



Title	光学式プランクトンカウンターによる夏季の西部北太平洋における動物プランクトン群集のサイズ構造解析
Author(s)	三島, かおり; 松野, 孝平; 山口, 篤
Citation	北海道大学水産科学研究彙報, 69(1), 37-45
Issue Date	2019-08-07
DOI	https://doi.org/10.14943/bull.fish.69.1.37
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/75197
Type	departmental bulletin paper
File Information	bull.fish.69.1.37.pdf



光学式プランクトンカウンターによる夏季の西部北太平洋における 動物プランクトン群集のサイズ構造解析

三島かおり¹⁾・松野 孝平²⁾³⁾・山口 篤²⁾³⁾

(2019年4月26日受付, 2019年5月17日受理)

Zooplankton Size Structure in the Summer Western North Pacific Ocean : Analysis by Optical Plankton Counter

Kaori MISHIMA¹⁾, Kohei MATSUNO²⁾³⁾ and Atsushi YAMAGUCHI²⁾³⁾

Abstract

To evaluate latitudinal and east-west changes in zooplankton abundance, biomass and size spectra, Optical Plankton Counter (OPC) measurements were made on zooplankton samples collected by vertical hauls of NORPAC net from 0–150 m depth at 35°–46°N along three north-south transects (144°, 155°, and 175°30'E) in the western North Pacific during July–August of 2008 and 2009. Zooplankton abundance and biomass ranged at 4,612–241,782 ind. m⁻² and 0.05–23.09 g DW m⁻², respectively. Zooplankton abundance and biomass were dominated by small-size class (0–1 mm equivalent spherical diameter [ESD]) in the subtropical region, while dominated by large-size class (1–2 and 2–3 mm ESD) in the transitional domain which caused by the dominance of large-sized copepods: *Neocalanus* spp. and *Eucalanus bungii* there. Inter-annual changes were observed for the 155°E line: dominated by large size class (>5 mm ESD) in 2008 which caused by the dominance of *Salpida*. For size structure of zooplankton, analyses on normalized biomass size spectra (NBSS) were made. East-west differences were detected for the slope of NBSS. Thus, the slopes of NBSS were moderate for eastern lines (175°30'E). This east-west gradient in NBSS slope may be related to the east-west gradient in primary productivity which related to east-west differences in the magnitude of iron supply from dust. Overall, NBSS slope in the western North Pacific was characterized by moderate and highly variable. It would be related to pulse-like input of nutrient (=sporadic peak of primary productivity) and dominance of large-gelatinous zooplankton. These two factors are considered to be a special characteristic of the plankton community in summer of the western North Pacific.

Key words : Zooplankton, Abundance, Biomass, Size structure, Optical plankton counter (OPC), Normalized biomass size spectra (NBSS)

緒 言

夏季の西部北太平洋は、亜熱帯域にて再生産を行うサンマ・マイワシ・マサバなどの小型浮魚類が北上索餌回遊を行い、動物プランクトンを主要な餌とすることが知られており(河村, 1991; 小達, 1994), この時期の当海域における動物プランクトンの研究は重要である。水産学において有用魚類資源の変動メカニズムを解明することは究極目的の一つであり, その際に餌資源である動物プランクトンバイオマスに関する情報は必要不可欠である。またバイオマスだけでなく, 餌のサイズは魚類の餌選択性に影響を及ぼす要因となり(Sheldon et al., 1977), 餌のサ

イズ組成によって魚類の成長率や死亡率が異なることから(Meeren and Næss, 1993), 動物プランクトン群集のサイズ組成に関する情報は特に重要であると考えられる。

海洋学という視点においても動物プランクトン群集のサイズ組成を明らかにすることは重要である。例えばMichaels and Silver (1988)やBoyd and Newton (1999)は表層から深層への粒状有機炭素(POC)輸送量は, 表層の動物プランクトン群集のバイオマスと分類群組成によって決まることを報告している。このように, 動物プランクトン群集のサイズ組成に関する情報は魚類の餌環境としての水産学上でも, 物質循環に果たす役割を評価する海洋学上でも重要であるといえる。

¹⁾ 北海道大学水産学部
(Faculty of Fisheries, Hokkaido University)

²⁾ 北海道大学大学院水産科学研究院
(Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University)

³⁾ 北海道大学北極センター
(Arctic Research Center, Hokkaido University)

しかし、従来の顕微鏡による試料解析には多大な労力と時間が必要となるため、これまで動物プランクトン群集のサイズ組成に関する研究は十分に行われてこなかった。一方、光学式プランクトンカウンター (OPC: Optical Plankton Counter; Herman, 1988) は短時間で正確な動物プランクトンのサイズと個体数を測定することが可能である。室内型 OPC を用いた解析により、横井ら (2008) は西部北太平洋における初夏の動物プランクトン個体数、バイオマス及び生産量の時空間変動パターンを示したが、その重要性に比べて未だ当海域における知見は乏しいのが現状である。

動物プランクトンのサイズ組成を評価する際に用いられる Normalized Biomass Size Spectra (NBSS) は標準化されたプランクトンバイオマスを Y 軸にとり、サイズを X 軸にとった際にできる曲線により水圏生態系構造や栄養状態を評価するものであり (Platt and Denman, 1977, 1978), 近年 OPC の結果から NBSS を求める研究例が増えている (Huntley et al., 1995; Piontkovski et al., 1995; Kimmel et al., 2006; Moore and Suthers, 2006)。NBSS の傾きはボトムアップコントロールとトップダウンコントロールの両方の影響を受ける。栄養塩が増加して生産性が上がり、小さなサイズクラスの動物プランクトンが増加するボトムアップ環境では NBSS の切片が上がり傾きは急になるが、大きなサイズクラスの動物プランクトンが選択的に捕食されるトップダウン環境では NBSS の切片は変わらないが傾きは急になる (Moore and Suthers, 2006)。

北太平洋における OPC を使った研究として、カリフォルニア沖における研究 (Mullin and Cass-Calay, 1997; Beaulieu et al., 1999; Mullin et al., 2003) やカナダ太平洋岸フィヨルドにおける研究 (Campbell and Dower, 2008) などがあるが、いずれも NBSS による解析は行っていない。北太平洋における唯一の NBSS の研究例として Rodriguez and Mullin (1986) による亜熱帯循環 (28°N, 155°W) における研究が挙げられるが、彼らのデータは OPC に基づくものではなく、ネット試料をメッシュフィルターにて濾過したもので動物プランクトンサイズ区分が6段階のみと粗かった。北太平洋外洋域においてサイズ区分が細かな OPC データに基づいて NBSS を求めることは当海域におけるプランクトン群集サイズ組成の特徴を明らかにする上で重要であるといえる。

本研究は西部北太平洋において、2008 年と 2009 年の 7 月に 35°~46°N の範囲において 144°, 155° と 175°30'E の 3 つの観測線上でネット採集された 0-150 m 動物プランクトン試料を実験室型 OPC で解析し、動物プランクトン出現個体数とバイオマスを求めたものである。さらに NBSS を計算し傾きやバイオマスピークを求めることで、当海域における動物プランクトンサイズ組成の空間変動パターンを明らかにすることを目的とした。北太平洋外洋域における OPC による NBSS の計算は本研究が初めてであるので、他の水圏生態系における NBSS の傾きとの比

較を行い、当海域の特徴を明らかにすることも目的とした。

材料及び方法

野外調査

本研究に使用した動物プランクトン試料は 2008 年と 2009 年の 7 月 8 日~8 月 1 日に青森県水産総合研究センターの調査船「開運丸」によって採集された。採集は 35°~46°N の範囲において、144°, 155°, 175°30'E の 3 つの観測線を設け、南北 30' 間隔に設置した合計 90 定点において実施された (2008 年は 51 定点, 2009 年は 39 定点)(Fig. 1)。採集は北太平洋標準ネット (NORPAC net: 口径 45 cm, 目合い 0.33 mm; 元田, 1957) を水深 150 m より海表面までを毎秒 1 m の速度で鉛直曳きして行った。全ての採集は昼間に行われた。ネットの口輪部には濾水計を取り付け、その回転数より濾水量を計算した。動物プランクトン試料は船上で直ちに 5% 中性ホルマリン海水で固定した。また採集と同時に CTD による水温と塩分の測定を行った。

試料処理

動物プランクトン試料は陸上実験室にて元田式プランクトン分割器 (Motoda, 1959) を用いて 2 分割した後、一方の副試料 (1/2) はアスピレーターによる減圧下で目合い 0.10 mm のメッシュ上に濾し取り、電子天秤を用いて 0.01 g の精度で湿重量を測定した。もう一方の副試料 (1/2) は、採集物の多寡に応じて 1/2~1/8 に分割し、実験室型 OPC ユニット (Model OPC-1L: Focal Technologies Corp.) を組み込んだ OPC 実験流路 (CT&C 社製) を用いてサイズと個体数を測定した。OPC 測定は横井ら (2008) を参考に、(1) 動物プランクトンが OPC を通過する際の流量は約 10 L min⁻¹, (2) 測定時の動物プランクトンの密度は 10 counts sec⁻¹ 以下, (3) 動物プランクトンは染色せず、1 回のみの

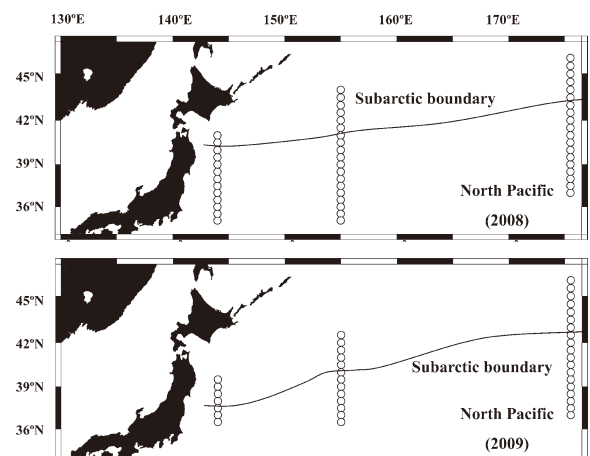


Fig. 1. Location of the sampling stations along 144°, 155° and 175°30'E lines in the western North Pacific during 8 July to 1 August of 2008 (upper) and 2009 (lower). Approximate positions of subarctic boundary identified from salinity profiles (cf. Fig. 2) are shown in the panels.

測定とする条件下で行った。

出現個体数及びバイオマスの計算

OPC により計算された 4,096 サイズユニット毎の粒子数 (n) と各試料における分割率 (s) および濾水量 (F , m^3) から、各サイズユニットにおける単位水量あたりの出現個体数 (N : inds. m^{-3}) を以下の式より求めた。

$$N = \frac{n}{s \times F}$$

また単位水量あたりの出現個体数に曳網水深 (150 m) を乗じることで単位水柱 (0-150 m) あたりの出現個体数 (inds. m^{-3}) に換算した。

4,096 サイズユニットに分けられた動物プランクトン群集の湿重量 (wet mass, WM) はそれぞれのサイズユニットの ESD (mm) に相当する球の容積を求め、次いで動物プランクトンの比重は水の比重と等しいと仮定して、容積から WM を求めた。WM から乾重量 (dry weight, DW) への換算には、Yamaguchi et al. (2005) の報告にある北太平洋亜寒帯から亜熱帯域の動物プランクトン試料の水分含有量 (84-96%) の中間値 (90%) を用いた ($\text{DW} = 0.1 \times \text{WW}$)。この各サイズユニットにおける 1 個体あたりの乾重量バイオマスに前述の出現個体数を乗じて、単位水量もしくは単位水柱あたりの乾重量バイオマス (g DW m^{-3} または g DW m^{-2}) を計算した。

NBSS の計算

OPC のデータより NBSS は Kimmel et al. (2006) に基づき以下の計算により求めた。まず、OPC により算出された ESD (0-3,000 μm) 100 μm サイズクラス毎にサイズクラス毎の平均動物プランクトン乾重量バイオマス ($\bar{B}$: mg DW m^{-3} [$= \mu\text{g DW L}^{-1}$]) を求めた。 $\bar{B}$ を 1,000 倍して $\mu\text{g DW m}^{-3}$ 単位にした後にサイズクラス毎の平均個体数 (inds. m^{-3}) で除して、常用対数変換することにより NBSS の X 軸 ($\log_{10}$ zooplankton weight: [$\mu\text{g DW ind.}^{-1}$]) を求めた。 $\bar{B}$ を隣接するサイズクラス間の乾重量差 (ΔW : $\mu\text{g DW}$) で除し、常用対数変換することにより NBSS の Y 軸 ($\log_{10}$ zooplankton biomass [$\mu\text{g DW L}^{-1}$] / Δweight [$\mu\text{g DW}$]) を求めた。これら X 及び Y 軸の値から MS-Excel の近似多項式回帰を行って NBSS の二次式

$$Y = a + 0.5c(X - b)^2$$

を求めた。ここで、 a と b は NBSS の頂点の X と Y 座標を示し、 c は NBSS の傾きである。

結 果

水理環境

46°-35°N の範囲の 144°, 155°, 175°30'E の 3 本の経度トランセクトにおける水温と塩分の鉛直断面図を Fig. 2 に示した。移行領域と亜熱帯域の境界である亜寒帯境界 (sub-

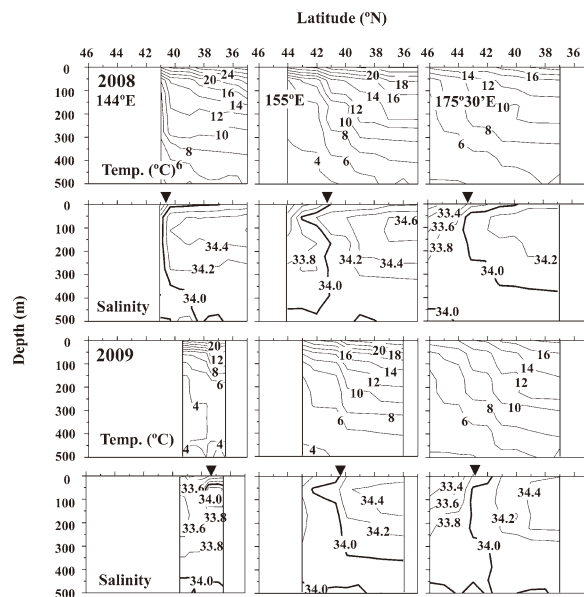


Fig. 2. Temperature and salinity profiles along 144°E (left), 155°E (middle) and 175°30'E (right) lines in the western North Pacific during 8 July to 1 August of 2008 (upper) and 2009 (lower). Vertical isohaline lines of 34.0 (index of subarctic boundary) are shown with bold lines. Solid triangles indicate approximate positions of subarctic boundaries.

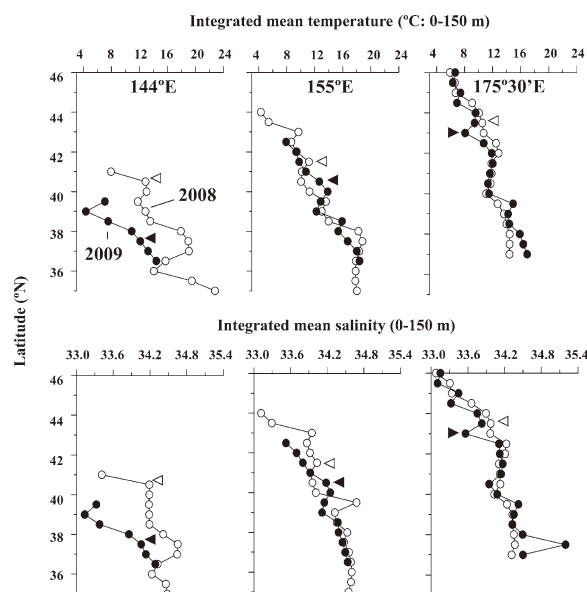


Fig. 3. Integrated mean temperature (upper) and salinity (lower) of 0-150 m water column along 144°E (left), 155°E (middle) and 175°30'E (right) lines in the western North Pacific during 8 July to 1 August of 2008 and 2009. Approximate positions of subarctic boundaries are shown with open (2008) and solid (2009) triangles.

arctic boundary) は、34.0 の等塩分線が海表面から鉛直的に位置することにより定義されている (安間ら, 1990)。本研究でも 2009 年の 144°E では 34.0 の等塩分線が水深

50-130 m まで鉛直的に描かれ、他はいずれの経度トランセクトにおいても 34.0 の等塩分線が海表面から水深 250-400 m まで鉛直的に描かれており、ここに亜寒帯境界が位置すると判断された。両年とも亜寒帯境界の位置は東へいくほど北上しており、144°E では 38°N-41°N、155°E では 41°N、175°30'E では 43°N 付近にあった。経年変動としては、144°E において 2009 年は 38°N と、2008 年の 41°N に比べて南に位置していたが、それ以外の経度トランセクトでは経年変化はみられなかった。

また、2008 年と 2009 年の全定点における 0-150 m の積算平均水温と塩分を Fig. 3 に示した。水温と塩分はともに南にいくにつれ高くなっていた。経年的な変動としては 144°E の 36°30'-39°30'N において、2009 年の積算水温と塩分が 2008 年に比べて著しく低くなっていたが(水温では約 8°C、塩分では 1 程度 2009 年の方が低い)、それ以外はあまり変化がみられなかった。

OPC キャリブレーション

動物プランクトン試料について実測湿重量と OPC 測定から推定された湿重量を比較して OPC 解析の妥当性について検討した (Fig. 4)。その結果、2008 年と 2009 年のいずれも OPC による推定はやや過大評価(実測値の 1.20 倍と 1.05 倍)であったが、極めて有意な相関があった ($p < 0.0001$)。両年を合わせた全データ ($n = 90$) では OPC による推定値は実測値の約 1.14 倍とやや過大評価であったが、全データでも極めて有意な相関があった ($p < 0.0001$)。

出現個体数及びバイオマス

46°-35°N の範囲の 144°, 155°, 175°30'E の 3 本の経度トランセクトに沿った動物プランクトン全出現個体数は 4,612-241,782 ind. m^{-2} の間にあり、175°30'E ではいずれの年も 40°N 付近において高かった (Fig. 5)。また、144°E では亜寒帯境界の南側に極所的なピークがみられた。155°E では亜寒帯境界以北の移行領域において高く、出現個体数の多い緯度は経度トランセクトにより異なっていた。動物プランクトンのサイズ組成を 1 mm きざみでみると、亜熱帯域では 0-1 mm の占有率が 80% 以上と高かったが、移行領域ではその占有率はやや下がり、1-2、2-3 mm の占有率も高かった。

動物プランクトンバイオマスは 0.05-23.09 g DW m^{-2} の範囲にあり、いずれの経度トランセクトにおいても亜寒帯境界以北の移行領域において多く、出現個体数とは明確な対応が見られなかった (Fig. 6)。そのサイズ組成は出現個体数において優占していた 0-1 mm の占有率が 40% 以下に減り、代わって 1-2 及び 2-3 mm の占有率が高くなっていた。詳細にみると、144°E ではより小型なサイズクラスの占有率が高かったが、175°30'E では 2-4 mm の大型なサイズクラスの占有率が高く、155°E の 2008 年では 5 mm 以上のサイズクラスが出現するなど、経度トランセクトによってバイオマスのサイズ組成に違いがみられ、東側

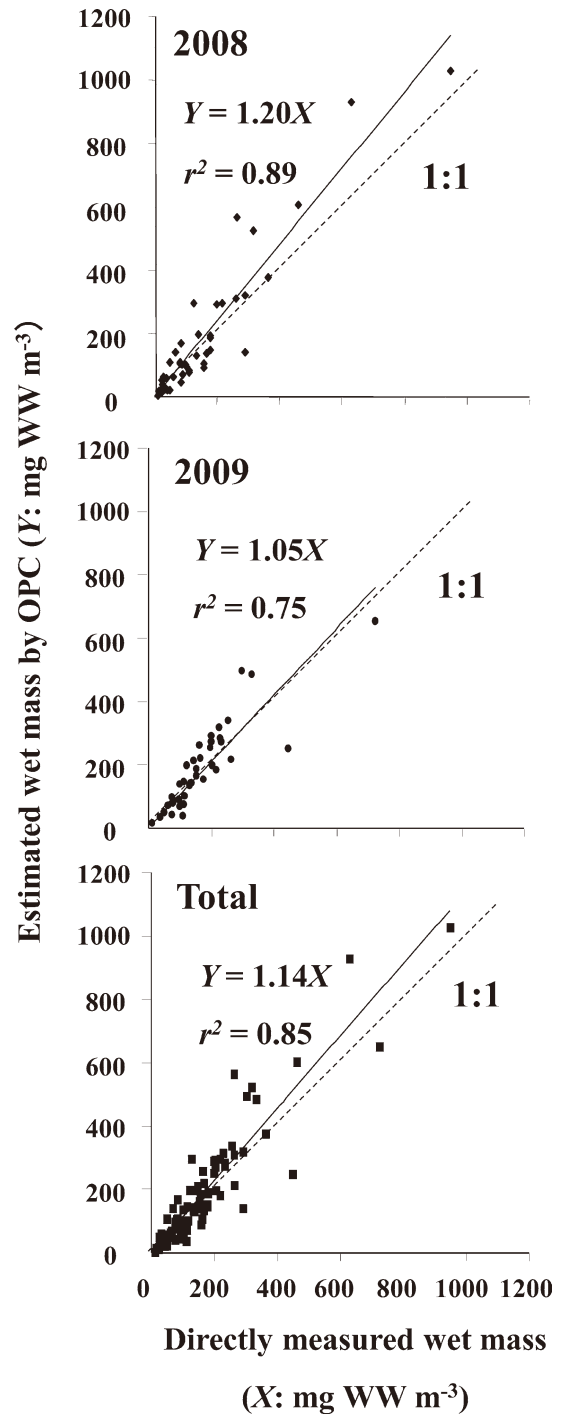


Fig. 4. Relationships between estimated wet mass by OPC (Y) and directly measured wet mass (X) of the zooplankton samples collected in the western North Pacific during summers of 2008 and 2009. “Total” includes whole data in 2008 and 2009. Dashed lines indicate positions of 1 : 1 and regressions are shown for significant relationships ($p < 0.0001$).

のトランセクトほど大型なサイズクラスの占有率が高かった。

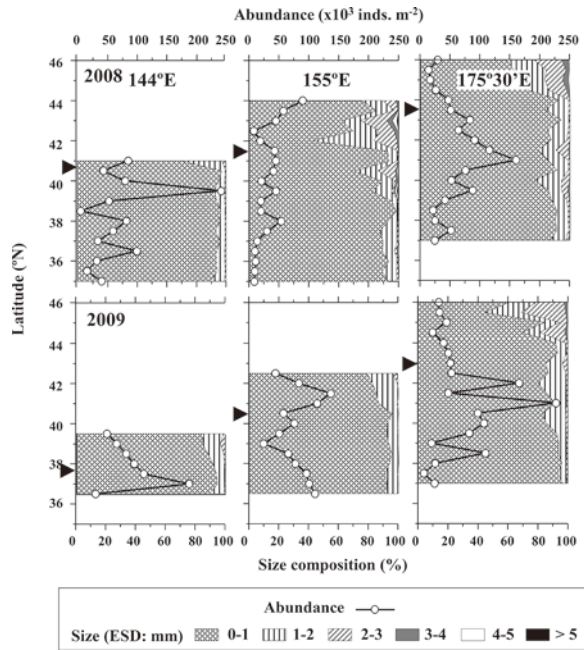


Fig. 5. Abundance and size composition of mesozooplankton community along 144°, 155° and 175°30'E lines in the western North Pacific during 8 July to 1 August of 2008 (upper) and 2009 (lower). ESD: equivalent spherical diameter. Solid triangles indicate approximate positions of subarctic boundary.

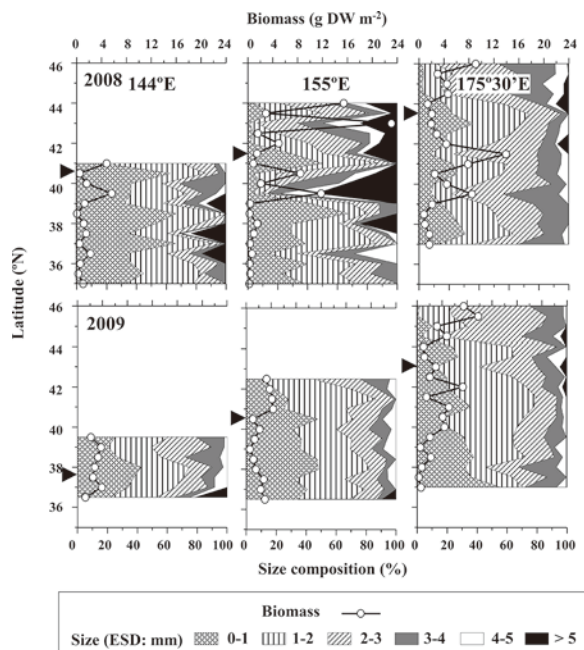


Fig. 6. Same as in Fig. 5, but for biomass.

NBSS

2008年と2009年の全定点におけるNBSSを経度トランセクト毎、領域毎に0-150mの積算平均水温によって線の種類を変えてFig. 7に示した。両年とも移行領域に比べ

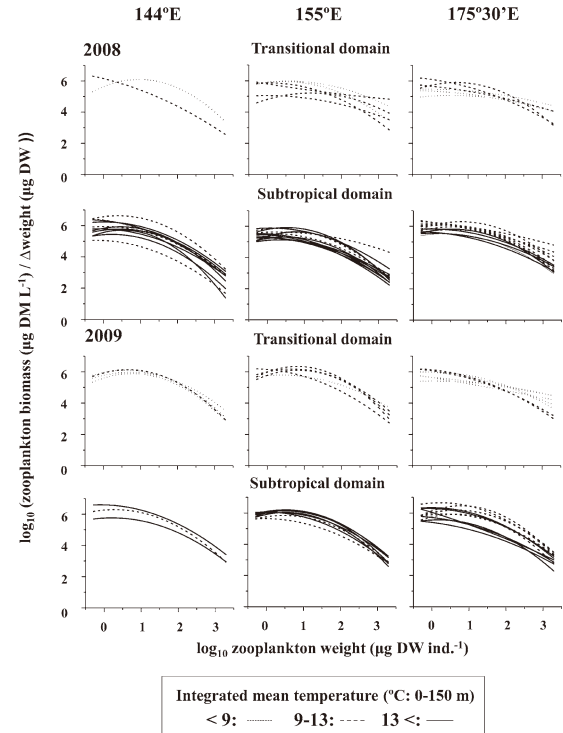


Fig. 7. Normalized biomass size spectra (NBSS) in the transitional and subtropical domains along the 144°, 155° and 175°30'E lines in the western North Pacific during 8 July to 1 August of 2008 and 2009. Types of lines are varied with the integrated mean temperature at each station.

て亜熱帯域のほうがNBSSの傾きが急になっており、大きなサイズクラスのバイオマスが小さかった。またバイオマス極大も移行領域に比べて亜熱帯域では小さなサイズクラスに見られた。全体的に東へいくほどNBSSの傾きは緩やかになっており、この傾向は移行領域ほど顕著であった。また、各領域において積算水温が低い定点のものほどNBSSの傾きは緩やかであった。経年的な変化としては155°Eの移行領域において、2008年のほうが2009年に比べてNBSSの傾きが緩やかであった。

考 察

出現個体数及びバイオマス

全ての年及び領域に共通する現象として出現個体数とバイオマスにおける動物プランクトンサイズ組成の違いが挙げられる。つまり出現個体数では、1mm以下のサイズクラスが卓越するが(Fig. 5)、バイオマスでは1-4mmの大型なサイズクラスが優占していた(Fig. 6)。この単位(出現個体数とバイオマス)による動物プランクトンサイズ組成の違いは、初夏の西部北太平洋155°線に沿った経年変動の観察でも報告されている(横井ら, 2008)。動物プランクトン群集に個体数として優占するのは基本的に小型なサイズクラスであるが、小型なサイズクラスは1個体のバイオマスが小さいためバイオマスでみるとその比率

は低くなり、代わって1個体のサイズの大きな大型なサイズクラスが優占するといえる。

次に、動物プランクトンの緯度変化について考察を行う。出現個体数では、144°Eでは亜寒帯境界のすぐ南にピークがあり、175°30'Eでは北緯40°N付近にピークがあったが、155°Eでは移行領域にピークがあった(Fig. 5)。バイオマスはいずれのトランセクトでも移行領域で高い値を示していた(Fig. 6)。全動物プランクトンバイオマスがいずれの経度トランセクトにおいても移行領域で高いことは動物プランクトン群集構造の違いに起因すると考えられる。つまり、亜熱帯域では小型な動物プランクトンが優占するが、移行領域は*Neocalanus*属や*Eucalanus*属といった体サイズ(体重)の大きなカイアシ類が優占するため(Nagasawa et al., 2001; Kobari et al., 2003)、動物プランクトンバイオマスは移行領域において高いと解釈することができる。移行領域において大型なサイズクラスが優占することは出現個体数のサイズ組成からもうかがえる(Fig. 5)。動物プランクトン出現個体数の極大を示す緯度が経度トランセクトによって異なっていたことは興味深い。出現個体数のピークはバイオマスの緯度変化とはほとんど対応しておらず、144°Eと175°30'Eでは亜熱帯域に155°Eでは移行領域にみられた。出現個体数のピークは0-1 mmのサイズクラスにより構成されており、これはどの出現ピークにおいても共通していた(Fig. 5)。この1 mm以下のサイズクラスは小型なため、現場一次生産量の多寡に応じてすみやかに増減することが予想される。その観点からみると、各経度トランセクトにおける動物プランクトン出現個体数のピークは現場一次生産量の多寡を反映しているのかもしれない。

動物プランクトンの経度変化についてみると、出現個体数のピークは144°Eと175°30'Eでは230,000 ind. m⁻²以上の高い値であったが、155°Eではピークでも140,000 ind. m⁻²以下と低い値であった(Fig. 5)。また、前述のように経度トランセクトによって出現個体数のピークを示す緯度は異なっていた。バイオマスの経度変化についてみると、144°Eでは小型なサイズクラスの占有率が高いが、175°30'Eでは2-4 mmのサイズクラスが優占していた(Fig. 6)。前述のように出現個体数のピークは小型なサイズクラスが多く、現場一次生産量の多寡を反映したものと考えられるため、そのピークを示す緯度が経度トランセクトによって異なっていたことは、生産量ピークを示す緯度が経度トランセクトによって異なっていることの反映かもしれない。実際に、水理環境の解析からも亜寒帯境界の緯度は東部ほど北上しており(Figs. 1, 3)、この海洋環境の経度差が動物プランクトン出現個体数におけるサイズクラスの経度変化に関係しているのかもしれない。

海洋環境と動物プランクトンの経年変動としては、2つの大きな変化がみられた。すなわち、① 海洋環境においては144°Eの水温と塩分が2009年は著しく低く、亜寒帯境界の位置も、2008年は41°40'N付近であったのに対し

て2009年は37°40'Nと大幅に南下していた(Figs. 1, 3)。② 動物プランクトン群集においては155°Eの2008年ではESDが5 mm以上のサイズクラスの占有率が高く、この傾向は特にバイオマスにおいて顕著であった(Fig. 6)。144°Eにみられた海洋環境の経年変動は亜寒帯境界の位置を大きく南下させたが、動物プランクトン群集にはあまり明確な経年変動をもたらししていなかった(Figs. 5-6)。144°Eの亜熱帯域では同所的な水温が2009年は2008年に比べて約8°Cも低いため、動物プランクトン群集構造に経年変動があると予想されるが、OPCによる解析では144°Eにおける経年変動を検知できなかったことは、2009年は大型な亜寒帯性種が南方まで出現したが低水温のために発育が遅く、小さなサイズクラスのままであったことなど群集構造の南下の相殺する要因があったと考えられるが、その詳細は不明である。本研究のような経度トランセクトにおいて水温が大型カイアシ類の発育を規制していることはよく知られている(Batten et al., 2003)。

動物プランクトンサイズ組成において155°Eの2008年に5 mm以上のサイズクラスが優占したことは興味深い。同じ155°Eにおいて、2009年には5 mm以上のサイズクラスはほとんど出現していない(Fig. 6)。この2008年の155°Eにみられた5 mm以上のサイズクラスの優占は主にサルパ類によっていた(OPC測定時による観察)。155°Eにおいて水温と塩分環境は両年でさほど大きく異ならなかった(Fig. 3)。ただ、特徴的であったのは2008年のほうが水深50 m以浅の躍層発達が2009年に比べて顕著であったことが挙げられる。これは水温の鉛直断面図からも明らかで、2008年のほうが2009年に比べて水深50 m以浅でより等水温線が密になり、躍層が発達している様子が伺えた(Fig. 2)。横井ら(2008)は155°線の初夏の動物プランクトン群集解析を通して、サルパ類やウミタル類といったゼラチン質濾過食者が卓越するメカニズムとして、水温躍層の発達が表層への栄養塩供給を妨げ、ピコ・ナノサイズの植物プランクトン優占をもたらす、小型サイズ粒子を効率的に摂餌できるゼラチン質濾過食者が増加することを挙げている。本研究においてもESDが5 mm以上のサルパ類が優占した155°Eの2008年は2009年に比べて水温躍層が発達しており(Fig. 2)、このシナリオ(水温躍層の発達 → 栄養塩供給の妨げ → ピコ・ナノサイズ植物プランクトンの優占 → ゼラチン質濾過食者の優占: 横井ら, 2008)が当てはまるものと考えられる。

NBSS

NBSSの結果では、全体的に東へ行くほどNBSSの傾きが緩やかになっていったことが注目される(Fig. 7)。バイオマスのサイズ組成においても3本の経度トランセクトのうち最も日本側(西側)の144°Eでは0-1 mmのサイズの占有率が高かったが、東へ行くにつれてその占有率は下がり、2-4 mmのサイズクラスの占有率が高くなっていた(Fig. 6)。前述のように、小型なサイズクラスは世代時間

が短いため一次生産量の多寡に応じてすみやかに増加しうると考えられ、0-1 mm のサイズクラスが多いことは現場生産量が多いことの反映かもしれない。本研究で扱った西部北太平洋では、外洋域の植物プランクトン生産を規制する要因となっている溶存鉄濃度に明確な東西差があり、西側は大陸からの偏西風による供給によって高濃度であり、東側は大気からの供給が乏しいため低濃度であることが報告されている (Takata et al., 2006 ; Kitayama et al., 2009)。溶存鉄濃度の東西差を考慮すると、144°E で 0-1 mm のサイズが優占するのは当海域では鉄制限がより少なく、一次生産量が多いことの反映かもしれない。西側の 144°E では小型サイズが優占するため、NBSS の傾きが急であるが、東へ行くにつれて徐々にその傾きは緩やかになっていった (大型なサイズクラスが優占していた) ものと解釈することができる。北太平洋亜寒帯域の一次生産量に明確な東西差があり、粒状有機炭素輸送量も西部で多いことが近年報告されている (Kawakami et al., 2010)。

NBSS において注目されるのはバイオマスの極大を示すサイズが海域によって異なっていたことである (Fig. 7)。各領域における水温毎にバイオマス極大を示す ESD サイズを Table 1 にまとめた。バイオマス極大の ESD は 575-2,204 μm と海域によって異なっていた。いずれの年においても移行領域は亜熱帯域よりも大型なサイズに極大があり、また同じ領域内においても水温が低いほうがバイオマス極大の ESD サイズは大型であり、これは NBSS の結果ともよく一致していた (Fig. 7)。このバイオマス極大のサイズはバイオマスの集中しているサイズの指標となっている (Kimmel et al., 2006)。本研究の移行領域においてバイオマス極大のサイズが大型であったことは、移行領域の動物プランクトン群集のほうが大型な種 (カイアシ類の *Neocalanus* 属や *Eucalanus* 属) によって占められることによるのであろう。これらの種は当海域において冷水性種としての挙動を示しており (小達, 1994 ; Chiba et al., 2009), 同じ領域内で水温が低いほうがバイオマスピークのサイズが大型であったのはこの反映であると考えられる (Table 1)。

NBSS の結果においても 1 つ注目されるのは、経年的な変化として 155°E の移行領域において 2008 年のほうが 2009 年に比べて NBSS の傾きが緩やかであったことである。これはバイオマスのサイズ組成をみても明らかなように、155°E の 2008 年には ESD が 5 mm 以上のサルパ類が出現していたため (Fig. 6), NBSS の傾きが緩やかになっていったと解釈することができる (Fig. 7)。理論上、NBSS の傾きは -1 よりわずかに低い値に収束すると考えられている (Platt and Denman, 1977, 1978)。これまで NBSS の傾きが報告されている水圏生態系の値と本研究の 2008 年及び 2009 年の移行領域と亜熱帯域の結果を Table 2 にまとめた。本研究の結果は NBSS の傾きが 2008 年はいずれの領域も -0.42 ~ -0.43 と極めて緩やかで、一方 2009 年は移行領域で -0.64, 亜熱帯域で -0.75 という値であった (Table 2)。

Table 1. Summary on the peak size of the normalized biomass size spectra (NBSS) at < 9°C and 9-13°C integrated mean temperature regions in the transitional domain and at 9-13°C and 13°C < regions in the subtropical domain in the western North Pacific during 8 July to 1 August 2008 and 2009.

Year/Region	Temp. (°C)	Size (μm : mean $\pm$ 1sd)
2008		
Transitional domain	< 9	2,204 $\pm$ 550
	9-13	1,820 $\pm$ 823
Subtropical domain	9-13	1,312 $\pm$ 832
	13 <	672 $\pm$ 339
2009		
Transitional domain	< 9	1,983 $\pm$ 653
	9-13	1,116 $\pm$ 845
Subtropical domain	9-13	1,022 $\pm$ 459
	13 <	575 $\pm$ 91

これら本研究の傾きを他水圏生態系と比較すると、その変動性が高いことと傾きの値がより正に近いという 2 点が特徴として挙げられる。2008 年において傾きが -0.42 ~ -0.43 と極めて緩やかであったのは前述のようにこの年に ESD が 5 mm 以上の大型なサルパ類が出現していたためであると考えられる (Figs. 6, 7)。一方、2009 年はサルパ類の 5 mm 以上のサイズクラスはほとんど出現せず (Fig. 6), 2009 年において得られた NBSS の傾き (移行領域では -0.64, 亜熱帯域では -0.75) は夏季の当海域における一般的な動物プランクトン群集 (カイアシ類) の反映であると考えられる。すなわち、移行領域では大型なカイアシ類が出現するため傾きは緩やかで、亜熱帯域では小型な種が優占するため傾きは急であると解釈することができる。

NBSS の傾きは理論上 -1 に近い値になることを考慮すると、本研究の値 (-0.42 ~ -0.75) は極めて緩やかであるといえる。これは Suthers et al. (2006) が述べている「パルス状の栄養塩供給がある水圏生態系」に近いと考えられる。パルス状の栄養塩供給がなされる水圏生態系では、一時的に供給された栄養塩を受けて小型なサイズが一時的に増えるが、その生産物はよりサイズが大型な高次捕食者が摂餌し、高次捕食者の世代時間は体サイズの小さな低次食段階のものより長いいため、NBSS の傾きは緩やかになるとされている (Suthers et al., 2006)。本研究の調査海域である西部北太平洋は、冬季の鉛直混合によってパルス状の栄養塩供給があり、それ以降特に亜熱帯域や移行領域南部では栄養塩が乏しい状況が周年続くと考えられ、このことが Suthers et al. (2006) の述べる Nutrient Pulse 状態 (栄養塩の供給がパルス状である水圏生態系) に当てはまると考えられる。

当海域の NBSS の傾きを緩やかにするその他の要因として、サルパ類など大型な動物プランクトンが出現する

Table 2. Comparison on the slope of the normalized biomass size spectra (NBSS) from various locations.

Year/Region	<i>n</i>	Slope	Range	<i>r</i> ²	References
Northwest Pacific Ocean					
2008					
Transitional domain	14	-0.42	-0.14~-1.00	0.89	This study
Subtropical domain	34	-0.43	-0.13~-1.13	0.93	This study
2009					
Transitional domain	16	-0.64	-0.03~-1.10	0.93	This study
Subtropical domain	22	-0.75	-0.12~-1.02	0.98	This study
North Pacific Ocean	11	-1.13	—	0.85	Rodriguez and Mullin (1986)
Lake Superior	11	-1.10	-1.00~-1.15	0.94~0.98	Sprules and Munawar (1986)
Lake Huron	8	-1.02	-0.90~-1.18	0.59~0.94	Sprules and Munawar (1986)
Lake Ontario	4	-0.97	-0.90~-1.04	0.82~0.90	Sprules and Munawar (1986)
Lake Erie	4	-0.99	-0.77~-1.24	0.62~0.90	Sprules and Munawar (1986)
Lake St. Clair	14	-0.90	-0.76~-1.05	0.68~0.89	Sprules and Munawar (1986)
Inland Lakes	25	-0.98	-0.92~-1.05	0.93~0.98	Sprules and Munawar (1986)
Northwest Atlantic Ocean	214	-1.14	-1.09~-1.17	0.99	Quinones et al. (2003)
Chesapeake Bay	33	-1.32	-0.45~-1.70	0.87	Kimmel et al. (2006)
South West Coral Sea	72	-1.00	-0.49~-1.31	0.95	Suthers et al. (2006)
Coral Sea	3	-0.97	-0.94~-0.99	—	Baird et al. (2008)
Tasman Sea	3	-0.69	-0.59~-0.78	—	Baird et al. (2008)
Australian Estuary	15	-1.89	-0.72~-3.06	—	Moore and Suthers (2006)
North Iberian Shelf	70	-1.11	-0.90~-1.21	0.85	Nogueira et al. (2004)
Indian Ocean	7	-1.87	—	0.78	Piontkovski et al. (1995)
California Current	6	-1.25	-0.53~-1.96	0.2~0.96	Huntley et al. (1995)
Gulf of St. Lawrence (Estuary)	2	-0.90	—	—	Herman and Harvey (2006)
Gulf of St. Lawrence (Open Water)	15	-0.47	—	—	Herman and Harvey (2006)

ことが挙げられる (Figs. 6, 7)。サルパ類などゼラチン質動物プランクトンは体サイズが大型であるものの、実際にはピコ・ナノサイズの粒子を捕食するため、単純に 1/10 サイズの生物間に被食-捕食関係があるとする NBSS の理論 (Platt and Denman, 1977, 1978) に当てはまらない分類群であるといえる。これら 2 つの要因 (栄養塩の供給がパルス状であることとサルパ類などゼラチン質動物プランクトンが優占すること) により夏季の西部北太平洋の NBSS の傾きは従来の研究よりもより緩やかな傾きになっていたと考えられる。外洋域において NBSS の傾きが正に近いことは、Gulf of St. Lawrence において沿岸と外洋を比較した研究でも報告されており (Herman and Harvey, 2006), NBSS の傾きが沿岸域では -0.90 なのに対して外洋域では -0.47 と本研究に近い値であった (Table 2)。

謝 辞

本研究に用いた動物プランクトン試料や水理環境データの採集に際し、多大なご協力を頂いた青森県水産総合研究センターの調査船「開運丸」の船長、乗組員の皆様に謹んで御礼申し上げます。また試料を御提供頂いた(独)

水産総合研究センター遠洋水産研究所の外洋いか研究室の酒井光夫室長に心から御礼申し上げます(所属は当時のもの)。本研究は科学研究費補助金(基盤研究(A) 17H01483, 若手研究 18K14506, 基盤研究(B) 19H03037)の成果の一部です。本研究の一部は北極域研究推進プロジェクト (ArCS) において実施されました。また本研究の一部は、公益財団法人水産無脊椎動物研究所の個別研究助成および北極域研究共同推進拠点研究者コミュニティ支援事業の補助を受けて実施しました。

参 考 文 献

- 安間 元・増田紀義・小林源司・山口秀一・目黒敏美・佐々木成二・大谷清隆 (1990) 夏季北太平洋 180 度線移行領域周辺の海洋構造とその変動. 北大水産彙報, **41**, 73-88.
- Baird, M.E., Timko, P.G., Middleton, J.H., Mullaney, T.J., Cox, D.R. and Suthers, I.M. (2008) Biological properties across the Tasman Front off southeast Australia. *Deep-Sea Res. I*, **55**, 1438-1455.
- Batten, S.D., Welch, D.W. and Jonas, T. (2003) Latitudinal differences in the duration of development of *Neocalanus plumchrus* copepodites. *Fish. Oceanogr.*, **12**, 201-208.

- Beaulieu, S.E., Mullin, M.M., Tang, V.T., Pyne, S.M., King, A.W. and Twining, S.T. (1999) Using an optical plankton counter to determine the size distribution of preserved zooplankton samples. *J. Plankton Res.*, **21**, 1939-1956.
- 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.
- Campbell, R.W. and Dower, J.F. (2008) Depth distribution during the life history of *Neocalanus plumchrus* in the Strait of Georgia. *J. Plankton Res.*, **30**, 7-20.
- Chiba, S., Sugisaki, H., Nonaka, M. and Saino, T. (2009) Geographical shift of zooplankton communities and decadal dynamics of the Kuroshio-Oyashio currents in the western North Pacific. *Global Change Biol.*, **15**, 1846-1858.
- Herman, A.W. (1988) Simultaneous measurement of zooplankton and light attenuation with new optical counter. *Cont. Shelf Res.*, **8**, 205-221.
- Herman, A.W. and Harvey, M. (2006) Application of normalized biomass size spectra to laser optical plankton counter net inter-comparisons of zooplankton distribution. *J. Geophys. Res.*, **111**, C05S05, doi: 10.1029/2005JC002948.
- Huntley, M.E., Zhou, M. and Nordhausen, W. (1995) Mesoscale distribution of zooplankton in the California Current in late spring, observed by Optical Plankton Counter. *J. Mar. Res.*, **53**, 647-674.
- Kawakami, H., Honda, M.C., Matsumoto, K., Fujiki, T. and Watanabe, S. (2010) East-West distribution of POC fluxes estimated from ²³⁴Th in the Northern North Pacific in autumn. *J. Oceanogr.*, **66**, 71-83.
- 河村章人 (1991) 親潮とその周辺海域一捕食者からみた摂餌場の一考察. 北水研報告, **55**, 35-46.
- Kimmel, D.G., Roman, M.R. and Zhang, X. (2006) Spatial and temporal variability in factors affecting mesozooplankton dynamics in Chesapeake Bay: Evidence from biomass size spectra. *Limnol. Oceanogr.*, **51**, 131-141.
- Kitayama, S., Kuma, K., Manabe, E., Sugie, K., Takata, H., Isoda, Y., Toya, K., Saitoh, S., Takagi, S., Kamei, Y. and Sakaoka, K. (2009) Control on iron distributions in the deep water column of the North Pacific Ocean: Iron (III) hydroxide solubility and marine humic-type dissolved organic matter. *J. Geophys. Res.*, **114**, C08019, doi: 10.1029/2008JC004754.
- Kobari, T., Ikeda, T., Kanno, Y., Shiga, N., Takagi, S. and Azumaya, T. (2003) Interannual variations in abundance and body size in *Neocalanus* copepods in the central North Pacific. *J. Plankton Res.*, **25**, 483-494.
- van der Meeren, T. and Naess, T. (1993) How does cod (*Gadus morhua*) cope with variability in feeding conditions during early larval stage? *Mar. Biol.*, **116**, 637-647.
- Michaels, A.F. and Silver, M.W. (1988) Primary production, sinking fluxes and microbial food web. *Deep-Sea Res.*, **35A**, 473-490.
- Moore, S.K. and Suthers, I.M. (2006) Evaluation and correction of subresolved particles by the optical plankton counter in three Australian estuaries with pristine to highly modified catchments. *J. Geophys. Res.*, **111**, C05S04, doi: 10.1029/2005JC002920.
- 元田 茂 (1957) 北太平洋標準プランクトンネットについて. 日本プランクトン研連報, **4**, 13-15.
- Motoda, S. (1959) Devices of simple plankton apparatus. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **7**, 73-94.
- Mullin, M.M. and Cass-Calay, S.L. (1997) Vertical distributions of zooplankton and larvae of the Pacific hake (whiting), *Merluccius productus*, in the California Current System. *CalCOFI Rep.*, **38**, 127-136.
- Mullin, M.M., Checkley, D.M. Jr. and Thimman, M.P. (2003) Temporal and spatial variation in the sizes of California current macrozooplankton: analysis by optical plankton counter. *Prog. Oceanogr.*, **57**, 299-316.
- Nagasawa, K., Ohtsuka, S., Saeki, S., Ohtani, S., Zhu, G.H. and Shiimoto, A. (2001) Abundance and *in-situ* feeding habits of *Neocalanus cristatus* (Copepoda: Calanoida) in the central and Western North Pacific Ocean in summer and winter. *Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish.*, **38**, 37-52.
- Nogueira, E., González-Nuevo, G., Bode, A., Varela, M., Morán, X.A.G. and Valdés, L. (2004) Comparison of biomass and size spectra derived from optical plankton counter data and net samples: application to the assessment of mesoplankton distribution along the Northwest and North Iberian Shelf. *ICES J. Mar. Sci.*, **61**, 508-517.
- 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. 東北水研報告, **56**, 115-173.
- Piontkovski, S.A., Williams, R. and Melnik, T.A. (1995) Spatial heterogeneity, biomass and size structure of plankton of the Indian Ocean: some general trends. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **117**, 219-227.
- Platt, T. and Denman, K. (1977) Organisation in the pelagic ecosystem. *Helgoländ. wiss. Meer.*, **30**, 575-581.
- Platt, T. and Denman, K. (1978) The structure of pelagic marine ecosystems. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.*, **173**, 60-65.
- Quinones, R.A., Platt, T. and Rodriguez, J. (2003) Patterns of biomass-size spectra from oligotrophic waters of the Northwest Atlantic. *Prog. Oceanogr.*, **57**, 405-427.
- Rodriguez, J. and Mullin, M.M. (1986) Relation between biomass and body weight of plankton in a steady state oceanic ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, **31**, 361-370.
- Sheldon, R.W., Sutcliffe, W.H. Jr. and Paranjape, M. (1977) Structure of pelagic food chain and relationship between plankton and fish production. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **34**, 2344-2353.
- Sprules, W.G. and Munawar, M. (1986) Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size and perturbation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 1789-1794.
- Suthers, I.M., Taggart, C.T., Rissik, D. and Baird, M.E. (2006) Day and night ichthyoplankton assemblages and zooplankton biomass size spectrum in a deep ocean island wake. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **322**, 225-238.
- Takata, H., Kuma, K., Saitoh, Y., Chikira, M., Saitoh, S., Isoda, Y., Takagi, S. and Sakaoka, K. (2006) Comparing the vertical distribution of iron in the eastern and western North Pacific Ocean. *Geophys. Res. Lett.*, **33**, L02613, doi: 10.1029/2005GL024538.
- Yamaguchi, A., Watanabe, Y., Ishida, H., Harimoto, T., Maeda, M., Ishizaka, J., Ikeda, T. and Takahashi, M.M. (2005) Biomass and chemical composition of net-plankton down to greater depth (0-5,800 m) in the western North Pacific Ocean. *Deep-Sea Res. I*, **52**, 341-353.
- 横井 裕・山口 篤・池田 勉 (2008) 光学式プランクトンカウンター (Optical Plankton Counter) を用いた初夏の西部北太平洋における動物プランクトン群集構造の緯度・経年変動解析. 日本プランクトン学会報, **55**, 9-24.