

## 動物プランクトン\*

上 真 一\*\*

## Zooplankton

Shin-ichi Uye

## 1. はじめに

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

## 2. 動物プランクトン現存量

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

量を炭素、窒素を基準として測定する必要がある。従来のプランクトン研究では出現個体数が計数されることが多かったが、個体数データで物質循環を語ることはできない。沿岸で採集された動物プランクトンサンプル中には、植物プランクトンやデトライタスが混在し、動物プランクトンだけの分離を困難にしている場合が多い。その場合には各種動物プランクトンの体長と体重との関係を求めておき、個体の体長測定から現存量の推定を行うのが便利である(Uye, 1982<sup>1)</sup>; 弘田, 1986<sup>2)</sup>。

筆者の研究室では、図1に示すような顕微鏡ビデオマイクロメーターとコンピューターから構成されるシステムを開発して、モニター上に拡大された動物プランクトンの体長を測定することにより、換算された炭素重量、窒素重量のデータが自動的にコンピューターに入力されるようになっている。1サンプルにつき数100個体以上のデータを

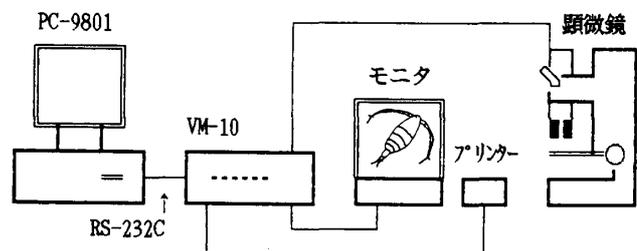


図1 動物プランクトンの体サイズ測定から体重への換算を行う装置の概要。本システムは顕微鏡に取り付けたビデオマイクロメーター(オリンパス, VM-10)を使用して動物プランクトンの体サイズを測定し、取り込んだデータを基にエディタで作成した計算式ファイルを読み込んで計算処理を行い、その結果を編集してロータス123で読み込めるファイル形式で出力する。

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

\*\* 広島大学生物生産学部

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

### 3. 動物プランクトン体内でのエネルギー収支

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

#### MATERIAL FLOW in ZOOPLANKTON

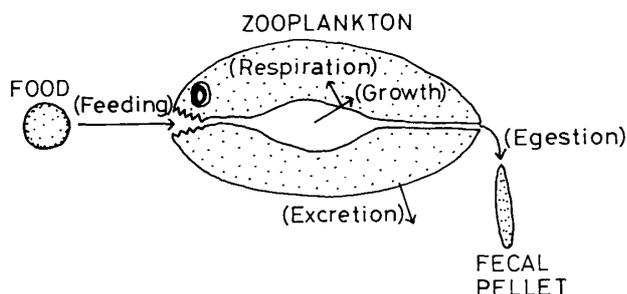


図2 動物プランクトン体内でのエネルギーの流れ。

その際のエネルギー収支は下式で表される。

$$I = R + G + E + U$$

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

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

$$A = R + G = I - E$$

$$AE = (R + G)/I = (I - E)/I$$

となる。

また、総成長効率 ( $K_1$ , gross growth effi-

ciency), 純成長効率 ( $K_2$ , net growth efficiency) は、

$$K_1 = G/I$$

$$K_2 = G/(R + G) = G/I \cdot A$$

で示される。

### 4. 摂餌生態、並びに摂餌速度の測定

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

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

## 動物プランクトン

表1 本邦沿岸域に赤潮として出現する15種類の鞭毛藻類を、2種類のカイアシ類 *Pseudodiaptomus marinus* (P. m.), *Acartia omorii* (A. o.) に与えた場合の、排糞速度、生残、産卵速度の比較。+は良好、-は不良、±はその中間の結果をそれぞれ示す。(Uye and Takamatsu, 1990<sup>3)</sup> より引用)

Species	Egestion		Survival		Egg production	
	P. m.	A. o.	P. m.	A. o.	P. m.	A. o.
Dinophyceae						
<i>Heterocapsa triquetra</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Gymnodinium sanguineum</i>	+	+	+	-	+	+
<i>Gymnodinium mikimotoi</i>	-	-	±	-	±	-
<i>Gonyaulax spinifera</i>	-	+	+	+	+	+
<i>Protoceratium reticulatum</i>	-	-	+	+	+	+
<i>Prorocentrum triestinum</i>	+	+	+	+	+	±
<i>Prorocentrum micans</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Pyrophacus steinii</i>	+	±	+	+	±	-
Raphidophyceae						
<i>Olisthodiscus luteus</i>	-	+	-	+	-	±
<i>Heterosigma akashiwo</i> (NU)	±	-	+	±	±	-
<i>Heterosigma akashiwo</i> (NIES-145)	±	+	+	-	±	±
<i>Chattonella marina</i>	±	-	+	-	±	-
<i>Fibrocapsa japonica</i>	-	-	±	-	±	-
Prasinophyceae						
<i>Pterosperma cristatum</i>	±	-	+	+	+	+
<i>Pyramimonas aff. amilifera</i>	-	±	+	+	+	+
Euglenophyceae						
<i>Eutreptiella</i> sp.	+	+	+	+	+	+

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

餌濃度の変化に伴う動物プランクトンの摂餌速度の変化を、摂餌の機能的応答 (functional response) という。図3はカイアシ類 *Calanus*

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

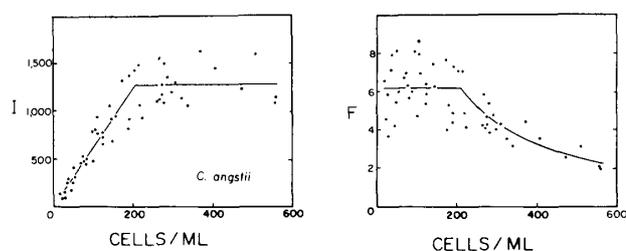


図3 カイアシ類 *Calanus pacificus* の珪藻類 *Coscinodiscus angustii* に対する沓水速度 (F) と摂餌速度 (I) の変化。(Frost, 1972<sup>4)</sup> より引用)

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

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

### 5. 呼吸・排泄速度

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

$$R = aW^b$$

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

$$R = (0.0444 T - 0.333) + 0.713 \log W$$

ただし、 $R$  : 呼吸速度 ( $\mu\text{l O}_2 \text{ indiv.}^{-1} \text{ hr}^{-1}$ )、 $W$  : 体乾燥重量 ( $W, \text{mg indiv.}^{-1}$ )。また図 4 には Ikeda (1974)<sup>6)</sup> によって求められた、全海洋で採集された動物プランクトンの呼吸速度と体乾燥重量との関係を示す直線も示されており、それらは瀬戸内海で得られた直線とほぼ重なっている。

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

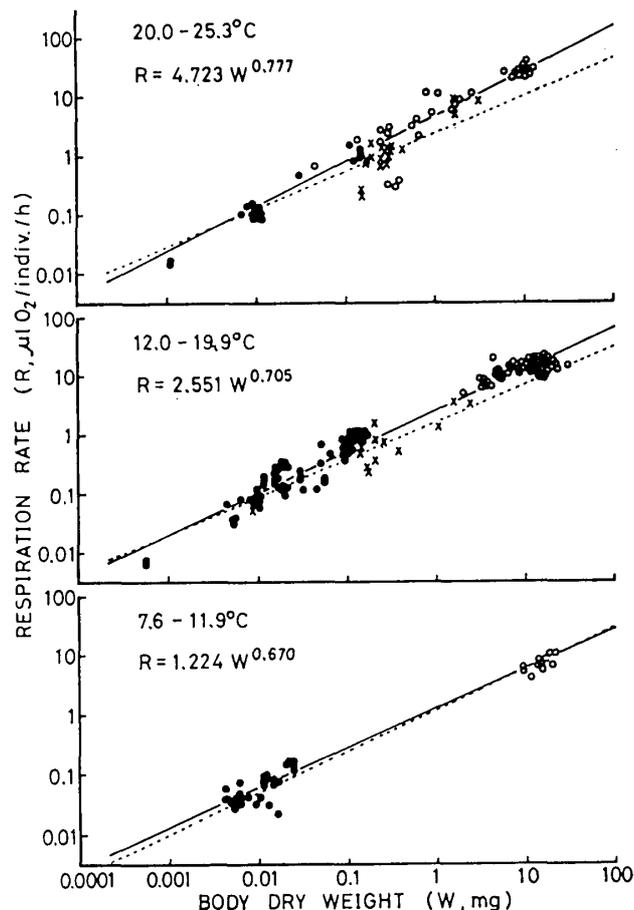


図 4 瀬戸内海に出現する甲殻類プランクトンの 3 つの異なる水温段階での、呼吸速度と体乾燥重量との関係。点線は Ikeda (1974)<sup>6)</sup> の関係式に各水温段階での代表水温 (23, 16, 10°C) を代入して求めた。(Uye and Yashiro, 1988<sup>5)</sup> より引用)

給量の制限を受けていない動物プランクトンの成長速度は、多くの場合呼吸速度と平行関係にあることを基本原理としており、成長速度は呼吸速度に適当な定数を乗じて見積もられる (Ikeda and Motoda, 1978)<sup>7)</sup>。今、呼吸に必要な炭素量を  $R'$  とすると、成長速度 ( $P$ ) は次式で与えられる。

$$P = 2.5R'$$

有機物は動物プランクトンの体内で分解を受け、その結果、窒素化合物は主としてアンモニアの形で、リン化合物は主としてリン酸の形で排泄される。代謝基質としての有機物中に含まれる炭素、窒素、リンが一定の割合で使用されるなら、窒素排泄速度あるいはリン排泄速度は呼吸速度と平行関係にあることになる。実際には様々な呼吸基質が使用されるので、消費される酸素量、排泄

## 動物プランクトン

される窒素量, リン量の比, すなわち  $O:N$  比,  $O:P$  比が異なることになり, 逆にこれらの比を測定することにより呼吸基質が蛋白質であるか, 脂質であるかを推定することが可能である. 夏季成層が顕著である海域では表層の栄養塩が枯渇することがあり, この時には動物プランクトンにより再生産された栄養塩が, 植物プランクトンの生産を支える重要な役割を果たしている.

## 6. 排糞速度

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

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

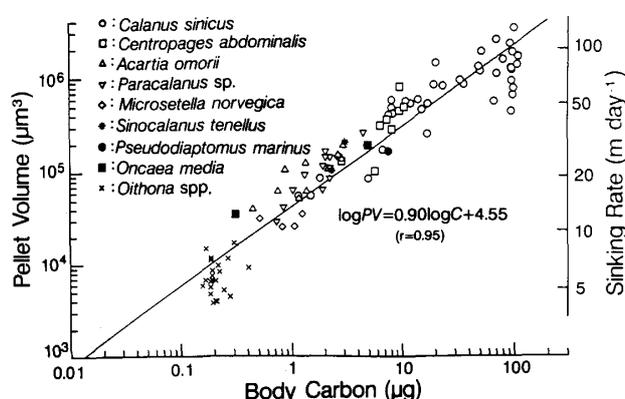


図5 瀬戸内海に出現する主要動物プランクトンの糞粒体積と体炭素重量との関係. 糞粒の推定沈降速度も描かれている. (Uye and Kaname, 1994)<sup>8)</sup>より引用)

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

## 7. 成長速度

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

$$D_H = a(T - \alpha)^b$$

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

動物プランクトンの体重は, ある期間 ( $t$ ) に  $W_0$  から  $W_t$  に増大したとすると, その間の瞬間成長速度 ( $g$ ) は次式で与えられる.

$$g = (\ln W_t - \ln W_0) / t$$

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

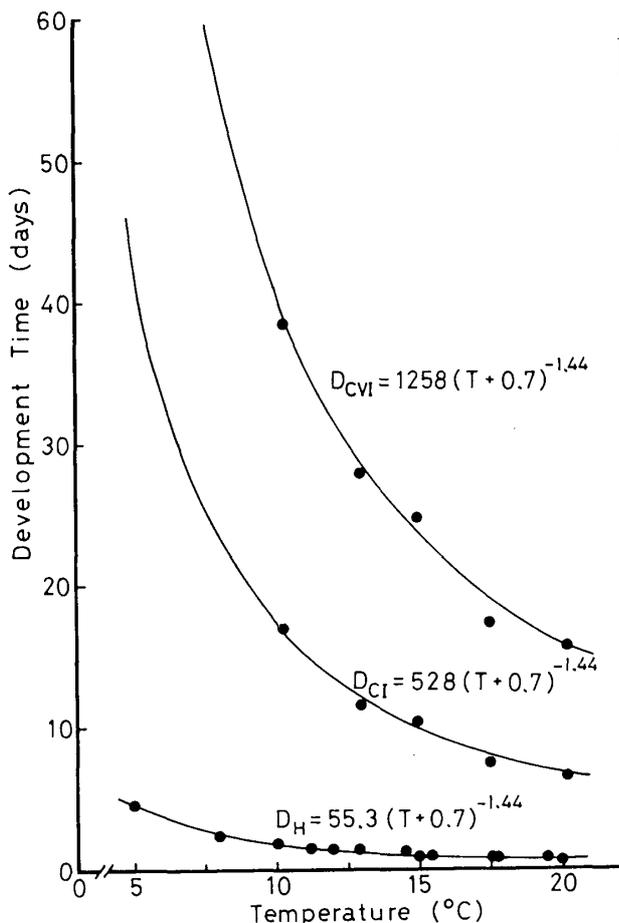


図6 カイアシ類 *Calanus sinicus* の産卵から孵化まで ( $D_H$ ), コペポダイト I 期まで ( $D_{CI}$ ), 成体まで ( $D_{CVI}$ ) に要する日数と水温との関係。(Uye, 1988<sup>9)</sup> より引用)

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

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

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

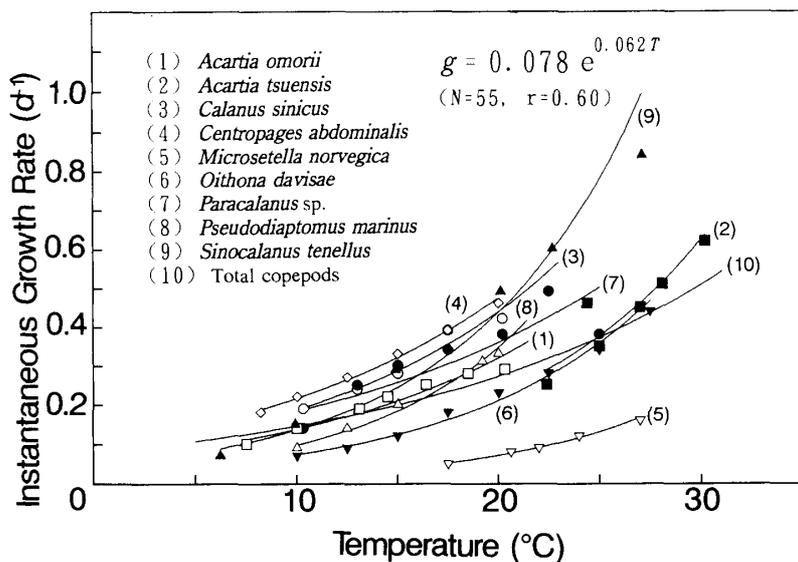


図7 瀬戸内海に出現するカイアシ類9種のコペポダイト期における瞬間成長速度と水温との関係。(上, 未報告)

## 動物プランクトン

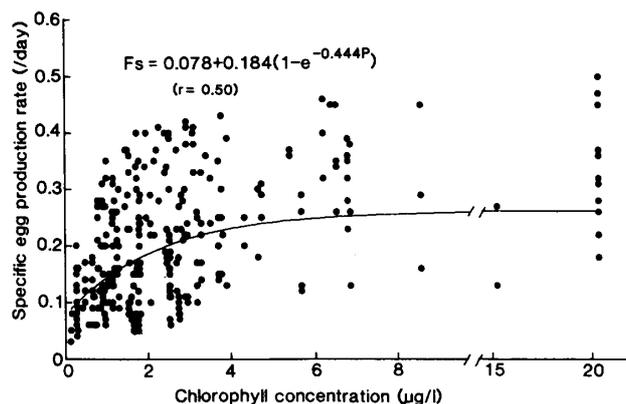


図8 カイアシ類 *Paracalanus* sp. の野外における単位体重当たりの産卵速度とクロロフィル  $\alpha$  濃度との関係。(Uye and Shibuno, 1992<sup>10)</sup> より引用)

的成長速度に乗じて推定することが可能である。

### 8. 個体群あるいは群集生産速度

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

$$P = B \cdot g$$

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

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

この時の調査では、同時に <sup>14</sup>C をトレーサーとした一次生産速度の測定も行ったので、それらの測定値をカイアシ類の食性に基いて推定したカイアシ類二次生産速度の季節変動と共に図11に示す。一次生産速度は1月では低かったが、4月までには上昇して11月までは高いレベルで推移した。カイアシ類二次生産速度は水温の低い4月までは冬季と同様に低いままであり、6月に急上昇して秋季まで継続した。この時の瀬戸内海での年間平均一次生産速度は122 g C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>、カイアシ

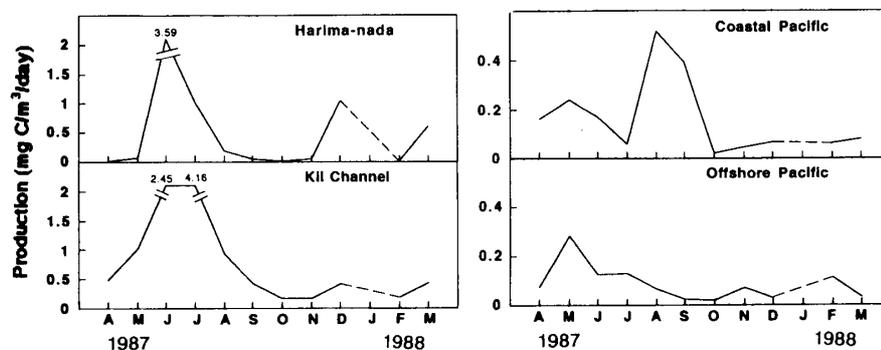


図9 播磨灘、紀伊水道、太平洋沿岸域、太平洋沖合域におけるカイアシ類 *Calanus sinicus* の平均生産速度の季節変動。(Huang *et al.*, 1993<sup>11)</sup> より引用)

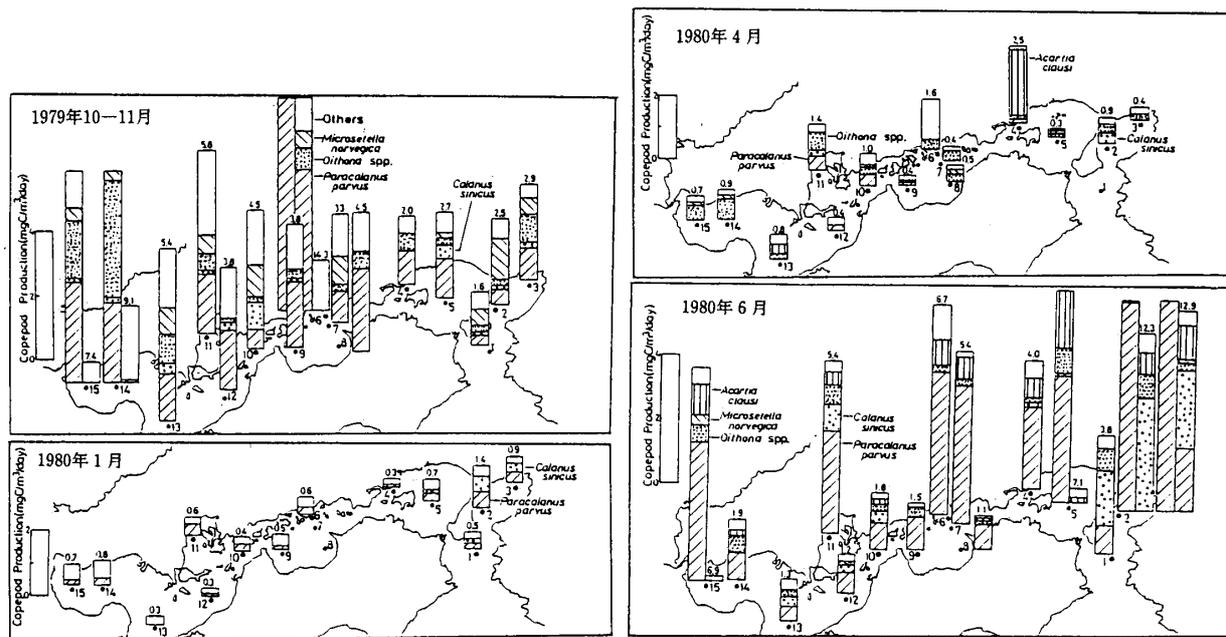


図10 瀬戸内海のカイアシ類群集の生産速度の地理的分布。(Uye et al., 1986<sup>12)</sup>より引用)

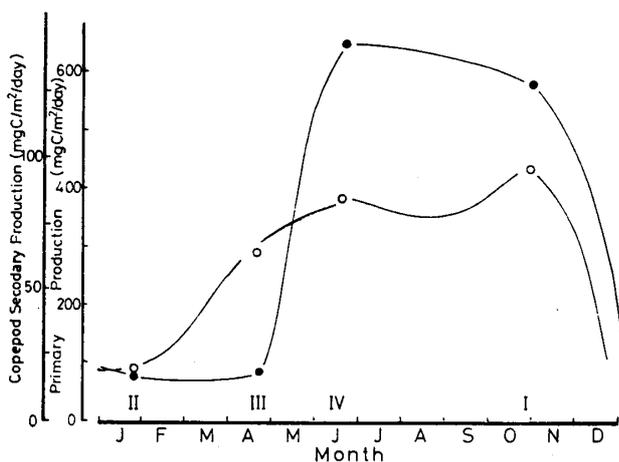


図11 瀬戸内海の一次生産速度(白丸)とカイアシ類二次生産速度(黒丸)の季節変動。(Uye et al., 1986<sup>12)</sup>より引用)

類二次生産速度は $26.4 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ となり、一次生産から二次生産への平均転送効率 $21.7\%$ であった。

瀬戸内海のプランクトン食性魚(主としてイワシ類)の年間漁獲量は $1 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ 、総漁獲量は $2.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ であり、これらはそれぞれ一次生産速度の $0.82, 1.8\%$ に相当する。

9. 沿岸域の環境変動と動物プランクトンの変遷  
沿岸域に集中する人間の活動により、沿岸域の

環境はこの数十年間に劇的に変化した。例えば東京湾は本邦で最も富栄養化が進行している内湾であるが、ここでは動物プランクトンとして小型カイアシ類の *Oithona davisae* が優占し、瀬戸内海で優占的に出現する *Calanus sinicus*, *Paracalanus* sp., *Microsetella norvegica* などの大型・中型カイアシ類は主して東京湾口から外側に出現する (Uye, 1994)<sup>13)</sup>。しかし、戦後間もない1948年の調査では、*O. davisae* 以外にこれらのカイアシ類が多く湾内にも出現していた。東京湾の富栄養化の進行に伴い、カイアシ類のサイズ組成は明らかに小型化した。今ではカイアシ類より一層小型の繊毛虫類が優占的になりつつある。

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

## 動物プランクトン

において観察されている (Zaitsev, 1992)<sup>14)</sup>。

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

## 参考文献

- 1) Uye, S. (1982): Length - weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **38**, 149-158.
- 2) 弘田礼一郎 (1986): ネットプランクトン。沿岸環境調査マニュアル (底質・生物篇), 日本海洋学会編, p. 177-191. 恒星社厚生閣, 東京.
- 3) Uye, S. and K. Takamatsu (1990): Feeding interactions between planktonic copepods and red-tide flagellates from Japanese coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **59**, 97-107.
- 4) Forst, B. W. (1972): Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.*, **17**, 805-815.
- 5) Uye, S. and M. Yashiro (1988): Respiration rates of planktonic crustaceans from the Inland Sea of Japan with special reference to the effects of body weight and temperature. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **44**, 47-51.
- 6) Ikeda, T. (1974): Nutritional ecology of marine zooplankton. *Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ.*, **22**: 1-97.
- 7) Ikeda, T. and S. Motoda (1978): Estimated zooplankton production and their ammonia excretion in the Kuroshio and adjacent seas. *Fish. Bull.*, **76**, 357-366.
- 8) Uye, S. and K. Kaname (1994): Relations between fecal pellet volume and body size for major zooplankters of the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr.*, **50**, 43-49.
- 9) Uye, S. (1988): Temperature-dependent development and growth of *Calanus sinicus* (Copepoda: Calanoida) in the laboratory. *Hydrobiologia*, **167/168**, 285-293.
- 10) Uye, S. and N. Shibuno (1992): Reproductive biology of the planktonic copepod *Paracalanus* sp. in the Inland Sea of Japan. *J. Plankton Res.*, **14**, 343-358.
- 11) Huang, C., S. Uye and T. Onbe (1993): Geographical distribution, seasonal life cycle, biomass and production of a planktonic copepod *Calanus sinicus* in the Inland Sea of Japan and its neighboring Pacific Ocean. *J. Plankton Res.*, **15**, 1229-1246.
- 12) Uye, S., H. Kuwata and T. Endo (1986): Standing stocks and production rates of phytoplankton and planktonic copepods in the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **42**, 421-434.
- 13) Uye, S. (1994): Replacement of large copepods by small ones with eutrophication of embayments: cause and consequence. *Hydrobiologia*, **292/293**, 513-519.
- 14) Zaitsev, Yu. P. (1992): Recent changes in the trophic structure of the Black Sea. *Fish. Oceanogr.*, **2**, 180-189.