HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	セジメントトラップにより採集された初夏の西部北太平洋亜寒帯域におけるプランクトン群集の短期時系列変動
Author(s)	大橋, 理恵; 石井, 健一郎; 藤木, 徹一 他
Citation	日本プランクトン学会報, 58(2), 123-135
Issue Date	2011-08-26
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/52512
Rights	© 2011 日本プランクトン学会
Type	journal article
File Information	oohashi.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

Bull. Plankton Soc. Japan 58(2): 00–00, 2011

日本プランクトン
学会報
© The Plankton Society of Japan 2011

セジメントトラップにより採集された初夏の西部北太平洋亜寒帯域におけるプランクトン群集の短期時系列変動

大橋理恵[1)]*・石井健一郎[2)]・藤木徹一[3)]・喜多村　稔[3)]・松本和彦[3)]・本多牧生[3)]・山口　篤[1)]

[1)] 北海道大学大学院水産科学研究院，〒041–8611 北海道函館市港町 3–1–1
[2)] 京都大学大学院農学研究科，〒606–8501 京都市左京区吉田本町
[3)] 海洋研究開発機構，〒237–0061 神奈川県横須賀市夏島町 2–15

Short-term changes in planktonic community of the western subarctic Pacific during early summer: analysis on sediment trap samples

Rie Ohashi[1)]*, Ken-Ichiro Ishii[2)], Tetsuichi Fujiki[3)], Minoru Kitamura[3)], Kazuhiko Matsumoto[3)], Makio C. Honda[3)], and Atsushi Yamaguchi[1)]

[1)] *Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, 3–1–1, Minato-cho, Hakodate, Hokkaido, 041–8611, Japan*
[2)] *Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Yoshida Hon-machi, Sakyo-ku, Kyoto, 606–8501, Japan*
[3)] *Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology (JAMSTEC), 2–15, Natsushima-cho, Yokosuka, Kanagawa, 237–0061, Japan*
**Corresponding author: E-mail: rie-oh@fish.hokudai.ac.jp*

Abstract To evaluate short-term changes in planktonic community, we analysed phytoplankton and zooplankton collected by a sediment trap moored at 150 m of St. K2 (47°N, 160°E) in the western subarctic Pacific with precision of two-day interval during 7 June to 1 July 2006. Phytoplankton flux varied from 480 to 372,290 cells m^{-2} day^{-1}, and had a peak in 17–19 June. Phytoplankton community was composed of five diatom species and one silicoflagellate species. From Bray–Curtis cluster analysis, phytoplankton communities were classified into four groups. Zooplankton abundance ranged from 1,137 to 3,385 inds. m^{-2} day^{-1} and showed two peaks in 13–15 June and 21–23 June. Throughout the study period, large copepod *Eucalanus bungii* accounted 50–90% of total zooplankton abundance. Gonad maturation of adult females of *E. bungii* advanced during the study period: immature occurred before 15 June, developed during 19–27 June and newly recruited specimens to adult females were observed after 25 June. As carnivorous zooplankton, chaetognath community was predominated by *Sagitta elegans* (99.7% of total abundance). Body length of *S. elegans* ranged 22–39 mm, and the mean body length gradually increased during the study period (0.21 mm per day, $r^2=0.72$, $p<0.01$). Gonad maturation was also observed from immature stages in early June to mature stages in late June. As a characteristics of short-term changes in planktonic community, phytoplankton abundance fluctuated (max : min = 780), while stable for zooplankton abundance (max : min = 3). Species composition also greatly varied for phytoplankton than that in zooplankton. For zooplankton, development of juvenile and gonad maturation of adult were observed for both herbivores and carnivores. Thus, short-term changes during early summer of subarctic Pacific were characterized by phytoplankton succession in the abundance and species composition and rapid zooplankton growth in the development and maturity.

Key words: *Eucalanus bungii, Sagitta elegans*, sediment trap, short-term changes, western subarctic Pacific

2010 年 12 月 1 日受付，2011 年 6 月 4 日受理

1. 序　　論

北太平洋亜寒帯域は海洋大循環の最終到達海域で，その深海の栄養塩濃度は全世界の海洋の中で最も高い (Broecker 1991). 当海域では冬季の表面水温の冷却により活発な鉛直混合が起こり，表面に供給される栄養塩を使って春季に基礎生産量が高く，主に珪藻類による春季植物プランクトンブルームが発生することが知られている (Longhurst 2006). 春季ブルームにより生産された有機物は大型カイアシ類の *Neocalanus* 属や *Eucalanus* 属に摂餌され，成長したこれら大型カイアシ類は夏季に亜熱帯域から索餌回遊してくる浮魚類（イワシやサンマ等）に摂餌される，極めて高い転送効率をもつ生態系が形成される（河村 1991, 谷口 1991）. 近年，Ikeda et al. (2008) は西部北太平洋親潮域における転送効率を試算し，21〜24% と一般的な海洋生態系の値 (10〜20%) に比べて高いことを明らかにした. 西部北太平洋亜寒帯循環における転送効率が高いことについては Taniguchi (1999) も同様に指摘している.

この高い転送効率を可能にするメカニズムは，春季ブルームに引き続いて春から夏にかけておこる動物プランクトンの急激な成長 (Kobari et al. 2003) と，動物プランクトンが成長しきったときに索餌回遊してくる浮魚類 (Kurita et al. 2004, Sugisaki & Kurita 2004) による，短期間のうちに急速に変化し構成される生態系構造によっている. その転送効率を正確に見積もるために，当海域において春から夏における動・植物プランクトンの短期時系列変動を明らかにすることは重要であるが，今までの船舶を使った採水やネット採集では採集間隔が 1 カ月程度と長く（植物プランクトンでは Shinada et al. 2000, Mochizuki et al. 2002, 動物プランクトンでは Tsuda et al. 2004, Shoden et al. 2005 などを参照），春季ブルーム以降の動・植物プランクトンの短期時系列変動は把握できていないのが現状である.

船舶による観測はどうしても採集間隔が粗く，海洋生態系構造の短期時系列変動を明らかにするのは困難であるが，近年，セジメントトラップ等によって採集された連続時系列採集試料中に出現した動・植物プランクトンを解析することが注目されている (Hargrave et al. 1989, Steinberg et al. 1998, Ota et al. 2008, Willis et al. 2008). セジメントトラップを用いることによって，アクセスが困難な外洋域の一定深度において，定性的ではあるものの経時的に連続した間隔で採集された動・植物プランクトン試料を得ることができる. セジメントトラップにスウィマーとして出現した動物プランクトンを観察した例としては Seiler & Brandt (1997) によるグリーンランド海における浮遊性甲殻類の季節発育を観察した例や Willis et al. (2006) による北極海フィヨルドへ外洋からの動物プランクトン群集の移流を明らかにした研究等がある.

西部北太平洋においてセジメントトラップを用いて動・植物プランクトンの時系列変動を解析した研究としては，植物プランクトン群集（小野寺ほか 2003, Onodera et al. 2005），放散虫（Okazaki et al. 2003, 2005, 池上ほか 2010），有孔虫 (Kuroyanagi et al. 2002, 2008) 等があるが，いずれもある特定の分類群に関する研究であり，扱っているセジメントトラップの深度も 700〜4,810 m と深いのが特徴で，表層に関する研究は少ない.

本研究では，西部北太平洋亜寒帯循環に位置する St. K2（47°N, 160°E, 水深 5,280 m）において水深 150 m にセジメントトラップを設置し，2006 年 6 月の 1 カ月にわたって 2 日間隔の採集を行い，試料中に出現した動・植物プランクトンの短期時系列変動を明らかにした. この St. K2 は西部北太平洋亜寒帯循環を代表する定点として，生物ポンプを定量する国際共同プロジェクト「VERTIGO」なども行われている (Buesseler et al. 2008). 本研究のセジメントトラップに採集された植物プランクトン群集は，漂泳区 0〜50 m 水柱の植物プランクトン試料と比較を行った. トラップに採集された動物プランクトン群集は，優占カイアシ類の発育段階や雌成体の生殖腺を観察した. また，肉食性の毛顎類について体長と生殖腺の変動を観察した. 本研究はこれらセジメントトラップによって採集された植物プランクトン，植食性動物プランクトン，肉食性動物プランクトンの輸送量，群集および個体群構造の短期時系列変動を解析し，その要因を考察したものである.

2. 材料と方法

2–1. セジメントトラップ採集

海洋研究開発機構海洋地球研究船「みらい」の MR06-03 航海において，2006 年 6 月 7 日〜7 月 1 日にかけて西部北太平洋亜寒帯域の St. K2 (47°N, 160°E) の水深 150 m に McLane 社の時系列式セジメントトラップ Mark7G-21（口面積 0.5 m^2）を設置して 2 日間隔の沈降粒子採集を行った (Fig. 1). トラップの係留法は海底固定型である. セジメントトラップカップ内にはあらかじめ 5% 中性ホルマリン海水を満たした. 得られた試料は

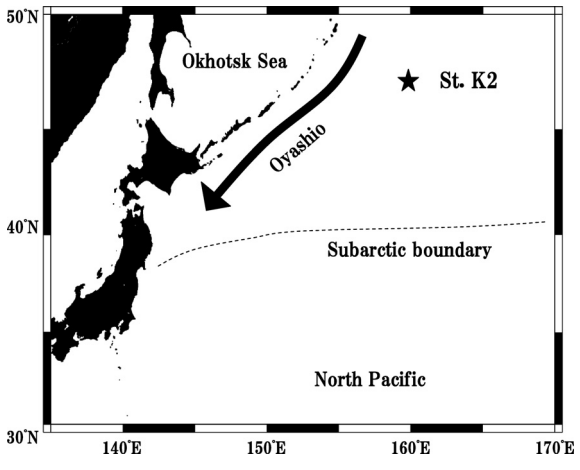

Fig. 1. Location of the St. K2 (47°N, 160°E) in the western subarctic Pacific. Arrow and dashed line indicate approximate positions of Oyashio and subarctic boundary, respectively.

緩やかに目合い 1 mm のメッシュで濾し，メッシュ上に残ったフラクションを動物プランクトン試料（スウィマー）とした．また 1 mm 以下のフラクションのうち 1/10 を植物プランクトン検鏡用試料とした．

2–2. 植物プランクトン試料解析

各植物プランクトン試料は試料容積を測定して緩やかによく撹拌した後に，0.5〜1.0 mL を罫線付きスライドグラス上に分取して，大きさが 10 μm 以上の植物プランクトン（珪藻類）の栄養細胞および休眠期細胞を倒立型光学顕微鏡下にて 200〜600 倍で計数した．種同定は Tomas (1997) に従った．得られた植物プランクトン細胞数データは，以下の式を用いて 1 日あたりの植物プランクトン輸送量 (*PF*: phytoplankton flux, cells m^{-2} day^{-1}) を計算した．

$$PF = C \times \frac{V}{S} \times 10 \times \frac{1}{0.5} \times \frac{1}{2}$$

ここで，C は計数された植物プランクトン細胞数 (cells), S は分取・検鏡した副試料容量 (mL), V は植物プランクトン試料容積 (mL)，×10 は植物プランクトン試料分割率の逆数，×1/0.5 はトラップ開口面積 (0.5 m^2) を単位面積 (m^{-2}) に補正するための定数，×1/2 は 2 日間隔でカップが回転したことによる単位時間 (day^{-1}) への補正定数である．

2–3. 動物プランクトン試料解析

動物プランクトン試料は実体顕微鏡下で分類群ごとにソート・計数を行った．カイアシ類の種同定は Brodskii (1967) と Miller (1988) に従って行った．優占したカイアシ類 *Eucalanus bungii, Metridia pacifica, Neocalanus cristatus, N. flemingeri, Paraeuchaeta elongata* は発育段階ごとにソート・計数した．カイアシ類中に最優占した *E. bungii* の雌成体は Miller et al. (1984) の基準に従い，生殖腺の発達度合いを I（輸卵管に粒上の未発達の卵母細胞がある），II（卵巣に多くの卵母細胞をもつ），III（より背部まで大きく発達した卵母細胞がみられる），IV（輸卵管腹部側に 1 列の卵がある），V（輸卵管腹部側に 2 列の卵がある：産卵前），VI（輸卵管に不透明で膨張した透明物質がある：産卵後），VII（輸卵管や油球がみられず体は透明：Spent）の 7 段階に識別した．

カイアシ類に次いで優占した毛顎類についても種同定を寺崎 (1997) に従って行った．毛顎類群集内で優占した *Sagitta elegans* はノギスを用いて体長 (Body length) を測定し，各個体の成熟段階は Thomson (1947) および Terazaki & Miller (1986) の基準に従い，Juvenile（卵巣が未発達の個体），Stage I（卵巣が形成されている個体），Stage II（卵巣中の卵が全て小さい個体），Stage III（卵巣中にいくつかの大きな卵がある個体），Stage IV（卵巣中の卵が全て大きい個体），萎縮した空の卵巣をもつ個体は Spent 個体として区別した．毛顎類の計数は全個体について行い，体長測定および生殖腺発達度合いの判別は 100 個体を上限として行った．

動物プランクトンスウィマーの出現個体数 (*ZS*: zooplankton swimmer, inds. m^{-2} day^{-1}) は以下の式により求めた．

$$ZS = C \times \frac{1}{0.5} \times \frac{1}{2}$$

ここで C は計数した個体数 (inds.), ×1/0.5 は単位面積 (m^{-2}) への補正定数，×1/2 は単位時間 (day^{-1}) への補正定数である．

2–4. 動・植物プランクトン群集構造解析

植物プランクトン試料は，試料ごとに各種の出現細胞数 (X: cells m^{-2} day^{-1}) を $\log_{10}(X+1)$ と標準化したデータを用い，Bray–Curtis dissimilarity index により非類似度マトリックスを作成後，平均連結法でデンドログラムを作成し，任意の非類似度で区切ることでグループ分けを行うクラスター解析を行った (Chiba et al. 2001, Chiba & Saino 2002)．解析はコンピューターソフトの BIOSTAT II を用いて行った．同時に各群集の代表種を明らかにするために，one-way ANOVA による群集間の出現細胞数の検定を行い，その後 Post hoc テスト (Fisher's PLSD) を行った．

動物プランクトン試料は，試料ごとに各種の出現個体

数の値を用いて (X: inds. m^{-2} day^{-1})，植物プランクトン試料と同様の手順でクラスター解析，one-way ANOVA および Post hoc テストを行った．毛顎類 *S. elegans* は試料ごとに体長ヒストグラムを求め，Microsoft Excel の Solver 機能を用いて正規分布に変換し，コホート解析（相澤・滝口 1999）を行った．

3. 結　　果

3–1. セジメントトラップ採集植物プランクトン

セジメントトラップに採集された植物プランクトンの細胞数は，480〜372,290 cells m^{-2} day^{-1} の間を変動し，6月17〜19日にピークを示した (Fig. 2A). セジメントトラップに採集された植物プランクトンの種組成は，主に *Thalassiosira* 属と他の4種の珪藻と1種の珪質鞭毛藻 (*Dichtyocha speculum*) によって占められていた (Fig. 2B). それぞれの種類の植物プランクトンフラックスデータに基づいてクラスター解析を行ったところ，非類似度 34% にて4つのグループに分けられた (Fig. 2C). 4つのグループのうち，グループ A と B は細胞数が少なく，前半の6月7〜17日にかけて見られ，*Neodenticula seminae* と *Thalassiosira* 属が優占していた (Fig. 2D). 6月17日以降は植物プランクトンの細胞数の多い（平均で 112,701 cells m^{-2} day^{-1}）グループ C が見られ，その種組成は *Thalassionema* cf. *nitzschioides* の占有率がグループ A と B に比べて増していた．グループ A〜D において出現細胞数に有意差がある種を解析したところ，*N. seminae* がグループ C において有

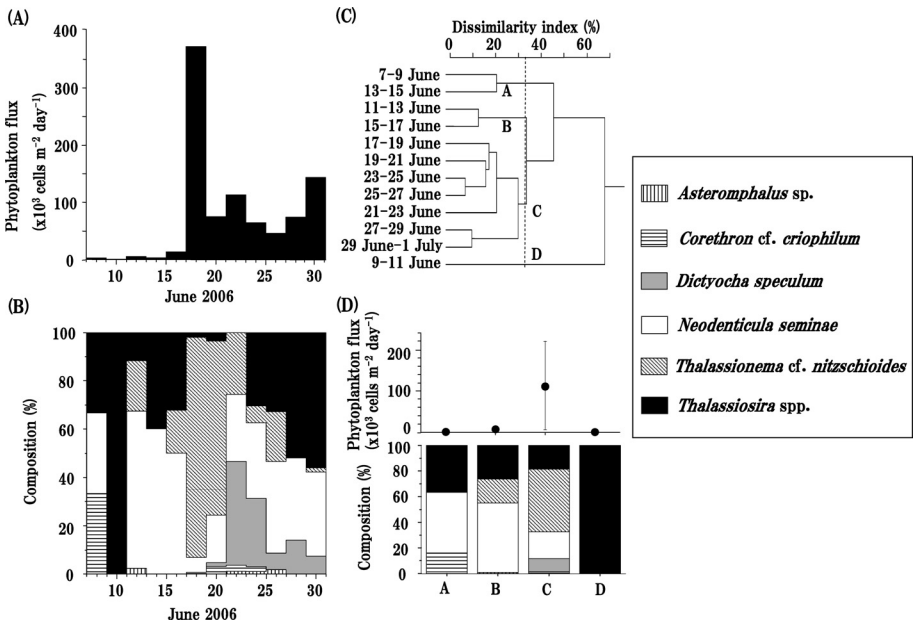

Fig. 2. Temporal changes in phytoplankton flux (A) and species composition (B) at 150 m of St. K2 during 7 June to 1 July 2006. Cluster analysis based on phytoplankton flux identified four groups at 34% dissimilarity level (C). Mean flux and taxonomic composition of each group are shown in (D). Vertical bars in (D) indicate standard deviations.

Table 1. Mean phytoplankton flux of each group (A–D) identified from cluster analysis (cf. Fig. 2C). For species which showed significant differences in one-way ANOVA, post-hoc test by Fisher's PLSD was also applied. NS: not significant, *: $p<0.05$. For Fisher's PLSD, groups not connected with lines are significantly different ($p<0.05$).

Species	Abundance (cells m^{-2} day^{-1})				One-way ANOVA	Fisher's PLSD			
	A	B	C	D					
Asteromphalus sp.	0	63	456	0	NS				
Corethrom cf. *criophilum*	460	0	1,184	0	NS				
Dictyocha speculum	0	0	13,157	0	NS				
Neodenticula seminae	1,360	5,110	25,973	0	*	D	A	B	C
Tharassionema cf. *nitzschioides*	0	1,762	62,800	0	NS				
Tharassiosira spp.	1,060	2,472	23,311	480	NS				

意に多いことが示された (Table 1).

3–2. セジメントトラップ採集動物プランクトン

セジメントトラップに採集された動物プランクトンは，1,137〜3,385 inds. m^{-2} day^{-1} の間で変動し，6 月 13〜15 日と 6 月 21〜23 日の 2 つのピークを示した（6 月 15〜19 日は試料が腐敗していたため使用していない）．前述の植物プランクトンでは細胞数の変動に 780 倍もの差があったのに比べて，動物プランクトン個体数の経時変化は 3 倍程度の変動しかなかった (Fig. 3A). 動物プランクトン出現個体数に優占したのはカイアシ類 *E. bungii* であり，いずれの採集日も 50〜90% を占める最優占分類群となっていた．その他には，*N. flemingeri* や毛顎類も重要であった (Fig. 3B). 出現個体数に基づいてクラスター解析を行ったところ，非類似度 22%にて 3 つのグループに分けることができた (Fig. 3C). 各グループは経時的に明確に分離しており，グループ A は 6 月 7〜15 日， B は 6 月 19〜23 日， C は 6 月 23 日以降に見られた．動物プランクトンの出現個体数はグループ A が最も多く，以降 B, C と順に少なくなっていた (Fig. 3D). その種組成は， *E. bungii* の占有率がグループ A では 80% であったが，C では 60% 程度と順に下がっており，その代わりに *N. flemingeri* や毛顎類の占有率が増していた．各グループ間の出現個体数を比較したところ，7 分類群/種において有意差が見られ， *N. crista-tus* と *S. elegans* の体長 21〜28 mm は前半のグループ A で多く，*Candacia columbiae*, 多毛類およびオキアミ類は中間のグループ B で多く，*E. bungii* C5 と貝虫類は後半のグループ C において多く，分類群によってその出現個体数の多い時期は異なっていた (Table 2).

3–3. カイアシ類個体群構造

動物プランクトン出現個体数に最優占したカイアシ類 5 種についてその個体群構造を解析した．*E. bungii* は 6 月 15 日以前は C6F が卓越していた (98%) が，6 月 25 日以降は C5F/M も出現し，その占有率は 40% 程度であった (Fig. 4A). *M. pacifica* は C6F が調査期間を通して卓越していた (Fig. 4B). 肉食性の *P. elongata* は 6 月 15 日以前は C5M と C6F が優占していたが，6 月 19 日以降には C3 や C4 および C5F の占有率が増していた (Fig. 4C). *N. cristatus* は C4 と C5 が約半分ずつを占めていた (Fig. 4D). *N. flemingeri* は常に C5 が卓越していた (Fig. 4E). 個体数に卓越した *E. bungii* 雌成体の生殖腺発達度合いについてみると，全期間を通して未成熟な Stage I〜III の個体のみが見られ， 成熟の進んだ Stage IV〜VII の個体は出現しなかった (Fig. 4E). 6 月 11 日以前には Stage I の個体が約 60% を占めていたが，6 月 11〜15 日には成熟が進み，6 月 19〜27 日には Stage III の個体が 60% を占めていた．6 月 27 日以降は再び Stage I の個体の割合が 50% 前後と増加してい

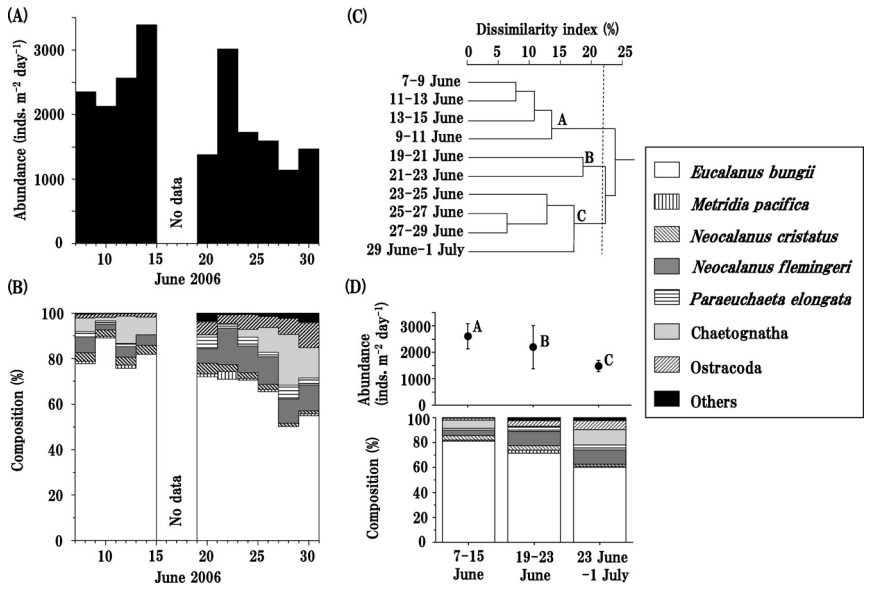

Fig. 3. Temporal changes in abundance of zooplankton swimmer (A) and their taxonomic composition (B) at 150 m of St. K2 during 7 June to 1 July 2006. Cluster analysis based on abundance of zooplankton swimmer revealed three groups at 22% dissimilarity level (C). Mean abundance and taxonomic composition of each group are shown in (D). Vertical bars in (D) indicate standard deviations.

Table 2. Mean abundance of zooplankton swimmer of three groups (A–C) identified from cluster analysis (cf. Fig. 3C). For species which showed significant differences, post-hoc test by Fisher's PLSD was also applied. NS: not significant, *: $p<0.05$, **: $p<0.01$. For Fisher's PLSD, groups not connected with lines are significantly different ($p<0.05$).

Species	Abundance (inds. m^{-2} day^{-1})			One-way ANOVA	Fisher's PLSD		
	A	B	C				
Copepoda							
Calanoida							
Calanus pacificus	0.25	0.00	0.25	NS			
Candacia columbiae	0.25	2.50	0.25	**	A	C	B
Eucalanus bungii C4	3.00	7.00	17.25	NS			
Eucalanus bungii C5	43.00	45.00	257.00	**	A	B	C
Eucalanus bungii C6	2,061.25	1,510.00	632.75	NS			
Gaetanus simplex	0.25	1.00	1.75	NS			
Heterorhabdus tanneri	0.25	0.50	0.00	NS			
Metridia pacifica	19.00	62.00	12.00	NS			
Neocalanus cristatus	91.50	75.00	25.75	*	C	B	A
Neocalanus flemingeri	120.25	285.00	170.75	NS			
Paraeuchaeta elongata	36.75	62.50	54.50	NS			
Pleuromamma scutullata	0.25	0.00	0.50	NS			
Pseudocalanus minutus	0.25	0.50	0.00	NS			
Pseudocalanus newmani	0.00	0.50	0.00	NS			
Racovitzanus antarcticus	2.75	7.00	7.25	NS			
Scaphocalanus medius	0.00	0.50	0.25	NS			
Scolecithricella minor	0.00	0.50	0.00	NS			
Scolecithricella ovata	0.25	0.50	0.00	NS			
Cyclopoida							
Oithona spp.	0.00	0.50	0.25	NS			
Chaetognatha							
Eukrohnia hamata	0.75	0.00	0.50	NS			
Sagitta elegans TL: 21–28 mm	39.65	1.00	0.67	*	C	B	A
Sagitta elegans TL: 28–33 mm	123.68	9.00	120.22	NS			
Sagitta elegans TL: >33 mm	21.64	1.50	47.34	NS			
Polychaeta							
Rhynchonereellaangelini	0.00	0.00	0.25	NS			
Tomopteris pacifica	0.75	2.50	1.00	NS			
Tomopteris septentrionalis	1.25	6.50	7.00	NS			
Polychaeta spp.	2.75	18.00	7.00	**	A	C	B
Gymnosomata							
Clione limacina	0.25	2.50	3.00	NS			
Amphipoda	4.25	9.50	7.00	NS			
Appendicularia	0.25	0.00	0.25	NS			
Cephalopoda	0.25	0.00	0.00	NS			
Decapoda	0.25	0.00	0.00	NS			
Euphausiacea	0.00	1.50	0.25	*	A	C	B
Fishes	0.25	0.00	0.50	NS			
Isopoda	0.00	0.50	0.75	NS			
Medusa	0.25	0.50	0.00	NS			
Ostracoda	38.75	93.50	106.00	*	A	B	C

た (Fig. 4F).

3–4. 毛顎類個体群構造

毛顎類はその大半 (99.7%) が *S. elegans* によって占められていた．*S. elegans* 出現個体の体長は 21.6〜38.5 mm の範囲にあり，生殖腺発達度合いは未成熟なものから産卵盛期の Stage IV までが出現した (Fig. 5)．各採集日における体長組成から正規分布にコホート解析を行ったところ，いずれの採集日でも体長組成は単峰型であり，その平均値は 29.2〜31.9 mm の間にあった．生殖腺発達度合いは，6月前半には Stage I や II の個体が多かったが，6月25日以降は Stage III や産卵盛期の Stage IV によって占められていた (Fig. 5).

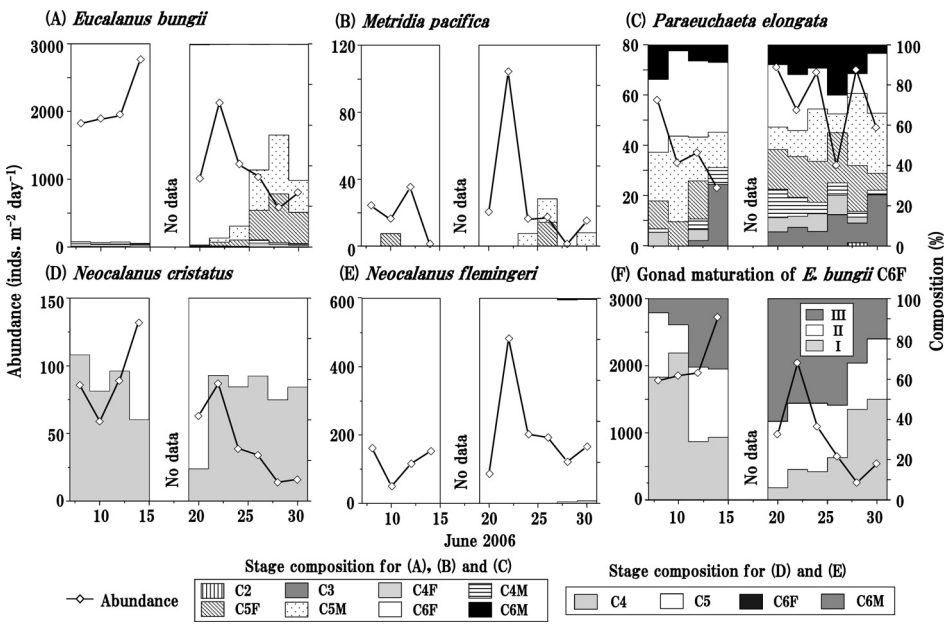

Fig. 4. Temporal changes in abundance and copepodid stage composition of zooplankton swimmer: *Eucalanus bungii* (A), *Metridia pacifica* (B), *Paraeuchaeta elongata* (C), *Neocalanus cristatus* (D) and *N. flemingeri* (E) at 150 m of St. K2 during 7 June to 1 July 2006. For *E. bungii* C6F, abundance and gonad maturation composition (Stage I–III) during same period are shown in (F).

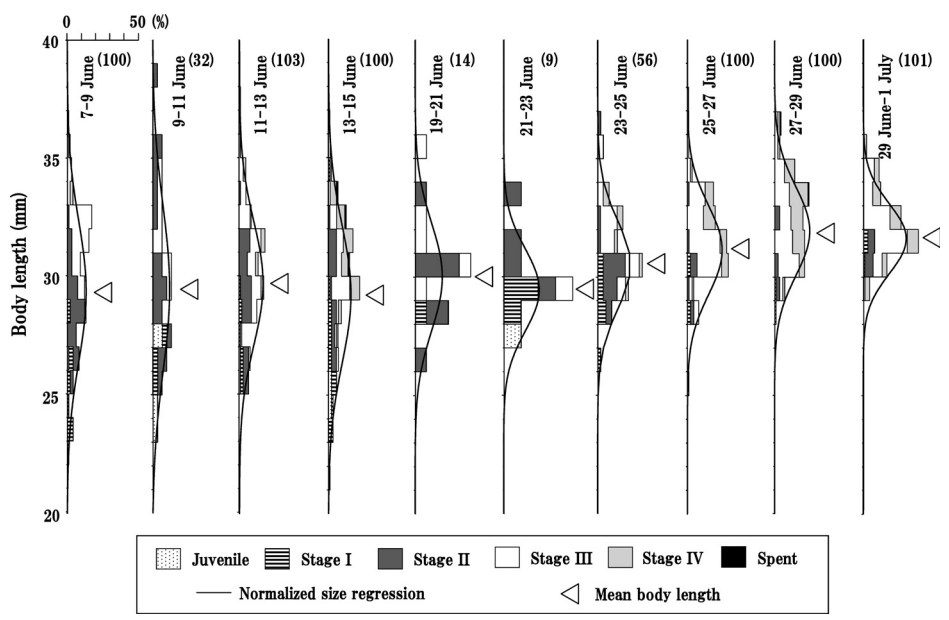

Fig. 5. Temporal changes in body length and gonad stage frequency of chaetognath *Sagitta elegans* at 150 m of the St. K2 during 7 June to 1 July 2006. Triangles indicate mean body length in each sampling period. Numbers in the parentheses are showing number of examined specimens.

4. 考　　察

4–1. 植物プランクトン群集の経時変化

本研究で取り扱ったセジメントトラップ係留期間には，水中自動昇降ブイシステム (Underwater profiling buoy system: Fujiki et al. 2008) も係留されていた．6月7日～7月15日のブイ係留によって得られたクロロフィル *a* および一次生産量の経時変化を Fig. 6 に示す．本データは，JAMSTEC ホームページの MR06–03 クルーズレポートより引用した (http://docsrv.godac.jp/MSV2_DATA/23/MR06-03_01.pdf)．調査期間内

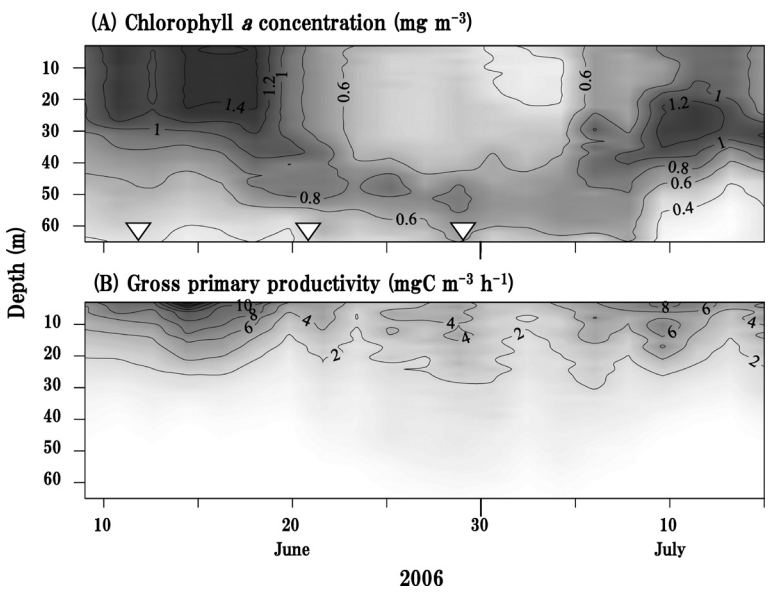

Fig. 6. Temporal changes in chlorophyll *a* (A) and primary productivity (B) measured by the Underwater profilers buoy system (Fujiki et al. 2008) moored at St. K2 during 7 June to 15 July 2006. Triangles in chl. *a* panel (A) indicate three sampling periods of water column phytoplankton abundance (cf. Fig. 7). Redawn and modified from cruise report of MR06–03 (http://docsrv.godac.jp/MSV2_DATA/23/MR06-03_01.pdf).

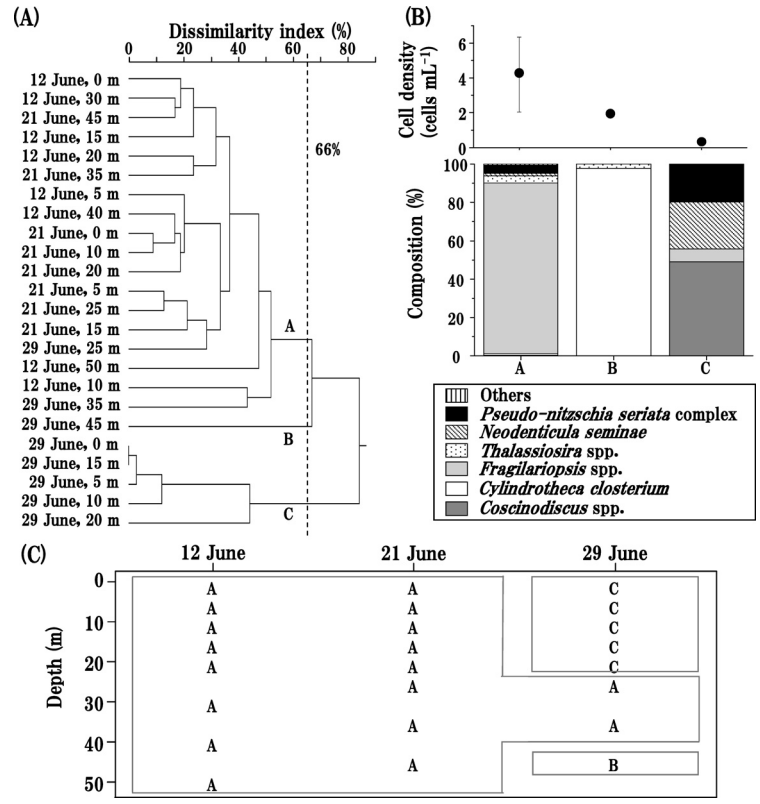

Fig. 7. Results of cluster analysis based on water-column (0–50 m) diatom cell density at St. K2 in 12, 21, 29 June 2006 (A). Three groups were identified at 66% dissimilarity (A). Cell density and species composition of each group (B). Vertical bars in (B) indicate standard deviations. Vertical and temporal distribution of each group is shown in (C).

にクロロフィル *a* 量は，6 月 10〜20 日にかけて水深 20 m 付近にピークがあり (1.4 mg m^{-3})，それ以降クロロフィル *a* は低い値で，そのピーク深度も 40 m 以深と深くなっていた (Fig. 6A)．一次生産量には，6 月 15 日と 7 月 10 日の 2 つのピークがあり，いずれも水深 20 m 以浅で高かった (Fig. 6B)．これら水柱内の一次生産をまとめると，6 月 10〜20 日は高クロロフィル *a* かつ高一次生産であったが，6 月 20 日以降は表面のクロロフィル *a* は低く，一次生産も低かった．このように水柱内の植物プランクトン現存量と生産量は，1 カ月以内の短い時間スケールで大きく変動していたことがわかる．

現場係留系の観測に合わせて MR06-03 航海では，3 回（6 月 12, 21 および 29 日）に 0〜50 m 間の各層採水による植物プランクトン細胞数計数も行われている（藤木・松本 未発表データ）．その中の珪藻類細胞数データ (cells L^{-1}) を対数変換したデータを基に植物プランクトンセジメントトラップ試料と同様のクラスター解析を行った結果を Fig. 7 に示す．水柱内の珪藻群集は，非類似度 66% において 3 つのグループ A〜C に分けられ (Fig. 7A)，細胞数が最も多いグループ A は *Fragilariopsis* spp., グループ B は *Cylindrotheca closterium* が卓越しており，グループ C は細胞数が最も少なく，*Coscinodiscus* spp., *Neodenticula seminae*, *Pseudo-nitzchia seriata* complex が優占していた (Fig. 7B)．各グループの鉛直および経時的な出現状況は明確に分離しており，グループ A は 6 月 12 日と 21 日の全層，グループ B は 6 月 29 日の水深 45 m, グループ C は 6 月 29 日の表層 0〜30 m において見られた (Fig. 7C)．この水柱内の珪藻群集は，前述のクロロフィル *a* の時系列変動とよく一致しており，6 月 12 日と 21 日は細胞数が多いグループ A によって占められ，6 月 29 日は細胞数が最も少ないグループ C によって占められていた (Fig. 6A).

本研究によって得られたセジメントトラップに採集された植物プランクトン群集の短期時系列変動は，これら水柱内 (0〜50 m) の植物プランクトン群集の短期時系列変動とは必ずしも一致していなかった．つまり，セジメントトラップによる沈降植物プランクトン細胞数は，6 月 7〜17 日までは極めて低く (< 13,440 cells m^{-2} day^{-1}) (Fig. 2A), これは 6 月 10〜20 日にかけて水深 20 m 付近にクロロフィル *a* のピークがあり (Fig. 6A), 植物プランクトン細胞数も多い (Fig. 7B, C) ことと一致していない．また，セジメントトラップによる植物プランクトン群集は 6 月 17〜19 日に極大を持ち，以降 7 月 1 日までやや高い値を示していたが (Fig. 2A), この時期のクロロフィル *a* は低く (Fig. 6A), 植物プランクトン細胞数も少ない時期であった (Fig. 7B, C).

このようなピークの時期的なずれ以外にもセジメントトラップによって採集される植物プランクトン群集はその構成種が水柱内 (0〜50 m) の植物プランクトン群集とは大きく異なっていた (Figs. 2, 7). これは，水柱内の植物プランクトン群集の観察が水深 0〜50 m に関するものであり，セジメントトラップ採集を行った水深が 150 m であることによる採集深度の差に起因するものかもしれない．また，種による沈降速度の差も重要であろう．セジメントトラップに採集される植物プランクトン群集は大型で沈降スピードの速い，厚い殻を持つ植物プランクトンが主であると考えられる．実際に，セジメントトラップに出現した種の多くは大型種である（最小頂軸長は 10 μm 以上，Tomas 1997）．一方，6 月 10〜20 日にかけて 0〜50 m 水柱において優占していた *Fragilariopsis* spp. などはサイズが小さいため（最小頂軸長は 3 μm, Tomas 1997）沈降速度が遅く，水深 150 m に設置したセジメントトラップに沈降するまでに水平移流ないしは動物プランクトンに摂餌除去されて，トラップには採集されなかったのかもしれない．本研究で用いたセジメントトラップの係留法は海底固定型であるので，受動的に沈降する植物プランクトン群集に水平移流の影響があったことは間違いない．このように水柱内植物プランクトン群集とセジメントトラップに採集された植物プランクトン群集に違いが見られた要因として，採集深度の違いや，種による沈降速度の差，動物プランクトンによる摂餌圧の差などが考えられた．

4–2. 動物プランクトン群集の経時変化

セジメントトラップに採集された動物プランクトン群集は，前述の植物プランクトンが 780 倍も変動していたほどその採集量に変動はなく，全体での差は 3 倍程度であり (Fig. 3A)，その群集構造の時系列変動も植物プランクトンに比べて緩やかなものであった (Fig. 3B)．これは当海域に優占する動物プランクトンは世代時間が数カ月から数年と長いことに加え (Miller et al. 1984)，動物プランクトンの個体数，群集および個体群構造は植物プランクトンよりも水平的にある程度一様であり，水平的な移流の影響も小さいことの反映と考えられる．

セジメントトラップに採集される生物の中には受動的に沈降する（とみなせる）ケース，能動的に下方移動するものが偶然的に採集されるケース，沈降する餌を追跡して採集されるケース，構造物を好む生物が意図的にトラップに侵入するケース，あるいは能動的に下方移動しながら構造物を回避するケースなど，様々なケースが考

えられる．今回セジメントトラップの動物プランクトン試料に見られた群集組成 (Table 2) は，当海域の同じ時期にネット採集される群集 (Ikeda et al. 2008) とほぼ同様である．このことはセジメントトラップにより採集された動物プランクトン群集は，水深 150 m という限られた一深度ではあるものの，水柱内の動物プランクトン群集の短期時系列変動をある程度反映したものと考えることが出来ることを示唆している．

全期間を通して全動物プランクトンの出現個体数の50〜90% を占めた *E. bungii* (Fig. 3B) の出現個体数は前半の 6 月 7〜15 日において多く，発育段階組成は C6F が卓越していたが，6 月 25 日以降には C5F と C5M が合わせて 40% ほどを占めており，6 月 25 日以降に C5 の大規模な加入が見られたのが特徴的である (Fig. 4A)．本種の雌成体生殖腺発達度合いは，6 月 7〜11 日には最も未成熟な Stage Ⅰ の個体が大半を占めていたが，6 月 11〜27 日にかけて卵細胞の発達した Stage III の個体の占有率が増し，6 月 27 日以降に再び Stage Ⅰ の個体の加入が見られた (Fig. 4F)．このように *E. bungii* 個体群には，その発育段階組成と生殖腺発達度合いに明確な短期時系列変動が見られ，6 月 7 日の調査開始時には生殖腺が未成熟であった雌成体が 6 月 11〜27 日にかけて生殖腺を発達させ，6 月 27 日以降には新規個体群が C5 に到達し，その一部は生殖腺が未成熟な C6F に到達していたと解釈することができる．ただ，*E. bungii* は成長に伴って分布深度を変えることはよく知られており (Miller et al. 1984, Shoden et al. 2005)，これら定性的な変化が個体発育に伴う下方移動によるものである可能性もある．

北太平洋亜寒帯域における *E. bungii* は C3〜C5 の複数発育段階において休眠を行うことが知られており，その世代時間は東部北太平洋では 3〜4 年 (Miller et al. 1984)，西部北太平洋では 1〜2 年 (Tsuda et al. 2004, Shoden et al. 2005) と報告されている．本研究において当初未成熟であった雌成体の生殖腺が 6 月 11 日以降に成熟が進んだことは，この時期に水柱内の高いクロロフィル *a* (Fig. 6A) や植物プランクトン細胞 (Fig. 7B, C) を摂餌してなされた成熟であると解釈することができる．一方，6 月 25 日以降に新規個体群が C5 や生殖腺の未発達な雌成体に到達していたことは興味深い (Fig. 4A, F). これは前年の冬を C3 や C4 で越冬した個体群がその年の春季ブルーム（6 月 10〜20 日）の生産物を摂餌し，C5 や C6 に成長してきたものと解釈することができる．*E. bungii* についてこのように C3 や C4 で越冬した個体群が春季ブルームの生産物を摂餌して C5 や C6 に成長する現象は，親潮域における短期時系列観測でも観察されている (Yamaguchi et al. 2010a, 2010b).

E. bungii 以外に個体群構造を観察したカイアシ類は 4 種ある (Fig. 4B〜E)．このうち *M. pacifica*, *N. cristatus*, *N. flemingeri* は粒子食性種であり，*P. elongata* は肉食性種である．*E. bungii* 以外の粒子食性種には，個体群構造に明確な短期時系列変動は見られなかった．これは *Neocalanus* 属 2 種は表層で C5 までしか成長せず再生産は深海で行うため (Miller et al. 1984)，本研究のトラップ水深 (150 m) では後期発育段階の C4 と C5 (*N. cristatus*) や C5 (*N. flemingeri*) のみが採集されたためと考えることができる．*M. pacifica* は表層で再生産を行うが (Batchelder 1985, Padmavati et al. 2004)，体サイズが小さいため 1 mm メッシュで区切った本研究では主に雌成体しか採集されず，個体群構造の短期時系列変動が見られなかったと考えられる．肉食性種の *P. elongata* は体サイズが大型なため C3 以降の発育段階が採集されたが，その個体群構造は緩やかに変化しており，6 月 15 日以前と 6 月 19 日以降で各発育段階の占有率を比較したところ，C6F は前半に多く，C5F は後半に多かったが ($p < 0.05$, *U*-test)，この要因は不明である．このように肉食性種の個体群構造にも緩やかな短期時系列変動が見られたため，個体数においてカイアシ類に次ぐ優占分類群である肉食性の毛顎類について次項に詳しく考察する．

毛顎類個体群には *S. elegans* が卓越しており，その個体群体長組成は常に単峰型であり，その体長の平均値は

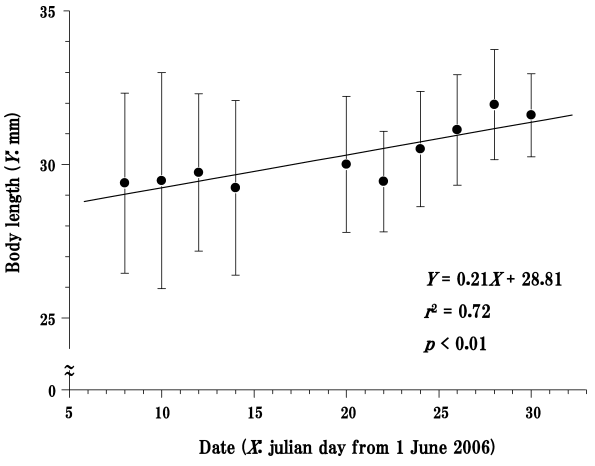

Fig. 8. Temporal changes in mean body length of *Sagitta elegans* during 7 June to 1 July 2006. Regression analysis between mean body length (Y) and julian day from 1 June 2006 (X) are shown. Vertical bars indicate standard deviations. For details of data, see Fig. 5.

29.2〜31.9 mm と調査期間を通して緩やかに増加する傾向にあった (Fig. 8). また，生殖腺発達度合いは 6 月前半には Stage I や II の個体が多かったが，6 月 25 日以降は Stage III や産卵盛期の Stage IV が優占していた (Fig. 5). このように肉食性動物プランクトンの毛顎類個体群構造にも緩やかな体長増加（成長）が見られ，生殖腺も成熟していたことは，調査期間内に毛顎類 *S. elegans* が餌の主に小型カイアシ類，貝虫類等の甲殻類を摂餌して，成長および成熟を成し遂げたものと解釈することができる (Terazaki 1998). ちなみに本研究で出現した *S. elegans* の体長は 21.6〜38.5 mm の範囲であったが (Fig. 5)，これはプランクトンネット採集による水柱内からの本種の報告体長範囲 1〜48 mm (Terazaki and Miller, 1986) に比べて大型な体長範囲であり，本研究のセジメントトラップでは *S. elegans* の大型個体の成長と成熟を評価することができたと考えられる．セジメントトラップにおいて *S. elegans* のより大型な個体が採集されたことは，当海域における本種の分布深度は主に表層 0〜200 m 以浅であるが，この深度範囲内で発育に伴って分布深度が深くなること (Terazaki & Marumo 1979) の反映であろう．

4–3. 初夏の西部北太平洋亜寒帯域におけるプランクトン群集の短期時系列変動

本研究によって得られた植物プランクトンから動物プランクトン各食段階（水柱内の植物プランクトン，セジメントトラップ採集植物プランクトン，カイアシ類および毛顎類）の短期時系列変動の模式図を Fig. 9 に示す．植物プランクトン群集の特徴としてその細胞数の変動が著しく（最大と最小の差は 780 倍）さらに種組成も大きく変動することが挙げられる (Figs. 2, 7). 一方，動物プランクトン群集の出現個体数の変動は緩やかで（最大と最小の差は 3 倍）で，その種組成にも大きな変動がないのが特徴である (Fig. 3). しかし，詳細に見るとその個体群構造や雌成体の生殖腺発達度合いは，植物プランクトンブルームを受けて成長と成熟が進んでいた (Fig. 4). 肉食性動物プランクトンである毛顎類もこの間に体サイズが増加し (Fig. 8)，成熟の進んだ個体が増加しており (Fig. 5)，成長と成熟を行っていたことが伺える．

世代時間の短い植物プランクトンは，環境条件が好適になると速やかに植物プランクトンブルームを引き起こす (Fig. 6A). 動物プランクトンはこの間つねに出現しているが，植物プランクトンのブルームがない限り，その成長と成熟は緩やかであることが伺える (Figs. 4, 5). しかし，ひとたび植物プランクトンブルームに遭遇すると，成長と成熟は極めて短期間のうちに成し遂げられる（*E. bungii* の成長については Fig. 4A，雌成体の生殖腺成熟については Fig. 4F を参照）．北大西洋亜寒帯域において植物プランクトンブルームに対して，表層で再生産を行うカイアシ類 (*Calanus finmarchicus*) の産卵数が増加し (Niehoff et al. 1999)，ノープリウスの生残率が上昇し，その後のコホートを形成する短期変動があることはよく知られている (Hirche et al. 2001). このようにカイアシ類は常に出現するが，大規模なコホートを形

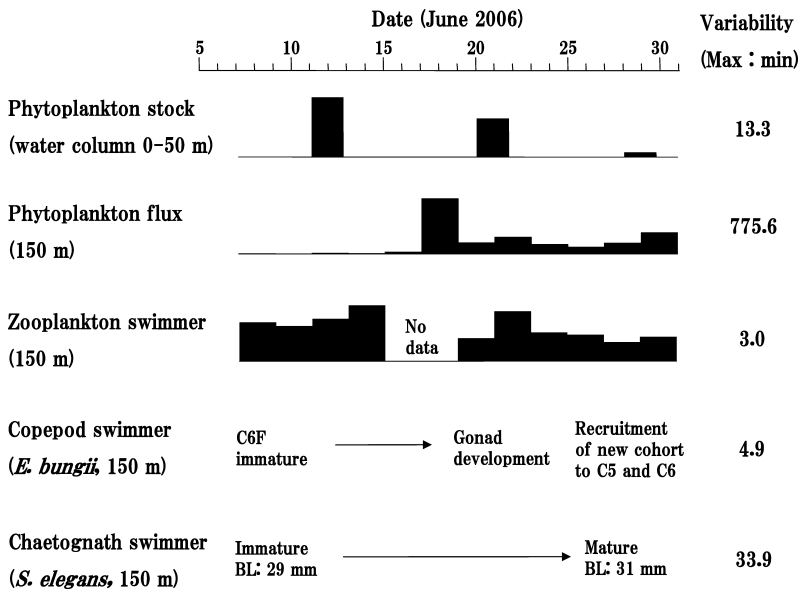

Fig. 9. Schematic diagram showing temporal changes in planktonic community at St. K2 during June 2006.

成するのは植物プランクトンブルームに遭遇した世代だけであると考えられる．

毛顎類は肉食性種であり，その成長には植物プランクトン→小型カイアシ類→毛顎類といった，植物プランクトンとの間にいくつかの食段階を挟んだ摂餌を行わなければならないが，本研究によって観察されたその成長 (Fig. 8) と生殖腺成熟 (Fig. 5) は，植物プランクトンブルームとほとんどタイムラグがないほど速やかなものであった．これは毛顎類の餌となる小型カイアシ類（*Oithona, Paracalanus* や *Pseudocalanus* など，Terazaki 1998）は体サイズが小さいため，餌供給量の変化に速やかに応答して成長・再生産を行うことの反映かもしれない．

このように本研究ではセジメントトラップ試料の解析を通して，春から夏の西部北太平洋亜寒帯域においては環境条件の好適化による植物プランクトンブルームを受けて，元々その海域に分布している動物プランクトン（カイアシ類および毛顎類） の成長と再生産が速やかに起こり，浮魚類など高次生態系捕食者に生産物を速やかに受け渡す生態系構造が成り立っている様子が伺えた．本研究の解析を通して，扱える対象が限定的であることを理解した上で，“セジメントトラップ試料中の生物量と群集・個体群構造”の解析結果から水柱の群集で起こっている変化を類推しようという試みは有意義であり，多くの有用な情報がセジメントトラップ試料から引き出せる可能性も少なくないことが示された．

謝　辞

稿を終えるにあたり，懇切丁寧なご指導，ご助言ならびにご高閲を賜りました北海道大学水産学部今井一郎教授に謹んで感謝の意を表します．本研究に用いた試料や植物プランクトン観測データを提供していただいた独立行政法人海洋研究開発機構 JAMSTEC 海洋地球研究船「みらい」MR06-03 航海の乗船研究者，船長，乗組員の皆様に心より御礼申し上げます．また 2 名の査読者から寄せられたコメントはいずれも示唆に富み，とても勉強になったとともに，原稿改訂に大変有用でした．ここに記して謝意を表します．

引用文献

相澤　康・滝口直之 1999. MS-Excel を用いたサイズ度数分布から年齢組成を推定する方法の検討．水産海洋研究 **63**: 205–214.

Batchelder, H. P. 1985. Seasonal abundance, vertical distribution, and life history of *Metridia pacifica* (Copepoda: Calanoida) in the oceanic subarctic Pacific. *Deep-Sea Res.* **32A**: 949–964.

Brodskii, K. A. 1967. *Calanoida of the Far Easten Seas and Polar Basin of the USSR*. (in Russian, translated by Israel Program for Scientific Translations). Keter Press, Jerusalem.

Broecker, W. S. 1991. The great ocean conveyor. *Oceanography* **4**: 79–89.

Buesseler, K. O., T. W. Trull, D. K. Steinberg, M. W. Silver, D. A. Siegel, S.-I. Saitoh, C. H. Lamborg, P. J. Lam, D. M. Karl, N. Z. Jiao, M. C. Honda, M. Elskens, F. Dehairs, S. L. Brown, P. W. Boyd, J. K. B. Bishop & R. R. Bidigare 2008. VERTIGO (VERtical Transport In the Global Ocean): A study of particle sources and flux attenuation in the North Pacific. *Deep-Sea Res. II* **55**: 1522–1539.

Chiba, S. & T. Saino 2002. Interdecadal change in the upper water column environment and spring diatom community structure in the Japan Sea: an early summer hypothesis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **231**: 23–35.

Chiba, S., T. Ishimaru, G. W. Hosie & M. Fukuchi 2001. Spatio-temporal variability of zooplankton community structure off east Antarctia (90 to 160°E). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **216**: 95–108.

Fujiki, T., T. Hosaka, H. Kimoto, T. Ishimaru & T. Saino 2008. *In situ* observation of phytoplankton productivity by an underwater profiling buoy system: use of fast repetition rate fluorometry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **353**: 81–88.

Hargrave, B. T., B. von Bodungen, R. J. Conover, A. J. Fraser, G. Phillips & W. P. Vass 1989. Seasonal changes in sedimentation of particulate matter and lipid content of zooplankton collected by sediment trap in the Arctic Ocean off Axel Heiberg Island. *Polar Biol*. **9**: 467–475.

Hirche, H., T. Brey & B. Niehoff 2001. A high-frequency time series at Ocean Weather Ship Station M (Norwegian Sea): population dynamics of *Calanus finmarchicus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **219**: 205–219.

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

池上隆仁・高橋孝三・石谷佳之・田中聖二 2010. 北西太平洋西部亜寒帯循環内 Station K2 におけるレディオラリア（放散虫類）・フラックスの季節変動．海の研究 **19**: 165–185.

河村章人 1991. 親潮とその周辺水塊―捕食者からみた摂餌場の一考察．北水研報告 **55**: 35–46.

Kobari, T., A. Shinada & A. Tsuda 2003. Functional roles of interzonal migrating mesozooplankton in the western subarctic Pacific. *Prog. Oceanogr.* **57**: 279–298.

Kurita, Y., Y. Nemoto, Y. Oozeki, K. Hayashizaki & H. Ida 2004. Variations in patterns of daily changes in otolith increment widths of 0+ Pacific saury, *Cololabis saira*, of Japan by hatch date in relation to the northward feeding migration during spring and summer. *Fish. Oceanogr.* **13**: S54–S62.

Kuroyanagi, A., H. Kawahata, H. Nishi & M. C. Honda 2002. Seasonal changes in planktonic foraminifera in the northwestern North Pacific Ocean: sediment trap experiments from subarctic and subtropical gyres. *Deep-Sea Res. II* **49**: 5627–5645.

Kuroyanagi, A., H. Kawahata, H. Nishi & M. C. Honda 2008.

Seasonal to interannual changes in planktonic foraminiferal assemblages in the northwestern North Pacific: sediment trap results encompassing a warm period related to El Niño. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol*. **262**: 107–127.

Longhurst, A. 2006. *Ecological Geography of the Sea. Second Edition*. Academic Press, San Diego.

Miller, C. B. 1988. *Neocalanus flemingeri*, a new species of Calanidae (Copepoda: Calanoida) from the subarctic Pacific Ocean, with a comparative redescription of *Neocalanus plumchrus* (Marukawa) 1921. *Prog. Oceanogr.* **20**: 223–273.

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

Mochizuki, M., N. Shiga, M. Saito, K. Imai & Y. Nojiri 2002. Seasonal changes in nutrients, chlorophyll a and the phytoplankton assemblage of the western subarctic gyre in the Pacific Ocean. *Deep-Sea Res. II* **49**: 5421–5439.

Niehoff, B., U. Klenke, H. Hirche, X. Irigoien, R. Head & R. Harris 1999. A high frequency time series at Weathership M, Norwegian Sea, during the 1997 spring bloom: the reproductive biology of *Calanus finmarchicus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser*. **176**: 81–92.

Okazaki, Y., K. Takahashi, T. Nakathuka & M. C. Honda 2003. The production scheme of *Cycladophora davisiana* (Radiolaria) in the Okhotsk Sea and the northwestern North Pacific: implication for the paleoceanographic conditions during the glacials in the high latitude oceans. *Geophys. Res. Lett.* **30**: 1939–1943.

Okazaki, Y., K. Takahashi, J. Onodera & M. C. Honda 2005. Temporal and spatial flux changes of radiolarians in the northwestern Pacific Ocean during 1997–2000. *Deep-Sea Res. II* **52**: 2240–2274.

小野寺丈尚太郎・高橋孝三・本多牧生 2003. 北西太平洋 Station KNOT における珪藻殻フラックス. 日本プランクトン学会報 **50**: 1–15.

Onodera, J., K. Takahashi & M. C. Honda 2005. Pelagic and coastal diatom fluxes and the environmental changes in the northwestern North Pacific during December 1997-May 2000. *Deep-Sea Res. II* **52**: 2218–2239.

Ota, Y., H. Hattori, R. Makabe, M. Sampei, A. Tanimura & H. Sasaki 2008. Seasonal changes in nauplii and adults of *Calanus hyperboreus* (Copepoda) captured in sediment traps, Amundsen Gulf, Canadian Arctic. *Polar. Sci*. **2**: 215–222.

Padmavati, G., T. Ikeda & A. Yamaguchi 2004. Life cycle, population structure and vertical distribution of *Metridia* spp. (Copepoda: Calanoida) in the Oyashio region (NW Pacific Ocean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **270**: 181–198.

Seiler, D. & A. Brandt 1997. Seasonal occurrence of planktic Crustacea in sediment trap sample at three depth horizons in the Greenland Sea. *Polar Biol*. **17**: 337–349.

Shinada, A., T. Ikeda, S. Ban & A. Tsuda 2000. Seasonal changes in micro-zooplankton grazing on phytoplankton assemblages in the Oyashio region, western subarctic Pacific. *Plankton Biol. Ecol.* **47**: 85–92.

Shoden, S., T. Ikeda & A. Yamaguchi 2005. Vertical distribution, population structure and life cycle of *Eucalanus bungii* (Copepoda: Calanoida) in the Oyashio region, with notes on its regional variations. *Mar. Biol*. **146**: 497–511.

Steinberg, D. K., C. H. Pilskaln & M. W. Silver 1998. Contribution of zooplankton associated with detritus to sediment trap 'swimmer' carbon in Monterey Bay, California, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **164**: 157–166.

Sugisaki, H. & Y. Kurita 2004. Daily rhythm and seasonal variation of feeding habit of Pacific saury (*Cololabis saira*) in relation to their migrarion and oceanographic conditions off Japan. *Fish. Oceanogr.* **13**: S63-S73.

谷口 旭 1991. 親潮域の浮魚餌料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. 北水研報告 **55**: 27–34.

Taniguchi, A. 1999. Differences in the structure of the lower trophic levels of pelagic ecosystems in the eastern and western subarctic Pacific. *Prog. Oceanogr*. **43**: 289–315.

寺崎 誠 1997. 毛顎動物門. pp. 1271–1289, 千原光雄・村野正昭（編）, 日本産海洋プランクトン検索図鑑, 東海大学出版会, 東京.

Terazaki, M. 1998. Life history, distribution, seasonal variability and feeding of the pelagic chaetognath *Sagitta elegans* in the subarctic Pacific: A review. *Plankton Biol. Ecol.* **45**: 1–17.

Terazaki, M. & R. Marumo 1979. Diurnal vertical migration of *Sagitta elegans* Verrill in the western North Pacific Ocean. *Bull. Plankton Soc. Japan* **26**: 11–17.

Terazaki, M. & C. B. Miller 1986. Life history and vertical distribution of pelagic chaetognaths at Ocean Station P in the subarctic Pacific. *Deep-Sea Res*. **33A**: 323–337.

Thomson, J. M. 1947. The chaetognaths of southern Australia. *Com. Sci. Ind. Res. Bull.* (Div. Fish. Rept. No. 14) **222**: 1–43.

Tomas, C. R. 1997. *Identifying Marine Phytoplankton.* Academic Press, San Diego.

Tsuda, A., H. Saito & H. Kasai 2004. Life histories of *Eucalanus bungii* and *Neocalanus cristatus* (Copepoda: Calanoida) in the western subarctic Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr*. **13**: S10-S20.

Willis, K. J., F. R. Cottler & S. Kwasnlewski 2008. Impact of warm water advection on the winter zooplankton community in an Arctic fjord. *Polar Biol.* **31**: 475–481.

Willis, K., F. Cottier, S. Kwasniewski, A. Wold & S. Falk-Petersen 2006. The influence of advection on zooplankton community composition in an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard). *J. Mar. Sys*. **61**: 39–54.

Yamaguchi, A., Y. Onishi, A. Omata, M. Kawai, M. Kaneda & T. Ikeda 2010a. Population structure, egg production and gut content pigment of large grazing copepods during the spring phytoplankton bloom in the Oyashio region. *Deep-Sea Res. II* **57**: 1679–1690.

Yamaguchi, A., Y. Onishi, M. Kawai, A. Omata, M. Kaneda & T. Ikeda 2010b. Diel and ontogenetic variations in vertical distributions of large grazing copepods during the spring phytoplankton bloom in the Oyashio region. *Deep-Sea Res. II* **57**: 1691–1702.