— 2004 年度日本海洋学会岡田賞受賞記念論文 —

西部北太平洋におけるハダカイワシ科魚類の生態に関する研究*

李 雅利†

要 旨

西部北太平洋亜寒帯域および移行域に生息するハダカイワシ科魚類の優占種について日周鉛直移動様式を解析して、典型的な日周鉛直移動を行なう種、夜間の分布が表層と中層に分かれる種、夜間の分布の上限が昼間の分布の上限よりも浅くなる種、日周鉛直移動を行なわない種の大きく4つのタイプに分けられることを明らかにした。さらに、生物量で優占するトドハダカ、コヒレハダカおよびセッキハダカの3種について摂餌生態および成熟について多くの新知見を得た。特に、胃内容物の精緻な解析から、日周鉛直移動が餌の豊富な表層への摂餌回遊であることを示した。これらの知見は、夜間の表層での魚類マイクロネクトンによる餌料プランクトン消費量を見積もる実証的パラメーターを示したもので、さらに精度の高い水産資源管理モデルの構築だけではなく、外洋における生物ポンプの生態学的な理解にも大きく貢献するものである。さらに、トドハダカについては初期成長および産卵生態を明らかにして、本種が亜寒帯域と移行域の間で摂餌・産卵回遊を行なっていることを示した。

キーワード：ハダカイワシ科魚類、外洋生態系、日周鉛直移動、摂餌生態、生活史

1. はじめに

近年、地球温暖化に伴う海洋の応答や、水産資源の自然変動メカニズムなどを解明するために、海洋生態系の構造と機能を理解することがますます重要視されている。古典的食物連鎖では、エネルギー（炭素）は基礎生産者である植物プランクトンから二次生産者である動物プランクトン、小型魚類など三次生産者、そしてさらに高次の大型生物へ伝達されている。マイクロネクトンと呼ばれる生態群は、その大きさと遊泳能力から、ネクトンとプランクトンの中間に位置し、このエネルギーの流れの中で、主に動物プランクトンを捕食する

三次生産者として重要な役割を果たしている種が多いと推測されている (Marshall, 1954)。このマイクロネクトン群集には小型魚類や、小型イカ類、遊泳性のエビ類やアミ類などが含まれ、外洋生態系においては、深海性 (中・深層性) の種が多い。特に、中層性魚類マイクロネクトンの生物量は莫大であり、北緯 20 度以北の西部北太平洋における資源量は最低でも 4,900 万トンと推測されている (Gjøsæter and Kawaguchi, 1980)。この魚類マイクロネクトン群集の中で、生物量で最も優占する生物群の一つがハダカイワシ科魚類である。ハダカイワシ科魚類は、北極海を除く世界中の中・深層 (おおよそ 200 m～1,500 m) に生息する。世界中で 30 属約 250 種が生息し、そのうち日本近海では 23 属 88 種の生息が確認されている (中坊, 2000)。多くの種の体長は、成魚で約 2 cm～15 cm 程度であるが、中には

* 2005 年 2 月 23 日 受 領；2005 年 2 月 27 日 受 理
著作権：日本海洋学会, 2005

† 水産総合研究センター東北水産研究所 混合域海洋環境部
〒985-0001 宮城県塩竈市新浜町 3-27-5
e-mail address : moku@affrc.go.jp

20 cm を越える大型の種もある。多くの種は夜になると 200 m 以浅の表層に浮上して、明け方にはまた深海に潜っていく日周鉛直移動を行なう。ハダカイワシ科魚類の餌は、主にカイアシ類やオキアミ類、端脚類などの甲殻類動物プランクトンである。一般的に、これら動物プランクトンは夜間の表層に多く分布しているため、これら魚類の多くは、夜間表層に浮上することによって、動物プランクトンを捕食している。また、本科魚類は、表層の動物プランクトンを捕食し、中層での呼吸や排泄、大型の深海生物による捕食によって、表層の炭素を深海へ輸送する、いわゆる生物ポンプの役割も果たしていると考えられている (例えば, Longhurst and Harrison, 1988; Hidaka *et al.*, 2001)。さらに、大型の海洋生物の餌としても重要であり、マグロ類やサケ・マス類などの大型魚類、イカ類、イルカやオットセイといった海産哺乳類、海鳥類、そして深海の多くの大型生物がハダカイワシ科魚類を格好の餌としている (例えば, Percy *et al.*, 1988; Springer *et al.*, 1996; Sutton and Hopkins, 1996; Yamamura and Inada, 2001; Ohizumi *et al.*, 2003; Yonezaki *et al.*, 2003; Watanabe *et al.*, 2004)(Fig. 1)。しかし、生態系内での重要性が認識されながらも、このハダカイワシ科魚類は深海に生息していることから、その生態や外洋生態系において果たす役割には謎が多かった。また、北太平洋では東部海域に比べると、日本周辺の西部海域においてはその生態に関する知見が非常に少ないのが現状であった。そこで、(1) この魚類の特徴でもある日周鉛直移動の様式を種毎に把握し、(2) どのような餌生物をどれだけ捕食するのかを種レベルで定量的に把握することを試みた。そして、(3) それぞれの種がどのような生活を送っているのか、生活史を追求した。この3つを研究課題の中心とし、それぞれの課題を関連づけることにより、この魚類の生態を深く理解し、外洋生態系での役割と重要性を解明することを研究目標とした。本稿では、私が大学院に入学してから約 10 年の間に行なってきた本科魚類の生態に関する研究、特に北太平洋亜寒帯域から移行域において優占する 3 種、トドハダカ *Diaphus theta*、コヒレハダカ *Stenobranchius leucopsarus* およびセッキハダカ *Stenobranchius nannochir* (Willis *et al.*, 1988; Beamish *et al.*, 1999) を中心に、その日周鉛直移動と

摂餌生態、生活史について論述した。

Fig. 1. Schematic diagram of a general food web through myctophid fishes in the oceanic ecosystems of the North Pacific.

2. 日周鉛直移動と摂餌生態

2.1. 日周鉛直移動様式

ハダカイワシ科魚類の多くは日周鉛直移動を行なうが、この行動様式を持つのは仔魚から稚魚へ変態してから、もしくは変態中の成長段階からである。卵から孵化した仔魚は顕著な日周鉛直移動を行わず、昼夜とも主に 200 m 以浅で生活するが、その分布層は種によって異なる (例えば, Sassa *et al.*, 2004a)。仔魚から稚魚へ変態し、成魚と同じ形態を備えるようになると、多く種は数百メートルにもおよぶ日周鉛直移動を始める (例えば, Peacy *et al.*, 1977; Kinzer and Schulz, 1985; Gartner *et al.*, 1987)。我々は親潮と黒潮に挟まれた三陸沖の移行域において大型のオッターロールを用いて 11 種の鉛直移動様式を調査研究した。その結果、典型的な日周鉛直移動を行なうタイプ、夜間の分布が表層と中層に分かれるタイプ、夜間の分布の上限が昼間の分布の上限よりも浅くなるタイプ、日周鉛直移動を行わないタイプの大きく 4 つのタイプに分けられることが明らかとなった (Watanabe *et al.*, 1999)(Fig. 2)。また、同じタイプの中でも、重複はあるものの、種によって微妙に分布深度が昼夜ともに異なり、種間で鉛直的に棲み分けていることが判明した。

Fig. 2. Diel vertical migration patterns of myctophid fishes in the transition waters of the western North Pacific (after Watanabe *et al.*, 1999).

2.2. 亜寒帯域における優占3種の摂餌生態

これら魚類の食性を研究してみると、それぞれの鉛直移動様式に応じた摂餌生態が見えてきた。前述の日周鉛直移動様式を明らかにした種のうち、北太平洋亜寒帯域の優占種であり、異なった鉛直移動様式を持っている3種、トドハダカ(日周鉛直移動種)、コヒレハダカ(半日周鉛直移動種)およびセッキハダカ(非鉛直移動種)の夏季の食性や摂餌リズムなどの摂餌生態を追求した(Moku *et al.*, 2000)(Fig. 3)。

トドハダカは、典型的な日周鉛直移動種であり、昼間は300 m～500 m層に、夜間は20 m～100 m層に分布している(Watanabe *et al.*, 1999)。一般的に多くの日周鉛直移動種は、主に夜間表層で摂餌活性が高いが(Baird *et al.*, 1975; Clarke, 1978; Kinzer and Schulz, 1985)、本種は夜間だけでなく昼間もオキアミ類とカイアシ類を活発に捕食する。本種の食性や摂餌リズムは、主な餌生物であるオキアミ類 *Euphausia pacifica* や *Metridia* 属および *Pleuromamma* 属カイアシ類と同じような鉛直分布様式をもち、昼間の生息深度が互いに重複していることによるものと推定された。

コヒレハダカは、昼間400 m～700 m層(主に400 m～600 m層)に分布し、夜間は一部の個体が鉛直移動を行なって20 m～200 m層に浮上し、一部の個体は夜間

でも昼間の生息層に留まることが知られている(Pearcy *et al.*, 1977; Watanabe *et al.*, 1999)。夜間表層に浮上した個体は主に甲殻類プランクトンを活発に捕食し、餌生物の構成はトドハダカと類似しているが、非浮上個体は活発な摂餌は行なわない。また、本種の昼間生息深度の中心(400 m～600 m層)が前記のトドハダカ(300 m～500 m層)より深いこと、すなわち餌のより少ない中層下部にあることが、本種の昼間の摂餌活動を不活発にしている大きな理由であると考えられた。

セッキハダカは、日周鉛直移動を行わず、昼夜ともに500 m以深に分布している。本種は主に *Neocalanus cristatus* を中心とするカイアシ類を摂餌しているが、摂餌の日周リズムが見られず、他の2種と比較すると一日を通じて空胃個体の割合が非常に高い(トドハダカ: 0%～3%、コヒレハダカ: 0%～6%、セッキハダカ: 12%～44%)。セッキハダカの主な餌生物が本種の生息層に多く分布し、日周鉛直移動を行なわない休眠中のカイアシ類 *N. cristatus* であることが、本種の摂餌リズムに日周性がないことと深く関連していると考えられた。

この研究で重要であったのは、食性や摂餌リズムを明らかにしたことに加え、日間摂餌量を見積もったことである。これら3種の日間摂餌量を、時系列採集による標本で算出した胃内容物重量指数 SCI (Stomach Content

Fig. 3. Feeding habits and diel vertical migration patterns of the three myctophid fishes in the subarctic and transition waters of the western North Pacific (after Moku *et al.*, 2000).

Index = 胃内容物重量/体重 × 100) の一日の平均から見積もると、トドハダカで体重(乾重量ベース)の3.3%、コヒレハダカで1.8%、セッキハダカで0.14%であると推定された。これらの値を推定したことにより、魚類マイクロネクトンによる動物プランクトン消費量を見積もるための実証的パラメーターが示され、さらに精度の高い水産資源管理モデルの構築だけでなく、生物ポンプの理解にも大きく貢献するものと考えられる(李・日高, 2002)。また、これら日間摂餌量の違いは3種の日周鉛直移動様式や後述するように年齢・成長など生活史の違いと密接に関係していた(Moku *et al.*, 2000)。

3. 生活史に関する研究

3.1. 年齢・成長と繁殖生態

3.1.1. トドハダカ

年齢、生態学的寿命や成長速度を正確に見積もることは種の個体群動態を調べる上で最も重要なことであり、また、成熟、産卵といった再生産過程の諸特性を定量的に把握することはハダカイワシ科魚類の莫大な

生物量を維持するメカニズムを理解する上で重要である。魚類の年齢査定には耳石に刻まれた年輪や日輪など、一定の周期で形成される輪紋の読み取りが有効であり、ハダカイワシ科魚類の年齢査定にも主に耳石が使われている(例えば, Smoker and Percy, 1970; Gartner, 1991; Ivanov and Lapko, 1994; Nishimura *et al.*, 1999; Hayashi *et al.*, 2001)。我々は、トドハダカの仔稚魚の耳石日輪を数え、体長との関係を解析した。その結果、成長速度は体長 5.1 mm~9.6 mm の仔魚で 0.14 mm d⁻¹、体長 13.7 mm~27.6 mm の稚魚で 0.13 mm d⁻¹であった(Moku *et al.*, 2001)。また、本種の仔魚期は約2か月と推測された。その後の成長を耳石日輪で解析することは現在のところまだ成功していないが、Ivanov and Lapko (1994) はトドハダカの体長と耳石年輪の数との関係からその成長を推測している。それによれば、本種は孵化して1年で約4 cm、最大体長に近い10 cmに成長するのに5年かかるようである。卵巣重量から推測した雌の初回成熟体長は、およそ5.5 cmであり、Ivanov and Lapko (1994) による成長式から推測すると、初回成熟は1歳~2歳と考えられる。西

部北太平洋においては、仔魚は5月から10月にかけて、稚魚は主に秋季に採集される。仔稚魚の成長式を用いて、仔稚魚の体長から孵化日を推定した結果、トドハダカの産卵期は3月下旬から9月上旬、産卵のピークは5月から7月であることが推測された (Moku *et al.*, 2003)。

3.1.2. コヒレハダカとセッキハダカ

この2種は同じセッキハダカ属 (*Stenobranchius* 属) に属し、北太平洋亜寒帯域とベーリング海においてハダカイワシ科魚類群集のうちで、生物量を最も優占する種である。特にコヒレハダカは、これら海域の生態系の中での鍵種 (key species) とされている。Smoker and Percy (1970) の耳石年輪解析によれば、コヒレハダカは孵化して1年で約3 cm, 8年で約8 cm に成長する。耳石年輪解析では8年が限度であるが、本種は体長約12 cm まで成長する個体もいるため、その寿命は10年に達するか、それ以上に長いのかかもしれない。卵巣重量から推定した雌の初回成熟体長は約6 cm であり (杣, 2000), Smoker and Percy (1970) の成長式から年齢は3歳と推定される。卵巣の生殖腺重量指数 GSI (Gonadosomatic Index = 生殖腺重量/体重 × 100) の周年変化から、値が比較的高い1月~4月が産卵期と推測されるが、西部北太平洋では仔魚の個体数密度が東部北太平洋に比べて桁違いに低く、主産卵場は東部北太平洋にあるものと考えられる。

セッキハダカの生活史については、トドハダカやコヒレハダカに比べると、不明な点が多い。卵巣重量から推定した雌の初回成熟体長は前述の2種よりかなり大型で約9 cm である (杣, 2000)。本種の仔魚はいまだ記載されていないが、それとほぼ間違いないであろうと推測される仔魚が東経150度以東の移行域 (Transition Domain) で多く採集されており、この海域が主な産卵場であると推測される (Sassa *et al.*, 2004c)。卵巣の GSI の周年変化からは産卵期は10月前後の秋季と推測されるが (杣, 2000), 春季から夏季に多くの仔魚が採集されていることから (Sassa *et al.*, 2004c), 秋季だけでなく、より長い期間産卵を行なっているか、または海域によって産卵期が異なる可能性がある。本種の年

齢と成長についてはいまだ不明である。耳石の輪紋解析を試みたが、年輪や日輪と考えられる輪紋が明瞭ではなく、この種がどの様に成長し、何年生きるのか明らかにすることはできなかった。北太平洋亜寒帯域の生態系を理解する上で、いずれ明らかにしなければならない課題である。

3.1.3. 3種の生活史戦略

これら3種の主な生物学的特性を比較した。まず、トドハダカは、顕著な日周鉛直移動を行ない、水温の高い表層で活発な摂餌活動を行なう。昼間は3種の中では最も浅い層に分布することで、分布層が重複するオキアミ類などの動物プランクトンを昼間も捕食することができ、日間摂餌量も3種の中で最も多い。より多くの餌を食べることで、成長速度はコヒレハダカよりは速い。寿命はコヒレハダカより短く、そして雌は3種の中で最も小型で成熟する。一方、日周鉛直移動を行なわないセッキハダカは、昼夜とも3種の中では最も深い層に分布し、摂餌量は他の2種に比べると一桁も少ない。寿命は不明であるが、雌は3種の中で最も大型で成熟する。また、産卵期を3種で比較すると、3種での重複期間はわずかである。ここで顕著な特徴としては、この3種の特性を並べると、明らかになっていないセッキハダカの寿命を除けば、すべての生物学的特性の項目の大小や高低が、必ずトドハダカ、コヒレハダカ、セッキハダカの順に並ぶことである。これらの結果から推測すると、摂餌量が最も少なく、低水温に生息するセッキハダカの寿命は3種の中で最も長いのかかもしれない。このように、様々な生物が日々生存競争を繰り広げている外洋生態系の中で生き抜くために、長い時間をかけてそれぞれの種が獲得した生活史戦略が明らかとなりつつある。これら3種は、なるべく競合せず生きていくために、様々な生物学的特性を天秤にかけ、その trade-off の結果として最適な戦略を選んだに違いない。

3.2. 中・深層性魚類の回遊

マイワシやサンマといった小型浮魚類を始め、カツオ・マグロ類やサケ・マス類などの表層性大型魚類の

多くは、季節や成長段階によってその生息域を変える回遊を行なうことはよく知られている。これに比べて、深海魚であるハダカイワシ科魚類はどうだろうか？近年、ハダカイワシ科魚類のある種では、成魚の分布域と仔魚の分布域は必ずしも一致しないことが、我々の研究により明らかとなってきた。ハダカイワシ科魚類の中には、回遊する種がいるのである。

3.2.1. トドハダカの回遊

先にも述べたように、トドハダカは春季から夏季にかけて産卵を行なう。本種の主分布域は北太平洋亜寒帯域から移行域であるが、ほとんどの仔魚は親潮フロントと黒潮フロントに挟まれた移行域で採集され、親潮域など亜寒帯域ではわずかにしか採集されないため、主産卵場は移行域であると考えられる。秋季には仔魚から変態した稚魚が採集されるようになる。この時期の稚魚および成魚の体長組成を移行域、親潮域および西部亜寒帯循環域で海域毎に比較すると、親潮域とその北東側の西部亜寒帯循環域では標準体長 40 mm～90 mm の個体が優占し、30 mm 未満の当歳魚の出現は極めて稀である。一方、移行域では標準体長 10 mm～30 mm の当歳魚が圧倒的に優占し、それより大型の個体は少ない。このことから、トドハダカは産卵場である移行域で仔稚魚期を過ごし、標準体長が 40 mm に達した頃から、餌となる動物プランクトンがより豊富な親潮域など亜寒帯域へ生息域を広げていくことが推測された。1 年～2 年後、成長し成熟した個体は索餌場である亜寒帯域から再び親潮フロントを越えて、移行域に回遊し、産卵を行なうのである (Moku *et al.*, 2003)(Fig. 4)。

3.2.2. 回遊する中・深層性魚類

回遊するハダカイワシ科魚類はトドハダカだけではない。オオクチワシ *Notoscopelus japonicus* は成魚の主分布域は移行域であるが、その仔魚は薩南海域の黒潮域から多く見つかかり、移行域と黒潮域の間で回遊を行なっていることが推測されている (Sassa *et al.*, 2004b)。また、回遊すると推測されている中・深層性魚類はハダカイワシ科だけでなく、デメエソ *Benthalbella linguidens* (デ

Fig. 4. Schema showing the expected life cycle of *Diaphus theta* in the western North Pacific (after Moku *et al.*, 2003).

メエソ科) やソコイワシ *Lipolagus ochotensis* (ソコイワシ科)、ハリーフデエソ *Scopelosaurus harryi* (フデエソ科) も北太平洋亜寒帯域と黒潮域の間で回遊していることが示唆されている (Savinykh and Balanov, 2000; Okamoto *et al.*, 2004; Sassa *et al.*, 2004b)。

このように深海魚には回遊を行なう種がいる。本稿で紹介した種以外にも回遊しているのではないかと我々が予想している種は多い。例えば、前述のコヒレハダカやセッキハダカもそれらの一つであり、産卵は成魚の分布域のごく限られた海域でのみ行なわれている可能性が高い。我々の想像以上に、深海魚は大海原を水平的に移動しているのかもしれない。ハダカイワシ科魚類をはじめとする深海魚の回遊行動は、まだその一端が明らかとなったに過ぎない。回遊を行なっている証拠をつかむのは容易ではないが、ハダカイワシ科魚類など中・深層性魚類が、広大な外洋域でどのような一生を送っているのか、それを追い求める研究に興味は尽きない。

4. おわりに

近年、小型浮魚類をはじめとする表層性魚類の資源量が経年的に変動すること、そしてその変動は数十年周期で起こるレジーム・シフトで代表される気候変動と

連動していることが明らかにされつつある。世界中で海洋生物の長期変動とそのメカニズムについての研究が精力的に行なわれているが、いまだ変動メカニズムの解明には至っていない。最近、ハダカイワシ科魚類の個体数密度や食性の長期変動に関する知見が報告され (Watanabe *et al.*, 2003a, 2003b), 表層性の生物のみならず, 中・深層性生物の資源量や生態特性も気候-海洋の環境変動に応答して変動していることが解明されてきた。我々も 1990 年代半ばからではあるが, 移行域におけるハダカイワシ科魚類十数種について資源量の経年データの蓄積を始めた。まだ数年分のデータではあるが, 資源量が変動していることが明らかになりつつある。つまり, 深海の生態系も定常的なものではないのである。地球規模で起こる気候変動と共に, 水温や海流などの変動といった物理過程を通じて起こった表層生態系の変動は中・深層生態系をも変動させている。また, 逆に中・深層生態系の変動は, 餌の競合や捕食-被食関係を通じて表層生態系の変動に影響を与えている可能性がある。海洋の変動メカニズムの解明には中・深層生態系の構造と機能のより深い理解が必要である。これまで行なってきた私の研究は, 本科魚類の生態とその重要性を明らかにしつつあるが, 今後, 本科魚類をはじめとするマイクロネクトンの生態研究によって, 海洋生態系の構造と機能のさらなる理解に貢献できるものと信じ, また, それらの研究がより“優れたもの”になることを期待して, 研究を進めてゆく所存である。

謝 辞

この度, 名誉ある日本海洋学会岡田賞をいただき, 推薦・選考していただいた先生方および学会員の皆様に厚くお礼申し上げます。これらの研究は, 大学院生として, その後学術振興会特別研究員として所属していた東京大学海洋研究所とその後現在まで所属している東北区水産研究所において得られた成果です。大学院生時代の指導教官である川口 弘一先生には, 研究室で行なう海洋生物研究のイロハだけでなく, 私の研究には欠かすことのできない船上生活の厳しさや楽しさを教えていただき, 卒業後も多大なる叱咤激励をいただ

きました。心からお礼申し上げます。また, 大学院生として所属していたプランクトン部門の先生方や先輩方をはじめ東京大学海洋研究所の皆様, 水産総合研究センター各水産研究所の皆様, 船上での苦楽を共にした多くの大学の多くの大学院生, そして特別研究員として迎え入れていただいた東北区水産研究所の皆様から感謝いたします。私のこれまでの研究, そしてこれからの研究も船の乗組員の方々の協力なしにはできないものです。最後になりましたが, この 10 年間に乗船させて頂いた船名を列記してお礼申し上げます。第三十九丸定丸, 白鳳丸, 淡青丸, 北光丸, 探海丸, 若鷹丸, 俊鷹丸, 照洋丸, なつしま, 北鳳丸。

References

- Baird, R. C., T. L. Hopkins, and D. F. Wilson (1975): Diet and feeding chronology of *Diaphus taaningi* (Myctophidae) in the Cariaco Trench. *Copeia*, **2**, 356-365.
- Beamish, R. J., K. D. Leask, O. A. Ivanov, A. A. Balanov, A. M. Orlov, and B. Sinclair (1999): The ecology, distribution, and abundance of midwater fishes of the Subarctic Pacific gyres. *Prog. Oceanogr.*, **43**, 399-442.
- Clarke, T. M. (1978): Diel feeding patterns of 16 species of mesopelagic fishes from Hawaiian waters. *Fish. Bull.*, **76**, 495-513.
- Gartner, J. V., Jr. (1991): Life histories of three species of lanternfishes (Pisces: Myctophidae) from the eastern Gulf of Mexico. II. Age and growth patterns. *Mar. Biol.*, **111**, 21-27.
- Gartner, J. V., Jr., T. L. Hopkins, R. C. Baird, and D. M. Milliken (1987): The lanternfishes (Pisces: Myctophidae) of the eastern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.*, **85**, 81-98.
- Gjøvsæter, J. and K. Kawaguchi (1980): A review of the world resources of mesopelagic fish. *FAO Fish. Tech. Rep.*, **193**, 1-151.
- Hayashi, A., H. Watanabe, M. Ishida, and K. Kawaguchi (2001): Growth of *Myctophum asperum* (Pisces: Myctophidae) in the Kuroshio and transitional waters. *Fish. Sci.*, **67**, 983-984.
- Hidaka, K., K. Kawaguchi, M. Murakami, and M. Takahashi (2001): Downward transport of organic carbon by diel migratory micronekton in the western equatorial Pacific: its quantitative and qualitative importance. *Deep-Sea Res.*, **48**, 1,923-1,939.

- Ivanov, O. A. and V. V. Lapko (1994): Size and age characteristics of the mesopelagic fish *Diaphus theta* (Myctophidae) in the south Kurile region. *Russ. J. Mar. Biol.*, **20**, 148–152.
- Kinzer, J. and K. Schulz (1985): Vertical distribution and feeding patterns of midwater fish in the central equatorial Atlantic. I. Myctophidae. *Mar. Biol.*, **85**, 313–322.
- Longhurst, A. R. and W. G. Harrison (1988): Vertical nitrogen flux from the oceanic photic zone by diel migrant zooplankton and nekton. *Deep-Sea Res.*, **35**, 881–889.
- Marshall, N. B. (1954): Aspects of deep sea biology. Hutchinson, London, 380 pp.
- 李 雅利 (2000): 西部北太平洋亜寒帯域および移行域におけるハダカイワシ科魚類の生態学的研究. 東京大学農学生命科学研究科博士論文, 東京, 157 pp.
- 李 雅利, 日高 清隆 (2002): マイクロネクトンによる動物プランクトンの捕食. 日本プランクトン学会報, **49**, 52–60.
- Moku, M., K. Ishimaru, and K. Kawaguchi (2001): Growth of larval and juvenile *Diaphus theta* (Pisces: Myctophidae) in the transitional waters of the western North Pacific. *Ichthyol. Res.*, **48**, 385–390.
- Moku, M., K. Kawaguchi, H. Watanabe, and A. Ohno (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**, 129–140.
- Moku, M., A. Tsuda, and K. Kawaguchi (2003): Spawning season and migration of the myctophid fish *Diaphus theta* in the western North Pacific. *Ichthyol. Res.*, **50**, 52–58.
- 中坊 徹次 (2000): 日本産魚類検索. 全種の同定. 第二版, 東海大学出版会, 東京, 1,748 pp.
- Nishimura, A., K. Nagasawa, T. Asanuma, H. Aoki, and T. Kubota (1999): Age, growth and feeding habits of lanternfish, *Stenobrachius leucopsarus* (Myctophidae), collected from the near-surface layer in the Bering Sea. *Fish. Sci.*, **65**, 11–15.
- Ohizumi, H., T. Kuramochi, T. Kubodera, M. Yoshioka, and N. Miyazaki (2003): Feeding habits of Dall's porpoises (*Phocoenoides dalli*) in the subarctic North Pacific and the Bering Sea basin and the impact of predation on mesopelagic micronekton. *Deep-Sea Res.*, **50**, 593–610.
- Okamoto, M., H. Sugisaki, and H. Ida (2004): Development and distribution of the early life stages of the longfin pearleye *Benthalbella linguoides* (Aulopiformes: Scopelarchidae) in the western North Pacific. *Ichthyol. Res.*, **51**, 301–308.
- Pearcy, W. G., R. D. Brodeur, J. M. Shenker, W. W. Smoker, and Y. Endo (1988): Food habits of Pacific salmon and steelhead trout, midwater trawl catches and oceanographic conditions in the Gulf of Alaska, 1980–1985. *Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo*, **26**, 29–78.
- Pearcy, W. G., E. E. Krygier, R. Mesecar, and F. Ramsey (1977): Vertical distribution and migration of oceanic micronekton off Oregon. *Deep-Sea Res.*, **24**, 223–245.
- Sassa, C., K. Kawaguchi, Y. Hirota, and M. Ishida (2004a): Distribution patterns of larval myctophid fish assemblages in the subtropical-tropical waters of the western North Pacific. *Fish. Oceanogr.*, **13**, 267–282.
- Sassa, C., K. Kawaguchi, and K. Mori (2004b): Late winter larval mesopelagic fish assemblage in the Kuroshio waters of the western North Pacific. *Fish. Oceanogr.*, **13**, 121–133.
- Sassa, C., K. Kawaguchi, Y. Oozeki, H. Kubota, and H. Sugisaki (2004c): Distribution patterns of larval myctophid fishes in the transition region of the western North Pacific. *Mar. Biol.*, **144**, 417–428.
- Savinykh, V. F., and A. A. Balanov (2000): Distribution, migration, and some biological traits of *Scopelosaurus adleri* and *S. harryi* (Notosudidae). *J. Ichthyol.*, **40**, 155–164.
- Smoker, W. and W. G. Percy (1970): Growth and reproduction of the lanternfish *Stenobrachius leucopsarus*. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **27**, 1,265–1,275.
- Springer, A. M., J. F. Piatt, and G. V. Vliet (1996): Sea birds as proxies of marine habitats and food webs in the western Aleutian Arc. *Fish. Oceanogr.*, **5**, 45–55.
- Sutton, T. T. and T. L. Hopkins (1996): Trophic ecology of the stomiid (Pisces: Stomiidae) fish assemblage of the eastern Gulf of Mexico: strategies, selectivity and impact of a top mesopelagic predator group. *Mar. Biol.*, **127**, 179–192.
- Watanabe, H. and K. Kawaguchi (2003a): Decadal change in abundance of surface migratory myctophid fishes in the Kuroshio region from 1957 to 1994. *Fish. Oceanogr.*, **12**, 100–111.
- Watanabe, H. and K. Kawaguchi (2003b): Decadal change in the diets of the surface migratory myctophid fish *Myctophum nitidulum* in the Kuroshio region of the western North Pacific: predation on sardine larvae by myctophids. *Fish. Sci.*, **69**, 716–721.
- Watanabe, H., T. Kubodera, T. Ichii, and S. Kawahara (2004): Feeding habits of neon flying squid *Ommastrephes bartramii* in the transitional region of the central North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **266**, 173–184.
- Watanabe, H., M. Moku, K. Kawaguchi, K. Ishimaru, and A. Ohno (1999): Diel vertical migration of myctophid

- fishes (family Myctophidae) in the transitional waters of the western North Pacific. *Fish. Oceanogr.*, **8**, 115–127.
- Willis, J. M., W. G. Pearcy, and N. V. Parin (1988): Zoogeography of midwater fishes in the Subarctic Pacific. *Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo*, **26**, 79–142.
- Yamamura, O. and T. Inada (2001): Importance of micronekton as food of demersal fish assemblages. *Bull. Mar. Sci.*, **68**, 13–25.
- Yonezaki, S., M. Kiyota, N. Baba, T. Koido, and A. Take-mura (2003): Size distribution of the hard remains of prey in the digestive tract of northern fur seal (*Cal-lorhinus ursinus*) and related biases in diet estimation by scat analysis. *Mammal Study*, **28**, 97–102.

Ecological Study on Myctophid Fishes in the Western North Pacific

Masatoshi Moku[†]

Abstract

The diel vertical migration (DVM) patterns of dominant myctophid fishes were studied in the subarctic and transition waters of the western North Pacific. Four patterns were identified based on their DVM; migrants, semi-migrants, passive-migrants and nonmigrants. Special studies were focused on feeding habits and reproduction of three dominant myctophid species, *Diaphus theta*, *Stenobrachius leucopsarus* and *S. nannochir*. The detailed examination of the stomach contents showed that the DVM of myctophid fishes provides a feeding migration into the productive epipelagic zone from the mesopelagic zone. Knowledge of the feeding habits, such as daily ration, contribute not only to construction of a fisheries resources management model with higher precision but also to an understanding of the biological pump in the pelagic zones. The results on early growth and reproductive biology of *D. theta* suggest a feeding and spawning migration between the subarctic and transition waters in the western North Pacific.

Key words: myctophid fish, oceanic ecosystem, diel vertical migration, feeding habits, life history

(Corresponding author's e-mail address: moku@affrc.go.jp)

(Received 23 February 2005; accepted 27 February 2005)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2005)

[†] Tohoku National Fisheries Research Institute, 3-27-5 Shinhamacho, Shiogama, Miyagi 985-0001 Japan