



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	光学式プランクトンカウンターによる北太平洋外洋域における動物プランクトン群集の空間変動解析
Author(s)	塩田, 知也; 阿部, 義之; 齋藤, 類; 松野, 孝平; 山口, 篤; 今井, 一郎
Citation	北海道大学水産科学研究彙報, 63(3): 13-22
Issue Date	2013-12-10
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/53985
Right	
Type	bulletin (article)
Additional Information	



Instructions for use

光学式プランクトンカウンターによる北太平洋外洋域における 動物プランクトン群集の空間変動解析

塩田 知也¹⁾²⁾・阿部 義之¹⁾・齋藤 類¹⁾³⁾・松野 孝平¹⁾⁴⁾
山口 篤^{1)*}・今井 一郎¹⁾

(2013年8月12日受付, 2013年10月2日受理)

Spatial Changes in Mesozooplankton Community Structure in the North Pacific : Analyses by Optical Plankton Counter

Tomoya SHIOTA¹⁾²⁾, Yoshiyuki ABE¹⁾, Rui SAITO¹⁾³⁾, Kohei MATSUNO¹⁾⁴⁾,
Atsushi YAMAGUCHI^{1)*} and Ichiro IMAI¹⁾

Abstract

Analyses by Optical Plankton Counter (OPC) were made on mesozooplankton samples ($n = 1,396$) collected by NORPAC net from 0-150 m along eight north-south transects (located 35-60°N, 144°E-145°W) covering whole area of North Pacific during May to August of 1981-2009. Based on OPC data, spatial (north-south and east-west) changes in mesozooplankton abundance, biovolume and Normalized Biovolume Size Spectra (NBSS) were evaluated. Throughout the transects, north-south variations in zooplankton communities were similar : i.e. abundance was greater in the subarctic (SA) region, biovolume was greater in the transitional (TR) region and slope of NBSS was moderate in TR. High biovolume and moderate NBSS slope in TR were caused by the dominance of late copepodid stages (C5) of *Neocalanus* copepods. While zooplankton fauna was similar through SA and TR (subarctic fauna), high temperature in TR could be accelerate copepod growth, and induce dominance of *Neocalanus* C5 there. Concerning east-west differences, zooplankton abundance and biovolume tended to be greater in the western transects. High zooplankton abundance and biovolume in the western regions would be caused by the east-west differences in primary productivity, which reported to be reflection of the east-west gradients in iron concentration.

Key words : Mesozooplankton, *Neocalanus* copepods, Normalized biovolume size spectra (NBSS), Optical plankton counter (OPC), Size

緒 言

海洋生態系において、動物プランクトンのサイズ毎の現存量を把握することは、動物プランクトンのサイズ組成が、魚類仔稚魚の餌選択性、成長および生残に影響を与えること、また鉛直的な有機物輸送量を決定することから、水産学および海洋学いずれの視点においても重要である。動物プランクトンサイズ組成に関する情報はその重要性にも関わらず、特にその時空間変動に関する知見は乏しいのが現状である。その理由として、従来の顕微鏡による解析には多大な労力、膨大な時間および動物

プランクトンの形態分類についての専門的な知識が必要となることが挙げられる。こうした問題の解決策として、従来の顕微鏡解析に比べて正確、簡便かつ短時間にサイズ分布の解析が可能な光学式プランクトンカウンター (OPC : Optical Plankton Counter ; Herman, 1988) が導入されている。

これまで OPC を利用して、北太平洋における動物プランクトンサイズ組成の空間変動を解析した研究例は3報ある (横井ら, 2008 ; Matsuno and Yamaguchi, 2010 ; Fukuda et al., 2012)。これらの研究では空間変動として、南北および東西変動を扱っている。OPC を用いた北太平洋にお

¹⁾ 北海道大学大学院水産科学研究院海洋生物学分野
(Laboratory of Marine Biology, Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University)
²⁾ 現所属 : (株) ペイロール
(Present address : Payroll Inc.)
³⁾ 現所属 : 東京大学大気海洋研究所
(Present address : Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo)
⁴⁾ 現所属 : 国立極地研究所
(Present address : National Institute of Polar Research)
* Corresponding author : a-yama@fish.hokudai.ac.jp

る動物プランクトンサイズ組成の南北変動に関する知見として、扱った全海域の移行領域 (TR: Transitional Domain) においてバイオマス (バイオボリューム) が多く、その要因として等価粒径 (ESD: Equivalent Spherical Diameter) が 2-3 mm のサイズが優占することが挙げられている (横井ら, 2008; Matsuno and Yamaguchi, 2010; Fukuda et al., 2012)。OPC によるデータは、プランクトン群集がボトムアップ的なのかトップダウン的なのかを評価することが可能な、Normalized Biovolume Size Spectra (NBSS) の解析が容易である (Suthers et al., 2006)。北太平洋における動物プランクトンの NBSS は、TR において傾きが緩やかで、切片も低いことが報告されている (Fukuda et al., 2012)。これら TR におけるサイズ組成の特性は、いずれも ESD が 2-3 mm のサイズが優占することによりもたらされており、

これは大型カイアシ類 *Neocalanus* 属の C5 によることが指摘されている (横井ら, 2008; Matsuno and Yamaguchi, 2010; Fukuda et al., 2012)。TR では亜寒帯域 (SA: Subarctic Domain) と生物相は同じであるが、水温が高いため *Neocalanus* 属の発育が促進され、後期発育段階の C5 が優占することが (Batten et al., 2003), SA, TR および亜熱帯域 (ST: Subtropical Domain) の 3 海域を通して、TR のバイオマスが最も多い要因と考えられている。

OPC を用いた北太平洋における動物プランクトン群集の東西変動に関する情報として、Matsuno and Yamaguchi (2010) は 165°E 線と 165°W 線における全出現個体数やバイオマスに東西差が無いことを報告している。この OPC による 165°E 線と 165°W 線の動物プランクトンの比較は、目合い 335 μm の NORPAC ネット試料に基づくものであ

Table 1. Number of stations observed at each north-south transect in the North Pacific during summers of 1981-2009. Observed range of latitudes and periods are shown for each transect. Numbers in the parentheses indicate stations with phytoplankton abundant/gelatinous zooplankton abundant, respectively. -: no data.

Longitude Latitude Period	144°E	155°E	165°E	170°E	175°E	180°	165°W	145°W
	35°-41°N	35°-45°N	36°-50°N	38°-48°N	37°-48°N	37°-51°N	35°-54°N	47°-60°N
	28 July-1 Aug.	11 May-6 Aug.	6 June-8 July	15 July-11 Aug.	8 July-8 Aug.	9 June-22 June	13 June-5 Aug.	22 June-22 July
1981	-	-	-	13 (-/2)	13 (-/2)	23 (2/4)	-	17 (-/6)
1982	-	-	-	-	-	19 (-/1)	-	-
1983	-	-	-	-	-	12 (-/2)	-	-
1984	-	-	-	-	-	16 (-/-)	-	-
1985	-	-	-	13 (1/-)	13 (-/4)	20 (-/1)	-	-
1986	-	-	-	-	-	19 (1/7)	-	-
1987	-	-	-	-	-	-	-	-
1988	-	-	-	-	-	23 (4/3)	-	-
1989	-	-	-	-	-	20 (3/5)	-	-
1990	-	-	-	-	-	30 (-/7)	-	-
1991	-	-	-	-	-	26 (7/2)	-	-
1992	-	20 (-/1)	-	12 (-/-)	12 (-/-)	-	-	-
1993	-	25 (-/2)	-	11 (2/-)	13 (-/2)	34 (3/3)	-	-
1994	-	26 (1/2)	-	11 (-/1)	12 (-/-)	37 (2/11)	-	-
1995	-	24 (-/-)	-	13 (-/2)	13 (-/4)	36 (3/11)	-	21 (3/1)
1996	-	21 (-/1)	-	10 (-/1)	13 (-/-)	54 (4/6)	-	72 (-/2)
1997	-	18 (-/2)	-	-	-	30 (2/1)	-	19 (-/9)
1998	-	15 (-/3)	-	-	-	15 (-/6)	16 (-/1)	15 (-/-)
1999	-	15 (-/1)	-	3 (-/1)	11 (-/1)	15 (3/-)	25 (-/7)	13 (-/1)
2000	-	34 (-/-)	-	-	-	15 (-/2)	26 (-/1)	22 (5/-)
2001	-	28 (-/4)	-	-	-	-	16 (3/3)	9 (-/-)
2002	-	19 (-/1)	-	-	-	-	-	13 (-/-)
2003	-	19 (-/2)	8 (1/1)	-	-	-	11 (3/3)	-
2004	-	23 (-/3)	9 (-/-)	-	-	-	12 (-/4)	-
2005	-	14 (-/-)	4 (1/-)	-	-	-	18 (-/2)	-
2006	-	9 (-/-)	13 (-/-)	-	-	-	21 (-/-)	-
2007	-	-	-	-	-	-	-	-
2008	13 (-/-)	19 (-/4)	-	-	19 (-/-)	-	-	-
2009	7 (-/-)	26 (5/4)	-	-	19 (-/1)	-	-	-

るが、双子型ノルパックネット (Twin NORPAC net) によって同時に採集された目合い 100 μm の試料を、検鏡により分類群まで解析したところ、西部 (165°E) にて全出現個体数が多く、これはサイズが小型なキクロプス目カイアシ類などの優占によることが報告されている (Saito et al., 2011)。このように、扱うサイズ範囲を広くして適切に解析すると、北太平洋のプランクトンサイズ組成にも東西差が検出されると考えられる。しかし前述の OPC を用いた解析 (Matsuno and Yamaguchi, 2010) では、東西比較を行ったのは全出現個体数とバイオマスのみであり、生態系構造の差異を詳細に評価できる NBSS 解析は行っておらず、その詳細は不明なままである。

これらの背景をふまえ、本研究は北太平洋高緯度海域をほとんどカバーする、西部から東部に設けた 8 本の南北トランセクトライン (144°E-145°W) において、これまで北海道大学の練習船が 1981 年～2009 年の 29 年間の実習航海にて、同一の方法で採集された全 1,396 本の NORPAC ネット動物プランクトン試料を、室内型 OPC という同一の機器で測定することにより、動物プランクトン群集 (出現個体数、バイオボリュームおよび NBSS の傾き) の空間変動パターン (南北および東西変動) を評価することを目的としている。

材料と方法

野外採集

動物プランクトン試料は 1981 年から 2009 年の 5 月 11 日～8 月 11 日の間に、北太平洋の 144°E, 155°E, 165°E, 170°E, 175°E, 180°, 165°W および 145°W 線上の緯度 35-60°N に設けた南北トランセクトの各定点において、北海道大学附属練習船「北星丸」および「おしよる丸」、または青森県水産総合研究センターの「開運丸」航海中に、

NORPAC ネット (口径 45 cm, 目合い 335 μm , 元田, 1957) を用いて水深 150 m から表面までの鉛直曳き採集したものを用いた (Table 1, Fig. 1)。採集定点の位置や採集時期は年やトランセクトによって多少異なるが、これら観測ライン上にて採集された全 1,396 試料を解析に供した。ネット口輪には離合社製濾水計を取り付け、その回転数より濾水量を求めた。試料は 5% 中性ホルマリン海水で固定し、陸上実験室に持ち帰った。採集と同時に CTD による水温と塩分の測定を行った。

いずれの年およびトランセクトにおいても、ネット採集は昼夜を問わず行った。これまで、北太平洋の西部 (165°E) と東部 (165°W) いずれにおいても、動物プランクトンサイズスペクトルには昼夜差はあるものの、その変動は南北差に比べて小さいことが報告されており (Matsuno and Yamaguchi, 2010)。これらのごとを踏まえて、本研究では昼夜いずれの試料も補正をすること無く、以下の OPC 測定および解析に用いた (Fukuda et al., 2012)。

OPC 測定

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弱い引圧下で目合い 100 μm のメッシュ上に濾し取り、電子天秤を用いて 10 mg の精度で湿重量を測定した。もう一方の副試料 (1/2) は、実験室型 OPC ユニット (Model OPC-1L: Focal Technologies Crop.) 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) と Matsuno et al. (2009) 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 回のみ測定とする条件下で行った。

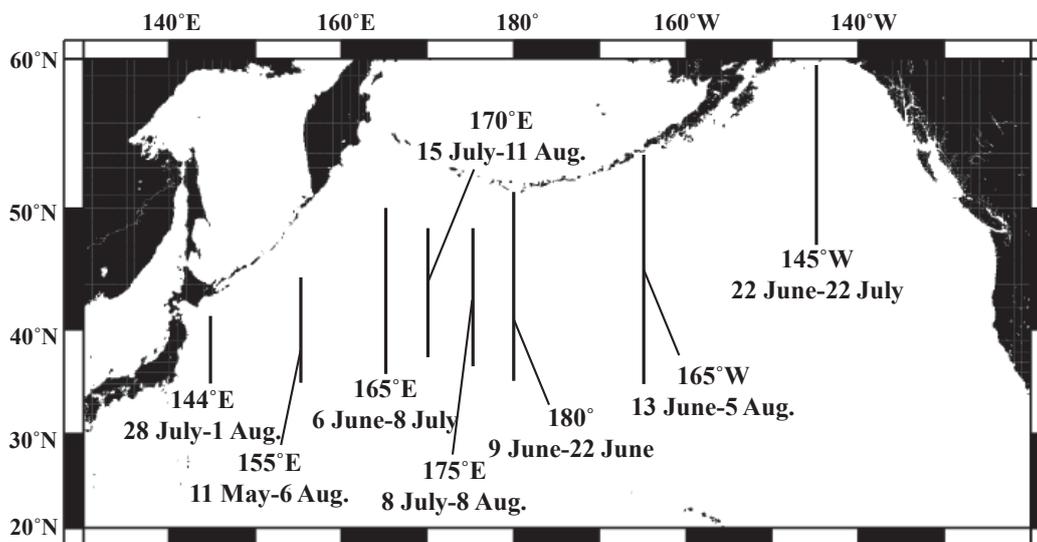


Fig. 1. Location of eight north-south transects in the North Pacific treated in this study.

出現個体数とバイオボリューム

OPC により計測された 4096 サイズユニット毎の粒子数 (n) と濾水量 ($F: m^3$) 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。

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

ここで s は分割率である。

動物プランクトンのバイオボリューム (biovolume) は 4096 サイズユニットの等価粒径 (ESD: Equivalent Spherical Diameter, mm) に相当する球の体積を求め、バイオボリュームを算出した。この各サイズユニットにおける 1 個体あたりのバイオボリュームに前述の出現個体数を乗じて、

単位水量あたりのバイオボリューム ($mm^3 m^{-3}$) を計算した。動物プランクトンバイオボリュームは、ESD により 6 つのサイズクラス (0-1 mm, 1-2 mm, 2-3 mm, 3-4 mm, 4-5 mm および >5 mm) に分けて解析した。なお、動物プランクトンの比重を水と等量と仮定すると、本研究のバイオボリューム ($mm^3 m^{-3}$) は、湿重量 ($mg m^{-3}$) に等しく、換算可能である。

データ解析

OPC のデータより Zhou (2006) に基づいて、Normalized Biovolume Size Spectra (NBSS) を求めた。まず、OPC により算出された ESD が 100 μm のサイズクラス毎に平均動物プランクトンバイオボリューム ($\bar{B}: mm^3 m^{-3} [= \mu m^3 L^{-1}]$) を求めた。 \bar{B} を 1,000 倍して $\mu m^3 m^{-3}$ 単位にした後にサイ

Table 2. Approximate positions (northern latitudes) of Northern boundary of Transition Domain (NTD) and Subarctic Boundary (SB) at each sampling line during summers of 1981-2009. Sampling stations were separated into three regions: subarctic (SA: north of NTD), transitional (TR: between NTD and SB) and subtropical (ST: south of SB) regions. -: no data.

Longitude Latitude Period	144°E	155°E	165°E	170°E	175°E	180°	165°W	145°W
	35°-41°N	35°-45°N	36°-50°N	38°-48°N	37°-48°N	37°-51°N	35°-54°N	47°-60°N
	28 July-1 Aug.	11 May-6 Aug.	6 June-8 July	15 July-11 Aug.	8 July-8 Aug.	9 June-22 June	13 June-5 Aug.	22 June-22 July
1981	-	-	-	43°00', 42°30'	46°36', 43°00'	46°12', 41°00'	-	51°00', -
1982	-	-	-	-	-	47°00', 42°42'	-	-
1983	-	-	-	-	-	46°12', 41°00'	-	-
1984	-	-	-	-	-	46°12', 41°42'	-	-
1985	-	-	-	43°00', 42°18'	45°00', 40°00'	46°36', 40°36'	-	-
1986	-	-	-	-	-	46°12', 41°12'	-	-
1987	-	-	-	-	-	-	-	-
1988	-	-	-	-	-	46°12', 40°12'	-	-
1989	-	-	-	-	-	46°12', 40°12'	-	-
1990	-	-	-	-	-	45°30', 41°12'	-	-
1991	-	-	-	-	-	46°12', 40°30'	-	-
1992	-	43°42', 40°36'	-	43°42', 42°30'	45°42', 42°30'	-	-	-
1993	-	-, 40°36'	-	43°00', 42°24'	46°30', 42°30'	45°30', 41°00'	-	-
1994	-	43°00', 40°12'	-	43°42', 42°42'	46°00', 42°24'	45°30', 40°30'	-	-
1995	-	43°30', 39°24'	-	43°48', 42°36'	46°36', 44°30'	47°00', 40°30'	-	-
1996	-	43°36', 39°12'	-	44°30', 41°48'	46°00', 40°30'	46°12', 40°12'	-	-
1997	-	43°36', 40°24'	-	-	-	45°30', 39°30'	-	-
1998	-	43°48', 40°18'	-	-	-	47°00', 41°12'	-	-
1999	-	43°48', 38°30'	-	-	43°48', 40°30'	45°00', 39°12'	48°30', 39°42'	-
2000	-	43°00', 40°42'	-	-	-	48°00', 41°12'	46°30', 39°30'	52°00', -
2001	-	42°48', 38°36'	-	-	-	-	47°00', 40°00'	-
2002	-	42°18', 40°36'	-	-	-	-	-	-
2003	-	43°24', 39°48'	45°30', 41°42'	-	-	-	49°00', 39°00'	-
2004	-	43°36', 40°48'	45°48', 41°12'	-	-	-	48°00', -	-
2005	-	43°00', 40°00'	-	-	-	-	48°00', 40°00'	-
2006	-	43°30', 40°00'	-	-	-	-	47°00', 40°30'	-
2007	-	-	-	-	-	-	-	-
2008	-	-	-	-	-	-	-	-
2009	-	43°30', 40°00'	-	-	-, 42°36'	-	-	-

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 ($X: \log_{10}$ zooplankton biovolume: [$\mu\text{m}^3 \text{ ind.}^{-1}$]) を求めた。 \bar{B} を隣接するサイズクラス間のバイオボリューム差 ($\Delta W: \mu\text{m}^3$) で除し、常用対数変換することにより NBSS の Y 軸 ($Y: \log_{10}$ zooplankton biovolume [$\mu\text{m}^3 \text{ L}^{-1}$] / Δweight [μm^3]) を求めた。これら X および Y 軸の値から MS-Excel のソルバー機能による近似線形回帰を行って NBSS の一次式

$$Y = aX + b$$

を求めた。ここで a は NBSS の傾きを、 b は切片を示す。水柱積算平均水温 (0-150 m) の水温 4°C が位置する点から Northern boundary of Transition domain (NTD) を求め、水柱積算平均塩分 34.0 が位置する点から Subarctic boundary (SB) を求めた (安間ら, 1990)。NTD 以北の海域は SA で、NTD と SB の間の海域は TR で、SB 以南の海域は ST である (安間ら, 1990)(Table 2)。北太平洋において本研究の採集期間 (1981-2009 年) の間には、1988/89 年と 1997/98 年の 2 回の気候レジームシフトがあったことが知られている (McKinnell and Dagg, 2010)。採集期間を過去の気候レジームシフトから、1981-1988 年 (レジーム 1)、1989-1997 年 (レジーム 2) および 1998-2009 年 (レジーム 3) の 3 レジームに分けた。

出現個体数、バイオボリュームおよび NBSS の傾きについて南北および東西変動を評価するために、南北差 (亜

寒帯域、移行領域および亜熱帯域の間) および東西差 (8 トランセクト間) についてそれぞれ one-way ANOVA による検定を行い、有意差の見られた各項目については Fisher's PLSD によるポストホック解析を行った。

本研究では調査時期に 5 月-8 月と、年及び観測ラインによって 4 ヶ月の幅がある。そのため、これら南北および東西差が検出された各指標について、その有意差が採集時期の違いに起因するものか否かを評価するために、有意差の見られた各指標を従属変数 (P : Parameter)、採集日を独立変数 (D : Day) とする単回帰を行い ($P = aD + b$, ここで a と b は定数)、採集日と各指標の間に有意な関係が見られた際には、その有意性は採集時期の差に起因するものと判断した。つまり、本研究における南北および東西差の見られた各指標は、採集時期の差によるものを除いたもので、純粋に南北および東西変動が存在する指標のみを指している。

結 果

動物プランクトンの南北変動

各トランセクトに沿った各緯度の水深 0-150 m における動物プランクトン出現個体数、バイオボリュームおよび NBSS の傾きの平均を Fig. 2 に示す。図示しているのは調査期間内の平均値である。出現個体数の平均値は 121-1,015 ind. m⁻³ の範囲にあり、ESD で 0-1 mm のサイズが卓

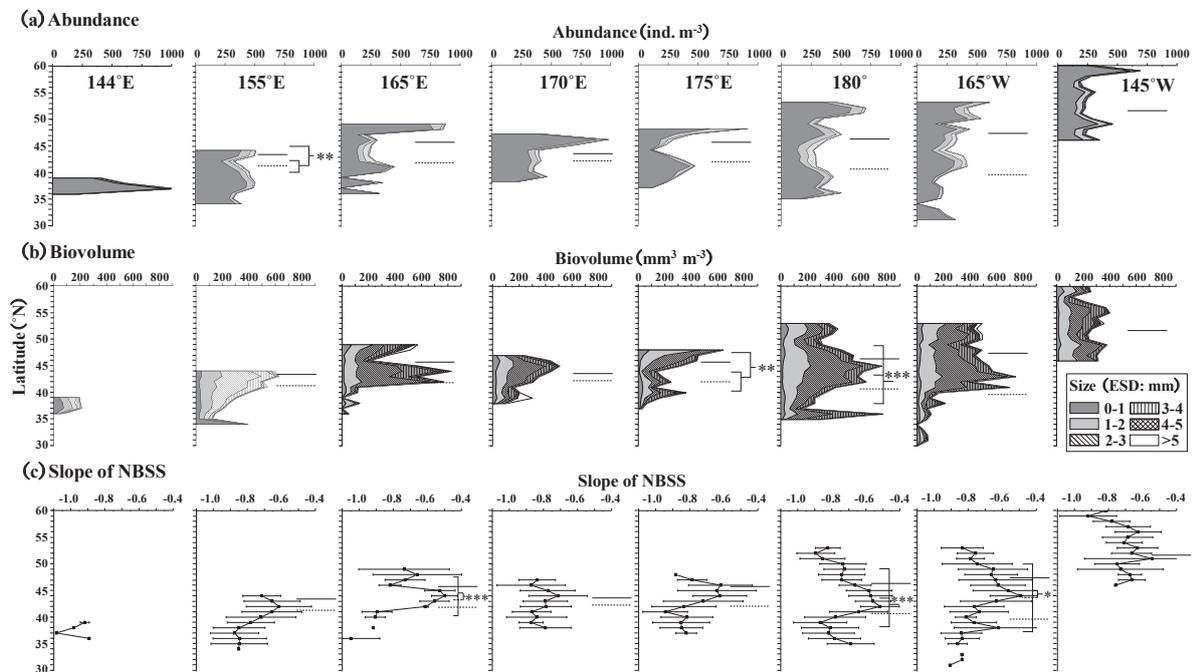


Fig. 2. Latitudinal changes in size composition of abundance (a), biovolume (b) and slope of Normalized Biovolume Size Spectra (NBSS) (c) at eight north-south transects in the North Pacific during summers of 1981-2009. Values are grand mean of whole data. Error bars in (c) indicate standard deviations. Solid and dashed lines indicate mean positions of Northern boundary of Transition Domain (NTD) and Subarctic Boundary (SB), respectively. ESD: Equivalent Spherical Diameter. Asterisks indicate significant differences at $p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***) with one-way ANOVA.

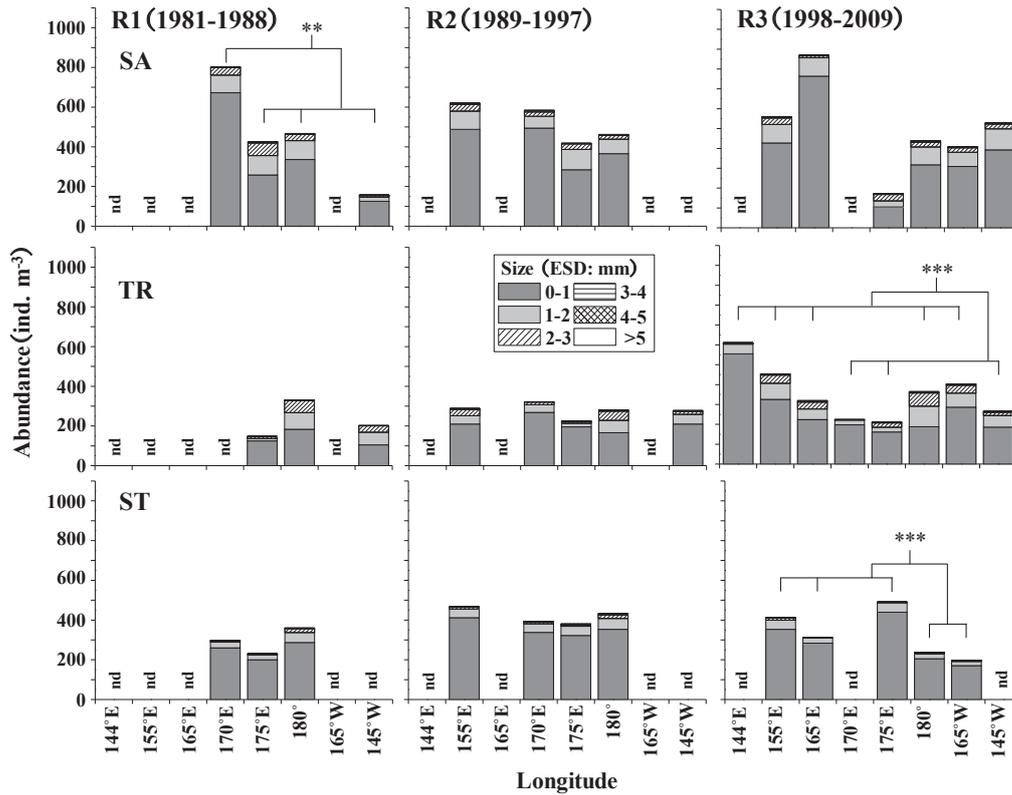


Fig. 3. East-west comparison on size composition of abundance in the subarctic (SA), transitional (TR) and subtropical (ST) North Pacific during summers of 1981-1988 (regime 1: R1), 1989-1997 (regime 2: R2) and 1998-2009 (regime 3: R3). ESD: Equivalent Spherical Diameter. nd: no data. Asterisks indicate significant differences at $p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***) with one-way ANOVA.

越していた。いずれのトランセクトにおいても SA で多い傾向があったが、統計的に有意な南北変動は 155°E においてのみ見られ、SA で多かった (Fig. 2a)。バイオボリュームの平均値は 28-826 mm³ の範囲にあり、ESD で 2-3 mm の占める割合が特に TR で高かった。いずれのトランセクトも全バイオボリュームは TR で高く、175°E と 180° において有意な南北変動が認められた (Fig. 2b)。NBSS の傾きの平均値は -1.08 ~ -0.49 の範囲にあり、いずれも TR で緩やかで、165°E、180° および 165°W にて有意な南北変動が見られた (Fig. 2c)。

動物プランクトンの東西変動

動物プランクトン群集の東西変動を観察するために、各気候レジーム (R1: 1981-1988 年, R2: 1989-1997 年, R3: 1998-2009 年) の各南北領域 (SA, TR および ST) における、各トランセクトの出現個体数、バイオボリュームおよび NBSS の傾きの平均を Figs. 3-5 に示す。出現個体数には、R1 における SA、ならびに R3 における TR と ST に東西変動が見られ、いずれも西側のトランセクトの方が出現個体数が多いことによって特徴づけられた (Fig. 3)。バイオボリュームについて見ると、東西変動が見られたのは R1 における SA のみで、この年/領域は出現個体数とも共通で、出現個体数と同じくバイオボリュームも西側

で多い傾向があった (Fig. 4)。NBSS の傾きにおいても R1 における SA においてのみ東西変動が確認され、西側のトランセクト (170°E) のみが他の 3 トランセクトと有意に異なっていた (Fig. 5)。

考 察

動物プランクトンの南北変動

南北変動はどのトランセクトでもほぼ一致しており、動物プランクトンの出現個体数は SA で多く、バイオボリュームは TR にて高く、NBSS の傾きは TR において緩やかであった (Fig. 2)。出現個体数とバイオボリュームの多かった海域が一致しなかったのは、1 個体あたりのバイオボリューム (サイズ) が南北で異なるためである。動物プランクトン群集において個体数で優占するのは基本的に ESD が 0-1 mm の小型なサイズクラスである (Fig. 2a)。一方、小型なサイズクラスの動物プランクトンは 1 個体のバイオボリュームが小さいため、バイオボリュームで見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 (ESD が 2-3 mm 以上のサイズクラス) が優占するといえる (Fig. 2b)。また、SA と TR の動物プランクトン相は亜寒帯性種と同じであるが (小達, 1994), TR の方が高水温なため成長が速く、大型カイアシ

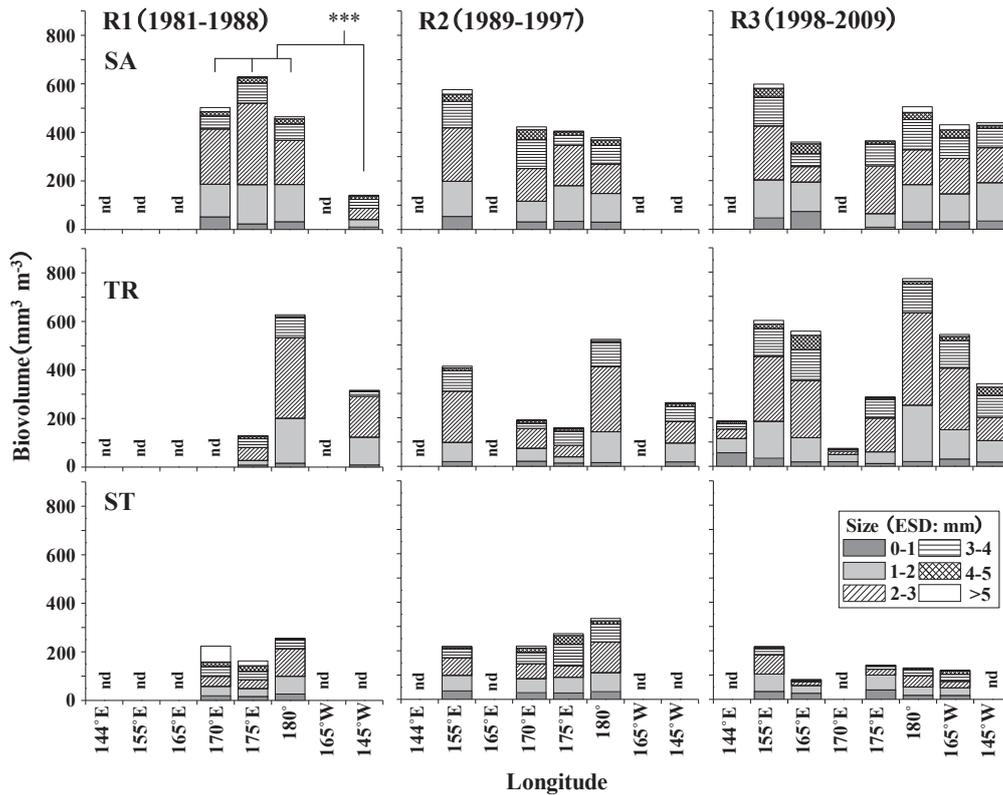


Fig. 4. East-west comparison on size composition of biovolume in the subarctic (SA), transitional (TR) and subtropical (ST) North Pacific during summers of 1981-1988 (regime 1: R1), 1989-1997 (regime 2: R2) and 1998-2009 (regime 3: R3). ESD: Equivalent Spherical Diameter. nd: no data. Asterisks indicate significant differences at $p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***) with one-way ANOVA.

類 *Neocalanus* 属の後期発育段階が優占するため、TRの動物プランクトンバイオボリュームが高かったと考えられる (Fukuda et al., 2012)。一方、SAのバイオボリュームが低かったことは、高緯度ほど低水温により発育が遅く、*Neocalanus* 属が若い発育段階 (= 小型なサイズクラス) であったことに起因すると考えられる (Saito et al., 2011)。

夏季の北太平洋外洋域において動物プランクトンのバイオボリュームがSA < TRであるという南北変動は、西部、中央部および東部いずれにおいても共通して認められる傾向であり、これはTRにおいてESDが2-3 mmの*Neocalanus* 属C5が多いことに起因している (横井ら, 2008; Matsuno and Yamaguchi, 2010)。中央部北太平洋において種および発育段階までの解析を行った研究においても、*Neocalanus* 属 (*N. cristatus*, *N. flemingeri*, *N. plumchrus*) のC5はいずれもTRにおいて多いことが報告されている (Kobari et al., 2003; Saito et al., 2011)。TRにおいて*Neocalanus* 属の個体群構造にC5が優占する要因として、Batten et al. (2003) はTRの高水温によって*N. plumchrus* の発育が同時期のSAに比べて5週間も早くなっていたことを報告している。

NBSSの南北変動についてみると、NBSSの傾きは理論上-1に近い値なことを考慮すると (Platt and Denman, 1977, 1978)、本研究の値 (特にTR) は極めて緩やかであるといえる。NBSSの傾きは小型サイズクラスが優占すると急に

なり、大型サイズクラスが優占すると緩やかになる (Suthers et al., 2006)。本研究においてNBSSの傾きがTRにおいて緩やかであったことは、TRにおいてESDが2-3 mmおよび3-4 mmの大型なサイズクラス (カイアシ類の*Neocalanus* 属や*Eucalanus* 属) のバイオボリュームが多いことに起因している。また、TRにてNBSSの傾きが緩やかなことは、当海域がトップダウン的な環境であることを示している。

動物プランクトンの東西変動

これまで北太平洋のプランクトン群集の東西比較は、親潮域とアラスカ湾といった大規模な海域間比較が多く (Mackas and Tsuda, 1999; Harrison et al., 1999, 2004)、地理的に連続的な東西比較を行った研究例は少ない。北米と日本を結ぶ貨物船で曳航したCPR (Continuous Plankton Recorder) 試料に基づいて、Batten et al. (2006) は動物プランクトン群集は東西に10群集に区分されることを報告した。ただこの東西比較は、大圏航路で採集された試料なため南北変動を含み、かつ航路以外の群集は評価し得ていない。動物プランクトンの生態情報も含む東西比較として、Chiba et al. (2012) は*Neocalanus* 属C5の $\delta^{15}N$ を東西比較し、いずれも東西縁辺部にて高いことを報告している。海洋物理モデルに*Neocalanus* 属の生活史を組み込んで、Tatebe et al. (2010) は*N. flemingeri* は1世代の間に5,000 kmも輸送

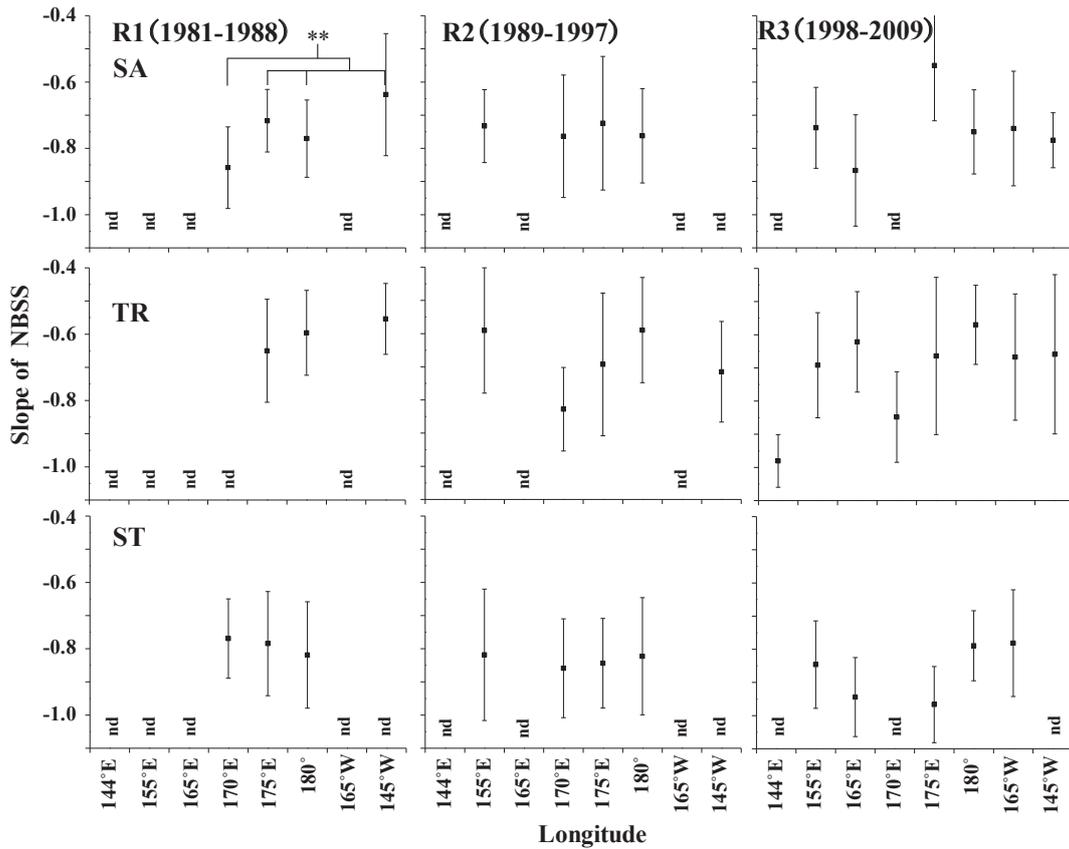


Fig. 5. East-west comparison on slope of Normalized Biovolume Size Spectra (NBSS) in the subarctic (SA), transitional (TR) and subtropical (ST) North Pacific during summers of 1981-1988 (regime 1 : R1), 1989-1997 (regime 2 : R2) and 1998-2009 (regime 3 : R3). Error bars indicate standard deviations. nd : no data. Asterisks indicate significant differences at $p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***) with one-way ANOVA.

されていることを明らかにし、2~3世代で北太平洋を一周するので遺伝的な隔離はさほど無いであろうことを指摘している。*Neocalanus* 属の遺伝的距離は Taniguchi et al. (2004) や Kirby et al. (2007) が報告しているが、地理的な範囲に比べて、いずれも遺伝的な隔離度合いは低いことが指摘されている。

本研究では、動物プランクトンに東西変動がみられた海域や気候レジームに共通していたのは、西側のトランセクトにて出現個体数とバイオボリュームは多く、NBSSの傾きは急という特徴であった (Figs. 3-5)。これらの特徴は、西側で生物生産が高く、ボトムアップ的な環境であることを示している。夏季の北太平洋の動物プランクトン群集の東西差について、Saito et al. (2011) は複数年に及ぶ解析から、出現個体数は西部北太平洋で多く、低水温によりカラヌス目カイアシ類の体サイズは西側において大型なことを報告している。

北太平洋の海洋環境における東西差として挙げられるのは溶存鉄濃度で、西側で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)。この北太平洋外洋域における

鉄濃度の差は、植物プランクトンの一次生産量を決定すると考えられている (Boyd and Strzepek, 2005 ; Takeda and Tsuda, 2005)。北太平洋亜寒帯域の粒子状有機炭素輸送量にも明確な東西差が認められ、西側で多いことが近年報告されている (Kawakami et al., 2010)。溶存鉄濃度の東西差を考慮すると、本研究の西側のトランセクトにおいて、動物プランクトンの個体数とバイオボリュームが多く、NBSSの傾きが急であったのは、西側にて鉄制限が少なく、一次生産が高いことの反映と思われる。西側では動物プランクトンバイオボリュームに小型なサイズクラスが優占するためNBSSの傾きは急であるが(ボトムアップ的)、東へいくにつれて大型なサイズクラスが優占し(トップダウン的)、徐々にその傾きは緩やかになると推測される。これら鉄濃度の東西差といったボトムアップ的な要因によって、動物プランクトン群集(個体数、バイオボリュームおよびNBSSの傾き)の東西差は起こっていたと考えられる。

結 論

本研究は OPC を用いて北太平洋全域の動物プランクト

ン群集の南北および東西変動を明らかにすることを目的として行った。南北および東西変動は顕著に認められ、南北変動は一義的には亜寒帯性種か亜熱帯性種かという群集差によっており、同じ亜寒帯性種の分布する2海域(亜寒帯域と移行領域)では、移行領域の高水温の環境が大型カイアシ類の発育を早めるため、バイオボリュームが高いと考えられた。東西変動は、鉄濃度の東西差に起因するボトムアップ的な要因が、西部において出現個体数やバイオボリュームが高いことをもたらしていると考えられた。

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」、北海道大学水産学部附属練習船「おしよる丸」および同「北星丸」の船長、乗組員の方々および同乗された研究者の皆様に謹んで御礼申し上げます。本研究は科学研究費補助金(基盤研究(A)24248032 および新学術領域研究 24110005)の成果の一部です。

引用文献

- 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.
- 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.
- Batten, S.D., Hyrenbach, K.D., Sydeman, W.J., Morgan, K.H., Henry, M.F., Yen, P.P.Y. and Welch, D.W. (2006) Characterising meso-marine ecosystems of the North Pacific. *Deep-Sea Res. II*, **53**, 270-290.
- Boyd, P.W. and Strzepek, R. (2005) The evolution and termination of an iron-induced mesoscale bloom in the northeast subarctic Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, **50**, 1872-1886.
- Chiba, S., Sugisaki, H., Kuwata, A., Tadokoro, K., Kobari, T., Yamaguchi, A. and Mackas, D.L. (2012) Pan-North Pacific comparison of long-term variation in *Neocalanus* copepods based on stable isotope analysis. *Prog. Oceanogr.*, **97-100**, 63-75.
- Fukuda, J., Yamaguchi, A., Matsuno, K. and Imai, I. (2012) Interannual and latitudinal changes in zooplankton abundance, biomass and size composition along a central North Pacific transect during summer: analyses with an Optical Plankton Counter. *Plankton Benthos Res.*, **7**, 64-74.
- Harrison, P.J., Boyd, P.W., Varela, D.E., Takeda, S., Shiomoto, A. and Odate, T. (1999) Comparison of factors controlling phytoplankton productivity in the NE and NW subarctic Pacific gyres. *Prog. Oceanogr.*, **43**, 205-234.
- Harrison, P.J., Whitney, F.A., Tsuda, A., Saito, H. and Tadokoro, K. (2004) Nutrient and plankton dynamics in the NE and NW gyres of the subarctic Pacific Ocean. *J. Oceanogr.*, **60**, 93-117.
- Herman, A.W. (1988) Simultaneous measurement of zooplankton

- and light attenuation with new optical plankton counter. *Cont. Shelf Res.*, **8**, 205-221.
- Kawakami, H., Honda, M.C., Matsumoto, K., Fujiki, T. and Watanabe, S. (2010) East-West distribution of POC Fluxes Estimated from ^{234}Th in the Northern North Pacific in autumn. *J. Oceanogr.*, **66**, 71-83.
- Kirby, R.R., Lindsay, J.A. and Batten, S.D. (2007) Spatial heterogeneity and genetic variation in the copepod *Neocalanus cristatus* along two transects in the North Pacific sampled by the Continuous Plankton Recorder. *J. Plankton Res.*, **29**, 97-106.
- Kitayama, S., Kuma, K., Manabe, E., Sugie, K., Takata, H., Isoda, Y., Toya, K., Saitoh, S., Takagi, S., Kamei, Y. and Sakaoka, K. (2009) Controls on iron distribution 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.
- Mackas, D.L. and Tsuda, A. (1999) Mesozooplankton in the eastern and western subarctic Pacific: community structure, seasonal life histories, and interannual variability. *Prog. Oceanogr.*, **43**, 335-363.
- Matsuno, K., Kim, H.S. and Yamaguchi, A. (2009) Causes of under- or overestimation of zooplankton biomass using Optical Plankton Counter (OPC): effect of size and taxa. *Plankton Benthos Res.*, **4**, 154-159.
- Matsuno, K. and Yamaguchi, A. (2010) Abundance and biomass of mesozooplankton along north-south transects (165°E and 165°W) in summer in the North Pacific: an analysis with an optical plankton counter. *Plankton Benthos Res.*, **5**, 123-130.
- McKinnell, S.M. and Dagg, M.J. (eds.) (2010) *Marine Ecosystems of the North Pacific Ocean, 2003-2008. PICES Special Publication 4.* North Pacific Marine Science Organization, Sidney, B.C., Canada.
- 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.
- 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.
- Platt, T. and Denman, K. (1977) Organisation in the pelagic ecosystem. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **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.
- Saito, R., Yamaguchi, A., Saitoh, S.-i., Kuma, K. and Imai, I. (2011) East-west comparison of the zooplankton community in the subarctic Pacific during summers of 2003-2006. *J. Plankton Res.*, **33**, 145-160.
- 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.
- Takeda, S. and Tsuda, A. (2005) An in situ iron-enrichment experiment in the western subarctic Pacific (SEEDS): Introduction and summary. *Prog. Oceanogr.*, **64**, 95-109.

- Taniguchi, M., Kanehisa, T., Sawabe, T., Christen, R. and Ikeda, T. (2004) Molecular phylogeny of *Neocalanus* copepods in the subarctic Pacific Ocean, with notes on non-geographical genetic variations for *Neocalanus cristatus*. *J. Plankton Res.*, **26**, 1249-1255.
- Tatebe, H., Yasuda, I., Saito, H. and Shimizu, Y. (2010) Horizontal transport of the calanoid copepod *Neocalanus* in the North Pacific : The influences of the current system and the life history. *Deep-Sea Res. I*, **57**, 409-419.
- 横井 裕・山口 篤・池田 勉 (2008) 光学式プランクトンカウンター (OPC : 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**, 79-88.
- Zhou, M. (2006) What determines the slope of a plankton biomass spectrum? *J. Plankton Res.*, **28**, 437-448.