HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	北太平洋亜寒帯域における魚類・イカ類の餌としての動物プランクトンの資源変動
Author(s)	山口, 篤; 志賀, 直信; 池田, 勉
Citation	月刊海洋, 37(8), 596-604
Issue Date	2005-08-01
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/56602
Type	journal article
File Information	87)yamaguchi-kaiyo-37.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP



地球規模海洋生態系変動研究（GLOBEC）
－海洋生態系の総合診断と将来予測－

北太平洋亜寒帯域における魚類・イカ類の餌としての動物プランクトンの資源変動

山口　篤
志賀直信
池田　勉

Variabilities in zooplankton biomass and its community structure as the prime food source for pelagic fishes/squids in the subarctic Pacific Ocean

Atsushi Yamaguchi・Naonobu Shiga・Tsutomu Ikeda

やまぐち あつし
しが なおのぶ　：北海道大学大学院水産科学研究院
いけだ つとむ

北太平洋亜寒帯域における浮魚類の餌としての動物プランクトンの資源変動パターンを明らかにするために（1）動物プランクトンバイオマスの経年変動，（2）動物プランクトン群集構造の年変動，（3）表層性魚類資源と動物プランクトンの関係という3点に注目して解析を行った．夏季の亜寒帯域ではまずプランクトン食性小型魚類が亜熱帯域から北上・摂餌回遊し，次いでシマガツオやアカイカといった魚食性魚類が加わることにより，低次生産物をよりスムーズに高次生物に伝達する生態系構造ができあがると考えられる．

1. はじめに

北太平洋亜寒帯域は生物生産の高い海域として知られるが，海域内の生物群集の分布や現存量は必ずしも一様ではなく，時空間的に変化する．一次生産者である植物プランクトン群集の現存量については，春季に大型珪藻による春季ブルームが見られる西部海域（親潮域）と，周年を通してピコ・ナノサイズの植物プランクトンが優占し，明瞭な春季ブルームが見られない東部海域（アラスカ湾）といった顕著な地理的差異が知られている（Shinada *et al.*, 2001）．一方，二次または三次生産者である動物プランクトンの現存量については採集方法（使用するプランクトンネットの目合い，曳網水深，採集時刻および季節）によって採集物の質と量が大きく異なるため，北太平洋亜寒帯域における時空間的な分布パターンを検出するのが難しいのが現状である（Tseitlin *et al.*, 1997）．

北海道大学練習船による実習航海では，濾水計を装着したNORPACネット（目合い0.33 mm, 口径45 cm）による0～150 mの鉛直曳き採集を海洋観測項目の一つとして取り入れている．得られた動物プランクトン試料は1/2分割し，片方の副試料について湿重量バイオマスを測定して，毎年発行される「海洋漁業調査要報」にそのデータを公表している．採集方法が統一されているこの動物プランクトンバイオマスデータは長期変動や水平的な分布変動といった表層動物プランクトンの時空間的な分布パターンを検出するのに適したデータ

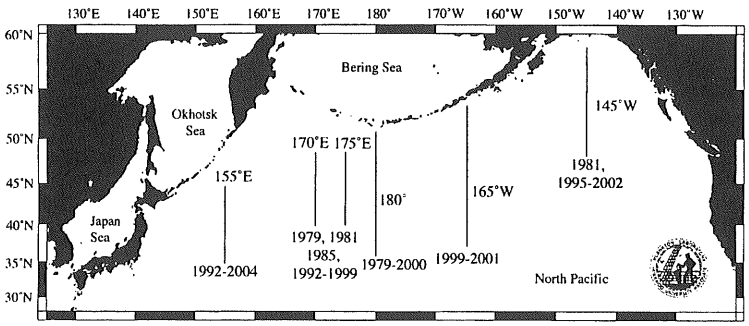


図 1　北海道大学練習船の実習航海による北太平洋の南北トランセクト観測線．観測線の下の数字は動物プランクトンバイオマス調査年で，その資料が発表されている年を表す．

セットであると考えられる．

北太平洋において北海道大学練習船による実習航海の動物プランクトンバイオマスデータが公表されている南北トランセクトは計 6 本ある（図 1）．これらトランセクトにおいては海洋観測と同時に流し網による漁獲試験も行われており，低次生物から高次生物までの時空間的な分布様式を解析するのにこのデータセットは非常に有用である．本研究は，これら南北トランセクトにおいて採集された動物プランクトンおよび魚類データの一部を解析して，北太平洋亜寒帯域における浮魚類の餌としての動物プランクトンの資源変動パターンを明らかにすることを目的とした．特に，次の 3 点に注目して解析を行った．すなわち，(1)動物プランクトンバイオマスの経年変動，(2)動物プランクトン群集構造の年変動，(3)表層性魚類資源と動物プランクトンの関係である．以下，順に各解析の結果を述べる．

2. 動物プランクトンバイオマスの経年変動

実習航海で設定された 6 本のトランセクトのうち，最も長期間にわたって動物プランクトンバイオマスデータが蓄積されているのは 180° 子午線で，ここでは 1979 年から 2000 年の 22 年間にわたる資料がある（図 1）．各採集年における動物プランクトンバイオマスを図 2 に示す．著名な動物プランクトンバイオマスの経年変動データセットとして，東北海域（160° E 以西）における 1951 年から 1990 年の 40 年間の長期変動の資料がある（小達，1994）．小達（1994）によれば，40 年の間に親潮域の動物プランクトンバイオマスには 3 回の高水準期があった．すなわち 1956 ～ 1962 年（6 年間），1965 ～ 1978 年（13 年間）および 1984 ～ 1989 年（5 年間）である．図 2 の 180° 子午線でのデータセットはこのうち 1984 ～ 1989 年の高水準期をカバーしている．しかしこの期間の動物プランクトンバイオマスが他の年に比べて顕著に高いという傾向を見いだすことはできなかった（図 2）．試料は「サルパ類が少ない / 全く出現しなかった」ものと「サルパ類が優占した」ものに分けたが，前者のみについてみると，明らかに例年に比べて少ない年（1992 年や 1996 年）は存在するが，一定の傾向は見いだせなかった．この小達（1994）との違いは海域差に加えて，本研究で用いたバイオマス試料の採集時期が夏季の一時期に限られていること（6 月 8 日～ 22 日の間に採集）によるのかも知れない．

動物プランクトンの湿重量を測定する際にバイオマスに貢献するのが「ゼラチン質動物プランクトン（サルパ類，ウミタル類やクラゲ類など）」である．高緯度海域では季節によってはこれに加えて「植物プランクトンによる目詰まり」が高いバイオマスをもたらす要因になることがある．前述の「小達データ」ではゼラチン質動物プランクトンは全て除去して湿重量を測定しているが，北海道大学水産学部では湿重量が測定可能なまで適宜分割した副試料について，小・中型ゼラチン質動物プランクトンは除去せずに湿重量測定を行い，データシートの備考欄に「サルパ類（ないしはウミタル類）の優占」と記載している．備考欄にはこれ以外にも「植物プランクトン優占」，「*Neocalanus* 属の優占」などといった内容が記載されている．こ

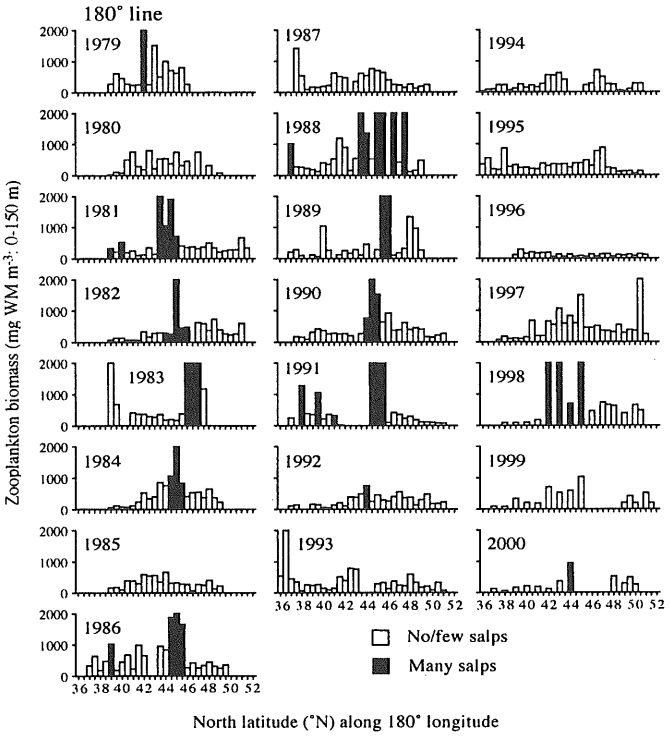


図2　180° 子午線における1979年から2000年初夏 (6月8日~22日) の動物プランクトンバイオマス. サルパ類が出現せずもしくは少数のみ出現した定点 (白) と, サルパ類が優占した定点 (黒) を分けて示す.

のようなメモを湿重量測定時に記録しておくことは，詳細な種群組成を解析する前の情報として大切である.

この「備考欄」の記録から，いくつか興味深いことが示された. 図1に示した北太平洋における6本の経線トランセクトに「ゼラチン質動物プランクトン」が出現した年はトランセクト間で時期的な位相の同調と，東部北太平洋と西部北太平洋で出現頻度が異なる傾向が見られた. すなわち，1994年から1996年の3年間にわたってEl NiñoやLa Niñaといったイベントのない期間が続いたが，この間子午線（180°）ではそれまで続いていたサルパ類の出現がかなり低レベルであった（図2および表1). また同時期の西側のトランセクト（155° E, 170° Eおよび175° E）ではより小型なゼラチン質動物プランクトン（ウミタル類）が少数出現するものの，サルパ類はほとんど出現していなかった. 1999年以降は155° E線でもサルパ類が出現し始めているのも興味深い. 一方，東部北太平洋の145° W線はトランセクトがかなり北方であるにもかかわらず（46° N ~ 60° N, 図1を参照），他のトランセクトに比べて多い頻度でサルパ類の優占が見られた（表2). つまり，ゼラチン質動物プランクトン類の出現頻度は西部北太平洋側のトランセクトでは10 ~ 22%と低いのに対して，東部北太平洋では調査を行った年の67 ~ 100%においてサルパ類の優占が見られ，東部北太平洋ではゼラチン質動物プランクトン（特にサルパ類）が多い傾向が示唆された（表2).

北太平洋亜寒帯域のプランクトン群集構造における東西差は主に植物プランクトンの季節変動において知られ，前述のように東部北太平洋では周年ピコ・ナノサイズの小型植物が優占し，微生物食物網が周年駆動しているが，西部北太平洋ではこれに加えて春季に大型植物プランクトンの珪藻類によるブルームが発生し，これによる生食食物連鎖が駆動することが東部北太平洋と異なる点である（Shinada *et al.*, 2001). 実際に春季に優占する植物プランクトンサイズは西部に比べて東部の方が小型であることが報告されている（Shiomoto

Year	155°E	170°E	175°E	180°	165°W	145°W	El Niño/La Niña
1979	-			●	-	-	
1980	-	-	-		-	-	
1981	-			●	-	●	
1982	-	-	-	●	-	-	El Niño
1983	-	-	-	●	-	-	El Niño
1984	-	-	-	●	-	-	La Niña
1985	-				-	-	La Niña
1986	-	-	-	●	-	-	El Niño
1987	-	-	-		-	-	El Niño
1988	-	-	-	●	-	-	La Niña
1989	-	-	-	●	-	-	La Niña
1990	-	-	-	●	-	-	
1991	-	-	-	●	-	-	El Niño
1992				●	-	-	El Niño
1993	○				-	-	El Niño
1994	○				-	-	
1995		○	○		-	●	
1996					-	●	
1997					-	●	El Niño
1998				●	-		La Niña
1999	●	-			●	●	La Niña
2000	●	-	-	●	●	●	La Niña
2001		-	-	-	●		
2002	●	-	-	-	-		El Niño
2003	●	-	-	-	-	-	
2004	●	-	-	-	-	-	

表1　北太平洋の各経線トランセクト上におけるウミタル類 (○) およびサルパ類 (●) の優占記録．－：調査が行われなかった年．各年のEl Niñoおよび La Niñaの別を右側に示した．

Longitude	n	No/few gelatinous zooplankton	Many doliolids	Many salps
155°E	27	18 (66)	3 (11)	6 (22)
170°E	10	9 (90)	1 (10)	0 (0)
175°E	11	9 (82)	2 (18)	0
180°	28	15 (54)	0	13 (46)
165°W	3	0	0	3 (100)
145°W	9	3 (33)	0	6 (67)

表2　北太平洋の各経線トランセクト上でウミタル類，サルパ類が優占した年数．括弧内は各トランセクトの調査回数 (n) に対する割合 (%) を示す．

and Hashimoto, 2000)．この要因として，東部北太平洋で相対的に低い溶存鉄濃度とそれによって引き起こされる鉄制限が，より大型の植物プランクトン細胞にとってより厳しいことが挙げられている (Harrison *et al.*, 1999 ; Suzuki *et al.*, 2002)．サルパ類はピコサイズやナノサイズといったより小型の粒子を摂餌することができるので，植物プランクトンサイズの東西差は，東部北太平洋でサルパ類が優占する理由の一つかも知れない．トランセクト調査を行った年数も少なく，年ごとの季節（調査時期）も異なるため，上記の植物プランクトンサイズとサルパ類の関係は，今後さらに調査を継続して確かめる必要がある．

3. 動物プランクトン群集構造の年変動

トランセクト調査のうち155°Eラインの調査は現在5月と6月に行われているが，このうち5月に採集された動物プランクトン試料を解析して，2002年から2004年の計3年間にわたる群集構造を明らかにした．動物プランクトンは表3に示した11分類群に分けた．このうち大型かいあし類とは体長が5 mmを超える *Neocalanus cristatus* や *Eucalanus bungii* を指している．これら動物プランクトン群集はどのような特徴を有するのかを明らかにするためにQ-modeの解析（千葉，2001を参照）を行った．

まず出現個体数を標準化するために対数変換した値 (Log (X + 1), Xは出現個体数密度 [inds. m^{-3}]) をもとに，Bray-Curtisによる類似度マトリックス作成後，群平均法（UPGMA）によるクラスター解析を行ったところ，動物プランクトン群集は大きく4グループに分かれることが明らかになった（図3）．この4グループはNMDSプロットでも明瞭に分けられ，重回帰分析の結果，0～150m水柱

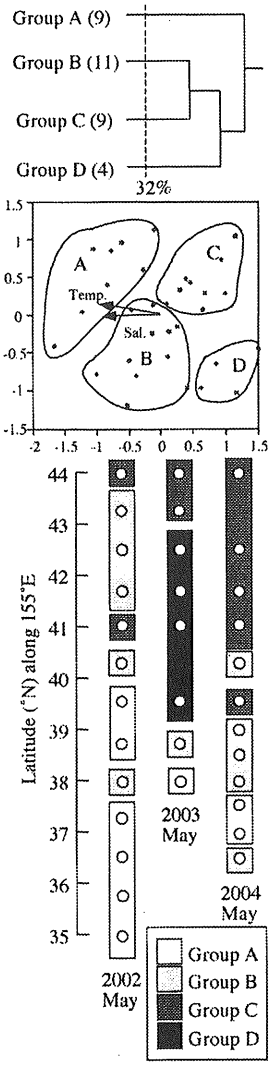


図 3　155° E線における2002 年, 2003 年および2004年春季 (5月11日~27日) の動物プランクトン群集をクラスター解析した結果, 非類似度32%で4つのグループに分けられた (上). 各グループはNMDS図においても明瞭に分離し, 水温・塩分とも有意な関係が見られた (中). 各グループの各調査年における水平的な分布, 白抜きの丸はプランクトン採集定点を示す (下). 詳細は本文を参照.

における積算平均水温と塩分ともに有意な関係が見られ, グループ A は高水温かつ高塩分によって特徴づけられていることが分かった (図 3). 各グループはどのような動物群によって特徴づけられるのか, one-way ANOVA と Scheffe's F によって解析したところ, グループ A は大型かいあし類 (*Neocalanus* や *Eucalanus*) が有意に少なく, 他の分類群も総じて少ないが, クラゲ類がやや多いことによって, グループ B は小型かいあし類, クラゲ類や尾虫類が多いことによって特徴づけられた (表 3). グループ C は小型かいあし類と大型かいあし類が多いことにより, グループ D は大型かいあし類, 端脚類が多く, サルパ類が卓越することにより特徴づけられることが分かった (表 3). 水平的に各グループの分布を見ると, グループ A は 40° N 以南の定点に 3 年間通してみられることから, 亜熱帯域の動物プランクトン群集を表していることが分かる (図 3). また調査を行った 3 年とも最も北側の定点では常にグループ C が占めていることから, グループ C は亜寒帯域の動物プランクトン群集であることが分かる. グループ B はそれら A と C に挟まれた範囲に見られることから, 移行領域の動物プランクトン群集と見なすことができる. また, グループ D はサルパ類の卓越によって特徴づけられるが, これは 2003 年の 39° N ~ 43° N において特徴的に見られ, 他の年には見られなかった. これら動物プランクトン群集の年変動を総合すると, 2002 年は亜熱帯および移行域群集がより北方まで見られていたのに対して, 2003 年は移行域においてサルパ類が卓越し, 2004 年は亜寒帯群集がより南方まで分布を拡大していたことが分かった.

各分類群は出現個体数を計数するとともにソートを行い, 湿重量バイオマスを測定した. 湿重量バイオマスは既報の水分含有量 (甲殻類は 84%, クラゲ類, 尾虫類, サルパ類およびウミタル類は 99%, 矢虫類は 87%, その他は 84% ; Postel *et al.*, 2000) を用いて乾重量に換算した. これら乾重量バイオマスを出現個体数で割ることにより各分類群 1 個体当たりの乾重量を求めた. これと各採集定点における 0 ~ 150m 水柱積算平均水温より, Ikeda (1985) による呼吸量の推定を行った. また総成長効率と同化効率をそれぞれ 30% と 70% と仮定して (Ikeda and Motoda, 1978), 各分類群について生産量と餌要求量を算出した. 各分類群のうち端脚類, アミ類, クラゲ類および矢虫類を肉食性, 他の分類群を植食性と仮定して (表3を参照), 植食性動物プランクトンの生産量と肉食性動物プランクトンの餌要求量を比較した (図 4). 植食性動物プランクトンの生産量は 20 ~ 400 mg Cm^{-2} day^{-1} の間を変動していた. 特にサルパ類が卓越

分類群	各動物プランクトン群集における平均出現個体数 (inds. m^{-3}) A	B	C	D	one-way ANOVA (p)	Scheffe's F
小型かいあし類	93.2	395.1	232.3	222.8	<0.01	A D C B
大型かいあし類	0.62	6.92	7.80	10.85	<0.001	A B C D
端脚類 ●	0.71	1.51	0.39	8.73	<0.01	C A B D
オキアミ類	0.33	6.19	0.72	9.05	<0.05	A C B D
アミ類 ●	0.25	0.96	0.54	0.66	NS	
クラゲ類 ●	5.52	13.03	1.50	0.88	<0.05	D C A B
尾虫類	1.63	14.91	0.09	8.90	<0.05	C A D B
サルパ類	0.02	0.33	0.07	24.36	<0.0001	A C B D
ウミタル類	14.36	4.41	0.01	0.01	NS	
矢虫類 ●	8.77	8.70	4.38	8.07	NS	
その他	3.45	9.02	2.93	1.61	NS	
全分類群	128.8	461.1	250.7	295.9		

表3　A~D各動物プランクトン群集における各分類群の平均出現個体数．群集間の差異はone-way ANOVAとScheffe's Fで検定した．Scheffe's Fにおいて5%水準で有意差のない群集間をアンダーラインで繋いで表示した．●印は本研究において肉食性として扱った分類群を表す．

していた2003年の39° N～42° Nでは200 mg Cm^{-2} day^{-1} 以上の高い二次生産があると考えられる．肉食性種の餌要求量は亜寒帯域および移行域ではおおむね植食性種の生産量より低いのに対して，亜熱帯域では肉食性種の餌要求量と植食性種の生産量がほぼ等しいことがいずれの年においても観察された（図4）．この動物プランクトン群集内における植食性種：肉食性種の比率が亜寒帯域では高く（植食性種が優占），亜熱帯域では低い（肉食性種が相対的に多い）ことはTaniguchi（1973）や谷口（1981）がすでに報告している．亜熱帯域において肉食性種の餌要求量と植食性種の生産量がほぼ等しいことは，植食性種の生産物は魚類・イカ類に消費される余剰分がほとんど無いことを示唆している．一方，植食性種の生産量に余剰分が多くある亜寒帯域や移行域では，魚類・イカ類による捕食を支えうる資源がより豊富にあることを示していると言えよう．これは7月に移行域で採集されるサンマは体長が20 cm以下で，餌生物は小型かいあし類の *Pseudocalanus* spp. や *Paracalanus parvus*（体長約1.5 mm）であるのに対して，同時期の親潮域で採集されるサンマは体長がより大型で（～32 cm），餌生物は *Neocalanus*（= *Calanus*）*plumchrus*, *N. cristatus* および *Themisto*（= *Para-*

(右図)----------

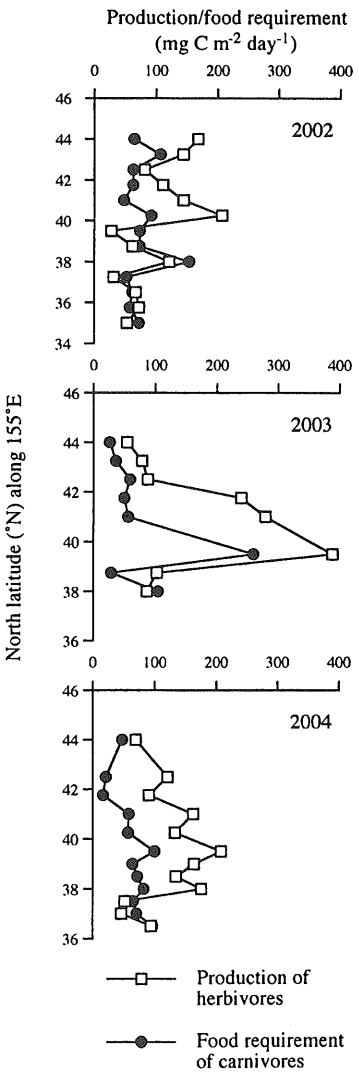


図4　155° E線における2002年（上），2003年（中）および2004年（下）春季（5月11日~27日）の動物プランクトン群集における植食性動物プランクトンの生産量（□）と肉食性動物プランクトンの餌要求量（●）の緯度変化．詳細は本文を参照．

themisto) sp. と体長が5 mm前後の大型の動物プランクトンであること（高ほか，1980, 1982；小谷・小坂，1984）と併せて考えると興味深い．サンマが植食性動物プランクトンの生産に余剰の少ない亜熱帯域では小型の動物プランクトンを餌とし，植食性動物プランクトンの生産に余剰の多い亜寒帯域ではより大型の動物プランクトンを摂餌していることは，生産物の配分という観点からも非常に効率の良い水平的な移動戦略であるといえる．

4. 魚類・イカ類と動物プランクトンの関係

北太平洋において亜寒帯前線は水温10℃, 塩分34.0によって代表される海洋前線である（Dodimead, 1961）．しかし，5月以降夏にかけて，表層水の加熱による昇温によって高水温の表層水が薄い膜状（水深50 m以浅）に北に拡がる．180° 子午線を6月下旬と8月上旬の2回にわたって観察した結果では，わずか一ヶ月の間に表層10℃の等水温線は42° 30'Nから46° 00'Nまで北上しており，この薄い膜状の高温表水層（水深50m以浅）を生活の場として，亜熱帯性高次生物の前線乗り越え現象が起こる（三島，1981）．

亜熱帯域に主産卵場を持ち，夏から秋にかけて移行域および亜寒帯域に摂餌回遊を行う，いわゆる「前線乗り越え種」としてはサンマ，マイワシ，サバ，アカイカやシマガツオなどが知られている（三島，1981；河村，1991）．また近年，中層性魚類のトドハダカ（*Diaphus theta*）においても産卵場は移行域にあり，成長とともに亜寒帯域へ移動し摂餌回遊するという生活史型が報告されている（Moku *et al.*, 2003）．まさに亜寒帯域の動物プランクトンは浮魚類だけでなく，さまざまな高次生物に餌資源として狙われていることになる．それではそれら北上する高次生物のスピードはどれくらいなのか，以下に簡単な試算を行ってみた．

1982年から2001年にかけてそれぞれ採集時期の異なる西部北太平洋の3本のトランセクト（155° Eは6月初旬，170° Eは6月後期から7月初旬，175° 30'E線は7月後半から8月初旬）で行われた流し網漁獲データを解析した（図5A）．流し網の反数は年によって異なり，46.5反から137反の範囲にある．全反数に占める各目合いの割合はいずれの年もほぼ一定であるので，全漁獲個体数を反数で割ってCPUE（inds. tan^{-1}）とした．1982年から2001年にかけての全485採集定点におけるCPUE (N) をLog ($N+1$) 変換した後にBray-CurtisとUPGMAでクラスター解析を行った（千葉，2001を参照）．

クラスター解析の結果，全485定点における魚類・イカ類群集はグループA（92定点），B（260），C（129）およびアウトグループ（4）に類型分けすることができた（図5B）．魚類・イカ類群集の各類型がみられた表面水温は互いに異なっており，平均±標準偏差はA：19.2 ± 3.0℃, B：13.2 ± 3.2℃, C：9.2 ± 1.6℃であり，それぞれ魚類・イカ類群集はグループAが亜熱帯域，Bが移行域，Cが亜寒帯域の群集に相当していた（図5C）．亜熱帯群集と亜寒帯群集の分布域は水平的に互いに異なっていた．6月から8月にかけて亜熱帯群集と亜寒帯群集の境界は北上しており，二次式：$Y = 0.0017X^2 - 0.0074X + 40.49$（$Y$：亜熱帯群集と亜寒帯群集の境界［° N］, X：6月1日を1とする積算日数）で表すことができた（図5D）．つまり，6月1日は亜熱帯群集の北限は40° 29'Nにあるが，7月1日には41° 48'N, 8月1日には46° 10'Nと7月に急速に北上していることが明らかになった（回帰式の小数点以下は10進法であるが，緯度は60分が1度であることに注意）．つまり「前線乗り越え種」が北上するスピードは6月には4.9 km day^{-1}（= 79 NM (146.3 km) /30日）であり，7月には増加して16.2 km day^{-1}（= 262 NM (485.2 km) / 30日）であることがわかる．ちなみに各グループを特徴づける魚種は，グループAはアカイカ（92定点の平均：83%）とシマガツオ（9%），Bはサンマ（260定点の平均：52%），マイワシ（33%）およびシマガツオ（6%），Cはカラフトマス（129定点の平均：52%），シロザケ（22%）およびギンザケ（15%）であった．サンマやマイワシといったプランクトン食小型魚類が早い時期に移行域に侵入し，シマガツオやアカイカのような大型捕

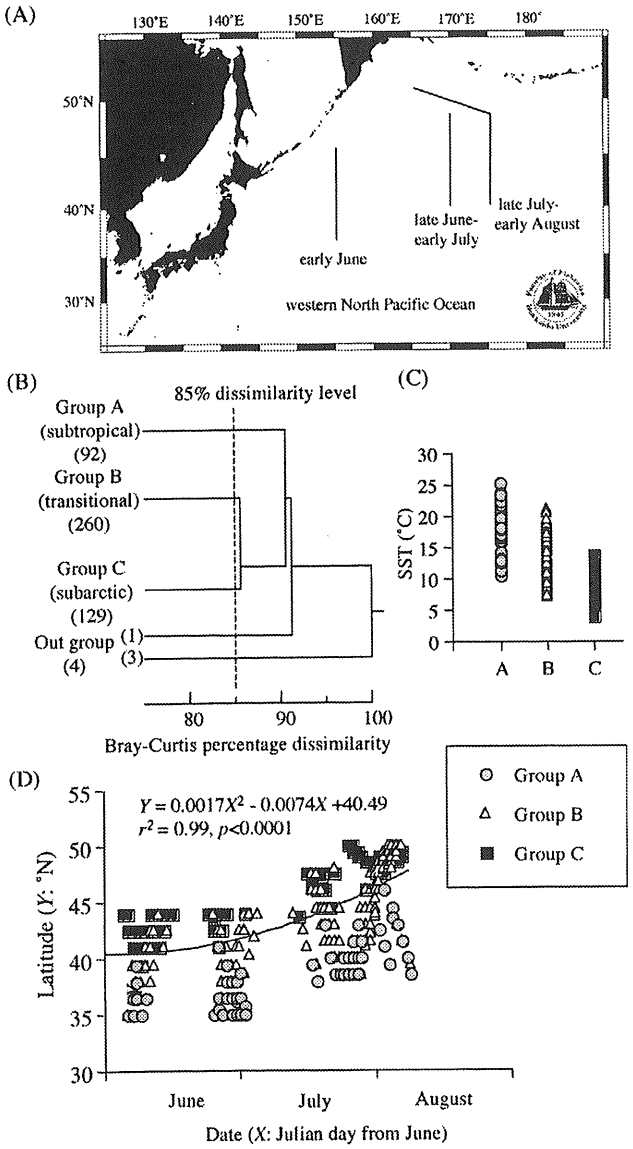


図5　魚類・イカ類データ解析に使用した3本の南北トランセクト（175° 30'Eの北西に曲がるラインにおけるデータも解析に使用），それぞれ調査期間が異なることに注意（A）．全485漁獲データをクラスター解析した結果，非類似度85%で3つのグループに分けられた（4データはアウトグループ）（B）．各グループの観察された表面水温（SST）（C）．6月から8月にかけて各魚類・イカ類群集がみられた緯度を示した図（D）．グループAとグループCは水平的に重複することはなく，その境界の季節的移動は二次式で回帰することができた．詳細は本文を参照．

食者がそのあとを追って北上することはよく知られている（Shimazaki, 1986）．マイワシ，サバやサンマといったプランクトン食性小型魚類を捕食するのは体長で30～90 cmぐらいの魚類が主流であり（河村，1991），夏季から秋季の亜寒帯域ではまずプランクトン食性小型魚類が加入し，シマガツオやアカイカといった魚食性魚類が加わることにより，低次生産物をよりスムーズに高次生物に伝達する生態系構造ができあがると考えられる．

5. おわりに

北海道大学練習船による実習航海の漁業試験，プランクトンデータを用いて，北太平洋における魚類・イカ類資源と動物プランクトン生物量の関係について概観してきた．実に様々な高次生物が夏季に摂餌回遊して亜寒帯域の動物プランクトンに依存していることに驚かざるを得ない．亜寒帯域の動物プランクトンバイオマスに最優占する分

類群は*Neocalanus*属かいあし類である．近年の試算では，夏季から秋季にかけて亜寒帯域に摂餌回遊してくる高次生物による捕食量は*Neocalanus*属かいあし類生産量の74%（Kobari *et al.*, 2003）または32～138%（田所ほか，2003；Tadokoro *et al.*, in press）にも相当すると見積もられている．摂餌回遊する前線乗り越え種がいつ前線を乗り越えて北上するか，あるいは南下するか，亜寒帯域における生活時間はどの程度であるか，そのバイオマスはどの程度になるのか，どのような生態系構造が時空間的に構成されるのかなど，まだ解明しなければならない課題は多い．また亜寒帯域は亜熱帯性種（シマガツオ，アカイカ，サンマ）の移入による夏季から秋季における物質・エネルギーの一方的な損失が目立つが，亜熱帯性種の乗り越え期間中におけるかれらの自然死亡や，あるいは排泄物などによる栄養塩の回帰はプラスの面があるであろう．今後はこうした水平的な物質・エネルギーの輸送量を定量評価することが必要であろう．VENFISHのようなプロジェクト研究（Ito *et al.*, 2004を参照）が今後ますます盛んになることが望まれる．

参考文献

[1] 千葉早苗 (2001)：プランクトン群集は語る－環境変動と生態系変動－．月刊海洋，号外，27，12-18.

[2] Dodimead, A. J. (1961)：Some feature of the upper zone in the subarctic Pacific Ocean. Bull. Int. North Pac. Fish. Comm., 3, 11-24.

[3] Harrison, P. J., P. W. Boyd, D. E. Varela, S. Takeda, A. Shiomoto, T. Odate (1999)：Comparison of factors controlling phytoplankton productivity in the NE and NW subarctic Pacific gyres. Prog. Oceanogr., 43, 205-234.

[4] Ikeda, T. (1985)：Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. Mar. Biol., 85, 1-11.

[5] Ikeda, T. and S. Motoda (1978)：Estimated zooplankton production and their ammonia excretion in the Kuroshio and adjacent seas. Fish. Bull., 76, 357-367.

[6] Ito, S., H. Sugisaki, A. Tsuda, O. Yamamura and K. Okuda (2004)：Contributions of the VENFISH program：meso-zooplankton, Pacific saury (*Cololabis saira*) and walleye Pollock (*Theragra chalcogramma*) in the northwestern Pacific. Fish. Oceanogr. 13 (suppl. 1), 1-9.

[7] 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.

[8] Kobari, T., A. Shinada and A. Tsuda (2003)：Functional roles of interzonal migrating mesozooplankton in the western subarctic Pacific. Prog. Oceanogr., 57, 279-298.

[9] 小谷祐一・小坂淳 (1984)：混合水域における表層性動物プランクトンの分布とサンマ稚幼魚の餌生物．東北水研研報，46，53-60.

[10] 三島清吉 (1981)：夏期亜熱帯生物の亜寒帯海洋前線の乗り越えについて．北大水産北洋研業績集，特別号，61-71.

[11] Moku, M., A. Tsuda and K. Kawaguchi (2003)：Spawning season and migration of the myctophid fish *Diaphus theta* in the western North Pacific. Ichthyol. Res., 50, 52-58.

[12] 小達和子 (1994)：東北海域における動物プランクトンの動態と長期変動に関する研究．東北水研研報，56，115-173.

[13] Postel, L., H. Fock, and W. Hagen (2000)：Biomass and abundance. In：Harris *et al.* (Eds.), ICES Zooplankton Methodology Mannual. Academic Press, San Diego, pp. 83-192.

[14] Shimazaki, K. (1986)：Distribution of the pelagic fish community around the subarctic boundary in the North Pacific Ocean. Bull. Int. North Pac. Fish. Comm., 47, 247-264.

[15] Shinada, A., T. Ikeda, S. Ban and A. Tsuda (2001)：Seasonal dynamics of planktonic food chain in the Oyashio region, western subarctic Pacific. J. Plankton Res., 23, 1237-1247.

[16] Shiomoto, A. and S. Hashimoto (2000)：Comparison of east and west chlorophyll a standing stock and oceanic habitat along the Transition Domain of the North Pacific. J. Plankton Res., 22, 1-14.

[17] Suzuki, K., H. Liu, T. Saino, H. Obata, M. Takano, K. Okamura, Y. Sohrin and Y. Fujishima (2002)：East-west gradients in the photosynthetic potential of phytoplankton and iron concentration in the subarctic Pacific Ocean during early summer. Limnol. Oceanogr., 47, 1581-1594.

[18] 高幸子・北片正章・和田時夫 (1980)：千島列島南東水域における7月のサンマの餌料生物と動物プランクトンの垂直分布について．北水研報告，45，15-41.

[19] 高幸子・北片正章・和田時夫 (1982)：千島列島南東水域における夏季のサンマと餌生物，特に*Calanus plumchrus*との関係について．北水研報告，47，41-55.

[20] 田所和明・千葉早苗・才野敏郎 (2003)：親潮水域における*Neocalanus*属カイアシ類現存量の経年変動．月刊海洋，35，19-24.

[21] Tadokoro, K., S. Chiba, T. Ono, T. Midorikawa and T. Saino (in press)：Interannual variation in *Neocalanus* biomass in the Oyashio waters of the western North Pacific. Fish. Oceanogr.

[22] Taniguchi, A. (1973)：Phytoplankton-zooplankton relationships in the western Pacific Ocean and adjacent seas. Mar. Biol., 21, 115-121.

[23] 谷口 旭 (1981)：太平洋亜寒帯前線海域における低次生産の特性と漁場環境．北大水産北洋研業績集，特別号，23-35.

[24] Tseitlin, V. B., Yu. A. Rudyakov and V. Ya. Kitain (1997)：Zooplankton biomass distribution in the surface layer of the Pacific Ocean. Oceanology, 37, 75-82.