

1996年夏季ベーリング海セントローレンス島南方海域における 植物プランクトンの分布および群集構造

七戸 有里恵*¹・志賀 直信*¹

Structure and Distribution of Phytoplankton Community South of St. Lawrence Island, Northern Bering Sea Shelf in Summer 1996

Yurie SHICHINOHE*¹ and Naonobu SHIGA*¹

Abstract

Species composition and distribution of phytoplankton were investigated at 17 hydrographic stations south of St. Lawrence Island, northern Bering Sea shelf, during 27-29 July 1996. At 15 of the 17 stations, the pycnocline was well established at 20-30m depth, and divided the water column into an upper layer, where nutrient levels were low, and a lower layer, where nutrient levels were high. In the upper layer, the standing stock of phytoplankton was extremely low ($<10^3$ cells l^{-1}), and the dinoflagellate *Prorocentrum* sp. and small flagellates predominated. In contrast, the standing stock of phytoplankton in the lower layer was more than two orders of magnitude larger than that in the upper layer, and diatoms predominated (*Chaetoceros compressus*, *Ch. socialis*, and *Nitzschia* spp. as dominant species, and *Thalassiosira* spp. and *Thalassiothrix* spp. as subdominant species). Between-station analysis of phytoplankton community structure based on percent similarity index revealed a single homogeneous group consisting of one dinoflagellate population in the upper layer, and three diatom populations in the lower layer. The dinoflagellate population in the upper layer is considered to be allochthonous, being brought from the south, and the diatom populations in the lower layer are thought to be autochthonous, originating from those that propagated just after the sea ice-melt. Present results on the abundance and structure of diatom populations found in the lower layer are compared with those of previous studies from other regions of the Bering Sea shelf.

1. 緒言

ベーリング海陸棚域は浅く広大な面積を有し、低次生産者からベントス、鳥類、哺乳類に至る全ての栄養段階において、非常に生産性の高い海域として知られている (SPRINGER and ROSENEAU, 1985; GREBMEIER *et al.*, 1988; SPRINGER *et al.*, 1989; GREBMEIER and HARRISON, 1992; COYLE *et al.*, 1992). この大陸棚のほぼ中央に位置するセントローレンス島南方海域は、冬季に卓越する北風が結氷した海水を吹送し、いわゆる沿岸ポリニア (開水域) が形成される代表的な海域である (SMITH *et al.*, 1990; STRINGER and GROVES, 1991).

このため、当海域はセントローレンス島ポリニア (SLIP) と呼ばれることが多い (SCHUMACHER *et al.*, 1983; GREBMEIER and COOPER, 1995). 冬季のSLIPでの結氷は、水柱内の塩分の実質的な増加を引き起こし、密度の大きな水を底層に蓄積させる (SCHUMACHER *et al.*, 1983). この高塩分の冷水は夏まで残存する (大谷, 1969; OHTANI, 1973; COACHMAN *et al.*, 1975; AZUMAYA and OHTANI, 1995). 夏季には日射と融氷による低塩分・高温の表層水とこの冷水の間に明瞭な密度躍層が形成され、水柱は上層と下層に明確に分かれる (大谷, 1969; OHTANI, 1973; COACHMAN *et al.*, 1975). この二層構造が植物プランクトンの鉛直分布に与える影響は大きいと考えられる。

これまでベーリング海陸棚域の植物プランクトンに関する知見は数多く報告されている (MOTODA and

1998年5月6日受付, 1998年6月18日受理

*¹ 北海道大学水産学部

Faculty of Fisheries, Hokkaido University
3-1-1 Minato-cho, Hakodate 041-0821, Japan

MINODA, 1974; TANIGUCHI *et al.*, 1976; SAITO and TANIGUCHI, 1978; ALEXANDER and NIEBAUER, 1981; GOERING and IVERSON, 1981; SCHANDELMEIER and ALEXANDER, 1981). しかし、上述のようにSLIPはベーリング海でも特異的な海域であるにもかかわらず、本海域の植物プランクトン群集に焦点をあてた研究例はない。また、一般にポリニアは結水域よりも生物活動が高いと考えられ(高橋・福地, 1990), その重要性が指摘されているが(STIRLING, 1980), 海水が完全に消失する夏季におけるプランクトン群集の特徴はまだよくわかっていない。本研究は、1996年夏季のセントローレンス島南方海域における植物プランクトンの群集組成を鉛直的および水平的に調べ、本海域の植物プランクトンの分布および群集構造を明らかにすることを目的とした。さらに、ベーリング海陸棚上の他海域の植物プランクトン群集と比較し、本海域の特徴を論じた。

2. 材料および方法

試料は北海道大学水産学部練習船「おしよ丸」の第69次北洋航海中の1996年7月27日～29日に、ベーリング海セントローレンス島南方海域において採集した。採集地点は63°N線の東端1地点(OS96151)を除いて、63°N, 62°30'N, 62°Nの各緯度線に沿って、経度1°間隔に設定された計17地点である(Fig. 1)。これらの採集地点の水深はOS96157の37mからOS96162の82mの範囲にあった。試水はCTDに装着したニスキン採水器を用いて、表層から海底直上までを10m間隔で採水し、表面水はバケツにて採取した。検鏡用試水1lは1%中性ホルマリンで固定して実験室に持ち帰り、沈澱法により20mlに濃縮した。この試料から1～10mlをサブサンプルとして計数用チャンバーにとり、倒立顕微鏡下(検鏡倍率300-600倍)で植物プランクトン種の同定および計数を行った。ただし、用いた固定・保存液が中性ホルマリン溶液であることを鑑み、検鏡の対象を珪藻類と渦鞭毛藻類に限定した(SOURNIA, 1978)。分類の決め手となる細胞被殻の形質が微細であったり、損傷のため光学顕微鏡による種の同定が困難な場合、属レベルあるいはそれ以上の分類レベルにとどめた。なお、珪藻類と渦鞭毛藻類の分類基準、種名表示はTOMAS (1996)に従った。また、珪藻類 *Chaetoceros* 属については栄養細胞と休眠孢子に分けて計数した。

採水と同時にCTD (Neil Brown, Mark III B) を用いて水温と塩分を測定した。また、試水500mlをもと

に2-20 μm , >20 μm にサイズ分画したクロロフィル *a* 量は90%アセトン抽出後、蛍光法 (PARSONS *et al.*, 1984) によりターナー蛍光光度計を用いて測定した。栄養塩(磷酸塩, 珪酸塩, 硝酸塩)のデータは海洋調査漁業試験要報第40号(北海道大学水産学部, 1997)から引用した。

調査域の有光層深度は透明度 (D m) から計算により求めた。まず、光消散係数 (k) を以下に示す経験式 (POOLE and ATKINS, 1929) から求めた。

$$k=1.7/D$$

求めた k を次式に代入し、海中の光強度 (I_z) が海面から入射した太陽光の強さ (I_0) の1%に相当する深度 (Z m) を算出し、それを有光層下限とした。

$$I_z=I_0 \times e^{-kz}$$

植物プランクトン群集の水平分布を客観的に判断するため採集地点間の類似度を求めた。類似度は、下式で与えられるSCHOENER (1970) のパーセント類似度指数 (PSI) を採用し、得られた類似度をもとに平均連結法によるクラスター解析を行った。

$$PSI=1.0-0.5 \sum |P_{ij}-P_{hj}|$$

P_{ij} : 地点*i*における種*j*の割合

P_{hj} : 地点*h*における種*j*の割合

ここで、PSIの計算には未同定種の“sp.”と“spp.” (Table 2参照) はそれぞれ1種数として扱った。いずれの複合群 (“spp.”) もほぼ同一と思われる2～3種からなり、その細胞数も2～3の属を除いて少なかったため、計算結果に大きく影響を与えないと判断した。

3. 結果

水理環境

調査域の成層構造を把握するために、各緯度線における密度の鉛直断面を描いた (Fig. 2)。密度は水温、塩分の鉛直分布を反映して、OS96152とOS96162を除いて、全地点を通して20～30mに明瞭な密度躍層がみられ、水柱は明らかな二層構造を示した。63°N線上のOS96152では下層にベーリング陸棚水の流入がみられ他地点と海洋構造が異なり、 σ_t 24.4の等密度線が表面を横切る緩やかな湧昇現象が認められた。また、62°N線上西端のOS96162では密度躍層が崩れ、異なる水系の侵入が示唆された。本論文では、各地点ごとにCTD観測の1mピッチ打ち出しデータをもとに密度の鉛直プロファイルを描き、密度躍層の深度を求めた。以後、密度躍層以浅を上層、以深を下層と定義す

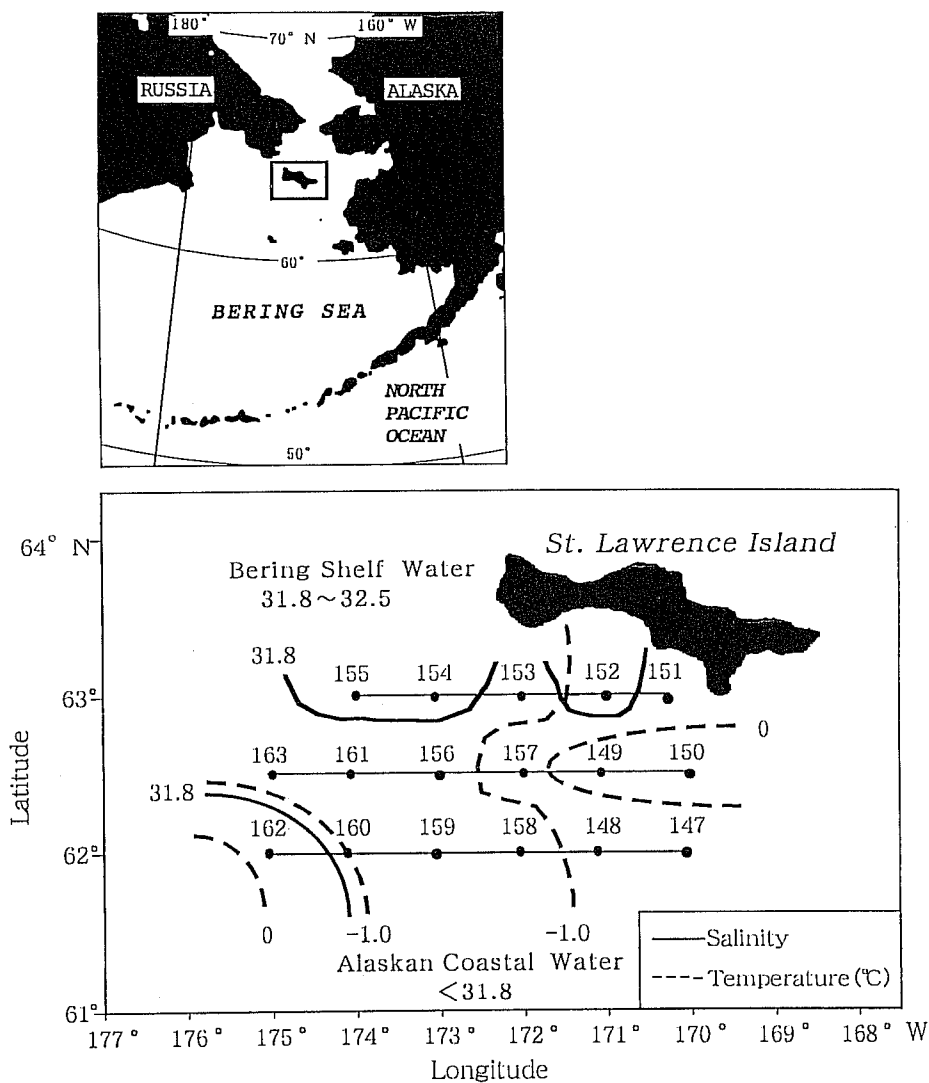


Fig. 1. Location of sampling stations south of St. Lawrence Island in summer 1996. The water masses as defined by COACHMAN (1987) are superimposed on this figure. The station number, e.g. St.147 in the figure denotes OS96147.

る。

ベーリング海のセントローレンス島周辺からベーリング海峡を通過してチュクチ海へと北へ向かう流れは、主として3つの水系から構成され (COACHMAN *et al.*, 1975; KINDER *et al.*, 1975; KINDER and SCHUMACHER *et al.*, 1981), COACHMAN (1987) によると、底層の塩分 (S), 水温 (T) を指標として西のアナディール水 ($S > 32.5\text{‰}$, $T = -1.0 \sim 1.5^{\circ}\text{C}$), 東のアラスカ沿岸水 ($S < 31.8\text{‰}$, $T \geq 4^{\circ}\text{C}$), その間のベーリング陸棚水 ($S = 31.8 \sim 32.5\text{‰}$, $T = 0 \sim 1.5^{\circ}\text{C}$) に分けられる。こ

の基準は絶対的なものではなく、年によって若干変化するものであるが (COACHMAN, 1987), 本研究ではこの基準値, 特に塩分値を用いて水系識別を行った。それによると, 調査域のOS96152, 154, 155, 162の4地点はベーリング陸棚水に, それ以外の地点はアラスカ沿岸水に属し, アナディール水に属す地点は認められなかった (Fig. 1)。底層の水温は調査域の東で高く (OS96150で最高 2.5°C), 西へ向かうにつれ低くなったが (OS96155で最低 -1.6°C), 水系間の違いは明瞭ではなかった。

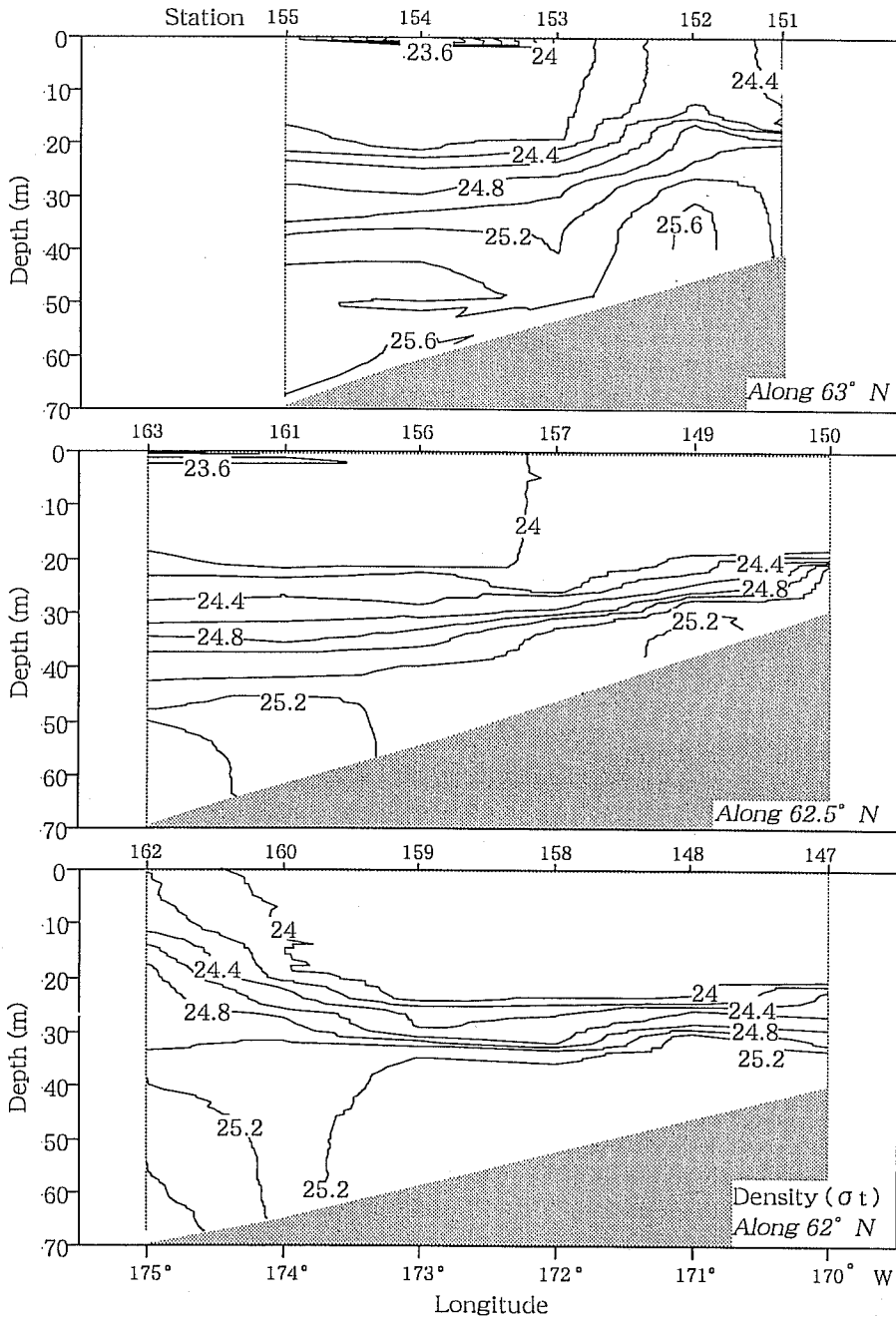


Fig. 2. Vertical sections of density (σ_t) at three transects south of St. Lawrence Island in summer 1996.

透明度から算出された有光層深度は49~73mの範囲にあり、これより有光層はほとんどの地点で海底付近まで到達していることが示された。

主要栄養塩である硝酸塩、磷酸塩、珪酸塩は互いに

類似した鉛直分布を示し、アラスカ沿岸水 (ASW) とベーリング陸棚水 (BSW) の両水系とも上層に比べて下層で明らかに多かった (Table 1)。下層のこれらの栄養塩類はBSWに比べてACWで有意に少なかった

Table 1. Nutrient concentration and phytoplankton standing stock in the upper and lower layers of the two water masses south of St. Lawrence Island in summer 1996. Value is shown as mean with range and number of samples in parenthesis. Data at OS96152 where weak upwelling was observed and 20 m depth at OS96154 which is seemed to be erroneous, are omitted from the calculation

	Nutrients			Phytoplankton		
	PO ₄ (μ M)	NO ₃ (μ M)	SiO ₂ (μ M)	Chl. <i>a</i> (2-20 μ m) (mg m ⁻³)	Chl. <i>a</i> (>20 μ m) (mg m ⁻³)	Cell concentration (cells l ⁻¹)
Alaskan Coastal Water						
Upper layer (36)	0.61 (0.47-0.77)	0.1 (0.1-0.3)	3 (1-5)	0.05 (0.02-0.11)	0.04 (0.01-0.19)	865 (275-2,440)
Lower layer (28)	0.91 (0.59-1.54)	2.4 (0.1-7.3)	13 (2-31)	0.40 (0.06-1.42)	0.98 (0.10-6.82)	19,860 (650-542,243)
Bering Shelf Water						
Upper layer (11)	0.57 (0.32-0.83)	0.4 (0.1-3.0)	3 (1-6)	0.08 (0.03-0.18)	0.06 (0.01-0.26)	742 (230-1,490)
Lower layer (11)	1.13 (0.51-1.81)	4.6 (0.1-10.9)	17 (2-34)	0.34 (0.11-0.72)	0.32 (0.15-6.63)	8,348 (1,960-257,620)

た(いずれの栄養塩も $0.01 < p < 0.05$)。また、両水系の上層の硝酸塩濃度は、磷酸塩や珪酸塩の濃度に比べ、かなり低かった(ACWで平均 0.1μ M, BSWで 0.4μ M)。植物プランクトンの分布

クロロフィル a 量(2-20 μ mと>20 μ m画分を合せたもの)と植物プランクトン総細胞数の鉛直分布は全体的にはよく類似していて、両者とも上層で少なく、下層で多かった(Fig. 3)。しかし詳細にみると、どの緯度線においても、クロロフィル a 量と細胞数の極大位置は必ずしも一致していなかった。62°N線の西端に位置するOS96162ではクロロフィル量、細胞数ともに全層を通じて少なかった。2-20 μ mと>20 μ mの両画分のクロロフィル a 量は、アラスカ沿岸水(ACW)とベーリング陸棚水(BSW)の両水系の上層ではほぼ同程度の低い値($0.04 \sim 0.08 \text{ mg m}^{-3}$)であったが、下層では>20 μ m画分が両水系で顕著に多かった(ACWで平均 2.0 mg m^{-3} , BSWで 2.3 mg m^{-3} で、2-20 μ m画分の平均5~7倍)(Table 1)。植物プランクトン細胞数もOS96152を除く両水系の上層では非常に少なく(平均 $7.4 \sim 8.6 \times 10^2 \text{ cells l}^{-1}$)、下層で多かった(ACWで平均 $2.0 \times 10^4 \text{ cells l}^{-1}$, BSWで $8.3 \times 10^4 \text{ cells l}^{-1}$)。特に、ベーリング陸棚水では上層の100倍以上に達した。湧昇現象がみられたOS96152は、他地点とは異なり、下層($6.3 \times 10^2 \text{ cells l}^{-1}$)よりも上層($2.8 \times 10^4 \text{ cells l}^{-1}$)で細胞数が多かった。

出現種

植物プランクトンは、珪藻類中心目8属20種、羽状目7属6種、渦鞭毛藻類6属10種と未査定種2種を含む計39種が出現した(Table 2)。このうち、珪藻類の*Thalassiosira anguste-lineata* (A. Schmidt) Fryxell

and Hasleは*Coscinodiscus anguste-lineatus* A. Schmidt, *Th. eccentrica* (Ehrenberg) Cleveは*Cos. exentricus* Ehrenberg, *Th. leptopus* (Grunow) Hasle and Fryxellは*Cos. lineatus* Ehrenberg, *Paralia sulcata* (Ehrenberg) Cleveは*Melosira sulcata* (Ehrenberg) Kutzinger, *Actinocyclus curvatulus* Janisch in A. Schmidtは*Cos. curvatulus*, *Chaetoceros diadema* (Ehrenberg) Granは*Ch. subsecundus* (Grunow) Hustedt, *Asterionellopsis glacialis* (Casracane) F. E. Roundは*Asterionella japonica* Cleve, *Fragilariopsis oceanica* (Cleve) Hasleは*Fragilaria oceanica* Cleveとして以前は取り扱われていた種である(例えば, CUPP, 1943; 小久保, 1980)。

種数は両水系とも、珪藻類が下層で、渦鞭毛藻類が上層で多い傾向にあった。珪藻類、渦鞭毛藻類ともに出現種のほとんどは冷水性種であり、ベーリング海域では広く分布が認められるものであった(KAROHJI, 1972; MOTODA and MINODA, 1974; TANIGUCHI *et al.*, 1976; SAITO and TANIGUCHI, 1978)。羽状目珪藻のうち*Nitzschia*, *Navicula*, *Thalassiothrix longissima*, *Pleurosigma*や中心目珪藻の*Coscinodiscus asteromphalus*はアイスアルジーとしてよく報告されており(SAITO and TANIGUCHI, 1978; 渡辺, 1990)全地点に出現したが、*Nitzschia*を除いてその占有率は低かった。上層と下層の植物プランクトン群集

既述のごとく、両水系の下層の植物プランクトン細胞数は上層の20~100倍以上多いことがわかったが、次に植物プランクトン群集の組成を調べた(Fig. 4)。細胞長径が 15μ m未満の細胞(Fig. 4ではsmall flagellateと表示)は渦鞭毛藻であるか他の微小鞭毛藻であ

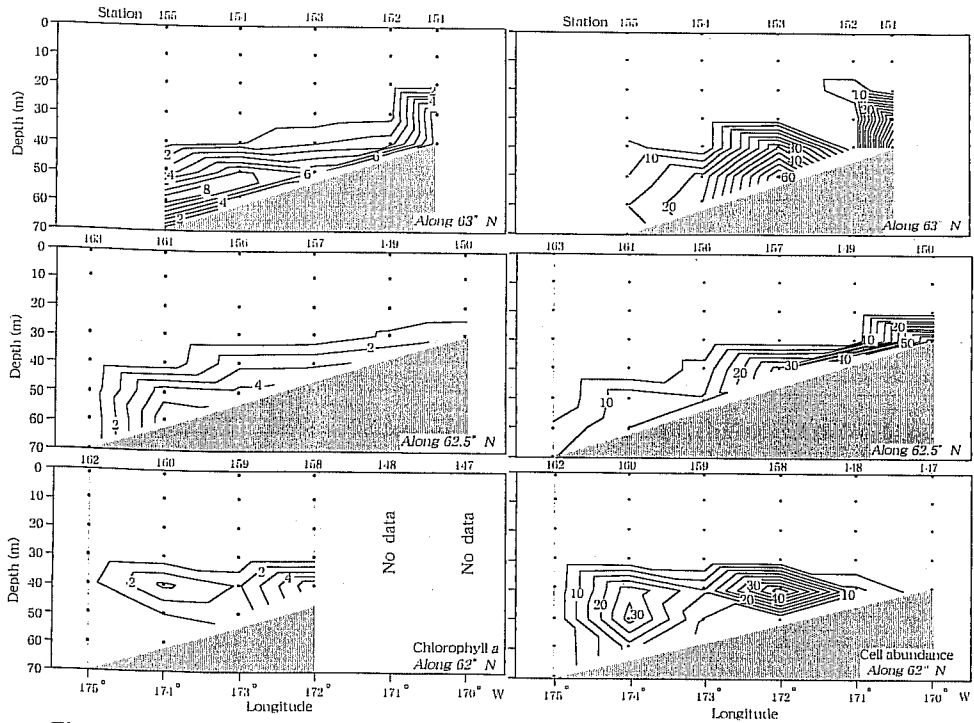


Fig. 3. Vertical sections of chlorophyll *a* (left panel) and phytoplankton cell abundance (right panel) at three transects south of St. Lawrence Island in summer 1996. Numerals for cell abundance should be read as $\times 10^4$ cells l^{-1} .

るのか識別不能であったが、ここでは便宜上渦鞭毛藻として扱った。まず最初に、植物プランクトン群集を珪藻類中心目、羽状目、渦鞭毛藻類の3群に分けてみると (Fig. 4上図), 群組成にACW, BSW水系間に大きな違いはみられなかったが、上層と下層で明瞭に異なっていた。すなわち、上層ではほとんどの地点で渦鞭毛藻類の占有率が高く、全体の18~97% (平均68%) を占めたのに対し、OS96152以外の全地点の下層では、珪藻類の占有率が高く平均約99%を占め、特に中心目の占める割合が高かった (6~97%, 平均63%)。OS96152は他地点と異なり、細胞数の多かった上層では珪藻類の占有率が非常に高かった (99%)。なお、渦鞭毛藻類の細胞数は、下層で顕著に多い5地点 (OS96150, 151, 153, 160, 161; 最大細胞数 $1.7\sim 13.7 \times 10^3$ cells l^{-1}) を除けば、上下層でほとんど変わらなかった ($2\sim 10 \times 10^2$ cells l^{-1})。

次に、上層で優勢した渦鞭毛藻類の種組成をみると (Fig. 4中央図), 両水系の上層では*Prorocentrum* sp. Aとsmall flagellate (細胞長径 $< 15 \mu m$) の占有率が高く、両種群で全体の75%以上を占めていた。一方、

下層では*Prorocentrum* sp. Aが最優勢することは上層と変わらないが、small flagellateの割合が減り、かわりに*Peridinium* spp.や*Ceratium horridum*の占有率が高くなった。下層ではACWとBSWで若干、渦鞭毛藻類の種組成が異なる傾向がみられた。

下層で優勢した珪藻類の種組成をみると (Fig. 4下図), 両水系の上層では羽状目の*Nitzschia* spp., 中心目の*Chaetoceros socialis*, *Ch. compressus*が全体の約80%を占めた。珪藻細胞数はOS96152を除いて、全地点の上層で $3.3\sim 14.6 \times 10^2$ cells l^{-1} と非常に少なかったが、これとは対照的に下層ではほとんどの地点で非常に多かった (平均 5.4×10^3 cells l^{-1})。下層では上層で優勢した3種群のほか*Ch. convolutus*, *Ch. diadema*, *Thalassiosira* spp.などもかなり出現し、種組成が複雑になる傾向がみられた。OS96152上層の珪藻類の種組成は、*Fragilariopsis oceanica*が比較的多く出現 (約6%) することによって、両水系の下層の組成と異なっていた。

本海域では*Chaetoceros compressus*, *Ch. socialis*, *Ch. debilis*, *Ch. furcellatus*, *Ch. mitra*, *Ch. diadema*

夏季ベーリング海北部陸棚上の植物プランクトン群集

Table 2. List of diatoms and dinoflagellates identified from the area south of St. Lawrence Island in summer 1996. “+” or “-” indicates “present” or “absent” in the upper layer and lower layers, respectively

	upper	lower		upper	lower
Class Bacillariophyceae			Class Dinophyceae		
Order Centrales			Order Prorocentrales		
<i>Skeletonema costatum</i>	+	+	<i>Prorocentrum compressum</i>	+	+
<i>Thalassiosira anguste-lineata</i>	-	+	<i>P. micans</i>	+	-
<i>Th. eccentrica</i>	-	+	<i>Prorocentrum</i> sp. A	+	+
<i>Th. gravida</i>	-	+	<i>Prorocentrum</i> sp. B	+	+
<i>Th. leptopus</i>	+	+	Order Dinophysiales		
<i>Th. nordenskioeldii</i>	-	+	<i>Dinophysis acuminata</i>	+	-
<i>Th. hyalina</i>	-	+	<i>D. norvegica</i>	-	+
<i>Thalassiosira</i> spp.	+	+	<i>Dinophysis</i> spp.	+	+
<i>Melosira</i> spp.	+	+	Order Gymnodiniales		
<i>Paralia sulcata</i>	-	+	<i>Gyrodinium</i> spp.	+	+
<i>Stephanopyxis</i> spp.	-	+	Order Gonyaulacales		
<i>Leptocylindrus danicus</i>	+	-	<i>Ceratium horridum</i>	+	-
<i>Coscinodiscus asteromphalus</i>	-	+	<i>C. lineatum</i>	+	-
<i>Cos. centralis</i>	-	+	<i>C. longipes</i>	+	-
<i>Coscinodiscus</i> spp.	+	+	<i>C. fusus</i>	+	-
<i>Chaetoceros atlanticus</i>	+	-	<i>C. macroceros</i>	+	-
<i>Ch. compressus</i>	+	+	<i>Ceratium</i> spp.	+	+
<i>Ch. concavicornis</i>	+	+	Order Peridiniales		
<i>Ch. convolutus</i>	+	+	<i>Protoperidinium pellucidum</i>	+	+
<i>Ch. debilis</i>	+	+	<i>Peridinium</i> spp.	+	+
<i>Ch. socialis</i>	+	+			
<i>Ch. diadema</i>	+	+			
<i>Ch. radicans</i>	-	+			
<i>Chaetoceros</i> spp.	+	-			
<i>Actinocyclus curvatulus</i>	-	+			
<i>Asterionellopsis glacialis</i>	+	+			
Order Pennales					
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	+	+			
<i>T. frauenfeldii</i>	+	+			
<i>Thalassiothrix longissima</i>	+	+			
<i>Navicula vanhoeffenii</i>	-	+			
<i>Navicula</i> spp.	-	+			
<i>Pleurosigma</i> spp.	-	+			
<i>Pseudo-nitzschia seriata</i>	+	-			
<i>Fragilariopsis oceanica</i>	-	+			
<i>Nitzschia</i> spp.	+	+			
	20	31		15	9

の6種の休眠胞子が同定された。休眠胞子は栄養細胞と同様の分布を示し、上層ではほとんどみられず（平均 0.7×10^2 cells l^{-1} ）、下層で多かった（平均 3.0×10^4 cells l^{-1} ）。休眠胞子の種は地点間によってばらつきがみられたが、全体的に*Chaetoceros socialis*が多かった。これら6種の休眠胞子の栄養細胞に対する割合は上層で平均18.7%、下層で25.2%であった。

全体的にみると調査域では、細胞数の少ない上層では*Prorocentrum* sp. Aやsmall flagellateなどの渦鞭毛藻類が優占した。これに対して、下層では渦鞭毛藻類が局所的に増加するものの、総細胞数の圧倒的な増加は珪藻類によるものであった。*Chaetoceros compressus*, *Ch. socialis*, *Nitzschia* spp.などが優占するのに加えて、中心目、羽状目の種数が増加し、種組成

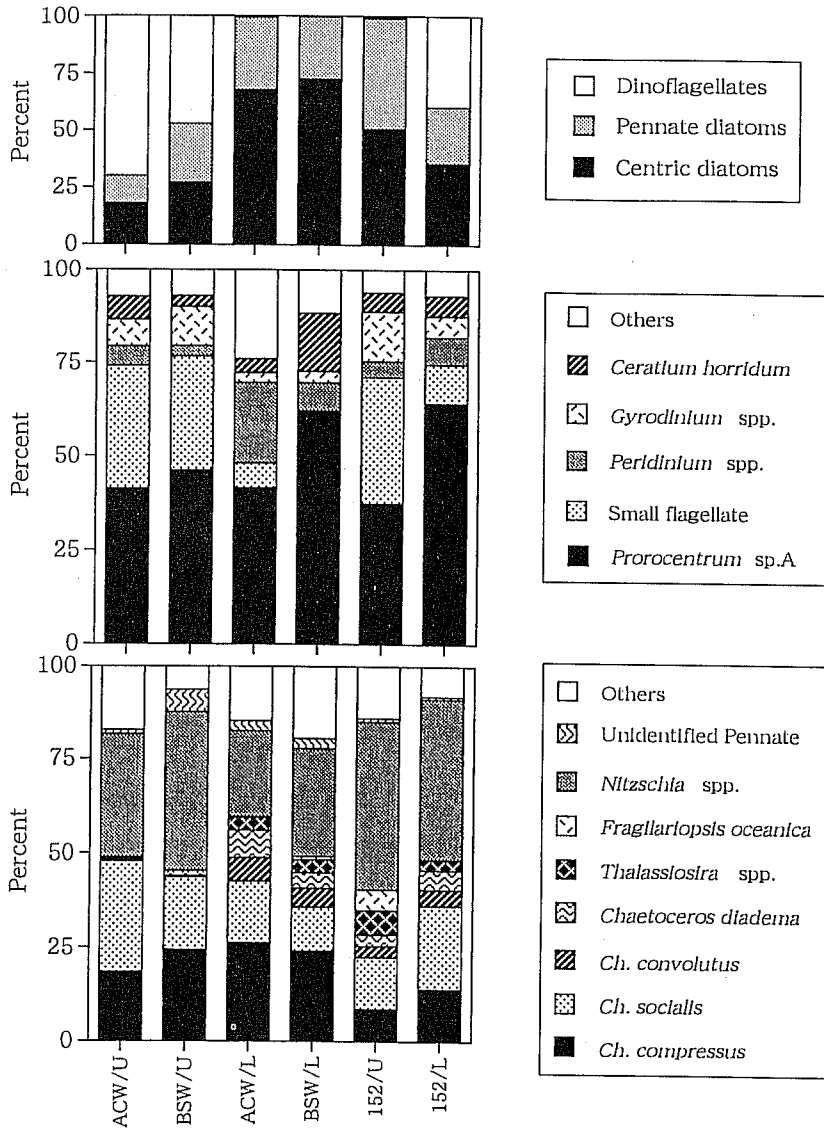


Fig. 4. Major taxonomic composition of phytoplankton community (upper panel) and species composition of dinoflagellates (middle panel) and diatoms (lower panel) in the upper (U) and lower (L) layers of the Alaskan Coastal Water (ACW), the Bering Shelf Water (BSW) and at OS96152.

が多様になる傾向を示した。

植物プランクトン群集の水平分布

上述のごとく、両水系の上層と下層の植物プランクトン群集は大きく異なることが明らかになったが、これらの群集の水平的な広がりを調べるために、全調査地点を上層と下層に分け、各地点の植物プランクトン種群の百分率組成をクラスター分析した。デンドログラムから明らかなように、各地点の植物プランクトン

群集は、類似度指数 $PSI=0.24$ で 2 群に大別された (Fig. 5)。この 2 群は、OS96152 の上層を除く全地点の上層群と下層群である。OS96152 の上層は後述のごとく、単独群 (Group 2) を形成した (Fig. 6)。

上層群は、さらに $PSI=0.5$ で全て同じ Group 1 に属した。この Group 1 は *Prorocentrum* sp. A (平均 26%) と small flagellate (23%) が多く、次いで *Peridinium* spp. (5%), *Ceratium horridum* (4%) が出現する

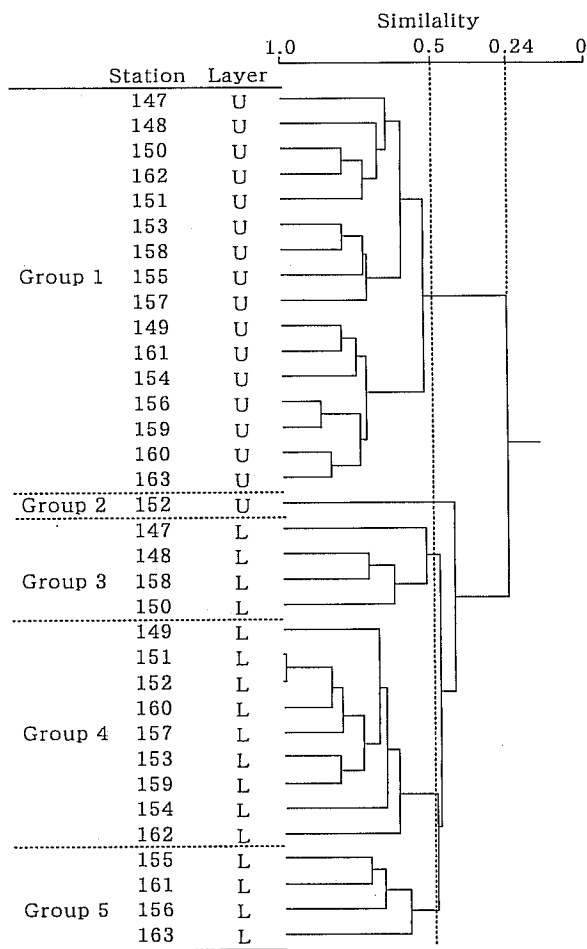


Fig. 5. Dendrogram showing station groups in the study area determined by a cluster analysis at 50% similarity level.

U: upper layer, L: lower layer

群集組成を示した。

一方、下層群はPSI=0.5で次の3群に細分された (Fig.6)。OS96147, 148, 150, 158の4地点から構成されるGroup 3は調査域の南東部に位置し、*Chaetoceros compressus* (平均43%), *Ch. socialis* (18%)が大部分を占め、次いで*Thalassionema frauenfeldii* (7%), *Nitzschia* spp. (5%)などの羽状目珪藻が優占する群集組成を示した。4地点 (OS96155, 156, 161, 163) からなるGroup 5は調査域の北西部に位置し、主に*Chaetoceros compressus* (平均22%), *Ch. socialis* (16%), *Thalassiosira* spp. (16%), *Nitzschia* spp. (8%)が優占する群集組成を示した。残り9地

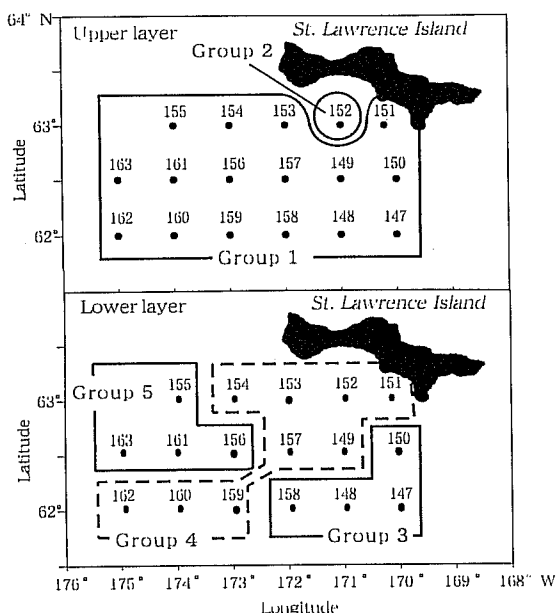


Fig. 6. Phytoplankton assemblages in the upper and lower layers south of St. Lawrence Island determined by a cluster analysis at 50% similarity level.

点 (OS96149, 151, 152, 153, 154, 157, 159, 160, 162) を含むGroup 4はGroup 3とGroup 5の間を北東から南西にかけて位置していた。このグループは主に*Nitzschia* spp. (34%), *Ch. socialis* (34%), *Ch. compressus* (24%), *Ch. diadema* (8%)が優占する群集構造を示した。なお、Group 2 (OS96152上層)は上層群よりもむしろ下層群に類似したが、PSI=0.43で他地点の下層群集と大きく異なった。このグループは*Nitzschia* spp.の占有率が高く (45%), 次いで*Ch. socialis* (14%), *Chaetoceros compressus* (9%), *Thalassiosira* spp. (6%)が優占した。

以上のように下層の珪藻群集は、*Chaetoceros compressus*, *Ch. socialis*が主体となり、全体的には類似性の高い群集といえる。しかし詳細にみると、*Thalassiosira*属はGroup 5で、*Thalassionema frauenfeldii*, *Nitzschia* spp.の羽状目珪藻はGroup 3とGroup 4でそれぞれ多くみられ、調査域の群集構造が局所的に異なると判断された。

4. 考察

ベーリング海陸棚上の海水は通常4月になると南から北へ徐々に退行し、7月までにはベーリング海峡南

Table 3. Phytoplankton abundance and dominant species in several regions on the Bering Sea shelf. Dominant species in the present study are listed in their dominance order. Figures with an asterisk show the maximum values

Lower	Depth range	Dominant species	Density (cells l ⁻¹)	Season	Reference
Western Bering Strait	Upper	<i>Thalassiosira decipiens</i> , <i>Th. gravida</i> , <i>Th. hyalina</i> , <i>Th. nordenskiöldii</i>	4.6 × 10 ^{6*}	late July	SAITO and TANIGUCHI (1978)
	Lower	<i>Thalassiosira decipiens</i> , <i>Th. gravida</i> , <i>Th. hyalina</i> , <i>Th. nordenskiöldii</i>	5.0 × 10 ^{6*}		
	Whole column	<i>Chaetoceros convolutus</i> , <i>Ch. debilis</i> , <i>Ch. furcellatus</i> , <i>Ch. diadema</i> , Dinoflagellates	2.8 × 10 ^{6*}	late July	SAITO and TANIGUCHI (1978)
St. Lawrence Island Polynya	Upper	<i>Prorocentrum</i> sp.A, small flagellate, <i>Gyrodinium</i> spp.	7.4~8.7 × 10 ⁷ 2.4 × 10 ^{8*}	late July	This study
	Lower	<i>Chaetoceros compressus</i> , <i>Ch. socialis</i> , <i>Ch. convolutus</i> , <i>Ch. diadema</i> , <i>Thalassiosira</i> spp., <i>Nitzschia</i> spp.	2.0~8.9 × 10 ⁴ 5.4 × 10 ^{5*}		
	Upper	<i>Thalassiosira hyalina</i> , <i>Th. nordenskiöldii</i> , <i>Fragilaria islandica</i>	8.3~24.0 × 10 ⁵	early May	TANIGUCHI <i>et al.</i> (1976)
Eastern Bering Sea outer domain	Lower	<i>Fragilaria islandica</i> , <i>Navicula</i> spp., <i>Th. hyalina</i>	5.9~6.5 × 10 ⁴		
	Upper	<i>Fragilaria islandica</i> , <i>Fragilaria</i> spp., <i>Th. gravida</i>	2.6~15.4 × 10 ³	mid-June	TANIGUCHI <i>et al.</i> (1976)
	Lower Surface	<i>Fragilaria islandica</i> , <i>Th. spp.</i> , <i>Thalassiosira</i> spp., <i>Nitzschia</i> spp., <i>Achnanthes</i> spp., <i>Navicula pelagica</i> , <i>N. vanhoffeni</i> , <i>Chaetoceros</i> spp., <i>Detonula</i> spp.	1.1~2.1 × 10 ⁴ 10 ⁴ ~10 ⁷	March-April	GOERING and IVERSON (1981)
Eastern Bering Sea ice edge	Surface	<i>Ch. debilis</i> , <i>Ch. socialis</i> , <i>Ch. compressus</i> , <i>Ch. radicans</i> , <i>Th. nordenskiöldii</i> , <i>Phaeocystis</i> (dominant some years)	10 ⁴ ~10 ⁷		
	shelf break	<i>Rhizosolenia alata</i> , <i>Chaetoceros debilis</i> , <i>Thalassiosira aestivalis</i> , <i>Th. nordenskiöldii</i> , <i>Phaeocystis poucheti</i>	2~5 × 10 ⁵ 7~12 × 10 ⁵	mid-May	GOERING and IVERSON (1978, 1981)
	middle domain			mid-May	GOERING and IVERSON(1981)
Southeastern Bering Sea	middle domain			mid-May	GOERING and IVERSON(1981)
	outer domain			mid-May	GOERING and IVERSON(1981)

部海域まで開水する (DUNBAR, 1967). セントローレンス島南方海域は、南東ベーリング海陸棚上の等深線に沿った3つの沿岸フロントによって明確に区分される領域のうち、中央陸棚領域 (middle shelf domain; 水深50-100mの範囲) の延長上にある海域と見なすことができる (IVERSON *et al.*, 1979; COACHMAN, 1986). 本調査ではアラスカ沿岸水が大部分を占め、ベーリング陸棚水が一部存在する水系配置となっていた。

本海域の特徴として、セントローレンス島に近い1地点 (OS96152) と南西端 (OS96162) を除いて、調査全域にわたり水深20~30mに明瞭な密度躍層が形成されていて、水柱は上下二層に明確に区分された。すなわち上層には高温 (最高8°C)、低塩分 (最低30.6 psu) のアラスカ沿岸水に相当する水が調査域全体を覆っていたのに対し、下層には高塩分 (最高32.0 psu) の冷水 (最低-1.6°C) が存在した。この冷水は冬季の結水による高塩分水が底層に蓄積し、密度躍層の形成により夏季まで残留したポリニア起源の水であると考えられている (大谷, 1969; AZUMAYA and OHTANI, 1995)。今回の調査では、有光層はほとんどの地点において海底まで到達していた。栄養塩濃度 (硝酸塩、リン酸塩、珪酸塩) は、下層で豊富に存在したが、上層は枯渇状態に近かった。夏季表層で栄養塩、特にNO₃が枯渇することは、南東ベーリング海陸棚域 (主に middle shelf domain) でも普通に起こっている (GOERING and IVERSON, 1981)。

このような物理・化学的条件下において、植物プランクトン群集も上・下層で大きく異なっていた。細胞数はアラスカ沿岸水、ベーリング陸棚水の両水系とも上層に比べて下層で20~100倍以上多かった (Table 1)。特に、ベーリング陸棚水の下層で細胞数が多い傾向が見られた。

上層の細胞数は、本調査域以外のベーリング陸棚水域よりも低い。しかし、下層の細胞数は従来の報告のうち、やや高い範囲に属しているといえよう (Table 3)。今回栄養塩濃度の一番低いアラスカ沿岸水 (WALSH *et al.*, 1989) が調査域をほぼ占有していたにもかかわらず、下層の植物プランクトン現存量が比較的高い範囲にあったことは、ポリニア域の生産力が潜在的に高い可能性を暗示する。IMAI *et al.* (1998) は、セントローレンス島南方海域でアナディール水やベーリング陸棚水が優勢な年は、アラスカ沿岸水が支配する年よりも高い基礎生産力を有することを指摘している。

次に組成をみると、上層は全域で *Prorocentrum* sp. A と small flagellate が主体で、それらに *Peridinium* と *Ceratium horridum* が加わる渦鞭毛藻群集で特徴づけられていた。一方、下層では *Chaetoceros compressus*, *Ch. socialis*, *Nitzschia* spp. の占有率が高く、これら3種群に加えて、*Thalassiosira* 属、*Thalassiothrix* 属等が優占する3つの珪藻種群に細分された。しかし、この珪藻群集の分布と底層の水系区分とは明瞭な対応は見られなかった。このように調査域の植物プランクトン群集は、上層ではOS96152を除く全地点で種組成、細胞数ともに一様であったのに対し、下層では種組成により細分され、かつ細胞数に地点間でかなりばらつきがあった。この下層群集の微妙な違いは春から初夏にかけての海水退行の局所的な遅延に伴うブルーム構成種の違い、また、植食性動物プランクトンの不均一分布等と関連していると思われるが、今回の研究からは明らかにされなかった。

TANIGUCHI *et al.* (1976), SAITO and TANIGUCHI (1978), IVERSON *et al.* (1979), GOERING and IVERSON (1981) および SHANDELMEIER and ALEXANDER (1981) により、南東ベーリング海陸棚域 (主に中央陸棚域) 上の植物プランクトン群集の時・空間的分布を要約すると以下ようになる (Table 3参照)。春季ブルームの第I期 (3月下旬~4月上旬) には小型珪藻の *Chaetoceros* 属や *Thalassiosira* 属が優占し、氷縁域ではこれらに加えて、扁平なりボン状の群体を形成する *Fragilaria islandica*, *F. striatula*, *Nitzschia cylindrus*, *N. grunowii* 等の羽状目珪藻が短期間優占する。その後、5月中旬~下旬の第II期には中型珪藻 *Chaetoceros*, *Thalassiosira*, *Rhizosolenia*, *Nitzschia* の4属が大きな現存量を持つ。第III期 (6月中旬~下旬) には、栄養塩が枯渇し、この時期の珪藻は *Rhizosolenia alata* に代表される。このII期とIII期の移行期に外部陸棚領域 (outer shelf domain) に分布の中心を持つ渦鞭毛藻が優占することがある。

このような南東部陸棚域の植物プランクトン群集は、本調査域のセントローレンス島南方海域、さらに北方のベーリング海峡付近の群集とも基本的には類似している (Table 3)。大きな違いは群集遷移の時間的な遅延だけであろう。従って、本海域の上層は南方から北上するアラスカ沿岸水により移送された群集であり、下層は融氷期から初夏にかけて表層で生産された群集が重たく (冷たく) 滞留した底層水中に残留した状態を反映していたと解釈できる。

本調査域では下層で優占種となった *Chaetoceros* 属の休眠胞子の出現率が比較的高かった。沿岸性の珪藻類は増殖条件の悪化に伴ない休眠胞子を形成し、沈降して一時的な休眠期をもつことが知られている（例えば HARGRAVES and FRENCH, 1983; SMETACEK, 1985）。また最近の研究では（例えば ISHIKAWA and TANIGUCHI, 1994; INOUE and TANIGUCHI, 印刷中）休眠胞子は栄養細胞が最盛期の時から形成される場合があることを示している。これらの事実は、沿岸種的生活史戦略における休眠胞子の重要性を示すものとして受け止められよう。いずれにしても、本調査域の下層は一見、栄養塩、光条件が整っていて、珪藻類は活発に増殖しているととらえがちであるが、上述の如く、下層群集は表層から沈降した生理活性の低い細胞が蓄積したものと解釈した方がよいのかも知れない。SAITO and TANIGUCHI (1978) も南東ベーリング海陸棚下層で損傷を受けた多くの *Thalassiosira* を報告している。

セントローレンス島南方海域の植物プランクトン群集は他海域のそれと類似しているとみなしてよいが、細部にわたってみると、当海域では *Chaetoceros compressus* が最優占した（下層平均25%）と *Rhizosolenia* 属が全く出現しなかったことが一般的な概観と異なっている。この *Ch. compressus* はアナディール水の勢力が強かった1994年には優占度がさらに高かった（下層で40%以上）（八田、未発表）。ブルーミング期にはわずか数日で優占種が遷移する（GOERING and IVERSON, 1981）ので1年、しかも短期（3日）に行った本研究の結果からセントローレンス島南方海域における植物プランクトン群集の特徴を要約することはできないが、ポリニアはベーリング海陸棚の他海域の植物プランクトン群集とは異なった種群組成を持つ可能性は指摘できる。

謝辞

本研究を通じて終始懇切なるご指導とご校閲を賜った北海道大学水産学部池田 勉教授および様々な有益なご助言をいただいた伴 修平博士に謹んで感謝の意を表します。また、クラスター分析にご協力いただいた内川和久氏、本研究に用いたプランクトン試料を採集していただいた西内 耕氏に感謝します。最後に、本論文に対して建設的なコメントをいただいた2名の査読者に心より感謝致します。

引用文献

- ALEXANDER, V. and H. J. NIEBAUER (1981) Oceanography of the eastern Bering Sea ice-edge zone in spring. *Limnol. Oceanogr.*, **26**, 1111-1125.
- AZUMAYA, T. and K. OHTANI (1995) Effect of winter meteorological conditions on the formation of the cold bottom water in the eastern Bering Sea shelf. *J. Oceanogr.*, **51**, 665-680.
- COYLE, K. O., G. L. HUNT, Jr., M. B. DECKER and T. J. WEINGARTNER (1992) Murre foraging, epibenthic sound scattering and tidal advection over a shoal near St. George Island, Bering Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **83**, 1-14.
- COACHMAN, L. K. (1986) Circulation, water masses, and fluxes on the southeastern Bering Sea shelf. *Cont. Shelf Res.*, **5**, 23-108.
- COACHMAN, L. K. (1987) Advection and mixing on the Bering-Chukchi Shelves. Component A. Advection and mixing of coastal water on high latitude shelves. ISHTAR 1986 Progress Report, Vol. I, Institute of Marine Science, University of Alaska, Fairbanks, 42 pp.
- COACHMAN, L. K., K. AAGAARD and R. B. TRIPP (1975) Bering Strait: The regional physical oceanography. University of Washington Press, Seattle, 172 pp.
- CUPP, E. E. (1943) Marine plankton diatoms of the west coast of North America. *Bull. Scripps. Inst. Oceanogr.*, *Tech. Ser.*, **5**, 1-238.
- DUNBAR, M. (1967) The monthly and extreme limits of the ice in the Bering Sea. *Physics of Snow and Ice. Inst. Low Temp. Science, Hokkaido Univ. Sapporo*, **1**, 687-703.
- GOERING, J. J. and R. L. IVERSON (1978) Primary production and phytoplankton composition of the southeast Bering Sea. *In*, Processes and Resources of the Bering Sea Shelf, ed. C. P. MCROY, University of Alaska, Fairbanks, 203-240.
- GOERING, J. J. and R. L. IVERSON (1981) Phytoplankton distribution on the southeastern Bering Sea shelf. *In*, The Eastern Bering Sea Shelf: Oceanography and Resources II, eds. D. W. HOOD and J. A. CALDER. University of Washington Press, Seattle, 933-946.
- GREBMEIER, J. M. and N. M. HARRISON (1992) Seabird feeding on benthic amphipods facilitated by gray whale activity in the northern Bering Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **81**, 125-133.
- GREBMEIER, J. M. and L. W. COOPER (1995) Influence of the St. Lawrence Island Polynya upon the Bering Sea benthos. *J. Geophys. Res.*, **100**, 4439-4460.
- GREBMEIER, J. M., C. P. MCROY and H. M. FEDER (1988) Pelagic-benthic coupling on the shelf of the northern Bering and Chukchi Seas. I. Food supply source and benthic biomass. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **48**, 57-67.
- HARGRAVES, P. E. and F. W. FRENCH (1983) Diatom resting spores: significance and strategies. *In*, Survival Strategies of the Algae, ed. G. A. FRYXELL, Cambridge University Press, Cambridge, 49-68.
- HORNER, R. (1982) Do ice algae produce the spring phytoplankton bloom in seasonally ice-covered waters? *In*, Proceeding of the seventh international diatom symposium, eds. D. G. MANN, Otto KORLTZ,

- Koenigstein, 401-409.
- 北海道大学水産学部 (1997) 海洋調査漁業試験要報, No. 40, 53-174.
- IMAI, K., M. YANADA and Y. MAITA (1998) Relationship between water masses and chlorophyll *a* concentration in bottom water on the northern Bering Shelf in summer. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **49**, 41-49.
- INOUE, T. and A. TANIGUCHI (1998) Seasonal distribution of vegetative cells and resting spores of the arcto-boreal diatom *Thalassiosira nordenskiöldii* Cleve in Onagawa Bay, northeastern Japan. *In*, 14th Diatom Symposium 1996, ed. MAYAMA, IDEI and KOIZUMI, Koeltz Scientific Books, Koenigstein (印刷中)
- ISHIKAWA A. and A. TANIGUCHI (1994) The role of cysts on population dynamics of *Scrippsiella* spp. (Dinophyceae) in Onagawa Bay, northeast Japan. *Mar. Biol.*, **119**, 39-44.
- IVERSON, R., L. COACHMAN, R. COONEY, T. ENGLISH, J. GOERING, G. HUNT, M. MACAULEY, C. MCROY, W. REEBURG and T. WHITLEGE (1979) Ecological significance of fronts in the southeastern Bering Sea. *In*, *Ecological Processes in Coastal and Marine Systems*, ed. R. J. LIVINGTON, Plenum Press, New York, 437-466.
- KAROHJI, K. (1972) Regional distribution of phytoplankton in the Bering Sea and western and northern subarctic regions of the North Pacific in summer. *In*, *Biological Oceanography of Northern North Pacific Ocean*, ed. A. Y. TAKENOUTI, Idemitsu Shoten, Tokyo, 99-115.
- KINDER, T. H. and J. D. SCHUMACHER (1981) Circulation over the continental shelf of the southeast Bering Sea. *In*, *The Eastern Bering Sea Shelf: Oceanography and Resources*, Vol. 1, ed. HOOD, D. W. and J. A. CALDER. Office of Marine Pollution Assessment, NOAA, distributed by University of Washington Press, Seattle, 53-75.
- KINDER, T. H., L. K. COACHMAN and J. A. GALT (1975) The Bering Slope Current system. *J. Phys. Oceanogr.*, **5**, 231-244.
- 小久保清治 (1980) 浮游硅藻類. 恒星社厚生閣, 東京, 345pp.
- MOTODA, S. and T. MINODA (1974) Plankton of the Bering Sea. *In*, *Oceanography of the Bering Sea*, ed. HOOD, D. W. and E. J. KELLY. Institute of Marine Science, University of Alaska, Fairbanks, 207-241.
- 大谷清隆 (1969) Bering 海東部の陸棚水の海洋構造と海水について. 北海道大学水産学部彙報, **10**, 94-117.
- OHTANI, K. (1973) Oceanographic structure in the Bering Sea. *Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ.*, **21**, 65-106.
- PARSONS, T. R., Y. MAITA and C. M. LALLI (1984) *A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis*. Pergamon Press, Oxford, 173 pp.
- POOLE, H. H. and W. R. G. ATKINS (1929) Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the year. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **16**, 297-324.
- SAITO, K. and A. TANIGUCHI 1978. Phytoplankton communities in the Bering Sea and adjacent seas II. Spring and summer communities in seasonally ice-covered areas. *Astarete*, **11**, 27-35.
- SAMBROTTO, R. N., J. J. GOERING and C. P. MCROY (1984) Large yearly phytoplankton production in western Bering Strait. *Science*, **225**, 1147-1150.
- SHANDELMEIER, L. and V. ALEXANDER (1981) An analysis of the influence of ice on spring phytoplankton population structure in the southeast Bering Sea. *Limnol. Oceanogr.*, **26**, 935-943.
- SCHOENER, T. W. (1970) Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, **51**, 408-418.
- SCHUMACHER, J. D., K. AAGAARD, C. H. PEASE and R. B. TRIPP (1983) Effects of a shelf polynya on flow and water properties in the northern Bering Sea. *J. Geophys. Res.*, **88**, 2723-2732.
- SMETACEK, V. S. (1985) Role of sinking in diatom life-history cycles : ecological, evolutionary and geological significance. *Mar. Biol.*, **84**, 239-251.
- SMITH, S. D., R. D. MUENCH and C. H. PEASE (1990) Polynyas and Leads: An overview of physical processes and environment. *J. Geophys. Res.*, **95**, 9461-9479.
- SOURNIA, A. (ed.) (1978) *Phytoplankton Manual. Monographs on oceanographic methodology 6*. UNESCO, Paris, 337 pp.
- SPRINGER, A. M. and D. G. ROSENEAU (1985) Copepod-based food webs: auklets and oceanography in the Bering Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **21**, 229-237.
- SPRINGER, A. M., C. P. MCROY and K. R. TURCO (1989) The paradox of pelagic food webs in the northern Bering Sea II. *Zooplankton communities. Cont. Shelf Res.*, **9**, 359-386.
- SPRINGER, A. M. and C. P. MCROY (1993) The paradox of pelagic food webs in the northern Bering Sea III. Patterns of primary production. *Cont. Shelf Res.*, **13**, 575-599.
- STIRLING, I. (1980) The biological importance of polynyas in the Canadian arctic. *Arctic*, **33**, 303-315.
- STRINGER W.J. and J.E. GROVES (1991) Location and areal extent of polynyas in the Bering and Chukchi Seas. *Arctic*, **33**, Supp. 1, 164-171.
- 高橋正征・福地光男 (1990) 極域環境と生物過程. 月刊海洋 **22**, 559-564.
- TANIGUCHI, A., K. SAITO, A. KOYAMA and M. FUKUCHI (1976) Phytoplankton communities in the Bering Sea and adjacent seas I. Communities in early warming season in southern areas. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **32**, 99-106.
- TOMAS, C. R. (ed.) (1996) *Identifying Marine Diatoms and Dinoflagellates*. Academic Press, London, 598 pp.
- WALSH, J. J., C. P. MCROY, L. K. COACHMAN, J. J. GOERING, J. J. NIHOUL, T. E. WHITELEDGE, T. H. BLACKBURN, P. L. PARKER, C. D. WIRICK, P. G. SHUERT, J. M. GREBMEIER, A. M. SPRINGER, R. D. TRIPP, D. A. HANSELL, S. DJENIDI, E. DELEERSNIJDER, K. HENRIKSEN, B. A. LUND, P. ANDERSEN, F. E. MULLER-KARGER and K. DEAN (1989) Carbon and nitrogen cycling within the Bering/Chukchi Seas: Source regions for organic matter effecting AOU demands of the arctic ocean. *Prog. Oceanogr.*, **22**, 277-359.
- 渡辺研太郎 (1990) 沿岸海水域の一次生産. 月刊海洋, **22**, 588-596.