

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

銭谷 弘^{1*†}, 河野悌昌¹, 亘 真吾¹, 塚本洋一²

Trophic positions of jellyfish, comb jellies and epipelagic fish in Hiuchi-nada, the central Seto Inland Sea, Japan: Evaluation based on carbon and nitrogen stable isotope analyses

Hiromu ZENITANI^{1†}, Naoaki KONO¹, Shingo WATARI¹ and Youichi TSUKAMOTO²

To evaluate the impact of jellyfish and comb jellies on the fishery stock, the trophic positions of these animals as well as epipelagic fish species in marine ecosystems are to be clarified. Trophic positions of copepods, jellyfish and comb jellies, and epipelagic fish species collected from the Hiuchi-nada, the central Seto Inland Sea, Japan, were examined based on carbon and nitrogen stable isotope distributions. The carbon and nitrogen stable isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) for (1) copepods (*Acartia omorii*, *Corycaeus affinis*, *Oithona similis*, *Paracalanus parvus*), (2) jellyfish and comb jellies (*Aequorea coerulescens*, *Aurelia aurita*, *Chrysaora pacifica*, *Bolinopsis mikado*), and (3) Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) was (–21.9 to –18.0‰, 7.6 to 11.9‰), (–21.1 to –15.7‰, 10.1 to 16.4‰), and (–21.0 to –15.2‰, 10.9 to 18.7‰), respectively. We assumed that an average $\delta^{15}\text{N}$ value of 13.5‰ for 10–20 mm SL larval anchovy corresponds to trophic level 3 for calculation of trophic level for copepods, jellyfish and comb jellies, and other fishes. The 10–20 mm SL larval anchovy-based trophic position (TP) for copepods, and jellyfish and comb jellies was 1.7–2.0, and 2.6–3.0, respectively. The TP for Japanese anchovy, Japanese jack mackerel *Trachurus japonicus*, white croaker *Pennahia argentata*, largehead hairtail *Trichiurus lepturus*, Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius*, and chub mackerel *Scomber japonicus* was 2.7–3.7, 4.2, 4.3, 4.1, 3.9, and 3.6, respectively. Overlaps in feeding habits between jellyfish+comb jellies, and larval anchovy were detected. Regarding the impact of jellyfish and comb jellies on anchovy stock in Hiuchi-nada, it is suggested that the effect of competing for the prey was stronger than that of the direct predation by jellyfish and comb jellies on larval Japanese anchovy.

Key words: jellyfish, comb jellies, epipelagic fish, stable isotope, trophic position, Seto Inland Sea

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く、ミズクラゲ以外にもオワンクラゲ *Aequorea coerulescens*, アカクラゲ *Chrysaora pacifica*, カブトクラゲ *Bolinopsis mikado* などが大量発生することがある (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い (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る.

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、以下の3つの理由による。(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、増

2012年11月26日受付, 2013年3月5日受理

¹ 独立行政法人水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所

* 現所属: 日本海区水産研究所

² 独立行政法人水産総合研究センター西海区水産研究所

¹ National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, 2–17–5 Maruishi, Hatsukaichi, Hiroshima 739–0452, Japan

² Seikai National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, 1551–8 Tairacho, Nagasacki, Nagasaki 851–2213, Japan

† E-mail: zenitani@fra.affrc.go.jp

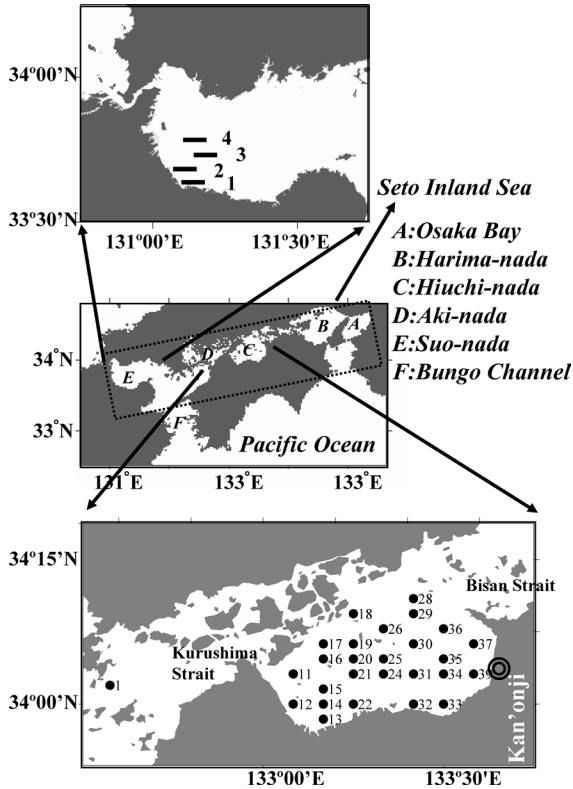


Figure 1. Sampling locations of plankton and fish in Hiuchi-nada, Aki-nada, and Suo-nada, Seto Inland Sea, Japan.

加の可能性があること (上・上田, 2004), (2) 黒海で大発生し, その生態系に多大な影響を与えた有櫛動物 *Mnemiopsis leidyi* (Kideys, 2002; Oguz et al., 2008) のようにカブトクラゲが増加する可能性があること, (3) 東京湾から相模湾に供給される可能性が示唆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ことである。

沿岸・内湾域における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; Kinoshira et al., 2006) が考えられている。しかし, クラゲ類による直接の捕食, 餌の競合のどちらが漁業対象資源により影響を与えるかの評価の研究事例は少ない。この評価のためには, Pauly et al. (2009) のように生態学的栄養段階や捕食-被食関係の知見に基づき, 生態系モデルを構築して, クラゲ・クシクラゲ類, 漁業対象資源, およびそれらの餌生物であるカイアシ類などの生態系内に

存在する生物の相互作用による影響を評価する必要がある。

生態系に存在する生物の栄養段階の把握は, 消化管内容物組成の解析とその生物と餌の候補である生物の分布量を総合的に判断して行われることが多い。しかし, この方法では消化管内容物の種査定の困難さや時空間的な食性の変化を考慮しないスナップショット的な描写にとどまるといった短所がある (Takai et al., 2007)。炭素と窒素の安定同位体比は, 長期間の累積的な炭素起源や食性を反映しており (Wada et al., 1987; Fry, 1988), 近年, 生態系における栄養段階の把握に利用されている (Minagawa and Wada, 1984; Wada et al., 1987; Rau et al., 1990; Minagawa, 1992; Malej et al., 1993; Laws et al., 1998; Lindsay et al., 1998; 三島・星加, 2002; Takai et al., 2002a, 2002b, 2007; 高井ほか, 2003; Mitani et al., 2006; Suzuki et al., 2008)。

瀬戸内海において燧灘に近接する瀬戸内海の広島湾でも, カタクチイワシ *Engraulis japonicus* とミズクラゲの餌の競合関係が安定同位体比により示されているが (Shoji et al., 2009), ミズクラゲ以外のクラゲ・クシクラゲ類, およびカタクチイワシ以外のその他浮魚類に関する安定同位体分析や栄養段階の推定は行われていない。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の漁業資源に及ぼす影響を把握する一環として, ミズクラゲを中心としたクラゲ・クシクラゲ類, 燧灘における重要な漁業資源であるカタクチイワシを中心とした浮魚類, 主要な餌生物と考えられているカイアシ類の栄養段階を安定同位体分析により検討した。

材料と方法

安定同位体分析

2003–2007年6–8月に, 香川県観音寺市に位置するイワシ煮干し加工場で実施した調査 (以下加工場調査, Fig. 1) およびしらふじ丸 ((独)水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所所属船, 138トン) で実施した調査 (以下調査船調査; stns. 11–39, Fig. 1) で収集した燧灘のカイアシ類, クラゲ・クシクラゲ類, 毛顎類, および魚類を試料として用いた。また, 燧灘の調査では得られなかったミズクラゲの大型個体およびミズクラゲの捕食魚の候補であるイボダイ *Psenopsis anomala* (安田, 2003) を, 2008年6–10月に周防灘において福岡県水産海洋技術センター豊前海研究所が実施した小型底曳網調査 (小底調査; line 1–4, Fig. 1) で収集した。

加工場調査では, カタクチイワシは加工前の漁獲物を, カタクチイワシ以外の魚類およびクラゲ類は, 煮干し加工前に加工場の選別機により選別された採集物を試料とした。調査船調査では, クラゲ・クシクラゲ類, 毛顎類, および仔魚を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) もしくはボンゴネット (口径70 cm, 円筒部側長185 cm, 濾過部側長150 cm, 網

目幅0.33 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で繰り出す傾斜曳きで採集した。また、カイアシ類を改良型ノルパックネット(口径45 cm, 円筒部側長185 cm, 濾過部側長150 cm, 網目幅100 μm)の海底2 mから海面までワイヤーを1 m・s⁻¹で巻き上げる鉛直曳きで採集した。小底調査では、ミズクラゲおよび魚類を網口部分のビーム長が15 mの小型底曳網(通称エビ漕ぎ網: 袋網目合13 mm)を3ノットで約20分曳網して採集した。加工場調査および小底調査で採集した試料は、クーラーボックスで保冷し、研究室に持ち帰り、-20°Cで凍結保存した。調査船調査で採集したORIネットおよびボンゴネットの採集物から、クラゲ・クシクラゲ類, 仔魚, 毛顎類を船上で選別し、クラゲ・クシクラゲ類は個体ごとにビニール袋に、仔魚, 毛顎類はペトリデッシュに入れて、調査船に備え付けの冷凍庫(-20°C)で凍結して研究室に持ち帰り、凍結保存した。改良型ノルパックネットの採集物はガラス瓶に入れ、凍結保存した。なお、凍結前にクラゲ類は傘径を、クシクラゲ類のカプトクラゲは全長(Kasuya et al., 1994)を計測した。

研究室において、クラゲ・クシクラゲ類, 毛顎類および魚類は解凍して、筋肉組織もしくは体組織を採取した。解凍後、毛顎類は全長を、タチウオ *Trichiurus lepturus* は肛門前長を、その他魚種では標準体長を計測した。クラゲ類は傘部を、カプトクラゲ, 毛顎類, コノシロ *Konosirus punctatus* 仔魚, およびカタクチイワシ仔魚は体全体を、全魚種の稚魚および成魚は胸鰭後方の筋肉を、カイアシ類は種ごとに200個体以上をまとめて1分析試料とした。各生物名, 採集年月日, 体サイズ, 標本数をTables 1-4に示した。

以上の分析用試料は、真空凍結乾燥器で18時間乾燥し、液体窒素を加えて乳鉢を用いて粉碎した後、クロロホルム:メタノール混合溶液(2:1)を入れ攪拌し、3000 rpmで10分間遠心分離し、上澄み液を捨て、再びクロロホルム:メタノール混合溶液(2:1)を加え攪拌し、同様に遠

心分離する脱脂処理を3回行った後、上澄み液を捨て、試料を再乾燥し、炭素および窒素の安定同位体比分析に供した。カイアシ類は、脱脂処理後、脱炭酸処理のため、試料に6 NのHClを加え、気泡が出なくなるまで放置、蒸留水を入れ攪拌し、3000 rpmで10分間遠心分離し、上澄み液を捨て、再び蒸留水を加え攪拌し、同様に遠心分離する処理を3回行った後、上澄み液を捨て、試料を再乾燥し、安定同位体分析に供した。安定同位体分析は、昭光通商株式会社杉戸研究所SI分析センターに依頼し、同社所有のThermo Fisher Scientific社製安定同位体質量分析計システム Model Flash EA1112-Delta V Advantage ConFlo IV System (EA-IRMS)により行った。測定精度は、炭素, 窒素比ともそれぞれ0.15%であった。安定同位体比は以下の式により計算した。

$$\delta^{13}\text{C}, \delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = (R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}} - 1) \times 1000 \quad (1)$$

ここで、 R_{sample} : 試料中の安定同位体比 (¹³C/¹²C, ¹⁵N/¹⁴N), R_{standard} : 標準試料中の安定同位体比 (¹³C/¹²C, ¹⁵N/¹⁴N)である。標準試料として、炭素はPee Dee Belemnite (PDB), 窒素は大気窒素を使用した。

生態学的栄養段階の計算

生態学的栄養段階は、該当する生態系の適当な生物の $\delta^{15}\text{N}$ 値を基準に計算される(Takai et al., 2007)。植物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値の時間的な変動は魚類の約10倍あることが示されており(Cabana and Rasmussen, 1996)、植物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値が栄養段階の基準の $\delta^{15}\text{N}$ 値としては不適切と考えられる。カイアシ類およびミズクラゲの $\delta^{15}\text{N}$ 値も、季節の経過に伴い大きく変動することが本報の結果で示されている。一方、カタクチイワシの $\delta^{15}\text{N}$ 値は結果で後述するように体サイズの増加に伴う増加があるものの、季節の経過に伴う変化が少なかった。本報では、Takai et al. (2007)にしたがって、カタクチイワシの発育段階ごとの餌

Table 1. Carbon and nitrogen stable isotope ratios (‰±SD, min-max) of copepods collected in Hiuchi-nada.

Species	Station number	Sampling date	N	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
<i>Acartia omorii</i>	17, 22, 24, 34, 37	24-25 May 2006	5	-21.7±0.2 (-21.9 to -21.4)	9.3±0.7 (8.1-9.8)
	17	14 June 2006	1	-20.5	10.1
<i>Corycaeus affinis</i>	17, 24, 34, 37	24-25 May 2006	4	-21.2±0.1 (-21.4 to -21.1)	9.9±0.1 (9.8-9.9)
	17, 22, 24, 28, 34, 37	14-15 June 2006	6	-20.4±0.8 (-21.1 to -18.8)	10.3±0.5 (9.5-10.9)
	17, 28	16-17 July 2006	2	-19.3±0.1 (-19.3 to -19.3)	11.2±1.1 (10.4-11.9)
<i>Oithona similis</i>	24, 28, 34, 37	24-25 May 2006	4	-21.3±0.1 (-21.4 to -21.2)	8.5±0.5 (8.0-8.9)
	22, 24, 28, 34, 37	13-15 June 2006	5	-21.0±0.3 (-21.3 to -20.6)	8.8±0.5 (8.1-9.5)
	22, 24, 28, 34, 37	16-17 July 2006	5	-19.2±0.3 (-19.6 to -18.8)	10.6±0.9 (9.4-11.6)
<i>Paracalanus parvus</i>	17, 22, 24, 34, 37	23-25 May 2006	5	-21.4±0.1 (-21.5 to -21.2)	8.7±0.5 (8.0-9.1)
	12, 17, 22, 24, 28, 34, 37	13-15 June 2006	7	-20.5±0.6 (-21.2 to -19.4)	8.6±0.8 (7.6-9.5)
	17, 22, 28, 34, 37	15-17 July 2006	5	-18.5±0.3 (-18.8 to -18.0)	10.4±0.8 (9.3-11.2)

Table 2. Body size (mm±SD, min-max) and carbon and nitrogen stable isotope ratios (‰±SD, min-max) of jellyfish and chaetognath collected in Hiuchi-nada or Suo-nada. BD (bell diameter), TL (total length).

Species	Sampling site	Sampling date	N	Body size	δ ¹³ C	δ ¹⁵ N
Jellyfish						
Leptomedusae						
<i>Aequorea coenulescens</i>	Hiuchi-nada	11 July 2007	8	53.8±6.9 (45.0-65.0)	BD -16.8±6.9 (-17.7 to -15.7)	13.3±0.2 (13.1-13.7)
Semaeostomae						
<i>Aurelia aurita</i>						
	Hiuchi-nada	27 June 2005	1	113.1	BD -18.6	10.6
	Hiuchi-nada	22 July 2005	3	64.7±7.3 (57.8-72.3)	BD -16.4±0.3 (-16.7 to -16.2)	13.5±0.4 (13.2-13.9)
	Hiuchi-nada	stn. 12, 15, 20, 24, 28	9	66.5±17.9 (49.1-104.2)	BD -17.1±0.6 (-17.8 to -16.2)	13.4±1.7 (11.6-16.1)
	Hiuchi-nada	26 July 2006	4	83.8±7.5 (75.0-90.0)	BD -17.1±0.6 (-17.8 to -16.2)	15.3±1.2 (14.0-16.4)
	Hiuchi-nada	stn. 12, 14, 16	7	49.1±22.3 (28.5-95.0)	BD -19.5±0.3 (-19.9 to -19.0)	10.9±0.7 (10.1-12.2)
	Suo-nada	18 June 2008	9	218.3±59.7 (95.0-290.0)	BD -18.4±0.5 (-19.4 to -17.8)	9.6±0.4 (9.0-10.0)
	Suo-nada	30 July 2008	6	146.7±38.7 (100.0-190.0)	BD -17.1±0.6 (-18.0 to -16.2)	10.1±0.3 (9.8-10.4)
	Suo-nada	line 2, 3, 4	11	158.2±39.8 (110.0-245.0)	BD -17.1±0.6 (-18.0 to -16.1)	10.2±0.2 (9.9-10.7)
	Suo-nada	line 2	5	85.6±20.8 (65.0-113.0)	BD -15.6±0.4 (-16.3 to -15.3)	10.5±0.4 (10.1-11.1)
<i>Chrysaora pacifica</i>						
	Hiuchi-nada	22 June 2004	3	74.2±13.6 (58.5-82.1)	BD -17.9±0.6 (-20.2 to -15.7)	14.2±0.9 (13.2-14.8)
	Hiuchi-nada	27 June 2005	5	105.0±19.8 (88.6-139.0)	BD -18.8±0.9 (-19.9 to -17.7)	13.0±1.9 (10.6-14.7)
	Hiuchi-nada	24 June 2006	5	131.2±46.0 (56.0-180.0)	BD -17.7±0.9 (-18.7 to -16.4)	14.8±1.2 (13.6-16.4)
	Hiuchi-nada	stn. 17, 22, 35, 36	4	126.3±42.7 (65.0-160.0)	BD -19.9±0.8 (-21.1 to -19.2)	11.8±0.4 (11.4-12.1)
Lobata						
<i>Bolinopsis mikado</i>						
	Hiuchi-nada	stn. 14, 16, 18, 19, 20, 11-12 April 2007	10	52.5±6.4 (43.0-64.6)	TL -17.6±1.0 (-18.9 to -15.8)	12.1±0.4 (11.5-12.9)
	Hiuchi-nada	stn. 20, 37	4	48.8±6.3 (40.0-55.0)	TL -18.3±0.6 (-19.1 to -17.7)	12.0±0.6 (11.4-12.6)
Chaetognath						
Ctenodonta						
<i>Sagitta crassa</i>						
	Hiuchi-nada	23 June 2005	8	6.3±0.5 (5.6-6.9)	TL -19.1±0.3 (-19.5 to -18.7)	14.6±0.6 (13.9-16.0)
	Hiuchi-nada	stn. 15	7	10.7±1.1 (9.8-12.9)	TL -19.2±0.4 (-19.5 to -18.4)	12.4±0.6 (11.6-13.2)
	Hiuchi-nada	stn. 16, 33	5	12.4±4.0 (8.7-18.5)	TL -19.2±0.6 (-19.9 to -18.4)	13.0±1.0 (11.8-14.4)

Table 3. Body length (mm±SD, min-max) and carbon and nitrogen stable isotope ratios (‰±SD, min-max) of clupeiformes collected in Hiuchi-nada.

Species	Station number	Sampling date	N	Body length	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Japanese sardine <i>Sardinops melanostictus</i>	Kan'onji	11 June 2005	10	151.7±5.6 (143.3–160.5)	-16.4±0.3 (-17.0 to -16.1)	15.4±0.4 (14.6–16.1)
Japanese scaled sardine <i>Sardinella zunasi</i>	Kan'onji	17 June 2006	2	99.7±4.5 (96.5–102.9)	-16.8±0.2 (-17.0 to -16.7)	13.3±0.1 (13.2–13.4)
Dotted gizzard shad <i>Konosirus punctatus</i>	stn. 11, 13, 16, 17, 18, 22 Kan'onji	18–19 May 2004 10 June 2004	8 5	6.6±0.8 (5.6–7.6) 212.4±7.6 (199.4–217.9)	-19.9±0.3 (-20.1 to -19.4) -15.7±0.3 (-16.1 to -19.4)	13.0±1.0 (11.2–13.8) 15.0±1.0 (14.0–16.6)
Japanese anchovy <i>Engraulis japonicus</i>	stn. 11, 16, 25	9 May 2005	5	4.7±0.1 (4.5–4.9)	-20.4±0.4 (-20.8 to -20.0)	11.8±1.1 (10.7–13.2)
	Kan'onji	12 June 2003	14	120.4±11.4 (96.6–133.7)	-16.4±0.3 (-16.8 to -15.7)	15.5±0.6 (14.2–16.2)
	stn. 17, 21, 26, 29	19–20 May 2004	15	10.5±3.9 (4.5–15.5)	-19.8±0.3 (-20.2 to -19.3)	14.0±1.1 (11.0–15.5)
	Kan'onji	10 June 2004	8	98.6±5.4 (91.6–107.5)	-16.8±0.4 (-17.5 to -16.2)	16.3±1.0 (14.9–17.7)
	Kan'onji	22 June 2004	14	41.0±8.2 (31.2–62.0)	-18.4±0.4 (-19.3 to -18.0)	16.0±0.9 (14.4–17.2)
	Kan'onji	6 August 2004	13	62.9±21.7 (39.4–107.1)	-16.6±0.2 (-17.1 to -16.3)	17.7±1.0 (15.6–18.7)
	stn. 16, 17, 18, 24, 30, 33	6 June 2005	9	5.2±0.9 (4.4–6.6)	-20.2±0.3 (-20.9 to -19.8)	11.9±0.2 (11.6–12.3)
	Kan'onji	11 June 2005	10	113.1±4.6 (107.9–120.4)	-17.1±0.6 (-18.3 to -16.4)	14.9±0.6 (14.2–16.1)
	stn. 21, 31	22–23 June 2005	10	5.7±0.7 (4.4–6.7)	-20.2±0.4 (-21.0 to -19.7)	12.0±0.5 (11.3–12.9)
	Kan'onji	22 July 2005	20	33.6±1.6 (29.7–36.2)	-20.0±0.2 (-20.4 to -19.5)	13.6±0.2 (13.3–14.0)
	stn. 18, 21, 24, 25, 34, 35	24–25 May 2006	7	9.8±1.4 (8.2–12.1)	-19.8±0.2 (-20.1 to -19.5)	12.1±0.8 (10.9–12.9)
	Kan'onji	17 June 2006	7	112.7±5.8 (103.6–119.4)	-15.9±0.5 (-16.5 to -15.2)	14.9±1.1 (13.8–16.7)
	Kan'onji	24 June 2006	7	34.7±3.8 (27.2–39.5)	-18.9±0.2 (-19.1 to -18.6)	13.6±0.3 (13.2–14.1)
	Kan'onji	11 July 2007	4	64.4±2.2 (61.7–66.8)	-18.9±0.2 (-19.1 to -18.6)	13.7±0.6 (13.0–14.5)
	Kan'onji	8 August 2007	7	50.6±21.0 (31.3–79.1)	-17.1±0.4 (-17.5 to -16.4)	14.2±1.6 (12.9–16.5)

Table 4. Body length (mm±SD, min–max) and carbon and nitrogen stable isotope ratios (%±SD, min–max) of perciformes collected in Hiuchi-nada or Suo-nada. SL (standard length), PL (preanal length).

Species	Sampling site	Sampling date	N	Body length	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Japanese jack mackerel <i>Trachurus japonicus</i>	Hiuchi-nada	6 August 2004	10	87.6±15.9 (48.9–98.7)	SL –15.8±0.4 (–16.3 to –15.3)	19.3±0.6 (18.5–20.1)
	Hiuchi-nada	22 July 2005	4	228.9±10.6 (218.7–243.0)	SL –16.6±0.7 (–17.5 to –15.9)	14.3±1.4 (12.4–15.3)
	Hiuchi-nada	26 July 2006	2	261.0±0.0 (261.0–261.0)	SL –16.2±0.1 (–16.3 to –16.2)	14.2±0.5 (13.9–14.5)
Spotnape ponyfish <i>Nuchequula nuchalis</i>	Hiuchi-nada	27 June 2005	5	75.1±1.2 (73.4–76.2)	SL –16.9±0.2 (–17.1 to –16.7)	13.6±1.3 (12.0–15.6)
	White croaker <i>Pennahia argentata</i>	Hiuchi-nada	27 June 2005	5	156.8±11.8 (143.0–169.9)	SL –15.6±0.6 (–16.5 to –15.2)
Japanese butterflyfish <i>Psenopsis anomala</i>	Hiuchi-nada	11 July 2007	2	143.4±5.7 (139.4–147.4)	SL –16.5±0.5 (–16.9 to –16.1)	17.6±0.4 (17.3–17.8)
	Suo-nada	30 July 2008	11	115.4±19.0 (81.0–142.0)	SL –16.5±0.3 (–17.2 to –16.0)	13.9±0.4 (13.6–14.8)
	Suo-nada	28 August 2008	2	121.6±30.5 (100.0–16.1)	SL –15.5±0.6 (–15.9 to –15.1)	14.4±0.3 (14.2–14.6)
Largehead hairtail <i>Trichiurus lepturus</i>	Suo-nada	21 October 2008	1	130.0	SL –15.5	14.8
	Hiuchi-nada	10 June 2004	5	724.0±61.1 (630.0–800.0)	PL –15.7±0.1 (–15.8 to –15.6)	18.1±0.5 (17.3–18.6)
	Hiuchi-nada	22 June 2004	3	436.3±39.3 (392.0–467.0)	PL –17.9±0.3 (–18.2 to –17.7)	16.9±0.3 (16.7–17.2)
Japanese Spanish mackerel <i>Scomberomorus niphonius</i>	Hiuchi-nada	27 June 2005	2	333.6±37.5 (307.0–360.1)	PL –19.1±0.5 (–19.5 to –18.8)	15.8±0.3 (15.6–16.0)
	Hiuchi-nada	22 July 2005	1	744.0	PL –17.3	16.9
	Hiuchi-nada	26 July 2006	2	257.0±5.7 (253.0–261.0)	PL –16.3±0.1 (–16.4 to –16.2)	17.8±0.5 (17.5–18.2)
	Hiuchi-nada	11 July 2007	1	790.0	PL –17.0	17.2
	Hiuchi-nada	8 August 2007	2	189.3±53.6 (151.4–227.2)	PL –17.1±0.0 (–17.2 to –17.1)	15.0±0.3 (14.9–15.2)
	Hiuchi-nada	6 August 2004	1	330.0	SL –16.0	16.6
Chub mackerel <i>Scomber japonicus</i>	Hiuchi-nada	11 June 2005	1	423.0	SL –15.9	14.8
	Hiuchi-nada	6 August 2005	15	301.1±11.3 (276.0–322.0)	SL –16.5±0.5 (–17.3 to –15.9)	16.6±1.8 (14.0–18.6)
	Hiuchi-nada	22 June 2004	2	126.2±26.2 (107.6–144.7)	SL –18.0±0.4 (–18.2 to –17.7)	14.9±0.6 (14.5–15.3)
	Hiuchi-nada	5 July 2004	4	100.5±5.8 (94.8–106.0)	SL –17.0±0.1 (–17.1 to –16.8)	16.5±1.1 (15.6–18.0)
	Hiuchi-nada	6 August 2004	4	107.6±9.5 (98.6–120.9)	SL –15.8±0.4 (–16.1 to –15.4)	17.3±0.3 (17.0–17.7)
	Hiuchi-nada	11 June 2005	1	304.0	SL –16.3	16.5
Hiuchi-nada	26 July 2006	2	89.8±14.5 (79.5–100.0)	SL –17.2±0.0 (–17.2 to –17.1)	13.8±0.0 (13.8–13.8)	
Hiuchi-nada	11 July 2007	5	103.8±2.3 (100.4–105.8)	SL –18.5±0.1 (–18.7 to –18.4)	14.0±0.6 (13.0–14.6)	

の選択性を考慮して、植物プランクトンを1、動物プランクトンを2、燧灘で採集された体長10–20 mmのカタクチイワシの栄養段階を3とし、その $\delta^{15}\text{N}$ 値が栄養段階3に相当すると仮定した。さらに、1栄養段階当たり $\delta^{15}\text{N}$ 値が3.4‰増加する (Minagawa and Wada, 1984; Vander Zanden et al., 1997) として、カイアシ類、クラゲ・クシクラゲ類、および魚類の栄養段階を以下の式により計算した。

$$\text{TP} = \frac{\delta^{15}\text{N}(\text{f}) - \delta^{15}\text{N}(\text{a})}{3.4} + 3 \quad (2)$$

ここで、TPはカイアシ類、クラゲ・クシクラゲ類、毛顎類、および魚類についての、体長10–20 mmのカタクチイワシの $\delta^{15}\text{N}$ 値を基準とした栄養段階、 $\delta^{15}\text{N}(\text{f})$ はカイアシ類、クラゲ・クシクラゲ類、毛顎類、および魚類の $\delta^{15}\text{N}$ 値、 $\delta^{15}\text{N}(\text{a})$ は体長10–20 mmのカタクチイワシの $\delta^{15}\text{N}$ 値 (13.5‰, 結果参照) である。

ミズクラゲ胃腔内容物調査

ミズクラゲの胃腔内容物の確認のため、2008年6月9日安芸灘のstn. 1 (Fig. 1) において、しらふじ丸船上で口径50 cmのタモ網を用い、ミズクラゲを採集し、傘径測定後、5%中性ホルマリンを入れたプラスチック容器に個別に収容し、保存した。研究室に持ち帰った後、胃腔内に見られた動物プランクトンを生物顕微鏡下で、魚卵および仔魚を実体顕微鏡下で査定・計数した。12個体のミズクラゲの胃腔内容物の査定を行った。胃腔内容物の組成とミズクラゲが棲息していた海域における生物の組成の比較のため、胃腔内容物調査用のミズクラゲの採集点における、カイアシ類ノープリウス幼生、カイアシ類、カタクチイワシ卵、およびカタクチイワシ仔魚の単位体積当たり分布量を算出した。カイアシ類ノープリウス幼生の分布量算出用の試料を、表面海水を採水バケツで、深度14, 28, 42 m (海底上2 m) の海水をバンドン採水器で採水し、1 lの各採集水をメンブランフィルター (東洋濾紙製、内孔径5.0 μm) を通してアスピレーターにより吸引濾過し、採集層ごとにメンブランフィルターごと10 mlの遠沈管中の5–10%の海水ホルマリンに保存した。研究室に持ち帰った後、生物顕微鏡下でカイアシ類のノープリウス幼生を計数し、海面から海底上2 mまでの平均値を1 l (10⁻³ m³) 当たりの分布量として算出した。また、カイアシ類、カタクチイワシ卵数算出用の試料を、改良型ノルパックネットの海底上2 mから海面までワイヤーを約1 m \cdot s⁻¹で巻き上げる鉛直曳きで採集し、5–10%の海水ホルマリンで保存した。また、カタクチイワシ仔魚数算出用の試料を、ボンゴネットを船速1–2ノットで曳行しつつ、海面から海底直上2 mまでワイヤーを約1 m \cdot s⁻¹で繰り出す斜め曳網で採集し、5–10%の海水ホルマリンで保存した。各ネットには網口部に1 m曳網当たりの回転数が既知の濾水計を装着し、各ネットの網口面積と採集時の濾水計の回転数から濾水量を算出し、単

位体積当たりのカイアシ類数、卵数、および仔魚数の算出に使用した。

結果

安定同位体分析

カイアシ類は、*Acartia omorii*, *Corycaeus affinis*, *Oithona similis*, および *Paracalanus parvus* を測定した。これらの $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 値は、それぞれ-21.9から-18.0‰, 7.6から11.9‰の範囲であった (Table 1, Fig. 2a)。

クラゲ・クシクラゲ類は、オワンクラゲ、ミズクラゲ、アカクラゲ、およびカプトクラゲを測定した。毛顎類は、マントヤムシ *Sagitta crassa* を測定した。ミズクラゲを除くクラゲ・クシクラゲ類の $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 値は、それぞれ-21.1から-15.7‰, 10.6から16.4‰の範囲であった。マントヤムシの $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 値は、それぞれ-19.9から-18.4‰, 11.6から16.0‰の範囲であった。ミズクラゲの燧灘における $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 値は、それぞれ-19.9から-16.2‰, 10.1から16.4‰の範囲であった (Table 2, Fig. 2b)。一方、ミズクラゲの周防灘における $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 値は、それぞれ-19.4から-15.3‰, 9.0から11.1‰の範囲であった (Table 2)。

浮魚類は燧灘において、ニシン目のマイワシ *Sardinops melanostictus*、サツパ *Sardinella zunasi*、コノシロ、カタクチイワシ、スズキ目のマアジ *Trachurus japonicus*、ヒイラギ *Nuquequula nuchalis*、シログチ *Pennahia argentata*、タチウオ、サワラ *Scomberomorus niphonius*、およびマサバ *Scomber japonicus* を測定した。カタクチイワシの $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 値は、それぞれ-21.0から-15.2‰, 10.9から18.7‰の範囲、カタクチイワシを除くニシン目の $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 値は、

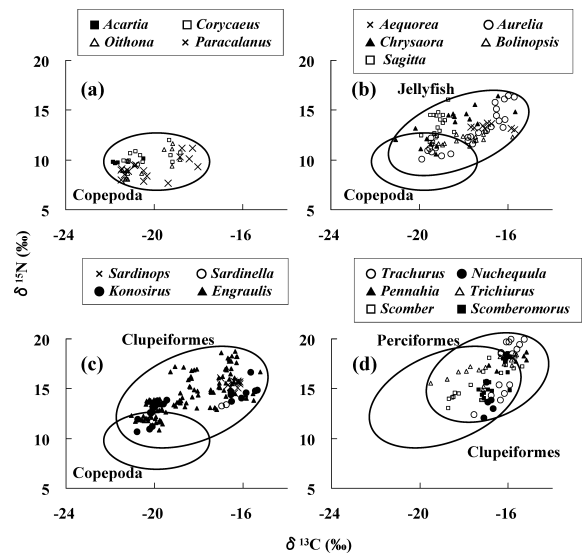


Figure 2. The $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ maps of (a) copepod, (b) jellyfish+comb jellies, and chaetognath, (c) clupeiformes, and (d) perciformes for Hiuchi-nada, 2003–2007.

それぞれ-20.8から-16.1‰, 10.7から16.6‰の範囲 (Table 3; Fig. 2c) であった。スズキ目の $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値は、それぞれ-19.5から-15.2‰, 12.0から20.1‰の範囲であった (Table 4, Fig. 2d)。周防灘におけるイボダイの $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値は、それぞれ-17.2から-15.1‰, 13.6から14.8‰の範囲であった (Table 4)。

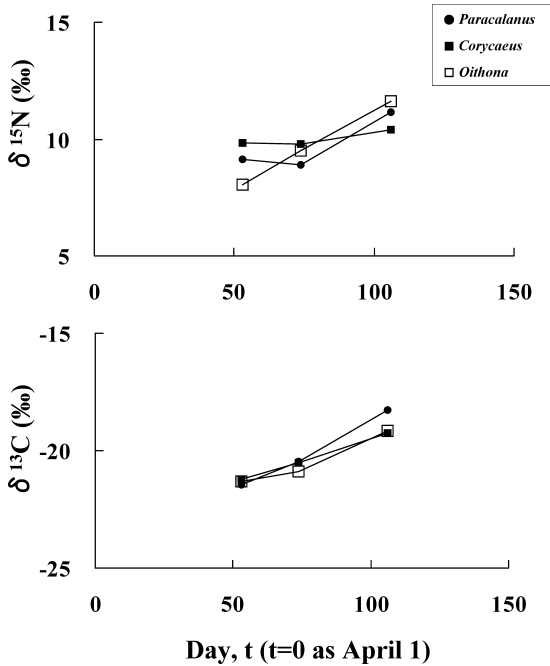


Figure 3. Seasonal variation in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of *Corycaeus affinis*, *Paracalanus parvus* at stn. 17 and *Oithona similis* at stn. 24 in Hiuchi-nada on 2006, where Day=0 at 1 April 2006.

$\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値の季節変化をみるため、*C. affinis*および*P. parvus*のstn.17における値と*O. similis*のstn. 24における値をFig. 3に示した。ここで便宜的に4月1日を基準日 ($t=0$) とした。*C. affinis*, *O. similis*, および*P. parvus*の $\delta^{13}\text{C}$ 値には漸増傾向が見られた。 $\delta^{15}\text{N}$ 値は、*O. similis*のみに期間中3.5‰の増加があった。

燧灘における、ミズクラゲの $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値の季節変化をFig. 4-a, bに示した。ここでも、便宜的に4月1日を基準日とした。 $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値は、季節の経過とともに増加する傾向が見られた。

$$\delta^{13}\text{C}=0.08\times t-25.0 \quad (r^2=0.91, n=24, p<0.001) \quad (3)$$

$$\delta^{15}\text{N}=0.09\times t+4.3 \quad (r^2=0.59, n=24, p<0.001) \quad (4)$$

傘径 (BL) と $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値の関係をFig. 4-c, dに示した。傘径100 mm前後まで $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値が増加する傾向が見られた。

$$\delta^{13}\text{C}=0.03\times \text{BL}-19.8 \quad (r^2=0.28, n=24, p<0.001) \quad (5)$$

$$\delta^{15}\text{N}=0.04\times \text{BL}+9.9 \quad (r^2=0.25, n=24, p<0.05) \quad (6)$$

燧灘におけるカタクチイワシの $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値の季節変化をFig. 5-a, bに示した。ここでも、便宜的に4月1日を基準日とした。 $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値は、季節の経過とともに増加したが、相関係数は低かった。

$$\delta^{13}\text{C}=0.01\times t-19.4 \quad (r^2=0.04, n=145, p<0.001) \quad (7)$$

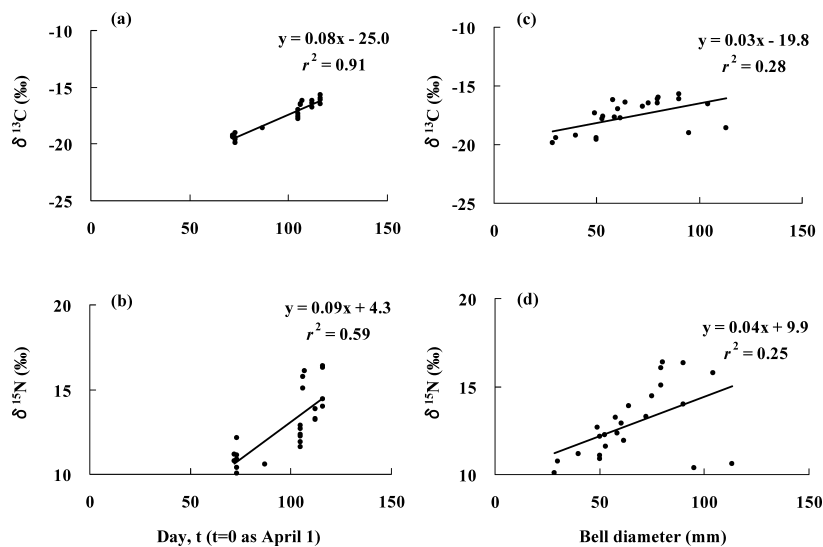


Figure 4. Seasonal variation in $\delta^{13}\text{C}$ (a) and $\delta^{15}\text{N}$ (b) values of moon jellyfish *Aurelia aurita* and changes in $\delta^{13}\text{C}$ (c) and $\delta^{15}\text{N}$ (d) values with increasing moon jellyfish bell diameter in Hiuchi-nada, where Day=0 at 1 April.

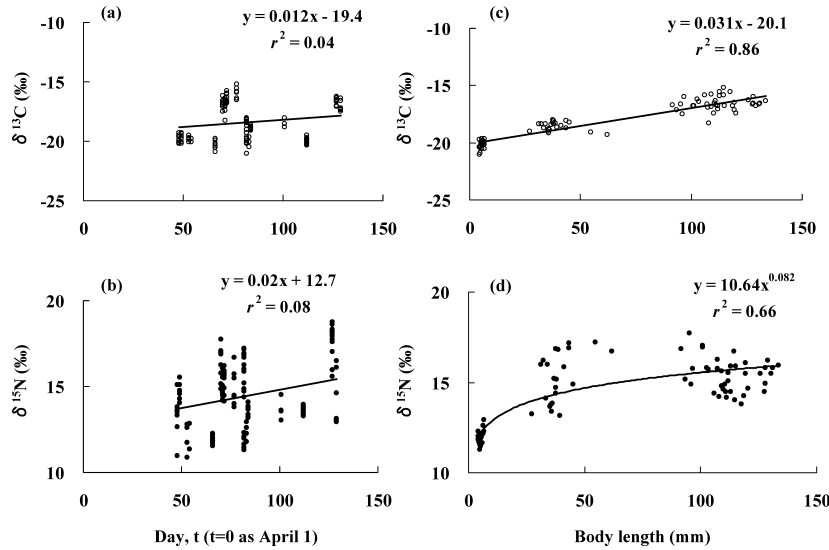


Figure 5. Seasonal variation in $\delta^{13}\text{C}$ (a) and $\delta^{15}\text{N}$ (b) values of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* and changes in $\delta^{13}\text{C}$ (c) and $\delta^{15}\text{N}$ (d) values with increasing anchovy body length in Hiuchi-nada in July, where Day=0 at 1 April.

$$\delta^{15}\text{N} = 0.02 \times t + 12.7 \quad (r^2 = 0.08, n = 145, p < 0.001) \quad (8)$$

また、データ数が多い燧灘の6月における、標準体長 (SL) と $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 値の関係を Fig. 5-c, d に示した。SL の増加に伴い $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 値の増加が見られた。

$$\delta^{13}\text{C} = 0.03 \times \text{SL} - 20.1 \quad (r^2 = 0.86, n = 80, p < 0.001) \quad (9)$$

$$\delta^{15}\text{N} = 0.09 \times \text{SL}^{0.082} \quad (r^2 = 0.66, n = 80, p < 0.001) \quad (10)$$

生態学的栄養段階 (Table 5)

カイアシ類の栄養段階は 1.7–2.0 であった。カブトクラゲの栄養段階は 2.6 であり、体長 10 mm 未満のカタクチイワシの栄養段階と同水準であった。カブトクラゲを除くクラゲ・クシクラゲ類、マントヤムシは、体長 10–40 mm のカタクチイワシ、サツバ、コノシロ、およびヒイラギとほぼ同じ栄養段階で 3.0、マイワシおよびマサバは、体長 40 mm 以上のカタクチイワシと同じ栄養段階で 3.6 であった。マアジ、シログチ、タチウオ、およびサワラの栄養段階は 3.9–4.2 であった。

燧灘における体長 10–20 mm のカタクチイワシ仔魚を基準として計算した周防灘におけるミズクラゲの栄養段階は 2.0、イボダイの栄養段階は 3.2 であった。

ミズクラゲ胃腔内容物調査

胃腔内容物測定をしたミズクラゲの傘径は、104–176 mm であった。個体別に傘径順に出現生物組成 (% 個体数) を Fig. 6 に示した。全個体でカイアシ類が優占していた。多くは *Paracalanus* 属であり、続いて *Corycaeus* 属が多かつ

た。魚卵は全個体から見いだされた。カタクチイワシ卵は 12 個体中 10 個体から確認された。仔魚は確認できなかった。

ミズクラゲの胃腔内のカイアシ類の出現個体数は、カタクチイワシ卵の出現個体数の 10–1000 倍であった。一方、ミズクラゲが棲息していた海域において、カイアシ類ノープリウス幼生、カイアシ類、カタクチイワシ卵、カタクチイワシ仔魚の分布密度は、それぞれ 33.8×10^3 、 8.9×10^3 、1.0、0.6 個体 $\cdot \text{m}^{-3}$ であった。

考察

一次生産者である植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値は、その増殖速度の増加とともに上昇する傾向がある (Takahashi et al., 1991; Laws et al., 1998)。燧灘において、植物プランクトンの増殖速度は 1–6 月まではほぼ同水準であるが、10 月に 2 倍以上に増加することが示されている (Tada et al., 1998)。植食性と考えられている *P. parvus* (Uye et al., 1987) の $\delta^{13}\text{C}$ 値の季節の経過に伴う増加は、食物連鎖を通じて植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値の増加の直接的な反映であると考えられる。肉食性と考えられる *C. affinis* (Uye et al., 1987) の $\delta^{13}\text{C}$ 値の季節の経過に伴う増加は、植食性のプランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値の季節の経過に伴う増加の食物連鎖を通じた間接的な反映であると考えられる。雑食性の *O. similis* (Uye et al., 1987) の $\delta^{13}\text{C}$ 値の季節の経過に伴う増加は、植物プランクトンおよび植食性のプランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値の季節の経過に伴う増加を複合的に反映したと考えられる。また、春から夏にかけての *O. similis* の $\delta^{15}\text{N}$ 値の増加は、3.6‰ で 1 栄養段階に相当していた。雑食性である *O. similis* は、この時

Table 5. Anchovy based trophic position of copepods, jellyfish, chaetognath, and fish collected in Hiuchi-nada or Suo-nada. BD (bell diameter), TL (total length), SL (standard length), PL (preanal length).

Area	Species	N	Body size (mm)			TP		
Hiuchi-nada	Copepods	<i>Acartia omorii</i>	6			1.8±0.2		
		<i>Corycaeus affinis</i>	12			2.0±0.1		
		<i>Oithona similis</i>	14			1.8±0.4		
		<i>Paracalanus parvus</i>	17			1.7±0.3		
	Jellyfish	<i>Aequorea coerulescens</i>	8	53.8±6.9	(45.0–65.0)	BD	3.0±0.1	
		<i>Aurelia aurita</i>	24	66.0±22.2	(28.5–113.1)	BD	2.8±0.6	
		<i>Chrysaora pacifica</i>	17	112.3±38.0	(56.0–180.0)	BD	3.0±0.5	
	Comb jelly	<i>Bolinopsis mikado</i>	14	51.4±6.4	(43.0–64.6)	TL	2.6±0.1	
	Chaetognath	<i>Sagitta crassa</i>	20	9.4±3.3	(5.6–18.5)	TL	3.0±0.4	
	Fish (Clupeiformes)	Japanese sardine	<i>Sardinops melanostictus</i>	10	151.7±5.6	(143.3–160.5)	SL	3.6±0.1
			<i>Sardinella zunasi</i>	2	99.7±4.5	(96.5–102.9)	SL	2.9±0.03
		Dotted gizzard shad	<i>Konosirus punctatus</i>	19	92.6±104.8	(4.5–217.9)	SL	3.0±0.5
Japanese anchovy		<i>Engraulis japonicus</i>	28	5.9±1.4	(4.3–9.4)	SL	2.7±0.3	
			13	12.6±1.5	(10.4–15.4)	SL	3.0±0.4	
		41	34.5±2.7	(27.2–39.5)	SL	3.2±0.4		
		64	92.8±28.5	(41.3–133.7)	SL	3.7±0.4		
Fish (Perciformes)		Japanese jack mackerel	<i>Trachurus lepturus</i>	16	144.6±77.7	(48.9–261.0)	SL	4.2±0.8
		Spotnape ponyfish	<i>Nuchequula nuchalis</i>	5	75.1±1.2	(73.4–76.2)	SL	3.0±0.4
		White croaker	<i>Pennahia argentata</i>	7	153.0±11.9	(143.0–169.9)	SL	4.3±0.2
	Largehead hairtail	<i>Trichiurus japonicus</i>	16	501.4±230.3	(630.0–800.0)	PL	4.1±0.3	
	Japanese Spanish mackerel	<i>Scomberomorus niphonius</i>	17	309.9±31.8	(276.0–423.0)	SL	3.9±0.5	
	Chub mackerel	<i>Scomber japonicus</i>	18	116.0±48.6	(79.5–144.7)	SL	3.6±0.5	
Suo-nada	Jellyfish	<i>Aurelia aurita</i>	31	161.7±63.3	(65.0–290.0)	BD	2.0±0.1	
	Fish (Perciformes)	Japanese butterfish	<i>Psenopsis anomala</i>	14	117.3±19.2	(81.0–143.2)	SL	3.2±0.1

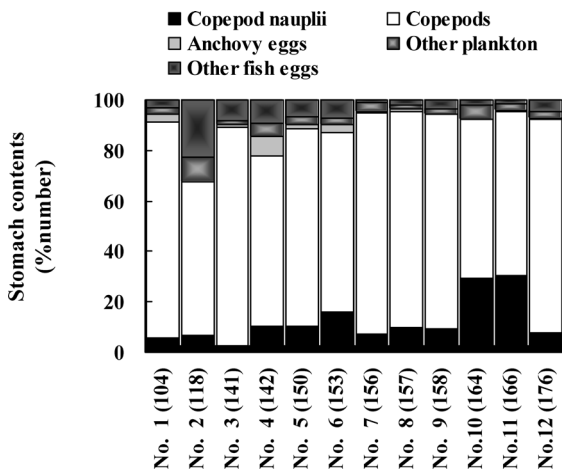


Figure 6. Composition of the prey zooplankton in the stomach contents (percent number) of moon jellyfish *Aurelia aurita* in Aki-nada. Numerals in parentheses beneath the x axis are the bell diameter of the jellyfish.

期に植食から肉食主体になっている可能性がある。

ミズクラゲの $\delta^{13}\text{C}$ 値の季節の経過に伴う増加は、カイアシ類の $\delta^{13}\text{C}$ 値の季節の経過に伴う増加を反映している可能性がある。また、 $\delta^{15}\text{N}$ 値の増加については40日程度の間1栄養段階に相当する3–4‰程度 $\delta^{15}\text{N}$ 値が増加しているが、これは主要な餌生物であるカイアシ類の $\delta^{15}\text{N}$ 値の増加、特にミズクラゲの主要な餌と考えられる *Oithona* 属 (Han et al., 2009) の $\delta^{15}\text{N}$ 値の増加を反映している可能性がある。カタクチイワシについても、春季から夏季に $\delta^{15}\text{N}$ 値の増加がみられ、春季から夏季に燧灘において観測されたカイアシ類の $\delta^{15}\text{N}$ 値の増加を反映したと考えられる。なお、広島湾で4月に採集された体長125 mm以上のカタクチイワシの $\delta^{13}\text{C}$ 値が120 mm以下のカタクチイワシと比較して低いことから、4月に体長125 mm以上である個体は冬季の沖合域における食性の記録を保持したまま広島湾に移入してきた個体であると示唆されている (Takai et al., 2002b)。

しかし、本報で示した6月の体長125 mm以上の個体の $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値は、体長120 mm以下の個体の $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値と比較して極端に低下することはなかった (Fig. 5c, d). 体長125 mm以上のカタクチイワシが仮に太平洋からの移入群であったとしても、6月に燧灘に分布している段階で沿岸域の生態系に取り込まれ、安定同位体比の値で代表される冬季の沖合域における食性の記録をすでに消失している可能性がある。

広島湾において、ミズクラゲの $\delta^{15}\text{N}$ 値の方が、カタクチイワシ仔魚の $\delta^{15}\text{N}$ 値よりも変動が大きいことが示されている (Shoji et al., 2009). 本報の結果では、カタクチイワシの春季から夏季における $\delta^{15}\text{N}$ 値の1日当たり増加率は、ミズクラゲよりも低い。生物の筋肉組織の炭素・窒素が入れ替わる時間 (ターンオーバータイム: $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値がどれくらい前の期間の食性を反映しているかを示す) は、ミズクラゲの飼育実験では、餌の切り替えにより $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値が5日間で変化する (木村ほか, 2005). 一方、カタクチイワシの未成魚から成魚のターンオーバータイムは数ヶ月以上と推定されている (Tanaka, 2006). カタクチイワシは体長による変動はあるものの、ミズクラゲと比較して $\delta^{15}\text{N}$ 値の季節的な変動は少ない (Fig. 5). これらの結果は、燧灘における生態学的栄養段階計算の基準としてカタクチイワシが妥当であったことを示している。

相模湾で採集された *Calanus* 属 (Lindsay et al., 1998), 有明海における *A. omorii* (Suzuki et al., 2008), 広島湾におけるカイアシ類 (Shoji et al., 2009) の $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値と本報で報告したカイアシ類の $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値はほぼ同水準であった (Table 6). 広島湾で採集されたミズクラゲ (Shoji et al., 2009) の $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値と本報で報告したミズクラゲの $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値もほぼ同水準であった。本報の燧灘におけるミズクラゲに関する結果は、過去のミズクラゲの胃腔内組成解析、安定同位体解析の研究結果 (Ishii and Tanaka, 2001; Uye et al., 2003; Shoji et al., 2009) と同じく、カイアシ類がミズクラゲの主要な餌生物であることを裏付ける結果となった。その食段階から判断して、燧灘においてミズクラゲは二次消費者と位置づけられ、カタクチイワシ仔魚と競合関係にある。なお、ミズクラゲの胃腔内からカタクチイワシ卵は見いだされたが、仔魚は見いだされなかった。また、ミズクラゲ胃腔内におけるカイアシ類出現数に対するカタクチイワシ卵の出現数の比が、採集海域におけるカイアシ類の分布密度に対するカタクチイワシ卵の分布密度の比よりも大きくなっており、ミズクラゲがカイアシ類よりもカタクチイワシ卵を選択的に捕食している結果となっている。ミズクラゲの摂餌機構の研究では、遊泳力があるカイアシ類や仔魚は遊泳力のない魚卵よりも捕獲されにくいことが示唆されている (Costello and Colin, 1994). また、カタクチイワシ仔魚の分布密度がカイアシ類や魚卵のそれと比較して小さかったため、ミズクラゲとの遭遇確率は小

さかったと考えられる。この2つの要因により、ミズクラゲの胃腔内でカタクチイワシ仔魚が見いだされず、カタクチイワシ卵がカイアシ類よりも選択的に捕食された結果になったと考えられる。ミズクラゲの捕食はカタクチイワシの卵期の減耗要因の1つと考えられるが、ミズクラゲがカタクチイワシ仔魚を捕食することにより、その資源動態に影響する可能性は低いと考えられる。

試料数は少ないが、カブトクラゲおよびマントヤムシが二次消費者であると判定された。カブトクラゲ (Uye and Sano, 1995; Kasuya et al., 2000), マントヤムシはカイアシ類を主要な餌としており (Murakami, 1959; Nagasawa, 1987), その大発生時には、ミズクラゲと同様にカタクチイワシ仔魚の競合者となることが示唆された。また、アカクラゲは、ミズクラゲおよびカブトクラゲの捕食者である可能性が飼育実験等で示唆されている (佐藤ほか, 1996; Kinoshita et al., 2006). しかし、その栄養段階から判断して、アカクラゲは、ミズクラゲ、カブトクラゲと同じく二次消費者である。アカクラゲはミズクラゲやカブトクラゲの資源動態に捕食者としては影響しない可能性がある。

大阪湾 (三島・星加, 2002), 燧灘 (本報告) で採集されたマイワシの $\delta^{15}\text{N}$ 値は、太平洋沿岸で採集されたマイワシ (Takai et al., 2007) よりも高い値となっていた。また、燧灘 (本報告) で採集されたマサバの $\delta^{15}\text{N}$ 値は太平洋沿岸で採集されたマサバ (Takai et al., 2007) よりも高い値であった。大阪湾 (三島・星加, 2002), 広島湾 (Shoji et al., 2009), 燧灘 (山本・片山, 2012; 本報告) で採集されたカタクチイワシの $\delta^{15}\text{N}$ 値も太平洋沿岸 (Takai et al., 2007) で採集されたカタクチイワシよりも高い値であった。カタクチイワシの $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値の地理的相違の研究は、沿岸域の $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値の方が黒潮沖合域よりも高いことを示している (Tanaka et al., 2008). 燧灘 (本報告) のカタクチイワシも、黒潮沖合域に分布するカタクチイワシと比較して $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ 値が高かった。沿岸域のカタクチイワシの $\delta^{13}\text{C}$ 値が黒潮沖合域よりも高い傾向は、沿岸浅海域のカタクチイワシが主な餌であるカイアシ類、浮遊幼生、珪藻類などの表層性プランクトンに加えて、 $\delta^{13}\text{C}$ 値が高い十脚類、アミ類、端脚類、多毛類などのベントスも餌として利用していることが一因と指摘されている (高井ほか, 2003). 一方、広島湾や安芸灘では、食物網の起点となる有機物の $\delta^{15}\text{N}$ 値が人間の生活排水起源の $\delta^{15}\text{N}$ 値を反映して高く、沿岸域でのヒメジンドウイカ *Loliolus sumatrensis* の $\delta^{15}\text{N}$ 値が、太平洋の沖合域の頭足類よりもより高くなる一因であると推察されている (Takai et al., 2002a). 燧灘に分布するマイワシ、カタクチイワシ、マサバの $\delta^{15}\text{N}$ 値が黒潮沖合域よりも高い原因として、人間の生活排水起源の $\delta^{15}\text{N}$ 値を反映している可能性がある。

燧灘で採集されたマイワシ、体長40 mm以上のカタクチイワシは栄養段階から判断すると、二次消費者から三次

Table 6. The reference data of carbon and nitrogen stable isotope ratios ($\% \pm SD$, min-max) of copepods, jellyfish, and fish collected in waters around Japan. BD (bell diameter), SL (standard length), TL (total length), TL (total length), BL (body length), PL (preanal length).

Species	Sampling site	Sampling date	N	Body size	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	References
Copepods	Sagami Bay	13–14 October 1993	1		-19.5	8.4	Lindsay et al. (1998)
	Ariake Sea	2003, 2004	4		-21.1 \pm 1.2	10.5 \pm 0.9	Suzuki et al. (2008)
Jellyfish	Hiroshima Bay	July 2006	12	75–259 mm BD	-18.2 \pm 1.2	13.7 \pm 4.5	Shoji et al. (2009)
Fish (Clupeiformes)							
Japanese sardine	Osaka Bay	9 August 1994	1	13.4 g wet weight	-15.8	13.8	Mishima and Hoshika (2002)
	Coastal waters of Izu Peninsula	14 December 2005	10	138–158 mm SL	-17.0 \pm 0.5	10.6 \pm 0.8	Takai et al. (2007)
	Kii Channel	May 2009, July 2010	6	82–157 mm TL	-17.9 \pm 0.7	12.4 \pm 0.7	Doiuchi et al. (2011)
Dotted gizzard shad	Hiroshima Bay	16 April 1998	1	230 mm SL	-15.1	14.7	Takai et al. (2002a)
	Hiroshima Bay	14 May 1999	7	152–228 mm SL	-14.5 \pm 0.2	15.3 \pm 0.5	Takai et al. (2002a)
	Hiroshima Bay	14 May 1999	3	220–230 mm SL	-14.6 \pm 0.1	14.6 \pm 0.7	Takai et al. (2002a)
	Hiroshima Bay	14 May 1999	11	207–232 mm SL	-14.7 \pm 0.8	14.3 \pm 0.5	Takai et al. (2002a)
	Hiroshima Bay	14 May 1999	20	203–238 mm SL	-14.5 \pm 0.3	14.8 \pm 0.7	Takai et al. (2002a)
Japanese anchovy	Osaka Bay	9 August 1994	1	6.4 g wet weight	-15.9	13.8	Mishima and Hoshika (2002)
	Hiuchi-nada	3 July 1995	4	About 30 mm TL	-15.9 \pm 0.7	14.8 \pm 0.3	Yamamoto and Katayama (2012)
	Hiroshima Bay	16 April 1998	2	110–115 mm SL	-15.9 \pm 0.7	13.9 \pm 1.6	Takai et al. (2002a)
	Hiroshima Bay	16 April 1998	4	125–140 mm SL	-18.8 \pm 0.6	8.5 \pm 0.8	Takai et al. (2002a)
	Coastal waters of Izu Peninsula	2 September 2002	10	102–125 mm SL	-17.7 \pm 0.5	9.7 \pm 0.7	Takai et al. (2007)
	Coastal waters of Izu Peninsula	5 August 2002	11	16.3–18.5 mm SL	-18.3 \pm 0.3	8.6 \pm 0.2	Takai et al. (2007)
	Hiroshima Bay	July 2006	10	22.1–54.8 mm BL	-18.2 \pm 1.5	13.2 \pm 0.6	Shoji et al. (2009)
	Kii Channel	April–July 2009	6	59–119 mm TL	-17.9 \pm 0.9	12.0 \pm 2.6	Doiuchi et al. (2012)
Fish (Perciformes)							
Japanese jack mackerel	Hiroshima Bay	21 October 1997	2	160–180 mm SL	-14.9 \pm 0.6	16.0 \pm 0.0	Takai et al. (2002a)
	Hiroshima Bay	14 May 1999	3	150–155 mm SL	-15.3 \pm 0.1	15.1 \pm 0.0	Takai et al. (2002a)
	Aki-nada	13 May 1999	8	290–820 mm TL	-14.8 \pm 0.3	16.6 \pm 1.9	Takai et al. (2002b)
Largehead hairtail	Aki-nada	13 May 1999	14	575–842 mm TL	-14.8 \pm 0.4	17.2 \pm 0.6	Takai et al. (2003)
	Hiroshima Bay	14 May 1999	1	700 mm TL	-14.6	17.5	Takai et al. (2002a)
	Kii Channel	October 2008	13	178–360 mm PL	-16.2 \pm 0.4	18.0 \pm 0.9	Doiuchi et al. (2011)
	Kii Channel	May 2009	10	258–338 mm PL	-16.0 \pm 0.5	17.2 \pm 1.3	Doiuchi et al. (2011)
	Kii Channel	March 2010	1	268 mm PL	-16.2	17.0	Doiuchi et al. (2011)
	Kii Channel	June 2010	8	270–352 mm PL	-16.3 \pm 0.5	17.7 \pm 1.2	Doiuchi et al. (2011)
White croaker	Aki-nada	13 May 1999	4	111–140 mm SL	-14.1 \pm 0.2	15.2 \pm 0.3	Takai et al. (2002b)
Chub mackerel	Coastal waters of Izu Peninsula	13 May 2003	12	56–68 mm SL	-16.9 \pm 0.5	10.3 \pm 0.5	Takai et al. (2007)
	Coastal waters of Izu Peninsula	13 May 2003	3	75–103 mm SL	-17.1 \pm 1.1	9.9 \pm 0.6	Takai et al. (2007)

消費者と位置づけられ、カイアシ類以外の餌への依存（高井ほか, 2003）を反映している可能性がある。一方、コノシロ、サッパは体長40 mm未満のカタクチイワシと同じ二次消費者である。カイアシ類の資源動態はカタクチイワシの再生産成功率の多寡を決定する（Zenitani et al., 2011）。コノシロ、サッパもカイアシ類の資源動態に、その再生産成功率が決定される可能性がある。

広島湾（Takai et al., 2002a）、安芸灘（高井ほか, 2003）で採集されたタチウオの $\delta^{13}\text{C}$ 値は、紀伊水道（土居内ほか, 2012）、燧灘（本報告）で採集されたタチウオと比較してやや高かった。安芸灘（Takai et al., 2002a）で採集されたシログチの $\delta^{13}\text{C}$ 値は、燧灘（本報告）で採集されたシログチよりも高い傾向があった。また、安芸灘（Takai et al., 2002b）で採集されたマアジの $\delta^{13}\text{C}$ 値も、燧灘（本報告）で採集されたマアジよりも高い傾向があった。これらの、魚種の海域の相違による $\delta^{13}\text{C}$ 値の差は、海域の特性および採集時期の違いを反映している可能性があるが、比較検討するには、標本数が少ない。今後の調査に期待したい。

消化管内組成解析、安定同位体解析によりカタクチイワシの捕食者と考えられている紀伊水道におけるタチウオ（林, 1978；土居内ほか, 2011）の栄養段階は、二次消費者から三次消費者と体サイズに依存して変化する（土居内ほか, 2012）。本報で測定したタチウオは土居内ほか（2012）と比較して大きいサイズであったため、三次消費者と位置づけられた。消化管内内容物調査によりカタクチイワシの捕食者と考えられているシログチ（Takasuka et al., 2003）、サワラ（Shoji and Tanaka, 2005）もタチウオと同じ三次消費者であった。一方、マサバ（加藤・渡邊, 2002）は消化管内内容物調査によりカタクチイワシの捕食者と考えられているが、本報の結果からは、二次消費者から三次消費者と位置づけられた。マサバが、魚類の他にサルパ類を主要な餌の1つとして利用している（西村, 1958；森脇・宮邊, 2012）ことと関連しているのかもしれない。

イボダイの仔稚魚は、ミズクラゲの体内に侵入し、その生殖腺を摂餌している（庄島, 1961）。周防灘におけるイボダイとミズクラゲの栄養段階から判断すると、周防灘においてミズクラゲは一次消費者、イボダイは二次消費者である。イボダイがミズクラゲの捕食者であるという安田（2003）の示唆を本報の結果は支持するものであった。なお、周防灘ではミズクラゲの栄養段階が燧灘よりも1段階下である。周防灘のミズクラゲはカイアシ類を経由しない栄養段階にある可能性がある。

ミズクラゲの発生量が少ない現在の燧灘におけるカタクチイワシの加入量予測は、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、本報の結果はクラゲ・クシクラゲ類が大発生した場合、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

く影響を与える可能性があることを示唆している。クラゲ・クシクラゲ類が大発生した場合の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検討も必要であるのかもしれない。

謝 辞

（有）目勝水産の皆様および福岡県水産海洋技術センター豊前海研究所石谷 誠主任技師には、魚類、ミズクラゲのサンプリングにご協力いただいた。昭光通商株式会社杉戸研究所SI分析センターの佐藤里恵氏、市川順子氏には、安定同位体分析にご協力をいただいた。（株）水土舎の唯杉由佳氏には、カイアシ類の分類、選別にご協力いただいた。（独）水産総合研究センター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研究室の吉田晴美氏、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。以上の各位には記してここに謝意を表す。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

- Arai, M. N. (2001) Pelagic coelenterates and eutrophication: A review. *Hydrobiologia*, **451**, 69–87.
- 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.
- 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.
- Cabana, G. and J. B. Rasmussen (1996) Comparison of aquatic food changes using nitrogen isotopes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **93**, 10844–10857.
- Costello, J. H. and S. P. Colin (1994) Morphology, fluid motion and predation by the scyphomedusa *Aurelia aurita*. *Mar. Biol.*, **121**, 327–334.
- 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.
- 土居内 龍・安江尚孝・竹内照文・山内 信・奥山芳生・諏訪剛・向野幹生・小久保友義・芳養晴雄 (2011) 炭素・窒素安定同位体比に基づく紀伊水道におけるタチウオとその他の底生魚類の炭素源の比較. *日本誌*, **77**, 205–214.
- 土居内 龍・安江尚孝・武田保幸 (2012) 炭素・窒素安定同位体比に基づく紀伊水道におけるタチウオの栄養段階. *日本誌*, **78**, 479–481.
- Fry, B. (1988) Food web structure on Georges Bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 1182–1190.
- Han, C. H., M. Kawahara and S. Uye (2009) Seasonal variations in the trophic relationship between scyphomedusa *Aurelia aurita* s.l. and

- mesozooplankton in a eutrophic brackish-water lake, Japan. *Plankton Benthos Res.*, **4**, 14–22.
- 林 凱夫 (1978) 大阪湾産タチウオの漁業生物学的研究. 大阪水試研報, **5**, 99–115.
- Ishii, H. and F. Tanaka (2001) Food and feeding of *Aurelia aurita* in Tokyo Bay with analysis of stomach contents and a measurement of digestion time. *Hydrobiologia*, **451**, 311–320.
- Kasuya, T., T. Ishimaru and M. Murano (1994) Feeding characteristics of the lobate ctenophore *Bolinopsis mikado* Moser. *Bull. Plankton. Soc. Jpn.*, **41**, 57–68.
- 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.
- 加藤充宏・渡邊千夏子 (2002) マサバとゴマサバの成熟・産卵および食性. 月刊海洋, **34**, 266–272.
- Kideys, A. E. (2002) Fall and rise of the Black Sea ecosystem. *Science*, **297**, 1482–1484.
- 木村千秋・笠井亮秀・益田玲爾・山下 洋 (2005) 餌生物の切り替えによるミズクラゲの炭素および窒素安定同位体比の経時変化. H17日本水産学会近畿支部後期例会講演要旨集, http://nara-kindai.univ.jp/05project/03gakkai/H22_Suisan_kinkishibu/reikai/h17reikai/h17_kouki/113.pdf.
- 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.
- Laws, E. A., P. A. Thompson, B. N. Popp and R. R. Bidigare (1998) Sources of inorganic carbon for marine microalgal photosynthesis: A reassessment of $\delta^{13}\text{C}$ data from batch culture study of *Thalassiosira pseudonana* and *Emiliania huxleyi*. *Limnol. Oceanogr.*, **43**, 136–142.
- 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.
- Lindsay, D. J., M. Minagawa, I. Mitani and K. Kawaguchi (1998) Trophic shift in Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in its early life history stages as detected by stable isotope ratios in Sagami Bay, central Japan. *Fish. Sci.*, **64**, 403–410.
- Malej, A., J. Faganeli and J. Pezdič (1993) Stable isotope and biochemical fractionation in the marine pelagic food chain: The jellyfish *Pelagia noctiluca* and net zooplankton. *Mar. Biol.*, **116**, 565–570.
- 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.
- Mills, C. E. (2001) Jellyfish blooms: Are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? *Hydrobiologia*, **451**, 55–68.
- Minagawa, M. (1992) Reconstruction of human diet from $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in contemporary Japanese hair: A stochastic method for estimating multi-source contribution by double isotope tracers. *Appl. Geochem.*, **7**, 145–158.
- Minagawa, M. and E. Wada (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim. Cosmochim. Ac.*, **48**, 1135–1140.
- 三島康史・星加 章 (2002) 瀬戸内海の伊予灘および大阪湾で採取された魚類の炭素・窒素安定同位体比. 沿岸海洋研究, **39**, 145–150.
- Mitani, Y., T. Bando, N. Takai and W. Sakamoto (2006) Patterns of stable carbon and nitrogen isotopes in the baleen of common minke whale *Balaenoptera acutorostrata* from the western North Pacific. *Fish. Sci.*, **72**, 69–76.
- 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.
- 森脇晋平・宮邊 伸 (2012) 日本海南西沿岸海域におけるマサバの摂餌生態. 鳥根水技セ研報, **4**, 39–44.
- Murakami, A. (1959) Marine biological study on the planktonic chaetognaths in the Seto Inland Sea. *Bull. Naikai Reg. Fish. Res. Lab.*, **12**, 1–186.
- Nagasawa, S. (1987) Ecological interrelationships of zooplankton in Tokyo Bay. *La mer*, **25**, 161–166.
- 西村三郎 (1958) 中部日本海産マサバの摂餌に関する一知見—トガリサルバの摂取について—. 日水研年報, **4**, 105–112.
- Oguz, T., B. Fach and B. Salihoglu (2008) Invasion dynamics of the alien ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its impact on anchovy collapse in the Black Sea. *J. Plankton Res.*, **30**, 1385–1397.
- 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.
- Rau, G. H., C. M. McHugh, C. H. Harrold, C. Baxter, B. Hecker and R. W. Embley (1990) $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{18}\text{O}$ of *Calyptogena phaseoliformis* (bivalve mollusk) from the Ascension Fan-Valley near Monterey, California. *Deep-Sea Res. Part A*, **37**, 1669–1676.
- 佐藤藤美子・広海十朗・門田定美 (1996) 鉢クラゲ類アカクラゲ (*Chrysaora pacifica*) によるミズクラゲ (*Aurelia aurita*) の捕食. 日大農獣医学部学術研報, **53**, 65–71.
- 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.
- Shoji, J. and M. Tanaka (2005) Distribution, feeding condition, and growth of Japanese Spanish mackerel (*Scomberomorus niphonius*) larvae in the Seto Inland Sea. *Fish. Bull.*, **103**, 371–379.
- 庄島洋一 (1961) クラゲに伴うイボダイ Psenopsis sp. の幼期について. 西水研報, **21**, 69–74.
- Suzuki, K., A. Kasai, T. Isoda, K. Nakayama and M. Tanaka (2008) Distinctive stable isotope ratios in important zooplankton species in relation to estuarine salinity gradients: Potential tracer of fish migration. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **70**, 541–550.
- Tada, K., K. Monaka, M. Morishita and T. Hashimoto (1998) Standing stocks and production rates of phytoplankton and abundance of bacteria in the Seto Inland Sea, Japan. *J. Oceanogr.*, **54**, 285–295.
- Takahashi, K., E. Wada and M. Sakamoto (1991) Relationship between

- carbon isotope discrimination and the specific growth rate of green algae *Chlamydomonas reinhardtii*. Jpn. J. Limnol., **52**, 105–112.
- Takai, N., N. Hirose, T. Osawa, K. Hagiwara, T. Kojima, Y. Okazaki, T. Kuwae, T. Taniuchi and K. Yoshihara (2007) Carbon source and trophic position of pelagic fish in coastal waters of south-eastern Izu Peninsula, Japan, identified by stable isotope analysis. Fish. Sci., **73**, 593–608.
- Takai, N., Y. Mishima and A. Hoshika (2002a) Habitat use and trophic positions of Kobi squid *Loliolus sumatrensis* in the western Seto Inland Sea in late spring inferred from carbon and nitrogen stable ratios. Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr., **66**, 1–10.
- 高井則之・三島康史・星加 章・吉原喜好 (2003) 炭素・窒素安定同位体比分布から推察した安芸灘に生息する底生動物群集の炭素供給源. 水産海洋研究, **67**, 148–162.
- Takai, N., Y. Mishima, A. Yorozu and A. Hoshika (2002b) Carbon sources for demersal fish in the western Seto Inland Sea, Japan examined by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. Limnol. Oceanogr., **47**, 730–741.
- Takasuka, A., I. Aoki and I. Mitani (2003) Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. Mar. Ecol. Prog. Ser., **252**, 223–238.
- Tanaka, H. (2006) Comparative study of the feeding ecology of small pelagic fishes with a focus on Japanese anchovy *Engraulis japonicus*. PhD thesis, The University of Tokyo, Tokyo, 189pp.
- Tanaka, H., A. Takasuka, I. Aoki and S. Ohshimo (2008) Geographical variations in the trophic ecology of Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, inferred from carbon and nitrogen stable isotope ratios. Mar. Biol., **154**, 557–568.
- Uye, S., N. Fujii and H. Takeoka (2003) Unusual aggregations of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in coastal waters along western Shikoku, Japan. Plankton. Biol. Ecol., **50**, 17–21.
- Uye, S., H. Kuwata and T. Endo (1987) Standing stocks and production rates of phytoplankton and planktonic copepods in the Inland Sea of Japan. J. Oceanogr. Soc. Jpn., **42**, 421–434.
- Uye, S. and K. Sano (1995) Seasonal reproductive biology of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperature eutrophic inlet. Mar. Ecol. Prog. Ser., **118**, 121–128.
- 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.
- Vander Zanden, M. J., G. Cabana and J. B. Rasmussen (1997) Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratio ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. Can. J. Fish. Aquat. Sci., **54**, 1142–1158.
- Wada, E., M. Terazaki, T. Kabaya and T. Nemoto (1987) ^{15}N and ^{13}C abundances in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. Deep-Sea Res. Part A, **34**, 829–841.
- Xian, W., B. Kang and R. Liu (2005) Jellyfish blooms in the Yangtze estuary. Science, **307**, 41.
- 山本昌幸・片山知史 (2012) 1995年の瀬戸内海燧灘東部におけるカタクチイワシとマイワシの食性の比較. 水産海洋研究, **76**, 66–76.
- 安田 徹 (2003) 「海のUFOクラゲ—発生・生態・対策」. 恒星社厚生閣, 東京, 206pp.
- Zaitsev, Y. P. (1992) Recent changes in the trophic structure of the Black Sea. Fish. Oceanogr., **1**, 180–189.
- 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.