

— 2006 年度日本海洋学会岡田賞受賞記念論文 —

## 北太平洋の中・深層域に分布するプランクトン生物の生態学的研究\*

山口 篤†

### 要 旨

西部北太平洋の亜寒帯域から亜熱帯域におよぶ4定点において、水深5,800 mにまでおよぶ全プランクトン分類群のバイオマスを明らかにした。深度増加に伴うバイオマスの減衰度合いは分類群によって異なり、この差は各分類群の栄養生態に起因するものと考えられた。亜寒帯域では多細胞動物プランクトンの占有率が高く、亜熱帯域では従属栄養細菌と単細胞動物プランクトンの占有率が高かった。亜寒帯域における主要分類群であるカイアシ類の生態学的特徴を調査研究して、同属の種間で鉛直分布を変えて棲み分けしていることや、多くの中・深層性カイアシ類が若い発育段階では深い層に分布し、発育に伴う鉛直移動をすることを明らかにした。また中・深層性種の生活史の再生産時期は表層で植物プランクトンブルームのある時期に同調しており、これは表層からの沈降粒子輸送量の増加に関係したものと考えられた。西部北太平洋亜寒帯域の全水柱を通して、カイアシ類は有機炭素輸送量の32%を消費すると推定された。

キーワード：深海、動物プランクトン、カイアシ類、生物ポンプ、種多様性

### 1. はじめに

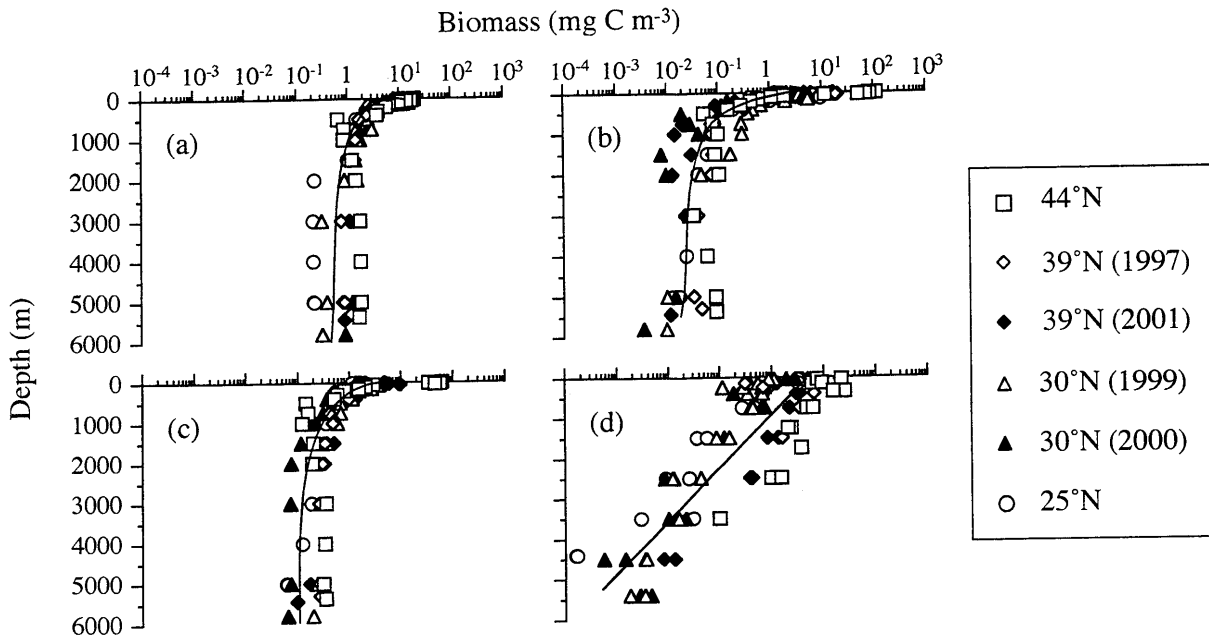
海洋は、その生物区分深度により、表層(0~200 m)、中層(200~1,000 m)、漸深海層(1,000~4,000 m)、深海層(4,000 m~7,000 m)および超深海層(>7,000 m)に分けられています。海洋全体で、水深1,000 m以深の部分は面積で88%、体積で75%以上を占めています。水深200 m以深の部分は面積で92%、体積では99%にもなります。日常あまり意識をすることはありませんが、深海こそは地球上の生物圏のうち最も広大な容積を占めています。

まず、深海におよぶプランクトン研究の歴史を簡単に

振り返ってみます。1950年代までのチャレンジャー航海などによって得られた深海生物に関する知識は、Marshall (1954)の著書「Aspects of Deep Sea Biology」にまとめられています。一方、ロシアの調査船ビチャジ号による深海探査の結果は、Vinogradov (1968)による大著「Vertical Distribution of the Oceanic Zooplankton」にまとめられています。日本での深海調査は1960年代におけるJapanese Expedition of Deep Seas, 通称JEDSによる「日本深海調査」が挙げられます。1970年代には東京大学海洋研究所の白鳳丸による深海調査があり、1980年代には水産庁開洋丸による放射性廃棄物影響予測調査があります。しかし、これら知見の多くは、ある特定の分類群(カイアシ類、ヤムシ類やアミ類など)、もしくはネット動物プランクトンバイオマスに関するものであり、群集構造の鉛直的な変化に関する

\* 2006年10月17日受領；2006年10月25日受理  
著作権：日本海洋学会, 2007

† 北海道大学大学院水産科学研究院海洋生物学分野  
〒041-8611 北海道函館市港町3-1-1  
e-mail address: a-yama@fish.hokudai.ac.jp



**Fig. 1.** Vertical distribution of plankton biomass at four stations in the western North Pacific Ocean. (a): heterotrophic bacteria, (b): phytoplankton, (c): protozooplankton, (d): metazooplankton. Regression lines fitted by eye are superimposed for each panel (modified from Yamaguchi *et al.*, 2004a).

る研究は乏しいのが実状でした。また、そのネット採集もスナップショット的なものが多く、周年を通してのものではなく、深海性プランクトンの生活史に関する知見は乏しいものでした。

プランクトン群集は一次生産者である植物プランクトン、消費者である単細胞動物、多細胞動物プランクトンから、分解者である従属栄養性バクテリアまでによって構成されていて、そのサイズはピコサイズ (<2  $\mu\text{m}$ ) からマクロサイズ (<20 cm) までの広範囲にわたります。しかし、これまでに同一点において植物プランクトン、従属栄養バクテリア、単細胞動物および多細胞動物プランクトンにまでおよぶ全てのプランクトン群集構造の鉛直分布を深海まで調べた研究例はありませんでした。

本論文は二部構成になっています。最初に、深海に及ぶ全プランクトン群集の特徴について紹介しています。これは新エネルギー産業技術総合開発機構 (NEDO) の研究プロジェクト「二酸化炭素の海洋隔離に伴う環境影響予測技術研究開発 (WEST-COSMIC: Western Pacific Environment Assessment Study on CO<sub>2</sub> Ocean Sequestration for Mitigation of Climate Change)」の

第1次フェーズ (1997年~2001年) で得られた知見です。全プランクトン群集が対象であり、ピコサイズの従属栄養バクテリアからマクロサイズの多細胞動物プランクトンまでを扱っています。また、緯度的なプランクトン群集の変動についても述べています。二番目に、私の専門である多細胞動物プランクトンに優占するカイアシ類について、深海性種の生態について紹介しています。これは北海道大学に提出した博士論文の時の知見に基づいており、生活史、物質循環に果たす役割、種多様性、群集構造および発育に伴う鉛直移動について紹介しています。

## 2. 深海に及ぶ全プランクトン群集の特徴

WEST-COSMICにおいて、サイズレンジの広いプランクトン群集全ての分類群のバイオマスの定量化には、複数の方法を用いました。CTDのロゼットマルチサンプラーから得た採水試料は、複数の濾過孔径のフィルターで濾過し、DAPIやFITCで染色した後に蛍光顕微鏡ないしは生物顕微鏡下で同定・計数を行ないました。大型の動物プランクトンは、プランクトンネッ

**Table 1.** Summary of biomass decreasing rate ( $b$ ) with depth for planktonic taxa.

Regression statistics:  $B=B_{100}[Z/100]^{-b}$ , where  $B$ ,  $B_{100}$  and  $Z$  are biomass in  $\text{mg C m}^{-3}$ , biomass at 100 m, and depth in m. In this calculation,  $B$  shallower than 100 m depth was omitted. All the regressions are highly significant ( $p<0.0001$ ) (after Yamaguchi *et al.*, 2004a).

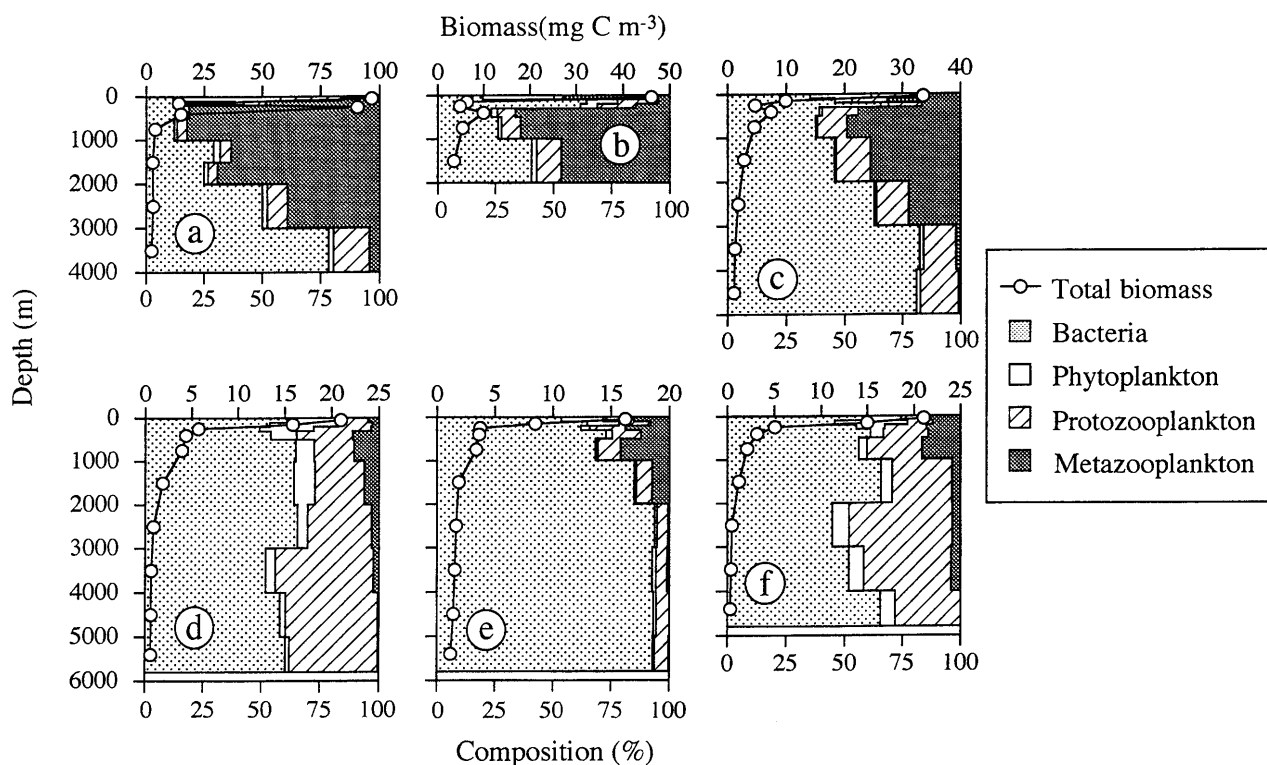
Taxa	n	Slope ( $b$ )	95% CI	$r^2$
H. Bacteria	88	0.627	(0.712~0.541)	0.71
Phytoplankton	88	1.204	(1.363~1.044)	0.72
Protozooplankton	88	0.651	(0.731~0.570)	0.75
Metazooplankton	87	1.613	(1.950~1.275)	0.51

ト (NORPAC net と VMPS) にて採集して、ホルマリン固定の後、実体顕微鏡下にて同定計数を行ないました。いずれの分類群も計数時にはサイズを測定し、その体積を算出した後に体積炭素バイオマス換算式を用いて、炭素バイオマスを求めました。

採集は西部北太平洋の亜寒帯域から亜熱帯域におよぶ 4 定点 (44°N, 155°E; 39°N, 147°E; 30°N, 147°E; 25°N, 137°E) にて行ないました。Fig. 1 には各分類群のバイオマスの鉛直分布を示しています。a が従属栄養細菌、b が植物プランクトン、c が単細胞動物、d が多細胞動物プランクトンです。バイオマスの軸は対数目盛りで示しています。各分類群ともバイオマスを対数軸で示すと定点間の差はほとんどないのに対して、分類群間の差はかなり大きいことが明らかになりました。つまり、従属栄養細菌と単細胞動物のバイオマスは深度増加に伴って緩やかに減少しているのに対して (1~3 桁の減衰)、最も深度増加に伴う減少が急激なのは多細胞動物プランクトン (4~5 桁の減衰) であることが分かりました。このグラフで容易に理解されるように、各分類群間で回帰すべき式のタイプは異なります。つまり、従属栄養細菌や植物プランクトンと単細胞動物 (Fig. 1a~c) は深度とバイオマスの軸の両方が対数の累乗方程式であるのに対して、多細胞動物プランクトン (Fig. 1d) はバイオマスの軸のみが対数の指数方程式で回帰すべき関係にあります。この多細胞動物プランクトンにおける、最も大きな深度増加に伴う減衰は、生産された有機物がより高次の栄養段階に転送されるには数多くの栄養段階を経る必要が

あるため、その間のロス (生態効率といいます) の影響が、今回取り扱った分類群の中で最も高次生物である多細胞動物プランクトンにおいて、最も大きいためであると考えられます。

各分類群のバイオマスと深度増加の関係は水深 100 m のバイオマスを切片とする累乗方程式によって表現して、いずれの分類群も有意な関係式が得られました (Table 1)。前述のように多細胞動物プランクトンについては指数方程式で回帰するのが望ましいのですが、ここでは分類群間の比較を容易にするために、全ての分類群で同じ累乗方程式を用いて回帰しました。この式は Martin *et al.* (1987) によって提案された有機炭素輸送量を表す式であり、回帰式の「べき乗 ( $b$ )」は深度増加に伴うバイオマスの減衰度合いを示しています。この Martin の式は様々な海域、分類群の深度分布に関して応用されており、回帰式の「べき乗 ( $b$ )」を比較するだけで、深度増加に伴うバイオマスや輸送量の減衰度合いを表すことの出来る便利な指標となっています (Francois *et al.*, 2002; Primeau, 2006)。本研究で明らかになった従属栄養細菌の傾き ( $b=0.627$ ) が全分類群中で最も緩やかであるのは、深度増加に伴う溶存態有機物による栄養供給が決定的ではないので、最も深度増加に伴うバイオマスの減衰度合いが緩やかであると解釈することが出来ます。実際に、この  $b$  の値は全球的な有機炭素輸送量推定値として知られる  $b=0.70\pm 0.08$  (Primeau, 2006) に近いものです。単細胞動物は従属栄養細菌を摂餌します。それゆえに、その傾き ( $b=0.651$ ) は従属栄養細菌に近いものの、それよ



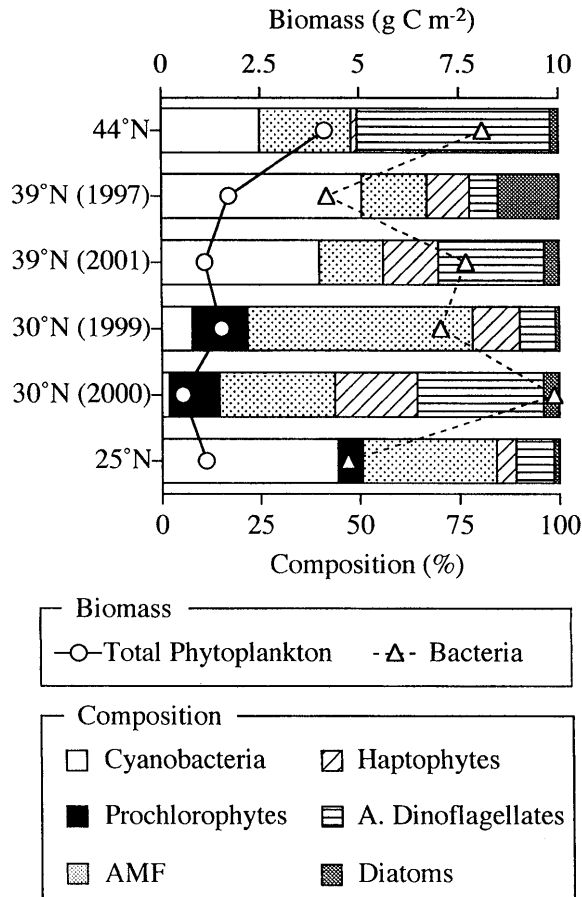
**Fig. 2.** Vertical distribution of total plankton biomass and its major taxonomic composition at four stations in the western North Pacific Ocean. (a): 44°N, (b): 39°N (1997), (c): 39°N (2001), (d): 30°N (1999), (e): 30°N (2000), (f): 25°N (modified from Yamaguchi *et al.*, 2004a).

りもやや急になっています。植物プランクトンの減衰が著しい ( $b=1.204$ ) のは、深度が増すにつれて急激に減衰する光の影響です。また、前述のように多細胞動物プランクトンに生産物が受け渡されるには、いくつかの栄養段階を経る必要があるため、その深度増加に伴うバイオマス減衰は、4つの分類群中で最も大きく ( $b=1.613$ ) なっていました。

次に、プランクトン群集構造についての研究成果を示します。プランクトン群集構造は亜寒帯域と亜熱帯域で大きく異なっていました。Fig. 2は全プランクトンの各深度におけるバイオマスと4つの分類群の占める割合を示しています。44°Nと39°Nの亜寒帯域では、多細胞動物プランクトンの占有率が特に水深1,000 m付近で高いことが判りました。多細胞動物プランクトンの占有率は、それ以深では急激に減少し、替わって従属栄養細菌の占める割合が高くなっていました。一方、30°Nと25°Nの亜熱帯域では、深度増加に伴う群集構造の変化はあまりなく、全水柱を通して従

属栄養細菌が60%、単細胞動物プランクトンが30%を占めていました。二年にわたる海洋調査を行なった30°Nでは、Fig. 2dの1999年とFig. 2eの2000年とで、その分類群組成に変化がありました。これは表層の植物プランクトン群集の変化に起因すると考えられました。

植物プランクトンのバイオマスとその分類群組成をFig. 3に示します。上段から下段にかけて北から南の順に並んでいます。原核緑藻 (Prochlorophytes) は30°N以南のみに分布していました。30°Nでは1999年と2000年で分類群組成とバイオマスが大きく異なりました。つまり、2000年ではバイオマスが最も少なく、さらに分類群組成を見るとピコサイズ (シアノ細菌、原核緑藻やAMF) が最も少なく、大型のハプト藻や渦鞭毛藻の占有率が高いことが分かります。この表層における植物プランクトン群集のサイズの違いが全水柱にわたってプランクトン群集構造に大きな影響を及ぼしていると考えられます。

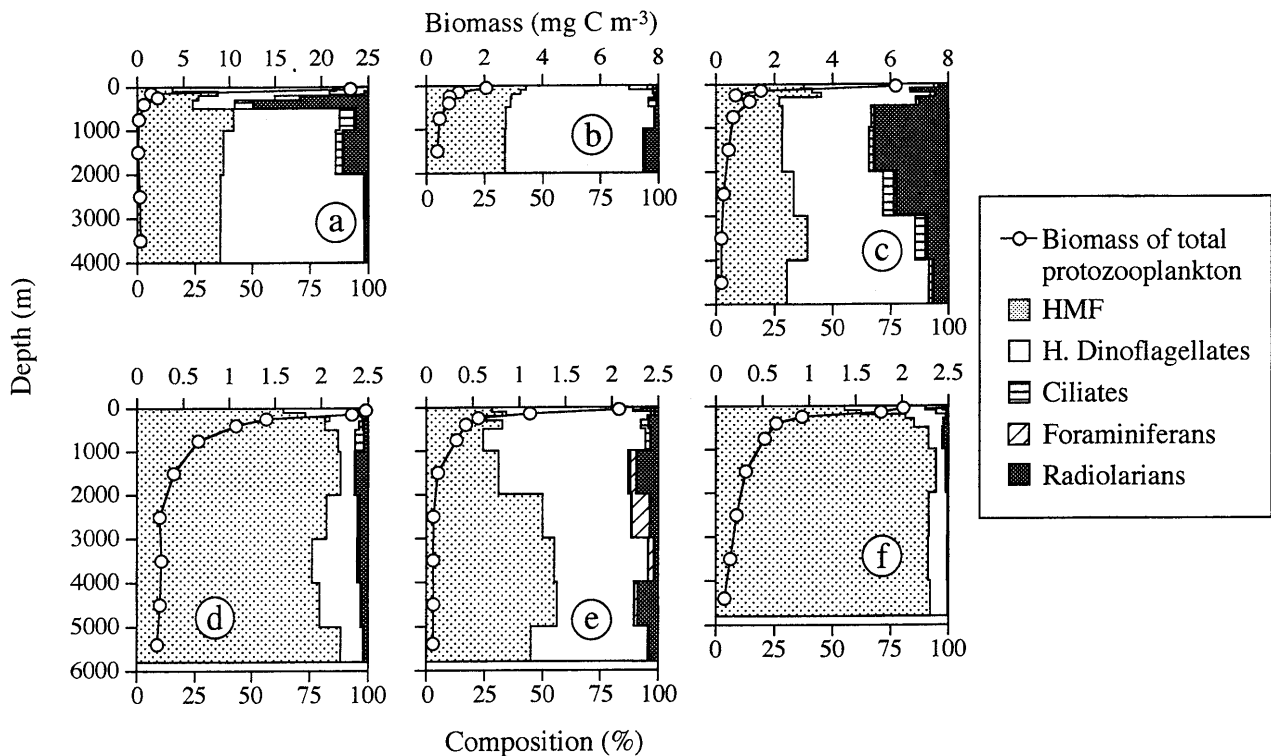


**Fig. 3.** Water-column integrated biomasses of phytoplankton and heterotrophic bacteria and taxonomic compositions of phytoplankton at each sampling station. AMF: autotrophic microflagellates, A.: autotrophic (after Yamaguchi *et al.*, 2004a).

単細胞動物プランクトンの分類群組成を Fig. 4 に示します。単細胞動物プランクトンの分類群組成にも明確な南北差がありました。亜寒帯域の定点では従属栄養鞭毛虫 (HNF) と渦鞭毛虫類 (H. Dinoflagellates) が、それぞれ同じぐらいの占有率を示していました。放散虫は 3 番目の占有率の分類群でした。亜熱帯域の定点では HNF が全水柱を通して卓越していました。30°N の 2000 年は渦鞭毛虫類の占有率が高く、亜寒帯域の分類群組成に類似していました (Fig. 4e)。これは、この年の表層の植物プランクトン群集が大型のハプト藻や渦鞭毛藻によって占められていたこと (Fig. 3) に関係すると考えられます。

近年、中・深層におよぶ微生物ループに関して、従属栄養細菌のバイオマスと生産量は、表層で植物プランクトンバイオマスが高い亜寒帯域では深海でも高く、表層での植物プランクトンバイオマスの低い亜熱帯域では深海でも従属栄養細菌のバイオマスと生産量が低いことが示され、深海でも沈降粒子状有機物→溶存態有機物→従属栄養細菌の物質転送で示されるボトムアップ支配が成り立っているとの研究結果もあります (Nagata *et al.*, 2000)。さらに、地中海の観測では、表層から水深 2,000 m にかけて従属栄養細菌数は 1 桁減少するのに対して、鞭毛虫と繊毛虫はそれぞれ 2 桁および 3 桁も減少して、より高次の生物ほどその減衰度合いは大きいことや、深海でも従属栄養細菌→鞭毛虫→繊毛虫で構成される微生物ループが存在することが報告されています (Tanaka and Rassoulzadegan, 2002; Tanaka *et al.*, 2005)。今回の一連の研究でも、表層から深海まで従属栄養細菌と単細胞動物の両バイオマスの間には高度に有意な比例関係があったこと ( $Y = 0.176X + 0.171$ ,  $r = 0.92$ ,  $p < 0.0001$ ; Y: 単細胞動物と X: 従属栄養細菌のバイオマス [ $\text{mg C m}^{-3}$ ]) から、深海にまで及ぶ微生物ループの存在が示されています (Yamaguchi *et al.*, 2002a)。

次に、多細胞動物プランクトンの分類群組成を Fig. 5 に示します。多細胞動物プランクトンは昼夜に採集されていて、図ではそれぞれ左が昼間の、右が夜間の調査結果を示しています。多細胞動物にも明確な南北差が見られました。つまり、深層での休眠期を持つ大型カイアシ類 (Copepods [diapause]) の割合は亜寒帯域では特に中・深層で高いのに対して、その占有率は亜熱帯域では低く、25°N では出現しませんでした。亜寒帯域の中・深層において、全プランクトン群集に占める多細胞動物プランクトンの割合が高かった (Fig. 2a~c) のは、この層で休眠期を持つ大型カイアシ類に起因しています (Fig. 5a~e)。この休眠期を持つ大型カイアシ類は表層で摂餌を行ない、成長した後に中・深層に潜るので、表層の光合成による生産物を深海に効率的に輸送する重要なメカニズムの一つであると考えられています。北太平洋亜寒帯域において、これら休眠を行なうカイアシ類 (*Neocalanus* 属) の発育に伴う鉛直



**Fig. 4.** Vertical distribution of protozooplankton biomass and its taxonomic composition at four stations in the western North Pacific Ocean. HMF: heterotrophic microflagellates, H.: heterotrophic. (a): 44°N, (b): 39°N (1997), (c): 39°N (2001), (d): 30°N (1999), (e): 30°N (2000), (f): 25°N (modified from Yamaguchi *et al.*, 2004a).

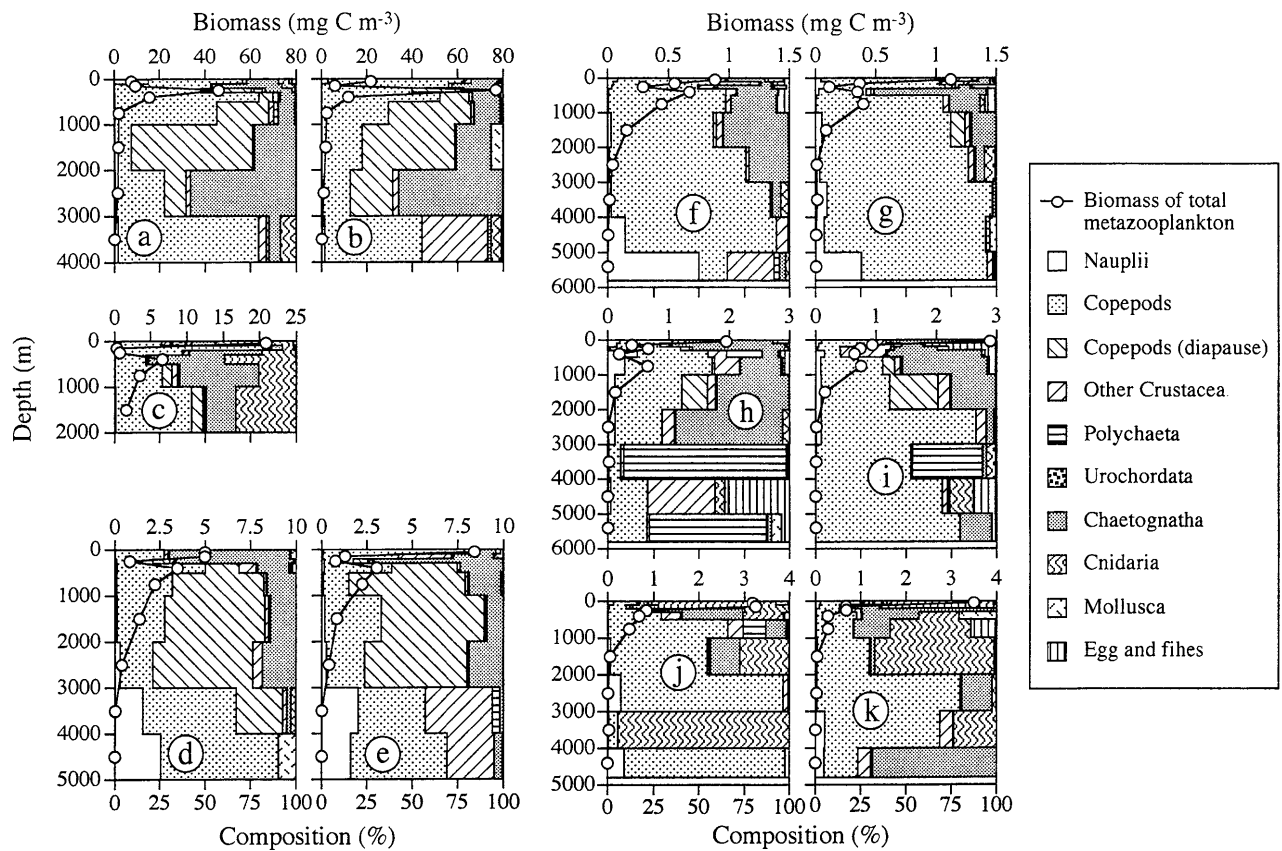
移動による有機炭素輸送量は、水深 1,000 m のセジメントトラップによって捕集される沈降粒子輸送量にほぼ等しいことが近年試算されています (Kobari *et al.*, 2003)。

以上、深海に及ぶ全プランクトン群集の特徴についてまとめると、次のようになります。深度増加に伴うバイオマスの減衰度合いは分類群によって異なり、従属栄養バクテリアが最も緩やかで、次いで単細胞動物プランクトン、最も急激に減衰するのが多細胞動物プランクトンでした。この差は各分類群の栄養生態に起因するものと考えられました。全プランクトン群集構造は亜寒帯域と亜熱帯域で大きく異なり、亜寒帯域では多細胞動物プランクトンの占有率が高く、これは深海で休眠期を持つ大型カイアシ類が卓越することによります。亜熱帯域では従属栄養バクテリアと単細胞動物プランクトンの占有率が高く、深度による変化はほとんどありませんでした。30°N における複数年に及ぶ

解析から、同じ定点でも深海に及ぶプランクトン群集構造は大きく年変動を示すことが分かりました。これはエネルギーの始点である、表層の植物プランクトン群集構造の変化に起因するものと考えられました。

### 3. 深海性カイアシ類の生態

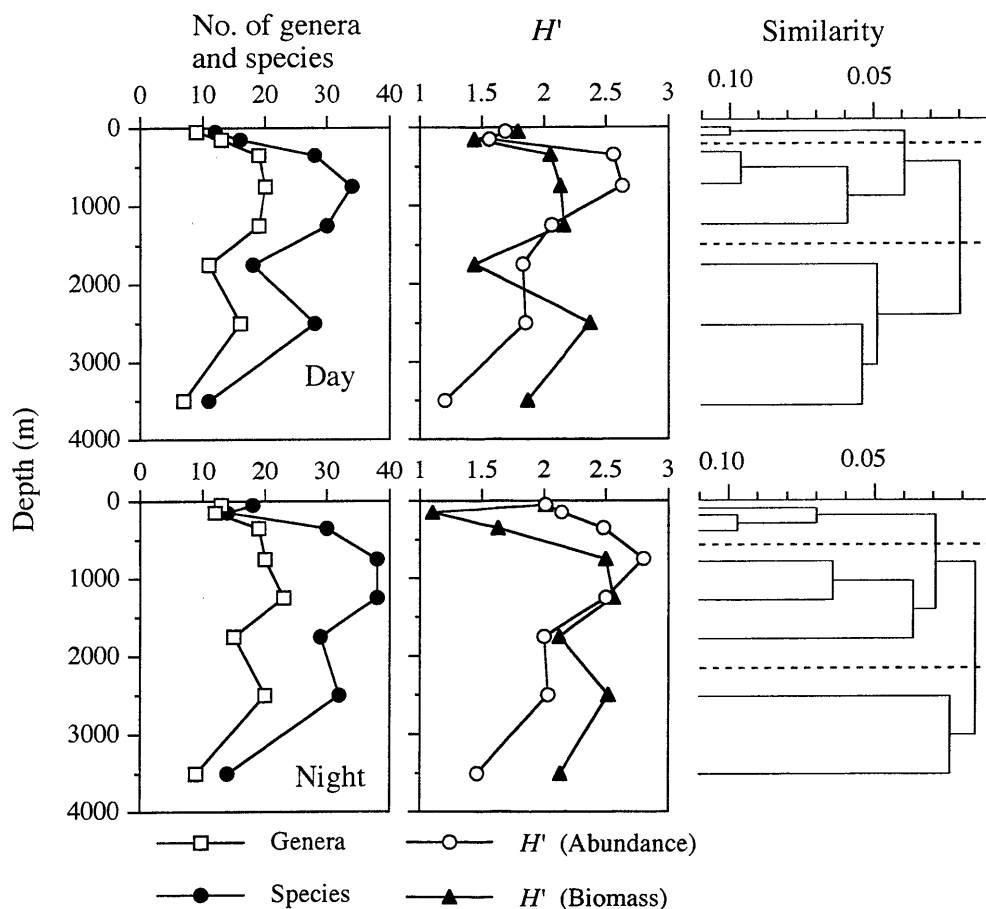
次に、深海性カイアシ類の研究結果について紹介します。西部北太平洋亜寒帯域 Sta. KNOT においてカラヌス目カイアシ類は 98 種が出現していました (Yamaguchi *et al.*, 2002b)。Fig. 6 は、左段に各深度における属および種数を、中段に種多様度指数の鉛直分布を、そして右段に各水深間の類似度を示した図です。種数は水深 1,000 m 付近と 2,000~3,000 m 層に極大がありました。種多様度指数も同じ層にて高くなっていました。群集構造の類似度をみると、表層群集 (水深 0~250 m)、中層群集 (250~2,000 m)、深層群集 (水深 2,000 m 以



**Fig. 5.** Vertical distribution of metazooplankton biomass and its taxonomic composition at four stations in the western North Pacific Ocean. (a): 44°N day, (b): 44°N night, (c): 39°N (1997) day, (d): 39°N (2001) day, (e): 39°N (2001) night, (f): 30°N (1999) day, (g): 30°N (1999) night, (h): 30°N (2000) day, (i): 30°N (2000) night, (j): 25°N day, (k): 25°N night.

深)の3つに大きく分けられました (Fig. 6)。これは、それぞれの水深において、カイアシ類群集構造が大きく異なることを示しています。カラヌス目カイアシ類について同様の群集構造の解析は相模湾においてもなされています (Shimode *et al.*, 2006)。また、親潮域におけるより小型な分類群のポエキロストム目カイアシ類でもなされています (Nishibe and Ikeda, 2004)。いずれの研究も、種多様度は中・深層で高くなっているのが特徴として挙げられます。カイアシ類の種分化には食性の影響が大きいと考えられています。すなわち、中・深層でカイアシ類の種数が多いのは、その食性が多様になるためと考えられています (大塚・西田, 1997)。

西部北太平洋亜寒帯域には *Metridia* 属は4つの種が優占しています。これらの種の体サイズは3~4 mm とほとんど同じです (Fig. 7)。また、摂餌に使用する口器付属肢は互いに非常に似た形状をしており、摂餌する粒子サイズも同じであることが考えられます。しかし、これら4種の分布深度は水深4,000 mまでを明確に棲み分けていました (Fig. 7)。これは同属の種間で餌資源を巡る競争を緩和するためであると考えられます。相模湾の水深0~1,000 m間においても食性が似ている同じ科 (*Scolecitrichidae*) では、表層性種と日周鉛直移動種ではお互いの分布深度を細かいスケールで変えているのに対して、常に中層に分布する種間ではお互いの体サイズを変えて、空間および餌を巡る競争を避



**Fig. 6.** Vertical distribution of the number of genera and species of calanoid copepods at Sta. KNOT in the western subarctic Pacific Ocean (left), species diversity indices ( $H'$ ) based on their abundance and biomass data (middle), and similarity indices clustered by Mountford's method (right). Dashed lines in right panels indicate approximate depths where the copepod community structure varied (modified from Yamaguchi *et al.*, 2002b).

けていることが明らかになっています (Kuriyama and Nishida, 2006)。

それぞれのカイアシ類は既に Fig. 7 で示したように、それぞれ種毎に固有な深度を持っています。しかし、種内でも詳細に見ると発育段階によって分布深度が異なることが分かりました。北太平洋亜寒帯域の中・深層域で優占するカイアシ類各発育段階の分布深度を Fig. 8 に示します。横軸が発育段階で、右側ほど発育が進んでいる結果を示しています。多くの中・深層性カイアシ類で、初期発育段階が最も深い層に分布し、発育に伴って分布深度が浅くなる発育に伴う鉛直移動パターンが観察されました。従来は、カイアシ類の発育に伴う鉛直移動(個体発生的鉛直移動)としては *Calanus* 属、*Neocalanus* 属

や *Eucalanus* 属などのように、初期発育段階では表層で摂餌を行ない、後期発育段階では中・深層に潜る「発育に伴って分布深度が深くなる (developmental descent)」型が知られていました (Mauchline, 1998 を参照)。しかし、西部北太平洋亜寒帯域における中・深層性カイアシ類は、その多くが初期発育段階において深い層に分布し、以降の発育に伴って分布深度が浅くなるという型の鉛直移動を行なっていることが判明しました。

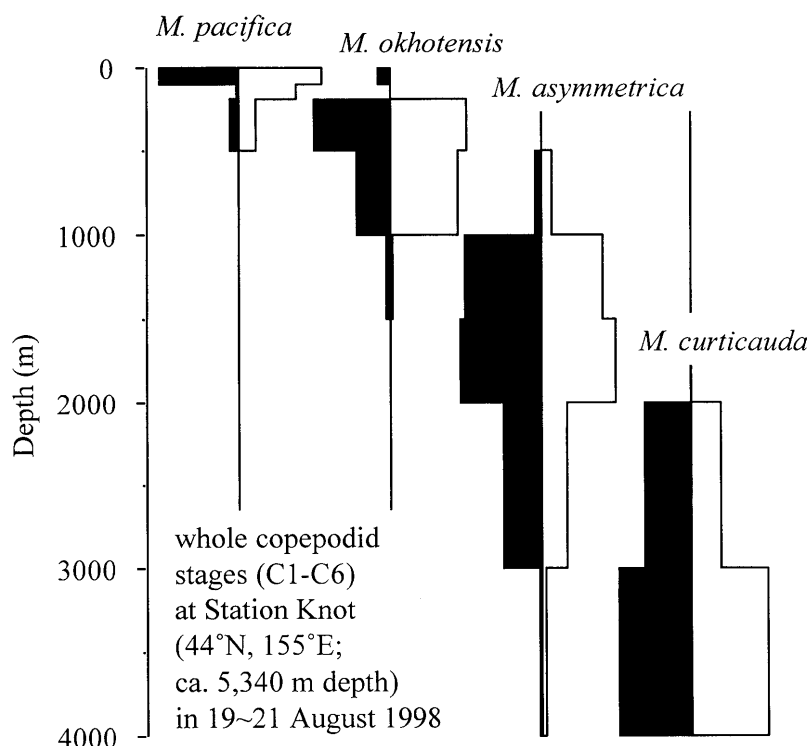
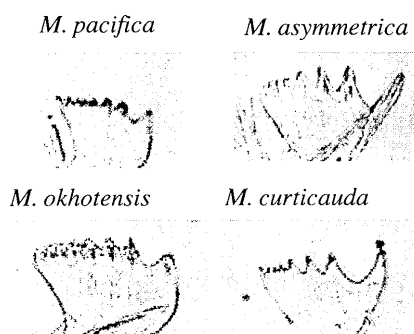
このような「発育に伴って分布深度が浅くなる (developmental ascent)」現象は、日本海における中層性カイアシ類 *Paraeuchaeta elongata* について初めて報告されて以来 (Morioka, 1975) 文献上では散見されますが、その存在が詳細に知られ、中・深層性動物プラン



Total length of four dominant  
*Metridia* species (adult females)

*M. pacifica*: 2.6~3.1 mm  
*M. okhotensis*: 4.2~4.5 mm  
*M. asymmetrica*: 3.9~4.2 mm  
*M. curticauda*: 2.5~3.6 mm

Cutting blade of Mandible



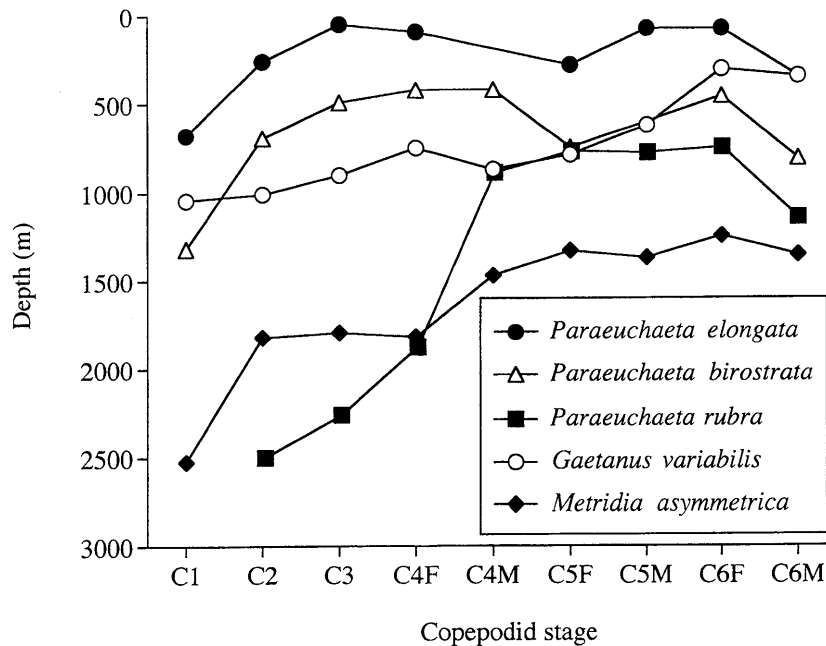
**Fig. 7.** Total lengths (upper left), pictures of cutting blade of Mandible (lower left), and vertical distributions (right) of four *Metridia* species: *M. pacifica*, *M. okhotensis*, *M. asymmetrica* and *M. curticauda*, at Sta. KNOT in the western subarctic Pacific Ocean, 19~21 August 1998. Open and solid histograms indicate day and night data, respectively.

クトンに広く存在することが認識されるようになったのは最近のことです (例えば, カイアシ類: Falkenhaus *et al.*, 1997, 貝虫類: Kaeriyama and Ikeda, 2002)。この developmental ascent が報告されているのが, いずれも中・深層性動物プランクトンであることは, 中・深層性動物プランクトンにとって初期発育段階を深い層で過ごすことに, 何らかの生態学的意義があることを示唆しています。初期発育段階が深い層に分布しているのは, 生涯産卵数が少ない中・深層性種の適応と思われる。中・深層性動物プランクトンは生涯産卵数が少ないので, 捕食者回避能力の低い, 生活史初期での減耗を減らす必要があります。つまり中・深層性種は, 遊泳能力の低い卵や初期発育段階の時は捕食圧の低い深層に分布し, 遊泳能力のついた発育段階になって初めて, 餌の豊富な浅い層に移動すると解釈することができます (Yamaguchi *et al.*, 2004b)。

最後に生活史と物質循環に果たす役割について紹介します。親潮域の中・深層において, 体長 4 mm ぐらい

のカイアシ類 *Gaetanus variabilis* は昼夜とも水深 500 ~1,000 m に分布しています (Fig. 9)。本種は粒子食性カイアシ類です。親潮域においてコペポダイト 1 期 (C1) は 6 月から 8 月にかけて多く, ノープリウス期の飼育実験結果の発育時間を顧慮すれば, 再生産のピークは 4 月から 6 月にあることが推察されます。これは, 表層の *Chl.a* のピークの時期と一致していました。出現ピークは C1 期から C3 期へと追跡することができました。メスは C4 期から C6 期まで成長をトレースすることができ, 一年で C6 期 (成体) に達していました。一方, オスは二年かけて成体に達していました。メスが先に成体の形で過ごすことの利点は, 表層からの沈降粒子量の変化に応じて, 速やかに再生産に移れる点で, 有利な生活史戦略であると考えられます。本種の再生産は周年を通して起こりますが, その規模は表層からの沈降粒子量に比例していることが, その個体群構造の季節変化から推測できます。

西部北太平洋亜寒帯域 Sta. KNOT における水深



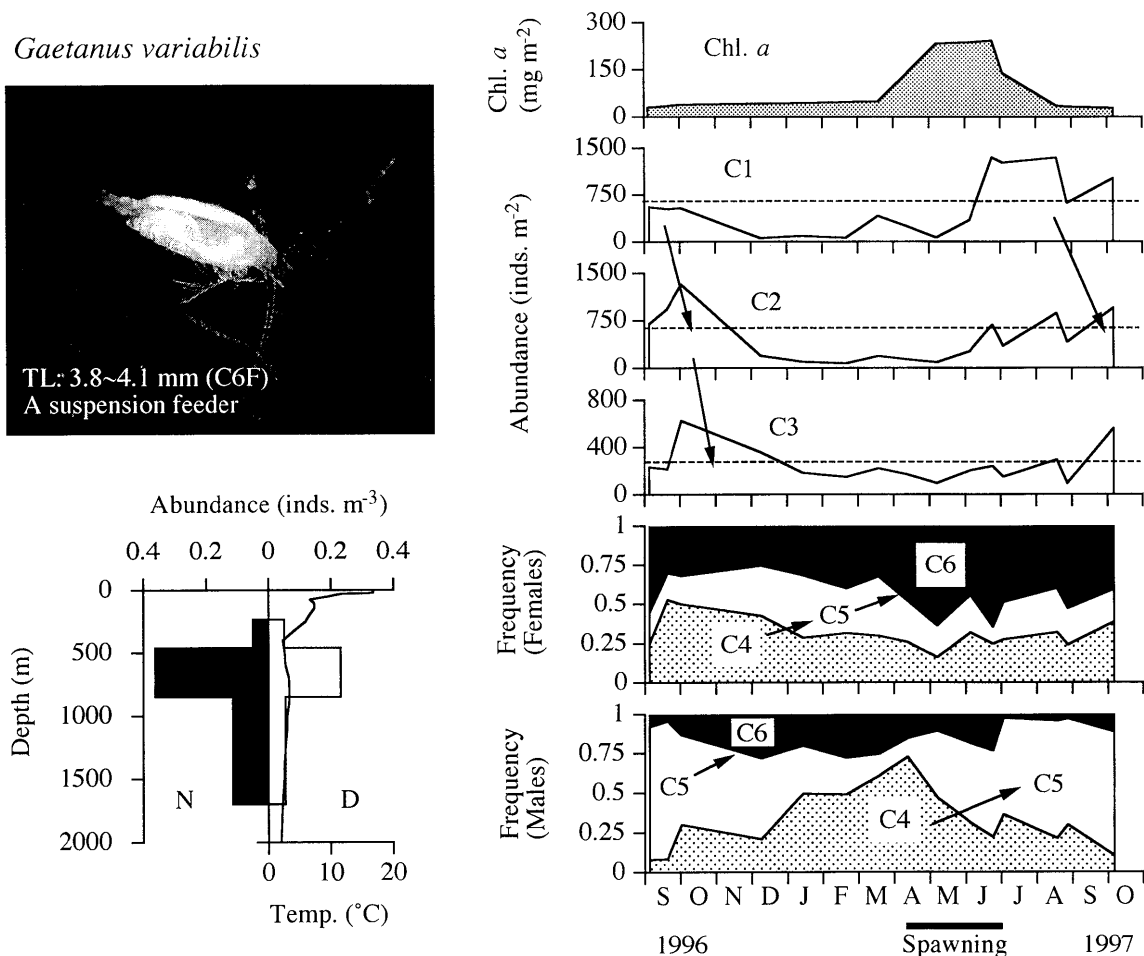
**Fig. 8.** Ontogenetic changes in the vertical distribution patterns ( $D_{50\%}$ ) of *Paraeuchaeta elongata*, *P. birostrata*, *P. rubra*, *Gaetanus variabilis*, and *Metridia asymmetrica* at Sta. KNOT in the western subarctic Pacific Ocean, 19~21 August 1998. F: female, M: male.  $D_{50\%}$ : the depth at where the 50% of population resided.

4,000 m までの粒子食性カイアシ類の摂餌率と一次生産量から推定される各水深への粒子炭素輸送量を試算した値を Fig. 10 に示します。いずれの深度層においても、カイアシ類の摂餌量は有機炭素輸送量によってまかなえることが明らかです。各水深における有機炭素輸送量のうちカイアシ類の摂餌する部分のパーセンテージを計算すると、各水深において平均 32% の有機炭素輸送量をカイアシ類が摂餌していることを示すことができました (Yamaguchi *et al.*, 2002b)。この値は中・深層域における有機炭素輸送量に対する動物プランクトンの消費量としては既報の範囲内 (4~43%) にあります (Koppelman *et al.*, 2004)。

夏季の親潮の中・深層域における有機炭素輸送量に対する動物プランクトンの消費量は、38% という報告もあり (Sasaki *et al.*, 1988)、夏季の西部北太平洋亜寒帯域では中・深層域における有機炭素輸送量に対する動物プランクトンの消費量は 32~38% と考えて良さそうです。一方、水深 1,000 m 以深の有機炭素輸送量に対する従属栄養細菌による消費は、北太平洋亜寒帯域では 51%、亜熱帯域では 23% と考えられていま

す (Nagata *et al.*, 2000)。つまり、北太平洋亜寒帯域では水深 1,000 m に落ちてきた有機炭素輸送量のうち 50~60% は直接的にも間接的にも従属栄養性細菌に消費され、30~40% は中・深層性カイアシ類などの中・大型動物プランクトンによって消費されるものと考えられます。

以上、中・深層性カイアシ類の生態学的特徴について述べました。主な特徴として、以下の 3 点が挙げられます。まず、同属の種間では鉛直分布に棲み分けが見られました。これは餌の競合を避けるための行動であると考えられました。次に、多くの中・深層性カイアシ類には若い発育段階では深い層に分布し、発育するにしたがって分布深度が浅くなる発育に伴う鉛直移動が見られました。これは初期発育段階での捕食をさけるためであると解釈されました。最後に、中・深層性種の生活史の再生産時期は表層で植物プランクトンブルームのある時期に同調していました。これは表層からの沈降粒子輸送量の増加に関係したものと考えられました。また物質循環に果たす役割として、全水柱を通してカイアシ類は有機炭素輸送量の 32% を消費す



**Fig. 9.** *Gaetanus variabilis*. Picture of adult females (upper left), day and night vertical distribution at Site H in the western subarctic Pacific Ocean during 5 October 1997 (lower left), and seasonal changes in Chl. *a*, numerical abundance of each copepodite stage (C1–C3), and composition of C4, C5, and C6 in the total female and male populations (integrated over 0~2,000 m) (right). The estimated spawning season is denoted by the horizontal bar at the bottom of the figure; the horizontal broken line in the C1–C3 panel denotes annual mean abundance. Arrows show estimated developmental sequences of cohorts (modified from Yamaguchi and Ikeda, 2000).

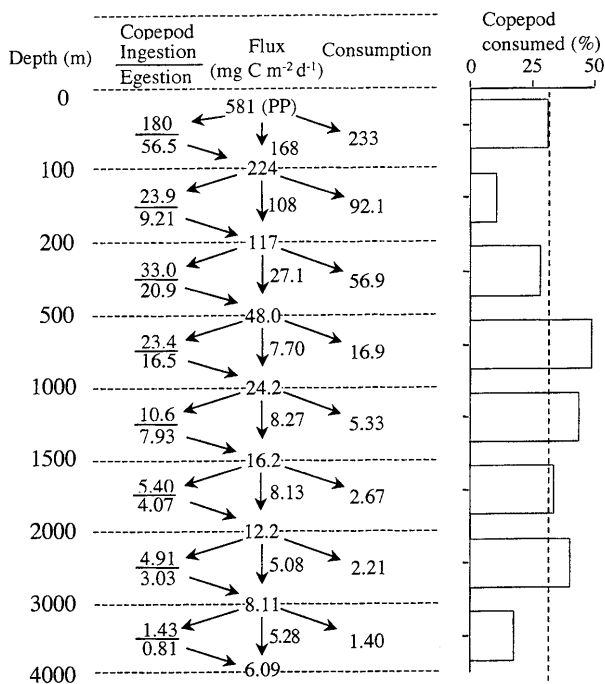
ると考えられました。

海洋の容積において漸深海層の容積は海洋の実に60%を占めて、地球上の生物圏のうち最も広大な容積を占めており、その生物多様性も高いことが予想されています。海洋における生物多様性を、45を超える国々の研究者が国際的なネットワークを構成して、過去、現在そして未来の世界の海洋動物プランクトン生物の多様性、分布と個体数を調査して解明することを目指す10か年計画が Census of Marine Zooplankton (CMarZ) です (CMarZ ホームページ: <http://www.cmarz.org/>)。

CMarZ の試算では、2000年現在では終生プランクトンとして7,000種が記載されています。しかし、推定される未知種数は少なくとも1,600種はあるとされており、深海のプランクトン生物研究は生物多様性という観点からも、新たなフロンティアであると期待されています。

#### 謝辞

これら一連の研究を進めることが出来たのは、多くの皆様のご指導・ご鞭撻そしてご協力のおかげです。特



**Fig. 10.** Schematic diagram showing particulate carbon flux ( $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) in the 0~4,000 m water column via eight depth strata at Sta. KNOT in the western subarctic Pacific Ocean (left) and the percentages of copepod-consumed particulate carbon flux (right). Broken line indicates mean value (modified from Yamaguchi *et al.*, 2002b).

に博士課程でのご指導を賜り、またこれまで多くの論文のご高閲を賜りました北海道大学の池田 勉先生に心からの謝意を表します。また WEST-COSMIC プロジェクトの生物調査統括とご指導を賜りました、長崎大学の石坂 丞二先生に深く御礼申し上げます。また、水深 6,000 m にまでおよぶ全てのプランクトン群集バイオマスを定量化するという、これまでどの研究機関も得ることがなかったデータを取得することが出来たのは、ひとえに新エネルギー 産業技術総合開発機構 (NEDO) の実施する「二酸化炭素の海洋隔離に伴う環境影響予測技術開発 (SEA-COSMIC)」プロジェクトのうち、(株) 関西総合環境センター (現、(株) 環境総合テクノス) が委託を受けた「海洋調査および CO<sub>2</sub> 海洋隔離能力評価技術の開発 (WEST-COSMIC)」プロジェクトのおかげです。海洋調査に関わられた全ての関係者各位の努力

とご協力に改めて深く感謝の意を表します。また、最後になりましたが、このたび名誉ある日本海洋学会岡田賞を賜るにあたり、推薦および選考して下さった先生方、学会員の皆様に厚く御礼申し上げます。

## References

- Falkenhaus, T., K. S. Tande, and T. Semenova (1997): Diel, seasonal and ontogenetic variations in the vertical distributions of four marine copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **149**, 105–119.
- Francois, R., S. Honjo, R. Krishfield, and S. Manganini (2002): Factors controlling the flux of organic carbon to the bathypelagic zone of the ocean. *Global Biogeochem. Cycles*, **16**, doi:10.1029/2001GB001722.
- Kaeriyama, H. and T. Ikeda (2002): Vertical distribution and population structure of the three dominant planktonic ostracods (*Discoconchoecia pseudodiscochophora*, *Orthoconchoecia haddoni* and *Metaconchoecia skogsbergi*) in the Oyashio region, western North Pacific. *Plankton Biol. Ecol.*, **49**, 66–74.
- Kobari, T., A. Shinada, and A. Tsuda (2003): Functional roles of interzonal migrating mesozooplankton in the western subarctic Pacific. *Prog. Oceanogr.*, **57**, 279–298.
- Koppelman R., H. Weikert, C. Halsband-Lenk, and T. Jennerjahn (2004): Mesozooplankton community respiration and its relation to particle flux in the oligotrophic eastern Mediterranean. *Global Biogeochem. Cycles*, **18**, doi:10.1029/2003GB002121.
- Kuriyama, M. and S. Nishida (2006): Species diversity and niche-partitioning in the pelagic copepods of the family Scolecitrichidae (Calanoida). *Crustaceana*, **79**, 293–317.
- Marshall, N. B. (1954): *Aspects of Deep Sea Biology*. Hutchinson's Scientific and Technical Publications, London, 380 pp.
- Martin, J. H., G. A. Knauer, D. M. Karl, and W. W. Broenkow (1987): VERTEX: carbon cycling in the northeast Pacific. *Deep-Sea Res.*, **34**, 267–285.
- Mauchline, J. (1998): *Advances in Marine Biology Vol. 33, The Biology of Calanoid Copepods*. Academic Press, San Diego, 710 pp.
- Morioka, Y. (1975): A preliminary report on the distribution and life history of a copepod, *Pareuchaeta elongata*, in the Vicinity of Sado Island, Japan Sea. *Bull. Jap. Sea Reg. Fish. Res. Lab.*, **26**, 41–56.
- Nagata, T., H. Fukuda, R. Fukuda, and I. Koike (2000): Bacterioplankton distribution and production in deep

- Pacific waters: Large-scale geographic variations and possible coupling with sinking particle fluxes. *Limnol. Oceanogr.*, **45**, 426–435.
- Nishibe, Y. and T. Ikeda (2004): Vertical distribution, abundance and community structure of oncaeid copepods in the Oyashio region, western subarctic Pacific. *Mar. Biol.*, **145**, 931–941.
- 大塚 攻・西田周平 (1997): 海産浮遊性カイアシ類 (甲殻類) の食性再考. 海の研究, **6**, 299–320.
- Primeau, F. (2006): On the variability of the exponent in the power law depth dependence of POC flux estimated from sediment traps. *Deep-Sea Res. I*, **53**, 1,335–1,343.
- Sasaki, H., H. Hattori, and S. Nishizawa (1988): Downward flux of particulate organic matter and vertical distribution of calanoid copepods in the Oyashio Water in summer. *Deep-Sea Res.*, **35**, 505–515.
- Shimode, S., T. Toda, and T. Kikuchi (2006): Spatio-temporal changes in diversity and community structure of planktonic copepods in Sagami Bay, Japan. *Mar. Biol.*, **148**, 581–597.
- Tanaka, T. and F. Rassoulzadegan (2002): Full-depth profile (0–2000 m) of bacteria, heterotrophic nanoflagellates and ciliates in the NW Mediterranean Sea: Vertical partitioning of microbial trophic structures. *Deep-Sea Res. II*, **49**, 2,093–2,107.
- Tanaka, T., F. Rassoulzadegan, and T. F. Thingstad (2005): Analyzing the trophic link between the mesopelagic microbial loop and zooplankton from observed depth profiles of bacteria and protozoa. *Biogeosciences*, **2**, 9–13.
- Vinogradov, M. E. (1968): *Vertical distribution of the Oceanic Zooplankton*. Nauka, Moscow (in Russian). Translated to English in 1970, Israel Program of Scientific Translation, Jerusalem, 339 pp.
- Yamaguchi, A. and T. Ikeda (2000): Vertical distribution, life cycle and developmental characteristics of mesopelagic calanoid copepod *Gaidius variabilis* (Aetideidae) in the Oyashio region, western North Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, **137**, 99–109.
- Yamaguchi, A., Y. Watanabe, H. Ishida, T. Harimoto, K. Furusawa, S. Suzuki, J. Ishizaka, T. Ikeda, and M. M. Takahashi (2002a): Structure and size distribution of plankton communities down to the greater depths in the western North Pacific Ocean. *Deep-Sea Res. II*, **49**, 5,513–5,529.
- Yamaguchi, A., Y. Watanabe, H. Ishida, T. Harimoto, K. Furusawa, S. Suzuki, J. Ishizaka, T. Ikeda, and M. M. Takahashi (2002b): Community and trophic structures of pelagic copepods down to the greater depths in the western subarctic Pacific (WEST-COSMIC). *Deep-Sea Res. I*, **49**, 1,007–1,025.
- Yamaguchi, A., Y. Watanabe, H. Ishida, T. Harimoto, K. Furusawa, S. Suzuki, J. Ishizaka, T. Ikeda, and M. M. Takahashi (2004a): Latitudinal differences in the planktonic biomass and community structure down to the greater depths in the western North Pacific. *J. Oceanogr.*, **60**, 773–787.
- Yamaguchi, A., T. Ikeda, Y. Watanabe, and J. Ishizaka (2004b): Vertical distribution patterns of pelagic copepods as viewed from the “predation pressure” hypothesis. *Zoological Studies*, **43**, 475–485.

## Structure and Function of Plankton Communities down to the Greater Depths in the Western North Pacific Ocean

Atsushi Yamaguchi <sup>†</sup>

### Abstract

Vertical profiles down to the greater depths (0~5,800 m) of the plankton community structure composed of heterotrophic bacteria, phytoplankton, protozooplankton and metazooplankton were studied at four stations (44°N, 155°E; 39°N, 147°E; 30°N, 147°E; 25°N, 137°E) in the western North Pacific Ocean. The biomass of all four taxonomic groups decreased rapidly with increasing depths at all stations, although the magnitude of depth-related decrease differed among the groups. As major elements of plankton community structure, metazooplankton and heterotrophic bacteria dominated at 44°N and 39°N, whereas heterotrophic bacteria and protozooplankton dominated at 30°N and 25°N. Because copepods are a dominant component of metazooplankton, ecological characteristics of some calanoid copepods were studied in detail. The vertical distribution ranges of congeneric species of copepods never overlapped, which suggests that feeding modes of congeners are similar, and that vertical partitioning of habitats of closely related species is advantageous to reduce feeding competition between the species. The ontogenetic vertical migration patterns of meso- and bathypelagic copepods were characterized by developmental ascent, which is advantageous to reduce predation mortality in early life stages at depth. Life cycle timing of mesopelagic copepods was synchronized with phytoplankton blooms. Deep-sea particulate feeders are directly dependent on sinking particles from the euphotic zone, and my calculation suggests that 32% of POC flux was consumed by the copepods distributed below the euphotic zone.

**Key words:** Deep sea, Zooplankton, Copepods, Biological pump, Biodiversity

(Corresponding author's e-mail address: a-yama@fish.hokudai.ac.jp)

(Received 17 October 2006; accepted 25 October 2006)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2007)

---

<sup>†</sup> Laboratory of Marine Biology, Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, 3-1-1 Minatomachi, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan