

— 論 文 —

北部薩南海域におけるメソ動物プランクトン群集の時空間変動*

小針 統^{1**}・山崎 朱音¹・遠藤 有紀¹・久米 元¹・小森田 智大²・
一宮 睦雄²・幅野 明正¹・有田 洋一¹・牧野 文洋¹

要 旨

北部薩南海域におけるメソ動物プランクトン群集組成、現存量（個体数密度および生物量）、タンパク質合成酵素活性の時空間変動を明らかにした。メソ動物プランクトン現存量では時間および空間変動の両方が、タンパク質合成酵素活性では時間変動が卓越した。メソ動物プランクトン群集中ではカラヌス目およびポエキロストム目カイアシ類が優占し、多変量解析では鹿児島湾口部で季節的に遷移する6系群、湾外の季節性に乏しい2系群に識別された。メソ動物プランクトン現存量は鹿児島湾外よりも湾口部で高かったが、タンパク質合成酵素活性は両海域で同等であった。タンパク質合成酵素活性は水柱平均クロロフィル *a* 濃度と明瞭な傾向を示さなかったが、個体あたりの体重が小さいほど高くなった。また、水柱平均塩分が低いほど個体あたりの体重が小さく、メソ動物プランクトン個体数密度は増加する傾向を示した。これらの結果から、北部薩南海域におけるメソ動物プランクトン現存量やタンパク質合成酵素活性の時空間変動は、低塩分水の移流もしくは伸展に伴う小型のカラヌス目およびポエキロストム目カイアシ類の流入の影響を受けていることが示唆された。

キーワード：メソ動物プランクトン、現存量、生産力、群集組成、薩南海域

1. はじめに

薩南海域は、南九州から奄美群島に至る海域を指す

(宮地, 1989)。東シナ海大陸棚斜面に沿って北上した黒潮は、浅くて狭いトカラ海峡で大きく湾曲して太平洋側へ流出するため(中村, 2017)、薩南海域は黒潮流路や流速の変動に伴って海洋環境が大きく変化する海域となっている。例えば、東シナ海陸棚域を起源とする沿岸水の黒潮への流入(Isobe *et al.*, 2004)、トカラ海域で発生する乱流や島陰効果(Tsutsumi *et al.*, 2017; Nagai *et al.*, 2017, 2019; Hasegawa, 2019)、黒潮前線波動による中規模渦の形成など(Nakamura *et al.*, 2003)が報告されており、これらに伴う栄養塩供給によって低次栄養段階におけるプランクトン群集の現存量や生産力が変動するこ

* 2020年5月18日受領 2020年10月17日受理

著作権：日本海洋学会, 2020年

1 鹿児島大学水産学部

〒890-0056 鹿児島市下荒田4丁目50-20

2 熊本県立大学環境共生学部

〒862-8502 熊本市東区月出3丁目1-100

** 連絡著者：小針統

e-mail : kobari@fish.kagoshima.ac.jp

とが予想される。

鹿児島湾の湾口部から大隅海峡に至る北部薩南海域は、マイワシ、カタクチイワシ、ブリ・カンパチ類、マアジ、サバ類など多くの回遊性魚類の産卵場やこれら仔稚魚の索餌海域となっている(宮地, 1989; 黒田, 1991; 水産庁, 2019)。特に、マイワシ資源が増大した1980年代後半には北部薩南海域を中心に大きな産卵場が形成されたことが知られている(黒田, 1991)。このように、我が国の水産業を支える回遊性魚類が初期生活史を送るため、これらの生残に大きな影響を与える北部薩南海域の植物・動物プランクトン現存量および生産力は、これらの資源変動を知る上で重要な情報である。植物プランクトンについては、地中海沿岸域でも大発生する群体珪藻(Gould and Wiesenburg, 1990)が、北部薩南海域で春期に大発生することが知られている(折田ら, 2013, 2014)。この植物プランクトンブルームは鹿児島湾口部の湧昇に伴う栄養塩供給によって起こり、湾内の低塩分水と共に大隅海峡へ輸送されていることが指摘されている(一宮ら, 査読中)。この時期、サバ、ゴマサバ、マアジの太平洋系群は鹿児島湾口部から大隅海峡に産卵場を形成しており(水産庁, 2019)、これら仔稚魚にとって好適な餌環境が形成されていることが予想される。しかし、餌となる動物プランクトンについては、鹿児島湾中央部で春期に生物量が増大すること(小針ら, 2009; Minowa *et al.*, 2011)や沿岸群集が黒潮へ移流する可能性が報告されているもの(Kobari *et al.*, 2018, 2019; 阿部ら, 2019)、北部薩南海域における動物プランクトンの情報は非常に乏しい。このように、北部薩南海域の餌環境に関する情報は少なく、多様な回遊性魚類のホットスポットとなっている理由についてはよく分かっていない。

そこで本研究では、鹿児島湾内のメソ動物プランクトンが低塩分水と共に湾外へ移流するため、北部薩南海域には回遊性魚類仔稚魚の索餌海域が形成されると想定した。これを検証するため、メソ動物プランクトンの群集組成、現存量(個体数密度・生物量)、成長活性(タンパク質合成酵素活性)を空間的(湾口部・湾外)および時間的(季節・経年)に比較し、これらの変動特性を明らかにした。

2. 材料および方法

2.1. 海洋観測

観測地点は、北部薩南海域に設定された鹿児島湾口部6地点(KB1~KB6)および湾外3地点(SK1, SK3, SK4)にて(Fig. 1), 2015年2~3月, 5月, 8月, 11~12月, 2016年3~4月, 7月の期間に鹿児島大学水産学部練習船南星丸およびかごしま丸により行った。湾口部および湾外との区別は、大木(1985)に従った。水温と塩分は、海表面から水深200mまでをSea-Bird社製CTD-CMS(Conductivity Temperature Depth profiler-Carousel Multi-sampling System: SBE 911plus)で測定した。

クロロフィルa測定用海水は、南星丸では11深度(0,10, 20, 25, 30, 50, 75, 100, 125, 150, 200 m), かごしま丸

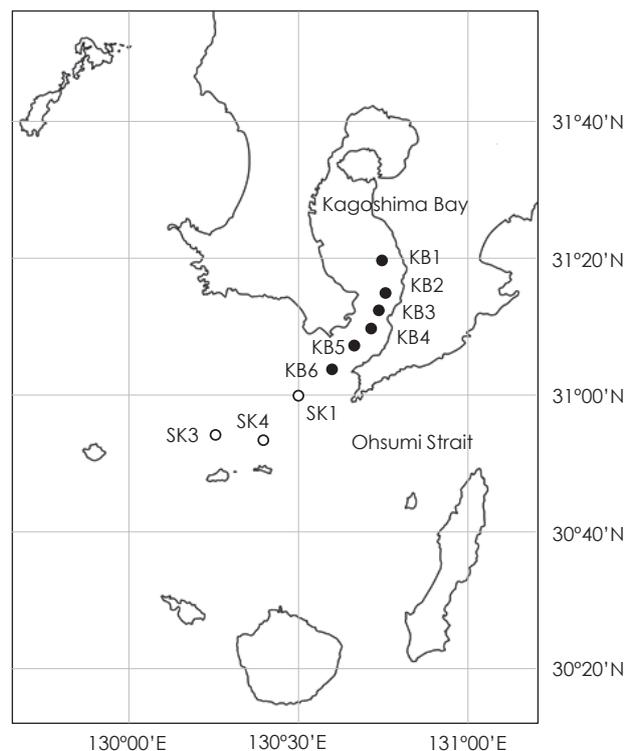


Fig. 1. Oceanographic and sampling stations located in the northern Satsunan area. Solid circles: inside stations of Kagoshima Bay. Opened circles: outside stations of Kagoshima Bay.

では8深度(10, 25, 50, 75, 100, 125, 150, 200 m)からCTD-CMSに取り付けられたNiskin採水器を用いて採水した。採水した海水1,000 mLをワットマン社製GF/Fフィルター(孔径0.7 μm)を用いて20 KPa以下で減圧濾過した。濾過したフィルターをN,N-dimethylformamide中に液浸し(Suzuki and Ishimaru, 1990), 遮光状態の0°Cで色素を抽出した。色素抽出液はターナーデザイン社製蛍光光度計(TD-700)を用いて, 非酸化蛍光法(Welschmeyer, 1994)でクロロフィル *a* 濃度を測定した。

2.2. 動物プランクトン標本採取・処理

動物プランクトン標本は, 双子型北太平洋標準ネット(口径45 cm \times 2, 目合い0.1 mm: 元田, 1957)を使って, 深度200 mから毎秒1 mで鉛直曳きして採取した。採取した標本は, 船上でフォルサム型プランクトン分割器を使って分割して生物量測定標本と検鏡標本, 酵素活性測定標本に区分した。生物量測定標本はさらに分割した後, あらかじめ重量を測定した0.1 mmナイロン製メッシュフィルターに乗せて余分な水分を抜いた。当該海域では群体珪藻が混入することがあるため, 濾過海水で群体珪藻を十分に洗い流し, 蒸留水で脱塩した後それぞれを冷凍庫(-20°C)で保存した。検鏡標本は, 中性ホルマリン最終濃度5%で固定した。生物量測定標本は, アドバンテック社製オープン(DRA630DA)を使って60°Cで24時間乾燥させ, デシケーター内で24時間静置して静電気を除去した後, ザルトリウス社製電子天秤(CP224S)で乾燥重量(ZB)を測定した。測定精度は0.01 mgである。検鏡標本は, 実体顕微鏡下でメソ動物プランクトンを21分類群(Table 1)で識別・計数し, 個体数密度(ZA)を算出した。酵素活性測定標本は, 0.04 mmナイロン製メッシュフィルターに乗せて余分な水分を抜き, フィルターごと2 mLクライオバイアルに封入したものを液体窒素で急速冷凍した後, 超低温冷凍庫(-80°C)で保存した。なお, 偶発的に混入する大型ゼラチン質動物プランクトンや仔稚魚は, 検鏡標本, 生物量測定標本, 酵素活性測定標本からは除外した。

2.3. 酵素活性

成長活性の指標として(Yebra *et al.*, 2017), タンパク質合成酵素活性であるAminoacyl tRNA synthetases ac-

Table 1. Mesozooplankton taxa identified in the present study.

Taxa	Abbreviation
Copepoda	COPE
Calanoida	CALA
Poecilostomatoida	POEC
Cyclopoida	CYCL
Harpacticoida	HARP
Nauplius	NAUP
Other copepoda	OCOP
Ostracoda	OSTR
Euphausiacea	EUPH
Mysidacea	MYSI
Cladocera	CLAD
Decapoda	DECA
Amphipoda	AMPH
Cirripedia	CIRR
Chaetognatha	CHAE
Polychaeta	POLY
Thaliacea	THAL
Appendicularia	APPE
Cnidaria	CNID
Ctenophora	CTEN
Mollusca	MOLL
Others	OZOO

tivity (AARS) を求めた。酵素活性測定標本に20 mM トリス緩衝液を加え, 超音波ホモジナイザーで1分間ホモジナイズし, 0°Cで10分間遠心分離(8,000 rpm)した。Yebra and Hernández-León (2004)に従い, 上澄み液にピロリン酸試薬(P7275, Sigma-Aldrich)を加え, 分光光度計(UV1800, Shimadzu)を使って25°Cで10分間, 波長340 nmにおける吸光度の変化を測定した。また, Lowry *et al.* (1951)に従い, タンパク質含有量も行った。

AARS ($\text{nmolPPi mgProt}^{-1} \text{h}^{-1}$) は以下の式から求めた(Yebra and Hernández-León, 2004)。

$$\text{AARS} = (dA \times 10^3 \times 60) \times (V_{\text{rm}} \times 6.22 \times 2)^{-1} \quad (1)$$

dA : 1分間あたりのNADHの酸化速度
6.22 : 340 nmでのピロリン酸試薬1ミリモルあたりの吸光係数
2 : ピロリン酸試薬1モルあたりに酸化された β -NADHのモル数

また、求められた AARS について下式を用いて、現場水温における AARS ($\text{situAARS: nmolPPi mgProt}^{-1} \text{h}^{-1}$) に補正した (Yebera *et al.*, 2005)。

$$\text{situAARS} = \text{AARS} \times \exp \left\{ \frac{8.57}{1000} \times [(25 + 273) - (\text{WT} + 273)] \times R^{-1} \right\} \quad (2)$$

AARS: タンパク質合成酵素活性の測定値

8.57 : 37°C における 1 モルあたりの酵素活性化エネルギー (kcal)

25 : 酵素活性測定時の温度 (°C)

273 : 摂氏からケルビンへの変換定数

WT : 曳網層における水柱積算平均水温 (°C)

R : 1 モルあたりの気体定数 (1.987 cal)

2.4. 統計解析

PRIMER 6 (Clarke and Warwick, 2006) を使って対数変換した高次分類群別の個体数密度から Bray-Curtis 類似度指数を求め (Bray and Curtis, 1957), クラスタ解析および非計量的多次元尺度構成解析 (NMDS) により, メソ動物プランクトン分類群組成の時空間変動を識別した。また, 類似度行列解析 (One-way ANOSIM) により, 分類群組成における類似性の時間的 (観測時期・

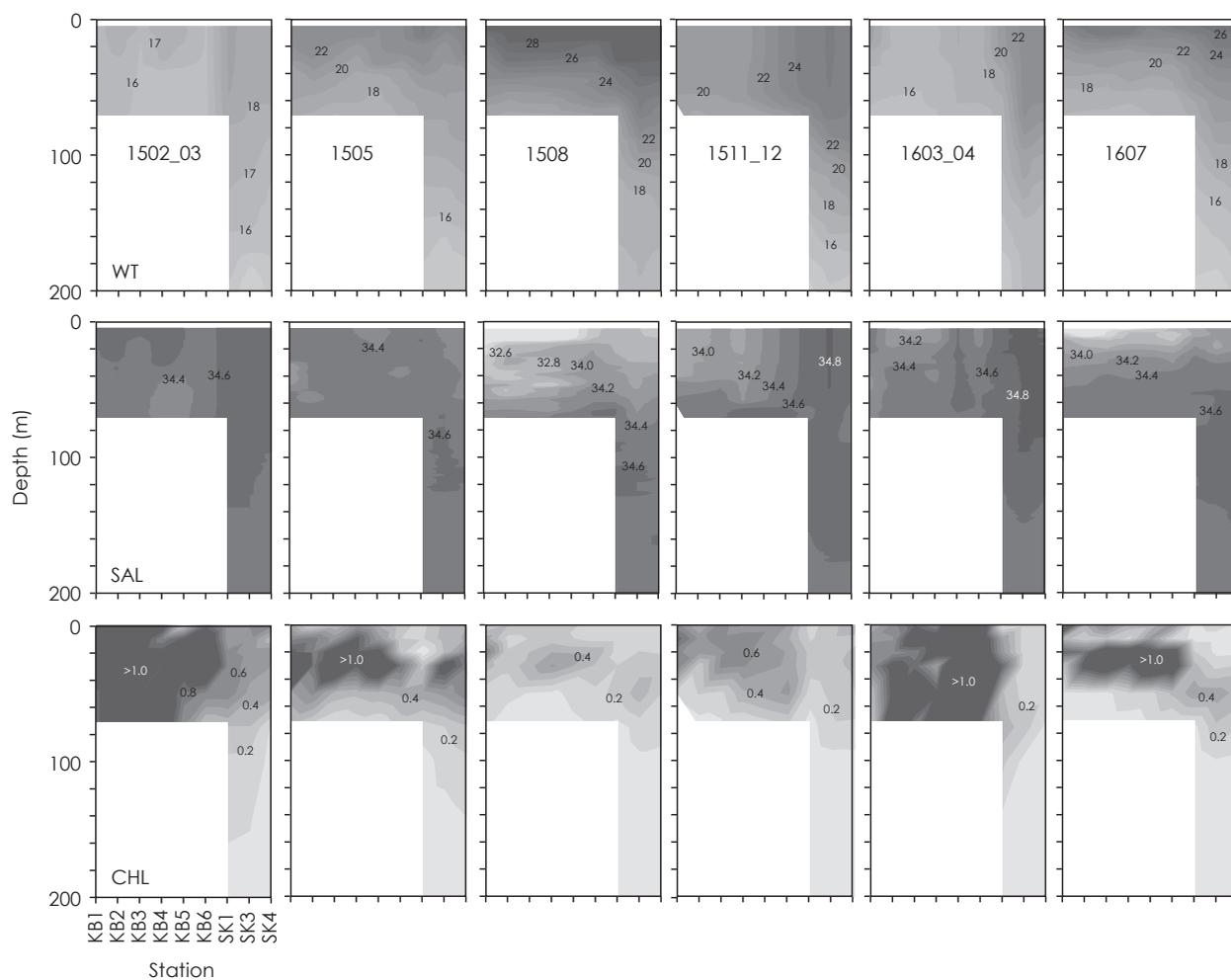


Fig. 2. Spatial variations of vertical profiles of water temperature (WT: °C), salinity (SAL) and chlorophyll *a* concentration (CHL: mg m^{-3}) in the northern Satsunan area. The number in each panel stands for the year and month of the oceanographic observations.

観測年) および空間的 (鹿児島湾口部・湾外) 差異を検討した。ANOSIM により有意差が認められた場合には、群集構造類似度の差異にどの高次分類群が寄与しているかを検討するため、類似度百分率解析 (SIMPER) を行った。更に、メソ動物プランクトン現存量やタンパク質合成酵素活性の時空間変動に与える環境要因の影響を調べるため、メソ動物プランクトン試料採取層内の平均水温 (WT_{WC}), 塩分 (SAL_{WC}), クロロフィル a 濃度 (CHL_{WC}), あるいはメソ動物プランクトン群集の個体あたりの体重 (IBM: ZB/ZA) を求め、メソ動物プランクトン現存量やタンパク質合成酵素活性との相関をスピアマンの順位相関係数によって評価した。

3. 結果

3.1. 環境要因

水柱内の水温は鹿児島湾口部よりも湾外で高い傾向が

あるものの、冬期 (1511_12) ~ 春期 (1502_03, 1603_04) には表層水温が一樣となり鉛直混合が認められ、夏期 (1508, 1607) には水温躍層が 20 ~ 50 m に形成された (Fig. 2)。塩分は鹿児島湾口部よりも湾外で高い傾向を示したが、夏期には表層の低塩分水が鹿児島湾外 (SK1, SK3, SK4) まで進展した。クロロフィル a 濃度は鹿児島湾外よりも湾口部で高く、特に春期の湾口部では水柱全体で 1 mg m^{-3} 以上となった。晩春 (1505) ~ 夏期には、いずれの観測点でも水温躍層付近で高いクロロフィル a 濃度が認められ、亜表層極大を形成した。

3.2. 現存量およびタンパク質合成酵素活性の変動成分

北部薩南海域におけるメソ動物プランクトン群集の変動成分として、個体数密度、生物量では時間的および空間的な変動成分のいずれもが卓越しており、生物量ではこれらの交互作用も認められた (Table 2)。*situ*AARS では、時間的な変動成分が卓越した。

Table 2. Result summary of the variance analysis (two-way ANOVA) on temporal (season to season) and spatial (inside vs. outside of Kagoshima Bay) variations in mesozooplankton abundance ($ZA: 10^3 \text{ inds m}^{-3}$), biomass ($ZB: \text{mgDW m}^{-3}$), and protein synthetases activity (*situ*AARS: $\mu\text{molPPi mgProt}^{-1} \text{ h}^{-1}$) in the northern Satsunan area. DF: degree of freedom. SS: sum of square. MS: mean square. P: p -value.

Variables	Source	DF	SS	MS	F-value	P
$ZA (10^3 \text{ inds m}^{-3})$	Spatial	1	429.886	429.886	13.522	0.001
	Temporal	5	427.815	85.563	2.691	0.035
	Spatial*Temporal	5	227.109	45.422	1.429	0.236
	Error	38	1208.112	31.792		
	Total	49	2447.332			
$ZB (\text{gDW m}^{-3})$	Spatial	1	0.014	0.014	35.228	<0.001
	Temporal	5	0.018	0.004	9.383	<0.001
	Spatial*Temporal	5	0.012	0.002	6.189	<0.001
	Error	38	0.015	0.000		
	Total	49	0.074			
<i>situ</i> AARS ($\mu\text{molPPi mgProt}^{-1} \text{ h}^{-1}$)	Spatial	1	0.001	0.001	0.316	0.577
	Temporal	5	0.577	0.115	65.543	<0.001
	Spatial*Temporal	5	0.007	0.001	0.805	0.553
	Error	37	0.065	0.002		
	Total	48	0.671			

3.3. 分類群組成

北部薩南海域における分類群組成の類似性について検討した結果、Bray-Curtis 類似度 72% では鹿児島湾口部の観測点で形成される 6 系群 (A, B, D, E, F, G), 鹿児島湾外の観測点で形成される 2 系群 (C, H), これらのどの系群にも属さない 1603_04_KB1 に区分された (Fig. 3)。1603_04_KB1 の分類群組成は、毛顎類が認められなかった点で他の時期・観測点と明瞭に異なった。そこで、1603_04_KB1 については、外れ標本としてその後の多変量解析から除外した。NMDS プロットによると、系群 D と系群 H は系群 C の近くに配置され、分類群組成が類似していることが分かった (Fig. 4a)。また、鹿児島湾口部は NMDS プロットの左下、湾外は右上に配置されること

から (Fig. 4b), 湾口部と湾外で分類群組成の空間的変化が認められた。特に、1508 の湾外におけるメソ動物プランクトン群集は湾口部に取り込まれるように配置され、湾口部の分類群組成に類似する傾向を示した。他方、2015 年と 2016 年は NMDS プロットのそれぞれ左と右に、春期 (1502_03, 1603_04, 1505) は上、夏期 (1508, 1607) は中、冬期 (1511_12) は下に配置されることから (Fig. 4c), 上下には季節的な、左右には経年的な分類群組成の変化が認められた。One-way ANOSIM によると、鹿児島湾口部と湾外で分類群組成が異なるだけでなく (Global $R=0.168$, $p=0.002$), 観測時期 (Global $R=0.063$, $p=0.035$) や観測年 (Global $R=0.410$, $p=0.001$) でも分類群組成が異なることが分かった。また、SIMPER 解析によるとカイアシ類 (カラヌス目, ポエキロストム目, キ

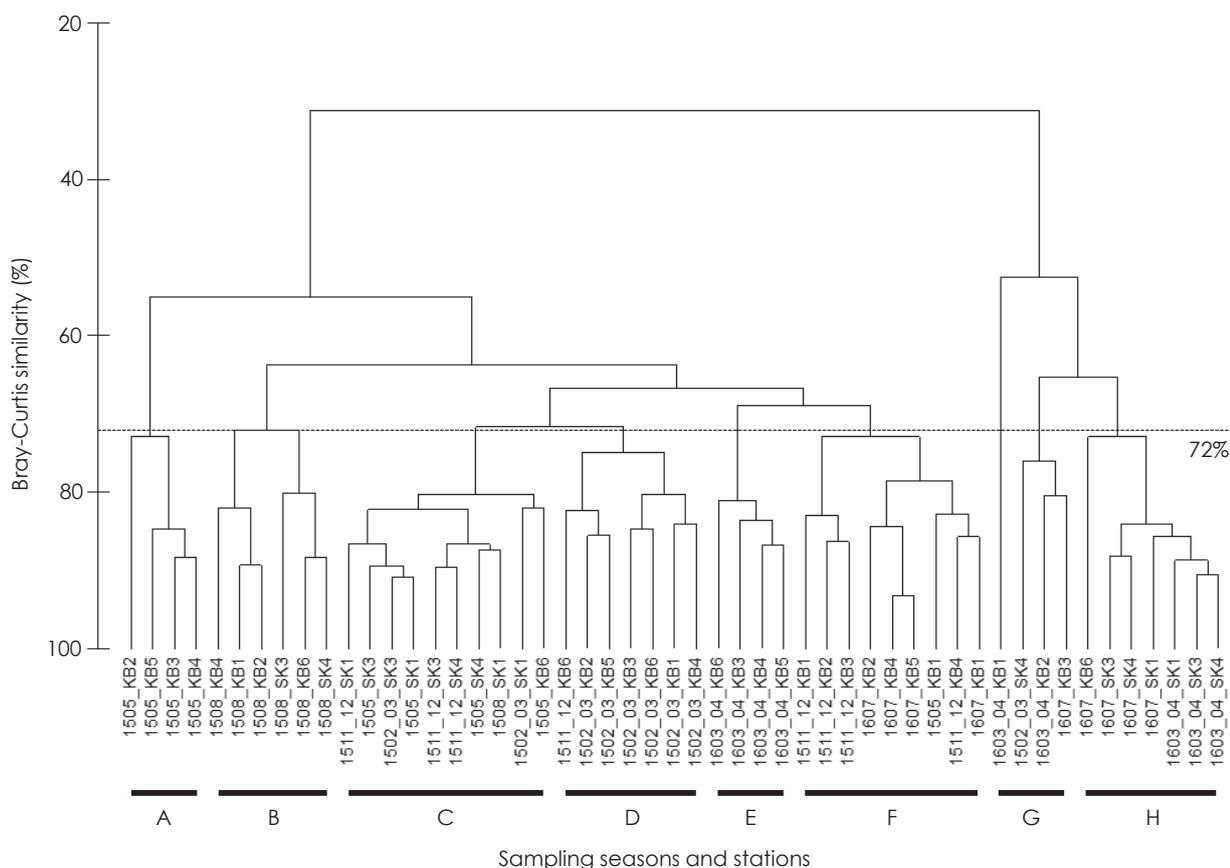


Fig. 3. Cluster dendrogram of the stations in the northern Satsunan area based on the Bray-Curtis similarity derived from the log-transformed abundance of each taxon. Each station name stands for the year, month, and station of the sample collection. A to H: mesozooplankton community groups identified at 72% similarity level.

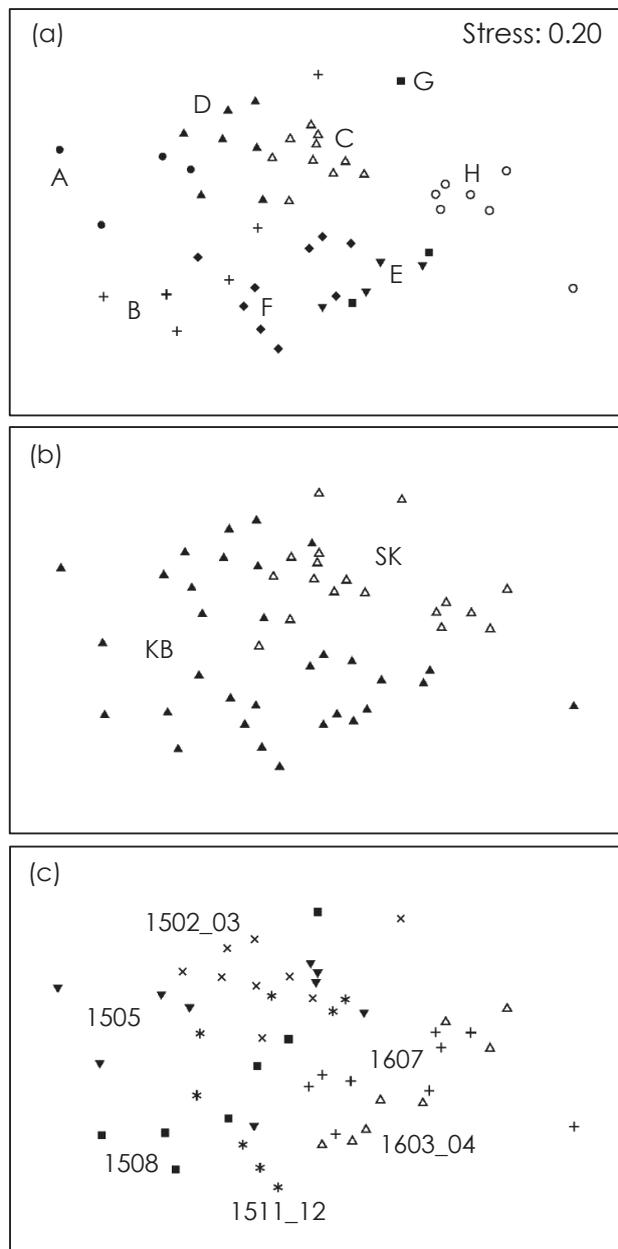


Fig. 4. Non-metric multi-dimensional scaling (NMDS) ordination plot of the sampling stations classified with mesozooplankton community groups (A to H) based on (a) the cluster analysis, (b) locations between inside Kagoshima Bay (KB: closed triangles) and outside Kagoshima Bay (SK: open triangles), and (c) sampling seasons. Each season name stands for the year and month.

クロプス目, ハルパクチクス目, ノープリウス幼生) が時空間的に優占するものの, 最も明瞭に区分する分類群 (AD や Ratio が大きい分類群) は鹿児島湾湾口部および湾外についてはカラヌス目, ポエキロストム目, ハルパクチクス目, 観測時期では尾虫類と毛顎類, 観測年では毛顎類であった (Table 3)。

クラスター解析によって識別された系群を観測点ごとに配置すると (Fig. 5), 鹿児島湾湾口部では異なる系群 (D, A+C+F, B, D+F, E+G, F+G+H) が観測時期ごとに遷移していったが, 鹿児島湾外では主に 2 系群 (C, H) が長期にわたって出現しており, 時間的な遷移が乏しいことが分かった。このような系群の時間的な遷移の違いは鹿児島湾口部の KB6 付近で明瞭に区分されたものの, 鹿児島湾口部の多くの観測点に出現した系群 B および G は, 鹿児島湾外の観測点でも認められることがあった。

各系群の分類群組成を見ると, カラヌス目カイアシ類もしくはポエキロストム目カイアシ類が最も優占し, キクロプス目カイアシ類, ハルパクチクス目カイアシ類がこれらに次いだ (Fig. 6)。いずれの系群でも, これらカイアシ類が 82~98% を占める優占群であった。特に, 系群 B および F では他の系群よりもポエキロストム目カイアシ類が優占することで特徴づけられた。IBM は系群間で $3 \sim 45 \mu\text{gDW ind}^{-1}$ と大きな差があり, 小型個体が優占する系群 (A~D, F) と大型個体が優占する系群 (E, G, H) に区分された。特に, 小型個体が優占する系群 C, D, F は高い situAARS を示すことで特徴づけられた。また, NMDS プロットに各分類群の個体数密度を重ねて比較すると (Fig. 7), 鹿児島湾湾口部ではカラヌス目およびポエキロストム目カイアシ類が, 春期には毛顎類および尾虫類が, 2015 年には毛顎類が多くなる傾向を示した。他方, NMDS プロットにメソ動物プランクトン群集の situAARS や IBM を重ねて比較すると, situAARS では空間的および時間的な傾向は不明瞭で, これは 1508 の湾外におけるメソ動物プランクトン群集では小型個体が多く高い situAARS を示したためであった。IBM では, 2015 年に比べて 2016 年に大型個体が多い傾向を示した。

3.4. 現存量およびタンパク質合成酵素活性

上述したようにメソ動物プランクトン群集組成は鹿児

Table 3. Result summary of one-way ANOSIM (analysis of similarity) and SIMPER (similarity percentages) on temporal (spring vs. summer-winter, 2015 vs. 2016) and spatial (inside vs. outside of Kagoshima Bay) variations on the taxonomic groups of the mesozooplankton community in the northern Satsunan area. AD: average of the Bray-Curtis dissimilarities between the two sites or durations. Ratio: average contribution to the standard deviation of the species contribution between the two sites or durations. Cont: contribution of AD. ZA: log-transformed mesozooplankton abundance. KB: inside of Kagoshima Bay. SK: outside of Kagoshima Bay. Abbreviation for each taxonomic group is presented in Table 1.

ANOSIM			SIMPER					
Global R	P	Average dissimilarity (%)	Discriminating groups	AD	Ratio	Cont (%)	ZA	
KB vs. SK								
0.168	0.002	26.80	APPE	1.9	1.3	7.1	2.9	2.9
			POEC	1.9	1.6	7.1	7.6	5.8
			OTHE	1.8	1.1	6.7	1.5	1.3
			MOLL	1.7	1.4	6.3	1.6	1.6
			HARP	1.7	1.5	6.2	5.1	3.7
			CHAE	1.6	1.4	6.0	4.0	3.4
			CALA	1.6	1.5	5.9	7.4	6.2
			COPEo	1.6	1.2	5.8	1.2	1.4
Spring vs. Summer-Winter								
0.063	0.035	26.00	OTHE	2.0	1.2	7.6	2.2	0.6
			APPE	1.9	1.4	7.4	3.1	2.7
			MOLL	1.7	1.3	6.4	1.6	1.6
			CHAE	1.6	1.5	6.1	3.8	3.7
			COPEo	1.5	1.2	5.8	1.4	1.1
			NAUP	1.5	1.2	5.7	5.4	4.9
			POLY	1.5	1.5	5.7	1.4	2.0
			HARP	1.5	1.4	5.7	4.2	5.1
2015 vs. 2016								
0.410	0.001	28.40	CHAE	2.3	1.9	7.9	4.5	2.3
			OTHE	2.1	1.2	7.5	2.1	0.1
			APPE	2.0	1.3	6.9	2.8	3.2
			COPEo	1.9	1.4	6.8	1.9	0.0
			NAUP	1.8	1.5	6.4	5.6	4.4
			MOLL	1.8	1.3	6.2	2.0	0.9
			CALA	1.7	1.4	6.1	7.5	6.0
			POLY	1.5	1.5	5.4	1.9	1.3

島湾口部と湾外で異なることから、メソ動物プランクトン現存量（個体数密度、生物量）およびタンパク質合成酵素活性（ $_{\text{situ}}$ AARS）の時間変動を鹿児島湾口部と湾外で比較した（Fig. 8）。鹿児島湾口部では現存量および成長活性のいずれにも時間的な増減が認められ、個体数密度および $_{\text{situ}}$ AARS は 11～12月に、生物量は個体数密度や $_{\text{situ}}$ AARS が増加した後の 3～4月に最も高くなった。

鹿児島湾外でも $_{\text{situ}}$ AARS や生物量は鹿児島湾口部と同様の時期に最も高くなったものの、個体数密度は 8月に最も高い値を示した。個体数密度および生物量は鹿児島湾外より湾口部で高い値を示すことが多く、年平均値にもそのような傾向が認められた。一方、 $_{\text{situ}}$ AARS は鹿児島湾口部および湾外とも同等であり、時間変動パターンも類似した。

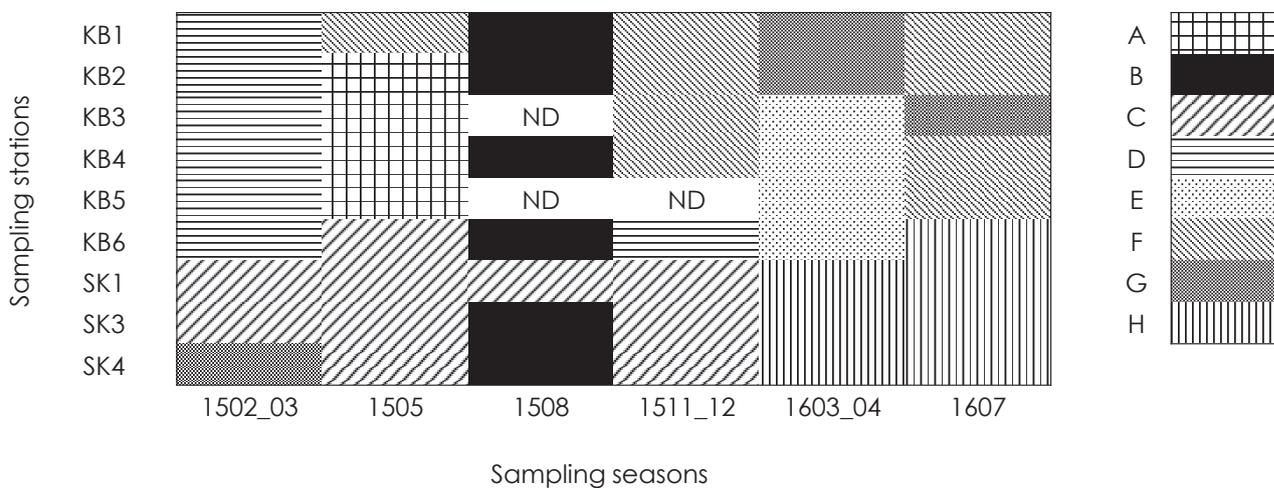


Fig. 5. Temporal and spatial allocations of the mesozooplankton community groups (A to H) based on the cluster analysis. ND: no data.

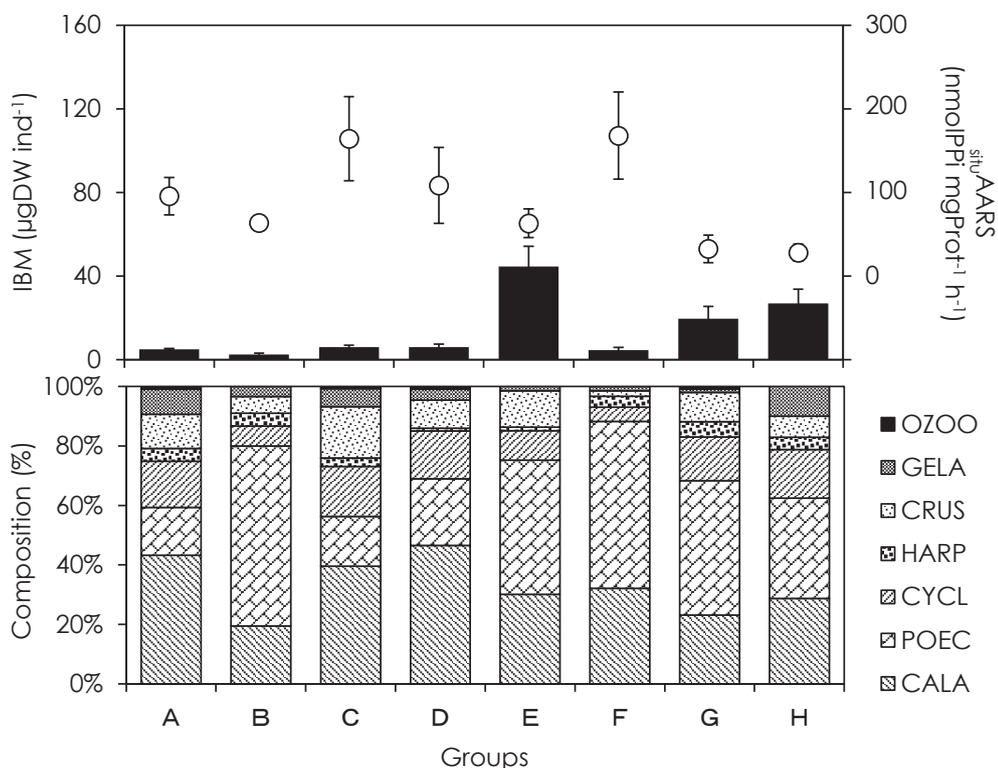


Fig. 6. Community characteristics of each mesozooplankton group identified with the cluster analysis. Error bars indicate the standard error. IBM: individual body mass (solid columns). *situ* AARS: mean protein synthesis activity (open circles). CALA: calanoids. POEC: poecilostomatoids. CYCL: cyclopoids. HARP: harpacticoids. CRUS: crustaceans other than CALA, POEC, CYCL, and HARP. GELA: gelatinous zooplankton. OZOO: other mesozooplankton.

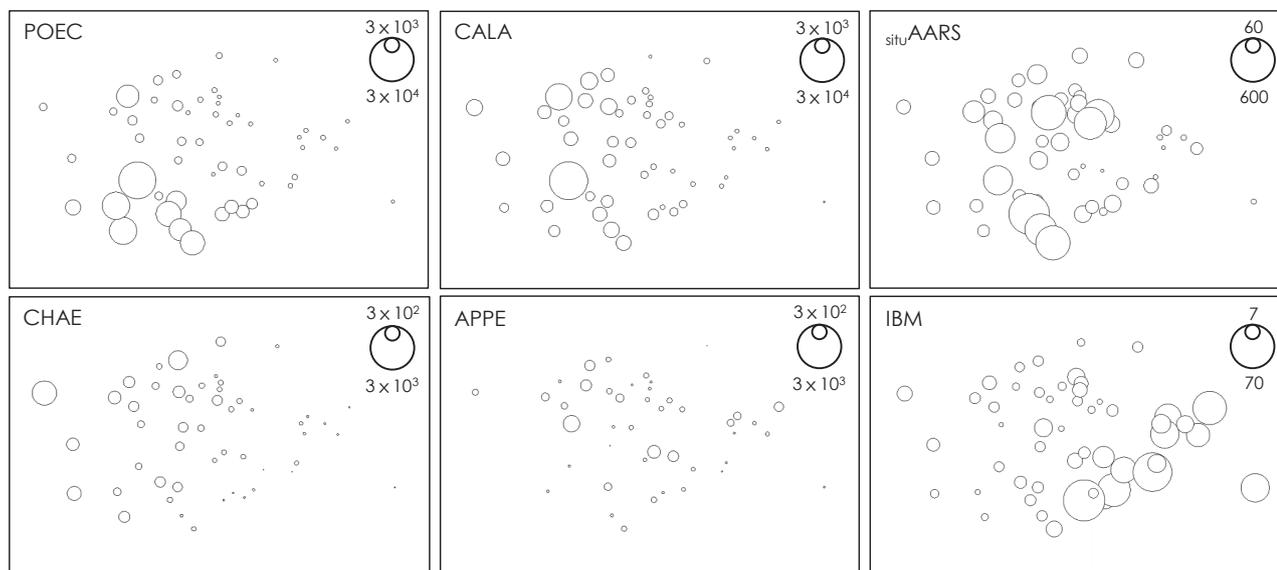


Fig. 7. Non-metric multi-dimensional scaling (NMSD) ordination plot of the sampling stations based on the Bray-Curtis similarity overlaid with the abundance of the characteristic groups (POEC, CALA, CHAE, APPE), protein synthetases activity ($_{\text{situ}}\text{AARS}$), and individual body mass (IBM). POEC: poecilostomatoids. CALA: calanoids. CHAE: chaetognaths. APPE: appendicularians.

3.5. 環境要因との相関

$_{\text{situ}}\text{AARS}$ は WT_{WC} や CHL_{WC} のいずれとも明瞭な傾向がなく、 WT_{WC} や CHL_{WC} が低くても $_{\text{situ}}\text{AARS}$ が高かった (Fig. 9)。一方、メソ動物プランクトンの個体あたりの体重が小さいほど $_{\text{situ}}\text{AARS}$ が高くなる傾向を示し、有意な負の相関が認められた。他方、 SAL_{WC} が低いほどメソ動物プランクトンの個体あたりの体重は小さく、個体数密度は高くなる傾向があり、いずれも有意な相関を示した (Fig. 10)。また、個体あたりの体重が小さく個体数密度が高い地点は鹿児島湾口部で多く認められた。

4. 考察

4.1. 群集構造

鹿児島湾口部および湾外のいずれにおいても、カイアシ類がメソ動物プランクトン個体数密度の 82~98% を占める優占群であった (Fig. 6)。世界の海洋においてカイアシ類はメソ動物プランクトン群集の優占群であるこ

とが知られており (Longhurst, 1985)、北部薩南海域でも同様であった。しかし、カイアシ類の分類群組成に注目すると、カラヌス目カイアシ類が最優占群である黒潮流域と異なり (Kobari *et al.*, 2018, 2019)、北部薩南海域ではポエキロストム目カイアシ類がカラヌス目カイアシ類に匹敵するかそれよりも多く出現することがあった (Fig. 6)。鹿児島湾中央部ではポエキロストム目カイアシ類が他海域よりも多い傾向があり (Minowa *et al.* 2011)、鹿児島湾中央部から北部薩南海域を代表する分類群と考えられる。他方、鹿児島湾口部と湾外のメソ動物プランクトン分類群組成は異なり (Table 3, Figs 3 and 4)、この海域差を最も特徴づける分類群はポエキロストム目カイアシ類であった (Table 3, Fig. 7)。これらのことから、ポエキロストム目カイアシ類は湾口部を含む鹿児島湾内のメソ動物プランクトン群集を特徴づける分類群と考えられる。また、海域差には季節的および経年的な分類群組成の変化も含まれており、カラヌス目カイアシ類あるいはポエキロストム目カイアシ類が優占する系群が季節的に交替していく鹿児島湾口部に対し、系群の遷移に乏しい湾外に区分された (Fig. 5)。これらの結果は、カラ

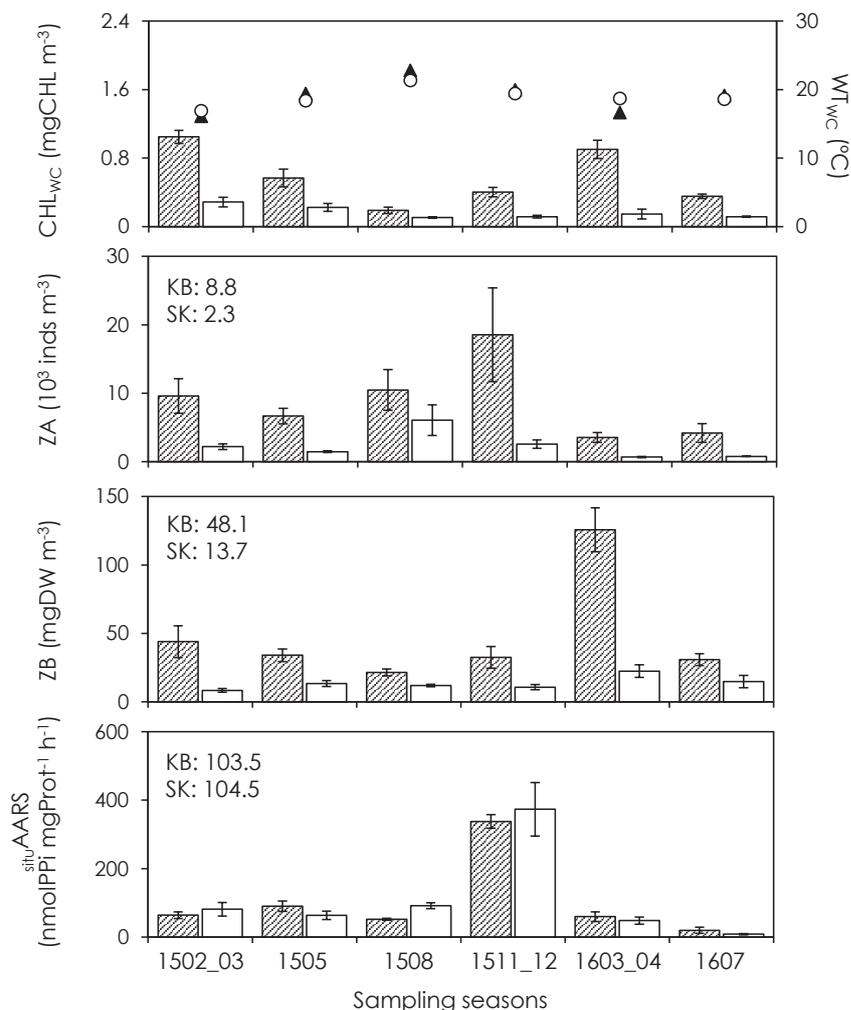


Fig. 8. Comparison of the temporal variations in chlorophyll *a* (CHL_{WC}: columns) and water temperature averaged in the sampling layer (WT_{WC}: circles or triangles) as well as the mesozooplankton abundance (ZA), biomass (ZB), and protein synthetases activity (_{situ}AARS) between inside Kagoshima Bay (KB, solid triangles or shaded columns) and outside Kagoshima Bay (SK, open circles or columns). Numbers in each panel show the annual mean. Error bars indicate the standard error.

ヌス目カイアシ類が優占する春期からポエキロストム目カイアシ類が優占する夏期～冬期に遷移する鹿児島湾中部 (Minowa *et al.*, 2011) と、常にカラヌス目カイアシ類が優占する黒潮内側域 (Kobari *et al.*, 2019) との海域差に類似している。しかし、夏期における湾外のメソ動物プランクトン群集が湾口部の分類群組成に類似しており (Fig. 4), ポエキロストム目カイアシ類が優占する系群 B が夏期に鹿児島湾口部だけでなく湾外にも出現している (Fig. 5)。これらの結果は、鹿児島湾口部のメソ動物

プランクトン群集が移流や伸展によって湾外にも出現している可能性を示唆している。櫻井ら (2000) の鹿児島湾口部観測によると、冬期混合期には下層から湾内水が流出 (上層では湾外水が流入), 夏期成層期には上層から湾内水が流出 (下層では湾外水が流入) することが指摘されている。本研究でも、湾口部から湾外にかけて冬期 (1502_03, 1511_12, 1603_04) には亜表層で、夏期 (1508, 1607) には表層で低塩分水の移流もしくは伸展が認められた (Fig. 2)。また、高いクロロフィル *a* 濃度を有する

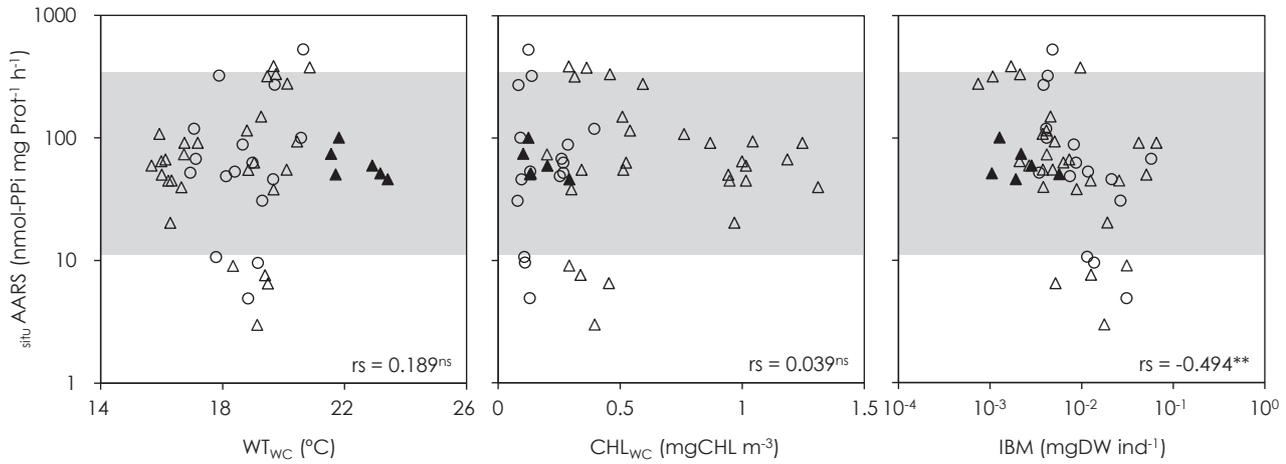


Fig. 9. Scatter diagram of mesozooplankton protein synthetases activity ($_{\text{situ}}\text{AARS}$) against the mean water temperature (WT_{WC}) as well as the chlorophyll *a* (CHL_{WC}) averaged in the sampling layer and individual dry mass (IBM). Triangles (groups A, B, D, E, F, and G) and circles (groups C and H) correspond to the groups identified by the cluster analysis. Solid symbols indicate group B identified by the cluster analysis. Hatched areas indicate the ranges of mesozooplankton protein synthetases activity reported at the subtropical coasts in Australia (McKinnon *et al.*, 2015). *rs*: Spearman rank correlation coefficient. ns: no significant. **: $p < 0.01$.

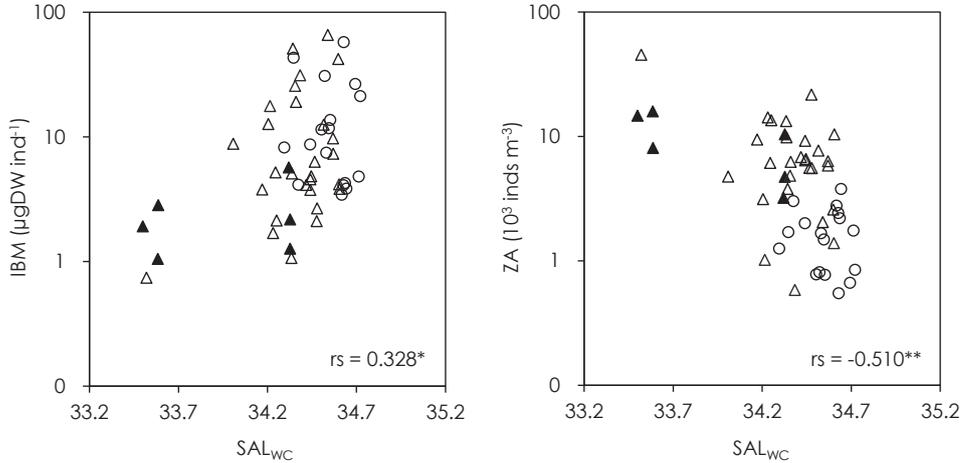


Fig. 10. Scatter diagram of the individual body mass (IBM) and mesozooplankton abundance (ZA) plotted against the salinity averaged in the sampling layer (SAL_{WC}). Triangles (groups A, B, D, E, F, and G) and circles (groups C and H) correspond to the groups identified by the cluster analysis. Solid symbols indicate group B identified by the cluster analysis. *rs*: Spearman rank correlation coefficient. *: $p < 0.05$. **: $p < 0.01$.

湾口部水が春期に下層から流出，夏期に上層から流出していることが報告されている（一宮ら，査読中）。これらの既往知見も考慮すると，低塩分水と共にポエキロスト

ム目カイアシ類が優占する鹿児島湾口部のメソ動物プランクトン群集が移流もしくは伸展することによって，鹿児島湾口部や湾外のメソ動物プランクトン群集組成も変

化し、北部薩南海域全域でポエキロストム目カイアシ類が優占するものと考えられる。

4.2. 現存量および成長活性

メソ動物プランクトン群集組成と同様に、鹿児島湾外に比べて湾口部では冬期から春期にメソ動物プランクトン個体数密度や生物量が増加する季節遷移を示すことが分かった (Fig. 8)。しかし、鹿児島湾中央部において増大する時期は個体数密度では梅雨期 (6月)、生物量では春期 (3月) と報告されており (Minowa *et al.*, 2011)、本研究の鹿児島湾口部における個体数密度の時間変動パターンと必ずしも一致しない。また、鹿児島湾中央部の個体数密度や生物量と比較すると (Minowa *et al.*, 2011)、鹿児島湾口部では高く、鹿児島湾外では低い (Fig. 8)。分散分析や多変量解析では、鹿児島湾口部から湾外におけるメソ動物プランクトン個体数密度には時間的な変動成分と空間的な変動成分が混在していることが示されている (Table 2, Fig. 4)。鹿児島湾口部では季節的な海水の密度差による湾内水の流入・流出があるだけでなく (櫻井ら, 2000)、大隅海峡を東向きに流れる黒潮分岐流の一部が鹿児島湾口部に断続的に流入することが知られている (細谷・菊川 2005)。上述したように、低塩分水と共に鹿児島湾口部のメソ動物プランクトン群集が移流もしくは伸展する可能性がある。従って、湾口部で起こる湾内水あるいは湾外水の移流が個体数密度や生物量の時間変動パターンを不明瞭にしているのかもしれない。

一方、 $_{\text{situ}}\text{AARS}$ では時間的な変動成分が支配的であり、12月に非常に高い値が認められた (Fig. 8)。 $_{\text{situ}}\text{AARS}$ は CHL_{WC} が低い鹿児島湾外でも CHL_{WC} が高い湾口部と同等であり、小型なメソ動物プランクトンほど高い $_{\text{situ}}\text{AARS}$ が認められた (Figs 8 and 9)。オーストラリア亜熱帯沿岸域においても小型なメソ動物プランクトンほど高い $_{\text{situ}}\text{AARS}$ を示すことが報告されており、小型個体が有する高い代謝活性によるものとされている (McKinnon *et al.*, 2015)。これらの結果は、北部薩南海域における $_{\text{situ}}\text{AARS}$ は小型個体の増減に依存することを示している。また、塩分が低いほどメソ動物プランクトンが小型化する傾向があり (Fig. 10)、優占群であるポエキロストム目もしくはカラヌス目カイアシ類が動物プランクトンの大部分を占める (Fig. 6)。これらのことから、北部薩

南海域における $_{\text{situ}}\text{AARS}$ が時空間的に変動するのは、小型なポエキロストム目もしくはカラヌス目カイアシ類の増減に影響を受けていると考えられる。

鹿児島湾口部と比較すると、湾外のメソ動物プランクトン個体数密度や生物量はいずれの時期でも低かった (Fig. 8)。これは、鹿児島湾外の餌が湾口部よりも少ないため (Fig. 2)、メソ動物プランクトン成長活性が低く、個体数密度や生物量が減少したと解釈するかもしれない。しかし、鹿児島湾外の $_{\text{situ}}\text{AARS}$ は CHL_{WC} が高い鹿児島湾口部と同等であり (Fig. 9)、高いとされるオーストラリア亜熱帯沿岸域 (McKinnon *et al.*, 2015) の値にも匹敵することから、北部薩南海域の $_{\text{situ}}\text{AARS}$ は低くはない。上述したように、鹿児島湾内の低塩分水が湾外に移流もしくは伸展すること (Fig. 2)、 $_{\text{situ}}\text{AARS}$ は餌よりも小型個体の増減に依存的なこと (Fig. 9)、ポエキロストム目およびカラヌス目カイアシ類が優占すること (Fig. 6) を考慮すると、北部薩南海域における高い $_{\text{situ}}\text{AARS}$ は小型なカラヌス目およびポエキロストム目カイアシ類によることを示唆している。では、なぜ北部薩南海域では高い $_{\text{situ}}\text{AARS}$ が維持されているのだろうか？

本研究において、低塩分な地点ほどメソ動物プランクトンの体サイズがより小型で個体数密度が多くなる傾向があり (Fig. 10)、鹿児島湾口部ではポエキロストム目およびカラヌス目カイアシ類が多い (Fig. 7)。これらの結果は、カラヌス目およびポエキロストム目カイアシ類はより低塩分な鹿児島湾口部に多く、小型個体であることを意味している。鹿児島湾中央部では、これら小型カイアシ類が表層に多く分布していることが報告されている (Minowa *et al.*, 2011)。また、夏期の鹿児島湾口部では低塩分水が湾外へ移流もしくは伸展している様子が認められ、この低塩分水では比較的高いクロロフィル *a* 濃度が確認できる (Fig. 2)。多変量解析によると、系群 B および C は、他の系群に比べてポエキロストム目もしくはカラヌス目カイアシ類が優占し、体サイズが小型で $_{\text{situ}}\text{AARS}$ も高かった (Figs. 6 and 7)。これらの結果は、小型カラヌス目およびポエキロストム目カイアシ類を多く含む鹿児島湾口部の表層水が、植物プランクトンと共に湾外へ移流もしくは伸展することを示唆している。従って、北部薩南海域において高い $_{\text{situ}}\text{AARS}$ が維持されるのは、高い $_{\text{situ}}\text{AARS}$ を有する小型カイアシ類とこれら

の餌となる植物プランクトンを多く含む沿岸水の移流や伸展が頻繁に発生するからかもしれない。

5. おわりに

本研究では、回遊性浮魚類の生活史戦略におけるホットスポットである北部薩南海域にて、メソ動物プランクトン群集組成、現存量、タンパク質合成酵素活性の時空間変動特性とその要因を明らかにした。本海域において、鹿児島湾口で季節的に遷移する6系群と湾外の季節性に乏しい2系群があり、この差が空間変動をもたらしていることが分かった。北部薩南海域のメソ動物プランクトン群集は小型なカラヌス目およびポエキロストム目カイアシ類に特徴づけられ、鹿児島湾外では現存量は低いものの湾口部に匹敵する高いタンパク質合成酵素活性を示した。この高いメソ動物プランクトンのタンパク質合成酵素活性は、沿岸水に多く含まれる小型カイアシ類の移流・伸展に伴うものと考えられる。北部薩南海域では、マアジ・サバ類などの仔稚魚が冬期から春期に出現するだけでなく、カタクチイワシの仔稚魚は周年出現している (Kume *et al.*, in review)。特に、北部薩南海域はマアジ、マサバ、ゴマサバの太平洋系群の主要な産卵海域・仔魚成育海域として重要視されている (服部, 1964; 水産庁, 2019)。他方、これらの魚類の仔魚にとって小型なカラヌス目およびポエキロストム目カイアシ類は主要な餌であることも報告されている (Okazaki *et al.*, 2019; Takahashi *et al.*, 2019)。北部薩南海域が回遊性浮魚類の生活史戦略においてホットスポットとなっている理由は、当該海域に特有の海洋環境がメソ動物プランクトン群集の現存量やタンパク質合成酵素活性を増大させていることに起因する可能性があり、これが脆弱な仔魚の生残戦略にとって有利なのかもしれない。

謝辞

本研究を行うにあたり、海洋観測および標本採取にご協力を頂いた鹿児島大学水産学部練習船南星丸の乗組員の皆様にお礼を申し上げます。また、本稿の審査を頂きました2名の査読者および編集委員の濱崎恒二教授には、多くの重要なご指摘およびご教授を頂きましたこと

を深く感謝いたします。本研究は、文部科学省科学研究費補助金 (17K00522, 20K06186, 20K12151) および文部科学省海洋生物資源確保技術高度化事業費 (JP-MXD0511102330) によって得られた成果によるものです。

References

- 阿部美穂子, 小針統, 本間大賀, 金山健, 加留福太郎, 吉江直樹, 長谷川大介, 仁科文子, 内山正樹, 東隆文, 中村啓彦 (2019): トカラ海峡上流域から下流域におけるプランクトン群集組成, 現存量および生産力の変化. 沿岸海洋研究, **57**, 65-72.
- Bray, J. R., and J. T. Curtis (1957): An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, **27**, 325-349.
- Clarke, K. R., and R. M. Warwick (2006): *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, 162 pp.
- Gould, R. W., and D. A. Wiesenburg (1990): Single-species dominance in a subsurface phytoplankton concentration at a Mediterranean Sea front. *Limnol. Oceanogr.*, **35**, 211-220.
- Hasegawa, D. (2019): Island mass effect, p.163-174. In *Kuroshio Current, Physical, Biogeochemical and Ecosystem Dynamics*, edited by T. Nagai, H. Saito, K. Suzuki, and M. Takahashi. *Geophys. Monogr.* **243**, John Wiley & Sons, Hoboken.
- 服部茂昌 (1964): 黒潮ならびに隣接海域における稚魚の研究. 東海区水産研究報告, **40**, 1-158.
- 細谷和範, 菊川浩行 (2005): 鹿児島湾への暖水流入に関する流れ解析. 日本リモートセンシング学会誌, **25**, 443-458.
- 一宮陸雄, 野宮岳人, 小森田智大, 小針統, 久米元, 幅野明正, 有田洋一, 牧野文洋 (査読中): 北部薩南海域における海洋環境とマイクロプランクトン群集の季節変動. 海の研究.
- Isobe, A., E. Fujiwara, P. H. Chang, K. Sugimatsu, M. Shimizu, T. Matsuno, and A. Manda (2004): Intrusion of less saline shelf water into the Kuroshio subsurface layer in the East China Sea. *J. Oceanogr.*, **60**, 853-863.
- 小針統, 小針有里恵, 市川敏弘, 釘田禎之, 吉田拓己, 藤井友生, 古橋智志, 山本孝, 幅野明正, 福田隆二 (2009): 鹿児島湾における微小プランクトン群集の季節動態. 海洋と生物, **180**, 37-44.
- Kobari, T., Y. Kobari, H. Miyamoto, Y. Okazaki, G. Kume, R. Kondo, and A. Habano (2019): Variability in taxonomic composition, standing stock and productivity of the plankton community in the Kuroshio and its neighboring waters, p. 223-243. In *Kuroshio Current, Physical, Biogeochemical and Ecosystem Dynamics*, edited by T. Nagai, H. Saito, K. Suzuki, and M. Takahashi. *Geophys. Monogr.* **243**, John Wiley & Sons, Hoboken.
- Kobari, T., W. Makihara, T. Kawafuchi, K. Sato and G. Kume (2018): Geographic variability in taxonomic composition, standing stock, and productivity of the mesozooplankton community around the Kuroshio Current in the East China Sea. *Fish. Oceanogr.*, **27**, 336-350.
- Kume, G., T. Kobari, J. Hirai, H. Kuroda, T. Takeda, M. Ichinomiya, T. Komorita, M. Aita-Noguchi, and F. Hyodo (under review): Comparative feeding habits of larval fish among fishery-targeting and dominant mesopelagic species in a coastal water under the strong influence of

- the Kuroshio Current: Integrated approach by morphological, DNA metabarcoding and stable isotope methods. *Mar. Biol.*
- 黒田一紀 (1991) : マイワシの初期生活期を中心とする再生産過程に関する研究. 中央水産研究所研究報告, **3**, 25-278.
- Longhurst, A. R. (1985): The structure and evolution of plankton communities. *Prog. Oceanogr.*, **15**, 1-35.
- Lowry, O., N. Rosebrough, A. Farr, and R. Randall (1951): Protein measurement with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.*, **193**, 265-275.
- McKinnon, D. A., J. Doyle, S. Duggan, M. Logan, C. Lønborg, and R. Brinkman (2015): Zooplankton growth, respiration and grazing on the Australian margins of the tropical Indian and Pacific Oceans. *PLoS ONE*, **10**, e0140012.
- Minowa, M., T. Kobari, Y. Akamatsu, T. Ichikawa, R. Fukuda, and M. Higashi (2011): Seasonal changes in abundance, biomass and depth distribution of mesozooplankton community in Kagoshima Bay. *Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr.*, **75**, 71-81.
- 宮地邦明 (1989) : 薩南海域におけるマイワシ産卵場の形成にかかわる海洋環境. 沿岸海洋研究ノート, **27**, 57-66.
- 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究連絡会報, **4**, 13-15.
- Nagai, T., G. S. Durán, D. A. Otero, Y. Mori, N. Yoshie, K. Ohgi, D. Hasegawa, A. Nishina, and T. Kobari (2019): How the Kuroshio Current delivers nutrients to sunlit layers on the continental shelves with aid of near-internal waves and turbulence. *Geophys. Res. Lett.*, **46**, 6726-6735.
- Nagai, T., D. Hasegawa, T. Tanaka, H. Nakamura, E. Tsutsumi, R. Inoue, and T. Yamashiro (2017): First evidence of coherent bands of strong turbulent layers associated with high-wavenumber internal-wave shear in the upstream Kuroshio. *Sci. Rep.*, **7**, 14555.
- 中村啓彦 (2017) : 黒潮の流路・流量変動の研究—源流域から九州東岸まで—の海の研究, **26** (4), 113-147.
- Nakamura H., H. Ichikawa, A. Nishina, and H.J. Lie (2003): Kuroshio path meander between the continental slope and the Tokara Strait in the East China Sea. *J. Geophys. Res.*, **108**, 3360.
- Okazaki, Y., H. Miyamoto, K. Suzuki, H. Saito, K. Hidaka, and T. Ichikawa (2019): Diverse trophic pathways from zooplankton to larval and juvenile fishes in the Kuroshio ecosystem, p. 245-256. In *Kuroshio Current, Physical, Biogeochemical and Ecosystem Dynamics*, edited by T. Nagai, H. Saito, K. Suzuki, and M. Takahashi. *Geophys. Monogr.*, **243**, John Wiley & Sons, Hoboken.
- 大木公彦 (1985) : 鹿児島湾, I 地質, p. 771-779. 日本全国沿岸海洋誌, 日本海洋学会沿岸海洋研究部会編, 東海大学出版会, 東京.
- 折田和三, 富安正蔵, 鈴木秀和, 南雲保 (2013) : 2012年春期に鹿児島県周辺海域で広域に出現した粘質状浮遊物とその分布特性. 鹿児島水産技術開発センター研究報告, **4**, 1-16.
- 折田和三, 富安正蔵, 西広海 (2014) : 2013年春期の粘質状浮遊物出現状況. 鹿児島水産技術開発センター研究報告, **5**, 18-25.
- 櫻井仁人, 前田明夫, 杉森康宏, 久保田雅久 (2000) : 鹿児島湾の湾口断面を通しての海水流入・流出過程. 海の研究, **9**, 1-13.
- 水産庁 (2019) : 令和元年度魚種別系群別資源評価 (<http://abchan.fra.go.jp/digests2019/index.html>)
- Suzuki, R., and T. Ishimaru (1990): An improved method for the determination of phytoplankton chlorophyll using *N,N*-dimethylformamide. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **46**: 190-194.
- Takahashi, M., C. Sassa, K. Nishiuchi, and Y. Tsukamoto (2019): Variability in growth rates of Japanese jack mackerel *Trachurus japonicus* larvae and juveniles in the East China Sea - effects of temperature and prey abundance, p. 295-308. In *Kuroshio Current, Physical, Biogeochemical and Ecosystem Dynamics*, edited by T. Nagai, H. Saito, K. Suzuki, and M. Takahashi. *Geophys. Monogr.*, **243**, John Wiley & Sons, Hoboken.
- Tsutsumi, E., T. Matsuno, R. C. Lien, H. Nakamura, T. Senjyu, and X. Guo (2017): Turbulent mixing within the Kuroshio in the Tokara Strait. *J. Geophys. Res. Oce.*, **122**, 7082-7094.
- Welschmeyer, N. A. (1994): Fluorometric analysis of chlorophyll *a* in the presence of chlorophyll *b* and phaeopigments. *Limnol. Oceanogr.*, **39**, 1985-1992.
- Yebrá, L., R. P. Harris, and T. Smith (2005): Comparison of five methods for estimating growth of *Calanus helgolandicus* later developmental stages (CV-CVI). *Mar. Biol.*, **147**, 1367-1375.
- Yebrá, L., and S. Hernández-León S. (2004): Aminoacyl-tRNA synthetases activities a growth index in zooplankton. *J. Plankton Res.*, **26**, 351-356.
- Yebrá, L., T. Kobari, A. R. Sastri, F. Gusmão, and S. Hernández-León (2017): Advances in biochemical indices of zooplankton production. *Adv. Mar. Biol.*, **76**, 157-240.

Temporal and spatial variability of mesozooplankton community in the northern Satsunan area, southern Kyushu

Toru Kobari^{1*}, Akane Yamasaki¹, Yuki Endo¹, Gen Kume¹, Tomohiro Komorita²,
Mutsuo Ichinomiya², Akihmasa Habano¹, Yoichi Arita¹ and Fumihiko Makino¹

Abstract

Temporal and spatial variations in the taxonomic composition, standing stocks (abundance and biomass), and protein synthetases activity of the mesozooplankton community in the northern Satsunan area were investigated. Although both variations in sources were significant for their standing stocks, temporal variability was predominant for their protein synthetases activity. A multivariate analysis on their taxonomic compositions identified six groups with large seasonality at the mouth of the Kagoshima Bay and two groups with less temporal variability. These were characterized by calanoids and poecilostomatoids. The mesozooplankton community demonstrated a higher abundance and biomass inside as compared to the outside of the Kagoshima Bay. However, similar protein synthetases activity was seen for both locations. Mesozooplankton protein synthetases activity was high, even when there was a low chlorophyll *a* average in the sampling layer owing to the increased presence of smaller mesozooplankton. In the sampling layer, individual body mass was lower and mesozooplankton abundance was higher at lower salinity averages. These results suggest that the temporal and spatial variations in the mesozooplankton standing stocks and protein synthetases activity are associated with the advections or extensions of small calanoids and poecilostomatoids with less saline waters.

Key words: mesozooplankton, standing stock, productivity, community structure,
Satsunan area

(Corresponding author's e-mail address: kobari@fish.kagoshima.ac.jp)

(Received 18 May 2020; accepted 17 October 2020)

(doi: 10.5928/kaiyou.29.6_217)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2020)

1 Faculty of Fisheries, Kagoshima University, 4-50-20 Shimoarata, Kagoshima 890-0056, Japan

2 Faculty of Environmental and Symbiotic Sciences, Prefectural University of Kumamoto, 3-1-100
Tsukide, Kumamoto 862-8502, Japan

* Corresponding author: Toru Kobari
e-mail: kobari@fish.kagoshima.ac.jp