

TUMSAT-OACIS Repository - Tokyo

University of Marine Science and Technology

(東京海洋大学)

南大洋におけるハダカイワシ科仔魚の初期生活史と
餌料環境動態

メタデータ	言語: ja 出版者: 公開日: 2024-05-28 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 葦塚, 諭 メールアドレス: 所属:
URL	https://oacis.repo.nii.ac.jp/records/2000204.3

博士学位論文

南大洋における
ハダカイワシ科仔魚の初期生活史と餌料環境動態

2023 年度
(2024 年 3 月)

東京海洋大学大学院
海洋科学技術研究科
応用環境システム学専攻

葦塚 諭

博士学位論文

南大洋における
ハダカイワシ科仔魚の初期生活史と餌料環境動態

2023 年度
(2024 年 3 月)

東京海洋大学大学院
海洋科学技術研究科
応用環境システム学専攻

葦塚 諭

目次

1. 緒言と目的

ハダカイワシ科魚類の生態学的役割	1
ハダカイワシ科の卵と仔魚	4
南大洋の生態系	12
<i>Electrona antarctica</i> の生態	15
本研究の目的と概要	18

2. 顕微鏡観察による *Electrona antarctica* 仔魚の食消化管内容物分析

はじめに	23
材料と方法	23
結果	28

海洋前線と水塊の分布

浮遊性仔魚期の *E. antarctica* の消化管内容物組

遊泳性仔魚期の *E. antarctica* の消化管内容物組

走査型電子顕微鏡で観察した凝集態粒子の表面構造

考察	32
----------	----

3. *Electrona antarctica* 仔魚の消化管内容物遺伝子の網羅的分析

はじめに	49
材料と方法	53

結果	59
光学顕微鏡下での消化管内容物の同定	
ブロッキングプライマーの性能	
ブロッキングプライマーを使った消化管内容物 DNA の増幅	
考察	63
4. 安定同位体比分析による <i>Electrona antarctica</i> の食性解析	
はじめに	82
材料と方法	84
結果	91
調査海域の物理環境	
浮遊性粒子の安定同位体比	
海氷中粒子の安定同位体比	
沈降粒子の安定同位体比	
<i>Electrona antarctica</i> の体長と $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ 、C/N 比との関係	
魚類、動物プランクトン、粒子の安定同位体比	
考察	97
5. 耳石解析による <i>Electrona antarctica</i> 仔魚の成長速度の推定	
はじめに	136
材料と方法	139

結果.....	141
仔魚の体長と日輪数との関係	
仔魚の体長と耳石径との関係	
仔魚の体長と乾燥重量との関係	
ふ化日の推定	
考察.....	146
6. 総合考察.....	169
謝辞.....	173
引用文献.....	175

1. 緒言と目的

ハダカイワシ科魚類の生態学的役割

ハダカイワシ科魚類は北極海を除く全海洋に分布する中層性魚類である。本分類群は2亜科7属約250種から成り、海洋に生息している全魚類種数のおよそ15~20%を占める (Bekker 1967; Paxton 1972; McGinnis 1982; Moser et al. 1984)。

ハダカイワシ科は外洋性魚類の中で最も大きな生物量を持ち、生物採集用ネット (海洋生物の採集に用いられる曳航器具で、金属フレームの開口部に網地が取り付けられている) により得られる中層性魚類の生物量の約75% (湿重量比) を占めている (McGinnis 1982; Gjøsæter 1984; Sassa et al. 2004; Moser and Watson 2006; Catul et al. 2011)。ハダカイワシ科を含む中層性魚類の採集には主に中層トロール (Roe and Shale 1979; Oozeki et al. 2011) や動物プランクトン採集用の表層ネット (Omori 1965; Wiebe et al. 1985; Kitamura et al. 2001) などが用いられる。ネット採集に基づく分析では、ハダカイワシ科魚類の生物量は全海洋で最大10億トン (湿重量) にのぼると推定されている (Gjøsæter and Kawaguchi 1980; Moser et al. 1984)。しかし、魚類の自律的な遊泳によりネット開口部前で逃避行動が起こることなどが要因となり、使用する採集ネットの種類によって魚類の採集効率に差異が生じることが指摘されている (ネット逃避) (Pakhomov and Yamamura 2010; Heino et al. 2011)。とくにハダカイワシ科魚類は遊泳能力が高

いため、ネット逃避により生物量が過小評価されている可能性がある (Gjøsaeter and Kawaguchi 1980)。このような問題点を解決するために、ネット採集と併せて計量魚群探知機 (魚類の音響散乱強度を定量的に計測することができる魚群探知機) を使うことで、ハダカイワシ科を含む中層性魚類の生物量を推定する試みが行われてきた (Koslow et al. 1997; Kloser et al. 2009; Pakhomov and Yamamura 2010)。ハダカイワシ科魚類はとくに昼間の中層において、深部散乱層 (魚群探知機の音波を反射する魚類や動物プランクトンが密集している層) を構成する主な生物群のひとつであることが知られている (Bekker 1967; Balu and Menon 2006)。このような計量魚群探知機を用いた研究では、生物量の推定値がネット採集に基づく研究よりも大きくなることが多い。Kaartvedt et al. (2012) や Irigoien et al. (2014) は広帯域 (38 kHz) の計量魚群探知機を使った研究結果から、ネット採集では中層性魚類の生物量が最低でも 1/10 ほどに過小評価されているのではないかと指摘している。

ハダカイワシ科成魚は主としてカイアシ類、端脚類、オキアミ類などの中型動物プランクトンを捕食している (Tyler and Percy 1975; Percy et al. 1979; Scotto et al. 1982; Hopkins and Baird 1985; Young and Blaber 1986; Lancraft et al. 1988; Sameoto 1988; Hopkins and Gartner 1992; Pakhomov et al. 1996; Moku et al. 2000; Rissik and Suthers 2000; Watanabe and Nishida 2002; Pusch et al. 2004a, b;

Shreeve et al. 2009; Takagi et al. 2009; Cherel et al. 2010)。ハダカイワシ科成魚のうち、*Ceratoscopelus warmingii*のみでシート状に凝集した珪藻 (*Rhizosolenia* spp. の連鎖状群体) を摂餌することが知られている (Robison 1984)。一方で、ハダカイワシ科成魚は外洋性の中・大型魚類 (サケ・マス類、サバ類、カツオ類、マグロ類など)、水生哺乳類 (イルカ・クジラ類やオットセイ類)、鳥類 (飛翔性鳥類とペンギン類)、頭足類 (イカ・タコ類) などに捕食されており、このような高次捕食者の消化管内容物の大部分を占めることがある (Mead and Taylor 1953; Manzer 1968; Kawamura 1973; Boehlert 1986; Ohizumi et al. 1998; Phleger et al. 1997; Butler et al. 2001; Lea et al. 2002)。ハダカイワシ科魚類はワックスエステルやトリアシルグリセロールを主成分とした脂質を多く有する。ワックスエステルは多くの動物にとって難消化性であるものの、ハダカイワシ科魚類に含まれるトリアシルグリセロールは高次捕食者にとって重要なエネルギー源である可能性がある (Lekshmy et al. 1983; Reinhardt and Van Vleet 1986; Phleger et al. 1997; Raclot et al. 1998)。このような理由により、ハダカイワシ科成魚は外洋域において低次捕食者と高次捕食者を繋ぐ食物網経路のうちの少なくとも一部を担っており、とくに高次捕食者の餌として重要であると考えられている (Kozolov 1995; Lea et al. 2002; Cherel et al. 2010)。

ハダカイワシ科成魚はほとんどの種が日周鉛直移動を行い、夜間は深度 200 m

以浅の表層に、昼間は深度 200 m 以深の中層に分布する (Clarcke 1973, 1978; Merrett and Rose 1974; Pearcy et al. 1977; Gartner et al. 1987; Hopkins and Gartner 1992; Watanabe et al. 1999; Moku et al. 2000)。ハダカイワシ科成魚は発光器を持ち周囲の光量に合わせて発光する (Catul et al. 2011)。この発光は、発光基質であるルシフェリンを酵素であるルシフェラーゼが触媒して酸化させることで生成されるオキシルシフェリンが、励起状態から基底状態に変化する際に放出されるエネルギーで生じる (Deshmukh 2017; Oba et al. 2017)。ハダカイワシ科魚類は糞粒や尿の排泄、死亡による沈降などを通じて、太平洋、大西洋、南大洋の有光層または表層から $0.43\sim 31 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ほどの炭素を中層へ輸送すると推定されている (Williams and Koslow 1997; Hidaka et al. 2001; Davison et al. 2013; Hudson et al. 2014; Ariza et al. 2015; Hernández-Leó et al. 2019; Belcher et al. 2019, 2020)。このような研究結果から、ハダカイワシ科成魚は海洋生態系で表層から中層以深への炭素輸送を担う生物ポンプとしての役割も注目されている (Longhurst and Harrison 1988; Hidaka et al. 2001; Moku and Kawaguchi 2008)。

ハダカイワシ科の卵と仔魚

ハダカイワシ科魚類は海中に卵と精子を放出することで受精すると考えられている (Catul et al. 2011)。性成熟に要する期間は種により異なる。例えば

Benthosema pterotum は生後 7 か月ほどの時期に産卵すると考えられている (Gjøsæter 1984; Dalpadado 1988) が、より大型の *Benthosema glaciale* は性成熟に 2~3 年を要すると考えられている (Catul et al. 2011)。寿命も種により異なり、1~8 年ほどとばらつきがある (Childress et al. 1980; Gjøsæter and Kawaguchi 1980; Greely et al. 1999; Karuppasamy et al. 2008a, b; Catul et al. 2011)。

これまでにハダカイワシ科 6 種 (*B. pterotum*、*Diaphus theta*、*Diaphus garmani*、*Electrona rissoi*、*Myctophum asperum*、*Lampanyctodes hectoris*) の卵の外観的特徴が報告されている (Sanzo 1939; Robertson 1977; Gjøsæter and Tilseth 1988; Sassa et al. 2023)。これら 6 種の卵はすべて滑らかな卵膜に包まれていて、卵黄には亀裂があり、大型の油球をひとつ有するという共通の特徴を持つ。その他の種の卵の形状はわかっていない。Burrows et al. (2019) は遺伝子解析によりハダカイワシ科 *Lepidophanes guentheri* の卵を同定したが、その外観的特徴については記述していない。ハダカイワシ科の卵は浮遊卵であると考えられているが、表層の動物プランクトン採集用ネットによるサンプリングではほとんど採集されない (Moser et al. 1984)。この理由として、ハダカイワシ科の卵は卵膜がもろく、ネットとの接触で壊れてしまうのではないかという説がある (Moser and Ahlstrom 1970)。一方で、Robertson (1977) は *L. hectoris* の浮遊

卵に壊れやすい構造的特徴は見られなかったとしている。また、Gjøsæter and Tilseth (1988) は *B. pterotum* の卵が深度 100~300 m で採集されたことから、表層ネットサンプリングが行われる深度 100 m 以浅に卵が浮上する前にふ化するのではないかと考えている。同研究は *B. pterotum* が産卵からふ化までに要する時間を記録し、水温 20、21、25°C の環境下でそれぞれ 16、12、10 時間だったと報告している。このことから、Sassa et al. (2023) はハダカイワシ科魚類は産卵から 24 時間以内にはふ化するのではないかと考えている。ただし、*B. pterotum* 以外のハダカイワシ科では産卵からふ化までにかかる時間は具体的にはわかっていない。以上のように、ハダカイワシ科の卵の形状や分布、産卵やふ化に関する生態には不明点が多い。

ハダカイワシ科仔魚は体形、眼、口、消化管の形状や体表面に現れる黒色の色素胞の配列が種間で大きく異なる (Moser 1981; Moser et al. 1984; Moser and Ahlstrom 1996; North and Kellermann 1990)。多くの種で外部形態による同定が可能だが、*Diaphus* 属や *Electrona* 属などで外部形態による同定形質が確立されていない種が存在する (Bekker 1967; Moser and Ahlstrom 1996; North and Kellermann 1990)。色素胞の配列から種を同定する試みもあるが、エタノール固定により脱色してしまった場合や、色素胞の配列が不明瞭な場合に同定できなくなるという問題点がある。

ハダカイワシ科仔魚の眼の形態は、2つの亜科で異なる (Moser 1981)。
Lampanyctinae 亜科は円形の眼を持つ一方で、Myctophinae 亜科では楕円形の眼を持つ種が多い。Myctophinae 亜科のうち *Myctophum aurolaternatum* や *Bathylagus antarcticus* などは柄のある突出眼を持っている。楕円形の眼は脈絡膜 (眼球壁の中間層を構成する層状組織) を背腹軸に伸長し長軸を中心に回転させることで、突出眼も柄を中心に眼を回転させることで、共に視野を広げる働きがあると考えられている (Moser and Ahlstrom 1974; Moser 1981)。

仔魚期の長さは熱帯や亜熱帯に生息する種 (*Benthoosema fibulatum*、*B. pterotum*、*Benthoosema suborbitale*、*Ceratoscopelus townsendi*、*Diaphus diademophilus*、*Diaphus dumerilli*、*Diogenichthys laternatus*、*Hygophum taaning*、*Lampanyctus* sp.、*L. guentheri*、*Myctophum selenops*、*Myctophum spinosum*、*Symbolophorus evermanni*) で 30~60 日間ほど、亜寒帯に生息する種 (*C. warmingii*、*Stenobranchius leucopsarus*、*D. theta*) で 60~80 日間ほどと考えられている (Gjesæter 1987; Gartner 1991; Nishimura et al. 1999; Moku 2000; Moku et al. 2001; Takagi et al. 2006; Conley and Gartner 2009; Landaeta et al. 2014)。このように、海水温が高い海域に分布する種よりも、海水温が低い海域に分布する種で仔魚期が長い傾向にある。しかし、南大洋高緯度域に生息する *Electrona antarctica* の仔魚期は 30~47 日間であると推定されており (Greely et

al. 1999)、海水温の低い海域に分布している他のハダカイワシ科よりも仔魚期が短い。Greely et al. (1999) は冷水環境に生息する他の仔魚と比べて、*E. antarctica* 仔魚の成長速度が大きい理由について説明していない。これまでにハダカイワシ科約 250 種のうち 15 種で仔魚期の成長速度が推定されており、推定された仔魚期の成長速度は $0.06\sim 0.37 \text{ mm d}^{-1}$ である (Methot 1981; Moku et al. 2001; Takagi et al. 2006; Conley and Gartner 2009; Bystydzińska et al. 2010; Landaeta et al. 2015; Namiki et al. 2015; Sassa et al. 2015; Sassa and Takahashi 2018)。このように、約 250 種が確認されているハダカイワシ科の中で、仔魚期の長さや成長速度が明らかになっている種は限られている。

仔魚期の発育段階は脊索末端が上屈していない上屈前期、脊索末端が上屈する上屈期、脊索末端が上屈した後の上屈後期に分けられる (福井 2007)。一般的に、脊索末端の上屈後には下尾骨の後縁が仔魚の体軸に対して 90° ほどの角度となり、尾鰭の主鰭条が発達する。そのため、上屈後期では上屈前期と比べて遊泳能力が向上すると考えられている。上屈前期の仔魚を浮遊性仔魚、上屈後期の仔魚を遊泳性仔魚と呼ぶことがある。その後、外部形態が著しく変化する変態期を経て稚魚期に入る。変態期に入る体長はハダカイワシ科では種により大きく異なり、体長 $12\sim 19 \text{ mm}$ で変態期に入る種が多い (Badcock and Araujo 1988; Moser and Ahlstrom 1996; Moku et al. 2001; Sassa et al. 2004; Takagi et al. 2006) ものの、こ

の傾向に当てはまらない種もある。*Diogenichthys laternatus* は体長約 7.6 mm で、*Notolychnus valdiviae* は体長 9~10 mm で、*B. suborbitole* は体長 10~11 mm で、*Symbolophorus* spp. と *Gymnoscopelus nicholsi* は体長 25 mm に達した後に変態期に入る (Loeb 1980; Moser and Ahlstrom 1996; Aceves-Medina et al. 2004; Conley and Gartner 2009; Landaeta et al. 2014)。

一般的に、成魚に比べて遊泳能力に乏しい仔魚は海洋の表層で生育し、遊泳能力や摂餌能力の向上に伴い、種ごとに適した生息深度へ移動する (Miller et al. 1988; Pearre 2003; Leis 2006; Montgomery et al. 2006)。このように成長に伴い主な生息深度を変える鉛直移動を個体発生的鉛直移動と呼ぶ。ハダカイワシ科魚類は個体発生的鉛直移動を示し、すべての仔魚は主として深度 200 m 以浅の表層に生息しているが、変態が完了するまでに深度 200 m 以深の中層へ移動する (Ahlstrom 1959; Loeb 1979; Gjørseter and Tilseth 1988; Moser and Smith 1993; Moteki et al. 2017a)。これらの先行研究から、発光器が形成される変態初期の段階で個体発生的鉛直移動を示す種と、変態が概ね完了した変態後期に個体発生的鉛直移動を示す種がいることがわかっている。

これまでにハダカイワシ科仔魚 28 種の食性が研究されている (Table 1.1) (Gorelova and Efremenko 1989; Sabates and Saiz 2000; Sabates et al. 2003; Conley and Hopkins 2004; Sassa and Kawaguchi 2004, 2005; Rodríguez-Graña et al.

2005; Sassa 2010; Bernal et al. 2012)。食性が明らかになったほとんどの種で、ハダカイワシ科仔魚はカイアシ類、介形類、オキアミ類などの動物プランクトンを主な餌にしている。ハダカイワシ科仔魚では成長段階により食べる動物プランクトンの種類が異なることが多い (Sabates and Saiz 2000; Conley and Hopkins 2004; Sassa and Kawaguchi 2004, 2005; Rodríguez-Graña et al. 2005; Bernal et al. 2012)。例えば、*L. pusillus* は上屈前期にカイアシ類ノープリウス幼生や小型カイアシ類、介形類などを主な餌としているが、上屈後期には中型カイアシ類やオキアミ類などを主な餌としている (Bernal et al. 2012)。このような餌の変化は、成長に伴い口径が大きくなることで食べられる餌の種類が多くなることが主な理由となり生じると考えられている (Sabates and Saiz 2000; Conley and Hopkins 2004)。上屈前期の *B. glaciale* 仔魚や *E. antarctica* 仔魚の消化管内容物では、無脊椎動物の卵が高い頻度で出現したという報告がある (Gorelova and Efremenko 1989; Sabates et al. 2003)。しかし、仔魚は無脊椎動物の卵を消化する能力に乏しいと考えられているため、仔魚の消化管内から発見される無脊椎動物の卵の餌としての重要性は過大評価されているのではないかという指摘がある (Conway et al. 2003)。 *Diaphus garmani* の消化管内容物では、仔魚期を通して尾虫類のハウスが高い頻度で発見されており、とくに上屈後期でハウスが内容物出現数の 71% を占めていた (Sassa and Kawaguchi 2004)。尾虫類は脊索動物門に属する動物プラ

ンクトンで、自身の周りに網目構造を備えたハウスと呼ばれる構造を作り、海中の粒子をろ過し摂餌する (Deibel and Powell 1987a, b; Flood 2003)。Sassa and Kawaguchi (2004) は尾虫類のハウスは消化されやすいため、*D. garmani* の消化管内から発見されたハウスの餌としての重要性はより高いのではないかと考えている。また、同研究は *D. garmani* が尾虫類のハウスを優先的に摂餌することで、同じ海域に分布する他種の仔魚との餌の競合を避けている可能性を指摘している。

ハダカイワシ科仔魚は日中に摂餌活動を行うことが知られている (Sabates et al. 2003; Conley and Hopkins 2004; Rodríguez-Graña et al. 2005; Sassa 2010)。ハダカイワシ科仔魚には、光量が最も大きい正午ごろに摂餌率 (分析された仔魚のうち、消化管に内容物を含んでいた仔魚の割合) がピークを迎える種 (*B. suborbital*, *B. glaciale*, *C. townsendi*, *D. laternatus*, *H. taaningi*, *M. affine*, *M. selenops*, *N. valdiviae*) と、日出前後や日没前後の薄明期にピークを迎える種 (*M. punctatum*, *Triphoturus mexicanus aff. oculus*) が存在する。このような摂餌率がピークを迎える時間帯の差異には、ハダカイワシ科仔魚の眼の視細胞の構造が関係していると考えられている。摂餌率が正午ごろにピークを迎える種は、視細胞のひとつである桿体受容体 (暗所で薄明視を担う視細胞) を欠いている (Blaxter, 1968; Evans and Browman 2004)。薄明期に摂餌発生率がピークを迎える種は、光受容体外節 (視細胞の光受容部位) が厚く桿体受容体が発達している

ため、光量の少ない環境で摂餌活動ができると考えられている (Sabates et al. 2003)。また、ハダカイワシ科仔魚の摂餌率は成長に伴い増加する。上屈前期で約 40~50%、上屈後期で約 60~90%の摂餌率を示すことが報告されており、この成長に伴う摂餌率の増加は摂餌・遊泳能力の向上や餌要求量の増加に起因するものと考えられている (Hunter 1981; Sassa and Kawaguchi 2004; Sassa 2010)。

南大洋の生態系

南大洋の海洋表面の面積は南極条約に係る Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR、南極の海洋生物資源の保存に関する委員会) の定義によるとおよそ $3.6 \times 10^7 \text{ km}^2$ で、全海洋面積の約 10%を占めている。冬季には最大で南大洋全体のおよそ 53%が海氷に覆われる (海氷面積は 9~10 月に $2.0 \times 10^7 \text{ km}^2$ に達する) (Zwally et al. 1983)。海氷は海洋表層への光の入射を阻害し、海中の一次生産を制限する。海氷底部はアイスアルジー (海氷中や海氷底に生息する藻類) や動物プランクトンなどの生物にとって重要な生育場所となっている (Daly 1990; Garrison 1991)。夏季に海氷は融解し、南大洋の海氷による被覆率はおよそ 8%まで低下する (海氷面積は 2~3 月に $4.0 \times 10^6 \text{ km}^2$ にまで縮小する) (Zwally et al. 1983)。海氷の融解水により海洋表層に密度躍層が形成されることなどから、春季から夏季にかけて海氷縁ではアイスエッジブル

ームと呼ばれる植物プランクトンの大増殖がしばしば発生する (Moore et al. 1999; Smith et al. 2006)。Smith et al. (2000) はロス海 (Fig. 1.1) において、基礎生産が春季 (11 月) に $231 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ に達した後、秋季 (4 月) には $0.82 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ まで低下したと報告している。このように、海氷面積の季節変化に伴い南大洋の基礎生産量は季節的な変動を示す。近年では海水温の上昇、海氷面積の変化、海洋前線の極方向への移動など様々な環境変動が南大洋で観測されている (Gille 2002; Sokolov and Rintoul 2009; Hobbs et al. 2016)。こうした環境変動が南大洋の海洋生態系に与える影響が国際的に危惧されている (Nicol et al. 2000; Montes-Hyugo et al. 2009; Trivelpiece et al. 2011; Freer et al. 2019)。

南大洋では南極大陸を中心に海洋前線が周極的に分布している (Fig.1.1) (Orsi et al. 1995; Belkin and Gordon 1996; Aoki et al. 2006)。亜南極前線 (Subantarctic Front: SAF) と南極前線 (Polar Front: PF) は、それぞれ亜南極域と南極域の境界線となる海洋前線である。南極周極流 (Antarctic Circumpolar Current: ACC) は、南極前線の南側に南極周極流南限前線 (Southern ACC Front: SACCF) を形成している。南極周極流南限前線は北方と南方に支流が存在する (それぞれ SACCF-N と SACCF-S)。南極周極流の南限境界 (Southern Boundary of the ACC: SB-ACC) の位置は動物プランクトンなどの海洋生物の分布に大きな影響を与えることが知られており、例えばナンキョクオキアミ (*Euphausia superba*) の

主な分布域は SB-ACC の南側に限られている (Nicol et al. 2000; Atkinson et al. 2008, 2012)。

ハダカイワシ科は南大洋において最も優占する中層性魚類であり、ネット採集に基づく研究では湿重量で約 1.3 億トンの生物量があると推定されている (Lubimova et al. 1987; Collins et al. 2008)。ハダカイワシ科のうち 35 種が南大洋に生息している (Hulley 1990)。スコシア海 (Fig. 1.1) では、ハダカイワシ科魚類は最大でカイアシ類の日生産量の 5%、オキアミ類 (*Thysanoessa* spp.) の日生産量の 12%を消費していると推定されている (Murphy et al. 2007)。Murphy et al. (2007) は西経 0~90° の南大洋において、高次捕食者の餌の 8%をハダカイワシ科を含む魚類が、70%をナンキョクオキアミが占めていると推定している (湿重量比)。また、食物網のモデリング解析では、スコシア海で高次捕食者による外洋性魚類 (ハダカイワシ科を含む) の年間消費量は $4.04 \times 10^3 \text{ kg km}^{-2}$ 、ナンキョクオキアミの年間消費量は $5.8 \times 10^4 \text{ kg km}^{-2}$ だと推定されている (Hill et al. 2012)。このように、スコシア海ではハダカイワシ科を中心とする外洋性魚類は、ナンキョクオキアミに次いで高次捕食者の主要な餌であることが明らかになっている。一方で、ナンキョクオキアミの現存量の 50%以上は、西南極域の西経 20~80° の限られた海域に集中して分布している (Atkinson et al. 2019)。それに加えて、東南極域 (東経 80~150°) ではナンキョクオキアミの主な分布域は大陸棚斜

面上の狭い範囲に限られており、その現存量も小さい (Hully 1990; Nicol et al. 2000)。東南極域の外洋食物網では高次捕食者が利用できるナンキョクオキアミの現存量が少ないために、ハダカイワシ科魚類は高次捕食者の餌として西南極域よりも重要な役割を担っているのではないかと考えられている (Murphy et al. 2007; Moteki et al. 2017a)。

***Electrona antarctica* の生態**

南大洋に生息しているハダカイワシ科の中で最も優占する種は *E. antarctica* であり、本種は南極前線以南の外洋域に広く分布している (Hully 1990)。本種の成魚と稚魚は主として中層域 (深度 200~2000 m) に分布しているが、仔魚は主として表層 (深度 0~200 m) に分布しており、変態後に個体発生的な鉛直移動を示す (Moteki et al. 2009; 2017a)。東南極域での研究では *E. antarctica* 仔魚が日周鉛直移動を行うことは確認されていない (Moteki et al. 2011, 2017a)。本種は体長 12~13 mm 未満の仔魚が浮遊性仔魚期、体長 12~13 mm と 19~21 mm の間の仔魚が遊泳性仔魚期にあたる (Moteki et al. 2017b)。稚魚と成魚の耳石を用いた日齢査定の結果から、本種の仔魚期の長さは 30~47 日、寿命は最長で 3.5 年と推定されている (Greely et al. 1999)。仔魚期の長さに関する研究は西南極域 (スコシア海とウェッデル海) (Fig. 1.1) に限られており、本種の仔魚の耳石を直接解

析した研究はない。Greely et al. (1999) は稚魚と成魚の耳石中に形成されたバンド（耳石中に現れる輪紋の束で、通常は変態期など成長速度が低下する発育段階で顕著に形成される）の位置から仔魚期の長さを推定しているため、仔魚の体長と日齢との具体的な関係はわかっていない。また、西南極域と東南極域では水温などの物理環境や餌利用可能性が異なると考えられるため、南大洋全域で Greely et al. (1999) の示した成長速度が当てはまるかは定かではない。東南極域では本種の産卵は 11～12 月に海氷縁域（海氷域と非海氷域の変遷域）または海氷縁（海氷域の縁）近傍で行われると考えられている (Moteki et al. 2017a)。スコシア海における研究でも、海氷域が本種の主な産卵海域である可能性が示唆されている (Saunders et al. 2014)。本種の仔魚は南大洋全域で比較的長い期間（11 月から翌 6 月）にわたって採集されたという報告があるが、多くは夏季（1～4 月）に採集される (McGinnis 1982; Efremenko 1986; Hoddell et al. 2000; Moteki et al. 2009; Saunders et al. 2014)。Efremenko (1986) はウェッデル海でハダカイワシ科の卵の分布を記録し、*E. antarctica* の卵が季節性海氷域でのみ採集されたと主張している。しかし、同研究は卵の同定形質について言及しておらず、採集された卵が実際に *E. antarctica* のものであったかは定かではない。このように、本種が具体的にいつ・どこで産卵やふ化を行うのかはよくわかっていない。

本種の成魚と稚魚は主にカイアシ類、介形類、オキアミ類などの中型動物プラ

ンクトンを摂餌する (Hopkins and Barid 1985; Hopkins et al. 1993; Hopkins and Torres 1989; Sabourenkov 1990; Pakhomov et al. 1996; Geiger et al. 2000; Pusch et al. 2004a, b; Shreeve et al. 2009; Saunders et al. 2015a)。Gorelova and Efremenko (1989) は光学顕微鏡を用いた消化管内容物分析に基づき、*E. antarctica* 仔魚 (体長 4.6~17.0 mm) は主に動物プランクトン (カイアシ類やオキアミ類の幼体) を食べていると考えた。しかし、*E. antarctica* 仔魚の食性に関する知見はスコシア海での研究に限られており、長期間にわたる複数の観測航海の結果 (1967~1985 年) をまとめたデータしかない (Efremenko 1986; Gorelova and Efremenko 1989)。このような長期間の断片的な観測結果をまとめたデータでは、餌利用可能性や物理環境の変化に伴う時空間的な食性の変化を捉えることができないという問題点がある (Shreeve et al. 2009; Saunders et al. 2014, 2015b, 2015c; Lourenço et al. 2017; Saunders et al. 2018)。とくに、Gorelova and Efremenko (1989) とその関連論文である Efremenko (1986) は調査期間は 18 年と長いものの、試料の採集方法の詳細や試料採集時の水温などの物理環境を記載していない。Gorelova and Efremenko (1989) は仔魚の空消化管率は 83%であり、323 個体分の仔魚の消化管内から 11 個体の動物プランクトンと 70 個の無脊椎動物の卵などを発見したと報告している。同研究は、空消化管率が高い理由は不明であるとしている。これは前述した他のハダカイワシ科仔魚の空消化管率

(10~60%) と比べても高い値である (Hunter 1981; Sassa & Kawaguchi 2004; Sassa 2009)。一方で、飢餓は仔魚の主要な死亡原因のひとつである (Hunter 1981)。通常、仔魚は卵黄嚢が消失するよりも前に摂餌を開始する (Gerking 1992)。 *Electrona antarctica* の卵黄嚢は、仔魚の体長が 4.8 mm に達する以前に消失する (Efremenko 1983)。また、光学顕微鏡観察による消化管内容物分析では、消化されやすい餌や視覚的に同定が困難な餌を過小評価してしまうという問題点が指摘されている (Hyslop 1980; Symondson 2002) そのため、 *E. antarctica* 仔魚の空消化管率が高い理由として、1) 餌の過小評価、2) サンプル中の吐き戻し、または 3) 本種の餌要求量が極めて低いなどの可能性が考えられる。

本研究の目的と概要

前述したように、近年の急速な環境変動が南大洋の海洋生態系に与える影響が国際的に懸念されている。南大洋の食物網において *E. antarctica* は重要な役割を担っていると考えられているが、本種の仔魚期の生態に関する知見は限られており、とくに食性については不明な点が多い。仔魚期の生残率は魚類の現存量を大きく左右する。そのため、 *E. antarctica* の仔魚期に関する知見を深めることは、本種の全成長段階における生態を明らかにするだけでなく、南大洋の生態系を理解するうえで重要な要素である。

本研究では Gorelova and Efremenko (1989) の研究結果を検証するとともに、東南極域における *E. antarctica* の食性を中心とした初期生態を明らかにした。第1章ではこれまでに行われてきた先行研究をまとめ、*E. antarctica* の初期生態に関してわかっていない点を示した。第2章では Gorelova and Efremenko (1989) の研究結果を検証するとともに、東南極域における *E. antarctica* 仔魚の食性を明らかにするため、光学顕微鏡と走査型電子顕微鏡を用いて消化管内容物分析を行った。消化管内容物分析の結果から、本種仔魚がデトリタス食である可能性を提示した。採集中に吐き戻しが起こる可能性を考慮して、他のハダカイワシ科仔魚の食性を調べた先行研究に対して本研究では採集方法を工夫した。

顕微鏡観察による消化管内容物分析は、魚類の食性を調べるうえで主要かつ効果的な手法である一方、1) 消化されやすい餌や視覚的に同定が困難な餌を過小評価してしまう (Hyslop 1980; Symondson 2002)、2) 短い期間 (数時間から数日) の情報をスナップショット的に得ることしかできない (Hyslop 1980; Davis et al. 2012) といった問題点を持つ。これらの問題点の解決策として、分子生物学的手法を使って目視では観察しにくい餌を評価することや、安定同位体比や脂肪酸組成といった生物マーカーを使用して比較的長い期間 (数週間から数か月) の食性を評価することが提案されている (Symondson 2002; Layman et al. 2012)。そのため、第3章では *E. antarctica* 仔魚の消化管内容物の遺伝子分析を行った。

分子レベルで仔魚の消化管内容物を網羅的に分析することで、顕微鏡観察では同定が困難な餌の評価を行った。第 4 章では安定同位体比分析により *E. antarctica* 仔魚の餌候補を考察した。なお、この安定同位体比分析による食物網構造の推定は、東京海洋大学大学院魚類学研究室の山本あゆ氏との共同研究として行った。山本あゆ氏の研究では調査海域の低次生産構造を明らかにすることを主な目的とし、本研究では *E. antarctica* 仔魚の食性を明らかにすることを主な目的とした。

第 5 章では耳石解析により *E. antarctica* 仔魚の日齢査定を行った。得られた日齢と体長のデータから、*E. antarctica* 仔魚の成長速度を推定する回帰式を導出した。この回帰式を使い、本種仔魚の餌要求量を算出した。加えて、本研究の調査海域における *E. antarctica* のふ化時期を推定した。

最後に、第 6 章では上記の結果をまとめ、今後の研究課題について述べた。

Table 1.1. A list of studies which analysed diets of larval myctophid fishes

Species	Study Region	Reference
<i>Bentosema glaciale</i>	Alboran Sea (western Mediterranean)	Sabates et al. (2003)
	Catalan Sea (western Mediterranean)	Sabates and Saiz (2000)
<i>B. suborbitale</i>	Eastern Gulf of Mexico	Conley and Hopkins (2004)
<i>Centrobranchus nigroocellatus</i>	Eastern Gulf of Mexico	Conley and Hopkins (2004)
<i>C. maderensis</i>	Catalan Sea (western Mediterranean)	Sabates and Saiz (2000)
<i>C. townsendi</i>	Eastern Gulf of Mexico	Conley and Hopkins (2004)
<i>Diaphus garmani</i>	Western North Pacific	Sassa and Kawaguchi (2004)
<i>D. theta</i>	Western North Pacific	Sassa and Kawaguchi (2005)
<i>Diogenichthys atlanticus</i>	Eastern Gulf of Mexico	Conley and Hopkins (2004)
<i>D. laternatus</i>	Off the Península de Mejillones (northern Chile)	Rodríguez-Graña et al. (2005)
<i>Electrona antarctica</i>	Scotia Sea (Southern Ocean)	Gorelova and Efremenko (1989)
<i>Gonichthys cocco</i>	Eastern Gulf of Mexico	Conley and Hopkins (2004)
<i>Hygophum benoiti</i>	Catalan Sea (western Mediterranean)	Sabates and Saiz (2000)
	Eastern Gulf of Mexico	Conley and Hopkins (2004)
<i>H. hygomii</i>	Eastern Gulf of Mexico	Conley and Hopkins (2004)
<i>H. taaningi</i>	Eastern Gulf of Mexico	Conley and Hopkins (2004)
<i>Krefflichthys anderssoni</i>	Scotia Sea (Southern Ocean)	Gorelova and Efremenko (1989)
<i>Lampanyctus alatus</i>	Eastern Gulf of Mexico	Conley and Hopkins (2004)
<i>L. crocodilus</i>	Catalan Sea (western Mediterranean)	Sabates and Saiz (2000)
<i>L. pusillus</i>	off the Balearic Islands (western Mediterranean)	Bernal et al. (2012)
<i>Lobianchia gemellarii</i>	Eastern Gulf of Mexico	Conley and Hopkins (2004)
<i>Myctophum affine</i>	Eastern Gulf of Mexico	Conley and Hopkins (2004)
<i>M. asperum</i>	Western North Pacific	Sassa and Kawaguchi (2004)
<i>M. obtusirostre</i>	Eastern Gulf of Mexico	Conley and Hopkins (2004)
<i>M. punctatum</i>	Alboran Sea (western Mediterranean)	Sabates et al. (2003)
	Catalan Sea (western Mediterranean)	Sabates and Saiz (2000)
<i>M. selenops</i>	Eastern Gulf of Mexico	Conley and Hopkins (2004)
<i>Notolychnus valdiviae</i>	Eastern Gulf of Mexico	Conley and Hopkins (2004)
<i>Protomyctophum thompsoni</i>	Western North Pacific	Sassa and Kawaguchi (2005)
<i>Symbolophorus californiensis</i>	Western North Pacific	Sassa (2010)
<i>Triphoturus mexicanus aff. oculus</i>	Off the Península de Mejillones (northern Chile)	Rodríguez-Graña et al. (2005)

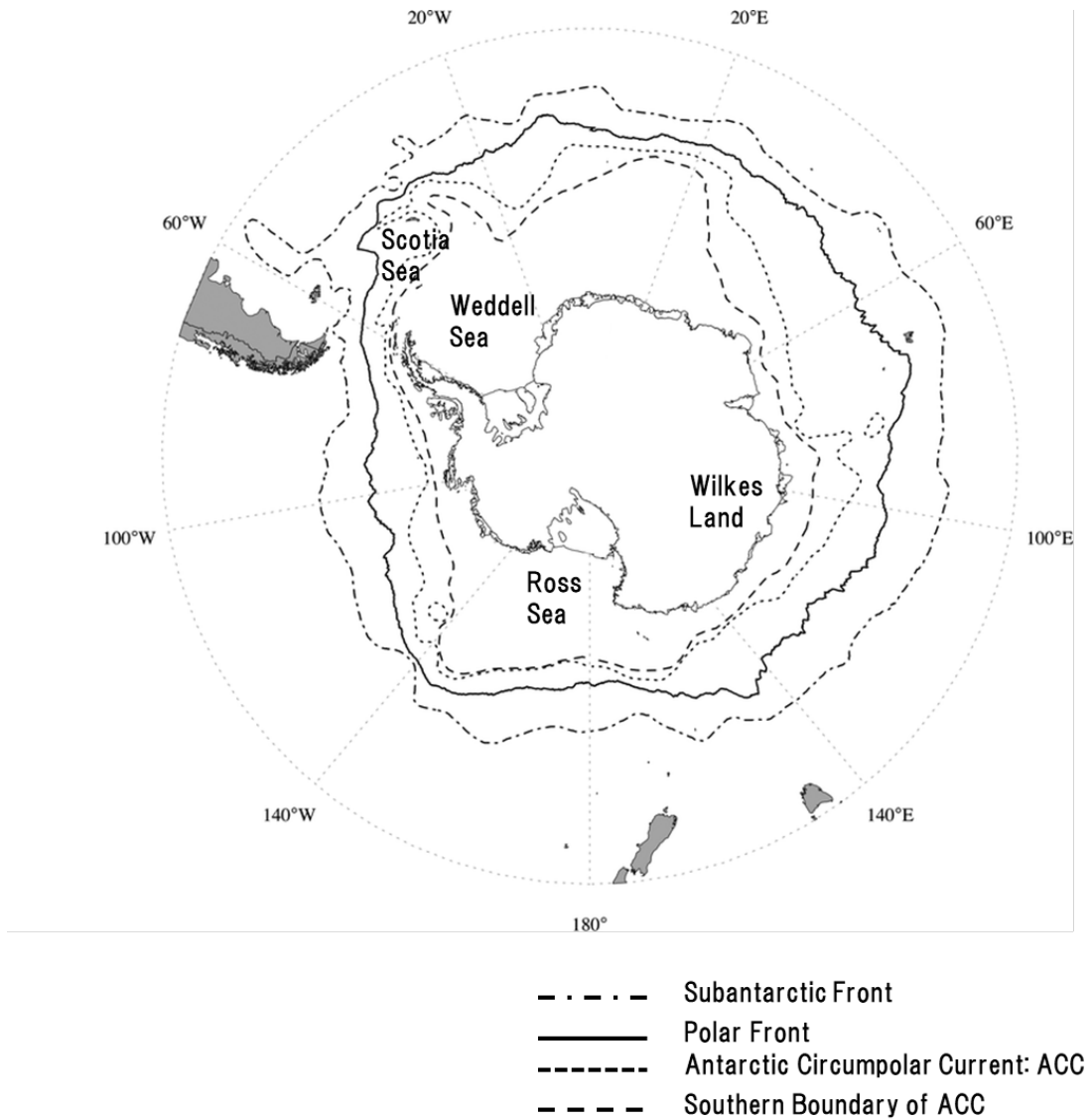


Fig. 1.1. A typical distribution of major oceanic fronts in the Southern Ocean and location of the Scotia Sea, Weddell Sea, Ross Sea and Wilkes Land (modified from Fabri-Ruiz et al. 2018).

2. 顕微鏡観察による *Electrona antarctica* 仔魚の食消化管内容物分析

はじめに

第 1 章で述べたように、*E. antarctica* 仔魚の食性に関する研究例は Gorelova and Efremenko (1989) のみである。Gorelova and Efremenko (1989) は *E. antarctica* 仔魚が動物プランクトン食であると考えている。同研究は仔魚の高い空消化管率 (83%) を報告しているが、その原因を明らかにしていない。また、Gorelova and Efremenko (1989) は分析に使用した顕微鏡の倍率や観察手順などの詳細を報告していない。消化管内容物分析では、消化されやすい餌や視覚的に同定できない餌を過小評価してしまうという問題点がある (Hyslop 1980; Symondson 2002)。そのため、本章では *E. antarctica* 仔魚の消化管内容物を光学顕微鏡で観察するとともに、走査型電子顕微鏡を使ってより詳細に *E. antarctica* 仔魚の食性を分析した。

材料と方法

野外観測

試料の採集は南大洋ウィルクスランド沖で 2017 年 1 月 7 日から 19 日にかけて、東京海洋大学練習船海鷹丸で行われた。試料は東経 110° および南緯 63.5° に沿った観測点で採集された (Table 2.1、Fig. 2.1)。試料の採集はすべて開水域で、薄

明期を含む日中に行われた。海氷縁は最南端の観測点である KC6 の約 3.7 km 南に位置しており、同観測点での海氷密接度（海水面に対して海氷の占める割合）は 15%未満だった。仔魚はリングネット（直径 1.6 m、目合い 500 μm ）（Omori 1965）による深度約 200 m から海面までの斜行曳きで採集された。ただし、観測点 C06 では深度約 400 m から海面までの斜行曳きで試料が採集された。リングネット曳航中の船速は時速約 3.7 km に固定した。

消化管内容物分析に用いる仔魚は、リングネット揚収後に網地を海水で洗い試料をコッド部に流し落とす作業をする前に、可能な限り丁寧にコッド部から採集した。仔魚の吐き戻しはネット曳航中やネット揚収中に起こると考えられている（June and Carlson 1971）ため、この操作は可能な限り採集時の刺激を抑え仔魚の損傷と消化管内容物の吐き戻しを防ぐことを目的として行われた。残りの仔魚はネット洗浄後にコッド部から採集し、個体数密度の算出に用いた。仔魚は採集後速やかに 4%海水ホルマリン溶液で固定した。仔魚の同定手順は North and Kellermann (1990) に従った。ただし、同研究は *Electrona* 属の近縁種である *E. antarctica* と *E. carsbergi* の仔魚を区別する同定形質を示していない。*Electrona carsbergi* は亜南極域で優占する種であり、南極前線以南では産卵やふ化をしないと考えられている（Hulley 1990; Collins et al. 2008; Duhamel et al. 2014; Saunders et al. 2014）。そのため、南極前線以南で採集されたすべての *Electrona*

属の仔魚を *E. antarctica* として扱った。上屈前期と上屈期では脊索長を、上屈後期では標準体長を体長として測定した。仔魚の解剖は体長の測定後に行った。

海水温と塩分の測定は Conductivity-Temperature-Depth profiler (CTD、SBE-9plus、Sea-Bird Electronics 社) を用いて、仔魚を採集したすべての観測点で行われた。海洋前線の判別手順は Oris et al. (1995) と Aoki et al. (2006) に従った。周極深層水 (modified circumpolar deep water、mCDW) の判別手順は Williams et al. (2010) に従った。

消化管内容物分析

消化管内容物分析用に採集した *E. antarctica* 仔魚から無作為に 58 個体 (体長 5.0~14.3 mm) を選び出し、光学顕微鏡による消化管内容物分析に使用した。近縁種である *E. carsbergi* の混入を防ぐため、58 個体を無作為に選び出す作業では最北端の観測点である KC5 で採集された仔魚を除外した。観測点 C06、C14、C15 で採集された仔魚は最低でも 10 個体を分析に用いた。観測点 C03、C05、C07、C11 では採集された個体数が少なかったため ($n < 10$)、すべての仔魚を分析に用いた。消化管が破損していた仔魚は分析には用いなかった。消化管内容物は実体顕微鏡 (M205C、ライカ マイクロシステムズ株式会社) を用いて倍率 10 倍の下で注射針を使い摘出した。摘出した消化管内容物は 4%海水ホルマリン溶

液中に懸濁させ、複合生物顕微鏡（DMLB6、ライカ マイクロシステムズ株式会社、倍率 50~630 倍）下で観察した。消化管内容物の撮影は、生物顕微鏡に備えられたデジタルカメラ（EOS 5D、キャノン株式会社）で行った。

消化管内容物は、珪藻類、動物プランクトン、珪藻片、甲殻類片、凝集した珪藻片（aggregated diatom fragment particles: ADPs）、その他の凝集した粒子（other aggregated particles: OAPs）、同定不可の不定形粒子（unidentified amorphous particles: UPs）の 7 つに分類した。その後、珪藻類と動物プランクトンは分類可能なレベルまで同定した。珪藻類の同定手順は Tomas（1997）に、動物プランクトンの同定手順は Boltovskoy（1999a, b）に従った。カイアシ類ノープリウス幼生の同定手順は Koga（1984）に従った。珪藻類のうち *Pseudo-nitzschia* spp. と *Nitzschia* spp. は光学顕微鏡下での区別が困難だったため、合わせて *Pseudo-nitzschia* / *Nitzschia* spp. complex として分類した。

画像処理ソフト image J（ver. 1.5.2a）（Abramoff et al. 2004）を珪藻類と動物プランクトンのサイズを測定するために使用した。*Chaetoceros* spp.、*Chorethron* sp.、*Rhizosolenia* spp. を除く珪藻類のサイズは、蓋殻面観（valve view）の長軸の長さを測定した。*Chaetoceros* spp.、*Chorethron* sp.、*Rhizosolenia* spp. のサイズは、環殻面観（girdle view）の貫殻軸（perivalvar axis）の長さを測定した。その他の消化管内容物のサイズは、内容物の最も長い径と短い径の長さを 25 μm 間

隔で顕微鏡に備えつけられた接眼マイクロメーターで測定した。また、珪藻と動物プランクトンはその個体数を計数した。ADPs と OAPs はサイズが 50 μm を超えていた場合にその個数を計数した。珪藻片、甲殻類片、UPs の個数は、格子線付きのプレパラート (S6300、松浪硝子工業株式会社) 上で最低 300 個まで光学顕微鏡下で数え、格子 1 つあたりの内容物の個数からプレパラート全体での内容物の個数を算出した。計数したすべての消化管内容物の出現頻度 (%F、分析した仔魚の個体数に対する内容物の出現頻度) を算出した。また、消化管内容物の組成を面積比として表した。動物プランクトン、甲殻類片、珪藻類の面積は画像処理ソフト image J を使い計測した。その他の内容物の面積は、接眼マイクロメーターで測定した長径と短径から四角形の面積として計算した。

さらに 29 個体の仔魚 (体長 5.7~8.4 mm) を 4 つの観測点 (KM4、C03、C06、C14) で採集された消化管内容物分析用の試料から選び出し、走査型電子顕微鏡 (TM-1000、株式会社日立ハイテクノロジーズ) による消化管内容物分析に使用した。消化管内容物は 4% 海水ホルマリン溶液中に懸濁させ、吸引装置を使って 0.2 μm 孔径のヌクレポアフィルター上に減圧ろ過 (2.0×10^{-2} MPa) した。走査型電子顕微鏡下で凝集した粒子類の構成物を確認し、50 μm 以上のサイズの粒子の個数の計測と出現頻度の算出を行った。

Electrona antarctica 仔魚の発育段階を形態学的に記載した Moteki et al.

(2017b) に従い、仔魚を浮遊性仔魚期（体長 5.0～11.9 mm）と遊泳性仔魚期（体長 13.0～14.9 mm）に区別した。この 2 つの発育段階で仔魚の食性の差異を確かめた。しかし、採集された遊泳性仔魚期の個体数が少なかったため、本研究では主として浮遊性仔魚期の食性について議論した。浮遊性仔魚期と遊泳性仔魚期の変遷期にあたる体長 12.0～12.9 mm の仔魚は本研究では採集されなかった。消化管内容物の組成は出現頻度と個数割合（%N、分析した仔魚の個体数に対する内容物の出現個数）で表した。

結果

海洋前線と水塊の分布

調査海域の環境を確かめるため、海洋前線と水塊の分布を特定した (Fig. 2.1、Fig. 2.2)。南極前線（深度 200 m 以浅におけるポテンシャル水温の最低値が 2.2°C 未満）は最北端の観測点である KC5 よりも十分北に分布していた。南極周極流の南縁（Southern Boundary of the Antarctic Circumpolar Current、SB-ACC、ポテンシャル水温の最大値が 1.5°C）（Oris et al. 1995; Aoki et al. 2006）は南緯 63.5° に沿った観測点である C11 と C06 の間と、東経 110° に沿った観測点である C06 と C07 の間に分布していた。周極深層水（mCDW、ポテンシャル水温 0～1.5°C の亜表層水）（Williams et al. 2010）は C07、KC6、C09、

C11 を除くすべての観測点で深度 100~200 m の間に分布していた (Fig.2.2)。

観測点 C07、KC6、C09、C11 では、ポテンシャル水温 0°C未満の冷水塊が深度 150~200 m に分布していた。

浮遊性仔魚期の *E. antarctica* の消化管内容物組成

計 7 分類群の珪藻類と計 3 分類群の動物プランクトンが浮遊性仔魚の消化管内容物から見いだされた ($n = 54$ 、Table 2.2)。各観測点で消化管内容物分析に供された仔魚の個体数は Table 2.1 に示されている。分析に供されたすべての消化管に内容物が含まれていた。ほとんどの消化管には不定形粒子が含まれていたため、消化管充満度 (消化管に対する内容物の面積または体積の割合) は算出しなかった。消化管内には珪藻片、甲殻類片、ADPs、OAPs、UPs も含まれていた (Fig. 2.3)。珪藻類と動物プランクトンと分類された内容物は損傷がほとんど確認されず、ほぼ完全な形で消化管内から発見された (Fig. 2.3a、b)。

珪藻類は *Chaetoceros* spp.、*Fragilariopsis* spp.、*Rhizosolenia* spp. が比較的多かったものの、合計で 56 細胞しか消化管内から発見されなかった。また、珪藻類は分析された消化管の半数以下からしか出現しなかった (出現頻度 46%、Table 2.2)。動物プランクトンの出現頻度は 7%だった (Table 2.2)。仔魚 1 個体あたりの平均で、0.15 個体の動物プランクトンが仔魚の消化管内から発見された

(Table 2.2)。同じく平均して、カラヌス目ノープリウス幼生 0.06 個体、介形類 0.07 個体、オキアミ類幼生 0.02 個体が仔魚の消化管内から発見された。遊泳性仔魚期の消化管内から出現した動物プランクトンの平均サイズは 618 (± 299 SD) μm だった。また、消化管内容物の顕微鏡画像または接眼マイクロメーターで計測したサイズから算出した面積比を Fig. 2.4 に示した。浮遊性仔魚期で最も面積比が大きかった内容物は珪藻片で、内容物全体の 39.1%を占めていた。珪藻片に次いで甲殻類片 (25.6%)、UPs (13.2%) の面積比が大きかった。珪藻と動物プランクトンの面積比はそれぞれ 0.7%と 10.1%だった。

甲殻類片には脚部、触覚部、その他の殻片が含まれていて、出現頻度は 28%だった (Fig. 2.3c)。珪藻片は分析されたすべての仔魚の消化管内から発見された (Fig. 2.3d)。いくつかの珪藻片は 50 μm より大きな凝集体で発見され (ADPs、Fig. 2.3d)、その出現頻度は 59%だった。完全な形の珪藻類が多くの OAPs に含まれていた (Fig. 2.3e、f)。なお、ADPs と OAPs とは、破碎された珪藻片が含まれているものを ADPs とし、それ以外を OAPs として区別したが、ADPs には破碎されていない完全な形の珪藻類は含まれていなかった。分析された仔魚の 13%から OAPs が発見された。消化管内から発見された ADPs と OAPs の平均個数はそれぞれ 0.80 個と 0.13 個だった。

遊泳性仔魚期の *E. antarctica* の消化管内容物組成

遊泳性仔魚は採集個体数が少なかったため ($n = 4$)、この成長段階の消化管内容物組成に関しては簡潔に記載する (Table 2.2)。遊泳性仔魚期の消化管から珪藻類は出現しなかった。また、浮遊性仔魚期で確認されたカラヌス目カイアシ類は出現せず、介形類とオキアミ類幼生が発見された。浮遊性仔魚期の消化管内から出現した動物プランクトンの平均サイズは $1170 (\pm 102 \text{ SD}) \mu\text{m}$ で、浮遊性仔魚期よりも大きかった。遊泳性仔魚期での動物プランクトンの出現頻度 (50%) は、浮遊性仔魚期での出現頻度 (7%) よりも高かった。珪藻片と甲殻類片の出現頻度は、浮遊性仔魚期 (75~100%) の方が遊泳性仔魚期 (7~28%) よりも高かった。遊泳性仔魚期でも ADPs、OAPs、UPs の出現頻度は高かった (25~100%)。消化管内容物の面積比を Fig. 2.4 に示した。遊泳性仔魚期で最も面積比が大きかった内容物は珪藻片で、内容物全体の 55.5% を占めていた。珪藻片に次いで動物プランクトン (23.2%)、UPs (15.5%) の面積比が大きかった。

走査型電子顕微鏡で観察した凝集態粒子の表面構造

遊泳性仔魚期の消化管から見いだされた凝集態粒子の表面構造を、走査型電子顕微鏡によって観察した。走査型電子顕微鏡で観察した仔魚の消化管のうち 47% から珪藻類や珪藻片で構成された凝集態粒子 (植物デトリタス) が出現した (Fig.

2.5a、b)。植物デトリタスは不定形のマット (amorphous mat: AM として Fig. 2.5d 内に白矢印で図示) に絡まった状態で発見された。この不定形のマットは植物デトリタスの大部分を覆っていた。仔魚の消化管から平均 1.5 個の植物デトリタスが発見された (Table 2.3)。植物デトリタスの 29%は繊維状物質を含んでいた (Fig. 2.5c、Table 2.3)。繊維状物質には格子状の網目構造が確認された (Fig. 2.5d)。消化管内から発見された植物デトリタスの平均出現個数は、観測点間で 1.0~2.0 個のばらつきがあった (Table 2.3)。Kruskal-Wallis 検定では、観測点間での植物デトリタスの出現個数 (観測点 KM4、C06、C14 でそれぞれ $n = 5$ 、14、9) に有意な差は認められなかった ($H = 0.98$ 、 $df = 3$ 、 $p > 0.05$)。なお、 H は Kruskal-Wallis 検定に用いられる統計量で、自由度 (df) の χ^2 分布に従う (Kruskal and Wallis 1952)。繊維状物質を含んだ植物デトリタスは C06 と C14 の観測点でのみ発見された。

考察

本研究では浮遊性仔魚期の消化管から動物プランクトンは低い頻度で出現した。Gorelova and Efremenko (1989) はスコシア海における研究で、323 個体の *E. antarctica* 仔魚の消化管から 11 個体の動物プランクトンしか発見されなかったにも関わらず、本種仔魚が主として動物プランクトン食であると結論づけた。

Gorelova and Efremenko (1989) は体長 10 mm 未満 ($n = 292$) と体長 10 mm 以上 ($n = 31$) の仔魚を、1967 年から 1985 年にかけて行われた 12 航海で採集した。この先行研究では仔魚を春季から冬季にかけて採集したが、食性の顕著な季節変動は認められなかったとしている。ハダカイワシ科成魚では、餌利用可能性や物理環境の変化による食性の時間的・季節的変動が顕著である (Shreeve et al. 2009; Saunders et al. 2014, 2015b, 2015c; Lourenço et al. 2017; Saunders et al. 2018)。餌利用可能性の時空間的变化は、ハダカイワシ科を含む仔魚の分布にも影響を及ぼすと考えられている (Röpke 1993; Sassa and Hirota 2013)。本研究の調査海域とスコシア海では物理環境や餌利用可能性は異なると考えられるが、浮遊性仔魚 1 個体から発見された動物プランクトンの平均個体数は先行研究 (0.04 個体) と本研究 (0.15 個体) でともに低い値だった。しかし、この動物プランクトンの平均個体数は、サンプリング中に仔魚が吐き戻しを起こしたことで過小評価されている可能性がある。動物プランクトン食のハダカイワシ科仔魚の食性に関する先行研究では、本研究と類似の方法 (サンプリングネットによる斜行曳き) で試料の採集を行っている (Sabates and Saiz 2000; Sabates et al. 2003; Conley and Hopkins 2004; Sassa and Kawaguchi 2004, 2005; Rodríguez-Graña et al. 2005; Sassa 2010; Bernal et al. 2012)。材料と方法で述べたように、本研究では仔魚の吐き戻しを防ぐことを目的としてネットの網地部を洗い流す前に仔魚を回収

した。そのため、ハダカイワシ科仔魚の消化管内容物を分析した先行研究と比較して、本研究でより顕著な吐き戻しが発生した可能性は低いと考えられる。

本研究では *E. antarctica* 仔魚の消化管内から珪藻片が頻繁に発見された。面積で比較した場合でも、珪藻片は浮遊性仔魚期と遊泳性仔魚期のどちらにおいても多くの割合を占めていた。珪藻片を含んだデトリタス粒子 (ADPs) も、観測点に関わらず消化管内から発見された。これらの珪藻片は仔魚にとって消化が困難であり、それゆえに消化管内に長く残留していた可能性がある。一方で、*E. antarctica* 仔魚は餌を噛み砕くのに必要な咽頭歯を欠いており、吸込み摂餌をすると考えられている (Moteki et al. 2017a)。そのため、*E. antarctica* 仔魚が珪藻を破碎したとは考えられず、本研究で仔魚の消化管内から発見された珪藻片はもとは他の生物により破碎されたと考えられる。カイアシ類やオキアミ類などの植物プランクトン食の甲殻類は、顎脚を使い珪藻の殻を破碎することが知られている (Ullrich et al. 1991; Michels et al. 2012)。そのような植食性の動物プランクトンの糞粒には、珪藻片が含まれていることが多い (Turner 2002)。また、破碎された珪藻片の一部は海水中で凝集し、マリンスノーを構成することが知られている (Alldredge and Silver 1988)。そのため、本研究で仔魚の消化管内から発見された珪藻片は、植食性の動物プランクトンの糞粒や、珪藻片が凝集したマリンスノーに由来する可能性が考えられる。

走査型電子顕微鏡を使い、本研究では仔魚の消化管内から発見された植物デトリタスが格子状の網目構造のある繊維状物質を含んでいることを観察した。先行研究では、本研究で発見されたものと類似の格子状の網目構造がカイアシ類の糞粒とマリンスノー中で確認されている (Alldredge and Silver 1988; Ohtsuka et al. 1993)。これらの先行研究では、発見された繊維状物質は尾虫類のハウスに由来するものであると結論づけている。尾虫類のハウスは、懸濁態粒子をろ過するために格子状の網目構造を有している (Deibel and Powell 1987a, b; Flood 2003)。本研究の現場海域では、C06 と C14 (仔魚の消化管内から繊維状物質が発見された観測点) で採集された動物プランクトン試料中で尾虫類が優占していた (21.9 ± 5.0 個体 m^{-3} 、 $mean \pm SD$ 、未発表)。また、南大洋に広く分布する有殻翼足類も、mucus web と呼ばれる粘着性のある網を使い、海水中を浮遊している植物プランクトンをろ過し摂餌している (Gilmer and Harbison 1986; Hopkins 1987)。南大洋において有殻翼足類が廃棄した mucus web や糞粒は、海域によっては春季から夏季にかけて沈降粒子の大部分を占めると考えられている (Accornero et al. 2003; Hunt et al. 2008; Manno et al. 2010)。そのため、本研究で仔魚の消化管内から発見された繊維状物質は、廃棄された尾虫類のハウスまたは殻翼足類の mucus web に由来すると考えられる。

動物プランクトンの糞粒や尾虫類のハウスなどのデトリタス粒子は、仔魚を含

むいくつかの海洋生物群にとって重要な餌資源のひとつであると考えられている (Turner 2002; Sassa and Kawaguchi 2004)。ウナギ類の仔魚は糞粒、尾虫類のハウス、その他の不定形粒子などのデトリタス粒子を選択的に摂餌すると考えられている (Otake et al. 1993; Mochioka and Iwamizu 1996; Miller et al. 2011)。ハダカイワシ科である *D. garmani* 仔魚も廃棄された尾虫類のハウスを優先的に摂餌することが知られている (Sassa and Kawaguchi 2004)。スコシア海の研究では、多毛類の毛の束や同定不能の不定形物質が *E. antarctica* 仔魚の消化管内から発見されている (Gorelova and Efremenko 1989)。これらの内容物は、沈降粒子もしくは懸濁態デトリタスが仔魚によって摂餌されたものではないかと思われる。これらの事実から、動物プランクトンの糞粒や尾虫類のハウスといったデトリタス粒子は、夏季のウィルクスランド沖に分布している *E. antarctica* 仔魚にとって重要な餌資源のひとつであると考えられる。

本研究では出現頻度は高くなかったものの、外部形態的に損傷していない珪藻類が消化管内から発見された。Gorelova and Efremenko (1989) も少量の珪藻類を *E. antarctica* 仔魚の消化管内から発見している (323 個体分の消化管内から 3 細胞)。珪藻類の低い出現頻度は、*E. antarctica* 仔魚が自発的に単独の珪藻細胞を摂餌していない可能性を示している。

本研究の結果とは異なり、Gorelova and Efremenko (1989) は無脊椎動物の卵

(大部分がカラヌス目カイアシ類のもの) が *E. antarctica* 仔魚の消化管内から最も多く発見された内容物であったと報告している (323 個体分の消化管内から 70 個の卵)。しかし、仔魚は無脊椎動物の卵の薄膜を消化する能力に乏しく、無脊椎動物の卵の餌としての重要性は低いと考えられている (Conway et al. 2003)。

Gorelova and Efremenko (1989) は消化管内容物分析に用いた手法の詳細を記載していないため、光学顕微鏡下では観察しにくい珪藻片を過小評価している可能性がある。本研究は走査型電子顕微鏡による観察が浮遊性仔魚のデトリタス食の分析に有用であることを示した。しかし、本研究と先行研究 (Gorelova and Efremenko 1989) の調査海域では物理環境や餌利用可能性が異なる可能性がある。本研究では東南極域の夏季に採集した試料の解析しか行っておらず、サンプルサイズも小さい。そのため、*E. antarctica* 仔魚の食性の時空間的差異を議論するためには本研究のデータだけでは不十分といえる。本種仔魚の南大洋における時空間的な食性の差異を調べるためには、更なる研究が必要である。また、本研究で用いた消化管内容物分析では、限られた期間 (数時間から数日) の食性をスナップショット的に明らかにすることしかできない (Hyslop 1980)。Layman et al. (2012) や Davis et al. (2012) が指摘しているように、より長い期間 (数週間から数か月) での食性を明らかにするためには、安定同位体比や脂肪酸組成などのバイオマーカーの利用が必要となる。

変態期以降では *E. antarctica* は動物プランクトン食である (Pakhomov et al. 1996; Pusch et al. 2004a, b; Flores et al. 2008; Shreeve et al. 2009; Saunders et al. 2014; Riaz et al. 2020)。本研究では遊泳性仔魚期の消化管内からも ADPs、OAPs、UPs などのデトリタス粒子が発見されたものの、遊泳性仔魚期のサンプルサイズが小さかったため、食性の個体発生的変化を評価することは困難である。東南極域において *E. antarctica* は仔魚期には夏季に顕著な日周鉛直移動は行わないと考えられている (Moteki et al. 2009, 2017a)。そのため、日周鉛直移動は浮遊性仔魚期と遊泳性仔魚期の間食性の差異をもたらさない。動物プランクトンを効率的に捕食するためには高い遊泳能力と摂餌能力が必要となる (Moteki et al. 2017b) ため、遊泳能力に乏しい仔魚にとって沈降粒子や懸濁態粒子は摂餌しやすい餌資源であると考えられる。植物プランクトンの大増殖により生産力の高い海域となる海氷縁近傍は、*E. antarctica* 仔魚にとって重要な生育場所のひとつであると考えられている (Moteki et al. 2017a)。低水温下では海水の動粘性係数が増大し自律的な遊泳による代謝コストが高まる (Hunt Von Herbing 2002)。とくに体長の小さな仔魚は成魚よりも動粘性係数の影響を強く受ける。そのため、南大洋高緯度域においてデトリタス食は代謝コスト的利点を仔魚にもたらす可能性がある。デトリタス粒子は付着する細菌などの働きにより、しばしば高い栄養価を示すことが知られている (Turner 2002)。ただし、デトリタス粒子の栄養価は付着する

細菌の組成や量により大きく異なり、多くの場合は動物プランクトンなどの無脊椎動物と比べて重量あたりのエネルギー量とタンパク質量は低いと考えられている (Bowen et al. 1995)。本研究では植物デトリタスが *E. antarctica* 仔魚の消化管内から高い頻度で出現したため、デトリタス粒子が本種仔魚にとって重要な餌のひとつである可能性が考えられた。しかし、本章のデータだけではデトリタス粒子が本種仔魚のエネルギー要求量を満たすことができるかを議論することは困難である。デトリタス粒子を食べる魚類のうち、例えば北アメリカ大陸の淡水域に分布するコイ科魚類ファットヘッドミノー (*Pimephales promelas*) では、仔魚期から成魚期にかけて無脊椎動物とデトリタス粒子の両方を摂餌することが知られている (Held and Peterka 1974; Price et al. 1991; Herwig and Zimmer 2007)。ファットヘッドミノーの稚魚と成魚は餌となる無脊椎動物の現存量が少ない場合にデトリタス粒子を補助的に食べると考えられている。Herwig and Zimmer (2007) はファットヘッドミノー成魚では産卵や巣の防衛などに多くのエネルギーを要するため、成魚はデトリタス粒子よりも栄養価の高い無脊椎動物を優先的に摂餌すると考えている。同研究はファットヘッドミノー仔魚がデトリタス粒子を摂餌する割合は無脊椎動物の現存量によらないことから、仔魚期では無脊椎動物の捕食にエネルギーを使うことによる利点が成魚期よりも少ないのではないかと指摘している。このように仔魚期のみでデトリタス粒子を優先的に食べる生態

は、海産魚類においてもウナギ類仔魚（レプトセファルス幼生）などで確認されている（Otake et al., 1993; Mochioka and Iwazumi 1996; Miller et al. 2011）。前述したように *E. antarctica* 仔魚は日周鉛直移動にエネルギーを要さないため、仔魚期では成魚期と比べて動物プランクトンを摂餌する優先度が低く、デトリタス粒子を主な餌のひとつとして利用している可能性が考えられる。本種は日周鉛直移動を行う変態期以降においては動物プランクトン食であるため（Hopkins 1985; Hopkins et al. 1993; Hopkins and Torres 1989; Sabourenkov 1990; Pakhomov et al. 1996; Geiger et al. 2000; Pusch et al. 2004a, b; Shreeve et al. 2009; Sounders et al. 2015）、動物プランクトンの餌としての重要性は仔魚が変態期（体長 19~21 mm）に入った以降に増加すると考えられる。Greely et al. (1999) は耳石解析より *E. antarctica* 成魚の成長速度を推定し、本種成魚のエネルギー収支を算出した。同研究では *E. antarctica* 成魚が動物プランクトン（本種の主要な餌のひとつであるナンキョクオキアミを想定）を摂餌することで 1 年間に得るエネルギー（33.11 kcal）により、成長、代謝、排泄、発熱に要するエネルギー（それぞれ 7.44、7.69、8.94、4.64 kcal で、合計値は 28.71 kcal）を賄うことができると結論づけている。このように日周鉛直移動や自律的な遊泳による代謝コストを含めて十分なエネルギーを獲得する必要があるため、成魚期では動物プランクトン食に移行すると考えられる。

Table 2.1. Data of the net sampling operations and abundance (individuals 10^{-3} m^{-3}), number of individuals collected, mean body length (mm) and number of larvae analysed of larval *Electrona antarctica* sampled at each station by a ring net during January 2017 off Wilkes Land; LM and dash-bar (-) in the table means light microscopy and no larvae sampled at the station, respectively

Station	Lat. (°S)	Long. (°E)	Date (UTC, dd/mm/yy)	Time (UTC)	Bottom (m)	Max. net depth (m)	Abundance ($\times 10^{-3}$ individuals m^{-3})	number of individuals collected	Mean body length mm ($\pm SD$)	Number of planktonic larvae analysed by LM	
KC5	Start	59-59.2	110-01.4	07/01/17	11:00	4399	191	3.9	20	6.9 (± 2.1)	0 (0)
	End	59-57.7	110-03.3		11:38	4400					
KM4	Start	61-00.8	109-58.1	08/01/17	10:05	4229	215	2.4	17	8.6 (± 2.7)	0 (0)
	End	60-59.8	110-01.0		10:46	4283					
C03	Start	62-00.9	110-02.8	09/01/17	10:31	3980	162	5.3	19	11.4 (± 3.6)	2 (0)
	End	62-03.0	110-03.9		11:14	3975					
C07	Start	64-14.1	109-56.3	10/01/17	16:20	3013	234	0.8	4	9.1 (± 3.2)	1 (0)
	End	64-14.7	109-58.8		16:57	2947					
KC6	Start	65-10.8	109-54.6	10/01/17	23:05	2543	193	-	-	-	-
	End	65-11.6	109-55.3		23:43	2444					
C11	Start	63-10.1	108-01.7	15/01/17	07:57	3257	229	1.5	7	7.1 (± 0.8)	
	End	63-31.1	108-02.9		08:31	3320					
C05	Start	63-00.0	110-00.1	16/01/17	06:56	3897	236	2.2	11	8.1 (± 2.4)	8 (0)
	End	63-00.7	110-03.0		07:33	3889					
C06	Start	63-29.9	110-00.0	17/01/17	05:41	3683	396	16.3	114	7.7 (± 2.3)	26 (1)
	End	63-27.8	109-57.5		06:40	3677					
C14	Start	63-28.6	111-19.6	18/01/17	08:01	3453	253	7	33	7.9 (± 2.5)	11 (3)
	End	63-29.6	111-19.3		08:38	3439					
C15	Start	63-31.0	112-41.6	19/01/17	04:38	3543	169	4.9	26	7.0 (± 1.0)	10 (0)
	End	63-32.1	112-44.4		05:15	3547					

Table 2.2. Diet composition of larval *Electrona antarctica* sampled by a ring net during January 2017 off Wilkes Land expressed by number (*N*), mean *N* and percentage frequency of occurrence (%*F*)

Prey items	Planktonic phase (5.0-11.9 mm body length, <i>n</i> = 54)			Nektonic phase (13.0-15.9 mm body length, <i>n</i> = 4)				
	<i>N</i>	Mean <i>N</i>	% <i>F</i>	Size μm (\pm <i>SD</i>)	<i>N</i>	Mean <i>N</i>	% <i>F</i>	Size μm (\pm <i>SD</i>)
Frustule diatom								
<i>Chaetoceros</i> spp.	20	0.37	21	1289 \pm 88	- *			
<i>Corethron</i> sp.	1	0.02	2	113.0	- *			
<i>Fragilariopsis</i> spp.	18	0.33	24	19 \pm 11	- *			
<i>Pseudo-nitzschia</i> spp. / <i>Nitzschia</i> spp. complex	3	0.06	3	129 \pm 14	- *			
<i>Rhizosolenia</i> spp.	13	0.24	15	78 \pm 32	- *			
<i>Thalassiosira</i> sp.	1	0.02	2	37.5	- *			
(Total frustule diatom)	56	1.10	46		- *			
Zooplankton								
Calanoid nauplii	3	0.06	6	294 \pm 145	- *			
Ostracods	4	0.07	7	860 \pm 204	1	0.25	25	1112
Euphausiacea larvae	1	0.02	2	617	3	0.75	25	1190 \pm 136
(Total zooplankton)	8	0.15	7		4	1.00	50	
Diatom fragments	- **		100		- **		100	
Crustacean fragments	- **		28		- **		75	
Aggregated diatom fragments (ADPs)	41	0.76	59	163 \pm 93	5	1.25	100	103 \pm 26
Other aggregated particles (OAPs)	7	0.13	13	380 \pm 199				
Unidentified amorphous particles (UPs)	- **		96		- **		100	

- *: not observed.

- **: Particle number of diatom fragments, crustacean fragments and UPs were not counted.

Table 2.3. Number of phyto-detritus (number of phyto-detritus with fibre in parentheses) found from guts of larval *Electrona antarctica* collected off Wilkes Land in 2017 examined by scanning electron microscopy

Station	KM4	C03	C06	C14	Total
Number of larvae analysed	5	1	14	9	30
Aggregated diatom fragments	9 (0)	1 (0)	19 (7)	9 (2)	38 (9)
Aggregated frustule diatom	1 (0)	0 (0)	0 (0)	6 (4)	7 (4)
Total phyto-detritus	10 (0)	1 (0)	19 (7)	15 (6)	45 (13)
Mean number of phyto-detritus per individual	2.0	1.0	1.4	1.7	1.5

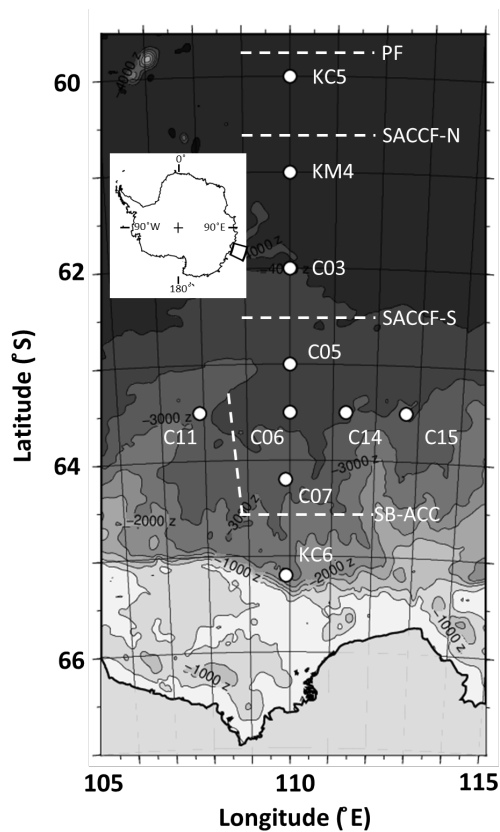


Fig. 2.1. Locations of seven sampling stations (KC5, KM4, C03, C05, C06, C07 and KC6) along the 110°E meridian and four stations (C11, C06, C14 and C15) along the 63.5°S longitudinal transect of Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean where ring net sampling operations were conducted. A square in the inset shows sampling area. Dashed line in the map shows approximate locations of oceanic fronts: Polar Front (PF), northern branch of the Southern Antarctic Circumpolar Current Front (SACCF-N), southern branch of the SACCF (SACCF-S) and Southern Boundary of the ACC (SB-ACC).

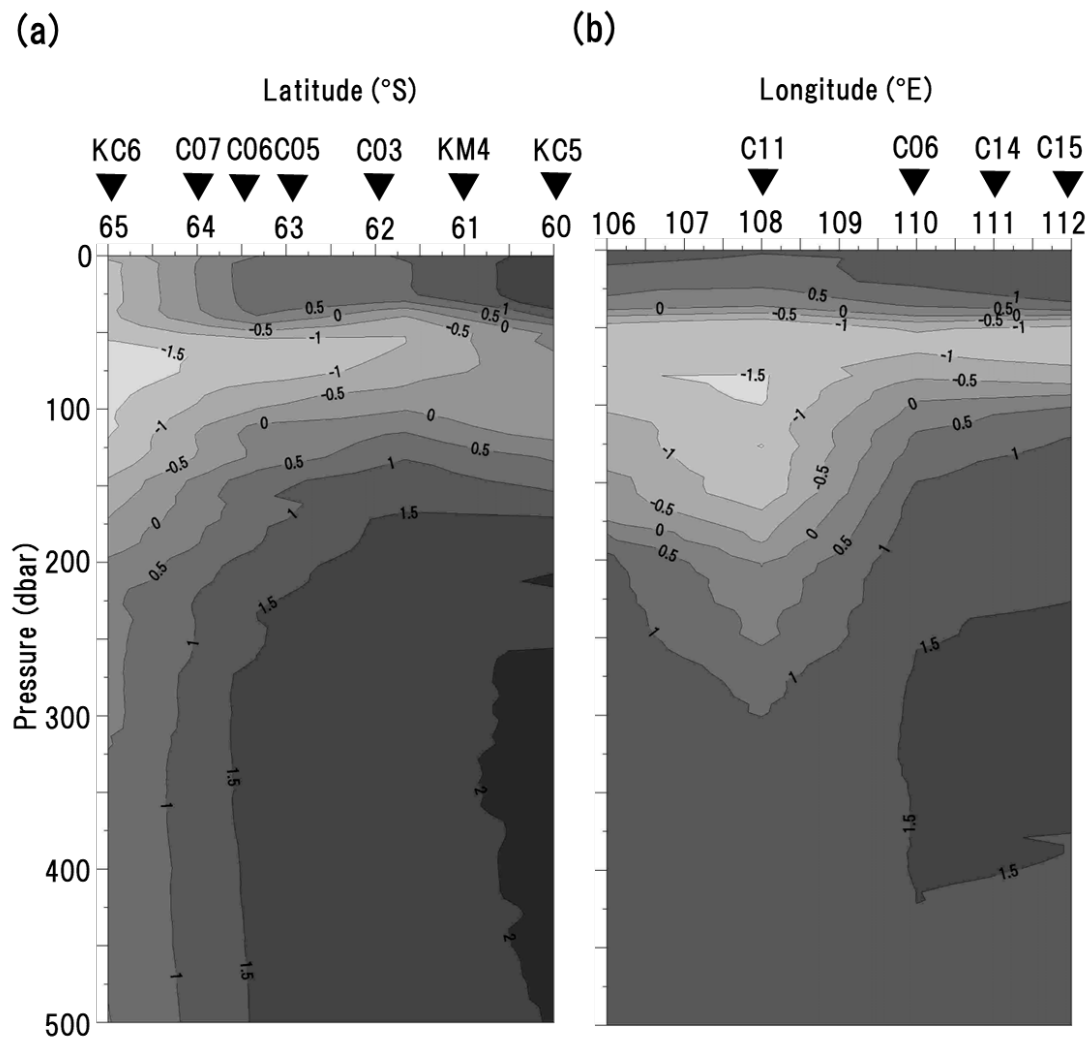


Fig. 2.2. Section of potential temperatures along the 110°E meridian transect (a) and the 63.5° S longitudinal transect (b) in the study area. Locations of sampling stations are indicated by black triangles above each plot.

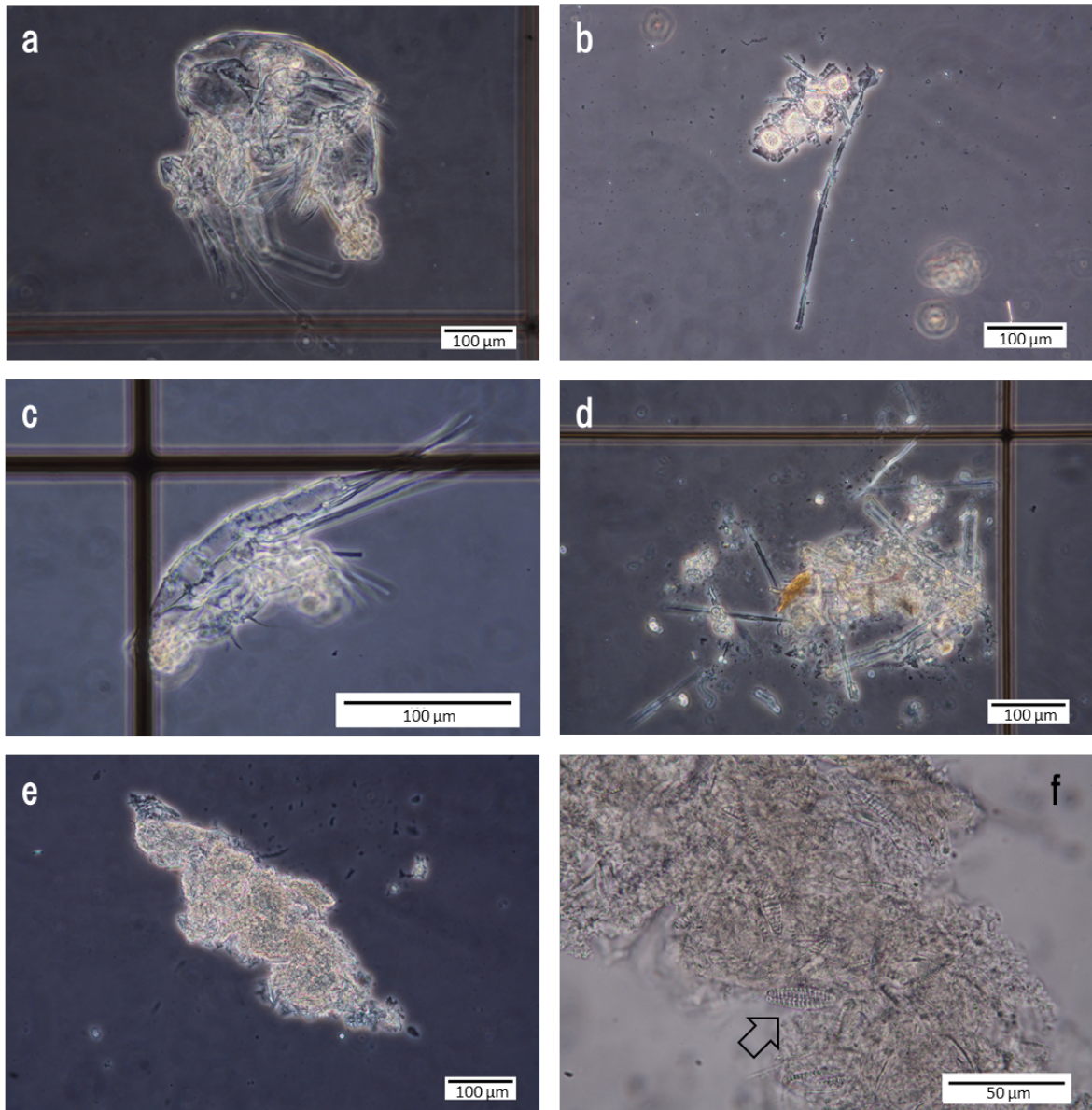


Fig. 2.3. Gut contents of larval *Electrona antarctica* observed under light microscopy. **a** Zooplankton (calanoid copepod nauplius), **b** diatom frustule (*Chaetoceros* spp.), **c** aggregated diatom fragment particle, **d** crustacean fragment (leg), **e** other aggregated particle and **f** enlargement of the aggregated particle in **e**. Clear arrow in **f** points to an intact diatom frustule.

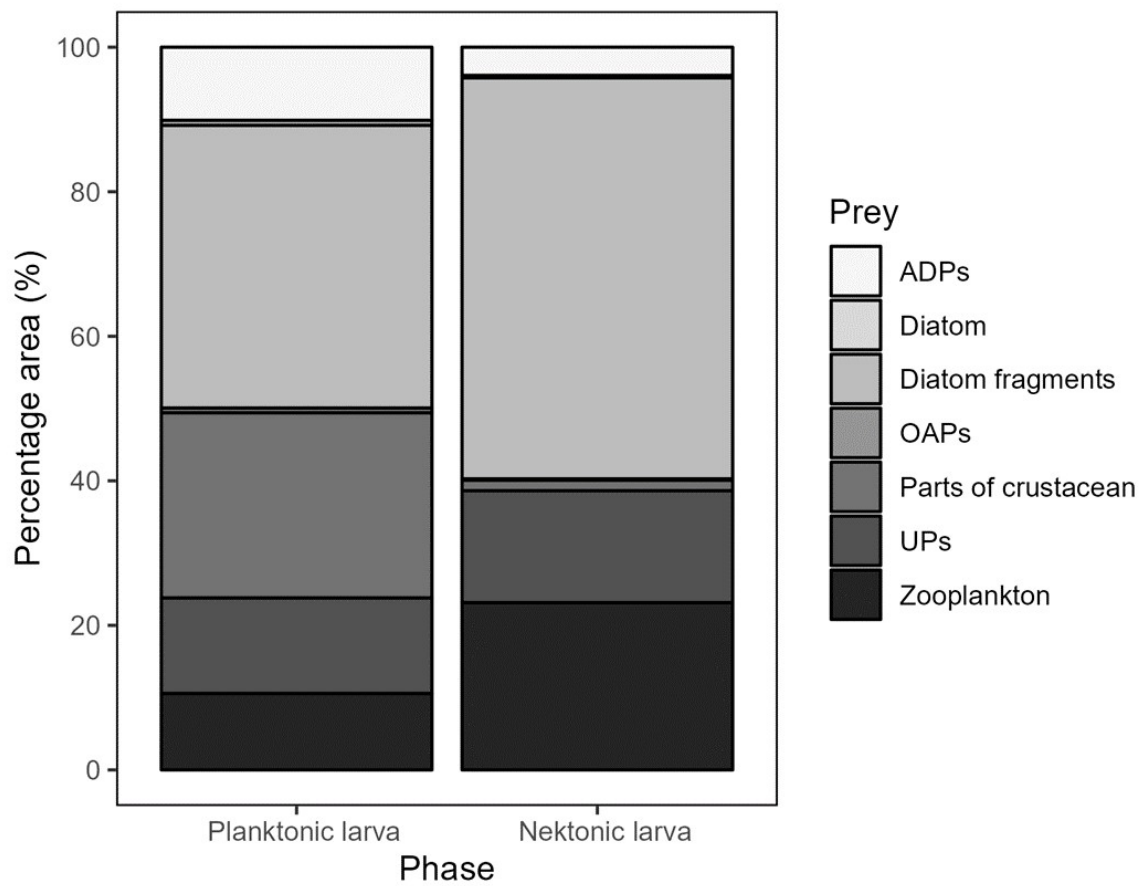


Fig. 2.4. Aerial percentage in microscopic view of gut contents of planktonic and nektonic larval *Electrona antarctica* sampled in January 2017 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean.

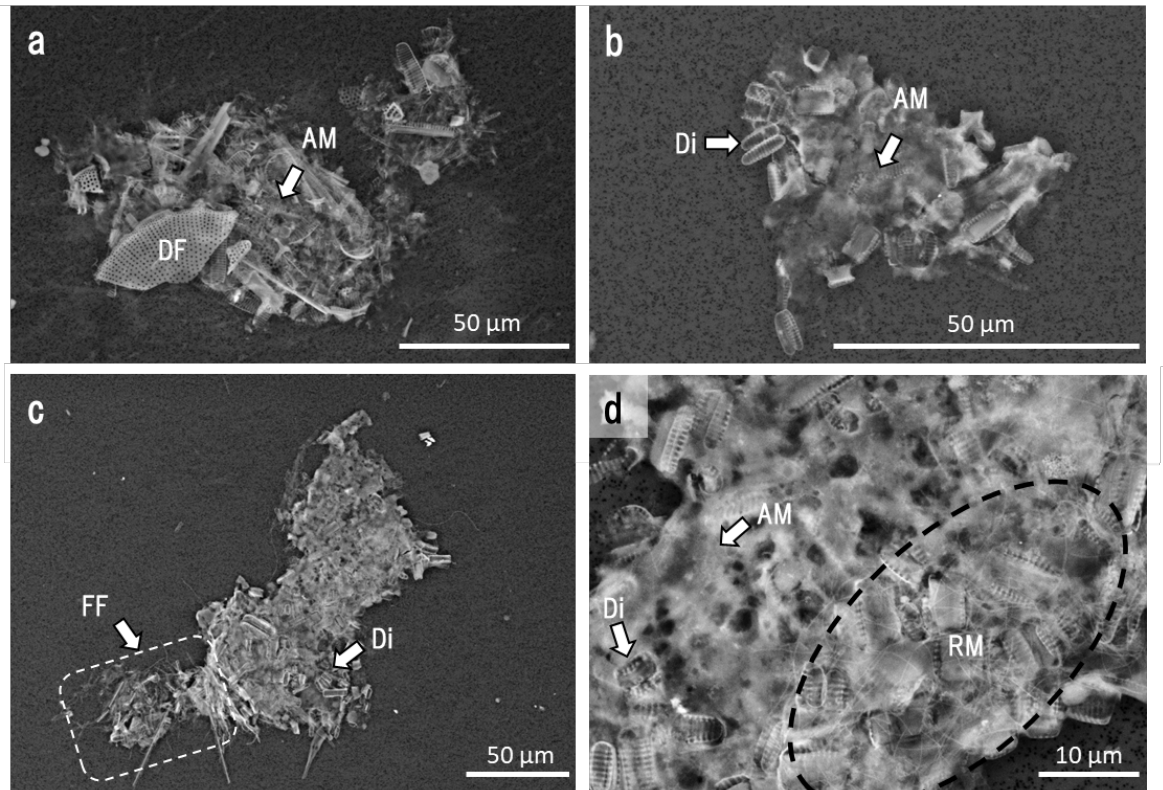


Fig. 2.5. Surface structures of the gut contents extracted from larval *Electrona antarctica* observed under scanning electron microscopy. **a** Aggregated diatom fragment particle, **b** other aggregated particle, containing intact diatoms, **c** other aggregated particle; intact diatoms are tangled with fine fibres. **d** Enlargement of the aggregate in **c** showing fine fibres in a rectangular mesh pattern (enclosed by dashed ellipse). *DF* diatom fragments, *AM* amorphous mat, *Di* diatom, *FF* fine fibres (enclosed by dashed box), *RM* rectangular mesh of fine fibre.

3. *Electrona antarctica* 仔魚の消化管内容物遺伝子の網羅的分析

はじめに

消化管内容物の直接観察（消化管内容物分析）は、生物の食性を調べるうえで最も基本的な分析手法のひとつである。しかし、消化管内容物分析では、消化されやすい餌や視覚的に同定できない餌を過小評価してしまうという問題点が指摘されてきた（Hyslop 1980; Symondson 2002）。このような問題点を解決する手段のひとつとして、分子生物学的な分析手法が生物の食性を評価する上で有用と考えられている（Symondson 2002; Blankenship and Yayanos 2005; Pompanon et al. 2012）。

生物の食性を分子生物学的に分析する手法では、タンパク質の二次元電気泳動法を用いたプロテオーム（細胞内で発現する全タンパク質）解析（Schelvis and Siepel 1988; Walrant and Loreau 1995）やポリクローナル抗体（抗原が持つ複数の立体構造に結合できる抗体タンパク質）を用いた分析（Boreham and Ohiagu 1978; Sunderland 1988）などにより、捕食者の消化管内に残されたタンパク質の起源となる餌生物を特定する試みが行われてきた。デオキシリボ核酸（DNA）のポリメラーゼ連鎖反応（PCR）法が1985年に報告されて以降（Saiki et al. 1985, 1988）、様々な生物由来試料から遺伝子配列を直接解析できるようになり、現在でも食性解析を含めた幅広い分野で用いられている。一般的には、このPCR法は

熱を加えることでテンプレート DNA の 2 本鎖を 1 本鎖に分離させる第 1 段階 (変性)、分離した 1 本鎖 DNA にプライマー (DNA の特定の領域に結合する短いヌクレオチドで、増幅対象の領域の起点と終点をそれぞれフォワードプライマーとリバースプライマーが識別する) を結合させる第 2 段階 (アニーリング)、プライマーの 3' 末端を起点に DNA ポリメラーゼがテンプレート DNA に相補的なヌクレオチドを次々に合成していく第 3 段階 (伸長) から成る。この一連の操作を 30~40 回ほど繰り返すことにより、目的とするテンプレート DNA の配列を増幅させることができる。リボゾームリボ核酸 (rRNA) 遺伝子は大小 2 つのサブユニットから成るが、1990 年に小サブユニットを用いた分子生物学的系統分類法が考案され、広く用いられるようになった (Woose et al. 1990)。そのため、PCR 法による分子生物学的解析には小サブユニットである 18S rRNA (真核生物) と 16S rRNA (原核生物) が用いられることが多い (Nejstgaard et al. 2003; Riemann et al. 2010; Maloy et al. 2011; Tang et al. 2012; Fernández-Álvarez et al. 2017; Shoemaker and Moisaner 2017)。リボゾーム RNA 遺伝子には生物の種または分類群ごとに塩基配列が異なる可変領域 (V1~V9 領域) が存在する (Nelles et al. 1984; Van de Peer and Watcher 1997)。真核生物を対象にした研究では、公開データベース上に登録されている塩基配列の種類が比較的多い (Quast et al. 2013) ことや、真核生物の rRNA 遺伝子を網羅的に増幅させることができるユニバーサ

ルプライマーが開発された (Amaral-Zettler et al. 2009) ことなどから、とくに V9 領域が広く用いられている。

仔魚を含む海洋生物の消化管内容物を PCR 法で分析する際においても、18SrRNA 遺伝子の V9 領域が広く利用されている (Nejstgaard et al. 2003; Riemann et al. 2010; Maloy et al. 2011)。捕食者の消化管内容物の DNA 分析をする際には、捕食者由来の DNA が目的としている餌の DNA の増幅を阻害してしまうセルフコンタミネーションと呼ばれる問題が存在する (Maloy et al. 2011; Fernández-Álvarez et al. 2017)。この問題は消化管内容物の DNA を網羅的に解析する際、消化管の内壁などから捕食者由来の組織が PCR 用の試料に混入することで、捕食者由来の DNA がユニバーサルプライマーにより増幅されてしまうことなどにより発生する。この問題点を解消するためには、捕食者由来の DNA の増幅を特異的に阻害するブロッキングプライマーを利用することが有用だと考えられている (Cottrell et al. 2004; Vestheim and Jarman 2008; De Barba et al. 2014; Robeson et al. 2017)。ブロッキングプライマーはユニバーサルプライマーの 3' 末端側の複数の塩基と一致する配列を持ち、かつ DNA 増幅を阻害させる対象の生物 (捕食者) に特異的な塩基配列を持つように設計される。このような塩基配列の 3' 末端に C3 スペーサーと呼ばれる DNA 増幅を阻害する塩基構造を付加することで、ユニバーサルプライマーを使い転写された遺伝子のうち、任意の生物の

みの DNA 増幅を阻害することができる。しかし、ブロッキングプライマーが任意の生物のみの DNA 増幅を阻害していることを確かめるためには詳細な実験が必要となるため、本来増幅対象である生物の DNA 増幅をもブロッキングプライマーが阻害してしまう潜在的可能性を想定しなければならない (Vestheim and Jarman 2008; Piñol et al., 2015)。そのため、多くの場合ではブロッキングプライマーは食性がまったく不明な種の食性分析には用いられない (Fernández-Álvarez et al. 2017)。食性がわかっていない仔魚の消化管内容物 DNA を分析する場合には、注射器を使った内容物の吸い出しや、レーザーを使って消化管を解剖するなどして、捕食者由来の組織を可能な限り取り除く手法が用いられる (Riemann et al. 2010; Maloy et al. 2011; Fernández-Álvarez et al. 2017)。

餌の変化に伴い消化管内の細菌叢が影響を受けることが知られているため、海洋生物の食性や健康状態を評価するために 16S rRNA 遺伝子が用いられることがある (Tang et al. 2009; Fernández-Álvarez et al. 2017; Shoemaker and Moisander 2017)。マリンスノーなどの沈降性粒子の表面には細菌類が付着しているため (Turner 2002)、デトリタス食の生物の食性分析にも 16S rRNA 遺伝子の利用は有効だと考えられる。しかし、16S rRNA 遺伝子を使って仔魚の消化管内容物を分析すると、仔魚自身の消化管内容物ではなく、仔魚が生息している海域の細菌叢を反映してしまうことが指摘されている (Tanasomwang and Muroga 1988;

1989; Ringo and Birkbeck 1999; Sugita et al. 2002)。 *Electrona antarctica* 仔魚は周囲の海水ごと餌を飲み込む吸込み摂餌を行うと考えられている (Moteki et al. 2017b)。そのため、本種仔魚の食性分析に 16S rRNA 遺伝子を用いると、生息環境の細菌叢の影響をより強く受ける可能性が高い。

以上の理由から、本章では 18S rRNA 遺伝子の V9 領域を使って *E. antarctica* 仔魚の食性を分析した。Gorelova and Efremenko (1989) が本種仔魚の高い空消化管率を報告しているため、本種仔魚の消化管には内容物が微量しか含まれない可能性が考えられた。本研究では消化管内容物の DNA 増幅効率を上昇させることを目的として、*E. antarctica* の DNA 増幅を特異的に阻害するブロッキングプライマーを設計し、ブロッキングプライマーの使用の有無による DNA 増幅の結果の差異を含めて検討することとした。本種仔魚の食性には不明点が多いものの、第 2 章で消化管内容物の顕微鏡観察を行っていることから、ブロッキングプライマーを使用した結果に大きな過誤があっても、それを認知することが可能だと考えた。

材料と方法

野外観測

試料の採集は南大洋ウィルクスランド沖で 2018 年 1 月 8 日から 11 日にかけて

および 2019 年 1 月 9 日から 18 日にかけて、東京海洋大学練習船海鷹丸で行われた。試料は東経 110° および南緯 63.5° に沿った観測点で採集された (Table 3.1, 2, Fig. 3.1)。試料の採集はすべて開水域で、薄明期を含む日中に行われた。2018 年と 2019 年のどちらの観測でも、海氷縁は最南端の観測点である KC6 の約 3.7 km 南に位置しており、同観測点の海氷密接度 (海水面に対する海氷の割合) は 15% 未満だった。

2018 年の観測では、第 2 章に示した手順と同様にリングネットで仔魚を採集した。2019 年の観測では、5 つの開閉式ネットを備えた多段式中層トロール (Matsuda-Oozeki-Hu Trawl、MOHT、開口面積 5.0 m²、目合い 1.95 mm) (Oozeki et al. 2011) で仔魚を採集した。深度約 400 m までトロールを投入し、深度約 400、200、100、50 m と海面でネットを閉じた。トロール曳航中の船速は時速約 3.7 km に固定した。

消化管内容物分析に用いる仔魚は、第 2 章に示した手順と同様にネットが海水で洗浄される前に可能な限り丁寧にコッド部から採集した。仔魚は第 2 章で示した手順と同様に体長を測定した後、速やかに 90%海水エタノール溶液で固定した。

DNA 抽出と PCR

エタノールで固定した仔魚から 33 個体 (体長 6.7~17.5 mm) を選び出した。

シャーレ上で蒸留水を使い、仔魚体表面の付着物を 3 回洗い流した。仔魚を別のシャーレに移した後、眼科用メスを使い蒸留水中で消化管を摘出した。摘出した消化管はマイクロピペットを使い周囲の蒸留水ごと吸い上げ、水滴状になるようにさらに別のシャーレ上に滴下した。水滴の中で消化管を解剖し、実体顕微鏡下（倍率 10 倍）で目視により内容物の組成を確認した。虫針を使って仔魚の組織を可能な限り除去した後、マイクロピペットで周囲の蒸留水ごと消化管内容物を吸い上げ、Chelex 100（バイオ・ラッド ラボラトリーズ株式会社）溶液（最終濃度 5%、2.0 ml）が入ったチューブ内に滴下した。チューブはペッスルを使い約 1 分間ホモジナイズした後、95°Cで約 20 分間熱処理した。シャーレはすべて新品のポリスチレン製のものを使用した。マイクロピペットを使用する際は毎回チップを交換した。Chelex 100 を用いた DNA 抽出方法は Nagai et al. (2012) に従った。

消化管内容物を含んだチューブは遠心分離機にかけた後（12000 rpm、約 1 分間）、上澄み液を吸い上げたものを DNA テンプレートとして PCR に使用した。多段式中層トロールで採集した *E. antarctica* 成魚の筋肉片から抽出した塩基配列と Vestheim and Jarman (2008) を参考に、PCR による本種の DNA 増幅を特異的に阻害するブロッキングプライマーをプライマー設計用プログラム Primer3plus (Untergasser et al. 2012) を使い設計し、委託により調製した（滅菌水で 100 μ M に濃度調製、委託先: 株式会社ファスマック）(Table 3.3)。

本研究では PCR に関連する一連の操作とシーケンスデータの解析方法を、Hirai et al. (2017) の手順を一部改変して使用した。目的とする 18S rRNA 遺伝子 V9 領域の増幅には、ユニバーサルプライマーである 1389F と 1510R (Amaral-Zettler et al. 2009、Table 3.3) を委託により調製し使用した (滅菌水で 100 μ M に濃度調製、委託先: ユーロフィンジェノミクス株式会社)。PCR 用の試薬は KOD Plus ver. 2 (東洋紡株式会社) のキットに同梱されているものを使用した。蒸留水を使いフォワード・リバースユニバーサルプライマーは 5.0 μ M に、ブロッキングプライマーは 3.0 μ M に、テンプレート DNA は 1/10 に希釈して使用した。ブロッキングプライマー 3.6 μ l、蒸留水 3.1 μ l、 $\times 10$ バッファー液 1.5 μ l、デオキシヌクレオシド三リン酸 (dNTP) 1.5 μ l、MgSO₄ 1.2 μ l、フォワード・リバースユニバーサルプライマー各 0.9 μ l、KOD plus 0.3 μ l、テンプレート DNA 2 μ l を合わせて PCR 用の反応液を調製した。設計したブロッキングプライマーの性能を評価するため、仔魚 7 個体分 (体長 9.7~16.2 mm) のテンプレート DNA を使い、ブロッキングプライマーを含んでいない反応液 (蒸留水 6.7 μ l、 $\times 10$ バッファー液 1.5 μ l、dNTP 1.5 μ l、MgSO₄ 1.2 μ l、フォワード・リバースユニバーサルプライマー各 0.9 μ l、KOD plus 0.3 μ l、テンプレート DNA 2 μ l) も調製した。サーマルサイクラー (GeneAtlas G02、アステック株式会社) を使い PCR を行った。まず、PCR の 1 回目 (1st PCR) では 94°C 2 分の反応後、98°C 10 秒、63°C

30 秒、56°C 30 秒、68°C 60 秒の反応を 30 サイクル行い、最後に 68°C 7 分の反応を行った。この 1 回目の PCR で 2 本鎖 DNA の分離、プライマーの付加、テンプレート DNA の増幅を行った。次に、PCR の 2 回目 (2nd PCR) では 94°C 2 分の反応後、98°C 10 秒、50°C 30 秒、68°C 60 秒の反応を 8 サイクル行い、最後に 68°C 7 分の反応を行った。この 2 回目の PCR には、1 回目の PCR による産物の濃度を蒸留水で 1/20 に希釈し使用した。最後に、PCR の 3 回目 (3rd PCR) では 94°C 2 分の反応後、98°C 10 秒、59°C 30 秒、68°C 60 秒の反応を 8 サイクル行い、最後に 68°C 7 分の反応を行った。この 3 回目の PCR には、2 回目の PCR による産物の濃度を蒸留水で 1/20 に希釈し使用した。2nd PCR と 3rd PCR は次世代シーケンス解析のためのアダプター配列とインデックス配列の付加を兼ねている。得られた 1st PCR の産物は MinElute PCR Purification Kit (株式会社キアゲン)、3rd PCR の産物は AMPure XP (ベックマン・コールター株式会社) をそれぞれ使い精製した。その後、PCR 産物を 2.0%濃度の Tris-borate-EDTA (TBE) アガロースゲル (タカラバイオ株式会社) 上で電気泳動 (135V、18 分間) (Mupid-exU、株式会社ミューピッド) させ増幅を確認した。得られた PCR 産物に対して委託により次世代シーケンス解析を行った (委託先: 株式会社ファスマック)。

得られたペアエンドリードの生データ (DNA 断片を 3' 末端側と 5' 末端側の両

方からシーケンス解析したデータ) は、アダプタートリミング用ソフトウェア Trimmomatic (Bolger et al. 2014) を使いクオリティフィルターにかけた。本研究で使用した Trimmomatic の設定は次の通りである: CROP: 135、MINLEN: 50、LEADING: 20、TRAILING: 20、SLIDINGWINDOW: 30 : 30。Trimmomatic を使いクオリティフィルターにかけたペアエンドリードのデータを、MiSeq Standard Operating Procedure (SOP) (https://mothur.org/wiki/miseq_sop、accessed on 08 May 2019) (Kozich et al. 2013) を参考にしてフリーソフトウェア MOTHUR (Schloss et al. 2009) を使用し結合させた。フォワード・リバースプライマーの両領域を、1389F プライマーで 1 ミスマッチ、1510R プライマーで 3 ミスマッチの基準で除外した。結合させたペアエンドリードのデータは、さらに次の条件でクオリティフィルターにかけた: ambiguous bases の除去、ホモポリマー (1 種類の単量体が連続して結合した高分子) 数が 6 個以下、配列長の下限 100 bp、配列長の上限 200 bp。同一の配列を統合したうえで、SILVA 119 データベース (Quast et al. 2013) を MOTHUR 内で使いアラインメントを行った。キメラ配列を UCHIME データセット (Edgar et al. 2011) を使い除去した。配列を同定するために、V9_PR2 データベース (de Vargas et al. 2015) を使用した。本研究では真核生物を対象に分析を行うため、データベースにおいて Eukaryota に分類された配列のみを取り出した。本研究ではとくに外洋に分布する動物プラン

クトンと植物プランクトンに注目して分析を行うため、目的生物群以外の配列 (Basidiomycota、Chlorophyta_ph、Euglena、Insecta、Mammalia) を除去した。得られた配列は 99%の類似度を基準として、molecular operational taxonomic units (MOTUs) に振り分けられた。MOTUs は、Floyd et al. (2002) によって提唱された、一定以上の類似度を持つ遺伝子配列同士を 1 つの分類にまとめるために用いられる操作上の分類単位である。最後に、全体の配列数の 0.01%未満の MOTUs を除去した。得られた MOTUs は可能な限り属レベルまで同定した。

結果

光学顕微鏡下での消化管内容物の同定

DNA 分析に用いた仔魚と同一サンプルの消化管内容物を顕微鏡下で同定し、内容物の出現頻度を算出した。仔魚の空消化管率は 74%だった。浮遊性仔魚期では有殻翼足類が 10%、珪藻 (*Fragilariopsis* spp.) が 10%、不定形粒子が 5%の頻度で出現した。遊泳性仔魚期では甲殻類片が 15%、カイアシ類 (カラヌス目) が 8%、有殻翼足類が 8%、不定形粒子が 23%の頻度で出現した。それ以外の内容物は光学顕微鏡下では確認することができなかった。

ブロッキングプライマーの性能

ブロッキングプライマーを使わずに DNA の増幅を行った結果を Fig. 3.2 に示した。ブロッキングプライマーを使わなかった分析には、仔魚 7 個体（体長 9.7～16.2 mm）を使用した。すべてのサンプルで、総リード数の 17～98%が魚類由来のものだった。Diatomea（珪藻類）はすべてのサンプルから出現し、総リード数の 2～61%を占めていた。Dinoflagellata（渦鞭毛藻類）もすべてのサンプルから出現し、最大で総リード数の 7%を占めていた。*Limacina* 属（有殻翼足類）は仔魚 7 個体中 5 個体から出現し（出現頻度 71%）、最大で総リード数の 10%を占めていた。Copepoda（カイアシ類）と *Thysanoessa* 属（オキアミ類）もすべてのサンプルから出現したが、総リード数に占める割合は最大でも 3%以下だった。

総リード数に対する消化管内容物 DNA の割合を、ブロッキングプライマーを使った場合と使わなかった場合とで比較した (Fig. 3.3、 $n = 7$)。ブロッキングプライマーを使った場合、消化管内容物 DNA の割合は平均で 74%だった。一方で、ブロッキングプライマーを使わなかった場合は、消化管内容物 DNA の割合は平均で 20%だった。ブロッキングプライマーを使うことで、消化管内容物 DNA の占める割合が有意に増大した (t 検定、 $p < 0.05$)。さらに、分析に用いたすべてのサンプルを使いレアファクション解析を行った (Fig. 3.4)。レアファクション解析はサンプリング数に対する集団の種多様性を評価するための解析手法で、DNA の網羅的分析で得られる MOTUs の多様性を評価するためにも用いられる

(Foote 1992; Robeson et al. 2017)。ブロッキングプライマーを使った場合の方が、リード数あたりに検出された消化管内容物の MOTUs 数が多かった。

ブロッキングプライマーを使った消化管内容物 DNA の増幅

ブロッキングプライマーを使い DNA の増幅を行った。ブロッキングプライマーを使った分析には、仔魚 33 個体（体長 6.7~17.5 mm）を使用した。分類群のリード数が総リード数に占める割合を目レベルで比較すると、最も多く検出されたのは Diatomea で、総リード数の 30~99%を占めていた (Fig. 3.5)。総リード数に対して Dinoflagellata は最大で 13%、有殻翼足類 (*Limacina* 属) は最大で 70%を占めていた。消化管内容物の出現頻度（分析した仔魚に対する内容物の出現割合）を目レベルで比較すると、浮遊性仔魚期 ($n = 20$) と遊泳性仔魚期 ($n = 13$) のどちらでも Diatomea の出現頻度は 100%だった (Table 3.4)。浮遊性仔魚期では有殻翼足類 (*Limacina* 属) が 95%、Copepoda が 60%、オキアミ類 (*Thysanoessa* spp.) が 60%、Dinoflagellata が 60%の出現頻度だった。遊泳性仔魚期では有殻翼足類 (*Limacina* 属) が 62%、オキアミ類 (*Thysanoessa* 属) が 38%、Dinoflagellata が 38%、Copepoda が 31%の出現頻度だった (Table 3.4)。Others には繊毛虫類、ヒドロ虫類、線形動物類、ハプト藻、同定不可の真核生物が含まれていた。

Diatomea に分類された MOTUs をさらに属レベルまで分類し、出現頻度を算出した (Table 3.4、Fig. 3.6)。仔魚期を通じて全 13 属の多様な珪藻類が検出された。浮遊性仔魚期では *Actinocyclus* 属、*Chaetoceros* 属、*Coscinodiscophytina* 属がすべてのサンプルから出現した。次いで *Fragilaria* 属、*Fragilariopsis* 属、*Pseudo-nitzschia* 属の順で出現頻度が高かった (出現頻度 75~95%)。遊泳性仔魚期では *Actinocyclus* 属、*Coscinodiscophytina* 属、*Fragilariopsis* 属がすべてのサンプルから出現した。次いで *Chaetoceros* 属、*Fragilariopsis* 属、*Pseudo-nitzschia* 属の順で出現頻度が高かった (出現頻度 54~93%)。その他にも、浮遊性仔魚期と遊泳性仔魚期でともに多様な珪藻類が出現した (*Cylindrotheca* 属、*Eucampia* 属、*Proboscia* 属、*Rhizosolenia* 属、*Skeletonema* 属、*Thalassiosira* 属、出現頻度 15~35%)。

Dinoflagellata に分類された MOTUs をさらに属レベルまで分類した (Table 3.4)。全 4 属 (*Chytriodinium* 属、*Islandinium* 属、*Prorocentrum* 属、*Protooperidinium* 属) が検出されたものの、属レベルまで同定できた MOTUs の出現頻度はすべて 8%未満だった。

Copepoda に分類された MOTUs をさらに属レベルまで分類し、出現頻度を算出した (Table 3.4、Fig. 3.7)。浮遊性仔魚期では *Calanus* 属が 35%、*Oithona* 属が 20%、同定不可の Harpacticoida 目が 15%の頻度で出現した。遊泳性仔魚期で

は *Oithona* 属は出現せず、*Calanus* 属が 23%、同定不可の Harpacticoida 目が 8% の頻度で出現した。

考察

ブロッキングプライマーを使うことで、消化管内容物 DNA の総リード数に占める割合が有意に増大した ($p < 0.05$, Fig. 3.3)。さらに、ブロッキングプライマーを使うことで検出できる MOTUs 数も増加した (Fig. 3.4)。一般的に、ブロッキングプライマーを使って捕食者由来の DNA 増幅を阻害することは、検出できる MOTUs の種類が増大するため、消化管内容物の網羅的分析において効果的な手法であると考えられている (Vestheim and Jarman 2008; De Barba et al. 2014; Robeson et al. 2017)。しかし、Robeson et al. (2017) が指摘しているように、ブロッキングプライマーの利用は消化管内容物組成の評価に影響を及ぼす可能性がある。つまり、ブロッキングプライマーが捕食者由来以外の DNA 増幅を阻害することで、得られた DNA リード数の組成が影響を受ける潜在的可能性を考慮する必要がある (Piñol et al. 2015)。本研究ではブロッキングプライマーを使わなかった場合、魚類由来の DNA に次いで多く検出された DNA は珪藻類由来のものであった (Fig. 3.2)。また、仔魚によっては有殻翼足類である *Limacina* 属と渦鞭毛藻類由来の DNA が多く検出された。ブロッキングプライマーを使った場合

でも、最も多く検出された DNA は珪藻類由来のものだった (Fig. 3.5)。次いで同じく *Limacina* 属と渦鞭毛藻類由来の DNA が多く検出された。ブロッキングプライマーを使わなかった場合に検出されたすべての分類群が、ブロッキングプライマーを使った場合にも検出された。これらの結果から、本研究ではブロッキングプライマーを使うことにより、検出できる餌の種類が制限された可能性は低いと考えられた。ただし、本研究で示した結果だけでは、ブロッキングプライマーが消化管内容物の MOTUs 組成に影響を与えていない可能性を排除できない。そのため、本研究では *E. antarctica* 仔魚の食性を評価するうえで、得られた消化管内容物リード数のデータを定性的にのみ扱い、リード数のデータを定量的に扱うことは控えた。以下、ブロッキングプライマーを使った場合の DNA 増幅結果について定性的に考察する。

前述したように、珪藻類は分析したすべての仔魚の消化管内容物から検出された (Fig. 3.5)。属別で比較すると、*Actinocyclus* 属、*Chaetoceros* 属、*Coscinodiscophytina* 属、*Fragilariopsis* 属、*Pseudo-nitzschia* 属の出現頻度 (分析した仔魚に対する内容物の出現割合) が高く、他にも様々な珪藻類が検出された (全 13 属、Fig. 3.6)。DNA 分析に用いた消化管内容物を光学顕微鏡下で観察した結果では、珪藻類の出現頻度は低く (10%)、*Fragilariopsis* spp. しか確認されなかった。*Electrona antarctica* の消化管内容物を光学顕微鏡下で観察した

Gorelova and Efremenko (1989) においても、珪藻類は 3 細胞の *Actinocyclus* 属が確認されたのみである。このように、光学顕微鏡下で本種仔魚の消化管内容物を観察した場合には珪藻類はほとんど確認されない。これらの事実から、本研究において DNA 分析で検出された種々の珪藻類は外殻を保った状態ではなく (diatom frustules としてではなく)、細胞膜、オルガネラ、細胞質などの光学顕微鏡下では確認できない形で消化管内に存在していたと考えられる。Gorelova and Efremenko (1989) は *E. antarctica* の消化管内からカイアシ類幼体やオキアミ類幼生が出現したことから、本種仔魚が動物プランクトン食であると考えている。そのため、本研究で仔魚の消化管内から珪藻が検出された理由として、仔魚が摂餌した動物プランクトンの消化管内に含まれていた珪藻が検出された可能性も考えられる。ただし、本研究では光学顕微鏡下の観察では動物プランクトンの出現頻度は低かった。カイアシ類やオキアミ類といった植食性の動物プランクトンの多くは仔魚にとって難消化性のキチン質または炭酸カルシウムの殻を有しているため、動物プランクトンが他の内容物と比べて過小評価されているとは考えにくい。また、光学顕微鏡下で不定形粒子が 5~23% の頻度で確認された。これらの結果から、本研究で検出された珪藻類は仔魚が食べた動物プランクトンそのものではなく、光学顕微鏡下では確認しにくい動物プランクトンの糞粒などに由来する可能性が高い。

遺伝子分析により仔魚の消化管内からは渦鞭毛藻類も高い頻度（38～60%）で検出された。検出された渦鞭毛藻類の多くは同定不可だったものの、計 4 属が検出された。本研究で検出された渦鞭毛藻類のうち *Islandinium* 属、*Protoperidinium* 属、*Prorocentrum* 属はしばしば珪藻類とともに大増殖を起こし、南大洋の季節性海氷域の表層水中で優占することが知られている（Kopczyńska et al. 2007; Davidson et al. 2010; Thöle et al. 2023）。また、*Chytriodinium* 属は寄生性の渦鞭毛藻類で、カイアシ類やオキアミ類の卵などに寄生する（Gómez et al. 2009; Gómez-Gutiérrez et al. 2009）が、南大洋の季節性海氷域では表層水中からも出現する（Liu et al. 2022）。夏季の南大洋において、渦鞭毛藻類は珪藻とともに植物プランクトン相の主要な構成分類群のひとつである（Jones et al. 1998; Kopczyńska et al. 2001; Park et al. 2002; Kopczyńska and Fiala 2003）。また、渦鞭毛藻類は植食性の動物プランクトン（カイアシ類やオキアミ類など）により摂餌され、その糞粒中にもたびたび含まれる（Hansen et al. 1994; Jacobson 1999）。本研究では光学顕微鏡下で消化管内容物を観察した際には渦鞭毛藻類は確認できなかった。南大洋に分布する *Protoperidinium* 属と *Prorocentrum* 属は渦鞭毛藻類としては大型（> 20 μm）であるため（Kopczyńska et al. 2007）、低倍率の光学顕微鏡下でも容易に確認できると思われる。そのため、遺伝子分析で検出された渦鞭毛藻類は珪藻類で考察した場合と同様に、光学顕微鏡下では確認できない形で消

化管内に存在していたと考えられる。また、出現頻度は低いものの *Chytriodinium* 属が検出されたことから、Gorelova and Efremenko (1986) がロシア海における研究で報告しているように、本種仔魚が動物プランクトンの卵を食べていた可能性もある。しかし、無脊椎動物の卵は仔魚にとって難消化性であると考えられている (Conway et al. 2003) ため、他の内容物と比べて消化管内により長い時間残留すると考えられる。本研究では光学顕微鏡下で無脊椎動物の卵を確認していないため、表層水中に分布していた *Chytriodinium* 属が動物プランクトンの糞粒等を通じて検出された可能性が高い。

上述したように、本研究では仔魚の消化管内から多様な植物プランクトン（珪藻類や渦鞭毛藻類）が検出された。これらの植物プランクトンはそれを摂餌した動物プランクトンやその糞粒を經由して仔魚の消化管内に入ったと考えられるが、分析に用いた仔魚の体表面などに植物プランクトンが付着しており、それが DNA 増幅用試料に混入した可能性も考慮しなければいけない。本研究で実験操作の参考にした Hirai et al. (2017) は DNA の増幅対象に植物プランクトンを含んでいるが、仔魚から消化管内容物を取り出す際の手続きについてはとくに明記していない。本研究では材料と方法の項目で述べた通り、仔魚の体表面などからの異物の混入を防ぐことを目的として、解剖前に仔魚を蒸留水で 3 回洗浄している。解剖前に試料の体表面を複数回（3 回程度）洗浄する操作は、植食性のカイアシ類の

消化管内容物に対して DNA の網羅的分析を行う際に、異物の混入を防ぐ目的でしばしば行われる (Yeh et al. 2020; Durbin et al. 2012)。本研究はこの方法論に従って実験操作を行っているため、仔魚の体表面に付着した植物プランクトンが PCR 用試料に混入した可能性は低いと考える。

珪藻類に次いで有殻翼足類である *Limacina* 属が高い頻度で出現した (浮遊性仔魚期で 95%、遊泳性仔魚期で 62%)。顕微鏡下での観察では、有殻翼足類が 8~10%の頻度で出現した。*Limacina* 属は南大洋の中型動物プランクトン相で優占する有殻翼足類のひとつである (Hopkins 1987; Hunt et al. 2008; Ross et al. 2008; Elliot et al. 2009)。*Limacina* 属を含む有殻翼足類は mucus web と呼ばれる粘着性のある網を使い、海水中を浮遊している大きさ 2 μm から 1 mm ほどの粒子を捉え、主に珪藻類を摂餌している (Gilmer and Harbison 1996; Hopkins 1987)。*Limacina* 属が廃棄した mucus web や糞粒は、海域によっては春季から夏季にかけて南大洋の沈降粒子の大部分を担っていると考えられている (Accornero et al. 2003; Hunt et al. 2008; Manno et al. 2010)。本研究では有殻翼足類が顕微鏡観察でも確認されたことから、*Limacina* 属の翼足類自体が *E. antarctica* 仔魚の餌資源のひとつであると考えられる。ただし、光学顕微鏡下で確認された有殻翼足類の出現頻度 (8~10%) よりも、DNA 分析で検出された *Limacina* 属の出現頻度 (62~95%) の方がおよそ 6 倍から 9 倍高かった。光学顕微鏡下で不定形粒子が 5~

23%の頻度で確認されたことから、光学顕微鏡下では確認しにくい mucus web や糞粒が消化管内に残っていた可能性が考えられる。

DNA 分析ではカイアシ類も高い頻度で出現した (31~60%)。とくに、浮遊性仔魚期でカイアシ類の出現頻度が高かった (60%)。 *Calanus* 属 (出現頻度 25~33%) と同定不可の Harpacticoida 目 (出現頻度 8~15%) は浮遊性仔魚と遊泳性仔魚のどちらからも検出された。 *Oithona* 属は浮遊性仔魚期からのみ検出された (出現頻度 20%)。顕微鏡観察ではカイアシ類の出現頻度は低く (8%)、遊泳性仔魚期でしか確認されなかった。 Gorelova and Efremenko (1989) は光学顕微鏡下での消化管内容物分析の結果から、 *E. antarctica* 仔魚は動物プランクトン食であると考えている。他のハダカイワシ科仔魚も動物プランクトン食であると考えられている (Sabates and Saiz 2000; Sabates et al. 2003; Conley & Hopkins 2004; Sassa & Kawaguchi 2004, 2005; Rodríguez-Graña et al. 2005; Sassa 2010; Bernal et al. 2012)。本研究でも光学顕微鏡下の観察でカイアシ類が確認されたことから、カイアシ類は *E. antarctica* 仔魚の餌資源のひとつであると考えられる。一方で、Gorelova and Efremenko (1989) が報告しているように、本研究でも光学顕微鏡下では *E. antarctica* 仔魚の消化管内でカイアシ類の出現頻度は低かった。カイアシ類はキチン質の外殻を有していることから、他の内容物と比べて消化管内により長い時間残留すると考えられる。そのため、光学顕微鏡による観察でカイアシ

類が他の内容物と比べてより過小評価されているとは考えにくい。光学顕微鏡下では不定形粒子が 5~23%の頻度で確認されたことから、光学顕微鏡下では確認しにくいカイアシ類由来の糞粒などが仔魚の消化管内に残っていた可能性が考えられる。

以上の結果をまとめると、珪藻、有殻翼足類の *Limacina* 属やカイアシ類などの動物プランクトン、動物プランクトンの糞粒、有殻翼足類の mucus web などが *E. antarctica* 仔魚の餌候補として考えられる。先行研究では本種仔魚の高い空消化管率を報告しているが、本研究では Gorelova and Efremenko (1989) が光学顕微鏡下で消化管内容物を観察した結果よりも多様な生物群が検出された。そのため、Gorelova and Efremenko (1989) では光学顕微鏡下では検出しにくい餌（消化されやすいゼラチン質の物質や糞粒など）を過小評価している可能性が高い。ただし、本種仔魚の餌要求量や消化速度は不明なため、本種仔魚の必要とする餌の量が少ないために空消化管率が高かった可能性もある。より詳細に本種仔魚の食性を評価するためには、餌要求量の推定が不可欠である。

Table 3.1. Data of the net sampling operations conducted in January 2018 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean

Station		Lat. (°S)	Long. (°E)	Date (UTC)	Time (UTC)	Bottom (m)
KC5	Start	59-59.4	110-00.8	8/1/18	10:57	4397
	End	59-58.3	110-01.8		11:28	4401
KM4	Start	60-56.1	109-58.3	9/1/18	5:12	4297
	End	60-57.1	109-60.0		5:40	4291
D01	Start	61-52.7	109-09.0	9/1/18	18:22	4139
	End	61-53.7	109-09.4		18:52	4138
C03	Start	62-02.4	109-59.1	10/1/18	1:06	3989
	End	62-03.8	109-58.6		1:40	3983
C04	Start	63-00.5	109-59.9	10/1/18	14:24	3897
	End	63-01.7	109-59.5		14:55	3886
B01	Start	63-30.1	110-03.6	10/1/18	21:14	3683
	End	63-30.8	110-05.4		21:38	3674
C05	Start	63-59.9	110-01.4	11/1/18	3:53	3385
	End	64-00.8	110-02.5		4:25	3381
KC6	Start	64-40.6	109-46.3	11/1/18	19:10	3107
	End	64-40.9	109-43.6		19:38	3133

Table 3.2. Data of the net sampling operations conducted in January 2019 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean

Station		Lat. (°S)	Long. (°E)	Sampling layer (m)	Date (UTC)	Time (UTC)	Bottom (m)
KC5	Strart	60.03	109.93	0-1000	9/1/19	11:52	4389
				1000-800			
	End	59.98	110.04	800-600			
				600-400			
C03	Strart	60.02	109.96	400-0	9/1/19	14:40	4387
				0-400			
	End	59.99	110.01	400-200	9/1/19	15:46	4395
				200-100			
C02	Strart	61.96	110.00	100-50	11/1/19	7:07	4004
				50-0			
	End	62.04	110.00	0-1000	11/1/19	9:11	3985
				1000-800			
KC6	Strart	61.96	110.00	800-600	11/1/19	10:13	4002
				600-400			
	End	62.02	110.00	400-0	11/1/19	11:40	3992
				50-0			
D02	Strart	60.95	109.98	0-1000	12/1/19	7:00	4290
				1000-800			
	End	61.04	110.01	800-600	12/1/19	9:07	4271
				600-400			
KC6	Strart	60.97	109.98	400-0	12/1/19	10:00	4285
				0-400			
	End	61.02	110.01	400-200	12/1/19	11:24	4277
				200-100			
D02	Strart	64.96	109.93	100-50	14/1/19	23:37	2725
				50-0			
	End	65.03	110.06	0-1000	15/1/19	1:52	2598
				1000-800			
D02	Strart	64.97	109.96	800-600	15/1/19	2:33	2684
				600-400			
	End	65.02	110.03	400-0	15/1/19	3:58	2629
				50-0			
D02	Strart	63.46	109.92	0-1000	18/1/19	5:12	3674
				1000-800			
	End	63.45	110.12	800-600	18/1/19	7:17	3702
				600-400			
D02	Strart	63.44	109.99	400-0	18/1/19	8:34	3698
				0-400			
	End	63.47	109.07	400-200	18/1/19	9:41	3686
				200-0			

Table 3.3 PCR primers to amplify 18S V9 region of gut contents of larval *Electrona antarctica* used in this study. The BlkEa primer is a blocking primer developed to limit number of sequences derived from *E. antarctica*

Primer name	Source	Sequence
1389F	Amaral-Zettler et al. (2009)	TTGTACACACCGCCC
1510R	Amaral-Zettler et al. (2009)	CCTTCYGCAGGTTCACCTAC
BlkEa	This study	CGCCCGTCGCTACTACCGATCGGATGGCTTAG

Table 3.4. Percentage frequency of occurrence (%) of gut contents sequence reads of larval *Electrona antarctica* in planktonic and nektonic phase sampled in January 2019 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean

Taxa*	Planktonic phase (n = 20)	Nektonic phase (n = 13)
Copepoda		
<i>Calanus</i> spp.	35.0	23.1
<i>Oithona</i> spp.	20.0	0
Unclassified Harpacticoida	15.0	7.7
(Total Copepoda)	60.0	30.8
Euphausiacea		
<i>Thysanoessa</i> spp.	60.0	38.5
Dinoflagellata		
<i>Chytriodinium</i> spp.	7.7	0
<i>Islandinium</i> spp.	7.7	0
<i>Proto-peridinium</i> spp.	7.7	0
<i>Prorocentrum</i> spp.	7.7	7.7
Unclassified Dinophyceae	61.5	38.5
(Total Dinoflagellata)	60.0	38.5
Gastropoda		
<i>Limacina</i> spp.	95.0	61.5
Diatomea		
<i>Cylindrotheca</i> spp.	30.0	15.4
<i>Fragilariopsis</i> spp.	90.0	92.3
<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.	75.0	53.8
<i>Chaetoceros</i> spp.	100	92.3
<i>Eucampia</i> spp.	15.0	0
<i>Skeletonema</i> spp.	0	15.4
<i>Thalassiosira</i> spp.	15.0	23.1
<i>Coscinodiscophytina</i> spp.	100	100
<i>Actinocyclus</i> spp.	100	100
<i>Fragilaria</i> spp.	95.0	100
<i>Thalassionema</i> spp.	35.0	0
<i>Rhizosolenids</i> spp.	20.0	15.4
<i>Proboscia</i> spp.	20.0	15.4
Unclassified diatomea	70.0	69.2
(Total Diatomea)	100	100
Other OcropHYta	80.0	46.2
Fish	60.0	53.8
Others	40.0	38.5

*Molecular operational taxonomic units (MOTUs) were classified to Genus level as possible based on BLAST searches against the NCBI database.

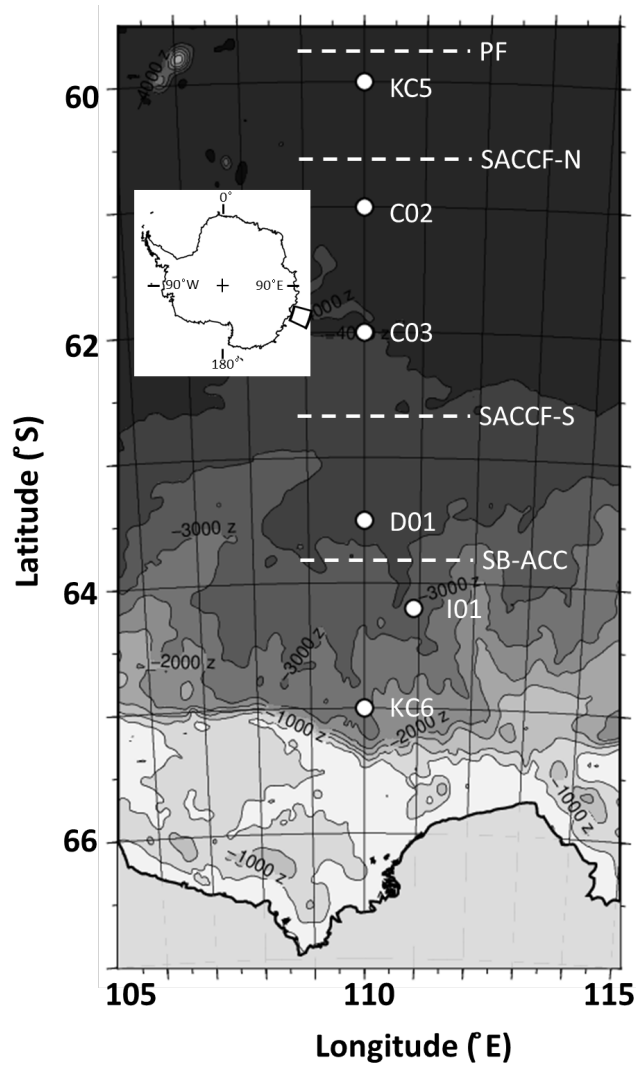


Fig. 3.1. Locations of five sampling stations (KC5, C02, C03, D01, I01 and KC6) off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean where net sampling operations were conducted in 2019. A square in the inset shows sampling area. Dashed line in the map shows approximate locations of oceanic fronts: Polar Front (PF), northern branch of the Southern Antarctic Circumpolar Current Front (SACCF-N), southern branch of the SACCF (SACCF-S) and Southern Boundary of the ACC (SB-ACC).

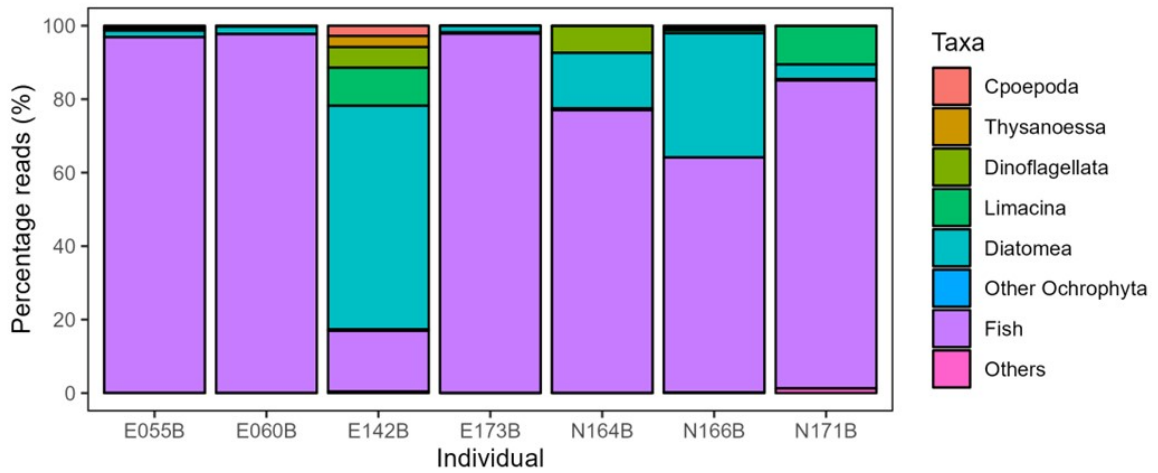


Fig. 3.2. Taxonomic percentages of sequence reads in Eukaryota amplified without a blocking primer represented by gut contents of larval *Electrona antarctica* sampled in January 2019 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean. Molecular operational taxonomic units (MOTUs) were classified to Order level as possible based on BLAST searches against the NCBI database.

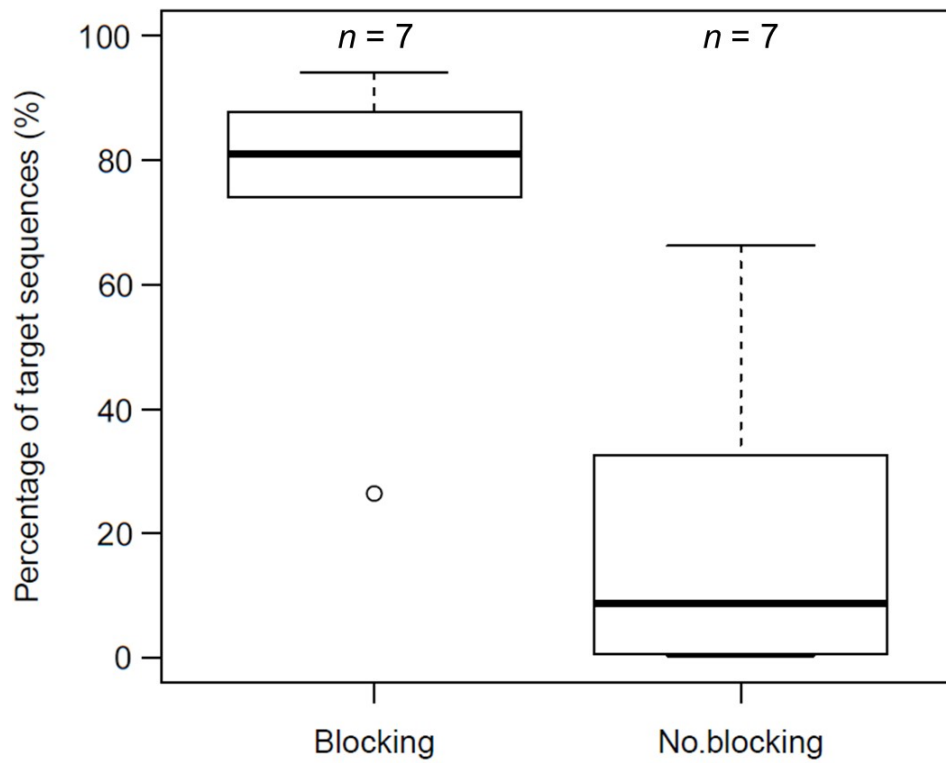


Fig. 3.3. Box-whisker plot showing the percentage of gut-content DNA amplified using a blocking primer versus not using a blocking primer.

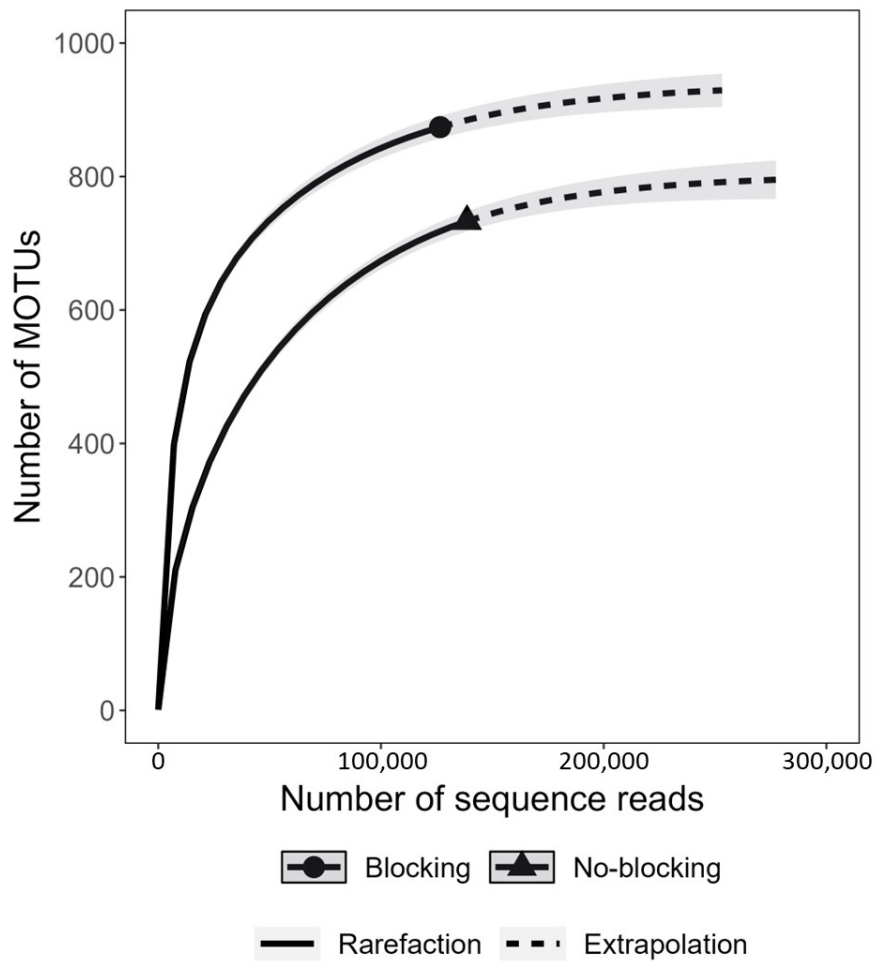


Fig. 3.4. Rarefaction curves of nonhost molecular operational taxonomic units (MOTUs) amplified using a blocking primer versus not using a blocking primer across all samples with 95% bootstrap confidence interval (shaded area).

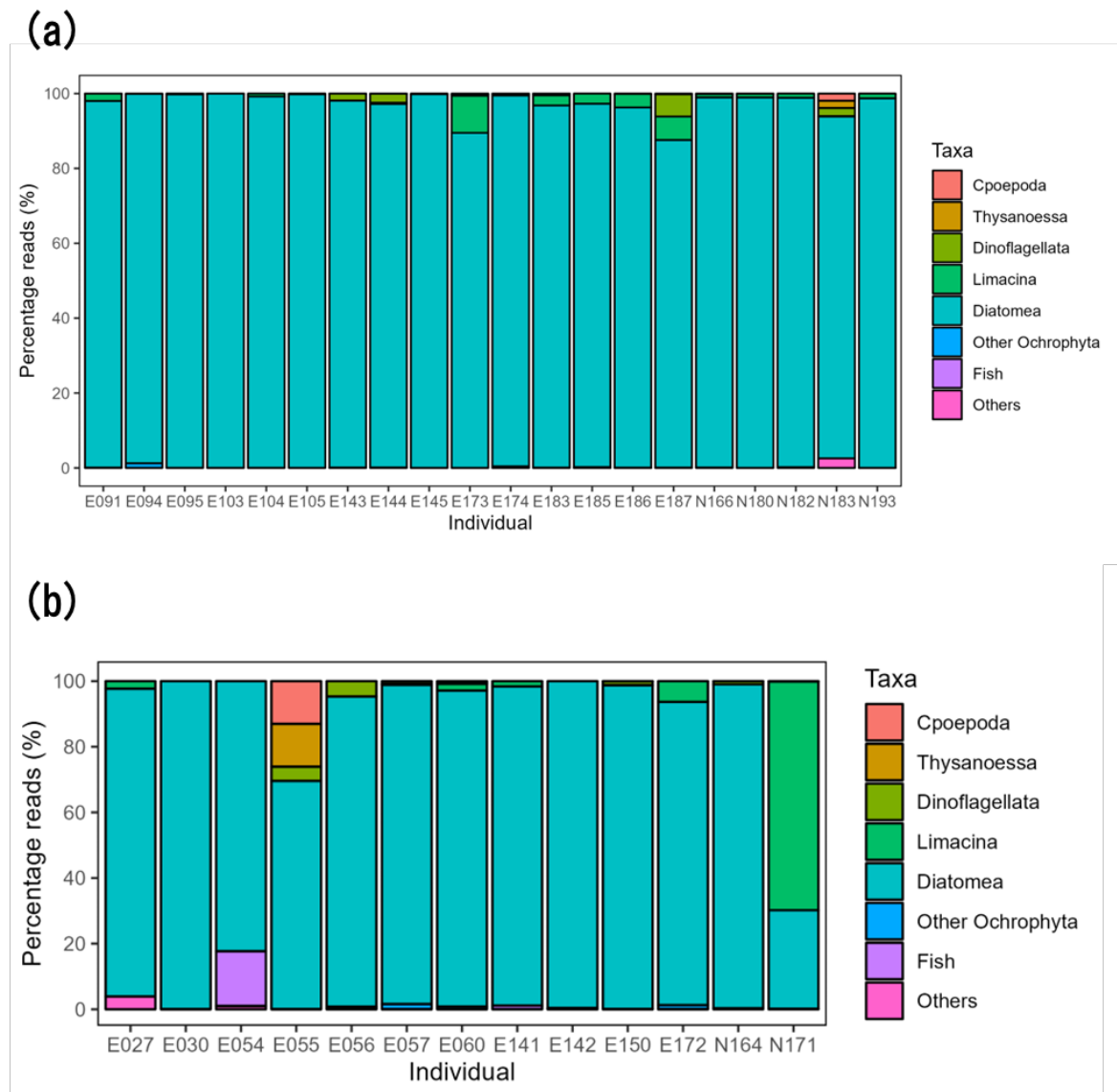


Fig. 3.5. Taxonomic percentages of sequence reads in Eukaryota amplified with a blocking primer represented by gut contents of (a) planktonic larvae and (b) nektonic larvae of *Electrona antarctica* sampled in January 2019 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean. Molecular operational taxonomic units (MOTUs) were classified to Order level as possible based on BLAST searches against the NCBI database.

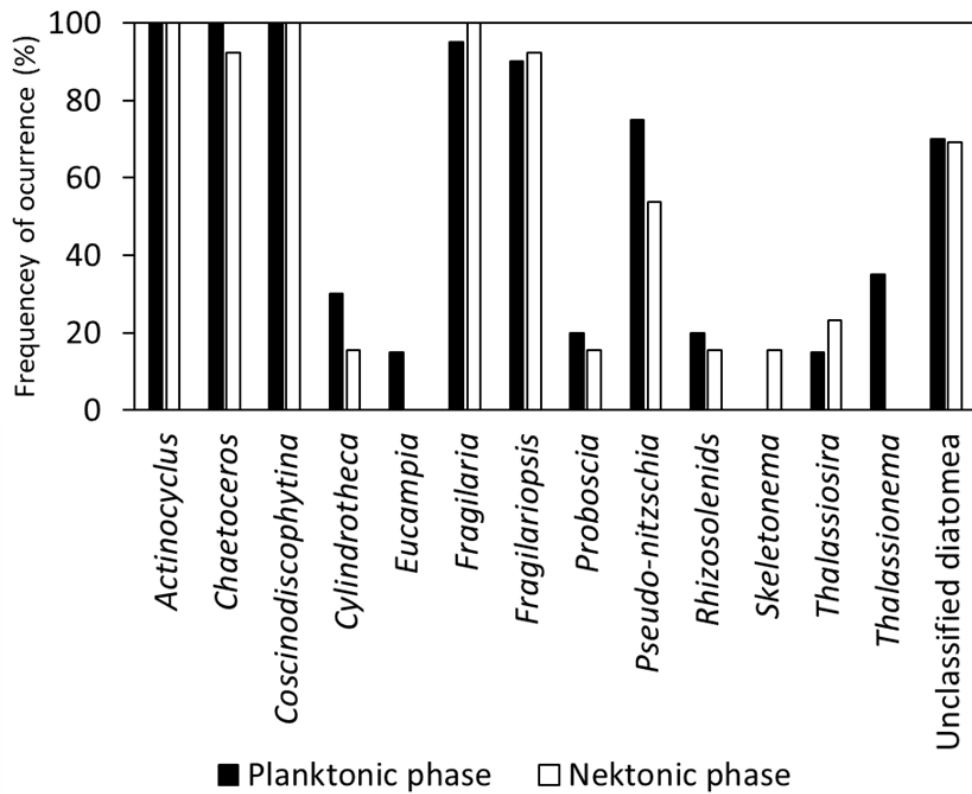


Fig. 3.6. Percentages of frequency of occurrence of sequence reads in Diatomea amplified with a blocking primer represented by gut contents of larval *Electrona antarctica* sampled in January 2019 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean. Molecular operational taxonomic units (MOTUs) were classified to Order level as possible based on BLAST searches against the NCBI database.

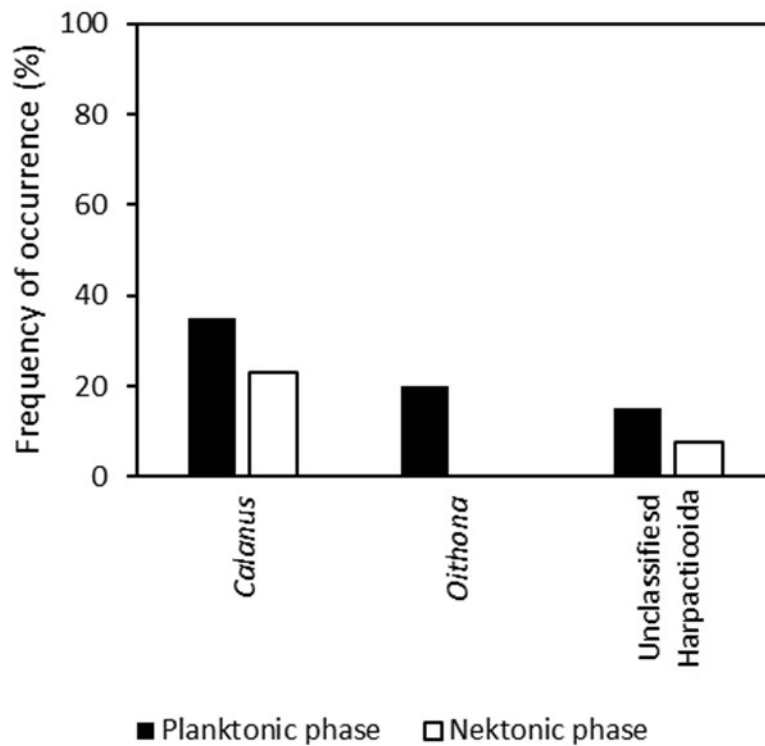


Fig. 3.7. Frequency of occurrence (%) of sequence reads in Copepoda amplified with a blocking primer represented by gut contents of larval *Electrona antarctica* sampled in January 2019 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean. Molecular operational taxonomic units (MOTUs) were classified to Order level as possible based on BLAST searches against the NCBI database.

4. 安定同位体比分析による *Electrona antarctica* の食性解析

はじめに

消化管内容物を直接分析する研究手法（光学顕微鏡による観察や遺伝子分析など）では消化管内に残された餌しか調べることができないため、限られた期間（数時間から数日）の食性をスナップショット的に明らかにすることしかできない（Hyslop 1980）。この問題点の解決策のひとつとして、生物の体内に同化された窒素および炭素の安定同位体比を利用し、より長い期間（数週間から数か月）での食性を分析することが提案されている（Layman et al. 2012; Davis et al. 2012）。窒素および炭素の安定同位体比分析では、試料の安定同位体比（ ^{14}N に対する ^{15}N の比、または ^{12}C に対する ^{13}C の比）を国際標準物質からの相対千分偏差で表した $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ で表す。 $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ は捕食-被食関係を通じて栄養段階が上がるごとに生体内で濃縮されることが経験則的に知られている（DeNiro and Epstein 1978; McConnaughey and McRoy 1979; Minagawa and Wada 1984; Peterson and Fry 1987）。栄養段階が1つ上がるごとに濃縮される $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ の変化量を濃縮係数と呼ぶ。 $\delta^{15}\text{N}$ の濃縮係数は様々な海域で $3.4 (\pm 1.1 \text{ SD}) \text{ ‰}$ ほどだと考えられている（McConnaughey and McRoy 1979; Minagawa and Wada 1984; Post 2002）。 $\delta^{13}\text{C}$ の濃縮係数は海域や生物分類群ごとに異なり、 $0.4 (\pm 1.3 \text{ SD}) \text{ ‰}$ （Post 2002）、 $0.5 (\pm 0.13 \text{ SD}) \text{ ‰}$ （McCutchan et al., 2003）、 1.5 ‰

(McConnaughey and McRoy 1979) などとする説がある。Rau et al. (1983) は外洋域の生態系では湖沼や沿岸域と比べて $\delta^{13}\text{C}$ の濃縮係数はより高くなり、1.5%ほどになるのではないかと考えている。南大洋の生態系における $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ の濃縮係数はよくわかっていないものの、同じく高緯度域に位置するベーリング海の生態系では $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ の濃縮係数はそれぞれ $3.4 (\pm 1.0 \text{ SD}) \%$ と 1.5% と考えられている (McConnaughey and McRoy 1979)。このように安定同位体比が生体内で濃縮されることを利用して、とくに $\delta^{15}\text{N}$ の値から生物の栄養段階を推定することができる (Minagawa and Wada 1984; Peterson and Fry 1987)。炭素の安定同位体比は一次生産者の光合成経路によって差異が生じることが知られているため、 $\delta^{13}\text{C}$ の値からは生物の利用している炭素起源を推定することができる (Peterson and Fry 1987; Post 2002)。このような知見に基づき、 $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ を計測することで生物間の捕食-被食関係を分析することができる。

南大洋において、安定同位体比分析により *E. antarctica* 成魚の食性や生態学的ニッチを調べる試みはこれまでも行われてきた (Cherel et al. 2008; 2010; Stowasser et al. 2012; Tarling et al. 2012)。しかし、*E. antarctica* 仔魚の食性を安定同位体比分析で調べた研究はない。そのため、本種仔魚が長期的に見てどのような食性の傾向を示すのかについては知見がない。本章では本種仔魚の東南極域における食性を明らかにするため、南大洋ウィルクスランド沖で採集した *E.*

antarctica 仔魚の安定同位体比を調べた。一次生産者であるアイスアルジー（海氷中や海氷底に生息する藻類）は、海水中で優占する植物プランクトンとは異なった $\delta^{13}\text{C}$ を示すことが知られている（Fischer 1991）。また、沈降粒子は表層から中層以深に輸送される過程で微生物による分解が生じ、安定同位体比の濃縮が起ることが知られている（Michener and Kaufman 2007）。そのため、本研究では海水中の浮遊性粒子と海氷中粒子に加えて、沈降粒子を含めた 3 種類の粒子を調査海域の炭素起源の候補として想定した。

材料と方法

野外観測

試料の採集は 2017 年 1 月 7 日から 19 日にかけておよび 2019 年 9 日から 18 日にかけて、東京海洋大学練習船海鷹丸で行われた。試料は東経 110° および南緯 63.5° に沿った観測点で採集された（第 2 章と第 3 章参照）。試料の採集を行ったすべての観測点で第 2、3 章と同様に CTD による水温と塩分の観測を行った。第 2 章に示した手順と同様に海洋前線と水塊の判別を行った。調査海域の海氷密度（海水面に対して海氷が占める割合）は Arctic Data archive System（Cavalieri et al. 1996）（運営：国立極地研究所）から、Special Sensor Microwave/Imager（SSM/I）（アメリカ合衆国国防省気象衛星搭載のマイクロ波

撮像装置)によって得られたデータセットを使い求めた。

魚類と動物プランクトンの採集

2017年の観測では、C09以外の観測点でリングネット（直径 1.6 m、目合い 0.5 mm、第2章参照）による深度約 200 m から海面までの斜行曳きで魚類と動物プランクトンの試料を採集した。C09では IONESS (Intelligence Operative Net with Enviromental Sampling System、開口面積 1.44 m²、目合い 335 μm) (Kitamura et al. 2001) の斜向曳きで採集した。リングネットと IONESS 曳航中の船速は時速約 3.7 km に固定した。KC6ではリングネットと IONESS に加えて、小型リングネット（直径 0.8 m、目合い 0.5 mm）(Motoda 1971) の鉛直曳きによる採集を行った。2019年の観測では、D01でリングネットと MOHT による採集を第3章で示した手順と同様に行った。

採集した魚類と動物プランクトンは、第2章に示した手順と同様に同定した。試料は液体窒素で凍結させ、-60°C以下の温度に保った状態で実験室まで持ち帰った。凍結させた試料はその後に実験室で保冷剤の上に置かれたシャーレ内でゆっくりと解凍させた。魚類と動物プランクトンの体長を測定するため、試料の横に定規を置いてデジタルカメラで撮影した。体長の測定には画像処理ソフト image J (ver. 1.5.2a) (Abramoff et al. 2004) を使用した。魚類の体長の測定方法

は第 2 章に示した手順と同様に行った。動物プランクトンの測定部位は Nakamura et al. (2017) を参考にし、カイアシ類は前体部長 (prosome length) を、頭足類は外套長を、その他の動物プランクトンは体長を測定した。その後、試料を 3.4%ギ酸アンモニウムで 2 回洗い脱塩した。脱塩した試料はポリプロピレンチューブに入れ 60°C で約 24 時間乾燥させた。有殻翼足類は炭酸カルシウムの殻を有するため、1 回目の乾燥後、1N の塩酸溶液に入れて殻を溶かし、塩酸を除去したうえで再び 60°C で約 24 時間乾燥させた。乾燥させた試料は電子天秤 (MC5 Microbalance、ザルトリウス・ジャパン株式会社、精度 $\pm 1.0 \mu\text{g}$) で重量を測定した。試料をクロロフォルム：メタノール = 2 : 1 の溶液で脱脂した後、メタノールで置換して上澄み液を取り除いた。脱脂した試料はメタノールが充分蒸発した後に再び重量を測定した。その後、すべての試料を空気が入り込まないようにスズカプセルに封入した。

浮遊性粒子、海氷中粒子、沈降粒子の採集

Table 4.1 と Table 4.2 に示した観測点で、CTD に取り付けられたニスキンボトルを使って深度別に浮遊性粒子の採集を行った。2017 年の観測の C06 と 2019 年の観測の D01 の周辺海域は湧昇流の発散域であると考えられたため、ニスキンボトルによる採集を昼と夜を含む複数回 (C06 で 3 回、D01 で 4 回) 行った。

海氷縁の近く（2017 年の観測では KC6、2019 年の観測では I01）で浮氷を無作為に採集した（Table 4.3）。採集した浮氷は -60°C 以下の温度に保った状態で実験室まで持ち帰った。浮氷は実験室にて常温暗所（約 20°C ）で融解させた。

漂流系に備えつけたセジメントトラップ（SMC7S-500、日油技研工業株式会社、開口面積 0.02 m^2 ）を使い沈降粒子を採集した（Table 4.4, 5）。漂流系のセジメントトラップは 1 セットに 2 つの粒子捕集用コーンを備えており、セジメントトラップは 2 セットずつ 2017 年の観測では深度 50 m と 80 m の位置に、2019 年の観測では深度 60 m と 150 m の位置にそれぞれ設置された。2017 年の観測では漂流系は海鷹丸で 1 月 17 日に C06 で投入し、約 24 時間漂流させた後に同観測点で回収した。2019 年の観測では、漂流系を 1 月 14 日に D01 で投入して漂流させ、1 月 19 日に同観測点で回収した。粒子捕集用コーンの下に備えつけられたサンプリングボトル（容量 500 ml）は、ろ過した海水に中性ルゴール液（終濃度 5～10%）を加えた固定液の上に、塩分の終濃度が 5% になるように調製した塩化ナトリウム溶液を入れて満たした。

CTD で採集した試料は、 450°C で約 4 時間燃焼させた秤量済み Whatmann GF/F（グラスファイバーフィルター）でろ過した後、DMF（*N,N*-dimethylformamide）で 24 時間クロロフィルを抽出した。さらに、蛍光光度計（10-AU、Turner Designs 社）でクロロフィル *a* 濃度を測定した。クロロフィル

a濃度の測定手順は Suzuki and Ishimaru (1990) と Welschmeyer (1994) に従った。

その他の試料は、450°Cで約 4 時間燃焼させた秤量済み Whatmann GF/F でろ過した後、液体窒素で凍結させ-60°C以下の温度に保った状態で保存した。ろ過したフィルターサンプルは 60°Cで乾燥させた後、デシケーター内で濃塩酸蒸気に約 24 時間さらすことで無機炭素を取り除いた。その後、デシケーター内を水酸化ナトリウムで中和し再び乾燥させた。乾燥させたフィルターは再度重量を測定した後、空気が入り込まないようにスズカプセルに封入した。

安定同位体比分析

質量分析計 (Hydra 20-20、SerCon 社と Flash 2000 ConFlo IV IRMS、DELTA V、サーモフィッシャーサイエンティフィック株式会社) で試料の安定同位体比を計測した。標準物質として L-Alanine を使用した。炭素の国際標準スケールである Vienna Pee Dee belemnite と大気窒素から千分率 (‰) を次式の通りに算出した。

$$\delta X = \left\{ (R_{\text{sample}} / R_{\text{standard}}) - 1 \right\} \times 1000 \quad \dots\dots\text{式 4.1}$$

上式で X は ^{13}C または ^{15}N 、 R は $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ または $^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$ を表している。

栄養段階と有機物起源の推定

捕食者が 1 つの有機物起源 (base) にのみ依存しているとき、捕食者の栄養段階 λ は次式のように表すことができる (Minagawa and Wada 1984; Post 2002)。

$$\lambda = 1 + \{(\delta^{15}N_{consumer} - \delta^{15}N_{base}) / 3.4\} \quad \dots\dots\text{式 4.2}$$

上式では $\delta^{15}\text{N}$ の濃縮計数を 3.4‰ (McConnaughey and McRoy 1979) としている。式 4.2 で推定される捕食者の栄養段階 λ は、一次生産者 (有機物起源) の栄養段階を 1 とみなしたときの値となる。

捕食者が異なる 2 つの有機物起源 (base A、B) を利用しているとき、捕食者の安定同位体比は次式のように表すことができる (Parnell et al. 2010)。

$$\delta X_{consumer} = \alpha \times \delta X_{base A} + (1 - \alpha) \times \delta X_{base B} + \varepsilon \times (\lambda - 1) \quad \dots\dots\text{式 4.3}$$

上式で X は $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ または $^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$ であり、 $X_{consumer}$ 、 $X_{base A}$ 、 $X_{base B}$ はそれぞれ捕食者、有機物起源 A、B の安定同位体比を表している。式中の α は捕食者の

有機物起源 A に対する依存度であり、有機物起源 B に対する依存度は $(1 - \alpha)$ となる。 ϵ は窒素または炭素の濃縮計数である。

本研究では窒素と炭素の濃縮計数をそれぞれ 3.4‰ と 1.5‰ (McConnaughey and McRoy 1979) として、式 4.3 から捕食者の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ をそれぞれ次式の通りに求めた。

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{consumer}} = \alpha \times \delta^{13}\text{C}_{\text{base A}} + (1 - \alpha) \times \delta^{13}\text{C}_{\text{base B}} + 1.5 \times (\lambda - 1) \quad \dots\dots\text{式 4.4}$$

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} = \alpha \times \delta^{15}\text{N}_{\text{base A}} + (1 - \alpha) \times \delta^{15}\text{N}_{\text{base B}} + 3.4 \times (\lambda - 1) \quad \dots\dots\text{式 4.5}$$

式 4.4 と式 4.5 を連立方程式として解くことで α と λ をそれぞれ求めた。本研究では食物網中の有機物起源の候補として、海水中の浮遊性粒子、海氷中粒子、沈降粒子の 3 つを考えた。これらの 3 つの有機物起源候補から 2 つを選ぶすべての組み合わせで α と λ を算出した。任意の有機物起源に対する依存度が 1 を超えた場合はその依存度を 1 として扱い、式 4.3 から λ を推定した。なお、任意の有機物起源への依存度が負の値になった場合には、その依存度を 0 として扱った。

栄養段階と食物網起源の推定は、海洋前線の位置に基づき餌利用可能性が類似していると思われる観測点で安定同位体比のデータを合わせて算出した。本研究では南極前線 (Polar Front、PF) と南極周極流南限前線 (Southern Antarctic

Circumpolar Current Front、SACCF) の北端 (SACCF-N) に挟まれた南極前線 (PF) エリア、南極周極流南限前線の北端と南端 (SACCF-S) に挟まれた南極周極流南限前線 (SACCF) エリア、南極周極流南限前線の南端と南極周極流南限境界 (Southern Boundary of the ACC) に挟まれた南極周極流南限境界 (SB-ACC) エリアの 3 つのエリア (Fig. 1.1、Fig. 4.1) に分けてデータ分析を行った。本研究では南極周極流の南縁よりも南に位置するエリアでは *E. antarctica* は採集されなかった。

結果

調査海域の物理環境

調査海域の物理環境を確かめるため、海洋前線の分布を特定した。第 2 章に示した通り、2017 年には南極前線が最北端の観測点である KC5 よりも十分北に分布していた (Fig. 2.1)。南極周極流前線の北端と南端は、それぞれ C05 の北側と南側に分布していた。南極周極流の南縁は、南緯 63.5° に沿った観測点である C11 と C06 の間と、東経 110° に沿った観測点である C06 と C07 の間に分布していた。2019 年においても、南極前線は最北端の観測点である KC5 よりも十分北に分布していた (Fig. 4.1a)。南極周極流前線の北端は KC5 と C02 の間に、南端は C02 と D01 の間に分布していた。南極周極流の南縁は D01 と KC6 の間

に分布していた。C02、C03、D01 では、深度 50 m 付近で温度躍層が確認された (Fig. 4.1b)。また、D01 の深度 100 m 付近で周極深層水 (mCDW、ポテンシャル水温 0~1.5°Cの亜表層水) (Williams et al. 2010) の湧昇が確認された。

Arctic Data archive System から得られたデータをもとに、動物プランクトンと魚類を採集した各観測点での海氷密接度の変化をまとめた (Fig. 4.2)。2017 年の観測では C05、C06、C14、C15 のすべての観測点で、試料の採集日より約 2 か月早い 2016 年 11 月初旬に海氷が融解していた (Fig. 4.2a)。2019 年の観測では、KC5、C02、D01 のすべての観測点で試料の採集日より約 1 か月早い 2018 年 12 月初旬までに海氷が融解していた (Fig. 4.2b)。KC5 では 10 月 1 日の時点で海氷密接度は 0 だった。C02 では 10 月中旬に一度海氷密接度が 30%以下になったが、11 月末に海氷密接度が再び 30%を超え、その後 12 月上旬に完全に海氷が融解した。D01 では 11 月末に海氷が完全に融解した。

動物プランクトンと魚類を採集した各観測点でクロロフィル *a* 量を深度別に比較した (Fig. 4.3)。2017 年の観測では、C05 と C06 において深度 50 m でクロロフィル極大が確認された (Fig. 4.3a)。また、C14 と C15 ではそれぞれ深度 70 m と 100 m でクロロフィル極大が確認された。2019 年の観測では、KC5、C02、D01 のすべての観測点において深度 25~50 m でクロロフィル極大が確認された (Fig. 4.3b)。

浮遊性粒子の安定同位体比

2017年に採集された浮遊性粒子の安定同位体比を Table 4.1 と Fig. 4.4a にまとめた。なお、本研究の浮遊性粒子は炭素については無機炭酸化合物の除去処理を行っていることから有機物粒子 (particulate organic matter: POM) としてよいが、窒素については無機窒素化合物がわずかに含まれている可能性があるため、厳密には POM とは完全には対応しない。2017年の観測では浮遊性粒子は深度 0～50 m からのみ採集され、SACCF エリアと SB-ACC エリアにおいて $\delta^{15}\text{N}$ は $-2.0\sim 0.8\%$ の範囲で、 $\delta^{13}\text{C}$ は $29.0\sim -27.7\%$ の範囲でばらついた。SACCF エリアで表層の浮遊性粒子の $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ の平均値は、それぞれ -1.6% と -28.1% だった。SB-ACC エリアで表層の浮遊性粒子の $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ の平均値は、それぞれ -0.8 (± 1.1 *SD*) $\%$ と -28.5 (± 0.5 *SD*) $\%$ だった。

2019年に採集された浮遊性粒子の安定同位体比を Table 4.2 と Fig. 4.4b にまとめた。2017年の観測では浮遊性粒子は深度 0～200 m で採集され、PF エリア、SACCF エリア、SB-ACC エリアにおいて $\delta^{15}\text{N}$ は $-8.8\sim 2.8\%$ の範囲でばらついた。SACCF エリアと SB-ACC エリアでは深度 0～50 m と 50～200 m で $\delta^{13}\text{C}$ の平均値に有意な差が認められた (Mann-Whitney U test、SACCF エリアで $U = 0$ 、SB-ACC エリアで $U = 4$ 、ともに $p < 0.05$)。U は Mann-Whitney U test に用い

られる統計量である (Mann and Whitney 1947)。この結果から、SACCF エリアと SB-ACC エリアでは浮遊性粒子を表層 (深度 0~50 m) と亜表層 (深度 50~200 m) で採集されたもので区別した。SACCF エリアで表層の浮遊性粒子の $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ の平均値はそれぞれ $-1.1 (\pm 0.4 \text{ SD}) \text{ ‰}$ と $-28.1 (\pm 0.5 \text{ SD}) \text{ ‰}$ 、亜表層の浮遊性粒子の $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ の平均値はそれぞれ $-1.5 (\pm 1.6 \text{ SD}) \text{ ‰}$ と $-30.7 (\pm 0.3 \text{ SD}) \text{ ‰}$ だった。また、SB-ACC エリアで表層の浮遊性粒子の $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ の平均値はそれぞれ $-0.5 (\pm 1.0 \text{ SD}) \text{ ‰}$ と $-29.6 (\pm 0.6 \text{ SD}) \text{ ‰}$ 、亜表層の浮遊性粒子の $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ の平均値はそれぞれ $-1.7 (\pm 3.0 \text{ SD}) \text{ ‰}$ と $-32.3 (\pm 1.2 \text{ SD}) \text{ ‰}$ だった。PF エリアでは深度 0~50 m と 50~200 m で $\delta^{13}\text{C}$ の平均値に有意な差は認められなかった ($U = 3, p > 0.05$)。PF エリアで深度 0~200 m の浮遊性粒子の $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ の平均値は、それぞれ $-0.2 (\pm 0.9 \text{ SD}) \text{ ‰}$ と $-27.7 (\pm 1.2 \text{ SD}) \text{ ‰}$ だった。

海氷中粒子の安定同位体比

2017 年と 2019 年に採集された海氷中粒子の安定同位体比を Table 4.3 にまとめた。2017 年に採集された海氷中粒子の $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ の平均値は、それぞれ $-1.8 (\pm 1.4 \text{ SD}) \text{ ‰}$ と $-24.8 (\pm 0.6 \text{ SD}) \text{ ‰}$ だった。2019 年に採集された海氷中粒子の $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ の平均値は、それぞれ $0.6 (\pm 1.0 \text{ SD}) \text{ ‰}$ と $-27.0 (\pm 3.5$

SD) ‰だった。

沈降粒子の安定同位体比

2017年に採集された沈降粒子の安定同位体比を Table 4.4 にまとめた。深度 50 m で採集された沈降粒子の $\delta^{15}\text{N}$ は 4.7‰、 $\delta^{13}\text{C}$ は -26.9‰だった。深度 80 m で採集された沈降粒子の $\delta^{15}\text{N}$ は 2.1‰、 $\delta^{13}\text{C}$ は -26.8‰だった。深度 50 m と 80 m で採集された沈降粒子の $\delta^{13}\text{C}$ の差は 0.1‰だった。深度 50 m と 80 m で採集された沈降粒子の安定同位体比を平均すると、 $\delta^{15}\text{N}$ は 3.4‰、 $\delta^{13}\text{C}$ は -26.9‰だった。

2019年の観測で採集された沈降粒子の安定同位体比を Table 4.5 にまとめた。深度 60 m で採集された沈降粒子の $\delta^{13}\text{C}$ の平均値は -30.2 (± 1.0 *SD*)、 $\delta^{15}\text{N}$ の平均値は 1.5 (± 0.2 *SD*) だった。深度 150 m で採集された沈降粒子の $\delta^{13}\text{C}$ の平均値は -31.2 (± 1.3 *SD*)、 $\delta^{15}\text{N}$ の平均値は 2.4 (± 0.4 *SD*) だった。深度 60 m と深度 150 m で採集された沈降粒子の $\delta^{13}\text{C}$ の間に平均値に有意な差は認められなかった (Mann-Whitney U test、 $U = 21$ 、 $p > 0.05$)。深度 60 m と深度 150 m で採集された沈降粒子を合わせると、 $\delta^{13}\text{C}$ の平均値は -30.6 (± 1.2 *SD*)、 $\delta^{15}\text{N}$ の平均値は 1.9 (± 0.5 *SD*) だった。

***Electrona antarctica* の体長と $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ 、C/N 比との関係**

2017 年と 2019 年に採集された *E. antarctica* の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の値を体長ごとに比較した (Fig. 4.5)。どちらの年でも $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の値は体長によらずほぼ一定で、体長との有意な相関性は認められなかった (Spearman's rank correlation coefficient: SCC、 $p > 0.05$)。

2017 年に採集された *E. antarctica* の C/N 比を体長ごとに比較した (Fig. 4.6a)。仔魚の C/N 比は 2.8 から 3.1 の間でばらつき、体長との有意な相関性は認められなかった (SCC、 $p > 0.05$)。2019 年に採集された *E. antarctica* では、C/N 比は仔魚期から変態期にかけて (体長 21 mm 以下) は成長に伴い増加した (SCC、 $p < 0.05$) (Fig. 4.6b)。それ以降の稚魚期と成魚期では C/N 比はほぼ一定 (2.8 ± 0.03 SD) だった。

魚類、動物プランクトン、粒子の安定同位体比

2017 年に採集された魚類、動物プランクトン、粒子の $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ の値をまとめた (Table 4.6、Fig. 4.7a)。これらの $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ の値が粒子中の有機物の値を反映するとして、浮遊性粒子、沈降粒子、海氷中粒子の 3 つの有機物起源に対する各生物種の依存度を求めた (Fig. 4.8)。算出された依存度は生物種により異なったが、*E. antarctica* の浮遊性仔魚期と遊泳性仔魚期では概ね一致した。算

出された有機物起源に対する依存度から、各生物種の栄養段階を推定した (Fig. 4.9)。推定された栄養段階は *E. antarctica* の浮遊性仔魚期と遊泳性仔魚期で概ね一致した (推定された栄養段階はそれぞれ 2.5~3.8 と 2.5~3.7)。動物プランクトンの栄養段階は 0.5~4.2 と種によって大きくばらついた。

同様に、2019年に採集された試料の $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ の値をまとめた (Table 4.7、Fig. 4.10)。3つの有機物起源に対する各生物種の依存度を求めると、算出された依存度は生物種により異なる値を示した (Fig. 4.11)。それぞれの有機物起源に対して *E. antarctica* は成長段階によらず同様の依存度を示すことが多かったが、PFエリアで海氷中粒子と浮遊性粒子とで計算した場合に、成魚期と遊泳性仔魚期でまったく異なる依存度を示した (Fig. 4.11a)。算出された有機物起源に対する依存度から、各生物種の栄養段階を推定した (Fig. 4.12)。推定された栄養段階は *E. antarctica* の浮遊性仔魚期で 3.1~3.5、遊泳性仔魚期で 2.5~3.5、変態期で 2.9~3.6、成魚期で 3.1~3.9 と、成魚期で他の成長段階よりもわずかに高い値となった。動物プランクトンの栄養段階は 1.4~3.6 と種によって大きくばらついた。

考察

本研究では 2019年に SACCF エリアと SB-ACC エリアで採集した浮遊性粒子で、表層 (深度 0~50 m) と亜表層 (深度 50~200 m) で $\delta^{13}\text{C}$ の平均値に有意

な差が認められ、亜表層で採集された粒子で $\delta^{13}\text{C}$ 値が低かった。2019 年の現場海域の水温の鉛直断面図からは、SACCF エリアと SB-ACC エリアでともに深度 50 m 付近に温度躍層が確認された。また、SACCF エリアと SB-ACC エリアでともにクロロフィル *a* 量の亜表層極大が確認された。表層で植物プランクトン等により構成された POM は、亜表層以深に沈降する過程で細菌類などの従属栄養生物による分解作用を受け $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ が濃縮される (Turner 2002)。しかし、この過程で脂質などの $\delta^{13}\text{C}$ 値の低い分子よりも、糖やアミノ酸などの $\delta^{13}\text{C}$ 値の高い分子が優先的に分解されることで、POM 中の $\delta^{13}\text{C}$ 値は深度の増加に伴い結果的に減少する (Spiker and Hatcher 1984)。SACCF エリアと SB-ACC エリアで採集深度により浮遊性粒子の $\delta^{13}\text{C}$ 値に差異が生じた理由として、温度躍層により表層と亜表層で粒子の混合が妨げられた可能性が考えられる。また、SB-ACC エリアの D01 では深度 100 m 付近で周極深層水の湧昇が確認されたため、周極深層水由来の $\delta^{13}\text{C}$ 値の低い粒子が流入していた可能性も考えられる。このような理由から、SACCF エリアと SB-ACC エリアでは温度躍層下で従属栄養生物による分解作用を受けた粒子が他のエリアよりも多く分布していたために、亜表層で浮遊性粒子の $\delta^{13}\text{C}$ 値が低下したと考えられる。

本研究では *E. antarctica* の体長と $\delta^{15}\text{N}$ または $\delta^{13}\text{C}$ との間に有意な相関性は認められず、 $\delta^{15}\text{N}$ と $\delta^{13}\text{C}$ の値は仔魚期から成魚期にかけて体長によらずほぼ一定

だった。安定同位体比の組成は食性の変化により徐々に置き換わり、生物の安定同位体比の置換速度はその生物の成長速度と代謝速度の関数として表すことができる (Tieszen et al. 1983; Herzka and Holt 2000)。一般的に、仔魚はふ化後の数日間は親から受け継いだ卵黄囊の影響を受け、仔魚の安定同位体比は親由来の値を示すことが知られている (Zanden and Hulshof 1998; Herzka and Holt 2000)。

ただし、安定同位体比の置換速度は種により異なるものの、卵黄囊が消失した後の仔魚の安定同位体比は仔魚自身の食性を反映していると考えられている (Zanden and Hulshof 1998; Herzka and Holt 2000; Leite et al. 2002; Pepin and Dower 2007)。*Electrona antarctica* の卵黄囊は仔魚の体長が 4.8 mm に達する以前に消失する (Efremenko 1983)。本研究では卵黄囊が消失した後の仔魚のみを分析に供した (体長 8.5 mm 以上)。そのため、本研究で計測した安定同位体比は、仔魚自身の食性を反映していると考えられる。中層性魚類を含む一部の魚種では、体長の増大に伴い $\delta^{15}\text{N}$ や $\delta^{13}\text{C}$ の値が変化することが知られている (Zanden et al. 1998; Jennings et al. 2002; Genner et al. 2003; Matthews and Mazumder 2005; Stowasser et al. 2009; Duncan et al. 2023)。この $\delta^{15}\text{N}$ や $\delta^{13}\text{C}$ の変化は、成長に伴い利用する餌の種類が変わることが主な原因となり生じると考えられている。

一方で、中層性魚類の中には体長と $\delta^{15}\text{N}$ や $\delta^{13}\text{C}$ の値に相関性が認められない種も存在する (Valls et al. 2014; Duncan et al. 2023)。体長と $\delta^{15}\text{N}$ や $\delta^{13}\text{C}$ の値に相

関性が認められない原因として、Duncan et al. (2023) は中層性魚類が日和見的な食性を示す可能性を考慮している。遊泳能力の向上や口径の増大などにより、ハダカイワシ科では成長に伴い利用する餌の種類が変わる種が多い (Sabates and Saiz 2000; Conley and Hopkins 2004; Sassa and Kawaguchi 2004, 2005; Rodríguez-Graña et al. 2005; Bernal et al. 2012)。 *Electrona antarctica* の仔魚期の食性に関する知見は Gorelova and Efremenko (1989) による報告しかないものの、同研究では本種仔魚の消化管内からはカイアシ類の幼体や無脊椎動物の卵などが発見されている。 *Electrona antarctica* の成魚は主にカイアシ類、介形類、オキアミ類などの中型動物プランクトンを摂餌する (Hopkins 1985; Hopkins et al. 1993; Hopkins and Torres 1989; Sabourenkov 1990; Pakhomov et al. 1996; Geiger et al. 2000; Pusch et al. 2004a, b; Shreeve et al. 2009; Sounders et al. 2015)。そのため、本研究で *E. antarctica* の体長と $\delta^{15}\text{N}$ の値に相関性が認められなかった理由として、本種が仔魚期と成魚期で同じ栄養段階に属している可能性が考えられる。また、本種の体長と $\delta^{13}\text{C}$ の値に相関性が認められなかった理由としては、仔魚期と成魚期で利用している有機物起源が同じである可能性が考えられた。ただし、本研究では *E. antarctica* の仔魚に対して成魚のサンプルサイズが小さいため ($n = 9$)、成長に伴う安定同位体比の変化を捉えられていない可能性がある。

本研究では 2017 年に採集された仔魚で C/N 比が体長によらず大きくばらつい

たが、2019年に採集された試料では仔魚期から変態期にかけて C/N 比が成長に伴い増加した。C/N 比は栄養状態の指標として扱われることがある (Anger 2001)。一般的に、高い C/N 比は脂肪含量が多く栄養状態が良好であることを示しており、飢餓状態に陥ると脂肪が分解され C/N 比が低下する。同じく栄養状態の指標として用いられる核酸 (RNA/DNA) 比による研究では、自然環境下で仔魚は成長に伴い栄養状態がよくなる (核酸比が大きくなる) という報告がある (Mcgurk et al. 1992; Clemmesen 1994)。一方で、体長の大きい仔魚で核酸比が低くなるという報告 (Suthers 1996) や、体長によらず仔魚の核酸比は変わらないとする報告 (Chícharo 1997) もある。このように仔魚の体長と栄養状態との関係は種により異なる。鰭条数の定数化や顎歯の発達などにより、*E. antarctica* は浮遊性仔魚と遊泳性仔魚の変遷期および変態期を経て遊泳能力や捕食能力が段階的に向上する (Moteki et al. 2017b)。そのため、本研究で 2019 年に採集された試料で成長に伴い C/N 比が増大した理由として、遊泳能力や捕食能力の向上により栄養状態がよくなった可能性が考えられる。ただし、2017 年に採集された仔魚では C/N 比が体長によらず大きくばらついたため、仔魚の中でも個体により栄養状態に大きな差異が生じていると考えられる。

2017年に SACCF エリアと SB-ACC エリアで採集された *E. antarctica* 仔魚の 3 種類の有機物起源候補に対する依存度を比較した (Fig. 4.8)。どちらの海域にお

いても、*E. antarctica* 仔魚は沈降粒子に対する依存度が高かった（算出された依存度 1.0）。沈降粒子を有機物起源として考えた場合の *E. antarctica* 仔魚の栄養段階は 2.5~2.6 だった（Fig. 4.9）。そのため、沈降粒子に対する依存度が高く、かつ沈降粒子を有機物起源として考えた場合に仔魚よりも栄養段階が 1 段階ほど低い生物種（推定された栄養段階 1.3~1.6）が仔魚の餌候補として考えられた。

SACCF エリアと SB-ACC エリアのどちらにおいても、カラヌス目の中型カイアシ類である *C. acutus* と *C. propinquus*、有殻翼足類の *Clio* 属が仔魚の餌候補として考えられた。また、SACCF エリアでのみ端脚類の *T. gaudichaudii* も餌候補として考えられた。SB-ACC エリアでは *T. gaudichaudii* は *E. antarctica* 仔魚とは異なり浮遊性粒子に対する依存度が高かった（算出された依存度 1.0）ため、このエリアでは仔魚の餌候補としては考えられなかった。

2019 年に PF エリア、SACCF エリア、SB-ACC エリアで採集された *E. antarctica* 仔魚の有機物起源候補に対する依存度を比較した（Fig. 4.11）。PF エリアでは成魚で海氷中粒子に対する依存度が、遊泳性仔魚で浮遊性粒子に対する依存度が高かった（それぞれ算出された依存度 1.0）。SACCF エリアと SB-ACC エリアでは *E. antarctica* 仔魚期から成魚期にかけて浮遊性粒子（表層）に対する依存度が高かった（算出された依存度 ≥ 0.7 ）。これらの結果から、2019 年に採集された *E. antarctica* ではエリアや成長段階により異なる起源の有機物を利用してい

ると考えられた。有機物起源候補に対する依存度から *E. antarctica* の栄養段階を推定すると、海域により成魚では 3.1~3.8、仔魚期では 2.7~3.6 となり、成魚よりも仔魚の方が 1 段階ほど栄養段階は低かった。それぞれのエリアで仔魚と同じ有機物に依存し、かつ仔魚よりも栄養段階が 1 段階ほど低い（推定された栄養段階 2.1~2.7）生物種が仔魚の餌候補として考えられた。SACCF エリアと SB-ACC エリアではともにカイアシ類のうち *C. acutus*、*C. propinquus*、*M. gerlachei* とオキアミ類（*Thysanoessa* spp.）が餌候補として考えられた。PF エリアと SB-ACC エリアでは *R. gigas* も餌候補として考えられた。SACCF エリアでは *L. helicina*（有殻翼足類）と *T. gaudichaudii*（端脚類）が、SB-ACC エリアでは介形類が加えて餌候補として考えられた。

2017 年と 2019 年の分析結果をまとめると、両年で中型カイアシ類が *E. antarctica* 仔魚の餌候補として考えられた。海域により端脚類（*T. gaudichaudii*）、オキアミ類（*Thysanoessa* spp.）、介形類、有殻翼足類も餌候補として考えられた。そのため、*E. antarctica* 仔魚は中型カイアシ類を主な餌としつつ、周囲の餌利用可能性に合わせて餌を日和見的に変化させている可能性が考えられる。また、仔魚と成魚で栄養段階と有機物起源候補に対する依存度が異なっていたため、前述した理由により本研究では *E. antarctica* の成長に伴う安定同位体比の変化を捉えられていないと考えられる。そのため、以下では *E. antarctica* の仔魚期の食性に

ついて考察する。

仔魚の口径は種により異なるが、一般的に仔魚の口径 (MD) は開口角を 90° として上顎長 (UJL) から $MD = UJL \times \sqrt{2}$ として求めることができる (Tashiro 1970)。 *Electrona antarctica* の仔魚期の終わりである変態期直前 (体長 18 mm) での上顎長はおよそ 1.3 mm である (Moteki et al. 2017b)。そのため、 *E. antarctica* 仔魚の口径の最大値は Tashiro (1970) の推定式からおよそ 1.8 mm であると推定できる。本研究で安定同位体比分析に供されたカイアシ類はすべて成体またはコペポダイト幼体 V 期 (成体のひとつ前の発育段階) で、前体部長の平均値は 3.1~10.3 mm (*C. acutus* で 3.8~5.6 mm、 *C. propinquus* で 4.6~6.1 mm、 *C. simmilimus* で 3.1~3.2 mm、 *M. gerlachei* で 3.1~3.3 mm、 *R. gigas* で 7.2~10.3 mm) だった (未発表、山本あゆ修士学位論文)。これらのカイアシ類のサイズは *E. antarctica* 仔魚の上顎長の最大値の 1.7~5.7 倍の大きさである。仔魚の口径は種により異なるものの、これまでに報告されているハダカイワシ科仔魚が利用する餌の大きさは 25~1950 μm (2.5×10^{-2} ~1.95 mm) である (Sabates and Saiz 2000; Rodríguez-Graña 2005; Sassa 2010; Bernal et al. 2012)。一般的に仔魚が利用できる餌の大きさは仔魚の口径により制限されるため (Tashiro 1970)、本研究で餌候補として考えられたカイアシ類の成体などを *E. antarctica* 仔魚が直接摂餌しているとは考えにくい。そのため、仔魚はカイアシ類のより成長段階が低

く小さなサイズの個体や糞粒を摂餌していると考えられる。実際に、Gorelova and Efremenko (1989) はスコシア海で *E. antarctica* 仔魚の消化管内からカイアシ類の幼体を発見している。しかし、南大洋のウェッデル海周辺海域における研究では、カイアシ類の安定同位体比は成長段階により異なり、成体とコペポダイト幼体で $\delta^{15}\text{N}$ の値に最大で 3% の差があったという報告がある (Schmit et al. 2003)。本研究の調査海域においてもカイアシ類の成体とコペポダイト幼体では安定同位体比が異なる可能性があるため、実際にカイアシ類の幼体を試料に含めた状態で追加実験を行うことが求められる。また、本研究では *E. antarctica* 仔魚が海域により有機物起源として沈降粒子を利用している可能性が示された。しかし、どの海域でも推定された仔魚の栄養段階は 2.5~3.6 と比較的高く、仔魚が沈降粒子を直接食べているとは考えられなかった。本種仔魚がカイアシ類の糞粒を食べている場合には、沈降の過程で分解作用を受けた糞粒ではなく、密度躍層などの影響により表層に留まっている糞粒を食べていると考えられる。以上の結果をまとめると、安定同位体比分析により *E. antarctica* 仔魚はカラヌス目の中型カイアシ類やその糞粒を主な餌としつつ、生息エリアの餌利用可能性に合わせて異なる餌を食べていると考えられた。

Table 4.1. Stable isotope ratio of suspended particulate matter in January 2017 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean

Station	Date (UTC)	Sampling layer (m)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
C03	9/1/17	25	-1.3	-27.7
		30	-1.8	-28.5
D01	14/1/17	25	-1.4	-28.1
		50	0.7	-28.6
C06	17/1/17	10	-1.0	-27.3
		40	0.7	-28.4
		50	-0.1	-28.7
	18/1/17	10	-2.0	-28.3
		40	0.8	-28.7
		50	-1.0	-29.0
		10	-2.5	-28.5
	40	-0.7	-28.8	
	50	-2.0	-28.9	

Table 4.2. Stable isotope ratio of suspended particulate matter in January 2019 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean

Station	Date (UTC)	Sampling layer (m)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
KC5	10/1/19	0	-0.5	-26.7
		25	-0.9	-27.5
		50	-0.3	-26.9
		55	1.7	-26.4
		75	0.6	-28.9
		100	0.9	-29.8
C02	10/1/19	0	1.6	-27.5
		25	1.4	-27.6
		50	1.1	-28.7
		68	0.7	-30.2
		75	-1.2	-30.8
C03	11/1/19	0	0.9	-28.4
		40	0.3	-28.4
D01	14/1/19	0	1.0	-28.6
		10	0.6	-29.0
		25	0.5	-29.3
		40	0.9	-29.2
		50	0.1	-29.4
		60	0.1	-29.7
		100	-8.8	-34.2
		150	-1.9	-33.1
		200	-3.2	-33.4
		17/1/19	200	-1.5
	0		0.6	-29.3
	60		1.1	-32.0
	75		1	-32.7
	150		-7.2	-34.2
	0		-2.1	-29.5
	10		-0.9	-29.3
	25		-1.1	-29.5
	40		-0.6	-30.0
	50		-1.7	-30.7
	19/1/19	19/1/19	60	-3.8
100			-2	-32.4
150			-2.9	-31.6
200			0.1	-31.3
0			-1.5	-29.6
10			-0.8	-29.7
25			-1.1	-29.5
40			-1.2	-30.1
50			-0.9	-30.8
60			-2.6	-31.3
100	0.1	-31.5		
150	1.1	-32.7		
200	2.8	-31.9		

Table 4.3. Stable isotope ratio of particulate matter in the ice in January 2017 and 2019 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean

Station	Ice No.	Date (UTC)	Lat. (°S)	Long. (°E)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
KC6	1	12/1/17	65.0	110.0	2.5	-24.1
	2	13/1/17			0.1	-24.7
	8	14/1/17			3.8	-25.8
	9	15/1/17			0.8	-24.7
I02	1	20/1/19	64.2	110.9	-0.6	-29.4
	2				1.9	-29.1
	3				1.2	-26.5
	4				0.5	-25.7
	5				-0.5	-25.9
	6				0.1	-26.0
	7				1.3	-35.1
	8				-1	-30.5
	9-1				1.2	-21.8
	9-2				1.3	-22.9
	10				2.4	-23.9
11		-0.6	-27.2			

Table 4.4. Stable isotope ratio of sinking particulate matter collected with sediment traps in January 2017 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean

Station	Date (UTC)	Sampling layer (m)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
C06	17/1/17	50	4.7	-26.9
		80	2.1	-26.8
Average Sinking particle		50~80	3.4	-26.9

Table 4.5. Stable isotope ratio of sinking particulate matter collected with sediment traps in January 2019 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean

Station	Date (UTC)	Sampling layer (m)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	
D01	14/1/19	60	1.5	-32.1	
	15/1/19	60	1.4	-30.8	
	16/1/19	60	1.4	-29.9	
	17/1/19	60	1.9	-29.0	
			60	1.5	-29.8
	18/1/19	60	1.3	-29.5	
	14/1/19	150	1.6	-28.8	
	15/1/19	150	2.3	-32.0	
	16/1/19	150	2.8	-31.1	
	17/1/19	150	2.8	-32.1	
			150	2.4	-31.9
	Average Sinking particle		60~150	1.9 (± 0.5 SD)	-30.6 (± 1.2 SD)

Table 4.6. Stable isotope ratio ($\pm SD$), C/N ratio and number of analysed (N) of zooplankton and fish sampled in January 2017 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean

Taxa / Species	Area*	N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	C/N
Fish	SACCF				
<i>Electrona antarctica</i> (nektonic larva)		3	8.4 (± 0.1)	-25.5 (± 0.04)	3.3 (± 0.1)
<i>E. antarctica</i> (planktonic larva)		3	8.8 (± 0.9)	-25.6 (± 0.2)	3.1 (± 0)
<i>Notolepis</i> spp. (larva)		5	8.7 (± 0.4)	-25 (± 0.3)	3.2 (± 0.1)
Amphipoda					
<i>Hyperia</i> sp.		2	7.6 (± 0)	-25.3	3.1
<i>Primno</i> spp.		54	6.5 (± 0.2)	-26.8 (± 0.5)	3.2 (± 0.1)
<i>Themisto gaudichaudii</i>		11	5.2 (± 0.4)	-26.2 (± 0.3)	3.3 (± 0.3)
Cephalopoda		1	8.4	-23.0	3.6
Chaetognatha		12	7.3 (± 0.1)	-25.6 (± 0.2)	3.5 (± 0)
Copepoda					
<i>Calanoides acutus</i>		4	4.3	-27.0	3.4
<i>Calanus propinquus</i>		6	5.4 (± 0.3)	-27.4 (± 0.1)	3.2 (± 0.2)
<i>Paraeuchaeta</i> spp.		129	7.1 (± 0.2)	-27.8 (± 0.1)	2.9 (± 0)
<i>Racovitzanus antarcticus</i>		184	7.7 (± 0.1)	-26.5 (± 0.1)	3.2 (± 0)
<i>Rhincalanus gigas</i>		8	2.1 (± 0.2)	-26.8 (± 0.5)	3.3 (± 0)
Euphausiacea					
<i>Euphausia frigida</i>		1	4.4 (± 0)	-26.8	3.2
<i>Thysisanoesa</i> spp. (Adult)		1	6.1 (± 0)	-27.1	3.2 (± 0)
<i>Thysisanoesa</i> spp. larva		96	3.8 (± 0.1)	-26.4 (± 0.1)	3.3
Ostracoda		3	4.8 (± 0.7)	-27.7 (± 0.3)	3.3 (± 0.1)
Polychaeta		4	8.7 (± 0.1)	-22.7 (± 0.1)	3.5 (± 0)
Pteropoda					
<i>Clio pyramidata</i>		3	4.7 (± 0.2)	-26.6 (± 0.1)	3.6 (± 0.1)
<i>Limacina helicina</i>		5	4.3 (± 0.9)	-25.8 (± 0.4)	3.5 (± 0.4)
<i>Spongiobranchaea australis</i>		2	3.8 (± 0.1)	-23.6 (± 0.04)	4.2 (± 0.1)

Table 4.6 (continued)

Taxa / Species	Area*	N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	C/N
Fish	SB-ACC				
<i>Bathylagus antarcticus</i>		3	9.9 (± 0.3)	-24.9 (± 0.1)	3.1 (± 0.1)
<i>Electrona antarctica</i> (nektonic larva)		5	8.5 (± 0.7)	-25.7 (± 0.6)	3.0 (± 0.1)
<i>E. antarctica</i> (planktonic larva)		15	8.6 (± 0.7)	-25.5 (± 0.4)	2.8 (± 0)
<i>Notolepis coasti</i> (larva)		13	8.8 (± 0.5)	-25.4 (± 0.2)	3.0 (± 0.1)
Amphipoda					
<i>Cylopus</i> sp.		1	3.9	-26.5	3.4
<i>Hyperia</i> spp.		14	7.8 (± 0.6)	-24.9 (± 0.3)	3.9 (± 0.1)
<i>Hyperiella dilatata</i>		5	7.6 (± 0.6)	-26.2 (± 0.1)	3.6 (± 0)
Other Hyperiids		2	2.8	-25.6	3.6
<i>Primno</i> spp.		13	6.9 (± 0.5)	-25.5 (± 0.2)	3.6 (± 0.1)
<i>Themisto gaudichaudii</i>		40	4.7 (± 1.2)	-26 (± 0.9)	3.7 (± 0.2)
Cephalopods		10	8 (± 0.4)	-23.8 (± 0.3)	3.0 (± 0.2)
Chaetognaths		24	7.8 (± 1.1)	-24.8 (± 0.8)	3.2 (± 0.2)
Copepoda					
<i>Calanoides acutus</i>		7	5 (± 0.3)	-26.2 (± 0.4)	3.3 (± 0)
<i>Calanus propinquus</i>		25	5.4 (± 0.7)	-27.3 (± 0.3)	3.4 (± 0.2)
<i>C. simillimus</i>		42	3.8 (± 0.2)	-27.0 (± 0.1)	3.4 (± 0)
<i>Euchirella rostromagna</i>		12	7.3 (± 0.3)	-26.6 (± 0.6)	3.3 (± 0.1)
<i>Galiteuthis glacialis</i>		1	9.2	-24.2	2.9
<i>Paraeuchaeta</i> spp.		3	8 (± 0.6)	-26.4 (± 0.6)	3.3 (± 0.2)
<i>Racovitzanus antarcticus</i>		104	6.3 (± 1.9)	-26.3 (± 1.2)	3.6 (± 0.1)
<i>Rincalanus gigas</i>		37	1.8 (± 1.3)	-27.5 (± 1.1)	3.8 (± 0.2)
Ctenophora		1	5.3	-23.8	2.8
Euphausiacea					
<i>Thysanoessa</i> spp. (adult)		26	6 (± 1)	-25.2 (± 0.6)	3.5 (± 0)
<i>Thysanoessa</i> spp. (larva)		80	3.5 (± 0.1)	-26.0 (± 0.1)	3.1 (± 0)
<i>Euphausia superba</i>		1	3.0	-24.9	3.6
<i>E. triacantha</i>		8	7 (± 0.2)	-24.0 (± 0.2)	3.4 (± 0.2)
Ostracoda		6	6.7	-27.0	4.1
Polychaetes		10	7.7 (± 2.5)	-25.1 (± 1.4)	3.4 (± 0.3)
Pteropoda					
<i>Clio</i> spp.		8	4.3 (± 0.7)	-26.5 (± 0.3)	3.5 (± 0.1)
<i>Clione limacina</i>		14	5.4 (± 0.6)	-24.8 (± 0.3)	3.1 (± 0.2)
<i>Limacia</i> spp.		10	3.2 (± 0.6)	-26.2 (± 0.3)	3.3 (± 0.1)
<i>Spongiobranchaea australis</i>		8	5.8 (± 1.1)	-24.2 (± 0.5)	3.3 (± 0.1)
Siphonophora		2	4.7	-24.4	3.6

*The SACCF and SB-ACC in the table mean Southern Antarctic Circumpolar Current (ACC) Front and Southern Boundary of ACC, respectively.

Table 4.7. Stable isotope ratio ($\pm SD$), C/N ratio and number of analysed (N) of zooplankton and fish sampled in January 2019 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean

Taxa / Species	Area*	N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	C/N
Fish	PF				
<i>Electrona antarctica</i> (adult)		5	7.9 (± 0.7)	-23.8 (± 0.9)	3.3 (± 0.01)
<i>E. antarctica</i> (nektonic larva)		2	5.9	-25.2	3.4 (± 0.02)
<i>Notolepis coasti</i>		5	7.5 (± 0.3)	-23.3 (± 0.3)	3.5 (± 0.02)
Amphipoda					
<i>Themisto gaudichaudii</i>		6	3.6 (± 0.7)	-25.4 (± 0.3)	3.6 (± 0.1)
Chaetognatha		3	6.6 (± 0.2)	-23.5 (± 0.4)	3.5 (± 0.1)
Copepoda					
<i>Calanus similimus</i>		3	4 (± 0)	-23.9 (± 0.5)	3.4 (± 0.02)
<i>Euchirella rostromagna</i>		3	6.1 (± 0.1)	-25.6 (± 0.1)	3.4 (± 0.004)
<i>Rhincalanus gigas</i>		3	4.2 (± 0.6)	-23 (± 0.9)	3.4 (± 0.02)
Euphausiacea					
<i>Thysanoessa</i> spp. (adult)		7	4.7 (± 1.2)	-22.5 (± 0.3)	3.4 (± 0.1)
Ostracoda		2	3.1	-26.2	3.6
Fish	SACCF				
<i>Electrona antarctica</i> (adult)		5	9.1 (± 0.4)	-24.2 (± 0.9)	2.8 (± 0.01)
<i>E. antarctica</i> (nektonic larva)		12	7.9 (± 0.4)	-24.9 (± 0.3)	2.7 (± 0.03)
<i>E. antarctica</i> (transformation stage)		2	8.4	-25.2	2.6
<i>E. antarctica</i> (planktonic larva)		13	8.1 (± 0.4)	-25 (± 0.3)	2.6 (± 0)
Amphipoda					
<i>Themisto gaudichaudii</i>		6	3.6 (± 0.6)	-25.2 (± 0.2)	3.7 (± 0.1)
Chaetognatha		3	6.1 (± 0.3)	-24.9 (± 0.3)	3.0 (± 0.05)
Copepoda					
<i>Calanoides acutus</i>		1	5.0	-26.6	3.6
<i>Calanus propinquus</i>		3	5.3 (± 0.6)	-25.1 (± 0.9)	3.5 (± 0.04)
<i>Euchiella rostromagna</i>		3	6.7 (± 0.1)	-26.4 (± 0.1)	3.6 (± 0.03)
<i>Metridia gerlachei</i>		3	4.9 (± 0.1)	-25.7 (± 0.1)	3.6 (± 0.02)
<i>Paraeuchaeta</i> sp.		2	6.2 (± 1)	-26.3 (± 0.3)	3.6 (± 0.1)
<i>Racovitzanus antarcticus</i>		3	7.6 (± 0.1)	-26 (± 0.2)	3.7 (± 0.1)
<i>R. gigas</i>		3	3.6 (± 0.2)	-24.4 (± 1.5)	3.7 (± 0.05)
Euphausiacea					
<i>Thysanoessa</i> spp. (adult)		3	7.0 (± 0.2)	-23.9 (± 0.3)	3.1 (± 0.1)
<i>Thysanoessa</i> spp. (larva)		1	4.3	-25.2	3.1
Ostracoda		3	5.0 (± 0.5)	-26.5 (± 0.1)	3.9 (± 0.1)
Pteropoda					
<i>Limacina</i> sp		3	3.8 (± 0.3)	-25.5 (± 0.2)	3.4 (± 0.1)

Table 4.7 (continued)

Taxa / Species	Area*	N	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	C/N
Fish	SB-ACC				
<i>Electrona antarctica</i> (adult)		2	9.2	-25.3	4.0 (± 0.01)
<i>E. antarctica</i> (transformation stage)		1	8.3	-26.0	4.1
<i>E. antarctica</i> (nektonic larva)		4	7.9 (± 0.5)	-25.8 (± 0.1)	4.0 (± 0.05)
<i>Notolepis coasti</i>		4	9.0 (± 0.1)	-25.9 (± 0.2)	4.0 (± 0.02)
Amphipoda					
<i>Themisto gaudichaudii</i>		6	4.5 (± 0.4)	-26.6 (± 0.3)	3.7 (± 0.1)
Chaetognatha		3	7.0 (± 1.2)	-27.1 (± 0.7)	3.2 (± 0.04)
Pteropoda					
<i>Calanoides acutus</i>		3	5.1 (± 0.1)	-27.3 (± 0.8)	3.3 (± 0.01)
<i>Calanus propinquus</i>		3	5.0 (± 0.3)	-27.3 (± 0.2)	3.4 (± 0.02)
<i>Euchiella rostromagna</i>		3	6.5 (± 0.4)	-26.4 (± 0.6)	3.5 (± 0.2)
<i>Metridia gerlachei</i>		3	4.7 (± 0.2)	-27.2 (± 0.1)	3.6 (± 0.02)
<i>Pleuromannma</i> sp.		3	8.4 (± 0.1)	-26.6 (± 0.2)	3.6 (± 0.01)
<i>Paraeuchaeta biloba</i>		3	7.9 (± 0.2)	-26.5 (± 0.7)	3.7 (± 0.1)
<i>Rhincalanus gigas</i>		3	2.8 (± 0.4)	-28.1 (± 1)	3.7 (± 0.1)
Euphausiacea					
<i>Thysanoessa</i> spp. (adult)		6	5.3 (± 1.6)	-26.1 (± 0.6)	3.8 (± 0.1)
Ostracoda		2	4.5 (± 0.9)	-27.8 (± 0.1)	3.9 (± 0.1)
Pteropoda					
<i>Limacia</i> spp.		3	3.9 (± 0.7)	-26.8 (± 0.8)	3.8 (± 0.1)
Pteropod egg mass		3	3.9 (± 0.3)	-28.9 (± 0.2)	3.7 (± 0.1)

*The PF, SACCF and SB-ACC in the table mean Polar Front, Southern Antarctic Circumpolar Current (ACC) Front and Southern Boundary of ACC, respectively.

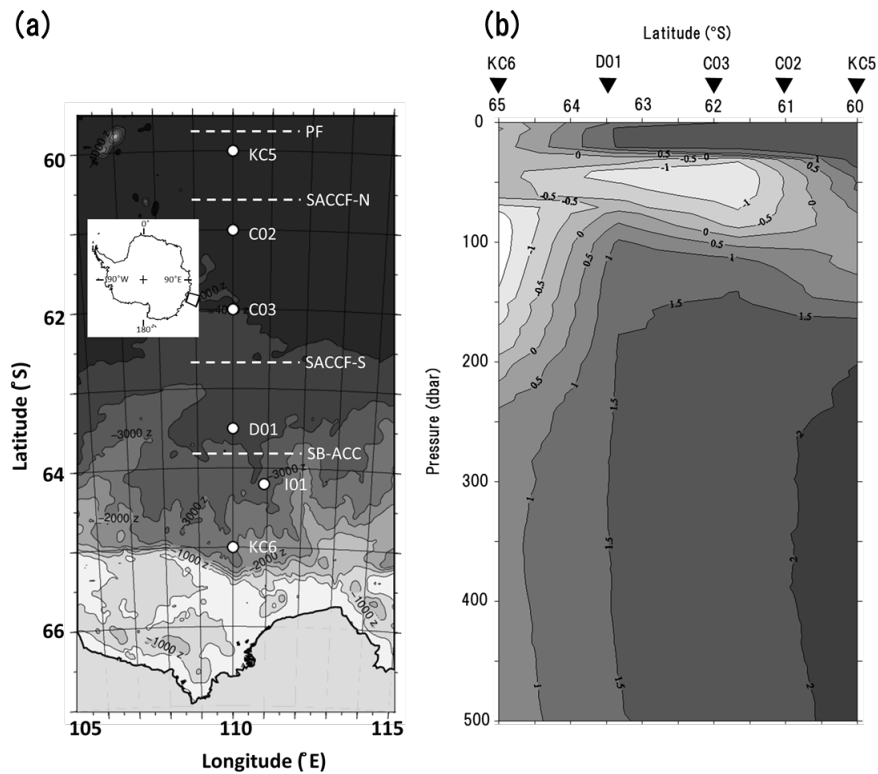
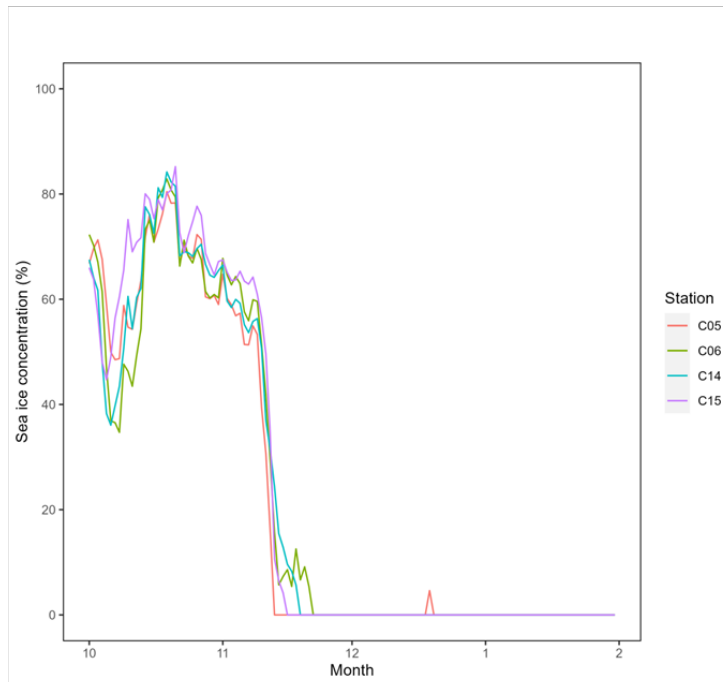


Fig. 4.1. (a) Locations of six sampling stations (KC5, C02, C03, D01, I01 and KC6) and (b) section of potential temperatures at each station along the 110° E meridian off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean. A square in the inset and dashed line in the map (a) show sampling area and approximately locations of oceanic fronts, respectively: Polar Front (PF), northern branch of the Southern Antarctic Circumpolar Current Front (SACCF-N), southern branch of the SACCF (SACCF-S) and Southern Boundary of the ACC (SB-ACC). Locations of sampling stations are indicated by black triangles above the section in (b). The map (a) was shown as Fig. 3.1 in Chapter 3.

(a)



(b)

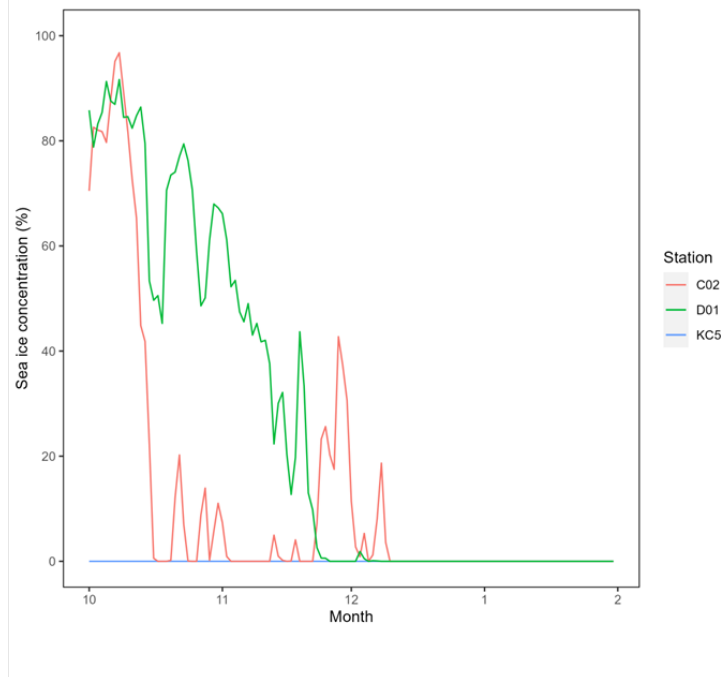


Fig. 4.2. Time series of sea ice concentration (aerial %) in the study area between (a) October 2016 and January 2017 and (b) October 2018 and January 2019 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean.

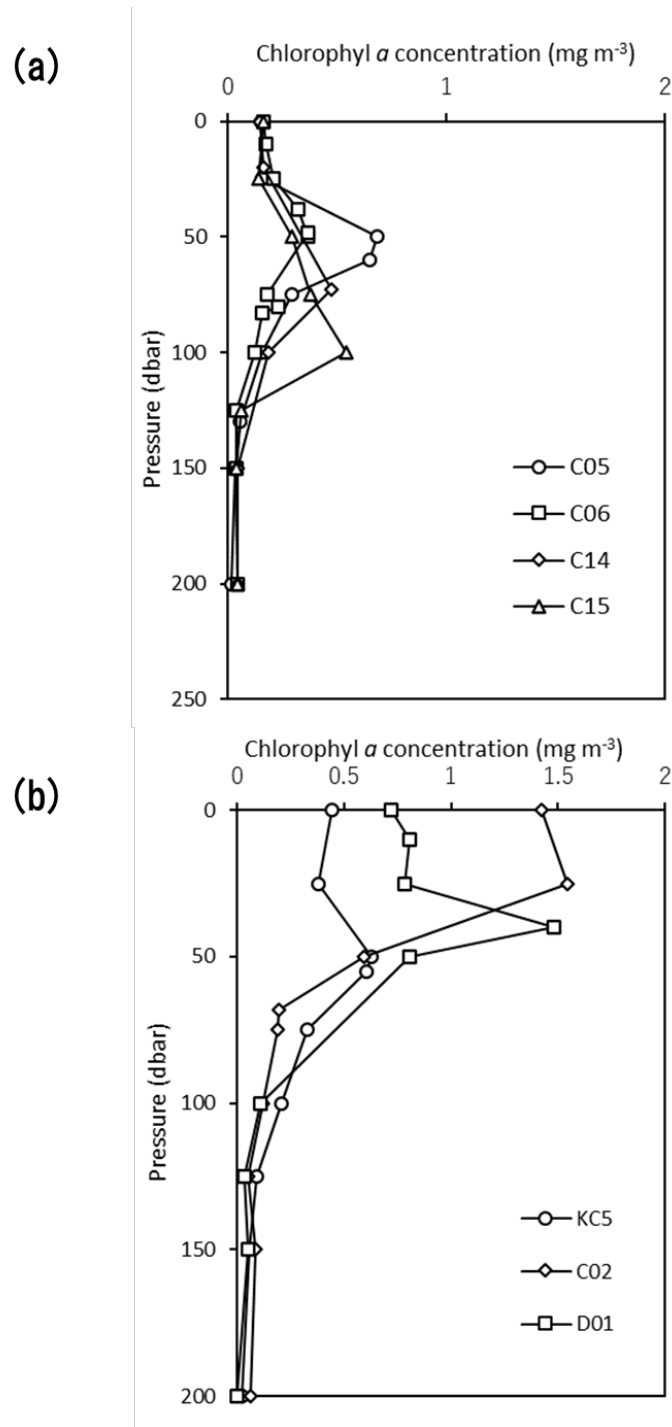


Fig. 4.3. Vertical profiles of chlorophyll *a* concentration at each station of (a) 2017 and (b) 2019 observations conducted off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean.

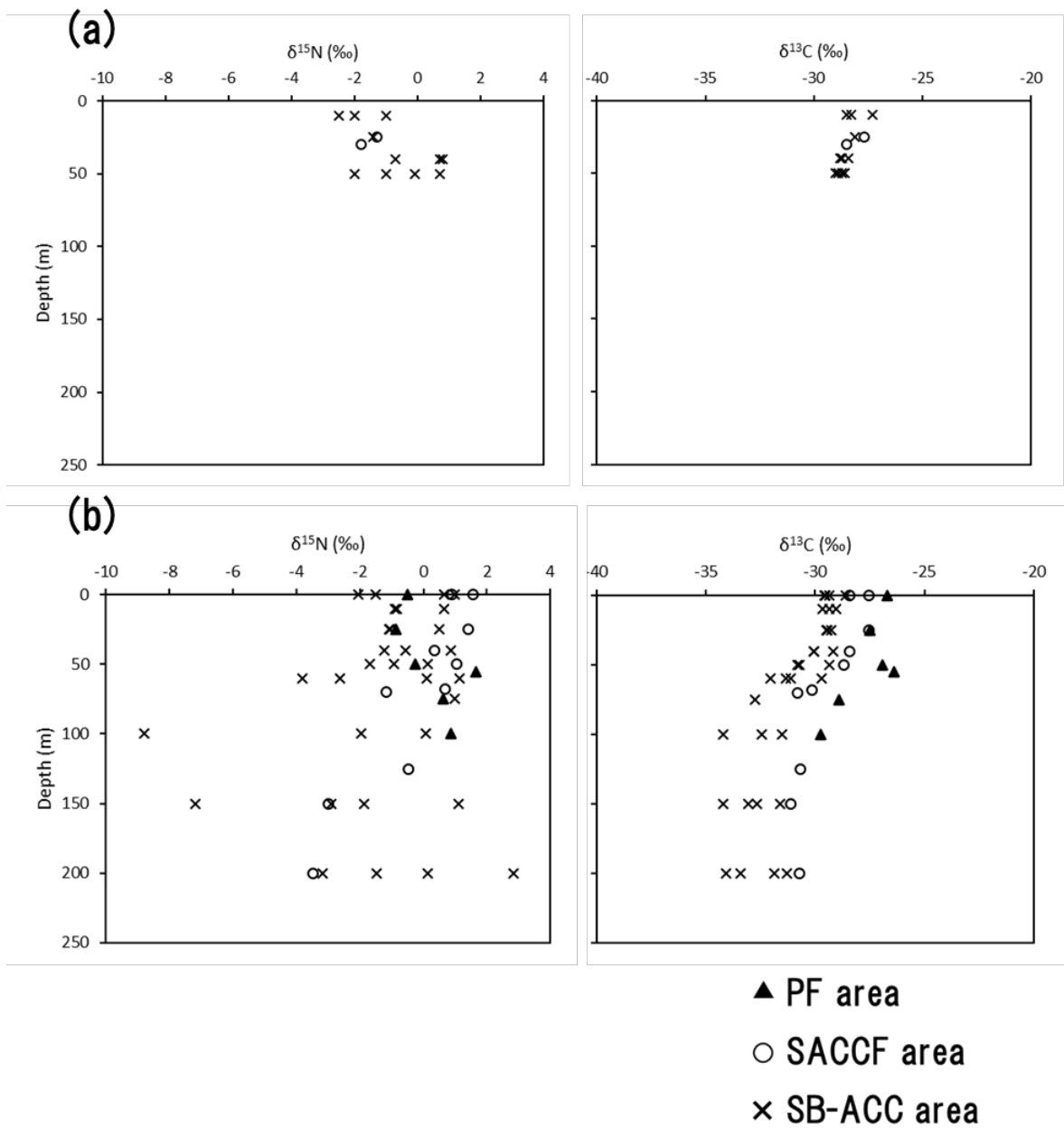


Fig. 4.4. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ ratios of suspended particulate matter sampled in 2017

(a) and 2019 (b) off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean.

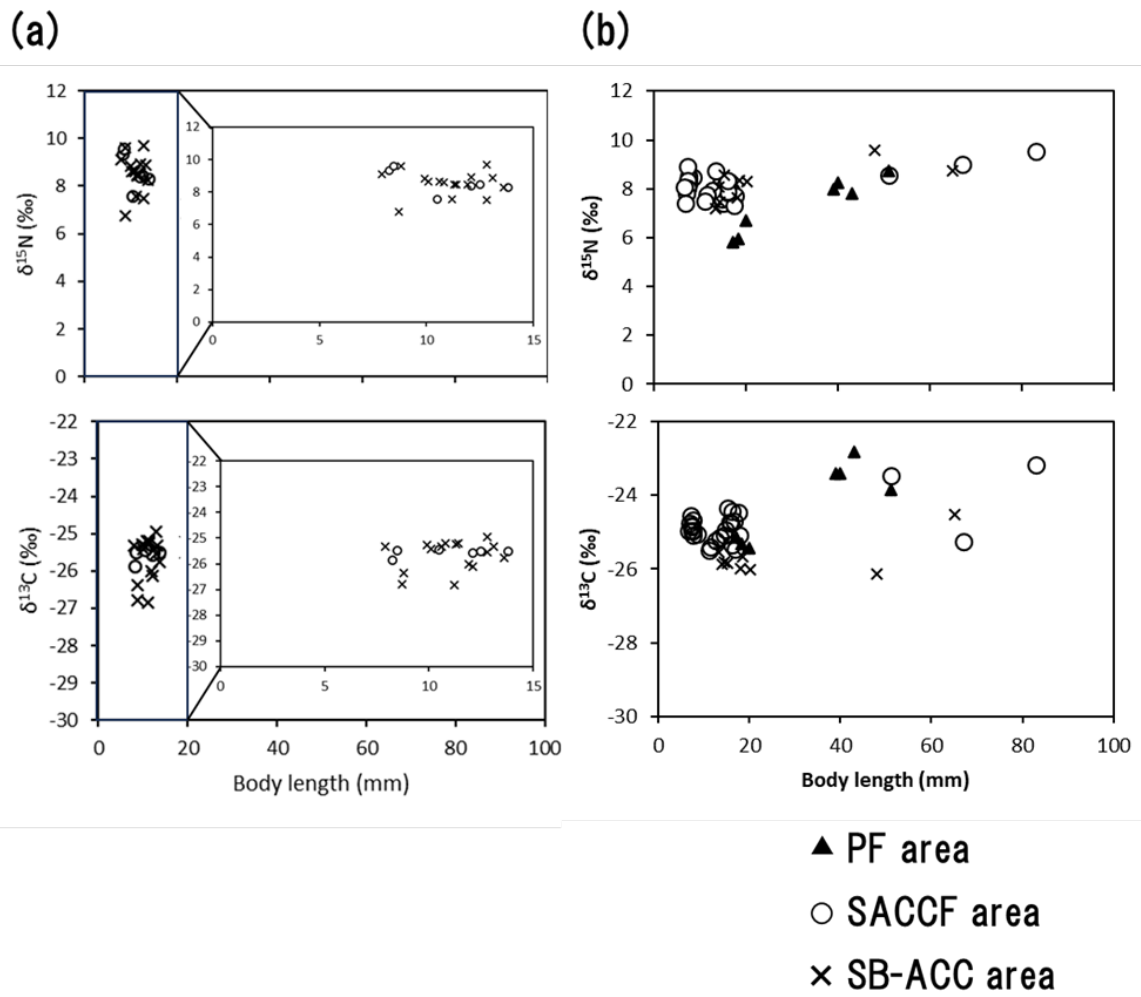


Fig. 4.5. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ ratios plotted against body lengths of *Electrona antarctica* sampled in January (a) 2017 and (b) 2019 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean.

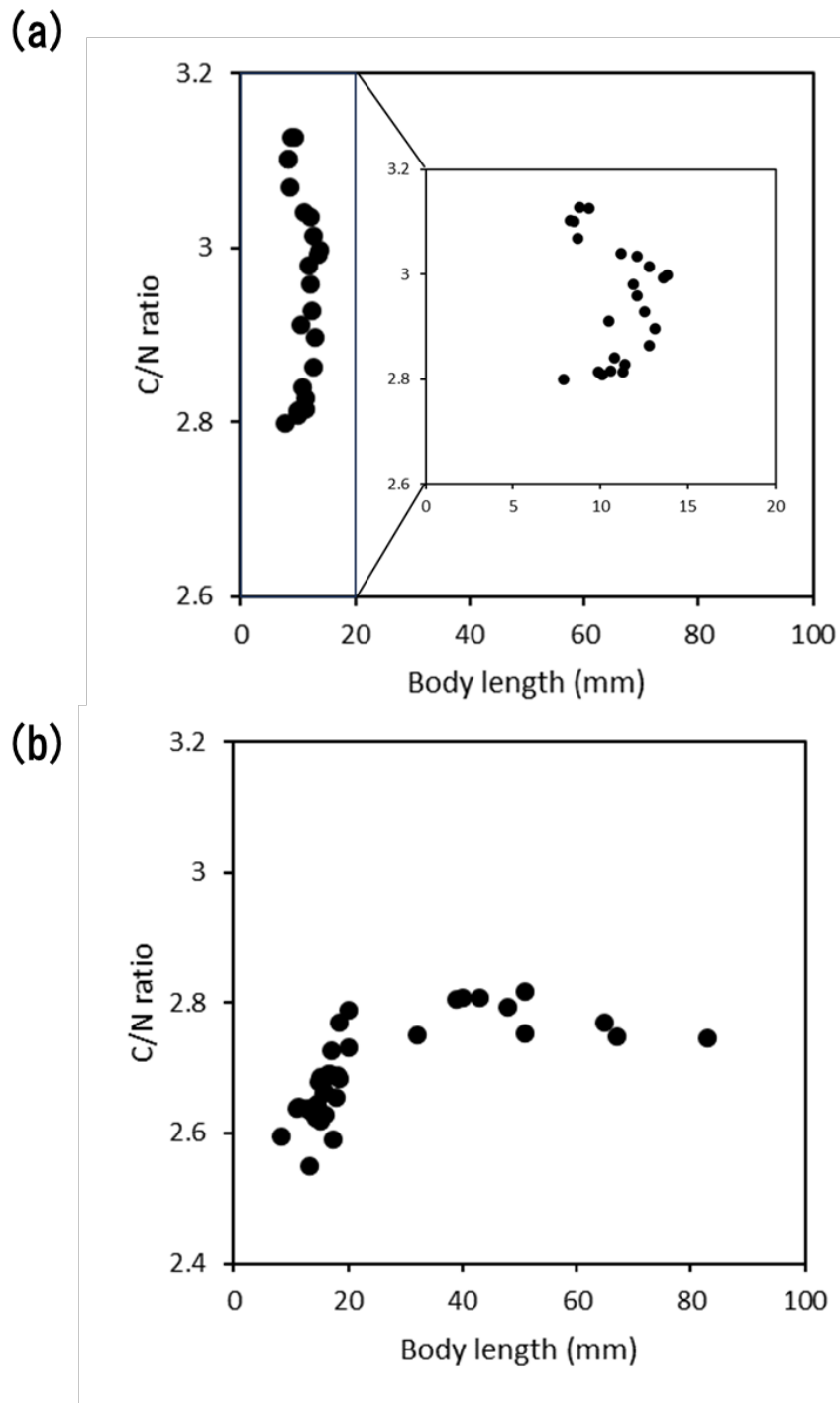


Fig. 4.6. C/N ratios plotted against body lengths of *Electrona antarctica* sampled in (a) 2017 and (b) 2019 January off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean.

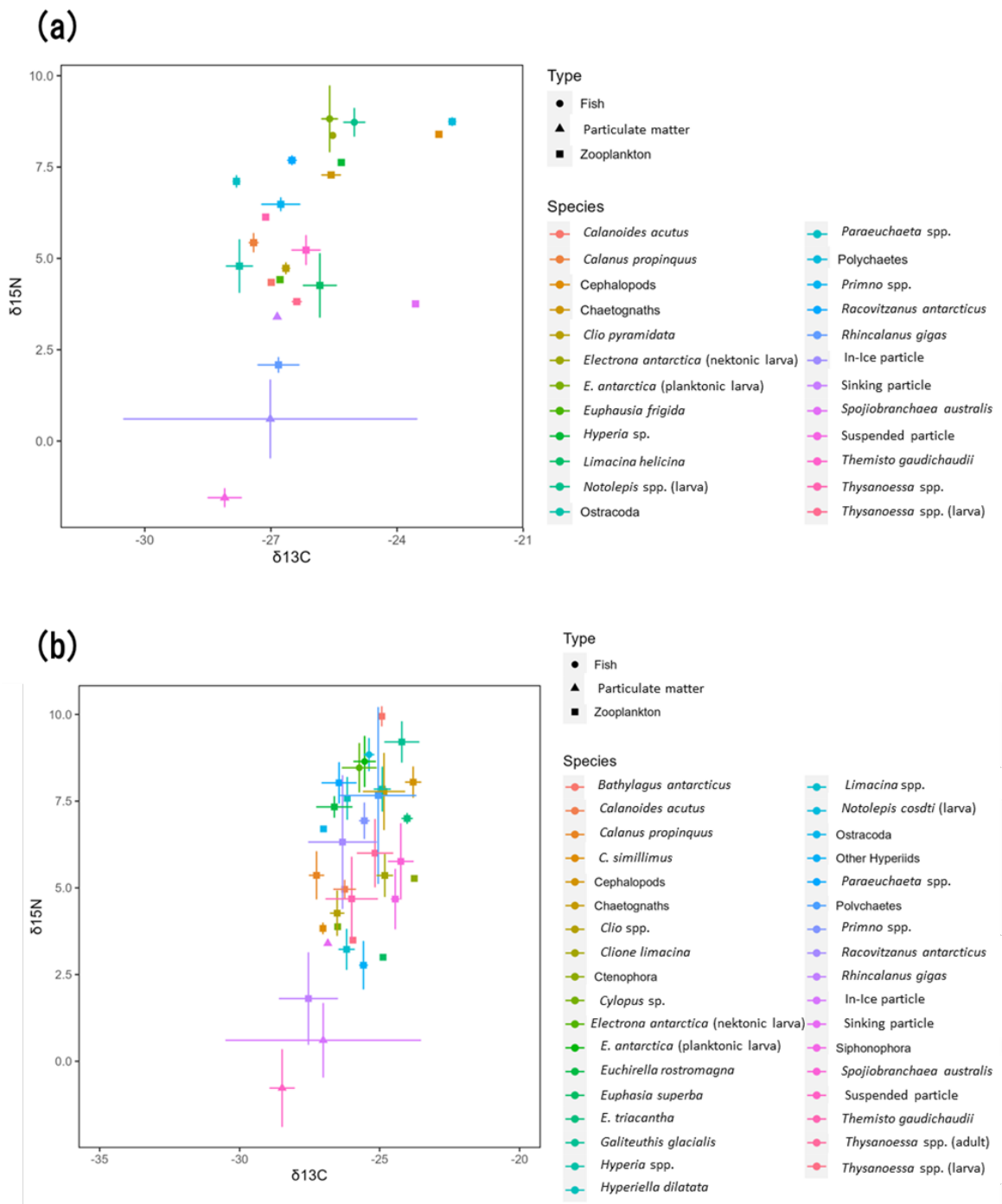


Fig. 4.7. Plots of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ ($\pm SD$) of three types of particulate matter, zooplankton and fish in (a) SACCF and (b) SB-ACC areas sampled in January 2017 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean.

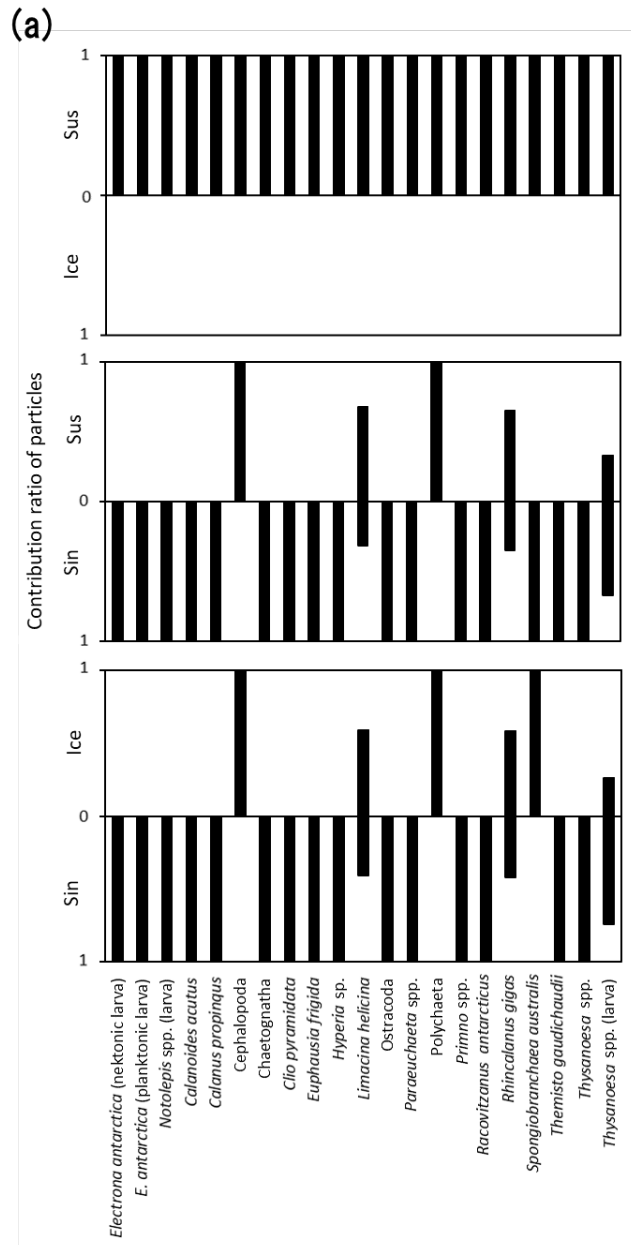


Fig. 4.8. Contribution ratio of particulate matter calculated with Sinking (Sin) and In-Ice particles (Ice), Sinking and Suspended particles (Sus) and In-Ice and Suspended particles among zooplankton and fish in (a) SACCF and (b) SB-ACC areas sampled in January 2017 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean.

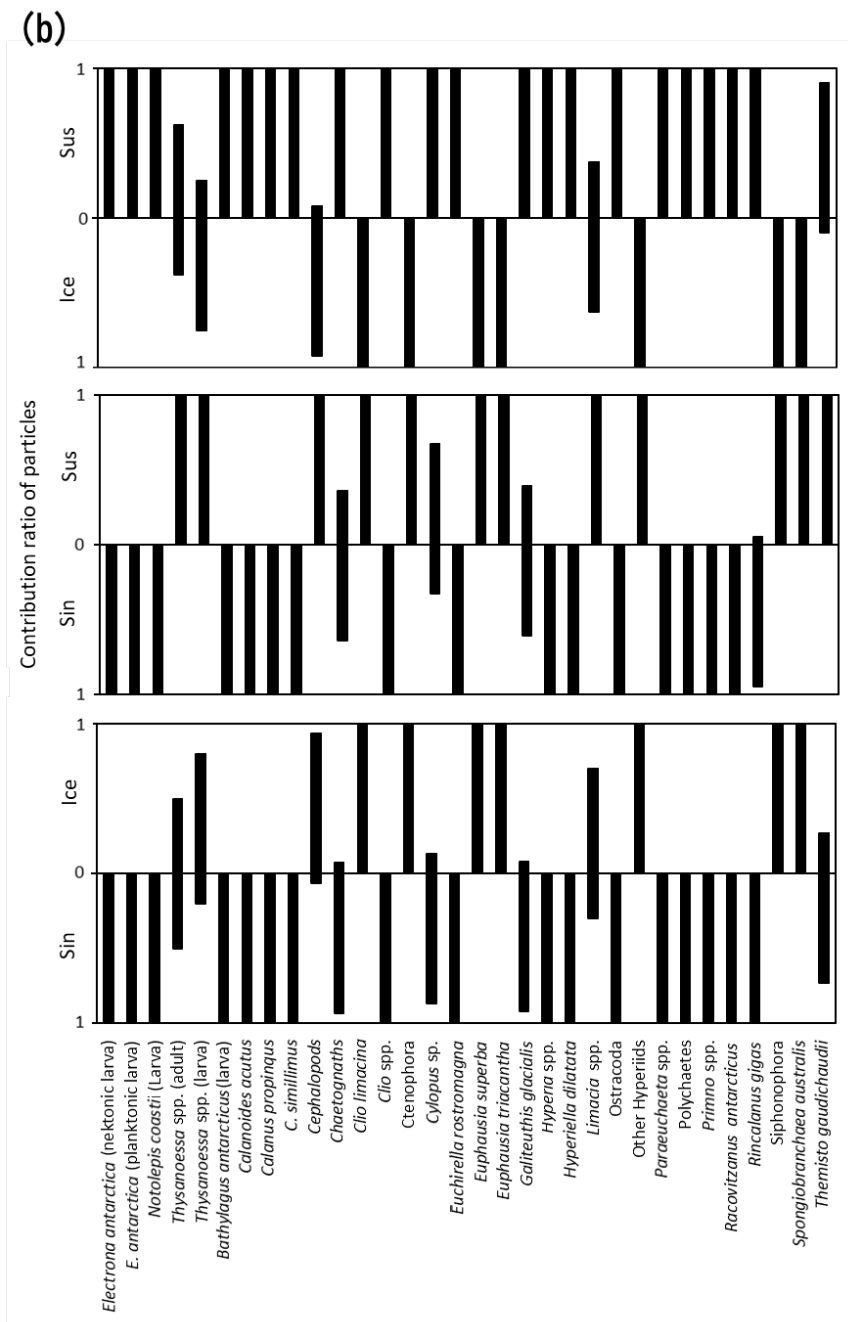


Fig. 4.8 (continued)

(a)

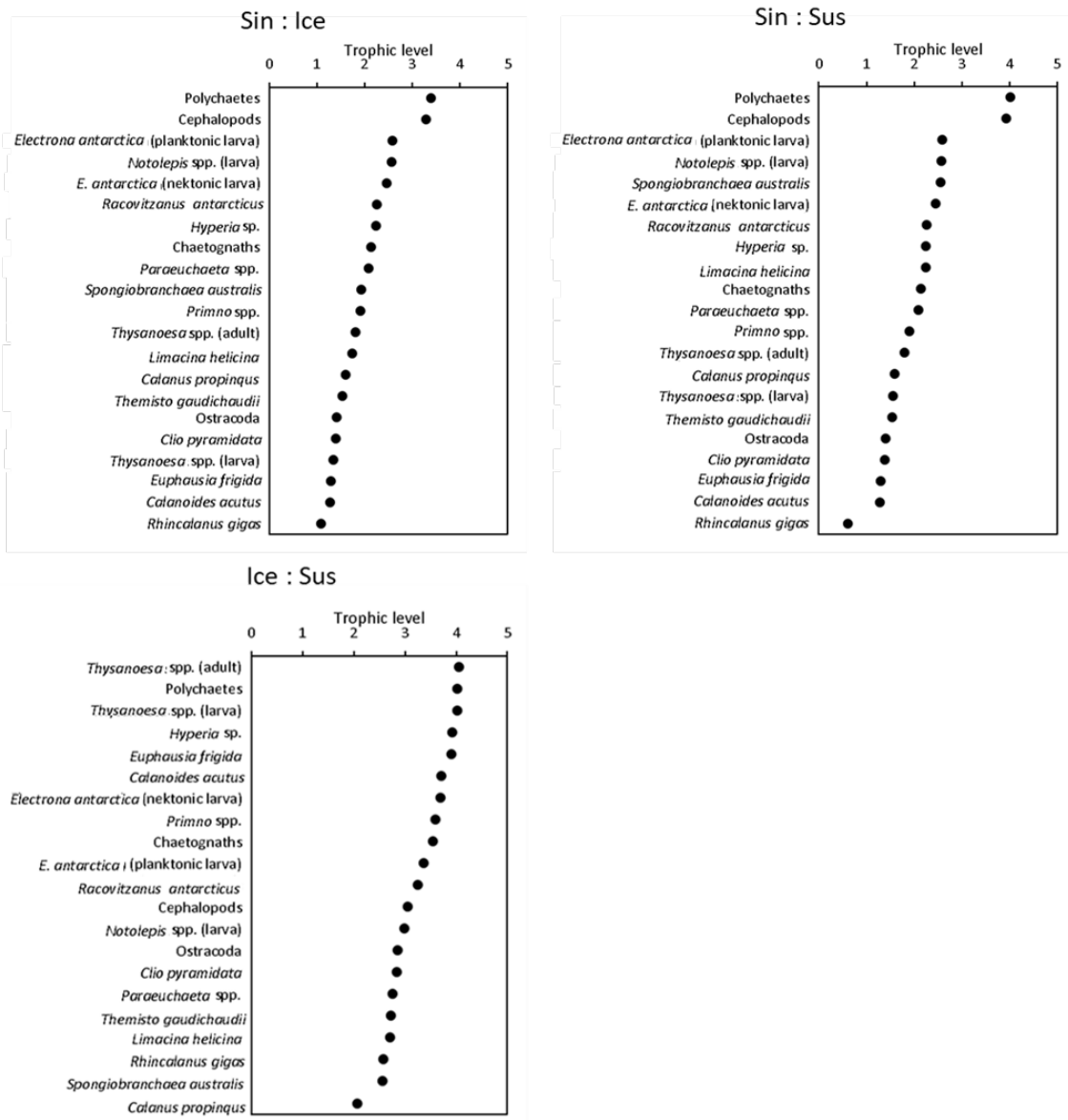


Fig. 4.9. Estimated trophic level of zooplankton and fish calculated from contribution ratio of Sinking and In-Ice particles (Sin : Ice), Sinking and Suspended particles (Sin : Sus) and In-Ice and Suspended particles (Ice : Sus) in (a) SACCF and (b) SB-ACC areas sampled in January 2017 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean.

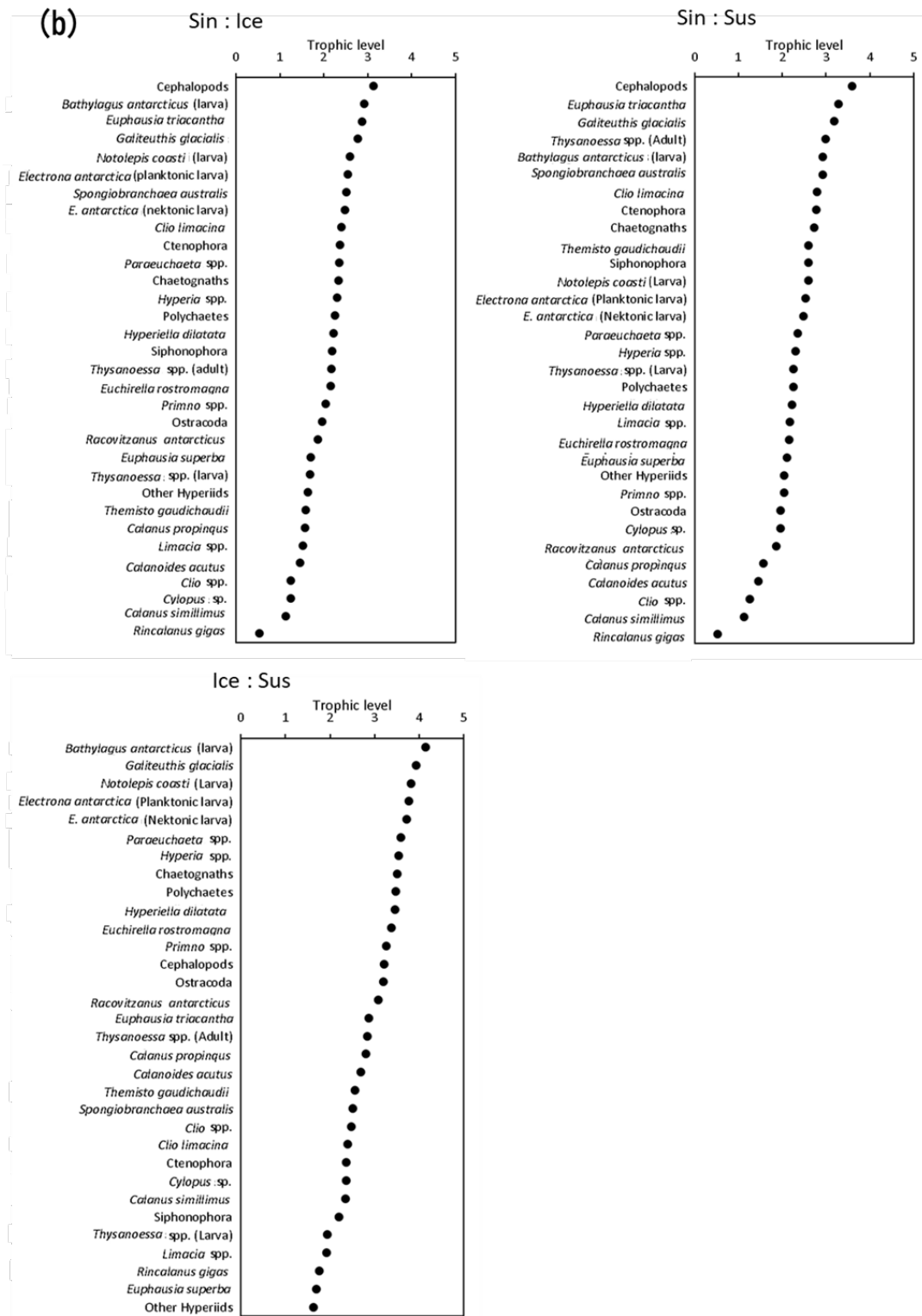


Fig. 4.9 (continued)

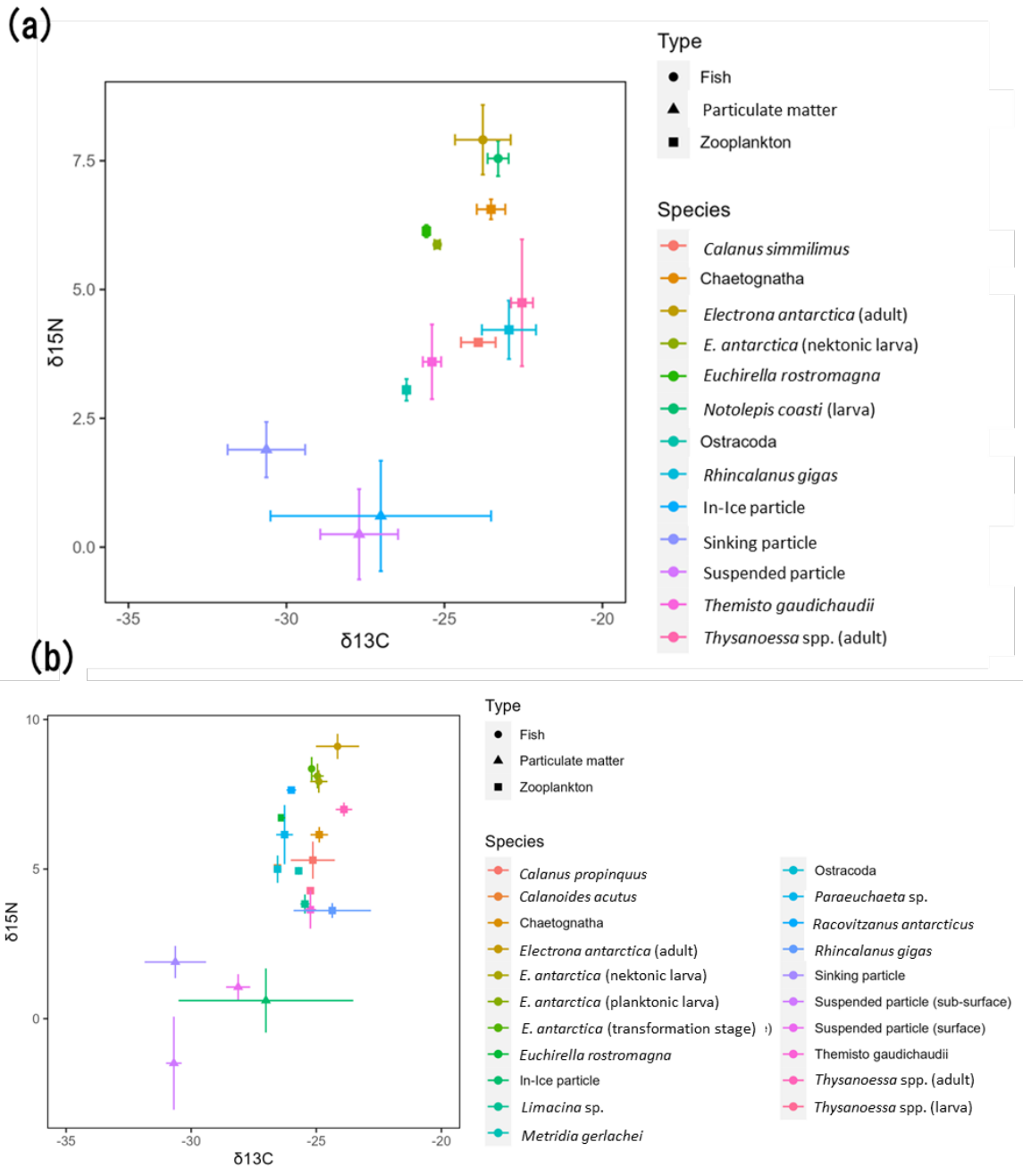


Fig. 4.10. Plots of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ ($\pm SD$) of three types of particulate matter, zooplankton and fish in (a) PF, (b) SACCF and (c) SB-ACC areas sampled in January 2019 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean.

(c)

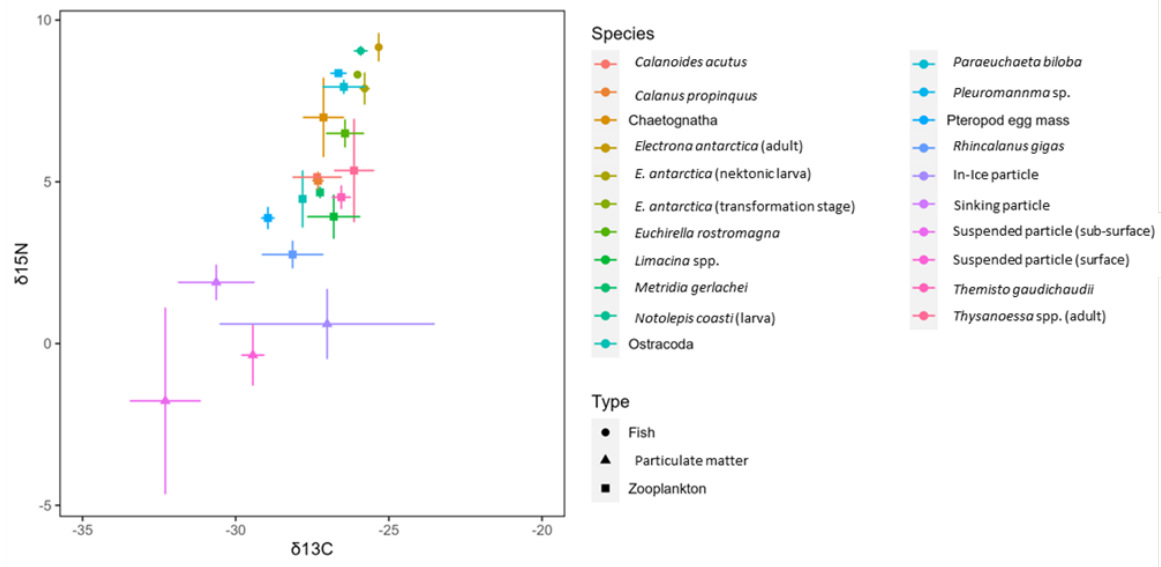


Fig. 4.10 (continued)

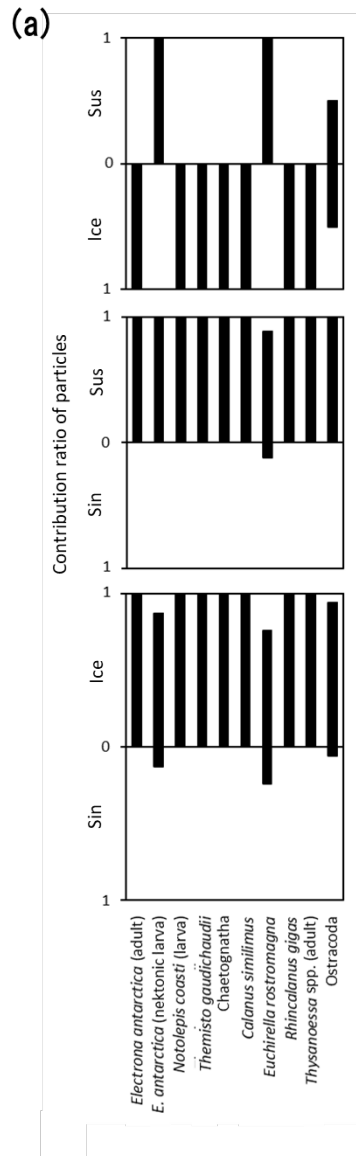


Fig. 4.11. Contribution ratio of particulate matter calculated with Sinking (Sin) and In-Ice particles (Ice), Sinking and Suspended particles (Sus) and In-Ice and Suspended particles among zooplankton and fish in (a) PF, (b) SACCF and (c) SB-ACC areas sampled in January 2019 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean. Suspended particle collected in SACCF and SB-ACC area were divided into surface (sur) and sub-surface (sub) particles.

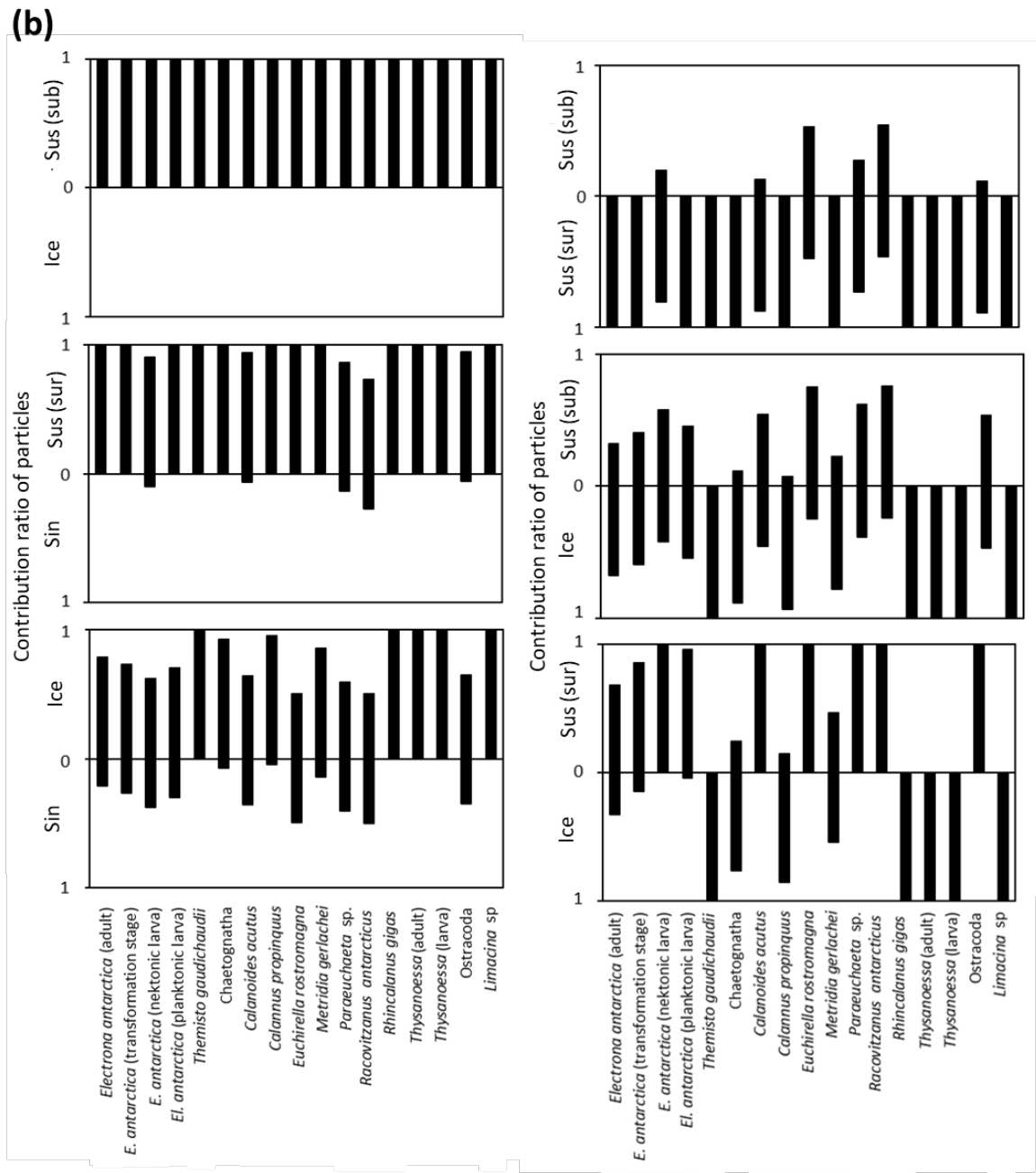


Fig. 4.11 (continued)

(c)

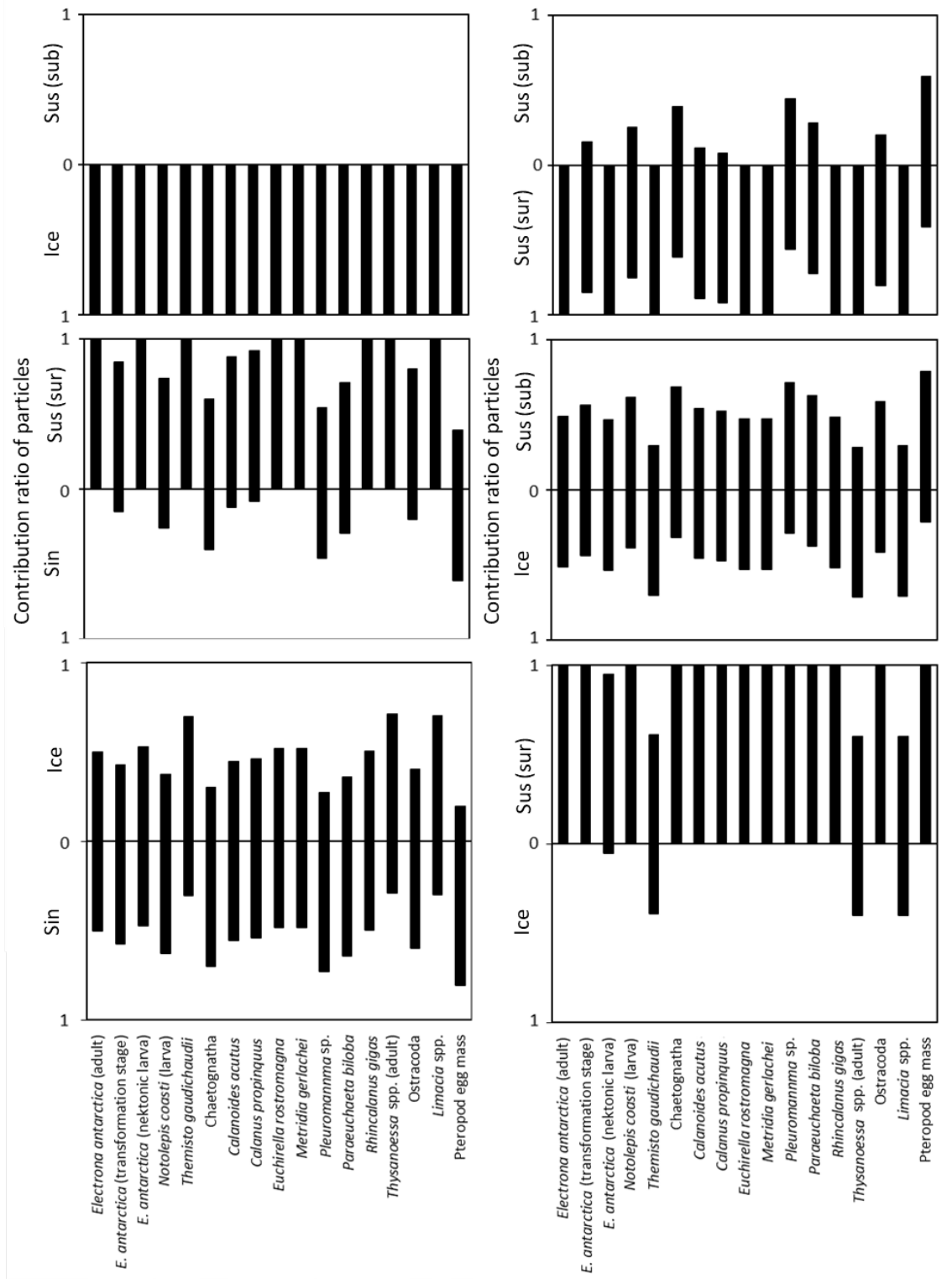


Fig. 4.11 (continued)

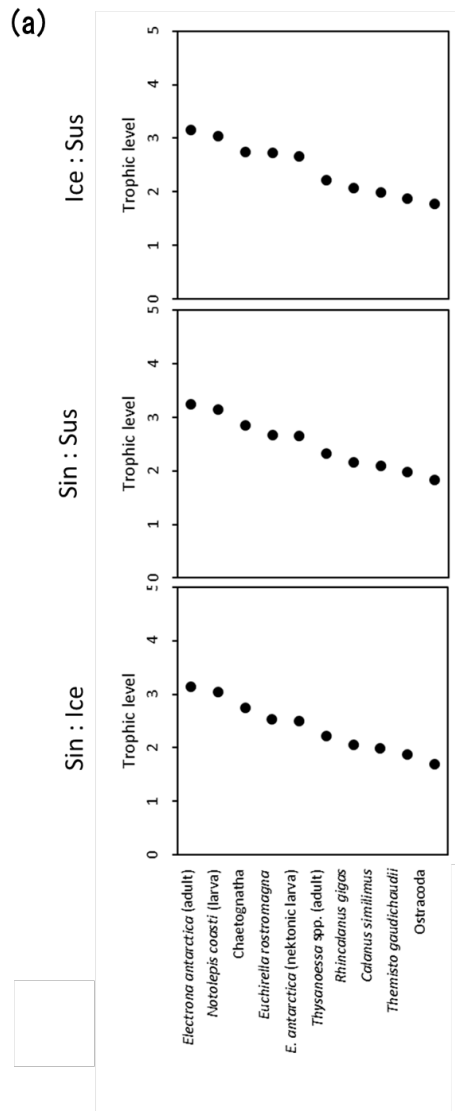


Fig. 4.12. Estimated trophic level of zooplankton and fish from calculated contribution ratio of Sinking and In-Ice particles (Sin: Ice), Sinking and Suspended particles (Sin : Sus) and In-Ice and Suspended POM (Ice : Sus) in (a) PF, (b) SACCF and (c) SB-ACC area sampled in January 2019 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean. Suspended particle collected in SACCF and SB-ACC area were divided into surface (sur) and sub-surface (sub) particles.

(b)

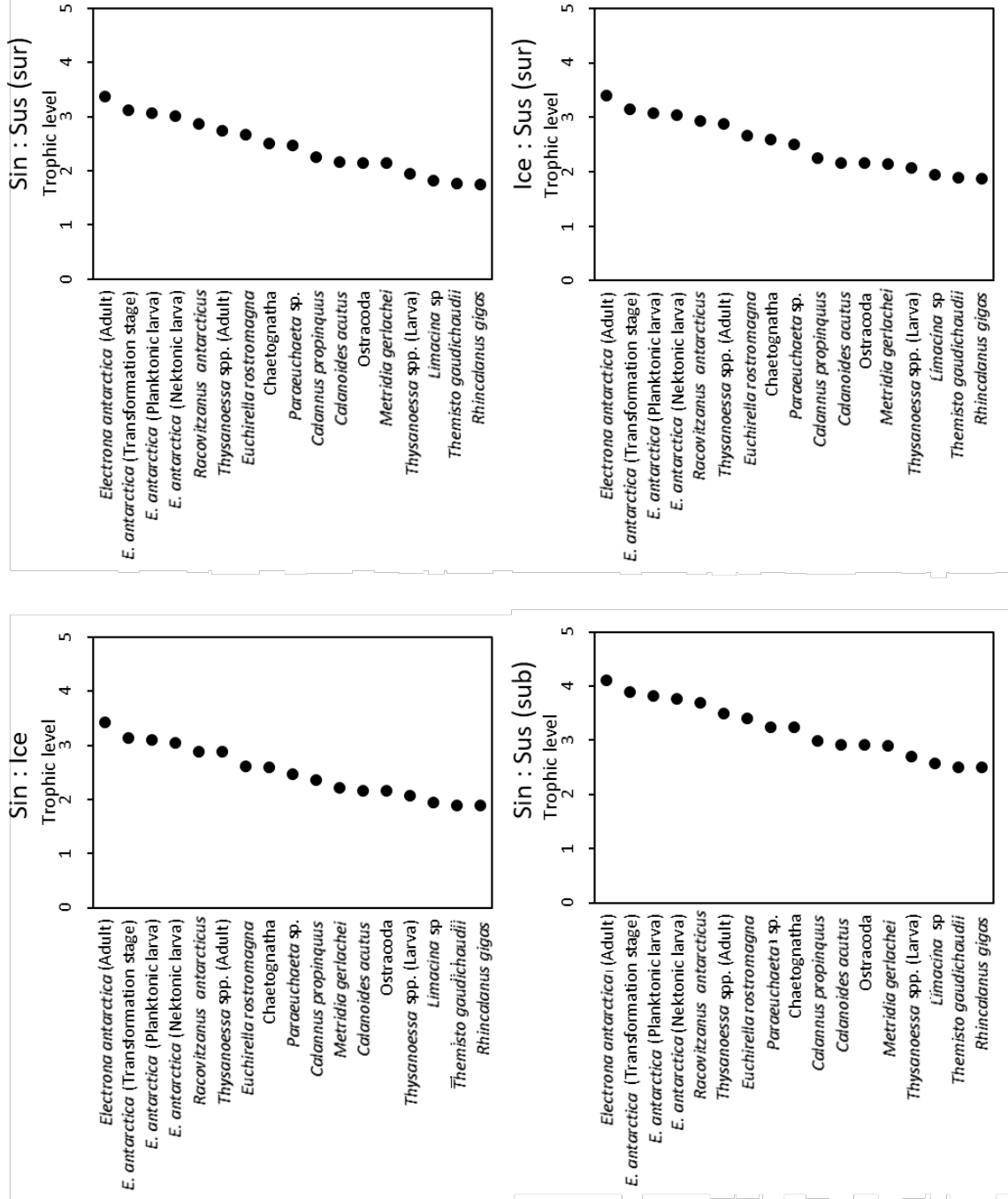


Fig. 4.12 (continued)

(b) continued

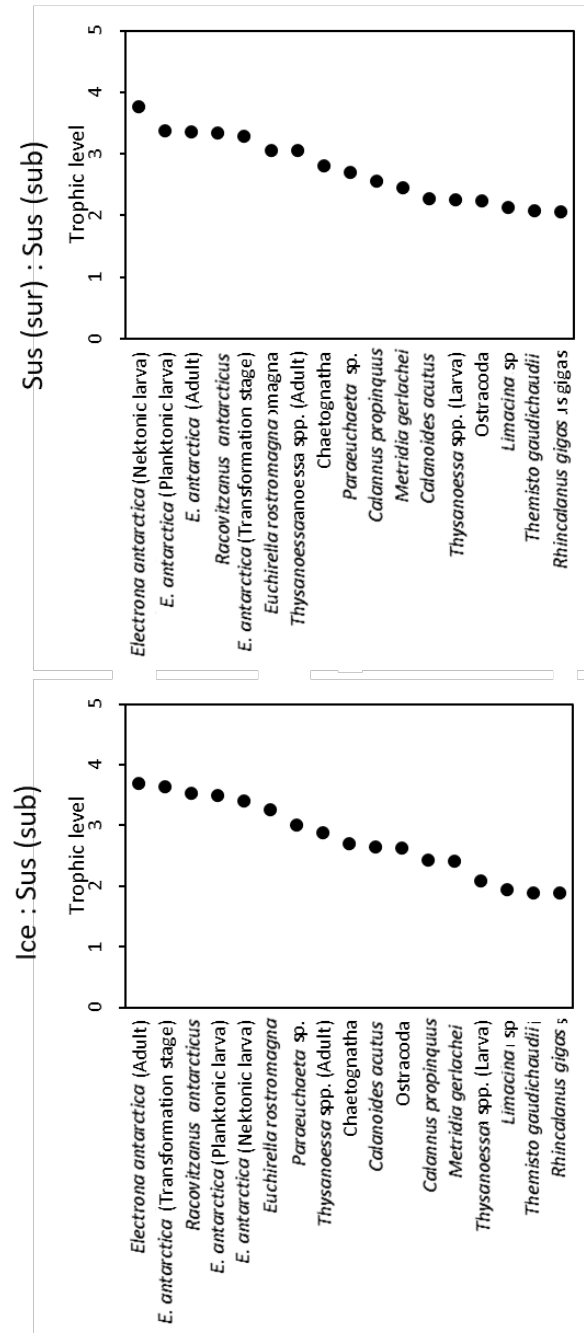


Fig. 4.12 (continued)

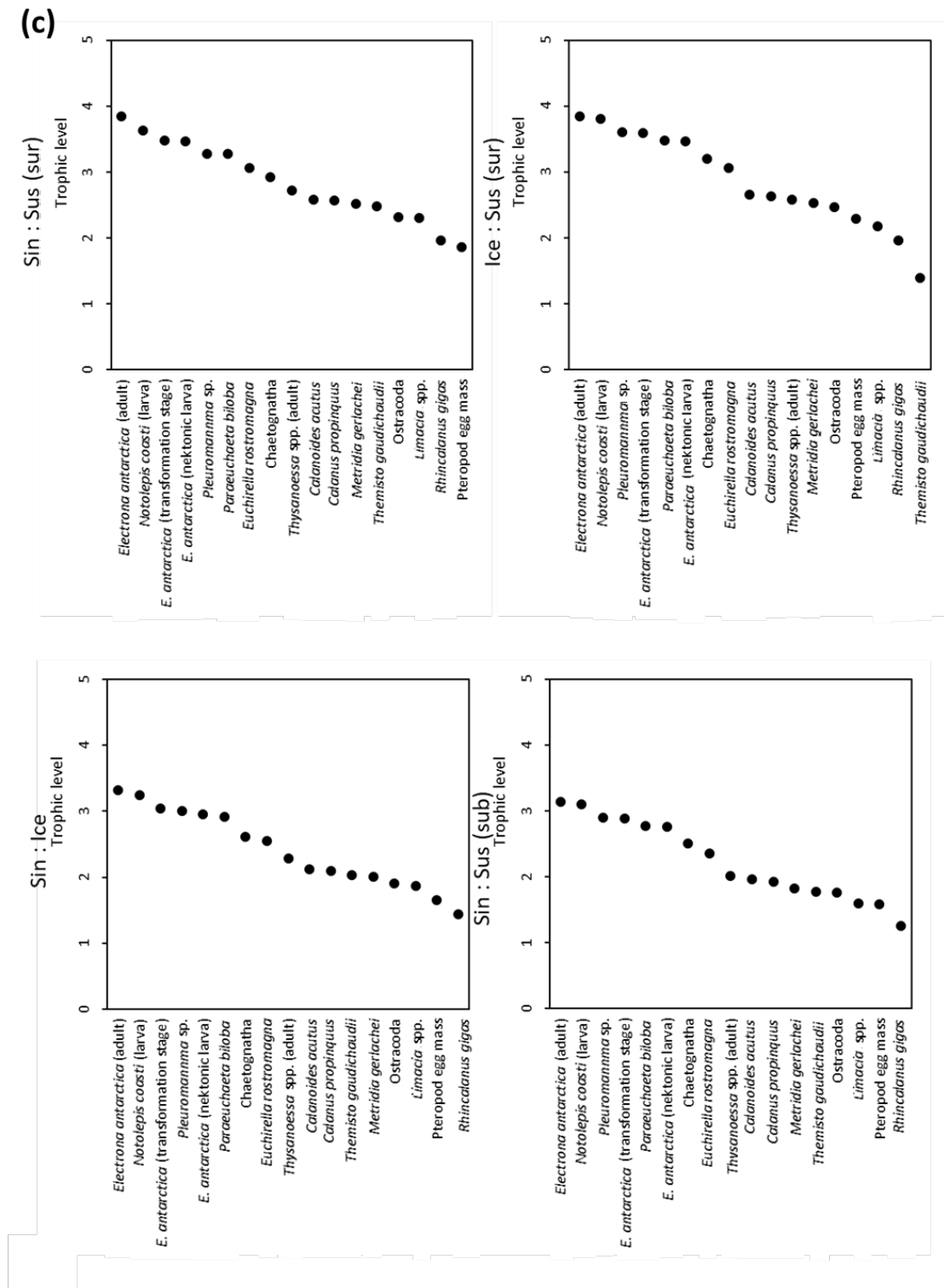


Fig. 4.12 (continued)

(c) continued

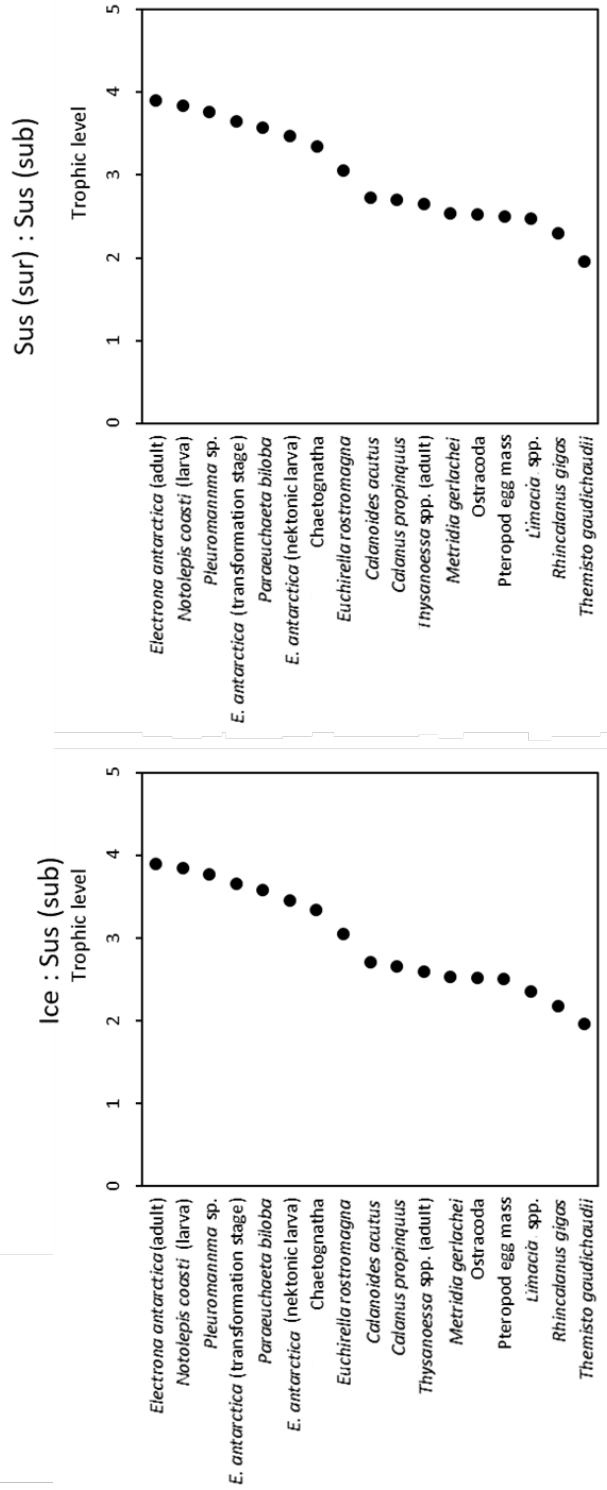


Fig. 4.12 (continued)

5. 耳石解析による *Electrona antarctica* 仔魚の成長速度の推定

はじめに

耳石解析は仔魚期から成魚期にかけて広く魚類の日齢査定に用いられる研究方法である (Brothers et al. 1976; Campana 1985; 2005)。耳石は脊椎動物の内耳に形成される炭酸カルシウムの結晶であり、一般的な硬骨魚類は扁平石、礫石、星状石の 3 種類の耳石を左右の内耳にそれぞれ 1 対ずつ持っている。多くの仔魚では耳石中に日輪と呼ばれる輪紋が形成される。この日輪は日照時間、生息水温、摂餌活動などの影響を受け、一日に一本形成されると考えられている (Brothers et al. 1976; Jones 1986)。しかし、餌に乏しい環境などでは、飢餓により代謝速度が低下することで日輪の形成が停滞することが知られている (Baily and Stehr 1988; Umezawa and Tsukamoto 1991; Zeng and Yu 1992; Morioka et al. 1993; Morioka and Machinandiarena 2001)。また、耳石中には日輪の他に、偽輪と呼ばれる輪紋も形成される。偽輪は成長速度が大きい時期や、一日に複数回の摂餌活動が行われるとき、水温の周期的な変動が一日に複数回生じるときなどに形成されると考えられている (Neilson and Geen 1982, 1984; Morales-Nin 1987)。日輪と偽輪の判別方法として、光学顕微鏡下で焦点距離を小刻みに変化させることで確認する手法や、走査型電子顕微鏡を使って耳石表面をより詳細に観察する手法などがある (Campana and Neilson 1985; Dougherty 2007)。日齢査定には扁平石

が多く用いられるが、使用する耳石の種類によって日輪が形成される時期に差異が生じることが知られている (Campana and Neilson 1985)。仔魚の実際の日齢と耳石日輪数の関係を確認するためには、蛍光マーカを用いた飼育実験等が必要となる。しかし、魚種によっては飼育実験が困難であるため、日齢と耳石日輪数との関係が実際に確かめられた魚種は限られている。南大洋は水温が極端に低く夏季には日照時間が長い環境ではあるが、複数種の仔稚魚に対して耳石解析による日齢査定が適用されており、南大洋に分布する仔魚の耳石にも日輪が形成されると考えられている (Townsend 1980; Kochkin 1986; Hourigan and Radtke 1989; Radtke et al. 1989; Radtke and Kelleman 1991; Ruzicka and Radtke 1995)。また、Greely et al. (1999) は *E. antarctica* の耳石 (扁平石) には仔魚期から成魚期にかけて日輪が形成されると考えている。そのため、本研究では耳石日輪による日齢査定が *E. antarctica* に対して有効であると考えた。

Greely et al. (1999) は *E. antarctica* の稚魚と成魚の扁平石から日輪数を計数し、稚魚期と成魚期 (体長 40~103 mm) の成長速度を推定した。同研究は成魚の耳石輪紋から本種の仔魚期の長さが 30~47 日間であると推定している。しかし、*E. antarctica* の仔魚期の耳石日輪を直接調べた研究はない。Greely et al. (1999) は耳石のバンド (耳石中に現れる輪紋の束で、通常は変態期など成長速度が低下する発育段階で顕著に形成される) の位置から仔魚期の長さを推定した

ため、仔魚の体長と日齢との具体的な関係はわかっていない。多くの魚類で成長速度は生活史を通して一定ではなく、成魚期よりも仔魚期で成長速度が大きい。変態には多くのエネルギーが必要となるため、仔魚期後半から変態期にかけて成長速度が低下すると考えられている (Moku et al. 2000)。また、西南極域と東南極域では水温などの物理環境や餌利用可能性が異なると考えられるため、本研究の調査海域である東南極域では Greely et al. (1999) の示した成長速度が当てはまらない可能性もある。そのため、*E. antarctica* 仔魚のより詳細な成長速度を明らかにするためには、仔魚の耳石日輪数を直接観察し、体長と日齢との関係式を得る必要がある。

Electrona antarctica は海氷縁や季節性海氷域で産卵、ふ化するのではないかと考えられている (Saunders et al. 2014; Moteki et al. 2017a)。とくに、Moteki et al. (2017a) は、東南極域で本種の産卵が 11~12 月に海氷縁域 (海氷域と非海氷域の変遷域) または海氷縁 (海氷域の縁) 近傍で行われると考えている。しかし、本種の仔魚は南大洋全域で比較的長い期間 (11 月から翌 6 月) にわたって採集されたという報告があり (McGinnis 1982; Efremenko 1986; Hoddell et al. 2000; Moteki et al. 2009; Saunders et al. 2014)、本種が具体的にどの時期に産卵やふ化を行うのかはよくわかっていない。

本章では、南大洋ウィルクスランド沖で採集した仔魚期と稚魚期の *E.*

antarctica の耳石解析を行った。扁平石と礫石でそれぞれ日輪数を計数し、推定された日齢と体長との関係式を導いた。この日齢と体長との関係式と測定された仔魚の乾燥重量から、乾燥重量と日齢との関係式を得た。推定された乾燥重量に基づく成長速度から摂餌速度を推定し、本種仔魚の食性について考察した。また、導出した日齢と体長との関係式から、2017 年の南大洋ウィルクスランド沖における *E. antarctica* のふ化時期を推定した。

材料と方法

試料採集

耳石解析に用いる仔魚の採集は 2019 年 9 日から 18 日にかけて行った。仔魚の採集は第 3 章で示した手順と同様に行った。仔魚は第 2 章に示した手順と同様に同定と体長の測定を行った後に、船上にて 90% 海水エタノール溶液で固定した。第 4 章と同様に、調査海域の調査海域の海氷密接度（海水面に対して海氷が占める割合）を Arctic Data archive System (Cavalieri et al. 1996)（運営: 国立極地研究所）から、Special Sensor Microwave/Imager (SSM/I)（アメリカ合衆国国防省気象衛星搭載のマイクロ波撮像装置）によって得られたデータセットを使い求めた。

仔魚の乾燥重量を測定するため、2017 年 1 月 7 日から 19 日にかけておよび

2019年9日から18日にかけて第4章で示した手順と同様に試料の採集を行った。第4章で示した手順と同様に試料を乾燥させ、電子天秤（MC5 Microbalance、ザルトリウス・ジャパン株式会社、精度 $\pm 1.0.5 \mu\text{g}$ ）で重量を測定した。また、2017年に採集したすべての仔魚の体長を測定し、調査海域における仔魚の体長組成を求めた。体長の測定は第2章で示したものと同様の手順で行った。

耳石解析

耳石解析用に採集した仔稚魚から75個体（体長6.1~26 mm）を選び出した。実体顕微鏡下（倍率10倍）で注射針と解剖用メスを使って仔稚魚を解剖し、左側の扁平石と礫石を取り出した。取り出した扁平石と礫石は、それぞれ別のプレパラート上でエポキシ樹脂内に封入した。封入した扁平石と礫石の日輪数の計測を耳石解析装置RATOC（ARP/W+RI、ラトックシステムエンジニアリング株式会社）を使って行った。さらに、RATOCを使い耳石径と日輪間隔の計測を行った。輪紋が不鮮明で計数が困難だった場合は、ラッピングフィルム（粒度 $0.5 \mu\text{m}$ ）を使って耳石の核が露出するまで研磨した後、再び日輪数の計測を行った。本研究では日輪と偽輪の判別手順はDougherty（2007）に従った。日輪と偽輪は光学顕微鏡下で耳石に対する焦点距離を小刻みに上下させることで見分けることができ、偽輪は焦点距離を変えると視野内で見えなくなる。

結果

仔魚の体長と日輪数との関係

扁平石中には日輪と偽輪の両方が確認された (Fig. 5.1a)。扁平石中の耳石日輪数と *E. antarctica* の体長 (BL) との関係を図 5.2a に示した ($n = 72$ 、体長 6.1 ~ 19.9 mm)。体長 20 mm 以上の個体から得られた扁平石は、耳石縁付近で日輪の計数が困難だったため、この分析には含めなかった。回帰分析により、推定された日齢 ($Ages$, day) と体長との関係は次式の通りに表された。

$$BL = 3.21 + 0.28 \times Ages \quad (R^2 = 0.90) \quad \dots\dots\text{式 5.1}$$

上式から、扁平石から推定した場合で仔魚期の成長速度は 0.28 mm d^{-1} だった。また、日齢を 0 としたときのふ化時の推定体長は 3.21 mm だった。

扁平石中の日輪幅と日輪数の関係を Fig. 5.3a に示した。仔魚期と変態期を通じて、日輪幅の平均値はほぼ一定だった ($1.6 \sim 3.3 \text{ }\mu\text{m}$)。また、顕微鏡下の目視観察でも変態期に特有のバンド状模様 (Gjøsaeter 1987; Gartner 1991) は明確に確認できなかった。

礫石中では日輪が確認されたが、明確な偽輪は確認されなかった (Fig. 5.1b)。

礫石中の耳石日輪数と *E. antarctica* の体長 (BL) との関係を Fig. 5.2b に示した ($n = 53$ 、体長 6.9~26 mm)。礫石では、体長 20 mm 以上の個体でも日輪の計数が可能だった。回帰分析により、推定された日齢 (Age_L , day) と体長との関係は次式の通りに表された。

$$BL = -9.63 + 7.74 \times \ln Age_L \quad (R^2 = 0.92) \quad \dots\dots\text{式 5.2}$$

ただし、上式で 6 日齢以下の仔魚の体長を求めようとするると負の値になってしまう。仔魚期の日齢と体長との関係をより詳細に調べるため、体長 18 mm 以下の仔魚のみで回帰分析を行い、新たに関係式を導出した ($n = 45$)。

$$BL = 5.17 + 0.38 \times Age_L \quad (R^2 = 0.88) \quad \dots\dots\text{式 5.3}$$

上式から、礫石から推定した場合で仔魚期の成長速度は 0.38 mm d^{-1} だった。日齢を 0 としたときのふ化時の推定体長は 5.17 mm であり、Efremenko (1983) が記録した本種の最小体長 (4.8 mm) よりも大きい値となった。

礫石中の日輪幅と日輪数の関係を Fig. 5.3b に示した。日輪幅の平均値は 50 日齢ごろまでほぼ一定だが、50~57 日齢ごろに増大し、58 日齢以降に減少した。

顕微鏡下の目視観察では、礫石中に複数のバンド状模様を確認することができた。

仔魚の体長と耳石径との関係

扁平石の耳石径と *E. antarctica* の体長との関係を Fig. 5.4a に示した。回帰分析により、耳石半径 (D_s , μm) と体長との関係は次式の通りに表された。

$$BL = 1.51 \times D_s^{0.49} \quad (R^2 = 0.95) \quad \dots\dots\text{式 5.4}$$

体長と耳石径のプロット図を見ると、体長 15mm ごろを境に耳石半径の増加率が低下した。とくに、仔魚期の耳石半径の増加率と比べると、成魚期の耳半石径の増加率は小さかった。

礫石の耳石径と *E. antarctica* の体長との関係を Fig. 5.4b に示した。回帰分析により、耳石半径 (D_L , μm) と体長との関係は次式の通りに表された。

$$BL = -15.23 + 8.26 \times \ln D_L \quad (R^2 = 0.90) \quad \dots\dots\text{式 5.5}$$

体長と耳石半径のプロット図を見ると、耳石半径の増加率は仔魚の成長とともに低下した。仔魚期の耳石半径の増加率と比べると、変態期以降の耳石半径の増

加率は小さかった。

仔魚の体長と乾燥重量との関係

2017年と2019年に採集された仔魚の体長と乾燥重量との関係を Fig. 5.5 に示した ($n = 42$)。回帰分析により、仔魚の体長と乾燥重量 (DW) との関係は次式の通りに表せた。

$$DW = 3.3 \times 10^{-3} \times e^{0.49 \times BL} \quad (R^2 = 0.91) \quad \dots\dots \text{式 5.6}$$

さらに、式 5.1 と式 5.3 から仔魚の体長を日齢に換算し、日齢と乾燥重量との関係式を得た (Fig. 5.6)。日齢を扁平石と礫石から推定した場合で、乾燥重量との関係はそれぞれ式 5.7 と式 5.8 のように表せた。

$$DW = 1.56 \times 10^{-2} \times e^{0.14 \times \text{Age}S} \quad (R^2 = 0.91) \quad \dots\dots \text{式 5.7}$$

$$DW = 4.03 \times 10^{-2} \times e^{0.19 \times \text{Age}L} \quad (R^2 = 0.91) \quad \dots\dots \text{式 5.8}$$

扁平石と礫石のどちらを使った場合でも、仔魚の乾燥重量と体長との関係式は 2017年と2019年の試料を合わせた状態で高い決定係数の値を示した ($R^2 =$

0.91)。

ふ化日の推定

Arctic Data archive System から得たデータをもとに、仔魚を採集した各観測点での海氷密接度の変化をまとめた (Fig. 5.7)。東経 110° に沿った 6 つの観測点 (KC5、KM4、C03、C05、C06、C07) では KC5 で最も早く海氷が融解し、10 月 24 日に海氷密接度が初めて 0 になった。KC5 では 11 月 1 日から 8 日にかけて海氷密接度が一時的に上昇したが、その間の海氷密接度は最大でも 10% 未満だった。KM4、C03、C05、C06 の観測点で海氷は 2016 年 11 月 10~20 日の間に融解した。C07 では 2016 年 12 月 8 日と最も遅くに海氷が融解した。南緯 63.5° に沿った 4 つの観測点 (C11、C06、C14、C15) では、すべての観測点で海氷が 2016 年 11 月 15~23 日の間に融解した。

2017 年に採集された仔魚の平均体長を観測点ごとにまとめた (Table 5.1、Fig. 5.8)。平均体長は C03 で最も大きく 11.4 (± 3.5 *SD*) mm で、KC5 で最も小さく 6.9 (± 2.0 *SD*) mm だった。式 5.1 と式 5.4 から、採集した仔魚のふ化を推定した (Table 5.1、Fig. 5.9)。扁平石から推定した場合、ふ化日の平均値は C03 で最も早く 2016 年 12 月 11 日で、C15 で最も遅く 2017 年 1 月 5 日だった。扁平石から推定した場合には、仔魚個体は 2016 年 11 月 21 日から翌 2017 年 1 月 11 日

の間にふ化していた。礫石から推定した場合、ふ化日の平均値は C03 で最も早く 2016 年 12 月 24 日で、C15 で最も遅く 2017 年 1 月 14 日だった。礫石から推定した場合は、仔魚個体は 2016 年 12 月 9 日から翌 2017 年 1 月 18 日の間にふ化していた。扁平石と礫石のどちらから日齢を査定した場合でも、東経 110° に沿った KC5、KM4、C03 では南へ行くほどにふ化日の平均値が遅くなった。各観測点における海氷の融解日をクロスマークとして Fig. 5.9 中に示したが、海氷の融解日とふ化の平均値の間に明確な関係性は確認できなかった。

考察

得られた *E. antarctica* 仔魚の体長と日齢との回帰式から、本種の仔魚期の長さを推定した。扁平石中の日輪数を使った推定では、本種が変態期に突入する体長 19 mm (Moteki et al. 2017b) になるまでに必要な日齢は 56 日だった (式 5.1)。西南極域 (スコシア海とロス海) で *E. antarctica* 成魚の扁平石を使って仔魚期の長さを推定した研究では、本種の仔魚期の長さは 30~47 日間だと推定されている (Greely et al. 1999)。この先行研究では、*E. antarctica* の稚魚と成魚の扁平石を走査型電子顕微鏡で観察し、耳石中の輪紋のパターンから仔魚期の長さを推定している。Greely et al. (1999) と本研究で扁平石から推定した仔魚期の長さを比べると、本研究の方が 9~26 日長い結果になった。Greely et al. (1999) は扁平石

中の日輪幅が仔魚期 (Larval zone) で 2~6 μm 、変態期 (Post larval zone) で 1.38~1.55 μm だったと報告している。本研究では仔魚期と変態期の扁平石中の日輪幅の平均値は 1.6~3.3 μm であり、日輪幅は本研究の方が先行研究よりも狭かった。本研究では扁平石中に偽輪を確認しており、Greely et al. (1999) も扁平石中の偽輪を確認している。そのため、本研究では偽輪を誤って計数したことで、仔魚期の長さを過大評価している (成長速度を遅く評価している) 可能性がある。ただし、本研究の調査海域と西南極域 (スコシア海とロス海) では物理環境や餌利用可能性が異なると考えられるため、*E. antarctica* の仔魚期の長さに地域差がある可能性もある。本種仔魚の成長速度に地域差があるかを検証するためには、より多くの海域で採集された仔魚で日齢査定を行う必要がある。

礫石中の日輪数を使った推定では、本種が変態期に突入する体長 19 mm (Moteki et al. 2017b) になるまでに必要な日齢は 41 日だった (式 5.3)。本研究で推定した仔魚期の長さは、扁平石と礫石を使った場合で 15 日間の差が生じた。礫石中の日輪数から推定した仔魚期の長さは、Greely et al. (1999) が成魚の耳石から推定した仔魚期の長さ (30~47 日間) と概ね一致した。扁平石と礫石を使った場合で、日齢の推定値が異なる場合があることは過去にも様々な魚種で報告されている (Campana and Neilson 1985; Morales-Nin et al. 1999)。この差異は、耳石の種類によって日輪の形成が始まる時期に違いがあるために生じると考えられ

ている (Campana and Neilson 1985)。実際の日齢と日輪数との関係を確認するためには蛍光マーカを用いた飼育実験等が必要となるが、ハダカイワシ科などの外洋域に生息する種では飼育実験が困難な場合が多い。そのため、本研究では扁平石と礫石から査定した日齢をそれぞれ使い仔魚の成長速度と摂餌速度を議論することとした。

本研究では変態期以降の個体で扁平石中の日輪数の計測が困難だったが、礫石では偽輪が確認されず日輪の計数が容易だった。仔稚魚では種により礫石中では偽輪がほとんど確認されないことなどから、いくつかの魚種では日齢査定を行ううえで扁平石よりも礫石の使用がより有用だと考えられている (Morioka and Machinandiarena 2001; Morioka and Matsumoto 2003, 2007; Joh et al. 2011)。そのため、実際の日齢と日輪数との関係は確かめられていないものの、本研究で用いた手法で *E. antarctica* 仔魚の日齢査定を行う場合は、扁平石よりも礫石を使用する方がより有用である可能性がある。

本研究で推定された *E. antarctica* の仔魚期の長さをまとめると、扁平石と礫石を使用した場合でそれぞれ 56 日間と 41 日間だった。他のハダカイワシ科の仔魚期の長さは熱帯や亜熱帯に生息する種で 30~60 日間ほど、亜寒帯に生息する種で 60~80 日間ほどと考えられている (Gjøsæter 1987; Gartner 1991; Nishimura et al. 1999; Moku 2000; Moku et al. 2001; Takagi et al. 2006; Conley and Gartner

2009; Landaeta et al. 2014)。本研究と Greely et al. (1999) の推定結果はともに、*E. antarctica* は冷水環境に分布する他のハダカイワシ科よりも仔魚期が短いことを示している。ただし、ハダカイワシ科では変態期に入る体長が 7.6 mm から 25 mm 以降と種により大きく異なるため (Loeb 1980; Badcock and Araujo 1988; Moser and Ahlstrom 1996; Moku et al. 2001; Aceves-Medina et al. 2004; Sassa et al. 2004; Takagi et al. 2006; Conley and Gartner 2009; Landaeta et al. 2014)、1 日あたりの成長速度を種間で比較する必要がある。

本研究では仔魚期の体長と日齢との関係式 (式 5.1、式 5.3) から、*E. antarctica* 仔魚の成長速度は扁平石から推定した場合で 0.28 mm d^{-1} 、礫石から推定した場合で 0.38 mm d^{-1} となった。これまでにハダカイワシ科 15 種の仔魚期の成長速度が推定されており、推定された仔魚の成長速度は $0.06 \sim 0.37 \text{ mm d}^{-1}$ である (Methot 1981; Moku et al. 2001; Takagi et al. 2006; Conley and Gartner 2009; Bystydzińska et al. 2010; Landaeta et al. 2015; Namiki et al. 2015; Sassa et al. 2015; Sassa and Takahashi 2018)。とくに、亜寒帯に生息する種で仔魚の成長速度は $0.14 \sim 0.35 \text{ mm d}^{-1}$ である (Moku et al. 2001; Takagi et al. 2006)。本研究による *E. antarctica* 仔魚の成長速度は、扁平石から推定した場合には他のハダカイワシ科仔魚と同程度 (0.28 mm d^{-1}) で、礫石から推定した場合は他のハダカイワシ科仔魚よりもやや大きい値だった (0.38 mm d^{-1})。そのため、1 日の成長速

度を体長に基づいて比べると、*E. antarctica* 仔魚の成長速度は他のハダカイワシ科仔魚と同程度かやや大きいといえる。しかし、ハダカイワシ科仔魚の体形は種により大きく異なり、体高が大きく体長が短い種から、体高が小さく体が細長い種まで存在する (Moser 1981; Moser et al. 1984; Moser and Ahlstrom 1996; North and Kellermann 1999)。そのため、Sassa et al. (2015) は仔魚の成長速度を重量に基づいて比較することを提案している。

本研究では、*E. antarctica* 仔魚の乾燥重量と日齢との関係式を導出した (式 5.7、5.8)。Yamashita and Bailey (1989) は西部北太平洋に分布するスケトウダラ (*Theragra chalcogramma*) 仔魚を対象に、仔魚の乾燥重量と瞬間成長係数 (重量の増加率、 GW 、 d^{-1}) との関係式を次式の通りに表した。

$$W_t = W_0 \times e^{GW \times t} \quad \dots\dots \text{(式 5.9)}$$

上式で W_t と W_0 はそれぞれ仔魚のふ化後 t 日後の重量とふ化時の重量を示している。本研究で導出した仔魚の乾燥重量と日齢との関係式 (式 5.7、5.8) と式 5.9 を比較すると、*E. antarctica* 仔魚の瞬間成長係数は日齢を扁平石で査定した場合には $0.136 d^{-1}$ 、日齢を礫石で査定した場合には $0.185 d^{-1}$ となる。Sassa and Takahashi (2018) は温帯域でハダカイワシ科を含む中層性魚類 5 種の瞬間成長係数を $0.118 \sim 0.156 d^{-1}$ と算出した。本研究と Sassa and Takahashi (2018) の算出結果と比較すると、*E. antarctica* 仔魚の瞬間成長係数は扁平石から推定した

場合には温帯域の中層性魚類仔魚と同程度、礫石から推定した場合には温帯域の中層性魚類仔魚よりも 1.2~1.6 倍大きい値となる。以上のことから、体長と重量のどちらで比較しても *E. antarctica* 仔魚の成長速度は他のハダカイワシ科と同程度か大きいといえる。一般的に、仔魚の成長速度は生息水温の低下に伴い小さくなる (Houde 1989)。仔魚の摂餌速度 (I) は成長速度 (G)、代謝速度 (M)、排泄速度 (E) の関数として $I = G + M + E$ で表すことができる (Brett and Groves 1979; Houde 1989)。代謝速度はしばしば呼吸速度から算出されるが、仔魚の呼吸速度は一般的に生息水温の低下に伴い小さくなる (Houde 1989)。また、魚類の排泄速度も生息水温の低下に伴い小さくなる (Wood 2001)。ただし、低水温下では海水の動粘性係数が増大するため、仔魚が遊泳に要するエネルギーは増大する (Hurbing 2002)。そのため、冷水環境下に分布する *E. antarctica* 仔魚が温帯域に分布する他の中層性魚類 (ハダカイワシ科を含む) 仔魚と同程度か大きい成長速度を維持するためには、摂餌速度を大きくするか、または重量あたりの栄養価が高い餌を食べる必要がある。

Houde and Zastrow (1993) は水温 5~30°C で 14 種の海産仔魚を対象に、仔魚の重量あたりの日摂餌量 (I_w , $\text{mg mg}^{-1} \text{d}^{-1}$) を次式の通りに表した。

$$I_w = 0.0814 + 3.1465 \times GW \dots\dots \text{(式 5.10)}$$

仔魚が 1 日あたりに自身の重量に対して食べる餌の重量の割合 (% W)

は、 $\%W = 100 \times I_W$ で表すことができる (Sassa and Takahashi 2018)。 *Electrona antarctica* 仔魚の瞬間成長係数を式 5.10 に代入すると、扁平石と礫石から推定した場合で $\%W$ はそれぞれ 50.9%と 66.3%となる。 Sassa and Takahashi (2018) は温帯域でハダカイワシ科を含む中層性魚類 5 種の仔魚の $\%W$ が 32.4~57.2%になると算出している。また、沿岸域から外洋域に生息する仔魚 25 種では $\%W$ が 40~65%になる (Houde and Zastrow 1993; Pein and Penney 2000)。これらの値を比べると、海産仔魚の中で *E. antarctica* 仔魚の $\%W$ は比較的大きいといえる。

仔魚の摂餌速度 (I , mg d^{-1}) は成長速度 (G , mg d^{-1}) から

$$I = 0.1203 + 2.8691 \times G \quad \dots\dots \text{(式 5.11)}$$

と表すこともできる (Houde 1989)。式 5.7 から *E. antarctica* の成長速度は扁平石から推定した場合、浮遊性仔魚期で $6.2 \times 10^{-3} \sim 1.8 \times 10^{-1} \text{ mg d}^{-1}$ 、遊泳性仔魚期で $2.1 \times 10^{-1} \sim 9.1 \text{ mg d}^{-1}$ である。式 5.8 から *E. antarctica* の成長速度は礫石から推定した場合、浮遊性仔魚期で $1.0 \times 10^{-2} \sim 2.1 \times 10^{-1} \text{ mg d}^{-1}$ 、礫遊泳性仔魚期で $2.6 \times 10^{-1} \sim 13.9 \text{ mg d}^{-1}$ である。ただし、仔魚は卵黄嚢が消失するまでに摂餌を開始するため (Gerking 1994)、上記の成長速度は卵黄嚢が消失する体長 4.8 mm (Efremenko 1983) 以降の体長で算出した。これらの値を式 5.11 に代入すると、扁平石から推定した場合 *E. antarctica* 仔魚の摂餌速度は浮遊性仔魚期で 0.13~0.64 mg d^{-1} 、遊泳性仔魚期で 0.71~26.1 mg d^{-1} となる。同様に礫石から推定

した場合、仔魚の摂餌速度は浮遊性仔魚期で $0.15\sim 0.73\text{ mg d}^{-1}$ 、遊泳性仔魚期で $0.86\sim 40.1\text{ mg d}^{-1}$ となる。これらの摂餌速度から、*E. antarctica* は扁平石から推定した場合で浮遊性仔魚期には自身の重量の $53.2\sim 333\%$ 、遊泳性仔魚期には自身の重量の $43.3\sim 51.9\%$ の重量の餌を 1 日に食べることになる。同様に礫石から推定した場合で浮遊性仔魚期には自身の重量の $71.8\sim 210\%$ 、遊泳性仔魚期には自身の重量の $60.2\sim 69.8\%$ の重量の餌を 1 日に食べることになる。浮遊性仔魚は最大で自身の重量の 333% または 210% の重量の餌を食べる結果となったが、摂餌開始直後の仔魚では体重の増加率が大きいため（式 5.7、式 5.8）、自身の重量に対して必要とする餌の量が多くなると考えられる。遊泳性仔魚期では自身の重量の $43.3\sim 69.8\%$ の重量の餌を食べる結果となり、この値は式 5.10 から算出した $\%W$ ($50.9\sim 66.3\%$) と概ね一致した。Gorelova and Efremenko (1989) は *E. antarctica* の浮遊性仔魚期と遊泳性仔魚期の消化管内からカイアシ類幼体（カラヌス目）、オキアミ類幼生、介形類などが出現したことから、本種が仔魚期を通じて動物プランクトン食だと考えた。南大洋に広く分布するカラヌス目のカイアシ類である *C. acutus* と *C. propinquus* のコペポダイト幼体（第Ⅲ期）の乾燥重量の平均値は、それぞれ 0.20 mg と 0.24 mg である（ウェッデル海で 1 月に採集）（Schnack-Schiel et al. 1991）。カイアシ類幼体の乾燥重量を 0.22 mg と仮定すると、*E. antarctica* は浮遊性仔魚期で $6.3\times 10^{-1}\sim 3.3$ 個体、遊泳性仔魚期で $3.2\sim$

182 個体のカイアシ類幼体を 1 日に摂餌することになる。Gorelova and Efremenko (1989) は高い空消化管率（体長 10 mm 未満の仔魚で 64%、体長 10 mm 以上の仔魚で 91%）を報告している。浮遊性仔魚期では 1 日に必要とする摂餌量をカイアシ類幼体の個体数に換算すると 3 個体以下と少ないことが、Gorelova and Efremenko (1989) で仔魚の空消化管率が高かった原因と考えることができる。寒帯域に分布するハダカイワシ科 *Diaphus theta* 仔魚は成長速度が 0.141 mm d^{-1} (Moku et al. 2001) と *E. antarctica* 仔魚 ($0.28\sim 0.38 \text{ mm d}^{-1}$) よりも小さいが、上屈前期（体長 4~10 mm）で仔魚 1 個体の消化管から平均 3 個の内容物が出現し、日中の摂餌率は 60.4%だったとの報告 (Sassa and Kawaguchi 2005) がある。*Diaphus theta* は主にカイアシのノープリウス幼生（コペポダイト幼体の前の成長段階）を摂餌している (Sassa and Kawaguchi 2005) ため、餌 1 個あたりの重量が軽く 1 日に必要とする餌の個数が多いために、*E. antarctica* 仔魚よりも高い摂餌率を示したと考えることができる。一方で、遊泳性仔魚期では Gorelova and Efremenko (1989) が記録した内容物の出現個数（33 個体の仔魚の消化管から多毛類の毛束が 3 つのみ出現）では、本研究で算出した *E. antarctica* の摂餌量（カイアシ類幼体に換算して 3.2~182.3 個体）を満たすことができないと考えられる。遊泳性仔魚期で摂餌率が低い原因として、Gorelova and Efremenko (1989) の仔魚の採集方法に問題がある、*E. antarctica* 仔魚の消化速

度が大きい、顕微鏡観察では検出しにくい餌（消化されやすいゼラチン質の餌や糞粒など）を食べているといったことが考えられる。Gorelova and Efremenko (1989) およびその関連論文である Efremenko (1986) は採集方法の詳細（ネットの曳航速度や採集時間帯など）を記載していないものの、試料の採集には仔魚や中型動物プランクトンを採集するために開発された Bogorov-Rass ネット (Rass and Kazanova 1996) を使用している。そのため、少なくとも採集用機材の選択に問題はなかったといえる。また、一般的に魚類の消化速度は生息水温の低下に伴い小さくなる (Miegel et al. 2010)。そのため、遊泳性仔魚期では本種仔魚が顕微鏡観察では検出しにくい餌（消化されやすいゼラチン質の餌や糞粒など）を食べている可能性が高い。寒帯域に分布するハダカイワシ科 *D. garmani* 仔魚は尾虫類のハウスや動物プランクトンの糞粒を摂餌すると考えられている (Sassa and Kawaguchi 2004)。このような消化されやすく光学顕微鏡観下では検出しにくい餌を Gorelova and Efremenko (1989) では過小評価している可能性がある。ただし、本研究で摂餌速度の推定等に用いた関係式 (式 5.9~5.11) は南大洋のような極端に水温の低い環境での運用を想定していないため、そこから得られた算出結果と実際の摂餌速度との間には差異が生じている可能性はある。

本研究では仔魚の体長と日齢との関係式から、2017 年に採集された仔魚のふ化を推定した。扁平石から推定した場合には 2016 年 11 月下旬から翌 2017 年 1 月

上旬にかけて、礫石から推定した場合には 2016 年 12 月上旬から翌 2017 年 1 月中旬にかけて仔魚がふ化していた。Sassa et al. (2023) はハダカイワシ科魚類は産卵から 24 時間以内にはふ化すると考えている。そのため、本種の産卵もふ化と同時期に起こると考えられる。東南極域では、本種の産卵は 11~12 月に海氷縁域（海氷域と非海氷域の変遷域）または海氷縁（海氷域の縁）近傍で行われると考えられている (Moteki et al. 2017a)。また、スコシア海における研究でも、海氷域が本種の主な産卵海域である可能性が示唆されている (Saunders et al. 2014)。そのため、本種のふ化日は海氷の融解日に影響を受ける可能性がある。しかし、本研究でふ化日を推定した結果からは、海氷の融解日とふ化との間に明確な関係性は確認できなかった。本研究では 2017 年に変態期以降の *E. antarctica* が採集されていない。変態期以降の稚魚では遊泳能力が高くなるため、本研究で使用した表層プランクトンネット (Omori 1965) ではネット逃避が起き、変態期以降の個体を採集できていない可能性がある。ネット逃避が起きていた場合、より早くふ化した個体のふ化日を算出できていないと考えられる。また、*E. antarctica* 仔魚の多くは夏季 (1~4 月) に採集されるものの、本種仔魚は南大洋全域で比較的長い期間 (11 月から翌 6 月) にわたって採集されたという報告がある (McGinnis 1982; Efremenko 1986; Hoddell et al. 2000; Moteki et al. 2009; Saunders et al. 2014)。本研究の調査海域でも 11 月から翌 6 月ごろにわたって仔

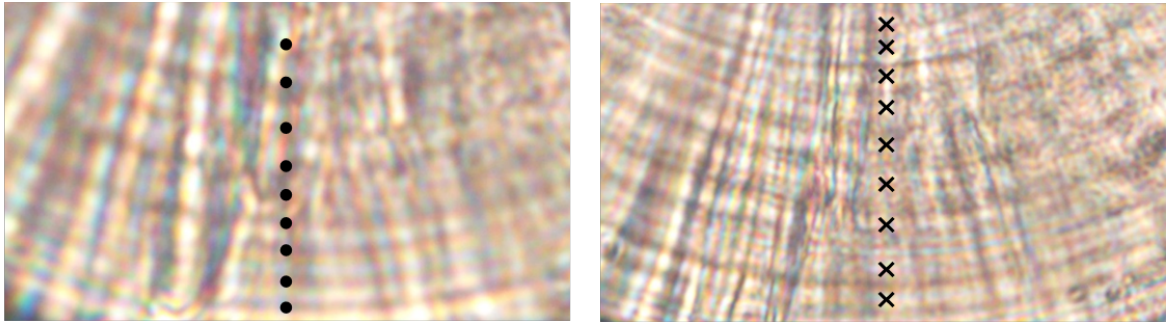
魚が出現するならば、本研究では仔魚の採集を 1 月に行ったため、推定したふ化時期を早く評価している可能性がある。この懸念を解決するためには、調査海域でより長期間にわたり仔魚の採集をしたうえでふ化日の推定を行う必要がある。また、ネット逃避を防ぐことを目的として、中層トロール (Oozeki et al. 2011) などによる採集を併せて行うことが求められる。

以上の結果をまとめると、本研究では *E. antarctica* 仔魚が他のハダカイワシ科仔魚と比べて大きな摂餌速度を示す可能性が示された。また、本種仔魚は比較的長期間にわたってふ化していると推定された。上述したように、本種仔魚は南大洋全体で 11 月から翌 6 月にかけて採集されている。南大洋では海氷の季節消長に伴い基礎生産量が大きく変動するため (Zwally et al. 1983; Smith et al. 2000)、仔魚の餌利用可能性も時期により大きく変化すると考えられる。実際に、ハダカイワシ科成魚では、餌利用可能性や物理環境の変化による食性の時間的・季節的変動が顕著である (Shreeve et al. 2009; Saunders et al. 2014, 2015b, 2015c; Lourenço et al. 2017; Saunders et al. 2018)。そのため、長期間にわたって大きな摂餌速度を維持するために、本種仔魚は特定の餌のみを利用しているのではなく、ふ化後の環境に合わせて日和見的に食性を変化させている可能性が考えられる。

Table 5.1. Sampling location, date (UTC), number (N), mean body length (BL) and mean estimated hatching date (UTC) from daily rings in sagittal otolith (HDS) and lapillus (HDL) of larval *Electrona antarctica* sampled in January 2017 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean

Station	Lat. (°S)	Long. (°E)	Date (UTC)	N	BL ($\pm SD$)	HDS	HDL
KC5	60-00	110-00	7/1/17	20	6.9 (± 2)	25/12/16	2/1/17
KM4	61-00	110-00	8/1/17	17	8.6 (± 2.6)	20/12/16	30/12/16
C03	62-00	110-00	9/1/17	18	11.4 (± 3.5)	11/12/16	24/12/16
C05	63-00	110-00	16/1/17	11	8.1 (± 2.2)	30/12/16	8/1/17
C06	63-30	110-00	17/1/17	131	7.7 (± 2.3)	1/1/17	10/1/17
C11	63-00	108-00	15/11/17	7	7.2 (± 0.7)	1/1/17	10/1/17
C14	63-00	111-00	18/1/17	33	7.9 (± 2.5)	1/1/17	11/1/17
C15	63-00	112-00	19/1/17	23	7.0 (± 0.9)	5/1/17	14/1/17
C07	64-00	110-00	10/1/17	3	9.1 (± 2.6)	20/12/16	31/12/16

(a)



(b)



Fig. 5.1. Daily increments in (a) sagitta and (b) lapillus of larval *Electrona antartctica*; black circles and cross marks in the photos express daily increments and sub-daily increments, respectively.

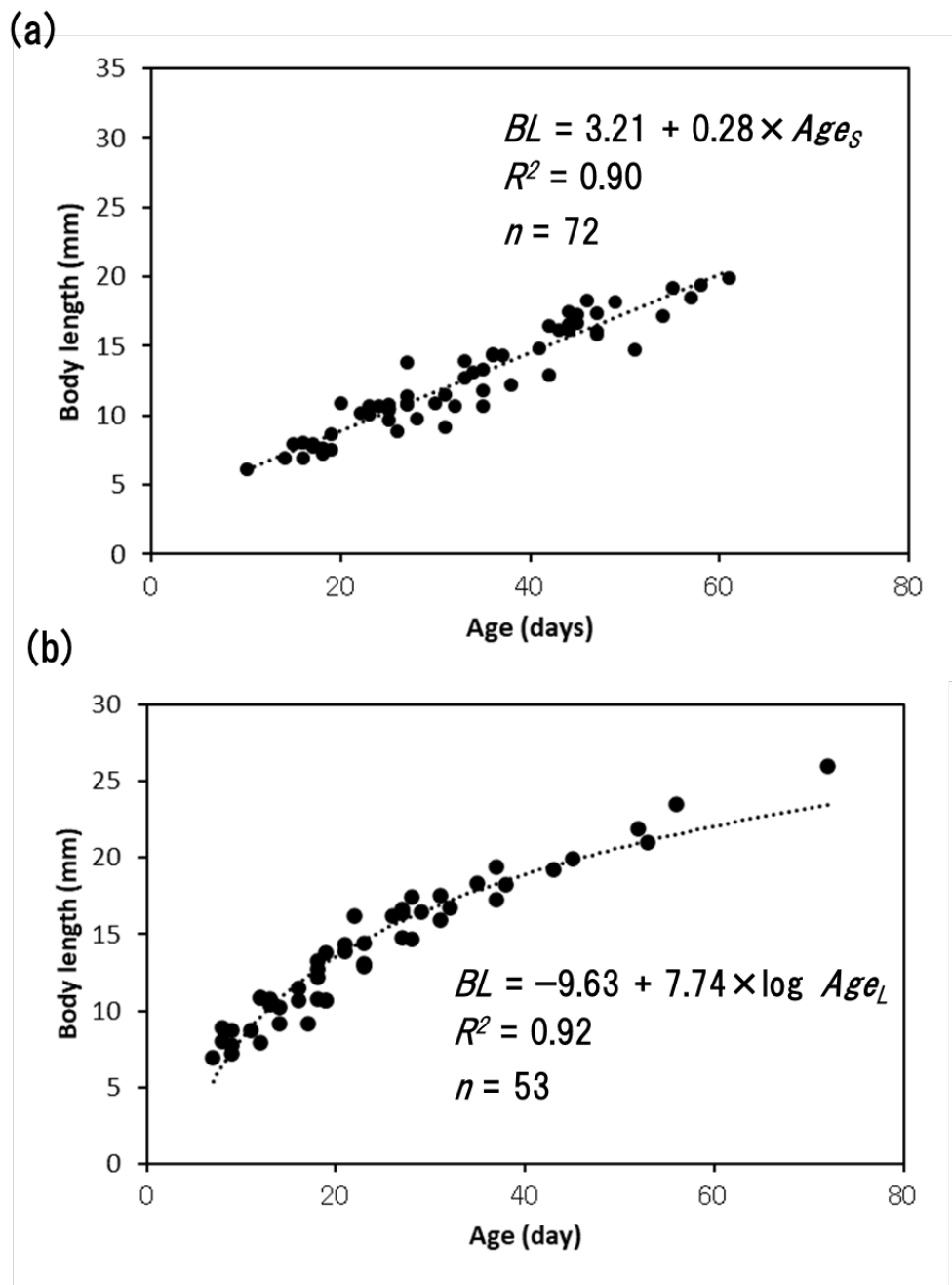


Fig. 5.2. Relationships between body length (BL) and (a) estimated age from sagitta (Age_s) and (b) from lapillus (Age_L) in *Electrona antarctica*. Relationship between BL and Age_L in only the larval stage is shown in (c).

(c)

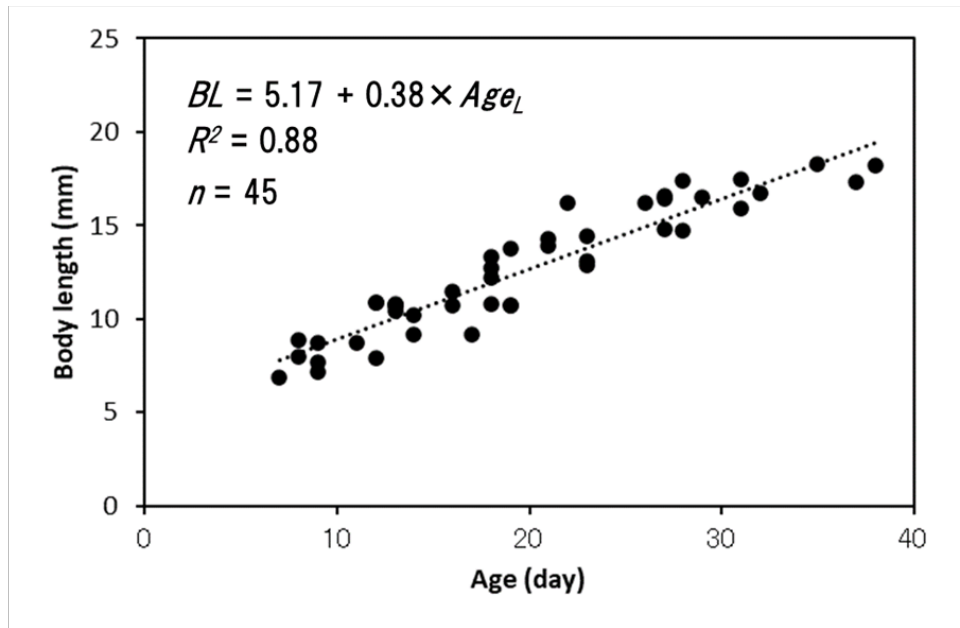


Fig. 5.2 (continued)

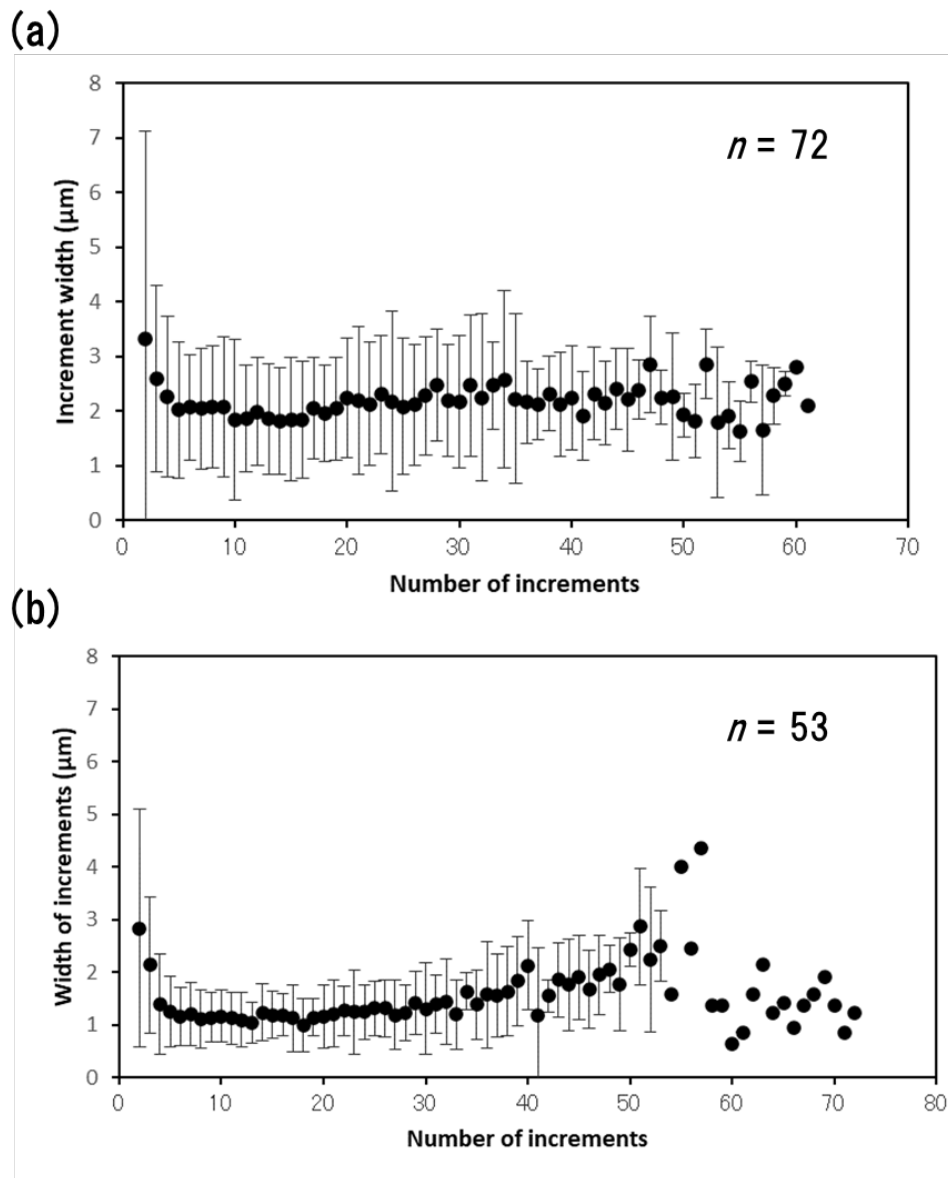


Fig. 5.3. Dily increments width in (a) sagitta and (b) lapillus (Age_L) in *Electrona antarctica*.

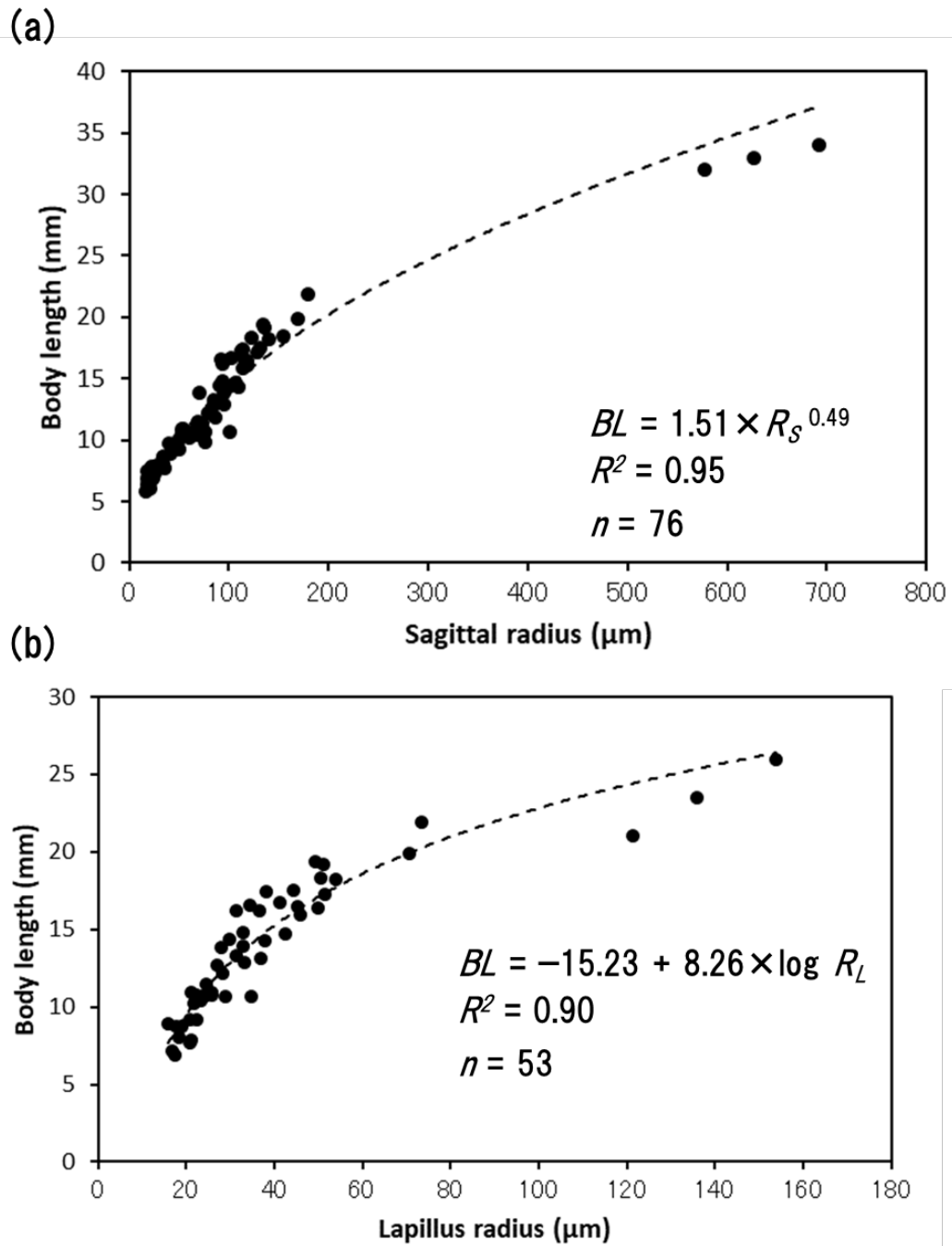


Fig. 5.4. Relationships between body length (BL) and (a) sagittal radius (R_s) and (b) lapillus radius (R_L) in *Electrona antarctica*.

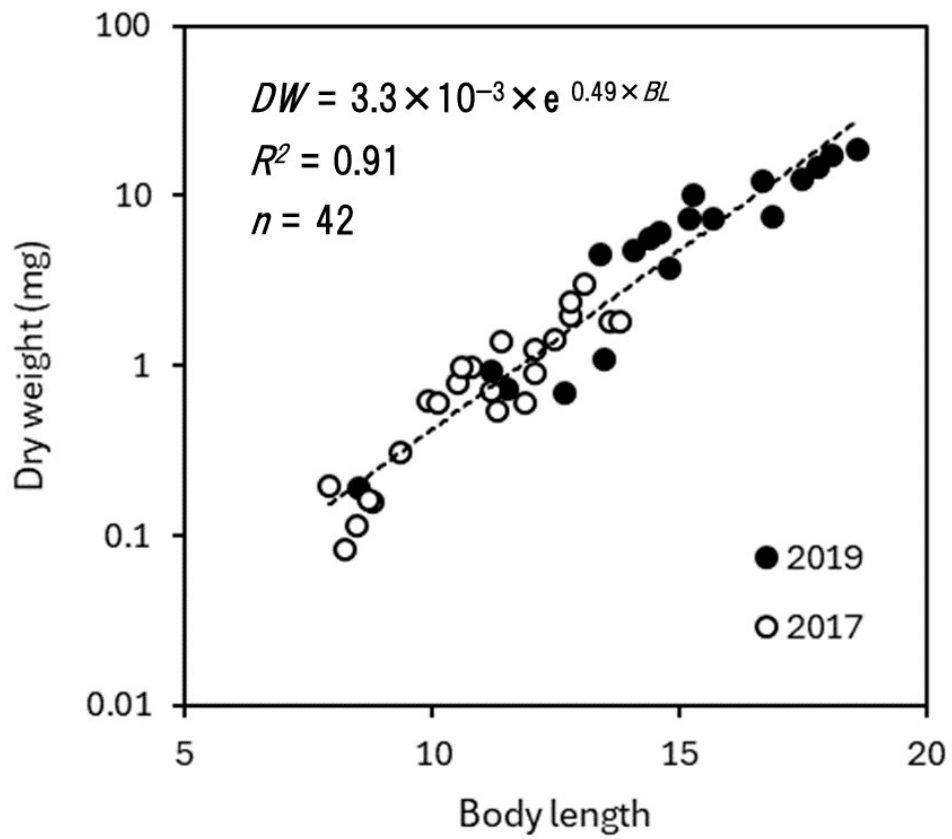


Fig. 5,5. A relationship between dry weight (DW) and body length (BL) of larval *Electrona antarctica* sampled in January 2017 and 2019 off Wilkes land in the Indian sector of the Southern Ocean.

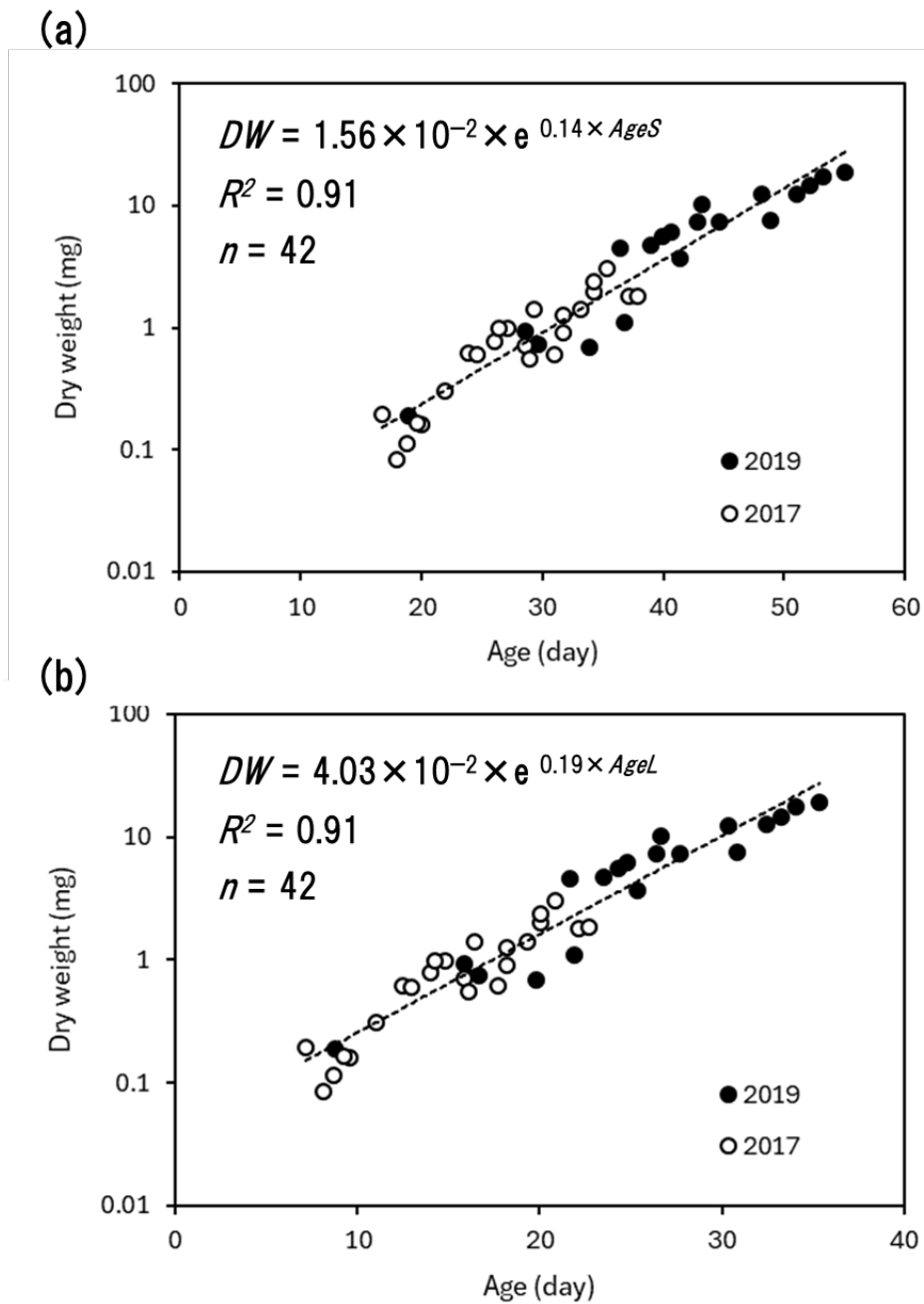


Fig. 5.6. Relationships between dry weight (DW) and (a) estimated age from sagitta (Age_S) and (b) estimated age from lapillus (Age_L) in *Electrona antarctica*.

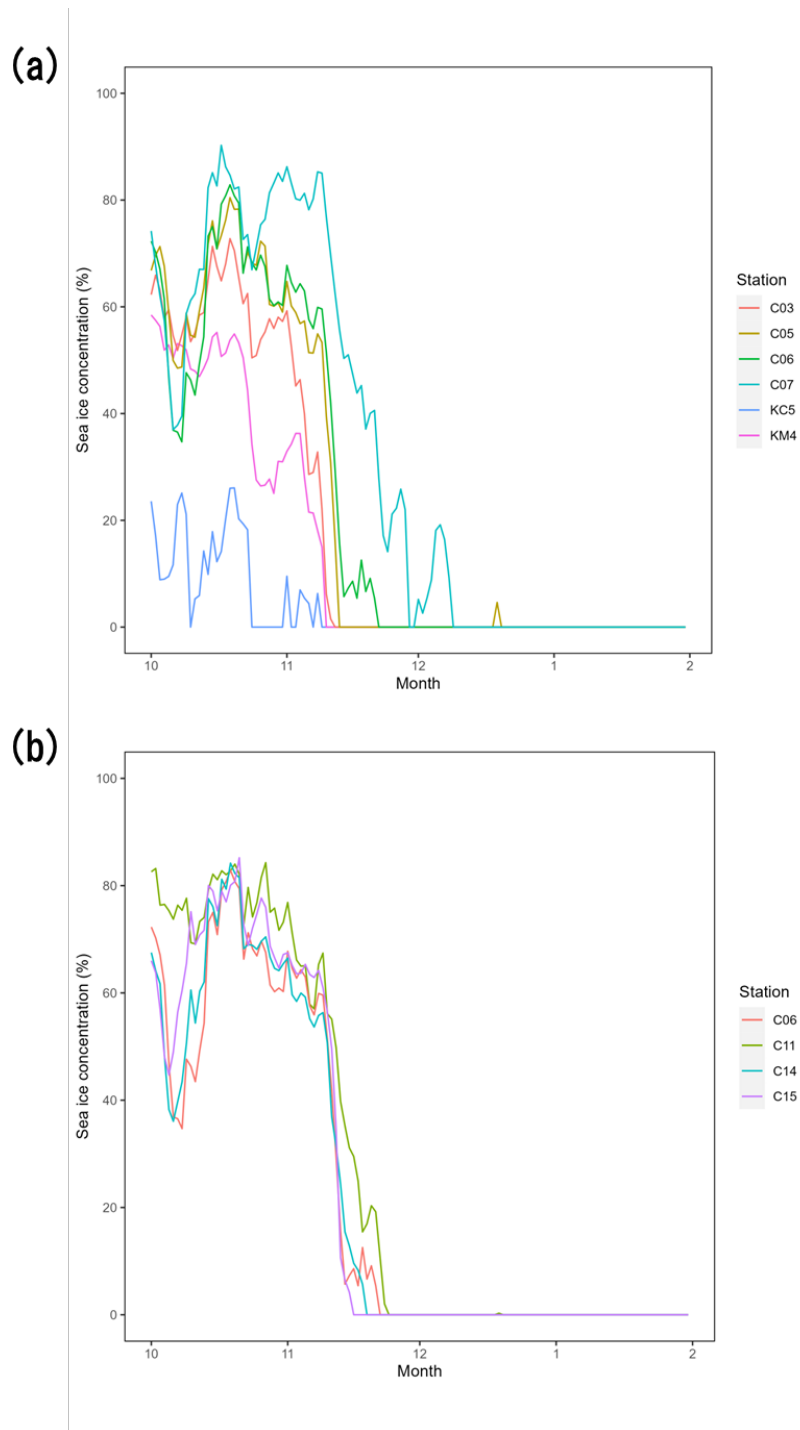


Fig. 5.7. Time series of sea ice concentration along the 110°E meridian transect (a) and the 63.5° S longitudinal transect (b) in the study area off Wilkes land in the Indian sector of the Southern Ocean.

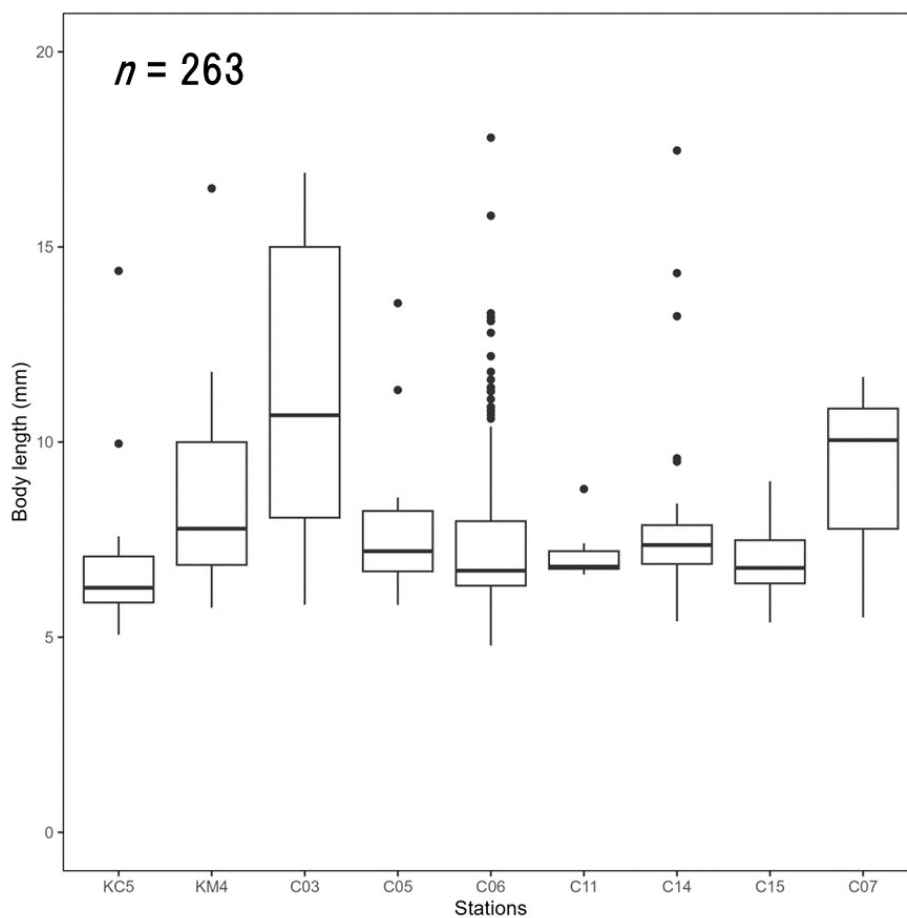


Fig. 5.8. Box-whisker plot showing average body length of larval *Electrona antarctica* sampled in January 2017 off Wilkes Land in the Indian sector of the Southern Ocean.

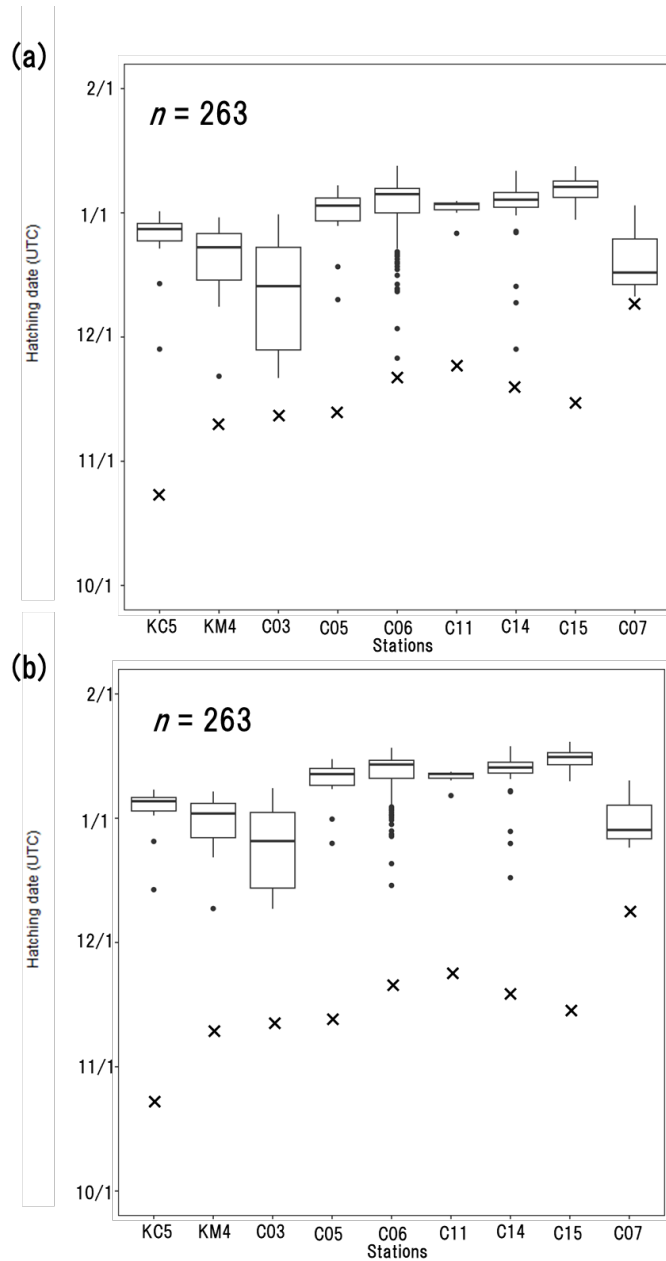


Fig. 5.9. Box-whisker plot showing estimated hatching date from (a) estimated age from sagitta and (b) estimated age from lapillus of larval *Electrona antarctica* sampled in January 2017 off Wilkes Land in the Indian sector the Southern Ocean; cross marks in the figure express dates when sea ice melted at corresponding sampling stations.

6. 総合考察

本研究では第2章において消化管内容物を光学顕微鏡と走査型電子顕微鏡で観察することで、珪藻類や珪藻片を含んだ動物プランクトンの糞粒と思われる粒子が *E. antarctica* 仔魚の餌として重要である可能性を示した。さらに第3章で消化管内容物の遺伝子を網羅的に解析することで、様々な植物プランクトン（珪藻類と渦鞭毛藻類など）を検出した。一方で、顕微鏡による分析と遺伝子解析の双方の結果において、動物プランクトンは植物プランクトンよりも少ない頻度でしか消化管内から出現しなかった。Gorelova and Efremenko (1989) はスコシア海で *E. antarctica* 仔魚の消化管内容物を光学顕微鏡下で観察し、本種仔魚がカイアシ類幼体などを餌とする動物プランクトン食であると結論づけた。しかし、同研究は高い空消化管率を報告している。第5章では本種仔魚が動物プランクトン（カイアシ類幼体）のみを食べていると仮定すると、とくに遊泳性仔魚期において顕微鏡観察で報告されている消化管内容物の量では、推定された摂餌速度を満たすことができないことを示した。そのため、Gorelova and Efremenko (1989) では本研究で確認された微小な植物プランクトンや、消化されやすい動物プランクトンの糞粒などのデトリタス粒子を過小評価している可能性が高い。

第4章の安定同位体比分析の結果からは、本種仔魚の餌候補として主に中型カイアシ類が考えられた。しかし、仔魚の口径から本種が中型カイアシ類の成体を

直接摂餌しているとは考えにくい。Gorelova and Efremenko (1989) は仔魚の消化管内からカイアシ類幼体を発見していることから、本種仔魚が東南極域においても中型カイアシ類の幼体を摂餌している可能性が考えられた。また、本研究の顕微鏡観察により植食性動物プランクトンの糞粒と思われる粒子や珪藻片が発見されたことから、中型カイアシ類の糞粒も餌候補として考えられた。安定同位体比分析の結果からは中型カイアシ類の他にオキアミ類、有殻翼足類、端脚類、介形類も餌候補として考えられた。しかし、第 3 章の消化管内容物の遺伝子解析の結果からはオキアミ類と有殻翼足類は検出されたものの、端脚類と介形類は検出されなかった。ただし、第 2 章で消化管内容物を光学顕微鏡下で分析した際には介形類が発見された。そのため、*E. antarctica* 仔魚は中型カイアシ類の幼体やその糞粒を主な餌としつつ、オキアミ類、有殻翼足類、介形類といった動物プランクトンおよびその糞粒も餌として利用していると考えられる。有殻翼足類は mucus web と呼ばれる粘着性のある網を使い、海水中を浮遊している植物プランクトンをろ過し摂餌する (Hopkins 1987, Gilmer and Harbison 1991)。有殻翼足類が廃棄した mucus web は、海域によって春季から夏季にかけて南大洋の沈降粒子の大部分を担っていると考えられている (Accornero et al. 2003; Hunt et al. 2008; Manno et al. 2010)。そのため、第 2 章で仔魚の消化管内から発見された網目構造のある植物デトリタスは、廃棄された有殻翼足類の mucus web である可

能性が高い。

第 5 章では耳石解析による日齢査定の結果から、2017 年の調査海域における *E. antarctica* のふ化日を推定した。推定されたふ化日や過去の *E. antarctica* 仔魚の採集記録 (McGinnis 1982; Efremenko 1986; Hoddell et al. 2000; Moteki et al. 2009; Saunders et al. 2014) から、本種仔魚のふ化は比較的長い期間にわたって行われる可能性が示された。南大洋では基礎生産量は海氷面積の季節変化に伴い季節的な変動を示す (Moore et al. 1999; Smith et al. 2000; Smith et al. 2006)。この季節変動に伴い仔魚の餌利用可能性も時期により大きく変化すると考えられるため、本種仔魚は特定の餌だけを摂餌するのではなく、周囲の餌利用可能性に合わせて日和見的な摂餌生態を示すのではないかと考えられた。

以上の結果をまとめると、*E. antarctica* 仔魚はカイアシ類幼体などの動物プランクトンに加えて、植食性動物プランクトン (とくに中型カイアシ類、オキアミ類、有殻翼足類、介形類) の糞粒や廃棄された mucus web を摂餌していると考えられる。ただし、糞粒や mucus web などのデトリタス粒子の栄養価は付着する細菌の組成や量により大きく異なり、多くの場合は動物プランクトンなどの無脊椎動物と比べて栄養価は低いと考えられている (Bowen et al. 1995)。少なくとも東南極域においては *E. antarctica* 仔魚は日周鉛直移動にエネルギーを要さないため、栄養価の高い動物プランクトンを摂餌する優先度が成魚よりも低い可能性がある。

また、低水温下では海水の動粘性係数が増大し自律的な遊泳による代謝コストが高まるため (Hunt Von Herbing 2002)、南大洋高緯度域においてデトリタス食は仔魚に代謝コスト的利点をもたらしている可能性がある。本種は日周鉛直移動を行う変態期以降においては動物プランクトン食であるため (Hopkins 1985; Hopkins et al. 1993; Hopkins and Torres 1989; Sabourenkov 1990; Pakhomov et al. 1996; Geiger et al. 2000; Pusch et al. 2004a, b; Shreeve et al. 2009; Sounders et al. 2015)、変態完了 (体長 19~21 mm) までに完全な動物プランクトン食に移行すると考えられる。ただし、本研究の調査海域は東南極域 (ウィルクスランド沖) に限られており、調査期間も 2017 年と 2019 年の 1 月のみである。そのため、時空間的に本種仔魚の食性にどの程度の差異があるのかはわからない。この時空間的な食性の差異を検証するためには、より多くの海域で本種仔魚の食性に関するデータを時系列的に得る必要がある。

謝辞

博士論文の執筆に際して終始丁寧に指導をしていただいた東京海洋大学教授 神田穰太博士に深くお礼申し上げます。本研究に取り組む貴重な機会を与えてくださった東京海洋大学教授 茂木正人博士にも謹んでお礼申し上げます。研究を進めるにあたり、国立極地研究所助教 真壁竜介博士、同研究所特任研究員 佐野雅美博士、同研究所技術補佐員 櫻井久恵氏、東京海洋大学魚類学研究室博士研究員 立花愛子博士には様々な場面で惜しみないご協力と助言をいただきましたこととお礼申し上げます。東京海洋大学准教授 川合美千代博士と橋濱史典博士には研究に関して多くの助言をいただきましたことを感謝申し上げます。同大学練習船海鷹丸の士官および乗組員の方々と船舶海洋オペレーションセンターの職員の方々には、試料の採集に際して多大な援助を賜りましたことを感謝申し上げます。また、海氷密接度の算出に使用したデータセットは、ArCS 北極域研究推進プロジェクトのもと国立極地研究所が推進する北極域データアーカイブにより収集・提供されたものです。

第2章の消化管内容物分析に際して、Institute for Marine and Antarctic Studies (IMAS、University of Tasmania) 教授 Swadling M. Kerrie 博士、Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation (CSIRO) 研究員 Ruth Eriksen 博士、北海道大学助教 松野孝平博士には動物プランクトンおよび

植物プランクトンの同定方法、データ解析手法について多くの有益なご教示をいただきました。謹んで感謝申し上げます。

第 3 章の遺伝子解析に際しては、創価大学教授 黒沢則夫博士に実験の基本的な操作手順からデータ解析に至るまで丁寧に指導していただきました。また、同大学の学生の皆様にも多くのご助言をいただきました。深く感謝申し上げます。

第 4 章の安定同位体比分析に際して、分析機器を利用させていただいた東京海洋大学化学海洋学研究室と東京大学大気海洋研究所の皆様にお礼申し上げます。また、東京海洋大学魚類学研究室 山本あゆ氏には共同研究者として実験に協力していただきました。

第 5 章の耳石解析に際しては、人間環境大学教授 森岡伸介博士と Australian Government Department of Climate Change サイエンスコンビーナー Dirk C. Welsford 博士に耳石輪紋の計数方法や解析方法について親切なご指導をしていただきました。また、Australian Antarctic Division (AAD) 主任研究員 川口創博士には、研究に関する貴重なご助言をいただきました。謹んでお礼申し上げます。

研究を進めるにあたり、東京海洋大学教授 河野博博士、同大学魚類学研究室・化学海洋学研究室・練習船海鷹丸の学生の皆様、IMAS および CSIRO の学生と職員の皆様、AAD の研究員と職員の方々、国際農林水産業研究センターの研究員の方々には多くの励ましの言葉をいただきました。心より感謝申し上げます。

引用文献

- Abrámoff, M.D., Magalhaes, P.J., Ram, S.J. (2004) Image Processing with ImageJ. *Biophotonics. Int.* 11 (7), p. 36–42.
- Accornero, A., Manno, C., Esposito, F., Gambi, M.C. (2003) The vertical flux of particulate matter in the polynya of Terra Nova Bay. Part II: Biological components. *Antarct. Sci.* 15 (2), p. 175–188.
- Aceves-Medina, G., Jiménez-Rosenberg, S.P.A., Hinojosa-Medina, A., Funes-Rodríguez, R., Saldierna-Martínez, R.J., Smith, P.E. (2004) Fish larvae assemblages in the Gulf of California. *Jar. Fish. Biol.* 65 (3), p. 832–847.
- Ahlstrom, E.H. (1959) Vertical distribution of pelagic fish eggs and larvae off California and Baja California. *Fish. Bull. U.S.* 60, p. 107–146.
- Allredge, A.L., Silver, M.W. (1988) Characteristics, dynamics and significance of marine snow. *Prog. Oceanogr.* 20 (1), p. 41–82.
- Amaral-Zettler, L.A., McCliment, E.A., Ducklow, H.W., Huse, S.M. (2009) A method for studying protistan diversity using massively parallel sequencing of V9 hypervariable regions of small-subunit ribosomal RNA genes. *PLOS ONE.* 4 (7), e6372.
- Anger, K. “The biology of decapod crustacean larvae”. *Crustacean.* Vonk, R. ed.,

The Netherlands, A A Balkema Publishers, 2001, 420p.

Aoki, S., Rintoul, S.R., Hasumoto, H., Kinoshita, H. (2006) Frontal positions and mixed layer evolution in the Seasonal Ice Zone along 140° E in 2001/02. *Polar Biosci.* 20, p. 1–20.

Ariza, A., Garijo, J.C., Landeira, J.M., Bordes, F., Hernández-León, S. (2015) Migrant biomass and respiratory carbon flux by zooplankton and micronekton in the subtropical Northeast Atlantic Ocean (Canary Islands). *Prog. Oceanogr.* 134, p. 330–342.

Atkinson, A., Siegel, V., Pakhomov, E.A., Rothery, P., Loeb, V., Ross, R.M., Quetin, L.B., Schmidt, K., Frtwell, P., Murphy, E.J., Tarling, G.A., Fleming, A.H. (2008) Oceanic circumpolar habitats of Antarctic krill. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 362, p. 1–23.

Atkinson, A., Ward, P., Hunt, B.P.V., Pakhomov, E.A., Hosie, G.W. (2012) An overview of Southern Ocean zooplankton data: abundance, biomass, feeding and functional relationships. *CCAMLR Sci.* 19, p. 171–218.

Atkinson, A., Hill, S.L., Pakhomov, E.A., Siegel, V., Reiss, C.S., Loeb, V.J., Steinberg, D.K., Schmidt, K., Tarling, G.A., Gerrish, L., Sailley, S.F. (2019) Krill (*Euphausia superba*) distribution contracts southward during rapid

- regional warming. *Nat. Clim. Change.* 9, p. 142–147.
- Badcock, J., Araujo, T.M.H. (1988) On the significance of variation in a warm water composition species, nominally *Ceratoscopelus warmingii* (Pisces: Myctophidae). *Bull. Mar. Sci.* 42, p. 16–43.
- Baily, K.M., Stehr, C.L. (1988) The effects of feeding periodicity and ration on the rate of increment formation in otoliths of larval walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas). *J. Exp. Biol.* 122, p. 147–161.
- Balu, S., Menon, N. (2006) Lantern fish-a potential deep sea resource. *Mar. Ecosyst. ENVIS.* 5 (1), p. 3–5.
- Beckker, V.F. (1967) “Luminescent anchovies: family Myctophidae”. *Biology of the Pacific Ocean*. Rass, T.S. ed., Tokyo, Ratisu Press, p. 145–181.
- Belkin, I.M., Gordon, A. (1996) Southern Ocean fronts from the Greenwich meridian to Tasmania. *J. Geophys. Res.* 101, p. 3675–3696.
- Belcher, A., Cook, K., Bondyale-Juez, D., Stowasser, G., Fielding, S., Saunders, R.A., Mayor, D.J., Tarling, G.A. (2020) Respiration of mesopelagic fish: A comparison of respiratory electron transport system (ETS) measurements and allometrically calculated rates in the Southern Ocean and Benguela current. *ICES J. Mar. Sci.* 77: p. 1672–168.

- Belcher, A., Saunders, R.A., Tarling, G.A. (2019) Respiration rate and active carbon flux of mesopelagic fishes (family Myctophidae) in the Scotia Sea, Southern Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 610, p. 149–162.
- Bernal, A., Oliver, M.P., Fernández de Puellas, M.L. (2012) Feeding patterns of *Lampanyctus pusillus* (Pisces: Myctophidae) throughout its ontogenetic development. *Mar. Biol.* 160, p. 81–95.
- Blankenship, L.E., Yayanos, A.A. (2005) Universal primers and PCR of gut contents to study marine invertebrate diets. *Mol. Ecol.* 14, p. 891–899.
- Blaxter, J.H.S. Rearing herring larvae to metamorphosis and beyond. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 48, p. 17–28.
- Boehlert, G.W. (1986) Productivity and population maintenance of seamount resources and future research directions. NOAA Technical Report 43, p. 95–101.
- Bolger, A.M., Lohse, M., Usadel, B. (2014) Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. *Bioinformatics.* 30, p. 2114–2120.
- Boltovskoy, D. (1999a) South Atlantic zooplankton vol 1. Backhuys Publishers, 868p.
- Boltovskoy, D. (1999b) South Atlantic zooplankton vol 2. Backhuys Publishers,

838p.

- Boreham, P.F.L., Ohiagu, C.E. (1978) The use of serology in evaluating invertebrate prey-predator relationships: a review. *Bulletin of Entom. Res.* 68, p. 171–194.
- Bowen, S.H., Lutz, E.V., Ahlgren, M.O. (1995) Dietary protein and energy as determinants of food quality: trophic strategies compared. *Ecology*. 76, p. 899–907.
- Brett, J.R., Groves, T.D.D. (1979) “Physiological energetics”. *Fish physiology* Vol. VIII. Hoar, W.S., Randall, D.J., Brett, J.R. (eds) London and New York, Academic Press, p. 279–352.
- Brothers, E.B., Mathews, C.P., Lasker, R. (1976) Daily growth increments in otoliths from larval and adult fishes. *Fish. Bull.* 74(1), p. 1–8.
- Burrows, M., Browning, J.S., Breitbart, M., Murawski, S.A., Peebles, E.B. (2019) DNA barcoding reveals clear delineation between spawning sites for neritic versus oceanic fishes in the Gulf of Mexico. *Fish. Oceanogr.* 28, p. 228–239.
- Butler, M., Bollens, S.M., Burkhalter, B., Madin, L.P., Horgan, E. (2001) Mesopelagic fishes of the Arabian Sea: distribution, abundance and diet of *Chauliodus pammelas*, *Chauliodus sloani*, *Stomias affinis* and *Stomias*

- nebulosus*. Deep-Sea Res. II (Top Stud. Oceanogr.). 48, p. 1369–1383.
- Bystydzińska, Z.E., Phillips, A.J., Linkowski, T.B. (2010) Larval stage duration, age and growth of blue lanternfish *Tarletonbeania crenularis* (Jordan and Gilbert, 1880) derived from otolith microstructure. Environ. Biol. Fishes. 89, p. 493–503.
- Campana, S.E. (2005) Otolith science entering the 21st century. Mar. Freshw. Res. 56, p. 485–495.
- Campana, S.E., Neilson, J.D. (1985) Microstructure of fish otoliths. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42, p. 1014–1032.
- Catul, V. (2011) A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae. Rev. Fish Biol. Fisheries. 21, p. 339–354.
- Cavalieri, D.J., Parkinson, C.L., Gloersen, P., Zwally, H. (1996) updated yearly. Sea Ice Concentrations from Nimbus-7 SMMR and DMSP SSM/I-SSMIS Passive Microwave Data. [indicate subset used]. Boulder, Colorado USA: NASA DAAC at the National Snow and Ice Data Center. (<http://nsidc.org/data/nsidc-0051>).
- Cherel, Y., Ducatez, S., Fontaine, C., Richard, P., Guinet, C. (2008) Stable isotopes reveal the trophic position and mesopelagic fish diet of female southern

- elephant seals breeding on the Kerguelen Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 370, p. 239–247.
- Cherel, Y., Fontaine, C., Richard, P., Labat, J.P. (2010) Isotopic niches and trophic levels of myctophid fishes and their predators in the Southern Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 55(1), p. 324–332.
- Chícharo, M.A. (1997) Starvation percentages in field caught *Sardina pilchardus* larvae off southern Portugal. *Sci. Mar.* 61(4), p. 507–516.
- Childress, J.J., Taylor, S.M., Cailliet, G.M., Price, M.H. (1980) Patterns of Growth, Energy Utilization and Reproduction in Some Meso- and Bathypelagic Fishes off Southern California. *Mar. Biol.* 61, p. 27–40.
- Clarke, T.A. (1973) Some aspects of the ecology of lanternfish (Myctophidae) in the Pacific Ocean near Hawaii. *Fish. Bull. U.S.* 71, p. 401–434.
- Clarke, T.A. (1978) Diel feeding pattern of 16 species of mesopelagic fishes from Hawaiian waters. *Fish. Bull. U.S.* 71, p. 40–434.
- Clemmesen, C. (1994) The effect of food availability, age or size on the RNA/DNA ratio of individually measured herring larvae: laboratory calibration. *Mar. Biol.* 118, p. 377–382.
- Collins, M.A., Xavier, J.C., Johnston, N.M., North, A.W., Enderlein, P., Tarling,

- G.A., Waluda, C.M., Hawker, E.J., Cunningham, N.J. (2008) Patterns in the distribution of myctophid fish in the northern Scotia Sea ecosystem. *Polar Biol.* 31, p. 837–851.
- Conley, W.J., Hopkins, T.L. (2004) Feeding ecology of lanternfish (Pisces: Myctophidae) larvae: prey preferences as a reflection of morphology. *Bull. Mar. Sci.* 75, p. 361–379.
- Conley, W.J., Gartner, J.V. (2009) Growth Among Larvae of Lanternfishes (Teleostei: Myctophidae) from the Eastern Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 84(1), p. 123–135.
- Conway, D.V.P., McFadzen, I.R.B., Tranter, P.R.G. (2003) Digestion of copepod eggs by larval turbot *Scophthalmus maximus* and egg viability following gut passage. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 106, p. 303–309.
- Cottrell, S.E., Distler, J., Goodman, N.S., Mooney, S.H., Kluth, A., Olek, A., Schwoppe, I., Tetzner, R., Ziebarth, H., Berlin, K. (2004) A real-time PCR assay for DNA-methylation using methylation-specific blockers. *Nucleic Acids Res.* 32(1), e10.
- Dalpadao, P. (1988) Reproductive biology of the lanternfish *Benthoosema pterotum* from the Indian Ocean. *Mar. Biol.* 98, p. 307–316.

- Daly, K.L. (1990) Overwintering development, growth, and feeding of larval *Euphausia superba* in the Antarctic marginal ice zone. *Limnol. Oceanogr.* 35(7), p. 1564–1576.
- Davis, A.M., Blanchette, M.L., Pusey, B.J., Jardine, T.D., Pearson, R.G. (2012) Gut content and stable isotope analyses provide complementary understanding of ontogenetic dietary shifts and trophic relationships among fishes in a tropical river. *Freshwater Biol.* 57, p. 2156–2172.
- Davidson, A.T., Scott, F.J., Nash, G.V., Wright, S.W., Raymond, B. (2010) Physical and biological control of protistan community composition, distribution and abundance in the seasonal ice zone of the Southern Ocean between 30 and 80°E. *Deep-Sea Res. II.* 57 (9–10), p. 828–848.
- Davison, P.C., Checkley, D.M., Koslow, J.A., Barlow, J. (2013) Carbon export mediated by mesopelagic fishes in the Northeast Pacific Ocean. *Prog. Oceanogr.* 116, p. 14–30.
- De Barba, M., Miquel, C., Boyer, F., Mercier, C., Rioux, D., Coissac, E., Taberlet, P. (2014) DNA metabarcoding multiplexing and validation of data accuracy for diet assessment: Application to omnivorous diet. *Mol. Ecol. Resour.* 14, p. 306–323.

- Deibel, D., Powell, C.V.L. (1987a) Ultrastructure of the pharyngeal filter of the appendicularian *Oikopleura vanhoefeni*: implications for particle size selection and fluid mechanics. Mar. Ecol. Prog. Ser. 35, p. 243–250.
- Deibel, D., Powell, C.V.L. (1987b) Comparison of the ultrastructure of the food-concentrating filter of two appendicularians. Mar. Ecol. Prog. Ser. 39, p. 81–85.
- Deniro, M.J., Epstein, S. (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. Geochim. Cosmochim. Acta. 42, p. 495–506.
- Deshmukh, A. (2017) Control of bioluminescence in Myctophid fishes. Indian J. Geo. Mar. Sci. 46(7), p. 1436–1439.
- De Vargas, C., Audic, S., Henry, N., Decelle, J. et al. (2015) Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. Science. 348 (6237), 1261605.
- Dougherty, A.B. (2007) Daily and sub-daily otolith increments of larval and juvenile walleye pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas), as validated by alizarin complexone experiment. Fish. Res. 90, p. 271–278.
- Duhamel, G., Hulley, P.A., Causse, R., Koubbi, P., Vacchi, M., Pruvost, P., Vigetta, S., Irisson, J.O., de Morne, S., Belchier, M., Detta, A., Detrich, W., Gutt, J., Jones, C.D., Kock, K.H., Lopez, L.J., de Putte, A. (2014) “Chapter 7. Biogeographic patterns of fish”. Biogeographic Atlas of the Southern Ocean.

- De Broyer, C., Koubbi, P., Griffiths, H.J., Raymond, B., Udekem-Acoz, C. eds.
Cambridge, Scientific Committee on Antarctic Research, p. 327–361.
- Duncan, S.E., Fock, H.O., Sell, A.F., Hagen, W. (2023) Trophic ecology of mesopelagic fishes in the northern and southern Benguela Upwelling Systems revealed through stable isotope patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 725, p. 75–93.
- Durbin, E.G., Casas, M.C., Rynearson, T.A. (2012) Copepod feeding and digestion rates using prey DNA and qPCR. *J. Plankton Res.* 34, p.72–82.
- Edgar, R.C., Haas, B.J., Clemente, J.C., Quince, C., Knight, R. (2011) UCHIME improves sensitivity and speed of chimera detection. *Bioinformatics.* 27, p. 2194–2200.
- Efremenko, V.N. (1983) Atlas of Fish Larvae of the Southern Ocean. *Cybium* 7, p. 1–74.
- Efremenko, V.N. (1986) Distribution of eggs and larvae of myctophidae in the Southern Atlantic. *J. Ichthyol.* 26, p. 141–147.
- Elliott, D.T., Tang, K.W., Shields, A.R. (2009) Mesozooplankton beneath the summer sea ice in McMurdo Sound, Antarctica: abundance, species composition, and DMSP content. *Polar Biol.* 32, p. 113–12.
- Evans, B.I., Browman, H.I. (2004) Variation in the Development of the Fish Retina.

- Am. Fish. Soc. Symp. 40, p. 145–166.
- Faburi-Ruiz, S., Danis, B., David, B., Saucède, T. (2018) Can we generate robust species distribution models at the scale of the Southern Ocean? *Divers. Distrib.* 25, p. 21–37.
- Fernández-Álvarez, F.Á., Machordom, A., García-Jiménez, R., Salinas-Zavala, C.A., Villanueva, R. (2017) Predatory flying squids are detritivores during their early planktonic life. *Sci. Rep.* 8(1), 3440.
- Fischer, G. (1991) Stable carbon isotope ratios of plankton carbon and sinking organic matter from the Atlantic sector of the Southern Ocean. *Mar. Chem.* 35, p. 581–596.
- Flood, P.R. (2003) House formation and feeding behaviour of *Fritillaria borealis* (Appendicularia: Tunicata). *Mar. Biol.* 143, p. 467–475.
- Flores, H., Van de Putte, A.P., Siegel, V., Pakhomov, E.A., Van Franeker, J.A., Meesters, E.H.W.G., Volckaert, F.A.M. (2008) Distribution, abundance and ecological relevance of pelagic fishes in the Lazarev Sea, Southern Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 367, p. 271–282.
- Floyd, R., Abebe, E., Papert, A., Blaxter, M. (2002) Molecular barcodes for soil nematode identification. *Mol. Ecol.* 11 (4), p. 839–50.

- Foote, M. (1992) Rarefaction analysis of morphological and taxonomic diversity. *Paleobiology*. 18, p. 1–16.
- Freer, J., Tarling, G.A., Collins, M.A., Partridge, J.C., Genner, M.J. (2019) Predicting future distributions of lanternfish, a significant ecological resource within the Southern Ocean. *Biodivers. Res.* 25(8), p. 1259–1272.
- 福井篤. (2007) “仔魚・稚魚”. 魚類学. 矢部衛, 桑村哲生, 都木靖彰編. 東京, 恒星社厚生閣, p. 179–198.
- Garrison, D.L. (1991) Antarctic Sea Ice Biota. *Amer. Zool.* 31, p. 17–33.
- Garrison, D.L., Gowing, M.M., Buck, K.R., Coale, S.L., Thorsen, H.A. (1986) Microheterotrophs in the ice edge zone: an AMERIEZ study. *Antarctic J. U.S.* 21, p. 169–170.
- Gartner, J.V. (1991) Life histories of three species of lanternfish (Pisces: Myctophidae) from the eastern Gulf of Mexico II. Age and growth patterns. *Mar. Biol.* 111, p. 21–27.
- Geiger, S.P., Donnelly, J., Torres, J.J. (2000) Effect of the receding ice-edge on the condition of mid-water fishes in the northwestern Weddell Sea: results from biochemical assays with notes on diet. *Mar. Biol.* 137, p. 1091–1104.
- Gerking, S.D. (1992) Feeding ecology of fish. Academic Press, 416p.

- Genner, M.J., Hawkins, S.J., Turner, G.F. (2003) Isotopic change throughout the life history of a Lake Malawi cichlid fish. *J. Fish Biol.* 62 (4), p. 907–917.
- Gille, S.T. (2002) Warming of the Southern Ocean since the 1950s. *Science.* 295, p. 1275–1277.
- Gilmer, R.W., Harbison, G.R. (1986) Morphology and field behavior of pteropod molluscs: feeding methods in the families Cavoliniidae, Limacinidae and Peraclididae (Gastropoda: Thecosomata). *Mar. Biol.* 91, p. 47–57.
- Gjøsæter, J. (1984) Mesopelagic fish, a large potential resource in the Arabian Sea. *Deep-Sea Res. A.* 31 (6-8), p. 1019–1035.
- Gjøsæter, J. (1987) Primary growth increments in otoliths of six tropical myctophid species. *Biol. Oceanogr.* 4, p. 359–382.
- Gjøsæter, J., Kawaguchi, K. (1980) A review of the world resources of mesopelagic fish. *FAO Fish. Tec. Paper.* 193, p. 1–151.
- Gjøsæter, J., Tilseth, S. (1988) Spawning behaviour, egg and larval development of the myctophid fish *Benthosema pterotum*. *Mar. Biol.* 98, p. 1–6.
- Gómez-Gutiérrez, J., Kawaguchi, S., Nicol, S. (2009) Epibiotic suctorians and enigmatic ecto- and endoparasitoid dinoflagellates of euphausiid eggs (Euphausiacea) off Oregon, USA. *J. Plankton Res.* 31 (7), p. 777–786.

- Gómez, F., Moreira, D., López-Garía, P. (2009) Life cycle and molecular phylogeny of the dinoflagellates *Chytriodinium* and *Dissodinium*, ectoparasites of copepod eggs. *European J. Protistol.* 45, p. 260–270.
- Gorelova, T.A., Efremenko, V.N. (1989) On the food composition of the larvae of two species of lantern anchovies (Myctophidae) from the Scotia Sea. *J. Ichthyol.* 29, p. 106–109.
- Greely, T.M., Gartner, J.V. Jr., Torres, J.J. (1999) Age and growth of *Electrona antarctica* (Pisces: Myctophidae), the dominant mesopelagic fish of the Southern Ocean. *Mar. Biol.* 133, p. 145–158.
- Hansen, B., Bjørnsen, P.K., Hansen, P.J. (1994) The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnol. Oceanogr.* 39 (2), p. 395–403.
- Heino, M., Porteiro, F.M., Sutton, T.T., Falkenhaug, T., Godø, O.R., Piatkowski, U. (2011) Catchability of pelagic trawls for sampling deep-living nekton in the mid-North Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 68, p. 377–389.
- Held, J.W., Peterka, J.J. (1974) Age, growth, and food habits of the fathead minnow, *Pimephales promelas*, in North Dakota saline lakes. *Transactions of the Am. Fish. Soc.* 103, p. 743–757.
- Hernández-León, S., Olivar, M.P., de Puellas, M.L.F., Bode, A., Castellón, A.,

- López-Pérez, C., Tuset, V., González Gordillo, J.I. (2019) Zooplankton and micronekton active flux across the tropical and subtropical Atlantic Ocean. *Front. Mar. Sci.* 6, 535.
- Herwig, B.R., Zimmer, K.D. (2007) Population ecology and prey consumption by fathead minnows in prairie wetlands: importance of detritus and larval fish. *Ecol. Freshw. Fish.* 16, p. 287–294.
- Herzka, S.Z., Holt, G.J. (2000) Changes in isotopic composition of red drum (*Sciaenops ocellatus*) larvae in response to dietary shifts: potential applications to settlement studies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57, p. 137–147.
- Hidaka, H., Kawaguchi, K., Murakami, M., Takahashi, M. (2001) Downward transport of organic carbon by diel migratory micronekton in the western equatorial Pacific: its quantitative and qualitative importance. *Deep-Sea Res. I.* 48 (8), p. 1923–1939.
- Hill, S.L., Keeble, K., Atkinson, A., Murphy, E.J. (2012) A food web model to explore uncertainties in the South Georgia shelf pelagic ecosystem. *Deep-Sea Res. II Top Stud. Oceanogr.* 59-60, p. 237–252.
- Hirai, J., Hidaka, K., Nagai, S., Ichikawa, T. (2017) Molecular-based diet analysis of the early post-larvae of Japanese sardine *Sardinops melanostictus* and Pacific

- round herring *Etrumeus teres*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 564, p. 99–113.
- Hobbs, W.R., Massom, R., Stammerjohn, S., Reid, P., Williams, G., Meier, W. A review of recent changes in Southern Ocean sea ice, their drivers and forcings. Glob. Planet Change. 143, p. 228–250.
- Hoddell, R.J., Crossley, A.C., Williams, R., Hosie, G.W. (2000) The distribution of Antarctic pelagic fish and larvae (CCAMLR division 58.4.1). Deep-Sea Res II. 47, p. 2519–2541.
- Hopkins, T.L. (1987) Midwater food web in McMurdo Sound, Ross Sea, Antarctica. Mar. Biol. 96, p. 93–106.
- Hopkins, T.L., Barid, R.C. (1985) Aspects of the Trophic Ecology of the Mesopelagic Fish *Lampanyctus alatus* (Family Myctophidae) in the Eastern Gulf of Mexico. Biol. Oceanogr. 3, p. 285–313.
- Hopkins, T.L., Torres, J.J. (1989) Midwater food web in the vicinity of a marginal ice zone in the western Weddell Sea. Deep-Sea Res. A. 36, p. 543–560.
- Hopkins, T.L., Gartner, J.V. (1992) Resource-partitioning and predation impact of a low-latitude myctophid community. Mar. Biol. 114, p. 185–197.
- Hopkins, T.L., Ainley, D.G., Torres, J.J., Lancraft, T.M. (1993) Trophic structure in open waters of the marginal ice zone in the Scotia-Weddell confluence

- region during spring (1983). *Polar Biol.* 13, p. 389–397.
- Houde, E.D. (1989) Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: temperature and implied latitudinal effects. *Fish. Bul.* 87 (3), 471–95.
- Houde, E.D., Zastrow, C.E. (1993) Ecosystem- and taxon-specific dynamic and energetics properties of larval fish assemblages. *Bull. Mar. Sc.* 53, p. 290–335.
- Hourigan, T.F., Radtke, R.L. (1989) Reproduction of the Antarctic fish *Nototheniops nudifrons*. *Mar. Biol.* 100, p. 277–283.
- Hudson, J.M., Steinberg, D.K., Sutton, T.T., Graves, J.E., Latour, R.J. (2014) Myctophid feeding ecology and carbon transport along the Northern mid-Atlantic ridge. *Deep-Sea Res I.* 93, p. 104–116.
- Hulley, P.A. (1990) “Family Myctophidae”. *Fishes of the Southern Ocean*. Gon, O., Heemstra, P.C. (eds) Grahamstown, JLB Smith Institute of Ichthyology, p. 149–150.
- Hunt Von Herbing, I. (2002) Effects of temperature on larval fish swimming performance: the importance of physics to physiology. *J. Fish Biol.* 61, 865–876
- Hunt, B.P.V., Pakhomov, E.A., Hosie, G.W., Siegel, V., Ward, P., Bernard, K. (2008) Pteropods in Southern Ocean ecosystems. *Prog. Oceanogr.* 78, p. 193–

221.

- Hunter, J.R. (1981) "Feeding ecology and predation of marine fish larvae". Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology and Relation to Fisheries. Lasker, R. ed., Washington, Washington Sea Grant Program, p. 33–71.
- Hyslop, E.J. (1980) Stomach contents analysis-a review of methods and their application. J. Fish Biol. 17, p. 411–429.
- Irigoiien, X., Klevjer, T.A., Røstad, A., Martinez, U., Boyra, G., Acuña, J.L., Bode, A., Echevarria, F., Gonzalez-Gordillo, J.I., Hernandez-Leon, S., Agusti, S., Aksnes, D.L., Duarte, C.M., Kaartvedt, S. (2014) Large mesopelagic fishes biomass and trophic efficiency in the open ocean. Nat. Commun. 5, 3271.
- Jacobson, D.M. (1999) A brief history of dinoflagellate feeding research. J. of Eukaryot. Microbiol. 46 (4), p. 376–381.
- Jennings, S., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C., Warr, K.J., (2002) Linking size based and trophic analyses of benthic community structure. Mar. Ecol. Prog. Ser. 226, p. 77–85.
- Joh, M., Matsuda, T., Satoh, N., Tanaka, N., Ueda, Y. (2011) Otolith microstructure of brown sole *Pseudopleuronectes herzensteini*: validation of daily ring formation and the occurrence of microstructure denoting

- metamorphosis. *Fish. Sci.* 77, p. 773–783.
- Jones, C. (1986) Determining age of larval fish with the otolith increment technique. *Fish. Bull.* 84(1), p. 91–103.
- Jones, G.B., Curran, M.A.J., Swan, H.B., Greene, R.M., GriYths, F.B., Clementson, L.A. (1998) Influence of different water masses and biological activity on dimethylsulphide and dimethylsulphoniopropionate in the subantarctic zone of the Southern Ocean during ACE 1. *J. Geophys. Res.* 103, 16691–16701.
- June, F.C., Carlson, F.T. (1971) Food of the young Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus* in relation to metamorphosis. *Fish. Bull. U.S.* 68(3), p. 493–512.
- Kaartvedt, S., Staby, A., Aksnes, D.L. (2012) Efficient trawl avoidance by mesopelagic fishes causes large underestimation of their biomass. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 456, p. 1–6.
- Karuppasamy, P.K., George, S., Menon, N.G. (2008a) Length–weight relationship of *Benthosema pterotum* (myctophid) in the deep scattering layer (DSL) of the eastern Arabian Sea. *Indian J. Fish.* 55(4), p. 301–303.
- Karuppasamy, P.K., Balachandran, K., George, S., Balu, S., Persis, V., Menon, N.G. (2008b) Food of some deep sea fishes collected from the eastern Arabian Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. India.* 50(2), p. 1–5.

- Kawamura, A. (1973) Food and feeding of sei whale caught in the waters south of 40°N in the North Pacific. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.* 25, p. 219–236.
- Kitamura, M., Tanaka, Y., Ishimaru, T., Mine, Y., Noda, A., Hamada, H. (2001) Sagami Bay Research Report: improvement of multiple opening/closing net, IONESS (Intelligent Operative Net Sampling System). *J. Tokyo Univ. Fish.* 10, p. 149–158.
- Kloser, R.J., Ryan, T.E., Young, J.W., Lewis, M.E. (2009) Acoustic observations of micronekton fish on the scale of an ocean: potential and challenges. *ICES J. Mar. Sci.* 66, p. 998–1006.
- Koga, F. (1984) Morphology, ecology, classification and specialization of copepods nauplius. *Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab.* 16, p. 95–229.
- Kopczyńska, E.E., Fiala, M. (2003) Surface phytoplankton composition and carbon biomass distribution in the Crozet Basin during austral summer of 1999: variability across frontal zones. *Polar Biol.* 27, p. 17–28.
- Kopczyńska, E.E., Dehairs, F., Elskens, M., Wright, S. (2001) Phytoplankton and microzooplankton variability between the Subtropical and Polar fronts south of Australia: thriving under regenerative and new production in late summer. *J. Geophys. Res.* 106 (C12), p. 31597–31609.

- Kopczyńska, E.E., Savoye, N., Dehairs, F., Cardinal, D., Elskens, M. (2007) Spring phytoplankton assemblages in the Southern Ocean between Australia and Antarctica. *Polar Biol.* 31, p. 77–8.
- Koslow, J.A., Kloser, R.J., Williams, A. (1997) Pelagic biomass and community structure over the mid-continental slope off southeastern Australia based upon acoustic and midwater trawl sampling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 146, 21–35.
- Kozich, J.J., Westcott, S.L., Baxter, N.T., Highlander, S.K., Schloss, P.D. (2013) Development of a dual-index sequencing strategy and curation pipeline for analyzing amplicon sequence data on the MiSeq Illumina sequencing platform. *Appl. Environ. Microbiol.* 79(17), p. 5112–20.
- Kozlov, A.N. (1995) A review of the trophic role of mesopelagic fish of the family Myctophidae in the Southern Ocean ecosystem. *CCAMLR Sci.* 2, p. 71–77.
- Kruskal, W.H., Wallis, W.A. (1952) Use of Ranks in One-Criterion Variance Analysis. *J. Am. Stat. Assoc.* 47, p. 583–621.
- Lancraft, T.M., Hopkins, T.L., Torres, J.J. (1988) Aspects of the Ecology of the Mesopelagic Fish *Gonostoma elongatum* (Gonostomatidae, Stomiiformes) in the Eastern Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 49, p. 27–40.
- Landaeta, M.F., Contreras, J.E., Bustos, C.A., Muñoz, G. (2014) Larval growth of

- two species of lanternfish at nearshore waters from an upwelling zone based on otolith microstructure analyses. *J. Appl. Ichthyol.* 31 (1), p. 106–113.
- Layman, C.A., Araujo, M.S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C.M., Harrison, E. (2012) Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biol. Rev.* 87, p. 545–562.
- Lea, M.A., Nichols, P.D., Wilson, G. (2002) Fatty acid composition of lipid-rich myctophids and mackerel ice fish (*Champsycephalus gunnari*)-Southern Ocean food-web implications. *Polar Biol.* 25, p. 843–854.
- Leis, J.M. (2006) Are larvae of demersal fishes plankton or nekton? *Adv. Mar. Biol.* 51, p. 59–141.
- Leite, R.G., Araújo-Lima, C.A.R.M., Victoria, R.L., Martinelli, L.A. (2002) Stable isotope analysis of energy sources for larvae of eight fish species from the AmazonFloodplain. *Ecol. Freshwa. Fish.* 11, p. 56–63.
- Lekshmy, N.A., Arul, J.M., Mathew, P.T., Gopakumar, K. (1983) Studies on lantern fish (*Benthoosema pterotum*) II. Nutritional evaluation. *Fish Technol.* 20(1), p. 17–19.
- Liu, C., Zhang, X., Wang, X. (2022) DNA metabarcoding data reveals harmful algal-bloom species undescribed previously at the northern Antarctic

- Peninsula region. *Polar Biol.* 45, p. 1495–1512.
- Loeb, V.J. (1979) Vertical distribution and development of larval fish in the north Pacific central gyre during summer. *Fish. Bull. U.S.* 77, p. 777–739.
- Loeb, V.J. (1980) Patterns of Spatial and Species Abundance Within the Larval Fish Assemblage of the North Pacific Central Gyre During Late Summer. *Mar. Biol.* 60, p. 189–200.
- Longhurst, A.R., Harrison, W.G. (1988) Vertical nitrogen flux from the oceanic photic zone by diel migrant zooplankton and nekton. *Deep-Sea Res. A.* 35 (6), p. 881–899.
- Lourenço, S., Saunders, R.A., Collins, M., Shreeve, R., Assis, C.A., Belchier, M., Watkins, J.L., Xavier, J.C. (2017) Life cycle, distribution and trophodynamics of the lanternfish *Kreftichthys anderssoni* (Lönnberg, 1905) in the Scotia Sea. *Polar Biol.* 40, p. 1229–1245.
- Lubimova, T., Shust, K., Popkov, V. (1987) Specific features in the ecology of Southern Ocean mesopelagic fish of the family Myctophidae. Nauka Press Moscow. p. 320–337.
- Maloy, A.P., Culloty, S.C., Bolton-Warberg, M., Fitzgerald, R., Slater, J.W. (2011) Molecular identification of laser-dissected gut contents from hatchery-reared

- larval cod, *Gadus morhua*: a new approach to diet analysis. *Aquac. Nutr.* 17, p. 536–541.
- Mann, H.B., Whitney, D.R. (1947) On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Ann. Math. Stat.* 18, 50–60.
- Manno, C., Tirelli, V., Accornero, A., Fonda Umani, S. (2010) Importance of the contribution of *Limacina helicina* faecal pellets to the carbon pump in Terra Nova Bay (Antarctica). *J. Plankton Res.* 32, p. 145–152.
- Manzer, J.I. (1968) Food of Pacific salmon and steelhead trout in the northern Pacific Ocean. *J. Fish. Res.* 25 (5), p. 1085–1089.
- Matthews, B., Mazumder, A. (2005) Consequences of large temporal variability of zooplankton $\delta^{15}\text{N}$ for modeling fish trophic position and variation. *Limnol. Oceanogr.* 50 (5), p. 1404–1414.
- McConnaughey, T., McRoy, C.P. (1979) Food-web structure and the fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. *Mar. Biol.* 53, p. 257–262.
- McCutchan Jr, J.H., Lewis, W.M., Kendall, C., McGrath, C.C. (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos.* 102, p. 378–390.
- McGinnis, R.F. (1982) Biography of Lanternfishes (Myctophidae) South of 30° S.

- Antarctic Res. Ser. 35, p. 1–110.
- McGurk, M.D., Warburton, H.D., Galbraith, M., Kusser, W.C. (1992) RNA-DNA ratio of herring and sand lance larvae from Port Moller, Alaska: Comparison with prey concentration and temperature. *Fish Oceanogr.* 1, p. 193–207.
- Mead, G.W., Taylor, F.H.C. (1953) A collection of oceanic fishes from off northern Japan. *J. Fish. Res.* 10, p. 560–582.
- Merret, N.R., Rose, H.S.J. (1974) Pattern and selectivity in the feeding of certain mesopelagic fishes. *Mar. Biol.* 28, p. 115–126.
- Methot, R.D. (1981) Spatial Covariation of Daily Growth Rates of Larval Northern Anchovy, *Engraulis mordax*, and Northern Lampfish, *Stenobrachius leucopsarus*. *Rapports et Proces-Verbaux des Reunions – Conseil International pour L'Exploration de la Mer.* 178, 424–431.
- Michels, J., Vogt, J., Gorb, S.N. (2012) Tools for crushing diatoms—opal teeth in copepods feature a rubber-like bearing composed of resilin. *Sci. Rep.* 2, 465.
- Michener, R.H., Kaufman, L. (2007) Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: an update. *Stable Isotopes Ecol. Environ. Sci.* 2, p. 238–282.
- Miegel, R.P., Pain, S.J., van Wettere, W.H.E.J., Howarth, G.S., Stone, D.A.J. (2010) Effect of water temperature on gut transit time, digestive enzyme

- activity and nutrient digestibility in yellowtail kingfish (*Seriola lalandi*).
Aquaculture. 308 (3–4), p. 145–151.
- Miller, M.J., Otake, T., Aoyama, J., Wouthuyzen, S., Suharti, S., Sugeha, H.Y.,
Tsukamoto, K. (2011) Observations of gut contents of leptocephali in the
North Equatorial Current and Tomini Bay, Indonesia. *Coast. Mar. Sci.* 35, p.
277–288.
- Miller, T.J., Crowder, L.B., Rice, J.A., Marschall, E.A. (1988) Larval size and
recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Can. J.*
Fish. Aquat. Sci. 45, p. 1657–167.
- Minagawa, M., Wada, E. (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains:
further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim.*
cosmochim. Acta. 48, p. 1135–1140.
- Mochioka, N., Iwazumi, M. (1996) Diet of anguilloid larvae: leptocephali feed
selectively on larvacean houses and fecal pellets. *Mar. Biol.* 125, p. 447–452.
- Moku, M., Ishimaru, K., Kawaguchi, K. (2001) Growth of larval and juvenile
Diaphus theta (Pisces: Myctophidae) in the transitional waters of the western
North Pacific. *Tchthyol. Res.* 48, p. 385–390.
- Moku, M., Kawaguchi, K. (2008) Chemical composition of three dominant

- myctophid fish, *Diaphus theta*, *Stenobrachius leucopsarus*, and *S. nannochir*, in the subarctic and transition waters of the western North Pacific. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 88 (4), p. 843–846.
- Moku, M., Kawaguchi, K., Watanabe, H., Ohno, A. (2000) Feeding habits of three dominant myctophid fishes, *Diaphus theta*, *Stenobrachius leucopsarus* and *S. nannochir*, in the subarctic and transitional waters of the western North Pacific. Mar. Ecol. Prog. Ser. 207, p. 129–140.
- Montes-Hyugo, M., Doney, S.C., Ducklow, H.W., Fraser, W., Martinson, D., Stammerjohn, S.E., Schofield, O. (2009) Recent changes in phytoplankton communities associated with rapid regional climate change along the Western Antarctic Peninsula. Science. 323, p. 1470–1473.
- Montgomery, J.C., Jeffs, A., Simpson, S.D., Meekan, M., Tindle, C. (2006) Sound as an orientation cue for the pelagic larvae of reef fishes and decapod crustaceans. Adv. Mar. Biol. 51, p. 143–196.
- Moore, J.K., Abbott, M.R., Richman, J.G., Smith Jr., W.O., Cowles, T.J., Coale, K.H., Gardner, W.D., Barber, R.T. (1999) SeaWiFS satellite ocean color data from the Southern Ocean. Geophys. Res. Lett. 26 (10), p. 1465–1468.
- Morales-Nin, B.Y.O. (1987) The influence of environmental factors on

- microstructure of otoliths of three demersal fish species caught off Namibia. South African J. Mar. Sci. 5, p. 255–262.
- Morioka, S., Machinandiarena, L. (2001) Comparison of daily increment formation pattern between sagittate and lapilli of ling (*Genypterus blacodes*) larvae and juveniles collected off Argentina. N. Z. J. Zool. 35, p. 111–119.
- Morioka, S., Matsumoto, S. (2003) Otolith features and utility of lapillus for daily increment analysis in *Opsaridium microcephalum* (Cyprinidae) juveniles collected from Lake Malaw. Ichthyol. Res. 50, p. 82–85.
- Morioka, S., Matsumoto, S. (2007) Otolith development and daily increment formation in larvae of the Kabyabya, a Malawian cyprinid, *Opsaridium tweddleorum*. Ichthyol. Res. 54, p. 44–48.
- Morioka, S., Ohno, A., Kohno, H., Taki, Y. (1993) Recruitment and survival of milkfish *Chanos chanos* larvae in the surf /one. J. Ichthyol. 40, p. 247–26.
- Moser, H.G. (1981) “Morphological and functional aspects of marine fish larvae”. Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology, and Relation to Fisheries. Lasker, R. ed. Seattle, Washington Sea Grant Program, p. 89–131.
- Moser, H.G., Ahlstrom, E.H. (1970) Development of lanternfishes (family Myctophidae) in the California current. Part I . Species with narrow-eye larvae.

- Bull. Nat. Hist. Mus. Los. Ang. Count. Sci. 7, p. 1–145.
- Moser, H.G., Ahlstrom, E.H. (1974) Role of larval stages in systematic investigations of marine Teleosts: the Myctophidae, a case study. Fish. Bull. 72(2), p. 391–413.
- Moser, H.G., Ahlstrom, E.H. (1996) “Myctophidae: lanternfishes”. The early stages of fishes in the California Current Region, CalCOFI atlas. Moser, H.G. ed. Lawrence, Allen Press, 33, p. 387–475.
- Moser, H.G., Ahlstrom, E.H., Paxton, J.R. (1984) “Myctophidae: Development”. Ontogeny and systematics of fishes. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. 1, p. 239–244.
- Moser, H.G., Smith, P.E. (1993) Larval fish assemblages and oceanic boundaries. Bull. Mar. Sci. 53, p. 283–289.
- Moser, H.G., Watson, W. (2006) “Myctophiformes”. Early stages of Atlantic fishes—an identification guide for the Western Central North Atlantic. Richards, W.J. ed., Boca Raton, CRC Press, p. 461–580.
- Moteki, M., Fujii, K., Amakasu, K., Shimada, K., Tanimura, A., Odate, T. (2017a) Distributions of larval and juvenile/adult stages of the Antarctic myctophid fish, *Electrona antarctica*, of Wilkes Land in East Antarctica. Polar Sci. 12, p.

99–108.

Moteki, M., Horimoto, N., Nagaiwa, R., Amakasu, K., Ishimaru, T., Yamaguchi, Y.

(2009) Pelagic fish distribution and ontogenetic vertical migration in common mesopelagic species of Lützow -Holm Bay (Indian ocean sector, Southern Ocean) during austral summer. *Polar Biol.* 32, p. 1461–1472.

Moteki, M., Koubbi, P., Pruvost, P., Tavernier, E., Hulley, P.A. (2011) Spatial

distribution of pelagic fish of Adélie and George V Land, East Antarctica in the austral summer 2008. *Polar Sci.* 5, p. 211–224.

Moteki, M., Tsujimura, E., Hulley, P.A. (2017b) Developmental intervals during

the larval and juvenile stages of the Antarctic myctophid fish *Electrona antarctica* in relation to changes in feeding and swimming functions. *Polar Sci.*

12, p. 88–98.

Motoda, S. (1971) Devices of sample plankton apparatus. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido*

Univ. 22 (2), p. 101–106.

Murphy, E.J., Watkins, J.L., Trathan, P.N., Reid, K., Meredith, M.P., Thorpe, S.E.,

Johnston, N.M., Clarke, A., Tarling, G.A., Collins, M.A., Forcada, J., Shreeve,

R.S., Atkinson, A., Korb, R., Whitehouse, M.J., Ward, P., Rodhouse, P.G.,

Enderlein, P., Hirst, A.G., Martin, A.R., Hill, S.L., Staniland, I.J., Pond, D.W.,

- Briggs, D.R., Cunningham, N.J., Fleming, A.H. (2007) Spatial and temporal operation of the Scotia Sea ecosystem: a review of large-scale links in a krill centred food web. *Philos. Trans. R. Soc. B.* 362, p. 113–148.
- Nagai, S., Yamamoto, K., Hata, N., Itakura, S. (2012) Study of DNA extraction methods for use in loop-mediated isothermal amplification detection of single resting cysts in the toxic dinoflagellates *Alexandrium tamarense* and *A. catenella*. *Mar. Genomics.* 7, p. 51–56.
- Nakamura, A., Matsuno, K., Abe, Y., Shimada, H., Yamaguchi, A. (2017) Length-weight relationships and chemical composition of the dominant mesozooplankton taxa/species in the subarctic Pacific, with special reference to the effect of lipid accumulation in Copepoda. *Zool. Stud.*, 23, p. 56–13.
- Namiki, C., Katsuragawa, M., Zani-Teixeira, M.L. (2015) Growth and mortality of larval *Myctophum affine* (Myctophidae, Teleostei). *J. Fish. Biol.* 86, p. 1335–1347.
- Neilson, J.D., Geen, G.H. (1982) Otoliths in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*): daily growth increments and factors influencing their production. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39, p. 1340–1347.
- Neilson, J.D., Geen, G.H., (1984) Effects of feeding regimes and diel temperature

- cycles on otolith increment formation in juvenile chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. Fish. Bull. H3, 91101.
- Nelles, L., Fang, B.L., Volckaert, G., Vandenberghe, A., Wachter, R.D. (1984) Nucleotide sequence of a crustacea 18S ribosomal RNA gene and secondary structure of eukaryotic small subunit ribosomal RNAs. Nucleic Acids Res. 12, p. 8749–8768.
- Nicol, S., Pauly, T., Bindof, N.L., Wright, S., Thiele, D., Hosie, G.W., Strutton, P.G., Woehler, E. (2000) Ocean circulation of east Antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent. Nature. 406, p. 504–507.
- Nishimura, A., Nagasawa, K., Asanuma, T., Aoki, H., Kuboita, T. (1999) Age, Growth, and Feeding Habits of Lanternfish, *Stenobrachius leucopsarus* (Myctophidae), Collected from the Near-surface Layer in the Bering Sea. Fisheries Sci. 65, p. 11–15.
- Nejstgaard, J.C., Frischer, M.E., Raule, C.L., Gruebel, R., Kohlberg, K.E., Verity, P.G. (2003) Molecular detection of algal prey in copepod guts and fecal pellets. Limnol. Oceanogr. Meth. 1, p. 29–38.
- North, A.W., Kellermann, A. (1990) Key to the early stages of Antarctic fish. Ber. Polarforsch. 67, 1–44.

- Oba, Y., Stevani, C.V., Oliveira, A.G., Tsarkova, A.S., Chepurnykh, T.V., Yampolsky, I.V. (2017) Selected Least Studied but not Forgotten Bioluminescent Systems. *Photochem. Photobiol.* 93, p. 405–415.
- Ohizumi, H., Yoshida, M., Mori, K., Miyazaki, N. (1998) Stomach contents of common dolphins (*Delphinus delphis*) in the Pelagic western North Pacific. *Mar. Manm. Sci.* 14, p. 835–844.
- Ohtsuka, S., Ohaye, S., Tanimura, A., Fukuchi, M., Hattori, H., Sasaki, H., Matsuda, O. (1993) Feeding ecology of copepodid stages of *Eucalanus bungii* in the Chukchi and northern Bering Seas in October 1988. *Polar Biol.* 6, 27–37.
- Omori, M. (1965) A 160-cm Opening-Closing Plankton Net. *J. Oceanogr. Soc. Japan.* 21, p. 212–220.
- Oozeki, Y., Hu, F., Tamotsu, C., Kubota, H. (2011) Development of a new multiple sampling trawl with autonomous opening/closing net control system for sampling juvenile pelagic fish. *Deep-Sea Res. I.* 61, p. 100–108.
- Orsi, A.H., Whitworth, T., Nowlin, W.D. (1995) On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep-Sea Res. I.* 42, p. 641–673.
- Otake, T., Nogami, K., Maruyama, K. (1993) Dissolved and particulate organic matter as possible food sources for eel leptocephali. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 92,

27–34.

Pakhomov, E.A., Perissinotto, R., McQuaid, C.D. (1996) Prey composition and daily rations of myctophid fishes in the Southern Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 134, p. 1–14.

Pakhomov, E., Yamamura, O. (2010) Report of the Advisory Panel on Micronekton Sampling Inter-calibration Experiment. PICES Scientific Report. 38.

Park, Y.-H., Pollard, R.T., Read, J.F., Lebourcher, V. (2002) A quasi-synoptic view of the frontal circulation in the Crozet basin during the Antares 4 cruise. *Deep Sea Res. II.* 49 (9–10), p. 1823–1842.

Parnell, A.C., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L. (2010) Source partitioning using stable isotopes: Coping with too much variation. *Plos One.* 5, e9672.

Paxton, J.R. (1972) Osteology and relationships of the lanternfishes (family Myctophidae). *Bull. Nat. Hist. Mus. Los. Ang. Count. Sci.* 13, p. 1–81.

Pearcy, W.G., Krygier, E.E., Mesecar, R., Ramsey, F. (1977) Vertical distribution and migration of oceanic micronekton off Oregon. *Deep Sea Res.* 24 (3), p. 223–245.

Pearcy, W.G., Lorz, H.V., Peterson, W. (1979) Comparison of the Feeding Habits of Migratory and Non-Migratory *Stenobrachius leucopsarus* (Myctophidae).

- Mar. Biol. 51, 1-8.
- Pearre, S. (2003) Eat and run? The hunger/satiation hypothesis in vertical migration: history, evidence and consequences. *Biol. Rev.* 78, p. 1–79.
- Pepin, P., Dower, J.F. (2007) Variability in the trophic position of larval fish in a coastal pelagic ecosystem based on stable isotope analysis. *J. Plankton. Res.* 29, p. 727–737.
- Pepin, P., Penney, R.W. (2000) Feeding by a larval fish community: impact on zooplankton. *Mar. Ecol. Progress. Ser.* 204, p. 199–212.
- Peterson, B.J., Fry, B. (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Attn. Rev. Eco. Syst.* 18, p. 293–320.
- Phleger, C.F., Nichols, P.D., Virtue, P. (1997) The lipid, fatty acid and fatty alcohol composition of the myctophid fish *Electrona antarctica*: high levels of wax esters and food-chain implications. *Antarctic Sci.* 9, p. 258–265.
- Piñol, J., Mir, G., Gomez-Polo, P., Agustí, N. (2015) Universal and blocking primer mismatches limit the use of high-throughput DNA sequencing for the quantitative metabarcoding of arthropods. *Mol. Ecol. Res.* 15, p. 819–830.
- Pompanon, F., Deagle, B.E., Symondson, W.O., Brown, D.S., Jarman, S.N., Taberlet, P. (2012) Who is eating what: diet assessment using next generation

- sequencing. *Mol. Ecol.*, 21, p. 1931–1950.
- Post, D. (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*. 83(3), p. 703–718.
- Pusch, C., Hulley, P.A., Kock, K.H. (2004a) Community structure and feeding ecology of mesopelagic fishes in the slope waters of King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Deep-Sea Res. I*. 51 (11), p. 1685–1708.
- Pusch, C., Schnsck-Schiel, S., Mizdalski, E., von Westernhagen, H. (2004b) Feeding ecology of three myctophid species at the Great Meteor Seamount (North-east Atlantic). *Arch. Fish. Mar. Res.* 51, p. 251–271.
- Quast, C., Pruesse, E., Yilmaz, P., Gerken, J. et al. (2013) The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Res.* 41, D590–D596.
- Raclot, T., Groscolas, R., Cherel, Y. (1998) Fatty acid evidence for the importance of myctophid fishes in the diet of king penguins, *Aptenodytes patagonicus*. *Mar. Biol.* 132, p. 523–533.
- Radtke, R.L., Kellermann, A. (1991) “Microstructural analysis of growth patterns in the early life history of Antarctic fishes”. *Biology of Antarctic fish*. di Prisco, G., Maresca, B., Tota, B. eds. Berlin Heidelberg New York, Springer, p. 101–

115.

- Radtke, R.L., Targett, T.E., Kellermann, A., Bell, J.L., Hill, K.T. (1989) Antarctic fish growth: profile of *Trematomus newnesi*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 57(2), p. 103–117.
- Rass, T.S., Kazanova, I.I. (1966) “Ichthyoplankton nets”. *Manual on Methods of Fish Eggs, Larvae and Juveniles Sampling*. Moskow, Pishcheprom Publication, p. 4–8.
- Rau, G.H., Mearns, A.J., Young, D.R., Olson, R.J., Schafer, H.A., Kaplan, I.R., (1983) Animal $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ correlates with trophic level in pelagic food webs. *Ecology*. 64, p. 1314–1318.
- Reinhardt, S.B., Van Vleet, E.S. (1986) Lipid composition of twenty-two species of Antarctic midwater zooplankton and fish. *Mar. Biol.* 91, 149–159.
- Riaz, J., Walters, A., Trebilco, R., Bestley, S., Lea, M.A. (2020) Stomach content analysis of mesopelagic fish from the southern Kerguelen Axis. *Deep-Sea Res.* II. 174, 104659.
- Rissik, D., Suthers, I.M. (2000) Enhanced feeding by pelagic juvenile myctophid fishes within a region of island-induced flow disturbance in the Coral Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 203, p. 263–273.

- Riemann, L., Alfredsson, H., Hansen, M.M., Als, T.D., Nielsen, T.G., Munk, P., Aarestrup, K., Maes, G.E., Sparholt, H., Petersen, M.I., Bachler, M., Castonguay, M. (2010) Qualitative assessment of the diet of European eel larvae in the Sargasso Sea resolved by DNA barcoding. *Biol. Lett.* 6, p. 819–822.
- Ringo, E., Blrkbeck, T.H. (1999) International microfauna of fish larvae and fry. *Aquacul. Res.* 30, p. 73–93.
- Robertson, D.A. (1977) Planktonic egg of the lanternfish, *Lampanyctodes hectoris* (family Myctophidae). *Deep-Sea Res.* 24 (9), p. 849–852.
- Robeson, M.S., Khanipov, K., Golovko, G., Wisely, S.M., White, M.D., Bodenchuck, M., Smyser, T.J., Fofanov, Y., Fierer, N., Piaggio, A.J. (2017) Assessing the utility of metabarcoding for diet analyses of the omnivorous wild pig (*Sus scrofa*). *Ecol. Evol.* 8, p. 185–196.
- Robison, B.H. (1984) Herbivory by the myctophid fish *Ceratoscopelus warmingii*. *Mar. Biol.* 84, p. 119–123.
- Rodríguez-Graña, L., Castro, L., Loureiro, M., González, H.E., Calliari, D. (2005) Feeding ecology of dominant larval myctophids in an upwelling area of the Humboldt Current. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 290, p. 119–134.

- Roe, H.S.J., Shale, D.M. (1979) A new multiple rectangular midwater trawl (RMT 1+8M) and some modifications to the institute of oceanographic sciences' RMT 1+8. *Mar. Biol.* 50, p. 283–288.
- Röpke, A. (1993) Do larvae of mesopelagic fishes in the Arabian Sea adjust their vertical distribution to physical and biological gradients? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 110, p. 223–235.
- Ross, R.M., Quetin, L.B., Martinson, D.G., Iannuzzi, R.A., Stammerjohn, S.E., Smit, R.C. (2008) Palmer LTER: patterns of distribution of 5 dominant zooplankton species in the epipelagic zone west of the Antarctic Peninsula, 1993-2004. *Deep-Sea Res. II.* 55 (18–19), p. 2086–2105.
- Ruzicka, J.J., Radtke, R.L. (1995) Estimating the age of Antarctic larval fish from otolith microstructure using light and electron microscopy. *Polar Biol.* 15, p. 587–592.
- Sabates, A., Saiz, E. (2000) Intra- and interspecific variability in prey size and niche breadth of myctophiform fish larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 201, p. 261–271.
- Sabates, A., Bozzano, A., Vallvey, I. (2003) Feeding pattern and the visual light environment in myctophid fish larvae. *J. Fish. Biol.* 63, p. 1476–1490.
- Sabourenkov, E.N. (1990) Mesopelagic fish of the Southern Ocean - summary

- results of recent Soviet studies. CCAMLR Secretariat. p. 433–457.
- Saiki, R.K., Scharf, S., Faloona, F., Mullis, K.B., Horn, G.T., Erlich, H.A., Arnheim, N. (1985) Enzymatic amplification of beta-globin genomic sequences and restriction site analysis for diagnosis of sickle cell anemia. *Science*. 230 (4732), p. 1350–1354.
- Saiki, R.K., Gelfand, D.H., Stoffel, S., Scharf, S.J. (1988) Primer-directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase. *Science*. 239 (4839), p. 487–491.
- Sameoto, D.D. (1988) Feeding of lantern fish *Benthoosema glaciale* off the Nova Scotia Shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 44, p. 113–129.
- Sanzo, J. (1939) Nuovo contributo alla conoscenza dello sviluppo di *Myctophum Rissoi* (Cocco). *Atti. Accad. Gioenia. Sci. Nat. Catanias.* 3(6), p. 1–8.
- Sassa, C. (2010) Feeding ecology of *Symbolophorus californiensis* larvae (Teleostei: Myctophidae) in the southern transition region of the western North Pacific. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 90, p. 1249–1256.
- Sassa, C., Kawaguchi, K. (2004) Larval feeding habits of *Diaphus garmani* and *Myctophum asperum* (Pisces: Myctophidae) in the transition region of the western North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 278, p. 279–290.

- Sassa, C., Kawaguchi, K., Oozeki, Y., Kubota, H., Sugisaki, H. (2004) Distribution patterns of larval myctophid fishes in the transition region of the western North Pacific. *Mar. Biol.* 144, p. 417–428.
- Sassa, C., Kawaguchi, K. (2005) Larval feeding habits of *Diaphus theta*, *Protomyctophum thompsoni* and *Tarletonbeania taylori* (Pisces: Myctophidae) in the transition region of the western North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 298, p. 261–276.
- Sassa, C., Hirota, Y. (2013) Seasonal occurrence of mesopelagic fish larvae on the onshore side of the Kuroshio of southern Japan. *Deep-Sea Res. I.* 81, 49–61.
- Sassa, C., Suzuki, Y., Toyama, T., Saito, M. (2023) Morphological characteristics, molecular species validation and spatio-temporal distribution of myctophid eggs off the Pacific coast of northeastern Japan. *Deep-Sea Res. I.* 202, 104193.
- Sassa, C., Takahashi, M., Tsukamoto, Y. (2015) Distribution, hatch-date, growth, and mortality of larval *Benthosema pterotum* (Pisces: myctophidae) in the shelf region of the East China Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 95, p. 161–174.
- Sassa, C., Takahashi, M. (2018) Comparative larval growth and mortality of mesopelagic fishes and their predatory impact on zooplankton in the Kuroshio region. *Deep-Sea Res. I.* 131, p. 121–132.

- Saunders, R.A., Collins, M.A., Foster, E., Shreeve, R., Stowasser, G., Ward, P., Tarling, G.A. (2014) The trophodynamics of Southern Ocean *Electrona* (Myctophidae) in the Scotia Sea. *Polar Biol.* 37, p. 789–807.
- Saunders, R.A., Collins, M.A., Ward, P., Stowasser, G., Hill, S.L., Shreeve, R., Tarling, G.A. (2015a) Predatory impact of the myctophid fish community on zooplankton in the Scotia Sea (Southern Ocean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 541, p. 45–64.
- Saunders, R.A., Collins, M.A., Ward, P., Stowasser, G., Shreeve, R., Tarling, G.A. (2015b) Distribution, population structure and trophodynamics of Southern Ocean *Gymnoscopelus* (Myctophidae) in the Scotia Sea. *Polar Biol.* 38, p. 287–308.
- Saunders, R.A., Collins, M.A., Ward, P., Stowasser, G., Shreeve, R., Tarling, G.A. (2015c) Trophodynamics of *Protomyctophum* (Myctophidae) in the Scotia Sea (Southern Ocean). *J. Fish Biol.* 87, p. 1031–1058.
- Saunders, R.A., Collins, M.A., Shreeve, R., Ward, P., Stowasser, G., Hill, S.L., Tarling, G.A. (2018) Seasonal variation in the predatory impact of myctophids on zooplankton in the Scotia Sea (Southern Ocean). *Prog. Oceanogr.* 168, p. 123–144.

- Schelvis, J., Siepel, H. (1988) Larval food spectra of *Pterostichus oblongopunctatus* and *P. rhaeticus* in the field (Coleoptera: Carabidae). *Entom. Gen.* 13, p. 61–6.
- Schloss, P.D., Westcott, S.L., Ryabin, T., Hall, J.P. et al. (2009) Introducing MOTHUR: open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities. *Appl. Environ. Microbiol.* 75, p. 7537–7541.
- Schnack-Schiel, S.B., Hagen, W., Mizdalski, E. (1991) Seasonal comparison of *Calanoides acutus* and *Calanus propinquus* (Copepoda: Calanoida) in the southeastern Weddell Sea, Antarctica. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 70, p. 17–27.
- Schmit, K., Atkinson, A., Stübing, D., McClelland, J.W., Montoya, J.P. (2003) Trophic relationships among Southern Ocean copepods and krill: Some uses and limitations of a stable isotope approach. *Limnol. Oceanogr.* 48(1), p. 277–289.
- Scotto di Carlo, B., Costanzo, G., Fresi, E., Guglielmo, L., Ianora, A. (1982) Feeding Ecology and Stranding Mechanisms in Two Lanternfishes, *Hygophum benoiti* and *Myctophum punctatum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 9, p. 13–24.
- Shoemaker, K.M., Moisander, P.H. (2017) Seasonal variation in the copepod gut microbiome in the subtropical North Atlantic Ocean. *Env. Microbiol.* 19(8),

p. 3087–3097.

Shreeve, R.S., Collins, M.A., Tarling, G.A., Main, C.E., Ward, P., Johnston, N.M.

(2009) Feeding ecology of myctophid fishes in the northern Scotia Sea. *Mar.*

Ecol. Prog. Ser. 386, p. 221–236.

Smith, W.O. Jr., Marra, J., Hiscock, M.R., Barber, R.T. (2000) The seasonal cycle

of phytoplankton biomass and primary productivity in the Ross Sea, Antarctica.

Deep-Sea Res. II. 47 (15–16), p. 3119–3140.

Smith, W.O. Jr., A. Shields, R., Peloquin, J.A., Catalano, G., Tozzi, S., Dinniman,

M.S., Asper, V.A. (2006) Biogeochemical budgets in the Ross Sea: Variations

among years. *Deep-Sea Res. II.* 53 (8–10), p. 815– 833.

Sokolov, S., Rintoul, S. (2009) Circumpolar structure and distribution of the

Antarctic Circumpolar Current fronts: 2. Variability and relationship to sea

surface height. *J. Geophys. Res.* 114, C11019.

Spiker, E.C., Hatcher, P.G. (1984) Carbon isotope fractionation of sapropellic

organic matter during early diagenesis. *Org. Geochem.* 5, p. 283–290.

Steinberg, D.K. (1995) Diet of copepods (*Scopalatum vorax*) associated with

mesopelagic detritus (giant larvacean houses) in Monterey Bay, California.

Mar. Biol. 122, p. 571–584.

- Stowasser, G., Atkinson, A., McGill, R.A.R., Phillips, R.A., Collins, M.A., Pond, D.W. (2012) Food web dynamics in the Scotia Sea in summer: A stable isotope study. *Deep-Sea Res. II*.59-60, p. 208–221.
- Stowasser, G., McAllen, R., Pierce, G.J., Collins, M.A., Moffat, C.F., Priede, I.G., Pond, D.W. (2009) Trophic position of deep-sea fish—Assessment through fatty acid and stable isotope analyses. *Deep-Sea Res. I*. 56 (5), p. 812–126.
- Sugita, H., Okano, R., Suzuki, Y., Iwai, D., Mizukami, M., Akiyama, N., Matsuura, S. (2002) Antibacterial abilities of intestinal bacteria from larval and juvenile Japanese flounder against fish pathogens. *Fish. Sci.* 68, p. 1004–1011.
- Sunderland, K.D. (1988) Quantitative methods of detecting invertebrate predation occurring in the field. *Ann. Appl. Biol.* 112, p. 201–224.
- Suthers, I.M. (1996) Spatial variability of recent otolith growth and RNA indices in pelagic juvenile *Diaphus kapulae*: an effect of flow disturbance near an Island? *Mar. Freshwater Res.* 47, p. 273–283.
- Suzuki, R., Ishimaru, T. (1990) An improved method for the determination of phytoplankton chlorophyll using N, N-dimethylformamide. *J. Oceanogr.* 46, p. 190–194.
- Symondson, W.O. (2002) Molecular identification of prey in predator diets. *Mol.*

Ecol. 11, p. 627–641.

Takagi, K., Yatsu, A., Itoh, H., Moku, M., Sassa, C. (2006) Age and growth of lanternfishes, *Symbolophorus californiensis* and *Ceratoscopelus warmingii* (Myctophidae), in the Kuroshio–Oyashio Transition Zone. Ichthyol. Res. 53, p. 281–289.

Takagi, K., Yatsu, A., Itoh, H., Moku, M., Nishida, H. (2009) Comparison of feeding habits of myctophid fishes and juvenile small epipelagic fishes in the western North Pacific. Mar. Biol. 156, p. 641–659.

Tanasomwang, V., Muroga, K. (1988) Intestinal Microflora of Larval and Juvenile Stages in Japanese Flounder (*Paralichthys olivaceus*). Fish Pathol. 23(2), p. 77–83.

Tanasomwang, V., Muroga, K. (1989) Intestinal Microflora of Rockfish *Sebastes schlegeli*, Tiger Puffer *Takifugu rubripes* and Red Grouper *Epinephelus akaara* at their Larval and Juvenile Stages. Nippon Suisan Gakkaishi. 55(8), p. 1371–1377.

Tang, C.Q., Leasi, F., Obertegger, U., Kieneke, A., Barraclough, T.G., Fontaneto, D. (2012) The widely used small subunit 18S rDNA molecule greatly underestimates true diversity in biodiversity surveys of the meiofauna. Proc.

- Natl. Acad. Sci. U.S.A. 109, p. 16208–16212.
- Tang, K., Dziallas, C., Hutalle-Schmelzer, K., Grossart, H.P. (2009) Effects of food on bacterial community composition associated with the copepod *Acartia tonsa* Dana. Biol. Lett. 5, p. 549–553.
- Tarling, G.A., Stowsser, G., Ward, P., Poulton, A.J., Zhou, M., Venables, H.J., McGill, R.A.R., Murphy, E.J. (2012) Seasonal trophic structure of the Scotia Sea pelagic ecosystem considered through biomass spectra and stable isotope analysis. Deep-Sea Res. II. 59–60, p. 222–236.
- Tashiro, S. (1970) Studies on the mouth size of fish larvae. Bull. Jpn. Soc. Soc. Fish. 36(4), p. 353–368.
- Thöle, L.M., Nooteboom, P.D., Hou, S., Wang, R., Nie, S., Michel, E., Sauermilch, I., Marret, F., Sangiorgi, F., Bijl, P.K. (2023) An expanded database of Southern Hemisphere surface sediment dinoflagellate cyst assemblages and their oceanographic affinities. J. Micropalaeontol. 42, p. 35–56.
- Tieszen, L.L., Boutton, T.W., Tesdahl, K.G., Slade, N.A. (1983) Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. Oecologia. 57, p. 32–37.
- Tomas, C.R. (1997) Identifying marine phytoplankton. Academic Press, 858p.

- Trivelpiece, W.Z., Hinke, J.T., Miller, A.K., Reiss, C.S., Trivelpiece, S.G., Watters, G.M. (2011) Variability in krill biomass links harvesting and climate warming to penguin population changes in Antarctica. PNAS. 108, p. 7625–7628.
- Tyler, H.R., Pearcy, W.G. (1975) The Feeding Habits of Three Species of Lanternfishes (Family Myctophidae) off Oregon, USA. Mar. boil. 32, p. 7–11.
- Turner, J.T. (2002) Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. Aquat. Microb. Ecol. 27, p. 57–102.
- Ullrich, B., Storch, V., Marshall, P.M. (1991) Microscopic anatomy, functional morphology, and ultrastructure of the stomach of *Euphausia superba* Dana (Crustacea, Euphausiacea). Polar Biol. 11, p. 203–211.
- Umezawa, A., Tsukamoto, K. (1991) Factors influencing otolith increment formation in Japanese eel, *Anguilla japonica* T. & S., elvers. J. Fish Biol. 39 (21), p. 1–223.
- Untergasser, A., Cutcutache, I., Koressaar, T., et al. (2012) Primer3--new capabilities and interfaces. Nucleic Acids Res. 40, e115.
- Valls, M., Olivar, M.P., Fernández de Puelles, M.L., Molí, B., Bernal, A., Sweeting, C.J. (2014) Trophic structure of mesopelagic fishes in the western Mediterranean based on stable isotopes of carbon and nitrogen. J. Mar. Syst.

138, p. 160–170.

Van De Peer, Y., Wachter, R.D. (1997) Evolutionary Relationships Among the Eukaryotic Crown Taxa Taking into Account Site-to-Site Rate Variation in 18S rRNA. *J. Mol. Evol.* 45, p. 619–630.

Vestheim, H., Jarman, S.N. (2008) Blocking primers to enhance PCR amplification of rare sequences in mixed samples—A case study on prey DNA in Antarctic krill stomachs. *Front. Zool.* 5, 12.

Walrant, A., Loreau, M. (1995) Comparison of iso-enzyme electrophoresis and gut content examination for determining the natural diets of the groundbeetle species *Abax ater* (Coleoptera: Carabidae). *Entom. Gen.* 19, p. 253–259.

Watanabe, H., Moku, M., Kawaguchi, K., Ishimaru, K., Ohno, A. (1999) Diel vertical migration of myctophid fishes (Family Myctophidae) in the transitional waters of the western North Pacific. *Fish. Oceanogr.* 8(2), p. 115–127.

Watanabe, C., Nishida, H. (2002) Development of assessment techniques for pelagic fish stocks: applications of daily egg production method and pelagic trawl in the western North Pacific Ocean. *Fish. Sci.* 68 (suppl. 1), p. 97–100.

Welschmeyer, N.A. (1994) Fluorometric analysis of chlorophyll a in the presence of

- chlorophyll b and phaeopigments. *Limnol. Oceanogr.* 39, p. 1985–1992.
- Wiebe, P.H., Morton, A.W., Bradley, A.M., Backus, R.H., Craddock, J.E., Barber, V., Cowles, T.J., Flierl, G.R. (1985) New development in the MOCNESS, an apparatus for sampling zooplankton and micronekton. *Mar. Biol.* 87, p. 313–323.
- Williams, A., Koslow, J.A. (1997) Species composition, biomass and vertical distribution of micronekton over the mid-slope region off southern Tasmania, Australia. *Mar. Biol.* 130, p. 259–276.
- Williams, G.D., Nicol, S., Aoki, S., Meijers, A.J.S., Bindoff, N.L., Iijima, Y., Marsland, S.J., Klocker, A. (2010) Surface oceanography of BROKEWEST, along the Antarctic margin of the south-west Indian Ocean (30–80 °E). *Deep-Sea Res. II.* 57 (9–10), p. 738–757.
- Woese, C.R., Kandler, O., Wheelis, M.L. (1990) Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 87, p. 4576–4579.
- Wood, C.M. (2001) Influence of feeding, exercise, and temperature on nitrogen metabolism and excretion. *Fish. Physiol.* 20, p. 201–238.
- Yamashita, Y., Bailey, K.M. (1989) A laboratory study of the bioenergetics of larval

- walleye pollock, *Theragra chalcogramma*. Fish. Bull. 87, p. 525–536.
- Yeh, H.D., Questel, J.M., Mass, K.R., Bucklin, A. (2020) Metabarcoding analysis of regional variation in gut contents of the copepod *Calanus finmarchicus* in the North Atlantic Ocean. Deep Sea Res. II.180, 104738.
- Young, J.W., Blaber, S.J. (1986) Feeding ecology of three species of midwater fishes associated with the continental slope of eastern Tasmania, Australia. Mar. Biol. 93, p. 147–156.
- Zanden, M.J.V., Hulshof, M. (1998) Application of Stable Isotope Techniques to Trophic Studies of Age-0 Smallmouth Bass. Trans. Am. Fish. Soc. 127, p. 729–739.
- Zeng, W.N., Yu, S.Y. (1992) Effects of starvation on the formation of daily growth increments in the otolith of milkfish, *Chanos chanos* (Forsskal), larvae. J. Fish Biol. 40, p. 39–48.
- Zwally, H.J., Comiso, J.C., Parkinson, C.L., Campbell, W.J., Carsey, F.D., Gloersen, P. (1983) Antarctic Sea Ice, 1973–1976: Satellite Passive-Microwave Observations. NASA SP-459, 206p.