

— 2010年度 日本海洋学会賞受賞記念論文 —

沿岸海洋生態系における動物プランクトンの機能的役割に関する研究*

上 真一†

要 旨

生物海洋学における研究目的の一つは、植物プランクトンから魚類などの高次栄養段階動物に至る食物連鎖の中でのエネルギー転送過程や物質循環過程を解明することであるが、人間活動の高まりが海洋生態系の変化を引き起こしている現在では、食物連鎖構造に及ぼす人間活動の影響を解明することも主要な研究テーマとなる。本稿は著者がこれまで行ってきた動物プランクトン（特にカイアシ類）の生産生態研究とクラゲ類大発生機構解明研究を概説し、魚類生産が持続するための沿岸生態系の保全と修復の必要性について述べる。

食物連鎖の中核に位置する動物プランクトンの生産速度の推定を目的として、まず分類群別に体長-体炭素重要関係を求め、動物プランクトン現存量測定を簡素化を図った。次に最重要分類群であるカイアシ類の発育速度、成長速度、産卵速度などと水温との関係から、本邦沿岸産カイアシ類の平均日間成長速度は冬季では体重（あるいは現存量）の約10%、夏季では約40%であることを明らかにした。瀬戸内海全域を対象とした調査航海を行い、現場のプランクトン群集の生産速度を求めた。その結果、植物プランクトンから植食性動物プランクトンへの転送効率は28%、さらに肉食性動物プランクトンへの転送効率は26%と、瀬戸内海は世界トップレベルの単位面積当りの漁獲量を支えるにふさわしい優れた低次生産構造を示した。

1990年代以降瀬戸内海の漁獲量は急減し、一方ミズクラゲの大発生が頻発化し始めた。さらに2002年以降は巨大なエチゼンクラゲが東アジア縁海域に毎年のように大量発生し始めた。両現象に共通するのは人間活動に由来する海域環境と生態系の変遷（例えば、魚類資源の枯渇、富栄養化、温暖化、自然海岸の喪失など）であり、両海域はいわゆる「クラゲスパイラル」に陥っているようだ。クラゲの海からサカナ溢れる豊かな「里海」の創生に向けた海域の管理が必要である。

キーワード：カイアシ類、魚類生産、クラゲ大発生、ミズクラゲ、エチゼンクラゲ、人為的影響、瀬戸内海、東アジア縁海域

* 2010年6月17日受領；2010年8月16日受理

著作権：日本海洋学会，2010

† 広島大学大学院生物圏科学研究科環境循環系制御学専攻

〒739-8523 広島県東広島市鏡山1丁目4-4

e-mail address: suye@hiroshima-u.ac.jp

1. はじめに

生物海洋学あるいは海洋生態学における研究目的の一つは、植物プランクトンなどの一次生産者により合成さ

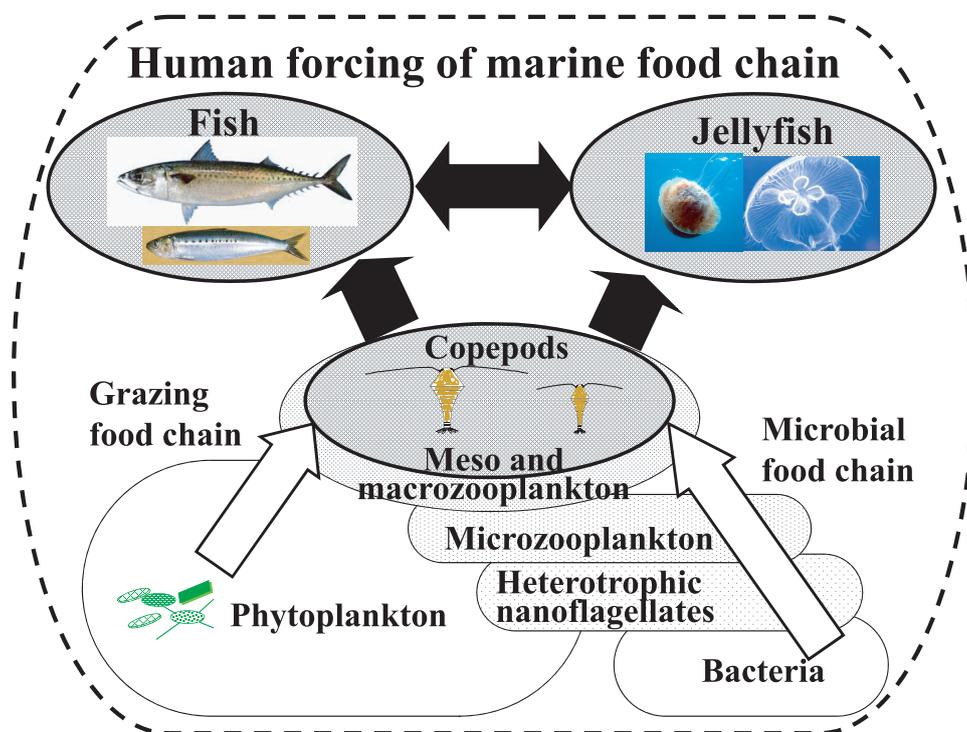


Fig. 1. Schematic representation of marine food chain structure with emphasis of copepod-fish-jellyfish triangle trophic relationship, being affected by human forcing.

れた有機物エネルギーが、食物連鎖を経由して魚類などの高次栄養段階動物に転送される過程を、定性的かつ定量的に解明することにある。Fig. 1 に模式的に示すように、海洋漂流区には2つの食物連鎖が共存している。生食食物連鎖は植物プランクトンが植食性動物プランクトンにより摂食され、さらに植食性動物プランクトンが肉食性動物プランクトンにより捕食されることで形成される古典的な食物連鎖である。一方、微生物食物連鎖は溶存有機物を基質として増殖する細菌を出発点とし、従属栄養性ナノ鞭毛虫類や微小動物プランクトンを経由して中・大型動物プランクトンに至る比較的新しい概念の食物連鎖である (Pomeroy, 1974; Azam *et al.*, 1983)。小さなサイズレンジ (0.2–200 μm) では分かれていた両食物連鎖が結合するのが中・大型動物プランクトンであり、この動物プランクトン群集の平均約7–8割をカイアシ類 (Copepoda) が占めることから、カイアシ類は海洋食物連鎖の中核的な生物群である。

カイアシ類は体長数ミリ以下の小型甲殻類で、地球上で最も個体数の多い多細胞動物と言われ (Hardy, 1956)、

陸上生態系における昆虫類に匹敵する。カイアシ類はイワシ類などの動物プランクトン食性魚類のみならず、あらゆる魚類の仔稚魚期の餌として重要な役割を果たしている。またカイアシ類の体は米粒の形をしていることもあり、しばしば「海の米」にも例えられる。それ故に、植物プランクトン–カイアシ類–魚類で構成される生食食物連鎖こそ、魚類生産を支える最も効率的な食物連鎖である。一方、カイアシ類はクラゲ類 (一般には刺胞動物門と有櫛動物門に属する肉食性ゼラチン質動物プランクトンを指す) の餌としても利用されることから、魚類とクラゲ類は餌を巡って競合関係にあると同時に、両者は相互に餌–捕食者として敵対関係にもある (Fig. 1)。

今日、地球上における人間活動はこれまでになく強大となり、人間の生活圏である陸域から遠く離れた外洋域や深海においてさえもその影響が及んでいる。人間活動に起因する様々な要因は、例えば富栄養化などを通してプランクトン食物連鎖構造に影響するのみならず、例えば漁業活動を通して魚類資源を枯渇に追い込むなど、高次栄養段階の大型動物にも直接及んでいる。今や全海洋

の魚類資源の75%が過度にあるいは強度に漁獲された状況にあり、海洋での年間漁獲量は8千万トン余りで頭打ちとなっている(FAO, 2005)。一方、世界各地の海域からクラゲ類の大量発生や異常発生が近年報告されるようになった(Arai, 2001; Graham, 2001; Brodeur *et al.*, 2002; Attrill *et al.*, 2007; Purcell *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2009)。瀬戸内海ではミズクラゲ(*Aurelia aurita* s.l.)が1990年代以降顕著に増加し(上・上田, 2004)、また東アジア縁海域(渤海, 黄海, 東シナ海, 日本海)では巨大なエチゼンクラゲ(*Nemopilema nomurai*)が今世紀を境にほぼ毎年のように大発生を繰り返し、深刻な漁業被害をもたらしている(Kawahara *et al.*, 2006; Uye, 2008)。クラゲだらけの海は魚類生産の低い不毛の海となるので、このまま事態を放置しておけば食料不足の危機につながる。海をどのように管理し利用するのかの重要課題が、私達に突きつけられている(Uye, 2010)。

本稿では、これまで私が行ってきた動物プランクトンの機能的役割に関する研究の中から、カイアシ類を中心とする動物プランクトンの生産生態と、近年大発生して問題化しているクラゲ類の生態的インパクトに焦点を当てて解説する。私は学生時代、福山市鞆町仙酔島にあった広島大学水畜産学部(現在の生物生産学部)附属水産実験所で、瀬戸内海の最高級魚であるキジハタの種苗生産に取り組んだ。結局、親魚は産卵しなかったのだが、それが私の運命を変え、幸いした。急遽、遠部卓先生の指導によりカイアシ類の大量培養に関する卒論研究を開始した。大学院修士課程時代はカイアシ類の休眠卵に関する研究を行いながら、1年間スクリップス海洋研究所に留学する機会を得た。当時、動物プランクトン生産生態学の第一人者だったM. M. Mullin教授が指導教員になってくれた。彼のBiological Oceanographyの講義の中で教わった海洋生態系内でのエネルギー輸送と物質循環におけるプランクトンの役割が私の研究基盤となり、動物プランクトンの機能的役割の解明がその後の私の研究目的となった。

2. 動物プランクトン現存量の測定

1978年に広島大学水畜産学部の助手の職を得た私は、

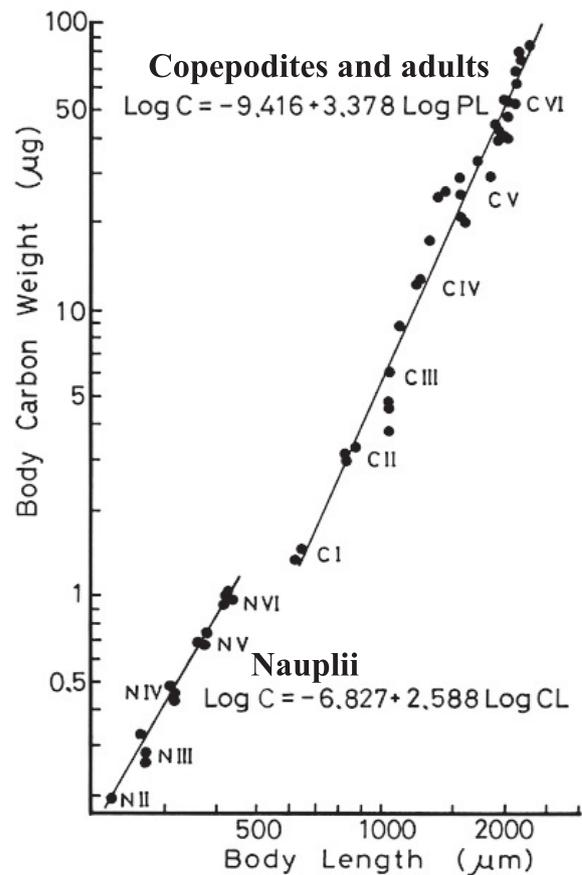


Fig. 2. Relationship between body (carapace for nauplii and prosome for copepodites and adults) length and body carbon weight of the copepod *Calanus sinicus* (Uye, 1988).

瀬戸内海に出現する動物プランクトンの生産速度の測定を目的として研究を開始した。そのためには、まず動物プランクトンの現存量の測定が必須となる。プランクトンネットで採集したサンプル中には植物プランクトンやデトライタスなどが混在するので、その中から動物プランクトンだけを分離し、各分類群に分け、それらの重量を測定していたのでは膨大な時間がかかる。そこで、私は動物プランクトンの体長から炭素・窒素重量を推定するための関係式作りから始めた。来る日も来る日も動物プランクトンを採集しては実験室に持ち帰り、視力と体力を駆使してそれらを分類群別、発育ステージ別、性別、大きさ別に分離を繰り返し、CHNコーダーにかけてはそれらの炭素・窒素重量を測定した。カイアシ類ノープリウスの場合には、1サンプルとするために千個体以上

も集めなければならなかった。単調で多くの時間を消費する作業であったが、瀬戸内海の主要動物プランクトン分類群について体長-体重関係式を導くことができた (Uye, 1982)。一例として、カイアシ類 *Calanus sinicus* のノープリウス期、コペポダイト期 (成体含む) の体長-炭素重量関係を Fig. 2 に示す (Uye, 1988)。

その結果、動物プランクトンの現存量測定作業は今日では非常に効率化された。今では一定量のサブサンプルを実体顕微鏡下に置き、CCD カメラを通してモニター上に映し出される各個体の体長を画像処理システムを介して炭素体重に換算し、各種個体群の体長・体重組成、現存量、そして全動物プランクトン群集の現存量を短時間で求めることが可能となった。

3. カイアシ類の個体レベルでの生産速度

瀬戸内海などの本邦沿岸域に出現する主要なカイアシ類は約 10 種程度に限られる。それらの個体レベルの生産速度、すなわちノープリウス期、コペポダイト期での体重増加速度、成体雌による産卵速度を測定した。成体雄による精子や精夾の生産量も厳密には生産活動であるが、それらは一般に無視できるほど小さいので、あえて測定する必要性はない。各種の成体雌を大量に採集して実験室に持ち帰り、翌朝までに産出された約千個の卵を一つの集団として、培養した植物プランクトンを潤沢に与えながら成体になるまで飼育した。定期的にそれらの発育ステージ組成 (卵、ノープリウス期 6 期、コペポダイト期 5 期、そして成体) を追跡することで、各ステージでの滞留時間を求めた。

瀬戸内海に出現する最大級のカイアシ類で、しかも現存量の卓越する *C. sinicus* の卵の孵化時間、ノープリウス期滞留時間、コペポダイト期滞留時間と水温との関係を Fig. 3 に示す (Uye, 1988)。水温上昇につれてそれらの日数は指数関数的に短縮し、水温 20 °C では孵化から成体に発育するまでに要した日数は最短の 16 日であった。本種のノープリウス期・コペポダイト期での炭素重量の増加分は Fig. 2 より求められるので、各期における成長速度を算出することが可能となる。

同様の飼育実験をその他のカイアシ類についてもい、これまで 9 種のカイアシ類のコペポダイト期における成

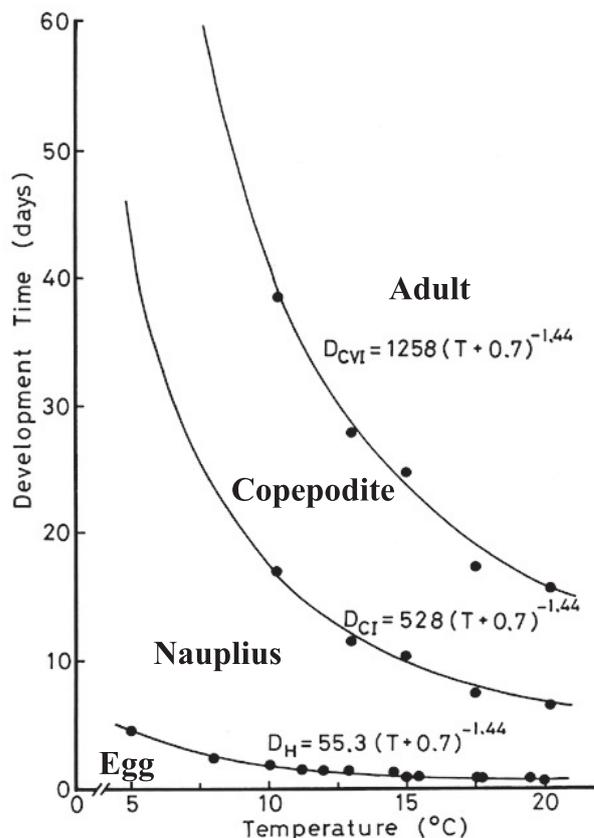


Fig. 3. Relationship between temperature and development time from egg-laying to hatching, copepodite stage I (CI) and adult (CVI) of the copepod *Calanus sinicus* (Uye, 1988).

長速度と水温との関係を得た (Fig. 4, 上, 1997)。いずれの種類においても、成長速度は水温上昇につれて指数関数的に増大した。成長速度は種類によって大きく変動したが、浮遊性ハルパクチコイダの *Microsetella norvegica* の成長速度は極めて低かった。また、小型サイクロポイダの *Oithona davisae* の成長速度はより大型のカラノイダと比較すると相対的に低く、小型種ほど成長速度が高い傾向は見られなかった。なお、これらの値は餌供給量が潤沢な実験条件下で得られたものであるため、各水温における最大成長速度と見なすことができる。本邦沿岸産カイアシ類の平均的な日間成長 (あるいは生産) 速度は、低水温の冬季では体重 (あるいは現存量) の約 10%、高水温の夏季では約 40% と大まかには推定される。クロロフィル濃度が $3 \mu\text{g L}^{-1}$ 以下の場合には一部のカイアシ類において成長速度が低下することが観

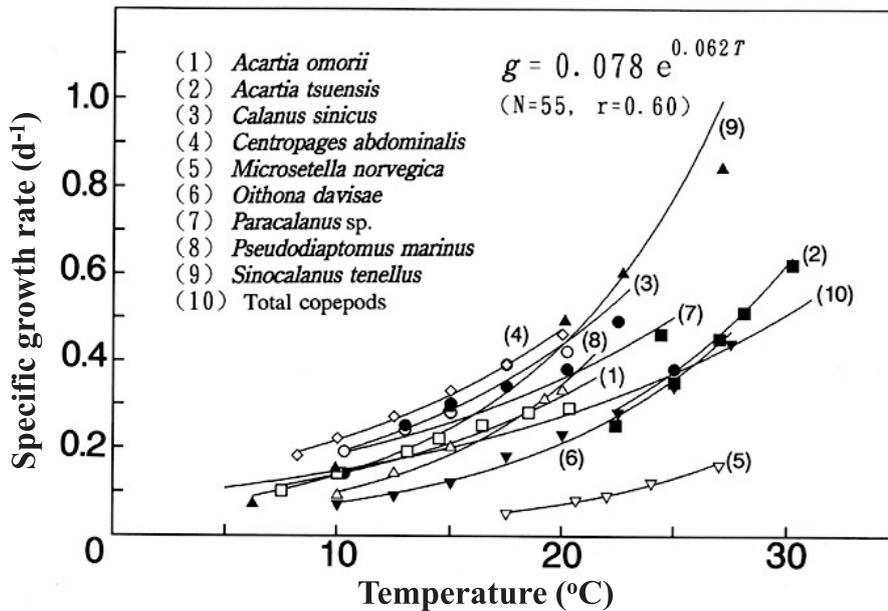


Fig. 4. Relationship between temperature and specific growth rate during copepodite stages for 9 copepod species important in Japanese coastal waters (上, 1997).

察されているが (Uye and Shibuno, 1992), 富栄養な温帯沿岸域では一般に餌供給量の影響よりも水温の影響が重要である。

4. カイアシ類の個体群レベルでの生産速度

本邦のように温帯に属する沿岸海域では、季節的な環境変動がカイアシ類の個体群動態に大きく影響している。そのため、個体群レベルでの定量調査を行うには少なくとも1年間を通じて、しかもなるべく高頻度に行う必要がある。また種類によっては分布様式が潮の干満や昼夜の光周期の影響を受けるので、それらを最小にする採集方法が求められる。そこで、1987年11月から1988年11月までの1年間、3-5日の間隔で、しかも夜間の満潮時前後1時間以内に、広島県福山市福山港において、目合62 μ mのプランクトンネットで海底付近から表面まで傾斜曳きすることで、全発育ステージを含む(ただし、一部の小型種ではノープリウス期は抜けているが)カイアシ類個体群の定量採集を行った。これだけ高頻度の採集例は稀である。

福山港には *Paracalanus* sp., *Centropages abdominalis*, *Acartia omorii*, *O. davisae*などが出現し、カイ

アシ類の個体密度(ノープリウス期は除く)では最高で 6.40×10^5 ind. m^{-3} , 現存量では 147 mg C m^{-3} にも達し、福山港はあたかもカイアシ類の培養槽のような状態であった (Fig. 5)。各種カイアシ類個体群は顕著な季節変動を示し、*C. abdominalis*と*A. omorii*は低水温期に優占し、一方、*O. davisae*は高水温期にはほぼ独占状態で出現した (Uye and Liang, 1998)。

*O. davisae*は東京湾など本邦富栄養内湾域に卓越する小型サイクロポイダであるが (Uye, 1994), 体の小ささが支障となって、本種の詳細な個体群動態や生産速度の測定に挑む研究者はいなかった。個体群(ノープリウス期は除く)の現存量を測定し、次に成体雌による産卵速度 (Uye and Sano, 1995) とコペポダイト期の成長速度に基づき、個体群レベルでの生産速度を推定した (Uye and Sano, 1998)。本種は福山港におけるカイアシ類群集の年間生産速度の26%を占めた。

最重要分類群であるカイアシ類個体群の生産速度測定の基礎が確立したので、私は次に動物プランクトン群集全体を対象とした生産速度測定研究に発展させたいと願っていた。そしてその機会が1993年に訪れた。

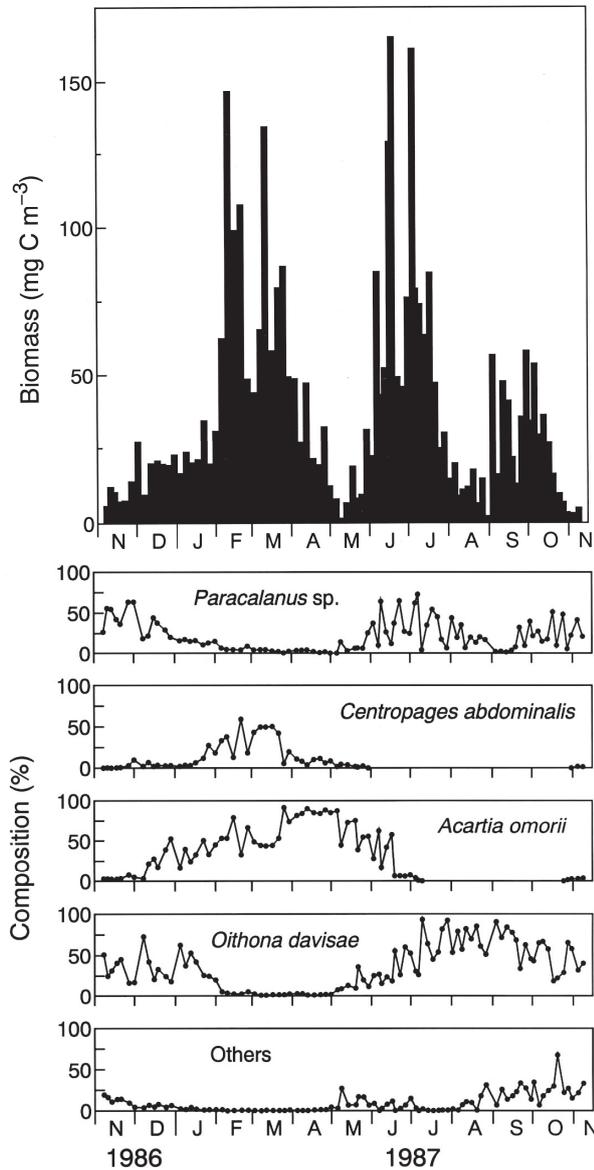


Fig. 5. Seasonal variation in biomass of total copepod community and composition of dominant species in Fukuyama Harbor, central Inland Sea of Japan (Uye and Liang, 1998).

5. 瀬戸内海のプランクトン群集レベルでの生産速度

瀬戸内海的环境と生物生産過程に関する総合調査を、広島、香川、愛媛、九州の各大学に所属する研究者が共同して行った（代表者：岡市友利元香川大学学長）。私

Plankton total biomass: 4,998 mg C m⁻²

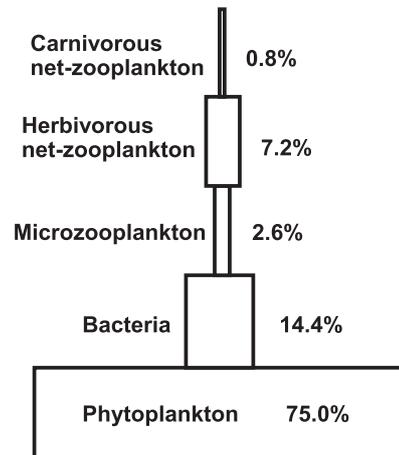


Fig. 6. Plankton food chain structure in the Inland Sea of Japan in terms of carbon biomass (redrawn from Okaichi and Yanagi, 1997).

たちは広島大学生物生産学部附属練習船「豊潮丸」に乗船し、1993年10月、1994年1月、4月、6月の4回、瀬戸内海全域の21定点で観測調査した。植物プランクトン、細菌、微小動物プランクトン、ネット（中・大型）動物プランクトンの炭素現存量を測定した（Fig. 6）。これら全群集の平均現存量は約5 g C m⁻²で、そのうち植物プランクトンが75%を占めた。

植物プランクトン一次生産速度は¹³Cの取込み速度を基準とした疑似現場法で、動物プランクトンによる二次・三次生産速度は上述した各分類群の成長速度と現存量を乗じて算出し、それらを累積して推定した（Fig. 7, Uye *et al.*, 1996; Uye and Shimazu, 1997; Hashimoto *et al.*, 1997）。瀬戸内海の年間平均一次生産速度は781 mg C m⁻²d⁻¹であり、沿岸域における一次生産速度として一般的な値であった。無殻繊毛虫類、有殻繊毛虫類、カイアシ類ノープリウスの3分類群で構成される微小動物プランクトンの二次生産速度は79.9 mg C m⁻² d⁻¹、ネット動物プランクトンの二次、三次生産速度はそれぞれ141 mg C m⁻² d⁻¹、54.6 mg C m⁻² d⁻¹であった（Uye and Shimazu, 1997）。カタクチイワシなどのプランクトン食性魚の生産速度も含めると、一次生産から二次生産への転送効率は28%、二次生産から三次生産への転送効率は26%と計算され、これらは従来海洋生態系で

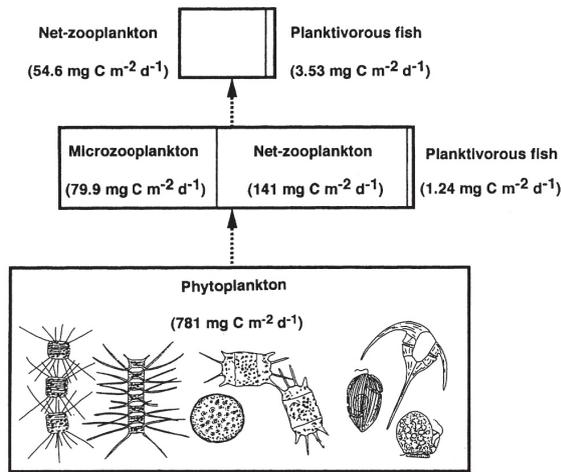


Fig. 7. Plankton food chain structure in the Inland Sea of Japan in terms of production rate (Okaichi and Yanagai, 1997; Uye and Shimazu, 1997).

一般に受け入れられてきた転送効率（10–20%，Ryther, 1969）より高かった。このように低次生産過程での転送効率が極めて高いことが瀬戸内海の世界連鎖構造の特徴である。

瀬戸内海は地形的に東西に長く伸びた水路状で、海水は灘（あるいは湾）と瀬戸（あるいは海峡）の相互配置により適度に攪拌され、内在する栄養塩を効率よく植物プランクトン生産に提供する（Yanagi and Okada, 1993）。さらに動物プランクトンによる転送効率、すなわち魚類の餌の生産効率、が高いことから、瀬戸内海の単位面積当りの年間漁獲量（20.6 ton km⁻² yr⁻¹）は北海より3倍以上も高い世界トップレベルにあることが納得される（Takeoka, 1997）。

6. クラゲ問題の顕在化

適度な海水混合をもたらす灘と瀬戸の交互配置による地形特性、並びに高効率のプランクトン生産過程は瀬戸内海への天与の恵みであり、それらが漁場としての瀬戸内海の豊かさを支えている。しかし、1970年代から80年代中頃までは平均約40万トンであった年間漁獲量はその後減少の一途をたどり、2007年には20万トンを割り込むようになった（中国四国農政局）。一方、1990年代になってから瀬戸内海各地の漁業者から「クラゲが増

えて漁の邪魔になる。何とかして欲しい」との苦情や要望が舞い込むようになった。私たち海洋研究者が気付かなかったところで海は変化していることを漁業者たちが教えてくれた。クラゲ類はカイアシ類の敵であるが、同じ動物プランクトンの仲間には変わらない。「敵を知り己を知れば百戦危うからず」の孫氏の言葉に習って、カイアシ類研究からクラゲ類の研究に踏み込んだ。クラゲ類もカイアシ類同様に、海洋生態系内で重要な機能的役割を果たしているに違いないとの予感があったからである。

従来クラゲ類はエネルギー輸送や物質循環の研究の中ではほとんど無視されていた。だから誰も瀬戸内海でのクラゲ類の現存量など調査したことはない。それなら日常的に漁に出て海の変化を目の当たりにしている漁業者に尋ねようと、2002年に瀬戸内海全域の漁協にアンケートを送付し、また漁村を訪問して、漁業経験20年以上の1152人からクラゲ類の出現動向について聞き取り調査を行った（上・上田, 2004）。その結果、65%の漁業者が最近20年間（1980年代以降）にミズクラゲが増加し始め、特に最近10年間（1990年代以降）に顕著に増加し始めたと回答した（Fig. 8）。また、偶然にも2000年夏季には宇和海沿岸一帯に前代未聞のミズクラゲの大発生が起り、湾全体を白く染めるほど集群する光景が空撮された。この時、全体で9万トン（湿重量）余りのミズクラゲが存在した（Uye *et al.*, 2003）。また、聞き取り調査では、ミズクラゲ以外にもアカクラゲ（*Chrysaora melanaster*）、オワンクラゲ（*Aequorea coerulea*）、カブトクラゲ（*Bolinopsis mikado*）などが大量発生することが明らかになった。

漁業者からの情報や私たちの調査結果に基づくと、2002年以降のミズクラゲの出現量は年や海域により変化したものの、特に顕著な増加傾向は示していないようだ。しかし、2008–2009年の冬季に瀬戸内海西部において、大量のミズクラゲが越冬する現象が起こった。従来、瀬戸内海のミズクラゲは年間単世代で、主として春–夏季にメデューサとして出現し、秋季には消滅していた。ミズクラゲの複世代化はメデューサとしての出現期間の長期化を招くことから、今以上の漁業被害の拡大が危惧される。

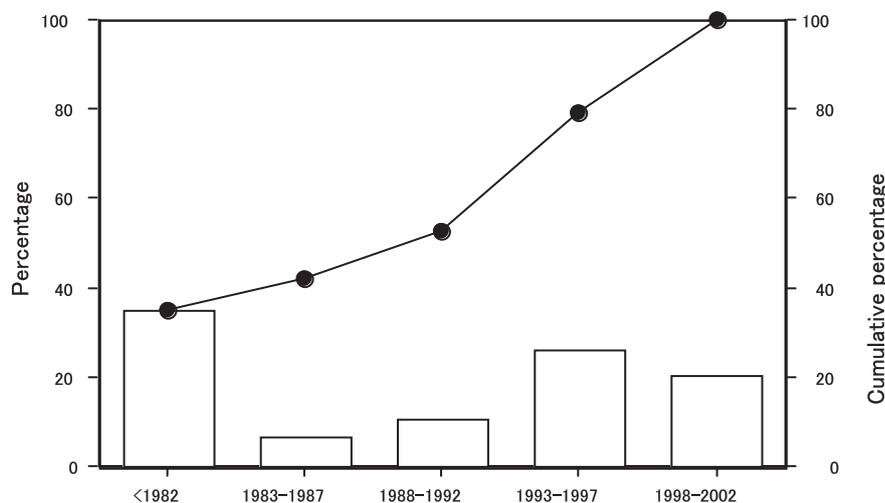


Fig. 8. Poll results showing the period (<1982, 1983–1987, 1988–1992, 1993–1997, and 1998–2002) when *Aurelia aurita* medusa population began to increase in the Inland Sea of Japan. <1982 means that the occurrence of *A. aurita* was the same before 1982 as in the present (i.e. 2002). Columns indicate percentage of the respondents for respective periods. A line indicates cumulative percentage (Uye and Ueta, 2004).

7. 東アジア縁海域のエチゼンクラゲ大発生の頻発化

上記の聞き取り調査を行っている最中の2002年、日本海にエチゼンクラゲが大発生した。成長すると傘径2 m、体重200 kgを越える世界最大級のこのクラゲの大発生は、1920、1958、1995年に起こり、かつては約40年に一度の珍事だった(岸上, 1992; 下村, 1959; 安田, 2004)。それが2003年も連続して大発生したのはただ事ではなかった。私たちは直ちにエチゼンクラゲ研究に着手し、以後、謎だらけだったこのクラゲの生活史や再生産特性などを明らかにし、大発生の原因究明と漁業被害対策の研究を継続している。

エチゼンクラゲの発生場所は、朝鮮半島と中国本土に囲まれた東アジア最大の湾(渤海, 黄海, 東シナ海)で、晩春–初夏に海底に付着するポリプからエフィラと呼ばれる仔クラゲが水中に放出される。一部の幼若クラゲは長江低塩分水塊へ取り込まれ、その水塊の沖合への張り出しにより韓国济州島付近へと運搬され、さらに南から北上する対馬海流により日本海へと輸送される。対馬海峡に若クラゲの先頭集団が達するのは7月である。その

後、日本海各地の網漁業に被害を与えながら北上し、10月には一部の成クラゲは津軽海峡を通過して太平洋側へ抜け、房総半島にまで南下する。冬の到来による水温低下とともにクラゲは活性を失い、1年未満の一生を終えて日本近海で大量死する(Kawahara *et al.*, 2006; Uye, 2008)。

雌雄異体であるエチゼンクラゲが成熟するのは秋で、体重約50 kgの雌は約3億個の卵を孕む。海水中に放出された卵は受精してプラヌラ幼生に発達し、海底の岩などの固い基質に付着してポリプへと変態する。成ポリプはポドシストと呼ばれる細胞塊を産出し、ポドシストから新たなポリプが出芽して無性的に増殖する。一定期間の低水温を経験することによりストロピラへと変態し、数日で先端からエフィラを放出する。エフィラはメテフィラを経由して1ヶ月余りで傘径約10 cmのメデューサに成長する。野外では7–8月に傘径約50 cmに成長し、秋には1 mを超える成熟クラゲとなる(Fig. 9, Kawahara *et al.*, 2006)。餌が潤沢に存在すれば体重は200 kgを超えるまで成長するので、その場合の孕卵数は優に10億個を超えるだろう。そして、ポリプが足跡のように残す固いキチン質の殻に包まれたポドシストは、少なくとも4年間は耐久して休眠可能である。一連の研

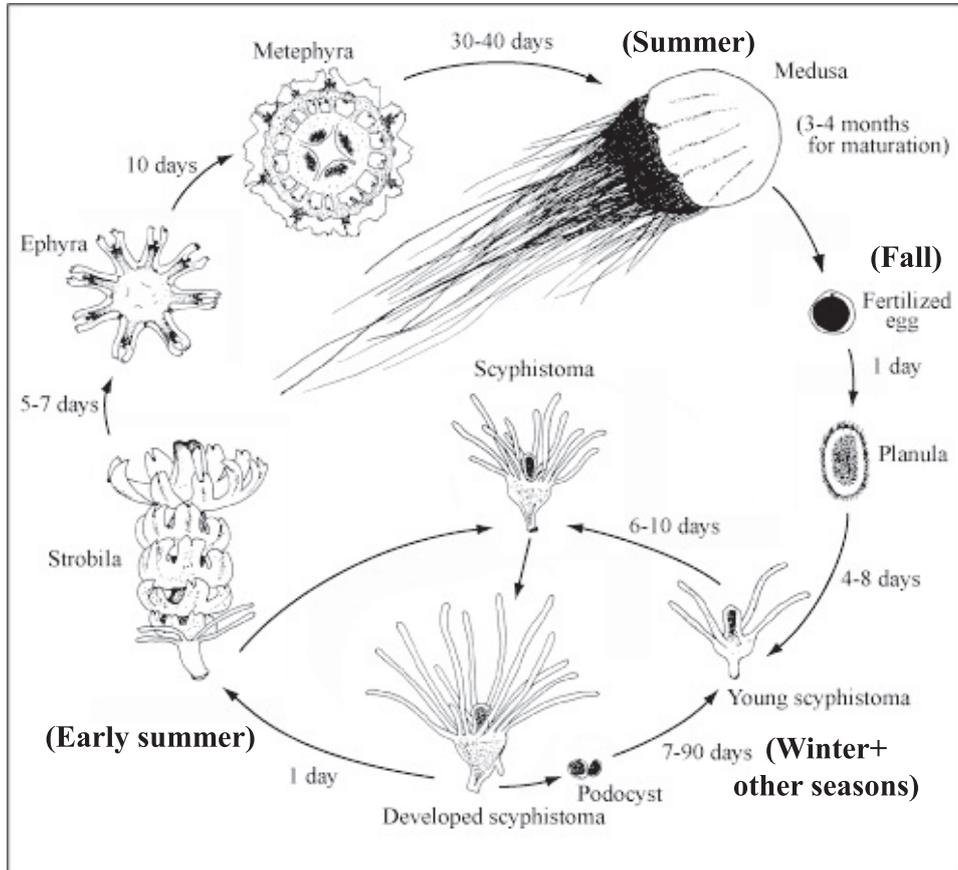


Fig. 9. Schematic representation of the seasonal life cycle of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai*. Inter-stage durations are also shown (Kawahara *et al.*, 2006).

究を通して、エチゼンクラゲは凄まじい成長力と繁殖力、そして生残力を備えている脅威の生物であることが明らかとなった。

8. クラゲ類による動物プランクトンに対する捕食インパクト

ミズクラゲの主要な餌はカイアシ類などの中型動物プランクトンである (Uye and Shimauchi, 2005)。エチゼンクラゲも体は巨大であっても餌は同様にカイアシ類などである (Uye, 2008)。クラゲ類は魚類のような機能的な目を持たないので、餌生物を視覚的に認識して捕食するのではない。体の周囲に存在する餌生物に毒液の入った刺胞を発射してそれらを麻痺させ、口腕で捕食して胃腔内に運び、消化している。1991, 1992年の夏季

を中心に、広島県呉市の音戸の瀬戸に出現するミズクラゲの単位重量当りのカイアシ類の捕食速度を推定し、現場のカイアシ類密度との関係を求めた (Uye and Shimauchi, 2005)。ミズクラゲの捕食速度はカイアシ類密度の上昇に伴って直線的に増大し、天然の餌密度条件下では飽和することはなかった (Fig. 10)。また、1992年5-7月のミズクラゲ個体群の平均炭素現存量は 66.0 mg C m^{-3} 、そしてそれらによる動物プランクトン捕食速度は $6.07 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ であった。同期間中のネット動物プランクトンの平均炭素現存量が 23.7 mg C m^{-3} であったので、ネット動物プランクトン群集現存量に対するミズクラゲ個体群による日間捕食インパクトは26%であった。これは Fig. 4に示すカイアシ類の平均生産速度 (体重あるいは現存量の27%)に相当する。すなわち、カイアシ類による生産分のほぼ総てがミズクラ

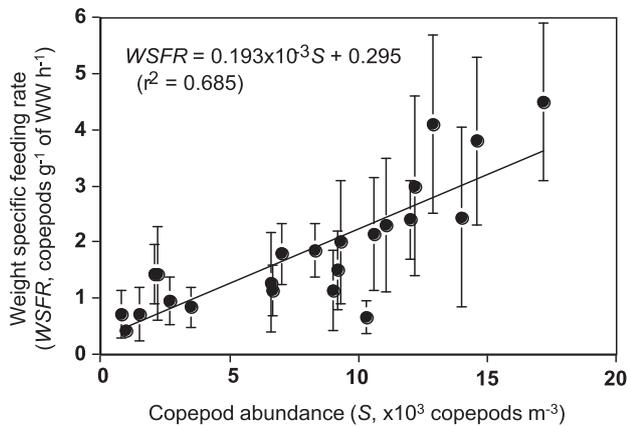


Fig. 10. Relationships between weight-specific ingestion rate of *Aurelia aurita* medusae and in situ abundance of copepods in Ondo Strait, central Inland Sea of Japan (Uye and Shimauchi, 2005).

ゲに捕食されたことになり、これでは魚類に回る餌は存在しないことになる。

2005年7月に対馬近海に出現したエチゼンクラゲ個体群についても同様の捕食インパクトの推定を行った (Uye, 2008)。この時期のクラゲの平均体重は3.0 kgと小型で、それらの平均個体密度は2.5 medusae 1000 m⁻³、平均個体群現存量は40.7 mg C m⁻³であった。呼吸と成長をまかなうために、クラゲ個体群は2.45 mg C m⁻³ d⁻¹の餌を要求すると計算された。この海域でのネット動物プランクトンの現存量を東シナ海中央部での現存量と等しい10 mg C m⁻³と仮定すると、ネット動物プランクトン群集に対する日間捕食インパクトは25%となり、カイアシ類の生産速度とほぼ等しくなる。

クラゲ類の出現パターンの特徴は時に顕著な集群を形成することであるが、とても集群状態はいえない上記の出現条件下でも動物プランクトンに対する捕食インパクトは高かった。2000年夏季に宇和海でミズクラゲが大発生した時、同一湾内において密集したミズクラゲ集群内 (平均ミズクラゲ個体密度: 250 medusae m⁻²) と集群外で動物プランクトンをネット採集し、両者を比較したことがある (Uye *et al.*, 2003)。クラゲ集群内の動物プランクトンは極めて少ない上にクラゲの刺胞毒により死亡個体が多く、生きた個体はほとんど残っていなかった。この事実は、クラゲが密集した集群を形成する場合

には、その場に存在する動物プランクトンを食い尽くし、クラゲ群が通過した後の海は動物プランクトンの存在しない砂漠状態になることを示している。これでは魚類はたまらない。

9. クラゲ類大発生の原因

東京湾のミズクラゲは1960年代に大発生し、火力発電所の取水口を塞いで首都圏を停電に陥れた (桑原ら, 1969)。それ以降、ミズクラゲは東京湾の動物プランクトン現存量において最優占している (Omori *et al.*, 1995; Toyokawa *et al.*, 2000; 石井, 2001)。瀬戸内海のミズクラゲは、1990年代以降顕著に増加した (上・上田, 2004)。そして今世紀を境にエチゼンクラゲが大発生し始めた。これらのクラゲ類の大発生が頻繁化した原因は、沿岸海域の環境変化あるいは生態系変化に由来していることは明らかであるが、必ずしも個々の要因の特定はできていない。エチゼンクラゲの大発生には、本種の発生源である中国沿岸域における下記の要因が複合していると推定される。

1) 魚類資源の乱獲

乱獲による東アジア縁海域の漁獲量の低下が顕著である。渤海の単位努力量当りの漁獲量 (すなわち、資源量の指標) は1959年から1998年にかけて95%も減少した (Tang *et al.*, 2003)。また、黄海での韓国漁船による魚類年間漁獲量は1980年代中頃には約13万トンあったが、1990年以降急減し、最近では盛期の約1/3にまで減少している (韓国国立水産科学院)。さらに、日本海、東シナ海における日本漁船による年間漁獲量は、1980年代に豊穡であったマイワシ漁獲量を差し引いても近年はひどい落ち込みようで、盛期の1/3以下になっている。餌をめぐる競合相手の魚類の資源量が減少すれば、余った動物プランクトンはエチゼンクラゲに利用される。

2) 地球温暖化

黄海の平均水温は1976–2000年の25年間に1.7℃上昇した。これを冬季水温に限ると2.0℃の上昇となる (Lin *et al.*, 2005)。水温が上昇するとポリプの増殖速度が指数関数的に増大するので、より多くのエチゼンクラゲを生産する。

3) 富栄養化

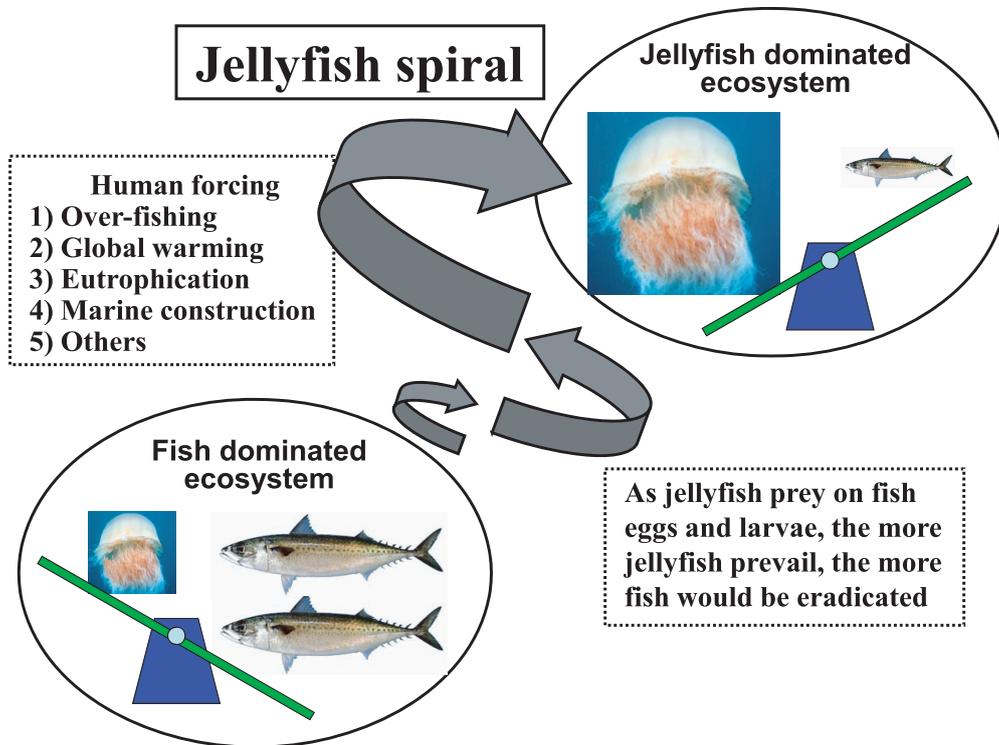


Fig. 11. Schematic representation of the “jellyfish spiral”. Various human impacts may degrade the coastal environment and ecosystem to favor jellyfish populations over fish. Once jellyfish increase, it may become more difficult for fish to recover their populations due to higher predation on their eggs and larvae by jellyfish, and accordingly more jellyfish would prevail (redrawn from Uye, 2005a).

長江河川水は黄海や東シナ海への栄養塩供給に重要な役割を果たすが、長江由来の窒素負荷量は1960年代から1990年代までの30年間に約20倍も増加した(Yan *et al.*, 2003)。加えて長江由来の負荷量の約60%に相当する窒素量が大気を由来して供給されており(Nakamura *et al.*, 2005)、東シナ海の赤潮発生規模の拡大などの富栄養化現象をもたらしている。これに伴い動物プランクトンも増加するので、エチゼンクラゲはより多くの餌を利用可能となる。

4) 海洋構造物、プラスチックゴミ

エチゼンクラゲのポリプは固い基質に付着する性質を示すことから、新たに設置された海洋構造物や海底に投棄されたプラスチックゴミがポリプの生育場となる可能性は高い。

上記の要因によりひとたびクラゲ類が増加し始めると、クラゲ類はより多くの魚卵や仔魚を捕食するので、その

結果、魚類の資源回復は益々困難となる。このようにクラゲがスパイラル状に増加し、一方、魚類はスパイラル状に減少する現象を「クラゲスパイラル」と名付けた(Fig. 11)。毎年のようにエチゼンクラゲが大発生を繰り返す現状は、中国沿岸でのクラゲスパイラルは相当程度に進行し、毎年大量のクラゲを生み出す環境条件が既にでき上がったことを意味している。そうなれば日本の漁業者はエチゼンクラゲの来襲を、台風の来襲と同様に、毎年起こることを前提にして対策するしかない。

10. 漁業被害軽減のための対応策

エチゼンクラゲのエフィラは水温が約15℃に上昇する4-5月頃に放出され、成長しながら日本海へと輸送されるので、6-7月の傘径10-50cmの若いクラゲの出現量をフェリーのデッキから目視観測し、その多寡か

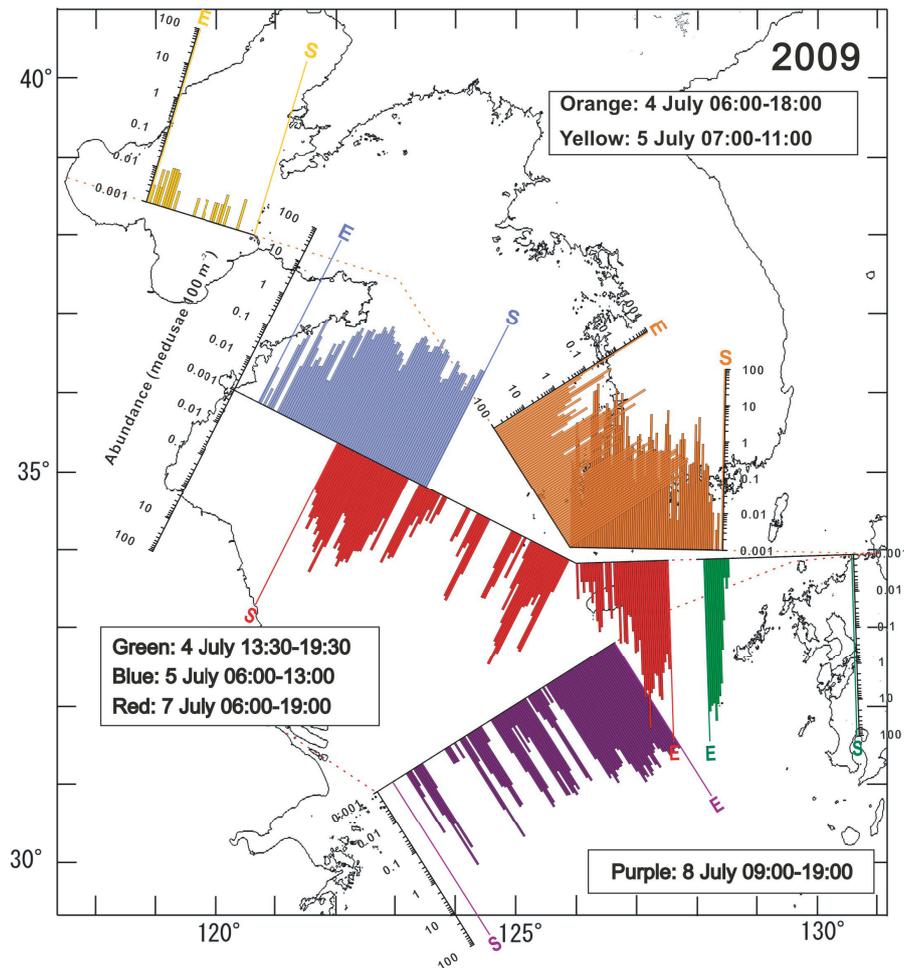


Fig. 12. Occurrence of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* in the Bohai, Yellow and East China Seas along 3 cruise lines of ferries between Japan and China during 4–8 July, 2009. S and E denote the start and end points of daily sighting survey, respectively. Each column represents the numbers of medusae counted for every 5 minutes. The information on spatio-temporal occurrence of young medusae in June and July is essential for the forecast of the bloom intensity in Japanese coastal waters.

ら発生規模の予測が可能である。私たちは日本と中国を往来する国際フェリーを用いた目視観測を2006年から実施している。2009年は2005年を凌ぐ史上最大規模のエチゼンクラゲの発生量であったが、大群が日本海に押し寄せる前の7月上旬に行った神戸–天津、下関–青島、下関–大倉間の航路上での出現量をFig. 12に示す。エチゼンクラゲは渤海、黄海、東シナ海のほぼ全域に分布し、特に韓国済州島付近の海域には最高で33 medusae 100 m^{-2} ものクラゲが出現し、先頭集団は対馬に間近に

迫っていた。このような状況から、2009年は間違いなく大発生と予報し、関係機関を通して漁業者に通報した。

出現量や来襲時期などの出現パターンは異なるものの、2006、2007、2009年はいずれも大発生年であり、これらの年の7月における黄海での平均出現密度はそれぞれ2.17、3.32、2.29 medusae 100 m^{-2} であった。一方、2008年はエチゼンクラゲがほとんど来遊せず漁業被害は皆無の例外的な年であったが、この年の7月における平均密度は0.02 medusae 100 m^{-2} と大発生年の1/100であっ

た。フェリーによる目視調査を少なくとも10年間継続すれば、発生規模の予報精度は相当高くなるだろう。いずれにしても目視調査に基づく早期予報により、漁業者は時間的余裕を持ってエチゼンクラゲの来襲に備えることが可能となる。

エチゼンクラゲと漁業者との戦いの場は定置網などの漁場である。クラゲ対策のために、定置網の垣網目合の大型化、バイパス網・仕切り網の設置などの改良が加えられている。これらの対策には多額の資金の投入を必要とするものであるが、従来網に比較するとクラゲの除去は効率的になり、漁業者の肉体的負担は大きく改善された。しかし、一時に余りに大量のクラゲが入網する場合には、網を切ってクラゲも魚類も逃がすしか方法がない。最悪の場合には破網である。

10年前の先世紀末までは、漁業者はクラゲの来襲など気に掛けずに操業が可能であった。しかし、押し寄せる大量のクラゲのせいで余計な体力や資金を使い、その上に漁獲量が減少している現状は漁業者にとっては理不尽極まりないことだろう。クラゲ大発生の根本原因は人間活動に由来するから、クラゲ問題は人災である。どうすればクラゲ大発生の根源を断ち、この現状を改善できるのだろうか。今のところ特効薬はない。

11. おわりに：クラゲの海からサカナ溢れる里海に

クラゲ類はカンブリア紀（約5億年前）の海に出現し、繁栄した。魚類はデボン紀（約4億年前）に出現し始め、次第に繁栄して海の支配者となり今日に至っている。魚類繁栄の陰でクラゲ類は海の片隅に押しやられていったが、長い地球生命史を生き抜いて来た彼らには、有性生殖と無性生殖の併用による日和見的な個体群増殖能力の高さと不適環境に対する個体群維持機構が備わっている。加えて体が海水分約99%のゼラチン質で構成されることに基づく、クラゲ類特有の生理・生態的利点がある。例えば同一炭素量のカイアシ類などと比較すると、クラゲ類は約50倍もの大きな体サイズを有することとなる。しかし、クラゲの体は海水と同密度であることから、彼らの遊泳エネルギーはほとんどいらない。体サイズが大きくなれば接する海水量が多くなり、クラゲ類はそれだ

け多量の餌を周囲の海水から摂取可能となり、またより多量の液状代謝産物を海水中に放出することが可能となる。本来、クラゲ類は海洋でのエネルギー輸送や物質循環の主役となり得る機能を備えている分類群なのである。彼らがこれまで主役となり得なかったのは競合する魚類のインパクトが強大であったからに他ならない。魚類の未裔とも言うべき人類の未曾有の繁栄により、魚類資源の減少と魚類生産を支える食物連鎖構造の崩壊が起きている。そしてクラゲ類は再び主役に躍り出てかつての繁栄を取り戻そうと企んでいるかのようである。

一方、増加する地球人口を養うために人類はより多くの食料を必要とする。特に東アジア縁海域は世界の総漁獲量の約11%の生産を支える優良漁場であり、この海域の漁業生産の持続性は食料安全保障の上でも極めて重要である。クラゲ類は人類の食料としては高蛋白の魚類にはるかに劣るから、クラゲだらけの海はほとんど人類の役に立たない不毛の海になる。人類が存続するためには海にはサカナが溢れていなければならない。そのため、効率的な魚類生産の行われていた1990年以前の瀬戸内海で機能していた植物プランクトン-カイアシ類-魚類の食物連鎖が卓越する海の環境と生態系を取り戻す必要がある（Uye, 2010）。しかし経済発展を優先する今の社会システムはすぐには変わらないし、三峡ダム建設による長江河川水の流量や水質の変化がこの海域の環境をさらに悪化させる可能性は高い。このような状況の中で、クラゲ類は人類を試しているのだろう。人類がこのままクラゲ王国の復興に手を貸してくれる有り難い身方か、東アジア縁海域をサカナ溢れる里海として復活させようとする手強い敵なのかを。

謝 辞

広島大学理事・副学長（教育担当）としての大学運営業務と、2009年度の史上最大規模のエチゼンクラゲ大発生の調査研究のただ中で、この度の荣誉ある日本海洋学会賞受賞の知らせを受けた。賞選考委員をはじめ、これまで何からの形で私の研究と関係のあった多くの方々に心より感謝申し上げます。過去を振り返ると、私はその時その時に必要とされた動物プランクトンの課題を私なりに取り組んできたただけだ。カイアシ類研究がまさかク

ラゲ類大発生研究に結びつくとは思ってもよらなかったが、海では予想もしなかった新しい現象が次々に起こる。海の変化に対して確かな目を持つ漁業者同様に、私も生物海洋学者として海の変化に常に目を向けていたいし、人間にとってあるべき海の姿を常に追求したい。

References

- Arai, M. N. (2001): Pelagic coelenterates and eutrophication: a review. *Hydrobiologia*, **451**, 69–87.
- Attrill, M. J., J. Wright, and M. Edwards (2007): Climate-related increases in jellyfish frequency suggest a more gelatinous future for the North Sea. *Limnol. Oceanogr.*, **52**, 480–485.
- Azam, F., T. Fenichel, J. G. Field, J. S. Gray, L. A. Meyer-Reil, and F. Thingstad (1983): The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10**, 257–263.
- Brodeur, R.D., H. Sugisaki, and G. L. Hunt, Jr. (2002): Increases in jellyfish biomass in the Bering Sea: implication for the ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **233**, 89–103.
- 中国四国農政局 : <http://www.maff.go.jp/chushi/info/tokei/index.html>
- FAO (2005): Review of the state of world marine fishery resources. FAO Fisheries Technical Paper, 457. <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/007/y5852e/y5852e00.pdf>
- Graham, W. M. (2001): Numerical increase and distribution shifts of *Chrysaora quinquecirrha* (Desor) and *Aurelia aurita* (Linné) (Cnidaria: Scyphozoa) in the northern Gulf of Mexico. *Hydrobiologia*, **451**, 97–111.
- Hardy, A. C. (1956): *The Open Sea, its Natural History: The World of Plankton*. Collins, London, 335 pp.
- Hashimoto, H., T. Hashimoto, O. Matsuda, K. Tada, K. Tamai, S. Uye, and T. Yamamoto (1997): Biological productivity of lower trophic levels of the Seto Inland Sea, p. 15–58. In *Sustainable Development in the Seto Inland Sea, Japan - From the Viewpoint of Fisheries*, edited by T. Okaichi and T. Yanagi, Tera Pub., Tokyo.
- 石井晴人 (2001): 環境変動が沿岸海洋プランクトン生態系に及ぼす影響、特にクラゲ類の増大に関連して。日本プランクトン学会報, **48**, 55–61.
- 韓国国立水産科学院 : http://www.nfrda.re.kr/page?id=kr_index
- Kawahara, M., S. Uye, K. Ohtsu, and H. Iizumi (2006): Unusual population explosion of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* (Scyphozoa: Rhizostomeae) in the East Asian waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **307**, 161–173.
- 岸上鎌吉 (1992): エチゼンクラゲ。動雑, **34**, 343–346.
- 桑原 連・佐藤修一・野口信彦 (1969) : ミズクラゲの生態学的研究—I. 1966, 1967年夏季の東京湾北東部における分布状態について。日水試, **35**, 156–162.
- Lin, C., J. Ning, J. Su, Y. Lin, and B. Xu (2005): Environmental changes and the responses of the ecosystem of the Yellow Sea during 1976–2000. *J. Mar. Systems*, **55**, 223–234.
- Nakamura, T., K. Matsumoto, and M. Uematsu (2005): Chemical characteristics of aerosols transported from Asia to the East China Sea: an evaluation of anthropogenic combined nitrogen deposition in autumn. *Atmos. Environ.*, **39**, 1749–1758.
- Okaichi, T. and T. Yanagi (1997): Sustainable Development in the Seto Inland Sea, Japan: From the Viewpoint of Fisheries. Terra Pub., Tokyo, 329 pp.
- Omori, M., H. Ishii, and A. Fujinaga (1995): Life history strategy of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphomedusae) and its impact on the zooplankton community of Tokyo Bay. *ICES J. Mar. Sci.*, **52**, 597–603.
- Pomeroy, L. R. (1974): The ocean's food web, a changing paradigm. *BioScience*, **24**, 499–504.
- Purcell, J. E., S. Uye, and W. -T. Lo (2007): Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **350**, 153–174.
- Richardson, A. J., A. Bakum, G. C. Hays, and M. J. Gibbons (2009): The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends Ecol. Evol.*, **24**, 312–322.
- Ryther, J. H. (1969): Photosynthesis and fish production in the sea. The production of organic matter and its conversion to higher forms of life vary throughout the world ocean. *Science*, **166**, 72–76.
- 下村敏正 (1959): 1958年秋、対馬暖流系水におけるエチゼンクラゲの大発生について。日水研報, **7**, 85–107.
- Takeoka, H., 1997. Comparison of the Seto Inland Sea with other enclosed seas from around the world, p. 223–247. In *Sustainable Development in the Seto Inland Sea, Japan - From the Viewpoint of Fisheries*, edited by T. Okaichi and T. Yanagi, Tera Pub., Tokyo.
- Tang, Q., X. Jin, J. Wang, Z. Zhuang, Y. Cui, and T. Meng (2003): Decadal-scale variations of ecosystem productivity and control mechanisms in the Bohai Sea. *Fish. Oceanogr.*, **12**, 223–233.
- Toyokawa, M., T. Furota, and M. Terazaki (2000): Life history and seasonal abundance of *Aurelia aurita* medusae in Tokyo Bay, Japan. *Plankton Biol. Ecol.*, **47**, 48–58.
- Uye, S. (1982): Length-weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **38**, 155–164.
- Uye, S. (1988): Temperature-dependent development and growth of *Calanus sinicus* (Copepoda: Calanoida) in the laboratory. *Hydrobiologia*, **167/168**, 285–293.
- Uye, S. (1994): Replacement of large copepods by small ones with eutrophication of embayments: cause and consequence. *Hydrobiologia*, **292/293**, 513–519.
- 上 真一 (1997): 汽水域における動物プランクトンの特徴。沿岸海洋研究, **35**, 49–55.
- Uye, S. (2008): Bloom of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai*: a threat to the fisheries sustainability of the East Asian Marginal Seas. *Plankton Benthos Res.*, **3** (Suppl.), 125–131.
- Uye, S. (2010): Human forcing of the copepod-fish-jellyfish triangular trophic relationship. *Hydrobiologia*, doi : 10.1007/s10750-010-0208-9.
- 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.
- Uye, S. and K. Sano (1995): Seasonal reproductive biology of the small cyclopoid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **118**, 121–128.

- Uye, S. and K. Sano (1998): Seasonal variations in biomass, growth rate and production rate of the small cyclopid copepod *Oithona davisae* in a temperate eutrophic inlet. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **163**, 37–44.
- Uye, S., N. Nagano and H. Tamaki (1996): Geographical and seasonal variations in abundance, biomass and estimated production rates of microzooplankton in the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr.*, **52**, 689–703.
- Uye, S. and T. Shimazu (1997): Geographical and seasonal variations in abundance, biomass and estimated production rates of meso- and macrozooplankton in the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr.*, **53**, 529–538.
- Uye, S., N. Fujii and H. Takeoka (2003): Unusual aggregations of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in coastal waters along western Shikoku, Japan. *Plankton Biol. Ecol.*, **50**, 17–21.
- Uye, S. and H. Shimauchi (2005): Population biomass, feeding, respiration and growth rates, and carbon budget of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in the Inland Sea of Japan. *J. Plankton Res.*, **27**, 237–248.
- Uye, S. and D. Liang (1998): Copepods attain high abundance, biomass and production in the absence of large predators but suffer cannibalistic loss. *J. Mar. Systems*, **15**, 495–501.
- 上 真一・上田有香 (2004): 瀬戸内海におけるクラゲ類の出現動向と漁業被害の実態. *水産海洋研究*, **68**, 9–19.
- Yan, W., S. Zhang, P. Sun and S. P. Steizinger (2003): How do nitrogen inputs to the Changjiang basin impact the Changjiang River nitrate: A temporal analysis for 1978–1997. *Global Biogeochem. Cycles*, **17**, 1091–1099.
- Yanagi, T. and S. Okada (1993): Tidal fronts in the Seto Inland Sea. *Mem. Fac. Eng., Ehime Univ.*, **12–4**, 337–343.
- 安田 徹 (2004): 2002年晩夏から冬にかけて日本近海に異常出現したエチゼンクラゲ *Nemopilema nomurai* Kishinouye について. *日本プランクトン学会報*, **51**, 34–37.

Studies on Functional Roles of Zooplankton in Coastal Marine Ecosystem: Toward Restoring Productive Seas for Global Sustainability

Shin-ichi Uye[†]

Abstract

One of the goals of aquatic ecology and biological oceanography is to determine the qualitative and quantitative aspects of material or energy flow operating in food chains starting from phytoplankton up to higher trophic-level animals, including commercially harvested fish. Due to rapidly growing human activities, it becomes crucial to investigate anthropogenic pressures on the marine ecosystem, in order to sustain fish production. This article summarizes the author's studies on the production ecology of zooplankton, mainly copepods as food for fish, and the recent problematic blooms of jellyfish in both the Inland Sea of Japan and East Asian marginal seas.

Zooplankton, of which copepods are the dominant taxa, play a pivotal role as grazers of primary producers, carbon drivers as secondary producers and prey for economically important fish. For some 30 years, I have been conducting ecological studies of copepods by integrating laboratory experiments (e.g. measurement of respiration, feeding, excretion, egestion, somatic growth, egg production rates) and field surveys (e.g. determination of their taxonomic composition, numerical abundance, stage composition, biomass). Laboratory experiments revealed that the average growth rate of copepods (g , d^{-1}) increases with increasing temperature (T , $^{\circ}C$), as expressed by $g = 0.078e^{0.0627T}$; it varies roughly from ca. $0.1 d^{-1}$ in winter to ca. $0.4 d^{-1}$ in summer in temperate coastal waters. In situ surveys in the Inland Sea of Japan, whose fish catch per unit area is among the world's highest (i.e., 20.5 tons WW $km^{-2} yr^{-1}$ in 1986), revealed that this semi-enclosed sea nurtures the plankton community with an efficient food chain (transfer efficiency: 28% from primary to secondary production, and 25% from secondary to tertiary production). Copepods contribute 74 and 79% of biomass and production rates among secondary producers, respectively, indicating that the phytoplankton-copepod-fish linkage is the main food chain leading to the efficient fish production.

In the last two decades, however, the highly productive fishery grounds of the Inland Sea of Japan have been seriously degraded, as manifested by a remarkable decline of fish catch and a concomitant increase of jellyfish populations (primarily the moon jellyfish *Aurelia aurita* s.l.). Our field survey demonstrated that jellyfish carbon biomass usually surpasses prey zooplankton biomass and their predation impact is almost equivalent to the amount of carbon produced by copepods alone. Increased human impacts, such as over-fishing, warming, eutrophication, changing nutrient composition, marine construction, etc. may benefit jellyfish more than fish. Since fish and jellyfish are adversaries competing for the same prey resource (e.g. copepods) and can also be prey for each other, it is theoretically possible that if the more jellyfish prevail, the more fish are eradicated. The above-mentioned human-induced perturbations occurring in Chinese coastal waters may be responsible for the recent dramatic proliferation of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* in the East Asian marginal seas. Thus, the jellyfish-dominated coastal seas constitute an endpoint of marine ecosystem deterioration brought about by reckless human pressures on the environment. Human beings will demand more food from the ocean to feed the growing world population,

and hence fisheries sustainability in the East Asian marginal seas, the world's most productive fishery ground, is critically important. Lastly, I would like to propose the concept of "sato-umi", a coastal sea with high productivity and biodiversity anchored on rational and beneficial human interaction, where copepod production would be most efficiently transformed into human food.

Key words: copepods, fish production, jellyfish bloom, *Aurelia*, *Nemopilema*, anthropogenic impact, Inland Sea of Japan, East Asian marginal seas

(Corresponding author's e-mail address: suye@hiroshima-u.ac.jp)

(Received 17 June 2010; accepted 16 August 2010)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2010)

† Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University
4-4 Kagamiyama 1 Chome, Higashi-Hiroshima 739-8528
Phone : 082-424-7940, Fax : 082-424-7916