

冬季日本海東部沖合域における大型カイアシ類群集と 各水系の環境との関係

橋詰 和慶^{1,2}・品川 汐夫³

Community structure of large-sized copepods in the eastern Sea of Japan in relation to the environment of water types, during winter.

Kazuyoshi HASHIZUME^{1,2} and Sekio SHINAGAWA³

Abstract : Community structure of large-sized copepods (total length of adult: >2 mm) was analyzed by Shinagawa's methods using zooplankton samples collected from 0-500 m vertical hauls with NORPAC nets at 18 stations during winter of 1997 in the eastern Sea of Japan. Using the population density of the predominant 13 species of large sized copepods, fuzzy cluster analysis among 14 stations identified 3 station groups (A: south, B: northeastern, C: north-western) in relation to the Subarctic Front adjacent to the Yamato Rise. According to the fuzzy cluster analysis among the 13 species, 3 species groups were identified. The population density of species group 1 (especially *Calanus sinicus*) was positively correlated to water temperature, and dominated in station group A where water temperature was high. Species group 2 (*Metridia pacifica*, *Paraeuchaeta elongata*, *Mesocalanus tenuicornis*, *Neocalanus plumchrus*) was eurythermal and extended to all the station groups (especially station group B). Species group 3 (especially *Neocalanus flemingeri*, *N. cristatus*) was negatively correlated to water temperature, and dominated in station group C where water temperature was low. These results and canonical correlation analysis suggest that the community structure of large-sized copepods is affected by the horizontal distribution of water temperature influenced by the Tsushima Warm Current.

Keywords : Multivariate analysis, Fuzzy cluster analysis, Sea of Japan, Copepoda, Community

1. 緒言

日本海は陸や敷居深度の浅い海峡に包囲され他の海洋から隔てられた海洋であり、温暖化など地球規模で起こ

る気象変動と、海況や生物量の長期変動との関係を究明する上で重要なモデル海域の一つと言える。しかし、本海域は水産資源の重要な餌生物である動物プランクトンの種別の定量的な分布調査がごく沿岸域に限られおり、沖合域では最近になってごく少数行われたのみである (PARK *et al.*, 1998; DOLGANOVA *et al.*, 1999)。特に荒天がちのため調査が容易でない冬季1月は皆無である。植物プランクトンの春季ブルーム(大増殖)を前にした重要な時期にも関わらず一般的な海洋調査すら十分に行われていない状況にある (HIROTA and HASEGAWA, 1999)。さらに、日本海は対馬暖流系水と亜寒帯系水の複雑な混在によって、暖海性生物および寒海性生物の重複分布域が太平洋に比べはるかに広くなることが知られ (西村, 1974; 長沼, 2000)、動物プランクトン群集の地理的差異の把握を大変難しくしている。以上のように調査が大変制約される中で得られた群集データを最大限かつ客観的に抽出し要約するためには、これまでの多くのプランク

¹ 独立行政法人水産総合研究センター日本海区水産研究所 〒951-8121 新潟市水道町1-1539-22 Japan Sea National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, 1-5939-22, Suido-cho, Niigata 951-8121, Japan

² (現住所) 独立行政法人国立環境研究所 〒305-8506 茨城県つくば市小野川16-2 National Institute for Environmental Studies, 16-2 Onogawa, Tsukuba-Shi, Ibaraki, 305-8506, Japan
E-mail address: hashizume.kazuyoshi@nies.go.jp

³ 下関短期大学 〒750-8508 山口県下関市桜山町1-1 Shimonoseki Junior College, 1-1, Sakurayama-cho, Shimonoseki, Yamaguchi, 750-8508, Japan
E-mail address: s.sinagawa@kohno.ed.jp

トン群集の研究のように単に種組成の類似度などを計算したり、群集組成の似た地点群や分布形の似た種群を分割ないし識別する(例えばPARK *et al.*, 1998)に留まらず、群集組成を規定する環境要因を定量的に解析する必要がある。

以上をふまえ本研究では、冬季の日本海東部沖合域全域の、動物プランクトンの現存量(湿重量)、主要分類群の個体数や現存量の組成、中でも特に量的に卓越する大型カイアシ類の種類相を調べ、さらには連続的に移行する群集の識別および、群集組成と環境データとの統計的解析に優れた品川の群集解析法(品川, 1984, 1992, 1999; 品川・多部田, 1998)を適用して、群集構造と環境との関連を調べる。

2. 材料と方法

1997年1月9-26日に水産庁調査船の開洋丸によって、

日本海沖合域を中心に計18地点で動物プランクトン試料を得た(Fig. 1, Table. 1)。採集は、濾水計(離合社製)を装着したノルパックネット(網目:0.33mm)を用い鉛直曳で行った。昼夜に関係なく採集していることから、夜間に上昇移動するものによる量的な違いの影響を小さくするため、鉛直曳の深度は500 m深からとした。水深の浅い大和堆周辺(H2, H3)と山陰沖(J2)では海底付近から留めた。

試料は採集後、直ちに5-10%中性ホルマリン海水にて固定保存した。動物プランクトンの主要分類群の組成は、適宜、採集標本をフォルサム式分割器を用いて分割し、分類群別の個体の計数と電子天秤を用いて湿重量の測定をすることで調べられた。成体で体長2 mm以上になるカイアシ類の大型種とそのコペポディッド幼体については、種別に計数し、濾水量(m^3)で割ったものに調査水深(m)を積算して個体数密度(ind./ m^3)を計

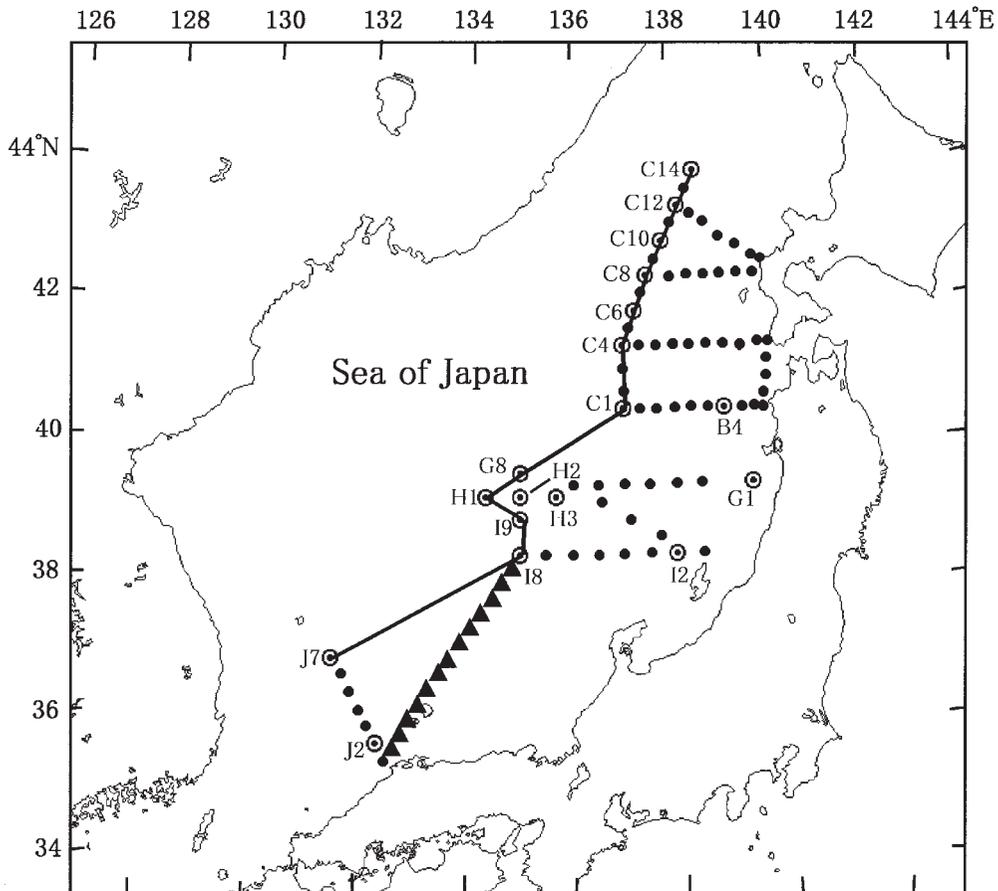


Table 1. Summary of sampling, 9–26th Jan., 1997.

| Sam-pling Station | Date | Latitude (°N) | Longitude (°E) | Maxi-mum sam-pling depth (m) | Bottom depth (m) |
|-------------------|---------|---------------|----------------|------------------------------|------------------|
| B4 | 1/9/97 | 40°35.1′ | 138°59.9′ | 500 | 3215 |
| C1 | 1/10/97 | 40°35.1′ | 137°00.0′ | 499 | 3182 |
| C4 | 1/10/97 | 41°29.9′ | 137°00.1′ | 500 | 3548 |
| C6 | 1/11/97 | 42°00.0′ | 137°14.9′ | 500 | 3628 |
| C8 | 1/11/97 | 42°30.0′ | 137°29.9′ | 500 | 3635 |
| C10 | 1/12/97 | 43°00.0′ | 137°50.0′ | 500 | 3635 |
| C12 | 1/12/97 | 43°30.0′ | 138°10.1′ | 499 | 3583 |
| C14 | 1/12/97 | 44°00.0′ | 138°30.1′ | 499 | 3116 |
| G1 | 1/15/97 | 39°30.0′ | 139°30.1′ | 492 | 557 |
| G8 | 1/17/97 | 39°40.0′ | 135°00.0′ | 500 | 998 |
| H1 | 1/17/97 | 39°19.7′ | 134°19.7′ | 500 | 1969 |
| H2 | 1/17/97 | 39°20.0′ | 135°00.0′ | 229 | 305 |
| H3 | 1/18/97 | 39°20.0′ | 135°40.4′ | 448 | 478 |
| I2 | 1/23/97 | 38°30.0′ | 138°00.1′ | 501 | 1560 |
| I8 | 1/24/97 | 38°30.1′ | 135°00.0′ | 500 | 2967 |
| I9 | 1/24/97 | 39°00.0′ | 135°00.1′ | 499 | 2861 |
| J2 | 1/26/97 | 35°45.0′ | 132°20.1′ | 198 | 235 |
| J7 | 1/26/97 | 36°58.4′ | 131°27.6′ | 500 | 2090 |

算し、同様に現存量 (wet weight/m²) も求めた。

さらに、水温と塩分はCTD (WOCE仕様, Seabird製, SBE-9plus) により動物プランクトン調査地点に加えその周辺海域の計77地点において、また水温のみであるがXCTD (鶴見精機製TSK-XCTD) により13地点 (1月25–26日) において、表面の水温・塩分はバケツで採水したものを棒状水温計とAutosal Laboratory Salinometer (Guildline製, 8400A) により、それぞれ測定した。各地点の平均水温・塩分は、基準層 (0, 10, 20, 30, 40, 50, 75, 100, 125, 150, 200, 300, 400, 500 m) の測定値から計算した。また、舞鶴海洋気象台による10地点 (Sm1443–1452) の水温・塩分 (1997年1月15–16日)、19地点 (TM1–19) の水温 (1997年1月14–21日) や10地点 (Sm1453–1462) の塩分 (1月31–2月1日) のデータ (舞鶴海洋気象台, 1997) も調査域の海洋構造の検討対象とした。クロロフィル*a*濃度 ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) は、動物プランクトン調査地点の8層 (0, 20, 50, 75, 100, 200, 300, 500 m) からの採水試料を蛍光法により測定した。ガラス繊維濾紙 (Whatman GF/F filter) で試水約100mlを濾過したあとにN, N-ジメチルホルムアミドで色素を抽出し (SUZUKI and ISHIMARU, 1990), 分光蛍光光度計 (日本分光製 FP-777) で測定した。また、

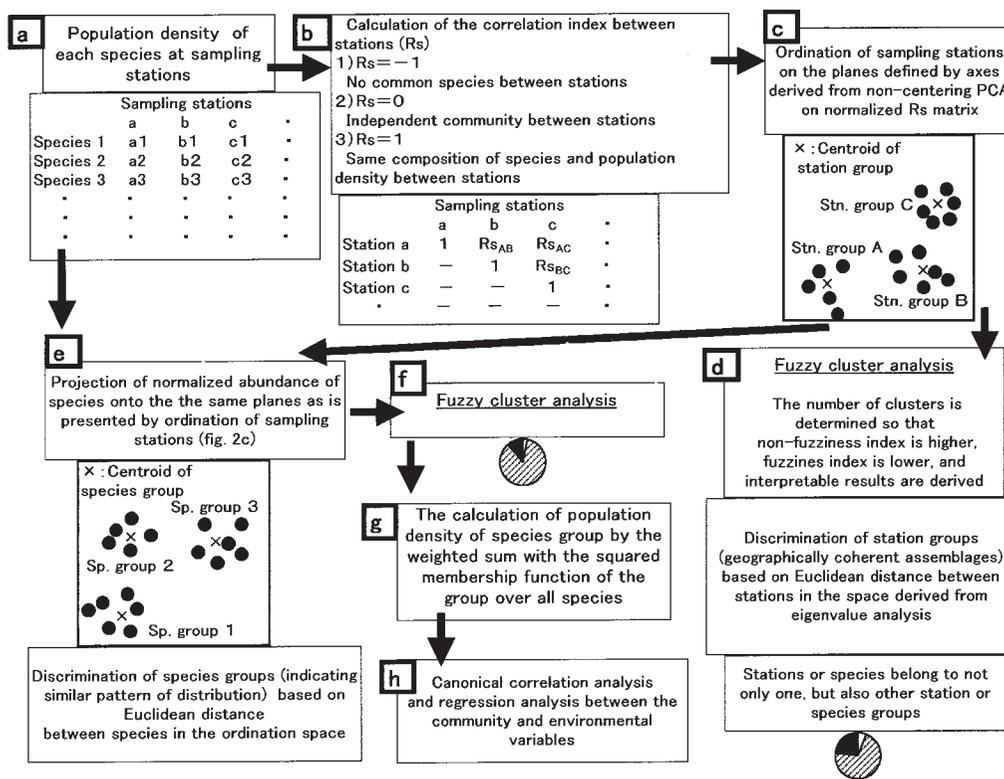


Fig. 2. Diagrammatic summary of the steps used in Shinagawa's community analysis.

クロロフィル a 濃度は、8 層の中で最大となるものを各地点の代表値とした。

大型カイアシ類の群集解析は、群集区分に留まらず群集組成を規定する環境要因を解析する品川の一連の群集解析法により行った (Fig. 2)。まず、各地点の種の個体数組成 (Fig. 2a) から計算した地点間相関指数 (R_s , 品川 1984) の行列 (Fig. 2b) に中心化しない主成分分析を適用し、各地点を寄与率の大きい軸 (今回は I-III の 3 軸) による座標空間に投影して (Fig. 2c)、地点を座標づけた (R_{sn} 法, 品川・多部田, 1998)。次に各種を地点の座標づけと同じ主成分空間に射影して、種も座標づけした (Fig. 2e)。これらの座標空間内で群集組成・分布形が類似する地点・種の集まりを、ファジィクラスター解析 (宮本, 1999) により、それぞれ地点群・種群として識別した (Fig. 2c-f)。群の分割数は、分割度 (品川, 1984のQ) や分割係数 (品川, 1984のP) が大きく、あいまい度 (品川, 1999のF) が小さく、かつ解釈が容易となるように試行計算を繰り返して定めた。この分割は二者択一的ではないので、各地点・種は所属率の配分比により複数の群へ帰属した (Fig. 2d, 2f, 品川, 1992)。さらに、各種の地点別個体数密度をその種の所属率の二乗の割合で重みづけした上で、これを種群別に合計し、種群の個体数密度を地点別に算出した (Fig. 2g)。加えて、群集変数群 (地点別の種群の個体数密度や種類数など) と環境変数群 (水温など) との間で正準相関分

析 (Canonical Correlation Analysis: CCA) を行い (品川・多部田, 1998)、各地点を両変数群の共通一次空間に配置して、群集組成と環境変数の共通要因を推察した (Fig. 2h)。ただしこの際、種群の個体数密度は 1 を加えて常用対数に変換した値を用いた。最後に、群集変数を従属変数に、環境変数を独立変数にして回帰分析を行い、両者の関係を統計的に解析した (Fig. 2h)。その際、複数のモデル式を仮定して、それぞれのパラメータを重みづけの非線型最小二乗法 (マルカール法) により推定し (中川・小柳, 1982)、赤池情報量規準 (Akaike's Information Criteria: AIC) を計算して最も有意なモデル式を選択した (鈴木, 1995)。AIC₀ (従属変数が独立変数とは全く無関係に正規分布モデルに従う場合の AIC の値) より小さい AIC を得れば、式のあてはめは有効と判断した。

3. 結果

3.1. 海洋環境

100m 深水温をみると沖合域 (2-4 °C) から沿岸域 (12-14 °C) に向かい顕著に昇温しており、中間的な水温帯となる 100m 深 7 °C 等温線付近を亜寒帯収束線 (森安, 1972; 長沼, 2000) とした。この収束線は、大和堆の南方から北海道西方沖 (C10) にかけて大きく蛇行していた (Fig. 1, Fig. 3a)。一方、100 m 深塩分では山陰沖 (J2 付近)、大和堆 (I9 付近) に 34.2 以上の高塩分水

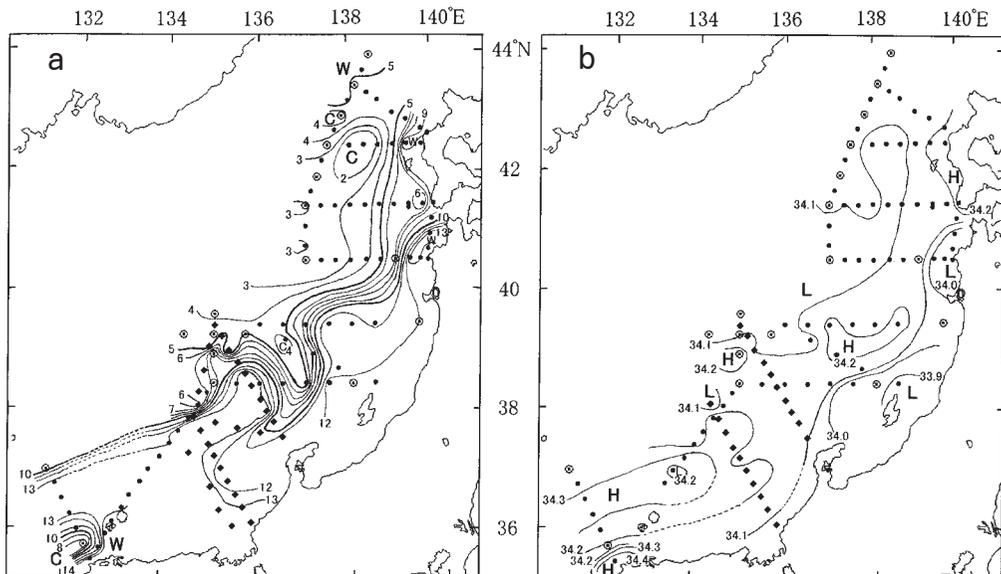


Fig. 3. Contours of isotherm (°C) (a) and isohaline (PSU) (b) at 100 m depth for 9th Jan.-1st Feb. 1997. W: Warmer area. C: Cooler area. H: Higher salinity area. L: Lower salinity area. ◆: Stations investigated by CTD by Maizuru Marine Observatory. Temperature (29 stations): 14-21th Jan., 1997 and salinity (20 stations): 15th Jan.-1st Feb., 1997. ○, ●: See Fig. 1.

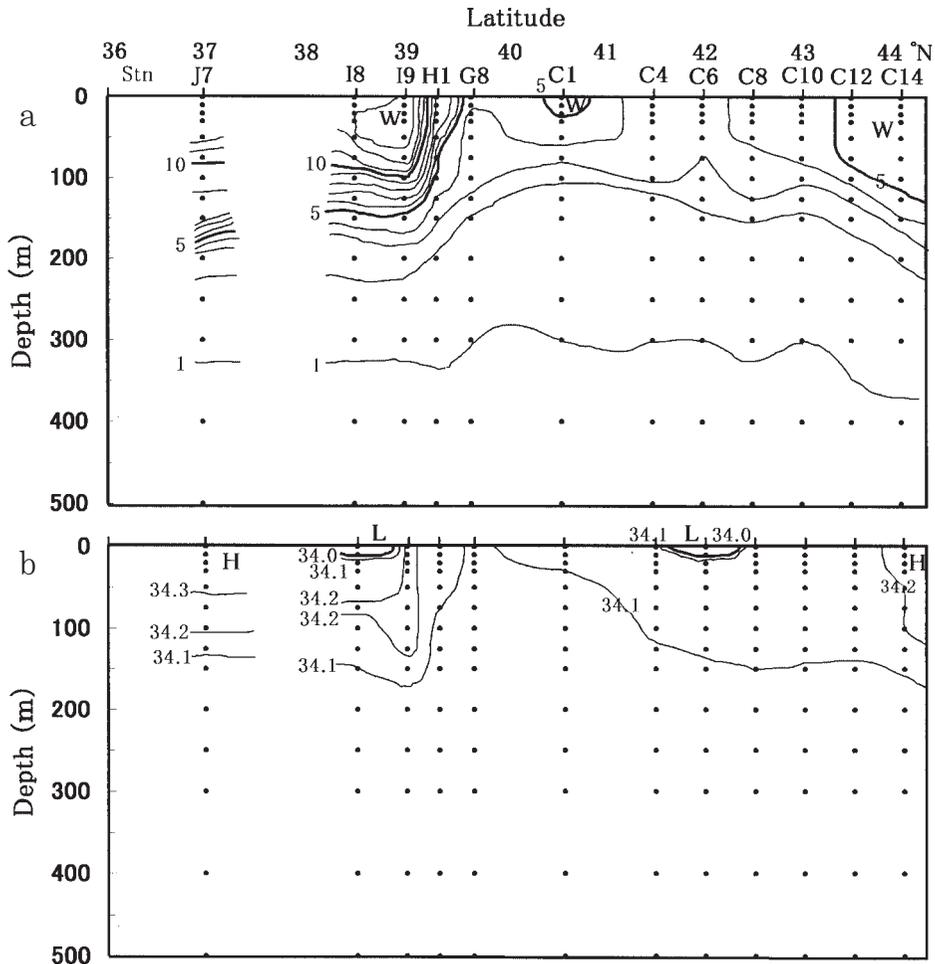


Fig. 4. Vertical sections of water temperature ($^{\circ}\text{C}$) (a) and salinity (PSU) (b) at 12 sampling stations (see the solid line on Fig. 1). W: Warmer area. H: Higher salinity area. L: Lower salinity area.

が見られ、夏から秋に卓越する東シナ海沿岸由来とされる低塩分水 (木谷, 1995) は認められなかった (Fig. 3b)。対馬暖流は、同時期の海洋速報によれば (舞鶴海洋气象台, 1997)、隠岐北西沖の 36°N , 132°E 付近から大和堆南方 39°N , 136°E 付近まで北東進した後、暖水域を時計回りに回り込んで能登半島沖の 38°N , 137°E 付近まで南下、その後再び北東進し佐渡北東沖の 39°N , 139°E 付近に達するとしており、亜寒帯収束線の南方に位置した。

水温鉛直断面 (Fig. 4a) をみると、250 m以深の水温は全地点で 2°C 以下で、特に大和堆 (H1付近) の北方の各地点 (G8-C14) はどの水深でも 5°C 以下で水温の違いは僅かであったが、南方 (I9-J7) では150 m以浅で $4\text{--}13^{\circ}\text{C}$ へと急上昇した。塩分の断面分布 (Fig. 4b) でも34.2以上の高塩分水がI9以南の表層にみられ、高温・高塩分の対馬暖流系水 (森安, 1972; 木谷, 1995) の流入の影

響が認められた。一方で、34.1以下の低塩分水が150m以深に広く分布し、特に大和堆北部 (G8) では表面まで達しており、対馬暖流系水 (特にその中層水) に比べ低温・低塩分とされる亜寒帯系水 (森安, 1972; 木谷, 1995での冷水域) の影響が認められた。

クロロフィルa濃度極大値は全測点で平均すると $0.32 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ であった。大和堆付近 (H1-3) で $0.45 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ を越え、他の地点より高い値を示した (Fig. 5a)。

3.2. 動物プランクトン現存量と主要分類群の出現割合

動物プランクトン現存量 (全地点の平均: $42.7 \text{g} \cdot \text{m}^{-2}$) は水深が浅い (H2, G1, I2) か、沿岸に近い海域 (I2) で $30 \text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ 未満とやや低い値を示したが、その他の地点で顕著な量的差異は認められなかった (Fig. 5 b)。この現存量を主要動物プランクトン分類群 (貝形

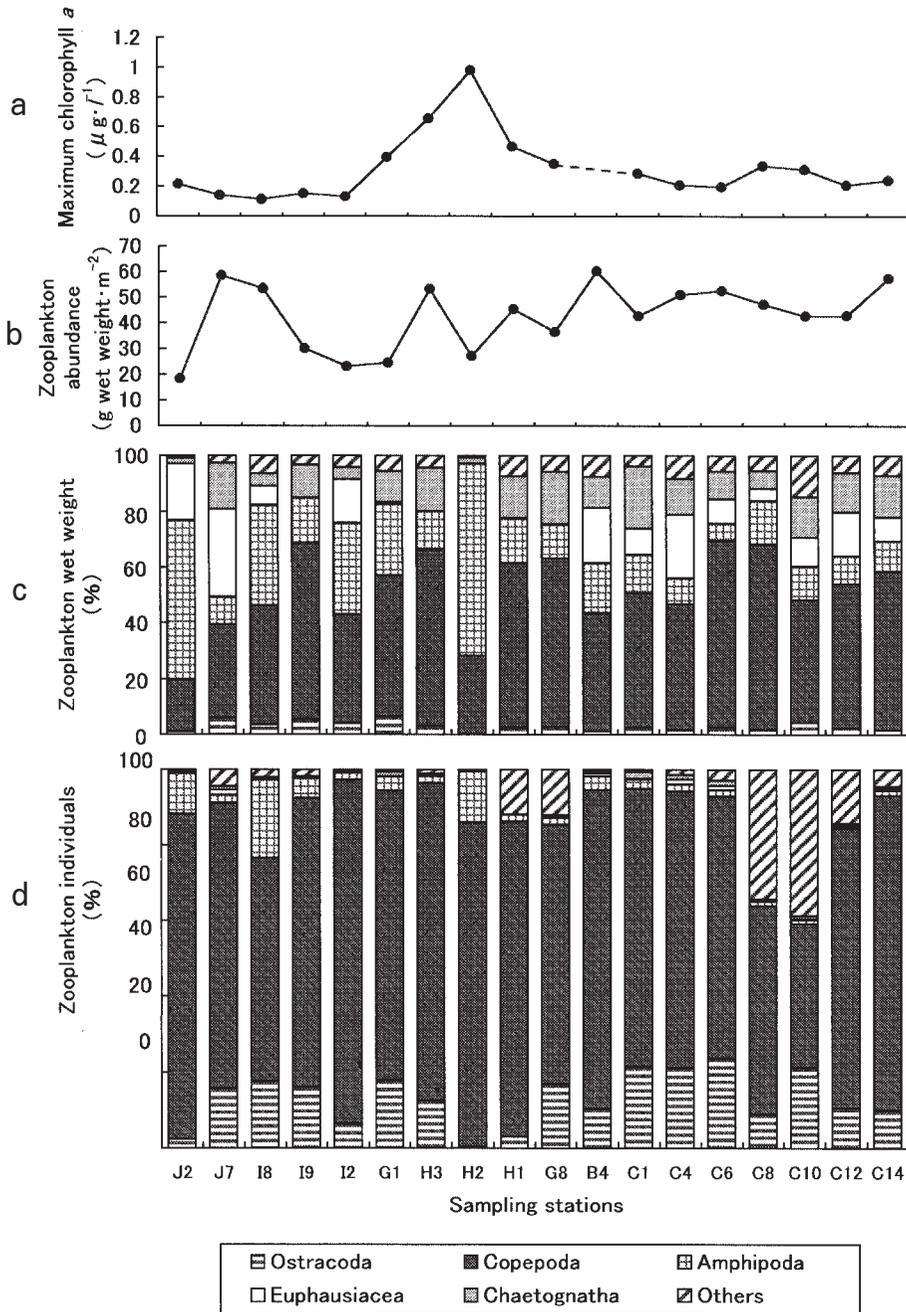


Fig. 5. Horizontal distribution of maximum of 0–500 m chlorophyll-*a* concentration ($\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$) (a) and zooplankton abundance ($\text{g wet weight} \cdot \text{m}^{-2}$) (b). Relative wet weight (%) (c) and individuals (%) (d) of dominant zooplankton taxa. The sampling stations are arranged southwest to northeast from left to right.

Table 2. Large-sized copepod species whose adult body lengths were greater than 2mm, collected in the eastern Sea of Japan in winter.

| Mean abundance of copepodid and adult species over all stations (inds. · m ⁻²) | Composition % | Abbreviation |
|--|---------------|--------------|
| ◎ <i>Metridia pacifica</i> | 10623.2 | 71.80 Mep |
| ◎ <i>Neocalanus flemingeri</i> | 1290.0 | 8.72 Nef |
| ◎ <i>Paraeuchaeta elongata</i> | 976.9 | 6.60 Pae |
| ◎ <i>Neocalanus cristatus</i> | 725.0 | 4.90 Nec |
| ◎ <i>Mesocalanus tenuicornis</i> | 398.5 | 2.69 Met |
| ◎ <i>Neocalanus plumchrus</i> | 211.7 | 1.43 Nep |
| ◎ <i>Calanus sinicus</i> | 204.2 | 1.38 Cas |
| ◎☆ <i>Gaetanus minutus</i> (= <i>Gaidius variabilis</i>) | 185.1 | 1.25 Gam |
| ◎ <i>Lucicutia flavicornis</i> | 40.2 | 0.27 Luf |
| ◎ <i>Pleuromanma gracilis</i> | 39.0 | 0.26 Plg |
| ◎ <i>Eucalanus bungii</i> | 30.2 | 0.20 Eub |
| ◎ <i>Candacia dipinnata</i> | 15.7 | 0.11 Cab |
| ◎ <i>Eucalanus subtenius</i> | 10.4 | 0.07 Eus |
| ◎ <i>Paraeuchaeta</i> sp. | 9.8 | 0.07 |
| ◎ <i>Eucalanus mucronatus</i> | 5.1 | 0.03 |
| ◎ <i>Eucalanus attenuatus</i> | 3.1 | 0.02 |
| ◎ <i>Eucalanus subcrassus</i> | 3.0 | 0.02 |
| * <i>Heterorhabdus pacificus</i> | 2.8 | 0.02 |
| ◎ <i>Eucalanus crassus</i> | 2.6 | 0.02 |
| ◎ <i>Pleuromanma xiphias</i> | 1.8 | 0.01 |
| ◎ <i>Gaetanus simplex</i> | 1.5 | 0.01 |
| ◎ <i>Pleuromanma abdominalis</i> | 1.4 | 0.01 |
| * <i>Undeuchaeta plumosa</i> | 1.4 | 0.01 |
| *★ <i>Pseudoamallothrix inornata</i> (= <i>Amallothrix inornata</i>) | 1.1 | 0.01 |
| ◎ <i>Euchaeta</i> sp. | 1.1 | 0.01 |
| ◎ <i>Scottcalanus securifrons</i> | 1.1 | 0.01 |
| * <i>Chirundina streetsii</i> | 0.7 | <0.01 |
| ◎ <i>Euchirella</i> spp. | 0.7 | <0.01 |
| ◎ <i>Gaetanus</i> spp. | 0.7 | <0.01 |
| ◎ <i>Metridia okotensis</i> | 0.7 | <0.01 |
| ◎ <i>Nannocalanus minor</i> | 0.7 | <0.01 |
| * <i>Scottcalanus helenae</i> | 0.7 | <0.01 |
| ◎ <i>Spinocalanus</i> sp. | 0.7 | <0.01 |
| ◎ <i>Undeuchaeta</i> sp. | 0.7 | <0.01 |
| ◎ <i>Eucalanus hyalinus</i> | 0.6 | <0.01 |
| * <i>Amallothrix valida</i> | 0.4 | <0.01 |
| * <i>Bradyidius pacificus</i> | 0.4 | <0.01 |
| * <i>Calanus jashnovi</i> | 0.4 | <0.01 |
| * <i>Candacia norvegica</i> | 0.4 | <0.01 |
| ◎ <i>Euchirella rostrata</i> | 0.4 | <0.01 |
| ◎ <i>Gaetanus minor</i> | 0.4 | <0.01 |
| ◎ <i>Lophorix</i> sp. | 0.4 | <0.01 |
| * <i>Pontellopsis sternua</i> | 0.4 | <0.01 |
| ◎ <i>Pseudeuchaeta</i> sp. | 0.4 | <0.01 |
| ◎ <i>Pseudochirella</i> sp. | 0.4 | <0.01 |
| Total | 14794.5 | 100.0 |

Dominant species are listed at the upper.◎: 14 species used in community analyses.

*: 9 species collected for the first time from the Sea of Japan.

☆ and ★: Species correctly identified by MARKHASEVA (1996) and VYSHKVARTZEVA (2000). Names in parenthesis indicate invalid species.

虫類, カイアシ類, 端脚類, オキアミ類, ヤムシ類, その他)の組成で見ると, 水深が浅い山陰沖 (J2) および大和堆頂部 (H2) の端脚類を除いて, カイアシ類が最も卓越した (Fig. 5c)。個体数組成では全地点でカイアシ類が最優占した (Fig. 5d)。その他の分類群の個体数の割合がC8とC10に多いが, これはほぼ有孔虫によるもので現存量ではごく僅かに過ぎなかった。

3.3. 大型カイアシ類の種組成

全地点を通して, 大型カイアシ類が19属36種得られ, うち日本海からの新記録種が10種であった (Table 2)。未同定個体は全て幼体であった。

個体数密度において全地点で最も優占したのは *Metridia pacifica* で45-87, 平均71.8%であった。次いで *Neocalanus flemingeri*, *Paraeuchaeta elongata*, *N. cristatus*, *Mesocalanus tenuicornis*, *N. plumchrus*, *Calanus sinicus*, *Gaetanus minutus* の順に多く, これら8種だけで全大型カイアシ類の約98.8%を占めた。

3.4. 大型カイアシ類の群集構造

3.4.1. ファジィクラスター分析による地点群の識別

大型カイアシ類全36種のうちの優占種 (5個体m⁻²以上) 14種を用いて地点の座標づけを行った (Fig. 2c)。ただし, 調査水深が400 m以浅であると (H2, J2), 表層種と深層種の組成の公平な地点間比較が困難になるので, 2地点を座標づけから除いた。その結果, 残り16地点の中でB4とJ7は第I, II軸上で他の14地点と座標上の距離が大きく隔たり, 群集構成が特殊となった (Fig. 6左上)。そこで, この14地点 (Fig. 6左上の点線内) の中で群集構造の違いをさらに明確にするため, J7でのみ出現した *Eucalanus macronatus* を除く13種のデータからRsによる14地点の座標づけを行ったところ, 明らかに複数の地点群が認められた (Fig. 6の残り)。

そこで, 第I-III軸による地点間ユークリッド距離に基づき, 14地点についてファジィクラスター分析 (Fig. 2d) を行った。その結果, 3分割の場合の地点群のあいまい度が様々な分割数の中で最小で (0.614), 分割係数・分割度は最大であった (0.824, 0.736)。結果として第I, II軸成分により地点群Aが, 第III軸成分で地点群BとCが識別できた (Fig. 6の残り)。地点群Aに所属率が高い地点は大和堆より南方 (I2, I8, I9) で多く, 地点群Bはそれより北方の東寄り (C8, C14, G1, H1, H3) に, Cは北方の西寄り (C1, C4, C6, C10, C12, G8) に多かった (Fig. 7)。

3.4.2. ファジィクラスター分析による種群の識別と各種群の分布

14地点の座標づけで得られた第I-III軸に基づき13種について種の座標づけを行ったところ, これも複数の種群が認められた (Fig. 2e-f, Fig. 8)。そこで, 地点群の

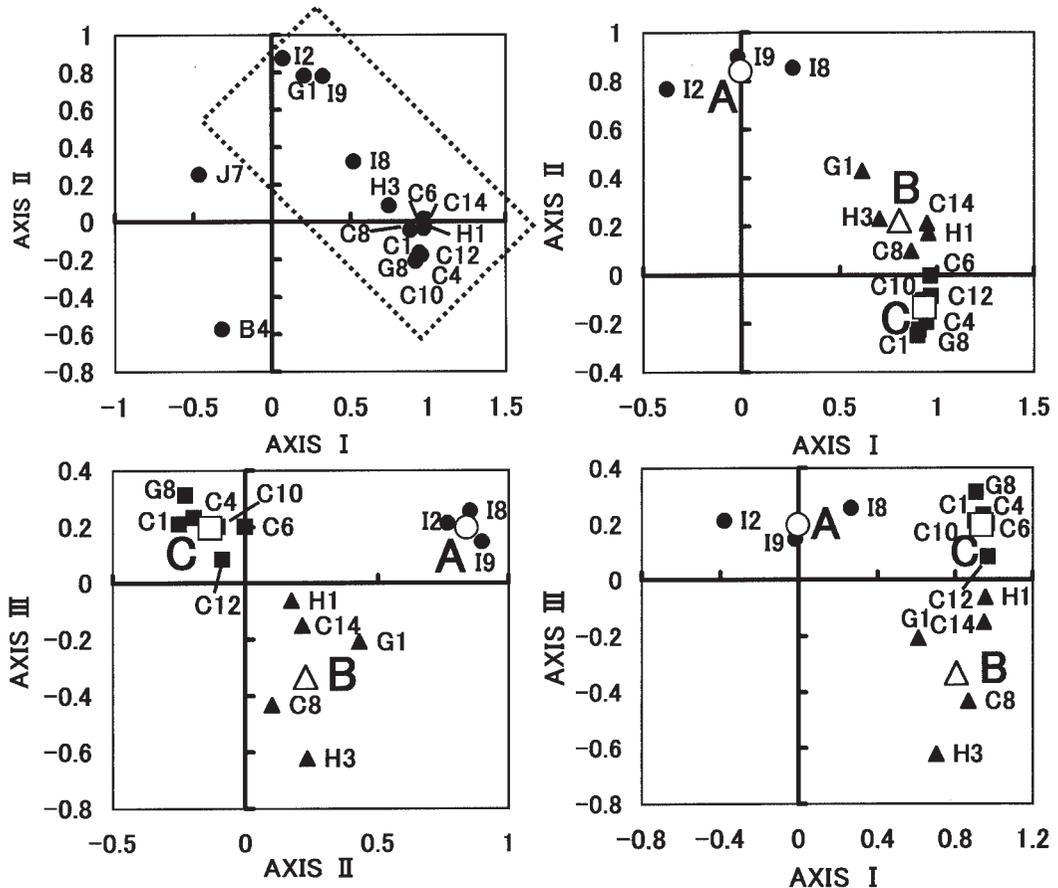


Fig. 6. Plot of sampling stations (based on large copepod community data) by non-centering ordination with use of Rs showing the relationships among the initial 16 stations by 14 species (top left), and among the selected 14 stations by 13 species (the remaining 3 plots). Plane defined by each pair of axes I–III. The highest three eigenvalues of the latter plots are 8.90, 2.62 and 1.06.

The corresponding cumulative contributions are 63.6%, 82.3% and 89.9%. The solid symbols (●, ▲, ■) of the latter plots indicate the stations with the highest membership function to the following three station groups obtained by fuzzy cluster analysis. ○, △, □: Centroids for each station group A, B, C, respectively.

場合と同様に13種についてファジィクラスター分析をしたところ、こちらも3分割のときに種群の分割係数が最大であった(0.720)。結果として第I軸成分により種群1が、第II、III軸成分で種群2と3が識別できた(Fig. 8)。

次いで、群集の連続的变化を表すために、各種群への種の所属率の値から3種群の個体数密度を全18地点についてそれぞれ計算し(Fig. 2g)、種群や優占種13種の分布の特徴を地点群との関係を考慮しながら検討した(Fig. 9)。種群1に所属率が高いものは6種で、その合計は山陰沖(J2, J7)に集中し、大和堆南方の地点群Aや秋田沖(G1)でも出現した。その分布は最優占する*Calanus sinicus*とよく一致していた。残り5種はこ

く少数であり、うち、*Eucalanus subtenius*および*Lucicutia flavicornis*については、種群1への所属率は共に54–55%、種群2へはそれぞれ33, 27%となっており、両種群の中間に該当する曖昧な分布様式を示した。種群2に所属率が高いものは4種で、全地点に広く出現したが、特に大和堆から北方の地点群Bと青森沖(B4)で多い一方で、調査水深が浅い地点(H2, J2)で個体数密度が小さく、*Metridia pacifica*, *Paraeuchaeta elongata*および*Neocalanus plumchrus*の分布とよく一致した。種群3に所属率が高いものは3種で、山陰沖(J2, J7)および地点群Aを除く各地点で多く、北方の地点群Cで最大で、*Neocalanus flemingeri*および*N. cristatus*の分布とよく一致した。

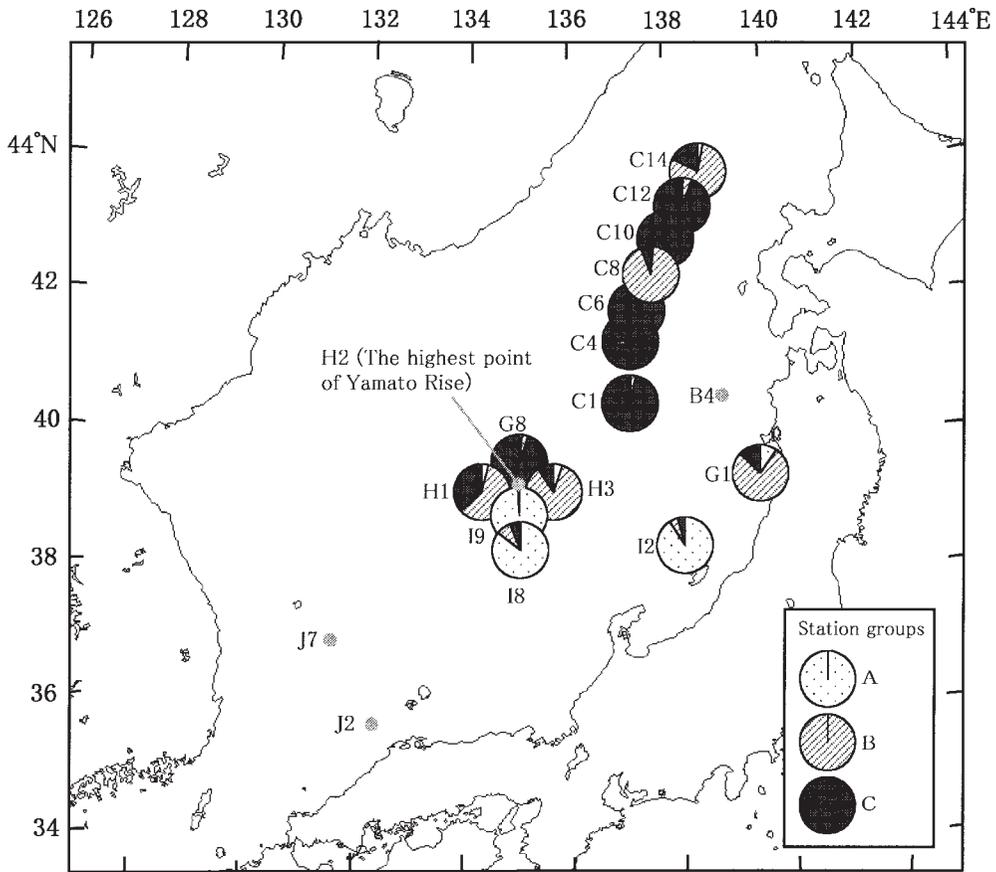


Fig. 7. The composition of membership functions of each sampling station to 3 station groups obtained by fuzzy cluster analysis. : Sampling station excluded from the fuzzy cluster analysis.

3.4.3. 地点群の環境の特徴と正準相関分析

群集構造の形成に関わる環境要因を検討するために、クロロフィルaが欠測のB4を除く17地点について環境変数群（0-500 m深の平均水温・塩分、クロロフィルa濃度極大値および水深）と群集変数群（各種群の個体数密度および種類数）との間で正準相関分析を行った（Fig. 2g）。第I正準変量は0.1%以下の水準で有意だが、第II正準変量は有意でなかった。環境変数の因子負荷は、平均水温において最大で正であるのに対し、水深とクロロフィルa濃度極大値が弱い負であり、平均塩分はほとんど負荷がなかった（Table 3）。第I正準変量による環境変数群（縦軸）と群集変数群（横軸）との関係を地点別に検討すると、各地点はほぼ一直線上に配列した（Fig. 10）。縦軸は因子負荷の高い水温の軸にほぼ相当しており、地点群Aに加え、J2, J7および地点群BのG1は正の大きな値であるから暖水の影響が強い一方で、地点群Cおよび地点群BのC8は負の大きな値で冷水性が強かった。残りの地点群B（C14, H1, H3）およびH2は地

地点群AとCとの中間の原点付近に集中していた。これらの地点はいずれも水温、塩分の水平傾度が他の地点に比べ大きく急変しており（Fig. 3a, Fig. 3b）、対馬暖流系水と亜寒帯系水との潮境が近くにあったとみられる。

3.4.4. 平均水温と種群個体数密度・種数の関係

最後に、各種群の個体数密度と、優占種14種（*Eucalanus macronatus*も含む）の総種類数をそれぞれ従属変数とし、因子負荷の最大だった平均水温（Table 3）を独立変数とする回帰分析を行った（Fig. 2h）。一般に生物の分布が一つの環境傾度に規定される場合は、2次式の指数関数（正規分布）+定数項として表せることが多い（CAMPBELL, 1970参照）。ここでの定数は、分布限界が調査域より広く個体数密度がゼロに至らない種を考慮したものである。しかし統計的な意味での信頼性を保証するためには、モデル式からいくつかのパラメータを割愛するか、より簡単な1次または2次の整多項式で近似するのが現実的である。以上を考慮した5つのモデル

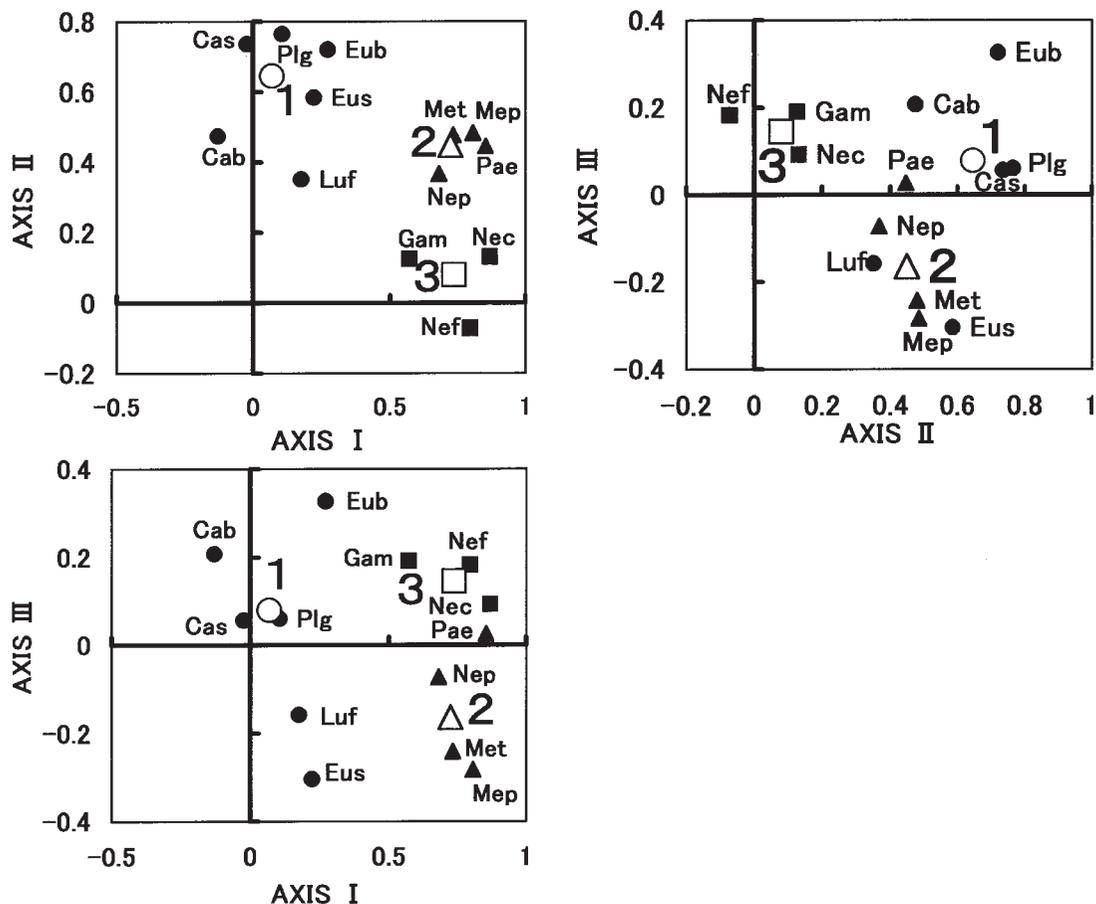


Fig. 8. Plot of large copepod species projected onto the same plane, as presented by ordination plot of 14 stations (Fig. 6), showing the relationships among 13 species and 3 species groups. The solid symbols (●, ▲, ■) indicate the species with the highest membership function to the following species groups obtained by fuzzy cluster analysis. ○, △, □: Centroids for each species group 1, 2, 3, respectively. See table 2 for explanation of species abbreviations.

Table 3. Factor loadings of environmental and community variables on canonical variate I.

| | | Factor loading |
|-------------------------|---|----------------|
| Environmental variables | Mean temperature between 0-500m | 0.979 |
| | Mean salinity between 0-500m | -0.013 |
| | Maximum of 0-500m chlorophyll- <i>a</i> concentration | -0.199 |
| | Bottom depth | -0.578 |
| Community variables | Log number of species group1 | 0.956 |
| | Log number of species group2 | -0.193 |
| | Log number of species group3 | -0.900 |
| | Number of species | 0.692 |

Canonical correlation coefficient=0.985 (significant correlation at $p < 0.001$, χ^2 -test.).

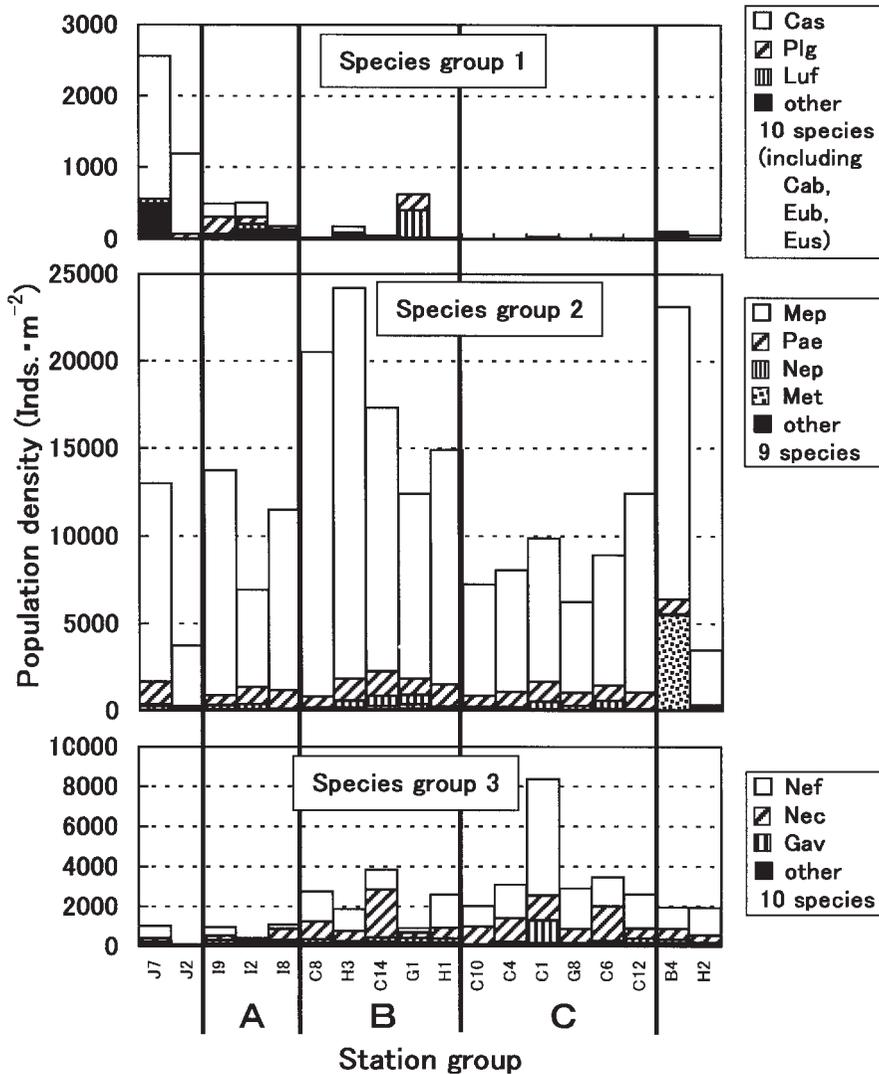


Fig. 9. Population density (inds. · m⁻²) of 13 species of large-sized copepoda among 3 species groups. Sampling stations with the highest membership function of each station group (A-C) are arranged in descending order of membership function from left to right for each group. Stns. J2 and J7 on the far left, and Stns B4 and H2 on the far right, were excluded from the fuzzy cluster analysis. See table 2 for explanation of species abbreviations.

式を設定し (Fig. 11), その中からAICが最小となる式を選択した。その結果, 種群1は定数項のない一次式の指数関数がよく当てはまり平均水温と正の相関で水温の上昇と共に急激に個体数密度が増大する傾向を示した。種群2は, 大和堆頂部 (H2) のみ近似曲線から離れ少ないものの, 釣鐘型の二次式で近似され, 5℃付近を極大とする広温性であった。種群3は一次式が適合し負の相関で水温の上昇と共に直線的に緩やかに減少した。総種類数も一次の多項式に適合し正の相関で, 水温が上が

ると緩やかに増加した。

4. 考察

これまで冬季日本海沖合域の動物プランクトン現存量の調査は, ほとんど0-150 m深の採集によるものであり, 亜寒帯収束線を境に南方海域が北方より少ないと考察されがちであった (KAWARADA *et al.*, 1968; 鈴木, 1975; 森岡, 1976, 1985)。しかし, 0-500 m深を調査した本研究では南北差は不明瞭であった (Fig. 5b)。これには,

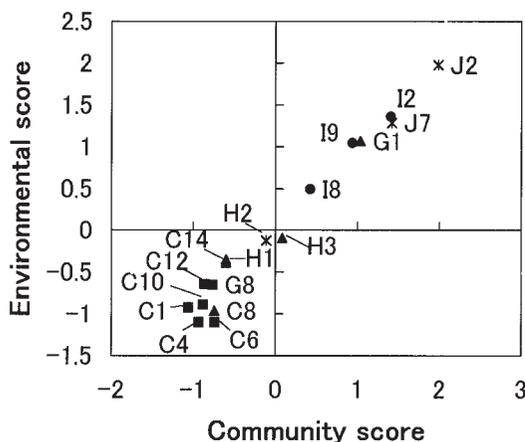


Fig. 10. Scatter diagram of 17 sampling stations according to the environmental score and community score of canonical variate I. *: Sampling stations excluded from the fuzzy cluster analysis. ●, ▲, ■: See Fig. 6. Additionally, sampling station B4 was excluded from CCA because of the lack of chlorophyll data.

本海域の中深層に多い *Metridia pacifica* や *Paraeucaeta elongata* (HIRAKAWA and IMAMURA, 1993; IKEDA and HIRAKAWA, 1996) が多く採集された (Table 1, Fig. 9) ことが影響していると考えられる。また今回の調査地点の中で大型カイアシ類が青森沖 (B4) で種数において最も多く採集され、この地点固有のものが9種も出現したが、いずれも僅かな個体数密度に過ぎなかった。

大型カイアシ類の群集組成から得られたA-Cの3つの地点群 (Fig. 7) と海洋構造 (Fig. 3-5) との対応を、正準相関分析 (Fig. 10) の結果をふまえて検討すると、大和堆南方の地点群Aは対馬暖流水域に、大和堆の北方沖合寄りのCは亜寒帯系水域に相当すると考えられる。大和堆の北方沿岸寄りの地点群Bは概してクロロフィル a 濃度が全地点の平均より高く (Fig. 5a), 特にH1, H3のすぐ南方に亜寒帯収束線があることから (Fig. 3a), 混合水域に相当するのだろう。C14は調査域の最北端にも関わらず地点群Bに所属率が高くなるが (Fig. 7), これは対馬暖流がC14付近の海域まで複雑に蛇行し、水温がより南方のC1-12などに比して高くなったためであろう (Fig. 3a)。

対馬暖流系の地点群Aや山陰沖 (J2, J7) に多い種群1 (Fig. 9) は、その個体数密度が水温と正の相関となることから (Fig. 11), 暖水種群と考えられる。そのうち *Calanus sinicus* は、調査水深の浅い地点を中心に山陰沿岸 (J2) で最も多く採集されており (Fig. 9), BRODSKY (1965) の報告と矛盾していない。ただし、

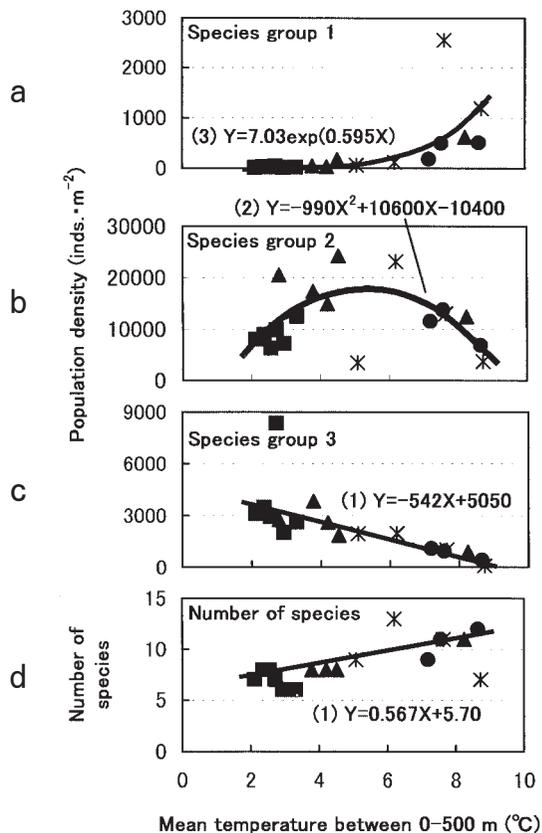


Fig. 11. Regression functions of the population density in each species group (Y) [a, b, c] and the number of species (Y) (d) in relation to the mean water temperature between 0-500 m (X); obtained by a non-linear least square method. The functions (regression line or curve) which yield the closest fit (i.e. lowest AIC value) was selected from the 5 following functions: (1) $Y=aX+b$. (2) $Y=aX^2+bX+c$. (3) $Y=a\exp(bX)$. (4) $Y=a\exp(bX)+c$. (5) $Y=\exp(aX^2+bX+c)$. a, b, c : Parameters included in the mathematical model. ●, ▲, ■, *: See Fig. 6.

その分布域の北限は, BRODSKY (1965) や KUN (1969) が示した北海道南西沖よりもかなり南偏していた。これは本調査が冬季に行われたものだからであろう。同じく種群1の *Candacia bipinnata* および *Eucalanus subtenius* は沖合域の表層に多く分布し (陳・章, 1965; HIRAKAWA et al., 1990), *Eucalanus bungii* は春季以外はほとんど中深層に分布し (KRAUSE and LEWIS, 1979), *Lucicutia flavicornis* は浅海から中深層にかけて日周鉛直移動幅が大きい種と報告されている (MINODA, 1971)。しかし、これら4種と同じく種群1の

*Pleuromamma gracilis*は、*Calanus sinicus*と比べごく僅かしか採集できない。これら5種の生態を明らかにするためには、鉛直的な分布を考慮した詳しい調査が必要であろう。

全地点に広域だが、特に混合水域の地点群Bに多い種群2 (Fig. 9) は、平均水温5°C付近に個体数密度の極大があり (Fig. 11), 他の種群より広温性と考えられる。この種群のうち、*Metridia pacifica*は雑食性で浅海から中深層までと日周鉛直移動幅が大きく (IKEDA and HIRAKAWA, 1996), *Paraeuchaeta elongata*は肉食性で数百m以深に多い (HIRAKAWA and IMAMURA, 1993)。主な摂餌活動の場が表層付近でないことがこの種群の分布域を水平的に広くしているのだろう。また、種群2が水深の浅いH2やJ2で特に少ないのは、中深層からの鉛直的な進出が阻害されたからかもしれない。さらに、*Neocalanus plumchrus*は植物プランクトンを摂餌するために一部の時期に浮上するコペポディッド幼体を除いて中深層に多いと報告されている (TSUDA *et al.*, 1999)。11°C以上の水塊があると夜間の表層への上昇移動をやめる (MILLER and TERAZAKI, 1989) ことは、本種が地点群Aや山陰沖で少なかったことと関係していると考えられる。

亜寒帯系の地点群Cに多い種群3 (Fig. 9) は、その個体数密度が水温と負の相関となることから (Fig. 11), 冷水種群と考えられる。うち*Gaetanus minutus*はデトリタス食性の中深層性で (山口ら, 1999の*Gaidius variabilis*), 植食性の*Neocalanus flemingeri* (TSUDA *et al.*, 1999) や*N. cristatus* (KOBARI and IKEDA, 1999) も一時期のコペポディッド幼体を除いて中深層に多く、特に*N. cristatus*の分布は亜寒帯系水とよく対応すると言われる (Kos, 1972)。これら3種は中深層に主に生息しながらも餌料は植物プランクトンないし表層からの沈下物に依存する傾向が種群2よりも強いと考えられ、このことが分布の南下を妨げていると推測される。なお、種群A 3 *Neocalanus*属2種でも、大和堆頂部 (H2), 山陰沿岸 (H2, J2) および本州沿岸寄り (G1, I2) で個体数密度が小さく、種群2の中深層種と同様に浅い水深の影響が考えられる。*N. cristatus*や特に*N. flemingeri*では種群2の*N. plumchrus*に比べコペポディッド幼体の加入がより寒冷な時期に起こっており (TSUDA *et al.*, 1999), 両者の生態的特性の違いが分布傾向に現れたのかもかもしれない。

本研究により、異なった水系が複雑に混交する冬季の日本海東部沖合域における大型カイアシ類群集から座標づけやファジィクラスター分析を用いて3つの種組成が類似する地点群 (A-C) および水平分布の類似する種群 (1-3) を客観的に識別することができ、後者についてはそれぞれ合計の個体数密度も算出することができた。種群2は種群1と種群3の中間的な適水温を持つ混合水域種であることから、その識別が従来の群集解析では困難で

あったと思われる。さらに、各地点群の形成に水温が大きな影響を与えていることを正準相関分析によって明示し、各種群の個体数密度と0-500 m深平均水温との間の回帰分析を行って各種群の適水温を定量的に示した。特に種群2は、水平的に広域に分布し、水温と個体数密度との関係が線形的とならないために、従来は両者の間で有意な相関を示さないと済まされがちだったろう。しかし、平均水温5°Cをピークとする、植物プランクトンの春季ブルームを控えた混合期を代表する卓越した種群であることを本研究で明らかにできた。

謝辞

本調査に乗船され貴重な環境データや試料を賜った日本海区水産研究所の平井光行博士、渡邊達郎博士、山田東也氏、井口直樹氏、西海区水産研究所の長田宏氏、並びに開洋丸の中山覚介船長および乗組員の皆様に厚く御礼申し上げます。養殖研究所の平川和正博士にはそれに加え、研究の遂行からカイアシ類の種同定まで並々ならぬお世話を賜った。さらに本論文について貴重なご意見を頂いた日本海区水産研究所の森本晴之氏や、海洋観測データの処理をご教授下さった元日本海区水産研究所の黒田一紀博士、英文を校閲して下さいた東京大学海洋研究所のトラビス・ジョンソン氏及びショーン・トシコ氏、さらには、図の作成に協力頂いた橋詰早智子氏に深く感謝いたします。

文献

- BRODSKY, K. A. (1965): Variability and systematics of species of the genus *Calanus* (Copepoda). 1. *Calanus pacificus* Brodsky, 1948 and *Calanus sinicus* Brodsky sp.n. Issledovaniia Fauny Morei 3 (11), 22-71 (in Russian).
- CAMPBELL, R. C. (1974): Statistics for biologists. 2nd ed. Cambridge University Press, London, xii+385pp.
- 陳清潮・章淑珍 (1965): 黄海和東海の浮遊橈脚類: I. 哲水蚤目. 海洋科学集刊, 7, 20-131, 53pls.
- DOLGANOVA, N. T., K. HIRAKAWA and T. TAKAHASHI (1999): Seasonal variability of the Copepod assemblage and its relationship with oceanographic structure at Yamato Tai, central Japan Sea. Bulletin of Japan Sea National Fisheries Research Institute, 49, 13-35.
- HIRAKAWA, K., T. IKEDA and N. KAJIHARA (1990): Vertical distribution of zooplankton in Toyama Bay, southern Japan Sea, with special reference to Copepoda. Bulletin of Plankton Society of Japan, 37 (2), 111-126.
- HIRAKAWA, K. and A. IMAMURA (1993): Seasonal abundance and life history of *Metridia pacifica*. Bulletin of Japan Sea National Fisheries Research Institute, 40, 41-54.
- HIROTA, Y. and S. HASEGAWA (1999): The zooplankton

- biomass in the Sea of Japan. Fisheries Oceanography, **8** (4), 274-283.
- IKEDA, T. and K. HIRAKAWA (1996): Early development and estimated life cycle of the mesopelagic copepod *Pareuchaeta elongata* in the southern Japan Sea. Marine Biology, **126**, 261-270.
- KAWARADA, Y., M. KITOU, K. FURUHASHI and A. SANO (1968): Distribution of plankton in the waters neighboring Japan in 1966 (CSK). Oceanographical Magazine, **20** (2), 187-212.
- 木谷浩三 (1995): 日本周辺海域における水塊の特徴について. 漁業資源研究会議報, **29**, 19-28.
- KOBARI, T. and T. IKEDA (1999): Vertical distribution, population structure and life cycle of *Neocalanus cristatus* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio region, with notes on its regional variations. Marine Biology, **134**, 683-696.
- KOS, M. S. (1972): Intraspecific differentiation of *Calanus plumchrus* Marukawa, Issledovaniia Fauny Morei **12** (20), 111-145 (in Russian). [=In Geographical and Seasonal Variability of Marine Plankton. Zh. A. Zvereva (1975 ed.), Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, p. 128-168.]
- KRAUSE, E. P. and A. G. LEWIS (1979): Ontogenetic migration and the distribution of *Eucalanus bungii* (Copepoda; Calanoida) in British Columbia inlets. Canadian Journal of Zoology, **57**, 2211-2222.
- KUN, M. S. (1969): The geographic variability of some species of genus *Calanus* in the Sea of Japan. Zoologicheskii Zhurnal, **48** (7), 995-1002 (in Russian).
- 舞鶴海洋気象台 (1997): 海洋速報, **399**, 38pp.
- MARKHASEVA, E. L. (1996): Calanoid Copepods of the family Aetideidae of the world ocean. Trudy Zoologicheskogo Instituta, **268**: 331pp.
- MILLER, C. B. and M. TERAZAKI (1989): The life histories of *Neocalanus flemingeri* and *Neocalanus plumchrus* in the Sea of Japan. Bulletin of Plankton Society of Japan, **36** (1), 27-41.
- MINODA, T. (1971): Pelagic Copepoda in the Bering Sea and the northwestern North Pacific with special reference to their vertical distribution. Memoirs of Faculty of Fisheries, Hokkaido University, **8** (1/2), 1-74.
- 宮本定明 (1999): クラスタ分析入門, ファジィクラスタリングの理論と応用. 森北出版, 176pp.
- 森岡泰啓 (1976): 日本海のプランクトン生物量. 海洋科学, **8** (9), 55-60.
- 森岡泰啓 (1985): 日本海における動物プランクトン分布. 水産海洋研究会報, **47/48**, 63-66.
- 森安茂雄 (1972): 日本海の海洋物理. 海洋科学, **4** (3), 27-33.
- 長沼光亮 (2000): 生物の生息環境としての日本海. 日本海区水産研究所研究報告, **50**, 1-42.
- 中川徹・小柳義夫 (1982): 最小二乗法による実験データ解析: プログラムSALS. UP応用数学選書, **7**, 東京大学出版会, vi+206pp.
- 西村三郎 (1974): 日本海の成立: 生物地理学からのアプローチ. 築地書館, 東京, 227pp.
- PARK, C., C. R. LEE and J. C. KIM (1998): Zooplankton community in the front zone of the East Sea (the Sea of Japan), Korea: 2. Relationship between abundance distribution and seawater temperature. Journal of Korean Fisheries Society, **31** (5), 749-759.
- 品川汐夫 (1984): 底生動物相による海域環境解析の一方法. 日本ベントス研究会誌, **26**, 49-65.
- 品川汐夫 (1992): 動物の種一個体数組成の類似度にもとづく多変量解析法とその適用例. 下関女子短期大学紀要, **10/11**, 1-18.
- 品川汐夫 (1999): ファジィクラスター解析を用いた新しい生物群集の解析法についての理論的考察. 下関女子短期大学紀要, **17**, 1-20.
- 品川汐夫・多部田修 (1998): 河口域干潟における底生動物群集の経年変化についてのRsn法による解析. 日本水産学会誌, **64** (5), 796-806.
- 鈴木秀弥 (1975): 第2章3節 餌としてのプランクトン. 海洋生物資源環境 (平野敏行編, 海洋学講座, **15**), 東京大学出版会, p. 72-86.
- SUZUKI, R. and T. ISHIMARU (1990): An improved method for the determination of phytoplankton chlorophyll using N,N-Dimethylformamide. Journal of the Oceanographical Society of Japan, **46**, 190-194.
- 鈴木義一郎 (1995): 情報量規準による統計解析入門. 講談社, 東京, 182pp.
- TSUDA, A, H. SAITO and H. KASAI (1999): Life histories of *Neocalanus flemingeri* and *Neocalanus plumchrus* (Calanoida: Copepoda) in the western subarctic Pacific. Marine Biology, **135**, 534-544.
- VYSHKIVARTZEVA, N. V. (2000): Two new genera of Scolecitrichidae and redefinition of *Scolecitrichella* Sars and *Amallothrix* Sars (Copepoda, Calanoida). Zoosystematica Rossica, **8** (2), 217-241.
- 山口篤・小針統・池田勉 (1998): 千島列島南方海域及びオホーツク海各1定点における浮遊性カラノイダ橈脚類数種の鉛直分布 (0-2,000mの比較). さけます調査報告, **46**, 26-40.

2001年8月11日受付
2002年12月24日受理