

# マイクロネクトンによる動物プランクトンの捕食

誌名	日本プランクトン学会報
ISSN	03878961
著者名	空,雅利 日高,清隆
発行元	日本プランクトン学会
巻/号	49巻1号
掲載ページ	p. 52-60
発行年月	2002年2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



# マイクロネクトンによる動物プランクトンの捕食

杵 雅利・日高 清隆<sup>1)</sup>

東京大学海洋研究所 〒164-8639 東京都中野区南台1-15-1

<sup>1)</sup>現所属: 独立行政法人水産総合研究センター本部研究推進部 〒236-8648 横浜市金沢区福浦2-12-4

## Predation on zooplankton by micronekton

MASATOSHI MOKU AND KIYOTAKA HIDAKA

*Ocean Research Institute, The University of Tokyo, 1-15-1 Minamidai, Nakano-ku, Tokyo 164-8639, Japan*

<sup>1)</sup>*Present address: Research Promotion and Development Division, Headquarters, Fisheries Research Agency, 2-12-4 Fukuura, Kanazawa-ku, Yokohama 236-8648, Japan*

Correspondence author: E-mail moku@ori.u-tokyo.ac.jp

**Abstract** Knowledge on feeding habits of micronektonic animals are reviewed to discuss on their feeding impact on zooplankton in the oceanic ecosystems. Their ecological roles are recognized important to trophically connect zooplankton with carnivorous nekton. Scientific interests are raised in the possible competition for prey between micronekton and planktivorous commercial fishes. In this concern, vertically migrating micronekton would merit future study because of its high abundance and biomass which are supported with diel feeding migration to the euphotic zone. As the next step the establishment of quantitative sampling technique is needed to more accurately assess micronekton distribution and abundance patterns.

**Key words:** micronekton, myctophid fish, zooplankton, feeding habit, feeding impact

### 1. はじめに—マイクロネクトンとは—

Marshall (1954) は、大型オキアミ類、遊泳性エビ類、アミ類など、運動能力がプランクトンとネクトンの中間に位置する動物群を、マイクロネクトン (小型遊泳動物) として総称することを提唱し、以来この動物群の外洋生態系内での重要性が認識され始め、その定義も定着している。現在では、大型甲殻類に加え、ハダカイワシ類などの小型魚類や、ホタルイカ類などの小型イカ類も外洋性マイクロネクトンとして認識されている。これらマイクロネクトンは、海洋食物網において、動物プランクトンの捕食者として、また大型魚類、海鳥類、海産哺乳類の餌生物としての地位を占めており、中でも、中・深層魚類であるハダカイワシ科魚類とヨコエソ科魚類、小型イカ類、遊泳性エビ類、大型オキアミ類が重要動物群として挙げられる。また、外洋性の大型魚類、イカ類もその生活史の一時期 (主に稚魚期) をマイクロネクトンとして過ごすことは言うまでもない。しかし、これらの動物群は、比較的強い遊泳力を持つため通常のプランクトンネットでは定量採集が困難であること、また直接漁業の対象になっていないことから、それらの生態に関する知見は栄養段階の上下にあたる動物群に比べ少ないのが現状である。

本稿ではハダカイワシ科魚類を中心に、外洋性マイクロネクトンの摂餌生態についてこれまでの研究を紹介し、マイクロネクトン研究の問題点を考えてみたい。

### 2. ハダカイワシ科魚類の摂餌生態

外洋生態系において、カイアシ類やオキアミ類などの動物プランクトンを捕食する動物群としては、イワシ類やサンマなど多獲性小型浮魚類を中心とするネクトン、ヤムシ類やクラゲ類といった肉食性動物プランクトン、そしてマイクロネクトンが考えられる (Fig. 1)。マイクロネクトン群集の中では、ハダカイワシ科魚類が生物量で最も優占する動物群である (例えば、Maynard et al. 1975)。本科魚類の食性に関する研究はこれまで世界中でかなり蓄積されており、主にカイアシ類を中心にオキアミ類、端脚類、貝形類といった甲殻類プランクトン食性であることが明らかとなっている (Gartner et al. 1997)。ゴコウハダカ *Ceratoscopelus warmingii* は、例外的に餌生物が多様で、甲殻類プランクトンだけでなく、魚類、尾虫類やサルバ類といったゼラチン質プランクトンもよく捕食し (Kinzer & Schulz 1985, Duka 1987)、ときには珪藻が胃内容物から大量に見つかることもある (Robison 1984)。また、*Centro-*

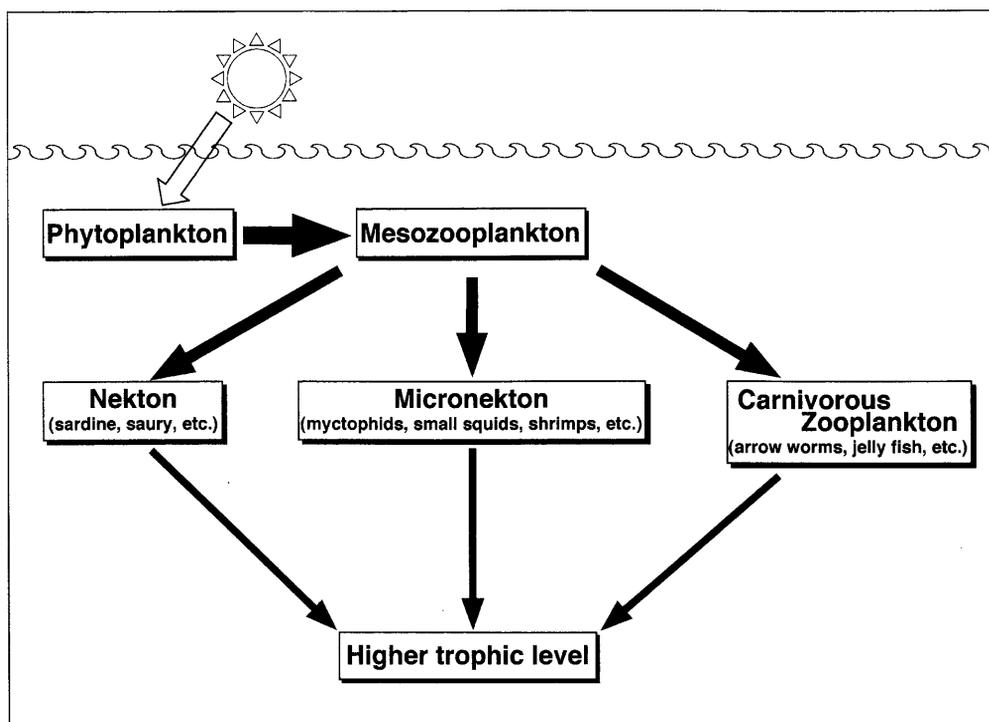


Fig. 1. Schematic diagram of general food web through zooplankton predators in the open ocean.

branchus属の種は、特有の瘤状鰓耙をもち、主に翼足類を専食している (Gorelova 1977, Hopkins & Gartner 1992). 初期の研究では、このような例外を除けば本科魚類は一般的に日和見食者 (opportunistic feeder) であると考えられていた (Marshall 1979). しかし、近年の研究で、種によってまた種内の成長段階によって餌生物の種やサイズによる明瞭な選択性があることが明らかとなってきた (例えば、Hopkins & Gartner 1992). また、本科魚類の餌生物は甲殻類プランクトンが中心であるが、その組成は環境中の餌生物組成によって変化することが予想される。特に餌生物の量の季節変動や動物プランクトン (特にカイアシ類) の発生段階や休眠などによる鉛直分布の季節変化が大きい亜寒帯域では (Miller et al. 1984, 小達 1994, Kobari & Ikeda 1999), その影響が胃内容物組成に顕著に反映されると推測される。熱帯・亜熱帯域では胃内容物中の餌組成にはほとんど季節変化はないが、亜寒帯および移行域では、例えば環境中にオキアミ類が優占する時期には胃内容物中のオキアミ類の割合が増大するなど、季節変化があることが報告されている (Collard 1970, Cailliet & Ebeling 1990, Balanov et al. 1995). しかし、このような環境中の動物プランクトン組成の季節変化と関連させて食性の季節変化を解析した研究例は熱帯・亜熱帯域を含めても限られており、また断片的である (Collard 1970, Dalpadado & Gjosaeter 1988, Cailliet & Ebeling 1990, Balanov et al. 1995). また、本

科魚類の食性は成長に伴って変化が見られ、一般的にどの発育段階でも個体数ではカイアシ類が優占するが、成長とともにオキアミ類など大型の餌生物が胃内容物からより高い頻度で確認されるようになる (Clarke 1980, Hopkins & Baird 1985, Hopkins & Gartner 1992).

ハダカイワシ科魚類の持つ大きな生態学的特徴として、日周鉛直移動が挙げられる (例えば、Badcock & Merrett 1976, Percy 1977, Kinzer & Schulz 1985, Gartner et al. 1987, Watanabe et al. 1999). 本科魚類の摂餌活動の日周性はこの日周鉛直移動と密接に関係しており、夜間の表層への浮上は摂餌回遊であると考えられている (Marshall 1979). 熱帯・亜熱帯域では摂餌リズムが明瞭で、主に夜間表層で摂餌活動が活発である (Baird et al. 1975, Clarke 1978, Kinzer & Schulz 1985). 一方、亜寒帯域、湧昇域、陸棚縁辺海域のように中層における動物プランクトンの生物量が高い海域では、後に述べるように夜間だけでなく昼間中層でも摂餌活動を行う種が存在することが知られている (Tyler & Percy 1975, Kinzer 1977, Percy et al. 1979, Young & Blaber 1986, Moku et al. 2000).

### 3. その他のマイクロネクトンの摂餌生態

ハダカイワシ科魚類の他に外洋マイクロネクトンとして生物量で重要な動物群は、小型イカ類と中・深層性エビ類である

(例えば、会沢 1968, Blackburn et al. 1970, Omori 1974, Maynard et al. 1975, Percy et al. 1977, Hopkins & Lan-craft 1984).

イカ類マイクロネクトン：イカ類マイクロネクトンとしては、成体でもマイクロネクトンサイズであること、群集中で常に優占することから、熱帯域・亜熱帯域に主に分布するホタルイカモドキ科の種が代表的である (Passarella & Hopkins 1991, Reid et al. 1991). その食性はハダカイワシ科魚類と共通しており、カイアシ類やオキアミ類を中心とした甲殻類プランクトンを主要な餌生物とすることが報告されている (Passarella & Hopkins 1991). また、アカイカ科やテカギイカ科の種は、成体はネクトンとして扱うのが妥当であるが、幼体はマイクロネクトンサイズであり、時期は限られるがイカ類マイクロネクトンの中で大きな部分を占める場合がある (例えば、Kubodera & Jefferts 1984). これらの幼体もやはり動物プランクトン食性であるが、トビイカ (熱帯域で優占するアカイカ科の種) の幼体では、外套長40 mm前後の個体でも、動物プランクトンに加えハダカイワシ科魚類やイカ類をよく摂餌しており (Shchetinnikov 1992), 捕食能力の高さがうかがえる. しかし、口器によって餌生物が破碎されること、また消化管の構造上 (未消化物は胃に戻った後排出される)、胃内容物の量と胃内容物の回転率から摂餌量を推定するのは困難である. このため、飼育個体の摂餌速度が数種で測られているが、ばらつきが大きい (Boucher-Rodoni & Boucaud-Camou 1987). ただし、生物量あたりの代謝速度は、ハダカイワシ科魚類に比べて速いため (O'Dor & Wells 1987, Donnelly & Torres 1988), 生物量ではハダカイワシ科魚類に比べ少ないが、イカ類マイクロネクトンの捕食者としての重要性は、生物量での割合よりも

大きいのではないかと考えられる.

エビ類マイクロネクトン：中・深層性エビ類マイクロネクトンには、ハダカイワシ科魚類と同様に、大きく分けて日周鉛直移動を行う種と行わない種がある (例えば、Omori 1974, Heffernan & Hopkins 1981, Krygier & Percy 1981, Kikuchi & Omori 1985). 日周鉛直移動を行う種は主にカイアシ類などの甲殻類プランクトンを中心に珪藻、原生動物、ヤムシ類、魚類など、多様な生物を捕食している (Heffernan & Hopkins 1981, Nishida et al. 1988, Flock & Hopkins 1992). 一方、鉛直移動を行わない種では、デトリタスが高い頻度で消化管内から見つかり、表層から沈降してくる粒子状有機物を主な餌料としていることが分かっている (Walters 1976, Nishida et al. 1988, Flock & Hopkins 1992). つまり、動物プランクトンの捕食者として重要なのは、昼間の生息層である中層から、夜間表層に浮上してくる種であり、これらの種の多くは、ハダカイワシ科魚類と同様に夜間表層で活発な摂餌活動を行う (Omori 1969a, Donaldson 1975, Walters 1976, Heffernan & Hopkins 1981). イカ類と同様、中・深層性エビ類も、口器または胃咀嚼器を用いて餌生物を破碎してしまうため、定量的な解析が困難であり、定性的食性研究にとどまっている. また摂餌量に関する研究は行われていないのが現状である.

#### 4. 捕食圧の試算

##### 4-1. ハダカイワシ科魚類の捕食圧

外洋性マイクロネクトンが動物プランクトン現存量あるいは生産量のどの程度を摂餌しているかということは、外洋生態系の構造と系内でのエネルギーの流れを理解する上で重要な問題である. しかし、解析の困難な小型イカ類や中・深層性エビ類

Table 1. Daily rations of myctophid fishes.

Species	Daily Ration (%)	Region	Reference
<i>Benthosema pterotum</i>	4.5 <sup>a</sup>	Indian Ocean	Dalpadado & Gjøsaeter 1988
<i>Diaphus taaningi</i>	0.8 <sup>a</sup>	Cariaco Trench	Baird et al. 1975
<i>Diaphus theta</i>	3.3 <sup>a</sup>	western North Pacific	Moku et al. 2000
<i>Hygophum proximum</i>	5.7 <sup>a</sup>	north central Pacific	Clarke 1978
<i>Lampanyctus alatus</i>	2-4 <sup>b</sup>	Gulf of Mexico	Hopkins & Baird 1985
<i>Stenobrachius leucopsarus</i>	1.1 <sup>c</sup>	Bering Sea	Gorbatenko & Il'inskii 1992
<i>Stenobrachius leucopsarus</i>	1.8 <sup>a</sup>	western North Pacific	Moku et al. 2000
<i>Stenobrachius nannochir</i>	1.0 <sup>c</sup>	Bering Sea	Gorbatenko & Il'inskii 1992
<i>Stenobrachius nannochir</i>	0.14 <sup>a</sup>	western North Pacific	Moku et al. 2000
4 species (antarctic and high-subantarctic)	0.24-3.92 <sup>a</sup>	Southern Ocean	Pakhomov et al. 1996
8 species (temperate and subtropical)	0.23-4.4 <sup>a</sup>	Southern Ocean	Pakhomov et al. 1996

<sup>a</sup> Dry weight basis.

<sup>b</sup> Ash-free dry weight basis.

<sup>c</sup> Wet weight basis.

に限らず、マイクロネクトンの中心的存在であるハダカイワシ科魚類についてでさえも日間摂餌量を推定した研究例は極めて少なく、数種で摂餌リズムの日周変化から日間摂餌量の推定が試みられてきたのみである (Table 1). それぞれの研究で推定法が異なるため、直接比較することはできないが、乾重量ベースで一日に体重の0.1-4.5%程度の動物プランクトンを捕食していると考えられる. 前述のように熱帯・亜熱帯種は摂餌リズムが明瞭であるため、摂餌量の算出が古くから試みられてきた (Baird et al. 1975, Clarke 1978). 一方、亜寒帯種については、1960年代後半から北太平洋東部海域を中心に本科魚類の摂餌生態に関する研究が活発に行われてきた (Paxton 1967, Collard 1970, Tyler & Percy 1975, Percy et al. 1979). しかし、亜寒帯種においては昼夜ともに活発な摂餌活動が観察される種も多く、このことが摂餌リズムによる日間摂餌量の見積もりを困難にしてきた. 初めて見積りが行われたのは1990年代に入ってからのものである (Gorbatenko & Il'inskiy 1992). 西部北太平洋においては、1980年代に亜寒帯種数種についてその食性が報告されているに過ぎず (Gordon et al. 1985, Kawamura & Fujii 1988), 近年、ようやく優占種3種の摂餌リズムの解明と日間摂餌量の試算が成された (Moku et al. 2000). しかし、本科魚類の定量採集、日間摂餌量の推定の困

難さから、動物プランクトンに対する捕食圧に関する知見はさらに限られている. Hopkins & Gartner (1992) は、メキシコ湾において本科魚類が表層の動物プランクトン現存量の約2%を一晩で摂餌していると推定している. また、Pakhomov et al. (1999) は、南大洋におけるカイアシ類の一日当たりのP/B値を7% (Voronina 1984) として二次生産量を推定し、本科魚類の最優占種 *Electrona carlsbergi* が一日当たり二次生産量の1.3-16.8%, Filin et al. (1991) が観測した本種の最大生物量で算出すると、一日当たり二次生産量の54-77%を消費していると見積もっている. しかし、これらの試算値はいずれもネットによるハダカイワシ科魚類の採集効率を100%として計算しており、過小評価した値と考えられる.

次節では、三陸沖において筆者らが行ったハダカイワシ科魚類の日周鉛直移動と摂餌リズムの関係に関する研究を概観し、亜寒帯域においては例の少ないハダカイワシ科魚類群集による動物プランクトン群集への捕食圧の推定を行ってみる.

#### 4-2. 夏季三陸沖におけるハダカイワシ科魚類の摂餌生態

西部北太平洋、特に三陸沖の親潮域から移行域にかけての海域は生産性も高く世界有数の漁場が形成される. 筆者らは、この海域で優占し、日周鉛直移動の様式がそれぞれ異なる亜寒帯性ハダカイワシ科魚類3種の食性と摂餌リズムについて検討し

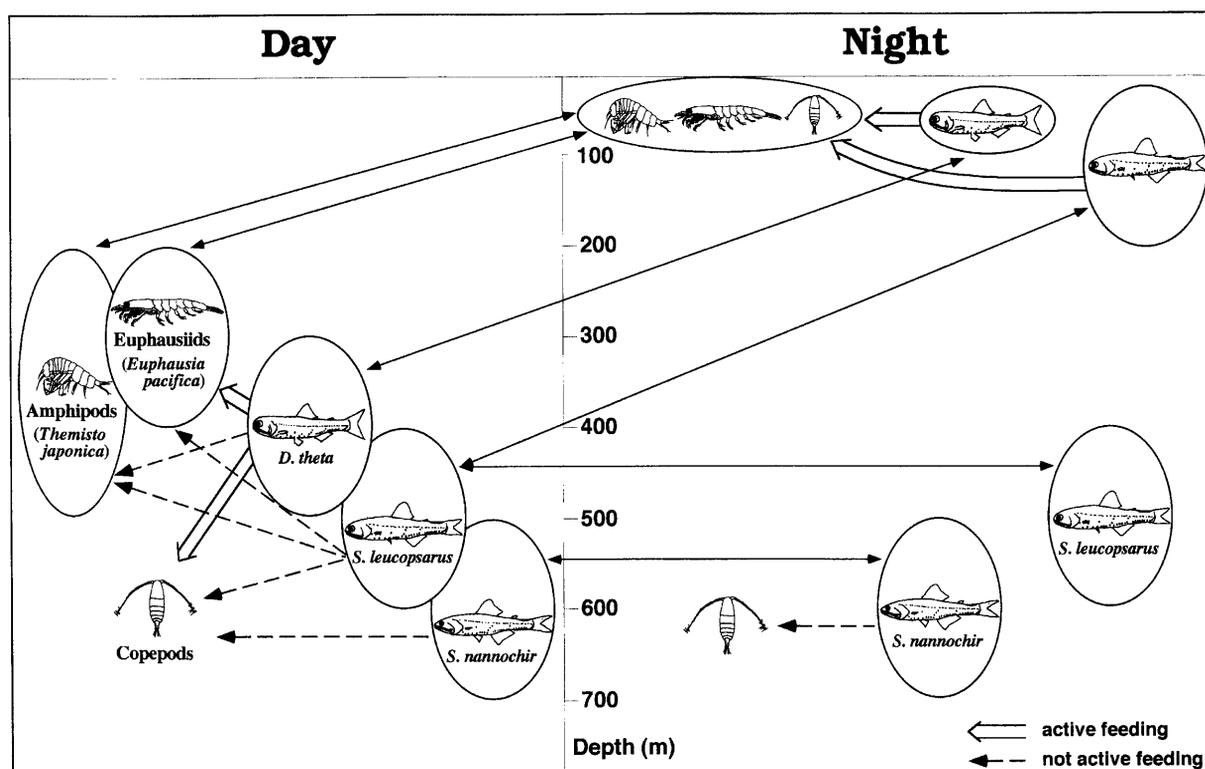


Fig. 2. Feeding habits and diel vertical migration patterns of the three dominant myctophid fishes in the subarctic and transitional waters of the western North Pacific (modified from Moku et al. 2000).

**Table 2.** Prey species composition of *Diaphus theta*, *Stenobrachius leucopsarus* and *S. nannochir* collected in August 1994. Number of each food item identified and its percentage in a total number of all food items identified are shown. n in parenthesis: number of stomachs examined, -: absent (modified from Moku et al. 2000).

	<i>D. theta</i> (n=136)		<i>S. leucopsarus</i> (n=93)		<i>S. nannochir</i> (n=55)	
	n	%	n	%	n	%
Copepoda	484	39.7	374	54.0	82	88.2
<i>Metridia pacifica</i>	212	17.4	195	28.1	-	-
<i>M. okhotensis</i>	25	2.1	5	0.7	3	3.2
<i>Neocalanus plumchrus/flemingeri</i>	71	5.8	76	11.0	9	9.7
<i>N. cristatus</i>	4	0.3	10	1.4	31	33.3
<i>Pleuromamma scutullata</i>	14	1.1	8	1.2	12	12.9
<i>P. gracilis</i>	2	0.2	1	0.1	1	1.1
<i>P. abdominalis</i>	2	0.2	-	-	-	-
<i>Pleuromamma</i> spp.	-	-	2	0.3	3	3.2
<i>Eucalanus bungii</i>	15	1.2	2	0.3	4	4.3
<i>Eucalanus</i> spp.	3	0.2	-	-	1	1.1
<i>Candacia columbiae</i>	13	1.1	21	3.0	-	-
<i>C. norvegica</i>	1	0.1	2	0.3	-	-
<i>Scottocalanus helenae</i>	-	-	1	0.1	-	-
<i>Calanus</i> spp.	2	0.2	-	-	-	-
<i>Gaidius</i> sp.	1	0.1	-	-	-	-
<i>Gaetanus kruppi</i>	1	0.1	-	-	-	-
Aetideidae	6	0.5	6	0.9	2	2.2
Heterorhabdidae	9	0.7	-	-	-	-
Euchaetidae	7	0.6	2	0.3	3	3.2
unidentified	96	7.9	43	6.2	13	14.0
Euphausiacea	322	26.4	166	24.0	-	-
<i>Euphausia pacifica</i>	260	21.3	141	20.3	-	-
<i>Euphausia</i> spp.	5	0.4	-	-	-	-
<i>Thysanoessa longipes</i>	11	0.9	5	0.7	-	-
<i>Thysanoessa</i> spp.	9	0.7	3	0.4	-	-
unidentified	37	3.0	17	2.5	-	-
Amphipoda	217	17.8	77	11.1	1	1.1
<i>Themisto japonica/pacifica</i>	199	16.3	66	9.5	-	-
<i>Primno abyssalis</i>	5	0.4	1	0.1	-	-
unidentified	13	1.1	10	1.4	1	1.1
Ostracoda	185	15.2	73	10.5	8	8.6
Mysidacea	7	0.6	1	0.1	2	2.2
Chaetognatha	1	0.1	1	0.1	-	-
Pteropoda	1	0.1	1	0.1	-	-
Cephalopoda	1	0.1	-	-	-	-

(Fig. 2), それらの日間摂餌量を見積もった (Moku et al. 2000).

トドハダカ：典型的な日周鉛直移動者であり，昼間は300-500 m層に，夜間は20-100 m層に分布し (Watanabe et al. 1999)，夜間だけでなく昼間もオキアミ類とカイアシ類を活発に捕食す

る (Fig. 2). 本種の食性は，主な餌生物であるオキアミ類 *Euphausia pacifica* や *Metridia* 属および *Pleuromamma* 属カイアシ類 (Table 2) と同じような鉛直移動様式をもち (Frost & McCrone 1979, Hattori 1989)，昼間の生息深度が互いに重複していることによると推定される。

コヒレハダカ：昼間400-700 m層（主に500-600 m）に分布し、夜間は一部の個体が鉛直移動を行って20-200 m層に浮上し、一部の個体は夜間でも昼間の生息層に留まることが知られている (Pearcy et al. 1977, Watanabe et al. 1999). 夜間表層に浮上した個体は主に甲殻類プランクトンを活発に捕食し、餌生物の構成はトドハダカと類似している (Table 2) が、非浮上個体は活発な摂餌は行わない (Fig. 2). また、本種の昼間の生息深度の中心 (400-600 m層) が前記のトドハダカ (300-500 m層) より深いこと、言い換えれば、餌のより少ない中層下部 (lower mesopelagic zone) にあることが、本種の昼間の摂餌活動を不活発にしている大きな理由であると考えられる。

セッキハダカ：日周鉛直移動を行わず、本研究海域では昼夜ともに500-700 m層に分布している (Watanabe et al. 1999). 本種は主にカイアシ類を摂餌し、摂餌の日周リズムがなく、他の2種と比較すると一日を通じて空胃個体の割合が非常に高い (トドハダカ：0-3%，コヒレハダカ：0-6%，セッキハダカ：12-44%). 夏季の本研究海域では、セッキハダカの子な餌生物が本種の生息層に多く分布し、日周鉛直移動を行わない休眠中のカイアシ類 *Neocalanus cristatus* であること (Table 2) が、本種の摂餌リズムに日周期性がないことと深く関連していると考えられる。

これら3種の日間摂餌量を、時系列採集による標本で算出した一日の平均SCI (胃内容物重量指数 Stomach Content Index) から見積ると、トドハダカで乾重量ベースで体重の3.3% DW、コヒレハダカで1.8% DW、セッキハダカで0.14% DWであると推定された。これら日間摂餌量の違いは3種の日周鉛直移動様式や体成分中の脂質の違い、また年齢・成長など生活史の違いと密接に関係していることが明らかにされた (Moku et al. 2000).

以上の結果を基に、夏季三陸沖の表層における本科魚類の動物プランクトンに対する捕食圧を見積もった (Table 3). 夏

季三陸沖において200 m以浅の表層に浮上して餌生物を捕食するハダカイワシ科魚類の生物量は、Watanabe et al. (1999) によるハダカイワシ科魚類の生物量 ( $18.5 \text{ gWW m}^{-2}$ , トロールの採集効率を10%と仮定) の推定値および種組成から、湿重量で  $6.5 \text{ gWW m}^{-2}$ 、炭素量では  $1.3 \text{ gC m}^{-2}$  である (空 未発表). なお、ここで生物量を見積もった「浮上ハダカイワシ科魚類群集」は、日周鉛直移動種と半日周鉛直移動種の内浮上する個体群を合わせたものである。

浮上ハダカイワシ科魚類群集の摂餌量の推定には、日周鉛直移動種の日間摂餌量としてトドハダカでの試算値 (体重の3.3% DW  $\text{d}^{-1}$ ), 半日周鉛直移動種にはコヒレハダカでの試算値 (体重の1.8% DW  $\text{d}^{-1}$ ) (Moku et al. 2000) を用い、3.2% DW  $\text{d}^{-1}$  という値を得た。これを炭素量ベースに換算 (Omori 1969b による) し、前出の生物量の推定値を掛け合わせると、浮上ハダカイワシ科魚類群集による日間摂餌量 (摂餌速度) は  $32 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  と推定される。この摂餌量はどの程度の大きさなのであろうか。Ikeda & Motoda (1978) は三陸沖海域の表層0-150 mの動物プランクトンの生産量を  $11-30 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  と見積もっており、本節で求めた浮上ハダカイワシ科魚類群集の摂餌量は、餌生物である動物プランクトンの生産量の110-290%に相当することになる。この海域の動物プランクトンの一日の生産量以上がハダカイワシ科魚類のみで消費されてしまうことになるが、このようなことは現実にはあり得ない。

では、この見積もりのどのプロセスに問題があるのだろうか？ まず、動物プランクトンの生産量とハダカイワシ科魚類の生物量の見積もりである。Ikeda & Motoda (1978) では、動物プランクトンの採集にノルバックネットを用いているため、ハダカイワシ科魚類の重要な餌生物であるオキアミ類など、大型の動物群は定量的に採集されていない。このため、動物プランクトンの生産量はかなり過小評価されていると考えられる。また、三陸沖の親潮域では、動物プランクトン (mesozooplank-

**Table 3.** A list of data to estimate a feeding impact of myctophid fishes on mesozooplankton in the western North Pacific.

	Value	Reference
Myctophid fish		
Daily ration		
migrant ( <i>D. theta</i> )	3.3% DW	Moku et al. 2000
semi-migrant ( <i>S. leucopsarus</i> )	1.8% DW	Moku et al. 2000
Biomass		
Total	$18.5 \text{ gWW m}^{-2}$	Watanabe et al. 1999
migrant + semi-migrant	$6.5 \text{ gWW m}^{-2}$	Moku unpub. data
Mesozooplankton		
Production (0-150 m layer)	$11-30 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	Ikeda & Motoda 1978

ton)の生産は秋季から冬季に低く春季から夏季に高いこと(品田ほか 2000)を考慮すれば、夏季から秋季の生産量を平均化して求めたIkeda & Motoda (1978)の値は、夏季の生産量としては過小評価されている可能性がある。一方、中層魚類の生物量の見積もりには、しばしば大型のオッタートロールが用いられるが、Watanabe et al. (1999)でもこのトロールを用い、採集効率を10% (Balanov & Il'inskii 1992)としてハダカイワシ科魚類の生物量を見積もっている。トロールの採集効率は、魚探とトロール採集の結果の比較から、4-14% (Koslow et al. 1997)であると推定されており、トロールの目合いによる採集効率の多少の違いはあるにせよ、Watanabe et al. (1999)による生物量の見積もりは、今のところはほぼ妥当な値と考えられる。しかし、定量採集法の確立があまりにも遅れている現時点での話であり、摂餌量の推定も含め、今後の改善の余地は充分にある。

## 5. 今後の展望

これまでの研究により、一般にマイクロネクトンと中型動物プランクトン、特に甲殻類動物プランクトンが捕食・被食関係にあることが示されている。この動物プランクトン-マイクロネクトン食物網に関して理解を深めていくためには、ハダカイワシ科魚類だけでなく小型イカ類や中・深層性エビ類などの個々の種の摂餌生態(摂餌リズム、摂餌選択性、摂餌量)に関する詳細な知見を蓄積することが必要である。特にイカ類はハダカイワシ科魚類に比べ、成長速度が著しく速いことが知られているため、その高い生産性を考慮するべきであり、食物網内のレートプロセスを考えていく上では無視できない。また、親潮域など亜寒帯域では、*Neocalanus*属や*Eucalanus*属カイアシ類のように個体発生的鉛直移動を行う動物プランクトンが多いため(Miller et al. 1984, Tsuda et al. 1999, Kobari & Ikeda 1999)、餌環境の鉛直構造が季節的に変化することにより、ハダカイワシ科魚類など外洋性マイクロネクトンの食性も季節的に変化することが十分予想される。どの動物群または種にマイクロネクトン群集による高い捕食圧がかかっているのか、季節毎に詳細な研究が求められる。さらに、外洋生態系における動物プランクトンからマイクロネクトンへのエネルギーの流れを把握する上で、ハダカイワシ科魚類や小型イカ類のより定量性の高い生物量測定法の確立が何よりも重要である。そのためには採集効率の高いオッターボード式トロールによる観測例を増やすこと、加えて、遊泳力の高い動物群の生物量把握に有効なトロール採集に音響的測定を組み合わせさせた方法(Barange et al. 1994, Koslow et al. 1997)の確立が望まれる。また、水中カメラ等による各種マイクロネクトンのトロール網に対する逃避行動、逃避率の研究も平行して行う必要がある。

マイクロネクトンは漁業資源の動態の解明という見地から注

目されており、近年の動きとしては、PICES (North Pacific Marine Science Organization)に、作業部会「環境収容力推定のためのマイクロネクトン採集方法」が設けられている。日本においては、潜在的な漁業資源としてマリノフォーラム21がハダカイワシ科魚類の資源量等に関する調査を行っているほか、サンマとの餌競合の実態解明を目的とした調査が、東北区水産研究所(水産総合研究センター)によって行われている。また、ようやく一部の研究室(東京大学水産資源学研究室・水産工学研究所)でハダカイワシ科魚類の資源量推定のための音響測定研究が始まっており、今後の発展が期待される。今後このような課題に取り組むことにより、生物海洋学として外洋における食物網内の物質循環の理解に貢献することはもちろん、マイクロネクトンとイワシ類やサンマなど小型浮魚類との餌を巡る競合関係など資源生物学・水産海洋学的な問題にも寄与するものと考えられる。さらに、サケ・マス類、カツオ・マグロ類を始めとする外洋性の大型浮魚類のマイクロネクトン期(主に稚魚期)の生物学、生態学的知識が極めて限られている現状を考慮すれば、マイクロネクトン定量採集法の確立は、これら大型浮魚類の資源研究にも大きく貢献するであろう。

## 引用文献

- 会沢安志 1968. 中・深層性エビ類の生態学的研究. 東京大学博士論文, 東京. 194pp.
- Badcock, J. & N. R. Merrett 1976. Midwater fishes in the North Atlantic-I. Vertical distribution and associated biology in 30° N, 23° W, with developmental notes on certain myctophids. *Prog. Oceanogr.* 7: 3-58.
- Baird, R. C., T. L. Hopkins & D. F. Wilson 1975. Diet and feeding chronology of *Diaphus taaningi* (Myctophidae) in the Cariaco Trench. *Copeia* 2: 356-365.
- Balanov, A. A., K. M. Gorbatenko & A. Ya. Efimkin 1995. Foraging dynamics of mesopelagic fishes in the Bering Sea during summer and autumn. *J. Ichthyol.* 35: 65-77.
- Balanov, A. A. & E. N. Il'inskii 1992. Species composition and biomass of mesopelagic fishes in the Sea of Okhotsk and the Bering Sea. *J. Ichthyol.* 32: 85-93.
- Barange, M., I. Hampton, S. C. Pillar & M. A. Soule 1994. Determination of composition and vertical structure of fish communities using *in situ* measurements of acoustic target strength. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 99-109.
- Blackburn, M., R. M. Laurs, R. W. Owen & B. Zeitzschel 1970. Seasonal and areal changes in standing stocks of phytoplankton, zooplankton and micronekton in the eastern tropical Pacific. *Mar. Biol.* 7: 14-31.
- Boucher-Rodoni, R. & E. Boucaud-Camou 1987. Feeding and digestion, pp.85-108. In *Cephalopod life cycles - Vol. II* (ed. Boyle, P. R.). Academic Press, London.
- Cailliet, G. M. & A. W. Ebeling 1990. The vertical distribution and feeding habits of two common midwater fishes (*Leuroglossus stilbius* and *Stenobrachius leucopsarus*) off Santa Barbara. *CalCOFI Rep.* 31: 106-123.

- Clarke, T. A. 1978. Diel feeding patterns of 16 species of mesopelagic fishes from Hawaiian waters. *Fish. Bull.* 76: 495-513.
- Clarke, T. A. 1980. Diets of fourteen species of vertically migrating mesopelagic fishes in Hawaiian waters. *Fish. Bull.* 78: 619-640.
- Collard, S. B. 1970. Forage of some eastern Pacific midwater fishes. *Copeia* 2: 348-354.
- Dalpadado, P. & J. Gjøsaeter 1988. Feeding ecology of the lanternfish *Benthoosema pterotum* from the Indian Ocean. *Mar. Biol.* 99: 555-567.
- Donaldson, H. A. 1975. Vertical distribution and feeding of sergestid shrimp (Decapoda: Natantia) collected near Bermuda. *Mar. Biol.* 31: 37-50.
- Donnelly, J. & J. J. Torres 1988. Oxygen consumption of midwater fishes and crustaceans from the eastern Gulf of Mexico. *Mar. Biol.* 97: 483-494.
- Duka, L. A. 1987. Feeding of *Ceratoscopelus warmingii* (Myctophidae) in the tropical Atlantic. *J. Ichthyol.* 28: 89-95.
- Filin, A. A., K. V. Gorchinsky & V. M. Kiseleva 1991. Biomass of myctophids in the Atlantic sector of the Southern Ocean as estimated by acoustic surveys. *Sel. Sci. Pap. Sci. Comm. Consev. Antarct. Mar. Living Resour. (SC-CAMLR-SSP/7)*. pp.417-431.
- Flock, M. E. & T. L. Hopkins 1992. Species composition, vertical distribution, and food habits of the sergestid shrimp assemblage in the eastern Gulf of Mexico. *J. Crust. Biol.* 12: 210-223.
- Frost, B. W. & L. E. McCrone 1979. Vertical distribution, diel vertical migration, and abundance of some mesopelagic fishes in the eastern subarctic Pacific Ocean in summer. *Fish. Bull.* 76: 751-770.
- Gartner, J. V., Jr., R. E. Crabtree & K. J. Sulak 1997. Feeding at depth, pp.115-193. In *Deep-sea fishes* (ed. Randall, D. J. & A. P. Farrell). Academic Press, London.
- Gartner, J. V., Jr., T. L. Hopkins, R. C. Baird & D. M. Milliken 1987. The lanternfishes (Pisces: Myctophidae) of the eastern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.* 85: 81-98.
- Gorbatenko, K. M. & E. N. Il'inskii 1992. Feeding behavior of the most common mesopelagic fishes in the Bering Sea. *J. Ichthyol.* 32: 52-60.
- Gordon, J. D. M., S. Nishida & T. Nemoto 1985. The diet of mesopelagic fish from the Pacific coast of Hokkaido, Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan* 41: 89-97.
- Gorelova, T. A. 1977. Some characteristics of the nutrition of the young of nictopelagic and mesopelagic lantern fish (Pisces, Myctophidae). *Oceanology* 17: 220-222.
- Hattori, H. 1989. Bimodal vertical distribution and diel migration of the copepods *Metridia pacifica*, *M. okhotsensis* and *Pleuromamma scutullata* in the western North Pacific Ocean. *Mar. Biol.* 103: 39-50.
- Heffernan, J. J. & T. L. Hopkins 1981. Vertical distribution and feeding of the shrimp genera *Gennadas* and *Bentheogennema* (Decapoda: Penaeidea) in the eastern Gulf of Mexico. *J. Crust. Biol.* 1: 461-473.
- Hopkins, T. L. & R. C. Baird 1985. Aspects of trophic ecology of the mesopelagic fish *Lampanyctus alatus* (family Myctophidae) in the eastern Gulf of Mexico. *Biol. Oceanogr.* 3: 285-313.
- Hopkins, T. L. & J. V. Gartner Jr 1992. Resource-partitioning and predation impact of a low-latitude myctophid community. *Mar. Biol.* 114: 185-197.
- Hopkins, T. L. & T. M. Lancraft 1984. The composition and standing stock of mesopelagic micronekton at 27N° 86° W in the eastern Gulf of Mexico. *Contrib. Mar. Sci.* 27: 143-158.
- Ikeda, T. & S. Motoda 1978. Estimated zooplankton production and their ammonia excretion in the Kuroshio and adjacent seas. *Fish. Bull.* 76: 357-367.
- Kawamura, A. & F. Fujii 1988. Forage of the mesopelagic fishes, *Symbolophorus californiensis* (Eigenmann & Eigenmann) and *Tarletonbeania taylori* Mead caught in gill nets in the north-western North Pacific Ocean. *Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo* 26: 143-159.
- Kikuchi, T. & M. Omori 1985. Vertical distribution and migration of oceanic shrimps at two locations off the Pacific coast of Japan. *Deep-Sea Res.* 32: 837-851.
- Kinzer, J. 1977. Observation on feeding habit of mesopelagic fish *Benthoosema glaciale* (Myctophidae) off NW Africa. pp.381-392. In *Oceanic Sound scattering prediction* (ed. Anderson, W. R. & B. J. Zahuranec). Plenum Press, New York.
- Kinzer, J. & K. Schulz 1985. Vertical distribution and feeding patterns of midwater fish in the central equatorial Atlantic—I. Myctophidae. *Mar. Biol.* 85: 313-322.
- Kobari, T. & T. Ikeda 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.
- Koslow, J. A., R. J. Kloser & A. Williams 1997. Pelagic biomass and community structure over the mid-continental slope off southeastern Australia based upon acoustic and midwater trawl sampling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 146: 21-35.
- Krygier, E. E. & W. G. Pearcy 1981. Vertical distribution and biology of pelagic decapod crustaceans off Oregon. *J. Crust. Biol.* 1: 70-95.
- Kubodera, T. & K. Jefferts 1984. Distribution and abundance of the early life stages of squid, primarily Gonatidae (Cephalopoda, Oegopsida), in the northern North Pacific. *Bull. Natl. Sci. Mus. Tokyo* 10: 91-192.
- Marshall, N. B. 1954. *Aspects of deep sea biology*. Hutchinson, London, 380pp.
- Marshall, N. B. 1979. *Development in Deep-Sea Biology*. Blandford, London, 566pp.
- Maynard, S. D., F. V. Riggs & J. F. Walters 1975. Mesopelagic micronekton in Hawaiian waters: faunal composition, standing stock, and diel vertical migration. *Fish. Bull.* 73: 726-736.
- Miller, C. B., B. W. Frost, H. P. Batchelder, M. J. Clemons & R. E. Conway 1984. Life history of large, grazing copepods in a subarctic ocean gyre: *Neocalanus plumchrus*, *Neocalanus cristatus*, and *Eucalanus bungii* in the northeast Pacific. *Prog. Oceanogr.* 13: 201-243.
- Moku, M., K. Kawaguchi, H. Watanabe & A. Ohno 2000. Feeding habits of three dominant myctophid fishes, *Diaphus theta*, *Stenobrachius leucopsarus* and *S. nannochir*, in the subarctic and transitional waters of the western North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 207: 129-140.
- Nishida, S., W. G. Pearcy & T. Nemoto 1988. Feeding habits of mesopelagic shrimps collected off Oregon. *Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo* 26: 99-108.
- 小達和子 1994. 東北海域における動物プランクトンの動態と長期変動に関する研究. 東北水研研報 No. 56: 115-173.
- O'Dor, R. K. & M. J. Wells 1987. Energy and nutrient flow, pp.109-133. In *Cephalopod life cycles—Vol. II* (ed. Boyle, P. R.). Academic Press, London.

- Omori, M. 1969a. The biology of a sergestid shrimp *Sergestes lucens* Hansen. *Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo* 4: 1-83.
- Omori, M. 1969b. Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean. *Mar. Biol.* 3: 4-10.
- Omori, M. 1974. The biology of pelagic shrimps in the ocean. *Adv. Mar. Biol.* 12: 233-324.
- Pakhomov, E. A., R. Perissinotto & P. W. Froneman 1999. Predation impact of carnivorous macrozooplankton and micronekton in the Atlantic sector of the Southern Ocean. *J. Mar. Sys.* 19: 47-64.
- Pakhomov, E. A., R. Perissinotto & C. D. McQuaid 1996. Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 134: 1-14.
- Passarella, K. C. & T. L. Hopkins 1991. Species composition and food habits of the micronektonic cephalopod assemblage in the eastern Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 49: 638-659.
- Paxton, J. R. 1967. Biological note on southern California lanternfishes (family Myctophidae). *Calif. Fish Game*, 53: 214-217.
- Pearcy, W. G., E. E. Krygier, R. Mesecar & F. Ramsey 1977. Vertical distribution and migration of oceanic micronekton off Oregon. *Deep-Sea Res.* 24: 223-245.
- Pearcy, W. G., H. V. Lorz & W. Peterson 1979. Comparison of the feeding habits of migratory and non-migratory *Stenobrachius leucopsarus* (Myctophidae). *Mar. Biol.* 51: 1-8.
- Reid, S. B., J. Hirota, R. E. Young & L. E. Hallacher 1991. Mesopelagic-boundary community in Hawaii: micronekton at the interface between neritic and oceanic ecosystems. *Mar. Biol.* 109: 427-440.
- Robison, B. H. 1984. Herbivory by the myctophid fish *Ceratoscopelus warmingii*. *Mar. Biol.* 84: 119-123.
- Shchetinnikov, A. S. 1992. Feeding spectrum of squid *Sthenoteuthis oualaniensis* (Oegopsida) in the eastern Pacific. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 72: 849-860.
- 品田晃良・伴 修平・池田 勉・津田 敦・齋藤宏明 2000. 親潮域における低次食物連鎖構造の季節変化. 日本プランクトン学会報 47: 119-124.
- Tsuda, A., H. Saito & H. Kasai 1999. Life histories of *Neocalanus flemingeri* and *Neocalanus plumchrus* (Calanoida: Copepoda) in the western subarctic Pacific. *Mar. Biol.* 135: 533-544.
- Tyler, H. R., Jr. & W. G. Pearcy 1975. The feeding habits of three species of lanternfishes (family Myctophidae) off Oregon, USA. *Mar. Biol.* 32: 7-11.
- Voronina, N. M. 1984. *Pelagic ecosystems of the Southern Ocean*. Nauka, Moscow, 206pp. (in Russian).
- Walters, J. F. 1976. Ecology of Hawaiian sergestid shrimps (Penaeidea: Sergestidae). *Fish. Bull.* 74: 799-836.
- Watanabe, H., M. Moku, K. Kawaguchi & A. Ohno 1999. Diel vertical migration of myctophid fishes (family Myctophidae) in the transitional waters of the western North Pacific. *Fish. Oceanogr.* 8: 115-127.
- Young, J. W. & S. J. M. Blaber 1986. Feeding ecology of three species of midwater fishes associated with the continental slope of eastern Tasmania, Australia. *Mar. Biol.* 93: 147-156.

2001年8月20日受付, 2001年9月25日受理