“ The paradox of the plankton"とプランクトン群集の種多様性

誌名	日本プランクトン学会報
ISSN	03878961
著者名	津田,敦
発行元	日本プランクトン学会
巻/号	42巻2号
巻号補足	
掲載ページ	p. 105-121
発行年月	1995年12月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat

AgriKnowledge

Bulletin of Plankton Society of Japan, 42 (2): 105–121, 1995

“The paradox of the plankton”と プランクトン群集の種多様性（総説）[1]

津 田 敦

東京大学海洋研究所プランクトン部門
東京都中野区南台1-15-1

“The paradox of the plankton” and species diversity in plankton communities: a review[1]

ATSUSHI TSUDA

Ocean Research Institute, University of Tokyo
1-15-1, Minamidai, Nakano, Tokyo 164

Abstract

"The paradox of the plankton" involves questions about the coexistence of multiple species in aquatic ecosystems that exist under a physically homogeneous and stable environment. Some plausible hypotheses have been proposed for the mechanism of coexistence, mainly from observations of terrestrial and benthic communities. However, the species diversity of pelagic organisms, especially of oceanic zooplankton, can not be explained fully by these hypotheses.

In this paper some representative hypotheses, disequilibrium, niche segregation, patchiness, predation and micro-habitats are overviewed and the problems in adopting them as proposed maintenance mechanisms of zooplankton species-diversity are discussed.

Key words: plankton（プランクトン）, paradox（パラドックス）, species diversity（種多様性）

1．はじめに

Biodiversity（Biological diversity からの造語）は現在一つのキーワードとなっている．Biodiversity はかなり広範な使われ方をし，そこには遺伝子レベルの多様性，種多様性，局所的な環境の多様性，さらに生物群集の機能的な多様性が含まれる（Steele 1991）．流行の背景としては，（1）環境破壊，気候変動，外来種の侵入などによって海洋生物群集は何らかの変化を強いられており，その傾向はここ数十年で加速度的に早まっている，（2）海洋は種の宝庫であり，その多くはまだ記載もされていない状態であるが，分類学者は絶滅の危機に瀕している，（3）新しい手法により今まで認識できなかった生物群または多様性が認識できるようになった，などが挙げられる．以上3点を原動力とした研究によって，種の共存や多様性の概念の進歩を期待するといった

[1] 受付：1995年5月19日/受理：1995年7月7日
Received: 19 May 1995/Accepted: 7 July 1995

ところが大筋ではないだろうか．これらの研究に，失われ行く生物，環境，分類学のポストなどに対する感情論が無いわけではない．失われつつある生物や環境を保護しようとすることはそれ自体意義あることと考えるが，この総説を書く動機は，多様性という視点により，海洋性プランクトンという生物群が，他の生態系に見られないユニークな物理構造の上に成立していることを再認識させてくれるからである．

まず生物の現存量を考えてみる．海洋は時間スケール1日以上数カ月以下，空間スケールでは数10 km以下の範囲において，ほぼ定常状態と考えられる（Stommel diagram参照，例えばHaury et al. 1978）．これは，例えばクロロフィル量が指数関数的に増加する時期が温帯，亜寒帯においても，ほんの短期間であることからも直感的に了解できる．また，海洋では粒子数がそのサイズの－3乗に比例する（単位水量当たりの粒子体積は粒子サイズに依存しない）というEqual Volume Hypothesisが経験則として知られている（Sheldon et al. 1972）．適当な言い替えではないかもしれないが，この経験則は，コップ一杯の海水の中に存在する細菌の生物量と期待値としてのコップの中のクジラの生物量はあまり変わらないことを意味する．また，成長に体細胞の増加を伴う多細胞生物に限って言えば，成長速度と死亡率が釣り合っていることを示唆している（ある多細胞生物が2倍の体積に成長する間に個体数は半分になる）．定常状態において，ある生物の現存量は，その生物のかかわる食物連鎖に深く関係したパラメータで決定される．例えば，餌生物の成長のkineticsをロジスティック，捕食者のそれを漸近線または閾値のある漸近線と考えれば，両者の現存量は一つ以上の安定な平衡点として決定され，これには被食者の2つのパラメータと捕食者の2つのパラメータが関与している（例えば，巖左 1990 1, 2章, Steele & Henderson 1981）．従ってどのパラメータが大きく寄与するかという問題はあるにしろ，厳密な意味でのbottom upやtop downは食物鎖の中にある生物の現存量に限れば存在しえない．要は，食う者と食われる者は共存でき，もし仮に，例えばある種の昆虫と植物のように，個々の動物プランクトンの食性が非常に特殊化したものであり，いくつもの独立した食物鎖が同所的に存在すれば多くの種が共存できるのだが，これはあまり現実的ではない．

プランクトンの種組成を見てみると，他の生物群でそうであるように（Kunin & Gaston 1993），少数の優占種と多くの非優占種から構成される（例えばBarnett 1983, Hayward & McGowan 1979, Longhurst 1985, Venrick 1982）．従って物質循環など生態系の機能を考える場合，優占種のパラメータを用いた食物連鎖モデルで一次近似として用は足りるのかも知れない．また海洋では，ある生物の機能と運命はその種と言うよりはそのサイズに大きく依存することから，サイズカテゴリー間または連続体のダイナミクスとして考えた方が効率が良いかも知れない（Platt & Denman 1978, Pope et al. 1994, Steele & Frost 1977）．水産業とは主に優占種やある程度以上の収量が得られる特定の種を捕獲する作業であるし，増養殖とは特定の種または遺伝的株を優占させる試みである．こうやって考えると種多様性の研究は，現在の人間サイドの要求（例えば食料問題であるとか温室効果気体問題）に直接，答や問題を投げかけるわけではなさそうである．実際には非優占種の役割はほとんど何も解っていないので，これらの問題にとって重要かどうかさえも議論できない．代表種やサイズカテゴリーを糸でつないだ生態系モデルは，物質循環などを論じるには良いモデルかも知れないが，実際の姿とはかけ離れている．生物群集が生物群集らしいのは多くの非優占種を含んでいるからである．しかし，どのような過程で海洋生物の多様性が編み出され，どのような機

構でそれが維持され機能しているのかは，基本的な問であるにもかかわらず満足な回答を得ていない．エルトンに源する食物連鎖を生態系の縦糸と考えれば，種の多様性は横糸であり，生物群集の重要な（少なくとも生態学的には）側面であると考えている．

2．プランクトンの多様性

プランクトンの研究では古くから the paradox of the plankton (Hutchinson 1961)と呼ばれる問題があったため，プランクトン群集は非常に多様性に富む生物群であると信じてきたが，最近の Angel (1993) の総説を読んでそうでもないことを知った．Hutchinson & MacArthur (1959) の予想通り生物の種数が体長の－2乗に比例すれば，プランクトンは基本的には微小な生物であるから莫大な種がいてもいいのだが，実際にはプランクトンとマイクロネクトンの境にあたる体長1－10cm に種数のピークがあり，それ以上でもそれ以下でも種数は減少する (Fenchel 1993)．Sournia et al. (1991) によれば海洋の植物プランクトンの種数は 3500–4500 種であるが，これは陸上顕花植物の 25 万種に比べてはるかに少ない．浮遊性の甲殻類の種数と陸生昆虫に至っては比べてみる必要もないだろう．近年，潜水艇による観察や微細目合ネットによる採集によって深海から多くの未記載種が発見されつつある (Harbison 1986, Böttger-Schnack 1994)．しかし全種数から見れば，この概観が変えられることはないと考える．底生生物の種数については見積によって様々で，海洋（底生生物を含む）に生息する生物の種数は陸上の種数の数%程度から陸上を超えるという見積まであり (Lambshead 1993, May 1994)，どの辺りに落ち着くのかは今のところ見当がつかない．ところが高次分類群を考えると，海洋では 33 の動物門の内 28 が生息しており13が固有である (May 1988)．しかし，これらは種数においても高次分類群においても底生生物が大半で，ペラジック空間で生活史を全うする生物はわずかに 11 門で固有な門はない［Angel (1993) によればクシクラゲ類は固有でヤムシも底生性の *Spadella* 属を除けば固有であると述べているが，いくつかの図鑑で調べてみると Platyctenea 目クシクラゲ類は底生性，固着性，寄生性が知られている］．この数字は陸上に生息する動物門の数に等しく，ペラジック環境に生息することが意外に困難であることが解る．以上のようにプランクトン群集は，地球規模で考える限り種数においても高次分類群においても，それほど多様なわけではない．それではプランクトン群集に特徴的な多様性とは何かと言うと，それは local diversity の高さであろう．例えばプランクトンネット採集 1 回で 100 種以上の甲殻類が採集されたり，10 *ml* の採水で数十種の植物プランクトンが採集されることである．Angel (1993) の例を引けば，浮遊性介形類は約 160 種が記載されているが，1 測点の採集で 80 種もの採集を記録し，global diversity に対する local diversity の高さを指摘している．The paradox of the plankton とはまさにこの local diversity の高さに対する疑問である．要するに，何故かくも均一な環境にこのように多くのプランクトン種が共存しているのか？と言うのがパラドックスである．確かに熱帯雨林などに比べたらはるかに均一な構造であるが，多くの植物，動物が同所的に共存している．ある環境下で多くの種が共存することは感覚的には当たり前のことで，説明の必要さえ感じないが，実はこの現象を理屈で説明しようとすると大変厄介な問題なのである．と言うのは，ガウゼの競争排他の原理というのが，少なくとも実験室では簡単に証明できる大原則としてあり，平衡状態において生き残れるある食段階の種数はその資源の種類より多くないことが証明されており (Levin 1970)，これに当てはまる野外の観察例も報告されている（例えば Brooks &

Dodson 1965）．従って，例えば窒素やリンといった限られた栄養塩に依存する植物プランクトンは成長速度に勝るある種が勝ち残るはずなのに，実際には数十種の植物が共存しているのは不思議なのである．種多様性の維持メカニズムの研究は，後述するように膨大な蓄積のある研究分野であり，いくつかの有力な説も提案されている．しかし，それらは陸上生態系や付着生物群集等の研究から指示される仮説であり，海洋プランクトン，特に動物プランクトン群集には，現在のところうまくあてはまらず，パラドックスはパラドックスであり続けている．以下では，動物プランクトン群集を念頭において，代表的な説とその問題点を取り上げて行きたい．

3．多様性の維持メカニズム

3−1 非平衡

Hutchinson はこの不思議の答として，非平衡を挙げている．すなわち，水界では平衡（ある種が勝ち残る）に達する前に擾乱があるのだろうと考えた．その考えは Richerson et al.（1970）に引き継がれ，湖沼における藻類のパッチ状分布から，同時に空間的に多くの非平衡が存在すると考える contemporaneous disequilibrium に至る．擾乱は色々な生態系において種多様性を維持する機構として本質的であることが指摘されている（Connell 1978）．例えば森林では倒木により空きスペースができることであったり，山火事によって下草や幼木が一掃されることであったりし，潮間帯の固着生物や底生生物の場合は捕食や物理的な外力によって空きスペースができることであったりする（例えば，Chesson & Warner 1981, 巖左 1990, Paine & Levin 1981）．擾乱を受けた場所に新しいサブシステムが形成され，サブシステムのモザイク状の組み合わせであるシステム全体は多様性が高く保たれる．現在，擾乱—非平衡説は様々な生態系で最も支持されている説の一つだと思うが，動物プランクトンに関しては McGowan & Walker（1985）の緻密な検証により否定されている．と言うのは非平衡説においては，例えば潮間帯や付着板で観察されるような優占種の交代（例えば Sutherland 1981）が時空間的に起こるはずだが，亜熱帯ジャイアのカイアシ類については，時間的には1日から10年のスケールで，空間的には数百メータから数百キロの範囲で種組成が安定していることを示している．当然のことながら，すべての海域でそうであるわけがなく，同じ著者らがカリフォルニア海流域では時空間的な種組成の変動を観察しているし，Star & Mullin（1981）は種組成の偏り，すなわち同種のカイアシ類のパッチどうしが異種のパッチよりも近くに分布することを示し，私も亜寒帯域でカイアシ類 *Neocalanus* 2種，*Metridia* 1種の水平分布において同様の結果を得ている（津田　未発表）．時間的な優占種の交代としては，短いスケールでは日周鉛直移動によるもの，季節変動，長期スケールでは太平洋のマイワシ資源の変動や北海におけるニシンと他生物群の変動（Aebischer et al. 1990, Steele 1991），English Channel における Russell cycle（Russell 1973, Southward 1980）が挙げられる．プランクトン群集にこの仮説を適応することを考える場合，擾乱というものの捉えにくさがあるが，これはスペースや食物を奪い合うプランクトンの姿が具体的に想像できないことに起因する．McGowan & Walker（1985）は，水温のアノマリーや栄養塩供給の変動を擾乱の一つとして想定しているが，これらのものが森林や潮間帯における擾乱と同等であるかについては注意する必要があるように思う．というのは温度を例にとると，海洋では水の比熱の高さから短期間の変動は小さく時間スケールの増大と共に分散も大きくなり，よく使われるパワースペクトラムにおいては右下がりの直線となる（長周期が卓

越するため赤色ノイズと呼ばれる）．このような変動は水温，塩分，流速，植物プランクトン現存量などに認められる．これに対して陸上の気温は1日以下から10年以上の時間スケールにわたって白色ノイズとなる（Steele 1985）．すなわち，陸上では短期間のうちに大きな環境変動を経験するが，海洋では短期間の変動は小さく予測可能である．このような赤色タイプの変動が森林における倒木や潮間帯における付着生物の脱落と同等であるとは思えない．実際，McGowan & Walker (1985) はENSOに起因する水温のアノマリーは亜熱帯太平洋のカイアシ類種組成を全く変えなかったことを報告している．また，メソコズムによる栄養塩の付加実験もいくつか行われているが，淡水の動物プランクトン群集では，これらの擾乱の組成への影響は小さかったことが報告されている（Hall et al. 1970, Neill & Peacock 1980）．しかし，Steele & Henderson (1981) はメソコズム内では天然に比べ確率的な変動が減少するため，少なくとも栄養段階組成はbifurcationを起こすことを示唆している．一方，ヒトデやフジツボが固着性の貝類を摂食するような捕食による擾乱（Caswell 1978）も，集群性のマイワシのようなプランクトン食者が存在する沿岸では想定できるが，外洋ではこのような捕食者は想定しづらい（McGowan & Walker 1985）．

3—2　ニッチの分割

擾乱—非平衡説は比較的擾乱の頻度が高い生態系での説であるが，環境が安定している場合，種によるニッチの分割が起こり多くの種が共存するという考えが，主に移動能力のある生物を対象としてある．具体的には餌，時間，空間の3つの次元に対する分割であるが，餌サイズと種，日周と季節，micro-habitatとmacro-habitatに細分化されることも多い（例えばToft 1985）．代表的な例としては，ダーウィンフィンチとして知られるGeospizinaeはガラパゴス諸島にのみ生息し，14種（1種はすでに絶滅）が知られている．これらの鳥は空間（島及び草原，森林といった環境）の軸と食性（硬い種子，軟らかい種子，虫など）の軸でできる2次元空間をきれいに棲み分けている（Lack 1947）．餌の食い分けに関しては捕食の項で述べる．海洋生物分野において，ニッチの分割は主に深海の底生生物が驚くほどの種多様性を有していることが発見され（Hessler & Sanders 1967），その維持メカニズムとして広まった（Sanders 1968）．またその後の研究で，安定した環境と共にマクロベントスの棲管やセディメントの粒子組成などのミクロな構造，さらにパッチ状の栄養源の供給（例えば鯨の死骸が落ちてくる）や捕食による擾乱が重要であることが指摘されるようになった（Etter & Grassle 1992, Grassle & Morse-Porteous 1987, Grassle & Sanders 1973, Jumars 1976）．すなわち深海の底生生物の種多様性は安定した環境下でのニッチの分割が主な要因と考えられていたが，次第に擾乱の重要さが指摘されつつある．

ペラジック環境を考えた場合，ミクロにしろマクロにしろ一般的には構造物は考えにくい．しかし，海洋においてプランクトンは均一に分布するわけではなく，鉛直的にも水平的にもかなり片寄った分布をしている．表層には光，栄養塩などの顕著な鉛直勾配があり，その特徴は海域により異なっている（Longhurst & Harrison 1989）．この勾配に従い植物プランクトンの組成は変化する（例えばVenrick 1982）．また動物プランクトンにおいても種に応じた鉛直分布のパターンを持っている（例えばLonghurst 1985）．光，食物供給速度などには鉛直勾配があるため，この軸および時間軸に沿った分割は理論的には可能であり，湖沼では，鉛直分布，季節（時間），食性の3次元空間を18種の動物プランクトンが分割している例が報告されている（Makarewicz & Linkens 1975, Lane 1978の反論も参照）．しかし海洋では，はるかに種数が多いにもかかわらず，亜熱帯太平洋

における植物プランクトンの研究でVenrick（1982）は，わずかに表層混合層の栄養塩律速群集と亜表層の光律速群集の2つを認めたのみである（Furuya & Marumo 1983も参照）．動物プランクトンではMcGowanらは，同海域で鉛直分布に7つのパターンを認めたが，約200種のカイアシ類が共存するには不十分と考えている（Hayward & McGowan 1979, McGowan & Walker 1979）．しかし，Longhurst（1985）は，LHPR採集の詳細な検討を行い，温度躍層を主な生活の場としている種が多いことなどから，躍層における安定し予想可能な温度や植物プランクトン量などの勾配が多くの種の共存を可能にしていると考えている．

ここで言う共存とはsympatric（地理的同所性）を指して使用しているが，厳密にはsympatricであってもsyntopic（微細な同所性）ではない場合が多い．Longhurst（1985）の研究は微細な異所性を取り扱った例と考えることができるが，一般的には採集方法の問題から，これらは分けられていない場合が多い．また，海洋において構造物はないと前に述べたが，外洋における密度躍層を一種の構造物ととらえたように，尾虫類のハウスなどの沈降粒子や生物自体も微細な構造物としてとらえることができる（Hamner et al. 1975）．例えば*Sapphrina*属カイアシ類とサルパ類，ヨコエビ類とクダクラゲ類，ある種の藻類と甲殻類の寄生，共生関係などいくつかの報告がある（例えばSewell 1947, Harbison, 1986, Harbison et al. 1977, 1978, Heron 1973, Threlkeld et al. 1993）．代表的な大型沈降粒子である尾虫類のハウスは餌としてまた生活空間としてよく利用されており，その中には特異的な結びつきを示す種があることが報告されている（Ohtsuka et al. 1993, Steinberg et al. 1994）．一般にPoecilostomatoida目カイアシ類は，その口器の特徴，また夜間採集されづらくなることなどから，半寄生性または付着性といった生活様式が想定されてきたが，未だその実体は明らかではない（Wickstead 1962）．最近，Böttger-Schnack（1994）は微細目合いの開閉式ネットでアラビア海を調査し，40種以上の*Oncaea*属カイアシ類（Poecilostomatoida）未記載種を有光層以深から報告している．一見何もないように見える海洋であるが，生物の大半が微小であるため，彼らにとって海洋は構造物に富んだ環境であるのかも知れない．

時間軸の分割は，亜寒帯や湧昇域など時間軸に沿った物理変動のある海域では想定でき，実際に季節的消長として観察されているが，物理的に安定な海域では季節的な種組成の変動は小さいとされている（Longhurst 1985, McGowan & Walker 1985, Venrick 1982）．日周レベルにおける栄養塩の取り込み時間の分割も想定可能であるがVenrick（1982）は否定的である．動物プランクトン，特に植食者の摂餌リズムは消化管色素の定量によってよく研究された分野である．Boyd et al.（1980）はペルー沖の湧昇域でカイアシ類3種が鉛直分布と摂餌リズムで棲み分けていることを報告しているが，一般的には夜間または日没時，日出時に摂餌活性は高く（例えばHayward 1980, Simard et al. 1985），種による利用時間の分割は明らかではない（またはそのような視点で見られていない）．

3—3 パッチネス

ここで言うパッチネスとは，空間的な分布の偏りである．海洋生物分野ではバックグラウンドより多く存在する場所をパッチと呼ぶが，必ずしもこれは一般的ではなく潮間帯や森林では空きスペースをパッチと呼ぶことが多い（例えばPaine & Levin 1981）．空間をめぐる競争が熾烈な陸上生態系と生物の現存量が希薄で空間をめぐる競争がそれほど激しくない（または観察できない）ペラジック生態系の質的な差がよく象徴されている．パッチネスは後述のように多様性維持のメカニズムと

なる一方，contemporaneous disequilibrium などの非平衡，微小環境，捕食の結果としても現れる．いづれにしてもパッチネスは種多様性の維持と非常に密接なつながりをもつ（Levin 1994）．鉛直的なパッチネスに関しては前述したが，もう一つの成分である水平方向においてはスケールによって問題が異なる．Global scale においては，プランクトン，マイクロネクトン群集の分布は水塊に呼応しており生物地理学として研究されてきた．水塊同士は完全に孤立しているわけではなく，移流，拡散，暖水塊，冷水塊といった形で生物を供給し合っている．この効果は縁辺域の種多様性を高めるが（Angel 1993, Ottens & Nederbragt 1992），あくまで縁辺域に限られる．Global scale 以下のスケールにおける水平分布の知見の蓄積はそれほど充実していない（Mackas et al. 1985）．これは観測機器，解析方法，理論などが未だ不十分なことが原因と考えられる．もし contemporaneous disequilibrium が達成されていれば，空間的な種組成の偏りがあるはずである．生物量のパッチネスは海洋に普遍的に観察される現象であるが，種組成の偏りとしてのパッチネスは Star & Mullin（1981）は認めているが，Haury & Wiebe（1982), McGowan & Walker（1979, 1985）は認められなかったと報告している．これらの見解の違いは海域の差もあるが，採集方法がスケールとディメンジョン等の点で完全ではないことも起因していると考えられる．近年，潜水艇観察によってプランクトンの濃密な薄い層が発見されたり（Alldredge et al. 1984），SCUBA 観察によって種特異的なスクールが観察されたり（Hamner & Carleton 1979, Omori & Hamner 1982），さらには曳航式ビデオシステムによって微小スケールのパッチが観察されたりしており（Davis et al. 1992），今後メソスケール以下のパッチネスが種多様性の維持に果たす役割は見直されるだろう．さらに動物プランクトンは contemporaneous disequilibrium に頼らなくても自らの行動で魚の群れのような種特異的なパッチを形成することが可能である．海洋は餌料環境として薄められた環境であり（Cohen 1994, Mullin & Brooks 1976），多くの生物の生存，特に上位捕食者はパッチに依存しており，この傾向は食段階が上がるに従ってその生物の平均密度と最高密度の差が広がる（より集中して分布する：Steele 1980）こととバランスしているように思える．植物プランクトンのパッチが乱流中における拡散と増殖でコントロールされているのに対して（Okubo 1978），上位捕食者（カイアシ類以上）に見られるパッチは，その世代時間から考えて明らかに行動に由来している．社会的行動はオキアミや視覚の発達した甲殻類で知られている（Hamner et al. 1983, Omori & Hamner 1982）．また，内部波やフロントといった物理構造と走行性，遊泳速度など生物の行動パラメータの組み合わせで動物群集のふるい分けが可能と考えられる（Kamykowski 1974, Zeldis & Jillett 1982）．このような能動的につくられたパッチネスは，ニッチの分割とはかなり様子が違うが，多様性の維持にとっては同様の効果が期待される．

3—4　微小環境

海洋に生息する植物プランクトンの種内，種間において，栄養塩に対する競争があるかないかという議論（例えば Hulburt 1970）は本稿では省略する．もし競争がなければ多様性の維持には擾乱や捕食といった効果が重要視される．一方，競争がある場合の植物プランクトンの多様性維持機構については，Tilman（1982）の有力な説がある．Tilman は，2 種の栄養塩（例えば窒素とリン）の存在比に注目し，いくつかの栄養塩存在比下で淡水珪藻のケモスタット培養を行い平衡状態における種組成を調べた（Tilman 1981）．その結果，栄養塩存在比によって勝ち残る藻類が決定され，競争モデル（Tilman 1980）で予想された結果とよく一致した．よって，水界においては微

小なスケールで栄養塩などの存在比のばらつきがあるため，多くの種が共存できるとした．Tilmanの考えは栄養塩の存在比をニッチと考えれば，前に述べた餌に対するニッチの分割と考えることもできる．この考えは非常に説得力があり，栄養塩濃度の低い外洋では種多様性が高く，富栄養化に伴い種数が減少することなど矛盾無く説明する．しかし実際にはTilman（1981）における*Tabellaria*のように競争モデルでは生き残れない藻類が存在するのだから，このモデルで全てが解決したわけではない．

動物プランクトンにこの考えを応用できないだろうか．動物プランクトンには食性があり，懸濁粒子食者，肉食者，沈降粒子食者などに分けられるが，これらの間に厳密な境が無い場合が多い．これらの食物源の間に植物にとっての窒素とリンといったような極端な質的差があるわけではないが，行動や口器は食性に応じた特異化が見られるため，窒素，リンに対応するものとして藻類と動物性餌料または沈降粒子を想定することは可能かも知れない．しかし大きな問題点は植物の増殖が日の単位で起こるのに対して，動物の世代時間は長く，例えば亜熱帯のカイアシ類を想定すると6週間程度となり（McLaren 1978），この時間スケールをStommel diagramで大雑把に空間スケールに換算すると数キロから数十キロになる．すなわち，これより小さなスケールでの異質性があってもカイアシ類の世代時間より寿命が短く効果が期待できない．また，この空間スケールはもはや微小環境ではなく，観測可能な大きさであり，McGowan & Walker（1985）はこのスケールでの種組成の偏りはないと報告している．

3—5 捕食

基本的に生涯同じ環境に生息し，底生生物，付着生物，魚類等で定義されるリクルートの段階のないプランクトンにとって，日々の死亡率の匙加減は，その生物の個体群動態に大きな影響をもたらす．そして，死亡率のかなりの部分は捕食によると考えられている．捕食が種多様性にもたらす影響は潮間帯の生物でよく調べられており，top predatorであるヒトデやウニを排除すると多様性が減少したり生物組成が全く変化することが報告されており（そうならない場合も多いPimm 1980参照のこと），これは競争において優勢な生物を捕食者が摂食して空きスペースを作ったり，リクルートを妨げたりするためであることが指摘されている（Menge & Sutherland 1976, Paine 1966）．しかし，捕食者が無作為に餌を摂食したのではこのような効果はあまり期待できず，優占するものを選択的に摂食したり（密度依存），捕食を免れる物理的構造（refuge）があることが必要である（Grassle & Sanders 1973, Roughgarden & Feldman 1975, Menge & Sutherland 1976）．潮間帯や陸上生態系は，岩礁，珊瑚礁，植物が階層的で複雑な構造をしており，refugeが想定できる．また，密度依存捕食の例も知られており，この説明としては，餌生物が非連続のパッチ状分布をしており，捕食者がパッチからパッチへと餌を求める場合，餌密度の高いパッチで多くの時間を割いて摂餌し相対的にパッチからパッチへの移動時間（transit time）が短くなるため，結果として卓越する餌が摂餌されると考えられている（Oaten 1977）．

淡水の動物プランクトン群集では，捕食による種組成の変化が天然群集の観察やメソコズム実験で報告されているが（例えばGreene 1983, Hall et al. 1970），海洋のプランクトン群集では報告がない．プランクトンは日周鉛直移動のように行動で捕食を避ける（例えばGlivicz 1986, Ohman 1990）ことは可能でも，生息環境に物理的構造を欠くため常に捕食にさらされている．また，カイアシ類など懸濁粒子食者の摂餌可能なサイズ範囲は共存する種内，種間で重なっている（Harris

1982, Hayward 1980, Poulet 1978). すなわち，同じような餌を種内，種間で奪い合っていると考えられる．さらに，もう一つ栄養段階が上の多獲性浮魚類の食性調査においては，これらの生物は一般的には generalist（何でもより好みせず摂食する）かつひよりみ摂餌者であると考えられている（Crawford 1987）．このようにペラジック生態系における捕食のありさまを概観すると，捕食をプランクトンの多様性の説明の一つに加えるのは難しいと感ずるが，詳しく見ていくと，選択摂餌や密度依存摂餌の例もいくつか報告されている．ヤムシ類等の肉食性動物プランクトンにおいては，餌生物の行動や分類群による顕著な選択摂餌がいくつか報告されている（Spindler et al. 1984, Stone 1969）．多獲性浮魚類は一般的に generalist であると述べたが，日周鉛直移動によって有光層で動物プランクトンを摂餌する中深層性魚類では，かなり様子が異なる．中深層性魚類は，*Pleuromamma* 属，*Candacia* 属カイアシ類など視覚的に目立つ種，オキアミ類などサイズの大きい種を選択するといった一般的な傾向が認められる一方，限られた海域の中では魚種による餌の嗜好が分かれていることが観察されている（Clarke 1980, Hopkins & Baird 1977, Merrett & Roe, 1974).

懸濁粒子食性カイアシ類の摂餌選択性はよく研究された分野であるが，活発に分裂する藻類への選択（Cowles et al. 1988, Richman & Rogers 1969），卓越する藻類への選択（peak tracking feeding: Glasser 1978, Richman et al. 1977），ある藻類への忌避（Huntley et al. 1986, Price et al. 1983）などが知られており，これらの行動は藻類から発する化学的刺激にコントロールされていると考えられている（Poulet & Marsot 1978）．また，水界における従属栄養鞭毛虫類の摂餌はバクテリアの死亡率のほぼ 100 %を占めると考えられているが（Sanders et al. 1992），鞭毛虫類は分裂中のバクテリアを選択的に摂餌することが知られている（Gonzalez et al. 1993, Sherr et al. 1991）．これは，バクテリアは分裂に際してその細胞サイズの増大を必要とし，大きくなった細胞はその物理的性質により，より摂食されやすくなるためと考えられている（Monger & Landry 1990）．さらに，Flinkman et al.（1991）は，動物プランクトン食の魚類が，餌生物群集から成体，特に卵嚢を有していたり卵巣が発達した個体を選択的に摂餌することにより，生産性の高い生物種に対する捕食圧を高めていることを報告している．このようなカイアシ類，鞭毛虫類および魚類に認められる増殖する生物に対する選択摂餌は Connell（1978）がまとめた 6 番目の仮説（compensatory mortality），また極端な場合は Pimm（1980）の donor control に相当し，餌生物個体群の安定性を高め，多種の共存を容易にする方向へ働くと考えられる．

海洋における食物網は，他の生態系に比べて食段階の数が多く，なおかつ 1 つの食段階に多くの種が関与している複雑な系である（Cohen 1994）．先程，プランクトン食者の一部は generalist であると述べたが，海洋における動物プランクトン食者（肉食性動物プランクトン，マイクロネクトン，ネクトン）は，淡水のそれに比べ，分類群においても機能的な側面においても多様であり（Greene 1985, Harris 1987, Longhurst 1985），十分な知見の蓄積があるとは言えない．

以上の考えは，基本的に閉鎖系を仮定しているが，解放系（複数のビーカーがパイプで連結されたたような系）を仮定すると，擾乱—非平衡説にほぼ帰着できる（Caswell 1978）．両者の差は擾乱を起こすものと受けるものとの間にフィードバックがあるかないかである．Oaten（1977）の説においても，種特異的なパッチまたは種組成の偏りが空間に離散的に分布することが前提であるが，前にも述べた通り，このような分布は報告例が少なく否定的な見解も多い．

3—6 中立説

以上の考えは，競争排他が原則としてあり，共存のためには擾乱かニッチの分割が必要であるという認識から出発している．しかし，競争排他は実験室や計算機の中で起こる現象であり，自然界においては競争排他はある限られた条件下で起こる例外的現象であり，分類学的にも生態学的にも近縁な種が共存している方がよく観察されるという見方があり，競争排他の原則に対して共存の原理が提唱されている（Birch 1979, Den Boer 1980）．確かにプランクトン群集は共存の代表例のようなものである．Den Boer（1980）は共存にとって環境の heterogeneity が重要であると述べているが，考え方は解放系モデルに近いように思える．Ghilarov（1984）は分類的にも生態的にも類似した2種の枝角類個体群が季節的に同じ挙動を示しながら共存することから，生物がある環境と制約の中で最適化を目指すために似たような特質に収斂し，優劣つけがたい生物は共存すると考えた．これは，生物間に再生産，死亡，競争，擾乱に対する抵抗などの能力に差がなければ共存するというConnell（1978）のまとめた2番目の仮説に相当する．競争排他理論の中では，似たような資源要求を有する生物は共存しにくいわけだが，もし複数の生物が非常に似た成長速度と死亡率を持った場合，ある種が他種を排他するまでに非常に長い時間がかかることが熱帯林をモデルとした研究でも確かめられている（Hubbell 1979）．またこの間に多少でも擾乱や捕食の効果があれば平衡状態に達するまでの時間はさらに延長されるだろう．魅力的な説であるが，競争排他にしろ形質置換にしろ理論的に良く検証された分野であるため，Ghilarov らの説が矛盾なく受け入れられるかどうかは筆者には判断しがたい．

4．おわりに

“The paradox of the plankton” を中心として稿を進めてきたが，体系的な総説を目指したわけではないので，抜けた項目も多い．例えば休眠のような生活史戦略は重要と考えられるし，近年，海洋にも多量に存在することが明らかとなったウィルス（Bergh et al. 1989）も，バクテリアの多様性のみならず多くの生物の多様性に関与しているかも知れない．理論に関しても多くのものが提案されており，Connell（1978）は良くまとめられていて解りやすく，最近の動向に関しては巖左（1990）が詳しい．しかしその多くは森林や底生生物など空間を奪い合う生物群を想定した理論であり，海洋生物，特にプランクトン群集に対する適用については懐疑的意見が多い（Longhurst 1985, Mullin 1993, Steele 1985）．また，Steele（1991）は，陸上生態系を特徴付けるものとして空間に対する競争，海洋生態系を特徴付けるものとして幼生の移動分散とリクルートメントを指摘しているが，プランクトン群集はこれらの範疇からも外れてしまい，かなりユニークな群集と言える．そして paradox のメカニズムは他の生物群集の研究で指摘されているように（Connell 1978, Toft 1985），単独のメカニズムではなく複数の要因に支配されていると考えるのが妥当であろう．手に負えないくらい複雑な事象ではないかと思う一方，底生生物群集に観察される南北勾配，深度勾配などシンプルで美しい結果（例えば Rex et al. 1993, Sanders 1968; Gray 1994 も参照のこと）と，全く環境が異なるペラジック群集での結果（例えば Angel 1991, 1993, Grice & Hart 1962, Ottens & Nederbragt 1992）が似たような傾向を示すのは興味深い．“The paradox of the plankton” は1つの謎にすぎず，それほど目くじらたてる必要はないかも知れない．しかし，この問題の良いところは，生物の分布，行動，生活史など多くの側面を含むこと，さらにペラジック生態系

は一見構造物がなく非常に安定した環境という他の生態系では考えられないユニークな物理的特質の上に成立していることを強く実感させてくれることだと考える．McGowan らの一連の研究は亜熱帯太平洋のペラジック群集は大きなビーカーの中の生態系であることを示唆している．これは極論かも知れないが湖沼のプランクトン群集はビーカーの中の群集と言えなくもない．海洋は広く，深く，また混ざり合っているために単に現象がとらえにくいだけかも知れないが，根本的に何かが違うのかも知れない．それが何か，またどうやって取り組むかは今後の大きな課題と考える．日本のプランクトン研究では，これは個人的な反省も含めてであるが，種というものが幾分ないがしろにされ，さらに非優占種は無視されてきたように思える．また関連する研究分野であっても，種多様性といった観点が希薄であったように思える．本編がこれらの視点からプランクトン群集を考え直す若干の手がかりとなればと願う．本編は，種多様性の維持メカニズムを中心に考えてきたが，始めにも述べた通り，これは biodiversity という言葉のほんの一部に過ぎない．そして現在，様々なレベルにおける biodiversity は損なわれつつある．ある見積りによると地球上の生物種の半数は今後 100–300 年で絶滅するそうである．

謝　辞

M.J. Dagg 博士には，この総説を書き始めるきっかけを与えて頂き，C.B. Miller 博士には快適な研究環境と示唆を頂いた．川口弘一博士，西田周平博士，白山義久博士には原稿に対して建設的なコメントを頂いた．

References

Aebischer, N. J., J. C. Coulson & Colebrook, 1990. Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature*, **347**: 753–755.

Alldredge, A. L., B. H. Robinson, A. Fleminger, J. T. Torres, M. J. King & W. M. Hamner, 1984. Direct sampling and in situ observation of a persistent copepod aggregation in the mesopelagic zone of the Santa Barbara Basin. *Mar. Biol.*, **80**: 75–81.

Angel, M. V., 1991. Variation in time and space: is biogeography relevant to studies of long–time scales ? *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **71**: 191–206.

Angel, M. V. 1993, Biodiversity of the pelagic ocean. *Conservation Biol.* **7**, 760–772.

Barnett, M. A. 1983. Species structure and temporal stability of mesopelagic fish assemblages in the central gyre of the northern Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, **74**: 245–256.

Bergh, O. K.Y., Borcheim, G. Bratbak & M. Heidal, 1989. High abundance of viruses found in aquatic environments. *Nature*, **340**: 467–468.

Birch, L. C. 1979. The effects of species of animals which share common resources on one another's distribution and abundance. *Fortschr. Zool.*, **25**: 197–221.

Böttger–Schnack, R., 1994. The microcopepod fauna in the eastern Mediterranean and Arabian Seas: a comparison with the Red Sea fauna. *Hydrobiol.*, **292/293**: 271–282.

Boyd, C. M., S. L. Smith & T. J. Cowles, 1980. Grazing patterns of copepods in the upwelling system off Peru. *Limnol. Oceanogr.*, **25**: 583–596.

Brooks, J. L. & S. I. Dodson, 1965. Predation, body size and composition of plankton. *Science*, **150**: 28–35.

Caswell, H., 1978. Predator-mediated coexistence: a nonequilibrium model. *Am. Nat.*, **112**: 127–154.

Chesson, P. L. & R. R. Warner, 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *Am. Nat.*, **117**: 923–943.

Clarke, T. A., 1980. Diet of 14 species of vertically migrating mesopelagic fishes in Hawaiian (USA) waters. *U.S. Nat. Mar. Fish. Serv. Fish. Bull.*, **78**: 619–640.

Cohen, J. E., 1994. Marine and continental food webs: three paradoxes ? *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, **343**: 57–69.

Connell, J. H., 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, **199**: 1302–1310.

Cowles, T. J., R. J. Olson & S. W. Chisholm, 1988. Food selection by copepods: discrimination on the basis of food quality. *Mar. Biol.*, **100**: 41–49.

Crawford, R. J. M., 1987. Food and population variability in five regions supporting large stocks of anchovy, sardine and horse mackerel. *S. Afr. J. mar. Sci.*, 5: 735–757.

Davis, C. S., S. M. Gallager & A. R. Solow, 1992. Microaggregations of oceanic plankton observed by towed video microscopy. *Science*, **257**: 230–232.

Den Boer, P. J., 1980. Exclusion or coexistence and the taxonomic or ecological relationship between species. *Neth. J. Zool.*, **30**: 278–306.

Etter, R. J. & J. F. Grassle, 1992. Patterns of species diversity in the deep sea as a function of sediment particle size diversity. *Nature*, **360**: 576–578.

Fenchel, T., 1993. There are more small than large species ? *Oikos*, **68**: 375–378.

Flinkman, J., I. Vuorinen & E. Aro, 1991. Planktivorous Baltic herring (*Clupea harengus*) prey selectively on reproducing copepods and cladocerans. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, **48**: 73–77.

Furuya, K. & R. Marumo, 1983. The structure of the phytoplankton community in the subsurface chlorophyll maxima in the western North Pacific Ocean. *J. Plank. Res.*, **5**: 393–406.

Ghilarov, A. M., 1984. The paradox of the plankton reconsidered; or, why do species coexist ? *Oikos*, **43**: 46–52.

Glasser, J. W., 1978. The effect of predation on prey resources utilization. *Ecology*, **59**: 724–732.

Gliwicz, M. Z., 1986. Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. *Nature*, **320**: 746–748.

Gonzalez, J. M., E.B. Sherr & B.F. Sherr, 1993. Differential feeding by marine flagellates on growing versus starving, and motile versus nonmotile, bacterial prey. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **102**: 257–267.

Grassle, J. F. & L. Morse-Porteous, 1987. Macrofaunal colonization of disturbed deep sea environments and the structure of deep sea benthic communities. *Deep-Sea Res.*, **34**: 1911–1950.

Grassle, J. F. & H. L. Sanders, 1973. Life histories and the role of disturbance. *Deep-Sea Res.*, **20**: 643–659.

Gray, J. S., 1994. Is deep-sea species diversity really so high ? Species diversity of the Norwegian continental shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **112**: 205–209.

Greene, C. H., 1983. Selective predation in freshwater zooplankton communities. *Int. Revue. ges. Hydrobiol.*, **68**: 297–315.

Greene, C. H., 1985. Planktivore functional groups and patterns of prey selection in pelagic communities. *J. Plank. Res.*, **7**: 35–40.

Grice, G. D. & A. D. Hart, 1962. The abundance, seasonal occurrence, and distribution of the epizooplankton between New York and Bermuda. *Ecol. Monogr.*, **32**: 287–309.

Hall, D. J., W. E. Cooper & E. E. Werner, 1970. An experimental approach to the population dynamics and structure of freshwater animal communities. *Limnol. Oceanogr.*, **15**: 839–928.

Hamner, W. M. & J. H. Carleton, 1979. Copepod swarms: attributes and role in coral reef ecosystems. *Limnol. Oceanogr.*, **24**: 1–14.

Hamner, W. M., P. P. Hamner, S. W. Strand & R. W. Gilmer, 1983. Behavior of antarctic krill, *Euphausia superba*: chemoreception, feeding, schooling, and molting. *Science*, **220**: 433–435.

Hamner, W. M., L. P. Madin, A. L. Alldredge, R. W. Gilmer & P. P. Hamner, 1975. Underwater observation of gelatinous zooplankton: Sampling problems, feeding biology, and behavior. *Limnol. Oceanogr.*, **20**: 907–917.

Harbison, G. R., 1986. Toward a study of the biogeography of pelagic ctenophores. *UNESCO tech. Rep. mar. Sci.*, **49**: 112–117.

Harbison, G. R., D. C. Biggs & L. P. Madin, 1977. The association of amphipoda Hyperiidae with gelatinous zooplankton－II. Association with Cnidaria, Ctenophora and Radiolaria. *Deep-Sea Res.*, **24**: 465–488.

Harbison, G. R., L. P. Madin & N. R. Swanberg, 1978. On the history and distribution of oceanic ctenophores. *Deep-Sea Res.*, **25**: 233–256.

Harris, R. P., 1982. Comparison of the feeding behavior of *Calanus* and *Pseudocalanus* in two experimentally manipulated enclosed ecosystems. *J. mar. bio. Ass. U.K.*, **62**: 71–91.

Harris, R.P., 1987. Spatial and temporal organization in marine plankton communities, pp. 327–346. In *Organization of communities, past and present.* (eds J. H. R. Gee & P. S. Giller), Blakwell Scientific Pub., Oxford.

Haury, L. R., J. A. McGowan & P. H. Wiebe, 1978. Patterns and processes in the time–space scales of plankton distribution, pp. 277–327. In *Spatial patterns in plankton communities.* (ed. J. H. Steele), Plenum Press, New York.

Haury, L. R. & P. H. Wiebe, 1982. Fine-scale multi-species aggregations of oceanic zooplankton. *Deep-Sea Res.*, **29**: 915–921.

Hayward, T. L., 1980. Spatial and temporal feeding patterns of copepods from the North Pacific central gyre. *Mar. Biol.*, **58**: 295–309.

Hayward, T. L. & McGowan, 1979. Pattern and structure in an oceanic zooplankton community. *Am. Zool.*, **19**: 1045–1055.

Heron, A. C., 1973. A specialized predator-prey relationship between the copepod *Sapphirina angusta* and the pelagic tunicate *Thalia democratica. J. mar. biol. Ass. U.K.*, **53**: 429–435.

Hessler, R. R. & H. L. Sanders, 1967. Faunal diversity in the deep sea. *Deep-Sea Res.*, **14**: 65–78.

Hopkins, T. L. & R. C. Baird, 1977. Aspects of feeding ecology of oceanic mid-water fishes, pp. 325–360. In *Oceanic sound-scatter prediction*, (eds by N.R. Anderson & B. J. Zahurance), Plenum Press, New York.

Hubbell, S. P., 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, **203**: 1299–1309.

Hulburt, E. M. 1970. Competition for nutrients by marine phytoplankton in oceanic, coastal, and estuarine regions. *Ecology*, **51**: 475–484.

Huntley, M. E., P. Sykes, S. Rohan & V. Marin, 1986. Chemically-mediated rejection of dinoflagellate prey by the copepods *Calanus pacificus* and *Paracalanus parvus:*

mechanism, occurrence and significance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **28**: 105–120.
Hutchinson, G. E., 1961. The paradox of the plankton. *Am. Nat.*, **95**: 137–145.
Hutchinson, G. E. & R. H. MacArther, 1959. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *Am. Nat.*, **93**: 117–125.
巖左 庸, 1990. 数理生物学入門, HBJ 出版, 東京
Jumars, P. A., 1976. Deep-sea species diversity: does it have a characteristic scale ? *J. mar. Res.*, **34**: 217–246.
Kamykowski, D., 1974. Possible interaction between phytoplankton and semidiurnal internal tides. *J. mar. Res.*, **32**: 67–89.
Kunin, W. E. & K. J. Gaston, 1993. The biology of rarity: patterns, causes and consequences. *TREE*, **8**: 298–301.
Lack, D., 1947. *Darwin's finches*. Cambridge Univ. Press, London.
Lambshead, P. J. D. 1993. Recent developments in marine benthic biodiversity research. *Océanis*, **19**: 5–24.
Lane, P. A., 1978. Zooplankton niches and community structure controversy. *Science*, **200**: 458–461.
Levin, S. A., 1970. Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *Am. Nat.*, **104**: 413–423.
Levin, S. A., 1994. Patchiness in marine and terrestrial systems: from individuals to populations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, **343**: 99–103.
Longhurst, A. R., 1985. Relationship between diversity and vertical structure of the upper ocean. *Deep-Sea Res.*, **32**: 1535–1570.
Longhurst, A. R. & W. G. Harrison, 1989. The biological pump: profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Prog. Oceanogr.*, **22**: 47–123.
Mackas, D. L., K. L. Denman & M. R. Abott, 1985. Plankton patchiness: biology in the physical vernacular. *Bull. mar. Sci.*, **37**: 652–674.
May, R. M., 1988. How many species are there on the earth? *Science*, **241**: 1441–1449.
May, R. M., 1994. Biological diversity: differences between land and sea. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, **343**: 105–111.
Makarewicz, J. C. & G. E. Likens, 1975. Niche analysis of a zooplankton community. *Science*, **190**: 1000–1003.
McGowan, J. A. & P. W. Walker, 1979. Structure in the copepod community in the North Pacific central gyre. *Ecol. Monogr.*, **49**: 195–226.
McGowan, J. A. & P. W. Walker, 1985. Dominance and diversity maintenance in an oceanic ecosystem. *Ecol. Monogr.*, **55**: 103–118.
McLaren, I. A., 1978. Generation lengths of some temperate marine copepods: estimation, prediction, and implications. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **35**: 1330–1342.
Menge, B. A. & J. P. Sutherland, 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *Am. Nat.*, **110**: 351–369.
Merret, N. R. & H. S. J. Roe, 1974. Patterns and selectivity in the feeding of certain mesopelagic fishes. *Mar. Biol.*, **28**: 115–126.
Monger, B. C. & M. R. Landry, 1990. Direct-interaction feeding by marine zooflagellates: the importance of surface and hydrodynamic forces. *Mar, Ecol. Prog. Ser.*, **65**: 123–140.
Mullin, M. M., 1993. *Webs and scales: Physical and ecological processes in marine fish recruitment*. Washington Sea Grant Program, Univ. of Washington Press, Seattle.
Mullin, M. M. & E. R. Brooks, 1976. Some consequences of distributional heterogeneity of phytoplankton and zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **21**: 784–796.

Neill, W. E. & A. Peacock, 1980. Breaking the bottleneck: interactions of invertebrate predators and nutrients in oligotrophic lakes, pp. 715–724. In *Evolution and ecology of zooplankton communities*. (ed. W.C. Kerfoot), Univ. Press of New England, Honover, N. H.

Oaten, A., 1977. Transit time and density-dependent predation on a patchily distributed prey. *Am. Nat.*, **111**: 1061–1075.

Ohman, M. D., 1990. The demographic benefits of diel vertical migration by zooplankton. *Ecol. Monogr.*, **60**: 257–281.

Ohtsuka, S., N. Kubo, M. Okada & K. Gushima, 1993. Attachment and feeding of pelagic copepods on larvacean houses. *J. Oceanogr.*, **49**: 115–120.

Okubo, A., 1978. Horizontal dispersion and critical scales for phytoplankton patches, pp. 29–45. In *Spatial pattern in planktonic communities*, (ed. J. H. Steele), Plenum Press, New York.

Omori, M. & W. M. Hamner, 1982. Patchy distribution of zooplankton: behavior, population assessment and sampling problems. *Mar. Biol.*, **72**: 193–200.

Ottens, J. J. & A. J. Nederbragt, 1992. Planktonic foraminiferal diversity as indicator of ocean environments. *Mar. Micropaleontol.*, **19**: 13–28.

Paine, R. T., 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.*, **100**: 65–75.

Paine, R. T. & S. A. Levin, 1981. Intertidal landscapes: disturbance and the dynamics of pattern. *Ecol. Monogr.*, **51**: 145–178.

Pimm, S. T., 1980. Food web design and the effect of species deletion. *Oikos*, **35**: 139–149.

Platt, T. & K. Denman, 1978. The structure of pelagic marine ecosystems. *Rpp. P.-v. Cons. int. Explor. Mer.*, **173**: 60–65.

Pope, J. G., J. G. Shepherd & J. Webb, 1994. Successful surf-riding on size spectra: the secret of survival in the sea. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, **343**: 41–49.

Poulet, S. A., 1978. Comparison between five coexisting species of marine copepods feeding on naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.*, **23**: 1126–1143.

Poulet, S. A. & P. Marsot, 1978. Chemosensory grazing by marine calanoid copepods (Arthropoda: Crustacea). *Science*, **200**: 1403–1405.

Price, H.J., G.-A. Paffenhöfer & J.R. Strickler, 1983. Modes of cell capture in calanoid copepods . *Limnol. Oceanogr.*, **28**: 116–123.

Rex, M. A., C. T. Stuart, R. R. Hessler, J. A. Allen, H. L. Sanders & G. D. F. Wilson, 1993. Global-scale latitudinal patterns of species diversity in the deep-sea benthos. *Nature*, **365**: 636–639.

Richerson, P., R. Armstrong & C. R. Goldman, 1970. Contemporaneous disequilibrium, a new hypothesis to explain the "paradox of plankton". *Proc. Nat. Acd. Sci.*, **67**: 1710–1714.

Richman, S., D. R. Heinle & R. Huff, 1977. Grazing by adult estuarine calanoid copepods of the Chesapeake Bay. *Mar. Biol.*, **42**: 69–84.

Richman, S. & J. N. Rogers, 1969. The feeding of *Calanus helgolandicus* on synchronously growing population of the marine diatom *Dytylum brightwellii*. *Limnol. Oceanogr.*, **14**: 701–709.

Roughgarden, J. & M. Feldman, 1975. Species packing and predation pressure. *Ecology*, **56**: 489–492.

Russell, F. S., 1973. A summary of the observations on the occurrence of the plankton stages of fish off Plymouth 1924–1972. *J. mar. bio.. Ass. U.K.*, **53**: 347–355.

Sanders, H. L., 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *Am. Nat.*, **102**: 243–282.

Sanders, R. W., D. A. Caron & U.-G. Berninger, 1992. Relationship between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and freshwaters: an inter-ecosystem comparison. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **86**: 1-14.

Sewell, R. B. S., 1947. The free-swimming planktonic Copepoda: systematic account. *Sci. Rep. J. Murray Exped.*, **8**, 1-304.

Sheldon, R. W., A. Prakash & W. H. Sutcliffe, 1972. The size distribution of particles in the ocean. *Limnol. Oceanogr.*, **17**: 327-340.

Sherr, B. F., E. B. Sherr & McDaniel, 1992. Effect of protistian grazing on the frequency of dividing cells in bacterioplankton assemblages. *Appl. environ. Microbiol.*, **58**: 2381-2385.

Simard, Y., G. Lacroix & L. Legendre, 1985. In situ twilight grazing rhythm during diel vertical migration of a scattering layer of *Calanus finmarchicus*. *Limnol. Oceanogr.*, **30**: 598-606.

Sournia, A., M.-J. Chretiennot-Dinet & M. Richard, 1991. Marine phytoplankton: how many species in the world ocean ? *J. Plank. Res.*, **13**: 1093-1099.

Southward, A. J., 1980. The western English Channel -an inconstant ecosystem. *Nature*, **285**: 361-366.

Spindler, M., Ch. Hemleben, J. B. Salomons & L. P. Smit, 1984. Feeding behavior of some planktonic foraminifers in laboratory culture. *J. Foram. Res.*, **14**: 237-249.

Star, J. L. & M. M. Mullin, 1981. Zooplanktonic assemblages in three areas of North Pacific as revealed by continuous horizontal transects. *Deep-Sea Res.*, **28**: 1303-1322.

Steele, J. H., 1980. Pattern in plankton. *Oceanus*, **23**: 3-8.

Steele, J. H., 1985. A comparison of terrestrial and marine ecological systems. *Nature*, **313**: 355-358.

Steele, J. H., 1991. Marine functional diversity. *Biosci.*, **41**: 470-474.

Steele, J. H. & B. W. Frost, 1977. the structure of plankton communities. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, **B 280**, 485-535.

Steele, J. H. & E. W. Henderson, 1981. A simple plankton model. *Am. Nat.*, **117**: 676-691.

Steinberg, D. K., M. W. Silver, C. H. Pilskaln & J. B. Paduan, 1994. Midwater zooplankton communities on pelagic detritus (giant larvacean houses) in Monterey Bay. *Limnol. Oceanogr.*, **39**: 1606-1620.

Stone, J. H., 1969. The chaetognath community of the Agulhas Current: its structure and related properties. *Ecol. Monogr.*, **39**: 433-463.

Sutherland, J. P., 1981. The fouling community at Beaufort, North Carolina: a study in stability. *Am. Nat.*, **118**: 499-519.

Tilman, D., 1980. Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. *Am. Nat.*, **116**: 362-393.

Tilman, D., 1981. Test of resource competition theory using four species of lake Michigan algae. *Ecology*, **62**: 802-815.

Tilman, D., 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton Univ. Press, Princeton.

Toft, C. A., 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*, **1**: 1-24.

Threlkeld, S. T., D. A. Ghiavelli & R. L. Willey, 1993. The organization of zooplankton epibiont communities. *TREE*, **8**: 317-321.

Venrick, E. L., 1982. Phytoplankton in an oligotrophic ocean: observations and questions. *Ecol. Monogr.*, **52**: 129-154.

Venrick, E. L., 1986. Patchiness and paradox of the plankton. *UNESCO tech. Pap. mar. Sci.*, **49**: 261-265.

Wickstead, J. H., 1962. Food and feeding in pelagic copepods. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **139**: 545–555.

Zeldis, J. R. & J. B. Jillett, 1982. Aggregation of pelagic *Munida gregaria* (Fabricus) (Dacapoda, Anomura) by coastal fronts and internal waves. *J. Plank. Res.*, **4**: 839–857.