

# 春季の東北海域におけるツノナシオキアミ (*Euphausia pacifica*) の 水平分布及び日周鉛直移動の特徴

瀧 憲司

## Horizontal Distribution and Diel Vertical Migration of *Euphausia pacifica* Hansen in the Tohoku Waters, Northwestern Pacific in Spring

Kenji TAKI

Horizontal distribution and diel vertical migration of *Euphausia pacifica* were surveyed in the Tohoku waters, western North Pacific in the middle of April, 1998. The larval and immature stages of *E. pacifica* were few or not present in the cold waters strongly affected by Oyashio. The depth of distribution during the day tended to increase with the developmental stage from the calyptopis to adult stage in the offshore areas. The calyptopis stage, however, took diel vertical migration in the mid-deeper layer in the coastal areas, where adult *E. pacifica* were abundant in the upper layer during the night. The daytime distribution of adults was observed at a shallow layer compared with that of previous reports in the same area during the summer period. In the case of low concentration of chlorophyll *a*, *E. pacifica* was distributed in the deeper layers during the daytime. The diel vertical migration patterns in spring were explained to prevent cannibalism and predation.

**Key words:** *Euphausia pacifica*, horizontal distribution, diel vertical migration, spring, Tohoku waters

### はじめに

本州東方海域において、ツノナシオキアミ (*Euphausia pacifica*) は動物プランクトン群集の主要な構成種として (小達, 1994), 回遊性魚類, 底魚類, 鯨類, 海鳥類などの主要な餌生物となっているほか (Nemoto, 1970; 竹内, 1972; 小城・田中, 1984; Yamamura *et al.*, 1998), 冬春季の沿岸域における重要な漁獲対象種となっており (Komaki, 1967; 小達, 1991), 生態学的にも水産学的にも重要な生物として位置づけられている。そのため、これまで春季の三陸沿岸域を中心に本種の分布様式や生活史に関する研究が行われてきた (Terazaki, 1980; 遠藤, 1981; 寺崎, 1981; Hanamura *et al.*, 1984; Endo, 1984; Terazaki *et al.*, 1986)。

三陸沿岸域におけるツノナシオキアミの産卵期はほぼ周年にわたり、その盛期は4~7月にある (遠藤, 1981; 小達, 1991)。また、春季における本種の卵, 幼生は、主に親潮第一分枝の西側縁辺域や南側に分布し、親潮第一分枝内側

域には少ない傾向を示すことが報告されている (遠藤, 1981)。本種の成体は春季の日中に浮上集群を形成し、抄網漁業の対象となっている (Komaki, 1967; Terazaki, 1980; Hanamura *et al.*, 1984)。本漁期中、岩手県大槌周辺において本種の日周鉛直移動を調べたところ、交尾雌は終日水深15 mより深い層に出現し、浮上集群を形成する個体とは異なった日周鉛直移動を行うものと指摘されている (Terazaki *et al.*, 1986)。

一方、ツノナシオキアミは道東沖から常磐南部沖の広い範囲に分布が及んでいるにも関わらず (海老沢, 1996; 中央水試海洋環境部ら, 2002), 本種の分布様式や生活史の研究は主に三陸沿岸域等限られた範囲内において行われてきたため、海洋構造と水平・鉛直分布や再生産域との関係についての知見は乏しい。本研究は、ツノナシオキアミの主再生産期である春季において三陸~常磐沿岸域及び道南~常磐沖合域の本種の水平分布及び昼夜の鉛直分布を発育段階毎に調べ、水塊配置と水平分布及び再生産域との関係、水温、クロロフィル *a* 濃度の鉛直構造と鉛直分布の関係、成体の高密度群が幼生の日周鉛直移動に及ぼす影響について検討した。

2002年8月7日受付, 2003年2月1日受理  
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 Shinjima, Shio-  
gama, Miyagi 985-0001, Japan  
takisan@fra.affrc.go.jp

材料と方法

ツノナシオキアミの水平分布と昼夜鉛直分布を調べるため、1998年4月17~23日に東北区水産研究所所属若鷹丸の航海で MOCNESS-I (環境センサー付き多段階開閉式ネット、網口面積1.4m<sup>2</sup>、目合0.33mm; Wiebe *et al.*, 1985) を用いた調査を行った。調査の対象とした測点は、東北沿岸域水深約200mに沿った4点、143°30'Eに沿った道南~常磐沖の6点及び道東沖144°~145°Eの2点である (Table 1)。各測点において昼夜各1~2回の観測を行った。ツノナシオキアミの採集については、船速約2ノットで航行しながら、網口が採集方向に対してほぼ45°になるようにMOCNESS-Iを傾斜曳きして行った。採集目的層は、沿岸測点では0-25m, 25-50m, 50-100m, 100-150m, 150-170mの5層、沖合測点では0-25m, 25-50m, 50-150m, 150-250m, 250-400m, 400-600m, 600-1,000mの7層に設定した。

採集標本は、船上において5%中性ホルマリン溶液で固定した。実験室において実体顕微鏡を用いてツノナシオキアミを各発育段階 (発育の順に、卵、ノープリウス期、メタノープリウス期、カリプトピス期、ファーシリア期、未成体、成体) に選別した。このうち、卵については、厳密な同定方法は確立されていないため、次の仮定で計数した。すなわち、瀧・小谷 (1994) が1992年4月の宮城県女川沖でオキアミ類の分布調査を行った際に、オキアミ類のうち

ツノナシオキアミが優占した海域に出現したオキアミ卵のサイズに基づき、囲卵膜の直径0.40-0.50mm、卵の直径0.30-0.38mmを本種の卵とみなした。ノープリウス期及びメタノープリウス期は同定が困難なうえ、それぞれの全出現個体数は卵の0.1%及び4.3%に過ぎず、体幅が網目幅より小さいことにより網目逸出が顕著であったと考えられた。そのため、これらは解析の対象から除外した。カリプトピス期及びファーシリア期については、Suh *et al.* (1993) にしたがってサブステージまで分類した。ファーシリア期以降の発育段階については0.1mmの単位で全長 (額角の先端から尾節の末端まで) を測定した。未成体以降の発育段階については、第二次性徴発現の有無により未成体、雌雄に分け、さらに雌については受精嚢に雄の精挾が付着しているか否かで未交尾雌と交尾雌に分けた。

各発育段階における曳網層別及び測点別の出現個体数 (個体・m<sup>-3</sup> もしくは個体・m<sup>-2</sup>) は、網口に装着した濾水計により算出された濾水量と各ネット曳網深度をもとに算出した。なお、各採集目的層における平均濾水量 (±SD) は、0-25m: 106 m<sup>3</sup> (±32 m<sup>3</sup>)、25-50m: 97 m<sup>3</sup> (±23 m<sup>3</sup>)、50-100m: 168 m<sup>3</sup> (±47 m<sup>3</sup>)、50-150m: 414 m<sup>3</sup> (±111 m<sup>3</sup>)、150-170m: 65 m<sup>3</sup> (±16 m<sup>3</sup>)、150-250m: 468 m<sup>3</sup> (±135 m<sup>3</sup>)、250-400m: 757 m<sup>3</sup> (±220 m<sup>3</sup>)、400-600m: 918 m<sup>3</sup> (±194 m<sup>3</sup>)、600-1,000m: 1,882 m<sup>3</sup> (±663 m<sup>3</sup>) であった。

Table 1. Location of stations, sampling time and depth in the Tohoku waters survey during the 17-23 April 1998 using MOCNESS-I.

Sta.	Intermediate location during upward towing	Date	Depth (m), when upward towing commenced	Tow time	Tow range (m)
1	36°33'N/143°32'E	17	6,504	7:29-8:58(DAY)	0-23, 23-50, 50-152, 152-252, 252-401, 401-599, 599-961
1	36°35'N/143°30'E	17	6,535	1:13-2:36(NIT)	0-25, 25-50, 50-148, 148-247, 247-401, 401-596, 596-973
2	37°37'N/143°30'E	17	4,201	16:20-17:51(DAY)	0-17, 17-47, 47-147, 147-246, 246-396, 396-599, 599-987
3	38°33'N/143°25'E	18	2,136	7:31-9:07(DAY)	0-23, 23-48, 48-148, 148-248, 248-400, 400-599, 599-984
3	38°34'N/143°32'E	18	2,791	1:06-2:16(NIT)	0-21, 21-49, 49-147, 147-248, 248-401, 401-600, 600-1,000
4	39°35'N/143°27'E	18	2,624	16:05-17:31(DAY)	0-22, 22-47, 47-146, 146-247, 247-399, 399-600, 600-994
5	40°28'N/143°29'E	19	2,217	7:09-8:26(DAY)	0-22, 22-47, 47-146, 146-249, 249-400, 400-600, 600-992
5	40°25'N/143°29'E	19	2,226	1:25-3:43 (NIT-DWN*)	0-22, 22-47, 47-146, 146-248, 248-399, 399-601, 601-980
6	41°26'N/143°30'E	19	1,804	15:31-16:46(DAY)	0-21, 21-47, 47-149, 149-247, 247-395, 395-596, 596-1,000
6	41°27'N/143°31'E	19	1,717	20:30-22:13(NIT)	0-21, 21-49, 49-149, 149-248, 248-400, 400-600, 600-993
8	41°25'N/144°37'E	20	4,182	10:58-12:41(DAY)	0-22, 22-48, 48-151, 151-249, 249-401, 401-597, 597-992
8	41°26'N/144°35'E	20	4,383	21:15-22:52(NIT)	0-25, 25-48, 48-149, 149-249, 249-400, 400-599, 599-993
9	40°30'N/144°55'E	21	5,997	6:52-8:11(DAY)	0-25, 25-45, 45-146, 146-247, 247-399, 399-596, 596-991
12	40°30'N/142°03'E	21	214	20:24-20:35(NIT)	0-24, 24-50, 50-97, 97-147, 147-169
13	39°32'N/142°12'E	22	221	2:07-2:18(NIT)	0-24, 24-50, 50-95, 95-146, 146-166
14	38°31'N/141°51'E	22	207	9:07-9:20(DAY)	0-25, 25-50, 50-97, 97-148, 148-165
14	38°31'N/141°51'E	22	204	19:50-20:05(NIT)	0-25, 25-51, 51-98, 98-149, 149-167
15	37°30'N/141°34'E	23	203	6:20-6:34(DAY)	0-25, 25-51, 51-99, 99-148, 148-172
15	37°30'N/141°35'E	23	204	1:58-2:10(NIT)	0-23, 23-48, 48-97, 97-146, 146-172

\*: Dawn

発育段階別の鉛直分布については、層別の出現個体数から Pennak (1943) の方法により出現中央値並びに中心から80%の出現範囲を求めた。出現中央値とは、この深度より深いところに全体の50%の個体数が存在することを指す。また、中心から80%の出現範囲とは、その上限深度より浅いところ及び下限深度より深いところにそれぞれ全体の10%の個体数が存在することを指す。なお、いずれの発育段階も各測点における出現の極大層は1層もしくは連続する2層にほぼ限られた。

ネット曳網時における水温は、MOCNESS-I の枠部に装着した SEABIRD 製 CTD センサーに記録されたデータを用いた。また、Sta. 1, 3, 5, 8, 12, 13, 15 の夜間及び Sta. 2, 4, 6, 9, 14 の日中に採水バケツ並びにロゼット採水器を用いて0m, 10m, 20m, 30m, 50m 及び75m 層から100mlを採水し、Whatmann GF/F グラスファイバーフィルターで吸引濾過した。濾過後、2ml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、 $-20^{\circ}\text{C}$ で分析時まで凍結保存した。帰港後、直ちに実験室において分光蛍光光度計 (HITACHI 139型) を用いて Yentsch & Menzel (1963) の方法によりクロロフィル *a* 濃度を測定した。

## 結果

観測点のうち、Sta. 1 と Sta. 2 は、 $37^{\circ}10'N$ ,  $143^{\circ}40'E$  に中心を持つ暖水塊の周辺域に相当し (加藤ら, 2000)、表面水温は  $14.5\sim 17.1^{\circ}\text{C}$  を示した (Fig. 1, 2)。Sta. 2 と Sta. 3 の間には顕著な親潮前線が発達していた。Sta. 3 以北の沖合測点は、親潮水の影響下にあり、特に Sta. 4, 5, 6, 8, 9 では、100m 深付近に  $1^{\circ}\text{C}$  前後の低水温が分布し、このうち Sta. 6, 8, 9 では表面から水深100m もしくは200m 付近まで  $2^{\circ}\text{C}$  未満の低水温が優占していた。親潮第一分枝は、 $38^{\circ}N$  付近まで南下し、 $38^{\circ}30'N\sim 39^{\circ}N$  と  $40^{\circ}N$  付近で接岸していた。沿岸の Sta. 12~15 は、いずれも親潮第一分枝の縁辺域に位置し、表面は  $6.2\sim 8.6^{\circ}\text{C}$ 、中下層は  $4\sim 7^{\circ}\text{C}$  台であった。クロロフィル *a* 濃度は、沖合では、Sta. 9 を除いていずれも表層は  $1\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  以上で、Sta. 5 の0~10m 層は約  $6\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ 、Sta. 6 の20~30m 層は  $7\sim 8\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  と顕著に高い値を示した (Fig. 2)。しかし、Sta. 9 は全層において  $0.4\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  未満であった。一方、沿岸では、Sta. 13 と Sta. 15 の表層は  $1\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  以上であったが、Sta. 12 と Sta. 14 の表層は  $0.7\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  未満と低かった。

各発育段階について測点毎の全層にわたる出現個体数と1998年4月の平均100m 深等水温配置 (東北区水産研究所, 1998) との関係を比較すると、次のような結果が得られた。卵は、Sta. 1, 2, 3, 5 に昼夜を通して  $13\times 10^2\sim 101\times 10^2$  個  $\cdot\text{m}^{-2}$  と多く出現したが、100m 深  $2^{\circ}\text{C}$  等水温線より低水温側の Sta. 6, 8, 9 と Sta. 12 を除く各沿岸測点では昼夜とも  $2\times 10^2$  個  $\cdot\text{m}^{-2}$  未満であった (Fig. 3, 4)。カリプトピス期は、沖合では、Sta. 1 の日中に  $247\times 10^2$  個  $\cdot\text{m}^{-2}$  と多く出現し

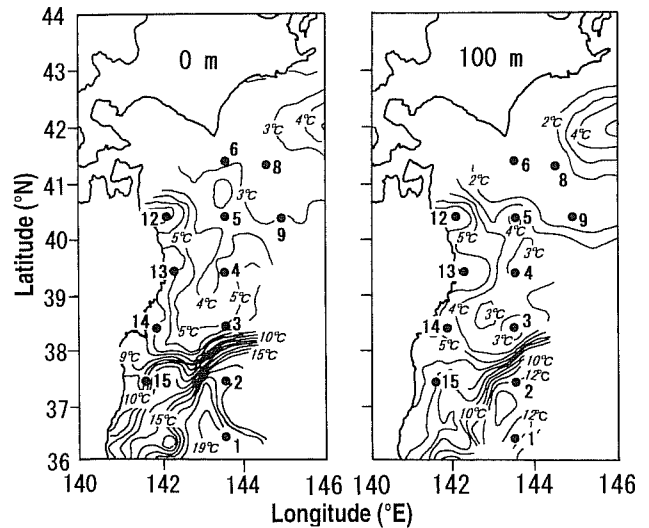


Figure 1. Distribution of temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) at the surface (left) and at 100 m depth (right) in the Tohoku waters in April 1998 (adapted from Tohoku National Fisheries Research Institute, 1998) and location of sampling stations. Gothic number shows the station number.

たが、100m 深  $5^{\circ}\text{C}$  等水温線より低水温側では昼夜を通して  $2\times 10^2$  個  $\cdot\text{m}^{-2}$  未満であった。また、各沿岸測点では、昼夜を通して  $12\times 10^2$  個  $\cdot\text{m}^{-2}$  未満と少なかった。ファーシリア期は、Sta. 1 の日中及び沿岸の Sta. 12, 13, 14 の夜間に  $31\times 10^2\sim 100\times 10^2$  個  $\cdot\text{m}^{-2}$  と多く出現したが、カリプトピス期と同様に、100m 深  $5^{\circ}\text{C}$  等水温線より低水温側の沖合測点では昼夜を通して  $2\times 10^2$  個  $\cdot\text{m}^{-2}$  未満と少なかった。未成体は、各沿岸測点の夜間に  $7\times 10^2\sim 26\times 10^2$  個  $\cdot\text{m}^{-2}$  と多く出現したが、カリプトピス期並びにファーシリア期と同様に、100m 深  $5^{\circ}\text{C}$  等水温線より低水温側の沖合測点では昼夜を通して  $10^2$  個  $\cdot\text{m}^{-2}$  未満と少なかった。全成体 (雄、未交尾雌及び交尾雌) は、未成体までの発育段階と異なり、100m 深  $2^{\circ}\text{C}$  等水温線より低水温側の沖合測点を含む全域にわたり出現し、特に Sta. 6, 8 及び各沿岸測点の夜間に  $121\sim 427$  個  $\cdot\text{m}^{-2}$  と多く出現した。また、昼夜で観測を行った測点については、いずれも夜間の方が多く出現し、特に夜間の出現個体数が  $427$  個  $\cdot\text{m}^{-2}$  と最も多かった Sta. 14 では昼夜の差が452倍に達した。この原因は、日中においてネットからの逃避や分布の水平的な偏りの影響が大きかったことに起因するものと考えられる。交尾雌は、Sta. 1, 3 及び沿岸 Sta. 12 の夜間に  $26\sim 33$  個  $\cdot\text{m}^{-2}$  と多く出現したが、100m 深  $2^{\circ}\text{C}$  等水温線より低水温側の Sta. 6, 8, 9 と Sta. 12 を除く各沿岸測点では、Sta. 15 の日中に  $2$  個  $\cdot\text{m}^{-2}$  出現した以外、昼夜とも全く出現しなかった。なお、雌の交尾率は、沖合では、Sta. 1 の昼夜でそれぞれ72%, 50%, Sta. 2 の日中で53%, Sta. 3 の昼夜でそれぞれ30%, 37%と高かったが、Sta. 3 以北の測点では

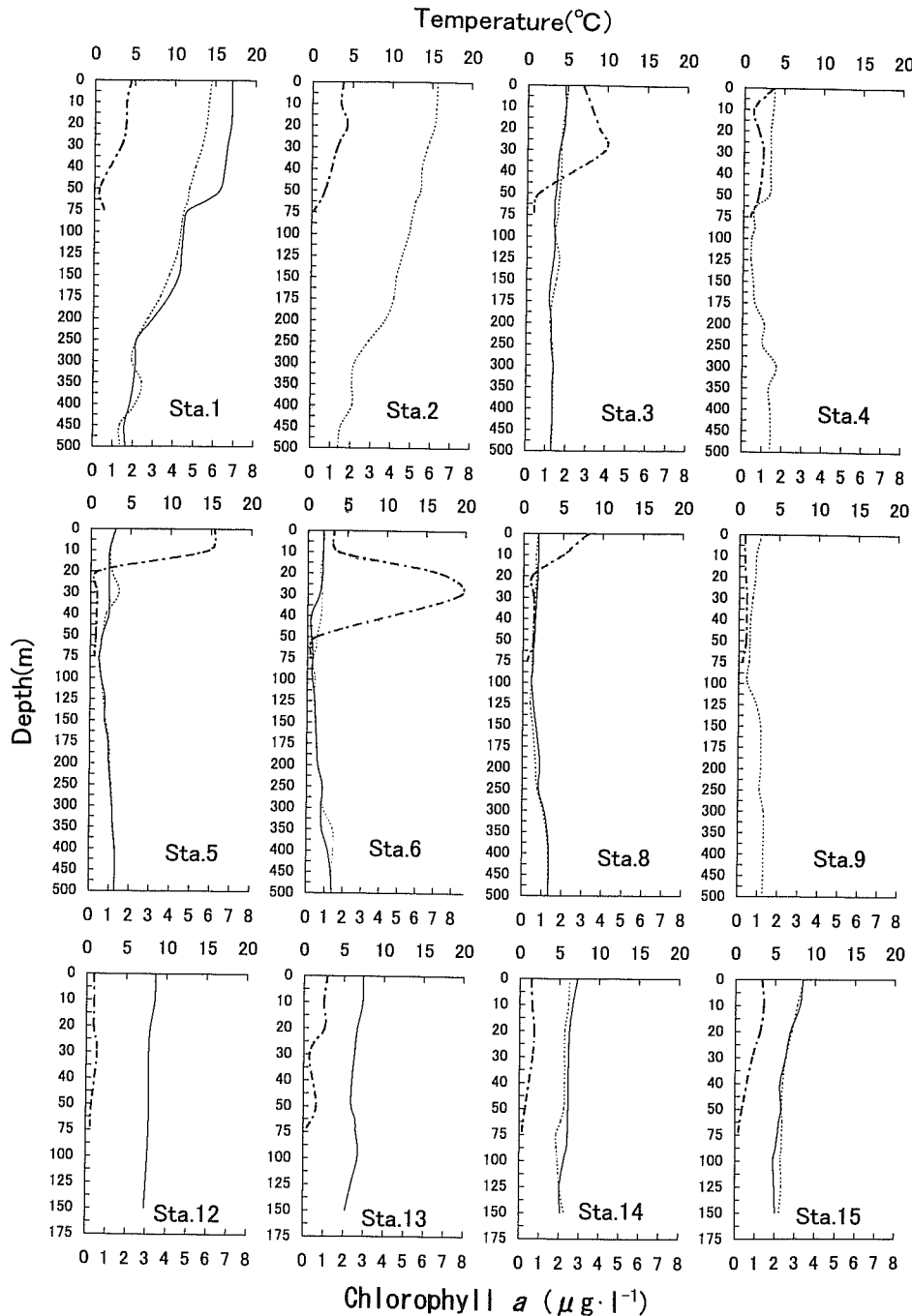
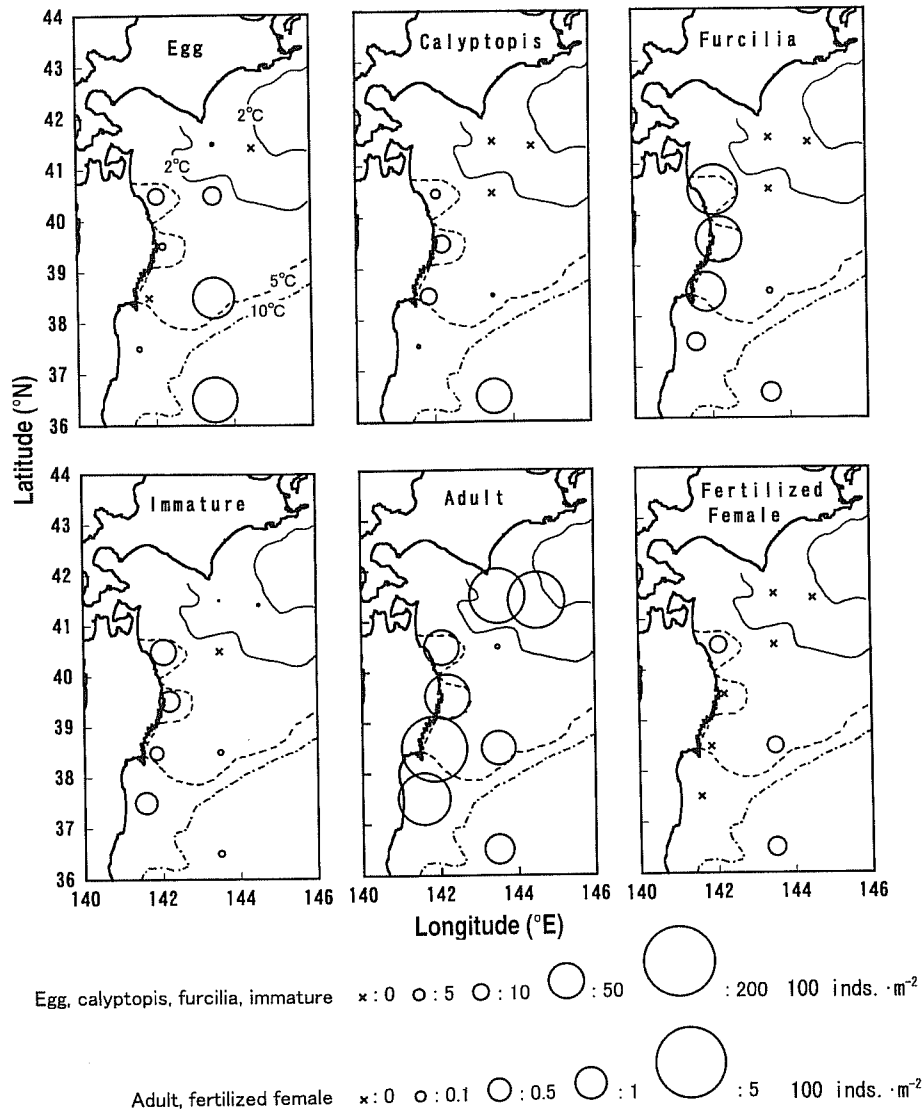


Figure 2. Vertical profiles of temperature and chlorophyll *a* at each station in April 1998. Chained thick, solid thin and dotted thin lines show chlorophyll *a*, night and day temperatures, respectively. Temperatures were obtained from CTD sensor attached to MOCNESS-I.

Sta. 5 の日中に 23% を示した以外は 0% であった。また、沿岸では、Sta. 12 の夜間に 39% と高かったが、Sta. 13 の夜間及び Sta. 14, 15 の昼夜では Sta. 15 の日中に 7% を示した以外は 0% であった。

100 m 深水温と全層にわたる発育段階毎の出現個体数 (個体・m<sup>-2</sup>) との関係を見ると、100 m 深 1.3°C 未満 (Fig.

1 の 100 m 深 2°C 等水温線より低水温側の測点の水温に該当する) における卵の出現個数は少なく、1.3°C 以上の出現個体数との間に有意な差が検出された (Mann-Whitney 検定: P<0.01; Fig. 5)。また、1.3°C 以上についてみると、1~4°C と 10~13°C の範囲に 25×10<sup>2</sup> 個・m<sup>-2</sup> 以上の出現が認められたが、全て沿岸測点に該当する 4.5~8°C では少な



**Figure 3.** Distribution and abundance of each developmental stage of *Euphausia pacifica* collected at night (except for Sta. 5 at night-dawn time) and temperature distribution at 100 m depth in April, 1998. The scales of circles for each stage are proportional to the relative abundance.

く、1~4°C及び10~13°Cの出現個体数との間に有意な差が検出された (Mann-Whitney 検定:  $P < 0.01$ )。カリプトピス期は10~13°Cの範囲に  $40 \times 10^2$  個体  $\cdot m^{-2}$  以上の出現が認められた。ファーシリア期と未成体はともに4.5~8°Cの範囲にそれぞれ  $60 \times 10^2$  個体  $\cdot m^{-2}$ 、 $10 \times 10^2$  個体  $\cdot m^{-2}$  以上の出現が認められた。カリプトピス期、ファーシリア期、未成体はそれぞれ4.5°C未満の出現個体数が少なく、4.5°C以上の出現個体数との間に有意な差が検出された (Mann-Whitney 検定:  $P < 0.01$ )。全成体は広い範囲に出現したが、特に8°C未満に100個体  $\cdot m^{-2}$  以上の出現が認められた。交尾雌は、卵と同様に1.3°C未満で少なく、1.3°C以上の出現個体数との間に有意な差が検出された (Mann-Whitney

検定:  $P < 0.05$ )。また、3~12°Cの範囲に20個体  $\cdot m^{-2}$  以上の出現が認められた。

次に、発育段階毎の鉛直分布をみると、沖合の測点 (Sta. 1~9) では、卵はいずれの測点でも昼夜ともに50m以浅に出現中央値があった (Fig. 6)。夜間のカリプトピスI期以降の発育段階については、Sta. 1のファーシリアV期、VI期、未成体で出現中央値が100m付近にあったが、これ以外の測点ではいずれも出現中央値は50m以浅に限られた。一方、日中の出現中央値については、カリプトピスI期では夜間と同様に表面近くにあったが、カリプトピスII期以降発育が進むにつれて徐々に深くなる傾向を示した。しかし、Sta. 1ではファーシリアV期、Sta. 2ではファーシ

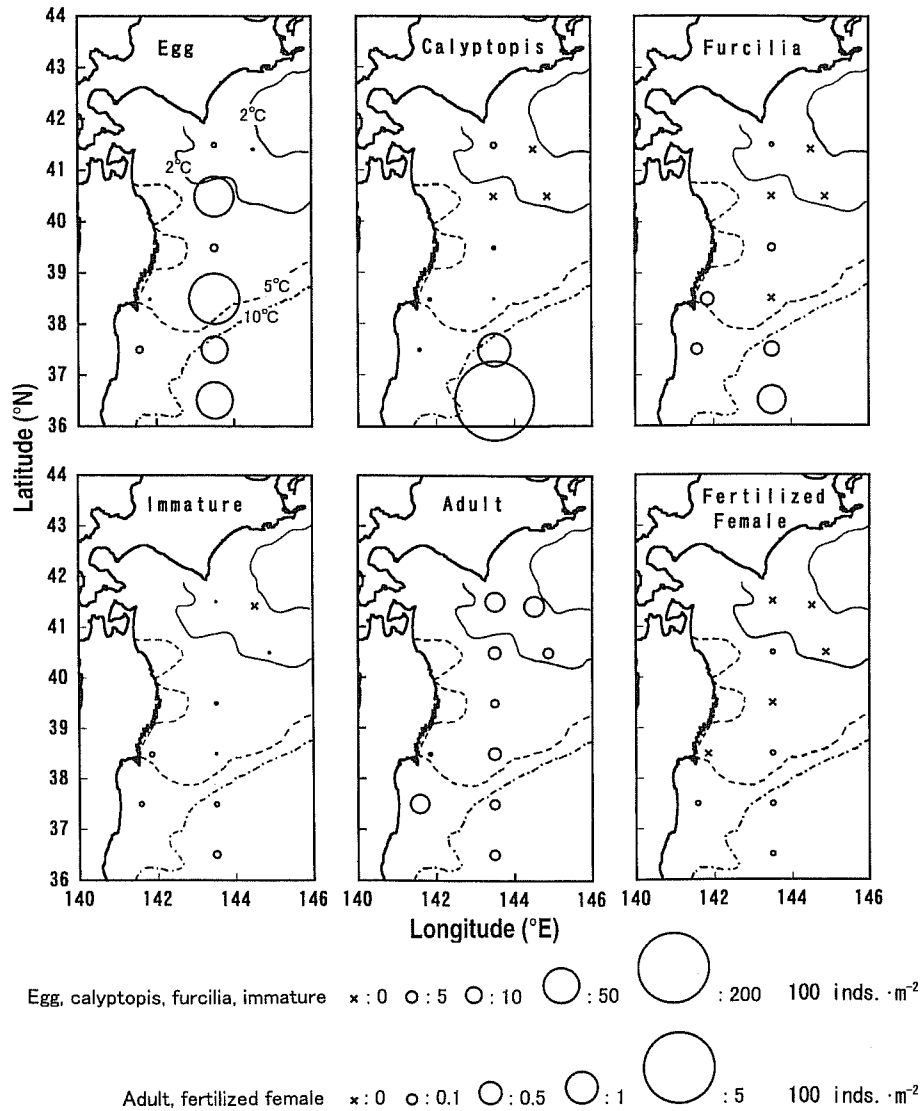


Figure 4. Distribution and abundance of each developmental stage of *Euphausia pacifica* collected during the day and temperature distribution at 100 m depth in April 1998.

リアIV期, Sta. 4ではカリプトピスII期, Sta. 6ではファーシリアI期にそれぞれ200m付近に達した以降発育が進んでもそれ以上深くなることはなかった. 雄及び未交尾雌は, Sta. 9を除いた測点では100–200m付近にあったが, Sta. 9では400m以浅にこれらの出現に限られた他の測点と異なり400–600m層にも出現が及び, 出現中央値も300m付近と深かった. なお, Sta. 1, 2, 3の昼夜とSta. 5の日中に出現した交尾雌の出現深度は, それぞれ未交尾雌及び雄と大きな違いは認められなかった.

沿岸の測点 (Sta. 12–15) では, 卵の出現中央値はいずれも50m以深にあり, 沖合の測点に比べて深い層に出現する傾向にあった (Fig. 6). 夜間は, 卵を除くとカリプトピス期が最も深い層に出現し, 出現中央値はいずれの測点も

50m以深にあった. しかし, いずれの測点もファーシリアI期以降発育が進むにつれて出現中央値が徐々に浅くなる傾向が認められ, 未成体と全成体は25m以浅にあった. 一方, 日中 (Sta. 14とSta. 15) は, カリプトピス期~ファーシリアIII期では80%出現範囲が100m以深に及び, 発育段階中最も深い層に出現する傾向にあった. ファーシリアIII期以降の各発育段階は, Sta. 14の未交尾雌を除いて50m以浅に出現中央値があった. Sta. 14における未交尾雌の出現は, 最深曳網層の150–170mに限られた. なお, Sta. 12の夜間とSta. 15の日中に出現した交尾雌については, それぞれ下限の深度は未交尾雌及び雌より浅かったが, 出現中央値はこれらと同様であった.

このように, 全域にわたって交尾雌の昼夜鉛直移動は未

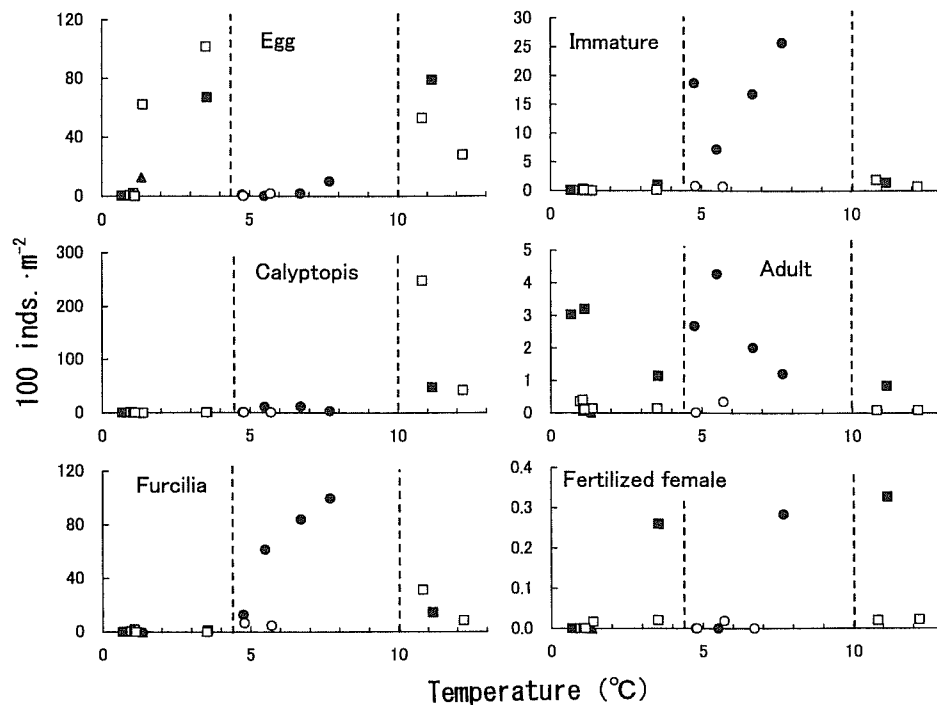


Figure 5. Relationship between the temperature at 100 m depth and the abundance of each developmental stage of *Euphausia pacifica*. Solid and open squares show the offshore stations surveyed at night and during the day, respectively. Solid and open circles show the coastal samples surveyed at night and during the day, respectively. Solid triangle shows the offshore samples surveyed at night-dawn time (Sta. 5).

交尾雌や雄とほぼ同調したが、浮上集群に相当する成体の高密度群が日中に認められなかったため、Terazaki *et al.* (1986) の指摘した日中の浮上集群と交尾雌との鉛直的な関係は検証できなかった。

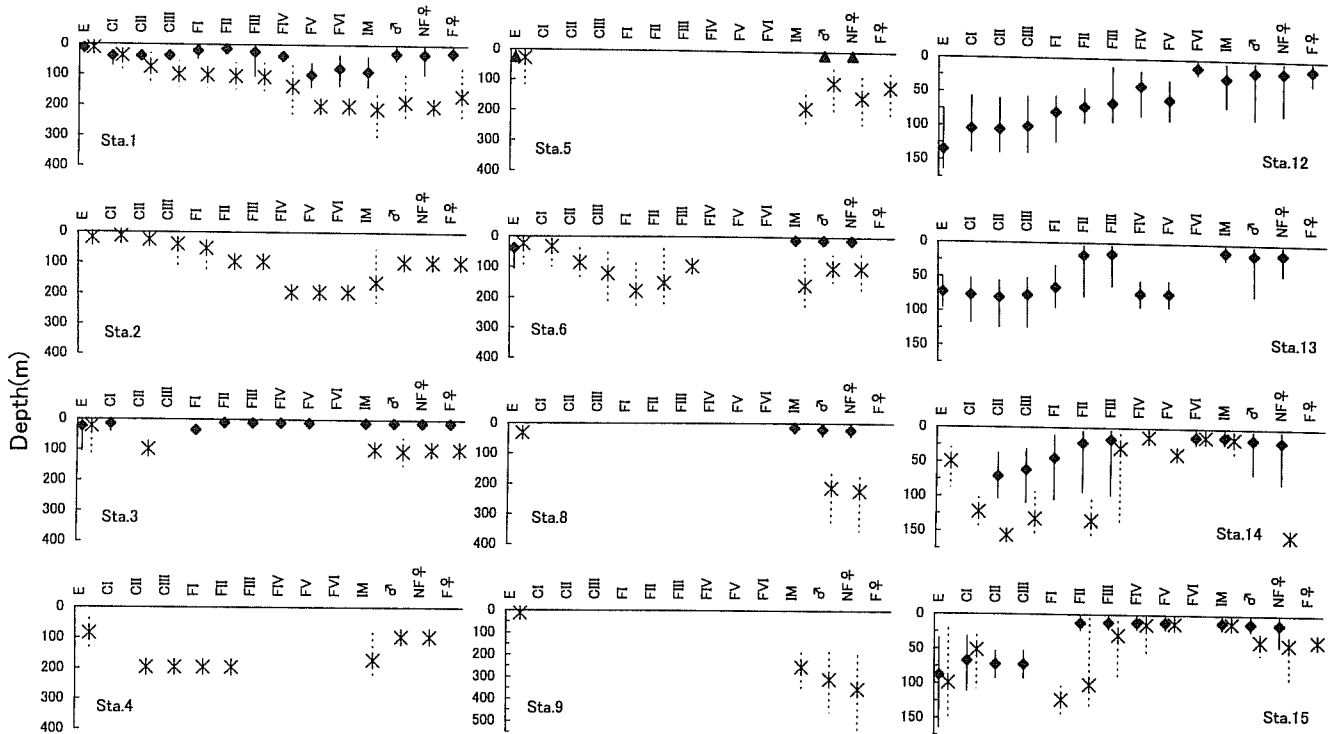
#### 考 察

春季の東北沖合域において、ツノナシオキアミの交尾雌及び卵は100m深2°C等水温線より高水温側に出現したが、カリプトピス期、ファーシリア期及び未成体はさらに親潮前線より高水温側に出現域が限られた (Fig. 3, 4, 5)。本種のノープリウスI期は水温5~20°Cの範囲では低水温ほどカリプトピスI期までの発育時間が長くなり、1°Cでは成長せず死亡することが飼育実験で明らかにされている (Iguchi and Ikeda, 1994)。そのため、交尾、産卵は100m深2°C等水温線付近にまで及んでいたが、親潮前線から低水温側に産卵された卵及び孵化したノープリウス期は、表面直下に続く5°C未満の低水温により発育速度が遅滞し、カリプトピスI期までの成長が困難であったと考えられる。このように春季の幼生の加入が親潮前線より高水温側に限られたことは、遠藤 (1981) が親潮第一分枝周辺で調べた結果と一致した。一方、全成体は100m深2°C等水温線より低水温側を含め広い範囲に出現した。そのため、未成体までの発育段階は低水温のため親潮前線から低水温側への

分布の拡大が困難であるが、成体に発育すると適水温域が低水温に拡がり分布域が拡大するものと推察される。今回のような成体と再生産域の関係は、他のオキアミ類についても報告され、*Thysanoessa raschii* と *T. inermis* は北極域において全く産卵しないが、南側から移流されたものにより個体群を維持していると考えられている (Einarsson, 1945)。

100m深4.5~8°Cの沿岸域における卵の出現は、1.3~4°C及び10~13°Cの沖合域よりも少なく、産卵は水温以外の要因にも影響されていたと考えられる (Fig. 5)。この要因として沿岸域の特徴に関わる次の二つの可能性が挙げられる。一つは、成体による共食いによる危険を回避するため、全成体が夜間に121~427個体 $\cdot$ m<sup>-2</sup>と多く出現した各沿岸測点から水平的に離れた海域で主に産卵していた可能性である。ツノナシオキアミ成体は雑食性を示すが、これまでのところその胃内容物から同種の卵やカリプトピス期が同定された報告はない (Endo *et al.*, 1985; Nakagawa *et al.*, 2001)。一方、捕食されたカイアシ類については、その頭胸長の最大サイズがツノナシオキアミのカリプトピスIII期のサイズに相当する2.1mmと推定されている (Nakagawa *et al.*, 2001)。そのため、卵からカリプトピスIII期までの発育段階は成体の高密度群と遭遇すると、捕食による顕著な減耗の危険性がある。もう一つは、孵化直前までに海底に達して大きく減耗する確率を減らすために、産卵は主

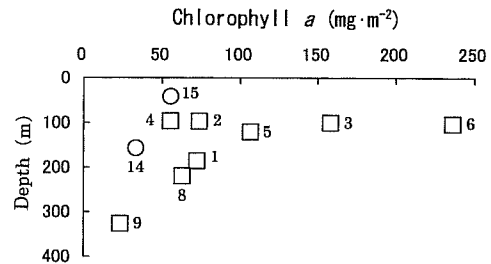
春季の東北海域におけるオキアミの分布



**Figure 6.** Vertical distributions of developmental stages from egg to adult and fertilized female of *Euphausia pacifica* in each station. Diamonds, asterisks and triangle show the median depth of each sample collected at night, during the day and at night-dawn, respectively. Vertical bar shows the range of 80% of abundance. F♀ and NF♀ show the fertilized and non-fertilized females, respectively.

に沖合域で行われ、水深の浅い沿岸域では極力抑えられていた可能性である。しかし、これらを検証するためには、卵の出現数と成体の出現数や水深との関係についてさらに多くのデータを採集する必要がある。また、後者に関しては産卵時間、産卵深度、卵の沈降速度についても検討する必要がある。

沖合域における日中の全成体の出現中央値は97–326 m (平均 156 m) と (Fig. 6), 冬季のカリフォルニア海流域 (150–400 m; Brinton, 1967), 春季の富山湾 (約 300 m; 井口, 1995), 夏季の三陸沖 (250–500 m; Taki, 1998) に比べて浅い傾向がみられた。動物プランクトンの日周鉛直移動で日中下層に移動することの適応的な意義として、下層の低水温における代謝の抑制 (例えば, MacLaren, 1963, 1974), 視覚捕食者からの回避 (例えば, Russel, 1927; DeRobertis et al., 2000) 等が挙げられている。このうち代謝の抑制との関係について検討すると、春季の東北海域では暖水塊周辺域を除いては表層~下層がほぼ均一な低水温のため、日中100–200 m深において代謝の抑制が可能であると考えられる。しかし、Sta. 2 では表面~100 m の水温が12~16°C の高水温を示したが日中の出現中央値は97 m と浅かったのに対し、Sta. 9 では表層から下層まで2°C未滿の低水温が優占したが日中の出現中央値は326 m と深かった。その



**Figure 7.** Relationship between the median depth during daytime of adult *Euphausia pacifica* and the average integrated concentration ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ ) of chlorophyll *a* from 0 to 75 m depth in each station. Numbers show station number. Square: offshore station, circle: coastal station.

ため、日中の分布深度は代謝の抑制だけでは説明できないと考えられる。次に、視覚捕食者との関係を検討するため、透明度の指標として0–75 mの積算クロロフィル *a* 量を用い、これと日中における全成体の出現中央値との関係をみた (Fig. 7). その結果、表層のクロロフィル *a* 量が  $100 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$  を越える測点ではいずれも100 m付近と浅かったが、 $50 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$  未滿の Sta. 9, Sta. 14 は他の沖合、沿岸測点に比べて深くなっていた。そのため、日中の分布深度は視覚捕食者からの回避とも関係していた可能性がある。しかし、



視覚捕食者の有無に関わらず単に照度の変化に追従しただけかもしれない (Harris, 1953), 今後は照度とともに捕食者の種類, 量との関係を検討していくことが重要である。

一般にツノナシオキアミの日周鉛直移動の範囲は, 多くの表層性オキアミ類と同様に, カリプトピス期以降発育が進むにつれて大きくなる傾向が認められている (Brinton, 1967; 遠藤, 1979; 井口, 1995; Taki, 1998). カリプトピス期等幼生の日周鉛直移動が表層付近で行われる理由として, 遊泳能力が低く, 表層の植物プランクトンを有効に利用するためであることが挙げられている (Mauchline and Fisher, 1969; 井口, 1995). 本研究において, 幼生の生息適水温範囲と考えられる測点のうち, 夜間の全成体の出現個体数が100個体・ $m^{-2}$ 未満であった Sta. 1 では, これまでの報告例と同様にカリプトピスI期以降発育が進むにつれて日中の分布深度が深くなる傾向を示した (Fig. 6). しかし, 夜間の全成体の出現個体数が121~427個体・ $m^{-2}$ を示した各沿岸測点では, 卵を除いた発育段階の中で昼夜ともカリプトピス期が最も深い層に分布し, 以降発育の進行とともに昼夜の分布中心が漸次浅くなっていく傾向がみられ, 通常認められるカリプトピス期以降の発育に伴う日周鉛直移動パターンと大きく異なっていた。

一方, 動物プランクトンの日周鉛直移動パターンの変化は, 捕食者に影響されている場合が多い (Frost, 1988; Bollens and Frost, 1989; Ohman, 1990; Bollens *et al.*, 1992). 例えば, かいあし類 *Pseudocalanus newmani* は夜間捕食性の無脊椎動物が多い時には, 捕食を回避するため夜間中層, 日中表層の通常と逆の日周鉛直移動を行うようになると報告されている (Ohman, 1990). ツノナシオキアミ成体は, 主に夜間に摂食し (Ponomareva, 1963; 遠藤, 1981), 前述のように卵~カリプトピスIII期は成体の被捕食サイズの範囲に相当する。そのため, 卵~カリプトピスIII期は成体の高密度群と遭遇すると, 捕食による顕著な減耗の危険性もある。したがって, 沿岸域に分布したカリプトピス期は夜間の鉛直移動を成体の高密度群が存在する表層を避けて中層までに抑え, 体が大きくなり成体からの捕食リスクが小さくなるファーシリア期以降徐々に分布深度を成体の高密度群が生息する上層に拡大させていった可能性がある。なお, 中下層におけるカリプトピス期の栄養摂取の問題について検討すると, 東シナ海に生息する本種のカリプトピス期は, 主にデトリタス食性であることが Suh *et al.* (1991) により示されている。そのため, 上層における成体の高密度群から脱皮殻や糞粒が豊富に供給されていることを考慮すると, 必ずしも植物プランクトンが豊富にある上層に移動しなくても十分な栄養を摂取できる環境にあったと考えられる。

以上のように, 本研究において春季の本州東方海域におけるツノナシオキアミの日周鉛直移動は, 捕食や共食いの抑制に基づく生存戦略と密接な関係があることが示唆された。

## 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ます。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。クロロフィル *a* の測定にあたって分光蛍光光度計の提供にご協力頂いた東北大学農学部水圏修復生態学分野の各位に御礼を申し上げます。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

- Bollens, S.M. and B.W. Frost (1989) Zooplanktivorous fish and variable diel vertical migration in the marine plankton copepod *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.* **34**, 1072-1083.
- Bollens, S.M., B.W. Frost and T.S. Lin (1992) Recruitment, growth, and diel vertical migration of *Euphausia pacifica*. *Trans. Amer. Microsc. Soc.* **69**, 373-386.
- 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.
- DeRobertis, A., J.S. Jaffe and M.D. Ohman (2000) Size-dependent visual predation risk and the timing of vertical migration in zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **45**, 1838-1844.
- 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.
- Einarsson, H. (1945) Euphausiacea: 1. Northern Atlantic species, Dana-Rep. No. 27, 1-185.
- 遠藤宜成 (1979) LHPRによるオキアミ類鉛直分布微細分布構造の観察. 海洋科学, **11**, 632-638.
- 遠藤宜成 (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一. 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.
- Endo, Y., Y. Hanamura and A. Taniguchi (1985) In situ observations on the surface swarm of *Euphausia pacifica* in Sendai Bay in early spring with special reference to their biological characteristics. *La mer*, **23**, 135-140.
- Frost, B.W. (1988) Viability and possible adaptive significance of diel vertical migration in *Calanus pacificus*, a planktonic marine copepod. *Bull. Mar. Sci.*, **43**, 675-694.
- Hanamura, Y., Y. Endo and A. Taniguchi (1984) Underwater observations on the surface swarm of a euphausiid, *Euphausia pacifica* in Sendai Bay, northeastern Japan. *La mer*, **22**, 63-68.
- Harris, J.E. (1953) Physical factors involved in the vertical migration of zooplankton. *Q. Jl microsc. Sci.*, **94**, 537-550.
- 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. 日本研報, **45**, 59-68.
- Iguchi, N. and T. Ikeda (1994) Experimental study on brood size, egg hatchability and early development of a euphausiid *Euphausia pacifica* from Toyama Bay, southern Japan Sea. *Bull. Japan Sea Natl. Fish. Res. Inst.*, **44**, 49-57.
- 加藤 修・伊藤進一・清水勇吾・松尾 豊・杉崎宏哉・奥田邦明 (2000) 東北海区における1998年の海況の推移の特徴. 平成10年度東北ブロック水産海洋連絡会報, **29**, 55-60.

- Komaki, Y. (1967) On the surface swarming of euphausiid crustaceans. *Pacif. Sci.* **21**, 433-448.
- Mauchline, J. and L.R. Fisher (1969) The biology of euphausiids. *Adv. Mar. Biol.* **7**, 1-454.
- McLaren, I.A. (1963) Effects of temperature on growth of zooplankton and adaptive value of vertical migration. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **20**, 685-727.
- McLaren, I.A. (1974) Demographic strategy of vertical migration by a marine copepod. *Amer. Nat.*, **108**, 91-102.
- Nakagawa, Y., Y. Endo and K. Taki (2001) Diet of *Euphausia pacifica* HANSEN in Sanriku waters off northeastern Japan. *Plankton Biol. Ecol.*, **48** (1), 68-77.
- Nemoto, T. (1970) Feeding pattern of baleen whales in the ocean. In: *Marine Food Chains*, ed. J. H. Steel, University of California Press, Berkeley and Los Angeles, California, 241-252.
- 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. *東北水研報*, **56**, 115-173.
- 小城春雄・田中博之 (1984) 北太平洋亜寒帯における主要海鳥類の分布と食性. *月刊海洋科学*, **16**, 205-211.
- Ohman, M.D. (1990) The demographic benefits of diel vertical migration by zooplankton. *Ecol. Monogr.*, **60**, 257-281.
- Pennak, R.W. (1943) An effective method of diagramming diurnal movements of zooplankton organisms. *Ecology*, **24**, 405-407.
- Ponomareva, L.A. (1963) Euphausiids of the North Pacific, their distribution and ecology. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, 1-142.
- Russell, F.S. (1927) The vertical distribution of plankton in the sea. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, **2**, 213-262.
- Suh, H.L., T. Toda and M. Terazaki (1991) Diet of calyptopis of the euphausiid *Euphausia pacifica* in the Yellow Sea. *Mar. Biol.* **111**, 45-48.
- Suh, H.L., H.Y. Soh and S.Y. Hong (1993) Larval development of the euphausiid *Euphausia pacifica* in the yellow Sea. *Mar. Biol.* **115**, 625-633.
- 竹内 勇 (1972) 北部北太平洋および隣接水域におけるサケ属魚類の餌料生物の分布とそれらの胃内容物に関する研究. *北水研報*, **38**, 1-119.
- 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. Inst.*, **60**, 49-61.
- 瀧 憲司・小谷祐一 (1994) 春季の宮城県女川近海におけるおきあみ類の発育段階別分布. *東北水研報*, **56**, 115-173.
- Terazaki, M. (1980) Surface swarms of a euphausiid *Euphausia pacifica* in Otsuchi Bay, northern Japan. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **27**, 19-25.
- 寺崎 誠 (1981) 大槌周辺のオキアミ漁業について. *東京大学大槌臨海研究センター研報*, **7**, 25-33.
- Terazaki, M., D. Kitagawa and Y. Yamashita (1986) Occurrence of *Euphausia pacifica* HANSEN (Crustacea: Euphausiacea) with spermatophore in the vicinity of Otsuchi, northeastern Japan. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **52**, 1355-1358.
- 東北区水産研究所 (1998) 東北海区漁場海況概報 (1~12月). 東北区水産研究所.
- Wiebe, P.H., A.W. Morton, A.M. Bradley, R.H. Backus, J.E. Craddock, V. Barber, T.J. Cowles and G.R. Flierl (1985) New developments in the MOCNESS, an apparatus for sampling zooplankton and micronekton. *Mar. Biol.*, **87**, 313-323.
- Yamamura, O., T. Inada and K. Shimazaki (1998) Predation on *Euphausia pacifica* by demersal fishes: predation impact and influence of physical variability. *Mar. Biol.*, **132**, 195-208.
- 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.