1992年度日本海洋学会岡田賞受賞記念講演

北太平洋亜寒帯水域における低次生物生産に関する研究*

小達恒夫†

Studies on the Biological Processes in the Lower Trophic Levels in the Subarctic Waters of the North Pacific Ocean

—Lecture by the Member Awarded the Okada Prize of the
Oceanographic Society of Japan for 1992—

Tsuneo Odate‡

Abstract

I am deeply honored to have been awarded the 1992 Okada Prize of the Oceanographic Society of Japan. The present paper reviews my previous works regarding the biological processes in the lower trophic levels in the subarctic waters of the North Pacific Ocean. The outline can be summarized as follows: 1) Regional and seasonal variations in the size composition of phytoplankton communities were studied in the western North Pacific Ocean and the neritic water of Funka Bay, Hokkaido, respectively. Phytoplankton community in the stratified water column was characterized by the $< 2\mu\text{m}$ size fraction of which dominant taxon was coccoid cyanobacterium. Spring phytoplankton bloom was evidently occurred in the subarctic water. During the bloom, phytoplankton community was predominated by diatoms of larger than $10\mu\text{m}$ in size. More than 50% of annual primary production occurred during the spring bloom period. 2) Food requirements of large copepods, small copepods, and microzooplankton were estimated following the Ikeda-Motoda's method. During summer period, the food requirement of the latter two groups was almost same as the daily primary production in Funka Bay. Sinking loss of intact phytoplankton was less than 1% of the primary production during summer. These results suggested that most of the primary production may be grazed by zooplankton. On the other hand, the total food requirement and sinking phytoplankton carbon were estimated to be 3% and 2% of primary production during spring bloom period, respectively. If zooplankton grazes on phytoplankton only to meet their food requirement, large portion of the fate of primary production cannot be identified. 3) Alternative estimation of grazing impact based on Huntley-Boyd's method well explained the phytoplankton carbon budget during spring bloom. Most of the total grazing impact on the spring bloom was due to microheterotrophs (microzooplankton and phagotrophic dinoflagellates). The organic carbon as the microheterotrophs' body tissue will be efficiently transported into large zooplankton. It is thought that impact of zooplankton grazing may control phytoplankton biomass through out a year. Moreover preliminary results suggested that grazing impact of zooplankton community altered size composition of phytoplankton community.

* 1992年10月6日受領; 1992年10月7日受理

† 三重大学生物資源学部; 〒514 津市上浜町1515

1. はじめに

海洋生態系においてエネルギー流の出発点は、植物プランクトンによる光合成過程であり、植物プランクトンが合成した有機物が、食物連鎖を通じて高次の栄養段階に伝わって行く。従って、植物プランクトンの生産（一次生産）が高い海域において、より多くの漁業生産があるだろうということは直感的に理解できる。古くから北太平洋亜寒帯水域は、生物生産の高い海域として知られてきた。この海域における日射量、水温、水柱の安定性、さらに栄養塩等の環境条件は季節的に大きく変動し、一次生産過程も激しい季節変動と高い年間積算生産量に特徴付けられる（谷口, 1981）。高い生物生産が行われる海域では、一次生産の量的な高さのみではなく、その一次生産を担う植物プランクトンのサイズと言った質的な違いも指摘されてきた（Ryther, 1969）。従って一次生産を考える際、定量的な評価は勿論のこと、サイズ組成といった定性的な評価も必要となる。

1970年代半ば頃から、植物プランクトン群集のサイズ組成に関する研究が精力的に行われ、熱帯・亜熱帯の貧栄養外洋域においては、ナノプランクトンよりさらに微細なピコプランクトン〔一般的には $2\mu\text{m}$ 以下, Sieburth *et al.* (1978)]と呼ばれる藻類群集が卓越することが指摘されるようになった（Stockner, 1988）。その後、ピコプランクトン群集中に、単細胞性の藍藻（シアノバクテリア）の存在が指摘されるに至り（Waterbury *et al.*, 1979）、ピコプランクトン群集、特にシアノバクテリアの時空間的な分布様式については、急速に知見が蓄積されていった。しかしながら、これらの知見は主に熱帯・亜熱帯水域で得られた結果をもとにしており、亜寒帯水域におけるピコプランクトン群集の動態は不明であった。

一次生産者のサイズが以前考えられていたより小型であることが明らかになるにつれ、その主要な摂食者として微小動物プランクトンの重要性が指摘されるようになった（谷口, 1975）。これら微小動物プランクトンは速い代謝活性を持ち、植物プランクトンの生長に必要な栄養塩類を迅速に供給し、いわゆる再生生産系（Dugdale and Goering, 1967）で重要な役割を果たす（谷口, 1975）。また、バクテリアを捕食することにより、動物プランク

トンには利用できなかった溶存態有機物を食物連鎖に戻すという微生物環（Azam *et al.*, 1983）でも中心的存在となる（谷口, 1975）。こうした微小動物プランクトンの働きは、熱帯・亜熱帯の貧栄養海域で、より重要になるものと考えられている（Taniguchi, 1985）。しかしながら、亜寒帯水域でみられる植物プランクトンの春季ブルーム期においても、微小動物プランクトンの役割を無視できないという研究例もある（Frost, 1987; Laws *et al.*, 1988）。

一次生産がどのような大きさの植物プランクトンによってなされているかということは、植物プランクトン自体の栄養塩要求及び一次生産動態を評価するだけでなく、従属栄養（二次生産）過程、更に、粒状物質の鉛直輸送過程を評価する上でも極めて重要なことである。そこでまず亜寒帯水域で生物生産が活発になる春季に、西部北太平洋海域において植物プランクトン群集のサイズ構造を調べ、亜寒帯水域における一次生産過程の特性を明らかにしようとした。

2. 西部北太平洋外洋域における植物プランクトン群集のサイズ構造の地理変化

1985年4～5月に行われた白鳳丸の航海中に表面海水を採取し、クロロフィル *a* 濃度のサイズ分画を行った（Odate and Maita, 1988/1989）。亜熱帯水域では全クロロフィル *a* 濃度が極めて低く、 $2\mu\text{m}$ 以下のピコプランクトン画分が全体の80～90%に達していた（Fig. 1）。このように亜熱帯水域でピコプランクトンが卓越することは従来の知見（Stockner, 1988）と一致した。一方、亜寒帯水域の全クロロフィル *a* 濃度は地点間のばらつきが非常に大きく、全クロロフィル *a* 濃度が高いところでは $10\mu\text{m}$ 以上の画分が卓越していた。この画分の主要構成群は珪藻類であり、高い全クロロフィル *a* 濃度はいわゆる春季ブルームを捉えたものと考えられる。また、亜寒帯水域においても全クロロフィル *a* 濃度が低いところでは、ピコプランクトン画分が卓越していた。亜寒帯水域の植物プランクトン群集は、珪藻類のブルームにより量的にも、またサイズ組成的にも大きく変化することが指摘される。

この年の航海では、ピコプランクトン画分における植物プランクトンの群集構造を明らかにすることが出来なかった。そこで、1989年6月に行われた北星丸の航海で、

† Faculty of Bioresources, Mie University, Kamihama 1515, Tsu, Mie, 514, Japan

Fig. 1. Horizontal distribution of chlorophyll *a* concentration in the surface water of the subarctic (closed circles), the transitional (open circles), and the subtropical water (closed triangles) in the western North Pacific Ocean (top). The size composition is also shown (bottom).

西部北太平洋海域におけるピコプランクトン画分の群集構造について調べた。その結果、北緯 38 度以南の亜熱帯水の特徴を有する水塊ではシアノバクテリアが卓越していたが、北緯 42 度以北の亜寒帯水の特徴を有する水塊では、シアノバクテリアではなく、それ以外のピコプランクトンが卓越することが明らかとなった (Fig. 2) (Odate *et al.*, 1990)。高水温環境下でシアノバクテリアの細胞密度が高い傾向は、北大西洋の結果 (Murphy and Haugen, 1985) や後述の噴火湾での季節変動 (Odate, 1989) とも一致する。シアノバクテリアの細胞密度はピコプランクトン画分のクロロフィル *a* 濃度と有意な関係を持たなかったが、その他のピコプランクトンの細胞密度はクロロフィル *a* 濃度と有意な相関を示したことから、異なる水域で得られたクロロフィル *a* 濃度をもとに植物プランクトン量を比較しようとする、シアノバクテリアの存在量が十分に評価されない可能性があることを指摘した (小達・古谷, 1992)。これまでの筆者の行ってきた研究においては、シアノバクテリア以外のピコプランクトン群集の分類学的な組成は不明のままである。近年、ピコプランクトン群集の中で原始緑藻と呼ばれる藻類群集が普遍

的に分布することが指摘されるようになった (Chisholm *et al.*, 1988)。これらの分布動態を明らかにして行くことは、今後の課題のひとつである。

3. 噴火湾における植物プランクトン群集のサイズ構造の季節変化

温帯～亜寒帯の沿岸域における植物プランクトン群集のサイズ構造は季節的に変化し、春季には大型藻類が、夏季にはナノプランクトンが卓越することは古くから知られていたが (Malone, 1980)、ピコプランクトン画分を含めた一次生産のサイズ構造あるいはピコプランクトン画分での群集構造の季節変動については研究例が少なかった (Larsson and Hagström, 1982)。そこで、北海道噴火湾において一次生産速度をサイズ分画毎に見積り、その季節変化を調べた。Figure 3a は、噴火湾の中央部の定点で得られたクロロフィル *a* 濃度の季節変動を示している (Maita and Odate, 1988)。4 月から 9 月の期間、クロロフィル *a* 濃度は $10 \sim 30 \text{ mg chl. } a \text{ m}^{-2}$ の間で推移していた。3 月初めにクロロフィル *a* 濃度の増加が始ま

Fig. 2. Vertical distribution of cell densities of cyanobacteria (top) and other picophytoplankton (bottom) along 155° E.

り、3月半ばには $200 \text{ mg chl. } a \text{ m}^{-2}$ を越える高い濃度となった。 ^{14}C 取り込み実験から見積られた一次生産量も3月半ばには、年間で最も高い値となった (Fig. 3b)。この時期の一次生産量の90%以上は、 $10 \mu\text{m}$ 以上の画分によってなされていた (Fig. 3c)。この $10 \mu\text{m}$ 以上の画分の主要構成者は、*Thalassiosira* 属及び *Chaetoceros* 属の珪藻類であり、春季ブルームの特徴を示した [例えば中田 (1982) 及び Odate (1987)]。一方、貧栄養環境を呈する夏季の一次生産量の70%は、ピコプランクトン画分によってなされていた。後に行った研究では、噴火湾における夏季のピコプランクトン群集の主要構成群は、シアノバクテリアであることが示された (Odate, 1989)。Shapiro and Haugen (1988) は、低水温環境下においてもシアノバクテリアが高い密度で出現することを見いだしているが、現在までのところ噴火湾の低水温期にシアノバクテリアの細胞密度が高くなる傾向は得られていない。

このように亜寒帯水域における一次生産者は季節的に

大きな変動を示し、春季には $10 \mu\text{m}$ 以上の珪藻類を主体とした大型藻類が、夏季にはシアノバクテリアを主体とするピコプランクトン群集が卓越することが明らかとなった。また、春季ブルーム期における $10 \mu\text{m}$ 以上の画分の一次生産量は、年間一次生産量のほぼ半分に達し、亜寒帯水域での春季ブルームの重要性が指摘される。

4. 噴火湾における動物プランクトンの食物要求量の季節変化

一次生産によってもたらされた有機物は植物プランクトン現存量を増加させる方向で働く (一部は植物プランクトンの呼吸により無機化される)。一方、植物プランクトン現存量を減少させる要因としては二つの流れが考えられる。一つは動物プランクトンにより摂食され食物連鎖に入っていく流れであり (一部は従属栄養生物により無機化される)、もう一つは沈降し水柱から消失して行く

Fig. 3. Seasonal changes in chlorophyll *a* concentration (a), primary production (b), and size composition of primary production (c) in Funka Bay.

流れである。こうした生産量と除去量の違いによって植物プランクトン現存量は変化する。そこで、動物プランクトン群集の摂食圧と植物プランクトンの沈降量を見積り、一次生産量との関係を明らかにした。

噴火湾におけるコペポダを主体とする大型動物プランクトン群集及び有鐘纖毛虫類を主体とする微小動物プランクトン群集の群集構造については既に詳細な研究があるので〔それぞれ、平川 (1983) 及び土肥 (1982)〕、ここでは大型コペポダ (体幅 200 μm 以上)、小型コペポダ (体幅 200 μm 以下) 及び微小動物プランクトン (コペポダのノウプリウス幼生及び有鐘纖毛虫類) の 3 群に分け、動物の酸素消費量に基づく Ikeda-Motoda の方法 (Ikeda and Motoda, 1978) を微小動物プランクトン群集にまで拡大適用し (Taniguchi, 1977), これら動物プラン

クトン群集の食物要求量を見積った (Fig. 4a)。その結果、有光層と考えられる 0 ~ 30 m の水柱における全動物プランクトンの年間食物要求量は 45 gC m⁻² yr⁻¹ と見積られ、年間一次生産量の 38% に相当した。特に、水温が高くピコプランクトンが卓越する 7 ~ 9 月に、小型コペポダ及び微小動物プランクトン群集を主体とした群集は一次生産量とほぼ同程度の食物を要求すると見込まれた (Odate and Maita, 1988)。この時期、植物プランクトン現存量はほぼ一定の量で推移しており、一次生産有機物のほとんどはこれら動物プランクトンに摂食されているものと考えられる。また、セジメントトラップにより採取された試料を用い、夏季の植物プランクトンの鉛直フラックスを見積ったところ、この時期の植物プランクトンの鉛直フラックスは一次生産量の 1% 以下とい

Fig. 4. Seasonal changes in food requirement (total zooplankton community: closed circles; microzooplankton community: open circles) (top), and vertical flux of phytoplankton (bottom). Primary production (broken line) is also shown in the top panel.

う結果が得られ (Fig. 4b) (Maita *et al.*, 1988), 上記の結論が裏付けられた。

一方、春季ブルーム期における全食物要求量は一次生産量の3%以下に過ぎなかった (Odate and Maita, 1988). 食物要求量が低い値になった一因には、ここで考慮した動物群が、一次消費者の一部に過ぎないということも指摘されよう。Odate and Maita (1990a) は、ブルーム期の試料を詳細に調べ、この時期に卓越する一次生産者 (*Thalassiosira* sp.) を摂食している渦鞭毛藻類を見いだした。これら渦鞭毛藻類の出現密度は、微小動物プランクトンのそれに比べかなり高いことから、これらの摂食活動も無視できないものと考えられる。また一般に、動物プランクトンの摂食速度は餌濃度に影響を受けることが知られている (Frost, 1975) が、Ikeda-Motodaの方法では、現場水温及び動物の体サイズについては考慮されているが、実際の植物プランクトン濃度については直接的な考慮はなされていない。従って、この方法でブルーム期の摂食量を見積った場合、この時期の低い水温のみが強く影響し、低い値となっている可能性がある。この年の観測では春季ブルーム末期の植物プランクトンの鉛直フラックス

がブルーム期には高くなる傾向が得られたものの (Fig. 4b), それでも一次生産量の2%に過ぎなかった (Maita *et al.*, 1988). しかしながら、この年の観測では植物プランクトン現存量が減少する時期のデータが充分とは言えず、一次生産有機物の行方については明らかにすることは困難であった。

5. 春季ブルーム期における植物プランクトンの動態及び動物プランクトンの摂食量の見積り

既に示したように、亜寒帯水域では春季ブルーム期の一次生産量は年間一次生産量のほぼ半分に達するので、この時期の一次生産有機物の行方を明らかにすることは、亜寒帯水域における生物生産過程あるいは物質循環を評価する際にきわめて重要である。そこでさらにこの時期の植物プランクトン群集の動態及び動物プランクトンの摂食量を調べた。

1986年2月末から4月末に行った観測 (小達, 1990) では、0-30 mの水柱における植物プランクトン現存量が

Fig. 5. Temporal changes in chlorophyll *a* concentration (a), primary production (b), and vertical flux of phytoplankton (c) during the spring phytoplankton bloom in Funka Bay, 1986.

3月末に最も高くなり、春季ブルームのピークと考えられた (Fig. 5a). この間の積算一次生産量は $59 \text{ gC m}^{-2} 62\text{day}^{-1}$ と見積られた (Fig. 5b). 30 m 層における植物プランクトン生細胞の沈降量はブルーム初期に高く、ブルーム末期に高くなる傾向は得られなかった (Fig. 5c). 積算沈降量は $2 \sim 4 \text{ gC m}^{-2} 62\text{day}^{-1}$ と見積られ、これはこの時期の一次生産量の 3 ~ 6% に過ぎなかった. 74 m 層においては、珪藻の休眠孢子の沈降量がブルーム末期に高くなり、4月には $0.2 \times 10^9 \text{ spores m}^{-2} \text{d}^{-1}$ に達したが、30 m 層においては $10^7 \text{ spores m}^{-2} \text{d}^{-1}$ のオーダーを越えることはなかった (Odate and Maita, 1990b). このような結果から、この時期の植物プランクトン現存量の変動は、植物プランクトンの生産量は勿論のこと、動物プランクトンの摂食活動にも強く影響を受けているもの

と考えられた.

しかしながら、この見積りには動物プランクトン側からのアプローチがなく、実際にそれだけの摂食活動を行う動物プランクトンが存在していたのか否かが明らかではない. そこで、同時に得られた試料をもとに、従属栄養性の渦鞭毛藻類及び全動物プランクトン群集に対し、ろ過速度と植物プランクトン濃度の関係から摂食量を見積った (Huntley and Boyd, 1984). ろ過速度については、既存の文献値を用い体サイズとろ過速度の間の回帰式から推定した. その結果、Huntley-Boyd の方法で見積られた摂食量は、先の植物プランクトンの動態から推定された摂食量とほぼ等しい値となり、ブルーム期の植物プランクトンの動態をうまく説明できることが示された (Fig. 6). その内訳をみると、従来ブルーム期の主要な摂食者

Fig. 6. Grazing impact of total heterotrophs (closed circles). Histograms denote the grazed carbon estimated by phytoplankton budgets. Two sets of carbon to chlorophyll *a* ratio are used (a and b). Calculation are also conducted using 95% confidence limits of the regression equation between body weight and clearance rate.

と考えられてきた大型コペポダの寄与率は全体の1割以下に過ぎず、ほぼ8割は微小従属栄養者によるものであり、従属栄養性の渦鞭毛藻類がその半分以上を占めた。大型コペポダを主体とする大型動物プランクトンは、春季ブルーム終息後にその現存量を増加させており、植物プランクトンを直接摂食すると言うよりは、微小従属栄養者を介して一次生産有機物を利用していると推察される。

沿岸域の春季ブルーム生態系は、北大西洋で見られるように、その末期に植物プランクトンの沈降量が増大し (Kido and Ohtani, 1980)、一次生産の有光層内での転送効率は悪いことが指摘されている (Parsons and Lalli, 1988)。噴火湾で行った研究では、確かにブルーム期の植物プランクトンの鉛直フラックスは夏季のフラックス (Maita *et al.*, 1988) に比べ1～2桁高い値が得られたが、

その値は一次生産量の1割にも満たず、一次生産のほとんどが従属栄養生物群集に摂食され、転送効率は必ずしも悪くないものと考えられる。

6. 夏季の北太平洋亜寒帯水域における動・植物プランクトンの分布

動物プランクトンの摂食活動は植物プランクトンの現存量の変動に大きく影響を与えているものと推察されたが、摂食活動が植物プランクトンのサイズ組成にも影響を与えていることを示唆する結果も得られている。

1987年6月12日～6月21日に行われたおしよ丸の航海期間中、北部北太平洋海域 (東経180度、北緯37.0～49.5度) において海洋観測並びに動・植物プランクトンの採集を行った (小達・米田, 1990)。北緯47.5度以南

Fig. 7. Vertical profiles of sigma-t (top) and nitrate concentration (bottom) in the 0-200 m water column along 180° in the North Pacific Ocean.

の海域では成層構造がみられ、植物プランクトン群集の生長に有利であったものと考えられた (Fig. 7). また、硝酸は北緯 38.5 度以南の 0 ~ 10 m 層において枯渇状態にあったが、北緯 41 度以北の海域では植物プランクトン群集の生長に十分な量の栄養塩が存在していた。ここでは硝酸の結果のみを示したが、リン酸及びケイ素の場合もほぼ同様であった。従って、水柱の安定性が適していた北緯 47.5 度以南と栄養塩条件が満たされていた北緯 41 度以北に囲まれる海域が、その南北の海域に比べ、植物プランクトン群集の生長に有利であり、現存量も高いものと期待された。しかしながら、北緯 41 ~ 47.5 度の海域で実際に得られた植物プランクトン量は必ずしも高くはなかった (Fig. 8). サイズ的にみると、この海域では大型画分の植物プランクトン (珪藻類) が少なく、ピコプランクトンの細胞密度が高いことがわかった。以上のように、物理・化学的な海洋条件からの期待と実際の植物プランクトン現存量の分布様式には食い違いが認められ、特に、大型植物プランクトンの場合には、物理・化学的海洋条件が揃っていたにもかかわらず現存量は低かった。

物理条件及び栄養塩条件が植物プランクトンの生長を律速していないと思われる環境下で、植物プランクトンの現存量が増大しない例は、夏季のアラスカ湾で知られており、動物プランクトンの強い摂食活動が植物プランクトンの現存量を低く抑えていると考えられてきた (Parsons and LeBrasseur, 1968; Frost, 1987; Parsons and Lalli, 1988). 一方、最近の研究によると、ある微量栄養素が一次生産を制限しているという説もある (Martin and Fitzwater, 1988). ここでは動物プランクトンとの関係から検討を加えた (Fig. 9). 大型動物プランクトンの現存量は、北緯 41.5 ~ 46 度の海域で 50 mg m^{-2} 以上と、その南北の海域に比べ 2 ~ 10 倍高かった。この結果は、同時に行われた定常観測にもみられる (Kawamura, 1988). 微小動物プランクトンの現存量は、北緯 39.5 度で最も高く、北緯 41.5 度以北の海域では、北方の海域ほど分布量が高くなる傾向が見られた。植物プランクトンとの関係でいえば、大型動物プランクトンが多い海域では大型植物プランクトンが少なく、逆に、大型動物プランクトンが少ない海域では、大型植物プランクトンが多かった。こうした関係は夏季のベーリング海においても知られて

Fig. 8. Abundance of chlorophyll *a* (top), size composition of the chlorophyll *a* (middle), and densities of cyanobacteria (closed circles) and other picophytoplankton (open squares) (bottom) in the 0-200 m water column along 180° in the North Pacific Ocean.

いる (Motoda and Minoda, 1974; 小達, 1991). 一方, 微小動物プランクトンが少ない海域でピコプランクトンが多い傾向にあった. このような関係は, 大型動物プランクトンが大型植物プランクトンに対し強い摂食圧をかけているため, 大型植物プランクトンの現存量が低く抑えられていたものと解釈される. また, 大型動物プランクトンは微小動物プランクトンをも捕食するため (Frost, 1987), 微小動物プランクトンの現存量も低いレベルにあるものと考えられる. その結果, 微小動物プランクトンによるピコプランクトンに対する摂食圧が低下し, ピコプランクトンの現存量が高かったものと解釈される.

ここで興味深い点は, 主要なプランクトン捕食者であったサンマの捕獲数が, 北緯 40 ~ 41 度付近で高くなっている事である (Hokkaido Univ., 1988). これらのサンマは, この時期索餌回遊のため北上することが知られている. 北緯 41 度以南の海域で大型動物プランクトンの現存量が低いのは, サンマによって捕食された事を示すのかも知れない. すなわち, サンマの北上が, 大型動物プランクトンの現存量を減らし, 大型動物プランクトンの摂食圧が低下したため, そこでは大型植物プランクトンの現存量が増加したように見受けられる. 今後, サンマの大型動物プランクトンへの捕食圧も含め, 動物プランクトン群集の摂食圧及び一次生産力を定量的に解析する必

Fig. 9. Abundance of large zooplankton (top) and microzooplankton (middle) in the 0-200 m water column along 180° in the North Pacific Ocean. Number of Pacific saury caught by a drift gillnet operation is also shown (bottom).

要がある。

7. おわりに

以上が筆者の行ってきた研究の概要である。それぞれの研究は今後解決して行かねばならない問題点を多く抱えている訳であるが、これら一連の研究を通して、植物プランクトン群集と動物プランクトン群集との間には、量並びにサイズの密接な関連があり、その相互作用によって生態系が機能している姿を強く認識するに至った。亜寒帯水域のように環境要因の季節変動が大きい生態系においては、植物及び動物プランクトン群集、さらには動物プランクトンフィーダーの浮魚群集にも大きな季節

変動がみられる。それぞれの栄養段階の生物群集の出現は、巧妙にタイミングを合わせており、エネルギー及び物質の受渡しが迅速に行われていると思われる。また、高次栄養段階の生物群の摂餌活動は、餌生物群の動態のみならず、さらに一段低次の生物群の動態にも影響を与えるであろう。このように個々の生物群は、独立して存在しているのではなく、互いに影響しあい、その生態系を成り立たせている訳である。今後とも、植物・動物プランクトンの低次生産過程にとどまらず、それらの生息場である海洋の物理・化学環境条件はもとより、より高次の栄養段階に属する魚類、鯨類、鳥類等をも含めた、生態系全体の物質の流れを常に意識して研究を進めて行きたい。

謝辞

前述のように筆者の研究はまだ未熟なものである。そのような私の研究が思いがけない評価を受け、今回栄誉ある岡田賞をいただくことになった。推薦・選考にあられた先生方並びに学会員の皆様に厚くお礼申し上げる次第である。今後さらに研鑽を積み、海洋の生物過程に関する研究の進展に努力したいと考えている。今回述べた研究の内容は、筆者が北海道大学大学院に在学中に行ったものであり、北海道大学水産学部の米田義昭教授の適切なご指導と暖かい励ましによっている。ここに深甚の謝意を申し述べる。北海道大学水産学部箕田嵩教授、角皆静男教授、大谷清隆教授、河村章人助教授（現三重大学生物資源学部教授）、小城春雄助教授、築田満助教授、志賀直信博士には北海道大学水産学部並びに同大学大学院に在学中、一方ならぬお世話になった。また、東北大学農学部谷口旭教授、水産庁西海区水産研究所森岡泰啓博士、同北海道区水産研究所田口哲博士並びに同日本海区水産研究所池田勉博士には貴重なコメントや励ましをいただいた。試料の採集に当たっては、北海道大学水産学部練習船うしお丸、北星丸、おしよろ丸、東京大学海洋研究所白鳳丸の乗組員の皆様並びに乗船されていた研究者の皆様に大変お世話になった。その他にもここに紹介できなかった多数の研究者の方々にご助力を受けた。この場をお借りしてあらためて感謝させていただきたい。

References

- Azam, F., T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray, L. A. Meyer-Reil and F. Thingstad (1983): The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10**, 257-263.
- Chisholm, S. W., R. J. Olson, E. R. Zettler, R. Goericke, J. B. Waterbury and N. A. Welschmeyer (1988): A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature*, **334**, 340-343.
- 土肥和彦 (1982): 噴火湾における有鐘類の季節変化. 日本プランクトン学会報, **29**, 77-87.
- Dugdale, R. C. and J. J. Goering (1967): Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 196-206.
- Frost, B. W. (1975): A threshold feeding behavior in *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.*, **20**, 263-266.
- Frost, B. W. (1987): Grazing control of phytoplankton stock in the open subarctic Pacific Ocean: a model assessing the role of mesozooplankton, particularly the large calanoid copepods, *Neocalanus* spp. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **39**, 49-68.
- 平川和正 (1983): 噴火湾における浮遊性橈脚類の季節分布並びに *Calanus pacificus*, *Calanus plumchrus* および *Eucalanus bungii bungii* の生活史に関する研究, 北海道大学博士学位論文, 76.
- Hokkaido University (1988): Data Record of Oceanographic Observation and Exploratory Fishing **31**, Hokkaido Univ., Hakodate, 396.
- Huntley, M. and C. Boyd (1984): Food-limited growth of marine zooplankton. *Am. Nat.*, **124**, 455-478.
- Ikeda, T. and S. Motoda (1978): Estimated zooplankton production and their ammonia excretion in the Kuroshio and adjacent seas. *Fish. Bull.*, **76**, 357-367.
- Kawamura, A. (1988): Characteristics of the zooplankton biomass distribution in the standard Norpac net catches in the North Pacific region. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **35**, 175-177.
- Kido, K. and K. Ohtani (1981): Preservation of particulate organic matter in the cold basin water in Funka Bay after the vernal phytoplankton bloom. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **32**, 357-375.
- Larsson, U. and Å. Hagström (1982): Fractionated phytoplankton primary production, exudate release and bacterial production in a Baltic eutrophication gradient. *Mar. Biol.*, **67**, 57-70.
- Laws, E. A., P. K. Bienfang, D. A. Ziemann and L. D. Conquest (1988): Phytoplankton production dynamics and the fate of production during spring bloom in Auke Bay, Alaska. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 57-65.
- Maita, Y. and T. Odate (1988): Seasonal changes in size-fractionated primary production and nutrient concentrations in the temperate neritic water of Funka Bay, Japan. *J. oceanogr. Soc. Japan*, **44**, 268-279.
- Maita, Y., T. Odate and M. Yanada (1988): Vertical transport of organic carbon by sinking particles and the role of zoo- and phytogenic matters in neritic waters. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **39**, 265-274.
- Malone, T. C. (1980): Algal size. p. 433-463. *In: The Physiological Ecology of Phytoplankton*, ed. by I. Morris, University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Martin, J. H. and S. E. Fitzwater (1988): Iron deficiency limits phytoplankton growth in the north-east Pacific subarctic. *Nature*, **331**, 341-343.
- Motoda, S. and T. Minoda (1971): Plankton of the Bering Sea. 207-241. *In: Oceanography of the Bering Sea*, ed.

- by D. W. Hood and E. J. Kelley,
- Murphy, L. S. and E. M. Haugen (1985): The distribution and abundance of phototrophic ultraplankton in the North Atlantic. *Limnol. Oceanogr.*, **31**, 47-58.
- 中田薫 (1982): 北海道噴火湾の1981年春季増殖期における植物プランクトンの組成. 水産海洋研究会報, **41**, 27-32.
- Odate, T. (1987): Temporal and horizontal distribution of the diatom community during the spring bloom in Funka Bay, southern Hokkaido. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **34**, 33-42.
- Odate, T. (1989): Seasonal changes in cell density of cyanobacteria and other picophytoplankton populations in Funka Bay, Japan. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **36**, 53-61.
- 小達恒夫 (1990): 噴火湾における微小動物プランクトン群集の摂食量の見積. 月刊海洋, **22**, 39-44.
- 小達恒夫 (1991): JARE33 から始まる SIEFS 計画—低次生産の解析—. 月刊海洋, **23**, 736-739.
- 小達恒夫・古谷研 (1992): 植物プランクトン量の指標としてのクロロフィル a 量について. 月刊海洋, **24**, 90-95.
- Odate, T. and Y. Maita (1988): Seasonal changes in the biomass of zooplankton and their food requirement in Funka Bay. *J. oceanogr. Soc. Japan*, **44**, 228-234.
- Odate, T. and Y. Maita (1988/1989): Regional variation in the size composition of phytoplankton communities in the western North Pacific Ocean, spring 1985. *Biol. Oceanogr.*, **6**, 65-77.
- Odate, T. and Y. Maita (1990a): Phagotrophic grazing by dinoflagellates on diatoms during spring phytoplankton bloom in Funka Bay. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **36**, 142-144.
- Odate, T. and Y. Maita (1990b): Seasonal distribution and vertical flux of resting spores of *Chaetoceros* (Bacillariophyceae) species in the neritic water of Funka Bay, Japan. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **41**, 1-7.
- 小達恒夫・米田義昭 (1990): 夏季の北部北太平洋における動・植物プランクトンの分布: Bottom up 的解釈と Top down 的解釈. 1990 年度日本海洋学会春季大会講演要旨集, 269-270.
- Odate, T., M. Yanada, L. V. Castillo and Y. Maita (1990): Distribution of cyanobacteria and other picophytoplankton in the western North Pacific Ocean, summer 1989. *J. oceanogr. Soc. Japan*, **46**, 184-189.
- Parsons, T. R. and C. M. Lalli (1988): Comparative oceanic ecology of the plankton communities of the subarctic Atlantic and Pacific Oceans. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **26**, 317-359.
- Parsons, T. R. and R. J. LeBrasseur (1968): A discussion of some critical indices of primary and secondary production for large scale-ocean surveys. *Calif. Coop. Fish. Invest. Rep.*, **12**, 54-63.
- Ryther, J. H. (1969): Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*, **166**, 72-76.
- Shapiro, L. P. and E. M. Haugen (1988): Seasonal distribution and temperature tolerance of *Synechococcus* in Boothbay Harbor, Maine. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **26**, 517-525.
- Sieburth, J. McN., V. Smetacek and J. Lenz (1978): Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.*, **23**, 1256-1263.
- Stockner, J. G. (1988): Phototrophic picoplankton: An overview from marine and freshwater ecosystems. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 765-775.
- 谷口旭 (1975): 動物プランクトンの生産生態学. 117-235. *In*: 海洋プランクトン, 元田茂編, 東海大学出版会, 東京.
- Taniguchi, A. (1977): Biomass and size composition of copepod nauplii and tintinnids in the Philippine Sea and the Celebes Sea, summer 1972. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **24**, 1-10.
- 谷口旭 (1981): 太平洋亜寒帯前線海域における低次生物生産の特性と漁場環境. 北洋水産研究施設業績集, 特別号, 23-35.
- Taniguchi, A. (1985): Plankton research in Japan with special reference to microzooplankton studies. *Bull. Mar. Sci.*, **37**, 411-413.
- Waterbury, J. B., S. W. Watson, R. R. Guillard and L. E. Brand (1979): Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic, cyanobacterium. *Nature*, **277**, 293-294.