

北海道忍路湾におけるネット植物プランクトン群集の長期変動 (1984-2004年)

福井大介¹⁾・北辻さほ²⁾・池田 勉³⁾・志賀直信⁴⁾・山口 篤*

北海道大学大学院水産科学研究院海洋生物学分野浮遊生物学領域, 〒041-8611 北海道函館市港町 3-1-1

¹⁾ 現在: 京都学園大学, 〒621-8555 京都府亀岡市曾我部町南条大谷 1-1

²⁾ 現在: (独)水産総合研究センター, 〒220-6115 横浜市西区みなとみらい 2-3-3 クイーンズタワー B15 F

³⁾ 現在: オーストラリア国立海洋科学研究所

⁴⁾ 現在: 函館短期大学, 〒042-0955 函館市高丘町 52-1

Long-term changes in the abundance and community structure of net-phytoplankton in Oshoro Bay, Hokkaido

DAISUKE FUKUI¹⁾, SAHO KITATSUJI²⁾, TSUTOMU IKEDA³⁾, NAONOBU SHIGA⁴⁾,
AND ATSUSHI YAMAGUCHI*

*Plankton Laboratory, Faculty of Fisheries Sciences, Hokkaido University
3-1-1 Minato-cho, Hakodate, Hokkaido, 041-8611, Japan*

¹⁾ Present address: Kyoto Gakuen University, 1-1 Sogabecho Nanjo Ohtani, Kameoka, Kyoto, 621-8555, Japan

²⁾ Present address: Fisheries Research Agency, 15 F Queen's Tower B, 2-3-3 Minato Mirai Nishi-ku, Yokohama, Kanagawa, 220-6115, Japan

³⁾ Present address: Australian Institute of Marine Science, P.M.B. No. 3, Townsville M.C., Queensland, 4810, Australia

⁴⁾ Present address: Hakodate Junior College, 52-1 Takaokacho, Hakodate, Hokkaido, 042-0955, Japan

*Corresponding author. E-mail: a-yama@fish.hokudai.ac.jp

Abstract Phytoplankton samplings with 0.1 mm mesh nets were made bi-weekly or monthly at Oshoro-Bay, western Hokkaido, during 1984 through 2004 (21 years). Sea surface temperature (SST), specific gravity (SG) and transparency (TRANS) were also determined at each sampling. Daylight length (DAYLIGHT) was available from Homepage of Meteorological Agency. Throughout the study period, the abundance of phytoplankton ranged from 5.2 to 179,682 cells L⁻¹ (grand mean: 3,037) in which centric diatoms were most abundant (mean: 79.5% of the total), followed by pennate diatoms (17.0%) and dinoflagellates (3.5%). The total number of species identified was 99 for centric diatoms, 35 for pennate diatoms and 23 for dinoflagellates. From cluster analysis based on Bray-Curtis similarity index, phytoplankton communities were classified into five groups. As a long-term pattern, signature of regime shift (cool to warm) occurred in 1989/1990 in the broad Northern Hemisphere was detected in the anomalies of SST and the total phytoplankton abundance, but was unclear in those of SG, TRANS and phytoplankton community structure. Rather, partial autocorrelation analysis for environmental factors (SST, SG, TRANS and DAYLIGHT) and phytoplankton abundance, and cluster analysis for phytoplankton community structure revealed that the most predominant pattern was seasonal, reflecting local climate events with 12-month cycles.

Key words: community structure, long-term changes, Oshoro Bay, phytoplankton, regime shift

1. 序 論

地球温暖化の海洋生態系へ与える影響を理解する手段のひとつとして、歴史的資料を用いた気候変動と海洋構造の変化、それに伴う生物群集の応答についての長期モニタリングと解析が世界の様々な海域で現在行われている(田所ほか 2008)。北太平洋においても表面水温や水位の長期データから10年周期の変動やENSO(エルニーニョ南方振動)に関連したレジームシフトが検出されている(Tanimoto et al. 1993, Minobe 1997)。海洋表層の物理構造の変動は、栄養塩の深層からの輸送量を介して植物プランクトン生産量に影響し(Karentz & Smayda 1998, 千葉 2001, Adrian et al. 2006)、さらに食物連鎖を通して動物プランクトン、そして魚類、海鳥など高次栄養段階に位置する生物へ順次波及することが報告されている(Aebischer et al. 1990)。

北太平洋亜寒帯域の植物プランクトン現存量(クロロフィル色素量)と動物プランクトン現存量の経年変動解析(1954-1994年)によると、いずれも1960年代、1970年代の初めにかけてその前後の年代よりも数倍高く、これは当海域の長期気象変動と密接に関連していると考えられている(Sugimoto & Tadokoro 1997)。Chiba et al. (2004)は親潮域の春季における30年間の資料を解析し、同海域では長期にわたって水柱の成層化が徐々に強固となり、その結果深層からの栄養塩補給が妨げられ、珪藻の細胞数や通常春季に多い植物プランクトン種が年々減少傾向にあると報じている。最近の研究によると、親潮域の植物プランクトン生産量の年変動にはアリューシャン低気圧が密接に関連しており、この低気圧が強い年は冬季の季節風が強まるため表層混合層が深くなり、その結果親潮域の春季の植物プランクトンは光不足(臨界深度<混合層)に陥り、生産量は減少することが報告されている(Miller et al. 2004)。

このように外洋性植物プランクトン群集の変動は大きな時空間スケールで変化する気象現象に起因する一方、沿岸性植物プランクトン群集は大規模気象現象に加えて水理環境、局地気象、富栄養化など、その地域特有の小規模な時空間スケールの環境変動に強く影響されることが米国、ヨーロッパの沿岸域から報告されている(Karentz & Smayda 1998, Facca et al. 2002, Nikulina 2003)。しかし、我国沿岸における長期観測資料(20年以上)に基づく植物プランクトン群集変動とその要因の解析事例は東京湾における吉田・石丸(2008)と瀬戸内海播磨灘におけるNishikawa et al. (2009)の報告があ

るのみである。

北海道西部の日本海に面した石狩湾南西部に位置する忍路湾では、1947年から2004年まで長期にわたって定期的な海洋観測と植物プランクトン採集が行なわれ、その一部はすでに報告されている(Kawamura 1966, 元田 1971, Motoda et al. 1987, 鹿又・小鳥 2000)。本研究ではこれらの長期連続採集試料のうち、1984-2004年(21年間)の試料を用いて、植物プランクトンの種査定と細胞数密度の算出を行い、現存量(細胞数密度)と群集構造の長期変動と同湾の環境要因との関係を明らかにすることを目的とした。

2. 材料と方法

調査は1984年から2004年にわたり、月1~2回の頻度で行われた。植物プランクトン試料は、濾水計を取り付けた円錐形ネット(口径30 cm, 目合い0.1 mm)を用い、忍路湾中央部(水深5 m)の定点(A)から湾口部(水深15 m)の定点(B)に向かって、海面直下を毎秒1 mの速度で水平に約340 m 曳網して得た(Fig. 1)。採集後プランクトン試料は10% 中性ホルマリン溶液中で保存した。実験室でこのサンプルをよく攪拌し、0.5 mLをグリッドのついた検鏡用チャンバーにとり、生物顕微鏡下(倍率150~300倍)で種同定と計数を行なった(Guillard 1978)。検鏡はネットの目合い(0.1 mm)を考慮し、細胞の大きさが0.1 mm以上の植物プランクトンを対象に行った。計数の基準として、ランダムに選んだ

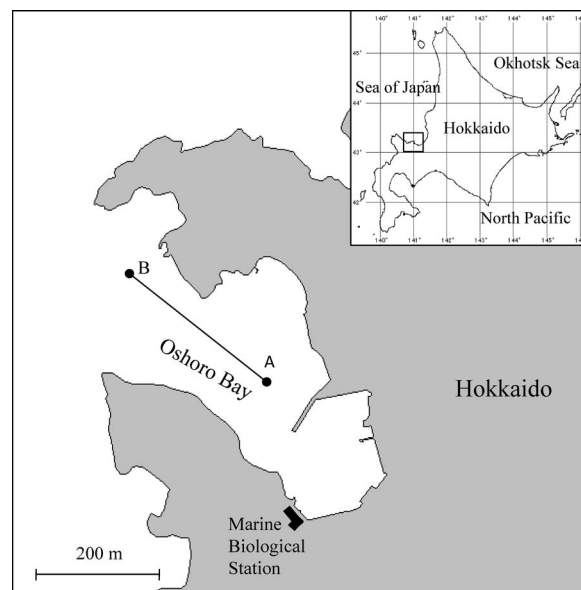


Fig. 1. A map showing a sampling transect (A-B) in Oshoro Bay, western Hokkaido.

チャンバー底面について、グリッド毎に細胞数を計数し、全植物プランクトン数が300細胞以上に達したとき、あるいは細胞数が少ない場合には、チャンバーの底面積の3分の1以上の視野を観察し計数した。植物プランクトンの種同定および分類について、珪藻類は主に小久保(1960)、渦鞭毛藻類は山路(1984)に従った。また、円心目珪藻に関してはTomas(1997)やHorner(2002)も参考にした。濾水計は採集日毎にキャリブレーションを行っていなかったため、1984年11月5日、11月26日、1985年1月21日、2月28日、3月12日、4月18日、5月23日に行われたキャリブレーション値を基準とし、各採集日におけるネットの濾水量を求め、植物プランクトンの細胞数密度を算出した。

プランクトン採集と同時に表面水温(SST: °C)を棒状温度計で測定した。また、赤沼式比重計を用いて海水の比重 σ_t (SG: g cm⁻³)と、セッキ板を用いて海水の透明度(TRANS: m)を測定した。環境データは月1回の調査が行われた場合はその値を、月2回の調査が行われた

場合はその平均値を計算し、各々の月の代表値として扱った。各月の累積日照時間(DAYLIGHT: h mo⁻¹)を気象庁ホームページ(<http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>)より得た。

植物プランクトン群集構造の類似度の解析にはコンピュータソフト(BIOSTATII)によるクラスター分析を用い、サンプル間の個体数密度と種組成の違いに基づいて、全サンプルをいくつかのグループに分類した。本解析の対象としたのは、一度でも各サンプルにおいて全植物プランクトン数の5%以上を占めた種で、細胞数密度(x : cells L⁻¹)を対数変換($\log_{10} [x+1]$)し、Bray-Curtis similarity indexにより類似度マトリックスを作成後、平均連結法(UPGMA: Unweighted Pair Group Method using Arithmetic average)でデンドログラムを作成、任意の非類似度で区切っていくつかのグループに分けた(Field et al. 1982)。各水理環境要因と細胞数密度の時系列データに含まれる周期性をみるため偏自己相関係数(Partial Autocorrelation Coefficient)を計算

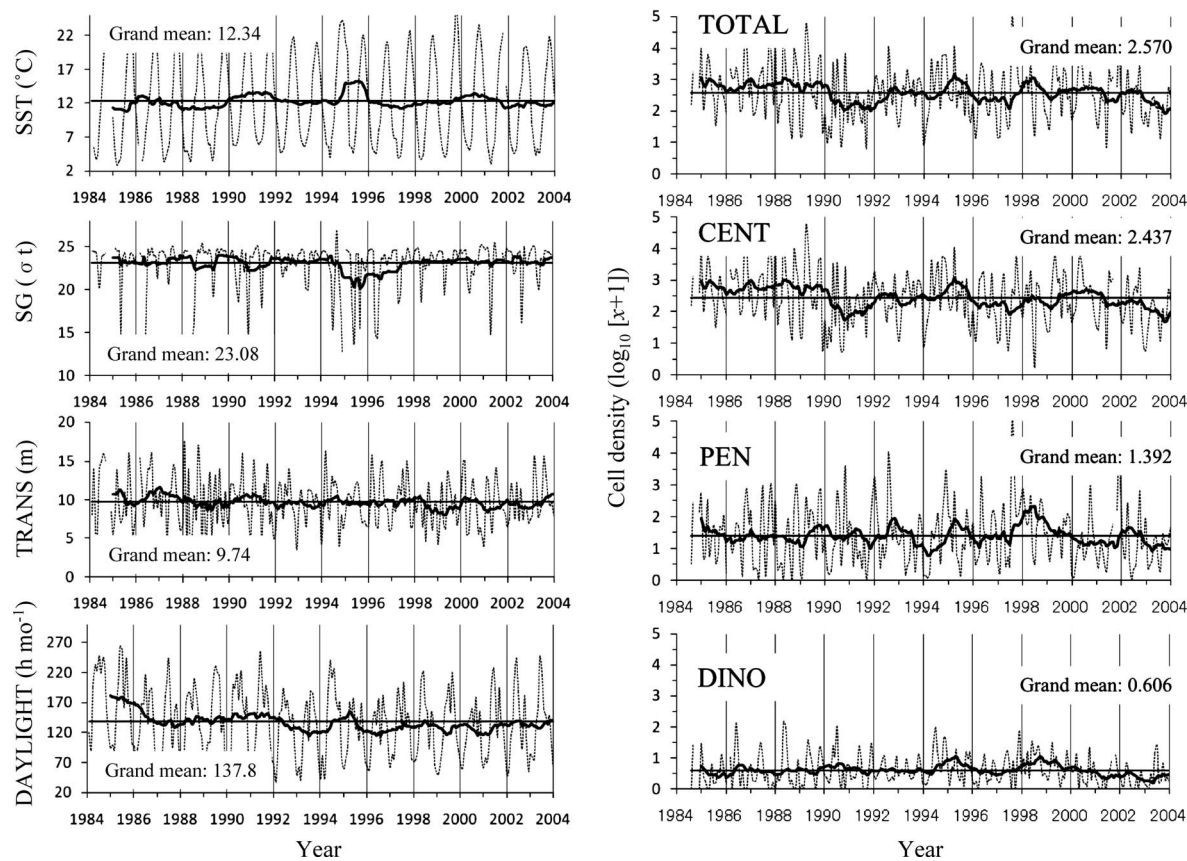


Fig. 2. Long-term variations in monthly/bi-weekly data of sea surface temperature (SST), specific gravity (SG), transparency (TRANS), day-light length (DAYLIGHT), cell densities of total phytoplankton (TOTAL), centric diatoms (CENT), pennate diatoms (PEN) and dinoflagellates (DINO) in Oshoro Bay, 1984–2004. Grand mean and 12 months moving means (bold line) are superimposed to facilitate detection of trends.

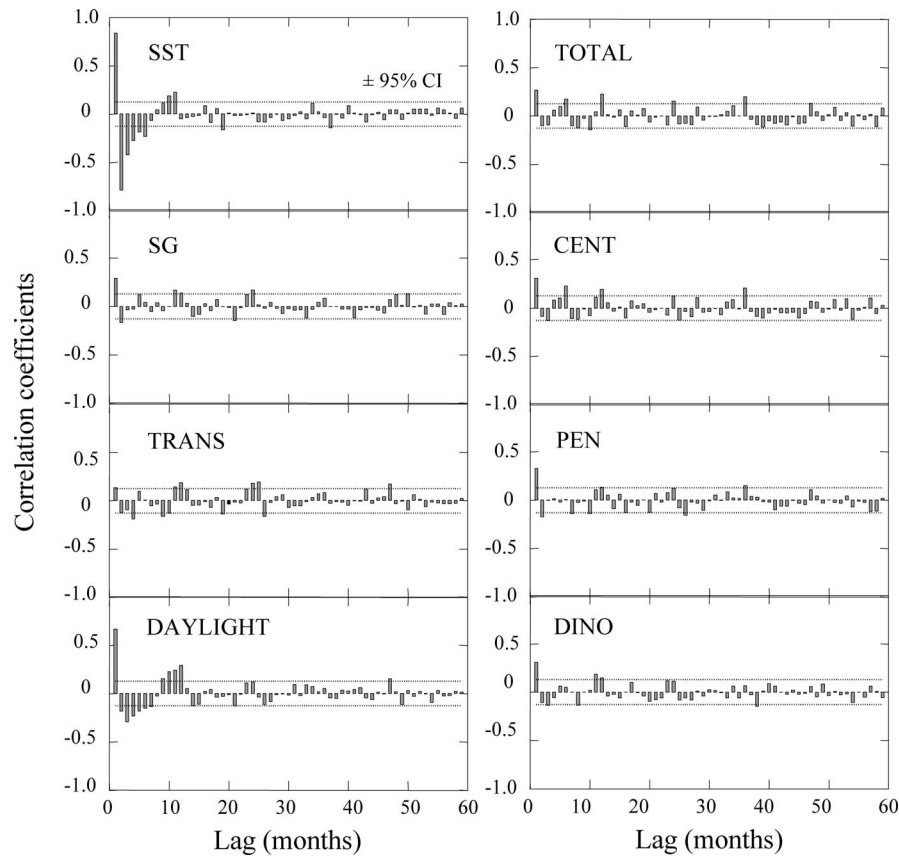


Fig. 3. Partial autocorrelation analyses of sea surface temperature (SST), specific gravity (SG), transparency (TRANS), day-light length (DAYLIGHT), cell densities of total phytoplankton (TOTAL), centric diatoms (CENT), pennate diatoms (PEN) and dinoflagellates (DINO) based on 1984–2004 data in Oshoro Bay.

し、コレログラムを作成した。

3. 結 果

3-1. 環境要因の経時変動

1984～2004年間を通して、SST, SG, TRANS, DAYLIGHTの平均(変動幅)はそれぞれ12.3°C(2.9～26.5), 23.08 g cm⁻³(12.71～26.93), 9.74 m(3.2～17.5), 137.8 h mo⁻¹(37.7～264.2)であった。それぞれの環境要因の経時変動パターンと、全期間平均からの偏差を計算、偏差は12ヵ月移動平均を求めて平滑化した(Fig. 2)。これまで、海洋環境の長期変動の指標として最もよく用いられるSSTでは1989～1990年にかけて偏差が負から正へと大きく変位し1992年まで正偏差が持続した。また1999～2000年にかけても同様の負偏差から正偏差への変位がみられた。SGとTRANSも不規則な変動を示したが、特にSGの偏差は1994～1995年に大きく負となり、1997年まで負の偏差が続いた。DAYLIGHTの偏差は1984～1985年に大きな正偏差が見られたが、以後不

規則に推移した。周期性を偏自己相関分析(コレログラム)で解析した結果、SST, SG, TRANS, DAYLIGHTいずれにも12ヵ月の有意な周期性が見られた(Fig. 3)。

それぞれの環境要因の周期性に12ヵ月が卓越したことから、21年間における各月平均値を計算し、1年間の季節変化特性を求めた(Fig. 4)。各環境要因の最高(最大)と最小(最低)はそれぞれSSTでは8月と2月、DAYLIGHTでは5月と1月に見られ、1年を1サイクルとして緩やかに増減していた。SGとTRANSの変動に周期性はやや不明瞭であったが、いずれも4月において最低値が見られた(Fig. 4)。

3-2. ネット植物プランクトンの経時変動

3-2-1. 出現種

1984～2004年の調査期間を通して、種同定に至らなかった spp. も1種と算定すれば、忍路湾に出現した植物プランクトンは円心目珪藻が25属99種、羽状目珪藻が21属35種、渦鞭毛藻が4属23種であった(Appendix)。

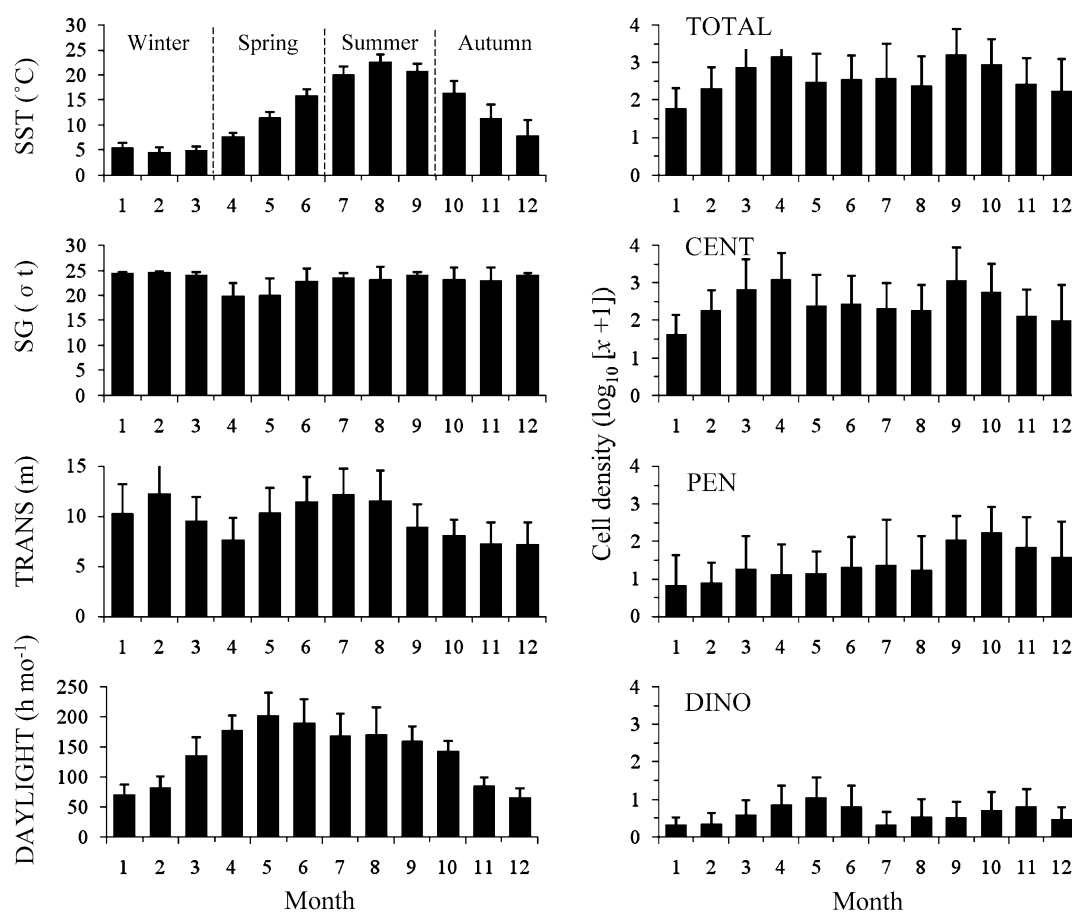


Fig. 4. Monthly variations in the mean sea surface temperatures (SST), specific gravity (SG), transparency (TRANS), day-light length (DAYLIGHT), cell densities of total phytoplankton (TOTAL), centric diatoms (CENT), pennate diatoms (PEN) and dinoflagellates (DINO) based on 1984–2004 data in Oshoro Bay. Bars indicate standard deviations. Vertical dashed lines in SST indicate seasonal categories used for correlation analysis between phytoplankton cell density and environmental parameters (see Table 2).

3-2-2. 細胞数密度

全調査期間を通して、各月の円心目珪藻、羽状目珪藻、鞭毛藻類およびこれら3分類群の総細胞数密度の平均(変動幅)はそれぞれ $1,940 \text{ cells L}^{-1}$ ($1 \sim 101 \times 10^3$), $1,120 \text{ cells L}^{-1}$ ($0 \sim 179 \times 10^3$), 102 cells L^{-1} ($0 \sim 241 \times 10^3$), $3,037 \text{ cells L}^{-1}$ ($5 \sim 179 \times 10^3$) であり、全期間を通して全植物プランクトン細胞数に占める円心目珪藻、羽状目珪藻、渦鞭毛藻の平均占有率は79.5%, 17.0% および3.5%であった。このように円心目珪藻が圧倒的に優占し、植物プランクトン総細胞数の変動は円心目珪藻とほぼ一致していたが、羽状目珪藻は1990年7, 9月, 1992年7~8月, 1997年7~8月, 12月, 2001年10~12月, 2002年11~12月に全植物プランクトン細胞密度の80~99%を占めていた(Fig. 2)。渦鞭毛藻は1997年5月と1998年5~6月に50~90%の高い占有率を示した。しかし該当期間の全植物プランクトン細胞

密度の幅は $7.7 \sim 95.3 \text{ cells L}^{-1}$ と、非常に低い値であった。

それぞれの分類群およびその総計の対数変換した細胞数密度の経時変動及び21年間の月平均からの偏差(アノマリー)を12ヵ月の移動平均で平滑化した結果をFig. 2に示す。円心目珪藻(CENT)と渦鞭毛藻(DINO)の細胞数密度の偏差の経年変動パターンはよく似ていたが、羽状目珪藻(PEN)のそれは異なったパターンを示した。3分類群の総細胞密度(TOTAL)の偏差でその特徴をみると、以下に述べるように、1~数年の周期で増減を繰り返していた。Fig. 2に見られる周期性を偏自己相関分析(コレログラム)による1年(12ヵ月)以上の周期性を解析したところ、これら3分類群とその総計にはそれぞれ若干の相違はあるが6ヵ月(CENTとTOTALのみ)、12ヵ月, 24ヵ月, 36ヵ月程度の有意な周期が見られた(Fig. 3)。いずれの周期も約12ヵ月が基本となっ

Table 1. Five phytoplankton groups (A-E) separated by cluster analysis, and characteristics in terms of the season observed, major component species and thermal preference of each group. Characteristics of representative species are derived from Kokubo (1960) and Yamazi (1984).

Group	Season observed	Representative species	Characteristics
A	May–November	<i>Chaetoceros lorenzianus</i> <i>Chaetoceros affinis</i>	Warm water centric diatoms
B	January–April	<i>Thalassionema frauenfeldii</i> <i>Coscinodiscus</i> spp.	Cold water pennate diatoms Cold water centric diatoms
C	December–January	<i>Coscinodiscus</i> spp.	Cold water centric diatoms
D	June–August, 1997 November, 2001	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.	Warm water pennate diatoms
E	May–June, 1997, 1998	<i>Ceratium fusus</i>	Warm water dinoflagellates

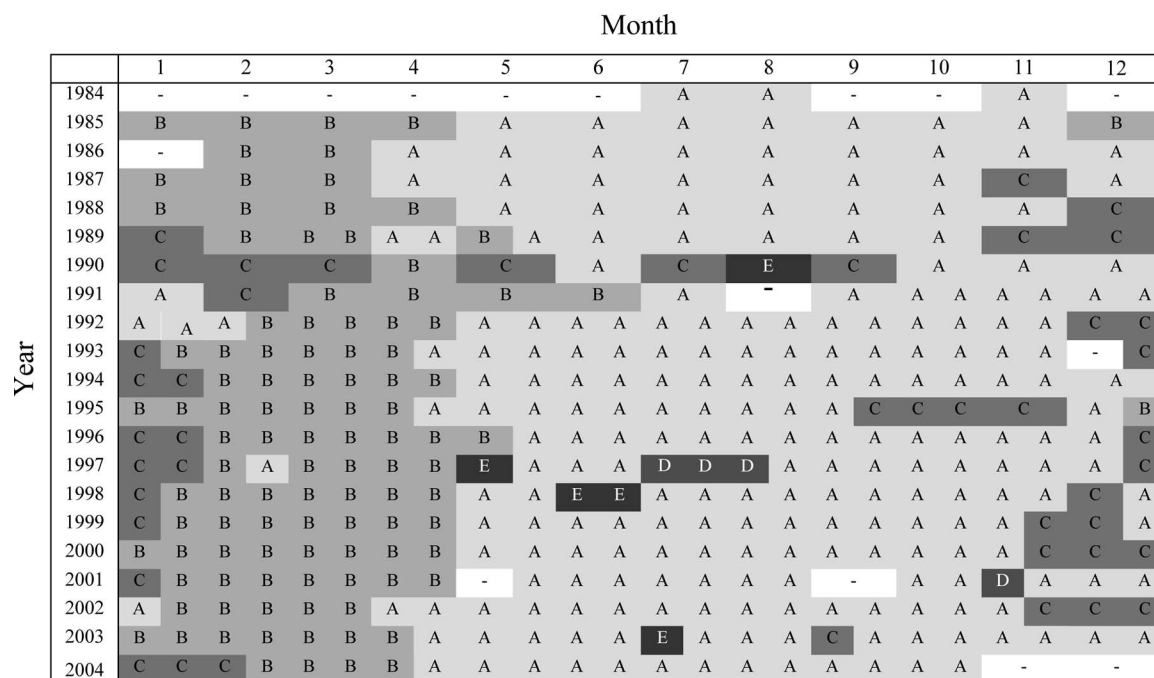


Fig. 5. Temporal variations in five phytoplankton community groups (A-E, cf. Table 1) in Oshoro Bay, 1984–2004. -: no data.

ているところから、1年間の季節変化を見るため21年間の月平均を計算した (Fig. 4)。その結果、円心目珪藻の細胞密度の最大は4月と9月にあり、最小は1月であった。羽状目珪藻と鞭毛藻の細胞密度の最大と最小はそれぞれ10月と1月、5月と1月に見られた (Fig. 4)。

3-2-3. 群集構造

クラスター解析から非類似度 89, 81, 73% で全調査期間に出現した植物プランクトン群集を5つのグループ (A~E) に分類することができた (Table 1)。この5グループのうち、5~11月に出現した暖水性円心目珪藻で特徴づけられるグループ A、1~4月に出現した冷水性円心目珪藻で特徴づけられるグループ B、12~1月に出現した冷水性円心目で特徴づけられるグループ C が特に重要であった (Fig. 5)。これらの各グループの季節的な

出現状況の経年変動をみると、1990~1991年ではその前後の年と異なり、例年冬季に出現するグループ C が夏季に出現し、例年冬季から春季に出現するグループ B が初夏まで出現していた。また、1995年と1997年も例年の各グループの出現の季節的な推移と異なり、グループ C が秋季に、特異的なグループ D が夏季に出現していた (Fig. 5)。

3-3. 環境要因と植物プランクトン

環境要因の変動には12ヵ月周期の季節変動が大きかったことから (Fig. 3)、SST が最も低かった1~3月を冬季、4~6月を春季、最も高かった7~9月を夏季、10~12月を秋季とグループ化し (Fig. 4)、各季節の環境要因 (SST, SG, TRANS, DAYLIGHT) と植物プランクトン

Table 2. Correlation coefficients between cell densities of total phytoplankton and environmental parameters (sea surface temperature: SST, specific gravity: SG, transparencies: TRANS, daylight length: DAYLIGHT) in Oshoro Bay, 1984–2004. For this comparison, all the parameters are grouped with winter (January–March), spring (April–June), summer (July–September) and autumn (October–December) based on seasonal changes in SST (cf. Fig. 4).
*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$. Degree of Freedom of all comparison was 19.

Environmental parameters	Cell densities of total phytoplankton			
	Winter	Spring	Summer	Autumn
Winter				
SST	-0.442*	-0.162	-0.163	-0.137
SG	-0.102	-0.331	-0.062	-0.234
TRANS	-0.243	0.181	-0.455*	0.213
DAYLIGHT	0.045	-0.231	-0.341	-0.311
Spring				
SST	0.171	-0.077	-0.238	-0.441
SG	0.127	-0.404*	0.189	0.038
TRANS	-0.065	-0.163	0.438*	0.339
DAYLIGHT	-0.136	-0.158	-0.281	0.253
Summer				
SST	-0.154	0.290	0.045	0.244
SG	-0.154	0.207	-0.142	0.483**
TRANS	-0.111	0.069	-0.295	0.270
DAYLIGHT	-0.100	0.356	-0.206	0.289
Autumn				
SST	-0.318	0.075	0.154	0.513**
SG	0.355	-0.120	-0.045	-0.390
TRANS	0.207	-0.059	0.320	0.300
DAYLIGHT	-0.426*	0.236	-0.029	0.586**

ン細胞数密度との相関分析を行った (Table 2). 冬季の植物プランクトン細胞数は冬季の SST, 秋季の DAYLIGHT と負の関係を示した. 春季の植物プランクトン細胞数は春季の SG と負の相関を示し, 夏季の細胞数は春季の TRANS と正の相関を示し, 秋季の細胞数は夏季の SG, 秋季の SST と DAYLIGHT と正の相関を示し, 植物プランクトン細胞数と相関のある環境要因は季節によって異なることが示された (Table 2).

4. 考 察

4-1. 環境要因の長期変動特性

レジームシフトとは「気候がある状態から他の状態へ, 各々の状態の持続期間よりもはるかに短い時間で遷移すること」と定義される (Minobe 1997). 表面水温と大気データ解析から北半球では 1925/26 年, 1945/46 年, 1956/57 年, 1970/71 年, 1976/77 年, 1988/89 年にレジームシフトが発生したことが知られている (Tanimoto et al. 1993, Yasunaka and Hanawa 2005). Senjyu et al. (1999) は, 日本海南部～北部の広い海域で 1951 年～1995 年の月平均表面水温偏差を解析し, 1980 年後半から 1990 年前半にかけて負偏差から正偏差に変化していることを見出し, これが北太平洋で同時

期に発生したレジームシフトに対応していることを報告している. 本研究においても忍路湾の表面水温 (SST) 偏差が 1989/90 年に負から正へと変位していたことは (Fig. 2), このレジームシフトに対応したものと判断される. しかし, この水温正偏差の持続期間については Senjyu et al. (1999) の 84 ヶ月に対し本研究では 24 ヶ月 (1990～1992 年, Fig. 2) と異なっていた. 日本周辺海域では 1999/2000 年に表層水温偏差が負から正へ変位後 4 年間持続し, これがレジームシフトかどうか議論されているが (Yasunaka and Hanawa 2005), 忍路湾においてもこれとタイミングの一致する表層水温の負から正への変位が 1999/2000 年に観察された (Fig. 2).

一方, 表面水温以外の環境要因である透明度, 比重, 月累積日照時間に関しては表面水温にみられたようなレジームシフトに一致した変化はみられなかった. 透明度は 1999 年および 2001 年から 2003 年にかけて低く, 比重は 1995 年から 1997 年にかけて顕著に低かった (Fig. 2). 1995/1997 に見られた顕著な比重の低下は同年代に記録された降雨量の増加によるものと考えられる (気象庁 HP). 表面水温以外の環境要因はこれら降雨量などに強く支配されていると考えられる.

4-2. 植物プランクトンの長期変動特性

円心目珪藻の細胞密度の偏差は 1990 年に正から負へ

変位し、負の状態が1993年まで続いた (Fig. 2). 植物プランクトンの分類群をみると、羽状目珪藻や渦鞭毛藻の同時期の変動は円心目珪藻とは一致していないが、全植物プランクトンに占める羽状目珪藻や鞭毛藻の割合が小さいため、全植物プランクトンの細胞密度偏差の変動は円心目珪藻の変動パターンを強く反映していた。1989/90年レジームシフトで見られた表面水温の上昇と植物プランクトン細胞密度の減少の因果関係について、表面水温の上昇が海水の鉛直混合を妨げ、底層からの栄養塩補給を減少させた結果と考えられる。植物プランクトン細胞数を左右する要因は季節により異なるが、本研究において冬季の植物プランクトン細胞密度に表面水温と負の相関があったことは (Table 2), この表面水温上昇が底層からの栄養塩補給を妨げていたことの反映と解釈できる。

Chiba & Saino (2002) は日本海の中央部において1972~1999年春季の植物プランクトン現存量 (クロロフィル量) の経年変動を解析し、1976/77年に発生した気象のレジームシフトを境に1980年代を通してクロロフィル量も減少したことを明らかにした。同海域の1980年代の表層の栄養塩は低く、それは日射量の増加により表層の成層がより強く発達し、深層からの栄養塩供給が妨げられた結果と説明している (Chiba & Saino 2002). このように栄養塩の供給が植物プランクトンの細胞密度に大きく影響していることを考慮すると、1995年~1997年に見られた急激な比重偏差の減少 (Fig. 2) は湾内への淡水流入とそれに伴う栄養塩の供給を意味することから (中多ほか 2001), この年代に植物プランクトンの細胞密度は高くなることが予想される。実際に1995~1997年の初頭では、円心目・羽状目珪藻、鞭毛藻の細胞密度偏差の急激な増加が見られたが、後半では減少していた (Fig. 2). 1995~1997年の後半における植物プランクトン細胞密度の減少の理由は不明であるが、前述のようにこの時期に降水量が増して (気象庁 HP), 累積日照時間 (DAYLIGHT) が負に転じたこと (Fig. 2) がその要因と考えられる。このように降水量の増加は、淡水流入量増加による栄養塩供給による正の作用と、累積日照時間が減少することによる負の作用の、相反する影響を植物プランクトン群集に与えていたと考えられる。

植物プランクトン群集のクラスター解析から、優占する5つの主要グループの季節遷移が明らかになった (Fig. 5). これらの優占グループの季節遷移の経年変動をみると、1989/90年のレジームシフトを契機にこれまで主として12~1月に出現したグループCが夏季に、

これまで1~4月に出現したグループBが6月まで出現するなどの他の年に比べて異なった様相を呈していた (Fig. 5). グループCの夏季出現について、1990年は本研究においてもSSTの偏差が負から正に転じたタイミングと一致しており (Fig. 2), レジームシフトに対応した植物プランクトン群集の変化と解釈することができる。

1999~2001年の忍路湾に見られた表面水温の上昇期間中、羽状目珪藻の細胞密度は負の偏差であったが、植物プランクトンの総細胞密度は1989/90年のレジームシフトと異なり、何れの偏差も小さかったが正の偏差であった (Fig. 2). 植物プランクトンの群集構造においても、5優占グループの季節的推移に前後の年代と特段変わった様相は見られなかった (Fig. 5). 1989/90年のレジームシフトで述べたように、表面水温の上昇が水柱の成層化を促し栄養塩の底層からの供給を妨げ、それによって植物プランクトンの細胞密度に影響するのであれば、1999/2000年のレジームシフトでは本研究では考慮していない他の環境要因 (例えば風による鉛直混合など) によって植物プランクトンへ栄養塩が供給されていた可能性も考えられる。ただ、植物プランクトン細胞数を規制する環境要因は季節により異なるため (Table 2), 本研究の植物プランクトン細胞数に1999/2000年のレジームシフトに対応した変動がみられなかった要因は特定し得なかった。

忍路湾長期連続採集資料のうち、元田 (1971) と Motoda et al. (1987) は1949~1969年のプランクトン沈殿量 (大部分は植物プランクトン) を解析して、寒冷年では沈殿量が多く、季節変動では年によって若干の変動がみられるものの春 (4月) と秋 (9月) に沈殿量のピークが見られることを報告した。それぞれのピークを構成する植物プランクトンは、春季は寒冷性円心目珪藻類

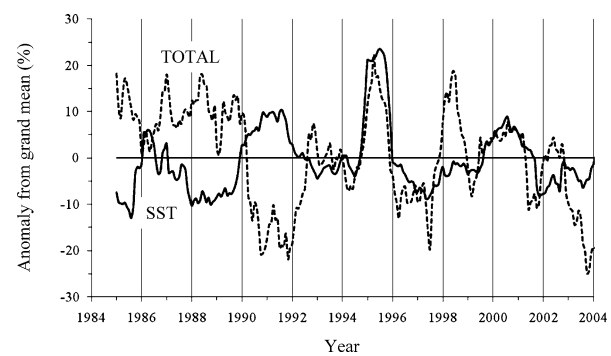


Fig. 6. Long-term variations in percentage anomaly from grand means of sea surface temperatures (SST) and cell densities of total phytoplankton (TOTAL) in Oshoro Bay, 1984–2004.

Chaetoceros atlanticus, 秋季は暖水性円心目珪藻類 *Chaetoceros affinis* であった (Kawamura 1966). プランクトン沈殿量と細胞数密度が互いに正比例関係にあると仮定し, 本研究 (1984~2004 年) の結果と比較すると, 本研究では SST と総細胞数密度との負関係は 1984~1994 年までは顕著であったが, それ以降両者の関係は不明瞭となっていた (Fig. 6). 年によって変動はあるものの全期間を平均して, 4 月と 9 月に細胞数密度のピークが出現し, それが円心目珪藻類で構成されていることは (Fig. 4, Table 1), 上述の Kawamura (1966), 元田 (1971) および Motoda et al. (1987) の結果と一致している.

4-3. 植物プランクトン長期変動の地域特性

近年, 沿岸域の植物プランクトン群集の長期変動の要因として水温, 塩分, 日射量, 栄養塩などの環境要因が重要であることを示す研究結果が世界各地より報告されている. 例えば, 米国 Narragansett Bay で 1959~1980 年にわたって植物プランクトン種組成の変遷を調査したところ, 水温や日射量の変化に連動した 5 年, 10 年を周期とした長期変動が検出されている (Karentz & Smayda 1998). 富栄養海域であるイタリアの Venice Lagoon では 1970 年代から 1990 年代初めまで大型植物が優占していたが, 1990 年代後半に始まった二枚貝漁業の活発化が海底堆積物粒子の再懸濁を引き起こし光透過を減少させ, 植物プランクトン細胞密度の減少と群集構造の変化を招いたと考えられている (Facca et al. 2002). フィンランド湾奥の Neva Estuary に出現する植物プランクトン群集は 1980 年代の中栄養海域種から, 1990 年代には富栄養海域種や汚染指標種へと大きく変化しており, 富栄養化による底層での酸素不足によりリン酸塩の再生が盛んになり, その結果として N:P 比が減少し, 窒素を大気中から窒素固定によって取りこむ能力を有する種が増加したと考えられている (Nikulina 2003).

東京湾では 1960~1970 年代にかけて高度経済成長に伴い富栄養化が急速に進行し, その結果珪藻の外洋性種が消滅し, 沿岸種も大きく減少した. 吉田・石丸 (2008) は 1981~2000 年にかけて毎月 1 回東京湾中央の 1 定点で採集された試料から植物プランクトンの種組成の季節・年変動を解析し, 冬季群集には年変動が見られないが, 春, 夏, 秋季群集には年変動がみられ, その原因として栄養塩濃度 (リン酸塩) やその構成比 (Si:N) の変動が密接に関与していることを示唆した. なお, この研究で東京湾に出現した珪藻類 25 属 94 種, 渦鞭毛藻類 9 属 32 種は忍路湾の本研究結果に比べて珪藻類 (円

心目+羽状目: 46 属 134 種, Appendix) では少なく, 渦鞭毛藻類 (4 属 23 種) では多かった.

瀬戸内海播磨灘では冬季の水温が年に 0.042°C ずつ上昇し, 溶存無機窒素 (DIN) が 1970 年代の 10 μ M 程度から 1990 年代後半の 5 μ M 程度まで減少した. Nishikawa et al. (2009) は 1973~2007 年にかけて播磨灘の 19 定点で採集された試料を解析し, 植物プランクトン細胞数は DIN と同様に 1970~1980 年代前半まで多く, 1980 年代後半以降減少しており, この 1980 年代半ばの細胞数変動に同調して優占種が *Skeletonema* 属から *Chaetoceros* 属に変わったことを明らかにした. 播磨灘におけるこのような植物プランクトン細胞数と優占種の長期変動は沿岸環境への人為起源の栄養塩流入量が減ったことによると考えられている.

このように, 植物プランクトン群集の長期変動の要因は, 海域特性 (沿岸域, 外洋域), 栄養塩環境 (富栄養, 中栄養, 貧栄養), 人為汚染の有無などによって大きく変化することが分かる. 半閉鎖的な忍路湾での植物プランクトンの現存量 (細胞密度) とその群集構造の経時的変動は, 基本的に環境要因の 1 年を 1 サイクルとした変化に対応したものであり (Fig. 3), 本調査が行われた 1984~2004 年に同湾を取り囲む陸上環境が大きく変化した証拠はない.

本研究では植物プランクトン細胞数を左右する環境要因は季節によって異なることが示された (Table 2). 冬季の細胞数が表面水温が低いと多いことは, 鉛直混合による栄養塩供給が重要なことを示している. また秋季の日照と負の関係があることも, 栄養塩が秋季に使い果たされないことが, 冬季の細胞数を多くする要因であることを示唆している. 春季の細胞数に春季の水の比重と負の相関があったことは (Table 2), 融氷水による栄養塩供給が重要なことを示している. 夏季にはその季節における環境要因との相関が見られなかったが, 冬季の透明度について負の, 春季の透明度について正の相関があった (Table 2). 忍路湾において透明度は植物プランクトン細胞数と負の関係がある (Fig. 4). これらのことは隣接する季節での植物プランクトン細胞数の多寡はシーソーパターン (冬季に細胞数が多いと, 春季に少なく, 夏季に再び多い) になっていることを示唆している. このように隣接する季節は栄養塩を巡って競合関係にあるのかも知れない. 秋季の細胞数は夏季の比重, 秋季の表面水温と累積日照時間の間に正の相関があった (Table 2). 秋季は表面水温が下がり, 成層が崩れていく季節であるが (Fig. 4), より成層が強固で表面に植物プランクトンが留まることが出来て, 日照条件のよい年に細胞数

Appendix. A list of species of centric and pennate diatoms and dinoflagellates recorded in plankton samples from Oshoro Bay, 1984–2004.

Species names were updated by referring Algaebase (<http://www.algaebase.org/>).

Centric diatoms		Pennate diatoms		Dinoflagellates
<i>Actinocyclus splendens</i>	<i>Chaetoceros lorenzianus</i>	<i>Hemiaulus sinensis</i>	<i>Asterionellopsis glacialis</i>	<i>Ceratium arietinum</i>
<i>Arachnoidiscus ehrenbergii</i>	<i>Chaetoceros messanensis</i>	<i>Leptocylindrus danicus</i>	<i>Bacillaria paradoxa</i>	<i>Ceratium articum</i>
<i>Arachnoidiscus ornatus</i>	<i>Chaetoceros mitra</i>	<i>Leptocylindrus minimus</i>	<i>Climacosphenia moniligera</i>	<i>Ceratium belone</i>
<i>Bacteriastrum comosum</i>	<i>Chaetoceros pelagicus</i>	<i>Leptocylindrus</i> spp.	<i>Cylindrotheca closterium</i>	<i>Ceratium candelabrum</i>
<i>Bacteriastrum delicatulum</i>	<i>Chaetoceros pendulus</i>	<i>Melosira moniliformis</i>	<i>Donkinia</i> spp.	<i>Ceratium carriense</i>
<i>Bacteriastrum elegans</i>	<i>Chaetoceros peruvianus</i>	<i>Odontella aurita</i>	<i>Fragilaria crotonensis</i>	<i>Ceratium furca</i>
<i>Bacteriastrum furcatum</i>	<i>Chaetoceros pseudocrinitus</i>	<i>Odontella longicirris</i>	<i>Fragilaria islandica</i>	<i>Ceratium fusus</i>
<i>Bacteriastrum minus</i>	<i>Chaetoceros radicans</i>	<i>Odontella sinensis</i>	<i>Fragilaria striatula</i>	<i>Ceratium gibberum</i>
<i>Bacteriastrum</i> spp.	<i>Chaetoceros rostratus</i>	<i>Odontella</i> spp.	<i>Fragilaria</i> sp.	<i>Ceratium lineatum</i>
<i>Bellerochea malleus</i>	<i>Chaetoceros siamense</i>	<i>Proboscia alata</i>	<i>Fragilariopsis oceanica</i>	<i>Ceratium macroceros</i>
<i>Biddulphia reticulata</i>	<i>Chaetoceros teres</i>	<i>Proboscia truncata</i>	<i>Grammatophora marina</i>	<i>Ceratium massiliense</i>
<i>Biddulphia rhombus</i>	<i>Chaetoceros tetrastichon</i>	<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	<i>Grammatophora serpentina</i>	<i>Ceratium pulchellum</i>
<i>Biddulphia robusta</i>	<i>Chaetoceros vanheurckii</i>	<i>Rhizosolenia acuminata</i>	<i>Gyrosigma fasciola</i>	<i>Ceratium trichoceros</i>
<i>Cerataulina pelagica</i>	<i>Chaetoceros</i> spp.	<i>Rhizosolenia castracanei</i>	<i>Licmophora lyngbyei</i>	<i>Ceratium tripos</i>
<i>Chaetoceros affinis</i>	<i>Climacodium biconcavum</i>	<i>Rhizosolenia hebetata</i> f. <i>semispina</i>	<i>Navicula elegans</i>	<i>Ceratocorys horrida</i>
<i>Chaetoceros atlanticus</i>	<i>Climacodium frauenfeldianum</i>	<i>Rhizosolenia hebetata</i> f. <i>hiemalis</i>	<i>Navicula</i> spp.	<i>Dinophysis acuminata</i>
<i>Chaetoceros borealis</i>	<i>Corethron criophilum</i>	<i>Rhizosolenia robusta</i>	<i>Neodenticula seminiae</i>	<i>Dinophysis caudata</i>
<i>Chaetoceros coarctatus</i>	<i>Corethron pelagicum</i>	<i>Rhizosolenia setigera</i>	<i>Nitzschia longissima</i>	<i>Dinophysis fortii</i>
<i>Chaetoceros concavicornis</i>	<i>Coscinodiscus centralis</i>	<i>Rhizosolenia styliiformis</i>	<i>Nitzschia sigma</i>	<i>Dinophysis norvegica</i>
<i>Chaetoceros constrictus</i>	<i>Coscinodiscus granii</i>	<i>Rhizosolenia</i> spp.	<i>Nitzschia vitrea</i>	<i>Dinophysis rotundata</i>
<i>Chaetoceros contortus</i>	<i>Coscinodiscus sub-bulliens</i>	<i>Skeletonema</i> spp.	<i>Nitzschia</i> spp.	<i>Protoperidinium conicoides</i>
<i>Chaetoceros convolutus</i>	<i>Coscinodiscus wailesii</i>	<i>Stephanopyxis nipponica</i>	<i>Plagiogrammopsis vanheurckii</i>	<i>Protoperidinium depressum</i>
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	<i>Coscinodiscus</i> spp.	<i>Stephanopyxis palmeriana</i>	<i>Pleurosigma angulatum</i>	<i>Protoperidinium</i> spp.
<i>Chaetoceros danicus</i>	<i>Dactyliosolen blavyanus</i>	<i>Thalassiosira angulata</i>	<i>Pleurosigma elongatum</i>	
<i>Chaetoceros debilis</i>	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	<i>Thalassiosira baltica</i>	<i>Pleurosigma intermedium</i>	
<i>Chaetoceros decipiens</i>	<i>Ditylum brightwellii</i>	<i>Thalassiosira nordenskiöldii</i>	<i>Pleurosigma</i> spp.	
<i>Chaetoceros decipiens</i> f. <i>singularis</i>	<i>Ditylum sol</i>	<i>Thalassiosira</i> spp.	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.	
<i>Chaetoceros densus</i>	<i>Ditylum</i> spp.	<i>Triceratium favus</i>	<i>Rhabdonema adriaticum</i>	
<i>Chaetoceros diadema</i>	<i>Eucampia groenlandica</i>	<i>Triceratium gibbosum</i>	<i>Rhabdonema arcuatum</i>	
<i>Chaetoceros didymus</i>	<i>Eucampia zodiacus</i>		<i>Synedra fulgens</i>	
<i>Chaetoceros distans</i>	<i>Guinardia cylindrus</i>		<i>Synedra</i> spp.	
<i>Chaetoceros diversus</i>	<i>Guinardia delicatula</i>		<i>Thalassionema frauenfeldii</i>	
<i>Chaetoceros eibonii</i>	<i>Guinardia flaccida</i>		<i>Thalassionema nitzschioides</i>	
<i>Chaetoceros frickei</i>	<i>Guinardia striata</i>		<i>Thalassiothrix longissima</i>	
<i>Chaetoceros laciniatus</i>	<i>Hemiaulus hauckii</i>		<i>Ulnaria ulna</i>	

が多いと考えられる。

本研究で解析した植物プランクトン群集は目合 0.1 mm のネットで採集されたもので、これ以下の細胞サイズの植物プランクトンは捕集されていない。鹿又・小島 (2000) は 1989, 1999 年に同湾の春季における植物プランクトン群集を採水法とネット採集法と比較し、1999 年にはネットでは採集されない微小植物プランクトンの春季ブルームがあったことを報告している。微小植物プランクトンは大型植物プランクトンに比べて低栄養塩濃度条件下でも増殖可能であり (Lalli & Parsons 1993), 栄養塩環境とネット植物プランクトン群集の関係を解析する上で重要と思われる。しかし忍路湾では栄養塩については断片的な資料が存在するのみで (中多ほか 2001), 今後資料を蓄積し栄養塩—微小植物プランクトン—ネット植物プランクトンの季節変動の相互関係を明

らかにする必要がある。

謝 辞

本論文の高関を頂いた北海道大学大学院水産科学研究院の今井一郎教授に御礼申し上げます。本研究で用いたプランクトン試料および海洋観測資料は全て北海道大学忍路臨海実験所元管理人信太郎氏によって得られたものであり、感謝とともに同氏の長年に亘る努力に深く敬意を表します。試料の保管や参考資料の提供を受けた北海道立中央水産試験場の小島守之博士に感謝申し上げます。また、京都大学大学院農学研究科の石井健一郎氏には付表の種名チェックを頂きました。記して謝意を表します。

引用文献

- Aebischer, N. J., J. C. Coulson & J. M. Colebrook 1990. Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature* **347**: 753-755.
- Adrian, R., S. Wilhelm & D. Gerten 2006. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming. *Global Change Biol.* **12**: 652-661.
- 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. Ono, K. Tadokoro, T. Midorikawa & T. Saino 2004. Increased stratification and decreased lower trophic level productivity in the Oyashio region of the North Pacific: A 30-year retrospective study. *J. Oceanogr.* **60**: 149-162.
- 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.
- Facca, C., A. Sfriso & G. Socal 2002. Changes in abundance and composition of phytoplankton and microphytobenthos due to increased sediment fluxes in the Venice lagoon, Italy. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **54**: 773-792.
- Field, J. G., K. R. Clarke & R. M. Warwick 1982. A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **8**: 37-52.
- Guillard, R. R. L. 1978. Counting slides, pp. 182-189. In *Phytoplankton manual* (ed. Sournia, A.), UNESCO, Paris.
- Horner, R. A. 2002. *A Taxonomic Guide to Some Common Marine Phytoplankton*, Biopress Limited, Bristol, 195 pp.
- 鹿又一良・小鳥守之 2000. 北海道忍路湾における春季ブルーム期のネット植物プランクトン群集の経年変化. 日本プランクトン学会報 **47**: 93-100.
- Karentz, D. & T. J. Smayda 1998. Temporal patterns and variations in phytoplankton community organization and abundance in Narragansett Bay during 1959-1980. *J. Plankton Res.* **20**: 145-168.
- Kawamura, A. 1966. Long-term variation of phytoplankton in Oshoro Bay during the period from 1949 to 1963. M. Sc. Thesis, Hokkaido University, 41 pp.
- 小久保清治 1960. 浮游硅藻類. 恒星社厚生閣. 東京, 330 pp.
- Lalli, C. M. & T. R. Parsons 1993. *Biological Oceanography: An Introduction*. Pergamon Press, Oxford, 301 pp.
- Miller, A. J., F. Chai, S. Chiba, J. R. Moisan & D. J. Neilson 2004. Decadal-scale climate and ecosystem interactions in the North Pacific Ocean. *J. Oceanogr.* **60**: 163-188.
- Minobe, S. 1997. A 50-70 year climatic oscillation over the North Pacific and North America. *Geophys. Res. Lett.* **24**: 683-686.
- 元田 茂 1971. 北海道大学忍路臨海実験所. 日本プランクトン学会報 **18**: 32-94.
- Motoda, S., M. Kotori & H. Tahara 1987. Long-term phytoplankton changes in Oshoro Bay, Hokkaido, and Matoya Bay, Central Honshu, Japan. *Bull. Mar. Sci.* **41**: 523-530.
- 中多章文・八木宏樹・宮園 章・安永倫明・川井唯史・飯泉仁 2001. 忍路湾における沿岸水温と栄養塩の関係. 北水試研報 **59**: 31-41.
- Nikulina, V. N. 2003. Seasonal dynamics of phytoplankton in the inner Neva Estuary in the 1980s and 1990s. *Oceanologia* **45**: 25-39.
- Nishikawa, T., Y. Hori, S. Nagai, K. Miyahara, Y. Nakamura, K. Harada, M. Tanda, T. Manabe & K. Tada 2009. Nutrient and phytoplankton dynamics in Harima-Nada, eastern Seto Inland Sea, Japan during a 35-year period from 1973 to 2007. *Estuaries and Coasts* doi 10.1007/s12237-009-9198-0.
- Senjyu, T., M. Matsuyama & N. Matsubara 1999. Interannual and decadal sea-level variations along the Japanese coast. *J. Oceanogr.* **55**: 619-633.
- Sugimoto, T. & K. Tadokoro 1997. Interannual-interdecadal variations in zooplankton biomass, chlorophyll concentration and physical environment in the subarctic Pacific and Bering Sea. *Fish. Oceanogr.* **6**: 74-93.
- 田所和明・杉本隆成・岸 道郎 2008. 海洋生態系に対する地球温暖化の影響. 海の研究 **17**: 404-420.
- Tanimoto, Y., N. Iwasaki, K. Hanawa & Y. Toba 1993. Characteristic variations of sea surface temperature with multiple time scales in the North Pacific. *J. Climate* **6**: 1153-1160.
- Tomas, C. R. 1997. *Identifying Marine Phytoplankton*. Academic Press, San Diego, 858 pp.
- 山路 勇 1984. 日本海洋プランクトン図鑑 (第3版). 保育社. 大阪, 538 pp.
- Yasunaka, S. & K. Hanawa 2005. Regime shift in the global sea-surface temperatures: its relation to El Niño-Southern Oscillation events and dominant variation modes. *Int. J. Climatol.* **25**: 913-930.
- 吉田健一・石丸 隆 2008. 東京湾における植物プランクトン群集の変遷. 日本プランクトン学会報 **55**: 45-47.