

瀬戸内海燧灘においてミズクラゲが カタクチイワシ資源に与える影響の評価

銭谷 弘^{1†}・河野悌昌²・亘 真吾¹

Impact of the jellyfish *Aurelia aurita* on the anchovy fishery stock in Hiuchi-nada, central Seto Inland Sea, Japan

Hiromu ZENITANI^{1†}, Naoaki KONO² and Shingo WATARI¹

餌（カイアシ類）をめぐる競合によるカタクチイワシ資源へのミズクラゲの影響を評価するため、栄養塩-植物プランクトン-カイアシ類-ミズクラゲの捕食-被食動態とミズクラゲとカタクチイワシ仔魚の生残、成長過程を瀬戸内海中央部に位置する燧灘においてモデル化した。2001-2005年の春夏季のカイアシ類の変動をモデルにより再現し、ミズクラゲ分布密度とカタクチイワシの生残、成長率の関係を検討した。摂餌開始5.7 mmから体長40 mmまでのカタクチイワシの生残、成長率はミズクラゲの出現日の分布密度と反比例の関係にあり、傘径100 mmのミズクラゲが100 m³当たり10個体以上出現すると、餌不足となりカタクチイワシが生残できなくなることが示された。2007-2009年の5-8月の燧灘において、平均傘径72 mmのミズクラゲの分布密度は最大100 m³当たり10個体であり、2000年代後半において、ミズクラゲとの餌の競合によりカタクチイワシの仔稚魚の生残が低下しはじめていた可能性がある。

To evaluate the effects of jellyfish on the anchovy fishery stock in Hiuchi-nada, central Seto Inland Sea, we created growth models for anchovy larvae and jellyfish linked with prey-predator dynamics models among nutrients, phytoplankton, copepods, and jellyfish. Fluctuations in copepod (main food items for jellyfish and anchovy larvae) biomass during spring-summer 2001-2005 were simulated with the model to investigate the relationship between the jellyfish abundance and the anchovy growth and survival. Anchovy growth and survival rate from 5.7 mm (first feeding stage) to 40 mm standard length were inversely proportional to jellyfish abundance at the time of occurrence. The simulation revealed that anchovy larvae could not survive by the shortage of food items at first feeding when abundance of the jellyfish of 100-mm bell diameter was >10 ind./100 m³. Mean jellyfish abundance during May-August 2007-2009 reached a maximum of 10 ind./100 m³ when mean bell diameter was 72 mm. These results suggest that jellyfish abundance affected anchovy fishery stock during the late 2000s.

Key words: jellyfish impact, anchovy survival and growth, Seto Inland Sea, prey-predator model

はじめに

クラゲ・クシクラゲ類は、多くの海域において増加し (Brodeur et al., 1999; Mills, 2001; Xian et al., 2005), その結果、海域の生物生産機構が変化し、漁業へも深刻な影響を与え

ている (Zaitsev, 1992; Arai, 2001). 瀬戸内海の大阪湾、播磨灘、周防灘、安芸灘、およびその周辺海域の豊後水道においても、ミズクラゲ *Aurelia aurita* の大発生に関する漁業者からの報告が多かった (上・上田, 2004). 一方、瀬戸内海の中央部に位置する燧灘 (Fig. 1) では、上記の海域ほどミズクラゲの発生報告数は多くなかった (上・上田, 2004). ミズクラゲの越冬可能水温は11-12°Cであり (安田, 2003; 上・上田, 2004), 瀬戸内海の他の海域と同様に年間最低水温の上昇傾向があるものの、年間最低水温が10°C以下と低いことが燧灘におけるミズクラゲの出現量が少ないことの一因と考えられていた (上・上田, 2004).

しかし、燧灘においても、クラゲ・クシクラゲ類が将来、漁業資源に影響を与える可能性を否定できない。それは、

2016年5月31日受付, 2016年11月7日受理

¹ 国立研究開発法人水産研究・教育機構中央水産研究所
National Research Institute of Fisheries Science, Japan Fisheries Research and Education Agency, 2-12-4 Fukuura, Kanazawa, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan

² 国立研究開発法人水産研究・教育機構瀬戸内海区水産研究所
National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, Japan Fisheries Research and Education Agency, 2-17-5 Maruishi, Hatsukaichi, Hiroshima 739-0452, Japan

† zenitani@fra.affrc.go.jp

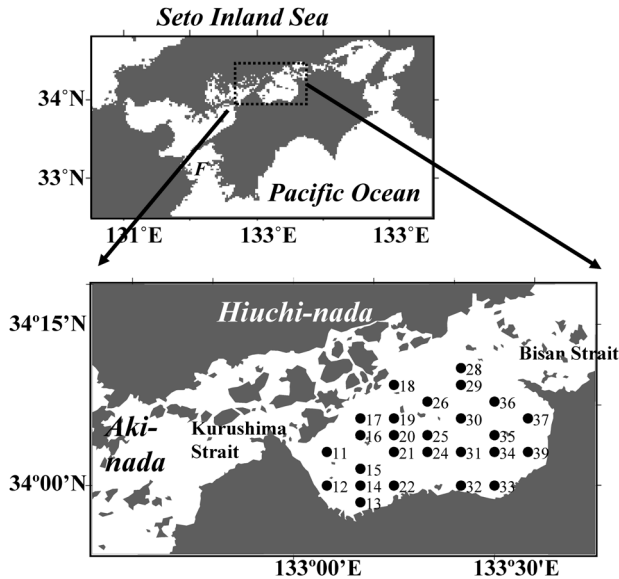


Figure 1. Study area and jellyfish sampling locations in Hiuchi-nada, Seto Inland Sea, Japan.

以下の2つの理由による (銭谷ほか, 2013). (1) 地球温暖化による年間最低水温の上昇によって, ミズクラゲの出現期間の長期化, 分布量増加の可能性がある (上・上田, 2004), (2) 東京湾から相模湾に供給される可能性が示されたミズクラゲおよびクシクラゲ類のように (木下・広海, 2005), 周辺水域で発生したクラゲ・クシクラゲ類が潮流等により燧灘に供給されてくる可能性がある.

沿岸・内湾域におけるクラゲ・クシクラゲ類の大量発生が魚類資源に与える影響については, 直接の捕食 (Möller, 1984; Purcell, 1985; Bailey and Houde, 1989; Purcell, 1989; Purcell and Grover, 1990), および魚類資源の主要な餌生物であるカイアシ類などの中型動物プランクトン群集に対する捕食 (餌の競合: Möller, 1980; Deason and Smayda, 1982; Lindahl and Hernroth, 1983; Matsakis and Conover, 1991; Purcell, 1992; Behrends and Schneider, 1995; Olesen, 1995; Purcell and Sturdevant, 2001; Kinoshita et al., 2006) が考えられている. 瀬戸内海における安定同位体分析による食性解析の結果から, 燧灘においてカイアシ類はミズクラゲの主要な餌生物であり, ミズクラゲおよびカタクチイワシ仔魚が二次消費者と位置づけられ, 両種は餌生物であるカイアシ類をめぐって競合関係にあることが示されており (Shoji et al., 2009; 銭谷ほか, 2013), 餌の競合による影響を重視する必要があると考えられる.

ミズクラゲの発生量が少ない2000年代の燧灘におけるカタクチイワシの漁獲加入量予測は, カタクチイワシ仔魚の発生量とカイアシ類の分布密度からある程度は予測可能である (Zenitani et al., 2011). しかし, ミズクラゲが大発生した場合, 餌をめぐる競合によりカタクチイワシおよび

その捕食者の成長, 加入量変動等に少なからず影響を与える可能性があることが示されており, カタクチイワシ仔魚の成長・生残への影響を表すモデルの開発の必要があった (銭谷ほか, 2013). そこで本報では, 燧灘においてミズクラゲが大量発生した場合にカタクチイワシ資源に与える影響を評価するため, 既存の栄養塩-植物プランクトン-カイアシ類で構成される捕食-被食関係モデル (Zenitani et al., 2011) をベースにミズクラゲの捕食の効果を加えたモデルと, ミズクラゲとカタクチイワシ仔魚の生残, 成長過程のモデルを構築し, これらを統合して, ミズクラゲが燧灘に出現した時のサイズ, 分布密度, 出現時期の相違による, 餌の競合を通じたカタクチイワシの生残, 成長への影響を検討した.

材料と方法

捕食-被食関係モデル

基礎となる栄養塩-植物プランクトン-カイアシ類で構成される Lotka-Volterra equation 型の捕食-被食関係モデルは以下の式で記述される (Zenitani et al., 2011).

$$\frac{d(TN)}{dt} = (0.0012 \times CH \times WT - 0.0049 \times SD \times CH - 0.0029 \times PR) \times TN + 0.0053 \quad (1)$$

$$\frac{d(CH)}{dt} = \left(TN \times SD \times \frac{0.1158 - 0.1076 \times CH}{CH} \right) \times CH - 0.0038 \times CO + 0.0054 \times WT \quad (2)$$

$$\frac{d(CO)}{dt} = (0.0497 + 0.0246 \times CH - 0.0067 \times WT) \times CO + 0.3049 \quad (3)$$

このモデルは栄養塩 (TN), 植物プランクトン (CH), カイアシ類 (CO) の日変動の41%, 65%, 65%を説明した. このモデルにおいて, TN は溶存態窒素濃度 (μM), CH はクロロフィル a 濃度 ($\mu\text{g l}^{-1}$), CO は prosome length 0.25–1.50 mm のコペポダイト幼生~成体の炭素換算現存量 (mgC m^{-3}) を使用した. TN , CH , 水温 (WT ; $^{\circ}\text{C}$) は燧灘に配置された観測点の10 m層の平均値, CO は各観測点における底層から表層までの積算値の全観測点の平均値である. 日照時間 (SD ; hd^{-1}) と降水量 (PR ; mm d^{-1}) は, 四国中央, 新居浜, 今治の3観測点における毎日の平均値である (<http://www.data.jma.go.jp/gmd/risk/obsdl/>, 2014年12月29日). なお, Zenitani et al. (2011) のモデルでは, カタクチイワシ仔魚の分布密度がカイアシ類の動態に与える影響も統計的に検討したが, カタクチイワシ仔魚の分布密度の影響はモデルに取り込まれなかった. 本研究においても, カタクチイワシ仔魚の分布密度がカイアシ類の動態に与える影響すなわち, カタクチイワシによるカイアシ類の捕食の影響はモ

デル化しなかった。

ミズクラゲをカイアシ類の捕食者と見なし、カイアシ類の動態に影響すると仮定し、カイアシ類の成体、幼生の動態式(3)にミズクラゲの捕食による減耗項を加え、以下のよう定式化した。

$$\frac{d(CO)}{dt} = (0.0497 + 0.0246 \times CH - 0.0067 \times WT) \times CO + 0.3049 - JPC \quad (4)$$

ここで、 JPC (mgC) はカイアシ類 (prosome length 0.25–1.50 mm のコペポダイト幼生～成体) に対するミズクラゲの捕食量を示す。Zenitani et al. (2009) に示された小型サイズ (0.25–0.50 mm) のカイアシ類の分布密度 (ACS ; 10^3 ind. m^{-3}) と大型サイズ (0.50 mm 以上) のカイアシ類の分布密度 (ACL ; 10^3 ind. m^{-3}) に、Uye (1982) の体長 (LC ; mm)–炭素換算体重式

$$WC = 10^{-8.37} \times 10^{-3} \times (LC \times 10^3)^{3.07} \quad (5)$$

から求めた1個体当たりの炭素換算体重 (WC ; mgC) を乗じ、小型サイズの現存量 (COS ; mgC m^{-3}) と大型サイズの現存量 (COL ; mgC m^{-3}) を求め、 WT と CO に対する小型サイズの現存量の比率 (CSR ; %) との関係を検討したところ以下の関係式があった。

$$CSR = 0.43 \times WT^{1.54} \quad (r^2 = 0.70, n = 19, p < 0.001) \quad (6)$$

また、 WT と LC の間には

$$LC = 0.88 \exp(-0.0064 \times WT) \quad (7)$$

の関係がある (Zenitani et al., 2009)。上記の関係式から、シミュレーション上のカイアシ類のサイズ別の分布密度を以下の式により求めた。

$$ACS = \frac{CSR}{100} \times CO \times \frac{1}{WC} \quad (8)$$

$$ACL = \left(1 - \frac{CSR}{100}\right) \times CO \times \frac{1}{WC} \quad (9)$$

また、 ACS と Zenitani et al. (2009) に示されているノープリウス幼生の分布密度 (NO ; 10^6 ind. m^{-3}) の間には、以下の関係式が認められたので、これをノープリウス幼生の分布密度の計算に使用した。

$$NO = 1.502 \times ACS + 8.341 \quad (r^2 = 0.35, n = 19, p < 0.005) \quad (10)$$

ミズクラゲによるカイアシ類捕食量

ミズクラゲ群によるカイアシ類の捕食量 JPC は、以下の仮定により算出する。ミズクラゲがカイアシ類と1日当たりに遭遇する回数 E は、Gerritsen and Strickler (1977) のモデル式により算出した。

$$E = \begin{cases} \pi \times D \times C \times AC \times R \times \frac{3 \times VJ^2 + VC^2}{3 \times VJ} & VJ \geq VC \text{ のとき} \\ \pi \times D \times C \times AC \times R \times \frac{3 \times VC^2 + VJ^2}{3 \times VC} & VC > VJ \text{ のとき} \end{cases} \quad (11)$$

ここで、 D は1日当たりの摂餌時間率で $24 \text{ h} / 24 \text{ h} = 1.0$ 、 C は変換係数 $8.64 \times 10^{-4} \text{ s d}^{-1}$ 、 AC はカイアシ類のサイズ別の分布密度 (ind. m^{-3})、 R はミズクラゲとカイアシ類の遭遇半径を示し、

$$R = LJ + \frac{2 \times LC}{\pi^2} \quad (12)$$

とする (Bailey and Batty, 1983)。ここで、 LJ (mm)、 VJ (mm s^{-1})、 VC (mm s^{-1}) は各々ミズクラゲの傘径、ミズクラゲの遊泳速度、カイアシ類の遊泳速度を示す。ミズクラゲの遊泳速度は McHenry and Jed (2003) の観測値を使用し、 $VJ = 19 \text{ mm s}^{-1}$ とした。カイアシ類は下記のようにサイズ分けして

$$j = \begin{cases} 1 & \text{nauplii stage} \\ & (< 0.25 \text{ mm in body length}) \\ 2 & \text{small size stage} \\ & (0.25 - 0.50 \text{ mm in prosome length, mode } 0.37 \text{ mm}) \\ 3 & \text{large size stage} \\ & (> 0.50 \text{ mm in prosome length}) \end{cases}$$

$$VC = VC(j) = \begin{cases} VC(1) = 1.5 \\ VC(2) = 1.5 \\ VC(3) = 7.0 \end{cases} \quad (13)$$

とした (Zenitani et al., 2009)。カイアシ類と遭遇したミズクラゲが捕食に成功する確率 P は VC とミズクラゲが遊泳時に引き起こす傘縁辺流速 (MFV ; mm s^{-1}) の関係から以下のように仮定した。

$$P = \begin{cases} 1 & MFV \geq VC \text{ のとき} \\ 0 & MFV < VC \text{ のとき} \end{cases} \quad (14)$$

MFV は傘径と以下の関係がある (Costello and Colin, 1994)。

$$MFV = 11.809 \times \log(LJ \times 10^{-1}) + 8.733 \quad (15)$$

ミズクラゲがカイアシ類と遭遇する回数 E' はポアソン乱数 $\lambda(E)$ にしたがって、ミズクラゲがカイアシ類と遭遇し、かつ捕食に成功する回数 FJ は二項乱数 $B(E', P)$ にしたがうと仮定する。1個体のミズクラゲがあるサイズ区分 j のカイアシ類と遭遇し捕食する量 ($JPC(j)$; mgC d^{-1}) を以下の式で計算する。豊川 (1995) によれば、最大捕食量は炭素換算体重 (CWJ ; mgC) の 7.9% であるので、最大捕食量が CWJ の 7.9% を超えたときは、サイズごとの JPC' の比率で案分した。

$$JPC(j) = \begin{cases} 0.079 \times CWJ \times \frac{JPC'(j)}{\sum_{j=1}^3 JPC'(j)} \\ \sum_{j=1}^3 JPC'(j) \geq 0.079 \times CWJ \text{ のとき} \\ JPC'(j) \\ \sum_{j=1}^3 JPC'(j) < 0.079 \times CWJ \text{ のとき} \end{cases} \quad (16)$$

ここで,

$$JPC'(j) = FJ(j) \times WC(j) \quad (17)$$

分布密度 AJ のミズクラゲ個体群によるカイアシ類 CO の捕食量 JPC は CO がコペポダイト幼生～成体の炭素換算現存量であり, ノープリウス幼生は含まれていないので,

$$JPC = \sum_{j=2}^3 JPC(j) \times AJ \quad (18)$$

で計算した.

ミズクラゲの成長

ミズクラゲは任意の出現日において, 1,000 の仮想個体を想定し, その傘径組成は, 正規分布 $N(\mu_j, \sigma_j^2)$ にしたがう乱数により設定した. ここで μ_j は 50, 100 mm とした. モデルの単純化のため同一発生時期の群れが出現し, 傘径の変動は小さいと想定して, σ_j は μ_j の 5% とした. ミズクラゲの体重当たり成長量 (GJ ; d^{-1}) は, ミズクラゲの体重当たりの捕食量 (CJ ; d^{-1}) と基礎代謝 (MJ ; d^{-1}) の差で示す.

$$GJ = CJ \times 0.8 - MJ \quad (19)$$

ここで, 同化効率 0.8 と仮定した (Schneider, 1989). ミズクラゲの炭素換算体重 CWJ は傘径-湿重量 (WWJ ; g) 関係 (Uye and Shimauchi, 2005) と湿重量-炭素換算体重関係 (Toyokawa et al., 2000)

$$WWJ = 0.0748 \times (LJ \times 10^{-1})^{2.86} \quad (20)$$

$$CWJ = WWJ \times 10^3 \times 0.0202 \times 0.053 \quad (21)$$

で求める. CJ は

$$CJ = \frac{JPC(j)}{CWJ} \quad (22)$$

MJ は Uye and Shimauchi (2005) から,

$$MJ = QJ \times OC \times RJ \quad (23)$$

とした. ここで QJ はタンパク質ベースの基礎代謝に対する呼吸商で 0.85 , OC は酸素消費量を炭素重量に換算する係数で 0.536 mgC m^{-1} , RJ ($\text{ml O}_2 \text{ d}^{-1}$) は呼吸率で水温と湿重量の関数である.

$$RJ = 0.0765 \times 2.8^{(WT-20)/10} \times (WWJ \times 10^{-3})^{1.038} \quad (24)$$

翌日まで生き残ったミズクラゲの傘径は (20) 式と (21) 式をもとに

$$LJ = \left(\frac{CWJ \times (1 + GJ)}{10^3 \times 0.0202 \times 0.053 \times 0.0748} \right)^{1/2.86} \times 10 \quad (25)$$

により計算した.

カタクチイワシの成長

燧灘において, 7月上旬に新規加入するカタクチイワシの春季発生群は, 耳石日周輪解析から4月中旬-6月下旬に発生すると推定されている (Zenitani et al., 2009). 任意の旬の初日を発生日とした各旬 k のコホートに対して, 1,000 の仮想個体を想定し, その体長組成を正規分布 $N(\mu_A, \sigma_A^2)$ にしたがう乱数により設定した. ここで μ_A は Fukuhara (1983) により 5.6 mm とした. 耳石成長解析で用いられる Biological intercept 法 (Campana, 1990; Watanabe and Kuroki, 1997) では, 摂餌開始期の仔魚における体長の変動は大きくないと想定されていることを参考とし, ミズクラゲの場合と同様に単純化のため, σ_A は, μ_A の 5% とした. 各旬の初日に発生したコホートの発生日以降の成長量 (GA ; d^{-1}) は, Zenitani and Kono (2012) の体長 40 mm までの成長式により計算した.

$$GA = 0.58 \times CA - 0.187 \times \left(CWA \times \frac{10^3}{0.43} \right)^{0.834-1} \times \exp \left(\frac{\ln(2.11)}{10} \times (WT - 16) \right) \quad (26)$$

ここで, CA (d^{-1}) は体重当たりの捕食量, CWA (mgC) は炭素換算体重である. CA はミズクラゲと同様に Gerritsen and Strickler (1977) のモデル式をもとにカタクチイワシがカイアシ類と1日当たりに遭遇し, 捕食することを想定したモデルにより算出した. 前述のミズクラゲの捕食量計算と同じカイアシ類のサイズ分けをして, カタクチイワシのサイズ, 遊泳速度, サイズ別のカタクチイワシのサイズ別カイアシ類の捕食成功確率, サイズ別のカイアシ類の遊泳速度から CA を計算している (Zenitani and Kono, 2012). CWA は, 体重-体長 (LA ; mm) 関係 (Uye, 1982; Shoji, 2000) から求めた.

$$CWA = 2.045 \times 10^{-4} \times LA^{3.385} \times 0.43 \quad (27)$$

なお, GA の観測データの最大値が 0.6 であったので (Zenitani and Kono, 2012), GA の計算値の上限も 0.6 とした. 翌日まで生き残ったカタクチイワシの体長は (27) 式をもとに

$$LA = \left(\frac{CWA \times (1 + GA)}{0.43 \times 2.045 \times 10^{-4}} \right)^{1/3.385} \quad (28)$$

により計算した。

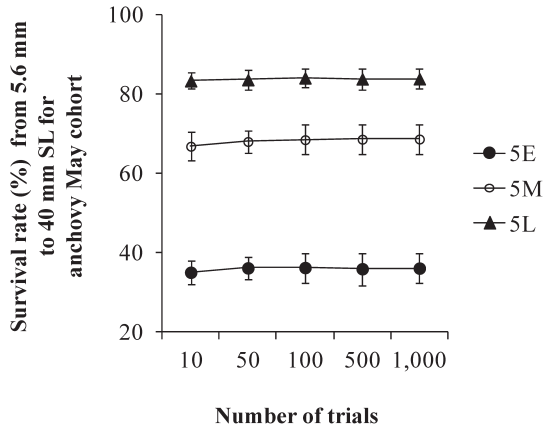


Figure 2. Effect of the number of trails on survival rate of the May anchovy cohort.

カタクチイワシ、ミズクラゲの生残率

体長 40 mm に成長するまでの期間において, Kono et al. (2003) の飢餓実験をもとに, $GA < 0$ が連続 3 日以上続いた個体は飢餓を主因として死亡するとした。また, 飢餓以外の自然死亡率 ($MA; d^{-1}$) は, 田中 (1960) より

$$MA = \frac{2.5}{\text{寿命} \times 365} \quad (29)$$

で寿命を 2 歳として計算した。カタクチイワシの各旬 (k) のコホートのシミュレーション中の任意の日の生残率 ($SA(t, k); \%$) は以下の式で計算した。

$$SA(t, k) = \frac{An(t, k)}{1000} \times \exp(-MA) \times 100 \quad (30)$$

ここで, $An(t, k)$ は k 旬コホートの t 日における仮想個体の生き残り数である。

ミズクラゲについては, Ishi and Båmstedt (1998) および Fu et al. (2014) の飼育実験をもとに $GJ < 0$ の日が point of no return ($PNRJ$) 日以上続いた個体が飢餓を主因として死亡するとした。ここで, $PNRJ$ は Fu et al. (2014) の水温との関係式を用い,

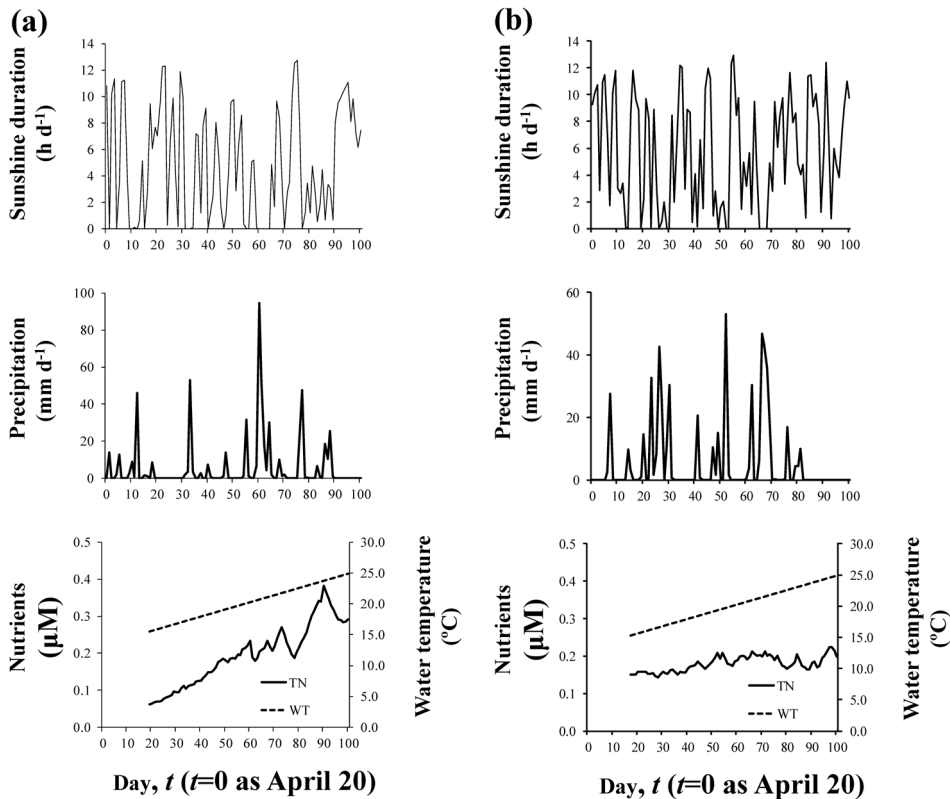


Figure 3. (a) Fluctuations in sunshine duration, precipitation, and water temperature (WT) and the nutrient (TN) model simulation for Hiuchi-nada in 2001. (b) Fluctuations in sunshine duration, precipitation, WT and the TN model simulation for Hiuchi-nada in 2004.

$$PNRJ=127 \times \exp(-0.0922 \times WT) \quad (31)$$

とした。ミズクラゲについての飢餓以外の自然死亡についての知見は少なく、マンボウ *Mola mola*、マサバ *Scomber japoicus*、イボダイ *Penopsis anomala*、ウミガメ類が捕食者とされているが(安田, 2003)、これらの生物のミズクラゲの捕食量に関する情報は少ない(Pauly et al., 2009)。生態系モデルでは、クラゲ類の栄養段階を生態系の“dead end”と位置づけ、捕食量を0もしくは0に近い値とする場合もある(Baird and Ulanowicz, 1989; Cox et al., 2002; Walters et al., 2005)。また、大型クラゲの分布密度の季節的な減少はクラゲの老化と一致することが示されている(Yamamoto et al., 2008)。本報告においても、ミズクラゲの飢餓以外の自然死亡は想定しなかった。ミズクラゲ群のシミュレーション計算中の任意の日の生残率 ($SJ(t)$; %) は以下の式で計算した。

$$SJ(t) = \frac{Jn(t)}{1000} \times 100 \quad (32)$$

ここで、 $Jn(t)$ はミズクラゲ群の t 日における仮想個体の

生き残り数である。

シミュレーションの条件

捕食-被食関係モデルを用いて TN , CH , CO の時間変化を計算するには、 TN , CH , CO の初期値と計算起算日以降の WT , SD , PR を強制関数として設定する必要がある。 $t=0$ は4月20日とし、 $t=100$ まで計算した。計算の起算日 t_s は、各年ごとに Zenitani et al. (2011) に記載されている各年の値とし(2001年 $t_s=19$, 2002年 $t_s=18$, 2003年 $t_s=18$, 2004年 $t_s=17$, 2005年 $t_s=20$)、 $t=t_s$ における TN , CH , CO は Zenitani et al. (2011) に示された Table 2 の値 (TN は2001年 $0.06 \mu\text{M}$, 2002年 $0.12 \mu\text{M}$, 2003年 $0.06 \mu\text{M}$, 2004年 $0.15 \mu\text{M}$, 2005年 $0.14 \mu\text{M}$, CH は2001年 $1.73 \mu\text{l}^{-1}$, 2002年 $2.18 \mu\text{l}^{-1}$, 2003年 $1.33 \mu\text{l}^{-1}$, 2004年 $1.24 \mu\text{l}^{-1}$, 2005年 $1.51 \mu\text{l}^{-1}$, CO は2001年 17.00mgC m^{-3} , 2002年 11.00mgC m^{-3} , 2003年 16.00mgC m^{-3} , 2004年 11.00mgC m^{-3} , 2005年 16.00mgC m^{-3}) を、 SD , PR は各年における毎日の値を使用した。シミュレーション上の TN , CH の最小値は、Zenitani et al. (2011) に示された最低値、 $TN=0.06 \mu\text{M}$, $CH=0.90 \mu\text{l}^{-1}$ とした。 CO の最小値はクラゲによる食い尽くしを考慮し 0mgC m^{-3} とした。 WT については毎日の観測値がないので、 t と WT の有意な関係

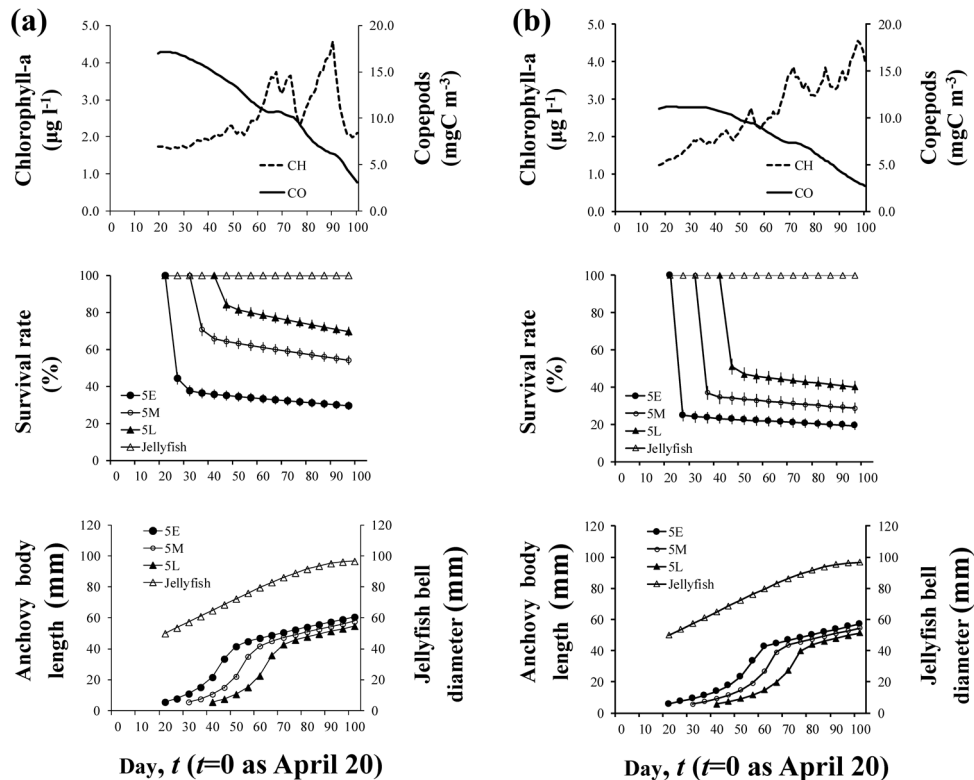


Figure 4. (a) Model simulation of chlorophyll a (CH), copepods (CO), survival rates for the May anchovy cohort and jellyfish, anchovy body length, and jellyfish bell diameter for Hiuchi-nada in 2001. SE, early-May anchovy cohort; SM, mid-May anchovy cohort; SL, late-May anchovy cohort. (b) Model simulation of CH , CO , survival rates for the May anchovy cohort and jellyfish, anchovy body length, and jellyfish bell diameter for Hiuchi-nada in 2004.

式 (Zenitani et al., 2011)

$$WT(t) = 0.117 \times (t+5) + 12.66 \quad (33)$$

を使用した。

シミュレーションで想定するミズクラゲの出現量は 100 m³ 当たり 0, 1, 5, 10, 50, 100 個体とした。ミズクラゲの出現日 (tJ) はカタクチイワシの再生産成功率 (仔魚量当たり加入量) に最も影響が大きいと予測されている5月下旬 (Zenitani et al., 2011) に相当する $t=35$ 以前の $tJ=20, 25, 30$ とし、ミズクラゲの分布密度および出現日ごとに $t=35$ におけるカイアシ類の現存量 ($CO(35)$; mgC m⁻³), 5月上, 中, 下旬のカタクチイワシコホートの成長・生残過程を再現するシミュレーションを各年の初期条件で実施した。試行回数は、計算時間を考慮して100回とした。なお、2001年にミズクラゲが出現しない場合について、試行回数を

10, 50, 100, 500, 1,000回としてシミュレーションを実施し、試行回数別の5月上, 中, 下旬のカタクチイワシコホートの生残率に大差がないことを事前に確認した (結果参照)。本研究で使用した成長式は体長40 mmまでの成長式 (Zenitani et al., 2012) であるので、各カタクチイワシコホートの平均体長が40 mmになった時点でのコホートごとの生残率 ($SA40(k)$; %), 平均日間成長率 ($GR40(k)$; mm d⁻¹)

$$GR40(k) = \frac{40 - 5.6}{\text{コホート } k \text{ の平均体長が } 40 \text{ mm となった日} - \text{コホート } k \text{ の発生日}} \quad (34)$$

を計算し、ミズクラゲの分布密度および出現日の違いによるカタクチイワシの生残率、成長に与える影響を検討した。

Table 1. Predicted copepod biomass (mg m⁻³±SD) at $t=35$ according to the prey-predator model for nutrients, phytoplankton, copepods, and jellyfish.

Scenario	Occurrence day tJ	Jellyfish abundance $AJ(t=tJ)$ (10 ⁻² ind. m ⁻³)	Bell diameter $BD(t=tJ)$ (mm)	Predicted copepod biomass (mCg m ⁻³) at $t=35$				
				Year				
				2001	2002	2003	2004	2005
0	—	—	—	17.02 (±0.000)	16.28 (±0.000)	15.43 (±0.000)	12.21 (±0.000)	14.89 (±0.000)
1	20	1	50	16.92 (±0.001)	16.17 (±0.001)	15.32 (±0.001)	12.11 (±0.001)	14.79 (±0.001)
2	20	5	50	16.51 (±0.004)	15.72 (±0.005)	14.91 (±0.005)	11.69 (±0.004)	14.40 (±0.004)
3	20	10	50	16.00 (±0.009)	15.15 (±0.010)	14.40 (±0.008)	11.17 (±0.009)	13.92 (±0.009)
4	20	50	50	11.85 (±0.051)	10.57 (±0.047)	10.27 (±0.046)	6.95 (±0.046)	10.01 (±0.038)
5	20	100	50	6.56 (±0.084)	4.69 (±0.101)	5.03 (±0.095)	1.71 (±0.087)	5.09 (±0.079)
6	25	1	50	16.96 (±0.000)	16.21 (±0.001)	15.36 (±0.001)	12.14 (±0.001)	14.82 (±0.001)
7	25	5	50	16.69 (±0.003)	15.93 (±0.003)	15.09 (±0.003)	11.88 (±0.003)	14.57 (±0.003)
8	25	10	50	16.36 (±0.005)	15.57 (±0.006)	14.77 (±0.006)	11.54 (±0.005)	14.24 (±0.005)
9	25	50	50	13.71 (±0.029)	12.75 (±0.033)	12.12 (±0.027)	8.86 (±0.027)	11.65 (±0.028)
10	25	100	50	10.39 (±0.056)	9.20 (±0.059)	8.81 (±0.059)	5.51 (±0.052)	8.40 (±0.056)
11	30	1	50	16.99 (±0.000)	16.25 (±0.000)	15.39 (±0.000)	12.18 (±0.000)	14.86 (±0.000)
12	30	5	50	16.86 (±0.001)	16.11 (±0.001)	15.27 (±0.001)	12.05 (±0.001)	14.73 (±0.001)
13	30	10	50	16.70 (±0.003)	15.95 (±0.003)	15.11 (±0.003)	11.89 (±0.003)	14.57 (±0.003)
14	30	50	50	15.42 (±0.011)	14.64 (±0.014)	13.82 (±0.014)	10.60 (±0.013)	13.31 (±0.012)
15	30	100	50	13.81 (±0.027)	13.00 (±0.027)	12.22 (±0.029)	9.01 (±0.024)	11.74 (±0.028)
16	20	1	100	16.29 (±0.006)	15.47 (±0.006)	14.69 (±0.006)	11.46 (±0.006)	14.20 (±0.005)
17	20	5	100	13.33 (±0.032)	12.21 (±0.036)	11.75 (±0.030)	8.46 (±0.031)	11.40 (±0.031)
18	20	10	100	9.57 (±0.066)	8.04 (±0.075)	8.02 (±0.070)	4.68 (±0.067)	7.90 (±0.058)
19	20	50	100	0.30 (±0.000)	0.30 (±0.000)	0.00 (±0.000)	0.30 (±0.000)	0.30 (±0.000)
20	20	100	100	0.30 (±0.000)	0.00 (±0.000)	0.30 (±0.000)	0.00 (±0.000)	0.00 (±0.000)
21	25	1	100	16.55 (±0.004)	15.77 (±0.004)	14.95 (±0.004)	11.73 (±0.004)	14.42 (±0.004)
22	25	5	100	14.64 (±0.021)	13.74 (±0.021)	13.05 (±0.019)	9.81 (±0.021)	12.56 (±0.017)
23	25	10	100	12.25 (±0.041)	11.20 (±0.046)	10.67 (±0.037)	7.39 (±0.040)	10.22 (±0.039)
24	25	50	100	0.00 (±0.000)	0.30 (±0.000)	0.30 (±0.000)	0.00 (±0.000)	0.30 (±0.000)
25	25	100	100	0.00 (±0.000)	0.00 (±0.000)	0.00 (±0.000)	0.30 (±0.000)	0.00 (±0.000)
26	30	1	100	16.79 (±0.002)	16.04 (±0.002)	15.19 (±0.002)	11.98 (±0.002)	14.66 (±0.002)
27	30	5	100	15.86 (±0.009)	15.09 (±0.010)	14.27 (±0.009)	11.05 (±0.010)	13.75 (±0.011)
28	30	10	100	14.70 (±0.019)	13.90 (±0.021)	13.12 (±0.020)	9.89 (±0.018)	12.61 (±0.019)
29	30	50	100	5.46 (±0.094)	4.44 (±0.092)	3.94 (±0.101)	0.80 (±0.087)	3.51 (±0.094)
30	30	100	100	0.30 (±0.000)	0.30 (±0.000)	0.30 (±0.000)	0.00 (±0.000)	0.30 (±0.000)

以上のシミュレーションはMicrosoft®Excelのマクロ機能を使用しVisual Basic for Applications (VBA)により実施した。

燧灘におけるミズクラゲの分布密度

燧灘におけるミズクラゲの分布密度を把握するため、2007年4,6,9月、2008年4,6,8月にしらふじ丸（国立研究開発法人水産研究・教育機構 瀬戸内海区水産研究所所属船、138トン）により濾水計を網口に装着したORIネット（口径160 cm, 円筒部側長140 cm, 濾過部側長600 cm, 網目幅1 mm）を船速1-2ノットで曳行しつつ、海面から海底直上2 mまでワイヤーを0.3-0.6 m・s⁻¹で繰り出した後、海面まで巻き上げる傾斜曳きを実施した (stns. 11-39, Fig. 1)。船上にて、採集されたミズクラゲの全体積をメスシリンダーで計測し、その後最高50個体のミズクラゲについて

傘径をノギスで1 mm単位まで測定して平均傘径を求め、(20)式を用いて平均湿重量に換算した。ミズクラゲの湿重量1 gが1 ccに等しいと仮定して、採集されたミズクラゲの体積を平均湿重量と1曳網当たり濾水量で除して分布密度とした。1曳網当たり濾水量は1 m当たりの移動での回転数をあらかじめ求めた濾水計の回転数とORIの網口面積2 m²をもとに求めた。分布密度の単位は100 m³当たりの個体数とした。

結果

試行回数の違いによる5月上, 中, 下旬カタクチイワシコホートの生残率の相違

2001年に試行回数を10, 50, 100, 500, 1,000回とした場合のミズクラゲが出現しない場合の5月上, 中, 下旬のカタク

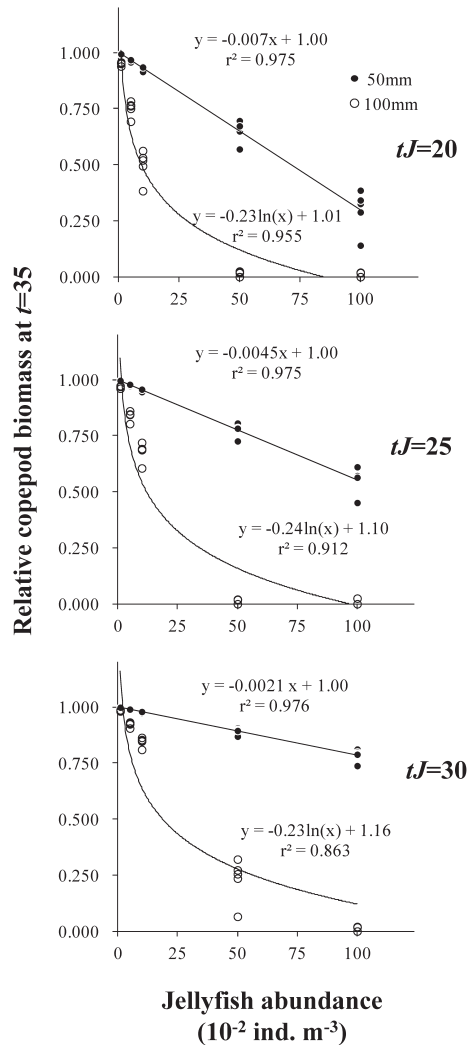


Figure 5. Relationship between relative copepod biomass at $t=35$ and jellyfish abundance at t =jellyfish occurrence day ($tJ=20, 25,$ and 30).

Table 2. Predicted survival rates (%±SD) for standard lengths (SL) from 5.6 mm to 40 mm in the May anchovy cohort. 5E, early-May cohort; 5M, mid-May cohort; 5L, late-May cohort.

Year	Survival rate (%)		
	5E	5M	5L
2001	36.3 (±3.77)	68.5 (±3.70)	84.1 (±2.44)
2002	23.2 (±2.85)	54.5 (±3.56)	81.2 (±3.16)
2003	29.4 (±3.41)	55.0 (±3.66)	77.3 (±2.90)
2004	22.1 (±2.88)	34.3 (±2.69)	52.9 (±3.23)
2005	23.3 (±2.69)	51.4 (±3.68)	66.5 (±3.16)

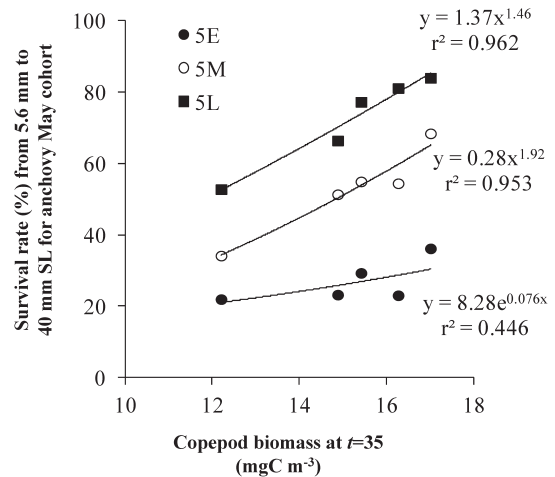


Figure 6. Relationship between survival rate (%) from standard lengths (SL) of 5.6 to 40 mm for the May anchovy cohort and copepod biomass at $t=35$ when jellyfish abundance=0. 5E, early-May anchovy cohort; 5M, mid-May anchovy cohort; 5L, late-May anchovy cohort.

チイワシコホートの生残率を Fig. 2 に示す。試行回数の違いによる各コホートの生残率には大差はなかった。

シミュレーション結果の例

Zenitani et al. (2011) で示されたカタクチイワシ春季発生群の再生産成功率が最も高い年と (2001 年) と最も低い年 (2004 年) に、 $t=20$ に平均傘径 50 mm のミズクラゲが 100 m³ 当たり 10 個体の分布密度で出現した場合のシミュレーションの結果 (TN, CH, CO, カタクチイワシ生残率, ミズクラゲ生残率, カタクチイワシ体長, ミズクラゲ傘径の時間変化) を例として示す (Figs. 3, 4)。なお, 日照時間, 降水量, 水温は強制関数であるが参考のために例示した。2004 年は, 2001 年と比較して 5 月上旬のカイアシ類の現存量が低く, そのためミズクラゲの存在がなかった場合で

も, カタクチイワシの摂餌開始直後の生残率が 2001 年と比較して低い (Table 1)。さらに, ミズクラゲによるカイアシ類の摂餌によりカイアシ類現存量は低下し, カタクチイワシの成長率, 生残率は 2001, 2004 年とも低下することが示されている (Table 1, Table 4), 一方, ミズクラゲは死亡することなく, 成長率も 2001, 2004 年で差がない (Fig. 4, Table 5)。ミズクラゲが燧灘に出現した時のサイズ, 分布密度, 出現時期の相違による, カイアシ類現存量, カタクチイワシの生残, 成長に対する影響の差についての詳細は以下に記述した。

カイアシ類の現存量へのミズクラゲの影響

ミズクラゲが燧灘に出現した時の出現日, 出現日の傘径, 出現日の分布密度別に予測される $t=35$ におけるカイアシ類

Table 3. Predicted mean survival rates (%) of standard lengths (SL) from 5.6 to 40 mm for the May anchovy cohort.

Scenario	Occurrence day tJ	Jellyfish abundance $AJ (t=tJ)$ (10^{-2} ind. m ⁻³)	Bell diameter $BD (t=tJ)$ (mm)	Survival rate (%)				
				Year				
				2001	2002	2003	2004	2005
0	—	—	—	62.9	53.0	53.9	36.4	47.1
1	20	1	50	62.4	52.5	52.7	36.2	46.8
2	20	5	50	60.8	50.2	50.3	34.6	44.0
3	20	10	50	57.7	46.6	46.9	32.2	40.2
4	20	50	50	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0
5	20	100	50	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
6	25	1	50	62.4	52.4	53.0	36.3	46.7
7	25	5	50	61.5	50.4	51.6	35.1	44.4
8	25	10	50	59.5	48.7	49.3	33.5	42.1
9	25	50	50	11.4	1.9	8.3	0.0	0.0
10	25	100	50	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
11	30	1	50	62.4	52.8	53.9	36.3	47.4
12	30	5	50	62.1	51.9	52.5	35.6	45.8
13	30	10	50	61.1	51.1	50.7	34.4	44.2
14	30	50	50	28.2	7.7	9.5	0.0	7.6
15	30	100	50	1.7	0.0	0.0	0.0	0.0
16	20	1	100	59.3	48.1	48.9	33.9	42.2
17	20	5	100	10.7	6.8	8.6	0.0	0.6
18	20	10	100	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
19	20	50	100	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
20	20	100	100	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
21	25	1	100	60.9	49.7	50.6	34.1	43.3
22	25	5	100	29.0	9.9	20.0	0.0	7.6
23	25	10	100	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
24	25	50	100	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
25	25	100	100	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
26	30	1	100	61.6	51.9	51.6	35.0	45.0
27	30	5	100	50.9	23.9	38.5	7.2	13.8
28	30	10	100	11.6	3.4	8.4	0.0	0.0
29	30	50	100	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
30	30	100	100	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

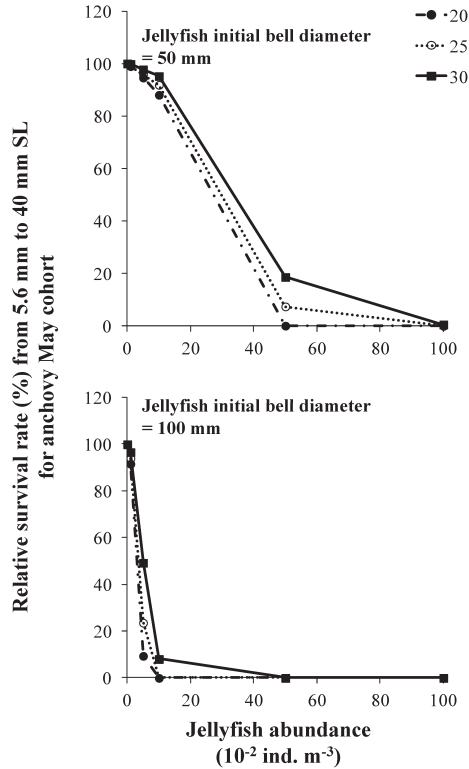


Figure 7. Relationship between mean relative survival rate

($RAS440 = \sum_{y=2001}^{2005} AS440y / AS440y0 \times 100 / 5$; %) from standard length (SL) of 5.6 to 40 mm for the May anchovy cohort and jellyfish abundance on $t =$ jellyfish occurrence day ($tJ = 20, 25, \text{ and } 30$). $AS440y0$, anchovy survival rate during year y when jellyfish abundance = 0; $AS440y$, anchovy survival rate during year y for jellyfish abundance. Upper and lower panels show the cases for initial 50- and 100-mm bell diameter jellyfish, respectively.

の現存量 $CO(35)$ を Table 1 に示す。2001–2005 年において、ミズクラゲが出現しない場合 (Scenario 0) のカイアシ類の現存量 ($COJ(35)$; mgC m^{-3}) は 12.21–17.02 mgC m^{-3} と予測された。2001–2005 年の各年における $COJ(35)$ に対する各シナリオで予測された $CO(35)$ の比率を Fig. 5 に示す。ミズクラゲの出現が早いほど、出現日の傘径が大きいほど、さらに出現日の分布密度が高いほどカイアシ類の現存量は低下する傾向があった。

カタクチイワシの生残, 成長率への影響

ミズクラゲが出現しない場合の5月上, 中, 下旬カタクチイワシコホートの体長40 mm までの各生残率 $S440y(k)$ を Table 2 に示す。カタクチイワシの生残率は, 5月下旬 (52.9–84.1%), 中旬 (34.3–68.5%), 上旬コホート (22.1–36.3%) の順に高い傾向があった。 $S440(k)$ と $CO(35)$ の間には有意な正の関係があり (Fig. 6), Zenitani et al. (2011) で示された5月下旬から6月上旬のカイアシ類の現存量の

多寡が燧灘のカタクチイワシ春季発生群の再生産成功率を決定する結果と矛盾しない結果となった。

各年 y のミズクラゲの出現日, 出現日の傘径, 出現日の分布密度別に予測される燧灘における5月上, 中, 下旬カタクチイワシコホートの40 mm までの平均生残率 ($AS440y$; %)

$$AS440y = \sum_k S440y(k) \times \frac{1}{3} \quad (35)$$

を Table 3 に示す。ミズクラゲの出現が早いほど, 出現日の傘径が大きいほど, さらに出現日の分布密度が大きいほど平均生残率が低下する傾向があった。各年 y のミズクラゲが出現しない場合の生残率 ($AS440y0$) に対する出現日, 出現日の傘径, 出現日の分布密度別の $AS440y$ の比率 ($RAS440y$) の2001–2005 年の平均 $RAS440$

$$RAS440y = \frac{AS440y}{AS440y0} \quad (36)$$

$$RAS440 = \sum_{y=2001}^{2005} RAS440y \times 100 \times \frac{1}{5} \quad (37)$$

を Fig. 7 に示す。出現日の傘径が50 mm の場合, 出現日の分布密度が 100 m^3 当たり 10–50 個体の間で急激に $RAS440$ が低下する傾向があった。出現日の傘径が100 mm の場合, 出現日の分布密度が 100 m^3 当たり 10 個体以上で急激に $RAS440$ は低下する傾向があった。

燧灘でのミズクラゲの出現日, 出現日の傘径, 出現日の分布密度別に予測される, 5月上, 中, 下旬カタクチイワシコホートの40 mm までの平均日間成長率 $GR40(k)$ を Table 4 に示す。ミズクラゲが出現しない場合のカタクチイワシの $GR40(k)$ は, 5月上旬コホートが $1.04\text{--}1.30 \text{ mm d}^{-1}$, 中旬コホートが $1.19\text{--}1.37 \text{ mm d}^{-1}$, 下旬コホートが $1.23\text{--}1.50 \text{ mm d}^{-1}$ であり, 下旬コホートの方が, 上・中旬コホートよりも高い傾向があった。またミズクラゲの出現が早いほど, 出現日の傘径が大きいほど, さらに出現日の分布密度が大きいほど $GR40(k)$ は低くなる傾向があった。

ミズクラゲの生残, 成長

ミズクラゲの生残率は, すべての計算条件で100%と計算された。 $tJ = 20, 25, 30$ に出現したミズクラゲ群の成長過程を2001–2005 年の平均として Fig. 8 に示した。 $t = 100$ までの平均日間成長率は, 出現日の傘径が50 mm の場合, 出現日の分布密度が 100 m^3 当たり 1–10 個体までは出現日 $tJ = 20$ で 0.58 mm d^{-1} , $tJ = 25$ で 0.55 mm d^{-1} , $tJ = 30$ で 0.51 mm d^{-1} であるが, 100 m^3 当たり 50 個体以上では出現日の分布密度が高いほど成長率は低下する傾向があった (Table 5)。出現日の傘径が100 mm の場合, 出現日の分布密度に対する平均日間成長率の減少はより急激となり, 出現日の分布密度が 100 m^3 当たり 50 個体以上ではもとの傘径よりも小さくなった (Table 5)。

Table 4. Predicted mean daily growth rate (mm d⁻¹±SD) from 5.6 to 40 mm standard length (SL) for the May anchovy cohort. 5E, early-May cohort; 5M, mid-May cohort; 5L, late-May cohort.

(a)

Scenario	Occurrence day <i>tJ</i>	Jellyfish abundance <i>AJ</i> (<i>t=tJ</i>) (10 ⁻² ind. m ⁻³)	Bell diameter <i>BD</i> (<i>t=tJ</i>) (mm)	Mean daily growth rate from 5.6 to 40 mm SL (mm d ⁻¹)					
				Year 2001			Year 2002		
				5E	5M	5L	5E	5M	5L
0	—	—	—	1.30 (±0.03)	1.37 (±0.02)	1.50 (±0.02)	1.27 (±0.01)	1.31 (±0.02)	1.38 (±0.01)
1	20	1	50	1.30 (±0.03)	1.35 (±0.03)	1.48 (±0.03)	1.27 (±0.01)	1.30 (±0.03)	1.35 (±0.03)
2	20	5	50	1.27 (±0.04)	1.30 (±0.03)	1.40 (±0.03)	1.23 (±0.00)	1.25 (±0.03)	1.24 (±0.02)
3	20	10	50	1.24 (±0.03)	1.24 (±0.03)	1.28 (±0.02)	1.19 (±0.00)	1.18 (±0.03)	1.11 (±0.02)
4	20	50	50	0.93 (±0.00)	—	—	—	—	—
5	20	100	50	—	—	—	—	—	—
6	25	1	50	1.29 (±0.03)	1.35 (±0.03)	1.49 (±0.02)	1.27 (±0.01)	1.30 (±0.02)	1.35 (±0.03)
7	25	5	50	1.28 (±0.03)	1.32 (±0.03)	1.42 (±0.02)	1.23 (±0.01)	1.25 (±0.02)	1.28 (±0.02)
8	25	10	50	1.26 (±0.03)	1.27 (±0.02)	1.33 (±0.02)	1.22 (±0.02)	1.21 (±0.02)	1.16 (±0.02)
9	25	50	50	0.95 (±0.04)	—	—	0.86 (±0.01)	—	—
10	25	100	50	—	—	—	—	—	—
11	30	1	50	1.30 (±0.03)	1.36 (±0.03)	1.50 (±0.01)	1.27 (±0.02)	1.30 (±0.03)	1.36 (±0.02)
12	30	5	50	1.29 (±0.03)	1.33 (±0.02)	1.44 (±0.02)	1.25 (±0.02)	1.27 (±0.03)	1.29 (±0.02)
13	30	10	50	1.25 (±0.03)	1.28 (±0.03)	1.35 (±0.03)	1.23 (±0.01)	1.23 (±0.02)	1.21 (±0.02)
14	30	50	50	1.12 (±0.03)	0.92 (±0.01)	—	1.04 (±0.02)	—	—
15	30	100	50	1.05 (±0.01)	—	—	—	—	—
16	20	1	100	1.25 (±0.03)	1.28 (±0.03)	1.36 (±0.03)	1.21 (±0.02)	1.21 (±0.03)	1.20 (±0.02)
17	20	5	100	1.01 (±0.03)	—	—	0.79 (±0.01)	—	—
18	20	10	100	—	—	—	—	—	—
19	20	50	100	—	—	—	—	—	—
20	20	100	100	—	—	—	—	—	—
21	25	1	100	1.27 (±0.02)	1.29 (±0.02)	1.38 (±0.02)	1.23 (±0.00)	1.23 (±0.02)	1.23 (±0.02)
22	25	5	100	1.11 (±0.03)	0.84 (±0.02)	—	1.01 (±0.01)	0.87 (±0.01)	—
23	25	10	100	—	—	—	—	—	—
24	25	50	100	—	—	—	—	—	—
25	25	100	100	—	—	—	—	—	—
26	30	1	100	1.29 (±0.03)	1.32 (±0.03)	1.39 (±0.03)	1.24 (±0.02)	1.25 (±0.02)	1.26 (±0.02)
27	30	5	100	1.18 (±0.03)	1.03 (±0.02)	0.84 (±0.00)	1.14 (±0.01)	0.86 (±0.02)	—
28	30	10	100	0.94 (±0.02)	—	—	0.92 (±0.01)	—	—
29	30	50	100	—	—	—	—	—	—
30	30	100	100	—	—	—	—	—	—

(b)

Scenario	Occurrence day <i>tJ</i>	Jellyfish abundance <i>AJ</i> (<i>t=tJ</i>) (10 ⁻² ind. m ⁻³)	Bell diameter <i>BD</i> (<i>t=tJ</i>) (mm)	Mean daily growth rate from 5.6 to 40 mm SL (mm d ⁻¹)					
				Year 2003			Year 2004		
				5E	5M	5L	5E	5M	5L
0	—	—	—	1.27 (±0.02)	1.28 (±0.02)	1.39 (±0.02)	1.04 (±0.00)	1.19 (±0.00)	1.27 (±0.02)
1	20	1	50	1.26 (±0.02)	1.27 (±0.03)	1.37 (±0.02)	1.03 (±0.02)	1.15 (±0.01)	1.24 (±0.02)
2	20	5	50	1.23 (±0.01)	1.22 (±0.02)	1.30 (±0.02)	0.98 (±0.00)	1.09 (±0.02)	1.15 (±0.01)
3	20	10	50	1.19 (±0.02)	1.16 (±0.02)	1.20 (±0.02)	0.93 (±0.00)	0.98 (±0.00)	0.99 (±0.01)
4	20	50	50	—	—	—	—	—	—
5	20	100	50	—	—	—	—	—	—
6	25	1	50	1.27 (±0.02)	1.27 (±0.02)	1.37 (±0.01)	1.03 (±0.01)	1.17 (±0.02)	1.25 (±0.02)
7	25	5	50	1.24 (±0.02)	1.23 (±0.03)	1.32 (±0.02)	1.00 (±0.01)	1.11 (±0.00)	1.18 (±0.02)
8	25	10	50	1.22 (±0.02)	1.18 (±0.03)	1.24 (±0.02)	0.96 (±0.01)	1.04 (±0.01)	1.06 (±0.02)
9	25	50	50	0.86 (±0.01)	—	—	—	—	—
10	25	100	50	—	—	—	—	—	—

Table 4. Continued.

(b)

Scenario	Occurrence day tJ	Jellyfish abundance $AJ (t=tJ)$ (10^{-2} ind. m^{-3})	Bell diameter $BD (t=tJ)$ (mm)	Mean daily growth rate from 5.6 to 40 mm SL ($mm d^{-1}$)					
				Year 2003			Year 2004		
				5E	5M	5L	5E	5M	5L
11	30	1	50	1.27 (± 0.01)	1.27 (± 0.02)	1.38 (± 0.02)	1.03 (± 0.01)	1.17 (± 0.02)	1.25 (± 0.02)
12	30	5	50	1.25 (± 0.02)	1.24 (± 0.02)	1.33 (± 0.02)	1.01 (± 0.01)	1.14 (± 0.01)	1.19 (± 0.01)
13	30	10	50	1.24 (± 0.02)	1.20 (± 0.02)	1.27 (± 0.02)	0.99 (± 0.01)	1.08 (± 0.00)	1.11 (± 0.01)
14	30	50	50	1.03 (± 0.03)	—	—	—	—	—
15	30	100	50	—	—	—	—	—	—
16	20	1	100	1.22 (± 0.02)	1.20 (± 0.02)	1.26 (± 0.02)	0.96 (± 0.01)	1.05 (± 0.01)	1.10 (± 0.01)
17	20	5	100	0.76 (± 0.00)	—	—	—	—	—
18	20	10	100	—	—	—	—	—	—
19	20	50	100	—	—	—	—	—	—
20	20	100	100	—	—	—	—	—	—
21	25	1	100	1.23 (± 0.02)	1.21 (± 0.03)	1.29 (± 0.02)	0.98 (± 0.01)	1.08 (± 0.01)	1.14 (± 0.02)
22	25	5	100	1.01 (± 0.02)	0.77 (± 0.01)	—	—	—	—
23	25	10	100	—	—	—	—	—	—
24	25	50	100	—	—	—	—	—	—
25	25	100	100	—	—	—	—	—	—
26	30	1	100	1.25 (± 0.02)	1.22 (± 0.03)	1.30 (± 0.02)	1.00 (± 0.01)	1.11 (± 0.00)	1.16 (± 0.02)
27	30	5	100	1.13 (± 0.02)	0.90 (± 0.02)	0.80 (± 0.01)	0.72 (± 0.03)	—	—
28	30	10	100	0.93 (± 0.01)	—	—	—	—	—
29	30	50	100	—	—	—	—	—	—
30	30	100	100	—	—	—	—	—	—

(c)

Scenario	Occurrence day tJ	Jellyfish abundance $AJ (t=tJ)$ (10^{-2} ind. m^{-3})	Bell diameter $BD (t=tJ)$ (mm)	Mean daily growth rate from 5.6 to 40 mm SL ($mm d^{-1}$)					
				Year 2005					
				5E		5M		5L	
0	—	—	—	1.27 (± 0.02)	—	1.19 (± 0.02)	—	1.23 (± 0.02)	—
1	20	1	50	1.26 (± 0.02)	—	1.17 (± 0.02)	—	1.21 (± 0.02)	—
2	20	5	50	1.23 (± 0.00)	—	1.12 (± 0.02)	—	1.11 (± 0.02)	—
3	20	10	50	1.18 (± 0.01)	—	1.04 (± 0.02)	—	0.95 (± 0.01)	—
4	20	50	50	—	—	—	—	—	—
5	20	100	50	—	—	—	—	—	—
6	25	1	50	1.26 (± 0.02)	—	1.18 (± 0.02)	—	1.21 (± 0.02)	—
7	25	5	50	1.23 (± 0.01)	—	1.13 (± 0.02)	—	1.13 (± 0.02)	—
8	25	10	50	1.20 (± 0.02)	—	1.07 (± 0.02)	—	1.02 (± 0.02)	—
9	25	50	50	—	—	—	—	—	—
10	25	100	50	—	—	—	—	—	—
11	30	1	50	1.26 (± 0.02)	—	1.18 (± 0.02)	—	1.21 (± 0.02)	—
12	30	5	50	1.25 (± 0.02)	—	1.14 (± 0.03)	—	1.16 (± 0.02)	—
13	30	10	50	1.23 (± 0.01)	—	1.09 (± 0.02)	—	1.06 (± 0.02)	—
14	30	50	50	0.96 (± 0.02)	—	—	—	—	—
15	30	100	50	—	—	—	—	—	—
16	20	1	100	1.20 (± 0.02)	—	1.09 (± 0.02)	—	1.06 (± 0.02)	—
17	20	5	100	0.84 (± 0.00)	—	—	—	—	—
18	20	10	100	—	—	—	—	—	—
19	20	50	100	—	—	—	—	—	—
20	20	100	100	—	—	—	—	—	—
21	25	1	100	1.23 (± 0.01)	—	1.11 (± 0.02)	—	1.10 (± 0.02)	—
22	25	5	100	0.94 (± 0.02)	—	—	—	—	—
23	25	10	100	—	—	—	—	—	—

Table 4. Continued.

(c)

Scenario	Occurrence day tJ	Jellyfish abundance $AJ (t=tJ)$ (10^{-2} ind. m^{-3})	Bell diameter $BD (t=tJ)$ (mm)	Mean daily growth rate from 5.6 to 40 mm SL ($mm d^{-1}$)					
				Year 2005					
				5E		5M		5L	
24	25	50	100	—	—	—	—	—	—
25	25	100	100	—	—	—	—	—	—
26	30	1	100	1.23	(± 0.01)	1.13	(± 0.02)	1.12	(± 0.02)
27	30	5	100	1.11	(± 0.01)	0.82	(± 0.00)	—	—
28	30	10	100	—	—	—	—	—	—
29	30	50	100	—	—	—	—	—	—
30	30	100	100	—	—	—	—	—	—

“—” indicates that all fish larvae died during the simulation scenario, and mean daily growth rate was not calculated.

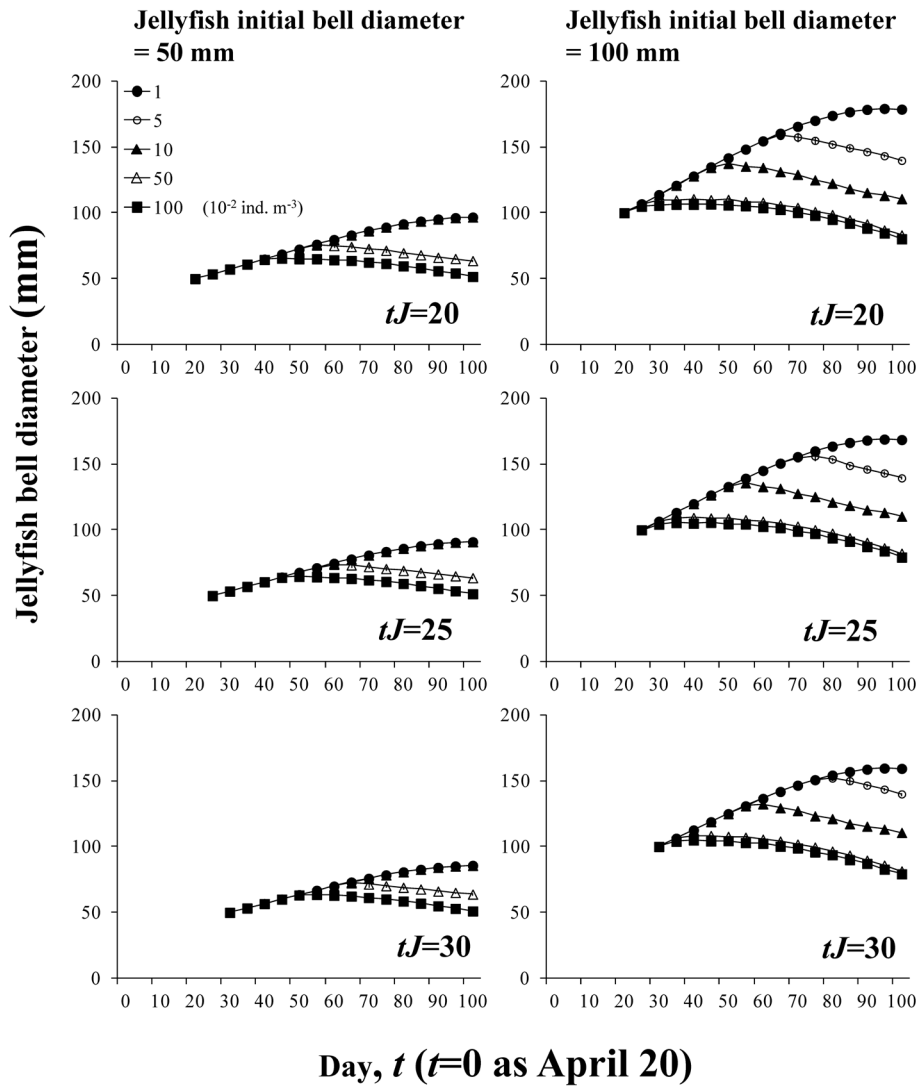


Figure 8. Simulation of jellyfish bell diameter at different jellyfish abundances on t =jellyfish occurrence day ($tJ=20$, 25, and 30). Right and left panels show 50- and 100-mm initial bell diameter jellyfish, respectively.

Table 5. Predicted mean daily growth rates ($\text{mm d}^{-1} \pm \text{SD}$) from tJ to 100 d in jellyfish.

Scenario	Occurrence day tJ (10^{-2} ind. m^{-3}) (mm)	Jellyfish abundance AJ ($t=tJ$)	Bell diameter BD ($t=tJ$)	Mean growth rate from $t=tJ$ to $t=100$ (mm d^{-1})				
				Year				
				2001	2002	2003	2004	2005
1	20	1	50	0.58 (± 0.001)	0.58 (± 0.001)	0.58 (± 0.00)	0.58 (± 0.00)	0.58 (± 0.00)
2	20	5	50	0.58 (± 0.001)	0.58 (± 0.001)	0.58 (± 0.00)	0.58 (± 0.00)	0.58 (± 0.00)
3	20	10	50	0.58 (± 0.001)	0.58 (± 0.001)	0.58 (± 0.00)	0.58 (± 0.00)	0.58 (± 0.00)
4	20	50	50	0.18 (± 0.007)	0.17 (± 0.007)	0.17 (± 0.01)	0.18 (± 0.01)	0.17 (± 0.01)
5	20	100	50	0.03 (± 0.000)	0.02 (± 0.004)	0.02 (± 0.01)	0.02 (± 0.00)	0.02 (± 0.00)
6	25	1	50	0.55 (± 0.001)	0.55 (± 0.001)	0.55 (± 0.00)	0.55 (± 0.00)	0.55 (± 0.00)
7	25	5	50	0.55 (± 0.001)	0.55 (± 0.001)	0.55 (± 0.00)	0.55 (± 0.00)	0.55 (± 0.00)
8	25	10	50	0.55 (± 0.001)	0.55 (± 0.001)	0.55 (± 0.00)	0.55 (± 0.00)	0.55 (± 0.00)
9	25	50	50	0.19 (± 0.001)	0.18 (± 0.006)	0.17 (± 0.00)	0.19 (± 0.01)	0.18 (± 0.01)
10	25	100	50	0.03 (± 0.000)	0.02 (± 0.002)	0.02 (± 0.01)	0.02 (± 0.01)	0.01 (± 0.01)
11	30	1	50	0.51 (± 0.001)	0.51 (± 0.001)	0.51 (± 0.00)	0.51 (± 0.00)	0.51 (± 0.00)
12	30	5	50	0.51 (± 0.001)	0.51 (± 0.001)	0.51 (± 0.00)	0.51 (± 0.00)	0.51 (± 0.00)
13	30	10	50	0.51 (± 0.001)	0.51 (± 0.001)	0.51 (± 0.00)	0.51 (± 0.00)	0.51 (± 0.00)
14	30	50	50	0.21 (± 0.000)	0.19 (± 0.001)	0.19 (± 0.00)	0.21 (± 0.01)	0.19 (± 0.00)
15	30	100	50	0.02 (± 0.005)	0.02 (± 0.004)	0.00 (± 0.00)	0.03 (± 0.01)	0.01 (± 0.01)
16	20	1	100	0.98 (± 0.002)	0.98 (± 0.002)	0.98 (± 0.00)	0.98 (± 0.00)	0.98 (± 0.00)
17	20	5	100	0.51 (± 0.001)	0.49 (± 0.019)	0.49 (± 0.02)	0.50 (± 0.02)	0.50 (± 0.02)
18	20	10	100	0.15 (± 0.006)	0.13 (± 0.012)	0.13 (± 0.02)	0.13 (± 0.01)	0.12 (± 0.00)
19	20	50	100	-0.20 (± 0.001)	-0.22 (± 0.001)	-0.22 (± 0.00)	-0.22 (± 0.00)	-0.20 (± 0.00)
20	20	100	100	-0.24 (± 0.001)	-0.26 (± 0.001)	-0.24 (± 0.00)	-0.26 (± 0.00)	-0.24 (± 0.00)
21	25	1	100	0.91 (± 0.002)	0.91 (± 0.002)	0.91 (± 0.00)	0.91 (± 0.00)	0.91 (± 0.00)
22	25	5	100	0.55 (± 0.007)	0.51 (± 0.009)	0.52 (± 0.01)	0.52 (± 0.01)	0.53 (± 0.02)
23	25	10	100	0.14 (± 0.015)	0.14 (± 0.008)	0.14 (± 0.01)	0.14 (± 0.01)	0.14 (± 0.00)
24	25	50	100	-0.23 (± 0.001)	-0.23 (± 0.001)	-0.23 (± 0.00)	-0.26 (± 0.00)	-0.23 (± 0.00)
25	25	100	100	-0.28 (± 0.001)	-0.28 (± 0.001)	-0.28 (± 0.00)	-0.27 (± 0.00)	-0.28 (± 0.00)
26	30	1	100	0.85 (± 0.002)	0.85 (± 0.002)	0.85 (± 0.00)	0.85 (± 0.00)	0.85 (± 0.00)
27	30	5	100	0.60 (± 0.020)	0.57 (± 0.008)	0.58 (± 0.02)	0.55 (± 0.02)	0.56 (± 0.00)
28	30	10	100	0.16 (± 0.018)	0.14 (± 0.018)	0.15 (± 0.01)	0.16 (± 0.00)	0.15 (± 0.00)
29	30	50	100	-0.25 (± 0.001)	-0.27 (± 0.007)	-0.27 (± 0.00)	-0.27 (± 0.00)	-0.27 (± 0.00)
30	30	100	100	-0.29 (± 0.001)	-0.29 (± 0.001)	-0.29 (± 0.00)	-0.32 (± 0.00)	-0.29 (± 0.00)

燧灘におけるミズクラゲの分布密度, 傘径

ミズクラゲは2007年4, 6月2008年8月に採集された (Fig. 9). 各採集時における平均分布密度 (\pm 標準偏差) と平均傘径 (\pm 標準偏差) はそれぞれ2007年4月で 100 m^3 当たり 0.09 ± 0.35 個体, $30.0 \pm 0.0 \text{ mm}$, 2007年6月で 100 m^3 当たり 8.64 ± 28.05 個体, $72.0 \pm 4.3 \text{ mm}$, 2008年8月で 100 m^3 当たり 0.22 ± 0.58 個体, $122.6 \pm 46.0 \text{ mm}$ であった.

考 察

本報の結果は, ミズクラゲが大発生した場合, 餌をめぐる競合によりカタクチイワシの初期成長や初期生残を通じ, 加入量変動に少なからず影響を与えることを示している. すなわち, 燧灘における春発生のカタクチイワシ仔魚はミズクラゲが大発生した場合, 餌不足により生残できない可能性が示された. 一方で, ミズクラゲ自身の食べ尽くしによって餌不足が引き起こされても飢餓耐性がカタクチイワシ

シよりも強いミズクラゲは, 飢餓により死亡しないことが示された. Ishii and Båmstedt (1998) は, ノルウェイのベルゲン南部 Vågsbøpollen においてミズクラゲの成長の停滞が観測されたことを示し, この時のミズクラゲの分布密度が 100 m^3 当たり 400–1200 個体であり, 餌不足による成長の停滞であることを飼育実験と組み合わせて示している. Ishii and Båmstedt (1998) の結果は, ミズクラゲの大発生は, 自らの成長を制限する結果となり, 長期間, 同一サイズのミズクラゲが高密度で分布し続ける状態になる本報の結果と一致している. 上 (2005) は, 餌の競合だけでなくミズクラゲによる魚卵, 仔魚の捕食も考慮し, いったんクラゲ類が増加すると魚類の資源回復が困難になると指摘している. 本報の結果は, ミズクラゲによるカタクチイワシ卵, 仔魚の捕食がなくても餌の競合の影響だけで, ミズクラゲに占拠された海は起こりうることを示されているが, ミズクラゲによる卵, 仔魚の捕食の影響も加われば, カタ

クチイワシの生残率の低下がさらに進むことになり、資源回復がより困難になると推察される。

瀬戸内海の広島湾においてミズクラゲの分布密度は、1993年以降増加傾向が見られており（上・上田，2004）、2005年には燧灘の約56倍の分布密度であった（Shoji et al., 2009）。1990–1992年の東京湾の分布密度の最大値は100 m³当たり160個体（Toyokawa et al., 2000）、三河湾での分布密度の範囲は100 m³当たり11–1560個体（Aoki et al., 2012）、一方、燧灘における2000年代後半の分布密度は、平均傘径72 mmで100 m³当たり10個体であり、燧灘のミズクラゲの分布密度はこれらの海域と比較して低かった。本報の結果では、傘径50 mm以上の分布密度が100 m³当たり10–50

個体の時に、傘径100 mm以上の分布密度が100 m³当たり10個体以上の時に、ミズクラゲとの餌の競合によりカタクチイワシの仔稚魚の生残が大きく低下し、カタクチイワシ漁業への影響が顕著になると予測されている。ミズクラゲの出現日 (tJ) を20, 25, 30とし、平均傘径72 mmのミズクラゲが、100 m³当たり10個体の分布密度で出現するとして、再度本報のシミュレーションを試行した2001–2005年における5月上、中、下旬のカタクチイワシコホートの40 mmまでの平均生残率 (AS_{440y}) をTable 6に示す。年ごとの気象条件、餌環境の違いにより異なるが、ミズクラゲが出現しない場合の生残率 (AS_{440y0}) と比較し (Table 3)、2001年は10–58%、2002年は19–84%、2003年は16–62%、2004年は51–100%、2005年は52–84%の低下が予測される。2000年代後半において、ミズクラゲとの餌の競合によりカタクチイワシの仔稚魚の生残が低下しはじめていた可能性がある。

近年、燧灘において、漁期前のカタクチイワシ卵・仔魚分布量が多いにもかかわらず、カタクチイワシの不漁年が続いており、カタクチイワシの餌生物の分布量の低下がその一因として指摘されている（<http://www.pref.kagawa.jp/suisanshiken/top.htm>, 2015年6月27日）。ミズクラゲが餌生物の分布量の低下の一因か否かについては定かではないが、燧灘ではミズクラゲの駆除を実施するほどミズクラゲが多い海域もある（<http://www.komei.or.jp/km/joyhiroso/policy/走島シラス不漁対策について>, 2015年9月20日）。燧灘におけるカタクチイワシの加入量予測には、カタクチイワシの卵・仔魚分布量、カイアシ類の分布量に加えて、ミズクラゲの分布量の把握が必須となってきているのかもしれない。また、地球温暖化による年間最低水温の上昇によって、ミズクラゲの出現期間の長期化、増加の可能性が懸念されているが（上・上田，2004）、冬季の水温上昇に続く、春～夏季の水温上昇の可能性もある。このような状況下でのミズクラゲの大発生とカタクチイワシの成長と生残の関係も検討する必要がある、本報で示した我々の計算方式はその一助となるであろう。

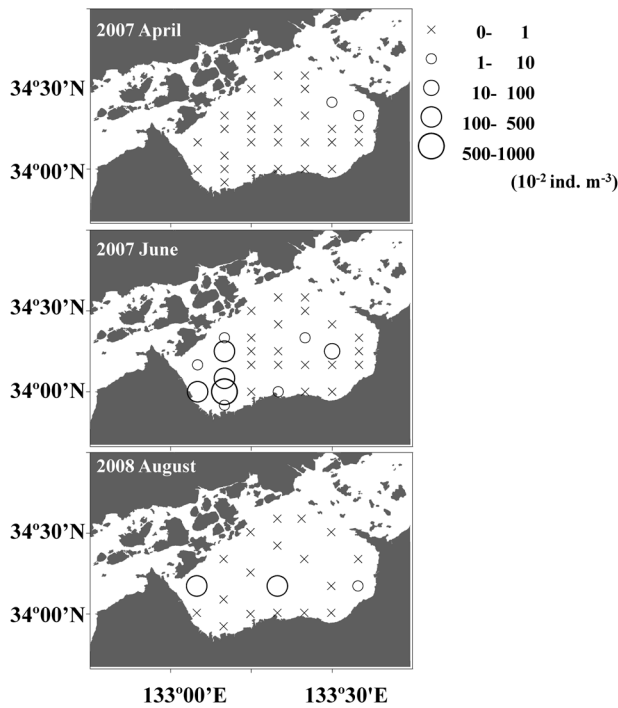


Figure 9. Horizontal distribution of jellyfish during April and June 2007 and during August 2008 in central Seto Inland Sea, Japan. White circles indicate jellyfish medusa density (10^{-2} ind·m⁻³).

Table 6. Predicted mean survival rates (%) for standard lengths (SL) from 5.6 to 40 mm in the May anchovy cohort.

Scenario	Occurrence day tJ	Jellyfish abundance $AJ (t=tJ)$ (10^{-2} ind·m ⁻³)	Bell diameter $BD (t=tJ)$ (mm)	Survival rate (%)				
				Year				
				2001	2002	2003	2004	2005
31	20	10	72	26.2	8.3	20.5	0.0	7.5
32	25	10	72	49.8	21.6	38.4	7.0	8.5
33	30	10	72	56.6	42.9	45.3	17.7	22.8

謝 辞

国立研究開発法人水産研究・教育機構 瀬戸内海区水産研究所所属船「しらふじ丸」の船長以下乗組員各位には海上作業の支援を、同研究所生産環境部沿岸資源グループの吉田晴美氏、植田珠美氏、中野芳恵氏には、分析の補助をしていただいた。以上の各位にはここに記して謝意を表す。なお、本研究は水産庁委託事業“漁場生産力変動評価・予測調査”および農林水産技術会議プロジェクト“環境変動に伴う海洋生物大発生の予測・制御技術の開発「クラゲ類の大発生予測・制御技術の開発」”の一環として行われた。

引用文献

Aoki, K., S. Yamada, M. Toyokawa, A. Yasuda and T. Kikuchi (2012) Horizontal distribution and growth of jellyfish, *Aurelia aurita* (Linnaeus 1758) *sesu lato*, in Mikawa Bay, Japan. *Coas. Mar. Sci.*, **35**, 103–111.

Arai, M. N. (2001) Pelagic coelenterates and eutrophication: A review. *Hydrobiologia*, **451**, 69–87.

Bailey, K. M. and R. S. Batty (1983) A laboratory study of predation by *Aurelia aurita* on larval herring (*Clupea harengus*): Experimental observations compared with model predictions. *Mar Biol.*, **72**, 295–301.

Bailey, K. M. and E. D. Houde (1989) Predation on eggs and larvae of marine fishes and recruitment problem. *Adv. Mar. Biol.*, **25**, 1–83.

Baird, D. and R. E. Ulanowicz (1989) Seasonal dynamics of the Chesapeake Bay ecosystem. *Ecol. Monogr.*, **59**, 329–364.

Behrends, G. and G. Schneider (1995) Impact of *Aurelia aurita* medusae (Cnidaria, Scyphozoa) on the standing stock and community composition of mesozooplankton in the Kiel Bight (western Baltic Sea). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **127**, 39–45.

Brodeur, R. D., C. E. Mills, J. E. Overland, G. E. Walters and J. D. Schumacher (1999) Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change. *Fish. Oceanogr.*, **8**, 296–306.

Campana, S. E. (1990) How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**, 2219–2227.

Costello, J. H. and S. P. Colin (1994) Morphology, fluid motion and predation by the scyphomedusa *Aurelia aurita*. *Mar. Biol.*, **121**, 327–334.

Cox, S. P., T. E. Essington, J. F. Kitchell, S. J. D. Martell, C. J. Walters, C. Boggs and I. Kaplan (2002) Reconstructing ecosystem dynamics in the central Pacific Ocean, 1952–1998. II. A preliminary assessment of the trophic impacts of fishing and effects on tuna dynamics. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, **59**, 1736–1747.

Deason, G. E. and T. J. Smayda (1982) Ctenophore-zooplankton-phytoplankton interactions in Narragansett Bay, Rhode Island, USA, during 1972–1977. *J. Plankton Res.*, **4**, 203–217.

Fu, Z., M. Shibata, R. Makabe, H. Ikeda and S. Uye (2014) Body size reduction under starvation, and the point of no return, in ephyrae of the moon jellyfish *Aurelia aurita*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **510**, 255–263.

Fukuhara, O. (1983) Development and growth of laboratory reared *Engraulis japonica* (Houttuyn) larvae. *J. Fish. Biol.*, **23**, 641–652.

Gerritsen, J. and J. R. Strickler (1977) Encounter probabilities and community structure in zooplankton: A mathematical model. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **34**, 73–82.

Ishii, H. and U. Båmstedt (1998) Food regulation of growth and maturation in a natural population of *Aurelia aurita* (L.). *J. Plankton Res.*,

20, 805–816.

木下淳司・広海十朗 (2005) 相模湾におけるクラゲ類の出現と漁業への影響. 日本プランクトン学会報, **52**, 20–27.

Kinoshita, J., J. Hiromi and Y. Yamada (2006) Abundance and biomass of Scyphomedusae, *Aurelia aurita* and *Chrysaora melanaster*, and Ctenophora, *Bolinopsis mikado*, with estimates of their feeding impact on zooplankton in Tokyo Bay, Japan. *J. Oceanogr.*, **62**, 607–615.

Kono, N., Y. Tsukamoto and H. Zenitani (2003) RNA : DNA ratio for diagnosis of the nutritional condition of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* larvae during the first-feeding stage. *Fish. Sci.*, **69**, 1096–1102.

Lindahl, O. and L. Hernroth (1983) Phyto-zooplankton community in coastal waters of western Sweden—An ecosystem off balance? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10**, 119–126.

Matsakis, S. and R. J. Conover (1991) Abundance and feeding of medusae and their potential impact as predators on other zooplankton in Bedford Basin (Nova Scotia, Canada) during spring. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **48**, 1419–1430.

McHenry, M. J. and J. Jed (2003) The ontogenetic scaling of hydrodynamics and swimming performance in jellyfish (*Aurelia aurita*). *J. Exp. Biol.*, **206**, 4125–4137.

Mills, C. E. (2001) Jellyfish blooms: Are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? *Hydrobiologia*, **451**, 55–68.

Möller, H. (1980) Population dynamics of *Aurelia aurita* medusae in Kiel Bight, Germany (FRG). *Mar. Biol.*, **60**, 123–128.

Möller, H. (1984) Reduction of larval herring population by jellyfish predator. *Science*, **224**, 621–622.

Olesen, N. J. (1995) Clearance potential of jellyfish *Aurelia aurita*, and predation impact on zooplankton in a shallow cove. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **124**, 63–72.

Pauly, D., W. Graham, S. Libralato, L. Morissette and M. L. D. Palomares (2009) Jellyfish in ecosystems, online databases and ecosystem models. *Hydrobiologia*, **616**, 67–85.

Purcell, J. E. (1985) Predation and fish eggs and larvae by pelagic cnidarians and ctenophores. *Bull. Mar. Sci.*, **37**, 739–755.

Purcell, J. E. (1989) Predation on fish larvae and eggs by the hydromedusa *Aequorea victoria* at herring spawning ground in British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **46**, 1415–1427.

Purcell, J. E. (1992) Effects of predation by the scyphomedusan *Chrysaora quinquecirrha* on zooplankton populations in Chesapeake Bay, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **87**, 65–76.

Purcell, J. E. and J. J. Grover (1990) Predation and food limitation as causes of mortality in larval herring at a spawning ground in British Columbia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **59**, 55–61.

Purcell, J. E. and M. V. Sturdevant (2001) Prey selection and dietary overlap among zooplanktivorous jellyfish and juvenile fishes in Prince William Sound, Alaska. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **210**, 67–83.

Shoji, J. (2000) Early survival strategies of Japanese Spanish mackerel (*Scomberomorus niphonius*) in the Seto Inland Sea. PhD Dissertation, Kyoto University, Kyoto.

Shoji, J., K. Mizuno, M. Yamamoto, T. W. Miller, H. Hamaoka and K. Omori (2009) Spatial distribution and dietary overlap between Japanese anchovy *Engraulis japonicus* and moon jellyfish *Aurelia aurita* in the Seto Inland Sea, Japan. *Scientia Marina*, **73S1**, 191–198.

田中昌一 (1960) 水産生物の Population Dynamics と漁業資源管理. 東海水研報, **28**, 1–200.

豊川雅哉 (1995) 東京湾におけるクラゲ類の生態学的研究. 博士論文, 東京大学.

Toyokawa, M., T. Furota and M. Terazaki (2000) Life history and seasonal abundance of *Aurelia aurita* medusa in Tokyo Bay, Japan. *Plankton Biol. Ecol.*, **47**, 48–58.

- Uye, S. (1982) Length-weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, **38**, 149–158.
- 上 真一 (2005) 近年の東アジア沿岸域におけるクラゲ類の大量出現：その原因と結果. *沿岸海洋研究*, **1**, 13–179.
- Uye, S. and H. Shimauchi (2005) Population biomass, feeding, respiration and growth rates, and carbon budget of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in the Inland Sea of Japan. *Mar. J. Plankton Res.*, **27**, 237–248.
- 上 真一・上田有香 (2004) 瀬戸内海におけるクラゲ類の出現動向と漁業被害の実態. *水産海洋研究*, **68**, 9–19.
- Watanabe, Y. and T. Kuroki (1997) Asymptotic growth trajectories of larval sardine *Sardinops melanostictus* in the coastal waters off western Japan. *Mar. Biol.*, **127**, 369–378.
- Walters, C. V., V. Christensen, S. J. Martell and J. F. Kitchell (2005) Possible ecosystem impacts of applying MSY policies from single-species assessment. *ICES J. Mar. Sci.*, **62**, 558–568.
- Xian, W., B. Kang and R. Liu (2005) Jellyfish blooms in the Yangtze estuary. *Science*, **307**, 41.
- Yamamoto, J., M. Hirose, T. Ohtani, K. Sugimoto, K. Hirase, N. Shimamoto, T. Shimura, N. Honda, Y. Fujimori and T. Mukai (2008) Transportation of organic matter to the sea floor by carrion falls of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* in the Sea of Japan. *Mar. Biol.*, **153**, 311–317.
- 安田 徹 (2003) 「海のUFOクラゲ—発生・生態・対策」. 恒星社厚生閣, 東京, 206 pp.
- Zaitsev, Y. P. (1992) Recent changes in the trophic structure of the Black Sea. *Fish. Oceanogr.*, **1**, 180–189.
- Zenitani, H., N. Kono, Y. Tsukamoto and R. Masuda (2009) Effects of temperature, food availability, and body size on daily growth rate of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* larvae in Hiuchi-nada. *Fish. Sci.*, **75**, 1177–1188.
- Zenitani, H., N. Kono and Y. Tsukamoto (2011) Simulation of copepod biomass by a prey-predator model in Hiuchi-nada, central part of the Seto Inland Sea: Does copepod biomass affect the recruitment to the shirasu (larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus*) fishery? *Fish. Sci.*, **77**, 455–466.
- Zenitani, H. and N. Kono (2012) Daily growth rate model of Japanese anchovy larvae *Engraulis japonicus* in Hiuchi-nada Sea, central Seto Inland Sea. *Fish. Sci.*, **78**, 1001–1011.
- 銭谷 弘・河野悌昌・亘 真吾・塚本洋一 (2013) 瀬戸内海燧灘におけるクラゲ・クシクラゲ類, 浮魚類の栄養段階：炭素・窒素安定同位体比による評価. *水産海洋研究*, **77**, 68–82.