

京都府立海洋センター研究論文

第 1 号

昭和57年 3 月

SPECIAL REPORT No. 1

Kyoto Institute of Oceanic and Fishery Science

March 1982

序

この「研究論文」は、学位授与の対象となった学術論文を発表する刊行物で、その第一号であります。

京都府立海洋センターは昭和51年に発足して以来、府下水域における水産の科学および学問の中心として所員一同は日々努力して参りました。その成果は「海洋センター研究報告」として、あるいは生のまま日本海ならびに丹後の海に生きる漁業者のもとで着実に活用されつつありますとともに、水産業に関連する学問分野におきましても高く評価されてまいりました。これらの長い年月をかけて蓄積されました試験研究の中には、このように学位論文としてまとめられるに至っております。この「研究論文」発刊が、所員一同にとって今後行政や漁業者からのご期待に副うための一層の励みとなり、また、日々の研究活動の一目標となることを信じております。

海洋の200海里時代が固定化する中で日本海におきましても、沿岸水域からの漁獲生産量の増大を計る諸々の施策および試験研究が進められております。所員一同、この目的に向けて精一杯の努力をいたしますが、水産研究者各位のご指導、ご鞭達を乞い願うとともに、京都府農林部ならびに府下漁業関係者の方々のご協力を今後とも賜わりますよう、心よりお願い申し上げます。

昭和57年3月

京都府立海洋センター所長 塩川 司

内湾におけるプランクトンの集中分布パターンの
形成に及ぼす水温躍層の影響

桑 原 昭 彦

Effects of the Thermocline on Generating the Aggregated
Patterns of Plankton in a Small Inlet

by

Akihiko KAWAHARA

研究論文集 第1集 昭和57年3月

京都府立海洋センター

SPECIAL REPORT No. 1 1982 March
KYOTO INSTITUTE OF OCEANIC AND FISHERY SCIENCE
Odashukuno, Miyazu City, Japan 626

目 次

Abstract	1
序 章	3
1) プランクトンの分布構造に関する既往研究の概要	3
2) 目 的	4
3) 謝 辞	4
第1章 プランクトンの採集方法	4
1) ポンプを利用したプランクトンの採集方法	5
a) ポンプ採集器の構造	5
b) 流量計の検定	6
c) フィルターの洗浄	6
d) 採集器内での標本採取のおくれ時間	7
2) 連結式閉鎖ネットによるプランクトンの採集方法	8
a) 連結式閉鎖ネットの構造	8
b) 連結式閉鎖ネットの採集精度	8
第2章 直線コース上のプランクトンの分布とパッチ	10
1) 観測方法	10
2) パッチの解析方法	10
3) 結 果	11
a) 直線コース上でのプランクトンの分布	11
b) プランクトンのパッチ	13
4) 考 察	15
第3章 プランクトンの直線コース上の分布と鉛直分布の関係	16
1) 観測方法	16
a) 直線コース上の観測	16
b) 鉛直断面内の分布観測	17
2) 結果と考察	17
第4章 鉛直断面内のプランクトンの分布	23
1) 観測方法	24
a) 1972年の観測	24
b) 1974年の観測	24
2) 結 果	24
a) 1972年の結果	24
b) 1974年の結果	27
3) 考 察	29
第5章 プランクトン鉛直分布の昼夜変動	31
1) 観測方法	31
2) 結果と考察	32
第6章 プランクトンの集中分布とその形成要因についての考察	36
1) プランクトンの集中分布と水温躍層に対する相対鉛直分布	36
2) プランクトンの集中分布形成要因と水温躍層が果たす役割	40
要 約	42
文 献	44

Effects of the Thermocline on Generating the Aggregated Patterns of Plankton

Akihiko KUWAHARA

Abstract

To clarify the correlations between plankton distributions and environmental conditions in a small inlet, the author analyzed the data obtained from Maizuru Bay during a period from 1970 to 1975. The results are summarized as follows.

1) The author designed and prepared two systems of plankton samplers: one is a pump-type sampler capable of a continuous collection over a given space and time, and the other is ten small conical closing nets connected in series at one meter intervals along a vertical rope.

Some calibrations for the water volume filtered and the time lag in the pump-type sampler and for the contamination in a small closing net were examined. Results of these calibrations suggest that the two systems of samplers are both suitable to detailed survey of plankton distribution in a small inlet.

2) Plankton collections on a straight course at the surface were carried out with the pump-type sampler in Maizuru Bay on the 13th of November 1970. The cell counts of *Ceratium furca* was less abundant in the relatively isothermal and isohaline water, compared with that in the boundary water between two different homogeneous waters on the straight course.

Sizes of plankton patches on the straight course were estimated with three basic methods used for the expressions of plankton patchiness. *Ceratium furca* showed a large-scale patchiness and also a small-scale patchiness superimposed on the large-scale one, while *Ceratium tripos* showed a small-scale patchiness only. It is possible to distinguish the small-scale patchiness from the large-scale one by using the moving average and I_b methods. Therefore, the moving average and I_b methods are more useful in the study of spatial pattern of plankton patchiness.

3) A continuous horizontal sampling was done on a straight course at the surface, along with the vertical sampling on a micro-scale in Maizuru Bay on the 19th of January 1971, in order to investigate the relation between horizontal and vertical plankton distribution on the straight course, and plankton aggregation caused by the physical factors of shallow-water environments.

In the horizontal distribution of *Favella taraikaensis*, it was found that the individual counts of this species had no significant correlation either with the temperature or chlorinity *in situ*. There was, however, a correlation between the individual counts and the differences of temperature or chlorinity between two successive sampling points. In the vertical distribution, this species was more abundant around the steep thermocline or the steep halocline. When the vertical profiles of temperature and chlorinity did not show any steep gradient, this species was most abundant near the surface.

4) Plankton samples were collected with a series of ten small closing nets in Maizuru Bay on the 8th of August 1972 and from April to June, 1974, in order to study the vertical profiles of some plankton species, species diversity of plankton assemblage and their relations to temperature and salinity profiles in a vertical section.

Oikopleura dioica showed a relatively small-scale patchiness in the surface mixed layer above the thermocline. *Ceratium furca* and Pelecypod veliger were more abundant around and within the thermocline, and there was a significant positive rank-correlation between the cells density of the two species and temperature gradients. The cell counts of *Ceratium fusus* in the deeper layer below the thermocline was about ten times greater than in the shallow water. *Penilia avirostris* showed

Generating the Aggregated Patterns of Plankton

a relatively small-scale patchiness beneath the thermocline. *Helicostomella longa* was distributed without any significant relation to the thermocline.

Species diversity of plankton assemblage was more than 3 bits and was relatively high around the thermocline from April to May when the dominant species belonged to Bacillariophyceae, while after June when the dominant species belonged to Dinophyceae the species diversity decreased, especially around the thermocline.

5) Diurnal migrations of some plankton species were observed in Maizuru Bay on the 8th and 9th of September 1972 and on the 17th and 18th of June 1975 in order to investigate the effects of the thermocline on the diurnal migrations.

Acartia clausi showed a clear diurnal migration, her upward migration in the night time was interrupted by the thermocline, and this species showed an aggregated distribution beneath the thermocline in the night time. From the diurnal migration pattern of *Acartia clausi*, this species is assumed to swim actively up to the surface just after the sunset, then to stay in the surface layer for some ecological purposes such as feeding during a few hours, and to sink gradually without active movement before the sunrise. *Ceratium fuscus* was abundant in the deeper layer below the thermocline. *Ceratium furca* was abundant around the thermocline.

6) Vertical distribution patterns of plankton species related to the thermocline are divided into five groups.

- (1) Plankton species abundant in the surface mixed layer above the thermocline (*Oikopleura dioica* and *Coscinodiscus* sp., etc.)
- (2) Plankton species abundant around and within the thermocline (*Ceratium furca* and *Favella taraiakensis*, etc.)
- (3) Plankton species found mainly beneath the thermocline (*Penilia avirostris* and *Acartia clausi* (in the night time))
- (4) Plankton species abundant in the deeper layer below the thermocline (*Ceratium fuscus* and Gastropod veliger, etc.)
- (5) Plankton species distributed without any significant relation to the thermocline (*Helicostomella longa* and *Tintinnopsis beroidea*, etc.)

In the case of *Oikopleura dioica*, the convection cells as induced by wind, thermal effects or internal waves, in the surface mixed layer and positive phototaxis of this species seem to be important factors in generating an aggregated distribution of this species. In the case of *Coscinodiscus* sp., the aggregated distribution seems to be dependent on the mechanism in which phytoplankton has large increment in the surface mixed layer above the thermocline, while they are staying in the layer due to a hydrographic condition with neither vertical mixing nor convective current through the thermocline. The aggregated distribution of *Acartia clausi* is attributed to the thermocline which acts as a barrier for the upward migration of this species in the night time. There is always a significant relationship between cell counts of *Ceratium furca* and the temperature gradient, and this species shows the aggregated distribution at the steep temperature gradient. In the case of *Penilia avirostris*, it is assumed that this species aggregated beneath the thermocline, owing to the non-uniform distribution of ecological factors such as some food which might concentrate beneath the thermocline.

7) Based on the results found in this study, effects of the thermocline on generating the aggregated patterns of plankton are divided into four typical categories as follows.

- (1) Convection cells as generated by wind, thermal effects or internal waves in the surface mixed layer above the thermocline aggregates some plankton species at the horizontal convergence (hydrographic effect).
- (2) The thermocline acts as a barrier for the upward migration of some plankton species, so that the species aggregates around the thermocline (barrier effect).
- (3) In a hydrographic condition of damped vertical mixing and weak convective current through the thermocline, some phytoplankton population increases rapidly in the surface mixed layer while most of the cells are maintained in the layer, so that the plankton shows an aggregated distribution (reproductive effect).
- (4) Owing to the non-uniform distribution of ecological factors such as some food which concentrates beneath the thermocline, some plankton species aggregates there (indirect effect).

序 章

海洋におけるプランクトンは、基礎及び2次生産者であり、高次の栄養段階の生物に対する餌料生物としての役割を果たしている。従来、海洋の生物生産力を推定するために、プランクトンの現存量とか、その季節的な変動などに関する研究が Sverdrup *et al.* (1942), Riley (1946), Riley *et al.* (1949) などによって行われ、多くの成果が得られている。しかしながら、このような研究では、プランクトンの空間分布については統計的にランダムであると仮定し、実際の海洋におけるプランクトンの空間分布に基づかない場合が多かった。将来、プランクトンの現存量の推定精度を高めるばかりでなく、各種魚介類の餌料生物としてのプランクトンの利用効率、特に卵黄を吸収し終えた後期仔魚の生残りにとって、重要な初期摂餌の成否率などを推定したりするうえで、さらに現在、瀬戸内海などの魚介類養殖が盛んな海域で大きな問題となっている赤潮の発生・消滅過程を解明するうえで、プランクトンの空間分布の問題が密接に関連してくる。したがって、単に量的にプランクトンが多いか少ないかということだけではなく、プランクトンがどのような分布パターンを形成するかという問題が、水産海洋学にとって重要である。

1) プランクトンの分布構造に関する既往研究の概要

海洋中のプランクトンは、水平・鉛直の両方向でいろいろな分布の仕方をしており、統計的にはほとんどの場合に、ランダム分布ではなく、なしろ集中分布をしていることが古くから知られていた。Haeckel (1890) は海洋中のプランクトンがランダム分布ではなく、パッチ状の分布をしていると主張し、プランクトンの集中分布の重要性を指摘した。しかし彼の考え方は、Hardy (1936) が自ら考案したプランクトンの連続採集器を用いてプランクトンのパッチ状分布を確認するまでは、プランクトン研究者の間では受け入れられなかった。

その後、ポンプ採集器を用いた Aron (1958) の報告や、定点でプランクトンの採集をくり返し何回も行った Barnes and Marshall (1951) の報告で、プランクトンは統計的にランダム分布をしていないことが示された。このようなプランクトンの非ランダム分布は、いろいろな大きさの空間スケールにおいて報告されている。大きな空間スケールにおけるプランクトンのパッチ状分布に関しては、Cushing (1953) や Cushing and Tunngata (1963) の報告がある。彼らの報告によると、*Calanus finmarchicus* はイギリス北東沖合海域において

直径30~90 km のパッチ状分布をしていた。一方、Cassie (1959a) は、水平方向に10 cm 間隔で、24個の試料を同時に採集し、このような微細な空間スケールにおいても *Coscinodiscus gigas* が統計的にランダム分布をしていないことを示した。また、Della Croce (1962) は、海面から1 m 深までのプランクトンの鉛直分布を調べ、動物プランクトンが種によって異なった集中分布を示すことを報告した。さらに、Wiebe (1970) は、Longhurst-Hardy プランクトン・レコーダーを使用し、得られた試料を用いて、プランクトンの空間分布にみられるパッチの大きさやパッチ間の距離などについて解析を行った。彼の結果によると、90 m 深における2,500m² の海域中に約200個のパッチが存在し、昼間では直径13.6~15.6 m、夜間では58.4~77.1 m とその大きさは昼夜で異なっていた。

プランクトンが集中分布を形成する原因については、いろいろな立場からの報告がなされてきた。Cassie (1959b, 1960) は、ポンプ採集器を使用して得られた結果を解析し、水温・塩分などの環境要因の分布における不連続性がプランクトンの集中分布の原因となっている可能性について論じた。Ragotzkie and Bryson (1953) は、遊泳力の小さいプランクトンが海水と共に長い距離を移動していく過程で、特定の海域に集積されたり、分散されたりすることによって、集中分布が形成されると考えた。また、Stommel (1949) は、比較的小さな空間スケールの対流細胞との関係から、プランクトンの集中分布について論じた。さらに、内部波との関係から、プランクトンの集散について論じたものとしては、Haury *et al.* (1978) や Kamykowski (1974) などの報告がある。一方、Barnes and Marshall (1951) は、コペポダ類がある大きさのステージに達した後は、特定の水塊にとじこめられることはなく、自由に上下移動を行うことから考えて、コペポダ類が集中分布を形成する原因としては、生物学的な要因の影響が大きいと論じた。このように生物学的な要因から、プランクトンの集中分布について論じたものとしては、Bernhard and Rampi (1965) や Clutter (1969) などの報告がある。

ここまで述べてきたように、1890年に端を発したプランクトンの集中分布に関する研究は、その後、Longhurst-Hardy プランクトン・レコーダーなどの観測機器が開発されたことにもない、多くの成果をあげてきた。しかし、内湾域におけるプランクトンの微細な空間分布構造の実態に対する知見は、まだ決して多くはな

い。また、個々のプランクトン種についてみると、集中分布の形成要因は、未だ十分に解明されていない。

2) 目的

内湾域におけるプランクトンの空間分布構造の実態を把握するためには、プランクトンの集中分布がどのような空間スケールで存在しているのか、さらに、それぞれの空間スケールにおける集中分布が水平・鉛直方向にどのようにからみあって、プランクトンの分布構造に反映されているのかを明らかにする必要がある。また、プランクトンの集中分布形成機構を考察するうえで、環境要素は集中分布の空間スケールに対応させて測定されるべきであり、さらに、プランクトンの分布構造に影響を及ぼす環境は、点環境としてだけでなく、構造環境としてとらえることが重要であろう。

本論文では、内湾域におけるプランクトンの分布構造を明らかにし、その分布構造が環境要因とどのような対応関係をもっているかを調べる目的で、一連の観測を舞鶴湾において、1970年から1975年にかけて行い、その結果についてまとめた。第1章においては、内湾域における比較的小さな空間スケールのプランクトン分布調査を行うために、水平分布調査用としてポンプを利用した採集器を、鉛直分布調査用として10個の小型閉鎖式ネットを連結した採集器を作成し、両採集器の特性について検討した。第2章においては、ポンプ採集器によって直線コース上から得られたプランクトンの試料を用いて、プランクトンの水平分布と水温・塩分との対応関係を調べるとともに、プランクトンの直線コース上に示されるパッチの大きさなどについて、3つの統計的な解析方法を用いて、比較検討を行った。第3章においては、プランクトンの集中分布が水平・鉛直方向にどのようにからみあって、プランクトンの空間分布を構成しているかを調べるために、ポンプ採集器を用いて、直線コース上からプランクトンを採集するとともに、同一直線上でプランクトンの微細な鉛直断面分布観測を行い、その結果を水温・塩分の分布構造と関連させて検討した。第4章においては、プランクトンの鉛直断面分布を調べ、その鉛直断面内にみられるプランクトンの集中分布と水温・塩分の鉛直断面分布との対応関係を検討するとともに、プランクトン群集の種多様度と水温・塩分の分布構造との関係について検討した。第5章においては、24時間のプランクトンの鉛直分布観測を行い、昼間と夜間におけるプランクトンの集中分布パターンの違いを調べるとともに、水温・塩分の分布構造が昼夜間のプランクトンの上下移動に及ぼす影響について検討を行った。第6章に

おいては、第2～5章で得られた結果と既往の研究成果から、プランクトンが集中分布を形成する機構について考察し、プランクトンの集中分布パターンの形成に及ぼす水温躍層の影響についてまとめた。

3) 謝辞

著者は、本研究のテーマを与えて下さった京都大学名誉教授 川上太左英博士、本研究をまとめるにあたり御指導・助言をたまわった京都大学農学部教授 川合英夫博士に厚く感謝の意を表したい。この報告書を発表する機会を与えられるとともに、本研究をとりまとめるにあたり厚い激励と助言をたまわった京都府立海洋センター 所長 塩川 司博士に深く感謝する。また、本研究の一部において、共同研究者として適切な助言と御助力をいただいた千葉大学理学部助教授（現京都府立海洋センター）篠田正俊博士、京都大学農学部助手 柏井 誠氏、大阪府水産試験場研究員 安部恒之氏、新日本気象海洋株式会社大阪支店次長 下野雅之氏に深く感謝する。さらに、海洋観測に協力していただくとともに有益な助言を与えて下さった京都大学農学部助手 中原絃之博士、琉球大学理学部助手 上田拓史氏及び京都大学農学部水産物理学講座の北原博士はか関係各位に感謝する。最後に、1972年4月以降の観測は京都大学農学部水産実験所を利用して行われたが、実験所を利用するにあたって、いろいろ便宜を図っていただいた実験所の職員の皆様から心からお礼申しあげる。

第1章 プランクトンの採集方法

現在まで、海洋中のプランクトンを採集するために、多くの研究者によっていろいろな型の採集器具が開発されてきた。その中で、プランクトンの定量採集に適したものとしては、Clarke and Bumpus(1950)などにより改良され外洋での定量採集に広く使用されている開閉式ネット、水温・塩分などの環境条件と対応させたプランクトンの水平分布調査に適していることが Classie (1958, 1959b, 1960, 1964)によって示されたポンプ利用の採集器、さらに、プランクトンを連続的に高速で採集することが可能で、短時間に広い海域を調査するのに適している Hardy (1936)によって開発された連続プランクトン採集器などがある。しかしながら、既存の開閉式ネットは内湾域においては水深が浅いために利用しにくいこと、ポンプ利用の採集器はプランクトンの鉛直分布を調査するには不便であること、連続プランクトン採集器は高価であることなど、既存の各採集器には長所とともに短所もある。したがって、海洋中のプランクトン

の分布構造を的確に把握するためには、調査を行う海域の空間スケールの大きさによって、プランクトンの採集方法を変える必要がある。

ここでは、内湾域における比較的小さな空間スケールのプランクトン分布調査を行うために、水平分布調査用としてポンプを利用した採集器を、また鉛直分布調査用として10個の小型閉鎖式ネットを連結した採集器を作成し、両採集器の特性について検討する。

1) ポンプを利用したプランクトンの採集方法

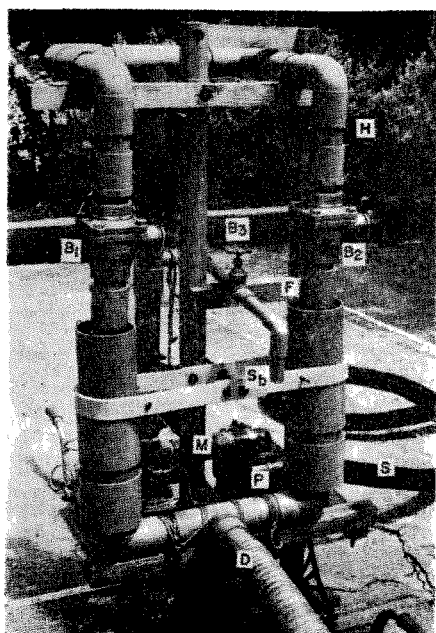
ポンプを利用したプランクトンの採集方法は、古くから湖沼や海洋で使用されており、特に微細なプランクトンに対して有効であった (Gribbons and Fraser, 1937)。その後、Aron (1958) は、大型の遠心型ポンプを利用しプランクトン採集器を作成し、この採集器を用いることによってコペポータ類などの動物プランクトンも破壊されることなく採集できることを示した。さらに、Cassie (1958) は、ポンプによってくみ上げられた海水を濾過するフィルター部分を、連続的に交換できる装置を考案し、プランクトンを連続的に採集することに成功した。

ここでは、Cassie (1958) のポンプ採集器をモデルとして、次の条件を満たす採集器を作成することを目標とした。

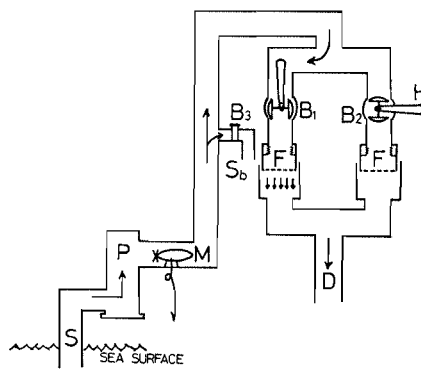
- (1) 大量の海水を短時間にくみ上げると同時に濾過できる。
- (2) ネットによるプランクトン採集で常に問題となる濾水量を正確に知ることができる。
- (3) 海水を濾過するフィルター部分の交換が短時間に行える。
- (4) 採集器を船に固定し、航走しながら短時間に任意の海域からプランクトンを採集できる。
- (5) プランクトンを採集すると同時に、水温・塩分などの環境要素についての資料を得ることができる。

a) ポンプ採集器の構造

ポンプ採集器の構造を模式的に示した図1において、P は "KATOU KS-20" 型の遠心式ポンプであり、2馬力のガソリンエンジンで動かされ、最大300 l/分の海水をくみ上げることができる。S は直径2インチ、長さ5mの海水くみ上げホースで、この先端の吸上口はクラゲやその他の大きな浮遊物が採集器の内部に入り込まないよ



(a)



(b)

Fig. 1. (a) Photograph of the pump-sampler set up on a stand. (b) Schematic construction of the pump-sampler. S, suction hose (2 inches in diameter); D, drainpipe; P, pump; M, simple flow meter; F, filter cup; B₁ and B₂, ball valves; H, handle for opening and closing; S_b, additional pipe (0.5 inches in dia meter); B₃, valve for S_b.

プランクトンの集中分布

うに金網で防護されている。海からくみ上げられた海水の量を、ポンプ近くのホース内部に設置された流量計(M)によって正確に測定できる。この流量計は市販の直流モーターを改造したものである。2つのボールバルブ(B₁とB₂)は、それぞれのハンドル(H)をすばやく操作することによって開閉され、一方のボールバルブを閉じると同時にもう一方のバルブを開けることによって、海水の流れを交互に変えることができる。調査においてプランクトンを連続的に採集する場合には、一方のボールバルブを開けてフィルター部分(F)で海水を濾過し始めると同時に、もう一方のバルブを閉めて、海水を濾過し終わったフィルター部分を新しいものと交換する作業を、一定時間間隔で行う。ボールバルブとフィルター部分の接続はネジ込み式になっており、フィルター部分の交換作業には15~20秒を要する。S₃は塩分などの水質測定用の海水を得るための補助採水口で、B₃はこの補助採水口の流量を調節するためのバルブである。濾過のおわった海水は、排水ホース(D)を通して海へ捨てられる。

b) 流量計の検定

ポンプ採集器において、プランクトンはフィルターで海水を濾過することによって集められる。したがって、

フィルター面にプランクトンやその他の微細な浮遊物が集積されることによって、フィルターの濾水量は刻々減少していくものと考えられる。そこで、ポンプ採集器の内部に設置した流量計の値からフィルター面での濾水量を知るために、次のような実験が行われた。

フィルターの濾水量をエンジンの回転数と3つのバルブ(B₁, B₂, B₃)を調節することによって数段階に変化させ、一定海水を濾過するのに要する時間と流量計の値が同時に測定された。その結果、エンジンの回転数を1500 rpmで一定に保っておけば、フィルターの濾水量が0.5~4.0 l/秒の範囲においては、濾水量と流量計の値とは直線関係にあることがわかった。また、バルブ(B₃)の調節の仕方によって濾水量と流量計の値の関係は変化するので、現場で使用する前に、水質検査用の採水量を決定し、バルブ(B₃)を現場における使用状態に調節し、流量計の検定が行われた。

c) フィルターの洗浄

海水を濾過することによってプランクトンを分離したフィルターから、プランクトンを回収するのに必要なフィルター洗浄水量を決定するために次の実験が行われた。

ポンプ採集器を運転し、30秒間XX-14のプランクト

Table 1. Result of experiments for cleaning filter cup clogged with plankton.

Experiment number	Spray number	<i>Ceratium furca</i>		Total zooplankton	
		Cell number washed out (per liter)	(%)	(per liter)	(%)
I	1	14230	95.8	1236	99.6
	2	397	2.7	0	0
	3	132	0.8	1	0.1
	4	84	0.6	2	0.2
	5	17	0.1	1	0.1
		(14860)		(1240)	
II	1	12115	97.0	930	97.8
	2	324	2.5	20	2.1
	3	22	0.2	0	0
	4	19	0.2	1	0.1
	5	16	0.2	0	0
		(12496)		(951)	
III	1	13420	95.8	985	95.8
	2	352	2.5	31	3.0
	3	211	1.5	6	0.6
	4	13	0.1	2	0.2
	5	11	0.1	4	0.4
		(14002)		(1028)	

ンネット用の網地で作成されたフィルターで海水を濾過することによって、プランクトンが分離された。次に、プランクトンを分離したフィルターに対して、50 cc の5%中性ホルマリン海水液で5回の洗浄が行われ、それぞれの洗浄によって回収されたプランクトン種の組成と量が調べられた。このような実験が3回行われた。

この実験で採集された植物プランクトンの中では、*Ceratium furca* が優占種となっており、動物プランクトンではコペポード類と枝角類が優占していた。各洗浄によって回収された *Ceratium furca* の細胞数と全動物プランクトンの個体数とを示した表1によれば、*Ceratium furca* 及び全動物プランクトンとも最初の50 cc の洗浄で95%以上が回収された。したがって実際の観測中にフィルターの洗浄が多少、不十分になされたとしても、100 cc で洗浄を行えば、フィルターで分離されたプランクトン量の95%以上は回収されているものと考えてよい。

d) 採集器内での標本採取のおくれ時間

ポンプ採集器は、水中の吸上口からくみ上げられた海水をフィルター部分で濾過することによって、プランクトンを採集する。現場におけるプランクトンの採集は、船を航行させながら連続的に行われるので、フィルター部分で分離しているプランクトンの標本がどの海域のものか知る必要がある。そこで、吸上口からくみ上げられた海水がフィルター部分に達するのに要する時間と、相前後してくみ上げられた海水が採集器内部でどのぐらい

混合しているかを調べるために以下の実験が行われた。

方法：ポンプ採集器の吸上口に濃度 0.27×10^{-3} g/cc のローダミンB液100 cc が注入され、フィルター部分で注入時から1秒間隔で30回の採水が行われた。このような実験が2回行われ、計60本の試水が得られた。試水は実験室に持ち帰られ、“日立204比色計”の波長550 m μ で比色され、あらかじめ既知の濃度と比色計の読み取り値との関係から求められたローダミンB液濃度の検量線によって濃度が決められた。

結果：第1回の実験では、吸上げ流量は3.97 l/秒で、ローダミンB液100 cc の注入時間(τ)は8.7秒であった。第2回の実験では、吸上げ流量は3.98 l/秒で、注入時間は7.9秒であった。したがって、注入時の初期濃度(C_0)は第1回の実験で 0.782×10^{-6} g/cc、第2回の実験で 0.876×10^{-6} g/cc と計算された。ここで、1秒ごとに得られた試水のローダミンB濃度を $C(t)$ として $C(t)/C_0$ の値を図2に示した。吸上口とフィルター部分におけるローダミンB液の通過時間のおくれ T を、

$$T = \frac{\int_0^{\infty} tC(t) dt}{\int_0^{\infty} C(t) dt} - \frac{\int_0^{\tau} tC_0 dt}{\int_0^{\tau} C_0 dt} = \frac{\int_0^{\infty} tC(t) dt}{\int_0^{\infty} C(t) dt} - \frac{\tau}{2}$$

で表わせれば、おくれ時間は第1回の実験で6.55秒、第2回の実験で7.02秒と計算された。

吸上口で起きているローダミンB液の濃度変化がフィルター部分ではどのように変形されるかを調べるために、2回の実験結果を用いて注入時におけるローダミン

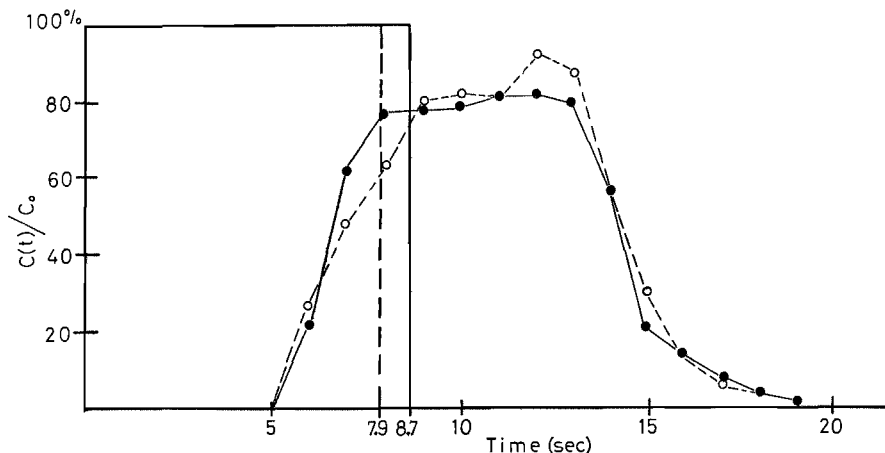


Fig. 2. Response curve for the step input of the plankton sampling system. The ordinate is the relative concentration of rhodamine B solution at the injection side (rectangles) and the discharge side (curves); the abscissa is time elapsed after the starting of injection of the solution. —●—, Run-I; ---○---, Run-II.

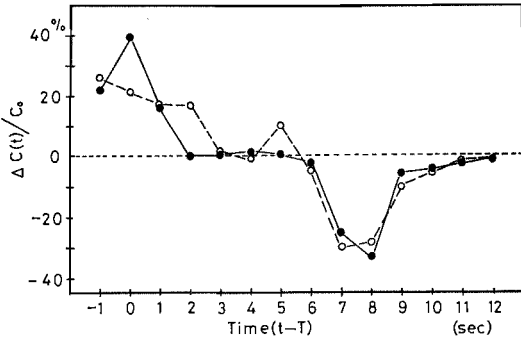


Fig. 3. Response of the plankton sampling system for the impulse input, obtained by differentiating the response curve for the step input in Fig. 2 with respect to time. The abscissa is time scale shifted by the time lag (T) 7.0 seconds. —●—, effect of Run-I injection; ---○---, effect of Run-II injection.

B液の吸上口での濃度を100%とした時のフィルター部分での濃度の1秒ごとの変化量を計算し図3に示した。図3から、吸上口で1秒以下の短時間に起きた濃度変化は、フィルター部分においては、4~6秒にひきのばされ、しかも吸上口での変動幅の30~40%の変動幅に変形されて記録されることがわかった。したがって、例えば2ノットで船を航行させながらポンプ採集器を使用する場合に、4~6秒すなわち4~6m以下の空間スケールで起きているプランクトンの密度変化を測定することは不可能である。

2) 連結式閉鎖ネットによるプランクトンの採集方法

a) 連結式閉鎖ネットの構造

水深が比較的に浅い内湾域におけるプランクトンの鉛直分布を調査するために、互いに連結可能な口径12cmの小型の採集ネットを、プランクトンネット用網地, XX-14を使用して作成した。ここで作成されたネットとは、間隔が1m以上であれば任意の個数のネットを任意の間隔で、ネットの口を上向けにして連結可能である。また、この連結された複数のネットはプランクトンを採集した後、連結された各ネットにつけられた1本の補助ロープを引くことによって、同時にすべてのネットの口を閉鎖して、船上へ引き上げることができる。現場での作業手順を以下に述べる。船上より、等間隔に連結されたネットをプランクトンが混入しないようにゆっくりと降ろし、所定の水深に達した後に、各ネットの間隔と同じ長

さだけ引き上げてプランクトンを採集し、次に補助ロープを引いて、各ネットの口を同時に閉鎖してから船上へ引きあげる。例えば、各ネットを1m間隔で10個連結した場合に、長さ10mの水柱を1mごとに分割して、それぞれにおけるプランクトンを採集することになる。この連結式閉鎖ネットを現場で使用する場合には、ネットのロープが傾斜しないように、ネットを海中へ沈めるためのおもりの重さを、海の状態にあわせて、変える必要がある。また、連結式閉鎖ネットを用いる場合に、各ネットの濾水量を測定することは不可能である。しかし、各ネットの連結間隔を一定にし、かつ同一手順でプランクトンの採集を行う場合には、各ネットで採集された試料から海中のプランクトン密度を推定することはできないが、各試料間において、プランクトン量の相対的な比較は可能であると考えられる。

b) 連結式閉鎖ネットの採集精度

閉鎖ネットを用いてプランクトンを採集する場合に、所定水深以外のプランクトンがネット内部に混入し、得られたプランクトンの組成や量が所定水深における組成や量と比較して多少、異なったものとなることは避けられない。閉鎖ネットにおいて、所定水深以外のプランクトンが混入する機構については、Grice and Hulsemann (1968) が詳しく論じている。彼らの考え方をまとめると、所定水深以外のプランクトンがネット内部に混入する機構は大きく2つに分けられる。第1は、閉鎖ネットは口を開けたまま所定の水深まで降ろされるので、この下降中にネットの口から所定水深以外のプランクトンが混入することである。第2は、プランクトンを採集した後、ネットの口を閉鎖して船上へ引き上げるときか、ネットを水洗するときか、ネットの網目を通して所定水深以外のプランクトンが混入することである。連結式閉鎖ネットに対する所定水深以外のプランクトンの混入を調べるために、2つの実験が1972年8月6日に行われた。

最初の実験では、どのぐらいの大きさのプランクトンがネットの網目を通して、ネット内部に混入するかを知るために、ネットは、口を閉鎖したまま10m深まで降ろされ、すぐに船上へ引き上げられ、洗浄されて、プランクトンが回収された。この実験で採集されたプランクトンは、大きさが50μ以下の *Dictyocha* などの微細なプランクトンだけであった。この結果は、*Ceratium furca* などのように大きさが100μ以上あるプランクトンに対しては、網目からプランクトンの混入を考慮する必要がないことを示している。

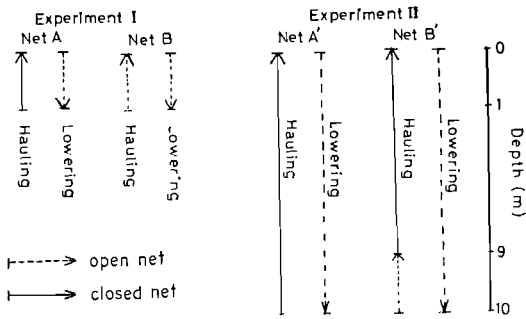


Fig. 4. Schematic experimental procedures to determine the amount of contamination. In experiment I; nets with the mouths still facing upward were lowered to one meter depth, the mouth of net A was immediately closed, and both nets were hauled back to the boat. In experiment II; nets were lowered to ten meters depth, the mouth of net A' was immediately closed and the mouth of net B' was closed after hauling through one meter water column from ten to nine meters depth, and both nets were brought back to the boat.

第2の実験では、連結式閉鎖ネットが所定水深まで降ろされるとき、ネットの口からどのぐらいのプランクトン量がネット内部に混入するかを知るために、下記のようなプランクトン採集が行われた。実験の手順を図4に示した。最初に、2つのネットAとBとがネットの口を上向けにしたまま同時に1m深まで降ろされ、ネットAの口がすぐに閉鎖された後に、2つのネットは船上に引き上げられた。すなわち、ネットAでは通常のプランクトン採集が行なわれず、ネットBでは採集が行われたこ

とになる。船上に引き上げられたネットAとBとは、同一手順で洗浄されて、プランクトンが回収された。次に2つのネットA'とB'とがネットの口を上向けにしたまま10m深まで降ろされ、ネットA'は口をすぐに閉鎖され、船上に引き上げられた。一方、ネットB'は、口を開放したまま、水深10mから9mまで引き上げられてプランクトンが採集された後に、口が閉鎖され、船上に引き上げられた。このような2組のプランクトンの採集が3回くりかえして行われ、合計12個の試料が得られた。各プランクトン試料は、4%中性ホルマリン海水液で固定された後に、実験室で検鏡された。

この実験で採集されたプランクトンにおける優占種は *Ceratium furca* であり、各試料中の *Ceratium furca* の細胞数を表2に示した。表2によると、所定的水深まで降ろされた後に、すぐネットの口が閉鎖されて船上に引き上げられたネットAとA'においても、少量の *Ceratium furca* が採集されており、ネットが所定的水深まで降ろされる間に上向けになったネットの口から、プランクトンが混入していた。Grice and Hulsemam (1968) は、ネットの口を開放したまま所定的水深まで降ろす場合には、動物プランクトンの混入が多いと報告している。しかし、今回の実験において、コペポダ類などの動物プランクトンの混入はみられなかった。さらに、所定水深以外のプランクトンの混入率を、ネットAまたはA'で採集された *Ceratium furca* の細胞数とネットBまたはB'で採集されたものとの比で表わすと、混入率はすべての場合に、5%以下と小さな値となっていた(表2)。また、ネットAとA'とにおける *Ceratium furca* の採集量を比較してみると、水深10mまで降ろしたネットA'の方が少し多くなっているが、有意な差はみられなかった。

Table 2. Cell counts of *Ceratium furca* and contamination rate for each operation. In experiment I, nets were lowered to one meter depth. In experiment II, nets were lowered to ten meters depth. See Fig. 4.

Experiment number	Operation number	Counts of <i>C. furca</i> taken with net A or A' (per haul)	Counts of <i>C. furca</i> taken with net B or B' (per haul)	Contamination rate (%)
I	1	36	785	4.6
	2	22 (net A)	572 (net B)	3.8
	3	40	1019	3.9
II	1	46	936	4.9
	2	32 (net A')	752 (net B')	4.3
	3	41	1235	3.3

以上の結果から、この連結式閉鎖ネットを水深10m前後の内湾域において用いる場合には、ネットの下降時にネットの口から混入するプランクトンの量を無視できることがわかった。また、今回の実験において、ネット網地の汚れの程度から判断して、網地の目づまりはなかったものと考えられる。しかし、赤潮などにみられるようなプランクトンの濃密パッチが存在する場合には、例えば1mの鉛直曳きであっても目づまりが起きる可能性があるため、現場でこの連結式閉鎖ネットを用いるときには、プランクトンを採集した後のネット網地の汚れから目づまりの有無についてチェックする必要がある。

第2章 直線コース上のプランクトンの分布とパッチ

海の中から得られたプランクトンの試料は、統計的に扱うと、ほとんどの場合に、ランダム分布ではなく、むしろ集中分布をしていることが知られている (Barnes and Marshall, 1951等)。このようなプランクトンの非ランダム分布は、1m以下の微細な空間スケールから10km以上の大きな空間スケールまで、いろいろな大きさの空間スケールで存在している (Cassie, 1959a; Cushing and Tungata, 1963等)。

ここでは、内湾域におけるプランクトンのパッチがどのような空間スケールで存在しているかを調べるために、ポンプ採集器によって直線コース上から得られたプランクトンの試料を用いて、まずプランクトンの水平分布と水温・塩分との関係について検討し、次にプランクトンのパッチの大きさ及ぶパッチ間の距離を調べるとともに、プランクトンのパッチの解析方法について若干の検討を加える。

1) 観測方法

観測は、図5に示された舞鶴湾内の長さ2.82kmの直線コース上において、1970年11月13日9時58分から10時45分まで行われた。この観測において、ポンプ採集器を船上に設置し、吸上口を水面下1mに固定した後、船を1m/秒で航行させながら、この直線コース上から連続して94個のプランクトン試料が採集された。海水を濾過するフィルターとしてはXX-14のプランクトンネット用の網地が使用され、このフィルターは30秒ごと、すなわち長さにして30mごとに交換された。各フィルターの濾水量は流量計の連続記録から計算された。海水を濾過したフィルターは4%の中性ホルマリン海水液100ccで洗浄されて、プランクトンが採水びんに回収された。観測中には、サーミスターが吸上口の近くに固定さ

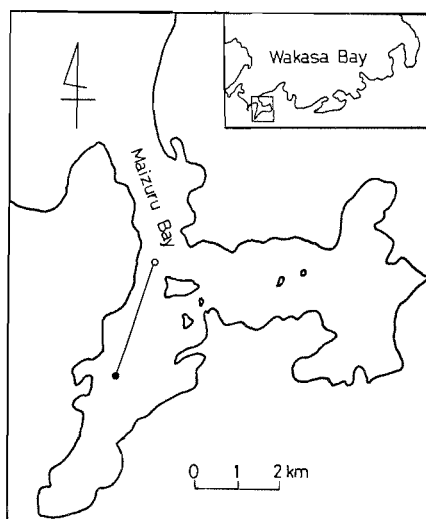


Fig. 5. Map of Maizuru Bay and position of a straight-line course (○—●). The experiment was carried out on the 13th of November 1970. Open and solid circles indicate starting point and ending point of the experiment, respectively.

れ、水温の連続記録がとられた。また、海水の塩分は、補助採水口から1分ごとに採水された海水を、実験室で塩分検定することによって得られた。

観測日の天気は晴れで、風速2~3mの南風が吹いていたが、海面に波は立っておらず、上記の観測を行うのに適した天候であった。

2) パッチの解析方法

プランクトンのパッチの大きさなどの解析を行うために、ここでは3つの統計的な方法が使用された。

(1) Wiebe (1972)の方法：直線コース上から得られたプランクトンの試料を用いて、プランクトン密度の中央値と比較して、その値よりも密度が高い所をパッチと定義する。

(2) 移動平均法：直線コース上のプランクトンの密度変化を移動平均することによって滑らかな曲線にし、大きな空間スケールのパッチを、この曲線がプランクトン密度の中央値を超える部分と定義する。次に小さな空間スケールのパッチは、直線コース上でのプランクトン密度変動の中で、移動平均によって得られた曲線を超える部分と定義する。

(3) I_0 法 (Morisita, 1959)：個体群の分布集中度の量的表現だけでなく、個体群の集団内分布の解析やパッチ

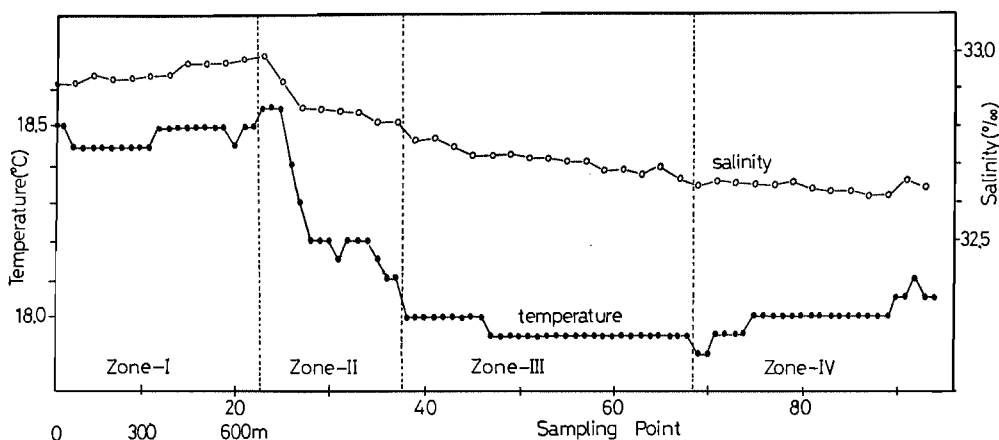


Fig. 6. Fluctuation in temperature and salinity on a straight-line course (Fig. 5) in Maizuru Bay on the 13th of November 1970.

の大きさを知るために、Morisita (1959) は、区画あたりの平均個体数にも、また区画数にも影響されない、個体の分布集中度指数 I_{δ} を用いる方法を提案した。この I_{δ} 指数は彼によって次式のように定義された。

$$I_{\delta} = q \frac{\sum_{i=1}^q n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}, \quad i = 1, 2, 3, \dots, q$$

$$N = \sum_{i=1}^q n_i$$

ここに、 q は区画の数、 n_i は各区画あたりの個体数、 N は q 個の区画に存在する総個体数を示す。さらに、大きさが S の区画によって得られる I_{δ} の値を $I_{\delta}(S)$ 、大きさが $2S$ の区画によって得られる I_{δ} の値を $I_{\delta}(2S)$ とし、 $2S$ の区画の大きさの変化にともなう $I_{\delta}(S)/I_{\delta}(2S)$ の値の変化を表わす曲線において、極大値となる $2S$ の区画の大きさが、パッチの大きさを示す。

3) 結果

a) 直線コース上でのプランクトンの分布

プランクトンを採集した直線コース上における水温・塩分の分布を図6に示した。変動範囲は、水温では17.9~18.5℃、塩分では32.6~33.0‰であった。この直線コース上での水温の変動幅をみると、試料採集地点番号25~38までの間で、水温が約0.5℃降温し、比較的に大きな変動幅がみられる以外は、変動幅は一般に小さかった。しかしながら、水温変動を細かくみれば、地点番号が68~75までの間と89から93までの間で小幅な乱れがみられた。

直線コースにおけるプランクトンの分布と水温・塩分分布との関係を見るために、ここでは全調査区間を4区

間に分けた。すなわち、区間一Ⅰは地点番号1~22に、区間一Ⅱは地点番号23~37に、区間一Ⅲは38~68に、区間一Ⅳは69~94に対応する。これら4区間のT-Sダイアグラムを図7に示した。舞鶴湾湾口に近い区間一Ⅰにおいては水温・塩分とも高い外洋系の海水がみられ、区間一Ⅱは外洋系の海水と湾内水との混合域になっており、区間一Ⅲ、Ⅳにおいては水温・塩分ともに低い湾内水がみられた。

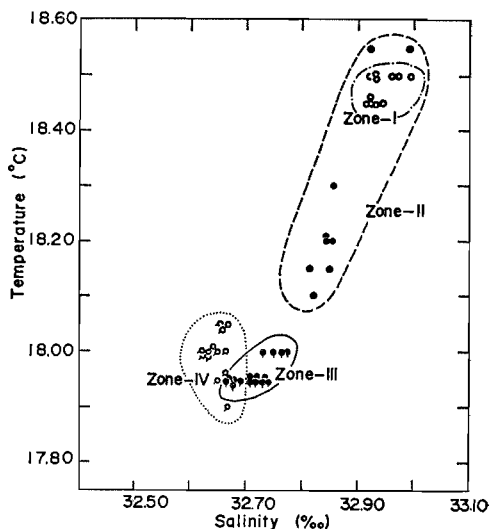


Fig. 7. Temperature-salinity diagram of the water on a straight-line course (Fig. 5). Zone-I, sampling number 1-22 in Fig. 6; Zone-II, 23-37; Zone-III, 38-68; Zone-IV, 69-94.

プランクトンの集中分布

採集されたプランクトン試料において、数が多かったものは *Ceratium furca*, *Ceratium tripos*, コペポダ類及びコペポダ類の nauplii の 4 グループであった。その他のプランクトン種については、個体数密度が低かったので計数は行われなかった。この4つのプランク

トングループの計数値と水温・塩分との間には、有意な相関関係はみられなかった。

直線コース上における4つのプランクトングループの計数値の変動を図8, 9に示し、4区間における各プランクトングループの計数値の平均値と標準偏差とを表3

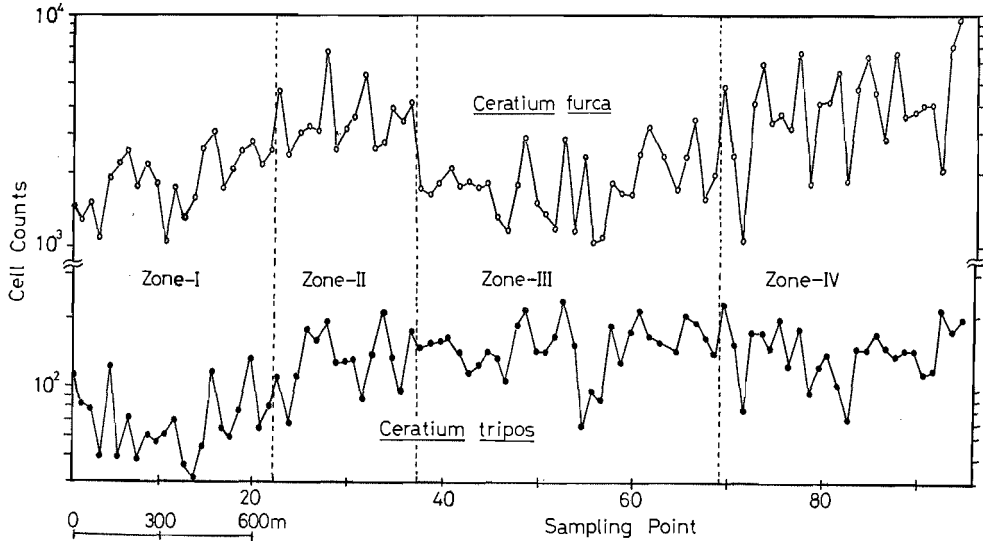


Fig. 8. Fluctuation in cell counts of *Ceratium furca* and *Ceratium tripos* on a straight-line course (Fig. 5) in Maizuru Bay on the 13th of November 1970.

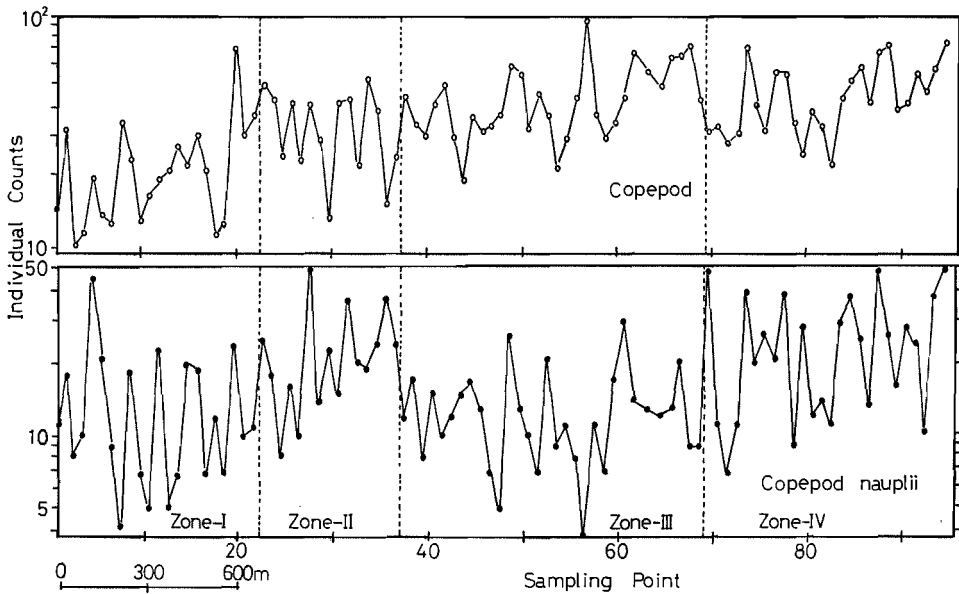


Fig. 9. Fluctuation in individual counts of Copepod and Copepod nauplii on a straight-line course (Fig. 5) in Maizuru Bay on the 13th of November 1970.

Table 3. Means X and standard deviations S of the numbers of four plankton groups in each zone.

		<i>Ceratium furca</i>	<i>Ceratium tripos</i>	Copepod	Nauplius
Zone I	\bar{X}	2015.0	75.5	23.5	13.8
	S	568.5	26.2	13.7	9.7
Zone II	\bar{X}	3727.7	136.9	34.6	22.7
	S	1197.4	39.5	12.8	11.4
Zone III	\bar{X}	1924.4	152.8	45.1	13.0
	S	626.3	37.8	17.6	5.9
Zone IV	\bar{X}	4327.5	147.1	47.5	24.8
	S	1907.0	38.4	15.7	13.5

に示した。*Ceratium furca* の場合には、各区間における細胞数の平均値に差がみられ、区間一Ⅱ、Ⅳで値が大きくなっていた。各区間ごとに、*Ceratium furca* の細胞数の変動をみると(図8)、細胞数の平均値が小さい区間一Ⅰ、Ⅲでの変動幅は、細胞数の平均値が大きい区間一Ⅱ、Ⅳと比較して小さくなっていた。*Ceratium tripos* の場合には、外洋系の海水がみられる区間一Ⅰにおいて、細胞数の平均値は他の区間のものと比較して小さくなっていた。コペポダ類の場合には、区間一Ⅰにおける個体数の平均値が他の区間のものと比較して小さくなっていたが、*Ceratium tripos* の場合ほど明らかな差はなかった。コペポダ類の nauplii の場合には、*Ceratium furca* と同様に、区間一Ⅱ、Ⅳにおける個体数の平均値は、区間一Ⅰ、Ⅲのものとは比較して大きくなっていた。

b) プランクトンのパッチ

Wiebe (1972) の方法を用いたプランクトンのパッチの大きさ及び2つのパッチの間隔を推定するための解析例を図10に示した。パッチの大きさは、プランクトンの計数値がその中央値を超える部分の長さから求められた。また、2つのパッチ間の間隔は、逆に計数値が中央値より小さな部分の長さから求められた。このようにして求められたパッチの大きさの平均値は、*Ceratium furca* で101 m、*Ceratium tripos* で106 mであり、コペポダ類では68 mと *Ceratium* 類と比較して小さくなっていた。2つのパッチの間隔は、*Ceratium furca* で121 m、*Ceratium tripos* で70 mであり、2種の間に違いがみられた(表4)。これは、*Ceratium furca* のパッチは *Ceratium tripos* のものと比較して、大きさはほぼ同じであるが、粗に分布していることを示している。しかしながら、図8から2種の直線コースにおける細胞数密度の変動をみると、*Ceratium furca* のパッチの出現頻度が

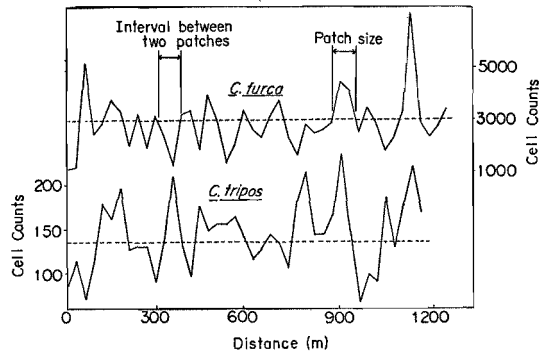


Fig. 10. Example of Wiebe's (1972) method for estimation of patch size and interval between two patches. The plots of cell counts against distance are used to estimate patch size interval between two patches. The median cell count is indicated by a broken line.

Ceratium tripos のそれよりも低いとは言いがたい。このような解析による結果と目でみた感じとの相違が生じたひとつの大きな理由は、先に述べたように、*Ceratium furca* の場合には区間一Ⅱ、Ⅳにおける細胞数密度が区間一Ⅰ、Ⅲのそれとくらべて高くなるという比較的大きな空間スケールでの変動と各区間内における小さな空間スケールでの変動の2種類の変動がみられるが、*Ceratium tripos* の場合には大きな空間スケールでの変動が明瞭でないことがあげられる。

Ceratium furca にみられる2つの異なったスケールでの変動を考えるために、次に移動平均法を用いて2種の *Ceratium* についてパッチの大きさ及び2つのパッチの間隔の解析を行った。移動平均法を使用したパッチの

プランクトンの集中分布

Table 4. Patch size and interval between two patches.

	<i>Ceratium furca</i>	<i>Ceratium tripos</i>
Wiebe's method		
Patch size (m)	101	106
Interval between two patches (m)	121	70
Moving average method		
Patch size (m)		
Small scale	51	54
Large scale	270	—
Interval between two patches (m)		
Small scale	56	55
Large scale	460	—

解析例を図11に示した。*Ceratium furca* の場合には、小さな空間スケールでのパッチの大きさは51 m、2つのパッチの間隔は56 mで、大きな空間スケールでのパッチの大きさは270 m、2つのパッチの間隔は460 mであった(表4)。また、*Ceratium tripos* の場合には、小さな空間スケールでのパッチの大きさは54 m、2つのパッチの間隔は55 mであったが、大きな空間スケールでのパッチは認められなかった。すなわち、*Ceratium furca* は大きなパッチの中に、さらに小さなスケールのパッチを有するという多重的な水平分布構造をもっており、*Ceratium tripos* は小さなスケールのパッチのみを有する水平分布構造をもっていることが示唆された。

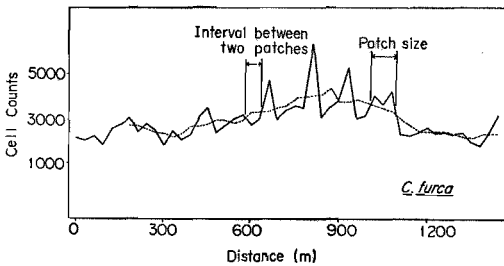


Fig. 11. Example of moving average method for estimation of patch size and interval between two patches. The plots of cell counts against distance are used to estimate patch size and interval between two patches. The median cell count is indicated by a broken line.

Ceratium furca, *Ceratium tripos* 及び *Favella taraikaensis* の3種については、 I_0 法を用いて集中分布とパッチの大きさの解析を行った。なお、*Favella taraikaensis* に関

する試料は、1971年1月の舞鶴湾における観測によって得られたものを使用した(観測結果の詳細は次章で示す)。*Ceratium furca* の I_0 及び $I_0(S)/I_0(2S)$ の区画サイズに対する曲線を図12に示す。 I_0 —区画サイズ曲線の形状から、*Ceratium furca* はいくつかの大型パッチからなる集中分布をしており、区画サイズの小さい所で1に近づくことから、パッチ内の分布は一様であることがわかった。また、 $I_0(S)/I_0(2S)$ —区画サイズ曲線の極大値が、区画サイズが120 mと480 mの所でみられ、これからパッチの大きさは約120 mと240 mであると推定された。*Ceratium tripos* の I_0 及び $I_0(S)/I_0(2S)$ の区画サイズに対する曲線を示す図13によれば、*Ceratium tripos* は大型のパッチをもつ集中分布をしていることがわかった。さらに、 I_0 が小区画の所で1以下となっていることから、区画サイズが60 m以下のスケールにおけるプラ

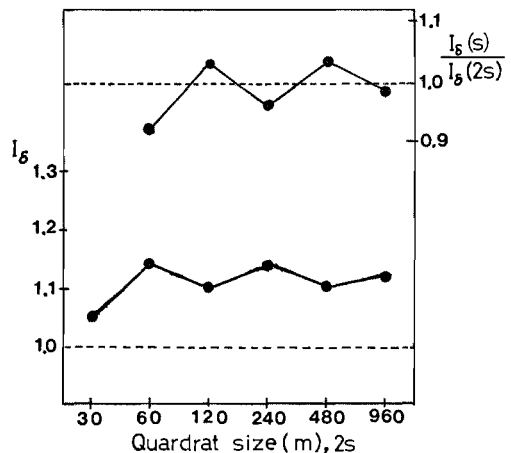


Fig. 12. Plots of I_0 and $I_0(S)/I_0(2S)$ against quadrat size for *Ceratium furca*.

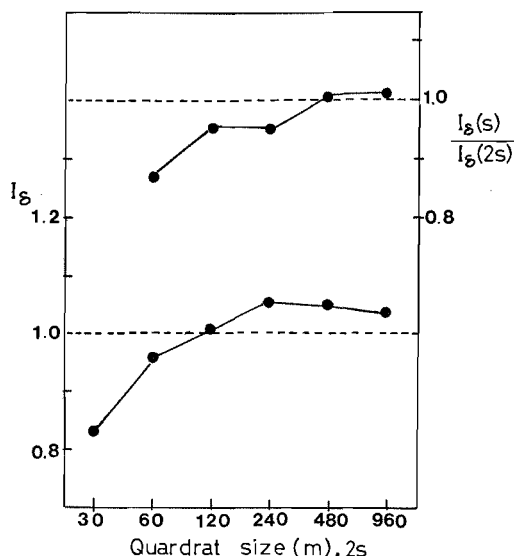


Fig. 13. Plots of I_δ and $I_\delta(s)/I_\delta(2s)$ against quadrat size for *Ceratium tripos*.

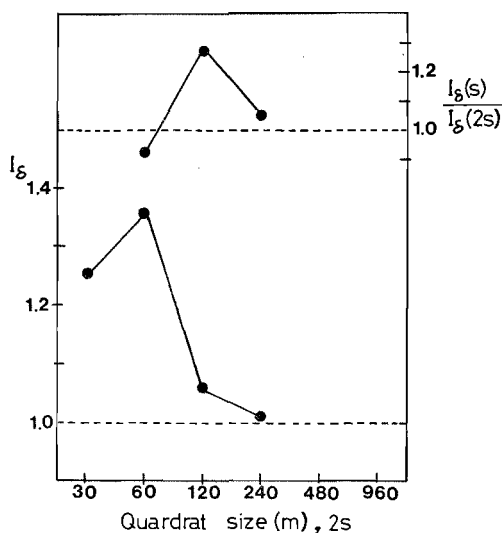


Fig. 14. Plots of I_δ and $I_\delta(s)/I_\delta(2s)$ against quadrat size for *Favella taraikaensis*.

ンクトンの分布は一様であることがわかった。また、 $I_\delta(s)/I_\delta(2s)$ —区画サイズ曲線において、区画サイズが960 m以上の所で1以上となっており、960 m以上の大きさのパッチの存在が推定されたが、移動平均法でみられた約50 mの大きさのパッチについては検出されなかった。*Favella taraikaensis* は小型パッチをもつ集中分布をしており、その大きさは約120 mであると推定さ

れた(図14)。*Favella taraikaensis* の直線コースでの個体数の変化を示す図17から、周辺の個体数密度と比較して、密度がかなり高い2つのパッチが直接読み取れ、その大きさは120 m前後であり、 I_δ 法で推定されたパッチの大きさとほぼ同じ値となっていた。

4) 考察

プランクトンの個体数密度が周辺の海域のものと比較してかなり高くなっている所に対して、“パッチ”という言葉を最初に使用したのは Hardy (1936)であった。したがって、この定義にしたがって、パッチの具体的な内容としては、動物プランクトンの群としてはっきり認められるものから、プランクトンの空間分布上の偏りとして表現されるものまで含まれることになる。また、プランクトンのパッチの大きさは、空間スケールのとり方やパッチを定義するときに基準とする個体数密度を算出する単位空間素片の大きさによって異なってくる。

Aron (1958)は、ポンプを利用したプランクトン採集器とネットとによって得られた動物プランクトンの試料を比較して、動物プランクトンのパッチが陸上の“蚊柱”のような群 (swarm) を形成しているのではないかと予想した。Colebrook (1960)は、淡水産の *Daphnia hyalina* が、Aron (1958) が予想したような直径1 mほどの球型の swarm を形成していることを観察した。彼の報告によれば、swarm の内部では *Daphnia hyalina* の個体数密度は、9,000個体/l を超えており、一方その swarm 以外の所では50個体/l 以下の低い密度になっていた。海洋においても、Clutter (1969)は、外洋性のアミ類が、海底近くで多くの小さな群 (swarm) からなら大きな群 (school) を形成していることを観察した。また、著者他も、*Acartia plumosa* が岸近くの浅瀬において約2,000個体/l の個体数をもつ直径数cmから1 mほどのダンゴ状の群 (swarm) を形成していることを観察した(未発表)。

プランクトンのパッチを考える場合に、上述したような浅所において目視観察が可能なタイプのパッチ(この場合には、swarm と呼ぶ方が適当かもしれない)を除けば、プランクトン採集器によって集められた多くの試料を解析することによって、パッチは認識される。したがって、パッチの存在の判定を行う場合に、客観性のある判定基準を設ける必要がある。Wiebe (1970, 1972)は、プランクトンパッチの存在の判定基準として、個体密度の中央値を使用した。ここでは、Wiebe (1972)の方法、移動平均法及び I_δ 法の3つの方法を用いて、パッチの大きさなどについて解析を行った。Wiebe (1972)の方

法を使用した場合には、*Ceratium furca* のような大きな空間スケールのパッチの内部にさらに小さなスケールのパッチを有する多重分布構造に対しては、計算から推定されたパッチの大きさと、空間分布上のパッチの実態とは適合しない面がある。一方、移動平均法及び I_0 法を使用した場合には、*Ceratium furca* のパッチの大きさについては、ほぼ同様の結果が得られ、多重分布構造の解析には、この2つの方法が比較的に適していることがわかった。しかしながら、*Ceratium tripos* の場合には、この2つの方法で得られた結果は異なっており、移動平均法では小さなスケールのパッチのみが、 I_0 法では大きなスケールのパッチのみが認められた。*Ceratium tripos* の場合には、区間Ⅱ、Ⅲ及びⅣでは区間Ⅰと比較して細胞数密度が高くなっており（表3）、大きなスケールでの細胞数密度の変動が推測される。この変動スケールは、*Ceratium furca* の大きな変動スケールよりさらに大きく、この *Ceratium tripos* の大きなスケールの変動を移動平均法を用いて解析するには、プランクトンの試料を採集した直線コースの長さ（2.82 km）が短かすぎたものと考えられる。これは、 I_0 法において、 $(S)/I_0(2S)$ の値は区画サイズが960 m以上の所で、1以上になっているが、極大値としては捉えられないことから示唆される（図13）。すなわち、 I_0 法においても、*Ceratium tripos* のパッチの大きさは960 m以上ということも言えても正確な大きさについては推定できない。また、 I_0 法を用いた結果において、*Ceratium tripos* は、大きなスケールのパッチの内部では統計的には集中分布ではなく、一様分布であることが推定された。しかし、Hardy (1936) のパッチの定義によれば、統計的に一様分布であっても、試料のとり方とパッチの判定基準のとり方によってパッチは存在する。したがって、*Ceratium tripos* の場合に、移動平均法で得られた小さなスケールのパッチを実在的なパッチとして認めるか、認めないかは研究の目的によって決められるべきであろう。

プランクトンのパッチは周辺海域のプランクトン密度と比較して、密度が高い所という Hardy (1936) の定義にしたがうならば、パッチを決める基準値は、Wiebe (1936) の用いた中央値や移動平均によって得られた曲線など、いろいろな形で設定できる。しかしながら、単一の判定基準を用いた場合に、*Ceratium tripos* のような分布構造を有するものに対しては、十分な結果は得られなかった。したがって、パッチの大きさなどの解析を行う場合には、移動平均法と I_0 法のように2つ以上の方法を並用することが望ましい。なお、パッチの判定基準

としては、パッチの持続性を考慮に入れる必要がある。さもないと、うろつり易い偶然的なプランクトン密度の偏った分布をもって、実在的なパッチとして捉えてしまう危険がある。

プランクトンのパッチを考える場合に、今回用いた3つの方法にしる、他の数学的な方法にしる、その解析によってパッチの存在や大きさなどが推定されたとしても、プランクトンのパッチを形成する原因が何であるかは直ちにはわからない。プランクトンがパッチを形成する原因を明らかにするためには、対象海域の水温、塩分、流れ及び栄養塩類などの環境条件の分布とプランクトン分布との対応づけやその他の方法によるプランクトンの分布機構の解明が必要であろう。

第3章 プランクトンの直線コース上の分布と鉛直分布の関係

直線コース上において、いろいろなスケールで示されるプランクトンのパッチは、鉛直方向においても広がりをもっているものと考えられる。したがって、プランクトンの空間分布構造を明らかにするためには、直線コース上に示されるが、その直線コース上のプランクトンの鉛直分布とどのような関係をもっているか知る必要がある。また、プランクトンのパッチ形成要因について取り扱った報告は、現在までに、数多くあるが、個々のプランクトン種についてみると、パッチ形成要因は、未だ充分に解明されていない。したがって、パッチ形成機構を解明していくためには、いろいろな形でプランクトンの集中分布について、そのプランクトン種が生息する空間の水温や塩分分布などの環境条件との対応関係の中で論じる必要がある。

ここでは、ポンプ採集器を用いて、直線コース上からプランクトンを採集するとともに、同一直線上でプランクトンの微細な鉛直断面分布観測を行い、直線コース上のプランクトンの水平分布が、その直線コース上のプランクトンの鉛直分布とどのような関係をもっているのかを調べる。また、プランクトンの水平・鉛直分布が水温・塩分の水平・鉛直分布構造とどのような対応関係を有しているのかを調べる。

1) 観測方法

a) 直線コース上の観測

観測は、舞鶴湾の長さ950 mの直線コース上（図15）で、1971年1月19日15時09分から22分までプランクトン、水温及び塩分について、15時35分から48分まで水温についてのみ行われた。なお、観測を行う前に、あらかじめ

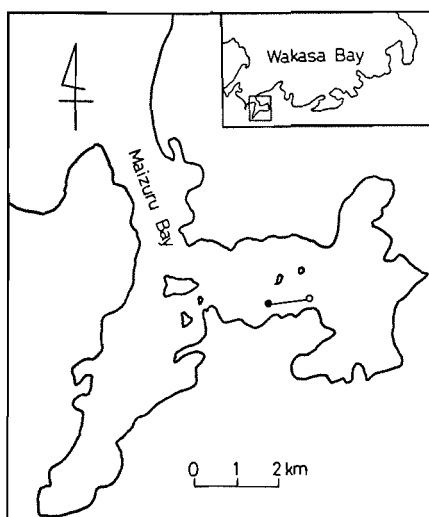


Fig. 15. Map of Maizuru Bay and position of a straight-line course (○—●). The experiment was carried out on the 19th of January 1971. Open and solid circles indicate starting point and ending point of the experiment, respectively.

め直線コース上に長さ950 m のロープが張られ、調査船はコースからはずれないように、このロープにそって航行された。ポンプ採集器の吸上りは水面下1.5 m に固定され、くみ上げられた海水は XX-14 のプランクトンネット用の網地を使用したフィルター用網地を使用したフィルターで濾過された。この海水を濾過するフィルターは30秒ごとに交換された。航行中、船速は約 1.3m/sec に保たれ、計25本のプランクトン試料が採集された。海

水を濾過したフィルターは 5% 中性ホルマリン海水液 100cc で洗浄され、プランクトンが採水びんに回収された。水温については、吸上りの近くに固定されたサーミスターによって連続測定が行われ、塩素量については、補助採水口から30秒ごとに採水された海水を用いて実験室で検定された。プランクトンを採集したフィルターの濾水量は、流量計の連続記録から計算された。

b) 鉛直断面内の分布観測

観測は、直線コース上(図15)で同日の16時40分から17時40分まで行われた。観測に先だって、観測点の目安として、950 m の直線コース上に約 80 m 間隔で13個のブイが設定された。船が観測点に近づくと、スクリーンがとめられて、海洋中のプランクトンの微細分布を壊さないようにして船は観測点に着けられた。この日は、晴れで、北西の微風が吹いていたが、海面に波は立っておらず、微細なスケールでのプランクトンの採集を行うのに適していた。プランクトンを採集するために、ポンプ採集器の吸上りが固定された水面下1.5 m を中心にして30 cm 間隔に水面下90, 120, 150, 180, 210 cm の5層から、5台の小型ポンプを用いて 1 l の採水が同時に行われた。採水された海水は、5%中性ホルマリン海水液で固定された後に、実験室において沈澱法で濃縮され、その全部について顕微鏡下でプランクトンの計数が行われた。水温及び塩素量は、水温—塩分計 (TSURUMI-SEIKI) を用いて連続的に海底まで測定された。また、塩素量は上記5層で採水された海水についても検定された。

2) 結果と考察

この観測によって得られたプランクトンの試料において、出現したすべてのプランクトン種について計数が行われたが、*Favella taraiakensis* 以外の種については計

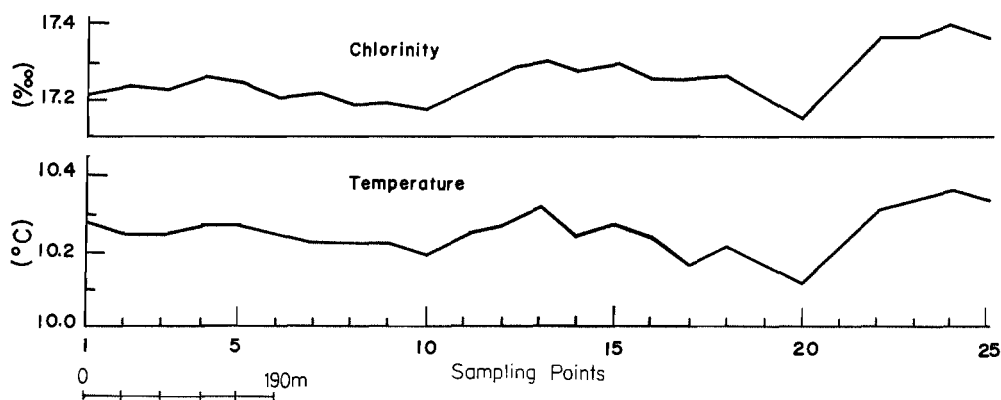


Fig. 16. Fluctuation in temperature and chlorinity on a straight-line course (Fig. 15) in Maizuru Bay on the 19th of January 1971.

プランクトンの集中分布

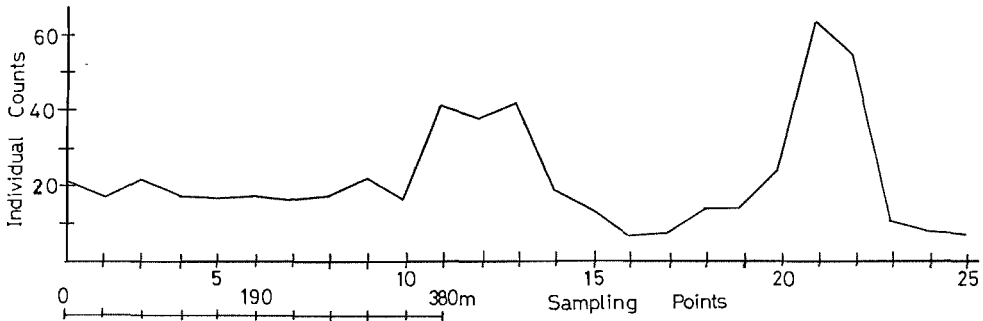


Fig. 17. Flunctuation in individual counts of *Favella taraikaensis* on a straight-line course (Figo 15) in Maizuru Bay on the 19th of January 1971.

数が小さかったので、ここでは、*Favella taraikaensis* についての分析を行った。本種は冬季の舞鶴湾においてごく普通にみられる原生動物の有鐘織毛虫類の一種である。

直線コース上の観測から得られた水温及び塩素量の変動を示した図16において、水温と塩素量の変動パターンは互いに類似していた。すなわち、水温及び塩素量とも、試料採集地点番号1から10までは比較的に変動が小さく、変動範囲はそれぞれ10.2~10.3℃、及び17.2~17.3‰であった。しかし、地点番号10から13までと、20から24までの間では、水温・塩素量とも他の部分と比較して値が急上昇していた。上記の観測の25分後に行われた水温だけの観測においても、ほぼ同様の結果が得られたが、ただ変動の位相は図16の地点番号で2~6番左側へずれていた。すなわち、水塊は全体として25分間に図16で左側へ約80~120 m 移動したことになる。

直線コース上における *Favella taraikaensis* の個体数密度の変動を図17に示した。図17において、地点番号11から13までと、20から22までの2つの部分で他の部分と比較して、個体数密度が高くなっており、*Favella taraikaensis* はパッチを形成していた。また、このパッチが認められる部分は、図16において、水温及び塩素量の値が左から右に急に上昇している部分と一致していた。このように、*Favella taraikaensis* の直線コース上の分布と水温及び塩素量の分布との間には、密接な対応関係が予想される。しかし、*Favella taraikaensis* と水温及び塩素量の値との関係を示した図18からは、両者の間に有意な相関関係が認められなかった。さらに、*Favella taraikaensis* と水温との関係を検討するために、直線コース上の水温の変動を次の3つの差分で考えてみた。

$$\text{後方差分: } \Delta T_1 = T_n - T_{n-1}$$

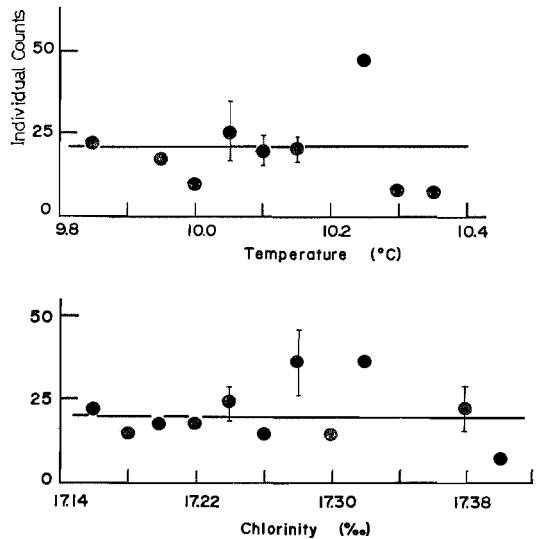


Fig. 18. Mean individual counts of *Favella taraikaensis* per liter (solid circles) and range of standard deviation (vertical lines) against temperature and chlorinity at which *Favella taraikaensis* was collected. Data shown in Figs. 16 and 17 were used.

$$\text{前方差分: } \Delta T_2 = T_{n+1} - T_n$$

$$\text{中央差分: } \Delta T_3 = T_{n+1} - T_{n-1}$$

ここで、 T_{n-1} 、 T_n 及び T_{n+1} は地点番号がそれぞれ $n-1$ 、 n 及び $n+1$ の所の水温である。この3つの差分で示される水温の水平勾配と *Favella taraikaensis* の個体数密度との関係を図19に示した。図19において、3つの場合ともほぼ同様の傾向にあり、水温差分が正の方向で大きくなるほど、個体数密度は高くなっていった。また、

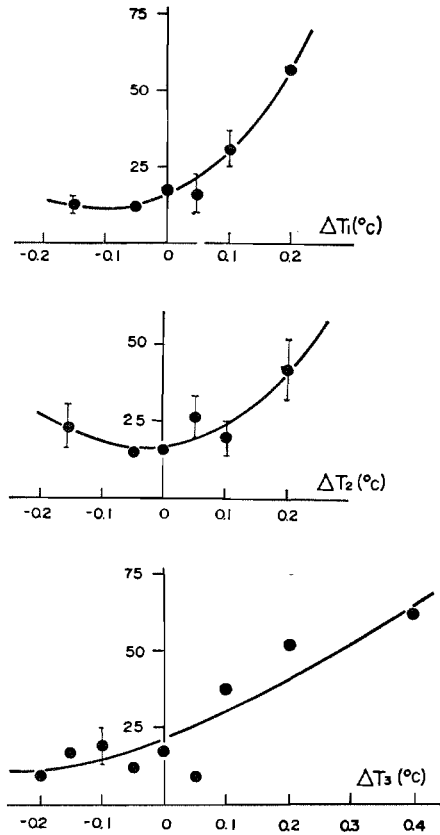


Fig. 19. Mean individual counts of *Favella taraikaensis* per liter (solid circles) and range of standard deviation (vertical lines) against the temperature differences between two successive sampling locations. The ordinate is individual counts of *Favella taraikaensis*. Data shown in Figs. 16 and 17 were used. ΔT_1 , backward difference; ΔT_2 , forward difference; ΔT_3 , central difference.

水温差分が負の方向で大きくなっても、個体数密度が若干増加する前方差分 (ΔT_2) の場合を除くと、個体数密度の増加はみられなかった。塩素量についても、水温の場合と同様に、後方差分 (ΔCl_1)、前方差分 (ΔCl_2) 及び中央差分 (ΔCl_3) の3つの差分を定義し、*Favella taraikaensis* の個体数密度との関係を図20に示した。図20では、水温差分との関係はどのみだではないが、3つの場合とも差分値が正の方向で大きくなるにつれて、個体数密度の増加する傾向がみられ、差分値が負の方向で大きくなる場合には、個体数密度の増加はみられなかつ

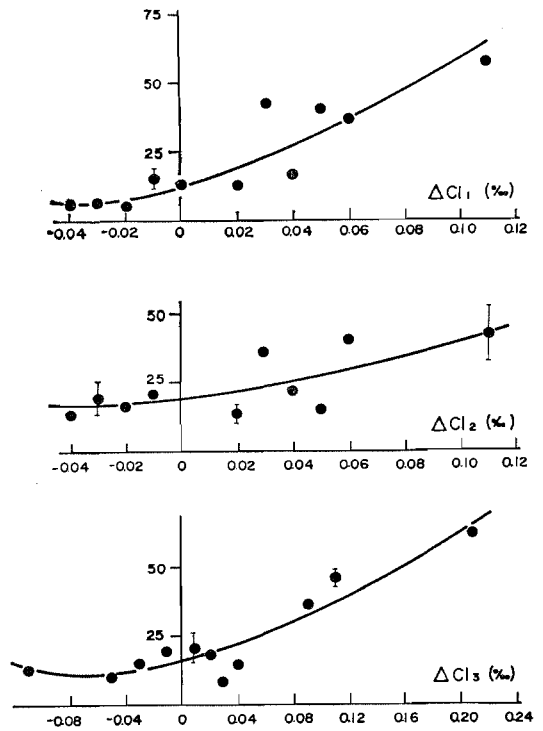


Fig. 20. Mean individual counts of *Favella taraikaensis* per liter (solid circles) and range of standard deviation (vertical lines) against the chlorinity differences between two successive sampling locations. The ordinate is individual counts of *Favella taraikaensis*. Data shown in Figs. 16 and 17 were used. ΔCl_1 , backward difference; ΔCl_2 , forward difference; ΔCl_3 , central difference.

た。

以上の結果から、*Favella taraikaensis* の個体数密度は、水温の水平差分がほぼ $+0.2^\circ\text{C}$ 以上、塩素量の水平差分が $+0.04\%$ 以上のときに高くなっていた。このことは、水温及び塩素量が図16において左から右に上昇しているときには個体数密度は増加しているが、逆に右から左へ上昇しているときには個体数密度は増加していないことに対応しており、本種と水温及び塩素量の相対水平分布が非対称であることを示している。この観測中に、水塊は全体として図16で右から左へ移動しており、移動する水温及び塩分の高い水塊の前面で *Favella taraikaensis* のパッチが形成されていたことになる。上記の結果は、水温及び塩素量の分布と *Favella taraikaensis* の

プランクトンの集中分布

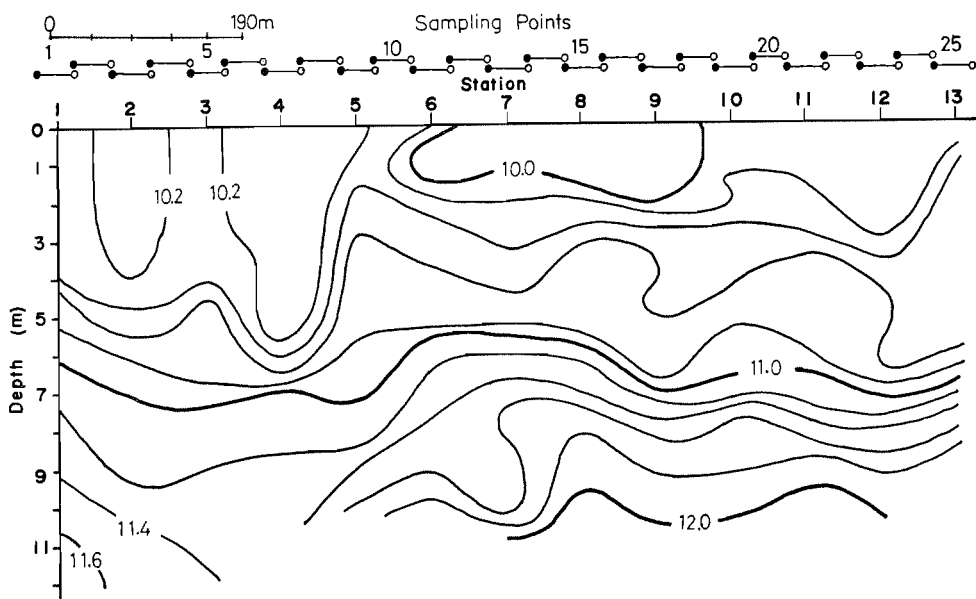


Fig. 21. Vertical temperature section along the course (Fig. 15) for plankton samplings in Maizuru Bay on the 19th of January 1971. Abscissa shows station number. Solid and open circles indicate starting points and ending points of the sampling, respectively.

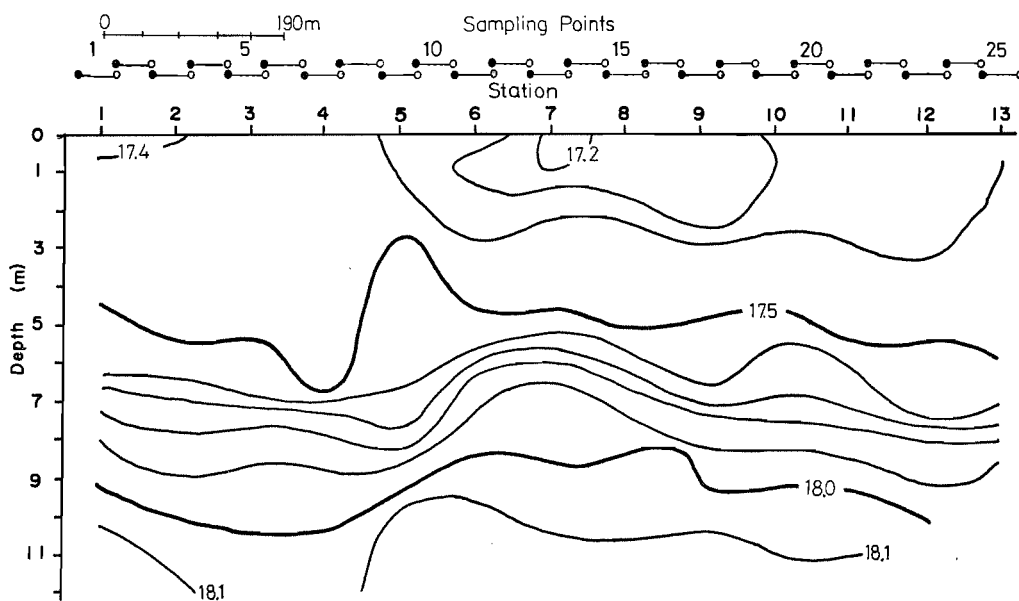


Fig. 22. Vertical chlorinity section along the course (Fig. 15) for plankton samplings in Maizuru Bay on the 19th of January 1971. Abscissa shows station number. Solid and open circles indicate starting points and ending points of the sampling, respectively.

パッチとの関係を調べる場合には、単に水平分布だけでなく、鉛直分布と関連させて考えていく必要性を示している。

水温及び塩素量の直線コース上の St. 1 から St. 13 までの鉛直断面図を図21, 22に示した。図21, 22では、水温と塩素量とはほぼ類似した分布傾向を示し、水温及び塩素量の躍層は水深7 m 前後でみられる。また、水温は、表面では約10℃であるが、10 m 深では約12℃と高くなっていた。このような水温逆転は、冬季の舞鶴湾において普通にみられる現象である。プランクトンが採集された90 cm 深から210 cm 深までの間では、St. 6 から St. 10 にかけて10℃以下の冷たい海水があった。塩素量は、表面では約17.2‰、10 m 深では18.2‰となってお

り、90 cm深から210 cm深の間では、St. 6 から St. 10 にかけて比較的到低塩分の海水があった。

総計13の観測点において、90, 120, 150, 180及び210 cm 深の5層から採集された *Favella taraikaensis* の個体数密度の鉛直プロフィールは、水温及び塩素量の鉛直プロフィールと関連させて、5つの型に大別された。その代表例を示した図23において、St. 1 は表面から210 cm 深まで水温及び塩素量ともにほとんど変化がない例である。

この場合に、*Favella taraikaensis* は、90 cm深で約50個体/l と高密度であるが、他の水深では10個体/l 以下の低密度となっており、海面の近くにパッチを形成していた。St. 5 は、水温が深さとともに徐々に上昇し、塩素量は120 cm 深までは減少するが、それ以深においては

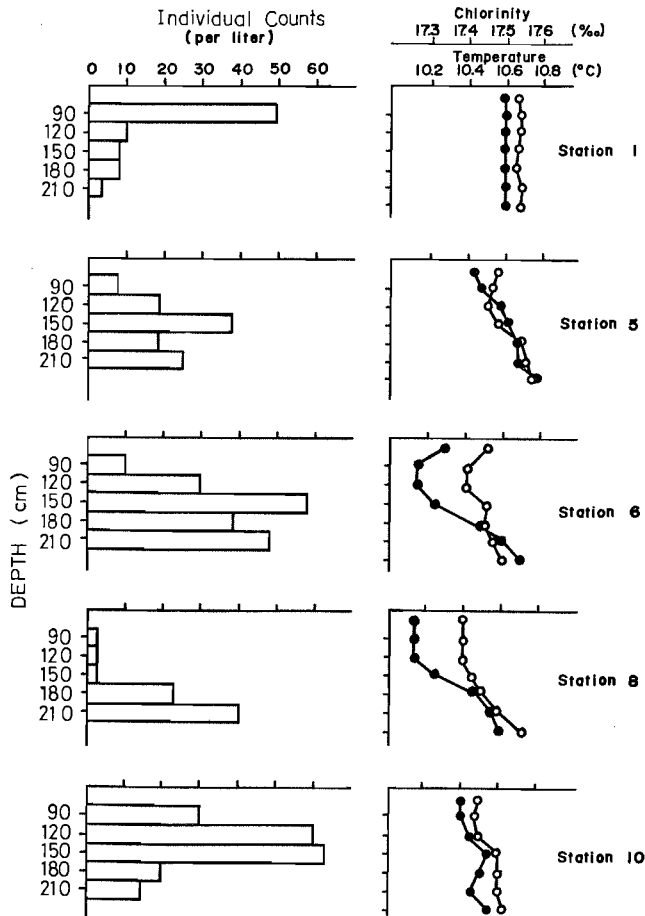


Fig. 23. Vertical profile of individual counts of *Favella taraikaensis*, temperature and chlorinity at the five stations (Figs. 15 and 21) in Maizuru Bay on the 19th of January 1971. Solid and open circles indicate temperature and chlorinity, respectively.

プランクトンの集中分布

徐々に増加する例である。*Favella taraikaensis* の個体数密度は、塩素量の極小層の下側、150 cm 深において、他の水深と比較して高くなっていたが、St. 1 でみられたほど明瞭なパッチではなかった。St. 6 は、水温及び塩素量ともに 120 cm 深までは減少するが、それ以降では、水温は深さとともに急に上昇し、塩素量は深さとともに徐々にしか増加しない例である。*Favella taraikaensis* は水温が急に上昇する 150 cm 深で高密度になっていた。St. 8 は、水温及び塩素量ともに表面から 120~150 cm 深まではほとんど変化がなく、それ以降では、両者の値は急に上昇し、明瞭な躍層が形成されている例である。*Favella taraikaensis* は 150 cm 深までは 10 個体/l 以下の低密度であったが、水温及び塩素量の躍層

が形成されている 180~210 cm 深においては個体数密度が高くなっており、パッチが形成されていた。St. 10 は、水温が 150 cm 深までは上昇するが、それ以降においては減少し、一方塩素量は表面から 90~150 cm 深までは徐々に増加するが、それ以降ではほとんど変化しない例である。*Favella taraikaensis* は、水温の極大値がみられる 120~150 cm 深において、パッチを形成していた。

水温及び塩素量の 30 cm 深間隔での 3 つの鉛直差分を、直線コース上から得られた試料に用いたのと同様に定義して、*Favella taraikaensis* の個体数密度との関係を調べた (図24, 25)。図24, 25から、水温及び塩素量の差分値が正の方向で大きくなるほど、個体数密度が高くなっていることが認められた。しかし、両者の関係は、直線コース上の水平分布における関係 (図19, 20) ほど、明瞭なものではない。これは、図23に示したよう

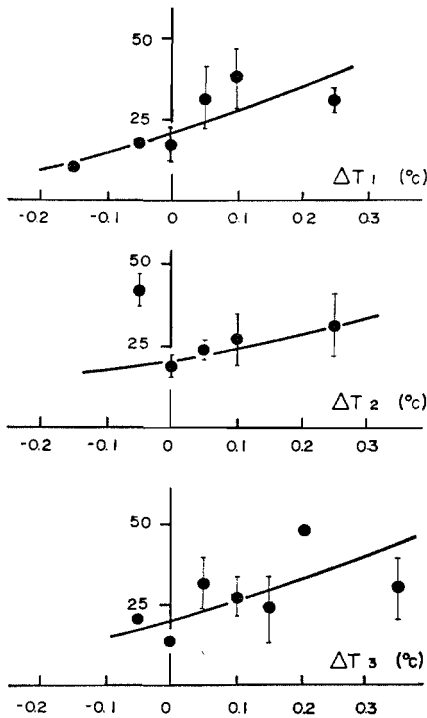


Fig. 24. Mean individual counts of *Favella taraikaensis* per liter (solid circles) and range of standard deviation (vertical lines) against the temperature differences between two successive sampling depths. The ordinate is individual counts of *Favella taraikaensis*. Data shown in Fig. 23 were used. ΔT_1 , backward difference; ΔT_2 , forward difference; ΔT_3 , central difference.

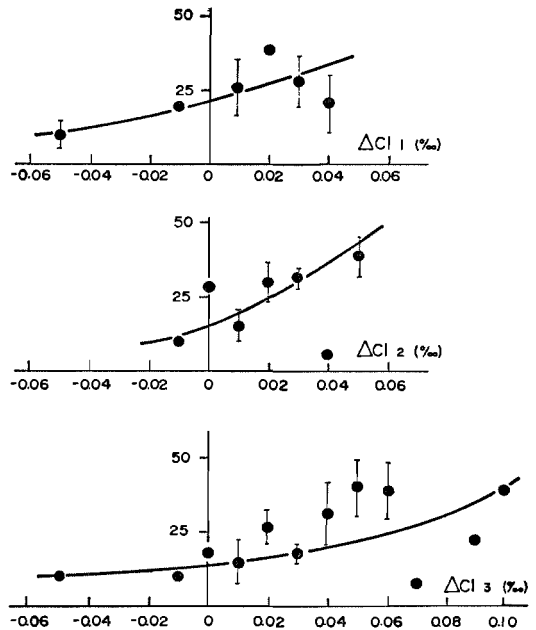


Fig. 25. Mean individual counts of *Favella taraikaensis* per liter (solid circles) and range of standard deviation (vertical lines) against the chlorinity differences between two successive sampling depths. The ordinate is individual counts of *Favella taraikaensis*. Data shown in Fig. 23 were used. ΔCl_1 , backward difference; ΔCl_2 , forward difference; ΔCl_3 , central difference.

に、水温及び塩素量の鉛直方向での勾配が大きい所では *Favella taraikaensis* の個体数密度は高くなっていたが、逆に個体数密度が高い所では、かならずしも水温及び塩素量の鉛直方向での勾配が大きいとは限らないことによるものと考えられる。

上述のごとく、*Favella taraikaensis* の鉛直プロフィールは、水温及び塩素量の鉛直勾配と密接に関連しており、両者の関係は次のようにまとめられる。水温及び塩素量の鉛直勾配が小さいとき、すなわち躍層が存在しないときには、表面付近において個体数密度が高くなり、水温及び塩素量の躍層が存在するときには、その躍層付近で個体数密度が高くなり、パッチが形成されていた。このような *Favella taraikaensis* の鉛直分布パターンの形成機構としては、次の2つの考え方が可能である。一つの考え方は、*Favella taraikaensis* は正の走光性などによって鉛直移動を行い、環境条件などに何も障害物がなければ、昼間には海面の近くに集積してパッチを形成するが、水温及び塩素量の躍層がある程度、発達すると、この躍層が障壁となってプランクトンが躍層を通過して海面近くまで上昇できずに、躍層付近に集積した鉛直分布パターンになるとするものである。もう一つの考え方は、水温及び塩素量の躍層は直接的には、*Favella taraikaensis* の行動に対して影響を与えないが、本種の餌料となる微細なプランクトンの鉛直方向における集積が水温及び塩素量の躍層と密接に関連して、この餌料生物が集積している水深において、*Favella taraikaensis* がパッチを形成するとするものである。どちらの考え方であれ、水温及び塩素量の躍層が *Favella taraikaensis* のパッチ形成に及ぼす影響は大きい。

Favella taraikaensis の直線コース上及び鉛直分布パターンの結果をまとめると、本種は、直線コース上の分布においても、また微細なスケールの鉛直分布においても、明らかにパッチ状の集中分布をしていた。さらに、直線コース上における集中分布は、水温及び塩素量の値そのものではなく、それらの水平方向での勾配と密接に関連していた。また、鉛直分布においては、水温及び塩素量の躍層が発達していないときには海面近くに、躍層が発達しているときにはその躍層付近で集中分布がみられた。ここで、*Favella taraikaensis* の直線コース上の分布と鉛直分布とにおける集中分布について、両者の関係を若干、検討してみる。直線コース上のプランクトンの試料は吸上口が固定された 150 cm 深から採集されたが、図21、22に示された水温及び塩素量の鉛直断面分布と図23に示された *Favella taraikaensis* の鉛直プロフ

ィルとから、150 cm 深における水温及び塩素量の変動と *Favella taraikaensis* の個体数密度の変動との関係をみると、図21、22において水温及び塩素量の水平方向での変動が比較的に大きい St. 5 から St. 6 にかけてと St. 9 から St. 10 にかけては、他の観測点と比較して個体数密度が高くなっている。すなわち、ポンプ採集器を用いて、150 cm 深からプランクトンの試料が採集されたとすれば、St. 5 から St. 6 にかけてと St. 9 から St. 10 にかけて、直線コース上分布のパッチが認められるであろう。したがって、直線コース上でみられたパッチ状の集中分布と、鉛直分布上にみられたパッチ状の集中分析とは、同一のものを別の側面からみていたことになる。しかも、プランクトンの集中分布の形成要因を水温や塩素量などの対応関係から検討していく場合には、プランクトンの水平分布を取り扱うよりも、むしろ鉛直分布を取り扱った方が有効であることを、今回の結果は示唆している。

今回の結果は、内湾域における生物の環境要因として、水温及び塩分の値そのものだけでなく、それらの水平及び鉛直方向での勾配もまた重要な意味をもっていることを示している。特にプランクトンの集中分布に対する要因として考える場合に、水温及び塩分躍層がプランクトンの昼夜移動などの行動に対して、障壁または間接的な誘引要因として作用している可能性を示している。

第4章 鉛直断面内のプランクトン分布

プランクトンの分布と海洋における物理・化学環境条件との関係については、プランクトン生態学の基本的な課題として、従来より多くの報告がある (Cassie, 1959b; Miller *et al.*, 1963; Stavn, 1971 等)。Cassie (1959b) によれば、*Eliminus* の nauplius 期の水平分布は水温及び塩分の水平分布と密接に関連し、その個体数密度は高温で、低塩な海域で高くなっていた。また、Miller *et al.* (1963) は、タラ類の稚仔魚が集まっている水深と、その海域における水温躍層の水深とが、周期的に対応した変動をしていることを報告した。

このようなプランクトンの分布と環境要因との対応関係は、プランクトンの種が違えば変化するであろう。また、プランクトンを種ごとの個体群として取り扱う場合だけでなく、何種類かのプランクトンの群集として取り扱う場合においても、物理・化学環境要因がその分布構造に及ぼす影響は大きい (Margalef, 1967)。プランクトンの集中分布やその形成要因をプランクトンの環境要因と対応させて明らかにしていくためには、水平分布よ

りむしろ鉛直断面内における分布構造を取り扱った方が有効であろう。

ここでは、鉛直断面内における数種類のプランクトン分布を調べ、その鉛直断面内にみられるプランクトンの集中分布と水温及び塩分の分布構造との対応関係を検討するとともに、プランクトン群集の種多様度指数と水温及び塩分の分布構造との関係について考察する。

1) 観測方法

ここで使用されたプランクトンの試料は、1972年と1974年の2回の観測において、連結式閉鎖ネットを用いて採集された。

a) 1972年の観測

観測は、舞鶴湾において、8月9日10時から11時までと、14時から15時までの2回行われた。プランクトンの採集は、直線上で、約200m 間隔の5点で行われた(図26)。連結式閉鎖ネットは、St. 1 においては6m 深まで降ろされ、6本のプランクトン試料が1m 間隔で採集され、他の観測点では10m 深まで降されて、10本の試料が1m 間隔で採集された。プランクトンの試料は、船上で5%中性ホルマリン海水液で固定され、観測が終わってから実験室において顕微鏡下で全量の計数が行われた。水温及び塩分は、水温一塩分計(TSURUMI-SEIKI)を用いて、5つの観測点において、底深が10m 以浅の場合には海底まで、それ以深の場合には10m 深まで1m

間隔で測定された。

b) 1974年の観測

プランクトンの採集は、舞鶴湾の京都大学水産実験所の沖合約200m の地点(図26の St. 2)において、4月27日、5月16、23日、6月5、15、26日の6回、午前10時から11時にかけて行われた。連結式閉鎖ネットは10m 深まで降ろされ、10本のプランクトン試料が1m 間隔で採集された。水温及び塩分は水温一塩分計(TURUMI-SEIKI)を用いて、海面から10m 深まで連続記録された。プランクトンの計数は、珪藻類については比較的細胞数密度が高い種類について、珪藻類以外の種類については出現するものすべてについて行われた。

2) 結果

a) 1972年の結果

鉛直断面内のプランクトンの分布観測は8月9日の午前と午後の2回行われたが、2回ともほぼ類似した結果が得られた。ここで取り扱う試料は、特に断らないかぎり、午前の観測によって得られたものである。

水温の鉛直断面図(図27)に示されているように、水温は、表面で約27.0℃、10m 深で約23.8℃であった。水温躍層は、2~3m 深にみられたが、St. 3 においては、少し深くなっていた。水温躍層の内部における水温の鉛直勾配は約0.8℃/m であり、水温躍層の底部の4m 深以深では、水温の鉛直勾配は小さくなり、約0.3℃/m 以下となっていた。塩分の鉛直断面分布は水温の分布バ

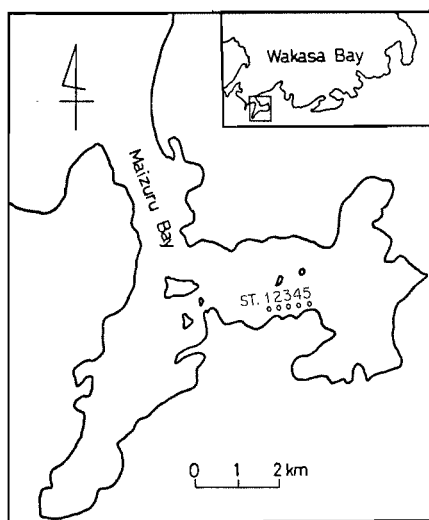


Fig. 26. Map of Maizuru Bay and positions of five sampling stations. The experiment was carried out on the 8th of August 1972.

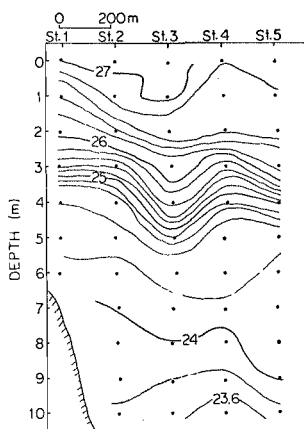


Fig. 27. Vertical temperature section. The experiment was carried out in Maizuru Bay from 10:00 to 11:00 hours on the 8th of August 1972. The location of the section is shown in Fig. 26.

ターンとよく類似しており、塩分躍層は2~4 m 深にみられた。

プランクトン試料における優占種は、*Oithona brevicornis* と *Ceratium furca* であった。また、比較的出現個体数が多かった種類は、*Penilia avirostris*, *Oikopleura dioica*, *Helicostomella longa* 及び *Ceratium fusus* であった。ここでは、鉛直断面内における上記6種の分布構造と水温及び塩分の分布構造との対応関係を調べた。

Oithona brevicornis: 鉛直断面内における本種の分布(図28)によれば、個体数密度は St.1 から St.4 までは 4~7 m 深で、St.5 では 2~9 m 深で高くなっていった。また、各観測点における最大個体数密度出現水深は、St.2 の場合を除くと、水温躍層よりも少し深い 4~7 m 深にみられた。*Paracalanus parvus* は、この *Oithona brevicornis* の分布構造とほぼ同様の分布パターンを示していた。

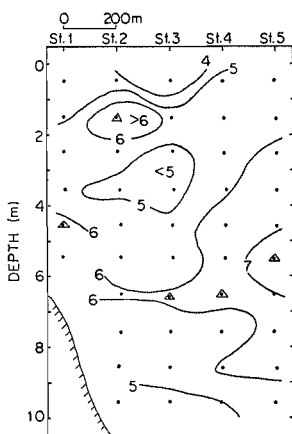


Fig. 28. Vertical section of the individual counts of *Oithona brevicornis* per one haul (converted to the natural logarithmic scale) in Maizuru Bay on the 8th August 1972. Triangles indicate the depth of maximum abundance of plankton in the water column at each station. The location of the section is shown in Fig. 26.

Ceratium furca: 鉛直断面内における本種の分布(図29)において、細胞数密度は 2 m 深で深で高くなっていった。特に、最大細胞数密度は 2~4 m 深の水温及び塩分躍層の内部にみられた。そこで、各観測点ごとの平均細胞数密度の違いによらず、鉛直方向での細胞数密度の変動と水温及び塩分の変動との関係を探るために、水

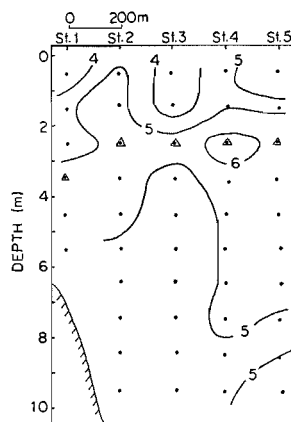


Fig. 29. Vertical section of the cell counts of *Ceratium furca* per one haul (converted to the natural logarithmic scale) in Maizuru Bay on the 8th of August 1972. Symbols are the same as in Fig. 28.

深 1 m 間隔における水温及び塩分の鉛直勾配の大きさの順位と、*Ceratium furca* の各水深における細胞数密度の大きさの順位とによる、スピアマンの順位相関係数が St.2 から St.5 までの観測値を用いて計算された。なお、順位相関係数の検定としては、オールドの方法が用いられた。その結果、St.2, 4 及び5においては、水温の鉛直勾配の大きさと *Ceratium furca* の細胞数密度の大きさとの間には、危険率 5% で有意な相関が認められた。しかしながら、塩分の鉛直勾配と *Ceratium furca* の細胞数密度との間には、有意な相関は認められなかった。この結果は、*Ceratium furca* の分布構造に対して、塩分よりも水温の分布構造が密接な関連をもっており、水温の鉛直勾配が大きいほど、本種の細胞数密度が高くなっていることを示している。

Penilia avirostris: 鉛直断面内における本種の分布(図30)によれば、St.1 の 3~4 m から St.5 の 4~8 m 深にかけて、個体数密度が高くなっており、この個体数密度が高い層の厚さは 1~4 m 程度であった。他の水深においては、個体数密度は非常に低くなっていた。最大個体数密度の出現水深は、各観測点において、3~6 m の間で変化していた。この水深の変化は、水温躍層底部の各観測点における水深の変化と、ほぼ対応していた。

Ceratium fusus: 鉛直断面内における本種の分布(図31)によれば、各観測点において、3~4 m 深を境として、その上・下層で細胞数密度の分布パターンが異なっ

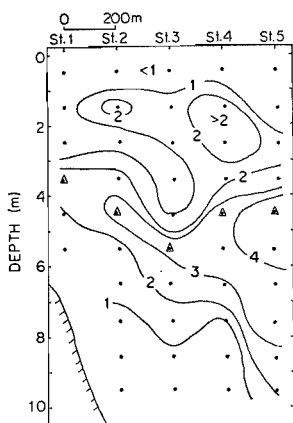


Fig. 30. Vertical section of the individual counts of *Penilia avirostris* per one haul (converted to the natural logarithmic scale) in Maizuru Bay on the 8th of August 1972. Symbols are the same as in Fig. 28.

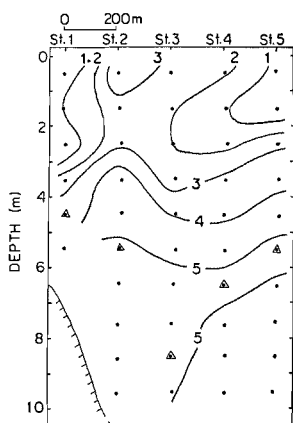


Fig. 31. Vertical section of the cell counts of *Ceratium fusus* per one haul (converted to the natural logarithmic scale) in Maizuru Bay on the 8th of August 1972. Symbols are the same as in Fig. 28.

ていた。すなわち、3~4 m 深以浅では細胞数密度が低く、等密度線はほぼ鉛直方向に走る傾向がみられたが、3~4 m 深以深では細胞数密度は上層と比較して約10倍高くなっており、等密度線はほぼ水平方向に走る傾向がみられた。また、鉛直断面内においてみられた *Ceratium fusus* の上・下層における異なった分布パターンの境界

(3~4 m 深)は、水温及び塩分躍層の水深とほぼ一致しており、水温及び塩分躍層があたかも *Ceratium fusus* の上昇運動の障壁になっているようにみえた。

Oikopleura dioica : 鉛直断面内における本種の分布(図32)によれば、2 m 深以浅の表層混合層で個体数が比較的高くなっており、2 m 深以深では、各観測点において個体数密度が極端に低くなっていた。しかしながら、2 m 深以浅の表層混合層において、*Oikopleura dioica* が全体的に多かったことではない。すなわち、St. 2 及び 4 においては、個体数密度が海面から 1 m 深までの間で高く、1 m 深から 2 m 深までの間では逆に低くなっていた。一方、St. 1 及び 3 においては、個体数密度が海面から 1 m 深までの間では低く、1 m 深から 2 m 深までの間では高くなっていた。各観測点における最大個体数密度の出現水深をみると、5つの観測点において、海面から 1 m 深までの間と 1 m 深から 2 m 深までの間で交互に現われており、*Oikopleura dioica* は表層混合層で集中分布するが、その空間スケールは比較的に小さいものと考えられる。

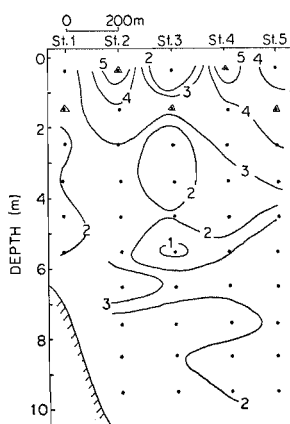


Fig. 32. Vertical section of the individual counts of *Oikopleura dioica* per one haul (converted to the natural logarithmic scale) in Maizuru Bay on the 8th of August 1972. Symbols are the same as in Fig. 28.

Helicostomella longa : 鉛直断面内における本種の分布(図33)によれば、個体数密度の変動範囲は小さく、この変動と水温及び塩分の鉛直断面内での分布構造との間に対応関係は見出せなかった。コペポダ類の nauplii の鉛直断面内の分布にも、*Helicostomella longa* の場合と

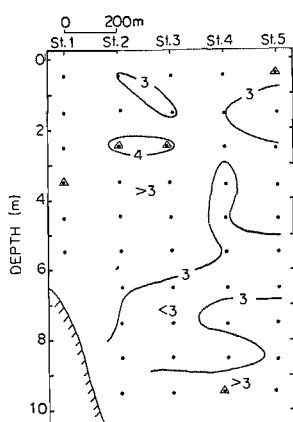


Fig. 33. Vertical section of the individual counts of *Helicostomella longa* per one haul (converted to the natural logarithmic scale) in Maizuru Bay on the 8th of August 1972. Symbols are the same as in Fig. 28.

同様に、水温及び塩分の鉛直断面内の分布構造との対応関係はみられなかった。

これまで、8月9日の午前の観測結果について述べてきたが、同日の午後の観測結果においても、鉛直断面内のプランクトンの分布には、午前の結果と類似した傾向

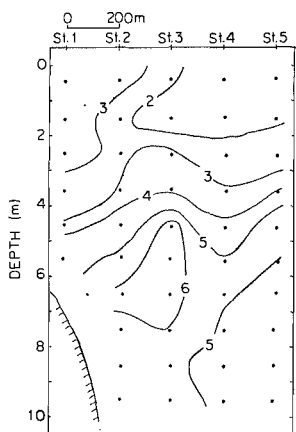


Fig. 34. Vertical section of the cell counts of *Ceratium fusus* per one haul (converted to the natural logarithmic scale). The experiment was carried out in Maizuru Bay from 14:00 to 15:00 hours on the 8th of August 1972. The location of the section is shown in Fig. 26.

がみられた。その一例として、*Ceratium fusus* の午後の鉛直断面内の分布を図34に示した。図34において、*Ceratium fusus* は、約4m深を境として、その上層では細胞数密度が低く、その下層では密度が高い分布パターンを示していた。この結果は、午前中の鉛直断面内の *Ceratium fusus* の分布パターン (図31) とほぼ一致していた。

次に、プランクトン群集が水温及び塩分の分布構造とどのような対応関係をもっているのかを、プランクトン群集の種構成の多様性を表わす指標として、次式の種多様度指数を用いて検討した。

$$\text{種多様度指数} = -\sum_{i=1}^S \left(\frac{n_i}{N} \right) \log_2 \left(\frac{n_i}{N} \right), \quad i=1, 2, 3, \dots, S$$

ここに S は試料中に出現したプランクトンの種類数を、 N は試料中の全プランクトン個体数を、 n_i は i 番目のプランクトン種の個体数を示す。ここで用いた種多様度指数の単位は、個体当たりの情報量ビットである。この種多様度指数は、試料中のプランクトンがすべて同一からなる場合 ($n_i=N, n_{j \neq i}=0$) に最小値0となり、試料中のプランクトンがすべての種類をそれぞれ等しい個体数だけ含む場合 ($n_1=n_2=n_3=\dots$) に最大値 ($\log_2 S$) となる。

今回得られたプランクトン試料について計算された種多様度指数は1.5~3.0ビットの間にあり、種多様度指数の鉛直プロフィールでみると水温及び塩分の躍層付近の水深において値が小さくなる傾向がみられた。そこで、水温及び塩分の水深1m間隔での鉛直勾配と種多様度指数との関係を調べてみた。水温の鉛直勾配と種多様度指数との関係を図35に示した。午前中に得られた観測値については、水温の鉛直勾配が0.5~0.7°C/m までは種多様度指数は2.5ビット前後で変動しているが、水温の鉛直勾配が0.7°C/m 以上になると種多様度指数の値は減少し、約2.1ビットとなっていた。したがって、水温の鉛直勾配が0.7°C/m 以上ある水温躍層内部において、種多様度指数の値が小さくなると言える。しかし、午後に得られた観測値については、水温の鉛直勾配が約1°C/m 以上になると、種多様度数の値は少し減少する傾向がみられるが、午前中の結果にみられるほど明らかなものではなく、午前と午後の結果とでは種多様度指数と水温の鉛直勾配との関係は異なっていた。また、午前と午後の結果において、種多様度指数と塩分の鉛直勾配との間には、注目されるべき対応関係はみられなかった。

b) 1974年の結果

この観測期間中、表面の水温及び塩分は、4月下旬の

プランクトンの集中分布

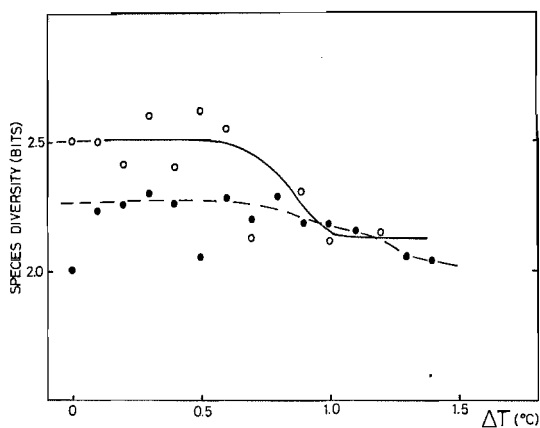


Fig. 35. Species diversity of plankton assemblage against the temperature gradient within one meter water column. Open circles are calculated values for the samples taken from 10:00 to 11:00 hours on the 8th of August 1972. Solid circles are calculated values for the samples taken from 14:00 to 15:00 hours.

約15℃と約31.0‰の値から6月下旬の約24℃と約33.5‰の値まで、それぞれ上昇していた。しかしながら、水温及び塩分の鉛直プロファイル(図36)でみると4

月下旬から6月下旬まで、ほぼ類似したパターンがみられた。

観測期間におけるプランクトンの優占種は、4月27日から5月16日までは、珪藻類で *Rhizosolenia hebetata* と *Eucampia zodiacus*, 珪藻類以外で *Oithona brevicornis*, *Ceratium fusus* 及び *Tintinnopsis beroidea* であり、5月28日から6月5日までは、珪藻類で *Leptocylindrus danicus*, 珪藻以外で *Oikopleura dioica*, *Oithona brevicornis* 及び *Ceratium fusus* であり、6月15日から26日までは珪藻類で *Coscinodiscus* sp., 珪藻類以外で *Ceratium fusus* 及び *Oithona brevicornis* であった。また、プランクトン組成を生物綱によってみた場合には、4月27日から5月28日までは、珪藻類が優占し、6月5日以降では、鞭毛藻類が優占していた。

観測期間中、常に優占種となっていた *Ceratium fusus* 及び *Oithona brevicornis* の深度/時間断面分布を 図37及び38に示した。*Ceratium fusus* は2~3m深を境として、その上層では細胞数密度が低く、下層では高くなっており、下層の細胞数密度は上層の密度と比較して10倍以上になっていた。この *Ceratium fusus* の高密度層から低密度層への移行帯は、2~3m深の水温躍層(図36)とほぼ一致していた。*Oithona brevicornis* は、6月5日以降において個体数密度が全水深で高くなるとともに、2~3m深における個体数密度が他の水深の密度と比較

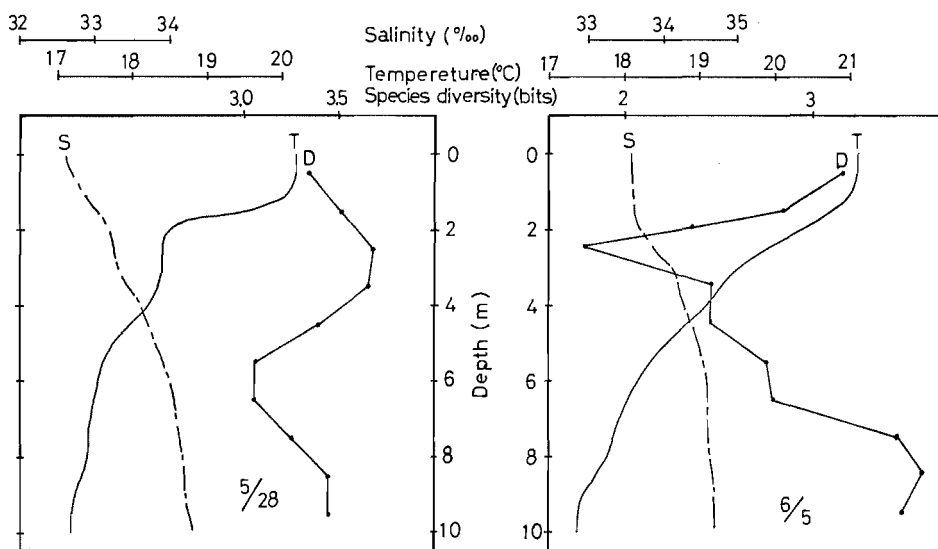


Fig. 36. Vertical profiles of temperature (T) and salinity (S), and calculated values of species diversity of plankton assemblage (D) at St. 2 (Fig. 26) in Maizuru Bay on the 28th of May and the 5th of June 1974.

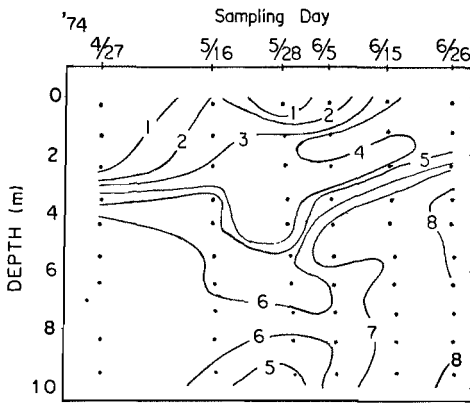


Fig. 37. Change in the vertical distribution of *Ceratium fusus* at St. 2 (Fig. 26) in Maizuru Bay during a period from April to June 1974. The cell counts per one haul is converted to the natural logarithmic scale.

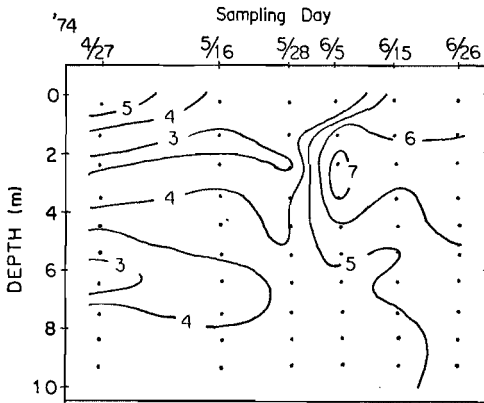


Fig. 38. Change in the vertical distribution of *Oithona brevicornis* at St. 2 (Fig. 26) in Maizuru Bay during a period from April to June 1974. The cell counts per one haul is converted to the natural logarithmic scale.

して高くなっていた。

出現期間が短い他のプランクトン種は、水温躍層との関係から次の4つのグループに分類できた。

(1) 水温躍層より浅い層で比較的に多く出現する種類：このグループに属するプランクトン種としては、*Coscinodiscus* sp., *Tintinnopsis corniger* 及び *Oikopleura dioica* があげられる。

(2) 水温躍層の内部においてプランクトン密度が高い

種類：このグループに属するプランクトン種としては、*Ceratium furca* 及び二枚貝の浮游幼生があげられる。二枚貝の浮游幼生の場合には、各水深における個体数密度の大きさの順位と水深 1 m 間隔における水温の鉛直勾配の大きさとの間でのスピアマンの順位相関係数において、危険率 5% で有意な正の関係が認められた。

(3) 水温躍層より深い層で比較的に多く出現する種類：このグループに属するプランクトン種としては、*Ceratium macroceros* 及び巻貝の浮游幼生があげられる。

(4) 水温躍層とは対応関係がみられない鉛直プロファイルをもつ種類：このグループに属するプランクトン種としては、*Helicostomella longa*, *Tintinnopsis beroidea* 及びコポポーダ類の nauplii などがあげられる。

4月下旬から6月下旬までの種多様度指数の深度/時間断面分布(図39)によれば、種多様度指数は、珪藻類が優占していた5月28日まではすべての水深において3.0ビット以上であったが、珪藻類が少なくなり鞭毛藻類が優占し始めた6月5日以降には2~7m深で2.5ビット以下となっていた。すなわち、種多様度指数と水温躍層との関係には、5月28日まではどちらかといえば水温躍層付近で種多様度指数が高くなり、6月5日以降においては水温躍層付近で低くなるという傾向がみられた(図36)。

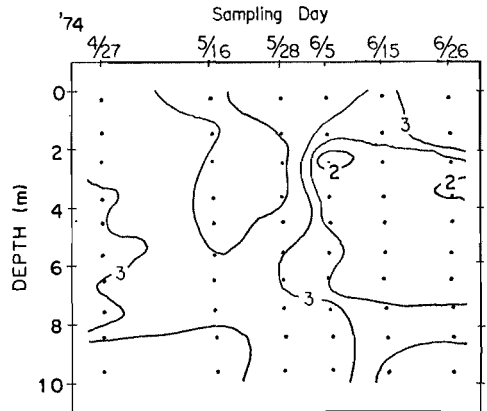


Fig. 39. Change in the vertical distribution of species diversity of plankton assemblage at St. 2 (Fig. 26) in Maizuru Bay during a period from April to June 1974.

3) 考察

プランクトンの鉛直分布構造は、時間的にも空間的に

も変化しているものと考えられる。今回、1972年8月には、柱状空間での午前と午後とにおけるプランクトンの鉛直分布の広がりについて、1974年には4月下旬から6月下旬にかけてのプランクトンの鉛直分布の変化について調べた。1972年8月の観測結果においては、プランクトンの鉛直分布構造は、午前と午後とを比較して、ほとんど変化していなかった。また、1974年の観測結果においては、*Oithona brevicornis* は5月までと6月以降とは異なった鉛直分布パターンを示していたが、*Ceratium fusus* は4月下旬から6月下旬まではほぼ類似した鉛直分布パターンを示していた。

Oithona brevicornis の場合には、6月以降の鉛直分布パターンは1972年8月の観測結果と類似しており、6月以降の夏期には、水温躍層付近で個体数密度が高くなる鉛直分布パターンをもつものと推定される。

Ceratium fusus の場合には、1972年及び1974年の2回の観測結果で、水温躍層付近を境界として、その上層において細胞数密度が低く、その下層において細胞数密度が高いという鉛直分布パターンが得られた。鳥海(1976)は、内湾域における1年にわたったプランクトンの調査結果から、表面と5m深とにおける*Ceratium fusus*の細胞数密度を比較すると、5m深の方が常に高くなっていたと報告している。したがって、今回得られたような*Ceratium fusus*の鉛直分布パターンは、時間的にも空間的にも比較的安定しているものと考えられる。

プランクトンが集中分布を形成する要因として、種々のものが考えられる。今回、得られた結果において、*Oithona brevicornis*、*Ceratium furca*及び二枚貝の浮游幼生などは、水温躍層の内部またはその付近に集中分布を示していた。特に、*Ceratium furca*と二枚貝の浮游幼生は水温の鉛直勾配と有意な相関がみられ、水温の鉛直勾配が大きいほど、プランクトン密度が高くなっていた。また、前章において、*Favella taraikaensis*は、水温躍層が発達している場合には、その躍層付近に集中分布を形成することを示した。このようなプランクトンの集中分布と水温躍層との関係は、それぞれのプランクトン種が有している生理・生態的な特性とプランクトンをとりまく物理・化学環境条件との対応によって生じるものと考えられる。例えば、プランクトンの昼夜移動が発達した水温及び塩分躍層によって阻止され、その結果として躍層の周辺でプランクトンの集積が生ずると考えられる。実際に、Harder(1968)は、シリンダー内部に密度躍層を人工的につくり、その中にいろいろのプランクトン種

を入れることによって、プランクトンの集中分布と密度躍層との関係を調べ、密度躍層が発達すると、プランクトンの行動が密度躍層によって阻止されて、この躍層付近に高密度の集中分布が形成されることを報告している。

*Ceratium fusus*や*Ceratium macroceros*などのように、ある水深を境として、その上層では低密度、下層では高密度という鉛直分布パターンをもつプランクトン種に対しては、光の条件や適水温といった要因が重要な意味をもつものと考えられる。しかし、*Ceratium fusus*以外のプランクトン種においては確かめられなかったが、*Ceratium fusus*の場合には、表面水温が4月下旬の約15℃から6月下旬の約24℃まで変化しているにもかかわらず、上記の鉛直分布パターンは維持されており、この*Ceratium fusus*の鉛直分布パターンを種の適水温という考え方で説明することはできない。また、Hasle(1950)が示唆したように、*Ceratium fusus*が負の走光性をもつと仮定すれば、本種の鉛直分布において、表層よりも中層または低層で細胞数密度が高くなることについては説明がつくが、この上層の低密度域と下層の高密度域との分布移行帯が常に水温躍層付近に存在することについては説明がつかない。したがって、この問題に対しては、他の要因を考える必要がある。

*Oikopleura dioica*のように、表層混合層において比較的小さなスケールで、しかも高密度のパッチをもつプランクトン種に対しては、ラングミュア循環などによって形成される海水の収束・発散作用が重要な意味をもつものと考えられる。柏井他(1980)は、16個のレーダー漂流ブイの同時追跡によって海面近くの収束・発散を調べるとともに、プランクトンの採集を行い、収束・発散とプランクトンの分布との関係を調査した。その結果によると、*Oikopleura dioica*は、収束の値がほぼ $1 \times 10^{-4} \text{ sec}^{-1}$ 以上の収束域において、他の海域と比較して個体数密度が10倍以上のパッチを形成していた。また、Owen(1966)の報告によれば、正の走光性をもつ*Oikopleura longicauda*は、海面の収束域において、海面が赤く着色するほど、高密度に分布していた。このように、*Oikopleura*類の分布には、海水の収束・発散作用と密接な関連がみられる。

*Penilia avirostris*の場合には、水温躍層の底部付近において比較的小さなパッチを形成していた。このようなパッチの形成要因については、餌料生物の分布などの生態的な条件において、水温躍層付近が、本種にとって有利な生活の場所になっているのかもしれない。

プランクトンの種多様度は、水温や塩分などの海水特性と同様に、生物環境特性を表わすのに使える可能性がある (Person and Takahashi, 1973)。Margalef (1967)によれば、種多様度の鉛直プロファイルは、普通、受光層の内部においては深度が大きくなるほど、値が大きくなるが、水温躍層付近では、しばしば値が減少すると報告している。水温躍層付近における種多様度の減少傾向は、今回の観測結果においても、6月以降の夏季に認められた。しかし、4月下旬から5月下旬にかけては、逆に水温躍層付近において種多様度の値は高くなっていった。このように、5月以前と6月以降とで、種多様度と水温躍層との関係が異なっていた理由としては、同一海域内における珪藻類の種多様度と鞭毛藻類の種多様度との間には、しばしば負の相関がみられる (Margalef, 1967) ことから考えて、今回の観測結果において5月以前には珪藻類が優占しており、6月以降の夏季には鞭毛藻類が優占していたことがあげられる。すなわち、プランクトン群集中の優占綱の違いが、水温躍層と種多様度との関係に影響を与えているものと推定される。また、プランクトンの組成に大きな変化がなければ、あるプランクトン種が集中分布する海域における種多様度の値は、そうでない海域における値と比較して、小さくなる傾向をもつ。珪藻類が優占していた5月以前においては、水温躍層付近で集中分布するプランクトン種はみられなかったが、鞭毛藻類が優占するようになった6月以降においては、*Ceratium furca* や *Oithona brevicornis* のように水温躍層付近で集中分布を示すプランクトン種が多くなっており、このことが、6月以降において種多様度の値が水温躍層付近で減少していた原因であると考えられる。

第5章 プランクトン鉛直分布の昼夜変動

こまでは、昼間のプランクトン分布について論じてきた。そして、*Favella taraiakensis* や *Ceratium furca* などは、水温躍層と密接な関連をもった集中分布パターンを有していることを示した。しかしながら、海洋における多くのプランクトン種について、昼夜の上下移動が報告されており (Russell, 1925; Nicholls, 1933; Clarke, 1933; Hasle, 1950; Eppley *et al*, 1968; George and Fernando, 1970; Tilzer, 1973 等)、昼間にみられたプランクトンの集中分布パターンが、夜間にも昼間と同様に維持されているとはかぎらない。したがって、このプランクトンの昼夜の上下移動は、集中分布を論じる上で重要な課題であるとともに、プランクトンが集中分

布を形成する一つの大きな要因になっているものと考えられる。

ここでは、24時間のプランクトンの鉛直分布観測を行い、昼間と夜間とにおけるプランクトンの集中分布パターンの違いを調べるとともに、昼夜の上下移動がプランクトンの分布構造に及ぼす影響について検討する。

1) 観測方法

24時間のプランクトンの鉛直分布観測は、舞鶴湾に臨む京都大学水産実験所の沖合約80mの底深約14mの定点 (図40) で、1972年9月と1975年6月にそれぞれ1回づつ行われた。

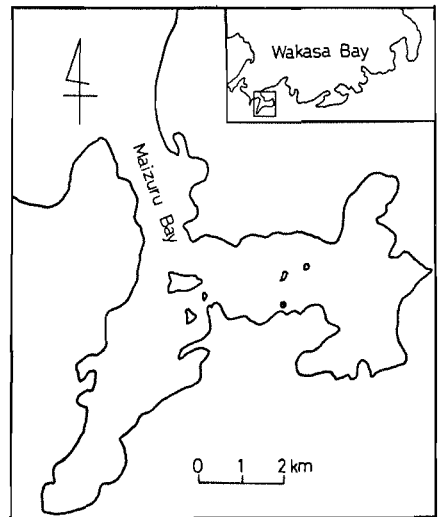


Fig. 40. Map of Maizuru Bay and sampling station (●). The experiments were carried out on the 8th and 9th of September 1972, and the 17th and 18th of June 1975.

1972年の観測では、9月8日の午前8時から翌朝の5時まで、3時間おきに連結式閉鎖ネットを用いてプランクトンの採集が行われた。なお、9日の8時のプランクトン採集は、激しい降雨のために中止された。この観測において、10個連結の閉鎖ネットが10m深まで降ろされ、1回のプランクトン採集で10個の試料が1m間隔で得られた。プランクトン試料は5%中性ホルマリン液で固定され、顕微鏡で計数された。水温及び塩分は、水温-塩分計 (TURUMI-SEIKI) を用いて、海面から10mまで連続的に測定された。

1975年の観測においては、6月17日の正午から翌日の正午まで、2時間間隔で計8回のプランクトン採集が行

われた。この観測においては、Van-Dorn 採水器を用いて、0, 2, 4, 7, 10及び13 mの各水深からプランクトンが採集された。得られた試料は、5%中性ホルマリン海水液で固定された後に、実験室において沈で濃縮され、顕微鏡下で計数された。水温及び塩分は、水温—塩分計を用いて、海面から13 m深まで1 m間隔で測定された。

2) 結果と考察

1972年9月の観測結果における水温の深度/時間断面分布を図41に示した。1 m深以浅の表層水温は、11時に最高(約28.4℃)を示し、その後、徐々に低下して、夜間には27.4~27.6℃であった。水温躍層は、3~5 mに深みられた。1975年の場合には、水温躍層は3~6 m深でみられ、約2 m深以浅及び6 m深以深においては、水温はほぼ一様になっていた(図42)。

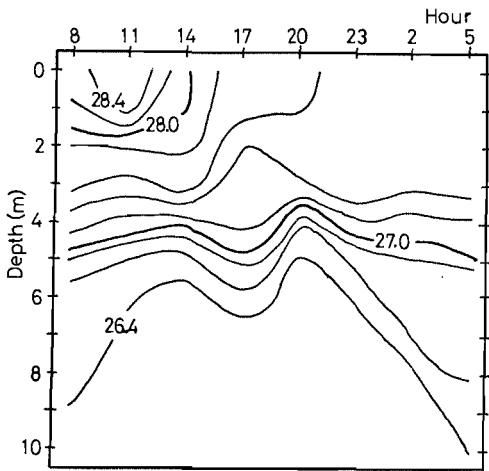


Fig. 41. Diurnal change in temperature vertical profile observed at a station (Fig. 40) in Maizuru Bay on the 8th and 9th of September 1972.

ここで扱うプランクトンの種類は、1972年の観測結果の場合には、*Ceratium furca*, *Oithona brevicornis* 及び *Paracalanus parvus* の3種で、1975年の場合には、*Ceratium fusus*, *Ceratium kofoidii*, *Oikopleura dioica*, *Penilia avirostris* 及び *Acartia clausi* の5種で、計8種である。

プランクトンの鉛直プロファイルは、24時間中に、種の昼夜の上下移動によって変化するとともに、プランクトン密度の水平分布上の偏りが潮流流などによって水平方向で移動することによっても変化する。そこで、今回の観測結果において、プランクトンの昼夜移動の有無は、

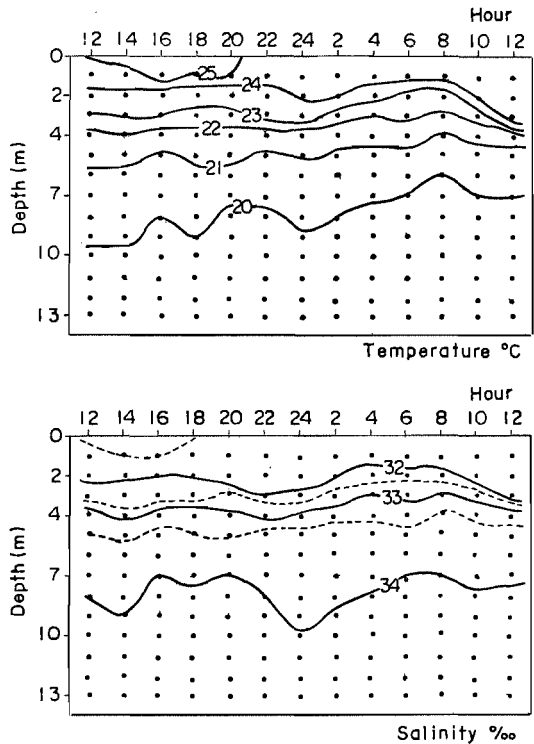


Fig. 42. Diurnal changes in temperature and salinity vertical profiles observed at a station (Fig. 40) in Maizuru Bay on the 17th and 18th of June 1975.

プランクトンの鉛直プロファイルの経時変化に上下移動と認められる連続性があるかどうかで判断された。

Ceratium furca: 本種の細胞数密度の鉛直プロファイルの経時変化(図43)において、細胞数密度が或る水深に集中して高くなる時間と水深は、11時の5~6 m深、14時の3~5 m深、17時の1~2 m深及び5時の0~1 m深となっており、本種は昼間には、水温躍層付近で比較的集中して分布し、夜間には全水深に分布する傾向がみられた。しかし、この傾向は日周期移動として認められるほど明瞭なものではなかった。*Ceratium furca*の細胞数密度(採集時刻ごとの水柱の平均値に対する割合、すなわち相対密度で示してある)と水深1 m間隔に対する水温勾配の大きさとの関係(図44)において、水温勾配が0.15℃/m以上のときに、*Ceratium furca*の相対密度は1以上になっていた。このこととは、水温勾配が0.15℃/m以上の場所において、採集時刻ごとの水柱の平均値をパッチの判定基準とした場合に、パッチが形成されていたことを示す。しかしながら、*Ceratium furca*

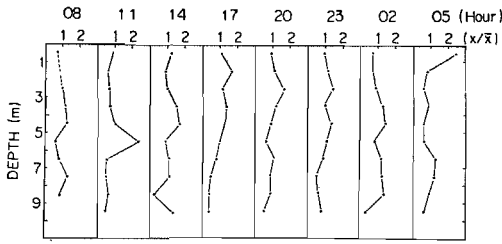


Fig. 43. Diurnal change in the vertical profile of *Ceratium furca* observed at a station (Fig. 40) in Maizuru Bay on the 8th and 9th of September 1972. The cell counts per one haul are converted to X/\bar{X} , where X is the cell counts at each depth interval and \bar{X} is the mean counts in the water column at each sampling hour.

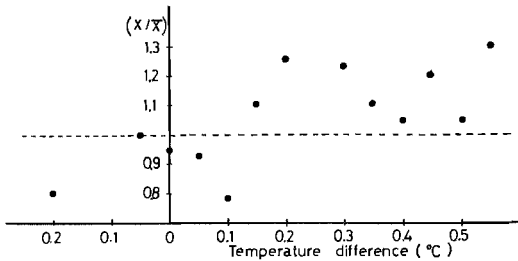


Fig. 44. Plots of abundance of *Ceratium furca* (X/\bar{X}) against the differences of temperature between two successive sampling depths on the 8th and 9th of September 1972. X is counts of cells at each depth interval, and \bar{X} is the mean counts in the water column at each sampling hour.

の相対密度と水深 1 m 間隔での塩分勾配との間には、水温勾配との間にみられたほど、明瞭な対応関係は認められなかった。このような *Ceratium furca* の鉛直分布構造と水温の鉛直勾配との関係は、前章の結果においてもみられ、本種の水温の鉛直勾配が大きい場所で細胞数密度が高くなる鉛直分布構造は、夏季の舞鶴湾においては、一貫した傾向であると考えられる。すなわち、*Ceratium furca* の夏季における鉛直分布構造に対しては塩分よりも水温の分布構造が密接な関連をもっているものと考えられる。Eppley *et al.* (1968) は、深さ 10 m の大型タンクを用いて、*Ceratium furca* の昼夜移動を調べ、昼間にはほとんどすべての *Ceratium furca* が表層に集まり、夜間にはそのうちの半数ほどが下層へ移動す

ることを報告した。また、Hasle (1950) も *Ceratium furca* の昼夜移動を観察している。彼らによって報告された *Ceratium furca* の昼夜移動を行う性質が普遍的なものであると考えれば、舞鶴湾において夏季みられる *Ceratium furca* の鉛直分布構造と水温の鉛直勾配との関係は、発達した水温躍層によって、本種の昼間に表面へ上昇する運動が阻止されることによって起きていることになる。したがって、舞鶴湾において夏季に水温躍層付近でみられる *Ceratium furca* の集中分布は、周年維持されているものではなく、水温の鉛直分布構造が変化すれば、当然、*Ceratium furca* の鉛直分布パターンも変化するものと予想される。

Oithona brevicornis と *Paracalanus parvus* : この 2 種のコペポダ類の個体数密度の鉛直プロファイルの経時変

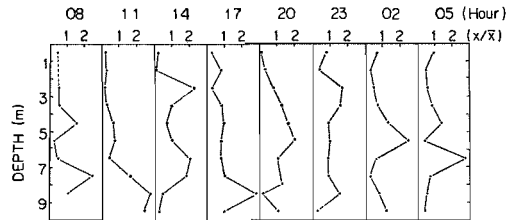


Fig. 45. Diurnal change in the vertical profile of *Oithona brevicornis* observed at a station (Fig. 40) in Maizuru Bay on the 8th and 9th of September 1972. The cell counts per one haul are converted to X/\bar{X} , where X is the cell counts at each depth interval and \bar{X} is the mean counts in the water column at each sampling hour.

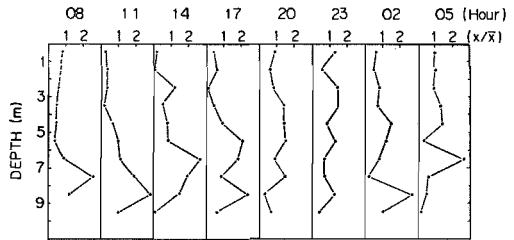


Fig. 46. Diurnal change in vertical profile of *Paracalanus parvus* observed at a station. (Fig. 40) in Maizuru Bay on the 8th and 9th of September 1972. The cell counts per one haul are converted to X/\bar{X} , where X is the cell counts at each depth interval and \bar{X} is the mean counts in the water column at each sampling hour.

プランクトンの集中分布

化 (図45, 46) において, 兩種の鉛直分布パターンの変化は互いに類似していた。すなわち, 兩種とも昼間には, 5~6 m 深以深で個体数密度が高くなって, 日没後の20~23時には, 個体は全水深に分散し, 夜半から日出までの2~5時には, 5~6 m 深以深で個体数密度が高くなって, 昼間と同様の鉛直分布パターンになっていた。したがって, 代表的なコペポダ類である *Calanus finmarchicus* などにみられる昼間には下層に多く, 日没とともに表層へ上昇し, 日出前後に素早く下降するという典型的な動物プランクトンの日周期移動 (Russel, 1925, 1926; Nicholls, 1933; Clarke, 1933等) は, この兩種のコペポダ類には認められなかった。

Ceratium fusus と *Ceratium kofoidii*: この2種の *Ceratium* の細胞数密度の鉛直プロファイルの経時変化を図47, 48に示した。兩種の *Ceratium* は, 昼夜間とも2~3 m 深以浅においては, ほとんど出現しておらず, 一方, 2~3 m 深以深においては, 細胞数密度がかなり高くなっていった。特に採集時刻ごとの水柱における最高細胞数密度がみられた水深は, 兩種ともにほとんどの場合に, 7 m であった。この2種の分布の上限について, 昼間と夜間とで比較すると, 夜間の方が少し浅くなって

いたが, 明瞭な昼夜の上下移動は認められなかった。Hasle (1950) は, *Ceratium fusus* が昼間には底層で細胞数密度が高く, 夜間には表面付近で高くなる典型的な昼夜の上下移動を行うことを観察し, この昼夜の上下移動が *Ceratium fusus* の負の走光性によるものであらうと推定した。また, 著者は, 前章において, 春季から夏季にかけての観測結果から, 水温躍層より上層において細胞数密度が低く, その下層で密度が高いという *Ceratium fusus* の昼間の鉛直分布パターンは, 観測期間中には常に維持されていることを示した。さらに, 今回の観測結果においては, *Ceratium fusus* の上述の鉛直分布パターンは昼夜間にかかわらず認められた。Hasle (1950) の報告と今回の観測結果と合せて考えると, 昼間と夜間とでは *Ceratium fusus* が水温躍層より下層で集中分布を形成する原因は, 異なってくるものと推定される。すなわち, 昼間においては, 本種が負の走光性を有していることによって, 光が分布の制限要因となり, 細胞数密度は上層で低く, 下層で高くなる。一方, 夜間には, 本来 *Ceratium fusus* は表層に上昇する性質をもっているが, *Ceratium furca* の場合と同様に発達した水温躍層によって, その上昇運動が阻止されているものと推定さ

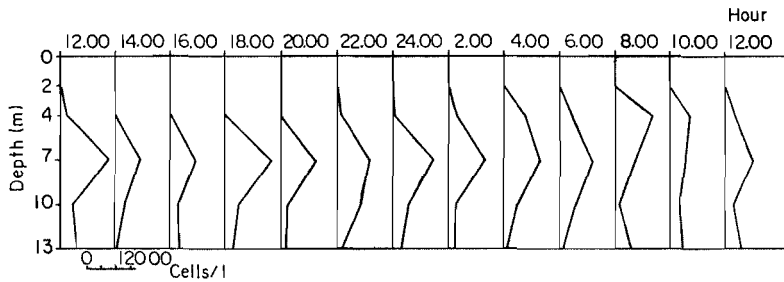


Fig. 47. Diurnal change in the vertical profile of cell density of *Ceratium fusus* observed at a station (Fig. 40) in Maizuru Bay on the 17th and 18th of June 1975.



Fig. 48. Diurnal change in the vertical profile of cell density of *Ceratium kofoidii* observed at a station (Fig. 40) in Maizuru Bay on the 17th and 18th of June 1975.

れる。ただ、昼間の鉛直分布パターンにおいて、採集時刻ごとの水柱における最高細胞数密度が出現する水深は、ほとんどの場合に、水温躍層の下側にみられ、昼間における本種の集中分布形成機構には単に光の要因だけでは説明できない側面があり、栄養塩類の分布状況などとのからみで、水温躍層が間接的な誘引要因として *Ceratium fusus* の行動に影響を与えている可能性が考えられる。*Ceratium kofoidii* の場合には、観測例が少ないために、*Ceratium fusus* の場合と同様には扱えないが、今回の観測結果から、*Ceratium fusus* と同様の集中分布形成要因が予想される。

Oikopleura dioica : 本種の個体数密度の鉛直プロフィールの経時変化を図49に示した。本種は、日出前後の4時と6時の場合を除くと、約7m深で浅で個体数密度が高くなっていた。すなわち、昼間には表層に多く、夜間には下層で比較的に多くなる上下移動がみられた。この昼夜の上下移動において、日没後の下降運動はゆっくりしていて不明瞭であったが、日出後の上昇運動は素早く、明瞭に認められた。したがって、このような昼夜における上下移動のパターンから、*Oikopleura dioica* は正の走光性をもつことが予想される。日出後の上昇運動は光に反応することによって素早く行われるが、日出後の下降運動は、光に対する反応がなくなるために、個体がゆっくり沈降することによって起きているものと考えられる。

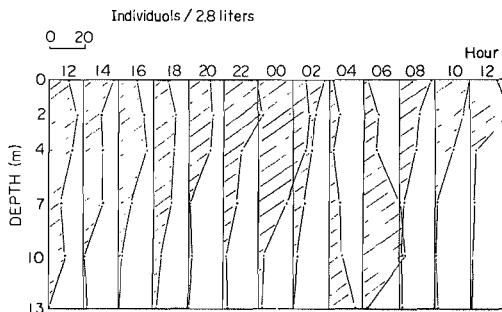


Fig. 49. Diurnal change in the vertical profile of individual density of *Oikopleura dioica* observed at a station (Fig. 40) in Maizuru Bay on the 17th and 18th of June 1975.

Penilia avirostris : 本種の個体数密度の鉛直プロフィールの経時変化を図50に示した。本種は昼夜間にかかわらず2~10m深の中層にのみ出現しており、採集時刻ごとの水柱における個体数密度のピークはほとんどの場合

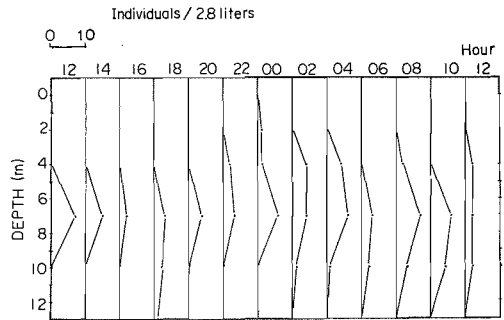


Fig. 50. Diurnal change in the vertical profile of individual density of *Penilia avirostris* observed at a station (Fig. 40) in Maizuru Bay on the 17th and 18th of June 1975.

に水温躍層の下側の7m深にみられた。本種の昼間と夜間との出現水深を比較してみると、夜間の方が少し浅くなっていたが、明瞭な昼夜による上下移動はみられなかった。前章において、*Penilia avirostris* は、昼間に水温躍層のすぐ下側の層で、高密度で比較的小さなスケールのパッチを形成していることを報告したが、今回もほぼ同様の観測結果が得られた。

Acartia clausi : 本種の鉛直プロフィールの経時変化(図51)において、*Acartia clausi* は、昼夜間において、明らかに上下移動を行っていた。すなわち、日没前の18時までは7m深で深で個体数密度が高くなっており、日没後の20時には個体は上昇し、4m深において個体数密度は最大となっていた。その後、個体数密度のピークが出現する深度はしだいに深くなり、日出後の6時以降に

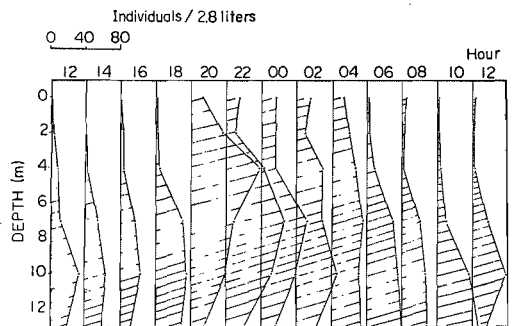


Fig. 51. Diurnal change in the vertical profile of individual density of *Acartia clausi* observed at a station (Fig. 40) in Maizuru Bay on the 17th and 18th of June 1975.

は再び 7 m 深以深で個体数密度が高くなり、4 m 深以浅では個体数密度が非常に低くなっていた。*Acartia clausi* が昼間に底層で濃密なパッチを形成することについては Anraku (1975) の報告がある。また、Furuhashi (1976) は、舞鶴湾において動物プランクトンの日周期移動に関する調査を行い、*Acartia clausi* が明瞭な昼夜間での上下移動を行うことを報告した。さらに、Conover (1956) は、*Acartia clausi* が昼夜間での上下移動を行うが、その上下移動が水温の鉛直分布構造と密接に関連していることを報告している。この報告によれば、水温躍層が浅の表層水温が 15~16°C 以下のときには、水温躍層の存在は *Acartia clausi* の昼夜間における上下運動に対してほとんど影響を及ぼさないが、表層水温が 15~16°C 以上に上昇すると、水温躍層によって *Acartia clausi* の日没後の上昇運動が阻止され、個体は水温躍層を通過して表面まで移動できなくなり、水温躍層付近に濃密な集中成分が形成された。今回の観測結果において、*Acartia clausi* の個体数密度のピークが出現する深度は、20時に最も浅くなり 4 m であった。一方、このときの表層水温は、24~25°C (図42) であり、Conover (1956) によって指摘された水温躍層が *Acartia clausi* の日没後における表面への上昇運動に対して阻止要因となるための基準水温 15~16°C を超えていた。したがって、今回の観測結果において、*Acartia clausi* が日没後の 20時に水温躍層の下側の 4~7 m 深で高密度に出現していた理由は、本種の日没後における表面への上昇運動が水温躍層によって阻止されたためと考えられる。

Acartia clausi の昼夜間における上下移動を詳細にみると (図51)、日没前後の上昇運動は 18~20 時に明瞭に認められた。しかし、その後は採集時刻ごとの最大個体数密度の出現水深はしだいに深くなっており、群として徐々に下降していた。Furuhashi (1976) によれば、*Acartia clausi* は、表層においては、日没直後に最大個体数密度を示し、その後、日出まで個体数密度を徐々に減少しており、一方底層においては、表層と比較して全く逆の傾向を示しており、今回の観測結果とほぼ同様の上下移動のパターンを示した。以上のことから、*Acartia clausi* の昼夜間における上下移動について考えてみると、本種は、日没直後に素早く上層へ移動するとともに 2~3 時間は摂餌などの目的のために活発に活動することによって上層に留まり、その後は、活動が穏やかになり、群としては徐々に沈降して、日出前にはすでに昼間と同様の鉛直分布パターンになるものと考えられる。すなわち、*Acartia clausi* の昼夜間での上下移動は、外洋

性のコペポダ類の上昇・下降運動のような能動的なもの (Russell, 1925; Clarke, 1933 等) とは異なり、日没後の上昇運動は能動的なものであるが、夜間から日出までの下降運動は能動的なものではなく、Bainbridge (1952) が *Calanus finmarchicus* で観察したように、コペポダ類では個体の動きが不活発になると個体は徐々に沈降するので、群全体として下降していくパターンをとるものと予想される。

プランクトンの日周期移動は海洋や湖沼ではよく知られた現象である。しかし、調査を行った季節や場所が異なれば、プランクトンの日周期移動のパターンは異なってくる。例えば、*Ceratium furca* や *Ceratium fusus* について Eppley et al (1968) や Hasle (1950) は明瞭な昼夜間での上下移動を報告しているが、舞鶴湾においては *Ceratium furca* の昼間における上昇運動及び *Ceratium fusus* の夜間における上昇運動が発達した水温躍層によって阻止され、Hasle (1950) などの報告とは異なった昼夜移動となっていた。さらに、George and Fernando (1970) は、湖においてプランクトンの昼夜観測を行い、数種類のプランクトンが冬季と夏季とでは全く逆の昼夜移動パターンを示すことを報告した。このようなプランクトンの昼夜移動のパターンに違いを起す要因として、栄養塩類や水温躍層があげられる。栄養塩類、特に窒素の過不足はプランクトンの昼夜移動と密接な関連をもっていることが知られている (Eppley et al, 1968)。また、水温躍層は、*Ceratium* 類や *Acartia clausi* の昼夜移動における上昇運動に対して、障壁として作用しているものと推定される。

第 6 章 プランクトンの集中分布とその形成要因についての考察

1) プランクトンの集中分布と水温躍層に対する相対鉛直分布

プランクトンの空間分布の特徴を明らかにするために、ランダム分布を予想して実測値をポアソン分布へあてはめようとする試み、また非ランダム分布を予想して実測値を負の二項分布やネィマン分布などの統計的分布型へあてはめて、プランクトンの空間分布の具体的な様相や機構を把握しようとする試みなどが現在まで数多くなされてきた (Cassie, 1959a; Barnes and Marshall, 1951 等)。しかし、現場から得られた資料を何らかの統計的分布型へあてはめようとする試みはいつでも成功するわけではなく、また、非ランダム分布型に良く適合したとしても、それはプランクトンの空間分布がランダム

分布ではないことを立証したにすぎない。

Wiebe (1972) はプランクトン分布に示されるパッチの空間的構造を解析するために、個体数密度の中央値を用いてプランクトンのパッチを定義し、パッチの大きさやパッチ間の距離などについて推定した。このようなプランクトンのパッチの空間分布構造は空間スケールのとり方によって変化する。著者は、*Ceratium furca* が大きな空間スケールのパッチの内部に、さらに小さなスケールのパッチを有する多重パッチ構造をもっていることを示すとともに、このような多重パッチ構造を解析するには、Wiebe (1972) が用いた方法よりも、移動平均法や I_0 法が適していることを示した。しかし、このようなプランクトンの空間分布構造に対する知見が増加しても、プランクトンの集中分布形成要因が何であるかはわからない。そこで、プランクトンの集中分布と環境要因との対応関係を調べることによって、集中分布の形成要因を解明しようとする試みが多くの研究者によってなされてきた。

Barnes and Marshall (1951) は、深さと時間とによる塩分の変化が4種類のコペポダの nauplius 期の個体数密度の増減に密接に関連していることを、Cassie (1959b, 1960) はプランクトンの水平分布が水温及び塩分の水平分布と対応関係をもっていることを報告した。さらに、Harder (1968) は、室内実験において、プランクトンの分布が塩分の鉛直プロファイルと対応関係もち、1‰以下の塩分変化に対してもプランクトンが反応することを報告した。また、水温躍層とプランクトンの

鉛直分布において、Miller *et al.* (1963) は、タラの稚魚の鉛直分布において、出現個体数の80%以上が水温躍層の内部にみられると報告した。

今回の調査で取り扱ったプランクトンの中で、*Oikopleura dioica*, *Ceratium furca*, *Penilia avirostris* 及び *Ceratium fusus* などには、水温躍層と密接な対応関係をもつ集中分布がみられた。ここで、水温躍層との相対位関係から、舞鶴湾におけるプランクトンの鉛直分布を分類すると、次の5つの型に分けられた(表5)。

- (1) 水温躍層以浅の表層混合層において、集中分布を示す型
(*Coscinodiscus* sp., *Oikopleura dioica* 等)。
- (2) 水温躍層の内部またはその付近において、集中分布を示す型
(*Ceratium furca*, *Favella taraikaensis* 等)。
- (3) 水温躍層のすぐ下側において、集中分布を示す型
(*Penilia avirostris*, *Acartia clausi* (夜間))。
- (4) 水温躍層以深の中・底層において、集中分布を示す型
(*Ceratium fusus*, *Gastropod veliger* 等)。
- (5) 水温躍層と無関係な鉛直分布を示す型
(*Helicostomella longa*, *Tintinnopsis beroidea* 等)。

上述のごとく、プランクトンの鉛直分布を水温躍層との相対位置関係によって分類できるが、これはプランクトンが集中分布を形成する原因について取り扱ったものではなく、あくまでも一つの見かけ上の対応関係にすぎない。したがって、プランクトンの集中分布形成要因に

Table 5. Vertical distribution patterns of plankton related to the thermocline.

	Phytoplankton	Zooplankton
In the surface mixed layer above the thermocline	<i>Skeletonema costatum</i> <i>Coscinodiscus</i> sp.	<i>Oikopleura dioica</i> <i>Tintinnopsis corniger</i>
Around and within the thermocline	<i>Ceratium furca</i> <i>Ceratium kofoidii</i>	<i>Favella taraikaensis</i> Pelecypod veliger <i>Oithona brevicornis</i>
Beneath the thermocline		<i>Penilia avirostris</i> <i>Acartia clausi</i> (night time)
In the deep layer below the thermocline	<i>Ceratium fusus</i> <i>Ceratium macroceros</i>	<i>Acartia clausi</i> (day time) Gastropod veliger
No relation to the thermocline		<i>Helicostomella longa</i> <i>Tintinnopsis beroidea</i> Copepod nauplii

Table 6. List of plankton studied in the present paper.

BACILLARIOPHYCEAE (珪藻綱)		Dimensions	Swimming organs	Mobility	Phototaxis	Diurnal migration	Patterns of aggregated distribution*
Order Centrales (円心目)							
	<i>Skeletonema costatum</i>	valve diameter, 18- 35 μ	—	—	—	—	A
	<i>Leptocylindrus danicus</i>	valve diameter, 6- 12 μ	—	—	—	—	?
	<i>Coscinodiscus</i> sp.	valve diameter, 80-400 μ	—	—	—	—	A
	<i>Rhizosolenia hebetata</i>	valve diameter, 5- 15 μ cell length, about 700 μ	—	—	—	—	?
	<i>Eucampia zoodiacus</i>	valve diameter, 40- 50 μ cell length, 20-100 μ	—	—	—	—	?
DINOPHYCEAE (渦鞭毛藻綱)							
Order Peridinales (ペリデイニ目)							
	<i>Ceratium furca</i>	body length, 125-325 μ	flagellum	weak	positive	up to the surface in the day time	B
	<i>Ceratium kofoidii</i>	body length, 80- 90 μ	flagellum	weak	?	?	B
	<i>Ceratium fusus</i>	body length, 225-550 μ	flagellum	weak	negative	up to the surface in the night time	D
	<i>Ceratium tripos</i>	body length, 150-350 μ	flagellum	weak	?	?	?
	<i>Ceratium macroceros</i>	body length, about 500 μ	flagellum	weak	?	?	D
CILIATA (繊毛虫綱)							
Order Tintinnida (有鐘目)							
	<i>Tintinnopsis beroidea</i>	oral diameter, 25- 40 μ body length, 40- 80 μ	cilium	intermediate	?	?	E
	<i>Tintinnopsis corniger</i>	oral diameter, 28- 33 μ body length, 150-225 μ	cilium	intermediate	?	?	A
	<i>Favella taraikaensis</i>	oral diameter, 70- 90 μ body length, 148-288 μ	cilium	intermediate	?	?	B
	<i>Helicostomella longa</i>	oral diameter, 17- 18 μ body length, 40- 63 μ	cilium	intermediate	?	?	E

CRUSTACEA (甲殻綱)							
Order Cladocera (枝角目)							
<i>Penilia avirostris</i>	body length, 0.8-1.3 mm	swimming legs	strong	?	?	G	
Order Calanoida (カラヌス目)							
<i>Paracalanus parvus</i>	body length, 0.7-1.0 mm	swimming legs	strong	negative (?)	up to the surface in the night time	?	
<i>Acartia clausi</i>	body length, 0.9-1.2 mm	swimming legs	strong	negative (?)	up to the surface in the night time	C (night time) D (day time)	
<i>Oithona brevicornis</i>	body length, about 0.5 mm	swimming legs	strong	negative (?)	up to the surface in the night time	B (in summer)	
TUNICATA (尾索綱)							
Order Appendicularia (尾虫目)							
<i>Oikopleura dioica</i>	body length, about 2 mm	tail	strong	positive	up to the surface in the day time	A	
LARVAE (幼生)							
Copepod nauplii	body length, about 0.5 mm	swimming legs	strong	?	?	E	
Pelecypod veliger	shell length, about 200 μ	cilium	intermediate	?	?	B	
Gastropod veliger	shell length, about 200 μ	cilium	intermediate	?	?	D	

*A, aggregated distribution in the surface mixed layer above the thermocline; B, aggregated distribution around and within the thermocline; C, aggregated distribution beneath the thermocline; D, aggregated distribution in the deep layer below the thermocline; E, no relation to the thermocline.

ついては、さらに他の環境要因やプランクトン自身もつ生態的な特性をも含めて、総合的に検討していく必要がある。

2) プランクトンの集中分布形成要因と水温躍層が果たす役割

プランクトンが集中分布を形成する原因として、Stavn (1971) は主要な要因を次のようにまとめている。

- (1) 光, 水温, 塩分及び栄養塩などの物理・化学的要素の勾配 (Vectrial pattern)。
- (2) 水の流動によるプランクトンの集積効果 (Stochastic-vectrial pattern)。
- (3) 生物集団内の増殖率の相違 (Reproductive pattern)。
- (4) 同種体群群の社会的行動 (Social pattern)。
- (5) 種間関係における相互作用 (Coactive pattern)。

これらの要因だけで、すべてのプランクトン種の集中分布について、完全に説明することは不可能かもしれない。しかし、これらの要因が個別に作用しているか、或は2つ以上の要因が複合的に作用しているかは別にして、これからの要因は、プランクトンが集中分布を形成することに対して、主要な役割を果たしていると考えられる。そこで、(1)~(5)までの要因について、従来の知見をまとめる中で、今回得られたプランクトンの集中分布パターンとの関連について検討を行う。

光, 水温, 塩分及び栄養塩類などの物理・化学的要素の勾配によって集中分布を形成するプランクトンは多い。*Acartia clausi* は、表層塩分が20~24%以下になると、塩分躍層が障壁となって夜間に表層へ浮上できなくなる (Lance, 1962)。また、この種は、表層水温が15~16℃以上になると、水温躍層によって夜間の表層への上昇運動が阻止されるといわれている (Conover, 1956)。今回の結果においても、*Acartia clausi* は、表層水温が24~26℃、表層塩分が約31.5%のときに、昼夜の上下移動を行うが、夜間の上昇運動で表面にまで達することができず、夜間に水温躍層付近に高密度な集中分布を形成しており、水温躍層がこの種の上昇運動に対して阻止要因となっていたと考えられる。このように水温躍層が昼夜の上下移動の阻止要因として作用することによって、水温躍層付近に集中分布が形成される他のプランクトン種としては *Ceratium furca*, *Ceratium fusus* 及び *Favella tarakaensis* があげられる。*Ceratium furca* の場合には、正の走光性を持ち、昼間に表層へ上昇する (Eppley et al, 1968) が、この昼間の上昇運動が発達した水温躍層のために阻止されることによって、*Ceratium*

fuscus の場合には、負の走光性にもち、夜間に表層へ上昇する (Hasle, 1950) が、この夜間の上昇運動が水温躍層のために阻害されることによって、水温躍層付近に集中分布が形成されるものと考えられる。*Favella tarakaensis* の場合には、昼夜移動はまだ確認されていない。しかし、昼間に水温躍層が発達していないときには表層で、水温躍層が発立しているときにはその躍層付近で、個体数密度が高くなる鉛直分布パターンから考えて、昼間に表層へ上昇する昼夜移動が予想され、その上昇運動が発達した水温躍層によって阻止されているものと推定される。また、*Ceratium furca* の場合には、夜間においても水温躍層付近で集内分布が認められた。*Ceratium furca* の夜間に表層から下層へ降下する細胞群は増殖に関与していることが予想されている (Eppley et al., 1968)。したがって、夜間におけるこの種の集中分布は増殖活動と関係している可能性があり、水温躍層は *Ceratium furca* の増殖機構における生理的な側面に何らかの形でかかわっているものと考えられる。

海洋においては、風生または熱生循環や内部波により、海面や躍層面に収束・発散域が形成される。海水中に浮遊し、しかも海水に対して相対速度をもつプランクトンは、このような海水の収束・発散作用によって、集積・分散される。Langmuir (1938) は、風と海水の流れを調べ、海面における収束域と発散域とが風の方向とはほぼ平行して交互に並び、収束域には海水の流れによって集められた浮遊物の“すじ”が形成されることを示した。その後、このラングミュア循環とプランクトンを含めた浮遊粒子の分布とに関する研究は、現在まで数多くなされてきた (Stommel, 1949; Woodcock, 1944; Owen, 1966; Sutchife et al., 1971; Stavn, 1971 等)。Stommel (1949) は、理論的に海水中の微細な粒子と対流細胞との関係を調べ、海水に浮く傾向にある粒子は収束域の下方の中間深度(表層混合層の底面の深度の1/2の深度)に集積され、逆に沈む傾向にある粒子は発散域の下方の中間深度に集積されることを示した。さらに、Stavn (1971) は、*Daphnia magna* の遊泳力を考慮に入れて、その分布パターンとラングミュア循環との関係を調べた。彼の報告によると、本種は昼間において光背反応と負の走光性及び水流に逆って泳ぐ性質をもっている。また、ラングミュア循環では、上昇流より沈降流の流速の方が大きい。ラングミュア循環の全体の流れが強いと、沈降流域ではあまりに流速が大きくて、*Daphnia magna* はそれに逆って泳ぎとどまることができず、流れの弱い上昇流域に集まる。全体の流れが弱いと、沈

降流域に集まり、全体の流れが中程度の強さであると対流渦の底部に集まることになる。さらに、実際の海洋におけるプランクトンの分布と対流細胞との関係について、Owen (1966) は、風のない日に *Oikopleura longicauda* の集積域が約 1.5 m 間隔ですじ状に平行して走っていることを観察し、風生でなく熱生の対流渦が存在することを主張するとともに、*Oikopleura longicauda* が正の走光性をもつことによって収束域に集積されることを示した。今回の結果において、*Oikopleura dioica* には、昼間に表層へ上昇する日周期移動がみられ、しかも昼間に約 2 m 深で浅の表層混合層で比較的小さな空間スケールで高密度の集中分布を形成していた。また、*Oikopleura dioica* については、海面近くの収束域において、集中分布を形成することが確認されている (柏井他, 1980) ことから考えて、*Oikopleura dioica* は、Owen (1966) が *Oikopleura longicauda* で示したのと同様の集中分布形成機構をもつものと考えられる。

植物プランクトンのパッチ形成要因の一つとして、その種のもつ増殖率と海水の水平・鉛直方向における混合拡散との関係があげられる。春季における植物プランクトンの大増殖は、限界深度 (単位面積下の水柱内で、全光合成量と全呼吸量とが等しくなる深度) が表層混合層より深い場合に起きるとされている (Sverdrup, 1953; Marshall, 1958; Cushing, 1962 等)。また、Kierstead and Slobodkin (1953) は、水塊内部における植物プランクトンの増殖率と拡散によって水塊内部から逸散するプランクトンの量との関係から、植物プランクトンが大増殖するためには、増殖するのに好適な水塊の大きさに最小限界があることを示した。著者他 (未発表) は、大阪湾での *Skeletonema costatum* の赤潮調査において、赤潮の発生海域が発達した水温躍層と水温の水平勾配が比較的大きい海域とによって囲まれる水塊にほぼ一致しており、このような水温分布パターンが崩れることによって赤潮も消滅するという結果を得た。今回の結果における *Coscinodiscus* sp. の水温躍層で浅の表層混合層で高密度となる鉛直分布パターンに対しては、発達した水温躍層のために、その上下層での対流が起こりにくくなり、その結果としてプランクトンは増殖に適した表層混合層に長時間滞留可能となることが、重要な役割を果たしているものと考えられる。

Clutter (1969) は、アミ類のパッチの観察から、動物プランクトンのパッチ形成に対して、同種個体群の社会的行動の重要性について論じた。さらに、Clutter (1969) が観察したような比較的小さく、しかも内

部個体数密度が非常に高いパッチを形成する動物プランクトンは少くない。例えば、*Daphnia hyalina* については Colebrook (1960) が、*Acartia plumosa* については著者他 (未発表) が、数種の *Acartia*、*Oithona oculata* 及び *Labidocera pavo* については上田 (未発表) が観察している。これらのプランクトンの swarm 状のパッチは、浅所において目視観察されたものであるが、深所においても同様のパッチを形成している可能性がある (Anraku, 1975)。今回の結果において、*Penilia avirostris* は、比較的小さく、しかも濃密なパッチをもつ鉛直分布パターンを有しており、swarm 状のパッチを形成していることが予想された。このような動物プランクトンのパッチが形成されるための同種個体群内での個体間の相互作用として、生殖活動があげられる。Brodskii (1967) や Blades (1977) が報告しているように、コペポダ類の生殖活動が海洋中で円滑に行われるためには、ある程度の個体数密度が維持される必要があり、そのためには動物プランクトンが生殖期に誘引物質などを用いることによってパッチを形成することは充分考えられる。しかしながら、海洋中で観察されたコペポダ類の swarm 状のパッチはかならずしも成熟個体だけで構成されているとはかぎらず (上田, 未発表)、生殖活動だけが動物プランクトンの swarm 状のパッチ形成要因ではないと考えられる。特に、*Penilia avirostris* の場合には、夏季に有性生殖をしていないことも考えられ、パッチ形成要因としては、例えば餌料生物の分布と本種の行動との関係などのプランクトンの種間関係における相互作用も、重要な役割をもつものと考えられる。

ここまで、プランクトンの集中分布形成要因について検討してきたが、当然のことながら種によっても、また採集された季節、時間及び場所の違いによっても、集中分布形成機構は異なっており、しかも複数の形成機構が重なりあう可能性もある。そして、水温躍層は、これらの形成機構に対して、直接的に或は間接的に関連をもっている場合が多く、その関連が認められるものについて、本研究において扱った場合を主として整理した結果、次の4つの類型を得た。

(1) 水温躍層で浅の表層混合層において、ラングミュア循環・ベナール循環・内部波などにより対流渦が形成され、その水平収束に関連して、集中分布が水理効果により形成される。

(2) 昼夜移動の際に、上昇するプランクトンが、水温躍層に阻止されることによって、集中分布が障壁効果により形成される。

(3) 水温躍層によって、その上下層間での対流混合が起こりにくくなり、遊泳力のない珪藻類などの植物プランクトンが、限界深度より浅い透過光の豊富な表層混合層に長時間滞留し、集中分布が増殖効果により形成される。

(4) 水温躍層に起因する餌料生物などの生物的環境要素の集中分布により、水温躍層付近がプランクトンにとって好適な場となることによって、集中分布が間接効果により形成される。

ここまで述べてきたプランクトンの分布パターンに及ぼす水温躍層の影響の仕方は、潮差が小さい日本海の小湾である舞鶴湾での例であり、潮差が大きい海域における場合との違いについて、将来、検討していく必要がある。

ここでプランクトンが海洋中で集中分布をもつ意味について考えてみる。珪藻類などの植物プランクトンにおいては、水温や栄養塩類などの環境条件が好適となっている海域で、増殖が盛んになり、その結果としてパッチが形成される。どちらかという受動的なものと考えられる。動物プランクトンにおいては、2つの意味が考えられる。海洋中で、本来低密度に分布しているプランクトンが生殖時期に誘引物質などの作用でパッチを形成することは、種を維持していくために、重要であろう。また、植物プランクトンなどの餌料の集中分布に対応した形で集中分布を形成することは、動物プランクトンの生存にとって、好適な条件となると考えられる。すなわち、動物プランクトンのパッチは能動的なものである。動物プランクトンによる捕食は、植物プランクトンにとって、負の要因として作用する。しかし、動物プランクトンの場合には、日周期移動などによって、そのパッチの状態は変化するし、また、動物プランクトンの捕食によって植物プランクトンの密度が減少すれば、植物プランクトンは動物プランクトンによって捕食されにくくなると考えられるので、植物プランクトンが壊滅的な打撃を受けることは少ないものと考えられる。このような植物プランクトンと動物プランクトンの関係が、海域における両者の量的なバランスに密接に関連していると予想される。

最後に、プランクトンのパッチを水産学的な立場から考えてみると、魚介類の稚仔にとって、海洋中で平均的には低密度に分布しているプランクトンが濃密なパッチを形成することは、摂餌活動を行う上で有利な条件となる。Lasker (1975) は、南カリフォルニア沖合海域において、カタクチイワン (*Engraulis mordax*) 仔魚の初

期摂餌について調べた。彼の報告によると、*Gymnodinium splendens* によって形成されたクロフィル極大層においては、仔魚の初期摂餌量が多くなり、その生残りが良くなる。逆に、嵐で極大層が消滅することによって、仔魚の初期摂餌量は少なくなり、生残りが悪くなる。したがって、カタクチイワンの仔魚がクロフィル極大層と出会うかどうか、仔魚の初期摂餌の成否、すなわち生残りに対して重要な意味をもつと考えられる。また、北海において、平均的には低密度に分布している *Oikopleura dioica* が異体類の稚魚によって多量に捕食されており、*Oikopleura dioica* の濃密なパッチが予想されていた (Shelbourne, 1962)。今回の調査において、著者は *Oikopleura dioica* が昼間に表層で濃密なパッチを形成することを確認している。このように、魚介類の稚仔の場合に、餌料となるプランクトンの濃密なパッチに出会う機会が多ければ多いほど、その群の生残率を高めることになる。すなわち、稚仔魚期にプランクトンの濃密パッチと出会う機会の多少が、その魚介類の生産量を決める重要な要因の一つと考えられる。

要 約

本論文では、内湾域におけるプランクトンの分布構造を明らかにし、その分け構造が環境要因とどのような対応関係をもっているかを調べる目的で、一連の観測を舞鶴湾において、1970年から1975年にかけて行ったが、その結果は次のように要約される。

1) 海洋におけるプランクトンの分布構造を把握するためには、研究対象とする分布構造の規模と研究目的とによって、その採集方法を変える必要がある。内湾におけるプランクトンの比較的小な空間スケールの分布を調査するために、水平分布観測用としてポンプを利用した採集器を、鉛直分布観測用として10個の閉鎖ネットを連結した採集器を作成した。さらに、プランクトン採集時におけるポンプ採集器の濾水量、おくれ時間、閉鎖ネットに対する所定水深以外からのプランクトンの混入率などについて調べた。その結果、これらの採集器はプランクトンの微細分布調査に適していることがわかった。

2) *Ceratium furca*, *Ceratium tripos*, コペポータ類及び、コペポータ類の nauplii の表面直線コース上の分布を水温及び塩分分布と関連させて検討した。その結果、ほぼ一定の水温・塩分値をもつ均質水塊と、異なった均質水塊との間に存在する境界水塊とで、*Ceratium furca* の細胞数密度の水準が、階段状に変動していた。また、

プランクトンの直線コース上に示されるパッチの大きさなどについて、3つの統計的な解析方法を用いて、比較検討を行った。その結果、*Ceratium furca* は大きなスケールのパッチの内部に、さらに小さなスケールのパッチを有する多重分布構造をもっており、このような多重分布構造の解析には、移動平均法と I_0 法とが適していることがわかった。

3) ポンプ採集器による直線コース上の調査と同時に、鉛直分布調査を行い、プランクトンの表面の水平分布上に示される集中分布が鉛直分布とどのような関連をもっているかを検討した。その結果、*Favella taraikaensis* の水平分布は、水温及び塩分の値そのものではなく、水温及び塩分の水平勾配と密接に関係しており、水温及び塩分の勾配が大きくなるほど、個体数密度が高くなる傾向がみられた。また、鉛直分布においては、水温及び塩分躍層が発達していないときは表面付近で、躍層が発達しているときにはその躍層付近で、個体数密度が高くなっており、本種の鉛直分布は水温及び塩分躍層に強く影響されていることがわかった。さらに、本種の水平分布における集中分布には、水温及び塩分躍層によって影響されている鉛直分布における集中分布と密接な関連が認められた。したがって、プランクトンの集中分布の形成要因について考察するには、水平分布だけでなく、鉛直断面分布と関連づけて調べるのがよいことがわかった。

4) 春季から夏季にかけて昼間に、10個の閉鎖ネットを用いて鉛直断面内の分布調査を行い、プランクトンの分布構造と水温及び塩分の分布構造と関連させて検討した。その結果、*Oikopleura dioica* などは水温躍層より浅い表層混合層に、比較的小さなスケールのパッチを形成し、*Ceratium furca* や二枚貝の浮遊幼生などは塩分断面構造とは無関係で、水温断面構造と強く相関し、特に水温の鉛直勾配が大きい所ほど、プランクトン密度が高くなっていった。*Ceratium fusus* などの細胞数密度は、水温躍層より浅い表層混合層で低く、躍層より深い層で、表層より約10倍も高くなっていった。このような *Ceratium fusus* の鉛直分布構造は、春季から夏季にかけて、ほとんど変化を示さなかった。また、*Penilia avirostris* は水温躍層の下側で比較的小さなスケールのパッチを形成していた。しかし、すべてのプランクトンの分布構造が水温及び塩分の分布構造となんらかの形で対応関係をもっているわけではなく、*Helicostomella longa* などのように水温及び塩分の分布構造と関係をもたない種もみられた。プランクトン群集の種多様度指数は、珪藻類が

優占していた5月以前には、水温躍層付近で他の水深と比較して値が高くなっていったが、鞭毛藻類が優占するようになった6月以降の夏季には、躍層付近で逆に値が減少していた。

5) ここまでは、昼間のプランクトンの集中分布と環境要因との対応関係について検討を加えてきたが、運動能力を有する多くのプランクトン種は日周期運動を行い、昼夜間で鉛直分布パターンを異にすることが知られている。そこで、24時間の昼夜採集を行い、これまで対象としてきたプランクトン種が、昼夜でその鉛直分布パターンをどのように変化させ、またその変化が水温躍層とどのような対応関係をもっているかを検討した。その結果、*Acartia clausi* は昼間では底層に集中分布しており、日没後に表層へ上昇する運動がみられるが、発達した水温躍層によってその上昇運動が阻止され、水温躍層の底部付近に濃密なパッチを形成することがわかった。また、本種は日没後に表層へ能動的に上昇し、2~3時間、活発に運動し、その後、活動が不活発になることによって、日出まで受動的に徐々に沈降するものと推定された。一般に日周期運動を行うといわれているコペポダ類の中で、*Oithona brevicornis* 及び *Paracalanus parvus* については、明瞭な日周期運動はみられなかった。*Ceratium furca* と *Ceratium fusus* については、他の湾において報告されている日周期運動とは異なったものがみられた。すなわち、昼間における *Ceratium furca* の水温躍層付近での集中分布と *Ceratium fusus* の水温躍層以深での集中分布とは、夜間においても維持されていた。

6) 上述の結果から、舞鶴湾におけるプランクトンの鉛直分布パターンと水温躍層との関係をまとめると、*Oikopleura dioica* や *Coscinodiscus* sp. などのように水温躍層より浅い表層混合層に集中分布をもつもの、*Ceratium furca* や *Favella taraikaensis* などのように水温躍層の内部に集中分布をもつもの、*Penilia avirostris* などのように水温躍層の底部に集中分布をもつもの、*Ceratium fusus* などのように水温躍層より深い層に集中分布をもつもの、*Helicostomella longa* などのように水温躍層と無関係な分布構造をもつものの5つのタイプに大別された。そして、このように分類されたプランクトン集中分布の形成要因は、種によって異なっていた。表層に比較的小さなパッチを形成する *Oikopleura dioica* の分布パターンは、本種の正の走光性と表層混合層における対流渦と関係していた。一方、表層での *Coscinodiscus* sp. などの植物プランクトンの集中分布に対しては、発達し

た水温躍層のためにその上下層の間で対流混合が起これにくくなり、その結果プランクトンの増殖に適した表層混合層に長時間滞留が可能となることが重要な役割を果たしていた。水温躍層周辺で集中分布がみられるプランクトンの中でも、*Acartia clausi* の集中分布は、夜間に表層へ上昇する運動に対して、水温躍層が障壁の役割を果たすことによって起これ、*Ceratium furca* の細胞数密度は常に水温の鉛直勾配の大きさと密接な相関をもち、水温勾配の大きい所に集中分布がみられた。水温躍層の底部付近に比較的小さなスケールのパッチを形成する *Penilia avirostris* については、餌料生物の集中分布などの生態的条件において、水温躍層付近が好適な生活の場となっていることが予想された。

7) 水温躍層は、プランクトンの集中分布パターンの形成機構に対して、直接的に或は間接的に関連をもっている場合が多く、その関連が認められるものについて、本研究において扱った場合を主として整理した結果、次の4つの類型を得た。

(1) 水温躍層以浅の表層混合層において、ラングミュア循環・ベナル循環・内部波などにより対流渦が形成され、その水平収束に関連して、集中分布が水理効果により形成される。

(2) 昼夜移動の際に、上昇するプランクトンが、水温躍層に阻止されることによって、集中分布が障壁効果により形成される。

(3) 水温躍層によって、その上下層での対流混合が起これにくくなり、遊泳力のない珪藻類などの植物プランクトンが限界深度より浅い透過光の豊富な表層混合層に長時間滞留し、集中分布が増殖効果により形成される。

(4) 水温躍層に起因する餌料生物などの生物的環境要素の集中分布により、水温躍層付近がプランクトンにとって好適な場となることによって、集中分布が間接効果により形成される。

References

- Anraku, M. (1975): Microdistribution of marine copepods in a small inlet. **Mar. Biol.**, **30**, 79-87.
- Aron, W. (1958): The use of a large capacity portable pump for plankton sampling with notes on plankton patchiness. **J. Mar. Res.**, **16**, 158-173.
- Barnes, H. and S. M. Marshall (1951): On the variability of replicate plankton samples and some application of "contagious" series to the statistical distribution of catches over restricted periods. **J. Mar. Biol. Ass. U.K.**, **30**, 233-263.
- Bainbridge, R. (1952): Underwater observations on the swimming of marine zooplankton. **J. Mar. Biol. Ass. U.K.**, **31**, 107-112.
- Beeton, A. M. (1960): The vertical migration for *Mysis relicta* in lakes Huron and Michigan. **J. Fish. Res. Bd. Canada**, **17**, 517-539.
- Berhard, M. and L. Rampi (1965): Horizontal micro-distribution of marine phytoplankton in the Ligurian Sea. **Botan. Gothoburgensia**, **3**, 13-24.
- Blades, P. I. (1977): Mating behavior of *Centropages typicus* (Copepoda: Calanoida). **Mar. Biol.**, **40**, 57-64.
- Brodskii, K. A. (1967): Calanoida of the far eastern seas and polar basin of the USSR. Israel Program for Scientific Translations Ltd., 440pp.
- Cassie, R. M. (1958): Apparatus for investigating spatial distribution of plankton. **New Zealand J. Sci.**, **1**, 436-448.
- (1959a): Micro-distribution of plankton. **New Zealand J. Sci.**, **2**, 398-409.
- (1959b): An experimental study of factors inducing aggregation in marine plankton. **New Zealand J. Sci.**, **2**, 339-365.
- (1960): Factors influencing the distribution pattern of plankton in the mixing zone between oceanic and harbour waters. **New Zealand J. Sci.**, **3**, 26-50.
- (1963): Microdistribution of plankton. **Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.**, 223-252.
- (1964): Improved filter-changer for a plankton pump. **New Zealand J. Sci.**, **7**, 407-516.
- Clarke, G. L. (1933): Diurnal migration of plankton in the Gulf of Maine and its correlation with changes in submarine illumination. **Biol. Bull. Woods Hole**, **65**, 402-436.
- and D. F. Bumpus (1950): The plankton sampler. An instrument for quantitative plankton investigations. **Amer. Soc. Limnol. Oceanogr. Spec. Publ.**, **5**, 1-8.
- Clutter, R. I. (1969): The microdistribution and social behavior of some pelagic mysid shrimps. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, **3**, 125-155.
- Colebrook, J. M. (1960): Some observations of zooplankton swarms in Windermere. **J. Anim. Ecol.**, **29**, 241-242.
- Conover, R. (1956): Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954 VI., Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. **Bull. Bingham Oceanogr. Coll.**, **15**, 156-233.
- Cushing, D. H. (1953): Studies on plankton populations. **J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.**, **19**, 3-22.

- (1962): An alternative method of estimating the critical depth. **J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.**, 27, 131-140.
- and D. S. Tungata (1963): Studies on calanus patch. **J. Mar. Biol. Ass. U.K.**, 43, 327-337.
- Della Croce, N. (1962): Aspects of microdistribution of the zooplankton. **Rapp. et Proc.-Verb., Cons. Internat. Explor. de la Mer.**, 153, 149-151
- Eppley, R. W., O. Holm-Hansen and J. D. H. Strickland (1968): Some observations on the vertical migration of dinoflagellates. **J. Phycol.**, 4, 333-340.
- Faller, A. J. and A. H. Woodcock (1964): The spacing of windrows of sargassum in the ocean. **J. Mar. Res.**, 22, 22-29.
- Fraser, J. H. (1968): The history of plankton sampling. Zooplankton sampling, Unesco, 11-18.
- Furuhashi, K. (1976): Diel vertical migration suspected in some copepods and chaetognaths in the inlet water, with a special reference to behavioural differences between male and female, noted in the former. **Publ. Seto. Mar. Biol. Lab.**, 22, 355-370.
- George, M. G. and H. Fernando (1970): Diurnal migration in three species of rotifers in Sunfish lake, Ontario. **Limnol. Oceanogr.**, 15, 218-223.
- Gibbons, S. G. and J. H. Fraser (1937): The centrifugal pump and suction hose as method of collecting plankton samplers. **J. Cons. Int. Explor. Mer.**, 12, 155-169.
- Grice, D. G. and K. Hulseman (1968): Contamination in nansen-type vertical nets and a method to prevent it. **Deep-Sea Res.**, 15, 229-233.
- Haeckel, E. (1890): Plankton studies: a comparative investigation of the importance and constitution of the pelagic fauna and flora. **Jena Z. Naturw.**, 25.
- Hansen, K. V. (1951): On the diurnal migration of zooplankton in relation to the discontinuity layer. **J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.**, 17, 231-241.
- Harder, H. (1968): Reactions of plankton organisms to water stratification. **Limnol. Oceanogr.**, 13, 156-168.
- Hardy, A. C. (1936): Observations on the uneven distribution of oceanic plankton. **Discovery Rept.**, 11, 511-538.
- Hasle, G. R. (1950): Phototactic vertical migration in marine dinoflagellates. **Oikos**, 2, 162-175.
- Haurv, L. R., J. A. McGowan and P. H. Wiebe (1978): Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. In Steele, J. H. (ed.), Spatial pattern in plankton communities. NATO Conference Series IV, 277-327.
- Kamikowski, D. (1974): Possible interactions between phytoplankton and semidiurnal internal tides. **J. Mar. Res.**, 33, 67-89.
- 柏井誠・桑原昭彦・坂本亘・加藤安雄 (1980): 沿岸海洋の変動-IV. 京都府立海洋センター報告, 3, 125-132.
- Kierstead, H. and L. D. Slobodkin (1953): The size of water masses containing plankton blooms. **J. Mar. Res.**, 12, 141-147.
- Kuwahara, A., T. Abe, M. Shimono, M. Kashiwai and M. Sinoda (1973): A pump sampler as a method of collecting plankton and its preliminary operation. **J. Oceanogr. Soc. Japan**, 29, 20-26.
- , M. Kashiwai and M. Sinoda (1975): Effects of temperature and chlorinity on the microdistribution of *Favella tarakaensis* HADA (ciliata) in Maizuru Bay. **J. Oceanogr. Soc. Japan**, 31, 1-6.
- Lance, J. (1962): Effects of water of reduced salinity on the vertical migration of zooplankton. **J. Mar. Biol. Ass. U.K.**, 42, 131-154.
- Langmuir, I. (1938): Surface motion of water induced by wind. **Science**, 87, 119-123.
- Lasker, R. (1975): Field criteria for survival of anchovy larvae: The relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. **Fish. Bull., U.S.**, 73, 453-462.
- Margalef, R. (1967): Some concepts relative to the organization of plankton. **Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.**, 5, 257-289.
- Marshall, P. T. (1958): Primary production in the arctic. **J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.**, 23, 173-177.
- Miller, D., J. B. Colton and R. R. Marak (1963): A study of vertical distribution of larvae haddock. **J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.**, 28, 37-49.
- Morisita, M. (1959): Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distribution pattern. **Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E.**, 2, 215-235.
- Nicholls, A. G. (1933): On the biology of *Calanus finmarchicus* III: Vertical distribution and diurnal migration in the Clyde sea area. **J. Mar. Biol. Ass. U.K.**, 19, 139-164.
- Owen, R. W. (1966): Small-scale horizontal vortices in the surface layer of the sea. **J. Mar. Res.**, 24, 56-65.
- Parson, T. M. and M. Takahashi (1973): Biological oceanographic processes. Pergamon Press Ltd., Oxford, 186pp.
- Pechlaner, R. (1972): The phytoplankton spring outburst and its conditions in lake Erken (Sweden). **Limnol. Oceanogr.**, 15, 113-130.
- Ragotzkie, R. A. and R. A. Bryson (1953): Correlation

- of currents with the distribution of adult *Daphnia* in lake Mendota. **J. Mar. Res.**, **12**, 157-172.
- Riley, G. A. (1946): Factors controlling phytoplankton populations on Georges Bank. **J. Mar. Res.**, **6**, 54-57.
- , H. Stommel and D. F. Bumpus (1949): Quantitative ecology of plankton of the western North Atlantic. **Bull. Bingham Oceanogr. Coll.**, **12**, 1-169.
- Russell, F. S. (1925): The vertical distribution of marine macroplankton. An observation on diurnal changes. **J. Mar. Biol. Ass. U.K.**, **13**, 769-809.
- (1926): The vertical distribution of marine macroplankton. The apparent importance of light intensity as a controlling factor in the behaviour of certain species in the Plymouth area. **J. Mar. Biol. Ass. U.K.**, **14**, 415-440.
- Shelbourne, J. E. (1962): A predator-prey size relationship for plaice larvae feeding on *Oikopleura*. **J. Mar. Biol. Ass. U.K.**, **42**, 243-252.
- Stavn, R. H. (1971): The horizontal-vertical distribution hypothesis: langmuir circulations and *Daphnia* distributions. **Limnol. Oceanogr.**, **16**, 453-466.
- Stommel, H. (1949): Trajectories of small bodies sinking slowly through convection cells. **J. Mar. Res.**, **8**, 24-29.
- Sutcliffe, W., R. Sheldon, A. Prakash and D. Gordon (1971): Relations between wind speed, langmuir circulation and concentration in the ocean. **Deep-Sea Res.**, **18**, 639-643.
- Sverdrup, H. U., M. W. Johnson and R. H. Fleming (1942): The oceans. Prentice-Hall, Inc., New York 1060pp.
- Sverdrup, H. U. (1953): On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. **J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.**, **18**, 287-295.
- Tilzer, M. M. (1973): Diurnal periodicity in the phytoplankton assemblage of a high mountain lake. **Limnol. Oceanogr.**, **18**, 15-30.
- 鳥海三郎 (1976): 油壺湾の *Ceratium* の垂直分布と季節的消長について。藻類, **24**, 55-61
- Wiebe, P. H. (1970): Small-scale spatial distribution in oceanic zooplankton. **Limnol. Oceanogr.**, **15**, 205-217.
- (1972): A field investigation of the relationship between length of tow, size of net and sampling error. **J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.**, **34**, 268-275.
- Woodcock, A. H. (1944): A theory of surface water motion deduced from the wind-induced motion of the physalia. **J. Mar. Res.**, **5**, 196-205.