動物プランク F 頂.

Zooplankton

# Shin-ichi Uye

- 199 -- -

1. はじめに

一般に従属栄養を行う生物を動物と呼ぶが、プ ランクトンのように体が微小な生物群では、独立 栄養を行う植物との区別が紛らわしい動物も存在 する。また海洋には主として溶存有機物を利用す る従属栄養性の細菌がプランクトンとして存在す るが、これらは動物プランクトンとは呼ばれない。 動物プランクトンとして最小のものは、主として 細菌などを餌としている原生動物であるが、これ らの平均体長はわずかに数 µm である。一方、動 物プランクトンのうち最大のものは、体長約数10 cm にも及ぶクラゲ類であることから、動物プラ ンクトンは非常に広い範囲の体サイズの生物より 構成されている。また動物プランクトンは多くの 分類群により構成されており、生活史の一時期を プランクトンとして過ごす分類群を含めると、海 洋動物のほとんどがプランクトンであるといえ る、ここでは海洋動物プランクトンのうち、現存 量において最も優占し、これまで最も研究が行わ れてきたカイアシ類などの主として中・大型動物 プランクトンの生理・生態を概説し、沿岸海洋生 態系内での物質循環におけるそれらの役割を論ず る.

## 2. 動物プランクトン現存量

動物プランクトンの機能的役割を定量的に明ら かにするためには、まず動物プランクトンの現存

\* 1994年10月に開催された沿岸海洋研修講習会のテキス トより、著者による改定の上,再録した。

\*\* 広岛大学生物生産学部

量を炭素, 窒素を基準として測定する必要がある。 従来のプランクトン研究では出現個体数が計数さ れることが多かったが, 個体数データで物質循環 を語ることはできない。沿岸で採集された動物プ ランクトンサンプル中には, 植物ブランクトンや デトライタスが混在し, 動物プランクトンだけの 分離を困難にしている場合が多い。その場合には 各種動物プランクトンの体長と体重との関係を求 めておき, 個体の体長測定から現存量の推定を行 うのが便利である(Uye, 1982<sup>11</sup>; 弘田, 1986<sup>21</sup>)。 筆者の研究室では, 図1に示すような顕微鏡ビ デオマイクロメーターとコンピューターから構成

テオマイクロメーターとコンビューターから構成 されるシステムを開発して,モニター上に拡大さ れた動物プランクトンの体長を測定することによ り,換算された炭素重量,窒素重量のデータが自 動的にコンピューターに入力されるようになって いる.1サンプルにつき数100個体以上のデータを



図1 動物プランクトンの体サイズ測定から体重への換 算を行う装置の概要.本システムは顕微鏡に取り付けた ビデオマイクロメーター (オリンパス,VM-10)を使用 して動物プランクトンの体サイズを測定し、取り込んだ データを基にエディタで作成した計算式ファイルを読み 込んで計算処理を行い、その結果を編集してロータス123 で読み込めるファイル形式で出力する.

Ŀ

22

得た後は、種毎に体長組成、あるいは全動物プラ ンクトンの体重組成が立所に作図されるようにな っている。本システムの導入により、従来の接眼 マイクロメーターを用いた体長測定作業に比較す ると能率は数倍にも上昇した。

3. 動物プランクトン体内でのエネルギー収支

動物プランクトンは摂餌により体外からエネル ギーを取り込み,餌は消化管内で消化作用を受け, 動物プランクトンの消化壁を通して吸収され,同 化される.未消化の餌は糞粒として排泄される. 同化されたエネルギーは,まず動物プランクトン の生命維持に必要な呼吸などの代謝に使用され, 余剰のエネルギーが成長に利用される.また代謝 活動の結果として生産される液状老廃物は,人間 の汗のような形で体外に排泄される(図2).

MATERIAL FLOW in ZOOPLANKTON



図2 動物プランクトン体内でのエネルギーの流れ.

その際のエネルギー収支は下式で表される. I = R + G + E + U

ただし, I: 摂餌速度 (ingestion rate), R: 呼吸 速度 (respiration rate), G: 成長速度 (growth rate), E: 排糞速度 (egestion rate), U: 排泄速 度 (excretion rate).

排泄速度を無視すると、同化速度(A, assimilation rate)、同化効率 (AE, assimilation efficiency) は、

A = R+G = I-EAE = (R+G)/I = (I-E)/I

となる。

また,総成長効率 (K<sub>i</sub>, gross growth effi-

ciency),純成長効率(K2, net growth efficiency)は,

 $K_1 = G/I$  $K_2 = G/(R+G) = G/I \cdot A$ で示される。

4. 摂餌生態,並びに摂餌速度の測定

動物プランクトンは雑食性のものが多く,一般 には水中に懸濁しているあらゆる有機粒子を摂餌 するといっても過言ではない。例えば,従来典型 的な植食性とみなされていた Calanus 属カイア シ類は,植物プランクトン以外に微小動物プラン クトンを捕食するし,また自らが産出した卵や糞 粒までも摂餌する。

動物プランクトンの摂餌器官により効率的に捕 捉される餌粒子のサイズが決まっているので、餌 粒子のサイズは摂餌に影響を与える重要な要因で ある。しかし、サイズが適当なら総ての餌粒子は 無選択に摂餌されるかというとそうではなく,選 択的な摂餌が行われている。 カイアシ類などの甲 殻類プランクトンの口器には化学受容器官が存在 し、それにより餌粒子を化学的に(例えば匂や味 のようなもので)嗅ぎ分けているらしい。植物プ ランクトンの細胞の外側は、細胞内から分泌され る有機物により層状に取り囲まれており、その中 に含まれる遊離アミノ酸が摂餌の誘引物質になっ ているらしい。また植物プランクトン細胞内の化 学組成も重要で、炭素に対して相対的に窒素を多 く含んだ細胞が選択される。逆に拒食される植物 プランクトンも存在する.表1は、本邦沿岸域に 出現する15種の赤潮鞭毛藻類をカイアシ類の Acartia omorii & Pseudodiaptomus marinus z 与えて、その排糞速度、生残率、産卵速度を相互 に比較したものである。 渦鞭毛藻類のうちでは Gymonodinium mikimotoi が、また Chattonella marina を始めとするラフィド藻類全体が、カイ アシ類に拒食された。これらの赤潮鞭毛藻類がカ イアシ類に有毒ななんらかの化学物質を産生して いることが、拒食を引き起こした原因と推定され ている (Uye and Takamatsu, 1990)<sup>3)</sup>.

| 表 | 1 | 本,           | 邦沿岸   | 域に    | 赤潮と   | として   | て出現 | 見する | 5 15 | 種類の | の鞭毛  | 這藻類     | を,24    | 腫類の | カイフ | マシ類 | Pseu | dodiaț | otomus | ma  | rinus | (P. |
|---|---|--------------|-------|-------|-------|-------|-----|-----|------|-----|------|---------|---------|-----|-----|-----|------|--------|--------|-----|-------|-----|
|   | n | ı.) <b>,</b> | Acart | ia or | norii | (A. c | )に  | 与え  | た場   | 合の, | 排芽   | 逐度,     | 生残      | ,産卵 | 速度の | の比較 | ーは   | 良好,    | ーは不    | 、良, | 土はそ   | その  |
|   | 咩 | 間            | の結果   | をそ    | れぞれ   | 1示う   | す.( | Uye | and  | Tak | amat | tsu, 19 | )903) L | り引用 | 月)  |     |      |        |        |     |       |     |

| Species                         | Eges  | stion | Surv  | vival | Egg production |            |  |
|---------------------------------|-------|-------|-------|-------|----------------|------------|--|
|                                 | P. m. | A. o. | P. m. | A. o. | P. m.          | A. o.      |  |
| Dinophyceae                     |       |       |       |       |                |            |  |
| Heterocapsa triquetra           | +     | +     | +     | +     | +.             | +          |  |
| Gymnodinium sanguineum          | +     | +     | +     |       | +              | +          |  |
| Gymnodinium mikimotoi           | -     | -     | ±     | -     | ±              |            |  |
| Gonyaulax spinifera             | -     | +     | +     | +     | +              | +          |  |
| Protoceratium reticulatum       | -     |       | +     | +     | . +            | +          |  |
| Prorocentrum triestinum         | +     | +     | +     | +     | +              | ±          |  |
| Prorocentrum micans             | +     | +     | +     | +     | +              | +          |  |
| Pyrophacus steinii              | +     | ±     | +     | +     | ±              | -          |  |
| Raphidophyc                     | ceae  |       |       |       |                |            |  |
| Olisthodiscus luteus            |       | +     | _     | +     | ·              | ±          |  |
| Heterosigma akashiwo (NU)       | ±     |       | +     | ±     | ±              | ` <u>-</u> |  |
| Heterosigma akashiwo (NIES-145) | ±     | +     | +     |       | ±              | ±          |  |
| Chattonella marina              | ±     | -     | +     | _     | ±              | _          |  |
| Fibrocapsa japonica             |       | -     | ±     | _     | ±              | _          |  |
| Prasinophyce                    | eae   |       |       |       |                |            |  |
| Pterosperma cristatum           | ±     | _     | +     | +     | +              | +          |  |
| Pyramimonus alf. amilifera      | -     | ±     | +     | +     | +              | +          |  |
| Euglenophyc                     | eae   |       |       |       |                |            |  |
| Eutreptiella sp.                | +     | +     | +     | , +   | +              | +          |  |

天然海水中には異なるサイズ,種類,質の懸濁 粒子が混在するので,動物プランクトンは餌環境 の変化に応じて摂餌行動を変化させていると推定 される。カイアシ類は利用可能な餌粒子の中で, 大型でしかも現存量の高い粒子を選択的に摂餌す ることがしばしば観察されている。そのような摂 餌方法をとることにより,カイアシ類は少ないエ ネルギー消費で多くのエネルギー摂取を可能にし ていると考えられる。このような摂餌方法は,ま た結果的にはある特定の植物プランクトンが優占 的に繁茂しないような間引きの役割をも果たして いることになる。特定種の鞭毛藻類が赤潮発生に 至るのは,動物プランクトンによる間引きを受け ないことが原因であると考えられる。

 餌濃度の変化に伴う動物プランクトンの摂餌速 度の変化を、摂餌の機能的応答 (functional response) という.図3はカイアシ類 *Calanus*  pacificus の珪藻類 Coscinodiscus angstii に対す る機能的応答を示したものであるが、植物プラン クトン濃度が低い時はカイアシ類は懸命に沪水活 動を行うので、摂餌速度は餌濃度の増大につれて ほぼ直線的に上昇する。しかし餌濃度が一定値に 達すると、沪水速度を低下させて摂餌速度はある 値で飽和する (Frost, 1972)<sup>4)</sup>. 図3では餌濃度と 摂餌速度の関係が2本の直線で表現されている



図 3 カイアシ類 Calanus pacificus の珪藻類 Coscinodiscus angestii に対する沪水速度(F)と摂餌速 度(I)の変化。(Frost, 1972<sup>4</sup>より引用)

真

上

が,これをイブレフ式,ミカエリスーメンテン式 などで表現される飽和型曲線に当てはめることも 可能である.

極端に植物プランクトンの細胞濃度が低い時に は、摂餌活動により失うエネルギーの方が摂餌で 獲得するエネルギーより大きくなるので、植食性 カイアシ類は植物プランクトンに対する摂餌を停 止して、肉食性あるいはデトライタス食性に食性 を変化させることが知られている.その間、植物 プランクトンは摂餌を免れるので個体群の回復を 図ることが可能となり、増殖した後は再び動物プ ランクトンの摂食圧に晒される。

### 5. 呼吸·排泄速度

呼吸・排泄速度は動物プランクトンの代謝活性 速度を指標するものである。特に前者からは動物 プランクトンの最小餌要求量 (minimum food requirement)を推定することが可能となる。また 後者は動物プランクトンによる栄養塩の再生産速 度を示す。これらの速度には、基本的には水温と 動物プランクトンの体重が影響を与えることが知 られており、例えば呼吸速度 (R)と体重(W)との 関係は一般に次式で表現される。

 $R = a W^{b}$ 

ここで、a、b は定数. 図4 は瀬戸内海に出現する 甲殻類プランクトンの呼吸速度を、異なる3つの 水温条件下で測定したものである (Uye and Yashiro, 1988)<sup>5)</sup>. b の値は水温とは無関係であった が、a は水温上昇につれて増大した. 以上の結果か ら、瀬戸内海に出現する甲殻類プランクトンの呼 吸速度は下の一般式で示される.

 $R = (0.0444 T - 0.333) + 0.713 \log W$ ただし, R:呼吸速度( $\mu$ 1 O<sub>2</sub> indiv.<sup>-1</sup> hr<sup>-1</sup>), W: 体乾燥重量(W, mg indiv<sup>-1</sup>).また図4には Ikeda(1974)<sup>61</sup>によって求められた,全海洋で採集 された動物プランクトンの呼吸速度と体乾燥重量 との関係を示す直線も示されており,それらは瀬 戸内海で得られた直線とほぼ重なっている。

動物プランクトンの生産速度を推定する簡便法 として、Ikeda-Motoda 法があるが、それは餌供



 図4 瀬戸内海に出現する甲殻類プランクトンの3つの 異なる水温段階での,呼吸速度と体乾燥重量との関係. 点線は Ikeda (1974)<sup>50</sup>の関係式に各水温段階での代表水温(23, 16, 10°C)を代入して求めた. (Uye and Yashiro, 1988<sup>50</sup>より引用)

給量の制限を受けていない動物プランクトンの成 長速度は、多くの場合呼吸速度と平行関係にある ことを基本原理としており、成長速度は呼吸速度 に適当な定数を乗じて見積もられる(Ikeda and Motoda, 1978)<sup>n</sup>. 今、呼吸に必要な炭素量を R'とすると、成長速度 (P) は次式で与えられる。

P = 2.5R'

有機物は動物プランクトンの体内で分解を受 け、その結果、窒素化合物は主としてアンモニア の形で、リン化合物は主としてリン酸の形で排泄 される.代謝基質としての有機物中に含まれる炭 素、窒素、リンが一定の割合で使用されるなら、 窒素排泄速度あるいはリン排泄速度は呼吸速度と 平行関係にあることになる.実際には様々な呼吸 基質が使用されるので、消費される酸素量、排泄 される窒素量,リン量の比,すなわち*O*:*N*比, *O*:*P*比が異なることになり,逆にこれらの比を 測定することにより呼吸基質が蛋白質であるか, 脂質であるかを推定することが可能である.夏季 成層が顕著である海域では表層の栄養塩が枯渇す ることがあり,この時には動物プランクトンによ り再生産された栄養塩が,植物プランクトンの生 産を支える重要な役割を果たしている.

## 6. 排 糞 速 度

餌は動物プランクトンの歯で粉砕されて消化管 に送り込まれ、未消化の粒子は後腸でパッキング され、外囲をキチン質の膜で覆われた糞粒 (fecal pellet)として体外に排出される. 糞粒はサイズ的 には餌粒子より遙かに大きいので、動物プランク トンの排糞作用は粒子の沈降速度を加速化させ る.したがって糞粒は海洋の表層から底層への物 質の鉛直輸送において重大な役割を果たしている ことが推定される.

図5は瀬戸内海に出現する主要動物プランクト ンの体炭素重量と糞粒体積との関係を示すもので あるが (Uye and Kaname, 1994)<sup>8)</sup>, 一般に動物 プランクトンは体サイズが大きくなるにつれて, 大型の糞粒を排出する. 糞粒体積の増大につれて 沈降速度も増大するので,特に大型動物プランク トンの糞粒が鉛直輸送に貢献していると考えられ る.



図5 瀬戸内海に出現する主要動物プランクトンの英粒 体積と体炭素重量との関係。英粒の推定沈降速度も 描かれている。(Uye and Kaname, 1994<sup>s)</sup>より引 用)

糞粒の鉛直輸送速度は糞粒の生産速度にも依存 している、糞粒生産速度は一般には摂餌速度と平 行関係にあることから,排糞速度は餌濃度の上昇 につれて増大し、ある一定の餌濃度以上では飽和 するパターンを示す.したがって、動物プランク トンの糞粒は餌供給量の高い海域で多く産出さ れ、そのうち大型の糞粒が素速く沈降することに より、より多くの有機物が海底に輸送されるもの と推定される.

### 7. 成長速度

カイアシ類の一生は卵より始まるが, 孵化直後 のノープリウスの消化管は開口しておらず, それ らは卵黄内に含まれるエネルギーを消費しなが ら,一般にはノープリウスIIまたはIII期まで発育 する.その後は自らの摂餌活動により外部からエ ネルギーを摂取し, 脱皮を重ねることによりノー プリウスVI期を経過し,コペポダイト I-V期を経 て成体に達する.カイアシ類の卵の孵化時間 (*Du*) は,水温 (T) 上昇につれて指数関数的に減少する. その関係は Bělehrádek の式で表現される.すな わち,

 $D_{II} = \mathrm{a}(T-\alpha)^{\mathrm{b}}$ 

ただし a, b,  $\alpha$  は定数. この関係は孵化時間のみ でなく、餌が潤沢に存在する場合での、ある特定 のステージに到達するまでに必要な時間にも当て はまる. その場合、定数 b と  $\alpha$  は孵化時間の場合 と同様であるが、定数 a だけがステージが進行す るにつれて増大する. *Calanus sinicus* の孵化時 間, 産卵からコペポダイト I 期に達するまで、産 卵から成体に達するまでの時間と水温との関係を 図 6 に示す (Uye, 1988)<sup>9</sup>.

動物プランクトンの体重は、ある期間(*t*) に W から W に増大したとすると、その問の瞬間成長速度(g) は次式で与えられる.

 $g = (\ln W_{\rm t} - \ln W_{\rm 0})/t$ 

瀬戸内海に出現する9種のカイアシ類のコペポダ イト期の瞬間成長速度と水温との関係は図7のよ うに示される(上,未発表).この場合カイアシ類 の成長は餌による制限を受けていないと仮定して



図 6 カイアシ類 *Calanus sinicus* の産卵から孵化まで (*D*<sub>n</sub>), コペポダイト I 期まで (*D*<sub>c1</sub>), 成体まで (*D*<sub>cv1</sub>) に要する日数と水温との関係. (Uye, 1988<sup>9)</sup> より引 用)

いる. 種類間で成長速度に違いがあるが,全体で 平均するとカイアシ類の瞬間成長速度は,水温 10°Cでは0.15,15°Cでは0.20,20°Cでは0.26,25°C では0.36で,水温上昇につれて指数関数的に増大 する.

餌供給量が低下すると成長速度は当然のことな がら低下する.図8はカイアシ類 Paracalanus sp. 成体雌による単位体重当たりの産卵速度(成体で は体重の増加は基本的にはないので,成長量は産 卵量として示される)と,現場での餌濃度の指標 となるクロロフィル濃度との関係を示すもので (Uye and Shibuno, 1992)<sup>10</sup>,産卵速度は摂食速 度の場合と同様に餌濃度の上昇につれて高くなる が,ある一定の餌濃度以上では飽和する。

以上のように、動物プランクトンの成長速度は 餌が潤沢に存在する場合は主として水温により規 定され、その時の値は潜在的成長速度と考えられ る。図7に示すように、カイアシ類の場合には体 のサイズの違いによる成長速度の違いは観察され なかったことから、体サイズの違いにより成長速 度を推定する Ikeda-Motoda 法を、カイアシ類に 適用するには厳密には問題があると考えられる。 またある一定の水温条件下では、餌供給量が成長 速度を決定しているので、臨界餌濃度以下での成 長速度は餌濃度の低下に応じた適当な係数を潜在



図7 瀬戸内海に出現するカイアシ類9種のコペポダイト期における瞬間成長速度と水温との関係.(上,未報告)

上



図8 カイアシ類 Paracalanus sp. の野外における単位 体重当たりの産卵速度とクロロフィル a 濃度との 関係. (Uye and Shibuno, 1992<sup>10)</sup>より引用)

的成長速度に乗じて推定することが可能である。

## 8. 個体群あるいは群集生産速度

動物プランクトン個体群の生産速度は、個体の 成長速度と個体群変動の産物であり、一般には、 採集日における動物プランクトンの現存量を基礎 に算出される.すなわち、

 $P = B \cdot g$ 

ここで、P:生産速度、B:現存量、g:瞬間成長 速度.例えば、瀬戸内海に出現するカイアシ類の 場合には、すでに水温と瞬間成長速度との関係が 明らかになっているので、それらの潜在的生産速 度は各種個体群の現存量と現場の水温から計算さ れる。その一例として、瀬戸内海の播磨灘、紀伊 水道、さらに隣接の太平洋沿岸域、沖合域の4海 域における Calanus sinicus の生産速度の季節変 動を図9に示す (Huang et al., 1993)<sup>11)</sup>.

動物プランクトン群集は成長速度の異なる雑多 な種類から構成されるから、群集の生産速度を推 定する方法は、必然的に多くの仮定を含んだ簡便 法に頼らざるを得ない。前述の Ikeda-Motoda 法 がその簡便法の一つである.1979年10-11月,1980 年1月,4月,6月の計4回,瀬戸内海全域をカ バーする15定点において、動物プランクトンの定 **量採集を行い,そのうちカイアシ類群集の生産速** 度を Ikeda-Motoda 法を用いて推定した例を図 10に示す (Uye et al., 1986)<sup>12)</sup>, カイアシ類個体 群生産速度は現在ではより精度高く推定すること が可能であるが、当時はまだ図7に示すような結 果が得られていなかった. Ikeda-Motoda 法によ る推定値の方が、図7に基づいて種類別に生産速 度を算出し、さらにそれらを総和して求めたカイ アシ類生産速度より、20°C度以上の高水温でわず かに高めになるが、全体的には両生産速度は近似 している。生産速度は高水温期に高く、低水温期 に低かった。

この時の調査では、同時に "C をトレーサーと した一次生産速度の測定も行ったので、それらの 測定値をカイアシ類の食性に基づいて推定したカ イアシ類二次生産速度の季節変動と共に図11に示 す.一次生産速度は1月では低かったが、4月ま でには上昇して11月までは高いレベルで推移し た.カイアシ類二次生産速度は水温の低い4月ま では冬季と同様に低いままであり、6月に急上昇 して秋季まで継続した。この時の瀬戸内海での年 間平均一次生産速度は122 g C m<sup>-2</sup>yr<sup>-1</sup>、カイアシ







図10 瀬戸内海のカイアシ類群集の生産速度の地理的分布。(Uye et al., 1986<sup>12)</sup>より引用)



図 11 瀬戸内海の一次生産速度(白丸)とカイアシ類二 次生産速度(黒丸)の季節変動。(Uye *et al.*, 1986 <sup>12)</sup>より引用)

類二次生産速度は26.4gCm<sup>-2</sup>yr<sup>-1</sup>となり,一次 生産から二次生産への平均転送効率は21.7%であ った.

瀬戸内海のプランクトン食性魚(主としてイワ シ類)の年間漁獲量は1gCm<sup>-2</sup>yr<sup>-1</sup>,総漁獲量は 2.2gCm<sup>-2</sup>yr<sup>-1</sup>であり、これらはそれぞれ一次生 産速度の0.82、1.8%に相当する.

9. 沿岸域の環境変動と動物プランクトンの変遷 沿岸域に集中する人間の活動により,沿岸域の 環境はこの数10年間に劇的に変化した。例えば東 京湾は本邦で最も富栄養化が進行している内湾で あるが、ここでは動物プランクトンとして小型カ イアシ類の Oithona davisae が優占し、瀬戸内海 で優占的に出現する Calanus sinicus, Paracalanus sp., Microsetella norvegica などの大 型・中型カイアシ類は主して東京湾口から外側に 出現する (Uye, 1994)<sup>13)</sup>.しかし、戦後間もない 1948年の調査では、O. davisae 以外にこれらのカ イアシ類が多く湾内にも出現していた。東京湾の 富栄養化の進行に伴い、カイアシ類のサイズ組成 は明らかに小型化した。今ではカイアシ類より一 層小型の繊毛虫類が優占的になりつつある。

プランクトン食性魚類は一般にはより大型の餌 を選択的に摂餌することが知られているので, *O. davisae* は魚類の餌としてはあまりに小さ過ぎ る.しかしミズクラゲは本種を大量に捕食するこ とが明らかになっており, *O. davisae* の優占化は ミズクラゲにとっては不都合ではないようであ る.定量的な現存量の測定に問題を残すものの, 東京湾のミズクラゲの現存量は相当高いのではな いかと推定される.富栄養化に伴うカイアシ類な どの動物プランクトンのサイズ組成の減少,同時 にミズクラゲ, クシクラゲ類の増加は黒海北西部 において観察されている (Zaitsev, 1992)<sup>14)</sup>.

沿岸域の過度の富栄養化は相対的に微生物食物 連鎖を太くし、生食食物連鎖を細くするように働 くのではないかと推定される。その結果、魚類生 産に転送されるエネルギー量はわずかとなり、さ らに食物連鎖の最上位には魚類ではなくクラゲ 類、クシクラゲ類が居座る可能性がある。このよ うな生態系では人類が利用可能な海洋生物資源の 持続的生産は行われない。沿岸域をこのような状 態になるまで放置しておくことは許されない。そ のためには適切な環境指針を提出すべきと思われ る.

#### 参考文献

- Uye, S. (1982): Length weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. J. Oceanogr. Soc. Japan, 38, 149-158.
- 2) 弘田礼一郎(1986):ネットプランクトン.沿岸環境 調査マニュアル(底質・生物篇),日本海洋学会編, p. 177-191. 恒星社厚生閣,東京.
- Uye, S. and K. Takamatsu (1990): Feeding interactions between planktonic copepods and red-tide flagellates from Japanese coastal weters. Mar. Ecol. Prog. Ser., 59, 97-107.
- Forst, B. W. (1972): Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. Limnol. Oceanogr., 17, 805-815.
- Uye, S. and M. Yashiro (1988): Respiration rates of planktonic crustaceans from the Inland Sea of Japan with speical reference to the effects of body weight and temperature. J. Oceanogr. Soc. Japan, 44, 47-51.

- Ikeda, T. (1974): Nutritional ecology of marine zooplankton. Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ., 22: 1-97.
- Ikeda, T. and S. Motoda (1978): Estimated zooplankton production and their ammonia excretion in the Kuroshio and adjacent seas. Fish. Bull., 76, 357-366.
- Uye, S. and K. Kaname (1994): Relations between fecal pellet volume and body size for major zooplankters of the Inland Sea of Japan. J. Oceanogr., 50, 43-49.
- Uye, S. (1988): Temperature dependent development and growth of *Calanus sinicus* (Copepoda: Calanoida) in the laboratory. Hydrobiologia, 167/168, 285-293.
- Uye, S. and N. Shibuno (1992): Reproductive biology of the planktonic copepod *Paracalanus* sp. in the Inland Sea of Japan. J. Plankton Res., 14, 343 -358.
- 11) Huang, C., S. Uye and T. Onbe (1993): Geographical distribution, seasonal life cycle, biomass and production of a planktonic copepod *Calanus sinicus* in the Inland Sea of Japan and its neighboring Pacific Ocean. J. Plankton Res., 15, 1229-1246.
- 12) Uye, S., H. Kuwata and T. Endo (1986): Standing stocks and production rates of phytoplankton and planktonic copepods in the Inland Sea of Japan. J. Oceanogr. Soc. Japan, 42, 421-434.
- Uye, S. (1994): Replacement of large copepods by small ones with eutrophication of embayments: cause and consequence. Hydrobiologia, 292/293, 513-519.
- Zaitsev, Yu. P. (1992): Recent changes in the trophic structure of the Black Sea. Fish. Oceanogr., 2, 180-189.