

北海道羅臼深層水における動物プランクトン群集の経年変化と 主要カイアシ類 *Metridia okhotensis* の生活史

Annual changes in zooplankton community structure and life cycle of the dominant copepod
Metridia okhotensis in the deep-ocean water of the Rausu, Hokkaido, Japan

前田一輝¹・有馬大地²・野別貴博³・山石秀樹⁴・山口 篤¹

Kazuki MAEDA, Daichi ARIMA, Takahiro NOBETSU,

Hideki YAMAISHI, and Atsushi YAMAGUCHI

Abstract

During the deep-ocean water pumping in Rausu Town, Hokkaido, Japan, zooplankton were filtered using a strainer with 420 μm . We conducted a study based on the samples collected in 2007–2008, 2008–2009, and 2022–2023. The study aimed to evaluate two topics: the annual changes in the zooplankton community structure and the life cycle of the dominant copepod *Metridia okhotsnsis*. Our findings revealed that the zooplankton abundance and biomass were lower in 2022–2023 compared to 2007–2009. Additionally, the second abundant taxa in zooplankton and copepod communities varied between 2022–2023 and 2007–2009. However, the population structure, sex ratio, and gonad maturation of adult females of the dominant copepod *M. okhotensis* showed common seasonal patterns throughout the examined periods. These seasonal phenomena are considered to be a reflection of the life cycles of this species.

Key Words: Deep ocean water, Zooplankton, Annual changes, *Metridia okhotensis*, Life cycle

要 旨

北海道羅臼漁港の深層水取水施設では、採水時のストレーナー濾過により動物プランクトンを主とする粒子の除去が行われている。本研究は2007–2008, 2008–2009, 2022–2023年の3年間にわたり濾過捕集した動物プランクトン試料を解析し、①動物プランクトン群集の経年変化、②優占種 *Metridia okhotensis* の生活史、の2点を明らかにしたものである。動物プランクトン量は、2007–2009年に比べて2022–2023年の方が少なかった。また動物プランクトン分類群組成とカイアシ類の種組成において、2番目以降に多かった分類群や種は2007–2009年と2022–2023年の間で異なっていた。優占種 *M. okhotensis* の個体群構造、雌雄比および雌成体の生殖腺成熟には、各年に共通する明確な季節変化があり、南部オホーツク海における海洋生態系の重要な構成種である本種的生活史の一端が明らかになった。

キーワード: 海洋深層水, 動物プランクトン, 経年変化, *Metridia okhotensis*, 生活史

¹ 北海道大学大学院水産科学院 (〒041-8611 北海道函館市港町3-1-1)

² 北海道立総合研究機構中央水産試験場 (〒046-8555 北海道余市町浜中町238)

³ 知床財団 (〒086-1822 北海道目梨郡羅臼町湯ノ沢町6-27)

⁴ 羅臼町役場 (〒086-1892 北海道目梨郡羅臼町栄町100番地83)

1. 緒 言

オホーツク海は北半球において冬季に結氷する南限の海である (Kimura and Wakatsuchi, 1999). オホーツク海はまた, 日本系サケ幼魚が降海初年の夏-秋季を過ごす海域で (浦和, 2015), スケトウダラをはじめとする漁業資源も豊富である (Kim, 2012). オホーツク海の海水は太平洋へと輸送され, 西部北太平洋の広い範囲における物理海洋環境に, 大きな影響を及ぼすことが知られている (Nakanowatari *et al.*, 2007). 近年はオホーツク海において温暖化が進行し (Kuroda *et al.*, 2020), その影響は海洋生態系にも及び, スケトウダラ資源量は温暖年に増加することや (Kim, 2012), 日本系サケ当歳魚の成長は温暖年に良好で, その反映として温暖年では, 稚魚生残率の上昇と資源量の増加があることが報告されている (Kaeriyama *et al.*, 2014).

海洋生態系において動物プランクトンは, 一次生産者である植物プランクトンを摂餌し, エネルギーを魚類など高次生物へ転送する, エネルギーの仲介者としての役割を担っている (Lalli and Parsons, 1997). オホーツク海における動物プランクトン群集の季節変化は様々に報告されている (Nadtochy, 2004; 嶋田ら, 2012; Tsuda *et al.*, 2015; Arima *et al.*, 2016a). 夏季の西部オホーツク海の水深0-150 m層における動物プランクトン群集の水平分布は, 沿岸性種と外洋性種の2つの特性を持つ種群の組み合わせにより表現され, 4つの群集が存在することが報告されている (Itoh *et al.*, 2014). 南部オホーツク海における動物プランクトン群集の経年変化についても, いくつか報告がある (Pinchuk and Paul, 2000; Naidenko, 2001, 2002; 嶋田ら, 2012). しかしこれらの知見は, 当海域の季節的な結氷のため夏季に関するものが多く, データの季節的な採集間隔も粗く, さらに2010年以降の最近の状況に関する情報が乏しいのが現状である.

南部オホーツク海の動物プランクトン群集には, 大型カイアシ類の *Metridia okhotensis* が優占することが知られている (Yamaguchi, 2009, 2015; Arima *et al.*, 2016a; Kojima *et al.*, 2022). 南部オホーツク海における *M. okhotensis* の水柱当たりの出現個体数は, 隣接

する西部北太平洋の親潮域の約30倍で, 全カイアシ類出現個体数に占める割合はオホーツク海では約70%であるのに対し, 親潮域では1%未満で, *M. okhotensis* の多いことは, オホーツク海の特徴とされている (Yamaguchi, 2009, 2015). この要因について, オホーツク海には結氷に伴い中冷水が形成され強い密度躍層が存在し (Kitani, 1973), 冷水性種で躍層を越えられる高い遊泳能力を持つ *Metridia* 属が卓越するためと考えられている (Yamaguchi, 2009, 2015; 嶋田ら, 2012).

オホーツク海において個体数の多い *M. okhotensis* は, 糞粒排泄による表層から深海への物質輸送にも大きく寄与している (Kojima *et al.*, 2022). 本種の生活史について, 親潮域において再生産は春季にあり, 発育段階のうち, コペポダイト1期 (C1) と5期 (C5) にて休眠を行う2年の世代時間を持つとされている (Padmavati *et al.*, 2004). 南部オホーツク海における本種の生活史について, 夏から秋にかけて雌はC6F (Female), 雄はC5M (Male) で休眠し, 4-5月に起こる春季植物プランクトンブルーム時に, 表層で産卵を行うとされている (Arima *et al.*, 2016b). また6月の南部オホーツク海の水深0-3000 m間における *M. okhotensis* について, 水柱内のC6 (成体) 個体の99%が雌で, 雌成体のうち80%は未成熟の生殖腺を持っていたことから, 初夏には成体になる雄が少なく, 越冬のための油球蓄積を行う時期であると報告されている (柊・山口, 2019). これらの知見は重要であるが, オホーツク海における *M. okhotensis* の生活史について, 周年を通して採集された試料に基づく研究は少なく (Arima *et al.*, 2016b), これは本種の生態学的重要性に比べて乏しいといえる.

大型カイアシ類の生活史を明らかにするうえで, 短い経時間隔で周年にわたる時系列採集試料を得ることは最も重要である. これまで *Metridia* 属カイアシ類の生活史を明らかにした研究は, 周年を通した約2週間間隔の時系列採集試料を解析することにより, 報告されている (Grønvik and Hopkins, 1984; Hirakawa and Imamura, 1993; Osgood and Frost, 1996). 南部オホーツク海においては, 知床半島東岸に位置する羅臼町において, 2007-2009年にかけて海洋深層

水を汲み上げる際に濾過捕集された、周年にわたる約2週間間隔の動物プランクトン時系列採集試料を解析することにより、動物プランクトン群集と主要種 *M. okhotensis* の季節変化の詳細を明らかにした研究がある (Arima *et al.*, 2016a, 2016b). しかしこれは限られた2年のデータにのみ基づく研究であり、動物プランクトン群集や *M. okhotensis* の成長および生殖の周期などに、経年変化があるのかについては不明なままである。

本研究は2022年9月-2023年9月にかけて、知床羅臼深層水取水施設で捕集された動物プランクトンについて、周年にわたる約2週間間隔の時系列採集試料の解析を行い、動物プランクトン群集と優占種 *M. okhotensis* の季節変化を明らかにしたものである。本研究のデータセットには、これら2022-2023年のデータに2007-2009年に採集された試料の解析結果 (Arima *et al.*, 2016a, 2016b) を標準化したデータも加え、全体で3年にわたる観察を行った。本研究はこれら3年間のデータを解析することにより、①南部オホーツク海における動物プランクトン群集の経年変化 (2007-2009年と2022-2023年) と、②優占種 *M. okhotensis* の生活史、の2点を明らかにすることを目的として行った。

2. 方法

2.1 動物プランクトン採集

2007年9月4日-2008年9月10日、2008年9月10日-2009年9月30日、および2022年9月25日-2023年9月29日の3年間にわたり、羅臼深層水取水施設にて計515本の動物プランクトン試料を得た。このうち2007-2009年の結果は既報であり (Arima *et al.*, 2016a, 2016b)、本研究においても、そのデータを用いた。羅臼深層水取水施設は、北海道東部知床半島東岸に位置する羅臼漁港 (44°00'N, 145°15'E) において、沖合2.78 km、水深356 mの地点から海洋深層水を汲み揚げている (Fig. 1, 高橋ら, 2014; 西川ら, 2016; 山石, 2017)。本研究では、この施設において深層水を目合い420 μ mの金属製ストレーナーにて濾過する際に捕集された動物プランクトンを用いた。動物プラ

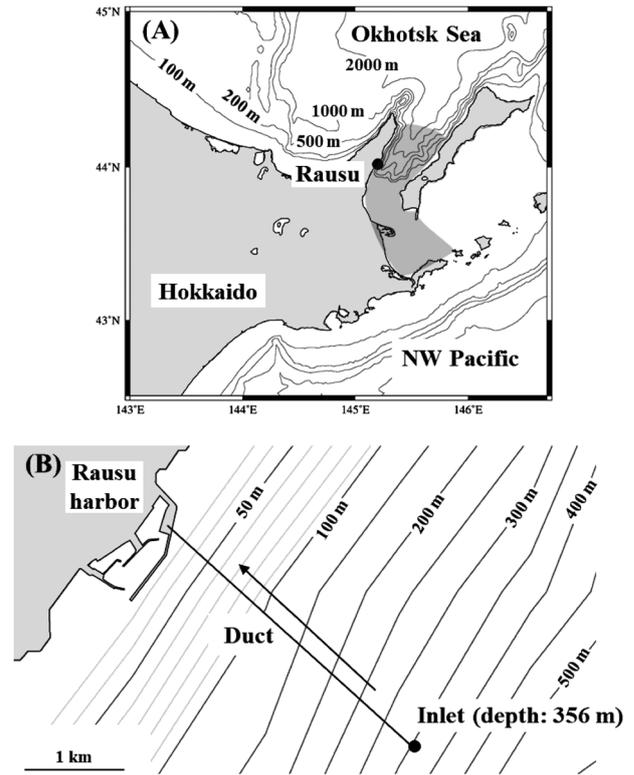


Fig. 1. Location of Rausu in the southern Okhotsk Sea (A) and map of the Rausu Deep-Ocean Water sampling facility at Rausu harbor (B). Regions where the sea surface temperature monitoring has been conducted by the Japan Meteorological Agency (cf. Fig. 9) are marked by the shaded area in (A).

ンクトンの採集は、毎時73-139トン (= m^3) (3年間の平均 \pm 標準偏差: 100.0 ± 10.2 トン) の採水速度の深層水採水を、連続3.0-116.2時間 (26.7 ± 21.4 時間) 行い、この間の濾水量は315.0-8480.2トン (= m^3) (2541.0 ± 1798.2 トン) であった。上記の期間にストレーナーに捕集された動物プランクトンを、10%中性ホルマリン海水で固定して行った (Arima *et al.*, 2016a, 2016b)。採集時には、深層水の水温と採水速度 (ton hour^{-1}) を記録した。

本研究では9月から始まり9月に終わる1年サイクルの採集期間を3年間扱った。本稿ではこれら3つの採集期間を以降、I期 (2007年9月4日-2008年9月10日)、II期 (2008年9月24日-2009年9月30日)、III期 (2022年9月25日-2023年9月29日) と呼称することとする。深層水取水管はI期とII期では同じものを用いているが、その後は取水管内の異常と推測される、揚水量の減少があり、そのため新しい取水管が設置され、2022年9月以降は旧取水管と新取水

管を併用した汲み揚げを行っている(山石・大沼, 2022). 新取水管の位置や水深は旧取水管と大きく異なる。つまり取水量は1時間あたり73-139トン(100±10トン)で, 3期を通して違いは無かったものの, III期の揚水は旧取水管と新取水管の併用により, I期とII期の揚水は旧取水管のみで行っており, 採集期間により深層水の取水条件は異なる事に注意を要する。また本研究では, 各採集期における突発的な変化を除去するために, 扱った全てのデータ(水温と動物プランクトン)について, 隣接する3採集日における移動平均を算出し, 標準化した値に基づいた解析を行った。

2.2 沈殿量, 個体数, バイオマス測定

採集された全ての動物プランクトン試料は実験室にて1日以上静沈させ, 沈殿量を10 mLの精度で測定した。検鏡試料として, 採集日が約2週間に1回の頻度となるように3年間で計88本を選出した。選出試料は大口径ピペットを用いた分割(The University of Rhode Island HP, Kodama *et al.* 2018)により, 全容量の1-3%程度の副試料を作成し, 実体顕微鏡下にて検鏡した。動物プランクトンは分類群毎に同定, ソートおよび計数を行い, 各分類群ソート試料を, 事前に重量を秤量した目合い100 μm のメッシュ上に載せて, 下からキムタオル等をあてて余分な水分を除いた後に, 電子天秤(メトラー・トレード社, AT261)を用いて0.01 mgの精度で湿重量を測定した。カイアシ類の種同定と計数は, 分類群ソート試料のうち, さらに大口径ピペットを用いて作成した5分の1の副試料について行った。カイアシ類の種同定には, Brodsky (1967) と大塚ら (1997) を参照した。

2.3 優占カイアシ類 *Metridia okhotensis* の個体群構造と生殖腺発達

動物プランクトン群集内で最優占したカイアシ類 *M. okhotensis* は発育段階毎に計数を行い, その個体群構造とコペポダイト5期(C5)と6期(C6)における雌雄比について経時変化を観察した。雌成体(C6F)について, I期とII期の試料はborax carmine 溶液(Norrbin, 1991), III期の試料はfast green 溶液を

用いて染色し(Batchelder, 1986), 生殖腺成熟度合いをTande and Grønvik (1983)を参考に, 5段階に分類した。5段階とはすなわち, Immature: 卵巣が小さく頭部まで伸びない, Developing-I: 卵巣が頭部まで細く伸びる, Developing-II: 卵巣が頭部まで太く伸びており, 左右の輸卵管に卵母細胞が1列見られる, Mature: 頭部の卵巣内の卵母細胞の直径がDeveloping-IIより大きく, 左右の輸卵管に2列以上の卵母細胞が詰まっている, Spawning: 頭部の卵巣から輸卵管まで大型の卵が詰まっている, である(Tande and Grønvik, 1983)。これら生殖腺発達度合いのC6Fに占める割合の経時変化を観察した。

3. 結 果

3.1 水温と沈殿量

全採集期間を通して, 深層水の水温は0.6-5.2°Cの範囲にあった(Fig. 2A)。水温は季節的に低水温期

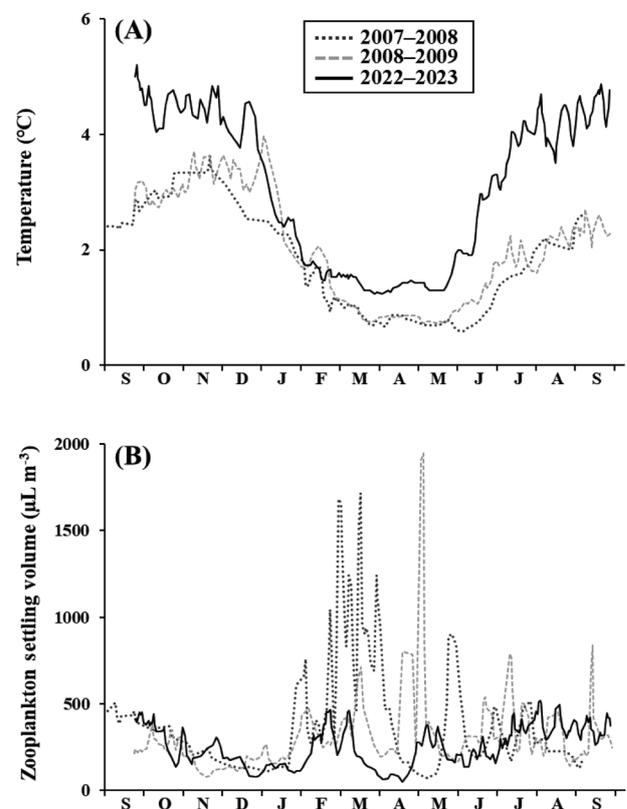


Fig. 2. Seasonal changes in temperature (A) and zooplankton settling volume (B) in the Rausu Deep-Ocean Water (depth 356 m) during three periods: September 2007 to September 2008, September 2008 to September 2009, and September 2022 to September 2023.

(2-5月)と高水温期(7-12月)に分けられ、1月と6月は両水温期への変化期であった。経年的に比較すると、I期とII期の2年は、ほぼ似た水温であったが、III期の水温は両年に比べてやや高く、前述の低水温期では平均0.5℃の差、高水温期では平均1.8℃の差があり、経年的な水温差は高水温期間の方が大きかった。

沈殿量は50-1945 $\mu\text{L m}^{-3}$ の範囲にあった(Fig. 2B)。沈殿量は、I期とII期では2-5月に多かったが、III期では周年を通して少なかった。

3.2 動物プランクトン出現個体数とバイオマス

動物プランクトン出現個体数密度は、20-330 ind. m^{-3} の範囲にあった(Fig. 3)。動物プランクトン出現個体数は、I期は3-4月、II期は1-2月に多かったが、

III期は周年を通して少なく、III期の季節変化は不明瞭であった。動物プランクトン群集の出現個体の優占分類群はカイアシ類で、全体の57-98%を占めていた(平均±標準偏差: $89.3 \pm 8.9\%$)。カイアシ類に次いで多かった分類群は、I期とII期はヤムシ類で1-32%であった(平均±標準偏差: $5.0 \pm 6.6\%$)。一方III期ではカイアシ類に次ぐ分類群は貝虫類で1-33%であった(平均±標準偏差: $8.5 \pm 8.3\%$)。またIII期には、端脚類の占有率が特に冬季において高く、最大で14%であった。

全調査期間を通して、動物プランクトン湿重量バイオマスは、18-611 mg WM m^{-3} の範囲にあった(Fig. 4)。湿重量バイオマスはI期には3-4月に、II期には1-3月に高い値が見られたが、III期は周年を通

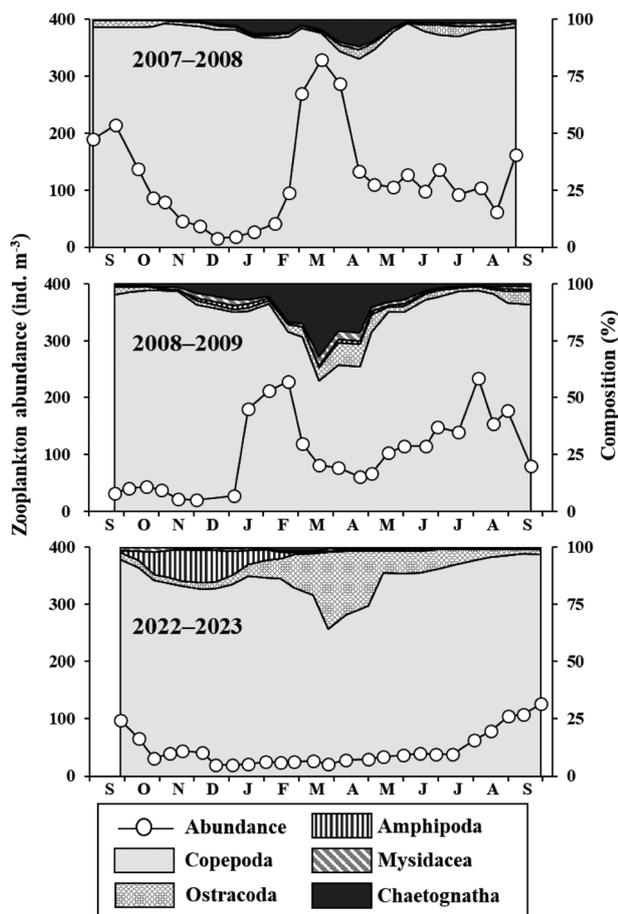


Fig. 3. Seasonal changes in zooplankton abundance and their taxonomic composition in the Rausu Deep-Ocean Water (depth 356 m) during three periods: September 2007 to September 2008 (upper), September 2008 to September 2009 (middle), and September 2022 to September 2023 (lower).

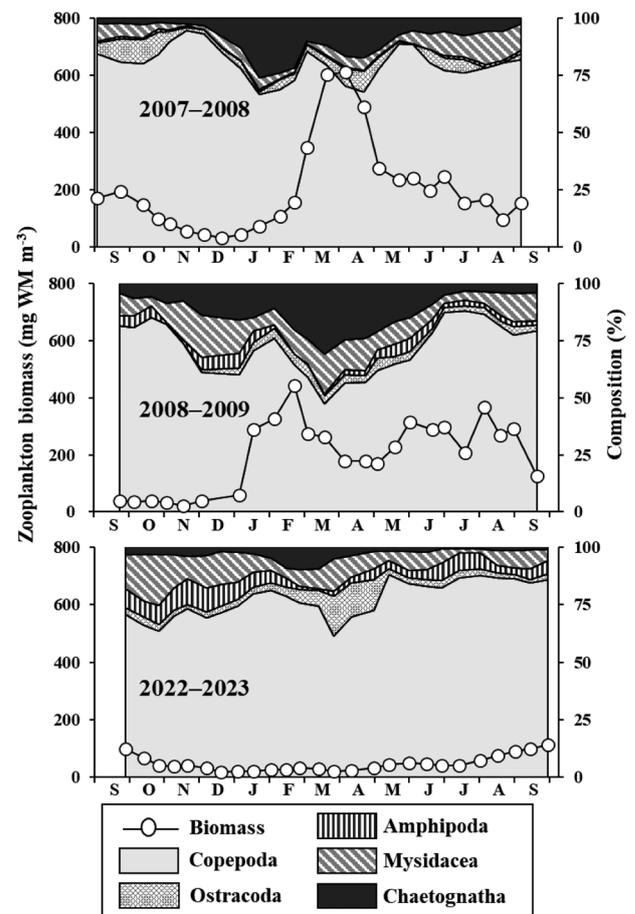


Fig. 4. Seasonal changes in zooplankton wet mass (WM) and their taxonomic composition in the Rausu Deep-Ocean Water (depth 356 m) during three periods: September 2007 to September 2008 (upper), September 2008 to September 2009 (middle), and September 2022 to September 2023 (lower).

して低い値であった。湿重量バイオマスにおいて最も優占した分類群は、出現個体数と同様にカイアシ類であったが、湿重量バイオマスにおける占有率は出現個体数密度における占有率に比べてやや低く、47-94%であった(平均±標準偏差: $76.7 \pm 9.6\%$)。バイオマスにおいてカイアシ類に次ぐ分類群はアミ類で、1-21%を占めていた(平均±標準偏差: $8.3 \pm 4.7\%$)。また低水温期を中心に、ヤムシ類の占有率も高く、最大で31%を占めていた。

3.3 カイアシ類群集

動物プランクトン群集において優占していた、カイアシ類の出現個体数と種組成をFig. 5に示す。前述の全動物プランクトン出現個体数と同様に、I期は

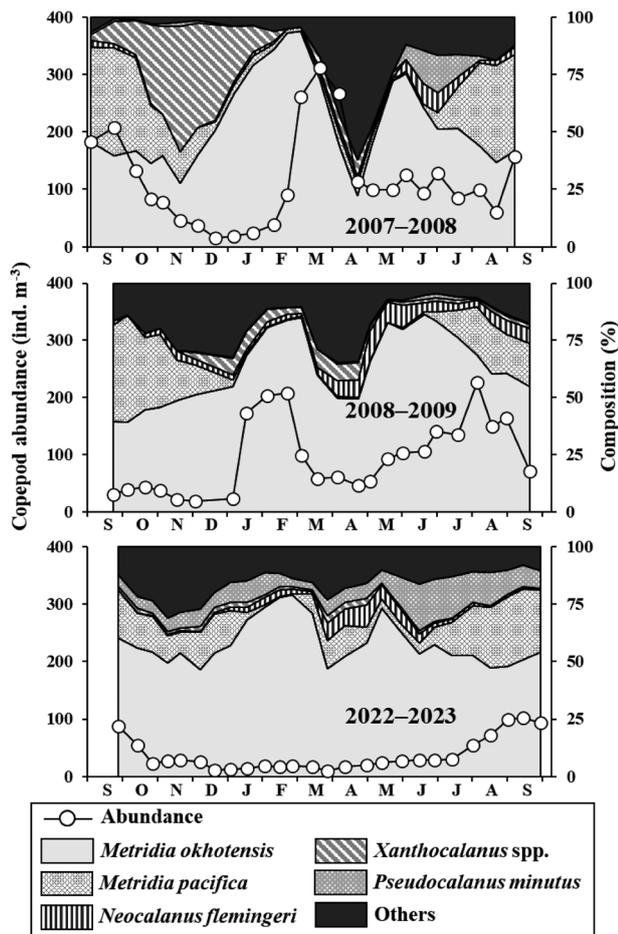


Fig. 5. Seasonal changes in copepod abundance and their species composition in the Rausu Deep-Ocean Water (depth 356 m) during three periods: September 2007 to September 2008 (upper), September 2008 to September 2009 (middle), and September 2022 to September 2023 (lower).

3-4月、II期は1-3月にカイアシ類出現個体数のピークが見られたが、III期は周年を通して低い値であった。カイアシ類出現個体数には、*M. okhotensis*が22-94%を占めて、年間を通して優占していた(平均±標準偏差: $58.3 \pm 15.8\%$)。また同属の*M. pacifica*は、7-12月の高水温期に、調査を行った3年全てにおいて占有率が高く、最大で47%を占めていた。経年的な変化として特徴的であったのは、I期の10-1月に*Xanthocalanus* spp.が最大55%を占めたことと、III期の周年を通して小型カイアシ類の*Pseudocalanus minutus*が3-20%の割合で出現していたことが挙げられる。

3.4 *Metridia okhotensis* 個体群構造

カイアシ類群集における優占種であった*M. okhotensis*の出現個体数と発育段階組成をFig. 6に示す。

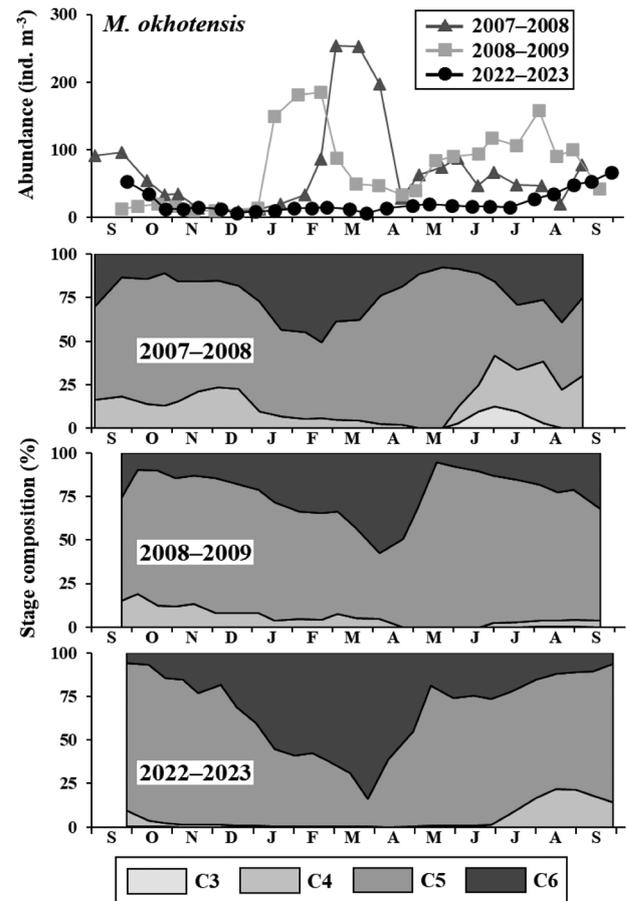


Fig. 6. *Metridia okhotensis*: Seasonal changes in abundance and their stage composition in the Rausu Deep-Ocean Water (depth 356 m) during three periods: September 2007 to September 2008, September 2008 to September 2009, and September 2022 to September 2023.

*M. okhotensis*の出現個体数は、I期は3-4月、II期は1-2月に多かったが、III期は周年を通して少なかった。試料中に*M. okhotensis*はC3以降が出現し、最優占した発育段階は3年ともC5で、16-95%を占めていた(平均±標準偏差: 64.9±16.6%)。C5に次いで優占した発育段階はC6で、その占有率は1-4月にかけて高くなっており、この季節変化は、3年を通して共通していた。

*Metridia*属は形態的に、C4期以降について雌雄の判別が可能である(Padmavati *et al.*, 2004)。しかし使用したストレイナーのメッシュサイズから、小型なC4は定量的に採集されなかったものと判断される。そのため本研究では、雌雄比の観察は大型なC5とC6についてのみ行った(Fig. 7)。C5では調査を行った3年とも、雌雄比は周年を通してほぼ1:1であった(C5に雌の占める割合は51.7±10.2%:平均±標準偏差)。一方でC6(親成体)には、明確な季節変化が3年を通して見られ、6-10月の間は雌の割合が高く、雄の割合は低かった。雄の割合は11月に入ると急激に高くなり、12-1月(II期)もしくは

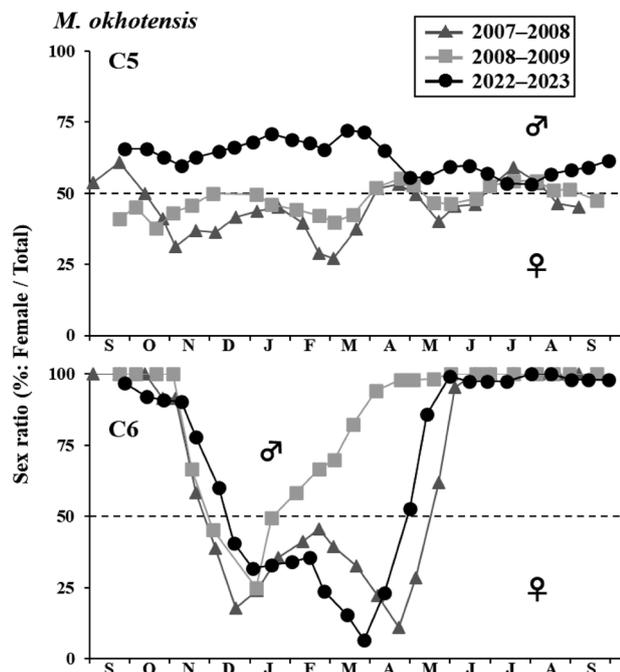


Fig. 7. *Metridia okhotensis*: Seasonal changes in the sex ratio of C5 and C6 in the Rausu Deep-Ocean Water (depth 356 m) during three periods: September 2007 to September 2008, September 2008 to September 2009, and September 2022 to September 2023.

12-4月(I期とIII期)には、雄の割合が雌よりも高かった。

*M. okhotensis*の雌成体に占める生殖腺成熟度合いの季節変化をFig. 8に示す。*M. okhotensis*の雌成体の生殖腺成熟度合いにも明確な季節変化が見られ、7-11月には調査を行った3年とも、未発達な卵巣をもつ雌成体個体(Immature)が70-99%を占めて卓越していた(7-11月間の平均±標準偏差: 90.0±9.4%)。生殖腺が発達中の雌成体(Developing-IとDeveloping-II)や成熟した雌成体(Mature)、産卵中の雌成体(Spawning)の出現は2-5月に集中しており、特に産卵中の個体がピークを示したのは、3年とも4月後半であった。

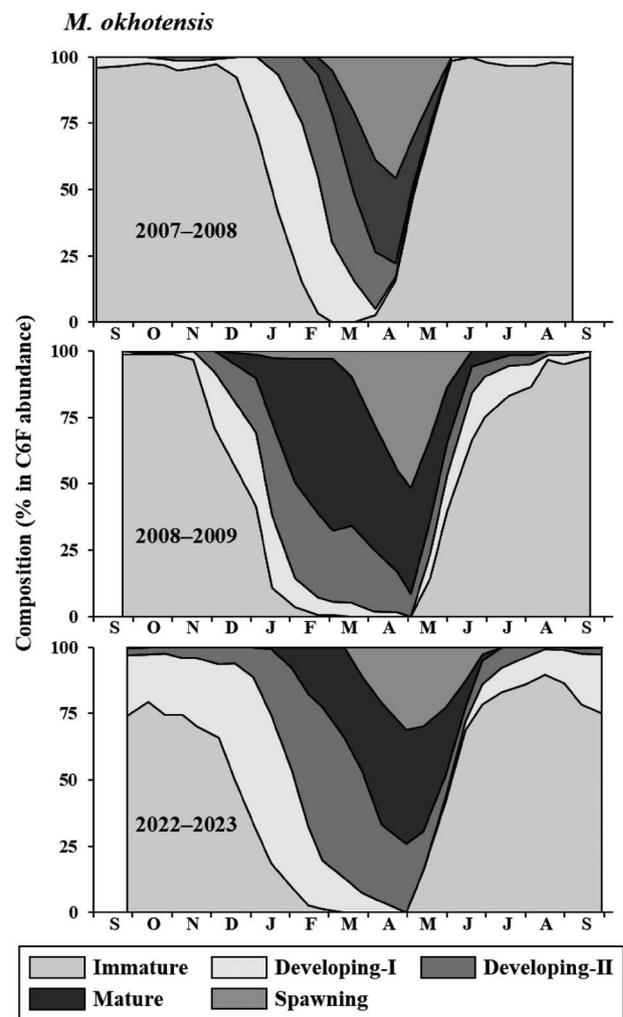


Fig. 8. *Metridia okhotensis*: Seasonal changes in gonad maturation composition of adult female (C6F) in the Rausu Deep-Ocean Water (depth 356 m) during three periods: September 2007 to September 2008 (upper), September 2008 to September 2009 (middle), and September 2022 to September 2023 (lower).

4. 考 察

4.1 動物プランクトン群集の経年変化

本研究は、周年に及ぶ観察を行った3期間における羅臼深層水における水温と動物プランクトンの観察を通して、I期とII期に比べてIII期に大きな変化があることを明らかにした。この経年変化は、大きく3つにまとめられる。すなわち、①III期はI期とII期に比べて高水温であった (Fig. 2A)。②動物プランクトン量は全ての単位 (沈殿量; Fig. 2B, 出現個体数; Figs. 3, 5, 湿重量バイオマス; Fig. 4) において、III期に少なかった。③動物プランクトンおよびカイアシ類の分類群および種組成が、I期とII期に比べて、III期にて異なっていた点が挙げられる。

南部オホーツク海の海洋学的な特徴の一つは、北半球で最南端の結氷する海で、躍層直下に0°C以下の極めて低温な中冷水が存在することにある (Kitani, 1973)。この南部オホーツク海にて強固に発達する躍層は、表層への栄養塩供給を阻害することで、一次生産の規模に大きな影響を与える (Sorokin and Sorokin, 1999; Shimizu, 2009; Kasai and Hirakawa, 2015)。動物プランクトン相には、*M. okhotensis*を中心とするカイアシ類の *Metridia* 属が優占し、これは当海域に強固に発達する躍層を越える遊泳能力があるためとされている (Yamaguchi, 2009, 2015; 嶋田ら, 2012; 終・山口, 2019)。また大型カイアシ類の *Neocalanus* 属や *Eucalanus* 属の表層への出現は、時期的に同調するものの、鉛直的に種間で棲み分けることが報告されている (Tsuda *et al.*, 2015)。このように南部オホーツク海の動物プランクトン相は、鉛直的に明確に異なっていることが特徴であるといえる。

これまで羅臼深層水を用いては、動物プランクトン群集の季節変化や、主要種 (*M. okhotensis*) の雌雄比や生殖腺発達度合い等が報告されてきた (Arima *et al.*, 2016a, 2016b)。羅臼深層水の動物プランクトン群集の特徴として、①ポンプアップの速度が緩やかなため (通常のネット採集の約20%)、遊泳速度の速い分類群 (例えばオキアミ類等) は採集されにくいこと、②取水口が近底層にあるため、近底層性動物プランクトン (例えばアミ類やカイアシ類の

Xanthocalanus 属等) が多く採集されること、③外洋性の大型カイアシ類 *M. okhotensis* の個体群構造、雌雄比および生殖腺発達の季節変化を評価することができることの3点が挙げられる (Arima *et al.*, 2016a, 2016b)。これらの深層水ポンプアップによる試料の特徴は、本研究においても共通して示されている (Figs. 3-8)。

南部オホーツク海を含む海洋環境の経年変化として、2000年代から2010年にかけて温暖化の傾向があり、その水温上昇度合いは、高水温な夏季から秋季にかけて顕著であることが報告されている (Kuroda *et al.*, 2020)。本研究でも、I期とII期に比べてIII期の水温は上昇しており、その上昇度合いは高水温な7-12月にかけてより顕著であった (Fig. 2A)。高水温期により顕著なこの水温上昇パターンは、Kuroda *et al.* (2020) と一致している。また気象庁による羅臼を含む根室海峡の海面水温においても (https://www.data.jma.go.jp/kaiyou/data/db/kaikyo/series/engan/engandata_SP.html)、I期とII期に比べてIII期の方が高かった (Fig. 9)。ただ詳細に見ると、根室海峡におけるIII期のうち2022年の水温データは、I期およびII期とほぼ一致しており、水温上昇はIII期のうち2023年の夏季においてのみ顕著であった (Fig. 9)。

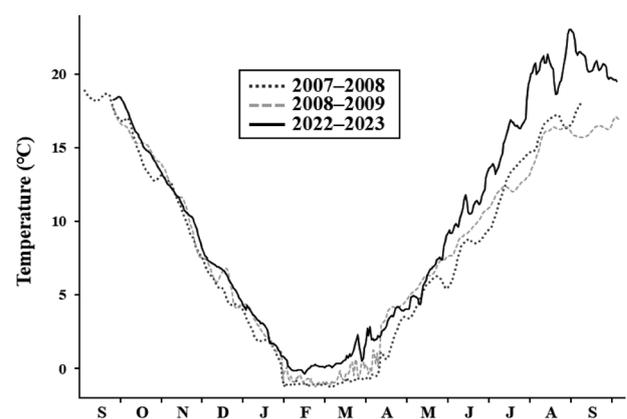


Fig. 9. Seasonal changes in sea surface temperature around the Nemuro Strait during three periods: September 2007 to September 2008, September 2008 to September 2009, and September 2022 to September 2023. Data obtained regions are marked in Fig. 1A. These data were derived from the Japan Meteorological Agency (https://www.data.jma.go.jp/kaiyou/data/db/kaikyo/series/engan/engandata_SP.html).

これは前述の羅臼深層水の水温が、III期の2022年秋季の時点で既に、I期やII期よりも明らかに高かったことと一致していない (Fig. 2A)。このように、深層水の水温の経年変動と海表面の水温の変化に経年的な不一致があることは、この経年差が海域または水深 (根室海峡海面と羅臼漁港沖356 m) により異なることを示している。ただし取水施設で水温を測定するまでの過程で、表層水による温度上昇の影響は、現場の深層水の水温変動より大きいと考えられ、後述の採集期間による取水・揚水条件の違いの影響についても、今後検証が必要である。

もう一つ考慮しなければならない要因として、動物プランクトンの分類群組成や種組成が、I期とII期に比べてIII期は大きく系統的に異なっていた点がある (Figs. 3-5)。またI期とII期の間に見られた変化は、カイアシ類の種組成において *Xanthocalanus* 属がI期の10-12月に多く採集されたことであった (Fig. 5)。ただこれは近底層性の種であるので、近底層への餌供給量の経年差等に関係した、経年的な個体群サイズの差異の反映と考えることができる (Arima *et al.*, 2016a)。一方、III期にはI期とII期に比べて、浮遊性の端脚類や貝虫類、カイアシ類 *P. minutus* が周年を通して多いことにより特徴づけられる、明確な経年差があった (Figs. 3-5)。このうちカイアシ類の *P. minutus* は、水深200 m以深の深海にて夏-冬季に休眠期を持つ生活史が報告されている (山口・志賀, 1997; Yamaguchi *et al.*, 1998)。また前述のように、動物プランクトンの群集構造は、南部オホーツク海においては特に、種毎の分布水深が鉛直的に明確に異なるとされている (Tsuda *et al.*, 2015; 柊・山口, 2019)。これらのことを考慮すると、III期はI期とII期に比べて、ポンプ取水口に存在する水塊や動物プランクトン群集が、鉛直的、もしくは経年的に異なっていた可能性がある。これらの点を明らかにするには、I期とII期の連続する2年間のデータセットに対して、III期の時系列試料データセットをもう1年分揃えるなど、III期の深層水の動物プランクトンモニタリングを、もう少し継続する必要があるといえる。

また方法において述べたように、深層水の取水管はI期とII期で同じ (旧取水管) であったが、III期は

旧取水管と新取水管を併用しており、本研究で示された経年差には、取水条件の違いの影響が含まれる可能性を否定できない。I-II期およびIII期の揚水速度は平均毎時100トンと変わらないものの、I-II期に比べてIII期では水温が年間を通して概ね高く、その高水温化の度合いが、表層水温の高い7-12月において顕著であったことは (Fig. 2A)、取水管や揚水システムの違いによる影響の可能性を示唆している。取水管や揚水システムの違いは、本研究において見られた3つの経年差のうち、①の高水温と、②の動物プランクトン現存量の低下をもたらすと考えられる。すなわち、表層の管外水による昇温や、取水管内での動物プランクトンの滞留などを反映し、取水管や揚水システムの違いの影響を受けることが予想される。しかし、③の動物プランクトン分類群や種組成の変化は、水温や出現個体数密度といった絶対値では無く、割合に関する値であるため、取水管や揚水システムの違いによってもたらされるとは考えにくい。そのため、動物プランクトン群集構造に関する本研究の結果は、南部オホーツク海の深海 (羅臼港沖合2.78 km, 水深356 m) における動物プランクトン群集構造に、経年差があったことを明らかにしたものと考えられる。

4.2 *Metridia okhotensis* の生活史

羅臼深層水のカイアシ類出現個体数に、年平均で58%を占めて最優占した *M. okhotensis* の個体群構造、雌雄比および雌成体の生殖腺成熟には、明確な季節変化があった。すなわち個体群構造は、1-4月に成体 (C6) が多くなっていた (Fig. 6)。雌雄比はC5では周年を通して1:1であったが、C6には明確な季節性があり、6-10月は雌が卓越していたが、12-4月には雄の方が雌よりも多くなっていた (Fig. 7)。雌成体の生殖腺は、7-11月は大半が未発達であったが、12月から発達が始まり、2-5月は産卵中の個体が優占し、そのピークは4月末にあった (Fig. 8)。これらの季節変化は調査を行った3年を通してほぼ共通しており、南部オホーツク海における *M. okhotensis* の特徴的な生物季節的パターンであると考えられる。

*M. okhotensis*の食性は雑食性で、夜間に摂餌強度が高い日周期性が報告されている (Takahashi *et al.*, 2008; Yamaguchi *et al.*, 2010a). 雑食性の本種の再生産は、その主要餌料である春季植物プランクトンブルームに密接に関係しており、北部アラスカ湾の周年にわたる観察に基づき、Hopcroft *et al.* (2005) は *M. okhotensis*の産卵は春の4-5月に限られることを報告している。本種の再生産が4-5月に集中することは、本研究で見られた生殖腺の発達の季節変化ともよく一致している (Fig. 8).

*M. okhotensis*の生態において最も知見が充実しているのが、鉛直分布である。夜間に表層に移動する日周鉛直移動 (DVM) を、*M. okhotensis*が親潮域の4月の春季植物プランクトンブルーム期に行うという事象は、多くの研究にて報告されている (Padmavati *et al.*, 2004; Takahashi *et al.*, 2008, 2009). この *M. okhotensis*のDVMの開始は春季植物プランクトンブルームの開始がトリガーとなっているようで、親潮域における3-4月にかけての短期高頻度時系列観測により、*M. okhotensis*は3月の春季植物プランクトンブルーム開始前は昼夜とも水深250 m以深に分布していたが、4月になり春季植物プランクトンブルームが開始すると表層に移動し、速やかにDVMを開始していたことが報告されている (Yamaguchi *et al.*, 2010b). C6Fは春季にDVMを行うが、C6Mは、いずれの季節も昼夜とも最も深い層に分布し、DVMは行わないことが報告されている (Yamaguchi *et al.*, 2004, 2010b). このことは、春季に見られた雌雄比が雄に偏る事象をもたらすと考えられる (Fig. 7). すなわち、4月になると *M. okhotensis*の雌成体は産卵のために昼間の分布深度も浅くなり、さらにその層にてDVMを行うことが知られている (Padmavati *et al.*, 2004; Takahashi *et al.*, 2009; Yamaguchi *et al.*, 2010b). 一方で雄成体はこの間も昼夜とも深海に留まるため、水深356 mから採水している羅臼深層水において、雌雄比は雄に偏るものと解釈できる。すなわち、C6 (成体) の雌雄比に見られた雄の比率が高くなる2回のピークのうち (Fig. 7), 12-1月に見られた1回目のピークは、雄がC5からC6に脱皮したことによる個体群構造の変化によるものであるが、3-4月に見られた2回目

のピークは、雌成体が表層に鉛直移動したことによる、深海の深層水取水口付近における雄成体の割合の増加によると考えられる。

4月以外の季節における雌成体のDVMについては、6月の知床半島東岸においてDVMを行っていたという報告 (Kojima *et al.*, 2022) を除いては、いずれの季節においても昼夜とも水深200-1000 mに分布して、DVMを行わないとされている (Hattori, 1989; Padmavati *et al.*, 2004; Yamaguchi *et al.*, 2004; Takahashi *et al.*, 2008, 2009). これは、7-11月には生殖腺は未成熟で、個体群構造にも性比にも変化がなく、休眠状態であるとされる本種の生態とよく一致している (Arima *et al.*, 2016b). このようにDVMを行わず、個体群構造や雌雄比に変化が無く、生殖腺が未成熟のままの状態が、高水温の時期 (7-11月) に見られたことは (Fig. 2A), 本種の休眠は、カイアシ類に一般的に見られる越冬ではなく、分布の南限域において冷水性種が表層の高水温期を水温の低い深海で過ごす“越夏”であることを示している。

同属の *M. pacifica*においても、分布の南限に近い日本海富山湾において、越夏のための休眠を行うことが知られている (Hirakawa and Imamura, 1993; 角南・平川, 2000; Ikeda *et al.*, 2002). 深海域にて過ごす際のエネルギーとして、*M. okhotensis*は体内に多量のワックスエステルを貯蔵し、高次生物へのモノエン脂質の重要な供給源になっていることが報告されている (Saito and Kotani, 2000). もっとも、昼夜とも深海で過ごす期間においても *M. okhotensis*は深海にて摂餌は行っており、夜間に摂餌強度の高い日周期性は、周年を通して見られることが報告されている (Takahashi *et al.*, 2008). 昼夜とも深海に分布するメトリディア科が、放散虫などを摂餌することはよく知られている (Hattori, 1989). メトリディア科の越夏の深海での休眠において摂餌活性は下がらないようであるが、代謝活性は同所的な大型カイアシ類 (*Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus* や *Eucalanus bungii*) に見られる越冬の休眠のように下がるのかどうか (Ikeda and Hirakawa, 1998; Ikeda *et al.*, 2004, 2006), 実験的に確かめることは今後の興味深い研究課題であるといえる。

*M. okhotensis*の生活史に関する知見は少ない。Padmavati *et al.* (2004) は、親潮域における周年をカバーする水深0–2000 m間の層別時系列試料の解析に基づき、C1とC5の2発育段階で深海にて休眠し、春季植物プランクトンブルーム期に再生産を行うという、2年に及ぶ世代時間を持つと述べている。南部オホーツク海においては、羅臼深層水に基づく時系列観察により、*M. okhotensis*の個体群構造と雌雄比や生殖腺成熟の季節変化が報告されているが、ストレーナーの目合いが420 μm と粗いため、後期発育段階しか定量できず、採集が深海の一点(356 m)に限られるため、表層で起こるとされる本種の再生産や初期発育段階の成長を把握できていない(Arima *et al.*, 2016b)。これは南部オホーツク海におけるカイアシ類出現個体数の61–70%を占め(Yamaguchi, 2015; Arima *et al.*, 2016a)、海洋生態系の重要な構成種である本種の生活史に関する知見が乏しいと言わざるを得ない。今後は海洋深層水に基づく試料やデータだけで無く、細かい目合いのネットによる、表層を対象とする他の採集手法に基づく試料とデータを加えて、動物プランクトン群集とその優占種に関する、更なる知見の充実が望まれる。

謝 辞

本研究に用いた試料や水温データの採集と提供に際し、羅臼町産業創生課、羅臼漁業協同組合の皆様にも多大な御協力を頂きました。深く御礼申し上げます。本研究の一部は、北極域研究加速プロジェクト(ArCS II) JPMXD1420318865、(独)環境再生保全機構の環境研究総合推進費(JPMEERF20214002)、JSPS科研費JP20K20573とJP22H00374により実施されたものです。

参考文献

- Arima, D., A. Yamaguchi, T. Nobetsu and I. Imai (2016a) Usefulness of deep-ocean water pumping for the seasonal monitoring of mesozooplankton. *Reg. Stud. Mar. Sci.*, 3, 18–24.
- Arima, D., A. Yamaguchi, T. Nobetsu and I. Imai (2016b) Seasonal abundance, population structure, sex ratio

and gonad maturation of *Metridia okhotensis* Brodsky, 1950 in the Okhotsk Sea: analysis of samples collected by pumping up from deep water. *Crustaceana*, 89, 151–161.

- Batchelder, H. P. (1986) A staining technique for determining copepod gonad maturation: Application to *Metridia pacifica* from the northeast Pacific Ocean. *J. Crustacean Biol.*, 6, 227–231.
- Brodsky, K. A. (1967) Calanoida of the Far-Eastern Seas and Polar Basin of the USSR. Israel Program Scientific Translation, Jerusalem.
- Grønvik, S. and C. C. E. Hopkins (1984) Ecological investigations of the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: Generation cycle, seasonal vertical distribution, and seasonal variations in body weight and carbon and nitrogen content of the copepod *Metridia longa* (Lubbock). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 80, 93–107.
- Hattori, H. (1989) Bimodal vertical distribution and diel migration of the copepods *Metridia pacifica*, *M. okhotensis* and *Pleuromamma scutellata* in the western North Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, 103, 39–50.
- 柗 萌乃・山口 篤 (2019) 初夏のオホーツク海における深海におよぶ優占大型カイアシ類の鉛直分布および個体群構造。北大水産彙報, 69, 83–91.
- Hirakawa, K. and A. Imamura (1993) Seasonal abundance and life history of *Metridia pacifica* (Copepoda: Calanoida) in Toyama Bay, southern Japan Sea. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 40, 41–54.
- Hopcroft, R. R., C. Clarke, A. G. Byrd and A. I. Pinchuk (2005) The paradox of *Metridia* spp. egg production rates: A new technique and measurements from the coastal Gulf of Alaska. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 286, 193–201.
- Ikeda, T. and K. Hirakawa (1998) Metabolism and body composition of zooplankton in the cold mesopelagic zone of the southern Japan Sea. *Plankton Biol. Ecol.*, 45, 31–44.
- Ikeda, T., K. Hirakawa and N. Shiga (2002) Production, metabolism and production/biomass (P/B) ratio of *Metridia pacifica* (Crustacea; Copepoda) in Toyama Bay, southern Japan Sea. *Plankton Biol. Ecol.*, 49, 58–65.
- Ikeda, T., F. Sano and A. Yamaguchi (2004) Metabolism and body composition of a copepod (*Neocalanus cristatus*: Crustacea) from the bathypelagic zone of the Oyashio region, western subarctic Pacific. *Mar. Biol.*, 145, 1181–1190.

- Ikeda, T., F. Sano, A. Yamaguchi and T. Matsuishi (2006) Metabolism of mesopelagic and bathypelagic copepods in the western North Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 322, 199–211.
- Itoh, H., J. Nishioka and A. Tsuda (2014) Community structure of mesozooplankton in the western part of the Sea of Okhotsk in summer. *Prog. Oceanogr.*, 126, 224–232.
- Kaeriyama, M., H. Seo and Y.-x. Qin (2014) Effect of global warming on the life history and population dynamics of Japanese chum salmon. *Fish Sci.*, 80, 251–260.
- Kasai, H. and K. Hirakawa (2015) Seasonal changes of primary production in the south-western Okhotsk Sea off Hokkaido, Japan during the ice-free period. *Plankton Benthos Res.*, 10, 178–186.
- Kim, S. T. (2012) A review of the Sea of Okhotsk ecosystem response to the climate with special emphasis on fish populations. *ICES J. Mar. Sci.*, 69, 1123–1133.
- Kimura, N. and M. Wakatsuchi (1999) Processes controlling the advance and retreat of sea ice in the Sea of Okhotsk. *J. Geophys Res.*, 104(C5), 11137–11150.
- 気象庁. 北海道沿岸域の海面水温情報(データ一覧), 105根室海峡. https://www.data.jma.go.jp/kaiyou/data/db/kaikyoseries/engan/engandata_SP.html
- Kitani, K. (1973) An oceanographic study of the Okhotsk Sea. Particularly in regard to cold waters. *Bull. Far Seas Fish. Res. Lab.*, 9, 45–77.
- Kodama, T., T. Wagawa, N. Iguchi, Y. Takada, T. Takahashi, K.-I. Fukudome, H. Morimoto and T. Goto (2018) Spatial variations in zooplankton community structure along the Japanese coastline in the Japan Sea: influence of the coastal current. *Ocean Sci.*, 14, 355–369.
- Kojima, D., Y. Hamao, K. Amei, Y. Fukai, K. Matsuno, Y. Mitani and A. Yamaguchi (2022) Vertical distribution, standing stocks, and taxonomic accounts of the entire plankton community, and the estimation of vertical material flux via faecal pellets in the southern Okhotsk Sea. *Deep-Sea Res. I*, 185, 103771.
- Kuroda, H., T. Saito, T. Kaga, A. Takatsuka, Y. Kamimura, S. Furuichi and T. Nakanowatari (2020) Unconventional sea surface temperature regime around Japan in the 2000s–2010s: Potential influences on major fisheries resources. *Front. Mar. Sci.*, 7, 574904.
- Lalli, C. M. and T. R. Parsons (1997) *Biological Oceanography: An Introduction*, Second Edition. Butterworth-Heinemann, Burlington, MA, USA.
- Nadtochy, V. V. (2004) Seasonal dynamics of plankton in zones with different thermal structures of water off the southern Kuril Islands. *Russ. J. Mar. Biol.*, 30, 223–230.
- Naidenko, S. V. (2001) Interannual dynamics of the trophic structure of zooplankton of the southern Kuril region. *Russ. J. Mar. Biol.*, 27, 282–290.
- Naidenko, S. V. (2002) Composition, biomass dynamics, and consumption of zooplankton in the epipelagic zone of the south Kuril region during the 1990s. *Russ. J. Mar. Biol.*, 28, 244–251.
- Nakanowatari, T., K. Ohshima and M. Wakatsuchi (2007) Warming and oxygen decrease of intermediate water in the northwestern North Pacific, originating from the Sea of Okhotsk, 1955–2004. *Geophys. Res. Lett.*, 34, L04602.
- 西川明豪・山口寿之・山石秀樹・櫻庭將藏・高橋正征 (2016) 北海道羅臼の海洋深層水から連行採取された本邦初記録のフジツボ (*Chirona evermanni*). *海洋深層水研究*, 16, 82–87.
- Norrbin, M. F. (1991) Gonad maturation as an indication of seasonal cycles for several species of small copepods in the Barents Sea. *Polar Res.*, 10, 421–432.
- 大塚 攻・上田拓史・伊東 宏・岩崎 望・戸田龍樹・西田周平・服部 寛・平川和正 (1997) カイアシ亜綱. 日本海洋プランクトン検索図説, (千原光雄・村野正昭編) 東海大学出版会, 東京, pp. 649–1004.
- Osgood, K. E. and B. W. Frost (1996) Effects of advection on the seasonal abundance patterns of three species of planktonic calanoid copepods in Dabob Bay, Washington. *Cont. Shelf Res.*, 16, 1225–1243.
- Padmavati, G., T. Ikeda and 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.
- Pinchuk, A. I. and A. J. Paul (2000) Zooplankton of the Okhotsk Sea: A Review of Russian Studies. University of Alaska Sea Grant College Program, Fairbanks.
- Saito, H. and Y. Kotani (2000) Lipids of four boreal species of calanoid copepods: Origin of monoene fats of marine animals at higher trophic levels in the grazing food chain in the subarctic ocean ecosystem. *Mar. Chem.*, 71, 69–82.
- 嶋田 宏・坂口健司・森 泰雄・渡野邊雅道・板谷和彦・浅見大樹 (2012) 北海道周辺4海域(道東・道南太平洋, 北部日本海および南部オホーツク海)における動物プランクトンバイオマス

- および種組成の季節変化と年変動. 日本プランクトン学会報, 59, 63–81.
- Shimizu, I. (2009) The effect of sea ice on the oceanographic structure and phytoplankton biomass in the Nemuro Strait, a nursery area of salmon. Bull. Fish. Res. Agen., (27), 43–94.
- Sorokin, Yu. I. and P. Yu. Sorokin (1999) Production in the Sea of Okhotsk. J. Plankton Res., 21, 201–230.
- 角南靖夫・平川和正 (2000) 富山湾におけるカイアシ類 *Metridia pacifica* (Calanoida) のバイオマスモデル. 日本水産学会誌, 66, 1014–1019.
- Takahashi, K., A. Kuwata, H. Saito and K. Ide (2008) Grazing impact of the copepod community in the Oyashio region of the western subarctic Pacific Ocean. Prog. Oceanogr., 78, 222–240.
- Takahashi, K., A. Kuwata, H. Sugisaki, K. Uchikawa and H. Saito (2009) Downward carbon transport by diel vertical migration of the copepods *Metridia pacifica* and *Metridia okhotensis* in the Oyashio region of the western subarctic Pacific Ocean. Deep-Sea Res. I, 56, 1777–1791.
- 高橋正征・川端達也・山石秀樹・千綾昭彦・山内繁樹・山下和則・長野 章 (2014) 低温清浄な海洋深層水を利用した北海道知床羅臼における衛生管理型漁港. 海洋深層水研究, 15, 1–10.
- Tande, K. S. and S. Grønvik (1983) Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: Sex ratio and gonad maturation cycle in the copepod *Metridia longa* (Lubbock). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 71, 43–54.
- Tsuda, A., H. Saito, H. Kasai, J. Nishioka and T. Nakatsuka (2015) Vertical segregation and population structure of ontogenetically migrating copepods *Neocalanus cristatus*, *N. flemingeri*, *N. plumchrus*, and *Eucalanus bungii* during the ice-free season in the Sea of Okhotsk. J. Oceanogr., 71, 271–285.
- The University of Rhode Island (HP) Weekly Sampling Procedure. <https://web.uri.edu/gso/research/plankton/weekly-sampling-procedure/>
- 浦和茂彦 (2015) 日本系サケの海洋における分布と回遊. 水研センター研報, 39, 9–19.
- Yamaguchi, A. (2009) Characteristics of the zooplankton community in the Okhotsk Sea in autumn: A comparison with the Oyashio region. PICES Scientific Report, (36), 240–242.
- Yamaguchi, A. (2015) Inter-oceanic comparison of planktonic copepod ecology (vertical distribution, abundance, community structure, population structure and body size) between the Okhotsk Sea and Oyashio region in autumn. J. Nat. Hist., 49, 2743–2757.
- 山口 篤・志賀直信 (1997) 北海道南西部恵山沖における *Pseudocalanus minutus* と *P. newmani* (Copepoda; Calanoida) の鉛直分布および生活史. 日本プランクトン学会報, 44, 11–20.
- Yamaguchi, A., T. Ikeda and N. Shiga (1998) Population structure and life cycle of *Pseudocalanus minutus* and *Pseudocalanus newmani* (Copepoda: Calanoida) in Toyama Bay, southern Japan Sea. Plankton Biol. Ecol., 45, 183–193.
- Yamaguchi, A., T. Ikeda, Y. Watanabe and J. Ishizaka (2004) Vertical distribution patterns of pelagic copepods as viewed from the predation pressure hypothesis. Zool. Stud., 43, 475–485.
- Yamaguchi, A., Y. Onishi, A. Omata, M. Kawai, M. Kaneda and T. Ikeda (2010a) Population structure, egg production and gut content pigment of large grazing copepods during the spring phytoplankton bloom in the Oyashio region. Deep-Sea Res. II, 57, 1679–1690.
- Yamaguchi, A., Y. Onishi, M. Kawai, A. Omata, M. Kaneda and T. Ikeda (2010b) Diel and ontogenetic variations in vertical distributions of large grazing copepods during the spring phytoplankton bloom in the Oyashio region. Deep-Sea Res. II, 57, 1691–1702.
- 山石秀樹 (2017) 海洋深層水の低温・清浄性を利用した衛生管理型漁港. 海洋深層水研究, 18, 183–184.
- 山石秀樹・大沼良司 (2022) 羅臼町における海洋深層水取水量の低下と取水管の増設について. 海洋深層水研究, 23, 9.

(2024年5月2日受付；2024年7月29日受理)