HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	深海生物群集:生物量と食物網
Author(s)	山口, 篤; 渡辺, 雄二; 石坂, 丞二 他
Citation	月刊海洋, 40(6), 349-361
Issue Date	2008-08-01
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/56600
Type	journal article
File Information	86)yamaguchi-kaiyo-40.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP



生物海洋学研究

深海生物群集
― 生物量と食物網―

山口　篤
渡辺雄二
石坂丞二
池田　勉

Deep-sea biological community
-their biomass and food web-

Atsushi Yamaguchi • Yuji Watanabe •
Joji Ishizaka • Tsutomu Ikeda

やまぐち あつし　：北海道大学大学院水産科学研究院
わたなべ ゆうじ　：（株）環境総合テクノス
いしざか じょうじ：長崎大学水産学部
いけだ つとむ　　：北海道大学大学院水産科学研究院

海洋中・深層におけるプランクトン群集構造と彼らの生命活動による物質収支を明らかにすることは，海洋における物質循環を評価する上で重要である．本稿では西部北太平洋の4定点における表層から水深5800 mにおよぶ深層までのプランクトンバイオマスとその群集構造について紹介し，深海生態系の食物網構造について考察を行う．深海でもマイクロバイアルループ（沈降 POC ― DOC ―従属栄養バクテリア―鞭毛虫―渦鞭毛虫）は駆動するものの，多細胞動物プランクトンの餌としては表層動物プランクトンからの沈降糞粒などの方がより重要であることが示された．

1. はじめに

海水中に溶け込んだ CO_2 は植物プランクトンの光合成作用により有機物になり，以降さまざまな栄養段階に転送されることにより，漂泳区食物網が構成されている．漂泳区の生物活動による深海への有機物輸送は「生物ポンプ (Biological pump)」と呼ばれている．海洋のうち生物ポンプが活発に働いている海域では海表面の CO_2 濃度が減少し，大気中からの CO_2 の溶解を促進している．このような海域は CO_2 の吸収域である．一方，生物ポンプの働きが弱い海域は逆に大気に CO_2 を放出する放出域である (Longhurst and Harrison, 1989)．生物ポンプが駆動しているか否かは漂泳区生態系を構成するプランクトン群集のバイオマスと分類群構造によって決まる (Boyd and Newton, 1995, 1999)．

プランクトン群集を構成する全ての分類群を通しての物質輸送量の推定は東部北太平洋 (Booth *et al.*, 1993, Boyd *et al.*, 1995)，西部北太平洋 (Shinada *et al.*, 2001)，太平洋赤道域 (Ishizaka *et al.*, 1997)，南太平洋亜熱帯域 (Bradford-Grieve *et al.*, 1999)，北大西洋バミューダ沖 (Roman *et al.*, 1995)，北海 (Nielsen *et al.*, 1993) やバルト海 (Uitto *et al.*, 1997) などで報告されている．しかしこれらの研究はいずれも表層におけるプランクトン群集に関するもので，中層 (200 ～ 1000 m)，漸深層 (1000 ～ 3000 m) および深層（3000 m 以深）におけ

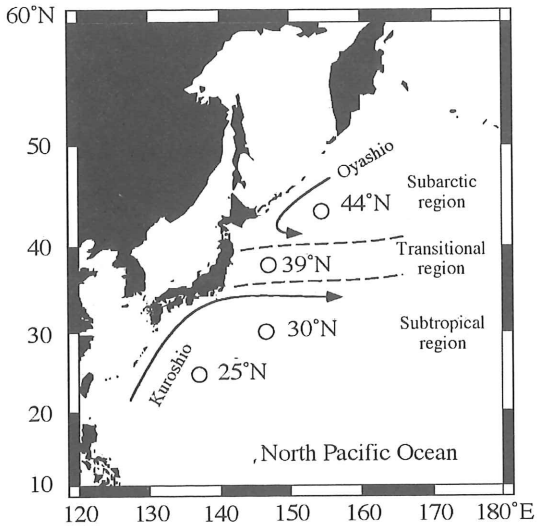


図 1　西部北太平洋における採集定点．海流系と亜寒帯域，移行域および亜熱帯域のおおよその位置を矢印と点線で示す．

るプランクトン群集の群集構造や物質輸送量についてはほとんど分かっていない．

近年，全海洋の表層から深層までに分布する中型動物プランクトンの呼吸によって無機化される炭素は，年間基礎生産の 17 ～ 32% に達することが試算されている (Hernández-León and Ikeda, 2005)．また，プランクトン群集内の呼吸量の約 50% は中層以深で起こっているため (Biddanda and Benner, 1997)，海洋中・深層におけるプランクトン群集構造とその物質輸送量を明らかにすることは，全球的な物質循環を評価するために重要な意味を持っている．

本稿では新エネルギー・産業技術総合開発機構 (NEDO) 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研究開発 (WEST-COSMIC : Western Pacific Environment Assessment Study on CO_2 Ocean Sequestration for Mitigation of Climate Change)」の第 1 次フェーズ（1997 ～ 2001 年）で行われた，西部北太平洋の 4 定点（44° N, 155° E ; 39° N, 147° E ; 30° N, 147° E ; 25° N, 137° E, 図 1）における表層から水深 5800 m におよぶ深層までのプランクトンバイオマスとその群集構造について紹介し，深海生態系の食物網構造について考察を行う．本稿で紹介する知見の多くは既に発表されており (Yamaguchi *et al.*, 2002a, 2002b, 2004, 2005)，そのデータセットは日本海洋データセンター (JODC) より 2005 年に CD データセット「NOPACCS & WEST-COSMIC data set」として発行されている．調査方法やプランクトン定量方法に関する詳細はそれらを参照して欲しい．

2. 結果

4 定点における水理環境

全定点を通して，表面水温は 13.5° C (44° N) から 29.5° C (25° N) まで変化していた（図 2）．水温の鉛直分布より亜寒帯域 (44° N)，移行域 (39° N) および亜熱帯域（30° N と 25° N）に分けられた．水深 2000 m では定点間の水温差はほとんど見られなかった (1.4 ～ 2.0° C)．各定点における NO_X 濃度は水温と対照的な挙動を示し，低水温の（＝水温躍層の発達が弱い）亜寒帯域で高く，高水温の亜熱帯域（＝水温躍層が発達した）亜熱帯域で高かった．クロロフィル α 量の鉛直分布は大きく 2 タイプに分けられた．つまり亜寒帯域と移行域では表面近く (30 ～ 50 m) にピークを持っていたが，亜熱帯域では亜表層 (90 ～ 125m) にピークを持っていた．

3. プランクトンバイオマスと深度の関係

従属栄養バクテリアのバイオマスは水深 100 m 以浅では互いによく似ていた（6 ～ 20 mg C m^{-3}, 図 3a）．水深 100 ～ 1000 m の間は指数関数的に減少し，定点間の差は明確でなかった．1000 m 以深では定点によって異なり，亜寒帯域で高く (1.2 ～ 1.8mg C m^{-3})，亜熱帯域で低かった (0.2 ～ 0.3 mg C m^{-3})．移行域のバイオマスは両者の中間にあった (0.4 ～ 1.7 mg C m^{-3})．

植物プランクトンのバイオマスは水深 100 m 以浅では定点間の差が大きく，亜寒帯域で高く (114 mg C m^{-3})，移行域はそれに次ぎ (5 ～ 17 mg C m^{-3})，亜熱帯域で最も低かった (1.3 ～ 4.7mg C m^{-3}, 図 3b)．植物プランクトンバイオマスの鉛直分布は前述のクロロフィル α とよく似ており，亜熱帯域では 90

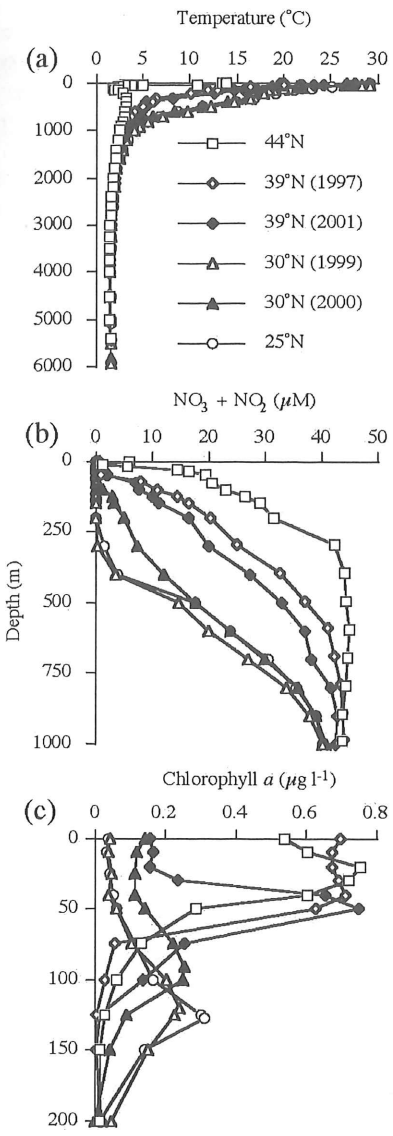


図2　水温 (a)，栄養塩 (NO_3+NO_2) (b) およびクロロフィル α (c) の鉛直分布 (Yamaguchi *et al.*, 2004 を改変).

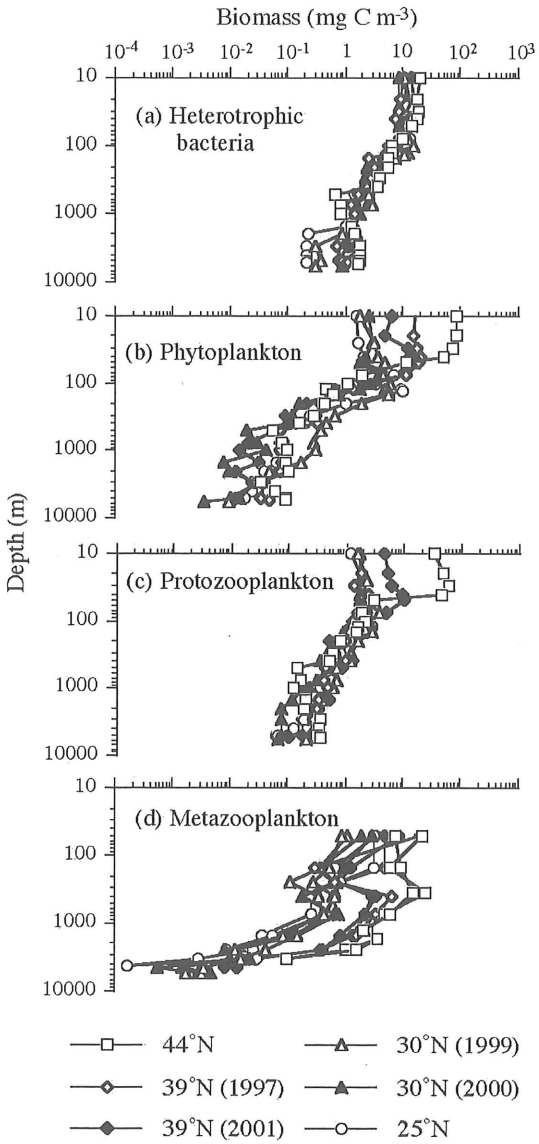


図3　各分類群バイオマスの鉛直分布. (a) 従属栄養バクテリア, (b) 植物プランクトン, (c) 単細胞動物プランクトンおよび (d) 多細胞動物プランクトン. 深度およびバイオマスの軸がいずれも対数であることに注意 (Yamaguchi *et al.*, 2004 を改変).

～ 125 m の亜表層に極大を持っていた．水深 300 m 以深は植物プランクトンのバイオマスは 0.1 mg C m^{-3} 以下で，深度増加にともない減少していた．

単細胞動物プランクトンのバイオマスは水深 100 m 以浅では亜寒帯域で高く (63 mg C m^{-3})，移行域がそれに次ぎ (9.8 mg C m^{-3})，他の定点では低かった（2.3 ～ 3.6 mg C m^{-3}, 図 3c）．水深 100 m から 5000 m にかけて単細胞動物プランクトンのバイオマスは深度増加につれて減少していた．

多細胞動物プランクトンは定点間のバイオマスの差が 4 分類群中で最も大きく，亜寒帯域で多く，亜熱帯域で少なかった（図 3d）．多細胞動物プラ

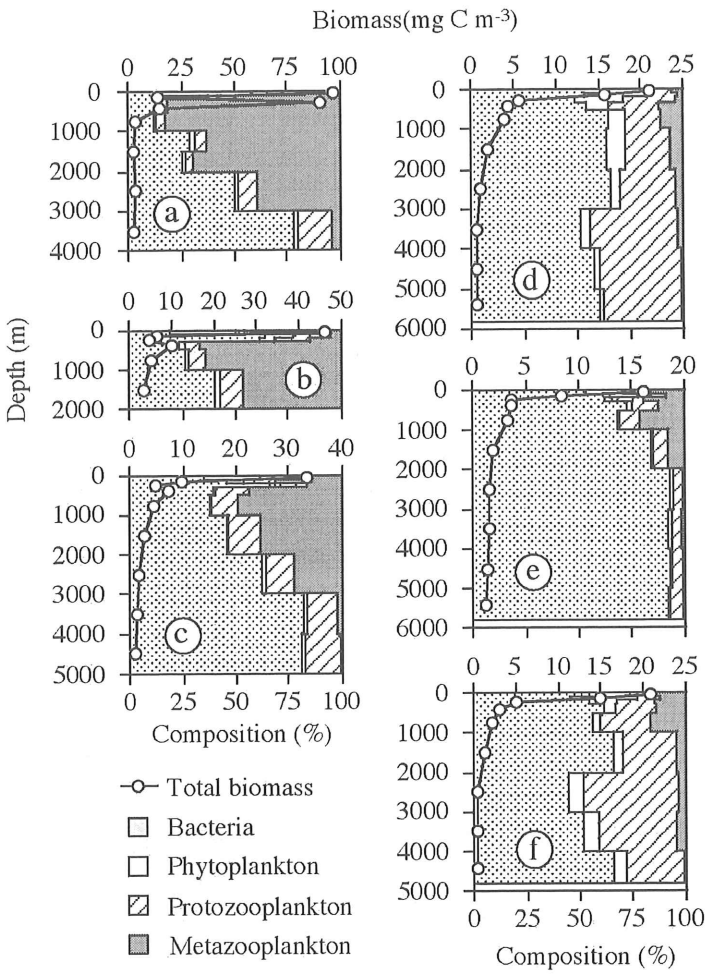


図4　各採集定点における全プランクトンバイオマス (mg C m^{-3}) と各分類群組成 (%) の鉛直分布. それぞれ (a) 44° N, (b) 39° N (1997 年), (c) 39° N (2001 年), (d) 30° N (1999 年), (e) 30° N (2000 年) および (f) 25° Nにおける結果を示す (Yamaguchi *et al.*, 2004 を改変).

ンクトンバイオマスは亜寒帯域と亜熱帯域では互いに重なることはなかった. 移行域では水深 300 m 以浅は亜熱帯域と同じバイオマスレベルであったが, 500 m 以深では亜寒帯域とよく似ていた.

各分類群のバイオマス (B : mg Cm^{-3}) の深度 (Z : m) 増加に伴う減少パターンを明らかにするために, 水深 100 m 以深のデータについて $B = B_{100}[Z/100]^b$ (B_{100} : 水深 100 m のバイオマス, b : 係数) という回帰式で表現したところ, その傾き (b) は多細胞動物プランクトン (− 1.613) で最も急で, 植物プランクトン (− 1.204) が次いでいた (表 1). 一方, 単細胞動物プランクトン (− 0.651) の傾きは前二者よりも緩やかで, 従属栄養バクテリア (− 0.627) はさらに緩やかであった.

4. プランクトン群集構造と深度の関係

全プランクトンバイオマスに占める 4 つの分類群の割合は亜寒帯～移行域と亜熱帯域の 2 つに大別された (図 4). 亜寒帯～移行域では従属栄養バクテリアと多細胞動物プランクトンが優占分類群で, 特に多細胞動物プランクトンは水深 200～1000 m 層では全プランクトンバイオマスの 80% を占めたのち, その占有率は深度増加につれて減少していた. 一方, 従属栄養バクテリアの占有率は深度増加に伴い増加しており, 3000～4000 m では全プランクトンバイオマスの 80% を占めてい

Taxa	n	Slope (b)	95% CI	r^2
H. Bacteria	88	-0.627	(-0.712～-0.541)	0.71
Phytoplankton	88	-1.204	(-1.363～-1.044)	0.72
Protozooplankton	88	-0.651	(-0.731～-0.570)	0.75
Metazooplankton	87	-1.613	(-1.950～-1.275)	0.51

表1　深度－バイオマス関係式 ($B = B_{100}[Z/100]^b$: B, B_{100} および Zはそれぞれバイオマス [mg Cm^{-3}], 水深100 mのバイオマスおよび深度 [m]を示す）の傾き (b). いずれの分類群も水深100 m以深について回帰を行い，全て高い有意性を示した ($p < 0.0001$). 95% 信頼区間と回帰式の寄与率も表示した.

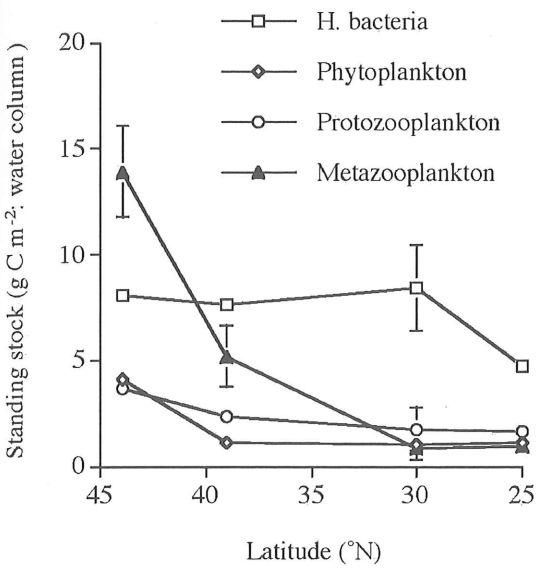


図5　各分類群の全水柱積算現存量 (mg C m^{-3}) の緯度変化. バーは年および昼夜データより算出された標準偏差を示す.

た.

亜熱帯域では従属栄養バクテリアと単細胞動物プランクトンが優占分類群であった（図4）. 両分類群の占有率に深度増加に伴う変化は見られず，従属栄養バクテリアは約60% を，単細胞動物プランクトンは約20% を占めていた. 30° N の同一定点において両者の占有率には大きな年変動が見られ，2000 年では従属栄養バクテリアが卓越した（約80% ）のに対して1999 年ではそのような傾向は見られなかった.

5. プランクトンバイオマスと緯度の関係

定点間のバイオマスの差は分類群によって大きく分かれた（図5）. つまり従属栄養バクテリア，植物プランクトン，単細胞動物プランクトンでは全水柱を通してのバイオマスに定点間の差はそれぞれ2.4, 7.9, 3.6 倍の差しかなかったのに対して，多細胞動物プランクトンには31 倍もの差が見られた. 緯度変化に伴うバイオマスの変化を回帰分析したところ，多細胞動物にのみ「低緯度ほどバイオマスが少ない」傾向が見られたが ($p < 0.01$)，他の分類群には緯度変化に伴うバイオマスの変化は見られなかった.

6. 各分類群の優占分類群

植物プランクトンにおいて原核緑藻類は30ßN 以南にのみ出現した. 多くの定点でピコ～ナノサイズの分類群（シアノバクテリア，原核緑藻，鞭毛藻）が優占していたが，30° N の2000 年にはより大型なハプト藻と渦鞭毛藻が優占していた.

単細胞動物プランクトンにおいて亜寒帯～移行域では鞭毛虫と渦鞭毛虫が二大優占分類群であった（図6）. 両者の占有率は深度増加に伴って変化はなかった. 亜熱帯域では鞭毛虫が卓越分類群であった（単細胞動物プランクトンバイオマスの約80% 以上）. 30° N では1999 年は鞭毛虫が卓越していたが，2000 年では鞭毛虫と渦鞭毛虫が二大優占分類群であり，亜寒帯～移行域の分類群組成に似ていた.

多細胞動物プランクトンではかいあし類の占有率が高く (> 50%)，ヤムシ類がそれに次いでいた (> 15%). 亜寒帯～移行域では休眠中のかいあし類（*Neocalanus* など）の占有率が特に水深200 ～3000 m において高かった（図7）. 休眠中のかいあし類は30° N でも少数出現したが，25° N では全く

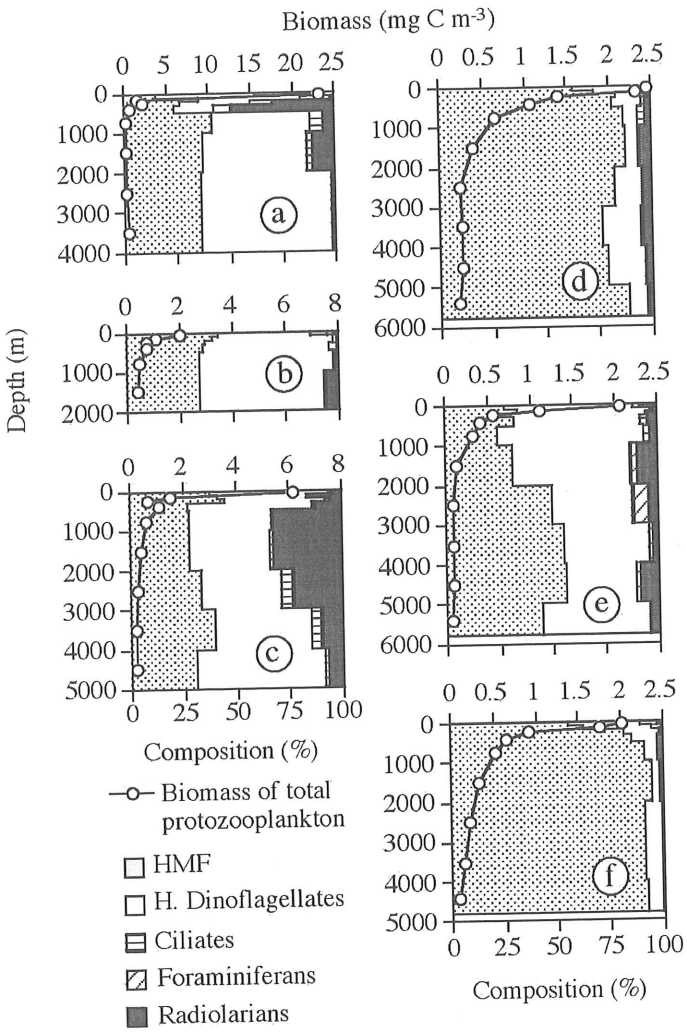


図 6　各採集定点における単細胞動物プランクトンバイオマス (mg C m^{-3}) とその分類群組成 (%) の鉛直分布. それぞれ (a) 44° N, (b) 39° N (1997 年), (c) 39° N (2001 年), (d) 30° N (1999 年), (e) 30° N (2000 年) および (f) 25° Nにおける結果を示す (Yamaguchi *et al.*, 2004 を改変).

出現しなかった. 前述の 30° N では 1999 年は休眠中のかいあし類はほとんど出現しなかったが（多細胞動物プランクトンバイオマスの 10% 以下), 2000 年では多細胞動物プランクトンバイオマスの 20% 以上を占める深度もあり, こちらも亜寒帯～移行域の分類群組成に似ていた.

7. 考察

プランクトンバイオマスの緯度変化

深海の粒状有機炭素フラックスと表層における一次生産量の比率は西部北太平洋亜寒帯域において, 他の海域と比べて有意に高いことが知られている (Honda *et al.*, 2002). 深海への粒状有機炭素フラックス（=餌供給量）が多いため, 亜寒帯域における深海プランクトンバイオマスは移行域や亜熱帯域に比べて高いことが予想される. しかし, 緯度変化の解析からは多細胞動物プランクトンのバイオマスには高緯度で高く, 低緯度で低い傾向が見られたが, 他の分類群には緯度変化に伴うバイオマスの変化は見られなかった（図 5).

今回の 4 定点の観察は 2 定点はわずかに年 1 回のみの観察で, 2 定点については複数年の観察が可能であった. この少数の観察例では今回見られたバイオマスの変動要因が緯度によるものなの

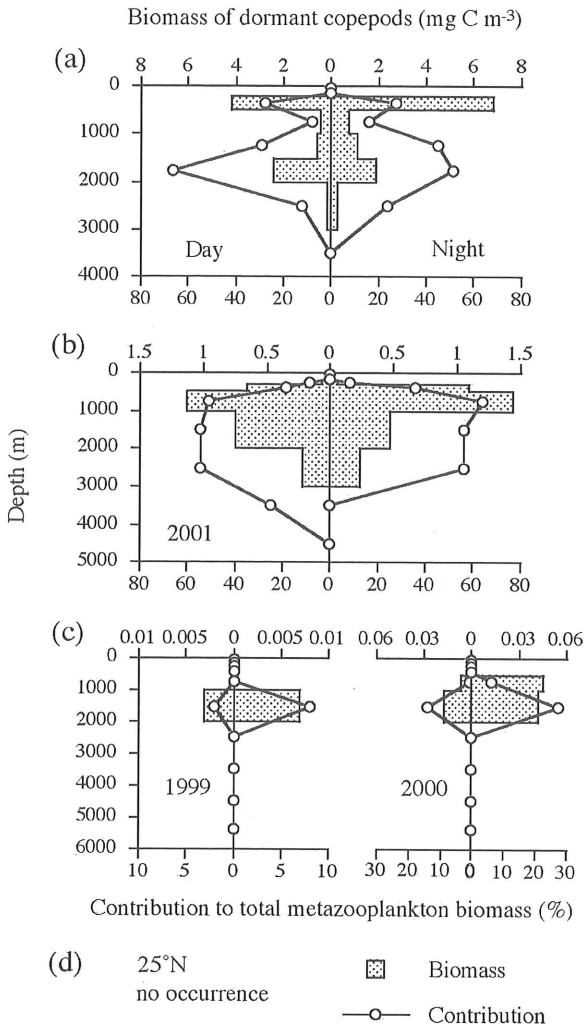


図7　各採集定点における「休眠中のかいあし類」のバイオマス (mg C m^{-3}) と，多細胞動物プランクトンバイオマスに占める割合 (%) の鉛直分布．(a) 44° N, (b) 39° N, (c) 30° Nおよび (d) 25° N における結果を示す．水深 2000 mまでの採集しか行わなかった 39° N (1997 年) の結果は表示していないことに注意．

か，季節ないしは年によるものなのかを特定するのが困難かも知れない．今回の亜寒帯域，移行域および亜熱帯域の海域区分は Longhurst (1998) による生物地理学的区分 (Ecological province) ともよく一致しており，各々 PSAG (Pacific Subarctic Gyres)，KURO (Kuroshio Current Province) および NPTG (North Pacific Tropical Gyre Province) に相当している．春季植物プランクトンとそれに続く初夏の多細胞動物プランクトンバイオマスのピークは PSAG で最も大きく，KURO ではやや弱まった形で見られ，NPTG では見られない (Longhurst, 1998)．もちろんこれは表層における季節変化で，中・深層に関する季節変化にはほとんど情報はない．

Tanaka and Rassoulzadegan (2002) は地中海において水深 2000 m までの微小プランクトンバイオマスの季節変化を周年にわたって観察し，季節によるバイオマス変動は小さいことを報告している．年変動が無視できるものであると仮定し，今回の太平洋の季節変化が地中海と似た程度であると考えれば，今回の採集時期（8, 9, 10 月）はほぼ同じ季節として扱える．植物プランクトンと多細胞動物プランクトンの極大が 4 月～6 月に起こること (Odate, 1994 ; Imai *et al.*, 2002 ; Kobari *et al.*, 2003) を考慮すると，今回の採集時期（8 月～10

月）は冬季のプランクトンバイオマス極小へと移行しつつある季節ということができる．表層における多細胞動物バイオマスの減少は休眠のため彼らが中・深層に潜ることによる．しかし，今回の採集は水深 5800 m までの大深度におよんでいるため，多細胞動物プランクトンバイオマスの表層で見られる季節変動 (Odate, 1994) に比べて，全水柱を通しての季節変化はより小さい (Kobari *et al.*, 2003) ことが想定される．北大西洋における観察結果でも，0 ～ 4000 m 水柱における多細胞動物プランクトンはその鉛直分布形は変えるものの，全バイオマスは 4 月と 8 月で似たものであったことが報告されている (Koppelmann and Weikert, 1999).

上記のような理由より，我々は定点間のバイオマスの差は定点内の年変動および季節変動よりも，緯度（ないしは Ecological Province, cf. Longhurst, 1998）による変動の方が大きいものと考えている．今回 30° N では 1999 年と 2000 年においてプランクトン群集構造に差が見られたが，その差の程度は × 3 倍以下であり，× 30 倍もの差が見られた緯度変化に比べればごく少ないことが分かる．

本研究において示された多細胞動物プランクトンバイオマスの緯度変化（高緯度で高く，低緯度で低い）は Vinogradov (1968) の観察と一致している．Nagata *et al.* (2000) は北太平洋深海 (1000 ～ 4000 m) における従属栄養バクテリアのバイオマスについて，高緯度で高く低緯度で低い傾向が見られたことを報告している．本研究の従属栄養バクテリアバイオマスに明確な緯度変化が見られたかった理由として，本研究の観察緯度範囲 (25 ～ 44° N) が Nagata *et al.* (2000) の観察範囲 (0 ～ 57° N よりも狭かったため，その緯度変化が隠れてしまったことが考えられる．

8. プランクトン群集構造の緯度変化

バイオマスでは多細胞動物プランクトンにのみ緯度変化が見られたのにも関わらず，全プランクトン分類群組成には 3 点の大きな緯度変化が見られた．1：亜寒帯～移行域では従属栄養バクテリアと多細胞動物が優占分類群であったのに対して，亜熱帯域では従属栄養バクテリアと単細胞動物が優占分類群であった（図 4）．亜寒帯～移行域では多細胞動物の占有率は中層 (200 ～ 1000 m) でピークを持っており，それ以深では深度増加にともない従属栄養バクテリアの占有率が増加していた．2：単細胞動物プランクトンの分類群組成にも緯度変化が見られ，亜寒帯～移行域では鞭毛虫と渦鞭毛虫が優占分類群であったが，亜熱帯域では鞭毛虫のみが卓越していた（図 6）．3：多細胞動物プランクトンの「休眠中のかいあし類」は亜寒帯～移行域においてのみ見られ，亜熱帯域の最南端 (25° N) では出現しなかった（図 7）ことが挙げられる．

これら 3 点の各プランクトン分類群の緯度変化のうち，1 番目（多細胞動物プランクトンが亜寒帯～移行域で優占）と 3 番目（休眠中のかいあし類が亜寒帯～移行域の多細胞動物プランクトンバイオマスに卓越）は互いに関連している．これは亜寒帯～移行域の多細胞動物プランクトン相には，春から夏季にかけて表層で摂餌を行い体内に油球を多く蓄積した後に中・深層で越冬する大型かいあし類 (*Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus*, *N. flemingeri* および *Eucalanus bungii*) が卓越するためである．Vinogradov and Arashkevich (1969) は，これら「Interzonal な」大型かいあし類の占有率は水深 2000 m 以浅では大きいが，水深 2000 m 以深ではその占有率は急激に減少すると述べている．本研究でも多細胞動物のバイオマスに占める休眠中のかいあし類の割合は水深 2000 m までにピークを持ち，3000 m 以深ではその占有率は極めて低かった（図 7）．これが亜寒帯～移行域において全動物プランクトンに占める多細胞動物プランクトンの占有率が 200 ～ 1000 m 層でピークを示した後，深度増加に伴って減少していた要因であると考えられる．休眠中のかいあし類は親潮の潜流によって南方に輸送され，その分布南限は 28° N, 134° E と報告されており (Omori, 1967)，本研究と一致している（30° N では少数が出現したが 25° N では出現しなかった，図 7）．移行域では表層は亜

表2　各採集定点・深度における従属栄養バクテリア：鞭毛虫：渦鞭毛虫のバイオマス比．各分類群の比率は鞭毛虫のバイオマスを1として計算した．深度は表層 (0~200 m), 中層 (200~1000 m), 漸深層 (1000~3000 m), および深層 (3000 m以深) に区分した．nd：no data.

Depth strata	44°N	39°N (1997)	39°N (2001)	30°N (1999)	30°N (2000)	25°N
Epipelagic	5.0: 1: 4.3	9.8: 1: 1.2	5.5: 1: 1.4	6.7: 1: 0.4	14.2: 1: 2.0	8.9: 1: 0.6
Mesopelagic	16.2: 1: 1.1	9.1: 1: 1.8	10.0: 1: 1.6	3.5: 1: 0.1	22.9: 1: 2.5	3.1: 1: 0.1
Bathypelagic	16.0: 1: 1.5	11.3: 1: 1.8	12.0: 1: 1.3	3.3: 1: 0.1	40.5: 1: 1.3	2.1: 1: 0.1
Abyssopelagic	14.3: 1: 1.7	nd	15.6: 1: 1.6	1.8: 1: 0.2	32.8: 1: 0.8	1.9: 1: 0.1

熱帯性の動物プランクトン相が卓越するが，中層以深は親潮潜流によって南方に輸送された亜寒帯性の休眠期を持つ大型かいあし類が優占する．これが移行域の39°Nにおいて多細胞動物プランクトンバイオマスが表層では亜熱帯性の特徴（低バイオマス）を示すのに対して，中層以深では亜寒帯性の特徴（高バイオマス）を示した（図3）要因であると考えられる．

9. 深海のマイクロバイアルループ

北西地中海において深海にもマイクロバイアルループ（沈降POC－DOC－従属栄養バクテリア－鞭毛虫－繊毛虫）が駆動することが提唱されている (Tanaka and Rassoulzadegan, 2002)．西部北太平洋においても従属栄養バクテリアと単細胞動物プランクトンバイオマスの間には全水柱を通して極めて高い相関があることが示されている (Yamaguchi *et al.*, 2002a)．本研究において繊毛虫の占有率は低く，マイクロサイズの単細胞動物は渦鞭毛虫によって占められていたことから（図6），西部北太平洋における深海のマイクロバイアルループは Tanaka and Rassoulzadegan (2002) のシェマのうち，繊毛虫を渦鞭毛虫に置き換えたもの（沈降POC－DOC－従属栄養バクテリア－鞭毛虫－渦鞭毛虫）であることが示唆される．

本研究において，従属栄養バクテリア：鞭毛虫：渦鞭毛虫のバイオマス比には明確な緯度変化が認められた（表2）．亜寒帯～移行域において全水柱を通して従属栄養バクテリア：鞭毛虫比が高いこと (5.0～16.2)は，鞭毛虫にとっての好適な餌環境が維持されていることを示している．また，亜寒帯～移行域における高い渦鞭毛虫：鞭毛虫比 (1.2～1.8) は，エネルギーを渦鞭毛虫に受け渡せるほど，該当海域における深海への有機物供給が多いことの反映であるといえる．一方亜熱帯域では30°Nの2000年の結果を除けば，従属栄養バクテリア：鞭毛虫比は低く (1.8～8.9)，渦鞭毛虫：鞭毛虫比も極めて低かった (0.1～0.6)．また，亜熱帯域において従属栄養バクテリア：鞭毛虫比は深度が増すにつれて減少しており（表層では6.7～8.9なのに対して深層では1.8～1.9），これは従属栄養バクテリア：鞭毛虫比が深度増加に伴い増加していた亜寒帯～移行域（表層では5.0～5.5で，深層では14.3～15.6）に比べて対照的であった．これらの事実は鞭毛虫にとっての餌環境は亜熱帯域で厳しく，その深層ではさらに厳しいということを示している．つまり，西部北太平洋において深海へのPOCフラックス供給が亜熱帯域で少なく亜寒帯域で多いこと (Honda *et al.*, 2002) を考慮すると，亜寒帯～移行域ではエネルギーの伝達が深海のマイクロバイアルループ（沈降POC－DOC－従属栄養バクテリア－鞭毛虫－渦鞭毛虫）の渦鞭毛虫まで到達するが，亜熱帯域ではその長い食物網構造も相まって，渦鞭毛虫にまで到達するエネルギー量が極めて少ないものと解釈することができる．この沈降POC量に起因する深海へのエネルギー供給量の南北差が，亜寒帯～移行域では単細胞動物プランクトン相に鞭毛虫と渦鞭毛虫が優占していたのに対し，亜熱帯域では鞭毛虫のみが卓越していた（図6）要因であると考えられる．

30°Nの2000年において単細胞動物プランクトンの分類群組成が亜寒帯～移行域に似た組成を示したこと（鞭毛虫と渦鞭毛虫が優占，図6）は，植物プランクトン（マイクロサイズが優占）や多細胞動物プランクトン（休眠中のかいあし類が多かった，図7）の分類群組成からも示されたように，亜寒帯域に起源を持つ水塊が南下していたためと解釈することができる．

10. 西部北太平洋における生物ポンプ

本研究において水深100 m以深のプランクトンバイオマスは両対数式（$B = B_{100}[Z/100]^b$, B：バイオマス [mg Cm^{-3}]，Z：深度 [m]，B_{100}：水深100 mのバイオマス，b：係数）によって回帰することができた（図3, 表1）．この係数bはバイオマスの深度増加に伴う減耗率である．従属栄養バクテリアの深度増加に伴う減耗率bが4つの分類群のうち最も緩やかであった（－0.627）ことは，全水柱を通して本分類群への餌（DOC）供給が他の分類群への餌・栄養供給に比べて比較的充分にあることを示している．

従属栄養バクテリアは易分解性（labile）のDOCを吸収し，難分解性（refractory）のDOCを排出する（Ogawa *et al.*, 2001）．深海のDOCは大半が難分解性である（Hansell and Carlson, 1998）．上層から沈降してくる大型POC（マリンスノー）によってできるプリュームは大量の易分解性のDOCを含むため，深海の従属栄養バクテリアにとって重要な栄養源と考えられている（Azam and Long, 2001；Kiørboe and Jackson, 2001）．単細胞動物は従属栄養バクテリアを捕食するので，その傾きbは従属栄養バクテリアよりもやや急になっている（－0.651）と解釈できる．一方，植物プランクトンの傾きは前二者に比べてとても急である（－1.204）．これは増殖に必要な光供給がごく表層に限られていることの反映と解釈することができる．またDOCから始まる食物網構造を考えれば，その栄養が多細胞動物プランクトンに到達するには多くの栄養段階を経る必要がある．このため多細胞動物プランクトンの傾きbは4つの分類中もっとも急になり（－1.613），深海では多細胞動物プランクトンへの栄養供給はとてもシビアであることを示している．

これら深度増加に伴うバイオマスの減耗率が従属栄養バクテリアと単細胞動物プランクトンで互いによく一致したこと（表1）は，従属栄養バクテリアと単細胞動物プランクトンは全水柱を通して被食－捕食関係を持っていることを示唆している．一方，多細胞動物プランクトンの深度増加に伴うバイオマスの減耗率はこれら2分類群に比べて明らかに急である．このことは前述の深海のマイクロバイアルループ（沈降POC－DOC－従属栄養バクテリア－鞭毛虫－渦鞭毛虫）による多細胞動物プランクトンへの餌供給は明らかに不十分であることを示唆している．一方，世界中の海洋を通して，中・深層の多細胞動物プランクトンのバイオマスは表層の多細胞動物プランクトンバイオマスと良い相関があることが知られている（Vinogradov, 1968）．このことは，表層の多細胞動物プランクトンが排泄した糞粒が沈降し，深海の多細胞動物プランクトンの餌供給源になっている可能性を示している．Sasaki *et al.* (1988) とYamaguchi *et al.* (2002b) は多細胞動物プランクトン（かいあし類）の糞粒を食べる（Repackingと呼ばれる）プロセスによる鉛直的な炭素輸送量を見積もり，西部北太平洋亜寒帯域において沈降POC粒子のうち32～38%がかいあし類によって消費されると評価した．最近のレビューによれば，世界中の海洋を通して水深1000～4000 m層において多細胞動物プランクトンによって消費される沈降POC粒子は4～23%であると報告されている（Koppelmann *et al.*, 2004）．

生物ポンプの観点からみると，亜寒帯～移行域の中•深層のプランクトンバイオマスに優占する，休眠中のかいあし類は大変興味深い．中・深層において休眠中のかいあし類は摂餌を行わないが，彼ら自身は深海漂泳区の肉食性種，例えばマイクロネクトン魚類の重要な餌になっている（Beamish *et al.*, 1999）．休眠を行う大型かいあし類は表層で摂餌を行い成長した後に中・深層に潜るので，表

層の光合成による生産物を深海の生物に効率的に輸送する重要なメカニズムの一つであると考えられる．南北太平洋亜寒帯域におけるこれら休眠を行うかいあし類（*Neocalanus* 属）の発育に伴う鉛直移動による export flux は，水深 1000 m のセジメントトラップによって補修される沈降粒子輸送量に等しいかそれ以上であることが近年試算されている (Bradford-Grieve *et al.*, 2001 ; Kobari *et al.*, 2003).

多細胞動物プランクトンが鉛直移動することによる active carbon flux の様式は亜熱帯～熱帯域では前述の亜寒帯～移行域とは大きく異なる．亜熱帯～熱帯域では深海で休眠期を持つかいあし類がほとんどいないため（図 7），多細胞動物プランクトンおよびマイクロネクトンの日周鉛直移動がそのメカニズムとして重要である (Al-Mutairi and Landry, 2001 ; Hidaka *et al.*, 2001)．これら日周鉛直移動種による active carbon flux は，有光層以深への沈降粒子輸送量を 100% としたとき，動物プランクトンではその 20 ～ 25% に相当し (Al-Mutairi and Landry, 2001)，マイクロネクトンでは 28 ～ 55% に相当すると試算されている (Hidaka *et al.*, 2001).

世界の海洋のいくつかの海域における表層のプランクトン群集については各栄養段階に属するバイオマスを明らかにし，それらの体サイズから摂餌・生産量を求める経験式を用いて，プランクトン群集内の物質（主に炭素）輸送経路および輸送量が推定されている（例えば Boyd and Newton, 1995, 1999）．一方，表層性プランクトンに比べて中・深層性プランクトンに関する生理学的なデータはとても少ない．そのため表層性種において得られた経験式をそのまま中・深層性種にあてはめるのには疑問が残る．深海に生息する多くの魚類および甲殻類の呼吸量は，水温による影響を考慮しても，表層性種の呼吸量に比べて著しく低いことが知られている (Childress, 1995)．深海における生理学的データが少ないことは従属栄養バクテリアに関する Nagata *et al.* (2000, 2001) や Tanaka and Rassoulzadegan (2004) を見ても，また単細胞動物プランクトンに関する Cho *et al.* (2000) を見ても明らかである．多細胞動物プランクトンのうち，かいあし類については Thuesen *et al.* (1998) による生理学的なデータがあるが，他の分類群については未だ知見は乏しいままである．

深海に生息するプランクトン各分類群についてその生物学的，生理学的なデータを蓄積するとともに，そのバイオマスの時間スケール（年および季節）変動を明らかにすることは，海洋における生物ポンプの定量評価のためには欠かせない．現在，深海に関する研究をより盛んにすることは全球的な生物ポンプの定量評価のために緊急を要する課題である．

謝辞：本研究は新エネルギー・産業技術総合開発機構（NEDO）の研究プロジェクト「二酸化炭素の海洋隔離に伴う環境影響予測技術研究開発 (WEST-COSMIC : Western Pacific Environment Assessment Study on CO_2 Ocean Sequestration for Mitigation of Climate Change)」の第 1 次フェーズ（1997 ～ 2001 年）で行われた成果です．洋上調査に従事された（株）関西総合環境センター（現，環境総合テクノス）の皆様と第二白嶺丸の乗組員各位に心から感謝いたします．また，本稿を書くきっかけを頂きました高橋正往先生に深く感謝いたします．

参考文献

[1] Al-Mutairi, H. and Landry, M. R. (2001) : Active export of carbon and nitrogen at Station ALOHA by diel migrant zooplankton. Deep-Sea Res., II, 48, 2083-2103.

[2] Azam, F. and Long, R. A. (2001) : Sea snow microcosms. Nature, 414, 495-498.

[3] Beamish, R. J., Leask, K. D., Ivanov, O. A., Balanov, A. A., Orlov, A. M., Sinclair, B. (1999) : The ecology, distribution, and abundance of midwater fishes of the subarctic Pacific gyres. Prog. Oceanogr., 43, 399-442.

[4] Biddanda, B. and Benner, R. (1997) : Major contribution from mesopelagicplankton to heterotrophic metabolism in the upper ocean. Deep-Sea Res., I, 44, 2069-2085.

[5] Booth, B. C., Lewin, J., Postel, J. R. (1993) : Temporal variation in the structure of autotrophic and heterotrophic communities in the subarctic Pacific. Prog. Oceanogr., 32, 57-99.

[6] Boyd, P. and Newton, P. (1995) : Evidence of the potential influence ofplanktonic community structure on the interannual variability of particulate organic carbon flux. Deep-Sea Res., I, 42, 619-639.

[7] Boyd, P. W. and Newton, P. P. (1999) : Does planktonic community structure determine downward particulate organic carbon flux in different oceanic provinces? Deep-Sea Res., I, 46, 63-91.
[8] Boyd, P. W., Strom, S., Whitney, F. A., Doherty, S., Wen, W. E., Harrison, P. J., Wong, C. S., Varela, D. E. (1995) : The NE subarctic Pacific in winter : I. Biological standing stocks. Mar. Ecol. Prog. Ser., 128, 11-24.
[9] Bradford-Grieve, J. M., Boyd, P. W., Chang, F. H., Chiswell, S., Hadfield, M., Hall, J. A., James, M. R., Nodder, S. D., Shushkina, E. A. (1999) : Pelagic ecosystem structure and functioning in the subtropical front region east of New Zealand in austral winter and spring 1993. J. Plankton Res., 21, 405-428.
[10] Bradford-Grieve, J. M., Nodder, S. D., Jillett, J. B., Currie, K., Lassey, K. R. (2001) : Potential contribution that the copepod *Neocalanus tonsus* makes to downward carbon flux in the Southern Ocean. J. Plankton Res., 23, 963-975.
[11] Childress, J. J. (1995) : Are there physiological and biochemical adaptations of metabolism in deep-sea animals? Trends Ecol. Evol., 10, 30-36.
[12] Cho, B. C., Na, S. C., Choi, D. H. (2000) : Active ingestion of fluorescently labeled bacteria by mesopelagic heterotrophic nanoflagellates in the East Sea, Korea. Mar. Ecol. Prog. Ser., 206, 23-32.
[13] Hansell, D. A. and Carlson, C. A. (1998) : Deep-ocean gradients in the concentration of dissolved organic carbon. Nature, 395, 263-266.
[14]Hernández-León, S. and Ikeda, T. (2005) : A global assessment of mesozooplankton respiration in the ocean. J. Plankton Res., 27, 153-158.
[15] Hidaka, K., Kawaguchi, K., Murakami, M., Takahashi, M. (2001) : Downwardtransport or organic carbon by diel migratory micronekton in the western equatorial Pacific : its quantitative and qualitative importance. Deep-Sea Res., I, 48, 1923-1939.
[16] Honda, M. C., Imai, K., Nojiri, Y., Hoshi, F., Sugawara, T., Kusakabe, M. (2002) : The biological pump in the northwestern North Pacific based on fluxes and major components of particulate matter obtained by sediment-trap experiments (1997~2000). Deep-Sea Res., II, 49, 5595-5625.
[17] Imai, K., Nojiri, Y., Tsurushima, N., Saino, T. (2002) : Time series of seasonal variation of primary productivity at station KNOT (44° N, 155° E) in the sub-arctic western North Pacific. Deep-Sea Res. II, 49, 5395-5408.
[18] Ishizaka, J., Harada, K., Ishikawa, K., Kiyosawa, H., Furusawa, H., Watanabe, Y., Ishida, H., Suzuki, K., Handa, N., Takahashi, M. (1997) : Size and taxonomic plankton community structure and carbon flow at the equator, 175° E during1990-1994. Deep-Sea Res., II, 44, 1927-1949.
[19]Kiørboe, T. and Jackson, G. A. (2001) : Marine snow, organic solute plumes and optimal chemosensory behavior of bacteria. Limnol. Oceanogr., 46, 1309-1318.
[20] Kobari, T., Shinada, A., Tsuda, A. (2003) : Functional role of interzonal migrating mesozooplankton in the western subarctic Pacific. Prog. Oceanogr., 57, 279-298.
[21] Koppelmann, R. and Weikert, H. (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.
[22] Koppelmann, R., Weikert, H., Halsband-Lenk, C. (2004) : Mesozooplankton community respiration and its relation to particle flux in the oligotrophic eastern Mediterranean. Global Biogeochem. Cycles, 18, GB1039, doi:10.1029/2003GB002121.
[23] Longhurst, A. (1998) : Ecological geography of the sea. Academic Press, San Diego, 398 pp.
[24] Longhurst, A. R. and Harrison, W. G. (1989) : The biological pump : profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. Prog. Oceanogr., 22, 47-123.
[25] Nagata, T., Fukuda, H., Fukuda, R., Koike, I. (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.
[26] Nagata, T., Fukuda, R., Fukuda, H., Koike, I. (2001) : Basin-scale geographic patterns of bacterioplankton biomass and production in the subarctic Pacific, July-September 1997. J. Oceanogr., 57, 301-313.
[27] Nielsen, T. G., Løkkegaard, B., Richardson, K., Pedersen, F. B., Hansen,L. (1993) : Structure of plankton communities in the Dogger Bank area (North Sea) during a stratified situation. Mar. Ecol. Prog. Ser., 95, 115-131.
[28] Odate, K. (1994) : Zooplankton biomass and its long-term variation in the western North Pacific Ocean, Tohoku Sea Area, Japan. Bull. Tohoku Natl. Fish. Res. Inst., 56, 115-173.
[29] Ogawa, H., Amagai, Y., Koike, I., Kaiser, K., Benner, R. (2001) : Production of refractory dissolved organic matter by bacteria. Science, 292, 917-920.
[30] Omori, M. (1967) : *Calanus cristatus* and submergence of the Oyashio water. Deep-Sea Res., 14, 525-532.
[31] Roman, M. R., Caron, D. A., Kremer, P., Lęssard, E. J., Madin, L. P., Malone, T. C., Napp, J. M., Peele, E. R., Youngbluth, M. J. (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.
[32] Sasaki, H., Hattori, H., Nishizawa, S. (1988) : Downward flux of particulate organic matter and vertical distribution of calanoid copepods in the Oyashio Water in summer. Deep-Sea Res., 35, 505-515.
[33] Shinada, A., Ikeda, T., Ban, S., Tsuda, A. (2001) : Seasonal dynamics ofplanktonic food chain in the Oyashio

region, western subarctic Pacific. J. Plankton Res., 23, 1237-1247.
[34] Tanaka, T. and Rassoulzadegan, F. (2002) : Full-depth profile (0~2000m) of bacteria, heterotrophic nanoflagellates and ciliates in the NW Mediterranean Sea : Vertical partitioning of microbial trophic structures. Deep-Sea Res., II, 49, 2093-2107.
[35] Tanaka, T. and Rassoulzadegan, F. (2004) : Vertical and seasonal variations of bacterial abundance and production in the mesopelagic layer of the NW Mediterranean Sea : bottom-up and top-down controls. Deep-Sea Res., I, 51, 531-544.
[36] Thuesen, E. V., Miller, C. B., Childress, J. J. (1998) : Ecophysiologialinterpretation of oxygen consumption rates and enzymatic activities of deep-sea copepods. Mar. Ecol. Prog. Ser., 168, 95-107.
[37] Uitto, A., Heiskanen, A. -S., Lingell, R., Autio, R., Pajuniemi, R. (1997) : Summer dynamics of the coastal planktonic food web in the northern Baltic Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser., 151, 27-41.
[38] Vinogradov, M. E. (1968) : Vertical distribution of the oceanic zooplankton. Institute of Oceanography Academy Science U. S. S. R. , Moscow, 339pp. (English translation, I. P. S. T. , Jerusalem, 1970).
[39] Vinogradov, M. Ye. and Arashkevich, Ye. G. (1969) : Vertical distribution of interzonal copepod filter feeders and their role in communities at different depths in the northwestern Pacific. Oceanology, 9, 399-409.
[40] Yamaguchi, A., Watanabe, Y., Ishida, H., Harimoto, T., Furusawa, K., Suzuki, S., Ishizaka, J., Ikeda, T., Takahashi, M. M. (2002a) : Structure and size distribution of plankton communities down to the greater depths in the western North Pacific Ocean. Deep-Sea Res. II, 49, 5513-5529.
[41] Yamaguchi, A., Watanabe, Y., Ishida, H., Harimoto, T., Furusawa, K., Suzuki, S., Ishizaka, J., Ikeda, T., Takahashi, M. M. (2002b) : Community and trophic structures of pelagic copepods down to the greater depths in the western subarctic Pacific (WEST-COSMIC). Deep-Sea Res. I, 49, 1007-1025.
[42] Yamaguchi, A., Watanabe, Y., Ishida, H., Harimoto, T., Furusawa, K., Suzuki, S., Ishizaka, J., Ikeda, T., Takahashi, M. M. (2004) : Latitudinal differences in the planktonic biomass and community structure down to the greater depthsin the western North Pacific. J. Oceanogr., 60, 733-787.
[43] Yamaguchi, A., Watanabe, Y., Ishida, H., Harimoto, Maeda, M., Ishizaka, J., Ikeda, T., Takahashi, M. M. (2005) : Biomass and chemical composition of net-plankton down to greater depths (0-5800 m) in the western North Pacific Ocean. Deep-Sea Res., I, 52, 341-353.