

## VPRIIを用いた親潮域および黒潮・親潮移行域中表層におけるクラゲ類、クシクラゲ類の現存量および鉛直分布特性

市川忠史<sup>†1</sup>, 瀬川恭平<sup>2</sup>, 寺崎 誠<sup>3</sup>

### Estimation of Cnidaria and Ctenophora biomass and vertical distribution using the Video Plankton Recorder II (VPRII) in the meso- and epipelagic layers of the Oyashio and Transition zone off eastern Japan

Tadafumi ICHIKAWA<sup>†1</sup>, Kyohei SEGAWA<sup>2</sup> and Makoto TERAZAKI<sup>3</sup>

To reveal the accurate biomass and detailed vertical distribution of Cnidaria and Ctenophora, new Video Plankton Recorder (VPRII) and plankton net were towed while obtaining environmental (CTD) data from 25 to 500 m depth during July 2003 and June to July 2004 at 5 stations in the Oyashio and Transition zone off the Joban, Sanriku and Eastern Hokkaido coast, Japan. The vertical distributions of Hydromedusa and Ctenophora biomass in every 10 m depth obtained from the VPRII images were intermittent. The biomass peaks of Hydromedusa in the vertical distribution were found in the North Pacific Intermediate Water (NPIW). While the peaks of Ctenophora were both in the surface layer and NPIW, and the surface peak seems to have been associated with their food source because it was located directly below the surface fluorescence peak. To supplement the underestimation of larger size organisms by VPRII measurement, we used the <10 mm sized Hydromedusa and Ctenophora from VPRII, whereas the >10 mm Hydromedusa and Ctenophora and whole size Siphonophora was used from the plankton net data. Cnidaria and Ctenophora biomass estimated from VPRII images and plankton net samples averaged over 25 to 500 m were from 0.021 to 0.063 mgC m<sup>-3</sup> in the Oyashio and Transition zone, and these biomasses were 14 times higher (0.3 to 260, SD=44, n=40) than only using the plankton net samples. The ratio of Cnidaria and Ctenophora to Copepoda biomass was only from 0.2 to 0.7%. However, it seems that the biomass of Cnidaria and Ctenophora was higher than in our estimation by either depth or location due to the intermittent distribution and underestimation of larger Ctenophora biomass in our methods.

**Key words:** VPR, Cnidaria and Ctenophora, biomass, vertical distribution, Oyashio and Transition zone

#### はじめに

大西洋においては気候変動と関係したクラゲ類の増加 (Lynam *et al.*, 2004; 2005)が報告され、クラゲ類、クシクラゲ類の生態系へのさまざまな影響の可能性が指摘されている (Schneider and Behrends, 1998; Oguz *et al.*, 2001; Purcell and

Arai, 2001; Sommer *et al.*, 2002). クラゲ類、クシクラゲ類の影響を評価するためには現存量や分布を正確に把握することが不可欠である。しかし、小型で脆弱なゼラチン質プランクトンは採集時に壊れやすく (Harbison *et al.*, 1978; Falkenhaus, 1996; Warren *et al.*, 2001), また採集後の固定により収縮・溶解するため現存量把握が難しく (Nishikawa and Terazaki, 1996; Kasuya *et al.*, 2000; Postel *et al.*, 2000; Thibault-Botha and Bowen, 2004), ゼラチン質プランクトンの現存量や生態系における役割は過小評価の可能性が高いことが指摘されている (Remsen *et al.*, 2004).

Video Plankton Recorder (VPR)は、数10 μmから数10 mmのプランクトンと環境データを同時に得るために開発された (Davis *et al.*, 1992)。著者らは、親潮域と黒潮・親潮移行域の25-500 m層において、VPRの改良型であるVPRII (Davis *et al.*, 2004; 2005)で記録された画像と多段開閉式

2006年4月20日受付, 2006年8月22日受理

<sup>1</sup> 水産総合研センター中央水産研究所

National Research Institute of Fisheries Science, Fuku-ura, Kanazawa-ku, Yokohama 236-8648, Japan

<sup>2</sup> 水産総合研センター遠洋水産研究所

National Research Institute of Far Seas Fisheries, Fuku-ura, Kanazawa-ku, Yokohama 236-8648, Japan

<sup>3</sup> 東京大学海洋研究所

Ocean Research Institute, University of Tokyo, Minamidai, Nakano-ku, Tokyo 164-8639, Japan

<sup>†</sup> wamusi@affrc.go.jp

ネットのMOCNESS-1 (Weibe *et al.*, 1985)による採集結果とを比較した (市川ほか, 2006). その結果, カイアシ類の個体数密度はVPRIIとプランクトンネットで差がなかったが, これに対してクラゲ類はVPRIIが2~5倍多く, クシクラゲ類もVPRIIでは多く記録されたことを示した. これは, VPRではプランクトンを画像として記録するため, 従来のプランクトンネット採集時に問題となる物理的破損や固定による溶解, 収縮・変形などに影響されず, 個体数密度を正確に把握できたためと考えられた.

黒潮・親潮移行域から親潮域は生物生産が高く, 水産重要魚種の索餌海域として重要な海域である. また, 大型カイアシ類による炭素の鉛直輸送(Kobari *et al.*, 2003)や北太平洋中層水(North Pacific Intermediate Water, NPIW)を通じた人為起源の炭素の輸送の場(Tsunogai *et al.*, 1993; Ono *et al.*, 2000)としての重要性が示唆されている. VPRを導入することにより, カイアシ類など甲殻類プランクトンや仔稚魚の重要な捕食者であり(Purcell, 1991), 同時に餌をめぐる競合者(Mills, 1995; Shiganova and Bulgakova, 2000)でもあるクラゲ類, クシクラゲ類の現存量を正確に見積もり, 生態系における役割を再評価できるものと考えられる.

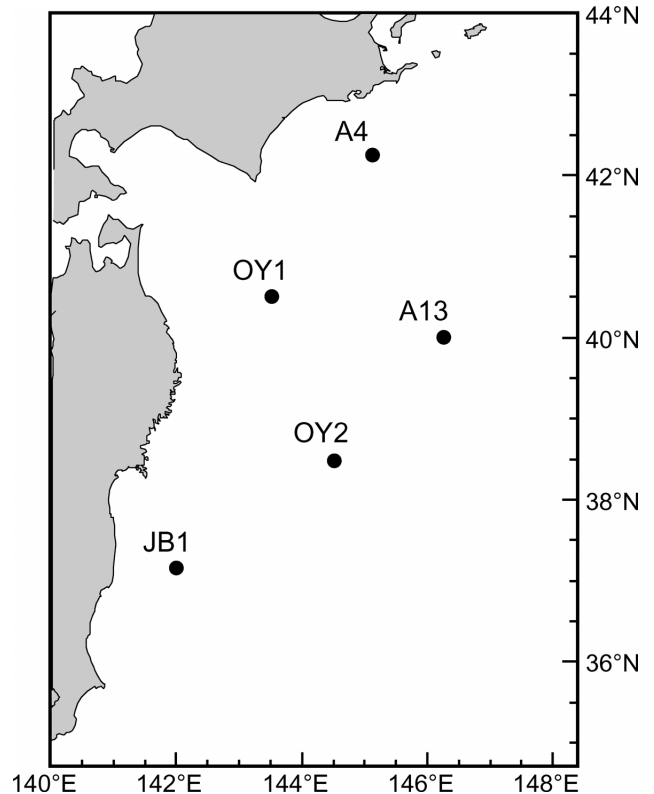
本研究では, VPRIIを用いて, 従来のプランクトンネット採集では過小評価されてきたクラゲ類, クシクラゲ類の現存量の正確な見積もりを試みるとともに, 親潮域および黒潮・親潮移行域の表層から中層に分布するクラゲ類, クシクラゲ類の鉛直分布の特徴を明らかにし, 動物プランクトンの中で優占するカイアシ類群集への影響について考察した.

## 方法

### 観測海域および観測方法

三陸沖~釧路沖の親潮域および黒潮・親潮移行域に設定した測点(Fig. 1)で, 2003年7月および2004年6~7月に水産総合研究センター遠洋水産研究所調査船「俊鷹丸」を用

いて, 昼間(8:00~16:00)にVPRII (Davis *et al.*, 2004; 2005)による観測とプランクトンネットによる採集を行った(Table 1). VPRIIはCTD (Falmouth Scientific Inc. MCTD), 蛍光光度計(Seapoint Sensors Inc. SCF)および濁度計(Seapoint Sensors Inc. Turbidity Meter)の各環境センサーとともに曳航体



**Figure 1.** Location of the sampling stations in the Oyashio and Transition Zone off the Joban, Sanriku and Eastern Hokkaido coast, Japan. Stations OY1, OY2 and JB1 were observed during July 2003 and stations A4 and A13 were observed in June and July 2004.

**Table 1.** Sampling date, cast name, time, locations and maximum attained depth of VPRII and plankton net for each station. MOC: MOCNESS-1. NOR: Norpac net.

St.	Date	Cast Name	Start time	End time	Location	Attained depth (m)
OY1	July 21, 2003	VPR 7	8:30	11:06	40–30°N 143–30°E	508
	July 21, 2003	NOR	12:42	15:14	40–30°N 143–30°E	500
OY2	July 23, 2003	VPR13	9:42	11:31	38–30°N 144–30°E	506
	July 23, 2003	MOC	12:31	13:51	38–30°N 144–30°E	500
JB1	July 25, 2003	VPR18	9:37	11:26	37–10°N 142–00°E	504
	July 25, 2003	MOC	12:31	13:51	37–10°N 142–00°E	500
A4	July 1, 2004	VPR20	8:42	11:14	42–15°N 145–08°E	500
	June 30, 2004	NOR	12:13	14:14	42–15°N 145–08°E	500
A13	June 29, 2004	VPR14	9:48	11:11	40–00°N 146–15°E	502
	June 28, 2004	NOR	12:12	14:13	40–00°N 146–15°E	500

(V-Fin Type 129, YSI Inc.)に搭載し、深度500 mから25 mまで2 ktで曳航した。VPRIIで取得された画像は環境センサーのデータと共に光アーモードケーブルを通して船上でリアルタイムに記録した(市川ほか, 2006)。VPRIIに搭載されたカメラは1024×1024 pixelの白黒CCDカメラで、カメラ視野は幅43×高さ44 mmにセットした(解像度約0.04 mm pixel<sup>-1</sup>)。また、観測中は調査船に設置された超音波式多層流向流速計(Teledyne RD Instruments Inc. OS38PA)で海流変化を記録した。

VPRIIによる観測の直前または直後に、同一測点においてプランクトンネットによる採集を行った(Table 1)。プランクトンネットは、MOCNESS-1(開口部1 m<sup>2</sup>, 網目幅0.35 mm; Weibe *et al.*, 1985)およびノルパックネット開口部をメッセンジャーを用いて所定深度で閉鎖できる閉鎖式ノルパックネット(口径0.45 m, 網目幅0.35 mm)を使用し、それぞれ25–100, 100–200, 200–250, 250–300, 300–350, 350–400, 400–450, 450–500 mの8層を曳網した。なお、閉鎖式ノルパックネットにはネット底部にスキャンマー深度計(Scanmar Inc. Depth Sensor HC4)を取り付け、曳網深度をモニターした。試料は最終濃度が5%となるよう中性ホルマリンで固定した。

#### VPRIIデータの解析およびプランクトンの計測

VPRIIが記録する一定の視野体積(Image Volume)は、市川ほか(2005)に従って計算した。輝度階調の最大値が100以上の画像をデータとして使用し、この時のImage Volumeは $1.9 \times 10^{-4}$  m<sup>3</sup>となった。VPRIIの濾水量は、VPRIIが通過した時間を10 m深毎に記録データから計算し、その通過時間(秒)、平均フレームレート(24 fps)およびImage Volume(m<sup>3</sup>)を乗じた値から求めた。ただし、VPRII曳航の安全性を考慮した結果、25 m以浅では巻き上げ速度ならびに曳航速度が不定で定量性に欠けると判断されたため、25–500 m深のデータを用いた。VPRIIで記録された画像は、画像表示ソフトウェア(ThumbsPlus 4.5J, ビレッジセンター(株))で表示し、肉眼で識別しながらヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類の画像を選別した。現存量の計算に必要なヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類の大きさは、VPR II 付属ソフトウェア(Visual Plankton)を用いて自動計測した。ヒドロクラゲ類については傘直径(Bell diameter: BD)と高さ(Bell height: BH)を、クシクラゲ類については体幅(Body width: BW)と体長(Body length: BL)を自動計測結果から換算した(市川ほか, 2006)。長い触手が写ったヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類の場合、傘直径(または高さ)が過大評価され換算式から大きく外れたため、画像解析ソフトウェア(ImagePro Plus ver. 4.5, プラネトロン(株))を用いて換算に必要な部位を手動計測した。触手のみが記録された画像、傘や体の一部しか記録されていない画像は計測対象から除外した。真上または真下から記録され、傘高(体長)が分からない場合は、傘幅(体幅)と高さが等

しいと仮定して計算した。

MOCNESS-1および閉鎖式ノルパックネットで採集した試料は、採集量に応じて最大1/64まで分割し、クラゲ類およびカイアシ類の計数と計測を行った。計測は、接眼マイクローメーターを装着した光学顕微鏡下で行い、クラゲ類およびカイアシ類の長さに応じて<0.5, 0.5–1, 1–2, 2–5, 5–10, 10–20, >20 mmの7つのサイズ区分に分け、分割後の全数について計測した。ただし、クラゲ類の2 mm以下のサイズについては、破損や変形・収縮により正確な大きさが反映されていない可能性があった。

クラゲ類およびクシクラゲ類は、BD, BHおよびBW, BLから回転楕円体に近似させて体積を計算した。ただし、クラゲ類は楕円体体積の1/2とした。体積から炭素量へは、比重を1と仮定して以下の換算係数(Bailey *et al.*, 1995)を用いて換算した。

クラゲ類:  $DW = 0.045 WW$  および  $C = 0.015 DW$

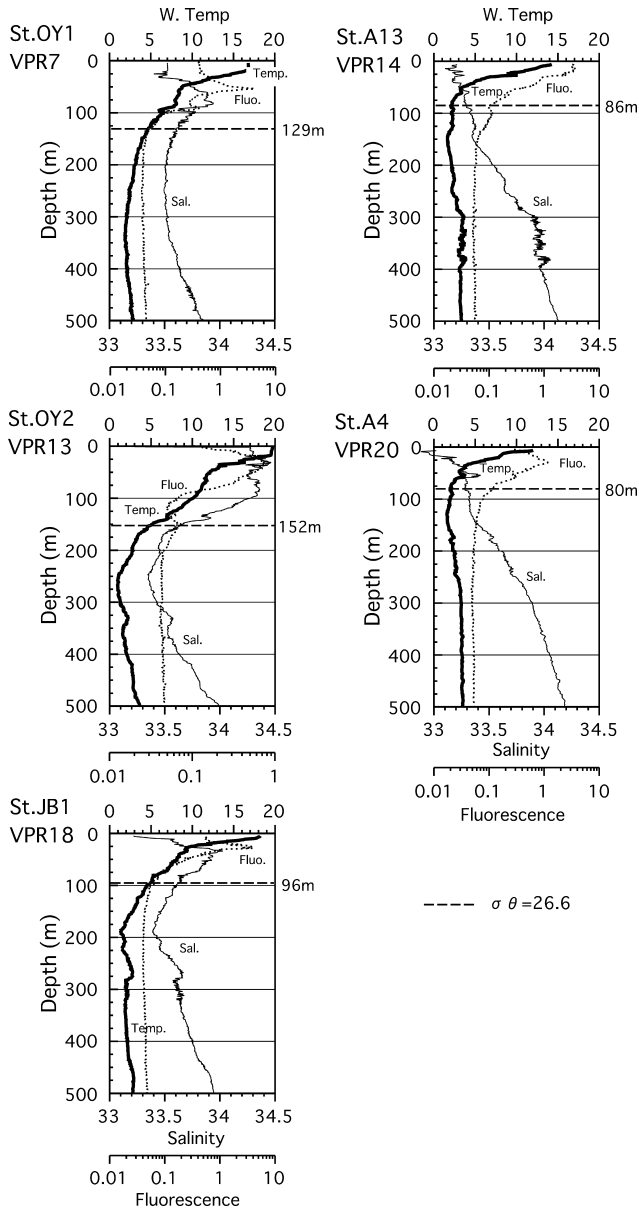
クシクラゲ類:  $DW = 0.038 WW$  および  $C = 0.004 DW$

ただし、DW: 乾重量, WW: 湿重量, C: 炭素量である。プランクトンネットで採集されたカイアシ類は、Kobari *et al.* (2003)を用いて炭素量に換算した。クラゲ類の日間餌料要求量とカイアシ類の日間生産速度はIkeda (1985)から呼吸速度を計算し、呼吸効率を0.7と仮定して見積もった。

## 結 果

### 海況

2003年に観測したSt. OY1, St. OY2およびSt. JB1, 2004年に観測したSt. A4, St. A13の100 m深における水温は、それぞれ7.6, 10.0, 4.5, 1.8, 1.9°Cで、100 m深の水温を用いた川合(1972)の基準に従ってSt. OY1, St. OY2は黒潮・親潮移行域、それ以外は親潮域の測点と判断された(Fig. 2)。2003年の測点はいずれも50–70 m以浅に季節躍層が発達していた。蛍光光度計による計測結果では、St. OY1, St. OY2, St. JB1でそれぞれ56, 36, 25 mに極大値が認められた。また、200–300 m深で塩分極小が認められた。北太平洋中層水(North Pacific Intermediate Water, NPIW)を塩分極小層を含む $\sigma_{\theta} = 26.6$ 以深と定義(Yasuda, 1997)した場合、St. OY1, St. OY2, St. JB1で $\sigma_{\theta} = 26.6$ となった深度は、それぞれ129, 152, 96 mであった(Fig. 2)。2004年の測点でも50 m以浅に季節躍層が発達していたが、2003年の測点に較べて浅く、蛍光光度が極大値となった深度はSt. A4, St. A13でそれぞれ32, 17 mであった。また、2003年は200 m以深に塩分極小が認められたが、2004年は表層の塩分が最も低かった。St. A4, St. A13で $\sigma_{\theta} = 26.6$ となった深度は、それぞれ80, 86 mと2003年の測点に較べて浅かった(Fig. 2)。2003年、2004年いずれの測点においても表層の流れは0.2 kt以下で、観測中に水温・塩分の鉛直分布に大きな変化は認められなかった。



**Figure 2.** The vertical profile of water temperature, salinity and fluorescence measured during each VPRII cast using the CTD profiler mounted on VPRII. Solid bold lines show water temperature, thin lines show salinity and dotted lines show fluorescence. Straight dashed lines show the depth of  $\sigma_\theta = 26.6$ .

### ヒドロクラゲ類, クシクラゲ類の鉛直分布

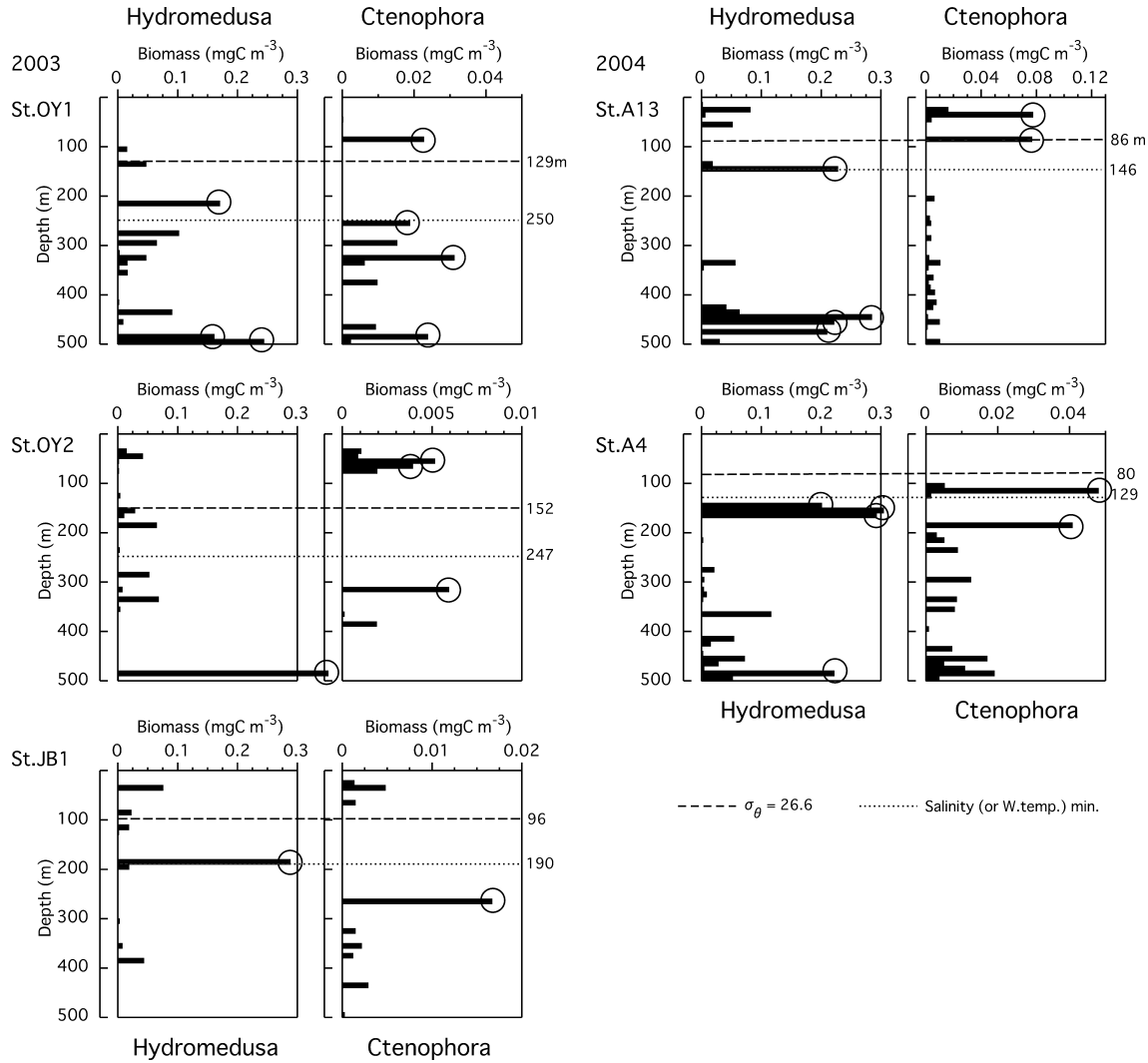
VPRIIで得られたヒドロクラゲ類, クシクラゲ類の10m深ごとの平均現存量の鉛直分布をFig. 3に示した. VPRIIで分類群を判別できた最小サイズはヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類でそれぞれ0.7mm (St. JB1, VPR18), 0.7mm (St. A4, VPR20), 最大サイズはそれぞれ14.0mm (St. A13, VPR14), 18.4mm (St. A13, VPR14)であった. 各測点におい

て, 10m毎の現存量の平均値( $x$ )および標準偏差( $\sigma$ )を求め,  $x+2\sigma$ よりも大きな値となった層を分布の極大層と定義し, Fig. 3中に○印で示した. ヒドロクラゲ類, クシクラゲ類のいずれも海域による鉛直分布構造の違いや特徴は認められなかったが, 観測した25–500m深において不連続な分布を示した. ヒドロクラゲ類の分布の極大層は, 常にNPIWの指標とされる $\sigma_\theta = 26.6$ より深い深度に形成され, NPIW以浅に分布の極大層は認められなかった. St. OY1の500m付近, St. A13の440–460m, St. A4の150–180m付近では1層以上の連続した分布極大が認められた. 現存量が最大となったのはSt. OY2の490–500m層で $0.35 \text{ mgCm}^{-3}$ であった. クシクラゲ類の分布の極大層は, 観測した25–500m深のいずれにも認められ, 特にSt. OY2ではNPIW以浅にも連続した極大層が認められた. この分布極大層は, 主に蛍光光度が極大となった深度の直下に認められた. クシクラゲ類の現存量の最大はSt. A13の30–40m層における $0.077 \text{ mgCm}^{-3}$ であった. また, クシクラゲ類とヒドロクラゲ類の分布極大となった深度は, St. OY1の480–490m層以外では一致しなかった.

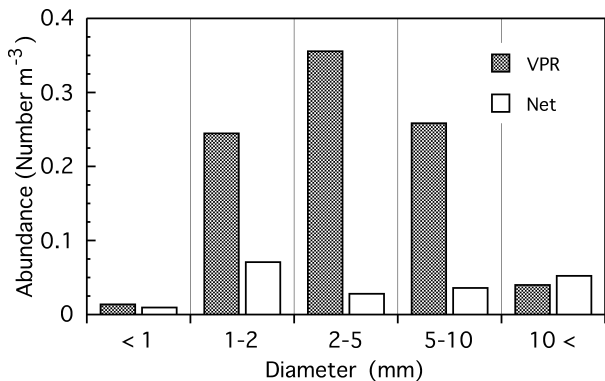
### クラゲ類の現存量および餌料要求量

VPRIIで記録された画像のうち, サイズ計測が可能であった最大サイズは, ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類がそれぞれ14.0mm, 18.4mmであり, それ以上のサイズ, 特にVPRIIの視野( $43 \times 44 \text{ mm}$ )を超える個体は, 画像から分類群の確定やサイズ計測ができなかった. また, ヒドロクラゲ類の現存量が多かった2004年のSt. A4とSt. A13において, サイズ別の個体数密度をVPRIIとプランクトンネットと比較したところ, 10mm以上のサイズでは, VPRIIとプランクトンネットではほぼ同じ値となった(Fig. 4). 一方, VPRIIは解像度の関係から2mm以下で過小評価となる可能性が高いが(市川ほか, 2005), プランクトンネットとの比較ではVPRIIの個体数密度が高かった(Fig. 4). さらに, 管クラゲ類はVPRIIがプランクトンネットに較べて過小評価になることから(市川ほか, 2006), より信頼性の高いクラゲ類, クシクラゲ類の現存量を推定するため, 10mm以下のヒドロクラゲ類, クシクラゲ類はVPRIIのデータを, 10mm以上のヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類と全サイズの管クラゲ類はプランクトンネットのデータを使用して, ネット採集層ごとにクラゲ類の現存量を算出した(Fig. 5).

各測点の採集層ごとに見積もったクラゲ類の平均現存量は $0.002 \sim 0.106 \text{ mgCm}^{-3}$  (平均 $\pm$ 標準偏差 $=0.035 \pm 0.031$ ,  $n=40$ )の範囲にあった. クラゲ類の中ではヒドロクラゲ類の占める割合が高かった. 管クラゲ類の現存量は, St. OY1の350–400m層, St. OY2の200–250m層, 250–300層, St. JB1の450–500m層, St. A4の25–100m層で多く, クシクラゲ類は, St. A13の25–100m, 200–250m層とSt. A4の100–200m層で多かった. プランクトンネットの結果のみ



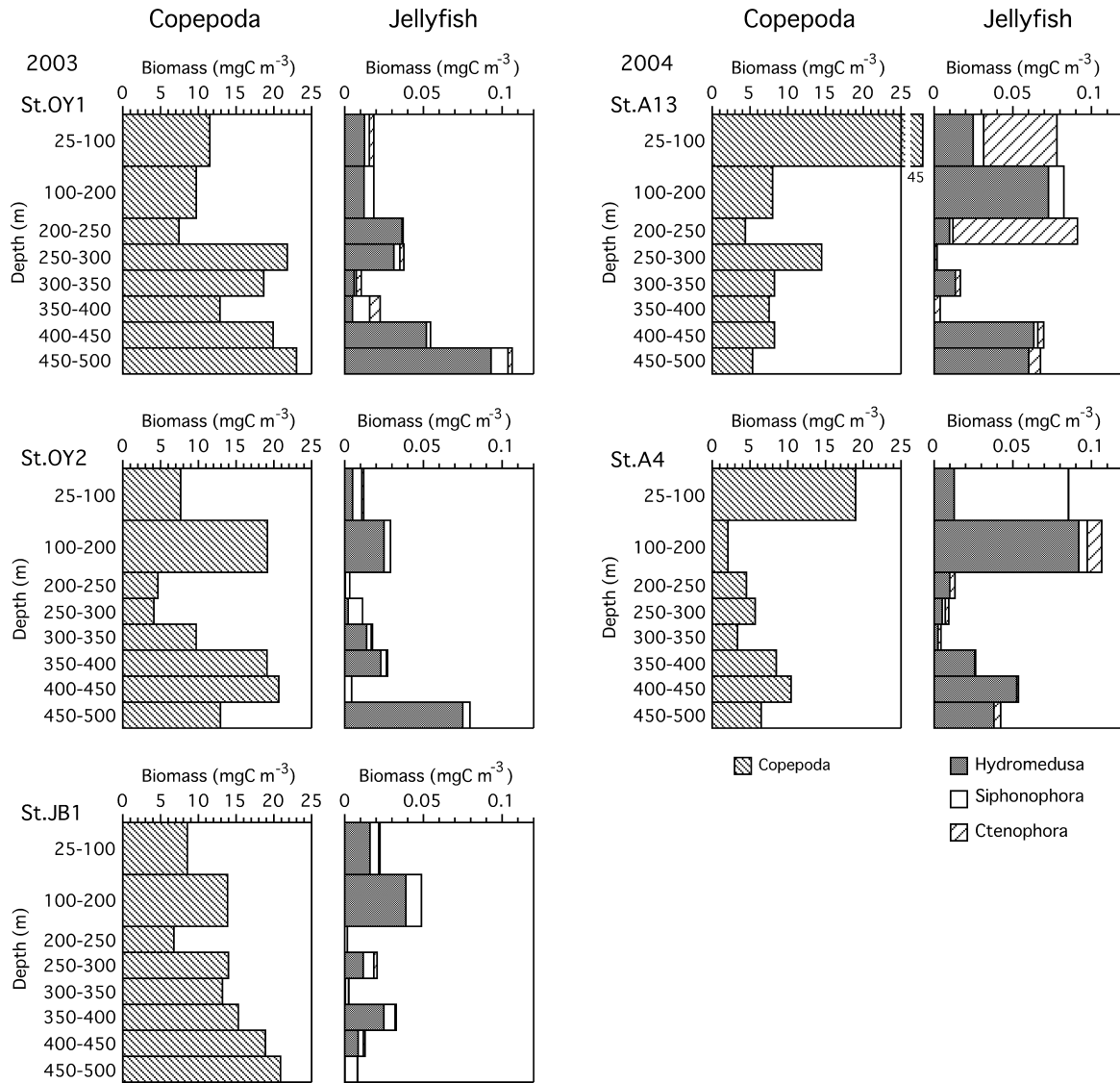
**Figure 3.** Carbon biomass ( $\text{mgC m}^{-3}$ ) based vertical distribution of Hydromedusa (left panel) and Ctenophora (right panel) estimated from VPRII images at every 10 m depth. The circles denote the layers where the biomass is greater than 2 times the standard deviation. Straight dashed lines show the depth of  $\sigma_\theta=26.6$  and dotted lines show water temperature or salinity minimum depth.



**Figure 4.** Size-frequency data for Hydromedusa abundance measured with VPRII (VPR) and sampled by plankton net (Net) for combined data from station A4 and A13 in 2004.

を用いて見積もったクラゲ類の現存量に対し、VPRIIとプランクトンネット双方の結果を用いて見積もった現存量の比は0.3~260の範囲にあり、平均14.0倍(標準偏差=43.8,  $n=40$ )高かった。カイアシ類は、St. A13およびSt. A4で25~100 mの現存量が最も多かったが、それ以外の測点ではNPIW層内で現存量が多かった。各層におけるクラゲ類現存量のカイアシ類現存量に対する割合は0.01~5.13%となり、比較した層ごとに差が大きかった。1%以上となったのはSt. A13の100~200 m, 200~250 m, 450~500 mの各層とSt. A4の100~200 m層であり、St. A4の100~200 mが最も高かった。これらは全てNPIW層内にあり、ヒドロクラゲ類またはクシクラゲ類の分布極大層と一致した(Fig. 3)。

25~500 mにおけるカイアシ類の平均現存量、日間生産速



**Figure 5.** Carbon biomass ( $\text{mgC m}^{-3}$ ) based vertical distribution of Copepoda (left panel) and jellyfish (Cnidaria and Ctenophora, right panel) estimated from VPRII images at every 10 m depth. Copepoda biomass was estimated from plankton net samples. Jellyfish biomass was estimated from VPRII images and plankton net samples, as  $<10$  mm sized Hydromedusa and Ctenophora used for VPRII data, whereas the  $>10$  mm Hydromedusa and Ctenophora and whole size Siphonophora were used for the plankton net data.

度とVPRIIおよびプランクトンネットの結果から見積もったクラゲ類の平均現存量, 日間餌料要求量を測点間で比較した(Table 2). カイアシ類の現存量は $7.7\sim 14.8 \text{ mgC m}^{-3}$ , クラゲ類の現存量は $0.021\sim 0.063 \text{ mgC m}^{-3}$ となり, カイアシ類現存量に対するクラゲ類現存量の割合は $0.2\sim 0.7\%$ であった. クラゲ類の現存量は, 25–500 mで平均した場合でも親潮域, 黒潮・親潮移行域のような海域による差や, カイアシ類の現存量との相関関係は認められなかった. クラゲ類の日間餌料要求量は $0.003\sim 0.006 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ と見積もられ, カイアシ類の日間生産速度に対するクラゲ類の日間餌料要求量の割合は $1.5\%$  (St. JB1)  $\sim 5.4\%$  (St. A4)の範囲で

あった.

#### 考察

Roe *et al.* (1984)は, 北東大西洋において多段式中層トロールネットのRMT1+8 (Baker *et al.*, 1973)を用い, 600 m以浅の5層についてヒドロクラゲ類の鉛直分布を昼夜にわたって詳細に調べた. Roe *et al.* (1984)が報告したヒドロクラゲ類の種毎の個体数密度とBouillon (1999)が報告した傘径, 傘高の値を引用し, 本研究と同じ方法で炭素量を見積もったところ, ヒドロクラゲ類の600 m以浅の昼間の現存量は約 $0.002 \text{ mgC m}^{-3}$ 程度と推定された. Roe *et al.* (1984)は採

**Table 2.** Jellyfish biomass (B, mgC m<sup>-3</sup>) and food requirement (F, mgC m<sup>-3</sup> d<sup>-1</sup>) estimated from VPRII images and plankton net samples averaged over 25 to 500 m in the Oyasio and Transition region, and Copepoda biomass (B, mgC m<sup>-3</sup>) and production (P, mgC m<sup>-3</sup> d<sup>-1</sup>) estimated from only plankton net samples.

Station	Area	Jellyfish						
		Copepoda		B	Hydromedusa	Siphonophora	Ctenophora	Jellyfish total
		B	P		B	B	B	F
(mgC m <sup>-3</sup> )	(mgC m <sup>-3</sup> d <sup>-1</sup> )	(10 <sup>-3</sup> mgC m <sup>-3</sup> )	(10 <sup>-3</sup> mgC m <sup>-3</sup> )	(10 <sup>-3</sup> mgC m <sup>-3</sup> )	(10 <sup>-3</sup> mgC m <sup>-3</sup> )	(10 <sup>-3</sup> mgC m <sup>-3</sup> d <sup>-1</sup> )		
St. OY1	Transition	14.8	0.19	48.9	4.96	2.38	56.2	6.17
St. OY2	Transition	12.2	0.17	19.9	4.73	0.28	25.0	3.25
St. JB1	Oyashio	14.0	0.18	14.7	5.94	0.57	21.2	2.62
St. A4	Oyashio	7.67	0.11	38.8	13.1	3.12	55.0	5.74
At. A13	Oyashio	13.3	0.17	46.4	3.29	13.39	63.1	6.44

集時に破損し、同定できない断片が試料に含まれていたことを記述しているが、本研究における採集層ごとの平均現存量は0.035 mgC m<sup>-3</sup>であり、北東大西洋におけるプランクトンネット採集結果に較べ桁多い現存量を示した。一方、夏季のベーリング海において1990年代以降クラゲ類現存量の急増が報告されている(Brodeur *et al.*, 1999; 2002)。沿岸に近いアラスカ湾のPeninsula海域では1994年の現存量が約50 kg ha<sup>-1</sup>と最も高く、沖合域では現存量が増加していた1990年代において約10 kg ha<sup>-1</sup>であった(Brodeur *et al.*, 2002)。この値を本研究と同じ係数で換算した場合、最大で3.4 mgC m<sup>-2</sup> (沖合域では0.7 mgC m<sup>-2</sup>) に相当する。Brodeur *et al.* (1999; 2002)が示した現存量はコッドエンド網目幅が38 mmのトロールで採集された大型のクラゲ類を対象とした結果であるが、本研究で示した25–500 mの現存量 (約10–30 mgC m<sup>-2</sup>, Table 2) の1/10程度であった。

一方、Remsen *et al.* (2004)は、本研究と同様にプランクトンネットと複数のプランクトンセンサーを用いて、メキシコ湾の100 m以浅の10層において手法間の比較を行った。プランクトンセンサーとしてVPRIIとは記録原理が異なるが、プランクトンを画像として記録するShadow Image Particle Profiling and Evaluation Recorder (SIPPER; Samson *et al.*, 2001)が用いられた。1測点のみの結果であるが、SIPPERで得られたクラゲ類およびクシクラゲ類の現存量はプランクトンネットと比較して約10倍多かった(Remsen *et al.*, 2004)。本研究でも、ヒドロクラゲ類とクシクラゲ類の現存量は、25–500 mの平均でVPRIIがプランクトンネットに較べ平均14倍高い事が示され、観測深度や海域は異なるが、プランクトンネットとの現存量の差に関してRemsen *et al.* (2004)とほぼ一致した結果となった。ヒドロクラゲ類およびクシクラゲ類の鉛直分布は均一でなく(Fig. 3)、本研究においても大型個体の現存量はVPRIIが記録する一定の視野体積(Image Volume)の関係から過小評価となる可能性がある(Benfield *et al.*, 1996)。従って、従来のプランク

トンネットによるクラゲ類の現存量の見積もりと、実際に分布している現存量の差はさらに大きいと考えられた。また、本研究では、炭素量への換算にBailey *et al.* (1995)が示したクラゲ類で1.5–16.9% carbon of dry weight、クシクラゲ類で0.4–3.7% carbon of dry weightの換算係数の最小値を用いた。他にクラゲ類は3% carbon of dry weight、クシクラゲ類は1–5% carbon of dry weight (Parsons *et al.*, 1984)、あるいはクラゲ類では3–16% carbon of dry weight (Larson, 1986)などがある。本研究で用いた換算係数は、他の係数を用いた場合に較べ現存量が少なく見積もられる。それにも関わらず、本研究で見積もったクラゲ類の現存量は従来の報告より10倍以上高く、従来のプランクトンネットによる結果が過小評価であったことを改めて示したものと推察された。

クラゲ類の現存量が従来の報告の10倍以上であったにも関わらず、層別で比較したカイアシ類の現存量に対するクラゲ類の現存量の割合は最大でも5%に過ぎず(Fig. 5)、25–500 mで平均したクラゲ類の日間餌料要求量もカイアシ類の日間生産速度に較べて小さかった(Table 2)。プランクトンの分布は連続的でなく群集団 (バッチ) を形成または不均一に分布する(Lalli and Persons, 1997)。中層に分布するクラゲ類、クシクラゲ類は種類によって分布深度が異なるとともに(Mackie, 1985; Hunt and Lindsay, 1999)、ビデオカメラによる観測では、プランクトンネット採集で捉えられないクラゲ類の分布の極大層(Båmstedt *et al.*, 2003)やクシクラゲ類の一種である *Bolinopsis infundibulum* の海底直上における群集団の形成(Toyokawa *et al.*, 2003)が観測されている。VPRIIとプランクトンネットを合わせた結果から見積もった25–500 mにおけるクラゲ類全体の平均現存量の最大値は0.063 mgC m<sup>-3</sup> (St. A4)であったが(Table 2)、同じSt. A4では、140–150 m層におけるヒドロクラゲ現存量は0.304 mgC m<sup>-3</sup>と25–500 mの平均現存量の約5倍高く、110–120 m層におけるクシクラゲ類現存量は0.048 mgC m<sup>-3</sup>

と0-500mのクラゲ類全体の平均現存量とほぼ等しくなった。クラゲ類の分布極大が形成された深度では、本研究で見積もった25-500m平均におけるクラゲ類の日間餌料要求量より高い可能性が高く、その結果、餌として利用していると考えられるカイアシ類(Toyokawa *et al.*, 2003)への影響もより大きいと考えられた。VPRIIでは解像度の関係から3mm以下のカイアシ類個体数密度が過小評価となるため(市川ほか, 2006)、直接の餌料と考えられる小型カイアシ類について、クラゲ類, クシクラゲ類の結果と直接比較が可能な10m深ごとの平均現存量を見積もることができなかった。しかし、表層では蛍光光度が極大となった深度の直下にクシクラゲ類の分布極大層が出現する 경우가多く(Fig. 2, 3)、このことはクラゲ類, クシクラゲ類の分布と餌生物の分布が重なっていたことを示唆したものと考えられた。従って、中層におけるクラゲ類, クシクラゲ類の分布の極大層も餌生物の分布と関係する可能性が高いと推察された。VPRIIは1m以下の微細な空間スケールでプランクトンの分布を捉えることができるため、今後、カメラの視野を狭めるなどして画像解像度を高めることで、小型カイアシ類や懸濁粒子との関係について解析が可能になると考えられる。

Toyokawa *et al.* (2003)は、本研究のSt. A4に近い釧路沖で観測した直径100mm前後の*B. infundibulum*の個体数密度を0.9個体 $m^{-3}$ 、現存量を70mgC $m^{-3}$ と見積もっており、この現存量は本研究で示したクシクラゲ類の分布の極大層における値より3桁も高かった。一方、St. A4で現存量の極大値が認められた140-150m層のヒドロクラゲ類個体数密度は6.7個体 $m^{-3}$ 、110-120m層のクシクラゲ類個体数密度は7.5個体 $m^{-3}$ であり、Toyokawa *et al.* (2003)が観測した個体数密度より高かった。本研究では、VPRIIの視野の関係から10mm以上のヒドロクラゲ類, クシクラゲ類は過小評価になると考え、プランクトンネットの結果から現存量を見積もった。しかし、クシクラゲ類は大型個体でもプランクトンネットによる破損が大きいと考えられ(Harblison *et al.*, 1978)、Toyokawa *et al.* (2003)の報告のように大型個体が群集団を形成した場合、現存量の過小評価の程度がさらに大きくなると推察された。

クラゲ類は、高い増殖速度(成長に必要なエネルギーが少ない)、高い摂餌能力(体組成に対する有機物に較べて相対的に広い表面積)、高い浮力による低い代謝が指摘されている(Larson, 1986)。さらに、魚や甲殻類などの代謝速度は深度が深くなると低下するが(Childress *et al.*, 1980)、クラゲ類では変わらないとされる(Thuesen and Childress, 1994)。本研究の炭素量の見積もりは文献値の中でも小さいこと、また本研究で用いたIkeda (1985)では、クラゲ類, クシクラゲ類の日間餌料要求量は温度と個体の炭素量によって変化すること、さらに鉛直分布では顕著な現存量の極大層が認められることから考えると、クラゲ類の日間餌

料要求量は本研究で示した値より高い可能性があり、その場合には、生態系への影響も大きいと考えられた。

VPRIIでは、視野や解像度の関係から全てのサイズのプランクトンを把握できるわけでない。特に、数10mm以上の大型個体の現存量の把握に対しては視野や照明など技術的な問題が多い。また、分布密度が低い種類に対しては、過小評価となる可能性がある(Benfield *et al.*, 1996; 市川ほか, 2006)。しかし、本研究ではVPRIIおよびプランクトンネット双方で得られた結果を用いて、より現実的なクラゲ類, クシクラゲ類の現存量推定の可能性を示すとともに、従来の手法による過小評価の問題を改めて指摘した。今後、潜水艇による目視観測や直接採集も含め、VPRIIとプランクトンネットのように複数の観測手法を組み合わせることで、従来、知見が不十分であった脆弱なプランクトンの現存量をさらに高精度で見積もることが可能となり、プランクトン生態系や物質循環の研究に貢献するものと考えられる。

## 謝 辞

本研究を進めるにあたり、各種観測に熱意と誠意をもって取り組んで下さった水産総合研究センター漁業調査船俊鷹丸の船長ほか乗組員の皆様には謝意を表す。プランクトンの分類・計測にご協力いただいた(株)海洋生物研究所の清沢弘志氏、古澤一志氏、クラゲ類, クシクラゲ類に関して多くの知見をいただいた中央水産研究所の豊川雅哉博士ならびに本稿に有意義な助言をいただいた(独)水産総合研究センターの中田薫博士に深謝する。本研究の一部は農林水産技術会議委託プロジェクト研究「海洋生物資源の変動要因の解明と高精度変動予測技術の開発」の一環として行われた。

## 引用文献

- Bailey, T. G., M. J. Youngbluth and G. P. Owen (1995) Chemical composition and metabolic rates of gelatinous zooplankton from midwater and benthic layer environments off Cape Hatteras, North Carolina, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **122**, 121-134.
- Baker, A. de C., M. R. Clarke and M. J. Harris (1973) The N. I. O. combination net (RMT 1+8) and further developments of rectangular midwater trawls. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **53**, 167-184.
- Båmstedt, U., S. Kaartvedt and M. Youngbluth (2003) An evaluation of acoustic and video methods to estimate the abundance and vertical distribution of jellyfish. *J. Plankton Res.*, **25**, 1307-1318.
- Benfield, M. C., C. S. Davis, P. H. Wiebe, S. M. Gallagher, R. G. Lough and N. J. Copley (1996) Video Plankton Recorder estimates of copepod, pteropod and larvacean distributions from a stratified region of Georges Bank with comparative measurements from a MOCNESS sampler. *Deep Sea Res. Part 2*, **43**, 1925-1945.
- Bouillon, J. (1999) Hydromedusa. In: *South Atlantic Zooplankton*, ed. D. Boltovskoy, Backhuys publishers, Leiden, 385-466.
- 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.



- Brodeur, R. D., H. Sugisaki and G. L. Hunt (2002) Increases in jellyfish biomass in the Bering Sea: implications for the ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **233**, 89–103.
- Childress, J. J., S. M. Taylor, G. M. Cailliet and M. H. Price (1980) Patterns of growth, energy, utilization and reproduction in the some meso- and bathypelagic fishes off Southern California. *Mar. Biol.*, **61**, 27–40.
- Davis, C. S., S. M. Gallager, M. S. Berman, L. R. Haury and J. R. Strickler (1992) The video plankton recorder (VPR): Design and initial results. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **36**, 67–81.
- Davis, C. S., Q. Hu, S. M. Gallager, X. Tang and C. J. Ashjian (2004) Real-time observation of taxa-specific plankton distributions: an optical sampling method. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **284**, 77–96.
- Davis, C. S., F. T. Thwaites, S. M. Gallager and Q. Hu (2005) A three-axis fast-tow digital Video Plankton Recorder for rapid surveys of plankton taxa and hydrography. *Limnol. Oceanogr. Methods*, **3**, 59–74.
- Falkenhaus, T. (1996) Distributional and seasonal patterns of ctenophores in Malangen, northern Norway. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **140**, 59–70.
- Harbison, G. R., L. P. Madin and N. R. Swanberg (1978) On the natural history and distribution of oceanic ctenophores. *Deep Sea Res.*, **25**, 233–256.
- Hunt, J. and D. J. Lindsay (1999) Methodology for creating an observational database of midwater fauna using submersibles: results from Sagami Bay, Japan. *Plankton Biol. Ecol.*, **46**, 75–87.
- 市川忠史・瀬川恭平・寺崎 誠 (2005) VPRIIにおける画像取得パラメーターの特性. 日本プランクトン学会報, **52**, 65–71.
- 市川忠史・瀬川恭平・清沢弘志・古澤一思・寺崎 誠 (2006) マクロ動物プランクトンの個体数密度把握におけるVPRIIとMOCNESSとの比較—クラゲ類・クシクラゲ類に対するVPRIIの有効性—. 日本プランクトン学会報, **53**, 87–97.
- Kasuya, T., T. Ishimaru and M. Murano (2000) Seasonal variations in abundance and size composition of the lobate ctenophore *Bolinopsis mikado* (Moser) in Tokyo Bay, Central Japan. *J. Oceanogr.*, **56**, 419–427.
- 川合英夫 (1972) 黒潮と親潮の海況学. 海洋科学基礎講座2海洋物理II, 岩下光男, 小牧勇蔵, 星野通平, 堀部純男, 増沢譲太郎 編, 東海大学出版会, 東京, 129–320.
- Ikeda, T. (1985) Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. *Mar. Biol.*, **85**, 1–11.
- Kobari, T., A. Shinada and A. Tsuda (2003) Functional roles of interzonal migrating mesozooplankton in the western subarctic Pacific. *Prog. Oceanogr.*, **57**, 279–298.
- Lalli, C. M. and T. R. Parsons (1997) Zoogeography of the holoplankton. In: *Biological Oceanography; an Introduction*, 2nd edition. Butterworth-Heinemann, Oxford, 100–108.
- Larson, R. J. (1986) Water content, organic content, and carbon and nitrogen composition of medusae from the northeast Pacific. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **99**, 107–120.
- Lynam, C. P., S. J. Hay and A. S. Brierley (2004) Interannual variability in abundance of North Sea jellyfish and links to the North Atlantic Oscillation. *Limnol. Oceanogr.*, **49**, 637–643.
- Lynam, C. P., M. R. Heath, S. J. Hay and A. S. Brierley (2005) Evidence for impacts by jellyfish on North Sea herring recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **298**, 157–167.
- Mackie, G. O. (1985) Midwater macrozooplankton of British Columbia studied by submersible PISCES IV. *J. Plankton Res.*, **7**, 753–777.
- Mills, C. E. (1995) Medusae, siphonophores, and ctenophores as planktivorous predators in changing global ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.*, **52**, 575–581.
- Nishikawa, J. and M. Terazaki (1996) Tissue shrinkage of two gelatinous zooplankton, *Thalia democratica* and *Dolioletta gegenbaui* (Tunicata: Thaliacea) in preservative. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **43**, 1–7.
- Oguz, T., H. W. Ducklow, J. E. Purcell and P. Malanotte-Rizzoli (2001) Modeling the response of top-down control exerted by gelatinous carnivores on the Black Sea pelagic food web. *J. Geophys. Res. Oceans*, **106**, 4543–4564.
- Ono, T., Y. W. Watanabe and K. Sasaki (2000) Annual anthropogenic carbon transport into the North Pacific intermediate water through the Kuroshio/Oyashio interfrontal zone: an estimation from CFCs distribution. *J. Oceanogr.*, **56**, 675–689.
- Parsons, T.R., M. Takahashi and B. Hargrave (1984) *Biological Oceanographic Processes*, 3rd edition. Pergamon Press, Oxford, 330pp.
- Postel, L., H. Fock and W. Hagen (2000) Biomass and abundance. In: *Zooplankton Methodology Manual*, ed. Harris, R., P. H. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal and M. Huntley, Academic Press, San Diego, 83–192.
- Purcell, J. E. (1991) A review of cnidarians and ctenophores feeding on competitors in the plankton. *Hydrobiologia*, **216/217**, 335–342.
- Purcell, J. E. and M. N. Arai (2001) Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: a review. *Hydrobiologia*, **451**, 27–44.
- Remsen, A., T. L. Hopkins and S. Samson (2004) What you see is not what you catch: a comparison of concurrently collected net, Optical Plankton Counter, and Shadowed Image Particle Profiling Evaluation Recorder data from the northeast Gulf of Mexico. *Deep Sea Res.*, **51**, 129–151.
- Roe, H. S. J., P. T. James and M. H. Thurston (1984) The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the North East Atlantic. 6. Medusae, Ctenophores, Amphipods and Euphausiids. *Prog. Oceanogr.*, **3-4**, 425–460.
- Samson, S., T. Hopkins, A. Remsen, L. Langebrake, T. Suttén and J. Patten (2001) A system for high-resolution zooplankton imaging. *IEEE J. Oceanic Eng.*, **26**, 671–676.
- Schneider, G. and G. Behrends (1998) Top-down control in a neritic plankton system by *Aurelia aurita* medusae—a summary. *Ophelia*, **48**, 71–82.
- Shiganova, T. A. and Y. V. Bulgakova (2000) Effects of gelatinous plankton on Black Sea and Sea of Azov fish and their food resources. *ICES J. Mar. Sci.*, **57**, 641–648.
- Sommer, U., H. Stibor, A. Katchakis, F. Sommer and T. Hansen (2002) Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio fish production: primary production. *Hydrobiologia*, **484**, 11–20.
- Thibault-Botha, T. and T. Bowen (2004) Impact of formalin preservation on *Pleurobrachia bachei* (Ctenophora). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **303**, 11–17.
- Thuesen, E. V. and J. J. Childress (1994) Oxygen consumption rates and metabolic enzyme activities of oceanic California medusae in relation to body size and habitat depth. *Biol. Bull.*, **187**, 84–98.
- Tsunogai, S., T. Ono, and S. Watanabe (1993) Increase in total carbonate in the western North Pacific water and a hypothesis on the missing sink of anthropogenic carbon. *J. Oceanogr.*, **49**, 305–315.
- Toyokawa, M., T. Toda, T. Kikuchi, H. Miyake and J. Hashimoto (2003) Direct observations of a dense occurrence of *Bolinopsis infundibulum* (Ctenophora) near the seafloor under the Oyashio and notes on their feeding behavior. *Deep Sea Res.*, **50**, 809–813.
- Warren, J. D., T. K. Stanton, M. C. Benfield, P. H. Wiebe, D. Chu and M. Sutor (2001) In situ measurements of acoustic target strengths of gas-bearing siphonophores. *ICES J. Mar. Sci.*, **58**, 740–749.
- 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.
- Yasuda, I. (1997) The origin of the North Pacific Intermediate Water. *J. Geophys. Res.*, **102**, 893–909.