

北太平洋西部亜寒帯循環域における鉛直移動性カイアシ類の体長、
体重および化学組成

上田 愛¹⁾・小針 統¹⁾・Deborah K. Steinberg²⁾

- ¹⁾ 鹿児島大学水産学部水産生物・海洋学分野, 〒890-0056 鹿児島市下荒田 4-50-20
²⁾ Virginia Institute of Marine Science, College of William and Mary, P.O. Box 1346, Rt 1208, Geate Rd.,
Gloucester Pt., VA 23062, USA

Body length, weight and chemical composition of the ontogenetically
migrating copepods in the Western Subarctic Gyre of
North Pacific Ocean

AI UEDA,¹⁾ TORU KOBARI¹⁾* AND DEBORAH K. STEINBERG²⁾

- ¹⁾ Fisheries Biology and Oceanography Division, Faculty of Fisheries, Kagoshima University, 4-50-20 Shimoarata,
Kagoshima 890-0056, Japan
²⁾ Virginia Institute of Marine Science, College of William and Mary, P.O. Box 1346, Rt 1208, Geate Rd., Gloucester
Pt., VA 23062, USA
* Corresponding author. E-mail: kobari@fish.kagoshima-u.ac.jp

Abstract We investigated body length, weight and chemical composition of the ontogenetically migrating copepods including *Calanus*, *Eucalanus*, *Metridia* and *Neocalanus* species in the Western Subarctic Gyre to evaluate their life cycle strategies. All copepod species increased prosome length, dry and carbon weights and oil sac volume with development from copepodite stage 1 to 5, while the changes from copepodite stage 5 to adult were variable among the species. Significant regression equations of body mass (dry and carbon weights) on prosome length were evident for the young copepodites of all species. Carbon content and oil sac volume were high for migrant stages to mesopelagic depths, especially for *Calanus* and *Neocalanus* species. Compared with *Calanus* and *Neocalanus* species, *M. pacifica* showed low carbon content and smaller oil droplets for copepodite stage 5. These results suggest that high carbon content and large oil droplets indicate migrant stage to the mesopelagic and *M. pacifica* carry out no seasonal migration for dormant in the Western Subarctic Gyre.

Key words: copepods, prosome length, dry weight, chemical composition, oil sac

はじめに

北太平洋亜寒帯域の海洋環境は季節的に大きく変動し、春-初夏に基礎生産や動物プランクトンバイオマスが高くなることが知られている (Banse & English 1999,

Taniguchi 1999, Mackas & Tsuda 1999). 当該海域では, *Eucalanus* 属, *Calanus* 属, *Metridia* 属および *Neocalanus* 属に代表される鉛直移動性カイアシ類がこの時期に表層で発育し (Mackas & Tsuda 1999), 表層-中深層のマクロ動物プランクトンバイオマスで卓越することが知られている (Vinogradov 1997). これらカイアシ類

0000 年 0 月 00 日受付, 0000 年 00 月 00 日受理

Table 1. Comparison of seasonal variability in oceanographic conditions and life cycle parameters for ontogenetically migrating copepods in the Western Subarctic Gyre (WSG), Alaskan Gyre (AG) and Oyashio region (OYA). Note that regression line for *N. flemingeri* was fitted at C4 to C6. ND: No data. NC: *Neocalanus cristatus*, NF: *N. flemingeri*, NP: *N. plumchrus*, CP: *Calanus pacificus*, EB: *Eucalanus bungii*, MP: *Metridia pacifica*.

	AG	WSG	OYA
Seasonal variability			
Sea surface temperature (°C)	6–12*1	3–10*1	3–18*3
Chlorophyll <i>a</i> (μg L ^{−1})	0.4*2	0.9–1.2*1	1.7–8.9*3
Life cycle parameter			
Migrating stage for dormant			
NC	C5*4	C5*8	C5*9
NF	C5*5	C5*8	C5*10
NP	C5*5	C5*8	C5*11
CP	C5*6	C5*8	C5*12
EB	C3–C5, C6 ♀*4	C3–C5, C6 ♀*8	C3–C5, C6 ♀*13
MP	None*7	ND	C5*14
Slope of PL-DW			
NC	ND	2.418	4.001*15
NF	ND	4.954	3.898*15
NP	ND	2.044	3.769*15
CP	ND	1.871	ND
EB	ND	2.052	2.726*16
MP	ND	1.405	ND
*1. Harrison et al. (1999)	*2. Wong et al. (1995)	*3. Saito et al. (2002)	
*4. Miller et al. (1984)	*5. Miller & Clemons (1998)	*6. Heinrich (1962)	
*7. Batchelder (1985)	*8. Kobari et al. (2008)	*9. Kobari & Ikeda (1999)	
*10. Kobari & Ikeda (2001a)	*11. Kobari & Ikeda (2001b)	*12. Kobari et al. (2004)	
*13. Shoden et al. (2005)	*14. Padmavati et al. (2004)	*15. Kobari et al. (2003a)	
*16. 正傳 (2000)			

は、ケイ藻や渦鞭毛藻などの植物プランクトンだけでなく、絨毛虫やノープリウス幼生などの微小動物プランクトン、糞粒や植物プランクトン凝集塊などの沈降粒子を摂餌し (Dagg 1993, Gifford 1993, Kobari et al. 2003 a), 浮魚類, 中深層性魚類, 底魚類, 海鳥類, 鯨類などの主な餌料となっている (Kawamura 1982, Odate 1994, Hunt et al. 1998, Moku et al. 2000, Yamamura et al. 2002). このため, これらカイアシ類は当該海域生態系において基礎生産のエネルギーを高次栄養段階へ転送する役割を担っている (小針・池田 2000).

これまでの報告によると (Table 1), *Neocalanus* 属カイアシ類, *C. pacificus* や *M. pacifica* はコペポダイト幼体5期で越冬のために中深層へ潜行することが知られている (Heinrich 1962, Miller et al. 1984, Miller & Clemons 1988, Kobari & Ikeda 1999, 2001a, b, Tsuda et al. 1999, 2004, Kobari et al. 2004, Padmavati et al. 2004). このため潜行ステージでは, 急激に油球を蓄積させたり, 筋肉組織を発達させたりすることが報告されている (Kobari & Ikeda 1999). 他方, *E. bungii* が複数ステージで越冬したり (Tsuda et al. 2004, Shoden et al. 2005), *M. pacifica* が一部の海域で

明瞭な越冬ステージを持たないことも報告されている (Batchelder 1985). したがって, 表層におけるこれらカイアシ類の成長過程は越冬戦略を反映していることが予想される.

そこで本研究では, 北太平洋亜寒帯域で卓越する鉛直移動性カイアシ類6種の各発育過程について, 頭胸部長, 乾燥体重, 化学組成, 油球体積を測定し, これらの成長過程と越冬戦略との関係を検討した.

材料と方法

1. 生鮮標本採取

生鮮標本は, 2005年7月26日~2005年8月18日に西部亜寒帯循環域の K2 (47°N, 160°E) において, 濾水計を装着した北太平洋標準ネット (口径45 cm, 目合い0.1 mm) を用いて, 水深150 m から海表面まで鉛直曳きして採取された. また, 水深150 m 以浅に出現しなかった *Neocalanus* 属カイアシ類の成体雄・成体雌および *M. pacifica* の成体雄については, IONESS (開口面積1 m², 目合い0.35 mm) を用いて, 水深1000 m から海表面まで斜行曳きして生鮮標本を採取した. このほか

に、凍結保存の影響を調べるための標本を 2007 年 3 月 14 日～4 月 16 日に親潮域の A5 (42°N, 145°E) において、濾水計を装着した大型リングネット（口径 80 cm, 目合い 0.2 mm）を用いて水深 150 m から海表面まで鉛直曳きして採取した。

2. 生鮮標本の処理

生鮮標本は、余分な水分を除去した後に液体窒素で急速冷凍し、超低温冷凍庫（-80℃）で保存した。標本は濾過海水で解凍後、鉛直移動性カイアシ類 6 種 (*E. bungii*, *C. pacificus*, *M. pacifica*, *N. cristatus*, *N. flemingeri*, *N. plumchrus*) について、実体顕微鏡下でコペポダイト 1～6 期 (C1～C6) を識別した。*E. bungii* および *M. pacifica* はコペポダイト幼体 4 期以降、*N. cristatus*, *N. flemingeri*, *N. plumchrus*, *C. pacificus* はコペポダイト 6 期について、雌雄を識別した。

3. 頭胸部長、油球体積および乾燥体重の測定

各発育段階、雌雄別に取り分けたカイアシ類は、すべての個体についてデジタルカメラ（Nikon 社製 COOLPIX）で撮影した。撮影された画像は、画像解析ソフト（三谷商事社製 Lumina Vision）を用いて頭胸部長、頭胸部体積、油球体積を測定した（精度 0.01 mm）。頭胸部や油球は、球体あるいは楕円体に近似させて体積を求めた。撮影後のカイアシ類は Milli-Q 水で軽く脱塩し、あらかじめ計量されたスズカップに移した。発育段階初期は単独個体で乾燥体重を測定するのが困難なので、個体の大きさに応じて数個体～100 個体をまとめてスズカップに入れた。これらの試料は、凍結乾燥機（EYELA FDU-1200）で 3 時間、定温乾燥機（ADVANTEC DRA 630DA）を使って 60℃ で 6 時間乾燥した後、ウルトラミクロ電子天秤（Sartorius SE2, 精度 0.1 μg）を使って乾燥体重を測定した。

4. 元素分析

各発育段階、雌雄別の化学成分組成を調べるため、乾燥体重を測定した試料を CHN アナライザー（パーキンエルマー社製 2400II, 精度 1 μg）を使って、900℃ で 5 分間燃焼させ、乾燥試料に含まれる炭素および窒素含有量を測定した。

結 果

1. 脱皮に伴う成長

いずれのカイアシ類も、コペポダイト幼体 5 期までは

頭胸部長が脱皮前の 1.2～1.8 倍に増加した。コペポダイト幼体 5 期の頭胸部長はコペポダイト幼体 1 期と比べると、*Neocalanus* 属カイアシ類 3 種では 5.8～7.5 倍、*E. bungii* では 4.0～4.3 倍、*C. pacificus* や *M. pacifica* では 2.8～3.4 倍に増加した。コペポダイト幼体 5 期から成体においては、*C. pacificus* や *M. pacifica* ではそれ以前と同様に増加したが、*Neocalanus* 属カイアシ類では頭胸部長がほとんど増加しないか減少した。頭胸部長と同様、いずれのカイアシ類でも乾燥体重はコペポダイト幼体 5 期まで徐々に増加するが、特に *N. cristatus* のコペポダイト幼体 4 期から 5 期にかけての増加は著しく、脱皮前の 7.9 倍に増加した。コペポダイト幼体 5 期から成体にかけては、*C. pacificus* や *M. pacifica* では増加したが *Neocalanus* 属カイアシ類では増加するものと減少するものがあり、種間で明瞭な傾向が認められなかった。乾燥体重に対する炭素比は、コペポダイト幼体 5 期までは脱皮ごとに概ね増加して潜行ステージで急激に高くなったが、窒素比にはこのような傾向が認められなかった。C/N 比は 2.5～25.6 の範囲にあり、潜行ステージで急激に高くなる傾向があった。油球体積は、コペポダイト幼体 5 期までは潜行ステージで急激に高くなり、成体でも高い値を維持するものがあった。

2. 相対成長

いずれのカイアシ類でも、摂餌を行うコペポダイト幼体 1～5 期までは頭胸部長に対して乾燥体重、炭素・窒素含有量が急激に増加しており、これらを対数変換すると下式で回帰できた (Table 3)。

$$\text{Log}_{10} Y = a \text{Log}_{10} PL + b$$

PL: 頭胸部長 (μm)
Y: 乾燥体重 (μg), 炭素・窒素含有量 (μg), 油球体積 (×10⁻³ mm³)
a, b: 定数

炭素・窒素含有量の変動はその 49～94% を頭胸部長の変動で説明でき、乾燥体重および炭素含有量ではすべての種について統計学的に有意な回帰式が得られた (*p* < 0.01)。親潮域において、コペポダイト幼体 5 期でのみ潜行する *Neocalanus* 属カイアシ類 3 種では複数ステージで潜行する *E. bungii* よりも回帰式の傾き (*a*) が大きかったが (Table 1)、西部亜寒帯循環域では *N. flemingeri* を除くと 1.405～3.237 の範囲にあり、潜行ステージとの明瞭な関係を示さなかった (Table 1)。このことは、頭胸部長に対する体重増加が必ずしもコペポダイト幼体 5 期で潜行する種で高くなるわけではないことを意味する。

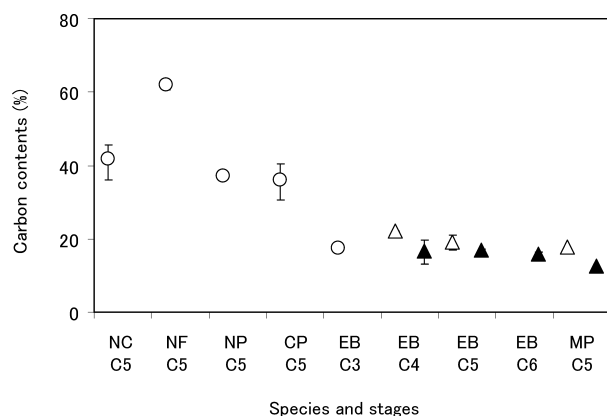


Fig. 1

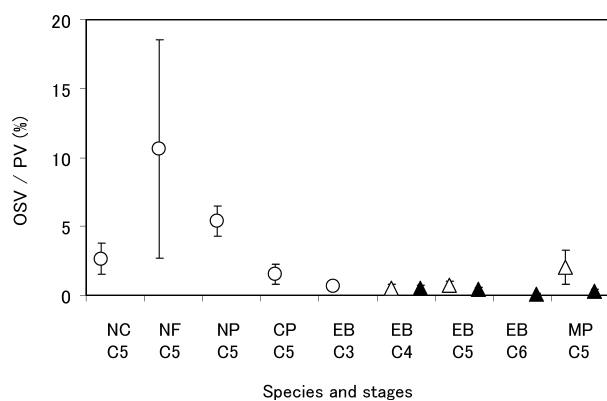


Fig. 2

3. 潜行ステージにおける油球体積と炭素含有量

越冬のために潜行する発育段階の乾燥体重に対する炭素比は、*Neocalanus* 属3種や *C. pacificus* では31～63%であり、*E. bungii* や *M. pacifica* の12～22%よりも高かった (Fig. 1). 頭胸部に対する油球の体積比(OSV/PV)は、*Neocalanus* 属3種と *C. pacificus* で2～19%、*E. bungii* や *M. pacifica* では1%以下であり、前者は後者よりも頭胸部に大型の油球を持つ傾向があった。例外的に、*M. pacifica* のコペポダイト幼体5期雄では2%と比較的大型の油球を持っていた (Fig. 2).

考 察

鉛直移動性カイアシ類が休眠のために潜行する発育段階は、種や海域によって異なることが知られている (Table 1). アラスカ湾の報告によれば、*Neocalanus* 属カイアシ類、*C. pacificus* ではコペポダイト幼体5期のみが (Heinrich 1962, Miller et al. 1984, Miller & Clemons 1988), *E. bungii* ではコペポダイト幼体3期～5期と成体雌が潜行するのに対し (Heinrich 1962,

Miller et al. 1984), *M. pacifica* では潜行せずに表層で世代交代を繰り返すらしい (Bachelder et al. 1985). また、親潮域では *Neocalanus* 属カイアシ類、*C. pacificus*, *E. bungii* がアラスカ湾と同じ潜行ステージを持つが (Kobari & Ikeda 1999, 2001a, b, Tsuda et al. 1999, 2004, Shoden et al. 2005), *M. pacifica* もコペポダイト幼体5期で潜行することが指摘されている (Padmavati et al. 2004). 西部亜寒帯循環域では生活史がよく分かっていないが、海洋環境に関するデータ (Harrison et al. 1999) や限られた時期に採取された標本解析からは (Tsuda & Sugisaki 1994, Tsuda et al. 2005, Kobari et al. 2008), アラスカ湾と同様の生活史を持つことが示唆される。

これまで、北太平洋亜寒帯域に出現するカイアシ類の体長や体重は多く報告されてきたものの (Vidal & Smith 1986, Kobari & Ikeda 1999, 2001a, b, Tsuda et al. 2001, Kobari et al. 2003a, b, 2004, Padmavati et al. 2004, Shoden et al. 2005), 化学成分や油球の解析については限られたコペポダイト期のみであった (Omori 1969, Miller 1993a, b, Kobari & Ikeda 1999, 2001b, Tsuda et al. 2001). このため、これらカイアシ類が中深層への潜行後に利用するエネルギーを発育の過程でどのように獲得していくのか定量的に解析されていなかった。本研究の結果によれば、鉛直移動性カイアシ類は潜行する発育段階まで脱皮ごとに乾燥体重、乾燥体重に占める炭素比、油球体積を増加させていくが (Table 2), その増加率は潜行ステージと関係があるわけではない (Table 3). しかし、潜行ステージになると他のコペポダイト幼体期よりも乾燥体重に占める炭素比を急激に高め、大型の油球を蓄積していることが分かった (Table 2). このことは、休眠のエネルギーをコペポダイト幼体初期から徐々に獲得していくのではなく、いずれの種も潜行ステージで脂肪分として急激に増加させることを意味している。言い換えれば、化学成分や油球サイズを測定することで、休眠戦略の一端を知ることができるものと思われる。

これまでの報告では、西部亜寒帯循環域における潜行ステージは *Neocalanus* 属や *C. pacificus* ではコペポダイト幼体5期、*E. bungii* ではコペポダイト幼体3期～5期と成体雌であったが (Kobari et al. 2008), *M. pacifica* では休眠のために潜行するかどうかははっきりしない、本研究の結果に基づけば、*M. pacifica* がコペポダイト幼体5期で潜行するならば *Neocalanus* 属や *C. pacificus* と同様に、乾燥体重に占める炭素比が高く油球サイズが大型になるはずである (Fig. 2). しかし、*M. paci-*

Table 2. Summary of prosome length (PL: mm), dry weight (DW: mg), carbon (C/DW: %) and nitrogen content to DW (N/DW: %), C:N ratio and oil sac volume (OS: $\times 10^{-3} \text{mm}^3$) of ontogenetically migrating copepods in Western Subarctic Gyre. Values are mean \pm SD. *n*: Number of replicates. ND: No data. NC: *Neocalanus cristatus*, NF: *N. flemingeri*, NP: *N. plumchrus*, CP: *Calanus pacificus*, EB: *Eucalanus bungii*, MP: *Metridia pacifica*. Asterisks show migrant stage for dormant.

Species	Stage	PL (mm)		DW (mg)		C/DW (%)	N/DW (%)	C:N ratio	OS ($\times 10^{-3} \text{mm}^3$)	
		Mean \pm SD	<i>n</i>	Mean \pm SD	<i>n</i>				Mean \pm SD	<i>n</i>
NC	C1	0.97 \pm 0.09	50	0.018 \pm 0.004	11	12.1	1.0	12.1	13.7 \pm 6.6	30
	C2	1.74 \pm 0.12	50	0.030 \pm 0.007	9	11.7	2.9	4.1	7.2 \pm 3.6	30
	C3	3.20 \pm 0.20	10	0.079 \pm 0.035	9	21.1	2.8	7.6	11.0 \pm 7.1	10
	C4	4.63 \pm 0.20	10	0.250 \pm 0.138	10	17.7	2.0	9.0	70.8 \pm 68.7	10
	*C5	7.31 \pm 0.19	29	1.983 \pm 0.987	29	41.7	4.9	8.5	3561.6 \pm 3892.1	30
	C6♂	6.47 \pm 0.32	11	3.275 \pm 0.486	12	47.9	7.4	6.5	2985.8 \pm 2036.2	10
	C6♀	7.55 \pm 0.29	13	4.170 \pm 1.244	12	64.3	5.6	11.4	9413.0 \pm 7390.0	13
NF	C1	ND		ND		ND	ND		ND	
	C2	ND		ND		ND	ND		ND	
	C3	ND		ND		ND	ND		ND	
	*C4	2.90 \pm 0.28	10	0.142 \pm 0.062	12	34.4	4.1	8.4	271.5 \pm 140.8	10
	*C5	3.46 \pm 0.26	5	0.679 \pm 0.011	2	61.9	2.4	25.6	1888.7 \pm 1698.5	5
	C6♂	3.08 \pm 0.12	7	0.338 \pm 0.058	7	43.9	6.6	6.7	525.4 \pm 334.4	5
	C6♀	3.84 \pm 0.13	10	0.791 \pm 0.232	10	51.1	4.9	10.5	2063.7 \pm 1494.4	10
NP	C1	0.69 \pm 0.05	50	0.013 \pm 0.003	4	5.4	1.8	3.1	0.1 \pm 0.1	30
	C2	1.12 \pm 0.06	50	0.020 \pm 0.006	6	7.8	2.9	2.6	0.2 \pm 0.2	30
	C3	1.83 \pm 0.09	20	0.055 \pm 0.010	2	10.5	4.2	2.5	3.4 \pm 8.7	20
	C4	2.75 \pm 0.13	20	0.124 \pm 0.008	5	21.1	5.4	3.9	15.1 \pm 11.8	20
	*C5	3.98 \pm 0.10	32	0.332 \pm 0.117	32	37.2	3.4	11.0	653.2 \pm 388.1	30
	C6♂	3.72 \pm 0.19	12	0.602 \pm 0.163	12	42.5	6.0	7.0	1119.6 \pm 888.7	12
	C6♀	3.84	1	0.192	1	31.2	7.8	4.0	179.9	1
CP	C1	0.69 \pm 0.05	50	0.004	1	9.7	1.2	8.0	0.1 \pm 0.1	30
	C2	0.89 \pm 0.07	50	0.018	1	7.4	1.7	4.4	0.1 \pm 0.1	30
	C3	1.16 \pm 0.03	22	0.026 \pm 0.010	2	6.7	1.3	5.3	0.2 \pm 0.3	22
	C4	1.47 \pm 0.03	7	0.044 \pm 0.003	2	9.4	2.1	4.5	0.2 \pm 0.3	7
	*C5	1.95 \pm 0.12	10	0.071 \pm 0.016	13	36.2	2.0	18.3	71.4 \pm 87.8	20
	C6♂	2.16 \pm 0.11	11	0.096 \pm 0.017	12	32.5	5.3	6.1	20.6 \pm 24.2	15
	C6♀	2.29 \pm 0.09	11	0.118 \pm 0.016	13	30.3	7.1	4.2	17.1 \pm 46.7	20
EB	C1	1.22 \pm 0.07	50	0.018 \pm 0.006	4	4.7	0.7	6.7	0.1 \pm 0.1	30
	C2	1.89 \pm 0.08	50	0.024 \pm 0.004	15	7.9	1.1	7.5	2.1 \pm 1.7	30
	*C3	2.77 \pm 0.13	30	0.035 \pm 0.012	19	17.5	0.9	20.0	28.7 \pm 22.0	30
	*C4♂	3.73 \pm 0.12	15	0.071 \pm 0.039	14	22.0	1.4	15.9	50.9 \pm 61.7	15
	*C4♀	3.69 \pm 0.20	15	0.068 \pm 0.013	14	16.7	1.1	15.7	52.7 \pm 42.9	15
	*C5♂	4.93 \pm 0.33	13	0.241 \pm 0.054	10	19.2	1.7	11.4	182.2 \pm 132.4	13
	*C5♀	5.19 \pm 0.33	17	0.221 \pm 0.071	17	17.0	2.0	8.5	108.4 \pm 87.4	17
	C6♂	ND		ND		ND	ND		ND	
MP	*C6♀	6.94 \pm 0.40	13	0.535 \pm 0.143	12	15.9	2.9	5.4	49.5 \pm 45.5	13
	C1	0.48 \pm 0.03	50	0.008 \pm 0.003	2	2.9	0.4	7.9	0.2 \pm 0.2	30
	C2	0.65 \pm 0.04	50	0.013 \pm 0.001	2	4.1	1.0	4.1	0.7 \pm 0.8	30
	C3	0.86 \pm 0.05	50	0.019 \pm 0.004	8	4.4	1.0	4.5	3.2 \pm 8.9	30
	C4♂	1.03 \pm 0.06	50	0.025 \pm 0.005	7	7.0	1.6	4.4	1.7 \pm 2.2	30
	C4♀	1.15 \pm 0.06	50	0.028 \pm 0.010	7	7.5	1.5	5.1	5.2 \pm 8.9	30
	*C5♂	1.32 \pm 0.06	50	0.034 \pm 0.013	10	17.6	2.7	6.6	17.7 \pm 24.2	30
	*C5♀	1.63 \pm 0.07	50	0.049 \pm 0.013	10	12.5	2.3	5.3	6.5 \pm 7.5	30

fica のコペポダイト幼体5期は他のコペポダイト幼体期よりも乾燥体重に占める炭素比は高いものの (Table 1), *Neocalanus* 属や *C. pacificus* よりも低く、油球サイズも小型であった (Fig. 2). このことは、西部亜寒帯循環域では *M. pacifica* が明瞭な休眠を行わないことを示唆している。例外的に *M. pacifica* のコペポダイト幼体5期雄がやや大きめの油球を持つが、雄成体になると

250 m 以深に分布するため (Batchelder 1985, Padmavati et al. 2004), 餌が少ない環境下でも生殖活動ができるようなエネルギーをコペポダイト幼体5期のうちに貯めているためと解釈できる。

本研究の問題点は、凍結保存によって個体あたりの化学成分が過小評価されていることである。これまで多くの報告例では、ホルマリン固定された標本を使って体サ

Table 3. Regression equation of body mass [Y: dry weight (DW: μg), carbon weight (CW: μg) or nitrogen weight (NW: μg)] on prosome length [PL: μg] for C1 to C5 of *Neocalanus cristatus* (NC), *N. plumchrus* (NP), *N. fremingeri* (NF), *Calanus pacificus* (CP), *Eucalanus bungii* (EB) and *Metridia pacifica* (MP) in Western Subarctic Gyre. Note that regression equation for *N. fremingeri* was fitted for C4 to C5. ***, $p < 0.001$, **, $p < 0.01$. ND: No data.

Bodymass unit	Species	Migrant stage*1	n	Log ¹⁰ Y=a Log ₁₀ PL+b		r ²
				a	b	
DW	NC	C5	67	2.418	−1.988	0.890***
	NF	C5	15	4.954	−3.143	0.669***
	NP	C5	49	2.044	−1.749	0.933***
	CP	C5	21	1.871	−1.696	0.783***
	EB	C3–C5, C6 ♀	93	2.052	−2.252	0.771***
	MP	ND	45	1.405	−1.650	0.689***
CW	NC	C5	67	2.964	−0.039	0.900***
	NF	C5	14	6.395	−1.264	0.681***
	NP	C5	49	3.237	0.083	0.957***
	CP	C5	20	3.573	0.289	0.857***
	EB	C3–C5, C6 ♀	92	2.828	−0.486	0.879***
	MP	ND	44	2.967	0.212	0.924***
NW	NC	C5	62	3.115	−0.943	0.893***
	NF	C5	14	4.905	−1.630	0.306
	NP	C5	49	2.235	−0.338	0.874***
	CP	C5	13	2.382	−0.642	0.625**
	EB	C3–C5, C6 ♀	53	2.727	−1.449	0.788***
	MP	ND	45	2.902	−0.503	0.940***

*1: Kobari et al. (2008)

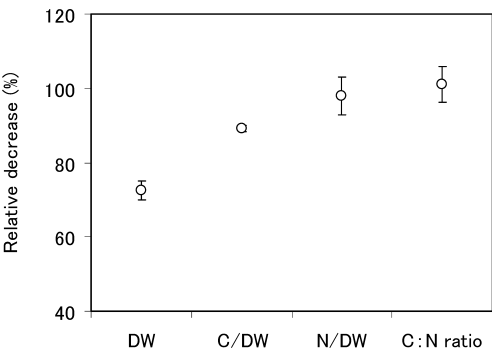


Fig. 3

イズ、体重、化学成分が測定されてきた (Omori 1969, Miller 1993a, b, Kobari & Ikeda 1999, 2001a, b, Tsuda et al. 2001). しかし、カイアシ類などの甲殻類プランクトンでは、凍結あるいはホルマリン固定すると体組織が壊れたり化学成分が溶出するため、体サイズ、体重、化学成分が過小評価される (大森・池田 1976, Williams & Robins 1982). この影響について検討するため、直接凍結乾燥させた標本と比較すると、凍結保存した標本では窒素比や炭素/窒素比は大きく変化しなかったが、乾燥体重が 28%, 炭素比が 11% 過小評価されており (Fig. 3), *Calanus helgolandicus* でも同程度の過小評価が報告されている (Williams & Robins

1982). 本研究では、この凍結保存による過小評価分を検討する必要があるものの、乾燥体重に占める炭素比や油球サイズは上方修正されるので、化学成分や油球サイズが潜行ステージの指標として利用できると思われる.

鉛直移動性カイアシ類の休眠戦略は、定期的に採取された標本や冬季に採取された標本の解析によって明らかにすることができる. しかし、遠隔な海域ではこのような標本を確保することが極めて難しい. そのような場合には、静穏な天候が続き、休眠開始あるいは終了のための季節的鉛直移動が認められる夏期に生鮮標本を採取し、凍結やホルマリン保存せずに化学成分や油球サイズを測定することで、これらカイアシ類における休眠戦略の一端を把握することができるかもしれない.

謝 辞

本研究を進めるにあたり、標本採取にご協力を賜りましたウッズホール海洋研究所の K. O. Buesseler 博士、スクリプス海洋研究所調査船 Roger Revelle, 北海道大学おしよろ丸、海洋研究開発機構調査船白鳳丸の船長および乗組員の皆様に感謝申し上げます. 本研究を進めるにあたり助言をいただいた鹿児島大学水産学部の鈴木廣志教授および四宮明彦教授に深謝する. 本研究の一部は、National Science Foundation (OCE-0324402,

OCE-0301139) および日本学術振興会科学研究費補助金 (18681003) によって行われた。

引用文献

- Banase, K. & D. C. English 1999. Comparing phytoplankton seasonality in the eastern and western subarctic Pacific and the western Bering Sea. *Prog. Oceanogr.* **43**: 235–288.
- Batchelder, H. P. 1985. Seasonal abundance, vertical distribution, and life history of *Metridia pacifica* (Copepoda: Calanoida) in the oceanic subarctic Pacific. *Deep-Sea Res.* **32**: 949–964.
- Dagg, M. 1993. Sinking particles as a possible source of nutrition for the large calanoid copepod *Neocalanus cristatus* in the subarctic Pacific Ocean. *Deep-Sea Res. I* **40**: 1431–1445.
- Gifford, D. J. 1993. Protozoa in the diets of *Neocalanus* spp. in the oceanic Subarctic Pacific Ocean. *Prog. Oceanogr.* **32**: 223–237.
- Harrison, P. J., P. W. Boyd, D. E. Varela, S. Takeda, A. Shimono, & T. Odate 1999. Comparison of factors controlling phytoplankton productivity in the NE and NW subarctic Pacific gyres. *Prog. Oceanogr.* **43**: 205–234.
- Heinrich, A. K. 1962. The life histories of plankton animals and seasonal cycles of plankton communities in the oceans. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* **27**: 15–24.
- Hunt, G. L., R. W. Russell, K. O. Coyle, & T. Weingartner 1998. Comparative foraging ecology of planktivorous auklets in relation to ocean physics and prey availability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **167**: 241–259.
- Kawamura, A. 1982. Food habits and prey distributions of three rorqual species in the Northern Pacific Ocean. *Sci. Rep. Whale Res. Inst.* **34**: 59–91.
- Kobari, T. & T. Ikeda 1999. Vertical distribution, population structure and life cycle of *Neocalanus cristatus* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio region, with notes on its regional variations. *Mar. Biol.* **134**: 683–696.
- 小針 統・池田 勉 2000. 親潮域における *Neocalanus* 属カイアシ類の生活史. 日本プランクトン学会報 **47**: 129–135.
- Kobari, T. & T. Ikeda 2001a. Life cycle of *Neocalanus flemingeri* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio region, western subarctic Pacific, with notes on its regional variations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **209**: 243–255.
- Kobari, T. & T. Ikeda 2001b. Ontogenetic vertical migration and life cycle of *Neocalanus plumchrus* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio region, with notes on regional variations in body sizes. *J. Plankton Res.* **23**: 287–302.
- Kobari, T., A. Shinada, & A. Tsuda 2003a. Functional roles of interzonal migrating mesozooplankton in the western subarctic Pacific. *Prog. Oceanogr.* **57**: 279–298.
- Kobari, T., K. Tadokoro, A. Shimoto, & S. Hashimoto 2003b. Geographical variations in prosome length and body weight of *Neocalanus copepods* in the North Pacific. *J. Oceanogr.* **59**: 3–10.
- Kobari, T., T. Nagaki, & K. Takahashi 2004. Seasonal changes in abundance and development of *Calanus pacificus* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio–Kuroshio mixed region. *Mar. Biol.* **144**: 713–721.
- Kobari, T., D. K. Steinberg, A. Ueda, A. Tsuda, M. K. Silver, & M. Kitamura 2008. Impacts of ontogenetically migrating copepods on downward carbon flux in the western subarctic Pacific Ocean. *Deep-Sea Res. II*. doi: 10.1016/j.dsr2.2008.04.016.
- Mackas, D. L. & A. Tsuda 1999. Mesozooplankton in the eastern and western subarctic Pacific: community structure, seasonal life histories, and interannual variability. *Prog. Oceanogr.* **43**: 335–363.
- Miller, C. B. 1993a. Development and growth of large, calanoid copepods in the ocean subarctic Pacific, May 1984. *Prog. Oceanogr.* **20**: 275–292.
- Miller, C. B. 1993b. Development of large copepods during spring in the Gulf of Alaska. *Prog. Oceanogr.* **32**: 295–317.
- Miller, C. B. & M. J. Clemons 1988. Revised life history analysis for large grazing copepods in the subarctic Pacific Ocean. *Prog. Oceanogr.* **20**: 293–313.
- Miller, C. B., B. W. Frost, H. P. Batchelder, M. J. Clemons, & R. E. Conway 1984. Life histories of large, grazing copepods in a subarctic ocean gyre: *Neocalanus plumchrus*, *Neocalanus cristatus*, and *Eucalanus bungii* in the Northeast Pacific. *Prog. Oceanogr.* **13**: 201–243.
- Moku, M., K. Kawaguchi, H. Watanabe, & A. Ohno 2000. Feeding habits of three dominant myctophid fishes, *Diaphus theta*, *Stenobrachius leucopsarus* and *S. nannochir*, in the subarctic and transitional waters of the western North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **207**: 129–140.
- Odate, K. 1994. Zooplankton biomass and its long-term variation in the western North Pacific Ocean, Tohoku sea area, Japan. *Bull. Tohoku Natl. Fish. Res. Inst.* **56**: 115–173.
- Oh, B. C., M. Terazaki, & Y. B. Go 1993. Biochemical composition of *Neocalanus cristatus* (Copepoda: Calanoida) in Oyashio and Kuroshio currents: evidence for southward submergence. *Bull. Mar. Res. Ins.* **17**: 13–21.
- Omori, M. 1969. The biology of a sergestid shrimp *Sergestes lucens* Hansen. *Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo* **4**: 1–83.
- 大森 誠・池田 勉 1976. 動物プランクトン生態研究法, 共立出版株式会社, 東京, 229 pp.
- Padmavati, G., T. Ikeda, & A. Yamaguchi 2004. Life cycle, population structure and vertical distribution of *Metridia* spp. (Copepoda: Calanoida) in the Oyashio region (NW Pacific Ocean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **270**: 181–198.
- Saito, H., A. Tsuda, & H. Kasai 2002. Nutrient and plankton dynamics in the Oyashio region of the western subarctic Pacific Ocean. *Deep-Sea Res. II* **49**: 5463–5486.
- 正傳覚子 2000. 親潮域における浮遊性類橈脚類 *Eucalanus bungii* の生物学的・生態学的研究. 北海道大学大学院修士論文. 34 pp.
- Shoden, S., T. Ikeda, & A. Yamaguchi 2005. Vertical distribution, population structure and lifecycle of *Eucalanus bungii* (Copepoda: Calanoida) in Oyashio region, with notes on its regional variations. *Mar. Biol.* **146**: 497–511.
- Taniguchi, A. 1999. Differences in the structure of the lower trophic levels of pelagic ecosystems in the eastern and western subarctic Pacific. *Prog. Oceanogr.* **43**: 289–315.
- Tsuda, A. & H. Sugisaki 1994. In-situ grazing rate of the copepod population in the western sub-arctic north Pacific during spring. *Mar. Biol.* **120**: 203–210.
- Tsuda, A., H. Saito, & H. Kasai 1999. Life histories of *Neocalanus flemingeri* and *Neocalanus plumchrus* (Calanoida: Copepoda) in the western subarctic Pacific. *Mar. Biol.* **135**: 533–544.
- Tsuda, A., H. Saito, & H. Kasai 2001. Life history strategies

- of subarctic copepods *Neocalanus flemingeri* and *Neocalanus plumchrus*, especially concerning lipid accumulation patterns. *Plankton Biol. Ecol.* **48**: 52–58.
- Tsuda, A., H. Saito, & H. Kasai 2004. Life histories of *Eucalanus bungii* and *Neocalanus cristatus* (Calanoida: Copepoda) in the western subarctic Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr.* **13**: 10–20.
- Tsuda, A., H. Saito, J. Nishioka, & T. Ono 2005. Mesozooplankton responses to iron fertilization in the western subarctic Pacific (SEEDS2001). *Prog. Oceanogr.* **64**: 237–251.
- Vidal, J. & S. L. Smith 1986. Biomass, growth, and development of populations of herbivorous zooplankton in the southeastern Bering Sea during spring. *Deep-Sea Res.* **33**: 523–556.
- Vinogradov, M. E. 1997. Some problems of vertical distribution of meso- and macroplankton in the ocean. *Adv. Mar. Biol.* **32**: 1–92.
- Williams, R. & D. B. Robins 1982. Effects of preservation on wet weight, dry weight, nitrogen and carbon contents of *Calanus helgolandicus* (Crustacea: Copepoda). *Mar. Biol.* **71**: 271–281.
- Wong, C. S., F. A. Whitney, K. Iseki, J. S. Page, & J. Zeng 1995. Analysis of trends in primary productivity and chlorophyll-a over two decades at Ocean Station P (50°N, 145°W) in the subarctic Northeast Pacific Ocean. *Can. Spec. Pub. Fish. Aquat. Sci.* **121**: 107–117.
- Yamamura, O., S. Honda, & T. Hamatsu 2002. Diets of walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the Doto area, northern Japan: ontogenetic and seasonal variations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **238**: 187–198.