

北太平洋西部におけるツノナシオキアミ (*Euphausia pacifica*) の 分布特性の定量的空間解析

東条斉興^{1†}, 清水大介¹, 安間洋樹¹, 川原重幸², 渡辺 光²,
米崎史郎², 村瀬弘人³, 宮下和士¹

Quantitative analysis of isada krill (*Euphausia pacifica*) distribution in the western North Pacific

Naoki TOJO^{1†}, Daisuke SHIMIZU¹, Hiroki YASUMA¹, Shigeyuki KAWAHARA², Hikaru WATANABE²,
Shirou YONEZAKI², Hiroto MURASE³ and Kazushi MIYASHITA¹

Isada krill (*Euphausia pacifica*) is a target species of krill fishery in the North Pacific as well as an important component as a prey organism in marine ecosystem. Objective information of their distribution has been anticipated for the current and future ecosystem-based fisheries management. We thus aimed to quantitatively analyze the distribution characteristics (structures and environments) of isada krill near southern Kuril Islands in the North Pacific Ocean. In 2005, acoustic data at two different frequencies (38 and 120 kHz) and specimens from MOCNESS trawls were obtained as well as temperature and salinity at multiple sampling stations. Using the difference of backscattering at each frequency, backscatterance due to krill was extracted from echograms and numbers of krill in an individual water column over the transect was calculated. Temperature and salinity data were interpolated over transect using Kriging, and compared with the calculated krill numbers at specific locations. In exploratory analyses with vertical profiles along transect, different features of krill distribution and marine environment between north and south of 4°C isotherm, located at 43.27°N, were observed. Also, temperature and salinity where krill were concentrated were significantly different between the north and south of this observed isotherm ($p < 0.05$). Using semivariograms, structural differences of krill distribution between the north and south became obvious. In northern area of the 4°C isotherm, the krill distribution was more disperse and extended to the north-south direction than it was in the southern area where aggregations with variable densities were observed. Specimens in the northern area were mostly of furcilia stages. On the other hand, in the southern area, mainly found were adults. It is likely that life stages of the krill determine their habitat in a given oceanic structure in the area.

Key words: *Euphausia pacifica*, isada krill, distribution, acoustics

はじめに

ツノナシオキアミ (*Euphausia pacifica*) は、30°N以北の北

2007年6月12日受付, 2008年1月25日受理

¹ 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター生態系変動解析分野

Laboratory of Marine Ecosystem Change Analysis, Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University, 3-1-1 Minato-cho, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan

² 独立行政法人水産総合研究センター遠洋水産研究所
National Research Institute of Far Seas Fisheries, Fisheries Research Agency, 5-7-1 Orido, Shimizu, Shizuoka, Shizuoka 424-8633, Japan

³ 日本鯨類研究所
The Institute of Cetacean Research, 4-5 Toyomi-cho, Chuo, Tokyo 104-0055, Japan

† ntojo@ees.hokudai.ac.jp

太平洋に広く分布し膨大な生物量を有することが知られている (Brinton, 1962; Nicol and Endo, 1997). 本種は、スケトウダラ (*Theragra chalcogramma*), マダラ (*Gadus macrocephalus*), さけ・ます類といった有用魚種に加え、鯨類や海鳥の主要餌生物として、また、これらの高次捕食者と植物プランクトンによる一次生産を連結する一次消費者として、亜寒帯生態系の鍵種に位置づけられている (黒田, 1998; Frederiksen *et al.*, 2006). さらに、日本近海においては、オホーツク海南西域から黒潮親潮移行域まで分布し (小達, 1991), マイワシ (*Sardinops melanostictus*), マサバ (*Scomber japonicus*), スルメイカ (*Todarodes pacificus*) など、我が国における重要な水産資源の好餌である他、直接的な漁獲対象としても重要である (児玉・和泉, 1994;

Taki, 2002).

水産資源の有効な管理には、対象とする魚種のみでなく、それを取り巻く生態系の状態を考慮した総合的資源評価が必要である。とりわけ、ツノナシオキアミのような生態系鍵種の広範囲にわたる時空間的分布を定量的に、かつ海洋環境情報と関連させて理解することは、非常に重要であろう (Bertrand *et al.*, 2003).

ツノナシオキアミの分布に関する定量的研究は、プランクトンネット等による直接採集により行われてきた (Endo, 2000; Coyle, 2005; Batten *et al.*, 2006)。しかし、各採集点のデータから広範囲に及ぶ分布の特性を連続的に予測する場合、不確定要素が多い。また、オキアミ類のように比較的遊泳能力の高い生物では、多くの個体が網口から逃避するため、採集結果自体にも誤差が生じる (Barkley, 1964)。

一方、定線下の面として連続的に観測を行う音響手法は、分布が広範囲におよぶ生物の定量化手法として特に有効であり、本種においても、個体の音響反射特性やフィールドでの音響種判別についていくつかの報告がある (Miyashita *et al.*, 1997; 宮下, 2004)。また近年では、音響観測による連続情報を地理情報システム (GIS) の技術と統合させることで、より広範囲の空間的スケールにおいて生物分布と海洋環境の関係を理解する試みもなされている。

本研究では、浮魚類の好漁場である千島列島南方沖海域 (40~45°N, 157~159°E) において、音響手法により夏季のツノナシオキアミの空間的分布構造を定量的に把握し、分布構造と海洋環境との関係について調べることを目的とした。分布構造と海洋環境の空間的可視化にはGIS手法を用い、空間統計学的な手法によりそれらを数値化した。さらに、分布構造に影響を与える要因やメカニズムについて、生物学的、海洋学的な検討を行い、外洋域におけるオキアミ分布のモデル構造と変数について論議する。

材料と方法

データ収集

本研究で用いたデータは、第二期北西太平洋鯨類捕獲調査 (JARPN II) において、独立行政法人遠洋水産研究所所属の調査船俊鷹丸により得られた。調査期間は2005年7月31日から8月6日である。この間、調査海域 (40~45°N, 157~159°E) に設定したジグザグ定線において、計量魚群探知機 (以下計量魚探) を作動させながら、38 kHzと120 kHzでの体積後方散乱強度 (SV) を収録した (Fig. 1)。本研究においては、動物プランクトンの日周鉛直移動を考慮し、音響データの収録は日中 (日出1時間後から日没1時間前) のみに行った。使用した計量魚探はSIMRAD社製のEK60で、調査期間中に仙台湾において標準球校正を行った。

定線上を航走中、本研究の対象生物となる動物プランクトンの全標本を、多段開閉式ネット・環境計測システム (Multiple Opening/Closing Net and Environmental Sampling

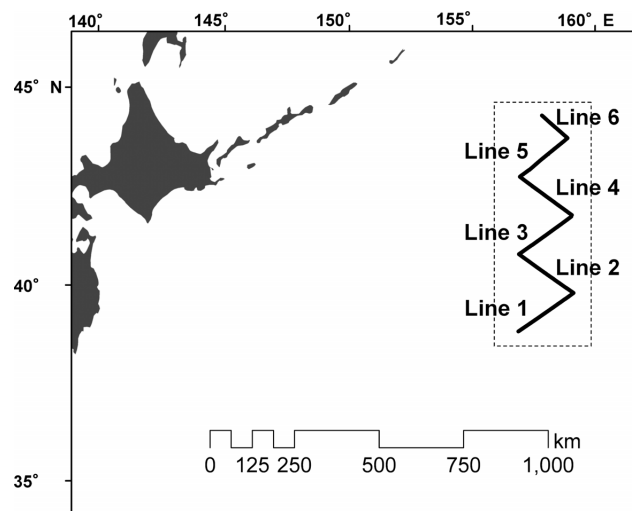


Figure 1. Study area and survey transects. Dotted rectangle indicates the study area. Black thick line shows whole survey transects. Each transect was labeled from south to north (Lines 1 to 6).

System: MOCNESS, Biological Environmental Sampling System社製) (網口面積1m², 目合0.33mm, 曳網速度2kt) によって採取した。曳網方法は、生物群が見られた水柱において6層 (深度40, 60, 80, 100, 150, 200, 250m) の水平曳きとした。採集生物は分類後、個体ごとに全長 (mm)、体長 (mm)、体高 (mm)、体幅 (mm)、湿重量 (mg) を測定した。ツノナシオキアミの体長は、複眼後方の凹部から第6腹節長端までの距離とした。また、全ての生物採集点においてCTDを用いた海洋観測を行い、深度500mまでの水温、塩分を記録した (Fig. 2)。

本調査海域は、北側では親潮系水塊が優占的であるが、南側は黒潮系水を含む混合域に属することが知られている。また、これらは50m以深で4°Cの等温線で定義される亜寒帯前線 (Subarctic Front: SAF) により区分できる (三宅, 1989; Roden *et al.*, 1982)。よって本研究では、SAFにより調査海域を南北に分割し、解析を行った。

音響データ処理

音響データの解析にはEchoview Ver. 3.4 (SonarData社) を用いた。最初に、現場で得られたエコーグラムを2周波法 (Everson *et al.*, 1993; Miyashita *et al.*, 1997) に適用することで、オキアミによる魚群反応を魚類や他の動物プランクトンによる反応と分離した。2周波法では、対象生物の種類と体長組成により38 kHzと120 kHzの体積後方散乱強度の値 (SV) が異なることを利用し、両周波のSV値の差 (Δ MVBS) を用いて目的とする生物による音響反応を抽出する。 Δ MVBSは各周波数における1個体あたりの反射強度であるターゲット・ストレンクス (TS) の差と等しくなる (Everson *et al.*, 1993)。このことを用い、採集生物の体長

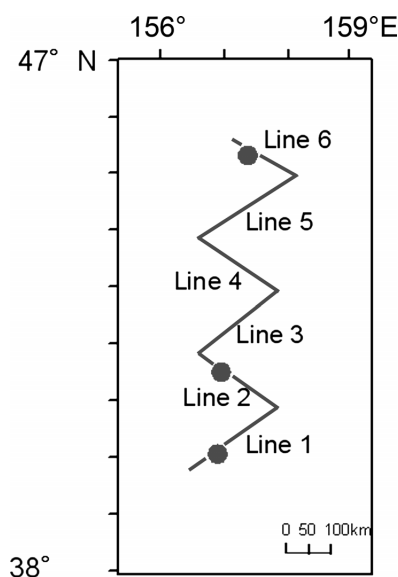


Figure 2. The survey transects and sampling stations. Black line indicates the whole transects with labels of transects. Black circles are stations with MOCNESS trawls.

組成と、清水 (2007) が DWBA モデル (Stanton *et al.*, 1998) により算出したオキアミの体長-TS 式により、両周波数における平均 TS を求め、 $\Delta MVBS$ を計算した。38 kHz における TS (TS_{38kHz}) および 120 kHz における TS (TS_{120kHz}) の関係式は、オキアミの体長 (SL, mm) を用い、以下のように表される。

$$TS_{38kHz} = 26.3 \ln(SL) - 177.2$$

$$TS_{120kHz} = 22.0 \ln(SL) - 150.4$$

本研究においては、ツノナシオキアミ以外の動物プランクトンの優占種として各種カイアシ類が採取された。これらの TS はハイパス流体球モデル (Johnson, 1977) により計算し、同様に平均 TS 値から推定した。本研究で推定したオキアミの $\Delta MVBS$ がカイアシ類の $\Delta MVBS$ と重複する範囲を除外して、オキアミのみによる音響反応を解析に用いた。抽出後の SV データは一定の距離 (1 km もしくは 50 m) と深度 (10 m) 毎に区切り、 TS_{120kHz} で除することにより、各区画における単位面積中のオキアミの個体数 (分布密度: ind m^{-2}) を算出した。

鉛直プロファイルを用いた分布環境の探索的解析

オキアミの分布密度と環境情報 (水温および塩分) は、鉛直プロファイルを作成することで可視化し、それぞれの基本統計量を計算することで、視覚的、統計的に比較した。各鉛直プロファイルの作成は、ArcGIS Ver. 9.1 (ESRI 社) を用いて行った。分布密度においては、距離 1 km、深度 10 m の区画毎のデータを使用した。また、水温と塩分においては、Kriging 法により各観測点間の補間を行い、点の

情報を面の情報へと変換した。ここでは、深度 10 m、水平方向 500 m × 500 m のグリッドで、平均値の空間補間を行った。補間結果の精度は、CTD 観測の結果とリーブワンアウト交差検定を行うことで調べた。海域全体の各数値の分散を参照し、二乗平均平方根 (RMS) の誤差が水温で 0.5°C 以上、塩分で 0.01 以上であった場合は精度不足とみなし、解析に用いないよう設定した。検定の結果、深度 150~250 m においてこれらの設定値未達の RMS 誤差を得たため、本研究ではこの深度帯においてオキアミ分布との比較解析を行った。

上記の解析の後、ラジアル基底関数 (RBF, Buhmann, 2003) による線形結合を行うことで等温線、等塩分線を可視化し、探索的解析を行った。また、本研究で設定した区画の解像度において、ツノナシオキアミの存在する各区画の水温、塩分の基本統計を算出し、分布環境の統計的検定を行った。さらに、外れ値を除去して、分布環境と音響データ上分布が確認されなかった水柱の環境 (無分布環境) との比較を行った。オキアミ分布密度の範囲を等分位数で分け、90% 点以上の高密度で分布が存在する水温帯、および塩分帯を「分布集中水温、分布集中塩分」として、SAF で区分された海域別に比較した。すべての分布・非分布環境データはコルゴモロフ・スミルノフ検定を用いて $\alpha=0.05$ レベルで正規性を確認したうえで、各種パラメトリック統計比較を行った。

分布構造の解析

ツノナシオキアミの空間的分布構造を類型化するために、セミバリオグラムを用いて分布密度の変化と連続性を測定した。今回の計量魚探で得られた分布密度値を用いた標本セミバリオグラムは ArcGIS のアルゴリズムでは以下の式で表される (Johnston *et al.*, 2001; Wackernagel, 2003)。

$$\gamma(h) = \frac{1}{2|N(h)|} \sum (z_i - z_j)^2$$

h はラグと呼ばれる単位距離、 $N(h)$ は $i-j=h$ となる全てのデータの組の集合で、 $|N(h)|$ は $N(h)$ の要素数、 z_i 、 z_j はそれぞれ位置 i 、 j の特性値、すなわち自然対数変換されたツノナシオキアミの分布密度である。実際のデータから算出された $\gamma(h)$ の値に、選択した理論セミバリオグラム (Wackernagel, 2003) を最尤法によって当てはめることにより、ナゲット、レンジ、シルを算出した (Fig. 3)。ナゲットとは、横軸に設定されたベクトルがゼロの時の理論バリオグラムの γ の値であり、1 ラグよりも小さい空間で起こりえる値の変化、すなわち本研究では、オキアミの分布密度の変化と潜在的な計測誤差の和である。レンジは値の空間的自己相関が見られる最大ベクトル、シルは $\gamma(h)$ で表される値の分散の大きさを表す。解析を行う方向を変化させることで、各方向で算出されたシルからナゲットを差し引いた部分シルと、スカラー値としての距離によるレンジを算出した。

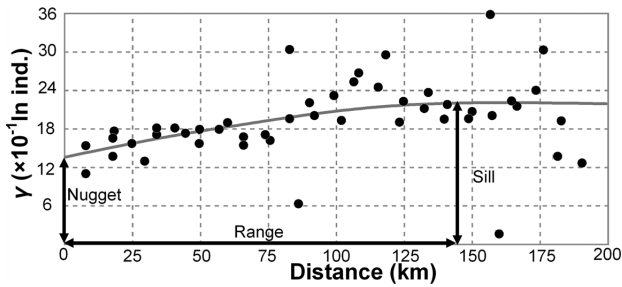


Figure 3. An example of experimental semivariogram and fitted spherical semivariogram model. The x axis shows vectors between points. The y axis shows γ , an index of sample variances. The black dots are the empirical semivariograms. The gray line is the example of selected best-fit theoretical semivariograms, using nonlinear least square approximation.

理論バリオグラムのモデルは、これまでにオキアミの分布構造に最適であるバリオグラムを調べた例が無いため、本研究では試行解析において最も当てはまりがよく、最も一般的なモデルの一つである球体モデルを用いた (Wackernagel, 2003).

本研究では2つの異なる空間スケールで、水平方向と鉛直方向の分布構造を解析した。まず、海域全体の空間スケールにおけるオキアミの分布傾向をとらえるため、距離1 km、深度10 mのグリッドで算出した150~250 m深度層の分布密度データを用い、東西・南北方向でラグ=5,000 m、ラグ数=15、鉛直方向でラグ=10 m、ラグ数=10として各方向でのナゲット、レンジ、部分シルを算出した (以降、海域スケール)。また、海域スケールでは捉えることのできない小さなスケールでのオキアミの「群」構造を調べるため、距離50 m、深度10 mのグリッドで算出した分布密度データを用い、ラグのサイズを小さくした解析も行った (以降、群スケール)。群スケール解析におけるバリオグラムの設定は、水平方向でラグ=300 m、ラグ数=10、鉛直方向でラグ=20 m、ラグ数=10とした。群スケールの解析は、鉛直プロファイル・エコーグラムの観察で、複数のオキアミの集合体を確認されたエリアを対象とし、無作為に連続した10 km分のサブサンプル (グリッド2,000個分) を抽出した。抽出後、水平方向と鉛直方向のバリオグラムをそれぞれ調べた。

結果

採集生物の体長組成と Δ MVBS 範囲

MOCNESSによるツノナシオキアミ標本の体長組成には、大型の個体 (体長約12 mm) と小型の個体 (体長約3 mm) で構成される2つのモードが見られた (Fig. 4)。一方、カイアシ類の組成は1 mm前後の小型の個体が多かった (Fig. 5)。各関係式およびモデルにより推定されたTS推定結果より、ツノナシオキアミの Δ MVBS 範囲は14.48~27.30 dB

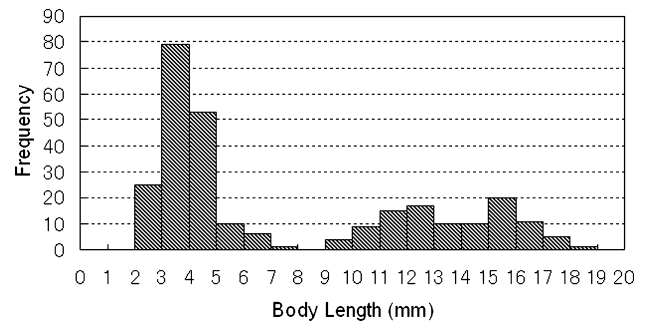


Figure 4. Histogram of body length (mm) of *Euphausia pacifica* sampled with MOCNESS.

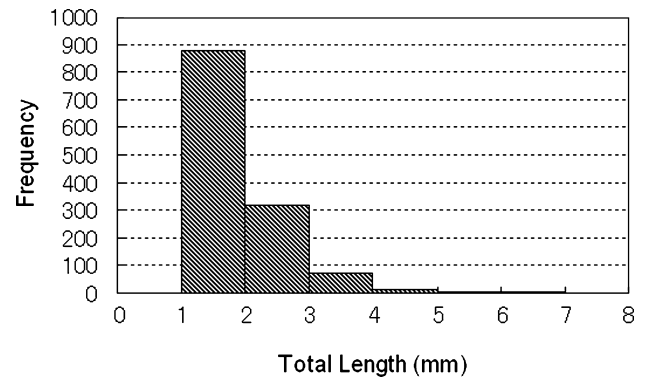


Figure 5. Histogram of total length (mm) of copepods sampled with MOCNESS.

Table 1. Summary of TS at 38 kHz and 120 kHz and Δ MVBS ($TS_{120\text{kHz}} - TS_{38\text{kHz}}$). The dominant species of copepods are in the bracket in the right-hand column. Unit in dB.

	Isada krill (<i>Euphausia pacifica</i>)	Copepods (<i>Mesocalanus</i> spp. and <i>Neocalanus</i> spp.)
Average $TS_{38\text{kHz}}$	-117.13	-138.81
Average $TS_{120\text{kHz}}$	-102.16	-119.47
Average Δ MVBS	19.45	19.87
Standard deviation of Δ MVBS	2.89	0.21
Minimum Δ MVBS	14.48	18.75
Maximum Δ MVBS	27.3	19.97

となった (Table 1)。ここからカイアシ類の Δ MVBS 範囲 (19.66~20.08 dB) を除去し、16.6~19.7 dB と 20.1~22.3 dB の2つの Δ MVBS の範囲をオキアミによる反応として解析を行った。このカイアシ類の Δ MVBS 範囲内では、オキアミ類の個体数密度が全体の2%以下にとどまるため解析から除去されることにより、ツノナシオキアミの分布情報が欠落する可能性は極めて低いと判断した。

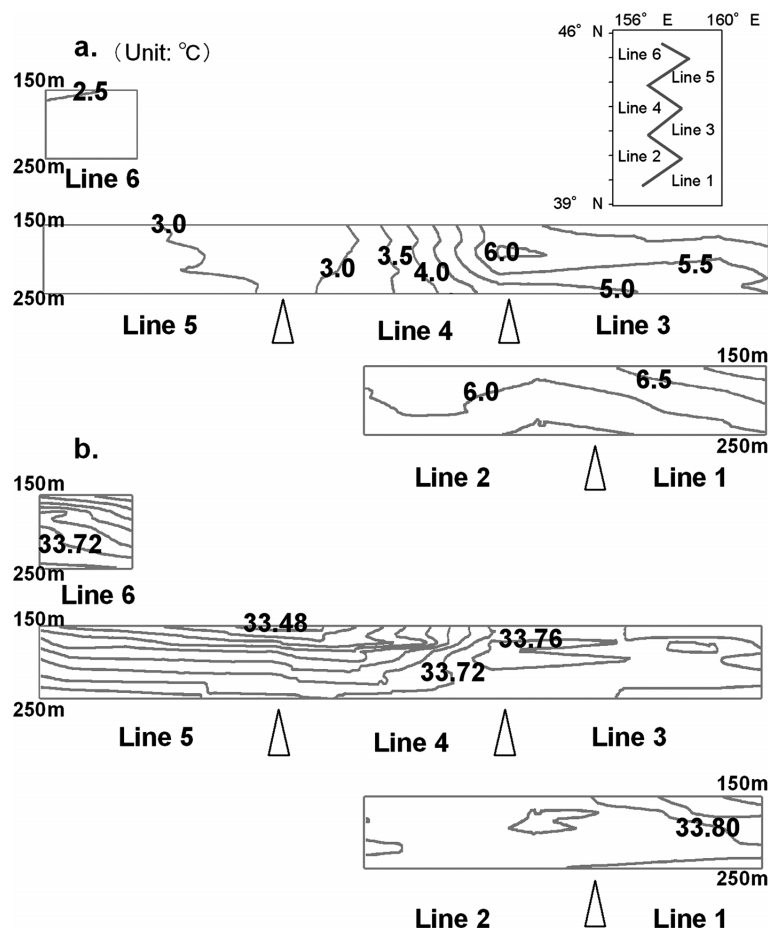


Figure 6. Vertical profiles of marine environment along transects from 150 to 250 m depth. (a): Temperature; (b): salinity profile. Gray lines on the temperature and salinity profiles are 0.5°C and 0.04 intervals respectively. The gradations of profiles indicate relative values of the each variable as the lower-left legend. The blank triangles indicate the border of transects.

海洋環境とオキアミ分布の鉛直プロファイル

水温鉛直プロファイルにおいて、Line 4上の1地点(43°27.0 N, 158°46.3 E)に、4°Cの等温線で定義されるSAFが観察された(Fig. 6)。SAF北側(以降、北側海域)のLines 4~6では、水温は約3°Cで、鉛直的に安定していた。また、塩分は層状をなし、深度とともに高くなる傾向が見られた。SAF南側(以降、南側海域)のLines 1~4では、水温と塩分は鉛直方向に複雑に変化し、深度150mから200mにかけては高水温(5.5°C以上)・高塩分(約34)の水が見られた。一方水平的には、主にSAF付近で等温線が比較的密になった。また、Line 3からは、南方向に水温・塩分ともに高くなる傾向が見られた(Fig. 6)。

オキアミの分布も、SAFを境に南北で変化していた。北側海域では、深くなるにつれて帯状の分布が明瞭に観察されるようになった(Fig. 7)。一方、南側海域では、各深度層で集中した塊状分布が見られた(Fig. 7)。水平的には、SAFから南側海域の中間までにおいて、高い分布密度が観

察された。海域の南端では、オキアミの分布が減少し、まったく観察できない水柱もみられた(Fig. 7)。平均分布密度は、南側海域では4.6(ind m⁻²)、北側海域では1.2(ind m⁻²)と、両者には約4倍の差が見られた。

分布環境

鉛直プロファイルの探索的解析の結果を元に、分布環境の頻度分布を求めたところ、分布水温においては4°Cを境に2極構造を示し、南北海域で明瞭に分割できた(Fig. 8a)。分布塩分の頻度分布においては、水温のような2極構造はなかったが、南側海域において比較的高塩分の水が優占していた(Fig. 8b)。平均分布水温、平均分布塩分ともに北側海域と南側海域の間では統計的な有意差が確認された(*t*検定, $p < 0.05$)。

また、各海域別に分布集中水温・塩分と、非分布水温・塩分をそれぞれ比較した結果、南側海域においては分布集中水温と非分布水温の間に、北側海域においては分布集中塩分と非分布塩分の間に有意差がみとめられた(*t*検定,

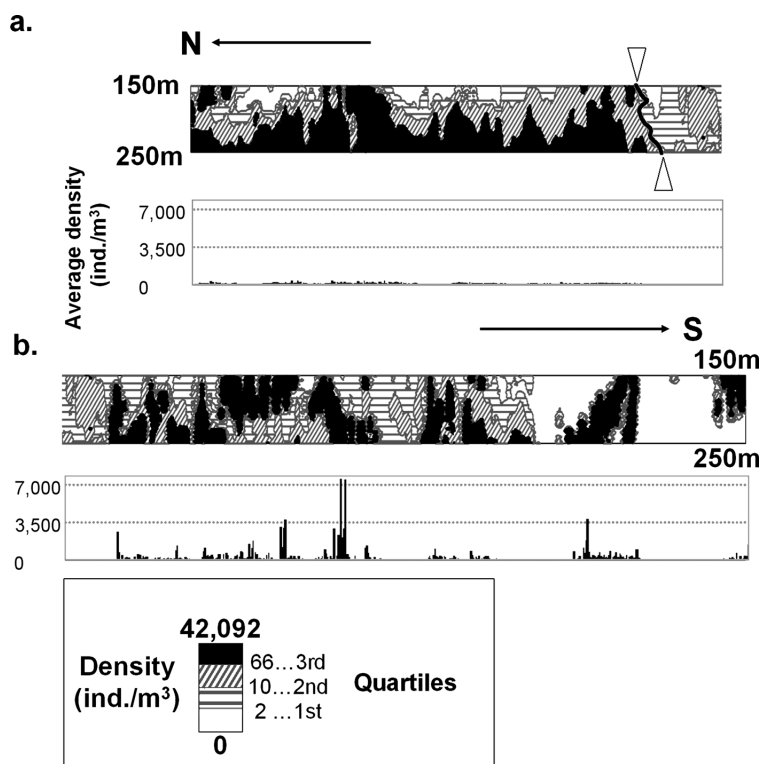


Figure 7. Vertical profiles of density of *Euphausia pacifica* along transects from 150 to 250 m depth. The thick black line emphasized with blank triangles are the Subarctic Front (SAF). The density are classified into quartiles and shown with different shading as the lower-left legend. The average densities from 150 to 250 m depth along the transects are shown as the bar graph under the profiles.

$p < 0.05$, Fig. 9). これらの統計結果から, 分布環境は SAF を境に異なり, 北側海域においては, ツノナシオキアミがより塩分の高い水に, 南側海域においては, より冷たい水に分布した傾向が認められた.

セミバリオグラムを用いた空間的自己相関の比較結果

海域スケールの水平方向での解析では, 南側海域のナゲットの値が北側海域の5倍を示した. 北側海域においては, 南北方向のレンジ (73.3 km) が東西方向のレンジ (49.2 km) より大きく, 南北方向により長い距離の分布の連続性が観察された (Table 2). 一方南側海域では, 東西方向のレンジ (74.9 km) が南北方向のレンジ (39.6 km) よりも大きく, 分布の連続性が東西方向に長くなっていた. 部分シルに注目すると, 北側海域での値 (1.19) は南側海域の値 (2.81) に比べ小さく, 分布密度の変化が少なかったことを示している (Table 2).

群スケールの解析において, 北側海域のレンジは, 水平方向 2854 m, 鉛直方向 57 m で, 共に南側海域のレンジ, 水平方向 858 m, 鉛直方向 33 m (Tables 3 and 4) よりも大きな値であった. 部分シルは, 北側が 47.38 で, 南側の 69.98 と比較して小さな値であった (Tables 3 and 4). ナゲットにおいては, 特に鉛直方向で南側海域により大きな値が観察され

た (Tables 3 and 4).

考察

Line 4 上の SAF を境とした海洋環境の鉛直プロファイルの南北差は, 主に親潮系の水塊から構成される北側海域と, 高水温・高塩分の黒潮系水の流入の影響を強く受ける南側海域との海洋構造の相違に由来すると考えられる (Roden *et al.*, 1982).

南北の海域における分布構造を比較すると, 南側海域では, ナゲットで表される小さな空間での分布密度に大きなばらつきが見られたことから, 北側に比べて, より小さなスケールでの群変動が大きいと考えられた (Table 2). 従って, 分布構造の特徴は, 北側 = 拡散型, 南側 = 集中型と捉えることができる (Fig. 10). この分布の相違は, 南北の水塊構造の違いとツノナシオキアミの生態学的要素の両方に起因すると考えられる.

SAF 南北の海域別に, 採集された個体の成長段階組成に着目すると, 北側の海域においては furcilia 幼生までの小さい個体が 92% を占めていたのに対し, 南側では成体を含む大型個体が 90% を占めていた (Table 5). Taki (1998) は, 三陸沖のツノナシオキアミは卵から furcilia 幼生までの時

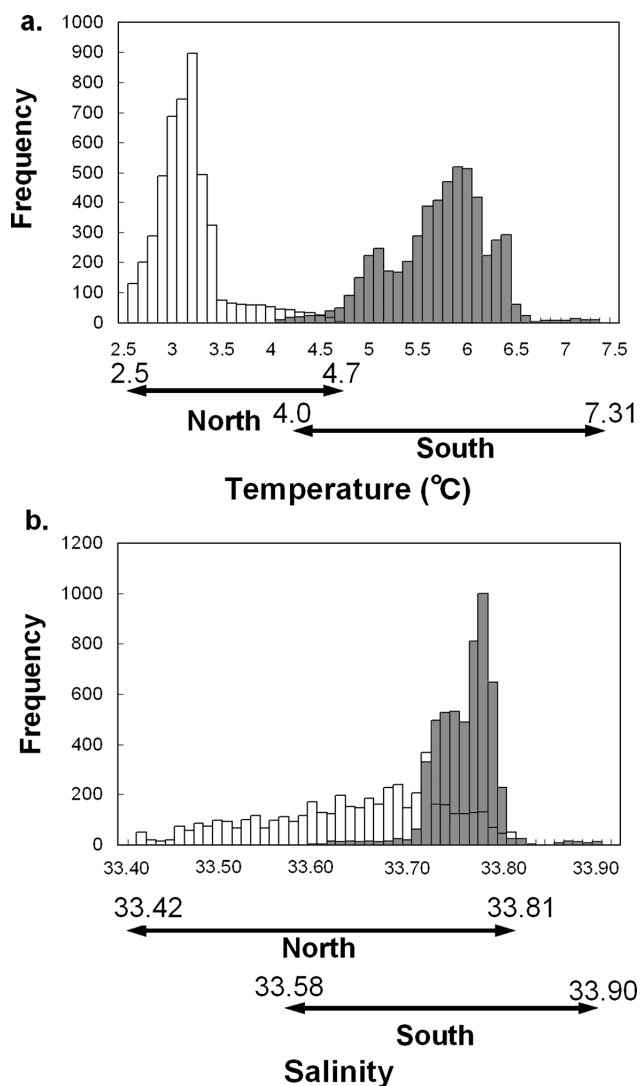


Figure 8. Histograms of temperature (a) and salinity (b) in water columns with *Euphausia pacifica*. Shaded bars are environmental variables from south of the Subarctic Front (SAF), and blank bars are them from north of the SAF. The black arrows indicate the ranges of the variables in north and south of SAF in the study area.

Table 2. Variables of semivariogram in the spatial scale of whole study area.

	Whole	North	South
Lag (m)	5,000	5,000	5,000
Numbers of lag	30	15	15
Range (north–south)	45,654	73,324	39,961
Range (east–west)	100,880	49,191	74,914
Nugget	0.37	0.10	0.49
Partial sill	1.93	1.09	2.32
Sill	2.30	1.19	2.81

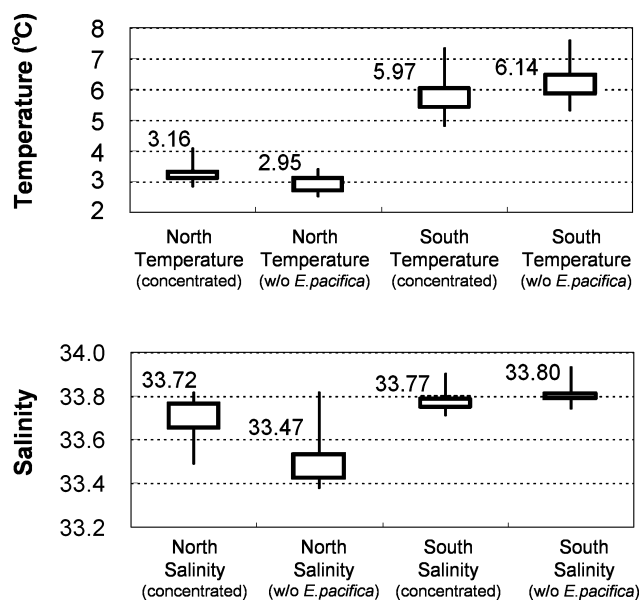


Figure 9. Boxplots of temperature and salinity at dens water columns (>90 percentile) with *Euphausia pacifica*. The medians are indicated at the upper-left corners of boxes (interquartile ranges).

Table 3. Variables of semivariogram in the spatial scale of an common size of *Euphausia pacifica* aggregation in north of Subarctic Front (SAF).

North (from Line 2)	Horizontal	Vertical
Lag (m)	300	20
Numbers of lag	10	10
Range (m)	2,854	57
Nugget	40.37	1.96
Partial sill	6.7	45.42
Sill	47.07	47.38

Table 4. Variables of semivariogram in the spatial scale of an common size of *Euphausia pacifica* aggregation in north of Subarctic Front (SAF).

South (from Line 2)	Horizontal	Vertical
Lag (m)	300	20
Numbers of lag	10	10
Range (m)	858	33
Nugget	64.64	21.73
Partial sill	2.13	48.25
Sill	63.77	69.98

Table 5. A summary of life stages and sizes (body length: mm) MOCNESS samples from north and south of Subarctic Front (SAF).

Life stages	North			South		
	Individuals no.	%	Average body length (mm)	Individuals no.	%	Average body length (mm)
Adult	6	0.3	15.86	8,674	93.3	11.54
Juvenile	161	8.0	11.62	9	1.1	6.46
Furcilia	1,819	89.0	5.93	105	1.1	3.28
Calyptopis	38	1.9	1.79	512	5.5	0.95
All	2,024	100.0	6.33	9,300	100.0	10.86

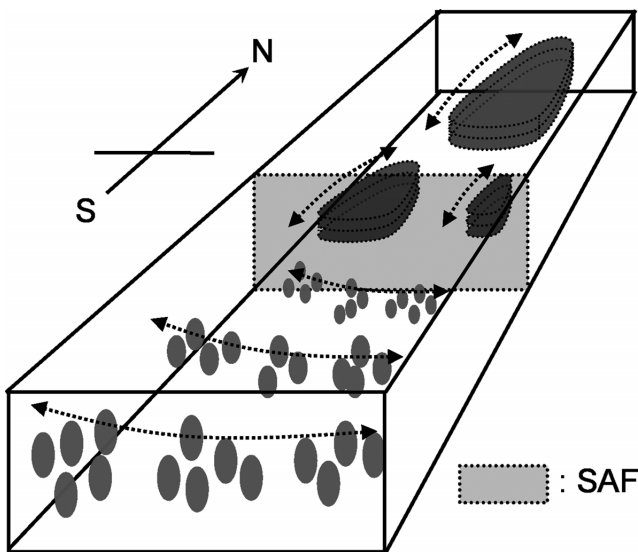


Figure 10. A conceptual model of the *Euphausia pacifica* distribution from 150 m to 250 m depth in the study area. Gray circles: aggregations of *E. pacifica*, a gray rectangle: Subarctic Front (SAF). Dotted arrows: the major directional trends of the distribution.

期は親潮の影響の強い海域に分布し、成体においては黒潮の影響の強い暖水海域に分布の重心を移すことを報告している。本海域においても、成長段階の違いによる生活域の違いが、SAFを境とした分布構造の差に影響を与えた可能性がある。

北側海域では小型の幼生を中心とする個体が水中に散在して層を作り、水平方向・鉛直方向に連続したと考えられた。一方南側海域では、成体をはじめとする大型の個体が密集して群泳したと考えられる。動物プランクトンは密集することで捕食圧の減少が報告例されているが (O'Brien, 1987; Zhou and Dorland, 2004), 本研究で見られた南側分布の大きな分布密度の変化と断続性は、成体のオキアミの集合による能動的な密集分布の傾向を示している。この分布の傾向を海域スケールでとらえた場合、このオキアミ群が

水平方向・鉛直方向に断続的に分布し、SAFの非連続面に沿って東西に続くような分布を示したと考えられる (Shimizu *et al.*, 2001).

また、オキアミ類は、産卵期に生産力の高い海域で密度の高いパッチ状の集合をつくることが報告されている (Murphy *et al.*, 2004; Dalphadago, 2006). 日本近海のツノナシオキアミの主な産卵期は春から夏とされているが (小達, 1991; 井口ほか, 1993), 本種は産卵に適した環境下であれば周年で産卵することも知られている (Brinton, 1976; Taki, 2004). 本研究の対象海域でも、局地的に植物プランクトンが増加したフロント沿いの海域で、産卵、およびそれに伴う活発な索餌のために成体のオキアミが集中し、より密集した分布構造をみせていた可能性も考えられる (Ward, 2002).

分布環境に関しては、分布の集中する環境と非分布環境とに差がみとめられた。探索的解析において、北側海域では深度に伴う塩分の増加が見られ、オキアミはこの塩分が比較的高く深い深度層に多く分布していた。この海域の幼生・幼体を中心とするツノナシオキアミは、特定の塩分層を求めて活発に密集したというよりは、日周的な鉛直移動の中で、調査時間帯である昼間に、比較的深い深度層に滞留していたのではないかと考えられる (Taki, 1998; Zhou and Dorland, 2004). 一方、南側海域でより冷たい水において分布が多くなった傾向は、先述の索餌・産卵活動などの結果、SAF付近に分布が集中していたためであると考えられる。本研究で用いたデータは1調査分に限られており、さらに解析した深度層も限られている。産卵・索餌活動の詳細や、分布の変動などの理解のためには、系年データの分析が必要とされる。また、El NiñoやSouthern Oscillationといった気候変動に伴う地球規模での水温レジームの変動と、オキアミの地域レベルでの現存量の変化の関係も報告されているが (Tanasichuk, 2002), 今後本海域において生態系を環境変化と連動させてモニタリングするためには、経年的・空間的な分析を重ねる必要がある。より空間的に精度の高い調査デザインを用い、そのもとで継続的な定量調

査を行う努力により、生態系の鍵種とみなされるツノナシオキアミの分布機構をより詳細に解明し、海洋環境と比較し、生態系そのものの時空間変動を理解することが可能になるはずである。

謝 辞

本研究の成果は、日本鯨類研究所、独立行政法人水産総合研究センター遠洋水産研究所、および北海道大学北方生物圏フィールド科学センターによる共同研究「JARPAN IIにおける音響資源調査による鯨類餌生物の高精度判別および現存量推定」において得られたものである。本研究のデータを取得するに当たり、調査船俊鷹丸の小野田船長を始め、乗組員の皆様に多大な協力をいただきました。心より御礼申し上げます。

引用文献

- Barkley, R. A. (1964) The theoretical effectiveness of towed-net samplers as related to sample size and to swimming speed of organisms. *J. Cons. Internat. Explor. Mer.*, **29**, 146–157.
- Batten, S. D., K. D. Hyrenbach, W. J. Sydeman, K. H. Morgan, M. F. Henry, P. P. Y. Yen and D. W. Welch (2006) Characterising meso-marine ecosystems of the North Pacific. *Deep-Sea Res. II*, **53**, 270–290.
- Bertrand, A., E. Josse, P. Bach and L. Dagorn (2003) Acoustics for ecosystem research: lessons and perspectives from a scientific programme focusing on tuna-environment relationships. *Aquat. Living Resour.*, **16**, 197–203.
- Brinton, E. (1962) The distribution of Pacific euphausiids. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr., Univ. Calif.*, **8**, 51–269.
- Brinton, E. (1976) Population biology of *Euphausia pacifica* off southern California. *Fish. Bull. U.S.*, **74**, 733–762.
- Buhmann, M. D. (2003) *Radial Basis Functions: Theory and Implementations* (Cambridge Monographs on Applied and Computational Mathematics, 12), Cambridge University Press, Cambridge, 259 pp.
- Coyle, K. O. (2005) Zooplankton distribution, abundance and biomass relative to water masses in eastern and central Aleutian Island passes. *Fish. Oceanogr.*, **14** (Suppl. 1), 77–92.
- Dalpadado, P. (2006) Distribution and reproduction strategies of krill (Euphausiacea) on the Norwegian shelf. *Polar Biol.*, **29**, 849–859.
- Endo, Y. (2000) Distribution and standing stock: Japanese waters. In: *Krill: Biology, Ecology and Fisheries*, ed. I. Everson, Blackwell Science, Oxford, 40–52.
- Everson, I., C. Goss and W. A. Murray (1993) Comparison of krill (*Euphausia superba*) density estimates using 38 and 120 kHz echosounders. *Mar. Biol.*, **116**, 269–275.
- Frederiksen, M., M. Edwards, A. J. Richardson, N. C. Halliday and S. Wanless (2006) From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *J. Anim. Ecol.*, **75**, 1259–1268.
- 井口直樹・池田 勉・今村 明 (1993) 富山湾におけるツノナシオキアミ (*Euphausia pacifica* Hansen) の成長と生活史. *日本研報*, **43**, 69–81.
- Johnson, R. K. (1977) Sound scattering from a fluid sphere revisited. *J. Acoust. Soc. Am.*, **61**, 375–377.
- Johnston, K., J. M. Ver Hoef, K. Krivoruchko and N. Lucas (2001) *Using ArcGIS Geostatistical Analyst: GIS by ESRI*. Environmental Systems Research Institute, Redlands, CA.
- 児玉純一・和泉祐司 (1994) ツノナシオキアミの沿岸漁場形成要因並びに底魚資源との関わり. *月刊海洋*, **26**, 229–235.
- 黒田一紀 (1998) 黒潮親潮移行域生態系におけるツノナシオキアミの生物学とその重要性. *月刊海洋*, 号外No. 13, 141–146.
- 三宅秀男 (1989) 北太平洋西部亜寒帯境界域の水塊構造と塩分極小層水. *海と空*, **65**, 45–56.
- 宮下和士 (2004) 海洋GISの鉛直方向への応用. *月刊海洋*, **36**, 415–420.
- Miyashita, K., I. Aoki, K. Seno, K. Taki and T. Ogishima (1997) Acoustic identification of isada krill, *Euphausia pacifica* Hansen, off the Sanriku coast, north-eastern Japan. *Fish. Oceanogr.*, **6**, 266–271.
- Murphy, E. J., S. E. Thorpe, J. L. Watkins and R. Hewitt (2004) Modeling the krill transport pathways in the Scotia Sea: spatial and environmental connections generating the seasonal distribution of krill. *Deep-Sea Res. II*, **51**, 1435–1456.
- Nicol, S. and Y. Endo (1997) *Krill Fisheries of the World*. FAO Fisheries Technical Paper 367. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 100 pp.
- O'Brien, D. P. (1987) Description of escape responses of krill (Crustacea: Euphausiacea), with particular reference to swarming behavior and the size and proximity of the predator. *J. Crust. Biol.*, **7**, 449–457.
- 小達和子 (1991) 三陸・常磐沿岸のツノナシオキアミとその漁業. *水産研究叢書*, 40–100.
- Roden, G. I., B. A. Taft and C. C. Ebbesmeyer (1982) Oceanographic aspects of the Emperor Seamounts region. *J. Geophys. Res.*, **87**:C12, 9537–9552.
- 清水大介 (2007) 北西太平洋外洋域におけるツノナシオキアミ (*Euphausia pacifica*) の分布特性の定量化に関する研究. 北海道大学環境科学院修士論文, 12 pp.
- Shimizu, Y., I. Yasuda and S. Ito (2001) Distribution and circulation of the coastal Oyashio intrusion. *J. Phys. Oceanogr.*, **31**, 1561–1578.
- Stanton, T. K., D. Chu and P. H. Wiebe (1998) Sound scattering by several zooplankton groups. II. Scattering models. *J. Acoust. Soc. Am.*, **103**, 236–253.
- Taki, K. (1998) Horizontal distribution and diel vertical migration of *Euphausia pacifica* HANSEN in summer in and around a warm-core off Sanriku, northwestern Pacific. *Bull. Tohoku Natl. Fish. Res. Inst.*, **60**, 49–61.
- Taki, K. (2002) Annual variations in the conditions of fisheries for *Euphausia pacifica* in Sanriku and Joban waters, northeastern Japan. *Bull. Fish. Res. Agen.*, **3**, 7–26.
- Taki, K. (2004) Distribution and life history of *Euphausia pacifica* off northeastern Japan. *Fish. Oceanogr.*, **13** (Suppl. 1), 34–43.
- Tanasichuk, R. W. (2002) Implication of interannual variability in euphausiid population biology for fish production along the south-west coast of Vancouver Island: a synthesis. *Fish. Oceanogr.*, **11**, 18–30.
- Wackernagel, H. (2003) *Multivariate Geostatistics: an Introduction with Application*. Springer-Verlag, Heidelberg, 50 pp.
- Ward, P. (2002) The Southern Antarctic Circumpolar Current Front: physical and biological coupling at South Georgia. *Deep-Sea Res. I*, **49**, 2183–2202.
- Zhou, M. and R. D. Dorland (2004) Aggregation and vertical migration behavior of *Euphausia superba*. *Deep-Sea Res. II*, **51**, 2119–2137.