

— 2012年度日本海洋学会賞受賞記念論文 —

亜寒帯北太平洋における動物プランクトンを中心とした 低次生態系の動態に関する研究*

津田 敦†

要 旨

亜寒帯太平洋は、従来、生産力の高い海洋と認識されてきたが、親潮域など縁辺を除けば、常に植物プランクトン量が低く、栄養塩が余っている HNLC (High Nitrate Low Chlorophyll) 海域である。この HNLC 海域形成要因が、微量栄養素である鉄不足による植物プランクトン生産律速であることを、亜寒帯太平洋で行なった SEEDS などの鉄散布実験で証明した。一方、この鉄仮説の実証により、かつて提唱されたカイアシ類摂餌圧による HNLC 海域形成機構が否定されたと考えられたが、西部亜寒帯太平洋における 2 度目の鉄散布実験 SEEDS II の結果から、動物プランクトン量の多い年には摂餌によってもブルームが抑制され得ることを明らかにした。これらカイアシ類の生活史を親潮域を中心として詳細に研究した結果、遺伝的差異をもった個体群の存在、地域ごとに異なる季節性や鉛直分布が明らかとなった。また、これらカイアシ類が、深層で観測される沈降粒子束に匹敵する量の有機炭素を鉛直移動によって運んでいることを明らかにした。さらに、近縁種の亜熱帯における生活史の研究から、亜熱帯の貧栄養海域への適応が亜寒帯の HNLC 海域への適応放散を促したことが、環境の季節性が顕著な高緯度域に特徴的と考えられていた成長に伴う鉛直移動が、亜熱帯の大型カイアシ類においても普通に見られること等を発見した。一連の研究により、カイアシ類生物学、生態学の知見を更新するとともに、食物網動態や生物地球化学循環においてカイアシ類が極めて重要な役割を果たしていることを明らかにした。

キーワード：亜寒帯太平洋，動物プランクトン，生活史，低次生物生産，鉄散布実験

1. はじめに

北海道大学で学部学生であった頃、北洋（縁辺海を含む亜寒帯太平洋）は生産性の高い海であると繰り返し聞いてきた。現在でもある意味では、この理解は間違っていない。スケトウダラやサケ類の高い生産性を支えており、サンマなどの魚類、ハシボソミズナギドリなどの海

* 2012 年 9 月 13 日受領；2012 年 12 月 26 日受理
著作権：日本海洋学会，2013

† 東京大学大気海洋研究所
〒277-8564 千葉県柏市柏の葉 5-1-5
TEL: 04-7136-6172 FAX: 04-7136-6172
e-mail: tsuda@aori.u-tokyo.ac.jp

鳥類、鯨類などは夏季に北への季節的回遊を行う。一方で、亜寒帯太平洋は植物プランクトンが増えない海域としても古くから知られており、春季に大規模なブルーム（大増殖）を繰り返す亜寒帯大西洋と比較されてきた。亜寒帯太平洋で春季に植物プランクトンが増殖しない理由は、季節的鉛直移動を行う動物プランクトンが春季に光条件が良くなって増え始める植物プランクトンを食いつぶしてしまうためである、というのが教科書に載っている仮説であった（Parsons and Lalli, 1988）。今から言えば、教科書には植物プランクトンの増えない海域と書いてあるにもかかわらず、日本近海の親潮域やベーリング海陸棚域に春季の珪藻ブルームが顕著に見られるため、あたかも北太平洋全体の生産性が高いように混乱していたのかもしれない。

1980年代に Charles Miller 博士（以下敬称略）を代表とする亜寒帯生態系・物質循環に関する大型研究（SUPER: SUBarctic Pacific Ecosystem Research）があり、カナダの気象観測点（Stn Papa; 50N, 145W）における集中観測などから、季節的移動をおこなう動物プランクトンの摂餌は植物プランクトンの増殖を抑え込むには不十分で（Dagg, 1993; Boyd *et al.*, 1999; Tsuda and Sugisaki, 1994）、より早い速度で増殖する繊毛虫などの微小動物プランクトンによる捕食圧が植物プランクトンの生物量を一定にしているのではないかとの説が提案された（Miller *et al.*, 1991; Strom and Welschmeyer, 1991）。SUPER とは別に、John Martin は、HNLC（High Nitrate Low Chlorophyll）海域を形成する要因は微量栄養素である鉄の不足であるとの仮説を提唱した（Martin and Fitzwater, 1988）。SUPER グループと鉄グループの論争はしばらく続いたが、鉄散布実験などの結果を受け、現在では、鉄が植物プランクトンの成長を律速する主要な要因であると認識されている。さらに、鉄が律速するのは大型の珪藻の成長であり、小型植物プランクトンの生物量は微小動物プランクトンによる摂餌によっても抑えられているとする Ecumenical Iron Hypothesis として拡張されている（Cullen, 1995）。

このような時代背景の中で、日本においても北海道区水産研究所による A-ライン観測、JGOFS の North Pacific Task Team を母体とした野尻幸弘、才野敏郎らに

よる亜寒帯定点 KNOT 時系列観測、環境研究所によるコンテナ船による二酸化炭素分圧連続観測、さらには、北海道大学による親潮域観測などがあり、かなりの研究資源が投入された（Saino *et al.*, 2002）。これに加えて、武田重信が立ち上げ、多くの研究者が参加した、亜寒帯太平洋における鉄散布実験（SEEDS, SERIES, SEEDS II）によって亜寒帯太平洋、特に西部海域の理解は飛躍的に高まった。このうち私は A ライン観測と鉄散布実験に参加することができ、リアルタイムで北太平洋の科学の進歩を体験することができた。

2. A ライン観測

A ライン観測とは厚岸沖に設けられた親潮に直行する観測線であり、物理観測が 1988 年、生物化学観測は 1990 年から開始され、現在でも年間 5 航海が維持されている。私が北海道区水産研究所に赴任した 1996 年は、観測開始から 6 年が経過しており、おおよその観測線上の水塊構造や季節変化が明らかとなっていた（Kono and Kawasaki, 1997）。データの公開に向け、レビュー論文を準備し（Saito *et al.*, 1998）、ウェブ上でのデータ公開に踏み切った。公開したことによって、A ライン観測データは NEMURO をはじめとする生態系モデルの構築と改良に役立つうえに（Yamanaka *et al.*, 2004; Kishi *et al.*, 2007）、バックグラウンドの分かったプラットフォームとして多くの研究者に利用されるようになった。

親潮域はすでに知られていたように、春季ブルームのある海域である。典型的な HNLC 海域であるアラスカ湾中央部の Stn Papa と比べると、水温、栄養塩、植物プランクトン密度、動物プランクトン密度とも季節変動が大きい（Saito *et al.*, 2002）。しかしよく見ると、春季ブルームも年によっては $30 \mu\text{g l}^{-1}$ を超える年もあれば $5 \mu\text{g l}^{-1}$ に満たない年もある。さらに、ブルームの終期をみると硝酸塩が枯渇する前にクロロフィル a が低下し、摂餌または鉄律速を示唆することがかなり初期の解析からも指摘されていた（Saito *et al.*, 2002）。

このようなプラットフォームを手中にして、私は主要動物プランクトンの生活史を明らかにすることを当初の目



Fig. 1. Ontogenetically migrating copepods in the subarctic Pacific (a: *Neocalanus cristatus*, TL: 8–10 mm, b: *N. plumchrus*, TL: 4–6 mm, c: *N. flemingeri*, TL: 4–6 mm, d: *Eucalanus bungii*, TL: 5–9 mm). TL: Total length. Photo by Ryuji Machida (a,b) and Keiichiro Ide (c).

標とした。亜寒帯太平洋の動物プランクトンは、比較的単純な種構成で、分布量が大きく、個体も大型種が中心である (Mackas and Tsuda, 1999, Fig. 1)。特に *Neocalanus* 属カイアシ類 3 種と *Eucalanus bungii* が優占する。これら 4 種の寿命は 1 年または 2 年であり、夏季から冬季にかけて 200 m 以深で休眠し、冬季から初夏にかけて表層で成長をする季節的鉛直移動種である (Miller *et al.*, 1984)。深層へ移動する発育段階が種により決まっているため、この鉛直移動は、成長に伴う鉛直移動と言い換えることもできる。*Neocalanus* 属には *N. plumchrus*, *N. cristatus*, *N. flemingeri* の 3 種が亜寒帯太平洋に生息しており、このうち *N. flemingeri* は、*N. plumchrus* に酷似しており、1988 年に記載された種である (Miller, 1988)。本来は、この記載をうけ、もっと早期に研究を進めなくてはならなかったのだが、10 年近くこれら重要種の西部太平洋における生活史は手が付けられていなかった。1996 年夏から 2 年間の採集を行い、その結果を解析した結果、基本的にはアラスカ湾で行われた先行研究で得られた結果とほぼ同様の結果となった (Tsuda *et al.*, 1999; 2004)。産卵は 3 種とも 200 m 以深でコペポダイト幼生が表層に出現するのは *N. cristatus* が最も早く 1 月、*N. flemingeri* が 3 月、*N. plumchrus* が 5 月である。成体または亜成体となって深層に沈む時期は、*N. flemingeri* が 5 月、*N. plumchrus* と *N. cristatus* が 7 月から 8 月である。アラスカ湾と比べると顕著な違いはないが、*N. flemingeri* と *N. plumchrus* の出現時期の重なりが、アラスカ湾では大きく、親潮域ではほとんどない。また、親潮域には

N. flemingeri 大型個体と小型個体が出現するが、それらの季節性が若干異なり、大型個体は成体になるまでに 2 年を要することが示された (Tsuda *et al.*, 1999)。広い海域をカバーした試料の分析により、大型個体がオホーツク海を起源とする個体群であり、小型個体は亜寒帯循環を起源とする個体群であることが推測され (Tsuda *et al.*, 2001a)、その後の解析で、2 個体群の間には種レベルよりは小さいものの遺伝的差異があることが判明している (Machida and Tsuda, 2010)。*E. bungii* も季節的鉛直移動を行う種であるが、深層で産卵を行う *Neocalanus* 属カイアシ類とは異なり表層で摂餌を行いながら産卵する。休眠する成長段階も複数で、*Neocalanus* 属カイアシ類とは異なった生態学的特徴を持ったカイアシ類である。*E. bungii* の生活史も、ほぼアラスカ湾と同様との結果を得たが、大きく異なるのは再生産 (産卵) の季節性であり、親潮域の方が 2 か月程表層への移動と産卵が早く、海域の基礎生産の季節性に影響されていることが示唆された (Tsuda *et al.*, 2004)。これら 4 種の生活史を整理すると、基礎生産の季節性に対する同期と、不安定 (予測困難) な季節性に対しての平滑化や両賭け (bet-hedging) としてとらえることができる。種によって同期や両掛けの方法が異なったり、その配分が異なることが示唆される (Table 1)。

Neocalanus 属や *E. bungii* は、表層で摂餌を行い深層 (季節的混合層より下層) へ移動し、そこで呼吸したり捕食されたりするため、表層から深層へ有機物を運ぶ役割を持っている。大西洋での先行研究は日周鉛直移動を行う生物を対象に見積もりが行われ、有機物の鉛直フ

Table 1. Summary of life cycle strategies of ontogenetic migrating copepods (*Neocalanus plumchrus*, *N. cristatus*, *N. flemingeri* and *Eucalanus bungii*) in a fluctuating environment of the subarctic Pacific

	Synchronization	Bet-hedging	Integration of environmental Variations
<i>N. Plumchrus</i>	Quiescence in naupliar stage ¹	?	Reproduction by storage ¹
<i>N. Cristatus</i>	Spawning & recruitment ²	Year round reproduction (minor propotion) ²	Reproduction by storage ²
<i>N. Flemingeri</i>	High batch fecundity & short spawning period ¹	Early fall spawner & biennial life cycle ¹	Reproduction by storage, Slow somatic growth with lipid storage & biennial life cycle ^{1,3}
<i>E. Bungii</i>	Egg production responding to local primary production ²	Multiple diapause stages ²	Multiple diapause stages ²

1 Tsuda *et al.*, (1999)

2 Tsuda *et al.*, (2004)

3 Tsuda *et al.*, (2001b)

ラックスへの寄与は小さいとされてきた (Longhurst and Williams, 1992)。しかし、亜寒帯太平洋は鉛直移動をおこなうカイアシ類の生物量が大きいこと、かなりのフラックスが期待された。同時期に *Neocalanus* 属の研究を行っていた (Kobari and Ikeda, 1999; 2001a; b) 小針統と共同で見積もりを行った結果、親潮域においては *Neocalanus* 属 3 種で約 $5 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ 、*E. bungii* が運ぶ量を含めると $7 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ となった (Kobari *et al.*, 2003; Harrison *et al.*, 2004)。これらカイアシ類の季節的鉛直移動によるフラックスは、通常のフラックス測定に使用されるセディメントトラップでは採集されず (下降移動するカイアシ類はほとんどセディメントトラップでは採集されない)、なおかつ、亜寒帯太平洋で測定されている水深 1000 m を通過するフラックス (Honda *et al.*, 2002) とほぼ同等の値であった。すなわち、海洋の炭素循環、特に炭素の鉛直フラックスに関して、成長に伴う鉛直移動を行うカイアシ類が大きな役割を担っており、それらは今までの観測や見積もりでは見過ごされてきたことが指摘できた。この研究の着想には、当時、JGOFS に関する研究集会に参加し、炭素フラックス (単位時間に系外に輸送される炭素量) に関する発表や議論を多く経験したことが寄与している。J-GOFS 時代よりも前の研究では、プランクトンネットで採集される動物プランクトン (メソ動物プランクトン) は、せいぜい一次生産の 15% を消費する生物としてしか認識さ

れていなかった。しかし、炭素フラックスを考える場合、糞粒を落としたり、自らが沈んだりすることの効果は、非常に大きい。また、一次生産と比べるのではなく、沈降粒子束と比較するというのも、JGOFS (Joint Global Ocean Flux Study) で得られた感覚である。

北海道区水産研究所は 2001 年より、オホーツク海にも観測ラインを設け、年数回の観測を実施した。オホーツク海はロシアの排他的経済水域の観測が困難なため、研究の制約が大きい、北半球最南端の海水域であることなど、非常に特徴のある縁辺海である。植物プランクトンの動態などは Kasai *et al.* (2010) などにまとめられているが、動物プランクトン生活史についても調査を行った。基本的には、親潮域と同様の動物プランクトンが優占し、季節的消長を観察できたが、いくつかの点で主要動物プランクトンの生活史において差があった。第一に、親潮域に比べて *Neocalanus* 属 3 種および *E. bungii* の表層での滞留時間が長く、出現時期の重なりが大きいこと、第二に、それを補うような形で 4 種が鉛直的な棲み分けを行っていることである (Fig. 2)。これら現象の主な要因は 2-4 月に海氷域が発達し、解氷後に植物プランクトンの増殖が起こるため、漂流生態系の生産が季節的に後にずれ込んだために起こった現象と考えられる。オホーツク海観測線と親潮観測線は直線距離で 100 km も離れていないが、大きく異なった特色を持った海域である。日本海も含めて、非常に距離的に

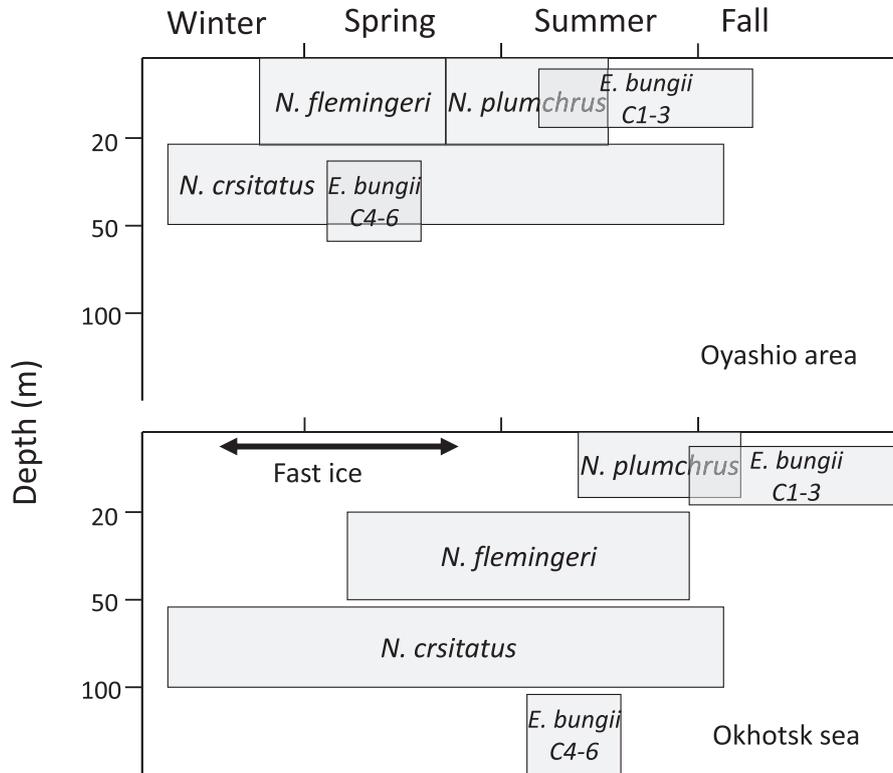


Fig. 2. Schematic illustrations of vertical and seasonal utilization of habitats of ontogenetically migrating copepods (*Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus*, *N. flemingeri* and *Eucalsnus bungii*) in the Oyashio region (upper) and the southwestern Sea of Okhotsk (lower). The vertical distribution of the copepods in the Oyashio region were summarized from Kobari *et al.*, (1999, 2001a; b) and Shoden *et al.*, (2005).

近いところに異なった特色を持った亜寒帯太平洋の縁辺海を持つ我が国の特徴を、今後の研究に生かしていくべきであろう。

3. SEEDS, SERIES, SEEDS II

HNLC 海域の鉄欠乏仮説を実証するための海洋鉄散布実験が、赤道湧昇域で行われ論文として発表されたのは1994年である (Martin *et al.*, 1994)。当時、電力中央研究所に在籍した武田重信は、HNLC 海域の一つである北太平洋でも、鉄仮説を確かめるため、米国とは異なったアプローチを模索していた。それは、メソコズムという大型バック実験である (Nishioka *et al.*, 2001)。武田はメソコズム実験で実績のあるカナダ IOS (Institute of Ocean Science) の研究者らと、外洋バック実験

を試みた。私は、動物プランクトン担当としてこのプロジェクトに加わることができた。そもそも、HNLC 海域で鉄が不足しているかどうかを確かめるためなら、瓶に詰めた海水に鉄を加えれば済むことである。しかし、人間活動が作り出した二酸化炭素を海洋に吸収させる技術としての海洋鉄散布を考えた場合は、固定された炭素が深層に移動するかどうか、すなわち沈降フラックスを測らねばならず、これにはボトル培養は不向きである。また、動物プランクトンの行動変化や、日周鉛直移動をする動物プランクトンによる植物プランクトンの除去過程なども重要であるが、ボトル培養では研究できない。そこで、鉄散布実験やメソコズム実験が必要になってくる。武田は1996年には沿岸における実験を行い、翌年からは外洋での実験を開始した。しかし、バック実験には、バック自体の強度や採集における足枷が大きく、チー

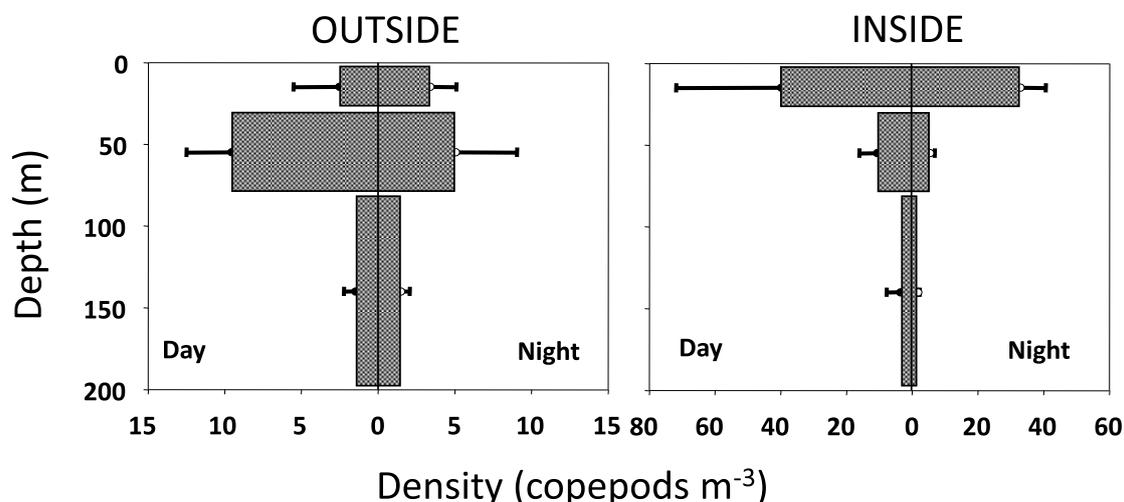


Fig. 3. Day and night vertical distributions of *Eucalanus bungii* 5th copepodite, inside and outside of the iron-enriched patch during the later half of SERIES in the Gulf of Alaska. Horizontal solid bars indicate +1 S.D. (modified from Tsuda *et al.*, 2006)

ムとしては、米国グループが行ったような鉄散布実験へと向かった。

鉄散布実験には船舶と研究費の確保が必要であったが、当時、水産研究所にいた私が、この二つを担当することになった。論文も主著で書かせて頂いたが、どう考えても、一連の鉄散布実験のPIは武田である。運よく、研究費と船舶を確保して、太平洋での初めての鉄散布実験SEEDSは2001夏に行うことができた。今から思うと、綱渡りであったが、実験は成功し、2 nMの鉄添加で、珪藻 *Chaetoceros debilis* が大増殖した (Tsuda *et al.*, 2003; 2005a)。その後、カナダIOSとの共同研究でSERIES (Subarctic Ecosystem Response to Iron Enrichment Study) を2002年、米国グループと共同でSEEDS IIを2004に行うことができた。結果の詳細は、それぞれの特集号を参照願いたい (Takeda and Tsuda, 2005; Harrison, 2006; Uematsu *et al.*, 2009)。鉄散布実験の中で動物プランクトンに関する研究も重要である。摂餌や排泄などの炭素フラックスに関する部分や日周鉛直移動の寄与などがプロジェクトの中で重要であるが、それとは別の視点で捉えると、鉄散布実験は、意図的に植物プランクトンの生産を上げ、ブルームを作り出す外洋では初の操作実験として捉えることができる。

すなわち、天然でもダストの降下や渦などで、局所的な植物プランクトンの増殖は起こっているはずであるが、これらの現象を現場観測で捉え、対象区と比較することは難しい。鉄散布実験はまさに、植物プランクトンの増殖に対する動物プランクトンの応答観測をする機会を提供した。

植物プランクトン (餌) の増加に従って、摂餌速度や行動を変えることを機能的応答 (functional response) と呼び、産卵速度が増加することなどによって個体数を変化させることを数量的応答 (numerical response) と称する (Holling, 1965)。鉄散布実験では両方の応答が期待できるが、最も観察したかったのは、飼育実験では見ることができない、鉛直移動などの行動の変化である。この変化を顕著に観察できたのは、2回目のアラスカ湾で行ったSERIES (Subarctic Ecosystem Response to Iron Enrichment Study) においてであった。カイアシ類 *Eucalanus bungii* は、通常、亜表層 (水深20–50 m) に分布しているが、鉄散布によって表層に植物プランクトンの高密度層が形成されると、表層に移動する様子が観察され (Fig. 3)、顕著ではないが *N. cristatus*, *Metridia pacifica* にも同様の行動変化が見られた (Tsuda *et al.*, 2006)。表層水塊は亜表層とは

異なった移動速度を持つと考えられるので、高濃度植物プランクトン水塊が、移動することによって、動物プランクトンを集めていくプロセスの一つと考えることもできる。また別の見方をすれば、鉛直的な数十メートルの動物による移動が水平的なもっと大きなスケールの分布の偏り（パッチネス）を形成する一つの要因を解明したと云える。また、最も植物プランクトン密度が高くなった実験（SEEDS）では、大型カイアシ類の初期コペポダイト幼生の現存量が鉄散布域で高くなった。この要因は、大型珪藻が増えたため、粒子食者によるノープリウス幼生や卵に対する捕食圧が低減し、結果としてカイアシ類生残率が高くなったためと考えられた（Tsuda *et al.*, 2005b）。いずれの場合も、植食性動物プランクトン現存量を比較的短時間で変えるプロセスとしての重要性が指摘されよう。さらに、植物プランクトン密度があまり増えなかったことで特徴づけられる実験（SEEDS II）では、増えなかった要因として大型カイアシ類 *Neocalanus plumchrus* による摂餌圧があげられる。このカイアシ類は、北太平洋において最も優占するカイアシ類であるが、SEEDS II の開始時には SEEDS の時に比べ3倍の生物量が存在し、約一か月の実験期間に生物量で20倍以上に成長し、植物プランクトンを食べ尽くしたと見積もられた（Tsuda *et al.*, 2007; 2009; Saito *et al.*, 2009）。諸言でも述べたように、亜寒帯太平洋で HNLC 状態が維持される主な要因は鉄の不足が最重要視されている。しかし、Tadokoro *et al.* (2005) が指摘するように、大型動物プランクトン現存量は10倍以上の年変動を示し、このレンジの中には SEEDS II で観察された生物量が入る。多分、SEEDS II で鉄散布するタイミングが2週間早かったら、植食者生物量が低く、SEEDS で観察されたような大規模な珪藻ブルームが起きたと考えられる。北太平洋の植物プランクトン動態に与える、鉄、光（表層混合層深度）、動物プランクトンのバランスは、我々が想像する以上に微妙なのかもしれない。

4. 亜寒帯から亜熱帯へ

亜寒帯太平洋の海洋学や生態系の理解は、大型研究計画がいくつか実施されたため1990年代から2000年代に

かけて飛躍的に進歩したように思う。理解の深化は現在でも進行しており、アムール川流域圏としての西部北太平洋の理解（たとえば Nishioka *et al.*, 2007）や東西比較の国際プロジェクト（Ikeda *et al.*, 2010）、中長期変動（たとえば Ono *et al.*, 2001）などはその例である。それに比べると亜熱帯に関する理解が十分ではないと感じていた。だが、動物プランクトン研究者から見ると亜熱帯は、生物量が小さく、種数が多く、小型生物が優占するため、優占種から研究していくといった亜寒帯での手法や考え方では、なかなか手が出し難い海域である。そこで正攻法ではないが、亜熱帯に分布域をもつ *Neocalanus* 属カイアシ類から手を付けることにした。折しも大気海洋間相互作用を研究の中心課題とした特定領域研究 W-PASS (Western Pacific Air-Sea interaction Study, 研究代表：植松光夫) に参加することができ、台風や黄砂といったイベントが亜熱帯生態系にどのような影響を与えているかを研究する機会を得たので、このような大気起源シグナルを捉える海洋表層指標として *Neocalanus* 属カイアシ類などの大型カイアシ類を選定した。この亜熱帯での研究は、PDとして研究室に参加した下出信二に託して行った。

Neocalanus 属カイアシ類としては6種が知られており、南大洋に1種、亜寒帯太平洋に3種、熱帯・亜熱帯に *N. gracilis* および *N. robustior* の2種が生息している（Machida *et al.*, 2006）。北西太平洋亜熱帯海域からは、*N. gracilis* が主に出現し、その生活史をほぼ追うことができた（Shimode *et al.*, 2009）。*N. gracilis* は、ほぼ生活史の全期間を200 m以浅の表層で過ごし季節性も示さない。これは我々が常識的に考える亜熱帯性カイアシ類の生活史であるが、細かく検討すると、いくつか特徴的な点が明らかとなった。成体は比較的深くに分布し産卵は比較的深いところで起こっていると推測される（津田 未発表）。また、初期コペポダイト幼生は、後期幼生よりも若干深くに分布し、小さなスケールではあるが成長に伴う鉛直移動をしている。初期コペポダイト幼生（I期）には、頭胸部に油球が観察され、これはノープリウス幼生期の成長が卵由来の蓄積栄養に依存していることを示唆している。亜寒帯の *Neocalanus* では *N. cristatus* のみで見られる特徴である（Saito and Tsuda, 2000）。これら生活史の特徴は、恒常的に餌濃

度が低い亜熱帯で大型カイアシ類が生存していくための戦略と考えられるが、これらの生活史の特徴が HNLC 海域である亜寒帯太平洋に *Neocalanus* 属カイアシ類が進出できた理由ではないかと推察される。さらに亜熱帯性 *Neocalanus* が祖先型と考えれば、*N. cristatus* が分化し、そこから *N. plumchrus*, *N. flemingeri* が派生したと考えられる。

さらに、下出は、優占する大型カイアシ類として *Eucalanus* 科カイアシ類を対象とした研究を進め、移行域から亜熱帯に分布する *E. californicus*, *Rhincalanus nustus*, *R. rostifros* は、個体群の多くが中深層で休眠しており、春季に亜熱帯縁辺域で表層で再生産を行っていることを明らかにした (Shimode *et al.*, 2012a; b)。すなわち、亜寒帯域等とは対照的に季節性の希薄な亜熱帯に生息するカイアシ類でも、成長に伴う鉛直移動は広く認められる現象であると示唆された。これらの結果は、亜熱帯生態系というものを考える場合に重要な示唆を与える。すなわち、亜熱帯は季節変動が小さく生産性の低い海洋と考えられてきたが、大型カイアシ類の生活史から見ると、高い生産力の時期が来るのを休眠して待っている生物があり、これら生物の生物量は小さくない。これらのことから、私は、亜熱帯海域においても高次栄養段階につながる生産が、時間空間的に不均一な高い生産（たとえば地形的効果や季節性を持った縁辺域）に支えられているという新しい仮説を提唱する。

5. それから

亜熱帯生態系の研究は、当然まだ十分ではない。研究のある程度進んだ亜寒帯も、まだまだやらねばならないことがある。動物プランクトンに限っても、初期生活史や、多くの研究者が挑戦してきた休眠・脱休眠のトリガーや生理的メカニズム、長期変動の要因や魚類資源長期変動に対する動物プランクトンの役割などは、大きなテーマである。また、なぜ亜寒帯性 *Neocalanus* 属カイアシ類は大西洋に生息せず太平洋にのみ生息するのか、ハプト藻がなぜ北太平洋でブルームを形成しないのか、などはいつかチャレンジしてみたい問題である。

さらに、亜寒帯像がある程度整理され、亜熱帯のイメージが固まると、太平洋や全球といった興味も湧いてくる。

近年、分子生物学的手法が飛躍的に進歩し、種を分けたり機能を推測したりといったことが、比較的短時間のトレーニングでできるようになりつつある。種を同定することが苦痛であった私のような研究者にとっては良い時代となった。プランクトンを研究するメリットの一つは群集を簡単に採集できることである。しかし、このメリットを生かした研究は意外に少ない。分子生物学的手法は、圧倒的な処理能力のおかげで群集を扱いながら、物理・化学パラメータとほぼ同じ処理速度でデータを得られる可能性がある。今後は、これらの手法を軸に、太平洋や全球を視野に入れた研究展開を図っていきたい。

6. おわりに

このたびは栄誉ある日本海洋学賞をいただき、大変光栄に思っております。30 年前に、この道を志したときは、まさか、学会賞をいただけるとは微塵も思っていませんでした。北海道大学でプランクトンの世界へ導いていただいた箕田嵩、河村章人、志賀直信各先生、大学院で指導をいただいた東京大学海洋研究所の根本敬久、寺崎誠、西田周平、古谷研各先生は、生意気で我儘な一学生を、研究者として育てていただきました。根本先生がご存命なら、どのような評価を下されたんだろうと、いろいろな転機で思いました。今回評価された研究成果の大部分は、北海道区水産研究所に在籍した時のものです。また、水産研究所に移る直前に、10 か月渡米し、Mike Dagg, Charles Miller の研究室に滞在し、多くの議論を重ねたことも、水産研究所で研究が進展した要因かもしれません。水産研究所では、自由な研究風土を愛する柏井誠を上司とし、何事にも向上心を持って接する齊藤宏明、忍耐強く仕事を続ける葛西広海を同僚とし、短期間でしたが、田所和明、小針統らと過ごした時間も忘れられません。また、研究所では政也聖恵、久能博美、千葉恵子らのサポートスタッフに恵まれました。人に使われるのも人を使うのも苦手ですので彼女たちは苦勞されたと思いますが、A ライン観測も SEEDS も彼女たちなしでは動かなかったと思います。さらに、研究所では北光丸、探海丸、開洋丸乗組員および事務職員らと同じ目的に向かって一緒に働くという喜びを経験させていただきました。SEEDS をはじめとする鉄散布実験は本稿で

も述べたように、科学的、精神的支えは武田重信です。しかし、実験が成功したのは、西岡純、齊藤宏明、野尻幸弘、津旨大輔、吉村毅、工藤勲、鈴木光次、今井圭理ら参加した多くの研究者の尽力のたまものです。

私を育ててくれたのは、半分は船だと思っています。特に学生時代から数多く乗船し貴重な経験をさせていただいた、白鳳丸、淡青丸の歴代船長および乗組員の方々には深く感謝します。最後に、常に海洋研究をリードし、適切な助言をいただき、研究者としての羅針盤であった、才野敏郎、植松光夫に感謝します。

References

- Boyd, P. W., R.H. Goldblatt, P. J. Harrison, (1999): Mesozooplankton grazing manipulation during *in vitro* iron enrichment studies in the NE subarctic Pacific. *Deep-Sea Res.*, **46**, 2654–2668.
- Cullen, J. J. (1995): Status of the iron hypothesis after the open-ocean enrichment experiment. *Limnol. Oceanogr.*, **40**, 1336–1343.
- Dagg, M. J. (1993): Grazing by the copepod community does not control phytoplankton production in the subarctic Pacific Ocean. *Prog. Oceanogr.*, **32**, 163–183.
- Harrison, P. J. (2006): SERIES (subarctic ecosystem response to iron enrichment study): A Canadian-Japanese contribution to our understanding of iron-ocean-climate connection. *Deep-Sea Res. II*, **53**, 2006–2011.
- Harrison, P. J., A. Tsuda, H. Saito, F. Whitney and K. Tadokoro (2004): North Pacific east-west similarities and differences in nutrient and phytoplankton dynamics. *J. Oceanogr.*, **60**, 93–117.
- Holling, C. S. (1965): The functional response of invertebrate predators to prey density. *Entomol. Soc. Can.*, **48**, 1–86.
- Honda, M.C., K. Imai, Y. Nojiri, F. Hoshi, T. Sugawara and M. Kusakabe (2002): The biological pump in the northwestern North Pacific based on fluxes and major components of particulate matter obtained by sediment-trap experiments (1997–2000). *Deep-Sea Res. II*, **49**, 5595–5626.
- Ikeda, T., A. Yamaguchi and C. B. Miller (2010): Oceanic Ecosystems Comparison Subarctic Pacific (OECOS): West. *Deep-Sea Res. II*, **57**, 17–18.
- Kasai, H., Y. Nakano, T. Ono and A. Tsuda (2010): Seasonal change of oceanographic conditions and chlorophyll a vertical distribution in the southwestern Okhotsk Sea during the non-iced season. *J. Oceanogr.*, **66**, 13–26.
- Kishi, M.J., D.L. Eslinger, M. Kashiwai, B. A. Megrey, D. M. Ware, F. E. Werner, M. Aita-Noguchi, T. Azumaya, M. Fujii, S. Hashimoto, D. Huang, H. Iizumi, Y. Ishida, S. Kang, G. A. Kantakov, H.-C. Kim, K. Komatsu, V. V. Navrotsky, S. L. Smith, K. Tadokoro, A. Tsuda, O. Yamamura, Y. Yamanaka, K. Yokouchi, N. Yoshie, J. Zhang, Y. I. Zuenko, V. I. Zvansky, (2007): NEMURO - A lower trophic level model for the North Pacific marine ecosystem. *Ecol. Model.*, **202**, 12–25.
- Kobari, T. and T. Ikeda (1999): Vertical distribution, population structure and life cycle of *Neocalanus cristatus* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio region, with notes on its regional variations. *Mar. Biol.*, **134**, 683–696.
- Kobari, T. and T. Ikeda (2001a): Life cycle of *Neocalanus flemingeri* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio region, western subarctic Pacific, with notes on its regional variations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **209**, 243–255.
- Kobari, T. and T. Ikeda (2001b): Ontogenetic vertical migration and life cycle of *Neocalanus plumchrus* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio region, with notes on regional variations in body size. *J. Plankton Res.*, **23**, 287–302.
- Kobari, T., A. Shinada and A. Tsuda (2003): Functional roles of interzonal migrating mesozooplankton in the western subarctic Pacific. *Prog. Oceanogr.*, **57**, 279–298.
- Kono, T., and Y. Kawasaki (1997): Modification of the western subarctic water by exchange with Okhotsk Sea. *Deep-Sea Res.*, **44**, 689–711.
- Longhurst, A., and R. Williams (1992): Carbon flux by seasonal vertical migrant copepods is small number. *J. Plankton Res.*, **14**, 1495–1509.
- Machida, R. J., M. U. Miya, M. Nishida and S. Nishida (2006): Molecular phylogeny and evolution of the pelagic copepod genus *Neocalanus* (Crustacea: Copepoda). *Mar. Biol.*, **148**, 1071–1079.
- Machida, R. J. and A. Tsuda (2010): Dissimilarity of species and forms of the planktonic *Neocalanus* copepods using mitochondrial COI, 12S, nuclear ITS, and 28S gene sequence. *PLOS One*, **5**, e10278. doi : 10.1371/journal.pone.0010278
- Martin, J. H. and S. E. Fitzwater (1988): Iron deficiency limits phytoplankton growth in the north-east Pacific subarctic. *Nature*, **331**, 341–343.
- Martin, J.H., K. H. Coale, K. S. Johnson, S. E. Fitzwater, R. M. Gordon, S. J. Tanner, C. N. Hunter, V. A. Elrod, J. L. Nowicki, T. L. Coley, R. T. Barber, S. Lindley, A. J. Watson, K. Van Scoy, C. S. Law, M.I. Liddicoat, R. Ling, T. Stanton, J. Stockel, C. Collins, A. Anderson, R. Bidigare, M. Ondrusek, M. Latasa, F. J. Millero, J. Lee, W. Yao, J. Z. Zhang, G. Friederich, C. Sakamoto, F. Chavez, K. Buck, Z. Kolber, R. Greene, P. Falkowski, S. W. Chisholm, F. Hoge, R. Swift, J. Yungel, S. Turner, P. Nightingale, A. Hatton, P. Liss and N. W. Tindale (1994): Testing the iron hypothesis in ecosystems of equatorial Pacific Ocean. *Nature*, **371**, 123–129.
- Miller, C. B. (1988): *Neocalanus flemingeri*, A new species of Calanidae (Copepoda: Calanoida) from the subarctic Pacific Ocean, with a comparative redescription of *Neocalanus plumchrus* (Marukawa) 1921. *Prog. Oceanogr.*, **20**, 223–274.
- Miller, C. B., B. W. Frost, H. P. Batchelder, M. J. Clemons and R. E. Conway (1984): Life histories of large, grazing copepods in a subarctic Ocean gyre: *Neocalanus plumchrus*, *Neocalanus cristatus* and *Eucalanus bungii* in the northeast Pacific. *Prog. Oceanogr.*, **13**, 201–243.
- Miller, C. B., B. W. Frost, P. A. Wheeler, M. R. Landry, N. Welschmeyer and T. M. Powell (1991): Ecological dynamics in the subarctic Pacific, a possibly iron-limited ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, **36**, 1600–1615.
- Nishioka, J., S. Takeda and C. S. Wong (2001): Change in the

- concentration of iron in different size fraction during a phytoplankton bloom in controlled ecosystem enclosures. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **258**, 237–255.
- Nishioka, J., T. Ono, H. Saito, T. Nakatsuka, S. Takeda, T. Yoshimura, K. Suzuki, K. Kuma, S. Nakabayashi and A. Tsuda (2007): Iron supply to the western subarctic Pacific: Importance of iron export from the Sea of Okhotsk. *J. Geophysical Res.*, **112**, C10012, doi : 10.1029/2006JC004055
- Ono, T., T. Midorikawa, Y. W. Watanabe, K. Tadokoro and T. Saino (2001): Temporal increases of phosphate and apparent oxygen utilization in the subsurface waters of western subarctic Pacific from 1968 to 1998. *Geophys. Res. Lett.*, **28**, 3285–3288.
- Parsons, T. R. and C. R. Lalli (1988): Comparative oceanic ecology of plankton communities of the subarctic Atlantic and Pacific Oceans. *Oceanogr. Mar. Biol. A. Rev.*, **26**, 317–359.
- Saino, T., A. Bychkov, C.-T. A. Chen and P. J. Harrison (2002): The Joint Global Ocean Flux Study in the North Pacific. *Deep-Sea Res. II*, **49**, 5297–5301.
- Saito, H., H. Kasai, M. Kashiwai, Y. Kawasaki, T. Kono, S. Taguchi and A. Tsuda (1998): General description of seasonal variations of nutrients, chlorophyll-*a*, and netplankton biomass along A-line transect, Oyashio region western subarctic Pacific, from 1990 to 1994. *Bull. Hokkaido. Natl. Fish. Res. Inst.*, **62**, 1–62.
- Saito, H. and A. Tsuda (2000): Egg production and early development of large subarctic copepods *Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus* and *N. flemingeri*. *Deep-Sea Res.*, **47**, 2141–2158.
- Saito, H., A. Tsuda and H. Kasai (2002): Nutrient and plankton dynamics in the Oyashio region of the western subarctic Pacific Ocean. *Deep-Sea Res. II*, **49**, 5463–5486.
- Saito, H., A. Tsuda, Y. Nojiri, T. Aramaki, H. Ogawa, T. Yoshimura, K. Imai, I. Kudo, J. Nishioka, T. Ono, K. Suzuki and S. Takeda (2009): Biogeochemical cycling of N and Si during the mesoscale iron-enrichment experiment in the western subarctic Pacific (SEEDS-II). *Deep-Sea Res. II*, **56**, 2852–2862.
- Strom, S. L. and N. A. Welschmeyer (1991): Pigment-specific rates of phytoplankton growth and microzooplankton grazing in the open subarctic Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, **36**, 50–63.
- Shimode, S., Y. Hiroe, K. Hidaka, K. Takahashi and A. Tsuda (2009): Life history and ontogenetic vertical migration of *Neocalanus gracilis* (Dana) in the western North Pacific. *Aquatic Biol.*, **7**, 295–306.
- Shimode, S., K. Takahashi and A. Tsuda (2012a): Life history of *Eucalanus californicus* Johnson (Copepoda: Clanoida) in the northwestern Pacific Ocean. *Prog. Oceanogr.*, **96**, 1–13.
- Shimode, S., K. Takahashi, Y. Shimizu, T. Nonomura and A. Tsuda (2012b): Distribution and life history of two planktonic copepods, *Rhincalanus nasutus* and *Rhincalanus rostrifrons*, in the northwestern Pacific Ocean. *Deep-Sea Res. I*, **65**, 133–145.
- Shoden, S., T. Ikeda, A. Yamaguchi, (2005): Vertical distribution, population structure and life cycle of *Eucalanus bungii* (Calanoida: Copepoda) in the Oyashio region, with notes on its regional variations. *Mar. Biol.*, **146**, 497–511.
- Tadokoro, K., S. Chiba, T. Ono, T. Midorikawa and T. Saino (2005): Interannual variation in *Neocalanus* biomass in the Oyashio waters of the western North Pacific. *Fish. Oceanogr.*, **14**, 210–222.
- Takeda, S. and A. Tsuda (2005): An *in situ* iron-enrichment experiment in the western subarctic Pacific (SEEDS): Introduction and summary. *Prog. Oceanogr.*, **64**, 95–109.
- Tsuda, A., and H. Sugisaki. (1994): In-situ grazing rate of the copepod population in the western subarctic North Pacific during spring. *Mar. Biol.*, **120**, 203–210.
- Tsuda, A., H. Saito and H. Kasai (1999): Life histories of *Neocalanus flemingeri* and *Neocalanus plumchrus* (Calanoida: Copepoda) in the western subarctic Pacific. *Mar. Biol.*, **135**, 533–544.
- Tsuda, A. H. Saito and H. Kasai (2001a): Geographical variation of body size of *Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus* and *N. flemingeri* in the subarctic Pacific and its marginal seas: Implication of the origin of large form *N. flemingeri* in Oyashio area. *J. Oceanogr.*, **57**, 341–352.
- Tsuda, A., H. Saito and H. Kasai (2001b): Life history strategies of subarctic copepods *Neocalanus flemingeri* and *N. plumchrus*, especially concerning lipid accumulation patterns. *Plankton Biol. Ecol.*, **48**, 52–58.
- Tsuda, A. H. Saito, and H. Kasai (2004): Life histories of *Eucalanus bungii* and *Neocalanus cristatus* (Calanoida: Copepoda) in the western subarctic Pacific. *Fish. Oceanogr.*, **13** (S1), 10–20.
- Tsuda, A., S. Takeda, H. Saito, J. Nishioka, Y. Nojiri, I. Kudo, H. Kiyosawa, A. Shiimoto, K. Imai, T. Ono, A. Shimamoto, D. Tsumune, T. Yoshimura, T. Aono, A. Hinuma, M. Kinugasa, K. Suzuki, Y. Sohrin, Y. Noiri, H. Tani, Y. Deguchi, N. Tsurushima, H. Ogawa, K. Fukami, K. Kuma and T. Saino (2003): A mesoscale iron enrichment in the western subarctic Pacific induces large centric diatom bloom. *Science*, **300**, 958–961.
- Tsuda, A., H. Kiyosawa, A. Kuwata, M. Mochizuki, N. Shiga, H. Saito, S. Chiba, K., Imai, J. Nishioka and T. Ono (2005a): Responses of diatoms to iron-enrichment (SEEDS) in the western subarctic Pacific, temporal and spatial comparisons. *Prog. Oceanogr.*, **64**, 189–205.
- Tsuda, A., H. Saito, J. Nishioka and T. Ono (2005b): Mesozooplankton responses to iron-fertilization in the western subarctic Pacific (SEEDS2001). *Prog. Oceanogr.*, **64**, 237–251.
- Tsuda, A., H. Saito, J. Nishioka, T. Ono, Y. Noiri and I. Kudo (2006): Mesozooplankton response to iron enrichment during the diatom bloom and bloom decline in SERIES (NE Pacific). *Deep-Sea Res. II*, **53**, 2281–2296.
- Tsuda, A., S. Takeda, H. Saito, J. Nishioka, I. Kudo, Y. Nojiri, K. Suzuki, M. Uematsu, M.L. Wells, D. Tsumune, T. Yoshimura, T. Aono, T. Aramaki, W.P. Cochlan, M. Hayakawa, K. Imai, T. Isada, Y. Iwamoto, W.K. Johnson, S. Kameyama, S. Kato, H. Kiyosawa, Y. Kondo, M. Lavoisier, R. Machida, I. Nagao, F. Nakagawa, T. Nakanishi, S. Nakatsuka, A. Narita, Y. Noiri, H. Obata, H. Ogawa, K. Oguma, T. Ono, T. Sakuragi, M. Sasakawa, M. Sato, A. Shimamoto, H. Takata, C.G. Trick, Y.Y. Watanabe, C.S. Wong and N. Yoshie (2007): Evidence for the grazing hypothesis: Grazing reduces phytoplankton responses of the HNLC ecosystem to iron enrichment in the western subarctic Pacific (SEEDS II). *J. Oceanogr.*, **63**, 983–994.
- Tsuda, A., H. Saito, R. J. Machida and S. Shimode (2009): Meso- and microzooplankton responses to an *in situ* iron fertilization experiment (SEEDS-II) in the northwest subarctic Pacific. *Deep-Sea Res. II*, **56**, 2767–2778.
- Uematsu, M., A. Tsuda, M.L. Wells and H. Saito (2009): Introduction

to subarctic iron enrichment for ecosystem dynamics study II
(SEEDS II). *Deep-Sea Res. II*, **56**, 2731–2732.

Yamanaka, Y., N. Yoshie, M. Fujii, M.N. Aita and M.J. Kishi (2004):
An ecosystem model coupled with nitrogen-silicon-carbon cycles
applied to station A-7 in the northwestern Pacific. *J. Oceanogr.*,
60, 227–241.

Dynamics of zooplankton and lower trophic organisms in the subarctic Pacific

Atsushi Tsuda †

Abstract

The subarctic Pacific has been recognized as a productive ocean. In contrast, the subarctic Pacific except the marginal areas such as the Oyashio region is characterized by constantly low algal biomass and high nutrient concentration. The recent findings of iron-enrichment experiments such as SEEDS (Subarctic Pacific Iron Experiment for Ecosystem Dynamics Study) confirmed that the main factor of the HNLC (High Nutrient Low Chlorophyll) was iron limitation for algal production. However, SEEDS II, which was characterized by a small increase of algal biomass to iron input, suggested grazing by ontogenetically migrating copepods has potential to control the algal biomass in the abundant year. These copepods transport large amount of organic carbon from the surface to the mesopelagic layer by ontogenetic migration, which add a novel pass of carbon cycling in the ocean. Detailed life history studies of ontogenetic migrating copepods revealed existence of genetically identified populations, locally variable seasonality and vertical distributions, and differences in life-history strategies in the fluctuating environments. The studies of the related species in the subtropical Pacific suggested that adaptation to the oligotrophic environment facilitated the adaptive radiation of *Neocalanus* copepods in the HNLC ocean, and the ontogenetic vertical migration was a commonly observed strategy from the subarctic to subtropical species of copepods. In a series of studies, our understanding on the biology and ecology of copepods were largely improved, and it was clarified the important roles of copepods in the food-web dynamics and biogeochemical cycles.

Key words: Subarctic Pacific, zooplankton, life history,
production of lower trophic level, iron fertilization experiment

(Corresponding author's e-mail address: tsuda@aori.u-tokyo.ac.jp)

(Received 13 September 2012; accepted 26 December 2012)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2013)

† Atmosphere and Ocean Research Institute, University of Tokyo
5-1-5 Kashiwanoha, Kashiwa, Chiba, 277-8564 Japan