

夏季のサウスシェトランド諸島海域における
海洋環境、餌生物(ナンキョクオキアミ・ハダカイワシ類)および高次捕食者の
時空間分布パターンに関する研究

一井太郎

博士(理学)

総合研究大学院大学
数物科学研究科
極域科学専攻

平成 10 年度
(1998)

目次

緒言	1
第1章メソスケールのオキアミ分布パターンとその分布決定要因	6
はじめに	6
材料と方法	8
調査海域および期間	8
海洋観測	8
オキアミ分布調査	11
結果	12
海洋構造	12
植物プランクトン分布	14
オキアミ分布	17
海域によるオキアミ体長組成および成熟度の違い	20
考察	26
流動パターン	26
餌環境	29
産卵環境	29
第2章メソ・マイクロスケールのオキアミ・ハダカイワシの分布パターン	32
はじめに	32
材料と方法	33
調査海域および期間	33
海洋観測	33
オキアミおよびハダカイワシ類の分布	36
結果	40
メソスケールでのオキアミおよびハダカイワシ類の分布を決定する要因	40
外洋域におけるオキアミおよびハダカイワシ類分布のマイクロスケール分布	50
沿岸域および斜面域におけるオキアミおよびハダカイワシ類分布の マイクロスケール分布	54

オキアミおよびハダカイワシ類の日周鉛直移動	61
考察	65
メゾーマイクロスケールのオキアミ分布	65
オキアミの植物プランクトンに対する摂餌圧	66
メゾーマイクロスケールのハダカイワシ類分布	67
第3章ナンキョクオットセイおよびアゴヒゲペンギンの採餌域とその決定要因	69
はじめに	69
材料と方法	70
調査海域および期間	70
捕食者の追跡調査	70
捕食者の食性調査	72
結果	78
ナンキョクオットセイの採餌域	78
ナンキョクオットセイの食性	78
アゴヒゲペンギンの採餌域	82
アゴヒゲペンギンの食性	82
考察	86
オットセイの採餌域形成	86
ペンギンの採餌域形成	90
第4章 総合考察	94
要約	99
謝辞	102
参考文献	103

緒言

研究の背景

ナンキョクオキアミ(*Euphausia superba*)は、一次生産の高い夏季には植物食性が強く、ヒゲクジラ類、アザラシ類、海鳥類、魚類およびイカ類など多くの大型動物の主要な餌生物となっており、南極海生態系の鍵種である。したがって、本種の分布と豊度は、一次生産分布を反映し、高次捕食者へのエネルギー流を決定すると考えられる。よって環境変動による海洋生態系の変動のメカニズムを理解するためには、本種の生態を中心とした研究が不可欠であり、多くの研究がなされている(e.g. Miller and Hampton, 1989; Nicol and Endo, 1997)。また本種は海洋生物資源としても重要であり、かつては主にソ連により年間約 50 万トンが漁獲され、ソ連崩壊後は主に我が国により年間約 8 万トン程度が漁獲されている。近年、漁獲が島周り海域に集中しており、島で繁殖する高次捕食者に与える影響が研究されている(Agnew, 1992; Ichii et al., 1996; Agnew and Nicol, 1996; Croll and Tershy, 1998)。

CCAMLR(南極海洋生物資源保存委員会)によると、オキアミ分布は 3 つの時空間スケール(マクロ、メソ、マイクロスケール)で調べる必要があるとしている(SC-CAMLR, 1992)。まずマクロスケール調査は、約 1000km の海域を約 40 日間でカバーするもので、南極半島海域やスコシア海などを対象としたものである。メソスケール調査は、数 100km の海域を数 10 日間でカバーするもので、島周り海域などを対象としたものである。マイクロスケール分布は、数 10km の海域を数時間から数日でカバーするもので、島で繁殖する高次捕食者の採餌域などを対象としたものである。かつては、広大な海域におけるオキアミ分布を明らかにするため、マクロスケール調査が主に行われた。例えば、1980/81 年には、国際共同調査(FIBEX)により大西洋区とインド洋区でオキアミ資源量が見積もられた(図 1a)。その後、オキアミ漁業のデータから、オキアミが島周りなどの特定の海域に集中することが明らかになり(図 1b; Ichii, 1990; Everson and Goss, 1991)、それらの海域を対象としたメソスケール調査が主に行われるようになった。その結果、オキアミ高密度域の形成要因について幾つかの仮説が提出されるようになった。一方、マイクロスケールの調査については、本種と捕食者の採餌行動の関係を理解するために重要であるけれども、これまであまり行われてこなかった。また最近、高次捕食者の餌生物としてハダカイワシ類の重要性が指摘され始めてきた(Jansen et al., 1998; Casaux et al., in press)。ハダカイワシ類の分布については、メソ、マイクロいずれのスケールについても知見が極めて乏しい。

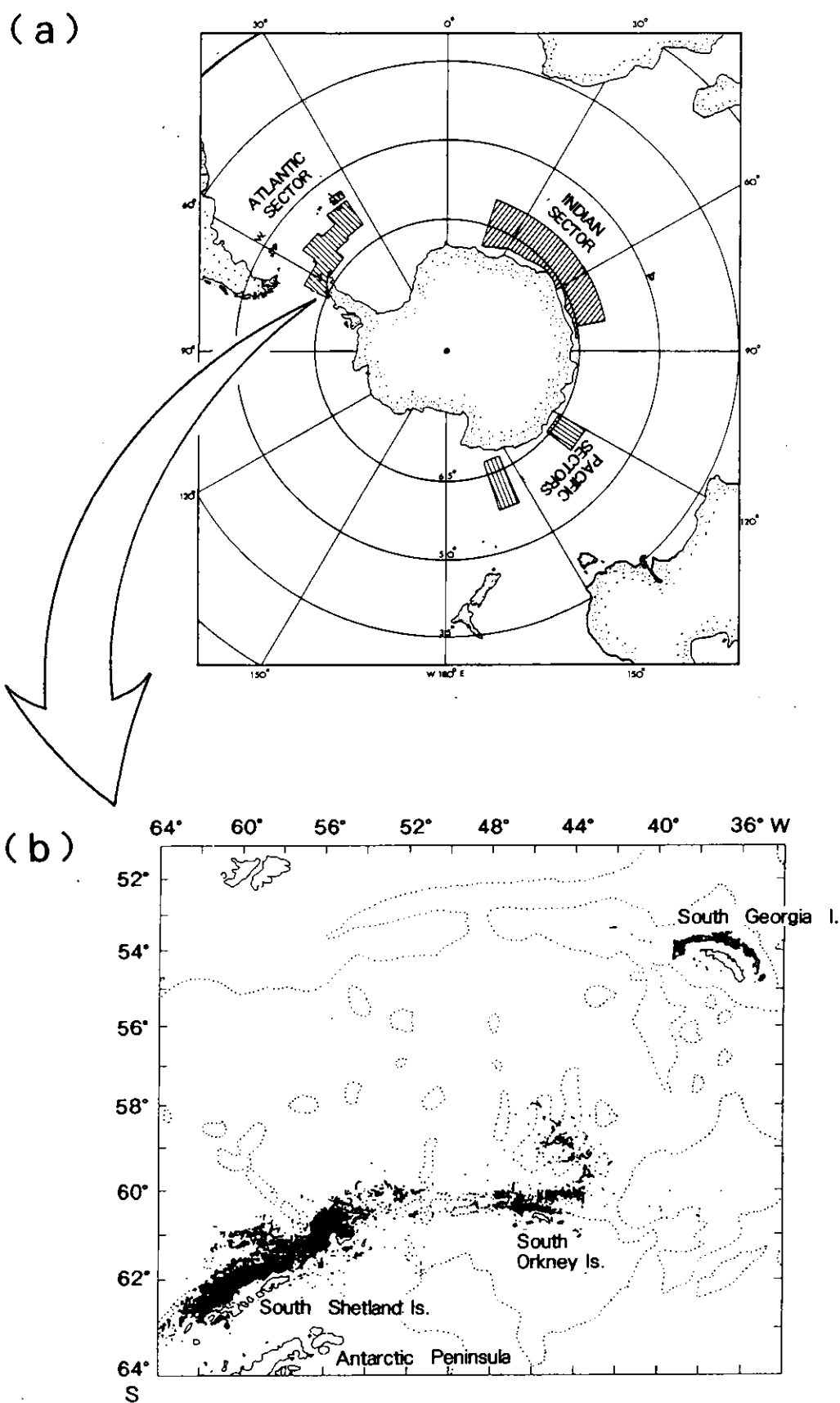


Fig. 1. (a) The study sites (shaded areas) where krill hydroacoustic surveys were carried out during FIBEX (1980/81). (b) Trawling positions of Japanese krill fishing vessels from 1980/81 to 1993/94 in the Atlantic Sector (Ichii and Naganobu, 1996).

研究の目的および調査域の特性

そこで本研究では、海洋物理環境、一次生産、低次生産(オキアミ・ハダカイワシ)、および高次捕食者(採餌行動)の時空間的なパターンをメソスケールおよびマイクロスケールで調べることにより、「オキアミ分布は一次生産が決定し、高次捕食者は採餌効率のよい海域で採餌する」という海洋生態学での重要な作業仮説を検証し、さらに食物連鎖を流れるエネルギー量を推定することを目的とした。

本研究は南極半島に近いサウスシェトランド諸島海域で行われた。ここには重要なオキアミ漁場が形成される。オキアミ漁場はケンプランド沖、ウイルクスランド沖などの夏季に開水域となる大陸棚斜面域、およびサウスシェトランド諸島、サウスオークニー諸島およびサウスジョージア島などの島嶼周辺に形成されるが(図 2)、サウスシェトランド諸島海域は、過去 15 年間にわたってわが国の主漁場となっており、旧ソ連が 1991/92 年にオキアミ漁業から撤退してからは、南極海の中で最も漁獲量が多い海域である。毎年決まった場所に漁場が形成され、南極海でもっとも安定した漁獲があげられる海域と言われている(Ichii, 1987)。

本海域は、アゴヒゲペンギン(*Pygoscelis antarctica*)およびナンキョクオットセイ(*Arctocephalus gazella*)の重要な採餌域ともなっている。アゴヒゲペンギンは、現在約 200 万番が繁殖しており、サウスサンドイッチ諸島海域について 2 番目に大きなポピュレーションとなっている(Woehler, 1993)。ナンキョクオットセイについては、19 世紀のはじめに 40 万頭以上もいたポピュレーションが猟獲により枯渇し、現在は数万頭程度であるが、最近では年率 11%前後で増加中である(Stackpole, 1955; Bengtson et al., 1990; Torres, 1996; Anon, 1996)。

また本海域は、上述のように漁業活動およびオキアミ捕食者の採餌・繁殖活動が活発な海域であることから、CCAMLR(南極海洋生物資源保存委員会)モニタリング計画の対象海域ともなっている。CCAMLR モニタリング計画とは、オキアミ漁業あるいは環境変動によって引き起こされるかもしれないオキアミ資源量の低下を、オキアミ捕食者の採餌・繁殖パラメータを指標としてモニターする計画である(SC-CAMLR, 1992; 1995; Nicol and de la Mare, 1993)。従って、オキアミと捕食者の相互関係を明らかにすることは、本海域においては非常に重要な課題である。

さらに、気候変動が南極海生態系に与える影響をモニタリングするという観点からも、本海域は大変注目されている。すなわち、近年の局地的な温暖化の影響により、本海域の生態系に変化が起こっていると考えられており、ナンキョクオキアミ資源量が減少傾向にある可能性が示唆されている(Loeb et al., 1997)。

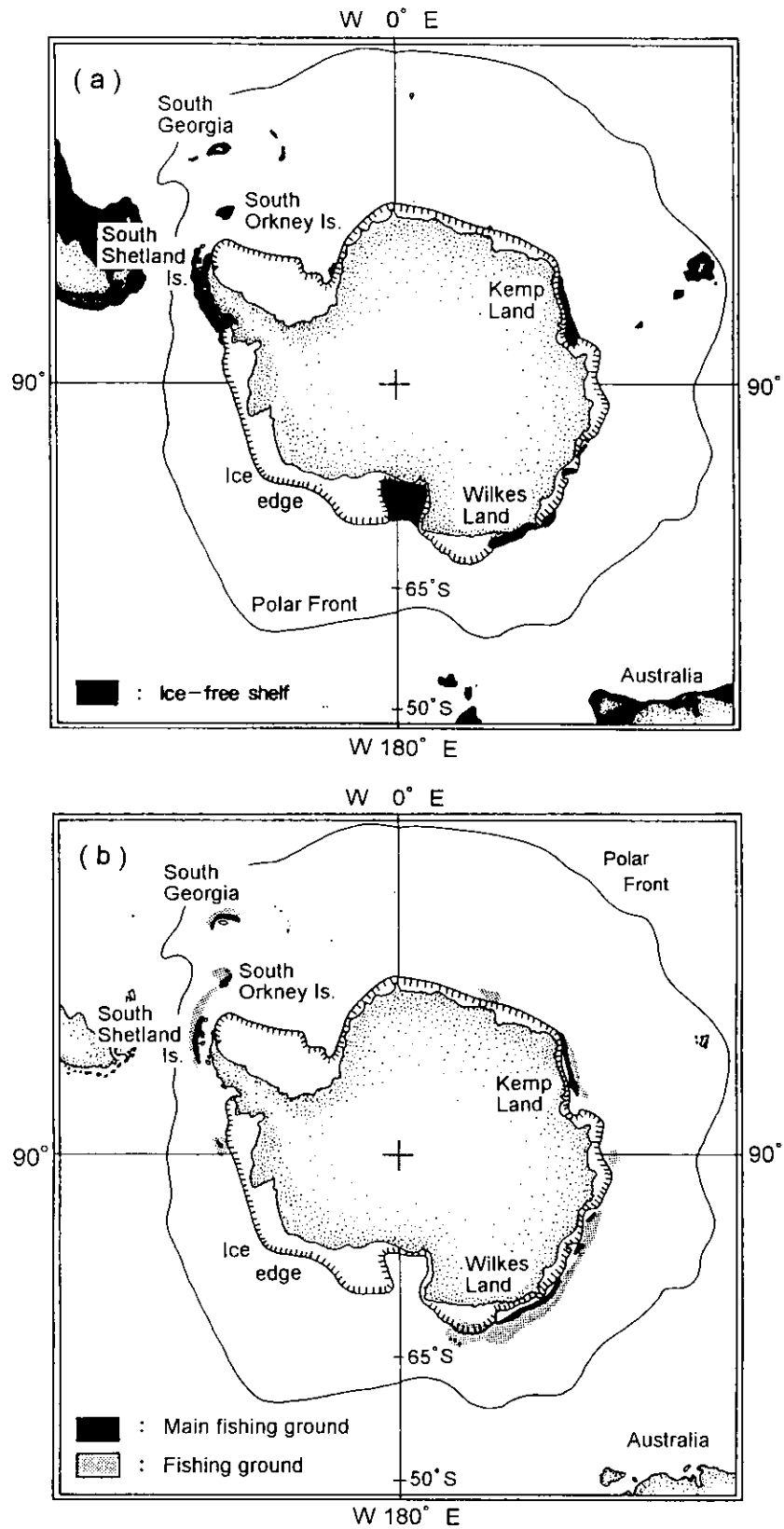


Fig. 2. Distribution of Antarctic krill fishing grounds in relation to continental and insular shelves and pack-ice edge during austral summer in the Antarctic.
 (a) Shelves distribution. (b) Fishing ground distribution.

本論文の構成

本論文の構成は次のとおりである。第 1 章では、海洋物理構造、植物プランクトン、オキアミの分布をメソスケールで調べ、オキアミ分布の決定要因について明らかにした。第 2 章では、オキアミおよびハダカイワシ類の分布の時空間変動をより詳しく把握し、オットセイやアゴヒゲペンギンなどの高次捕食者の採餌域と関連づけるために、海洋物理構造—植物プランクトン—オキアミ・ハダカイワシ類の分布をメゾ—マイクロスケールで調べた。第 3 章ではナンキョクオットセイおよびアゴヒゲペンギンの採餌域および餌生物を特定し、これら捕食者の採餌域が、オキアミとハダカイワシ類の分布にどう対応しているのかを議論し、採餌効率のよい海域で採餌している可能性について検討した。最後に第 4 章において、植物プランクトンとオキアミ・ハダカイワシ類分布の関係、さらに夏季の 1 次生産→ナンキョクオキアミ・ハダカイワシ類→高次捕食者を流れるエネルギー量を推定して、本諸島海域の生態系の特徴についてまとめた。

第1章 メソスケールのオキアミ分布パターンとその分布決定要因

はじめに

本諸島海域ではオキアミの水平的な季節移動が想定されている(Siegel, 1988)。すなわち、春夏には成熟個体が最も沖合におり、そこで産卵を行い、未成体(外形は成体と同じだが、第二性徴が表れていないステージ)は最も沿岸にいる。秋冬になると成体は沿岸域に移動し、底生生活または氷に密着した生活を送る。このようなオキアミ分布の春から秋にかけての季節変化については、オキアミ漁船の操業位置によく反映されている(Ichii et al., 1998)。すなわち、初夏(12月)には沿岸から外洋にかけての海域に広がっていたのが、盛夏(1~2月)になると斜面域と沿岸域に集まり、産卵期後(3~5月)になると沿岸域に集中する(図1-1)。

オキアミ分布を決める環境要因としては、次の3つが重要であろうとされている。すなわち、①島嶼地形によって生じる渦流などの流動 (Macaulay et al., 1984; Nast et al., 1988; Witek et al., 1988; Brinton, 1991)、②高い一次生産などの好適な餌環境 (Helbling et al., 1993; Villafañe et al., 1993)、および③卵や初期幼生の生残に適した好適な産卵環境 (Hofmann et al., 1992)である。

本研究ではこれらの環境要因の重要度を明らかにするため、以下の点を明らかにした。まず、島回りの流動は非常に複雑であり、地衡流計算など従来の間接的な手法では明らかにできない(SC-CAMLR, 1994a; 1994b)。直接的な手法を用い、しかも島回りを十分にカバーした調査を行なう必要がある。そこで、本研究では人工衛星型追跡漂流ブイを用いたラグランジュ的方法で複雑な流動を調べた。次に、夏季においてナンキョクオキアミは他のオキアミ類に比べ植物食性が強く(Marr, 1962; Nemoto, 1972; Kawamura, 1981; Miller and Hampton, 1989; Nishino and Kawamura, 1996)、特に珪藻類を主食するのではないかと考えられている(Meyer and El-Sayed, 1983; González, 1992; Kopczynska, 1992)。したがって、ここではクロロフィル *a* 濃度に加えて、珪藻類の分布密度についても明らかにした。3番目の仮説の検証については、産卵群の分布パターンと海洋構造との関係を調べた。

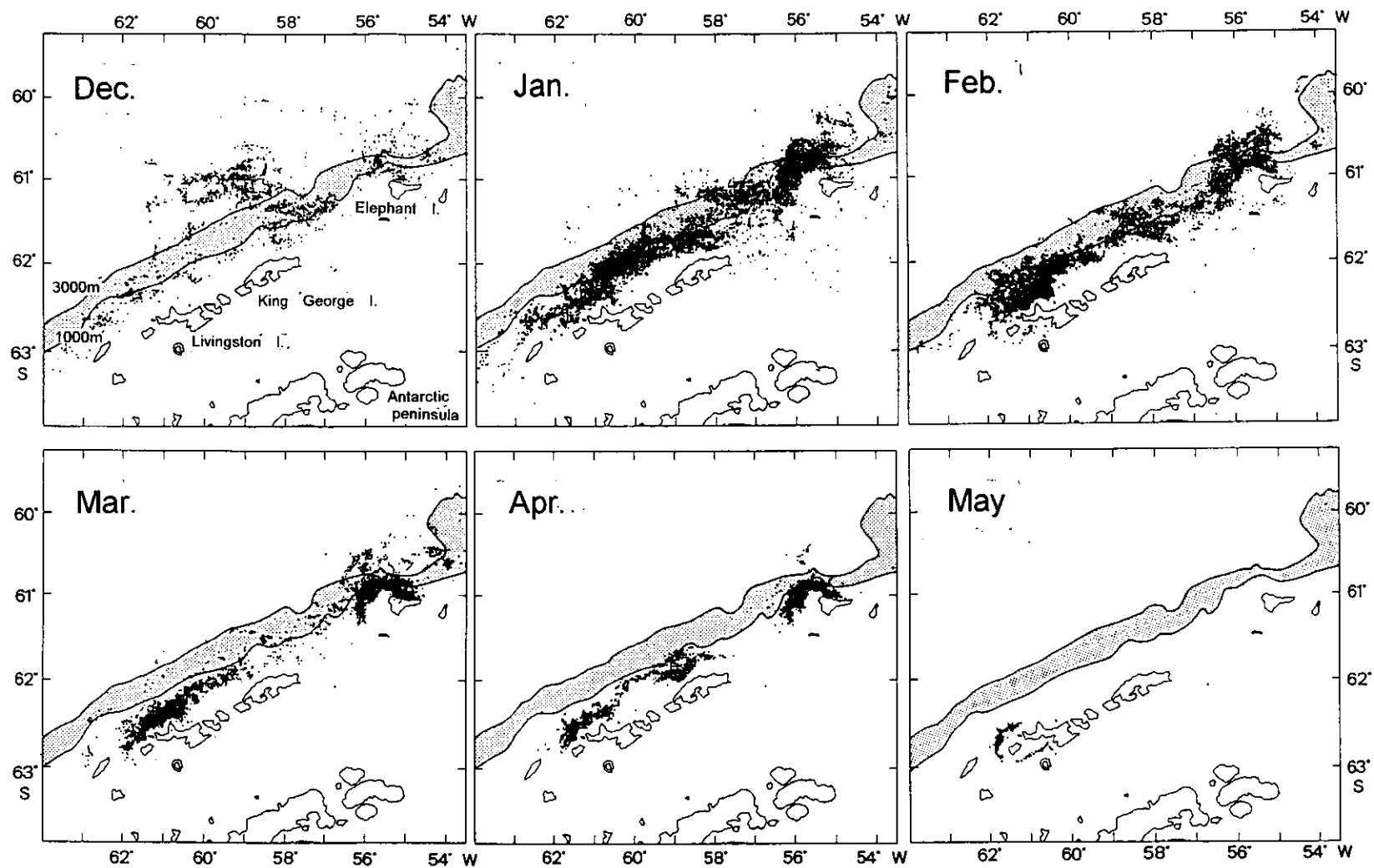


Fig. 1-1. Trawling positions of Japanese krill fishing vessels in relation to slope (shaded area) from December through May for the 1981/82 - 1993/94 period (Ichii et al., 1998).

材料と方法

調査海域および期間

サウスシェトランド諸島の海底地形を図 1-2 に示した。本諸島の北側には、島棚(水深 200 m 以浅)が約 30 マイルの幅で広がっており、島棚斜面は水深 200 m から 3000 m までの落ち込みとなっている。その沖合では水深 4000 m の海溝が南西から北東にかけて走っている。一方、諸島南側には島棚がほとんど存在しない。またブランスフィールド海峡では水深が概して 1000 m 以浅と浅い。

調査は、水産庁の調査船開洋丸により主に 1990/91 年に実施した。オキアミ分布と海洋環境の時期的な変化を把握するため、調査は約 1 ヶ月の時間差で LEG I(初夏)と LEG II(盛夏)の 2 回行った(図 1-3)。

LEG I の時期はオキアミ高密度域の形成前で、オキアミは南極半島の沿岸域(越冬場所)から外洋域への回遊する途上にあると予想される(Siegel, 1988)。そこで、南極半島の沿岸からリビングストーン島およびキングジョージ島の北側沖合までの、いわゆるオキアミの回遊経路となる広い海域を、12 月 22~29 日にかけて調査した。一方、LEG II はオキアミ高密度域の形成時期である。そこで、エレファント島からリビングストーン島までの北側海域においてグリッド状の観測点を設け、1 月 18~2 月 3 日にかけて詳しく調査した。なお、リビングストーン島の沖合の調査線がジグザグになっているのは、荒天によるものである。

海洋観測

各観測点において Sea-Bird Electronics, Inc.製の CTC(SBE-19)による観測を行った(LEG I は 36 点、LEG II は 71 点 ; 図 1-3)。観測深度は表面から 1000 m までとし、水深が 1000 m 以浅の場合は、近海底までを観測深度とした。このうち、LEG I の 25 点、LEG II の 51 点では、ナンセン採水器による各層採水(深度 0, 10, 20, 30, 40, 50, 75 および 100 m の計 8 層)を実施した。得られた海水試料 200 ml はグラスファイバーフィルター(Whatmann GF/F, 47 mm)でろ過後、色素を 90%アセトン溶液で抽出し、蛍光法によりクロロフィル *a* 濃度を測定した(Sato et al., 1981)。また、表面水の海水試料 200 ml をルゴール酢酸溶液(Utermöhl, 1958)で固定し、植物プランクトンの検鏡用とした。この海水試料は帰国後、沈殿法を用いて濃縮し、倒立顕微鏡下で 400 倍の倍率により、オキアミの餌となりうるサイズ(5 μ m 以上)の珪藻類について属ごとに計数した。

流動調査については、人工衛星追跡型ブイを 1990/91 年に 4 個(東洋通信機、C-2243 型)、1994/95 年に 2 個(東洋通信機、C-2340 型)投入して調べた。ブイには、係留具(1990/91 年

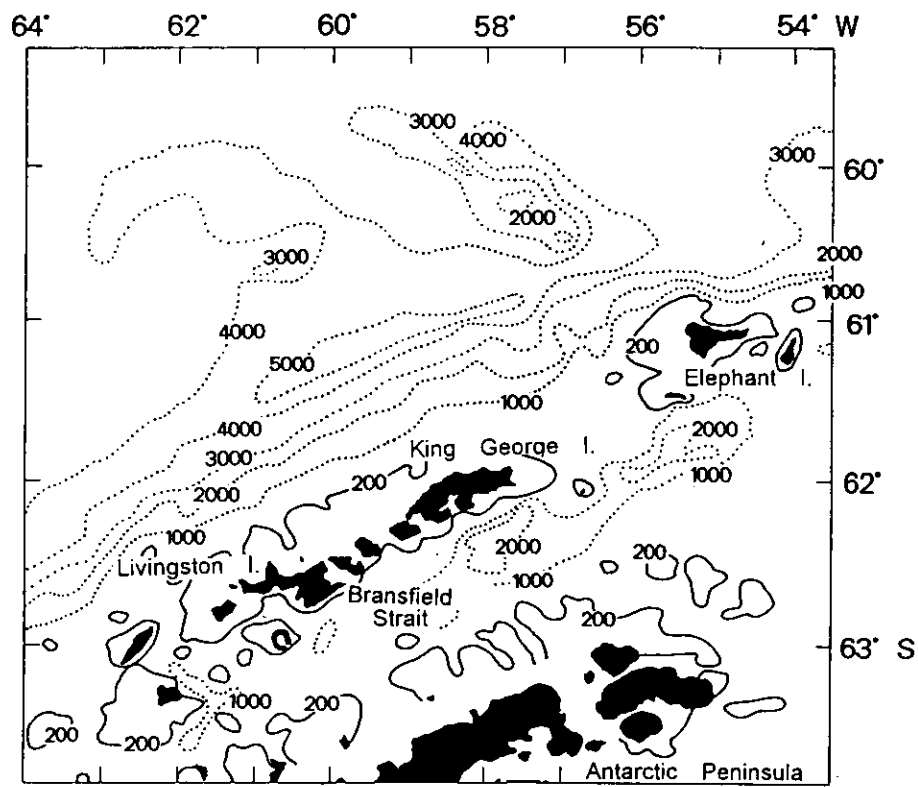


Fig. 1-2. Bathymetric chart around the South Shetland Islands. Depths in meters.

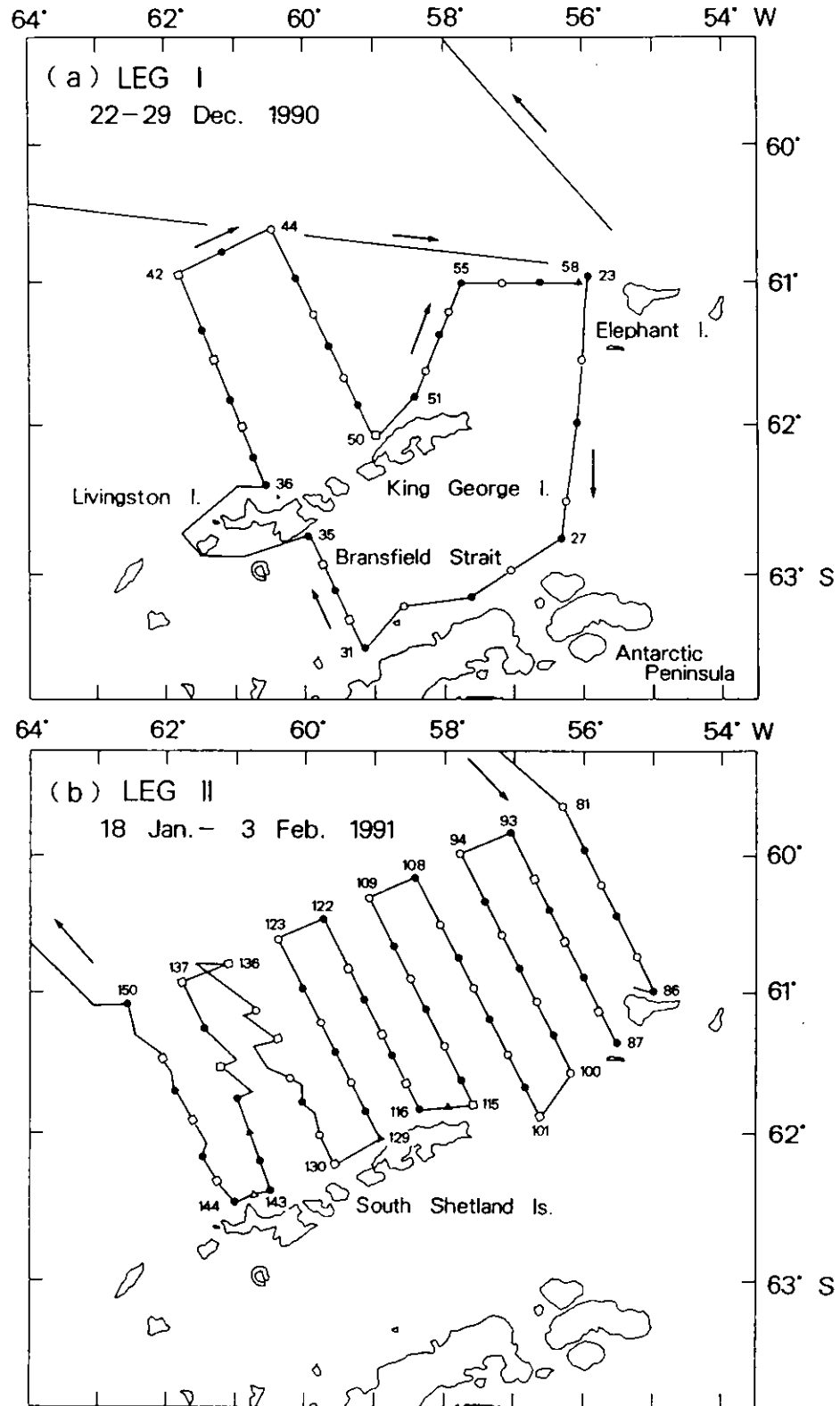


Fig. 1-3. Cruise tracks and sampling stations for each leg.
 ○: CTD stations, □: CTD and water sampling stations, ●: CTD, water sampling and KYMT (blind tow) stations, △: KYMT (aimed tow) station, ▲: CTD, water sampling and KYMT (aimed tow) stations.

は幅 1 m×長さ 4 m のカーテン型：1994/95 年は直径 0.94 m×長さ 8.6 m の円柱型)を水面下 30 m 付近にくるよう取り付け、オキアミが多く分布した深度(30~40 m 層：水産庁、1993)の流動を調べた。ブイの追跡はアルゴシステムで行った。位置データは、数百 m 以内の標準誤差の精度で、1 日約 12 回収集することができた。

オキアミ分布調査

計量魚探システム

オキアミの分布および現存量は音響的手法を用いて調べた。計量魚探は FQ-50 (古野電気(株))を用い、東京出港直前および帰港後に水中マイクにより校正を行なった。2 回の測定値の差はわずかであり、調査期間中の送受波器の出力減少、感度低下はほとんどなかった(水産庁、1993)。航行中はほぼ常時、以下の設定で作動させてオキアミの体積後方散乱強度 (Volume backscattering strength, 以下 SV と略す)を測定した。周波数：200 kHz、記録範囲：10-200 m、積分周期：1 マイル、パルス幅：1.8 msec、アッテネータ：20 dB、スレッシュホールド：15 dB、TVG：20 LogR、吸収減衰係数：39.7 dB/km、積分層：10-40 m は 10m 毎、40-120 m は 20m 毎、120-200m は 80m 毎。積分開始水深は海況により、10~20m の間で変化させた。

分布密度の推定方法

オキアミのエコーを含む SV データを選別し、それらに積分層厚を乗じ、積分周期毎に深度方向に積算して、面積後方散乱強度 (Area backscattering strength, 以下 SA と略す)を求めた。平均 SA [dB] とオキアミの平均尾数 d [尾/m²] には経験的に次式の関係が成立する。

$$SA = 10 \log d + TS$$

ここで TS はオキアミ 1 尾当りの平均ターゲットストレンクス (Target strength) [dB] である。この TS はオキアミの体長 BL [mm] の関数で、周波数 200kHz の場合には次式が成り立つ (Trathan et al., 1992)。

$$TS = 34.85 \log BL - 125.23$$

なお、 d はオキアミ平均体重を乗じて重量密度 [g/m²] に換算した。オキアミの平均体重 BW [mg] は次式の体長-体重関係より推定した (Siegel, 1986)。

$$BW = 0.000925 BL^{3.55}$$

海域別のオキアミ平均密度およびその分散の推定は、トランセクト法 (Mackett, 1973; Anon, 1986; Ichii et al., 1992) によった。

ネットによる採集調査

オキアミの採集には KYMT 型ビームトロール(開洋丸型中層トロール; 口枠 3 m×3 m、目合 3.4 mm)を用いた。曳網方法は定点調査では水深 100 m からの傾斜曳(船速 3 kt)、定点以外でも濃いオキアミパッチが計量魚探により発見された際には、その出現深度を適宜曳網した。曳網深度はネットレコーダー(古野電気株、MK-III 1400 m あるいは 200 m 用)により測定した。定点調査の採集点は LEG I が 19 点、LEG II が 33 点、定点以外の採集点は LEG I が 1 点、LEG II が 3 点であった(図 1-3)。

採集したオキアミは湿重量を計測後、中性ホルマリン(10%)で固定した。採集点毎に 150 尾(150 尾に満たない場合は採集できた尾数)の体長を計測し、光学顕微鏡で性別と成熟段階を観察した。体長は鰓角先端から尾節末端までとし、成熟度は Makarov and Denys(1981)によった。体長組成および成熟度を海域・LEG 別に集計する際には、それぞれの採集点でのオキアミ密度(計量魚探で測定した、採集点付近 10 マイルの平均密度)で重み付けした。体長組成のモード解析には Akamine(1987)による解析プログラムを用いた。

結果

海洋構造

水平構造

調査海域の水平海洋構造を把握するために、10m 深におけるの塩分の水平分布を示した(図 1-4)。本諸島の北側海域では、島棚斜面に沿って塩分フロント(塩分が約 33.7~34.2 の海域と定義)が形成されており、沿岸で高塩分となった。一方、ブランスフィールド海峡では、フロントは形成されなかった。従って、本調査域を外洋域(Oceanic area)、斜面フロント域(Frontal area)、沿岸域(Inshore area)およびブランスフィールド海峡(Bransfield Strait area)の 4 海域に区分した。

斜面フロントについては、その塩分勾配に時期変化がみられ、LEG I では、リビングストン島の北沖でフロントが比較的顕著であったが(約 80 km で 0.5 の変化)、エレファント島の西沖ではそれ程顕著ではなかった(約 100 km で 0.3 の変化)(図 1-4a)。それが LEG II になると外洋の低塩分水の勢力が強まり、沿岸の高塩水との間に一層顕著な斜面フロントを形成するようになった(約 40 km で 0.5 の変化)(図 1-4b)。この顕著な斜面フロントはリビングストン島からエレファント島まで連続してみられた。

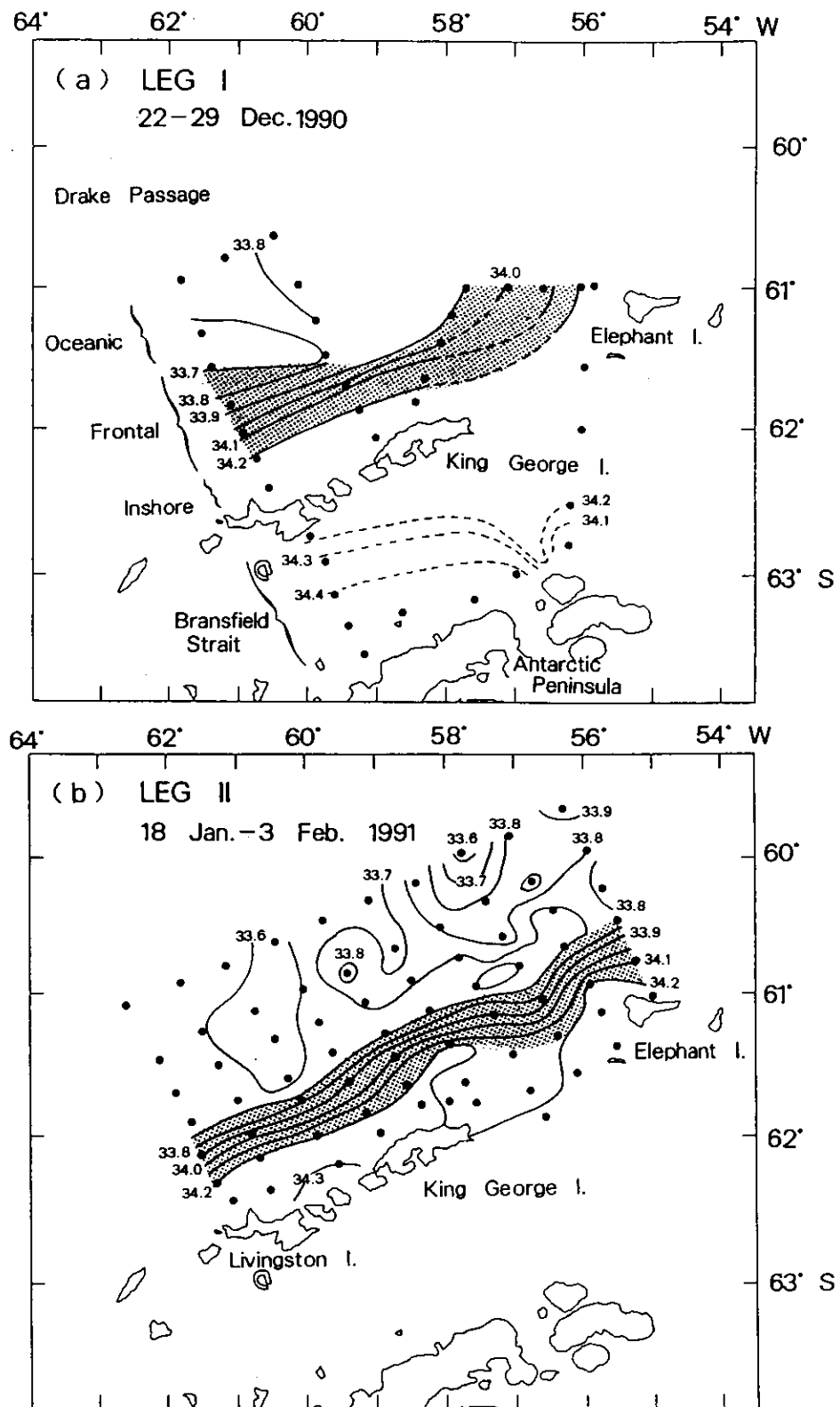


Fig. 1-4. Distribution of salinity at 10 m depth for each leg. Frontal zone shaded.

流動パターン

流動パターンは、外洋、斜面フロント、沿岸域で顕著に異なった(図 1-5)。

まず、外洋に投入したブイ 1 およびブイ 5 は、蛇行する南極周極還流に乗って 3000 m 等深線に沿って流された(図 1-5a,c)。その後、スコシア海を横切って 110~120 日後にはサウスジョージアに到着した。

斜面フロント域に投入したブイ 2、ブイ 3 およびブイ 6 は、当初、半円運動あるいは不規則な動きを示した(図 1-5a-c)。その後、ブイ 2 およびブイ 3 については、それぞれリビングストン・キングジョージア島およびエレファント島の沿岸域に取り込まれ(図 1-5a,b)、時計回りに島を回り続けた。その際、島の北側では緩慢な流れであったのに対し、島の南側では直線的な速い流れであった。その結果、ブイ 2 は島の北側に 90 日間も滞在したが、南側には 15 日間しか滞在しなかった(図 1-5a)。一方、ブイ 6 については、投入地点付近で半円を描きながら 25 日間滞在し、その後は斜面域の 3000 m 等深線に沿って北東向きに流され(図 1-5c)、85 日後にサウスオークニー諸島に到着した。

沿岸域に投入したブイ 4 は、島棚外縁沿いの緩慢な流れに乗って運ばれ、最初は東向きに流れたが、その後反転し、リビングストン島北側の西端にある湾に取り込まれた(図 1-5b)。この緩慢な流れは、斜面域に投入したブイ 2 およびブイ 3 も取り込んだことから、水平的な収束を伴っていることが示された(図 1-5a,b)。

以上、外洋域には北東向きの強い流れ(平均 12.6km/日)が卓越していたのに対し、沿岸域では南西向きの緩慢な流れ(平均 3.7 km/日)が反流として発生していた(図 1-5e)。本諸島南側のブランズフィールド海峡では北東向きの非常に速い流れ(平均 17.2km/日)が見られた。また、斜面フロント域および沿岸域には滞留・集積作用のあることが明らかになった。

植物プランクトン分布

クロロフィル *a*

100m 以浅の平均クロロフィル *a* 濃度の水平分布を図 1-6 に示した。LEG I においては、斜面フロント域とブランズフィールド海峡で $0.5 \mu\text{g/l}$ 以上の高い値を示し、後者では $1.8 \mu\text{g/l}$ の高濃度を示した地点もあった(図 1-6a)。一方、外洋域と沿岸域では低い値を示した。LEG II になるとクロロフィル *a* 濃度は、斜面フロント域と沿岸域で $0.5 \mu\text{g/l}$ 以上の高い値を示し、後者では $2.2 \mu\text{g/l}$ 以上の高濃度を示した地点もあった(図 1-6b)。一方、外洋域は LEG I 同様、低い値のままであった。

以上、サウスシェトランド諸島の北側海域についてみると、クロロフィル *a* 濃度は、初

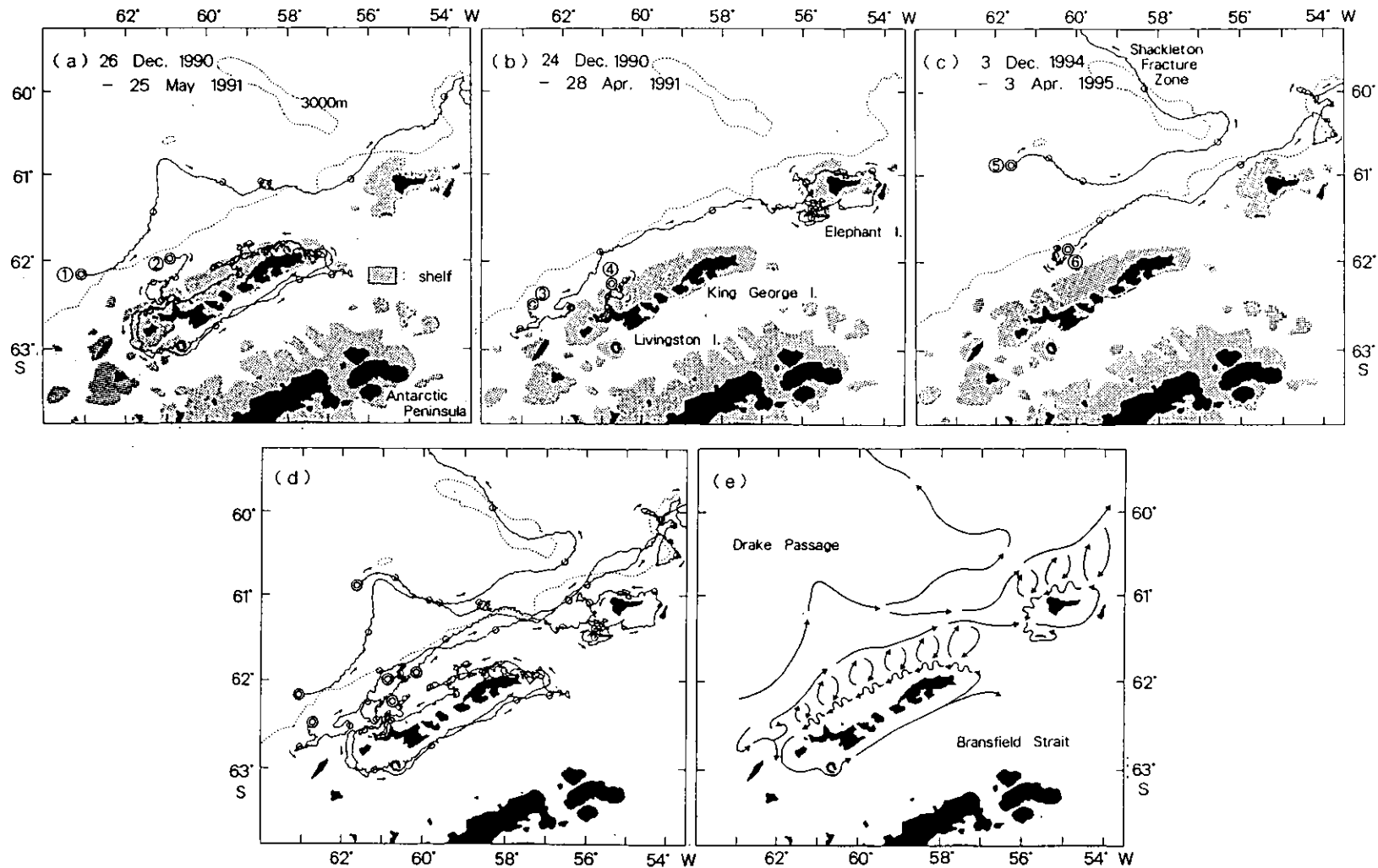


Fig. 1-5. (a) - (c) Buoy tracks in the South Shetlands area. Dates indicating tracking periods. Buoy launch sites indicated by double open circles with buoy identification numbers. Open circles indicate buoy positions each 10 days. Shaded areas indicate insular shelf (200 m depth or less). Dotted lines indicate 3000 m depth contours. (d) Combined tracks of all buoys. (e) Schematic circulation patterns derived from buoy tracks. Arrow lengths indicate approximate distance buoys drifted every 10 days.

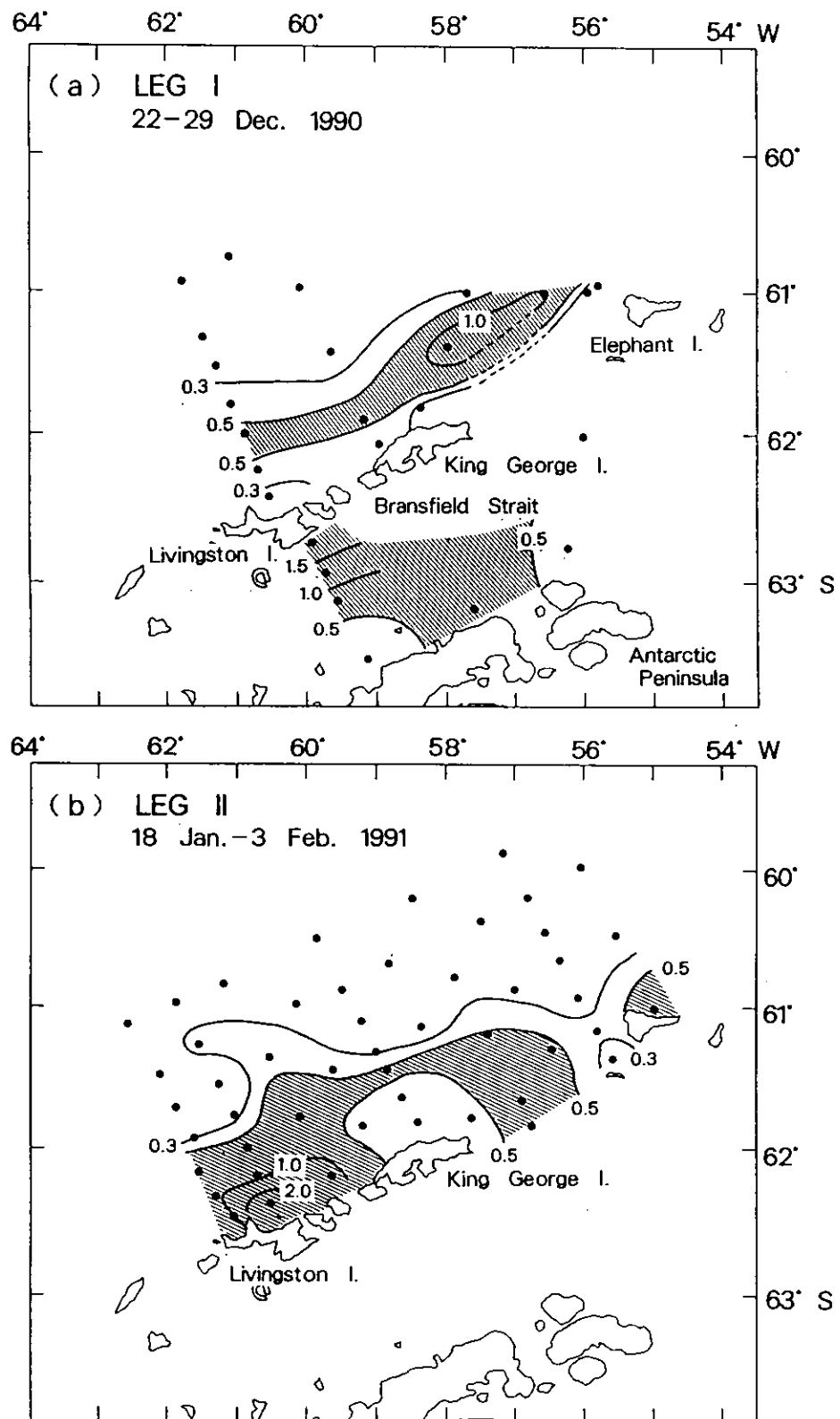


Fig. 1-6. Distribution of mean concentrations of chlorophyll *a* ($\mu\text{g l}^{-1}$) between 0 and 100 m depth for each leg. Higher chlorophyll *a* ($>0.5 \mu\text{g l}^{-1}$) areas shaded.

夏には斜面フロント域で高かったのが、盛夏になると斜面フロントおよび沿岸域で高くなった。

珪藻類

次に表面水の珪藻類の分布密度(cell/l)を図 1-7 に示した。なお本海域の表面水の植物プランクトン密度は、100m 以浅の水柱の植物プランクトン現存量を反映している (Jacques and Panouse, 1991; Villafañe et al., 1995; 1997; Helbling et al., 1995)。

まず LEG I では、珪藻類は全海域で少なかった(図 1-7a)。すなわち、クロロフィル *a* 濃度の高かった斜面フロント域(平均 1.7×10^3 cell/l)やブランスフィールド海峡(平均 1.4×10^3 cell/l)でも少なく、これらの海域では鞭毛藻類が数量的に最も卓越していた(片山、1993)。全海域中では、外洋域(平均 6.4×10^3 cell/l)で最も珪藻類が多かった。LEG II になると、珪藻類はクロロフィル *a* 濃度の高かった斜面フロント域(平均 25.9×10^3 cell/l)や沿岸域(平均 19.3×10^3 cell/l)で激増し、LEG I 時に比べ一桁以上高い密度を示した(図 1-7b)。外洋域(平均 6.3×10^3 cell/l)は珪藻類が最も少ない海域となった。以上、珪藻類は LEG I から LEG II にかけて斜面フロント域および沿岸域で顕著に増加した。

次に珪藻類の組成をみると、両 LEG ともほぼ同様のパターンで、外洋域では *Nitzschia* が、沿岸域では *Thalassiosira* が卓越していた(図 1-7a,b)。斜面フロント域では *Thalassiosira*、*Nitzschia*、*Rhizosolenia*、*Corethron* が多く分布した。

オキアミ分布

オキアミの出現パターン

積分周期 1 マイル毎に計算したオキアミ分布密度を図 1-8 に示した。LEG I においては、高い密度(>500 g/m²)はエレファント島へ向かう途中の外洋域、およびリビングストン島北側の沿岸域にのみ見られた(図 1-8a)。特に前者の海域では濃いオキアミ群が連続して観察された。その他の調査域では、分散した群あるいは小さな群が時々出現する程度で、南極半島沿いやサウスシェトランド諸島周辺でも 100 g/m² 以上の密度はほとんどみられなかった。前述した漁船の操業パターン同様(図 1-1)、この時期のオキアミは散らばって分布する傾向を示した。

LEG II になると、オキアミは外洋から沿岸に向かうほど頻繁に出現した(図 1-8b)。すなわち、外洋域ではオキアミが少なく、分散した群が時々出現するのみで、100 g/m² 以上の密度はほとんどみられなかった。それが、斜面フロント域ではオキアミの層状群(数 km にわたって分布する低密度の群)が頻繁に出現し、時々高い密度(>500 g/m²)もみられた。さ

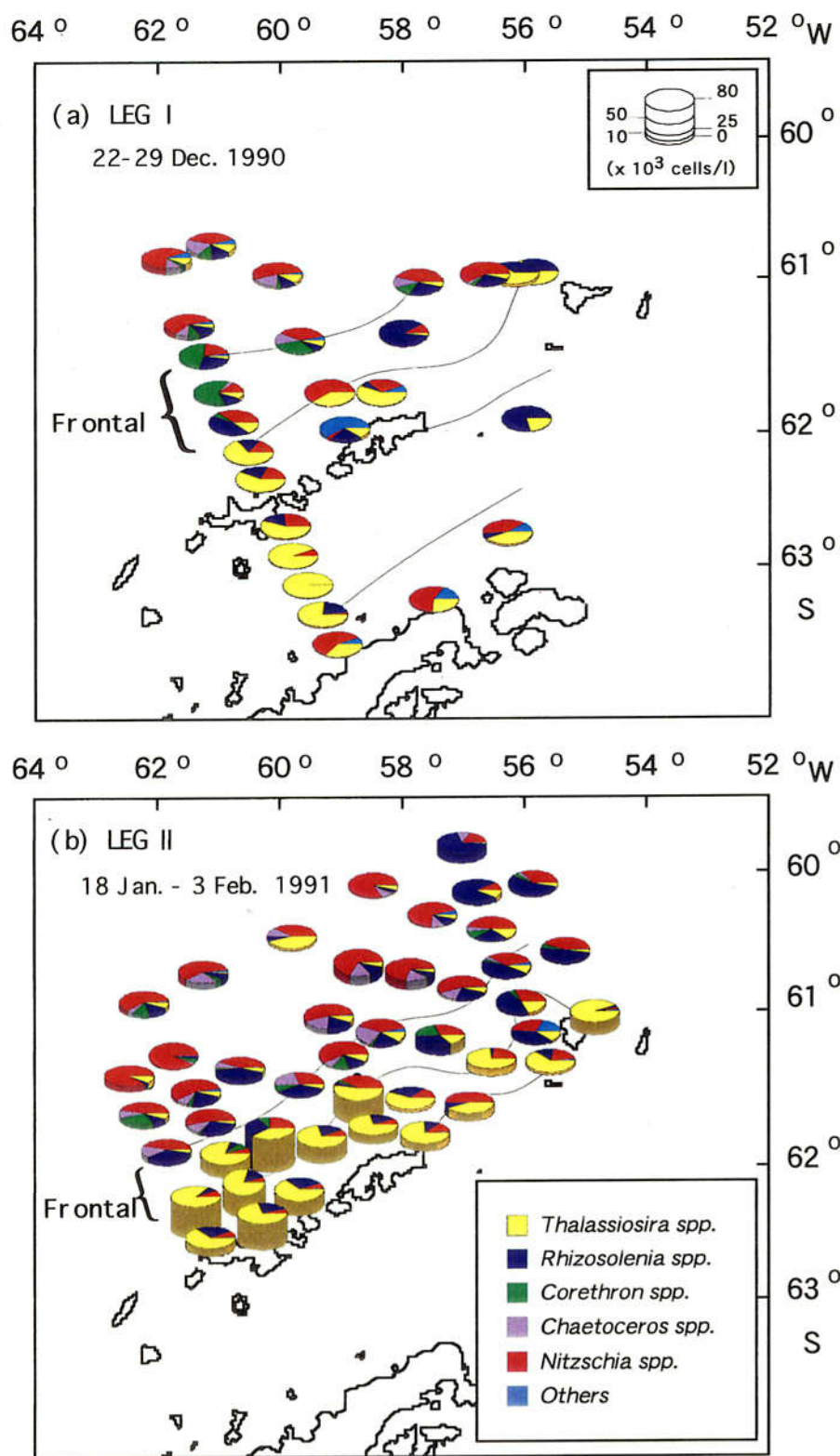


Fig. 1-7. Distribution of diatom densities in surface water for each leg.

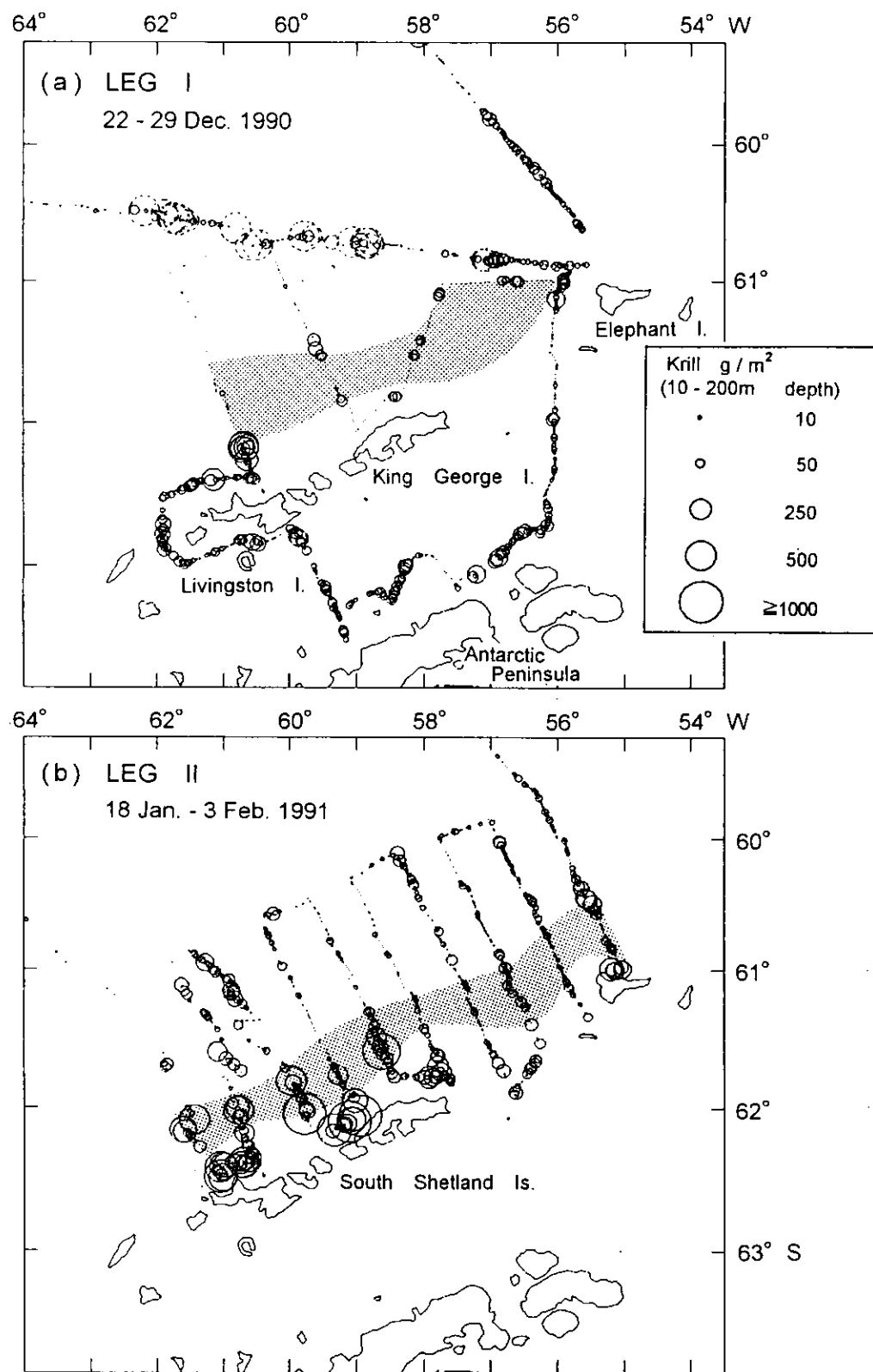


Fig. 1-8. Mean densities of krill per n.mile along the transect for each leg. Broken circles indicate krill densities along transit trackline to survey area. Frontal zone shaded.

らに沿岸域になると、特にキングジョージ島およびリビングストン島付近において、島棚外縁に沿って濃いオキアミ密度(>500 g/m²)が頻繁に出現した。

オキアミの分布密度・現存量の推定

次に LEG II の計量魚探データを用いて、オキアミ分布密度および現存量を海域別に推定した。なお、濃いオキアミ群が沿岸域の島棚外縁に沿って頻繁に出現したので、密度・現存量を推定する場合にのみ、沿岸域をさらに沿岸域 I (島棚外縁以外の沿岸域) と沿岸域 II (島棚外縁) の 2 つに区別した。島棚外縁は水深 150m~200m の約 3 マイル幅の沿岸沿いの海域と定義した。以上のように、調査海域を外洋、斜面フロント、沿岸 I、沿岸 II の 4 つに区分し、オキアミ平均密度をトランセクト法(Anon, 1986)に基づいて推定した。

その結果、オキアミ平均密度は沿岸 I で 131 g/m² と高く、外洋で 8 g/m² と低く、斜面フロントおよび沿岸 II でそれぞれ 36 g/m² および 27 g/m² と中間であった(図 1-9)。すなわち、非常に高密度の海域が島棚外縁に形成され、比較的高密度な海域が斜面フロント域に形成された。オキアミ現存量は調査海域全体で 152 万トン(変動係数が 14%)と推定され、その 77%が沿岸域と斜面域に集中した(表 1-1)。

海域によるオキアミ体長組成および成熟度の違い

LEG I では、オキアミの体長は斜面フロント域で大きく沿岸域やブランスフィールド海峡域で小さい傾向を示した(図 1-10)。すなわち斜面フロント域では大型個体(平均モードは 49.3 mm)が卓越し、中型個体(44.7 mm)もある程度分布した。一方、沿岸域やブランスフィールド海峡域では、ほとんどが中型個体(それぞれ 44.4 mm と 42.4 mm)であった。小型個体(23.4 mm)は沿岸域にのみ限られた。

斜面フロント域のオキアミは他の海域に比べ成熟度も高かった(図 1-11)。すなわち雌は、斜面フロント域では抱卵個体(ⅢD)が卓越していたのが、沿岸域では成熟途上の個体(ⅢA および ⅢBC)が卓越していた。雄も、斜面フロント域では成熟した精英を持った個体(ⅢB)がほとんどであった。海域別に集計すると、全個体に占める抱卵個体の割合は、斜面フロント域、沿岸域、海峡域で、それぞれ 49%、6%、6%となり、斜面フロント域できわめて高い値を示した。

LEG II になると、オキアミの体長および成熟度は、沿岸と外洋・斜面フロントで一層顕著に異なった(図 1-12)。すなわち、外洋域と斜面フロント域では大型個体(平均モードはそれぞれ 49.2 mm と 49.3 mm)のみが卓越したのに対し、沿岸域では中型個体(44.7 mm)のみが卓越した。体長組成の変化は明らかに斜面フロント域と沿岸域の境界線で起こって

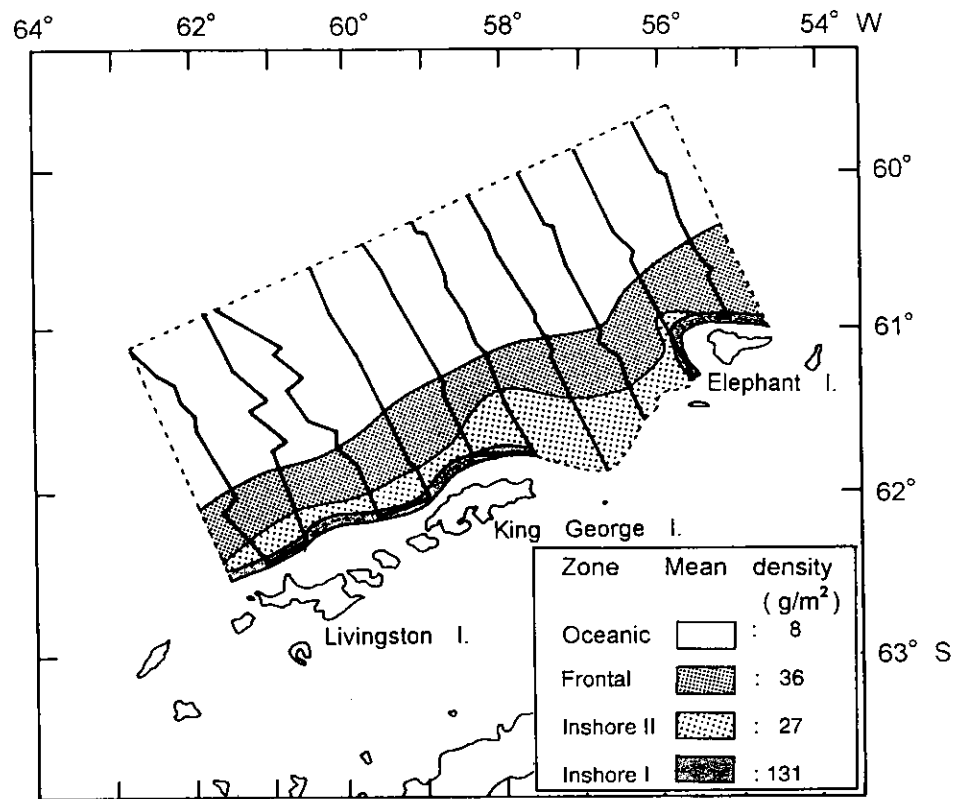


Fig. 1-9. Stratification of the survey area and transects for each zone during Leg II.

Table 1-1. Mean density and biomass of krill for each zone during the Leg II

Zone	Area (10 ³ km ²)	Mean density (gm ⁻²)	Biomass (10 ³ t)	CV (%)	n
Oceanic	44.0	8	352	22	10
Frontal	17.2	36	619	26	10
Inshore II	10.3	27	278	25	9
Inshore I	2.1	131	275	33	5
Total	73.6		1524	14	34

CV : coefficient of variation,

n : number of transects

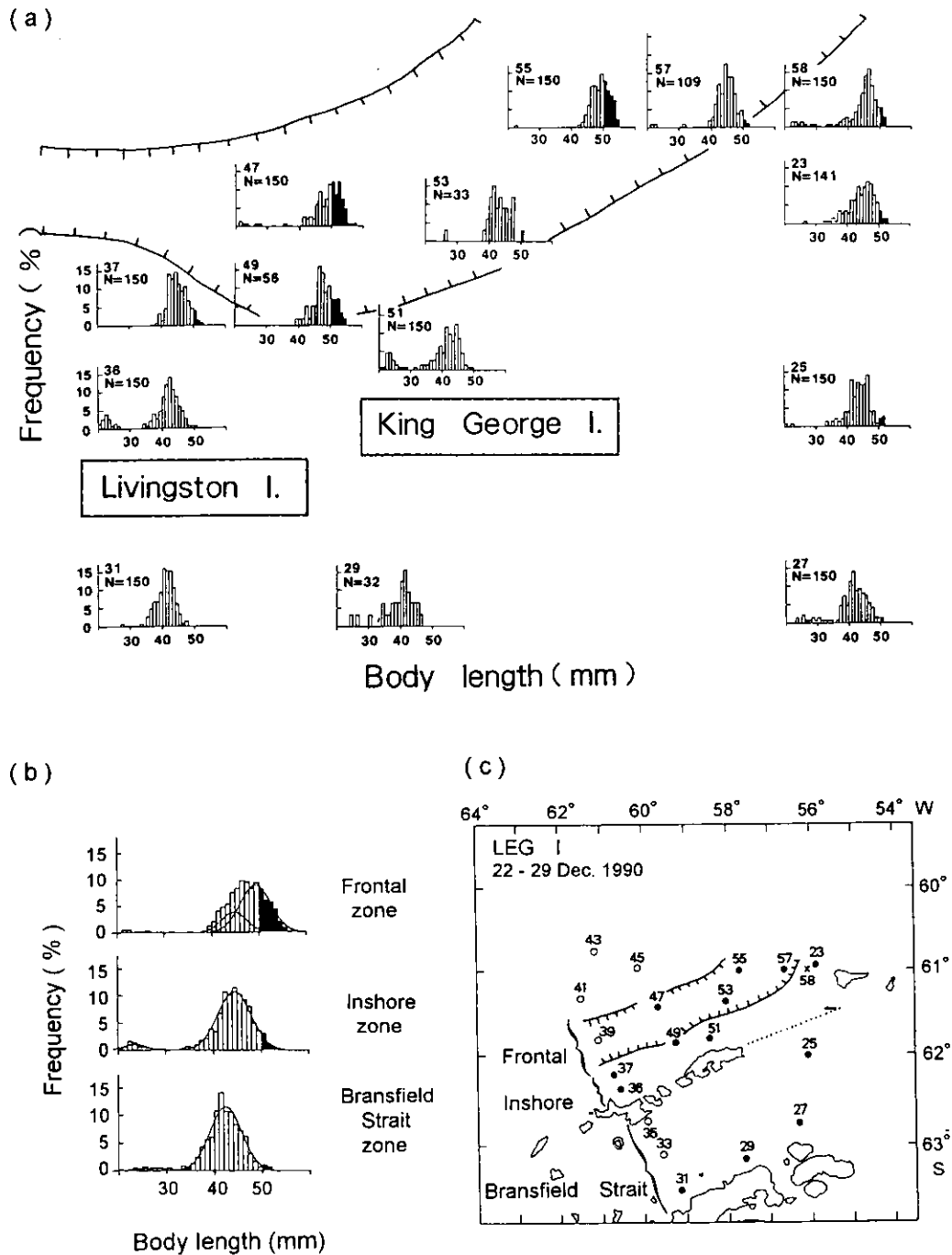


Fig. 1-10. Krill length compositions during Leg I by station (a) and zone (b). Station locations given in (c). Solid bars indicate krill larger than 50 mm. \equiv indicates boundary of frontal zone. \circ and \times in (c) indicate very small catches (≤ 10) and an aimed tow, respectively.

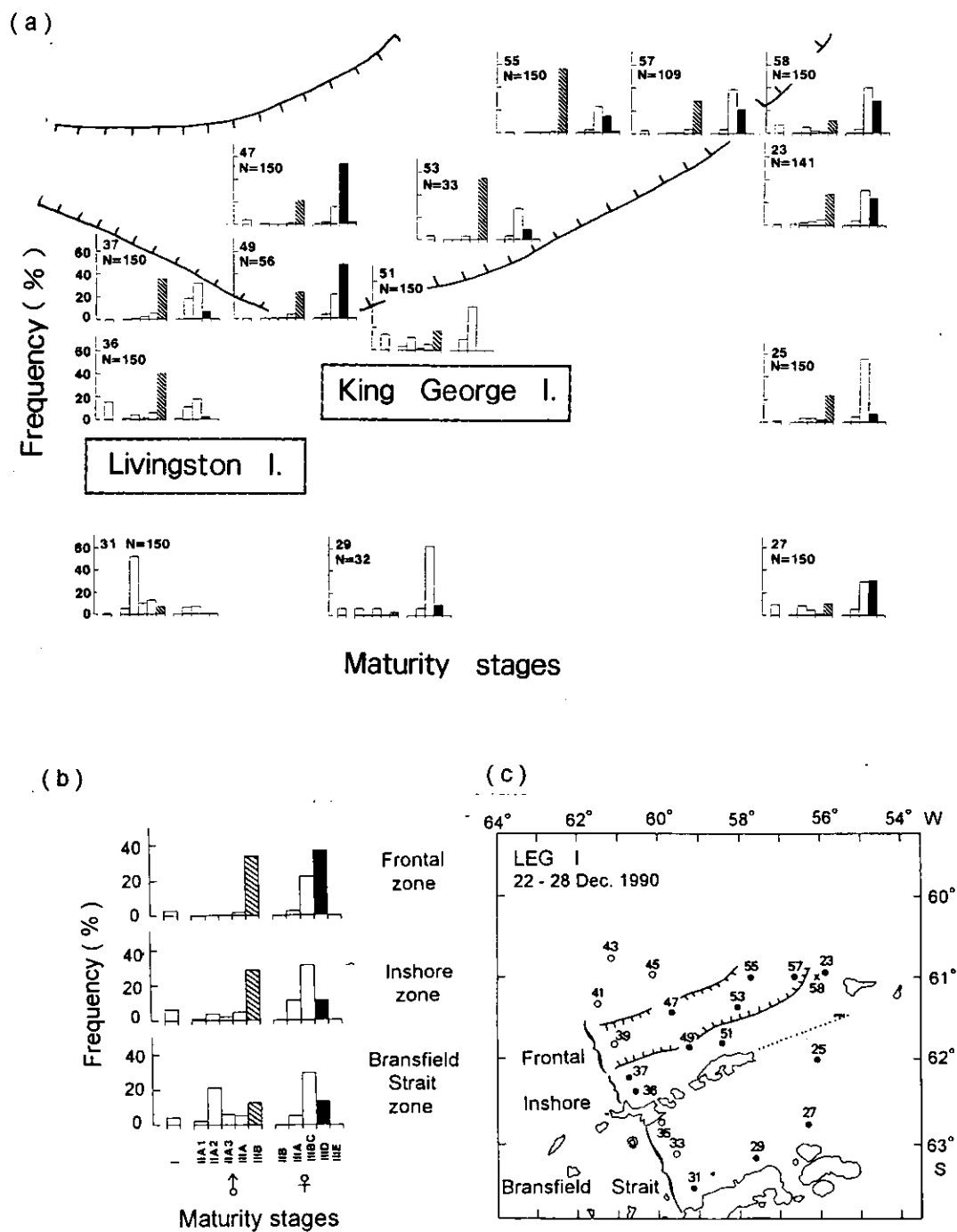


Fig. 1-11. Krill maturity stage composition during Leg I by station (a) and zone (b). Shaded and solid bars indicate mature males and gravid females, respectively. Station localities given in (c).

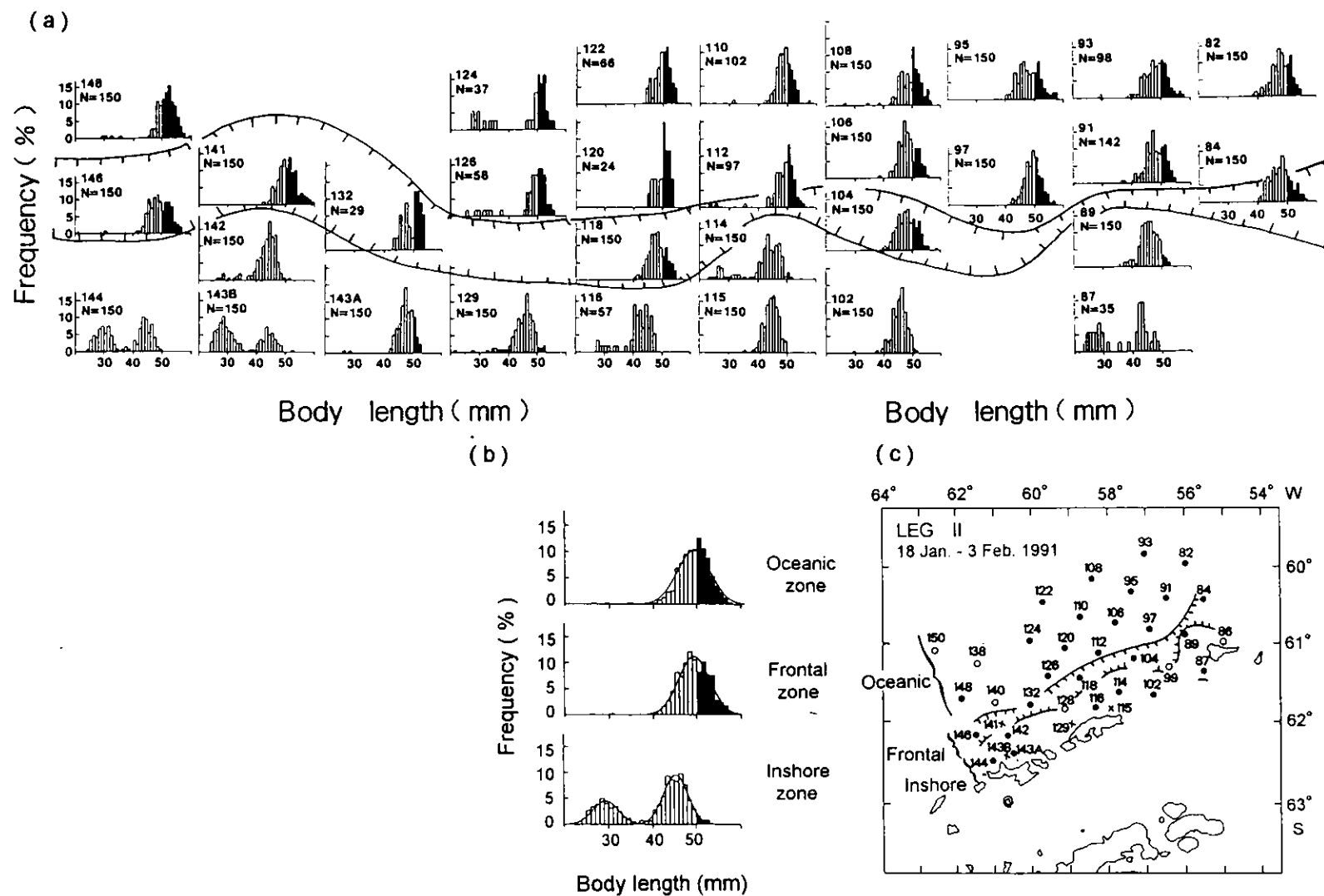


Fig. 1-12. Krill length composition during Leg II by station (a) and zone (b). Station localities given in (c). See legend to Fig. 1-10.

おり、フロント構造が体長による棲み分けに重要なことを示唆した。小型個体(29.3 mm)は沿岸域にのみみられた。

また、外洋域と斜面フロント域の個体は繁殖個体のみで占められていた(図 1-13)。すなわち、雌はほとんどが抱卵個体(ⅢD)で、雄もすべてが成熟した精英を持った個体(ⅢB)であった。それに対して、沿岸域では、抱卵個体がほとんどみられず、雄も未成熟個体(ⅡA1-ⅡA3)の割合が高かった。未成体(Ⅰ)も沿岸域のみに限られていた。海域別に集計すると、全個体に占める抱卵個体の割合は、外洋域、斜面フロント域、沿岸域で、それぞれ 43%、64%、3%となり、斜面フロント域で非常に高い値を示した。

LEG II における抱卵雌の分布密度を海域別に計算すると、斜面フロント域で非常に高く(23 g/m^2)、外洋域では低く(3 g/m^2)、沿岸域にはほとんど分布しなかった(表 1-2)。調査海域全体の抱卵個体の現存量は 546,000 トンと見積もられ、その 73%が斜面フロント域に集中し、この海域がオキアミにとって重要な産卵場になっていることが明らかになった。

考察

オキアミの分布密度や体長・成熟度は、これまで沖合域(外洋域および斜面域)と沿岸域で異なると言われてきたが(Siegel, 1988; Hewitt and Demer, 1993)、より正確には外洋、斜面フロント、沿岸域で異なっていることが明らかになった。特に盛夏(LEGII)になると、成熟段階の低い中・小型個体が沿岸域に集中し、成熟段階の高い大型個体は斜面フロント域に集中することがわかった。そこで、これらの分布域の形成要因について考察する。

流動パターン

漂流ブイの調査結果に基づいて、表層の流動を模式的に示したのが図 1-5e である。サウスシェトランド諸島の北側海域をみると、外洋域では北東向きの強い流れがあるのに対し、沿岸域では逆向きの緩慢な流れ(逆流)が島棚外縁に沿って存在した。これら互いに逆向きの流れにはさまれて、斜面フロント域にはシアーが生じていた。外洋を流れる海流と逆向きの流れ(逆流)が沿岸に生じる現象は、対馬や佐渡が島(Uda and Ishino, 1958) やジャワ島(Mizuno, 1998)などでも観察されている。本諸島海の特徴は、本諸島南側(すなわちブランスフィールド海峡側)から北側への海流の回り込みによって、沿岸域の流れ(逆流)が生じている点である。諸島南側から北側への海流の回り込みは、ブイ②により 2 回、ブイ③により 1 回の計 3 回観察されたことから、一般的な現象であろうと考えられる。

沿岸および斜面フロント域に形成されたオキアミの高密度域は、それぞれ緩慢な反流域

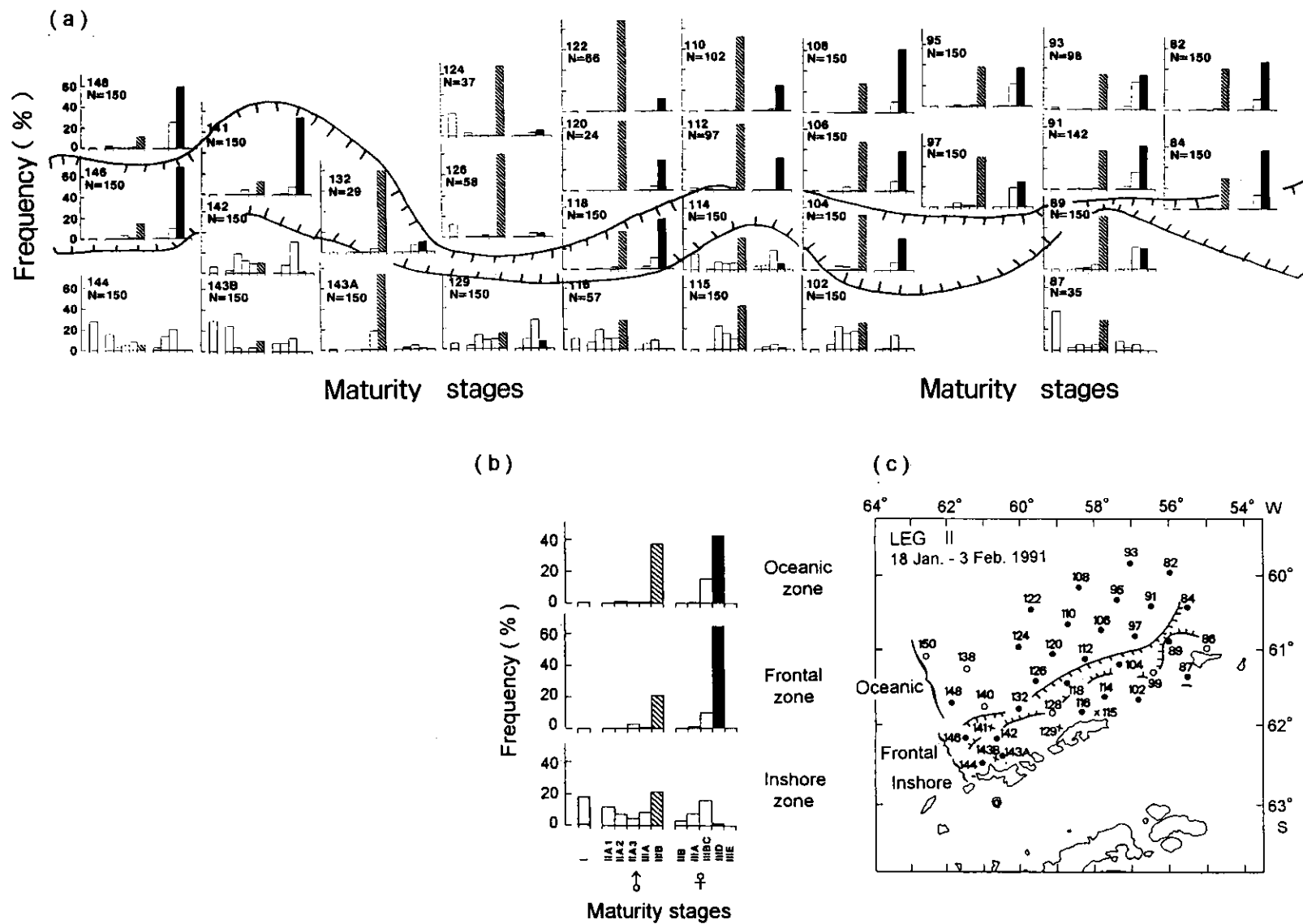


Fig. 1-13. Krill maturity stage compositions during Leg II by station (a) and zone (b). Station localities given in (c). See legend to Fig. 1-11.

Table 1-2. Mean density and biomass of gravid krill for each zone during the Leg II

Zone	% of gravid krill in the population	Mean density (gm ⁻²)	Biomass (10 ³ t)
Oceanic	43	3	132
Frontal	64	23	396
Inshore II	4	1	10
Inshore I	3	4	8
Total	36		546

およびシアー流域に対応しており、物理的な滞留・集積が高密度域形成に関与していることが示唆される。オーストラリアのグレイトバリアリーフでも、島嶼周辺に生じた渦流域に動物プランクトンの高密度域が形成されている(Hammer and Hauri, 1977; 1981; Alldredge and Hammer, 1980)。特に斜面フロント域に投入したプイが最終的には沿岸域の島棚外縁域に取り込まれたことから、斜面フロントから沿岸域に浮遊物が集積・滞留する物理学的条件が存在することが分かる。このことが、遊泳力の弱い中・小型個体の沿岸域に集まるメカニズムの1つとして重要と考えられる。

餌環境

オキアミの餌環境は、初夏から盛夏にかけて大きく変化した。すなわち、初夏には鞭毛藻類が斜面フロント域に多く分布していたのが、盛夏になると珪藻類が斜面フロント域と沿岸域に多く分布するようになった。Lipski(1985)やKopczyńska and Ligowski(1985)も、本諸島海域の斜面域と沿岸域で盛夏から晩夏にかけて珪藻類の現存量が多かったと報告している。

オキアミ高密度域は珪藻類の多い海域に形成される傾向を示した。しかも LEG II において採集されたオキアミの消化管内容物からは、現場で優先していた *Nitzschia* と *Thalassiosira* の2属の珪藻類が卓越して見い出されている(Nishino and Kawamura, 1996)。González(1992)もスコシア海において、オキアミ糞粒の高密度域は珪藻類の豊富な海域に形成され、鞭毛藻類の豊富な海域には形成されなかったと報告している。またオキアミの糞粒組成を調べ、*Nitzschia* と *Thalassiosira* が卓越していたと報告している。以上のことは、珪藻類の現存量がオキアミ高密度域形成に密接に関係していることを示唆する。

南極海では珪藻類のブルーミングは、海氷が融けて水柱がいち早くに安定する外洋域で始まると考えられている (e.g. Smith and Nelson, 1986; Fryxell and Kendrick, 1988; Lancelot et al., 1993; Kang and Fryxell, 1993)。よって遊泳力のあるオキアミの成体は、活発に摂餌し成熟するために、珪藻類の密度勾配に沿って餌を求める結果、外洋域へ移動すると考えられる(Sprong and Schalk, 1992)。その後、珪藻類のブルーミングは海氷の後退とともに南下し、盛夏には斜面フロントや沿岸域で発生し、オキアミにとって好適な摂餌環境を提供するのであろう。

産卵環境

斜面域は、発生初期のオキアミ幼生が多く出現する海域であることから、オキアミにとって好適な産卵場と言われている (Marr, 1962; Witek et al., 1980; Deacon, 1984;

Samyshev, 1984)。今回、オキアミ産卵群の分布が斜面域のフロント構造と密接に結びついていることが明らかになった。Sugimoto (1977) および Kanda et al. (1982) は、オキアミ産卵群の南下移動を追跡し、この群が斜面フロントで分散して層状群に変化したことを報告している。このオキアミ群の変化も、フロント構造が産卵場の形成に重要であることを示唆している。

斜面フロント域が、オキアミの産卵場として好適な理由としては次のようなことが考えられる。まず、オキアミの卵は沈降するので、産卵には深い海域（斜面フロント域や外洋域）のほうが浅い海域（沿岸域）よりも適していると考えられる。浅海域で産み出された卵は海底に着底し、底生生物の高い食害を受けるからである。事実、南極海の沿岸性種のオキアミ (*E. crystallorophias*) は浮遊卵を産む (Harrington and Thomas, 1987)。次に、斜面フロント域と外洋域を比較すると、生産力の高い前者の海域が後者よりも産卵に適していると考えられる。生産力の高い斜面フロント域では、雌個体の栄養状態もよく、脂肪分に富んだ卵が産み出され、このような卵は発生に伴う鉛直移動中の生残率も高いと予想されるからである (Ross and Quetin, 1989)。さらに、初期幼生が再び表層にたどり着いた時、斜面フロント域では引き続き餌が豊富なため、その後の幼生の生残にも好都合であろう (Ross and Quetin, 1989)。

E. superba の産卵期は 12 月以降で、他のオキアミ類 (*E. frigida* は 10 月, *E. triacantha* は 9 月, *E. crystallorophias* は 11 月および *Thysanoessa macrura* は 9 月以降) に比べ、最も遅い (Siegel, 1987)。この一因として、食性の違いが考えられ、すなわち、雑食性の強い他種に比べ、本種は植食性が強く (e.g. Miller and Hampton, 1989; Nishino and Kawamura, 1996)、植物プランクトンのブルームを利用した後に産卵が可能となる (Nicol et al., 1995)。オキアミの産卵期は年変化が大きい (12 月～3 月)、これは植物プランクトンのブルーム時期の年変化によると考えられる。産卵期の早い方が幼生の生残率が高く、ポピュレーションへの加入により貢献する (Siegel and Loeb, 1995)。

海洋生物の産卵戦略として、遊泳力の弱い幼生が無事に成育場に運ばれるように、定常的な流動に適応する必要がある (Parish et al., 1981)。本諸島域では、これまで斜面域で産まれた幼生がいかにして成育場 (本諸島北側の沿岸域やブランスフィールド海峡) へ運ばれるのかが疑問とされてきた (Trathan et al., 1993)。本研究において、斜面フロント域の表層流により幼生が成育場に運ばれる経路が明らかになった。すなわち、リビングストン島 (図 1-5a のブイ 2 参照) あるいはエレファント島 (図 1-5b のブイ 3) のすぐ西側を經由してブランスフィールド海峡へ入り、その後沿岸域へ運ばれる経路である。実際に、斜面域に沿って分布する濃密なオキアミ幼生がこれら 2 つの経路沿い——ブランスフィールド海峡に至

る海域——に分布していることが幼生採集結果から観察されている(Siegel,1989)。

以上、オキアミ高密度域の形成は、流れの構造と餌環境との結びつきの産物であると考えられる。すなわち、海底地形（島嶼や島棚斜面）に起因した水平シアーおよび緩慢な流れがオキアミ群に集積しやすい場所を提供する。さらに、このような場所に餌が豊富に存在すれば、オキアミは能動的にもそこに集まり、結果的にオキアミ高密度域が形成される。

南極海の一次生産力を最大限に利用する動物プランクトンは、一次生産力が最大になる時期にフロント域や沿岸域で活発に再生産を行なう種であるといわれている(Huntley and Niiiler,1995)。南極半島海域では、オキアミが夏季一次生産の高い斜面フロント域や沿岸域において、滞留しやすい流れを利用することによって豊富な植物プランクトンを大いに利用していると言える。観察されるオキアミ高密度域の時期変化は、本種が海域の生産力を最大限に利用している反映なのであろう。

第2章 メソ-マイクロスケールのオキアミ・ハダカイワシの分布パターン

はじめに

前章では、オキアミ分布をメソスケールで調べ、その分布の決定要因について考察した。その結果、1月には物理的な滞留・集積作用があり一次生産も高い沿岸域や斜面フロント域に、オキアミ高密度域が形成されると考えられた。また、集積作用が最も大きい沿岸域には遊泳力の弱い中・小型個体が、産卵場に適した深度のあるフロント域には成熟した大型個体が集まると考えられた。以上のように、オキアミ分布と海洋環境を関連づけるには、メソスケールは非常に有効なスケールであった。

ところが、オキアミ分布の時空間変動をより詳しく把握し、オットセイやペンギンなどの高次捕食者の採餌域と関連づけるにはメソスケールでは大まか過ぎる。例えば、オキアミ高次捕食者の採餌旅行の空間規模は 10-100km に対応するので、オキアミ分布を数 10km の解像度で明らかにする必要がある。そこで本章では、オキアミ分布をメソからマイクロスケールで調べ、また本諸島海域の高次捕食者の餌生物として重要性が指摘されてきたハダカイワシ類についても(Jansen et al., 1998; Casaux et al., in press)、併せて調べた。

オキアミ分布をマイクロスケールで調査した例は極めて少ない。1981年にエレファント島北側の沿岸域にオキアミ巨大パッチが出現した際に、同スケールで調査が行われているが(Macaulay et al., 1984)、同スケールでのオキアミの一般的な分布についての知見は乏しい。

ハダカイワシ類の分布については、メソ、マイクロいずれのスケールについても知見が不十分である。本諸島域では、底曳トロール調査より *Gymnoscopelus nicholsi* が昼間は 400-800m の海底付近に分布すること(Takahashi, 1983)、またオキアミ漁業の混獲物調査より *Electrona antarctica* や *E. carlsbergi* が夜間は外洋域の表層に頻繁に出現すること(Iwami, 未発表)、などが知られている程度である。

なお、本章で述べるオキアミおよびハダカイワシ類分布のメソ-マイクロスケール調査は、次章で述べるシール島で繁殖中のナンキョクオットセイおよびアゴヒゲペンギンを対象とした採餌生態調査の一環として行われた。

材料と方法

調査海域および期間

シール島は、エレファント島の北方約 10km に位置する小さな島である(図 2-1)。採餌生態調査では、発信器などを装着した高次捕食者を調査船で追跡しつつ、オキアミやハダカイワシ類の分布および海洋環境を連続的に記録することにより、捕食者の採餌行動とそれを取り巻く採餌環境とを同時に調べた。本章では、このうち餌生物分布データについて解析した。採餌生態調査は、予備調査を 1991 年 1 月 1~8 日に実施し、本調査については時期変化をみるために 1994 年 12 月 17~26 日(LEG I)と 1995 年 1 月 19~29 日(LEG II)の 2 回実施した。なお予備調査を実施した頃は、捕食者がハダカイワシを採餌することが明らかにされておらず、餌としてはオキアミのみを調べた。よって、本章では主に 1994/95 年の調査結果について述べ、1990/91 年の調査についてはそれを補完する程度に述べる。

1994/95 年は、捕食者の追跡調査以外に、各 LEG とも海洋環境と餌分布を把握するための定線航走調査(Line-transect survey)を初日と終了日に行った。この調査は、シール島北側の沿岸から斜面域にかけての海域で行い、1 回目(T1; 12 月 17 日)は、15 マイルの南北定線を 2 マイル間隔で 10 本設定した(図 2-2)。しかし、2 回目(T2; 12 月 26 日)、3 回目(T3; 1 月 19 日)および 4 回目(T4; 1 月 29 日)は、捕食者の採餌範囲にあわせて、調査海域をやや西へずらし、15 マイルの南北定線を 4 マイル間隔で 6 本設定した(図 2-2)。

各 LEG の直前には、 60° ~ 61° S の 55° W 線上でも海洋観測、オキアミ採集調査および計量魚探調査を行ったので、これらのデータも本研究に用いた。

なお 1990/91 年は、予備調査であったので、捕食者の追跡調査のみを行い、定線航走調査については行わなかった。

海洋観測

1994/95 年は、定線航走調査、捕食者追跡および 55° W 線調査中に表面海水連続モニタリングシステム(EPCS: Electronic zooplankton Counting and Sizing system 本地郷製)を用いて水温、塩分、クロロフィル *a* を連続観測した。データは 1 分間毎に記録するように設定した。試水の取込口は右舷喫水線下 5m であった。各センサー類の型式は、水温センサー(HM-1.5)、電気伝導度センサー(HAC)およびフィールド蛍光光度計(ターナーデザイン製、10-1000R)であった。また、EPCS データのキャリブレーションは、 55° W 線上

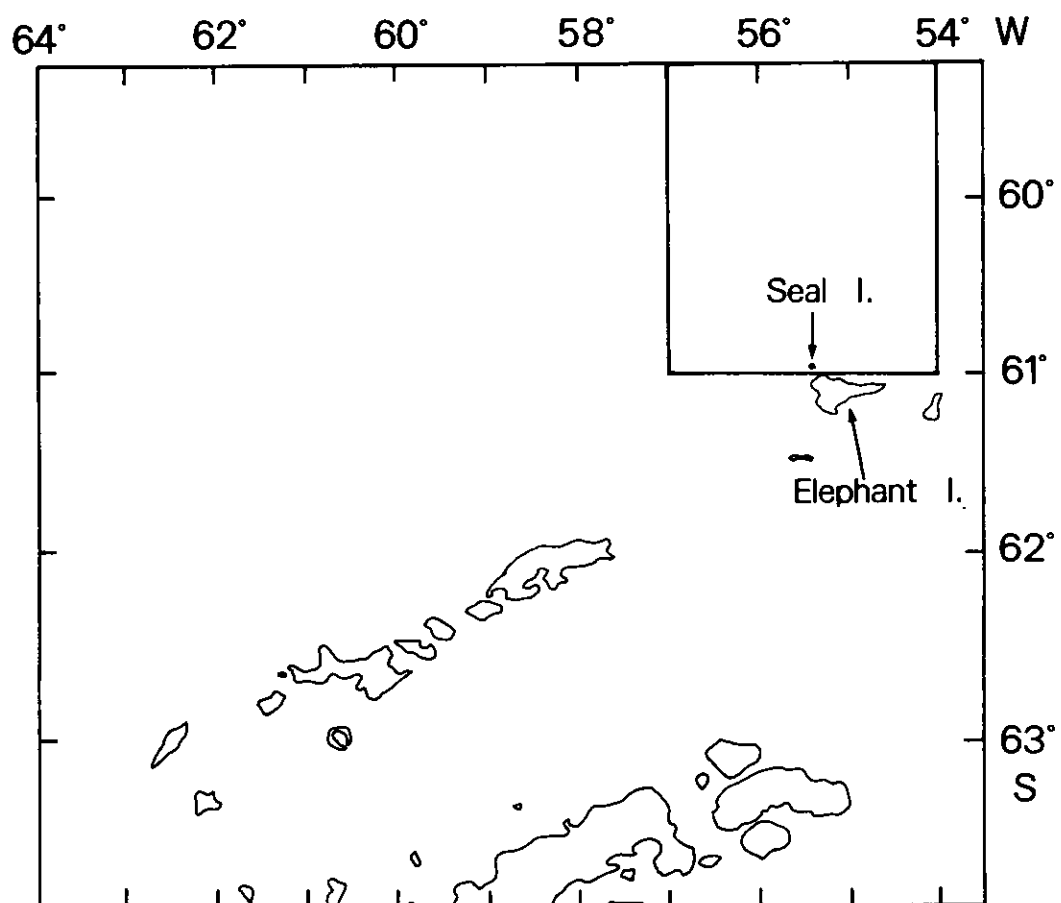


Fig. 2-1. Location of Seal Island and survey area.

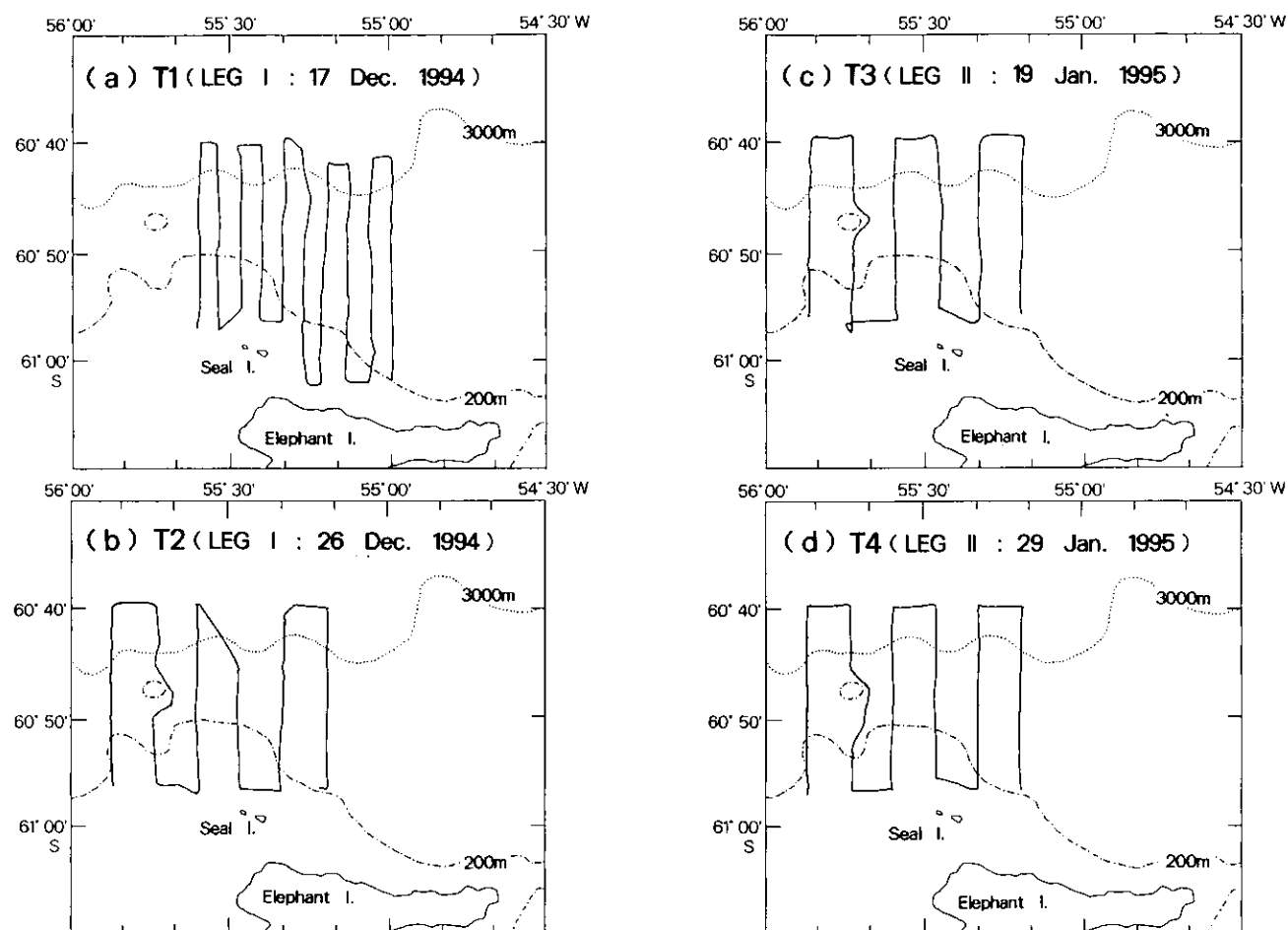


Fig. 2-2. Line-transects of acoustic surveys conducted at the beginning and end of each leg in 1994/95.

で実施した 5m 深での海洋観測値を用いて LEG 別に行った。なお、キャリブレーションに用いた海洋観測の水温と塩分の値は、LEGI では ICTD(BP-702, Folmouth Scientific 製)を、LEGII では CTD オクトパス(EG&G Mark IIIb, Neil Brown Instrument Systems 製)を用いて測定した。またクロロフィル *a* 濃度は、前章とほぼ同様の方法によって測定した。

キャリブレーションの結果、水温(T)、塩分(S)およびクロロフィル *a* 濃度(CHL)の補正式を以下のように決定した。

LEGI

$$\begin{aligned} T_{CTD} &= 0.9214 \times T_{EPCS} - 0.5525 & (r^2 &= 0.6738; n=5) \\ S_{CTD} &= 0.9576 \times S_{EPCS} + 1.3606 & (r^2 &= 0.9969; n=5) \\ CHL_{CTD} &= 2.0818 \times CHL_{EPCS} - 1.8402 & (r^2 &= 0.6515; n=5) \end{aligned}$$

LEGII

$$\begin{aligned} T_{CTD} &= 0.9419 \times T_{EPCS} - 0.667 & (r^2 &= 0.9959; n=5) \\ S_{CTD} &= 0.976 \times S_{EPCS} + 0.5786 & (r^2 &= 0.9939; n=5) \\ CHL_{CTD} &= 0.7442 \times CHL_{EPCS} - 0.3203 & (r^2 &= 0.5968; n=5) \end{aligned}$$

さらに、捕食者追跡中あるいは定線航走調査中に XBT による水温測定も行った。XBT デジタルコンバーター(eXpendable Bathy Thermograph, MK-30, 鶴見精機製)および測定深度 460m 用のプローブを用いた。測定地点は LEGI が 11 点、LEGII が 6 点であった(図 2-3)。

オキアミおよびハダカイワシ類の分布

計量魚探によるオキアミとハダカイワシ分布の区別

高周波と低周波の周波数特性を利用することにより、動物プランクトンと魚類を分離し、それぞれの生物密度を算出することができる。三陸・常磐沿岸域ではツノナシオキアミ(*E. pacifica*)とスケトウダラ(*Theragra chalcogramma*)の資源量が同手法により推定されている(Miyashita, 1997)。本諸島域でも、“ハダカイワシ類は低周波に強く反応する”という、周波数特性を利用したオキアミとハダカイワシ類の区別の可能性が示唆されている(Ichii et al., 1997; Hewitt and Demer, in press)。すなわち、昼間の外洋域や斜面域では、50kHz および 120kHz での反応の強さが同程度の魚群エコーが表層に、50kHz での反応強度が 120kHz より強い魚群エコーが中層(150m 以深)に出現する(図 2-4)。中層トロールで魚種確認を行ったところ、表層の魚群エコーはオキアミで、中層のそれはハダカイワシ類であった。さらに 50kHz に強く反応する魚群エコーは、その一部が夜間に表層まで浮上し、典型的なハダカイワシ類の日周鉛直移動パターンを示した。しかも、この魚群エコーは沿

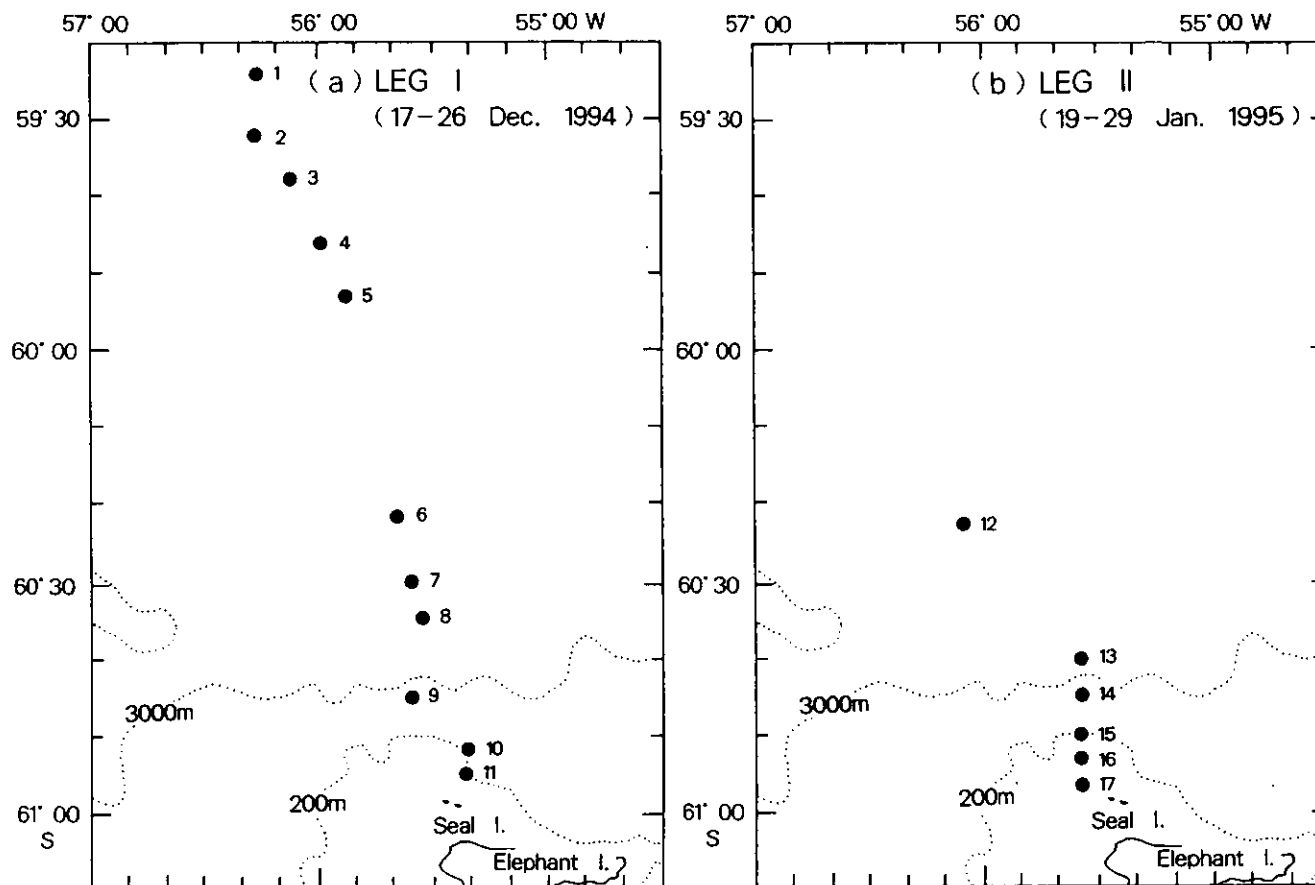


Fig. 2-3. XBT stations for each leg in 1994/95.

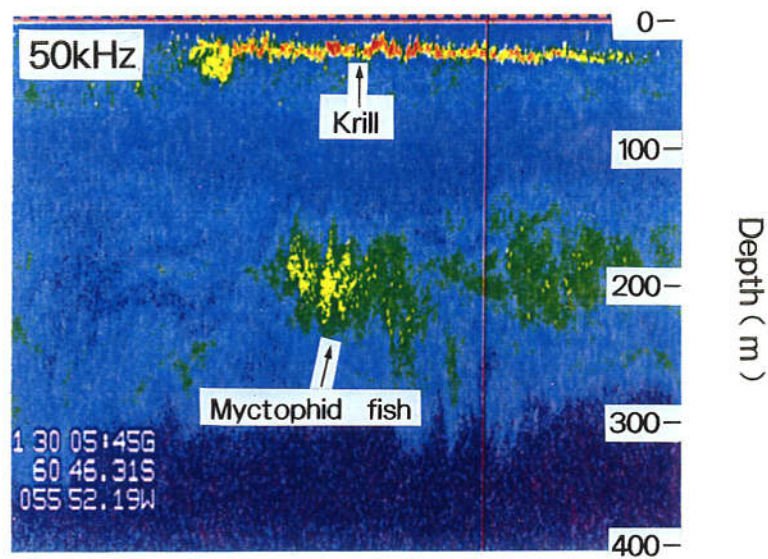
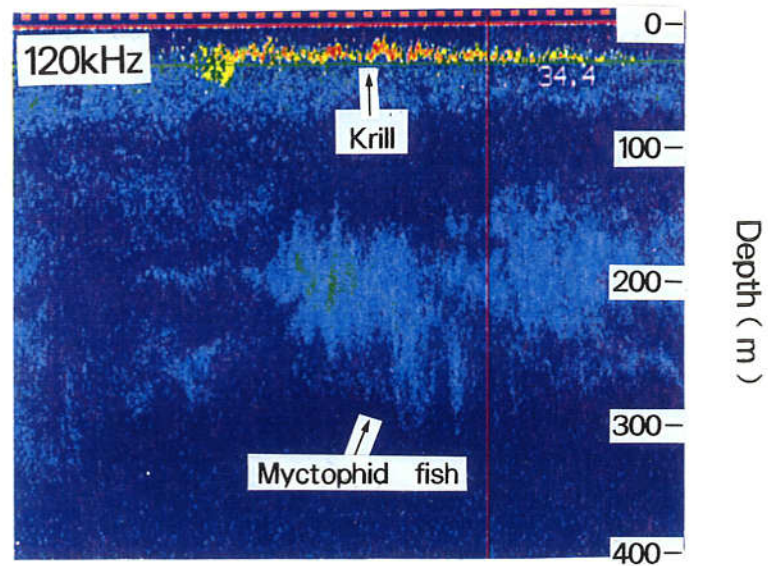


Fig. 2-4. Color echo charts showing krill and myctophid fish aggregations in 120 kHz and 50 kHz. Myctophid fish show up better in 50 kHz than in 120 kHz. Red notches along uppermost of each picture were marked at intervals of approximately 300m.

岸域には出現せず、ハダカイワシ類の水平分布の特徴も示した。以上の周波数特性(120kHz はオキアミに強く反応し、50kHz はオキアミとハダカイワシの両方に強く反応する)を利用して、表層(150m 以浅)の 120kHz 魚群エコーをオキアミ群、中層(150m 以深)の 50kHz 魚群エコーをハダカイワシ群とみなして両者の区別を行った。

計量魚探システム

1994/95 年は定線航走調査、捕食者追跡調査および 55° W 線調査中に、計量魚探を用いて餌分布密度を連続測定した。計量魚探システムは FQ-72(古野電気株)を用いた。エコー積分パラメータの設定は、以下のようにした。周波数：50kHz および 120kHz、記録範囲：10-400m、積分周期：0.2 マイル、パルス幅：1.2msec、アッテネータ：20dB、吸収減衰係数：13.5dB/km(50kHz の場合)、25.7dB/km(120kHz の場合)、積分層：10-150m は 10m 毎、150-400m は 50m 毎。積分開始水深は海況により、10~20m の間で変化させた。なお、最近のオキアミ調査では周波数 120kHz が主流となっているので、本章でも 120kHz のデータを用いた。

計量魚探システムの較正は、キングジョージ島アドミラルティ湾において、較正用の標準球(タングステンカーバイト球、φ38.1mm)を使用して各 LEG それぞれ 1 回ずつ行った。餌分布密度の推定は第 1 章と同様の方法によった。なお、120kHz における体長(BL)とターゲットストレンクス(TS)の関係式には次式を用いた(SC-CAMLR,1991)。

$$TS = 34.85 \log BL - 127.45$$

また、ハダカイワシ類の TS については不明であるので、分布密度を SA あるいは SV で表示した。

1990/91 年は、周波数 200kHz の計量魚探でオキアミ分布のみを調べた。計量魚探システムは FQ-50(古野電気株)を用いた。(FQ-50 は 120kHz の周波数を持っておらず、よって 200kHz を用いた。)餌分布密度は捕食者の追跡中に測定した。エコー積分パラメータの設定は、以下のようにした。記録範囲：10-150m、積分周期：0.5 マイル、積分層：10-80m は 10m 毎、80-100m は 20m 毎、100-150m は 50m 毎。その他の設定、および餌分布密度の推定方法は前章と同様である。

ネット採集による餌生物調査

オキアミおよびハダカイワシ類の両方を採集した 1994/95 年調査についてのみ述べる。オキアミの採集は、55° W 線調査および捕食者の追跡中に行った。KYMT ネット(前章参照)を用いて、船速 2~3 kt でオキアミの分布深度を曳網した。曳網深度はネットレコーダー(古野電気株、MK-Ⅲ1400 m 用)により測定した。採集地点は LEG I が 11 点で、LEG II

が 11 点であった。採集物の処理は前章の場合に準じた。

ハダカイワシ類の採集は、捕食者追跡中に行った。スパイダー・トロール網(NST-60-K1、ニチモウ(株)；網口径 63.2 m、コードエンド内張の目合 13 mm)を使用した。コードエンド内張の目合はオキアミ漁業で用いられているもの(15 mm)とほぼ同じであった。曳網速度は 3~4 kt で、捕食者の潜水深度である 100 m 以浅を主に夜間曳網した。なお、魚群エコーの魚種確認を行う場合は、その分布深度を曳網した。曳網深度はネットレコーダー(古野電気(株)、MK-Ⅲ1400 m 用)によりモニターした。オッターボードは UVH 型(寸法 2.4 × 3.75 m、空中重量 1666.8 kg、水中重量 1450.0 kg)である。採集地点は、LEG I が 10 点で、LEG II が 5 点であった。採集物は、魚類、オキアミに選別し、それぞれの湿重量を測定した。ハダカイワシ類は種のレベルまで査定した。

結果

メソスケールでのオキアミ、ハダカイワシ類の分布を決定する要因

1994/95 年

海洋構造、植物プランクトン分布、オキアミおよびハダカイワシ類分布をメソスケールで概観するため、定線航走調査、捕食者追跡調査および 55° W 線調査中に測定した EPCS および計量魚探のデータを LEG 別に図示した。

塩分についてみると、LEG I (12 月) および LEG II (1 月) とともにシール島北側の斜面付近に顕著な塩分フロント(それぞれ 34.10~33.80 および 34.00~33.75 と定義)が形成されていた(図 2-5)。このフロントは、55° W 以東で北上することが、ほぼ同時期に行われた他の調査より報告されており(AMLR, 1995; Stein, 1995)、本研究でも同様の傾向がみられた。このように、55° W 線ではかなり外洋域でも、斜面フロントの特徴を持った複雑な構造をしていたので、水温、クロロフィル *a* 濃度やオキアミ密度などを海域別に集計して平均値を計算する際には解析から除いた。なお 12 月には、59° 50' S 以北の外洋域に 38.0 以上のやや高塩分の水塊が存在していた。

表面水温は、沿岸および外洋で、12 月にはそれぞれ 0.5° C および 1.7° C であったのが、1 月にはそれぞれ 1.2° C および 2.7° C へ上昇した(図 2-6)。1.7° C 以上の高温域は、12 月には 59° 50' S 以北の外洋域に限られたが、1 月になると斜面域まで南下した。その結果、1 月には沿岸域と斜面域の間に弱い水温フロントが形成された。

クロロフィル *a* 濃度は、12 月には斜面域の塩分フロントとその北側で高かった($\geq 2 \mu\text{g/l}$; 図 2-7)。また、塩分フロントの北上した 55° W 線上でも比較的高く($\geq 1.5 \mu\text{g/l}$)、特

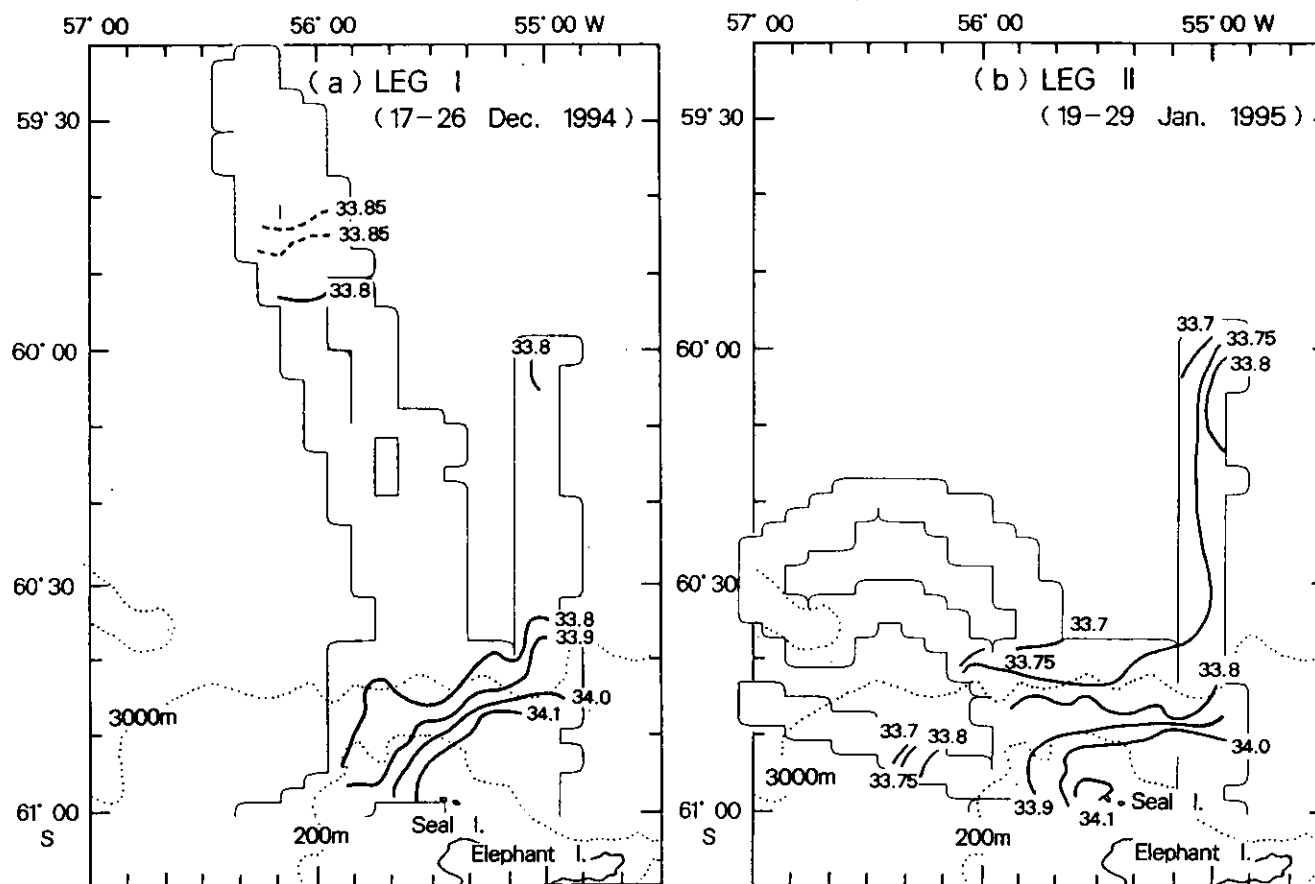


Fig. 2-5. Surface distribution of salinity during the tracking of predators, line-transect surveys and 55° W transect survey for each leg in 1994/95.

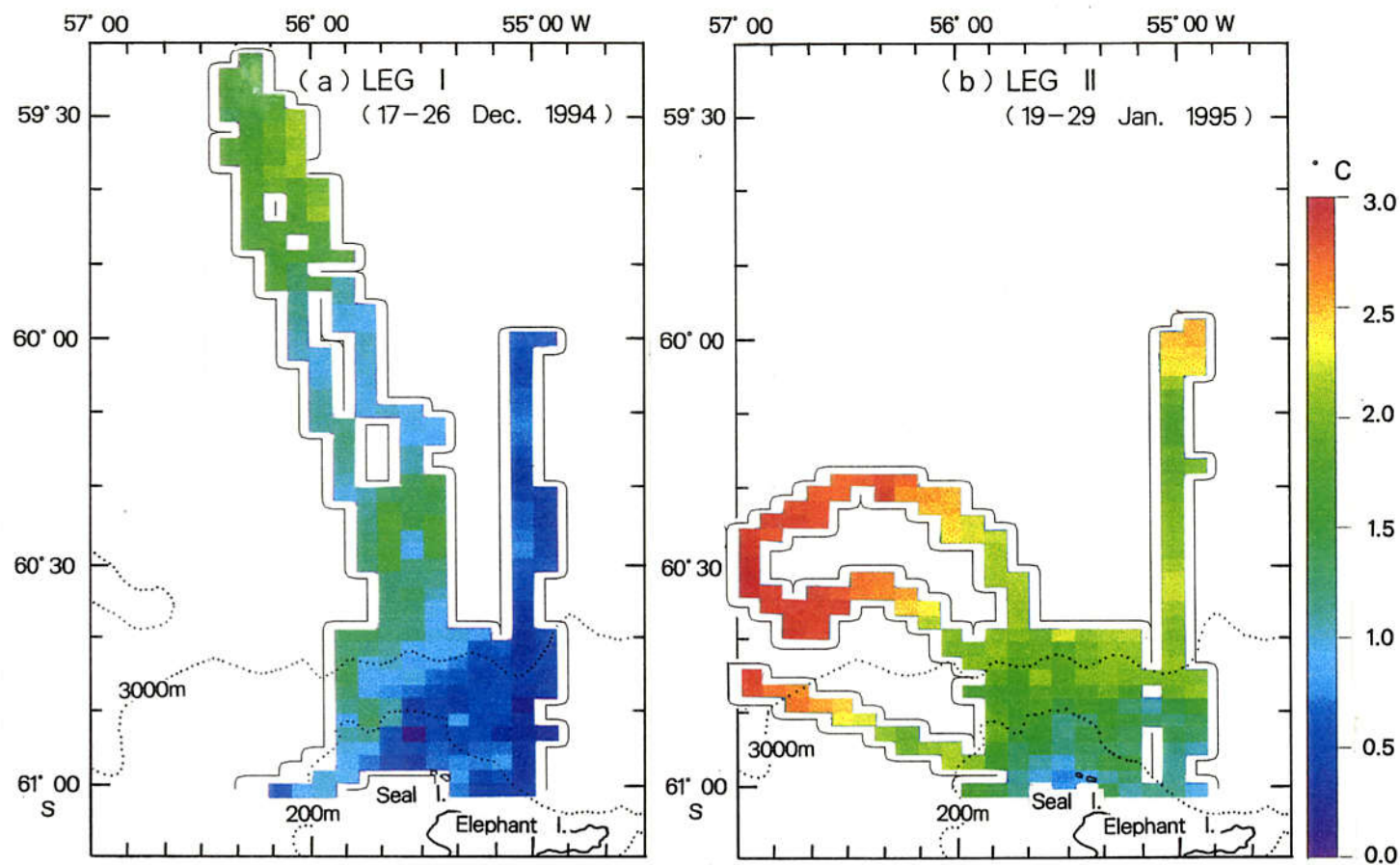


Fig. 2-6. Surface distribution of temperature during the tracking of predators, line-transect surveys and 55° W transect survey for each leg in 1994/95.

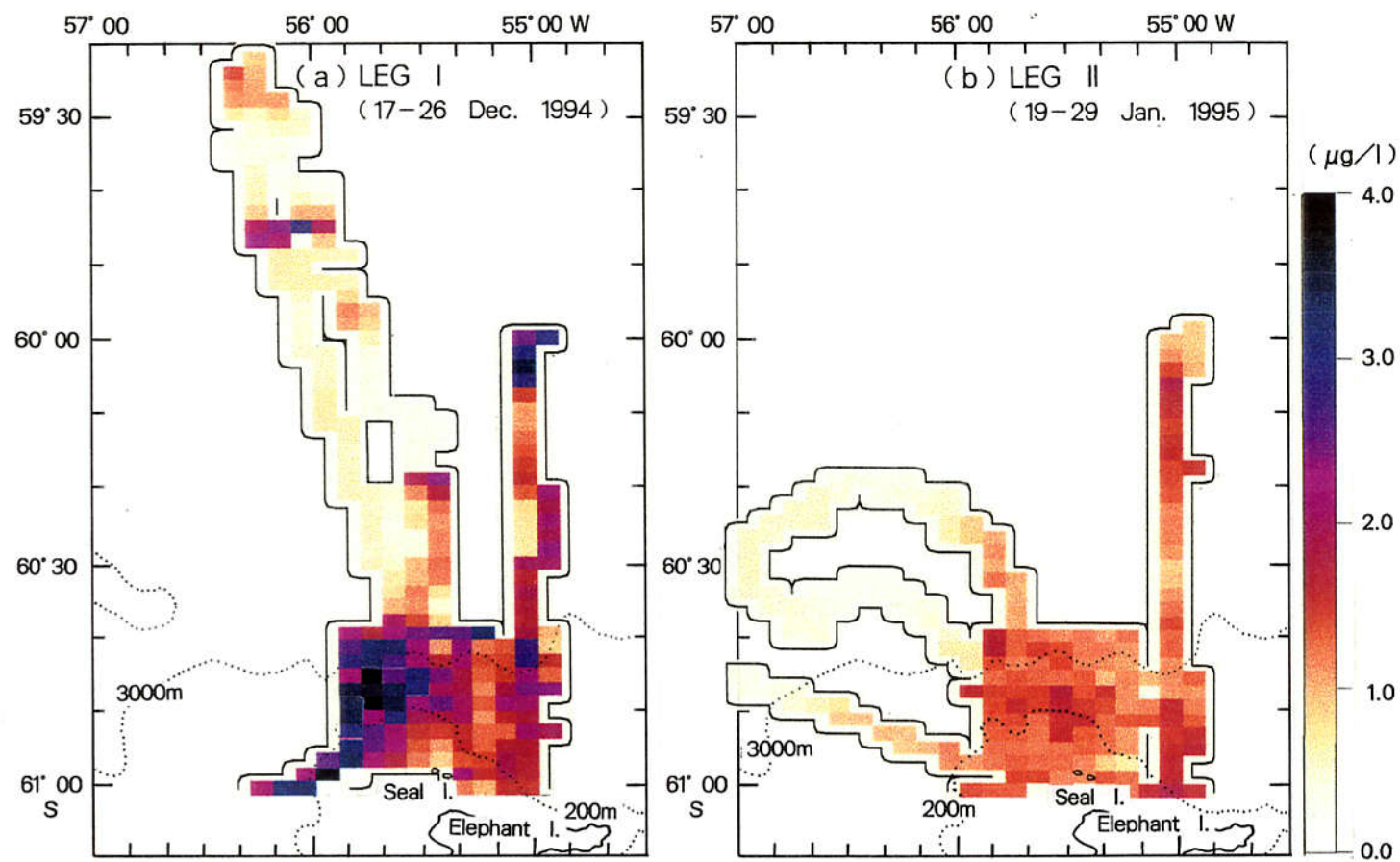


Fig. 2-7. Surface distribution of chlorophyll *a* concentration during the tracking of predators, line-transect surveys and 55° W transect survey for each leg in 1994/95.

に 60° 付近は約 3 $\mu\text{g/l}$ と非常に高かった。沿岸域も約 1.5 $\mu\text{g/l}$ と比較的高い傾向にあった。一方、外洋域では 1.0 $\mu\text{g/l}$ 以下と低い海域もあったが、海域によっては 2 $\mu\text{g/l}$ 以上の高濃度がみられ、例えば 60° 50' S 付近の塩分・水温の弱いフロント（以後外洋フロントと呼ぶ）では約 3.0 $\mu\text{g/l}$ と高かった。1 月になると、クロロフィル *a* 濃度は、斜面域、沿岸域および塩分フロントの北上した 55° W 線上で約 1.4 $\mu\text{g/l}$ とある程度高い値を示した。外洋域ではクロロフィル *a* 濃度が低く、特に 60° 24' S 以北あるいは 56° 00' W 以西の外洋域では 0.5 $\mu\text{g/l}$ 以下と非常に低くなった。同時期に行われた他の調査によっても外洋域全般に渡って、クロロフィル *a* 濃度が低かったことが報告されている(AMLR, 1995)。

オキアミは、12 月にはシール島周辺から沖合約 180km までの広い海域にわたって分布していた(図 2-8)。分布密度が、沿岸、斜面フロントおよび外洋域で、それぞれ平均 43、26 および 18 g/m^2 で、外洋域でも比較的高い値を示した。一方、1 月になると、オキアミの分布はシール島周辺から約 65km の斜面域までの海域に限られるようになり、沿岸、斜面フロントおよび外洋域で、それぞれ平均 61、20 および 8 g/m^2 となり、沿岸域で非常に高く、外洋域で低く、前章の LEG II と同様の傾向を示した。

オキアミの体長・成熟度についても、前章同様、斜面域の塩分フロント付近を境にして異なった。12 月においては、沿岸域および塩分フロントの沿岸寄りでは 50mm 以上の大型個体がほとんど出現せず(図 2-9a)、雌についても成熟前の個体(ⅢA, ⅢBC)が卓越した。それが、塩分フロント以北では、50mm 以上の個体が頻繁に出現し(図 2-9a)、成熟個体(♂ⅢB, ♀ⅢD)が卓越した。1 月においても、沿岸域では 50mm 以上の大型個体はほとんど出現しなかったのが、塩分フロント以北では 50mm 以上の個体が頻繁に出現し(図 2-9b)、しかも成熟個体のみで占められていた。

ハダカイワシ類は、12 月には外洋フロント(59° 50' S) 以北の海域で比較的高い密度(SA が約-55dB)を示した(図 2-10a)。それ以外の海域では密度が低すぎ、計量魚探で測定できなかった。ただし、斜面域の一部西側では、LEGI 終了日に実施した定線航走調査で低密度(約-57dB)であるが分布がみられた。同様の結果は夜間表層で行った中層トロール調査でも得られ、12 月には外洋フロント付近でハダカイワシの CPUE(曳網時間当り漁獲量)が比較的大きかったのが(>150 kg/h)、それ以南の海域では小さかった(<50 kg/h)(図 2-11a)。なお、夜間のハダカイワシの出現深度は 50-100m 層であった(表 2-1)。漁獲されたハダカイワシ類の組成をみると、外洋域では *Electrona carlsbergi* が独占しており、斜面域では *Gymnoscopelus nicholsi* が卓越し、次いで *E. antarctica* であった。1 月になると、ハダカイワシ類の高密域(\geq -51dB)が斜面域周辺に出現した(図 2-10b)。中層トロール調査でも斜面域では夜間表層のハダカイワシの CPUE が 12 月の 5 倍以上(>150 kg/h)になった(図

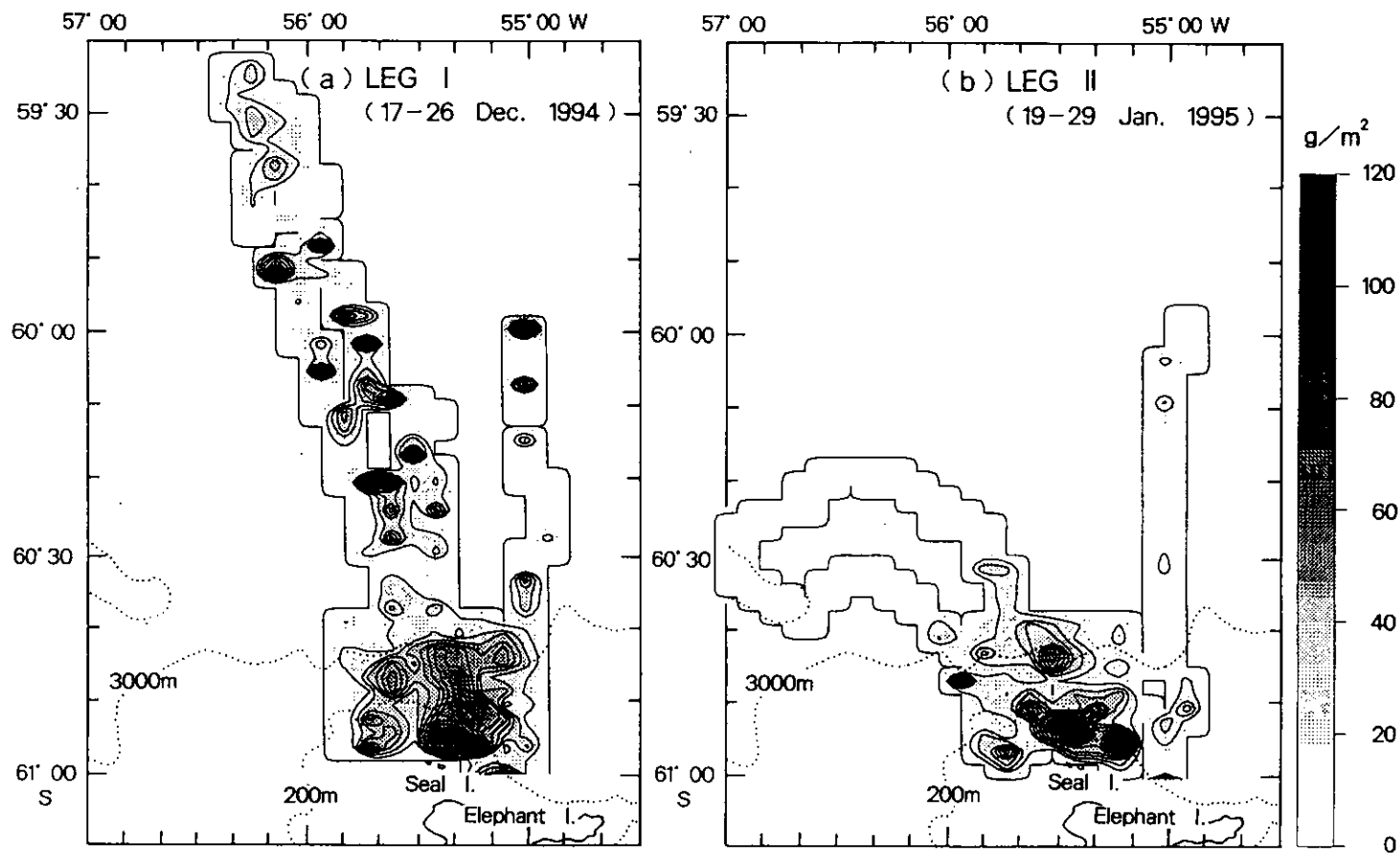


Fig. 2-8. Krill abundance during the tracking of predators, line-transect surveys and 55° W transect survey for each leg in 1994/95. Data based on acoustic record in the upper 150m depth at 120 kHz.

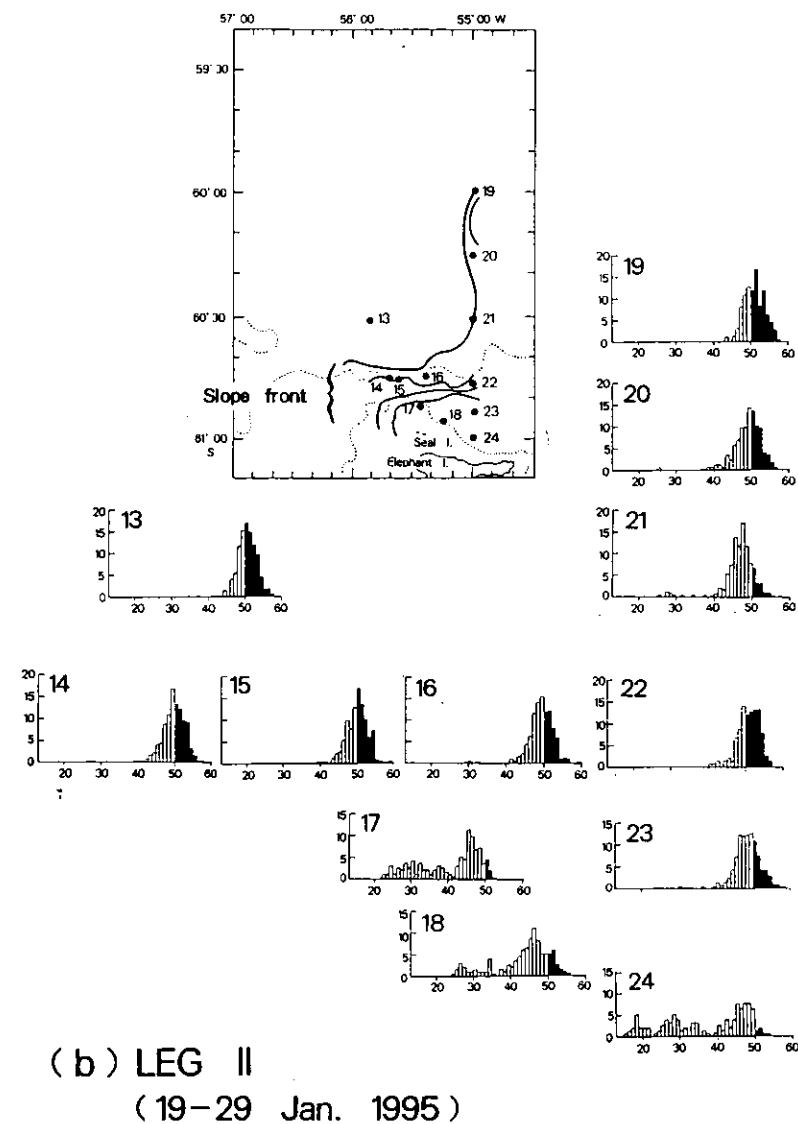
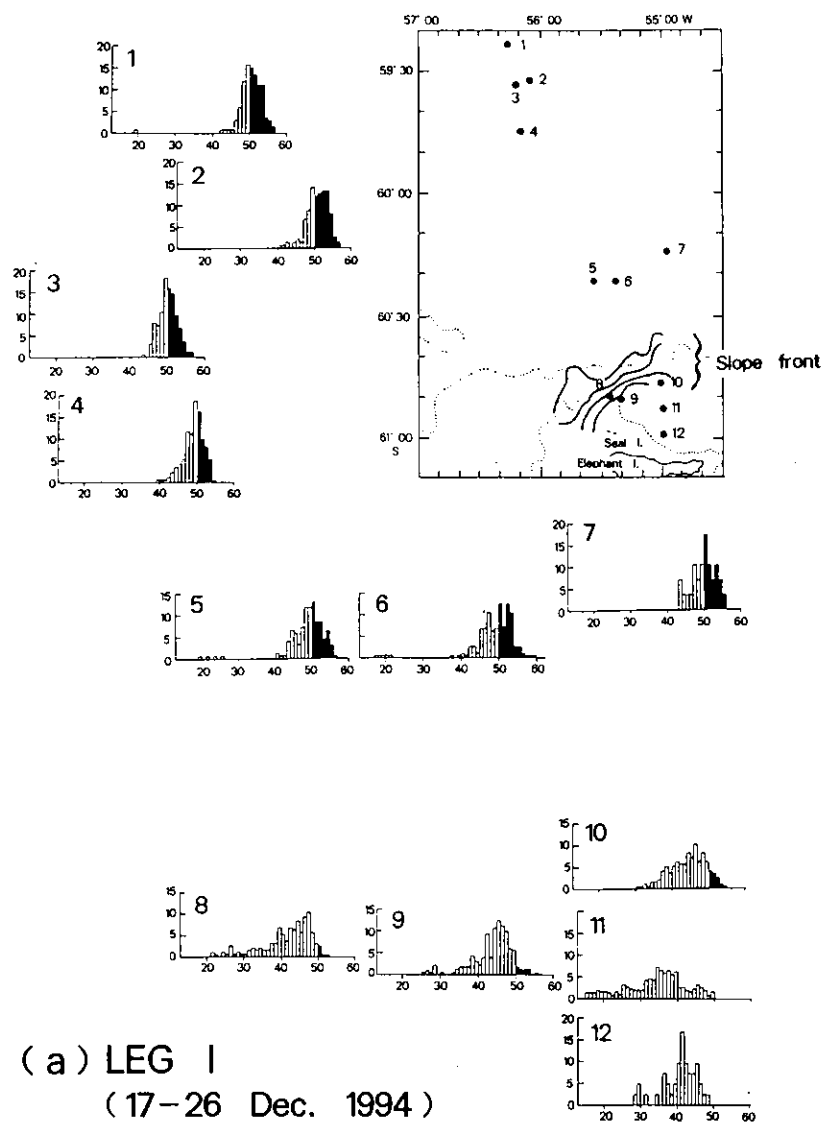


Fig. 2-9. Krill length compositions by sampling station for each leg in 1994/95. Solid bars indicate krill larger than 50 mm. Salinity contours in Fig.2-5 shown in relation to sampling stations.

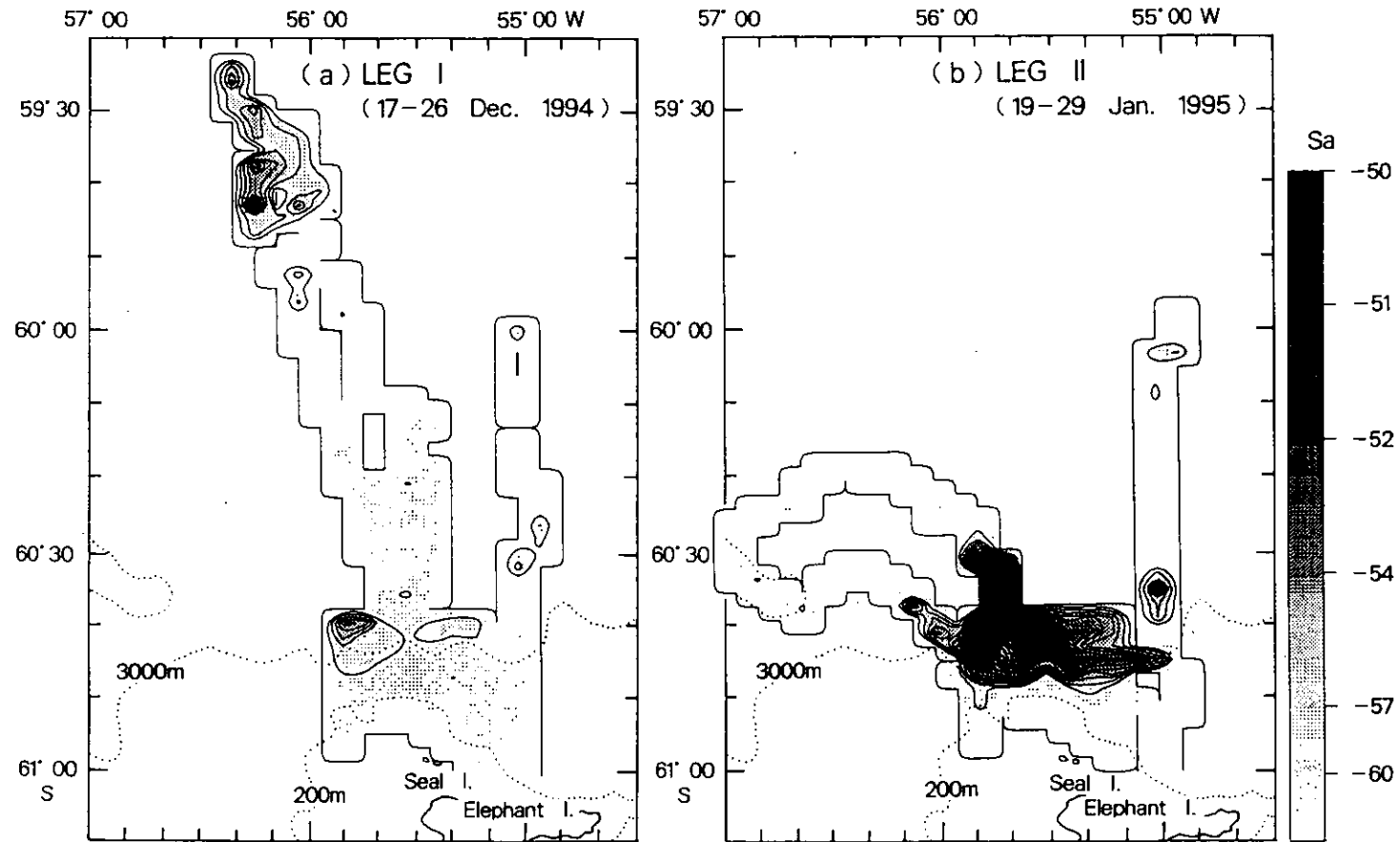


Fig. 2-10. Myctophid fish abundance during the tracking of predators, line-transect surveys and 55° W transect survey for each leg in 1994/95. Data based on acoustic record in 150-300m depth range at 50 kHz.

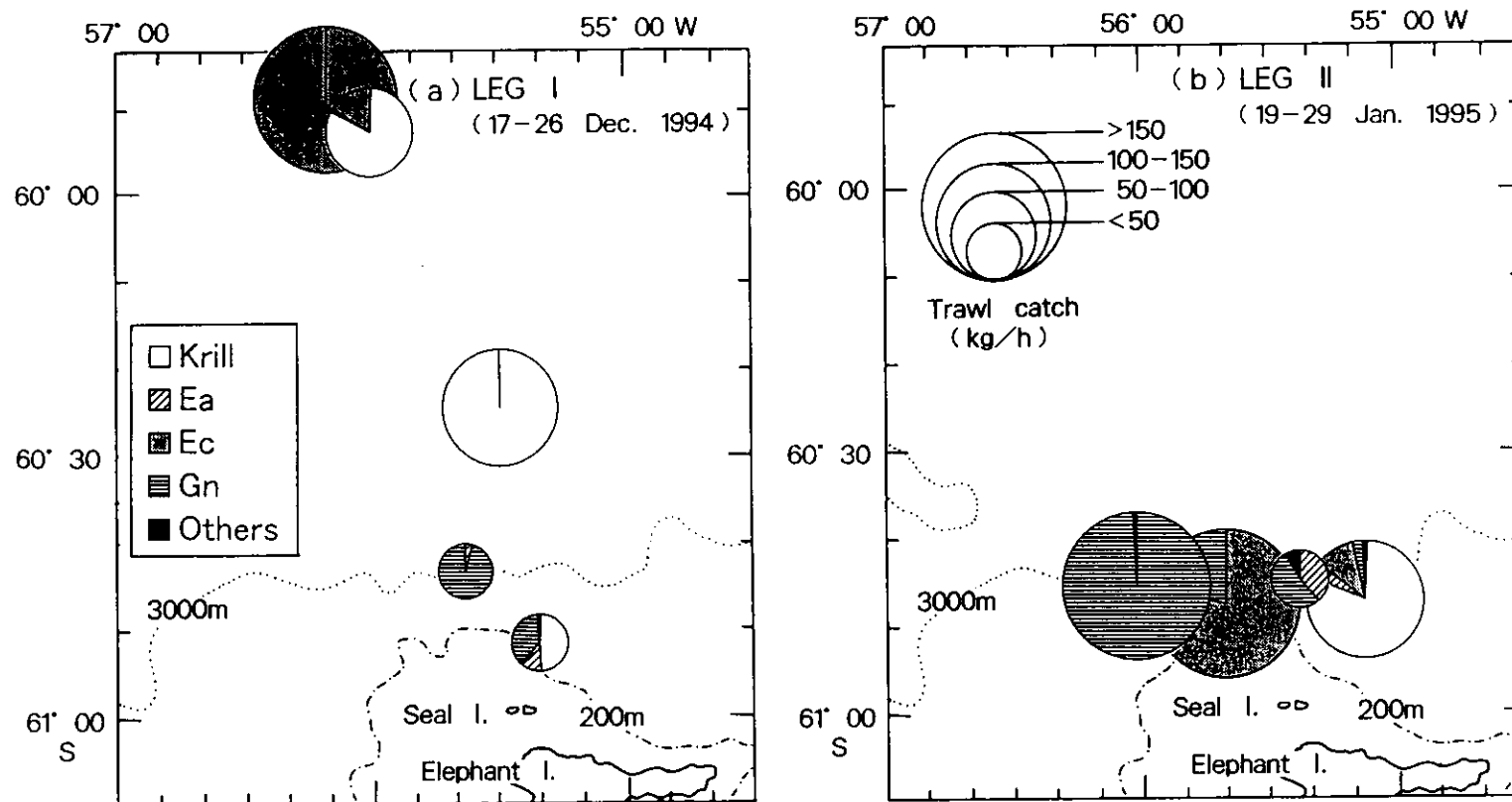


Fig. 2-11. Horizontal distribution of fish and krill near surface (upper 100 m depth) caught by midwater trawl net at night for each leg in 1994/95.

Krill: *Euphausia superba*, Ea: *Electrona antarctica*, Ec: *E. carlsbergi*,
Gn: *Gymnoscopelus nicholsi*, Nc: *Notolepis coatsi*

Table 2-1. Catch per towing time for mid-water trawling conducted at night in 1994/95

Trawling Depth (m)	CPUE(kg/hr.)					
	LEGI			LEGII		
	Krill	Myctophids	Jellyfish	Krill	Myctophids	Jellyfish
0-50m	57.6±57.6 (n=2)	0.5±0.5 (n=2)	54.0±9.0 (n=2)	31±31 (n=3)	78.9±55.1 (n=3)	14.2±3.9 (n=3)
50-100m	19.5±13.2 (n=4)	106.2±72.5 (n=4)	6.1±6.1 (n=4)	0 (n=1)	382.5 (n=1)	5 (n=1)

mean±s.e.

2-11)。また夜間、ハダカイワシ類は 50m 以浅にも出現するようになり、しかもその CPUE がオキアミのその約 2.5 倍にもなった(表 2-1)。ハダカイワシ類の組成は、*E. carlsbergi*、*G. nicholsi* および *E. antarctica* がほぼ同所的に出現し、前 2 種が卓越した。以上のことから、時期が進むとともに *E. carlsbergi* が南下し、同時に他のハダカイワシ類の分布密度も高まり、その結果としてシール島周辺でハダカイワシ分布密度が非常に高くなったことが示された。

1990/91 年

捕食者の追跡経路上のオキアミ分布密度を図 2-12a に示した。1994/95 年の 12 月同様、オキアミ群はシール島周辺から遙か沖合約 200km までの広い海域に分散して分布しており、比較的高密度な分布域がかなり沖合にも点在していた(図 2-12a)。

外洋域におけるオキアミおよびハダカイワシ類のマイクロスケール分布

1994/95 年

捕食者の追跡中に測定したオキアミおよびハダカイワシ類の分布を、海洋環境(表面塩分、表面水温、表面クロロフィル *a* 量および水温の鉛直断面)との関係でみてみた。

12 月にナンキョクオットセイを追跡しつつ収集したデータを図 2-13 に示した。塩分は斜面付近($60^{\circ} 40' \sim 60^{\circ} 50' S$)で顕著なフロント構造($33.80 \sim 34.15$)を示し、外洋域では 33.8 とほぼ一定であった。しかし $59^{\circ} 50' S$ 付近の外洋フロントでは、塩分が約 33.85 と若干高くなった。水温は斜面域で 0.5 から $1.0^{\circ} C$ に変化し、外洋域ではほぼ $1.0^{\circ} C$ と一定であった。しかし、外洋フロントでは $1.7^{\circ} C$ に急上昇した。クロロフィル *a* 濃度については、斜面域で約 $4.0 \mu g/l$ と非常に高く、外洋域では $1.0 \mu g/l$ 以下と低かった。しかし、外洋フロント付近では $3.0 \mu g/l$ の高い値が観測された。水温の鉛直断面をみると、斜面域から外洋域にかけて、 $50 \sim 110m$ 層に冬季形成水 ($\leq -0.5^{\circ} C$) が存在し、それ以浅にオキアミが、それ以深にハダカイワシ類が分布した。なお、計量魚探の SV 値はオキアミおよびハダカイワシ類の両方に強く反応する 50kHz で示してある。オキアミ群は沿岸から外洋域までの至る所でみられ、外洋フロント以南で分布密度が高かった。一方、ハダカイワシ類は外洋フロント以北の海域で比較的高密度に分布していた。またこの海域では、深層暖水(Warm Deep Water)の $1.5^{\circ} C$ 等温線が沈み込んでおり、ハダカイワシ類がたまりやすい構造となっていた。

12 月にアゴヒゲペンギンを追跡しつつ収集したデータを図 2-14 に示した。前述したナンキョクオットセイに比べ、やや東寄りの海域を採餌した。塩分は斜面付近($60^{\circ} 40'$ か

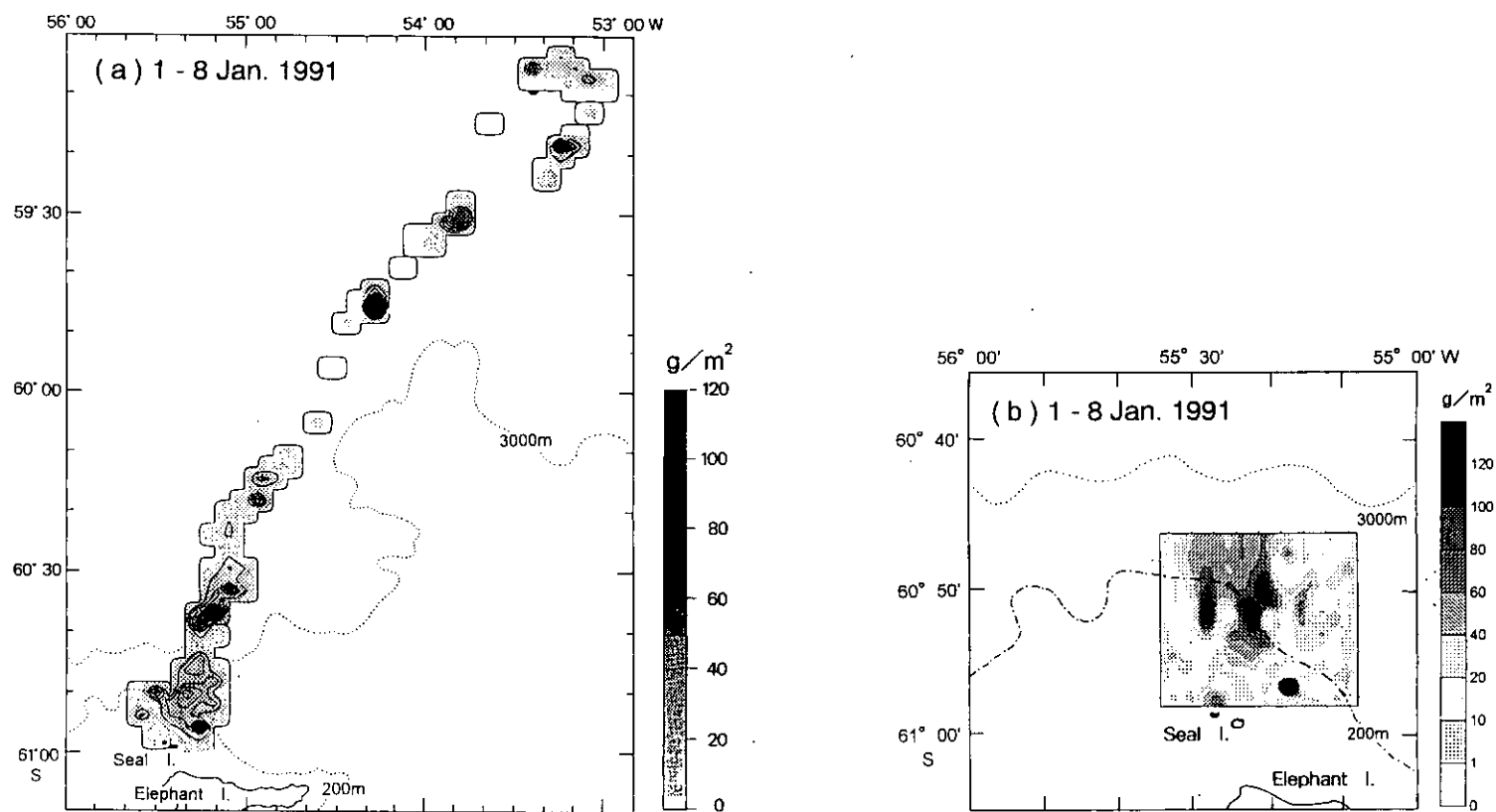


Fig. 2-12. (a) Krill abundance during tracking of predators in 1990/91. (b) Krill abundance near Seal Island. Data are based on acoustic record in the upper 150 m depth at 200 kHz.

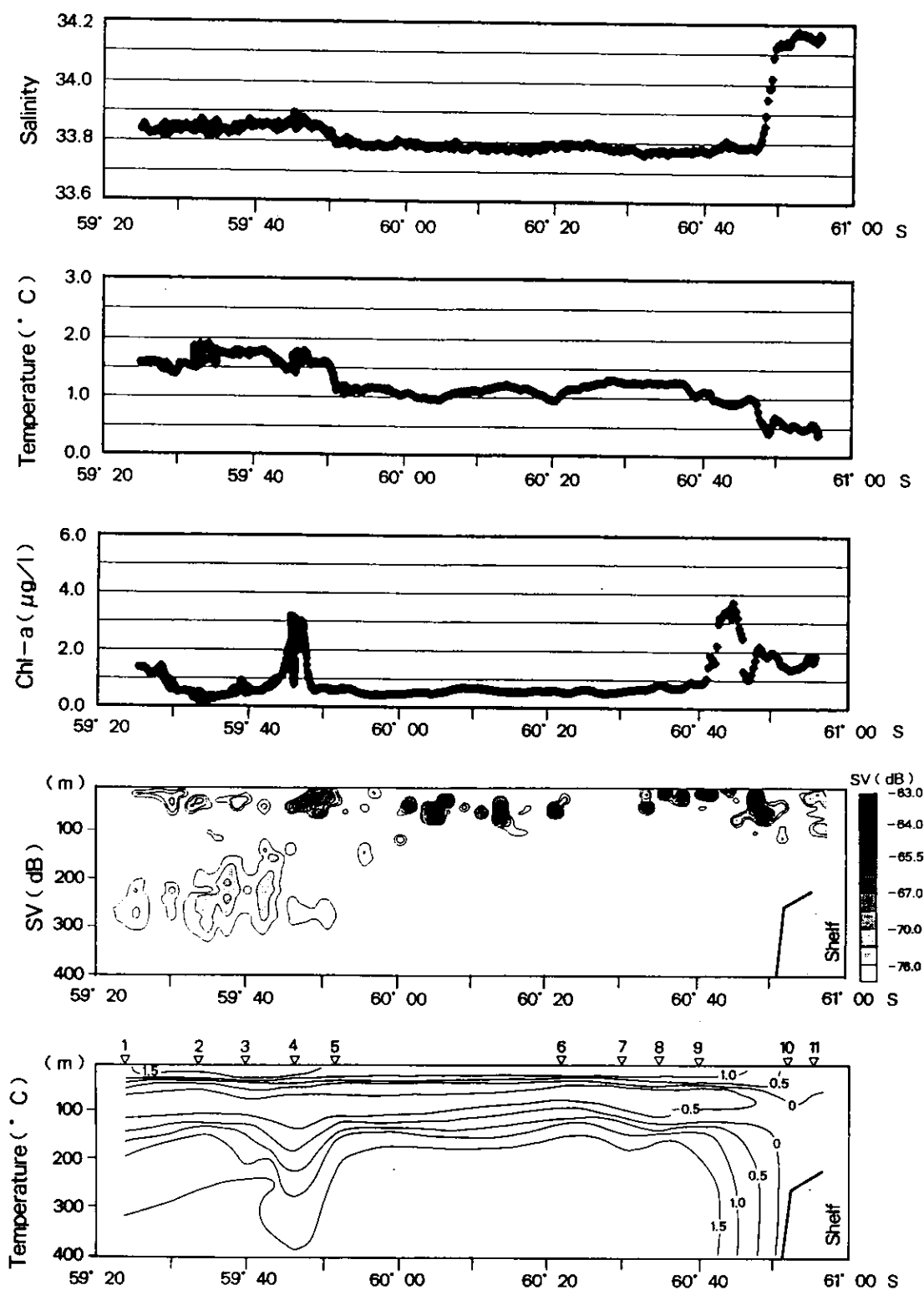


Fig. 2-13. Surface water characteristics (salinity, temperature, chl-a), and krill/myctophid and water temperature in the upper 400m depth during tracking of the seal during Leg I (21-22 Dec.) in 1994/95. Krill and myctophid (SV) recorded at 50kHz.

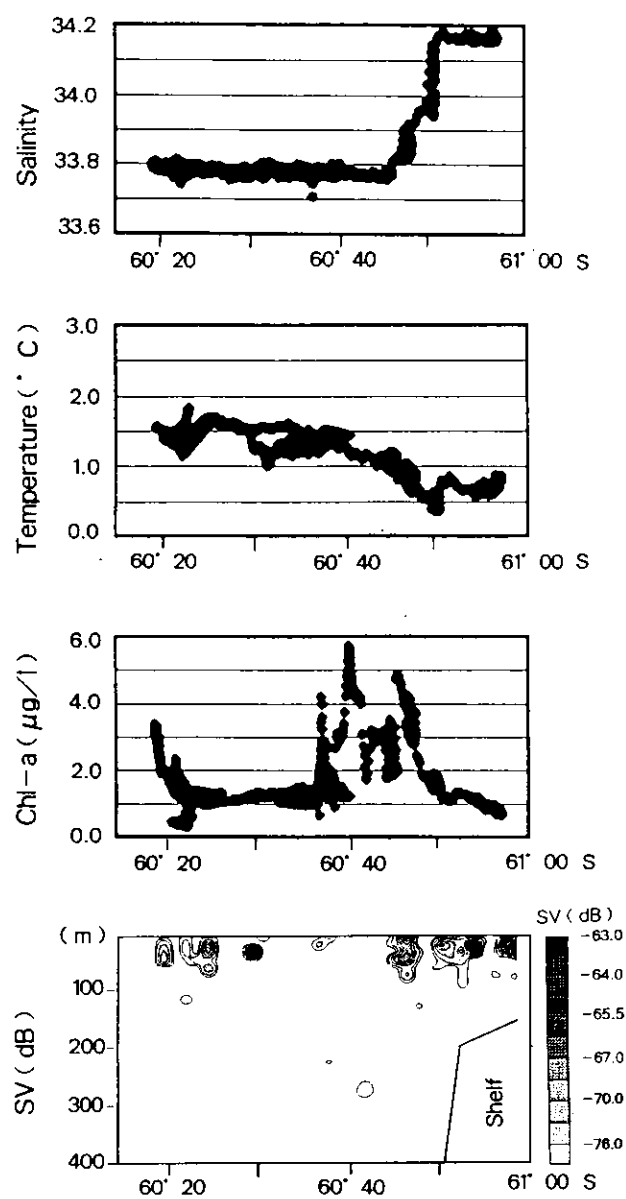


Fig. 2-14. Surface water characteristics (salinity, temperature, chl-*a*), and krill in the upper 400m depth during tracking of the penguin during Leg I (22-25 Dec.) in 1994/95. Krill (SV) recorded at 50kHz.

ら 60° 50' S)で顕著なフロント構造(33.80~34.16)を示し、外洋域では約 33.8 とほぼ一定であった。水温も、斜面域で 0.4~1.2° C に変化し、外洋域では約 1.5° C でほぼ一定であったが、60° 32' S および 60° 20' S 付近で水温の低下がみられた。これは、これら 2 地点でアゴヒゲペンギンが冰山にのってしまい、その間冰山付近の低水温域を観測したためである。(なお、ペンギンは前者の冰山には 5 時間しか滞在しなかったが、後者の冰山には 54 時間も滞在した。)クロロフィル *a* 濃度は、斜面域から外洋域にかけての 60° 48' S~60° 36' S の海域で 3.0~6.0 $\mu\text{g/l}$ と高い値を示し、それ以北の外洋域では 1.0 $\mu\text{g/l}$ と低くなった。しかし、アゴヒゲペンギンが長時間滞在した 60° 20' S の冰山付近では、クロロフィル *a* 濃度が約 3.5 $\mu\text{g/l}$ と高くなった。オキアミは沿岸から外洋域にかけての広い海域に分布していた。外洋域では、オキアミ群が、アゴヒゲペンギンが短時間滞在した 60° 32' S の冰山には付いていなかったが、長時間滞在した 60° 20' S 冰山には付いていた。

1 月に、ナンキョクオットセイの追跡中しつづに収集したデータを図 2-15 に示した。塩分は斜面付近(60° 40' ~60° 50' S)で顕著なフロント構造(33.70~34.10)を示し、外洋域では約 33.70 とほぼ一定であった。水温も斜面付近で顕著な変化(1.3~2.2° C)を示した。外洋域では約 2.2° C とほぼ一定の値を示したが、60° 24' S 以北で上昇傾向を示した。クロロフィル *a* 濃度は、沿岸域で 1.5 $\mu\text{g/l}$ 、外洋域では約 1.0 $\mu\text{g/l}$ と低くなった。さらに、水温の上昇傾向がみられた 60° 24' S 以北の外洋域では、より低濃度(約 0.5 $\mu\text{g/l}$)となった。オキアミは、沿岸から外洋域にかけての海域に分布したが、斜面域から外洋域にかけての海域では冬季形成水以浅 ($\leq 50\text{m}$)に分布した。オキアミ密度は、沿岸域および斜面域の塩分フロント域で高く、外洋域では低かった。なお、クロロフィル *a* 濃度が非常に低かった 60° 24' S 以北の外洋域では、オキアミはほとんど分布しなかった。ハダカイワシ類は夜間になると中層から表層へ浮上し、表層でオキアミと混在するようになった。ハダカイワシ類の分布密度は斜面の塩分フロント域から外洋域にかけての海域で高く、その南限は 1.5° C の深層暖水の分布に対応し、北限はクロロフィル *a* 濃度の低下がみられた 60° 24' S 付近に対応していた。

以上、外洋域についてまとめると、12 月には外洋フロント(60° 50' S)や冰山付近で、1 月には 60° 24' S 付近で、表層の水温、塩分、クロロフィル *a* 濃度が変化し、オキアミおよびハダカイワシ類の分布も顕著に変化した。

沿岸域および斜面域におけるオキアミおよびハダカイワシ類のマイクロスケール分布

定線航走調査中に測定したオキアミおよびハダカイワシ類分布を、海洋環境(表面塩分、水温、クロロフィル *a* 量)との関係で調べた。

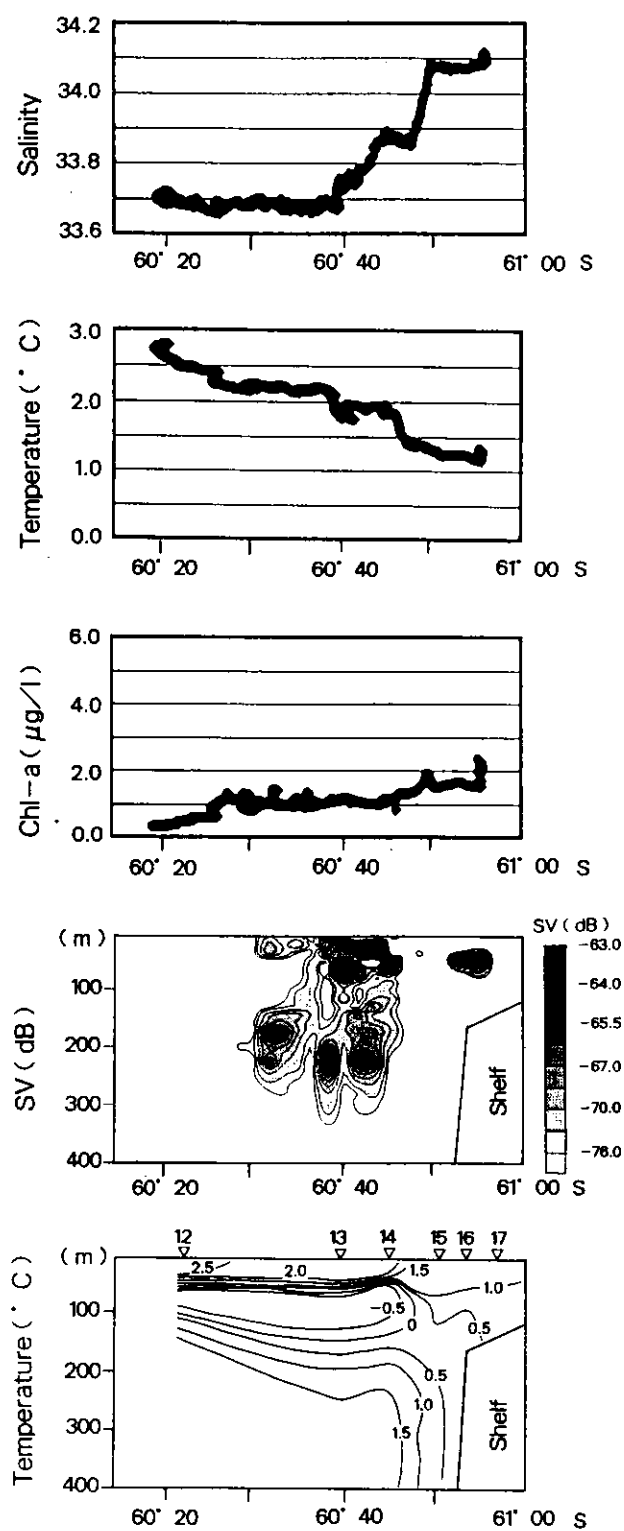


Fig. 2-15. Surface water characteristics (salinity, temperature, chl-*a*), and krill/myctophid and water temperature in the upper 400m depth during tracking of the seal during Leg II (26-27 Jan.) in 1994/95. Krill and myctophid (SV) recorded at 50kHz.

塩分については、12月には顕著なフロント(34.10~33.80と定義)が、斜面域(200-3000m)を南西から北東に横切るように走っていた(図 2-16)。シール島北方では塩分フロントの位置が、T1(12月17日)からT2(12月26日)にかけて、斜面域から島棚上($\leq 200\text{m}$)へ大きく南下した。1月になると、塩分フロント(34.00~33.75と定義)は、シール島北方の斜面域に沿って東西方向に走っていた。フロントの位置はT3(1月19日)からT4(1月29日)にかけて、ほとんど変化しなかった。

水温は、12月にはフロント構造を示さず、沿岸域(塩分34.1以上)では、平均 0.4°C (T1)から 0.7°C (T2)に、塩分フロントとその沖合域(塩分34.1以下)では平均 0.4°C (T1)から 1.0°C (T2)に上昇した(図 2-17)。1月になると、水温は斜面域で比較的顕著なフロント構造を示すようになった。沿岸域(塩分34.0以上)では、水温が平均 1.1°C (T3)から 1.6°C (T4)に、塩分フロントとその沖合域(塩分34.0以下)では平均 1.9°C (T3)から 2.1°C (T4)に上昇した。

クロロフィル *a* 濃度は、12月には塩分フロント内の沖合側で高く(図 2-18)、オキアミ高密度域($\geq 100\text{g/m}^3$)では低い(図 2-19)傾向がみられた。クロロフィル *a* 濃度は、沿岸域では平均 $1.4\mu\text{g/l}$ (T1)および $1.1\mu\text{g/l}$ (T2)で、塩分フロントとその沖合域では平均 $1.9\mu\text{g/l}$ (T1)および $2.5\mu\text{g/l}$ (T2)で、大きな時期変化を示さなかった。1月になると、クロロフィル *a* 濃度が塩分フロントで高くなる傾向は、T3でみられた。12月同様、オキアミ高密度域では、クロロフィル *a* 濃度が低い傾向を示し、オキアミによる摂餌圧が、調査期間を通して、クロロフィル *a* 濃度に影響を与えていることが示唆された。またクロロフィル *a* 濃度は、沿岸域では平均 $1.7\mu\text{g/l}$ (T3)から $0.9\mu\text{g/l}$ (T4)に、塩分フロント・斜面域では平均 $1.7\mu\text{g/l}$ (T3)から $1.0\mu\text{g/l}$ (T4)に低下した。

オキアミ高密度域($\geq 100\text{g/m}^3$)は、12月には、塩分フロントの南下に対応して、斜面上から島棚上に移動した(図 2-19)。また、オキアミ分布密度は、沿岸域では平均 36g/m^2 (T1)から 81g/m^2 (T2)に増加したのに対し、塩分フロントとその沖合域では平均 42g/m^2 (T1)から 24g/m^2 (T2)に減少し、時期変化が大きかった。1月になると、オキアミ高密度域は、T3およびT4とも沿岸域にのみ出現した。その結果、沿岸域では分布密度が平均 55g/m^2 (T3)および 59g/m^2 (T4)と高かったのに対し、塩分フロントとその沖合域では平均 14g/m^2 (T3)および 11g/m^2 (T4)と低かった。また、捕食者の追跡調査中に定線航走調査域で測定したオキアミ分布密度も、追跡調査前半(1月20~24日)と後半(1月25~28日)で、沿岸域ではそれぞれ平均 59g/m^2 および 75g/m^2 と高く、塩分フロントとその沖合域ではそれぞれ平均 27g/m^2 および 22g/m^2 と低かった。すなわち、1月の調査期間を通して、オキアミ密度は沿岸域で高く斜面域で低かった。

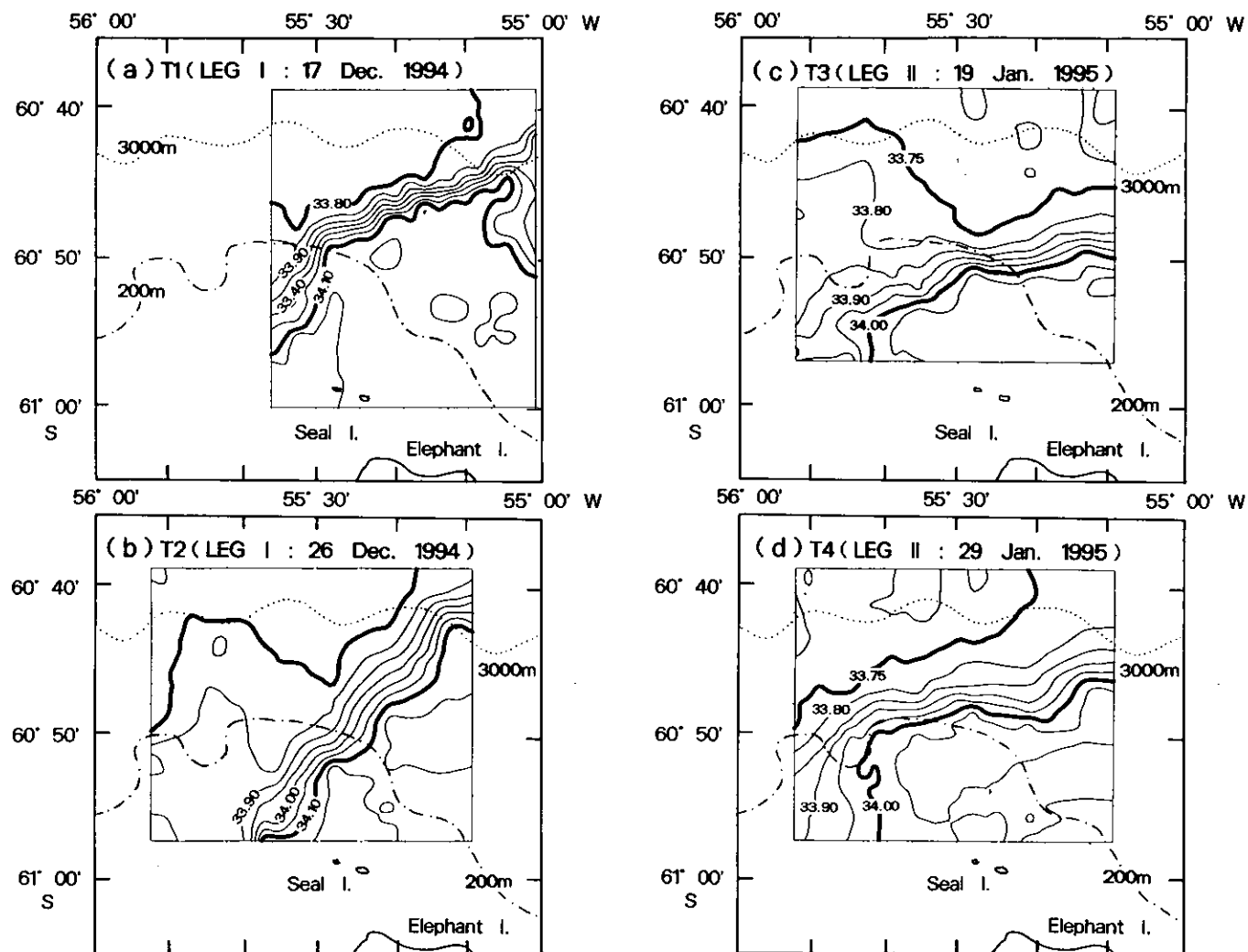


Fig. 2-16. Surface distribution of salinity during the line-transect survey conducted at the beginning and end of each leg in 1994/95. Slope front defined by bold counters.

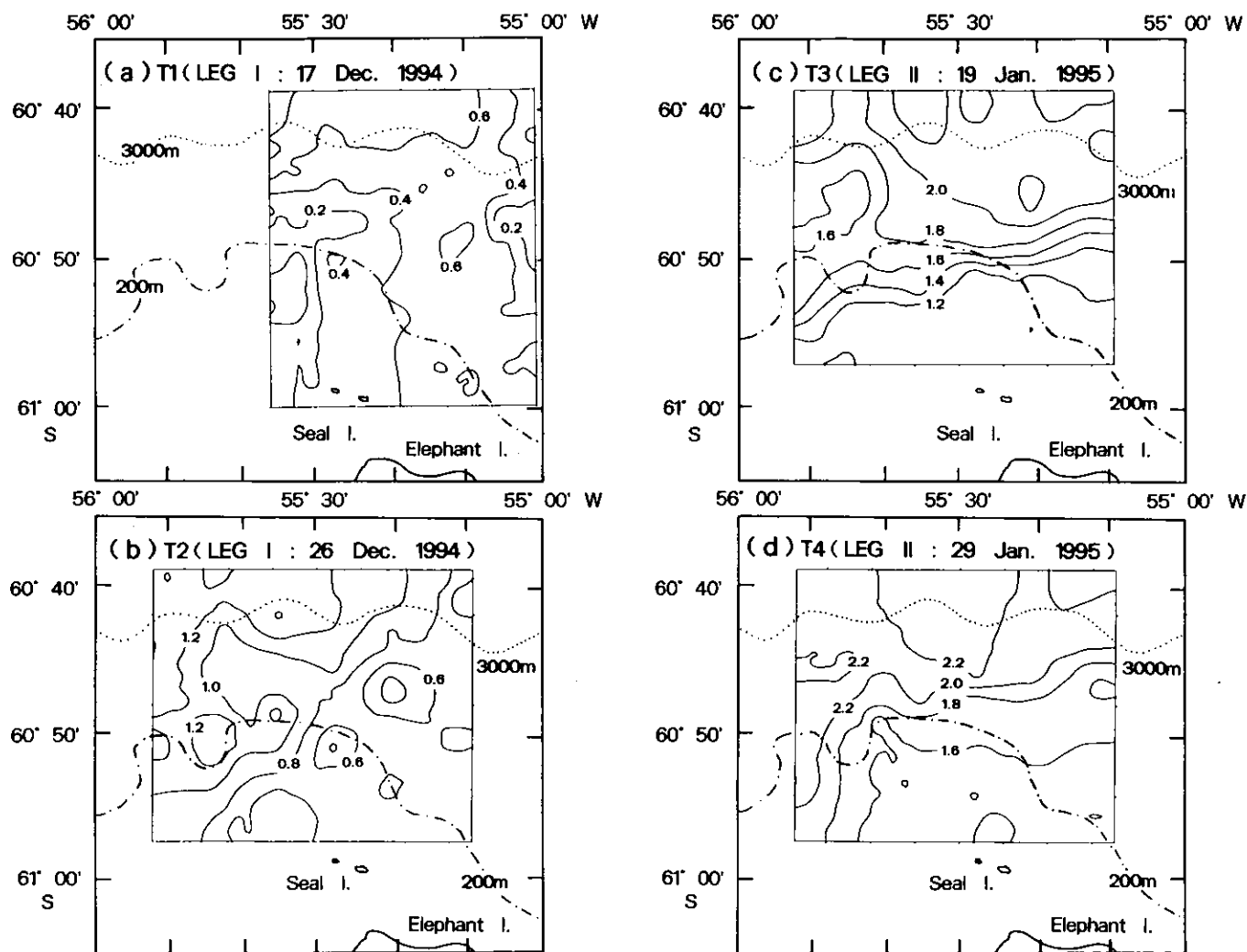


Fig. 2-17. Surface distribution of temperature (°C) during the line-transect survey conducted at the beginning and end of each leg in 1994/95.

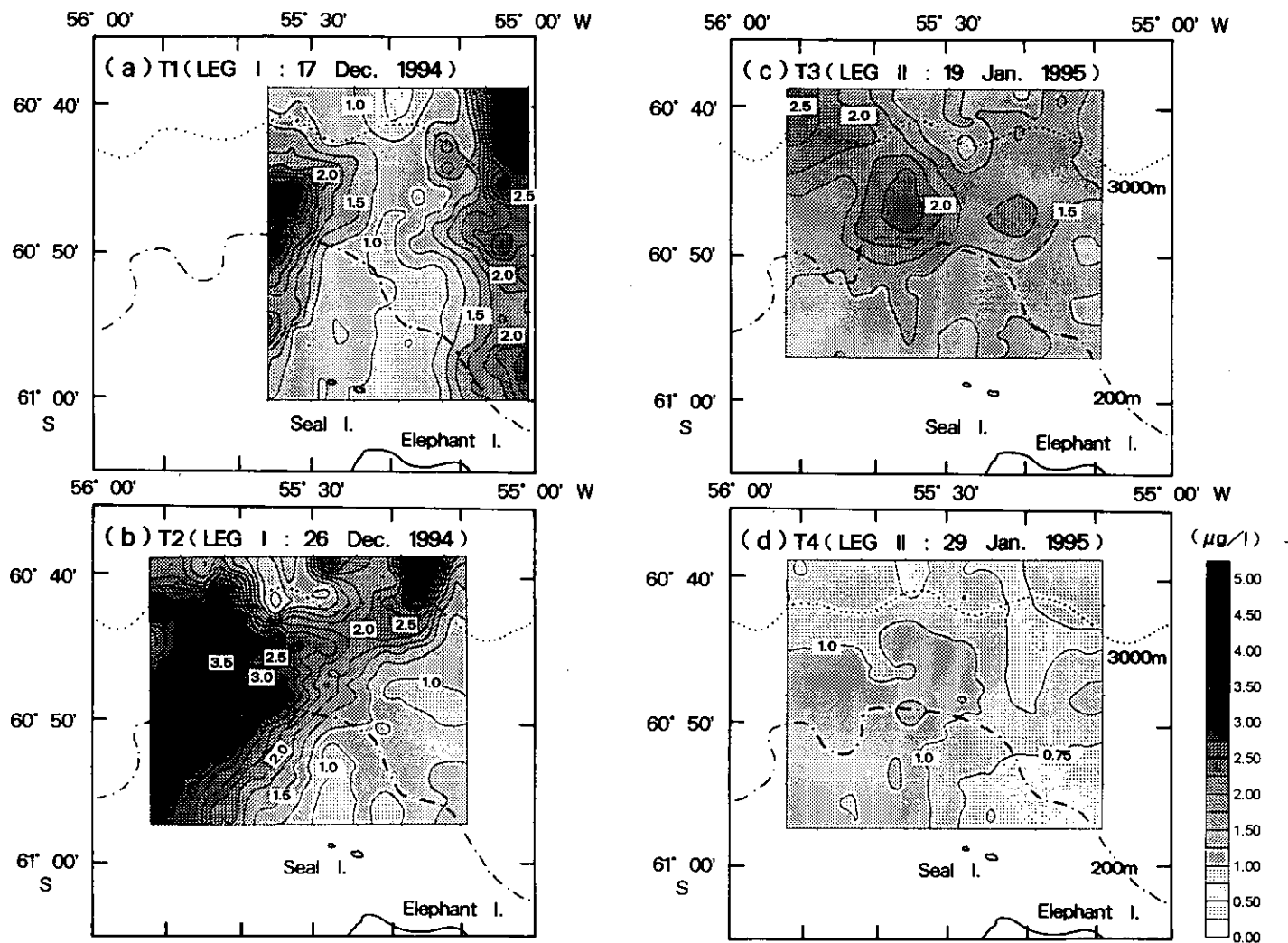


Fig. 2-18. Surface distribution of chlorophyll *a* concentration during the in-transect survey conducted at the beginning and end of each leg in 1994/95.

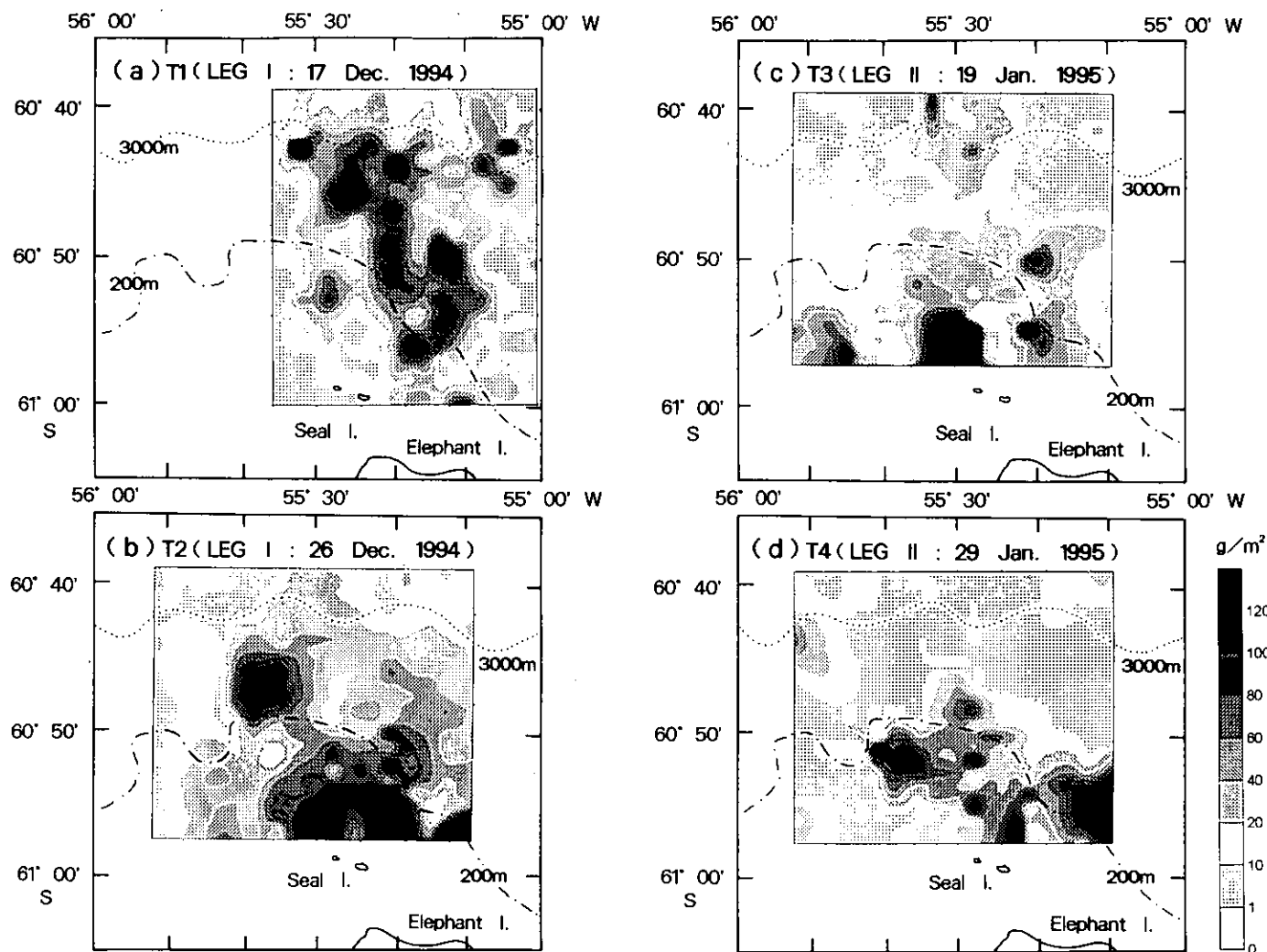


Fig. 2-19. Krill abundance during the line-transect survey conducted at the beginning and end of each leg in 1994/95. Data based on acoustic record in the upper 150m depth at 120kHz.

ハダカイワシ類については、12月のT2に、塩分フロント以北の西部海域で-54dB（SA値）程度の分布域が出現した（図 2-20）。1月になると、ハダカイワシ類は、塩分フロントとその沖合域に出現し、分布密度は-57.3dB（T3）から-49.1dB（T4）へ約6倍に増加した。しかし、捕食者の追跡調査中に定線航走調査域で測定したハダカイワシ類のSAは、追跡調査前半と後半で、それぞれ-49.4dBと-51.0dBであり、T4とほぼ同様の値を示したことから、1月の調査期間中、ハダカイワシ類は比較的安定して塩分フロントとその沖合域で高密度（約-50kHz）で分布したといえる。

1990/91年

捕食者追跡中に測定した、シール島の沿岸域から斜面域にかけてのオキアミ分布をみたのが図 2-12bである。ちょうど、1994/95年の12月から1月への移行期のパターンを示し、沿岸域で高密度域（ $\geq 100 \text{ g/m}^2$ ）を形成しつつあった。その結果、沿岸域は沖合域に比べ約2倍の分布密度を示した。

以上、12月に比べ1月はオキアミ分布が安定し、分布密度は斜面域に比べ沿岸域で顕著に高くなる傾向を示した。さらに1月にはハダカイワシ類が斜面域に多く分布するようになった。

オキアミおよびハダカイワシ類の日周鉛直移動

1990/91年のオキアミ日周鉛直移動は、1994/95年とほぼ同様の傾向を示したので、後者の結果についてのみ述べる。オキアミの鉛直分布を図 2-21に示した。12月においては、沿岸および斜面フロント／外洋域ともオキアミは日周鉛直移動を示さず、一日中ほぼ50m以浅の表層に分布した。1月になると、オキアミは沿岸域で日周鉛直移動を行うようになり、昼間（05:00～20:00）には深度50-150mまで下降し、夜間（20:00～05:00）には表面近くまで浮上した。一方、斜面フロント・外洋域では12月と同様、一日中50m以浅の表層に分布した。以上、斜面域および外洋域では、オキアミは常に冬季形成水（ $< 0.5^\circ \text{C}$ ）以浅の表層に分布した（図 2-13, 15）。

ハダカイワシ類の日周鉛直分布については、外洋および斜面域の50kHz測定値により推測できた。12月のハダカイワシ分布密度は低すぎるので、ここでは1月についてのみ示した（図 2-22）。この図で昼間の50m以浅の反応はオキアミでである。ハダカイワシ類は顕著な日周鉛直移動を示し、昼間は150m以深に分布していたのが、夜間には浮上し中層から表層にかけて分布するようになった。このように、ハダカイワシ類は夜間には冬季

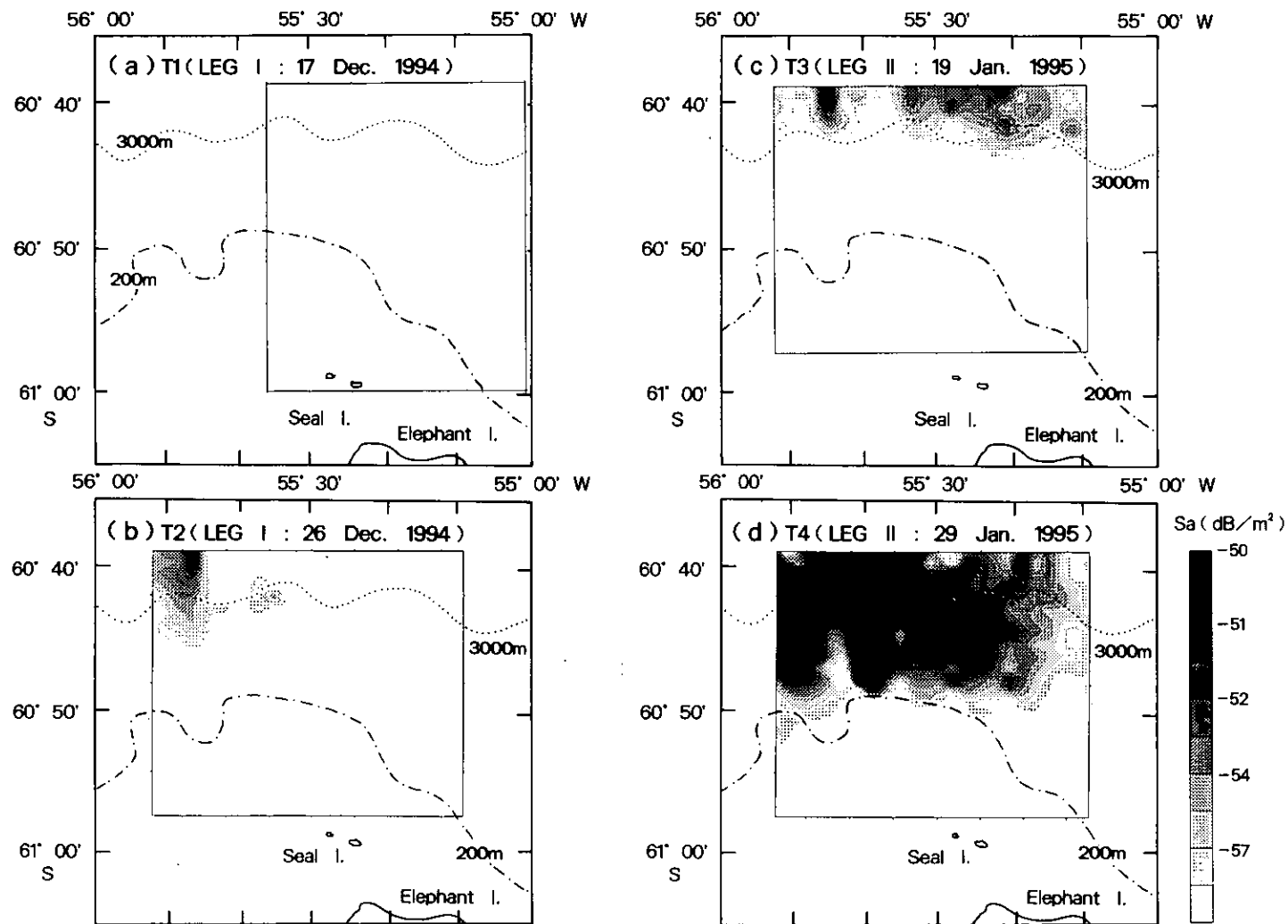


Fig. 2-20. Myctophid fish abundance during the line-transect survey conducted at the beginning and end of each leg in 1994/95. Data based on acoustic record in 150-300m depth range at 50kHz.

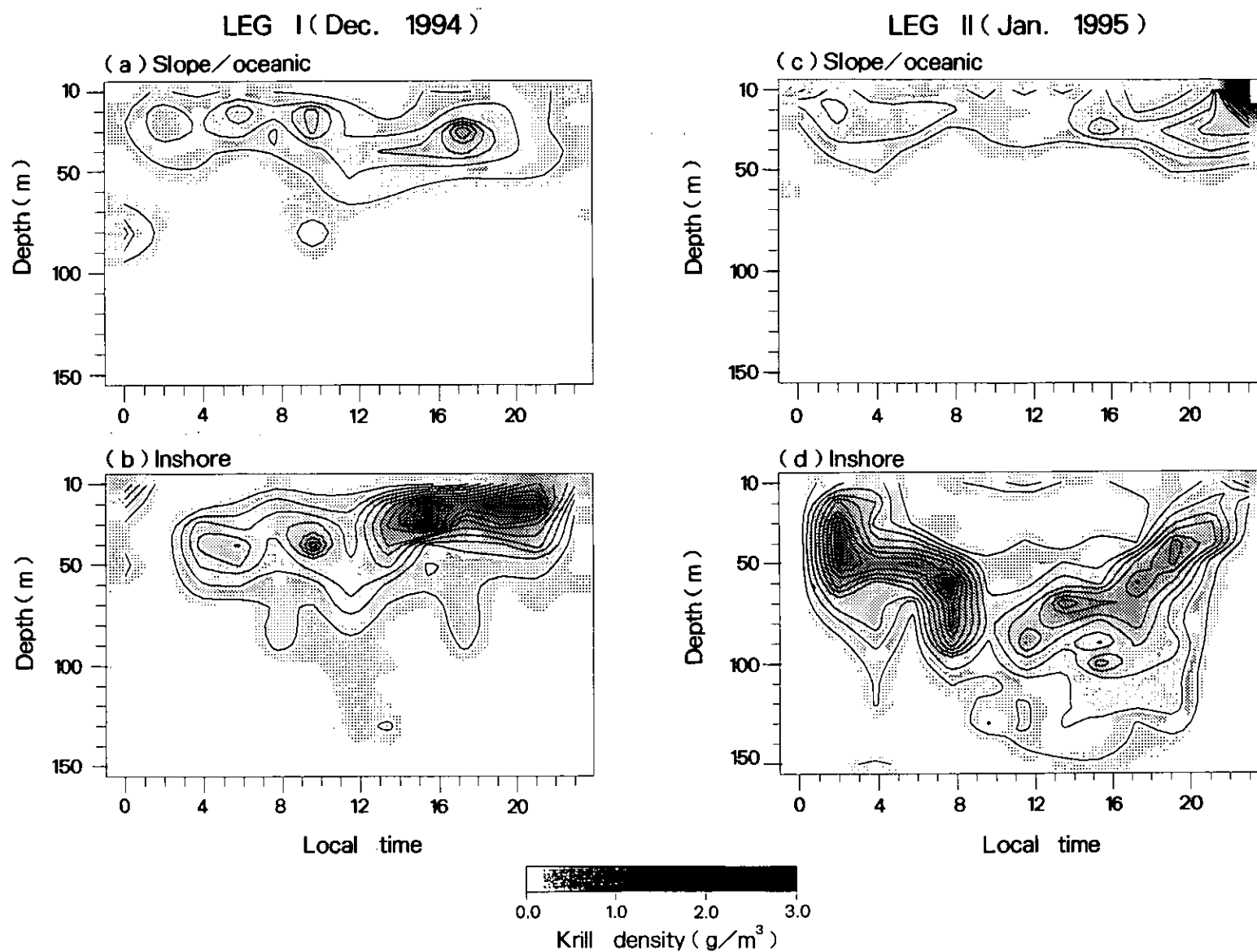


Fig. 2-21. Diurnal vertical distribution of krill in the slope/oceanic and inshore areas for each leg in 1994/95. Data based on acoustic record at 120 kHz.

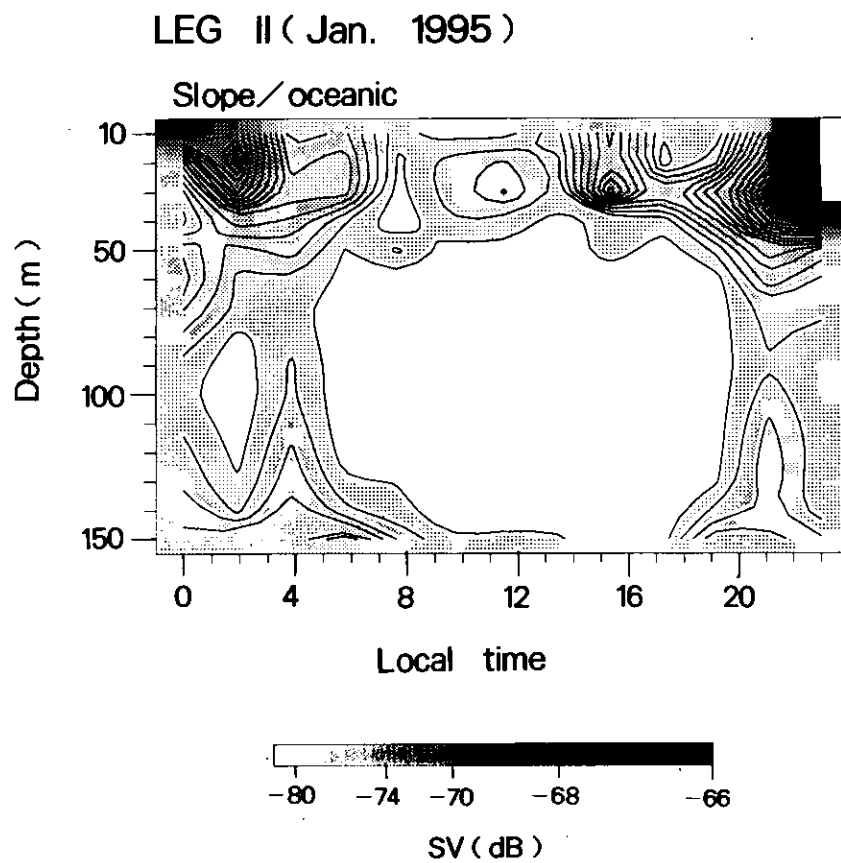


Fig. 2-22. Diurnal vertical distributions of myctophid fish including krill in the upper 50 m depth in the slope/offshore region during Leg II in 1994/95. Data based on acoustic record at 50 kHz.

形成水を突っ切って中層から表層へ浮上した(図 2-15)。

考察

メソ-マイクロスケールのオキアミ分布

12 月には、オキアミは沿岸域から外洋域にかけて広く分布した。一般的にオキアミ群は、外洋域では移動が早く離合集散もしやすく、分布が不安定といわれている。しかし、フロントや海鳥の糞が付いた冰山付近では、比較的安定したオキアミ分布域が形成され、漁場となる場合のあることが報告されている(Ichii, 1987; 一井, 1989)。本調査域の外洋フロント域付近($59^{\circ} 50' S$)においても、クロロフィル *a* 濃度が高く、オキアミ分布が認められた(図 2-13)。おそらく、このフロントが、植物プランクトンを集積し、オキアミにとって好適な生息場所となったと考えられる。また、アゴヒゲペンギンが長時間滞在した冰山付近($60^{\circ} 20' S$)においてもクロロフィル *a* 濃度が高く、オキアミ群が付いていた(図 2-14)。海鳥の糞が付いた冰山は、microflora(Morita et al., 1977)や珪藻類(Whitaker, 1977)との結びつきが示唆されており、やはりオキアミの好適な生息場所となったと考えられる。以上、12 月の外洋域においては、オキアミが比較的頻繁に分布し、特に植物プランクトン密度の高いフロント域や冰山付近には、比較的安定したオキアミ分布域が形成されることが考えられる。

12 月の沿岸域から斜面域にかけてのオキアミ分布についても、時期変化が大きく、T1(12 月 17 日)から T2(12 月 26 日)にかけて高密度域が斜面上から島棚上に移動した(図 2-19ab)。その要因として、塩分フロントが斜面上から島棚上へ移動したことがあげられる(図 2-16ab)。すなわち、沿岸水(塩分が 34.1 以上)が T1 では斜面上まで張り出していたのが、T2 では島棚上まで後退し、その結果、沿岸水の高密度域が斜面上から島棚上へ移動した。さらに、同一水塊内のオキアミの平均密度も変化し、沿岸水では T1 から T2 にかけて 2.3 倍に増加したのに対し、塩分フロントとその沖合水(塩分が 38.1~34.1)では 0.6 倍に減少している。以上、塩分フロントの位置変化および同一水塊内での分布密度の変化が、オキアミ分布変化の要因と考えられる。

1 月になると、外洋域においては、低クロロフィル *a* 濃度($0.5 \mu g/l$)であった $60^{\circ} 24' S$ 以北の海域でオキアミがほとんど分布せず($1g/m^3$)、それ以南のクロロフィル *a* 濃度の比較的高い海域($1.2 \mu g/l$)でオキアミが分布した($16g/m^3$)。このことは、植物プランクトンとオキアミ分布のメソスケールでの対応関係を示唆している(図 2-15)。

1 月の沿岸域から斜面域にかけてのオキアミ分布については、安定するようになり、高

密度域の分布は島棚上とその付近に限られた(図 2-19cd)。分布が安定した理由として、塩分フロントの位置の変化が小さく、水塊配置が比較的安定していたこと。また同一水塊内のオキアミ平均密度も安定していたことがあげられる。12 月に比べ、1 月の植物プランクトン分布がより一様な傾向を示したことも、オキアミ分布の安定性に寄与したのかもしれない。

オキアミの日周鉛直移動は、1 月の沿岸域でのみ観察された。外洋域や斜面域では冬季形成水が存在し、表層水との間に顕著な水温躍層を 50m 深付近に形成したため、オキアミの下降が妨げられたのかもしれない。一方、沿岸域では水温躍層が形成されなかったにもかかわらず、1 月にのみオキアミの日周鉛直移動が観察された。この原因については、第 4 章の総合考察で触れる。

オキアミの植物プランクトンに対する摂餌圧

マイクロスケール(定線航走調査)でみると、オキアミ高密度域でクロロフィル *a* 濃度が低い傾向がみられ、植物プランクトンに対するオキアミの摂餌圧の大きいことが示唆された。よってオキアミ高密度域でのオキアミの摂餌圧が植物プランクトンの現存量に影響を与え得るかを確かめるために、オキアミの摂餌圧と一次生産量を比較してみた。まずオキアミの日間摂餌量を体炭素の 5%と仮定する(Holm-Hansen and Huntley, 1984)。オキアミ分布密度が 100g/m²の場合、乾燥重量換算で 21000 mg dry wt/m²となり(水分含量 79% ; 第 3 章の表 3-3 参照)、体炭素量換算では 8400 mg C/m²となるので(体炭素量は乾燥重量の 40% ; Ikeda, 1984)、その 5%として 420 mg C/m²/日の炭素量を、オキアミは植物プランクトンから消費することになる。

一方、当海域では表面水の植物プランクトン密度から 100m 以浅の植物プランクトン現存量を次式により推定することができる。

$$\text{Chl}_{(0-100\text{m})} = 3.1 + 61.7 \text{Chl}_{(0\text{m})} \quad (r^2 = 0.80) \quad (\text{Helbling et al., 1995})$$

よって、表面水のクロロフィル *a* 濃度が 1 mg chl*a*/m³の場合、100m 以浅のクロロフィル *a* 現存量は 65 mg chl*a*/m²となる。これに転換効率(C/chl*a*)として 60 をかけると(Holm-Hansen and Huntley, 1984)、炭素換算で 3900 mg C/m²の現存量となる。植物プランクトンの日間生産率を 0.2 とすると(Holm-Hansen and Huntley, 1984)、780 mg/m²/日という一次生産が得られる。以上より、表面のクロロフィル *a* 濃度が 1.0 μg/l の場合、オキアミ高密度域(100g/m²)では毎日一次生産量の約 54%が消費されることになり、オキアミの摂餌圧により植物プランクトン密度が低下する可能性は十分あり得る。

メソ-マイクロスケールのハダカイワシ類分布

ハダカイワシ類のうち、*Electrona carlsbergi* は 12 月には $59^{\circ} 50' S$ (外洋フロント) 以北の外洋域に分布し、1 月になって斜面域周辺に分布するようになった。一方、*E. antarctica* と *Gymnoscopelus nicholsi* は、12 月および 1 月ともシール島の斜面域周辺に分布していた。*E. carlsbergi* は南極前線と亜南極前線に挟まれた Polar Frontal zone に最も多く分布し、南極前線以南に分布する *E. antarctica* や *G. nicholsi* に比べると北方に分布することが知られている (Sabourenkov, 1990)。食性についても *E. carlsbergi* の成魚は植食性のかいあし類(主に *Rincalanus gigas*) を主食とし、次いで *T. macrura* を食べ、*E. superba* への依存度が低いに対し (Gerasimova, 1990; 岩見、未発表)、*E. antarctica* と *G. nicholsi* の成魚はオキアミ類(*T. macrura* や *E. superba*) を主食とし、次いでかいあし類も食べる (Rowedder, 1979; Takahashi, 1983; Gon and Heemstra, 1990; 岩見、未発表)。

E. carlsbergi の分布要因として、①表層の高水温、②表層のフロント構造および③餌となる動物プランクトン分布が重要といわれている (Kozlov et al., 1990)。①については、本種は 12 月、1 月とも $1.7^{\circ} C$ 以上の高水温域に分布していた。②については、12 月は外洋フロント、1 月は斜面フロント付近に分布していた。③については、12 月の外洋フロントおよび 1 月の斜面フロント付近ではクロロフィル *a* 濃度も高く、オキアミも分布していた。以上より、12 月には高水温域で餌も比較的豊富な外洋フロント付近が *E. carlsbergi* の好適な分布域となっていたのが、夏季の日射量増加にともなって表面水温が上昇し、斜面域まで高水温域となると餌の豊富な斜面フロント域がより好適な分布域となったと考えられた。さらに本種の分布は、深層暖水 $1.5^{\circ} C$ の等温線の沈み込みとも密接に結びついていることが示された。

E. carlsbergi は、表層水温の上昇にともない分布密度が増加し、群サイズも大きくなるといわれている (Kozlov et al., 1990)。今回 *E. carlsbergi* のみならず *G. nicholsi* と *E. antarctica* の分布密度も 12 月から 1 月にかけて増加することが中層トロール調査で示された。特に、シール島北西の斜面域にハダカイワシ類の高密度域が形成されたが、ここに存在する海山がハダカイワシ類に対して集魚効果を持っていたのかもしれない。なお夜間の斜面域の表層では、ハダカイワシ類の CPUE がオキアミのその 2 倍以上もあり、オキアミよりも現存量が大きい可能性が示唆された。

ハダカイワシ類の分布深度は、一般的に 200-600m 深といわれており、春・夏にはこの深度のうちの浅い方へ、一方秋・冬は深い方へ分布し、季節的な鉛直移動をすることが知られている (Sabourenkov, 1990)。また多くのハダカイワシ類は日周鉛直移動も行い、*E. carlsbergi* の場合、盛夏に最も顕著な移動を行い、昼間 160~200m 深に分布し、夜間は 100m

以浅まで浮上すると報告されている(Kozlov et al., 1990)。本調査でも同様の傾向がみられ、12月に比べ、1月にはより表層まで浮上するようになった(表 2-1)。*G. nicholsi* の場合は、昼間は斜面域の海底付近 350~700m 深に分布し(Takahashi, 1983)、*E. antarctica* の場合は、昼間 250m より浅い中層に分布し(Sabourenkov, 1990)、夜間には本調査でみられたように 10-100m まで浮上する。

これらのハダカイワシ類の日周鉛直移動は、本種の摂餌の日周期と密接に関わっている(Sabourenkov, 1990)。*E. carlsbergi* では、摂餌のピークが夜間に 2 度あり、夕方から真夜中までの長時間のピークと明け方の短時間のピークがあることがよく知られている(Zaselsliy et al., 1985; Gerasimova, 1990)。今回観察された、50kHz で観測された魚群エコーの鉛直移動が夜間に 2 回(00:00 および 04:00)みられたのも、この 2 回の摂餌ピークを反映しているのかもしれない(図 2-22)。

第3章 ナンキョクオットセイおよびアゴヒゲペンギンの採餌域と

その決定要因

はじめに

前章では、オキアミやハダカイワシ類の分布を、メソーマイクロスケールで調べた。その結果、12月にオキアミは沿岸域から外洋域にかけて広く分布し、分布パターンは時間的に大きく変化した。1月になると沿岸域で最も高密度に分布し、外洋へ行くほど低密度になるパターンを示した。ハダカイワシ類は12月には外洋フロント以北の海域に分布したが、1月には斜面域付近に高密度に分布するようになった。本章では、このようなオキアミやハダカイワシ類の時空間分布に、捕食者であるナンキョクオットセイやアゴヒゲペンギンの採餌域形成がどう対応するのかを調べた。

オットセイとペンギンは、対照的な採餌特性をもち、採餌したエネルギーを陸上の繁殖地の幼獣やヒナへ運ぶ方法が全く異なる。すなわち、オットセイは採餌した餌を体脂肪に変換して蓄え、これを母乳にしてコドモに与える。よってコドモへ持ち帰るエネルギー量に制限がなく、遠い場所で採餌することにより、エネルギーの持ち帰り量を多くできる。一方、ペンギンは餌を胃の中に入れて持ち帰り、これをヒナに与える。よって、ヒナへ持ち帰るエネルギー量は胃容積に制限され、遠出して給餌量を多くできない。また潜水能力もオットセイの方がペンギンよりもすぐれており、これまで知られている最大潜水深度はナンキョクオットセイの雌が181m (Boyd and Croxall, 1992)、アゴヒゲペンギンが121m (Bengtson et al., 1993)である。水平方向の遊泳速度についても、オットセイの方が速く、ナンキョクオットセイは時速約7 km (Boyd, 1996)、アゴヒゲペンギンは時速約4.5 km (Travelpiece et al., 1987)である。以上、オットセイの方がより遠くより深く分布する餌を利用できる。

本章では、まずシール島で繁殖する捕食者を追跡して捕食者の採餌域を特定し、次に捕食者の食性を調べて餌生物を特定した。これらの結果に基づきオットセイとペンギンという異なる特性を持つ捕食者の採餌域が、外洋、斜面域、沿岸域でのオキアミとハダカイワシ類の分布パターンに、どのように対応しているのかを議論する。

材料と方法

調査海域と期間

シール島では、毎年春になると約 22,000 番のアゴヒゲペンギンが繁殖のためにやって来て、11 月末頃に産卵し、12 月末頃に孵化し、1 月末頃クレイシ（集団保育所）を形成する(AMLR, 1995)。オットセイは、毎年約 600 頭の仔獣が誕生し、出産は 11 月末頃で、4 月初め頃まで授乳を続ける(AMLR, 1995)。これらの捕食者の採餌・繁殖生態は、CCAMLR 生態系モニタリング計画の一環として、米国によって 1988/89 年から 1994/95 年までモニターされている。

本調査は、これら高次捕食者の採餌生態調査ということで、米国海洋大気庁(NOAA)との日米共同で行われ、予備調査を 1990/91 年、本格調査を 1994/95 年に実施した。前述したように、予備調査は 1 月 1～8 日に実施し、本格調査は時期変化をみるために 12 月 16～26 日(LEG I)と 1 月 19～29 日(LEG II)の 2 回実施した。

捕食者の追跡調査

捕食者への機器の装着

捕食者の追跡は、電波発信機(Radio transmitter ; 発信器)を用いた方向探知システムで行い、同時に連続水深記録計(Time Depth Recorder; TDR)を装着して、追跡個体の潜水行動も調べた。発信器・TDR 装着個体の追跡は水産庁調査船の開洋丸により行なった。またオットセイについては、人工衛星によるアルゴス発信機(Platform Transmitter Terminal ; PTT)による追跡も行い、採餌範囲の全容とその時期変化を調べた。調査の概略を図 3-1 に示した。

1994/95 年シーズンは、11 月 26 日～12 月 7 日にかけて授乳中の母親オットセイ 17 頭に発信機および TDR を装着し、12 月 10～13 日にかけて 8 頭に PTT を装着した。またアゴヒゲペンギンについては、LegI 直前に 7 羽、LegII 直前に 12 羽に発信機および TDR を装着した。

装着にはエポキシ樹脂系接着剤を用い、捕食者の背中正中線上に装着した。使用した発信機は米国 Advanced Telemetry System (ATS)社製で、オットセイ用のものは幅 45mm 高さ 25mm 長さ 40mm の大きさで、重量 60g で、径 2mm 長さ 300mm のアンテナが付属し、ペンギン用のものは径 14mm 長さ 68mm の筒型で、重量 20g で、径 2mm 長さ 280mm のアンテナが付属している。出力は 0.25～0.50W で、周波数は 164.000～166.999MHz で個体毎に異なる周波数を発信する。TDR は米国 Wild Computers 社製で、幅 36mm 高さ

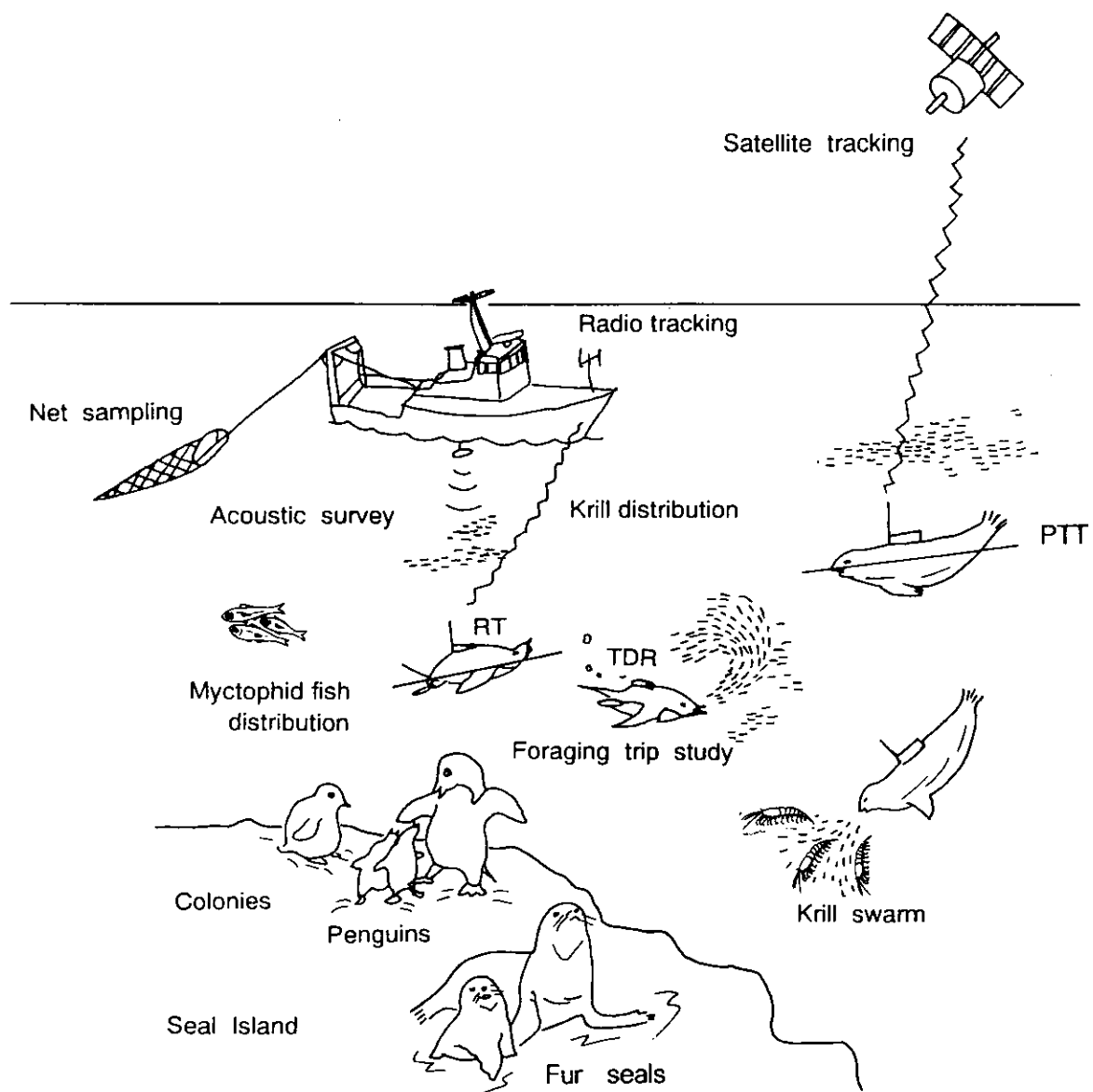


Fig. 3-1. Outline of the foraging trip study of predators.
 RT: Radio transmitter. TDR: Time depth recorder, PTT: Platform Transmitter Terminal

22mm 長さ 110mm の大きさで、107g の重量である。PTT はトヨコム社製(T-2038)で、径 35mm 長さ 190mm の筒型で、径 3mm 長さ 200mm のアンテナが付属しており、重量は 265g である。

1990/91 年シーズンには、12 月 10 日～17 日にかけてオットセイ 16 頭に発信機および TDR を装着し、同 28～31 日にかけてアゴヒゲペンギン 11 羽に発信機および TDR を装着した。機器のサイズや装着方法は 1994/95 年と同様である。

追跡調査

方向探知機と電波受信機はいずれも米国 Advanced Telemetry System(ATS)社製で、受信機は 164.000-167.999MHz の周波帯を受信可能で、電源には 12V、0.5A の外部蓄電池を用いた。4 エレメント八木アンテナをメインマストの先端に 4 本取り付け、お互い直角に 4 方向に向けた。このシステムで 3 マイル（ペンギンの場合）から 6 マイル（オットセイの場合）以内の電波を受信できる。

追跡の手順は、まず開洋丸がシール島の北側約 3 マイル沖で待機し、発信機および TDR 装着個体が採餌に出かけたら追跡を開始した。採餌旅行の全行程を追跡することにはこだわらず、できるだけ捕食者に最接近し、採餌行動を餌分布との関連で詳しく調べることに重点を置いた。よって、必ずしも往復経路とも追跡していない。またできるだけ短い待機時間で捕食者を追跡できるよう、調査員が同島の繁殖地を見回り、発信機・TDR 装着個体の採餌旅行スケジュールを 1 日 2 回開洋丸に報告した。

PTT 装着個体の追跡は、アルゴスシステムにより行った。位置データについては、精度の高い順にクラス 3,2,1,0,A,B とあるが、前 5 者についてはそのまま用い、精度の低いクラス B については使用可能なものに限って用いた。それぞれのクラスの精度については、表 3-1 に示した。なお精度は、まずシール島の米国基地(60° 59.5' S、55° 34.5' W)に、PTT のアンテナを立てたり寝かしたりすることにより、様々なクラスの位置データを収集し、次にクラス毎に位置データの 95%信頼区間を計算して求めた。オットセイ追跡中の各クラスのデータ数については表 3-2 に示した。

捕食者の食性調査

ナンキョクオットセイ

1990/91 年の 12 月から 3 月にかけて、78 個の糞を採集し、糞中のオキアミ(殻)およびハダカイワシ類(耳石)の出現率について調べた。また、1994/95 年の 2 月には、オットセイの吐き戻しを 1 サンプル採集したので、サンプル中のオキアミの体長・成熟段階を調べ

Table 3-1. Accuracy of PTT locations for each class.
The lower and upper 95 % of confidence limits
of the mean.

Class	Estimated accuracy in latitude and longitude (m)	Sample size
3	123-188	61
2	233-305	78
1	566-922	79
0	1139-3556	16
A	515-883	90
B	4172-9678	88

Table 3-2. The number of PTT data
for each class during tracking

Class	Number of data
3	5
2	20
1	56
0	6
A	42
B	123
Total	252

た。

アゴヒゲペンギン

採餌生態調査を行った 1990/91 および 1994/95 年は、胃内容物サンプルの収集が不十分であったので、1987/88～1990/91 年および 1992/93～1994/95 年の計 6 回の調査によって得られたサンプルを用いて、胃内容物組成を調べた。(すなわち、1990/91 年は、胃内容物からハダカイワシ類を採集せず、また 1994/95 年は、同島での生態系モニタリング調査計画の終了に伴うロジスチックな理由により、サンプル数が 10 個と少なかった。) 胃内容物組成は、消化前の餌生物湿重量を推定することにより調べた。胃内容物サンプルの採集時期および採集数は以下の通りである。

年	採集時期	胃内容物サンプル数
1987/88	1/31 ～ 2/ 1	53
1988/89	1/ 8 ～ 2/12	36
1989/90	1/ 6 ～ 2/ 3	37
1990/91	1/21 ～ 2/15	28
1992/93	1/13 ～ 2/17	35
1993/94	1/26 ～ 2/21	40
1994/95	12/29 ～ 2/ 1	10

これらのサンプルのうち、1994/95 年の 12 月に採集された 5 サンプルが抱卵期のもので、他のすべてのサンプルは育雛期のものであった。

胃内容物サンプルの採集は、採食を終えて海から営巣地へ戻ってきたペンギンの胃内にカテーテル挿入し、温水を注入して胃内容物を吐かせる胃洗浄法(Wilson, 1984; CCAMLR, 1991)によった。得られたサンプルは、魚類の耳石や骨を選別するために水洗いとともにより細かいメッシュサイズ 4.75 mm、2.0 mm、1.0 mm、0.5 mm) にかけて、魚類とオキアミ類とに分類し、それぞれの湿重量を測定した。魚類の耳石および骨は 70%アルコール溶液で、それ以外の胃内容物サンプルは 10%中性ホルマリン溶液で固定し、帰国後に分析をおこなった。胃内容物はオキアミ(*Euphausia superba*)と魚類に大別し、以下の方法により消化前の餌生物湿重量を推定した。

オキアミサンプルについては、消化されずに残っている眼の個数を 2 で除した数から個体数を推定した。胃内容物サンプル毎に 150～300 尾 (満たない場合は、採集できた尾数)

を無作為に選出し、成熟段階および体長を調べた。成熟段階は Makarov and Denys(1981)により分類したが、消化が進み細かい分類は困難であったので、亜成体雄(MS; II A1 - II A3)、成体雄(MA; III A - III B)、亜成体雌(FS; II B)、成体雌 (FA; III A - III E)および未成体(I)の 5 段階に分類した。体長は、額角先端から尾節後端までの長さ(mm)を測定した。消化により痛みがひどく体長が測定できない欠損個体については、頭胸甲長あるいは尾節長の回帰式をもちいて、体長を推定した(林,1996)。オキアミの体重は、体長-体重関係式(Ikeda et al., 1986)を用いて推定した。オキアミの平均体重を胃内容物サンプル毎に求め、個体数を乗じることにより、胃中の消化前のオキアミ重量を推定した。

魚類サンプルについては、耳石の形態から Williams and McEldowney(1990)に従って、種類を同定した。個体数は耳石の数から推定し、耳石のサイズ(長さ・幅)および消化状態が同程度の左右のペアの揃う耳石については、2 個で魚類 1 個体に相当するとした。ただし、左右のペアが揃わない耳石については、1 個で魚類 1 個体に相当するとした。魚類の体重は、まず耳石サイズから体長を推定し、次に体長-体重関係式を用いて推定した(Williams and McEldowney, 1990; Hecht,1987)。これらの体重を足し合わせて、胃中の消化前の魚類重量を推定した。

餌生物の栄養分析

ネット採集で得られた餌生物について、オキアミの場合は成熟別に、魚類の場合は種類別に日本食品分析センターに依頼して一般 6 成分(水分、粗脂肪、粗蛋白質、粗繊維、可溶性無窒素物、粗灰分)の分析を行った(表 3-3)。各餌生物のカロリー含量は、便宜的にそれぞれの栄養素が平均的に持っているカロリー量を元に、下の式を用いて算出した。

$$\begin{aligned}\text{カロリー (kJ)} = & (\text{粗繊維} + \text{可溶性無窒素物}) \times 4.15 + \text{粗蛋白質} \times 5.65 \\ & + \text{粗脂肪} \times 9.40\end{aligned}$$

ただし、 $4.1864 \text{ J} = 1\text{cal}$ とした。(Clarke,1980)。

分析の結果、カロリー含量は、餌生物により異なり、オキアミについては成熟雌(III C-III D : 5.0kJ/g)が他の成熟段階($3.9 \sim 4.3\text{kJ/g}$)よりも高かった。ハダカイワシ類のカロリー含量は、オキアミ成熟雌よりも高く、*E. antarctica*、*E. carlsbergi*、*G. nicholsi*で、それぞれ 8.6kJ/g 、 6.9kJ/g 、 5.8kJ/g であった。

Table 3-3. Chemical composition and calorific value of krill by maturity stage and myctophid fish

Species		n	Water	Lipid	Protein (% Wet wt.)	Carbohydrate	Ash	(mean±s.e.) Calculated calorific value (kJ/g wet wt.)
<i>Euphausia superba</i>								
mature	♀	4	77.3±0.36	2.6±0.77	15.1±0.15	0.8±0.11	2.9±0.03	5.0±0.07
	♂	4	80.5±0.53	0.9±0.06	14.2±0.49	2.1±0.33	3.6±0.05	3.9±0.13
immature	♀	2	79.3±1.35	1.5±0.30	14.8±0.45	1.3±0.60	3.2	4.3±0.30
	♂	2	79.6±0.25	1.7±0.05	14.2±0.25	1.4±0.05	3.3±0.10	4.3±0.05
juvenile		1	79.9	1.4	14.7	0.6	3.4	4.1
<i>Electrona antarctica</i>		3	71.7±0.55	14.8±0.44	11.5±0.12	0.03±0.03	2.0±0.09	8.6±0.18
<i>E.carlsbergi</i>		3	73.8±0.66	8.9±0.12	13.9±0.32	0.8±0.07	2.7±0.19	6.9±0.15
<i>Gymnoscopelus nicholsi</i>		3	76.7±0.71	5.8±0.32	14.4±0.30	0.7±0.17	2.4±0.03	5.8±0.24
<i>Notolepis coatsi</i>		1	76.9	7.1	14.2	0.0	1.8	6.15

結果

ナンキョクオットセイの採餌域

1994/95 年は、12 月に 2 個体をそれぞれ 1 回ずつ(うち 1 個体は採餌旅行のごく一部を)追跡し、うち 1 個体はシール島の北方 178km の遠方にまで出かけた(図 3-2a)。PTT 装着個体もこの時期には北方約 160km 遠方まで頻繁に出かけた(図 3-2a)。PTT 装着個体の中には、シール島の西方の外洋域へ出掛けた個体もみられたが、いずれにせよ、この時期のオットセイは斜面域から外洋域にかけての広い海域を採餌域としていることが示された。1 月には、4 個体をそれぞれ 1 回ずつ(うち 2 個体は採餌旅行の一部を)追跡し、シール島から 102km 以内とより島寄りを採餌した(図 3-2b)。特にシール島の北西沖の斜面上にある海山付近で活発に採餌した。PTT 装着個体も、シール島から約 70km 以内を主に採餌域とするようになった(図 3-2b)。2 月にはいって PTT 装着個体は、シール島から 55km 以内とより一層島寄りで採餌するようになった(図 3-2c)。以上のように、オットセイの採餌域は時期が進むに従って斜面域周辺に集中していった。

1990/91 年には、1 月初めに 1 個体を 1 回追跡した。採餌域は繁殖地から北方 240km 遠方にもおよび、1994/95 年とほぼ同様のパターンを示した(図 3-2a)。

ナンキョクオットセイの食性

オットセイ糞中のオキアミおよびハダカイワシ類の出現頻度を、1990/91 年の 12 月から 3 月についてみた(表 3-4)。オキアミはいずれの月にも出現したが(38~83%)、ハダカイワシ類は 12 月には見られず、1 月(61%)から 3 月(100%)へと時期が進むにつれ、出現率が増加した。12 月にハダカイワシ類の耳石がみられなかったのは、ハダカイワシ類の分布が、繁殖地から遠く離れた外洋域に限られ、耳石が海上で排出されてしまったためと考えられる。

オットセイの吐き戻しサンプル中のオキアミの体長・成熟段階をみてみた(図 3-3)。なお、このサンプルは 1994/95 年の 2 月に採集されたものである。体長は 46~53mm で成体雌(FA)が 90%近くを占めていた(図 3-3a)。海域の体長・成熟段階と比べると、オットセイが採餌したオキアミは斜面フロント／外洋域のそれに類似しており、特にオキアミ成体雌を選択的に捕食したことが示された。

以上、オットセイは、12 月および 1 月ともオキアミ成熟雌およびハダカイワシ類を採餌し、時期が進むにつれ後者の割合が増加した。

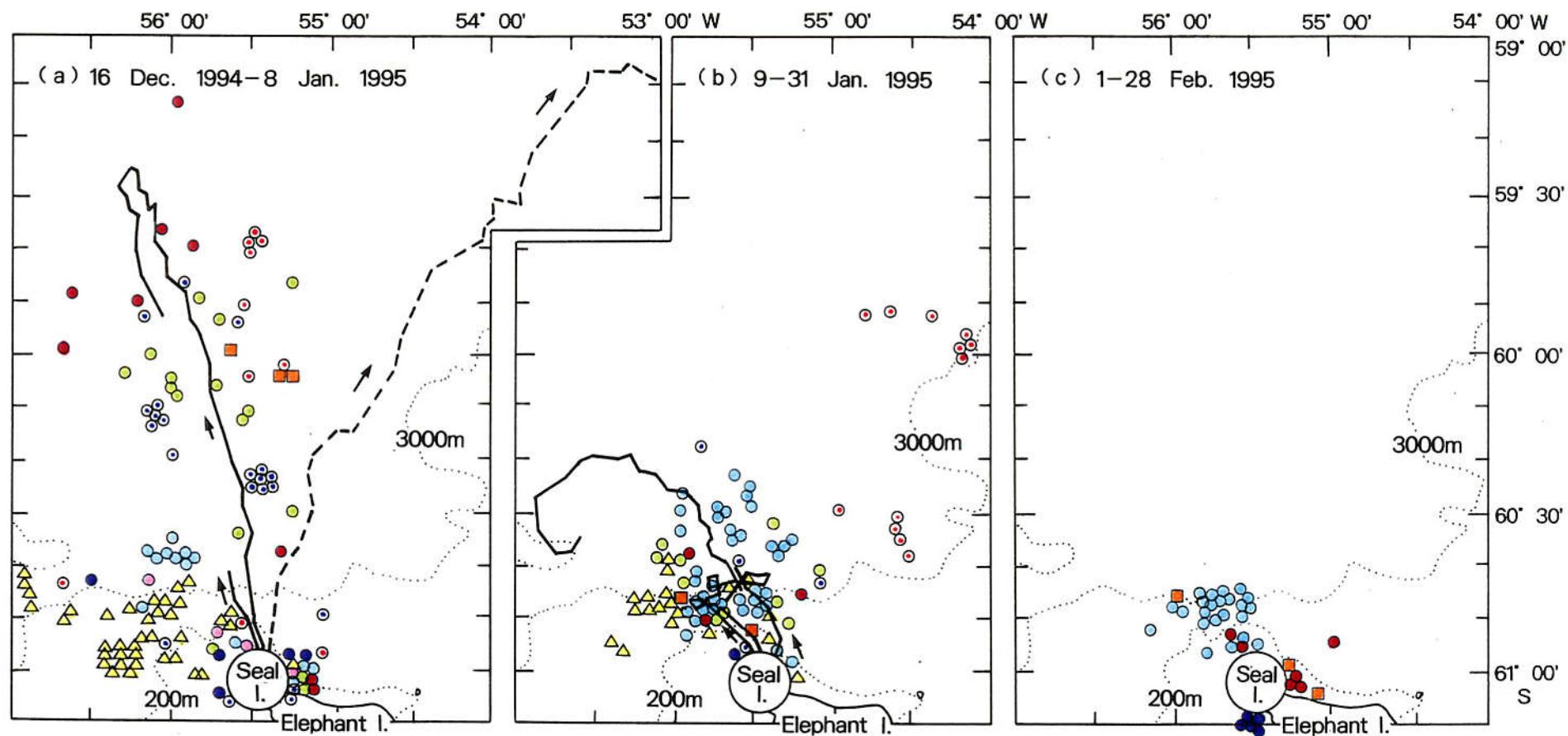


Fig.3-2. Temporal change in locations of fur seals with PTT in 1994/95. Different symbols indicate different individual fur seals with PTT. Solid lines indicate tracks from Seal Island to foraging areas for fur seals during Leg I (a) and Leg II (b) in 1994/95. Broken line indicate tracks for fur seal in 1990/91 (a).

Table 3-4. Frequency of occurrence (%) of krill and myctophid fish in the scats of fur seals containing food remains in 1990/91.

	Dec.	Jan.	Feb.	Mar.
Krill	62	61	38	83
Myctophid	0	61	81	100
	(n=13)	(n=33)	(n=26)	(n=6)

n indicates sample size.

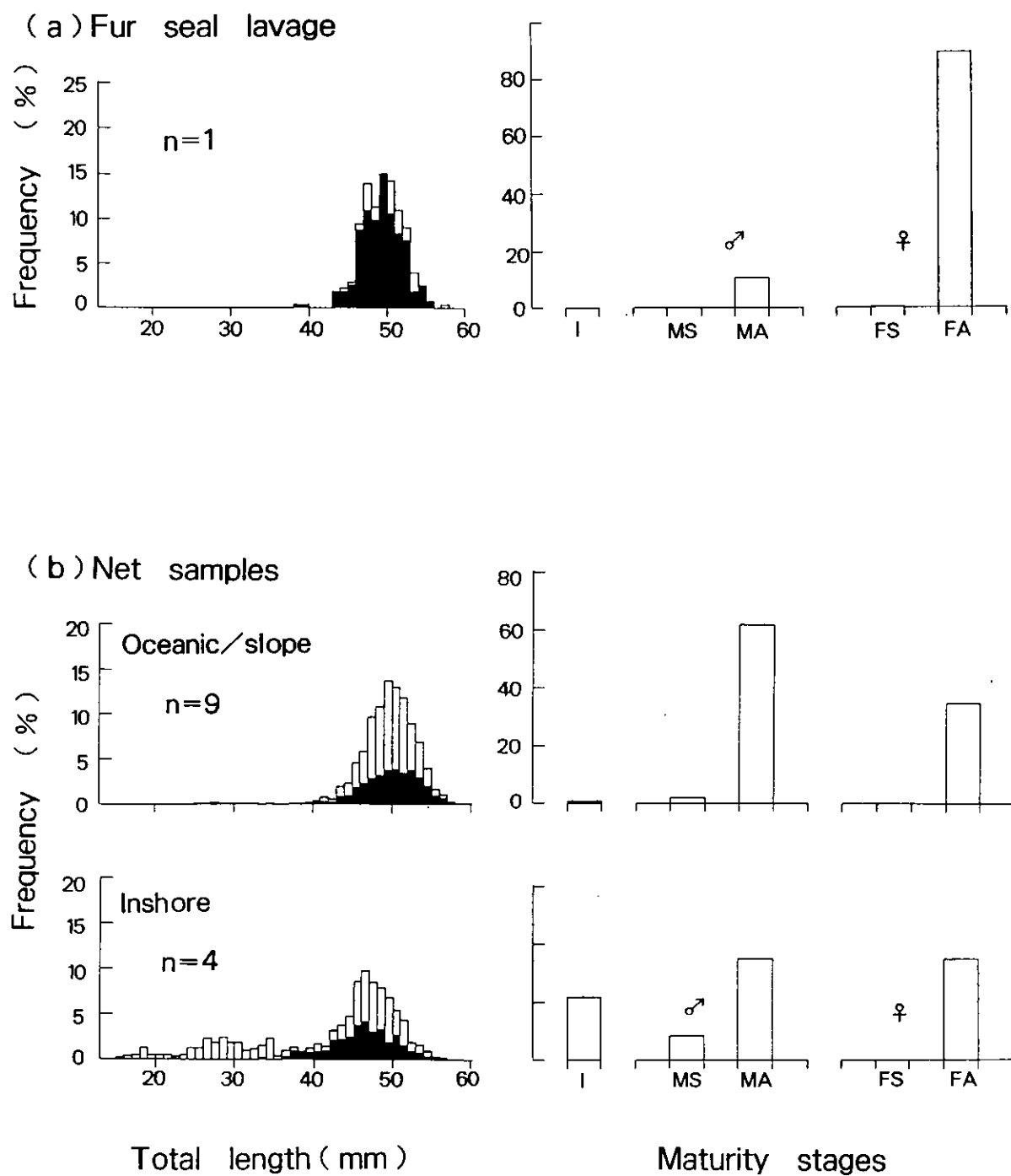


Fig. 3-3. Body length and maturity stage compositions of krill in a stomach content of fur seal in February 1995 (a) and net samples in Leg II (Jan. 1995) (b).
 I: juvenile, MS: subadult male, MA: adult male, FS: subadult female,
 FA: adult female n indicates number of samples.

アゴヒゲペンギンの採餌域

1994/95 年の 12 月は抱卵期にあたり、1 個体を 1 回追跡した。本個体はシール島から 49km 沖合の冰山(A ; 図 3-4a)で 5 時間過ごし、次に 68km 沖合の冰山(B)で 24 時間以上も過ごした。追跡は途中で切り上げたが、TDR の記録によると、この個体はこの冰山に合計 54 時間滞在していた(Bengtson, 未発表)。また、別の冰山にも別の発信器装着個体がいるのが観察された。

1 月は育雛期にあたり、ペンギン 5 個体を計 6 回追跡した。採餌域は、シール島の北沖 11-26km と 12 月に比べかなり沿岸寄りになっていた(図 3-4b)。この時期、ペンギンは昼間採餌するグループと夜間採餌するグループに分かれ、前者は沿岸域に留まったのに対し、後者は斜面域（特に斜面フロント域）まで出掛ける傾向にあった(図 3-4b)。採餌に出掛ける時間は、昼間採餌する場合は 5~11 時間で、夜間採餌する場合は 13~14 時間である(Jansen et al., 1998)。なお、アゴヒゲペンギンが昼間採餌するか夜間採餌するかは、抱卵から採餌への交代の時刻により、交代が午前中の場合は昼間採餌し、午後の場合は夜間採餌するが多い(Jansen et al., 1998)。

1990/91 年については、1 月に 4 個体を計 6 回追跡した。採餌域は、シール島の北側 7-24km であった(図 3-4c)。1994/95 年の 1 月同様、昼間採餌するグループと夜間するグループに分かれ、前者は沿岸域に留まる傾向があったのに対し、後者は斜面域まで出掛けた。

アゴヒゲペンギンの食性

抱卵期

胃内容物サンプルは、1994/95 年の 5 サンプルのみであるが、その 1 つにはオキアミ以外に魚類の耳石が含まれていた。胃内容物組成を、消化前の湿重量%でみると、オキアミおよびハダカイワシ類がそれぞれ平均 82%および 18%となり、エネルギーを主にオキアミから摂取するが、ハダカイワシ類からも少し摂取することが示唆された(表 3-5)。

胃内容物中のオキアミの体長組成をみてみると、体長は 42~51mm で、成体雌が 80% を占めた(図 3-5)。同時期の海域のオキアミと比べると、外洋域および沿岸域の両方のオキアミに類似しており、繁殖地へ戻る途中に外洋域から沿岸域にかけて、採餌したことが示唆された。またオットセイ同様、成体雌を選択的に捕食する傾向を示した。

育雛期

胃内容物サンプルは 1987/88~1994/95 の(1990/91 および 1991/92 分を除いた)6 年間分である。前述したように、この時期には昼間に採餌した個体と夜間に採餌した個体に分か

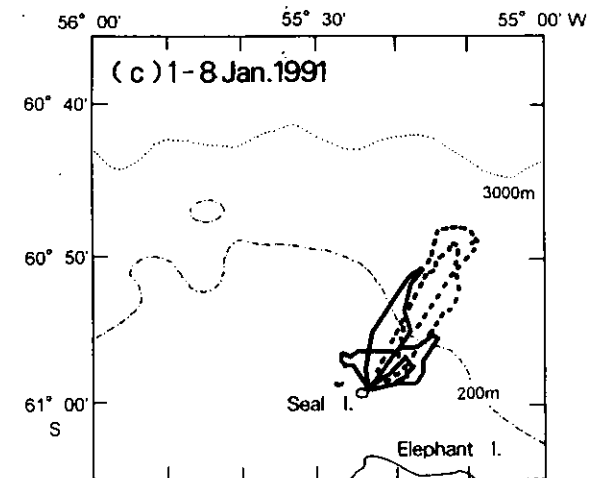
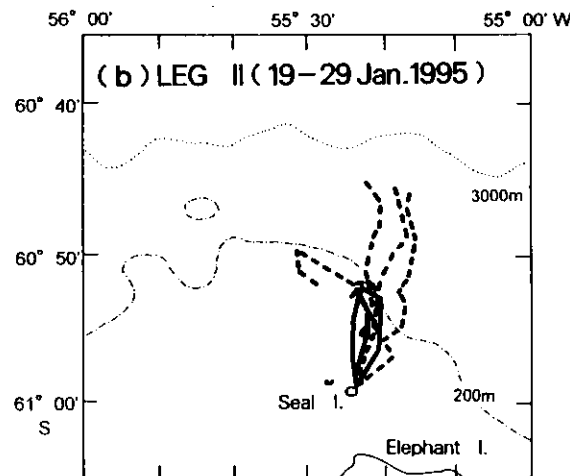
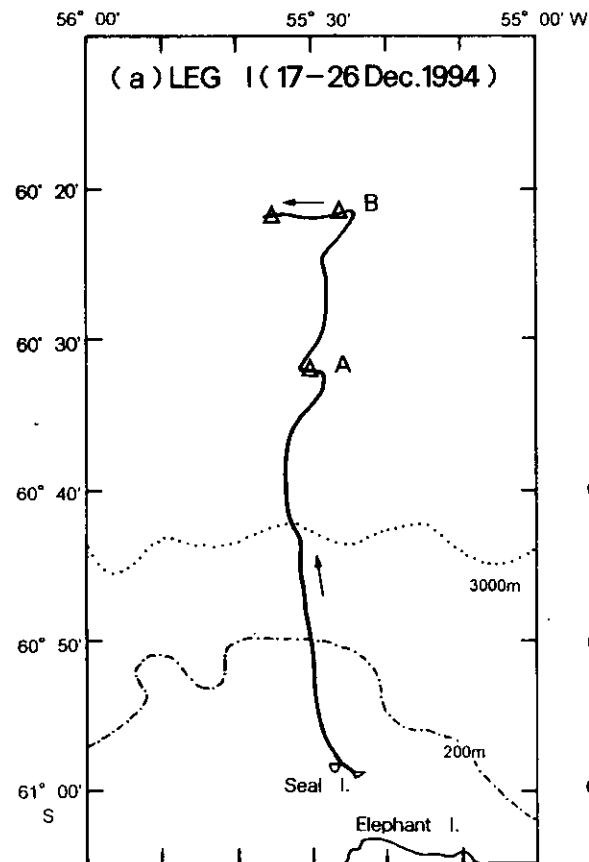


Fig.3-4. Tracks from Seal Island to foraging areas for chinstrap penguins during Leg I (a) and Leg II (b) in 1994/95, and 1990/91 (c). \triangle in (a) indicate iceberg on which the tracking penguin stayed for 5 hours (A) and 54 hours (B) during its foraging trip. Study period of (a) corresponds to incubation period, whereas those of (b)(c) correspond to chick-rearing period. Solid and broken lines in (b) and (c) indicate daytime and overnight foraging trip, respectively.

Table 3-5. Food compositions (%) by wet weight and energy (kJ/g wet wt.) consumed by chinstrap penguins.
Food compositions for incubation are means in 1994/95, and those for chick-brood are annual means
during 1987/88-94/95 except 1990/91 and 1991/92. n indicates sample size.

	Incubation		Chick-brood			
			Daytime forager		Overnight forager	
	% Wet wt	% Energy	% Wet wt	% Energy	% Wet wt	% Energy
n	5	5	113	113	93	93
Krill	81.9	77.0	99.4	99.2	73.0	65.7
Myctophid	18.1	23.0	0.4	0.5	20.6	25.5
Other fish	0.0	0.0	0.2	0.3	6.4	8.8
Total	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0

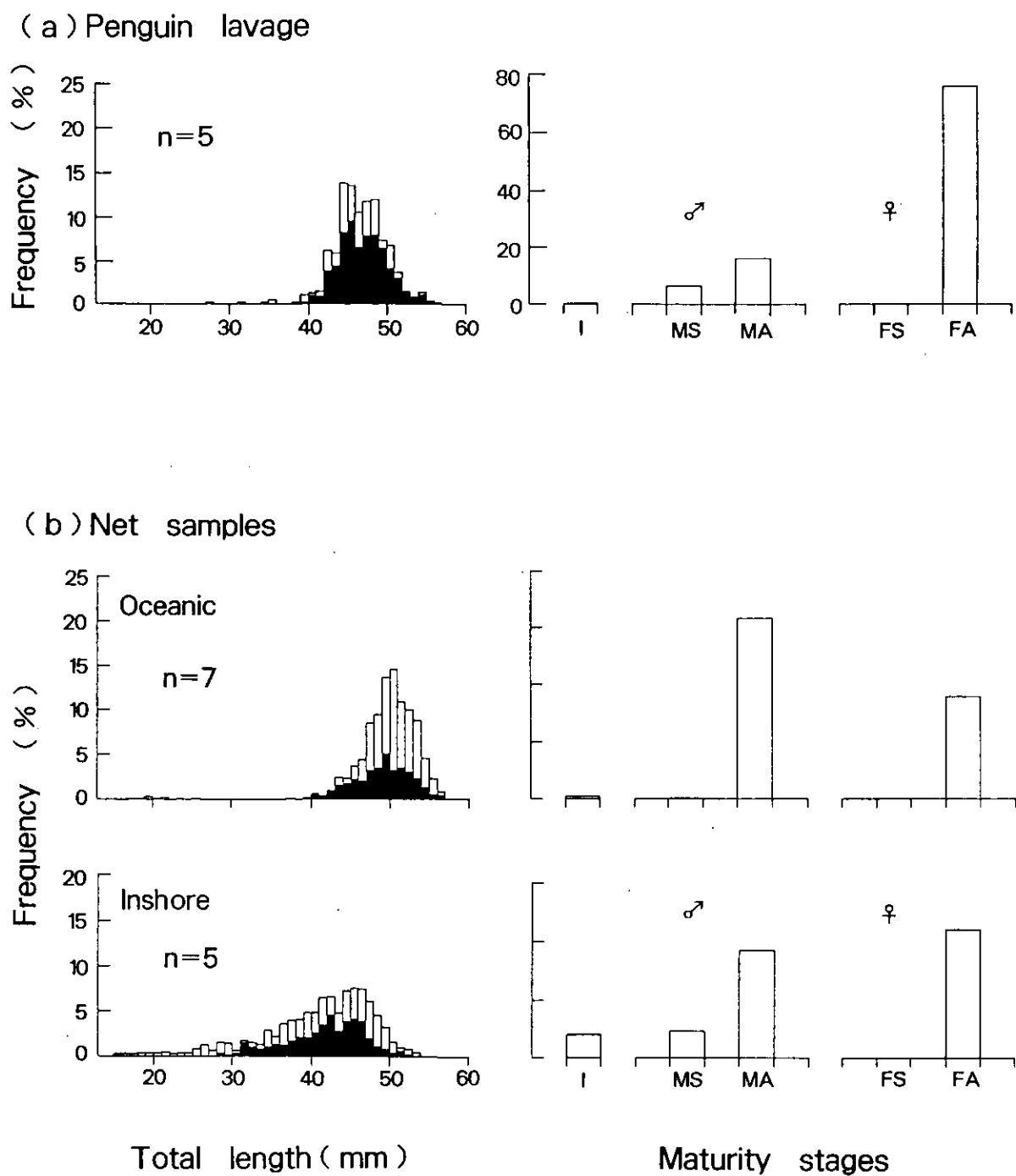


Fig. 3-5. Body length and maturity stage compositions of krill in lavage samples of chinstrap penguins during incubation period (Dec. 1994) (a) and net samples in Leg I (Dec. 1994) (b). See legend to Fig.3-4.

れた。よって、胃内容物サンプルが、昼間採餌した個体のものか夜間採餌した個体のものかを、以下のようにして推測した。採餌を終えて巣に戻ってくる時刻が 12 時（正午）以前の個体は夜間に採餌した可能性が高く、それ以降に戻ってきた個体は昼間に採餌した可能性が高い(Jansen et al.,1998)。そこで、正午を目安にして採餌個体の昼夜を分けた。ただし、12 時以降 14 時までに巣に戻ってきた個体で魚類も多食していた個体は、夜間に採餌した個体とした。

胃内容物組成を消化前の湿重量%でみると、昼間採餌したペンギンは、ほとんどオキアミのみを採餌していた(表 3-5)。一方、夜間採餌したペンギンでは、ハダカイワシ類の占める割合が、年平均 21%であった。カロリー量%でみると、年平均 26%となり、夜間は比較的多くのエネルギーをハダカイワシ類から摂取することが示唆された。ハダカイワシ類のなかでは、*G. nicholsi*が最も卓越し、次いで *E. carlsbergi*と *E. antarctic*であった。

胃内容物中のオキアミについては、1990/91 年および 1994/95 年の成熟段階組成の平均%を昼夜別に示した(図 3-6)。ペンギンは未成年雄(MS)と成体雌(FA)とを選択的に捕食し、特に昼間は未成年雄を摂餌する割合が高く、夜間は成体雌を採餌する割合が高かった。

以上より、昼間採餌したペンギンは、沿岸域に分布するオキアミのみを採餌した。一方、夜間採餌したペンギンは、斜面域でハダカイワシを、また斜面域から沿岸域にかけてのオキアミを摂餌した(表 3-6)。

考察

オットセイの採餌域形成

オットセイは、12 月には外洋フロント(59° 50' S)以北まで出掛け、1 月には斜面域を主な採餌域とした。これらの海域の特徴は、オキアミ成熟個体以外にハダカイワシ類も分布したことである。オットセイの糞を調べると、オキアミ以外にハダカイワシ類も出現し、ハダカイワシ類の出現割合は、12 月から 3 月にかけて高くなった。これは、月が進むにつれシール島周辺域で分布密度が高くなったハダカイワシ類を、オットセイが採餌する割合が増えたことを示唆する。さらに 1 月のオットセイの潜水深度をみても、夜間は、最大深度が約 90m と深くなり、ハダカイワシ類も採餌したことを裏付けた(図 3-7a; Bengtson, 未発表)。またサウスシェトランド諸島に生息する独身雄では、採餌量に占めるオキアミおよびハダカイワシ類の割合(重量)がほぼ 1 : 1 と推定されている (Casaux et al.,in press)。一方、オキアミについては、オットセイは沿岸域に分布する未成熟の個体ではなくて、斜面フロント/外洋域に分布する成熟雌を採餌すると考えられた。以上のように、オットセ

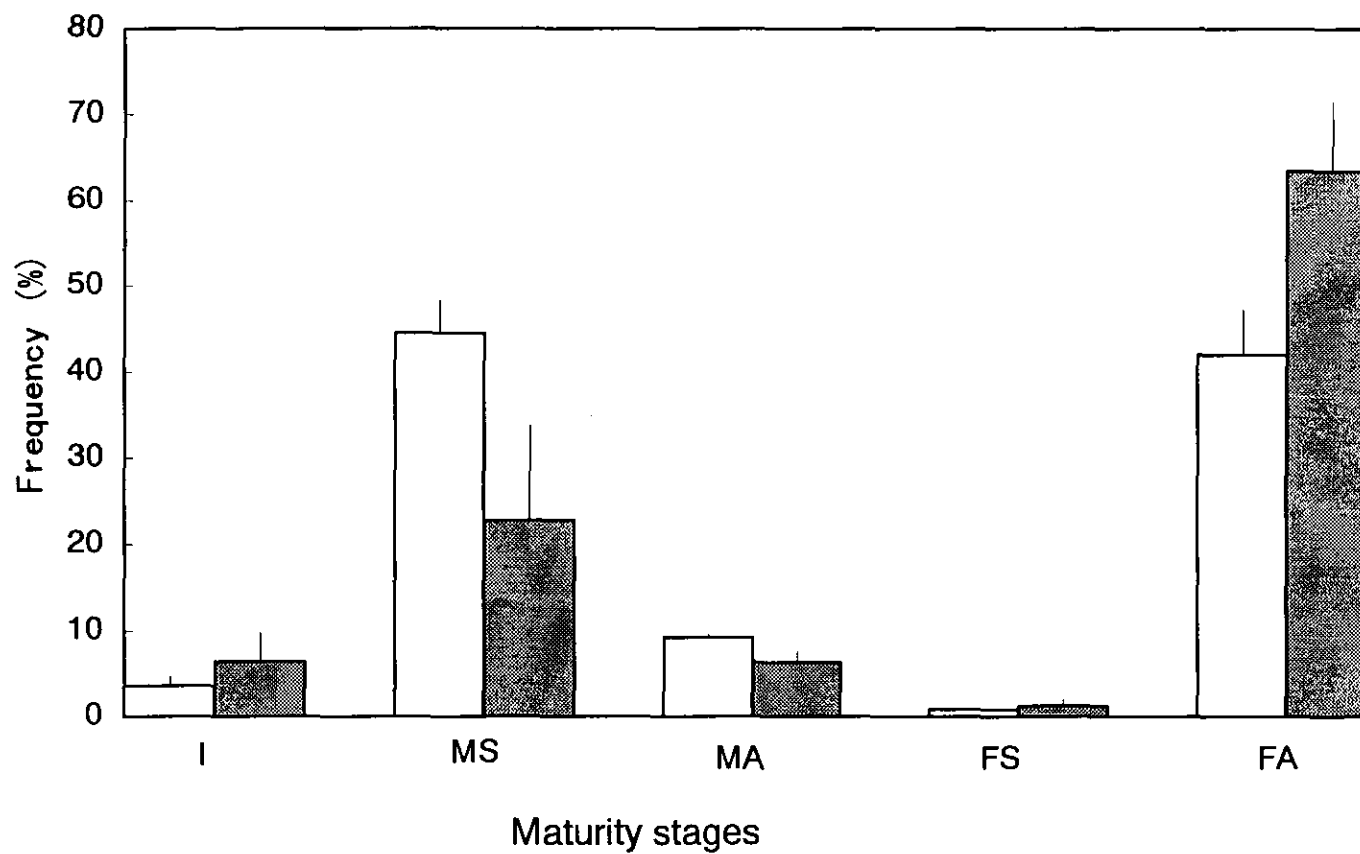


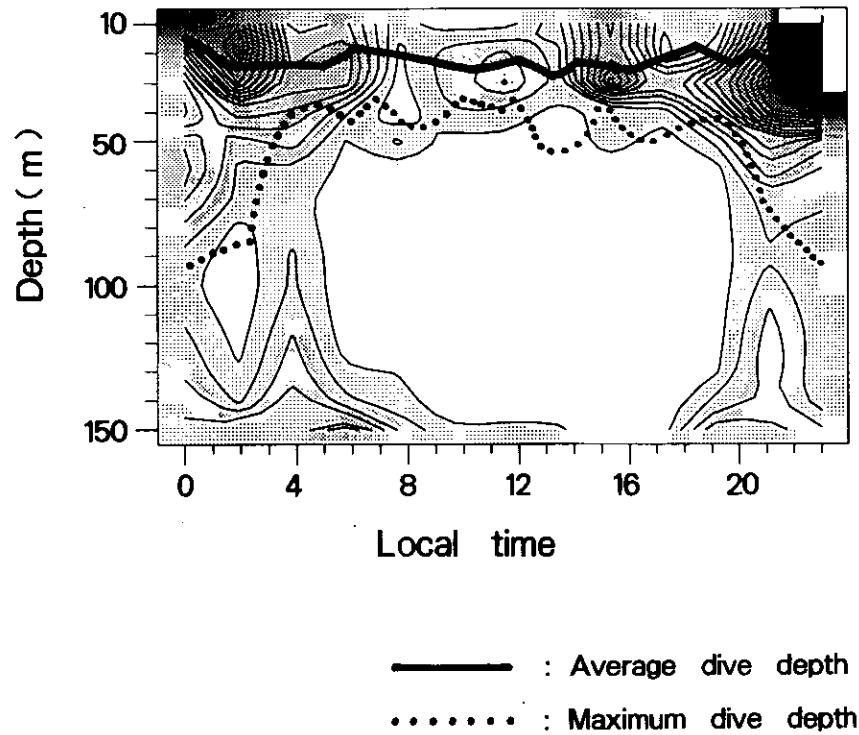
Fig. 3-6. Maturity stage composition of krill in lavage samples of daytime (open bar) and overnight (shaded bars) foraging trip chinstrap penguins. Mean \pm s.d. of 1990/91 and 1994/95.
 I: juvenile, MS: subadult male, MA: adult male, FS: subadult female, FA: adult female

Table 3-6. Foraging areas and food of chinstrap penguins

Incubation (Dec.)		Chick-brood (Jan.)	
		Overnight	Daytime
Oceanic	L-krill	-	-
Slope	L-krill	L-krill, Myctophid	-
Inshore	S-krill	S-krill	S-krill

L-krill: Large-sized krill ; S-krill: Small-sized krill

(a) Fur seals



(b) Chinstrap penguins

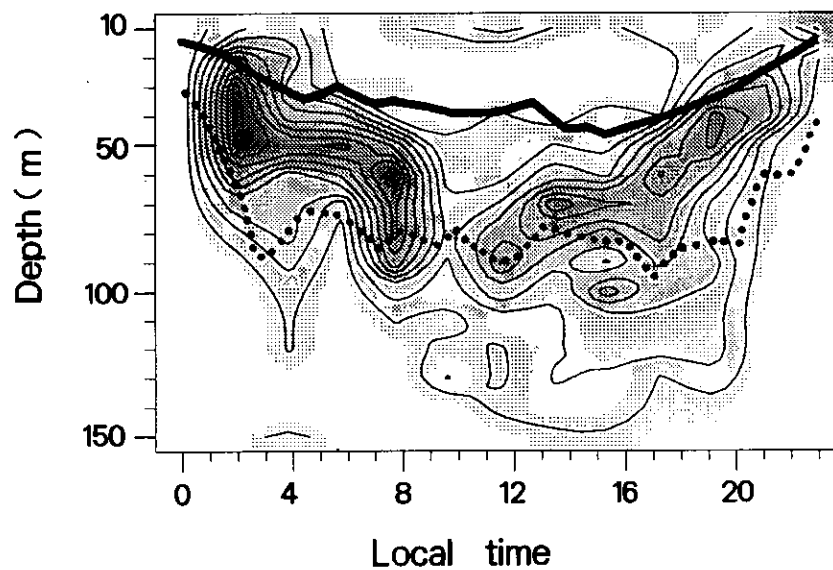


Fig. 3-7. (a) Diurnal patterns in depths of dives by fur seals and vertical distribution of myctophid fish including krill upper 50 m depth in the slope/oceanic region during Leg II in 1994/95. Acoustic record measured at 50 kHz. (b) Diurnal patterns in depths of dives by chinstraps penguins and vertical distribution f krill in the inshore region during Leg II in 1994/95. Acoustic record measured at 120 kHz. All dive data are from Bengtson et al. (unpublished).

イは外洋域や斜面域において、オキアミ成熟雌および夜間はハダカイワシ類も採餌したが、なぜオットセイは繁殖地に近い沿岸域のオキアミではなくて、外洋域の餌生物を捕食したのかを考えてみる。

そもそも、オットセイが採餌対象としたオキアミの成熟雌やハダカイワシ類のカロリー量は、沿岸に分布したオキアミ未成熟個体に比べ、単位重量当たりでそれぞれ約 1.2 倍および 1.3~2.0 倍で、個体当たりではそれぞれ約 2.3 倍および 40~100 倍と非常に高い(表 3-3)。また、ハダカイワシ類は、カロリー量だけでなく夜間発光によりその存在を見つけやすく捕食者にとっては有利な餌生物といえる。

まず 12 月には、ハダカイワシ類の分布域へ行くまでの途中の外洋域においてもオキアミ群が頻繁に表層に出現した。したがって、遠い場所で栄養価の高い餌を採餌してエネルギーを蓄え、そこへの行き帰りもオキアミ成熟個体を採餌することにより、コドモへのエネルギー持ち帰り率を高くできたと考えられる。

次に 1 月になると斜面域が主な採餌域となったが、ここでは一日中オキアミが表層に分布し、夜間はハダカイワシ類も表層に浮上し、しかも繁殖地から片道 3 時間程度と近く、成長した幼獣のためにエネルギー持ち帰り率を高くするには絶好の餌場となったと考えられる。一方、沿岸域ではオキアミの分布密度は高かったものの、昼間はオキアミが深みに分布したため、採餌効率の悪い採餌域であったと考えられる。Costa(1991)も、魚類と比べ体サイズも小さくカロリー含量も低いオキアミを採餌する場合、深く潜って摂餌するのは非効率であろうと推測している。実際にサウスジョージアのオットセイは、オキアミが深く潜っている昼間はほとんど潜水せず、オキアミの浮上してくる夜間のみ活発に潜水し効率的にオキアミを採餌することが報告されている(Croxall et al., 1985)。本研究でも昼間のオットセイの潜水深度は、20~30m 以浅と浅かった(図 3-7a ; Bengtson, 未発表)。

ペンギンの採餌域形成

抱卵期に追跡したペンギンは、外洋域を主な採餌域とした。胃内容物解析から、主にオキアミ成熟雌を、そして時々ハダカイワシ類も採餌したと考えられた。そこで、ペンギンが沿岸域ではなくて外洋域まで採餌に出掛けた理由を考えてみる。

まず、親鳥は抱卵期にはヒナに給餌する必要がないので、自分のためにだけエネルギーを摂取すればよい。前述したように、追跡個体は、オキアミ群付きの氷山で 54 時間も過ごした。TDR 記録をみると、ペンギンは氷山に滞在中、数時間おきにオキアミ群の分布深度へ活発な潜水を繰り返しており(Bengtson, 未発表)、氷山を休息と採餌の場として利用していた。このような氷山付きのオキアミ群を利用する方法は、探索の手間も省け、効率

的な採餌方法であろうと考えられる。また、たとえ氷山が見つからなくても、この時期の外洋域は、オキアミ成熟雌が表層に比較的頻繁に出現するため、オキアミ未成熟の多い沿岸域に比べ採餌にはそれほど不利ではないであろう。氷山に滞在した追跡個体は、TDR 記録によると、繁殖地へ戻る途中（復路）、往路以上に活発な潜水を連続的に行っており（Bengtson, 未発表）、外洋から沿岸にかけて分布していたオキアミ群を採餌し、抱卵中の断食に備えたものと考えられた。

育雛期になると、昼間採餌した個体は沿岸域にとどまり、夜間採餌した個体は斜面フロント域まで出かけたが、同様のパターンは、米国が単独で実施した 1989/90 年の追跡調査でも観察されている（Amos et al., 1990）。胃内容物解析によると、昼間採餌したペンギンは沿岸域のオキアミを、夜間採餌したペンギンはハダカイワシ類および斜面域から沿岸域にかけてのオキアミを捕食していた。そこでペンギンはなぜ昼夜で採餌域を変えるのかを考えてみる。

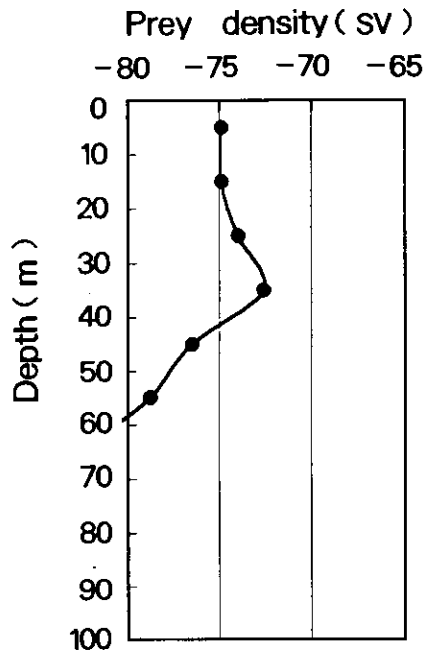
海域の採餌効率は、表層の餌密度に基づいて評価することができる。図 3-8 に斜面域と沿岸域における餌密度を昼夜別に示した。なお、餌密度は、オキアミとハダカイワシ類の両方に強く反応する 50kHz の SV 値で示してある。アゴヒゲペンギンの平均潜水深度は、昼間は約 40m、夜間は約 20m であったので（Bengtson, 未発表）、昼夜それぞれの平均潜水深度で浅での餌密度を斜面域と沿岸域とで比べてみた。まず昼間の餌密度をみると、斜面域(-73.1dB)の方が沿岸域(-74.9dB)よりも 1.8dB 高かった。夜間になると、餌が浮上してくるため、両海域とも昼間に比べて餌密度が高くなったが、斜面域(-66.7dB)が沿岸域(-71.1dB)より 4.4dB も高くなった。以上より、昼夜とも斜面域の方が沿岸域より餌密度が高く、特に夜間にその傾向が顕著であった。よって、ペンギンが昼間は沿岸域で採餌したのは、斜面域では表層の餌密度がそれ程大きくなかったため、そこまで遠出するメリットが少なかったと考えられる。一方、ペンギンは視覚に頼って採餌するので（Wilson et al., 1993）、夜間については少々繁殖地から遠くても、餌密度が沿岸域に比べ非常に高くなった斜面域は採餌域として魅力的であると考えられる。さらに、繁殖地への上陸も視覚に頼って行うため、夜間早く採餌が終わったとしても、明け方まで上陸を待たなければならない（Jansen et al., 1998）。すなわち、夜間は採餌を急ぐ必要がなく、よって繁殖地から遠いが餌密度の高い斜面域で採餌する利点は十分にあったということになる。

以上、高次捕食者による採餌域の選択は、各海域における昼夜別の採餌効率の違いで説明できることが示された。また、繁殖中のオットセイとペンギンの採餌域の決定に、エネルギーの持ち帰り方法の制約が重大な役割をはたしていることも示唆された。しかし、採

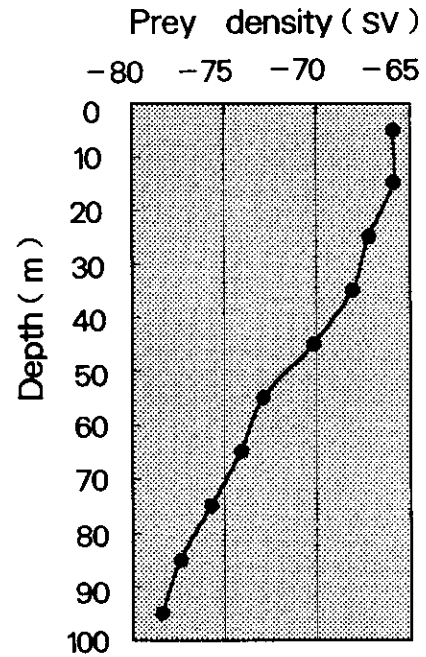
(a) Day

(b) Night

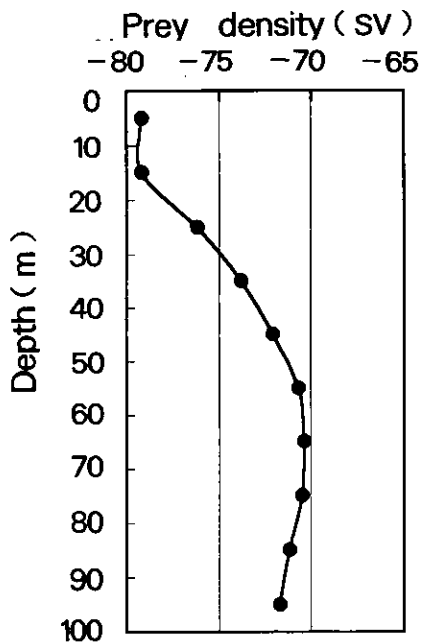
Slope



Slope



Inshore



Inshore

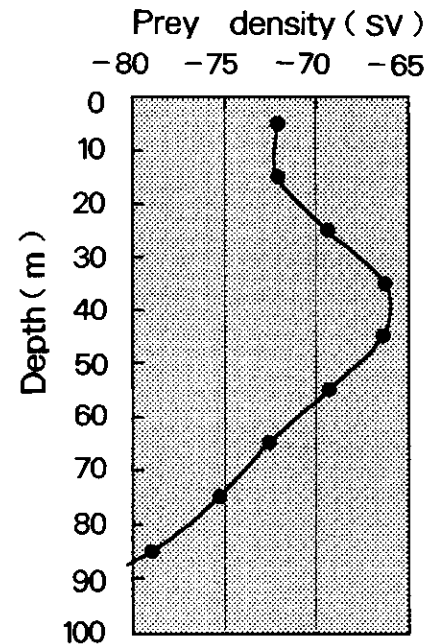


Fig. 3-8. Prey density in relation to depth by area during the daytime (a) and at night (b). Prey (krill and myctophid fish) density measured at 50 kHz.

餌に費やす時間当たりのエネルギー持ち帰り量を最大化するという最適採餌行動まで論じるためには、捕食者の移動コスト、餌のエネルギー価、オットセイの脂肪への変換効率、脂肪からミルクへの変換効率、ペンギンの胃サイズの制約なども考慮して計算する必要がある、今後の課題である。

第4章 総合考察

オキアミ、ハダカイワシ類の密度を決める要因

オキアミおよびハダカイワシ類の分布が、一次生産とどの程度対応しているかを検討するために、第2章のメソスケール調査に基づいて、クロロフィル *a* 濃度、オキアミおよびハダカイワシ類密度の平均値を月別に比べてみた(図 4-1)。また、表面水温についてもハダカイワシ類の分布に影響を与えるので示した。海域は、沿岸域、斜面域および外洋域に分けた。外洋域はさらに2つに分け、12月の場合は $60^{\circ} 50' S$ 付近の外洋フロントを境に外洋域 I と II に分け、1月の場合は $60^{\circ} 24' S$ 付近を境に外洋域 I' および II' に分けた。外洋域をこのように2つに分けたのは、環境(表面の塩分、水温、クロロフィル *a* 濃度)、オキアミおよびハダカイワシ類の分布に違いがみられたからである。

12月についてみると、クロロフィル *a* 濃度は斜面域($2.8 \mu g/l$)で最も高く、次いで沿岸域($1.5 \mu g/l$)であった。外洋域 I および II のクロロフィル *a* 濃度も、 $1.0 \mu g/l$ 程度あり、比較的高かった。オキアミ密度は沿岸域で最も高く($43 g/m^3$)、外洋へいくほど低い傾向を示したが、外洋域 I でも $19 g/m^3$ 、外洋域 II でも $15 g/m^3$ と比較的高かった。すなわち、外洋域でもオキアミ分布密度が比較的高く、これは現場の比較的高い植物プランクトン量を反映していると考えられる。1月になるとクロロフィル *a* 濃度は沿岸、斜面域および外洋域 I' の海域で比較的高く($1.2 \mu g/l$ 以上)、外洋域 II' で非常に低くなった($0.5 \mu g/l$)。オキアミ密度は沿岸域($61 g/m^3$)で非常に高く、斜面域($20 g/m^3$)および外洋域 I' ($16 g/m^3$)でやや高く、外洋域 II' ($1 g/m^3$)ではほとんど分布しなかった。すなわち、植物プランクトンが非常に少ない海域ではオキアミがほとんど分布しなかった。以上より、植物プランクトンの現存量はオキアミ分布密度に必ずしも比例しないが、オキアミ分布の基本的な要因として重要であることがわかる。また、第1章でみたように、LEGI から LEGII にかけてのオキアミ分布変化がクロロフィル *a* 濃度変化よりも珪藻類の密度変化によりよく対応したことから、クロロフィル *a* 濃度の代わりに珪藻類の密度を指標にとると、オキアミとの関係が一層明確になると考えられる。なお、沿岸域では物理的な集積・滞留作用が働くので、オキアミ分布密度が一層高くなる傾向があるものと考えられる。

ハダカイワシ類密度については、150~300m 深における 50kHz の SA 値で示した。12月には表面水温が $1.7^{\circ} C$ の外洋域 II にある程度多く分布したが($-58.2 dB$)、ここでのクロロフィル *a* 濃度は前述したように比較的高く、またオキアミも分布していた。1月には表面水温が約 $2.0^{\circ} C$ 以上の海域のうち斜面域($-53.9 dB$)および外洋域 I' ($-52.4 dB$)でハダカイワシ類が高密度に分布したが、これらの海域ではクロロフィル *a* 濃度もオキアミ分布密度も

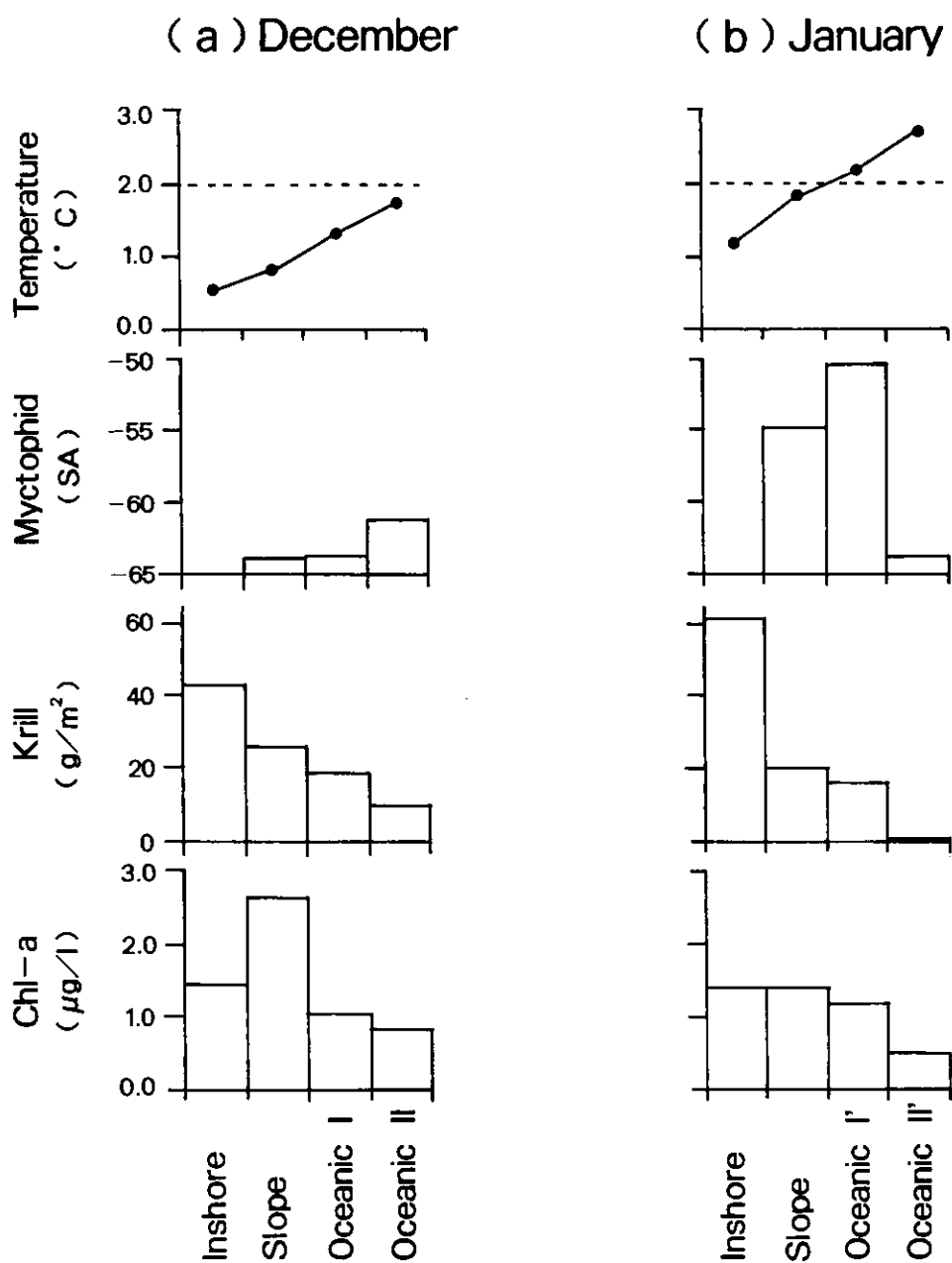


Fig. 4-1. Mean chlorophyll *a*, krill and myctophid fish density, and temperature by area in December (a) and January (b) in 1994/95. The definition of oceanic I and II and oceanic I' and II' explained in the text.

比較的高かった。一方、ハダカイワシ類がほとんど分布しなかった外洋域 II' では表面水温は高かったものも、クロロフィル *a* 濃度もオキアミ密度も低かった。従って、ハダカイワシ類の場合は、深層暖水が分布し表面水温が約 2.0° C 以上の海域における、餌となる植食性の動物プランクトンの現存量が分布の決定要因になっていると考えられる。

沿岸・斜面域におけるエネルギーの流れ

盛夏に食物連鎖を流れるエネルギー量(cal/m²/日)を、生物量が集中した沿岸域と斜面域について、1994/95 年 1 月のデータに基づき試算してみた。

まずオキアミのエネルギー消費量についてみる。オキアミの日間摂餌量を、体炭素の 5% (Holm-Hansen and Huntley, 1984)、餌となる植物プランクトンのカロリー含量を炭素量当り 10,000 cal/gC (Tait, 1981)と仮定した。(他のパラメータについては、第 2 章の考察を参照。) オキアミの消費エネルギー量は沿岸域では 3,200 cal/m²/日となり、一次生産量のうち 30%ものエネルギーがオキアミへ流れた(図 4-2)。一方、斜面域では、オキアミのエネルギー消費量が 1,050 cal/m²/日となり、一次生産量のうち 10%程度のエネルギーがオキアミへ流れた。斜面域では、サルパ類、かいあし類および *T. macrura* など他の動物プランクトンも分布するため(Nast, 1986; Jazdzewski et al., 1985, Siegel et al., 1992; Nishikawa et al., 1995)、これらの生物へもある程度のエネルギー量が流れ込むと考えられる。

次に斜面域のハダカイワシ類のエネルギー消費量をみる。ハダカイワシ類の分布密度は、トロール曳網による CPUE のハダカイワシ類/オキアミ比から、斜面域のオキアミ密度の 2.5 倍とした(表 2-1)。ハダカイワシ類の日間摂餌率は、*E. antarctica* が体重の 1.86%、*E. carlsbergi* が 1.56%および *G. Nicholisi* が 0.76%と推定されているので(Pakhomov et al., 1996)、それらの平均をとって、体重の 1.4%とした。また、餌となるかいあし類やオキアミ類の水分含量を 80% (Parsons et al., 1984)、カロリー含量を乾重量換算で 5,000 cal/g dry wt (Tait, 1981)と仮定した。その結果、ハダカイワシ類のエネルギー消費量が 700 cal/m²/日と、同海域のオキアミにある程度匹敵した。このことは、ハダカイワシ類が動物プランクトンを多く消費することを示唆する。

最後に高次捕食者のエネルギー消費量についてみる。オットセイの母親の頭数を 345 頭(Bengtson et al, 1990)、ペンギンの番数を 22000(AMLR, 1995)とし、これらすべてが定線航走調査域で採餌すると仮定した。また日間エネルギー要求量をオットセイが 7,030 cal/頭、ペンギンが 930 cal/羽とした(Croll and Tershy, 1998)。オットセイについては、必要なカロリー量を沖合域のオキアミとハダカイワシ類から半分ずつ摂取すると仮定した。

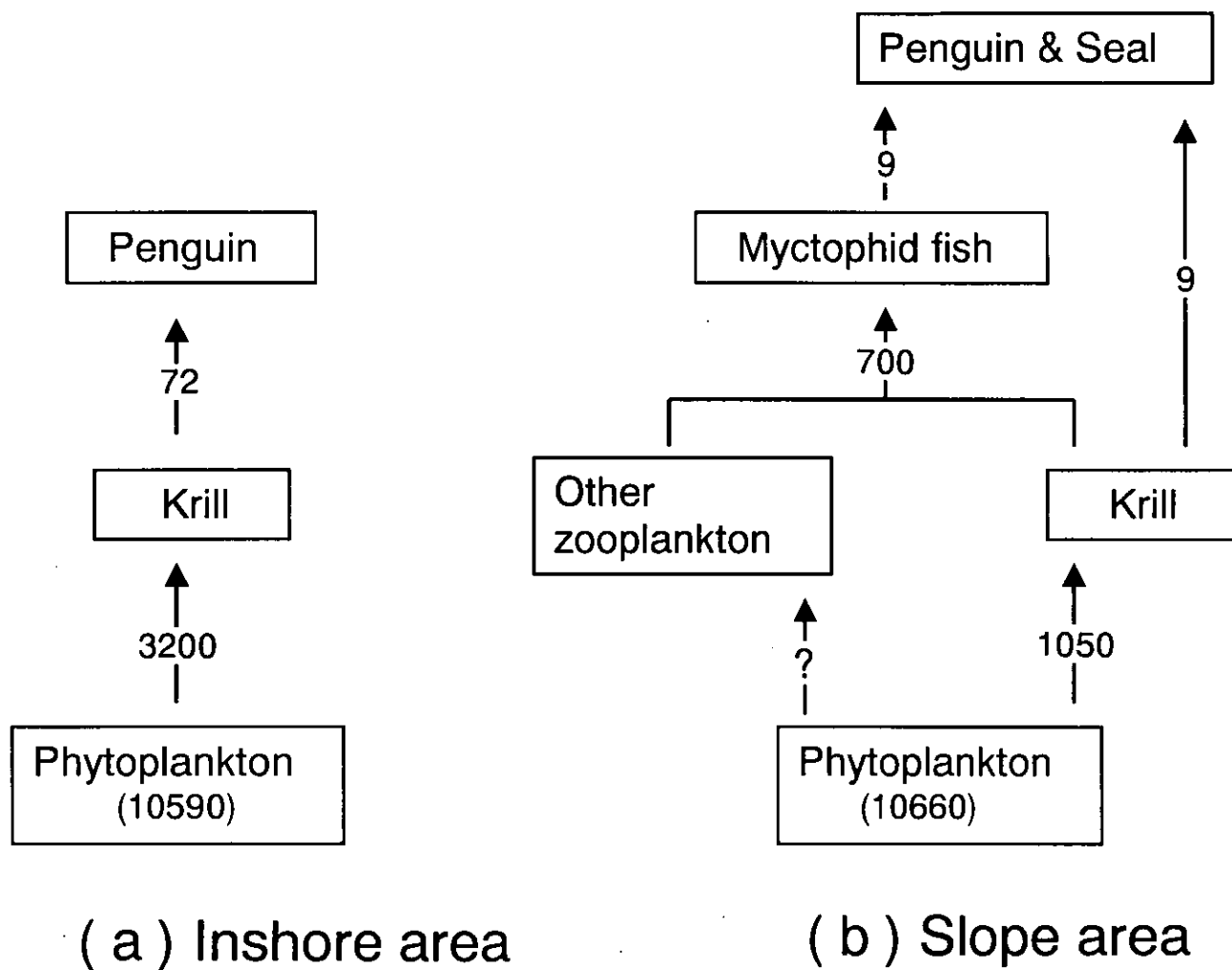


Fig. 4-2. Daily energy-flow ($\text{cal/m}^2/\text{d}$) from phytoplankton to top-predators in inshore (a) and slope (b) area in January in 1994/95. Primary production ($\text{cal/m}^2/\text{d}$) shown in parentheses.

ペンギンについては、昼、夜それぞれ 22000 羽の親鳥が採餌し、昼間は沿岸域のオキアミから必要なエネルギーを摂取し、夜間は必要なエネルギー量の 1/3 をハダカイワシ類から、1/3 を斜面域のオキアミから、残り 1/3 を沿岸域のオキアミから摂取すると仮定した。なお、餌となったハダカイワシ類、沖合域のオキアミ、および沿岸域のオキアミのエネルギー含量をそれぞれ 1670、1190、および 1024 cal/g wet wt とした（表 3-3）。また、定線航走調査域の沿岸、斜面域の面積はそれぞれ 380 および $920 \times 10^6 \text{ m}^2$ であった。以上より、沿岸域では $72 \text{ cal/m}^2/\text{日}$ のエネルギーがオキアミからペンギンへ流れ、斜面域では $9 \text{ cal/m}^2/\text{日}$ づつのエネルギーがそれぞれオキアミおよびハダカイワシ類から高次捕食者へ流れると推定された（図 4-2）。すなわち、高次捕食者へ流れる単位面積当たりエネルギーは、沿岸域の方が斜面域よりも 4 倍大きかった。もし、オットセイの資源量が乱獲前と同レベル（現在の約 20 倍）とすると、斜面域では $34 \text{ cal/m}^2/\text{日}$ づつのエネルギーがそれぞれオキアミおよびハダカイワシ類から高次捕食者へ流れることとなり、沿岸域と同程度のエネルギー量の流れとなった。両海域での高次捕食者の消費量を一次生産量の%でみると沿岸域で 0.7%、斜面域で 0.2% となり、ウエッデル海での値(0.01~0.42% ; van Franeker, 1997)より若干高かった。

オキアミから高次捕食者への生態効率（捕食者による摂餌量／オキアミによる摂餌量）は沿岸域および斜面域でそれぞれ 2.3 および 0.9% と計算され、ペンギンによるオキアミ消費量は大きいとは言えなかった。しかし、この時期(盛夏)の沿岸域ではオキアミが日周鉛直移動を行っており、大部分のオキアミは昼間にはペンギンの平均潜水深度より深いところへ潜った。よって、これはオキアミが捕食者から逃れるための行動であったかもしれず (Gliwicz, 1986; Frost and Bollness, 1992; Croll et al., 1993)、もしそうだとすると、沿岸域においてペンギンがオキアミの行動へ与える影響は無視できないということになる。

以上、食物連鎖は沿岸と斜面域で著しく異なり、沿岸域では栄養段階が 3 つからなる単純な食物連鎖となっているが、斜面域では 3 段階と 4 段階の食物連鎖が組み合わさった複雑で多様な構造となっている（図 4-2）。近年の温暖化の影響により、本諸島を含む南極半島海域ではオキアミ資源量が減少傾向にあり、サルパなどが増加傾向にあり、生態系に変化が生じているといわれている (Loeb et al., 1997)。高次捕食者については、アゴヒゲペンギンやアデリーペンギンが減少傾向にあり (Loeb et al., 1997; SC-CAMLR, 1998)、一方オットセイは増加傾向があると報告されている (Anon, 1996)。このような生態系の変化を理解するには、沿岸域と斜面域の生態系を区別してみていく必要がある。

要約

研究の目的

ナンキョクオキアミ(*Euphausia superba*)は、一次生産の高い夏季には植物食性が強く、ヒゲクジラ類、アザラシ類、海鳥類など多くの動物の主要な餌生物となっており、南極海生態系の鍵種である。よって、夏季における本種の分布と豊度は、一次生産分布を反映し、高次捕食者へのエネルギー流を決定すると考えられる。本研究は、海洋物理環境、一次生産、低次生産(オキアミ・ハダカイワシ)および高次捕食者の時空間的なパターンをメソ(数10~数100km)およびマイクロ(数~数10km)スケールで調べることにより、「オキアミ分布は一次生産が決定し、高次捕食者は採餌効率のよい海域で採餌する」という海洋生態学での重要な仮説を検証し、さらに食物連鎖を流れるエネルギー量を推定することを目的とした。本研究は、オキアミ漁場が形成され、南極海洋生物資源保存委員会のモニタリング計画の対象海域ともなっている、南極半島のサウスシェトランド諸島海域で行われた。

メソスケールのオキアミ分布パターンとその決定要因

本諸島域におけるメソスケールのオキアミ分布を、海洋構造および植物プランクトンとの関係で調べ、オキアミ分布の決定要因を明らかにするために、1990/91年の12月(初夏)と1月(盛夏)に調査を行った。オキアミ分布については計量魚探を用いて調べ、ネット採集した個体から体長や成熟度を調べた。海洋環境については、物理環境として塩分・流動を調べ、一次生産としてクロロフィル *a* 濃度・珪藻類分布を調べた。

オキアミは、特に1月になると沿岸域(131 g/m^3)および斜面フロント域(36 g/m^3)に集中した。さらに、沿岸域のオキアミは小・中型の未成熟個体で占められ、沖合および斜面フロント域のオキアミは大型の成熟個体で占められていた。沿岸域には外洋流と逆向きの緩慢な流れ(反流)が生じており、斜面域には外洋流と沿岸反流によるシアーが生じていたことから、物理的な滞留・集積作用がオキアミをこれらの海域に集めた要因の1つであることが示唆された。また、これらの海域では珪藻類が12月から1月にかけて増加し、オキアミ高密度形成に珪藻類の現存量も密接に関係していることが示唆された。さらに成熟個体が分布したフロント域は、水塊・流動構造が卵や幼生の生存や輸送に有利と考えられ、産卵場として適した環境にあることが分かった。

以上、滞留・集積作用があり一次生産力も高い斜面フロント域や沿岸域に、オキアミ高密度域が形成されると考えられた。また、集積作用が最も大きい沿岸域には遊泳力の弱い未成熟個体が、産卵に適したフロント域には遊泳力の強い成熟個体が集まると考えられた。

メゾ・マイクロスケールのオキアミ・ハダカイワシ類の分布パターン

オキアミおよびハダカイワシ類の分布パターンをより詳しく把握し、これらの捕食者であるナンキョクオットセイやアゴヒゲペンギンの採餌域と関連づけるために、これら餌生物の分布をメゾ・マイクロスケールで調べた。調査は、本諸島のシール島海域で、1990/91年および1994/95年の12月と1月に実施し、海洋環境は表面海水連続モニタリングシステムを用いて水温、塩分、クロロフィル *a* 濃度を観測した。餌分布は2周波を用いた計量魚探調査とネット採集およびトロール曳網により調べた。

オキアミ分布パターンは、12月には不安定であったが、クロロフィル *a* 濃度の高い沿岸域や斜面域および外洋域のフロントや冰山付近に多く分布する傾向を示した。1月になると、オキアミ分布パターンは安定するようになり、クロロフィル *a* 濃度の高い沿岸域および斜面域のうち、沿岸域で最も高密度に分布し、クロロフィル *a* 濃度の低くなった外洋域で低密度に分布した。また沿岸域では夜間表層に浮上する日周鉛直移動を行うようになった。ハダカイワシ類は、12月には外洋フロント以北の海域のみに分布したが、1月になると斜面フロント域付近に高密度に分布し、夜間表層に浮上する日周鉛直移動を行うようになった。

以上、オキアミおよびハダカイワシ類は、12月から1月にかけて水平・垂直分布に顕著な時期変化を示し、特にオキアミ分布は植物プランクトン分布にある程度規定されていることが明らかになった。

ナンキョクオットセイおよびアゴヒゲペンギンの採餌域とその決定要因

オキアミやハダカイワシ類の分布にオットセイとペンギンの採餌域形成がどのように対応しているのかを調べ、これら高次捕食者が採餌効率のよい海域で採餌している可能性を検討した。なお、オットセイは餌を体脂肪に変換して蓄え、それを母乳にして幼獣に与えるので、遠出することにより授乳量を多くできる。一方、ペンギンは餌を胃に入れて持ち帰り、その量は胃容積に制限されるので、遠出しても給餌量を多くできない。調査は前述のメゾ・マイクロスケールの調査時に行い、捕食者を電波テレメトリーを用いて追跡し、捕食者の採餌域を特定した。さらに捕食者の胃内容物や糞からは餌生物を特定した。

オットセイは、12月には外洋フロント付近まで採餌に出掛け、オキアミ成熟雌やハダカイワシ類を採餌し、1月になると斜面域でオキアミ成熟雌やハダカイワシ類を採餌した。これらの餌生物は、沿岸に分布するオキアミ未成熟個体に比べて、カロリー含量が高く、より好適な餌であろうと考えられた。ペンギンは、12月（抱卵期）には、外洋域まで出か

け、オキアミ付きの冰山を採餌および休息の場として利用しており、省エネ型の効率的な採餌を行った。1 月（育雛期）になると、夜間は斜面域まで出かけハダカイワシ類やオキアミを採餌し、昼間は沿岸域でオキアミを採餌した。表層における餌密度を斜面域と沿岸域とで比較したところ、昼夜とも斜面域の方が高く、特に夜間は顕著に高かった。従って、遠出するほど給餌率が低下する育雛期のペンギンにとっても、夜間は繁殖地から遠い斜面域で採餌する利点があったと考えられた。

以上、高次捕食者の採餌域の選択は、各海域における昼夜別の表層での餌密度の違いで説明することができた。

食物連鎖を流れるエネルギー量

最後に、食物連鎖を流れるエネルギー量(cal/m²/日)を 1994/95 年 1 月のデータに基づき試算した。オキアミの消費エネルギー量は、沿岸域で 3200(一次生産の 30%)、斜面域で 1050(10%)となった。ハダカイワシ類の消費エネルギー量は、斜面域で 700 となり、同海域のオキアミに匹敵し、ハダカイワシ類の餌となる動物プランクトン現存量の大きいことが示唆された。高次捕食者の消費エネルギー量は、沿岸域ではオキアミから 72 を、斜面域ではオキアミおよびハダカイワシ類からそれぞれ 9 ずつ摂取すると推定された。以上、斜面域ではハダカイワシ類の存在により食物網が沿岸域に比べ複雑になっていることが明らかになった。

謝辞

本研究を取りまとめるにあたり、懇切なご指導とご校閲を賜った総合研究大学院大学極域科学専攻教授内藤靖彦博士に心から感謝の意を表する。本研究で実施した日米共同調査は、同博士の橋渡しにより実現したものである。北海道大学農学部助教授綿貫豊博士には本研究をまとめるにあたり、多くの有益なご助言と詳細なご校閲をして頂いた。親身なご教示に対して、特別な感謝をさせて頂きたい。東京大学海洋研究所教授川口弘一博士にはご校閲を頂くとともに、数々の有益なご教示を頂いた。深謝の意を表する。総合研究大学院大学極域科学専攻教授福地光男博士には、始終親身なご指導と的確なご助言を頂いた。お心くばりに厚く感謝する。本稿のご校閲の労をとられた北海道大学水産学部教授池田勉博士、および総合研究大学院大学極域科学専攻助教授小達博士にも厚くお礼申し上げる。

本研究で用いた資料の多くは、水産庁開洋丸の第6次および第7次南極航海で収集されたものである。これらの調査航海に携わった開洋丸乗組員、研究者および学生の皆様に深謝の意を表する。日米共同調査のパートナーである米国海洋漁業庁(NOAA)国立海洋哺乳類研究所のJohn Bengtson博士、Peter Boveng博士およびJohn Jansen氏には、未発表のデータを一部引用させて頂いた。本研究の計量魚探データの解析と取りまとめについては、水産工学研究所主任研究官高尾芳三氏から数々の有益なご助言を頂いた。海洋物理データについては、遠洋水産研究所の方々、すなわち主任研究官渡邊朝生博士、室長稲掛伝三博士、研究員岡崎誠氏、室長永延幹男博士および研究員亀田卓彦氏から有益なご教示を頂いた。アルゴス発信器データについては、同研究所国際海洋生物研究官馬場徳寿氏から有益なご助言を頂いた。サンプルの解析については、東海大学海洋学部学生片山健氏、林倫成氏、帯津直彦氏、三浦あけみ嬢からご協力を頂いた。ここに厚くお礼申し上げる。

京都大学大学院理学研究科森貴久博士および日本鯨類研究所田村力博士には本研究をまとめるにあたり、有益なご助言とご教示を頂いた。心から感謝する。

遠洋水産研究所の企画連絡室長松村皐博士は本研究の博士論文審査を内藤靖彦博士にお願いして下さった。部長宮地邦明博士からは日々激励とご助言を頂いた。所長嶋津靖彦博士からも節々で激励を頂いた。これらの方々に深く感謝する。

本研究の図の作成は遠洋水産研究所非常勤職員の新海みち代嬢および鈴木みや子嬢にお願いした。締め切りに間に合わせるために、無理をしていただいたこともあった。ご協力に心から感謝する。

参考文献

- Agnew D.J. (1992) Distribution of krill (*Euphausia superba* Dana) catches in the South Shetland Islands and South Orkneys. In: *Selected Scientific Papers SC-CAMLR-SSP/9*, CCAMLR, Hobart, Australia, pp.287-303.
- Agnew D.J. and S. Nicol (1996) Marine disturbances - commercial fishing. In: *Foundations for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula*. Ross, R.M., Hoffmann, E.E. and Quetin, L.B., editors, *Antarctic Research Series 70*, pp.417-435.
- Akamine T. (1987) Comparison of algorithms of several methods for estimating parameters of a mixture of normal distributions. *Bull. Japan Sea Natl. Fish. Res. Inst.* 37, 259-277.
- Aldredge A.L. and W.M. Hamner (1980) Recurring aggregation of zooplankton by a tidal current. *Estuarine and Coastal Mar. Sci.* 10, 31-37.
- AMLR (1995) AMLR 1994/95 field season report: objectives, Accomplishments, and Tentative Conclusions. Southwest Fisheries Science Center Administrative Report Lj-95-13. 117pp.
- Amos A.F., J.L. Bengtson, O. Holm-Hansen, V.L. Loeb, M.C. Macaulay and J.H. Wormuth (1990) Surface water masses, primary production, krill distribution and predator foraging in the vicinity of Elephant Island during the 1989/90 austral summer. *Document WG-CEMP-90/11*, CCAMLR, Hobart, Australia.
- Anon (1986) Post-FIBEX acoustic workshop. BIOMASS Report Series, No. 40, Scientific Committee Antarctic Research, Cambridge, England, 106pp.
- Anon (1996) Report of the meeting of the SCAR group of specialists on seals. *Document WG-EMM-98/27*, CCAMLR, Hobart, Australia..
- Bengtson J.L., D.A. Croll and M.E. Goebel (1993) Diving behavior of chinstrap penguins at Seal Island. *Antarctic Sci.* 5(1), 9-15.
- Bengtson J.L., L.M. Ferm, T.J. Härkönen and B.S. Stewart (1990) Abundance of Antarctic fur seals in the South Shetland Islands, Antarctica, during the 1986/87 austral summer. In: *Antarctic Ecosystem. Ecological change and conservation*, Kerry K.R. and G. Hemple, editors, Springer, Berlin, pp.265-270.
- Brinton E. (1991) Distribution and population structures of immature and adult *Euphausia superba* in the western Bransfield region during the 1986-87 summer. *Deep Sea- Res.* 38, 1169-1193.
- Boyd I.L. (1996) Temporal scales of foraging in a marine predators. *Ecolgy* 72(2), 426-434.
- Boyd I.L. and J.P. Croxall (1992) Diving behavior of lactating fur seals. *Can. J. Zool.* 70, 919-928.

- Casaux R., A. Baroni and A. Carlini (in press) The diet of the Antarctic fur seal *Arctocephalus gazella* at Harmony Point, Nelson Island, the South Shetland Islands. *Polar Biol.*
- CCAMLR (1992) CCAMLR Ecosystem Monitoring Program: Standard Methods for Monitoring Studies. CCAMLR, Hobart, Australia.
- Clark A. (1980) The biochemical composition of krill, *Euphausia superba* Dana, from South Georgia. *J. Exp. Biol. Ecol.* 43, 221-236.
- Costa D.P. (1991) Reproductive and foraging energetics of high latitude penguins, albatrosses and pinnipeds: implications for life history patterns. *Amer. Zool.* 31,111-130.
- Croll D.A. and B.R. Tershy (1998) Penguins, fur seals, and fishing: prey requirements and potential competition in the Southern Shetland Islands, Antarctica. *Polar Biol.* 19, 365-374.
- Croll D.A., R.P. Hewitt, D.A. Demer and J.K. Jansen (1993) Penguin foraging behavior in relation to the distribution of prey. *Document WG-Krill-93/47*, CCAMLR, Hobart, Australia..
- Croxall J.P., I. Everson, G.L. Kooyman, C.Ricketts, and R.W. Davis (1985) Fur seal diving behavior in relation to vertical distribution of krill. *J. Animal Ecol.* 54:1-8.
- Deacon G.E.R. (1984) Water movements and Antarctic krill. *Journal of Crustacean Biol.* 4, 13-15.
- Everson I. and C. Goss (1991) Krill fishery activity in the southwest Antarctic. *Antarctic Sci.* 3, 351-358.
- Frost B.W., and S.M. Bollens (1992) Variability of diel vertical migration in the marine planktonic copepod *Pseudocalanus newmani* in relation to its predators. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49:1137-1141.
- Fryxell G.A. and G.A. Kendrick (1988) Austral spring microalgae across the Weddell Sea ice edge: spatial relationship found along a northward transect during AMERIEZ 83. *Deep-Sea Res.* 35, 1-20.
- Gerasimova O.V. (1990) Feeding and food intake of *Electrona carlsbergi* (Tåning, 1932) Myctophidae. In: *Selected Scientific Papers SC-CAMLR-SSP/7*, CCAMLR, Hobart, Australia, pp. 411-416.
- Gliwicz M.Z. (1986) Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. *Nature* 320:746-748.
- Gon O. and P.C. Heemstra. (eds) (1990) *Fishes of the Southern Ocean*. Grahamstown, South Africa: J.L.B. Smith Institute of Ichthyology. 462pp.
- González H.E. (1992) The distribution and abundance of krill faecal material and oval pellets in the Scotia and Weddell Seas (Antarctica) and their role in particle

- flux. *Polar Biol.* 12, 81-91.
- Hamner W.M. and I.R. Hauri (1977) Fine-scale surface currents in the Whitsunday Islands, Queensland, Australia: effect of tide and topography. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 28, 333-359.
- Hamner W.M. and I.R. Hauri (1981) Effects of island mass: water flow and plankton pattern around a reef in the Great Barrier Reef lagoon, Australia. *Limnol. Oceanogr.* 26(6), 1084-1102.
- Harrington S. and P.G. Thomas (1987) Observations on spawning by *Euphausia crystallorophias* from waters adjacent Enderby Land (East Antarctica) and speculations on the early ontogenetic ecology of neritic euphausiids. *Polar Biol.* 7, 93-95.
- 林倫成 (1996) 南極半島のシール島で繁殖するアゴヒゲペンギンの食性に関する研究. 東海大学卒業論文. 31pp.
- Hecht T. (1987) A guide to the otoliths of Southern Ocean fishes. *S. Afr. J. Antarct. Res.* 17, 1-87.
- Helbling E., V.E. Villafañe, O. Holm-Hansen (1995) Variability of phytoplankton distribution and primary production around Elephant Island, Antarctica, during 1990-1993. *Polar Biol.* 15, 233-246.
- Helbling E.W., A.F. Amos, S.N. Silva, V.E. Villafañe and O. Holm-Hansen (1993) Phytoplankton distribution and abundance as related to a frontal system north of Elephant Island, Antarctica. *Antarctic Sci.* 5, 25-36.
- Hewitt R.P. and D. Demer (in press) AMLR program: Temporal and spatial variability of Antarctic krill density in the vicinity of South Shetland Islands as estimated from acoustic surveys. *Antarct. J. of US.*
- Hewitt R.P. and D. Demer (1993) Dispersion and abundance of Antarctic krill in the vicinity of Elephant Island in the 1992 austral summer. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 99, 29-39.
- Hofmann E.E., J.E. Capella, R.M. Ross and L.B. Quetin (1992) Models of the early life history of *Euphausia superba* -- Part I. Time and temperature dependence during the descent-ascent cycle. *Deep-Sea Res.* 39, 1177-1200.
- Holm-Hansen O. and M. Huntley (1984) Feeding requirements of krill in relation to food sources. *J. Crust. Biol. (spec. no)* 4, 156-173.
- Huntley M.E. and P.P. Nüller (1995) Physical control of population dynamics in the Southern Ocean. *ICES J. Mar. Sci.* 52, 457-468.
- Ichii T. (1987) Observations of fishing operations on a krill trawler and distributional behavior of krill off Wilkes Land during the 1985/86 season. In: *Selected Scientific Papers, (SC-CAMLR-SSP/4)*, pp. 335-363, CCAMLR, Hobart, Australia.

一井太郎(1989)ナンキョクオキアミの漁場。食の科学 139 号。52-62

Ichii T. (1990) Distribution of Antarctic krill concentrations exploited by Japanese krill trawlers and minke whales. *Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology*, 3, 36-56.

Ichii T. and M. Naganobu (1996) Surface water circulation in krill fishing areas near the South Shetland Islands. *CCAMLR Sci.* 4, 125-136.

Ichii T., H. Ishii and M. Naganobu (1992) Abundance, size and maturity of krill (*Euphausia superba*) in the krill fishing ground of Subarea 48.1 during 1990/91 austral summer. In: *Selected Scientific Papers, (SC-CAMLR-SSP/9)*, pp. 183-199, CCAMLR, Hobart, Australia.

Ichii T, M. Naganobu and T. Ogishima (1996) Competition between the krill fishery and penguins in the South Shetland Islands. *Polar Biol.* 16, 63-70.

Ichii T, K. Katayama, N. Obitsu, H. Ishii and M. Naganobu (1998) Occurrence of Antarctic krill (*Euphausia superba*) concentrations in the vicinity of the South Shetland Islands: relationship to environmental parameters. *Deep-Sea Res.* 45(8), 1235-1262

Ichii T., J.L. Bengtson, T. Hayashi, A. Miura, T. Takao, P. Boveng, J.K. Jansen, M.F. Cameron, L.M. Hiruki, W.R. Meyer, M. Naganobu and S. Kawaguchi (1997) Important aspects of prey distribution for the formation of foraging areas of chinstrap penguins and Antarctic fur seals at Seal Island. *Document WG-EMM-97/28*, CCAMLR, Hobart, Australia.

Ikeda T. (1984) Sequences in metabolic rates and elemental composition (C,N,P) during the development of *Euphausia superba* data and estimated food requirements during its live span. *J. Crust. Biol. (spec. no)* 4, 273-284.

Ikeda T., G.W. Hosie and M. Stolp (1986) SIBEX II cruise krill/zooplankton data. *ANARE Res. Notes* 32, 1-70.

Jacques G. and M. Panouse (1991) Biomass and composition of size fractionated phytoplankton in the Weddell-Scotia Confluence area. *Polar Biol.* 11, 315-328.

Jansen J.K., P.L. Bobeng and J.L. Bengtson (1998) Foraging modes of chinstrap penguins: contrasts between day and night. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 165, 161-172.

Jazdzewski K., W. Kittel and K. Lotocki (1985) Distribution and composition of plankton. In: *Atlas of Polish oceanographic observation in Antarctic waters 1981*, pp. 56-64, *Biomass Special Issue*.

Kanda K., K. Takagi and Y. Seki (1982) Movement of the larger swarms of Antarctic krill *Euphausia superba* population off Enderby Land during 1976-1977 season. *J. Tokyo Univ. Fish.* 68, 25-42.

Kang S.-H. and G.F. Fryxell (1993) Phytoplankton in the Weddell assemblages of the marginal ice-edge zone during austral autumn. *Mar. Biol.* 116, 335-348.

- 片山健 (1993) 夏季サウスシェトランド諸島周辺海域におけるナンキョクオキアミ餌料生物の分布と組成。東海大学修士論文。
- Kawamura A. (1981) Food habits of *Euphausia superba* and the diatom community. *BIOMASS Scientific Series* 2, 65-68.
- Kopczyńska E.E. (1992) Dominance of microflagellates over diatoms in the Antarctic areas of deep vertical mixing and krill concentrations. *J. Plankton Res.* 14, 1031-1054.
- Kopczyńska E.E. and R. Ligowski (1985) Correlation of krill abundance with chlorophyll *a*. In: *Atlas of Polish oceanographic observation in Antarctic waters 1981*, pp.47-50. *Biomass Special Issue*.
- Kozlov A.N., K.V. Shust and A.V. Zemsky (1990) Seasonal and inter-annual variability in the distribution of *Electrona carlsbergi* in the southern Polar Front area (the area to the north of South Georgia is used as an example). *Selected Scientific Papers (SC-CAMLR-SSP/7)*, pp.337-367, CCAMLR, Hobart, Australia.
- Lancelot C., S. Mathot, C. Veth and H. de Baar (1993) Factors controlling phytoplankton ice-edge blooms in the marginal ice-zone of the northwestern Weddell Sea during sea ice retreat 1988: field observations and mathematical modelling. *Polar Biol.* 13, 377-387.
- Lipski M. (1985) Distribution of chlorophyll *a*. In: *Atlas of Polish oceanographic observation in Antarctic waters 1981*, pp. 47-49, *Biomass Special Issue*.
- Loeb V., V. Siegel, O. Holm-Hansen, R. Hewitt, W. Fraser, W. Trivelpiece and S. Trivelpiece (1997) *Nature* 387, 897-900.
- Macaulay M.C., T.S. English and O.A. Mathisen (1984) Acoustic characterization of swarms of Antarctic krill (*Euphausia superba*) from Elephant Island and Bransfield Strait. *J. Crust. Biol. (spec. no)* 4, 16-44.
- Mackett D.J. (1973) Manual of methods for fisheries resource survey and appraisal; part 3 - standard methods and techniques for demersal fisheries resource surveys. *Food and Agricultural Organization Fisheries Technical Paper*, 124, 39 pp.
- Makarov R.R. and C.J. Denys (1981) Stages of sexual maturity of *Euphausia superba* Dana. *BIOMASS Handbook Series* 11, 1-13.
- Marr J. (1962) The natural history and geography of the Antarctic krill. *Discovery Rep.* 32, 33-464.
- Meyer M.A. and S.Z. El-Sayed (1983) Grazing of *Euphausia superba* Dana on natural phytoplankton populations. *Polar Biol.* 1, 193-197.
- Miller D.G. and I. Hampton (1989) Biology and ecology of the Antarctic krill (*Euphausia*

superba Dana): A Review. *BIOMASS Handbook Series* 9, 1-166.

- 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.* 6:4, 266-271
- Mizuno K. (1998) Observation of the Indian Ocean – Equatorial Jet- In: Report on 1995 Research Cruise of the R/V Shoyo-maru, pp.129-136, Fishery Agency, Japan.
- Morita R.Y., R.P. Griffiths and S.S. Hayasaka (1977) Heterotrophic activity of microorganisms in Antarctic waters. In: *Adaptations within Antarctic Ecosystems*, Llano, G.A., editor, Washington, DC, Smithsonian Institution, pp.91-113.
- Nast F. (1986) Changes in krill abundance and in other zooplankton relative to the Weddell-Scotia Confluence around Elephant Island in November 1983, November 1984 and March 1985. *Arch. Fish. Wiss.* 37, 73-94.
- Nast F., K.H. Kock, D. Sahrhage, M. Stein and J.E. Tiedtke (1988) Hydrography, krill and fish and their possible relationships around Elephant Island. In: *Antarctic Ocean and resources variability*, Sahrhage, D., editor, Springer, Berlin, pp.183-198.
- Nemoto T. (1972) History of research into food and feeding of euphausiids. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, B (Biol.)* 73, 259-265.
- Nicol S. W. De la Mare and M. Stop (1995) The energetic cost of egg production in Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). *Antarctic Sci.* 7(1), 25-30.
- Nicol S. and W. de la Mare (1993) Ecosystem Management and the Antarctic krill. *Amer. Scient.* 81, 36-47.
- Nicol S. and Y. Endo (1997) Krill fisheries of the World. *Food and Agricultural Organization Fisheries Technical Paper*, 367, 100pp.
- Nishikawa J., M. Naganobu, T. Ichii, H. Ishii, M. Terazaki and K. Kawaguchi (1995) Distribution of salps near the South Shetland Islands during austral summer, 1990-1991 with special reference to krill distribution. *Polar Biol.* 15, 31-39.
- Nishino Y. and A. Kawamura (1996) Food habits of the Antarctic krill *Euphausia superba* in South Shetland waters. *Bulletin of Plankton Society of Japan*, 43, 9-19.
- Pakhomov E.A., R. Perissinotto and C.D. McQuaid (1996) Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 134, 1-14.
- Parish R.H., C.S. Nelson and A. Bakun (1981) Transport mechanisms and reproductive success of fishes in the California Current. *Biological Oceanography* 1(2), 175-203.
- Parsons T.R., M. Takahashi and B. Hargrave (1984) Biological Oceanography Processes.

Third Edition. Pergamon Press, Oxford.

- Ross R.M. and L.B. Quetin (1989) Energetic cost to develop to the first feeding stage of *Euphausia superba* Dana, and the effect of delays in food availability. *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 133, 103-127.
- Rowedder U. (1979) Feeding ecology of the Myctophid *Electrona antarctica* (Günther, 1878)(Teleostei). *Meeresforsch* 27(4), 252-263.
- Sabourenkov E.N. (1990) Mesopelagic fish of the Southern Ocean- summery results of recent Soviet studies. *Selected Scientific Papers (SC-CAMLR-SSP/7)*, pp.433-457, CCAMLR, Hobart, Australia.
- Samyshev E.R. (1984) Distribution of eggs and larvae and functional structure of the distribution range of *Euphausia superba* Dana. *Oceanography* 24, 385-390.
- Sato N, Furuhashi K. and S. Ebara (1981) Extraction method of phytoplankton pigments without grinding for flurometric measurement employed by Japan Metereological Agency (in Japanese with English abstract). *Bulletin of Phytoplankton Society of Japan* 28, 173-178.
- SC-CAMLR (1991) Report of the working group on krill. In: *Report of the Tenth Meeting of the Scientific Committee for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources*, pp.109-204, CCAMLR, Hobart, Australia.
- SC-CAMLR (1992) *Report of the Eleventh Meeting of the Scientific Committee for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (SC-CAMLR-XI)*. CCAMLR, Hobart, Australia.
- SC-CAMLR (1994a) Report of the workshop on evaluating krill flux factors. In: *Report of the Thirteenth Meeting of the Scientific Committee for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources*, pp.267-293, CCAMLR, Hobart, Australia.
- SC-CAMLR (1994b) Report of the working group on krill. In: *Report of the Thirteenth Meeting of the Scientific Committee for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources*, pp.217-266, CCAMLR, Hobart, Australia.
- SC-CAMLR (1995) Report of the working group on ecosystem monitoring and management. In: *Report of the Fourteenth Meeting of the Scientific Committee for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources*, pp.111-253, CCAMLR, Hobart, Australia.
- SC-CAMLR (1998) Report of the working group on ecosystem monitoring and management. *Document SC-CAMLR-XVII/3*, CCAMLR, Hobart, Australia.
- Siegel V. (1986) Untersuchungen zur Biologie des antarktischen Krill, *Euphausia superba*, im Bereich der Bransfield Strasse und angrenzender Gebiete. *Mitteilungen aus dem Institut für Seefischerei* 38:1-244.
- Siegel V. (1987) Age and growth of Antarctic Euphausiacea (Crustacea) under natural conditions. *Mar. Biol.*, 96, 483-495.

- Siegel V. (1988) A concept of seasonal variation of krill (*Euphausia superba*) distribution and abundance west of the Antarctic Peninsula. In: *Antarctic Ocean and Resources Variability*, Sahrhage, D., editor, Springer, Berlin, pp.219-230.
- Siegel V. (1989) Winter and spring distribution and status of the krill stock in Antarctic Peninsula waters. *Archiv für Fischereiwissenschaft* 39, 45-72.
- Siegel V. And V. Loeb (1995) Recruitment of Antarctic krill *Euphausia superba* and possible causes for its variability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 123, 45-56.
- Siegel V., A. Skibowski and U. Harm (1992) Community structure of the epipelagic zooplankton community under the sea-ice of the northern Weddel Sea. *Polar Biol.* 12, 15-24.
- Smith W.O. and D.M. Nelson (1986) Importance of ice edge phytoplankton production in the Southern Ocean. *BioScience* 36, 256-257.
- Sprong I. and P.H. Schalk (1992) Acoustic observations on krill spring-summer migration and patchiness in the northern Weddell Sea. *Polar Biol.* 12, 261-268.
- Stackpole E.A. (1955) The voyage of the Heron and the Huntress. *The Marine Historical Association*, No.29. Mystic, Connecticut.
- Stein M. (1995) Hydrographic conditions around Elephant Island during austral spring 1994. *Document G-EMM-95/16*, CCAMLR, Hobart, Australia.
- Sugimoto S. (1977) On the fishing conditions of the Antarctic krill fishery in 1976/77 and 1977/78 (in Japanese). *Report of the Japanese Society of Scientific Fisheries Technology Convention* 11, 58-70.
- 水産庁(1993) 平成2年度開洋丸調査航海報告書. 第六次南極海調査, 水産庁
- Tait R.V. (1981) *Elements of Marine Ecology*. Third Edition. Butterworths, London.
- Takahashi M. (1983) Trophic ecology of demersal fish community north of the South Shetland Islands, with notes of the ecological role of the krill. *Mem. Natn. Inst. Polar. Res.* 27,183-192.
- Torres D. (1996) Summery of CEMP activities at Cape Shriff. *Document WG-EMM-96/39*, CCAMLR, Hobart, Australia.
- Trathan P.N., J. Priddle, J.L. Watkins, D.G.M. Miller and A.W.A. Murray (1993) Spatial variability of Antarctic krill in relation to mesoscale hydrography. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 98, 61-71.
- Trathan P.N., D.J. Agnew, D.G.M. Miller, J.I. Watkins, I. Everson, M.R. Thorley, E. Murphy, A.W.A. Murray and C. Goss (1992) Krill biomass in Area 48 and Area 58: recalculations of FIBEX data. *Selected Scientific Papers (SC-CAMLR-SSP9)*, pp.157-181, CCAMLR, Hobart, Australia.
- Trivelpiece W., S.G. Trivelpiece and N.J. Volkman. (1987) Ecological segregation of adelie, gentoo and chinstrap penguins at King George Island, Antarctica.

Ecology 68(2). 351-361.

- Uda M. and M. Ishino (1958) Enrichment pattern resulting from eddy systems in relation to fishing grounds. *J. Tokyo Univ. Fish.* 44, 105-129.
- Utermöhl H. (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitteilung Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie Verhandlungen* 9, 1-38.
- Villafañe V.E., E.W. Helbling and O. Holm-Hansen (1993) Phytoplankton around Elephant Island: distribution, biomass and composition. *Polar Biol.* 13, 183-191.
- Villafañe V.E., E.W. Helbling and O. Holm-Hansen (1995) Spatial and temporal variability of phytoplankton biomass and taxonomic composition around Elephant Island, Antarctica, during the summers of 1990-1993. *Marine Biol.* 123, 677-686.
- van Franeker J.A., U.B. Bathmann and S. Mathot. (1997) Carbon fluxes to Antarctic top predators. *Deep-Sea Res.* 44, 435-455.
- Whitaker T.M. (1977) Sea ice habitats of Signy Island (South Orkneys) and their primary productivity. In: *Adaptations within Antarctic Ecosystems*, Llano, G.A., editor, Washington, DC, Smithsonian Institution, pp.75-82.
- Williams R. and A. McEldowney (1990) A guide to the fish otoliths from waters off the Australian Antarctic Territory, Heard and Macquarie Islands. *ANARE Res. Notes* 75, 1-173.
- Wilson R.P. (1984) An improved stomach pump for penguins and other seabirds. *J. Field Ornithol.* 55, 109-112.
- Wilson R.P., K. Puetz, C.A. Bost, B.M. Culik, R. Bannasch, T. Reins and D. Adelung (1993) Diel dive depth in penguins in relation to diel vertical migration of prey: whose dinner by candlelight? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 94, 101-104.
- Witek Z., A. Koronkiewicz and G.J. Soszka (1980) Certain aspects of the early life history of krill *Euphausia suberba* Dana (Crustacea). *Polish Polar Res.* 1, 97-115.
- Witek Z., J. Kalinowski and A. Grelowski. (1988) Formation of Antarctic krill concentrations in relation to hydrodynamic processes and social behavior. In: *Antarctic Ocean and resources variability*, Sahrhage, D., editor, Springer, Berlin, pp.237-244.
- Woehler E. J. (1993) The distribution and abundance of Antarctic and Subantarctic penguins. *Scientific Committee on Antarctic Research (SCAR)*. Cambridge.
- Zasel'skiy V.S., B.D. Kudrin, V.A. Poletayev and S.C. Chechenin (1985) Some features of the biology of *Electrona carlsbergi* (Tåning) (Myctophidae) in the Atlantic sector of the Antarctic. *J. Ichthyol.* 25(2):163-166.