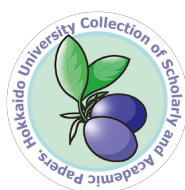




HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	西部北太平洋におけるプランクトン群集の鉛直分布(WEST-COSMIC)
Author(s)	山口, 篤; 石坂, 丞二; 渡辺, 雄二
Citation	日本プランクトン学会報, 47(2), 144-156
Issue Date	2000-08-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/52373
Rights	© 2000 日本プランクトン学会
Type	journal article
File Information	yamaguchi_2000.pdf



西部北太平洋におけるプランクトン群集の鉛直分布 (WEST-COSMIC)

山口 篤¹⁾・石坂丞二^{2),3)}・渡辺雄二^{1),4)}

¹⁾(株)関西総合環境センター 環境化学部 海洋環境調査チーム 〒541-0052 大阪市中央区安土町1-3-5

²⁾資源環境技術総合研究所 〒305-8569 茨城県つくば市小野川16-3

³⁾現所属 長崎大学水産学部 〒852-8521 長崎市文教町1-14

⁴⁾長崎大学大学院海洋生産科学研究科 〒852-8521 長崎市文教町1-14

Vertical distribution of plankton community in the western North Pacific Ocean (WEST-COSMIC)

ATSUSHI YAMAGUCHI¹⁾, JOJI ISHIZAKA^{2),3)} AND YUJI WATANABE^{1),4)}

¹⁾Ocean environmental survey team, Environmental chemistry department, Kansai Environmental Engineering Center Co., Ltd. 1-3-5 Azuchimachi, Chuo-ku, Osaka 541-0052, Japan

E-mail: yamaguchi_atsushi@kanso.co.jp

²⁾National Institute for Resources and Environment, 16-3 Onogawa, Tsukuba 305-8569, Japan

³⁾Present address: Faculty of Fisheries, Nagasaki University, 1-14 Bunkyo, Nagasaki 852-8521, Japan

⁴⁾Graduate School of Marine Science and Engineering, Nagasaki University, 1-14 Bunkyo, Nagasaki 852-8521, Japan

Abstract During the research of "WEST-COSMIC (Western Pacific Environment Assessment Study on CO₂ Ocean Sequestration for Mitigation of Climate Change)", vertical distribution of plankton community structure was studied at 39° N, 147° E (down to 2000 m) and 44° N, 155° E (down to 4000 m) in the western North Pacific Ocean. Plankton community was largely divided into four major groups (bacteria, phytoplankton, protozooplankton, and metazooplankton) and their biomass were expressed carbon unit by measuring volume and using volume-carbon equations. Total plankton biomass in the water column was 13,873 mgC m⁻² at 39° N, 147° E and 29,772 (daytime) to 32,780 (nighttime) mgC m⁻² at 44° N, 155° E. The water column was divided into three strata: epipelagic (0-200 m); mesopelagic (200-1000 m); bathypelagic (>1000 m), and their contribution to total water-column plankton biomass was 33-38% (epipelagic), 33-37% (mesopelagic), and 25-34% (bathypelagic), respectively. In the epipelagic, the contribution of four major taxa in plankton biomass was nearly equal (ratios of four taxa; bacteria, phytoplankton, protozooplankton, and metazooplankton to the total biomass were 18-25%, 29-38%, 6-25%, and 17-40%, respectively). Below the epipelagic zone, phytoplankton biomass was decreased rapidly (1-2% of total biomass). In the mesopelagic zone, metazooplankton was the most dominated (60-85%) and bacteria was the second (12-28%). These two taxa dominated also in the bathypelagic zone, but the contribution of metazooplankton was decreased (43-47%) while that of bacteria was increased (41-47%). Constantly, the biomass of each taxon (mgC m⁻³) was decreased with depth, and the relationship between carbon biomass and depth was expressed by regression model: $\log_{10} Y = \log_{10} a + b \times \log_{10} X$ (or $Y = a \times X^b$), where Y is the biomass (mgC m⁻³), X is the depth (m), and a and b are fitting constants. Most of the taxa fitted to the regression well, and the slope (b) of regression was different between taxa: -0.56 for bacteria, -1.32 to -1.34 for phytoplankton, -0.95 for protozooplankton and -0.96 for metazooplankton. Analyzing the relationship between plankton biomass and depth from previous literatures, the appropriate slope (b) value of the regression for each taxon in the western North Pacific was considered as: -0.45 for bacteria, -1.33 for phytoplankton, -0.95 for protozooplankton, and -1.24 for metazooplankton.

Key words: vertical distribution, plankton, community structure, biomass

はじめに

海洋外洋域におけるプランクトン現存量および群集構造に関する知見は水深200 m以浅の表層 (epipelagic zone) に関するものが多く、それ以深に関する知見は乏しい。これは中・深層のプランクトンサンプルの採集が困難なことによる。1990年

以前に報告された、中・深層におよぶプランクトン現存量に関する研究としてはGrice & Hulsemann (1965), Vinogradov (1968), Deevey & Brooks (1971), Murano et al. (1976), Wishner (1980), Angel & Baker (1982), Weikert (1982), Scotto di Carlo et al. (1984), Kikuchi & Omori (1985),

Sameoto (1986) やRoe (1988) をあげることができる。一般的に動物プランクトンやマイクロネクトンの現存量は表層で多く、それ以深では指数関数的に減少することが知られている。

近年, RMT 1+8 (Roe & Shale 1979) やMOCNESS (Wiebe et al. 1985) といった採集器具の発達により, 従来の閉鎖型ネットや中層トロールネットに比べ, 短時間かつ高精度に中・深層の動物プランクトンやマイクロネクトンの採集を行えるようになり, 最近10年間に得られた中・深層のプランクトン群集に関する知見は飛躍的に増加している (Weikert & Trinkaus 1990, Koppelman & Weikert 1992, 1997, 1999, Koppelman 1994, Böttger-Schnack 1996). 同時に近年, 深層でも作動するビデオ, カメラの開発が進み, 高緯度の深海域では底生生物群集への餌供給にも季節性のあることが明らかにされている (Billett et al. 1983, Lampitt 1985, Thiel et al. 1988/1989, Riemann 1989). また, 近底層の動物プランクトンやベントスのみならず, 深海の動物プランクトンのバイオマスにも季節変化があることが最近報告されており (Rudakov & Tseitlin 1998, Tseitlin & Rudakov 1999), これらはいずれも表層の一次生産を反映したものと考えられている。

しかし, 上記の知見の多くは, ある特定の動物分類群 (かいし類やアミ類など), もしくはネット動物プランクトンの現存量に関するものであり, 群集構造の鉛直的な変化に関する研究は乏しい。プランクトン群集は一次生産者である植物プランクトン, 消費者である動物プランクトンから分解者であるバクテリアまでを含み, そのサイズにおいてはピコサイズ (<2 μm) からマクロサイズ (<20 cm) までの広範囲にわたるが, これまでに同一点において植物プランクトン, バクテリア, 動物プランクトンにまでおよぶプランクトン群集構造の鉛直分布を

詳細に研究した例はない。

(株) 関西総合環境センター (KANSO) では1997年より WEST-COSMIC (石坂・大隅 1999, Harada 1999) の海洋調査において, 表層から深層に至るプランクトン調査を実施しており, 本研究ではこれまでに得られた知見を報告する。特に, 西部北太平洋のプランクトンについて, どのようなもの (分類群) がどれだけ (現存量) 存在するのかを把握することを目的として, 以下の2つの解析を行った。

- 1) プランクトン群集を4つの大きな分類群に分け (バクテリア, 植物プランクトン, 原生動物プランクトン, 後生動物プランクトン), 各々がどのような鉛直分布をしていて, その現存量は深度に対してどのような関数で表わせるかを解析した。
- 2) 細かい分類群およびサイズ毎に分布・現存量の解析を行った。特に, プランクトン群集を深度方向に表層, 中層および深層の3層にわけて解析し, 各深度生態系の群集構造について解析した。

方法

金属鉱業事業団所有の第2白嶺丸によるWEST-COSMIC航海中, 1997年11月21日にSt. C97-01 (39° N, 147° E) において水深2000 mまでのプランクトン採集を行った。また, 1998年8月19~21日にはSt. C98-03 (44° N, 155° E) において水深4000 mまでのプランクトン採集を行った (Table 1)。39° N, 147° Eの調査点での採集は夜間のみの採集であったが, 44° N, 155° Eの定点では昼間と夜間の採集を行った。

海水試料はCTD/ロゼットサンプラーを用いて水深10, 20, 30, 40, 50, 75, 100, 125, 150, 200, 300, 400, 500, 750, 1000, 1500, 2000, 3000および5000 mの各層より採水し, それぞれ100ml~5 ℓ (500 m以深は10 ℓ) のポリエチレン瓶に分取した。

Table 1. Plankton sampling data at two locations in the western North Pacific Ocean during WEST-COSMIC. Number in parentheses indicates number of stratified sample.

Location	Date	Local time	Type of net	Depth strata(m)
39° 00'N, 147° 00'E St. C97-01	21-Nov-97	00:48-03:24	VMPS6000	200-300, 300-500, 500-1000, 1000-2000 (6)
		03:39-05:32	Closing NORPAC	0-100, 100-200 (2)
44° 00'N, 155° 00'E St. C98-03	19-Aug-98	09:07-12:52 (daytime)	VMPS6000	200-500, 500-1000, 1000-1500, 1500-2000, 2000-3000, 3000-4000 (8)
		22:06-02:31 (nighttime)	VMPS6000	200-500, 500-1000, 1000-1500, 1500-2000, 2000-3000, 3000-4000 (8)
	20-Aug-98	03:41-05:02 (nighttime)	Closing NORPAC	0-100, 100-200 (2)
	21-Aug-98	09:08-13:28 (daytime)	Closing NORPAC	0-100, 100-200 (2)

Table 2. List of volume-carbon equations which used for biomass estimation in the present study (modified from Ishizaka et al. 1997). Note that equation for bacteria is not using volume data. Gelatinous zooplankton in the present study includes Cnidaria, Ctenophora, and Tunicata.

Taxon	Equation	Reference
Phytoplankton		
Cyanobacteria	$0.47 \text{ pgC } \mu\text{m}^{-3}$	Verity et al. (1992)
Diatom	$\text{Log}_{10}(\text{pgC}) = -0.422 + \text{Log}_{10}(\mu\text{m}^3)^{0.758}$	Strathmann (1967)
Other phytoplankton	$(\text{pgC}) = 0.433 \times (\mu\text{m}^3)^{0.863}$	Verity et al. (1992)
Bacteria	$0.02 \text{ pgC per cell}$	Lee & Fuhrman (1987)
Tintinids	$(\text{pgC}) = 0.433 \times [(\mu\text{m}^3)] / 2)^{0.863}$	Verity et al. (1992)
Other protozooplankton	$(\text{pgC}) = 0.433 \times (\mu\text{m}^3)^{0.863}$	Verity et al. (1992)
Metazooplankton		
Gelatinous zooplankton	$0.003 \text{ pgC } \mu\text{m}^{-3}$	Parsons et al. (1984)
Other zooplankton	$0.06 \text{ pgC } \mu\text{m}^{-3}$	Parsons et al. (1984)

表面水についてはバケツにより採水し、同様に分取した。分取した海水は、清沢ら (1995) および Ishizaka et al. (1994, 1997) を基本とし、若干の変更を加えてプレパラート作成または試料処理を行った。円石藻類を対象とした 1.2 l のサンプルは採集後直ちにヘキサミン中性ホルマリン (最終濃度 5%) で固定 (24 時間以上) し、HA メンブランフィルター上に濾過濃縮した。フィルターを脱塩し乾燥後、スライドガラス上にマウントし、偏光顕微鏡により検鏡した。ヌクレポアフィルタープレパラートは落射蛍光顕微鏡により、分類群およびサイズに応じてフィルター孔径を選択して計数した。静沈法試料は沈殿画分を倒立顕微鏡で検鏡すると共に、上清についてはヌクレポアフィルターで濾過し、落射蛍光顕微鏡で検鏡することにより、浮游画分中への試料のものを防ぐようにした。

水深 200 m 以浅のネット採集試料は、目合い 30, 90 および 330 μm の 3 連ネットを装着した改変 NORPAC 型ネットを用いて 0-100, 100-200 m の 2 層の鉛直区分採集を行って得た。水深 200 m 以深は VMPS6000 (Vertical Multiple Plankton Sampler: 鶴見精機社製) を用いて採集した。VMPS の目合いは 1997 年では 330 μm であり、1998 年では 90 μm を用いた。採集試料は船上で 2 分割し、片方を 30 μm メッシュで濾過した後凍結保存し、湿、乾および C, N 重量を測定した。もう一方は 5% 中性ホルマリンで固定した。30 μm ネットの試料は光学顕微鏡を用い、90 μm と 330 μm ネットの試料は実体顕微鏡を用いて出現種をサイズ別に計測及び計数した。得られたサイズ計測値から 1 個体 (細胞) 当たりの体積 (μm^3) を算出し、計数結果に乗じて体積現存量を求めた。

体積で表わされたプランクトンは分類群毎に既知の体積-炭素換算式 (Table 2) を用いて、炭素量に換算した (Ishizaka et al. 1997)。複数の採集方法によって同一分類群の重複する

サイズ画分が計数されていた場合、計測数の多い採集方法のデータを採用した。炭素換算したプランクトン現存量は mgC m^{-3} または mgC m^{-2} で表わし、分類群毎またはサイズ画分毎に集計を行った。

結果

1) 主要分類群の鉛直分布と現存量

プランクトンの鉛直分布と現存量を概観するために、プランクトンをその生態学的特徴から 4 つの大きな分類群で表わした。すなわちバクテリア (bacteria)、植物プランクトン (phytoplankton)、原生動物プランクトン (protozooplankton) と後生動物プランクトン (metazooplankton) である。39° N, 147° E と 44° N, 155° E における 4 分類群の鉛直分布を Fig. 1 と Fig. 2 に示す。水柱積算プランクトン現存量は 39° N, 147° E では 13,873 mgC m^{-2} (0-2000 m) であり、44° N, 155° E では 29,772 (昼間) ~ 32,780 (夜間) mgC m^{-2} (0-4000 m) であった。4 分類群の全水柱プランクトン炭素量に占める割合は両定地点とも似ており、植物プランクトン: バクテリア: 原生動物: 後生動物プランクトン = 12-14%: 25-30%: 8-12%: 47-52% の範囲にあった。

どの分類群の炭素量も深度増加につれて減少していたが、その減少パターンは分類群間で異なっていた。植物プランクトンは 0-100 m の最表層に集中しており、それ以深にはほとんど分布しなかった。一方、バクテリアも最表層に炭素量極大を有するが、300-1000 m 層に分布極小を示した (Figs. 1, 2)。単細胞動物の鉛直分布は 39° N, 147° E ではバクテリアの鉛直分布とよく似ていたが、44° N, 155° E では表層 0-100 m に豊富に (23.1 mgC m^{-3}) 分布していた。後生動物プランクトンは 39° N, 147° E では 100-300 m 層で極めて少なかったがそれ以深では再

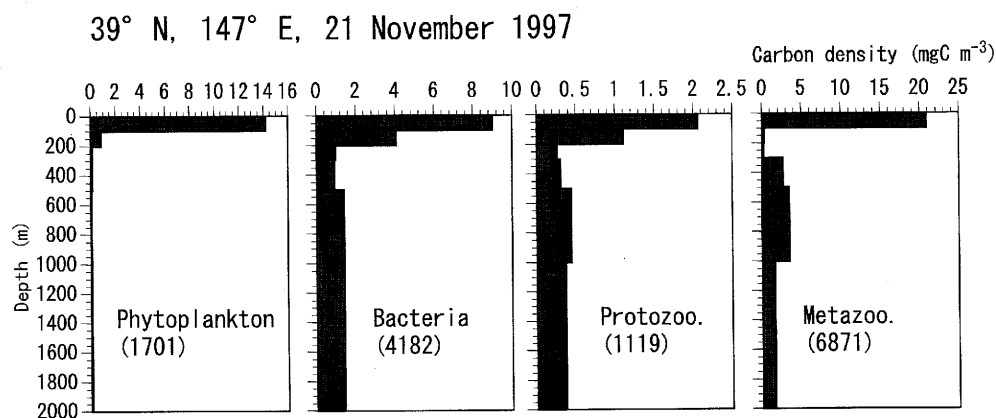


Fig. 1. Vertical distribution of plankton carbon density (mgC m^{-3}) at 39° N, 147° E (21 November 1997) in the western North Pacific Ocean. From left to right, panels indicate that of phytoplankton, bacteria, protozooplankton, and metazooplankton. Number in parentheses indicates integrated standing stock in the water column (mgC m^{-2}).

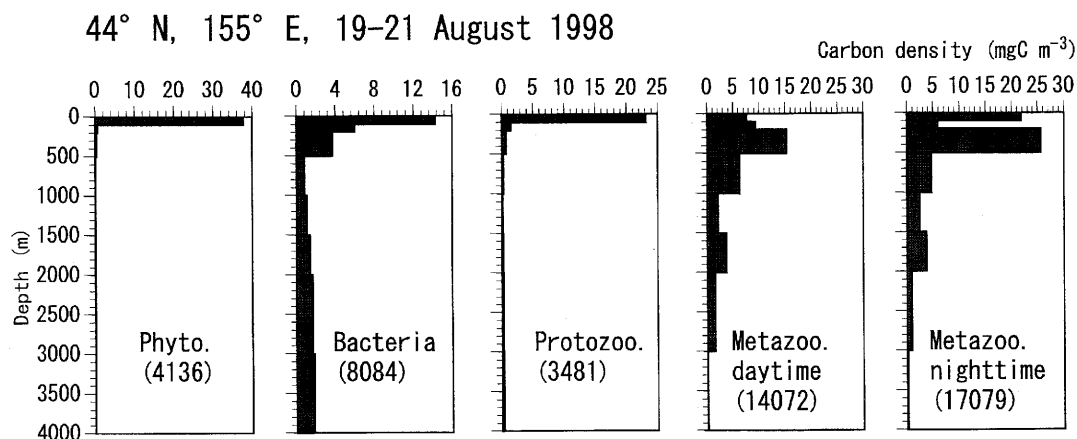


Fig. 2. Vertical distribution of plankton carbon density (mgC m^{-3}) at 44° N, 155° E (19–21 August 1998) in the western North Pacific Ocean. From left to right, panels indicate that of phytoplankton, bacteria, protozooplankton, metazooplankton (daytime), and metazooplankton (nighttime). Number in parentheses indicates integrated standing stock in the water column (mgC m^{-2}).

び増加していた。一方、44° N, 155° Eでは昼夜とも200–500 m層に炭素量のピークがあった。

このように両定点での鉛直分布を比較すると、いくつかの傾向が見出せた。つまり、①植物プランクトンとバクテリアの鉛直分布パターンは定点間で差は少なく、植物プランクトンは深度増加につれて急激に減少する。バクテリア炭素量の深度による減少は緩やかで、中層（200–1000 m）付近で極小を示す。②原生動物プランクトンと後生動物プランクトンの鉛直分布と炭素量は定点間で大きく差があり、両者とも深度増加につれて減少する傾向があるが、特に後生動物プランクトンの鉛直分布は変動が大きい。という2点があげられた。どの分類群も深度が増すにつれて炭素量が減少していたので、以下の式を用いて炭素量を深度の関数で回帰させた（Table 3）。

$$\text{Log}_{10} Y = \text{Log}_{10} a + b \times \text{Log}_{10} X \quad (\text{または } Y = a \times X^b)$$

ここでYは深度X (m) における炭素量 (mgC m^{-3}) を示し、aとbはそれぞれ定数である（Koppelman and Weikert 1992, 1997）。採集深度が浅かった（水深2000 mまで）39° N, 147° Eの定点では植物プランクトンについてのみ、有意な回帰式が得られた（ $p < 0.05$ ）。水深4000 mまで採集した44° N, 155° Eでは4分類群すべてについて有意な回帰式が得られたが、植物・バクテリアおよび原生動物に比べて後生動物プランクトンの回帰式のp値は低く（前3者は常に1%以下で有意であったが後者は5%で有意）、その変動は他の分類群に比べてやや大きかった。これについてはその主要構成分類群が深層で休眠中のかいあし類であったことなど、調査海域の特徴が反映された結果であると考えられた。より詳細な分類群の鉛直分布については後

Table 3. Results on regression statistics of plankton carbon biomass (Y :mgC m^{-3}) on depth(X :m). *:significant at $p=0.05$, **:significant at $p=0.01$, n.s.: no significant.

Location and date	Taxon	$\text{Log}_{10} Y = \text{Log}_{10} a + b \text{Log}_{10} X$		r^2
		Intercept(a) (mgC m^{-3})	Slope(b)	
39° N, 147° E 21-Nov-97	Phytoplankton	927	-1.317	0.79*
	Bacteria	33.1	-0.448	0.46 (n.s.)
	Protozooplankton	6.22	-0.382	0.43 (n.s.)
	Metazooplankton	4.28	-0.137	0.01 (n.s.)
44° N, 155° E 19-21 Aug-98	Phytoplankton	1462	-1.339	0.81**
	Bacteria	88.9	-0.558	0.71**
	(Daytime) Protozooplankton	343	-0.969	0.78**
	(Daytime) Metazooplankton	436	-0.763	0.51*
	(Nighttime) Protozooplankton	316	-0.949	0.80**
	(Nighttime) Metazooplankton	1660	-0.958	0.63*

述する (結果-2を参照)。

各回帰式の寄与率 (r^2) は植物プランクトンについて最も高く ($r^2=0.79-0.81$), 次いで原生動物プランクトン ($r^2=0.78-0.80$), バクテリア ($r^2=0.71$), 最も低いのが後生動物プランクトンであった ($r^2=0.51-0.63$)。後生動物プランクトンの炭素量の鉛直分布を単純な深度の関数として表わすことはやや無理があるが, それでも今回得られた回帰式によって, プランクトン現存量の半分以上は説明できることがわかった。

分類群間で回帰式の傾き (b : 深度増加につれて密度の減少する割合) を比較すると, 最も傾きの大きい (深度増加につれて減少の大きい) のは植物プランクトンであった ($b=-1.32 \sim -1.34$)。一方バクテリアは最も深度による減少が小さく ($b=-0.56$), 原生動物と後生動物プランクトンはその中間にあった ($b=-0.76 \sim -0.97$)。また, 後生動物プランクトンでは昼夜の調査を行った44° N, 155° Eで, 夜の回帰式の切片が大きき ($\text{昼}: 436 \text{ mgC } m^{-3}$, $\text{夜}: 1660 \text{ mgC } m^{-3}$), また傾きも大きかった ($\text{昼}: -0.76$, $\text{夜}: -0.96$)。これは, 昼間は深所に分布し, 夜間に表層へと移動する日周鉛直移動の影響かと思われたが, 鉛直分布の昼夜差を検定したところ, 有意差は見られなかった (Kolmogorov-Smirnovの2標本の検定: $p>0.05$)。このように後生動物プランクトンの分布は深度との関係だけでは説明できない変動が多くあった。これは大型で (大部分 $> 200 \mu\text{m}$), 遊泳力のある本分類群の特徴であるといえる。

2) 各深度層の生態系の構成群

ここではより詳細な分類群毎の分布, 現存量について, 水柱を表層 (0-200 m), 中層 (200-1000 m) および深層 ($>1000 \text{ m}$) に区分して, 各深度層における特徴を解析した。39° N, 147° Eの表層ではピコプランクトンのバクテリアやCyanobacteriaが優占し, 原生動物プランクトンでは従属栄養渦鞭毛虫が優占し, 後生動物プランクトンは, かいあし類やクラゲ類が優占していた (Fig. 3)。中層ではバクテリア, 従属栄養渦鞭毛虫, かいあし類, ヤムシ類やクラゲ類などが優占し, 他の分類群はきわめてまれであった。また, 中層のかいあし類, ヤムシ類とクラゲ類は表層に比べて大型のものが多かった。深層ではバクテリアの密度は変わらないが, 鞭毛虫, かいあし類, ヤムシ類やクラゲ類の密度はさらに減少した。この減少度合いは肉食性動物プランクトンのヤムシ類やクラゲ類で顕著であった。

44° N, 155° Eの表層では39° N, 147° Eと同じく, ピコプランクトンと後生動物プランクトンが優占していたが, それに加えて, 等価粒径 (ESD: equivalent spherical diameter) で11~36 μm のサイズの独立栄養渦鞭毛藻および従属栄養渦鞭毛虫が多い特徴を示した (Figs. 4, 5)。すなわちサイズ的には3極分布が認められ, バクテリア, CyanobacteriaおよびAMFなどによって構成されるピコサイズ群, 独立栄養渦鞭毛藻と従属栄養渦鞭毛虫によって構成されるナノサイズ群と, かいあし類とヤムシ類によって構成されるメソサイズ群に分けら

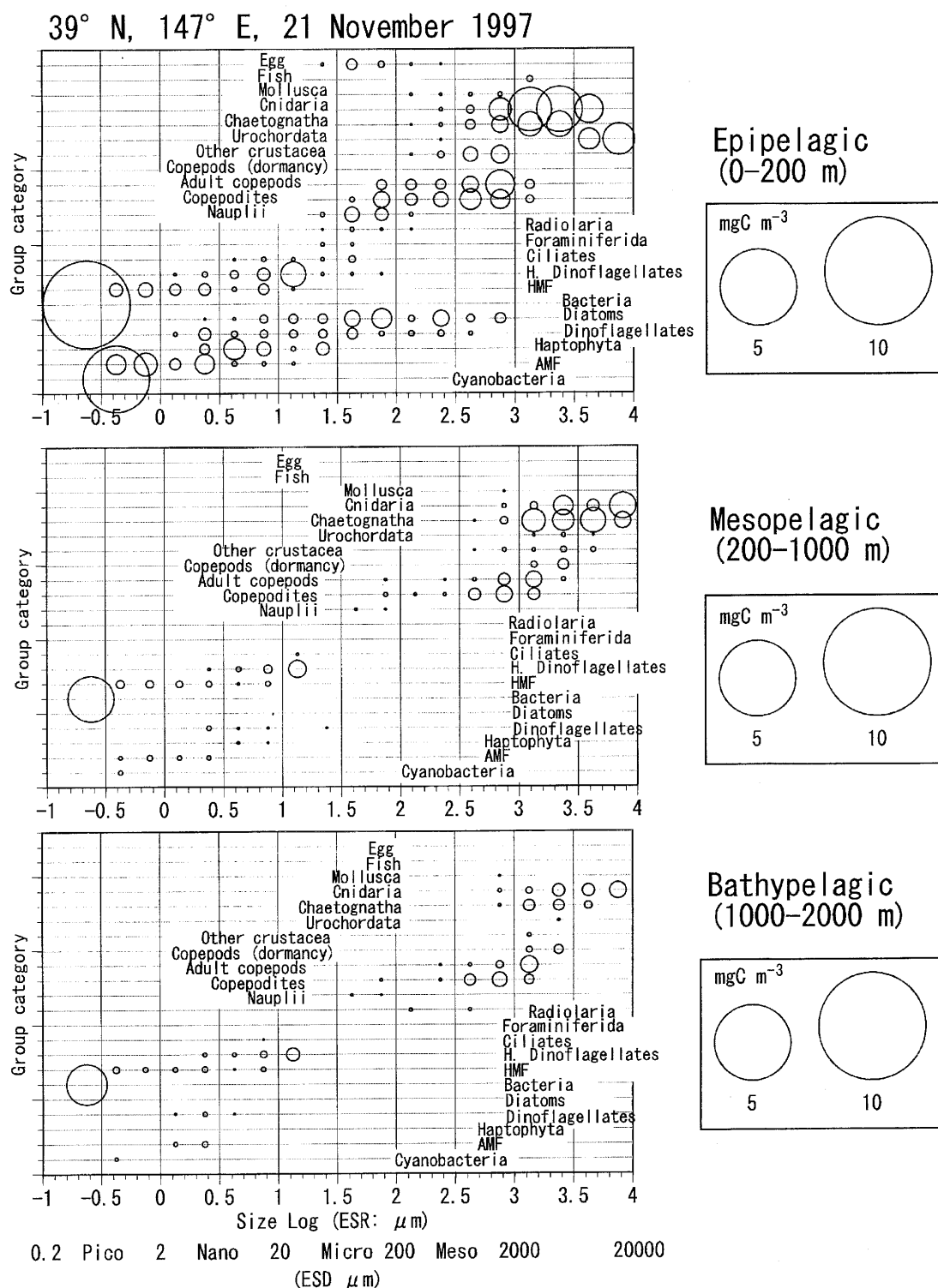


Fig. 3. Size and taxonomic abundance of plankton carbon (mgC m^{-3}) in epipelagic (0–200 m, upper panel), mesopelagic (200–1000 m, middle panel), and bathypelagic (1000–2000 m, lower panel) zones at 39° N, 147° E (21 November 1997) in the western North Pacific Ocean. Horizontal and vertical axes mean size (ESR: equivalent spherical radius, ESD: equivalent spherical diameter; μm) and taxon (22 groups), respectively. AMF: autotrophic microflagellates, HMF: heterotrophic microflagellates, H. Dinoflagellates: heterotrophic dinoflagellates.

44° N, 155° E, 19–21 August (daytime) 1998

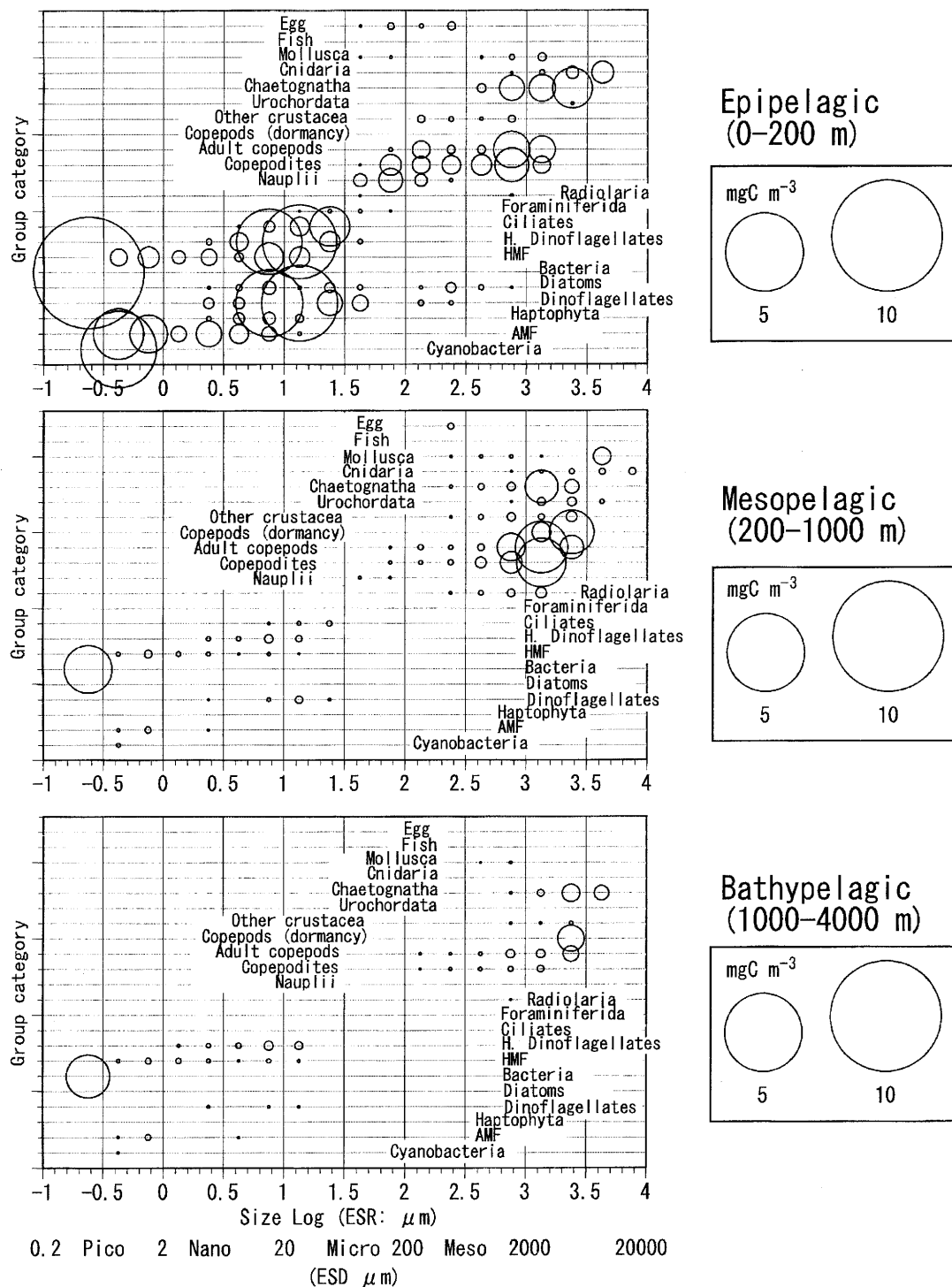


Fig. 4. Size and taxonomic abundance of plankton carbon (mgC m^{-3}) in epipelagic (0–200 m, upper panel), mesopelagic (200–1000 m, middle panel), and bathypelagic (1000–4000 m, lower panel) zones at 44° N, 155° E (daytime 19–21 August 1998) in the western North Pacific Ocean. Horizontal and vertical axes mean size (ESR: equivalent spherical radius, ESD: equivalent spherical diameter; μm) and taxon (22 groups), respectively. AMF: autotrophic microflagellates, HMF: heterotrophic microflagellates, H. Dinoflagellates: heterotrophic dinoflagellates.

44° N, 155° E, 19–21 August (nighttime) 1998

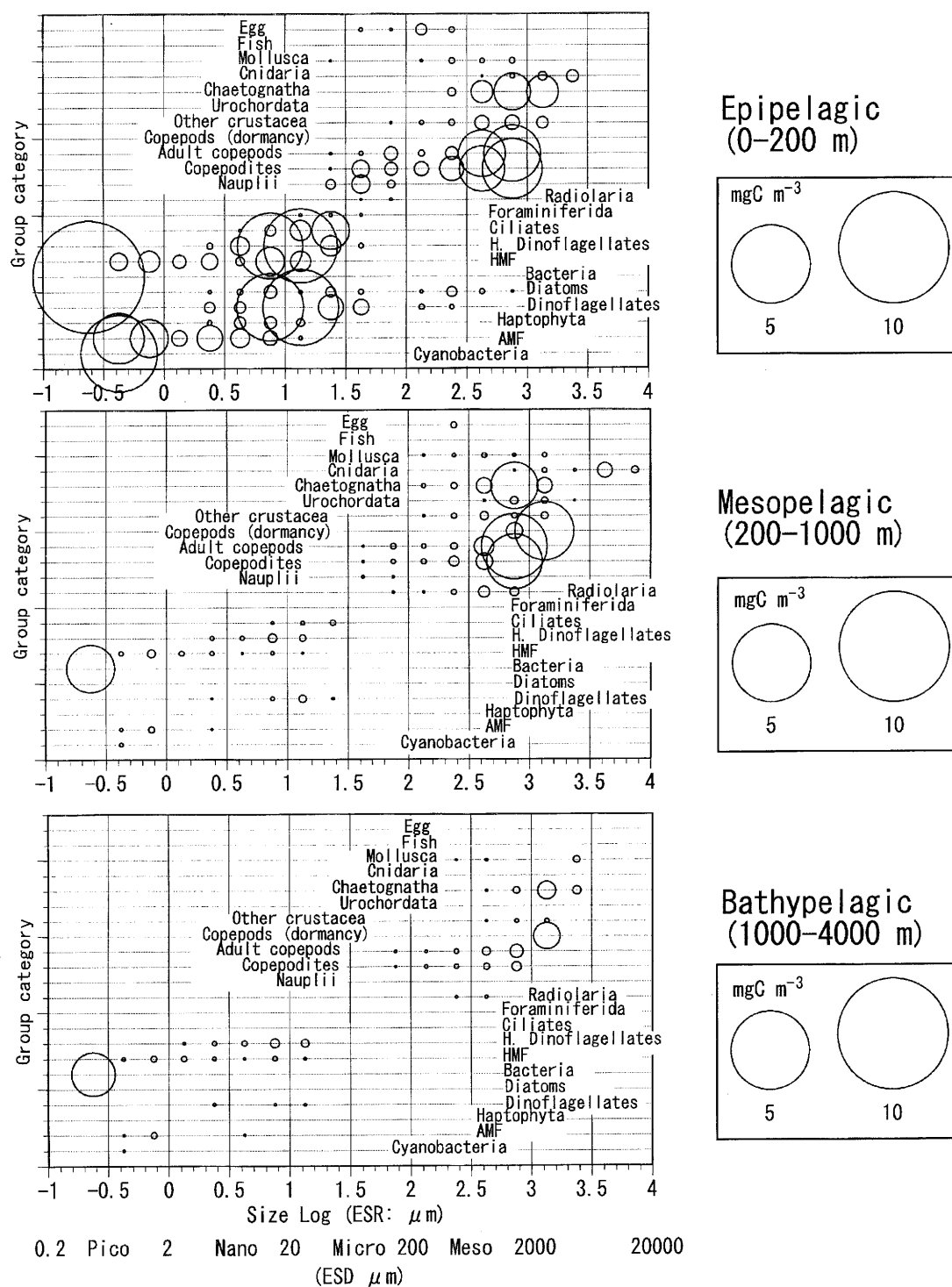


Fig. 5. As in Fig. 4, but for nighttime.

れた。中層ではこのうちナノサイズ群が全く無くなり、ピコサイズ群も構成者がバクテリアのみになっていた。一方、メソサイズ群は表層とほぼ同じ密度がみられ、主要構成群はかいあし類、ヤムシ類に加えて、休眠中のかいあし類 [Figs. 3-5におけるCopepods (dormancy)] などであった。深層ではこのメソサイズ群も休眠中のかいあし類によって大半が占められていた。また、深層のバクテリア密度は中層とほぼ同じ程度であった。

両定点の結果を総合すると、鉛直的に表層は植物プランクトンによる生産の場であり、各分類群とも最も高密度に分布する層であった。また、群集を構成する分類群も多岐にわたり、体サイズも広範囲にわたるサイズグループが出現する層であるといえる。一方、中層は出現する分類群に限られ、バイオマスの主体は後生動物プランクトンとバクテリアであった。また、後生動物プランクトンのサイズも表層に比べて大型化が進んでいた。深層ではその傾向がさらに顕著であった。

考察

プランクトン現存量の鉛直分布

今回、プランクトン群集を4分類群に大別したが、各々の鉛直分布型は大きく異なっていた。またバイオマスと深度との回帰式において、傾きも分類群間で異なり、植物プランクトン>原生動物、後生動物プランクトン>バクテリアの順であった (Table 3)。深度による炭素量の減少について考えると、植物プランクトンの生産は有光層以浅に限られるため、100 m以深で本分類群の密度が急激に減少するのは光の減衰によるといえる。原生動物プランクトンの分布はその餌である植物プランクトンと良く一致していた。これは鉛直移動能力が弱く、餌料植物プランクトンへの依存度の強い、本分類群の特徴で、分布の範囲は表層の生産層に限られるといえる (谷口 1989)。しかし、原生動物プランクトンは中・深層にも若干が出現し、深度による減少は植物プランクトンのそれよりも緩やかである。中・深層においてコンスタントに出現する原生動物としてはHMFや従属栄養渦鞭毛虫があげられる (Figs. 3-5)。中・深層においてもバクテリア→HMF→従属栄養渦鞭毛虫という被食-捕食関係は成り立つと考えられるが、その駆動は少ないことが現存量からも推測される。後生動物プランクトンは表層では植食性 (粒子食性) の種が優占するが、中・深層では肉食性や雑食性 (デトライタス食性) 種が優占することが知られ (Vinogradov & Tseitlin 1983)、食性が多様であることによって、本分類群は深海においてもある程度の現存量を維持することができると考えられる。また、今回の観察では後生動物プランクトンに日周鉛直移動はみられなかったが (Kolmogorov-Smirnovの2標本の検定: $p>0.05$)、後生動物プランクトンの中には大型で遊泳力のある動物群も含まれるため、

Vinogradov (1962a) が「鉛直移動のはしご説 (ladder of migration)」と述べたように、鉛直移動によって餌を得ることも可能であろう。各分類群間の摂食過程で排出される糞粒や死骸などの有機物は、それ自体が再び他の動物プランクトンの餌になる一方で、バクテリアへの基質の供給源となる。全水柱におよぶ有機物の供給が、バクテリアが深層においても高い分布密度を保っている要因の1つであると考えられる。このように、深度による現存量の減少パターンが分類群によって異なるのは、各々の栄養摂取形態の違いを反映していると考えられた。

今回得られた回帰式はどの程度の妥当性があるのか、過去の知見との比較を行った。比較は、本研究で用いた回帰式 (両対数式) の切片 (a) と傾き (b) について行った (Table 4)。Table 4に用いたデータソースはParsons et al. (1984) にまとめられている回帰式、その後に発表された回帰式、NOPACCS (Tsubota et al. 1999を参照) におけるPOC/PONデータについて計算した回帰式、および今回のWEST-COSMIC試料における現存量、ネットプランクトンの湿・乾およびC, N重量である。

POCやPONなどの水中懸濁粒子に関する回帰式の傾きはフラックスやネット動物プランクトンに関するそれよりも小さかった (範囲: $-0.71 \sim -0.31$, 平均±標準偏差: -0.45 ± 0.09)。ネット動物プランクトンに関する傾き (範囲: $-2.51 \sim -0.52$, 平均±標準偏差: -1.43 ± 0.66) は、フラックスの傾き (範囲: $-1.09 \sim -0.86$, 平均: -0.98) より大きかった。

ネット動物プランクトンについて詳細にみると、対象深度範囲が増すにつれてその傾きが増していることがわかる。水深1000 mまでを対象にしているデータの傾きは一樣に小さい (範囲: $-0.95 \sim -0.52$, 平均±標準偏差: -0.71 ± 0.16)、1000 m以深を対象とした回帰式の傾きは明らかに大きい (範囲: $-2.51 \sim -1.65$, 平均±標準偏差: -2.11 ± 0.30)。今回観察されたネット重量および後生動物プランクトンに関する傾き (範囲: $-1.19 \sim -0.76$, 平均±標準偏差: -1.02 ± 0.15) は、太平洋海域の広範な試料にもとづくVinogradov (1968) の値 (範囲: $-1.39 \sim -1.16$, 平均±標準偏差: -1.24 ± 0.11) に最も近い。Vinogradov (1962b) は北太平洋において亜寒帯域と亜熱帯域のネット動物プランクトンバイオマスの深度による減少を観察し、両海域間のバイオマスの比は表層から水深4000 mに至るまでほぼ一定であることを報告している。つまり太平洋の亜寒帯域と亜熱帯域においてネット動物プランクトンの傾きには差が無いのである。今回、WEST-COSMIC試料の回帰式の傾きがVinogradov (1968) による太平洋域に関するそれとほぼ同じであったことはこの裏付けであろう。このように、後生動物プランクトン現存量の回帰式の傾きは太平洋海域に関しては推定可能で、Vinogradov (1968) の値を使用することが適切と考えられた。

Table 4. List of previously reported regression statistics ($\text{Log}_{10}Y = \text{Log}_{10}a + b \text{Log}_{10}X$) of some biological parameters (Y) on depth (X : m). Unit of variable (Y) is shown in parentheses. Present results are also shown.

Variable (Y)	Depth range (m)	Intercept (a)	Slope (b)	Location and reference
Total organic carbon (mg l^{-1})	35-4000	9.33	-0.37	Central Pacific(Gordon 1971)
Particulate organic carbon ($\mu\text{g l}^{-1}$)	25-3000	105	-0.52	North Atlantic(Gordon 1971)
	0-4000	131	-0.51	Central Pacific(Gordon 1971)
	0-6022	235	-0.52	North Pacific:40-50° N*
	0-4750	89	-0.38	North Pacific:30-40° N*
	0-5500	90	-0.42	North Pacific:20-30° N*
	0-5500	79	-0.43	North Pacific:10-20° N*
	0-5200	78	-0.44	North Pacific:0-10° N*
	0-5000	68	-0.38	South Pacific:0-10° S*
	0-4500	53	-0.31	South Pacific:10-20° S*
	0-3150	72	-0.33	South Pacific:30-40° S*
	0-6022	101	-0.43	Pacific (all data)*
Particulate organic nitrogen ($\mu\text{g l}^{-1}$)	25-3000	14.7	-0.56	North Atlantic(Gordon 1971)
	0-4000	48.2	-0.71	Central Pacific(Gordon 1971)
	0-6022	46.6	-0.55	North Pacific:40-50° N*
	0-4750	16.1	-0.39	North Pacific:30-40° N*
	0-5500	13.5	-0.41	North Pacific:20-30° N*
	0-5500	12.6	-0.44	North Pacific:10-20° N*
	0-5200	13.7	-0.43	North Pacific:0-10° N*
	0-5000	14.5	-0.43	South Pacific:0-10° S*
	0-4500	12.7	-0.42	South Pacific:10-20° S*
	0-3150	17.8	-0.51	South Pacific:30-40° S*
	0-6022	19.3	-0.46	Pacific(all data)*
Carbon flux ($\text{gC m}^{-2}\text{y}^{-1}$) ($\text{mol m}^{-2}\text{y}^{-1}$)	13-5582	5,889	-1.09	NE Atlantic (Suess 1980)
	100-2000	1.53	-0.86	NE Pacific (Martin et al. 1987)
Net mesozooplankton biomass (mg m^{-3})	25-6000	5,383	-1.21	Tropical Pacific,oligotrophic**
	25-7000	40,044	-1.39	Tropical Pacific,eutrophic**
	50-7300	62,332	-1.18	Southwest Pacific**
	25-6000	84,313	-1.16	Subarctic Pacific**
	25-3500	4,150	-1.12	Sargasso Sea**
	100-1000	179	-0.80	Indian Ocean:0-15° N+
	100-1000	120	-0.95	Indian Ocean:0-15° S+
	100-1000	62	-0.75	Indian Ocean:15-45° S+
	100-1000	108	-0.52	Indian Ocean:45-65° S+
	100-1000	331	-0.69	Southern Ocean:55-65° S++
	100-1000	81	-0.56	Southern Ocean:45-55° S++
	1000-4500	0.008	-1.65	NE Atlantic(Koppelman & Weikert 1992)
	1000-4000	0.009	-1.85	Atlantic/Pacific(Wishner 1980)***
	1000-4000	0.011	-2.32	NE Atlantic(Roe 1988)***
	1000-4000	0.011	-2.05	NE Atlantic(Angel & Baker 1982)***
	1000-4000	0.012	-2.51	NW Pacific(Vinogradov 1968)***
	1000-4000	0.009	-1.92	Tropical Pacific(Vinogradov 1968)***
	1000-4000	0.011	-2.46	Indian Ocean(Vinogradov 1968)***
	1000-4000	0.010	-2.13	Arabian Sea(Koppelman & Weikert 1997)
Bacteria ($\times 10^4$ cells ml^{-1})	990-4954	3-20	-0.90	Pacific Ocean (Nagata et al. 2000)
Phytoplankton (mgC m^{-3})	0-2000	927	-1.32	39° N, 147° E, present study
	0-4000	1,462	-1.34	44° N, 155° E, present study
Bacteria (mgC m^{-3})	0-4000	88.9	-0.56	44° N, 155° E, present study
Protozooplankton (mgC m^{-3})	0-4000	316	-0.95	44° N, 155° E, present study
Metazooplankton (mgC m^{-3})	0-4000	1,660	-0.96	44° N, 155° E, present study
	0-4000	436	-0.76	44° N, 155° E, present study
Net WW (mg m^{-3})	0-4000	456	-1.19	44° N, 155° E, present study
Net DW (mg m^{-3})	0-4000	38.2	-1.02	44° N, 155° E, present study
Net carbon (mgC m^{-3})	0-4000	15.7	-1.01	44° N, 155° E, present study
Net nitrogen (mgN m^{-3})	0-4000	3.66	-1.16	44° N, 155° E, present study

*:NOPACCS(Northwest Pacific Carbon Cycle Study),**:Vinogradov (1968),+:Tseitlin & Rudyakov(1999),
 ++:Rudyakov & Tseitlin(1998),***:recalculated by Koppelman & Weikert(1992).

ネット動物プランクトンに比べて、原生動物プランクトンの鉛直分布に関する知見は乏しい。今回WEST-COSMIC試料について得られた傾き (-0.95) は、POC/PONとネット動物プランクトンのその中間に位置している。今後、さらにデータの収集が必要で、原生動物プランクトンの鉛直方向の回帰式推定については今後の課題である。

東部北太平洋亜寒帯域においてPOCの90%以上をバクテリアが占めていることが報告されている (Boyd et al. 1999)。今回WEST-COSMIC試料について得られたバクテリアの傾き (-0.56 と -0.45) もPOCのそれ (平均: -0.45) とよく一致していることから、バクテリアの傾きは、POCのそれで代表させることが可能であると考えられる。また最近、Nagata et al. (2000) は太平洋の深層 (1000 m以深) におけるバクテリア現存量の傾きが -0.90 であることを報告しており、今後さらなるデータの蓄積が待たれる。

植物プランクトンの分布はほとんど表層0-200 mに限られているので、この表層の値をもって、水柱現存量としてもさしつかえないであろう。以上、4つの大きな分類群 (植物プランクトン、バクテリア、原生動物プランクトンおよび後生動物プランクトン) について深度によるの現存量減少を推定する方法が考えられた。深度方向の傾きについては今後も調査を行い、さらに精度を高める必要がある。

各深度層の生態系の特徴

本研究では、各深度層の生態系における主要分類群とその生物相を把握するために、便宜的に水柱を鉛直方向に表層 (0-200 m)、中層 (200-1000 m) および深層 (>1000 m) の3層に区分した。各深度層生態系ではプランクトン炭素量、構成成分類群にも大きな差が見られた。表層は植物プランクトンの生産の場であり、プランクトンの出現サイズ、分類群も多岐にわたり、各分類群とも最も高密度に分布する層で (Figs. 3-5)、ピコ→ナノ→マイクロ→メソサイズへと摂食される、いわゆる微生物食物連鎖が駆動する層であると考えられる。44° N, 155° Eの定点において、ナノサイズのHMFと従属栄養渦鞭毛虫が優占していたのは、それらの餌となるピコサイズのAMFやナノサイズの独立栄養渦鞭毛藻が優占していたことによると思われる (Figs. 4, 5)。

中層は植物プランクトンと原生動物の出現が急激に減り、後生動物プランクトンが優占する世界である。バクテリアの炭素量は後生動物プランクトンに次ぐが、前述のようにその分布極小が中層にあるため (Figs. 1, 2)、その占有率は低い。後生動物プランクトンはサイズが表層に比べて大型化する傾向にあり、39° N, 147° Eの定点では、肉食性のヤムシ類やクラゲ類が優占し、食性の面でも表層とは異なっている。中・深層性種の後生動物プランクトンのサイズが表層種に比べて大型になる

ことは、さまざまな分類群においてよく知られている (Mauchline 1991を参照)。

深層ではバクテリアの密度は中層とはほぼ同じであるが、後生動物プランクトンの密度が減少するので、深層はバクテリアの占有率が高い生態系である。また、中・深層では大型粒子食性かいあし類の後期発育段階がバイオマスのかなりの部分を占めていた。このかいあし類は生活史の中で休眠期にあり、調査海域である西部北太平洋の特徴であると考えられるので、次に詳しく述べる。

西部北太平洋の中・深層プランクトン群集の特徴

高緯度海域では一次生産に大きな季節変化があり、表層で生産の少ない季節に中・深層に潜り、翌年の生産の高い季節に再び表層に分布する大型粒子食性かいあし類が存在する (Conover 1988を参照)。北太平洋でも、このような生活史のなかに深層での休眠期をもつかいあし類として*Neocalanus cristatus*, *N. flemingeri*, *N. plumchrus*, *Eucalanus bungii*や*Pseudocalanus minutus*が知られている (Fulton 1973; Miller et al. 1984, Miller & Clemons 1988, 山口・志賀 1997, Kobari & Ikeda 1999, Tsuda et al. 1999)。これらの種は粒子食性で、本来は表層で摂餌を行うが、一次生産の乏しい季節には体内に油球として栄養分を蓄積し、中・深層へ潜る。本研究においても、中・深層に出現したこれらかいあし類は (便宜的に) 休眠中であると見なした。“休眠中のかいあし類”は中・深層のプランクトン炭素量の多くを占め (44° N, 155° Eの中層ではプランクトン炭素量の15-20%、深層では16-17%)、44° N, 155° Eの深層ではバクテリアに次ぐ分類群であった (Figs. 4, 5)。これらのかいあし類は翌年の春季ブルーム時には表層生態系において、中型動物プランクトンバイオマスのおよそ大半を占めることが知られ (80-90%: Zenkevitch 1963)、西部北太平洋亜寒帯域の生態系において鍵種となっている。ただ、ここで注意すべき点は、中・深層での休眠中に彼らは摂餌をせず、排糞もしない状態にあることである (Hallberg and Hirche 1980, Hirche 1989)。したがって休眠中の彼らが中・深層の物質輸送に果たす役割はあまり大きくないことが考えられる。

西部北太平洋において休眠中の*Neocalanus cristatus* (= *Calanus cristatus*) は親潮の潜流とともに南下し、その分布は28° N, 134° Eにまで達することが知られている (Omori 1967)。もっとも、これは死滅回遊群であると考えられている。本種は、本州中央部に位置する相模湾 (35° N, 139° 20' E) においても生活史を完結することが困難なことが報告されており (Oh et al. 1991)、休眠期をもつかいあし類が正常に生活史をおくれる海域の南限は、40° N付近にある亜寒帯境界 (subarctic boundary) 以北とみるべきであろう

(Conover 1988). 本研究でも, 39° N, 147° Eにおける休眠中のかいあし類の分布密度が, 44° N, 155° Eにおけるそれよりも少なかったことは (Fig. 3とFigs. 4, 5を参照), 本分類群の分布南限に近かったためと考えられる.

謝 辞

本研究は通産省より補助金を受け, 新エネルギー・産業技術総合開発機構 (NEDO) が実施する研究プロジェクト「二酸化炭素の海洋隔離に伴う環境影響予測技術開発」(SEA-COSMIC) のうち, (株) 関西総合環境センター (KANSO) が委託を受けた「海洋調査及びCO₂隔離能力評価技術の開発」(WEST-COSMIC) の研究成果の一部である. 海洋調査にあたり多大なご協力をいただいた金属鉱業事業団所属, 第2白嶺丸の船長, 乗組員各位に心から感謝いたします. また, 海洋調査から生物同定作業にいたるまでご協力いただいた (株) 日本海洋生物研究所の古澤一思氏, 豊田光浩氏と鈴木信也氏に深く感謝の意を表します. また, 海洋調査に関われたすべての関係者各位の努力に改めて深く感謝の意を表します.

引用文献

- Angel, M. V. & A. de C. Baker 1982. Vertical standing crop of plankton and micronekton at three stations in the north-east Atlantic. *Biol. Oceanogr.* 2: 1-30.
- Billett, D. S. M., R. S. Lampitt, A. L. Rice, R. F. C. Mantoura 1983. Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep sea benthos. *Nature* 302: 520-522.
- Böttger-Schnack, R. 1996. Vertical structure of small metazoan plankton, especially non-calanoid copepods. I. Deep Arabian Sea. *J. Plankton Res.* 18: 1073-1101.
- Boyd, P. W., N. D. Sherry, J. A. Berges, J. K. B. Bishop, S. E. Calvert, M. A. Charette, S. J. Givannoni, R. Goldblatt, P. J. Harrison, S. B. Moran, S. Roy, M. Soon, S. Strom, D. Thibault, K. L. Vergin, F. A. Whitney & C. S. Wong 1999. Transformations of biogenic particulates from the pelagic to the deep ocean realm. *Deep-Sea Res.* II. 46: 2761-2792.
- Conover, R. J. 1988. Comparative life histories in the genera *Calanus* and *Neocalanus* in high latitudes of northern hemisphere. *Hydrobiologia* 167/168: 127-142.
- Deevey, G. B. & A. L. Brooks 1971. The annual cycle in quantity and composition of the zooplankton of the Sargasso Sea off Bermuda II. The surface to 2000 m. *Limnol. Oceanogr.* 16: 927-943.
- Fulton, J. 1973. Some aspects of the life history of *Calanus plumchris* in the Strait of Georgia. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 30: 811-815.
- Gordon, D. C., Jr. 1971. Distribution of particulate organic carbon and nitrogen at an oceanic station in the central Pacific. *Deep-Sea Res.* 8: 1127-1134.
- Grice, G. D. & K. Hulsemann 1965. Abundance, vertical distribution and taxonomy of calanoid copepods at selected stations in the north-east Atlantic. *J. Zool.* 146: 213-262.
- Hallberg, E. & H.-J. Hirche 1980. Differentiation of mid-gut in adults and over-wintering copepodids of *Calanus finmarchicus* (Gunnerus) and *C. helgolandicus* Claus. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 48: 283-295.
- Harada, K. 1999. Oceanic environment of the western North Pacific for the CO₂ sequestration, pp. 15-19. In *Proceedings of the 2nd international symposium on ocean sequestration of carbon dioxide*. New Energy and Industrial Technology Development Organization, Tokyo.
- Hirche, H.-J. 1989. Spatial distribution of digestive enzyme activities of *Calanus finmarchicus* and *Calanus hyperboreus* in Fram Strait/Greenland Sea. *J. Plankton Res.* 11: 431-443.
- 石坂丞二・大隅多加志 1999. 二酸化炭素の海洋隔離に伴う環境影響予測技術開発: 特にその生物影響予測研究について. *海の研究* 8: 213-218.
- Ishizaka, J., H. Kiyosawa, K. Ishida, K. Ishikawa & M. Takahashi 1994. Meridional distribution and carbon biomass of autotrophic picoplankton in the Central North Pacific Ocean during late Northern Summer 1990. *Deep-Sea Res.* I. 41: 1745-1766.
- 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.
- Kikuchi, T. & M. Omori 1985. Vertical distribution and migration of oceanic shrimps at two locations off the Pacific coast of Japan. *Deep-Sea Res.* 32A: 837-851.
- 清沢弘志, 石坂丞二, 高橋正征, 石川公敏 1995. 外洋プランクトンの群集構造の把握方法 -Northwest Pacific Carbon Cycle Studyでの方法-. *資源と環境* 4: 87-103.
- Kobari, T. & T. Ikeda 1999. Vertical distribution, population structure and life cycle of *Neocalanus cristatus* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio region, with notes its regional variations. *Mar. Biol.* 134: 683-696.
- Koppelman, R. 1994. Distribution and composition of gelatinous detrital material from closing net hauls in the NE Atlantic. *Mar. Biol.* 118: 755-759.
- Koppelman, R. & H. Weikert 1992. Full-depth zooplankton profiles over the deep bathyal of the NE Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 82: 263-272.
- Koppelman, R. & H. Weikert 1997. Deep Arabian Sea mesozooplankton distribution. Intermonsoon, October 1995. *Mar. Biol.* 129: 549-560.
- Koppelman, R. & H. Weikert 1999. Temporal changes of deep-sea mesozooplankton abundance in the temperate NE Atlantic and estimates of the carbon budget. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 179: 27-40.
- Lampitt, R. S. 1985. Evidence for the seasonal deposition of detritus to the deep-sea floor and its subsequent resuspension. *Deep-Sea Res.* 32: 885-897.
- Lee, S. & J. A. Fuhrman 1987. Relationship between biovolume and biomass of natural derived marine bacterioplankton. *Appl. Environ. Microbiol.* 53: 1298-1303.
- Martin, J. H., G. A. Knauer, D. M. Karl & W. W. Broenkow 1987. VERTEX: carbon cycling in the northeast Pacific. *Deep-Sea Res.* 34: 267-285.
- Mauchline, J. 1991. Some modern concepts in deep-sea pelagic studies: Patterns of growth in the different horizons, pp. 107-130. In *Marine Biology its accomplishment and future*

- prospect* (Mauchline, ed. J. & T. Nemoto). Hokusen-sha, Tokyo.
- 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 the northeast Pacific. *Prog. Oceanogr.* 13: 201-243.
- Murano, M., R. Marumo, T. Nemoto & Y. Aizawa 1976. Vertical distribution of biomass of plankton and micronekton in the Kuroshio Water off central Japan. *Bull. Plankton Soc. Japan* 23: 1-12.
- Nagata, T., H. Fukuda, R. Fukuda & I. Koike 2000. Bacterioplankton distribution and production in deep Pacific waters: Large-scale geographic variations and possible coupling with sinking particle fluxes. *Limnol. Oceanogr.* 45: 426-435.
- Oh, B.-C., M. Terazaki & T. Nemoto 1991. Some aspects of the life history of the subarctic copepod *Neocalanus cristatus* (Calanoida) in Sagami Bay, central Japan. *Mar. Biol.* 111: 207-212.
- Omori, M. 1967. Calanus cristatus and submergence of the Oyashio water. *Deep-Sea Res.* 14: 525-532.
- Parsons, T. R., M. Takahashi & B. Hargrave 1984. *Biological Oceanographic Processes*. 3rd Edition. Pergamon Press, Oxford, 330 pp.
- Riemann, F. 1989. Gelatinous phytoplankton detritus aggregates on the Atlantic deep-sea bed. Structure and mode of formation. *Mar. Biol.* 100: 533-539.
- Roe, H. S. J. 1988. Midwater biomass profiles over the Madeira Abyssal Plain and the contribution of copepods. *Hydrobiologia* 167/168: 169-181.
- Roe, H. S. J. & D. M. Shale 1979. A new multiple rectangular midwater trawl (RMT1+8) and some modification of the Institute of Oceanographic Science's RMT1+8. *Mar. Biol.* 50: 283-288.
- Rudiyakov, Yu. A. & V. B. Tseitlin 1998. Seasonal variations of the vertical distribution of zooplankton in the mesopelagic area of the Southern Ocean. *Oceanology* 38: 360-365.
- Sameoto, D. D. 1986. Influence of the biological and physical environment on the vertical distribution of mesozooplankton and micronekton in the eastern tropical Pacific. *Mar. Biol.* 93: 263-279.
- Scotto di Carlo, B., A. Ianora, E. Fresi & J. Hure 1984. Vertical zonation patterns for Mediterranean copepods from the surface to 3000 m at a fixed station in the Tyrrhenian Sea. *J. Plankton Res.* 6: 1031-1056.
- Strathmann, R. R. 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.* 12: 411-418.
- Suess, E. 1980. Particulate organic carbon flux in the oceans—surface productivity and utilization. *Nature* 288: 260-263.
- 谷口 旭 1989. 微小動物プランクトンの存在. pp. 27-48. 生物海洋学—低次食段階論 (西沢 敏 編). 恒星社厚生閣, 東京.
- Thiel, H., O. Pfannkuche, G. Schriever, K. Lochte, A. J. Gooday, C. Hemleben, R. F. G. Mantoura, C. M. Turley, J. W. Patching & F. Riemann 1988/1989. Phytodetritus on the deep sea floor in a central oceanic region of the northeast Atlantic. *Biol. Oceanogr.* 6: 203-239.
- Tseitlin, V. B. & Yu. A. Rudiyakov 1999. Seasonal variations of vertical distribution of zooplankton in the mesopelagic zone of the Indian Ocean. *Oceanology* 39: 521-527.
- Tsubota, H., J. Ishizaka, A. Nishimura & Y. W. Watanabe 1999. Overview of NOPACCS (Northwest Pacific Carbon Cycle Study). *J. Oceanogr.* 55: 645-653.
- Tsuda, A., H. Saito & H. Kasai 1999. Life histories of *Neocalanus flemingeri* and *Neocalanus plumchrus* (Calanoida: Copepoda) in the western subarctic Pacific. *Mar. Biol.* 135: 533-544.
- 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.
- Vinogradov, M. E. 1962a. Feeding of deep-sea zooplankton. *Rapp. P.-V. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* 153: 114-120.
- Vinogradov, M. E. 1962b. Quantitative distribution of deep-sea plankton in the western Pacific and its relation to deep-water circulation. *Deep-Sea Res.* 8: 251-258.
- Vinogradov, M. E. 1968. *Vertical Distribution of the Oceanic Zooplankton*. Inst. Oceanogr. Acad. Sci. U.S.S.R., 339 pp. (English translation, I. P. S. T., Jerusalem, 1970).
- Vinogradov, M. E. & V. B. Tseitlin 1983. Deep-sea pelagic domain, pp. 123-165. In *Deep-Sea Biology* (ed. G. T. Rowe). John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Weikert, H. 1982. The vertical distribution of zooplankton in relation to habitat zones in the area of the Atlantis II Deep, central Red Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8: 129-143.
- Weikert, H. & S. Trinkaus 1990. Vertical mesozooplankton abundance and distribution in the deep Eastern Mediterranean Sea SE of Crete. *J. Plankton Res.* 12: 601-628.
- Wiebe, P. H., A. W. Morton, A. M. Bradley, R. H. Backus, J. E. Craddock, V. Barber, T. J. Cowles & G. R. Flierl 1985. New developments in the MOCNESS, an apparatus for sampling zooplankton and micronekton. *Mar. Biol.* 87: 313-323.
- Wishner, K. F. 1980. The biomass of the deep-sea benthopelagic plankton. *Deep-Sea Res.* 27A: 203-216.
- 山口 篤・志賀直信 1997. 北海道南西部恵山岬沖における *Pseudocalanus minutus* と *P. newmani* (Copepoda; Calanoida) の鉛直分布および生活史. 日本プランクトン学会報 44: 11-20.
- Zenkevitch, L. 1963. *Biology of the Seas of the U.S.S.R.* George Allen and Unwin Ltd., London, 955 pp. (English translation by S. Botcharkaya)

2000年4月27日受付, 2000年6月19日受理