

## 2005年5月の中部日本海能登半島周辺海域における カイアシ類ノープリウスの水平分布

高橋 卓<sup>1),3)\*</sup>・森本晴之<sup>2)</sup>・後藤常夫<sup>2)</sup>・井口直樹<sup>2)</sup>・山口 篤<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> 一般財団法人上越環境科学センター 〒942-0063 新潟県上越市下門前1666番地

<sup>2)</sup> 国立研究開発法人水産研究・教育機構日本海区水産研究所 〒951-8121 新潟県新潟市中央区水道町1-5939-22

<sup>3)</sup> 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

### Horizontal distribution of copepod nauplius community structure around the Noto Peninsula, central Sea of Japan during May 2005

TAKASHI TAKAHASHI<sup>1),3)</sup>, HARUYUKI MORIMOTO<sup>2)</sup>, TSUNEO GOTO<sup>2)</sup>, NAOKI IGUCHI<sup>2)</sup> AND ATSUSHI YAMAGUCHI<sup>3)</sup>

<sup>1)</sup> Jouetsu Environmental Science Center, 1666 Shimomonzen, Jouetsu, Niigata 942-0063, Japan

<sup>2)</sup> Japan Sea National Fisheries Research Institute, 1-5939-22 Suido-cho, Chuo-ku, Niigata 951-8121, Japan

<sup>3)</sup> Graduate school of Fisheries Sciences, Hokkaido University, 3-1-1 Minato-cho, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan

\* Corresponding author: E-mail: takutaku@jo-kan.or.jp

**Abstract** The central Sea of Japan around the Noto Peninsula is an important nursery ground for Japanese anchovy. The larvae of Japanese anchovy mainly feed on copepod nauplii. However, little information on the spatial distribution of copepod nauplii has been available in this region. In this study, we studied the species-specific distribution of copepod nauplii in May 2005, which corresponds to the main spawning season of Japanese anchovy. The most dominant species ( $>8.0$  ind.  $L^{-1}$ ) were *Oithona atlantica* N2–N6, *Oithona similis* N2–N6 and *Paracalanus* sp. N2–N6. All these species were in high abundance off Niigata. From a comparison with environmental parameters, nauplii of *Oithona nana* showed positive correlations with temperature and salinity. Conversely, nauplii of *O. atlantica*, *O. similis*, *Paracalanus* sp. and *Pseudocalanus* spp. had negative correlations with temperature and salinity. Cluster analysis based on the abundance of the eight dominant species classified the 60 stations into four groups (A–D). Occurrence of each group was separated geographically. Group D, which had the largest numbers of stations but the lowest abundance of naupliar, was distributed from Wakasa Bay to Toyama Bay. These areas were warm, saline and low in chlorophyll *a*, indicating that group D was characterized as an oligotrophic naupliar community. The other three groups (A–C) were mainly concentrated within smaller areas off Niigata, where community diversity was relatively higher. River runoff (ice-melt water from the mountains) from various large rivers in this area may provide a nutrient input, phytoplankton bloom and induce massive reproduction of copepods. This mechanism may maintain a high biological community diversity of copepod nauplii in this region.

**Key words:** anchovy larvae, cluster analysis, copepod nauplii, Sea of Japan, species-specific distribution

### はじめに

カイアシ類ノープリウス幼生(以下, ノープリウス)の水平分布に関する研究は汽水域, 河口域といった閉鎖湾内に関するものが多い。例えば広島湾(上・山岡1990)

では, ノープリウス群集は *Oithona* 属, *Paracalanus* 属など特定の属が高出現密度(数百から数千 ind.  $L^{-1}$  レベル)で分布している。河川流入域や湧昇域等では, 栄養塩供給による高い一次生産を受けてカイアシ類の再生産も活発なことから, ノープリウスの高密度分布が出現し, それらを餌とするカタクチイワシ等が, その周辺海域に産

卵場を形成することが知られている (Coombs et al. 2003, Catalan et al. 2010). 一方, 開放的な沿岸域や沖合・外洋域の貧栄養海域では, ノープリウスの出現密度は比較的 low, 構成種も多様で分析が困難なことから, 水平分布に関する研究は少なく, ノープリウスを種レベルで分析した研究事例も乏しい (田中 1981).

ノープリウス群集の水平分布については, 水産有用魚種の仔稚魚の餌料環境としての研究事例がいくつかある. 例えば, スケトウダラ (Hillgruber et al. 1995, Nakatani et al. 2007), ミナミダラ (Hillgruber & Kloppmann 1999), マイワシ (中田 1997), カタクチイワシ (能津 1966, 船越ほか 1983, Okazaki et al. 2002) を対象とした研究事例がある. しかし, そのように多くの研究事例の中でも, ノープリウスを種レベルで分析した研究は僅かであった (Hillgruber et al. 1995, Nakatani et al. 2007). ノープリウスの高密度分布の形成要因を明らかにするためには, 各属・各種に適した水温・塩分等の水環境, 餌生物の状況, 成体による産卵速度の変化, ノープリウスの生残などの生態的事項を総合的に考察していくことが必要不可欠である. そのため, これまでノープリウスの水平分布に関する科レベルまで分析した研究でも, 種レベルの同定の必要性が指摘されている (上・山岡 1990 など). 日本海沿岸でのノープリウス群集に関する研究としては, 若狭湾 (澤田 1996) や富山湾 (平川ほか 2004) の報告があり, それらでは科・属レベルの分析が行われているが, いずれも鉛直分布に関する研究である.

カイアシ類成体を対象にした研究の中でも, 日本海での水平分布に関する知見は, 鉛直分布に関する知見に比べて少ない. 近年では, 広く日本海全海域 (対馬暖流域からリマン海流域を含む) を緯度と経度により 8 海域に区分けし, 動物プランクトン湿重量バイオマスの水平分布を明らかにし, 漁場の餌環境の水平分布を評価した報告があるのみである (Hirota & Hasegawa 1999). カイアシ類ノープリウスの水平分布に関しては, 平川ほか (1999) による能登半島周辺に生息するイワシ類仔魚の餌料環境として全ノープリウスに関するシンポジウム報告事例以外は見当たらない.

本研究では当海域でのカイアシ類ノープリウスの識別方法 (古賀 1984, Takahashi & Uchiyama 2007, 高橋未発表) を用いて, カタクチイワシの主産卵期で, その仔稚魚が摂餌を行う時期 (5 月) の新潟沖から若狭湾でのカイアシ類ノープリウスの種・ステージ毎の出現密度の水平分布を明らかにする. ノープリウスの水平分布を決定しているのは, 各々の種の水温や塩分などへの選択性であると考えられるが, これまでその詳細は不明であった. 本研

究では, カイアシ類ノープリウスの水平分布から各々の種の水温と塩分に対する選択性を明らかにし, ノープリウス群集の水平分布パターンを決定する要因と, 高密度分布の形成要因などについて考察を行う.

## 材料と方法

### 野外採集

2005 年 5 月 13 日～21 日の期間に京都府立海洋高等学校所属実習船「みずなぎ」により新潟沖から若狭湾までの沿岸域 (岸から約 40 km 以内) に設けた 60 定点で調査を行った. 定点の番号は新潟沖 (北東) から若狭湾 (南西) にかけて順に St. 1～St. 60 とした. 定点は地理的に北東から順に新潟沖 (Ni), 富山湾 (To), 能登北部海域 (No-n), 能登西部海域 (No-w), 金沢沖 (Ka), 若狭湾 (Wa) までの 6 海域に分けた (Fig. 1). 試料採集は, 目合い 63  $\mu\text{m}$  (NXX25) の改良型ノルパックネットによる水深 50 m (50 m より浅い場合は海底直上 5 m) からの鉛直曳きにより行った. 濾水量は網口に装着した濾水計 (離合社) の回転数より計算した. 得られた試料は船上で最終濃度が 1～2% になるように中性ホルマリンを添加して固定した. 採集と同時にメモリー STD (アレック電子社製, AST1000-PK) を

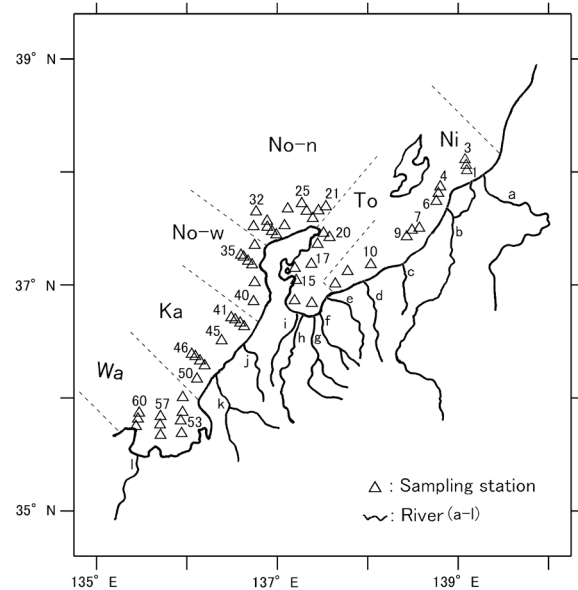


Fig. 1. Location of sampling stations (St. 1–60) from off Niigata to Wakasa Bay, Sea of Japan in May 2005. Ni: off Niigata (St. 1–12), To: Toyama Bay (St. 13–20), No-n: north of the Noto Peninsula (St. 21–32), No-w: west of the Noto Peninsula (St. 33–40), Ka: off Kanazawa (St. 41–50), Wa: Wakasa Bay (St. 51–60), a: Agano River, b: Shinano River, c: Seki River, d: Hime River, e: Kurobe River, f: Joganji River, g: Jintsu River, h: Shou River, i: Oyabe River, j: Tedori River, k: Kuzuryu River, l: Yura River.

用いて水温と塩分を測定した。

### 試料解析

陸上実験室において、試料中の大型クラゲなど分割の障害となる個体は抜き取った。その後に試料をよく攪拌し、広口ピペットを用いて、カイアシ類の成体とコペポダイトの合計個体数が150~300個体になるように1/80~1/400に分割した副試料を作成し、種ごとに成体とコペポダイト1-5期までを分けて計数した。ただし、形態的によく似ていた *Microsetella norvegica* (Boeck) の成体とコペポダイトについては識別を行わなかった。試料中のカイアシ類のノープリウスの種同定と計数には、2段階の操作を行った。

まず第1段階として、肉眼で見える大型個体(カイアシ類の成体、ヤムシなど)を抜き取った後に20 mLに濃縮し、よく攪拌した後に1 mLを枠付きスライドグラスに注入し、古賀(1984)に基づいて、*Oithona* 属と *Oncaea* 属、大型カラヌス目、中型カラヌス目 (*Pseudocalanus* 属) と小型カラヌス目 (*Paracalanus* 属と *Clausocalanus* 属)、*Microsetella* 属、その他ノープリウスの5グループに分類して計数した。この第1段階の作業は3回繰り返し、その平均値を用いて各グループの個体密度(ind. L<sup>-1</sup>)を計算した。

次に第2段階として、各グループ内の各種ノープリウスの組成比率を求めるために、*Oithona* 属と *Oncaea* 属、中型・小型カラヌス目、*Microsetella* 属の3グループについてそれぞれ、ノープリウスが100個体を超えるまで(100個体に満たない際は全数) 乳酸を満たしたスライドグラス上に並べ、種・発育段階毎に同定・計数した。各種・発育段階ごとの組成比率を第1段で得られた個体密度と掛け合わせて、種・発育段階毎の個体密度を得た。*Oithona* 属と *Oncaea* 属は、Takahashi & Uchiyama (2007) に基づき *O. atlantica* Farran, *O. nana* Giesbrecht, *O. similis* Claus, *O. plumifera* Baird, その他 *Oithona* 属、古賀(1984) に基づいて *Oncaea* 属に同定した。中型・小型カラヌス目は高橋(未発表)に従って *Paracalanus*, *Clausocalanus*, *Pseudocalanus*, その他中型・小型カラヌス目に同定した。*Microsetella* 属は Hirakawa (1974) と古賀(1984) に基づき *M. norvegica* とその他 *Microsetella* 属に同定した。なおノープリウスの6発育段階はN1~N6, コペポダイトをC1~C5, 成体をC6と略す。各地点でのノープリウス(N1~N6)の出現密度と成体の出現密度との相関関係(スピアマンの順位相関分析)を種毎に求めた。

### ノープリウス群集構造解析

定点間のノープリウス群集の類似性を評価するためにQモード、ノープリウス各種・発育段階の分布の類似性を評価するためにRモードのクラスター分析を行った(Field et al. 1982, Matsuno et al. 2014)。優占種ノープリウス(成体とコペポダイトを含まない)の出現密度(ind. L<sup>-1</sup>)に基づいて、Bray-Curtis dissimilarityによる非類似度マトリックスを作成後、デンドログラムを作成し、任意の非類似度で区切った。このクラスター分析はMulcel ((有)オーエムエス)を用いて行った。Qモードクラスター分析により分けられた各グループ間について、水温と塩分(水深0, 5, 10, 20, 30, 40, 50 m値の平均)、各種ノープリウスの出現密度の差異をone way-ANOVA及びPost hoc test (Tukey-Kramer test)で評価した。ノープリウス各発育段階の出現密度と水温、塩分との関係は、スピアマンの順位相関(Spearman rank correlation)により分析した。

## 結 果

### 水理環境

2005年5月の海表面から水深50 m間の水温は、東側の新潟沖(Ni)で最も低く、11.8~13.7°Cの範囲にあった(Fig. 2)。いずれの海域でも水温は海表面で高く、深度が増すにつれて低下しており、海表面と水深50 m間の水温変動幅は各地点で1.3~3.0°Cであった。水温の変動幅が最も大きかった富山湾(To)は、6海域のうち海況が最も穏やかだったため海表面水温が能登北部海域(No-n)よりも高かった。しかし、水深5~20 m層で水温が急激に低下しており、水深50 mの水温は新潟沖に近かった。

塩分は若狭湾(Wa)から能登北部海域(No-n)に至る海域では表面から水深50 mまで34.3~34.6とほぼ一様であり、海域や水深による変化は小さかった(Fig. 2)。一方、富山湾(To)と新潟沖(Ni)での塩分は、32.3~34.2であり、特に海表面で低かった。また、両海域での水深50 m層の塩分は、他の4海域よりも明らかに低かった。

### カイアシ類各種と発育段階毎の水平分布

各地点のカイアシ類ノープリウスの出現密度の80%以上(平均95.2%)を占めた上位8種(*Oithona atlantica*, *O. nana*, *O. plumifera*, *O. similis*, *Paracalanus*, *Clausocalanus*, *Pseudocalanus*, *Microsetella norvegica*)を優占種とした。各種のノープリウスの各発育段階(N1~N6)の出現密度に、コペポダイト(C1~C5)および成体(C6)の出現密度を加え、それらの水平分布をFig. 3とFig. 4に示す。

*Oithona atlantica*: 全発育段階が全海域にわたり出現し

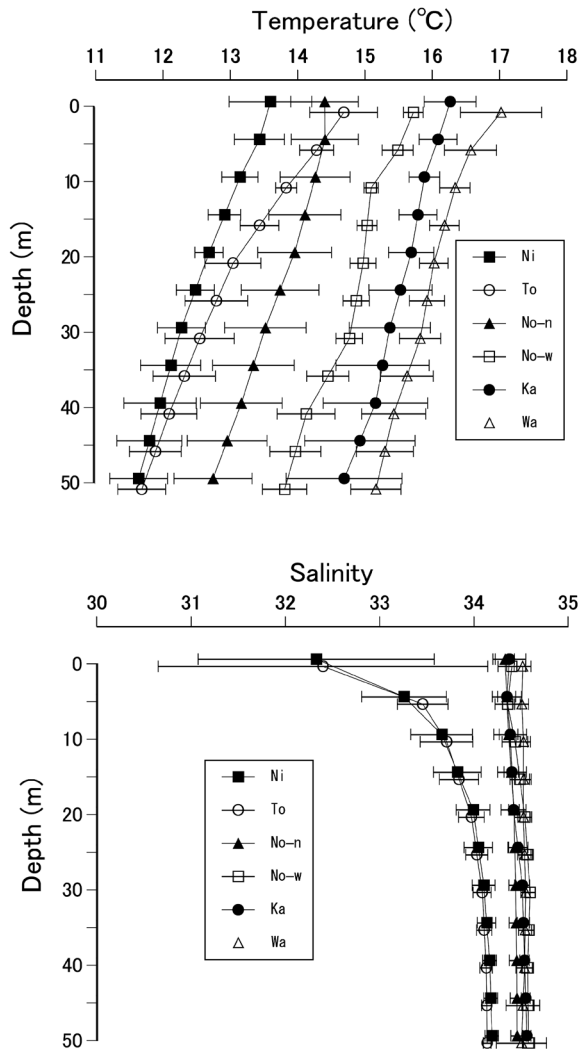


Fig. 2. Vertical profiles of temperature (upper panel) and salinity (lower panel) at each region around the Noto Peninsula, central Sea of Japan during May 2005. Symbols and bars indicate means and standard deviations, respectively. For abbreviations of regions, see Fig. 1.

たが、出現密度の高い定点は東側の海域にあり、特にN2~N5の高出現密度( $>8.0 \text{ ind. L}^{-1}$ )が新潟沖(Ni)にあった(Fig. 3)。本種は成体の比較的高い出現密度( $>1.5 \text{ ind. L}^{-1}$ )も富山湾(To)から新潟沖(Ni)にあり、これらはノープリウスの水平分布と一致していた。

*Oithona nana*: N1, N6の出現は1~5定点と少なかった(Fig. 3)。一方、N2~N5が出現した定点は多かったが、若狭湾から能登北部海域(No-n)までの西側の海域に偏って分布しており、能登周辺海域(No-w, No-n)の出現密度は $1.5\sim 2.8 \text{ ind. L}^{-1}$ であり、他海域に比べて高かった。成体は全海域にわたり出現していたが、その出現密度は $0.5 \text{ ind. L}^{-1}$ 以下と低かった。

*Oithona plumifera*: 本種が出現した定点は、若狭湾(Wa)から金沢沖(Ka)の西側に偏った少数の定点(1~6定点)と新潟沖(Ni)の1定点のみで、その出現密度は低かった( $<1.0 \text{ ind. L}^{-1}$ )(Fig. 3)。

*Oithona similis*: 全発育段階が全定点にわたり出現し、能登周辺(No-w, No-n)よりも東の海域にて出現密度の高い定点が多く、特に新潟沖(Ni)ではN2~N6と成体の高出現密度( $>8.0 \text{ ind. L}^{-1}$ )な分布を示した(Fig. 3)。

*Paracalanus* sp.: 成体の種組成の解析結果より、本海域の*Paracalanus* sp.としてはHidaka et al. (2016)により報告されたCornils & Held (2014)による未記載種*Paracalanus* sp. (NWP)のみが確認された。本種N1の出現は2定点のみで少なく、その出現密度も低かった( $<1.0 \text{ ind. L}^{-1}$ )(Fig. 4)。新潟沖(Ni)ではN2~成体の出現密度が高かった。本種N3~成体の出現地点は富山湾(To)から若狭湾(Wa)までであったが、新潟沖以外の海域での本種出現密度は低い定点が多かった。

*Clausocalanus* spp.: 成体の種組成の解析結果より、本海域の*Clausocalanus* spp.としては*Clausocalanus pergens* Farranのみが確認された。本種N1の出現は新潟沖(Ni)に偏っていたが、N2~成体はほとんどの定点で出現し、特に新潟沖(Ni)ではノープリウスの出現密度が比較的高い( $>5.0 \text{ ind. L}^{-1}$ )定点が多かった(Fig. 4)。また、能登西部海域(No-w)でも、N3~N6とコペポダイトの出現密度が他海域に比べて高い( $>3.0 \text{ ind. L}^{-1}$ )定点があった。

*Pseudocalanus* spp.: 成体の種組成の解析結果より、本海域の*Pseudocalanus* spp.としては*Pseudocalanus newmani* Frostのみが確認された。本種の水平分布は能登半島以東に偏っており、金沢沖と若狭湾(Ka, Wa)ではN2とコペポダイトがわずかに出現した(Fig. 4)。新潟沖(Ni)での出現密度( $1.0\sim 3.0 \text{ ind. L}^{-1}$ )は他の海域よりも高かった。

*Microsetella norvegica*: 本種N1~N2の出現は新潟沖(Ni)のそれぞれ1定点のみであった(Fig. 4)。N3~N6の出現した定点は能登半島周辺(No-w, No-n)より西側の海域で多いが、その出現密度は低かった( $<2.0 \text{ ind. L}^{-1}$ )。コペポダイトと成体は全定点にわたり出現し、その出現密度は $0.5\sim 4 \text{ ind. L}^{-1}$ であった。

このように、ノープリウスが高出現密度( $8.0 \text{ ind. L}^{-1}$ 以上)だった種と発育段階は*O. atlantica*のN2~N5、*O. similis*のN2~N6、*Paracalanus*のN2であった。これらノープリウス高密度分布が観察された定点は、全て新潟沖(Ni)にあった(Figs. 3, 4)。また、*Clausocalanus*ノープリウスの比較的高い出現密度分布( $>5.0 \text{ ind. L}^{-1}$ )が新潟沖(Ni)と能登周辺海域(No-w, No-n)で認められた。他の3種*O.*



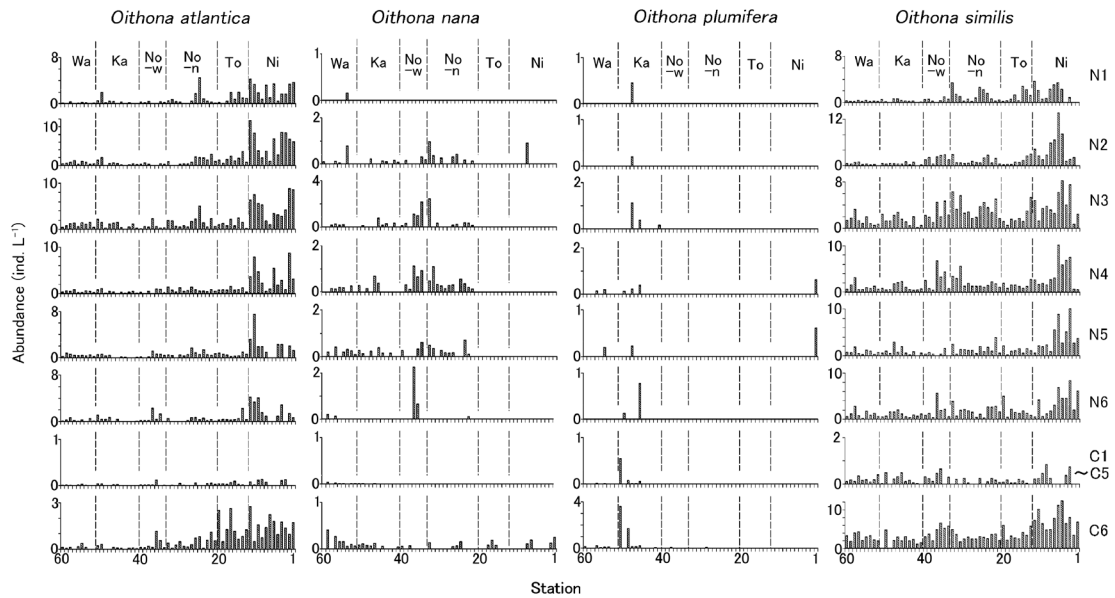


Fig. 3. *Oithona atlantica*, *O. nana*, *O. plumifera* and *O. similis*. Horizontal distribution of naupliar stages (N1–N6), copepodids (C1–C5) and adults (C6) at each station (St. 1–60) around the Noto Peninsula, central Sea of Japan during May 2005. For abbreviations of regions, see Fig. 1.

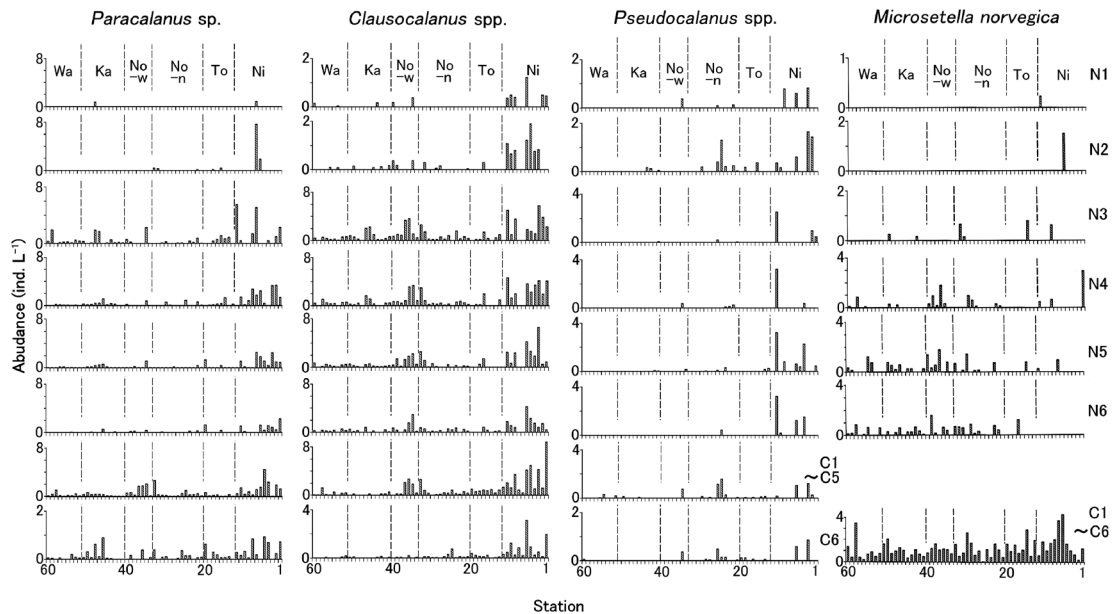


Fig. 4. *Paracalanus* sp., *Clausocalanus* spp., *Pseudocalanus* spp. and *Microsetella norvegica*. Horizontal distribution of naupliar stages (N1–N6), copepodids (C1–C5) and adults (C6) at each station (St. 1–60) around the Noto Peninsula, central Sea of Japan during May 2005. Note that copepodids and adults were combined for *M. norvegica*. For abbreviations of regions, see Fig. 1.

*plumifera*, *O. nana*, *M. norvegica* のノープリウスは能登半島より西側に主に分布していたが、出現密度は低かった。

同じ定点での優占種6種のノープリウス出現密度と成体出現密度との間に、*O. nana*と*Clausocalanus*を除いてそれぞれ有意な正の相関が認められた (Table 1)。

#### ノープリウス群集の水平分布

各定点での各種ノープリウスの発育段階別出現密度に基づくQモードのクラスター解析により得られたデンドログラムを非類似度14%, 32%, 64%にて区切ることにより、60定点はA~Dの4グループに分けられた (Fig. 5). 各グループには4~41定点が含まれ、4グループの出現は水平的に明確に分離していた (Fig. 6). グループAは新

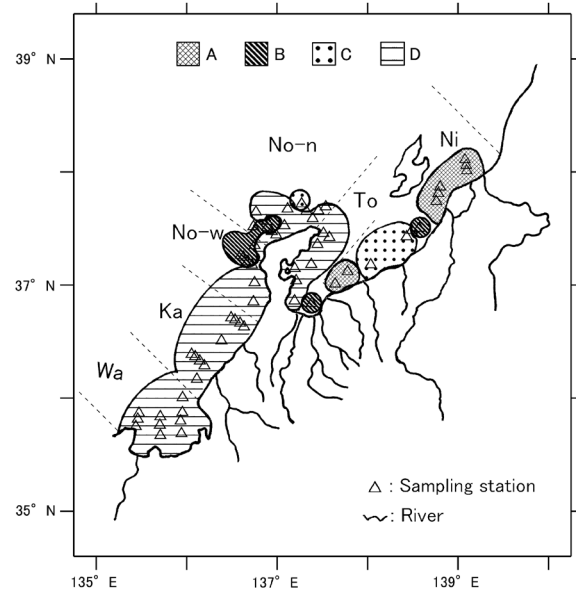
潟沖(Ni)の北端と南端に現れた。グループBは新潟沖(Ni)の中央、富山湾(To)奥、能登北部と西部海域(No-n, No-w)の3海域に分かれていた。グループCは新潟沖(Ni)の中央部に広がっていた。グループDは富山湾(To)から若狭湾(Wa)にかけての調査海域の西側の広範囲にあった。

環境要因としての各グループ全地点・全層の水温と塩分の平均値でも4グループ間で有意差が認められ( $p < 0.001 \sim 0.01$ ), 最も高水温, 高塩分であったのがグループD, 低温・低塩分であったのがグループAとCで, グループBはいずれも両者の中間にあった (Table 2). ノープリウスの出現密度(全発育段階の合計)には, *O.*

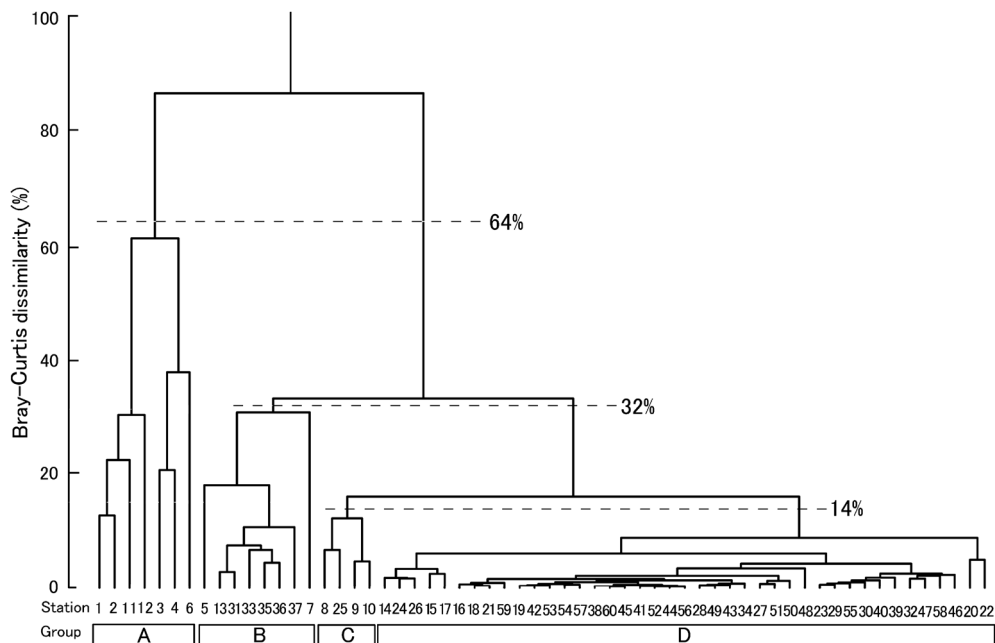
*atlantica*, *O. nana*, *O. similis*, *Paracalanus*, *Clausocalanus*, *Pseudocalanus*の6種についてグループ間の有意差が認められた( $p < 0.001 \sim 0.01$ ) (Table 2). グループ間で有意差が

**Table 1.** Spearman rank correlations between nauplius abundance (N1–N6) and adult abundance of eight dominant copepods around the Noto Peninsula, central Sea of Japan during May 2005. Significant correlation: \* $0.01 < p < 0.05$ ; \*\* $0.001 < p < 0.01$ ; \*\*\* $p < 0.001$ .

Species	n	r
<i>Oithona atlantica</i>	60	0.699***
<i>Oithona nana</i>	60	0.080
<i>Oithona plumifera</i>	60	0.338**
<i>Oithona similis</i>	60	0.711***
<i>Paracalanus</i> sp.	60	0.378**
<i>Clausocalanus</i> spp.	60	0.137
<i>Pseudocalanus</i> spp.	60	0.344**
<i>Microsetella norvegica</i>	60	0.341**



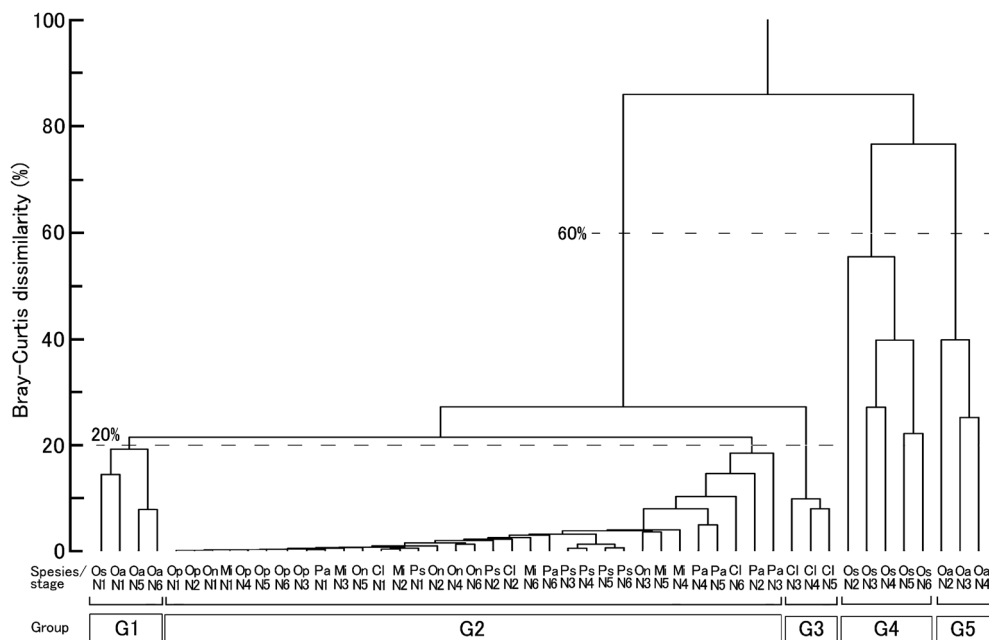
**Fig. 6.** Horizontal distribution of four station groups (A–D) identified by cluster analysis based on the abundance of naupliar stages of copepods around the Noto Peninsula, central Sea of Japan during May 2005 (cf. Fig. 5). For abbreviations of regions, see Fig. 1.



**Fig. 5.** Cluster diagram of sampling stations by the Bray-Curtis dissimilarity index (%) based on the abundance of naupliar stages of copepods around the Noto Peninsula, central Sea of Japan during May 2005. Four station groups (A–D) were identified at 14%, 32% and 64% dissimilarity indices (dashed lines).

**Table 2.** Comparison of environmental variables (temperature and salinity) and copepod naupliar abundance at each station group (A–D) clustered based on their abundance around the Noto Peninsula, central Sea of Japan during May 2005 (cf. Fig. 5). Values are shown as means± standard deviations. Differences between groups were tested by one-way ANOVA with the Tukey-Kramer HSD post-hoc test. Any groups not connected by underlines were significantly different ( $p<0.05$ ). \*\* $p<0.01$ ; \*\*\* $p<0.001$ ; NS not significant.

Parameters	Station group (number of stations)				One-way ANOVA	Tukey-Kramer HSD
	A (7)	B (8)	C (4)	D (41)		
Environmental variables						
Temperature (°C)	12.7±0.2	14.1±1.0	12.6±0.2	14.7±1.2	***	C <u>A</u> <u>B</u> <u>D</u>
Salinity	33.6±0.3	34.2±0.5	33.9±0.4	34.3±0.3	**	A <u>C</u> <u>B</u> <u>D</u>
Copepod abundance (ind. L <sup>-1</sup> )						
<i>Oithona atlantica</i>	25.8±8.3	4.7±3.1	14.9±4.9	3.6±2.5	***	D <u>B</u> <u>C</u> <u>A</u>
<i>Oithona nana</i>	0±0	2.0±2.1	0.4±0.4	0.5±0.5	**	A <u>C</u> <u>D</u> <u>B</u>
<i>Oithona plumifera</i>	0.2±0.5	0±0	0±0	0.1±0.4	NS	
<i>Oithona similis</i>	22.6±14.8	19.4±6.7	12.5±3.0	6.7±3.3	***	D <u>C</u> <u>B</u> <u>A</u>
<i>Paracalanus</i> sp.	7.4±6.3	3.1±6.1	1.6±1.7	0.8±0.9	***	D <u>C</u> <u>B</u> <u>A</u>
<i>Clausocalanus</i> spp.	10.7±6.4	6.1±4.6	3.9±4.6	1.7±1.4	**	D <u>C</u> <u>B</u> <u>A</u>
<i>Pseudocalanus</i> spp.	3.6±4.1	0.2±0.3	0.9±0.9	0.1±0.2	***	D <u>B</u> <u>C</u> <u>A</u>
<i>Microsetella norvegica</i>	0.8±1.1	1.1±1.1	0.3±0.6	0.7±0.7	NS	



**Fig. 7.** Cluster diagram of naupliar stages of copepods by Bray-Curtis dissimilarity index (%) based on the abundance of naupliar stages of eight dominant copepods around the Noto Peninsula, central Sea of Japan during May 2005. Five species groups (G1–G5) were recognized at 20% and 60% dissimilarity indices (dashed lines). Oa: *Oithona atlantica*, On: *Oithona nana*, Op: *Oithona plumifera*, Os: *Oithona similis*, Pa: *Paracalanus* sp., Cl: *Clausocalanus* spp., Ps: *Pseudocalanus* spp., Mi: *Microsetella norvegica*. N1–N6: naupliar stages 1 to 6.

認められたが、このうち *O. nana* を除く 5 種は、いずれの種の出現密度もグループ D で最も少なく、グループ A では最も多かったことが特徴として挙げられる。一方、*O. nana* はグループ A では出現しなかった。

ノープリウス各種/各发育段階の分布パターンを明らかにするために R モードクラスター解析を行ったところ、非類似度 20% 及び 60% にて、G1–G5 の 5 つのグループに分けられた (Fig. 7)。このうち、G2 は最も多くの種/

发育段階が含まれていた。一方、他のグループは主に単一種により構成されており、グループ G1 には *O. similis* の N1、*O. atlantica* の N1 と N5–N6、G3 には *Clausocalanus* の N3–N5、G4 には *O. similis* の N2–N6、G5 には *O. atlantica* の N2–N4 が含まれていた。

グループ G1、G4、G5 を構成していた *O. atlantica*、*O. similis* の殆どの发育段階の出現密度と水温ならびに塩分との間には、それぞれ有意な負の相関が認められた (Table 3)。

出現密度が水温ならびに塩分との間に有意な正の相関を示したのは、*O. nana* (N1と水温ならびに塩分, N2およびN6と水温との間を除く)、*O. plumifera* のN4, *M. norvegica* のN5~N6であった。このように、出現密度が水温ならびに塩分との間に有意な正の相関を示したのはG2に属する種・発育段階が多かった (Table 3)。

## 考 察

### ノープリウスの高密度分布の形成過程

本研究では各種ノープリウスの発育段階別出現密度を分析することで、その水平分布の状況から定点がA~Dの4グループに分けられ、それは地理的な海域区分と対応していた (Figs. 5, 6)。また、ノープリウス各種/各発育段階は、その分布特性からG1~G5の5つの群集グループに分けられた (Fig. 7)。このようなグループに分けられたのは、ノープリウスの出現密度が成体の出現密度、水温、塩分と強く関わっていたためであると考えられる (Tables 1~3)。なお、本研究の8種全てのN1出現密度が低かったが、これは特に小さい *Oithona nana*, *Paracalanus*, *Clausocalanus*, *Microsetella norvegica* のN1の体幅が50  $\mu\text{m}$  程度であり、採集時に網目 (63  $\mu\text{m}$ ) から抜けていることが要因と考えられた。また、摂餌前にあたるカイアシ類のN1の滞留時間が他の発育ステージよりも短い (Uye 1980, Landry 1983)とされるため、他4種のN1も低出現密度であったと考えられた。

ノープリウスが高出現密度な群集を形成するには、カイアシ類成体の再生産、卵の孵化、ノープリウスの生残が大きな影響を及ぼす (Mauchline 1998)。カイアシ類雌成体の産卵速度に影響を及ぼす環境要因として、水温 (McLaren 1966, Uye 1988) や餌密度 (Checkley 1980, Klein Breteler et al. 1982) が関係している。汽水域、河口域、閉鎖性湾内などの富栄養海域では経時的に、①河川等からの栄養塩の流入、②植物プランクトン (クロロフィル *a* 濃度) の増加、③カイアシ類の産卵速度増加、その結果として④カイアシ類ノープリウス高密度群集が形成されるため、湾内外の栄養塩供給量の水平的な差異に起因したノープリウス群集の水平分布の違いが報告されている (上・山岡 1990)。一方、本研究で扱ったような開放的な沿岸域や沖合・外洋域などの貧栄養海域では、対象海域が広く、潮流などの物理環境特性の変化が大きいこと、栄養塩濃度やクロロフィル *a* 濃度が全体的に低く、またそれらの海域間差が小さいこと、さらに対象とするノープリウスの出現密度が低いことなどにより、富栄養海域と異なりカイアシ類ノープリウスの高密度形成過程を上

記①~④のように明確に示すことが困難である。

本研究では5月の約1週間という限られた期間に、新潟沖から若狭湾までの広範囲な海域に、水平的に密な60個の定点を設けることにより、カイアシ類ノープリウスの群集構造の水平分布を明らかにすることが出来た。また、ノープリウスについて種同定を行うことにより、種毎の分布パターンを明らかにすることも出来た。以下、種毎の水温・塩分の選択性から、貧栄養海域でのノープリウス群集の特徴を明らかにし、日本海に形成されるノープリウス高密度分布形成について、上記①~④の過程に関係する要因を考察した。

### 水温ならびに塩分に対する種毎の選択性

本研究により示されたノープリウス群集の水平分布は、構成する種毎の水温ならびに塩分への選択性の反映ともいえる。本研究で扱ったカイアシ類8種6発育段階 (合計8×6=48発育段階) のうち、大半 (33発育段階) はG2という同じグループに属していた (Fig. 7)。G2の中でも *O. nana*, *O. plumifera*, *M. norvegica* の幾つかの発育段階の出現密度は水温との間に正の相関が認められた。特に *O. nana* については、N3~N5の出現密度が水温との間にそれぞれ有意な正の相関が認められた (Table 3)。このことは、*O. nana* の至適水温や産卵が活発になるのが水温20°C以上であるという報告とよく一致する (Haq 1965, Hopcroft & Roff 1996)。本研究では、調査を行ったのが5月であったため、いずれの海域でも水温は20°C以下であったが (Fig. 2)、より高水温に適応した *O. nana* の分布には、水温と正の関係があったと考えられる (Table 3)。

一方、全発育段階を通して水温と負の関係があった種は、*O. atlantica*, *O. similis*, *Paracalanus*, *Clausocalanus*, *Pseudocalanus* であった (Table 3)。日本近海で *O. atlantica*, *O. similis*, *Pseudocalanus* は、冷水性であるとされる (西田 1997, 上田 1997a)。また、*Paracalanus* と *Clausocalanus* は地理分布から暖水性種とされているが (上田 1997b)、日本海では比較的低温な海域に分布する温帯性種とされている (Hirakawa & Ogawa 1996)。カイアシ類の産卵速度ピークは、各々の種の水温選択性を反映することが知られている (McLaren 1966)。冷水性種である *O. similis* の産卵速度ピークが21.5°Cであるのに対し (Nielsen et al. 2002)、*Paracalanus* sp. の産卵速度ピークは17.5°Cと報告されており (Uye & Shibuno 1992)、このことは本種が日本海で比較的低温な海域に分布する温帯性種とされていること (Hirakawa & Ogawa 1996) と一致する。

これら水温の選択性に関する知見に比べて、カイアシ類ノープリウスの分布に対する塩分の影響に関する知見



**Table 3.** Spearman's rank correlations between temperature/salinity and abundance of naupliar stages around the Noto Peninsula, central Sea of Japan during May 2005. From occurrence pattern, five identified species groups (G1–G5) are shown for each stage/species (cf. Fig. 7). Significant correlation: \* $0.01 < p < 0.05$ ; \*\* $0.001 < p < 0.01$ ; \*\*\* $p < 0.001$ .

Species	Stage	Temperature		Salinity		Group
		<i>n</i>	<i>r</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	
<i>Oithona atlantica</i>	N1	60	-0.675***	60	-0.502***	G1
	N2	60	-0.657***	60	-0.531***	G5
	N3	60	-0.524***	60	-0.273*	G5
	N4	60	-0.607***	60	-0.405**	G5
	N5	60	-0.398**	60	-0.152	G1
	N6	60	-0.306**	60	-0.086	G1
<i>Oithona nana</i>	N1	60	-0.199	60	-0.049	G2
	N2	60	-0.228*	60	-0.277*	G2
	N3	60	-0.337**	60	-0.506***	G2
	N4	60	-0.327*	60	-0.629***	G2
	N5	60	-0.473***	60	-0.543***	G2
	N6	60	-0.254	60	-0.287*	G2
<i>Oithona plumifera</i>	N1	60	-0.192	60	-0.139	G2
	N2	60	-0.192	60	-0.139	G2
	N3	60	-0.251	60	-0.167	G2
	N4	60	-0.279*	60	-0.293*	G2
	N5	60	-0.106	60	-0.070	G2
	N6	60	-0.198	60	-0.265**	G2
<i>Oithona similis</i>	N1	60	-0.434***	60	-0.267*	G1
	N2	60	-0.513***	60	-0.338**	G4
	N3	60	-0.375***	60	-0.134	G4
	N4	60	-0.329*	60	-0.158	G4
	N5	60	-0.472***	60	-0.341**	G4
	N6	60	-0.346**	60	-0.212	G4
<i>Paracalanus</i> sp.	N1	60	-0.005	60	-0.036	G2
	N2	60	-0.180	60	-0.157	G2
	N3	60	-0.037	60	-0.146	G2
	N4	60	-0.308*	60	-0.326*	G2
	N5	60	-0.184	60	-0.156	G2
	N6	60	-0.361**	60	-0.294*	G2
<i>Clausocalanus</i> spp.	N1	60	-0.173	60	-0.248	G2
	N2	60	-0.229	60	-0.238	G2
	N3	60	-0.174	60	-0.005	G3
	N4	60	-0.164	60	-0.025	G3
	N5	60	-0.064	60	-0.120	G3
	N6	60	-0.217	60	-0.014	G2
<i>Pseudocalanus</i> spp.	N1	60	-0.252	60	-0.081	G2
	N2	60	-0.391**	60	-0.309*	G2
	N3	60	-0.263*	60	-0.208	G2
	N4	60	-0.237	60	-0.007	G2
	N5	60	-0.406**	60	-0.370**	G2
	N6	60	-0.386**	60	-0.263*	G2
<i>Microsetella norvegica</i>	N1	60	-0.147	60	-0.147	G2
	N2	60	-0.124	60	-0.207	G2
	N3	60	-0.056	60	-0.040	G2
	N4	60	-0.110	60	-0.173	G2
	N5	60	-0.367**	60	-0.281*	G2
	N6	60	-0.413**	60	-0.413**	G2

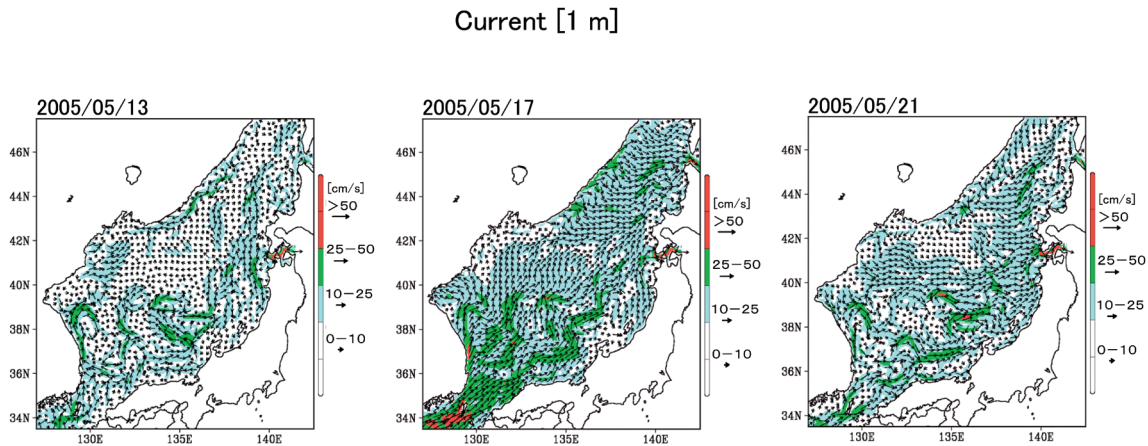


Fig. 8. Horizontal distribution of current flow at 1 m depth in the Sea of Japan during the study period (13–21 May 2005). All these images are derived from the Sea of Japan data assimilation experiment (JADE2) of the Japan Sea National Fisheries Research Institute.

は乏しい。上田(2001)は日本海舞鶴湾内でのカイアシ類各種成体の水平分布を明らかにし、*P. parvus*と*O. similis*は主に湾中央から湾口の中塩分～高塩分海域に分布するのに対して、*O. nana*と*M. norvegica*は主に湾口の高塩分域に分布することを明らかにした。本研究では、*O. nana*のN2～N6、*M. norvegica*のN5～N6の出現密度と塩分との間にそれぞれ有意な正の相関が認められており (Table 3)、これら両種の塩分に対する選択性が上田(2001)の報告と一致した。

#### ノープリウス群集の水平分布

本研究の全60定点のうち41定点はグループDという群集に含まれていた (Fig. 5)。グループDは高水温かつ高塩分で、いずれの種のカイアシ出現密度も低いことにより特徴づけられ (Table 2)、能登半島以西に位置した (Fig. 6)。対馬暖流の流軸付近の平均速度は $50 \text{ cm s}^{-1}$ とされ (西田1991)、観測時に日本海全体ではほぼ同等の流速だった (Fig. 8: 緑または赤で示された海域、JADE2日本海海況予測図、<http://jade2.dc.affrc.go.jp/jade2/>)。それに対して、本調査海域では $0\sim 10 \text{ cm s}^{-1}$ ないしは $10\sim 25 \text{ cm s}^{-1}$ の流速であり (Fig. 8: 白または青で示された海域)、海況が比較的穏やかだった。このグループDの拡がる海域は、衛星に基づくクロロフィルa濃度の低い海域とよく一致していた (Fig. 9) (宇宙航空研究開発機構地球観測研究センター、[http://kuroshio.eorc.jaxa.jp/ADEOS/mod\\_nrt\\_new/](http://kuroshio.eorc.jaxa.jp/ADEOS/mod_nrt_new/))。このことは、グループDが能登半島以西の貧栄養海域に出現する典型的なノープリウス群集だったことを示している。

一方、*O. atlantica*、*O. similis*と*Clausocalanus*のノープリウスと成体の出現密度はグループA (新潟沖)が他(B, C, D)

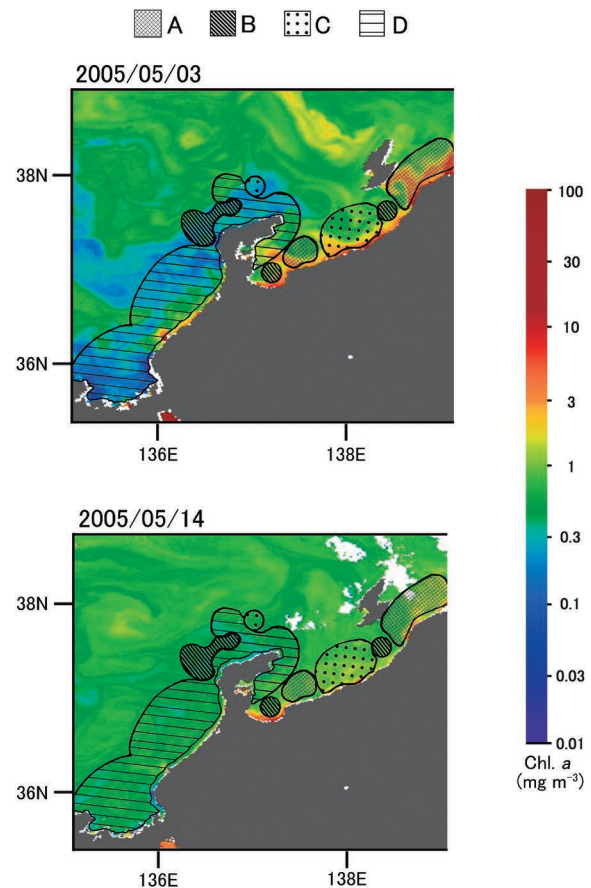


Fig. 9. Horizontal distribution of Chl-a concentration ( $\text{mg m}^{-3}$ ) of the study area on 3 and 14 May 2005. All these images are derived from MODIS Near Realtime Data distributed by JAXA/Tokai University. data. Horizontal distribution of four station groups (Fig. 5) is also shown for each panel.

よりも高かった (Table 2, Figs. 3, 4). また, それら3種のうち, 冷水性 *Oithona* 属2種のノープリウス全発育段階と成体の出現密度の間にはそれぞれ有意な正の相関が認められた (Table 1) ことから, 新潟沖ではそれら冷水性 *Oithona* 属2種の再生産が盛んに行われていたと考察された。

新潟沖の物理特性として低水温と低塩分が挙げられ, これらは大型河川の流入による融雪水の影響と考えられる (Figs. 1, 2). このことは, 新潟沖に河川水による栄養塩供給が多いことを意味している (谷口ほか1997, 平川ほか2004). 実際, 衛星データからも海表面クロロフィル *a* 濃度は, 大型河川の流入している新潟沖や富山湾の沿岸域で高く, 能登半島以西で低いことが分かる (Fig. 9). これは, 本研究のノープリウス群集が新潟沖のグループ A~C で高出現密度なのに対し, 能登半島以西のグループ D で低出現密度であったことにも関係していることが考えられた. さらに調査を行った期間 (2005年5月14日) よりも10日前 (2005年5月3日) のクロロフィル *a* 濃度の高い海域 (Fig. 9: Chl. *a* > 3 mg m<sup>-2</sup> のオレンジ色の海域) が沖に張り出してグループ A~C の海域に重なっていた。

船越ほか (1983) が行った駿河湾から熊野灘にかけてのカタクチイワシ餌生物としてのノープリウス水平分布の調査では, 月毎に塩分の水平分布を詳細に調べたことにより, 陸からの河川水の流入の多い海域にノープリウスが高密度群集を形成することが明らかになった. また, 黒潮続流域での Okazaki et al. (2002) の研究では, 貧栄養な黒潮続流域前面に形成される渦流中に水温と塩分の異なる水塊が存在し, そこで栄養塩のわずかな増加が起こり, それによるクロロフィル *a* 濃度の増加によってノープリウスの生残が高まり, パッチ状分布が生じるという, 物理-化学的要因に起因するノープリウスの高密度分布が報告されている. 衛星クロロフィル *a* 画像から, 上記したように調査を行った10日前のクロロフィル *a* 濃度の高い海域が高出現密度のノープリウス群集があった海域 (特にグループ A と C) に重なったことから, 河川水由来の豊富な栄養供給を受けたことが植物プランクトンの増加に影響し, 当海域でのノープリウス高密度分布をもたらす要因の一つとなったことが示唆される. なお, このノープリウスの高密度分布を形成しているのは, 平川ほか (2004) の報告と同様に冷水性 *Oithona* 属2種であった. *Oithona* 属の主要な餌は鞭毛藻類であり (Eaton 1971, Uchima 1979, 1988, Lonsdale 1981, Nishibe et al. 2010), 5月の本海域では珪藻類よりも鞭毛藻類 (*Prorocentrum* 属などの渦鞭毛藻綱を主要種とする群集) が卓越することが報告されている (谷口ほか1997, 平川ほか2004). カイアシ

類では, 産卵速度が餌生物量に依存する (Checkley 1980, Klein Breteler et al. 1982) ことから, 鞭毛藻類の増加が *Oithona* 成体の産卵速度を増加させ, *Oithona* ノープリウスの高密度分布を形成したものと考えられた。

以上, 当海域でのノープリウス群集の水平分布は, 貧栄養な能登半島西方海域での出現密度は低いが, 新潟沖にて高く, このことは①富山湾から新潟沖にかけて流入する大型河川により栄養塩が供給され, ②それに基づく植物プランクトン増加は確認された. それを受けて, ③カイアシ類成体の産卵速度が上昇したことが, 新潟沖での④ノープリウスの高密度分布をもたらした要因であることが推定された. このように, 本研究では開放的な沿岸域の貧栄養海域で水平的に密な観測定地点網を設けることにより, カイアシ類ノープリウスの群集構造の水平分布とその要因を明らかにすることが出来た。

## 謝辞

本研究の遂行にあたり, 貴重な試料の採集に協力いただいた京都府立海洋高等学校所属実習船「みずなぎ」の乗組員の方々に厚く御礼申し上げます. なおこの研究は, 水産庁委託事業である我が国周辺水域資源調査推進委託事業におけるいわし類卵稚仔調査時に得られたプランクトン試料を基に, 国立大学法人北海道大学と国立研究開発法人水産研究・教育機構日本海区水産研究所との共同研究課題「日本海中部沿岸域におけるカイアシ類幼生の分布とカタクチイワシ仔魚胃内容物との関係解明」の一環として行ったものである。

## 引用文献

- Catalan, I. A., A. Folkvord, I. Palomera, G. Quilez-Badia, F. Kallianoti, A. Tselepidis & A. Kallianotis 2010. Growth and feeding patterns of European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) early life stages in the Aegean Sea (NE Mediterranean). *Estuarine Coastal Shelf Sci.* **86**: 299–312.
- Checkley, D. M. Jr. 1980. The egg production of a marine planktonic copepod in relation to its food supply: Laboratory studies. *Limnol. Oceanogr.* **25**: 430–446.
- Coombs, S. H., O. Giovanardi, N. C. Halliday, G. Franceschini, D. V. P. Conway, L. Manzueto, C. D. Barrett & I. R. B. McFadzen 2003. Wind mixing, food availability and mortality of anchovy larvae *Engraulis encrasicolus* in the northern Adriatic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **248**: 221–235.
- Cornils, A. & C. Held 2014. Evidence of cryptic and pseudocryptic speciation in the *Paracalanus parvus* species complex (Crustacea, Copepoda, Calanoida). *Front. Zool.* **11**: 19.
- Eaton, J. M. 1971. Studies on the feeding and reproductive biology of the marine cyclopoid copepod, *Oithona similis*, Claus. PhD thesis, Dalhousie Univ., 101 pp.
- Field, J. G., K. R. Clarke & R. M. Warwick 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog.*

- Ser. 8: 37–52.
- 船越茂雄・村中文夫・池田 正 1983. カタクチイワシの初期餌料環境と生残り—I.—駿河湾から熊野灘海域における橈脚類ノープリウス幼生の分布— 水産海洋研究会報 44: 76–86
- Haq, S. M., 1965. The larval development of *Oithona nana*. *Proc. Zool. Soc. London* 146: 555–566.
- Hidaka, K., H. Itoh, J. Hirai & A. Tsuda 2016. Occurrence of the *Paracalanus parvus* species complex in offshore waters south of Japan and their genetic and morphological identification to species. *Plankton Benthos Res.* 11: 131–143.
- Hillgruber, N., L. J. Haldorson & A. J. Paul 1995. Feeding selectivity of larval walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the oceanic domain of the Bering Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 120: 1–10.
- Hillgruber, N. & M. Kloppmann 1999. Distribution and feeding of blue whiting *Micromesistius poutassou* larvae in relation to different water masses in the Porcupine Bank area, west of Ireland. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 187: 213–225.
- Hirakawa, K. 1974. Biology of a pelagic harpacticoid copepod, *Microsetella norvegica* Boeck in Oshoro Bay, Hokkaido. I. Life History. *Bull. Plankton Soc. Japan* 21: 41–54.
- 平川和正・後藤常夫・平井光行 2004. 富山湾におけるマイワシおよびカタクチイワシ仔魚の餌料としてのカイアシ類 *Oithona* 属の分布. 日本プランクトン学会報 51: 1–12.
- 平川和正・平井光行・後藤常夫 1999. 能登半島周辺海域におけるイワシ類仔魚の餌料環境. 海と空 74: 187–191.
- Hirakawa, K. & Y. Ogawa 1996. Characteristics of the copepod assemblage in the southwestern Japan Sea and its implication for anchovy population dynamics. *Bull. Jpn. Sea Natl. Fish. Res. Inst.* No. 46: 45–64.
- Hirota, Y. & S. Hasegawa 1999. The zooplankton biomass in the Sea of Japan. *Fish. Oceanogr.* 8: 274–283.
- Hopcroft, R. R. & J. C. Roff 1996. Zooplankton growth rates: diel egg production in the copepods *Oithona*, *Euterpina* and *Corycaeus* from tropical waters. *J. Plankton Res.* 18: 789–803.
- Klein Breteler, W. C. M., H. G. Fransz & S. R. Gonzalez 1982. Growth and development of four calanoid copepod species under experimental and natural conditions. *Neth. J. Sea Res.* 16: 195–207.
- 古賀文洋 1984. 橈脚類ノープリウスの形態, 生態, 分類ならびに分化に関する研究. 南西海区水産研究所研究報告 No. 16: 95–229.
- Landry, M. R. 1983. The development of marine calanoid copepods with comment on the isochronal rule. *Limnol. Oceanogr.* 28: 614–624.
- Lonsdale, D. J. 1981. Influence of age-specific mortality on the life history traits of two estuarine copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 5: 333–340.
- Matsuno, K., M. Ichinomiya, A. Yamaguchi, I. Imai & T. Kikuchi 2014. Horizontal distribution of microprotist community structure in the western Arctic Ocean during late summer and early fall of 2010. *Polar Biol.* 37: 1185–1195.
- Mauchline, J. 1998. The biology of calanoid copepods. *Adv. Mar. Biol.* 33: 1–710.
- McLaren, I. A. 1966. Predicting development rate of copepods eggs. *Biol. Bull.* 131: 457–469.
- 中田 薫 1997. 黒潮周辺海域におけるマイワシの初期餌料環境に関する研究. 中央水産研究所研究報告 No. 9: 19–128.
- Nakatani, T., M. Ohshima, K. Yoshida, S. Sasaki, N. Shirakawa & N. Yamamoto 2007. Food availability for first-feeding walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) larvae during winter in and near Funka Bay, Hokkaido, Japan, as inferred from copepod nauplii abundance. *Bull. Fish. Sci. Hokkaido Univ.* 57: 25–35.
- Nielsen, T. G., E. F. Møller, S. Satapoomin, M. Ringuette & R. R. Hopcroft 2002. Egg hatching rate of the cyclopoid copepod *Oithona similis* in arctic and temperate waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 236: 301–306.
- Nishibe, Y., T. Kobari & T. Ota 2010. Feeding by the cyclopoid copepod *Oithona similis* on the microplankton assemblage in the Oyashio region during spring. *Plankton Benthos Res.* 5: 74–78.
- 西田英男 1991. 対馬暖流の実測. 日本海ブロック試験研究集録, No. 20: 15–40.
- 西田周平 1997. “Cyclopoida”. 日本海洋プランクトン検索図説(千原光雄・村野正昭編), pp. 935–951. 東海大学出版. 東京.
- 能津純治 1966. 豊後水道における copepoda の nauplius 期幼生の分布密度とカタクチイワシ卵・稚仔出現量の季節的変動. 日本水産学会誌 32: 233–236.
- Okazaki, Y., H. Nakata & S. Kimura 2002. Effects of frontal eddies on the distribution and food availability of anchovy larvae in the Kuroshio Extension. *Mar. Freshwater Res.* 53: 403–410.
- 澤田好史 1996. 若狭湾西部におけるカイアシ類ノープリウス幼生の濃密分布形成. 水産海洋研究 60: 26–35.
- Takahashi, T. & I. Uchiyama 2007. Morphology of the naupliar stages of some *Oithona* species (Copepoda: Cyclopoida) occurring in Toyama Bay, southern Japan Sea. *Plankton Benthos Res.* 2: 12–27.
- 田中 克 1981. 海産仔魚の摂餌と生残り, 生残に必要な餌料限界密度の推定(3). 海洋と生物 3: 293–299.
- 谷口 旭・中島羊二・鈴木利一・平川和正・今村 明・池田勉 1997. 富山湾における植物プランクトン群集の季節的消長. 日本海区水産研究所研究報告 No. 47: 3355.
- Uchima, M. 1979. Morphological observation of developmental stages in *Oithona brevicornis* (Copepoda, Cyclopoida). *Bull. Plankton Soc. Japan* 26: 59–76.
- Uchima, M. 1988. Gut content analysis of neritic copepods *Acartia omorii* and *Oithona davisae* by a new method. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 48: 93–97.
- 上田拓史 1997a. “Clausocalanidae.” 日本海洋プランクトン検索図説(千原光雄・村野正昭編) pp. 775–786. 東海大学出版. 東京.
- 上田拓史 1997b. “Paracalanidae.” 日本海洋プランクトン検索図説(千原光雄・村野正昭編) pp. 844–851. 東海大学出版. 東京.
- 上田拓史 2001. 内湾性カイアシ類の生態. 号外海洋 No. 27: 96–104.
- Uye, S. 1980. Development of neritic copepods *Acartia clausi* and *A. steueri*. II. Isochronal larval development at various temperatures. *Bull. Plankton, Soc. Japan* 27: 11–18.
- Uye, S. 1988. Temperature-dependent development and growth of *Calanus sinicus* (Copepoda: Calanoida) in the laboratory. *Hydrobiologia* 167/168: 285–293.
- Uye, S. & N. Shibuno 1992. Reproductive biology of the planktonic copepod *Paracalanus* sp. in the Inland Sea of Japan. *J. Plankton Res.* 14: 343–358.
- 上 真一・山岡 達 1990. 広島湾におけるカタクチイワシ仔魚の餌料環境: 橈脚類ノープリウスの鉛直・水平分布. 水産海洋研究 54: 341–351.