、その後徐々に昇温し8月に最高 ($\sim 20^{\circ}\text{C}$) になった。1981年7~12月の50~150 m層には津軽暖流系水 (水温 $\geq 6^{\circ}\text{C}$, 塩分 $\geq 33.6\text{‰}$; Ohtani 1971) が存在した (Fig. 2a)。1994年6~11月の塩分のデータはないが、12月に塩分34の等塩分線が150 m以深まで達しており、かつ水温分布から判断して、7月以降は津軽暖流系水の影響下にあったとみなせる (Fig. 2b)。1995年には、津軽暖流系水は親潮の流入する直前の2月末まで存在した。

総じて、1981~1982年と1994~1995年で時期は多少異なるものの、当海域の表層では夏から冬季には津軽暖流系水が流入・滞留し、初春には親潮系水に置き換わる水塊交代がみられた。水深250 m以深には表層の水塊交代の影響はみられず、周年を通して水温は 6°C 以下、塩分は33.5前後で安定しており (Fig. 2b)、下層冷水 (Cold lower-layer water system; Hanawa & Mitsudera 1987) が常に存在していたと判断される。

Pseudocalanus 属の鉛直分布

1994~1995年における *Pseudocalanus minutus* のCVとCVIの鉛直分布をみると (Fig. 3a)、7月には30 m深に分布極大があり、個体群の大半が50 m以浅に分布した。分布型はChl. *a* とよく対応したが、

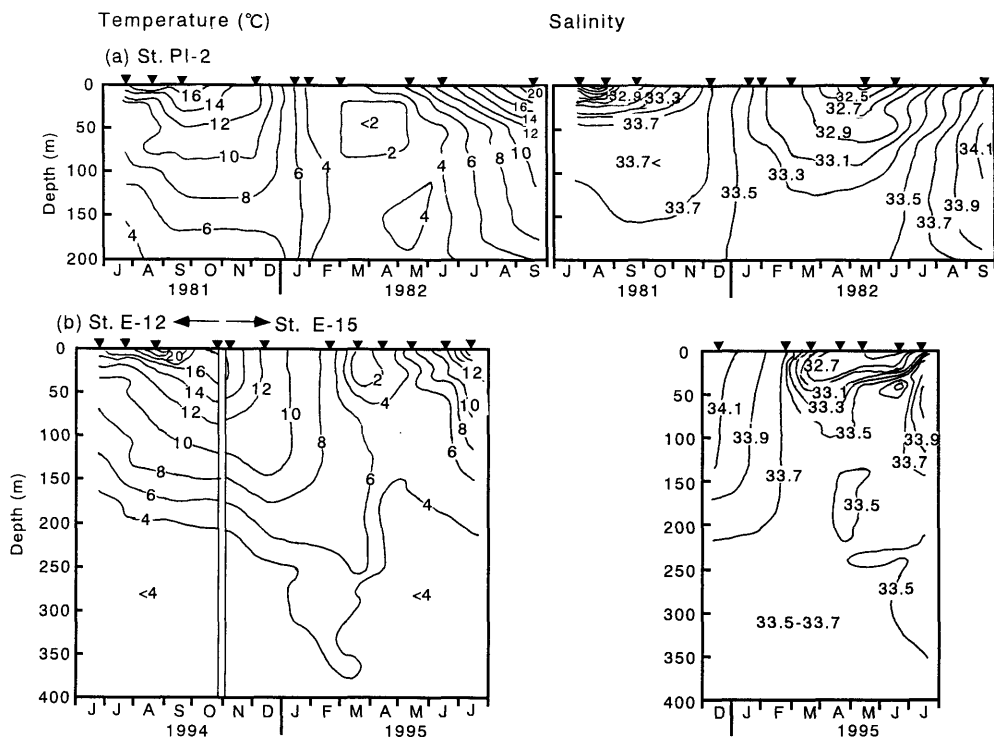


Fig. 2. Temperature (°C; left pannels) and salinity (right pannels) profiles of the water column off Cape Esan from July 1981 to September 1982 (upper) and from June 1994 to July 1995 (lower). Triangles in each figure indicate sampling dates.

本種は表層の12°C以上の高水温層には出現しなかった。10月には出現個体数が大幅に減り、分布は200m以深に限定された。大半がCVで、CVIは250m深に少数出現したにすぎなかった。12月には10月に比べCV、CVIいずれも個体数が若干回復したが、その分布は10月と同様に200m以深に集中した。また個体群の大半はCVであったが、CVIもCVの出現深度とともに出現した。4月になると個体数が一層回復し、本種は海表面から最大採集層の300m深まで広汎な深度に出現した。しかし分布極大深度はCV (40m) とCVI (200m) で大きく異なった (Fig. 3a)。

*Pseudocalanus newmani*は上述の*P. minutus*と異なり、周年を通して150m以浅に分布極大を有し、200m以深にはほとんど出現しなかった (Fig. 3b)。7月には30m深に分布極大があり、出現個体の大半がCVIであった。*P. minutus*と同様に*P. newmani*も高水温を避けた分布を示し、15°C以上の浅層には出現しなかった。10月には個体数が大幅に減り、水温の高い50m以浅には分布せず、100m深に分布極大を示した。また個体群の大半がCVIで、CVは100m深にわずかに出現したのみであった。しかし12月になると大部分の個体が100m以浅に分布していた。CVは100m以深には出現しなかったがCVIは150m深まで広く分布した。4月には12月に比べてCVIに対するCVの割合が一層少なくなり、個体群の大半が50m以浅に集中した。7月、12月、4月には本種の鉛直分布はChl. *a*のそれとよく一致していた。

出現個体数と発育段階組成の季節変化

1981-1982年における*Pseudocalanus minutus*の出現個体数は9-12月に最小、5-6月に最大となっ

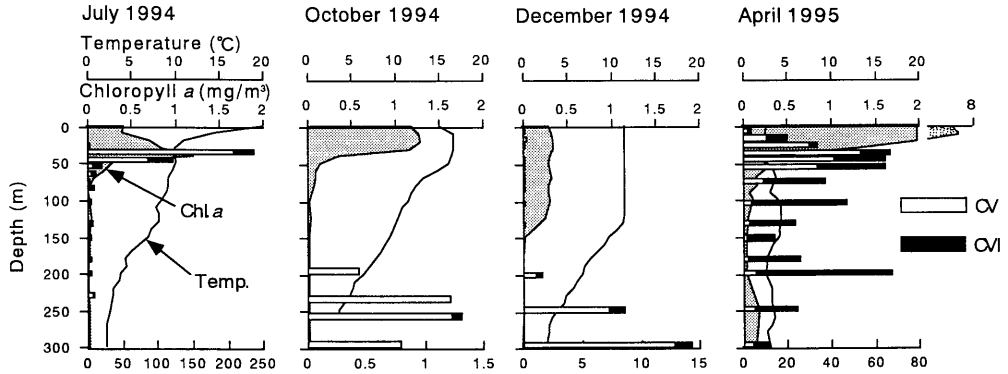
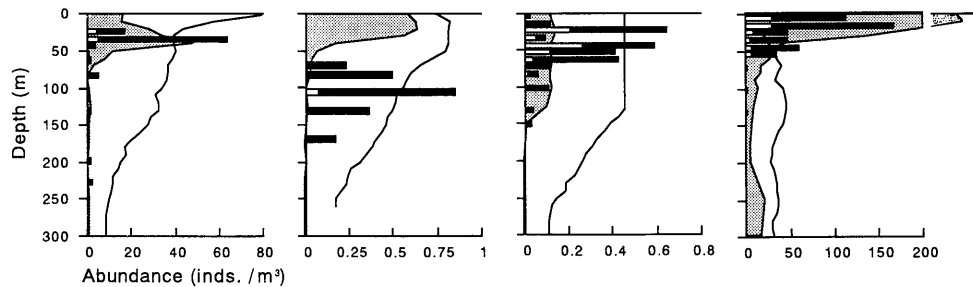
(a) *Pseudocalanus minutus*(b) *Pseudocalanus newmani*

Fig. 3. Vertical distribution of *Pseudocalanus minutus* (a) and *P. newmani* (b) in July, October, December 1994 and April 1995. Chlorophyll *a* and temperature data are superimposed. Note difference of scale for abundance every month.

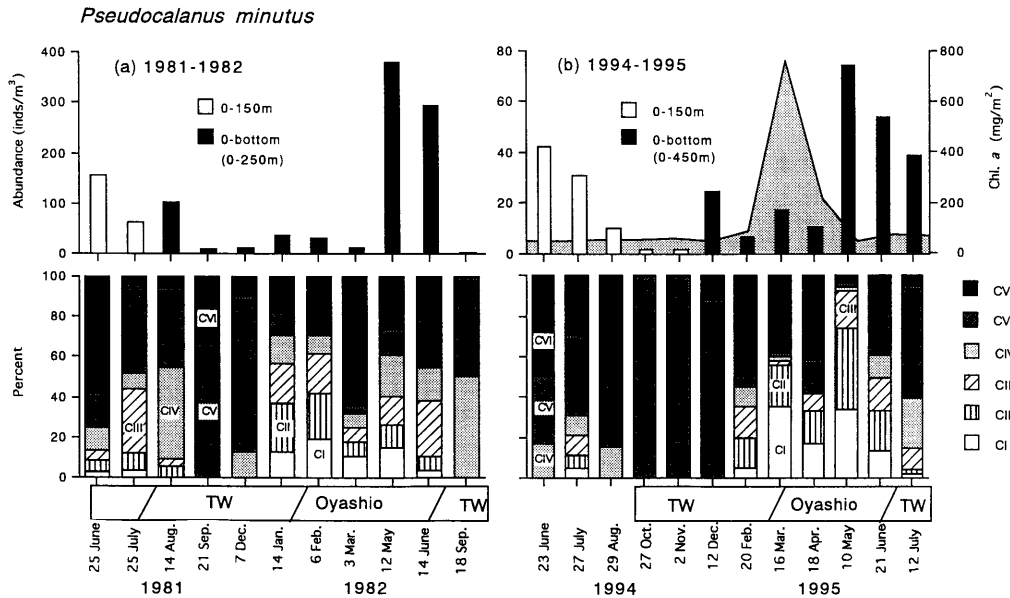


Fig. 4. Seasonal changes in numerical abundance of *Pseudocalanus minutus* copepodites (upper) and relative abundances of each copepodite stage (lower) in 1981-1982 (a) and 1994-1995 (b). Note that the data of chlorophyll *a* in the upper panel was integrated from 0 to 200 m. Bottom boxes in each figure show the dominant water types in the epipelagic zone off Cape Esan, and Tw means Tsugaru warm water.

た (Fig. 4a). コペポダイトの発育段階組成は9~12月には初期ステージ (CI~CIII) が全く出現せず、個体群の60%以上がCVであった。1月以降には初期ステージが出現した。1994-1995年における出現個体数は5~6月に最大、10~11月に最小となった (Fig. 4b)。発育段階組成は10~12月には殆どCVのみであった。初期ステージは2月に出現し、5月に極大をしめたのち、減少した。表層水塊と *P. minutus* の出現、発育段階組成には明確な対応がみられ、津軽暖流系水が卓越する時期には個体数は低下し、初期ステージは全く出現せず、個体群の大半がCVであった。

Pseudocalanus newmani の出現個体数は、*P. minutus* と同様の季節変化を示した (Fig. 5)。しかし、その出現個体数 (調査期間の平均) は1981-1982年では *P. minutus* のほぼ9倍、1994-1995年では約8倍と圧倒的に多かった。本種は1994年の津軽暖流系水期を除けば、周年初期ステージが個体群の約50%近くを占めていた。特に、親潮系水期に初期ステージが増加し (1995年4月は90%; Fig. 5b)、植物プランクトンの春季ブルーム直後に個体数も急激に増加していた。1994年の津軽暖流系水期には初期ステージの占める割合が他の季節に比べて、有意に少なく、約20%以下であった。

考 察

本調査海域である恵山沖は *Pseudocalanus minutus* と *P. newmani* の分布範囲の南限に近い (Frost 1989)。恵山沖の表層は親潮系水と津軽暖流系水が季節的に交代する。水塊の交代が顕著な当海域では個体数の季節変動が大きいことは当然予想されることである。両種の出現個体数は類似した季節変動を示し、親潮系水期に多いことから、両種の分布域は基本的には親潮域にあると言える。しかし表層を津軽暖流系水が占める時期には、両種の分布は明確に異なり、*P. minutus* は深層の冷水域に分布するのに対し、*P. newmani* は暖流系水内に残留した。 *Pseudocalanus* 属の分布が高水温に制限を受けることはよく知られている (Corkett & McLaren 1978)。今回観察された *P. newmani* の分布制限水温 (15°C) は *P. minutus* (12°C) よりも高い。分布制限水温が高い *P. newmani* は植物プランクトンの豊富な表層に留まれる期間が長く、恵山沖は *P. minutus* に比べて *P. newmani* の生存にとつ

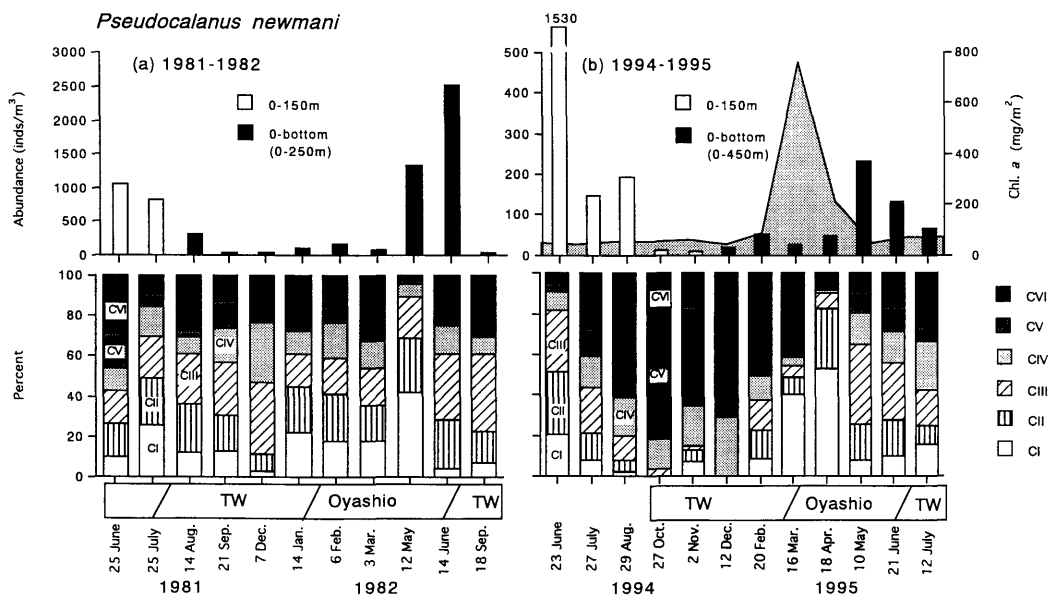


Fig. 5. As in Fig. 4, but for *Pseudocalanus newmani*.

て有利であると思われる。このことは調査期間を通して *P. newmani* の出現個体数が *P. minutus* より 8~9 倍も多いことから裏付けられよう。

Pseudocalanus minutus は春~夏季には表層に分布したが、上述のように津軽暖流系水期の秋~冬季には 200 m 以深に分布した。これは本種が生活史のなかで季節的な鉛直移動を行っていることを示すものである。秋~冬季の本種個体群は CV が卓越し、初期ステージは出現しなかった。また、本種の CV 以降のステージは体内にあざやかなオレンジ色の油球を大量に蓄えていることが観察された (Fig. 6)。これらのことより恵山沖において *P. minutus* は春~夏季に表層で活発に摂餌し、体内に大量の油球を蓄積した後、秋~冬季には成長を CV で止め、深層で休眠 (diapause) しているものと解釈できる。McLaren et al. (1989b) は亜寒帯に位置するカナダ大西洋岸の Bedford 海盆において、本種の油球を蓄えた休眠期の CV が深層に分布し、晩冬に産卵することを報告している。ノルウェー北部の寒帯域に相当する Balsfjorden においても本種は年の大半を休眠状態の CV ですごし、再生産の時期は 1~8 月であると報告されている (Norrbin 1994)。また Richter (1994) によれば、北極圏のグリーンランド海において本種は、冬季には大半が CV で 500~1000 m に分布し休眠を行い、春~初夏に表層で年一回の産卵のピークを持ち、新世代は表層で CV まで成長し、秋の終わりには深層へ潜り越冬する。このように *P. minutus* はどのような環境においても季節的な鉛直移動を行い、深層において CV で休眠期を持つようである。これは亜寒帯の縁辺に位置する日本海富山湾において、9 月に本種が終日 300 m 以深に分布していたこと (Hirakawa et al., 1990) から裏付けられよう。

Pseudocalanus newmani の鉛直分布は基本的に Chl. *a* の分布とよく対応していたが、1994 年 10 月のように表層の水温が 15°C 以上になると 100 m 深に分布極大を示し、Chl. *a* と対応しなかった。このことから、津軽暖流系水内に分布できる *P. newmani* でも、表層が分布制限水温 (15°C) 以上になる夏~秋季には表層への分布を妨げられ、餌制限を受けるものと推察される。そのためこの時期の再生産の規模が小さく、初期ステージの占める割合が低かったのであろう (1994 年夏~冬季; Fig. 5b)。McLaren et al. (1989b) は亜寒帯域のカナダ大西洋岸の Nova Scotia において *P. newmani* は 5~11

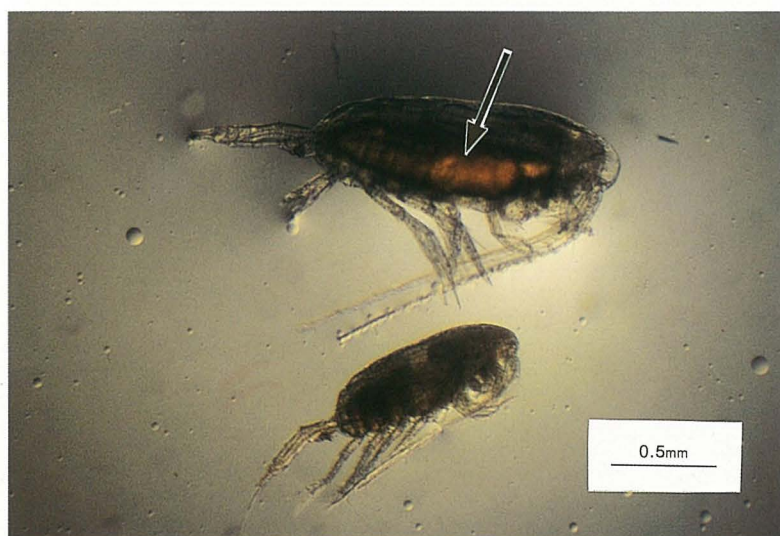


Fig. 6. Adult females of *Pseudocalanus minutus* (upper) and *Pseudocalanus newmani* (lower) in lateral view. Arrow denotes massive lipid store in the prosome of *P. minutus*.

月の間に少なくとも3世代を持ち、冬から春の間には餌制限による発育遅延のため、休眠のように見える状態にあると述べている。恵山沖の *P. newmani* も夏～秋季には餌制限による発育遅延があるものと思われる。また、常に200m以浅に分布している *P. newmani* は、油球の蓄積も少量であり (Fig. 6)、休眠期は無いと考えられる。

両種の生活史の大きな違いは休眠期の有無である。Frost (1989) によれば生物地理学的に *Pseudocalanus minutus* は基本的に寒帯性であり、*P. newmani* は同属の中でも温帯性の性質が強い。*P. minutus* に観察されたCVでの休眠期は一次生産に季節性のある高緯度域の大型海産カイアシ類によくみられる生活史戦略である (Conover 1988)。寒帯性の強い *P. minutus* は元来、休眠期を持ち、生息場所や環境が変わっても生活史を変えないと解釈できる。一方、*P. newmani* は基本的に表層性で、周年再生産を行うが、生活史型は生息環境の変化に応じて変わり、可変性が強いといえる。米国ワシントン州Dabob Bayにおいて、*P. newmani* は捕食者の密度や、その種類に応じて日周鉛直移動パターンを変えることが知られており (Ohman et al. 1983, Ohman 1990)、その変化は1週間単位で起こる (Frost & Bollens 1992)。これは *P. newmani* が環境の変化に速やかに対応しうることの一例であるといえる。生息環境の変化に速やかに対応しうる *P. newmani* は、混合水域の恵山沖において餌の豊富な表層に常に留まり、*P. minutus* よりも有利に個体群を維持しているといえる。

Fig. 7は恵山沖における *Pseudocalanus* 属の生活史の模式図である。当海域において *P. minutus* の再生産は晩冬から春季にかけておこるが、初期ステージの出現と、水温と発育速度の関係 (McLaren et al. 1989a) から判断すると、4月に大きな再生産のピークがある。春に産まれた新生群は表層に分布し、豊富な植物プランクトンを摂餌し、夏にはCVまで成長する。秋に、体内に大量の油球をもったCVは200m以深へ潜る。潜る時期はちょうど津軽暖流水が流入してくる時期と一致している。深層へ潜った本種はCVの状態越冬し、CVIへの脱皮、成熟は表層に低温な親潮が流入する初春におこる。恵山沖において *P. minutus* は年1世代であると思われる。一方、*P. newmani* は常に表層に分布し、再生産を行う。本種個体群はカナダ大西洋岸Nova Scotiaにおいて5～11月の間に少なくとも3世代を持っている (McLaren et al. 1989b)。恵山沖ではNova Scotiaよりも生息水温が高い

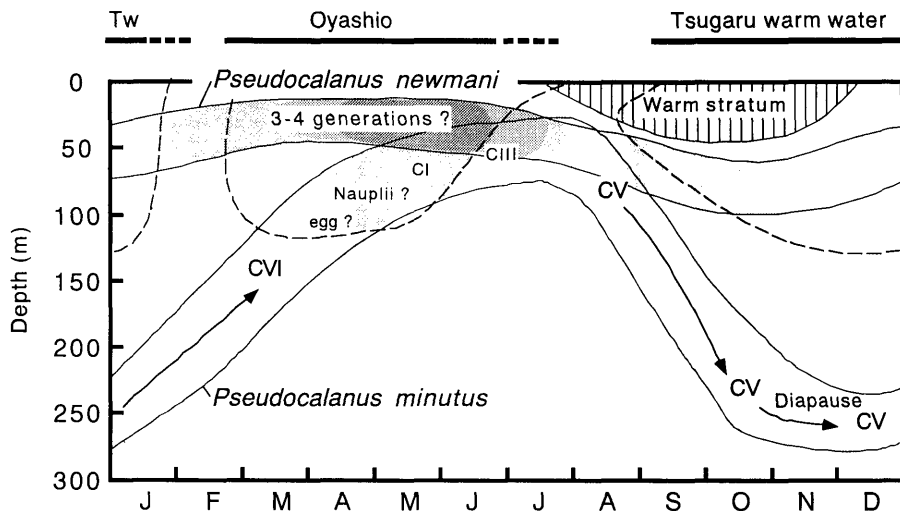


Fig. 7. Schematic diagram of life cycles of *Pseudocalanus minutus* and *P. newmani* off Cape Esan. Dominant developmental stages of *P. minutus* and estimated generation number of *P. newmani* are written in the panel. Graduation of shade indicates the relative abundance of each population. Top bars and broken lines in the panel show the magnitude of water masses in the epipelagic zone.

ので、4世代を持てるものと推測されるが、本研究では正確な世代数は特定できなかった。本種は温度躍層が発達する夏～秋季には餌の多い表層への分布を妨げられ、再生産の規模は小さく、出現個体数も最小となっていた。これらはNova Scotiaと同様に、恵山沖においても*P. newmani*個体群に餌制限があることを示唆している。

謝 辞

本研究に際してご指導を賜った北海道大学水産学部池田勉教授、および箕田嵩名誉教授に謹んで感謝致します。また本稿について数々の有益なご助言をいただいた二名の校閲者に深く感謝致します。採集に際してご協力をいただいた、北海道大学研究調査船うしお丸の船長、乗組員ならびに同乗の研究者各位に心から感謝致します。クロロフィル *a* の測定は尾崎浩司氏と品田晃良氏の協力によるものです。記して謝意を表します。

引用文献

- Conover, R. J. 1988. Comparative life histories in the genera *Calanus* and *Neocalanus* in high latitudes of the northern hemisphere. *Hydrobiologia* **167/168**: 127–142.
- Corkett, C. J. & I. A. McLaren 1978. The biology of *Pseudocalanus*. *Adv. Mar. Biol.* **15**: 1–231.
- Frost, B. W. 1989. A taxonomy of the marine calanoid copepod genus *Pseudocalanus*. *Can. J. Zool.* **67**: 525–551.
- Frost, B. W. & S. M. Bollens 1992. Variability of diel vertical migration in the marine planktonic copepod *Pseudocalanus newmani* in relation to its predators. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **49**: 1137–1141.
- Hanawa, K. & H. Mitsudera 1987. Variation of water system distribution in the Sanriku coastal area. *J. Oceanogr. Soc. Japan* **42**: 435–446.
- 平川和正 1983. 噴火湾水域における浮游性橈脚類の季節分布並びに *Calanus pacificus*, *Calanus plumchrus* および *Eucalanus bungii bungii* の生活史に関する研究. 北海道大学博士論文. 117 pp.
- Hirakawa, K., T. Ikeda, & N. Kajihara 1990. Vertical distribution of zooplankton in Toyama Bay, southern Japan Sea, with special reference to Copepoda. *Bull. Plankton Soc. Japan* **37**: 111–126.
- Kamba, M. 1977. Feeding habits and vertical distribution of walleye pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas), in early life stage in Uchiura Bay, Hokkaido. *Res. Inst. N. Pac. Fish., Hokkaido Univ. Spec. Vol.*: 175–197.
- McLaren, I. A., Sevigny, J.-M. & C. J. Corkett 1989a. Temperature-dependent development in *Pseudocalanus* species. *Can. J. Zool.* **67**: 559–564.
- McLaren, I. A., E. Laberge, C. J. Corkett & J.-M. Sevigny 1989b. Life cycles of four species of *Pseudocalanus* in Nova Scotia. *Can. J. Zool.* **67**: 552–558.
- 元田 茂 1957. 北太平洋標準プランクトンネットについて. 日本プランクトン研連報 No. 4: 13–15.
- Motoda, S. 1971. Devices of simple plankton apparatus, V. *Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ.* **22**: 101–106.
- Nakatani, T. 1988. Studies on the early life history of walleye pollock *Theragra chalcogramma* in Funka Bay and vicinity, Hokkaido. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* **35**: 1–57.
- Norrbin, M. F. 1994. Seasonal patterns in the gonad maturation, sex ratio and size in some small, high-latitude copepods: implications for overwintering tactics. *J. Plankton Res.* **16**: 115–131.
- Ohman, M. D. 1990. The demographic benefits of diel vertical migration by zooplankton. *Ecol. Monogr.* **60**: 257–281.
- Ohman, M. D., B. W. Frost & E. B. Cohen 1983. Reverse diel vertical migration: an escape from in-

- vertebrate predators. *Science* **220**: 1404–1407.
- Ohtani, K. 1971. Studies on the change of hydrographic conditions in the Funka Bay. II. Characteristics of the waters occupying the Funka Bay. *Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ.* **22**: 303–312.
- Parsons, T. R., Y. Maita & C. M. Lalli 1984. *A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis*. Pergamon Press, Oxford, NY. 173 pp.
- Richter, C. 1994. Regional and seasonal variability in the mesozooplankton in the Greenland Sea. *Ber. Polarforsch.* **154**: 1–87.
- Saito, H., T. Ogishima & S. Taguchi 1991. Gut clearance rate of boreal copepods *Eurytemora herdmani* Thompson and Scott (1897) and *Pseudocalanus* spp. at different food concentrations. *Bull. Plankton Soc. Japan Spec. Vol.*: 563–572.
- Sazhin, A. F. & M. E. Vinogradov 1979. Vertical distribution of common zooplankton species in the Sea of Japan. *Oceanology* **19**: 725–731.
- Tsuda, A. & T. Nemoto 1987. The effect of food concentration on the gut clearance time of *Pseudocalanus minutus* Krøyer (Calanoida: Copepoda). *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **107**: 121–130.