



Title	西部北太平洋亜寒帯海域におけるプランクトン食物連鎖構造
Author(s)	品田, 晃良
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(水産学)
Dissertation Number	甲第5208号
Issue Date	2000-03-24
DOI	https://doi.org/10.11501/3168773
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/51659
Type	doctoral thesis
File Information	000000353965.pdf



学位論文内容の要旨

博士の専攻分野の名称	博 士 (水産学)	氏 名	品田 晃良
学位論文題名			
西部北太平洋亜寒帯海域におけるプランクトン食物連鎖構造			
<p>海洋において植物プランクトンにより光合成された有機物の高次生物への伝達経路として、従来珪藻類等のマイクロ植物プランクトン ($>10\mu\text{m}$) からカイアシ類等のメソ動物プランクトン ($>200\mu\text{m}$) へ直接流れる生食食物連鎖が想定されていたが、近年の研究で別経路として、バクテリアおよびピコ、ナノおよびマイクロ植物プランクトン (それぞれ $<2\mu\text{m}$、$2-10\mu\text{m}$、$>10\mu\text{m}$) からナノおよびマイクロ動物プランクトン (それぞれ $2-10\mu\text{m}$、$>10\mu\text{m}$) を介してメソ動物プランクトンへ流れる微生物食物連鎖の存在が明らかとなった。海洋の物質循環を明らかにするためには、上記の2つを含んだプランクトン食物連鎖構造を明らかにする必要があるが、西部北太平洋亜寒帯海域においてその全体像を定量的に捉えた研究はない。本研究は、西部北太平洋亜寒帯の2沖合域 (北海道南東部釧路沖、北海道南西部恵山沖) および1沿岸域 (臼尻沿岸) をモデル海域として、そこでのプランクトン食物連鎖構造を明らかにすることを目的とした。</p> <p>釧路沖での調査は1997年7月、10月、1998年1月、3月および5月、恵山沖海域および臼尻沿岸域では1997年5月から1999年6月にかけて1~2ヶ月間隔の頻度で行った。独立栄養プランクトンは、サイズ毎にピコ、ナノおよびマイクロサイズを、従属栄養プランクトンは、バクテリア、従属栄養ナノ鞭毛虫 (HNF)、マイクロ動物プランクトンおよびメソ動物プランクトンの生物量を測定した。釧路沖と恵山沖では、ナノおよびマイクロ動物プランクトンの植物プランクトンに対する摂食速度を希釈法で測定した。また、恵山沖ではナノ動物プランクトンのバクテリアに対する摂食速度と、カイアシ類のマイクロ動物プランクトンに対する摂食速度の測定を行った。最後に、生物量、増殖速度および摂食速度のデータを総合して、釧路沖と恵山沖におけるプランクトン食物連鎖の炭素フロー図を作成した。</p> <p>全調査海域で独立栄養プランクトン生物量の鉛直分布は、水柱が成層構造にある時には表層に主に分布し、鉛直混合期には鉛直的に均一になる傾向を示した。メソ動物プランクトンを除く従属栄養プランクトンもほぼ同様な傾向を示したが、釧路沖と恵山沖 (臼尻沿岸域は水深が75mと浅いため本解析から除外) での従属栄養プランクトンの鉛直分布</p>			

は、餌生物である独立栄養プランクトンのそれと正比例関係にあることが示された。この結果から、独立栄養、従属栄養プランクトン（メソ動物プランクトンを除く）の鉛直分布は究極的には物理的要因である水柱の安定度により決定されていることが判明した。

独立栄養プランクトン生物量は海域により若干異なる季節変動を示した。即ち、釧路沖では春期と秋期に珪藻ブルームが観察されたのに対し、恵山沖では春期にのみ珪藻ブルームが観測され、臼尻沿岸では1997年には秋期ブルームが観測されたが、1998年秋期には観測されなかった。夏期には恵山沖と臼尻沿岸ではシアノバクテリアを中心とするピコ植物プランクトンのピークが観測されたが、釧路沖では観測されなかった。また、夏期に従属栄養プランクトンのバクテリアとHNF生物量が恵山沖、臼尻沿岸と比べ釧路沖で約4倍高い値を示した。海域間で独立栄養プランクトン生物量およびバクテリア、HNF生物量が異なる季節変動を示した要因として、夏期に恵山沖と臼尻沿岸に侵入してくる高温、高塩分、低栄養塩濃度の津軽暖流水の影響が考えられた。また、マイクロおよびメソ動物プランクトンは3つの調査海域でほぼ同様な季節変動を示し、マイクロ動物プランクトンは珪藻ブルーム時に高い値、メソ動物プランクトンは春期ブルーム時に年間の最高値を示した。これら従属栄養プランクトン生物量の季節変動には、マイクロ動物プランクトンの摂食特性とメソ動物プランクトンの生活史が強く関係していると考えられた。

ナノおよびマイクロ動物プランクトンによる植物プランクトンへの摂食量は、海域によって異なる季節変動を示した。即ち、釧路沖では冬期にナノおよびマイクロ動物プランクトンの摂食量が植物プランクトンの増殖量を上回るのに対し、恵山沖ではその様な傾向は認められず、周年にわたり植物プランクトンの増殖量がナノおよびマイクロ動物プランクトンの摂食量を上回っていた。この要因として、海域間でナノおよびマイクロ動物プランクトンの構成種が異なることが考えられ、冬期の釧路沖には低水温に適応した種が存在すると推察された。恵山沖でサイズ毎の植物プランクトンへの摂食量を調べた結果、ピコ植物プランクトンに関しては全ての季節で増殖量と被食量がほぼ釣り合っていたが、ナノおよびマイクロ植物プランクトンに関しては、夏期の水温上昇による増殖量の増加に伴い、摂食量を大きく上回る傾向を示した。冬期にはマイクロ植物プランクトンが効率良くマイクロ動物プランクトンに摂食されていた。また、バクテリアの増殖量とナノ動物プランクトンによる摂食量はすべての季節でほぼ釣り合っていた。

メソ動物プランクトンの主構成要素である小型カイアシ類は、従来珪藻等のマイクロ植物プランクトンを主要な餌料源としていたと考えられてきた。最近、マイクロ動物プラ

ンク
れて
認さ
捕食
トン

い、
ころ
通じ

らか
点で

一致
高か

いる
海域

在し
クト

査海
結果

転送

ンクトンは珪藻よりも栄養価が高く、カイアシ類が選択的に捕食している可能性が指摘されている。本研究でカイアシ類の消化管内容物中にマイクロ動物プランクトンの出現が確認された。そのため、小型カイアシ類の代謝要求量とマイクロ動物プランクトンに対する捕食可能量を比較したところ、その代謝要求量を満たすのに十分なマイクロ動物プランクトン生物量が周年存在していることが明らかとなった。

以上の各サイズ毎、栄養段階毎のプランクトン生物量、その増殖量および摂食量を用い、西部北太平洋亜寒帯の沖合域を代表する釧路沖と恵山沖の炭素フロー図を作製したところ、両海域のプランクトン食物連鎖構造はほぼ同様な季節変動を示した。即ち、周年を通じて微生物食物連鎖が卓越し、春期ブルーム期にのみ生食食物連鎖が併存することが明らかとなった。この結果を他海域と比較すると、周年を通して微生物食物連鎖が卓越する点で西部北太平洋（本調査海域）のプランクトン食物連鎖構造は、東部北太平洋のそれと一致するが、微生物食物連鎖に対するバクテリア生産の寄与率は、本調査海域が圧倒的に高かった。また、植物プランクトンの春期ブルーム期でも微生物食物連鎖が一部稼働しているという点で北大西洋の食物連鎖構造と類似したが、その稼働形態が若干異なり本調査海域にはマイクロ植物プランクトンからマイクロ動物プランクトンへの炭素伝達経路が存在した（北大西洋ではこの伝達経路が存在しない）。また、北大西洋ではメソ動物プランクトン生物量のピークは植物プランクトンブルームの後に約1ヶ月遅れて出現するが、本調査海域はこの2つのピークが一致し生食食物連鎖が稼働する点で特徴的であった。これらの結果は、本調査海域の春期ブルーム期のプランクトン食物連鎖構造は、北大西洋に比べて転送効率の良いことを示唆する。

Faint, illegible text, possibly bleed-through from the reverse side of the page. The text is arranged in approximately 25 horizontal lines within a rectangular border.

1

1

主論文

西部北太平洋亜寒帯海域における
プランクトン食物連鎖構造

品田 晃良

平成12年

②

西部北太平洋亜寒帯海域における
プランクトン食物連鎖構造

品田 晃良

平成12年

目次

第一章

- 1-1. プランクトン食物連鎖構造研究の概要.....3
- 1-2. 本研究目的と西部北太平洋亜寒帯海域の水理学的特徴.....7

第二章 プランクトン群集現存量の季節変化

- 2-1. 材料と方法
 - 2-1-1. 調査地点および調査期間.....9
 - 2-1-2. 試料の採集.....11
 - 2-1-3. 試料の処理および現存量の算出.....12
- 2-2. 結果
 - 2-2-1. 北海道南東部釧路沖海域.....16
 - 2-2-2. 北海道南西部恵山沖海域.....21
 - 2-2-3. 北海道南西部臼尻沿岸域.....29
- 2-3. 考察
 - 2-3-1. プランクトンの鉛直分布に関わる環境要因.....38
 - 2-3-2. プランクトン生物量の季節変化に関わる環境要因.....40
 - 2-3-3. 他海域との比較.....46

第三章 植物プランクトンおよびバクテリアの生産と他生物の摂食によるロス

- 3-1. 希釈法理論.....51
- 3-2. 材料と方法
 - 3-2-1. 希釈法による植物プランクトン生産量とマイクロ動物プランクトンによる摂食量およびバクテリア生産量とナノ動物プランクトンによる摂食量の測定.....52
 - 3-2-2. カイアシ類によるマイクロ動物プランクトン摂食速度の測定.....55
- 3-3. 結果
 - 3-3-1. 北海道南東部釧路沖 (A-line)56
 - 3-3-2. 北海道南西部恵山沖 (St.E16)56
 - 3-3-3. メソ動物プランクトンのマイクロ動物プランクトンに対する摂食.....67
- 3-4. 考察
 - 3-4-1. 植物プランクトンの増殖速度とマイクロ動物プランクトンによる摂食ロスの季節変化.....72
 - 3-4-2. サイズ別に見た植物プランクトンのマイクロ動物プランクトンによる摂食

ロス.....	77
3-4-3. バクテリアの増殖速度とナノ動物プランクトンの摂食速度.....	79
3-4-4. カイアシ類のマイクロ動物プランクトンに対する摂食.....	80
第四章 食物連鎖構造と炭素収支	
4-1. 材料と方法.....	83
4-2. 結果と考察	
4-2-1. バクテリアおよび植物プランクトン生産量の実測値と推定値の比較.....	86
4-2-2. 北海道南東部釧路沖のプランクトン食物連鎖構造の季節変化.....	88
4-2-3. 北海道南東部恵山沖のプランクトン食物連鎖構造の季節変化.....	91
4-2-4. 釧路沖と恵山沖のプランクトン食物連鎖構造の比較.....	93
第五章 総合考察	
5-1. 東部北太平洋有光層内でのプランクトン食物連鎖構造との比較.....	95
5-2. 春期ブルーム期における北大西洋のプランクトン食物連鎖構造との比較.....	96
5-3. 西部北太平洋亜寒帯海域のプランクトン食物連鎖構造の特徴.....	97
要約.....	98
謝辞.....	100
参考文献.....	101

第一章

1-1. プランクトン食物連鎖構造研究の概要

海洋生態系において、植物プランクトンの光合成作用により無機物から生成された有機物は食物連鎖を通して魚類等の高次栄養段階へ流れる。古典的な食物連鎖の概念では植物プランクトンを生産者、動物プランクトン（特にカイアシ類等の大型植食性動物プランクトン）を一次消費者、従属栄養細菌類（バクテリア）を分解者と位置づける生食食物連鎖(Grazing food chain) を主要な系として認識していた (Fig. 1)。

Azam et al. (1983) は、バクテリアを有機物の分解者としてのみとらえるのではなく粒子状有機物の生産者としてとらえ、バクテリア群集を出発点とする食物連鎖、即ち微生物ループ (Microbial loop) という概念を提案した。バクテリアにより粒子化された有機物は、従属栄養性ナノ鞭毛虫 (Heterotrophic nanoflagellate: HNF-) に摂食され、続いてHNFが繊毛虫に摂食され、これらをカイアシ類が摂食することで生食食物連鎖に合流することになる (Gifford 1991)。この微生物ループは、生食食物連鎖に比べ栄養段階が多いので、系内を流れる有機物の大部分は無機化され、カイアシ類等の生産にあまり寄与しないとの見方が一般的である (Nival & Nival 1976; Ducklow et al. 1986; Sanders & Wickham 1993)。しかし、最近の研究で、繊毛虫がバクテリアを摂食すること (Sherr & Sherr 1987; Sherr et al. 1989; Bernard & Rassoulzadegan 1990)、あるいは尾虫類がバクテリアを摂食すること (Nakamura et al. 1997) が明らかとなり、HNFを介さない”短絡経路”の存在が確認され、高次栄養段階への有機物の寄与という点からみても微生物ループの重要性が認識されつつある (Koshikawa et al. 1996; 中村 1999)。

近年、蛍光顕微鏡やフローサイトメーター等測定技術の発達により、光学顕微鏡ではこれまで測定出来なかった原始緑藻やシアノバクテリア等のピコ植物プランクトン (<2 μ m) およびナノ植物プランクトン (2-10 μ m)が北太平洋亜寒帯域 (Booth et al. 1993)、大西洋 (Zubkov et al. 1998)、アラビア海 (Liu et al. 1998)、南大洋 (Weber & El-Sayed 1987) 等の外洋域において主要な基礎生産者として注目されるようになった。これらの微細な植物プランクトンから始まる食物連鎖は、生食食物連鎖と定義できるが、これらを摂食するのは、カイアシ類等のメソ動物プラン

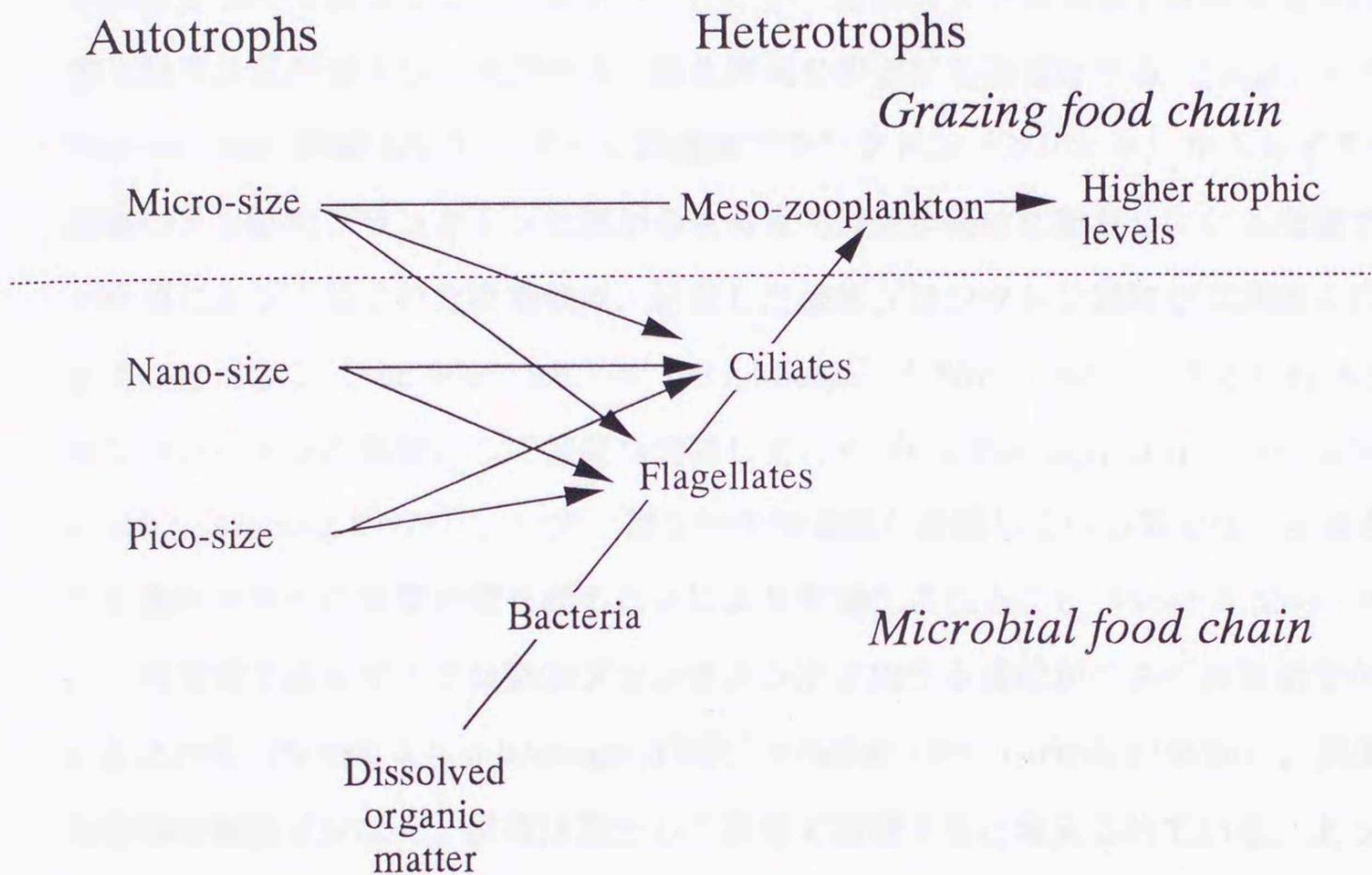


Fig. 1. Schematic diagrams of planktonic food web in pelagic ecosystem of open sea. Arrows denote the directions of prey-predator relationships. Note that all organisms are contributing to 'dissolved organic matter' pool through excretion and decomposition (no arrows shown).

クトン ($>200\mu\text{m}$) ではなく、HNF、繊毛虫等のマイクロ動物プランクトンであるため、Sherr & Sherr (1988) は微生物ループにピコ、ナノおよびマイクロ植物プランクトンを加えて微生物食物網 (Microbial food web) の用語をあてた。

海洋漂泳区生態系において植物プランクトンの光合成により生産された有機物は、様々な生物に直接または間接的に利用されながら深層に移動していく。このように生物を介した有機物の運送を生物ポンプ (biological pump) と呼ぶが、海洋の炭素循環の視点に立つと生物ポンプが活発に稼働している海域では表層海水の二酸化炭素分圧が減少し、大気中の二酸化炭素を吸収する海域となる (Langhurst & Harrison 1989; 野崎 1994)。マイクロ植物プランクトン ($>10\mu\text{m}$) からカイアシ類等のメソ動物プランクトンに繋がる生食食物連鎖が優位に駆動している海域では、光合成により生産された有機物は、枯死した植物プランクトン細胞が凝集塊を形成することにより (von Bodungen et al. 1986; Michaels & Silver 1988)、あるいはメソ動物プランクトンの糞粒として深層へ沈降して行く (von Bodungen et al. 1986; Cadec et al. 1992; Gonzalez 1992a)。一方、微生物食物連鎖が卓越している系では、生産された有機物が多くの栄養段階を経ることにより無機化されること (Sherr & Sherr 1988)、捕食者であるマイクロ動物プランクトンが排出する糞粒が小さく沈降速度が遅いことから (Nöthig & von Bodungen 1989; Elbrächter 1991; Gonzalez 1992b)、深層への有機物輸送は少なく、炭素は主として表層で循環すると考えられている。よって、海洋のプランクトン食物連鎖構造を把握すること、即ち、微生物食物連鎖と生食食物連鎖のどちらが卓越するかを把握することは海洋における生物ポンプの稼働状況を見積もることに繋がり、海洋の二酸化炭素吸収を考える上でも重要である。

赤道湧昇域 (Chavez et al. 1991)、南極海 (Lancelot et al. 1993) および東部北太平洋亜寒帯域 (Frost 1991; Miller et al. 1991) 等の外洋域では、栄養塩濃度 (特に硝酸塩) が比較的高いにも関わらず、クロロフィル a 濃度および一次生産の低い海域が存在する。この現象は High Nutrient Low Chlorophyll Condition (HNLC) と呼ばれる。Miller et al. (1991) によると、HNLCは以下のプロセスで発生している。1) 珪藻等マイクロサイズ植物プランクトンはその成長に必要な微量金属 (鉄) 制限下にあるが、ナノサイズやピコサイズ植物プランクトンはより低濃度の鉄を利用できるので、HNLC海域ではナノサイズ以下の植物プランクトンが優占する。2) ナノおよびピコ植物プランクトンは、速い増殖速度を持つマイクロ動物プランクトンに直

ちに捕食されるので植物プランクトン生物量は低いレベルに保たれる。3) マイクロ動物プランクトンは、アンモニウム塩を効率良く再生するが、アンモニウム塩は硝酸塩に比べ速やかにナノおよびピコ植物プランクトンに取り込まれるので、硝酸塩が消費されず高濃度で存在する。

細菌に関する研究は、蛍光顕微鏡による細菌の全数計数法 (Hobbie et al. 1977)、およびチミジンを用いた生産速度の測定法 (Fuhrman & Azam 1980, 1982) の開発により急速に進歩した。その結果、現存量は植物プランクトン現存量の1~75%に相当すること (長沼 1999)、生産量は光合成生産の20-30%であり、同化効率を50%と仮定すると、細菌増殖に要求される炭素量は一次生産の40~60%に相当することが明らかとなった (Cole et al. 1988)。従来、細菌の有機物栄養源として植物プランクトンの生産過程で滲出する有機物が挙げられてきた。しかし、生産性の低い外洋域では細菌の生産が光合成生産を上回る可能性も示唆され (del Giorgio et al. 1997)、植物プランクトンからの滲出だけでは細菌生産を説明できなくなっている。現在では、1) 植物デトリタス等の粒状有機物が細胞外酵素で分解され生成される溶存態有機物、2) 細菌により溶解された鞭毛虫類、珪藻類を起源とする溶存態有機物 (Imai et al. 1993)、3) ウィルス感染による死菌細胞断片 (Shibata et al. 1997)、4) 原生動物による被食細胞断片 (Nagata & Kirchman 1992) が、細菌の栄養源となると考えられている。長沼 (1999) によると、瀬戸内海の細菌生産は、陸起源有機物に支えられている可能性があり、ヤブレッツボカビ等の菌類様原生生物も陸起源の難分解性有機物の分解に優れ、沿岸域の炭素循環にある程度寄与しているとしている。

以上のように、海洋漂流区生態系を理解する上で微生物食物連鎖に関する情報はもはや無視することが出来ないものとなっている。これまで、東部北太平洋 (Booth 1993; Boyd et al. 1995a,b)、中央赤道域 (Ishizaka et al. 1997)、北太平洋バークレー沖 (Roman et al. 1995)、北大西洋北海ドッカー・バンク周辺 (Nielsen et al. 1993)、バルト海 (Uitto et al. 1997) 等で上述の全てのプランクトン群集構成要素について現存量を測定した事例が報告されている。しかし、本邦周辺海域における微生物食物連鎖に関する研究は、細菌の生産 (Naganuma 1997; Naganuma & Miura 1997)、HNFの摂餌 (Fukami et al. 1996) およびHNF現存量の短期変動 (Nakamura et al. 1994; Tanaka & Taniguchi 1996) 等、断片的なもののみであり、プラ

ンクトン食物網構造の全体像を抑えた研究はまだない。

1-2. 本研究目的と西部北太平洋亜寒帯海域の水理学的特徴

本研究は、年間を通じて親潮の勢力下にある北海道南東部釧路沖と、寒流と暖流が季節的に入れ替わる北海道南西部恵山沖および臼尻沿岸を調査海域としてプランクトン食物連鎖構造を明らかにすることを目的とした。これら3つの調査海域は、西部北太平洋亜寒帯海域における低次食物連鎖構造を理解するためのモデル海域とした。まず、周年にわたり、バクテリアからカイアシ類まで全てのプランクトン生物量の現存量を把握し（第二章）、マイクロ動物プランクトンの植物プランクトンおよびバクテリアに対する摂食速度、およびメソ動物プランクトン群集のマイクロ動物プランクトンに対する摂食速度を測定した（第三章）。そして、最後に当該海域におけるプランクトン食物連鎖の炭素フロー図を描き、それが季節によって異なることを示した（第四章）。

本研究で調査を行った西部北太平洋亜寒帯海域は、深層水が表層に現れることにより栄養塩濃度が南大洋、大西洋、インド洋よりも高い海域であることが知られている（Sverdrup et al. 1942）。この豊富な栄養塩に支えられ、当海域は世界で最も生物生産の高い海域の一つとして知られ、マイクロ植物プランクトンを生産者とし（Odate 1996）、生食食物連鎖が主要な系として駆動していると考えられている（谷口 1991）。親潮によって水塊構造が特徴づけられる本海域には、津軽暖流水や、黒潮から分離した暖水塊が進入して多くの海洋前線を形成するため、小空間スケールで海洋構造が大きく変化することが知られている（大谷ら 1971; Yasuda & Watanabe 1994）。プランクトン食物連鎖構造は海洋構造の影響を強く受けることが知られているので（Cushing 1989; Nielsen & Kjørboe 1991）、本研究では以下に述べる海洋構造の異なる3つの海域で調査を行い、西部北太平洋亜寒帯海域のプランクトン食物連鎖構造の全般的な特徴が把握できるように企画した。

第1の調査海域である北海道南東部釧路沖は周年親潮の勢力下にあり、周辺海域に比べ基礎生産力が高く（Taniguchi & Kawamura 1972）、毎年4月から5月にかけて植物プランクトンの春期ブルームが発生する（Kasai et al. 1997; Saito et al. 1998）。表層の動物プランクトン生物量は冬期に最も低くなるが、4月より増加し始め5月から6月にピークを示す（Saito et al. 1998）。動物プランクトン生物量のピークは、主

に冷水性大型カイアシ類 *Neocalanus* 属で形成され、この時期は本属の表層での発育時期に当たることから、動物プランクトン生物量の変動には、これら冷水性大型カイアシ類の生活史が深く関係している (小針 1999)。また、本海域はさけ・ますやスケトウダラ等の冷水性魚類に加え、初夏から秋にはマイワシ、カタクチイワシ、サンマ、サバなどの暖水性浮魚類、スルメイカ、アカイカ等の暖水性頭足類が索餌来遊し、世界でも有数の好漁場となっている (FAO 1997)。

第2、第3の調査海域である北海道南西部恵山沖および臼尻沿岸は、寒流の親潮系水と暖流の津軽暖流系水が半年ごとに交互に現れる混合域として特徴づけられる (大谷 1971; 大谷ら 1971)。恵山沖では表層の水理環境は変動が激しく、親潮系水が進入する3月には表面水温は 2°C 以下と最も低くなるが、津軽暖流水が滞留する8月には 20°C まで上昇する。しかし、その一方で200 m以深では水塊交替の影響を受けず周年を通して水温は 6°C 以下、塩分は33.5‰前後と安定した環境を維持している (山口 & 志賀 1997)。

臼尻沿岸では表面水温は3月の 4.2°C から8月の 20.8°C まで大きく変動し、10月から翌年2月の期間は低層との温度差はなく水柱は鉛直混合をしており、3~9月には温度差があり水柱は成層状態にある (横内 1981)。毎年3~4月の表層は沿岸親潮の影響下にあり、津軽暖流水は7月の低層にみられる (大西 1999)。また、恵山沖および臼尻沿岸では植物プランクトンの春期ブルームは釧路沖よりも1ヶ月ほど早い3月から5月にかけて発生する (Yokouchi 1984; 町田 1999)。

第二章 プラクトン群集現存量の季節変化

本章では、西部北太平洋亜寒帯海域に位置する北海道南東部釧路沖、北海道南西部恵山沖および臼尻沿岸におけるプラクトン群集現存量の季節変化を明らかにし、東部北太平洋および北大西洋との比較を行い、本海域のプラクトン現存量およびその組成の特徴について述べる。

2-1. 材料と方法

2-1-1. 調査地点および調査期間

釧路沖海域では、親潮第一分枝の勢力下にある一定点St. A3 (42° 30' N, 145° E) において水産庁北海道区水産研究所調査船「北光丸」および「探海丸」により、1997年7月、10月、1998年1月、3月および5月の計5回午前6時から午後7時の間に調査を行った (Fig. 2)。恵山沖海域では、水深約550 mのSt. E16 (42° 00' N, 141° 30.80' E) において北海道大学研究調査船「うしお丸」と北海道大学練習船「おしよる丸」により、1997年5月から1999年6月にかけて1~2ヶ月間隔で午前11時から午後1時の間に調査を行った。臼尻沿岸域では、水深約70 mのSt. 60 (41° 58' N, 140° 58' E) において北海道大学研究調査船「うしお丸」により、1997年6月から1999年6月にかけて1~2ヶ月間隔で午前9時から11時の間に調査を行った。なお、春期ブルーム期にはプラクトン食物連鎖構造の短期的変動を見るため、1998年2~3月の期間1~2週間間隔で集中観測を行った。

各調査時には現存量測定のための試料の採取に加え、CTDによる水温・塩分の測定、および直径30 cmのセッキーマルによる透明度(D m)の測定を行った。光消散係数(k)は、

$$k = 1.7 / D \text{ (Poole \& Atkins 1929) ,}$$

で算出し、

$$I_z = I_0 \cdot \exp(-kz),$$

にkを代入し、海中光の強度 (I_z) が海表面強度 (I_0) の1%に相当する深度 (z m) を計算し、それを有光層下限とした。

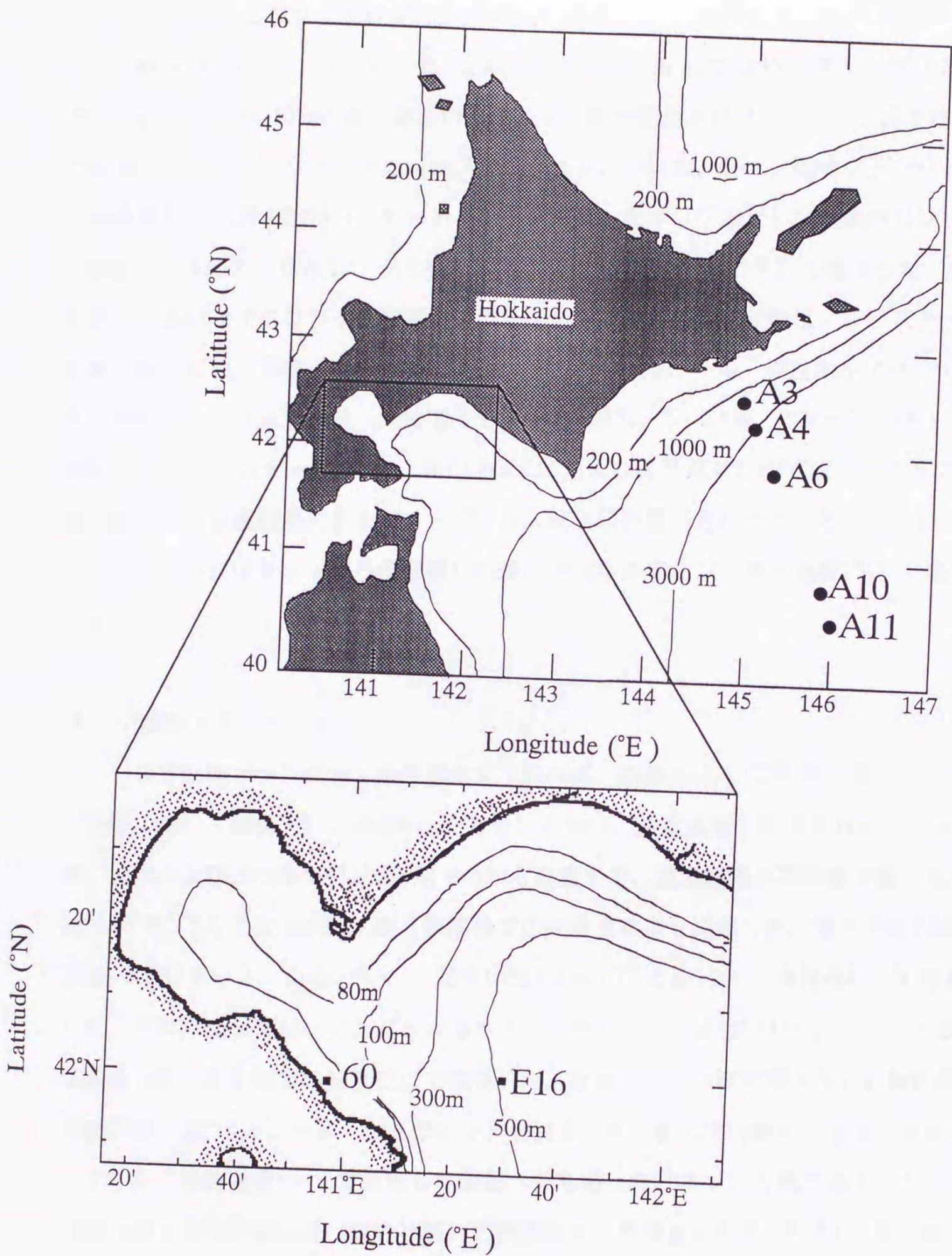


Fig. 2. Location of sampling Stations (A3-11, E16 and 60) in the western subarctic Pacific Ocean off Hokkaido. Bathymetric contours (200, 1000 and 3000 m) are superimposed.

2-1-2. 試料の採集

(ピコ、ナノおよびマイクロプランクトン)

試水は、0、10、20、30、50、100、200 mから (St.60では50 mまで) プラスチック製のバケツ (0 mのみ) あるいはニスキン採水器およびバン・ドーン採水器で採集した。バクテリア、ピコ植物プランクトン、HNFおよびナノ植物プランクトン現存量測定用海水試料は、オートクレーブ滅菌したポリプロピレン製試料ビン (容積、300 ml) に採取し、グルタルアルデヒド (最終濃度1%) で固定した。原生動物およびマイクロサイズの植物プランクトン現存量測定用試料は、プラスチック製の試料ビン (容積、550 ml) に採取し、アルカリルゴール・中性ホルマリン・チオ硫酸ナトリウム混合液 (最終濃度それぞれ0.05%、2~2.5%、0.06~0.075%) で固定した (Sherr & Sherr 1993)。恵山沖St.E16および臼尻沿岸St.60では、この他に有殻鞭毛虫、有鐘織毛虫およびノープリウス幼生現存量測定のため、別途試水3 Lを50 μ mメッシュのネットでろ過濃縮した後、中性ホルマリン (最終濃度1%) で固定した。

(メソ動物プランクトン)

メソ動物プランクトン現存量測定用試料は、釧路沖St.A3ではボンゴネット (口径30 cm : 側長3 m : 目合い333 μ m) を用い、温度躍層が形成された1997年7月、10月および1998年5月には水深30mから表面まで、温度躍層が不明瞭であった1998年1月、3月には水深50mから表面までの鉛直曳により採集した。恵山沖St.E16では、MTDネット (口径0.56 m : 目合い333 μ m) による0-200 m傾斜曳により採集した。臼尻沖St.60では、ノルパックネット (口径0.45 m : 目合い333 μ m) による海底直上から表面までの鉛直曳にて採集した。ただし、1998年春期ブルーム期の集中観測時には、100 μ mメッシュのネットを併用した。すべての試料は直ちに中性ホルマリン (最終濃度5%) で固定し実験室へ持ち帰った。ネットの濾水量は、ネット口部に取り付けた濾水計 (離合社製) の回転数から見積もったが、St.A3では、ボンゴネットに濾水計は取り付けず、濾過効率を100%として計算した (Saito et al. 1998-)。

2-1-3. 試料の処理および現存量の算出

(バクテリア)

バクテリアは、試水に4'6-diamidino-2-phenylindole (DAPI) 染色を施したのち、蛍光顕微鏡下（紫外線励起波長、365nm）で計数および細胞サイズの測定を行った（Porter & Feig 1980）。試料3~5 mlに対し、 $10 \mu\text{g ml}^{-1}$ に調整したDAPIを0.3~0.5 ml加え（最終濃度、約 $1.0 \mu\text{g ml}^{-1}$ ）、暗所で5分間染色した。その後、あらかじめ0.2% (w/w) ニグロシン溶液で黒く染色した直径25 mm、孔径 $0.2 \mu\text{m}$ のヌクレポア・フィルターで濾過した（Hobbie et al. 1977）。この際、脆弱な生物の崩壊を最小限に抑えるため、吸引圧を25 mmHg以下に調節した。また、試料中のバクテリアがフィルター上に均一に分布するように”backing”フィルターとして直径25 mm、孔径 $0.45 \mu\text{m}$ のメンブレン・フィルター（ミリポアHA）を用いた。濾過終了後、ただちにフィルターを無蛍光スライドガラス上へのせ、その上に無蛍光イマルジョンオイルを滴下し、無蛍光カバーガラスで封入した。以上の方法で作成した試料は、染色液の蛍光の低下を防ぐため、検鏡時まで遮光して -30°C で保存した。計数は任意に選んだ視野で行い、少なくとも400細胞を計数し、1 ml当たりの細胞数に換算した。細胞体積は、試料毎に撮影した写真から、最低30-50細胞の長径と短径を測定し、楕円体に近似させて体積を見積もった。細胞容積は、バクテリアの炭素/細胞容積比を $0.209 \text{ pgC } \mu\text{m}^3$ として炭素量へ換算した（Table 1）。

(シアノバクテリア)

原核ピコプランクトンのシアノバクテリアは、自家蛍光を利用し蛍光顕微鏡下（青色励起波長、495 nm）で計数および細胞サイズの測定を行った。試料20~50 mlを、あらかじめ0.2% (w/w) ニグロシン溶液で黒く染色した直径25 mm、孔径 $0.4 \mu\text{m}$ のヌクレポア・フィルターで濾過した。以後の操作はバクテリアに準ずる。計数は任意に選んだ視野から行い、100細胞以上、または密度が低いときは100視野以上について計数を行った。細胞体積は接眼マイクロメーターで細胞直径を測定し、球形に近似させて見積もった。細胞容積は換算式を用いて炭素量へ換算した（Table 1）。

(ピコ、ナノ植物プランクトンおよびHNF)

真核ピコ、ナノ植物プランクトンおよびHNFは、DAPIとプロフラビン（proflavine: 3-6-diaminoacridine hemisulfate, Hass 1982）の二重染色を行った後、蛍光顕微鏡下（紫外線励起波長、365nm；青色励起波長、495 nm）で計数およびサイズの測定を行った（Sherr et al. 1993）。固定試料20~25 mlに対して $10 \mu\text{g ml}^{-1}$ に調整したDAPIを2~2.5 ml加え（最終濃度 $1.0 \mu\text{g ml}^{-1}$ ）、5分間染色した後、さらに0.033%（w/w）に調整したプロフラビンを0.4~0.5 ml加えた（最終濃度、約0.0006%）。以後の操作はシアノバクテリアに準じる。

青色励起光下において、クロロフィル a は赤色の自家蛍光を発し、プロフラビンに染色された細胞質や鞭毛は黄色あるいは緑色の蛍光を発する。さらにDAPIによって染色された核は青白い蛍光を発するので、赤色と青白色の蛍光を発する細胞を植物プランクトンとし、長径が $2 \mu\text{m}$ 以下のものをピコ植物プランクトン、 $2 \sim 10 \mu\text{m}$ のものをナノ植物プランクトンとした。そして緑色と青白色の蛍光を発し鞭毛を有する $< 10 \mu\text{m}$ の粒子については従属栄養ナノ鞭毛虫（HNF）とした。計数は任意に選んだ視野から行い、100細胞以上もしくは50視野以上について細胞数の計数を行った。さらに、接眼マイクロメーターを用いピコ植物プランクトンに対しては直径を、ナノ植物プランクトンとHNFに対しては長径と短径をそれぞれ測定し、それぞれ球形もしくは楕円形に近似させて細胞体積を見積もった。それぞれの細胞容積は換算式または炭素量 / 容積比にて炭素量へ換算した（Table 1）。

（マイクロプランクトン）

マイクロプランクトン（ $10 \sim 200 \mu\text{m}$ ）測定用海水試料550 mlは、沈殿法で20 mlに濃縮後、濃縮試料から0.2~8 mlを取り倒立顕微鏡で細胞の計数および細胞あるいは体サイズの測定を行った。計数は珪藻類、無殻鞭毛類、有殻鞭毛類、無殻繊毛虫類、有鐘繊毛虫類、ノープリウス幼生、その他に分類して行い、直方体、円柱、円錐、楕円体もしくはそれらの複合図形に近似して体積を求めた。体サイズの測定は試料毎、分類群毎に最低20-30細胞について行った。鞭毛類の栄養形態は、濃縮試料から5 mlを取り、ナノプランクトンの場合と同様に蛍光顕微鏡にて、独立栄養と従属栄養に分けて計数した。計数はそれぞれの分類群を最低100細胞あるいは100視野について行い、求めた細胞容積から炭素量に換算した（Table 1）。蛍光顕微鏡で求めた鞭毛類の独立あるいは従属栄養の割合を、倒立顕微鏡で求めた炭素量に乘じ

て、栄養形態毎に炭素量を算出した。

(メソ動物プランクトン： $>333 \mu\text{m}$)

釧路沖St.A3では、得られた試料から実体顕微鏡下でカイアシ類、オキアミ類、毛顎類、端脚類、尾虫類、クラゲ類、その他にソートし、それぞれの湿重量を求めた。生物体の比重を1.0と仮定して湿重量を容積に変換し、炭素/容積比を $0.05 \text{ pgC } \mu\text{m}^{-3}$ として炭素量に換算した (Table 1)。

恵山沖St.E16および臼尻沖St.60で得られた試料は、実験室に持ち帰った後、 $1800 \mu\text{m}$ および $850 \mu\text{m}$ のメッシュでサイズ分画し、それぞれの湿重量を測定した。St.60の集中観測時には、 $333 \mu\text{m}$ のネットを通過するメソ動物プランクトン生物量の変動を捉えるため目合い $100 \mu\text{m}$ メッシュのネットを試料を採集したので、 $200 \mu\text{m}$ メッシュによる分画も行った。さらに実体顕微鏡下でそれぞれのサイズ画分毎にカイアシ類、オキアミ類、毛顎類、端脚類、尾虫類、クラゲ類、介形類、多毛類、卵、その他の分類群毎に個体数を計数し、それぞれの割合を求めた。恵山沖では $1800 \sim 850 \mu\text{m}$ および $850 \sim 333 \mu\text{m}$ の画分について、臼尻沖ではこれに $>1800 \mu\text{m}$ と $333 \sim 200 \mu\text{m}$ の画分を加え、各サイズ画分内に含まれる各分類群個体重量は同じであると仮定して、個体数から算出した各分類群のメソ動物プランクトン総数に対する割合を、測定した湿重量に乗じて分類群毎の個体重量を算出した。恵山沖の試料では、 $1800 \mu\text{m}$ 以上の画分について、さらにNeocalanus cristatus、N. plumchrus (N. flemingeriを含む)、Eucalanus bungii、Metridia pacifica、その他のカイアシ類、カイアシ類以外のプランクトンに分けてソートし、それぞれについて湿重量を測定した。これらは生物体の比重を1.0と仮定して湿重量を容積に変換し、炭素/容積比を $0.05 \text{ pgC } \mu\text{m}^{-3}$ として炭素量に換算した (Table 1)。

なお、プランクトン現存量の季節変化を解析する際に、マイクロサイズ以下の画分については有光層が 30 m 以浅に存在した時には、 30 m 以浅を積算平均値を、 30 m 以深に認められた時には 50 m 以浅の積算平均値を有光層の代表値として解析を行った。メソ動物プランクトン現存量については釧路沖では有光層内、恵山沖では $0 \sim 200 \text{ m}$ 、臼尻沿岸では $0 \text{ m} \sim$ 海底直上までのそれぞれ海水 1 m^3 当たりの平均炭素量である。

Table 1. A summary list of factors or formulae to convert biovolume to carbon mass for pico-, nano-, micro- and meso-size plankton organisms.

Plankton	Conversion factors or formula	Source
Bacteria	0.209 pg C μm^{-3}	Kogure & Koike 1987
Cyanobacteria	*log ₁₀ C = 0.863 log ₁₀ V - 0.363	Verity 1992
Pico-size phytoplankton	*log ₁₀ C = 0.863 log ₁₀ V - 0.363	Verity 1992
Nano-size phytoplankton	*log ₁₀ C = 0.863 log ₁₀ V - 0.363	Verity 1992
Heterotrophic nanoflagellates	0.22 pg C μm^{-3}	Børsheim & Bratvak 1987
Diatoms	*log ₁₀ C = 0.758 log ₁₀ V - 0.422	Strathmann 1967
Naked Flagellates	0.11 pg C μm^{-3}	Edler 1979
Thecate Flagellates	0.13 pg C μm^{-3}	Edler 1979
Naked ciliates	0.19 pg C μm^{-3}	Putt & Stoecker 1989
Tintinnids	**C = 444.5 + 0.053 (LV)	Verity & Langdon 1984
Nauplii	0.05 pg C μm^{-3}	Mullin 1969
Mesozooplankton	0.05 pg C μm^{-3}	Parsons et al. 1977

* V : biovolume in $\mu\text{m}^3 \text{ cell}^{-1}$

** LV : lorica volume in $\mu\text{m}^3 \text{ cell}^{-1}$

2-2. 結果

2-2-1. 北海道南東部釧路沖海域

(水塊構造)

調査期間を通じて表面水温は1.5~12.1°Cの範囲を変動し、1998年3月に最低値、1997年10月に最高値を観測した (Fig. 3)。表面水温が最高値を記録した1997年10月には30~40m層に顕著な水温躍層が観測されたが、その他の調査日には顕著な水温躍層はみられなかった。表面の塩分は32.7~33.2 PSUの範囲を変動し、1998年1月に最高値、1998年5月に最低値を記録した。顕著な塩分躍層が観測されたのは1997年7月の10~40m層のみである。従って、密度躍層は塩分躍層が観測された1997年7月および水温躍層が観測された1997年10月に共に10~50m付近で認められ、水柱は鉛直的に安定していたと判断される。1998年5月には密度は深度と共に徐々に増加しており、1月や3月に比べると水柱の鉛直安定度は高かった。一方、1998年1月は0~120mで、3月は0~200m層で密度分布は均一であり、いずれも水柱は100 m以深まで鉛直混合していたと判断できる。有光層深度は、14~43mの範囲にあり、水柱が鉛直的に安定していた1997年7月、10月、1998年5月には30m以浅に、鉛直混合期である1998年1月および3月には30m以深に存在した。

(プランクトン生物量の鉛直分布)

独立栄養プランクトン群集 (ピコ、ナノ、マイクロ植物プランクトン) の生物量は、1997年7月、10月および1998年5月には、30m以浅に限られ、水柱当たり現存量の59~75%が分布したのに対して、1998年1月および3月には100m層までほぼ同じ生物量が観測された (Fig. 3)。サイズ毎に分布パターンをみるとピコサイズは主に1998年5月以外の観測日に出現し、その分布は100m以浅に限られたものの鉛直的に均一だった。ナノサイズも同様に、1997年7月から翌年1月には0~10m層に顕著なピークを示したが、3月には100 m層まで鉛直的に均一だった。マイクロサイズは常に出現したが、1998年10月と翌年5月には30m層以浅で81 mgC m⁻³以上の高い値を示した。

従属栄養プランクトン群集 (バクテリア、HNF、マイクロ動物プランクトン) の鉛直分布を見ると、1997年7月、10月、および1998年5月には独立栄養プランクトンと同様に30 m以浅に集中し水柱当たり現存量の40~62%が分布したのに対して、

1998年1月および3月には30 m以深にもかなりの生体量が見られ、200m層でも10 mgC m⁻³程度の生体量が記録された。この鉛直分布パターンは主としてバクテリアの生物量分布に依存しており、HNFおよびマイクロ動物プランクトンが深度の増加につれて急激に減少するのに対して、バクテリアの鉛直的な減少率が比較的緩やかなことによる。サイズ毎の分布パターンをみるとバクテリアの最大値は10~30 m層に存在するのに対し、1998年5月を除くとHNFの最大値はそれよりも浅い0~10 m層にみられた。マイクロサイズの分布は鉛直混合期には0~50 mで均一であったが、それ以外の期間は30 m以浅に多い傾向を示した。

(プランクトン生物量の季節変化)

有光層内での独立栄養プランクトン群集の生物量は、8~418 mgC m⁻³の範囲を変動し、1997年10月と1998年5月には100 mgC m⁻³以上の高い値が観測された (Fig. 4)。サイズ毎に見ると、これら高い生物量の観測された日には、マイクロサイズが全体の79%以上を占め、それ以外の観測日にはナノサイズが63%以上を占めた。ピコサイズは調査期間を通じて18%以下の低い占有率で推移した。ピコサイズの組成を見ると、1998年1月にはシアノバクテリアが75%を占めたが、1998年5月には逆に真核ピコ植物プランクトンが73%を占めた。それ以外の観測日には両者はほぼ同程度の占有率であった。マイクロサイズの組成を見ると、珪藻類が調査期間を通じて62%以上と高い占有率を示し、生物量の高かった1997年10月と1998年5月には95%を上回った。珪藻類に続いて無殻鞭毛類が多く、1998年3月には30%に達した。以上の結果、北海道南東部釧路沖海域では、春期と秋期にマイクロ植物プランクトン（主に珪藻類）のブルームが発生すること、それ以外の季節にはナノサイズの植物プランクトンが優占することが明らかとなった。

有光層内の従属栄養プランクトン群集の生物量は、28.9~245.7 mgC m⁻³の範囲を変動し、1998年1月に最低値、1998年5月に最大値を記録した (Fig. 5)。このうちバクテリアの生物量は11.7~50.9 mgC m⁻³であり、1997年7月と1998年5月に30 mgC m⁻³以上の高い値を示した。HNFの生物量は1.8~40.1 mgC m⁻³で、やはり1997年7月に最大となった。マイクロ動物プランクトン生物量は3.8~55.1 mgC m⁻³で、5月と10月に高い値を示した。マイクロ動物プランクトンの組成を見ると、調査期間を通じて無殻繊毛虫が常に35%以上を占めたが、1998年1月と3月には無殻鞭毛虫の占有率が

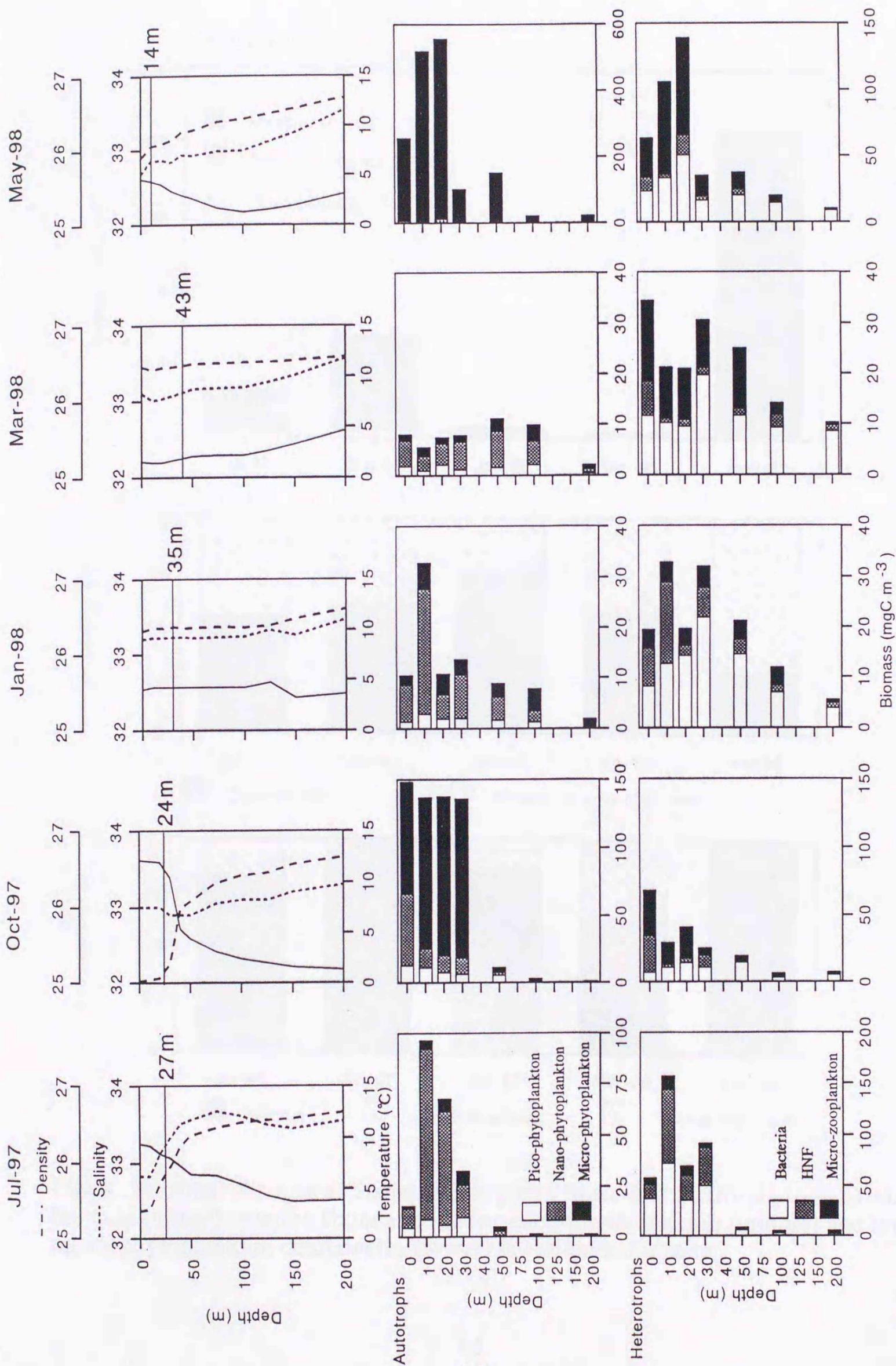


Fig. 3. Vertical profiles at Station A3 of temperature, salinity and sigma-t, and the bottom of euphotic zone (horizontal bars), and vertical distribution of the biomass of autotrophic (middle) and heterotrophic plankton components (lower).

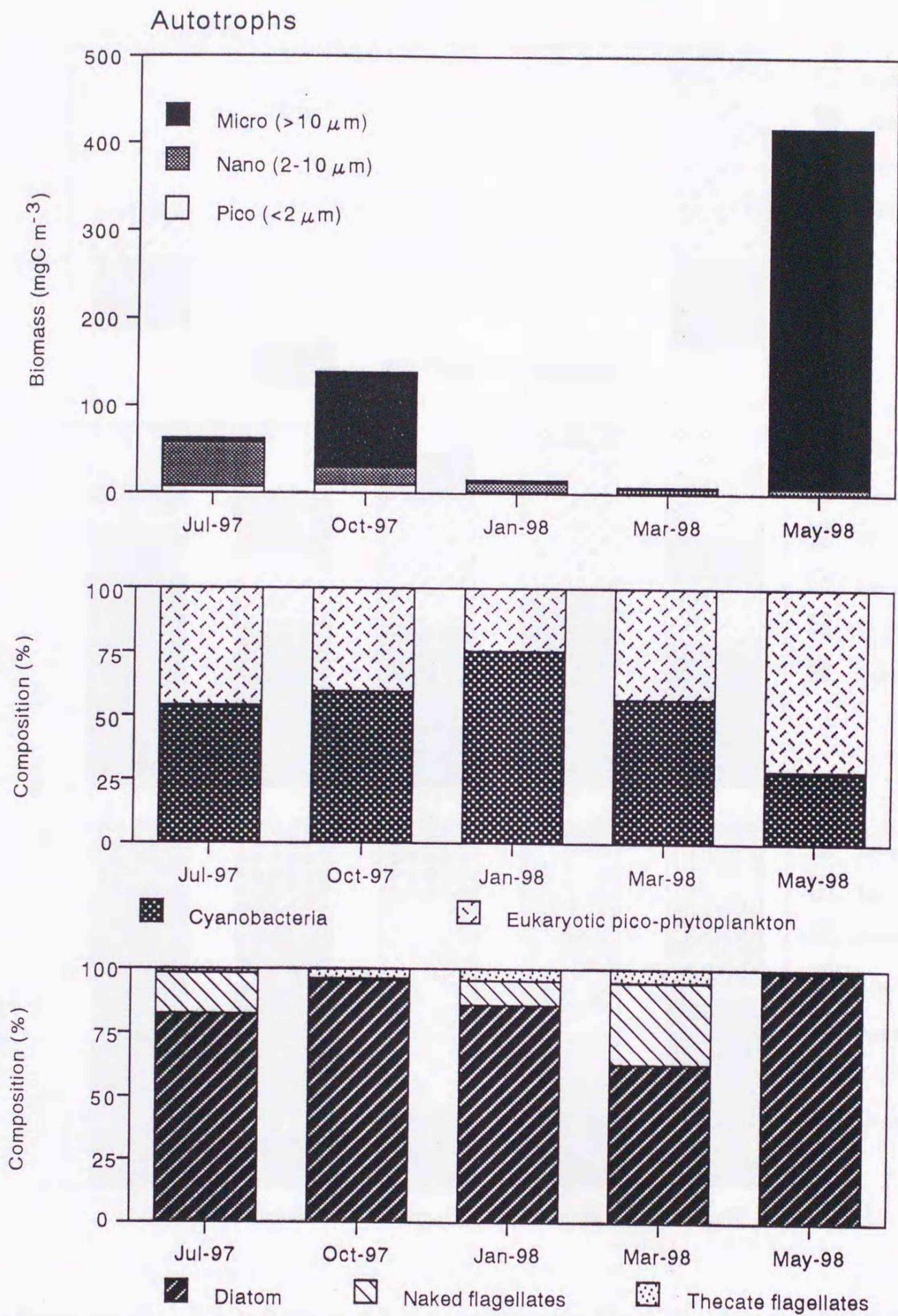


Fig. 4. Seasonal changes at Station A3 in pico-, nano- and micro-phytoplankton biomass (upper), relative abundance of two pico-phytoplankton (middle) and three micro-phytoplankton components (lower) in the euphotic zone.

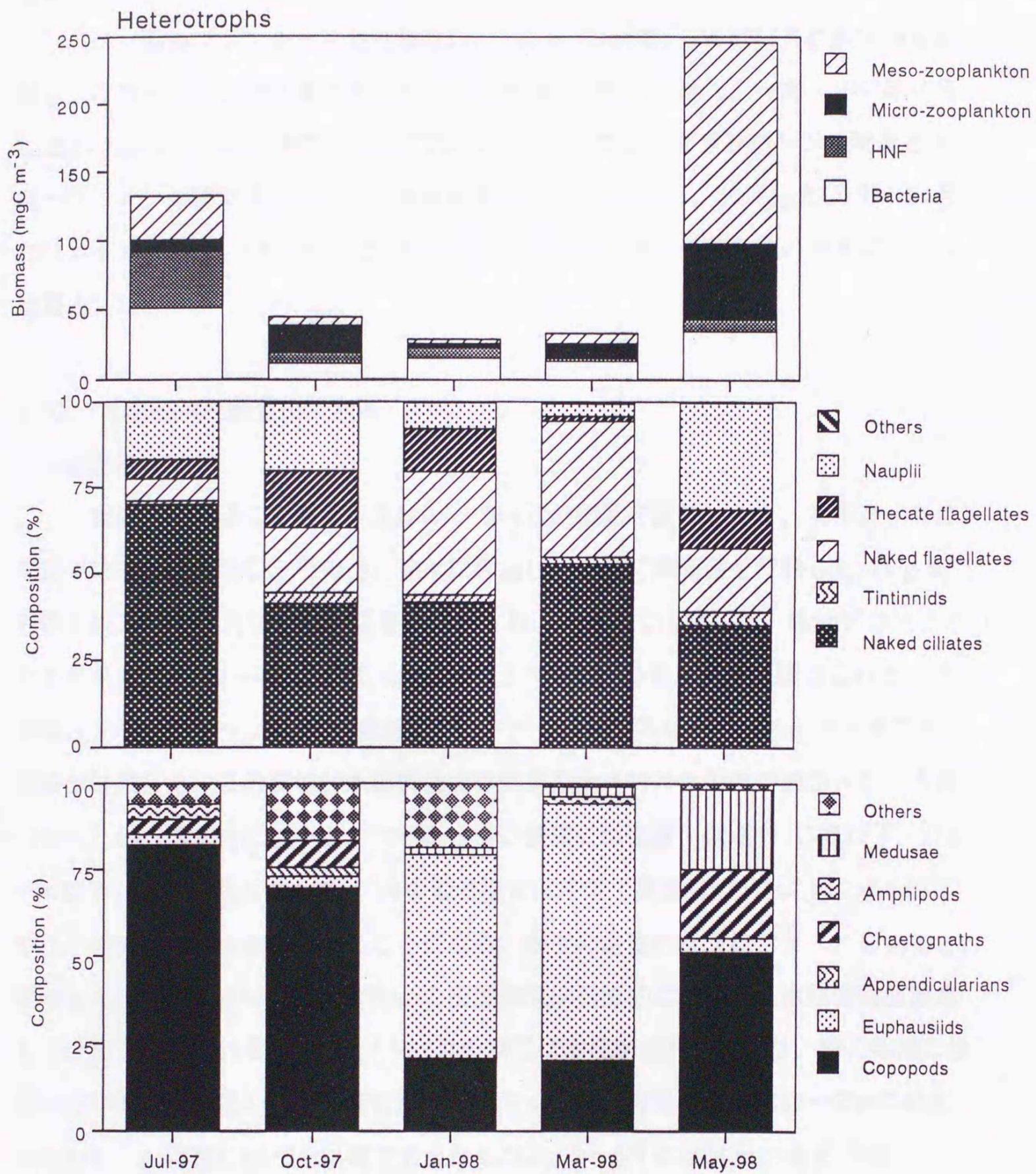


Fig. 5. Seasonal changes at Station A3 in heterotrophic plankton biomass (bacteria, HNF, microzooplankton and mesozooplankton) (upper), the composition of micro-zooplankton (middle), and meso-zooplankton components (lower) in the euphotic zone.

増加した。1997年10月と1998年5月にはノープリウス幼生の占有率も20%以上と高い値を示した。

メソ動物プランクトン生物量は $2.6 \sim 148 \text{ mgC m}^{-3}$ で、1998年5月に最大値を記録し、このとき全従属栄養プランクトン生物量の60%を占めた。一方、1997年10月には 5.4 mgC m^{-3} と最大時の1/20以下であり、マイクロ動物プランクトン生物量を下回った。メソ動物プランクトンの組成を見ると、1997年7月、10月および1998年5月にはカイアシ類が、1998年1月と3月にはオキアミ類がそれぞれ全体の50%以上を占め優占した。

2-2-2. 北海道南西部恵山沖海域

(水塊構造)

調査期間を通じて表面水温は $0.6 \sim 20.4^\circ\text{C}$ の範囲を変動したが、毎年2~4月に 3°C 以下の低い値を示し、その後、徐々に昇温し8~9月に最高値を記録した (Fig. 6)。昇温と同時に30 m付近に水温躍層が形成され、12月まで持続した。塩分プロファイルを見ると、毎年2~4月には50 m以浅に33.3 PSU以下の低塩分水が認められた。その後、6~7月の20~150mに高塩分水 (33.8 PSU) の進入が認められ、10月までその存在が持続した。この高塩分水の勢力は1997年に比べ1998年の方が強かった。大谷 (1971) の水塊区分に従うと、毎年2~4月の表層には低温・低塩分 (3°C 以下、33.3 PSU以下) の親潮系水が、6~10月の亜表層には高温・高塩分 (6°C 以上、33.6 PSU以上) の津軽暖流水が存在することになる。密度の鉛直的なプロファイルを見ると、両年とも1~3月にかけては0~200mの密度はほぼ鉛直的に均一で、水柱は鉛直混合していたと考えられる。一方、4~12月の期間は水柱が成層しており、特に年間の最高水温が観測される8~9月に安定度が最も高くなる。有光層深度は17~65mの範囲を変動し、1~2月には36 m以深であったものが、3~6月には24 m以浅まで減少し、その後再び増加する傾向を示した (Fig. 7)。

(プランクトン生物量の鉛直分布)

独立栄養プランクトン群集は、成層期の4~12月には、50 m以浅に主に分布したが、鉛直混合期の1998年1月および1999年2~3月には有光層下の100~200 mまで分布した (Fig. 7)。サイズ毎の分布パターンをみるとピコサイズは1998年2~4月、

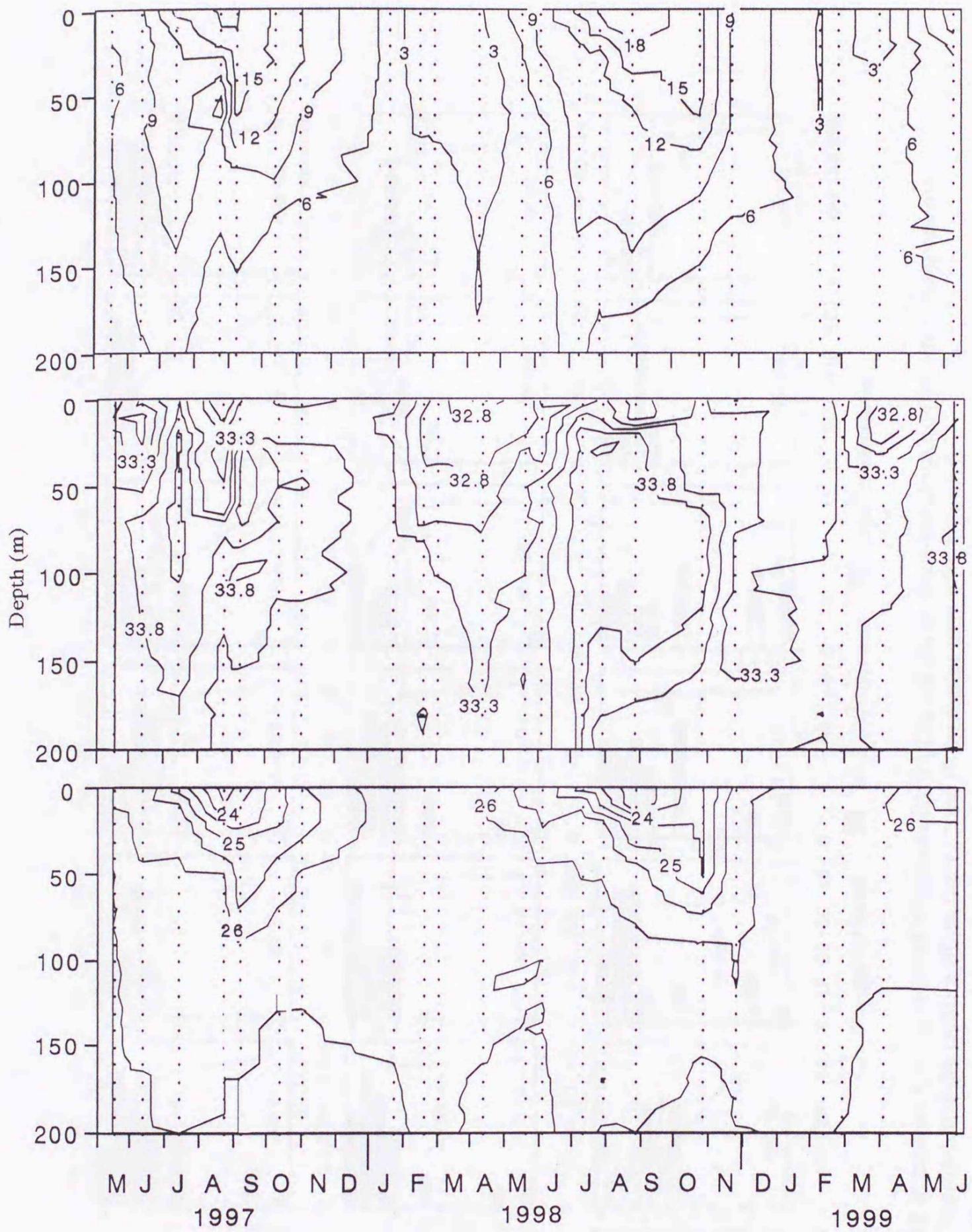


Fig. 6. Seasonal changes in vertical profiles of water temperature ($^{\circ}\text{C}$, top), salinity (PSU, middle) and sigma-t (bottom) at Station E16. Dots indicate data points.

Autotrophs

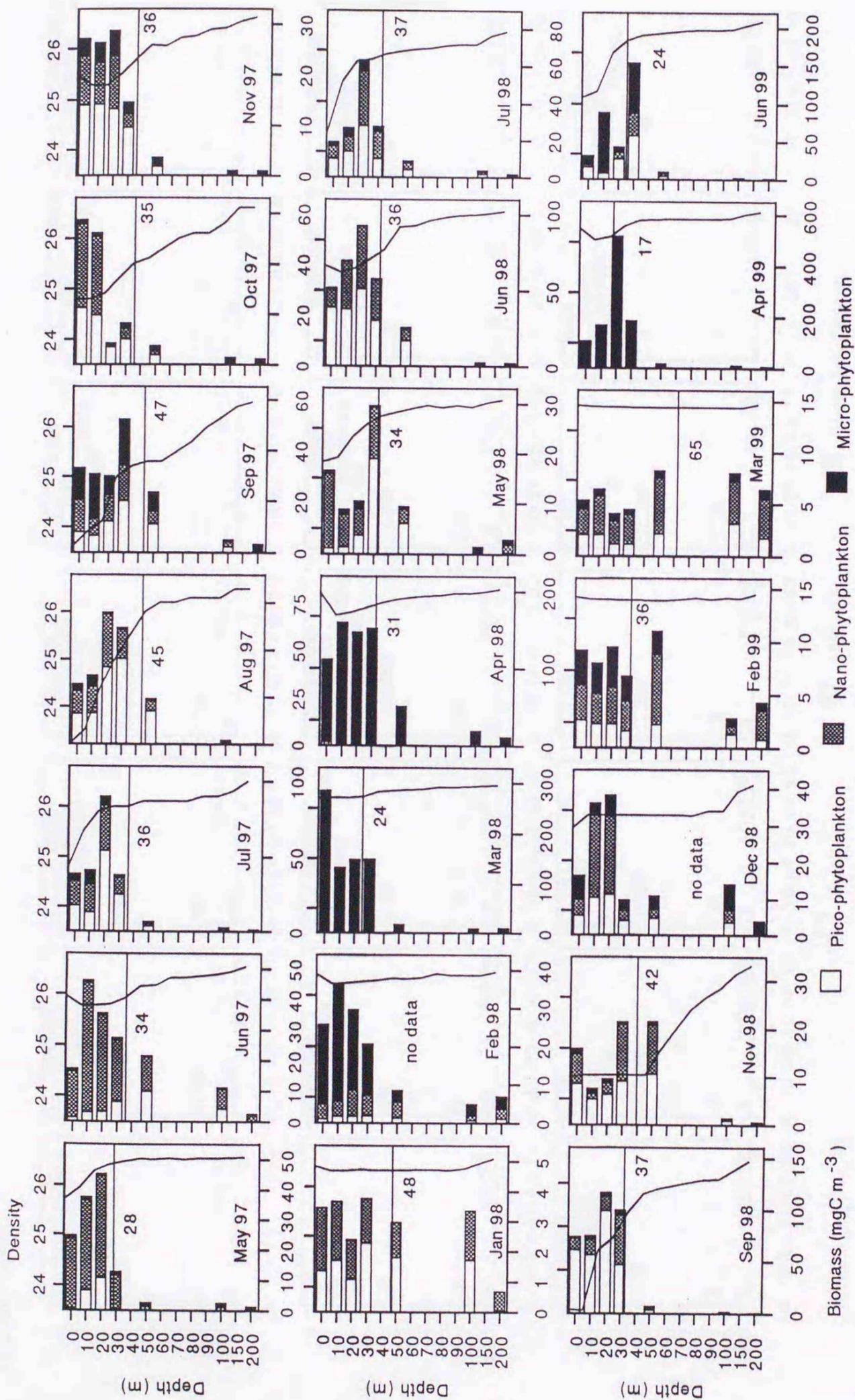


Fig. 7. Seasonal changes at Station E16 in vertical biomass distribution of three sized-autotrophic plankton components with vertical profiles of sigma-t and the bottom of euphotic zone (horizontal bars with figures).

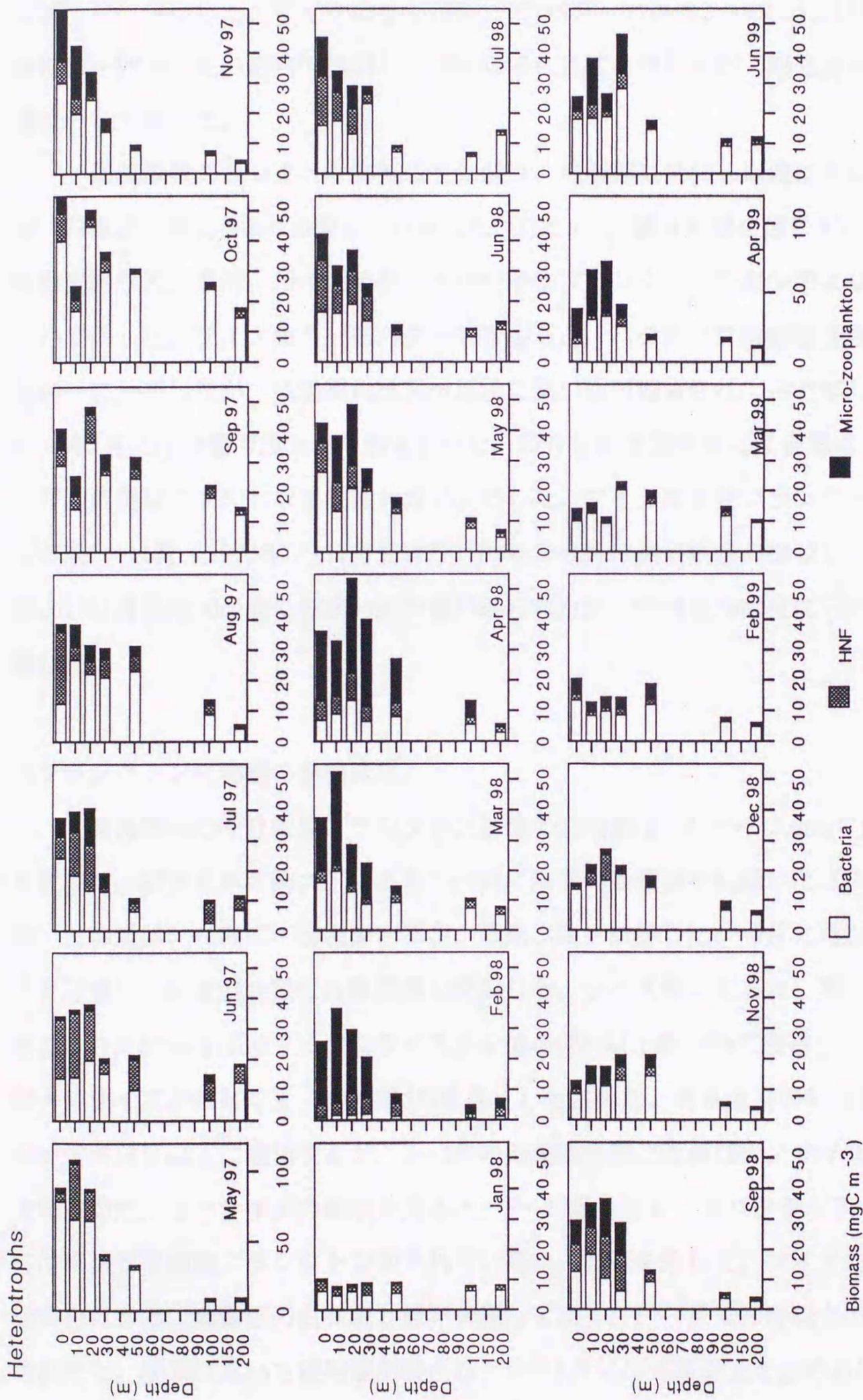


Fig. 8. Seasonal changes at Station E16 in vertical biomass distribution of three heterotrophic plankton components.

1999年4月を除くと比較的高い割合で出現し、鉛直混合期はほぼ鉛直的に均一に分布した。5~12月には分布は50 m以浅に集中し、その最大値は1997年10~11月には0~10mにみられるもののそれ以外は20~50m層に存在した。ナノサイズも同期間に高い割合で出現し、鉛直混合期にはほぼ鉛直的に均一に分布したが、それ以外は30m以浅に主に分布した。マイクロサイズは1997年9月、1998年2~4月および1999年4~6月に23~99%の高い割合で出現し、30m以浅に主に分布したが、鉛直混合期には全層均一に分布した。

従属栄養プランクトン群集の生物量は、成層期には50 m以浅に主に分布したが、鉛直混合期には200 m層まで分布した (Fig. 8)。調査期間を通じてバクテリアの鉛直的な減少率は、HNFおよびマイクロ動物プランクトンの減少率より比較的緩やかであった。サイズ毎の分布パターンをみると、バクテリアは鉛直混合期には全層均一に分布したが、成層期には30m以浅に高い値が観測され、1997年5、7、11月、1998年5月には表層で最大値が観測された。HNFは鉛直混合期には全層均一に分布したが、成層期には30 m以浅に最大値が出現した。マイクロ動物プランクトンは、1997年7~11月、1998年2~11月および1999年4~6月に高い割合で出現し、1998年4月および11月には50m層にも高い生物量がみられたが、それ以外は主に30m以浅に分布した。

(プランクトン生物量の季節変化)

有光層内の独立栄養プランクトン群集の生物量は、 $5.6 \sim 275.6 \text{ mgC m}^{-3}$ の範囲を変動し、親潮系水の勢力下にある3~4月に年間の最高値を記録した (Fig. 9)。以後、生物量は5~6月に一時減少するが、最高水温を記録した8~9月に再び小さなピークを形成し、鉛直混合期には最低値を記録した。サイズ毎に見ると、高い生物量が観測された3~4月にはマイクロサイズが全体の98%以上を占めて優占し、5~6月にはナノサイズが43%以上 (1999年6月を除く) を占めた。高水温期の8~9月にはピコサイズが63%以上に増加するが、1~2月の鉛直混合期には再びナノサイズが43%以上を占めた。ピコサイズの組成を見ると、5~11月にはシアノバクテリアが、2~4月には真核ピコ植物プランクトンがそれぞれ高い占有率を示した。マイクロサイズの組成を見ると、珪藻類の占有率が周年を通して高く、3~4月に95%以上の高い割合を占めた。珪藻に次いで鞭毛藻が優占し、5~11月には50%以上を占める場合もあつ

Autotrophs

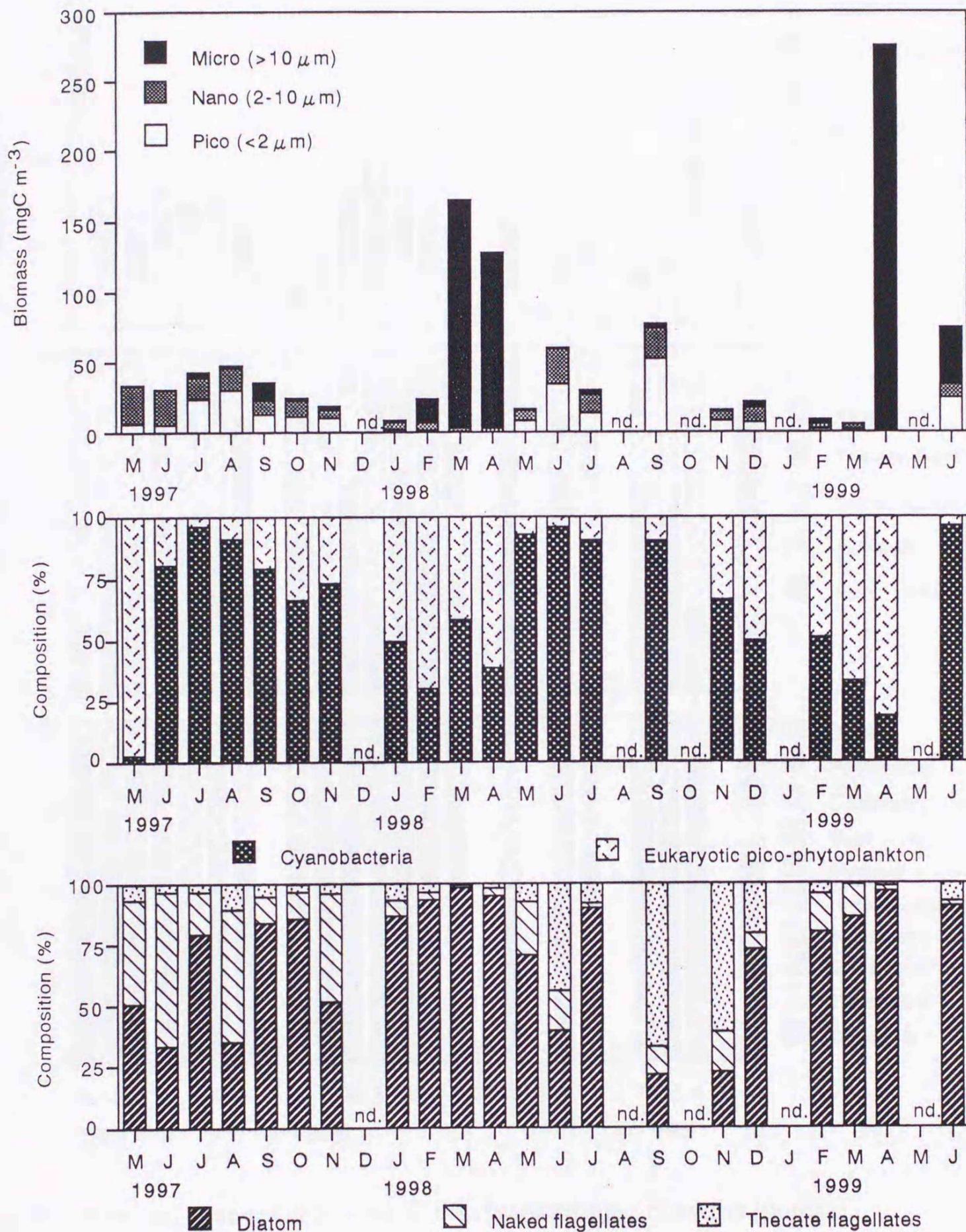


Fig. 9. Seasonal changes at Station E16 in pico-, nano- and micro-phytoplankton biomass (upper), relative abundance of two pico-phytoplankton (middle) and three micro-phytoplankton components (lower) in the euphotic zone. nd: no data.

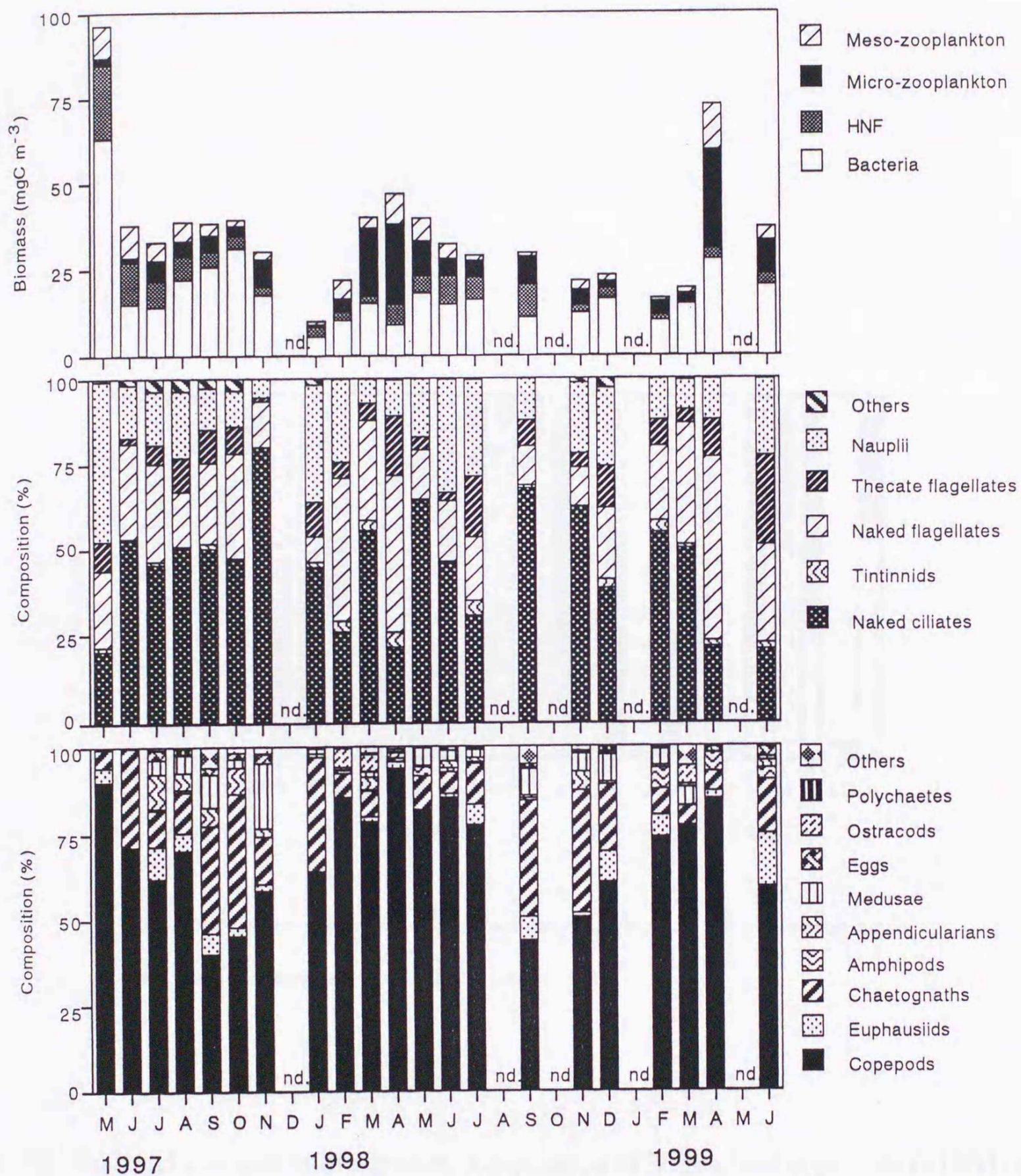


Fig. 10. Seasonal changes at Station E16 in heterotrophic plankton biomass (bacteria, HNF, micro-zooplankton and meso-zooplankton) (upper), the compositions of micro-zooplankton (middle) in euphotic zone, and meso-zooplankton components (lower) in 0-200 m. nd: no data.

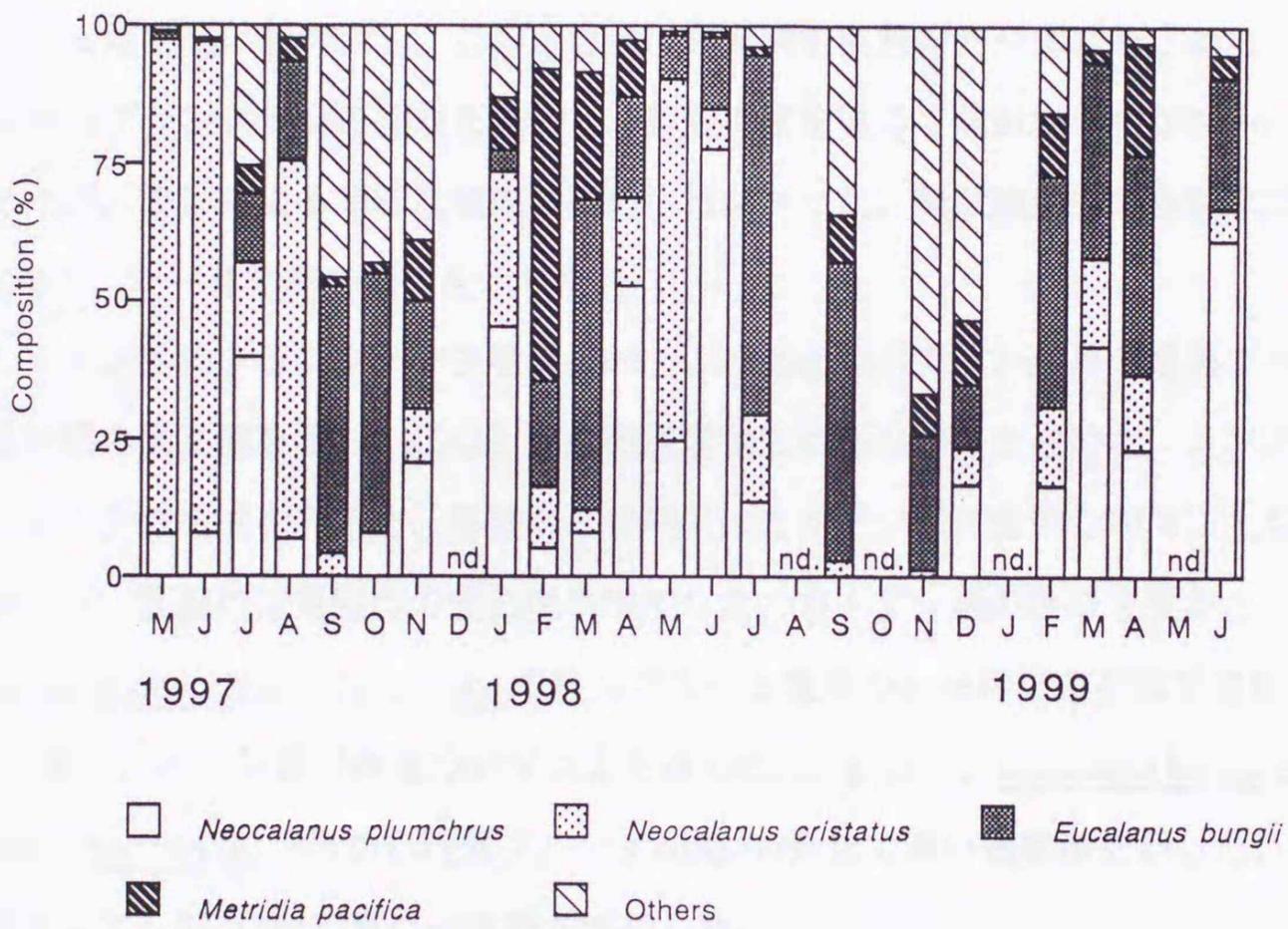


Fig. 11. Seasonal changes in the species composition of large-sized copepods (>1800 μm) in 0-200 m at Station E16. nd: no data.

たが、その組成は顕著な年変動を示し、1997年6、8月には無殻鞭毛藻が、1998年9、11月には有殻鞭毛藻がそれぞれ75%以上を占めた。

有光層内の従属栄養プランクトン群集の生物量は、 $9.8\sim 96.4\text{ mgC m}^{-3}$ の範囲を変動し、1998、1999両年共に3~4月の珪藻ブルーム時に年間の最高値を記録した (Fig. 10)。以後は、減少するものの5~12月の期間はほとんど変化が見られず、1~2月に年間の最低値を示した。このうちバクテリアの生物量は $5.5\sim 63.3\text{ mgC m}^{-3}$ であり、全従属栄養生物量の19~79%を占め、特に10~12月に高い占有率を示した。HNFの生物量は $0.6\sim 21.6\text{ mgC m}^{-3}$ で、全従属栄養生物量に占める割合も3~32%と低かった。マイクロ動物プランクトンの生物量は $0.6\sim 28.6\text{ mgC m}^{-3}$ で、3~4月の珪藻ブルーム期に高い値を示し、このとき全従属栄養生物量の39~50%を占めた。マイクロ動物プランクトンの組成を見ると、調査期間を通じて無殻繊毛虫が20~80%を占めたが、季節による明確な傾向は認められなかった。無殻鞭毛虫の占有率は7.4~53.8%で、2~4月に高い傾向を示した。

メソ動物プランクトン生物量は $0.8\sim 13.2\text{ mgC m}^{-3}$ で、3~4月の珪藻ブルーム時に年間の最高値を示し、このとき全従属栄養生物量の18%を占めた。メソ動物プランクトンの組成を見ると、冬期から春期にはカイアシ類が全体の70%以上を占めて優占し、夏期には毛顎類の優占度が増加した。カイアシ類の組成を見ると、Neocalanus plumchrus と N. cristatus で珪藻ブルーム直後の5~6月に占有率が増加し、この2種でカイアシ類現存量の67%以上を占めた (Fig. 11)。Eucalanus bungii と Metridia pacifica は、7月から珪藻ブルーム初期の3月まで高い占有率を示した。その他のカイアシ類は9~12月に占有率が増加した。

2-2-3. 北海道南西部臼尻沿岸域

(水塊構造)

調査期間を通じて表面水温は $1\sim 21^{\circ}\text{C}$ の範囲を変動し、毎年3月に最低値を示し、その後、徐々に昇温し9月に最高値を記録した (Fig. 12)。昇温と同時に水温躍層が形成され、これは12月まで持続した。塩分プロファイルを見ると、4~10月に表層に32.8 PSU以下の低塩分水が認められた。一方、1998年10~11月の40m以深には、33.8 PSU以上の高塩分水の進入が認められた。大谷 (1971) の水塊区分に従うと、低温・低塩分 (3°C 以下、33.3 PSU以下) の親潮系水は1998、1999年共に2~4月にの

み観測されるが、その勢力は1998年の方が1999年に比べて強い。一方、高温・高塩分（6°C以上、33.6 PSU以上）の津軽暖流水は1998年の10～11月にのみ認められた。密度の鉛直的なプロファイルを見ると、両年とも親潮系水の進入期から徐々に水柱が成層し始め、水温が最も高くなる9月に安定度が最高となった。1～2月には密度は鉛直的に均一であり、鉛直混合期と判断できた。有光層深度は15～59 mの範囲を変動し、1～2月の鉛直混合期に深くなる傾向を示したが、それ以外は季節よる明確な変動傾向は認められなかった（Fig. 13）。また、1997年12月と1998年3月16日に有光層深度はそれぞれ22 m、15 mと極めて浅いが、これは後述するように珪藻ブルームの発生による。

（プランクトン生物量の鉛直分布）

独立栄養プランクトン群集は、5～12月の期間は0～30 m層に主に分布したが、鉛直混合期の1～2月には鉛直的に均一な分布を示した（Fig. 13）。3～4月には50 m層に最大値が観測されたこともあった。サイズ毎の分布パターンをみるとピコサイズは6～12月にかけて比較的高い割合で出現し、主として0～30 m層に分布した。ナノサイズはほぼ周年出現し、バクテリア同様0～30 m層に主に分布した。マイクロサイズは主に1997年11～12月、1998年および1999年3～4月に高い割合で出現し、11～12月には0～10 m層でも高い値が認められたのに対し、3～4月には30～50 m層で高い値が観測された（Fig. 14）。

従属栄養プランクトン群集もほぼ同様な傾向を示し、5～11月には0～30 mに主に分布し、鉛直混合期には鉛直的に均一に分布する傾向を示した（Fig. 14）。サイズ毎の分布パターンをみると、バクテリアは鉛直混合期には鉛直的に均一に分布した。HNFも1997年7月、1998年9月には0～10 mに主に分布したが、それ以外の期間では鉛直的に均一に分布した。マイクロ動物プランクトンは鉛直混合期には鉛直的に均一に、それ以外の期間では0～30 m層に主に分布したが、1998年3月および1999年4月には50 m層に高い生物量が存在した。

（プランクトン生物量の季節変化）

有光層内の独立栄養プランクトン群集生物量は、6.3～245.2 mgC m⁻³の範囲を変動した（Fig. 15）。1997年7月には50 mgC m⁻³を上回るピークを記録したが、以後

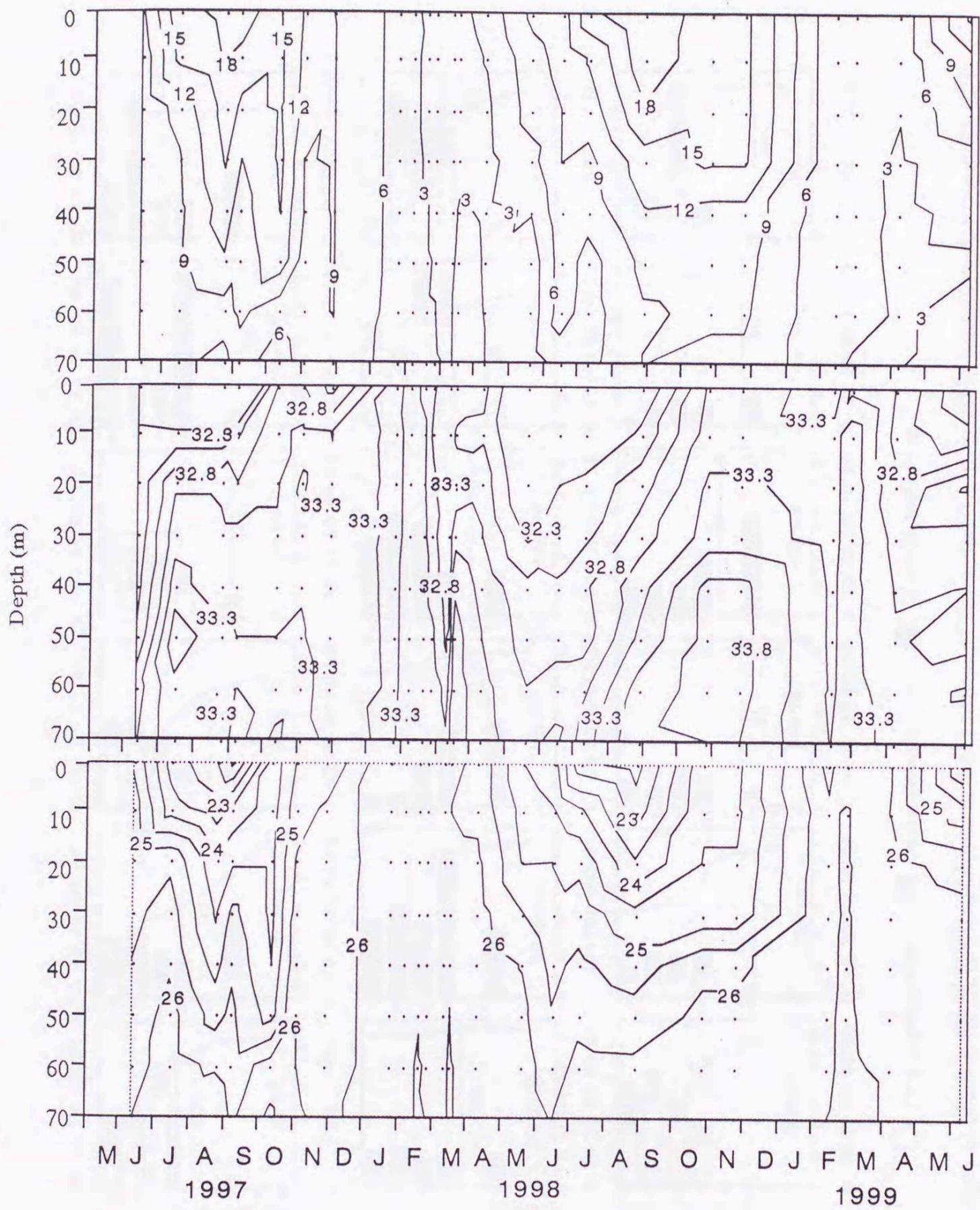


Fig. 12. Seasonal changes in vertical profiles of water temperature ($^{\circ}\text{C}$, top), salinity (PSU, middle) and sigma-t (bottom) at Station 60. Dots indicate data points.

Autotrophs

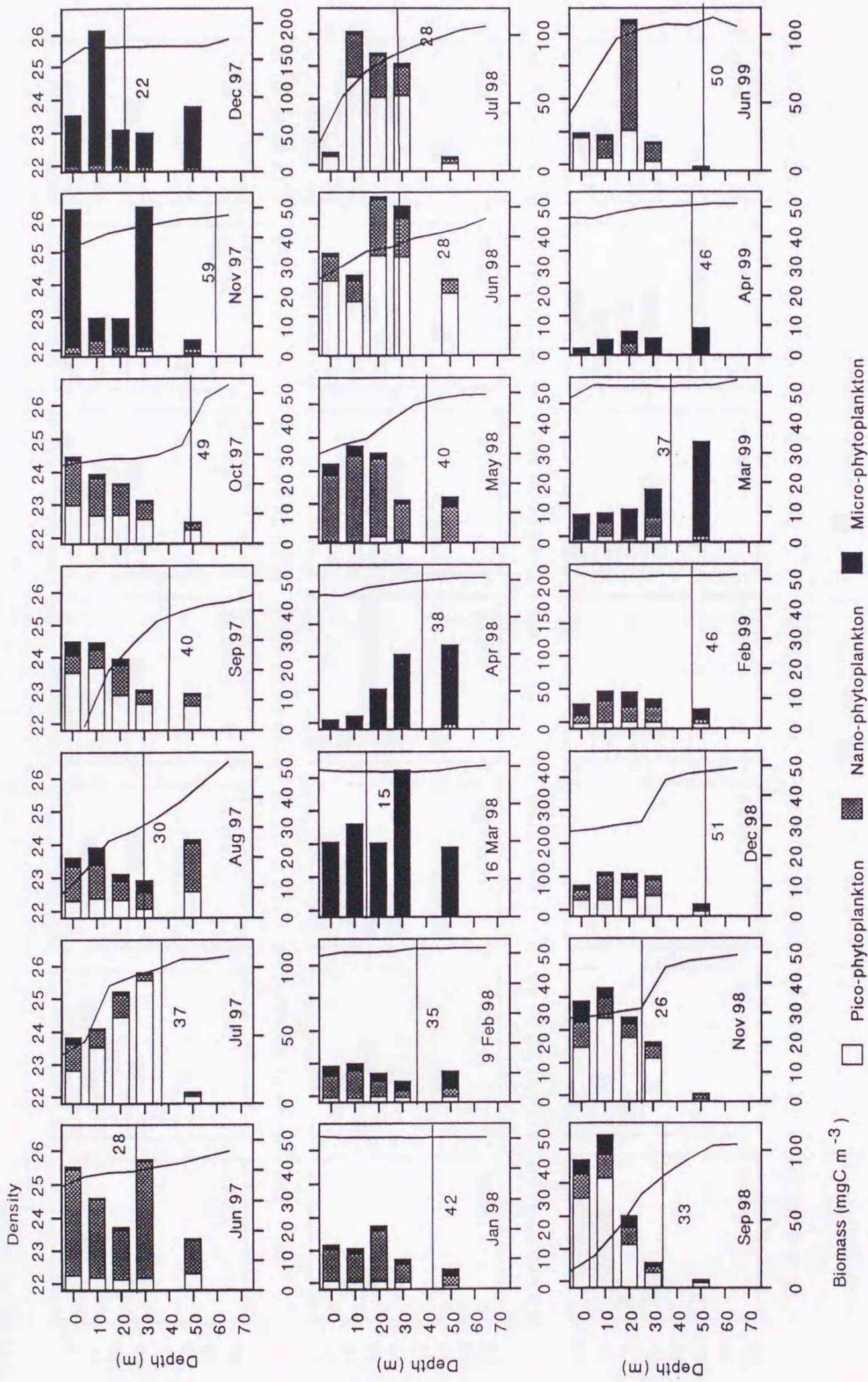


Fig. 13. Seasonal changes at Station 60 in vertical biomass distribution of three sized-autotrophic plankton components with vertical profiles of sigma-t and the bottom of euphotic zone (horizontal bars with figures).

Heterotrophs

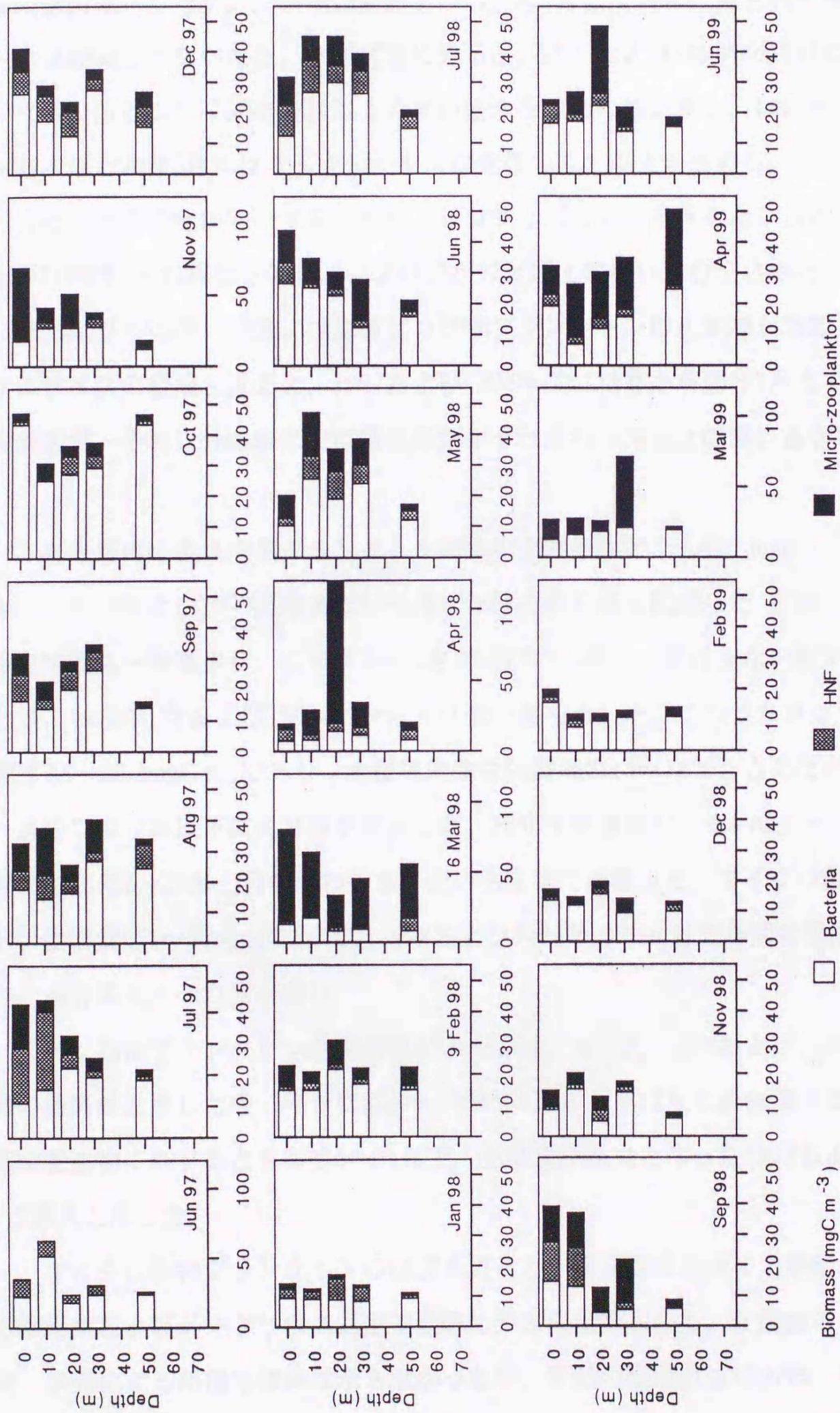


Fig. 14. Seasonal changes at Station 60 in vertical biomass distribution of three heterotrophic plankton components.

は11月まで低い値で推移した。12月に再び 100 mgC m^{-3} まで増加するが、1月には 14 mgC m^{-3} まで減少した。1998年3月には生物量は急激に増加し、 245.2 mgC m^{-3} まで達した。5月には再び 22 mgC m^{-3} まで減少するものの、前年同様7月には 78 mgC m^{-3} まで増加し、冬に向けて減少傾向を示した。1997および1998年共に生物量の季節変化は類似の傾向を示したが、1998年12月および1999年3月には前年に見られた様な顕著なピークは観測されなかった。サイズ毎に見ると、1997および1998年の7月にみられたピーク時にはピコサイズが67%以上の高い割合を占めたのに対し、1997年12月、1998および1999年3月にはマイクロサイズが全体の72%以上を占めた。ナノサイズは1~2月と5~6月に全体の49%を占めた。ピコサイズの組成を見ると、1997年6~10月および1998年6~12月にシアノバクテリアが72%以上の高い割合を占めたが、1997年1~5月および1998年1~4月には真核ピコ植物プランクトンの占有率が増加した。マイクロサイズの組成を見ると、1997および1998年共に11月から翌年3月までの期間には珪藻類が、それ以外の季節には鞭毛藻類がそれぞれ60%以上の高い占有率を示した。

有光層内の従属栄養プランクトン群集の生物量は $10.7 \sim 65.7 \text{ mgC m}^{-3}$ の範囲を変動し、1998および1999両年共に3~4月に年間の最高値を記録した (Fig. 16)。その後生物量は一時減少し、1997年7~12月および1998年5~7月は少ない変動幅で推移したが、1998年1月および1998年11~2月は低い値を示した。このうちバクテリア生物量は $7.8 \sim 32.2 \text{ mgC m}^{-3}$ であり、全従属栄養生物群集の16~78%を占めたが、珪藻ブルーム時には32%以下に占有率が減少した。HNF生物量は $0.5 \sim 8.6 \text{ mgC m}^{-3}$ で、全従属栄養生物の2~25%と周年にわたって低い占有率で推移した。マイクロ動物プランクトン生物量は $1 \sim 39.4 \text{ mgC m}^{-3}$ で、1998および1999年の3~4月に年間の最高値を記録し、占有率も35~71%と高い。

メソ動物プランクトン生物量は $0.7 \sim 19.3 \text{ mgC m}^{-3}$ で、1998および1999年4月に年間の最高値を示した後、徐々に減少し1998年1月および12月に最低値となった。全従属栄養生物に対する占有率は5~31%で、生物量が最大となった1998および1999年4月に最大となった。

マイクロ動物プランクトンの組成を見ると、調査期間を通じて無殻繊毛虫、無殻鞭毛虫およびノープリウス幼生で全体の69%以上を占めた。無殻繊毛虫の占有率は、季節による明確な傾向は示さなかったが、無殻の鞭毛虫は1997年11月、1998

Autotrophs

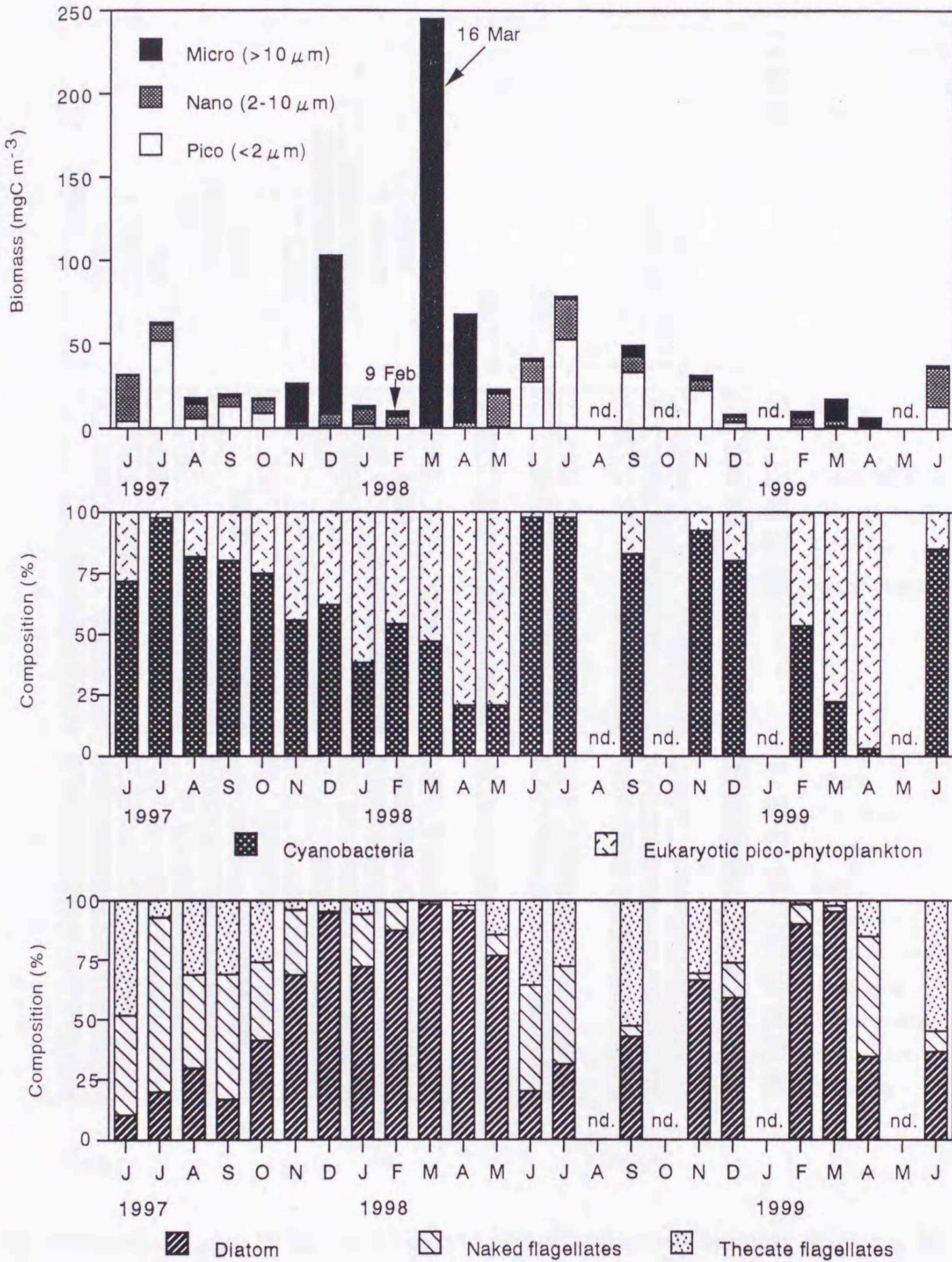


Fig. 15. Seasonal changes at Station 60 in pico-, nano- and micro-phytoplankton biomass (upper), relative abundance of two pico-phytoplankton (middle) and three micro-phytoplankton components (lower) in the euphotic zone. nd: no data.

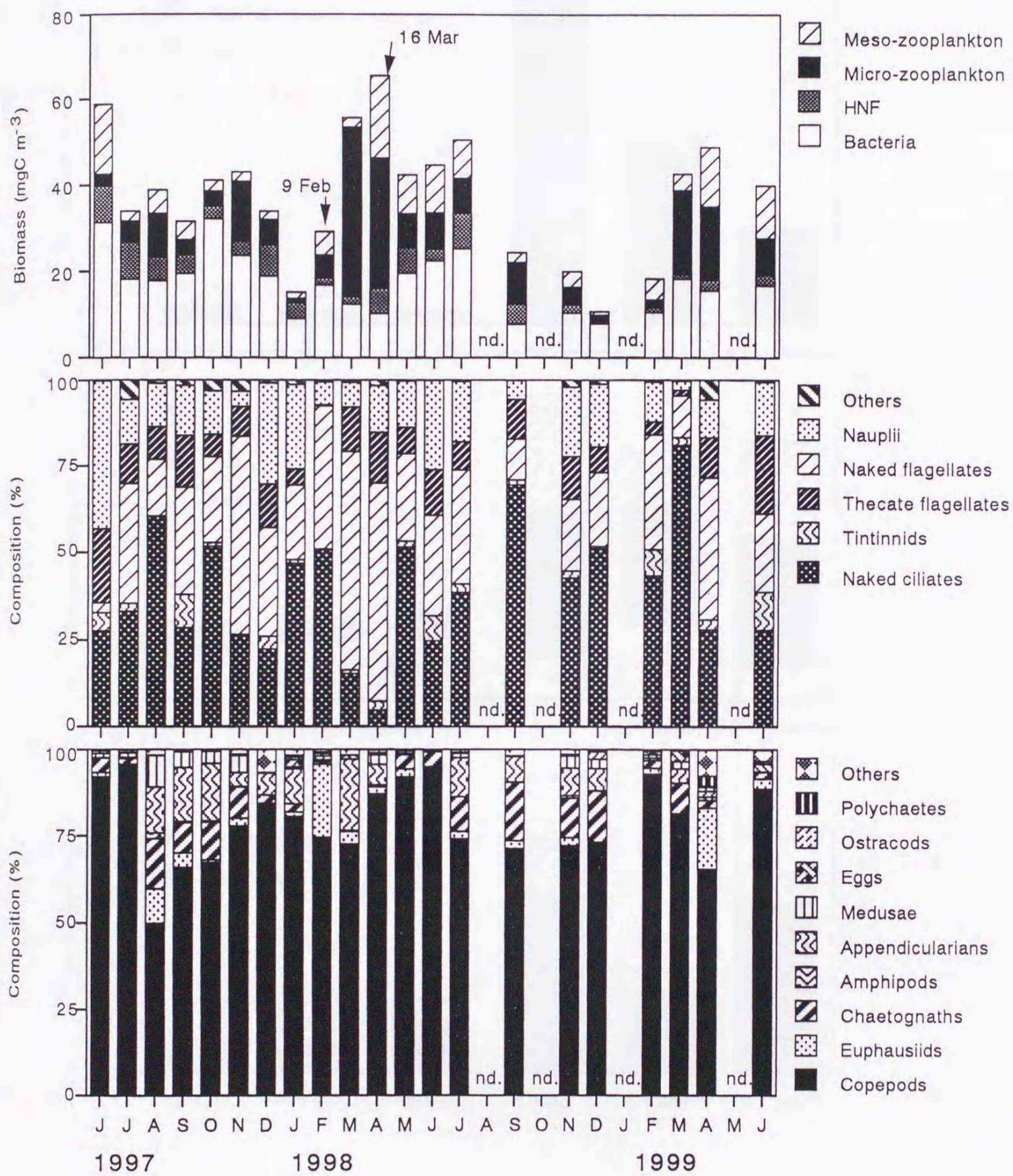


Fig. 16. Seasonal changes at Station 60 in heterotrophic plankton biomass (bacteria, HNF, micro-zooplankton and meso-zooplankton) (upper), the composition of micro-zooplankton (middle) in euphotic zone, and meso-zooplankton components (lower) in 0-200 m. nd: no data.

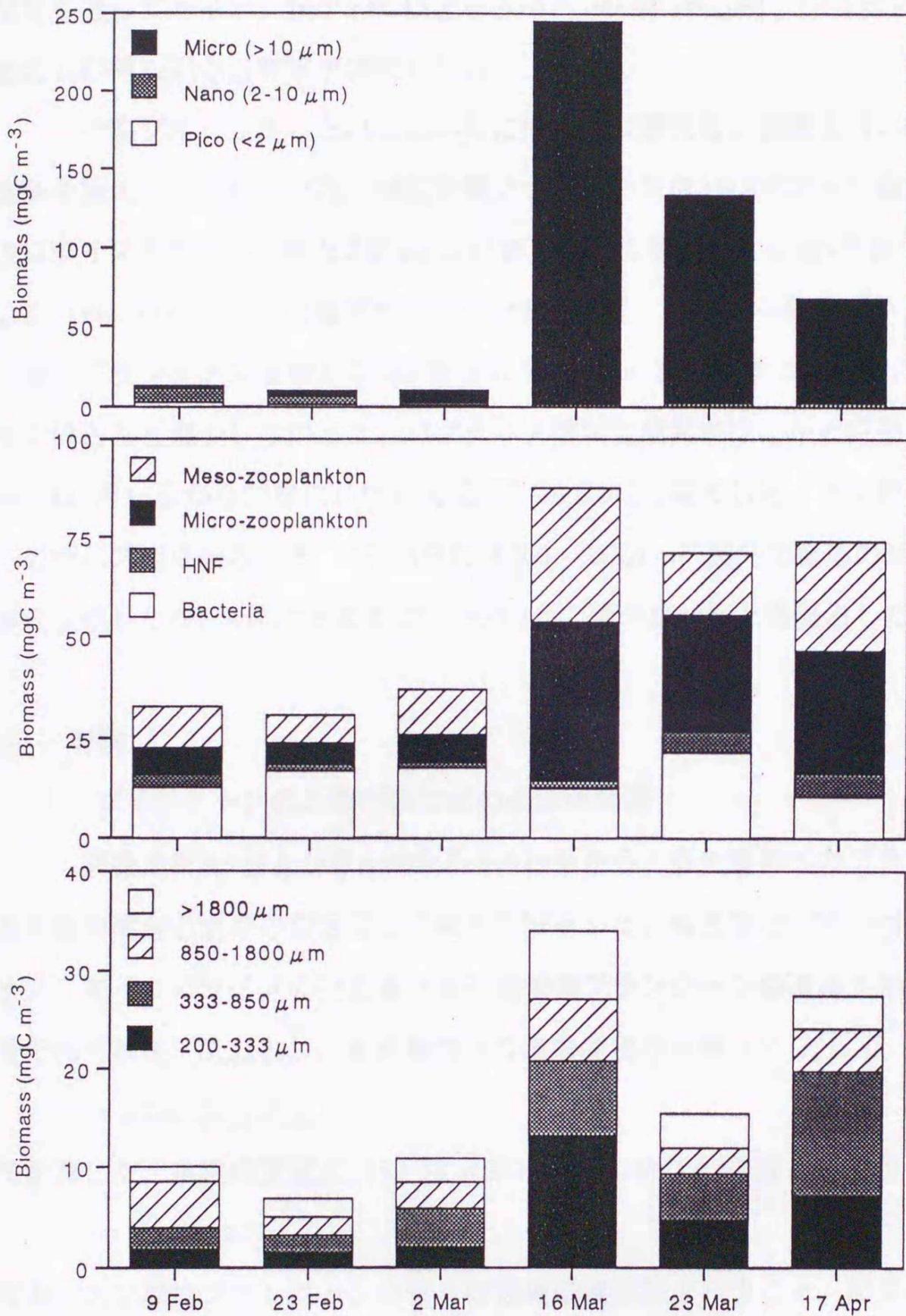


Fig. 17. Seasonal changes at Station 60 in biomass of pico-, nano- and micro-phytoplankton (upper), heterotrophic plankton (bacteria, HNF, micro-zooplankton and meso-zooplankton) (middle) in euphotic zone, and four size fractionated meso-zooplankton biomass in 0-70 m.

年3~4月に57%以上の高い占有率を示した。ノープリウス幼生は、1997年6、12月、1998年1、6月に25%以上の占有率を示した。メソ動物プランクトンの組成は、調査期間を通じてカイアシ類が50%以上を占め、1997年8~10月、1998年7~12月に毛顎類および尾虫類の占有率が増加した。

珪藻ブルームがみられた1998年には、1~2週間毎に調査を行い、より詳細な変動を捉えることができた。独立栄養プランクトンは3月2日から16日にかけて、マイクロサイズを中心に10から245 mgC m⁻³まで急激に増加し、以後4月まで徐々に減少した (Fig. 17)。従属栄養プランクトンも同期間、マイクロ動物プランクトンとメソ動物プランクトンを中心に36.8から87.5 mgC m⁻³まで急激に増加し、こちらは4月までほとんど減少しなかった。バクテリアは調査期間中ほとんど変動しなかったが、HNFは3月16日から23日にかけて1.8から5.2 mgC m⁻³に増加した。メソ動物プランクトンのサイズ組成をみると、3月16日には200~333 μmの画分が全体の38%と最も高い割合を示したが、4月17日には333~850 μmの画分が44%と最優占した。

2-3. 考察

2-3-1. プランクトンの鉛直分布に関わる環境要因

釧路沖St.A3および恵山沖St.E16の結果から、有光層内へのプランクトン生物量の集中度合と水柱の安定度との関係を解析した。有光層と0-200 m水柱内のピコ、ナノ、マイクロサイズの独立または従属栄養プランクトンの積算生物量 (mgC m⁻²) をそれぞれB_e、B₀₋₂₀₀とし、有光層内への集中度合の指標 (I) として

$$I = \arcsin (B_e / B_{0-200})$$

で計算した。水柱の安定度 (S) は水深0 mと200 mのσ_tの差として表した。即ち、

$$S = \sigma_{t_{200}} - \sigma_{t_0}$$

なお、メソ動物プランクトンの多くは日周鉛直移動を行うこと、調査時間帯が観測日によって必ずしも一致していないことから、本解析から除外した。また、臼尻沿岸ではほとんどの調査日で有光層を最も深い観測層である50 mからの積算値としていたので、本解析は行わなかった。

本解析の結果をTable 2に示す。釧路沖、恵山沖何れの海域においても独立栄養プランクトンのIは水柱安定度Sと有意な正の相関を示した。この結果から、釧路沖および恵山沖における独立栄養プランクトンの有光層への集中は、冬期には強い

Table 2. Correlation coefficient matrix for the inter-relationships between concentration index (I) of auto- or heterotrophic biomass (pico-, nano- and micro-sizes) in the euphotic zone and water column stability (S). I is defined as B_e/B_{0-200} , where B_e and B_{0-200} are integrated biomass over the euphotic zone and 0-200 m, respectively. S is defined as the difference between σ_{ts} at 0 and 200 m depth.

Station	Concentration index (I)		
	I, Autotrophic	I, Heterotrophic	S
A3 (n=5)	I, Autotrophic		
	I, Heterotrophic	+0.700	
	S	+0.895*	+0.389
E16 (n=21)	I, Autotrophic		
	I, Heterotrophic	+0.757**	
	S	+0.558**	+0.400
A3+E16 (n=26)	I, Autotrophic		
	I, Heterotrophic	+0.702**	
	S	+0.621**	+0.354

* Significant at $P < 0.05$.

** Significant at $P < 0.01$.

鉛直混合により水柱内に一様に分布し、春期から秋期かけては水柱が安定することによって、混合層が臨界深度よりも浅くなることで独立栄養プランクトンの増殖が促進され、有光層に集中して分布することが判った。

従属栄養プランクトンのIと水柱安定度Sについては、両者間に有意な関係は認められなかった (Table 2)。従属栄養プランクトンIと独立栄養プランクトンIの間には、恵山沖では有意な正の相関が認められたが、測点が少ない釧路沖では有意ではなかった。しかし、釧路沖と恵山沖のデータを統合して再び相関分析を行ったところ、従属栄養プランクトンIと独立栄養プランクトンIの間に有意な正の相関が認められた。従属栄養プランクトンであるHNFやマイクロ動物プランクトンは植物プランクトンを摂餌するので (Strom & Welschmeyer 1991; Burkill et al. 1993; James & Hall 1998)、遊泳力を有するこれらの従属栄養プランクトンの有光層への集中度合いは、その餌生物である独立栄養プランクトンのそれに合わせているためと考えられる。

以上より、釧路沖と恵山沖のプランクトンの鉛直分布構造は概ね類似しており、鉛直分布を決定する主要因は、独立栄養プランクトンでは水柱の安定度が、従属栄養プランクトンでは餌生物である独立栄養プランクトンの分布であることが明らかとなった。従って、両海域のピコ、ナノ、マイクロプランクトン (独立栄養+従属栄養) の鉛直分布構造は究極的には水柱の安定度により決定されていることになる。周年親潮の勢力下にある釧路沖と、親潮系水と津軽暖流水が季節的に入れ替わる恵山沖においてプランクトンの鉛直分布構造が同様な季節変化を示した原因としては、冬期に鉛直混合を起こし、春期から秋期には成層化が促進されるといった鉛直的な水理環境の類似によると考えられる。

2-3-2. プランクトン生物量の季節変化に関わる環境要因

釧路沖の独立栄養プランクトンはその組成から、生物量が低い冬期鉛直混合期、春期ブルーム期、ナノ植物プランクトンが優占する夏期成層期および秋期ブルーム期に分けることができる (Fig. 4)。従属栄養プランクトンも季節変化を示し、冬期鉛直混合期には生物量が低く、春期ブルーム期にはバクテリア、マイクロ動物プランクトン、メソ動物プランクトン生物量が共に増加し、夏期成層期にはバクテリアとHNFが優占し、秋期ブルーム期にはマイクロ動物プランクトンが優占した (

Fig. 5) 。一方、恵山沖の独立栄養プランクトンの組成は、冬期から春期にかけて釧路沖と同様であったが、夏期から秋期にかけて3つの点で釧路沖の結果と異なった。

まず第1に、夏期成層期において、恵山沖ではピコ植物プランクトンが高い生物量を示したのに対し (Fig. 9)、釧路沖ではその様な傾向が認められなかった (Fig. 4) 。夏期成層期においてピコ植物プランクトンが高い生物量を示す現象は臼尻沿岸でも認められた (Fig. 15) 。また、釧路沖ではピコ植物プランクトンの組成に明確な季節変動がみられなかったのに対し、恵山沖および臼尻沿岸では夏期にはシアノバクテリアが、冬期には真核ピコ植物プランクトンがそれぞれ優占した。Hall & Vincent (1990) はニュージーランド沿岸の湧昇域において栄養塩濃度が高い時には真核ピコ植物プランクトンの割合が増加し、栄養塩濃度が低い時にはシアノバクテリアの割合が増加することを示した。夏期に恵山沖に存在する津軽暖流水は親潮系水に比べ栄養塩濃度が低い水塊として知られており (米田 1982)、そのためシアノバクテリアが優占したと考えられる。また、低栄養塩濃度の環境下では表面積/体積比の大きなピコ植物プランクトンが、ナノ、マイクロ植物プランクトンよりも栄養塩摂取能力が優れていることが報告されており (Eppley et al. 1969)、恵山沖と臼尻沿岸で夏期にピコ植物プランクトンがピークを示した原因の一つとして、低栄養塩濃度の影響が考えられる。また、ピコ植物プランクトンは、光環境よりも水温の上昇によりその生理活性が高まることが知られている (Andersson et al. 1994) 。釧路沖の年間最高水温は本研究では12°Cであったが (Fig. 3)、Saito et al. (1998) は最高値として14°C (10月) を報告している。一方、恵山沖および臼尻沿岸における本研究では、夏期にそれぞれ20.4°C、21°Cと釧路沖より高い水温が観測された (Fig. 6, 12) 。釧路沖、恵山沖および臼尻沿岸でピコ植物プランクトン生物量 (y) と水温 (x) の関係を調べたところ全ての調査地点で両者間に有意な正の相関関係が認められた (St.A3, $y = 0.759 \cdot 10^{0.098x}$, $n=5$, $r=0.970$, $p<0.01$; St.E16, $y = 0.629 \cdot 10^{0.108x}$, $n=21$, $r=0.658$, $p<0.658$; St.60, $y = 0.535 \cdot 10^{0.100x}$, $n=24$, $r=0.515$, $p<0.01$) (Fig. 18) 。これら3つの調査地点でピコ植物プランクトン生物量と水温についての回帰式の傾きと切片について有意差検定を行ったところ、地点間による有意な差は認められなかった (ANCOVA, slopes, d.f.=2, 44, F -ratio=0.025, $p=0.976$; elevations, d.f.= 2,46, F -ratio=0.981, $p=0.383$) 。これらの結果から、釧路沖の結果に比べて恵山沖で高いピコ植物プランクトン生物量が見られた主要な原因の一つとして年間最高水温が前者よりも後者

Table 3. Relationship between the predator biomass and possible prey biomass (log₁₀-transformed) at Stations A3, E16 and 60.

Predators	Station	n	Possible prey	
HNF	A3	5	Autotrophic Pico-size	Heterotrophic Bacteria
	E16	21	0.602	0.765
	60	24	0.360	0.345
	All stations	50	0.165	0.396
			0.261	0.450**
Micro-zooplankton	A3	5	Autotrophic Pico-size	Heterotrophic Bacteria
	E16	21	-0.167	0.234
	60	24	-0.299	0.118
	All stations	50	-0.488*	0.161
			-0.401**	0.183
			-0.262	0.855
			-0.490*	0.707**
			-0.408*	0.719**
			-0.371**	0.735*
Meso-zooplankton	A3	5	Autotrophic Nano-size	Heterotrophic HNF
	E16	21	0.073	0.332
	60	21	-0.073	0.465*
	All stations	50	0.095	0.289
			0.075	0.380**
			0.306*	0.527**

* Significant at P < 0.05.

** Significant at P < 0.01.

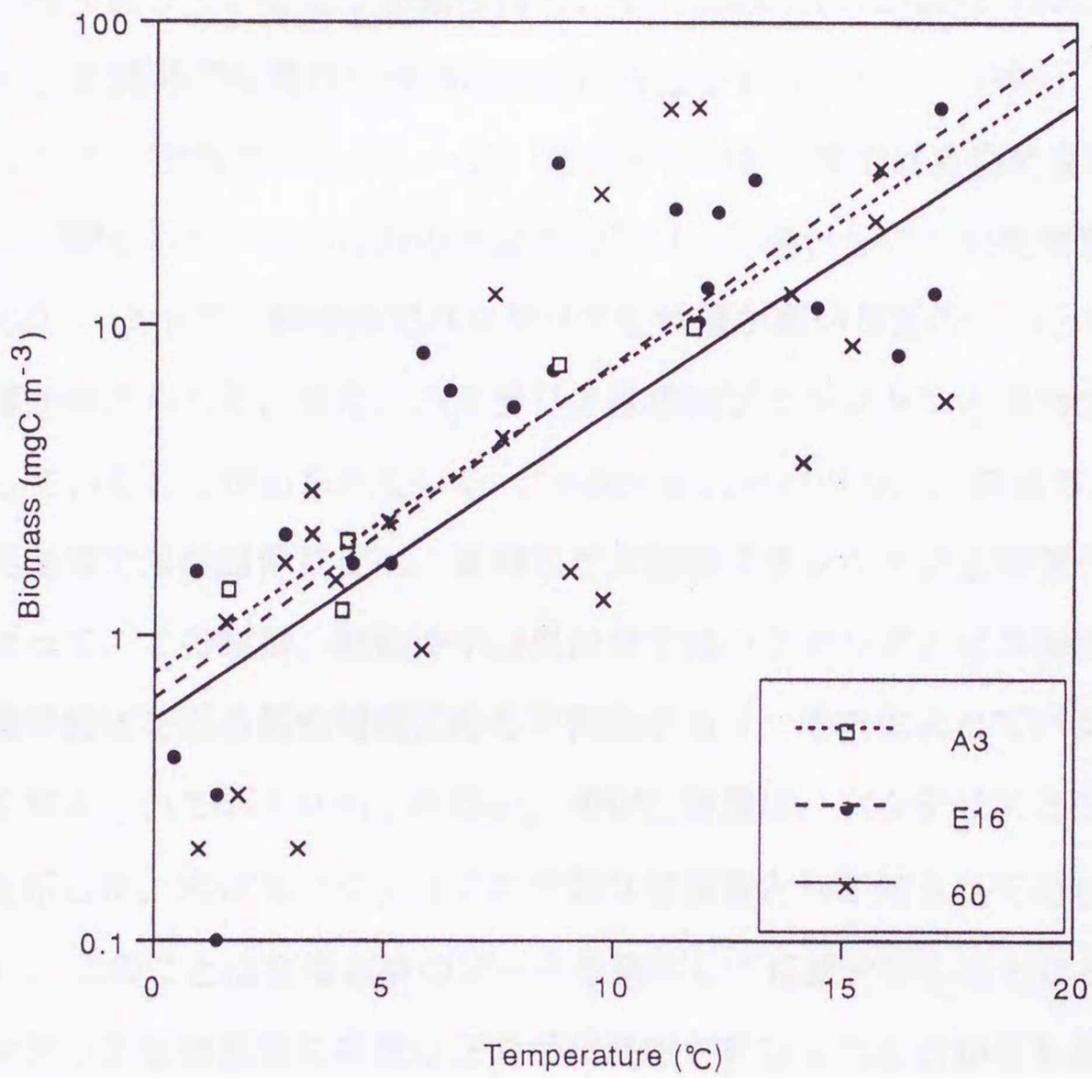


Fig. 18. Relationship between autotrophic pico-phytoplankton biomass and temperature at Stations A3, E16 and 60.

でより高かったことが示唆される。ほぼ同緯度の釧路沖と恵山沖で最高水温が6°Cも異なる原因としては、夏期に恵山沖に存在する高温・高塩分の津軽暖流水の影響が考えられる。

第2の相違点として、夏期成層期において釧路沖では、バクテリア生物量は50 mgC m⁻³と恵山沖、臼尻沿岸の10~25 mgC m⁻³と比べ高い値を示した (Fig. 5, 10, 16-)。外洋域においてバクテリアの成長は、水温、無機栄養塩濃度および溶存態有機物濃度の制限を受けていることが知られている (Goldman & Dennett 1991; Kirchman et al. 1993)。釧路沖では周年栄養塩の涸渇は発生せず (Saito et al. 1998)、夏期成層期の水温は7.8°Cと中程度である。一方、恵山沖や臼尻沿岸では夏期成層期に津軽暖流水の進入が認められ、この時期の水温は20°C以上と高いものの栄養塩濃度は低い (米田 1982)。よって、釧路沖でバクテリア生物量が高い要因の一つとして、高い栄養塩濃度が考えられる。また、バクテリアは植物プランクトンと無機栄養塩を巡る競争をしていることが知られている (Sanders & Purdie 1998)。前述のように、恵山沖や臼尻沿岸では釧路沖に比べ、夏期にピコ植物プランクトン生物量が高い値を示した。よって、この時期、恵山沖や臼尻沿岸ではバクテリアとピコ植物プランクトンが無機栄養塩を巡る競争関係にある可能性があり、それによってバクテリア生物量が低く抑えられているかもしれない。HNF生物量は、バクテリアとほぼ同様な季節変動を示した。HNFはバクテリアの主要な捕食者として知られており (Fukami et al. 1996)、このことは全調査点のデータを統合して相関分析したところ、HNF生物量とバクテリア生物量間に有意な正の相関関係が存在したことから裏付けられる (Table 3)。よって、本調査海域のHNF生物量の季節変動はバクテリアのそれと連動していると考えられる。

第3の相違点は、秋期ブルームの有無である。秋期ブルームの発生機構としては、表面水の冷却によって水柱の安定度が低下し、風によって発生する鉛直混合により表層に栄養塩が再供給されることが原因とされている。臼尻沿岸では1997年にマイクロ動物プランクトンの増加を伴う秋期ブルームが観測されたが、1998年には観測されなかった (Fig. 15)。1998年秋期の恵山沖と臼尻沿岸の水塊構造を見ると、どちらも下層が津軽暖流水で覆われていることが分かる (Fig. 6, 12)。津軽暖流水はそれまで滞留している水塊に比べ密度が大きく (大谷ら 1971)、栄養塩濃度が低いことが知られている (米田 1982)。よって、1998年秋期の恵山沖と臼尻沿岸では

栄養塩濃度の低い津軽暖流水が表層に到達したため、秋期ブルームが発生しなかったと考えられる。これは下層に津軽暖流水が存在しなかった1997年の臼尻沿岸で秋期ブルームが観測されたことから裏付けられる。

全ての調査点でマイクロ動物プランクトン生物量は、マイクロ植物プランクトンのブルームに同調して増加する傾向を示した (Fig. 5, 10, 16)。これと同様な傾向はバルト海でも報告されている (Smetacek 1981)。マイクロ動物プランクトン生物量とマイクロ植物プランクトン生物量間の相関分析を行ったところ、恵山沖および臼尻沿岸では両者に有意な正の相関関係が認められ、釧路沖でも高い正の相関が得られた ($n=5, r=0.855, p>0.05$) (Table 3)。一般には、マイクロ動物プランクトンはナノサイズのプランクトンを好んで摂餌すると考えられており (Rassoulzadegan & Etienne 1981; Capriulo 1982; Rassoulzadegan et al. 1988)、珪藻類等のマイクロ植物プランクトンは、マイクロ動物プランクトンの餌としては不適當と考えられている。しかし、恵山沖や臼尻沿岸では春期ブルーム期に高い占有率を示した鞭毛虫は、自分より大きな生物を摂餌することができるとの報告もある (Capriulo et al. 1988; Hansen 1992; Strom & Strom 1996)。後述 (三章 3-4-2) の様に、恵山沖ではマイクロ動物プランクトンによるマイクロ植物プランクトンの摂食が確認された (Table 6)。よって、ブルーム期において釧路沖および臼尻沿岸のマイクロ動物プランクトンもマイクロ植物プランクトンを摂食し、その生物量を増加させている可能性がある。一方、メソ動物プランクトンは春期ブルームに同調して増加する傾向にあるが、釧路沖や1997年の臼尻沿岸で見られた秋期ブルーム期には生物量の増加は見られなかった。恵山沖では春期のブルーム時に *Eucalanus bungii*、*Neocalanus plumchrus* および *N. cristatus* 等の冷水性大型カイアシ類がメソ動物プランクトンの中で優占したが (Fig. 11)、これらの種は釧路沖でも優占する (齊藤 1996)。これら冷水性大型カイアシ類は、夏期の後半には深層に移動する生活史を持つため (Miller et al. 1984; Miller & Clemons 1988; 小針 1999)、秋期ブルーム期には出現しないのであろう。また、恵山沖と臼尻沿岸では夏期から秋期にかけて肉食性の毛顎類のメソ動物プランクトンバイオマスにおける優占度が増加した (Fig. 10, 16)。毛顎類は1日当たりカイアシ類現存量の20.5%を摂餌するとの報告もあり (Pakhomov et al. 1999)、秋期ブルームが発生したとしても、植食性カイアシ類は高い捕食圧にさらされていることで自身の生物量を増加させることができないのかもしれない。

臼尻沿岸では、333 μ mメッシュのネットで採集したメソ動物プランクトン生物量は春期珪藻ブルームに1ヶ月遅れて年間の最大値が観測された。この1ヶ月遅れのピークは、Odate & Maita (1988) が噴火湾内の調査で既に報告している。しかし、100 μ mのネットで採集すると、珪藻ブルームに同調したメソ動物プランクトン生物量の増加が観測された (Fig. 17)。この結果は、今まで考慮に入れられてこなかった333 μ mメッシュのネットを通り抜ける小型のメソ動物プランクトンが、春期ブルーム期に重要な役割を果たしていることを示唆しており、釧路沖や恵山沖等の外洋域でも、このサイズのメソ動物プランクトンの役割を今後評価する必要があるだろう。

これまでの結果から、恵山沖のプランクトン食物連鎖構造は、冬期から春期にかけては釧路沖と同様な傾向を示すが、津軽暖流水が進入してくる夏期から秋期には若干異なる傾向を示すことが明らかとなった。この時期のプランクトン食物連鎖構造を区分すると、親潮系水から津軽暖流水へ入れ替わる5~6月は、独立栄養プランクトン生物量が低いもののマイクロ動物プランクトン、メソ動物プランクトン生物量が比較的高いという特徴を持つ移行期として、7~12月は津軽暖流水の勢力下であり水柱の安定度が高く、ピコ・ナノ植物プランクトンが優占し、メソ動物プランクトンが少ない夏期成層期として区分できる。よって本調査海域のプランクトン食物網構造の季節変化は、鉛直混合、成層構造および異なる水塊の進入といった水理環境の季節変化を反映したものと考えられた。

臼尻沿岸のプランクトン食物網構造は、恵山沖のそれとほぼ同様の傾向を示すが、高次栄養段階へのエネルギー伝達者であるメソ動物プランクトンの生活史が異なり、年によっては秋期ブルームが観測されることもあるので、釧路沖や恵山沖のような沖合域とは異なるプランクトン食物連鎖構造を持つと考えられる。

2-3-3. 他海域との比較

前章 (二章 2-3-2) で述べたように臼尻沿岸の結果は、沖合域の恵山沖、釧路沖のそれと異なることが明らかであるため、他海域 (沖合域) との比較には後者2海域の結果を用いた。釧路沖および恵山沖で観測された植物プランクトンの春期ブルームは東部北太平洋では見られないが、北大西洋では観測されている (Parsons & Lalli 1988)。この植物プランクトンの春期ブルームの規模を比較すると、本調査海域におけるクロロフィル a 濃度の年間最大値は北大西洋に比べ2.3~3.3倍高く (Table 4)、

有光層の基礎生産は釧路沖では $2474 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Kasai et al. 1998) であり、北大西洋の $642 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ($47^{\circ}\text{N } 20^{\circ}\text{W}$, Joint et al. 1993) に比べ約4倍高い。本調査海域の春期ブルームは主に珪藻類によって構成されるが、北大西洋ではハプト藻類等のナノ植物プランクトンで形成される (Sieracki et al. 1993)。北大西洋で珪藻類が増殖しない理由として、春期ブルーム期である5月に珪藻類の必須栄養素である珪酸塩濃度が低い ($<0.4 \mu\text{M}$) ことがあげられている (Sieracki et al. 1993)。一方、釧路沖 St.A3 では1990~1994年5月の珪酸塩濃度が $5.2\sim 40.8 \mu\text{M}$ (Saito et al. 1998) であり、恵山沖 St.E16 に進入してくる親潮系水の珪酸塩濃度も $18.2\sim 20.6 \mu\text{M}$ (米田 1982) と北大西洋に比べ高い値が報告されている。よって、本調査海域は春期に珪藻ブルームがみられる要因として高い珪酸塩濃度が考えられる。

春期ブルーム期においてバクテリア生物量は釧路沖では2.5倍 (1998年3~5月)、恵山沖では1.5~2.5倍 (それぞれ1998年2~3月、1999年3~4月) 増加した (Fig. 5, 10, 16)。東部北太平洋では植物プランクトン生産量がピークを示す夏期においてもバクテリア生物量に他の季節に比べて大きな変動はみられなかったが (Kirchman et al. 1993)、北大西洋では春期ブルーム期に約5倍増加する (Ducklow et al. 1993)。外洋域においてバクテリアの成長は、水温、無機栄養塩濃度および溶存態有機物濃度の制限を受けていることが知られている (Goldman & Dennett 1991; Kirchman et al. 1993)。東部北太平洋で夏期にバクテリア生物量の増加がみられない原因として、溶存態有機物濃度による制限を受けていることが報告されている (Kirchman et al. 1993)。春期ブルーム期の表面水温を比較すると釧路沖で $1.6\sim 4.3^{\circ}\text{C}$ (1998年3~5月, Fig. 3)、恵山沖 $0.6\sim 4.3^{\circ}\text{C}$ (1998年2~3月、1999年3~4月, Fig. 6) と、北大西洋の $9\sim 11^{\circ}\text{C}$ (5~6月) に比べ低かった。また、前述の様に本調査海域の春期ブルームは珪藻類で形成され、北大西洋ではハプト藻類で形成される。Sanders & Purdie (1998) は、珪藻の一種である *Skeletonema costatum* はバクテリアが利用しにくいポリペプチドを滲出し、ハプト藻の一種である *Emiliana huxleyi* は溶存態有機物をバクテリアが利用しやすい単量体で滲出させることを報告している。よって、北大西洋のバクテリアは高水温とハプト藻により海水中に放出された単量体の溶存態有機物を速やかに利用し生物量を急激に増加させているのかもしれない。一方、本調査海域でバクテリア生物量の増加率が北大西洋に比べ低い要因としては、低水温と珪藻によって放出される溶存態有機物が北大西洋に比べバクテリアに利用し難

い構造であることが考えられる。

マイクロ動物プランクトン生物量は春期ブルーム期に釧路沖では4.5倍（1998年3～5月, Fig. 5）、恵山沖では5～8倍（それぞれ1998年2～3月、1999年3～4月, Fig. 10）に増加した。東部北太平洋では植物プランクトン生産がピークを示す夏期に1.7倍まで増加したが（Table 4）、北大西洋では春期ブルーム期に約5倍増加することが報告されている（Verity et al. 1993）。前述の様に、ブルームを形成する植物プランクトンのサイズは両海域で異なり、北大西洋で優占するハプト藻類の方が、サイズの珪藻類よりもマイクロ動物プランクトンの餌として適していると考えられている（Rassoulzadegan & Etienne 1981; Capriulo 1982; Rassoulzadegan et al. 1988）。北大西洋では、これを反映し植物プランクトン生産の82～119%がマイクロ動物プランクトンに取り込まれており（Verity et al. 1993）、マイクロ動物プランクトン生物量の増加は、春期ブルームを利用した結果と判断される。一方、本調査海域でも二章2-3-2で示したように、マイクロ動物プランクトンが、ナノサイズに加えて、マイクロサイズの珪藻類を摂食している可能性もあるが、これについては次章で詳しく述べる。

本調査海域においてメソ動物プランクトン生物量は釧路沖では5月に、恵山沖では4月に年間の最大値を記録し、これは春期ブルームが観測された月と一致する（Fig. 5, 10）。一方、春期ブルームが発生しない東部北太平洋では5～6月に、春期ブルームが形成される北大西洋では春期ブルームに1ヶ月遅れの6月にメソ動物プランクトンの最大値が観測される（Colebrook 1982; Parsons & Lalli 1988）。春期ブルーム期において本調査海域、東部北太平洋および北大西洋のいずれの海域でもメソ動物プランクトン生物量の50～95%はカイアシ類で占められる（Parsons & Lalli 1988-）。また、東部北太平洋ではメソ動物プランクトン生物量の急激な増加は、Neocalanus属カイアシ類の成長によって起こることが報告されているので（Mackas & Tsuda 1999）、海域間で見られたメソ動物プランクトン最大生物量の時期的な差異は、カイアシ類生物量の季節変動が主要因と考えられる。一般に、植食性カラノイダカイアシ類の発育時間は水温と餌量に依存的であることが知られている（Uye 1988; Hirakawa & Imamura 1993）。カイアシ類の発育期である3～6月の表面水温を比較すると、本調査海域では1.5～11°C（Fig. 3, 6）、東部北太平洋では5～9°C、北大西洋では8.5～11°C（Parsons & Lalli 1988）と最低水温では本調査海域が最も低かつ

た。一方、先に述べた様に本調査海域と北大西洋では春期ブルームが発生するが、東部北太平洋では春期ブルームはみられない。よって、本調査海域が東部北太平洋に比べメソ動物プランクトン最大生物量が観測される時期が早いのは、餌料環境の違いと考えられる。即ち、小針（1999）は、釧路沖においてNeocalanus属は豊富な餌濃度より発育時間を早め、その結果、東部北太平洋に比べ1ヶ月ほど早くコペポダイト5期まで発育することを報告しているが、これは本研究の結果と一致する。一方、北大西洋ではNeocalanus属ではなくCalanus属が優占する（Parsons & Lalli 1988）。Calanus属はNeocalanus属とは産卵に利用するエネルギー源に差異があり、Calanus属は成体が産卵前に摂食した食物をエネルギー源として産卵を行なうのに対し、Neocalanus属の成体は摂食せず、未成体が前年に体内に脂肪として蓄えたエネルギー源を利用して産卵を行なう（Parsons & Lalli 1988）。そのため、北大西洋では植物プランクトンの春期ブルームに遅れてCalanus属が増加すると考えられている（Colebrook 1982）。

以上より、本調査海域は珪藻ブルームが発生するという点で、東部北太平洋（ブルーム無し）および北大西洋（ハプト藻ブルーム）と異なり、バクテリア生物量、マイクロ動物プランクトン生物量、およびメソ動物プランクトン生物量の変動傾向が珪藻ブルームがみられた春期に海域間で最も大きく異なった。この原因としては、春期ブルーム期の水温、栄養塩組成の違い、春期ブルームを形成する植物プランクトン構成種の違い、春期ブルーム期に卓越するカイアシ類の種および生活史の違いが考えられた。

Table 4. Comparison of annual features of plankton biomass in the euphotic zone of the western (present data) and eastern subarctic Pacific (literature data) and north Atlantic (literature data). - : no data.

Plankton	NW subarctic Pacific		St.60	NE subarctic Pacific		North Atlantic
	St.A3	St.E16		St.60	St.60	
Chlorophyll <i>a</i> (annual maximum : $\mu\text{g/l}$)	7.2 (May)	10.4 (April)	-	0.5 ⁹ (Summer)	3.2 ⁹ (May)	
Bacteria (annual range : mgC / m^3)	11.7 - 50.9	5.5 - 63.3	7.8 - 32.2	11 - 18.3 ^{9,6}	9 - 45 ⁹ (spring bloom season)	
HNF (annual range : mgC / m^3)	1.8 - 40.1	0.6 - 21.6	0.5 - 8.6	0.5 - 9.7 ^{1,2}	0.1 - 32 ^{7,8} (North Sea)	
Micro-zooplankton (annual range : mgC / m^3)	3.8 - 55.1	0.6 - 28.6	1.6 - 39.4	-	9.8 - 53.2 ^{3,10} (May to July)	
Ciliates + Flagellates (annual range : mgC / m^3)	3.5 - 37.9	0.4 - 25.2	0.8 - 36.6	4.4 - 9.2 ^{1,2}	-	
Meso-zooplankton (annual maximum : mgC / m^3)	4434 (0-30m)	2640 (0-200m)	1351 (0-70m)	900 ⁹ (0-150m)	788 ⁹ (0-150m)	

References: 1, Booth et al. (1993); 2, Boyd et al. (1995a); 3, Burkill et al. (1993); 4, Ducklow et al. (1993); 5, Harrison et al. (1999); 6, Kirchman et al. (1993); 7, Nielsen & Richardson (1989); 8, Nielsen et al. (1993); 9, Parsons & Lalii (1988); 10, Verity et al. (1993).

第三章 植物プランクトンおよびバクテリアの生産と他生物の摂食によるロス

1980年代始めにマイクロ動物プランクトンの摂食速度を測定する希釈法が開発され (Landry & Hassett 1982)、世界中の様々な海域でマイクロ動物プランクトンの摂食速度が測定された (Burkill et al. 1995; Fronemann et al. 1996; James & Hall 1998-)。その結果、植物プランクトンに対するマイクロ動物プランクトンの摂食量は、一次生産の0-194%に相当することが示された。最近では、植物群に特異的な色素を用いることによって、あるいは各種フィルターでサイズ分画することによって、それぞれ植物プランクトン分類群、サイズ毎に摂食速度を見積もることが可能になった (Burkill et al. 1987; Landry et al. 1995; Froneman & McQuaid 1997)。

マイクロ動物プランクトン (10-200 μm) は、主に鞭毛虫および繊毛虫等の原生動物で構成されるが、サイズの的にメソ動物プランクトンによって効率良く摂食されることが分かっている (Sherr et al. 1986; Berggreen et al. 1988)。一般に原生動物の C:N 比 (3-5 : 1) は植物プランクトンのそれ (6-15 : 1) に比べ低いことが分かっているが、このことは原生動物が植物プランクトンに比べてタンパク質やアミノ酸を多く含み、メソ動物プランクトンにとって餌価値の高いことを示す (Stoecker & Capuzzo 1990)。カイアシ類の繊毛虫に対する濾過速度は、植物プランクトンに対するそれより有意に高いことも報告されている (Stoecker & Sanders 1985; Stoecker & Egloff 1987; Wiadnyana & Rassoulzadegan 1989)。

3-1. 希釈法理論

自然海における植物プランクトン生物量の変化は一般に、

$$P_t = P_0 \exp\{(\mu - g) \cdot t\} \quad (1)$$

で表すことができる。ここで P_0 、 P_t は、それぞれ0時と t 時の植物プランクトン生物量、 μ は植物プランクトンの増殖速度、そして g はマイクロ動物プランクトンの植物プランクトンに対する摂食速度をそれぞれ表す。つまり植物プランクトンの見かけの増殖速度 (k) は、

$$k = \mu - g$$

で表すことができ、 k は、

$$k = (1/t) \ln (P_t/P_0)$$

で求めることができる。今、自然海水をろ過海水で薄め、ある希釈率の系列 (x , $x=1$ は自然海水のみ、0.5は自然海水、ろ過海水それぞれ50%) を作成したとき、仮定1: 植物プランクトンの増殖が自身の密度によらず一定であり、仮定2: 摂食速度が植物プランクトン密度に依存せず一定で、仮定3: 実験中、植物プランクトンは栄養塩濃度の涸渇等により増殖速度を低下させず (1) 式に従って増加すると仮定すると (Landry & Hassett 1982)、希釈列毎の植物プランクトンの'みかけ'の増殖速度 (k)は、

$$k = \mu - g x$$

で表せる。各希釈列毎に k を求めた後、 $k - x$ 直線回帰モデルにあてはめることにより、 μ (切片) と g (傾き) を求めることができる。本研究では第2の仮定が満たされず、マイクロ動物プランクトンの摂食飽和によって、0.5以上の希釈率でみかけの増殖速度が一定となる現象が観察された。この場合は、Elser & Frees (1995) に従い、レクト・リニア (折れ線) モデルにあてはめ、

$$k = \mu - g x \quad (x < ILC \text{ のとき}),$$

$$k = \mu - g ILC \quad (x \geq ILC \text{ のとき}),$$

として解析した。ここで ILC は、初期限界濃度 (Incipient Limiting Concentration) を示す。解析には SYSTAT (STSTAT, Inc) の NLIN を用いた。

植物プランクトン現存量に対するマイクロ動物プランクトンの日間摂食率 (Ig : % day⁻¹) は、

$$Ig = [1 - \exp(g)] \cdot 100$$

で計算することができる。さらに餌生物生産量に対する日間摂食率 (Pg : % day⁻¹) は、

$$Pg = [1 - \{\exp(\mu - g) - 1\} / \{\exp(\mu) - 1\}] \cdot 100$$

で表すことができる。

なお、この希釈法はバクテリア (餌生物) - ナノ動物プランクトン (主に HNF) 間の増殖速度 - 摂食速度解析にも適用できる。

3-2. 材料と方法

3-2-1. 希釈法による植物プランクトン生産量とマイクロ動物プランクトンによる摂食量およびバクテリア生産量とナノ動物プランクトンによる摂食量の測定

北海道南東部釧路沖に設置されたA-line上の、St.A3、A4、A10、A11の4地点において1997年7月から1998年5月にかけて希釈培養実験（植物プランクトン～マイクロ動物プランクトン）を行った。実験用海水は、プラスチック製のバケツで表面より採取し、183 μ mメッシュのネットでメソ動物プランクトンを除去した後、1N塩酸で洗浄した20Lポリカーボネイトボトルに入れ実験開始まで暗所で保存した。実験用海水の一部を、ワットマンGF/Fフィルター（目合い、約0.7 μ m）で弱圧（150 mmHg以下）ろ過し、実験用海水と、このろ過海水で希釈列を作成した。実験用海水は、その割合が17%、33%、50%、100%となるように調整した後、1.2Lポリカーボネイト瓶につめた。培養は現場表面水温に保った野外水槽で24時間行った。このとき、光条件は遮光巾で海表面照度の50%とした。なお、Saito et al. (1998) は、釧路沖A-lineでは年間を通じて栄養塩の涸渇が起こらないことを明らかにしているため、A-line上の調査点では栄養塩添加実験は行わなかった。

実験開始時と終了時のクロロフィル a 濃度測定用海水試料は、試水100～200 mlを直径24 mmのワットマンGF/Fフィルターでろ過し、このフィルターを6 mlのn,n dimethylformamid (Suzuki & Ishimaru 1990) が入ったチューブに入れ測定まで-20 $^{\circ}$ Cで保存した。クロロフィル a 濃度の測定は、ターナーデザイン社の蛍光光度計（model 10-AU）で行った（Holm-Hansen et al. 1965）。実験開始時のマイクロ動物プランクトン現存量を求めるため、実験用海水から試水1Lを採取し、酸性ルゴール溶液（最終濃度1%）で固定した。この試料は沈殿法で20 mlに濃縮した後、0.2～4 mlを検鏡用サンプルとして倒立顕微鏡下で個体数の計数とサイズの測定を行った。生物体の容積から炭素量への換算方法は第二章と同様である。

恵山沖St.E16での希釈培養実験（植物プランクトン-マイクロ動物プランクトン、バクテリア-ナノ動物プランクトン）は、1998年7月から1999年6月の期間ほぼ一ヶ月毎に行った。実験用海水は水深5～10 mよりバン・ドーン採水器（容量、20L）で採取し、160 μ mメッシュのネットでメソ動物プランクトンを除去した後、1N塩酸で洗浄した45Lのプラスチック製バケツに入れ実験開始時まで暗所で保存した。ナノ動物プランクトンのバクテリアに対する摂食速度を求めるため、実験用海水の一部を10 μ mメッシュのネットでさらにろ過し、10 μ m以下画分の実験用海水を作成した。実験用のろ過海水は、ワットマンGF/Fフィルターを用い弱圧（150 mmHg以下）で作成したが、バクテリアに対するナノ動物プランクトンの摂食速度

を求めるための実験では、ワットマンGF/Fフィルターでろ過した海水をさらにカセットフィルター（Gelman社製、 $0.2\mu\text{m}$ ）でろ過した。希釈率は実験用海水の割合が10%、25%、50%、75%および100%になるように調整し、それぞれ1.2Lポリカーボネイト瓶につめた。培養中に栄養塩が枯渇しないように、全ての実験ボトルについて栄養塩を添加した（硝酸塩： $10\mu\text{M}$ 、珪酸塩： $20\mu\text{M}$ 、リン酸塩： $1\mu\text{M}$ ）。 $10\mu\text{m}$ 以下画分の実験ではさらにグルコース $10\mu\text{M}$ を添加した。自然海水100%の実験区については、栄養塩非添加区を設け、見かけの増殖速度を栄養塩添加区とt-検定にて比較することで、現場の植物プランクトンが栄養塩制限下に置かれているか否かを判定した。培養は船上に設けられた水槽で、現場水温、50%表面照度で24時間行った。また、実験開始時の採水層の水温はCTDを用いて測定した。

実験開始時と終了時のクロロフィル_a濃度測定用試料は、試水100~600 mlを $10\mu\text{m}$ メッシュネット、 $2\mu\text{m}$ ヌクレポア・フィルター、ワットマンGF/Fフィルターの順に濾過することによってサイズ分画を行った。フィルターはろ過後直ちに8 mlの90%アセトンが入った20 mlのバイアル瓶に入れ、測定まで -30°C で保存した。クロロフィル_a濃度の測定は、ターナーデザイン社の蛍光光度計（model 10）で行った（Holm-Hansen et al. 1965）。実験開始時と終了時のバクテリア測定用試料は、試水3 mlを滅菌済のクリオジェニックバイアルに入れ、 $0.2\mu\text{m}$ ヌクレポアフィルターでろ過したパラホルムアルデヒド（最終濃度1%）で固定し、液体窒素で急速冷凍し測定まで -30°C で保存した。実験開始時のHNFおよびマイクロ動物プランクトン現存量の固定方法、測定方法、炭素量への換算方法は第二章と同様だが、バクテリア密度の測定は、フローサイトメーター（ベックマン・コールター, EPICS ELITE）を用いて行った。まず、PicoGreen (Molecular Probes) をジメチルスルホキシド (DMSO) と蒸留水の混合液（比率1 : 4）で10倍に薄めてStock solution とし、使用するまで -30°C で遮光して保存した。次に、染色直前にこのStock solution を $0.2\mu\text{m}$ ヌクレポアフィルターでろ過した蒸留水で10倍に薄め、Working solution とした。試料は、RNase A とTriton x-100 {それぞれ最終濃度 $0.2\mu\text{g ml}^{-1}$ (w/w), 0.05% (w/w)} で約2時間反応させた後、PicoGreenのWorking solutionで暗条件下1時間の染色を行った。測定は、励起波長488nmのアルゴンレーザー（出力15mW）を用いて行い、前方散乱光（FS）、側方散乱光（SS）、480-520nmの緑色蛍光（PicGreen）を測定した。バクテリアのカウントは、染色試料のカウント数と非染色試料のカウント数の差とした。密度は、

試料の流速をあらかじめ測定しておき、試料を一定時間（1～3分間）流すことで求めた。

3-2-2. カイアシ類によるマイクロ動物プランクトン摂食速度の測定

カイアシ類によるマイクロ動物プランクトン摂食速度の測定は、恵山沖 St.E16で1998年10月から1999年6月にかけて、ほぼ一ヶ月毎に行った。実験用海水は水深5 mよりバン・ドーン採水器（容量、20 L）にて採取し、1N塩酸で洗浄した120 Lプラスチック製バケツに移し、実験開始時まで暗所で保存した。実験用海水は160- μ mメッシュで逆濾過する（実際にはメッシュを取り付けたピッチャー内に濾過されてくる海水をサイホンで取り除く）ことにより10L程度まで濃縮した。この濃縮実験海水は、460 mlのガラス瓶9～12本に空気が入らないように満たし、これを実験区とした。これとは別に、逆濾過した濾液よりマイクロ動物プランクトン初期密度測定用試水460 mlを採取し、また対照実験区として培養用試水を460 mlのガラス瓶2～3本に空気が入らないように満たした。実験区と対照区のガラス瓶は、現場水温、暗所で24時間培養した。この際、大型の粒子が瓶底に堆積するのを防ぐため、3時間毎に瓶を上下に振とうした。実験開始および終了時に計数用試料を採取し、第二章のマイクロプランクトンと同様の方法で固定した。試水460 mlは沈殿法で20 mlに濃縮した後、倒立顕微鏡を用い無殻鞭毛虫と無殻繊毛虫についてそれぞれ最低100細胞又は400視野以上計数を行った。炭素量への変換方法は第二章と同様である。実験区のカイアシ類の計数は、倒立顕微鏡で行い頭胸長を接眼マイクロメーターで測定した。さらに、頭胸長よりUye (1982) の換算式を用い炭素量に変換し、Ikeda (1985-) に従って代謝要求量を求めた。

カイアシ類の無殻鞭毛虫と無殻繊毛虫に対する水速度と摂食速度は、培養前後の無殻鞭毛虫と無殻繊毛虫の密度変化から求めた (Frost 1972)。倒立顕微鏡下でマイクロ動物プランクトンを計数する場合、20%程度の測定誤差が生じることが知られている (Gifford 1993)。よって、実験終了時における実験区の細胞密度が対照区の80～100%の範囲内にある結果は有意な差がないものとし、結果から除外した。さらに、実験瓶にヤムシ等の肉食性メソ動物プランクトンが混入したものも結果の分析から除外した。

3-3. 結果

3-3-1. 北海道南東部釧路沖 (A-line)

実験開始時のクロロフィル *a* 濃度は調査期間を通じて $0.43 \sim 7.15 \mu\text{g l}^{-1}$ の範囲を変動し、1997年10月のSt.A3と1998年5月のSt.A3とSt.A4で $3 \mu\text{g l}^{-1}$ 以上の高い値が観測された (Table 5)。その他の調査点では $0.4 \sim 0.7 \mu\text{g l}^{-1}$ の範囲であった。マイクロ動物プランクトン生物量は $4.2 \sim 149 \text{ mgC m}^{-3}$ の範囲を変動し、 $3 \mu\text{g l}^{-1}$ 以上の高いクロロフィル *a* 濃度が観測された調査地点では、 30 mgC m^{-3} 以上の高い生物量が観測された (Fig. 19)。それ以外の調査地点では 16 mgC m^{-3} 以下の低い生物量であった。マイクロ動物プランクトンの群集組成について、1998年5月のSt.A3を除くと、常に無殻繊毛虫が全体の36~80%を占めた。1997年10月のSt.A3と1998年5月のSt.A3およびSt.A4では、無殻と有殻鞭毛虫がこれに次いで高い占有率を示し、1998年3月のSt.A3では無殻鞭毛虫の占有率が64%に達した。

希釈培養実験によって求められた植物プランクトンのみかけの増殖速度は、希釈率に対して1997年7、10月および1998年5月のSt.A4、A11では直線関係にあったが、それ以外の調査点で直線関係は認められず摂食飽和が見られ、ILCは希釈率 $0.415 \sim 0.558$ で観測された (Fig. 20)。植物プランクトンの増殖速度 (μ) は調査期間を通じて $0.22 \sim 0.65 \text{ d}^{-1}$ の範囲を変動し、 0.25 d^{-1} 以下の低い値は1998年1月と3月のSt.A10で、 0.62 d^{-1} 以上の高い値は1998年3月のSt.A3と5月のSt.A11で観測され、それ以外の調査地点では $0.44 \sim 0.49 \text{ d}^{-1}$ の範囲にあった (Table 5)。一方、マイクロ動物プランクトンの摂食速度は $0.09 \sim 1.38 \text{ d}^{-1}$ の範囲を変動したが、 0.1 d^{-1} 以下の低い値は1997年7月のSt.A6およびA11で、 0.67 d^{-1} 以上の高い値は1998年3月に観測された。植物プランクトンの現存量および生産量に対する摂食率を計算すると、それぞれ8.3~74.7%、22.3~244.2%の範囲を変動し、1997年7月のSt.A11とA6はそれぞれ8.3~9.7%、22.3~28%と低く、1998年1、3月にはそれぞれ29.9~74.7%、133.2~244.2%と高くなった。

3-3-2. 北海道南西部恵山沖 (St.E16)

実験の初期クロロフィル *a* 濃度は $0.48 \sim 10.39 \mu\text{g l}^{-1}$ と大きく変動したが、これは1999年4月がブルーム期に相当していたことによる (Table 6)。このときクロロフィル *a* 濃度は $10.39 \mu\text{g l}^{-1}$ だったが、他の実験日には $1.4 \mu\text{g l}^{-1}$ を上回ることはな

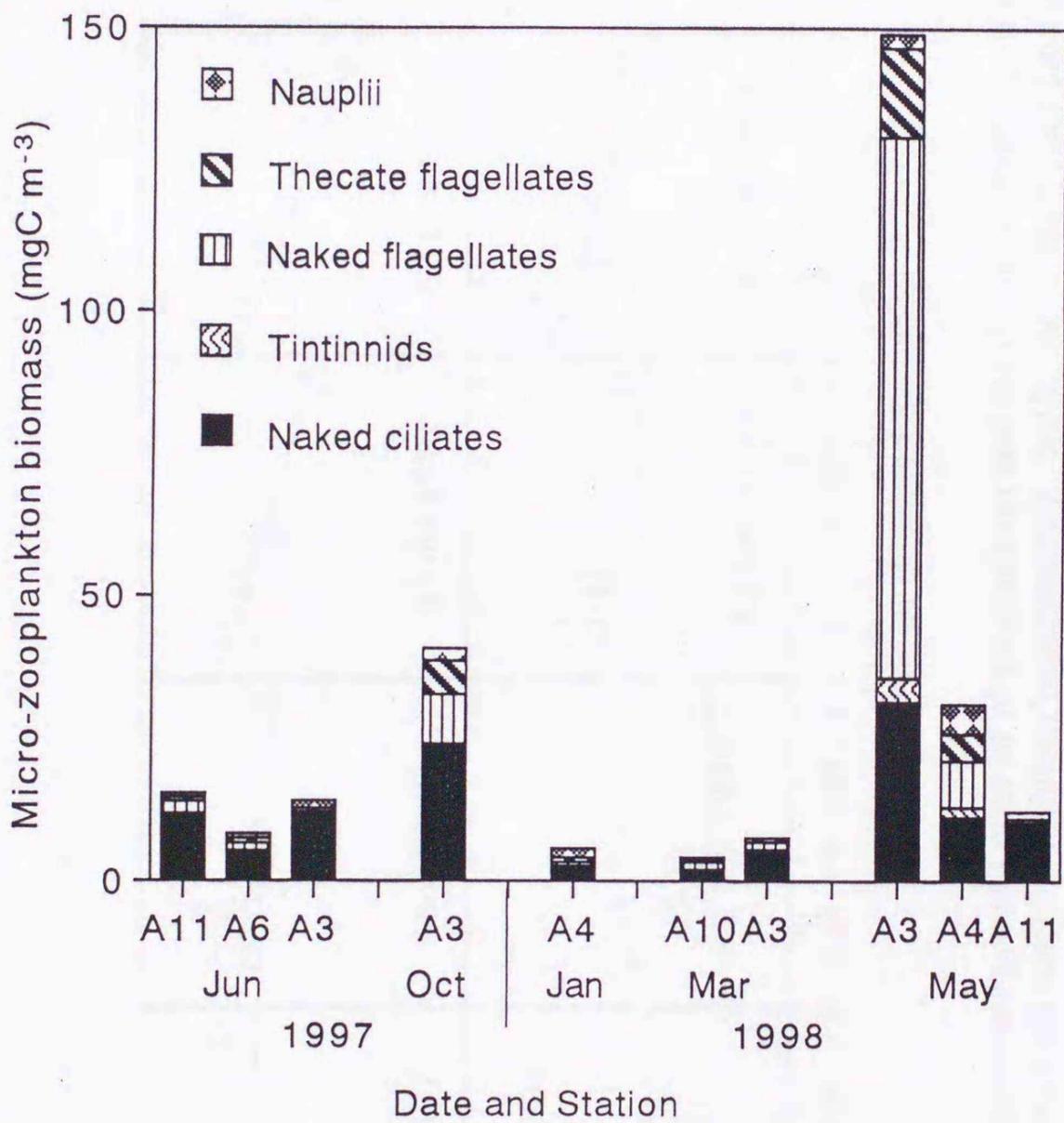


Fig. 19. Biomass and composition of micro-zooplankton in the natural seawater used for dilution experiments at each Station off Kushiro (see Fig. 2).

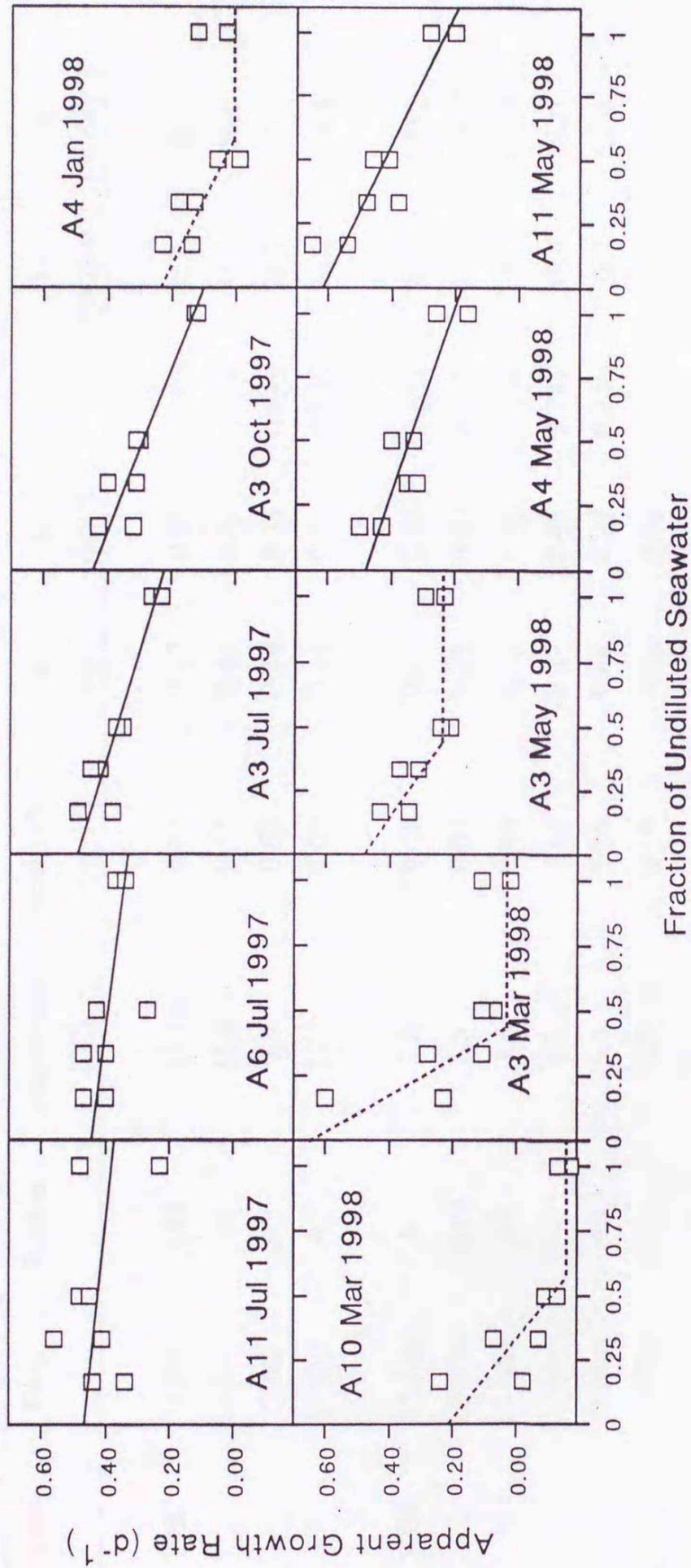


Fig. 20. The relationship between apparent growth rates of phytoplankton and the degree of dilution of natural seawater with filtered seawater at Stations A3 to A11 off Kushiro (dilution experiments). Solid and broken lines are linear and rectilinear fits of the data points, respectively. Note that the rectilinear fits assume grazing station at a certain level of phytoplankton concentration.

Table 5. Summary results of dilution experiments, including surface water temperatures and chlorophyll *a* concentrations at the start of the experiments, phytoplankton growth rates (μ), micro-zooplankton grazing rates (*g*) and correlation coefficients from regression analysis (r^2). Ig and Pg represent fraction's of initial phytoplankton stock and primary production consumed by micro-grazers, respectively.

Year	Date	Station	temperature (°C)	Initial chl <i>a</i> ($\mu\text{g l}^{-1}$)	μ (day^{-1})	<i>g</i> (day^{-1})	r^2	Ig (% day^{-1})	Pg (% day^{-1})
1997	2 Jul	A11	12.1	0.72	0.47	0.09	0.083	8.3	22.3
	3 Jul	A6	11.0	0.51	0.45	0.10	0.358	9.7	28.0
	5 Jul	A3	7.8	0.65	0.49	0.25	0.839	21.7	56.0
	17 Oct	A3	12.1	7.07	0.44	0.31	0.855	26.7	74.3
1998	15 Jan	A4	3.8	0.52	0.25	0.36	0.621	29.9	133.2
	12 Mar	A10	1.5	0.61	0.22	0.67	0.645	48.6	244.2
	14 Mar	A3	1.6	0.43	0.65	1.38	0.632	74.7	156.5
	12 May	A3	4.3	7.15	0.47	0.45	0.747	36.0	96.0
	12 May	A4	5.6	3.19	0.48	0.27	0.749	23.7	62.2
	14 May	A11	8.3	0.59	0.62	0.38	0.812	31.9	69.1

かった。独立栄養プランクトンの組成を見ると、1999年4月にはマイクロサイズが全体の99%を占め、さらにこのうち92%が珪藻類によるものであり、これが珪藻ブルームであったことが分かる (Fig. 21)。1998年8月、1999年6月には有殻鞭毛類が1999年3月には無殻鞭毛類のマイクロ植物プランクトンがそれぞれ25%以上を占めて卓越した。1999年4月以外はピコおよびナノサイズが全独立栄養プランクトンの68%以上を占めて優占した。従属栄養プランクトン生物量を見ると、バクテリアは1998年8月の高水温期と珪藻ブルーム時に 20 mgC m^{-3} 以上の高い値を取り、その捕食者であるHNFは1998年8月に 7 mgC m^{-3} の最高値を示したが、珪藻ブルーム時には 1.4 mgC m^{-3} 以下の低い生物量であった。マイクロ動物プランクトンは珪藻ブルーム時に 28.2 mgC m^{-3} の最高値を示したが、その他の日には 8.6 mgC m^{-3} 以下であった。珪藻ブルーム時には無殻鞭毛虫が、それ以外の日には無殻繊毛虫がそれぞれ優占した。

希釈培養実験による植物プランクトンのみかけの増殖速度は希釈率に対して、ほとんどの実験日で直線関係にあったが、1998年8月のピコおよびナノサイズと1998年12月のナノサイズの分画では摂食飽和が認められ、ILCは希釈率0.404~0.833に存在した (Fig. 22)。総クロロフィル a 量でみたときの植物プランクトンの増殖速度は、1998年12月~1999年4月に 0.34 d^{-1} 以下の低い値を示したのに対して、1998年8~10月および1999年6月には 1.31 d^{-1} 以上の高い値を示した (Table 6)。マイクロサイズのクロロフィル a 量では、これと同じ季節変化を示したのに対して、ピコおよびナノサイズでは若干異なった。ピコおよびナノサイズ共に、増殖速度は12月および3月には $0.16 \sim 0.41 \text{ d}^{-1}$ と低いが、4月には $0.60 \sim 0.98 \text{ d}^{-1}$ と高く、マイクロサイズのそれを上回った。6月はピコ、ナノサイズでは4月と同様であったがマイクロサイズは4月の結果よりも一桁増加した。また、植物プランクトンの全てのサイズで1998年8月、10月、および1999年6月には、非希釈海水における栄養塩添加区と非添加区のみかけの増殖速度に有為差が認められ (Table 7)、現場環境において植物プランクトンが栄養塩制限下にあったことが分かる。総クロロフィル a 量でみたときのマイクロ動物プランクトンの摂食速度は、1999年3月と6月に 0.1 d^{-1} 以下の低い値を示した以外は 0.12 d^{-1} 以上であり、1998年10月に 0.2 d^{-1} の最高値を記録した。サイズ毎に見ると、ピコおよびナノサイズでは、これと類似の傾向を示したのに対して、マイクロサイズでは大きく異なった。マイクロサイズでは3月に 0.37 d^{-1} と最も高い摂食速度が見られたが、その他の実験日では常に 0.1 d^{-1} 以下の低い値であった。植物プランクトン現存

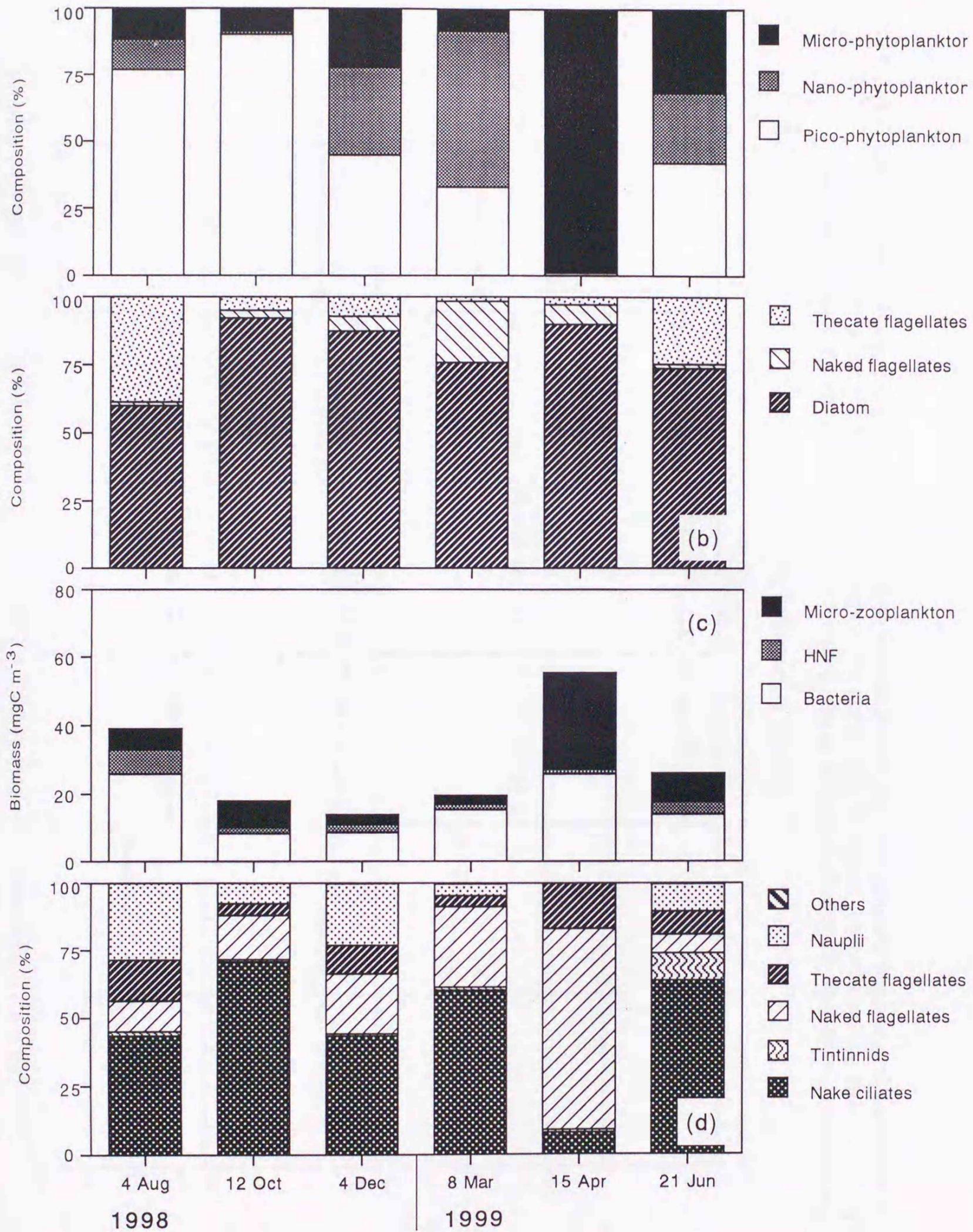


Fig. 21. Plankton assemblages data in the natural seawater used for dilution experiments at Station E16; autotrophic plankton composition (a), micro-phytoplankton composition (b), total heterotrophic plankton biomass (bacteria, HNF, micro-zooplankton) (c), and micro-zooplankton composition (e).

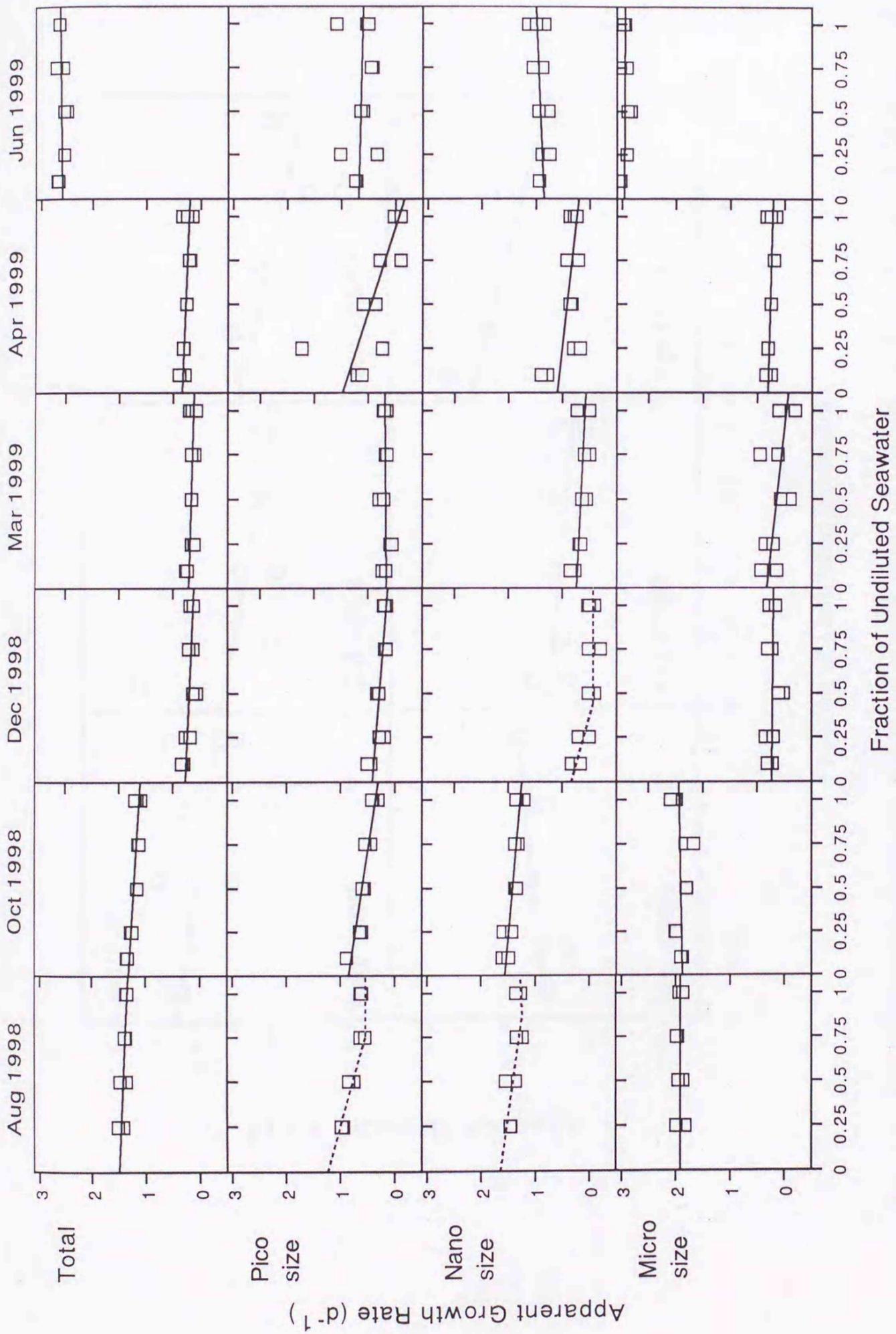


Fig. 22. The relationship between apparent growth rates of size-fractionated phytoplankton and the degree of dilution of natural seawater with filtered seawater at Station E16. Solid and broken lines are linear and rectilinear fits of the data points, respectively. Note that the rectilinear fits assume grazing stationarity at a certain level of phytoplankton concentration.

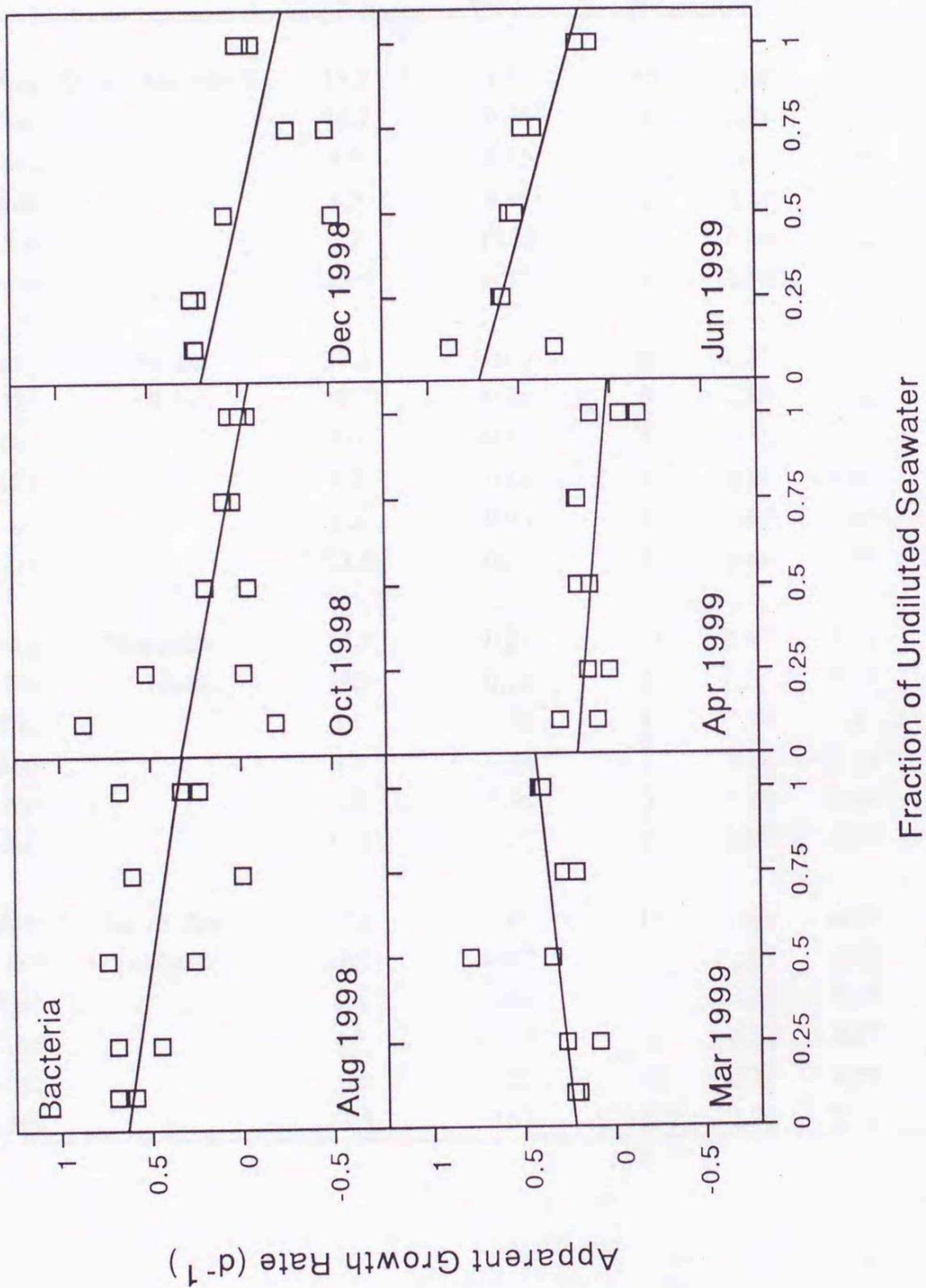


Fig. 23. The relationship between apparent growth rates of bacteria and the degree of dilution of natural seawater with filtered seawater at Station E16.

Table 6. Summary results of dilution experiments, including surface water temperatures and chlorophyll *a* concentrations at the start of the experiments, phytoplankton growth rates (μ) at each size classes, micro-zooplankton grazing rates (*g*) and correlation coefficients from regression analysis (r^2). Ig and Pg represent fraction's of initial phytoplankton stock and primary production consumed by micro-grazers, respectively. -: no grazing loss.

year	Date	Size	Temperature (°C)	Chlorophyll <i>a</i> ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Depth (m)	μ (day ⁻¹)	<i>g</i> (day ⁻¹)	r^2	Ig (% day ⁻¹)	Pg (% day ⁻¹)
1998	4 Aug	Total Chlorophyll	17.3	1.40	10	1.50	0.16	0.61	14.5	26.2
	12 Oct		18.7	0.60	5	1.31	0.20	0.68	17.9	34.5
	4 Dec		8.6	0.80	5	0.27	0.14	0.38	13.2	49.7
1999	8 Mar		4.3	0.48	5	0.21	0.09	0.28	8.2	67.6
	15 Apr		1.2	10.39	5	0.34	0.12	0.39	11.3	35.8
	21 Jun		13.5	0.77	5	2.58	0.03	0.03	3.0	149.3
1998	4 Aug	Pico-size ($< 2\mu\text{m}$)	17.3	0.60	10	1.15	0.72	0.95	51.1	91.4
	12 Oct		18.7	0.36	5	0.85	0.48	0.85	38.3	82.9
	4 Dec		8.6	0.19	5	0.41	0.26	0.59	22.5	64.4
1999	8 Mar		4.3	0.11	5	0.16	0.00	0.03	-	-
	15 Apr		1.2	0.08	5	0.98	1.04	0.48	64.8	102.5
	21 Jun		13.5	0.08	5	0.69	0.08	0.05	7.4	47.4
1998	4 Aug	Nano-size ($2-10\mu\text{m}$)	17.3	0.35	10	1.57	0.33	0.58	28.1	43.9
	12 Oct		18.7	0.12	5	1.55	0.28	0.70	24.1	38.2
	4 Dec		8.6	0.20	5	0.34	0.97	0.65	62.0	102.7
1999	8 Mar		4.3	0.10	5	0.24	0.16	0.26	14.6	50.7
	15 Apr		1.2	0.56	5	0.60	0.36	0.31	30.3	68.0
	21 Jun		13.5	0.17	5	0.85	0.00	0.15	-	-
1998	4 Aug	Micro-size ($>10\mu\text{m}$)	17.3	0.45	10	1.92	0.00	0.00	0.2	0.3
	12 Oct		18.7	0.12	5	1.87	0.00	0.04	-	-
	4 Dec		8.6	0.41	5	0.24	0.03	0.01	2.9	12.1
1999	8 Mar		4.3	0.27	5	0.33	0.37	0.32	30.6	140.2
	15 Apr		1.2	9.75	5	0.31	0.09	0.26	8.6	29.2
	21 Jun		13.5	0.52	5	2.96	0.02	0.02	2.4	60.5

Table 7. Phytoplankton growth rates in nutrient-enriched and unenriched treatments at Station E16.

ns : not significant

	year	Date	$\mu(d^{-1})$		Difference		
			Enriched	Unenriched	df	<i>t</i>	<i>p</i>
Total Chlorophyll	1998	4 Aug	1.35 (0.01)	0.65 (0.06)	4	20.70	< 0.01
		12 Oct	1.15 (0.06)	0.53 (0.05)	4	14.89	< 0.01
		4 Dec	0.15 (0.03)	0.16 (0.01)	4	-0.56	> 0.05 ns
	1999	8 Mar	0.14 (0.07)	0.05 (0.04)	4	2.08	> 0.05 ns
		15 Apr	0.24 (0.09)	0.26 (0.07)	4	-0.21	> 0.05 ns
		21 Jun	2.63 (0.01)	-0.01 (0.11)	4	40.30	< 0.01
Pico-size ($< 2\mu m$)	1998	4 Aug	0.62 (0.02)	0.10 (0.11)	4	8.41	< 0.05
		12 Oct	0.38 (0.06)	0.14 (0.05)	4	5.19	< 0.05
		4 Dec	0.18 (0.03)	0.17 (0.01)	4	0.51	> 0.05 ns
	1999	8 Mar	0.19 (0.04)	-0.08 (0.17)	4	2.44	> 0.05 ns
		15 Apr	-0.07 (0.09)	-0.04 (0.13)	4	-0.26	> 0.05 ns
		21 Jun	0.71 (0.33)	0.10 (0.09)	4	3.14	< 0.05
Nano-size ($2-10\mu m$)	1998	4 Aug	1.29 (0.05)	0.69 (0.13)	4	7.18	< 0.05
		12 Oct	1.30 (0.08)	0.72 (0.07)	4	9.62	< 0.01
		4 Dec	-0.03 (0.07)	-0.04 (0.02)	4	0.17	> 0.05 ns
	1999	8 Mar	0.14 (0.14)	0.19 (0.19)	4	-0.35	> 0.05 ns
		15 Apr	0.30 (0.07)	0.23 (0.10)	4	1.05	> 0.05 ns
		21 Jun	0.99 (0.15)	-0.16 (0.16)	4	9.16	< 0.01
Micro-size ($> 10\mu m$)	1998	4 Aug	1.90 (0.04)	1.08 (0.00)	4	39.39	< 0.01
		12 Oct	2.04 (0.06)	1.08 (0.07)	4	18.59	< 0.01
		4 Dec	0.22 (0.06)	0.24 (0.02)	4	-0.65	> 0.05 ns
	1999	8 Mar	-0.12 (0.19)	-0.12 (0.06)	4	0	> 0.05 ns
		15 Apr	0.24 (0.09)	0.26 (0.07)	4	-0.25	> 0.05 ns
		21 Jun	2.96 (0.02)	0.01 (0.11)	4	45.84	< 0.01
Bacteria	1998	4 Aug	0.41 (0.23)	0.17 (0.15)	4	0.15	> 0.05 ns
		12 Oct	0.00 (0.05)	-0.02 (0.07)	4	0.45	> 0.05 ns
		4 Dec	-0.04 (0.04)	0.02 (0.08)	4	-1.11	> 0.05 ns
	1999	8 Mar	0.40 (0.01)	0.01 (0.08)	4	8.33	< 0.05
		15 Apr	-0.03 (0.13)	0.02 (0.19)	4	-0.40	> 0.05 ns
		21 Jun	0.13 (0.04)	-0.17 (0.12)	4	4.12	< 0.05

Table 8. Summary results of dilution experiments, including sampling depth, growth rates of bacteria (μ), nano-grazers grazing rates (g) and correlation coefficients from regression analysis (r^2). Ig and Pg represent fraction's of initial phytoplankton stock and bacterial production consumed by nano-grazers, respectively. HNF represent heterotrophic nanoflagellates abundance at the start of experiments. - : no grazing loss.

year	Date	Depth (m)	μ (day ⁻¹)	g (day ⁻¹)	r^2	Ig (%day ⁻¹)	Pg (%day ⁻¹)	HNF (cells ml ⁻¹)
1998	4 Aug	10	0.68	0.41	0.22	33.8	76.7	1357
	12 Oct	5	0.33	0.35	0.17	29.7	105.4	308
	4 Dec	5	0.20	0.44	0.28	34.2	96.2	1395
1999	8 Mar	5	0.19	0.00	0.13	-	-	342
	15 Apr	5	0.20	0.16	0.22	15.0	89.1	822
	21 Jun	5	0.72	0.51	0.59	40.1	136.8	1627

量および生産量に対する摂食率は、それぞれ3~17.9%、26.2~149.3%であり、サイズ毎の最高値は、摂食速度の最高値が記録された実験日に観測された。

バクテリアのみかけの増殖速度は希釈率に対して、殆どの実験日で直線関係にあった。例外として、1999年3月には右上がりの直線が得られ、この時の摂食速度は 0 d^{-1} とした (Fig. 23)。バクテリアの増殖速度は、1998年12月、1999年3~4月は 0.2 d^{-1} 以下の低い値を示したが、1998年8~10月、1999年6月には $0.33\sim 0.72\text{ d}^{-1}$ の高い値を示した (Table 8)。非希釈海水における栄養塩添加区と非添加区でのみかけのバクテリアの増殖速度は、1999年3月および1999年6月に有意差が認められ (Table 7)、現場環境においてバクテリアが栄養塩制限下にあったと判断できた。ナノ動物プランクトンのバクテリアに対する摂食速度は $0\sim 0.51\text{ d}^{-1}$ の範囲を変動し、1999年3~4月に $0\sim 0.16\text{ d}^{-1}$ と低く、それ以外は $0.35\sim 0.51\text{ d}^{-1}$ と高かった。また、 0.41 d^{-1} の高い値はHNFの密度が $1300\text{ cells ml}^{-1}$ を越えたときに見られた。バクテリア現存量および生産量に対する摂食率は、それぞれ15~40.1%、76.7~136.8%であり、1999年6月に最も高い割合を占めた。

3-3-3. メソ動物プランクトンのマイクロ動物プランクトンに対する摂食

カイアシ類群集の鞭毛虫および繊毛虫に対するろ水速度はそれぞれ $0.3\sim 3.4$ および $0.9\sim 2.3\text{ ml copepod}^{-1}\text{ h}^{-1}$ であり、1998年10月にはどちらも最大値を示し、鞭毛虫に対するろ水速度が繊毛虫に対するそれを上回った。その他の月にはいずれもろ水速度は $1.8\text{ ml copepod}^{-1}\text{ h}^{-1}$ を下回り、かつ、繊毛虫に対するろ水速度が、鞭毛虫に対するそれよりも高かった (Table 9)。鞭毛虫および繊毛虫の個体数密度から算出されるそれらの摂食速度はそれぞれ $0.019\sim 1.505$ および $0.08\sim 1.508\text{ }\mu\text{gC copepod}^{-1}\text{ d}^{-1}$ の範囲にあり、鞭毛虫についてみると1998年12月、1999年3月および6月に $0.028\text{ }\mu\text{gC copepod}^{-1}\text{ d}^{-1}$ 以下の低い値が、それ以外は $0.469\text{ }\mu\text{gC copepod}^{-1}\text{ d}^{-1}$ 以上の高い値が観測された。一方、繊毛虫は1999年3月に $0.08\text{ }\mu\text{gC copepod}^{-1}\text{ d}^{-1}$ と低い値を取った以外は $0.222\text{ }\mu\text{gC copepod}^{-1}\text{ d}^{-1}$ 以上の高い値を示した。カイアシ類の代謝要求量と摂食速度を比べると、鞭毛虫の摂食では1998年10月と1999年4月にのみ代謝要求量を満たしていたが、繊毛虫の摂食ではすべての実験日で代謝要求量を満たしていた。特に、1999年4月には無殻鞭毛虫、無殻繊毛虫の摂食速度は代謝要求量の27倍以上の高い値を示した。カイアシ類の全長は季節的に大きな変化がみられず $610.3\sim 729.4\text{ }\mu\text{m}$ (平

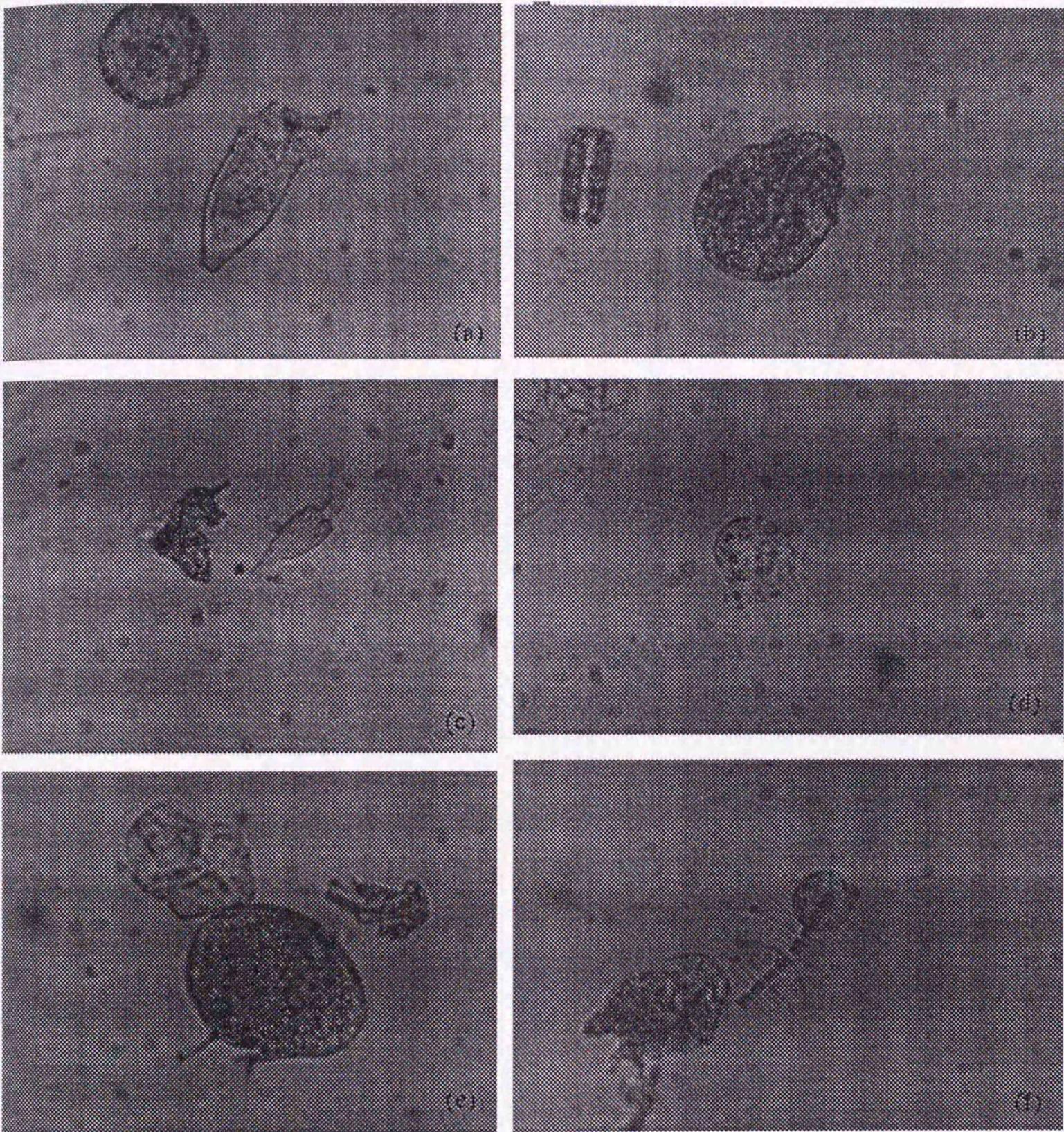


Fig. 24. Some prey organisms in the stomach of copepods used for copepod's grazing experiments at Station E16. (a) Unidentifiable tintinnid, (b) *Strobilidium* sp., (c) Unidentifiable naked flagellate, (d) *Lohmanniella* sp., (e) *Protoperidinium* sp. and (f) *Chaetoceros* sp.

Table 9. Summary results of copepod's grazing experiment on flagellates and ciliates at Station E16. For calculations of food requirement see text.

Year	Date	Temperature (°C)	Total length of Copepods (μm)		Clearance rates (ml copepod ⁻¹ h ⁻¹)		Ingestion rates (μgC copepod ⁻¹ d ⁻¹)		Food requirement (μgC copepod ⁻¹ d ⁻¹)
			mean \pm sd (N)		Flagellates	Ciliates	Flagellates	Ciliates	
1998	12 Oct	18.7	629.4 \pm 174.2 (9)		3.42	2.33	0.469	0.402	0.192
	4 Dec	8.6	610.3 \pm 192.1 (63)		0.80	1.25	0.019	0.222	0.071
1999	8 Mar	4.3	670.0 \pm 168.3 (21)		1.51	1.67	0.028	0.080	0.058
	15 Apr	1.2	729.4 \pm 191.6 (55)		0.80	1.75	1.505	1.508	0.055
	21 Jun	13.5	607.7 \pm 152.4 (197)		0.31	0.90	0.025	0.342	0.117

Table 10. A summary list of clearance rates of some copepods feeding on naked ciliate, being reported by previous workers.

Copepod	Area	Clearance rates (ml copepod ⁻¹ h ⁻¹)	Temperature (°C)	Total length** (µm)	Ciliate carbon (µg l ⁻¹)	References
<i>Acartia tonsa</i>	Terrebonne Bay	1.0-1.1	11.5-25.0	1225	0.1-77.8	Gifford & Dagg (1991)
<i>Neocalanus plumchrus</i>	Ocean Station P	15.6-39.0	7.2	5300	1.4-2.5	
<i>N. plumchrus</i>	Ocean Station P	7.2-39.0	9.0*	5300	1.1-4.4	Gifford (1993)
<i>N. cristatus</i>		31.2-53.4	11.0*	8350	1.2-4.6	
<i>Calanus pacificus</i>	Oregon coastal waters	12.6-32.4	10.0	2800	1.04	Fessenden & Cowles (1994)
<i>Pseudocalanus</i> sp.		4.8-7.4	10.0	1450	1.51	
<i>Centropages abdominalis</i>		1.2-7.1	10.0	1400	0.48	
<i>Calanus finmarchicus</i>	Gulf of St. Lawrence	6.5-24.5	7.0-10.0	2970	0.9-2.2	Ohman & Runge (1994)

* from Parsons & Lalli (1998)

** mean total length of adult stage, cf. Chihara & Murano (1997).

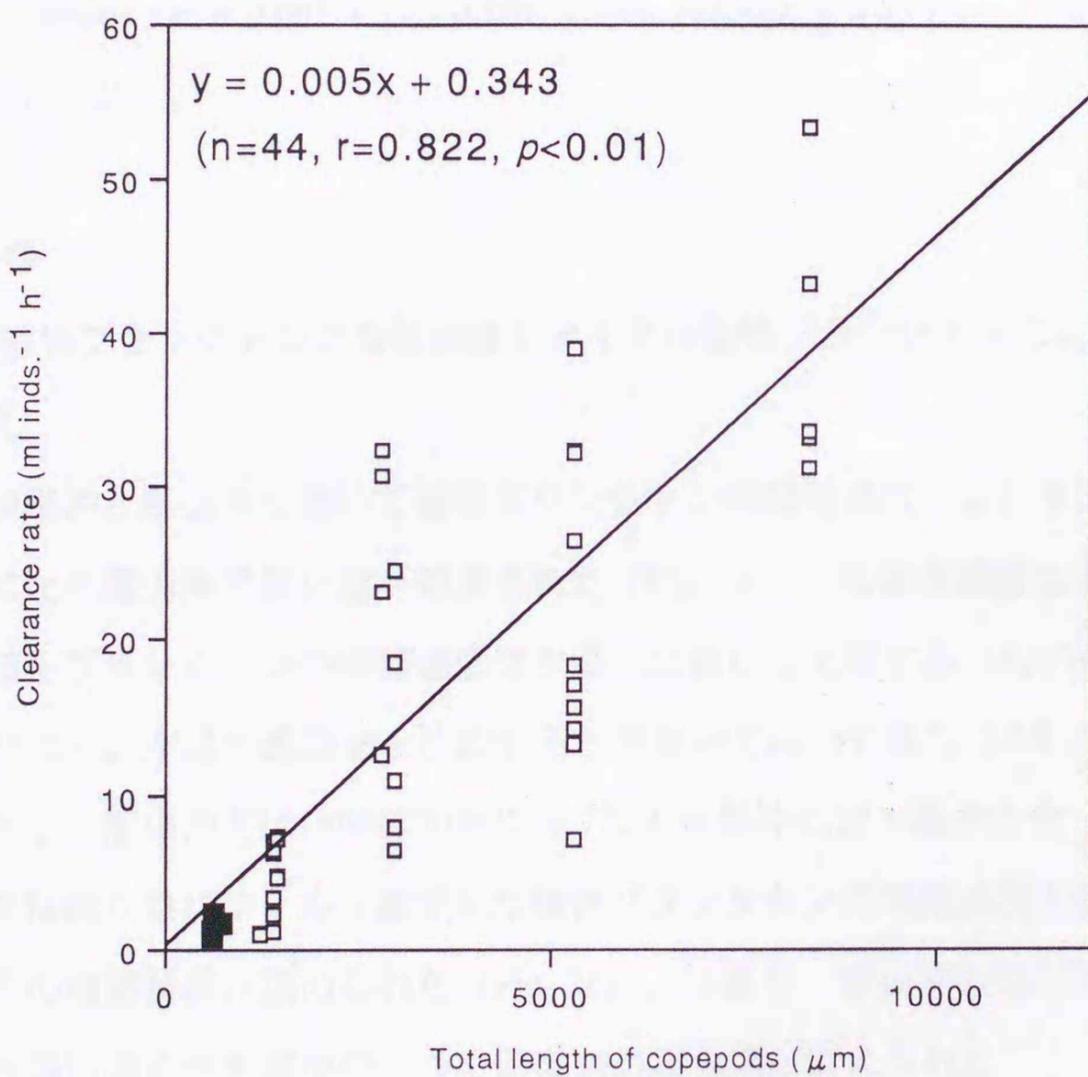


Fig. 25. Relationship between clearance rate of copepods and their total length. Closed and open symbols represent data from this study and previous workers in Table 10, respectively.

均649.4 μm) の範囲を変動した。カイアシ類群集の胃内容物をみると、珪藻類 (*Thalassiosira* sp., *Chaetoceros* sp.)、無殻鞭毛虫、有殻鞭毛虫 (*Proto-peridinium* sp.)、無殻繊毛虫 (*Strobilidium* sp., *Lohmanniella* sp.) および有鐘繊毛虫が観察された (Fig. 24)。本研究の結果と現場海水を用いてカイアシ類の無殻繊毛虫に対する摂食速度を測定した文献 (Table 10) の結果を合わせ、ろ水速度を従属変数、水温、カイアシ類の全長、餌濃度 (無殻繊毛虫の濃度) を独立変数として重回帰分析を行ったところ、ろ水速度はカイアシ類の全長とのみ有意な正の相関が認められたので ($n=44$, $r=0.813$, $t=8.308$, $p<0.001$)、ろ水速度 (Clearance rate; $\text{ml inds.}^{-1} \text{h}^{-1}$) とカイアシ類の全長 (TL; μm) について回帰分析を行い、

$$\text{Clearance rate} = 0.005 \cdot \text{TL} - 0.169 \quad (n=44, r=0.822, p<0.01),$$

を得た (Fig. 25)。

3-4. 考察

3-4-1. 植物プランクトンの増殖速度とマイクロ動物プランクトンによる摂食ロスの季節変化

釧路沖と恵山沖において植物プランクトンの増殖速度 (μ) を比較すると、釧路沖に比べ恵山沖で高い値が観測された (Fig. 26)。栄養塩濃度による制限がない時、植物プランクトンの増殖速度は水温に比例して上昇する (Eppley et al. 1969, Eppley 1972)。水温の最高値を比較すると釧路沖では1997年7、10月に12.1°Cであったのに対し、恵山沖では1998年10月に18.7°Cと釧路沖に比べ高かった (Table 11)。恵山沖では総クロロフィル a 量でみた植物プランクトンの増殖速度と水温の間には有意な正の相関関係が認められた (Fig. 26)。つまり、恵山沖の増殖速度が、釧路沖に比べ高い値を示す要因の一つに同海域の高水温が考えられた。

植物プランクトンの増殖ポテンシャル (現場における植物プランクトンの増殖速度; 栄養塩が充分にある釧路沖では μ だが、栄養塩不足が見られた恵山沖では自然海水中における増殖速度 μ' に摂食速度 (g) を加えた $\mu'+g$ を指す。) と摂食ロスの関係を見ると、4~12月は両海域とも増殖ポテンシャルが摂食ロスを上回る傾向を示した (Fig. 27)。増殖ポテンシャルと摂食ロスの差は、1998年8、10月の恵山沖で最も高かったが、これは高い増殖速度が原因である。一方、冬期にはこの関係は海域によって異なり、恵山沖では増殖ポテンシャルと摂食ロスはほぼ等しかった

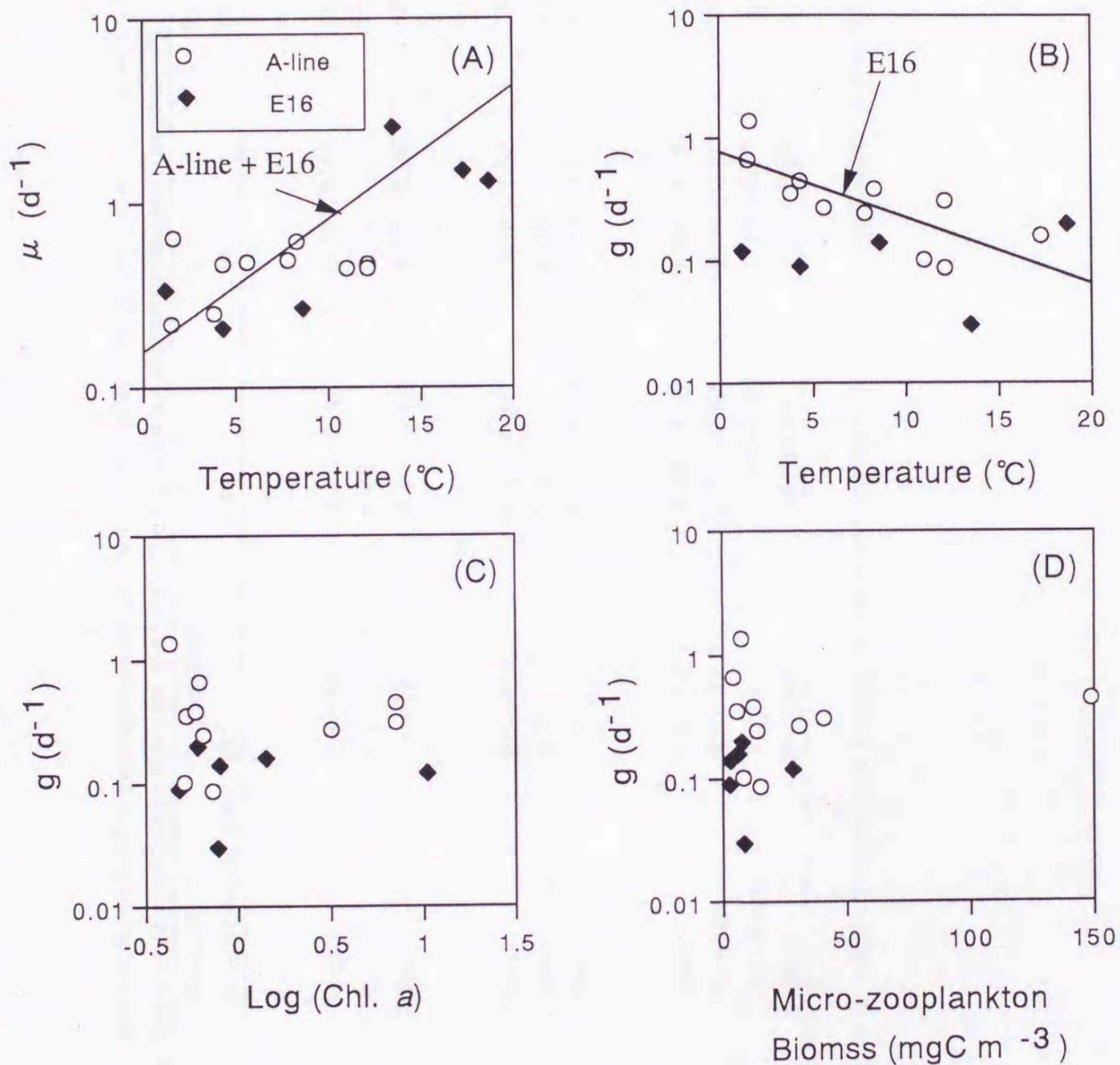


Fig. 26. Relationships between phytoplankton growth rates and surface water temperatures (A), between micro-zooplankton grazing rates and surface water temperatures (B), between micro-zooplankton grazing rates and chlorophyll a concentrations (C), and between micro-zooplankton grazing rates and micro-zooplankton biomass obtained from dilution experiments off Kushiro (A-line) and off Esan (E16).

Table 11. Regional/seasonal comparisons of the results of dilution experiments for estimating phytoplankton growth rate (μ or $\mu' + g$, d^{-1}) and grazing rate by microzooplankton (g , d^{-1}). Ig and Pg are fraction's of phytoplankton biomass and production grazed by microzooplankton, respectively.

	Period	Dominant phytoplankton size	Temperature ($^{\circ}C$)	μ (d^{-1})	g (d^{-1})	Ig ($\% d^{-1}$)	Pg ($\% d^{-1}$)
Phytoplankton bloom period							
A-line	May, Oct	Micro	4.3~12.1	0.44~0.47	0.27~0.31	23.7~36	62.2~74.3
E16	Apr	Micro	1.2	0.38	0.12	11.3	35.8
North Atlantic ^{1),2)}	May	Nano	13~17	0.59~0.97	0.56~0.76	42.9~53.2	81.9~119.4
Winter							
A-line	Jan, Mar	Nano	1.5~3.8	0.22~0.65	0.36~1.38	29.9~74.7	133.2~244.2
E16	Mar	Nano	4.3	0.13	0.09	8.2	67.6
NE subarctic Pacific ³⁾	Feb, Mar	Nano	5.5	0.21~0.23	0.17~0.21	15.6~18.9	82.5~100
Summer							
A-line	Jul	Nano	7.8~12.1	0.45~0.49	0.09~0.25	8.3~21.7	22.3~56.0
E16	Aug, Oct, Dec	Pico, Nano	8.6~18.7	0.31~0.81	0.14~0.20	13.2~17.9	26.2~49.7
NE subarctic Pacific ^{4),5)}	May, Jun, Aug	Pico, Nano	7~12	-0.39~0.66	0.12~0.71	3.9~50.8	9.0~283.5
North Atlantic ⁶⁾	Jun, Jul	Nano	9~16.5	not shown	0.02~0.60	2.0~45.0	39.0~115

References: 1, Verity et al. 1993; 2, Joint et al. 1993; 3, Boyd et al. 1995b; 4, Landry et al. 1993; 5, Parsons & Lalli 1998; 6, Burkill et al. 1993.

のに対して、釧路沖では摂食ロスが増殖ポテンシャルを上回った。マイクロ動物プランクトンの摂食速度は、水温、餌環境およびマイクロ動物プランクトン群集の種組成によって影響を受ける (Aelion & Chisholm 1985; Verity 1985; Stoecker et al. 1983; Peters 1994; Tsuda & Kawaguchi 1997)。冬期の水温を比較すると、釧路沖で1.5~3.8°Cと、恵山沖の4.3°Cとほぼ等しかった (Table 11)。クロロフィル_a濃度も約0.5 μg l⁻¹で両海域でほぼ等しく、ナノ植物プランクトンが共に優占した (Fig 4, 9)。マイクロ動物プランクトンも共に無殻繊毛虫が優占したが (Fig 19, 21)、水温とマイクロ動物プランクトンの摂食速度の関係を見ると、釧路沖では両者に有意な負の相関を示したものの、恵山沖では両者に明らかな関係が認められなかった (Fig. 26)。Kivi & Setälä (1995) は、*Strombidium* spp. と *Strobilidium spiralis* が温度上昇とともに水速度が減少することを報告し、マイクロ動物プランクトンの種によって適水温が異なると考えた。従って、恵山沖と釧路沖のマイクロ動物プランクトンが水温変化によって異なる反応を示したことは、両海域のマイクロ動物プランクトンの群集組成が異なることを示唆する。よって、冬期に両海域で植物プランクトンの増殖ポテンシャルと摂食ロスの関係が異なった要因として、マイクロ動物プランクトン群集の種組成の違いが考えられた。

植物プランクトンブルーム期の値を北大西洋と比較するとクロロフィル_a現存量および生産量に対するマイクロ動物プランクトンによる日間摂食率は、恵山沖、釧路沖とも北大西洋に比べて低い (Table 11)。マイクロ動物プランクトンの植物プランクトンに対する摂食速度は、植物プランクトンのサイズ組成の影響を受け (Hansen et al. 1994; Peters 1994)、マイクロ動物プランクトンはナノサイズのプランクトンを好んで摂餌すると考えられている (Rassoulzadegan & Etienne 1981; Capriulo 1982; Rassoulzadegan et al. 1988)。ブルームを形成する植物プランクトンを比較すると、本海域ではマイクロサイズの珪藻類であるのに対し、北大西洋ではナノサイズのハプト藻類が優占する (Sieracki et al. 1993)。従って、ブルーム期に見られた北大西洋のクロロフィル_a現存量および生産量の日間摂食率の相違は、ブルームを形成する植物プランクトンサイズの違いを反映していると考えられる。これは、恵山沖において1999年4月のブルーム期に、マイクロ動物プランクトンのピコおよびナノサイズクロロフィル_a現存量および生産量の日間摂食率が、マイクロサイズクロロフィル_aのそれに比べ高いことから裏付けられる (Table 6)。

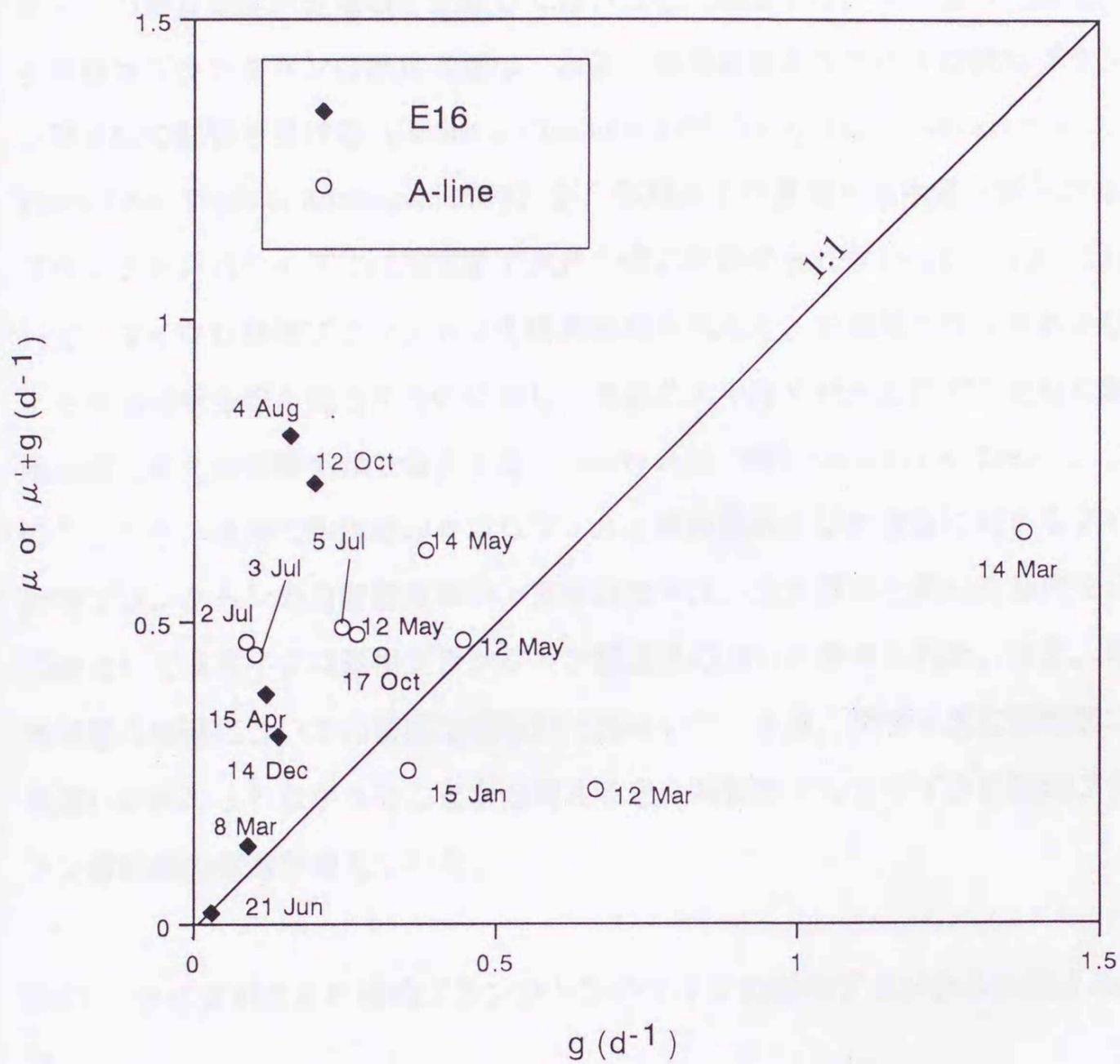


Fig. 27. Relationship between phytoplankton growth rates (μ for experiments on A-line, $\mu'+g$ for experiments at E16) and micro-zooplankton grazing rates (g).

冬期の値を東部北太平洋のそれと比較するとクロロフィル a 現存量および生産量に対するマイクロ動物プランクトンの日間摂食率は、恵山沖で東部北太平洋の値に比べやや低い値を取るが、釧路沖では2~3倍大きかった。夏期の値を東部北太平洋および北大西洋と比較すると、釧路沖および恵山沖ともそれぞれの最高値が東部北太平洋、北大西洋に比べ低い値であった。これは本海域のマイクロ動物プランクトンの摂食速度が他海域と比較して低いことに起因する。先に述べた様に、マイクロ動物プランクトンの摂食速度は、水温、餌環境およびマイクロ動物プランクトン種組成の影響を受ける (Aelion & Chisholm 1985; Verity 1985; Stoecker et al. 1983; Peters 1994; Tsuda & Kawaguchi 1997) が、冬期および夏期とも水温と餌となる植物プランクトンのサイズには海域間で大きな違いが認められなかった (Table 11)。

一方、マイクロ動物プランクトンの群集組成を見ると、本海域では冬期および夏期とも無殻繊毛虫類が優占するのに対し、東部北太平洋や北大西洋では夏期に無殻繊毛虫類に加え無殻鞭毛類も優占する (Landry et al. 1993, Burkill et al. 1993)。これらのことから、夏期に本海域のクロロフィル a 現存量および生産量に対するマイクロ動物プランクトンの日間摂食率が、東部北太平洋、北大西洋と異なる傾向を示した理由としてはマイクロ動物プランクトン種組成の違いが考えられた。また、冬期の海域間の相違についての要因は明らかではないが、水温、餌サイズに海域間で大きな違いが認められなかったことから考えると、可能性としてマイクロ動物プランクトン種組成の相違が考えられた。

3-4-2. サイズ別に見た植物プランクトンのマイクロ動物プランクトンによる摂食ロス

一般に、マイクロ動物プランクトンはナノサイズ以下 ($<10\mu\text{m}$) の植物プランクトンを選択的に摂食し、マイクロサイズ ($>10\mu\text{m}$) の植物プランクトンを効率良く摂食できないと報告されている (Hansen et al. 1994; Peters 1994; Froneman & McQuaid 1997)。本研究では恵山沖において1998年8、10月にナノサイズ画分の増殖ポテンシャルが摂食ロスを大きく上回る現象が見られた (Fig. 28)。Strom & Welschmeyer (1991) は、東部北太平洋においてマイクロ動物プランクトンは、ラン藻類、黄金色藻類およびハプト藻類等を選択的に摂食し、珪藻類はあまり摂食しないことを報告した。一般に、ラン藻類、黄金色藻類およびハプト藻類はナノサイズ

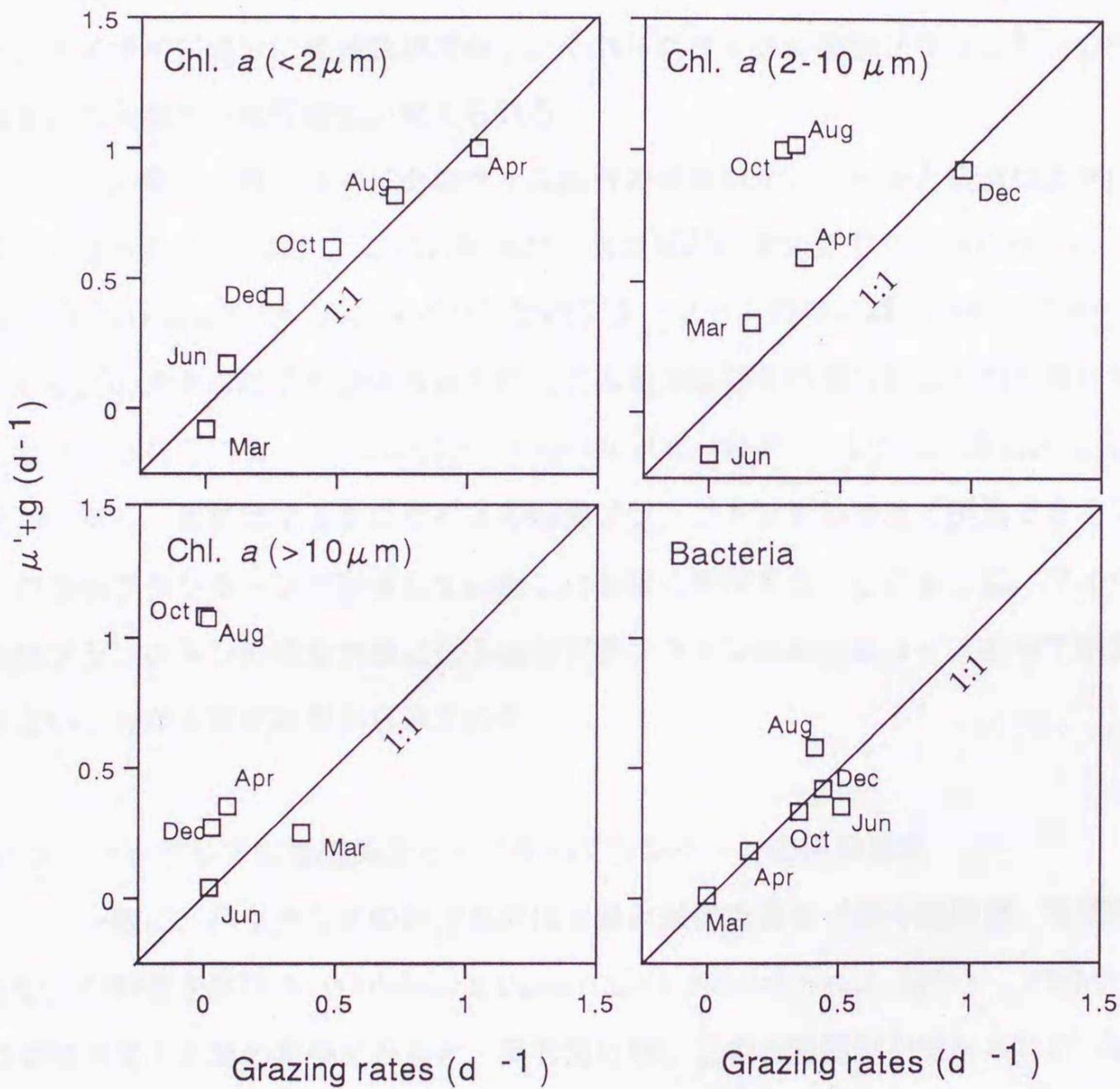


Fig. 28. Relationships between growth rates (pico-size Chl. *a*, nano-size Chl. *a*, micro-size Chl. *a* and bacteria, $\mu'+g$) and grazing rates at Station E16.

画分に、珪藻類はマイクロサイズ画分に含まれ、マイクロ動物プランクトンがナノサイズ以下の画分を選択的に摂食するという考えはこのサイズによる分類群による (Froneman & McQuaid 1997; Tsuda & Kawaguchi 1997)。しかし、珪藻類には *Thalassionema nitzschioides* (幅2~3.5 μm)、*Nitzschia pungens* (幅3~4.5 μm) 等、10- μm メッシュを通過するナノサイズの種も存在し (福代ら 1990)、夏期の恵山沖でもこれらと同様に小型珪藻類の存在が確認されている (品田 未発表)。従って、1998年8、10月にナノサイズ画分の増殖ポテンシャルが摂食ロスを上回った理由として、ナノサイズ画分に珪藻類が混在し、それらがマイクロ動物プランクトンの摂食対象とならなかった可能性が考えられる。

1999年3、6月にはマイクロサイズ画分の増殖ポテンシャルと摂食ロスがほぼ等しくなった (Fig. 28)。これと同様な傾向は夏期の南大洋でも報告されている (Tsuda & Kawaguchi 1997)。マイクロ動物プランクトンの中には、例外的に自分よりサイズの大きな粒子や連鎖個体を形成する珪藻類等を摂食可能なものも存在することが知られている (Smetacek 1981; Capriulo et al. 1988)。よって、恵山沖において1999年3、6月にはマイクロサイズの植物プランクトンを効率良く摂食できるマイクロ動物プランクトンが存在していたことを強く示唆する。このように、マイクロ動物プランクトンの摂食対象となる植物プランクトンは単純にサイズのみで限定できないことが本研究結果から示された。

3-4-3. バクテリアの増殖速度とナノ動物プランクトンの摂食速度

一般に、バクテリアの増殖速度は水温と栄養塩濃度 (溶存態無機、有機物を含む) の影響を受ける (Goldman & Dennett 1991; Kirchman et al. 1993)。バクテリアの増殖速度と水温の関係をみると、両者間に弱い正の相関関係が認められた ($n=6$, $r=0.663$, $p>0.1$)。1999年3月および6月の恵山沖では栄養不足によりバクテリアの増殖速度が制限を受けていた (Table 7)。無機栄養塩が十分量存在したと考えられる1999年3月の鉛直混合期に、バクテリアは独立および従属栄養プランクトン生物量ともに年間の最低値を記録したことは、同時期に溶存態有機物が不足しておりバクテリアの増殖速度が制限されていたことを示す。一方、同海域の1999年6月は春期ブルーム終了後にあたるため無機栄養塩濃度は低く (角皆 1979)、これがバクテリアの増殖速度を制限していたと考えられる。

HNFのバクテリアに対する摂食速度に関して、水温、バクテリアの増殖速度、バクテリア密度およびHNF自身の密度が影響するとの報告があるが (Vaqué et al. 1994)、本研究でHNFの摂食速度と上記環境要因について相関分析を行った結果、バクテリアの増殖速度のみがHNFの摂食速度に影響することが示された ($n=6$, $r=0.857$, $p<0.05$)。また、有意ではないが水温およびHNF密度との間でも高い相関係数が得られた (水温, $n=6$, $r=0.683$, $p=0.15$; HNF密度, $n=6$, $r=0.756$, $p=0.09$)。バクテリアの増殖速度は一般に水温と栄養塩濃度に依存しているため、本研究で得られた恵山沖におけるHNFのバクテリアに対する摂食速度の季節変化は、水温と栄養塩濃度に影響されたものと考えられた。

恵山沖におけるバクテリアの現場増殖速度は $0.01\sim 0.58\text{ d}^{-1}$ の範囲を変動したが (Table 8)、東部北太平洋では5~10月に $0.02\sim 0.1\text{ d}^{-1}$ (Kirchman et al. 1993)、北大西洋では4~5月に $0.08\sim 0.3\text{ d}^{-1}$ (Ducklow et al. 1993; Li et al. 1993) 程度の変動が報告されている。つまり恵山沖におけるバクテリアの現場増殖速度の最小値は東部北太平洋に近く、最高値は北大西洋より高い。バクテリアの現場増殖速度を制限する要因の一つに水温が報告されているが (Kirchman et al. 1993)、調査期間内の水温を比較すると、恵山沖では $1.2\sim 18.7^{\circ}\text{C}$ の範囲で (Table 6)、東部北太平洋では $5\sim 13^{\circ}\text{C}$ (Kirchman et al. 1993)、北大西洋では約 13°C (Joint et al. 1993) であり、恵山沖の最高水温は他海域より高い。従って、恵山沖においてバクテリアの増殖速度が他海域と比べて高い値を取った要因の一つとして水温の影響が考えられた。調査期間を通してバクテリア生産量に対するナノ動物プランクトンの日間摂食率は $76.7\sim 136.8\%$ であった。外洋域においてバクテリアの摂食速度を測定した例は少ないが、James & Hall (1998) は、冬期にニュージーランド島周辺の亜熱帯収束帯でマイクロおよびナノ動物プランクトンによるバクテリア生産量に対する日間摂食率は、 $79\sim 250\%$ であることを示し、本研究の値もほぼこの範囲内であった。

3-4-4. カイアシ類のマイクロ動物プランクトンに対する摂食

本研究では実験に使用したカイアシ類のステージ分けおよび種査定を行わなかったが、調査期間を通じたカイアシ類群集の平均体長は $630.6\text{ }\mu\text{m}$ であった (Table 9)。過去の研究で、マイクロ動物プランクトンの摂餌実験に使用された Neocalanus cristatus ($7400\sim 9300\text{ }\mu\text{m}$) および N. plumchrus ($4300\sim 6300\text{ }\mu\text{m}$) のコペポダイト5-

期や (Gifford 1993)、*Calanus pacificus* (2600~3000 μm)、*Pseudocalanus* sp (800~2100 μm)、*Centropages abdmominalis* (1200~1600 μm) および *Acartia longiremis* (900~1400 μm) の成体やコペポダイト5期 (Fessenden & Cowles 1994) の体長が、本研究で使用されたカイアシ類の平均体長よりも大きいことから、本研究で使用したカイアシ類にはコペポダイト1~4期のものが多く含まれていたと推察される。

これまでカイアシ類のマイクロ動物プランクトンに対するろ水速度は、上記の様に特定の種の成体かコペポダイト5期を選別して測定されてきた (Gifford & Dagg 1991; Gifford 1993; Fessenden & Cowles 1994)。このカイアシ類の特定種、または発育ステージのろ水速度の資料はそれ以外の種や発育ステージを含むカイアシ類群集全体のマイクロ動物プランクトン摂食量を算出することはできない欠点がある。一方、本研究の混合種を用いる手法では、特定種や発育ステージのろ水速度は解析できない。しかし、前者の手法を用いて測定された他研究者の資料と後者の手法による本研究結果を合わせて解析するとカイアシ類のマイクロ動物プランクトン (無殻繊毛虫類) に対する摂食速度とカイアシ類の全長の間に、有意な回帰式を得ることが示されたので (Fig. 25)、今後、マイクロ動物プランクトン現存量、カイアシ類の個体数、カイアシ類のサイズ組成のパラメーターが揃えば、現場環境におけるカイアシ類群集全体のマイクロ動物プランクトン摂食量を算出することが可能である。

本研究では1998年8月を除くと、カイアシ類群集は無殻鞭毛虫より無殻繊毛虫を摂食する傾向にあった (Table 9)。一般に、カイアシ類は植物プランクトンよりも繊毛虫を好んで摂食することが報告されており (Stoecker & Capuzzo 1990; Gifford 1993; Fessenden & Cowles 1994)、西部北太平洋亜寒帯域でもメソ動物プランクトンがマイクロ動物プランクトンを摂食している可能性が指摘されている (Odate 1994; Shiomoto & Asami 1999)。これは、繊毛虫等のマイクロ動物プランクトンが植物プランクトンに比べタンパク質やアミノ酸を多く含むことから、栄養価が優れていることに起因する (Stoecker & Capuzzo 1990)。本研究では鞭毛虫の栄養方式 (独立または従属) を判別しておらず、鞭毛虫の中には独立栄養性の種も存在する。以上の知見から恵山沖の小型カイアシ類は鞭毛虫 (鞭毛藻を含む) よりも繊毛虫を選択的に摂食していたと考えることができる。

調査期間を通じて小型カイアシ類の無殻繊毛虫に対する摂食量は代謝要求量

上回っていた (Table 9)。東部北太平洋で優占する大型カイアシ類の Neocalanus 属でも同様な結果が得られている (Gifford 1993)。また、珪藻ブルームが観測された1999年4月には、繊毛虫の摂食量がカイアシ類の代謝要求量の27倍に達した。

Fessenden & Cowles (1994) は、亜寒帯沿岸域において Calanus pacificus が珪藻ブルーム時に繊毛虫を摂食しなくなることを示したが、これは本研究の結果と異なる。一般に、カイアシ類が摂食可能な餌粒子の最大サイズは、成長段階が増加するに従って増加することが知られているが (Berggreen et al. 1988)、珪藻ブルームは連鎖個体を形成する $10\mu\text{m}$ 以上珪藻で形成されるので、本研究で実験した小型カイアシ類の餌としてはサイズの的に不適と考えられ、恵山沖の小型カイアシ類は珪藻ブルーム期においても海水中に多く存在する珪藻類ではなく繊毛虫を摂食しているのであろう。以上より北海道南西部恵山沖の小型カイアシ類群集は、周年にわたり主として繊毛虫を摂食していると考えられた。

本章では、第二章で求めたプランクトン群集の現存量データと、第三章で求めた植物プランクトンとバクテリアの増殖速度、マイクロ動物プランクトンおよびメソ動物プランクトンによる摂食速度を用い、北海道南東部釧路沖と南西部恵山沖におけるプランクトン群集構成要素間の炭素フロー図を作成し、マイクロ植物プランクトンとメソ動物プランクトンからなる生食食物連鎖と、ピコ、ナノおよびマイクロ植物プランクトン、バクテリア、HNFおよびマイクロ動物プランクトンからなる微生物食物連鎖の相対的重要性の季節変化、その海域間の相違について論じる。また、恵山沖では微生物食物連鎖の役割に関しても考察する。

4-1 材料と方法

北海道南東部釧路沖 (St.A3) および北海道南西部恵山沖 (St.E16) における炭素フロー図は、有光層内のデータを用いて作成した。St.A3では水塊構造と植物プランクトンの生物量から1997年7月を夏期成層期、10月を秋期ブルーム期、1998年1月および3月を冬期鉛直混合期、5月を春期ブルーム期に区分して計算を行った。一方、St.E16では、希釈培養実験を行った1998年7月から1999年6月のデータを使用し、水塊構造と植物プランクトン生物量から1998年7月から12月を夏期成層期、1999年2月と3月を冬期鉛直混合期、1999年4月を春期ブルーム期、1999年6月を春期ブルーム期から夏期成層期への移行期に区分して計算を行った。

バクテリアの日間生産量 (BP, $\text{mgC m}^{-3} \text{d}^{-1}$) は、釧路沖では直接測定しなかったため、現存量からCole et al. (1988) の式；

$$\text{Log BP} = 1.124 \text{ Log BNUMS} - 6.08,$$

で求めた。ここで、BNUMSは1 ml当たりのバクテリア細胞数を表す。なお、この式では水温が考慮されておらず、この点については四章4-3-1で論議する。恵山沖では実験で求めた増殖速度を用いて、

$$\text{BP} = \text{BB}\{\exp(\mu_b) - 1\},$$

で求めた。ここでBBは有光層内のバクテリア生物量の積算平均値 (mgC m^{-3}) を、 μ_b は希釈培養実験で求めたバクテリアの増殖速度 (d^{-1}) をそれぞれ表す。

植物プランクトン群集の日間生産量 (PP, $\text{mgC m}^{-3} \text{d}^{-1}$) は、サイズ毎の植物プ

ランクトン現存量と、釧路沖では希釈培養実験で求めた増殖速度 (μ)、および恵山沖では栄養塩不足を考慮した増殖速度 ($\mu'+g$) から、それぞれ

$$PP = PB\{\exp(\mu \text{ or } \mu'+g)-1\} \cdot \alpha,$$

$$\alpha = (1-\exp(-kz))/k/(0.5 \cdot z)$$

で求めた。ここで、PBは有光層内の植物プランクトン生物量の積算平均値 (mgC m^{-3})、 α は水中での光の減衰を考慮した補正項で右辺のk (m^{-1})は透明度から算出した光消散係数、z (m)は有光層深度、0.5は実験を行った相対照度(海面照度の50%)を表す。なお、St.A3では1998年1月に天候不順により実験が行われなかったため、隣接するSt.A4のデータで代用した。また、St.A3では、サイズ画分を行っていないため植物プランクトンの増殖速度は全てのサイズで一定であるという仮定の元に計算を行った。植物プランクトンの沈降量 (PEP, $\text{mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$)は植物プランクトン生産量からWassmann (1990)の式;

$$PEP = 0.049 PP^{1.41},$$

を用い算出した。

マイクロ動物プランクトンの植物プランクトンに対する日間摂餌量 (MG, $\text{mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$)、およびHNFのバクテリアに対する日間摂餌量 (NG, $\text{mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$)は、植物プランクトンおよびバクテリア生物量の積算平均値 (PB or BB, mgC m^{-3})と、それぞれの増殖速度 (μ or $\mu'+g$)および摂食速度 (g, g_b)を用い、

$$MG = g [PB \{ \exp((\mu - g \text{ or } \mu') - 1) / ((\mu - g \text{ or } \mu'))], \text{ および}$$

$$NG = g_b [BB \{ \exp(\mu_b - g_b) - 1 \} / (\mu_b - g_b)]$$

で求めた。

原生動物プランクトンの餌要求量 (ProReq, $\text{mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$)および生産量 (ProP, $\text{mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$)は、Witek et al. (1997)より、

$$\text{ProReq} = \text{ProRes} / \{A(1-NG)\},$$

$$\text{ProP} = A \cdot NG \cdot \text{ProReq},$$

で求めることができ、原生動物の呼吸量 (ProRes, $\mu\text{l O}_2 \text{ ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$)はFenchel & Finlay (1983)の

$$\log \text{ProRes} = 0.75 \log V - 4.09 \text{ at } 20^\circ\text{C},$$

を用いて求めた。ここでAは同化効率(0.8)、NGは純成長効率(鞭毛虫については0.25、その他の原生動物については0.5)、Vは細胞体積(μm^3)を表す。ProResを

上式に代入する際には、 Q_{10} を2.5 (Caron et al. 1990)、呼吸商を0.97 (Gnaiger 1983-)としてから24倍し(1日の時間)、一日当たりの呼吸量を計算し、それを炭素ベースに変換してから代入した。 Q_{10} は以下の様に定義される。

$$Q_{10} = (R_1/R_2) \cdot 10/(t_1-t_2)$$

ここで R_1 と R_2 は温度が t_1 と t_2 の時の呼吸量を表す。これは、

$$\ln Q_{10} = 10/(t_1-t_2) \cdot \ln (R_1/R_2),$$

と表すことができ、さらに、

$$\ln R_1/R_2 = \ln Q_{10} \cdot (t_1-t_2)/10,$$

$$\ln R_2 = \ln R_1 - \ln Q_{10} \cdot (t_1-t_2)/10,$$

と変換できる。

ノープリウス幼生およびメソ動物プランクトンの餌要求量(NauReq, MesReq, $\text{mgC m}^{-3} \text{d}^{-1}$)と生産量(NauP, MesP, $\text{mgC m}^{-3} \text{d}^{-1}$)は、Witek et al. (1997)より、

$$\text{NauReq or MesReq} = (\text{NauRes or MesRes}) / (A-GG),$$

$$\text{NauP or MesP} = (\text{NauRes or MesRes}) \cdot GG / (A-GG),$$

で求めることができ、ノープリウス幼生、メソ動物プランクトンの呼吸量(NauRes, MesRes, $\mu\text{l O}_2 \text{ind.}^{-1} \text{h}^{-1}$)はIkeda (1985)の

$$\ln (\text{NauRes or MesRes}) = 0.5254 + 0.8354 \ln CW + 0.0601 T,$$

を用いて求めた。ここでAは同化効率(0.7)、GGは総成長効率(0.3)、CWは一個体当たりの炭素量(mgC ind^{-1})、Tは水温($^{\circ}\text{C}$)を表す。NauRes、MesResを上2式に代入する際には、呼吸商を0.97 (Gnaiger 1983)とし、24倍して一日当たりの呼吸量を計算し、それを炭素ベースに変換した値を代入した。マイクロ動物プランクトンの餌要求量と生産量は、釧路沖ではHNFとマイクロ動物プランクトンおよびノープリウス幼生の総和とし、恵山沖ではHNF以外の原生動物とノープリウス幼生の総和とした。また、釧路沖ではカイアシ類とオキアミ類をメソ動物プランクトンとし、恵山沖ではオキアミ類の出現量が少なかったためカイアシ類のみをメソ動物プランクトンとして扱った。

恵山沖においてカイアシ類のマイクロ動物プランクトンに対する摂餌量(CopReq, $\text{mgC m}^{-3} \text{d}^{-1}$)は、第二章で求めたサイズ毎のカイアシ類個体数と、第三章で得られた全長-濾水速度関係式を用い、

$$\text{CopReq} = \text{FB} \cdot \sum (\text{Clearance rate} \cdot \text{CA}),$$

$$\text{Clearance rate} = 24 \cdot (-0.169 - 0.005 \text{ TL}) \cdot 10^{-6},$$

で求めた。ここでFBは有光層内のマイクロ動物プランクトンの積算平均値 (mgC m^{-3})、Clearance rateはサイズ毎のカイアシ類のマイクロ動物プランクトンに対する日間ろ水速度 ($\text{m}^3 \text{ inds}^{-1} \text{ d}^{-1}$) を、CAはサイズ毎のカイアシ類個体数 (inds m^{-3}) を、TLはサイズ毎のカイアシ類の全長 (μm) をそれぞれ表す。TLは、

$$333 \sim 850 \mu\text{m 画分 (中央値)} = 591.5 \mu\text{m},$$

$$850 \sim 1800 \mu\text{m 画分 (中央値)} = 1325 \mu\text{m},$$

と設定し1800 μm 以上の画分では、

$$\text{その他 (最低値)} = 1800 \mu\text{m},$$

と設定し、以下の4種については千原 & 村野 (1997) に従い成体の平均値、

$$\text{N. plumchrus (N. flemingeri)} = 5300 \mu\text{m},$$

$$\text{Neocalanus cristatus} = 8350 \mu\text{m},$$

$$\text{Eucalanus bungii} = 6175 \mu\text{m},$$

$$\text{Metridia pacifica} = 2625 \mu\text{m},$$

を用いた。

4.2. 結果と考察

4.2-1. バクテリアおよび植物プランクトン生産量の実測値と推定値の比較

北海道南東部釧路沖St.A3では、バクテリアやサイズ毎の植物プランクトン増殖速度を測定しなかったため、バクテリア生産量に関してはCole et al. (1988) の式、植物プランクトンについては増殖速度は全てのサイズで一定であるという仮定のもとに、希釈法で求めた全クロロフィル a の増殖速度とサイズ毎の生物量から四章4-1と同様な手法でサイズ毎の生産量を推定した。このように推定した釧路沖での生産量の妥当性を検証するため、北海道南西部恵山沖St.E16の結果を用い、推定値と実測値の比較を行なった。また、恵山沖ではサイズ毎の植物プランクトン生産量の推定には、各サイズの生物量と現場海水中における全クロロフィル a の増殖速度 ($\mu\text{g}^{-1} \text{g} \text{ d}^{-1}$, 三章3-4-1) を用い、四章4-1と同様な手法で計算を行った。

バクテリアの生産量では、推定値は水温が13.5°C以上となった1998年6、8月には4.4 ~ 5.3 $\text{mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ で、実測値はそれを2~3倍上回った (Fig. 29)。鉛直混合期

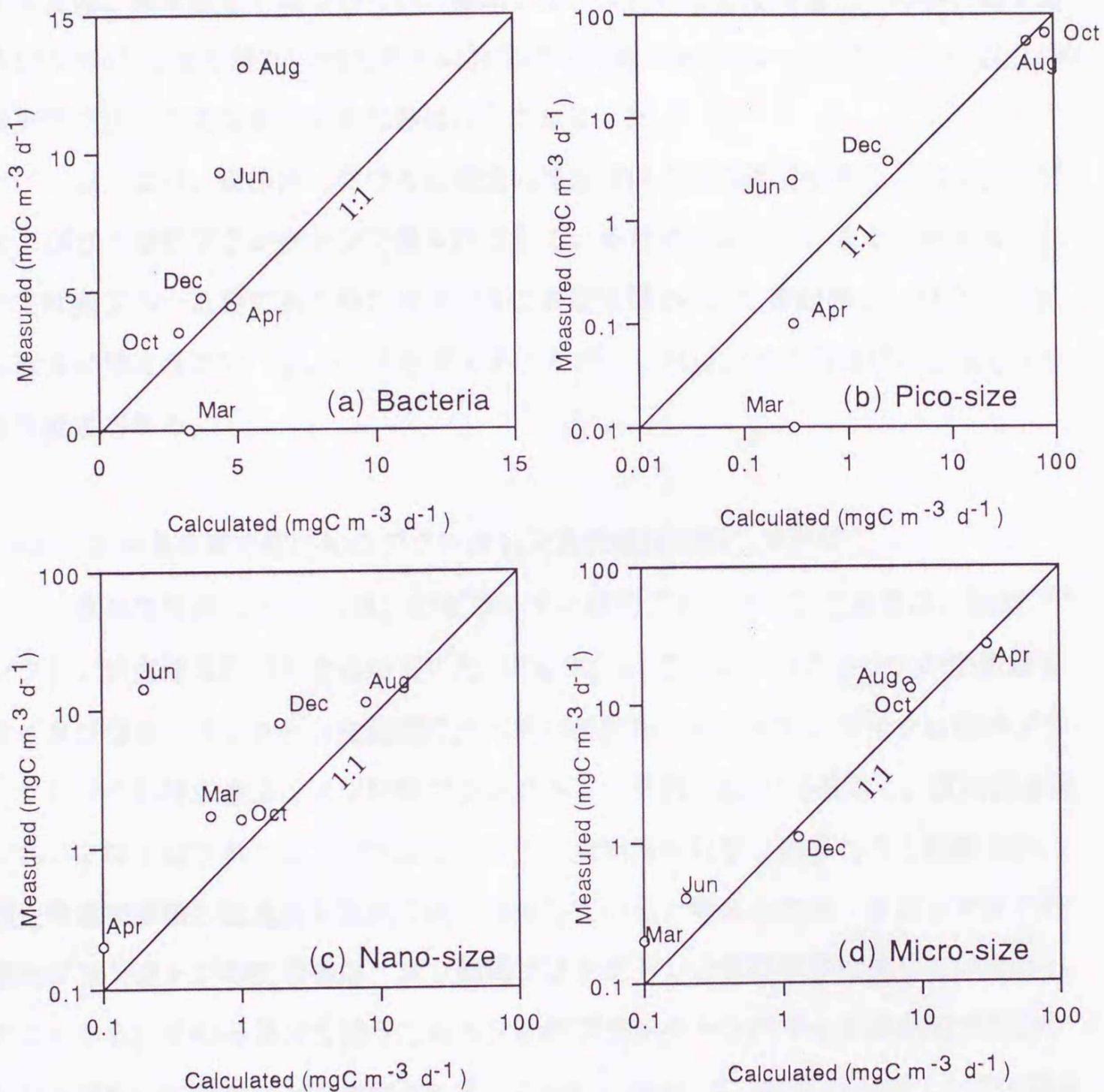


Fig. 29. Relationships between measured and calculated production of bacteria (a), pico-size phytoplankton (b), nano-size phytoplankton (c), and micro-size phytoplankton at Station E16. 'Calculated' bacteria productions are from Cole et al. (1988)s' equation. 'Calculated' phytoplankton production of each sized group are based on each size phytoplankton biomass and phytoplankton growth rate ($\mu'+g$) determined in terms of total chlorophyll *a* without size-fractionation.

である1999年3月には実測値が $0.1 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ なのに対して、推定値は $3.2 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ であった。植物プランクトンのサイズ別生産量をみると、ピコサイズは推定値が $0.3 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ 以下になると、実測値との差が広がり1999年3、4月には推定値が実測値を上回り、1999年6月には実測値が推定値を上回った。ナノサイズは調査期間を通して推定値が実測値を下回るものの、春期ブルーム期から夏期成層期への移行期である1999年6月にその差が72倍を示す以外はほぼ同等であった。マイクロサイズには調査期間を通じて両者間に大きな差はみられなかった。

以上より、釧路沖における生産量の推定値は冬期鉛直混合期に、バクテリアおよびピコ植物プランクトンで過大評価している可能性がある。また、釧路沖において秋期ブルーム期にあたる1997年10月は表面水温が 12.1°C を記録し、バクテリア生産量の推定値が $6.5 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ 程度であったが、これは2~3倍程度過小評価している可能性がある。

4-2-2. 北海道南東部釧路沖のプランクトン食物連鎖構造の季節変化

夏期成層期（1997年7月）のピコ・ナノ植物プランクトン生産量は、植物プランクトン総生産量の93%を占めていた（Fig. 30）。さらに、バクテリアの生産量もマイクロ植物プランクトン生産量に比べ約18倍高かった。また、マイクロ動物プランクトンの餌要求量は、メソ動物プランクトンのそれに比べ5.8倍高く、夏期成層期においては生産された炭素の大部分は微生物食物連鎖に取り込まれると推察され、微生物食物連鎖が生食食物連鎖に比べ卓越していると考えられる。また、マイクロ植物プランクトンの生産量は、メソ動物プランクトンの餌要求量に達していなかったことから、その不足分を補うためメソ動物プランクトンがマイクロ動物プランクトンも摂食していることが推察される。Odate（1994）は、初夏の西部北太平洋亜寒帯海域でメソ動物プランクトンがマイクロ動物プランクトンを摂食している可能性を報告している。

秋期ブルーム期（1997年10月）は、マイクロ植物プランクトン生産量が植物プランクトン総生産量の79%を占めた。しかし、マイクロ動物プランクトンの生物量はメソ動物プランクトンに比べ3倍高い。バクテリア生産量は $6.5 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ であるがこれは過小評価している可能性があり、実際はこれよりも2.5倍程度大きい可能性もある（四章4-2-1）。マイクロ動物プランクトンの植物プランクトンに対する摂

餌速度は、ピコ・ナノ植物プランクトン生産量の7.9倍に相当することにより、マイクロ動物プランクトンはマイクロ植物プランクトンも摂餌していると考えられた。よって、この時期マイクロ動物プランクトンは相当量のマイクロ植物プランクトンを取り込んでいると推察され、微生物食物連鎖が生食食物連鎖に比べ卓越していると考えられる。

冬期鉛直混合期（1998年1～3月）は、ピコ・ナノ植物プランクトン生産量が植物プランクトン総生産量の79%を占めた。バクテリア生産量もマイクロ植物プランクトン生産量に比べ約7.3倍高かった。これらの生産量は過大評価している可能性があるが、マイクロ動物プランクトンの餌要求量がメソ動物プランクトンの餌要求量に比べ約10倍高く、微生物食物連鎖が生食食物連鎖に比べ卓越していると考えられた。また、マイクロ植物プランクトンの生産量は、メソ動物プランクトンの餌要求量に達していなかった。これは、メソ動物プランクトンがマイクロ動物プランクトンを摂食している可能性を示す。Shiomoto & Asami (1999) は、西部北太平洋亜寒帯域でカイアシ類がマイクロ動物プランクトンを摂食している可能性を報告しており、このことは本研究の結果を支持する。

春期ブルーム期（1998年5月）は、マイクロ植物プランクトン生産量が植物プランクトン総生産量の98%を占め、メソ動物プランクトンの生物量はマイクロ動物プランクトンに比べ約2倍高かったことより、生食食物連鎖が大きく駆動していると考えられる。しかし、この時期マイクロ動物プランクトンは植物プランクトン生産量の約391%を摂食していた。これはメソ動物プランクトンを除去した希釈法で得られた増殖速度と摂食速度から算出した値であるので（四章4-1）、自然海水に比べ過大評価している可能性がある。しかしながら秋期ブルーム期同様、マイクロ動物プランクトンは相当量のマイクロ植物プランクトンを取り込んでいると推察され、微生物食物連鎖も駆動していると考えられた。

以上より、釧路沖でのメソ動物プランクトンにいたる炭素フロー図では周年微生物食物連鎖が駆動しており、春期ブルーム期にのみ生食食物連鎖の駆動が卓越すると推察された。また、メソ動物プランクトンの餌要求量がマイクロ植物プランクトンの生産量で充足されない夏期成層期と冬期鉛直混合期には、その不足分が微生物食物連鎖を通して供給されている可能性が示唆された。

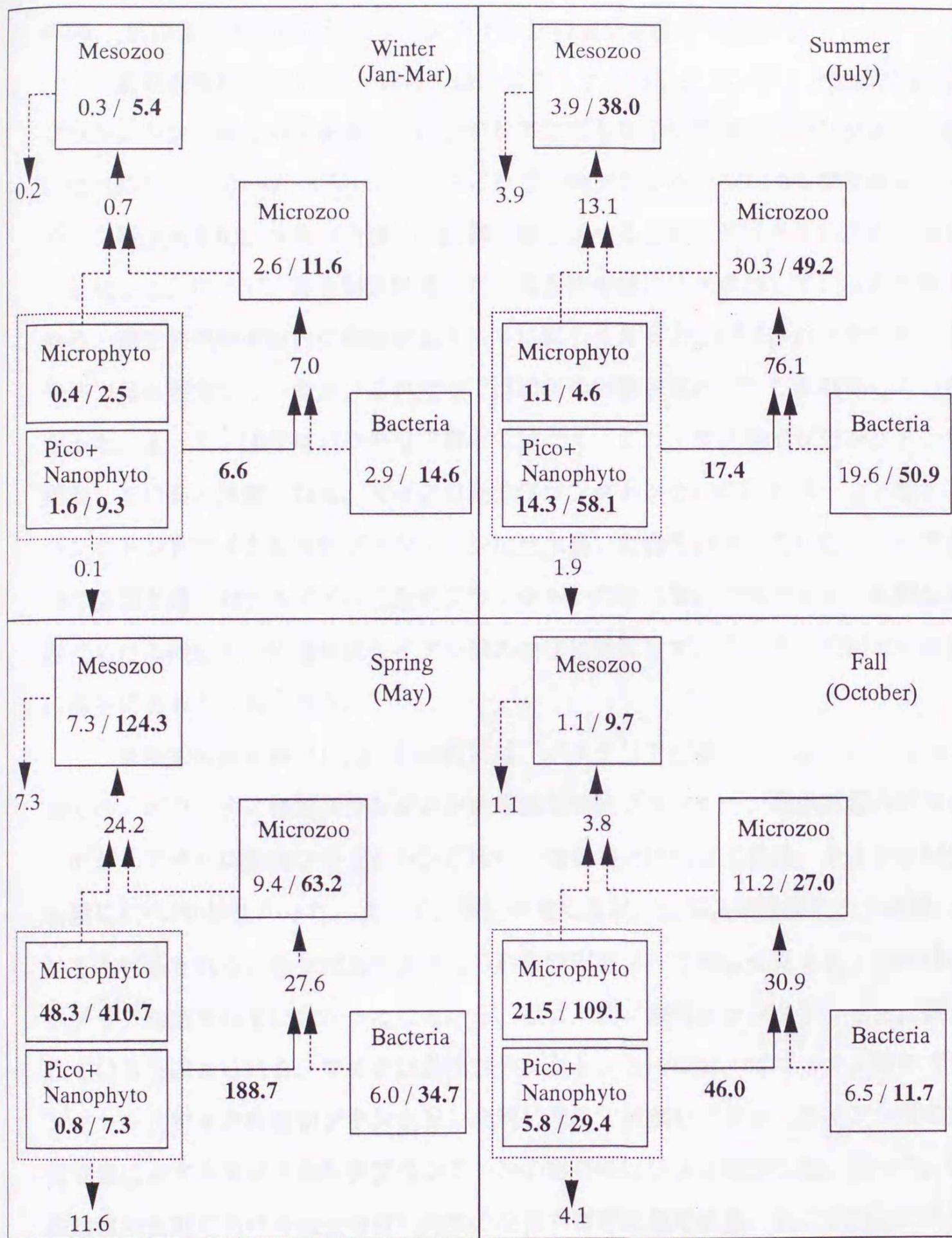


Fig. 30. Schematic carbon-flow diagram in the euphotic zone during four seasons of the year at Station A3. Paired-figures in each plankton compartment are production rates/standing stock. Figures associated with upward arrows directed to 'Mesozoo' and 'Microzoo' are their ingestion rates. Sedimentation rates of phytoplankton and feces production rates of mesozooplankton indicated by figures along downward arrows of respective compartment. Figures in bold face are measured and those in normal face calculated rates. Units are $\text{mgC m}^{-3} \text{d}^{-1}$ for the rates, and mgC m^{-3} for the standing stocks. Phyto = Phytoplankton, Zoo = Zooplankton.

4-2-3. 北海道南東部恵山沖のプランクトン食物連鎖構造の季節変化

夏期成層期（1998年7～12月）は、ピコ・ナノ植物プランクトン生産が全植物プランクトン生産の93%を占め、バクテリア生産もマイクロ植物プランクトン生産に比べ約7.7倍高かった（Fig. 31）。マイクロ動物プランクトンとHNF生物量は、カイアシ類生物量に比べ約11倍高く、餌要求量で比べるとその差はさらに広がり約40倍となった。従って、微生物食物連鎖が生食食物連鎖に比べ卓越していると判断できる。微生物食物連鎖内の炭素収支をさらに詳しく見ると、HNFはバクテリア生産の約74%を摂食していたが、これだけではHNFの餌要求量の30%しか満たしていなかった。よって、HNFはバクテリアのみではなく、ピコ・ナノ植物プランクトンも摂食していると推察される。マイクロ動物プランクトンとHNFはピコ・ナノ植物プランクトンをマイクロ植物プランクトンに比べ高い割合で摂食していた。カイアシ類の餌要求量に対するマイクロ動物プランクトンの寄与率は12%と低く、夏期成層期における微生物食物連鎖はカイアシ類の生産に貢献せず、その主な役割は栄養塩の再生にあると判断される。

冬期鉛直混合期（1999年2～3月）は、バクテリア生産が $0.1 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ と低いものの、ピコ・ナノ植物プランクトン生産量が植物プランクトン総生産量の75%を占めた。マイクロ動物プランクトンとHNF生物量および餌要求量は、カイアシ類生物量に比べ約6倍高かった。よって、微生物食物連鎖が生食食物連鎖に比べ卓越していると判断される。微生物食物連鎖内の炭素収支をさらに詳しく見ると、HNFはバクテリアを摂食していなかったことから、ピコ・ナノ植物プランクトンを主に摂食していると考えられる。マイクロ動物プランクトンとHNFは、ピコ・ナノ植物プランクトンとマイクロ植物プランクトンを同じ速度で摂食しており、カイアシ類の餌要求量に対するマイクロ動物プランクトンの寄与率は10%と低かった。従って、冬期鉛直混合期における微生物食物連鎖の役割も夏期成層期同様、主に栄養塩の再生にあると推察される。

春期ブルーム期（1999年4月）には、マイクロ植物プランクトン生産量は $28.4 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ であり、植物プランクトン総生産量の99%を占めた。これはバクテリア生産量の約5.1倍に相当し、さらにカイアシ類の生物量は 11.1 mgC m^{-3} と年間の最高値を記録し、こららのことより生食食物連鎖が駆動していると推察される。一方、マイクロ動物プランクトンとHNFの生物量および餌要求量は、カイアシ類に比べ共

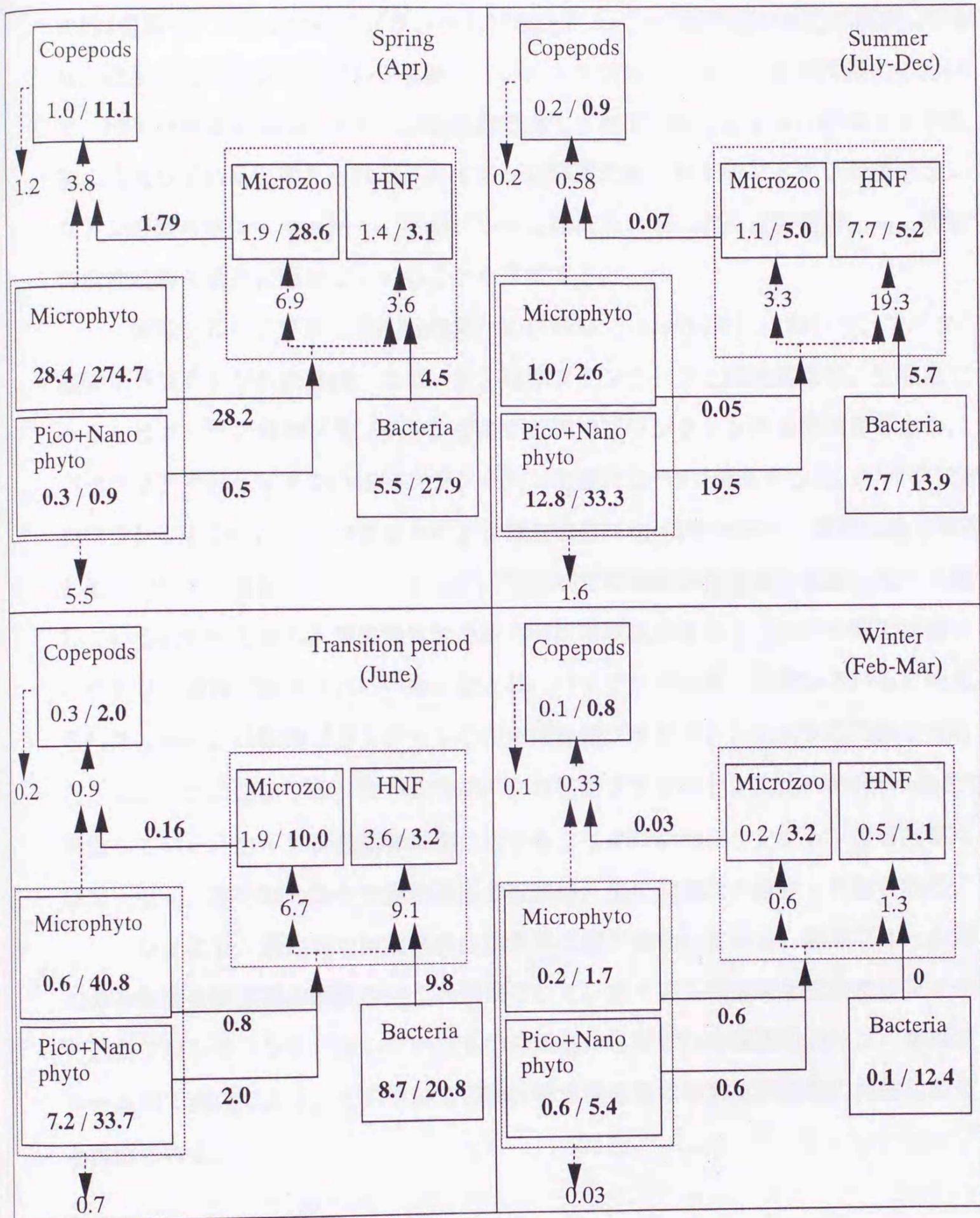


Fig. 31. Schematic carbon-flow diagram in the euphotic zone during four seasons of the year at Station E16. Paired-figures in each plankton compartment are production rates/standing stock. Figures associated with upward arrows directed to 'Mesozoo', 'Microzoo' and 'HNF' are their ingestion rates. Sedimentation rates of phytoplankton and feces production rates of mesozooplankton indicated by figures along downward arrows of respective compartment. Figures in bold face are measured and those in normal face calculated rates. Units are $\text{mgC m}^{-3} \text{d}^{-1}$ for the rates, and mgC m^{-3} for the standing stocks. Phyto = Phytoplankton, Zoo = Zooplankton.

に約3倍高く、マイクロ植物プランクトンを $28.2 \text{ mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ の速い速度で摂食しており、微生物食物連鎖も平行して駆動していたと判断した。微生物食物連鎖内において、HNFの餌要求量はバクテリア生産量で満たされていたことより、バクテリアを主に摂食していると考えられた。カイアシ類餌要求量に対するマイクロ動物プランクトンの寄与率は47%と高く、春期ブルーム期においては生食食物連鎖と共に微生物食物連鎖も活発に駆動していることを示唆する。

春期ブルーム期から夏期成層期への移行期（1999年6月）において、マイクロ植物プランクトン生物量は、ピコ・ナノ植物プランクトンと同程度だが、生産量で見るとピコ・ナノ植物プランクトン生産が全植物プランクトン生産の92%を占め、バクテリア生産もマイクロ植物プランクトン生産に比べ約5倍高かった。マイクロ動物プランクトンとHNF生物量はカイアシ類生物量に比べ約7倍高く、餌要求量で見るとその差は約18倍に広がった。よって、微生物食物連鎖が生食食物連鎖に比べ卓越していると判断できる。微生物食物連鎖内の炭素収支を見ると、HNFの餌要求量はバクテリア摂食で満たされていたことより、バクテリアを主に摂食していると考えられた。マイクロ動物プランクトンとHNFの植物プランクトンに対する摂餌を見ると、ピコ・ナノ植物プランクトンをマイクロ植物プランクトンに比べ約5倍の速さで摂食していた。カイアシ類餌要求量に対するマイクロ動物プランクトンの寄与率は18%と低く、移行期の微生物食物連鎖の役割は、主に栄養塩の再生と判断される。

以上より、恵山沖では周年微生物食物連鎖が駆動しており、春期ブルーム期にのみ生食食物連鎖の駆動が伴うと推察された。カイアシ類は周年にわたりマイクロ動物プランクトンを摂食していたものの後者から前者への炭素の流れは、春期ブルーム期で最大であり、それ以外での微生物食物連鎖の役割は栄養塩の再生にあると推察される。

4-2-4. 釧路沖と恵山沖のプランクトン食物連鎖構造の比較

釧路沖と恵山沖ではメソ動物プランクトン生物量に違いがあり、釧路沖では $5.4 \sim 124.3 \text{ mgC m}^{-3}$ の範囲を変動したのに対し、恵山沖の変動幅は $0.8 \sim 11.1 \text{ mgC m}^{-3}$ と釧路沖に比べて小さかった。これは、採集深度が釧路沖では0~30または50 mであるのに対し、恵山沖では0~200 mと両海域で異なることが原因と考えられる。服部（1985）は、津軽暖流水と親潮系水の混合域である三陸沖でメソ動物プランクト

ンの鉛直分布を詳細に調べ、メソ動物プランクトンの分布が表層に偏る傾向を示した。服部 (1985) のFig. 2から0~30mあるいは0~50 mで計算したときの単位海水体積当たりの個体数は0~200 mで計算したときのそれぞれ4倍あるいは3倍になる。つまり、今回測定された恵山沖におけるメソ動物プランクトン生物量は、実際の3~4分の1程度過小評価されている可能性がある。しかし、恵山沖において微生物食物連鎖が卓越していた夏期成層期、冬期鉛直混合期および移行期においてカイアシ類と、マイクロ動物プランクトンとHNF生物量の差は常に5倍以上あったので、プランクトン食物連鎖構造の解釈には大きな影響を及ぼさないと判断される。

両海域のサイズ別植物プランクトン生産を比較すると、釧路沖では秋期ブルーム期にマイクロサイズが全体の79%に達したのに対して、恵山沖ではその様なマイクロサイズの高い占有率は認められなかった。これは両海域の水塊構造の違いが関係していると考えられる (二章 2-3-2)。しかし、釧路沖では秋期ブルーム期においても微生物食物連鎖が卓越しており、これはメソ動物プランクトンの生体量で大きな部分を占めるカイアシ類が深層に沈下し休眠していること (小針 1999)、およびマイクロ動物プランクトン群集がマイクロ植物プランクトンを活発に摂食していることによる。また、マイクロ植物プランクトンからマイクロ動物プランクトンへの経路は、両海域で冬期鉛直混合期とブルーム期にも認められた。春期ブルーム期には、両海域で生食食物連鎖と微生物食物連鎖が併存したが、これはマイクロ植物プランクトンのブルームとカイアシ類の発育期が一致したことによる。微生物食物連鎖の役割については、釧路沖ではメソ動物プランクトン餌要求量とマイクロ植物プランクトン生産量の比較から、恵山沖ではカイアシ類餌要求量に対するマイクロ動物プランクトンの摂食割合から推定したので海域間の相違は直接評価できなかったが、両海域のプランクトン食物連鎖構造は、周年微生物食物連鎖が卓越し、春期ブルーム期にのみ生食食物連鎖が併存する点でほぼ一致する。

5-1. 東部北太平洋亜寒帯有光層内でのプランクトン食物連鎖構造との比較

東部北太平洋亜寒帯海域は、本調査海域とは異なり明確な植物プランクトンブルームが観測されない海域として知られている (Parsons & Lalli 1988)。この理由として、鉄イオン不足によるマイクロ植物プランクトンの増殖制限 (Martin & Fitzwater 1988; Martin et al. 1989; Martin et al. 1991; Boyd et al. 1996)、およびマイクロ動物プランクトンによるピコ・ナノ植物プランクトンの摂食が最も有力視されている (Miller et al. 1991; ; Boyd 1995b)。当海域ではメソ動物プランクトン生物量は春期から夏期にかけ年間の最高値を示すが、その大部分を占めるカイアシ類 Neocalanus 属は、主に繊毛虫や従属栄養性鞭毛虫等のマイクロ動物プランクトンを摂食する (Gifford & Dagg 1991; Gifford 1993)。また、バクテリア生産の植物プランクトン生産に対する割合は10%と低い (Kirchman et al. 1993)。よって、東部北太平洋では、ピコ・ナノ植物プランクトンを主要な生産者とし、これからマイクロ動物プランクトンを介してメソ動物プランクトンへ流れる微生物食物連鎖が周年駆動していると考えられている (Harrison et al. 1999)。

西部北太平洋亜寒帯に位置する本調査海域では春期に珪藻ブルームが観測され、釧路沖では秋期にもマイクロ植物プランクトンの珪藻ブルームがみられたが、それ以外はバクテリアおよびピコ・ナノ植物プランクトンが主要な生産者であった (Fig. 30, 31)。恵山沖ではバクテリアの生産量を実測したが、移行期 (1999年6月) にバクテリア生産は植物プランクトン生産の140%に達し、微生物食物連鎖におけるバクテリアの重要性がうかがえた。メソ動物プランクトン生体量は春期珪藻ブルーム時に年間の最高値を示し、そのピークは東部北太平洋に比べ1ヶ月ほど早い。これは、メソ動物プランクトン生物量の大部分を占めるカイアシ類 Neocalanus 属が、珪藻ブルームを利用し発育した結果と考えられる (齊藤 1996)。また、珪藻ブルーム時にはマイクロ動物プランクトン生物量も高く、これらがマイクロ植物プランクトンを摂食していた (Fig. 30, 31)。Boyd et al. (1996) は、東部北太平洋のマイクロ動物プランクトンは、主としてナノ植物プランクトンを食べマイクロ植物プランクトンを食べないことを報告したが、本研究海域ではマイクロ植物プランクトンもマイクロ動物プランクトンに摂食されていた。この海域間におけるマイクロ動物プランクトンの摂餌における植物プランクトンのサイズの相違は前者の種組成の違いに

よると考えられ (Kamiyama & Tsujino 1996)、本調査海域では大型の餌サイズ組成に適したマイクロ動物プランクトン群集が形成されているためと考えられた。以上より、本調査海域では周年、東部北太平洋と同様に微生物食物連鎖が駆動しているが、春期および秋期ブルーム期にマイクロ植物プランクトンからマイクロ動物プランクトンへ有機物が流れる点、移行期にバクテリア生産が高いという点で異なった。また、本調査海域では春期ブルーム時に生食食物連鎖が微生物食物連鎖と共に駆動する点で異なった。

5-2. 春期ブルーム期における北大西洋のプランクトン食物連鎖構造との比較

北大西洋は、春期に植物プランクトンのブルームが発生し (Parsons & Lalli 1988)、それは主にハプト藻類等のナノ植物プランクトンで形成されている (Sieracki et al. 1993)。これを反映し、ブルーム期のマイクロ動物プランクトンによるクロロフィル_a 現存量および生産量に対する日間摂食率は、それぞれ43~53%、82~119%と高い (Table 11)。春期ブルーム後期にはバクテリア生産の植物プランクトン生産に対する割合が80%に達し、微生物食物連鎖におけるバクテリア生産の貢献度の高さがうかがえる。メソ動物プランクトン生物量のピークは植物プランクトンのブルームから1ヶ月遅れて観測され (Parsons & Lalli 1988)、ブルーム期におけるメソ動物プランクトンの最大摂食速度は植物プランクトン生産の2.7%程度である (Dam et al. 1993)。従って、北大西洋の春期ブルーム期におけるプランクトン食物連鎖構造は、微生物食物連鎖が卓越していると考えられている (Harrison et al. 1993)。

本調査海域では、春期ブルーム期に微生物食物連鎖と生食食物連鎖が共に駆動していた。春期ブルームは主にマイクロサイズの珪藻類で形成されるので、マイクロ動物プランクトンによるクロロフィル_a 現存量および生産量に対する日間摂食率は、それぞれ11~36%、35~74%と北大西洋に比べ低い (Table 11)。恵山沖におけるバクテリア生産の植物プランクトン生産に対する割合は19%と低く、春期ブルーム期の微生物食物連鎖に対するバクテリア生産の貢献度は低いと考えられる (Fig. 31)。メソ動物プランクトン生物量のピークは、植物プランクトンピークとほぼ同時に観測されたが、これは本調査海域と北大西洋で優占するカイアシ類の生活史の違いによるものと考えられる。即ち、北大西洋で優占する *Calanus* 属はその年に摂食した食物をエネルギー源とし産卵を行なうのに対し、本調査海域で優占する

Neocalanus属の産卵は前年の摂食によって体内に脂肪として蓄えたエネルギー源に依存しており (Parsons & Lalli 1988)、そのため、北大西洋では春期ブルームに遅れて、本調査海域では春期ブルームとほぼ同時にメソ動物プランクトン生物量が最大となるのであろう。以上より、本調査海域の春期ブルーム期のプランクトン食物連鎖構造は、バクテリア生産、マイクロ動物プランクトンの植物プランクトンに対する摂食圧といった微生物食物連鎖の稼働形態が北大西洋と異なると考えられた。また、本調査海域では春期ブルームとメソ動物プランクトン生物量の最大値が重なることより、基礎生産から二次生産への転送効率が、北大西洋におけるそれよりもより良い生食食物連鎖が駆動していると考えられる。

5-3. 西部北太平洋亜寒帯海域のプランクトン食物連鎖構造の特徴

従来、微生物食物連鎖は熱帯や亜熱帯の外洋域等、貧栄養海域で卓越する有機物輸送経路であると考えられてきた (Fuhrman et al. 1989; Li et al. 1992)。微生物食物連鎖が卓越する系では、魚類へ到達するまでの栄養段階数が多いことから、魚類生産性が低いと考えられている。一方、魚類生産が高い北太平洋亜寒帯域では、植物プランクトンからメソ動物プランクトンを介して魚類へと、わずか2段階で基礎生産者から魚類へ有機物が伝達される転送効率の良い生食食物連鎖が優位に駆動すると考えられてきた (谷口 1991)。しかし、本研究結果は、本調査海域のプランクトン食物連鎖構造が、周年を通して微生物食物連鎖に依存しており、春期ブルーム期にのみ生食食物連鎖を伴うことを明らかにした。周年を通して、微生物食物連鎖が卓越する点で東部北太平洋での食物連鎖構造と一致するが、微生物食物連鎖に対するバクテリア生産の寄与率は、本調査海域で圧倒的に高かった。また、春期ブルーム期に微生物食物連鎖が稼働しているという点で北大西洋の食物連鎖構造と類似したが、その稼働形態が若干異なり本調査海域にはマイクロ植物プランクトンからマイクロ動物プランクトンへの有機物伝達経路が存在した。また、メソ動物プランクトン生物量のピークが植物プランクトンブルームと一致し生食食物連鎖が微生物食物連鎖と共に稼働する点で特徴的であった。よって、本調査海域の春期ブルーム期のプランクトン食物連鎖構造は、北大西洋に比べて転送効率の良い構造を持つと考えられる。

要約

海洋低次生態系において植物プランクトンにより光合成された有機物は、生食食物連鎖か微生物食物連鎖に取り込まれる。海洋の物質循環を明らかにするためには、上記の2つを含んだプランクトン食物連鎖構造を明らかにする必要があるが、西部北太平洋亜寒帯海域においてその全体像を捉えた研究はない。本研究は、北海道南東部釧路沖、北海道南西部恵山沖および臼尻沿岸域をモデル海域として、西部北太平洋亜寒帯海域におけるプランクトン食物連鎖構造を明らかにすることを目的とした。調査は、周年にわたりバクテリアからメソ動物プランクトンまで全てのサイズのプランクトン生物量の現存量を把握し、釧路沖と恵山沖ではマイクロ動物プランクトンの植物プランクトンに対する摂食速度の測定を行った。恵山沖ではさらにナノ動物プランクトンのバクテリアに対する摂食速度、およびメソ動物プランクトン群集のマイクロ動物プランクトンに対する摂食速度を測定した。最後に、生物量、増殖速度および摂食速度のデータを用い、釧路沖と恵山沖におけるプランクトン食物連鎖の炭素フロー図を描いた。

全調査点で独立栄養プランクトン生物量の鉛直分布は、水柱が成層構造にある時には表層に主に分布し、鉛直混合期には鉛直的に均一になる傾向を示した。従属栄養プランクトンもほぼ同様な傾向を示した。釧路沖と恵山沖でプランクトン生物量の鉛直分布特性と水柱安定度との関係をさらに詳しく分析したところ、独立栄養プランクトンの鉛直分布特性のみ水柱の安定度と、従属栄養プランクトンの鉛直分布特性は、餌生物である独立栄養プランクトンのそれと有意な相関関係にあることが示された。この結果から、独立栄養、従属栄養プランクトンの鉛直分布は究極的には物理的要因である水柱の安定度により大きく決定されていることが判明した。

独立栄養プランクトン生物量は海域により若干異なる季節変動を示した。即ち、釧路沖では春期と秋期に珪藻ブルームが観察されたのに対し、恵山沖では春期にのみ珪藻ブルームが観測され、臼尻沿岸では1997年には秋期ブルームが観測されたが、1998年秋期には観測されなかった。夏期には恵山沖と臼尻沿岸ではシアノバクテリアを中心とするピコ植物プランクトンのピークが観測されたが、釧路沖では観測されなかった。また、夏期に従属栄養プランクトンのバクテリアとHNF生物量が恵山沖、臼尻沿岸と比べ釧路沖で高い値を示した。海域間で独立栄養プランクト

ン生物量およびバクテリア、HNF生物量が異なる季節変動を示した要因として、夏期に恵山沖と臼尻沿岸に進入してくる高温、高塩分、低栄養塩濃度の津軽暖流水の影響が考えられた。また、マイクロおよびメソ動物プランクトンは全ての調査海域でほぼ同様な季節変動を示し、マイクロ動物プランクトンは珪藻ブルーム時に高い値、メソ動物プランクトンは春期ブルーム時に年間の最高値を示した。これら従属栄養プランクトン生物量の季節変動には、マイクロ動物プランクトンの摂食特性とメソ動物プランクトンの生活史が関係していると考えられた。

マイクロ動物プランクトンによる植物プランクトンの摂食ロス、海域によって異なる季節変動を示した。即ち、釧路沖では冬期にマイクロ動物プランクトンの摂食ロスが植物プランクトンの増殖ポテンシャルを上回るのに対し、恵山沖ではその様な傾向は認められなかった。この要因として、マイクロ動物プランクトンの種組成の違いが考えられた。恵山沖でサイズ毎の植物プランクトン摂食ロスを調べた結果、ピコ植物プランクトンに関しては全ての季節で増殖ポテンシャルと摂食ロスがほぼ釣り合っていたが、ナノおよびマイクロ植物プランクトンに関しては、夏期の水温上昇による増殖ポテンシャルの増加に伴い、摂食ロスを大きく上回る傾向を示した。冬期にはマイクロ植物プランクトンが効率良くマイクロ動物プランクトンへ摂食されていた。また、バクテリアの増殖ポテンシャルと摂食ロスはすべての季節でほぼ釣り合っていた。

小型カイアシ類は従来珪藻等のマイクロ植物プランクトンが主要な餌料源と考えられてきたが、本研究の結果、マイクロ植物プランクトンの摂餌は春期ブルーム期に主として重要であることが判明した。実際、小型カイアシ類のマイクロ動物プランクトンに対する摂食速度は周年を通じてその代謝要求量を十分に満たしていることが示された。また、過去の文献よりデータを収集し分析したところ、ろ水速度とカイアシ類の全長の間、 $\text{Clearance rate} = 0.005 \cdot \text{TL} - 0.169$ ($n=44, r=0.822, p < 0.01$)、の関係式を得た。ここで Clearance rate はカイアシ類の無殻繊毛虫に対するろ水速度 ($\text{ml inds.}^{-1} \text{h}^{-1}$)、TL はカイアシ類の全長 (μm) を表す。

以上の生物量、増殖速度および摂食速度を用い、釧路沖と恵山沖の炭素フロー図を描いたところ、両海域のプランクトン食物連鎖構造はほぼ同様な季節変動を示した。即ち、周年を通じて微生物食物連鎖が卓越し、春期ブルーム期にのみ生食食物連鎖の駆動が併存することが明らかとなった。周年を通して、微生物食物連鎖が

卓越する点で東部北太平洋の食物連鎖構造と一致するが、微生物食物連鎖に対するバクテリア生産の寄与率は、本調査海域が圧倒的に高かった。また、春期ブルーム期に微生物食物連鎖が稼働していると言う点で北大西洋の食物連鎖構造と類似したが、その稼働形態が若干異なり本調査海域にはマイクロ植物プランクトンからマイクロ動物プランクトンへの有機物伝達経路が存在した。また、本調査海域はメソ動物プランクトン生物量のピークが植物プランクトンブルームと一致し生食食物連鎖が稼働する点で特徴的であった。よって、本調査海域の春期ブルーム期のプランクトン食物連鎖構造は、北大西洋に比べて転送効率の良いことが示唆された。

謝辞

稿を終えるにあたり、本研究に際して終始懇切なる御指導と御校閲の労を賜った北海道大学水産学部池田勉教授に謹んで御礼申し上げます。同大学水産学部米田義昭教授ならびに中尾繁教授には、本論文を御校閲頂くとともに数々の有益な御教示を賜り、厚く御礼申し上げます。さらに本校をまとめるにあたり数々の御協力と激励を戴いた同大学水産学部志賀直信助教授並びに伴修平助手に対し、深く感謝いたします。水産庁北海道区水産研究所津田敦博士、齊藤宏明博士、葛西広海博士、川崎康寛博士、北海道東海大学の河野時廣博士には親潮域における海洋観測、試料採集に御協力ならびに動物プランクトン試料、海洋環境試料を提供して頂くとともに、懇切な御助力と激励を頂きました。心から謝意を表します。また、北海道大学水産学部生物海洋学講座の大学院学生の皆様には本研究を通じて様々な御協力を頂きました。厚く御礼申し上げます。

観測および試料採集に際し、終始多大な御協力頂いた北海道大学調査船”うしお丸”、同大学練習船”おしよる丸”、北海道区水産研究所調査船”北光丸”、”探海丸”の船長ならびに乗組員の方々および同乗された研究者各位に謹んで心から感謝の意を表します。特に、同乗の機会が多く多大な御協力を賜った創価大学工学部の中辻浩一氏、北海道大学水産学部の大西健美、山田雄一郎、町田龍二、原田善徳、宮崎和貴諸氏に心から感謝申し上げます。また、フローサイトメーターの使用にあたり御協力を頂いた北海道大学水産学部米田義昭教授、ならびに田中仁詞氏、海藤仁郭氏をはじめとする同大学化学海洋学講座の院生諸氏に感謝申し上げます。

参考文献

- Aelion, C. M. & S. W. Chisholm 1985. Effect of temperature on growth and ingestion rates of *Favella* sp. J. Plankton Res. 7: 821-830.
- Andersson, A., P. Haecky & Å. Hagström 1994. Effect of temperature and light on the growth of micro- nano- and pico-plankton: impact of algal succession. Mar. Biol. 120: 511-520.
- Azam, F., T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray, L. A. Meyer-Reil & F. Thingstad 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10: 257-263.
- Berggreen, U., B. Hansen & T. Kiørboe 1988. Food size spectra, ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa* during development: implications for determination of copepod production. Mar. Biol. 99: 341-352.
- Bernard, C. & F. Rassoulzadegan 1990. Bacteria or microflagellates as a major food source for marine ciliates: Possible implications for the microzooplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 64: 147-155.
- Booth, B. C., J. Lewin & J. R. Postel 1993. Temporal variation in the structure of autotrophic and heterotrophic communities in the subarctic Pacific. Prog. Oceanog. 32: 57-99.
- Børsheim, K. Y. & G. Bratbak 1987. Cell volume to carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater. Mar. Ecol. Prog. Ser. 36: 171-175.
- Boyd, P. W., D. L. Muggli, D. E. Varela, R. H. Goldblatt, R. Chretien, K. J. Orians & P. J. Harrison 1996. In vitro iron enrichment experiments in the NE subarctic Pacific. Mar. Ecol. Prog. Ser. 136: 179-193.
- Boyd, P. W., S. Strom, F. A. Whitney, S. Doherty, M. E. Wen, P. J. Harrison, C. S. Wong & D. E. Varela 1995a. The NE subarctic Pacific in winter: I. Biological standing stocks. Mar. Ecol. Prog. Ser. 128: 11-24.
- Boyd, P. W., F. A. Whitney, P. J. Harrison & C. S. Wong 1995b. The NE subarctic Pacific in winter: II. Biological rate processes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 128: 25-34.
- Burkill, P. H., E. S. Edwards & M. A. Sleigh 1995. Microzooplankton and their role in controlling phytoplankton growth in the marginal ice zone of the Bellingshausen Sea. Deep-Sea Res. II 42: 1277-1290.
- Burkill, P. H., E. S. Edwards, A. W. G. John & M. A. Sleigh 1993. Microzooplankton and their herbivorous activity in the northeastern Atlantic Ocean. Deep-Sea Res. II. 40: 479-493.
- Burkill, P. H., R. F. C. Mantoura, C. A. Llewellyn & N. J. P. Owens 1987. Microzooplankton grazing and selectivity of phytoplankton in coastal waters. Mar. Biol. 93: 581-590.
- Cadee, G. C., H. Gonzalez & S. B. Schnack-Schiel 1992. Krill diet affects faecal settling. Polar Biol. 12: 75-80.

- Capriulo, G. M. 1982. Feeding of field collected tintinnid microzooplankton on natural food. Mar. Biol. 71: 73-86.
- Capriulo, G. M., R. A. Schreiner & B. L. Dexter 1988. Differential growth of Euplotes vannus, fed fragmented versus unfragmented Skeletonema costatum. Mar. Ecol. Prog. Ser. 47: 205-209.
- Caron, D. A., J. C. Goldman & T. Fenchel 1990. Protozoan respiration and metabolism. In: Capriulo, G. M. (ed) Ecology of marine Protozoa. Oxford University Press, New York, p307-322.
- Chavez, F. P., K. R. Buck, K. H. Coale, J. H. Martin, G. R. DiTullio, N. A. Welschmeyer, A. C. Jacobson & R. T. Barber 1991. Growth rates, grazing, sinking, and iron limitation of equatorial Pacific phytoplankton. Limnol. Oceanogr. 36: 1816-1833.
- 千原光雄 & 村野正昭 1997. 日本産海洋プランクトン検索図説. 東海大学出版会. p 1574.
- Cole, J. J., S. Findlay & M. L. Pace 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. Mar. Ecol. Prog. Ser. 43: 1-10.
- Colebrook, J. M. 1982. Continuous plankton records: seasonal variation in the distribution and abundance of plankton in the North Atlantic and the North Sea. J. Plankton Res. 4: 435-462.
- Cushing, D. H. 1989. A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. J. Plankton Res. 11: 1-13.
- Dam, H. G., C. A. Miller & S. H. Jonasdottir 1993. The trophic role of mesozooplankton at 47°N, 27°W during the North Atlantic Bloom Experiment. Deep-Sea Res. II. 40: 197-212.
- del Giorgio, P. A., J. J. Cole & A. Cimleris 1997. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems. Nature 385: 148-151.
- Ducklow, H. W., D. A. Purdie, P. J. LeB. Williams & J. M. Davies 1986. Bacterioplankton: A sink for carbon in coastal marine plankton community. Science 232: 865-867.
- Ducklow, H. W., D. L. Kirchman, H. L. Quinby, C. A. Carlson & H. G. Dam 1993. Stocks and dynamics of bacterioplankton carbon during the spring bloom in the eastern North Atlantic Ocean. Deep-Sea Res. II. 40: 245-263.
- Edler, L. 1979. Recommendation on methods of marine biological studies in the Baltic Sea. Phytoplankton and chlorophyll. The Baltic Marine Biologists Publication 5. Univ. Lund.
- Elbrächter, M. 1991. Faeces production by dinoflagellates and other small flagellates. Mar. Microb. Food Webs 5: 189-204.
- Elser, J. J. & D. L. Frees 1995. Microconsumer grazing and sources of limiting nutrients for phytoplankton growth: Application and complications of a nutrient-deletion/dilution-gradient technique. Limnol. Oceanogr. 40: 1-16.
- Eppley, R. W. 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. Fish. Bull. 70:

1063-1085.

- Eppley, R. W., J. N. Rogers & J. J. McCarthy 1969. Half saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. Limnol. Oceanogr. 14: 912-920.
- FAO 1997. FAO yearbook of fishery statistics. 80, FAO, Roma, 713pp.
- Fenchel, T. & B. J. Finlay 1983. Respiration rates in heterotrophic, free-living Protozoa. Microb. Ecol. 9: 99-122.
- Fessenden, L. & T. J. Cowles 1994. Copepod predation on phagotrophic ciliates in Oregon coastal waters. Mar. Ecol. Prog. Ser. 107: 103-111.
- Froneman, P. W. & C. D. McQuaid 1997. Preliminary investigation of the ecological role of microzooplankton in the Kariega Estuary, South Africa. Estuar. Coast. Shelf Sci. 45: 689-695.
- Froneman, P. W., R. Perissinotto & C. D. McQuaid 1996. Seasonal variations in microzooplankton grazing in the region of the Subtropical Convergence. Mar. Biol. 126: 433-442.
- Frost, 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.
- Frost, B. W. 1991. The role of grazing in nutrient-rich areas of the open sea. Limnol. Oceanogr. 36: 1616-1630.
- Fuhrman, J. A. & F. Azam 1980. Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British Columbia, Antarctica, and California. Appl. Environ. Microbiol. 39: 1085-1095.
- Fuhrman, J. A. & F. Azam 1982. Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: Evaluation and field results. Mar. Biol. 66: 109-120.
- Fuhrman, J. A., T. D. Sleeter, C. A. Carlson & L. M. Proctor 1989. Dominance of bacterial biomass in the Sargasso Sea and its ecological implications. Mar. Ecol. Prog. Ser. 57: 207-217.
- Fukami, K., N. Murata, Y. Morio & T. Nishijima 1996. Distribution of heterotrophic nanoflagellates and their importance as the bacterial consumer in a eutrophic coastal seawater. J. Oceanogr. 52: 399-407.
- 福代康夫、高野秀明、千原光雄&松岡數充 1990. 日本の赤潮生物-写真と解説-. 内田老鶴圃 p430.
- Gifford D. J. & M. J. Dagg 1991. The microzooplankton-mesozooplankton link: consumption of planktonic protozoa by the calanoid copepods Acartia tonsa Dana and Neocalanus plumchrus Murukawa. Mar. Microb. Food Webs 5: 161-177.
- Gifford, D. J. 1991. The protozoan-metazoan trophic link in pelagic ecosystems. 38: 81-86.
- Gifford, D. J. 1993. Protozoa in the diets of Neocalanus spp. in the oceanic subarctic Pacific Ocean. Prog. Oceanogr. 32: 223-237.

- Gnaiger, E. 1983. Calculation of energetic and biochemical equivalents of respiratory oxygen consumption. In: Gnaiger, E. & H. Horstner (eds.) Polarographic oxygen sensors. Springer-Verlag, Berlin, p337-347.
- Goldman, J. C. & M. R. Dennett 1991. Ammonium regeneration and carbon utilization by marine bacteria grown on mixed substrates. Mar. Biol. 109: 369-378.
- Gonzalez, H. E. 1992a. The distribution and abundance of krill faecal material and oval pellets in the Scotia and Weddell Seas (Antarctica) and their role in particle flux. Polar Biol. 12: 81-91.
- Gonzalez, H. E. 1992b. Distribution and abundance of minipellets around the Antarctic peninsula. Implications for protistan feeding behaviour. Mar. Ecol. Prog. Ser. 90: 223-236.
- Hall, J. A. & W. F. Vincent 1990. Vertical and horizontal structure in the picoplankton communities of a coastal upwelling system. Mar. Biol. 106: 465-471.
- Hansen, P. J. 1992. Prey size selection, feeding rates and growth dynamics in heterotrophic dinoflagellates with special emphasis on Gyrodinium spirale. Mar. Biol. 114: 327-334.
- Hansen, B., P. K. Bjørnsen & P. J. Hansen 1994. The size ratio between planktonic predators and their prey. Limnol. Oceanogr. 39: 395-403.
- Harrison, P. J., P. W. Boyd, D. E. Varela, S. Takeda, A. Shiimoto & T. Odate 1999. Comparison of factors controlling phytoplankton productivity in the NE and NW subarctic Pacific gyres. Prog. Oceanogr. 43: 205-234.
- Harrison, W. G., E. J. H. Head, E. P. W. Horne, B. Irwin, W. K. W. Li, A. R. Longhurst, M. A. Paranjape & T. Platt 1993. The western North Atlantic Bloom Experiment. Deep-Sea Res. II 40: 279-305.
- Hass, L. W. 1982. Improved epifluorescence microscopic technique for observing planktonic micro-organisms. Ann. Inst. Oceangr., Paris, 58(s): 261-266.
- 服部寛 1985. 西部北太平洋亜寒帯海域におけるカイアシ類の鉛直微細分布とその日周変化の研究. 東北大学博士課程論文. 146pp.
- Hirakawa, K. & A. Imamura 1993. Seasonal abundance and life history of Metridia pacifica (Copepoda; Calanoida) in Toyama Bay, Japan Sea. Bull. Plankton Soc. Jpn 40: 41-54.
- Hobbie, J. E., R. J. Daley & S. Jasper 1977. Use of nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. Appl. Environ. Microbiol. 33: 1225-1228.
- Holm-Hansen, O., C. J. Lorenzen, R. N. Holmes & J. D. H. Strickland 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. J. Cons. Perm. Int. Exp. Mer. 30: 3-15.
- Ikeda, T. 1985. Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. Mar. Biol. 85: 1-11.
- Imai, I., Y. Ishida & Y. Hata 1993. Killing of marine phytoplankton by a gliding bacterium Cytophaga sp., isolated from the coastal sea of Japan. Mar. Biol. 116: 527-532.
- Ishizaka, J, K. Harada, K. Ishikawa, H. Kiyosawa, H. Furusawa, Y. Watanabe, H. Ishida, K. Suzuki, N. Handa & M. Takahashi 1997. Size and taxonomic plankton community structure and carbon flow at the equator, 175° E during 1990-1994.

Deep-Sea Res. II. 44: 1927-1949.

- James, M. R. & J. A. Hall 1998. Microzooplankton grazing in different water masses associated with the Subtropical Convergence round the South Island, New Zealand. Deep-Sea Res. I 45: 1689-1707.
- Joint, I., A. Pomroy, G. Savidge & P. Boyd 1993. Size-fractionated primary productivity in the northeast Atlantic in May-July 1989. Deep-Sea Res. II. 40: 423-440.
- Kamiyama, T. & M. Tsujino 1996. Seasonal variation in the species composition of tintinnid ciliates in Hiroshima Bay, the Seto Inland Sea of Japan. J. Plankton Res. 18: 2313-2327.
- Kasai, H., H. Saito & A. Tsuda 1998. Estimation of standing stock of chlorophyll *a* and primary production from remote-sensed ocean color in the Oyashio region, the western subarctic Pacific, during the spring bloom in 1997. J. Oceanogr. 54: 527-537.
- Kasai, H., H. Saito, A. Yoshimori & S. Taguchi 1997. Variability in timing and magnitude of spring bloom in the Oyashio region, the western subarctic Pacific off Hokkaido, Japan. Fish. Oceanogr. 6: 118-129.
- Kirchman, D. L., R. G. Keil, M. Simon & N. A. Welschmeyer 1993. Biomass and production of heterotrophic bacterioplankton in the ocean subarctic Pacific. Deep-Sea Res. I. 40: 967-988.
- Kivi, K. & O. Setälä 1995. Simultaneous measurement of food particle selection and clearance rates of planktonic oligotrich ciliates (Ciliophora: Oligotrichida). Mar. Ecol. Prog. Ser. 119: 125-137.
- 小針 統 1999. 北太平洋亜寒帯域における Neocalanus 属カイアシ類3種の生活史と経年変動. 北海道大学水産学部博士課程論文. 192pp.
- Kogure, K. & I. Koike 1987. Particle counter determination of bacterial biomass in seawater. Appl. Environ. Microbiol. 53: 274-277.
- Koshikawa, H., S. Harada, M. Watanabe, K. Sato & T. Akehata 1996. Relative contribution of bacterial and photosynthetic production to metazooplankton as carbon sources. J. Plankton Res. 18: 2269-2281.
- Lancelot, C., S. Mathot, C. Veth & H. de Baar 1993. Factors controlling phytoplankton ice-edge blooms in the marginal ice-zone of the northwestern Weddel Sea during sea ice retreat 1988: field observations and mathematical modelling. Polar Biol. 13: 377-387.
- Landry, M. R. & R. P. Hassett 1982. Estimating the grazing impact of marine microzooplankton. Mar. Biol. 67: 283-288.
- Landry, M. R., B. C. Monger & K. E. Selph 1993. Time-dependency of microzooplankton grazing and phytoplankton growth in the subarctic Pacific. Prog. Oceanogr. 32: 205-222.
- Landry, M. R., J. Constantinou & J. Kirshtein 1995. Microzooplankton grazing in the central equatorial Pacific during February and August, 1992. Deep-Sea Res. II 42: 657-671.
- Langhurst, A. R. & W. G. Harrison 1989. The biological pump: profiles of plankton

- production and consumption in the upper ocean. Prog. Oceanogr. 22: 47-123.
- Li, W. K. W., P. M. Dickie, W. G. Harrison & B. D. Irwin 1993. Biomass and production of bacteria and phytoplankton during the spring bloom in the western North Atlantic Ocean. Deep-Sea Res. II. 40: 307-327.
- Li, W. K., P. M. Dickie, B. D. Irwin & A. M. Wood 1992. Biomass of bacteria, cyanobacteria, prochlorophytes and photosynthetic eukaryotes in the Sargasso Sea. Deep-Sea Res. 39: 501-519.
- Liu, H., L. Campbell, M. R. Landry, H. A. Nolla, S. L. Brown & J. Constantinou 1998. Prochlorococcus and Synechococcus growth rates and contributions to production in the Arabian Sea during the 1995 southwest and northeast Monsoons. Deep-Sea Res. II 45: 2327-2352.
- 町田龍二 1999. 北海道南西部恵山沖における Euphausia pacifica HANSEN の生活史. 北海道大学水産学部修士論文. 43pp.
- Mackas, D. L. & A. Tsuda 1999. Mesozooplankton in the eastern and western subarctic Pacific: community structure, seasonal life histories, and interannual variability. Prog. Oceanogr. 43: 335-363.
- 米田義昭 1982. 噴火湾の化学環境. 沿岸海洋研究ノート. 19: 183-192.
- Martin, J. H., R. M. Gordon & S. E. Fitzwater 1991. The case for iron. Limnol. Oceanogr. 36: 1793-1802.
- Martin, J. H. & S. E. Fitzwater 1988. Iron deficiency limits phytoplankton growth in the northeast Pacific subarctic. Nature 331: 341-343.
- Martin, J. H., S. E. Fitzwater, R. M. Gordon & W. W. Broenkow 1989. VERTEX: phytoplankton/iron studies in the Gulf of Alaska. Deep-Sea Res. 36: 649-680.
- Michaels, A. F. & M. W. Silver 1988. Primary production, sinking fluxes and the microbial food web. Deep-Sea Res. 35: 473-490.
- Miller, C. B. & M. J. Clemons 1988. Revised life history analysis for large grazing copepods in the subarctic Pacific Ocean. Prog. Oceanogr. 20: 293-313.
- Miller, C. B., B. W. Frost, H. P. Batchelder, M. J. Clemons & R. E. Conway 1984. Life histories of large, grazing copepods in a subarctic ocean gyre: Neocalanus plumchrus, Neocalanus cristatus, and Eucalanus bungii in Northeast Pacific. Prog. Oceanogr. 13: 201-243.
- Miller, C. B., B. W. Frost, P. A. Wheeler, M. R. Landry, N. Welschmeyer & T. M. Powell 1991. Ecological dynamics in the subarctic Pacific a possibly iron-limited ecosystem. Limnol. Oceanogr. 36: 1600-1615.
- Mullin, M. M. 1969. Production of zooplankton in the ocean: the present status and problems. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 7: 293-310.
- Naganuma, T. 1997. Abundance and production of bacterioplankton along a transect of Ise Bay, Japan. J. Oceanogr. 53: 579-583.
- 長沼 毅 1999. 沿岸海域における浮游細菌類の現存量、生菌率、生産. Bull. Plankton. Soc. Japan 46: 43-49.
- Naganuma, T. & S. Miura 1997. Abundance, production and viability of bacterioplankton in the Seto Inland Sea, Japan. J. Oceanogr. 53: 435-442.

- Nagata, T. & D. L. Kirchman 1992. Release of macromolecular organic complexes by heterotrophic marine flagellates. Mar. Ecol. Prog. Ser. 83: 233-240.
- 中村泰男 1999. 従属栄養性渦鞭毛藻類、Oithona属カイアシ類、尾虫類：これまで余り注目されなかった捕食-被食関係が物質循環に果たす役割. Bull. Plankton Soc. Japan 46: 70-77.
- Nakamura, Y., K. Fukami, S. Sasaki & J. Hiromi 1994. Population dynamics of bacteria and heterotrophic nanoflagellates following the summer diatom bloom in the Seto Inland Sea. Bull. Plankton Soc. Jpn 41: 1-8.
- Nakamura, Y., K. Suzuki & J. Hiromi 1997. Production of Oikopleura dioica (Appendicularia) following a picoplankton 'bloom' in a eutrophic coastal area. J. Plankton Res. 19: 113-124.
- 野崎義行 1994. 地球温暖化と海-炭素の循環から探る. 東京大学出版会 p196.
- Nielsen, T. G. & K. Richardson 1989. Food chain structure of the North Sea plankton communities: seasonal variations of the role of the microbial loop. Mar. Ecol. Prog. Ser. 56: 75-87.
- Nielsen, T. G. & T. Kiørboe 1991. Effects of a storm event on the structure of the pelagic food web with special emphasis on planktonic ciliates. J. Plankton Res. 13: 35-51.
- Nielsen, T. G., B. Løkkegaard, K. Richardson, F. B. Pedersen & L. Hansen 1993. Structure of plankton communities in the Dogger Bank area (North Sea) during a stratified situation. Mar. Ecol. Prog. Ser. 95: 115-131.
- Nival, P. & S. Nival 1976. Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod, Acartia clausi (adult and copepodite stages): Effects on grazing. Limnol. Oceanogr. 21: 24-38.
- Nöthig, E. & B. von Bodungen 1989. Occurrence and vertical flux of faecal pellets of probably protozoan origin in the southeastern Weddell Sea (Antarctica). Mar. Ecol. Prog. Ser. 56: 281-289.
- Odate, T. 1994. Plankton abundance and size structure in the northern North Pacific Ocean in early summer. Fish. Oceanogr. 3: 267-278.
- Odate, T. 1996. Abundance and size composition of the summer phytoplankton communities in the western North Pacific Ocean, the Bering Sea, and the Gulf of Alaska. J. Oceanogr. 52: 335-351.
- Odate, T. & Y. Maita 1988. Seasonal changes in the biomass of zooplankton and their food requirement in Funka Bay. J. Oceanogr. Soc. Jpn 44: 228-234.
- 大西健美 1999. 北海道南西部沿岸域における尾虫類個体群の短期および季節変化と生産量. 北海道大学水産学部修士論文. 51pp.
- 大谷清隆 1971. 噴火湾の海況変動の研究 II. 噴火湾に流入・滞留する水の特性. 北大水産彙報 22: 58-66.
- 大谷清隆、秋葉芳雄、伊藤悦郎、小野田勝 1971. 噴火湾の海況変動の研究 IV. 津軽暖流水の流入・滞留期の海況. 北大水産彙報 22: 221-230.
- Pakhomov, E. A., R. Perissinotto & P. W. Froneman 1999. Predation impact of carnivorous macrozooplankton and micronekton in the Atlantic sector of the Southern Ocean.

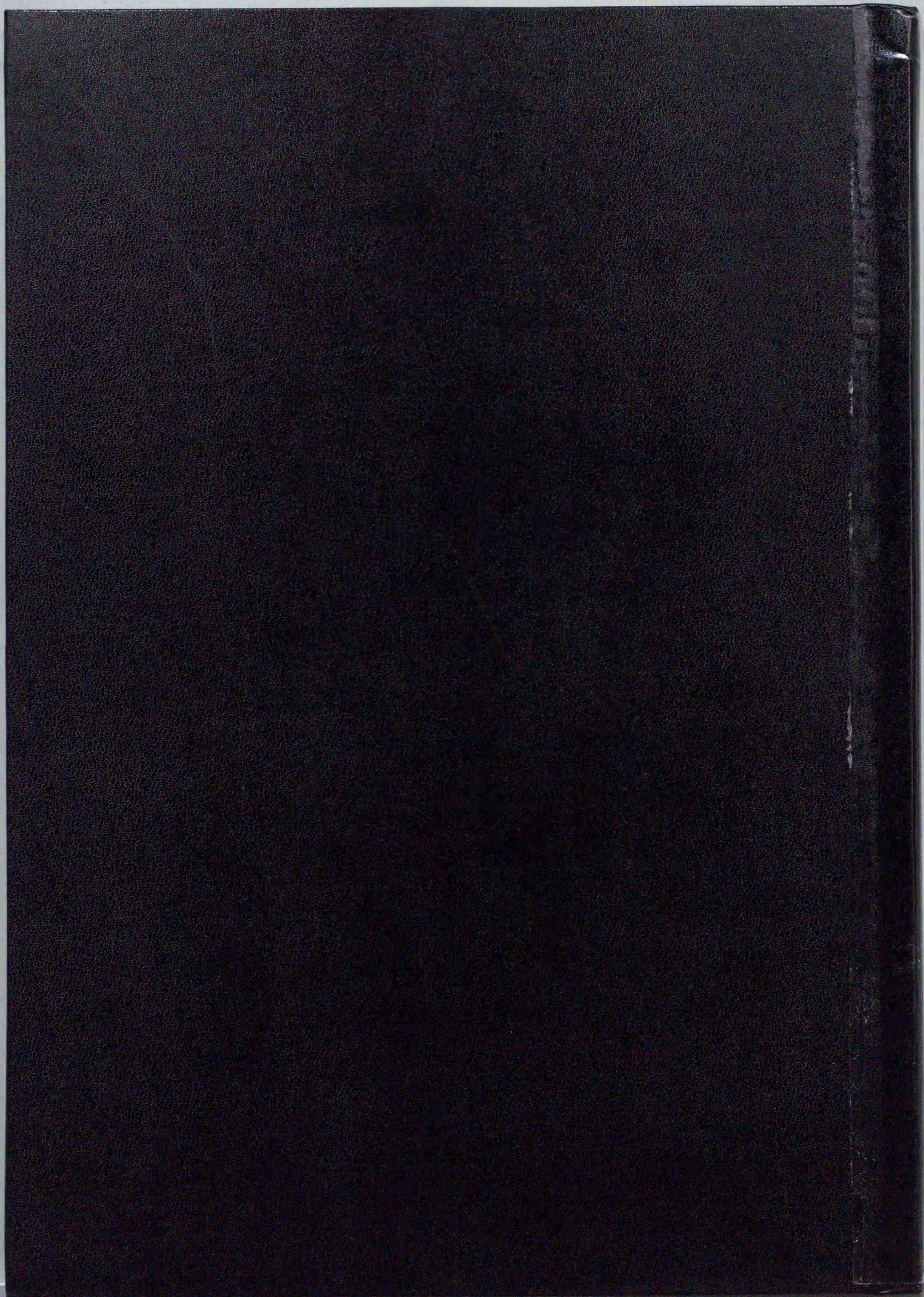
J. Mar. Systems 19: 47-64.

- Parsons, T. R. & C. M. Lalli 1988. Comparative oceanic ecology of the plankton communities of the subarctic Atlantic and Pacific Oceans. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 26: 317-359.
- Peters, F. 1994. Prediction of planktonic protistan grazing rates. Limnol. Oceanogr. 39: 195-206.
- Poole, H. H. & W. R. G. Atkins 1929. Photo-electric measurement of submarine illumination throughout the year. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 16: 297-324.
- Porter, K. G. & Y. S. Feig 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. Limnol. Oceanogr. 25: 943-948.
- Putt, M. & D. K. Stoecker 1989. An experimentally determined carbon : volume ratio for marine "oligotrichous" ciliates from estuarine and coastal water. Limnol. Oceanogr. 34: 1097-1103.
- Rassoulzadegan, F. & M. Etienne 1981. Grazing rate of the tintinnid Stenosemella ventricosa (Clap. & Lachm.) Jorg. On the spectrum of the neritic area. Limnol. Oceanogr. 26: 258-270.
- Rassoulzadegan, F., M. L. Laval-Peuto & R. W. Sheldon 1988. Partitioning of the food ration of marine ciliates between pico- and nanoplankton. Hydrobiologia 159: 75-88.
- Roman, M. R., D. A. Caron, P. Kremer, E. J. Lessard, L. P. Madin, T. C. Malone, J. M. Napp, E. R. Peele & M. J. Youngbluth 1995. Spatial and temporal changes in the partitioning of organic carbon in the plankton community of the Sargasso Sea off Bermuda. Deep-Sea Res. I 42: 973-992.
- 齊藤宏明 1996. 親潮域における低次生産の季節変動特性と撓脚類日周摂餌リズムに関する研究. Bull. Hokkaido Natl. Fish. Res. Inst. 60: 1-144.
- Saito, H., H. Kasai, M. Kashiwai, Y. Kawasaki, T. Kono, S. Taguchi & A. Tsuda 1998. General description of seasonal variations in nutrients, chlorophyll a, and netplankton biomass along the A-line transect, western subarctic Pacific, from 1990 to 1994. Bull. Hokkaido. Natl. Fish. Res. Inst. 62: 1-62.
- Sanders, R. & D. A. Purdie 1998. Bacterial response to blooms dominated by diatoms and Emiliana huxleyi in nutrient-enriched mesocosms. Estuar. Coast. Shelf Sci. 46: 35-48.
- Sanders, R. W. & S. A. Wickham 1993. Planktonic protozoa and metazoa: predation, food quality and population control. Mar. Microb. Food. Webs. 7: 197-223.
- Sherr, B. F., E. B. Sherr & C. Pedrós-Alio 1989. Simultaneous measurement of bacterioplankton production and protozoan bacterivory in estuarine water. Mar. Ecol. Prog. Ser. 54: 209-219.
- Sherr, E. B. & B. F. Sherr 1987. High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates. Nature 325: 710-711.
- Sherr, E. B. & B. F. Sherr 1988. Role of microbes in pelagic food webs: A revised concept. Limnol. Oceanogr. 33: 1225-1227.
- Sherr, E. B. & B. F. Sherr 1993. Preservation and storage of samples for enumeration of

- heterotrophic protists. In: Kemp, P. F., B. F. Sherr, E. B. Sherr & J. J. Cole (eds) *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Lewis Publ, Boca Raton, FL, p 207-212.
- Sherr, E. B., B. F. Sherr & G. A. Paffenhöfer 1986. Phagotrophic protozoa as food for metazoans: a 'missing' trophic link in marine pelagic food webs? Mar. microb. Food Webs 1: 61-80.
- Sherr, E. B., D. A. Caron & B. F. Sherr 1993. Staining of heterotrophic protists for visualization via epifluorescence microscopy. In: Kemp, P. F., B. F. Sherr, E. B. Sherr & J. J. Cole (eds) *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Lewis Publ, Boca Raton, FL, p 213-227.
- Shibata, A., K. Kogure, I. Koike & K. Ohwada 1997. Formation of submicron colloidal particles from marine bacteria by viral infection. Mar. Ecol. Prog. Ser. 155: 303-307.
- Shiomoto, A. & H. Asami 1999. High-West and Low-East distribution patterns of chlorophyll *a*, primary productivity and diatoms in the subarctic North Pacific surface waters, midwinter 1996. J. Oceanogr. 55: 493-503.
- Sieracki, M. E., P. G. Verity & D. K. Stoecker 1993. Plankton community response to sequential silicate and nitrate depletion during the 1989 North Atlantic spring bloom. Deep-Sea Res. II. 40: 213-225.
- Smetacek, V. 1981. The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight. Mar. Biol. 63: 1-11.
- Stoecker, D. K. & D. E. Egloff 1987. Predation by Acartia tonsa Dana on planktonic ciliates and rotifers. J. exp. mar. Biol. Ecol. 110: 53-68.
- Stoecker, D. K. & J. M. Capuzzo 1990. Predation on protozoa: its importance to zooplankton. J. Plankton Res. 12: 891-908.
- Stoecker, D. K. & N. K. Sanders 1985. Differential grazing by Acartia tonsa on a dinoflagellate and a tintinnid. J. Plankton Res. 7: 85-100.
- Stoecker, D., L. H. Davis & A. Provan 1983. Growth of Favella sp. (Ciliata : Tintinnina) and other microzooplankters in cages incubated in situ and comparison to growth in vitro. Mar. Biol. 75: 293-302.
- Strathmann, R. R. 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. Limnol. Oceanogr. 12: 411-418.
- Strom, S. L. & M. W. Strom 1996. Microplankton growth, grazing, and community structure in the northern Gulf of Mexico. Mar. Ecol. Prog. Ser. 130: 229-240.
- Strom, S. L. & N. A. Welschmeyer 1991. Pigment-specific rates of phytoplankton growth and microzooplankton grazing in the open subarctic Pacific Ocean. Limnol. Oceanogr. 36: 50-63.
- Suzuki, R. & T. Ishimaru 1990. An improved method for the determination of phytoplankton chlorophyll using N,N-dimethylformamide. J. Oceanogr. Soc. Jpn 46: 190-194.
- Sverdrup, H. U., M. W. Johnson & R. H. Fleming 1942. *The Oceans, their physics chemistry, and general biology*. Prentice-Hall, New-York, pp 1087.
- Tanaka, T. & A. Taniguchi 1996. Short-term variation in abundance of bacteria and

- heterotrophic nanoflagellates in summer observed in Onagawa Bay, Japan. Bull. Plankton Soc. Jpn 43: 21-29.
- 谷口 旭 1991. 親潮域の浮魚餌量環境にみられる規則的な季節変動の大きな振幅について. Bull. Hokkaido Natl. Fish. Res. Inst. 55: 27-34.
- Taniguchi, A. & T. Kawamura 1972. Primary production in the Oyashio region with special reference to the subsurface chlorophyll maximum layer and phytoplankton-zooplankton relationships. In: Biological Oceanography of the Northern North Pacific Ocean, (eds. Takenouti, A. et al.), 419-413. Idemitsu Shoten, Tokyo.
- Tsuda, A. & S. Kawaguchi 1997. Microzooplankton grazing in the surface water of the Southern Ocean during an austral summer. Polar Biol. 18: 240-245.
- 角皆静男 1979. 植物プランクトン組成を決定する第一因子としての溶存ケイ素. 北大水産彙報 30: 314-322.
- Uitto, A., A. -S. Heiskanen, R. Lingell, R. Autio & R. Pajuniemi 1997. Summer dynamics of the coastal planktonic food web in the northern Baltic Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 151: 27-41.
- Uye, S. 1982. Length-weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. J. Oceanogr. Soc. Jpn 38: 149-158.
- Uye, S. 1988. Temperature-dependant development and growth of Calanus sinicus (Copepoda: Calanoida) in the laboratory. Hydrobiologia 167/168: 285-293.
- Vaqué, D., J. M. Gasol & C. Marrasé 1994. Grazing rates on bacteria: the significance of methodology and ecological factors. Mar. Ecol. Prog. Ser. 109: 263-274.
- Verity, P. G. 1985. Grazing, respiration, excretion, and growth rates of tintinnids. Limnol. Oceanogr. 30: 1268-1282.
- Verity, P. G. & C. Langdon 1984. Relationships between lorica volume, carbon, nitrogen, and ATP content of tintinnids in Narragansett Bay. J. Plankton Res. 6: 859-868.
- Verity, P. G., C. Y. Robertson, C. R. Tronzo, M. G. Andrews, J. R. Nelson & M. E. Sieracki 1992. Relationships between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton. Limnol. Oceanogr. 37: 1434-1446.
- Verity, P. G., D. K. Stoecker, M. E. Sieracki & J. R. Nelson 1993. Grazing, growth and mortality of microzooplankton during the 1989 North Atlantic spring bloom at 47°N, 18°W. Deep-Sea Res. I. 40: 1793-1814.
- von Bodungen, B., V. S. Smetacek, M. M. Tilzer & B. Zeitzshel 1986. Primary production and sedimentation during spring in the Antarctic Peninsula region. Deep-Sea Res. 33: 177-194.
- Wassmann, P. 1990. Relationship between primary and export production in the boreal coastal zone of the North Atlantic. Limnol. Oceanogr. 35: 464-471.
- Weber, L. H. & S. Z. El-Sayed 1987. Contribution of the net, nano- and picoplankton to the phytoplankton standing crop and primary productivity in the Southern Ocean. J. Plankton Res. 9: 973-994.
- Wiadnyana, N. N. & F. Rassoulzadegan 1989. Selective feeding of Acartia clausi and Centropages typicus on microzooplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 53: 37-45.

- Witek, Z., S. Ochocki, M. Maciejowska, M. Pastuszak, J. Nakonieczny, B. Podgórska, J. M. Kownacka, T. Mackiewicz & M. Wrzesińska-Kwiecień 1997. Phytoplankton primary production and its utilization by the pelagic community in the coastal zone of the Gulf of Gdańsk (southern Baltic). Mar. Ecol. Prog. Ser. 148: 169-186.
- 山口 篤 & 志賀直信 1997. 北海道南西部恵山沖における Pseudocalanus minutus と P. newmani (Copepoda; Calanoida) の鉛直分布および生活史. Bull. Plankton Soc. Jpn 44: 11-20.
- Yasuda, I. & Y. Watanabe 1994. On the relationship between the Oyashio front and saury fishing grounds in the north-western Pacific: a forecasting method for fishing ground locations. Fish. Oceanogr. 3: 172-181.
- Yokouchi, K. 1984. Surface distribution of polychaete larvae in Volcano Bay, southern Hokkaido, during the vernal phytoplankton bloom of 1982. Bull. Plankton Soc. Jpn 31: 113-122.
- 横内克己 1981. 北海道臼尻沿岸の底生多毛類、特に浮游期幼生の生態学的研究. 北海道大学修士課程論文. 43pp.
- Zubkov, M. V., M. A. Sleight, G. A. Tarran, P. H. Burkill & R. J. G. Leakey 1998. Picoplanktonic community structure on an Atlantic transect from 50° N to 50° S. Deep-Sea Res. I 45: 1339-1355.

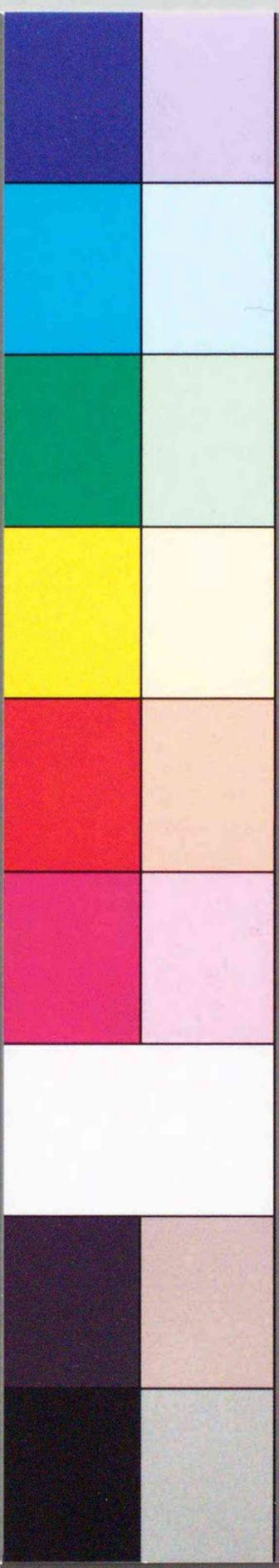


Inches 1 2 3 4 5 6 7
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black



Kodak Gray Scale



© Kodak, 2007 TM: Kodak

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19

