HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	親潮域における動物プランクトン研究の最近の進歩
Author(s)	山口, 篤
Citation	Memoirs of the Faculty of Fisheries Sciences, Hokkaido University, 53(2), 13-18
Issue Date	2011-06
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/47548
Type	departmental bulletin paper
File Information	13-18.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

親潮域における動物プランクトン研究の最近の進歩

山口　篤

Recent Advances in Studies on Zooplankton Ecology in the Oyashio Region

Atsushi YAMAGUCHI

Abstract

Recent advances in studies on zooplankton ecology in the Oyashio region were reviewed. In this review, the following three topics were argued : i) ecosystem structure in the region, ii) inter-annual changes in zooplankton biomass and iii) optical analysis on zooplankton samples. Annual mean biomass in the Oyashio region was estimated to be 23 g C m^{-2}, and was dominated by mesozooplankton (34%), followed by phytoplankton (28%), heterotrophic bacteria (15%) and microzooplankton (14%). Within the mesozooplankton, large grazing copepods (i.e. *Neocalanus* spp., *Eucalanus bungii* and *Metridia* spp.) were the most important taxa to govern the seasonal and inter-annual variability. Through the analysis on zooplankton samples collected during 1950's to present, inter-annual variability in mesozooplankton biomass was revealed to be related with the Pacific Decadal Oscillation (PDO) and climate regime shift. While the zooplankton size is important to determine the food quality for pelagic fishes and the mass flux to the deep ocean, detailed analysis on their size distribution is not made for most of the samples, because of the difficult and time consuming analysis involved. The recently advanced optical plankton counter (OPC) can measure the particle (＝plankton) with detailed size distribution (4096 size unit between 0.25 mm and 20 mm) within a short period, therefore the application of OPC on zooplankton samples may solve the problem in future.

Key words : Ecosystem structure, Copepods, *Neocalanus*, Oyashio region, Optical plankton counter

外洋域はプランクトンの世界

海洋は地球表面の約 71% を占めている。海洋は水深と陸地からの距離に基づいて，外洋域と沿岸域に区分され，その境界は大陸棚の縁とされる水深 200 m にある。沿岸域は全海洋面積の 8% に相当し，残りの広大な部分 (92%) は外洋域である。海洋の外洋域における生物生産は顕微鏡的な植物プランクトンによって支えられている。植物プランクトンは外洋生態系における一次生産者であり，これ以降何段階かの食段階 (各種動物プランクトン) を経て魚類や海産ほ乳類にエネルギーが受け渡される。

日本近海の外洋域は海流系によって，暖流の黒潮と寒流の親潮の二つに大きく分けられる。日本近海における浮魚類 (マイワシやサンマなど) の多くは暖流の黒潮域および黒潮続流域にて再生産を行い，夏になって海表面水温が上昇するにしたがって亜寒帯前線を乗り越えて，親潮域に餌を探す「索餌回遊 (さくじかいゆう)」を行う。黒潮域は一年を通して表面水温が高く，暖かく比重の軽い水が周年を通して存在するため，水温躍層が強固に発達し，海表面への栄養塩供給が乏しく，植物プランクトンも低栄養塩条件下で増殖できるピコ・ナノサイズが多く，そのピークも水深 50 m 以深の亜表層極大 (subsurface maximum) を持つ。一方，親潮域は表面水温が低く，冬季には鉛直混合が盛んになり，海表面への栄養塩の豊富な供給により，春にはマイクロサイズの珪藻類による爆発的な増殖が起こる。海で起こるこの珪藻類の大増殖は桜の開花になぞらえて「春季植物プランクトンブルーム (spring phytoplankton bloom)」と呼ばれる。春季植物プランクトンブルームによる生産物は，この時期に再生産や成長を行う動物プランクトンの餌となる。この親潮域の動物プランクトンに優占するのが「カイアシ類」である。カイアシ類は索餌回遊してくる浮魚類の餌となり，その多寡は浮魚類の成長を決める重要な要因になっている。

親潮域の生態系構造

日本近海の浮魚類が索餌回遊してくる親潮域，その生態系構造について概観してみる。Fig. 1 は親潮域における各分類群・食段階の年平均生物量 (バイオマス) と生産量を円の大きさで表した図である。親潮域におけるバクテリア，植物プランクトン，微小動物プランクトン，中型動物プランクトン，マイクロネクトン，魚類・イカ類および海

北海道大学大学院水産科学研究院海洋生物学講座
(*Laboratory of Marine Biology, Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University*)

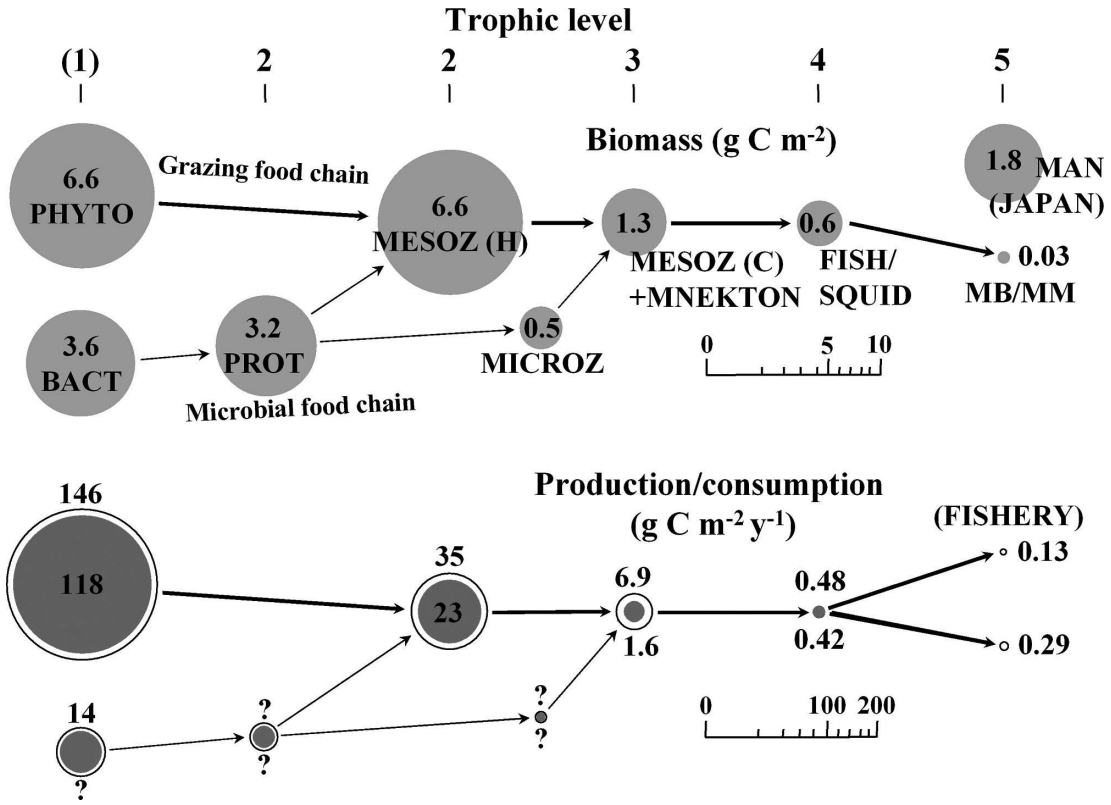

Fig. 1 Annual mean biomass (upper panel) and production/consumption (lower panel) of each pelagic taxon in the Oyashio region (modified from Ikeda et al., 2008). Values of upper and lower panels are biomass in g C m^{-2} and production/consumption in g C m^{-2} $year^{-1}$, respectively. Outer and inner circles in the lower panel indicate the amounts of the consumption (gross production for phytoplankton) and production (net production for phytoplankton), respectively.

鳥類・海産ほ乳類までの，各食段階全てを合わせた年平均バイオマスは 23 g C m^{-2} である (Ikeda et al., 2008)。この中でもっとも優占するのは中型動物プランクトンで，全体の 34% を占めている。バイオマスに優占するのは次いで植物プランクトン (28%)，バクテリア (15%) そして微小動物プランクトン (14%) となっている (Fig. 1)。バイオマスで最も多いのが生態系の中で真ん中に位置する中型動物プランクトンであることは奇異に見えるかも知れない。実はこれは生物量 (バイオマス) で見るとこうであるが，生産量 (Production) で見ると植物プランクトンが最も多く (146 g C m^{-2} $year^{-1}$)，以降食段階が進むにつれて減少する形になっている (Fig. 1)。

生態系ピラミッドという観点では，一番低次に位置する植物プランクトンが最も多く，以降食段階が進むにつれて減少することが予想される。これは生態系ピラミッドの値が「生産量 (エネルギー)」の時には常に正しい。しかし，生態系ピラミッドの値が「生物量 (バイオマス)」の時には，親潮域での生物量は生態系の中位に位置する中型動物プランクトンが最も多くなる (Fig. 1)。単位の違いによる生態系ピラミッド構造の差異は，各プランクトン分類群の世代時間の違いから説明できる。つまり，植物プランクトンの世代時間は短く，春季の植物プランクトン大増殖ブルームの後に栄養塩が枯渇すると，すぐに小型な他の植物プランクトンに優占種が変わっていく。一方，中型動物プランクトンの世代時間はその多くが 1 年と長いため，年間を通して高い生物量を示す。これが親潮域において生態系の中位に位置する中型動物プランクトンが全生物バイオマスにおいて最優占する理由である。中型動物プランクトンは大型で世代時間が長いため，浮魚類の餌にもなり，春季植物プランクトンブルームの生産物を貯蔵するリザーバーとしての役割を担っている。この親潮域生態系において最も重要な役割を果たす中型動物プランクトンに最優占する分類群が「休眠期を持つカイアシ類」である。

休眠期を持つカイアシ類

中型動物プランクトンバイオマスに占めるそれぞれの種の割合を Fig. 2 の円グラフに示す。中型動物プランクトンバイオマスに最優占する種は *Neocalanus cristatus* (30%) で，次に *Eucalanus bungii* が続く。*Neocalanus* 属 3 種と *E. bungii* は春季ブルーム期に表層で摂餌した栄養を油分として身体の中に貯蔵する。油球 (ゆきゅう：Oil sac) と呼ばれるこの貯蔵脂質は年のそれ以外の季節を過ごすエネルギーとなる。餌の乏しい季節を表層で過ごすことは，

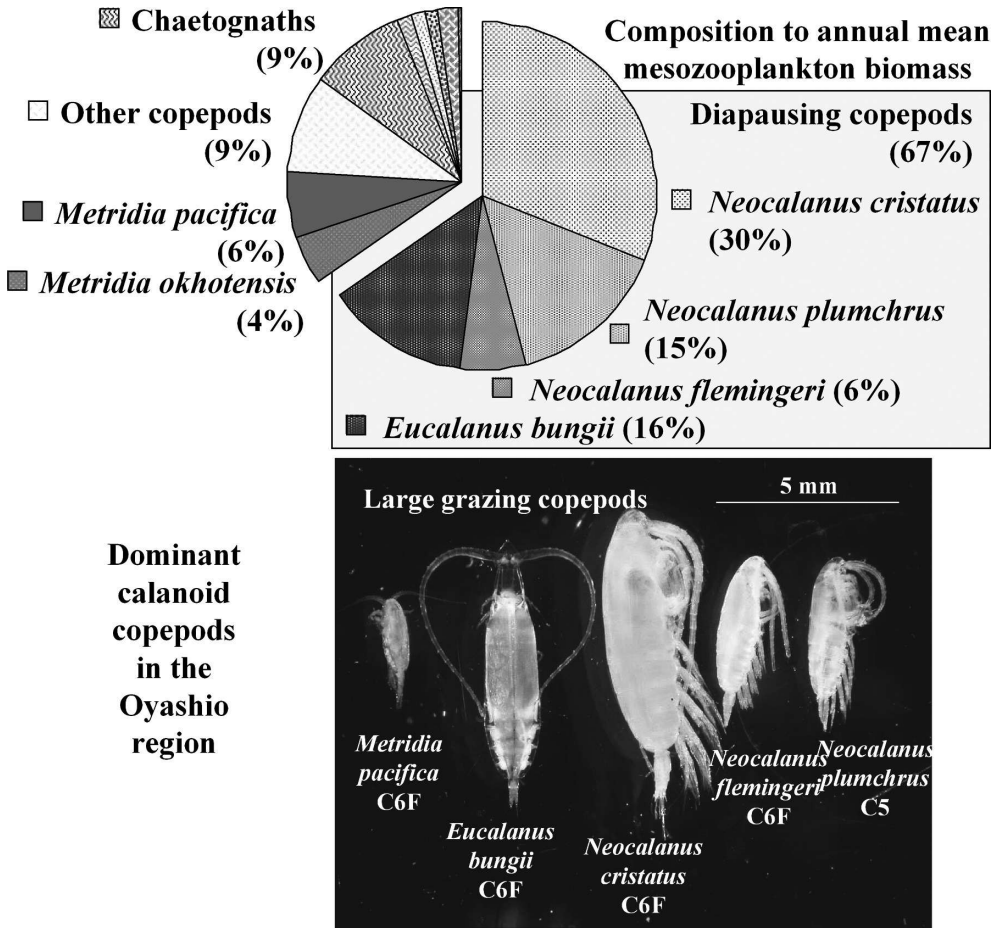

Fig. 2　Percentage composition of each species/taxon to the annual mean mesozooplankton biomass in the Oyashio region (upper panel) (data from Ikeda et al., 2008). Large grazing copepods in the Oyashio region (lower panel). Scale bar indicates 5 mm. C5 : copepodid stage 5, C6F : adult females.

捕食の危険も高いため，彼らは夏から冬にかけては深海で過ごす。潜る深度は種によって異なるが，500〜2,000 m の範囲にある。彼らは深海では餌も食べず，生理的な活性も低く，低温なため代謝エネルギーも少なくてすむ。カイアシ類が生活史の中でこのように深海に潜って過ごすことは休眠期 (diapause) と呼ばれる。親潮域ではこのような生活史の中で休眠期を持つカイアシ類 (*Neocalanus* 属 3 種と *E. bungii*) が多く，全中型動物プランクトンバイオマスの 67% を占めている。これに，日周鉛直移動をする種 (*Metridia* 属 2 種) を合わせると，全中型動物プランクトンバイオマスの 77% を占めている。親潮域の中型動物プランクトンとしてはカイアシ類，とくに「休眠期を持つカイアシ類」が最も重要であるといえる。これらのカイアシ類の体長は *N. cristatus* が 8–9 mm，*E. bungii* が 7–8 mm と 1 個体が米粒くらいの大きさで，カイアシ類としては非常に大型である (Fig. 2)。サンマの主な餌は *Neocalanus* 属カイアシ類である。秋になって脂がのってくるサンマの油のもとは，これらカイアシ類が貯め込んだ油球に由来している。

1996 年 9 月から 1997 年 10 月にかけて，親潮域にて 1ヶ月間隔で採集された試料に基づく，これら主要カイアシ類

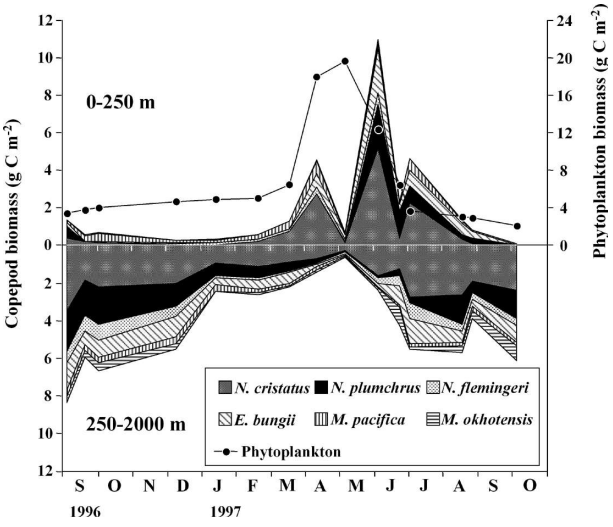

Fig. 3　Seasonal changes in phytoplankton and copepod biomasses in the 0–250 m (upper panel) and copepod biomass in the 250–2,000 m water column (lower panel) of the Oyashio region during September 1996 to October 1997 (modified from Ikeda et al., 2008).

バイオマスの季節変化を水深 0–250 m と 250–2,000 m に分けた図を Fig. 3 に示す。0–250 m の表層のバイオマスは 9 月から翌年の 3 月まで低かったが，植物プランクトンブルームが 4 月から 5 月にかけてあった後，4 月から 7 月にかけて高い値を示し，以降 10 月にかけて減少していた。年間の差は 0.3 g C m^{-2} から 11 g C m^{-2} と約 37 倍も変動し，年平均バイオマスは1.85 g C m^{-2} であった。一方，水深 250–2,000 m では高バイオマスは 9 月初旬に見られ，これ以降バイオマスは翌年の 4 月にかけて緩やかに減少していた。深層のバイオマスは 8 月から 10 月にかけてまた増加しており，これは表層のバイオマス減少と軌を一にしており，休眠期を持つカイアシ類が表層から深層に移動してきたためと考えられた。250–2,000 m の年平均バイオマスは 4.45 g C m^{-2} であり，これは表層の値よりも高いものであった。このように休眠期を持つカイアシ類の鉛直分布は季節によって大きく異なり，表層では春から夏にかけて多かったが，秋から冬にかけてはほとんど居なかった。親潮域生態系の特徴として，バイオマスの季節変動が極めて大きいことが挙げられる。

親潮域における動物プランクトン季節変動の振幅は，春季植物プランクトンブルーム期に最も大きいことが分かる (Fig. 3)。この春季植物プランクトンブルーム期に，物理・化学・生物の各側面においてどのような経時変化が起こっているのかを総合的に解析する国際研究プロジェクトが OECOS (Ocean Ecosystem Comparison in the Subarctic Pacific) である。この OECOS の一環として 2007 年 3 月～5 月にかけて親潮域において行われた短期時系列解析の結果が最近出版されたので (Yamaguchi and Miller, 2010)，興味のある方はご一読をお薦めする。

親潮域生態系におけるカイアシ類の変動

親潮域生態系の特徴はバイオマスの季節変動が著しいことである。このことは植物プランクトンブルームが極めて限られた期間 (約 1～2ヶ月) に集中していることに起因している。植物プランクトンブルームが短期間なため，それを餌とする動物プランクトンも 2ヶ月以内のパルス状のバイオマス極大を持つとされている。春の植物プランクトンブルームからそれに続く初夏の動物プランクトンの極大，そして夏になって表面が昇温するにしたがって，亜熱帯域より亜寒帯前線を乗り越えて次々に索餌回遊してくる浮魚類。春から夏にかけて，親潮域生態系は極めてダイナミックな被食–捕食関係が展開される。被食–捕食関係は時間スケールでも大きく異なり，空間スケールでもまた大きく異なる。この「食う–食われる」の関係がうまく行かなかったら，いったいどうなるであろうか。例えば，表面水温が昇温してきたので浮魚類が北上索餌回遊しても，大型カイアシ類が既に表層での摂餌を終え，深海に潜ってしまった後であったとしたら，餌不足に陥ってしまうと考えられる (ミスマッチ)。一方，植物プランクトンブルームのタイミングが遅くなっていたら，動物プランクトンの成長と浮魚類の摂餌とがちょうど一致しており，植物プランクトンの生産物が動物プランクトンを介して，すみやかに浮魚類に受け渡されることになることが予想される (マッチ)。このように食段階間のタイミングが合うか否かが高次栄養段階資源量の多寡を決めるという仮説が「マッチ–ミスマッチ仮説」である。いずれにしても，親潮域生態系における生物バイオマスの季節変化は，エネルギーの始点である植物プランクトンの春季ブルームのパルス状の時期変動に依存している。それでは植物プランクトンブルームの時期を左右する要因は何なのであろうか。

1950 年代から現在にかけて東北沖から親潮域にかけて動物プランクトンの試料採集，バイオマス測定と種同定の解析が行われている。経時的にそのバイオマスを並べてみると，北太平洋 10 年周期変動 (Pacific Decadal Oscillation : PDO) や過去の気候レジームの変動に応じた年変動があることが報告されている (Chiba et al., 2006)。すなわち 1976/77 年と 1989 年のレジームシフトの間は，春の群集のピークは 3～4 月から 4～5 月へと遅くなり，夏の群集のピークは 6～7 月から 5～6 月へと早くなっており，結果として 5 月に大きなピークがあったことが報告されている。春季の親潮域のように光が植物生産の制限になっている海域では，鉛直混合が深い (＝表面が冷たい) ことは，栄養塩の供給が多いという正の効果よりも，躍層形成が遅れることにより，生産開始を遅くするという負の効果がある。一方，夏季は成層発達による植物プランクトンが少ないことが特徴として挙げられる。このように，親潮域における一次生産を規制する要因は，春は光制限で，夏は栄養塩制限であると考えられている。

動物プランクトン長期変動に関する研究

動物プランクトンの長期変動に関する情報はいくつかの理由から大変有用であるといえる。すなわち，1 : 中型動物プランクトン (大きさで 0.2–20 mm) はマイクロプランクトンの生産 (多くは一次生産やマイクロバイアルループによる生産) を摂餌し大型捕食者の餌となる，生産物の仲介者としての役割を担っている。2 : 動物プランクトンは個体数も多く，比較的単純かつ標準的な方法によって定量的に採集できる点も重要である。また，3 : 試料は長期間の保存が出来るので，経年変動の解析が可能である。4 : ほとんどの動物プランクトンは漁業の対象にはなっていないので，個体群の変動は純粋に環境変化によるものと考えることが出来る。そして，5 : 高緯度域の多くの動物プランクトンの生活史は 1 年であり，加入や死亡率は緩やかである。そのため季節的な採集で，主要個体群の年変動を明らかに出来るといえる。動物プランクトンのこれらの特性は，上下の食段階に比べて，生産量の経年変動を評価するのに適している。つまり，下位食段階の植物プランクトンは世代時間 (分裂周期) が短いため年ごとの特徴を求めに

くい一方，上位食段階の魚類では寿命が複数年におよぶ種が多く，純粋にその年の特徴を評価することは困難である。これらの理由より，生物生産の経年変動を評価する上で，動物プランクトンの歴史的試料の解析 (retrospective analysis) はとても重要であるといえる。

しかし，歴史的試料の解析は試料数も多いことから，試料全体の湿重量バイオマスの測定や，実体顕微鏡下で個体数の計数を行う解析がほとんどであった。動物プランクトンの代謝や生産量は生息水温や体サイズに依存している。言い換えると，動物プランクトンの体サイズ毎の個体数データがないと，動物プランクトンの生産量の推定は出来ない。海洋生態系における動物プランクトンの役割を定量的に評価するには，詳細なサイズ毎の個体数のデータが必要になる。これまでの歴史的試料の解析 (試料全体の湿重量バイオマスの測定や個体数の計数) では，詳細なサイズ毎の個体数データは得られておらず，生産量の推定は出来なかったものがほとんどであった。こうした問題の解決策として，従来の顕微鏡による解析に比べて正確，簡便かつ短時間にサイズ分布の解析が可能な光学式プランクトンカウンター (OPC : Optical Plankton Counter) の導入が注目されている。

OPC の測定原理は試料を感光部に通過させ，その際に生じる光の減衰 (影) を電気信号として捉え，全部で 4,096 段階のデジタルサイズユニット (DSU) に分別しサイズ階級毎に粒子数を記録するものである (Fig. 4)。各 DSU の粒子は非線形回帰式を用いて等価粒径 (ESD : Equivalent Spherical Diameter) に換算される。OPC は ESD が 0.25 mm から 20 mm のサイズの粒子を計測することができる。サイズが既知なキャリブレーションビーズやカイアシ類では，顕微鏡下で測定したサイズと OPC の推定した ESD が 1 : 1 に極めて近くよく一致しており，OPC によるサイズ測定が正確であることが確かめられた (Fig. 4)。一方，細長い形状をしているヤムシ類や，身体が脆弱かつ透明なゼラチン質動物プランクトン分類群 (ウミタル類やサルパ類) では，OPC による ESD はやや過小評価で，これは個体を染色しても変わらなかった (Fig. 4)。OPC は感光部通過の際の動物プランクトンの影からサイズを測定するため，ヤムシ類のように，感光部通過の際の身体の向きによって，その影の形状が大きく変わる分類群や，ゼラチン質動物プランクトンのように身体が柔らかく，形の可変性が大きい分類群では，OPC では過小評価になりやすいことが分かる。もっとも，前述のように，親潮域生態系では中型動物プランクトンバイオマスの約 90% はカイアシ類によって占められているので (Fig. 2)，このような海域での動物プランクトン解析には OPC は極めて有用であると言える。

OPC による試料解析と今後の展開

OPC による試料解析の例として，西部北太平洋の 155°E 線に沿った 35°N～44°N において 1993 年～2004 年の 5 月と 6 月に採集されたネット採集動物プランクトン試料を解析した結果を紹介する (横井ほか，2008)。調査を行ったのが 5 月と 6 月と限られた季節であり，かつ西部北太平洋のレジームシフト (1976/77 年と 1989 年) を含んでいないため，明瞭な経年変動はみられなかったが，地理変動と季節変動を明らかにすることが出来た。Fig. 5 は 155°E 線に沿った動物プランクトンのバイオマス・生産量の水平分布，鉛直分布の 5 月～6 月における短期変動の模式図を示して

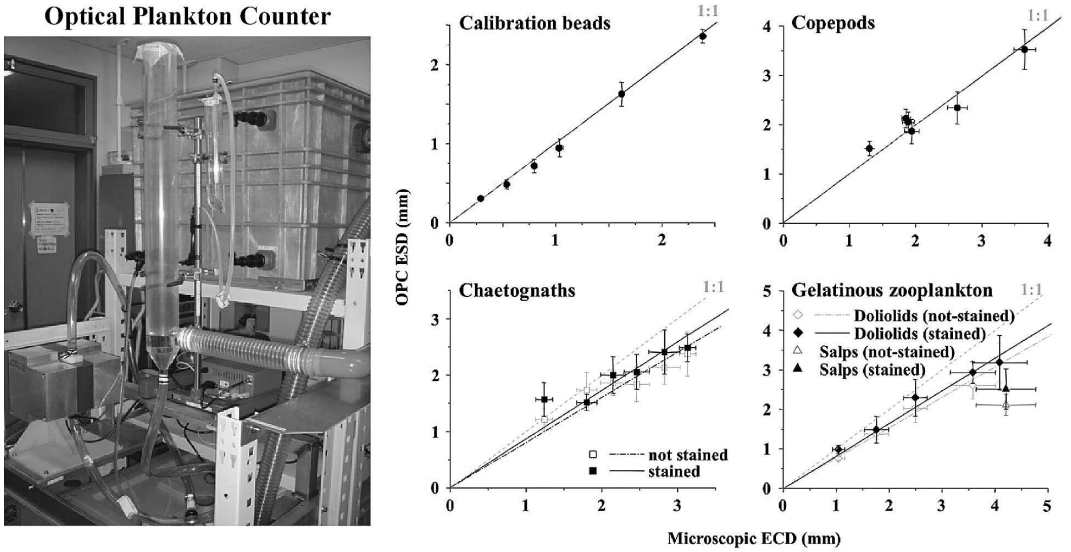

Fig. 4 Optical plankton counter (OPC, left panel) and the example of the OPC measurements (right panels). Y-axes indicate equivalent spherical diameter (ESD) derived from OPC and X-axes are equivalent circular diameter (ECD) from microscopic observation. Results on calibration beads (upper left), copepods (upper right), chaetognaths (lower left) and gelatinous zooplankton with stained or non-stained (lower right) are shown (modified from Yokoi et al., 2008).

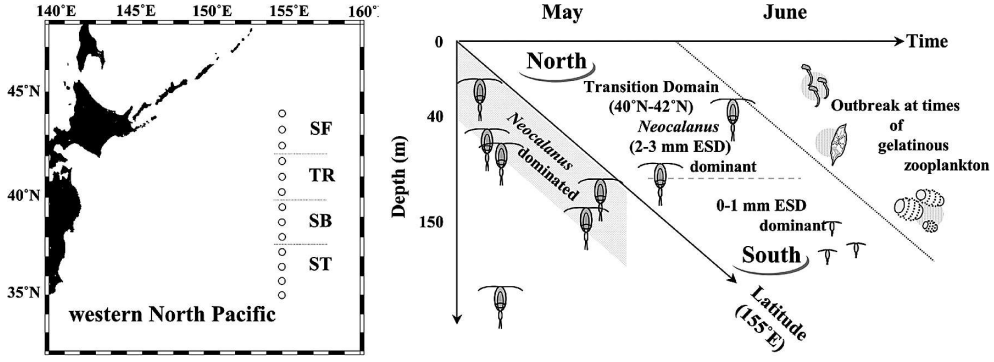

Fig. 5 Location of the stations (35°N–44°N along 155°E) where the OPC samples were collected (left panel). Schematic illustration showing spatial, temporal and vertical changes in zooplankton community in the western North Pacific during May to June (right panel) (modified from Yokoi et al., 2008). ESD : equivalent spherical diameter.

いる。動物プランクトンバイオマス・生産量いずれの水平分布も移行領域 (TR, 40°～42°N) において大型カイアシ類の寄与が大きく，またその鉛直分布は，水深 0–40 m で大型カイアシ類 *N. cristatus* や *N. plumchrus* C5 が多いことで特徴づけられていた。6 月に季節が進むにつれて動物プランクトンの群集構造は大きく変化し，局所的なゼラチン質動物プランクトンの優占が見られるようになる。このメカニズムとして「水温躍層の発達→表層への栄養塩供給制限→ピコサイズなど小型植物プランクトンの優占→小型粒子を効率良く摂餌できるゼラチン質動物プランクトンが優占」という仮説が提唱された。

西部北太平洋全域にわたって，単位水柱当りの動物プランクトン生産量，特に植食者群集の食物要求量は基礎生産量と正比例することが知られている。今回，OPC によって得られた動物プランクトンのサイズ組成から計算された生産量 (134–219 mg C m^{-2} day^{-1}) は，当海域における過去の推定値 (107–232 mg C m^{-2} day^{-1}) の範囲内にあった。大型の動物プランクトンはその糞粒も大型なため，鉛直的な物質輸送量を増加させることが知られている。5 月から 6 月にかけては移行領域 (TR) において動物プランクトン生産量が高いことに加えて，大型のサイズクラスが優占することにより，鉛直的な物質輸送量が増加すると予想された。

今回の OPC による解析は 11 年間と，10 年規模の PDO の評価をするには不十分な経年試料セットの解析ではあったものの，OPC の解析により動物プランクトン群集のサイズ組成と生産量の水平および短期変動を明瞭にすることができた。OPC は短時間に正確なサイズ毎の動物プランクトンデータの取得が可能なため，今後使い方を工夫していくことにより，歴史的動物プランクトン試料解析において，従来にない新たな展開をもたらすことができると期待している。

謝　　辞

本研究は科学研究費補助金 (基盤研究 (S) 16108002)「気候変化と人間活動に応答する海洋生態系の歴史的変遷と将来予測 (代表 : 岸　道郎)」の成果の一部である。要旨の英文校閲をいただいた Devon R. Dublin 博士に深く感謝する。

引 用 文 献

Chiba, S., Tadokoro, K., Sugisaki, H. and Saino, T. (2006) Effects of decadal climate change on zooplankton over the last 50 years in the western subarctic North Pacific. *Global Change Biol.*, **12**, 907–920.

Ikeda, T., Shiga, N. and Yamaguchi, A. (2008) Structure, biomass distribution and trophodynamics of the pelagic ecosystem in the Oyashio region, western subarctic Pacific. *J. Oceanogr.*, **64**, 339–354.

Yamaguchi, A. and Miller, C.B. (eds) (2010) Ecosystem Processes during the Oyashio Spring Bloom. *Deep–Sea Res. II*, **57** (17–18), Elsevier Ltd., 149 pp.

横井　裕・山口　篤・池田　勉 (2008) 光学式プランクトンカウンター (Optical Plankton Counter) を用いた初夏の西部北太平洋における動物プランクトン群集構造の緯度・経年変動解析. 日本プランクトン学会報，**55**, 9–24.