

# 道東および常磐沿岸域におけるツノナシオキアミ *Euphausia pacifica* の 胃内容物の特徴

瀧 憲司<sup>†1</sup>, 壺 純子<sup>2,3</sup>, 中川至純<sup>2</sup>, 遠藤宜成<sup>2</sup>

## Diet of *Euphausia pacifica* in Southeastern Hokkaido and Joban Waters Off Northeastern Japan

Kenji TAKI, Junko Tsubo, Yoshizumi Nakagawa and Yoshinari Endo

The feeding habits of adult *Euphausia pacifica*, widely distributed from the subarctic zone to the transition area in the North Pacific, were examined in the two different food conditions, southeastern Hokkaido (Oyashio area; about 42°40'N) and Joban waters (transition zone; about 36°50'N) off northeastern Japan bimonthly from April 1997 to February 1998. In the southeastern Hokkaido waters, *E. pacifica* most abundantly consumed diatoms, but no copepods were found in their guts in April, when the chlorophyll *a* concentrations peaked in the study period. On the contrary, the mean numbers of copepods in the gut of *E. pacifica* in August and February, when chlorophyll *a* concentrations were lowest, were higher than other months in the same waters. In Joban waters, where chlorophyll *a* concentrations were lower than those in the southeastern Hokkaido waters almost all year round, the mean copepod abundance in the gut of an adult *E. pacifica* was higher. We hypothesized that *E. pacifica* switched the feeding behavior according to ambient phytoplankton abundance, and the switching may have contributed the wide distribution of this species.

**Key words:** *Euphausia pacifica*, diet, southeastern Hokkaido, Joban, chlorophyll *a*, copepods

### はじめに

ツノナシオキアミ (*Euphausia pacifica*) は、北太平洋の亜寒帯～遷移帯域に広く分布し (Brinton, 1962), 北西部北太平洋では現存量において動物プランクトン群集の主要な構成種となっている (小達, 1994)。また、本種は、顕著な日周鉛直移動を行う (Brinton, 1967; 井口, 1995; Taki, 1998) とともに、濃密群を形成する (Komaki, 1967; Terazaki, 1980; Endo, 1984) ことが知られている。このような生態的特性により、北西部北太平洋では回遊性魚類、底魚類、海鳥類、鯨類等の主要な餌生物となっており、海洋生態系内の物質循環に重要な役割を果たす鍵種と考えられている。

しかし、本種を介した低次生産者と高次生産者を結ぶエネルギーの流れはほとんど明らかにされておらず、北西部北太平洋域における海洋生態系の構造を解明するためには本種の摂食生態を把握することが重要である。

これまでツノナシオキアミの摂食生態については、摂食器官に関する研究 (Ponomareva, 1963; Nemoto, 1967), 摂食実験 (Lasker, 1966; Parsons *et al.*, 1967; Ross, 1982; Ohman, 1984; Willason and Cox, 1987; Dilling *et al.*, 1998) 及び消化管内容物の解析 (Ponomareva, 1963; 遠藤, 1981; Nakagawa *et al.*, 2001) が行われてきた。

オキアミ類の摂食方法は、植物プランクトン等小型で遊泳性のない餌を対象にする濾過摂食 (Hamner, 1988) とカイアシ類等大型で遊泳力のある餌を対象にする捕食 (Price *et al.*, 1988) の主に2通りに分けられる。濾過摂食するときには、胸脚によって feeding basket を形成し (Hamner, 1988), feeding basket 内の海水を胸脚内肢の濾過刺毛によって濾し取り餌を口へと運ぶ。Nemoto (1967) は、濾過摂食に適した種類は濾過刺毛の間隔が狭いことを明らかにし、*Euphausia* 属ではツノナシオキアミ、*E. superba*、*E. mucronata* 等一般に植物プランクトンの豊富な海域の表層種がこれに該当すると報告している。

2001年12月21日受付, 2002年5月29日受理

<sup>1</sup> 水産総合研究センター東北水産研究所

Tohoku National Fisheries Research Institute, 3-27-5 Shinhamma, Shio-gama, Miyagi 985-0001, Japan

<sup>2</sup> 東北大学農学部

Faculty of Agriculture, Tohoku University, Sendai, Miyagi 981-8555, Japan

<sup>3</sup> 現在の所属 理研食品 (株)

Riken Food Co. Ltd., Miyauchi 2-5-60, Tagajo, Miyagi 985-0844, Japan

<sup>†</sup> E-mail: takisan@fra.affrc.go.jp

Ohman (1984) は, ツノナシオキアミに珪藻類 *Thalassiosira angustii* とカイアシ類 *Pseudocalanus* sp. の成体を与えた飼育実験を行い, 珪藻類から得られる1日当たり炭素摂取量は最大で体炭素量の8.8%であったのに対し, カイアシ類からは0.45%と少なく, エネルギー獲得の点では珪藻類がより重要であると指摘している. これに対し, Nakagawa *et al.* (2001) は, 三陸沿岸域において周年出現するツノナシオキアミの胃内容物を検鏡し, 春季を除いては炭素摂取量の大半が *Pseudocalanus* sp. の成体より小型で遊泳能力が低く捕捉されやすいと考えられるカイアシ類ノープリウスやコペポダイト初期に由来することを示し, エネルギー獲得の点では小型のカイアシ類の摂取が重要であると指摘している. 一方, *Thalassiosira* 属を中心とした珪藻類の密度の高い春季にはこれらを濾過摂食する傾向が強くなることを明らかにし, 餌生物の密度やサイズに応じて摂食方法を柔軟に切り替えていると推察している (Nakagawa *et al.*, 2001).

本邦太平洋側において, 本種は三陸沿岸域のみならず, 親潮の影響を強く受ける道東沿岸域や黒潮の影響を強く受ける常磐沿岸域にも周年出現することが明らかにされている (海老沢, 1996; 中央水試海洋環境部, 2002). 特に, 常磐沿岸域では日中において顕著な底付群を形成し, 春季から夏季にかけての重要な漁獲対象になっている (小達, 1991). このように, 本種は他の親潮域の代表的な動物プランクトンに比べて広域にわたって高い現存量を維持しており, 様々な海洋環境に対応して食性を柔軟に変化させていることがこの広域分布を可能にしている要因の一つであると考えられる. しかし, 本種の食性を調べた研究例は, 本邦太平洋側では三陸沿岸域 (遠藤, 1981; Nakagawa *et al.*, 2001) に限られ, 摂食生態を理解するうえで, 餌環境の異なる海域間で食性を比較検討していくことが重要にな

ると考えられる.

そこで, 本研究は, 水塊構造や植物プランクトン現存量が大きく異なる道東沿岸域と常磐沿岸域を調査対象とし, 両海域に生息するツノナシオキアミ成体の胃内容物を季節的に調べ, 環境水中のクロロフィル *a* 濃度に応じて餌生物の種類や摂食方法がどのように変化するか検討した.

#### 材料と方法

本研究は, 1997年4月中旬~1998年2月下旬の間約2ヶ月毎に, 東北区水産研究所所属の若鷹丸, 北海道区水産研究所所属の探海丸並びに北光丸の航海において, 道東及び常磐沿岸域で夜間に新稚魚ネット (口径1.3 m, 目合0.45 mm; 渡邊, 1992) により採集した標本を用いた (Table 1). 新稚魚ネットによる採集方法は, 船速2ノットで航走しながら, 海深300 m以浅の地点では海底上15 mから表面まで, 海深300 m以深の地点では水深150 mから表面まで傾斜曳きした. したがって, 4月中旬の道東沿岸域と周年にわたる常磐沿岸域の標本は前者の方法で, 4月中旬以外の道東沿岸域の標本は後者の方法で採集したものである. 採集直後各標本は約5%の中性ホルマリン溶液で固定して保存した. ネット採集と同時に, 若鷹丸及び北光丸搭載のCTD (Seabird社) もしくは探海丸搭載のメモリSTD (アレック電子社) により道東沿岸域では300 m以浅, 常磐沿岸域では200 m以浅の水温と塩分を調べた.

また, 表面採水バケツ及びニスキン採水器を用いて0 m, 10 m, 20 m, 30 m, 50 m及び75 m層から100 m/を採水し, Whatmann GF/Fガラスファイバーフィルターで吸引濾過した. 濾過後, 2 m/のアセトンを入れておいた遮光容器にフィルターを入れ, -20°Cで分析時まで凍結保存し, 分光蛍光光度計 (HITACHI 139型) を用いて Yentsch and Menzel (1963) の方法によりクロロフィル *a* 濃度を測定した.

**Table 1.** Locations of stations, times of sampling, number of samples and total length of *Euphausia pacifica* examined for the southeastern Hokkaido and Joban waters.

	Latitude	Longitude	Depth (m)	Day	Time	Number of samples	Range of total length (mm)	Mean total length ± SD
SE Hokkaido	42°20'N	143°45'E	295	Apr. 15 '97	2:47	20	13.5–21.0	17.4±2.6
	42°30'N	145°00'E	1790	Jun. 21, '97	21:58	9	11.7–18.9	16.1±2.3
	42°40'N	144°55'E	540	Aug. 6, '97	21:29	20	13.3–19.5	16.4±1.6
	42°40'N	144°55'E	540	Oct. 1, '97	0:08	20	12.6–18.5	16.7±1.6
	42°40'N	144°55'E	540	Dec. 9, '97	18:21	10	12.0–18.4	14.6±2.0
	42°40'N	144°55'E	540	Feb. 25, '98	22:04	20	14.5–20.3	16.4±1.5
Joban	37°35'N	141°36'E	219	Apr. 22, '97	0:43	20	13.2–18.1	15.8±1.2
	36°50'N	141°15'E	179	Jun. 24, '97	0:09	20	12.5–22.3	16.8±2.2
	36°50'N	141°16'E	200	Aug. 2, '97	1:26	20	10.1–14.3	11.8±1.1
	36°50'N	141°17'E	208	Oct. 5, '97	20:43	20	12.0–17.0	13.4±1.3
	36°50'N	141°17'E	208	Dec. 11, '97	22:40	8	10.0–12.6	11.2±1.0
	36°50'N	141°16'E	200	Feb. 28, '98	22:35	20	14.0–17.2	15.7±1.0

各測点の標本から任意に選んだ成体8~20個体について、実体顕微鏡下でそれぞれの全長（額角の先端から尾節の後端までの長さ）を測定した後、解剖針を用いて胃を摘出し、胃充満度を調べた。胃充満度は、Ponomareva (1963)の方法に従い、餌の入っていない空胃を0段階、空胃を除き充満度25%未満をI段階、25~50%をII段階、50~75%をIII段階、75%以上をIV段階とした。

胃充満度を観察した後、解剖針で胃を切開し、取り出された内容物をほぐし、接眼マイクロメータを装着した生物顕微鏡下で綱から属のレベルまで同定し、カイアシ類を除く分類群については完全体として出現したもののみを対象に、細胞（有鐘織毛虫類ではロリカ）の長軸長及び短軸長を0.25  $\mu\text{m}$ 単位で測定するとともに、出現細胞の計数を行った。さらに、長軸長と短軸長をもとにそれぞれの形を球体または回転楕円体と仮定し、体積に換算した。なお、珪藻類、渦鞭毛藻類、有鐘織毛虫類、珪質鞭毛藻類の中には同定は可能であったが破砕等により不完全な状態で検出されたものがあり、これらについては尾虫類ハウスと同様に計測、計数が不能であったため、体積の算定も行わなかった。一方、カイアシ類については、完全体として出現したノープリウス幼生の体長測定、出現個体の計数とともに、胃内に残留していた上顎切歯の幅長の測定並びに計数を行った。

次に、胃内容物の比重を1.0と仮定して、以下のような方法で各分類群の生物炭素量や個体数を推定した。

珪藻類の炭素量の推定には、次のように Strathmann (1967)の式を用いた。

$$\log C = -0.46 + 0.866 \log V$$

但し、 $C$ は生物炭素量 ( $\text{pg C}$ )、 $V$ は細胞体積 ( $\mu\text{m}^3$ )である。

有鐘織毛虫類には、Verity and Langdon (1984)の式を用いて、ロリカの体積から炭素量に換算した。

$$C = 444.5 + 0.053LV$$

但し、 $C$ は生物炭素量 ( $\text{pg C}$ )、 $LV$ はロリカの体積 ( $\mu\text{m}^3$ )である。

無脊椎動物卵の体積から炭素量への換算には、全てをカイアシ類の卵と仮定して、Kjørboe *et al.* (1985)の係数0.14  $\text{pg C}/\mu\text{m}^3$ を用いた。

完全体として出現したカイアシ類ノープリウス幼生の乾燥重量は、弘田 (1986)の式を用いて体長から換算した。

$$\log DW = -9.07 + 3.26 \log L$$

但し、 $DW$ はカイアシ類の乾燥重量 ( $\mu\text{g}$ )、 $L$ はカイアシ類の体長 ( $\mu\text{m}$ )である。

完全体として出現したノープリウス幼生以外のカイアシ類の個体数は、胃内容物中の上顎切歯の幅長が一致する対の数から推定した。なお、対となる上顎がない場合、1個

に対してカイアシ類1個体分に換算した。また、上顎切歯の幅からカイアシ類の頭胸長 (prosome length) と乾燥重量への換算には、次のような Karlson and Båmstedt (1994)の式を用いた。

$$\text{頭胸長} : L = 0.043 + 0.0112W$$

$$\text{乾燥重量} : Y = 0.00235W^{2.208}$$

但し、 $L$ は摂食されたカイアシ類の頭胸長 (mm)、 $Y$ は摂食されたカイアシ類の乾燥重量 ( $\mu\text{g}$ )、 $W$ は胃内容物として出現した上顎切歯の幅 ( $\mu\text{m}$ )である。

カイアシ類の炭素量は、炭素含有率を46% (Vidal, 1980)として算出した。

一方、こうして求めた胃内容物の炭素量と比較するために、ツノナシオキアミの体炭素量を以下のように全長から換算した。まず、全長から乾燥重量への換算には次のような Iguchi and Ikeda (1995)の関係式を用いた。

$$DW = 9.954 \times 10^{-4} L^{3.156}$$

但し、 $DW$ はツノナシオキアミの乾燥重量 (mg)、 $L$ は全長 (mm)である。

次に、体炭素量は、このようにして求められた乾燥重量に Iguchi and Ikeda (1998)による体長階級毎の炭素含有率を乗じて算出した。

ツノナシオキアミは、夜間に活発に摂食を行い (Ponomareva, 1963; 遠藤, 1981)、摂食実験による植物色素の消化管通過時間は1.08時間と報告されている (Willason and Cox, 1987)。これらの知見に基づき、①胃内容物を消化管全体の内容物量とみなし (したがって腸管内容物量を0とみなす)、②摂食時間帯を日没から日出までの時間とし、③摂食速度は摂食時間中一定とし、④全胃内容物について消化管通過時間を1.08時間として、本種の1日当たりの炭素摂取量を次のように算出した。

$$DI = SC \times NT / 1.08$$

但し、 $DI$ は1日当たりの炭素摂取量 ( $\mu\text{g C}$ )、 $SC$ は胃内容物炭素量 ( $\mu\text{g C}$ )、 $NT$ は日没~日出の時間 (h)である。

各測点における水塊構造は、Hanawa and Mitsudera (1987)が三陸海域のT-Sダイアグラムを分析して区分した水系を用いて解析した。

## 結果

各沿岸域における水温、塩分及びクロロフィル $a$ 濃度の鉛直断面を Fig. 1に示した。道東沿岸域では、4月中旬において表面から300m深まで水温2°C未満の冷水に覆われ、100m以浅では塩分33.0 PSU未満の沿岸親潮水系であった。その後、10月上旬にかけて表層を中心に水温が上昇し、10月上旬には表面水温13°C台を示したが、75m以深は水

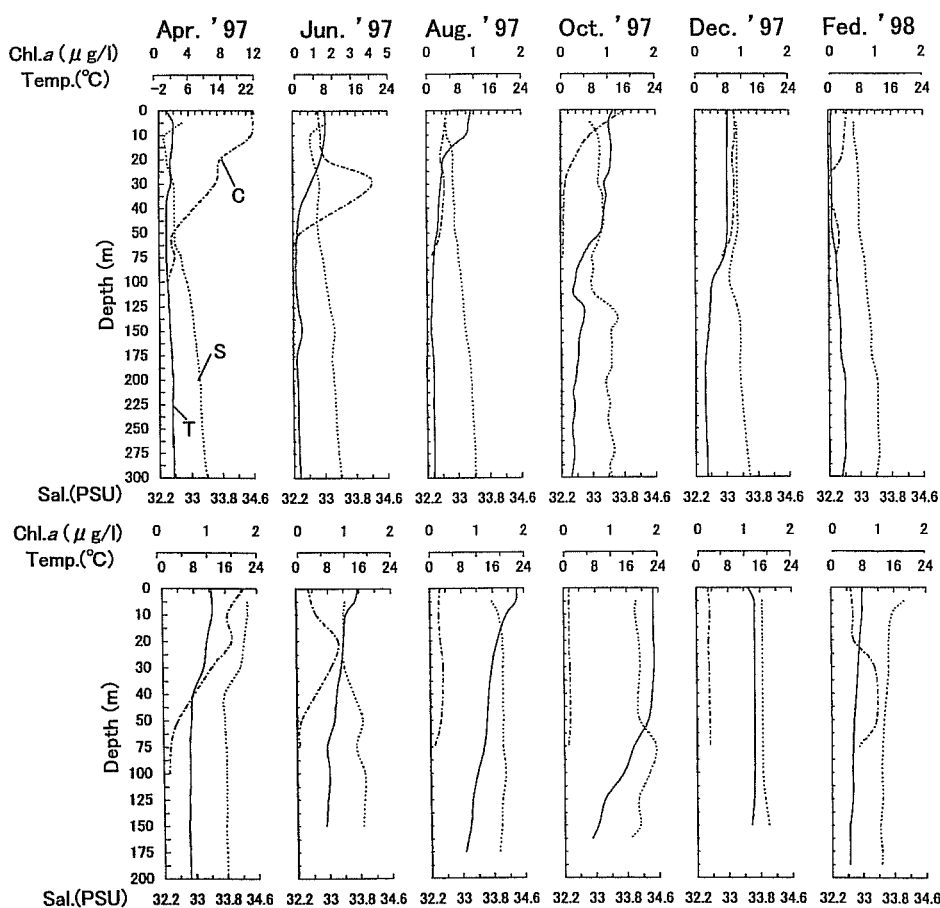


Figure 1. Vertical profiles of water temperature, salinity and chlorophyll *a* in the southeastern Hokkaido waters (top) and Joban waters (bottom).

温 5°C 未満の親潮水系もしくは深層冷水系に覆われていた。翌 2 月下旬には 50 m 以浅は水温 1°C 未満、塩分 33.0 PSU 未満の沿岸親潮水系に覆われていた。一方、常磐沿岸域では、4 月中旬～10 月上旬に全層にわたって水温が上昇し、8 月上旬及び 10 月上旬の表面水温は 22°C 台を示した。また、4 月中旬～12 月上旬には水温 5°C 以上でかつ塩分 33.7 PSU 以上の概ね津軽暖流水系に相当する水塊が優占していた。しかし、翌 2 月下旬には水深 30 m 以浅において水温 7°C 未満、塩分 33.7 PSU 未満の親潮水系が優占していた。

クロロフィル *a* 濃度については、道東沿岸域では 4 月中旬に表面において 11.7  $\mu\text{g/l}$  の高濃度を示し、6 月下旬には 30 m 層において 4.2  $\mu\text{g/l}$  であった。しかし、8 月上旬には全層にわたって 0.5  $\mu\text{g/l}$  以下となった。10 月上旬には表面において 1.4  $\mu\text{g/l}$  とやや増加し、12 月上旬には 50 m 以浅において約 0.8  $\mu\text{g/l}$  であった。翌 2 月下旬には全層にわたって 0.4  $\mu\text{g/l}$  以下であった。一方、常磐沿岸域では 4 月中旬には表層を中心に 1  $\mu\text{g/l}$  以上を示し、表面において 1.7  $\mu\text{g/l}$  であった。6 月下旬には 20～30 m 層において 0.7～0.9  $\mu\text{g/l}$  であった。8 月上旬～12 月上旬には全層にわたって 0.3  $\mu\text{g/l}$  以

下であった。しかし、翌 2 月下旬には 30～50 m 層において 0.91～0.96  $\mu\text{g/l}$  とやや高かった。このように、2 月下旬の 30～50 m 層を除くと道東沿岸域に比べて常磐沿岸域では周年クロロフィル *a* 濃度が低い傾向にあった。

ツノナシオキアミ成体の胃充満度は、道東沿岸域では 2 月下旬に III と IV の占める割合が 100% を示し、4 月中旬及び 8 月上旬にも III と IV の占める割合が 80% と高かった (Fig. 2)。一方、6 月下旬及び 12 月上旬には、0 と I の占める割合が高く、それぞれ 79% 及び 80% を占めた。常磐沿岸域では 4 月中旬及び 6 月下旬に 0 と I の占める割合が高く、それぞれ 65% 及び 40% を占めたが、その一方で 10 月上旬及び 12 月上旬には III と IV の占める割合が高く、それぞれ 90% 及び 100% であった。

今回同定された胃内容物は、珪藻類、渦鞭毛藻類、有孔虫類、有鐘織毛虫類、無脊椎動物卵、珪質鞭毛藻類、尾虫類ハウス、カイアシ類上顎及びカイアシ類ノープリウス幼生の合計 9 群であった。このうち、尾虫類ハウスについては、そのフィラメントが粘着質の塊とともに出現していた。尾虫類ハウスを摂食する動物プランクトンは、オキアミ類では *Nyctiphanes simplex* が知られているが (Allredge,

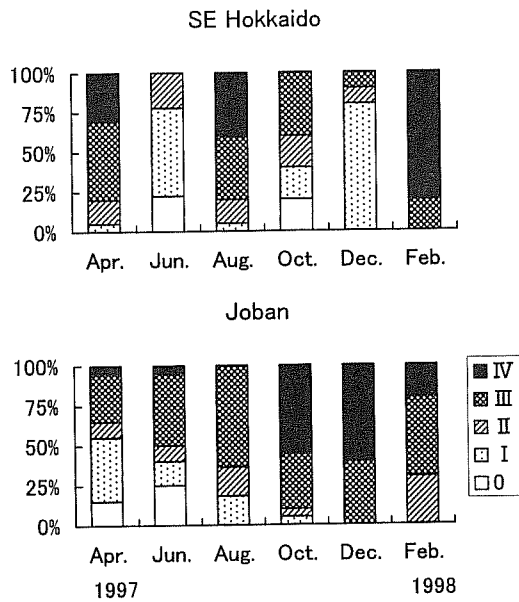


Figure 2. Seasonal change in the stomach fullness composition of *Euphausia pacifica*.

1976), ツノシオキアミについては今回が初めての報告である。各餌群の出現率を Table 2 に示した。両沿岸域とも周年珪藻類、渦鞭毛藻類、有鐘纖毛虫類の出現率が高く、このうち、道東沿岸域では珪藻類が概ね70%を越えて出現した。カイアシ類上顎については、常磐沿岸域における出現率が8月上旬と翌2月下旬を除いて周年道東沿岸域を上回る傾向がみられた。カイアシ類ノープリウス幼生については、8月上旬の常磐沿岸域と10月上旬の道東沿岸域にのみ出現した。

珪藻類、渦鞭毛藻類、有鐘纖毛虫類、無脊椎動物卵及びカイアシ類についてツノシオキアミ1個体当たりの出現細胞(個体)数を Fig. 3 に示した。なお、カイアシ類の個体数は、カイアシ類の上顎の対と完全体として出現したカイアシ類ノープリウス幼生の個体数を合計して示している。道東沿岸域では、珪藻類は4月中旬に *Thalassiosira* 属を中心に平均154細胞と他の月に比べて顕著に多く出現した。渦鞭毛藻類は、8月上旬と翌2月下旬にディノフィシス科を中心に多く出現し、それぞれ平均24細胞及び14細胞であった。有鐘纖毛虫類は、8月上旬に *Acanthostomella* 属、翌2月下旬に *Acanthostomella* 属、*Parafavella* 属及び

Table 2. Frequency of occurrence (%) of identifiable food items in the gut contents of *Euphausia pacifica*.

	Apr. '97	Jun. '97	Aug. '97	Oct. '97	Dec. '97	Feb. '98
<b>Diatoms</b>						
SE Hokkaido	100	67	90	75	80	80
Joban	80	5	15	90	100	100
<b>Dinoflagellates</b>						
SE Hokkaido	65	0	100	75	20	100
Joban	45	30	40	55	100	100
<b>Foraminiferans</b>						
SE Hokkaido	0	0	9	5	10	80
Joban	5	5	0	20	13	10
<b>Tintinnids</b>						
SE Hokkaido	45	44	100	75	70	100
Joban	10	45	30	10	50	70
<b>Invertebrate eggs</b>						
SE Hokkaido	15	0	40	20	20	45
Joban	0	15	35	20	30	25
<b>Copepod mandibles</b>						
SE Hokkaido	0	11	35	10	0	25
Joban	20	35	15	35	25	20
<b>Copepod nauplii</b>						
SE Hokkaido	0	0	0	5	0	0
Joban	0	0	35	0	0	0
<b>Silicoflagellates</b>						
SE Hokkaido	5	0	5	70	0	10
Joban	35	0	10	5	100	45
<b>Appendicularian houses</b>						
SE Hokkaido	0	0	10	10	0	0
Joban	35	5	0	70	88	0

*Ptychocylis* 属を中心に多く出現し、それぞれ平均19細胞及び21細胞であった。無脊椎動物卵は、8月上旬、10月上旬及び翌2月下旬に多く出現し、それぞれ平均0.5個、0.4個

及び0.6個であった。カイアシ類は、8月上旬と翌2月下旬にそれぞれ平均0.4個出現したが、周年常磐沿岸域より少なかった。6月下旬と12月上旬は、各群の出現細胞（個体）数が少ない傾向がみられ、同時期の低い胃充満度に対応した。

常磐沿岸域では、珪藻類は、2月下旬に *Thalassiosira* 属を中心に平均121細胞と顕著に多く出現した。また、10月上旬には、羽状目を中心に平均25細胞出現した。一方、4月中旬~8月上旬及び12月上旬には殆ど出現しなかった。渦鞭毛藻類は、4月中旬~8月上旬にディノフィシス科を中心に平均3.4~8.5細胞出現したのに対し、10月上旬~翌2月下旬には平均0.9~1.6細胞と少なかった。有鐘織毛虫類は、周年出現数が少ない傾向にあった。無脊椎動物卵は、8月上旬と12月上旬に多く出現し、それぞれ平均1個及び0.6個であった。カイアシ類は、周年を通して出現したが、特に6月下旬及び8月上旬においてそれぞれ平均0.8個体と多かった。一方、珪藻類が多く出現した2月下旬には0.25個体とやや少なかった。

ツノナシオキアミ1個体の胃内容物に出現した珪藻類、渦鞭毛藻類並びに有鐘織毛虫類それぞれの体積の平均値、無脊椎動物卵の直径並びにカイアシ類の頭胸長の平均値をTable 3に示した。いずれの餌生物群においても海域並びに季節間で顕著な差が現れた。周年を通してみると、珪藻類では道東沿岸域の方が大きく、渦鞭毛藻類では常磐沿岸域の方が大きい傾向がみられた。周年にわたるカイアシ類の頭胸長は、道東沿岸域では163~1,163  $\mu\text{m}$ で平均488  $\mu\text{m}$ 、常磐沿岸域では127~1,779  $\mu\text{m}$ で平均502  $\mu\text{m}$ と、両沿岸域で平均値がほぼ等しく、有意な差は認められなかった

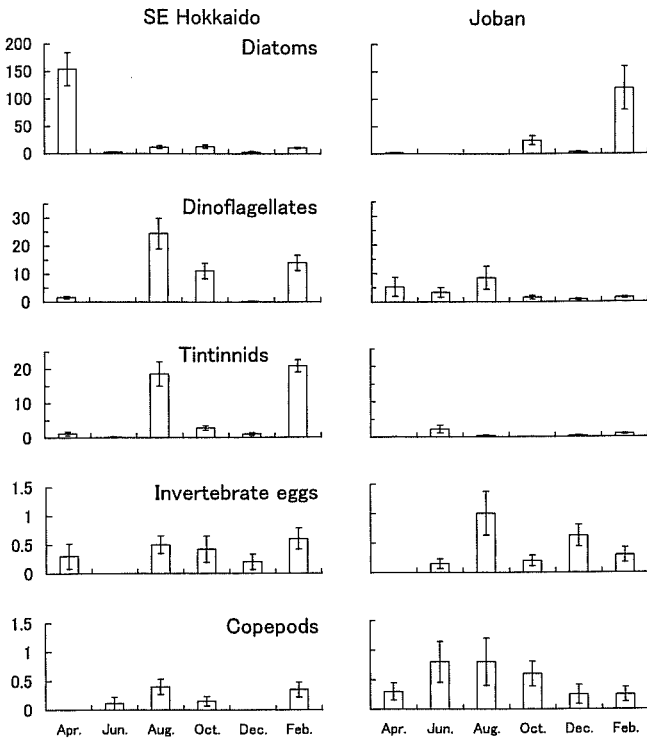


Figure 3. Seasonal change in mean number of each identifiable food item in the gut contents of *Euphausia pacifica* individual. Vertical bar represents  $\pm 1$  SE.

Table 3. Mean total volumes of diatoms, dinoflagellates and tintinnids, mean diameter of invertebrate eggs, and mean prosome length of copepods in the stomach of *Euphausia pacifica* individual. Standard errors are shown in parentheses.

	Apr. '97	Jun. '97	Aug. '97	Oct. '97	Dec. '97	Feb. '98
<b>Diatom volume (<math>\times 10^3 \mu\text{m}^3</math>)</b>						
SE Hokkaido	11.2 (0.3)	3.7 (1.7)	2.4 (0.3)	9.9 (1.0)	6.3 (2.0)	3.5 (0.4)
Joban	6.8 (1.3)	0.3 (0)	5.2 (3.4)	1.8 (0.2)	6.3 (1.7)	1.6 (0.1)
<b>Dinoflagellate volume (<math>\times 10^3 \mu\text{m}^3</math>)</b>						
SE Hokkaido	37 (7)		3 (2)	10 (3)	2 (1)	18 (3)
Joban	8 (3)	51 (34)	25 (10)	32 (13)	319 (191)	219 (72)
<b>Tintinnid volume (<math>\times 10^3 \mu\text{m}^3</math>)</b>						
SE Hokkaido	167 (34)	190 (32)	19 (4)	208 (48)	398 (116)	131 (6)
Joban	761	18 (1)	36 (9)	66	20 (3)	203 (20)
<b>Invertebrate egg diameter (<math>\mu\text{m}</math>)</b>						
SE Hokkaido	184 (133)		114 (92)	80 (46)	76 (74)	117 (68)
Joban		160 (133)	35 (18)	107 (83)	85 (54)	65 (49)
<b>Copepod prosome length (<math>\mu\text{m}</math>)</b>						
SE Hokkaido		1163	525 (109)	279 (89)		432 (117)
Joban	701 (231)	541 (90)	232 (34)	470 (130)	715 (28)	351 (82)

(Mann-Whitney検定：P>0.05)。また、道東沿岸域では全体の83%、常磐沿岸域では全体の85%が前述したOhman (1984)の摂食実験に供された*Pseudocalanus* sp.の成体(頭胸長：860 μm)より小さかった。

胃内容物炭素量の餌生物群別内訳をみると、カイアシ類が出現した月では胃内容物炭素量はカイアシ類由来の炭素量によってほとんど占められていた(Fig. 4)。常磐沿岸域における全摂取炭素量は、周年を通して道東沿岸域より高い傾向にあり、特に6月下旬において7.1 μgと高い値を示した。また、4月中旬と10月上旬では4 μgを上回った。一方、道東沿岸域では4月中旬、10月上旬及び12月上旬に

おいて顕著に低かった。なお、8月上旬の常磐沿岸域においてカイアシ類の出現個体数が多かった(Fig. 3)にも関わらず、炭素量では低くなったのは、Table 3に示すように、捕食されたカイアシ類の頭胸長が平均232 μmと小さかったためである。一方、6月下旬の道東沿岸域ではカイアシ類は1個体しか出現しなかったが、そのサイズが1,163 μmと極めて大きかったため、炭素量は高くなった。

体炭素量に対する1日当たり炭素摂取量の割合をみると、道東沿岸域では常磐沿岸域に比べて低く推移し、全月で1%未満であった(Table 4)。一方、常磐沿岸域では10月上旬に3.6%、12月上旬に3.4%と高く、4月中旬及び6月下旬には1%台後半を示した。

### 考察

雑食性のカイアシ類では、動物性、植物性の餌密度のどちらか一方が制限されると食性が切り替わることが知られている(Landry, 1981; Daan *et al.*, 1988)。Turner (1984)は、カイアシ類*Eucalanus pileatus*の糞粒中における甲殻類の付属肢が植物プランクトン密度の低い測点で多いことを報告している。また、オキアミ類*Euphausia lucens*についても、環境水中のクロロフィルa濃度が低くなるとカイアシ類の捕食に切り替えることが報告されている(Stuart and Pillar, 1990)。

本研究において、ツノナシオキアミは、クロロフィルa濃度が最も高かった4月中旬の道東沿岸域において珪藻類を最も多く摂食していたのに対し、カイアシ類は胃中に全く出現せず、また、30~50 m層にやや高いクロロフィルa濃度が観察された2月下旬の常磐沿岸域ではカイアシ類は他の月に比べて少なかった替わりに、小型の*Thalassiosira*属を中心とした珪藻類を多く摂食していた。一方、全層に

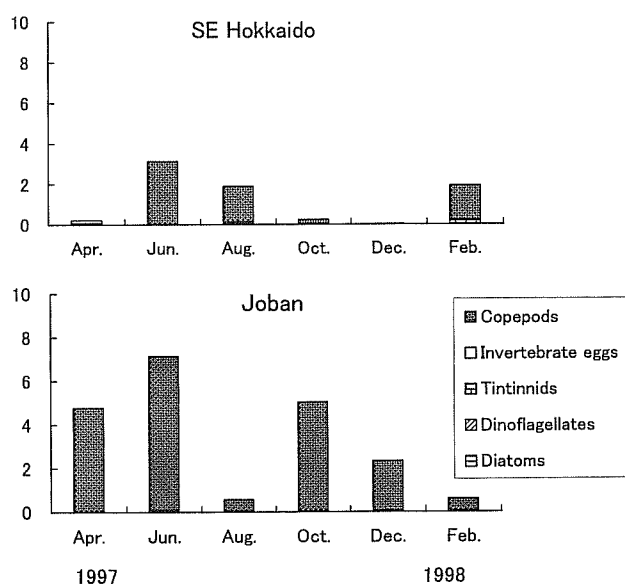


Figure 4. Calculated carbon content of each identifiable food item in the stomach contents of *Euphausia pacifica*.

Table 4. Average body carbon, stomach contents carbon, and daily ration of *Euphausia pacifica*. Copepod contribution to the total stomach contents carbon is also tabulated.

		Average body C (mg C)	Stomach contents C (μg C krill <sup>-1</sup> )	Daily ration (% Body C d <sup>-1</sup> )	Copepod contribution (%)
SE Hokkaido	Apr. '97	3.77	0.21	0.06	0.0
	Jun. '97	2.92	3.13	0.86	99.9
	Aug. '97	3.01	1.89	0.56	93.7
	Oct. '97	3.18	0.25	0.09	74.7
	Dec. '97	2.13	0.03	0.02	0.0
	Feb. '98	2.99	1.93	0.78	86.5
Joban	Apr. '97	2.62	4.78	1.79	99.8
	Jun. '97	3.33	7.14	1.85	99.2
	Aug. '97	1.07	0.57	0.49	96.9
	Oct. '97	1.60	5.04	3.60	99.5
	Dec. '97	0.90	2.33	3.44	98.0
	Feb. '98	2.58	0.61	0.28	92.9

**Table 5.** Mean stomach contents carbon estimated from stomach fullness (A) and from identifiable food items (B). Copepod carbons are shown in parentheses.

		A ( $\mu\text{g C krill}^{-1}$ )	B ( $\mu\text{g C krill}^{-1}$ )
SE Hokkaido	Apr. '97	1.86	0.21 (0)
	Jun. '97	0.44	3.13 (3.13)
	Aug. '97	1.36	1.89 (1.78)
	Oct. '97	0.57	0.25 (0.18)
	Dec. '97	0.31	0.03 (0)
	Feb. '98	1.94	1.93 (1.67)
-----			
Joban	Apr. '97	0.65	4.78 (4.77)
	Jun. '97	0.98	7.14 (7.08)
	Aug. '97	0.32	0.57 (0.55)
	Oct. '97	0.93	5.04 (5.01)
	Dec. '97	0.55	2.33 (2.29)
	Feb. '98	0.93	0.61 (0.56)

わたってクロロフィルa濃度が低かった8月上旬と2月下旬の道東沿岸域では、カイアシ類が他の月に比べて多く出現した (Fig. 3), このようなクロロフィルa濃度に応じた胃内容物の変化は、三陸沿岸域において周年カイアシ類が炭素量において主要な餌生物であるが、*Thalassiosira* 属等珪藻類の密度が高い春季にはカイアシ類を捕食する代わりにこれらを濾過摂食する傾向が強くなったこと (Nakagawa *et al.*, 2001) とよく一致する。したがって、環境水中に植物プランクトンが多いときにはカイアシ類捕捉に費やすエネルギーを抑制して植物プランクトンを主に濾過摂食し、植物プランクトンが少ないときにはカイアシ類を積極的に捕食するといった摂食方法の切り替えが本邦太平洋側沿岸域において一般的に行われているものと推察される。

常磐沿岸域に生息するツノナシオキアミは、周年カイアシ類を捕食し (Table 2), 胃内容物中のカイアシ類の平均出現個体数並びに炭素量は、周年道東沿岸域に生息するものより高い傾向がみられた (Fig. 3, Table 4). したがって、道東沿岸域に比べて植物プランクトン現存量が低い傾向にある常磐沿岸域では、捕捉に大きなエネルギーを要するものの1個体から得られるエネルギーが大きいカイアシ類の捕食が重要になると推察される。

一方、胃内容物中のカイアシ類の出現個体数が少なかった道東沿岸域では、体炭素量に対する1日当たり炭素摂取量の割合は周年1%未満と、Lasker (1966) がツノナシオキアミについて水温約10°Cの摂食実験で推定した成長、呼吸、脱皮に必要な1日当たり炭素摂取量の体炭素量に対する割合 (5%) を大きく下回っていた (Fig. 4, Table 4). この一因として、低水温のため比較的少ない摂食量で最小炭素要求量を満たすことができる (Ikeda, 1974) ことが挙げられ

る。一方、カイアシ類以外の分類群の炭素量推定にあたっては、摂食時の咀嚼、解剖時の破損等に起因した同定不能及び体積算定不能なものを除外し、完全体のみを対象としたため、実際の炭素摂取量より過小評価していたことも考えられる。

同定不能な餌生物群を含めた胃内容物全体の炭素量を胃の充満度から推測するため、次のような試算を行った。遠藤 (1981) は、ツノナシオキアミの満腹個体と空胃個体の胃乾燥重量の差から満腹時の胃内容物乾燥重量を見積もり、平均体乾燥重量4.74 mgの満腹個体の胃内容物乾燥量は4  $\mu\text{g}$ , すなわち体重当たり0.1%に相当すると算出している。そこで、胃内容物の炭素含有率がツノナシオキアミの体炭素含有率と等しいと仮定したうえで、ツノナシオキアミ体炭素量当たり満腹時の胃内容物炭素量の割合を0.1%として、次のように胃充満度から胃内容物炭素量を算出した。

$$SC = EC \times 0.001 \times SF$$

但し、SCは胃内容物炭素量 ( $\mu\text{g}$ ), ECはツノナシオキアミ体炭素量 ( $\mu\text{g}$ ), SFは胃充満度各段階の中央値 (例えばII段階の場合、25%と50%の中央値で0.375とした) である。

この結果、多くの場合で胃充満度から推定した胃内容物炭素量は餌生物の炭素量から推定した胃内容物炭素量を下回った (Table 5). 特に常磐沿岸域においては周年にわたり顕著に低い傾向を示し、カイアシ類炭素量を下回っていた。カイアシ類以外の餌生物が胃中に多く出現した場合 (道東沿岸域の10月上旬, 常磐沿岸域の2月下旬) やカイアシ類が胃中に全く出現しなかった場合 (道東沿岸域の4月中旬, 12月上旬) では、胃充満度より推定した値が上回った。このように両推定法において顕著な相違が認められた主な原因は、体積算定に用いたカイアシ類上顎が胃中において他の餌生物群やカイアシ類の他の体部位に比べて消化されにくく、長い間滞留していたことにあると考えられる。すなわち、胃内容物の同定から推定した方法では植物色素の消化管通過時間 (1.08時間) を全餌生物群一律に当てはめたことにより、1日当たりのカイアシ類摂食量を実際より過大評価していたと考えられる。本種と同じ雑食性である *E. lucens* でも、カイアシ類上顎の消化管通過時間が植物色素に比べて約2倍であるという報告もある (Stuart and Pillar, 1990). その一方で、植物プランクトン等その他の餌生物群については、胃中で破碎されていた分を同定不能もしくは体積算定不能なものとして計算の対象から除外したため、実際の摂取量より過小評価していたと考えられる。そのため、今後は飼育実験により本種の上顎の消化管通過時間を明らかにし、カイアシ類摂食量を推定していくと同時に、植物プランクトン摂食量については、消化管内色素量を測定することにより定量化を図り、本種の摂食量の定量精度を高めることが重要である。



## 謝 辞

本稿の取りまとめに関して、ご助言とご校閲を賜った東京大学海洋研究所教授寺崎 誠博士に厚くお礼を申し上げる。本研究の推進にあたり、有益なご助言を頂いた東北区水産研究所混合域海洋環境部高次生産研究室長杉崎宏哉博士に心から謝意を表す。オキアミの胃内容物の同定にあたって多大なるご協力を頂いた(株)水土舎の伊東 宏氏には深くお礼を申し上げる。調査に献身的なご協力を頂いた東北区水産研究所調査船若鷹丸、北海道区水産研究所調査船探海丸及び同研究所調査船北光丸の船長並びに乗組員の方々、乗船調査員の方々に深く感謝する。

## 引用文献

- Allredge, A.L. (1976) Discarded appendicularian houses as sources of food, surface habitats, and particulate organic matter in planktonic environments. *Limnol. Oceanogr.*, **21**, 14–23.
- Brinton, E. (1962) The distribution of Pacific euphausiids. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, **8**, 51–270.
- Brinton, E. (1967) Vertical migration and avoidance capability of euphausiids in the California Current. *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 451–483.
- 中央水試海洋環境部・釧路水試資源管理部・(株)エコニクス (2002) 北水試海洋観測定線P1におけるオキアミ類の分布。漁場生産力モデル開発基礎調査, 71–82.
- Daan, R., S.R. Gonzalez and W.C.M. Klein Breteler (1988) Cannibalism in omnivorous calanoid copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **47**, 45–54.
- Dilling, L., J. Wilson, D. Steinberg and A. Allredge. (1998) Feeding by the euphausiid *Euphausia pacifica* and the copepod *Calanus pacificus* on marine snow. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **170**, 189–201.
- 海老沢良忠 (1996) 茨城県沖海域におけるツノナシオキアミ底付群の周年分布について。茨城水試研報, **34**, 65–74.
- 遠藤彦成 (1981) 三陸海域に出現するオキアミ類の生態学的研究。一特に生活史と集群性について。東北大学博士論文, 166 pp.
- Endo, Y. (1984) Daytime surface swarming of *Euphausia pacifica* (Crustacea: Euphausiacea) in the Sanriku coastal waters off northeastern Japan. *Mar. Biol.*, **79**, 269–276.
- Hamner, W.M. (1988) Biomechanics of filter feeding in the Antarctic krill *Euphausia superba*. *J. Crust. Biol.*, **8**, 149–163.
- Hanawa, K. and H. Mitsudera (1987) Variation of water system distribution in the Sanriku coastal area. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **42**, 435–446.
- 弘田禮一郎 (1986) ネットプランクトン。沿岸環境調査マニュアル(底質・生物篇), 日本海洋学会編, 恒星社厚生閣, 東京, 177–191.
- 井口直樹 (1995) 春季富山湾におけるオキアミ類 *Euphausia pacifica* の日周鉛直移動。日水研報告, **45**, 59–68.
- Iguchi, N. and T. Ikeda (1995) Growth, metabolism and growth efficiency of a euphausiid crustacean *Euphausia pacifica* in the southern Japan Sea, as influenced by temperature. *J. Plankton Res.*, **17**, 1757–1769.
- Iguchi, N. and T. Ikeda (1998) Elemental composition (C, H, N) of a euphausiid *Euphausia pacifica* in Toyama Bay, southern Japan Sea. *Plankton Biol. Ecol.*, **45**, 27–32.
- Ikeda, T. (1974) Nutritional ecology of marine zooplankton. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **22**, 1–97.
- Karlson, K. and U. Båmstedt (1994) Planktivorous predation on copepods. Evaluation of mandible remains in predator guts as a quantitative estimate of predation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **108**, 79–89.
- Kjørboe, T., F. Møhlenberg and K. Hamburger (1985) Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa*: relation between feeding, egg production and respiration, and composition of specific dynamic action. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **26**, 85–97.
- Komaki, Y. (1967) On the surface swarming of euphausiid crustaceans. *Pacif. Sci.*, **21**, 433–448.
- Landry, M.R. (1981) Switching between herbivory and carnivory by the planktonic marine copepod *Calanus pacificus*. *Mar. Biol.*, **65**, 77–82.
- Lasker, R. (1966) Feeding, growth, respiration, and carbon utilization of euphausiid crustacean. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **23**, 1291–1317.
- Nemoto, T. (1967) Feeding pattern of euphausiids and differentiations in their body characters. *Inf. Bull. Planktol. Japan*, Y. Matsue's 61st Ann., No. **61**, 157–174.
- Nakagawa, Y., Y. Endo and K. Taki (2001) Diet of *Euphausia pacifica* Hansen in Sanriku waters off northeastern Japan. *Plankton Biol. Ecol.*, **48**, 68–77.
- 小達和子 (1991) 三陸・常磐沿岸のツノナシオキアミとその漁業。水産研究叢書, **40**, 日本水産資源保護協会, 東京, 100 pp.
- 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, **56**, 115–173.
- Ohman, M. D. (1984) Omnivory by *Euphausia pacifica*: the role of copepod prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **19**, 125–131.
- Parsons, T.R., R.J. LeBrasseur and J.D. Fulton (1967) Some observations on the dependence of zooplankton grazing on the cell size and concentration of phytoplankton blooms. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **23**, 10–17.
- Ponomareva, L.A. (1963) Euphausiids of the North Pacific, their distribution and ecology. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, 1–142.
- Price, H.J., K.R. Boyd and C.M. Boyd (1988) Omnivorous feeding behavior of the Antarctic krill *Euphausia superba*. *Mar. Biol.*, **97**, 67–77.
- Ross, R.M. (1982) Energetics of *Euphausia pacifica* I. Effects of body carbon and nitrogen and temperature on measured and predicted production. *Mar. Biol.*, **68**, 1–13.
- Stuart, V. and S.C. Pillar (1990) Diel grazing patterns of all ontogenetic stages of *Euphausia lucens* and in situ predation rates on copepods in the southern Benguela upwelling region. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **64**, 227–241.
- Strathmann, R. R. (1967) Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 411–418.
- Taki, K. (1998) Horizontal distribution and diel vertical migration of *Euphausia pacifica* Hansen in summer in and around a warm-core ring off Sanriku, northwestern Pacific. *Bull. Tohoku Natl. Fish. Res. Inst.*, **60**, 49–61.
- Terazaki, M. (1980) Surface swarms of a euphausiid *Euphausia pacifica* in Otsuchi Bay, northern Japan. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **27**, 19–25.
- Turner, J.T. (1984) Zooplankton feeding ecology: contents of faecal pellets of the copepods *Eucalanus pileatus* and *Paracalanus quasimodo* from continental shelf waters of the Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **15**, 27–46.
- Verity, P.G. and C. Landgon (1984) Relationships between lorica volume, carbon, nitrogen and ATP content of tintinnids in Narragansett Bay. *J. Plankton Res.*, **6**, 859–868.
- Vidal, J. (1980) Physioecology of zooplankton. 1. Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Mar. Biol.*, **56**, 111–134.
- 渡邊良朗 (1992) 表層曳きネットの仕様と採集データ処理法。浮魚類卵・稚仔採集調査マニュアル, 中央水産研究所, 東京, 15–22.
- Willason, S.W. and J.L. Cox (1987) Diel feeding, laminarinase activity, and phytoplankton consumption by euphausiids. *Biol. Oceanogr.*, **4**, 1–24.
- Yentsch, C.S. and D.W. Menzel (1963) A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.*, **10**, 221–231.