

— 2019年度日本海洋学会岡田賞受賞記念論文 —

## 黒潮・対馬暖流域における栄養塩動態を中心とした 低次生態系の解明\*

児玉 武稔<sup>1,2</sup>

### 要 旨

日本近海域の環境の解明は、海洋と海洋資源を持続可能な形で利用する上で必須である。本稿では、黒潮・対馬暖流域において、日常的に観測されている栄養塩濃度ならびに動物プランクトン個体数に着目した低次生態系に関する筆者の研究を紹介する。まず、栄養塩環境について黒潮域、東シナ海、日本海対馬暖流域の各海域で異なる特徴の栄養塩環境が存在していた。四季を通じた黒潮の観測からは、下層からの栄養塩供給の時空間的な違いが海域の栄養塩濃度の違いを引き起こしていた。一方、黒潮上流域や対馬暖流域の夏季の観測からは、水平移流の重要性が示された。また、アンモニウム塩濃度をナノモラーレベルで検出する高感度分析法を開発し、動物プランクトンの窒素排泄の研究に応用した。次に、日本海対馬暖流域の動物プランクトン群集動態の解明に取り組んだ。春季の沿岸域では対馬暖流の沿岸分枝による水平移流がプランクトン群集の空間的な違いを形成していた。夏季の日本海南西部では水温の上昇とともに尾虫類の現存量が大きくなり、さらに尾虫類を利用する生態系が形成されていた。これらのことは貧栄養で均質的と考えられてきた黒潮・対馬暖流域においても、海域・季節毎の物理・化学環境の違いに駆動される異なる低次生態系が存在することを示している。

キーワード：黒潮，対馬暖流域，栄養塩，動物プランクトン

### 1. はじめに

日本南方・西方に広がる黒潮と対馬暖流の暖流域では、四季を通じて、イワシ類やマグロ類、イカ類など我々に馴染みのある水産資源の産卵場・生育場が形成される。これらの水産資源の資源量変動は、海洋環境の変動と密接な関係がある。特に、仔魚・幼生期に過ごす海洋環境が、水産資源の加入に重要であると認識されている。すなわち、仔魚・幼生期に好適な環境で過ごすことで、成長が早くなり、被食圧が高い時期を短縮させ、結果とし

\* 2019年12月2日受領：2020年2月12日受理  
著作権：日本海洋学会，2020

1 国立研究開発法人 水産研究・教育機構 日本海区水産研究所 資源環境部

2 国立研究開発法人 水産研究・教育機構 中央水産研究所 海洋・生態系研究センター  
〒236-0004 横浜市金沢区福浦2-12-4  
e-mail：takekodama@affrc.go.jp

て加入量を増加させる (Houde, 2008)。

このことから、水産資源の持続的利用のためには、漁獲量に目を向けた資源管理だけでなく、海洋の物理・生物・化学環境を継続的に監視し、さらにその変動要因や生態系全体の知識が必要である。日本近海の暖流域の海洋物理場の記述は黒潮国際共同調査 (Cooperative Studies of the Kuroshio; CSK) から多くなされている一方で、化学環境や低次生物生産過程については、特に本州南方海域において乏しい (Longhurst, 2007)。したがって、日本周辺の暖流域の化学環境や低次生物生産についての知見が必要である。筆者が所属している水産研究・教育機構では四季を通じて船舶観測をし、試料やデータが蓄積されている。そこで、筆者は、この研究環境を活用して、暖水系における低次生態系の全貌を明らかにすることを目的に研究に取り組んできた。本稿では、筆者の研究の概要および成果について、以下のような章立てで紹介する。2章では、海洋観測で日常的に行われている栄養塩濃度の測定結果を利用した研究についてまとめて紹介する。3章では、通常の海洋観測で用いられる手法よりも1~2桁、検出感度を高めたナノモラーレベルの高感度アンモニウム塩分析法の開発とそれを利用した研究について述べる。4章では、日本海における動物プランクトン動態に関する研究を紹介し、5章でまとめと今後の課題について整理する。

## 2. 日本近海の暖流域におけるマイクロモラーレベルの栄養塩動態

海水中に溶存する無機栄養塩が海洋の生物生産にとって重要であることは20世紀初頭から指摘されている (Harvey, 1926)。本邦の沿岸域では第二次世界大戦以前から、沖合では1950年代以降から、気象庁などの海洋観測により栄養塩濃度が測定されている。日本近海の暖水域では、クロロフィル $a$ 濃度に季節性があるため、表層の栄養塩濃度は、冬季には混合の発達とともに高まり、春季ブルームで利用され減少、夏季には枯渇すると考えられている (Longhurst, 2007)。しかし、暖水域における栄養塩環境を含む低次生態系の時空間的な不均質性についての議論はほとんどなされていなかった。そこで、海域ごとの栄養塩濃度分布およびその変動の特徴を明ら

かにすることを目的に、黒潮域、東シナ海、日本海の栄養塩濃度分析に取り組み、その結果を解析した。

### 2.1. 本州南方の黒潮周辺海域における栄養塩動態

本州南方の東経138度線 (御前崎沖定線: O-line) 上で、水産研究・教育機構中央水産研究所が主体となって四季を通じておこなっている観測の結果から、黒潮周辺海域の栄養塩濃度の気候値の算出および時空間的な濃度変動について調べた成果を紹介する (Kodama *et al.*, 2014)。O-line 上では、黒潮が沖合を流れており、北緯30度から静岡県御前崎 (北緯34度45分) までの南北方向約5度の観測線上で、外側域 (Gyre)、黒潮本流 (Kuroshio)、内側域 (Slope) の3海域を断面的に調査することが可能である。観測結果より、観測点を3海域に分類後、各海域・各水深の栄養塩濃度を比較したところ、各海域間で同様な季節的な変動が見られた一方で、3海域で空間的な違いがあることが認められた (Fig. 1)。季節性をみると、いずれの海域でも冬季の混合層の深化とともに栄養塩が表層まで供給され、夏季は混合層内では枯渇していた。また、冬季の混合層内は、内側域の硝酸塩濃度は外側域に比べて7倍近く高かった。

冬期の混合層内の硝酸塩濃度の空間的な違いについて、混合層深度との関係を調べたところ、内側域では混合層深度が深くなればなるほど表面の硝酸塩濃度が高くなる関係性が認められたが、黒潮と外側域では有意な関係性は認められなかった (Fig. 2a)。特に外側域では、他の海域と比較すると混合層深度が深い表層の栄養塩濃度が低くなっている。ここで、硝酸塩が高濃度 (15  $\mu\text{M}$ ) となる深度に着目すると、内側域では浅く、外側域では深くなっていた。硝酸塩が15  $\mu\text{M}$  の深度は内側域の冬季であっても混合層深度よりも深くなっていた。混合層深度から硝酸塩15  $\mu\text{M}$  深度までの距離を求めて、混合層内の硝酸塩濃度と比較した。その結果、海域全体でその距離が遠ければ遠いほど混合層内の硝酸塩濃度は低くなる関係性が認められた (Fig. 2b)。すなわち、冬季の黒潮周辺海域の混合層内の栄養塩濃度は、下層からの供給量によって変動する。しかし、それは混合層深度により一元的に決まっているわけではなく、高栄養塩・高密度水塊の中層への持ち上がりも重要な変動要因であることが示唆された。

2.2. 日本海における夏季栄養塩濃度分布

日本海南部は対馬暖流が流れており、対馬暖流の起源

としては、季節性があるものの、50%以上は黒潮起源である (Guo *et al.*, 2006)。この海域の栄養塩濃度は、黒潮域と同様に、夏季には表面で枯渇し、冬季には下層から

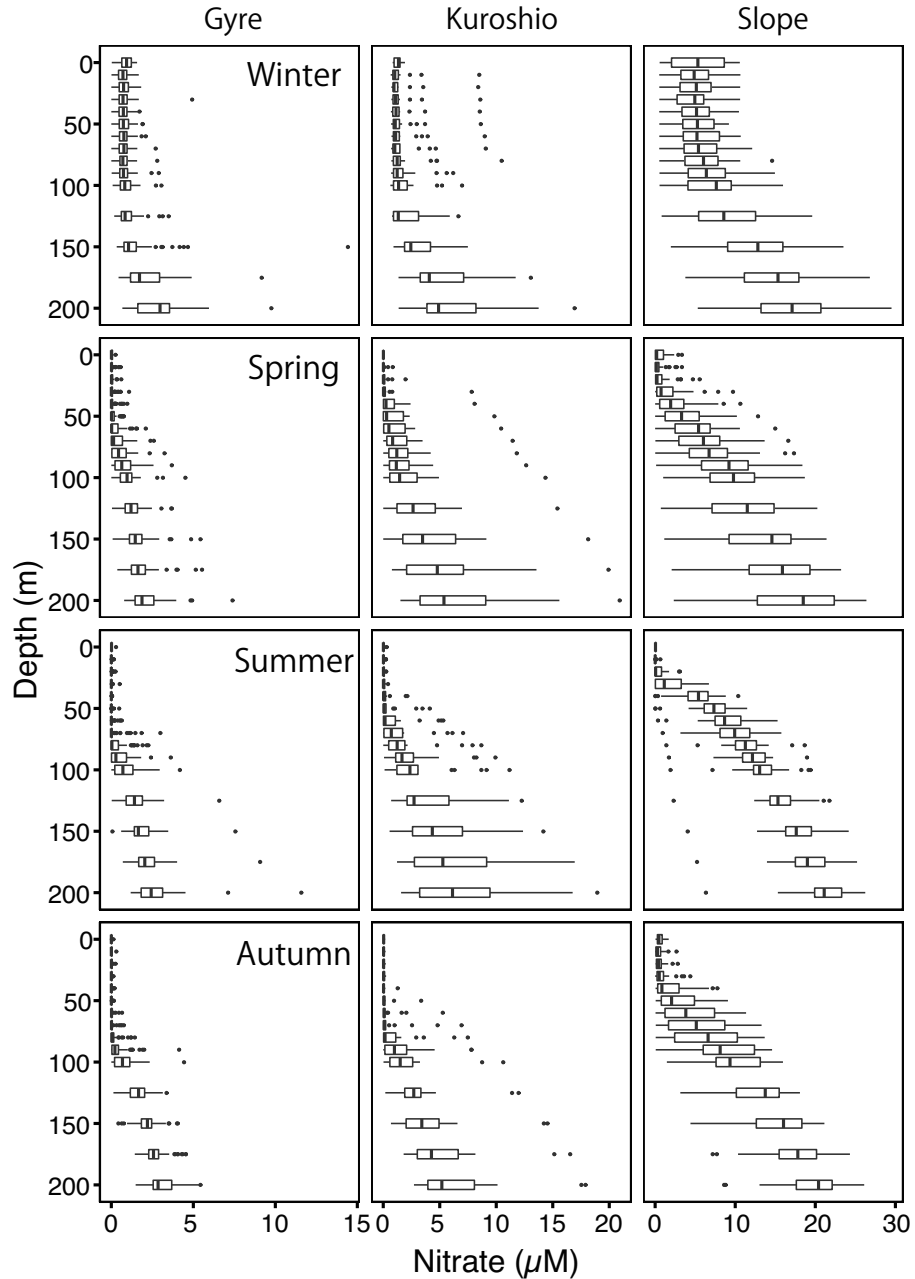
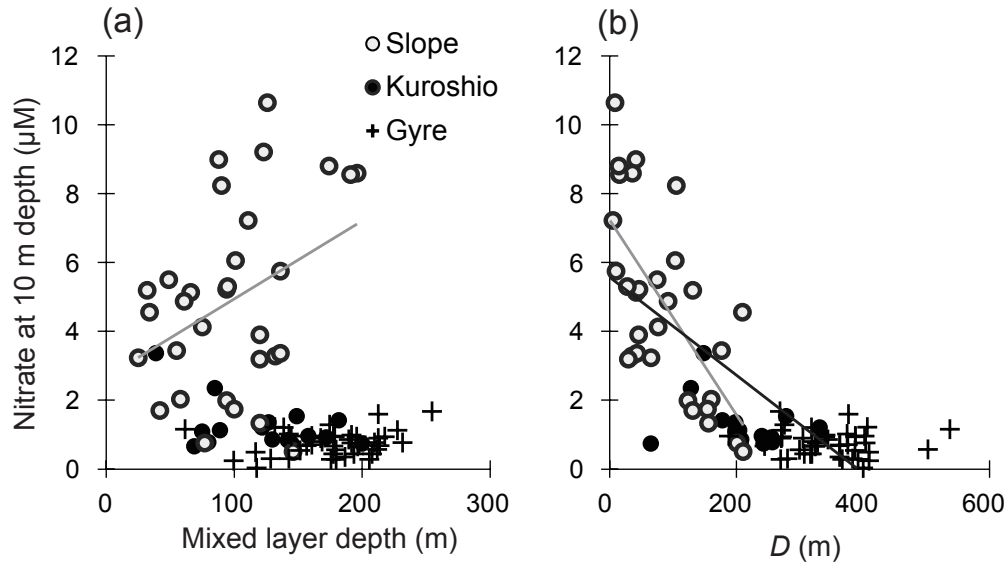


Fig. 1. Vertical distributions of nitrate concentrations from the surface to a 200-m depth along the O-line (138°E). The profiles were plotted every season (spring, summer, autumn, and winter) and for every area (slope, Kuroshio, and gyre). The plots show the median (vertical lines within boxes), upper and lower quartiles (boxes), quartile deviation (bars), and outliers (circles). The original data come from Kodama *et al.* (2014).



**Fig. 2.** Relationships between nitrate concentration at a 10-m depth and (a) the mixed layer depth or (b) the distance from the mixed layer depth to the depth at the nitrate concentration was  $15\ \mu\text{M}$  (abbreviated as  $D$ ). The open circle, closed circle, and cross denote the data collected in the slope, Kuroshio, and gyre areas, respectively. The gray lines denote the regression lines between the parameters in the slope area, and the black lines denote the regression lines between  $D$  and nitrate concentration at a 10-m depth in the entire area. The original figures are shown in Kodama *et al.* (2014).

の供給によって高くなるということが知られている(今井ら, 1990)。しかし, 詳細な分布やその分布の形成要因については議論が乏しかった。そこで夏季の日本海で栄養塩の鉛直分布を常法で測定し, 日本海対馬暖流領域の栄養塩分布を明らかにした(Kodama *et al.*, 2015b)。

その結果, 夏季の日本海では亜表層に栄養塩の極大・極小構造が本州沿いに約 1,000 km に渡って連続的に出現した(Kodama *et al.*, 2015b) (Fig. 3)。栄養塩の極大構造に着目すると, その深度は塩分極大と一致していた。高塩分水は日本海では対馬海峡から流入することが知られている。また, 溶存酸素濃度と硝酸塩濃度から求めた保存成分となる NO 値 (Broecker, 1974) について, 対馬海峡の底層水と極大層の値と比較したところ, 有意な違いが認められなかった。このことから, 極大層は対馬海峡の底層水が対馬暖流によって水平移流されることで生じており, さらに夏季の日本海においては, 東シナ海から水平移流が生産性に大きな影響を与えることが示唆された。また, 表層における栄養塩濃度の逆転層については, カルフォルニア沖や東部太平洋赤道域での報告があ

るが (Thomas, 1972; Haury *et al.*, 1994; Haury and Shulenberger, 1998), それらは表面に栄養塩濃度が高い水塊が覆う構造をしており, 日本海のような亜表層に極大・極小を持つ構造は報告されていない。また, 黒潮域においてもこのような特徴は見られず, したがって, 日本海特有の構造であると結論づけた。一方で, 極小構造については, Kodama *et al.* (2015b) では冬季混合による影響と考えているが, 山陰沖での観測 (Takikawa *et al.* 2016) によると, 極小層にクロロフィル蛍光が認められるため, 表層水が潜り込んであまり時間が経過していない可能性が指摘されており, はっきりとした結論は出ていない。

### 2.3. 長江希釈水による過剰な硝酸塩供給

東シナ海と黒潮の接続海域について, 2013 年 6 月に  $30^{\circ}\text{N}$ - $31^{\circ}\text{N}$ ,  $128^{\circ}\text{E}$ - $130^{\circ}\text{E}$  の海域で集中的に観測した (Kodama *et al.*, 2015c)。その結果, 水深 50-100 m 付近の密度 ( $\sigma_t$ ) 23.5-24.8 層において低塩分水の貫入が認められた (Fig. 4)。硝酸塩とリン酸塩の濃度比 (N:P 比) に着

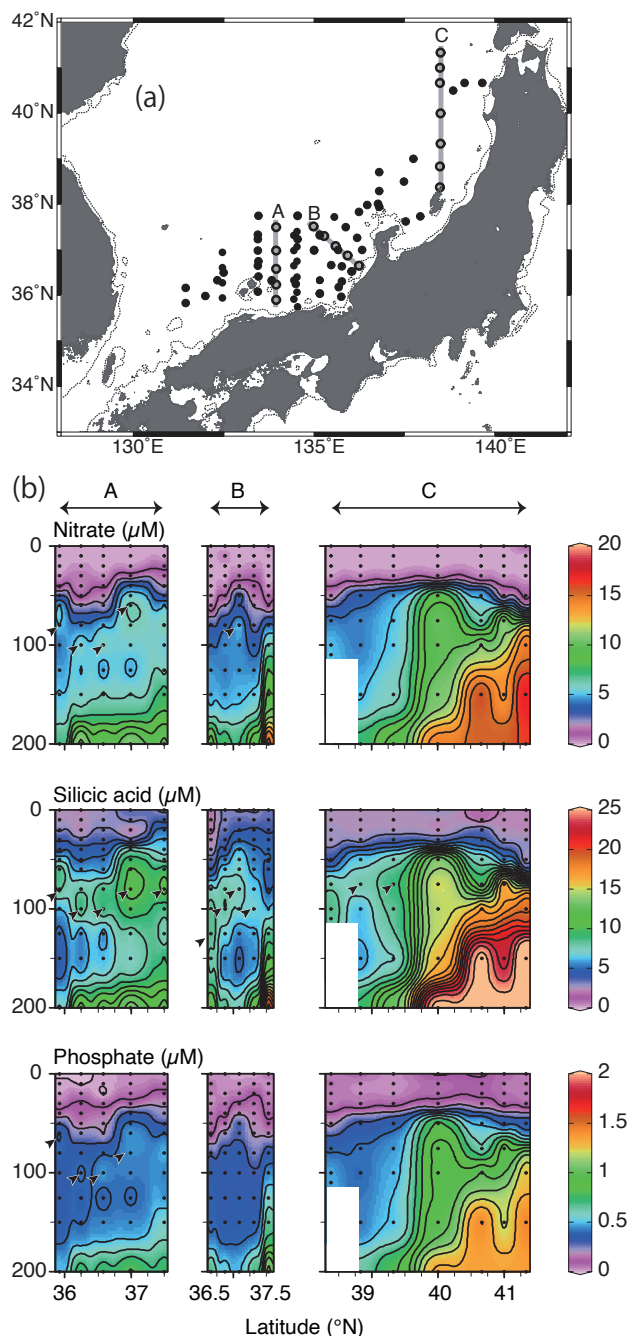


Fig. 3. (a) Maps of the sampling stations for nutrient analysis in the Japan Sea. (b) Vertical distributions of nitrate, silicic acid, and phosphate concentrations in the Japan Sea along the A-C lines. The arrowheads denote the nutrient subsurface maximum. The original data come from Kodama *et al.* (2015b).

目すると、低塩分水塊の貫入とともに、N:P比が16を大きく超え、潜在的に植物プランクトンにとってリン制限となりうる水塊が出現した。このような低塩分水塊での高いN:P比は、高感度栄養塩分析を適用して発見された降雨によって形成される水塊 (Kodama *et al.*, 2011) と似ている。しかし、硝酸塩過剰量 (硝酸塩濃度とリン酸塩濃度の16倍の差分) と塩分との関係性を見ると、塩分0の際の硝酸塩過剰量は  $54 \mu\text{M}$  であるのに対して、降雨の硝酸塩濃度は数  $\mu\text{M}$  であるため、降雨の影響ではないと結論づけられた。

この観測海域では長江希積水が亜表層に貫入することがあると報告されている (Isobe *et al.*, 2004)。また、Kodama *et al.* (2015c) でおこなった海洋大循環モデルを利用した粒子の逆追跡実験では、2月ごろに長江河口域に分布していた粒子が本観測域に到達することが認められた。長江起源の淡水は、東シナ海に流入する際、数十  $\mu\text{M}$  の硝酸塩を含んでおり、東シナ海の南西部で観測された低塩分水から推定された起源の淡水の硝酸塩濃度と一致する。このことから、長江希積水が性質を保持したまま東シナ海東部まで水平的に移流され、黒潮の栄養塩、特に硝酸塩の供給源となっていることが明らかになった。さらに、黒潮下流では23.5-24.8の密度面が表層に露出するため、この低塩・硝酸塩過剰水塊が夏季黒潮で硝酸塩とともにリン酸塩も枯渇する一因になると考えられた。

この長江希積水は、冬から春にかけては北西の季節風により南へ流されるが、夏は南東の季節風により北へ流され、日本海に流入する (Lie and Cho, 2016)。したがって、黒潮だけでなく、日本海にも Kodama *et al.* (2015c) と同様の低塩・硝酸塩過剰水塊が流入していると考えられた。このことから、Kodama *et al.* (2017b) では、2007年から2014年まで毎8、9月の対馬海峡における栄養塩濃度の分布を調べ、長江希積水による影響を評価した。その結果、表層の低塩分水では硝酸塩、リン酸塩がともに枯渇しており、長江希積水による直接的な栄養塩供給は多くない。しかし、低塩分水が亜表層にまで分布するときは、硝酸塩がリン酸塩に対して過剰になっており、特に2013年9月に対馬海峡付近に広く低塩・硝酸塩過剰水塊が分布していた。したがって、長江由来の低塩・硝酸塩過剰水塊が東シナ海の深くまで供給されると、硝

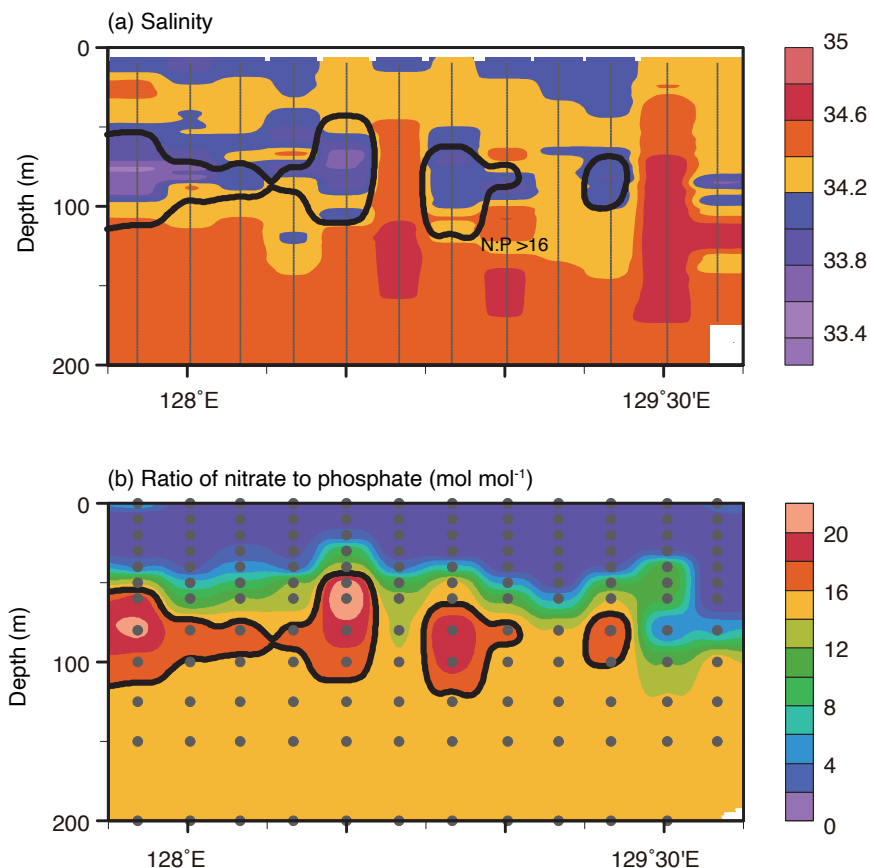


Fig. 4. Vertical distributions of (a) salinity and (b) the ratio of nitrate to phosphate (N:P ratio) at the northern edge of the Kuroshio along  $30^{\circ}\text{N}$  and  $30^{\circ}10'\text{N}$  from  $127^{\circ}50'\text{E}$  to  $129^{\circ}40'\text{E}$  in June 2013. The black line in the upper panel denotes that the N:P ratio was more than 16. The original figures are shown in Kodama *et al.* (2015c).

酸過剰な特徴をある程度保持したまま東シナ海の西から東まで輸送され、さらに日本海に流入することが明らかになった。

#### 2.4. 日本海における長期的なリンの減少

日本近海、特に東シナ海北部から日本海では、大気からの反応性窒素の沈着が増え、それによって硝酸塩濃度が上昇していると報告されていた (Kim *et al.*, 2011)。しかし、他の報告では日本近海ではリン酸塩の減少が起きているものの、硝酸塩の増加は認められておらず、また、リン酸塩濃度減少の要因についても温暖化に伴う成層の発達により下層からの供給が乏しくなったためと考えられており (Ono *et al.*, 2001; Watanabe *et al.*, 2003; Aoyama *et al.*, 2008; Tadokoro *et al.*, 2009)、大気からの供給

については議論されていない。そこで、日本海における、栄養塩濃度の過去 50 年程度の変遷を気象庁のデータを利用して調べた (Kodama *et al.*, 2016)。

その結果、日本海においても、夏季・冬季とも 50 m 以浅では他の日本周辺海域と同様にリン酸塩濃度の有意な減少が認められた一方、硝酸塩濃度の変動については有意な変動傾向がなかった (Kodama *et al.*, 2016)。本研究で海洋大循環モデルを利用して日本海対馬暖流域の表層水は毎年ほぼ入れ替わることを示し、また、この海域における大気からの窒素沈着量は、混合層を考慮すると 1 日あたり 15 nM 程度であり、増加率も 1991 年からの平均に対して 2% であること (Nakamura *et al.*, 2005; Kitayama *et al.*, 2012) から、リン酸塩濃度の減少は大気からの窒素沈着だけでは説明できないことを明らかにした。

一方で、100 m 以深では硝酸塩・リン酸塩とも単調増加や減少変動は認められなかった。また、先行研究で対馬暖流域の表層水は東シナ海からの水平移流の影響を強く受けることが示されているので (Kodama *et al.*, 2015b), このリン酸塩濃度の減少は日本海の温暖化によるものではなく、東シナ海からの水平移流によってもたらされていると考えられた。

### 3. 高感度アンモニウム塩分析法の開発と調査・実験への応用

#### 3.1. アンモニウム塩分析法

オートアナライザーを用いた栄養塩分析は、各栄養塩成分の検出下限が  $0.1 \mu\text{M}$  程度であり、成層が発達した海域の混合層内の栄養塩濃度を検出するには不十分である。そのため、ナノモラーレベルで検出可能な高感度栄養塩分析法が開発され、貧栄養海域に適用されてきている。高感度栄養塩分析法としては、硝酸塩および亜硝酸塩では化学発光法 (Garside, 1982), リン酸塩ではマグネシウム共沈法 (Karl and Tien, 1992), アンモニウム塩では蛍光法 (Jones, 1991) がある。さらに、2000 年代に入って、光路長が 1 m 以上になる長光路キャピラリーセルが開発され、従来のオートアナライザーの検出部に接続することで、ナノモラーレベルで栄養塩濃度を検出できるようになった (Zhang, 2000; Zhang and Chi, 2002)。現在では亜熱帯海域の幅広い海域における表層栄養塩の水平分布が明らかになり (Martiny *et al.*, 2019), 硝酸塩, リン酸塩がともにナノモラーレベルの幅を持って変動することが報告されている (Hashihama *et al.*, 2009; Hashihama *et al.*, 2010; Kodama *et al.*, 2011)。ナノモラーレベルの硝酸塩・リン酸塩動態については、橋濱 (2013) に詳しく記載されており、筆者の取り組みについても紹介されているため、本稿では省略する。

硝酸塩やリン酸塩に対する理解と比べると、アンモニウム塩の分布や変動の理解は大きく遅れている (Yasunaka *et al.*, 2018)。アンモニウム塩については外洋域ではほぼナノモラーレベルで分布している (Saino and Hattori, 1987; Brzezinski, 1988) ため、その分布を明らかにするためには高感度分析法の適用が必要であった。これら

のことを解決すべく、すでに開発が進んでいたテフロン膜を利用したガス透過型のアンモニウム塩分析法 (van Son *et al.*, 1983; Schulze *et al.*, 1988; Plant *et al.*, 2009) に長光路セルを接続すること (Fig. 5) で高感度化を図った (Kodama *et al.*, 2015a)。

高感度のアンモニウム塩分析を実現するにあたり、長光路セルには 1 m の液体導波管を持つ liquid waveguide capillary cell (LWCC; LWCC-2100, World Precision Instruments) を利用した。最も吸光度が高くなる波長 530 nm で測定した結果、検出限界は 5.5 nM であり、ナノモラーレベルでの分析を達成できた (Kodama *et al.*, 2015a)。また、吸光度の波形の裾にあたる 630 nm における吸光度を測定することで、ナノモラーレベルの分析はできないが、検出上限を  $10 \mu\text{M}$  まで高くすることができた。したがって、この 2 つの波長を同時に測定することで、海水中で 5 オーダーの変動幅をもつアンモニウム塩分析を希釈せずに測定できた (Kodama *et al.*, 2015a)。

次に、本方法を使って、高感度アンモニウム塩分析でブランクとして利用可能な溶液の検討を進めた (Kodama *et al.*, 2015a)。ナノモラーレベルでの分析では、検出感度が高いため、より厳密に濃度を 0 とみなせる溶液が必要である。一般的に、吸光光度法では海水には塩効果と呼ばれるイオン夾雑物の影響による吸光の影響があり、淡水と海水の間には見かけの濃度差が生じる (Becker *et al.*, 2019)。硝酸塩や亜硝酸塩濃度を化学発光法分析するには塩効果がない (Garside, 1982)。この手法を利用して、超純水の硝酸塩濃度を 0 nM とみなし、海水中の硝酸塩濃度を決定している (Hashihama *et al.*, 2009)。また、リン酸塩についてはマグネシウム共沈法によりほぼすべてのリン酸が海水から除去されるため (Karl and Tien, 1992), その上澄みの海水を濃度 0 として利用している (Hashihama *et al.*, 2009)。しかし、アンモニウム塩の分析については蛍光法においても塩効果が認められるため (Jones, 1991), 長光路キャピラリーセルを利用する吸光光度法の分析でブランク値を得るための溶液が見当たらなかった。

テフロン膜は疎水性であり、液体を透過しないが気体は透過するという特徴がある (Schulze *et al.*, 1988)。また、アンモニウムイオンはアルカリ条件でアンモニウムイオンからアンモニアになり、気体中に放出される。ガ

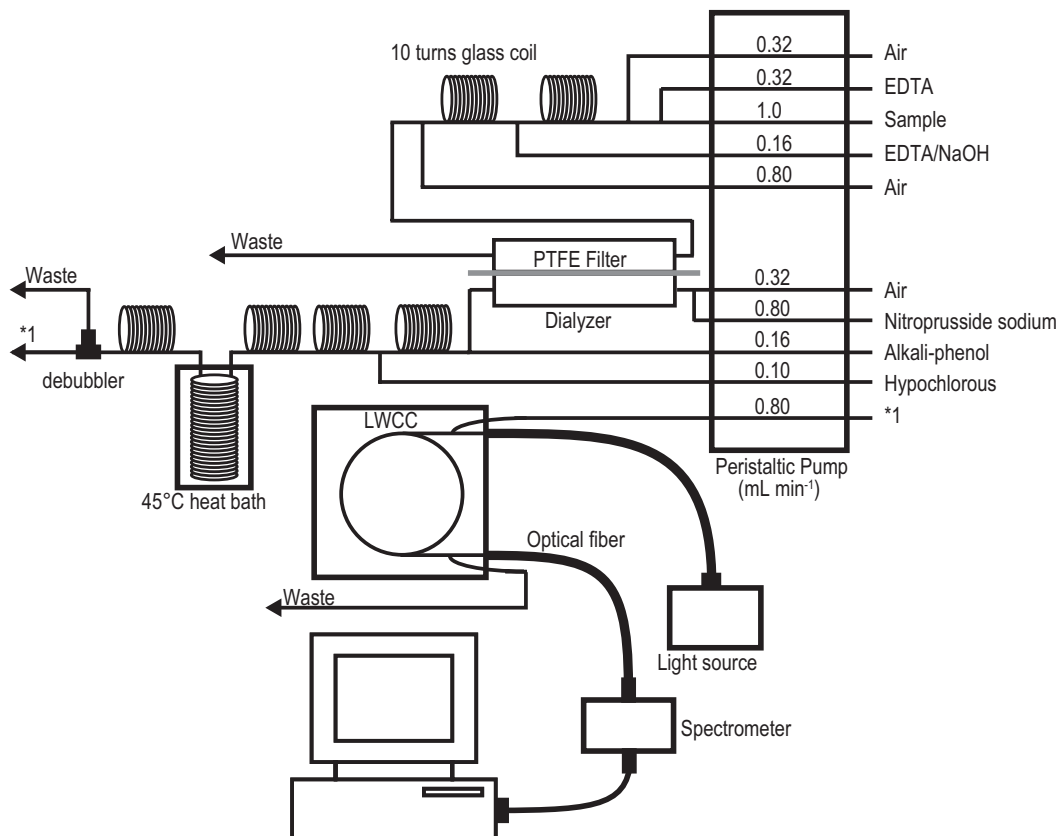


Fig. 5. Manifold configuration and flow diagram for the gas-segmented continuous flow analysis of trace ammonium using a 1-m-long liquid waveguide capillary cell (LWCC). The original figure appears in Kodama *et al.* (2015a).

透過型のアンモニウム塩分析法では、アンモニアガスの透過性を利用している。まず、試料をアルカリ性にし、アンモニウムイオンをアンモニアとした上で、テフロン膜を介してアンモニアだけを別の吸収液に移し、その吸収液中のアンモニウムを吸光光度法もしくは蛍光法で濃度を測定する方法である (Schulze *et al.*, 1988)。この方法を用いると、理論的には、試料が海水であってもインドフェノール反応で発色させる液にはイオンが移動しないため塩効果が生じない (Oliveira *et al.*, 2009)。実際に、Kodama *et al.* (2015a) で実験したところ、超純水と海水を切り替えても、密度の違いから生じるピークは認められず、また pH の違いによるアンモニウムイオンとアンモニアの平衡の違いについても検出できないレベルであった。したがって、Kodama *et al.* (2015a) では、テフロン膜法においては超純水を利用してブランク値を得

られると結論づけた。

また、超純水以外にも、1) イオン交換水、2) 塩化ナトリウム水溶液、3) 水酸化ナトリウム水溶液、4) 亜熱帯海域表層水を孔径  $0.2 \mu\text{m}$  のカプセルフィルターで重力ろ過したもの (Filtered low nutrient sea water)、5) 亜熱帯海域表面の海水を汲み置きしたもの (Unfiltered low nutrient sea water)、6) 同じ海水に水酸化ナトリウム水溶液を加えアルカリ性にし、一旦  $60^\circ\text{C}$  としてアンモニアをとばしたもの (NaOH-added low nutrient sea water) の 6 種類の溶液のアンモニウム塩濃度を測定した。その結果、イオン交換水および無濾過の亜熱帯海域表面の海水の吸光度は、超純水の吸光度との差が認められないほど低かった (Fig. 6)。ろ過海水については、ほぼ同条件で採集・保管していた 3 ロットを用いたが、それぞれに超純水よりも有意に高いアンモニウム塩が含まれており、



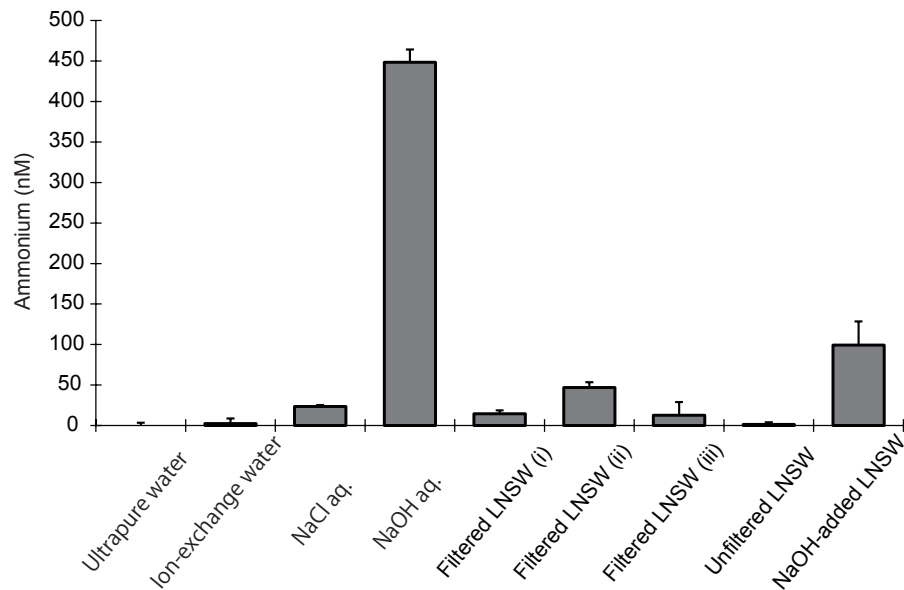


Fig. 6. Comparison of the ammonium concentration in the favored blank solutions. Error bars indicate the standard deviation ( $n = 4$ ). Aqueous solution and low-nutrient seawater are abbreviated as Aq. and LNSW, respectively. The original figure appears in Kodama *et al.* (2015a).

また一定ではなかった。これは、ろ過作業中などにわずかにアンモニウム塩の汚染が生じたが、ろ過滅菌したために生物利用されずに残存しているのではないかと考えられた。したがって、超純水に加えて、イオン交換水および無濾過の亜熱帯海域表面の海水がアンモニウム塩分析のブランク値を得るための溶液として適していることが明らかになった。

### 3.2. 高感度アンモニウム塩分析法の応用

3.1. で述べたアンモニウム塩分析法については、海水中の濃度 (Shiozaki *et al.*, 2016) だけでなく、動物プランクトンの排泄速度の測定 (Kodama *et al.*, 2015d; Nakamura *et al.*, 2019) や土壌のアンモニウム塩濃度の測定 (Zhou *et al.*, 2017) といった様々なアンモニウム塩濃度の測定に利用されている。特に、動物プランクトンの排泄速度については、高感度分析法の利用により、短時間・低密度の飼育で測定できるようになり、より天然環境下に近い実験条件での結果が得られることが期待されている (Kodama *et al.*, 2015d; Nakamura *et al.*, 2019)。Kodama *et al.* (2015d) では、カラヌス目カイアシ類の

*Calanus sinicus* を3月の相模湾で採集し、24時間程度培養しながら、そのアンモニウム排出速度の変化をアンモニウム塩の高感度分析法を用いて調べた。その結果、採集し培養を開始した1-3時間後にアンモニウム塩の排出速度は一旦低下したが、そのあとは培養開始直後と同じレベルに戻り、昼夜、摂食の有無に関わらず、有意な変化が認められなかった。このことから、この時期の *C. sinicus* についての窒素代謝は少なくとも24時間くらい絶食しただけでは顕著な変化が起きないこと、また培養する際の馴化ストレスにより一時的に窒素代謝が抑制される可能性があることが示された。このように、アンモニウム塩の高感度分析については、海洋における窒素循環を明らかにするだけでなく、動物プランクトンの生理学的研究を進展させるツールになると期待される。

## 4. 日本海の動物プランクトン群集

本章では、日本海の動物プランクトンに着目した研究を紹介する。筆者が所属する水産研究・教育機構では、動物プランクトン現存量および種組成について、水産資

源の餌料環境という観点から日常的に観測され、データの蓄積が進んでいる。日本海では、春季と夏季の観測とデータの蓄積が進んでいるものの、近年、その蓄積されたデータを利用した研究がなかった。そこで、蓄積データの解析を進めることで、海洋システムと餌料環境についての知見を得ることとした。

#### 4.1. 日本海沿岸域の春季動物プランクトン群集動態

春季の日本海沿岸域は、いわし類、特にマイワシの産卵場であり、その海域の生産性がマイワシ資源変動に影響を与える (Kodama *et al.*, 2018c)。動物プランクトン群集組成に関する研究では、利用されたデータが時空間的に散在的ではあるもののいくつか報告されている。富山湾では冷水性の、若狭湾では暖水性の動物プランクトンが多く (井口・辻本, 1997; 井口ら, 1999)、また、イワシ類仔魚の胃内容物も両海域の動物プランクトン群集組成を反映している (平川・後藤, 1996; 平川ら, 1997)。すなわち、春季の日本海沿岸域では、近接する海域に暖水性と冷水性の異なる動物プランクトン群集が存在し、それぞれマイワシ資源を支えている可能性がある。しかし、動物プランクトン群集組成が異なるメカニズムは明らかではなかった。若狭湾から富山湾に至るまでの沿岸域 26 測点で 1999 年から現在まで毎年 5 月に観測して得られた動物プランクトンデータが蓄積されている。(Kodama *et al.*, 2018b) では、この蓄積データのうち 2014 年までの 15 年分を解析し、日本海沿岸域の動物プランクトン群集組成の時空間分布とその変動要因解明に取り組んだ。

目合 335  $\mu\text{m}$  のノルパックネットで集められた動物プランクトンの種別個体数を解析すると、群集組成に顕著な年々変動はないが、場所による違いが認められた (Fig. 7)。すなわち、若狭湾から能登半島北部までの海域では暖水性の、富山湾では冷水性の動物プランクトンが卓越していた (Kodama *et al.*, 2018b)。水温は若狭湾から能登半島北部までは高く、富山湾で低くなっており、動物プランクトンの分布を決める重要な要因と考えられた。動物プランクトン群集組成の変動を定量的に評価するために、群集組成を主座標分析によって要約し、水柱平均水温、表面塩分、海面クロロフィル *a* 濃度、水深、混合層深度、および採集日を説明変数にして、その変動を重回帰分析でモデル化した (冗長性分析)。その結果、

最も卓越する動物プランクトンの群集組成の変動を説明する主座標分析の第一軸は水温の寄与が高かった。このことから、水温変動によって観測域の動物プランクトン群集が変動していることが示された。この水温変動について、さらに解析を進めたところ、大気との熱交換は海域差がないが、富山湾はその渓谷構造により、若狭湾と比較して対馬暖流沿岸分枝が流入しにくい構造になっていることがわかった。したがって、水温の空間変動は対馬暖流による水平移流により生じている可能性が高く、対馬暖流による水平移流は 2 章で見てきた栄養塩輸送という観点だけでなく、動物プランクトンの分布パターンに対しても直接的に影響することが明らかになった。

#### 4.2. 夏季日本海の尾虫類の分布

夏季の日本海南西部の動物プランクトン群集に着目した。夏季日本海はクロマグロの産卵場として知られている。そこで採集されたクロマグロ仔魚の胃内容物からは、環境水よりも高い確率で枝角類と尾虫類が出現した (Kodama *et al.*, 2017a)。そこで、Kodama *et al.* (2018a) では、夏季の尾虫類の分布に着目し、その変動要因とともに、生態系に与える影響について明らかにした。

その結果、夏季の日本海において、尾虫類は個体数基準で、カイアシ類に次ぐ現存量となっていること、また、*Oikopleura longicauda* が優占していることが明らかになった。*O. longicauda* の水平分布には特徴が認められず、環境要因とは水温との正の相関が認められた。一般化線型モデルを適用した解析においても、水温のみを説明変数に持つモデルが赤池情報基準の観点ではもっとも合理的であり、クロロフィル *a* 濃度や塩分についてはモデルに含まれなかった。したがって、夏季日本海における *O. longicauda* の現存量は水温に強く依存することが示唆された。

また、同時に採集された他の動物プランクトンの個体数基準の現存量と *O. longicauda* の現存量を比較したところ、*Microsetella* 属カイアシ類、*Oncaea* 属カイアシ類、およびヤムシ類の個体数と正の相関があった。*Microsetella* 属および *Oncaea* 属カイアシ類については、オタマボヤのハウスを摂餌することが知られている (Ohtsuka and Kubo, 1991; Ohtsuka *et al.*, 1993)。すなわち、水温が高くなり、混合層内の栄養塩が枯渇する夏季の日本海

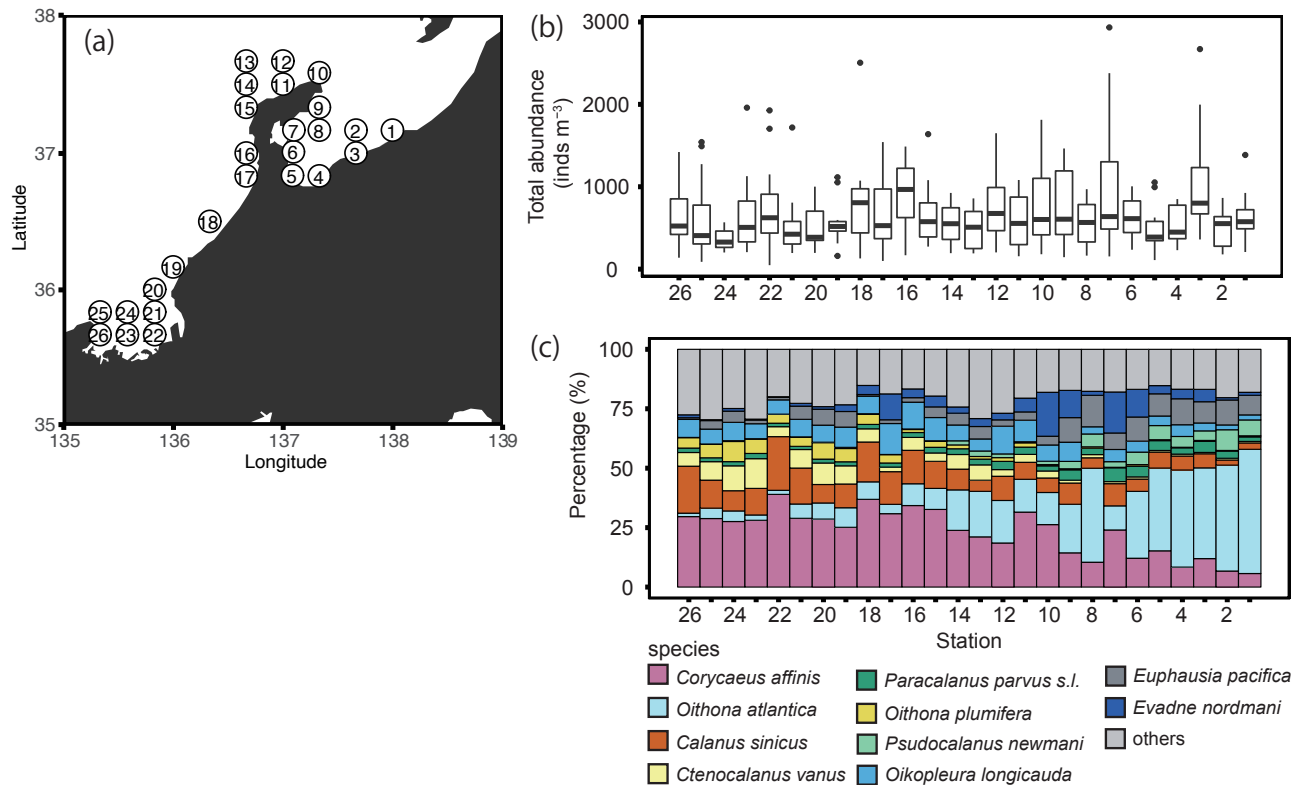


Fig. 7. (a) Map of sampling stations (from 1 to 26) for evaluations of zooplankton abundance and community structure, and spatial variations of (b) total zooplankton abundance and (c) contributions of the top 10 most abundant species. The total zooplankton abundance plots show the median (horizontal lines within boxes), upper and lower quartiles (boxes), quartile deviation (bars), and outliers (circles). The original figure appears in Kodama *et al.* (2018b).

において、昆虫類、特に *O. longicauda* が表層の生産性を維持するのに重要な役割を果たすことが示唆された。

## 5. まとめと今後の課題

本稿では、船舶観測を元に得られたデータを利用した日本近海黒潮・対馬暖流域におけるマイクロモラーレベルの栄養塩動態、ナノモラーレベルの高感度栄養塩分析、および日本海における動物プランクトンの群集変動について、筆者の研究を紹介した。海洋の低次生態系が冬季混合による栄養塩供給とその後の成層化による栄養塩消費・枯渇という単純な構造にあるわけではなく、特異的な水平移流など系外からの栄養塩供給によって生産性が維持されることが明らかになった。また、動物プラ

ンクトンも海洋システムに応答しており、日本近海の暖流系がいくつかの海域に分けられること、そしてその各海域の低次生態系を特徴が明らかになりつつある。

しかし、筆者の研究は、黒潮と対馬暖流域の、低次生産過程の一部を記述したにすぎず、そこに広がる生態系の全体像はほとんど明らかにできていない。特に、生物生産の出発点である植物プランクトン生態の詳細を明らかにすることについては、今後、取り組んでいく必要がある。植物プランクトンの量だけでなく群集組成は低次生態系だけでなくより高次生態系へも影響すると考えられている。例えば Cardona *et al.* (2015) は地中海において、出発点となる植物プランクトン群集の違いが脂肪酸組成を通じて海域の魚類相を変える可能性を示している。また、巨視的にみると、一次生産が高い海域と魚類

生産が高い海域は一致している (Ryther, 1969)。しかし、小さな空間規模では、日本海の極前線域以北などで、低次生産が高いものの魚類がほとんど分布しない海域も認められる (児玉, 未公表データ)。日本海は海洋のミニチュアとも認識され (Ichiye, 1984), 太平洋と似た海洋システムを保持している。しかしながら、太平洋側ではマイワシは冷水域である親潮域も索餌場として活発に利用している一方で、日本海で同じ冷水域にあたる極前線以北では、マイワシ資源の卓越期以外にはマイワシがほとんど分布せず (Muko *et al.*, 2018), 索餌場として未利用である。このように似た特徴をもつ海域同士を比較して、両者の違いを明らかにする比較海洋学のアプローチは、低次生産と魚類生産の関係を解明するのに重要になると考えられる。また得られた観測結果は、低次生産と魚類生産の関係を解明する以外にも、全球規模の地球環境変動の検知やそのメカニズム解明にも大いに役立つことが期待され、多方面の研究に重要なデータとなることが期待される。

## 謝 辞

このたび、名誉ある日本海洋学会岡田賞を授与していただき、誠に光栄に存じあげます。推薦から始まり、様々な選考過程に携わっていただいた全ての皆様に厚く御礼申し上げます。また、本賞をいただくにあたって評価していただきました全ての研究は、自分の能力ではなく、多くの方々にご協力していただいて成立した研究となります。まず、東京大学に在学中に指導教員としてご指導いただきました、東京大学名誉教授で現・創価大学の古谷研先生には、研究の頭を使う部分だけでなく、乗船調査・フィールド調査といった研究の体を使う部分の重要性、楽しさを教えていただきました。また、本稿で述べた貧栄養海域の栄養塩動態に関する研究以外にも、震災前におこなっていた三陸内湾域における一連の調査など、多くの調査に連れて行っていただき、そこで得た多くの経験は現在の研究でも大変役に立っております。深く感謝しております。また、東京大学名誉教授の福代康夫先生、東京海洋大学の神田稔太先生、長崎大学の武田重信先生、東京大学の高橋一生先生には修士論文・博士論文の副査として研究を指導していただき、さらには

様々な考え方を提示していただきました。心より御礼申し上げます。

東京海洋大学の橋濱史典博士、長崎大学の佐藤光秀博士には、研究生活におけるメンターとして、より具体的な研究、生活指導をしていただきました。また、水産研究・教育機構の北島聡博士、東京大学大気海洋研究所の塩崎拓平博士には多くの調査航海と一緒に参加していただき、研究・調査の直接的な助言をいただきました。また、同時期に東京大学水圏生物環境研究室と一緒に過ごしていただきました皆様には助言、力添えをいただきました。

水産研究・教育機構に移ってからは、最初の直接の上司だった渡邊朝生博士、市川忠史博士には、研究の指導だけでなく社会人としての基礎を学ばせていただきました。日本海区水産研究所では、直接の上司だった加藤修博士、渡邊達郎博士、森本晴之博士、井口直樹博士を始めとする資源環境部の方々を中心に多くの方々に、研究の進め方を教わり、また、結果に対する議論、データ提供・データ取得と一緒に進めていただきました。また、西海区水産研究所の天下誠二博士、国際水産資源研究所の田和篤史博士、東京大学大気海洋研究所の平井淳也博士には、栄養塩動態が専門だった私に他のテーマの研究を展開する上で多くの協力・助言をしていただきました。最初に水産研究・教育機構に誘っていただきました杉崎宏哉博士を含め、同僚の皆様にも深く感謝いたします。

また、研究の全てで調査船を利用し得たデータを解析することで遂行することができました。調査船調査に携わっていただきました多くの共同研究者、乗船研究者、乗船調査員の方々の協力に感謝いたしております。

最後になりましたが、大学院進学まで面倒を見ていただいた両親、有形・無形のサポートしてくれた妻、多くの癒しを与えてくれる二人の娘に感謝しております。

## References

- Aoyama, M., H. Goto, H. Kamiya, I. Kaneko, S. Kawae, H. Kodama, Y. Konishi, K.-I. Kusumoto, H. Miura, E. Moriyama, K. Murakami, T. Nakano, F. Nozaki, D. Sasano, T. Shimizu, H. Suzuki, Y. Takatsuki, A. Toriyama (2008): Marine biogeochemical response to a rapid warming in the main stream of the Kuroshio in the western North Pacific. *Fish. Oceanogr.*, 17, 206-218.

- Becker, S., M. Aoyama, E. M. S. Woodward, K. Bakker, S. Coverly, C. Mahaffey, T. Tanhua (2019) *GO-SHIP Repeat Hydrography Nutrient Manual: The precise and accurate determination of dissolved inorganic nutrients in seawater, using Continuous Flow Analysis methods*. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, UK. doi:10.25607/OBP-555
- Broecker, W. S. (1974): "NO", A conservative water-mass tracer. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **23**, 100-107.
- Brzezinski, M. A. (1988): Vertical distribution of ammonium in stratified oligotrophic waters. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 1176-1182.
- Cardona, L., L. Martínez-Iñigo, R. Mateo, J. González-Solis (2015): The role of sardine as prey for pelagic predators in the western Mediterranean Sea assessed using stable isotopes and fatty acids. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **531**, 1-14.
- Garside, C. (1982): A chemicaluminescent technique for the determination of nanomolar concentrations of nitrate and nitrite in seawater. *Mar. Chem.*, **11**, 159-167.
- Guo, X., Y. Miyazawa, T. Yamagata (2006): The Kuroshio Onshore Intrusion along the Shelf Break of the East China Sea: The Origin of the Tsushima Warm Current. *J. Phys. Oceanogr.*, **36**, 2205-2231.
- Harvey, H. W. (1926): Nitrate in the Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **14**, 71-88.
- Hashihama, F., K. Furuya, S. Kitajima, S. Takeda, T. Takemura, J. Kanda (2009): Macro-scale exhaustion of surface phosphate by dinitrogen fixation in the western North Pacific. *Geophys. Res. Lett.*, **36**, L03610.
- Hashihama, F., M. Sato, S. Takeda, J. Kanda, K. Furuya (2010): Mesoscale decrease of surface phosphate and associated phytoplankton dynamics in the vicinity of the subtropical South Pacific islands. *Deep Sea Res. I*, **57**, 338-350.
- 橋濱史典 (2013): 高感度栄養塩類分析法を用いた亜熱帯海域表層の生物地球化学的研究. *海の研究*, **22**, 169-185.
- Hauray, L., E. Shulenberger (1998): Surface nutrient enrichment in the California Current off Southern California: description and possible causes. *Deep Sea Res. II*, **45**, 1577-1601.
- Hauray, L. R., C. L. Fey, E. Shulenberger (1994): Surface enrichment of inorganic nutrients in the North Pacific ocean. *Deep Sea Res. I*, **41**, 1191-1205.
- 平川和正, 後藤常夫 (1996): 日本海南部富山湾におけるマイワシ (*Sardinops melanostictus*) 仔魚の餌料. 日本海区水産研究所研究報告, **46**, 65-75.
- 平川和正, 後藤常夫, 平井光行 (1997): 富山湾におけるカタクチイワシ仔魚の餌料組成とそのサイズ. 日本海区水産研究所研究報告, 67-78.
- Houde, E. D. (2008): Emerging from Hjort's shadow. *J. Northwest Atl. Fish. Sci.*, **41**, 53-70.
- Ichiye, T. (1984): Some Problems of Circulation and Hydrography of the Japan Sea and the Tsushima Current, p 15-54. In: *Ocean Hydrodynamics of the Japan and East China Seas*, Vol 39, edited by T. Ichiye, Elsevier Oceanography Series. Elsevier, Netherland.
- 井口直樹, 辻本良 (1997): 富山湾におけるカタクチイワシ仔魚餌料としてのカイアシ類群集の季節変化. 日本海区水産研究所研究報告, **47**, 79-94.
- 井口直樹, 和田洋藏, 平川和正 (1999): 若狭湾西部水域におけるカタクチイワシ仔魚餌料としてのカイアシ類群集の季節変化. 日本海区水産研究所研究報告, **49**, 69-80.
- 今井正直, 榎原資嗣, 沖村英幸, 角野康二 (1990): 対馬暖流の栄養塩について. *海と空*, **66**, 93-111.
- Isobe, A., E. Fujiwara, P. H. Chang, K. Sugimatsu, M. Shimizu, T. Matsuno, A. Manda (2004): Intrusion of less saline shelf water into the Kuroshio subsurface layer in the East China Sea. *J. Oceanogr.*, **60**, 853-863.
- Jones, R. D. (1991): An improved fluorescence method for the determination of nanomolar concentrations of ammonium in natural waters. *Limnol. Oceanogr.*, **36**, 814-819.
- Karl, D. M., G. Tien (1992): MAGIC - a sensitive and precise method for measuring dissolved phosphorus in aquatic environments. *Limnol. Oceanogr.*, **37**, 105-116.
- Kim, T. W., K. Lee, R. G. Najjar, H. D. Jeong, H. J. Jeong (2011): Increasing N abundance in the northwestern Pacific Ocean due to atmospheric nitrogen deposition. *Science*, **334**, 505-509.
- Kitayama, K., S. Seto, M. Sato, H. Hara (2012): Increases of wet deposition at remote sites in Japan from 1991 to 2009. *J. Atmos. Chem.*, **69**, 33-46.
- Kodama, T., K. Furuya, F. Hashihama, S. Takeda, J. Kanda (2011): Occurrence of rain-origin nitrate patches at the nutrient-depleted surface in the East China Sea and the Philippine Sea during summer. *J. Geophys. Res.*, **116**, C08003.
- Kodama, T., J. Hirai, S. Tamura, T. Takahashi, Y. Tanaka, T. Ishihara, A. Tawa, H. Morimoto, S. Ohshimo (2017a): Diet composition and feeding habits of larval Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis* in the Sea of Japan: integrated morphological and metagenetic analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **583**, 211-226.
- Kodama, T., T. Ichikawa, K. Hidaka, K. Furuya (2015a): A highly sensitive and large concentration range colorimetric continuous flow analysis for ammonium concentration. *J. Oceanogr.*, **71**, 65-75.
- Kodama, T., Y. Igeta, M. Kuga, S. Abe (2016): Long-term decrease in phosphate concentrations in the surface layer of the southern Japan Sea. *J. Geophys. Res.*, **121**, 7845-7856.
- Kodama, T., N. Iguchi, M. Tomita, H. Morimoto, T. Ota, S. Ohshimo (2018a): Appendicularians in the southwestern Sea of Japan during the summer: abundance and role as secondary producers. *J. Plankton Res.*, **40**, 269-283.
- Kodama, T., A. Morimoto, T. Takikawa, M. Ito, Y. Igeta, S. Abe, K. Fukudome, N. Honda, O. Katoh (2017b): Presence of high nitrate to phosphate ratio subsurface water in the Tsushima Strait during summer. *J. Oceanogr.*, **73**, 759-769.
- Kodama, T., H. Morimoto, Y. Igeta, T. Ichikawa (2015b): Macroscale-wide nutrient inversions in the subsurface layer of the Japan Sea during summer. *J. Geophys. Res.*, **120**, 7476-7492.
- Kodama, T., T. Setou, M. Masujima, M. Okazaki, T. Ichikawa (2015c): Intrusions of excess nitrate in the Kuroshio subsurface layer. *Cont. Shelf Res.*, **110**, 191-200.
- Kodama, T., Y. Shimizu, T. Ichikawa, Y. Hiroe, A. Kusaka, H. Morita, M. Shimizu, K. Hidaka (2014): Seasonal and spatial contrast in the surface layer nutrient content around the Kuroshio along 138 degrees E, observed between 2002 and 2013. *J. Oceanogr.*, **70**, 489-503.
- Kodama, T., K. Takahashi, K.-I. Nakamura, S. Shimode, T. Yamaguchi, T. Ichikawa (2015d): Short-term variation in the *Calanus sinicus* ammonium excretion rate during the post-capture period. *Plank. Benth. Res.*, **10**, 75-79.
- Kodama, T., T. Wagawa, N. Iguchi, Y. Takada, T. Takahashi, K. I. Fukudome, H. Morimoto, T. Goto (2018b): Spatial variations in zooplankton community structure along the Japanese coastline in the Japan Sea: influence of the coastal current. *Ocean Sci.*, **14**, 355-369.
- Kodama, T., T. Wagawa, S. Ohshimo, H. Morimoto, N. Iguchi, K. I. Fukudome, T. Goto, M. Takahashi, T. Yasuda (2018c): Improvement in re-

- cruitment of Japanese sardine with delays of the spring phytoplankton bloom in the Sea of Japan. *Fish. Oceanogr.*, **27**, 289-301.
- Lie, H. J., C. H. Cho (2016): Seasonal circulation patterns of the Yellow and East China Seas derived from satellite-tracked drifter trajectories and hydrographic observations. *Prog. Oceanogr.*, **146**, 121-141.
- Longhurst, R. (2007): *Ecological Geography of the Sea*. Academic Press, 560 pp.
- Martiny, A. C., M. W. Lomas, W. Fu, P. W. Boyd, Y.-L. L. Chen, G. A. Cutter, M. J. Ellwood, K. Furuya, F. Hashihama, J. Kanda, D. M. Karl, T. Kodama, Q. P. Li, J. Ma, T. Moutin, E. M. S. Woodward, J. K. Moore (2019): Biogeochemical controls of surface ocean phosphate. *Science Advances*, **5**, eaax0341.
- Muko, S., S. Ohshimo, H. Kurota, T. Yasuda, M. A. Fukuwaka (2018): Long-term change in the distribution of Japanese sardine in the Sea of Japan during population fluctuations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **593**, 141-154.
- Nakamura, K.-I., K. Takahashi, S. Shimode, Y. Shimizu, K. Furuya (2019): Effects of container size, density, and incubation period on ammonium excretion rate measurements of planktonic copepods: Validation with a highly sensitive analytical method. *Plank. Benth. Res.*, **14**, 62-70.
- Nakamura, T., K. Matsumoto, M. Uematsu (2005): Chemical characteristics of aerosols transported from Asia to the East China Sea: an evaluation of anthropogenic combined nitrogen deposition in autumn. *Atmos. Environ.*, **39**, 1749-1758.
- Ohtsuka, S., N. Kubo (1991): Larvaceans and their houses as important food for some pelagic copepods. *Bull. Plankton Soc. Japan*, Spec. Vol, 535-551.
- Ohtsuka, S., N. Kubo, M. Okada, K. Gushima (1993): Attachment and feeding of pelagic copepods on larvacean houses. *J. Oceanogr.*, **49**, 115-120.
- Oliveira, S. M., T. I. Marques Da Silva Lopes, I. V. Toth, A. O. Santos Silva Rangel (2009): Determination of ammonium in marine waters using a gas diffusion multicommutated flow injection system with in-line prevention of metal hydroxides precipitation. *J. Environ. Monit.*, **11**, 228-234.
- Ono, T., T. Midorikawa, Y. W. Watanabe, K. Tadokoro, 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.
- Plant, J. N., K. S. Johnson, J. A. Needoba, L. J. Coletti (2009): NH<sub>4</sub>-Digiscan: an in situ and laboratory ammonium analyzer for estuarine, coastal, and shelf waters. *Limnol. Oceanogr. Methods*, **7**, 144-156.
- Ryther, J. H. (1969): Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*, **166**, 72-76.
- Saino, T., A. Hattori (1987): Geographical variation of the water column distribution of suspended particulate organic nitrogen and its <sup>15</sup>N natural abundance in the Pacific and its marginal seas. *Deep Sea Res. A*, **34**, 807-827.
- Schulze, G., C. Y. Liu, M. Brodowski, O. Elsholz, W. Frenzel, J. Möller (1988): Different approaches to the determination of ammonium ions at low levels by flow injection analysis. *Analytica Chimica Acta*, **214**, 121-136.
- Shiozaki, T., M. Ijichi, K. Isobe, F. Hashihama, K.-I. Nakamura, M. Ehama, K.-I. Hayashizaki, K. Takahashi, K. Hamasaki, K. Furuya (2016): Nitrification and its influence on biogeochemical cycles from the equatorial Pacific to the Arctic Ocean. *The ISME journal*, **10**, 2184.
- Tadokoro, K., T. Ono, I. Yasuda, S. Osafune, A. Shimoto, H. Sugisaki (2009): Possible mechanisms of decadal-scale variation in PO<sub>4</sub> concentration in the western North Pacific. *Geophys. Res. Lett.*, **36**, L08606.
- Takikawa, T., A. Morimoto, G. Onitsuka (2016): Subsurface nutrient maximum and submesoscale structures in the southwestern Japan Sea. *J. Oceanogr.*, **72**, 529-540.
- Thomas, W. H. (1972): Nutrient inversions in the southeastern Tropical Pacific ocean. *U.S. Fishery Bulletin*, **70**, 929-993.
- Van Son, M., R. C. Schothorst, G. Den Boef (1983): Determination of total ammoniacal nitrogen in water by flow injection analysis and a gas diffusion membrane. *Analytica Chimica Acta*, **153**, 271-275.
- Watanabe, Y. W., M. Wakita, N. Maeda, T. Ono, T. Gamo (2003): Synchronous bidecadal periodic changes of oxygen, phosphate and temperature between the Japan Sea deep water and the North Pacific intermediate water. *Geophys. Res. Lett.*, **30**, 2273.
- Yasunaka, S., Y. Nojiri, T. Hashioka, C. Yoshikawa, T. Kodama, S.-I. Nakao, S. Chiba, F. Hashihama, M. Wakita, K. Furuya, D. Sasano, A. Murata, H. Uchida, M. Aoyama (2018): Basin-scale distribution of NH<sub>4</sub><sup>+</sup> and NO<sub>3</sub><sup>-</sup> in the Pacific Ocean. *J. Oceanogr.*, **74**, 1-11.
- Zhang, J. Z. (2000): Shipboard automated determination of trace concentrations of nitrite and nitrate in oligotrophic water by gas-segmented continuous flow analysis with a liquid waveguide capillary flow cell. *Deep Sea Res. I*, **47**, 1157-1171.
- Zhang, J. Z., J. Chi (2002): Automated analysis of nanomolar concentrations of phosphate in natural waters with liquid waveguide. *Environ. Sci. Technol.*, **36**, 1048-1053.
- Zhou, J., R. Ju, B. Li, J. Wu (2017): Responses of soil biota and nitrogen availability to an invasive plant under aboveground herbivory. *Plant and Soil*, **415**, 479-491.

# The nutrient dynamics and the lower trophic ecosystems in the warm waters in the vicinity of Japan

Taketoshi Kodama<sup>1,2</sup>

## Abstract

Understanding oceanic environments is important for sustainable use of ocean biological resources. This paper reviews studies on low productivity in the Kuroshio and Tsushima Warm Current regions using routinely observed nutrient concentration and the zooplankton community structure. Nutrient concentrations show the region-specific characteristics of the Kuroshio and Tsushima Warm Current. Seasonal observations in the Kuroshio reveal that spatiotemporal variation of the nutrient supply from the deep layer leads to spatiotemporal variation of the nutrient concentration in the surface mixed layer. However, upstream of the Kuroshio and Tsushima Warm Current, horizontal advection creates unique vertical structures of nutrient concentrations during the summer season. Besides the routine observations, we develop a highly sensitive ammonium analysis method and apply this method to the study of ammonium excretion of the zooplankton. The zooplankton community structures in the Japan Sea are also analyzed. Long-term observations in the coastal area of the Japan Sea in the spring season indicate that the coastal branch of the Tsushima Warm Current makes the spatial distributions of the zooplankton community heterogeneous. In the summer season, the abundance of appendicularians increases with warming, and the zooplankton community structures change with this increase of appendicularian abundance. The lower trophic ecosystem had been considered both oligotrophic and homogenous in the Kuroshio and Tsushima Warm Current, but our studies suggest that it varies spatiotemporally with the physical and chemical environment.

**Key words:** Kuroshio, Tsushima Warm Current, nutrients, zooplankton

(Corresponding author's e-mail address: takekodama@affrc.go.jp)

(Received 2 December 2019; accepted 12 February 2020)

(doi: 10.5928/kaiyou.29.2\_55)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2020)

---

1 Japan Sea National Fisheries Research Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency

2 Present address: National Research Institute of Fisheries Science, Japan Fisheries Research and Education Agency, 2-12-4 Fukuura, Kanazawa, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan  
e-mail: takekodama@affrc.go.jp