

# *La mer*



Tome 40 Numéro 2 Mai 2002

La Société franco-japonaise

d'océanographie

Tokyo, Japon

# SOCIÉTÉ FRANÇO-JAPONAISE D'OcéANOGRAPHIE

## Cimité de Rédaction

(de o'exercice des années de 2002 et 2003)

*Directeur et rédacteur:* J. YOSHIDA

*Comité de lecture:* M. OCHIAI, Y. TANAKA, H. NAGASHIMA, M. MAEDA, S. MONTANI, T. YANAGI, S. WATANABE

*Rédacteurs étrangers:* H. J. CECCALDI (France), E. D. GOLDBERG (Etats-Unis), T. R. PARSONS (Canada)

*Services de rédaction et d'édition:* Y. TANAKA, Y. KITADE

### Note pour la présentation des manuscrits

La mer, organe de la Société franco-japonaise d'océanographie, publie des articles et notes originaux, des articles de synthèse, des analyses d'ouvrages et des informations intéressant les membres de la société. Les sujets traités doivent avoir un rapport direct avec l'océanographie générale, ainsi qu'avec les sciences halieutiques.

Les manuscrits doivent être présentés avec un double, et dactylographiés, en *double interligne*, et au recto exclusivement, sur du papier blanc de format A4 (21×29.7 cm). Les tableaux et les légendes des figures seront regroupés respectivement sur des feuilles séparées à la fin du manuscrit.

Le manuscrit devra être présenté sous la forme suivante:

1° Il sera écrit en japonais, français ou anglais. Dans le cadre des articles originaux, il comprendra toujours le résumé en anglais ou français de *200 mots* environs. Pour les textes en langues européennes, il faudra joindre en plus le résumé en japonais de *500 letters* environs. Si le manuscrit est envoyé par un non-japonophone, le comité sera responsable de la rédaction de ce résumé.

2° La présentation des articles devra être la même que dans les numéros récents; le nom de l'auteur précédé du prénom *en entier*, en minuscules; les symboles et abréviations standards autorisés par le comité; les citations bibliographiques seront faites selon le mode de publication: article dans une revue, partie d'un livre, livre entier, etc.

3° Les figures ou dessins originaux devront être parfaitement nettes en vue de la réduction nécessaire. La réduction sera faite dans le format 14.5×20.0 cm.

La première épreuve seule sera envoyée à L'auteur pour la correction.

Les membres de la Société peuvent publier 7 pages imprimées sans frais d'impression dans la mesure à leur manuscrit qui ne demande pas de frais d'impression excessifs (pour des photos couleurs, par exemple). Dans les autres cas, y compris la présentation d'un non-membre, tous les frais seront à la charge de l'auteur.

Cinquante tirés-à-part peuvent être fournis par article aux auteurs à titre gratuit. On peut en fournir aussi un plus grand nombre sur demande, par 50 exemplaires.

Les manuscrits devront être adressés directement au directeur de publication de la Société: Y. YAMAGUCHI, Université des Pêches de Tokyo, Konan 4-5-7, Minato-ku, Tokyo, 108 Japon; ou bien au rédacteur étranger le plus proche: H. J. CECCALDI, EPHE, Station marine d'Endoume, rue Batterie-des-Lions, 13007 Marseille, France; E. D. GOLDBERG, Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, California 92093, Etats-Unis; ou T. R. PARSONS, Institute of Ocean Sciences, P.O.Box 6000, 9860W, Saanich Rd., Sidney, B. C., V8L 4B2, Canada.

## 東京湾外湾の砕波帯の魚類相

荒山和則\*・今井 仁\*\*・加納光樹\*\*\*・河野 博\*

### Ichthyofauna of surf zones in the outer Tokyo Bay

Kazunori ARAYAMA\*, Hitoshi IMAI\*\*, Kouki KANOU\*\*\* and Hiroshi KOHNO\*

**Abstract:** A total of 43,880 fish specimens, representing about 119 species, were collected by monthly seine net (mesh size 0.8 mm) samplings from four surf zones in the outer Tokyo Bay, Pacific coast of central Japan, from April 1998 to March 1999. The Ishikawa icefish, *Salangichthys ishikawae*, was the most abundant species, contributing 53.1% of the total number of fishes, followed by *Konosirus punctatus* (11.4%), *Pholis* spp. (10.2%), Gobiidae sp.1 (4.9%) and *Rhinogobius* spp. (4.1%). Based on the life style and life cycle categories of each species, the dominant, except for the Ishikawa icefish, was 30 transient marine species accounting 26.6% of the total individual number, suggesting the outer bay surf zones providing a nursery ground for marine fish species. The larval and juvenile fish assemblages were compared between sampling sites, and it was concluded that the differences of the assemblages would be caused by the geographic positions, surf zone types and/or abiotic surroundings of each sampling site.

**Key words :** Tokyo Bay, surf zone, ichthyofauna, life cycle category, abiotic surroundings, nursery area

#### 1. はじめに

東京湾は内湾（富津岬と観音崎を結ぶ線以北の海域）と外湾（富津岬と観音崎を結ぶ線と洲崎と鵜崎を結ぶ線で囲まれた海域）に大きく分けられる。内湾の砂泥域浅所は、1970年代までに埋め立てや浚渫によって激減し、河口周辺の干潟域や人工海浜が現存するのみである。一方、外湾には砂浜海岸が多く残っている。したがって、魚類の生息場としてみた東京湾の砂泥域浅所は、内湾の干潟域と外湾の砂浜海岸砕波帯という2つの環境によって代表されているといえる。このうち、内湾の干潟域では魚類の成育場としての役割を明らかにするために多くの魚類相研究が行われてきた（岩田ら、1979；那須ら、1996；東京都環境保全局水質保全部、1999；加納ら、2000）。

しかし、外湾の砕波帯ではそのような研究は行われていない。

砕波帯は、仔稚魚の成育場として重要な役割を担っていることが指摘され、ヒラメ（AMARULLAH *et al.*, 1991）やサバヒー（SENTA and HIRAI, 1981；MORIOKA *et al.*, 1993）、ヘダイ亜科（木下、1993）などの水産上重要種についてはすでに多くの詳細な研究が行われている。一方、砕波帯の魚類群集について包括的に扱った研究は数少ないが、海域によって、または同一の海域内でも海岸によって種組成や優占種が異なることが明らかにされている（赤崎・木本、1989；赤崎・瀧、1989；木下、1993；須田、1996；内田ら、1998）。そのような違いの要因としては、周辺環境（木下、1993）や海岸性状（海岸タイプ）

\*東京水産大学魚類学研究室 〒108-8477 東京都港区港南4-5-7

Laboratory of Ichthyology, Tokyo University of Fisheries, 4-5-7 Konan, Minato-ku, Tokyo 108-8477, Japan

\*\*（現住所）財団法人 自然環境研究センター 〒110-8676 東京都台東区下谷3-10-10

Japan Wildlife Research Center, 3-10-10 Shitaya, Taito-ku, Tokyo 110-8676, Japan

\*\*\*（現住所）東京大学大学院農学生命科学研究科農学国際専攻 〒113-8657 東京都文京区弥生1-1-1

Department of Global Agricultural Sciences, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, 1-1-1 Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113-8657, Japan

(須田, 1996) が関わっている可能性が示唆されているものの、いまだに明確な結論は得られていない。

そこで本研究では、年間にわたって東京湾外湾の4か所の砕波帯で小型地曳網を用いて魚類の採集を行い、出現魚種の生活史型や発育段階に基づく砕波帯の利用様式などを検討することで、東京湾外湾の砕波帯における魚類の群集構造の特徴について明らかにした。さらに、東京湾の内湾や外湾における地点間での魚類群集の比較から、それぞれの砕波帯の魚類相を特徴付ける要因についても検討した。

## 2. 材料および方法

**採集場所** 採集は東京湾外湾に位置する4か所の砕波帯(上総湊, 富山, 北条, 大賀)で行った (Fig. 1)。各地の海岸タイプは SHORT and WRIGHT (1983) に従うと、全て反射型の海岸に分類される。各地点の底質は

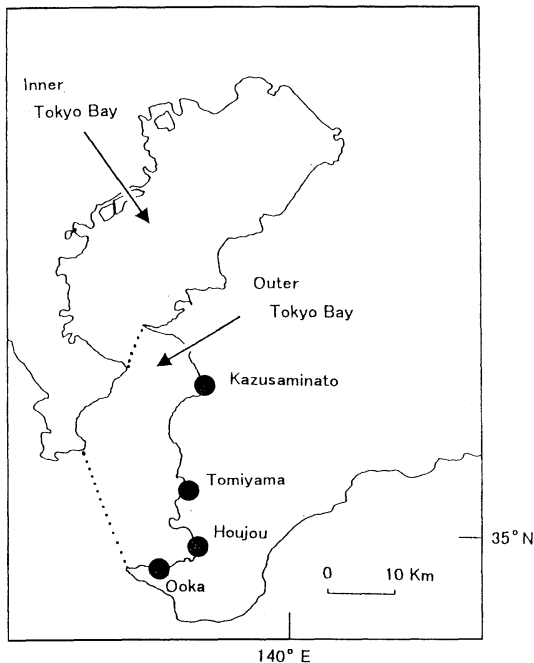


Fig. 1. Sampling sites in the outer Tokyo Bay.

すべて砂から砂礫であるが、大賀ではやや大型の礫や石も混在している。採集時における汀線から砕波点までの距離の平均±標準偏差は、上総湊が $7.8 \pm 3.1$ mで汀線から最も遠く、大賀 ( $0.8 \pm 0.3$ m) が最も近かった。砕波高は、全地点で1m以下であった (Table 1)。水温は $8.8 \sim 27.5^\circ\text{C}$ であり、各月において地点間での違いはあまりみられなかった。

**採集方法** 採集は各地点ともに1998年4月から1999年3月にかけて毎月1回、大潮の昼間に行った (富山では7月の採集を行っていない)。採集には小型地曳網 (袖網部の長さ4m, 深さ1m, 目合2mm; 胴網部の長さ3.5m, 目合0.8mm) を用い、水深1m以浅の潮間帯から潮下帯にかけてを汀線とほぼ平行に約50m, 4回ずつ曳網した。採集物は現場でただちに10%海水ホルマリンで固定し研究室に持ち帰った。

**解析方法** 研究室では、採集物から魚類のみを選別し、種の同定、個体数の計数、標準体長 (以下、体長) の測定を行った。種の同定は、主に沖山編 (1988) と中坊編 (2000) に従った。また、魚種リストの科の配列は NELSON (1994) に、標準和名と学名は中坊編 (2000) に従った。海水魚 (Marine)、河口魚 (Estuarine)、両側回遊魚 (Amphidromous)、降河回遊魚 (Catadromous)、遡河回遊魚 (Anadromous) といった生活史型 (Life cycle category)、および発育段階に基づく砕波帯の利用様式 (Life style category) は、加納ら (2000) に従った。採集された魚類の発育段階は、以下の4つに区分した: 仔魚、鰭条が定数に達していない時期のもの; 稚魚、鰭条が定数に達し鱗も始めているが、体形や模様が成魚と異なる時期のもの; 若魚、鱗の分布や模様がほぼ完成し体形も成魚に近いが未成熟のもの; 成魚、性的に成熟しているもの (加納ら, 2000)。生活史型が海水魚に区分された種では、成魚が主に生息する場所によって砂泥域種 (sm, sandy muddy)、岩礁域種 (r, rocky)、砂泥域および岩礁域種 (sm & r, sandy muddy and rocky)、表層域種 (s, surface) に細分した。各魚種の生活史型の決定は、中坊編 (2000) と川那部・水野編 (1995) および岡村・尼岡編 (1997) を参考にして行った。

地点間および月間での種組成の比較を行うために、

Table 1. Physical environmental characters of four surf zones in the outer Tokyo Bay

	Kazusaminato	Tomiyama	Houjou	Ooka
Beach type	reflective	reflective	reflective	reflective
Bottom sediment	sand to gravel	sand to gravel	sand to gravel	sand to gravel+stone
Distance from shoreline to wave break point(m)	$7.8 \pm 3.1$	$6.6 \pm 2.2$	$3.3 \pm 1.5$	$0.8 \pm 0.3$
Wave height at wave break point(m)	$0.7 \pm 0.3$	$0.5 \pm 0.2$	$0.3 \pm 0.3$	$0.2 \pm 0.2$

Numerals indicate mean ± SD.

JACCARD (1901) の群集係数を求め、それに基づくクラスタ分析を群平均法で行った。地点間の比較には、本研究の4地点の他に、ほぼ同様の手法で行われた東京湾内湾11地点の調査結果(那須ら, 1996; 東京都環境保全局水質保全部, 1999; 加納ら, 2000) も用いた。

本研究で用いた標本は、70%エチルアルコール中で保存し、東京水産大学水産資料館の仔稚魚コレクションに以下の番号で登録・保管されている: MTUF-P(L) 5281-5284, 5408-5423, 5616-5636, 6181-6210, 6212-6315, 9336-9662。

### 3. 結果

#### 3.1 採集された魚類

**種数と個体数** 採集された魚類は13目48科119種以上、計43,880個体であった (Tables 2, 3)。科別の種数ではハゼ科が最も多く (38種)、次いでニシン科 (5種) で、残りの46科では1種から4種が出現した。採集個体数では、シラウオ科が最も多く (23,296個体) 全体の53.1%を占め、次いでハゼ科(5,524個体, 12.6%)、ニシン科(5,039個体, 11.5%) であった。一方、5個体以下しか出現しなかったのは、カライワシ科などの23科であった。

**種数と個体数の経月変化** 種数は、5月から10月にかけて多く、最も多かったのは7月の38種で、次いで6月の37種であった (Table 3)。また、2月を除くと、4月と11月から3月にかけては12種から17種で少なかった。個体数は5月から8月と11月および2月に多く、最も多かったのは6月の14,984個体で、次いで5月の8,223個体であった。また、最も少なかったのは3月の218個体で、次いで4月の310個体であった。

**各月の種組成の比較と出現魚種の季節変化** 各月の種組成の類似度に基づくクラスタ分析の結果、各月は類

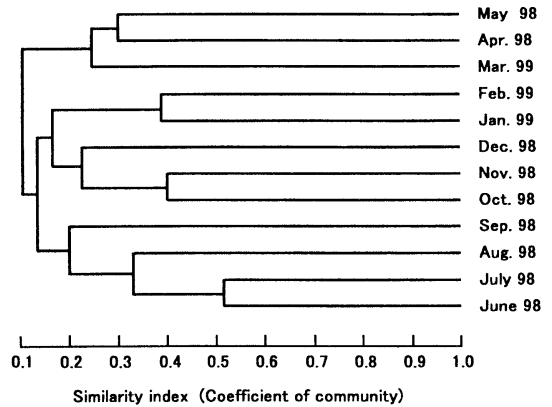


Fig. 2. Dendrogram of sampling months, based on similarity index of Jaccard's (1901) coefficient of community for the species compositions of fishes collected from the four surf zones in the outer Tokyo Bay from April 1998 to March 1999.

似度0.17で以下の4つのグループに大きく分かれた (Fig. 2) : 1998年4月と5月および1999年3月 (以下では春季とする)、1998年6月から9月 (夏季)、1998年10月から12月 (秋季)、1999年1月と2月 (冬季)。

春季だけに出現した種は、クジメ、カズナギ、トビイトギンボ、オオミズハゼ、チクゼンハゼ、ニクハゼ、チチブなど12種であった (Table 2)。夏季だけに出現した種は、カライワシ、ウルメイワシ、ゴンズイ、オキエソ、ムギイワシ、ギンイソイワシ、タツノオトシゴ、オオスジイシモチ、コスジイシモチ、ロウニンアジ、ヒイラギ、クロホシフエダイ、ニベ、ヨメヒメジ、テンジ

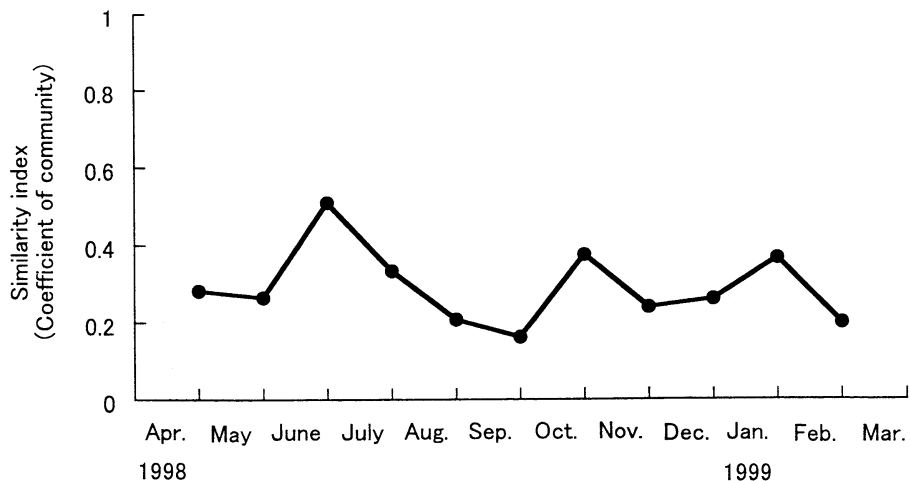


Fig. 3. Similarity index between consecutive months, based on similarity index of Jaccard's (1901) coefficient of community for the species compositions of fishes collected from the four surf zones in the outer Tokyo Bay from April 1998 to March 1999.

Table 2. List of fishes collected from the four surf zones in the outer Tokyo Bay from April 1998 to March 1999

Family and Species	No. of individual	%	Size range (SL, mm)	Month	Sites	Developmental stage	Life style category	Life cycle category	Adult habitat
Elopidae									
<i>Elops hawaiiensis</i>	1		25.0	9	To	L	P&S	M	sm
Megalopidae									
<i>Megalops cyprinoides</i>	5		18.8-24.3	7-10	Ka, To, Ho	L	P&S	M	sm
Albulidae									
<i>Albula neoguinaica</i>	2		31.6-49.7	10-11	Ka, Ho	L	P&S	M	sm
Anguillidae									
<i>Anguilla japonica</i>	1		50.9	2	Ka	J	P&S	Ca	
Engraulidae									
<i>Engraulis japonicus</i>	1430	3.3	3.3-59.1	5-6, 8-12, 3	Ka, To, Ho	L-Y	T	M	s
Clupeidae									
<i>Etrumeus teres</i>	3		11.2-11.5	9	To, Ho	L	P&S	M	s
<i>Spratelloides gracilis</i>	2		13.6-13.7	5, 7	Oo, Ho	L-J	T	M	s
<i>Sardinops melanostictus</i>	20		10.0-22.4	11-2	Ka, To, Ho, Oo	L	P&S	M	s
<i>Sardinella zunasi</i>	18		7.5-15.3, 59.1	5-8, 10	Ka	L, Y	P&S	M	sm
<i>Konosirus punctatus</i>	4996	11.4	7.0-34.5	5-7	Ka, To, Ho, Oo	L-J	T	M	sm
Plotosidae									
<i>Plotosus lineatus</i>	1		64.5	9	Ho	Y	P&S	M	sm&r
Osmeridae									
<i>Plecoglossus altivelis altivelis</i>	478	1.1	8.4-40.6	10-2	Ka, To, Ho, Oo	L-J	T	Am	
Salangidae									
<i>Salangichthys ishikawae</i>	23296	53.1	7.4-59.2	4-3	Ka, To, Ho, Oo	L-A	R	M	sm
Synodontidae									
<i>Trachinocephalus myops</i>	19		30.7-90.0	7	Ho	J-Y	T	M	s
Mugilidae									
<i>Mugil cephalus cephalus</i>	60	0.1	16.1-37.8	4-5, 10, 12-3	Ka, To, Ho, Oo	J	P&S	M	sm&r
<i>Chelon</i> spp.	10		9.4-14.1	4-5, 2-3	To, Ho	L-J	T	M	sm&r
Atherinidae									
<i>Atherion elymus</i>	33	0.1	6.5-10.4, 28.8-39.5	7, 11	To, Ho, Oo	L, Y	P&S	M	r
<i>Hypoatherina tsurugae</i>	1		20.7	9	Ka	J	P&S	M	sm&r
<i>Hypoatherina valenciennei</i>	22	0.1	11.7-62.5	6-8, 10-11	Ka, To, Ho	L-Y	T	M	sm&r
<i>Hypoatherina</i> spp.	445	1.0	4.0-19.1	6-8	Oo, Ho	L-J	T	M	sm&r
Notocheiridae									
<i>Iso flosmaris</i>	1		12.5	11	Ho	L	P&S	M	r
Belonidae									
<i>Strongylura</i> sp.	1		10.6	6	Oo	L	P&S	M	s

Sites(Ka, Kazusaminato; To, Tomiyama; Ho, Houjou; Oo, Ooka), developmental stage(A, adult; L, larva; J, juvenile; Y, young), life style category(P&S, passersby and strays; R, resident; T, transient), life cycle category(Am, amphidromous; An, anadromous; Ca, catadromous; E, estuarine; M, marine), adult habitat(sm, sandy muddy area; r, rocky area; s, surface area). Percentages in individuals of each species to total fishes are only given when they exceed 0.1%.

クイサキ, ダイナンギンボ, ナベカ, ネズミゴチ, ヒモハゼ, ドロメ, アシシロハゼ, クモハゼ, ヒナハゼ, カワハギ, ウミスズメなど38種であった。秋季だけに出現した種は, ソトイワシ, ナミノハナ, ヨウジウオ, イケカツオ, シログチ, ツマグロハタンボ, アカカマスなど11種であった。冬季だけに出現した種は, ウナギ, ホウボウ, キヌカジカ, ヒラスズキ, ムツ, タカノハダイ, ギンボ, クロウシノシタなど9種であった。これら以外の49種のうち, イシカワシラウオは年間を通して, シロギスとコトヒキ, ボラ, クサフグの4種は6か月以上連続して出現した。

連続する月間の種組成の比較 連続する月間の種組成の類似度は, 1998年6月と7月で0.51と最も高く, 次いで1998年10月と11月(0.38), 1999年1月と2月(0.37)が高かった(Fig. 3)。逆に, 最も低かったのは1998年9月と10月(0.16)で, 次いで1999年2月と3月(0.20)であった。それ以外の月間では, 0.21から0.33の間で変

動した。

優占種の出現の経月変化 上位10種の個体数の合計は40,693個体で, 全個体数の92.7%を占めた(Table 2)。以下に, 個体数の多い順に, これら10種の出現の経月変化を記す(Fig. 4)。

イシカワシラウオは, 仔魚(体長7.4-36.2mm)が2月から12月に, 稚魚と若魚(体長35.0-41.9mm)が10月から12月に, 成魚(体長41.6-59.2mm)が5月と12月から3月に出現した。とくに, 仔魚は6月に7,068個体と多かった。コノシロは, 仔稚魚(体長7.0-34.5mm)が5月から7月に出現し, とくに6月には3,458個体と多かった。

ギンボ属不明種は, 仔魚(体長5.4-26.0mm)が1月から3月に出現し, とくに2月には4,396個体と多かった。ハゼ科不明種1は, 仔稚魚(体長4.0-13.4mm)が5月から9月に出現し, とくに6月には875個体と多かった。ヨシノボリ属不明種は, 仔稚魚(体長5.7-13.7mm)

Table 2. Continued

Syngnathidae									
<i>Syngnathus schlegelii</i>	4		147.5-230.0	10-11	To, Ka	Y-A	P&S	M	sm
<i>Hippocampus coronatus</i>	2		15.1-15.5	6	Oo	J	P&S	M	sm
Triglidae									
<i>Chelidonichthys spinosus</i>	3		13.5-16.6	1-2	To, Ho	J	P&S	M	sm
Platycephalidae									
<i>Platycephalus</i> sp.	12		6.7-11.0	5-6, 9	Ka, To, Ho	L-J	T	M	sm
Hexagrammidae									
<i>Hexagrammos agrammus</i>	2		32.4-35.2	3	Ka	J	P&S	M	r
Cottidae									
<i>Ocynectes maschalii</i>	7		12.3-16.9	2-3	Ho, Oo	J	P&S	M	r
<i>Ocynectes</i> spp.	20		4.4-10.7	1-3	Ka, Ho, Oo	L	P&S	M	r
<i>Furcina osimae</i>	137	0.3	5.0-11.3	1-2	Ka, Ho	L	P&S	M	r
Percichthyidae									
<i>Lateolabrax japonicus</i>	42	0.1	8.8-17.0, 168.2	8, 2	Ka	L, Y	P&S	M	sm&r
<i>Lateolabrax latus</i>	9		11.0-19.4	1-2	Oo, Ho	L-J	T	M	r
Apogonidae									
<i>Apogon doederleini</i>	1		8.0	8	To	L	P&S	M	r
<i>Apogon endekataenia</i>	1		8.4	6	Oo	J	P&S	M	r
Sillaginidae									
<i>Sillago japonica</i>	948	2.2	5.9-87.0	5-10, 1	Ka, To, Ho, Oo	L-Y	T	M	sm
Pomatomidae									
<i>Scombrops boops</i>	1		14.7	2	Ho	L	P&S	M	r
Carangidae									
<i>Scomberoides lysan</i>	1		24.1	10	Ho	J	P&S	M	s
<i>Trachinotus bailloni</i>	3		41.2-62.3	9, 12	To	Y	P&S	M	s
<i>Caranx sexfasciatus</i>	2		40.8-57.7	5, 8	Ka, Ho	Y	P&S	M	s
<i>Caranx ignobilis</i>	3		40.0-45.6	8	Ho	Y	P&S	M	s
Leiognathidae									
<i>Leiognathus nuchalis</i>	83	0.2	5.5-7.4	6-8	Ka, To, Ho	L-J	T	M	sm
Lutjanidae									
<i>Lutjanus russellii</i>	1		17.6	8	Oo	J	P&S	M	r
Gerreidae									
<i>Gerres equulus</i>	427	1.0	7.3-22.7	6-10	Ka, To, Ho, Oo	L-J	T	M	sm
<i>Gerres filamentosus</i>	8		8.9-11.2	8-10	Ka, Ho	L	P&S	M	sm
Sparidae									
<i>Sparus sarba</i>	6		9.4-10.2, 39.5	6, 12-2	Ka, To, Ho, Oo	L, Y	P&S	M	r
<i>Acanthopagrus schlegelii</i>	446	1.0	5.5-31.3	5-7, 3	Ka, To, Ho, Oo	L-Y	T	M	r
<i>Acanthopagrus latus</i>	482	1.1	8.8-11.2	10-1	Ka, To, Ho, Oo	L-J	T	M	r
Sciaenidae									
<i>Nibea mitsukurii</i>	13		4.2-28.6	6-9	Ka, To	L-J	T	M	sm
<i>Pennahia argentata</i>	1		48.8	12	Ka	Y	P&S	M	sm

が6月から8月に出現し、とくに6月には1,518個体と多かった。

カタクチイワシは、仔魚から若魚(体長3.3-59.1mm)が5月から6月と8月から12月および3月に出現し、とくに仔稚魚が6月に1,173個体と多かった。シロギスは、仔稚魚(体長5.9-33.5mm)が5月から10月に、若魚(体長87.0mm)が1月に出現した。とくに仔稚魚は9月に561個体と多かった。ピリンゴは、仔魚(体長5.9-15.3mm)が2月と5月に、稚魚と若魚(体長18.1-29.3mm)が5月と7月に出現した。とくに5月には390個体と多かった。

アゴハゼ属不明種は、仔稚魚(体長4.0-22.2mm)が4月から6月と3月に出現し、とくに5月には214個体と多かった。キチヌは、仔稚魚(体長8.8-11.2mm)が10月から1月に出現し、とくに11月には451個体と多かった。

これら10種のうち、イシカワシラウオでは5月から翌年1月にかけて平均体長が連続的に増加し、仔魚から成

魚へと成長する傾向がみられたが、他の9種では平均体長の連続的な増加はみられなかった。

**出現した魚種の生活史型** 採集された魚類のうち、生活史型が明らかなのは、103種41,622個体であった(Table 2)。このうち、海水魚は89種38,513個体で個体数の92.5%を占めた。河口魚は13種774個体(1.9%)、両側回遊魚は4種2,389個体(5.7%)であった。降河回遊魚は1種1個体、遡河回遊魚は1種44個体のみであった。

**碎波帯の利用様式** 碎波帯の利用様式としては、滞在型、一時的滞在型、通過・偶来型がみとめられた(Table 2)。以下では生活史型ごとにこれらの利用様式を記す。

海水魚のうち、滞在型はイシカワシラウオ1種のみであったが、個体数では海水魚の60.5%を占めた。一時的滞在型は30種で、個体数では海水魚の26.6%を占めた。このうち、キビナゴやコノシロなど17種では仔魚から稚魚が、カタクチイワシやシロギスなど6種では仔魚から若魚が、オキエソやナベカなど7種では稚魚から若魚が

Table 2. Continued

Mullidae									
<i>Upeneus tragula</i>	1		24.9	9	Oo	J	P&S	M	sm
<i>Parupeneus</i> sp.	1		41.9	5	Oo	Y	P&S	M	sm&r
Mullidae sp.	1		25.9	8	To	J	P&S	M	sm&r
Pemppheridae									
<i>Pempheris japonica</i>	2		5.9-6.3	10-11	Oo	L	P&S	M	r
Kyphosidae									
<i>Girella</i> spp.	19		12.3-20.8	5, 3	Oo	J	P&S	M	r
<i>Kyphosus cinerascens</i>	1		28.2	8	To	J	P&S	M	r
Terapontidae									
<i>Terapon jarbua</i>	144	0.3	8.4-60.0	4-11	Ka, To, Ho, Oo	L-Y	T	M	sm&r
<i>Rhyncopelatus oxyrhynchus</i>	5		8.4-10.2	7-8	To, Oo	J	P&S	M	sm&r
Cheilodactylidae									
<i>Goniistius zonatus</i>	1		32.8	1	Oo	J	P&S	M	r
Zoarcidae									
<i>Zoarchias veneficus</i>	3		34.3-61.7	3	Oo	Y	P&S	M	r
<i>Zoarchias glaber</i>	2		45.9-59.9	3	Oo	Y	P&S	M	r
Stichaeidae									
<i>Dictyosoma burgeri</i>	1		225.0	7	Oo	Y	P&S	M	r
<i>Dictyosoma</i> sp.	1		9.0	3	Ho	L	P&S	M	r
Pholididae									
<i>Pholis nebulosa</i>	1		91.7	1	Ho	Y	P&S	M	r
<i>Pholis</i> sp.	4454	10.2	5.4-26.0	1-3	Ka, To, Ho	L	P&S	M	r
Chaenopsidae									
<i>Neoclinus bryope</i>	2		15.2-17.2	6, 3	Ho, Oo	J	P&S	M	r
Blenniidae									
<i>Omobranchus fasciolatoceps</i>	2		6.7-12.5	7, 10	Ka, Ho	L-J	T	M,E	r
<i>Omobranchus elegans</i>	2		13.2-27.7	7-8	Ho, Oo	J-Y	T	M	r
<i>Petroscirtes breviceps</i>	5		11.7-28.8	8, 11	To, Oo	J-Y	T	M	r
Callionymidae									
<i>Repomucenus curvicornis</i>	3		36.7-72.9	6-7	Ho	Y	P&S	M	sm
Eleotridae									
<i>Eleotris</i> sp.	1		11.8	11	Ho	L	P&S	E	
Gobiidae									
<i>Leucopsarion petersii</i>	44	0.1	6.8-36.4	5-8, 12, 2	Ka	L-A	R	An	
<i>Luciogobius guttatus</i>	14		9.5-15.4	4-5, 2	Ka, To, Ho	L-J	T	M,E	r
<i>Luciogobius grandis</i>	2		10.2-12.6	4	Ho	L	P&S	M	r
<i>Luciogobius</i> spp.	5		10.4-14.0	4-5	Ka, Ho, Oo	L-J	T	M	r
<i>Eutaenichthys gilli</i>	24	0.1	5.2-10.1	6-7	Ka	L-J	T	E	
<i>Parioglossus</i> spp.	5		8.8-10.9	7, 9	Ho	L	P&S	M,E	sm&r
<i>Chaenogobius annularis</i>	20		16.5-37.1	6-7, 12	Oo	J-Y	T	M	r
<i>Chaenogobius gulosus</i>	1		29.5	7	Oo	Y	P&S	M	r
<i>Chaenogobius</i> spp.	502	1.1	4.0-22.2	4-6, 3	Ka, To, Ho, Oo	L-J	T	M	r
<i>Gymnogobius uchidai</i>	3		9.8-11.4	5	Ka	L	P&S	E	
<i>Gymnogobius heptacanthus</i>	16		12.3-21.6	5	Ka	L-J	T	M,E	sm

出現した。通過・偶来型は58種で、個体数では海水魚の12.9%を占めた。このうち、カライワシやソトイワシなど18種では仔魚が、サッパなど4種では仔魚と若魚が、コスジイシモチやイケカツオなど18種では稚魚が、コバンアジやロウニンアジなど15種では若魚が、ヨウジウオとアラメガレイでは若魚と成魚が、ウミスズメでは成魚が出現した。

河口魚のうち、一時的滞在型は8種で個体数では河口魚の98.6%を占めた。このうち、ヒモハゼやニクハゼなど5種では仔魚から稚魚が、ビリンゴやマハゼなど3種では仔魚から若魚が出現した。通過・偶来型は5種で個体数では河口魚の1.4%を占めた。このうちチクゼンハゼやヒナハゼなど4種では仔魚が、チブでは若魚が出現した。

両側回遊魚のうち、一時的滞在型はアユとウキゴリ種群(スミウキゴリまたはウキゴリ)およびヨシノボリ属

不明種の3種が仔魚から稚魚にかけて出現し、個体数では両側回遊魚の99.8%を占めた。通過・偶来型はボウズハゼの稚魚が出現した。そのほか、降河回遊魚のウナギの稚魚が通過・偶来型として、遡河回遊魚のシロウオが滞在型として出現した。

### 3.2 外湾4地点の比較

**種数と個体数** 出現種数が多い地点から順に北条(35科67種以上), 上総湊(27科62種以上), 大賀(26科52種以上), 富山(27科43種以上)であった(Tables 2, 3)。出現個体数が多い地点から順に上総湊(33,248個体), 富山(5,239個体), 大賀(2,761個体), 北条(2,632個体)であった(Table 3)。

**生活史型と成魚の生息場所区分ごとの種数** 採集された119種のうち、生活史型が明らかな103種について各地点での出現種数を比較した(Table 4)。海水岩礁域種



Table 2. Continued

<i>Gymnogobius castaneus</i>	623	1.4	5.9-29.3	5, 7, 2	Ka	L-Y	T	E	
<i>Gymnogobius urotaenia</i> complex	107	0.2	6.1-23.6	4-5, 8, 1-2	Ka, Ho, Oo	L-J	T	Am	
<i>Sagamia geneionema</i>	3		27.1-130.0	4, 6, 10	To, Ho, Oo	J-Y	T	M	sm
<i>Acanthogobius flavimanus</i>	62	0.1	10.4-41.0	4-5, 12, 2-3	Ka, Ho	L-Y	T	M,E	sm
<i>Acanthogobius lactipes</i>	6		8.6-10.7	6-8	Ka, To	L-J	T	E	
<i>Sicyopterus japonicus</i>	4		24.7-28.7	5-6	Ka, To	J	P&S	Am	
<i>Bathygobius fuscus</i>	1		6.0	9	Oo	L	P&S	M	r
<i>Bathygobius</i> sp.	1		6.5	8	Ka	L	P&S		
<i>Favonigobius gymnauchen</i>	16		5.7-28.0	6-8, 10	Ka, To, Ho, Oo	L-Y	T	E	
<i>Redigobius bikolanus</i>	1		5.1	9	Ho	L	P&S	E	
<i>Rhinogobius</i> spp.	1800	4.1	5.7-13.9	6-8	Ka, To, Ho, Oo	L-J	T	Am	
<i>Tridentiger trignocephalus</i>	8		10.2-19.2	5-7	Ho	J	P&S	M	r
<i>Tridentiger obscurus</i>	1		30.5	3	Ka	Y	P&S	E	
Gobiidae sp. 1	2162	4.9	4.0-13.4	5-9	Ka, To, Ho, Oo	L-J			
Gobiidae sp. 2	53	0.1	4.9-10.1	6, 8	Ka, Ho	L			
Gobiidae sp. 3	4		4.2-5.4	5-6	Oo	L			
Gobiidae sp. 4	1		3.8	6	Ka	L			
Gobiidae sp. 5	13		5.9-7.5	8-9	Ka, To	L			
Gobiidae sp. 6	1		6.9	5	Ka	L			
Gobiidae sp. 7	1		9.8	9	Ka	J			
Gobiidae sp. 8	8		5.3-11.8	5, 7	Oo	L			
Gobiidae sp. 9	1		5.4	10	Ka	L			
Gobiidae sp. 10	7		7.0-9.6	10-11	Ka	L			
Gobiidae sp. 11	1		10.5	10	Ka	L			
Gobiidae sp. 12	1		11.6	2	Oo	L			
Gobiidae sp. 13	1		6.6	9	Oo	L			
Gobiidae sp. 14	1		6.5	6	Ka	L			
Sphyraenidae									
<i>Sphyraena pinguis</i>	1		74.0	10	Ho	Y	P&S	M	s
Paralichthyidae									
<i>Paralichthys olivaceus</i>	3		10.3-230.0	7, 10, 12	Ho, Oo	J-Y	T	M	sm
<i>Tarphops oligolepis</i>	10		47.1-80.9	6-7, 10-11, 2	Ka, To, Ho	Y-A	P&S	M	sm
Soleidae									
<i>Heteromycteris japonica</i>	45	0.1	42.2-97.6	6-7, 2	To, Ho	Y	P&S	M	sm
Cynoglossidae									
<i>Paraplagusia japonica</i>	1		82.4	2	Ka	Y	P&S	M	sm
Monacanthidae									
<i>Rudarius ercodes</i>	11		4.2-7.0	8, 10	To, Ho	L-J	T	M	sm&r
<i>Stephanolepis cirrhifer</i>	7		10.7-23.3	8	To	J	P&S	M	sm&r
Ostraciidae									
<i>Lactoria diaphana</i>	1		180.0	9	Oo	A	P&S	M	sm&r
Tetraodontidae									
<i>Takifugu niphobles</i>	87	0.2	17.8-96.3	4-12, 2	Ka, To, Ho, Oo	J-Y	T	M	sm
<i>Takifugu</i> spp.	26	0.1	2.6-13.7	6-7	Ka, Ho, Oo	L-J	T	M	sm&r
Tetraodontidae spp.	2		3.1-5.6	5, 8	Ka, Ho	L	P&S	M	

が最も多かったのは大賀（23種）で、最も少なかったのは富山（10種）であった。海水砂泥域種が最も多かったのは上総湊と北条（それぞれ18種）で、最も少なかったのは大賀（8種）であった。海水砂泥域および岩礁域種が最も多かったのは北条（9種）で、最も少なかったのは上総湊（6種）であった。海水表層域種が最も多かったのは北条（8種）で、最も少なかったのは上総湊と大賀（3種）であった。河口魚が最も多かったのは上総湊（10種）で、最も少なかったのは大賀（1種）であった。両側回遊魚は上総湊で4種、他の3地点で3種が出現した。遡河回遊魚と降河回遊魚は上総湊だけでそれぞれ1種が出現した。

優占種の出現個体数 採集された魚種のうち100個体以上出現し、生活史型が明らかな16種について、各地点での出現割合を比較した（Table 5）。

採集個体数の75%以上が1地点で出現したのは、上総

湊では、河口魚のピリンゴ、海水表層域種のカタクチイワシ、海水砂泥域種のイシカワシラウオ、海水岩礁域種のキヌカジカとギンボ属不明種であった。富山では、両側回遊魚のアユと海水砂泥域種のコノシロであった。北条では、海水砂泥域種のシロギスと海水岩礁域種のキチヌであった。大賀では、海水砂泥域種のクロサギ、海水岩礁域種のアゴハゼ属不明種、海水砂泥域および岩礁域種のギンイソイワシ属不明種であった。また、両側回遊魚のウキゴリ種群とヨシノボリ属不明種、海水岩礁域種のクロダイ、海水砂泥域および岩礁域種のコトヒキの4種は、いずれかの地点のみに偏った出現ではなかった。

### 3.3 東京湾内湾の干潟域との比較

外湾4地点と内湾11地点における種組成の類似度に基づくクラスター分析の結果、これら15地点は、類似度0.22で内湾と外湾に大きく分かれた（Fig. 5）。そこで、

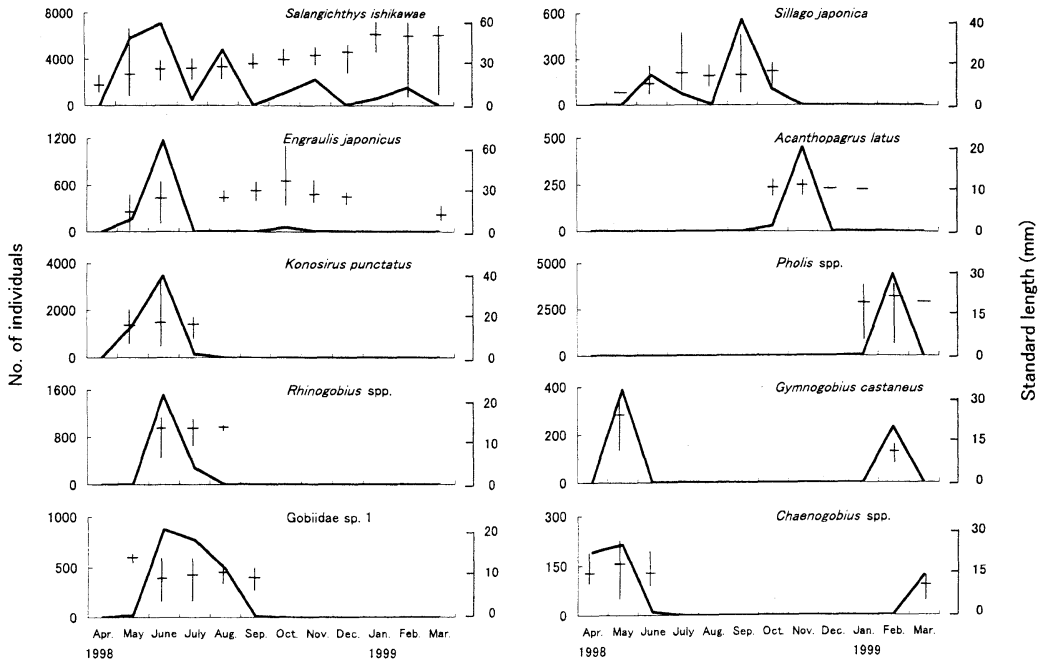


Fig. 4. Seasonal occurrences and sizes of ten dominant species in surf zones in the outer Tokyo Bay from April 1998 to March 1999. Horizontal and vertical bars indicate mean and range of standard length, respectively.

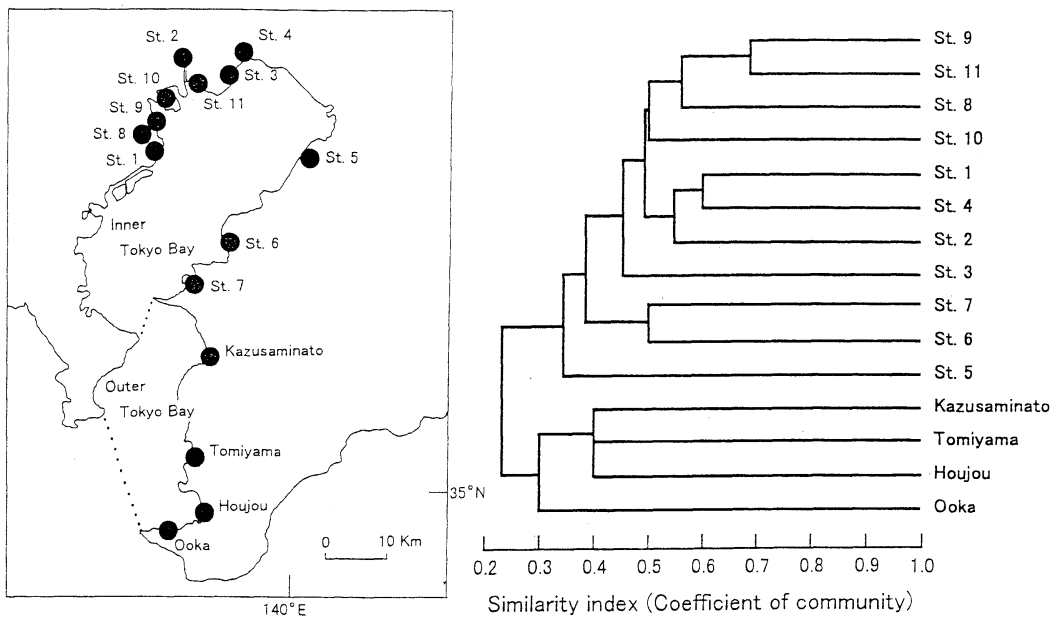


Fig. 5. Dendrogram of sampling sites, based on similarity index of Jaccard's (1901) coefficient of community for the species compositions of fishes collected from the fifteen sites in Tokyo Bay. St. 1-7, from KANOU *et al.* (2000); St. 8, from NASU *et al.* (1996); St. 9-11, from Bureau of Environment, Tokyo Metropolitan Government (1999).

Table 3. Monthly record of species and individual numbers of fishes collected from the four surf zones in the outer Tokyo Bay from April 1998 to March 1999

Sites	1998										1999			Total
	Apr.	May	June	July	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	Jan.	Feb.	Mar.		
Number of species														
Kazusaminato	5	22	18	19	18	4	14	8	6	6	15	4	62	
Tomiyama	3	9	16	-	14	9	8	5	5	6	4	4	43	
Houjou	7	15	12	17	7	12	13	10	5	7	9	8	67	
Ooka	5	8	18	12	5	6	6	3	2	6	4	8	52	
Total	12	32	37	38	34	24	27	17	14	15	26	17	119	
Number of individuals														
Kazusaminato	46	6616	9796	1509	5290	11	1137	2333	26	638	5840	6	33248	
Tomiyama	6	958	3406	-	122	39	105	64	377	118	8	36	5239	
Houjou	47	433	411	495	40	570	55	460	5	16	32	68	2632	
Ooka	211	216	1371	323	42	155	289	8	15	18	5	108	2761	
Total	310	8223	14984	2327	5494	775	1586	2865	423	790	5885	218	43880	

Table 4. Species numbers of fishes collected from the four surf zones in the outer Tokyo Bay from April 1998 to March 1999

Life cycle category and adult habitat	Sites			
	Kazusaminato	Tomiyama	Houjou	Ooka
Amphidromous	4	3	3	3
Anadromous	1	0	0	0
Catadromous	1	0	0	0
Estuarine	10	3	6	1
Marine-rocky area	11	10	21	23
Marine-sandy muddy area	18	14	18	8
Marine-sandy muddy/rocky area	6	8	9	7
Marine-surface area	3	4	8	3
Total	54	42	65	45

外湾と内湾の各地点で出現種を比較すると、外湾と内湾の両方に出現する種（コノシロなど37種、ただし不明種は除く）と外湾だけに出現する種（キチヌなど49種）および内湾だけに出現する種（エドハゼなど17種）に分けられた。さらに、外湾と内湾で優占種を比較すると、外湾で多かったイシカワシラウオやカタクチイワシなどは内湾では少なく、逆に、外湾では少ないスズキやサッパ、ニクハゼ、アシシロハゼなどや、外湾では全く出現しないマルタやエドハゼなどが内湾では多く出現していた。

次に、外湾の砕波帯と加納ら（2000）によって行われた内湾の干潟域の両方で、20個体以上出現した魚種（8種）の体長組成を比較した（Fig. 6）。

ボラやマハゼ、スズキ、ヒイラギ、アユの5種では、出現し始める個体の大きさが砕波帯では干潟域よりも小さかった。また、ボラやマハゼ、スズキ、ヒイラギ、ブリッコ、アユの6種では、出現しなくなる個体の大きさが砕波帯では干潟域よりも小さかった。さらに、これら

6種では、出現した個体の体長範囲が砕波帯では狭く、干潟域では広がった。

コトヒキとコノシロでは、砕波帯と干潟域で出現した個体の大きさはほぼ同じであった。

#### 4. 論議

##### 4.1 イシカワシラウオの優占的な出現

東京湾外湾の砕波帯では、イシカワシラウオが全個体数の半数以上を占めるほど多数出現し、年間を通して採集された。また、5月から翌年1月にかけては仔魚から成魚へと成長する傾向もみられた。

イシカワシラウオは日本固有種で、青森県から和歌山県の太平洋岸に分布する（細谷, 2000）。本種の生活史については断片的な知見があるのみだが、水深5m前後の岩礁間の砂底で産卵し（秋元ら, 1990）、仔魚から成魚が外海に面した砕波帯（SENTA *et al.*, 1986; GOMYOH *et al.*, 1994）や水深4~15mの沿岸に生息すること（平本,

Table 5. Percentages in dominant species of fishes collected from the four surf zones in the outer Tokyo Bay from April 1998 to March 1999

Life cycle category, adult habitat and species	No. of individual	Percentage in:			
		Kazusaminato	Tomiyama	Houjou	Ooka
Amphidromous					
<i>Chaenogobius urotaenia</i> complex	107	67.3	-	24.3	8.4
<i>Plecoglossus altivelis altivelis</i>	478	17.4	75.9	5.2	1.5
<i>Rhinogobius</i> spp.	1800	31.2	3.2	9.3	56.3
Estuarine					
<i>Gymnogobius castaneus</i>	623	100.0	-	-	-
Marine-surface area					
<i>Engraulis japonicus</i>	1430	88.7	6.4	5.0	-
Marine-sandy muddy area					
<i>Gerres equulus</i>	427	0.7	0.5	4.0	94.8
<i>Konosirus punctatus</i>	4996	18.9	79.0	2.1	+
<i>Salangichthys ishikawae</i>	23296	97.0	1.5	1.5	+
<i>Sillago japonica</i>	948	0.6	1.9	81.1	16.4
Marine-rocky area					
<i>Acanthopagrus latus</i>	482	7.1	3.3	89.4	0.2
<i>Acanthopagrus schlegelii</i>	446	44.2	15.0	31.8	9.0
<i>Chaenogobius</i> spp.	502	3.6	1.2	1.4	93.8
<i>Furcina osimae</i>	137	99.3	-	0.7	-
<i>Pholis</i> spp.	4454	99.7	+	0.2	-
Marine-sandy muddy/rocky area					
<i>Hypoatherina</i> spp.	445	-	-	5.6	94.4
<i>Terapon jarbua</i>	144	67.4	24.3	4.9	3.5

+ < 0.1%; -, absent.

1973), および年魚であること (堀, 1969) などから, 沿岸浅海域で生活史を完結する種であると考えられている (猿渡, 1994)。一方, これまでに本種が碎波帯で周年にわたって生息し, 成長するという報告はないが, 本研究や SENTA *et al.* (1986) および GOMYOH *et al.* (1994) の結果から判断する限り, 本種が生活史を通して砂浜海岸碎波帯を主な生息場所のひとつとして利用している可能性は高い。

碎波帯は国内だけでも250種以上の仔稚魚の出現が報告され, 仔稚魚の成育場としての重要性が強調されている (木下, 1998) が, 本種のように碎波帯でほぼ周年出現し, 成熟する種の報告はない。生活史を通じて碎波帯に生息するという特異的な出現パターンは, 本種の幼形成熟的な体構造と約60mmという小型の繁殖サイズ (猿渡, 1994) によって可能なのかもしれない。

#### 4. 2 魚類の成育場としての外湾碎波帯の意義 (内湾干潟域との比較)

連続する月間の種組成の類似性は, 東京湾外湾の碎波帯では0.16~0.51 (平均0.34) であるのに対し, 内湾の干潟域では0.31~0.54 (平均0.42) であった。したがって, 群集の種組成は, 外湾碎波帯の方が内湾干潟域より

も不安定であると結論できる。これは, 総出現種数が外湾碎波帯では内湾干潟域の約2倍であること (119種以上対60種以上), および半年以上の長期間にわたって出現する種が外湾では少ないこと (イシカワシラウオやシロギス, コトヒキ, ボラ, クサフグの5種に対して, 内湾干潟ではスズキやハゼの仲間など11種) などに起因するものと考えられる。

外湾碎波帯と内湾干潟域の両者で20個体以上出現した8種の体長組成を比較したところ, そのうち6種の体長範囲は, 外湾碎波帯よりも内湾干潟域の方が広いことが判明した。同様の傾向は, 四万十川の河口域浅所と近傍の砂浜海岸との比較でも確認されている (藤田, 1998)。

さらに, 外湾碎波帯と内湾干潟域における出現魚種の利用様式を比較した。外湾碎波帯では海水魚が全個体数の92.5%を占めた。このうち, 滞在型のイシカワシラウオ1種が60.5%を占め, 次いでシロギスやカタクチイワシなどの一時滞在型30種が26.6%を, 通過・偶来型58種が12.9%を占めた。一方, 内湾干潟域では, 海水魚の一時滞在型19種は全個体数の15.4%を占めるのに対して, 河口魚の滞在型8種が83.5%を占めていた (加納ら, 2000)。したがって, イシカワシラウオを例外とすれば, 外湾碎波帯は主に海水魚の一次的な成育場であると考えられる。

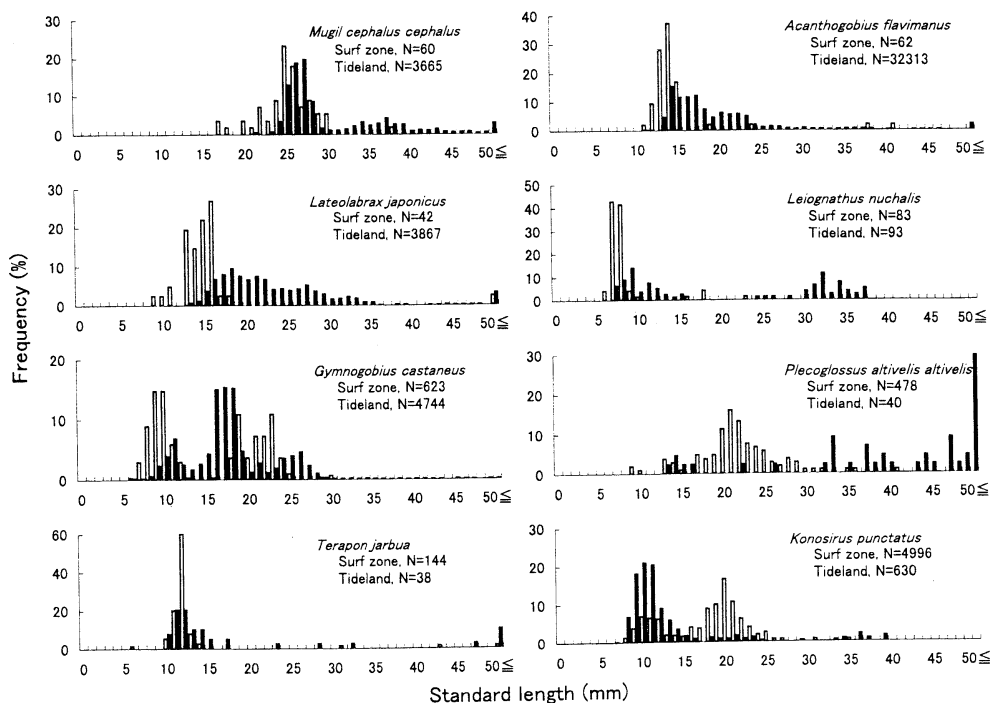


Fig. 6. Comparisons of length frequencies (%) in dominant species of surf zones (open bars) and tidelands (solid bars) in Tokyo Bay.

以上のことから、東京湾の外湾碎波帯は短期間の、内湾干潟域はより長期間の魚類の育成場としての役割をもっていると結論することができる。

#### 4. 3 碎波帯によって魚類相が異なるのはなぜか？

東京湾の外湾碎波帯4地点間で、出現魚種の生活史型ごとの種数を比較した。湾口部に最も近い大賀では、海水岩礁域種が多かりに、海水砂泥域種や河口域種が少なかった。大賀の周囲には岩礁域があり、流入河川は川幅2mほどの小さなもので、底質は砂にやや大型の礫や石が混じっている。一方、湾奥部に最も近い上総湊では、大賀の逆で、海水岩礁域種は少ないが、海水砂泥域種や河口域種が多かった。上総湊では、河口干潟のある湊川が流入し、底質は砂泥で、周囲に岩礁域は発達していない。さらに、富山と北条は地理的には大賀と上総湊の間に位置するが、北条にはやや規模の大きな河川が流入し、また周囲に岩礁域もある。そのため、北条では、海水岩礁域種も海水砂泥域種も、また河口域種も出現したのに対し、富山では海水砂泥域種だけがよく出現したと考えられる。

国内のいくつかの砂浜海岸の仔稚魚相を比較した須田(1996)や内田ら(1998)は、出現種や優占種に地点間での相違を認めているが、須田(1996)はこれらの相違の要因を海岸タイプに求めた。しかし、本研究で調査し

た外湾碎波帯の海岸タイプはすべて反射型であり、また東京湾外湾という同一海域に位置する。したがって、東京湾外湾碎波帯の各地点の出現魚種は、流入河川や周囲に発達する岩礁域の規模、あるいはそれらに影響を受けた底質などの周辺環境によって決定されたものと考えられる。これは、同一海域に位置する碎波帯間で仔稚魚の種組成に違いがあることを指摘し、その要因として近傍環境の差異をあげた赤崎・瀧(1989)と木下(1993)の意見と一致する。

本研究と土佐湾の碎波帯(木下, 1993)(海岸タイプは両者とも反射型)とで、出現種の比較を行った。その結果、両者に共通して出現する種として、コノシロやクロダイなどがあげられた。しかし、イシカワシラウオやイダテンカジカなどの北方種は本研究ではみられたが、土佐湾では出現しないことが判明した。逆に、サバヒーなどの南方種は土佐湾では出現するが、本研究ではみられなかった。このような東京湾と土佐湾での出現魚種の違いは、各海域における各々の魚種の分布状況によって生じるものと考えられる。

#### 謝辞

本研究を行うに当たり、採集調査の許可を快諾していただいた天羽漁業協同組合、富山町漁業協同組合、館山船形漁業協同組合の方々に厚くお礼申し上げます。ハゼ科

魚類仔稚魚の同定に関してご助言をいただいた国立科学博物館の渋川浩一博士に感謝の意を表す。また、本研究を進める際に適切なお指導と助言をいただいた東京水産大学魚類学研究室教授の藤田 清博士に厚くお礼申し上げます。最後に、採集調査に協力して頂いた東京水産大学魚類学研究室の由澤アイ氏（現：カンノ・クリエイティブ）、標本整理に協力して頂いた式田絵美氏をはじめ、研究室の学生諸氏に感謝の意を表す。

#### 文 献

- 赤崎正人・木本匡彦（1989）：宮崎県の砂浜砕波帯に出現する仔稚魚の周年変動。宮崎大学農学部研究報告, **36**, 315-327.
- 赤崎正人・瀧 芳朗（1989）：宮崎県の砂浜汀線に出現する仔稚魚-I 汀線仔稚魚の種類と個体数の月別変動。宮崎大学農学部研究報告, **36**, 119-134.
- 秋元義正・鈴木 馨・遠藤克彦（1990）：福島県太平洋岸におけるイシカワシラウオの産卵。水産増殖, **38**, 337-342.
- AMARULLAH, M. H., SUBIYANTO, T. NOICHI, K. SHIGEMITSU, Y. TAMAMOTO and T. SENTA (1991): Settlement of larval Japanese flounder along Yanagihama Beach, Nagasaki Prefecture. Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ., **70**, 7-12.
- 藤田真二（1998）：砂浜海岸と河口域浅所との比較。水産学シリーズ116, 砂浜海岸における仔稚魚の生物学（千田哲資・木下 泉編）。恒星社厚生閣, 東京, pp. 42-51.
- GOMYOH, M., Y. SUDA, M. NAKAGAWA, T. OTSUCHI, J. HIGANO, K. ADACHI and K. KIMOTO (1994): A study of sandy beach surf zone as nursery grounds for marine organisms. Proceedings of the International Conference on Hydro-Technical Engineering for Port and Harbor Construction, 'HYDRO-PORT94, pp. 977-986.
- 平本紀久雄（1973）：九十九里沿岸域のシラウオ分布調査。千葉県水産試験場調査報告, **32**, 1-16.
- 堀 義彦（1969）：イシカワシラウオ *Salangichthys ishikawai* WAKIYA et TAKAHASHIの生活について I 成長・二次性徴・卵巣・抱卵数について。昭和43年度茨城県水産試験場試験報告, pp. 41-46.
- 細谷和海（2000）：シラウオ科。日本産魚類検索-全種の同定, 第2版（中坊徹次編）。東海大学出版会, 東京, p. 298.
- 岩田明久・酒井敬一・細谷誠一（1979）：横浜市沿岸域における環境変化と魚類相。横浜市公害対策局公害資料, **82**, 1-246.
- JACCARD, P. (1901): Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques regions voisines. Bull. Soc. Vand. Sci. nat., **37**, 241-272 (In French).
- 加納光樹・小池 哲・河野 博（2000）：東京湾内湾の干潟域の魚類相とその多様性。魚類学雑誌, **47**, 115-129.
- 川那部浩哉・水野信彦編（1995）：山溪カラー名鑑 日本の淡水魚, 第2版。山と溪谷社, 東京, 719 pp.
- 木下 泉（1993）：砂浜海岸砕波帯に出現するヘダイ亜科仔稚魚の生態学的研究。高知大学海洋生物教育センター研究報告, **13**, 21-99.
- 木下 泉（1998）：砂浜海岸の成育場としての意義。水産学シリーズ116, 砂浜海岸における仔稚魚の生物学（千田哲資・木下 泉編）。恒星社厚生閣, 東京, pp. 122-133.
- MORIOKA, S., A. OHNO, H. KOHNO and Y. TAKI (1993): Recruitment and survival of milkfish *Chanos chanos* larvae in the surf zone. Japan. J. Ichthyol., **40**, 247-260.
- 中坊徹次編（2000）：日本産魚類検索-全種の同定, 第2版。東海大学出版会, 東京, lvi + 1748 pp.
- 那須賢二・甲原道子・渋川浩一・河野 博（1996）：東京湾湾奥部京浜島の干潟に出現する魚類。東京水産大学研究報告, **82**, 125-133.
- NELSON, J. S. (1994): Fishes of the world, 3rd ed. John Wiley & Sons, New York, 600 pp.
- 岡村 収・尼岡邦夫編（1997）：山溪カラー名鑑 日本の海水魚。山と溪谷社, 東京, 783 pp.
- 沖山宗雄編（1988）：日本産稚魚図鑑。東海大学出版会, 東京, xii+1154 pp.
- 猿渡敏郎（1994）：シラウオ-汽水域のしたたかな放浪者。川と海を回遊する淡水魚-生活史と進化（後藤晃・塚本勝巳・前川光司編）。東海大学出版会, 東京, pp. 74-85.
- SENTA, T. and A. HIRAI (1981): Seasonal occurrence of milkfish fry at Tanegashima and Yakushima in southern Japan. Japan. J. Ichthyol., **28**, 45-51.
- SENTA, T., I. KINOSHITA and T. KITAMURA (1986): Larval Ishikawa icefish, *Salangichthys ishikawai* from surf zones of central Honshu, Japan. Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ., **59**, 29-34.
- SHORT, A. D. and L. D. WRIGHT (1983): Physical variability of sandy beaches. In: A. McLachlan and T. Erasmus (eds.) Sandy beaches as ecosystems. W. Junk, pp. 133-144.
- 須田有輔（1996）：特集 I 海洋生態系 砕波帯生態系。遺伝, **50**, 30-35.
- 東京都環境保全局水質保全部（1999）：平成9年度水生生物調査結果報告書。東京都環境保全局水質保全部, 東京, 554 pp.
- 内田 肇・須田有輔・町井紀之（1998）：土井ヶ浜海岸の砕波帯に出現する魚類。水産大学校研究報告, **46**, 163-173.

2001年8月10日受付

2002年2月20日受理

## Primary production rates in tidally mixed coastal waters : the eastern English Channel case study

Fabrice LIZON\*

**Abstract :** Homogeneity hypothesis has been often made on vertical distribution of biological parameters in coastal area dominated by the tide. In studies of ecosystem fluxes, primary production variability at short and medium scales of space and time has been generally rather considered. However, it appears after some field and modelling works in typical coastal waters periodically mixed by the tide (the eastern English Channel) that photosynthetic properties of phytoplankton can be related to the vertical gradient of light. Photoadaptation processes can so occur in mixed coastal water column, and these processes can be controlled by vertical mixing intensity at two typical time scales : the high-low tidal cycle scale and the neap-spring tidal cycle scale. If photoadaptation is not considered in daily primary production estimates, potential underestimation or overestimation can vary between 2.6 and more than 100 %. By another way, phytoplankton response times to reciprocal light shift gives some evidence on the extent of photoadaptation in mixed, but not permanently mixing, coastal waters.

**Key words :** *Phytoplankton, primary production, photoadaptation, coastal waters, Eastern English Channel, tidal mixing, light shift, Lagrangian model.*

### 1. Introduction

It is well recognized that photosynthetic fixation of carbon is a fundamental biological process in marine systems. This process is the main source of organic carbon and supports the greatest part of marine biomass. According to teledetection studies and compilations of many data related to phytoplankton concentration (chlorophyll *a*) and photosynthetic parameters (physiological parameters used to estimate primary production rates), it seems that marine net primary production would be in the same order as terrestrial net primary production (LURIN *et al.*, 1994; LONGURST *et al.*, 1995).

With regard to marine primary production, some great distinctions can be made between coastal waters and the open ocean. If coastal waters represent only ten percent of marine systems, primary production can be ten times higher (or more according to the season) in coastal waters than in the open ocean (FALKOWSKI and RAVEN, 1997; JOINT and GROOM,

2000). Coastal waters can show extremely high events of productivity corresponding to algae blooms which are known to have large ecological and economical impact on the actors of the food chain (from micro-organisms to fish), on fishery farms and tourism ; especially in the case of toxic algae bloom (HORNER *et al.*, 1997; TURNER and TESTER, 1997; ROUSSEAU *et al.*, 2000). Coastal waters are also much more marked than deeper waters by a high variability of chemical and physical environmental variables influencing primary production, due to river inputs that may be governed by meteorological conditions and increasing anthropogenic activities such as agriculture, industries and urbanization (KNAUER, 1993; HAMASAKI *et al.*, 2001). By another way, a chain of event relationship between climatic changes and biological production at all trophic levels (including primary production) has been shown in coastal waters (SAKSHAUG, 1997; OTTERSEN and STENSETH, 2001; HAMASAKI *et al.*, 2001). Coastal phytoplankton primary production is so a fundamental ecological process and could have a major place in the carbon cycle, not only at local or regional scales, but also at a global scale.

---

\*Station Marine, CNRS-UPRES A 8013,  
BP 80, 62930 Wimereux, France

Despite many years of research, from first STEEMAN-NIELSEN studies in 1952 until today, there are still great uncertainties about phytoplankton primary production rates in coastal seas. It is particularly difficult to estimate primary production rates in shallow coastal waters, because forcing or limiting factors of phytoplankton production are numerous and can display different variation or heterogeneity patterns in space and time, in relation with physical characteristics encountered in these waters : river run-off, horizontal and vertical tidal current, coastal up- and down-welling, bathymetry, roughness of the bottom and wind on the sea surface. Most of these physical variables can not always control directly primary production rates in coastal waters, but variations in quality and intensity of light, in suspended matter, in nutrients, in pollutant concentrations and in temperature, through complex combinations. In a second place, variations of light, turbidity, nutrients, pollutant etc. act on primary production rates. However, in a consistent way with the photoadaptation theory (FALKOWSKI and OWENS, 1980), vertical mixing can also directly control primary production rates via the cell exporting through the water column.

Many studies on the interactions between phytoplankton primary production and hydrodynamical conditions focused on the primary production control by vertical mixing of waters inducing nutrients inputs from deep layer into the euphotic layer (FORTIER and LEGENDRE, 1979; DEMERS and LEGENDRE, 1981; LEVASSEUR *et al.*, 1984; LEGENDRE and DEMERS, 1984, 1985; LEGENDRE *et al.*, 1986; Le FÉVRE and FRONTIER, 1988; BISSET *et al.*, 1994). In this point of view, vertical mixing allow cell production and are considered as auxiliary (or covariance) energy (MARGALEF, 1978). In these previous works, it has been shown that the frequency of disturbances from external forces, or the tuning between physical and biological processes, are responsible for primary production level of a marine system, but also for the diversity of a biotic community as exposed in the intermediate disturbance hypothesis (IDH) (CONNELL, 1978; PADISAK *et al.*, 1993; LINDENSCHMIDT and CHORUS, 1998). Such effects occur especially at

medium and great scales of space (from 1 to 100 km) and time (from several days to 1 year) (HARRIS, 1980). Phytoplankton responses to fluctuating light resulting from vertical excursions throughout the water column are in compensation identified at small scales of space (from 1 m to 100 m) and time (from second to several hours) (HARRIS, 1980). Evidences of these physical-biological interactions are given by many works (LEWIS and SMITH, 1983; FALKOWSKI, 1983; GALLEGOS *et al.*, 1983; LEVASSEUR *et al.*, 1984; LEWIS *et al.*, 1984a; CULLEN and LEWIS, 1988; MALLIN and PAERL, 1992). These works have been conducted after it has been demonstrated that the relationship between photosynthesis and light energy (PE, see Fig. 1) is in control of cell physiological adaptations to light (FALKOWSKI and OWENS, 1980; FALKOWSKI, 1981). For example, phytoplankton photoadaptation at short time scales is characterized by thylakoid stacking in chloroplasts (cell organelles where are located light-harvesting pigment-protein complexes), chloroplast position in cells, interconversion of carotenoid pigments (*i.e.* the xanthophylls cycle), changes in the number of photosynthetic reaction centers, in the functional size of the antennae serving the reaction centers (*i.e.* in photosynthetic pigment concentrations), in enzymatic activity and in *in vivo* fluorescence yield (FALKOWSKI and RAVEN, 1997). These complex physiological processes that depend on nuclear gene regulation by irradiance (ESCOUBAS *et al.*, 1995), can be easily estimated by the PE relationship variations, if PE relationships are measured at a precise "t" time. Such physiological photoadaptations are used by phytoplankton to optimise or minimize variations in growth rate, in relation with environmental condition fluctuations.

LEWIS *et al.* (1984b) showed in this way, for the first time, with simultaneous measurements of PE relationships and of turbulent kinetic energy, that phytoplankton photoadaptations occur according to the vertical mixing intensity of waters. This last study and most of the previously cited works have been conducted in stratified waters where vertical mixing are often generated by the wind, a determinist physical factor. In such a case,



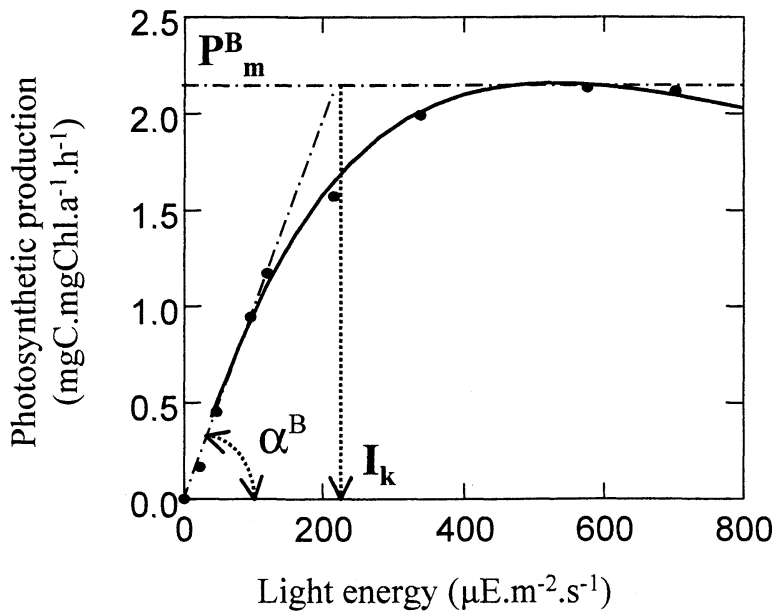


Fig. 1. An example of Photosynthesis-Energy relationship (PE) showing the three main photosynthetic parameters ( $P_m^B$ , photosynthetic capacity or light-saturated uptake rate;  $\alpha^B$ , photosynthetic efficiency;  $I_k$ , light saturation parameter) derived from the equation of optimal curve adaptation as presented by PLATT *et al.* (1980).

vertical mixing takes place at low frequencies in a more or less deep layer according to the wind speed (DENMAN and GARRETT, 1983), preventing more or less cell physiological adaptation to light. Photoadaptations of phytoplankton actually depend on the time scales of vertical mixing that induce fluctuating light, and on cell response times. When vertical mixing is moderate, light conditions change at a slower rate than the physiological adaptation times of phytoplankton. Cells can continuously adjust their physiological activity to the vertical gradient of light. So, parameters of the PE relationships would be non uniformly distributed in the water column. If mixing processes occur on a shorter time scale than the adaptation time of phytoplankton, parameters describing the PE relationships would be expected more uniformly distributed in the water column. In this case, photoadaptation can not take place (FALKOWSKI and OWENS, 1980).

Now, it is well recognized that significant wind speed variations, or wind speed events sufficiently high to homogenize a coastal

water column, occur at higher time scales (several days) than vertical mixing due to the tide (FRONTIER *et al.*, 1992), a systematic physical factor. As a matter of fact, current speed generated by the  $M_2$  tidal wave can display maximum values every 6 h. Currents interact then with the bottom to produce turbulence with tend to mix the entire water column in the case of shallow coastal waters. Although rapid response times of physiological photoadaptations have been shown (CULLEN and LEWIS, 1988), any study before our works in the English Channel has considered that interactions between vertical tidal mixing and phytoplankton photoadaptation could exist in shallow coastal waters, vertically homogeneous with respect to temperature and salinity. According to SHAY and GREGG (1986), this does not necessarily mean that mixing events are always high and continuous. Also, between two high current speed values, especially in neap tide, vertical gradients in photoadaptation properties of phytoplankton can be hypothesized in relation to low mixing events, despite an homogeneity in hydrological parameters.

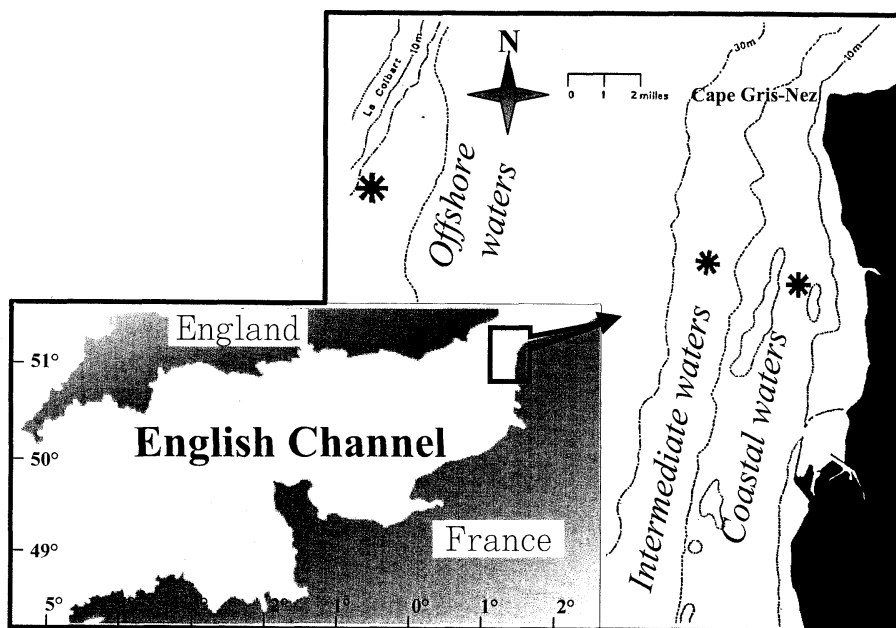


Fig. 2. The study area showing the anchor stations, and the coastal (or near-shore waters), the intermediate and the offshore waters of the eastern English Channel.

In order to test this hypothesis, we have measured parameters of the PE relationship of marine phytoplankton and environmental parameters, during several hours, in different tidal conditions and in different water masses of a typical coastal sea mixed by the tide, the eastern English Channel. In the present paper, we (i) first review the main characteristics of photoadaptation processes that have been observed and their consequences on daily primary production rates, (ii) compare cell response times and mixing time scales with the results of light shift experiments of natural phytoplankton populations, (iii) review the main results of a Lagrangian models that have been developed to test theoretically our hypothesis on photoadaptation in a turbulent water column.

## 2. Photoadaptation and consequences on daily primary production rates

### 2.1. Methods

To test our hypothesis on phytoplankton photoadaptation in a tidally mixed water, we have worked in the eastern English Channel (Fig. 2) where the tidal range is one of the

highest in the world (ranging from 3 to 9 m). The dissipation of tidal energy causes homogenization of the shallow waters (50 m maximum depth); and occur at two typical time scales : at the scale of high-low tidal cycles (with a period of 6 h), and at the scale of neap-spring tidal cycles (with a period of 14 days). Tides generate so vertical mixing and a residual circulation parallel to the coast, drifting coastal waters and river inputs from the English Channel to the North Sea (Fig. 2). Coastal waters are then separated from offshore waters (Atlantic waters) by a tide controlled frontal area (BRYLINSKI and LAGADEUC, 1990).

Several sampling were conducted in coastal, intermediate and offshore waters of the English Channel (Fig. 2), in neap and spring tide period, during several tidal cycles. At 2 h intervals, water samples were collected at four different depths varying according to the three sampling stations. In each case, the surface, the bottom and the middle part of the water column were sampled using Niskin bottles. Every hour, a Sea Bird 25 CTD probe was used to measure temperature, salinity, photosynthetically active radiation (PAR, 400

-700nm) and *in vivo* fluorescence. Current direction and velocity were also measured with an Aanderaa current meter.

For all our sampling, chlorophyll *a* (Chl. *a*) analyses were performed after filtration of samples on Whatman GF/F glass fiber filters and after 24 h extraction in 90 % acetone at 5°C using the spectrophotometric method. Primary production was estimated by the <sup>14</sup>C incorporation method (STEEMAN-NIELSEN, 1952). For each sampling, PE measurements were conducted in a radial "photosynthetron" (BABIN *et al.*, 1994) equipped with an halogen dysprosium lamp (Osram, HQI-T 250 W/D) that provided a day light spectrum from about 850  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-2}$  in front of the first subsample, to about 10  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-2}$  at the last one. All subsamples (50ml) were inoculated with 74kBq  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$  and incubated during 30 or 40 min (see § 2.2. below for further informations, or LIZON and LAGADEUC, 1995). After incubation, samples were filtered on glass fiber filters (GF/F) which were rinsed with filtered seawater (HARRISON *et al.*, 1985) before being dropped in vials containing the scintillation cocktail. The activity was later measured on a liquid scintillation counter (L. K. B. Wallac 12-14 Rackbeta), the efficiency of which was determined with an external standard channels ratio method.

Primary production was calculated according to PARSONS *et al.* (1984). Photosynthetic parameters (Fig. 1)  $P_m^B$  (light-saturated uptake rate),  $\alpha^B$  (photosynthetic efficiency at low irradiance) and  $I_k$  (light saturation parameter) were derived from the equation of optimal curve adaptation as presented by PLATT *et al.* (1980). The superscript "B" denotes that these parameters have been normalized to chlorophyll *a* concentrations.

## 2.2. Preliminary study

Before testing our hypothesis and conducting specific sampling, we have realized a preliminary study to determine if bias could occur (and under which conditions) in daily primary production rate estimates according to the cell incubation time, a necessary stage in phytoplankton production measurements. Different incubations times are often considered in such studies : from 30 min. to 24 h. Now, it

would be unusual for phytoplankton to experience constant irradiance during several hours in shallow coastal systems. So, we have first estimated primary production with the <sup>14</sup>C incorporation method (STEEMAN-NIELSEN, 1952) from long term simulated *in situ* incubations (SIS) of 4 h and 24 h, and we have compared these estimates with values of primary production based on photosynthetic parameters determined on short incubation durations (40min). Sampling was conducted under different conditions of vertical mixing in the English Channel (LIZON and LAGADEUC, 1995).

In this work, it has been shown that daily primary production rates computed from 24 h incubation durations are the lowest at each sampling station, whereas differences between daily production rates estimated from 4 h and 40 min. incubation durations, depend on the sampling stations. Vertical mixing and available light intensity could control differences between the computed daily production rates on 4 h and 40 min. incubation durations. In fact, it has been demonstrated (LIZON and LAGADEUC, 1998) that under conditions of non limiting light intensity for photosynthesis, photoadaptation processes could occur in long term SIS incubations, which do not take into account vertical mixing, and enhance (until 40 %) primary production estimates. So, it can be recommended to use short incubation durations several times a day in order to estimate primary production measurements in a perturbed hydrodynamic system. As the total loss rates increase with incubation times (due to cell respiration and excretion), long-term and short term incubations approximate respectively net and gross primary production, whereas a mean incubation duration approximate something between net and gross production.

## 2.3. Photoadaptation in a water column

With the sampling strategy described to test our main hypothesis, we have shown that phytoplankton photoadaptation can occur in a shallow coastal sea dominated by the tide, since vertical heterogeneity of photosynthetic parameters consistent with the vertical gradient of light have been observed in the eastern English Channel (Fig. 3). Phytoplankton have

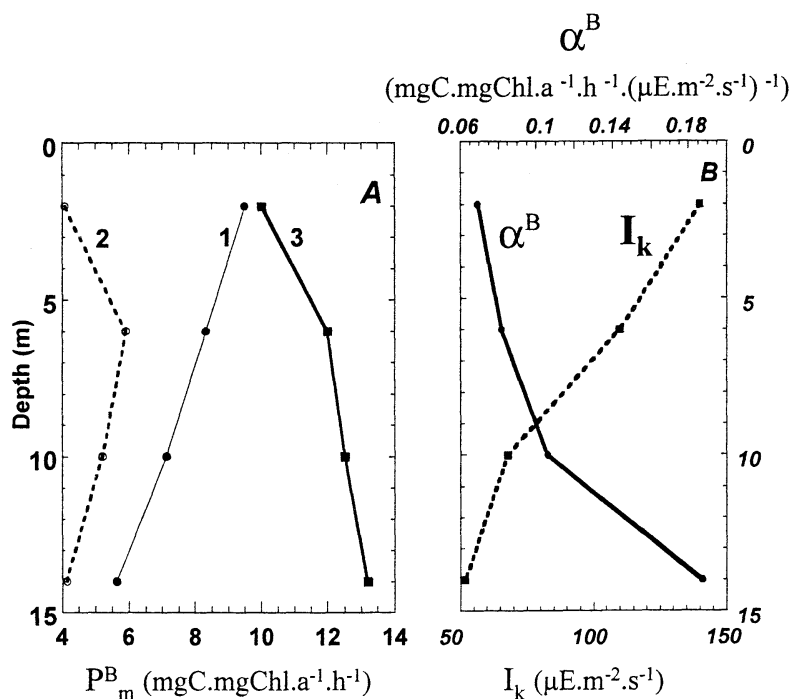


Fig. 3. The different typical vertical profiles of photosynthetic parameters observed in our sampled water columns (the number 1, 2 and 3 made reference to three vertical gradients. See the text for further details).

generally displayed three typical vertical gradients of photosynthetic parameters in the sampled water columns.

The first gradient consists in a vertical decrease of the photosynthetic capacity ( $P_m^B$ ) and of the light saturation parameter ( $I_k$ ), but also in an increase of the photosynthetic efficiency ( $\alpha^B$ ) (Fig. 3). Such photosynthetic parameter variations are encountered for each sampling conditions and are characteristics of classical photoadaptation processes on looking at the decreasing light intensity with depth. Most of cell physiological processes stated in introduction of this paper are then implemented. However,  $P_m^B$  shows also two other vertical variation profiles.

The second vertical gradient of  $P_m^B$  shows first low values in the upper layer of the water column (*i.e.* from the surface to more or less 5 m depth according to the water turbidity) and then, decreasing value to the bottom. A parabolic variation of  $P_m^B$  with depth generally mean a photoinhibition of phytoplankton. As a

matter of fact, strong light intensity about midday in subsurface waters can destroy some protein-complexes of the photosynthetic units and depress photosynthesis (HARRIS, 1978; FERRIS and CHRISTIAN, 1991). Photoinhibition is a light and time dependent process that is commonly observed in stratified waters (VINCENT *et al.*, 1984; DEMERS *et al.*, 1991; FALKOWSKI and KIEFER, 1985) but rarely in our case studies (at midday and in neap tide conditions, LIZON *et al.*, 1995).

The third vertical gradient of  $P_m^B$  consists in concomitant and increasing variations of  $P_m^B$  and  $\alpha^B$  with depth (Fig. 3). In this particular case, it has been observed increasing values of chlorophyll *a* concentrations with depth (LIZON *et al.*, submitted). This kind of vertical gradient can be explained with a shade type algal community located in the lower part of the water column, and formed by microphytobentic or tychoplanktonic algae that have been resuspended by vertical mixing (HUAULT *et al.*, 1994). It is well recognized that shade type

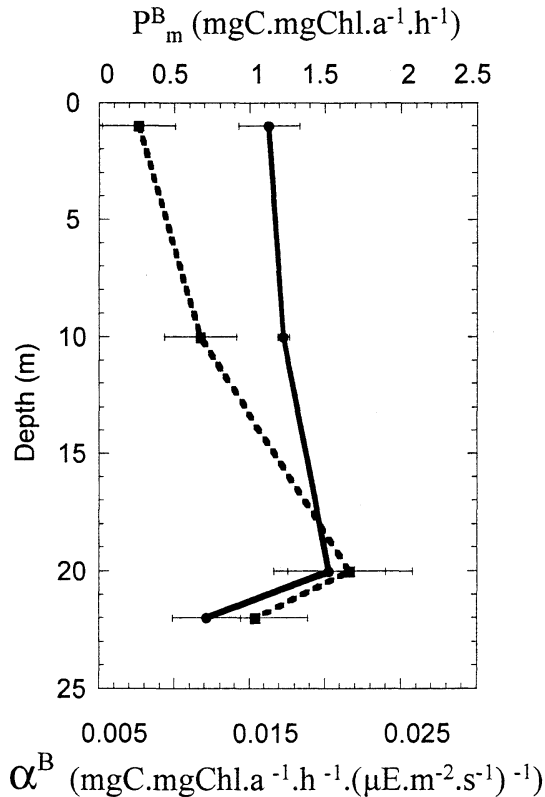


Fig. 4. Mean vertical profiles (and standard errors) of photosynthetic capacity ( $P_m^B$ ) and efficiency ( $\alpha^B$ ) in our coastal (or near-shore) water column, and in the sediment (data presented at 22 m depth on the picture).

algae, as microphytobenthos, can use low light intensity with high efficiency (MACINTYRE *et al.*, 1996). However, high values of  $P_m^B$  for microphytobenthos, as for phytoplankton in the water column, can appear surprising. These results are nevertheless consistent with some other measurements of microphytobenthos production (BLANCHARD and CARIU-LE GALL, 1994; MACINTYRE and CULLEN, 1995), and with primary production measurements realized at the sediment water interface and on sediments suspended in filtered sea-water (according to the technique of MACINTYRE and CULLEN, 1995) from our sample site. Despite low light intensity, it appears that microphytobenthos of our area can show  $P_m^B$  values of the same order of magnitude than cells located at the sediment water interface (Fig. 4). Since resuspension and settling occur on time-scales of minutes to

hour (ANDERSON, 1976; WARD, 1985), it can be so hypothesized that microphytobenthos maintain here high levels of potential photosynthetic capacity, or develop very fast response times to changing light, in order to optimise their production when they are periodically exported through the water column by physical events.

In addition, all vertical profiles of observed photosynthetic responses support the hypothesis according to which cells can stay long enough at a given depth and can adapt their photosynthetic characteristics to the ambient light in a coastal sea. These results are also consistent with measurements of size-class and biomarker pigment distributions in water columns of our study area (BRUNET and LIZON, submitted).

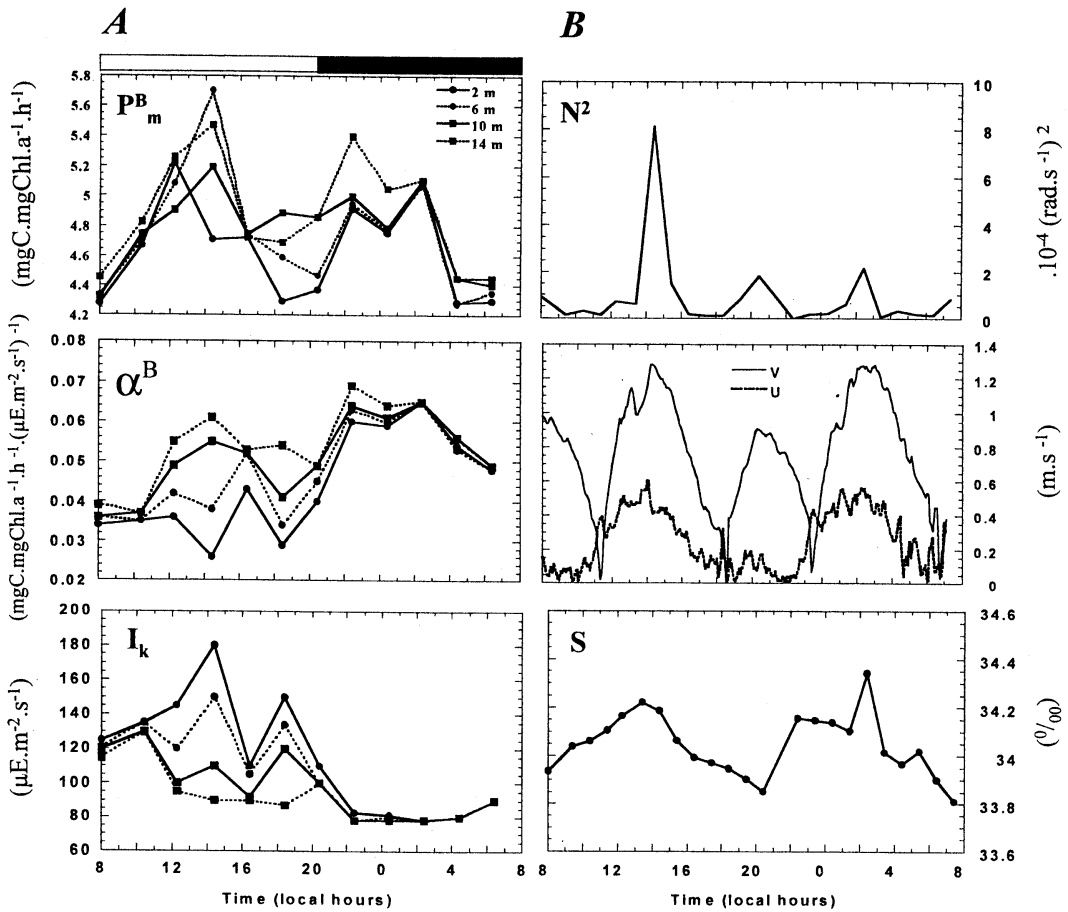


Fig. 5. (A) Temporal variations of the three main photosynthetic parameters measured at four depths (2, 6, 10 and 14 m) in a coastal water column and in neap tide condition. (B) Temporal variations of the Brunt Väisälä frequency ( $N^2$ ), current speed (according to the north-south component (V) and the east-west component of current (U)), and salinity in the same time as photosynthetic parameters.

#### 2.4. Photoadaptation in relation with vertical tidal mixing

Considering photosynthetic parameters in the water column during the daylight period, it appears from our sampling that photoadaptation is not always a continuous process in time in a coastal sea dominated by the tide. The dissipation of tidal energy that takes place at two typical time-scales (several hours and several days), controls the occurrences and levels of photoadaptation processes.

First, at the high-low tidal cycle scale, a general temporal variation pattern of photosynthetic parameters with depth have been

observed in coastal and intermediate water columns of the English Channel (LIZON *et al.*, submitted). The general variation pattern consists in a temporal alternation of homogeneous and heterogeneous vertical profiles of PE parameters ( $P_m^B$ ,  $\alpha^B$ ,  $I_k$ ), occurring respectively after each high current speed periods and during each low current speed periods (Fig. 5A and 5B for an example). Such time variation pattern means that photoadaptation can take place and that the water column is relatively stable. On the opposite, when vertical mixing increase due to high current speed, photosynthetic characteristics are the same in the water column.

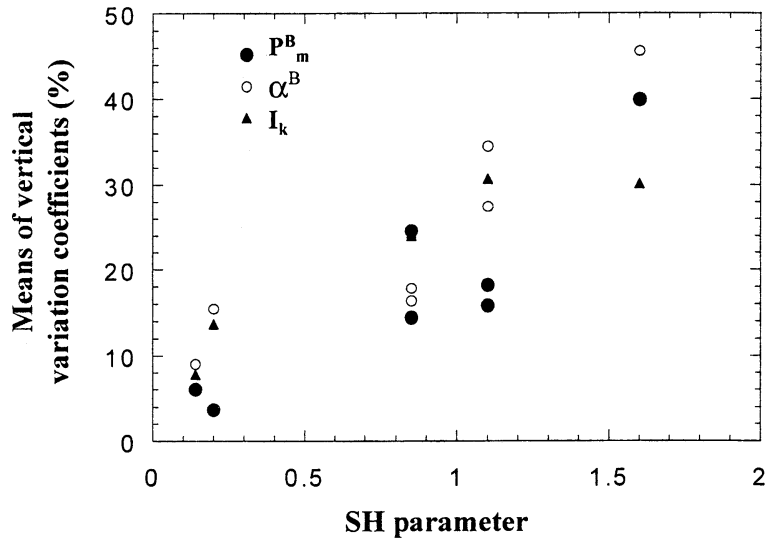


Fig. 6. Relationship between the Simpson and Hunter (SH) parameters and the mean vertical variation coefficients of the three main photosynthetic parameters for the different sampling periods conducted in the different water columns of the eastern English Channel.

Cell light history become similar at the scale of the water column. This result is consistent with the time fluctuations of the Brunt Väisälä frequency computed for the whole water columns in the same time (Fig. 5B). This physical parameters (related to the vertical density gradient of waters) allow to identify relative stable and mixing periods in a water column (DEMERS and LEGENDRE, 1981). These periods occur respectively before and after high current speed values (Fig. 5B). Significant correlations (Spearman rank coefficient) between (i) the variation coefficients (VC) of the three PE parameters (computed between the four sampling depth) and (ii) the Brunt Väisälä frequency ( $N^2$ ) are also noted ( $r = 0.716$ ,  $p < 0.01$  for  $P_m^B$ ;  $r = 0.687$ ,  $p < 0.05$  for  $\alpha^B$ ;  $r = 0.704$ ,  $p < 0.05$  for  $I_k$ ). So, biological and physical processes considered here display good temporal interactions. It can be hypothesized that photoresponse times of phytoplankton in a tidally mixed coastal sea could be very fast.

However, this general temporal variation pattern of photosynthetic parameter distributions with depth can be more or less different according to some factors as the sampled water masses (LIZON *et al.*, submitted). Since depth of

offshore waters (30–50 m depth) are greater than depth of coastal waters (0–20 m depth), vertical tidal mixing induced by tidal current interacting with the bottom are lower in offshore waters than in nearshore waters. As a consequence, we can explain that the temporal alternation of homogeneous and heterogeneous vertical profiles of photosynthetic parameters are not observed in offshore waters in neap tide condition (LIZON *et al.*, 1995). The offshore water column being relatively stable, photoadaptation can take place without interruption during the daylight period. The general variation pattern of vertical photosynthetic parameter profiles can also be different with regard to resuspension processes of microphytobenthos that can occur from the bottom. Being given that sediment distribution display great variations in space in the English Channel (AUGRIS *et al.*, 1997), it can be hypothesized that microphytobenthos is not homogeneously distributed in space. This can explain that the third category of vertical photosynthetic parameter profiles previously described is not observed for all sampling stations, but more specially in nearshore waters.

Secondly, at the neap–spring tidal cycle scale, the order of magnitude of photosynthetic

parameter vertical variations (*i.e.* of photoadaptation processes) depends on the intensity of vertical mixing (LIZON *et al.*, submitted). As a matter of fact, considering all our sampling periods and stations, significant correlations have been found between the distributions of vertical variation coefficients (VC) of the three PE parameters and the Simpson and Hunter (SH) stratification parameters. The SH parameters were calculated following BATH and LEGENDRE (1985) using depth of the water column, mean tidal stream velocity and a drag coefficient. This parameter was used in our study to characterize and compare the general vertical stability of the different water columns that have been sampled in different area and tidal conditions. The correlation coefficients between mean vertical VC of  $P_m^B$ ,  $d^B$ ,  $I_k$  and SH are respectively  $r = 0.800$  ( $p < 0.05$ ),  $r = 0.981$  ( $p < 0.01$ ),  $r = 0.781$  ( $p < 0.05$ ). These significant correlations have been so obtained between mean values of VC distributions of PE parameters (computed for each sampling period) and SH. So, when SH is high (or close to the standard value of 1.5 which is often used to identify the transition between highly stratified and mixed waters), means of vertical VC of PE parameters for a sampling period are also high (Fig. 6). An opposite result is obtained when SH is low (Fig. 6). In addition, vertical mixing intensity varying at the neap spring tidal cycle scale can control the extent of phytoplankton photoadaptation processes in a tidally mixed coastal sea.

However, no significant relationship or correlation has been found between hydrodynamical conditions of sampled waters and the order of magnitude of photosynthetic parameters. Such a relationship was expected since the aim of phytoplankton photoadaptation is to optimise primary production and its growth rate. This can be easily explained with sampling periods conducted in different seasons, from spring to autumn. At this scale, it is well recognized that different phytoplankton populations consistent with species successions can be sampled (HARRIS, 1980), and that environmental parameter changes (temperature, nutrient concentrations...) can also control photosynthetic parameter values of

encountered phytoplankton cells (PRÉZELIN *et al.*, 1977, CÔTÉ and PLATT, 1983; FERRIS and CHRISTIAN, 1991). In the same way, but at smaller scale, we can explain photosynthetic parameter variations according to the high or low tide conditions. Generally,  $P_m^B$  and  $\alpha^B$  display greater values in high tide period than in low tide period (Fig. 5A). This can be due to horizontal advection of different populations (in specie and physiological point of view) that are characteristics of offshore and nearshore waters, as shown by salinity variation (Fig. 5B).

## 2.5. Estimation of daily primary production rates

Several estimates of daily primary production rates considering or not the general temporal and vertical variation patterns of photosynthetic parameters have been computed for each sampling day to determine if bias could occur when short term variability of photosynthetic parameter is neglected. Briefly, daily production rates were calculated using all measured photosynthetic parameters (method A), using only maximum or minimum PE parameters obtained on the same profile (method B), using only values measured at 2 m during the day (method C), and around noon-time at 2 m (method D). These different methods are consistent with different sampling strategy encountered in the literature and allow the display of potential errors due to under sampling.

In this way, we can show that potential underestimations or overestimations that result from calculating daily production rates without taking into account all photosynthetic parameter variability, vary between 2.6 and most of 100 % (LIZON *et al.*, submitted). Greatest differences are obtained between A and B methods, more particularly if homogeneous vertical profiles of photosynthetic parameters are used in B method (*i.e.* when photoadaptation in the water column is completely neglected). HARDING *et al.* (1982) and VANDEVELDE *et al.* (1989) also showed differences of 19–39 % and 25–56 %, respectively, for integral daily rates, but considering or not circadian cycles at one depth. Photoadaptation



with depth was not considered in their both studies. So, many production rates reported in the literature could be in error, especially in tidally mixed coastal area for which homogeneity hypothesis are made on vertical profiles of biological parameters. No extrapolation of photosynthetic parameters in order to estimate primary production rates at large scale (by remote sensing for example) must not be made in coastal waters without assessing the variability of these fundamental physiological parameters.

### 3. Response times of natural phytoplankton to light shifts

Since our field measurements have not allowed to conclude directly on the control of daily production rates by vertical mixing intensity (varying at the scale of the neap-spring tidal cycle), we have conducted a theoretical study on the interactions between vertical mixing (which change according to high-low tidal cycles and neap-spring tidal cycles) and photoadaptation processes. In this aim, we have had to make first some experiments to determine photoresponse times of natural phytoplankton populations from the eastern English Channel.

Light shift experiments have been so conducted on natural phytoplankton population collected in coastal waters of the eastern English Channel. Such experiments consist first in phytoplankton sampling (with Niskin bottles) in surface and deep waters (20 m depth). Secondly, surface phytoplankton cells are shifted to low light simulating light intensity of deep waters, and deep phytoplankton cells are shifted to high light similar to light intensity in subsurface waters. Photosynthesis irradiance relationships (PE) and chlorophyll *a* concentrations have been then measured (according to the same methods as in our field studies) at different times during 10 after the shifts. The temporal variations of each photosynthetic parameters have been adjusted with first-order kinetic equations (CULLEN and LEWIS, 1988) in most of the case, in order to calculate photoresponse times of phytoplankton to reciprocal light shifts (*i.e.* from low to high light (LH) and from high to low light (HL)).

As expected, light shift experiments have shown that natural phytoplankton displays photoresponses to reciprocal light shifts that are consistent with the photoadaptation theory (FALKOWSKI and OWENS, 1980), and other results obtained from experiments on mono-specific phytoplankton culture (PRÉZELIN and MATLICK, 1980; CULLEN and LEWIS, 1988). As a matter of fact,  $P_m^B$  (in a first time before to decrease) and  $I_k$  increase for a LH light shift, while  $\alpha^P$  decreases in the same time (Fig. 7). On the opposite,  $P_m^B$  and  $I_k$  decrease for a HL light shift, while  $\alpha^P$  increases (Fig. 7). With regard to the light shifts, variation patterns of photosynthetic parameters are so similar to variations observed in a water column. Decreasing values of  $P_m^B$  3h after the LH light shift can be here easily explained by photoinhibition processes. Such phenomenon are well documented in stratified waters (HARRIS, 1980; VINCENT *et al.*, 1984; NEALE and RICHARDSON, 1987; FERRIS and CHRISTIAN, 1991) and are some times encountered near the sea surface in the English Channel (LIZON *et al.*, 1995). However, it is interesting to see here that photoinhibition is not instantaneous but can begin with several hour's delay. Evidence of photoinhibition is given here by a photo-protective index : the ratio between diatoxanthin (Dt) pigment concentrations and diadinoxanthin (Dd) plus diatoxanthin concentrations (Fig.7). Diadinoxanthin is involved in the photodependant xanthophyll cycle of chromophyte algae as precursor of diatoxanthin, which is the photoprotective pigment (BRUNET *et al.*, 1993; CLAUSTRE *et al.*, 1994). In our experiment, the  $Dt/(Dd + Dt)$  ratio increase after the third hour in the case of the LH light shift, indicating so that cells must dissipate light energy received in excess. This is typical of a photoinhibition situation.

However, the most important results of these experiments are the response times of photosynthetic parameters (deduced from kinetic constants) which are lower than the time between two high current speed events (Fig. 8). Half response times ( $T_{0.5}$ ) of photosynthetic parameters ranging between 0.7 h and 2.5 h show that significant responses of photosynthesis can occur during a 6h period. This is

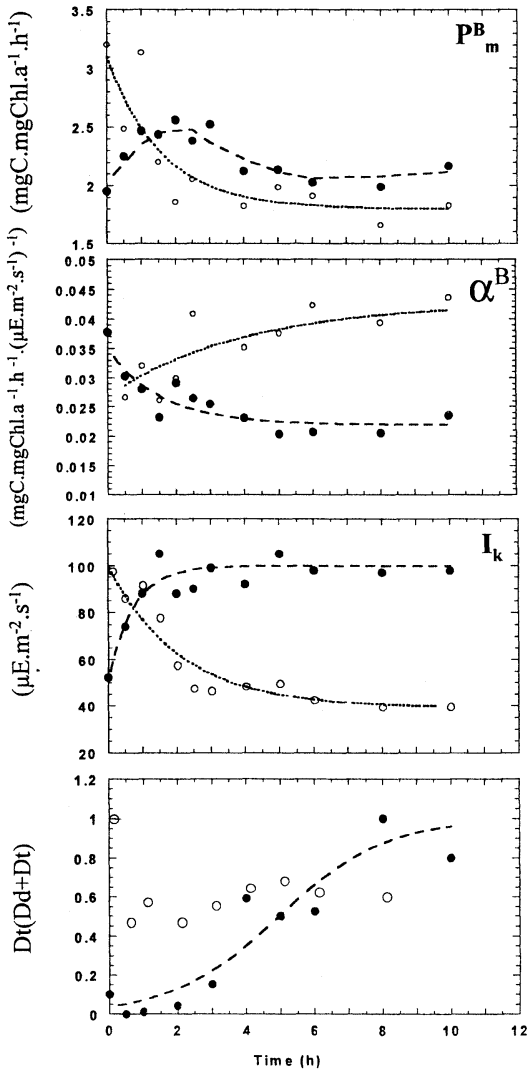


Fig. 7. Temporal variations of the three photosynthetic parameters and the ratios between diatoxanthin (Dt) pigments and diadinoxanthin (Dd) plus diatoxanthin, after light shifts (i) from high to low light (HL) (white points) and (ii) from low to high light (LH) (black points). Data were adjusted with a first order kinetic equation (see CULLEN and LEWIS, 1988), excepted in the case of (i)  $P_m^B$  for the LH light shift (data were simply fitted), and (ii) the  $Dt/(Dd+Dt)$  ratios (data were here adjusted with a logistic model for the LH light shift).

consistent with our field results on the occurrence of photoadaptation processes. In our experiments, photosynthetic parameters response

times appears to be very fast; faster than many values reported in the literature (LEWIS *et al.*, 1984a; POST *et al.*, 1985; CULLEN and LEWIS, 1988) and obtained from laboratory culture. For example,  $P_m^B$  and  $\alpha^B$  make most often a complete transition between 6–10 h and 3–5 h respectively. In our case, response times of  $P_m^B$  and  $\alpha^B$  are smaller than literature values, or close to the low values of these intervals. This could be explained by hydrodynamical conditions encountered in tidally mixed coastal waters. As JUPIN and LAMANT (1997) says, the habit of aggressions allows to "form the character" of natural microalgae, by an unidentified way, and allows them to acquire effective adaptations more rapidly than culture growing in comfortable room.

In these light shift experiments on natural phytoplankton, different half response times ( $T_{0.5}$ ) for each photosynthetic parameters have also been obtained from low to high light shift and the reciprocal light shift (Fig. 8). Natural phytoplankton photoresponse times are so not symmetrical with regard to reciprocal light shifts, as for CULLEN and LEWIS (1988). More precisely, response times of  $P_m^B$  are faster for a HL light shift and response times of  $\alpha^B$  and  $I_k$  are faster for a LH light shift. Even if these results are consistent with some other results on mono-specific culture (PRÉZELIN and MATLICK, 1986), they are surprising for natural population sampled in periodically mixed coastal waters. As a matter of fact, light shifts displaying fastest photoresponse times here are not those that allow phytoplankton to optimise their production after a shift from low to high light, or high to low light in the natural environment. For example, a fast response time of  $\alpha^B$  was expecting for a light shift from high to low light and not in the opposite case (Fig. 8). Even if this question must be investigated, these surprising results suggest that a cell photoadaptive strategy relating to the fastest response times with respect to LH or HL light shifts (in order to optimise production in a turbulent environment) can be rejected.

In addition, first-order kinetic constants estimated in this preliminary study for natural phytoplankton are different for each photosynthetic parameters and each kind of light shift.

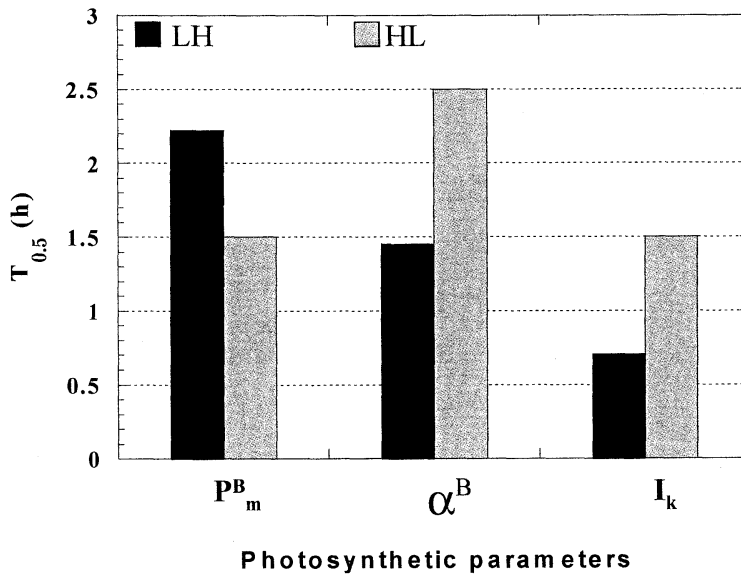


Fig. 8. Half response times ( $T_{0.5}$ ) of the three main photosynthetic parameters for the Low-High light shift (LH) and the High-Low light shift (HL).

Therefore, these results have been taken into account in our modelling study presented in the following section.

#### 4. Lagrangian modelling of photoadaptation in a tidally mixed water column

Since difficulties of sampling and the variability of environmental conditions involved in primary production control can hide a possible relationship between vertical mixing intensity and daily primary production rates (see § 2.5 for more details), we have conducted a theoretical study on the interactions between vertical mixing (which changes according to the high–low tidal cycles and neap–spring tidal cycles) and both photoadaptation processes and daily production rates. The model used is a Lagrangian model (LIZON *et al.*, 1998). It describes individual physiological properties of cells instead of cell concentrations. It takes into account different photoresponse time constants for each PE parameters and each light shift (cf. § 3. above), and a depth dependent diffusion coefficient ( $K_v$ ) that is a function of current speed measurements collected in the eastern English Channel (see LIZON *et al.*, 1998 for further details). For more clarity, non–mobile phytoplankton cells are considered. The

sinking rate of cells and wind driven turbulence are neglected. Simulation have been made for different typical water columns (in depth and turbidity point of view) found in the English Channel, along an inshore–offshore transect.

The overall result of our simulations is an increase in the daily primary production rates between spring and neap tide conditions (Fig. 9A and 9B). It can be stated that the control of daily production rates by vertical mixing intensity is realized via photoadaptation processes occurring at short time scales. As a matter of fact, differences in daily primary production rates between spring and neap tide conditions are, for example, in the order of 40 % when photoadaptation processes are taken into account in a nearshore water column, whereas they are in the order of 4.2 % only if photoadaptation processes are not considered (Fig. 9C). From our simulations, it follows that daily primary production rates relating to short term photoadaptation processes are not only a function of light intensity, nutrient concentrations and phytoplankton biomass (AGOUMI, 1985; MOLONEY *et al.*, 1986; HOCH, 1995; HOCH and MÉNESGUEN, 1995; MÉNESGUEN and HOCH, 1995), but also of vertical mixing intensity.

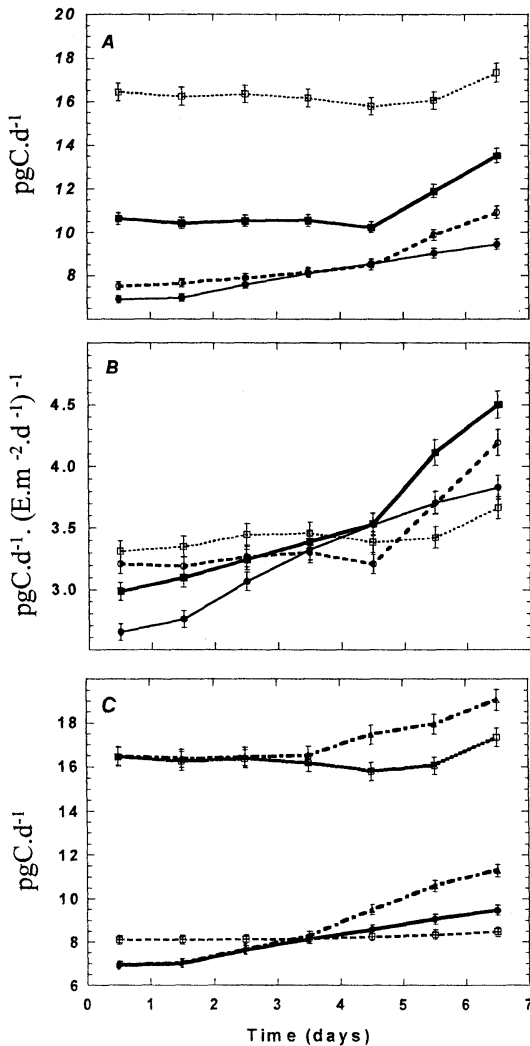


Fig. 9. (A) Daily primary production rates in nearshore (●), intermediate (○), offshore (■) and  $Z_e/Z_m = 1$  (□) water columns between spring (first day) and neap tide (seventh day) conditions, (B) ratios between the daily production rates and the mean daily light intensities of each considered mixed layer, (C) daily primary production rates considering photoinhibition processes (● and □) or not (▲ and △), in coastal (● and ▲) and  $Z_e/Z_m = 1$  (□ and △) water columns, and daily primary production rates obtained by turning off photoadaptation processes (⊕) in coastal waters (adapted from LIZON *et al.*, 1998).

However, the previous relationship between daily production rates and vertical mixing intensity are also related to the water column

considered along an inshore-offshore transect (Fig. 9A and 9B). Actually, this relationship depend on the value of the ratio between depth of the euphotic zone ( $Z_e$ ) and depth of the mixed layer ( $Z_m$ ). Statistically significant increases, in the order of 40%, are observed in the course of the semi-neap-spring tidal cycle, for coastal ( $Z_e/Z_m = 0.49$ ) and intermediate ( $Z_e/Z_m = 0.53$ ) water columns (Kendall's coefficients of rank correlation are respectively 0.970 and 0.852 with  $p < 0.01$ ). On the contrary, for offshore ( $Z_e/Z_m = 0.68$ ) and  $Z_e/Z_m = 1$  water columns, the increase tendencies of daily production rates are not significant in a statistical point of view (Kendall's coefficients are respectively 0.335 and 0.231 with  $p > 0.05$ ). In these two last cases, the increases in daily rates occur late in the course of the semi-neap spring tidal cycle, and all the more weakly that the  $Z_e/Z_m$  ratios are near to the unit (Fig. 9B). If a relationship between daily primary production rates and vertical mixing intensities was expected, the influence of the euphotic zone depth on this relationship was not. This last remark could be explained by the fact that the vertical heterogeneity of three photosynthetic parameters decreases (in the simulation results), when the depth of the euphotic zone increases (LIZON *et al.*, 1998). It can then be hypothesized that the low VC of photosynthetic parameters in a  $Z_e/Z_m = 1$  water column would be insignificant compared with the vertical gradients of light considered in the computation of the cell primary production rates. So, in a  $Z_e/Z_m = 1$  water column, low photoadaptation processes would have a weak effect on daily production rates between spring and neap tide conditions, for which the vertical gradients of light are similar. Since photoadaptation processes displayed by simulation results in offshore waters are contrary to field results (cf. § 2.4), new experimentations must be made in order to study cell-specific constants of photoadaptation processes, for water columns of different  $Z_e/Z_m$  ratios.

## 5. Conclusion

From the combination of field, laboratory and modelling study, our work give some insights into the variability of photosynthetic

activity in a typical coastal sea (the eastern English Channel), periodically mixed by the tide and generally considered as being always homogeneous with respect to temperature and salinity profiles.

With reference to our hypothesis, we can conclude that photoadaptation processes to the vertical gradient of light can occur in coastal mixed waters, and that photoadaptation can be controlled by vertical mixing intensity at two typical time scales: the high–low tidal cycle scale and the neap–spring tidal cycle scale. About the control of daily primary production rates by vertical mixing intensity, we cannot completely conclude because the relationship is just supported by simulation results of a Lagrangian model on the interactions between the time scales of these biological and physical processes. According to simulation results, the relationship between daily primary production rates and vertical mixing could consist in a significant increase (40%) of daily production while vertical mixing intensity decrease between spring and neap tide conditions. At this scale, it has been difficult to identify from field studies such a relationship since biological and physical fluctuations in our coastal systems can occur faster than the biweekly neap–spring tidal cycles, owing to horizontal advection processes of different water masses, as in other studies (VÉZINA *et al.* 1995; BRYLINSKI *et al.* 1996).

Therefore, the validation of the relationship between daily production rates and vertical mixing at the neap–spring tidal time scale will be difficult and will require probably experiments in mesocosm where all "environmental" parameters will be controlled (GERVAIS *et al.*, 1997). With regard to our works, the knowledge of such relationship appears however to be of prime interest in order to give new estimates of coastal primary production rates, considering (i) all the variability of photosynthetic activity (photosynthetic parameters, response times to changing light, etc.) and (ii) biological–physical interactions at different scales; not only at the scale of the day or at the neap–spring tidal cycle scale (as with our field and modelling studies), but also at greater time scales, as seasonal, annual and inter–annual time scales. Even if we have shown two

example of scale dependence (see BARRY and DAYTON (1991) for more details) between vertical tidal mixing and photosynthetic activity, we must be aware of scale transfer processes (FRONTIER *et al.*, 1992) that can be significant in phytoplankton primary production estimates of a tidally mixed coastal system. In scale transfer processes, variability of a biological factor occurring at a given scale could influence a biological signal that is *a priori* typical of another scale (STEELE, 1988). So, production rate variability, that characteristic scale is most often the mesoscale (see JOINT and GROOM (2000) for example), could depend on process taking place at the scale of the cell (YAMAZAKI, 1993; LEVIN, 1994). Such considerations in research on phytoplankton production could be of great interest in order to best estimate coastal primary production and carbon flux at relevant scales, in a context of global climatic change and its influence on coastal phytoplankton (KNAUER, 1993; OTTERSEN and STENSETH, 2001).

#### Acknowledgments

The authors are grateful to the French–Japanese society of Oceanography for the travel support to Tokyo, Prof. H. YAMASAKI and Prof. T. MORINAGA for their warm welcome and Dr. L. SEURONT who put the author in contact with the French–Japanese society of Oceanography.

#### Reference

- AGOUMI, A (1985): English Channel pelagic ecosystem modelling. Study of physical processes on planktonic system. PhD Thesis, University of Paris 6 (in French).
- ANDERSON, F.E. (1976): Rapid settling rates observed in sediments resuspended by boat waves over a tidal flat. *Netherlands J. of Sea Res.*, **10**, 44–58.
- AUGRIS, C., P. CLABAUT, S. DEWEZ, J.P. AUFFERT and C. BECK (1997): Surficial sediments map off Boulogne sur Mer (France), SHOM (ed.), Brest.
- BABIN, M., A. MOREL and R. GAGNON (1994): An incubator designed for extensive and sensitive measurements of phytoplankton photosynthetic parameters. *Limnol. Oceanogr.*, **39** (3), 694–702.
- BARRY, J.P. and P.K. DAYTON (1991): Physical heterogeneity and the organization of marine community. In: *Ecological heterogeneity, Ecological*

- Studies. Springer-Verlag (ed.), **86**, 270-320.
- BATH, A. and L. LEGENDRE (1985): Biomasse phytoplanktonique et mélange de marée dans l'estuaire moyen du Saint-Laurent. *Naturaliste Can. (Rev. Ecol. Syst.)*, **112**, 39-49 (in French).
- BISSET, W.P., M.B. MEYERS, J.J. WALSH and F.E. MÜLLER-KARGER (1994): The effects of temporal variability of mixed layer depth on primary productivity around Bermuda. *J. of Geophysical Research*, **99** (C4), 7539-7553.
- BLANCHARD, G., V. CARIOU-LE GALL (1994): Photosynthetic characteristics of microphytobenthos in Marennes-Oleron Bay, France. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **182**, 1-14.
- BRYLINSKI, J.M. and Y. LAGADEUC (1990): L'interface eaux côtières/eaux du large dans le Pas-de-Calais (CÔTE française) : une zone frontale. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **311**, 535-540 (in French).
- BRYLINSKI, J.M., C. BRUNET, D. Bentley, G. Thoumlin and D. Hilde (1996): Hydrography and phytoplankton biomass in the eastern English Channel in spring 1992. *Estuar Coast Shelf Sci.*, **43**, 507-519.
- BRUNET, C., J.M. BRYLINSKI and Y. LEMOINE (1993): *In situ* variations of the xanthophylls diatoxanthin and diadinoxanthin: photoadaptation and relationships with an hydrodynamical system in the Eastern English Channel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **120**, 69-77.
- BRUNET, C. and F. LIZON (submitted): Tidal and diel periodicities of size-fractionated phytoplankton pigment signatures at an offshore station in the South-Eastern English Channel. *Estuar Coast Shelf Sci.*
- CLAUSTRE, H., P. KERHERVE, J.C. MARTY, and L. PRIEUR (1994): Phytoplankton photoadaptation related to some frontal physical processes. *J. Mar. Sys.*, **5**, 251-265.
- CONNELL, J. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**, 1304-1310.
- CÔTÉ, B. and T. PLATT (1983): Day to day variations in the spring summer photosynthetic parameters of coastal marine Phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* **28**, 320-344.
- CULLEN, J.J. and M.R. LEWIS (1988): The kinetics of algal photoadaptation in the context of vertical mixing. *J. Plankton Res.*, **10** (5), 1039-1063.
- DEMERS, S. and L. LEGENDRE (1981): Mélange vertical et capacité photosynthétique du phytoplankton estuarien (estuaire du Saint-Laurent). *Mar Biol.*, **64**: 243-250 (in French).
- DEMERS, S., S. ROY, R. GAGNON and C. VIGNAULT (1991): Rapid light-induced changes in cell fluorescence and in xanthophylls cycle pigments of *Alexandrium excavatum* (Dinophyceae) and *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophyceae): a photoprotection mechanism. *J. Exp. Mar. Biol.*, **39**, 87-99.
- DENMAN, K.L., A.E. GARGETT (1983): Time and space scales of vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean. *Limnol. Oceanogr.*, **28**, 801-815.
- DYER, K.R. (1986): Coastal and estuarine sediment dynamics. John Wiley and Sons (ed.), New York.
- ESCOUBAS, J.M., M. LOMAS, J. LA ROCHE and P.G. FALKOWSKI (1995): Light intensity regulation of cab gene transcription is signaled by the redox state of the plastoquinone pool. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **92**, 10237-10241.
- FALKOWSKI, P.G., T.G. OWENS (1980): Light-shade adaptation: two strategies in marine phytoplankton. *Plant Physiol.*, **66**, 592-595.
- FALKOWSKI, P. G. (1981): Light-shade adaptation and assimilation numbers. *J. Plankton Res.*, **3**, 203-216.
- FALKOWSKI, P.G. (1983): Light-shade adaptation and vertical mixing of marine phytoplankton: a comparative field study. *J. Mar. Res.*, **41**, 215-237.
- FALKOWSKI, P. G. and D. A. KIEFER (1985): Chlorophyll *a* fluorescence in phytoplankton: relationship to photosynthesis and biomass. *J. Plankton Res.*, **7** (5), 715-731.
- FALKOWSKI, P.G. and J.A. RAVEN (1997): Aquatic photosynthesis. Blackwell Science Publisher, Boston, 377 pp.
- FERRIS, J.M. and R. CHRISTIAN (1991): Aquatic primary production in relation to microalgal responses to changing light: a review. *Aquatic Sci.*, **53**, 187-217.
- FORTIER, L. and L. LEGENDRE (1979): Le contrôle de la variabilité à court terme du phytoplankton estuarien : stabilité verticale et profondeur critique. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **36**, 1325-1335 (in French).
- FRONTIER, S., J. LE FÈVRE and D. PICHOD-VIALE (1992): Hiérarchies, dépendances d'échelles et transferts d'échelles en océanographie. *In*: AUGER P., J. BAUDRY and F. FOURNIER (eds), Hiérarchies et échelle en écologie. Naturalia Publisher, 187-223 (in French).
- GALLEGOS, C. L., T. PLATT, W.G. HARRISON and B. IRWIN (1983): Photosynthetic parameters of arctic ma-

- rine phytoplankton: Vertical variations and time scales of adaptation. *Limnol. Oceanogr.*, **28** (4), 698-708.
- GERVAIS, F., D. OPITZ and H. BEHRENDT (1997): Influence of small scale turbulence and large scale mixing on phytoplankton primary production. *Hydrobiologia*, **342/343**, 95-107.
- HAMASAKI, K., M. HORIE, S. TOKIMITSU, T. TODA and S. TAGUGHI (2001): Variability in toxicity of the dinoflagellate *Alexandrium tamarense* isolated from Hiroshima Bay, western Japan, as a reflection of changing environmental conditions. *J. Plankton Res.*, **23** (3), 271-278.
- HARDING, L. W. Jr., B. B. PREZELIN, B. M. SWEENEY and J. L. COX (1982): Diel oscillations of the photosynthesis irradiance (P-I) relationship in natural assemblages of phytoplankton. *Mar. Biol.*, **67**, 167-178.
- HARRIS, G.P. (1978): Photosynthesis, productivity and growth: the physiological ecology of phytoplankton. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **10**, 1-171.
- HARRIS, G. P. (1980): The relationship between chlorophyll *a* fluorescence, diffuse attenuation changes and photosynthesis in natural phytoplankton populations. *J. Plankton Res.*, **2**, 109-127.
- HARRISON, W.G., T. PLATT and M.R. LEWIS (1985): The utility of light saturation models for estimating marine primary productivity in the field: a comparison with conventional "simulated" *in situ* methods. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **42**, 864-872.
- HOCH, T. (1995): Biogeochemical cycle modelling of factors limiting production in the English Channel. Ph. D Thesis, University of Paris 7 (in French).
- HOCH, T., A. MENESGUEN (1995): Modelling the biogeochemical cycles of elements limiting primary production in the English Channel. II. Sensitivity analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **146**, 189-205.
- HORNER, R. A., D. L. GARRISON and F. G. PLUMLEY (1997): Harmful algal blooms and red tide problems on the U.S. west coast. *Limnol. Oceanogr.*, **45** (5 part 2), 1076-1088.
- HUAULT, M.F., R. LAFITE and J.P. DUPONT (1994): Diatoms as particulate tracers in the water column in the eastern English Channel. *Netherlands J. of Sea Res.*, **33** (1), 47-56.
- JOINT, I., and S.B. GROOM (2000): Estimation of phytoplankton production from space: current status and future potential of satellite remote sensing. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **250**, 233-255.
- JUPIN, H. and A. LAMANT (1997): La photosynthèse. Masson, Paris, 265 pp. (in French).
- KNAUER, G.A. (1993): Productivity and new production of the oceanic system. *In: Interactions of C,N,P and S Biogeochemical Cycles and Global Change*. WOLLAST, R. (ed), Springer-Verlag Publisher, Berlin.
- Le FÈVRE, J. and S. FRONTIER (1988): Influence of temporal characteristic of physical phenomena on plankton dynamics; as shown by North-West European marine ecosystems. *In: B.J.R. (ed.)*, Toward a theory on Biological-Physical interactions in the World Ocean. Kluwer Academic Publisher, London.
- LEGENBRE, L. and S. DEMERS (1984): Towards dynamic biological oceanography and limnology. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **41**, 2-19.
- LEGENBRE, L. and S. DEMERS (1985): Auxiliary energy, ergoclines and aquatic biological production, Kluwer Academic Publisher, London.
- LEGENBRE, L., S. DEMERS and D. LEFAIVER (1986): Biological production at marine ergoclines. *In: Marine interface ecohydrodynamics*. NIHOUL, J. C. J. (Ed.), Elsevier Publisher, Amsterdam.
- LEVASSEUR, M., J.C. THERRIault and L. LEGENBRE (1984): Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **19**, 211-222.
- LEVIN, S.A. (1994): Patchiness in marine and terrestrial systems: from individuals to populations. *Phil. Trans. R. Soc. London*, **B 343**, 99-103.
- LEWIS, M.R. and J.C. SMITH (1983): A small volume, short incubation time method for measurement of photosynthesis as a function of incident irradiance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **13**, 99-102.
- LEWIS, M.R., J.J. CULLEN and T. PLATT (1984a): Relationships between vertical mixing and photoadaptation of phytoplankton: similarity criteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **15**, 141-149.
- LEWIS, M.R., E.P.W. HORNE, J.J. CULLEN, N.S. Oakey and T. PLATT (1984b): Turbulent motions may control phytoplankton photosynthesis in the upper ocean. *Nature*, **311**, 49-50.
- LINDERSCHMIDT, K.E. and I. CHORUS (1998): The effect of water column mixing on phytoplankton succession, diversity and similarity. *J. Plankton Res.*, **20** (10), 1927-1951.
- LIZON, F. and Y. LAGADEUC, (1995): Echelles temporelles et production primaire: considéra-

- tions méthodologiques. *J. Rech. Océano.*, **20**, 84–88 (in French).
- LIZON, F., Y. LAGAUDEUC, C. BRUNET, D. AELBRECHT and D. BENTLEY (1995): Primary production and photoadaptation of phytoplankton in relation with tidal mixing in coastal waters. *J. Plankton Res.*, **17**, 1039–1055.
- LIZON, F. and Y. LAGAUDEUC (1998): Comparisons of primary production values estimated from different incubation times in a coastal sea. *J. Plankton Res.*, **20** (2), 371–381.
- LIZON, F., L. SEURONT and Y. LAGAUDEUC (1998): Photoadaptation and primary production study in a tidally mixed coastal waters using a Lagrangian model. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **169**, 43–54.
- LIZON, F., Y. LAGAUDEUC and V. GENTILHOMME (submitted): Photosynthesis–turbulence interactions at both high–low and neap–spring tidal cycle scales, in a coastal sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*
- LONGHURST, A., S. SATHYENDRANATH, T. PLATT and C. CAVERHILL (1995): An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *J. Plankton Res.*, **17** (6), 1245–1271.
- LURIN, B., S.I. RASOOL, W. CRAMER and B. MOORE (1994): Global terrestrial net primary production. *Glob. Change News l. (IGPB)*, **19**, 6–8.
- MACINTYRE, H.L. and J.J. CULLEN (1995): Fine–scale vertical resolution of chlorophyll and photosynthetic parameters in shallow water benthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **122**, 227–237.
- MACINTYRE, H.L., R.J. GEIDER and D.G. MILLER (1996): Microphytobenthos: the ecological role of the "secret garden" of unvegetated, shallow water marine habitats. I. Distribution, abundance and primary production. *Estuaries*, **19** (2A), 186–201.
- MALLIN, M.A. and H.W. PAERL (1992): Effects of variable irradiance on phytoplankton productivity in shallow estuaries. *Limnol. Oceanogr.*, **37** (1) : 54–62.
- MANN, K.H. and J.R.N. LAZIER (1991): Dynamic of marine ecosystems. Biological–physical interactions in the oceans. Blackwell Science Publisher, Boston. 400p.
- MARGALEF, R. (1978): Life–forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta*, **1** (4), 493–509.
- MÉNESGUEN, A. and T. HOCH (1995): Modelling the biogeochemical cycles of elements limiting primary production in the English Channel. I. Role of thermocline stratification. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **146**, 173–188.
- MOLONEY, C.L., M.O. BERGH, J.G. FIELD, R.C. NEWELL (1986): The effect of sedimentation and microbial nitrogen regeneration in a plankton community: a simulation investigation. *J. Plankton Res.*, **8**, 427–445.
- NEALE, P.J. and P.J. RICHARDSON (1987): Photoinhibition and the diurnal variation of phytoplankton photosynthesis. I. Development of a photosynthesis–irradiance model from studies of *in situ* responses. *J. Plankton Res.*, **9**, 167–193.
- OTTERSEN, G. and N.C. STENSETH (2001): Atlantic climate governs oceanographic and ecological variability in the Barents Sea. *Limnol. Oceanogr.*, **46** (7), 1774–1780.
- PADISAK, J., C.S. REYNOLDS and U. SUMMER (1993): Intermediate disturbance hypothesis in phytoplankton Ecology. Kluwer Academic, London.
- PARSONS, T. R., M. TAKAHASHI and B. HARGRAVE (1984): *Biological Oceanographic Processes*. 3rd Edition, Pergamon Press, 330 pp.
- PLATT, T., C.L. GALLEGOS, W.G. HARRISON (1980): Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *J. Mar. Res.*, **38**, 687–701.
- POST, A.F., Z. DUBINSKI, K. WYMAN and P.G. FALKOWSKI (1985): Physiological responses of a marine phytoplanktonic diatom to transitions in growth irradiance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **25**, 141–149.
- PRÉZELIN, B.B., B.W. MEESON and B.M. SWEENEY (1977): Characterization of photosynthetic rhythms in marine Dinoflagellates. I. Pigmentation, photosynthetic capacity and respiration. *Plant Physiol.*, **60**, 384–387.
- PRÉZELIN, B.B. and H. A. MATLICK (1980): Time–course of photoadaptation in the photosynthesis–irradiance relationship of a dinoflagellate exhibiting photosynthetic periodicity. *Mar. Biol.*, **58**, 85–96.
- PRÉZELIN, B.B. and H. A. MATLICK (1986): Nutrient–dependent kinetics of photosynthesis parameters and photoinhibition of photosystem II during high – light photoadaptation in *Gonyaulax polyedra*. *Mar. Biol.*, **93**, 1–12.
- ROUSSEAU, V., S. BECQUEVORT, J.Y. PARENT, S. GASPARINI, M.H. DARO, M. TACKX and C. LANCELOT (2000): Trophic efficiency of the planktonic food web in a coastal ecosystem dominated by *Phaeocystis*



- colonies. *J. of Sea Research*, **43**, 357–372.
- SAKSHAUG, E. (1997): Biomass and productivity distributions and their variability in the Barents sea. *ICES J. Mar. Sci.*, **54**, 341–350.
- SHAY, T.J. and M.C. GREGG (1986): Turbulence in an oceanic convective mixed layer. *Nature*, **310**, 282–285.
- STEELE, J.H. (1988): Scale selection for biodynamic theories. *In: Toward a theory on biological-physical interactions in the world ocean*. B. J. R. (ed.) Kluwer Academic Publisher, London.
- STEMMANN-NIELSEN E. (1952): The use of radio-active carbon ( $^{14}\text{C}$ ) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, **18**, 117–140.
- TURNER, J. T. and P. A. TESTER (1997): Toxic marine phytoplankton, zooplankton grazers and pelagic food webs. *Limnol. Oceanogr.*, **45** (5 part 2), 1203–1214.
- VANDEVELDE, T., L. LEGENDRE, S. DEMERS and J. C. THERIAULT (1989): Circadian variations in photosynthetic assimilation and estimation of daily production. *Mar. Biol.*, **100**, 525–531.
- VÉZINA, A.F., Y. GRATTON and P. VINET (1995): Mesoscale physical-biological variability during a summer phytoplankton bloom in the Lower St. Lawrence estuary. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **41**, 393–411.
- VINCENT, W.F., P.J. NEALE and P.J. RICHARDSON (1984): Photoinhibition: alga responses to bright light during diel stratification and mixing in a tropical lake. *J. Phycol.*, **20**, 201–211.
- WARD, L.G. (1985): The influence of wind waves and tidal currents on sediment resuspension in middle Chesapeake Bay (and sediment stability relationships to benthos and anoxia). *Geo. Marine Letters*, **5**, 71–75.
- YAMAZAKI, H. (1993): Lagrangian studies of planktonic organisms: perspectives. *Bull. Mar. Sci.*, **53** (1), 265–278.

*Received January 15, 2002*

*Accepted March 1, 2002*

日仏海洋学会賞受賞記念講演

直接測流による黒潮および亜熱帯環流系の研究\*

平 啓 介\*\*

Studies on the Kuroshio and the North Pacific Subtropical Gyre  
by Direct Current Measurement

Keisuke TAIRA\*\*

1. はじめに

このたびは、荣誉ある日仏海洋学会賞をいただき、身にあまる光栄なことに感謝いたします。1975年からの東京大学海洋研究所海洋物理部門（現在は海洋物理学部門海洋大循環分野）は大型共同研究に継続して参加した。始まりは堀部純男教授を研究代表者とする特定研究「海洋保全」で、物理グループは寺本俊彦教授を中心に深海測流の確立を担当した。低レベル放射性廃棄物の海洋投棄の候補として、鳥島東方の6000m海域がB点と提案されたが、当時は直接測定ができず深底層の流動は知られていなかった。1960年代に米国ではウッズホール海洋研究所を中心に深海係留による測流の手法を確立していた。これに呼応して日本でもいくつかの研究グループが取り組んだが、成功しなかった。数年がかりの苦労の末に揃えた流速計ははじめ高価な測器が十分なデータ取得ができず流失してしまう事故が取り組む研究者を少なくした。

寺本班は経験者を交えて失敗の原因を洗い出すことから始めた。1975年12月に今脇資郎博士がチェーン号の航海に参加してウッズホール海洋研究所の方式を習得してきた。大きく異なった点は設置方式で、航走中にブイを先に下ろし張力をかけながら巻き込んであるローブを繰り出す。これに対してわが国では停船中に錘を下ろし、ブライドル（枝縄）付のローブに流速計を取り付ける。「設置と回収」班の議論でブイ先方式では落下中の測器損傷の危険が問題になった。1976年5月に淡青丸で音響

発信機を取り付けた係留系をブイ先で設置して、船腹からハイドロホンで受信しドップラー効果を利用して落下速度を測定し、 $1.5\text{ms}^{-1}$ 以下で流速計を損傷する心配はないこと、系の要素の抵抗係数をもとに計算した落下速度と近いことを示した。また、準備作業に数日を要した係留ローブは50, 100, 200, 400mと規格化し、ブライドルはウッズホールのリングを採用することで不要になった。音響切離装置の特殊電池は国産の電池を工場直送で入手することで装置の信頼性が向上した。ガラス浮力球や測定器の耐圧容器の破壊などの原因究明に努めた。

このような取り組みによって、1977年12月には鳥島東方の6000m海域で3ヶ月の係留観測に成功した。

2. 大島西水道と八丈島西方の黒潮の測流

1977年3月に係留実験として大島西水道に流入する黒潮を6台の流速計を4点に係留して測定した。当時の本グループの手持ち資材の全てであった。18日設置、19日回収・帰港の予定が春の嵐で淡青丸が伊東港に閉じ込められ、24日まで観測できる幸運に恵まれた。流速プロファイルを仮定して流入量は $1.8 \times 10^6 \text{m}^3 \text{s}^{-1}$ と評価した。また、同年2月に水路部の拓洋で大島寄りに流速計を設置したが、断面観測により黒潮の強流帯にあることが確認され黒潮変動の長期モニタリングを開始した。水深500m地点の250m層で1979年5月までに10回の設置回収を繰り返した。利用させていただいた船舶は水路部「拓洋」、神奈川県水産試験場「うしお」、鹿児島大学「敬天丸」、東大海洋研「淡青丸」「白鳳丸」で、航海の間隔は約80日であった。沖合の黒潮は、1978年5月から八丈島の西方の水深1800m地点の1670m層で計測した。

大島西水道の286日と八丈島西の271日の連続データから、約33日周期と約100日の2つの卓越変動を見いだした。33日周期は $20\text{cms}^{-1}$ の振幅で両者に見られた。約100日周期は大島西水道で優勢で、観測期間中は黒潮大

\* 2002年6月1日 日仏会館（東京）で講演

\*\* 東京大学海洋研究所 現在の所属：日本学術振興会 〒102-8471 東京都千代田区一番町6  
Ocean Research Institute, the University of Tokyo.  
(present Address) : Japan Society for the Promotion of Science, 1-6, Ichiban-cho, Chiyodaku, Tokyo 102-8471, Japan

蛇行期であったが北緯32度を北上する流軸の経度変動にも約100日周期が見られた。1978年4月に黒潮流軸は東に移動し、大島西水道の流入流速は $20\text{cms}^{-1}$ 増大した。このことから、33日周期は黒潮の上下層で卓越し、100日周期は黒潮の上層に限られると結論した。潮流を含めて比較しても流速変動は2日より長い周期帯に50%以上のエネルギーがあった。大島西水道では1977年6月、1978年5月、1979年4月に南流になり、黒潮の流入がとまった。海洋速報により伊豆半島沖に冷水塊があって黒潮の北上を妨げていることがわかった。

### 3. ラグランジュ測流

流速計を係留する観測は時系列データを得る利点があるが通過流の行方を知ることは不得手であり、海水によって運ばれる標識の追跡が良い。標識の位置決めに電波を用いる際は海面に発信機を置くことになる。私たちは中層流を測定するために $3\text{m}\times 15\text{m}$ の抵抗布を用い、海面のレーダーブイと細いワイヤーで結んだ。航海士がレーダー画面上で1時間ごとに位置を決めた。大島西水道で300m層に抵抗布を取り付けた漂流系は約20時間で時計回りに流れ東水道に達した。大蛇行中の黒潮に投入した300m層漂流系は70時間で反時計まわりに $1/4$ 周した。800m層の漂流系も円軌道を示した。これらから最小二乗法で円軌道を決め、求心力とコリオリの転向力の比を評価し、大島西水道の2回の観測では $-56\%$ と $-42\%$ 、黒潮の蛇行では300m層で7%、800m層で6%であった。大島西水道では $74\text{cms}^{-1}$ の流れがあってもコリオリの転向力とつりあう水温構造が表れにくい原因であると考えた。

海面に標識を要しない方式は理想的なラグランジュ測流であり、1987年に780Hzの音波で追跡するソーファーフロートを導入し四国海盆で追跡した。東京大学海洋研究所構内で飼育用の海水を用いて四国海盆の1,500m層で中立になるように浮力調整した。四国沖の2点に1988年4月と11月に2台ずつを放流した。その中の2台は北緯31度、東経136度を中心とする直径約400kmの軌跡で四国沖暖水のまわりを時計回りに流れた。平均の漂流速度は約 $4.5\text{cms}^{-1}$ で、1500m層でも暖水塊を回る循環が顕著であった。1台のフロートは伊豆海嶺の西方で周期8日、最大速度 $80\text{cms}^{-1}$ の反時計回りの循環を10回転観測した。この循環の特性はまだわからない。1台のフロートは九州の東方で北向きの黒潮の下層を南向きに流れた。南向きの流速は $4\text{cms}^{-1}$ であり、四国海盆の縁に沿う反時計回りの深層循環の一環であると考えられる。西側の測

点に投入した1台のフロートは南北100km、東西150kmの範囲に234日間留まった。同一の点に投入しても海洋構造の異なった特徴を示したことは興味深かった。

大島の西で表層の漂流ブイは北上、300m層では東に転向する地点があり、設置した流速計で海流の鉛直構造をとらえることができた。ソーファーフロートが示した黒潮下層1500m層の南下流、八丈島西方、南海トラフ、潮岬沖などの係留観測、水路部や鹿児島大学茶園教授などのデータから四国海盆の深層の反時計回りの循環が示唆された。

1995年以来、日本海に6台のポップアップフロートを300m層に投入して追跡している。日本海固有水と黒潮の流動について、柳本大吾と解析を進め印刷中である。

### 4. おわりに

フィリピン海の深層循環の研究は1987年の白鳳丸による北緯12、13度のCTD観測で取り組んだ。グアム島からセブ島までジグザグの航路をとり、2つの緯度の断面構造を捉え、東側で北上、西側で南下する循環を上原克人、増田章とともに解析した。係留観測は深沢理郎、G. ジードラーが実施し、平も協力した。

世界海洋循環実験計画(WOCE)の測線として東経165度のCTD観測を実施したが、川辺正樹、藤尾伸三、柳本大吾らとの共同研究で、流速計も係留した。白鳳丸の代船建造に際して、水深11,000mまでのCTD観測と流速観測の実現を目指し、チタン合金ケーブルやチタン合金耐圧容器を用いた流速計、ナロービーム音響切離装置などを開発導入した。1992年にマリアナ海溝チャレンジャー海淵のCTD観測、1995年から1996年にかけて、そして2001年から2002年にかけてマリアナ海溝の直接測流に成功した。日本海溝の測流は藤尾伸三、柳本大吾とともに印刷公表した。

今回の受賞は多くのデータがまだ論文になっていないことを再確認することになった。2002年9月に日本学術振興会に転じたが、これらのデータのとりまとめも同時に取り組む所存である。

ご指導いただいた多くの先輩、とりわけ寺本俊彦教授と堀部純男教授に感謝する。海洋観測は多くの研究者との共同研究であり、多くの船舶を利用させていただいた。船長、乗組員、乗船研究者に心から感謝する。技術的な課題に取り組むことが多かったが、終始協力していただいた北川庄司氏の貢献は大きい。

## 参考文献

- FUJIO, S., D. YANAGIMOTO and K. TAIRA (2000): Deep current structure above the Izu-Ogasawara Trench, *J. Geophys. Res.*, Vol. **105**, No. **C3**, 6377-6386.
- IMAWAKI, S., T. TERAMOTO and K. TAIRA (1984): Mesoscale current fluctuations observed in the deep western North Pacific. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **40**, 39-45.
- KAWABE M. and K. TAIRA (1995): Flow distribution at 165 E in the Pacific Ocean. *Biogeochemical Processes and Ocean Flux in the Western Pacific*, ed. by H. Sakai and Y. Nozaki, 629-649, Terra Scientific Publishing Company, Tokyo.
- KAWABE M. and K. TAIRA (1998): Water masses and properties at 165E in the western Pacific. *Journal of Geophysical Research*, Vol. **103**, No. **C6**, 12,941-12,958.
- TAIRA, K., S. IMAWAKI and T. TERAMOTO (1976): Falling speed of an instrument array in launching process for mooring. *La mer*, **14**, 141-146.
- TAIRA, K., T. TERAMOTO, N. SHIKAMA and K. TAKEUCHI (1978): Current measurements with surface and subsurface drifters. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **34**, 73-77.
- TAIRA K., S. IMAWAKI and T. TERAMOTO (1979): Deep and bottom current measurements in an area adjacent to the proposed waste dump site. *Proc. Third NEA Seminar on Marine Radioecology*. Nuclear Energy Agency, 69-77.
- TAIRA, K. and T. TERAMOTO (1981): Velocity fluctuations of the Kuroshio near the Izu Ridge and their relationship to current path. *Deep-Sea Research*, **28**, 1187-1197.
- TAIRA, K., S. KITAGAWA and T. TERAMOTO (1983): The failure of instruments moored in the deep sea. *La mer*, **20**, 173-184.
- TAIRA, K. and T. TERAMOTO (1985): Bottom currents in Nankai Trough and Sagami Trough. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **41**, 388-398.
- TAIRA, K. and T. TERAMOTO (1986): Path and volume transport of the Kuroshio current in Sagami Bay and their relationship to cold water masses near Izu Peninsula. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **42**, 212-223.
- TAIRA, K., T. TERAMOTO and K. TAKEUCHI (1987): Centrifugal forces estimated from trajectories of drifting buoys in winding paths of the Kuroshio. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **43**, 104-110.
- TAIRA, K., S. KITAGAWA, K. UEHARA, H. ICHIKAWA, H. HACHIYA and T. TERAMOTO (1990): Direct measurements of mid-depth circulation in the Shikoku Basin by tracking SOFAR floats. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **46**, 296-306.
- TAIRA, K., S. KITAGAWA, H. OTOBE and T. ASAI (1993): Observation of temperature and velocity from a surface buoy moored in the Shikoku Basin (OMLET-89) - An oceanic response to a typhoon -. *Journal of Oceanography*, **49**, 397-406.
- TAIRA, K., M. N. SAABON, S. KITAGAWA and T. YANAGI (1996): Observation of temperature and velocity in the coastal water off Kuala Terengganu, Malaysia. *Journal of Oceanography*, **52**, 251-257.
- TAIRA K. (1997): Expectations for ocean engineering: A message from an oceanographic community. *Journal of Marine Science and Technology*, **2**, 213-218.
- UEHARA, K. and K. TAIRA (1990): Deep hydrographic structure along 12N and 13N in the Philippine Sea. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **46**, 167-176.

資 料

第 40 卷第 2 号掲載欧文論文要旨

**Fabrice LIZON**・潮汐混合の沿岸域における初期生産率—東イギリス海峡の場合— ファブリスリゾン

潮汐が卓越する沿岸域において生物パラメーターの鉛直分布に関しては均一性の仮説が一般的になされてる。生態系のフラックスに関する研究において初期生産変動は時空間スケールの短い場合と中程度の場合が一般的に考えられている。しかしながら、潮汐によって周期的に混合される典型的な沿岸域（東イギリス海峡）での観測やモデルによる実験から植物プランクトンによる光合成の特性は光の鉛直勾配に関係しているようである。光に対する適応過程は混合した沿岸域の水柱においても起こり、これらの過程は二つの時間スケール—高潮・低潮周期および大潮・小潮周期—の違う鉛直混合が制御している。仮に光の適応を一日あたりの初期生産量に考慮しないと、過小あるいは過大評価は1から2.6倍程度まで変化する。植物プランクトンの光に対する応答の変化は混合した沿岸水（ただし常に混合を継続する状態でない場合）における光適応がおこっている証拠である。

## 学 会 記 事

### 1. 平成14・15年度会長選挙が行われた。

開票結果は以下の通り。

- 1) 総数36票 有効数36票  
 2) 得票結果  
 ( ) 内は得票数  
 1 (22) 須藤英雄  
 2 (3) 有賀祐勝  
 3 (3) 松山優治  
 4 (3) 長島秀樹  
 5 (1) 寺崎 誠  
 6 (1) 永田 豊  
 7 (1) 山口征矢  
 8 (1) 村野正昭  
 9 (1) 柳 哲雄

### 2. 2002年3月30日(土)東京水産大学において幹事会(第3回)が開催された。

主な議題は下記のとおり

- (1) 報告事項  
 1) 平成14・15年度評議員選挙結果と平成14・15年度会長選挙の各報告があった。  
 2) 学会誌 La mer の編集状況が報告された。  
 (2) 審議事項  
 1) 平成14・15年度の学会役員について話し合わせ、須藤会長が再選されたことから前年度と同じ体制で取り組むことにした。  
 2) 副会長1名と編集委員長の辞任の申し出のため協議した。  
 3) 東京湾シンポの共催申し入れを承諾し実行委員会へ学会から委員を派遣することに決めた。

### 3. 新入会員(正会員)

氏 名	所属・住所等	紹介者
藤家 亘	九州大学総合理工学府 大気海洋環境システム学 〒816-8580 福岡県春日市春日公園6-1 上に同じ	柳 哲雄
Mochamad Saleh Nugrahadi	東京水産大学 魚類学研究室 〒108-8477 東京都港区港南4-5-7	柳 哲雄
茂木正人		河野 博

### 4. 所属・住所等変更

(受付順)

- 山口 篤 北海道大学大学院水産学研究所  
 〒041-8611 北海道函館市港町3-1-1  
 橋詰和慶 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  
 前田昌調 宮城大学農学部生物環境科学科  
 〒889-2192 宮城県宮崎市花台西1-1  
 木谷浩三 〒270-0014 松戸市小金1ピュテイ  
 北小金館603

### 5. 退会

- 辻 正明  
 井上裕雄

### 6. 受贈図書

- 海洋水産研究 22 (3・4)  
 海洋与湖沼 32 (2・3・4・5)  
 NII News 9  
 なつしま 193・194・195・196  
 東海大学紀要  
 一般教養 27  
 海洋学部 53  
 神奈川県立博物館研究報告  
 NTT R&D 51 (4・5)  
 Bulletin of the National Science Museum 27(4)  
 国立科学博物館専報 37  
 広島日仏協会報 155  
 東海大学海洋研究所研究報告 23  
 水産総合センター研究報告 1・2・3  
 Meeres weseens chaftliche Berichte 46・47・48  
 Journal of the Korean Society of Oceanography  
 37 (1)  
 青島海洋大学 30 (3・4) 31 (1・2)  
 農業工学研究ニュース 20  
 農業工学研究所報告 41

### 7. 平成14年度日仏海洋学会賞

受賞者: 平 啓介(東京大学海洋研究所)

課題: 直接測流による黒潮および亜熱帯環流系の研究  
 推薦理由:

平啓介会員は、長年にわたり日本の海洋物理学のリーダーとして活躍し、とくに、海流を直接測定する技術の

開発と測定によって、日本周辺の海洋における多様な変動特性を見出し、海洋大循環の実態を明らかにした功績は顕著である。外洋での直接測流、とくに係留系による測流は、機器の信頼性、観測船の確保、労力と係留・回収技術、係留点までの往復の日時や長期係留期間の確保等単なる経費だけでは解決できない多くの課題をかかえているため、わが国においては、大循環の研究手段としては理論あるいは数値実験などに比べてかなり立ち遅れてのスタートであった。このような状況の中で、平会員はいち早く1970年代後半以降、係留系の測流技術の開発を行いつつ、本州南方や伊豆・小笠原海嶺付近の黒潮、さらには四国海盆や伊豆・小笠原海溝等深海での測流をすすめるとともに、SOFA やALACEなど音波を用いた種々の計測機器の開発やフロートによる測流法を導入するなど、30年近くにわたり、「流れの直接観測」という海洋力学の基本に基づいた大循環の研究を展開してきた。これにより、長年の懸案であった黒潮の短期変動についてその特性を明らかにしている。CTDを主とする四国海盆、フィリピン海盆、東経165度線等北西太平洋の深海海洋観測も積極的に推進し、直接測流の結果と合わせてその循環像を築き上げた。また、1990年から実施されている世界海洋循環(WOCE)では、日本での指導的役割を果たし、精度の高いデータを世界の海洋学界に提供した。これらの一連の研究成果は各国から高く評価されている。

平会員は国内だけでなく、ユネスコなど国際的な場での活動に各国から大きな期待が寄せられている。以上のことから、平啓介会員を日仏海洋学会賞候補者に相応しいものとして推薦する。

学会賞および論文賞候補者推薦委員会  
委員長 関 文威

### 主 要 論 文

#### 論文

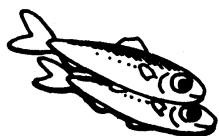
- Taira, K. and Y. Nagata(1968) : Experimental study of wave reflection by a sloping beach. J. Oceanogr. Soc. Japan, 24, 245-252.
- Ogura, Y., A. Takeda, R. Kimura, K. Taira and T. Nakai(1969) : Survey of sea surface temperature of the Tsushima Warm Current with shipborne and airborne radiation thermometers (GARP-Severe Rainstorm Research Project). J. Meteorological Soc. Japan, 47, 310-318.
- Ogura, Y., H. Tanaka, R. Kimura, K. Taira N. Misawa, K. Ishikawa, A. Yagihashi, Y. Hara, H. Kondo and H. Otobe(1969) : A comparison between sea surface temperature measured by an infrared radiation thermometer and that by the bucket method. J. Oceanogr. Soc. Japan, 25, 255-258.
- Taira, K. and A. Takeda(1969) : On the response characteristics of a sonic wave gauge. J. Oceanogr. Soc. Japan, 25, 299-306.
- Taira, K., A. Takeda and K. Ishikawa(1971) : A shipborne wave-recording system with digital data processing. J. Oceanogr. Soc. Japan, 27, 175-186.
- Taira, K.(1972) : Wave particle velocities measured with a Doppler current meter. J. Oceanogr. Soc. Japan, 27, 218-232.
- Taira, K.(1972) : A field study of the development of wind-waves. J. Oceanogr. Soc. Japan, 28, 187-202.
- Taira, K., S. Imawaki and T. Teramoto(1976) : Falling speed of an instrument array in launching process for mooring. La mer 14, 144-146.
- Taira, K., T. Teramoto, N. Shikama and K. Takeuchi (1978) : Current measurements with surface and subsurface drifters. J. Oceanogr. Soc. Japan, 34, 73-77.
- Taira, K., T. Teramoto and K. Takeuchi(1979) : Long term measurements of current in the Kuroshio and adjacent area Izu Ridge. Proc. Fourth CSK Symposium. 201-217.
- Taira, K., S. Imawaki and T. Teramoto(1979) : Deep and bottom current measurements in an area adjacent to the proposed waste dump site. Proc. Third NEA Seminar on Marine Radioecology, Nuclear Energy Agency, 69-77.
- Taira, K., and T. Teramoto(1981) : Velocity fluctuations of the Kuroshio near the Izu Ridge and their relationship to current path. Deep-Sea Research, 28, 1187-1197.
- Kitagawa, S., T. Taira and T. Teramoto(1981) : A digital data logger for the XBT. La mer, 19, 165-170.
- Taira, K., S. Kitagawa and T. Teramoto(1983) : The failure of instruments moored in the deep sea. La mer, 20, 173-184.
- Imawaki, S., T. Teramoto and K. Taira(1984) : Mesoscale current fluctuations observed in the deep western North Pacific. J. Oceanogr. Soc. Japan, 40, 39-45.
- Taira, K., T. Teramoto and S. Kitagawa(1985) : Measurements of ocean bottom pressure with a quartz sensor. J. Oceanogr. Soc. Japan, 41, 181-192.
- Taira, K., and T. Teramoto(1985) : Bottom currents in Nankai Trough and Sagami Trough. J. Oceanogr. Soc. Japan, 41, 388-398.
- Taira, K., and T. Teramoto(1986) : Path and volume transport of the Kuroshio current in Sagami Bay and their relationship to cold water masses near Izu Peninsula. J. Oceanogr. Soc. Japan, 42, 212-223.
- Fukasawa, M., T. Teramoto and K. Taira(1986) : Abyssal current along the northern periphery of

- Shikoku Basin. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 42, 459-472.
- Taira, K., T. Teramoto and K. Takeuchi(1987) : Centrifugal forces estimated from trajectories of drifting buoys in winding paths of the Kuroshio. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 43, 104-110.
- Taira, K.(1989) : Temperature and salinity in the southern Philippine Sea long 12°N and 13°N. *RNDOC Newsletter for WESTPAC*, No. 8, 129-135. Japan Oceanographic Data Center.
- Higashi, M., S Masumitsu and K. Taira(1989) : Current profile and surface temperature of the Kuroshio south of Honshu measured with the ship borne acoustic current profiler and infrared radiation thermo-meter. *Umitosora*(*Bull. Marine Meteorological Society of Japan*), 65, 151-158.
- Uehara, K. and K. Taira, (1990) : Deep hydrographic structure along 12°N and 13°N in the Philippine Sea. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 46, 167-176.
- Taira, K., S. Kitagawa, K. Uehara, H. Ichikawa, H. Hachiya and T. Teramoto(1990) : Direct measurements of mid-depth circulation in the Shikoku Basin by tracking SOFAR floats. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 46, 296-306.
- Toba, Y., H. Kawamura, K. Hanawa, H. Otake and K. Taira(1991) : Outbreak of warm water from the Kuroshio south of Japan-A combined analysis of satellite and OMLET oceanographic data-. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 47, 297-303.
- Yang, S-K., Y. Nagata, K. Taira and M.Kawabe(1993) : Southward intrusion of the Intermediate Oyashio Water along the East Coast of the Boso Peninsula. I. Coastal salinity-Minimum-Layer Water off the Boso Peninsula. *Journal of Oceanography*, 49, 89-114.
- Yang, S-K., Y. Nagata, K. Taira and M.Kawabe(1993) : Southward intrusion of the Intermediate Oyashio Water along the East Coast of the Boso Peninsula. II. Intrusion events into Sagami Bay. *Journal of Oceanography*, 49, 173-191.
- Kitagawa, S. and K. Taira(1993) : Measurements of dissolved oxygen by an electrode method. *Umino kenkyuu*(*Bull. Oceanogr. Soc. Japan*), 2, 15-18.
- Uehara, K., K. Taira and A. Masuda(1993) : Density field along 12° and 13°N in the Philippine Sea., *In* : Deep Ocean Circulation, Physical and chemical aspects, Ed., by T. Teramoto, Elsevier Oceanography Series 59, 39-49.
- Taira, K. and D. Yanagimoto(1993) : Deep circulation in the Shikoku Basin measured with the SOFAR floats. *In* : Deep Ocean Circulation, Physical and chemical aspects, Ed., by T. Teramoto, Elsevier Oceanography Series 59, 69-80.
- Takeuchi T. and K. Taira(1993) : Development of Multipaths Inverted Echosounder., *In* : Deep Ocean Circulation, Physical and chemical aspects, Ed., by T. Teramoto, Elsevier Oceanography Series 59, 375-382.
- Taira, K., S. Kitagawa, H. Otake and T. Asai(1993) : Observation of temperature and velocity from a surface buoy moored in the Shikoku Basin (OMLET-89) -An oceanic response to a typhoon-. *Journal of Oceanography*, 49, 397-406.
- Fukasawa, M., T. Teramoto and K. Taira(1995) : Hydrographic structure in association with deep boundary current in the north of the Shikoku Basin. *Journal of Oceanography*, 51, 187-205.
- Kawabe, M. and K. Taira(1995) : Flow distribution at 165°E in the Pacific Ocean. *In* Biogeochemical Processes and Ocean Flux in the Western Pacific, ed. by H. Sakai and Y. Nozaki, Terra Scientific Publishing Company, Tokyo, 629-649.
- Taira, K., M.N. Saadon, S. Kitagawa and T. Yanagi (1996) : Observation of temperature and velocity in the coastal water off the Kuala Terengganu, Malaysia. *Journal of Oceanography*, 52, 251-257.
- Maeda, A., K. Uejima, T. Yamashiro, M. Sakurai, H. Ichikawa, M. Chaen, K. Taira, and S. Mizuno(1996) : Near inertial motion excited by wind change in a margin of the Typhoon 9019. *Journal of Oceanography*, 52, 375-388.
- Taira, K.(1997) : Expectations for ocean engineering : A message from an oceanographic community. *Journal of Marine Science and Technology*, 2, 213-218.
- Kawabe, M. and K. Taira(1998) : Water masses and properties at 165°E in the western Pacific. *Journal of Geophysical Research*. 103, C6, 12, 941-12, 958.
- Fukamachi, Y., M. Wakatsuchi, K. Taira, S. Kitagawa, S. Ushio, A. Takahashi, K. Oikawa, T. Furukawa, H. Yoritaka, M. Fuchuchi, T. Yamanouchi(2000) : Seasonal variability of bottom water properties off Adelie Land, Antarctica. *J. Geophys. Res.*, Vol. 105, No C3, 6531-6540, 2000.
- Fujio, S., D. Yanagimoto and K. Taira(2000) : Deep current structure above the Izu - Ogasawara Trench, *J. Geophys. Res.*, 105, C3, 6377-6386.
- 平 啓介・北川庄司(2001) : 白鳳丸航海で観測した世界の海洋の上層800mの温度. *地球環境*, 第6巻第1号, 115-123.

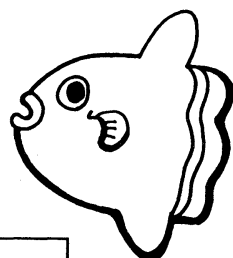


## 賛 助 会 員

アレック電子株式会社	神戸市西区井吹台東町7-2-3
株式会社 イーエムエス	神戸市中央区多聞通3-2-9
有限会社 英和出版印刷	文京区千駄木4-20-6
株式会社 内田老鶴圃 内田 悟	文京区大塚3-34-3
財団法人 海洋生物環境研究所	千代田区内神田1-18-12 北原ビル
株式会社 川合海苔店	大田区大森本町2-31-8
ケー・エンジニアリング株式会社	台東区浅草橋5-14-10
国土環境株式会社	世田谷区玉川3-14-5
三洋測器株式会社	渋谷区恵比須南1-2-8
株式会社 高岡屋	台東区上野6-7-22
テラ株式会社	世田谷区代田3-41-8 代田ウエスト5F
日本海洋株式会社	北区栄町9-2
株式会社 三菱総合研究所 (社会システム部)	千代田区大手町2-3-6
渡邊機開工業株式会社	愛知県渥美郡田原町神戸大坪230

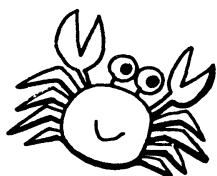


海洋生物資源を大切に利用する企業でありたい  
 —— 青魚(イワシ・サバ・サンマ)から宝を深し出す ——



# 母なる海・海には愛を!

La mer la mère, l'amour pour la mer!



## SHIDA

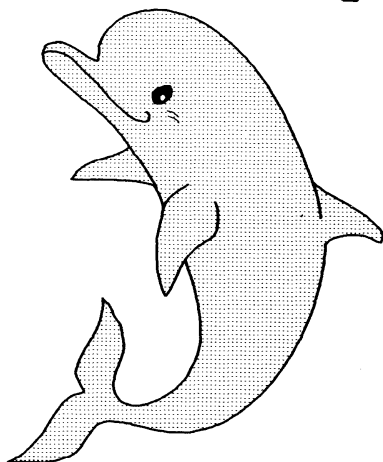
信田缶詰株式会社


〒288 千葉県銚子市三軒町2-1 TEL. 0479(22)7555 FAX 0479(22)3538

● 製造品・水産缶詰・各種レトルトパウチ・ビン詰・抽出スープ・他

# 街をきれいにしてイルカ?

- 事業内容
- 産業廃棄物、一般廃棄物の収集運搬処理
  - 各種槽、道路、側溝の清掃
  - 上下水道、排水処理施設運転管理
  - 下水道管内TVカメラ調査
  - 総合ビル管理
  - その他上記に付随する一切の業務



 株式会社 春海丸工業

本社 〒312 茨城県ひたちなか市長砂872-4 ☎029-285-0786 FAX285-7519  
 銚子支社 〒288 千葉県銚子市長塚町6-4490-1 ☎0479-22-4733 FAX22-4746  
 水戸支社 〒310 茨城県水戸市中央 2-2-6 ☎029-226-9639 FAX226-9855

# Chelsea Instruments

(Chelsea社は、曳航式CTD計の専門メーカーです。)

## Aquashuttle/Aquapack

曳航器・アクアシャトル

最適航速 8-20ノット

アーマードケーブルでリアルタイム測定可

## CTD ロガー・アクアパック

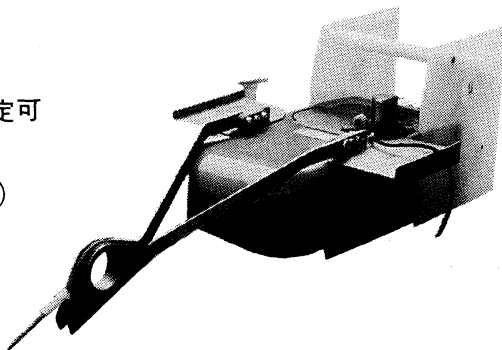
電導度 1~55mS/cm (0.01mS/cm)

温度 -2~32°C (0.005°C)

深度 0~200 m

蛍光光度 0.01 $\mu$ g ~ 100 $\mu$ g/l

メモリー 50,000データ (標準)



CI

CHELSEA  
INSTRUMENTS  
LIMITED



**Biospherical  
Instruments  
Inc.**

日本総代理店

**ケー・エンジニアリング株式会社**

〒111 東京都台東区浅草橋5-14-10

TEL 03-5820-8170

FAX 03-5820-8172

# 日仏海洋学会入会申込書

(正会員・学生会員)

	年度より入会	年	月	日	申込
氏名					
ローマ字		年	月	日	生
住所 〒					
勤務先 機関名					
電話					
自宅住所 〒					
電話					
紹介会員氏名					
送付金額	円	送金方法			
会誌の送り先 (希望する方に○をつける)		勤務先		自宅	

(以下は学会事務局用)

受付	名簿	会費	あて名	学会
	原簿	原簿	カード	記事

入会申込書送付先：〒150-0013 東京都渋谷区恵比寿 3-9-25

(財) 日仏会館内

日 仏 海 洋 学 会

郵便振替番号：00150-7-96503

日仏海洋学会編集委員会 (2002-2003年度)

委員長：吉田次郎

委員：落合正宏，田中祐志，長島秀樹，前田 勝，門谷 茂，柳 哲雄，渡邊精一

海外委員：H. J. CECCALDI (フランス)，E. D. GOLDBERG (アメリカ)，T. R. PARSONS (カナダ)

幹 事：田中祐志，北出裕二郎

日仏海洋学会役員・評議員 (2002-2003年度)

顧問：ユベール・プロシェ ジャック・ロベール アレクシス・ドランドール ミシェル・ルサージュ  
ロベール・ゲルムール ジャック・マゴー レオン・ヴァンデルメルシュ オーギュスタン・ベルク  
ユベール・セカルディ オリビア・アンサール ピエール・カブラン

名誉会長：ピエール・スイリ

会長：須藤英雄

副会長：山口征矢 今脇資郎

幹 事：(庶務) 前田 勝 森永 勤

(会計) 小池 隆 山崎秀勝

(編集) 田中祐志 北出裕二郎

(研究) 有元貴文 長島秀樹

(渉外) 石丸 隆 小池康之

監 事：岸野元彰 村野正昭

編集委員長：吉田次郎

評 議 員：	青木三郎	有元貴文	有賀祐勝	今脇資郎	石丸 隆	磯田 豊	岩田静夫
	岡市友利	奥田邦明	梶浦欣二郎	鎌谷明善	岸野元彰	黒田一紀	小池勲夫
	小池 隆	小池康之	斉藤誠一	佐伯和昭	佐藤博雄	須藤英雄	関 文威
	関根義彦	千手智晴	平 啓介	高橋正征	高野健三	隆島史夫	田中祐志
	谷口 旭	寺崎 誠	鳥羽良明	中田英昭	中田喜三郎	長島秀樹	永田 豊
	平野敏行	福田雅明	前田明夫	前田昌調	前田 勝	松生 治	松山優治
	村野正昭	森永 勤	門谷 茂	八木宏樹	山口征矢	柳 哲雄	山崎秀勝
	吉田次郎	渡邊精一	和田 明				

(52名会長推薦評議員含む)

2002年5月25日印刷  
2002年5月31日発行

う み

第40巻  
第2号

定価 ¥ 1,600

編 集 者 吉 田 次 郎

発 行 所 日 仏 海 洋 学 会

財団法人 日仏会館内

東京都渋谷区恵比寿3-9-25

郵便番号：150-0013

電話：03(5421)7641

振替番号：00150-7-96503

印 刷 者 佐 藤 一 二

印 刷 所 (有)英和出版印刷社

東京都文京区千駄木4-20-6

郵便番号：113-0022

電話：03(5685)0621

# う み

第 40 卷 第 2 号

## Notes originales

- Ichthyofauna of surf zones in the outer Tokyo Bay  
.....Kazunori ARAYAMA, Hitoshi IMAI, Kouki KANOU and Hiroshi KOHNO 59
- Primary production rates in tidally mixed coastal waters: the eastern English  
Channel case study .....Fabrice LIZON 71
- Studies on the Kuroshio and the North Pacific Subtropical Gyre  
by direct current measurement .....Keisuke TAIRA 91

Faits dirers .....95

Procès-verbaux ..... 96

## 原 著

- 東京湾外湾の破波帯の魚類相 .....荒山和則・今井 仁・加藤光樹・河野 博 59
- 潮汐混合の沿岸域における初期生産率—東イギリス海峡の場合—ファブリスリズン  
.....Fabrice LIZON 71
- 直接測流による黒潮および亜熱帯環流系の研究  
.....平 啓介 91

## 資 料

第40巻第2号掲載欧文論文の和文要旨 .....95

学会記事 .....96

2002年5月

日 仏 海 洋 学 会