

太平洋赤道域における ENSO に呼応した植物プランクトン  
群集動態および一次生産の変動に関する研究

2012 年 12 月

松本 和彦

## 目次

第 1 章 序論	1
1-1 研究の背景	1
1-1-1 太平洋赤道域の大気海洋間相互作用	1
1-1-2 太平洋赤道域の植物プランクトン群集組成	3
1-1-3 東部太平洋赤道域における物質循環研究	4
1-1-4 西部太平洋赤道域の水塊構造	6
1-1-5 西部太平洋赤道域における物質循環研究	7
1-2 研究の目的	9
1-3 論文の構成	10
第 2 章 植物プランクトン群集動態	11
2-1 序論	11
2-2 材料と方法	12
2-2-1 船舶観測およびサンプリング	12
2-2-2 水塊構造	15
2-2-3 植物プランクトン色素分析	15
2-2-4 フローサイトメトリー	17
2-3 結果	21
2-3-1 太平洋赤道域の海域区分	21
2-3-2 ENSO に伴う暖水域の水塊変動	22
2-3-3 暖水域、移行域および湧昇域における海水成分鉛直分布	34
2-3-3-1 物性・化学成分	36

2-3-3-2	クロロフィル <i>a</i> . . . . .	37
2-3-3-3	ピコ植物プランクトン . . . . .	42
2-4	考察 . . . . .	46
2-4-1	太平洋赤道域における植物プランクトン現存量 . . . . .	46
2-4-2	<i>Prochlorococcus</i> 分布 . . . . .	48
2-4-3	<i>Synechococcus</i> 分布 . . . . .	52
2-4-4	ピコ真核植物プランクトン分布 . . . . .	55
2-4-5	窒素源としてのアンモニアの利用 . . . . .	56
2-4-6	鉄の植物プランクトン分布への影響 . . . . .	60
2-5	結論 . . . . .	63
第3章	暖水域表層への栄養塩供給をもたらす乱流混合の影響 . . . . .	66
3-1	序論 . . . . .	66
3-2	材料と方法 . . . . .	67
3-2-1	水柱の安定度判定へのシアノバクテリア色素の応用 . . . . .	67
3-2-2	乱流運動エネルギー . . . . .	68
3-3	結果 . . . . .	68
3-3-1	2002-2003 年のエルニーニョ期観測における暖水域の水塊構造 . . . . .	68
3-3-2	ゼアキサンチン/ <i>chl-a</i> 比の鉛直分布 . . . . .	71
3-3-3	水塊の乱流混合シミュレーション . . . . .	81
3-4	考察 . . . . .	85
3-4-1	ゼアキサンチン/ <i>chl-a</i> 比によって示される水塊の特徴 . . . . .	85
3-4-2	風成混合による表層への栄養塩供給 . . . . .	88
3-5	結論 . . . . .	90

第4章 一次生産の変動	92
4-1 序論	92
4-2 材料と方法	93
4-2-1 一次生産測定	93
4-2-2 サイズ分画一次生産測定	94
4-3 結果	95
4-3-1 太平洋赤道域の一次生産分布	95
4-3-2 エルニーニョ期における暖水域の一次生産	98
4-3-3 サイズ分画一次生産	100
4-4 考察	103
4-4-1 太平洋赤道域における一次生産の特徴	103
4-4-2 ピコ植物プランクトン群集の一次生産	104
4-5 結論	108
第5章 総合考察	110
第6章 摘要	115
謝辞	119
引用文献	120

## 第 1 章 序論

### 1-1 研究の背景

#### 1-1-1 太平洋赤道域の大気海洋間相互作用

太平洋赤道域のような熱帯の暖かい海面では盛んに海水が蒸発し、水蒸気はやがて積乱雲を形成し、大気を暖める。特に西部太平洋赤道域では大気の大気対流活動が活発であり、上昇した大気は赤道を離れて南北に  $15^{\circ}\text{N(S)}$  から  $35^{\circ}\text{N(S)}$  付近の亜熱帯で下降し、下層では赤道に向かう大気の流れを生じてハドレー循環と呼ばれる大規模な南北の循環を形成している。ハドレー循環による赤道に向かう大気の流れは、地球の自転の影響を受けて赤道域では貿易風と呼ばれる東風が卓越する。加えて、西部太平洋赤道域で上昇した大気は赤道上を東にも向かい、積乱雲の少ない東部で下降して下層では対流活動の活発な西部へと流れて東風が形成されており、ウォーカー循環と呼ばれる大規模な東西循環も存在している。

太平洋赤道域で生じる東風によって、海面近くでは西向きの海流が形成されてその流れはコリオリ力によって両半球に赤道から遠ざかるが、西太平洋には暖水塊が蓄積する。一方で、東部の赤道付近では海水の発散が生じるため、それを補うために赤道湧昇を形成し、下から栄養塩に富んだ冷たい海水がもたらされる。太平洋赤道域の表層では、おおよそ  $5^{\circ}\text{N}$  から  $20^{\circ}\text{S}$  の間で西向きに流れる南赤道海流 (SEC) はニューギニアの北方で  $5^{\circ}\text{N}$  から  $10^{\circ}\text{N}$  付近を流れる北赤道反流 (NECC) へと繋がり、東方へと向かう (図 1)。このような表層海流は太平洋赤道域の分布域を特徴付けることにもなっており、太平洋赤道域で水温が  $28^{\circ}\text{C}$  を超える水塊を西太平洋暖水塊 (Western Pacific Warm Pool; WPWP) と定義すると、その分布範囲は  $150^{\circ}\text{W}$  付近からインド洋と太平洋の間の多島海にまで及び、 $20^{\circ}\text{N}$  から  $20^{\circ}\text{S}$  の範囲で分布域は変動している (Yan *et al.*, 1992)。

冷舌 (equatorial cold tongue) と呼ばれる赤道湧昇による冷温で栄養塩に富んだ水塊は赤道上を西へと延びて、季節変動や年々変動を示しながら WPWP 内に割って入るように 180°付近にまで達する。冷舌は 180°から 115°W 付近までは 5°N から 5°S と狭い範囲を赤道に沿って東部に拡がり、115°W 付近より東では南へと拡がってガラパゴス諸島付近で沿岸湧昇流と合流し、20°S 付近にまで達する (Longhurst, 1998)。さらに赤道直下には赤道潜流が亜表層を東向きに流れており、西部太平洋赤道域では水深 100-300 m に位置しているが東に向かって水温躍層が浅くなるのに伴って東部太平洋赤道域では表面から 40-50 m の深度にまで浅くなる (Longhurst, 1998)。このように太平洋赤道域では大気の循環を通して、東部と西部の海洋環境は大きく異なった様相を呈していることから、太平洋赤道域は冷温で栄養塩が豊富な東部太平洋赤道域と高温で貧栄養な西部太平洋赤道域とに大別されている (Barber and Chavez, 1983; Picaut *et al.*, 1996)。

太平洋赤道域では、エルニーニョ現象によっても水塊構造は大きく変化する。エルニーニョ現象は太平洋赤道域中部から東部の海面水温が平年より高い状態が続く現象であり、この海域の水温が平年に比べて低い状態はラニーニャ現象である。ラニーニャ現象が生じると、太平洋赤道域の中部から東部の海面水温は下がるためウォーカー循環が強まり、東風を強める。東風は WPWP を西へ蓄積させ、赤道の海洋内部を西向きに流れるロスビー波によって暖水を深くに押し下げため西部では水温躍層が深くなる一方で、東部では海洋内部を東向きへ流れるケルビン波が水温躍層を引き上げており、水温躍層は東部で浅く、西部で深くなり、水温躍層の東西差を大きくしている。逆にエルニーニョ現象が生じると太平洋赤道域の中部から東部の海面水温が平年より高いため、大気対流活動が活発な海域は東へと移動し、ウォーカー循環が弱まるため赤道域で生じる東風が弱まる。東風が弱まると東部太平洋赤道域の湧昇も弱まり、ロス

ビー波は西部の水温躍層を引き上げ、ケルビン波は東部の水温躍層を押し下げることになり、エルニーニョ期には海面水温や水温躍層の東西差が小さくなる。このように、赤道上の東風の強弱は海表面だけでなく海洋内部の水塊にも大きな影響を及ぼしている。また、大気が上昇している西部では低圧となり、大気が沈降している東部では高圧となるため、エルニーニョ・ラニーニャ現象は太平洋赤道域の西部と東部における気圧場の変動も引き起こす。ラニーニャ現象では西部の気圧が下がり、東部の気圧が上がるが、エルニーニョ現象が生じると西部の気圧は上がり、東部の気圧は下がる。このような気圧場の変動は南方振動と呼ばれており、エルニーニョ・ラニーニャ現象は大気・海洋間で生じる大規模な相互作用であることから、エルニーニョ南方振動(ENSO)と呼ばれている。

#### 1-1-2 太平洋赤道域の植物プランクトン種組成

太平洋赤道域の西部と東部における栄養塩環境の違いは、植物プランクトン群集組成にも影響を及ぼす。西部太平洋赤道域に分布する珪藻は羽状目珪藻が主であるが、東部太平洋赤道域では中心目珪藻が多く存在することが報告されているように(Kobayashi and Takahashi, 2002)、東部太平洋赤道域では栄養塩濃度が高いため西部太平洋赤道域に比べるとより大型の植物プランクトンが増加することが指摘されている(Rodier and Le Borgne, 1997)。しかし、熱帯海域では珪藻のような大型植物プランクトンよりも、約 2  $\mu\text{m}$  以下の細胞サイズで分類されるピコ植物プランクトン (Sieburth *et al.*, 1978) が優占することが知られている(Li *et al.*, 1983)。栄養塩が豊富な東部太平洋赤道域においても、最も卓越する植物プランクトン群集はピコ植物プランクトンであることが報告されている(Landry *et al.*, 1996)。

ピコ植物プランクトンに関する研究は、従来はサイズ分画したクロロフィル *a*

(chl-*a*) データに基づくものであった(Herbland *et al.*, 1985; Le Bouteiller *et al.*, 1992)。1990年代以降、フローサイトメトリーを用いた研究が主流となり、原核緑藻類の *Prochlorococcus* およびらん藻類の *Synechococcus* といった原核藻類であるシアノバクテリアや、ピコ真核植物プランクトンが海洋中に高密度で分布していることが明らかとなった(Campbell and Nolla, 1994; Li, 1994; Blanchot and Rodier, 1996; Landry *et al.*, 1996; Blanchot *et al.*, 2001)。*Prochlorococcus* は細胞径が約 0.6  $\mu\text{m}$  (Morel *et al.*, 1993) と最も小さな酸素発生型光合成生物であり、熱帯域での細胞密度は  $10^5$  cells  $\text{ml}^{-1}$  に達することが知られている(Chisholm *et al.*, 1988; Olson *et al.*, 1990; Campbell and Vaultot, 1993; Shimada *et al.*, 1996)。*Synechococcus* の細胞径は *Prochlorococcus* より若干大きく平均すると約 0.9  $\mu\text{m}$  であり(Morel *et al.*, 1993)、様々な海域に出現し、貧栄養海域での細胞密度は  $10^3$ - $10^4$  cells  $\text{ml}^{-1}$  程度であることが報告されている(Johnson and Sieburth, 1979; Waterbury *et al.*, 1979; Campbell and Vaultot, 1993)。ピコ真核植物プランクトンは細胞サイズが 0.95  $\mu\text{m}$  以上と *Prochlorococcus* や *Synechococcus* よりも大きく(Raven, 1998)、その細胞密度は  $10^2$ - $10^3$  cells  $\text{ml}^{-1}$  程度とやや少ないが(Campbell and Vaultot, 1993)、熱帯域での植物プランクトン生物量や一次生産に大きく寄与していることが指摘されている(Li, 1994; Blanchot *et al.*, 2001)。

### 1-1-3 東部太平洋赤道域における物質循環研究

東部太平洋赤道域の湧昇している海域では水塊中の二酸化炭素濃度が高く、湧昇によって二酸化炭素が大気へと放出されるため、東部太平洋赤道域は全球で最大の海から大気への二酸化炭素放出域となっている(Tans *et al.*, 1990)。また、東部太平洋赤道域は海洋一次生産が高い海域でもあることから(Chavez and Barber, 1987)、東部太平洋赤道域は地球的規模の炭素循環研究において極めて重

要な海域であり、U.S. JGOFS (Joint Global Ocean Flux Study) による EqPac (Equatorial Pacific Process Study) 観測等によって 1990 年代前半に物質循環観測研究が集中的に行われた。

1990 年および 1992 年のエルニーニョ終息後の比較的湧昇が強まっていた時期に行われた  $5^{\circ}\text{N}$ - $5^{\circ}\text{S}$ 、 $180^{\circ}$ - $90^{\circ}\text{W}$  の東部太平洋赤道域の観測において、水柱積算一次生産は平均で  $900 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  と報告されている (Chavez *et al.*, 1996)。ただし、エルニーニョ期とラニーニャ期を含む 1983 年から 1998 年の間に  $1^{\circ}\text{N}$ - $2^{\circ}\text{S}$ 、 $150^{\circ}\text{E}$ - $95^{\circ}\text{W}$  の範囲において測定されたデータの再解析結果からは、東部太平洋赤道域の水柱積算一次生産は  $644 \pm 15 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  と見積もられている (Le Borgne *et al.*, 2002a)。ラニーニャ期には湧昇が強まり栄養塩濃度も増加することから、東部太平洋赤道域の一次生産はラニーニャ期に高くなり、ENSO による変動は約 2 倍に達することが報告されている (Barber *et al.*, 1996)。このように東部太平洋赤道域における一次生産は ENSO によって大きく変動することが示されている。

東部太平洋赤道域の表層ではラニーニャ期には栄養塩が増加するため、硝酸塩を利用する新生産も高まると考えられるが、*f*-ratio (一次生産に占める新生産の割合) は 0.06-0.19 と小さいことが報告されている (Le Borgne *et al.*, 2002a)。これは、硝酸塩が豊富な東部太平洋赤道域においても植物プランクトンは多くが硝酸塩ではなくアンモニア等の再生された栄養塩を利用していることを示す。Le Borgne *et al.*, (2002a) は東部太平洋赤道域では栄養塩が豊富にあるにもかかわらず、植物プランクトンはそれを効率よく利用できていないことを示唆しており、その要因として鉄律速が指摘されている (Martin, 1992; Martin *et al.*, 1994; Barber *et al.*, 1996)。赤道の下層を東へ流れている赤道潜流には比較的高濃度の鉄が含まれており (Wells *et al.*, 1999)、東部太平洋赤道域では赤道潜流は浅くな

るため表層への鉄の供給源となっている (Barber *et al.*, 1996; Coale *et al.*, 1996; Landry *et al.*, 1997)。ところがエルニーニョ期には東部太平洋赤道域では水温躍層が深くなるのに伴って赤道潜流も弱く、深くなることから、ENSOに伴う赤道潜流の強さや深度の変動が東部太平洋赤道域の一次生産の変動要因となっていることが示唆されている (Barber *et al.*, 1996; Foley *et al.*, 1997; Chavez *et al.*, 1998)。

東部太平洋赤道域は豊富な栄養塩が存在する割に植物プランクトン現存量は期待されるほど多くはなく、いわゆる HNLC (High-Nutrient Low-Chlorophyll) 海域である (Minas *et al.*, 1986)。東部太平洋赤道域の chl-*a* 量は ENSO の変動に呼応した明瞭な変化は認められず、ENSO による表層への栄養塩供給量の変化は東部太平洋赤道域では chl-*a* 量に大きな影響を及ぼさないことが指摘されている (Le Borgne *et al.*, 2002a)。ENSO によって一次生産が大きく変動する割に植物プランクトン現存量の変動が小さいのは、増殖と摂餌のバランスによって植物プランクトン現存量が一定に保たれているためであることが示唆されている (Price *et al.*, 1991; Price *et al.*, 1994; Barber *et al.*, 1996)。東部太平洋赤道域でもピコ植物プランクトンの分布が卓越しており、微小動物プランクトンによる摂餌圧が高いことが HNLC 状態を保つことに大きく寄与していることが指摘されている (Landry *et al.*, 2003)。

#### 1-1-4 西部太平洋赤道域の水塊構造

高水温の水塊である WPWP に覆われて表面水温が高い西部太平洋赤道域では、活発な対流活動により海水の蒸発が促進され、積乱雲が形成されて激しい降雨が生じ、表層は低塩分になっている (Lukas and Lindstrom, 1991; Ando and McPhaden, 1997)。そのため、WPWP の東端は表面での顕著な塩分フロントとし

て定義され、東部太平洋赤道域とは明瞭に区別される (Maes *et al.*, 2004; Maes *et al.*, 2006)。WPWP の水塊の上層にこのような低塩分の水塊が形成されると、等温層の中に塩分による密度躍層が存在することになり、表面混合層は等温層よりも浅くなる。この混合層と等温層の間にある密度躍層は上下の水塊の混合をバリアすることから、バリアレイヤーと提唱されている (Lukas and Lindstrom, 1991) (図 2)。バリアレイヤーは、西向き南赤道海流が中央太平洋から移流によって塩分の高い水を運び、降雨に伴う低塩分水の下層に沈み込むことで形成されるか (Lukas and Lindstrom, 1991) または、降雨によって低塩分となった水塊が表層を東へ向かって流れることで形成されると考えられている (Roemmich *et al.*, 1994)。西部太平洋赤道域では、厚さが 100 m 程度にまで及ぶバリアレイヤーの存在が報告されている (Mackey *et al.*, 1995)。バリアレイヤーが存在する西部太平洋赤道域の等温層内では栄養塩は少なく、硝酸塩は枯渇しているのに対して、東部太平洋赤道域では豊富な硝酸塩が表層にもたらされていることから、太平洋赤道域では西部から東部にかけて表層に顕著な硝酸塩勾配が認められる (Eldin *et al.*, 1997)。

#### 1-1-5 西部太平洋赤道域における物質循環研究

西部から東部にかけての表層での顕著な硝酸塩勾配により、東部太平洋赤道域の表面 chl-*a* 濃度が高いことは海色衛星による観測で明らかである (McClain, 2009)。しかし、東部太平洋赤道域の水柱積算 chl-*a* 量が 25–30 mg m<sup>-2</sup> と見積もられているのに対し (Chavez *et al.*, 1996)、155°E の西部太平洋赤道域で見積もられた水柱積算 chl-*a* 量は 23–32 mg m<sup>-2</sup> (Mackey *et al.*, 1995) と両海域で大きな違いはない。西部太平洋赤道域では水温躍層や硝酸塩躍層が深いいため表層の硝酸塩は枯渇しているが、植物プランクトン分布は顕著な亜表層極大を形成してお

り、水柱全体では東部太平洋赤道域に匹敵する chl-*a* 量があると指摘されている (Mackey *et al.*, 1997)。しかし、西部太平洋赤道域は植物プランクトンの分布深度が深くなっているが、実際には硝酸塩の枯渇している表層にも多くの *Prochlorococcus* が分布していることが報告されている (Blanchot *et al.*, 2001)。*Synechococcus* やピコ真核植物プランクトンは西部太平洋赤道域よりも東部太平洋赤道域で多く出現するが、*Prochlorococcus* の現存量は両海域でほとんど変わらないか、むしろ西部太平洋赤道域で多いと報告されている (Blanchot and Rodier, 1996; Blanchot *et al.*, 2001; Landry and Kirchman, 2002)。

西部太平洋赤道域における水柱積算一次生産は、1983 年から 1998 年の間に 1°N-2°S、140°E-175°E の範囲で測定された結果から  $316 \pm 13 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  と見積もられている (Le Borgne *et al.*, 2002a)。この値は Le Borgne *et al.*, (2002a) が同期間に東部太平洋赤道域で見積もった値 ( $644 \pm 15 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) の約半分であり、西部太平洋赤道域と東部太平洋赤道域では水柱積算 chl-*a* 量に大きな差はないにもかかわらず水柱積算一次生産の差は大きく異なることが示されている。西部太平洋赤道域の一次生産はその 10-75%が水温躍層付近の水深 50-110 m に形成される chl-*a* 亜表層極大で行われており、chl-*a* 亜表層極大では光が弱いため chl-*a* 量が高い割に一次生産が抑制されると指摘されている (Mackey *et al.*, 1997)。

Le Borgne *et al.*, (2002a) は、西部太平洋赤道域で見積もった一次生産は 140°E-175°E の範囲で一定ではなく、東方に向かって減少することも示しており、それはこの範囲において水温躍層が東方で深くなったためであると指摘している。エルニーニョ期には西部太平洋赤道域で水温躍層は浅くなることから、硝酸塩躍層が浅くなって chl-*a* 亜表層極大も浅くなり、西部太平洋赤道域の一次生産が高まることが示唆されている (Mackey *et al.*, 1997)。前述したように、東部

太平洋赤道域ではエルニーニョ期に一次生産は大きく低下することが示されているが(Barber *et al.*, 1996)、西部太平洋赤道域ではむしろエルニーニョ期には一次生産が増加し、ENSO に対する一次生産への影響は東部太平洋赤道域とは異なることが示唆されている。

## 1-2 研究の目的

西部太平洋赤道域では表層で硝酸塩が枯渇しているため、水温躍層付近に chl-*a* 亜表層極大が形成されるが、その深度が ENSO に応答して変動することによって西部太平洋赤道域の植物プランクトン現存量と一次生産は大きく変化すると考えられている(Mackey *et al.*, 1997; Le Borgne *et al.*, 2002a)。しかし、東部太平洋赤道域に比べるとこれまで西部太平洋赤道域で詳細な植物プランクトン現存量やその種組成、一次生産の鉛直分布について測定された事例は少なく(Le Bouteiller *et al.*, 1992; Mackey *et al.*, 1995; Blanchot and Rodier, 1996; Blanchot *et al.*, 2001)、特に、西部太平洋赤道域で異なる ENSO ステージに対する比較研究はほとんどない(Mackey *et al.*, 1997)。さらに、西部太平洋赤道域と東部太平洋赤道域では植物プランクトン種組成や一次生産が大きく異なることは明らかとなっているが、両海域の境界付近における知見は皆無である。そのため、両海域で大きく異なる植物プランクトン分布や現存量がどのように遷移しているのか、またのその一次生産への影響といった知見が無く、太平洋赤道域全体を見通した炭素循環研究はあまり進展していない。衛星観測では亜表層極大を形成する植物プランクトンの詳細な生態を捉えることは困難であることから、同海域の調査には船舶による鉛直的な採水観測が必要不可欠であることも研究の進捗を遅らせる一因となっている。

以上の背景をふまえて本研究では、10年にわたって太平洋西部から中部の赤

道上で船舶観測を継続的に実施することで、これまで知見が乏しかった西部から東部太平洋赤道域における植物プランクトンや一次生産の鉛直分布とその変動要因を明らかにし、さらに ENSO に伴う水塊構造の変化が植物プランクトン分布および一次生産にどのような影響を及ぼすのか、ENSO に対する植物プランクトンの応答を評価することを目的とする。

### 1-3 論文の構成

本論文は、第 1 章「序論」、第 2 章「植物プランクトン群集動態」、第 3 章「暖水域表層への栄養塩供給をもたらす乱流混合の影響」、第 4 章「一次生産の変動」、第 5 章「総合考察」第 6 章「摘要」の全 6 章から成っている。

第 1 章では、植物プランクトン分布や一次生産等の太平洋赤道域における炭素循環に関する従来の知見及び解明すべき課題と本研究の目的を記す。

第 2 章では、西部から中部太平洋赤道域における植物プランクトン群集動態について述べる。特に太平洋赤道域で優占するピコ植物プランクトン群集について、真光層内での硝酸塩濃度に応じた分布について考察する。

第 3 章では、西部太平洋赤道域で優占しているシアノバクテリアの細胞内色素の鉛直分布から乱流混合層を推定し、風成混合による表層への栄養塩供給過程について考察する。

第 4 章では、海域間で異なる一次生産について、chl-*a* 鉛直分布との関係について考察する。さらに、ENSO によるピコ植物プランクトン群集動態の変動が一次生産に及ぼす影響について考察する。

第 5 章では、西部太平洋赤道域の水塊構造と ENSO に伴う変動が一次生産にどのような影響を及ぼすのかについて考察する。

第 6 章では、本研究で得られた成果についてまとめを述べる。

## 第 2 章 植物プランクトン群集動態

### 2-1 序論

太平洋赤道域の西部と東部では栄養塩濃度が異なることから、両海域で植物プランクトンは大きく異なった鉛直分布をしている。東部太平洋赤道域は水温躍層が浅く、湧昇しているため表層にも十分な栄養塩が存在しており、西部太平洋赤道域に比べて表面の植物プランクトンが多いことが衛星でもはっきり捉えられる (McClain, 2009)。一方で、西部太平洋赤道域の表層は硝酸塩が枯渇しているため植物プランクトン分布が少ないが、硝酸塩躍層付近に植物プランクトンは顕著な亜表層極大を形成しており、太平洋赤道域の東西で水柱全体の chl-*a* 量に大きな差は無い (Mackey *et al.*, 1997)。

西部太平洋赤道域では、バリアレイヤーによって水塊の混合が抑制されて、硝酸塩躍層と chl-*a* 亜表層極大が維持されることが示唆されている (Mackey *et al.*, 1995)。太平洋赤道域の西部と東部で異なる水塊構造が硝酸塩濃度および植物プランクトン分布の両海域での違いを生じさせる大きな要因だと考えられるが、その境界付近における植物プランクトン分布に関する知見はない。また、ENSO は太平洋赤道域の水塊構造を大きく変化させるが、ENSO が植物プランクトン分布に及ぼす知見が西部太平洋赤道域では少なく、水塊構造の変化に伴う栄養塩分布の変動が植物プランクトン群集動態に及ぼす影響を太平洋赤道域全体において評価することは困難である。

本章では、栄養塩が枯渇している西部から豊富な栄養塩が存在している中部太平洋赤道域において、太平洋赤道域で優占するピコ植物プランクトン群集が東西の硝酸塩濃度の違いに応じて、また ENSO によってどのように分布が変動するのか考察する。

## 2-2 材料と方法

### 2-2-1 船舶観測およびサンプリング

観測点は 143°E から 160°W の西部から中部太平洋の赤道上に設定した(図 1)。1994 年から 1997 年までは海洋調査船「かいよう」、1997 年から 2003 年までは海洋地球研究船「みらい」によって年に一度もしくは二度の観測を実施した。通常、西部太平洋赤道域の表面水温は 12 月から 4 月にかけて高く、エルニーニョはこの時期に強まるような季節変動を示す(Wang and Fiedler, 2006)。また長期観測における季節変動の影響を最小限にとどめるために、船舶観測は北太平洋の冬期である 11 月から 2 月の間に実施した。航海番号および観測期間は表 1 に示しており、各航海の観測内容詳細は次のウェブサイトで閲覧可能である(<http://www.godac.jamstec.go.jp/cruisedata/j/>)。1997-1998 年には、1997 年 12 月および 1998 年 2 月にそれぞれ KY97-14 航海と MR98-01 航海の 2 航海を実施している。KY97-14 航海では 144.3°E から 180°まで、MR98-01 航海では 180°から 163.5°W までの観測を実施しており、両航海を併せて西部から中部太平洋赤道域における観測とした。

船舶観測に伴う採水は表面から 200m まで行い、ニスキンボトルは重金属の汚染による一次生産への影響を避けるため 1N 塩酸で洗浄し(Fitzwater *et al.*, 1982)、植物プランクトンへのゴム毒性を避けるためシリコーンゴムの蓋閉用バンドおよび O リングを取り付け(Price *et al.*, 1986)、表面海水はプラスチックバケツで採水した。1994 年から 1998 年までは直接ケブラーロープに SBE 19 CTD profiler (Sea-Bird Electronics) とニスキンボトルを取り付けて行った。ただし、1999 年以降はワイヤーケーブルに SBE 911plus CTD profiler (Sea-Bird Electronics) を取り付けたニスキンロゼットシステムを用いているため、完全なメタルフリーとはなっていない。

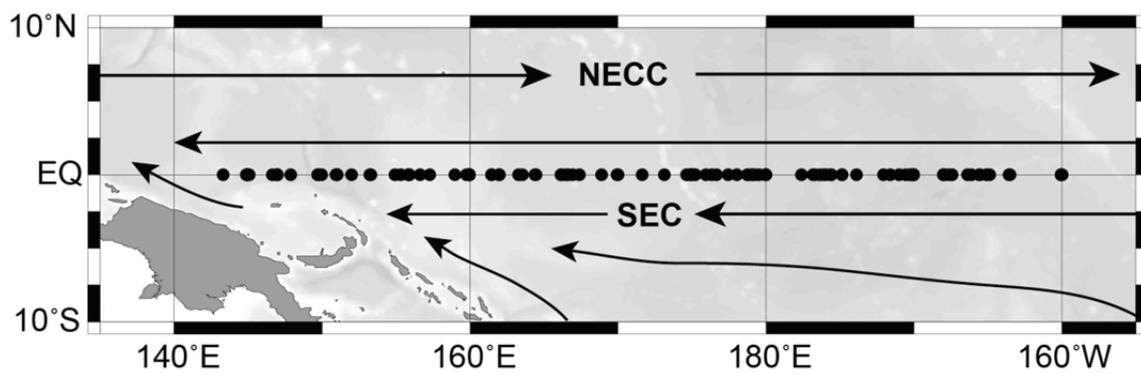


図 1. 1994-2003 年に実施した船舶観測点および西部から中部太平洋赤道域を流れる主な表層流

表 1. 航海情報、観測期間、ENSO 状態

<i>Cruise name</i>	<i>Ship</i>	<i>Longitude</i>	<i>Month/Year</i>	<i>ENSO status</i>	<i>Chl-a analysis<sup>a</sup></i>
K94-06	<i>Kaiyo</i>	147°E–165°W	Nov–Dec 1994	El Niño	Spectrofluorometry
K95-11	<i>Kaiyo</i>	147°E–165°W	Dec 1995 –Jan 1996	La Niña	Spectrofluorometry
K97-01	<i>Kaiyo</i>	175.3°E–167.3°W	Jan 1997	La Niña	Turner fluorometry (A)
KY97-14	<i>Kaiyo</i>	143.3°E–180°W	Dec 1997	El Niño	Spectrofluorometry
MR98-01	<i>Mirai</i>	180°E–163.5°W	Feb 1998	El Niño	Spectrofluorometry
MR98-K02	<i>Mirai</i>	145°E–170.2°W	Jan 1999	La Niña	Spectrofluorometry
MR99-K07	<i>Mirai</i>	145°E–170.1°W	Nov–Dec 1999	La Niña	Spectrofluorometry
MR00-K08	<i>Mirai</i>	145°E–160°W	Jan 2001	La Niña	Spectrofluorometry
MR02-K01	<i>Mirai</i>	145°E–160°W	Jan–Feb 2002	Normal	Spectrofluorometry
MR02-K06	<i>Mirai</i>	145°E–160°W	Dec 2002 –Jan 2003	El Niño	Turner fluorometry (NA)

<sup>a</sup>Chl-*a* の分析には、三つの異なる測定法が用いられた：分光蛍光光度計による非酸添加法；ターナー蛍光光度計による酸添加法（A）；ターナー蛍光光度計による非酸添加法（NA）。

### 2-2-2 水塊環境

混合層の下端と等温層の下端の間の層はバリエイヤーと定義されている (Lukas and Lindstrom 1991) (図 2)。混合層および等温層はそれぞれ表面の値より密度が  $0.125 \sigma_{\theta}$  以上異なった深度および水温が  $0.5 \text{ }^{\circ}\text{C}$  以上異なった深度と定義されるが (Monterey and Levitus, 1997)、水塊構造をより詳細に表すには混合層の密度変化として  $0.03 \sigma_{\theta}$  の使用が推奨されている (de Boyer Montégut *et al.*, 2004)。本研究では de Boyer Montégut *et al.*, (2004) に従って、極表層の昼夜変動の影響を除去するため基準深度を 10 m とし、混合層および等温層の深度は、それぞれ 10 m 深度の値より密度が  $0.03 \sigma_{\theta}$  以上異なった深度および水温が  $0.5 \text{ }^{\circ}\text{C}$  以上異なった深度とした。また、水温躍層は水深 200 m 内で最も温度勾配の強い深度とした。海水中の光合成有効放射 (PAR) は正中時刻付近に MER-1010 システム (Biospherical Instruments) または SPMR システム (Satlantic) を海中に投下して測定し、表面光量の 1% 深度を真光層と定義した。栄養塩 (硝酸塩、亜硝酸塩、リン酸塩、溶存ケイ酸、アンモニア) は栄養塩分析装置 (TrAAcs 800; Bran+Luebbe) を用いて船上で測定した。

### 2-2-3 植物プランクトン色素分析

植物プランクトン色素分析は従来の蛍光法による chl-*a* 測定と液体クロマトグラフィー (HPLC) による測定を実施した。蛍光法測定は分光蛍光光度計 (RF-5000; 島津製作所) またはターナー蛍光光度計 (model 10-AU; Turner Designs) を用いて行った。分光蛍光光度計では、非酸添加法 (Welschmeyer, 1994) による測定を実施したが、ターナー蛍光光度計では非酸添加法または酸添加法 (Holm-Hansen *et al.*, 1965) による測定を実施しており、航海によって用いた装置および測定法が異なる (表 1)。ターナー蛍光光度計による酸添加法で測定した chl-*a* 値は分光

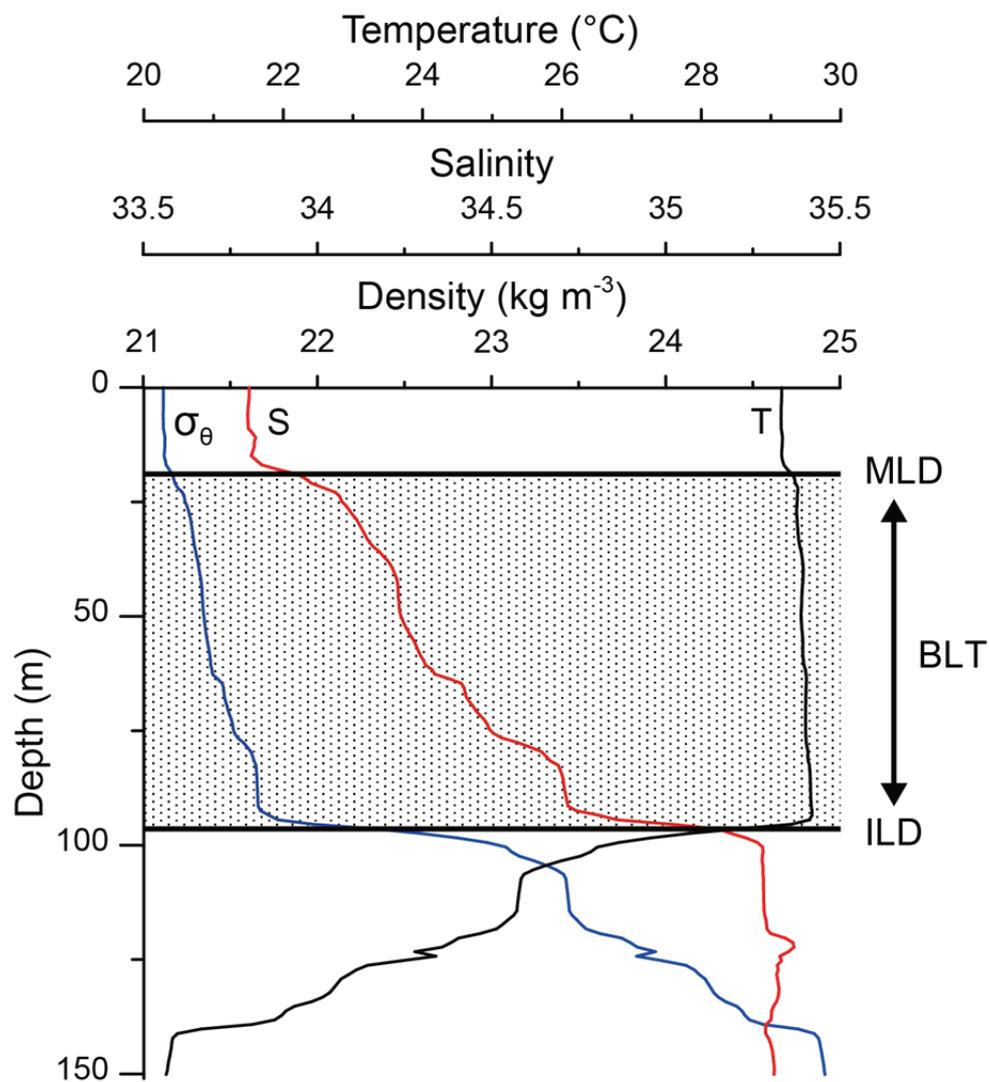


図 2. バリアレイヤーが生じている水塊構造の水温 (T)、塩分 (S) および密度 ( $\sigma_\theta$ ) の鉛直分布

MLD は混合層深度、ILD は等温層深度、網掛け部分の BLT はバリアレイヤーの厚さを表す。

蛍光光度計による非酸添加法で測定した値よりも 11% 低く (図 3a:  $p < 0.01$ ,  $n = 508$ )、ターナー蛍光光度計による非酸添加法で測定した chl-*a* 値は分光蛍光光度計による非酸添加法で測定した値よりも 11% 高い (図 3b:  $p < 0.01$ ,  $n = 517$ ) 結果となっている。測定手法および装置の違いによって chl-*a* 値に差異が生じていることから、本研究では、最も分析サンプル数の多い分光蛍光光度計による非酸添加法で得られた chl-*a* 値をその後の解析に用いた。ただし、K97-01 航海および MR98-K02 航海ではその手法での有効な測定値が得られておらず、K97-01 航海はターナー蛍光光度計による酸添加法の値を、MR02-K06 航海ではターナー蛍光光度計による非酸添加法の値を使用した。HPLC (Waters) は MR00-K08、MR02-K01、MR02-K06 航海においてピリジンを含む移動相に C<sub>8</sub> カラムを用いた測定法で実施した (Zapata *et al.*, 2000)。

蛍光法による chl-*a* 測定では、0.5 L の海水サンプルを直径 47 mm、孔径 0.4  $\mu\text{m}$  のポリカーボネートフィルターを用いて 0.02 MPa 以下の圧力で引いてろ過した。ろ過したフィルターは直ちに N,N-dimethylformamide (DMF) に浸漬し、-20 °C の暗所に 24 時間以上保管して chl-*a* の抽出を行った後 (Suzuki and Ishimaru, 1990)、船上にて航海中に測定した。サイズ分画 chl-*a* の測定は分光蛍光光度計による非酸添加法で実施し、1L の海水サンプルを多段ろ過にて孔径 10  $\mu\text{m}$ 、2  $\mu\text{m}$ 、0.4  $\mu\text{m}$  のポリカーボネートフィルターに順に通して行った。蛍光光度計はスタンダード chl-*a* (Sigma) を用いて校正した。HPLC 測定では、3-5 L の海水サンプルを直径 47 mm のワットマン GF/F フィルターでろ過し、真空にして水分を除去した後 (Furuya *et al.*, 1998)、蛍光法と同様に DMF で植物プランクトン色素を抽出した。

#### 2-2-4 フローサイトメトリー

MR99-K07、MR00-K08、MR02-K01 および MR02-K06 航海では、ピコ植物プラ

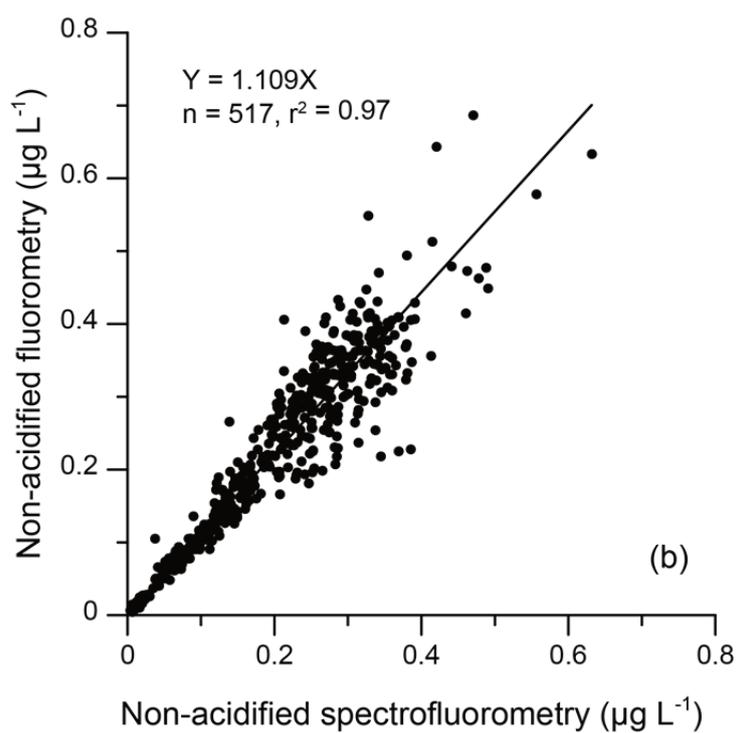
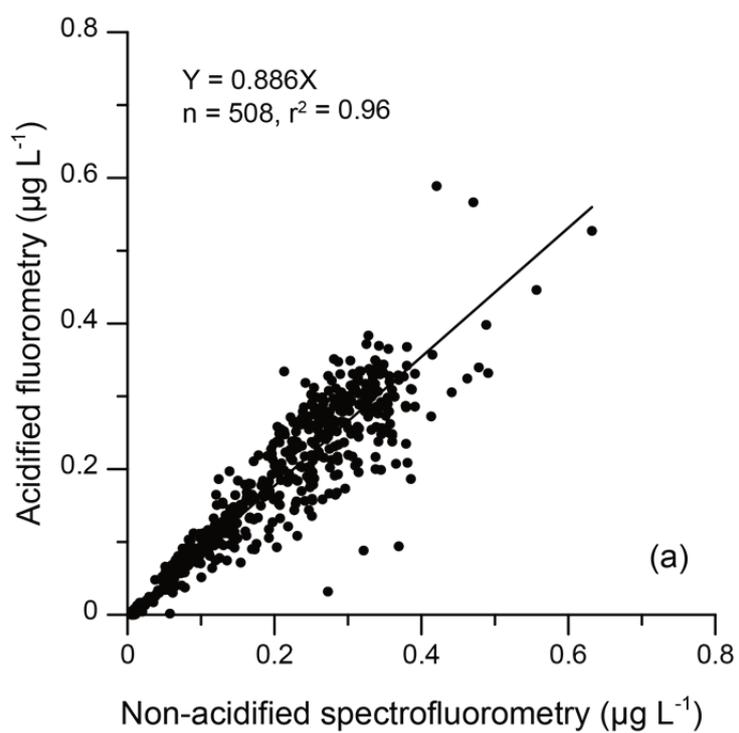


図 3. (a) 分光蛍光光度計（非酸添加法）とターナー蛍光光度計（酸添加法）との関係および、(b) 分光蛍光光度計（非酸添加法）とターナー蛍光光度計（非酸添加法）との関係

ンクトン細胞数をフローサイトメータ (BRYTE-HS; Bio-Rad Laboratories) で計測した。海水サンプルは 10  $\mu\text{m}$  のフィルターでろ過した後、ろ液をグルタルアルデヒドで固定した (最終濃度 1%)。計測までは 4  $^{\circ}\text{C}$  で暗所に保管し、固定後 24 時間以内に船上で計測した。なお、予備解析において固定直後に計数したサンプルと固定後 24 時間経過した後に計数したサンプルで計測値に差はないことを確認している。

フローサイトメトリーシステムの仕様を表 2 に示す。計測データは WinBryte ソフトウェア (Bio-Rad Laboratories) を用いてリストモードで保存し、細胞数および細胞サイズは前方散乱シグナルから求めた。ピコ植物プランクトン群集は細胞サイズおよび蛍光特性により *Prochlorococcus*、*Synechococcus*、ピコ真核植物プランクトンの 3 グループに分類した。ピコ植物プランクトン群集の内、原核緑藻類の *Prochlorococcus* は最も小さな植物プランクトンであり、フローサイトメトリーによる予備解析では大部分の *Prochlorococcus* は 1  $\mu\text{m}$  以下の画分で検出された。らん藻類の *Synechococcus* は *Prochlorococcus* よりもやや大きく、予備解析では 1  $\mu\text{m}$  以下の画分にも 1-2  $\mu\text{m}$  画分にも細胞が検出されており、1  $\mu\text{m}$  前後の大きさであった。ピコ真核植物プランクトンは *Prochlorococcus* や *Synechococcus* よりも細胞径が大きく、細胞径がおおよそ 1  $\mu\text{m}$  以上の群集をピコ真核植物プランクトンとした。*Synechococcus* はフィコエリスリン蛍光を示すオレンジの蛍光によって *Prochlorococcus* とピコ真核植物プランクトンとは区別した。表層付近の *Prochlorococcus* 群集については、全体的に蛍光強度が弱く、サイトグラム上で完全にノイズと *Prochlorococcus* の蛍光シグナルとを分離することができなかった。そのため、Blanchot and Rodier (1996) が示したように、表層付近の蛍光強度が弱い *Prochlorococcus* 群集については、サイトグラムから得られた蛍光分布のヒストグラムから、ノイズと重なっていないヒストグラム

表 2. フローサイトメトリーシステム仕様

Model	BRYTE HS (Bio-Rad Laboratories Inc)	
Light source	75W Xenon arc lamp	
Excitation wavelength	350–650 nm	
Detector	high-performance PMT	
Analyzed volume	75 $\mu$ l	
Flow rate	10 $\mu$ l min <sup>-1</sup>	
Sheath fluid	Milli-Q water	
Excitation filter	Excitation filter	390–490 nm
block (B2)	Beam-splitter	510 nm
	Emission filter	515–720 nm
Fluorescence	Emission filter 1	565–605 nm
separator block (OR1)	Beam-splitter	600 nm
	Emission filter 2	>615 nm

の頂点より右側部分を二倍することで求めた。

## 2-3 結果

### 2-3-1 太平洋赤道域の海域区分

太平洋赤道域の植物プランクトン分布と栄養塩分布との関係进行评估するために、太平洋赤道域を表面の硝酸塩濃度の違いに基づいて分けした。硝酸塩濃度が  $0.1 \mu\text{M}$  以下と  $4 \mu\text{M}$  以上の海域はそれぞれ貧栄養海域および富栄養海域と定義されていることから(Barber and Chavez, 1983)、太平洋赤道域を以下の 3 海域に区分した。

暖水域：表面における硝酸塩濃度  $0.1 \mu\text{M}$  の等値線の西側海域

湧昇域：表面における硝酸塩濃度  $4 \mu\text{M}$  の等値線の東側海域

移行域：暖水域と湧昇域の間の海域

太平洋赤道域の表層の水塊構造は ENSO の状態によって大きく変動し、WPWP はエルニーニョ期には東へ拡大し、ラニーニャ期には西へと移動する。観測を行った 1994 年から 2003 年までの ENSO 状態およびその強さを多変量 ENSO インデックス (Multivariate ENSO Index; MEI) (Wolter and Timlin, 1998) で示す (図 4a)。MEI は米国海洋大気局が提供する以下のウェブサイトで提供されており (<http://www.esrl.noaa.gov/psd/people/klaus.wolter/MEI/>)、MEI はエルニーニョ時には正の値となり、ラニーニャ時には負の値となる。1994-1995 年、1997-1998 年および 2002-2003 年にかけての冬期の MEI は正の値となっており、エルニーニョの状態にあった。1995-1996 年、1996-1997 年、1998-1999 年、1999-2000 年および 2000-2001 年にかけては冬期の MEI は負の値となっており、ラニーニャ状態にあった。ただし、2001-2002 年にかけての冬期観測時期には、MEI はわずかに負の値となっているがその前後は正の値となっていることから、この期間

の ENSO 状態はエルニーニョでもラニーニャでもなく、McPhaden (2004) に示されているノーマルな状態とした。それぞれの観測航海実施時の ENSO 状態は表 1 に示す。

ラニーニャ期には塩分 35 を超える表面で比較的高塩分な水塊は  $180^{\circ}$  よりも西に広がっているが、エルニーニョ期には表面が低塩分となった水塊が東に広がっている様子が船舶観測で捉えられた (図 4b)。1997-1998 年に発生したエルニーニョの規模は 20 世紀最大と報告されており (McPhaden, 1999)、表面の低塩分水塊が  $180^{\circ}$  よりもはるか東方へ移動した (図 4b)。また、表面の硝酸塩濃度が  $0.1 \mu\text{M}$  以下の水塊もエルニーニョ期には東へ広がっており、本研究で実施した  $160^{\circ}\text{W}$  以西の観測範囲内では硝酸塩濃度が  $4 \mu\text{M}$  を超える湧昇域は全航海を通してラニーニャ期間にのみ現れた (図 4c)。1994 年 (K94-06) および 1997-1998 年 (KY97-14、MR98-01) のエルニーニョ期に行った観測では、WPWP の東方への拡大によって硝酸塩濃度が  $0.1 \mu\text{M}$  以下の水塊は観測域よりも東へ拡がり、観測域全域が暖水域となった。ただし、1997-1998 年の大規模エルニーニョ期に行った観測では、暖水域内において表面で  $0.1 \mu\text{M}$  以上の硝酸塩が存在する観測点もあった (図 4c)。2002-2003 年のエルニーニョは 1997-1998 年のエルニーニョと比べると規模が小さく、暖水域の東端は  $180^{\circ}$  付近に確認されが、ラニーニャ期には暖水域の東端はラニーニャの規模に関係なく  $160^{\circ}\text{E}$  付近に確認された (図 4c)。

### 2-3-2 ENSO に伴う暖水域の水塊変動

1994 年から 2003 年の間に行った各航海の水温、塩分、硝酸塩、リン酸塩、溶解ケイ酸および chl-*a* 量の鉛直断面図を図 5 に示す。高水温の水塊である WPWP がエルニーニョ期に東部太平洋赤道域へ拡大すると、等温層は暖水域の東部で

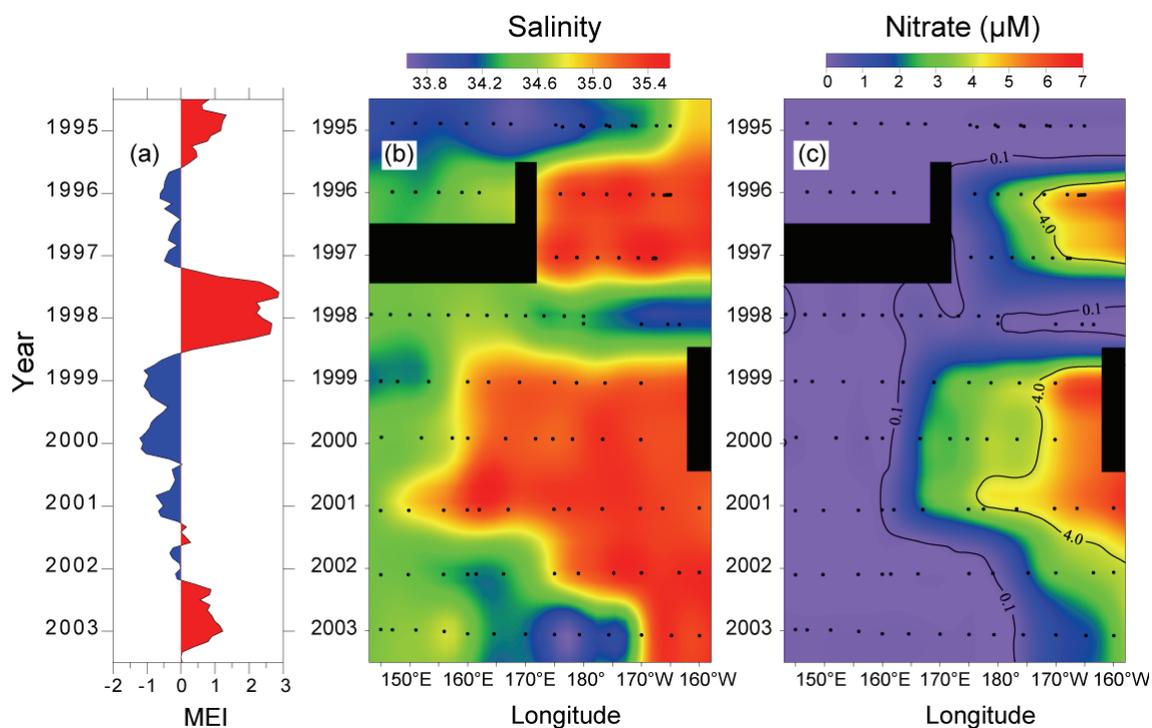


図 4. 1994-2003 年の (a) 多変量 ENSO インデックス (MEI)、(b) 表面塩分、(c) 表面硝酸塩濃度の時系列分布

MEI 値の正と負の値はそれぞれエルニーニョ期とラニーニャ期を表す。図 4b および 4c は 143°E から 160°W の範囲で示し、観測点の間隔が 10 度以上ある海域はデータ欠損域として黒塗りで示している。図中の黒点は船舶観測点を示す。

**El Niño  
K94-06  
Nov. – Dec. 1994**

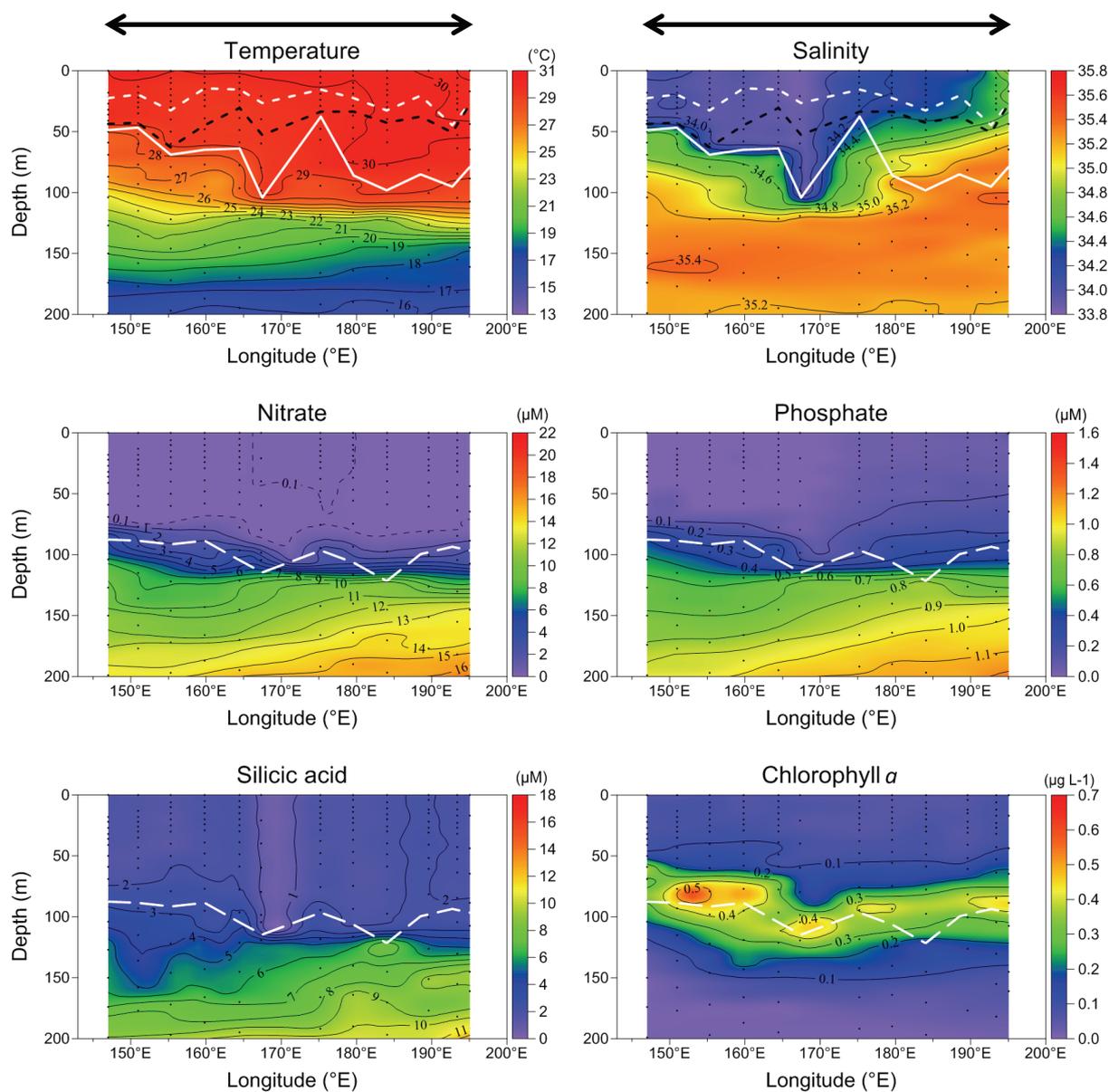
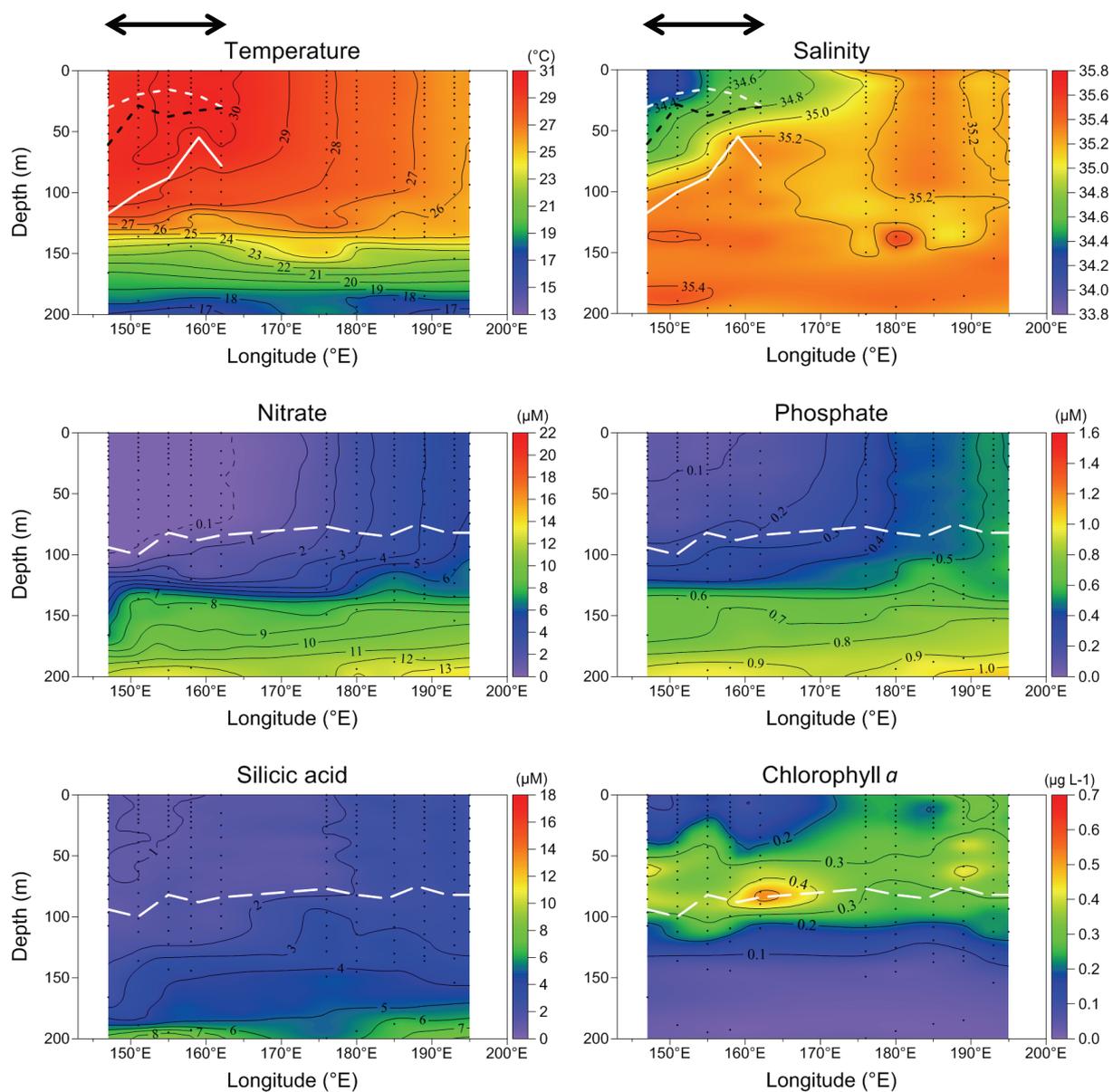


図 5. 水温、塩分、硝酸塩、リン酸塩、溶存ケイ酸、および chl-*a* の鉛直断面図 (K94-06)

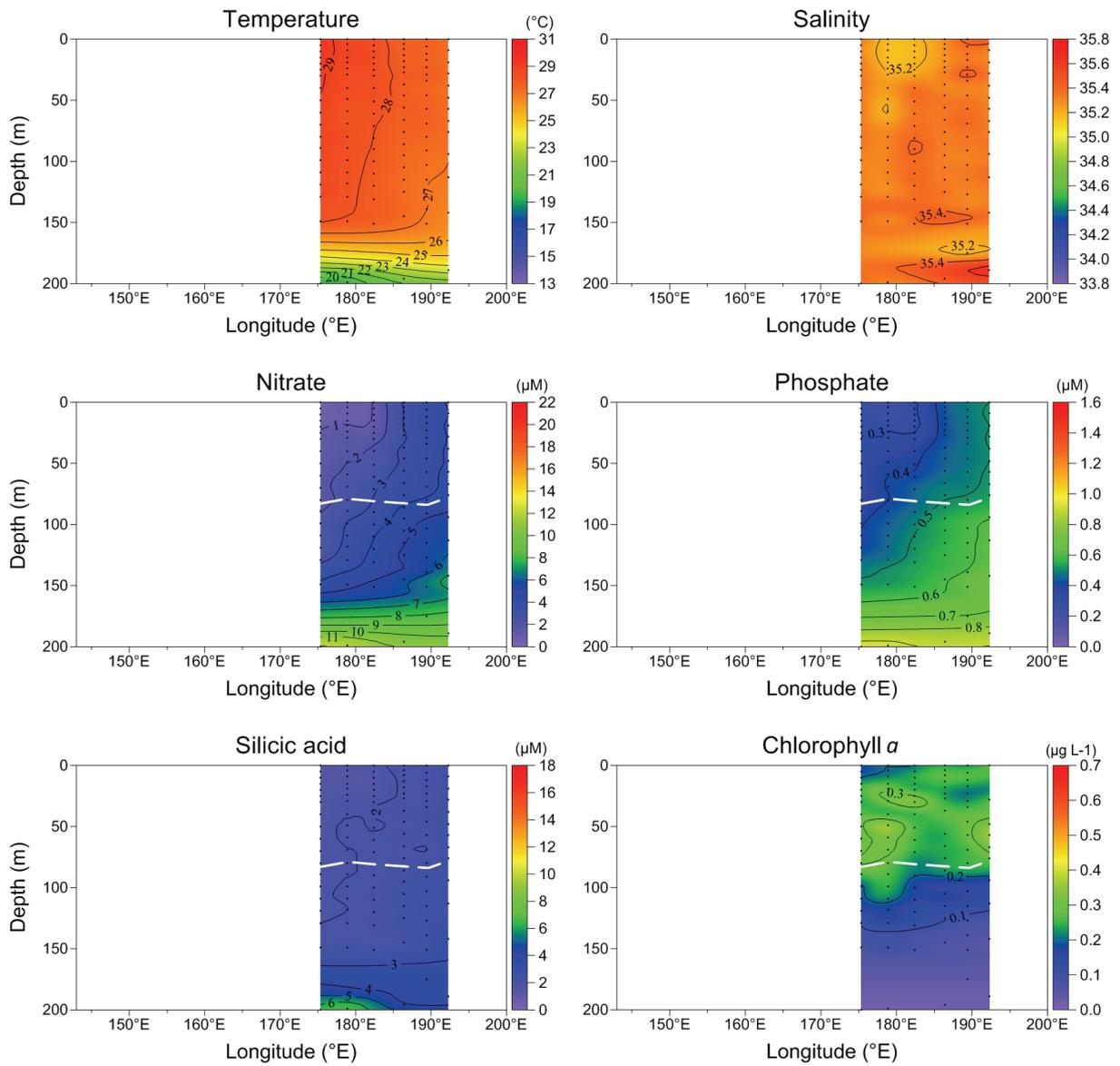
図上の矢印は暖水域の範囲を示す。水温および塩分分布図中に挿入した白破線、黒破線および白実線は、それぞれ暖水域における  $\Delta 0.03 \sigma_\theta$  (混合層)、 $\Delta 0.125 \sigma_\theta$  および  $\Delta 0.5 \text{ }^\circ\text{C}$  (等温層) の深度を表す。栄養塩および chl-*a* 分布図中に挿入した白破線は真光層 (1%光量層) の深度を示す。K97-01 および MR02-K06 航海の chl-*a* データはターナー蛍光光度計により、それぞれ酸添加法および非酸添加法で測定し、その他の航海では分光蛍光光度計による非酸添加法で測定している。

**La Niña**  
**K95-11**  
**Dec. 1995 – Jan. 1996**



☒ 5. (K95-11)

**La Niña  
K97-01  
Jan. 1997**



☒ 5. (K97-01)

**El Niño**  
**KY97-14: Dec. 1997**  
**MR98-01: Jan. 1998**

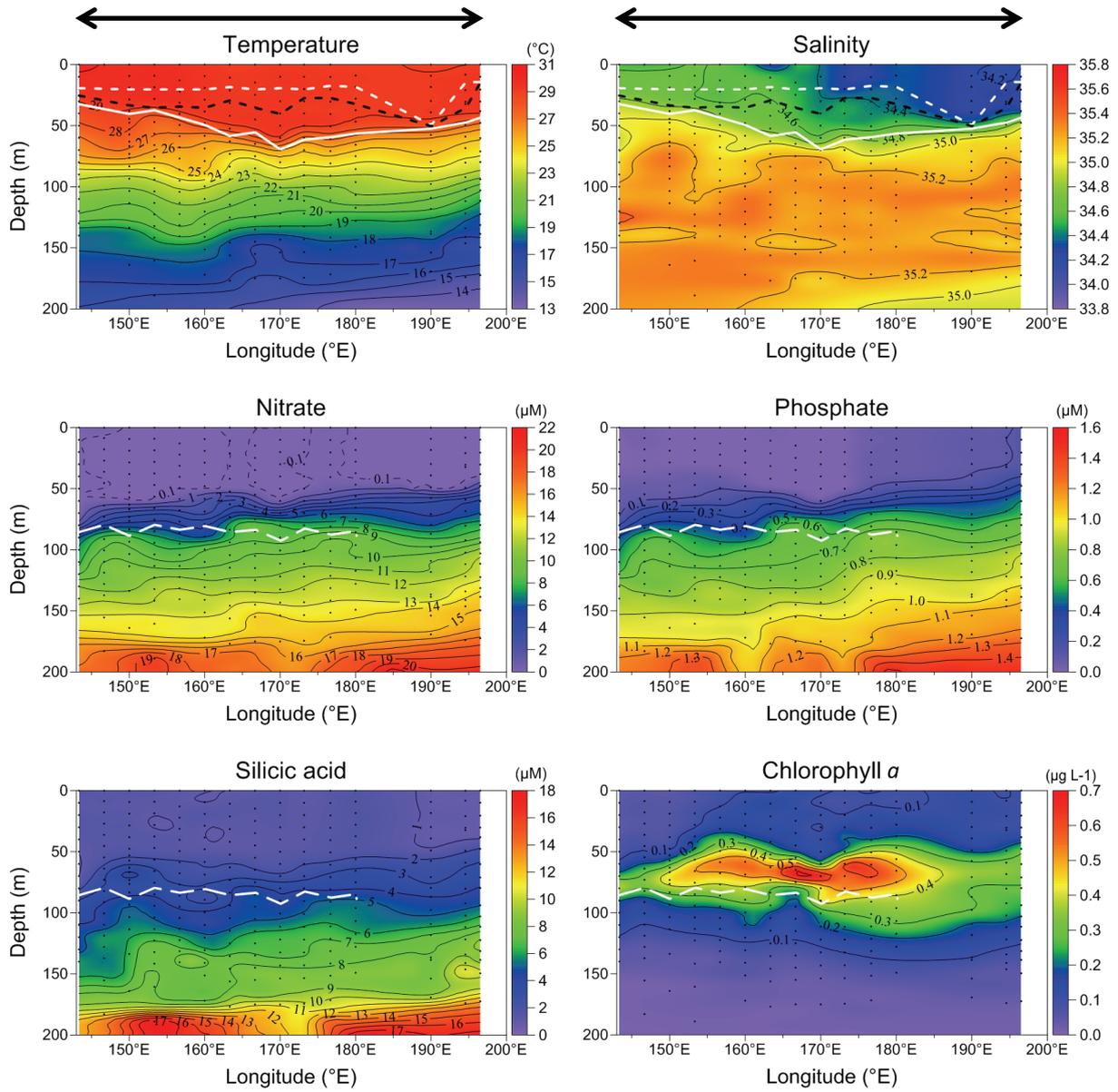
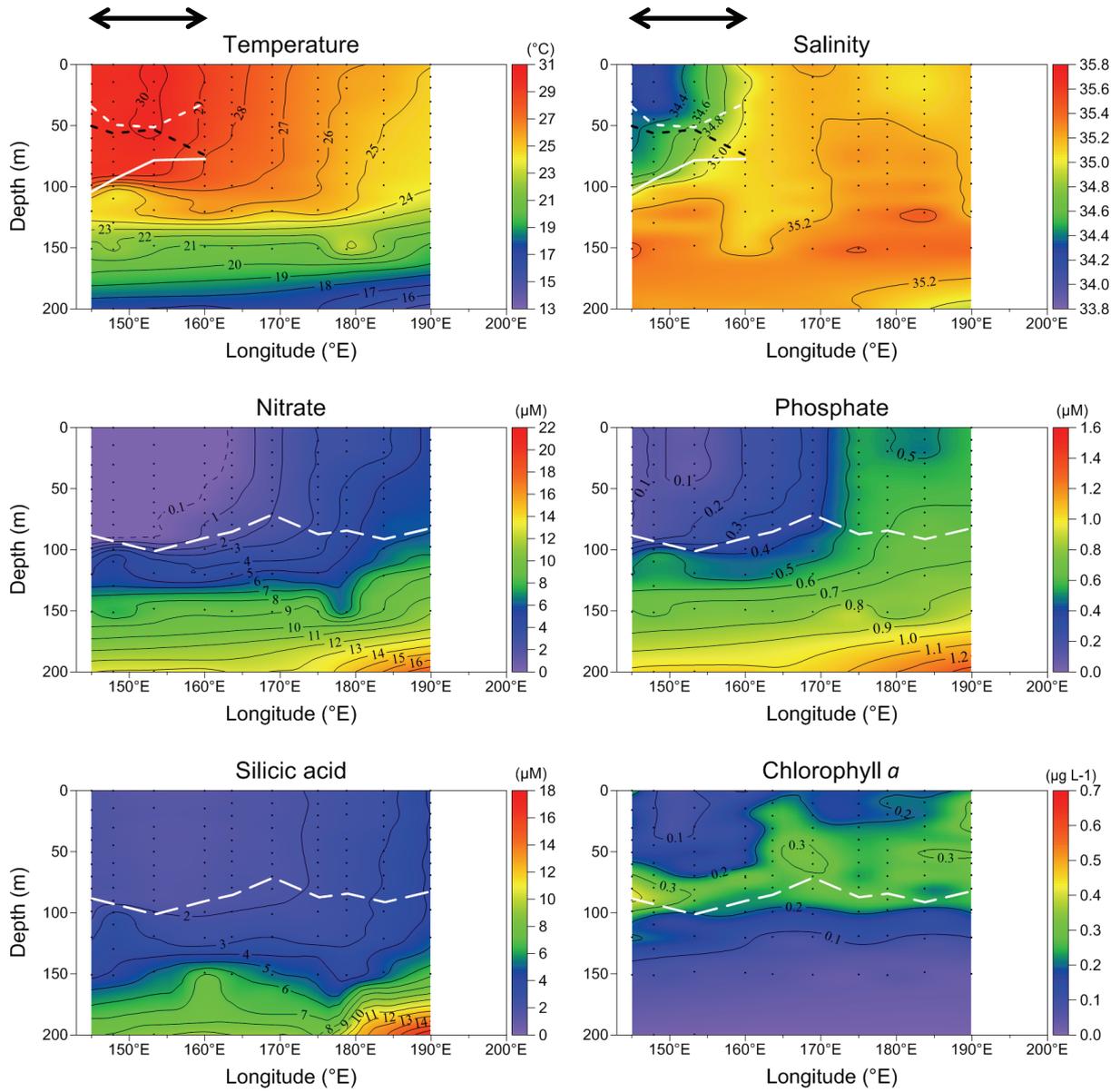


図 5. (KY97-14, MR98-01)

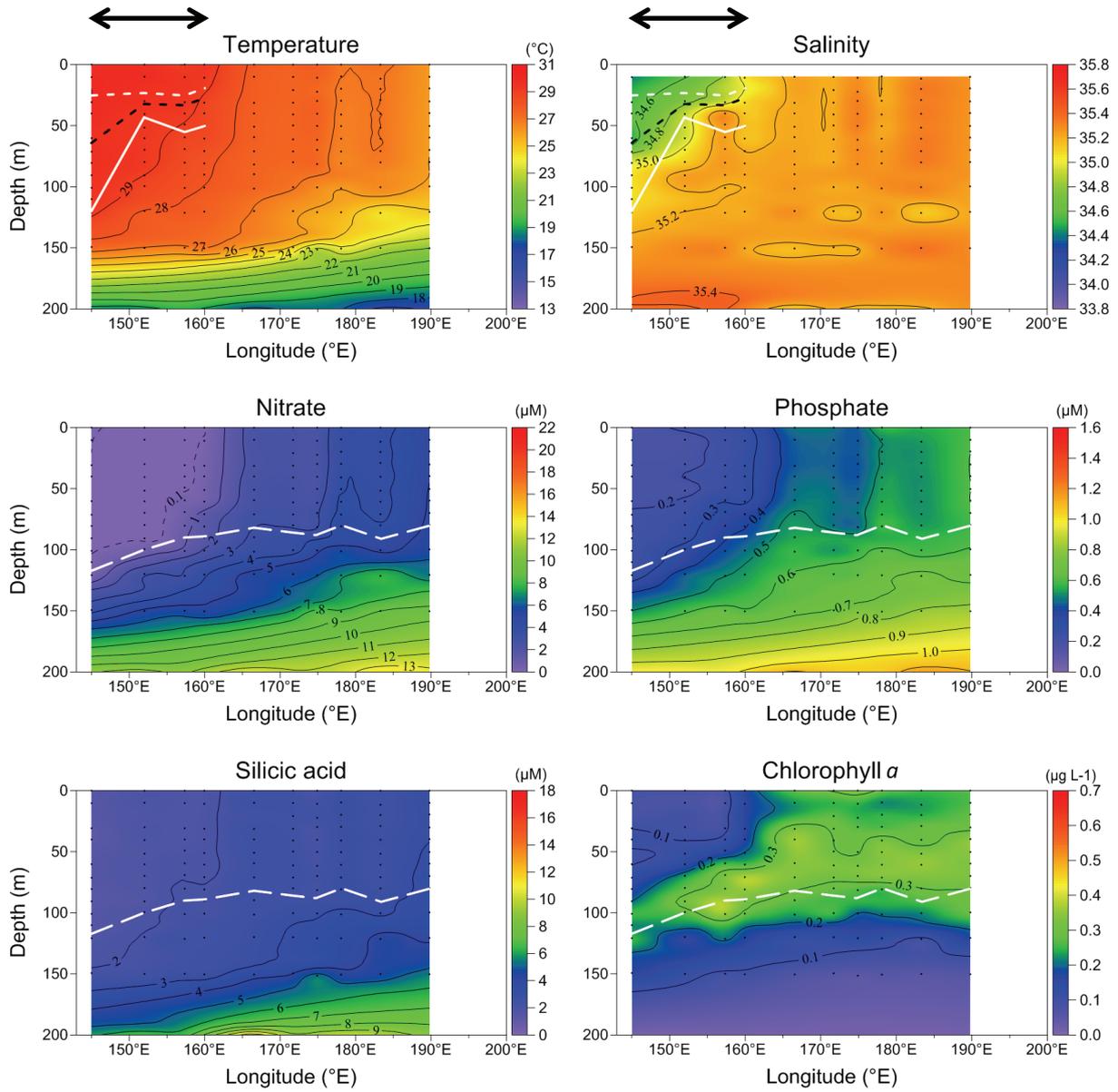
真光層深度の情報について、MR98-01 航海のデータは欠損している。

**La Niña**  
**MR98-K02**  
**Jan. 1999**



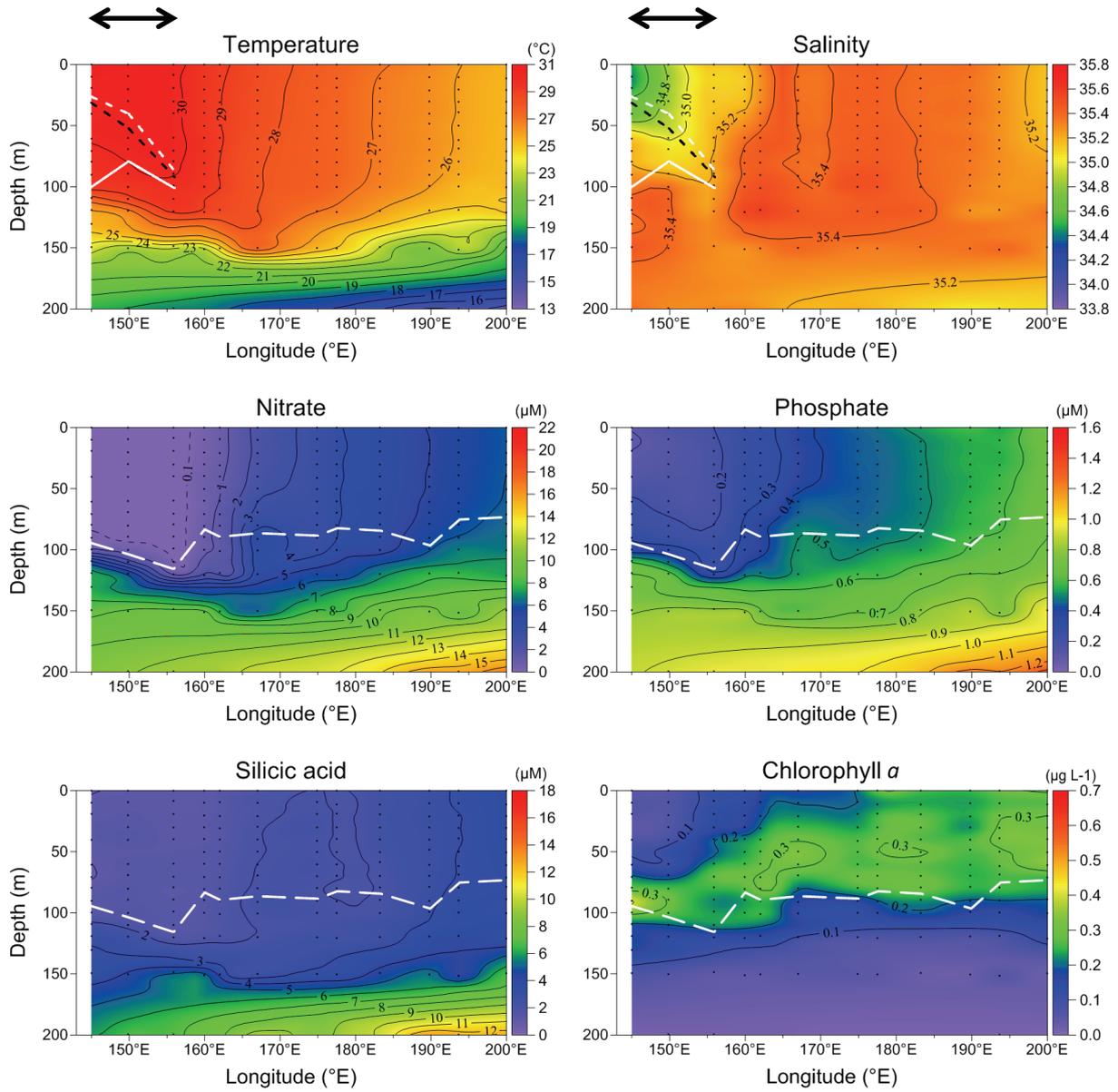
☒ 5. (MR98-K02)

**La Niña**  
**MR99-K07**  
**Nov. – Dec. 1999**



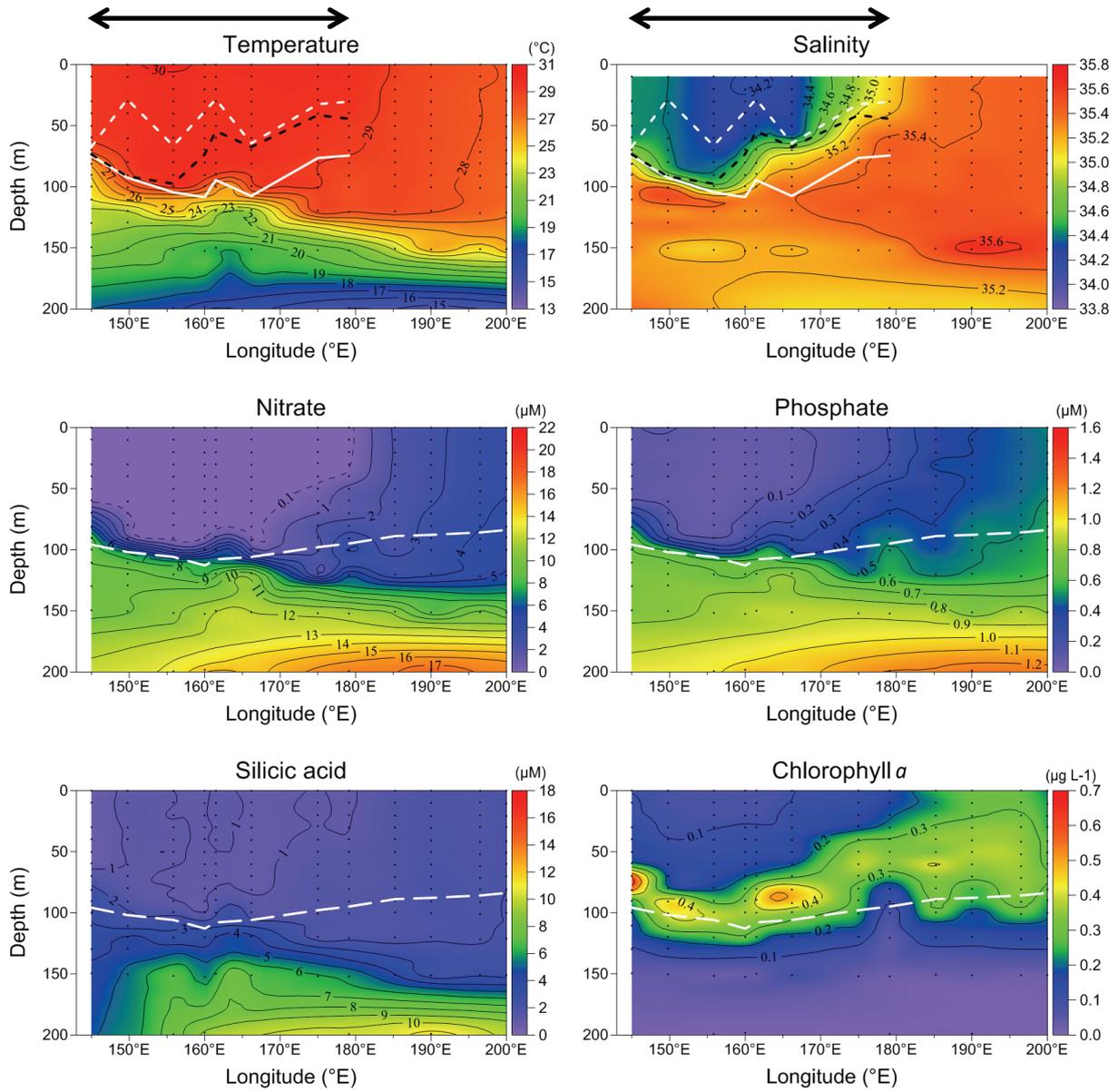
☒ 5. (MR99-K07)

**La Niña**  
**MR00-K08**  
**Jan. 2001**



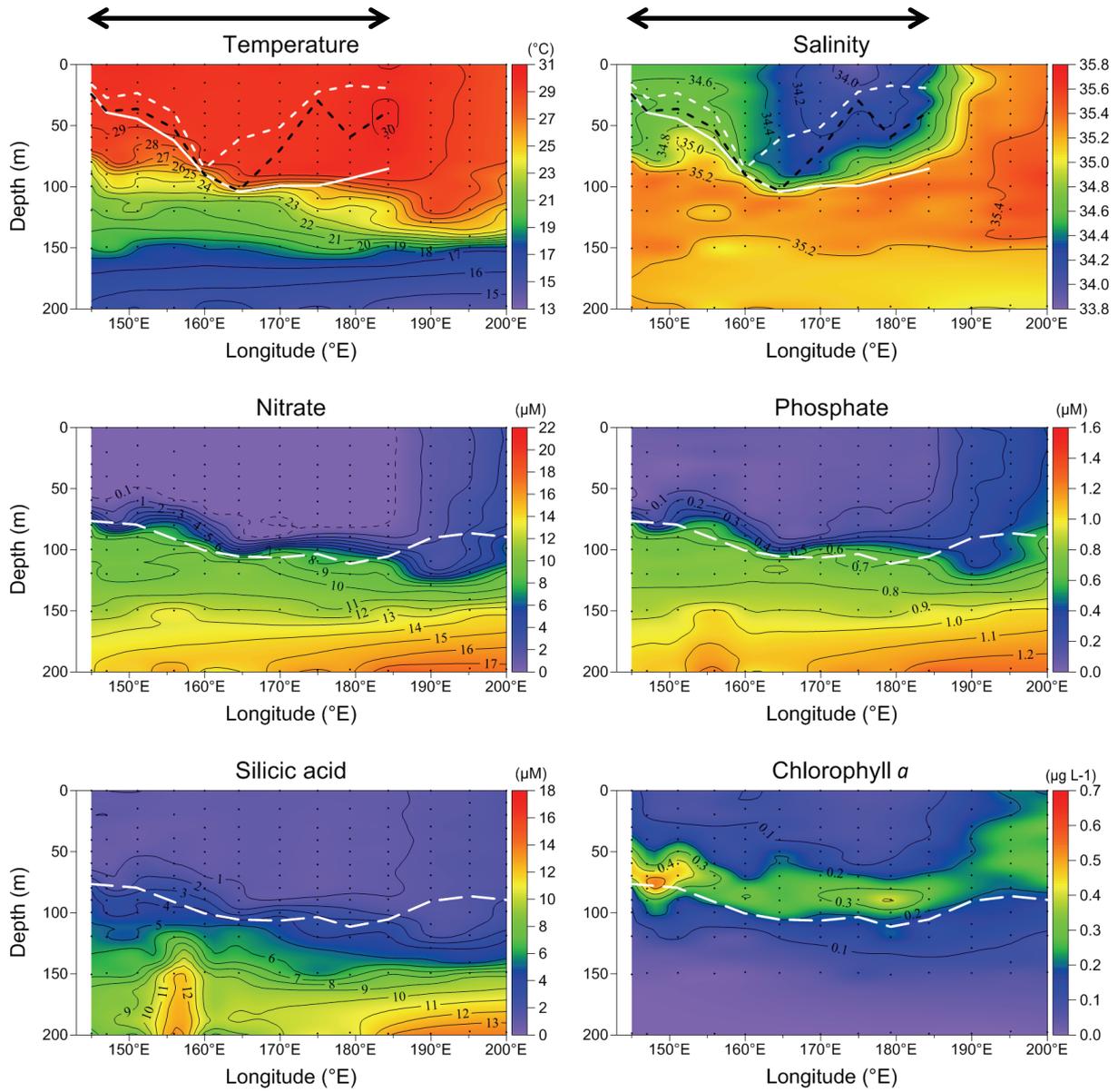
☒ 5. (MR00-K08)

**Normal**  
**MR02-K01**  
**Jan. – Feb. 2002**



☒ 5. (MR02-K01)

**El Niño**  
**MR02-K06**  
**Dec. 2002 – Jan. 2003**



☒ 5. (MR02-K06)

深く、西部で浅くなった。ノーマル期の MR02-K01 およびエルニーニョ期の K94-06、MR02-K06 航海では暖水域の東部で 100 m 付近に達している等温層が西方に向かって浅くなっている様子が捉えられた。エルニーニョ期には暖水域西部の等温層は 50 m 付近まで浅くなっており、大規模エルニーニョの発生した 1997-1998 年の航海では観測域全域で 50 m 付近の浅い等温層が観測された (図 5)。

最も低塩分な水塊は暖水域の東部に存在しており、そこでは  $0.03 \sigma_\theta$  の密度変化で見積もった混合層だけでなく、 $0.125 \sigma_\theta$  以上の密度変化が生じている層も浅く、混合層直下の等温層内は密度勾配の強い水塊となっていた。等温層が深くなった暖水域東部には比較的厚いバリエイヤーも広がった。一方で、等温層の浅い暖水域西部ではバリエイヤーは比較的薄くなっており、MR02-K06 航海では暖水域西部のバリエイヤーはほとんど消失するほど薄くなっていた。しかし、K94-06 航海の  $160^\circ\text{E}$  や KY97-14 航海の  $170^\circ\text{E}$  ではバリエイヤーの厚さは 50 m あり、エルニーニョによって拡大した暖水域の西部でも比較的厚いバリエイヤーが確認されることもあった。ただし、暖水域西部ではバリエイヤーが厚くなっても  $0.125 \sigma_\theta$  以上の密度変化が生じている層は深く、暖水域東部に比べて等温層内の上部は密度変化が小さい (図 5)。

暖水域の水塊構造が ENSO によってどのように変動するのかを評価するために、暖水域の水温躍層、硝酸塩躍層、等温層深度、バリエイヤーの厚さおよび表面における硝酸塩とリン酸塩濃度について MEI との関係解析した (図 6)。硝酸塩躍層は  $1 \mu\text{M}$  濃度の硝酸塩が検出される深度とした。水温躍層はラニーニャ期には 100 m よりも深いのが、エルニーニョ傾向が強まることで水温躍層は浅くなり ( $p < 0.01$ )、エルニーニョが最も発達した時にはラニーニャ期と比べると暖水域の水温躍層は 50 m 以上浅くなっていることが示された (図 6a)。硝酸塩

躍層（図 6b）および等温層（図 6c）も水温躍層と同様にラニーニャからエルニーニョ傾向が強まるに従ってその深度は浅くなった（ $p<0.01$ ）。硝酸塩躍層は等温層と水温躍層の間に生じることが示され、ラニーニャ期には 100 m 付近にあるが、エルニーニョの発達期には 60 m 付近まで浅くなっていることが示された（図 6b）。バリエイヤーの厚さ（図 6d）は変動が大きく、ラニーニャ期には 100 m 近いバリエイヤーが生じた観測点もあったが、エルニーニョ傾向が強まるとバリエイヤーは薄くなった（ $p<0.01$ ）。1997-1998 年の大規模エルニーニョ期にはバリエイヤーの厚さは 50 m 以下であり、発達した厚いバリエイヤーは確認されなかった（図 6d）。

暖水域表面の栄養塩濃度も ENSO の状態によって変動した。表面のリン酸塩はラニーニャ期には枯渇することはなかったが、エルニーニョ期には完全に枯渇する場合も観測されており、エルニーニョ傾向が強まるに従って減少した（ $p<0.01$ 、図 6e）。ただし、1997-1998 年の大規模エルニーニョ期には  $0.1 \mu\text{M}$  程度のリン酸塩が検出された（図 6e）。硝酸塩濃度は ENSO の状態に関係なく暖水域表面では  $0.1 \mu\text{M}$  以下であったが、1997-1998 年のエルニーニョ期には  $0.3 \mu\text{M}$  を越えるような高濃度の硝酸塩が検出され、表面の硝酸塩濃度は MEI と正の相関を示した（ $p<0.01$ 、図 6f）。

### 2-3-3 暖水域、移行域および湧昇域における海水成分鉛直分布

暖水域から湧昇域にかけて水温、塩分、栄養塩および chl-*a* の鉛直分布は大きく変動しており（図 5）、また暖水域では ENSO によっても水塊構造は大きく変動する（図 6）。暖水域、移行域および湧昇域の各海域における海水成分の鉛直分布についての概略的な特徴を捉えるため、1994 年から 2003 年の間に行った各航海で得られた海水成分を、200 m 以浅で海域毎に平均して算出した（図 7）。

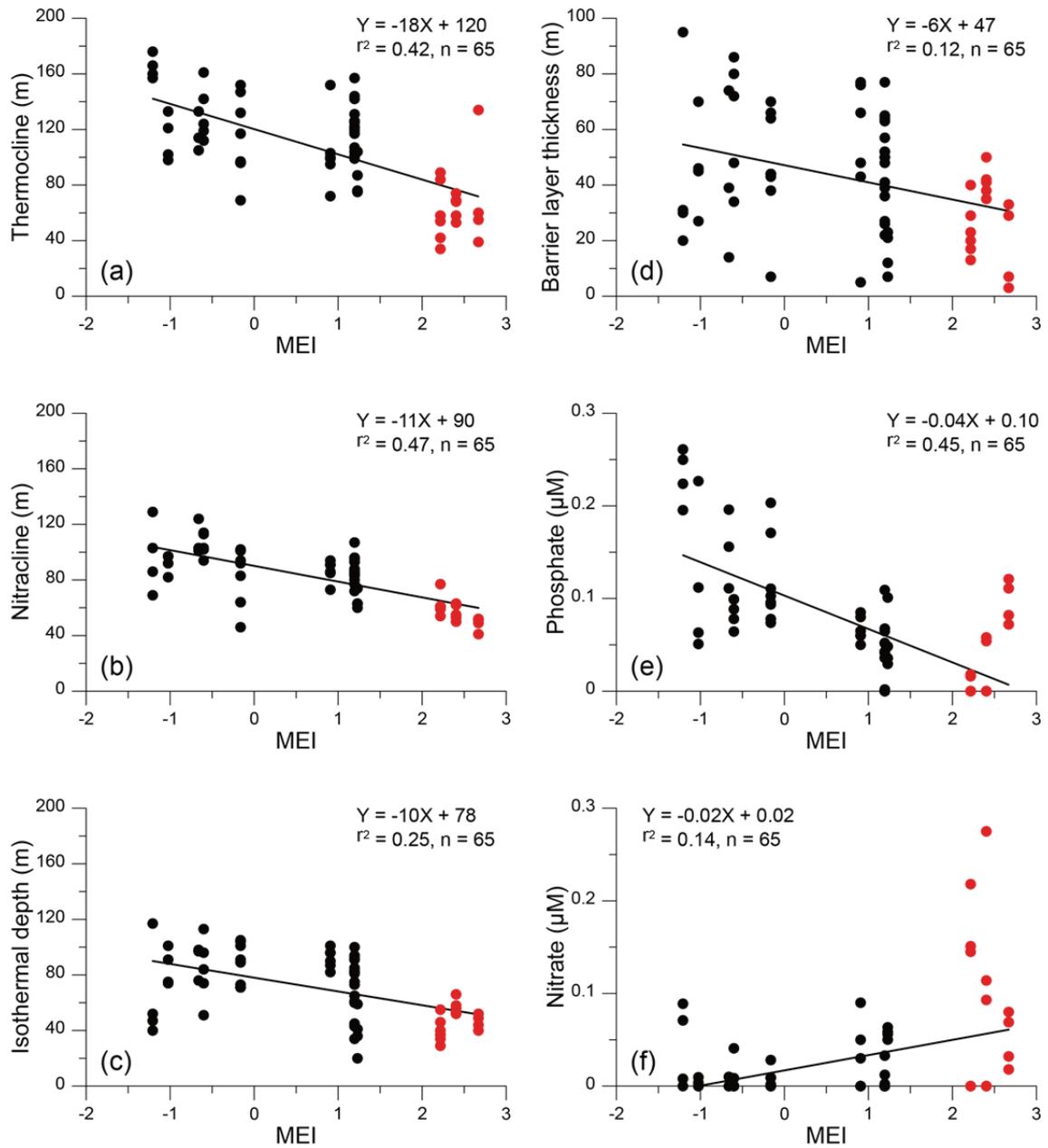


図 6. 暖水域における多変量 ENSO インデックス (MEI) と (a) 水温躍層深度、(b) 硝酸塩躍層深度、(c) 等温層深度、(d) バリアレイヤー厚さ、(e) 表面リン酸塩濃度、(f) 表面硝酸塩濃度との関係

硝酸塩躍層は  $1 \mu\text{M}$  の硝酸塩が検出された深度とした。1997-1998 年の大規模エルニーニョ期の観測値を赤で示す。

暖水域についてはエルニーニョ期とラニーニャ期に区別して鉛直分布を示すが、移行域と湧昇域についてはエルニーニョ期に実施した有効な観測データが少ないため、ENSOの区別はしていない。

#### 2-3-3-1 物性・化学成分

水温躍層および等温層はラニーニャ期に深く、エルニーニョ期に浅くなることが示されたように（図 6a、6c）、暖水域では 29 °C を超えるような高水温の水塊はラニーニャ期には水深 70 m にまで達していたのに対し、エルニーニョ期には水深 40 m まで浅くなっていた（図 7a）。表面水温は暖水域から湧昇域に向かって低くなるが、移行域および湧昇域では表面から 100 m 付近まで水温は比較的均一な鉛直分布を示した（図 7a）。

暖水域では表面から 20-30 m 付近までは低塩分であるが、それより下層では 100 m 付近まで塩分は上昇した（図 7b）。表面の塩分はラニーニャ期よりもエルニーニョ期の方が低いが高水深 100 m 付近ではほぼ同じ値をとるため、鉛直的な塩分変化はエルニーニョ期の方がより大きくなっていた。移行域および湧昇域では表面から 100 m 付近までは水温と同様に比較的均一な鉛直分布となったが、移行域では 30 m 以深でわずかに塩分は上昇した（図 7b）。

密度分布は移行域および湧昇域では水深 100 m より上層で比較的均一で、水塊がその層内でよく混合していることが示された（図 7c）。暖水域では水深 20 m 付近から下層に向かって塩分の上昇に伴う密度勾配が生じていたが、等温層の下層でその密度勾配はより強くなっていた（図 7c）。これは水温躍層の上層に塩分躍層が生じていることを示しており、その塩分躍層がバリアレイヤーであり、エルニーニョ期には水温躍層が浅くなってバリアレイヤーが薄くなっていることを示している（図 7c）。

暖水域の硝酸塩は等温層内ではエルニーニョ期、ラニーニャ期のどちらも完全に枯渇しており（図 7d）、図 6f で示した表面での硝酸塩濃度上昇は大規模エルニーニョ期に生じる一時的なものであることを示している。暖水域から湧昇域にかけて表面の硝酸塩濃度は高くなっているが等温層内では比較的均一で、水温の低下と硝酸塩濃度の上昇はよく一致していた（図 7d）。エルニーニョ期に暖水域では水温躍層とともに硝酸塩躍層も浅くなって 1  $\mu\text{M}$  の硝酸塩が水深 60 m に検出され、水深 90 m の硝酸塩濃度は 5  $\mu\text{M}$  を超えた（図 7d）。暖水域で表面光量の 1%深度に相当する真光層は 92 m であり（表 3）、高濃度の硝酸塩がエルニーニョ期には真光層内に存在していた。一方で、ラニーニャ期には 1  $\mu\text{M}$  の硝酸塩は水深 100 m に検出されており、真光層内で高濃度硝酸塩は存在していなかった（図 7d）。大規模エルニーニョが発生した 1997-1998 年に限っては、水温躍層はより浅くなって硝酸塩だけでなくリン酸塩や溶存ケイ酸等、高濃度の栄養塩が真光層内のより浅い層でも観測されている（図 5）。

リン酸塩も硝酸塩と同様に等温層内で均一で水温躍層に依存した鉛直分布を示し、暖水域から湧昇域にかけて等温層内の濃度は高くなっている（図 7e）。リン酸塩は暖水域の等温層内でも硝酸塩のように完全に枯渇してはいないが、等温層内の濃度はエルニーニョ期にラニーニャ期よりも低く（図 7e）、図 6e で示したエルニーニョ期の表面リン酸塩濃度の低下は、表面だけでなく等温層内全体で生じていた。

#### 2-3-3-2 クロロフィル *a*

表面の chl-*a* 濃度は暖水域ではおおよそ 0.1  $\mu\text{g L}^{-1}$  と低く、移行域及び湧昇域で高くなったが、湧昇域でも表面の値は約 0.3  $\mu\text{g L}^{-1}$  でしかなかった（図 7f）。暖水域では等温層下部に顕著な chl-*a* 亜表層極大が認められたが、chl-*a* 亜表層

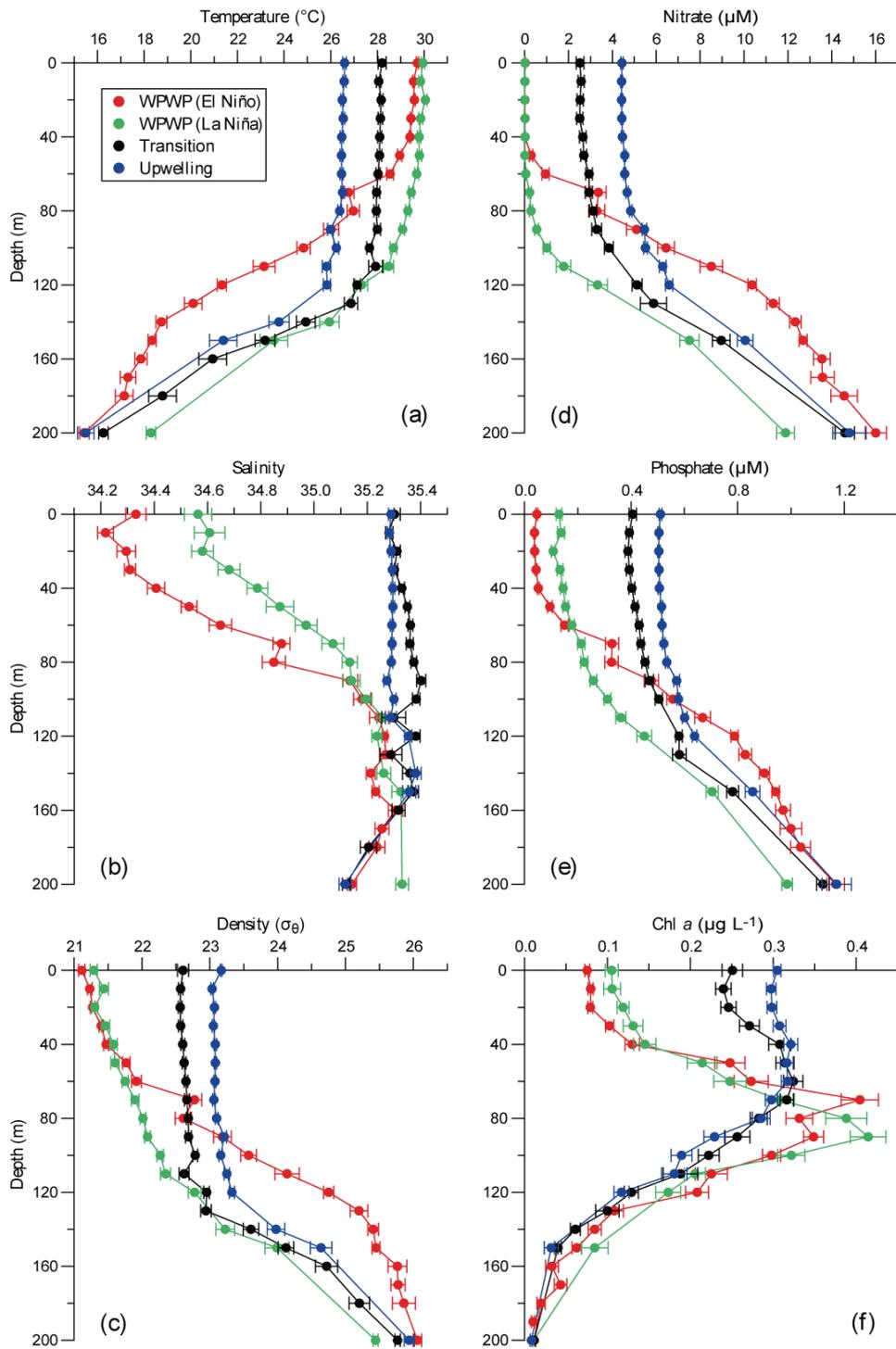


図 7. 1994-2003 年の観測データによる (a) 水温、(b) 塩分、(c) 密度、(d) 硝酸塩、(e) リン酸塩、(f) chl-a、(g)  $<2 \mu\text{m}$  chl-a、(h)  $2-10 \mu\text{m}$  chl-a、(i)  $>10 \mu\text{m}$  chl-a の平均鉛直分布、および 1999 年 11 月-2003 年の観測データによる (j) *Prochlorococcus*、(k) *Synechococcus*、(l) ピコ真核植物プランクトンのそれぞれ細胞密度の平均鉛直分布

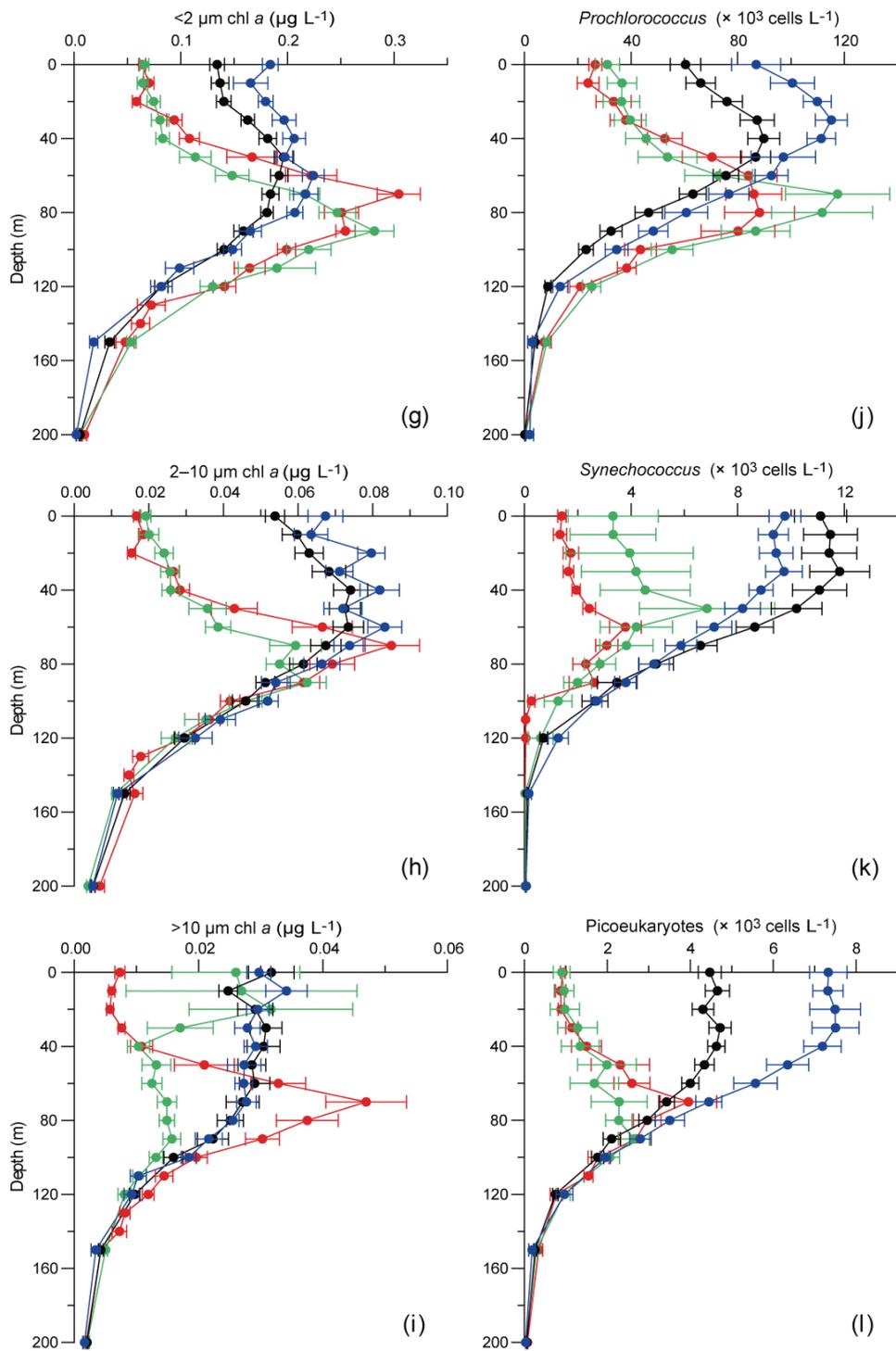


図 7. (続き)

暖水域、移行域および湧昇域についてそれぞれ平均値と標準誤差をエラーバーで示す。暖水域はエルニーニョ期とラニーニャ期に区別している。全ての *chl-a* データは分光蛍光光度計による非酸添加法によって測定したデータを使用している。

表 3. 1994 年から 2003 年に計測された暖水域 (WPWP)、移行域 (Transition)、湧昇域 (Upwelling) における水柱積算 chl-*a*、サイズ分画 chl-*a*、光合成有効放射日射量 (PAR) および真光層深度<sup>a</sup>

	WPWP		Total mean	Transition	Upwelling	Statistical result		
	El Niño	La Niña				Stats <sup>b</sup>	Stats <sup>c</sup>	Stats <sup>d</sup>
Total chl- <i>a</i> (mg m <sup>-2</sup> )	30.6 ± 6.3 (31)	30.6 ± 5.3 (11)	30.5 ± 5.7 (50)	35.4 ± 4.5 (19)	34.4 ± 5.4 (7)	<i>p</i> < 0.05	NS	<i>p</i> < 0.05
<50 m	17%	21%	19%	38%	42%			
-----								
Size-fractionated chl- <i>a</i> (%)								
<2 μm	73	73	73	65	65			
2-10 μm	19	20	19	25	26			
>10 μm	8	8	8	10	10			
-----								
PAR (mol quanta m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	35 ± 13 (29)	46 ± 8 (12)	38 ± 13 (43)	52 ± 5 (24)	54 ± 5 (13)	<i>p</i> < 0.01	<i>p</i> < 0.05	<i>p</i> < 0.01
-----								
Euphotic depth (m)	91 ± 12 (36)	92 ± 10 (14)	92 ± 11 (58)	81 ± 5 (30)	77 ± 6 (13)	<i>p</i> < 0.01	NS	<i>p</i> < 0.01

<sup>a</sup>暖水域における Total mean はエルニーニョ期、ラニーニャ期とノーマル期を含む全期間の値である。データは積算値と標準偏差を示し、chl-*a* は表面から 200 m までの水柱積算としている。水柱積算量に対して 50 m 未満の割合を示し、サイズ分画 chl-*a* は総 chl-*a* に対する割合で示した。真光層深度は表面の 1% 光量層深度とした。括弧内の数字はそれぞれの平均値に使用した観測点数を示す。水柱積算 chl-*a*、PAR および真光層深度については統計解析を行った。全海域に対して分散分析を行い、暖水域のエルニーニョ期とラニーニャ期および暖水域（全期間）と移行域について Tukey-Kramer 法による多重比較を行った。湧昇域についてはデータ数が少ないため、多重比較から除外した。NS は統計的に有意でないことを示す。

<sup>b</sup>全海域の分散分析

<sup>c</sup>暖水域でのエルニーニョ期とラニーニャ期の比較

<sup>d</sup>暖水域（全期間）と移行域との比較

極大の濃度は湧昇域表面よりも高く、観測海域における chl-*a* 量の最大値は暖水域の chl-*a* 亜表層極大で検出された (図 5、7f)。移行域および湧昇域では顕著な chl-*a* 亜表層極大は形成されず (図 7f)、水柱積算 chl-*a* 量は暖水域よりも移行域及び湧昇域で高いが、海域間の差は小さいことも確認された ( $p < 0.05$ 、表 3)。

暖水域の chl-*a* 亜表層極大は 60–100 m の深度で変動した (図 5)。エルニーニョ期とラニーニャ期の期間平均では、chl-*a* 亜表層極大はそれぞれ 70 m および 90 m 深度に認められ (図 7f)、chl-*a* 亜表層極大はエルニーニョ期に浅くなった。水柱積算 chl-*a* 量は ENSO に伴う有意な差は認められなかったが (表 3)、1997–1998 年の大規模エルニーニョ期には観測を通して最大となる  $0.7 \mu\text{g L}^{-1}$  を超える chl-*a* 濃度が水深 60 m で観測された (図 5)。

サイズ分画 chl-*a* では、 $2 \mu\text{m}$  以下および  $2\text{--}10 \mu\text{m}$  画分は暖水域で顕著な亜表層極大が認められたが、移行域および湧昇域では表面の濃度が高く亜表層極大は小さくなった (図 7g、7h)。 $10 \mu\text{m}$  以上画分は暖水域でエルニーニョ期には顕著な亜表層極大が認められるが、ラニーニャ期には亜表層極大が形成されずに表面で高くなった (図 7i)。この暖水域表面での  $10 \mu\text{m}$  以上画分の高い値は、ラニーニャ期に行った MR98-K02 航海において、 $145^\circ\text{E}$  の表面で  $10 \mu\text{m}$  以上画分の chl-*a* 濃度が  $0.2 \mu\text{g L}^{-1}$  に達した結果を反映している。この時、顕微鏡観察によってコロニーを形成する窒素固定生物である *Trichodesmium* spp. が多く存在していたことを確認している。 $10 \mu\text{m}$  以上画分の chl-*a* 量の割合は湧昇域においても約 10% と少ないが、移行域および湧昇域における割合は暖水域よりも高い (表 3)。 $2 \mu\text{m}$  以下画分の chl-*a* 量が占める割合は暖水域では 73%、移行域および湧昇域では 65% と全ての海域で卓越していたが、暖水域の方がその割合はより大きかった (表 3)。

### 2-3-3-3 ピコ植物プランクトン

サイズ分画 chl-*a* 量は、2  $\mu\text{m}$  以下分画のピコ植物プランクトンが全海域で卓越したが（表 3）、フローサイトメトリーによる測定からピコ植物プランクトン群集は海域間で一様ではなく、暖水域、移行域および湧昇域の各海域でそれぞれ異なる鉛直分布をとることを示した（図 7j、7k、7l）。

*Prochlorococcus* の細胞数は他のピコ植物プランクトン群集よりも 1-2 桁多く、細胞数では最も優占しているピコ植物プランクトンであった。表面の細胞密度は暖水域ではおよそ  $30 \times 10^3 \text{ cells ml}^{-1}$  と少ないが、移行域では  $60 \times 10^3 \text{ cells ml}^{-1}$ 、湧昇域では  $87 \times 10^3 \text{ cells ml}^{-1}$  と暖水域から湧昇域にかけて高くなった。暖水域では 70-80 m に顕著な亜表層極大が認められ、その亜表層極大はエルニーニョ期よりもラニーニャ期に大きくなった。また、移行域および湧昇域でも 30-40 m 付近に弱い亜表層極大が認められた（図 7j）。MR99-K07、MR00-K08 および MR02-K01 航海における鉛直断面図から、*Prochlorococcus* は暖水域の亜表層で非常に卓越した分布をする特徴が示された（図 8a、9a、10a）。移行域および湧昇域の亜表層極大における細胞密度は最大でも  $130 \times 10^3 \text{ cells ml}^{-1}$  程度であったが、暖水域の亜表層極大では最大で  $180 \times 10^3 \text{ cells ml}^{-1}$  を超えた（図 8a、9a、10a）。

*Synechococcus* は細胞密度が *Prochlorococcus* に次いで多いピコ植物プランクトン群集であった。暖水域における *Synechococcus* の細胞密度は移行域および湧昇域と比べると非常に少なく、暖水域の亜表層極大は 50-60 m 深度に形成されたが小規模であり、移行域および湧昇域でもはっきりとした亜表層極大は認められなかった。移行域および湧昇域では 0-30 m の表層で最も細胞密度が高く、それより深くなると細胞密度は減少に転じたが、細胞密度は湧昇域よりも移行域で最大となった（図 7k）。鉛直断面図においても *Synechococcus* は移行域で卓越する特徴が捉えられており、MR99-K07、MR00-K08 および MR02-K01 航海にお

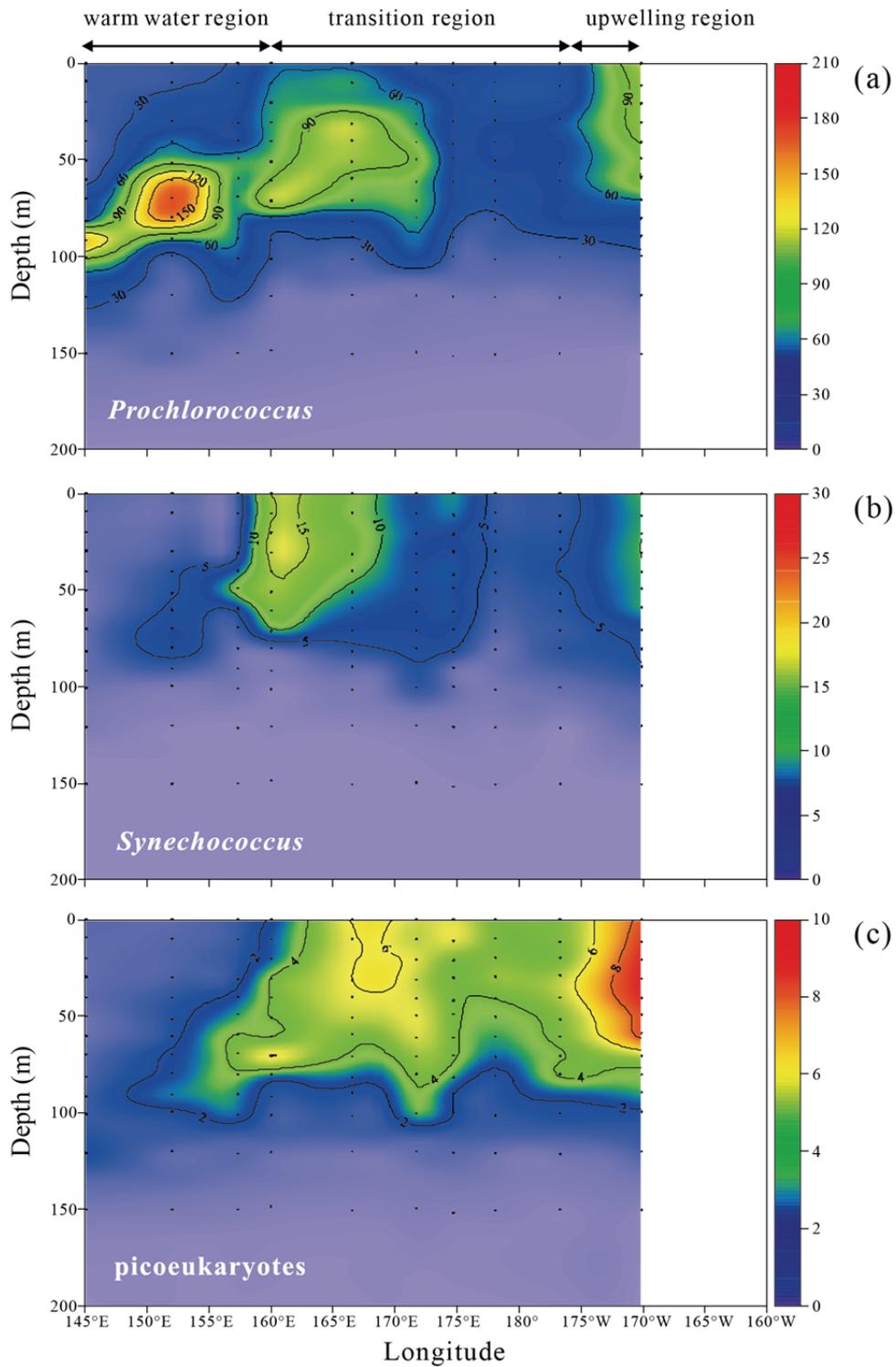


図 8. MR99-K07 航海における (a) *Prochlorococcus*、(b) *Synechococcus*、(c) ピコ真核植物プランクトンの細胞密度 ( $10^3 \text{ cells ml}^{-1}$ ) 鉛直断面図  
 図上部に暖水域、移行域および湧昇域の範囲を示す。図中の黒点は採水観測深度を示す。

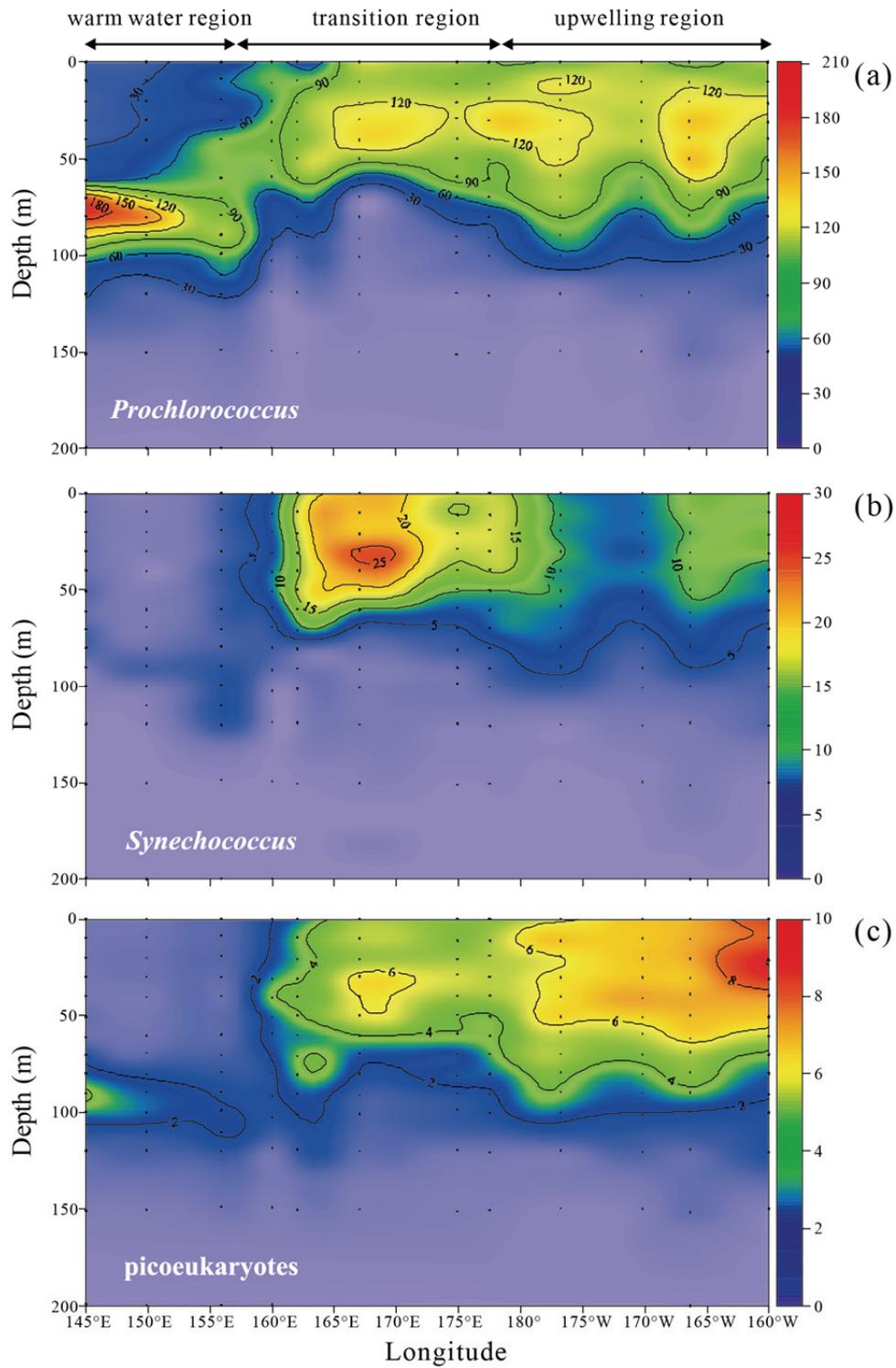


図 9. MR00-K08 航海における (a) *Prochlorococcus*、(b) *Synechococcus*、(c) ピコ真核植物プランクトンの細胞密度 ( $10^3 \text{ cells ml}^{-1}$ ) 鉛直断面図

図上部に暖水域、移行域および湧昇域の範囲を示す。図中の黒点は採水観測深度を示す。

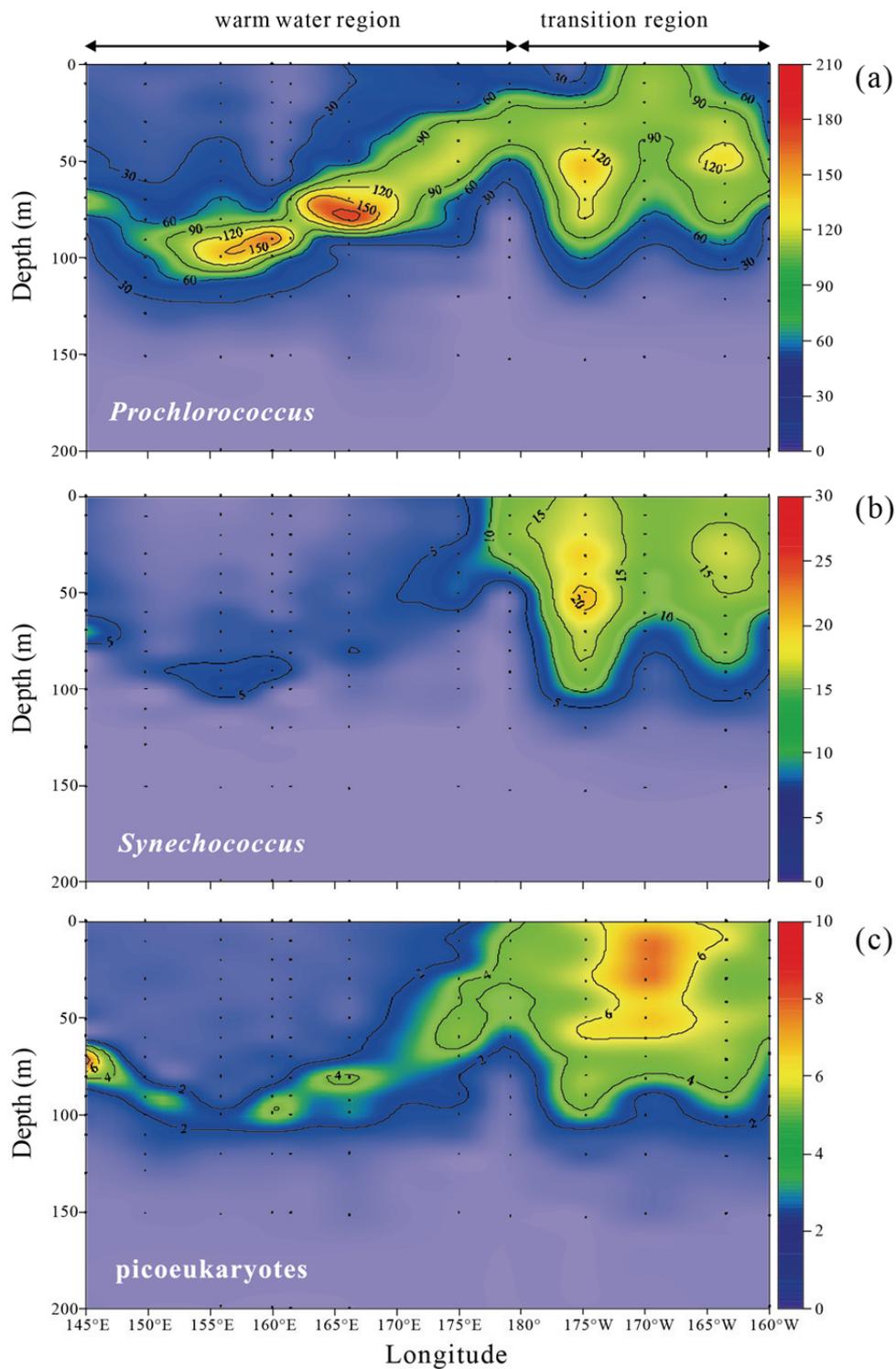


図 10. MR02-K01 航海における (a) *Prochlorococcus*、(b) *Synechococcus*、(c) ピコ真核植物プランクトンの細胞密度 ( $10^3 \text{ cells ml}^{-1}$ ) 鉛直断面図  
 図上部に暖水域、移行域および湧昇域の範囲を示す。図中の黒点は採水観測深度を示す。

いてそれぞれ最大となった  $16 \times 10^3$ 、 $26 \times 10^3$ 、 $21 \times 10^3$  cells ml<sup>-1</sup> の細胞密度は全て移行域に現れた (図 8b、9b、10b)。

ピコ真核植物プランクトンは *Prochlorococcus* や *Synechococcus* と比べると、細胞サイズは大きい細胞密度は最も少なかった。その細胞密度は暖水域よりも移行域、移行域よりも湧昇域で高くなった (図 71)。鉛直断面図でも湧昇域で高い細胞密度を示す特徴が捉えられ、MR99-K07 および MR00-K08 航海ではともに最大でおおよそ  $10 \times 10^3$  cells ml<sup>-1</sup> の細胞密度が湧昇域で計測された (図 8c、9c)。エルニーニョ期には暖水域でも亜表層の細胞密度が高まり、表面の約 5% 光量である水深 70 m に比較的顕著な亜表層極大が認められた (図 71)。また、ノーマル期の観測である MR02-K01 航海では、145°E の暖水域西部で表面の約 10% 光量である水深 70 m に細胞密度が  $8 \times 10^3$  cells ml<sup>-1</sup> に達する顕著な亜表層極大が確認された (図 10c)。この細胞密度は湧昇域表層の値にも匹敵するが (図 71)、この時 145°E の水温躍層および硝酸塩躍層は浅くなっており、水深 70 m には  $2.8 \mu\text{M}$  と高濃度の硝酸塩が存在していた (図 5)。

## 2-4 考察

### 2-4-1 太平洋赤道域における植物プランクトン現存量

高温で貧栄養な西部太平洋赤道域では海表面の硝酸塩濃度は  $0.1 \mu\text{M}$  以下とほぼ枯渇しており、本研究で示した硝酸塩濃度が  $0.1 \mu\text{M}$  以下の暖水域と、表面での顕著な塩分フロントによって判別される WPWP の東端 (Maes *et al.*, 2006) に大きな差はなかった (図 4)。太平洋赤道域は一般的に、湧昇域は栄養塩が豊富で植物プランクトン現存量が高く、暖水域は栄養塩が枯渇して植物プランクトン現存量が低い海域と想定されているが、水柱積算 chl-*a* 量は暖水域と湧昇域でほとんど差はないことが指摘されている (Mackey *et al.*, 1995)。暖水域では亜表

層に顕著な chl-*a* 極大が認められ (図 7f)、本研究では表面から 200 m まで chl-*a* 量を積算すると、移行域および湧昇域と比べると暖水域の値は有意に低いことが明らかとなった ( $p < 0.05$ 、表 3)。しかしその差は小さく、暖水域と湧昇域では植物プランクトンの鉛直分布は大きく異なるが、従来の報告通り水柱積算 chl-*a* 量に大きな差はないと言える。

140°W の赤道線上において 1992 年の 2 月から 10 月の間で行われた観測では、水柱積算 chl-*a* 量は 25–37 mg m<sup>-2</sup> と見積もられており (Murray *et al.*, 1994)、本研究で示した湧昇域の値である 34.4 ± 5.4 mg m<sup>-2</sup> と比べても差はない。Le Borgne *et al.*, (2002a) も 150°E から 95°W の東部太平洋赤道域において、表面 chl-*a* 量の東西変化はほとんど無いと示していることから、本研究の湧昇域の値は東部太平洋赤道域全体の平均値と同一と考えられる。また Le Borgne *et al.*, (2002a) は、東部太平洋赤道域の chl-*a* 量は ENSO による表層への栄養塩供給量の変化に呼応した明瞭な変化は認められないことも示している。本研究においても移行域と湧昇域の水柱積算 chl-*a* 量はほとんど等しく (表 3)、両海域の硝酸塩濃度の違いは chl-*a* 量の増減には大きな影響を及ぼしていなかった。太平洋赤道域は東西で栄養塩環境が大きく異なることが特徴的な海域であり、硝酸塩がほとんど枯渇している西部太平洋赤道域では水柱積算 chl-*a* 量は低いもののその差は小さく、硝酸塩等の栄養塩濃度の増減は水柱積算 chl-*a* 量の増減にはあまり繋がっていないことが確認された。

水柱積算 chl-*a* 量の海域間の差は小さいが、フローサイトメトリーによるピコ植物プランクトン群集の分布解析では *Prochlorococcus*、*Synechococcus* およびピコ真核植物プランクトンのピコ植物プランクトン群集は海域によってそれぞれ大きく異なる分布を示すことが明らかとなった (図 7j、7k、7l)。これまでにも太平洋赤道域ではピコ植物プランクトン群集が優占することが報告されている

ように(Blanchot and Rodier, 1996)、本研究においても 2  $\mu\text{m}$  以下画分のピコ植物プランクトンの chl-*a* 寄与率は太平洋赤道域全体では約 70%に達しており(表 3)、ピコ植物プランクトンが太平洋赤道域の優占群集である。表層での異なる硝酸塩濃度に応じて区分した海域において、ピコ植物プランクトンが異なった群集分布を示すことは、それぞれのピコ植物プランクトン群集の硝酸塩濃度に対する応答が異なることを示唆している。

#### 2-4-2 *Prochlorococcus* 分布

植物プランクトンは小型であるほど体積に対する表面積の割合が大きく栄養塩の取り込み能力は有利である(Raven, 1998)。そのため、貧栄養海域では小型の植物プランクトンが卓越し、栄養塩の増加はより大型の植物プランクトンの増加に繋がる事が指摘されている(Irwin *et al.*, 2006)。*Prochlorococcus* の現存量は東部太平洋赤道域よりもむしろ西部太平洋赤道域で多く出現することがこれまでに報告されているように(Blanchot and Rodier, 1996; Blanchot *et al.*, 2001; Landry and Kirchman, 2002)、硝酸塩濃度が 0.1  $\mu\text{M}$  以下と栄養塩が乏しい暖水域では、最も小型の植物プランクトンである *Prochlorococcus* が栄養塩獲得に最も有利だと考えられる。*Prochlorococcus* は一部の低照度に適応した亜硝酸塩を利用できる種(Moore *et al.*, 2002) を除いて硝酸塩や亜硝酸塩の還元酵素が欠如している(Palinska *et al.*, 2002; García-Fernández and Diez, 2004)。よって一般的には *Prochlorococcus* は硝酸塩や亜硝酸塩を利用することができず、アンモニアや尿素のような還元型の窒素を利用していると考えられている。本研究でも *Prochlorococcus* の最大細胞密度は暖水域で計測されたが(図 7j)、*Prochlorococcus* は暖水域では亜表層極大が顕著であり、60 m 以浅の細胞密度は栄養塩が豊富な移行域や湧昇域と比べて低い(図 7j)。硝酸塩が直接 *Prochlorococcus* の現存量

に影響しているとは考えられないが、暖水域表層での栄養塩律速による現存量低下も示唆される。暖水域の等温層内ではリン酸塩はエルニーニョ期に減少するが大規模エルニーニョ期を除いて完全に枯渇はしないことから（図 6e、7e）、表層ではリン酸塩ではなく、アンモニアや尿素の硝酸塩以外の窒素源や鉄による律速が生じている可能性がある。

Blanchot *et al.* (2001) は暖水域における *Prochlorococcus* の細胞密度について、極大層で  $190 \times 10^3$  cells ml<sup>-1</sup> と示しており、その値は本研究の観測値とほぼ一致する。外洋域では、深層タイプ (Ferris and Palenik, 1998) や低照度適応タイプ (West *et al.*, 2001) と呼ばれる深層にのみ存在する非常に弱い光量に適応した *Prochlorococcus* の存在が指摘されており、暖水域で亜表層極大を形成しているのはこのような低光量環境に適応した *Prochlorococcus* が主だと考えられる。ただし、Blanchot *et al.* (2001) は暖水域の表層でも  $100 \times 10^3$  cells ml<sup>-1</sup> に及ぶ、本研究の値よりもはるかに大きい細胞密度があることを示している。表層タイプ (Ferris and Palenik, 1998) や高照度適応タイプ (West *et al.*, 2001) と呼ばれる表層に分布する *Prochlorococcus* の存在も指摘されており、これらの知見は暖水域表層にも多くの *Prochlorococcus* が存在している可能性を示唆している。しかし、本研究では暖水域の *Prochlorococcus* は亜表層極大以浅では表面に向かって細胞数は減少しており（図 7j）、これらの知見と異なる結果となった。

*Prochlorococcus* や *Synechococcus* のようなシアノバクテリアは補助色素としてゼアキサンチンを有しているが、高照度下では細胞内の chl-*a* 量は低下するがゼアキサンチン量は変化しない (Kana *et al.*, 1988)。*Prochlorococcus* が有しているディビニル chl-*a* とゼアキサンチンの鉛直分布を見ると、ディビニル chl-*a* が亜表層極大を形成しているのに対し、ゼアキサンチンには顕著な亜表層極大はなく、表層から高い濃度を示した（図 11）。海中内での照度低下によって細胞内ゼ

アキサンチン量は変化しないが chl-*a* 量は増加することから (Moore *et al.*, 1995)、これは細胞内 chl-*a* の光順化に対する反応であることが分かる。つまり、太平洋赤道域で見られるような chl-*a* の亜表層極大は極大層での植物プランクトン細胞数の増加というよりも、Chavez *et al.* (1996) が指摘しているように、極大層以浅での海中照度の増加に伴う細胞内 chl-*a* 量の低下を捉えている可能性がある。

このような表層での細胞内 chl-*a* 量の低下は、細胞当たりの chl-*a* 蛍光を捉えるフローサイトメトリーによる細胞数計測を困難にさせる。*Prochlorococcus* は現存する最も小さな植物プランクトンであり (Chisholm *et al.*, 1988)、その細胞当たりの chl-*a* 蛍光は非常に弱くてノイズとの判別が難しい。そのため、これまでも表層の *Prochlorococcus* 群集の chl-*a* 蛍光を捉えてフローサイトメトリーで正確に細胞数を計数することは極めて困難であることが指摘されている (Chisholm *et al.*, 1988; Olson *et al.*, 1990)。加えて、本研究で用いているフローサイトメトリーシステムは光源にキセノンランプを使用しており (表 2)、レーザーを光源とする装置に比べると微弱な植物プランクトン自家蛍光を捉えにくい可能性もある。これらを考慮すると、フローサイトメトリーを用いて本研究で示した表層での *Prochlorococcus* 細胞密度は、実際よりも過小評価している可能性を否定できない。

光量の強い表層では光順化によって低下する chl-*a* 量よりもゼアキサンチン量の方がシアノバクテリアの現存量を的確に表しているとも考えられる (Kana *et al.*, 1988)。ただし、ゼアキサンチン量は *Prochlorococcus* と *Synechococcus* の両者の現存量を反映している。表層に分布する *Synechococcus* も同様に細胞内 chl-*a* 量の低下が生じているはずであるが、*Synechococcus* は強いフィコエリスリン蛍光によって表層に分布する個体についてもフローサイトメトリーで明確に検出することができている。すなわち、暖水域表層の *Synechococcus* 細胞密度は過小

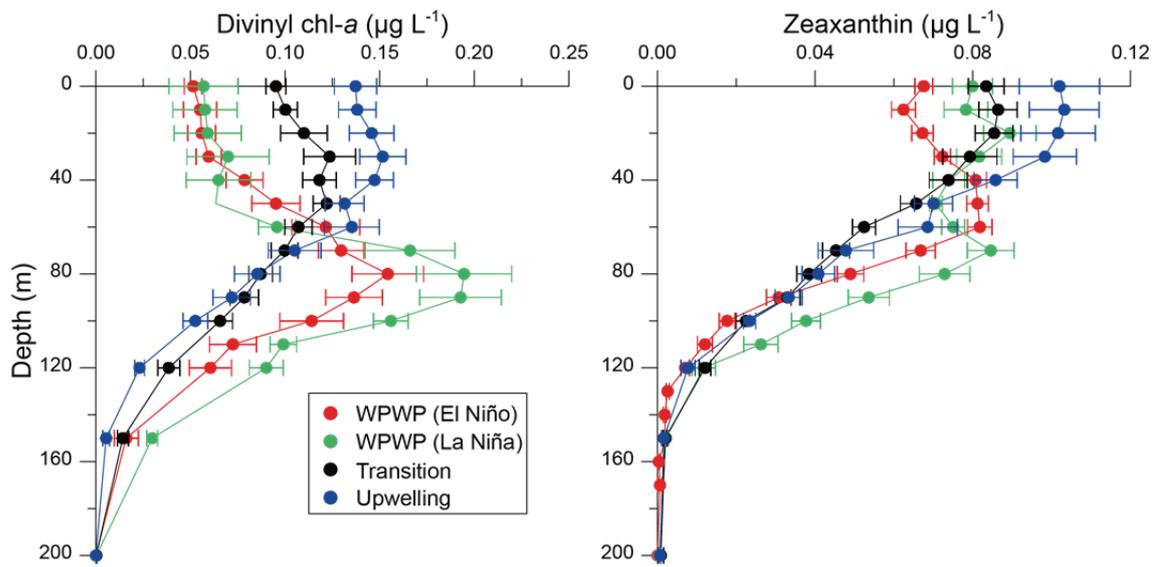


図 11. MR00-K08、MR02-K01、MR02-K06 航海におけるディビニル chl-a (左図) とゼアキササンチン (右図) の平均鉛直分布  
暖水域、移行域および湧昇域についてそれぞれ平均値と標準誤差をエラーバーで示す。暖水域についてはエルニーニョ期とラニーニャ期に区別している。

評価ではなく、実際に低いことを示している（図 7k）。このことは、ゼアキサンチンは *Synechococcus* にも含まれているが暖水域表層では *Prochlorococcus* 由来のゼアキサンチン濃度が高いことを意味しており、実際は暖水域表層の *Prochlorococcus* 細胞数が亜表層極大の細胞数に匹敵するほど多い可能性を示唆している（図 11）。硝酸塩濃度が 0.1  $\mu\text{M}$  以下の水塊中でも *Prochlorococcus* が高い現存量を示すことは、*Prochlorococcus* が硝酸塩には依存しておらず、貧栄養海域での硝酸塩以外の栄養塩獲得も他のピコ植物プランクトン群集より有利であることを示している。

#### 2-4-3 *Synechococcus* 分布

*Synechococcus* の細胞密度は暖水域では非常に少なく、硝酸塩濃度の高い移行域や湧昇域では表層の細胞密度が高いことを本研究では示したが、細胞密度が最大となるのは湧昇域ではなく、硝酸塩濃度がやや低い移行域表層であった（図 7k）。*Synechococcus* は *Prochlorococcus* に比べるとその分布は表層に限られており、概ね 100 m 以深にはほとんど分布しない (Partensky *et al.*, 1999)。*Synechococcus* は光合成色素としてフィコビリンを有している植物プランクトンであり、クロロフィル色素があまり吸収できない緑色光を比較的効率よく吸収することができるが、青色光はあまり利用できない。外洋域では緑色光は深くまで透過せず深層は青色光が卓越しており、外洋域の深層ではフィコビリンによる光吸収は減少する (Morel *et al.*, 1993)。またフィコビリンは窒素含量が多いため *Synechococcus* の窒素要求量は高く、アンモニアや硝酸塩等の様々な窒素源を多く利用する必要があるため、取り込んだ硝酸塩の還元に必要なエネルギーを得るためにも表層に多く分布することが指摘されている (Moore *et al.*, 2002)。しかし、*Synechococcus* の窒素要求量が高いことと、細胞密度が湧昇域ではなく移行

域で最も高くなることは矛盾している。

移行域および湧昇域の水塊は表面から 100 m 付近まで水温および塩分が比較的均一であるが、移行域では 30 m 以深でわずかに塩分が上昇しており、塩分勾配が認められる (図 7b)。これは移行域の 30 m 以深には比較的混合しにくい水塊が存在していたことを示しており、発達したバリエイヤーが存在する暖水域と水塊がよく混合している湧昇域との間にある海域の特徴と考えられる。つまり、移行域は表面でも硝酸塩が枯渇しない程度には鉛直混合が生じているはずであるが、表層は湧昇域よりも成層しやすく、植物プランクトンにとっては栄養塩の存在する表層に比較的長く留まることができる利点があると考えられる。このような水塊構造は緑色光の届く表層に分布する *Synechococcus* には適しており、*Synechococcus* の細胞密度が移行域で最大となった要因と考えられる (図 7k)。

*Synechococcus* は移行域で細胞密度が最大となる特徴的な分布を示したが、個体群体積を現存量とすると、移行域においても水柱内の *Synechococcus* 現存量は *Prochlorococcus* やピコ植物プランクトンの現存量より小さい (表 4)。*Synechococcus* の細胞内 chl-*a* 含量は比較的少ないことから (Furuya 1990)、*Synechococcus* 現存量は chl-*a* 量には反映されにくいと考えられるが、太平洋赤道域では *Synechococcus* による chl-*a* 量の寄与は 10%以下とも報告されている (Blanchot *et al.*, 2001)。ただし、Liu *et al.*, (1998) はアラビア海において、0.1–3  $\mu\text{M}$  の硝酸塩濃度下では *Synechococcus* が最も重要な一次生産者であり、それより低い硝酸塩濃度では *Prochlorococcus* が、それより高い硝酸塩濃度では真核藻類が最も重要な一次生産者となることを示している。太平洋赤道域においても、移行域という限られた海域においては *Synechococcus* の一次生産者としての役割が相対的に大きくなっていると考えられる。

表 4. *Prochlorococcus*、*Synechococcus* およびピコ真核植物プランクトン個体群の暖水域、移行域および湧昇域における水柱内の現存量

	WPWP		Transition	Upwelling
	El Niño	La Niña		
<i>Prochlorococcus</i> ( $\times 10^6 \mu\text{m}^3 \text{m}^{-2}$ )	819 $\pm$ 428	897 $\pm$ 403	822 $\pm$ 332	1083 $\pm$ 275
<i>Synechococcus</i> ( $\times 10^6 \mu\text{m}^3 \text{m}^{-2}$ )	84 $\pm$ 43	152 $\pm$ 160	343 $\pm$ 167	307 $\pm$ 70
picoeukaryotes ( $\times 10^6 \mu\text{m}^3 \text{m}^{-2}$ )	967 $\pm$ 531	835 $\pm$ 540	1708 $\pm$ 494	2499 $\pm$ 503

それぞれのピコ植物プランクトンは全て球体とし、*Prochlorococcus* の細胞径は 0.6  $\mu\text{m}$ 、*Synechococcus* の細胞径は 0.9  $\mu\text{m}$ 、ピコ真核植物プランクトンの細胞径は 2  $\mu\text{m}$  として算出した。

#### 2-4-4 ピコ真核植物プランクトン分布

ピコ真核植物プランクトンは最も硝酸塩が豊富な湧昇域で細胞密度が最大となった（図 71）。Blanchot and Rodier (1996) や Blanchot *et al.* (2001) は太平洋赤道域では湧昇域でピコ真核植物プランクトンが卓越することを報告しており、本研究の結果もその報告と一致する。また暖水域においても硝酸塩躍層が浅くなった暖水域西部では高い細胞密度が計測されており（図 10c）、硝酸塩躍層が浅くなるエルニーニョ期にはピコ真核植物プランクトンの細胞密度は暖水域の亜表層でラニーニャ期よりも高い（図 71）。これらの結果は、ピコ真核植物プランクトンの分布が硝酸塩濃度に大きく依存していることを示している。

ピコ真核植物プランクトンはピコ植物プランクトンサイズの単細胞真核藻類群集の総称であり、海洋中には多くの種類が存在する。太平洋赤道域ではカロチノイド色素の一つである 19'-hexanoyloxyfucoxanthin が多いことからその多くはハプト藻類であり、黄金色藻類や緑色藻類は少ないと指摘されている (Bidigare and Ondrusek, 1996; Mackey *et al.*, 1998)。しかし、遺伝子解析では太平洋赤道域におけるハプト藻類の現存量は色素分析から推定される量よりも少ないとの報告もある (Moon-van der Staay *et al.*, 2000)。Higgins and Mackey (2000) は 155°E、5°N-10°S の海域において、1990 年よりも湧昇が強まった 1992 年には *Synechococcus* やハプト藻類が減少する代わりに緑色藻類の chl-*a* 量がほぼ倍増したことを示しており、栄養塩の増加に対して緑色藻類の増殖応答が早いことを示唆している (Mackey *et al.*, 2002a)。硝酸塩濃度の上昇に緑色藻類のピコ真核植物プランクトンが応答し、細胞数が増加した可能性はあるが、太平洋赤道域におけるピコ真核植物プランクトンの種組成や生理・生態はまだよく分かっていない。

湧昇域はピコ真核植物プランクトンだけでなく、珪藻のような大型真核藻類

にとっても分布に適した海域だと考えられる。しかし、湧昇域においても  $10 \mu\text{m}$  以上画分の大型植物プランクトンの chl-*a* 量に占める割合は 10% と小さく (表 3)、Landry *et al.*, (1996) が報告しているように湧昇域でもピコ植物プランクトン群集が卓越していた。湧昇域では溶存ケイ酸が少ないために珪藻による硝酸塩の取り込みが制限されている可能性が指摘されている (Dugdale and Wilkerson, 1998)。成長制限のない環境では珪藻の Si:N 比は約 1 であることが報告されているが (Brzezinski, 1985)、湧昇域には  $4 \mu\text{M}$  以上の高濃度の硝酸塩が存在しているのに対して溶存ケイ酸濃度は  $4 \mu\text{M}$  以下と硝酸塩よりも相対的に低い (図 5)。溶存ケイ酸濃度の増加は珪藻による硝酸塩取り込み速度を増加させるが (Dugdale *et al.*, 2007)、湧昇域では溶存ケイ酸濃度が低いことによって珪藻の増殖抑制が生じ、豊富な硝酸塩をピコ真核植物プランクトンが利用できたため卓越したと推測される。

#### 2-4-5 窒素源としてのアンモニアの利用

硝酸塩濃度が  $0.1 \mu\text{M}$  以下と低く、窒素源が不足している暖水域の等温層内でアンモニアが検出されることはほとんどない (図 12)。アンモニアは植物プランクトンにとって硝酸塩よりも利用しやすい窒素源であり、生成されると植物プランクトンによって直ちにに取り込まれるため (Wheeler and Kokkinakis, 1990) 検出できないと考えられる。植物プランクトンは小型であるほど栄養塩の取り込みには有利であることから (Raven, 1998)、*Prochlorococcus* は硝酸塩を利用することができないがアンモニアの取り込みにおいては他の植物プランクトンよりも有利であると考えられる。暖水域の等温層内でも亜表層極大の細胞密度に匹敵する *Prochlorococcus* が存在している可能性が示唆されたことは (図 11)、暖水域の等温層内にも *Prochlorococcus* を維持するだけのアンモニアが生成、供給

されていることを示唆している。

暖水域では真光層より下層の硝酸塩躍層付近において  $0.3 \mu\text{M}$  の高濃度アンモニアが検出されることがあったが（図 12a）、移行域および湧昇域では真光層内においても  $0.1 \mu\text{M}$  以上の比較的高濃度のアンモニアが頻繁に検出された（図 12）。高濃度のアンモニアは植物プランクトンによる硝酸塩の取り込みを抑制することが知られている（Dortch, 1990）。本研究で検出されたような  $0.1\text{--}0.3 \mu\text{M}$  程度の濃度でも植物プランクトンによる硝酸塩の取り込み抑制が生じることが指摘されており（Wheeler and Kokkinakis, 1990; Price *et al.*, 1994）、硝酸塩よりもアンモニアの消費が優先される。太平洋赤道域では湧昇域でも *f*-ratio が  $0.06\text{--}0.19$  と小さいことは（Le Borgne *et al.*, 2002a）、硝酸塩が豊富な湧昇域においても植物プランクトンは多くが硝酸塩ではなくアンモニア等の再生された窒素源を利用していることを示している。

真光層内でアンモニアが検出された移行域および湧昇域において、アンモニア濃度と植物プランクトンの細胞密度との関係を見積もると、*Prochlorococcus* や *Synechococcus* にはどちらの海域においてもアンモニア濃度に対する有意な相関は認められなかったが、ピコ真核植物プランクトンはアンモニア濃度に対して移行域で有意な負の相関（ $p < 0.01$ ）が確認された（図 13）。ピコ真核植物プランクトンは暖水域でも高濃度の硝酸塩が供給された際には表面の 5% 光量層で亜表層極大を形成しており（図 71）、表面の 5% 以上の光量があれば現存量が増加するのに十分な光量だと考えられるため、この関係は表面の 5% 光量以浅について見積もった。

湧昇域では硝酸塩濃度が高く、ピコ真核植物プランクトンは高い増殖応答を示して高密度に分布するためアンモニアとの関係は捉えられなかったと考えられるが、移行域ではピコ真核植物プランクトンの細胞密度はアンモニアの増加

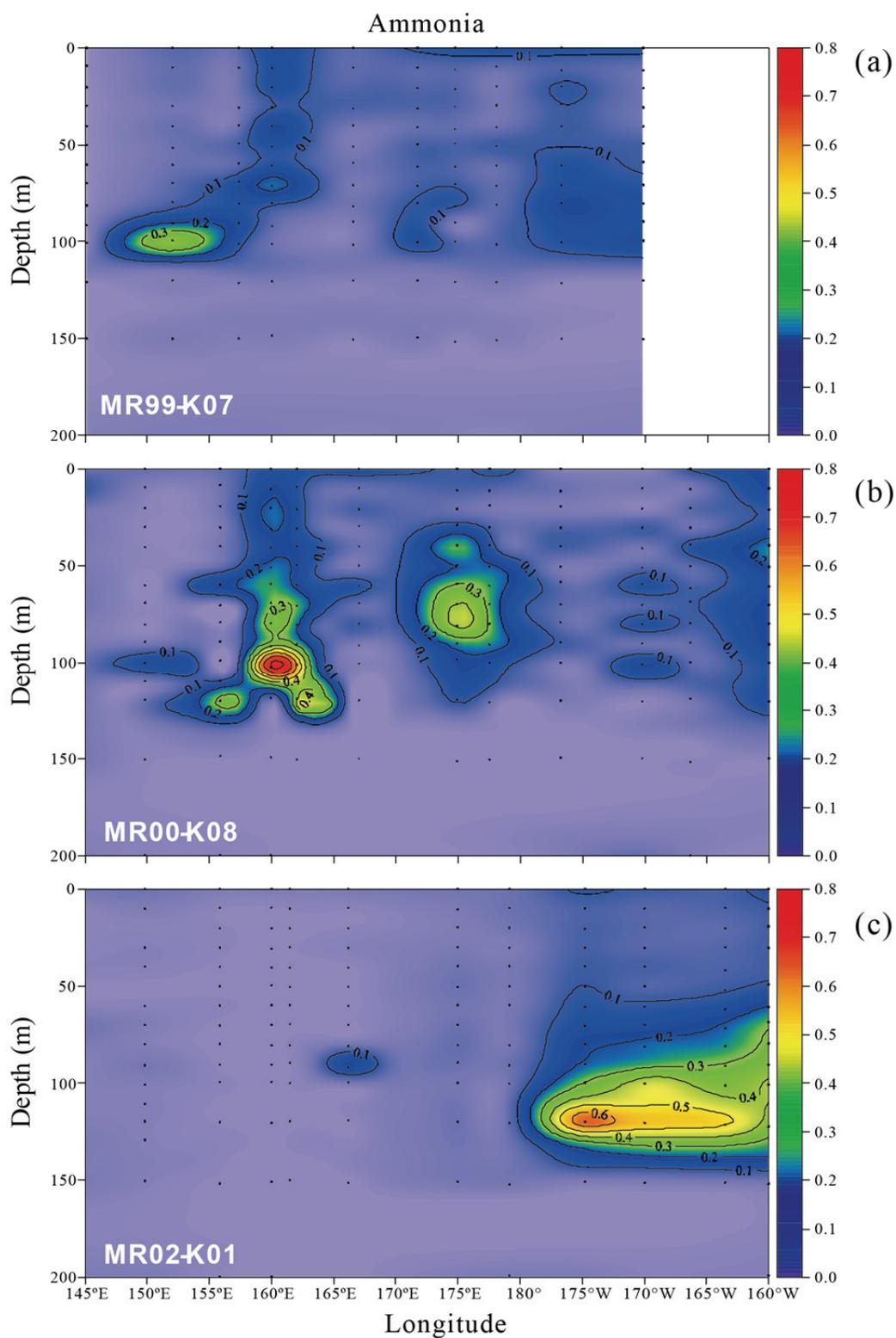


図 12. (a) MR99-K07、(b) MR00-K08、(c) MR02-K01 航海のアンモニア ( $\mu\text{M}$ ) 鉛直断面図

図中の黒点は採水観測深度を示す。

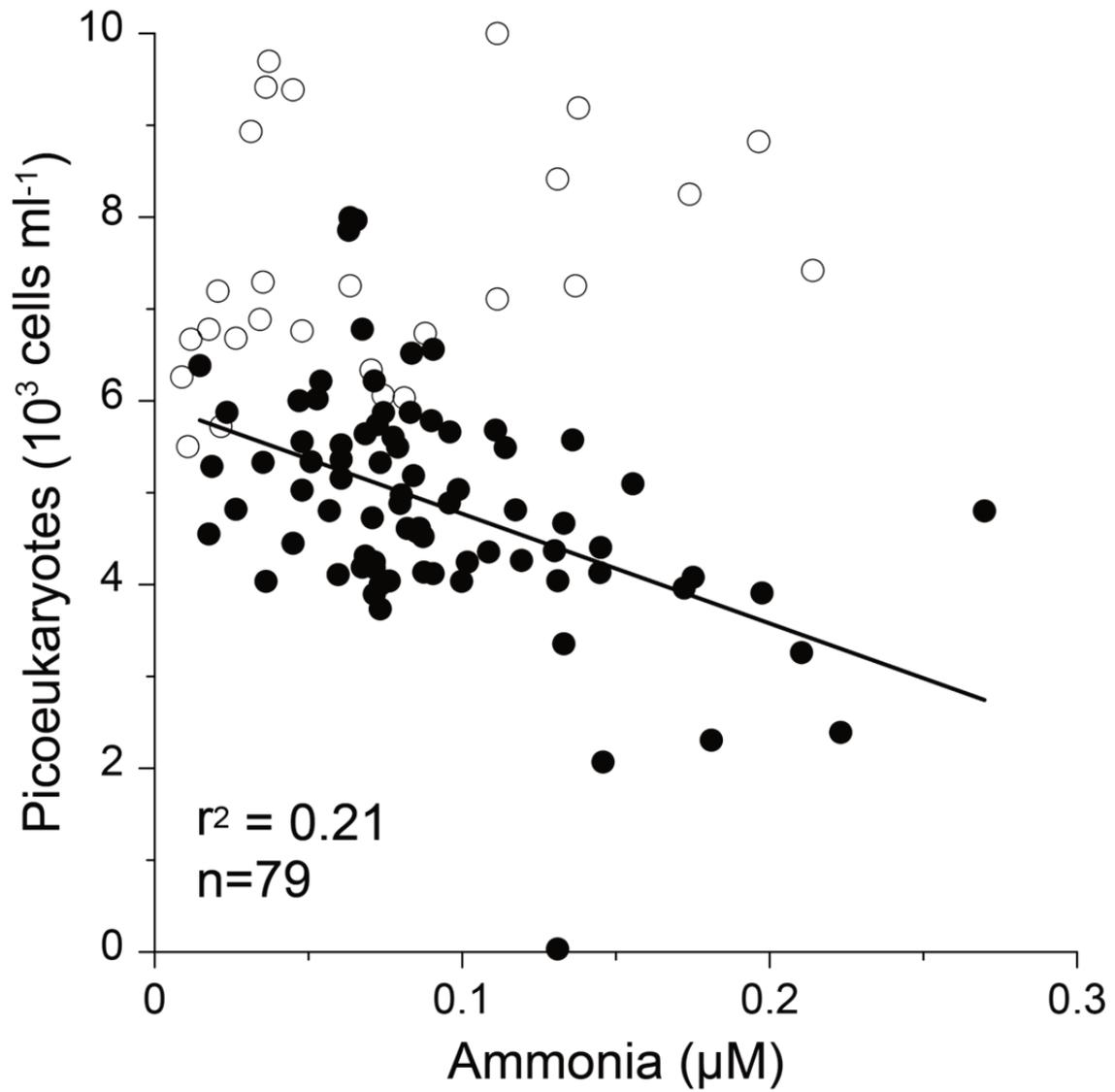


図 13. アンモニア濃度とピコ真核植物プランクトン細胞密度との関係  
 (●) 移行域、(○) 湧昇域の値を表す。回帰直線は移行域のデータに対して示す。暖水域は真光層内でアンモニアは検出されないため除外した。

に伴って減少している（図 13）。これはピコ真核植物プランクトンにとってアンモニアが *Prochlorococcus* や *Synechococcus* と比べるとあまり有用な窒素源として利用されにくいとも考えられるが、ピコ真核植物プランクトンが摂餌によって取り除かれ、アンモニアの生成が高まった可能性もある。東部太平洋赤道域では微小動物プランクトンによるピコ植物プランクトンの摂餌圧が高いことが HNLC 状態を保つことに大きく寄与していることが指摘されている (Landry *et al.*, 2003)。これは微小動物プランクトンによるピコ植物プランクトンの摂餌を介した窒素の再生生産が高いことを示唆しており、暖水域においてもアンモニアの生成に寄与している可能性が示唆される。

#### 2-4-6 鉄の植物プランクトン分布への影響

太平洋赤道域では硝酸塩やリン酸塩等の主要栄養塩だけでなく、微量栄養塩である鉄が不足することによって一次生産が抑制されることが指摘されている (Takeda and Obata, 1995; Barber *et al.*, 1996; Coale *et al.*, 1996; Cavender-Bares *et al.*, 1999)。鉄の供給源としては風などによる大気経由と下層からの湧昇が考えられるが、太平洋赤道域では西部および東部のどちらにおいても大気経由による鉄の供給は非常に小さいことが指摘されている (Duce and Tindale, 1991)。赤道を東向きに流れている赤道潜流には豊富な鉄が含まれており、太平洋赤道域における鉄の供給は主に赤道潜流によって下層からもたらされていると考えられる (Barber *et al.*, 1996; Coale *et al.*, 1996; Landry *et al.*, 1997; Wells *et al.*, 1999)。東部太平洋赤道域では赤道潜流は真光層直下に位置しており、赤道潜流からの真光層内への鉄の供給は一次生産に大きな影響を及ぼし、赤道潜流の強さや深度の変動が一次生産の変動要因になっていることが指摘されている (Barber *et al.*, 1996; Chavez *et al.*, 1998; Mackey *et al.*, 2002b)。一方で、西部太平洋赤道域

では赤道潜流が深く、表層での鉄濃度は非常に低いことがこれまでも報告されているように(Mackey *et al.*, 2002b; Slemons *et al.*, 2010)、暖水域では硝酸塩に加えて鉄も不足していることが植物プランクトンの現存量を低く抑える要因と考えられる。

ピコ植物プランクトンの捕食者である原生動物による摂餌を介して、植物プランクトンの有機窒素がアンモニアとして排出されるだけでなく鉄も排出されており、植物プランクトンに再利用されることが示唆されている(Barbeau *et al.*, 1996)。太平洋赤道域では微小動物プランクトンによるピコ植物プランクトンの摂餌を介した窒素の再生生産が高いことが示唆されたが、暖水域でも等温層内では少量の窒素および鉄が再生循環していると考えられる。硝酸塩を利用する場合は取り込んだ硝酸塩を還元する際に鉄を要することから、鉄が不足していることも還元型の窒素源であるアンモニアを利用する *Prochlorococcus* が暖水域の等温層内に多く存在することに繋がっていると考えられる。

暖水域の等温層内では、硝酸塩濃度は 1997-1998 年の大規模エルニーニョ期には表面でも 0.1  $\mu\text{M}$  を超える比較的高い値が検出されたが、この時期を除くと ENSO の状態に関係なく 0.1  $\mu\text{M}$  以下と低い(図 6f、7d)。ところが等温層内のリン酸塩濃度はエルニーニョ期に低くなっており(図 7e)、エルニーニョの発達に伴ってリン酸塩濃度は減少した(図 6e)。硝酸塩が枯渇している海域では、窒素固定生物によってリン酸塩が消費されることで硝酸塩だけでなくリン酸塩も制限された海域となり得る(Karl *et al.*, 1995)。しかし、窒素固定ではアンモニアに比べて必要とする鉄の量は 100 倍にも及ぶと指摘されており(Raven 1988)、大気経由による鉄の供給があった場合を除いて鉄濃度の低い暖水域で恒常的に窒素固定が行われるとは考えにくい。暖水域表層での *Trichodesmium* spp. の発生による大型植物プランクトンの増加が、ラニーニャ期には確認されたがエルニー

ニョ期には確認されなかったことも（図 7i）、エルニーニョ期のリン酸塩低下が窒素固定によるリン酸塩の消費増加であることを支持しない。これらのことを考慮すると、硝酸塩濃度の低い暖水域の等温層内でリン酸塩濃度がエルニーニョ期に減少した要因として、律速要因でもある鉄濃度が上昇して等温層内でのリン酸塩消費が進んだ可能性が示唆される。

暖水域西部で表面の 5%光量層以浅に高濃度の硝酸塩が存在すると、ピコ真核植物プランクトンの細胞密度が高くなった（図 10c）。これはピコ真核植物プランクトンに硝酸塩が利用されたことを意味しており、栄養塩躍層が浅くなると硝酸塩の還元に必要な鉄も硝酸塩と同時に下層から供給されていることを示唆している。暖水域ではバリアレイヤーが上下の水塊の混合を妨げるため(Lukas and Lindstrom, 1991)、栄養塩躍層から等温層内への栄養塩供給は抑制される。しかし、エルニーニョ期にはバリアレイヤーも薄くなるため（図 6d）、栄養塩躍層から等温層内へ主要栄養塩とともに鉄が供給される可能性がある。大規模エルニーニョが発生した 1997-1998 年でも、表面から 100 m までの鉄濃度は低かったことが報告されているが(Mackey *et al.*, 2002b)、鉄が不足している水塊では鉄は速やかに取り込まれて水塊中に長期には残存しないと考えられる。ただし、下層から等温層内への鉄の供給量が増えると、それが低濃度であっても等温層内で再生循環される鉄濃度はエルニーニョ期に高まっている可能性がある。その場合、エルニーニョ期には植物プランクトンの一次生産が高まり硝酸塩およびリン酸塩の消費が進むと推測される。

大規模エルニーニョ期には表面の硝酸塩濃度が高く、リン酸塩も回帰直線で示される濃度よりも高い濃度が検出されたが（図 6e、6f）、エルニーニョが発達することで栄養塩躍層が浅くなり、下層からの栄養塩供給が増加して植物プランクトンの消費を上回ったと推測される。このように暖水域では、エルニーニョ

ヨが発達することで下層から表層への鉄を含む栄養塩の供給量が増加する過程があることが示唆された。

## 2-5 結論

太平洋赤道域の植物プランクトンは、ピコ植物プランクトン群集が卓越して太平洋赤道域全体を通して総 chl-*a* 量の 70%以上を占めている。本研究では、表面の硝酸塩濃度に基づいて硝酸塩濃度が 0.1 μM 以下の海域を暖水域、4 μM 以上の硝酸塩が存在している海域を湧昇域、その間の 0.1-4 μM の海域を移行域と定義した。暖水域から湧昇域にかけて表面の chl-*a* 量は増加するが、湧昇域はいわゆる HNLC 海域であり、暖水域では硝酸塩躍層付近に顕著な chl-*a* 亜表層極大が認められる。水柱積算 chl-*a* 量は HNLC 海域である移行域と湧昇域の値はそれぞれ  $35.4 \pm 4.5 \text{ mg m}^{-2}$ 、 $34.4 \pm 5.4 \text{ mg m}^{-2}$  と暖水域の値である  $30.5 \pm 5.7 \text{ mg m}^{-2}$  と比べると高いが、その差は小さいことが確認された。しかし、フローサイトメトリーによるピコ植物プランクトン群集解析では、*Prochlorococcus* は暖水域亜表層で、*Synechococcus* は移行域表層で、ピコ真核植物プランクトンは湧昇域表層で高い細胞密度を示し、硝酸塩濃度に応じた分布を示ることが示された(図 14)。

フローサイトメトリーでは暖水域表層における *Prochlorococcus* の細胞密度は低くなったが、*Prochlorococcus* の補助色素であるゼアキサンチンが暖水域表層にも高濃度に存在しており、暖水域表層にも実際には多くの *Prochlorococcus* が存在していることが推測される。細胞サイズが小さく、窒素源として硝酸塩を利用しない *Prochlorococcus* は、暖水域のような貧栄養海域においては栄養塩獲得において他のピコ植物プランクトン群集よりも有利であり、暖水域で最も卓越する植物プランクトン群集となった。

*Synechococcus* は硝酸塩が豊富な湧昇域ではなく、移行域表層で最大となる細

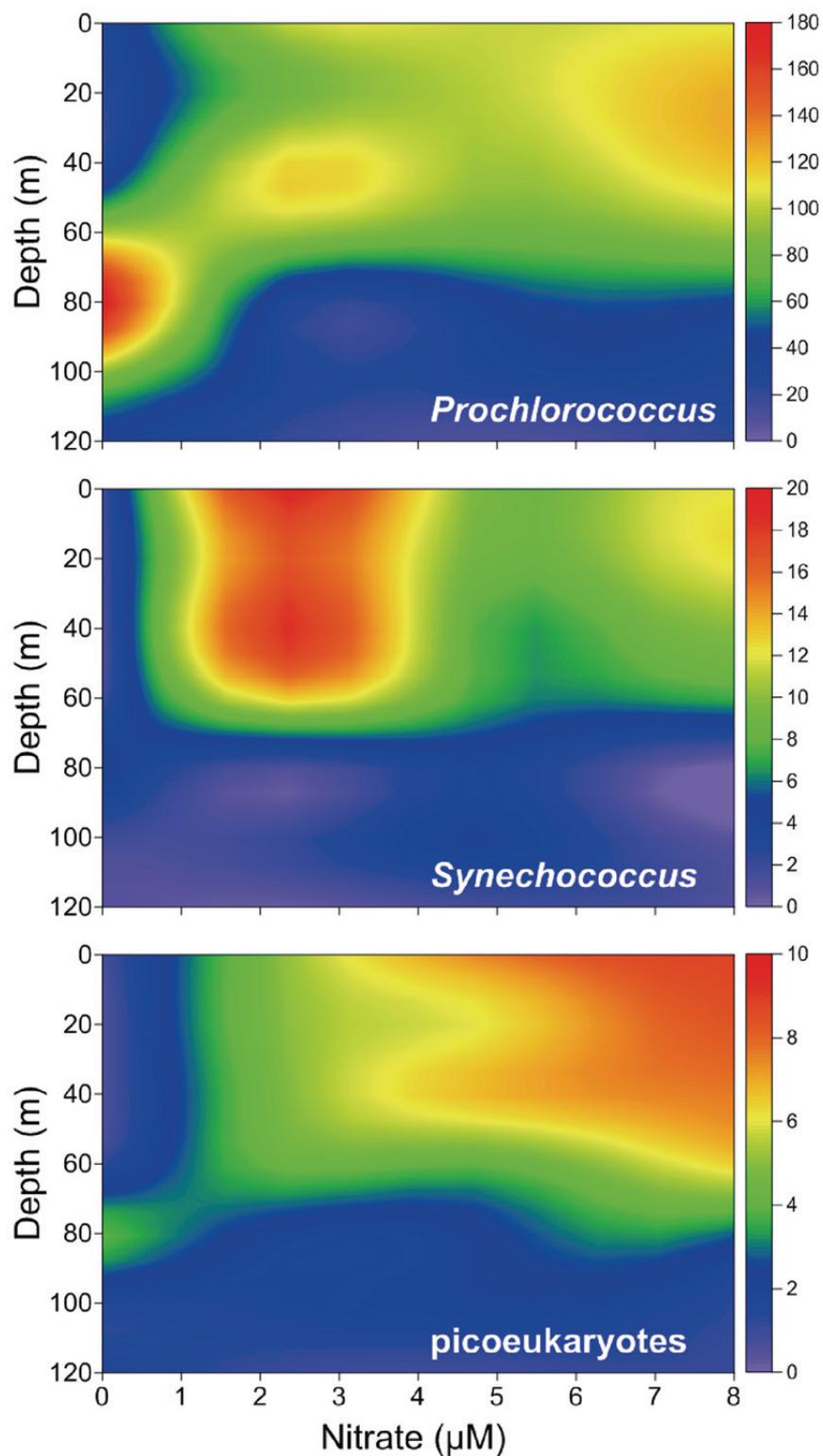


図 14. 硝酸塩濃度とピコ植物プランクトン細胞密度（上段）*Prochlorococcus*、（中段）*Synechococcus*、（下段）ピコ真核植物プランクトン（ $10^3$  cells ml<sup>-1</sup>）の鉛直分布との関係

胞密度を示した。*Synechococcus* は窒素含量が高いフィコビリンを有していることから多くの窒素を必要とするのに加えて、フィコビリンの吸収帯域である緑色光が十分に利用できる表層に多く分布する。移行域は湧昇域よりも成層しやすく、湧昇域と比べると光が利用できる表層に比較的長く留まることができることから、*Synechococcus* は移行域でその分布が最大となったと考えられる。

湧昇域のように高濃度の硝酸塩が存在する海域は全ての植物プランクトンにとって条件のよい環境であるが、*Prochlorococcus* や *Synechococcus* の細胞密度は湧昇域よりもそれぞれ暖水域および移行域で最大となっており、湧昇域はピコ真核植物プランクトンの現存量が卓越した。ピコ真核植物プランクトン分布は硝酸塩濃度に大きく依存しており、暖水域でもエルニーニョ期に硝酸塩躍層が浅くなると亜表層にピコ真核植物プランクトンが高密度に分布した。

太平洋赤道域ではピコ植物プランクトンの微小動物プランクトンによる摂餌がアンモニア生成に寄与しており、鉄も再生循環していることが示唆された。暖水域ではエルニーニョ期に等温層内でリン酸塩の消費が進んでいる。暖水域では鉄は再生循環していると考えられるが、エルニーニョによって栄養塩躍層が浅くなり、バリアレイヤーが薄くなることで等温層内への鉄供給が高まり、暖水域の等温層内では栄養塩消費が高まる可能性が示唆された。

### 第3章 暖水域表層への栄養塩供給をもたらす乱流混合の影響

#### 3-1 序論

暖水域においては、等温層内の硝酸塩濃度は  $0.1 \mu\text{M}$  以下とほとんど枯渇しているがリン酸塩は余っている (図 7d、7e)。また、暖水域表層の鉄濃度は非常に低く (Mackey *et al.*, 2002b; Slemons *et al.*, 2010)、植物プランクトンにとっては暖水域では硝酸塩と鉄が律速栄養塩であることが示唆される。ところが Ryan *et al.* (2002) は大規模エルニーニョの発生年である 1998 年 4 月から 6 月にかけて、 $170^\circ\text{E}$  付近の暖水域表層でも衛星から確認できるほどの植物プランクトンブルームが生じていたことを確認しており、表層にも大量の栄養塩供給があったことが示唆される。本研究においても、1997-1998 年の大規模エルニーニョ期には表面でも  $0.1 \mu\text{M}$  以上の硝酸塩が検出されており、消費量を上回る硝酸塩の供給があったことが示唆された (図 6f)。また、暖水域の等温層内でエルニーニョ期にリン酸塩の消費が進んでおり (図 6e)、エルニーニョ期には暖水域表層へ鉄を含む栄養塩を供給する過程があり、暖水域表層の栄養塩消費を高めていることが第 2 章で示唆された。

太平洋赤道域の暖水域では、エルニーニョ期に水温躍層および硝酸塩躍層が浅くなっており (図 6a、6b)、水塊混合が栄養塩躍層に達することで表層への栄養塩供給が増加すると推察される。しかし、暖水域はバリエイヤーによって上下の水塊の混合が妨げられている (Lukas and Lindstrom, 1991)。暖水域の栄養塩供給過程を把握することは暖水域の植物プランクトン動態の理解において重要であるが、水塊の乱流混合を観測から直接評価するのは困難である。本章では簡便な手法によって水柱の安定度を評価することで、エルニーニョ期に等温層内へ栄養塩を供給する過程における乱流混合の影響について考察する。

## 3-2 材料と方法

### 3-2-1 水柱の安定度判定へのシアノバクテリア色素の応用

熱帯の貧栄養海域では、*Prochlorococcus* や *Synechococcus* といったシアノバクテリアが優占群集となることが報告されている (Campbell and Vaultot, 1993)。暖水域では亜表層で顕著な chl-*a* 極大が認められたが (図 7f)、植物プランクトンの細胞内 chl-*a* 量は照度の変化に応じて増減するため、chl-*a* の亜表層極大は表層での海中照度の増加による chl-*a* 量の低下を捉えただけである可能性が示唆されている (Chavez *et al.*, 1996)。

シアノバクテリアは補助色素としてゼアキサンチンを有しているが、ゼアキサンチンの濃度は照度による変化がなく、chl-*a* よりも実際のシアノバクテリア現存量を反映していると考えられる (Kana *et al.*, 1988; Moore *et al.*, 1995)。暖水域表層での亜表層にも匹敵する高いゼアキサンチン濃度は (図 11)、表層にも実際には多くのシアノバクテリアが存在していることを示唆している。このような植物プランクトンの光順化の反応によって、ゼアキサンチン/chl-*a* 比は鉛直的に西部太平洋赤道域では低下することが報告されている (Mackey *et al.*, 1998; Higgins and Mackey, 2000)。ただし、ゼアキサンチン/chl-*a* 比の低下は水塊が混合せずに安定している場合に生じ、鉛直混合によって水塊がよく混合されるとゼアキサンチン/chl-*a* 比は混合層内で均一になるはずである。

2002-2003 年に実施した MR02-K06 航海のデータを用いて、ゼアキサンチン/chl-*a* 比の鉛直分布から暖水域の等温層内における乱流混合を評価することを試みた。暖水域では *Prochlorococcus* の現存量が *Synechococcus* の現存量よりも高いため (表 4)、ゼアキサンチンの多くは *Prochlorococcus* 由来のものだと考えられる。しかし、*Synechococcus* に由来するゼアキサンチンと区別できないため、使用した chl-*a* の値は HPLC によって求めた *Prochlorococcus* 由来のディビニル

chl-*a* と chl-*a* を加算して使用した。

### 3-2-2 乱流運動エネルギー

ゼアキサンチン/chl-*a* 比から見積もられた水塊の安定度に関する情報を評価するため、一次元の混合層数値モデル(Noh and Kim, 1999; Matsuura, 2001) を用いて水塊の乱流運動エネルギー (turbulent kinetic energy: TKE) を推定した。モデルシミュレーションは 0.5 m の分解能で 1 分毎の時間ステップとし、0.5 m から表面混合を推定するには十分な深度である 120 m まで行った。数値モデルには、太平洋赤道域の 0°N、156°E に係留されている TRITON ブイ ([http://www.jamstec.go.jp/jamstec/TRITON/real\\_time/php/top.php](http://www.jamstec.go.jp/jamstec/TRITON/real_time/php/top.php); <http://www.pmel.noaa.gov/tao/jsdisplay>) で計測された音響流向流速計 (acoustic Doppler current profiler: ADCP) データおよび、TRITON ブイに係留されている CTD データを内挿して求めた水温、塩分の鉛直分布値を初期値として使用した。表面の境界条件は TRITON ブイで計測した 10 分毎の気象データに基づき、熱、淡水フラックス(Fairall *et al.*, 1996) およびバルク法によって求めたモーメントフラックス(Kondo, 1975) から与えた。この数値モデルによるシミュレーションによって表層の鉛直的な乱流、水温および塩分を求めて混合層深度を推定した。

## 3-3 結果

### 3-3-1 2002-2003 年のエルニーニョ期観測における暖水域の水塊構造

2002 年 12 月から 2003 年 1 月に実施した MR02-K06 航海はエルニーニョの成熟期に相当し(McPhaden, 2004)、塩分フロントによって特徴付けられる WPWP の東端(Maes *et al.*, 2006) は 176°W と 170°W の間に位置した (図 15a)。暖水域の等温層深度は 165°E から 176°W までは 82-101 m と深い、165°E から西方に

向かって浅くなり、145°Eにおける等温層深度は20 mとなった(図 15b)。暖水域において0.03  $\sigma_\theta$ の密度変化から求めた混合層深度は表面に最も低塩分な水塊が存在した175°Eから暖水域東端の176°Wまでは14-19 mと浅いが、175°Eから160°Eまでは西方に向かって深くなった(図 15a)。160°Eにおける混合層深度は等温層深度の87 mに近い82 mとなっており、160°Eから西方に向かっては等温層が浅くなるにつれて混合層も浅くなり、145°Eにおける混合層深度は13 mとなった(図 15a)。混合層下端と等温層下端の間のバリエイヤーは、混合層および等温層共に浅くなった145°Eから160°Eにおいて厚さが5-23 mと薄く、165°Eから176°Wでは43-77 mと厚くなって、最も低塩分な水塊が存在した175°Eが77 mと最も厚くなっていた(図 15a)。低塩分水塊が存在して混合層が浅く、等温層が深い暖水域東部ではバリエイヤーが厚く、等温層が浅くなった暖水域西部ではバリエイヤーが薄くなっていた(図 15a)。特に低塩分水塊が存在した175°Eを中心として、170°Eから176°Wでは0.125  $\sigma_\theta$ の密度変化も浅い深度に認められ、バリエイヤーの上部に強い密度勾配が生じていた(図 15a)。また、170°Wから160°Wの移行域でもバリエイヤーは確認された(図 15a)。

硝酸塩躍層は暖水域東部で深く、165°Eから176°Wにおいては、4  $\mu\text{M}$ 以上の高濃度の硝酸塩は100 m以深に検出された(図 15c)。暖水域西部では硝酸塩躍層は浅くなっており、160°Eより西方では70 m深度において0.4-6.9  $\mu\text{M}$ と比較的高濃度の硝酸塩が検出された(図 15c)。混合層の深い160°Eでは、混合層内の水深80 mで2.6  $\mu\text{M}$ の硝酸塩が存在しており、145°Eおよび147°Eでは、0.1  $\mu\text{M}$ の硝酸塩は等温層よりも深い深度で検出された(図 15c)。暖水域においてはchl-*a*鉛直分布は顕著な亜表層極大が認められ、硝酸塩躍層が浅い暖水域西部のchl-*a*亜表層極大はやや浅く、極大層の濃度も高くなった(図 15d)。暖水域東部では

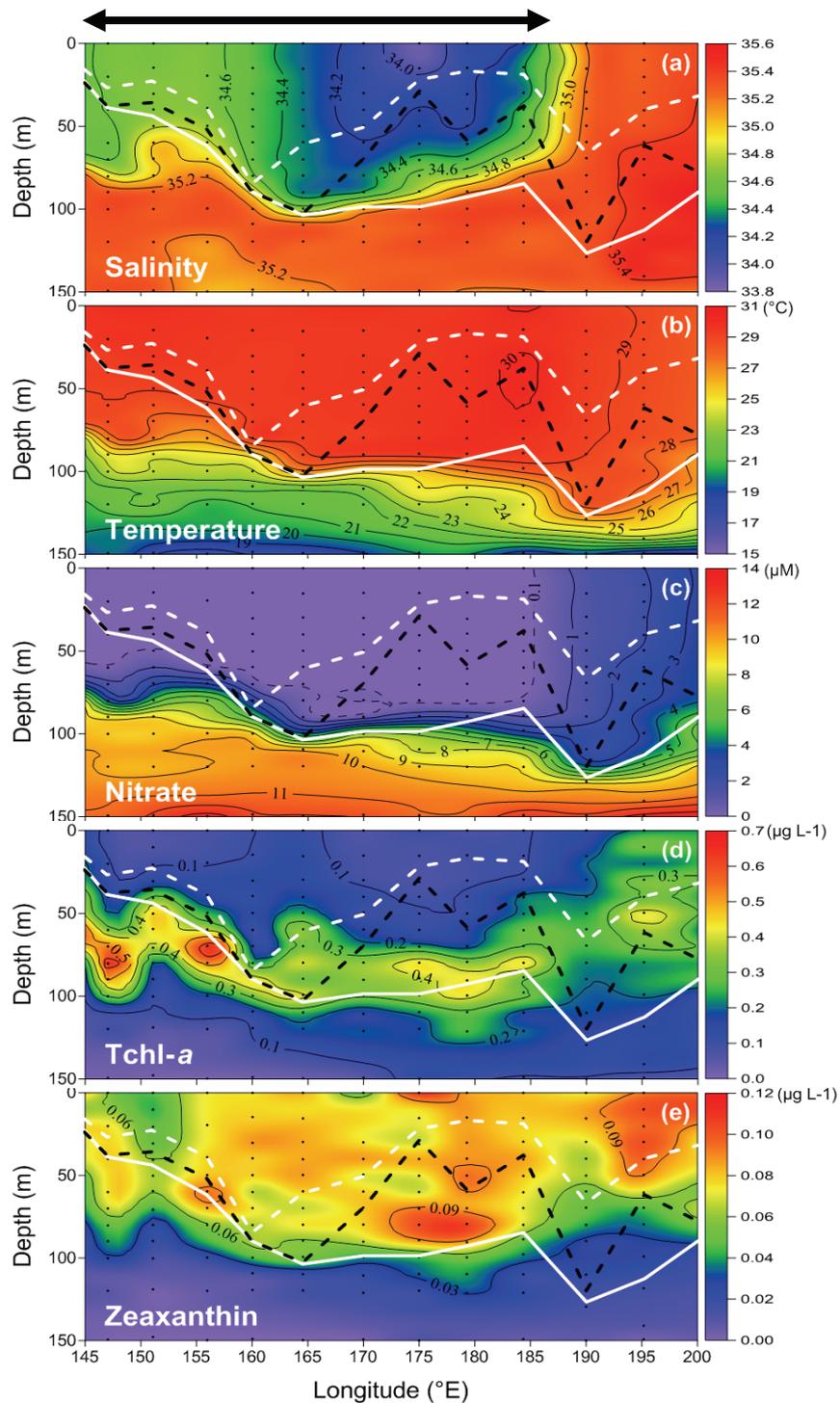


図 15. MR02-K06 航海における (a) 塩分、(b) 水温、(c) 硝酸塩、(d) Tchl-*a*: (chl-*a* + デイビニル chl-*a*)、(e) ゼアキサンチンの鉛直断面図

図中に挿入した白破線、黒破線および白実線は、それぞれ暖水域における  $\Delta 0.03 \sigma_0$  (混合層)、 $\Delta 0.125 \sigma_0$  および  $\Delta 0.5 \text{ } ^\circ\text{C}$  (等温層) の深度を表す。図上部に暖水域の範囲を示す。図中の黒点は採水観測深度を示す。

chl-*a* 亜表層極大が等温層内に生じたのに対し、暖水域西部では chl-*a* 亜表層極大は等温層より下層に生じた (図 15d)。シアノバクテリア現存量の指標となるゼアキサンチン濃度は暖水域において表面から chl-*a* 極大層まで比較的均一な分布となった (図 15e)。

### 3-3-2 ゼアキサンチン/chl-*a* 比の鉛直分布

各測点のゼアキサンチン/chl-*a* 比の鉛直分布を図 16 に示す。暖水域東部の 170°E から 176°W で形成された厚いバリアレイヤー内においては、ゼアキサンチン/chl-*a* 比は鉛直的な低下が顕著で、その傾きが大きい。また混合層内のゼアキサンチン/chl-*a* 比が大きく、175°E および 179°E では表面のゼアキサンチン/chl-*a* 比は 1.0 を超えていた。170°W から 160°W の移行域でも厚いバリアレイヤーは確認されたが、バリアレイヤー内におけるゼアキサンチン/chl-*a* 比の傾きは小さかった。等温層が浅く、バリアレイヤーも薄い暖水域西部の 145°E から 156°E においては、ゼアキサンチン/chl-*a* 比は表面から等温層まで鉛直的に低下しており、その傾きは大きい。ゼアキサンチン/chl-*a* 比は等温層より下層では鉛直的な変化は小さいが、145°E と 147°E においては等温層より下層の約 80 m に存在している顕著な密度躍層付近まで、ゼアキサンチン/chl-*a* 比は顕著に低下した (図 16)。

混合層が最も深くなった 160°E では、夜明け前の観測ではゼアキサンチン/chl-*a* 比は混合層内で比較的均一になっており、その値は平均で  $0.58 \pm 0.06$  と低かった。同じ日に実施した日中の観測では混合層が 82 m と深くなっていた。この時、表面のゼアキサンチン/chl-*a* 比は 0.77 と高くなり、また混合層下部の 60 m 以深においてゼアキサンチン/chl-*a* 比は低下して傾きが大きくなったが、60 m 以浅におけるゼアキサンチン/chl-*a* 比は比較的均一で、その値も  $0.64 \pm 0.08$  と低

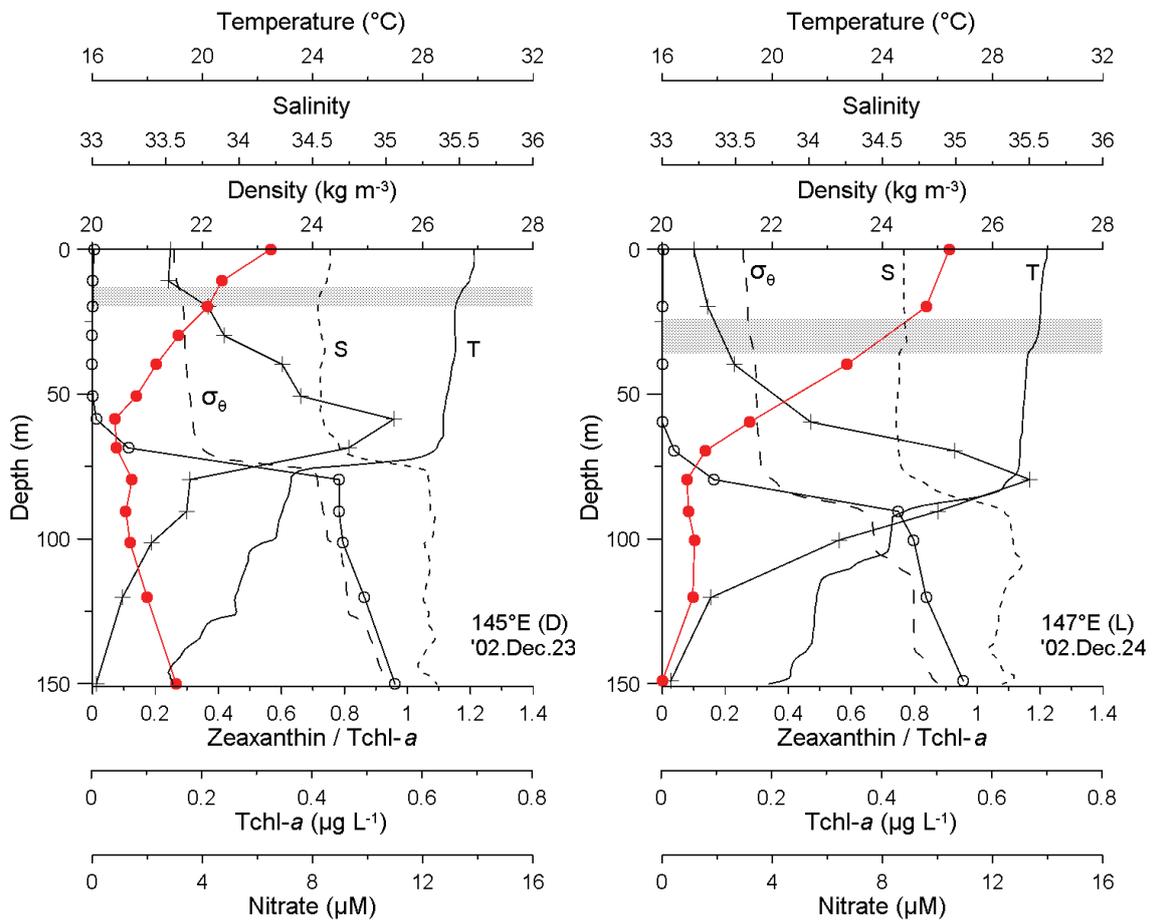


図 16. MR02-K06 航海における水温 (T)、塩分 (S)、密度 ( $\sigma_\theta$ )、ゼアキササンチン/chl-a 比 (●)、Tchl-a (+) および硝酸塩 (○) の鉛直分布 : 145°E (D)、147°E (L)

観測は夜明け前の暗期 (D) もしくは日中の明期 (L) に実施し、160°E、175°E、170°W、160°W については暗期と明期の両方で観測している。図中の網掛けはバリアレイヤーの厚さを表す。

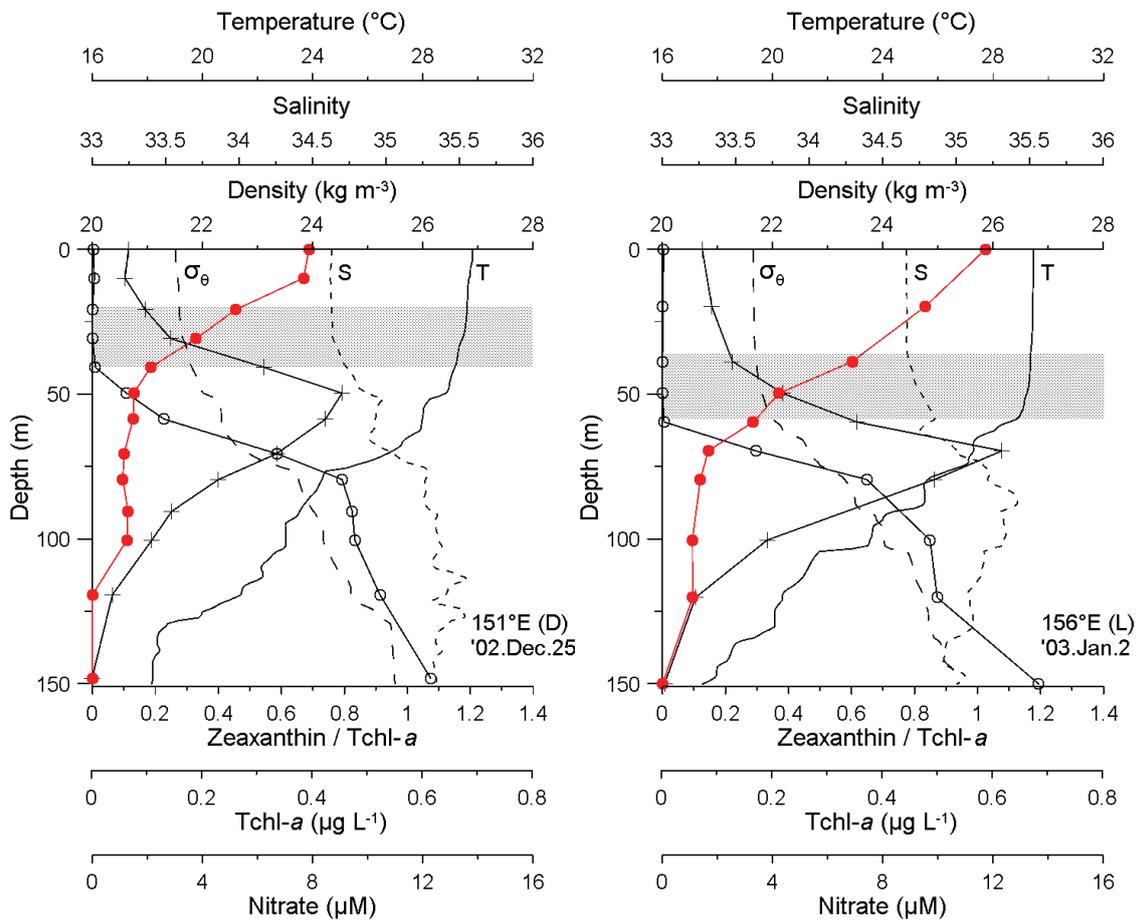


図 16. (続き) : 151°E (D)、156°E (L)

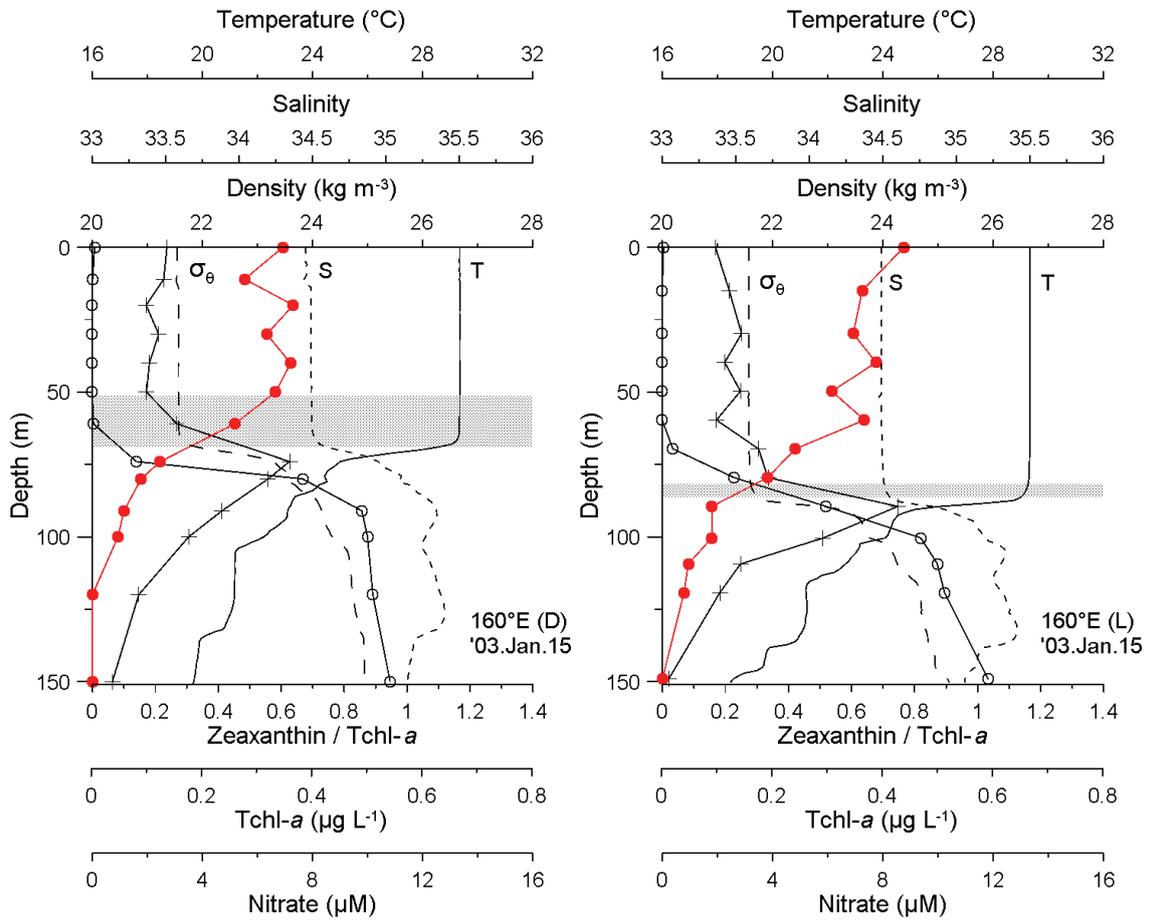


図 16. (続き) : 160°E (D)、160°E (L)

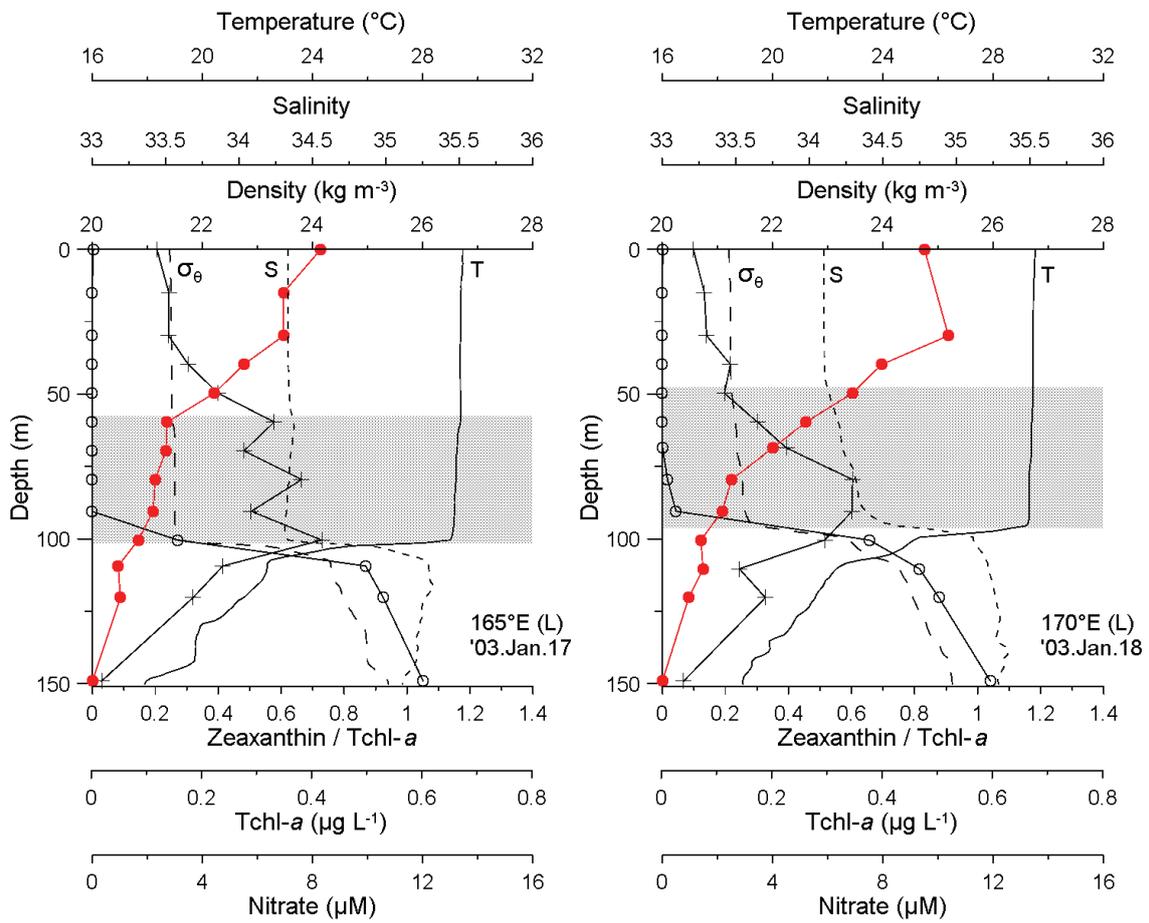


図 16. (続き) : 165°E (L)、170°E (L)

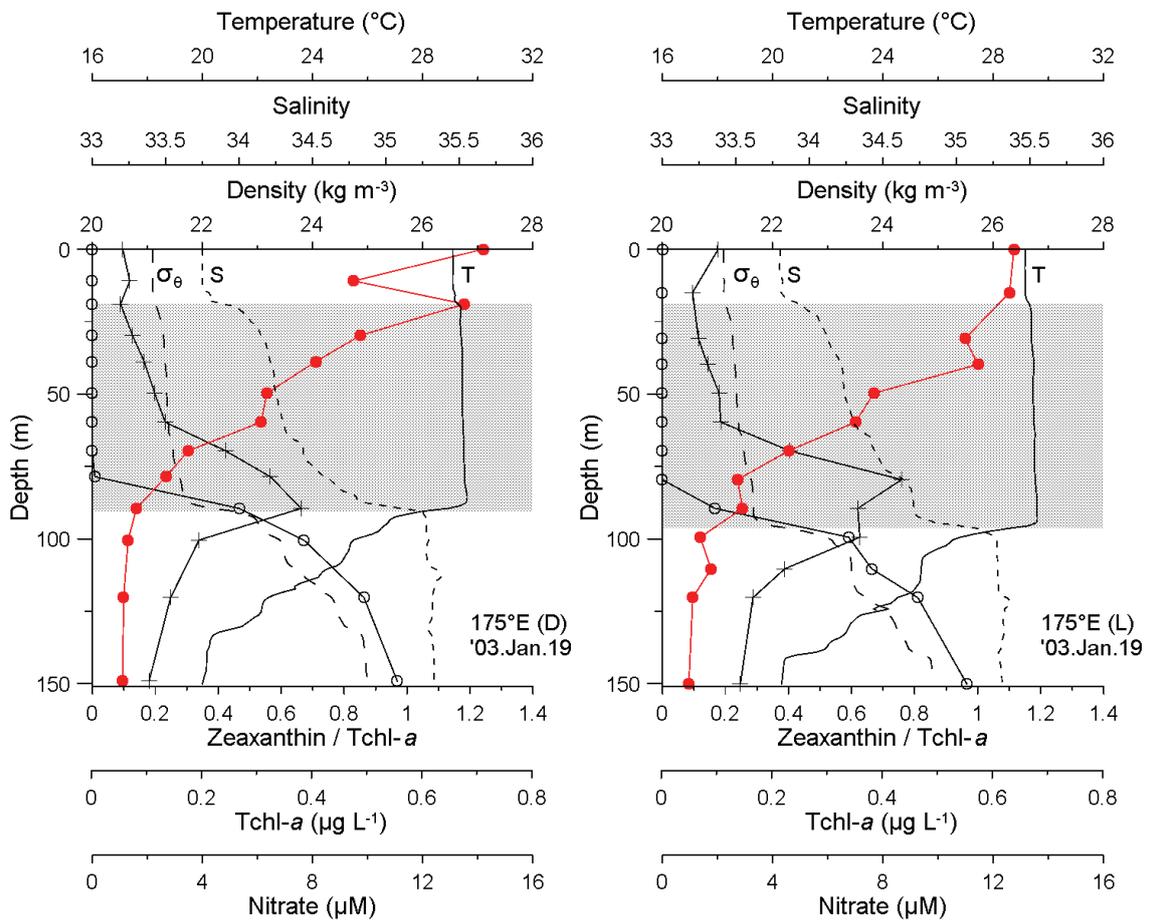


図 16. (続き) : 175°E (D)、175°E (L)

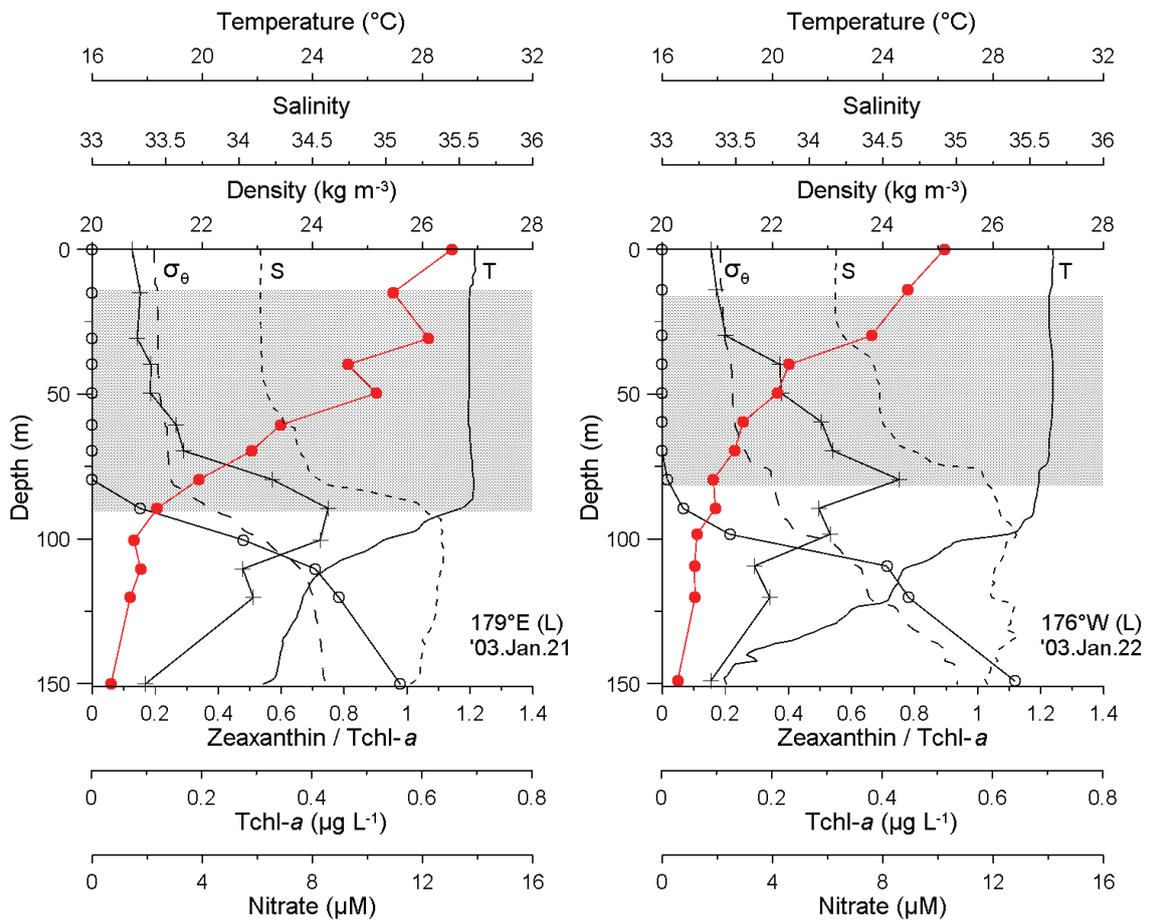


図 16. (続き) : 179°E (L)、176°W (L)

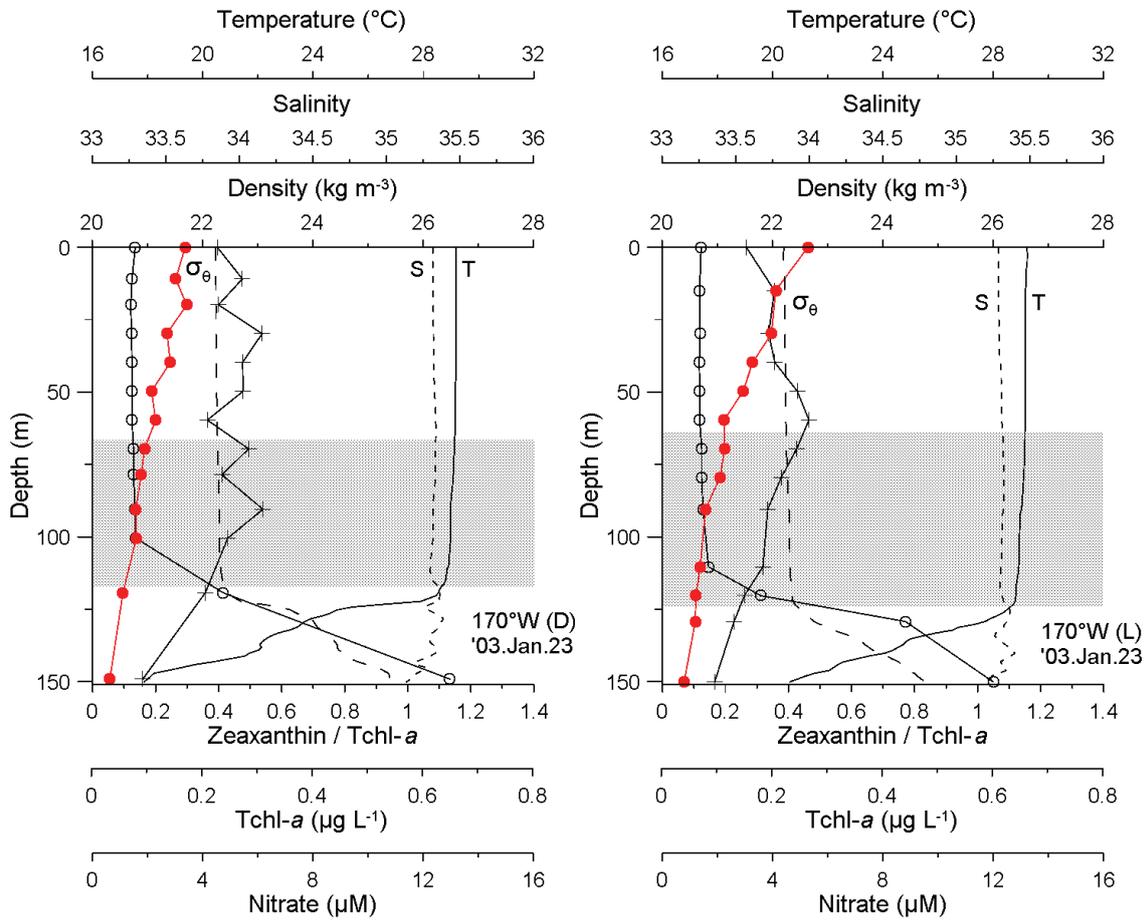


図 16. (続き) : 170°W (D)、170°W (L)

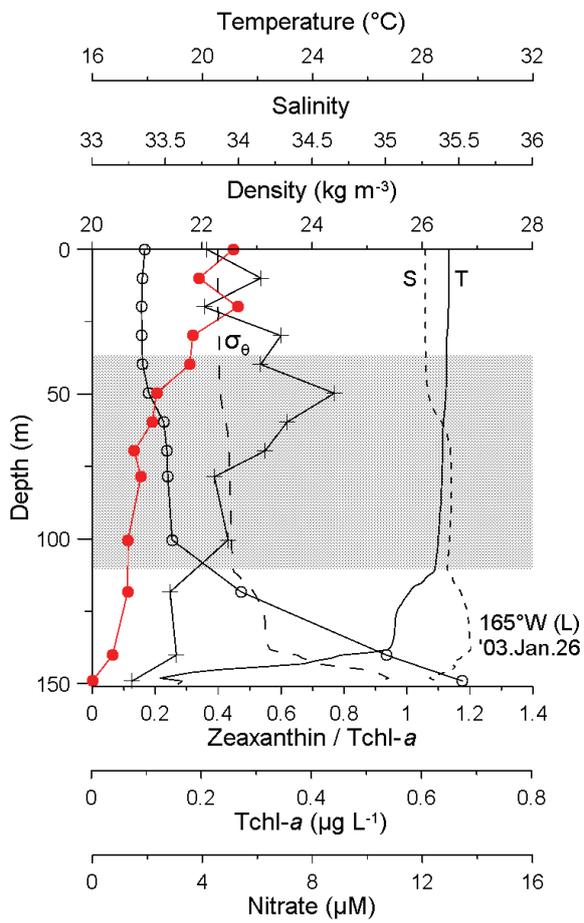


図 16. (続き) : 165°W (L)

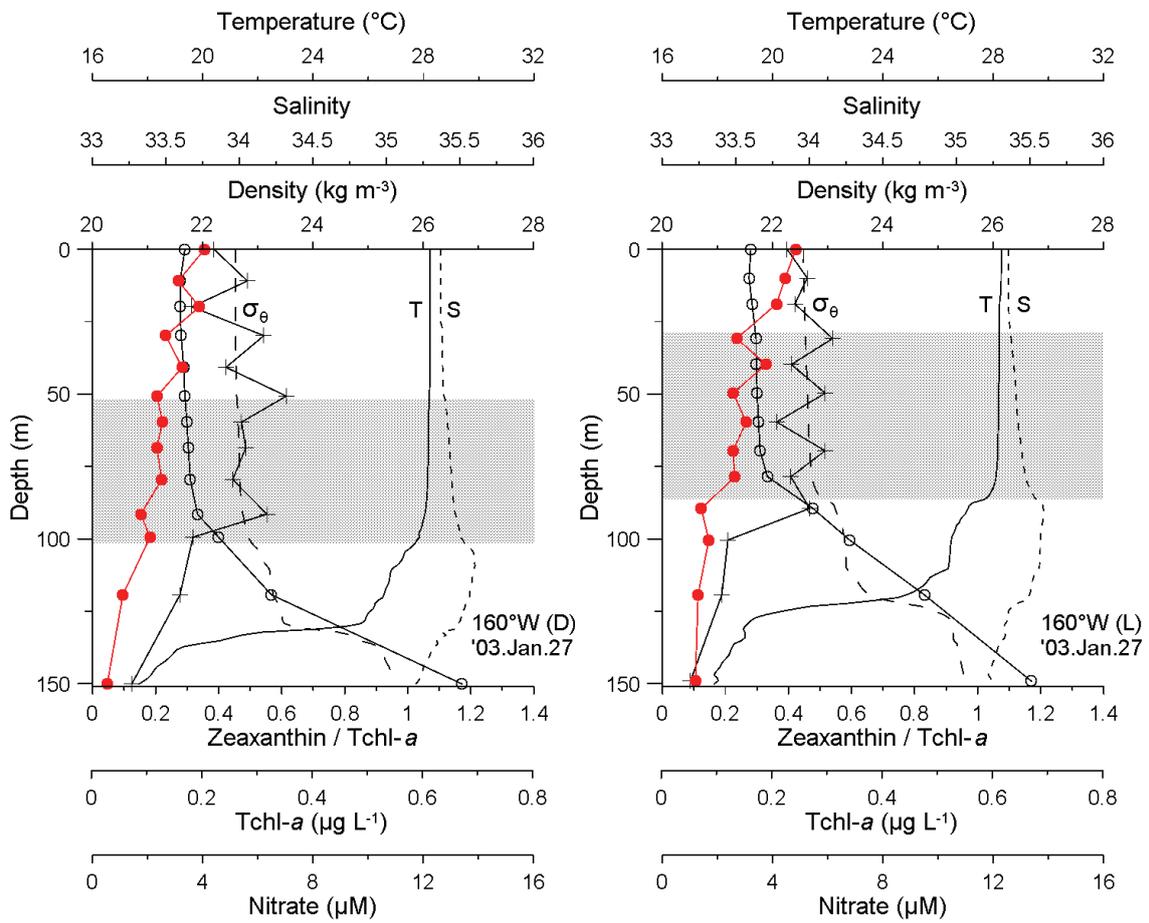


図 16. (続き) : 160°W (D)、160°W (L)

かった。暖水域で比較的深い混合層が形成された 156°E から 170°E においては、混合層内でゼアキサンチン/*chl-a* 比が表面から下層に向かって低下している観測点（156°E および 165°E）と、混合層内でゼアキサンチン/*chl-a* 比の傾きが比較的均一な観測点（160°E および 170°E）が確認された。夜明け前と日中の観測では、表面のゼアキサンチン/*chl-a* 比が比較的低い 156°E、170°W および 160°W においては日中に表面のゼアキサンチン/*chl-a* 比は高まっていたが、表面のゼアキサンチン/*chl-a* 比が高い 175°E では夜明け前と日中の観測で顕著な違いは認められなかった（図 16）。

### 3-3-3 水塊の乱流混合シミュレーション

ゼアキサンチン/*chl-a* 比の鉛直変化と水塊混合の関係を評価するため、暖水域の混合層において測定したゼアキサンチン/*chl-a* 比と乱流運動エネルギーとの関係を見積もった（図 17）。混合層内におけるゼアキサンチン/*chl-a* 比鉛直分布の傾きに対して、その層における乱流運動エネルギーのシミュレーション結果の平均値を示した。ここで用いたゼアキサンチン/*chl-a* 比は、MR00-K08、MR02-K01 および MR02-K06 航海で行った TRITON ブイ近辺の観測点で得られた結果を使用した。乱流エネルギーは常用対数値で表し、エネルギー値の下限となる値 (-10) まで示した。混合層内におけるゼアキサンチン/*chl-a* 比の傾きと乱流運動エネルギーとの間には有意な負の相関が認められ ( $p < 0.05$ ,  $n = 17$ )、ゼアキサンチン/*chl-a* 比の傾きが大きいほど乱流運動エネルギーが弱く、その水塊が安定していることを示している。逆にゼアキサンチン/*chl-a* 比の傾きが小さく、均一であるほど乱流運動エネルギーが強く、その水塊はよく混合していることを示している。

156°E の観測点では、混合層内であってもゼアキサンチン/*chl-a* 比は表面から

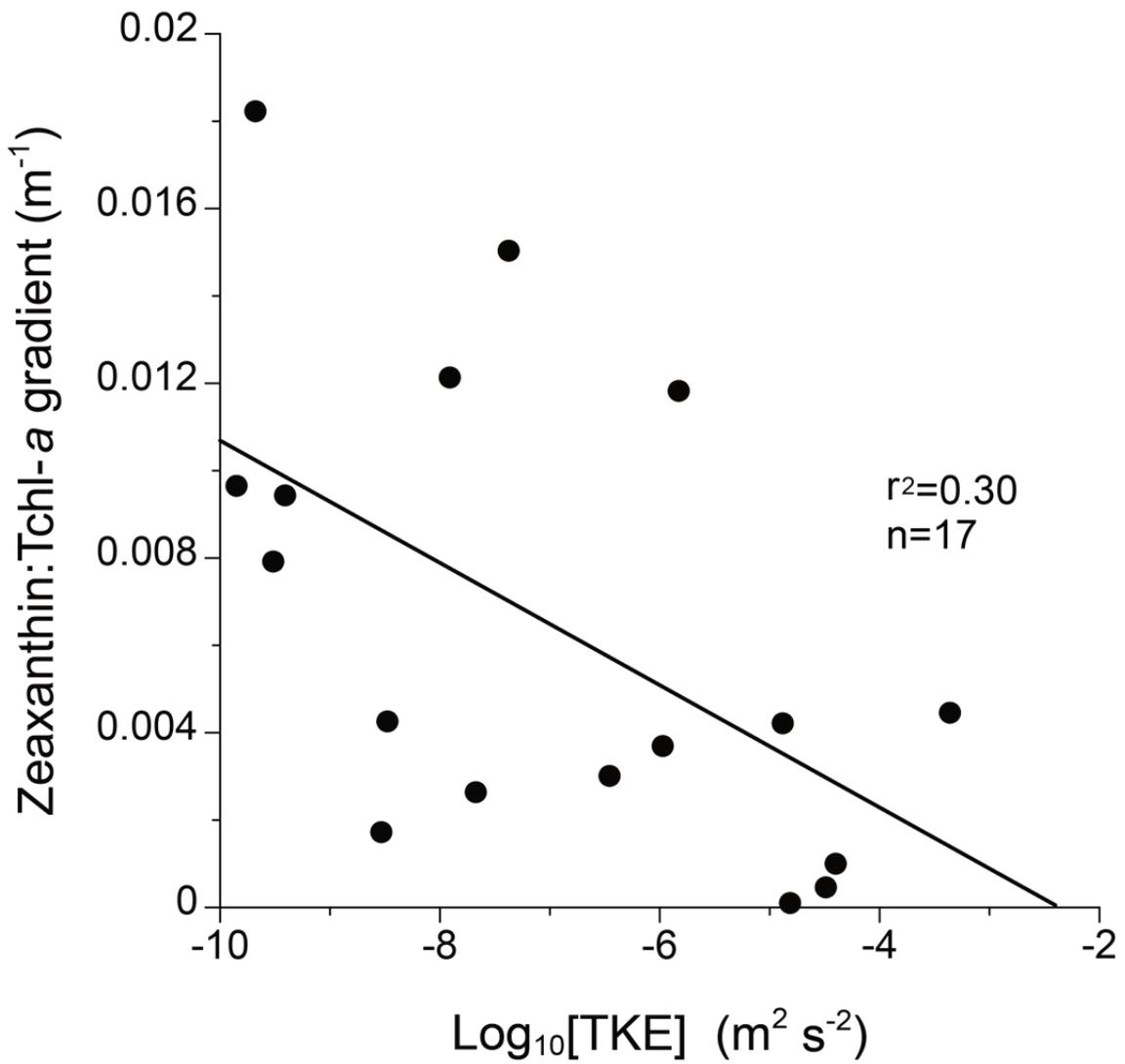


図 17. 混合層内における乱流運動エネルギー（TKE）の常用対数とゼアキサニン/chl- $a$  比の傾きとの関係

鉛直的に低下しており、ゼアキサンチン/*chl-a* 比も表面で 1.03 と高い値を示している (図 16)。この観測点における乱流運動エネルギーの経時変化を、モデルシミュレーションにより再現した (図 18)。モデルシミュレーションは、船舶観測点と同じ赤道上の 156°E に係留されている TRITON ブイのデータから 2002 年 12 月 28 日の観測データを初期値に用い、船舶観測を実施した 2003 年 1 月 2 日まで再現した。2002 年 12 月 31 日には、風応力が日平均で  $0.05 \text{ N m}^{-2}$  を超える強風が吹いていたことが観測されており、シミュレーションでは同日の乱流運動エネルギーの日平均鉛直分布は表面から水深 50 m まで高い値を示した (図 18a)。この時、水温と塩分のシミュレーション結果から密度変化で算出した混合層も 46 m と見積もられた。156°E では船舶観測を実施する 2 日前の 2002 年 12 月 31 日には混合層が深く、混合層内はよく混合していたことが再現された (図 18a)。

2002 年 12 月 29 日から 31 日にかけて強まっていた海上風はその後弱まり、船舶観測を実施した 2003 年 1 月 2 日の風応力は日平均で  $0.005 \text{ N m}^{-2}$  と小さくなっていた (図 18b)。2003 年 1 月 2 日のシミュレーション結果は、強い乱流運動エネルギーは表面付近だけに限られており、水塊は鉛直的に混合することなく安定していたことを示した (図 18b)。ところがこの時の水温、塩分のシミュレーション結果では密度は深くまで変化無く均一で、密度変化で混合層を見積もると 44 m であった。実際の船舶観測で日中に測定した密度変化から算出した混合層深度も 36 m で (図 16)、風応力が弱いと風成混合が生じずに、混合層内であっても水塊は実際に混合することなく安定していることが再現された。

156°E の観測点において再度 2003 年 1 月 11 日の観測データを初期値に用いて、2003 年 1 月 15 日の乱流運動エネルギーを再現した (図 18c)。2003 年 1 月 15 日には再び風が強まっており、強い乱流運動エネルギーが水深 60 m にまで及んで

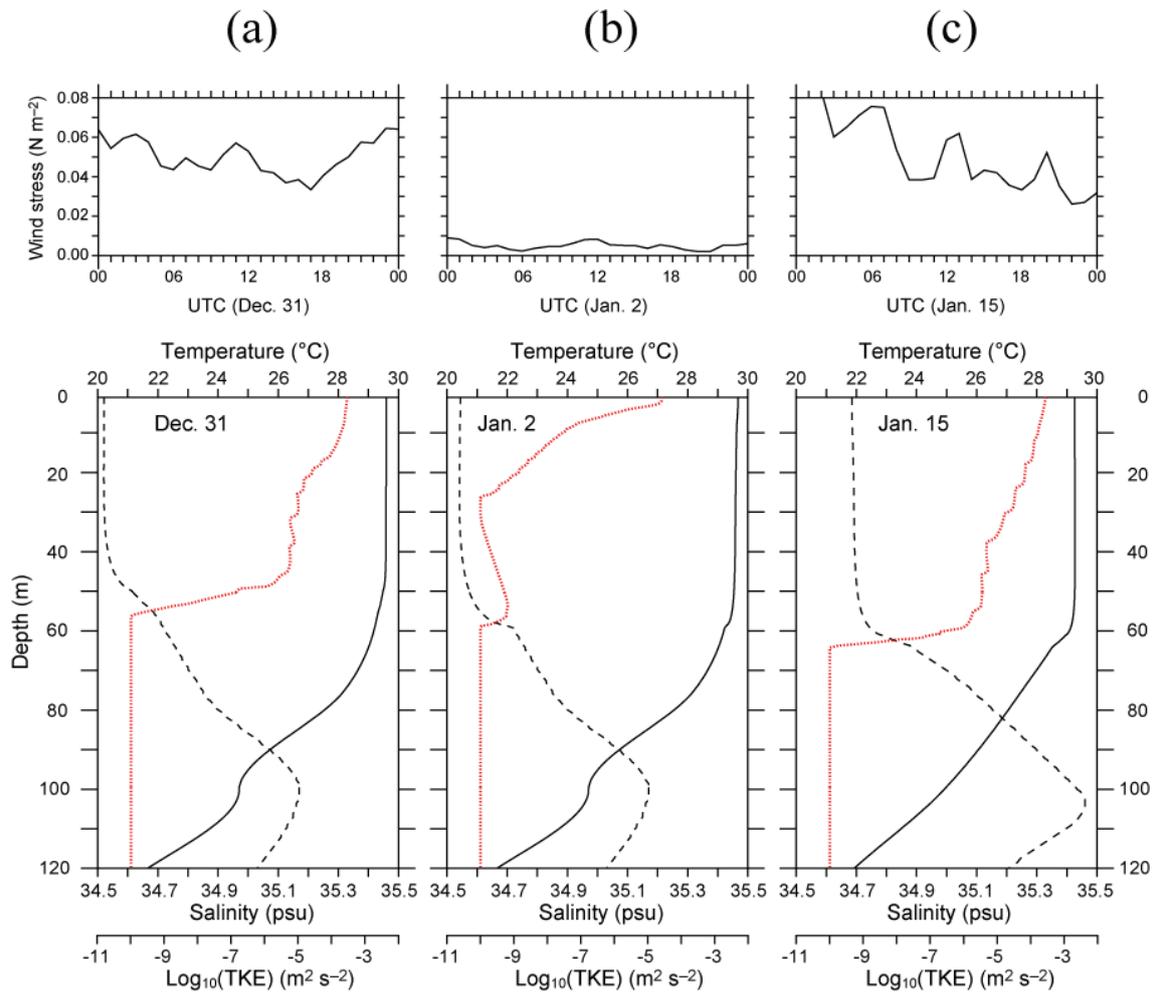


図 18. 赤道上 156°E の観測点における (a) 2002 年 12 月 31 日、(b) 2003 年 1 月 2 日、(c) 2003 年 1 月 15 日の一次元数値モデルのシミュレーション結果

日平均の水溫 (黒実線)、塩分 (黒破線)、乱流運動エネルギーの常用対数 (赤点線) の鉛直分布をシミュレーションしている。TRITON ブイで観測された海上風をシミュレーション図の上部に示す。

いることが再現された。水温、塩分のシミュレーション結果から密度変化で混合層を見積もると 55 m であった。2003 年 1 月 15 日には、シミュレーションを行った観測点に近い 160°E の観測点で船舶観測を実施している。混合層は夜明け前から日中にかけて 51 m から 82 m まで深くなったが、そこでのゼアキサンチン/chl-*a* 比は表面から水深 50-60 m まで均一であったことが示されている(図 16)。

モデルの信頼性を確認するために、シミュレーション結果と実際の船舶観測データによって得られた水温、塩分の鉛直分布の値を比較した。2003 年 1 月 2 日に行った 156°E の観測点では混合層内の水温、塩分の違いはそれぞれ  $0.19 \pm 0.03$  (°C) および  $0.08 \pm 0.01$  と小さかった。また、2003 年 1 月 15 日に行った 156°E のシミュレーション結果と 160°E の船舶観測データにおいては、それぞれ  $0.17 \pm 0.22$  (°C) および  $0.23 \pm 0.05$  であった。160°E の塩分は 156°E の塩分よりも低い(図 16)、実測値とシミュレーションの塩分の差は大きくなっているが、160°E の船舶観測でも 2003 年 1 月 15 日には強風が吹いていたことが確認されており、156°E と 160°E で気象条件に大きな差は無いと考えられる。

### 3-4 考察

#### 3-4-1 ゼアキサンチン/chl-*a* 比によって示される水塊の特徴

*Prochlorococcus* や *Synechococcus* のようなシアノバクテリアはゼアキサンチンを補助色素として有しているが、光量の低下に伴って植物プランクトンの chl-*a* 含量は増加するのに対し、シアノバクテリアに含まれるゼアキサンチン含有量に変化はない (Kana *et al.*, 1988; Moore *et al.*, 1995)。光量が低下した際に生じる植物プランクトンの光順化による細胞内 chl-*a* 含量の増加は、光合成系タンパク質をコードするメッセンジャーRNA が増加することで引き起こされ、このよう

な変化は光量低下後おおよそ 2 時間以内に生じると考えられている (LaRoche *et al.*, 1991)。また、*Synechococcus* に強光を 2 時間照射してもゼアキサンチン/*chl-a* 比の変化は認められないが、3 時間の照射によって *chl-a* 量が低下し、ゼアキサンチン/*chl-a* 比が上昇するのが確認されている (Müller, 2004)。これらの報告は、海水中での照射光量の変化が生じた後、2-3 時間の時間差をもって光順化によるゼアキサンチン/*chl-a* 比の変化が生じることを示しており、ゼアキサンチン/*chl-a* 比は約 2-3 時間前の光履歴を反映していると考えられる。

ゼアキサンチン/*chl-a* 比は太陽光の入射という直近の光履歴によって変化するため、昼間に上昇し、夜間には低下する日周期性を示す (Claustre *et al.*, 2002)。ただし、Post *et al.*, (1984) は昼夜 12 時間周期の珪藻を用いた培養実験によって、強い昼間の照射光量 ( $593 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) で安定させた状態の培養株を、弱い昼間の照射光量 ( $72 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) に変更すると、細胞内 *chl-a* 含量は数日をかけて昼夜変動幅以上に増加することを示した。これは強い太陽の入射光がある表層に分布している細胞は、光量の少ない深層に分布する細胞と同程度まで *chl-a* 含量が増加するには光量が低下しても数日を要することを意味しており、1 日の昼夜変動においては夜間に *chl-a* 含量が最大まで増加することはない。つまり、ゼアキサンチン/*chl-a* 比は日周期性による昼夜の変動はあると考えられるが、鉛直混合が無く安定している水塊ではその鉛直分布が夜間でも均一になることはない。太平洋赤道域のように日中に  $1000 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$  を超えるような強い海面入射光が長時間続く海域においては、鉛直的に安定している水塊では表面に近いほど *chl-a* 含量が低下してゼアキサンチン/*chl-a* 比は高くなると考えられ、夜間でもその鉛直的な傾きは大きいと考えられる。このことは混合層が浅く、厚いバリエイヤーが生じて鉛直的に安定した水塊であった 175°E において、表面ではゼアキサンチン/*chl-a* 比が高くなって 1.0 を超えて

おり、夜明け前と日中のゼアキサンチン/*chl-a* 比の鉛直分布に大きな違いはないことから確認できる (図 16)。

一方で、Post *et al.*, (1984) は弱い昼間の照射光量 ( $72 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) で安定させた状態の培養株を強い昼間の照射光量 ( $593 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) に変更すると、細胞内 *chl-a* 含量は強い光から弱い光に変更した場合の変化速度よりも速い速度で低下することを示した。これは、深層に分布していた細胞が表層にもたらされると比較的速やかに細胞内 *chl-a* 含量が減少することを示している。鉛直混合によって上下層の水塊が混ざり合うと、混合水塊中におけるシアノバクテリア群集のゼアキサンチン/*chl-a* 比は均一な分布になる。同時に、深層に分布していた群集は照射される光量が増加するためゼアキサンチン/*chl-a* 比は速やかに高まり、表層に分布していた群集は照射される光量が減少するためゼアキサンチン/*chl-a* 比は徐々に低くなるはずである。そのため、乱流混合している層が深く、混合期間が長いほど表面のゼアキサンチン/*chl-a* 比は低くなると考えられる。水塊が混合しやすい移行域の  $170^{\circ}\text{W}$  や  $160^{\circ}\text{W}$  において、また暖水域であっても水深 50-60 m まで水塊が鉛直混合していたことが確かめられた  $160^{\circ}\text{E}$  において、表面のゼアキサンチン/*chl-a* 比は日中の方が高い (図 16)。2-3 時間の継続した光照射があれば光順化によって *chl-a* 量は低下するため (LaRoche *et al.*, 1991; Müller, 2004)、非常に激しい気性擾乱があった場合を除いて、混合水塊中であっても日中に測定した表層のゼアキサンチン/*chl-a* 比はやや高くなると考えられる。

厚いバリエイヤーが存在した  $175^{\circ}\text{E}$  から  $176^{\circ}\text{W}$  の暖水域東部においては、ゼアキサンチン/*chl-a* 比が表面で高く、バリエイヤー内のゼアキサンチン/*chl-a* 比の鉛直的な傾きが大きい (図 16)。これはこの海域は混合層が浅く、バリエイヤーが厚い状態が長期間継続していたことを示しており、暖水域東部

の水塊は鉛直的に安定した海域であることを示している。一方で暖水域西部においては、160°Eのように強い乱流混合が認められる水塊だけでなく、145°Eや151°Eでも表面のゼアキサンチン/*chl-a*比は低くなっていた（図16）。145°Eおよび151°Eでは、ゼアキサンチン/*chl-a*比は鉛直的に低下してその傾きも大きいことから、観測時点でその水塊は鉛直的に安定していた。しかし、表面の小さいゼアキサンチン/*chl-a*比は、その水塊が暖水域東部のようには混合することなく安定した状態が長期間継続していなかったことを示しており、近い過去において乱流混合していたと示唆される。暖水域西部は160°Eで混合層が82 mに現れたように（図16）、暖水域東部と比べると比較的水塊が混合しやすい海域であることが示唆された。

#### 3-4-2 風成混合による表層への栄養塩供給

太平洋赤道暖水域の表層は、強い日射に伴う熱によって、また降雨に伴う塩分低下によって成層しやすい。東部太平洋赤道域では恒常的に吹く東風によって湧昇が生じて混合しているが、暖水域でも局所的に吹く風による風成混合は生じていると推測される。MR02-K06航海において、暖水域西部の160°Eでは混合層が深く、実際に水深50-60 mまで水塊が鉛直混合していることがゼアキサンチン/*chl-a*比によって捉えられており（図16）、モデルシミュレーションによっても再現されている（図18c）。ただし、暖水域西部の156°Eでは混合層深度は36 mであったが、ゼアキサンチン/*chl-a*比は混合層内でも水塊が安定していたことを示している（図16）。船舶観測を実施した2003年1月2日は風がほとんど無く、モデルシミュレーションでも水塊は混合せず安定していたことが再現された（図18b）。TRITONブイの観測データから、156°Eでは船舶観測日の2日前には強い海上風が吹いていたことが確認され、この時水塊の混合は50 m付

近にまで及んでいたことがモデルシミュレーションにより再現されている（図 18a）。これは観測日 2 日前には強風に伴う風成混合によって水温、塩分が 50 m 付近まで均一になっていたことを表しており、2 日後には風が弱まり混合も弱まって、均一な水温、塩分の鉛直分布が 36 m まで少なくとも 2 日間は維持されていたことを示している。すなわち、密度変化に基づいて規定される混合層とは、必ずしもその瞬間に水塊が混合している層を示しておらず、かつて混合した水塊が均一な密度分布を維持している層を示す場合もある。一方で、ゼアキサンチン/*chl-a* 比の鉛直分布は、密度変化によって見積もられる混合層よりも、より直近の水塊の混合状態を表すものである。

バリエイヤーの存在は上下層の鉛直混合を抑制するため(Lukas and Lindstrom, 1991)、バリエイヤーが厚いと水温躍層直下の栄養塩豊富な水塊が混合層内へ供給されるのを抑制する。暖水域東部はバリエイヤーが厚く、ゼアキサンチン/*chl-a* 比やその鉛直的な傾きが大きいことから、混合しにくい鉛直的に安定した海域であることが示された（図 16）。一方で、暖水域西部は比較的バリエイヤーが薄く、ゼアキサンチン/*chl-a* 比も小さいことから、風成混合による水塊の混合を生じやすい海域であることが示された（図 16）。また、暖水域西部のバリエイヤーは密度変化が小さいことも混合しやすい水塊であることを示している（図 15）。バリエイヤーは、中央太平洋から高塩分水が沈み込んで(Lukas and Lindstrom, 1991)、また降雨による表層の低塩分水が東向きに流れることで生じると考えられている(Roemmich *et al.*, 1994)。このような形成過程においては、暖水域東部の水塊で塩分変化が大きくなると考えられ、バリエイヤーを暖水域東部でより厚くし、混合しにくい水塊を形成していると考えられる。

エルニーニョによって活発な対流活動域が東部に移動すると表層の低塩分水

塊も東へ移動するため、バリエイヤーの発達した混合しにくい水塊は太平洋赤道域の東部で生じることになる。暖水域西部のバリエイヤーの薄い混合しやすい水塊が太平洋赤道域に広がるため、エルニーニョが発達するとバリエイヤーが薄くなる傾向が捉えられる（図 6d）。またエルニーニョが発達すると、暖水域の水温躍層および硝酸塩躍層も浅くなる（図 6a、6b）。さらに、1997-1998年の大規模エルニーニョ期には暖水域表面でもリン酸塩や硝酸塩の増加が観測されている（図 6e、6f）。これは、大規模エルニーニョ期に浅くなった栄養塩躍層まで風成混合が達して、混合層内に栄養塩を供給したことを示唆する。1998年 4-6 月には、暖水域表層で植物プランクトンブルームの形成が確認されているが(Ryan *et al.*, 2002)、エルニーニョが発達して暖水域の混合しやすい水塊が広がることで、風成混合によって暖水域表層にも多量の栄養塩が供給され得ることが示唆された。

### 3-5 結論

太平洋赤道域に広く分布している *Prochlorococcus* や *Synechococcus* といったシアノバクテリアは補助色素としてゼアキサンチンを有している。シアノバクテリアが有するゼアキサンチンの細胞内含量は光によって変化することはないが、海水中では深層に向かって光量が減少するのに伴い細胞内の chl-*a* 含量が増加する。このような光順化によって細胞内のゼアキサンチン/chl-*a* 比は鉛直的に安定した水塊では下層に向かって低下する。ゼアキサンチン/chl-*a* 比の鉛直分布は乱流運動エネルギーと相関があり、鉛直的な傾きが大きい時はその水塊は混合していないことを示し、鉛直分布が均一な場合にはその水塊はよく混合していることを示した。また、シアノバクテリアは強い光を長時間照射されているとゼアキサンチン/chl-*a* 比は大きくなることから、表層のゼアキサンチン/chl-*a*

比が大きいほどその水塊は長期間混合していないことを示す。ゼアキサンチン/chl-*a* 比の分布から、暖水域東部はバリアレイヤーが厚く、水塊が混合しにくい  
のに対し、暖水域西部は暖水域東部に比べて混合しやすいことが明らかとなっ  
た。

モデルシミュレーションでは、強い海上風によって水塊の混合が引き起こさ  
れることが示され、暖水域西部では局所的な風による風成混合が生じやすいと  
考えられる。エルニーニョはこのような風成混合が生じやすい水塊を太平洋赤  
道域に広げる。またエルニーニョ期には暖水域の栄養塩躍層も浅くなるため、  
風成混合が栄養塩躍層まで達しやすく、暖水域表層への多量の栄養塩供給も期  
待される。これはエルニーニョ期には暖水域の貧栄養塩環境が改善する可能性  
があることを示唆するものである。

## 第 4 章 一次生産の変動

### 4-1 序論

太平洋赤道域の表層では東西で栄養塩環境が大きく異なる。水柱積算 chl-*a* 量は栄養塩が豊富な湧昇域の方が暖水域よりも高いが、海色衛星で捉えられるような大きな違いはなく (McClain, 2009)、その差は Mackey *et al.*, (1997) にも指摘されているように小さいことを第 2 章で報告した。一方で、Mackey *et al.*, (1997) は暖水域の水柱積算一次生産は湧昇域よりも低く、東西で水柱積算 chl-*a* 量に大きな差はないにもかかわらず水柱積算一次生産の差は大きいことを報告している。

暖水域では一次生産の 10-75% が chl-*a* 垂表層極大の水深 50-110 m で行われているが、その深度では chl-*a* 量が高くても光が不足しているため、一次生産が抑制される (Mackey *et al.*, 1997)。湧昇域では光合成を行うために十分な光量がある表層に豊富な栄養塩が存在していることが高い一次生産に繋がり、東西の植物プランクトン鉛直分布の違いが東西の一次生産の差を大きくしている要因であることは疑いない。しかし、本研究で暖水域から湧昇域にかけて硝酸塩濃度の変化に応じてピコ植物プランクトン群集組成が変化していることが明らかとなった。*Prochlorococcus*、*Synechococcus* およびピコ真核植物プランクトンのピコ植物プランクトン群集はそれぞれ細胞当たりの一次生産が異なることが報告されているが (Li, 1994)、このような植物プランクトン群集組成の変化が太平洋赤道域の一次生産においてどのような影響を及ぼしているのかは明らかでない。

東部太平洋赤道域では、エルニーニョ期に水温躍層および赤道潜流が深くなって真光層内への鉄の供給量が低下して一次生産が抑制されるため、ENSO により一次生産が変動することが指摘されている (Barber *et al.*, 1996; Foley *et al.*, 1997; Chavez *et al.*, 1998)。暖水域ではエルニーニョ期に水温躍層および栄養塩

躍層が浅くなり、このような水塊構造の変化によって暖水域の一次生産はエルニーニョ期に増加することが示唆されている (Radenac and Rodier, 1996; Mackey *et al.*, 1997)。しかし、これまでに暖水域において ENSO による一次生産の変動を捉えた観測知見はなく、ENSO が太平洋赤道域の一次生産においてどのような影響を及ぼしているのかは明らかでない。

本章では、太平洋赤道域における一次生産の変動に関して、暖水域における ENSO による水塊構造の変化に対する応答について、さらに各海域における栄養塩と植物プランクトン群集組成の違いが及ぼす影響について考察する。

## 4-2 材料と方法

### 4-2-1 一次生産測定

海水サンプルに炭素の安定同位体である  $^{13}\text{C}$  を添加して培養し、単位時間当たりの  $^{13}\text{C}$  取り込み速度を測定して植物プランクトンの一次生産を求めた。海水サンプルの採水は培養直前の日出前に行い、大型動物プランクトンの混入を避けるため採水時にプランクトンネット (200  $\mu\text{m}$  mesh) でろ過し、酸で洗浄した 1 L の透明ポリカーボネート製ボトルへ入れて  $\text{NaH}^{13}\text{CO}_3$  を添加した。 $\text{NaH}^{13}\text{CO}_3$  の添加量は、おおよそ現場の溶存無機炭素濃度の 10% となるように、最終濃度を 0.2 mM とした。採水および培養深度は 0 m からほぼ表面光量の 0.1% 光量層に相当する 150 m までとし、0 m から 10 m 間隔で 100 m までと、120 m と 150 m を加えた計 13 層で実施した。MR99-K07、MR00-K08、MR02-K01 および MR02-K06 航海で現場法による培養を実施し、サンプルボトルは漂流ブイもしくは船尾から係留した表面ブイから吊したロープに採水深度と同じ深度に取り付けた。サンプルボトルは日出前に投入して培養を開始し、培養時間は翌日の日出前までの 24 時間として、夜間の呼吸による炭素放出も含めた 1 日当たりの純一次生産

を求めた。MR99-K07 航海では日出前まで現場培養を継続したが、その他の MR00-K08、MR02-K01 および MR02-K06 航海では日没まで現場海水中に吊り下げ、その後船上に回収した。回収後のサンプルボトルは、等温層より下層にあるサンプルについては現場温度とは異なる水温環境となるが、表面海水を通水している甲板水槽内で遮光して日出前まで培養した。

KY97-14 および MR98-01 航海では 0 m から 120 m まで 10 m 間隔で 13 層の培養を行った。この観測でも現場法を実施しているが、採水および培養開始時間は現地時間の正午前後に行って培養時間を 3 時間としているため、求めた 1 時間当たりの一次生産には夜間の呼吸による炭素放出は含まれていない。

培養後、全ての試料について試水は燃焼済の GF/F フィルターでろ過し、塩酸蒸気にて無機炭素を取り除いた。培養中を除いて、採水から培養後にろ過が終了するまでは培養瓶に光が当たらないようにして作業した。フィルターに残った粒子の  $^{13}\text{C}$  含量は、Hama *et al.* (1983) の方法に従い、質量分析計 (ANCA-SL; SerCon) で測定した。

#### 4-2-2 サイズ分画一次生産測定

エルニーニョ期に実施した MR02-K06 航海では、表面およびクロロフィル極大層とその中間層の計 3 層で採水したサンプルについて、サイズ別に分画した一次生産を測定した。測定は、暖水域西部に位置する 156°E、暖水域のほぼ東端に位置する 179°E および移行域の 165°W における観測点で実施した。培養は疑似現場法で行い、甲板上に設置した表面海水を通水した水槽内で正午頃から 24 時間の培養を実施した。サンプルボトルには黒い網を被せて採水深度と同じ光量に調整した。それぞれのサンプルの採水深度と表面光量に対する % 光量は以下の通りである。

156°E : 0 m (100%)、40 m (25%)、70 m (5%)

179°E : 0 m (100%)、60 m (10%)、90 m (1%)

165°W : 0 m (100%)、20 m (25%)、60 m (5%)

ピコ植物プランクトンとしてフローサイトメトリーで検出している群集は、予備解析では2 µmのフィルターでろ過をすると群集の一部はフィルターを通過せず、3 µmのフィルターではほとんどすり抜けた。そのため、試水は培養後GF/Fフィルターでろ過する前に1 µm、3 µmおよび10 µmのプレフィルターでろ過して分画したものと、プレフィルターを使用しないものに分けて、<1 µm、1-3 µm、3-10 µm および >10 µm の4つのサイズの一次生産を算出した。本研究では、3 µm以下の植物プランクトンをピコ植物プランクトンとして扱った。

#### 4-3 結果

##### 4-3-1 太平洋赤道域の一次生産分布

太平洋赤道域の暖水域、移行域および湧昇域における水柱積算一次生産はそれぞれ  $435 \pm 158 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 、 $775 \pm 265 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  および  $990 \pm 61 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  と有意に異なることが見積もられた ( $F(17,2)=11.456$ ,  $p<0.01$ 、表 5)。Tukey-Kramer法を用いた多重比較によれば、暖水域の一次生産は他の海域の一次生産よりも有意に低かったが ( $p<0.05$ )、エルニーニョ期とラニーニャ期で有意な差は無かった。移行域および湧昇域では強光阻害と見られる表面での一次生産の減少が生じていた (図 19a)。移行域および湧昇域では、表層 50 m 以浅の chl-*a* 量は水柱積算量の約 40% を占めたが (表 3)、50 m 以浅の一次生産は水柱積算の 69-75% に達した (表 5)。暖水域では chl-*a* 鉛直分布はエルニーニョ期、ラニーニャ期ともに顕著な亜表層極大が認められ、表層 50 m 以浅の chl-*a* 量は水柱積算量の約 20% しかない (表 3)。しかし、一次生産の鉛直分布には両期間とも chl-*a* 分布の

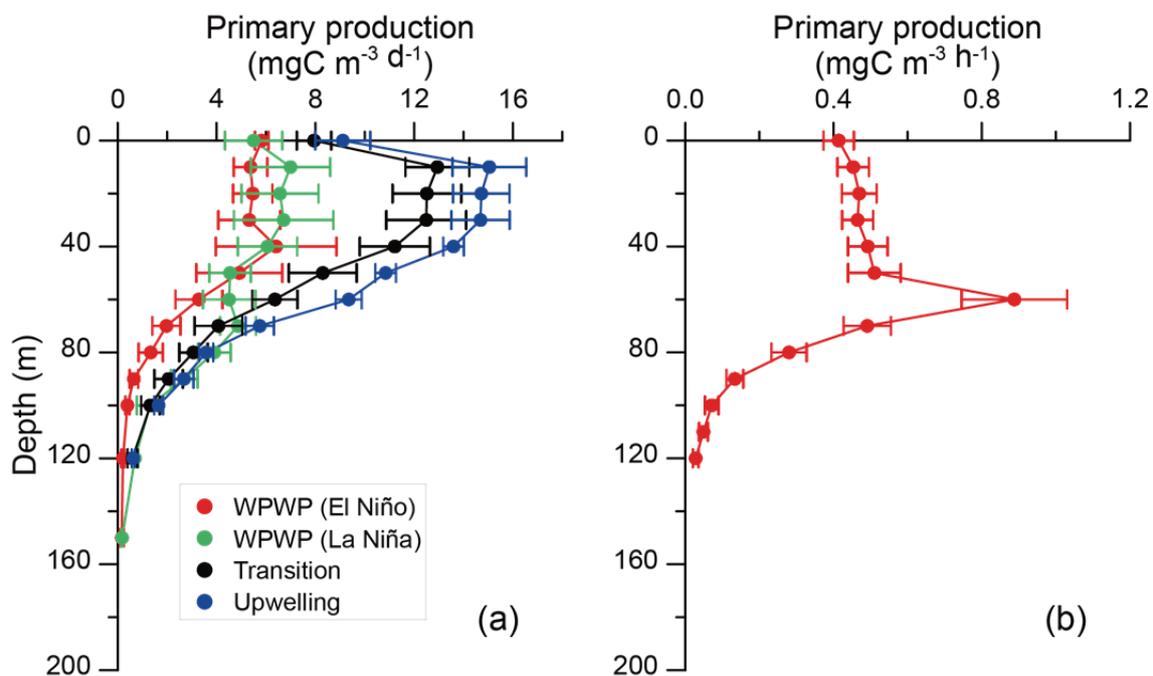


図 19. (a) 24 時間培養 (b) 3 時間培養によって測定した一次生産の平均鉛直分布

24 時間培養は MR99-K07、MR00-K08、MR02-K01 および MR02-K06 航海で実施している。3 時間培養は 1997-1998 年の大規模エルニーニョ期に暖水域で実施している。暖水域、移行域および湧昇域についてそれぞれ平均値と標準誤差をエラーバーで示す。暖水域についてはエルニーニョ期とラニーニャ期に区別している。24 時間培養における観測点数は表 5 に示す。3 時間培養における観測点数は 7 測点である。

表 5. 1994 年から 2003 年に計測された暖水域 (WPWP)、移行域 (Transition)、湧昇域 (Upwelling) における水柱積算一次生産<sup>a</sup>

	WPWP			Transition	Upwelling	Statistical result		
	El Niño	La Niña	Total mean			Stats <sup>b</sup>	Stats <sup>c</sup>	Stats <sup>d</sup>
Primary production (mg C m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	390 ± 140 (4)	536 ± 153 (3)	435 ± 158 (9)	775 ± 265 (6)	990 ± 61 (3)	<i>p</i> < 0.01	NS	<i>p</i> < 0.05
<50 m	72%	59%	62%	75%	69%			

<sup>a</sup> 暖水域における Total mean はエルニーニョ期、ラニーニャ期とノーマル期を含む全期間の値である。データは積算値と標準偏差を示している。水柱積算に対する 50 m 以浅の割合を示した。括弧内の数字はそれぞれの平均値に使用した観測点数を示す。統計解析は表 3 と同様である。

<sup>b</sup> 全海域の分散分析

<sup>c</sup> 暖水域でのエルニーニョ期とラニーニャ期の比較

<sup>d</sup> 暖水域 (全期間) と移行域との比較

ような顕著な亜表層極大は認められず（図 19a）、暖水域においても 50 m 以浅の一次生産は水柱積算の約 60%に達した（表 5）。

#### 4-3-2 エルニーニョ期における暖水域の一次生産

24 時間培養による測定では、暖水域の一次生産に ENSO による顕著な差は認められなかったが（図 19a）、1997-1998 年の大規模エルニーニョ期に行った 3 時間培養による測定（KY97-14、MR98-01）では、表面の約 5%光量に相当する 60 m 深度で顕著な一次生産の亜表層極大が認められた（図 19b）。1997-1998 年のエルニーニョ期には観測域全体が暖水域となるほど WPWP が東方に拡大している様子が観測されている（図 5）。塩分 34.2 の低塩分水塊も 170°W 以東に観測されており、混合層および等温層は観測域全体にわたって浅くなっていた（図 5）。栄養塩躍層も浅くなっており、chl-*a* の亜表層極大も浅くなって観測を通して最大となる  $0.7 \mu\text{g L}^{-1}$  を超える chl-*a* 濃度が 60 m 深度で観測されている（図 5）。

平均すると ENSO による差が捉えられなかった 24 時間培養の一次生産測定においても（図 19a）、2002-2003 年のエルニーニョ期（MR02-K06）に行った各観測点の鉛直分布を見ると、151°E の 40 m および 50 m 深度で  $10 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  を超える顕著な亜表層極大が認められた（図 20）。151°E では 40 m 付近に硝酸塩躍層が生じており、40 m および 50 m 深度の硝酸塩濃度はそれぞれ  $0.12 \mu\text{M}$  および  $1.28 \mu\text{M}$  であった。水深 40 m は表面の 10%光量に相当しており、50 m の光量は 6%であった。MR02-K06 航海において、暖水域で測定された 151°E の観測点を除いた 3 観測点では顕著な亜表層極大は認められなかったが、これらの観測点では  $1 \mu\text{M}$  以上の高濃度硝酸塩は表面光量の 1-5%深度に検出されており、151°E よりも深くなっていた。

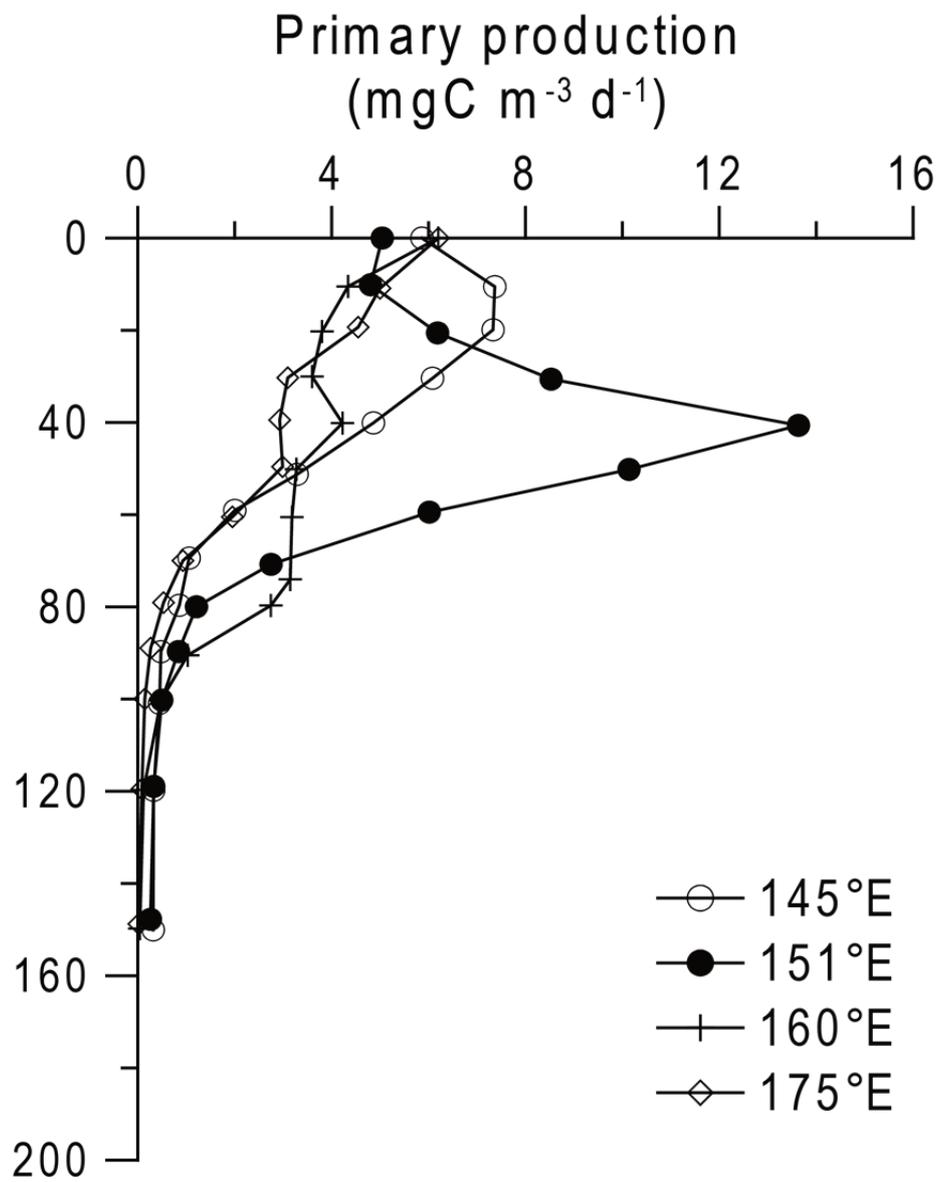


図 20. MR02-K06 航海における一次生産鉛直分布

#### 4-3-3 サイズ分画一次生産

2002–2003 年のエルニーニョ期における観測（MR02-K06）において、水塊構造の異なる 3 つの観測点でサイズ分画した一次生産を測定した（図 21）。暖水域西部に位置する 156°E の観測点は、混合層および等温層はそれぞれ水深が 36 m および 59 m であり、その間に厚さが 23 m のバリエーションが生じた（図 16）。暖水域のほぼ東端に位置する 179°E の観測点では混合層は水深 14 m と浅いが等温層が水深 90 m と深く、バリエーションの厚さは 76 m となった（図 16）。156°E の観測点における硝酸塩濃度は水深 60 m 以浅では 0.1  $\mu\text{M}$  以下であったが、70 m では 3.5  $\mu\text{M}$  と高濃度であった。179°E においては水深 80 m 以浅では硝酸塩は検出されなかったが、等温層直下の 90 m 深度の硝酸塩濃度は 1.8  $\mu\text{M}$  であった。移行域の 165°W の観測点では、混合層および等温層はそれぞれ水深が 37 m と 110 m であったが（図 16）、等温層内で 1.8  $\mu\text{M}$  以上の硝酸塩が存在していた（図 21）。

156°E および 179°E では、それぞれ等温層直下に 1  $\mu\text{M}$  以上の硝酸塩が存在した 70 m および 90 m 深度には顕著な chl-*a* 亜表層極大が認められた。暖水域東部の 179°E の亜表層極大では chl-*a* 濃度は 0.6  $\mu\text{g L}^{-1}$  に達し、暖水域西部の 156°E における chl-*a* 亜表層極大の 0.5  $\mu\text{g L}^{-1}$  よりも高い chl-*a* 量が観測された。移行域の 165°W では暖水域の値と比べると表層の chl-*a* 量が高く、顕著な亜表層極大は認められなかったが、chl-*a* 量は最大となった 60 m 深度でも 0.4  $\mu\text{g L}^{-1}$  以下と暖水域の亜表層極大より低い値となった（図 21）。

暖水域西部の 156°E では一次生産は、水深 0 m および 40 m で 10  $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$  以下であったが、3.5  $\mu\text{M}$  の硝酸塩が存在した水深 70 m では 15  $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$  と高くなった。厚いバリエーションが存在した暖水域東部の 179°E においては、水深 60 m で 8.3  $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$  の一次生産があったが、水深 0 m および 90 m の一次

生産は  $4 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  以下と最も低かった。移行域の  $165^\circ\text{W}$  においては、0 m、20 m および 60 m の全観測深度で  $10 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  を超える高い一次生産が測定され、20 m 深度では  $16.4 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  に達した (図 21)。

$156^\circ\text{E}$  では、水深 70 m における一次生産は 1-3  $\mu\text{m}$  画分が  $8.5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  と最も高く、3-10  $\mu\text{m}$  および 10  $\mu\text{m}$  以上の画分の大型植物プランクトンによる一次生産はそれぞれ  $2.2 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  および  $1.8 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  であり、1-3  $\mu\text{m}$  画分の割合が 57%を占めた。しかし、硝酸塩濃度が  $0.1 \mu\text{M}$  以下の 0 m および 40 m の水深においては 1-3  $\mu\text{m}$  画分の割合は低く、水深 40 m では 1  $\mu\text{m}$  以下画分の一次生産が  $4.4 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  と最も高くなった (図 21)。

$179^\circ\text{E}$  では水深 60 m の一次生産が最も高いが、バリアレイヤー内に位置しており硝酸塩濃度は  $0.1 \mu\text{M}$  以下であった。水深 60 m における一次生産は 1  $\mu\text{m}$  以下、1-3  $\mu\text{m}$ 、3-10  $\mu\text{m}$  および 10  $\mu\text{m}$  以上の画分においてそれぞれ  $4.0 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ 、 $3.1 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ 、 $1.0 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  および  $0.3 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  であり、1  $\mu\text{m}$  以下画分の割合が最も高かった。水深 60 m における 1  $\mu\text{m}$  以下画分の一次生産は  $156^\circ\text{E}$  の水深 40 m における一次生産と同程度であった。水深 90 m では  $1.8 \mu\text{M}$  の硝酸塩が存在したが、最も高い 1-3  $\mu\text{m}$  画分でも  $1.5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  と全画分において一次生産は低かった (図 21)。

$165^\circ\text{W}$  では、1-3  $\mu\text{m}$  画分の一次生産が全観測深度において最も大きな割合を占めた。水深 20 m の一次生産が最も高く、1-3  $\mu\text{m}$  画分では  $6.2 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  であったが、1  $\mu\text{m}$  以下画分は  $4.3 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  と  $156^\circ\text{E}$  および  $179^\circ\text{E}$  における一次生産と同程度であった。3-10  $\mu\text{m}$  および 10  $\mu\text{m}$  以上画分の一次生産も水深 20 m で最も高く、それぞれ  $4.0 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  と  $2.0 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  であった (図 21)。

表面の値は強光阻害により低下している可能性もあるが、暖水域において一次生産は表面の 5-10%光量層で最大となり、硝酸塩が枯渇していない移行域で

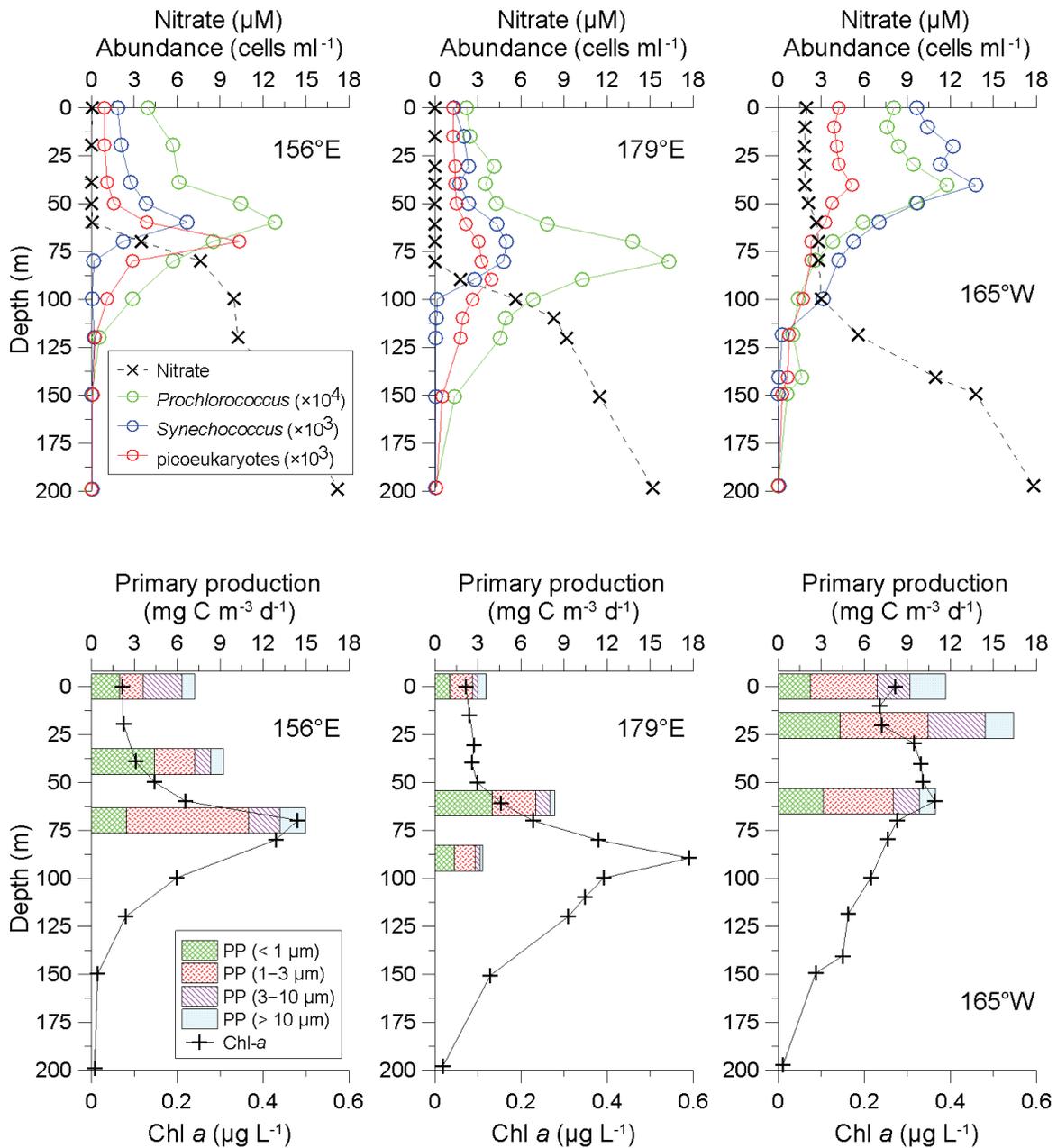


図 21. MR02-K06 航海において暖水域西部 (156°E)、暖水域東部 (179°E) および移行域 (165°W) で測定した (上段) 硝酸塩濃度、*Prochlorococcus*、*Synechococcus*、ピコ真核植物プランクトン、ピコ植物プランクトン細胞密度および (下段) サイズ分画一次生産、chl-a 濃度の鉛直分布

サイズ分画一次生産 (PP) は <1 μm、1-3 μm、3-10 μm、>10 μm の 4 画分で実施している。疑似現場法による一次生産測定を 156°E および 165°W では 100% (表面)、25%、5% の 3 層で行い、179°E では 100% (表面)、10%、1% の 3 層で行っている。

はより表面に近い 25%光量層で最大となった。これらの層において一次生産の割合が最も高いのは、156°E では 1-3  $\mu\text{m}$  画分、179°E では 1  $\mu\text{m}$  以下画分、165°W では 1-3  $\mu\text{m}$  画分であった (図 21)。

#### 4-4 考察

##### 4-4-1 太平洋赤道暖水域における一次生産の特徴

太平洋赤道域の水柱積算一次生産は湧昇域では  $990 \pm 61 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  と見積もられたが、暖水域では  $435 \pm 158 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  と湧昇域の半分以下であった (表 5)。暖水域の一次生産が湧昇域に比べて低いことはこれまでも指摘されており (Mackey *et al.*, 1997)、暖水域の一次生産が湧昇域の半分程度であることを示した Le Borgne *et al.*, (2002a) の報告とも一致する。

暖水域では植物プランクトンは亜表層極大を形成するのに対し、湧昇域ではより表層に分布しており、両海域の水柱積算 chl-*a* 量の差は小さい (表 3)。暖水域は光量が小さく一次生産の低い亜表層に高い chl-*a* 分布が存在するため、chl-*a* 量の増加が一次生産の増加に繋がらず、両海域で異なる植物プランクトンの鉛直分布が両海域の一次生産の差を大きくする要因であることが指摘されている (Mackey *et al.* 1997; Le Borgne *et al.* 2002b)。

暖水域の植物プランクトンは硝酸塩躍層付近に亜表層極大を形成するが、実際には暖水域における一次生産の 62%は chl-*a* 量が水柱全体の約 20%しか存在しない 50 m 以浅で行われている (表 3、5)。このため、chl-*a* 量の約 40%が 50 m 以浅に分布している湧昇域と比べると暖水域の一次生産は低い値を示す (表 5)。さらに、暖水域のように対流活動が活発な海域では発達した積乱雲が形成される。移行域や湧昇域の日射量に比べて暖水域の日射量が低いことも ( $p < 0.01$ 、表 3) 暖水域の一次生産を抑制する一因だと考えられる。

東部太平洋赤道域はラニーニャ期には湧昇が強まり栄養塩濃度も増加するため一次生産はラニーニャ期に高くなり、ENSOによる変動は約2倍に達することが報告されている(Barber *et al.*, 1996)。エルニーニョ期には西部太平洋赤道域で水温躍層が浅くなって硝酸塩躍層も浅くなることから、それに伴ってchl-*a* 亜表層極大が浅くなると光利用効率が增大して西部太平洋赤道域の一次生産が高まることが示唆されている(Mackey *et al.*, 1997)。

暖水域においてはエルニーニョ期に硝酸塩躍層が浅くなるのが捉えられたが(図 6b)、暖水域の水柱積算一次生産にエルニーニョ期とラニーニャ期で有意な差は認められなかった(表 5)。しかし、大規模エルニーニョが生じた1997-1998年の観測では、表面の5%光量に相当する水深60 mまでchl-*a* 亜表層極大が浅くなり(図 5)、この時60 m深度で一次生産が顕著に高まったのを確認した(図 19b)。また、エルニーニョ期に行った2002-2003年のMR02-K06航海においても、151°Eの観測点では高い一次生産が40 mおよび50 m深度で確認されている(図 20)。1997-1998年の観測時には観測域全域で硝酸塩躍層の深度上昇が生じており、MR02-K06航海でも151°Eの観測点では水深40 mまで高濃度の硝酸塩が分布している(図 5)。これらは暖水域ではエルニーニョによって硝酸塩躍層が浅くなると一次生産が高まることを現場観測でも捉えた結果である。暖水域でもENSOによって一次生産は変動するが、エルニーニョが発達すると暖水域では一次生産が高まることを示しており、ENSOに伴う一次生産量の変動は太平洋赤道域の東西で異なることが示された。

#### 4-4-2 ピコ植物プランクトン群集の一次生産

太平洋赤道域においてはピコ植物プランクトンが優占群集であるが、水塊の硝酸塩濃度に応じてピコ植物プランクトン群集組成は変動することを第2章で

示した。植物プランクトン群集組成の変動が一次生産に及ぼす影響を評価するために、1  $\mu\text{m}$  以下、1-3  $\mu\text{m}$ 、3-10  $\mu\text{m}$ 、10  $\mu\text{m}$  以上の4画分における一次生産を暖水域西部 (156°E)、暖水域東部 (179°E) および移行域 (165°W) で測定した (図 21)。1  $\mu\text{m}$  以下画分は、大部分の *Prochlorococcus* と一部の *Synechococcus* による一次生産を示しており、1-3  $\mu\text{m}$  画分は一部の *Synechococcus* とピコ真核植物プランクトンによる一次生産を反映していると考えられる。3-10  $\mu\text{m}$  画分は円石藻等のナノサイズの植物プランクトン群集で、10  $\mu\text{m}$  以上画分は珪藻等だと考えられる。

本研究では、最終フィルターとして GF/F フィルターを使用しているが、GF/F フィルターは公称ろ過サイズが約 0.7  $\mu\text{m}$  である。GF/F フィルターでは小型のピコ植物プランクトンを保持できず過小評価する可能性が示唆されているが (Dickson and Wheeler, 1993)、その後 Chavez *et al.* (1995) によってその結果は否定されている。本研究でも亜熱帯海域で行った予備解析において、GF/F フィルターと 0.4  $\mu\text{m}$  のヌクレポアフィルターでは chl-*a* 量に差は無いことを確認している。従って、本研究で示した一次生産は 1  $\mu\text{m}$  以下画分においても *Prochlorococcus* を含む植物プランクトンの一次生産を定量的に表していると考えられる。

移行域および湧昇域では大型植物プランクトンの割合が高まっており (表 3)、暖水域では 3  $\mu\text{m}$  以上の大型植物プランクトンによる一次生産は低かったが、移行域では比較的高い一次生産が捉えられた (図 21)。真核藻類は硝酸塩濃度の増加に伴い硝酸塩取り込み速度を増加させることが指摘されていることから (Peña *et al.*, 1992; Wilkerson and Dugdale, 1992)、硝酸塩の増加した移行域や湧昇域では大型植物プランクトンの一次生産が高まっていると示唆される。しかし、大型植物プランクトンの一次生産が増加した移行域においても一次生産の 60%以

上をピコ植物プランクトン群集が担っていた（図 21）。これは、太平洋赤道域においてはピコ植物プランクトンが chl-*a* 量でも一次生産者としても最も貢献が高い植物プランクトン群集であることを示している。

暖水域においては *Synechococcus* の現存量が非常に少ないため（図 7k、表 4）、ピコ植物プランクトンによる一次生産の内 1  $\mu\text{m}$  以下画分の一次生産の多くは *Prochlorococcus* の一次生産を反映していると考えられる。暖水域における 1  $\mu\text{m}$  以下画分の一次生産は、156°E および 179°E のどちらにおいても硝酸塩濃度が 0.1  $\mu\text{M}$  以下の等温層内で最大となっており、その値はどちらも約 4  $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$  と小さいがその深度における一次生産の約 50%を占めた（図 21）。暖水域の一次生産は 50 m 以浅の等温層内で水柱の約 60%を占めており（表 5）、暖水域の一次生産は *Prochlorococcus* の寄与が最も高いことを示している。

165°W の移行域において、1  $\mu\text{m}$  以下画分における一次生産の最大値は 156°E および 179°E の暖水域の最大値とほぼ等しく、暖水域と移行域で顕著な差はなかった（図 21）。この結果は、硝酸塩が増加しても 1  $\mu\text{m}$  以下画分の植物プランクトンによる一次生産を高めないことを示している。これは *Prochlorococcus* が硝酸塩を利用できないとしているこれまでの報告 (Palinska *et al.*, 2002; García-Fernández and Diez, 2004) と矛盾しない。ただし、移行域における 1  $\mu\text{m}$  以下画分の一次生産が全体に占める割合は、より大型の植物プランクトンによる一次生産が増加したため最大でも 26%に低下した。移行域や湧昇域のように栄養塩が増加した海域では一次生産における *Prochlorococcus* の寄与は相対的に小さくなることが示された。

移行域は *Synechococcus* の細胞密度が表層で高いことが確認されており（図 7k）、移行域では *Synechococcus* による一次生産が高まっていると考えられる。*Synechococcus* の細胞径は約 0.9  $\mu\text{m}$  であることから (Morel *et al.*, 1993)、多くの

*Synechococcus* は 1  $\mu\text{m}$  以下に分画される。しかし、暖水域と移行域で 1  $\mu\text{m}$  以下画分における一次生産はほぼ等しく (図 21)、移行域における *Synechococcus* の細胞密度増加による一次生産への寄与は小さいことが示唆される。これは、細胞体積から見積もられる *Synechococcus* の現存量が、移行域でも *Prochlorococcus* やピコ真核植物プランクトンに比べて小さいことも一因だと考えられる (表 4)。

フローサイトメトリーの予備解析によって、一部のサイズの大きい *Synechococcus* は 1  $\mu\text{m}$  以上の画分にも含まれることが確認されている。しかし、ピコ真核植物プランクトンの現存量は *Synechococcus* の現存量よりも大きく (表 4)、1-3  $\mu\text{m}$  画分では *Synechococcus* 現存量はさらに小さくなる。また、ピコ真核植物プランクトンの細胞当たりの一次生産は *Synechococcus* よりも一般的には高いことが報告されており (Li, 1994)、1-3  $\mu\text{m}$  画分の一次生産はピコ真核植物プランクトンの一次生産を主に反映していると考えられる。つまり、移行域における 1-3  $\mu\text{m}$  画分の高い一次生産はピコ真核植物プランクトンの影響が大きいことを示している。大型の真核藻類と同様に、硝酸塩濃度の増加に伴いピコ真核植物プランクトンの一次生産も高まったと考えられ、移行域や湧昇域においてはピコ真核植物プランクトンが一次生産者として最も寄与していることが示された。

暖水域においても、*chl-a* 極大層が水深 70 m に現れた暖水域西部の 156°E では、70 m 深度の一次生産が高くなった (図 21)。この深度には 3.5  $\mu\text{M}$  の硝酸塩が存在しており、1-3  $\mu\text{m}$  画分の一次生産の割合は 57%に及んでいる。水深 70 m の光量は表面の 5%光量に相当するが、ピコ真核植物プランクトンはこの深度で  $10.4 \times 10^3 \text{ cells ml}^{-1}$  と湧昇域表層の平均値よりも高い細胞密度となっていた (図 21)。暖水域東部の 179°E では硝酸塩躍層が深く、水深 90 m に 1.8  $\mu\text{M}$  の硝酸塩が存在して *chl-a* 極大が認められたが、1-3  $\mu\text{m}$  画分における一次生産は低い (図

21)。179°E の水深 90 m は 156°E の水深 70 m に比べると硝酸塩濃度が低く、ピコ真核植物プランクトンの細胞密度も  $5.4 \times 10^3 \text{ cells ml}^{-1}$  と小さい。しかし、その値は 165°W の水深 20 m におけるピコ真核植物プランクトンの細胞密度である  $3.4 \times 10^3 \text{ cells ml}^{-1}$  よりも大きい(図 21)。それにも関わらず 179°E の水深 90 m で 1-3  $\mu\text{m}$  画分の一次生産が低いのは、この深度における光量が表面光量の 1%と少ないことが大きな要因だと考えられる。これらの結果は、ピコ真核植物プランクトンの一次生産を高めるには表面の 5%程度の光量が必要であることを示している。

硝酸塩躍層が浅くなってピコ真核植物プランクトンが 5%光量層以浅で増加すると一次生産が高まることから、1997-1998 年および 2002-2003 年のエルニーニョ期に暖水域の亜表層で生じた高い一次生産は(図 19b、20)、5%光量層以浅に存在した高濃度の硝酸塩によって増加したピコ真核植物プランクトンによる高い一次生産を捉えたものと示唆される。このように、エルニーニョ期には暖水域の硝酸塩躍層が浅くなることで、ピコ真核植物プランクトンによる一次生産が高まることが明らかとなった。

#### 4-5 結論

太平洋赤道域において、暖水域の一次生産は湧昇域の一次生産の約半分である。暖水域と湧昇域の chl-*a* 量の差は小さいにもかかわらず、一次生産は両海域で非常に大きな差がある。暖水域では亜表層に顕著な chl-*a* 極大が認められるが、一次生産の約 60%は 50 m 以浅の表層で行われている。低光量の深層では一次生産が低く、chl-*a* 鉛直分布に亜表層極大が見られる暖水域と、表層に多く分布する湧昇域との違いが、両海域における chl-*a* 量と一次生産の不一致に繋がっている。

*Prochlorococcus* は実際には暖水域表層に多く分布していることが第 2 章で示唆されており、サイズ分画一次生産測定によっても、暖水域の硝酸塩が枯渇している等温層内では *Prochlorococcus* による一次生産への貢献が最も高いことが明らかとなった。*Prochlorococcus* の一次生産は栄養塩が増加した移行域でも暖水域と同程度であり、栄養塩濃度による変動はない。また、*Synechococcus* が多く分布する移行域において *Synechococcus* の一次生産への寄与は小さく、移行域や湧昇域では *Prochlorococcus* や *Synechococcus* に比べてピコ真核植物プランクトンの一次生産が高いことが明らかとなった。ピコ真核植物プランクトンは硝酸塩の増加に応答して現存量および一次生産が高まり、太平洋赤道域の一次生産に大きく貢献している。暖水域表層にピコ真核植物プランクトンの分布が少ないことも、暖水域で一次生産が低い要因の一つとして挙げられる。

エルニーニョ期には暖水域で硝酸塩躍層が浅くなるため、暖水域の亜表層で高い一次生産を示すことが捉えられた。ピコ真核植物プランクトンは表面の 5% 光量以浅に高濃度の硝酸塩が存在すると高い一次生産を示す。エルニーニョ期に浅くなった硝酸塩躍層は亜表層でピコ真核植物プランクトンの現存量を高め、暖水域の一次生産を高める。湧昇域ではエルニーニョ期の一次生産は抑制されるのに対して、暖水域ではエルニーニョ期にはピコ真核植物プランクトンによって一次生産が高まり、ENSO に対する一次生産の応答は暖水域と湧昇域で異なることが明らかとなった。

## 第 5 章 総合考察

太平洋赤道域は赤道湧昇によって表層に冷温で栄養塩が豊富な水塊が存在する東部太平洋赤道域と、表層に WPWP が存在して高温で貧栄養となっている西部太平洋赤道域とに大別されている (Barber and Chavez, 1983; Picaut *et al.*, 1996)。東部太平洋赤道域の湧昇域はいわゆる HNLC 海域であり、鉄が一次生産を規定する大きな要因となっている (Martin, 1992; Martin *et al.*, 1994; Barber *et al.*, 1996)。しかし湧昇域の水柱積算一次生産は  $990 \pm 61 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  と高く (表 5)、 $5^{\circ}\text{N}$ – $5^{\circ}\text{S}$ 、 $180^{\circ}$ – $90^{\circ}\text{W}$  の範囲では  $3.65 \text{ Pg C y}^{-1}$  の一次生産が見積もられており、全球においても生産性の高い海域であることが報告されている (Chavez *et al.*, 1996)。一方で、西部太平洋赤道域の暖水域ではバリアレイヤーによって水塊混合が抑制されるため (Lukas and Lindstrom, 1991)、下層の栄養塩豊富な水塊が表層にもたらされにくい。そのため暖水域表層は硝酸塩が枯渇しているのに加えて鉄濃度も非常に低く (Mackey *et al.*, 2002b; Slemons *et al.*, 2010)、暖水域の水柱積算一次生産は  $435 \pm 158 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  と湧昇域の半分以下となっている (表 5)。

暖水域の一次生産は湧昇域の半分以下であるが、亜熱帯域の時系列観測点である HOT や BATS において見積もられた一次生産 (HOT:  $436 \pm 133 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , BATS:  $441 \pm 179 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ; Chavez *et al.*, 2011) と本研究で見積もった暖水域の一次生産はほぼ等しい。ただし、HOT や BATS の見積もりは日中のみの培養に基づいており、24 時間培養で測定した本研究の一次生産には夜間の呼吸による炭素放出が含まれていることを考慮すると、一次生産は亜熱帯域よりも暖水域の方が高い。暖水域の chl-*a* 量も亜熱帯の貧栄養海域より高いことがこれまでも報告されている (Le Borgne *et al.*, 2002a)。本研究において、暖水域における水柱積算 chl-*a* 量は  $30.5 \pm 5.7 \text{ mg m}^{-2}$  と見積もられたが (表 3)、HOT や BATS の平均値はそれぞれ  $18.6 \pm 4.8$  および  $21 \pm 10 \text{ mg m}^{-2}$  と見積もられている (Chavez *et*

*al.*, 2011)。

上記の結果から、暖水域の植物プランクトン現存量および一次生産は亜熱帯域よりも高く、太平洋赤道暖水域は亜熱帯域と同様に貧栄養海域でありながら比較的生産性が高い海域だと言える。亜熱帯域と比べると暖水域は栄養塩躍層が浅く、亜表層で *chl-a* 量や一次生産は高くなることが指摘されているように (Radenac and Rodier, 1996)、その高い生産性を維持するために亜熱帯域よりも多く栄養塩が供給されていると示唆される。本研究においても、栄養塩躍層が浅くなって高濃度の硝酸塩がもたらされた亜表層で高い一次生産があることを捉えた (図 20)。エルニーニョが発達すると硝酸塩躍層は浅くなるため (図 6b)、大規模エルニーニョ期には暖水域全体で亜表層の一次生産が高まることも捉えている (図 19b)。西部太平洋赤道域に特徴的なロスビー波によってエルニーニョ期には水温躍層が浅くなるのと、赤道潜流という鉄供給源があることが (Wells *et al.*, 1999)、亜熱帯域に比べて生産性が高い要因になっていると考えられる。

ただし、暖水域にはバリエイヤーという特徴的な水塊構造があり、鉛直混合が抑制されるため表層への栄養塩供給は制限される。バリエイヤーは中央太平洋の高塩分水が暖水域内に沈み込み (Lukas and Lindstrom, 1991)、また暖水域表層の低塩分水が東向きに流れることで生じると考えられている (Roemmich *et al.*, 1994)。これは必然的に暖水域東部でバリエイヤーが発達することを示唆しており、暖水域東部にはバリエイヤーが厚く、混合しにくい水塊が生じる (図 16)。暖水域西部にも比較的厚いバリエイヤーが生じることはあるが、暖水域西部では  $0.125 \sigma_0$  の密度変化が生じる深度は等温層下端の深度に近く、バリエイヤーの水塊安定度は小さいことが示唆される (図 5)。暖水域西部では表面のゼアキサンチン/*chl-a* 比が低いことから、暖水域西部の水塊は混合しやすいことが確認される (図 16)。

エルニーニョが発達すると暖水域ではバリアレイヤーも薄くなっており（図 6d）、混合しやすい暖水域西部の水塊が太平洋赤道域に広がっている。エルニーニョ期に暖水域の水溫躍層が浅くなって表面混合層直下にまで達すると、風成混合によって硝酸塩が表層に供給されて一次生産が高まる可能性があると示唆されている(Radenac and Rodier, 1996; Mackey *et al.*, 1997)。1997-1998 年の大規模エルニーニョ期には暖水域表面の chl-*a* 量は  $0.10 \pm 0.03$  (n=37) となっており、その他のエルニーニョ期における暖水域表面の値である  $0.06 \pm 0.01$  (n=53) と比べると有意に高い (t-Test、 $p < 0.01$ )。また、大規模エルニーニョ期には表面の栄養塩濃度も高まっているのが確認される（図 6e、6f）。1998 年 4 月から 6 月にかけては、170°E 付近の暖水域表層で衛星から確認できるほどの植物プランクトンブルームが生じている(Ryan *et al.* 2002)。エルニーニョ期には強い風を伴う気象擾乱が生じると風成混合が栄養塩躍層まで達し、本研究の限られた回数的一次生産測定では捉えられていないが、暖水域の亜表層だけでなく表層においても一次生産を高めることが期待される。

暖水域において硝酸塩を利用した新生産は、ラニーニャ期の K95-11 航海で実施された観測では  $2.1 \text{ mg N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  と見積もられており(Turk *et al.*, 2001)、この時湧昇域で見積もられた  $19.2 \text{ mg N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  に比べると約 10% しかない。暖水域の表層は硝酸塩が枯渇していることから、一次生産は主にアンモニアを利用した再生生産によって行われている。再生生産では硝酸還元や亜硝酸還元に要する鉄を必要としないことも新生産ではなく再生生産の割合が大きい一因だと考えられる。しかし、大規模エルニーニョ期の KY97-14 航海で 145°E-165°E の暖水域西部で実施された観測では、新生産は  $16.2 \text{ mg N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  と見積もられ、湧昇域の値にも匹敵するほど高い(Turk *et al.*, 2001)。レッドフィールド比の C:N 比 (6.6) を用いて、暖水域で測定された一次生産の平均値である  $435 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$

(表 5) から大規模エルニーニョ期の  $f$ -ratio を算出すると 0.21 となる。大規模エルニーニョ期には一次生産が高まっていることが捉えられているため (図 19b)、この  $f$ -ratio は過大評価しているとも考えられるが、Le Borgne *et al.*, (2002a) によって 0.06–0.19 と報告されている湧昇域の  $f$ -ratio にほぼ等しい。

大規模エルニーニョ期には上述した通り表面でも栄養塩が増加して chl- $a$  量も高まる。しかし、大規模エルニーニョ期を除くと表面の硝酸塩濃度も 0.1  $\mu$ M 以下と低く、リン酸塩も減少傾向にあり (図 6e、6f)、表層 50 m 以浅で chl- $a$  量および一次生産に ENSO による差は認められない (表 3、表 5)。これは第 2 章においてエルニーニョ期には栄養塩と同時に微量の鉄が等温層内に供給されることで栄養塩の消費が進むが、大規模エルニーニョ期には消費量を上回る栄養塩の供給があったと考えられることを示した。新生産が高い大規模エルニーニョ期においても推定される  $f$ -ratio は 0.21 であり、一次生産の多くは再生生産によって行われている。再生生産が高いことは微小動物プランクトンの摂餌を介した窒素および鉄の再生循環も高まっていると考えられ (Barbeau *et al.*, 1996)、エルニーニョ期に栄養塩の供給量が増えても chl- $a$  量が増加しないことは、湧昇域と同様に増殖と摂餌のバランスによって植物プランクトン現存量が一定に保たれているためだと考えられる (Price *et al.*, 1991; Price *et al.*, 1994; Barber *et al.*, 1996)。つまり、エルニーニョ期には暖水域の等温層内ではピコ植物プランクトンによる栄養塩と鉄の取り込み、および微小動物プランクトンの摂餌に伴う窒素および鉄の排出が高い回転速度で行われていることを示唆している。

本研究から暖水域では ENSO に伴う水塊構造の変化によって真光層内への栄養塩供給量の変動し、硝酸塩の増加によって主要な一次生産者は *Prochlorococcus* からピコ真核植物プランクトンへと代わって新生産が高まる過程が明らかとなった。暖水域ではエルニーニョ期に新生産が高まることで生物

の沈降フラックスも湧昇域の 29-36%にまで増加することが試算されている(Le Borgne *et al.*, 2002b)。しかし、エルニーニョの規模によって、また暖水域の西部と東部でも新生産は大きく異なることが本研究から示唆される。西部太平洋赤道域の炭素循環の理解にあたって、今後は微小動物プランクトンの摂餌および沈降粒子の観測が重要になると考えられるが、水塊構造の変化に伴った一次生産の変動が生じることを把握した上で研究を進める必要があり、本研究の結果は西部太平洋赤道域における炭素循環の解明に大きく寄与すると考えられる。

## 第 6 章 摘要

本研究では、1994 年から 2003 年までの約 10 年間にわたって太平洋西部から中部の赤道域で船舶観測を実施した。その結果、これまで観測事例が少なく、知見が乏しかった西部太平洋赤道域を中心とした植物プランクトン群集動態や一次生産に関する新たな知見が明らかとなった。

太平洋赤道域では東西で chl-*a* 量に顕著な差は見られないが、太平洋赤道域で主要な植物プランクトンであるピコ植物プランクトン群集は硝酸塩が枯渇した暖水域では *Prochlorococcus* の現存量が大きく、硝酸塩が豊富な湧昇域ではピコ真核植物プランクトンが高い現存量を示す。*Synechococcus* の現存量はその間の硝酸塩が少ない移行域で最も高くなっており、硝酸塩濃度によってピコ植物プランクトン群集の最大分布域がそれぞれ異なることが明らかとなった。

湧昇域は鉄が律速するが、暖水域では硝酸塩も鉄も律速している。暖水域は主に再生生産が行われており、窒素および鉄が再生循環していると示唆される。エルニーニョ期には暖水域で栄養塩躍層が浅くなって栄養塩とともに鉄の真光層内への供給量も増える。これは暖水域においてピコ真核植物プランクトンの現存量を高め、硝酸塩を利用した新生産が増加する。ENSO による水塊構造の変化はピコ植物プランクトンの群集動態にも変化をもたらすことが明らかとなった。

暖水域の東部はバリアレイヤーが発達して水塊の混合は抑制されるが、暖水域西部はバリアレイヤーも薄く、混合しやすい水塊となっている。エルニーニョ期には栄養塩躍層が浅くなって混合しやすい水塊が拡がり、強い風を伴う気象擾乱が生じれば表面混合層内にも栄養塩が供給される。大規模エルニーニョ期には表面にまで栄養塩が供給されていたことも明らかとなった。

本研究では、太平洋赤道域における植物プランクトン分布は硝酸塩濃度到大

大きく依存していることを明らかにした。さらに、ENSOによって水塊構造が変化することで植物プランクトン分布および一次生産も大きく変化する過程を明らかにし、太平洋赤道域における炭素循環の解明に貢献する多くの知見を得た。本研究で明らかとなった太平洋赤道域における植物プランクトン群集動態および一次生産に関する知見について、以下に記述する。

(1) 西部から東部の太平洋赤道域を表面の硝酸塩濃度に基づいて、 $0.1 \mu\text{M}$  以下の暖水域と  $4 \mu\text{M}$  以上の湧昇域およびその間の移行域に区分した。海域間の chl-*a* 量に大きな差は認められないが、ピコ植物プランクトン群集組成は海域によって顕著に異なる分布を示した。

(2) *Prochlorococcus* は暖水域の亜表層で細胞密度が最大となる。ただし、*Prochlorococcus* に含まれるゼアキサントフィンの鉛直分布からは暖水域の表面でも *Prochlorococcus* の現存量が高いことが示唆された。*Prochlorococcus* はアンモニアを効率よく利用して、他の植物プランクトン分布が抑制される硝酸塩が枯渇した暖水域で卓越した分布を示した。

(3) *Synechococcus* の細胞密度は移行域表層で最大となる。*Synechococcus* は *Prochlorococcus* に比べてより多くの窒素と光を必要とする。硝酸塩が豊富な湧昇域は水塊が深くまで混合するのに対し、移行域は比較的水塊が鉛直的に安定している。硝酸塩が枯渇しない程度に鉛直混合は生じるが表層に留まりやすいことから、*Synechococcus* にとって移行域は適した海域となった。

(4) ピコ真核植物プランクトンの細胞密度は暖水域から湧昇域にかけて増加し、

湧昇域の現存量は最も大きい。ピコ真核植物プランクトンの分布は硝酸塩に大きく依存しており、エルニーニョ期には暖水域においても硝酸塩躍層が浅くなって真光層内に高濃度の硝酸塩が存在した亜表層で現存量が高まった。

(5) 暖水域ではエルニーニョ期に水温躍層および栄養塩躍層は浅くなり、バリエイヤーも薄くなる。エルニーニョが発達すると栄養塩とともに鉄の供給量が真光層内で増加し、植物プランクトンの栄養塩消費が進んで等温層内でリン酸塩は減少する。

(6) ゼアキサンチン/*chl-a* 比の鉛直的な傾きは水塊の安定度を表す。光順化によってシアノバクテリア細胞内のゼアキサンチン/*chl-a* 比は低光量環境で低くなるため、鉛直的に安定した水塊では光量が低下する下層に向かって減少する。モデルシミュレーションによって、ゼアキサンチン/*chl-a* 比の鉛直的な傾きが大きい場合には乱流運動エネルギーが弱く、その水塊は安定していることを示し、傾きが小さくて均一な場合には乱流運動エネルギーが強く、その水塊はよく混合していることが確認された。

(7) 暖水域東部はバリエイヤーが発達して混合しにくい安定した水塊となっているが、暖水域西部は混合しやすい水塊となっている。エルニーニョ期には混合しやすい水塊が太平洋赤道域に広がっており、暖水域でも風成混合によって栄養塩が表面混合層内へも供給される過程が存在する。

(8) 太平洋赤道域における一次生産は、暖水域、移行域および湧昇域でそれぞれ  $435 \pm 158 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ 、 $775 \pm 265 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  および  $990 \pm 61 \text{ mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$  となった。暖水域の一次生産は湧昇域の一次生産の半分以下であるが、亜熱

帯域に比べると生産性の高い海域でもあり、比較的高い栄養塩供給量があることが示唆される。

- (9) 暖水域の硝酸塩が枯渇した水塊では *Prochlorococcus* が主要な一次生産者であるが、硝酸塩が存在する移行域および湧昇域においてはピコ真核植物プランクトンが主要な一次生産者となる。暖水域でも表面の 5% 光量以浅に硝酸塩が存在するとピコ真核植物プランクトンの一次生産の寄与が高まり、エルニーニョ期にはピコ真核植物プランクトンによって一次生産が高まる。

## 謝辞

本論文をまとめるにあたり、東京大学の古谷研教授には終始丁寧なご指導とご校閲を賜りました。ここに深く感謝いたします。

本研究において共同で観測、実験等を行い、結果のとりまとめに協力して頂いた海洋研究開発機構の河野健博士、安藤健太郎博士に御礼申し上げます。

水塊の乱流混合をシミュレーションするために数値モデルを提供して頂いた防災科学技術研究所の松浦知徳博士、海水中の光量測定データを提供して頂いたダルハウジー大学の M. Lewis 教授に感謝します。

東京海洋大学の神田穰太教授、東京大学の N. Ramaiah 博士には本論文を改善するための貴重な御助言を頂きました。また、東京大学の津田敦教授、高橋一生博士、長崎大学の武田重信教授には本論文の内容をご精査頂き、有益なご示唆を頂きました。これらの方々に御礼申し上げます。

本研究を遂行するにあたり、叱咤激励と適切なアドバイスを頂いた海洋研究開発機構の渡邊修一博士に感謝します。

本研究の観測研究を実施するにあたって、首席研究員として観測航海を導き、太平洋赤道域の観測航海プロジェクトの遂行に尽力された東京情報大学（当時：海洋科学技術センター）の浅沼市男教授に謝意を表します。

太平洋赤道域の観測においては、観測作業を円滑に実施して頂いた海洋調査船「かいよう」および海洋地球研究船「みらい」の船長および乗組員の方々に感謝するとともに、試料採取、分析および解析に尽力頂いた（株）マリン・ワーク・ジャパン、日本海洋事業（株）、および（株）グローバルオーシャンディベロップメントの観測技術員の方々に感謝します。

試料採取に助力頂いた先輩、同僚および同じ航海に乗り合わせた乗船研究者の方々に感謝の意を表します。

## 引用文献

Ando, K., McPhaden, M.J., 1997. Variability of surface layer hydrography in the tropical Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research* 102 (C10), 23063-23078.

Barber, R.T., Chavez, F.P., 1983. Biological consequences of El Niño. *Science* 222, 1203-1210.

Barber, R.T., Sanderson, M.P., Lindley, S.T., Chai, F., Newton, J., Trees, C.C., Foley, D.G., Chavez, F.P., 1996. Primary productivity and its regulation in the equatorial Pacific during and following the 1991-1992 El Niño. *Deep-Sea Research II* 43 (4-6), 933-969.

Bidigare, R.R., Ondrusek, M.E., 1996. Spatial and temporal variability of phytoplankton pigment distributions in the central equatorial Pacific Ocean. *Deep-Sea Research II* 43 (4-6), 809-833.

Blanchot, J., Rodier, M., 1996. Picophytoplankton abundance and biomass in the western tropical Pacific Ocean during the 1992 El Niño year: results from flow cytometry. *Deep-Sea Research I* 43 (6), 877-895.

Blanchot, J., André, J.-M., Navarette, C., Neveux, J., Radenac, M.-H., 2001. Picophytoplankton in the equatorial Pacific: vertical distributions in the warm pool and in the high nutrient low chlorophyll conditions. *Deep-Sea Research I* 48 (1),

297-314.

Brzezinski, M.A., 1985. The Si:C:N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables. *Journal of Phycology* 21 (3), 347-357.

Campbell, L., Vaulot, D., 1993. Photosynthetic picoplankton community structure in the subtropical North Pacific Ocean near Hawaii (station ALOHA). *Deep-Sea Research I* 40 (10), 2043-2060.

Campbell, L., Nolla, H.A., 1994. The importance of *Prochlorococcus* to community structure in the central North Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography* 39 (4), 954-961.

Cavender-Bares, K.K., Mann, E.L., Chisholm, S.W., Ondrusek, M.E., Bidigare, R.R., 1999. Differential response of equatorial Pacific phytoplankton to iron fertilization. *Limnology and Oceanography* 44 (2), 237-246.

Chavez, F.P., Barber, R.T., 1987. An estimate of new production in the equatorial Pacific. *Deep-Sea Research A* 34 (7), 1229-1243.

Chavez, F.P., Buck, K.R., Bidigare, R.R., Karl, D.M., Hebel, D., Latasa, M., Campbell, L., Newton, J., 1995. On the chlorophyll *a* retention properties of glass-fiber GF/F filters. *Limnology and Oceanography* 40, 428-433.

Chavez, F.P., Buck, K.R., Service, S.K., Newton, J., Barber, R.T., 1996. Phytoplankton variability in the central and eastern tropical Pacific. *Deep-Sea Research II* 43 (4-6), 835-870.

Chavez, F.P., Strutton, P.G., McPhaden, M.J., 1998. Biological-physical coupling in the central equatorial Pacific during the onset of the 1997-98 El Niño. *Geophysical Research Letters* 25 (19), 3543-3546.

Chavez, F.P., Messié, M., Pennington, J.T., 2011. Marine primary production in relation to climate variability and change. *Annual Review of Marine Science* 3 (1), 227-260.

Chisholm, S.W., Olson, R.J., Zettler, E.R., Goericke, R., Waterbury, J.B., Welschmeyer, N.A., 1988. A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature* 334, 340-343.

Claustre, H., Bricaud, A., Babin, M., Bruyant, F., Guillou, L., Gall, F.L., Marie, D., Partensky, F., 2002. Diel variations in *Prochlorococcus* optical properties. *Limnology and Oceanography* 47 (6), 1637-1647.

Coale, K.H., Fitzwater, S.E., Gordon, R.M., Johnson, K.S., Barber, R.T., 1996. Control of community growth and export production by upwelled iron in the equatorial Pacific Ocean. *Nature* 379, 621-624.

de Boyer Montégut, C., Madec, G., Fischer, A.S., Lazar, A., Iudicone, D., 2004. Mixed layer depth over the global ocean: An examination of profile data and a profile-based climatology. *Journal of Geophysical Research* 109 (C12), doi: 10.1029/2004jc002378.

Dickson, M.-L., Wheeler, P.A., 1993. Chlorophyll *a* concentrations in the North Pacific: Does a latitudinal gradient exist? *Limnology and Oceanography* 38, 1813-1818.

Dortch, Q., 1990. The interaction between ammonium and nitrate uptake in phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series* 61, 183-201.

Duce, R.A., Tindale, N.W., 1991. Atmospheric transport of iron and its deposition in the ocean. *Limnology and Oceanography* 36 (8), 1715-1726.

Dugdale, R.C., Wilkerson, F.P., 1998. Silicate regulation of new production in the equatorial Pacific upwelling. *Nature* 391, 270-273.

Dugdale, R.C., Wilkerson, F.P., Chai, F., Feely, R., 2007. Size-fractionated nitrogen uptake measurements in the equatorial Pacific and confirmation of the low Si—high-nitrate low-chlorophyll condition. *Global Biogeochemical Cycles* 21, doi:10.1029/2006GB002722.

Eldin, G., Rodier, M., Radenac, M.-H., 1997. Physical and nutrient variability in the

upper equatorial Pacific associated with westerly wind forcing and wave activity in October 1994. *Deep-Sea Research II* 44 (9-10), 1783-1800.

Fairall, C.W., Bradley, E.F., Rogers, D.P., Edson, J.B., Young, G.S., 1996. Bulk parameterization of air-sea fluxes for Tropical Ocean-Global Atmosphere Coupled-Ocean Atmosphere Response Experiment. *Journal of Geophysical Research* 101 (C2), 3747-3764.

Ferris, M.J., Palenik, B., 1998. Niche adaptation in ocean cyanobacteria. *Nature* 396, 226-228.

Fitzwater, S.E., Knauer, G.A., Martin, J.H., 1982. Metal contamination and its effect on primary production measurements. *Limnology and Oceanography* 27, 544-551.

Foley, D.G., Dickey, T.D., McPhaden, M.J., Bidigare, R.R., Lewis, M.R., Barber, R.T., Lindley, S.T., Garside, C., Manov, D.V., McNeil, J.D., 1997. Longwaves and primary productivity variations in the equatorial Pacific at 0°, 140°W. *Deep-Sea Research II* 44 (9-10), 1801-1826.

Furuya, K., 1990. Subsurface chlorophyll maximum in the tropical and subtropical western Pacific Ocean: vertical profiles of phytoplankton biomass and its relationship with chlorophyll *a* and particulate organic carbon. *Marine Biology* 107, 529-539.

Furuya, K., Hayashi, M., Yabushita, Y., 1998. HPLC determination of phytoplankton

pigments using N,N-dimethylformamide. *Journal of Oceanography* 54 (2), 199-203.

García-Fernández, J.M., Diez, J., 2004. Adaptive mechanisms of nitrogen and carbon assimilatory pathways in the marine cyanobacteria *Prochlorococcus*. *Research in Microbiology* 155 (10), 795-802.

Hama, T., Miyazaki, T., Ogawa, Y., Iwakuma, T., Takahashi, M., Otsuki, A., Ichimura, S., 1983. Measurement of photosynthetic production of a marine phytoplankton population using a stable  $^{13}\text{C}$  isotope. *Marine Biology* 73, 31-36.

Herbland, A., Le Bouteiller, A., Raimbault, P., 1985. Size structure of phytoplankton biomass in the equatorial Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research A* 32, 819-836.

Higgins, H.W., Mackey, D.J., 2000. Algal class abundances, estimated from chlorophyll and carotenoid pigments, in the western Equatorial Pacific under El Niño and non-El Niño conditions. *Deep-Sea Research I* 47 (8), 1461-1483.

Holm-Hansen, O., Lorenzen, C.J., Holmes, R.W., strickland, J.D.H., 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer* 30 (1), 3-15.

Irwin, A.J., Finkel, Z.V., Schofield, O.M.E., Falkowski, P.G., 2006. Scaling-up from nutrient physiology to the size-structure of phytoplankton communities. *Journal of Plankton Research* 28 (5), 459-471.

Johnson, P.W., Sieburth, J.M., 1979. Chroococcoid cyanobacteria in the sea: A ubiquitous and diverse phototrophic biomass. *Limnology and Oceanography* 24 (5), 928-935.

Kana, T.M., Glibert, P.M., Goericke, R., Welschmeyer, N.A., 1988. Zeaxanthin and  $\beta$ -carotene in *Synechococcus* WH7803 respond differently to irradiance. *Limnology and Oceanography* 33 (6, part 2), 1623-1627.

Karl, D.M., Letelier, R., Hebel, D., Tupas, L., Dore, J., Christian, J., Winn, C., 1995. Ecosystem changes in the North Pacific subtropical gyre attributed to the 1991-92 El Niño. *Nature* 373 (6511), 230-234.

Kobayashi, F., Takahashi, K., 2002. Distribution of diatoms along the equatorial transect in the western and central Pacific during the 1999 La Niña conditions. *Deep-Sea Research II* 49 (13-14), 2801-2821.

Kondo, J., 1975. Air-sea bulk transfer coefficients in diabatic conditions. *Boundary-Layer Meteorology* 9 (1), 91-112.

Landry, M.R., Kirshtein, J., Constantinou, J., 1996. Abundances and distributions of picoplankton populations in the central equatorial Pacific from 12°N to 12°S, 140°W. *Deep-Sea Research II* 43 (4-6), 871-890.

Landry, M.R., Barber, R.T., Bidigare, R.R., Chai, F., Coale, K.H., Dam, H.G., Lewis,

M.R., Lindley, S.T., McCarthy, J.J., Roman, M.R., Stoecker, D.K., Verity, P.G., White, J.R., 1997. Iron and grazing constraints on primary production in the central equatorial Pacific: An EqPac synthesis. *Limnology and Oceanography* 42 (3), 405-418.

Landry, M.R., Kirchman, D.L., 2002. Microbial community structure and variability in the tropical Pacific. *Deep-Sea Research II* 49 (13-14), 2669-2693.

Landry, M.R., Brown, S.L., Neveux, J., Dupouy, C., Blanchot, J., Christensen, S., Bidigare, R.R., 2003. Phytoplankton growth and microzooplankton grazing in high-nutrient, low-chlorophyll waters of the equatorial Pacific: Community and taxon-specific rate assessments from pigment and flow cytometric analyses. *Journal of Geophysical Research* 108 (C12), doi:10.1029/2000JC000744.

LaRoche, J., Mortain-Bertrand, A., Falkowski, P.G., 1991. Light intensity-induced changes in *cab* mRNA and light harvesting complex II apoprotein levels in the unicellular chlorophyte *Dunaliella tertiolecta*. *Plant Physiology* 97 (1), 147-153.

Le Borgne, R., Barber, R.T., Delcroix, T., Inoue, H.Y., Mackey, D.J., Rodier, M., 2002a. Pacific warm pool and divergence: temporal and zonal variations on the equator and their effects on the biological pump. *Deep-Sea Research II* 49 (13-14), 2471-2512.

Le Borgne, R., Feely, R.A., Mackey, D.J., 2002b. Carbon fluxes in the equatorial

Pacific: a synthesis of the JGOFS programme. *Deep-Sea Research II* 49 (13-14), 2425-2442.

Le Bouteiller, A., Blanchot, J., Rodier, M., 1992. Size distribution patterns of phytoplankton in the western Pacific: towards a generalization for the tropical open ocean. *Deep-Sea Research A* 39 (5), 805-823.

Li, W.K.W., Subba Rao, D.V., Harrison, W.G., Smith, J.C., Cullen, J.J., Irwin, B., Platt, T., 1983. Autotrophic picoplankton in the tropical ocean. *Science* 219, 292-295.

Li, W.K.W., 1994. Primary production of prochlorophytes, cyanobacteria, and eucaryotic ultraphytoplankton: Measurements from flow cytometric sorting. *Limnology and Oceanography* 39 (1), 169-175.

Liu, H., Campbell, L., Landry, M.R., Nolla, H.A., Brown, S.L., Constantinou, J., 1998. *Prochlorococcus* and *Synechococcus* growth rates and contributions to production in the Arabian Sea during the 1995 Southwest and Northeast Monsoons. *Deep-Sea Research II* 45 (10-11), 2327-2352.

Longhurst, A.R., 1998. The Pacific Ocean. In: Longhurst, A.R. (Ed.), *Ecological geography of the sea*. Academic Press, San Diego, California, pp. 245-338.

Lukas, R., Lindstrom, E., 1991. The mixed layer of the western equatorial Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research* 96, 3343-3357.

Mackey, D.J., Parslow, J., Higgins, H.W., Griffiths, F.B., O'sullivan, J.E., 1995. Plankton productivity and biomass in the western equatorial Pacific: Biological and physical controls. *Deep-Sea Research II* 42 (2-3), 499-534.

Mackey, D.J., Parslow, J.S., Griffiths, F.B., Higgins, H.W., Tilbrook, B., 1997. Phytoplankton productivity and the carbon cycle in the western Equatorial Pacific under El Niño and non-El Niño conditions. *Deep-Sea Research II* 44 (9-10), 1951-1978.

Mackey, D.J., Higgins, H.W., Mackey, M.D., Holdsworth, D., 1998. Algal class abundances in the western equatorial Pacific: Estimation from HPLC measurements of chloroplast pigments using CHEMTAX. *Deep-Sea Research I* 45, 1441-1468.

Mackey, D.J., Blanchot, J., Higgins, H.W., Neveux, J., 2002a. Phytoplankton abundances and community structure in the equatorial Pacific. *Deep-Sea Research II* 49 (13-14), 2561-2582.

Mackey, D.J., O'Sullivan, J.E., Watson, R.J., 2002b. Iron in the western Pacific: a riverine or hydrothermal source for iron in the Equatorial Undercurrent? *Deep-Sea Research I* 49 (5), 877-893.

Maes, C., Picaut, J., Kuroda, Y., Ando, K., 2004. Characteristics of the convergence zone at the eastern edge of the Pacific warm pool. *Geophysical Research Letters* 31, L11304, doi:10.1029/2004GL019867.

Maes, C., Ando, K., Delcroix, T., Kessler, W.S., McPhaden, M.J., Roemmich, D., 2006. Observed correlation of surface salinity, temperature and barrier layer at the eastern edge of the western Pacific warm pool. *Geophysical Research Letters* 33 L06601, doi:10.1029/2005GL024772.

Martin, J.H., 1992. Iron as a limiting factor in oceanic productivity. In: Falkowski, P.G., Woodhead, A.D. (Eds.), *Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea*. Springer, New York, pp. 123-137.

Martin, J.H., Coale, K.H., Johnson, K.S., Fitzwater, S.E., Gordon, R.M., Tanner, S.J., Hunter, C.N., Elrod, V.A., Nowicki, J.L., Coley, T.L., Barber, R.T., Lindley, S., Watson, A.J., Van Scoy, K., Law, C.S., Liddicoat, M.I., Ling, R., Stanton, T., Stockel, J., Collins, C., Anderson, A., Bidigare, R., Ondrusek, M., Latasa, M., Millero, F.J., Lee, K., Yao, W., Zhang, J.Z., Friederich, G., Sakamoto, C., Chavez, F., Buck, K., Kolber, Z., Greene, R., Falkowski, P., Chisholm, S.W., Hoge, F., Swift, R., Yungel, J., Turner, S., Nightingale, P., Hatton, A., Liss, P., Tindale, N.W., 1994. Testing the iron hypothesis in ecosystems of the equatorial Pacific Ocean. *Nature* 371 (6493), 123-129.

Matsuura, T., 2001. Comparative experiment for second-order turbulence closure scheme in the oceanic mixed layer. Report of the National Research Institute for Earth Science and Disaster Prevention 3 (7), 105-125. (in Japanese).

McClain, C.R., 2009. A decade of satellite ocean color observations. *Annual Review*

of Marine Science 1, 19-42.

McPhaden, M.J., 1999. Genesis and Evolution of the 1997-98 El Niño. *Science* 283 (5404), 950-954.

McPhaden, M.J., 2004. Evolution of the 2002/03 El Niño. *Bulletin of the American Meteorological Society* 85 (5), 677-695.

Minas, H.J., Minas, M., Packard, T.T., 1986. Productivity in upwelling areas deduced from hydrographic and chemical fields. *Limnology and Oceanography* 31 (6), 1182-1206.

Monterey, G., Levitus, S., 1997. Seasonal Variability of Mixed Layer Depth for the World Ocean. In: NESDIS, N.A. (Ed.). U.S. Gov. Printing Office, Washington., D.C., 96 pp.

Moon-van der Staay, S.Y., van der Staay, G.W.M., Guillou, L., Vaulot, D., Claustre, H., Medlin, L.K., 2000. Abundance and diversity of prymnesiophytes in the picoplankton community from the equatorial Pacific Ocean inferred from 18S rDNA sequences. *Limnology and Oceanography* 45 (1), 98-109.

Moore, L.R., Goericke, R., Chisholm, S.W., 1995. Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*: influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorptive properties. *Marine Ecology Progress Series*

116, 259-275.

Moore, L.R., Post, A.F., Rocap, G., Chisholm, S.W., 2002. Utilization of different nitrogen sources by the marine cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *Limnology and Oceanography* 47 (4), 989-996.

Morel, A., Ahn, Y.-H., Partensky, F., Vaultot, D., Claustre, H., 1993. *Prochlorococcus* and *Synechococcus*: A comparative study of their optical properties in relation to their size and pigmentation. *Journal of Marine Research* 51, 617-649.

Murray, J.W., Barber, R.T., Roman, M.R., Bacon, M.P., Feely, R.A., 1994. Physical and biological controls on carbon cycling in the equatorial Pacific. *Science* 266 (5182), 58-65.

Müller, A.M., 2004. Photoacclimation of open Baltic algal associations. *Botanica Marina* 47, 2-20.

Noh, Y., Kim, H.J., 1999. Simulations of temperature and turbulence structure of the oceanic boundary layer with the improved near-surface process. *Journal of Geophysical Research* 104 (C7), 15621-15634.

Olson, R.J., Chisholm, S.W., Zettler, E.R., Altabet, M.A., Dusenberry, J.A., 1990. Spatial and temporal distributions of prochlorophyte picoplankton in the North Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research A* 37, 1033-1051.

Palinska, K.A., Laloui, W., Bédu, S., Loiseaux-de Goër, S., Castets, A.M., Rippka, R., Tandeau de Marsac, N., 2002. The signal transducer P<sub>II</sub> and bicarbonate acquisition in *Prochlorococcus marinus* PCC 9511, a marine cyanobacterium naturally deficient in nitrate and nitrite assimilation. *Microbiology* 148 (8), 2405-2412.

Partensky, F., Hess, W.R., Vaulot, D., 1999. *Prochlorococcus*, a marine photosynthetic prokaryote of global significance. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 63 (1), 106-127.

Peña, M.A., Harrison, W.G., Lewis, M.R., 1992. New production in the central equatorial Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 80, 265-274.

Picaut, J., Ioualalen, M., Menkes, C., Delcroix, T., McPhaden, M.J., 1996. Mechanism of the zonal displacements of the Pacific warm pool: implications for ENSO. *Science* 274 (5292), 1486-1489.

Post, A.F., Dubinsky, Z., Wyman, K., Falkowski, P.G., 1984. Kinetics of light-intensity adaptation in a marine planktonic diatom. *Marine Biology* 83 (3), 231-238.

Price, N.M., Harrison, P.J., Landry, M.R., Azam, F., Hall, K.J.F., 1986. Toxic effects of latex and tygon tubing on marine phytoplankton, zooplankton and bacteria. *Marine Ecology Progress Series* 34, 41-49.

Price, N.M., Andersen, L.F., Morel, F.M.M., 1991. Iron and nitrogen nutrition of

equatorial Pacific plankton. *Deep-Sea Research A* 38 (11), 1361-1378.

Price, N.M., Ahner, B.A., Morel, F.M.M., 1994. The equatorial Pacific Ocean: Grazer-controlled phytoplankton populations in an iron-limited ecosystem. *Limnology and Oceanography* 39 (3), 520-534.

Radenac, M.-H., Rodier, M., 1996. Nitrate and chlorophyll distributions in relation to thermohaline and current structures in the western tropical Pacific during 1985-1989. *Deep-Sea Research II* 43 (4-6), 725-752.

Raven, J.A., 1988. The iron and molybdenum use efficiencies of plant growth with different energy, carbon and nitrogen sources. *New Phytologist* 109 (3), 279-287.

Raven, J.A., 1998. The twelfth Tansley Lecture. Small is beautiful: the picophytoplankton. *Functional Ecology* 12 (4), 503-513.

Rodier, M., Le Borgne, R., 1997. Export flux of particles at the equator in the western and central Pacific ocean. *Deep-Sea Research II* 44 (9-10), 2085-2113.

Roemmich, D., Morris, M., Young, W.R., Donguy, J.R., 1994. Fresh Equatorial Jets. *Journal of Physical Oceanography* 24 (3), 540-558.

Ryan, J.P., Polito, P.S., Strutton, P.G., Chavez, F.P., 2002. Unusual large-scale phytoplankton blooms in the equatorial Pacific. *Progress in Oceanography* 55 (3-4),

263-285.

Shimada, A., Maruyama, T., Miyachi, S., 1996. Vertical distributions and photosynthetic action spectra of two oceanic picophytoplankters, *Prochlorococcus marinus* and *Synechococcus* sp. *Marine Biology* 127, 15-23.

Sieburth, J.M., Smetacek, V., Lenz, J., 1978. Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography* 23 (6), 1256-1263.

Slemons, L.O., Murray, J.W., Resing, J., Paul, B., Dutrieux, P., 2010. Western Pacific coastal sources of iron, manganese, and aluminum to the Equatorial Undercurrent. *Global Biogeochemical Cycles* 24 (3), doi:10.1029/2009gb003693.

Suzuki, R., Ishimaru, T., 1990. An improved method for the determination of phytoplankton chlorophyll using N,N-dimethylformamide. *Journal of the Oceanographical Society of Japan* 46, 190-194.

Takeda, S., Obata, H., 1995. Response of equatorial Pacific phytoplankton to subnanomolar Fe enrichment. *Marine Chemistry* 50 (1-4), 219-227.

Tans, P.P., Fung, I.Y., Takahashi, T., 1990. Observational constraints on the global atmospheric CO<sub>2</sub> budget. *Science* 247, 1431-1438.

Turk, D., Lewis, M.R., Harrison, G.W., Kawano, T., Asanuma, I., 2001. Geographical distribution of new production in the western/central equatorial Pacific during El Niño and non-El Niño conditions. *Journal of Geophysical Research* 106 (C3), 4501-4515.

Wang, C., Fiedler, P.C., 2006. ENSO variability and the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography* 69 (2-4), 239-266.

Waterbury, J.B., Watson, S.W., Guillard, R.R.L., Brand, L.E., 1979. Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic, cyanobacterium. *Nature* 277, 293-294.

Wells, M.L., Vallis, G.K., Silver, E.A., 1999. Tectonic processes in Papua New Guinea and past productivity in the eastern equatorial Pacific Ocean. *Nature* 398 (6728), 601-604.

Welschmeyer, N.A., 1994. Fluorometric analysis of chlorophyll *a* in the presence of chlorophyll *b* and pheopigments. *Limnology and Oceanography* 39 (8), 1985-1992.

West, N.J., Schönhuber, W.A., Fuller, N.J., Amann, R.I., Rippka, R., Post, A.F., Scanlan, D.J., 2001. Closely related *Prochlorococcus* genotypes show remarkably different depth distributions in two oceanic regions as revealed by *in situ* hybridization using 16S rRNA-targeted oligonucleotides. *Microbiology* 147 (7), 1731-1744.

Wheeler, P.A., Kokkinakis, S.A., 1990. Ammonium recycling limits nitrate use in the oceanic subarctic Pacific. *Limnology and Oceanography* 35 (6), 1267-1278.

Wilkerson, F.P., Dugdale, R.C., 1992. Measurements of nitrogen productivity in the equatorial Pacific. *Journal of Geophysical Research* 97 (C1), 669-679.

Wolter, K., Timlin, M.S., 1998. Measuring the strength of ENSO events: How does 1997/98 rank? *Weather* 53 (9), 315-324.

Yan, X.-H., Ho, C.-R., Zheng, Q., Klemas, V., 1992. Temperature and size variabilities of the Western Pacific Warm Pool. *Science* 258, 1643-1645.

Zapata, M., Rodríguez, F., Garrido, J.L., 2000. Separation of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton: a new HPLC method using a reversed phase C<sub>8</sub> column and pyridine-containing mobile phases. *Marine Ecology Progress Series* 195, 29-45.