

博士論文

太平洋熱帯亜熱帯海域における栄養塩環境変動と植物プランクトン群集動態  
に関する研究

2012 年

東京大学大学院農学生命科学研究科  
水圏生物科学専攻  
児玉武稔

## 目次

1. 熱帯・亜熱帯貧栄養海域における栄養塩挙動 .....	1
1.1. 緒言 .....	1
1.2. 海の砂漠の概念形成 .....	3
1.3. 亜熱帯海域のナノモルレベル栄養塩の分布 .....	5
1.4. 時系列観測点における栄養塩と植物プランクトンの挙動 .....	6
1.4.1. Hawaii Ocean Time-series (HOT) .....	7
1.4.2. Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS) .....	9
1.5. ナノモルレベル栄養塩の広域分布 .....	11
1.6. 現状の課題 .....	13
1.7. 本研究の目的および内容 .....	18
2. 方法 .....	19
2.1. 観測概要 .....	19
2.2. 高感度栄養塩分析 .....	21
2.2.1. 高感度比色分析法の概要 .....	21
2.2.2. N+N 分析 .....	22
2.2.3. $\text{NH}_4^+$ 分析 .....	24
2.2.4. SRP 分析 .....	25
2.3. 植物プランクトン群集組成の解析 .....	26
2.3.1. 色素分析 .....	26
2.3.2. CHEMTAX 解析 .....	27
2.3.3. フローサイトメトリー .....	28
2.3.4. 検鏡 .....	29
3. 方法の検討 .....	34
3.1. 検量線の作成と吸光度の検討 .....	34
3.1.1. 緒言 .....	34
3.1.2. 方法 .....	34
3.1.3. 結果と考察 .....	35
3.2. $\text{NH}_4^+$ のブランク .....	37
3.2.1. 緒言 .....	37
3.2.2. 方法 .....	38
3.2.3. 結果と考察 .....	38
4. 東シナ海からフィリピン海にかけての空間的栄養塩変動 .....	44
4.1. 緒言 .....	44
4.2. 方法 .....	45

4.3. 結果.....	46
4.3.1. 物理構造.....	46
4.3.2. 栄養塩.....	46
4.3.3. 降水.....	48
4.4. 考察.....	49
4.4.1. メソスケールの栄養塩変動.....	49
4.4.2. N+N パッチの起源.....	49
4.4.3. 降水による窒素供給の評価.....	53
5. 北赤道海流西部における栄養塩環境の短期変動.....	66
5.1. 緒言.....	66
5.2. 材料と方法.....	67
5.3. 結果.....	68
5.3.1. 物理構造.....	68
5.3.2. 栄養塩環境.....	69
5.3.3. 植物プランクトン群集動態.....	71
5.4. 考察.....	74
5.4.1. SRP 濃度変動.....	74
5.4.2. $\text{NH}_4^+$ 濃度変動.....	80
5.4.3. 栄養塩濃度の日周変動.....	82
5.4.4. 下層の栄養塩変動の表層への影響.....	85
5.4.5. 栄養塩濃度変動の生物生産への影響.....	86
6. 南太平洋における栄養塩の東西分布.....	100
6.1. 南太平洋亜熱帯海域における物理的、生物的海域差.....	100
6.2. 方法.....	101
6.3. 結果.....	102
6.3.1. 物理構造.....	102
6.3.2. 海盆スケールでの栄養塩変動.....	103
6.3.3. 植物プランクトン群集動態.....	104
6.4. 考察.....	106
6.4.1. 海盆スケールでの栄養塩変動.....	106
6.4.2. 植物プランクトン群集動態.....	108
7. 南北太平洋における栄養塩および植物プランクトン群集の水平分布.....	124
7.1. 太平洋における海洋区系.....	124
7.2. 方法.....	125
7.3. 結果.....	126
7.3.1. 物理構造.....	126

7.3.2. 栄養塩変動.....	127
7.3.3. 植物プランクトン群集変動.....	130
7.4. 考察.....	131
7.4.1. 海盆スケールでの栄養塩変動.....	131
7.4.2. メソスケールの栄養塩の時空間変動.....	135
8. 総合考察.....	149
8.1. 栄養塩環境と植物プランクトン群集.....	149
8.2. 西部北太平洋亜熱帯海域における栄養塩の季節変動.....	153
8.3. ナノモルレベルの栄養塩分布による太平洋熱帯亜熱帯海域の海域区分.....	155
8.4. 栄養塩パッチの分布の偏り.....	157
8.5. 結論と今後の課題と展望.....	161
摘要.....	171
謝辞.....	176
引用文献.....	178

Appendix

Table A List of abbreviation in this thesis

abbreviation	名称
$\partial \text{SRP} / \partial y$	水平方向のSRP濃度勾配
$\text{Abs}_{\text{xxx}}$	波長XXXにおける吸光度
allox	アロキサンチン
ARCH	島嶼域
AUSE	東オーストラリア海流域
BATS	Bermuda Atlantic Time-series Study
but	19'-ブタノイルオキシフコキシサンチン
Chl	クロロフィル
chl <i>b</i>	クロロフィル <i>b</i>
ddx	デアイディノキシサンチン
DIN	溶存無機態窒素
$d\text{NO}_3^-/dz$	硝酸塩躍層における深度方向の硝酸塩濃度勾配
$d\text{PO}_4^{3-}/dz$	硝酸塩躍層における深度方向のリン酸塩濃度勾配
DV chl <i>a</i>	ジビニルクロロフィル <i>a</i>
ENSO	エルニーニョ南方振動
$F_{\text{N}}$	渦拡散による硝酸塩供給速度
$f_{\text{N}}$	渦拡散による硝酸塩供給速度の目安
$f_{\text{P}}$	渦拡散によるリン酸塩供給速度の目安
fuco	フコキシサンチン
hex	19'-ヘキサノイルオキシフコキシサンチン
HOT	The Hawaii Ocean Time-series
HUMB	フンボルト海流沿岸域
KE	黒潮(続流)域
$K_z$	渦拡散定数
lut	ルテイン
LWCC	長光路キャピラリーセル
MV chl <i>a</i>	モノビニルクロロフィル <i>a</i>

abbreviation	名称
<i>N</i>	ブランドヴァイサラ振動数
N+N	硝酸塩 + 亜硝酸塩
NCJ	ニューカレドニアジェット域
NEC	北赤道海流域
NECC	北赤道反流域
neo	ネオキシサンチン
NPTG	黒潮再循環域
NSCC	亜熱帯反流域
N-SEC	南赤道海流北部
OPP	o-フェニルフェノール
PEQD	太平洋熱帯湧昇域
per	ペリデイン
PNCC	パプアニューギニア沿岸流域
pras	プラシノキシサンチン
SCM	亜表層クロロフィル極大
SECC	南赤道反流域
SPSG	南太平洋亜熱帯循環
SRP	溶存反応性リン
S-SEC	南赤道海流南部
STCC	南太平洋熱帯反流
TRMM	Tropical Rainfall Measurement Missions
viol	ヴィオラキシサンチン
WOCE	World Ocean Circulation Experiment
zea	ゼアキシサンチン
$Z_m$	混合層深度
$Z_{ni}$	硝酸塩躍層深度
$\Delta \text{SRP}^{\text{adv}}(t)$	単位時間あたりの水平移流によるSRP供給量

## 1. 熱帯・亜熱帯貧栄養海域における栄養塩挙動

### 1.1. 緒言

炭素 (C)、酸素 (O)、水素 (H)、窒素 (N)、リン (P)、ケイ素 (Si) は海洋の植物による生産を制限する元素である (Sarmiento & Gruber, 2006)。海水中では、N は硝酸イオン ( $\text{NO}_3^-$ )、亜硝酸イオン ( $\text{NO}_2^-$ )、アンモニウムイオン ( $\text{NH}_4^+$ )、P はリン酸水素イオン ( $\text{HPO}_4^{2-}$ ; 以後  $\text{PO}_4^{3-}$ )、Si はケイ酸といった形態で存在し (Sarmiento & Gruber, 2006)、これらを本論文では栄養塩とする。有光層における栄養塩動態は海洋の生物生産を介して、海洋全ての生物活動と深く関わっており、活発に研究が進められている。栄養塩濃度は、栄養塩の供給と消費の差分を示しており、海面における水平分布は高緯度海域と赤道付近で高く、中緯度海域では低い (Sarmiento & Gruber, 2006)。また、鉛直的には、表層で濃度が低く、深度ともに急激に増加する栄養塩躍層の下では徐々に濃度が増加し、いずれの海域でも深度 500~1500 m の中層で極大が存在した後、深層でわずかに減少する分布型である (Sarmiento & Gruber, 2006)。

海水中の栄養塩濃度測定法は Harvey (1926) 以来、現在まで比色分析 (吸光光度分析) が一般的である (Strickland & Parsons, 1972; Grasshoff et al., 1998)。比色分析法では特定の夾雑物があると吸光度が変化することが報告されており、 $\text{PO}_4^{3-}$  ではケイ酸、ヒ酸、硫化水素、 $\text{NH}_4^+$  では尿素、アミノ酸、フェノールの影響を考慮する必要がある (Hansen & Koroleff, 1998)。特に、 $\text{PO}_4^{3-}$  分析では、モリブデンブルー法を用いた場合、溶存反応性リン (Soluble Reactive Phosphate; 以後、SRP) と呼ばれ、厳密には  $\text{PO}_4^{3-}$  と異なる (Karl & Tien, 1992)。しかし、本章では様々な分析法による測定値を網羅的に紹介するため、SRP も  $\text{PO}_4^{3-}$  と表記することとする。

比色分析を用いた栄養塩濃度分布に関する研究は、1960 年より Continuous Flow Analyzer (CFA、オートアナライザー) が開発され (例えば, Brewer & Riley, 1965; Grasshoff, 1965; Head, 1971)、それを用いた比色分析法が一般的になったため、迅速かつ高精度の

測定が可能になった (Hansen & Koroleff, 1998)。さらに、CFA では連続分析が可能になったために、海洋表面における小規模の栄養塩空間変動が明らかにされるようになった (Armstrong et al., 1967; Takahashi et al., 1980)。しかし、オートアナライザーを用いた比色分析法の検出限界は陸上研究室では 10~50 nM、船上では 100 nM 程度であり、夏季の季節的躍層が発達した海域や貧栄養海域ではしばしば栄養塩濃度の検出ができなかった (Garside, 1982)。

例えば、WOCE (World Ocean Circulation Experiment) による観測では Longhurst (2007) で区分された海域のうち、熱帯亜熱帯に属する Pacific Trade Wind Biome 内、Pacific Equatorial Divergence Province 以外の海域で、 $\text{NO}_3^-$  が 100 nM 以下の、すなわち CFA を用いた比色分析法では検出限界以下の海域が広がっている (Fig. 1-1 a)。 $\text{PO}_4^{3-}$  については同じく Pacific Trade Wind Biome で 100 nM 以下の海域が出現するが、その分布は西部に偏っており、東部太平洋では CFA でも濃度が検出されるレベルである (Fig. 1-1 b)。このような栄養塩濃度が 100 nM 以下の海域では、その濃度を検出限界以下、もしくはゼロとすべきであるが、実際には、100 nM 以下の濃度でも報告例は多くあり (Fig. 1-1)、その濃度変動が機械的なノイズなのか、実際の栄養塩濃度を反映しているのか、は不明のままであった。これを明らかにするためにナノモルレベルで栄養塩を測定する高感度栄養塩分析法の開発が進められた。

栄養塩測定法の高感度化は大きく 2 種類のアプローチで行われている。ひとつは、比色分析法以外の方法であり、もう一つは試料の前処理や、試薬、検出部を改善した比色分析法である。前者は発光法や蛍光法 (例えば, Garside, 1982; Jones, 1991; Zui & Birks, 2000) が主であり、後者は前処理として試料の濃縮が主に用いられる (Patey et al. 2008)。濃縮は沈殿濃縮 (Karl & Tien, 1992)、あるいは HPLC などを使ったカラム (例えば, Haberer & Brandes, 2003; Liang et al., 2007) が使われる。試薬の改善としては、反応時の試料 : 試薬の容量比の低下 (Oudot & Montel, 1988; Raimbault et al., 1990) や、新しい発

色反応の適用 (Brzezinski, 1987) が報告されている。検出部の改善としては長光路セルの利用が一般的である (例えば, Ormaza-Gonzalez & Statham, 1991; Zhang, 2000; Zhang et al., 2002; Li et al., 2005)。高感度分析法の検出限界は数 nM 以下であり、貧栄養海域でのナノモルレベルでの栄養塩濃度の検出が可能になった (Karl & Michaels, 2001)。

高感度分析法の適用により、貧栄養海域の栄養塩動態、さらにそれに伴った植物プランクトン群集動態に関する知見が加えられ、貧栄養海域の栄養塩動態への理解が深化した。本章では、貧栄養海域の栄養塩動態、特に  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NO}_2^-$ 、 $\text{NH}_4^+$ 、 $\text{PO}_4^{3-}$ 、と植物プランクトン群集動態の関係に関する知見を、高感度分析法適用以前、US Join Global Ocean Flux Study における時系列観測プログラムである HOT と BATS から明らかになったナノモルレベル栄養塩の時間変動、そしてナノモルレベル栄養塩の空間変動についてまとめ、最後に本論文の目的を提示する。

## 1.2. 海の砂漠の概念形成

貧栄養海域における栄養塩動態の研究は、北大西洋亜熱帯循環ならびに北太平洋亜熱帯循環を中心に進められてきた。北大西洋亜熱帯循環ではバミューダ沖の stn. S ( $32^{\circ}10'N$ ,  $64^{\circ}30'W$ ) での時系列観測が 1954 年よりなされている (Michaels & Knap, 1995)。一方、北太平洋亜熱帯循環内では stn. CLIMAX ( $28^{\circ}N$ ,  $155^{\circ}W$ ) を中心とした時系列観測に加え (Venrick, 1990)、空間的な把握も行われてきた (Shulenberger, 1978)。

Stn. S では季節的密度躍層が形成される。すなわち、春季から秋季にかけて表面水温が  $20^{\circ}\text{C}$  以上になり成層が発達するが、2 月中旬から 4 月中旬にかけて表面水温は  $18^{\circ}\text{C}$  まで低下し、表面から 400 m 付近まで水温が一様になる (Menzel & Ryther, 1960; 1961)。成層期の表面混合層の栄養塩濃度は  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{PO}_4^{3-}$ とも 100 nM 以下になるが、2 月中旬から 4 月中旬にかけては混合にともなう下層からの栄養塩供給によって、 $\text{NO}_3^-$ は 1000 nM 以上、 $\text{PO}_4^{3-}$ は 100 nM 以上になる (Menzel & Ryther, 1960)。このような栄養塩濃度の



変化を反映してクロロフィルの鉛直分布と基礎生産の水中積算値も変動し、すなわち、成層の発達に伴い生物生産に対して栄養塩制限がかかるようになる (Menzel & Ryther, 1960)。

一方、北太平洋亜熱帯循環内では表面水温は一年を通じて比較的安定し、密度躍層が発達している (Bienfang et al., 1984)。また、表面から 30~40 m は水温・塩分がほとんど一様の混合層が存在し (Venrick, 1990)、それ以深に亜表層クロロフィル極大 (SCM) が形成される (例えば, Revelante & Gilmartin, 1973; Venrick et al., 1973; Shulenberger, 1978)。SCM は表面混合層内の栄養塩濃度が低い海域で発達し、混合層内の植物プランクトンは栄養塩制限を受けていることが示唆されたことから (Revelante & Gilmartin, 1973)、SCM の形成には栄養塩の供給が必要だと考えられた。北太平洋亜熱帯海域における表層の  $\text{NO}_3^-$  濃度はカルフォルニア沖の一部を除いて、100 m 以浅では 1000 nM 以下となり空間的な変動はない (Revelante & Gilmartin, 1973; Shulenberger, 1978; Hayward et al., 1983)。この分布パターンは  $\text{NH}_4^+$ 、 $\text{NO}_2^-$  についても同様であった (Revelante & Gilmartin, 1973; Shulenberger, 1978)。また、生態系構造は更新世もしくはそれ以前から変化しておらず、極相状態にあると考えられている (McGowan & Walker, 1984; Karl, 1999)。このように、北太平洋亜熱帯循環では栄養塩環境、植物プランクトンの分布に時空間的变化がほとんどない、均質な海が広がっているという認識が形成された。

しかし、研究が進むにつれ、必ずしも均質などはいえない事例が明らかになった。 $\text{PO}_4^{3-}$  濃度は 142°W 以西では 200 nM 以下で、ほとんど検出されないのに対し、142°W 以東では常に 200 nM 以上と、亜熱帯循環内東西で  $\text{PO}_4^{3-}$  濃度分布がわずかに異なっている (Revelante & Gilmartin, 1973; Shulenberger, 1978)。表面水温も東西でわずかに異なり (Kneynon, 1975)、Shulenberger (1978) は太平洋亜熱帯海域では東西で異なる循環が存在することを示唆している。また、表層の N:P 比は大西洋では 16 以上になることがあるが、太平洋とインド洋では常に 16 以下である (Fanning, 1992)。これらの結果は、

亜熱帯海域においても栄養塩濃度が空間的に変動する可能性を示している。

加えて、より小規模の時空間変動も報告されている。中規模渦内では、混合層が浅化し、それに伴い SCM が浅化する (Shulenberger, 1978)。また、島 (Doty & Oguri, 1956; Bienfang et al., 1984; Furuya et al., 1986)、海山 (Genin & Boehlert, 1985; Furuya et al., 1995)、低気圧性の気団の通過 (Ditullio & Laws, 1991) によってもメソスケールでの栄養塩、クロロフィルの鉛直プロファイルの変化、ならびに水中積算あたりの基礎生産の変動が生じる。

以上、1980 年代までの亜熱帯海域研究をまとめると、亜熱帯海域は総じて栄養塩が 100 nM 以下に低く維持されし、植物プランクトンの生物量は低く抑えられているが、メソスケールでの栄養塩変動が陸域や島の周辺、あるいは中規模渦にともなった濃度変動はマイクロモルレベルで記録されてきた。しかし、常法による栄養塩分析限界以下での変動が起きていることが予想されるが、この点については不明であり分析方法の開発を待つ必要があった。

### 1.3. 亜熱帯海域のナノモルレベル栄養塩の分布

常法では栄養塩が検出されない亜熱帯海域表層の栄養塩変動を捉えるために、高感度栄養塩分析法が開発され、海洋観測に適用されてきた。サルガッソー海では  $\text{NO}_3^-$  濃度が化学発光法 (Garside, 1982) によって測定され、混合層内で 3~50 nM で変動すること (Garside, 1985)、より南側の海域では表層の  $\text{NO}_3^-$  濃度が 14~200 nM で変動することが明らかになった (Eppeley & Koeve, 1990)。Garside (1985) は  $\text{NO}_3^-$  濃度の変動が下層からの渦拡散による供給量の違いが要因であるとした。しかし、変動の傾向の異なる水塊も存在することから渦拡散による供給以外にも  $\text{NO}_3^-$  供給源があることを指摘している。その供給源としては、強風による混合層の深化にともなう供給 (Eppeley & Renger, 1988)、降雨 (Glover et al., 1988)、大気降水物 (Eppeley et al., 1990)、硝化 (Eppeley et

al., 1990) による供給が報告されている。

$\text{NH}_4^+$ のナノモルレベルでの動態についての知見は限られており、西部北大西洋表層では、表層でも検出限界以下になることはほとんどなく、季節的温度躍層や SCM、亜硝酸極大と共に増加する傾向があり (Brzezinski, 1988)、一方で太平洋亜熱帯循環表層では SCM で  $\text{NH}_4^+$ 濃度の増加があるものの、表面ではほとんど検出されないことが報告されているのに留まる (McCarthy et al., 1996; Matsumoto et al., 2004)。

$\text{PO}_4^{3-}$ については、ハワイ周辺海域では、混合層内で 50~130 nM で時間的な変動があることと、60~120 m から表層にかけて  $\text{NO}_3^-$ やケイ酸塩の変動は認められないが、 $\text{PO}_4^{3-}$ が増加する水塊が存在することが報告されている (Karl & Tien, 1992)。サルガッソー海の stn. S では、160 m 付近まで 10 nM 以下であり、160 m 以深で急激に増加することが報告されている (Ormaza-Gonzalez & Statham, 1991)。

このように従来法では検出限界以下であった亜熱帯海域において高感度分析法の適用により栄養塩が検出されるようになり、その要因に関する研究が進められている。このようなパイオニア研究から、ナノモルレベルの栄養塩変動がどの程度の規模で起きるのか、さらに植物プランクトン群集とどのような影響が相互にあるのか、といったことについて解明が進んでいる。

#### 1.4. 時系列観測点における栄養塩と植物プランクトンの挙動

こうした解明を先導してきたのが、亜熱帯外洋域の定点観測である。海洋観測においては様々な時系列観測点が設置されているが (Karl, 2010)、US Join Global Ocean Flux Study のプログラムの一部として設立されたハワイオアフ島沖、HOT (The Hawaii Ocean Time-series) の stn. ALOHA (A Long-term Oligotrophic Habitat Assessment; 22°45'N, 158°00'W) ならびにバミューダ沖、BATS (Bermuda Atlantic Time-series Study) の stn. S では 1980 年代終わりからナノモルレベル栄養塩が定期的に測定され、データの蓄積が

進んでいる。ここでは2定点で明らかになった経時的なナノモルレベルでの栄養塩変動、ならびにそれに伴う植物プランクトン群集変動について整理する。

#### 1.4.1. Hawaii Ocean Time-series (HOT)

Stn. ALOHA (A Long-Term Oligotrophic Habitat Assessment; 22° 45'N, 158° 00'W) はオアフ島から北に 100 km ほど離れた観測点であり、ハワイの島嶼域の影響をほとんど無視できるとされている (Karl & Lukas, 1996)。ALOHA において表面混合層内では  $\text{NO}_3^-$  は概ね  $<1 \sim 50 \text{ nM}$  で変動し、一方、 $\text{PO}_4^{3-}$  はそれよりも一桁高い濃度で変動している (Karl et al., 1997; Karl & Letelier, 2008)。また、 $\text{NO}_3^-$  濃度変動には季節性が存在し、冬季には  $\text{NO}_3^-$  躍層が浅化し、水中積算の  $\text{NO}_3^-$  濃度は高くなる (Karl et al., 2001)。一方、 $\text{PO}_4^{3-}$  濃度の最も特徴的な変動は 20 年以上にわたる減少傾向である (Karl & Letelier, 2008)。この減少傾向は、海水中の粒子懸濁物の C:P 比、N:P 比の増加を伴っていることから、窒素固定生物によるリンの消費がゆっくり進行している状態を示していると考えられている (Karl & Letelier, 2008)。また、 $\text{PO}_4^{3-}$  には季節的な変動がないとされてきたが (Karl et al., 2001)、近年、窒素固定性シアノバクテリアが共生した珪藻のブルームにともない、夏季に  $\text{PO}_4^{3-}$  濃度が減少することが報告されている (White et al., 2007; Karl & Letelier, 2008)。

ALOHA における栄養塩変動について、3 種類の局面があると考えられている (Karl & Letelier, 2008)。一つ目は、定常状態「control」ともみなされる、 $\text{NO}_3^-$  濃度、 $\text{PO}_4^{3-}$  濃度ともに時間的に安定し、特に  $\text{NO}_3^-$  は高感度栄養塩分析法での検出限界付近まで濃度が低下している局面である。この時、植物プランクトンはピコ・ナノサイズの群集が優占している。二つ目は、窒素型栄養塩の供給が生じている「stage I」と呼ばれる局面である。下層から  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{PO}_4^{3-}$  が有光層内に供給され、それを利用した珪藻類主体のブルームが発生する。この局面では下層から供給された栄養塩は数時間～数日のスケールで消

費され、下層からの供給比と植物プランクトンの利用比の違いから、最終的には  $\text{NO}_3^-$  が数 nM まで濃度が低下し、 $\text{PO}_4^{3-}$  はナノモルレベルでは検出される。最後に「stage II」では、この余剰した  $\text{PO}_4^{3-}$  を利用して、窒素固定生物のブルームが生じる。この局面では、窒素固定の増加に伴い、 $\text{PO}_4^{3-}$  が消費され、濃度が減少する。事実、観測された窒素固定生物のブルーム内では  $\text{NO}_3^-$  はナノモルレベルでも検出限界付近の濃度であり、 $\text{PO}_4^{3-}$  が大きく減少する (Dore et al., 2008。)

Stage I の形成には、下層からの栄養塩供給が想定されており、これには物理過程が重要な役割を果たしている (Karl, 1999)。この物理過程として 1) 内部波、2) 低気圧性中規模渦、3) 水平方向の移流、4) 強風を伴う気団の通過が挙げられる (Karl, 1999)。例えば、水温、クロロフィル、 $\text{NO}_3^-$  濃度は、内部波によって 1 日以内の短い時間で変動し、 $\text{NO}_3^-$  の濃度の高い海水が有光層内に供給される (Karl et al., 1996)。加えて、Stn. ALOHA から 30 km 離れた測点でも、ロスビー波による混合層下部の  $\text{NO}_3^-$  濃度とクロロフィルの増加が報告されている (Sakamoto et al., 2004)。また、Letelier et al. (2000) は海面高度の低下とともに、100 m 以浅の  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$  濃度、 $\text{PO}_4^{3-}$  濃度、クロロフィル濃度が増加したことを報告している。さらに、Benitez-Nelson et al. (2007) は、0~110 m までの  $\text{NO}_3^-$  濃度、 $\text{PO}_4^{3-}$  濃度、ケイ酸塩の積算値が渦の内側では外側と比較して有意に増加することを報告している。また、栄養塩濃度の上昇に伴い珪藻の指標色素である fucoxanthin や chlorophyll *a* が増加しており、中規模渦により栄養塩濃度と植物プランクトン群集の擾乱が起きていることが分かる。このような中規模渦に伴う珪藻の増加は Fong et al. (2008) も報告している。一方で、水平方向の移流、ならびに強風を伴う気団の通過については、新生産が増加することは報告されているが (塩崎ら, 2009)、栄養塩の擾乱を実際にナノモルレベルで観測した例は現在のところ報告されていない。

ALOHA において植物プランクトン群集組成は、高速液体クロマトグラフィーを用いた色素による解析から、SCM では *Prochlorococcus* が最も多く (39%)、ついでシアノ

バクテリア (24%)、ハプト藻 (22%)、ペラゴ藻 (13%) が続く (Letelier et al., 1993)。  
*Prochlorococcus* が優占種であることはフローサイトメトリーによる測定でも確認され、*Prochlorococcus* の現存量は表面と SCM 付近に極大が存在し、ピコ真核植物プランクトンと *Synechococcus* の現存量は SCM にて極大となる (Campbell & Vaulot, 1993)。ピコ・ナノサイズの植物プランクトンの現存量は冬季から春季にかけて高くなり、また、細胞内のクロロフィル含有量も冬季に高く、夏季に低くなる (Campbell & Vaulot, 1993; Campbell et al., 1997)。より長期的な変動も報告され、フローサイトメトリーによる計数から 1997~1998 年にかけての ENSO (El Niño Southern Oscillation) イベントに伴う *Prochlorococcus* の有意な減少が認められ、これは有光層下部に  $\text{NO}_3^-$  が供給されることで  $\text{NO}_3^-$  を利用できない *Prochlorococcus* が減少し、真核植物が増えたと考えられている (Corono et al., 2007)。さらに 1990 年から 2004 年までの観測から 120 m 以浅でシアノバクテリアの指標色素として知られている zeaxanthin が増加していることが明らかになり、この zeaxanthin の増加は  $\alpha$ -carotene の増加を有意に伴っていることから *Prochlorococcus* の増加によるものと考えられている (Bidigare et al., 2009)。このような植物プランクトン群集変動について、CLIMAX における観測結果を含めた 30 年以上の期間の蛍光法による pheophytin:chlorophyll *a* 比の変動により、北太平洋亜熱帯循環内の優占群集が真核藻類から *Prochlorococcus*、*Synechococcus* に変化しているという仮説が提示されている (Karl, 1999; Karl et al., 2001)。

#### 1.4.2. Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS)

Stn. S (32°10'N, 64°30'W) で行われてきた観測によると、躍層が発達する夏季でも  $\text{NO}_3^-$  が 1~50 nM と高感度分析で検出される一方、 $\text{PO}_4^{3-}$  が 0.2~1 nM と低く、生物生産を規定している (Wu et al., 2000; Steinberg et al., 2001)。冬季には混合が盛んになるため、表層栄養塩濃度はマイクロモルレベルになる (Lipshultz, 2001)。 $\text{NO}_3^-$  濃度につい

て北大西洋では日中は 5 nM 以下まで減少するが、夜間は 10~15 nM まで増加する日周変動があると考えられてきたが (Eppley et al., 1990)、BATS ではその傾向は認められていない (Lipshultz, 2001)。Brzezinski (1988) は Stn. S 周辺では  $\text{NH}_4^+$  濃度がほとんど 5 nM 以上であること、また  $\text{NO}_2^-$  極大と  $\text{NH}_4^+$  極大が一致することを報告したが、Lipshultz (2001) は長期的な観測の結果、 $\text{NO}_2^-$  と  $\text{NH}_4^+$  の変動は必ずしも一致しないことを明らかにしている。

BATS での植物プランクトン群集はクロロフィル量で判断すると *Prochlorococcus* と *Synechococcus* が優占群である (Steinberg et al., 2001)。真核植物プランクトンでは色素による解析からプリムネシオ藻類 (ハプト藻類) ならびにペラゴ藻類が優占しており、特にプリムネシオ藻類は春季ブルームや SCM 形成に重要であり、春季には優占群である (Steinberg et al., 2001)。珪藻類は栄養塩が高い春季のブルームで多く出現するだけでなく夏季にもブルームを形成することがある (Steinberg et al., 2001)。また、*Prochlorococcus* と *Synechococcus* は季節的な変動が認められ、*Prochlorococcus* は 9 月に現存量が最も高くなり、*Synechococcus* は 3~4 月に現存量が高くなることが報告されている (DuRand et al., 2001)。冬季に同時に増加していた ALOHA と異なり、BATS では *Prochlorococcus* が多い時期は *Synechococcus* が少なく、*Synechococcus* が多い時期は *Prochlorococcus* が少ない (Campbell et al., 1993; DuRand et al., 2001)。

以上をまとめると、HOT、BATS の観測から、海の砂漠とされてきた亜熱帯海域であっても、栄養塩濃度および植物プランクトン群集に季節的な変動、さらには ENSO といった数年にわたるような変動があることが明らかになった。すなわち、亜熱帯海域は栄養塩変動が乏しいのではなく、これまでは観測出来なかったレベルで変動が起きている海域である。一方、stn. ALOHA では  $\text{NO}_3^-$  濃度が、stn. S では  $\text{PO}_4^{3-}$  濃度が高感度分析法でも検出限界に近い濃度になっていることから、栄養塩濃度の分布や制限栄養塩が空間

的に一様ではないことが分かる。したがって、空間的な栄養塩分布、特に広域分布を把握する研究が 2000 年代以降進められてきた。

#### 1.5. ナノモルレベル栄養塩の広域分布

北大西洋では、ナノモルレベル栄養塩の広域分布に関する知見が集約している。春季西部北大西洋中緯度海域（26°N～40°N）は栄養塩濃度から 3 つの海域に区分される（Cavendar-Bares et al., 2001）。水温の低下が著しい湾流より北側の沿岸域では  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$  は 1000 nM、 $\text{PO}_4^{3-}$  は 100 nM 以上であり、湾流から BATS までの海域では  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$  は 400～600 nM、 $\text{PO}_4^{3-}$  は 10～100 nM 程度である（Cavendar-Bares et al., 2001）。これよりもさらに南の海域では  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$  は 10 nM 以下、 $\text{PO}_4^{3-}$  は平均で 1 nM 以下である（Cavendar-Bares et al., 2001; Wu et al., 2001）。北大西洋中央部では 35°N～5°N にかけて  $\text{PO}_4^{3-}$  が 10 nM 以下で変動し、特に 25～30°N 付近では  $\text{PO}_4^{3-}$  が 2 nM 以下になる（Zubkov et al., 2007; Moore et al., 2009）。一方、 $\text{NO}_3^-$  濃度は数 nM～30 nM で変動する（Rees et al., 2006; Moore et al., 2009）。東部北大西洋では冬季に  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$  濃度が <1.5～165 nM で、 $\text{PO}_4^{3-}$  濃度が 10～90 nM で変動し（Patey et al., 2008）、Dixon（2008）は 5 月の観測でカナリア諸島の西側（27.53°N, 22.56°W）では  $\text{PO}_4^{3-}$  が 13 nM、 $\text{NO}_3^-$  が 7 nM であったことを報告している。また、Mather et al.（2008）では、 $\text{PO}_4^{3-}$  濃度について詳細は触れていないが、東部でわずかに濃度が高い東西勾配を確認している。

南大西洋亜熱帯循環では、 $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NH}_4^+$  とともに 1～30 nM で変動しており、北大西洋中央部との違いは認められない（Rees et al., 2006; Moore et al., 2009）。しかし、 $\text{PO}_4^{3-}$  濃度は大きく異なり、北大西洋はほぼ 10 nM 以下であるのに対し、南大西洋は 50～200 nM 存在する（Mather et al., 2008; Moore et al., 2009）。さらに、南大西洋では東西に  $\text{PO}_4^{3-}$  濃度に違いがあり、南アメリカ大陸側では 100 nM 以下になるが、アフリカ大陸側では 200 nM 以上になる（Mather et al., 2008）。熱帯海域では、東部に赤道湧昇とともに  $\text{NO}_3^-$



の増加が認められ、30~100 nM の間で変動が認められる (Rees et al., 2006)。

以上の大西洋熱帯・亜熱帯海域における栄養塩分布を N:P 比で整理すると、北大西洋の西部から中央部にかけて N:P 比が 16 以上になり、P 制限海域が広がる。一方、東部北大西洋、南大西洋では N:P 比は 16 以下となり N 制限海域であり、海盆スケールで制限栄養塩の違いがある。このような変動の要因は窒素固定による P の消費であると示唆される (Moore et al., 2009)。海洋における窒素固定は鉄と P によって制限されるが、鉄濃度について、北大西洋ではダストによる鉄の供給が多いと示唆され (Wu et al., 2001)、事実、表層の鉄濃度の分布も北大西洋が高く、南大西洋が低くなっている (Moore et al., 2009) ことから、窒素固定による栄養塩の広域の変動が支持される。

太平洋でも同様にナノモルレベル栄養塩の海盆スケールでの空間変動が報告されている (Fig 1-2)。西部南北太平洋では  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$  は 35 nM 以下で、 $\text{PO}_4^{3-}$  は <3~300 nM で変動している (Hashihama et al., 2009)。 $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$  濃度は南北亜熱帯循環と西部太平洋暖水塊内で違いがあり、北太平洋亜熱帯循環内では 5 nM 以下、南太平洋亜熱帯循環では 3~10 nM、暖水塊内では 5~35 nM であった (Fig 1-2 a)。この濃度変動は Brunt-Väisälä 振動数ならびに混合層深度の違いを伴うことから、下層からの供給量の違いによって生じると示唆される。また、東部太平洋においても下層からの硝酸塩供給量の違いと示唆される変動がある。すなわち、赤道では赤道湧昇に伴った急激な増加が認められ (Church et al., 2008)、また、30°~40°N にかけての海域も夏季から秋季は 10 nM 前後であるのに対し、春季は 1  $\mu\text{M}$  以上になる (Church et al., 2008; Hashihama et al. 2009)。

$\text{PO}_4^{3-}$  も広範囲な濃度変動があり (Fig 1-2 b)、南太平洋亜熱帯循環では 20~200 nM、暖水塊では 50 nM 以上である (Hashihama et al., 2009)。さらに、北太平洋亜熱帯循環は 170°E 以西、15°N 以北では  $\text{PO}_4^{3-}$  濃度が 5 nM 以下になる海域が出現する (Hashihama et al., 2009; Kitajima et al., 2009)。北太平洋東部 150°W では 20°N 付近に  $\text{PO}_4^{3-}$  濃度の極小が存在し、その濃度は春季では 50 nM、秋季では 10 nM 以下となった (Church et al.,

2008; Hashihama et al. 2009)。一方、20°N 以南では 100 nM 以上になる (Church et al., 2008; Hashihama et al., 2009)。南太平洋亜熱帯循環内では、西部ではメラネシアの島々周辺においてメソスケールで  $\text{PO}_4^{3-}$  濃度が数 nM まで低下するが (Hashihama et al., 2010)、東部では  $\text{PO}_4^{3-}$  濃度は 100~200 nM で変動する (Church et al., 2008; Raimbault et al., 2008; Viviani et al., 2011)。また、東部では  $\text{NO}_3^-$  濃度が 10 nM 以下になることがある一方 (Church et al., 2008)、20~40 nM まで増加することがある (Viviani et al., 2011)。

太平洋熱帯・亜熱帯海域の栄養塩広域分布について N:P 比によりまとめると、総じて 16 以下であり N 制限海域が広がることが示唆される。しかし、N:P 比は東部南太平洋では  $10^{-2}$  のオーダーであるのに対し、西部北太平洋では  $10^0$  のオーダーとなる。西部北太平洋ではダストの効果に伴う高い窒素固定活性があり (Kitajima et al., 2009; Shiozaki et al., 2009)、東部南太平洋では窒素固定活性は総じて低いことより (Moutin et al., 2008)、この N:P 比の違いは大西洋と同様に窒素固定による P の消費が要因と示唆される。

#### 1.6. 現状の課題

熱帯・亜熱帯海域は 1980 年代までは、生物生産が低く、変動に乏しい「海の砂漠」と考えられてきた。しかし、栄養塩分析の高感度化と HOT、BATS での時系列観測から、栄養塩濃度がナノモルレベルで時間的に変動することが示され、さらに、近年の研究は空間的な変動があることを明らかにした。また、その濃度変動は、常法では測定できない濃度の変動であり、熱帯亜熱帯海域における栄養塩動態の研究には高感度分析法の適用が必要である。栄養塩変動の要因として、栄養塩の供給源との関わりが議論されている。塩崎ら (2009) は新生産に着目し、栄養塩、特に硝酸塩の供給源を詳細に記述している。栄養塩環境の擾乱も同じ供給源によって生じていると考えられ、ナノモルレベルでの栄養塩変動は渦拡散による下層からの供給、大気降水物、降雨、硝化、窒素固定といった物理、生物過程による栄養塩供給にともなって起きることが報告されているが、

中規模渦や内部波といった栄養塩供給の時空間規模はほとんど明らかでない（塩崎ら, 2009）。また、栄養塩供給が栄養塩濃度の変動に反映されることは、すなわち、栄養塩の供給と消費に多少なりとも時空間的なギャップがあることを示している。では、そのギャップは何故生じるのか、すなわち、栄養塩の速やかな消費を制限する要因は何か、また、ギャップがどの程度の時空間規模なのか、そして栄養塩濃度の変動とともに生物群集と生産がどのように変動していくのか、が生物生産と栄養塩供給をリンクさせる課題として挙げられる。

例えば、近年の衛星を用いた観測から、夏季太平洋亜熱帯海域で 100~1000 km のメソスケールの植物プランクトンブルームが西部南太平洋、東部北太平洋、西部北赤道反流域で度々発生することが明らかになった（Messi & Radenac, 2006; Wilson & Qiu, 2008）。ブルームが生じる要因は西部南太平洋では島嶼から供給される鉄、西部北赤道反流域と東部北太平洋ではメソスケールの下層からの栄養塩供給が要因として考えられている（Messi & Radenac, 2006; Wilson & Qiu, 2008）。東部北太平洋では近年の研究から中規模渦の発生とブルームの形成に関係性が認められ、渦形成の運動エネルギーと内部波によって形成されていると示唆されている（Wilson, 2011）。しかし、栄養塩の供給があることが仮定されているにもかかわらず、中規模渦に伴う栄養塩濃度の変動が有光層内では認められないといった報告があり（Letelier et al., 2000）、実際にどのような栄養塩供給の過程から植物プランクトンのブルームが起きているのかは明らかでない。

さらに、太平洋におけるナノモルレベルの栄養塩変動はハワイ周辺海域を亜熱帯海域の典型例として考えられてきた。しかし、近年、ハワイ沖では植物プランクトンブルームの発生頻度が高いことや窒素固定速度が高いことが相次いで報告され（Wilson & Qiu, 2008; Shiozaki et al., 2010）、ハワイ周辺海域は太平洋亜熱帯海域の典型ではなく、むしろ特異的な海域である可能性が考えられる。すなわち、太平洋熱帯亜熱帯海域におけるナノモルレベル栄養塩の挙動に関する研究をすすめる上で、広範な海域を対象にした研

究はハワイ周辺海域との比較という観点から必要不可欠である。

以上より、これまでの熱帯亜熱帯海域の栄養塩変動に対する研究から、「海の砂漠」ではなく、変動が盛んな海域というパラダイムシフトが起こっている。しかし、その栄養塩変動の全貌の一部が明らかになったに過ぎない。栄養塩供給は海洋の生物生産をボトムアップ的に制御するキープロセスであること、亜熱帯海域は海洋表面の 6 割あるいは地球表面の 4 割を占める広大な面積を占めることから、熱帯・亜熱帯海域における栄養塩動態の理解は、全球的な環境変動と海洋の生物生産との関係を解明する上での重要課題である。

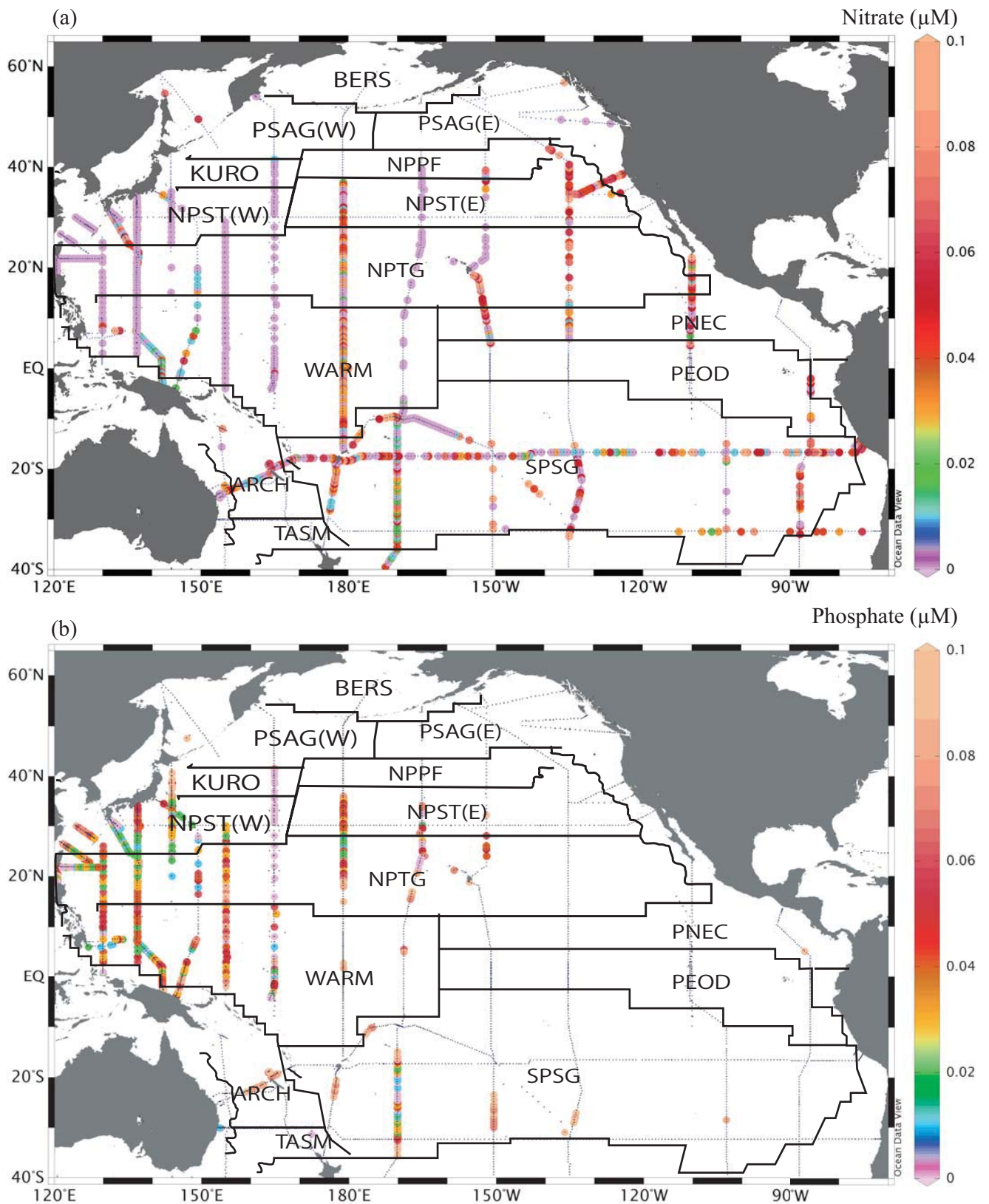


Fig. 1-1 Distributions of nitrate-depleted (a) and phosphate-depleted (b) regions at the surface in the Pacific. The small black points denote the WOCE stations, and the color circles denote the nitrate-depleted ( $<100$  nM) stations.

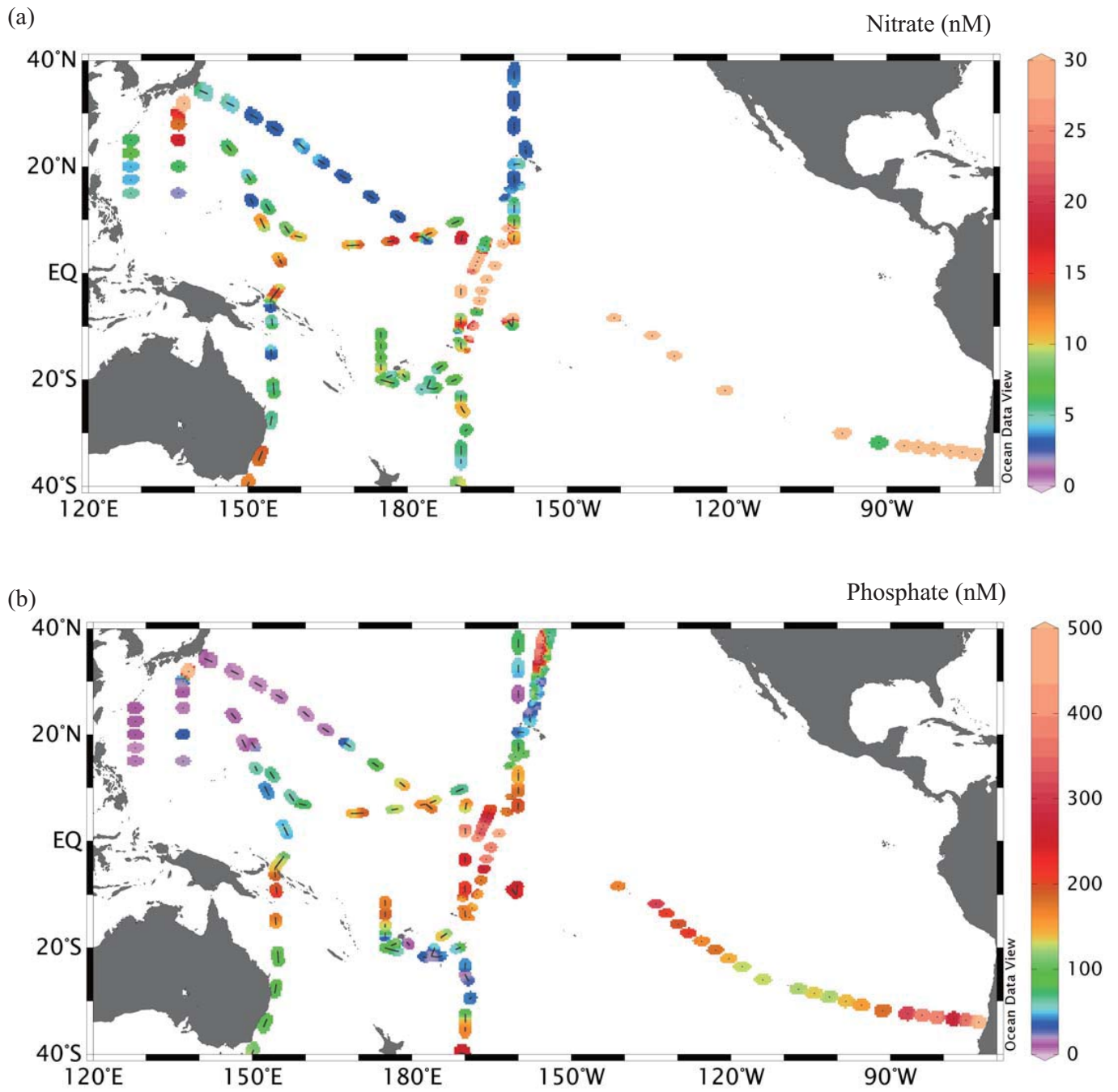


Fig. 1-2 Distributions of nanomolar-levels nitrate (a) and phosphate (b) concentrations at the surface in the Pacific. The data collected from Hashihama et al. (2009), Kitajima et al. (2009), Shiozaki et al. (2010), Church et al. (2008), Raimbault et al. (2008) and Viviani et al. (2011).

## 1.7. 本研究の目的および内容

これまで貧栄養海域の栄養塩動態については、HOT や BATS での季節的な変動解析、および航走観測による海盆スケールでの把握が進められてきた。現在の課題として、海盆スケールでの観測事例をさらに集積して栄養塩環境の時空間的変動を類型化すること、栄養塩環境変動のメカニズムを理解し、生物生産への影響を解明することがあげられる。したがって、本研究は太平洋熱帯・亜熱帯海域の広範な海域について、ナノモルレベルの栄養塩濃度と植物プランクトン群集の空間変動と経時的変動を明らかにし、その時空間変動のメカニズムと植物プランクトン群集動態との関係の解析から、栄養塩環境から見た各海域の海洋学的特徴を解明することを目的とした。

本論文は以下の内容を持つ。2 章では、観測と方法の概要について記述し、3 章では、本論文の一部で用いた従来の高感度分析法よりも高精度ならびに正確な測定法ならびに  $\text{NH}_4^+$  のプランクについての検討実験の結果を記述した。次に、栄養塩変動メカニズム解明のために、4 章では、東シナ海からフィリピン海における表面の栄養塩濃度分布を、5 章では、北赤道海流西部における 3 週間の短期集中観測をおこない、その変動の支配要因の定量的な評価と植物プランクトン群集の変動について記述した。これらを踏まえて、6 章では、南太平洋亜熱帯海域東西方向の栄養塩濃度変動を、7 章では西部太平洋熱帯・亜熱帯海域を南北方向の栄養塩変動を海盆スケールで観測した結果をまとめ、海域間での栄養塩変動、それによる植物プランクトン群集への影響を明らかにした。

以上の結果を基に 8 章では、総合考察として、本研究で明らかになった栄養塩変動の要因の規模についてまとめ、小規模の栄養塩変動の分布を整理し、栄養塩供給の生物生産への寄与とナノモルレベル栄養塩変動から明らかになった太平洋熱帯亜熱帯海域の区分について議論した。

## 2. 方法

### 2.1. 観測概要

観測は海洋研究開発機構の学術研究船「淡青丸」、ならびに海洋地球研究船「みらい」での研究航海でおこなった (Fig. 2-1; Table 2-1)。淡青丸航海では、東シナ海から黒潮、フィリピン海にかけて 2006 年 9 月の KT-06-21 航海ならびに 2007 年 9 月の KT-07-22 航海で観測した。みらいでは、4 回の航海で太平洋外洋域を観測した。すなわち、2007 年 2 月～3 月にかけて 145°E～155°E の範囲を南北方向に 30°N～0°N まで往復した MR07-01 航海、同年 11 月～12 月にかけて 179°E (WOCE、P14 ライン) 上を 40°N から 36°S までを観測した MR07-06 航海、2008 年 5 月～6 月にかけて 130°E 上を 5°N まで観測し、そののち定点 (stn. P04: 136°E、12°N) で 26 日間の経時観測をした MR08-02 航海、そして、2009 年 4 月～6 月にかけて 17°S (WOCE、P21 ライン) 上をペルー沿岸からオーストラリアのブリスベンまで観測した後、ブリスベンから北九州までを観測した MR09-01 航海である。

これらのすべての航海において、航走中、船底約 4.5 m から汲みあげた研究用海水の水温、塩分とクロロフィル蛍光、栄養塩を連続測定した。以後、この研究用海水を表面海水とする。水温、塩分、クロロフィル蛍光は 20 L のポリバケツの壁を一部切り抜き、10 L 程度貯まるようにし、その中に多項目水質計 (Ocean Seven 301, Idronaut) と、それに接続した蛍光光度計 (minitracka, Chelsea) を入れ、研究用海水をかけ流しにした。研究用海水は毎分 20 L 以上の流速になるように調整した。また、水質計および蛍光光度計のバイナリーデータの処理にはサーモサリノグラフデータ収集ソフト (VB301SM, ケーエンジニアリング) を使用し、1 分間の平均値を算出した。塩分については 2 年に 1 回程度 Autosal (Model 8400B, Guildline Instruments) をもちいて校正し、クロロフィル蛍光については各航海で高速液体クロマトグラフィーを用いて monovinyl chlorophyll *a* ならびに divinyl chlorophyll *a* 濃度によって校正した。塩分については Autosal による校正に加え、



みらいによる航海時には航海ごとに校正してある塩分計と校正した。

栄養塩は  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$  (以後、N+N)、 $\text{NH}_4^+$ 、溶存反応性リン (以後、SRP) を高感度比色分析法で連続測定した。3～15 時間毎に試薬の交換やマニホールド内の洗浄を行った。また KT-06-21、KT-07-22、ならびに MR07-01 航海では、 $\text{NH}_4^+$  を分析できなかった。

栄養塩測定ではサンプルが機械に取り込まれてから、その吸光度を測定するまでに 10～25 分間必要である。そのため栄養塩変動があった水中の植物プランクトンの解析をするためには、ある程度の時間、海水を保持するシステムが必要である。したがって、本研究では同じ表面海水を 15 分間採取できる表層海水用連続採水器を 20 連用いて、栄養塩を連続測定している間、海水を保持した。同採水器では 5 L ポリプロピレンボトル (ブックボトル, サンプラテック) に 15 分間で約 4.5 L の表面海水が溜まるように調整し、栄養塩の変動を参照しながら適宜、植物プランクトン色素分析用、フローサイトメトリー用、高速液体クロマトグラフィー用にそれぞれ、3 L、0.5 L、5 mL 分注した。

航海中、停船した観測点で CTD 観測がおこない、水温、塩分の鉛直プロファイルを観測した。水温、塩分のプロファイルから、混合層深度 ( $Z_m$ ) ならびに Brunt-Vaisala 振動数 ( $N$ ) を算出した。 $Z_m$  は深度 10 m から密度が 0.125 増加するまでと定義した (Bouman et al., 2006)。 $N$  は以下の式で求めた (Milard et al., 1990)。

$$N = \sqrt{\left(\frac{g}{\rho}\right) \frac{\Delta \rho}{\Delta z}}$$

ここで  $g$  は重力加速度、 $\rho$  は密度、 $z$  は深度を表している。 $N$  は 1 m 間隔で 10～200 m まで計算した。

また、CTD 観測を行った測点では、一部の例外を除き、CTD-ロゼットニスキン採水器を用いて栄養塩の鉛直プロファイルを求めた。栄養塩の測定は、常法に従い、KT-06-21、KT-07-22、MR08-02 航海では TRAACS2000 (Bran+Luebbe)、MR07-01、MR07-06、MR09-01 航海では TRAACS-800 (Bran+Luebbe) で分析した。求めた栄養塩の鉛直プロファイル

から  $\text{NO}_3^-$  躍層の深度 ( $Z_{ni}$ )、ならびにその傾き ( $d\text{NO}_3^-/dz$ ) を求めた。 $Z_{ni}$  は深度方向に  $\text{NO}_3^-$  濃度が  $0.1 \mu\text{M}$  以上になった深さと定義した (Le Borgne et al., 2002)。MR08-02 航海における stn. P04 での定点観測では、これに加え高感度比色分析を適用してナノモルレベルの栄養塩濃度を測定し、植物プランクトン色素、およびピコ・ナノプランクトン現存量をフローサイトメトリーも測定した。

水温、塩分と栄養塩プロファイルが明らかになった測点では、下層からの渦拡散による  $\text{NO}_3^-$  供給速度 ( $F_N$ ) の計算した (Osborn, 1980)。

$$F_N = \frac{R \times \varepsilon}{(1 - R) \times N^2} d\text{NO}_3^- / dz$$

ここで、 $R$  はリチャードソン数、 $\varepsilon$  は乱流エネルギー散逸率である。 $R$  は定常状態では理論予測値には  $0.15$  以下 (Ellison, 1957)、臨界値が  $0.18 \sim 0.2$  とされている (Osborn, 1980)。一方、 $\varepsilon$  は時空間的にオーダーで変動することが報告されており、その影響は大きい。したがって、本研究では上記の式について  $R/(1-R)$  を定数  $0.2$  とし (Matsuno et al., 2006)、 $\varepsilon$  を除いて計算し、 $\text{NO}_3^-$  供給速度の目安 ( $f_N$ ) とした。同様に、 $\text{PO}_4^{3-}$  躍層を  $Z_{ni}$  と同じ深度とし、その傾き ( $d\text{PO}_4^{3-}/dz$ ) から  $f_P$  を求めた。

## 2.2. 高感度栄養塩分析

### 2.2.1. 高感度比色分析法の概要

分析には橋濱 (2007) で確立された高感度比色分析法に準じた。分析装置のマニホールドに空気分節型連続分析装置 (AutoAnalyzer II, Technicon) を用い、検出部としてタングステンランプ (FO6000, World Precision Instruments) を光源、長光路キャピラリーセル (LWCC, World Precision Instruments) ならびに分光光度計 (USB2000, Ocean Optics) で吸光度を測定した。光源とセル、分光器間は光ファイバーで接続した。また、データの取得には、分光器オペレーティングソフトウェア (OOIBase32, Ocean Optics) を用いた。本研究の栄養塩測定で用いた試薬はすべて特級、もしくはそれに準ずるグレードで

あり、純水はすべて抵抗値が 18.2 mΩ cm 以上の Milli-Q 水を用いた。また、試料および試薬の注入口にはポリエチレン製 20 μm 溶液フィルター (GL Sciences) を取り付け、粒子を除去した。

マニホールド内ならびに LWCC は 3~15 時間おきに洗浄した。マニホールド内をすべて Milli-Q 水に置き換えた後、Milli-Q 水で 10%に希釈したアルカリ性無磷洗剤 (Extran MA03, merck) に置き換え、再び Milli-Q 水を流した後に同じく 10%に希釈した塩酸 (和光純薬) に置き換えることで洗浄した。さらに、SRP のマニホールド内については上記の洗浄終了後に Milli-Q で 10%に希釈した次亜塩素酸 (和光純薬) を流した。一方、LWCC はアセトン (和光純薬)、2 M 水酸化ナトリウム水溶液 (和光純薬)、2 M 塩酸 (和光純薬)、メタノール (和光純薬)、Milli-Q 水をプラスチックシリンジで注入し、洗浄した。その際、溶液中の粒子を除去するため、水酸化ナトリウム水溶液では 0.2 μm DISMIC-25cs シリンジフィルター (Advantec)、塩酸では 0.2 μm Anotop25 シリンジフィルター (Whatman)、Milli-Q 水、メタノール、アセトンでは 0.2 μm Millex シリンジフィルター (Millipore) を用いた。

測定の前後、ならびに測定中約 5 時間おきに各栄養塩の 100 nM の標準液とブランクを流し校正した。本装置では、N+N では 120 s、NH<sub>4</sub><sup>+</sup>では 90 s、SRP では 150 s 以上の吸引でその濃度がキャリーオーバーなく測定できる (橋濱, 2007)。航走距離に換算すると、淡青丸では 12 knots、みらいでは 15.0 knots で航走するので、前者は N+N で 740 m、NH<sub>4</sub><sup>+</sup>では 555 m、SRP では 928 m であり、後者は N+N で 925 m、NH<sub>4</sub><sup>+</sup>では 694 m、SRP では 1160 m であった。したがって、本研究では淡青丸では 1 km 以上の、みらいでは 1.2 km 以上の範囲の栄養塩変動を以後扱うこととした。

### 2.2.2. N+N 分析

比色用試薬は Whitley et al. (1981) 基づいて作成した。発色試薬として、塩化アン

モニウム試薬、スルファニルアミド試薬、N-ナフチルエチレンジアミン試薬を用意した。鉄粉にさらして酸素を除去した空気で試料を分節した後、塩化アンモニウム試薬を加え、20 回転のガラスコイルで混合し、それを銅-カドミウム還元カラム (BL TEC) を 2 つ用いて還元した。その後、スルファニルアミド試薬を加え、20 回転のガラスコイルで混合し、NNED 試薬を加えてさらに 40 回転のガラスコイルで混合し、発色させた。その試料の空気を除去したのち、ペリスタルティックポンプを用いて定量送液し 0.2  $\mu\text{m}$  Anotop25 シリンジフィルターに通過させた後、50 cm の LWCC に流した。

塩化アンモニウム試薬は塩化アンモニウム (和光純薬) 19 g を Milli-Q 水 1 L に溶かして調整した。スルファニルアミド試薬は、スルファニルアミド (和光純薬) 10 g を約 500 mL の Milli-Q 水と 100 mL の塩酸で溶解させ、そこに全量で 1L になるよう Milli-Q 水を加え調整した。NNED 試薬は、N-1-ナフチルエチレンジアミン二塩酸塩 (和光純薬) 1 g を Milli-Q 水 1 L に溶かして調整した。スルファニルアミド試薬、ならびに NNED 試薬には、Brij-35 (和光純薬, 分子生物学用) 17.3 g を 100 mL の Milli-Q 水に溶解させた 15%Brij-35 水溶液をそれぞれ 0.7 mL ずつ加えた。

ブランクは、亜熱帯外洋域表層水を 10  $\mu\text{m}$  のプランクトンネットを用いて濾した後に、1 年以上 20°C 以上の明所で保管した海水を利用した。航海直前または航海中に採取し、冷凍保存したブランク海水自体の N+N 濃度は化学発光法 (Garside, 1982) で測定したところ、最高でも 3.6 nM であり、ほとんど 2 nM 以下であった。本研究では、化学発光法で得られた値をブランク海水の N+N 濃度として用いた。

標準液として、硝酸カリウム溶液と亜硝酸ナトリウム溶液を調整した。まず、両試薬を 110°C のオーブンで数時間乾燥させ、硝酸カリウム (和光純薬) 1.011 g、または亜硝酸ナトリウム (和光純薬) 0.6900 g を Milli-Q 水 1 L に溶解させ 10 mM の溶液を作成した。これを原液としクロロフォルム (和光純薬) を 2~3 滴落とし、密栓瓶で冷暗所保存した。測定時には、Milli-Q 水で 1 mM、10  $\mu\text{M}$  と順次希釈し、最終的にはブランク海

水で 100 nM に希釈して標準液とした。 $\text{NO}_3^-$ と $\text{NO}_2^-$ の標準液を測定することで、還元率を測定し、還元率が 95%以下の場合は、試料の測定を一旦中止し、カラムを再生したのちに測定を再開した。カラムの再生は、0.2%硫酸銅水溶液を流し銅コーティングする簡易法を主に用いたが、それでも十分な還元率が得られない場合は、アセトン、10%塩酸でカラムを洗浄した後 1%硫酸銅水溶液で銅コーティングし再生した。

吸光度の測定は MR09-01 航海を除き、540 nm でおこなった (Whitledge et al., 1981)。MR09-01 航海については、Patey et al. (2010) を応用し、540 nm と同時にレファレンスとして 650 nm で吸光度を測定した。検出限界はブランク海水を 5 回、測定した際の濃度の標準誤差から求め (Hashihama et al., 2009)、540 nm だけでは 3 nM であったが、MR09-01 航海中の 650 nm をレファレンスとした場合は 2 nM であった。

### 2.2.3. $\text{NH}_4^+$ 分析

比色用試薬は、*o*-フェニルフェノール (OPP) を用いたインドフェノール法 (Kanda, 1995) に基づいて作成した。発色試薬として、クエン酸-OPP 試薬、次亜塩素酸試薬、ニトロプルシド試薬を用意した。まず 1 M 硫酸を通過させアンモニアを除去した空気です料を分節し、そこにクエン酸-OPP 試薬を加え 20 回転のガラスコイルを通過させて混合した。次いで、次亜塩素酸試薬を加え 25 回転のガラスコイルを通過させて混合した。その後、ニトロプルシド試薬を加えて 37°C のヒーティングバス (B-L TEC) を通過させ、さらに 30 回転のガラスコイルを通過させてよく混合した。分節に用いた空気を除去し、100 cm の LWCC に定量送液して吸光度を測定した。

クエン酸-OPP 試薬はクエン酸三ナトリウム二水和物 (和光純薬) 400 g と水酸化ナトリウム 2 g に Milli-Q 水 1000 mL 加え沸騰させ、容量が 200 mL ほど減少した後に、OPP (和光純薬) 4 g ならびに 15%SDS 溶液 10 mL を加えて再度沸騰させ、そこに全量が 1 L になるように Milli-Q 水を加て調整した。また、15%SDS 溶液は、SDS (和光純薬、細胞

生物学用) 173 g を Milli-Q 水 1 L に溶解させて調整した。次亜塩素酸試薬は、Milli-Q 水 200 mL に 0.8 mL の次亜塩素酸ナトリウム溶液(和光純薬)を加え、混合し調整した。ニトロプルシド試薬は、Milli-Q 水 200 mL に水酸化ナトリウム 4 g を溶かし、ニトロプルシドナトリウム二水和物(和光純薬) 0.02 g を加えて作成した。

ブランクは、N+N と同じ亜熱帯海域外洋域の汲み置き海水を用いた。本研究では海中の絶対濃度を求めることができなかったため、この汲み置き海水の濃度を 0 nM として扱った。

標準液は、110°C で乾燥させた硫酸アンモニウム(和光純薬) 6.607 g を Milli-Q 水 1 L に溶かして 10 mM 水溶液を調整した。これを標準液の原液とし、クロロホルムを 2~3 滴落として密栓ガラス瓶で冷暗所保存した。測定時には、Milli-Q 水で 1 mM、10  $\mu$ M と順次希釈し、最終的にはブランク海水で 100 nM に希釈して標準液とした。

吸光度の測定は波長 670 nm (Kanda, 2005) における吸光度を測定した。また、ブランクを 5 回測定し、その標準偏差を 3 倍して求めた検出限界は MR08-02 航海では 5 nM、それ以外では 3 nM であった。

#### 2.2.4. SRP 分析

比色用試薬は、Hansen & Koroleff (1999) に基づいて作成した。試薬としてモリブデン酸試薬、アスコルビン酸試薬を用意した。試料を空気で分節し、モリブデン酸試薬を加え 10 回転のガラスコイルを通過させて混合した。その後、アスコルビン酸試薬を加え、さらに 20 回転のガラスコイル、30 回転のテフロンチューブコイルを通過させてよく混合した。その試料は分節した空気を除去した後、100 cm の LWCC に定量送液した。

モリブデン酸試薬は、七モリブデン酸六アンモニウム四水和物(和光純薬) 5 g に Milli-Q 水約 500 mL、硫酸 60 mL を順次加え氷冷しながら溶解させ、次いで Milli-Q 水 50 mL に酒石酸アンチモニルカリウム(和光純薬) 1.15 g を溶かした溶液を 10 mL 加え、

よく混合して Milli-Q 水で全量を 1 L とした。アスコルビン酸試薬は、L-アスコルビン酸ナトリウム 1.2 g に 15% SDS 水溶液 32 mL、アセトン 30 mL を加え、Milli-Q 水で全量 400 mL とした。

ブランクは MAGIC 法 (Karl & Tien, 1992) にしたがって作成した。すなわち、SRP 濃度が 100 nM 以下の亜熱帯外洋域で取得した海水に、1 M 水酸化ナトリウム水溶液を容量比 40:1 の割合で加えて 10 min 静置した後、1000×g で 1 時間遠心分離した。この上澄み液を予め 450°C で 6 時間燃焼し 0.3 M 塩酸ならびに Milli-Q 水で洗浄した GF/F フィルター (Whatman) で濾過し、この濾液をブランクとした。ブランクは航海直前に作成し、冷凍または冷蔵保存してもちいた。本研究ではこのブランクの濃度を 0 nM として用いた。

標準液として、110°C で数時間乾燥させたリン酸二水素カリウム (和光純薬) 1.361 g を Milli-Q 水 1 L に溶解させ 10 mM 水溶液を作成した。これを標準液の原液としクロロホルムを 2~3 滴落とし、密栓ガラス瓶で冷暗所保存した。測定時には、Milli-Q 水で 1 mM、10 µM と順次希釈し、最終的にはブランク海水で 100 nM に希釈して標準液とした。

吸光度の測定は波長 708 nm (荒島, 2003) における吸光度を測定した。また、ブランクを 5 回測定し、その標準偏差を 3 倍して求めた検出限界は MR09-01 航海では 2 nM、それ以外では 3 nM であった。

## 2.3. 植物プランクトン群集組成の解析

### 2.3.1. 色素分析

Zapata et al. (2000)、Miki et al. (2008) を参考に高速液体クロマトグラフィー (HPLC) で分析した。試料は表層海水用連続採水器から海水を取得した場合は 3.0 L、MR08-02 の定点 stn. P04 では 4.2 L の試水中の懸濁物を 20 mmHg 以下の圧力で吸引濾過しながら GF/F フィルターで上に捕集し、採取した。濾過捕集後、直ちに GF/F フィルターの濾過

面を内側になるように折り、ワイパー（キムワイプ、日本製紙クレシア）で水分を除き、1.5 mL の低温チューブ（Assist）に入れ、-196°C または -80°C の暗所で保管した。

色素の抽出、ならびに分析は陸上研究室にておこなった。抽出にはメタノール（和光純薬, HPLC 用）と Milli-Q 水を容量比 19:1 で混合した 95% メタノールを使用した。薄明下にて GF/F フィルターを 10 mL のポリエチレンチューブ（SARSTEDT）に入れ、95% メタノールを 3.5 mL 加えた後、氷水で冷却しながら超音波ホモジナイザー（Branson, SONIFIER 150）で 3～5 分間破碎した。その後、4°C の冷暗所で 1 時間以上抽出し、抽出液を孔径 0.2  $\mu\text{m}$  PITE フィルター（Millipore）で濾過した。抽出液 1.5 mL に Milli-Q 水を 0.15 mL 加えて混合し、逆相 HPLC システム（島津）に注入した。色素の分離は 25°C の恒温槽内の Symmetry C<sub>8</sub> カラム（Waters）の 2 液低圧勾配により分離した。移動層はメタノール、アセトニトリル（和光純薬, HPLC 用）、酢酸（和光純薬, HPLC 用）にて pH を 4.0 に調整した 0.25 M ピリジン水溶液を容量比 2:1:1 で混合した A 液、およびアセトニトリルとメタノールを容量比 4:1 で混合した B 液を使用した。これらを勾配（分、A 液流量 mL min<sup>-1</sup>、B 液流量 mL min<sup>-1</sup>）、（0, 1.0, 0.0）、（18, 0.4, 0.6）、（30, 0.0, 1.0）、（38, 0.0, 1.0）、（40, 1.0, 0.0）で溶出した。各色素はフォトダイオードアレイ紫外可視分光光度計（SPD-M10A, 島津）により検出した。得られたクロマトグラムから、純粋色素（Danish Hydraulic Institute）の保持時間ならびに吸光スペクトルとの比較からクロロフィルならびにキサントフィルの同定し、展開した試料のピーク面積から色素を定量した。

### 2.3.2. CHEMTAX 解析

HPLC を用いて同定、定量した色素のうち、キサントフィルは peridinin (per)、19'-butanoyloxyfucoxanthin (but)、fucoxanthin (fuco)、19'-hexanoyloxyfucoxanthin (hex)、neoxanthin (neo)、prasinoxanthin (pras)、violaxanthin (viol)、diadinoxanthin (ddx)、



alloxanthin (allox)、lutein (lut)、zeaxanthin (zea) を、クロロフィルは monovinyl chlorophyll *a* (MV chl *a*)、divinyl chlorophyll *a* (DV chl *a*)、ならびに chlorophyll *b* (chl *b*) を用いて CHEMTAX (Mackey et al., 1996) による植物プランクトンの群集解析をした。Initial ratio は Mackey et al. (1998) による西部太平洋暖水プールにおける CHEMTAX 解析の final ratio を使用し、植物プランクトンを緑藻類、クリプト藻類、シアノバクテリア、珪藻類、渦鞭毛藻類、ハプト藻類、ペラゴ藻類、プラシノ藻類、原核緑藻類に区分した (Table 2-1)。CHEMTAX の計算には解析ソフト Chemtax v1.95 (Zapata et al., 2004) を使用した。解析は、各章ごと、すなわち、太平洋南北方向、東西方向、時系列観測で分けた (Table 2-2)。太平洋南北方向の観測では、allox が検出されなかったため、クリプト藻類を除いて計算した。

### 2.3.3. フローサイトメトリー

4.5 mL の試料を 5 mL クライオチューブ (Nalgene) に採取し、そこに 50% グルタルアルデヒド水溶液 (東京化成) または 20% グルタルアルデヒド溶液 (和光純薬, 電子顕微鏡用) を終濃度 1%、または 0.5% になるように加え、静かに攪拌した。攪拌して数分後、液体窒素で瞬間凍結し、その後 -80°C で保存した (Sato et al., 2006)。MR07-06 航海、MR09-01 航海では途中、液体窒素が蒸発したため、-80°C で凍結、保存した。

分析は、陸上研究室で持ち帰りおこなった。PAS-III 型フローサイトメーター (Partec) により、波長 488 nm のアルゴンレーザーにより照射を行い、前方散乱光 (FSC)、側放散乱光 (SSC)、波長 590 ± 10 nm の橙色蛍光 (FL2)、波長 630 nm 以上の赤色蛍光 (FL3) を測定した。これらのパラメーターを、2 μm ポリスチレン蛍光ビーズ (Fluoresbrite YG, Polysciences) を用いて標準化し、*Prochlorococcus*、*Synechococcus*、ナノプラクトンサイズのシアノバクテリア (以後、ナノシアノバクテリア)、ピコ・ナノプラクトンサイズの真核藻類 (以後、Eukaryote) を FloMax (Partec) で区分し、計数

した。

#### 2.3.4. 検鏡

海水 500 mL を 500 mL ポリプロピレンボトル（アズワン）採取し、酸性ルゴール溶液を 2～3 mL 加え、静かに攪拌した後、暗所に常温保存した（Parsons et al., 1984）。陸上研究室で Utermöhl 法（Utermöhl, 1958）にて、試料を 10 mL に沈澱濃縮し、倒立顕微鏡下で 60 倍の倍率で、*Trichodesmium* spp.ならびに *Richelia intracellularis*、珪藻を計数した。

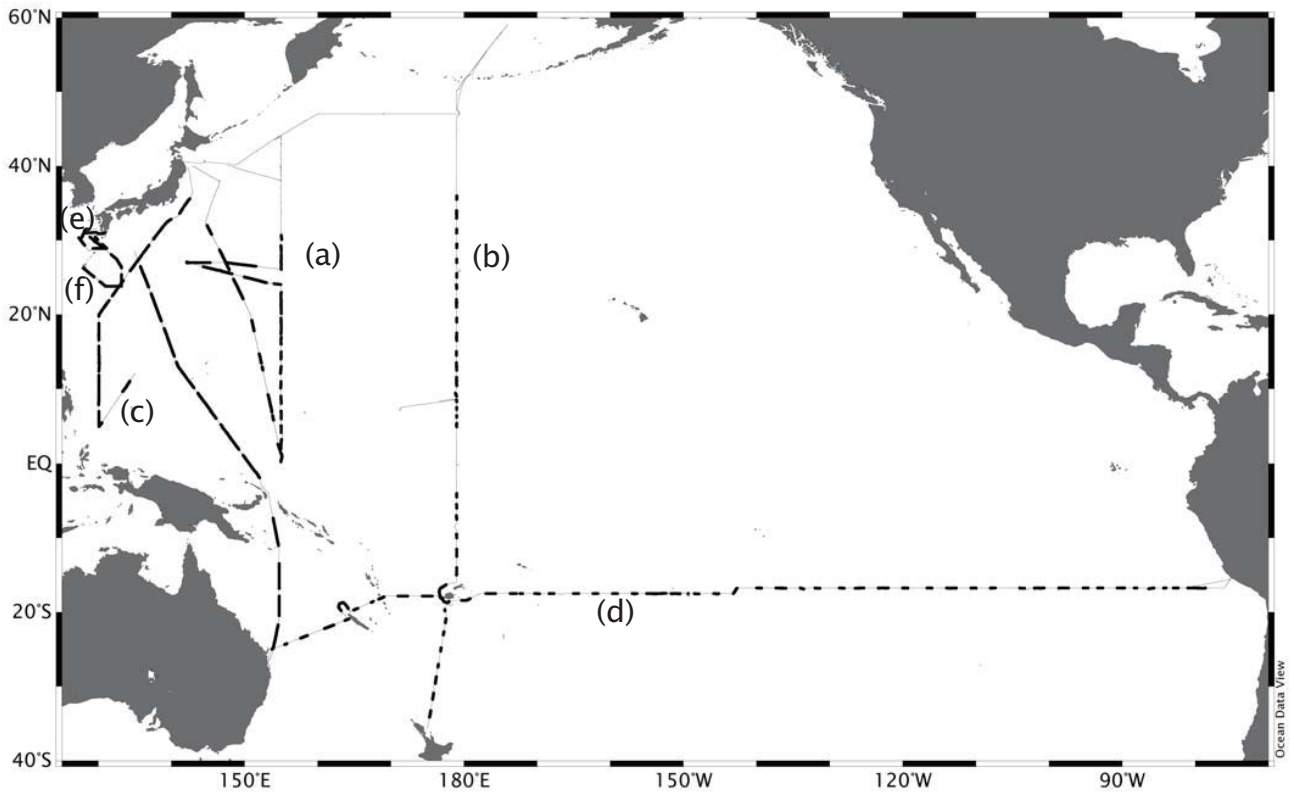


Fig. 2-1 Sampled cruise tracks. The thin line denotes cruise tracks and the thick lines denoted nutrient-investigated lines. (a) MR07-01, (b) MR07-06, (c) MR08-02, (d) MR09-01, (e) KT-06-21 and (f) KT-07-22 cruises.

Table 2-1 Summary of cruise dates and regions.

Cruise	Date	Region
KT-06-21	9th -17th Sep 2006	East China Sea and Kuroshio
KT-07-21	5th -13th Sep 2007	East China Sea, Kuroshio and Philippine Sea
MR07-01	19th Feb - 15th Mar 2007	Western North Pacific
MR07-06	4th Nov - 24th Dec 2007	Westrn Pacific (WOCE P14 Line)
MR08-02	28 May - 5 Jun 2008	Western North Pacific
	6th -27th Jun 2008	135°E, 12°N
MR09-01	16th Apr - 20th Jun 2009	South Pacific (WOCE P21 Line)
	22nd -30th Jun 2009	Western Pacific

Table 2-2 Initial ratio of biomarker pigments to Chl *a* (w/w) in the CHEMTAX calculation in this study. Ratio for samples collected at the surface or above 100 m depth at stn. P04 (a) and those below 100 m depth at the stn. P04 (b).

	per	but	fuco	hex	neo	pras	viol	ddx	allox	zea	chl <i>b</i>
(a)											
Chlorophytes	0	0	0	0	0.005	0	0.108	0	0	0.075	0.22
Cryptophytes	0	0	0	0	0	0	0	0	0.17	0	0
Cyanobacteria	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.91	0
Diatoms	0	0	0.934	0	0	0	0	0.228	0	0	0
Dinoflagellates	0.603	0	0	0	0	0	0	0.07	0	0	0
Euglenophytes	0	0	0	0	0.01	0	0	0.4	0	0	0.3
Haptophytes	0	0.015	0.025	1.197	0	0	0	0.07	0	0	0
Pelagophytes	0	1.33	0.166	0.008	0	0	0	0.22	0	0	0
Prasinophytes	0	0	0	0	0.04	0.064	0.2	0	0	0.05	0.6
Prochlorophytes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
(b)											
Chlorophytes	0	0	0	0	0.027	0	0.033	0	0	0.02	0.35
Cryptophytes	0	0	0	0	0	0	0	0	0.105	0	0
Cyanobacteria	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.4	0
Diatoms	0	0	0.73	0	0	0	0	0.13	0	0	0
Dinoflagellates	1	0	0	0	0	0	0	0.025	0	0	0
Euglenophytes	0	0	0	0	0.015	0	0	0.226	0	0	0.42
Haptophytes	0	0.035	0.08	1.983	0	0	0	0.015	0	0	0
Pelagophytes	0	3.099	0.25	0.008	0	0	0	0.04	0	0	0
Prasinophytes	0	0	0	0	0.138	0.396	0.06	0	0	0.02	1
Prochlorophytes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.085	2.1

Table 2-3 Final ratios of biomarker pigments to Chl *a* (w/w) in the CHEMTAX calculation in this study. Ratio for samples collected during meridional cruises (a), for those collected during the zonal cruise (b), for those collected above 100 m at the stn. P04 (c) , and below 100 m at the stn. P04 (d).

	per	but	fuco	hex	neo	pras	viol	ddx	allox	zea	chl <i>b</i>
(a)											
Chlorophytes	0	0	0	0	0.0053	0	0.1057	0		0.0771	0.179
Cryptophytes											
Cyanobacteria	0	0	0	0	0	0	0	0		8.0418	0
Diatoms	0	0	1.2356	0	0	0	0	0.288		0	0
Dinoflagellates	0.6513	0	0	0	0	0	0	0.2432		0	0
Euglenophytes	0	0	0	0	0.0116	0	0	0.5046		0	0.305
Haptophytes	0	0.0404	0.0595	3.199	0	0	0	0.1973		0	0
Prasinophytes	0	1.5344	0.2041	0.0102	0	0	0	0.2539		0	0
Pelagophytes	0	0	0	0	0.1199	0.1762	0.2513	0		0.1443	3.186
Prochlorophytes	0	0	0	0	0	0	0	0		0.2401	0.133
(b)											
Chlorophytes	0	0	0	0	0.0105	0	0.0894	0	0	0.2401	0.561
Cryptophytes	0	0	0	0	0	0	0	0	1.3104	0	0
Cyanobacteria	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6.1574	0
Diatoms	0	0	0.9842	0	0	0	0	0.0915	0	0	0
Dinoflagellates	1.1569	0	0	0	0	0	0	0.1208	0	0	0
Euglenophytes	0	0	0	0	0.0173	0	0	0.8834	0	0	0.431
Haptophytes	0	0.0587	0.1048	5.361	0	0	0	0.2402	0	0	0
Pelagophytes	0	1.2	0.1195	0.0049	0	0	0	0.05	0	0	0
Prasinophytes	0	0	0	0	0.0905	0.0908	0.1341	0	0	0.0802	1.241
Prochlorophytes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1583	0.189
(c)											
Chlorophytes	0	0	0	0	0.0057	0	0.1424	0	0	0.1035	0.236
Cryptophytes	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1945	0	0
Cyanobacteria	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.2504	0
Diatoms	0	0	1.0279	0	0	0	0	0.3266	0	0	0
Dinoflagellates	0.8611	0	0	0	0	0	0	0.2236	0	0	0
Euglenophytes	0	0	0	0	0.0128	0	0	0.4467	0	0	0.293
Haptophytes	0	0.0193	0.0186	1.1734	0	0	0	0.0848	0	0	0
Pelagophytes	0	1.7138	0.1906	0.0105	0	0	0	0.2718	0	0	0
Prasinophytes	0	0	0	0	0.049	0.0832	0.2632	0	0	0.0491	0.731
Prochlorophytes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.2069	0.829
(d)											
Chlorophytes	0	0	0	0	0.0358	0	0.0399	0	0	0.0248	0.403
Cryptophytes	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1072	0	0
Cyanobacteria	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.5953	0
Diatoms	0	0	0.8267	0	0	0	0	0.149	0	0	0
Dinoflagellates	1.3415	0	0	0	0	0	0	0.034	0	0	0
Euglenophytes	0	0	0	0	0.019	0	0	0.2947	0	0	0.45
Haptophytes	0	0.0556	0.0851	2.3935	0	0	0	0.0217	0	0	0
Pelagophytes	0	3.6836	0.2631	0.0108	0	0	0	0.0614	0	0	0
Prasinophytes	0	0	0	0	0.1528	0.4412	0.0652	0	0	0.024	1.255
Prochlorophytes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.099	2.063

### 3. 方法の検討

#### 3.1. 検量線の作成と吸光度の検討

##### 3.1.1. 緒言

本研究で用いた高感度比色分析法のシステムは、従来、検出範囲は 3~1000 nM に限られていた（橋濱, 2007）。しかし、貧栄養海域においては赤道湧昇域や島周辺部での局所的な湧昇がおきている水塊では、栄養塩濃度の急激な増加することがあり、特に N+N で 1000 nM を超えることがある。このような栄養塩が比較的高濃度の海水を測定する場合、セル長を短くすることが一般的であるが、Adornato et al. (2007) は  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$  の濃度を測定するときに吸光度を 541 nm~600 nm の間で濃度ごとに換え、検出上限をあげることに成功した。一方、このような濃度の変動と似た吸光度の変化がノイズによって引き起こされる場合がある。例えば、セル内に気泡が混入した場合、境界面の屈折率の違いにより、正しい濃度は測定できない。長光路キャピラリーセルを用いた N+N 分析では、波長 700 nm での吸光度の測定によりノイズによる変動のみを取得でき、ノイズと栄養塩濃度の変動を区分するのに波長 700 nm をリファレンスとして用いることが有効であることが報告されている（Patey et al., 2010）。したがって、ここでは異なる吸光度での検量線を作成し、本研究での高感度分析法での測定の検出上限をあげることで、またより正確かつ精度の高い分析を達成することを目的とした。

##### 3.1.2. 方法

N+N、 $\text{NH}_4^+$ および SRP について標準液とそれぞれのブランクを用いて少なくとも 4 段階の検量線を作成し校正した。N+N は 10 mM 硝酸カリウム標準液の原液をまず Milli-Q 水で、1 mM または 10  $\mu\text{M}$  まで希釈し、そこから化学発光法（Garside, 1982）でその N+N 濃度が 1.1 nM と決定されたブランク海水で 11.1 nM、51.1 nM、101.1 nM、201.1 nM、1001.1 nM、1501.1 nM、3001.1 nM、10001.1 nM の標準液を作成した。これらの標

準液を間にブランク海水を挟みながら各 7.5 min ずつ 10001.1 nM は 1 回、それ以外は 3 回注入し、吸光度を 540 nm、560 nm、590 nm、650 nm で 10 s ごとに測定した。以後、これらの波長での吸光度を  $Abs_{540}$ 、 $Abs_{560}$ 、 $Abs_{590}$ 、 $Abs_{650}$  と略し、 $NH_4^+$  と SRP においても同様とする。 $NH_4^+$  は 10 mM 硫酸アンモニウム標準液を、ブランク海水で希釈し 10 nM、50 nM、100 nM、200 nM、1000 nM の標準液を作成し、吸光度 560 nm、670 nm、800 nm で測定した。SRP は 10 mM リン酸二水素カリウム標準液の原液を MAGIC 法 (Karl & Tien, 1992) で濃度決定し SRP が 4.1 nM 含まれるブランク海水で希釈し 14.7 nM、54.7 nM、104.7 nM、204.7 nM、1004.7 nM の標準液を作成し、吸光度 708 nm、750 nm、880 nm で測定した。時間的に変動する各波長の吸光度のうち、安定していた連続 100 s で平均し、その標準液の吸光度とした。

### 3.1.3. 結果と考察

N+N の吸光度は 1001.1 nM 以下の場合、すべての吸光度で正の相関が認められ、 $Abs_{540}$  が最も高くなった (Fig. 3-1 a)。検量線から得られた傾きならびにブランク海水の吸光度から計算される検出限界は 540 nm では 1.8 nM、560 nm では 2.6 nM、590 nm では 9.7 nM と算出された。1501.1 nM 以上になると  $Abs_{540}$  と  $Abs_{560}$  では同濃度の標準液でも大きく変動し直線関係は失われたが、 $Abs_{590}$  では 3001.1 nM まで直線関係が保たれていた (Fig. 3-1 b)。したがって、N+N 濃度が 1000 nM 以上を超えるような水塊では、 $Abs_{590}$  を測定することで、精度が高いデータが得られることが示唆された。一方、 $Abs_{650}$  についてはその値と濃度に有意な正の相関が認められたが、その増加はわずかであり、例えば 1001.1 nM のときの  $Abs_{650}$  は、1001.1 nM の  $Abs_{590}$  の標準偏差と等しいほど小さい。したがって  $Abs_{650}$  をレファレンスとして使用できると考えられ、各  $Abs$  から  $Abs_{650}$  を除算し、1001.1 nM 以下の検量線、ならびに検出限界を再計算した。その結果、検量線の相関は  $r^2=0.9997$  に (Fig. 3-2)、検出限界は 540 nm で 0.5 nM、560 nm で 0.8 nM、590 nm



で 2.3 nM と計算された。したがって、本研究で用いた N+N の高感度比色分析法では Abs<sub>540</sub>、Abs<sub>590</sub>、Abs<sub>650</sub> を測定し、その濃度が 1000 nM 以下であれば Abs<sub>540</sub>-Abs<sub>650</sub> を、それ以上では Abs<sub>590</sub>-Abs<sub>650</sub> を計算する従来よりも精度が高く、さらに広い濃度範囲の N+N 分析ができることが示唆された。

NH<sub>4</sub><sup>+</sup> の分析の最中、10 nM ではすべて、50 nM では 1 回、他の濃度の標準液から推定される直線よりも高くなる事例が認められた。橋濱 (2007) も同様の事例を報告しており、これは標準液調整時、または保存用ボトルの汚染と結論づけている。したがって、本研究でもこれらを汚染によるものと除外して検量線を作成すると Abs<sub>670</sub> での相関が最も高く ( $r^2=0.9945$ )、ついで Abs<sub>560</sub>、Abs<sub>800</sub> となった (Fig. 3-3)。この結果から、NH<sub>4</sub><sup>+</sup> はナノモルレベルで測定できるが、その標準液は汚染されている可能性があると判断した。したがって、洗浄の前後に流す 100 nM 標準液について毎回別に調製した 2 つを用意し、その Abs<sub>670</sub> が同じでない場合は、同じになるまで調製、測定することとした。

つぎに最も吸光度の変化が乏しかった Abs<sub>800</sub> が NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 測定時のレファレンスとして使用できるかを検討した。横軸に Abs<sub>670</sub> を縦軸に Abs<sub>800</sub> をプロットするとその関係は大きく 2 つ存在することが分かった (Fig. 3-4)。一つはその傾きが 0.05 の直線であり、もうひとつは傾きが 0.93 の直線であった。前者は検量線の傾きの関係と一致しているため、濃度の変動を反映していると示唆された。後者については試料を注入したときに誤って空気を注入してしまった時に出現した。このことから、傾き 0.93 は濃度の変動を示すものではなくノイズを示していると示唆される。したがって、Abs<sub>800</sub> がノイズの検出として有効であることが示された。しかし、Abs<sub>670</sub> から Abs<sub>800</sub> を除算して検量線、検出限界について再計算したところ、検量線は  $r^2=0.9948$  とわずかに相関が高くなったが、検出限界は Abs<sub>670</sub> が 2.2 nM だったのに対し 2.8 nM と高くなった (Fig. 3-3)。したがって、観測時には NH<sub>4</sub><sup>+</sup> について Abs<sub>670</sub> と Abs<sub>800</sub> の値を記録し、濃度計算は Abs<sub>670</sub> を使い、Abs<sub>800</sub> は Abs<sub>670</sub> と比較することでノイズの検出に利用した。

SRP については  $\text{Abs}_{708}$  で  $r^2=1.0000$  の高い相関があり、 $\text{Abs}_{750}$ 、 $\text{Abs}_{850}$  がそれに続いた (Fig. 3-5)。 $\text{Abs}_{850}$  では 1004.7 nM のときに、他の濃度から試算される  $\text{Abs}_{850}$  と濃度の直線関係よりも低くなり、検出上限が低いことが示唆された。検出限界は  $\text{Abs}_{708}$  では 1.8 nM、 $\text{Abs}_{750}$  では 4.8 nM、 $\text{Abs}_{850}$  では 7.6 nM であり、本研究では荒島 (2003) が報告している  $\text{Abs}_{708}$  での測定が最も検出感度が高くなることが示唆された。一方、リファレンスについては、吸光度は分光器で測定可能な 530~900 nm の波長のいずれでも変動しており、ふさわしい吸光度は見つけられなかった。

### 3.2. $\text{NH}_4^+$ のブランク

#### 3.2.1 緒言

高感度比色分析法においては、検出限界が数 nM であるため、ブランクに含まれる栄養塩濃度が影響を与える。N+N、SRP についてはそれぞれ化学発光法 (Garside, 1982)、MAGIC 法 (Karl & Tien, 1992) で Milli-Q 水と比較し濃度を決定する方法が報告されている。高感度比色分析法においてもこれらの方法を利用して、ブランク海水の濃度を決定、またはブランクの調整をしている (例えば, Hashihama et al., 2009; Patey et al., 2010)。一方、 $\text{NH}_4^+$  では、一般的にインドフェノール法を用いた比色分析で海水を測定する場合、塩効果があるため Mill-Q 水をブランクとして用いることはできない (Whitledge et al. 1981; Stewart & Elliott, 1996)。したがって、高感度比色分析法ではブランクには海水をもちいる必要がある。これまで報告されている  $\text{NH}_4^+$  の高感度比色法におけるブランクについてまとめると、Brzezinski (1987) はサルガッソー海表層水をブランクとし、Li et al. (2005) は 1M 水酸化ナトリウム水溶液を少量の沈殿ができるほど加え、それを 60°C に加温した後、0.45  $\mu\text{m}$  フィルターで濾過した海水をブランクとした。また、橋濱 (2007) ならびに本研究ではブランクとして亜熱帯海域表層水を用いたが、それ自身の  $\text{NH}_4^+$  濃度は不明である。したがって、本研究では亜熱帯海域表層水をブランクとして用いるこ

との妥当性を検討した。

### 3.2.2 方法

試料は化学発光法で N+N 濃度が 3 nM 以下の太平洋亜熱帯海域表層水、ならびに同じ海水 1 L に水酸化ナトリウム 0.4 g を加え 800 mL 程度になるまで煮沸し、塩酸で中和後 Milli-Q 水で全量を 1 L にした  $\text{NH}_4^+$ フリー海水 (Parsons et al., 1984) を用いた。

### 3.3.3. 結果と考察

ブランク海水を 0 nM としたとき、 $\text{NH}_4^+$ フリー海水は  $84 \pm 4$  nM (mean  $\pm$  SD; 以後同様) となり、その濃度はブランクよりも有意に高かった。すなわち、何らかの要因で  $\text{NH}_4^+$ フリー海水が汚染されたことが示唆される。その要因としてはまず、中和に用いた塩酸の残存が考えられる。すなわち、アンモニアは水溶液中で塩基として振舞うため、一般に水よりも塩酸に溶解しやすく、塩酸がアンモニウムで汚染されていた可能性がある。一方、Jones (1991) は検出限界が 3.5 nM の塩効果がないテフロンメンブレンを用いた高感度蛍光法を用いて Milli-Q 水と亜熱帯海域表層水の  $\text{NH}_4^+$ 濃度にほとんど差がないことを報告している。また本研究でも採取した時期、場所にかかわらず、亜熱帯海域表層水中の  $\text{NH}_4^+$ 濃度に違いがないことを確認しており、 $\text{NH}_4^+$ フリー海水よりも亜熱帯海域表層水がブランクとして適当であると判断される。

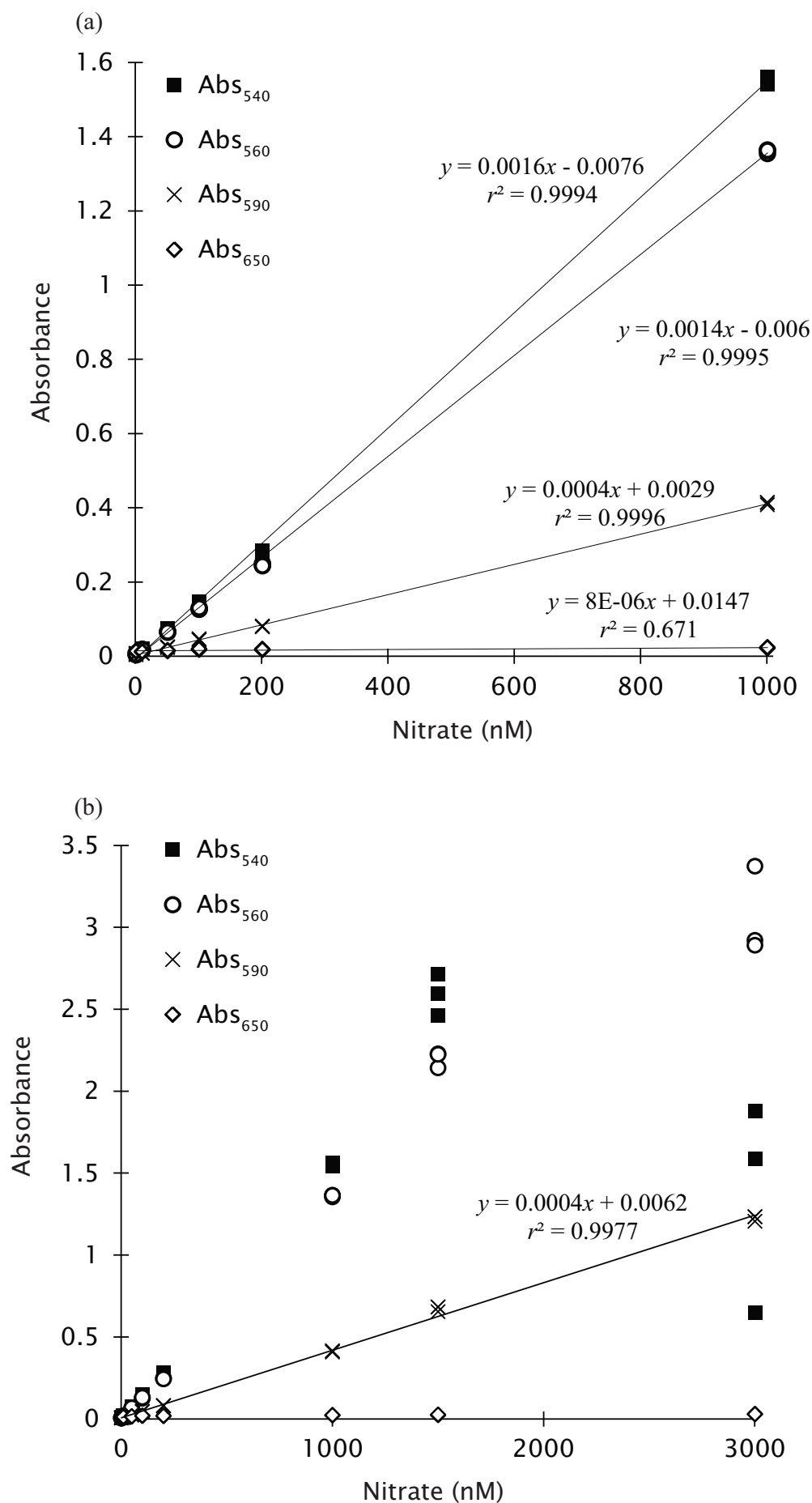


Fig. 3-1 The scatters of absorbance versus added nitrate concentration in blank seawater from 1.1 nM to 1001.1 nM (a) and from 1.1 nM to 3001.1 nM(b). The absorbance was investigated at 540 nm, 560 nm, 590 nm and 650 nm. The absorbance of blank seawater was set to 0.

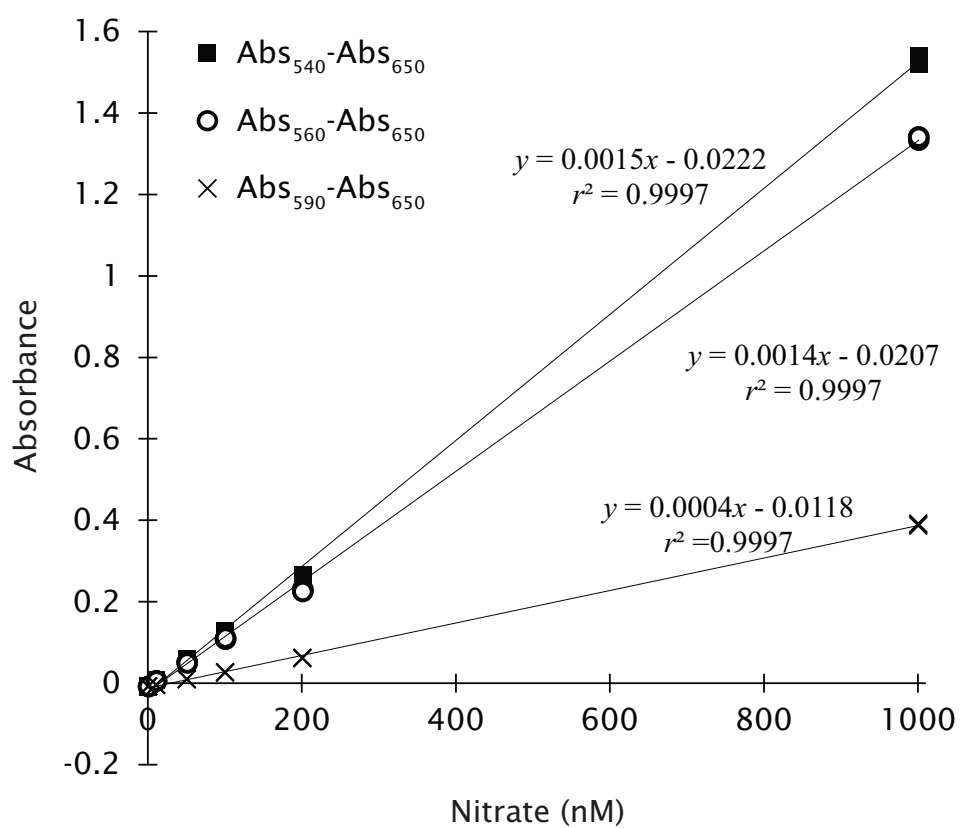


Fig. 3-2 The scatter of combination absorbances versus added nitrate concentration in blank seawater from 1.1 nM to 1001.1 nM.

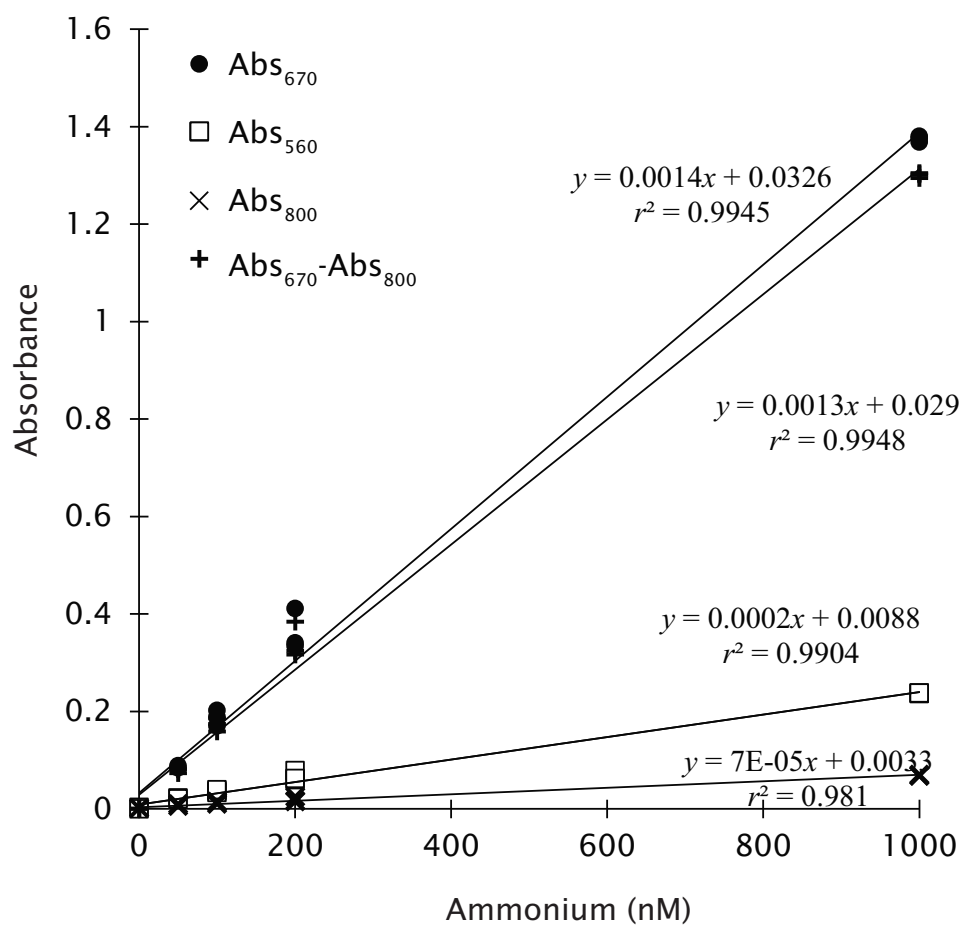


Fig. 3-3 The scatter of dabsorbances versus added ammonium concentration in blank seawater from 0 nM to 1000 nM. The absorbance was investigated at 670 nm, 560 nm and 800. The absorbance of blank seawater was set to 0.

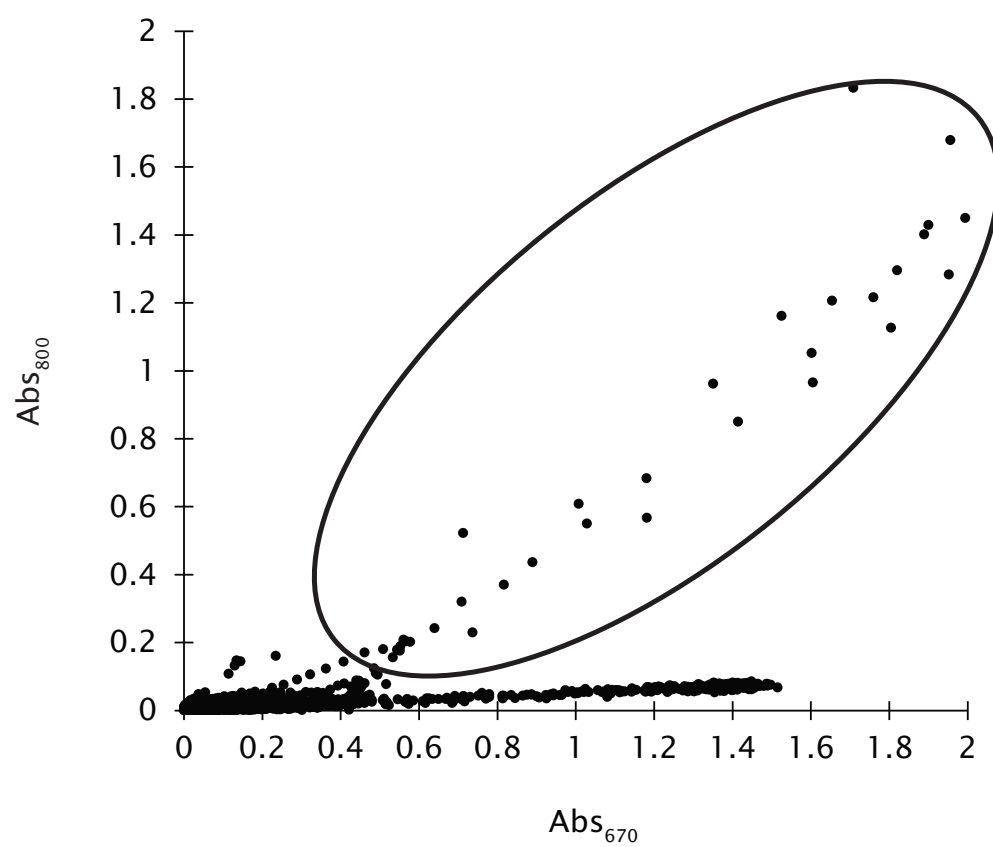


Fig. 3-4 The scatter of absorbance at 670 nm versus that at 800 nm during ammonium investigation. The noises of absorbance was circled.

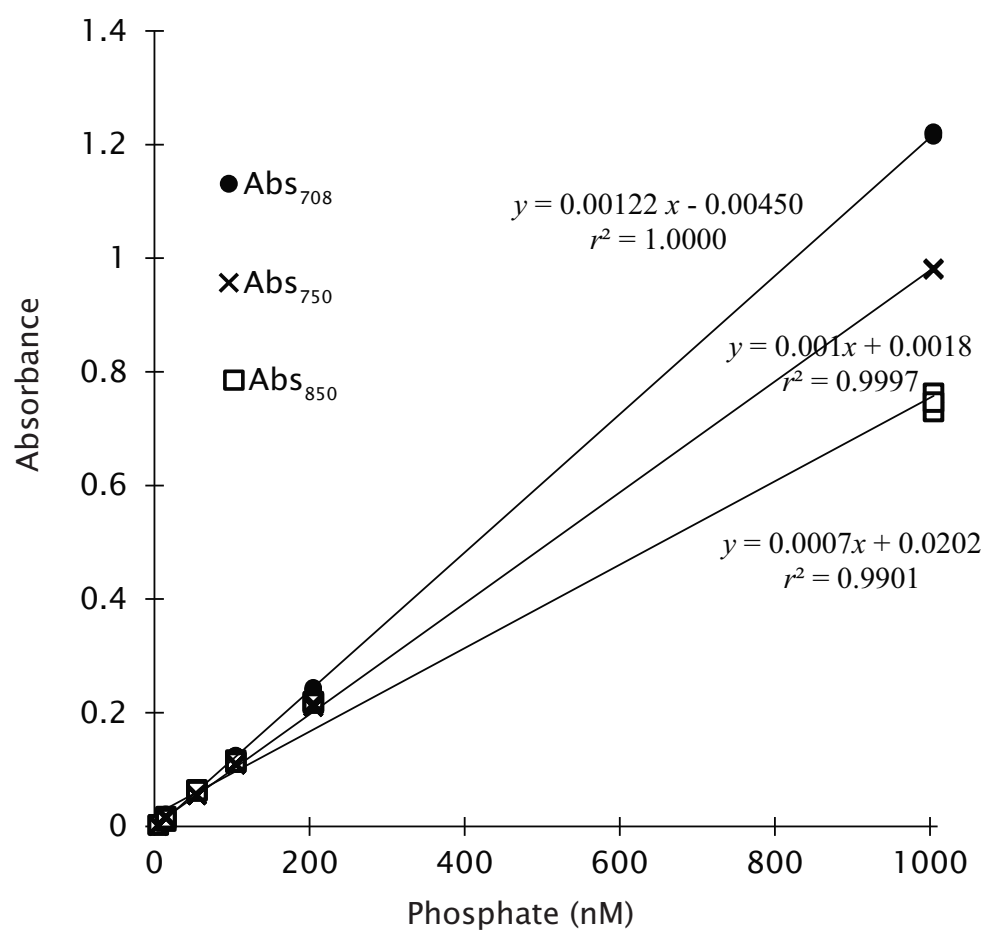


Fig. 3-5 The scatters of absorbance versus added phosphate concentration in blank seawater from 4.7 nM to 1004.7 nM. The absorbance was investigated at 708 nm, 750 nm and 850 nm. The absorbance of blank seawater was set to 0.



#### 4. 東シナ海からフィリピン海にかけての空間的栄養塩変動

##### 4.1. 緒言

東シナ海は、大陸沿岸域では長江からの河川水の流入と沿岸湧昇によって一年中栄養塩が供給される富栄養海域が存在する一方、大陸棚上から黒潮を挟んでフィリピン海にかけては夏季に成層が発達し、広大な貧栄養海域となる (Gong et al., 2003; Chen, 2008)。

このような貧栄養海域の一部では局所的な栄養塩の変動があり、Chen (2000) は台湾周辺海域で栄養塩が豊富な黒潮中層水が表層まで湧昇し、表層の栄養塩がマイクロモルレベルになることを報告している。これに加え、より日本に近い海域でも黒潮の影響により大陸斜面で栄養塩の変動を伴う局所的な湧昇が起きることが報告されている (Ito et al., 1994; Yanagi et al., 1998)。

東シナ海からフィリピン海にかけては、概して北西から南東にかけての栄養塩濃度の勾配が存在し、夏季に成層した海域が広がる南東部では常法での栄養塩測定では検出限界以下となる。この貧栄養海域では、近年高感度分析法によるナノモルレベルでの栄養塩測定がわずかながら報告されている (Kanda et al., 2003; Chen et al., 2008, 2009; Shiozaki et al., 2010)。Shiozaki et al. (2010) は東シナ海貧栄養海域での $\text{N}+\text{N}$ 、 $\text{SRP}$ の濃度がそれぞれ $<3\sim 42\text{ nM}$ 、 $<3\sim 36\text{ nM}$ で変動していたことを報告しているが、この報告は限られた測点の結果であり、時空間的な変動については不明である。

本研究の高感度比色法は連続測定が可能であり、Hashihama et al. (2009; 2010) は西部太平洋においてナノモルレベルでの局所的な栄養塩変動を検出し報告している。したがって、本章では、東シナ海からフィリピン海にかけて水平方向で $100\sim 1000\text{ km}$ のメソスケール (Haury et al. 1978)、ならびにそれよりも小さい $1\sim 100\text{ km}$ のコーススケール (Haury et al. 1978) でのナノモルレベル栄養塩の変動の性質と要因を明らかにすることを目的とした。

## 4.2. 方法

淡青丸をもちいて 23°N~32°N、127°E~134°E の海域で 2006 年 9 月 9~16 日 (KT-06-21)、2007 年 9 月 5~13 日 (KT-07-22) の 2 航海に加え、2005 年 9 月 28 日~10 月 6 日 (KT-05-24) のデータも含めて解析した (Fig. 4-1)。船底 4.5 m から汲みあげた研究用海水を用いて、水温、塩分、クロロフィル蛍光、ナノモルレベル栄養塩 (N+N、SRP) を測定した。表面海水連続採取装置で取得し HPLC で分析した MV Chl *a*、DV chl *a* 濃度を用い、これらを加算したものを Total Chl *a* としてクロロフィル蛍光を校正した。クロロフィル蛍光はその値に日周性があるが (Dandonneau & Neveux, 1997)、本研究では測定のほとんどが夜間であったこと、また、実際のデータに日周性が認められなかったことから、校正はひとつの一次回帰で行った。また、表層の海流を船底に設置された Acoustic Doppler Current Profiler (75 kHz Ocean Surveyor Vessel Mounted ADCP, RD Instruments) で測定した。これらの項目はすべて 1 分毎、11 knots で航走した場合の 330 m 毎に測定した。また、栄養塩測定は途中、マニホールドとセルを洗浄したため、観測線は 19 の線分に分かれており、それらを測定した順に Transect 1~19 とした (Fig. 4-1)。

また、水温、塩分の鉛直プロファイルをCTD (ICTD, Falmouth) で、CTDに設置したニスキンボトルを用いた各層採水から栄養塩の試料を採取し、その鉛直プロファイル観測した。これに加えて、KT-07-22航海中に10 mLアクリルスピッツ管に降水を直接集め、-20°Cで凍結保存し、陸上研究室でTRAACS2000をもちいてそのNO<sub>3</sub><sup>-</sup>、NO<sub>2</sub><sup>-</sup>ならびにPO<sub>4</sub><sup>3-</sup>濃度を測定した。

航海中の降水量データをTropical Rainfall Measurement Missions (TRMM) multisatellite precipitation analysis (<http://disc.sci.gsfc.nasa.gov/precipitation>) ならびに船上静電式降雨計 (Nippon Electric Instrument Inc.) で観測した。TRMMの解像度は、空間は0.25°×0.25°、時間は3時間で (Huffman et al., 2007)、データはFig. 4-1内のに五角形で示された海域で KT-07-22航海中の値について解析した。

### 4.3. 結果

#### 4.3.1. 物理構造

表面水温は25.8～30.1°Cで、概ね27°C以上であり、観測海域には成層が発達していた。塩分は29.62～34.74で変動した (Fig. 4-2)。観測海域は水温、塩分、海流によって九州沿岸域、東シナ海、黒潮、フィリピン海の4海域に区分された。このうち、九州沿岸域はT-Sダイアグラムによって、他の海域と明確に区分され (Fig.4-3)、transect 1～3、8、ならびに14の東部にかけて広がっていた。黒潮は水深10 mでの速さが2 knots以上の海域定義したところ、3航海ともほぼ同一の位置に存在した (Fig. 4-1)。また、東シナ海を黒潮の北西、フィリピン海を南東と定義した。その結果、東シナ海はtransect 4～6、13の全域、ならびに9、12、15の北部と14の西部、黒潮はtransect 7、10の全域、ならびに9、12、15の南部、フィリピン海はtransect 11と16～19の全域となった。

#### 4.3.2. 栄養塩

N+Nは<3 nM～>1000 nMで変動し (Fig.4-4)、SRPは<3 nM～180 nMで変動した (Fig. 4-5)。N+Nは概して<10 nM以下で、しばしば検出限界以下となったが、transect 8、13では20 nMを超えることがあった。N+N/SRP比はほぼ全域で16以下であったが、一部のN+Nが50 nMを超える水塊では16以上になった。

また、流向・流速から区分した4海域間で栄養塩の平均濃度に有意な差が認められた (*t*-test)。九州沿岸域はN+N ( $20.5 \pm 87.2$  nM)、SRP ( $26.2 \pm 25.4$  nM) とともに4海域中最も高くなった ( $p < 0.05$ ,  $n = 1225$ )。次いで東シナ海が高く (N+N:  $15.3 \pm 17.2$  nM; SRP:  $14.5 \pm 8.0$  nM;  $p < 0.001$ ,  $n = 1885$ )、黒潮 (N+N:  $180.9 \pm 13.8$  nM; SRP:  $9.4 \pm 5.9$  nM;  $p < 0.001$ ,  $n = 1342$ )、フィリピン海 (N+N:  $6.3 \pm 12.1$  nM; SRP:  $3.7 \pm 1.9$  nM; both at  $p < 0.001$ ,  $n = 3345$ ) の順になった。

このようなメソスケールでの変動とは別に、50 km以下の幅をもつ栄養塩の上昇が頻繁に観測された (Figs. 4-4 & 4-5)。例えば、transect 17では幅20 kmほどのN+N濃度の上昇が存在した (Fig. 4-4)。これらのN+N濃度の上昇は60 nM以上になった一方で、始点から13 kmの位置付近でもN+Nが最高20 nMとなる数 kmスケールの変動が存在した (Fig. 4-6)。ここで、海域で普通に起こりうる濃度変動と、特異的な濃度変動を区別するため、本章では、各transectのN+Nの平均濃度とその標準偏差を求め、N+Nの最高濃度が平均濃度と標準偏差の3倍を加算した値以上になったN+Nの上昇について、N+Nパッチとすることにした。この定義に従うとtransect 17では60 nM以上の2つのN+N濃度の上昇はN+Nパッチとみなせるが、20 nMの上昇についてはN+Nパッチにはならなかった。また、このN+Nパッチの定義より、3航海で20箇所のパッチが観測された。SRPについても同様にパッチを定義したところ、2箇所で観測されたが、いずれのパッチもN+N濃度が大きく変動し、N+Nパッチとみなされている箇所であったため、以後本研究ではN+Nパッチについて言及する。パッチの大きさは、パッチが出現した各transectの平均N+N濃度以上の箇所と定義した (Fig. 4-6)。この定義からパッチの大きさを計算したところN+Nパッチはコーススケールの範囲内である2~52 kmの幅であった。

N+Nパッチは他の測定項目の変動パターンから3つのタイプ (A、B、C) に区分された。タイプAは塩分が低下する一方、SRP、クロロフィル蛍光には変動が認められないパッチであった。例えば、transect 17では塩分が40 kmならびに70 km付近の位置に存在するN+Nパッチに対して鏡像的に低下していた (Fig. 4-6)。タイプAパッチはtransect 1、4、5、10、16、17上の合計9パッチ存在した (Table 4-1, Fig 4-7)。タイプAパッチ内の水温、塩分、SRP濃度ならびにクロロフィル蛍光と、N+Nの相関について調べたところ、すべてのパッチ内で塩分とN+Nに有意な負の相関があった ( $p < 0.05$ , Fig. 4-8, Table 4-1)。一方、SRPとN+N濃度は相関が認められず、クロロフィル蛍光は80 ng L<sup>-1</sup>以下低い以外にタイプAパッチに共通の特徴は認められず、水温についても共通の特徴は認められな

かった (Table 4-1)。

タイプBはSRP、クロロフィル蛍光の上昇と水温の低下を伴っていた (Fig. 4-9)。大隅半島沖のtransect 8では始点から28 km、ならびに34 kmの位置にSRPの増加を伴ったN+Nパッチが認められた。また、タイプBパッチはトカラ列島沖のtransect 15でも127 km付近で認められた (Table 4-1, Fig. 4-9)。

タイプCはタイプA、Bとは異なり明確な特徴が認められなかった。Transect 19の11～45 kmの位置に広がるN+Nパッチは水温、塩分、SRP、クロロフィル蛍光の明確な変動を伴っていなかった (Fig. 10)。したがって、タイプCパッチはN+Nパッチのうち、タイプA、Bどちらにも属さないものとした。また、タイプCパッチはtransect 4、6、13、14、15でも認められた (Table 4-1, Figs. 4-8 & 4-9)。

マイクロモルレベルの $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{PO}_4^{3-}$ 濃度の鉛直プロファイル内では表層30～40 mにおいては濃度が検出限界以下であった。 $Z_{mi}$ は40 m以深で、東シナ海が最も浅く ( $p < 0.001, n = 14$ ) 次いで黒潮 ( $p < 0.001, n = 15$ )、フィリピン海 ( $p < 0.001, n = 28$ ) の順に深くなった。 $d\text{NO}_3^-/dz$ も同様に東シナ海が最も高く ( $p < 0.001, n = 14$ )、黒潮 ( $p < 0.001, n = 15$ ) フィリピン海 ( $p < 0.001, n = 28$ ) の順で低くなった (Fig. 4-11)。 $\text{PO}_4^{3-}$ の鉛直プロファイルも $\text{NO}_3^-$ と同じ傾向があり、すなわち東シナ海で $\text{PO}_4^{3-}$ 躍層が最も浅く、その傾きも最も大きくなった。

#### 4.3.3. 降水

船上雨量計によると平均降水量はKT-05-24では0.0 mm d<sup>-1</sup>、KT06-21では8.8 mm d<sup>-1</sup>、KT-07-22では11.8 mm d<sup>-1</sup>であった。また、10 mm h<sup>-1</sup>をこえるような豪雨は4回観測され、それは10分から2時間持続していた。Transect 17ではタイプAパッチ近くの40～60 kmの位置において約1時間の豪雨が観測されたが、豪雨の直下では塩分に変化は認められなかった。(Fig. 4-6)。同様に他の3回の豪雨でも表面の塩分の変動は認められなかった。

KT-07-22航海中に取得した降水の $\text{NO}_3^-$ 濃度は $1.5 \mu\text{M}$ で、 $\text{NO}_2^-$ ならびに $\text{PO}_4^{3-}$ は検出されなかった。

#### 4.4. 考察

##### 4.4.1. メソスケールの栄養塩変動

東シナ海北西部は長江をはじめとした河川水由来の多量の栄養塩供給を受けており、この海域から黒潮にかけては、マイクロモルレベルで東南方向に濃度が低下する水平的な栄養塩濃度勾配が形成されている (Wang et al., 2003; Chen et al., 2008)。本研究ではナノモルレベルで同様の勾配が認められ (Figs. 4-4 & 4-5)、東シナ海北西部の富栄養海域が観測海域にも影響している可能性がある。

一方、成層している外洋域では下層からの栄養塩供給が主な供給源であり、東シナ海から黒潮にかけても同様と考えられる (Kanda et al., 2003)。本研究では  $Z_{mi}$  ならびに  $d\text{NO}_3^-/dz$  に海域間での有意違いがあり、 $Z_{mi}$  は東シナ海では浅く、フィリピン海では深くなり、 $d\text{NO}_3^-/dz$  は東シナ海で高く、フィリピン海で低くなった (Fig. 4-11)。 $Z_{mi}$  は、一般的に、浅いほど表面混合層の影響を受けやすく、表層への栄養塩供給が多くなると考えられる。事実、黒潮ならびに南シナ海では  $Z_{mi}$  と表層のナノモルレベルの  $\text{N+N}$  濃度との間に負の相関があることが報告されている (Chen et al., 2009)。また、 $d\text{NO}_3^-/dz$  は Osborn (1980) の渦拡散方程式により、その値が高いほど供給量が高くなることが示されている。したがって、本研究で得られたメソスケールでの東シナ海からフィリピン海にかえての栄養塩勾配は下層からの栄養塩の供給量の違いを反映している可能性がある。

##### 4.4.2. $\text{N+N}$ パッチの起源

$\text{N+N}$  パッチの起源としては淡水、ならびに下層からの湧昇が考えられた。タイプ A パッチの特徴としては  $\text{N+N}$  の増加に対し塩分の低下していること、SRP、クロロフィ

ルが低く保たれていることが挙げられる (Figs. 4-6 & 4-8, Table 4-1)。一方、タイプ B パッチの特徴は SRP ならびにクロロフィルが増加したことである (Table 4-1)。このようなタイプ B パッチの特徴は Takahashi et al. (1980) が報告している湧昇もしくは下層との混合によって生じる高栄養塩水塊の特徴と一致していた。さらに、タイプ A、C パッチがランダムに観測されたのに対し、タイプ B パッチは常に島などの陸域の周辺で観測された。したがって、タイプ B パッチは下層の栄養塩が表面に湧昇、または混合によって供給された結果生じたと示唆された。

一方、タイプ A パッチについては塩分の低下が伴っていることから淡水の影響が考えられ、低塩分の沿岸水もしくは雨水によって生じたとみなされた。大陸沿岸の長江の流入によって生じた低塩分水は東シナ海の北部では沿岸を離れた測点でも観測され (Lie et al., 2003)、また、モデル計算では本研究海域まで低塩分水が広がる可能性を示している (Moon et al., 2010)。この大陸沿岸の低塩分水は窒素過剰であり、リンが植物プランクトンによって消費されるため、しばしば  $\text{PO}_4^{3-}$  の枯渇とともにクロロフィルが高くなる (Gong et al., 1996; Wang et al., 2003)。事実、Gong et al. (1996) は大陸棚縁辺で、沿岸水起源の水塊の Chl *a* 濃度は  $100 \text{ ng L}^{-1}$  以上であったことを報告しており、また、衛星による観測から、沿岸水の広がりにはクロロフィル濃度が  $480 \text{ ng L}^{-1}$  以上で検出されることが報告されている (Kim et al., 2009)。本項で得られた N+N パッチは、SRP 濃度が低いことは沿岸水と一致している一方で、Chl 濃度が低いことが沿岸水の特徴と異なる。加えて、MODIS aqua の Chl 画像から、沿岸水の広がりには観測海域では認められなかった (データ省略)。したがって、タイプ A パッチは長江の流入の影響を受けている可能性は低い。さらに、沿岸水は黒潮を超えることはないため、タイプ A パッチが多く出現したフィリピン海では沿岸水の影響は考えにくい。

このため、相対的にタイプ A パッチと降雨との関係について解析した。太平洋熱帯暖水プールにおけるモデルでは、雨水は降水後 3 時間、表面 2 m 以浅にとどまり、降水

後 3~9 時間後に鉛直混合が盛んになることで下層へ広がる (Wijesekera et al., 2003) 。また、その低塩分水塊は最終的にパッチ外の混合層深度の 3 分の 2 程度の深度まで到達し、降水後 13 時間で消滅すると計算されている (Wijesekera et al., 2003) 。この低塩分水塊の形成過程は、降雨量と風力によって変化するが (Wijesekera et al., 2003) 、この海域の観測結果と一致している (Smyth et al., 1997; Wijesekera et al., 1999) 。このモデルを単純に本研究海域に当てはめることはできないが、本研究で海水を採取した深度は 4.5 m であるため、その深度まで雨水が混合し検出されるには数時間かかると考えられる。本研究では、タイプ A パッチは降雨の直下では観測されなかったが (Fig. 4-6) 、上記の雨水の混合過程を考慮すると降水とパッチの出現は必ずしも時間的に一致している必要はない。この点は、本研究において豪雨が 2 時間以内で収束していたことから支持される。

フィリピン海、東シナ海で採取された雨水中の栄養塩は、 $\text{NO}_3^-$  濃度と比較し、 $\text{PO}_4^{3-}$  濃度が著しく低い。Zhang et al. (2007) は長江河口域沖合の Shengsi 島での通年の観測から、降水中の  $\text{PO}_4^{3-}$  濃度は  $\text{NO}_3^-$  濃度の 1% 以下であったことを報告している。また、KT-07-22 航海で得られた雨水中の  $\text{PO}_4^{3-}$  濃度は  $\text{NO}_3^-$  の 0.5% 以下であった。これらの結果は、タイプ A パッチ内で SRP 濃度がほとんど変動しないことと整合し、タイプ A パッチが降水由来であることを支持する。

一方、降水によって供給された窒素によって外洋域では植物プランクトンのブルームが生じることが報告されているが (Glover et al., 1988) 、本研究ではクロロフィル蛍光は低く、増加は認められなかった。これについては、窒素が降水によって供給されてから、植物プランクトンが消費し増加するまでの時間差、ならびにリン制限の可能性を考える必要がある。すなわち、Wijesekera et al. (2003) のモデルから降水と N+N パッチが観測されるまでの時間差は数時間程度であり、長くても半日以内しか持続しないと示唆され、これは植物プランクトンの増殖には不十分である。加えて N+N パッチ内では SRP



が概して検出限界以下であり、植物プランクトンの増殖が制限されている可能性がある。

以上から、タイプ A パッチの起源を雨水とした場合の、もとの雨水中の  $\text{N+N}$  濃度をパッチ内の塩分と  $\text{N+N}$  濃度の一次相関から推定した (Fig. 4-8)。ここで、生物による  $\text{N+N}$  濃度に対する影響はクロロフィルの変動が無いことから無視しうるとして計算し、雨水中の塩分はゼロと仮定した。その結果、雨水の  $\text{N+N}$  濃度は  $0.14 \sim 6.2 \mu\text{M}$  ( $3.0 \pm 2.0 \mu\text{M}$ ,  $n = 9$ ) と推定される。ここで、雨水中の塩分について、計算上はゼロとしたが、実際にはわずかに含まれており、沖縄本島辺戸岬 ( $26^\circ 52' \text{N}$ ,  $128^\circ 15' \text{E}$ ) で観測されている 2000 年 1 月から 2009 年 12 月までの雨水中の月間平均イオン濃度 (Wet deposition data: <http://www.eanet.cc/product/index.html>) から塩分を計算したところ  $0.01 \sim 0.53$  となった。しかし、塩分が  $0.53$  としても上記の  $\text{N+N}$  濃度の推定値への影響は有効数字以下であり、 $\text{N+N}$  濃度の推定値は変わらなかった。本研究で観測された雨水中の  $\text{NO}_3^-$  濃度は上記の推定濃度の範囲内であり、タイプ A パッチが雨起源であることと矛盾しない。

辺戸岬における 2005 年 9 月、10 月、2006 年 9 月、2007 年 9 月の月平均の雨水中の  $\text{NO}_3^-$  濃度は  $<1 \sim 20.1 \mu\text{M}$  で変動していた (Wet deposition data: <http://www.eanet.cc/product/index.html>)。また、南鳥島の 9 月の降水中  $\text{NO}_3^-$  濃度は  $3.6 \mu\text{M}$  と報告されている (Hara et al., 2003)。さらに、Amsterdam 島や Bermuda ではそれぞれ、 $2.7$ 、 $7.9 \mu\text{M}$  と報告されている (Galloway et al., 1982)。雨水中の  $\text{NO}_3^-$  濃度は降水量、陸域からの距離、風力、風向や湿度によって変動することが知られているが (Sakihama & Tokuyama, 2005)、本研究の推定値は上の報告値の範囲内にある。以上の結果から、タイプ A パッチの起源は雨水であると結論される。加えて、夏期には本研究海域には気団が太平洋、もしくは南シナ海から来ることが報告されており (Sakihama et al., 2008)、すなわち、タイプ A パッチの起源は海洋性降雨であると推測される。

#### 4.4.3. 降水による窒素供給の評価

本研究における観測期間中のフィリピン海における降雨による窒素の供給量を Fig. 4-1 で示した五角形内で求めた。窒素固定および下層からの硝酸塩フラックスの知見のある KT-07-22 航海と、その他の 2 航海を加えた 3 航海平均を別々に求めた。まず、TRMM から KT-07-22 航海中の日平均降水量は  $15.0 \text{ mm d}^{-1}$  で、3 航海平均では  $6.0 \text{ mm d}^{-1}$  あった。この降水量にタイプ A パッチから求められた雨水中 N+N 濃度の平均値、 $3.0 \text{ } \mu\text{M}$  を当てはめて計算した結果、KT-07-22 航海および 3 航海平均の窒素の供給量はそれぞれ  $45$ 、 $18 \text{ } \mu\text{mol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  となった。

雨水には  $\text{NO}_3^-$  と同レベルの  $\text{NH}_4^+$  が含まれることが報告されている (Fujita et al., 2000; Sakihama et al., 2008)。 $\text{NH}_4^+$  濃度については、辺戸岬における 2005 年 9 月、10 月、2006 年 9 月、2007 年 9 月の月平均  $\text{NO}_3^-:\text{NH}_4^+$  モル比 (1:1.6; Wet deposition data: <http://www.eanet.cc/product/index.html>) から  $4.8 \text{ } \mu\text{M}$  とした。この  $\text{NH}_4^+$  の供給量は KT-07-22 航海中および 3 航海平均値はそれぞれ  $72$  と  $29 \text{ } \mu\text{mol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  となり、N+N の供給量を加えると KT-07-22 航海中および 3 航海平均値はそれぞれ  $117$  と  $47 \text{ } \mu\text{mol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  となった。

KT0-07-22 中の下層からの渦拡散による供給量、ならびに窒素固定による供給量は、それぞれ  $51\sim 77$ 、ならびに  $40\sim 78 \text{ } \mu\text{mol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  と見積もられていることから (Shiozaki et al., 2010; Shiozaki et al., 2011)、夏期の降雨による溶存無機態窒素の供給は下層からの渦拡散、ならびに窒素固定と同程度であると示唆された。

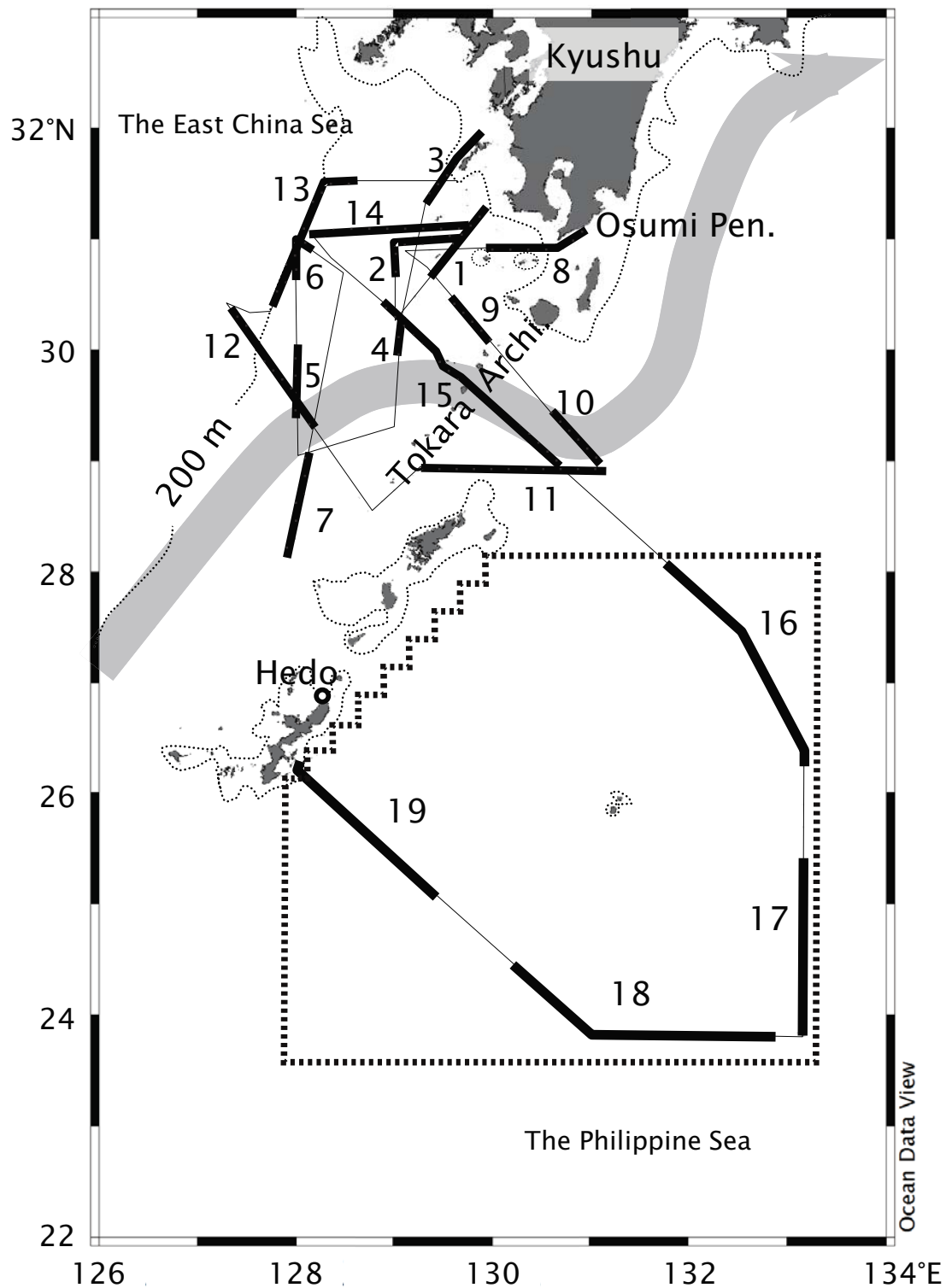


Fig. 4-1 Tracks of R/V Tansei-maru cruises. Transects where continuous measurement of nitrate and SRP was conducted are depicted by bold lines and numbered. Transects 1–7 were observed in September and October 2005, transects 8–13 were observed in September 2006, and transects 14–19 were observed in September 2007. A pentagon-shaped region enclosed by a bold dotted line in the Philippine Sea denotes an area where daily rainfall was estimated by TRMM. Fine dotted lines along landmass indicate 200 m isobaths. The arrow shows an approximate position of the Kuroshio Current (Japan Coast Guard, 2005, 2006, 2007).

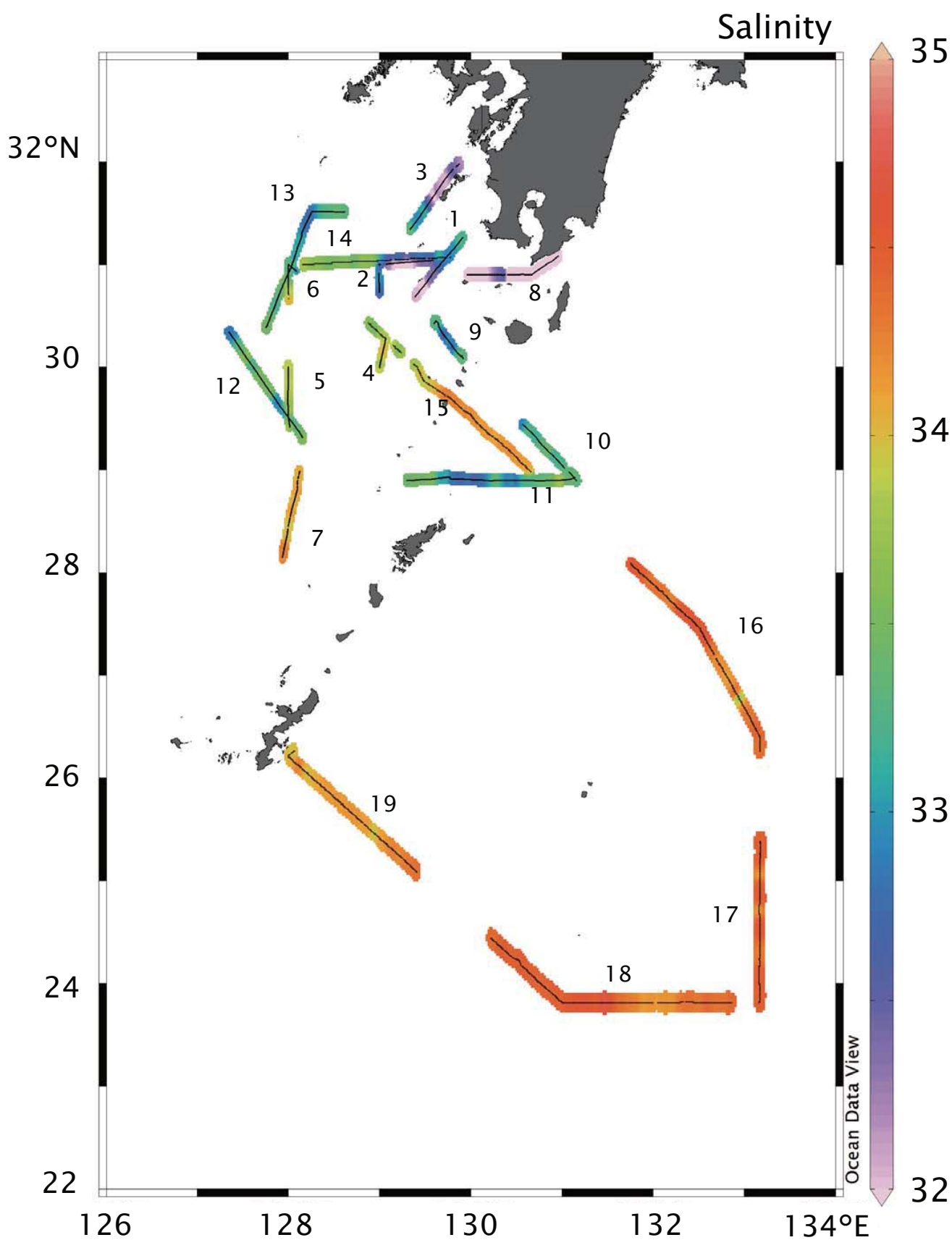


Fig. 4-2 Horizontal distributions of salinity at a depth of 4.5 m during three cruises.

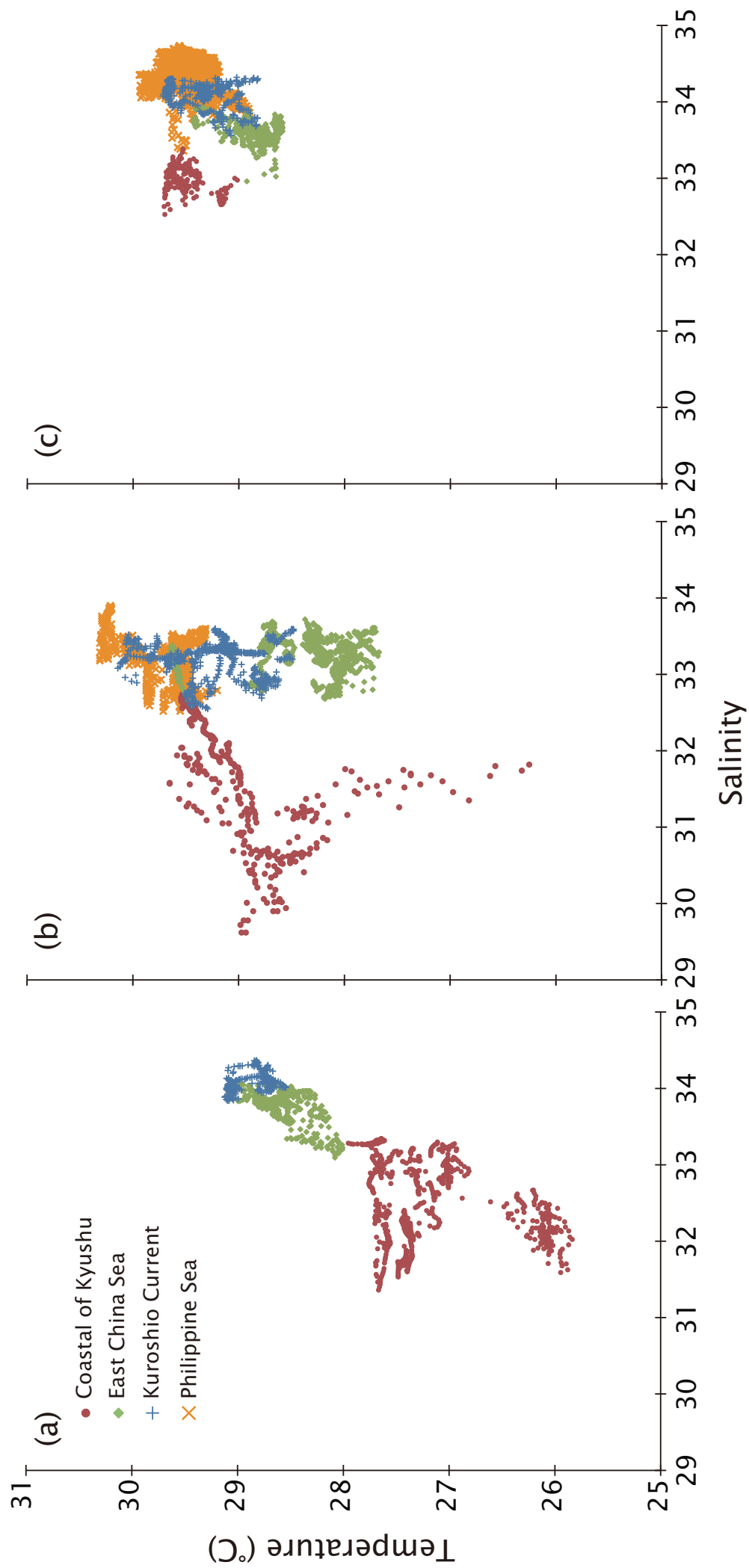


Fig. 4-3 T-S diagrams at a depth of 4.5 m during 2005 (a), 2006 (b), and 2007 (c) cruises.

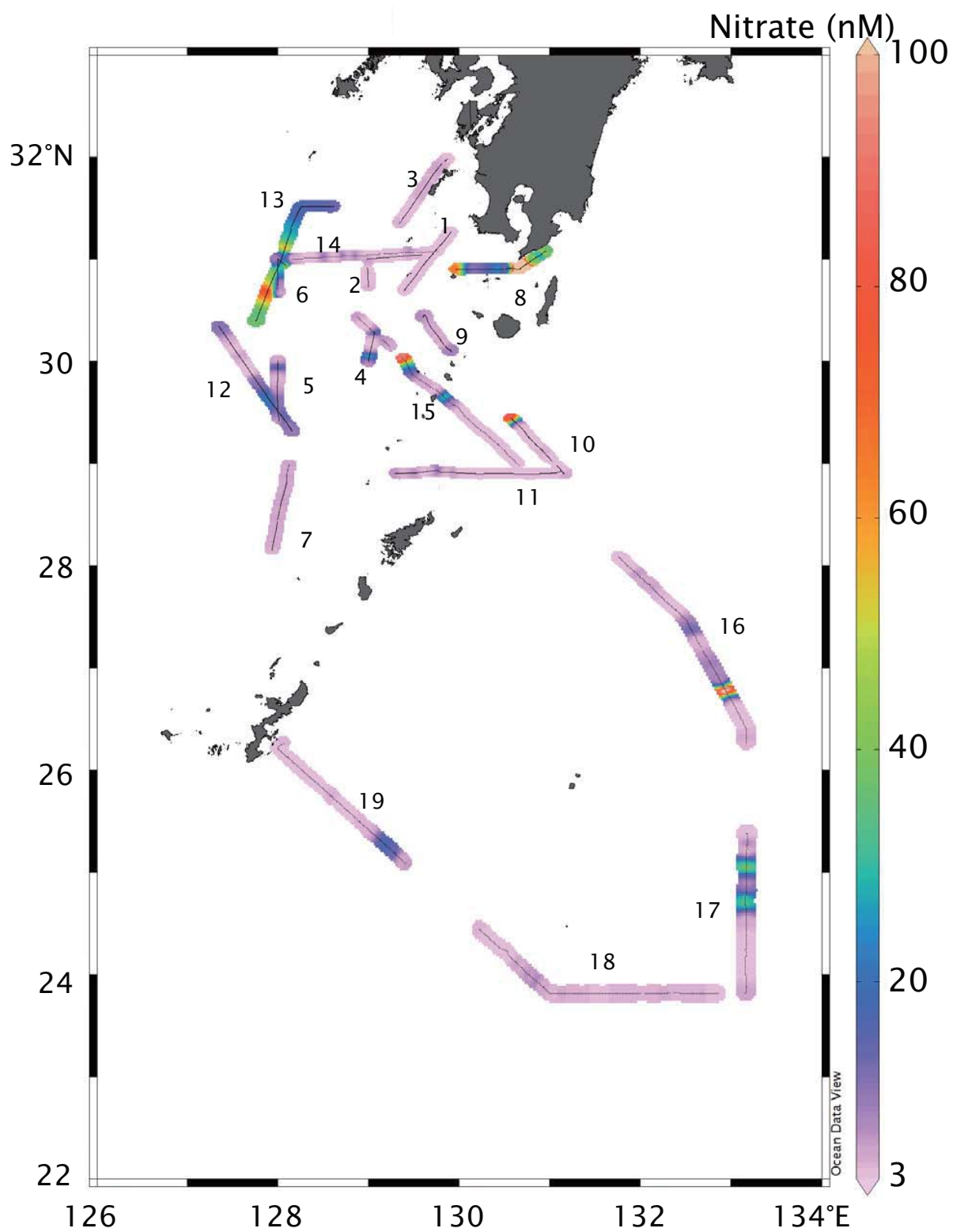


Fig. 4-4 Horizontal distributions of nitrate concentration at a depth of 4.5 m during the three cruises.

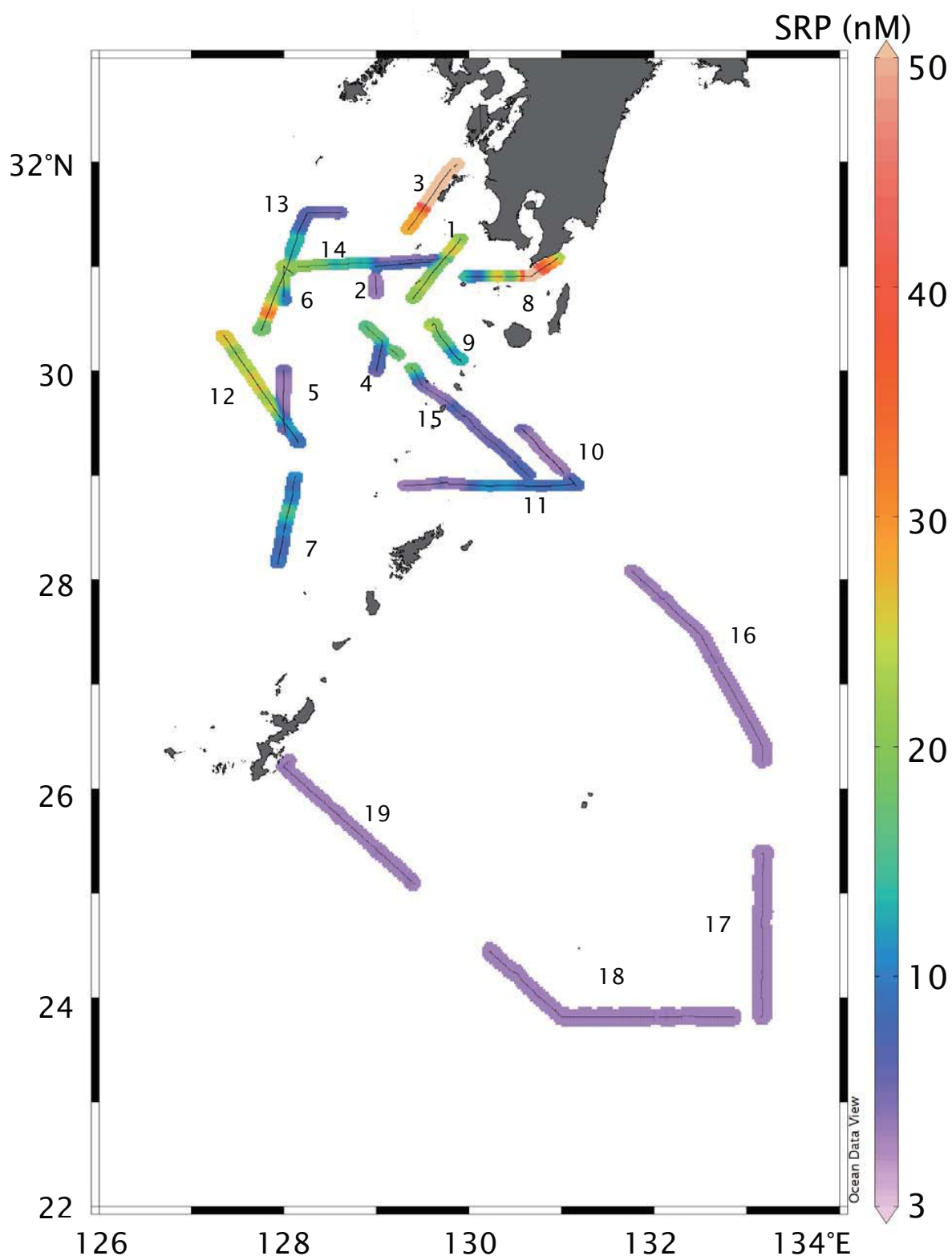


Fig. 4-5 Horizontal distributions of SRP concentration at a depth of 4.5 m during the three cruises.

### Transect 17

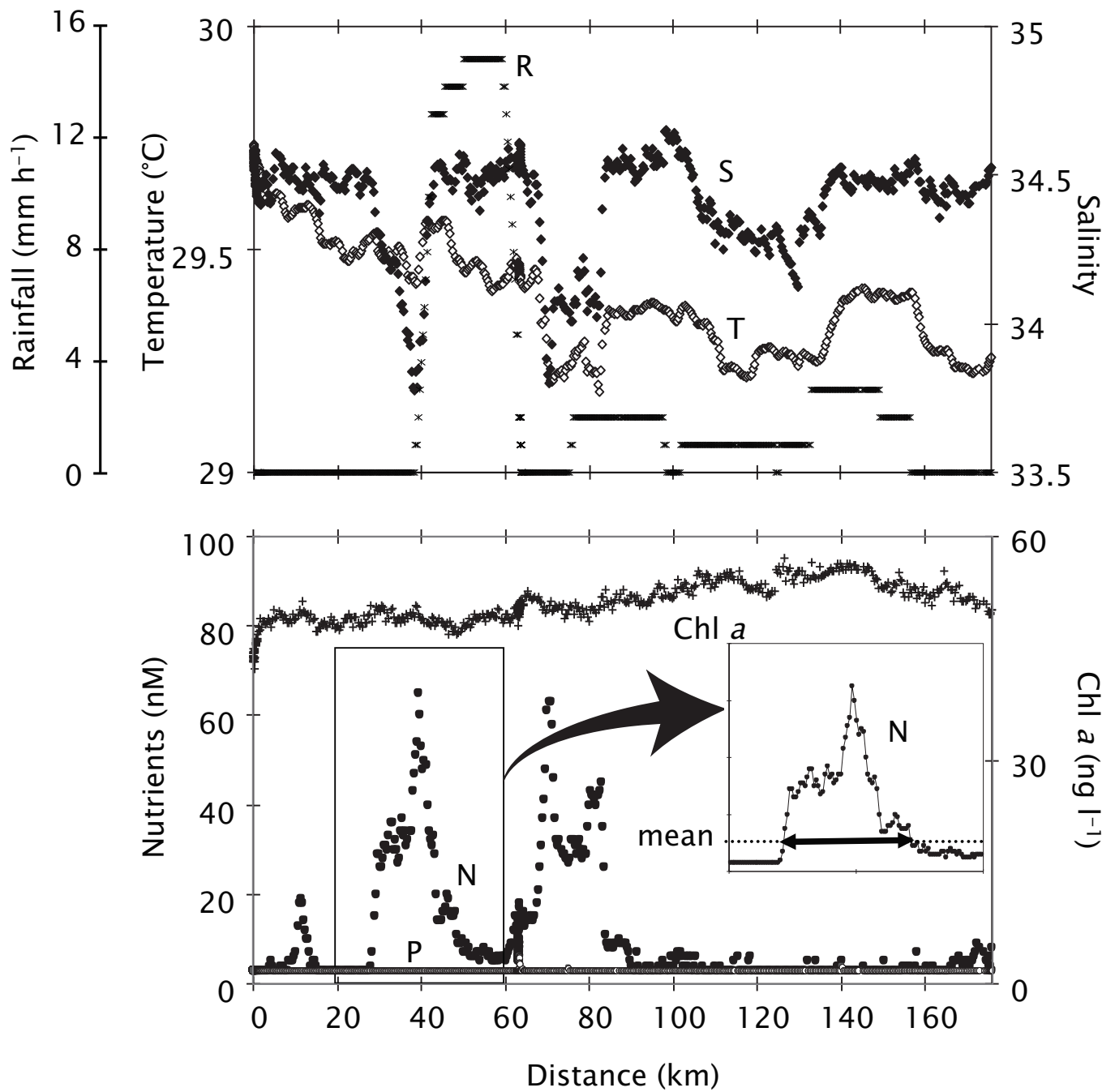


Fig. 4-6 Distributions of temperature (T, open diamond), salinity (S, closed diamond), rainfall (R, asterisk), nitrate (N, closed circle), SRP (P, open circle), and Chl a (cross) at a depth of 4.5 m on transect 17. The inserted plot in the lower panel shows the schematic definition of the horizontal size of a nitrate patch at a distance of 40 km, as indicated by the double-headed arrow.



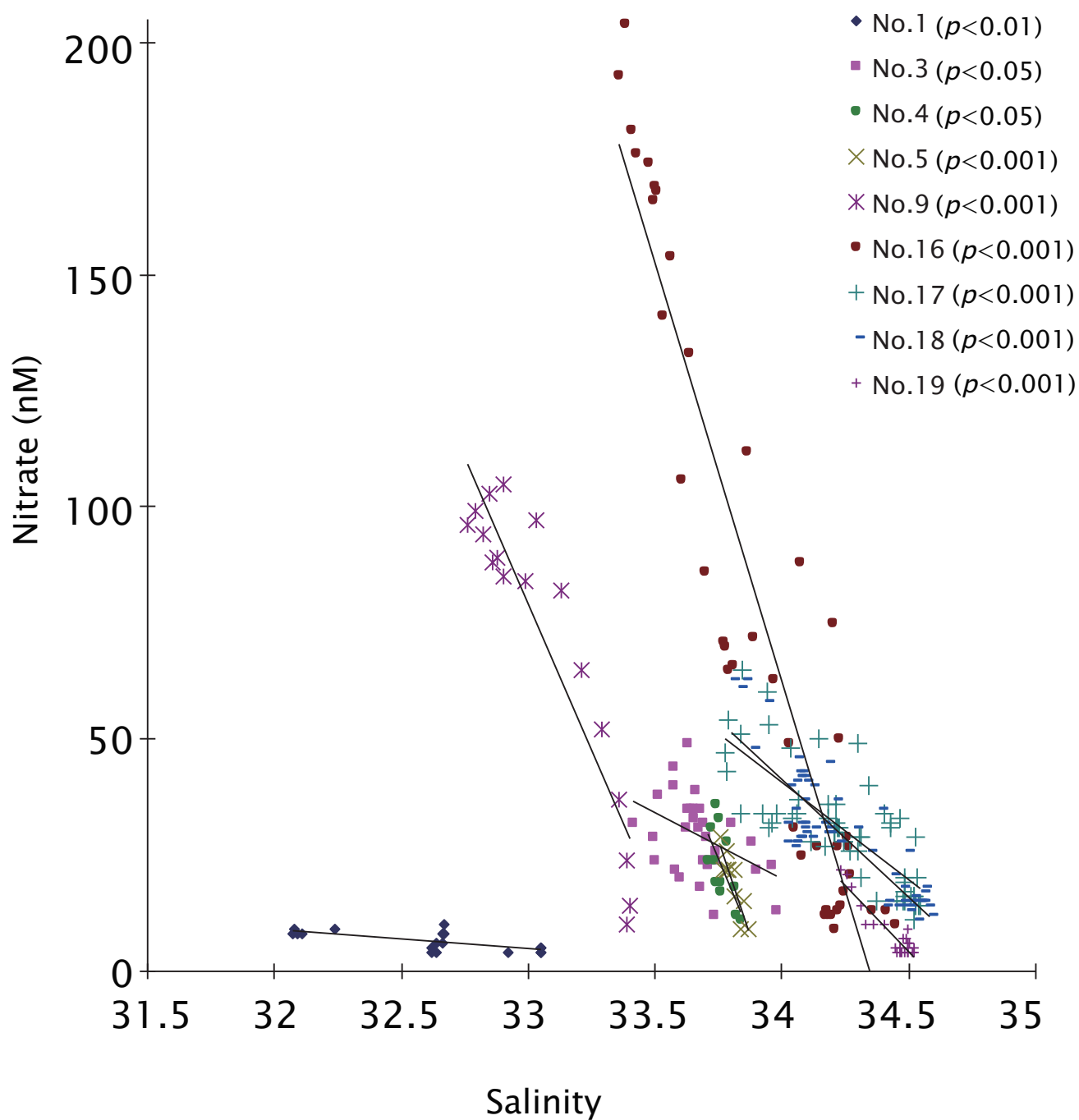


Fig. 4-7 Relationship between salinity and nitrate concentration in type A nitrate patches. For patch numbers, refer to Table 1.

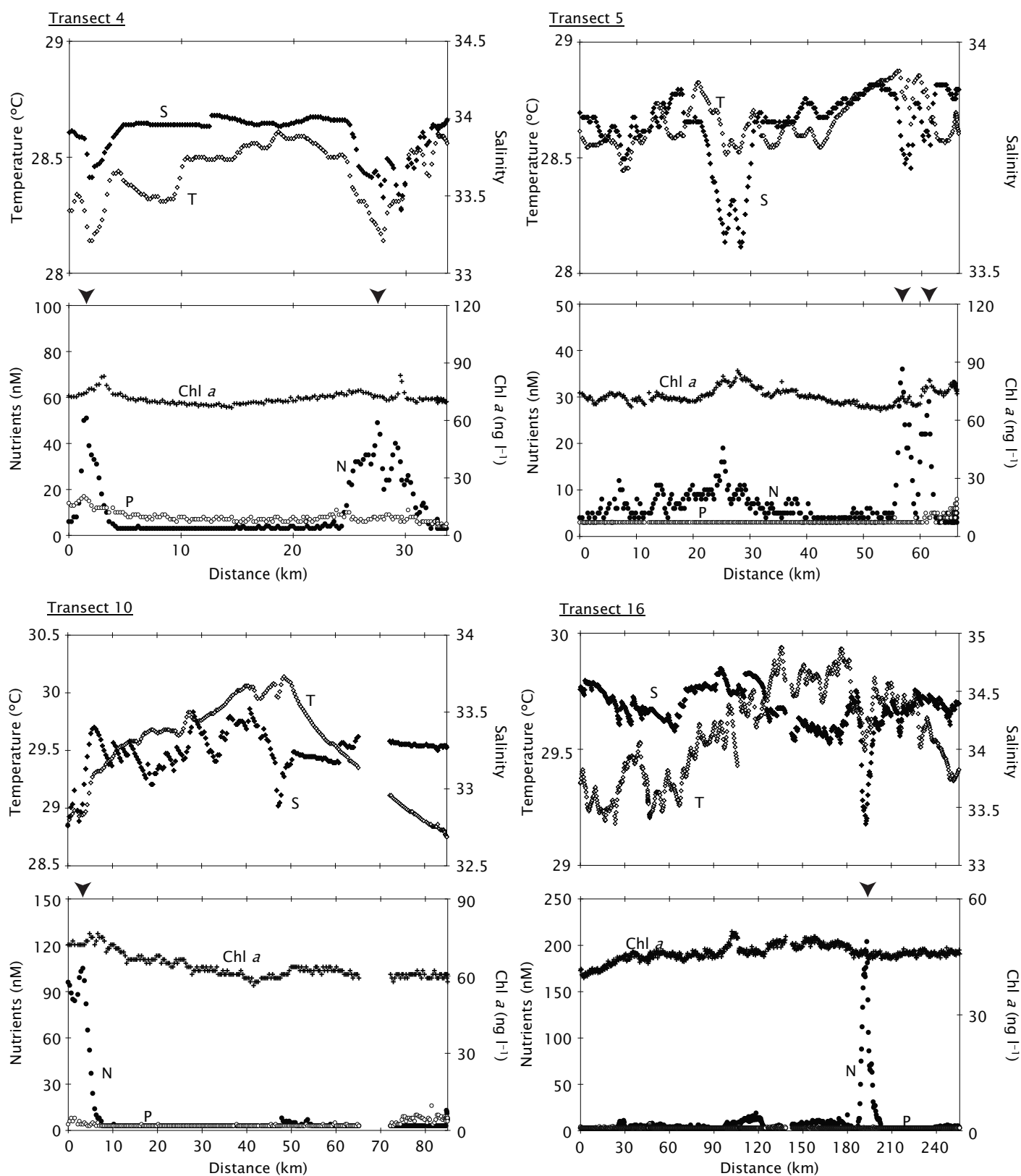


Fig. 4-8 Distributions of temperature (T), salinity (S), nitrate (N), SRP (P), and Chl *a* on transects 4, 5, 10 and 16. The arrowheads denote the peaks of nitrate patches. On transect 4, the type C patch was shown at a distance of 2 km and the type A patch was at a distance of 27 km. For symbols, refer to Fig. 6.

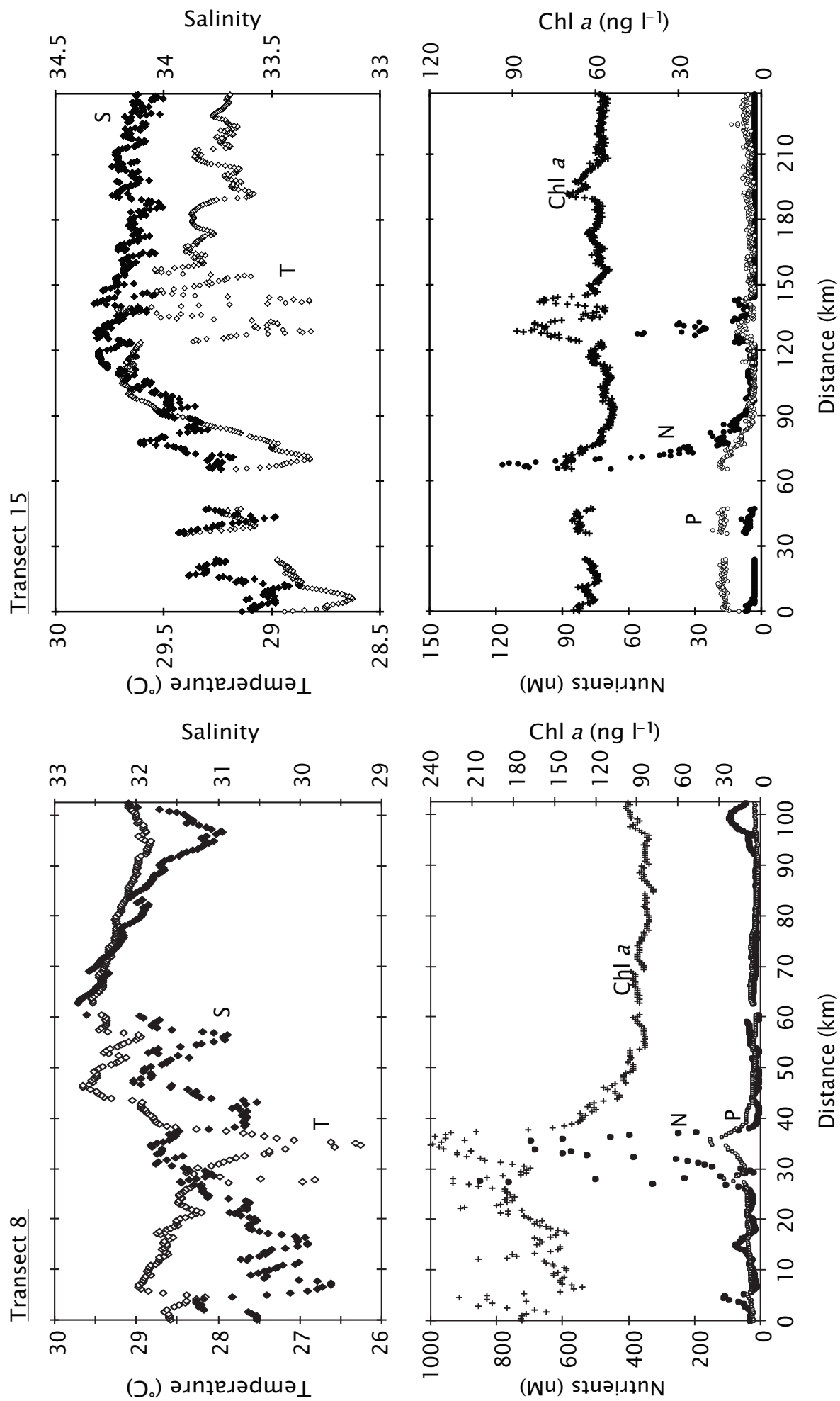


Fig. 4-9 Distributions of temperature (T), salinity (S), nitrate (N), SRP (P), and Chl *a* on transects 8 and 15. On transect 15, the type C patch was shown at a distance of 67 km and the type B patch was at a distance of 127 km. For symbols, refer to Fig. 6.

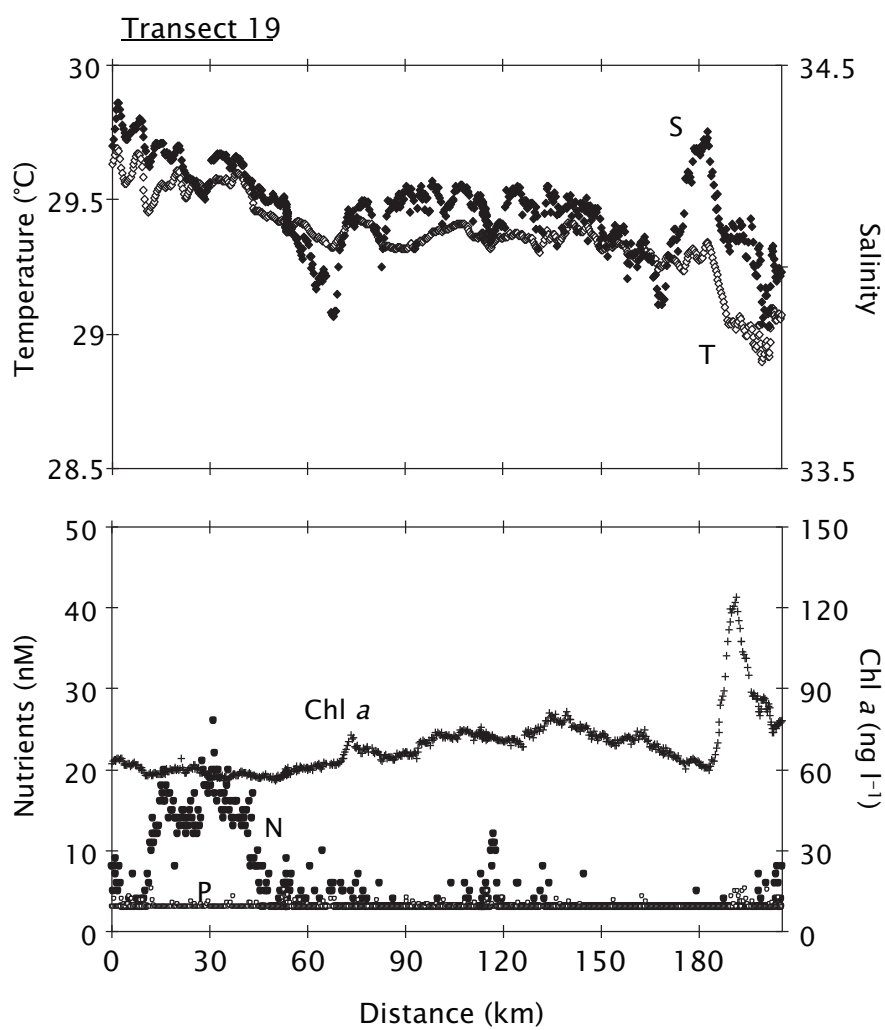


Fig. 4-10 Distributions of temperature (T), salinity (S), nitrate (N), SRP (P), and Chl *a* on transect 19. For symbols, refer to Fig. 6.

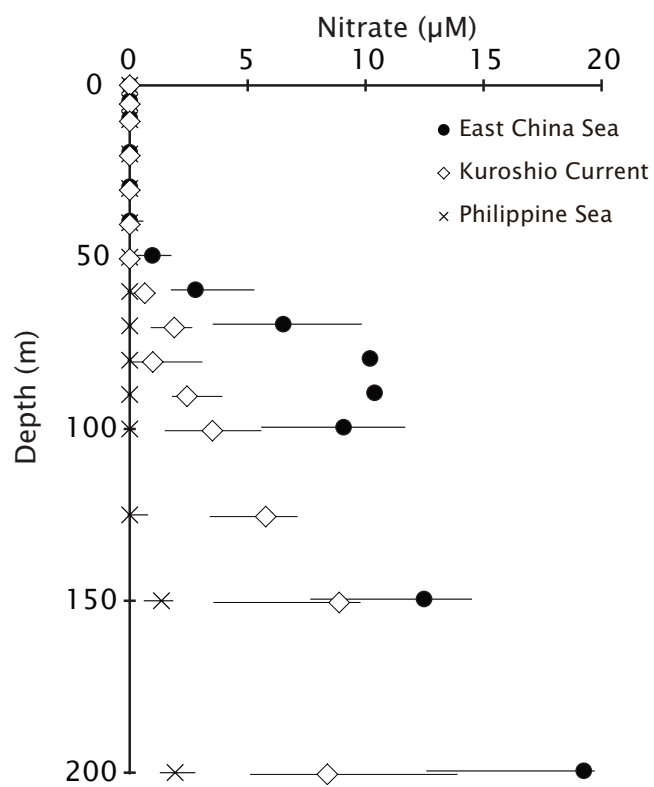


Fig. 4-11 Vertical distributions of median nitrate concentration at the East China Sea (closed circle), the Kuroshio Current (open diamond), and the Philippine Sea (cross). Bars denote the 25th and 75th percentile of nitrate concentration at the depths.

Table 4-1 List of N+N patches noted during three *Tansei-maru* cruises. Symbols +/- indicated significant ( $p < 0.05$ ) positive/negative correlation between N+N and each parameter.

No.	Date	Transect	Longitude	Latitude	Size (km)	Maximum Nitrate (nM)	conc. of	25 percentile	Ratio of Nitrate: SRP median	75 percentile	Temperature	Salinity	SRP	Chl <i>a</i>	Type
1	2005 Sep. 29	1	129° 0' E	31° 0' N	4	10		0.42	0.6	0.8	-	-	-	-	A
2	Oct. 3	4	129° 4'	30° 16'	2	51		1.63	2.58	2.62					C
3	3	4	129° 1'	30° 3'	6	49		2.87	3.67	5	-	-			A
4	4	5	128° 0'	29° 56'	3	36		5.92	7.17	9.58		-		+	A
5	4	5	128° 0'	29° 58'	3	29		3.7	5.5	7.29		-			A
6	4	6	128° 3'	30° 57'	11	64		0.63	0.77	1.06	-	-	+	-	C
7	2006 Sep. 9	8	130° 44'	30° 56'	2	849		2.25	4.61	8.85	-			+	B
8	9	8	130° 40'	30° 54'	7	1139		3.67	4.36	7.16	-	+	+	+	B
9	11	10	130° 35'	29° 26'	6	105		10.5	16.5	21.67	-	-		-	A
10	14	13	127° 53'	30° 40'	52	89		1.95	2.62	3.06	+	-	+		C
11	14	13	128° 5'	31° 7'	8	86		3.15	3.83	5.92	-				C
12	2007 Sep. 5	14	129° 27'	31° 4'	6	17		2.33	2.67	3	+				C
13	6	14	128° 31'	31° 1'	7	18		0.44	0.65	0.83	-		+		C
14	6	15	129° 25'	29° 60'	15	117		2.11	2.8	4.44		-	+	+	C
15	6	15	129° 51'	29° 39'	10	56		2.34	3.21	3.95	-		+		B
16	8	16	132° 57'	26° 46'	15	204		5.21	21.3	42.6	-	-			A
17	8	17	133° 10'	25° 4'	20	65		6.67	10.3	11.3	-	-			A
18	8	17	133° 10'	24° 43'	20	63		5	9.83	12.6	-	-		-	A
19	10	18	130° 50'	23° 56'	8	22		1.33	1.83	3.33		-			A
20	10	19	129° 11'	25° 16'	34	26		4.31	4.67	5.33	+				C

## 5. 北赤道海流西部における栄養塩環境の短期変動

### 5.1. 緒言

ナノモルレベル栄養塩の時間的変動は、数年にわたる変動や季節的変動について研究が進んでいる（例えば, Karl et al., 2001b; Karl & Letelier, 2008）。しかし、数時間から数日にかけての短期的な栄養塩変動についての報告は限られている。これらのスケールでの栄養塩変動は、生物生産への寄与が高いことが近年明らかになってきた。すなわち、中規模渦や内部波による  $\text{NO}_3^-$  の供給量の増加は植物プランクトンブルームの形成している要因の一つであり、数時間から数日のスケールでおきると考えられている（Wilson & Qiu, 2008; Karl & Letelier, 2008）。実際に、マイクロモルレベルでの栄養塩測定の結果からは、海面高度の変化に対応した 10 日以下の  $\text{NO}_3^-$  変動が 150~250 m にかけて認められる（Johson et al., 2010）。したがって、栄養塩濃度の短期変動は貧栄養海域の栄養塩と植物プランクトンのプロセス研究には重要である。しかし、貧栄養外洋域で短期間の集中観測は行なわれておらず、栄養塩変動とそれに伴う生物生産の変動は明らかでない。また、亜表層における栄養塩濃度の高まりが混合層内の栄養塩濃度を高めているという仮説に対し、それを支持しない結果も報告されている（Letelier et al., 2000）。

西部北太平洋亜熱帯海域は一年を通じて成層が発達し、栄養塩の供給が乏しいため、 $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{PO}_4^{3-}$  濃度ともに表層では常法では検出限界以下となる（第一章参照）。そのため、栄養塩環境は一定で、海の砂漠が広がると考えられてきたが、ナノモルレベルでの栄養塩測定では変動が生じることが分かってきた。すなわち、北赤道海流が流れる亜熱帯循環の南部は、亜熱帯循環中央部付近の  $\text{PO}_4^{3-}$  枯渇と、熱帯域の高濃度の間にあり、南下するに伴い  $\text{PO}_4^{3-}$  濃度が増加する海域である（Lee et al., 2008; Hashihana et al., 2009）。また、12~27°N の海域で現存量のピークがあるナノプランクトンサイズのシアノバクテリア（ナノシアノバクテリア）はその密度がパッチ状に増減する（Sato et al., 2010）。さらに、10  $\mu\text{m}$  以下の窒素固定活性が、ナノシアノバクテリア現存量と共に増加し、ナ

ノシアノバクテリアによる窒素固定が盛んである海域と示唆されている (Kitajima et al., 2009)。

したがって、本章では北赤道海流域において栄養塩濃度の鉛直分布と植物プランクトン群集組成の時系列変動を観測し、表層の栄養塩変動の要因の解明と栄養塩変動が与える植物プランクトン群集組成への影響を明らかにすることを目的とした。

## 5.2. 材料と方法

みらい「MR08-02」航海にて、2008 年 6 月 5 日～27 日の間、stn. P04 (12°N, 135°E)にて観測した。CTD システム (SBE911 Plus, Sea-Bird Electronics) で水温、塩分、深度ならびに溶存酸素を、それに付属した蛍光センサー (Seapoint) にてクロロフィル蛍光を測定した。また、CTD に付設したロゼット採水器と 12 L ニスキ X ボトル (General Oceanics) によって、5 m、25 m、50 m、75 m、150 m ならびに SCM にて、また希塩酸で洗浄したバケツによって 0 m にて採水し、各層のナノモルレベル栄養塩濃度を測定し、植物プランクトン群集組成を色素分析ならびにフローサイトメトリーを用いて分析した。また、13 日以降、100 m でナノモルレベル栄養塩のサンプルをこれに追加した。200 m と 13 日以降は 175 m、225 m、500 m を加えた各層では栄養塩サンプルを取得し、凍結保存して持ち帰ったものを陸上研究室にてマイクロモルオーダーで測定した。サンプルは毎日標準時 0:00 (現地時間 9:00、以後標準時に統一) に採取し、加えて概ね 2 日に 1 日 12:00 に、そして、現地時間 6～7 日と 8～9 日にかけて 3 時間おきの 24 時間観測をおこなった。また、12:00 にサンプリングする日の 0:00 のキャストにて、光深度の 50%、10%、5%、1%に相当する 23 m、49 m、74 m、152 m の各層でナノモルレベル栄養塩サンプルを取得し、測定した。光観測は自然蛍光光度計 (IMF-300, Biosphere) を用いて、毎日 2 時に観測した。また、光量は船上に設置された短波放射計 (PSP, Eppley) で測定した。流向流速は、表面はドップラーソナー (DS-30, Furuno Electric) を用いて 1 分間



隔で、31 m 以深からは船底に設置した Acoustic Doppler Current Profiler (ADCP, Teledyne RD Instruments) を用いて 16 m おきに概ね 5 分間隔で測定した。これらの観測値は直前の 3 時間を平均して利用した。

ナノモルレベル栄養塩のサンプルは、希塩酸で満たしておき、直前に Milli-Q 水で洗浄した 100 ml ポリプロピレンボトル (アイボーイ, AsOne) に採取し、直ちに 4°C の冷暗所に保存し、5 時間以内に測定した。また、測定までに 5 時間以上経過する可能性があるものは保存前にクロロホルムを一滴添加し、冷暗所に保存した。また、測定に半日以上経過する可能性がある場合は、-20°C の冷凍庫にて保管した。栄養塩測定時は随時ブランク海水をはさみ、ベースラインを確認した。

色素分析は、取得後すぐにろ過を開始し、ろ過終了後は低温チューブに入れ-80°C の暗所で保管した。フローサイトメトリーで解析するサンプルも採取後、直ちにグルタルアルデヒドにて固定し、液体窒素で凍結し、その後-80°C に移して凍結保存し、陸上研究室に持ち帰り、分析した。

海色衛星 MODIS-aqua から、海面 Chl *a* 濃度、ならびに一日平均 PAR 量を取得した。また、TRMM multisatellite precipitation analysis を用いて、海域の降水時期、降水量を取得した。

### 5.3. 結果

#### 5.3.1. 物理構造

10 m における水温は概ね 29°C 以上であったが、6 日 0:00 ならびに 21 日 9:00~24 日 9:00 にかけて 29°C 以下になった (Fig. 5-1)。また、200 m 付近の水温は 18 日までは 20°C 以上であったが、19 日以降は 20°C 以下になった (Fig. 5-1)。塩分の鉛直分布は 150~200 m にかけて 35 以上の極大が存在した (Fig. 5-1)。10 m における塩分は観測中 33.9~34.3 の間で変動しており、22 日 9:00~24 日 0:00 までは 34 以下まで低くなっ

ていた (Fig. 5-1)。混合層深度は 50~70 m で安定していたが、22~23 日は塩分の低下とともに 25~40 m に浅化した。T-S ダイアグラムは表面の塩分低下以外にほとんど変動がなかった。Brunt-Väisälä 振動数は混合層直下に  $0.01 \text{ s}^{-1}$  の層が広がっており、鉛直的には 50 m 付近から増加し、100~200 m で最も高くなった (Fig. 5-1)。また、0~200 m の水柱平均値は観測期間中徐々に増加していった。

海流は東から西に向かう流れが卓越しており、観測点が北赤道海流の影響を受けている海域であると確認できた (Fig. 5-2)。南北方向では 9~16 日にかけては南からの流れが卓越していたが、他の観測日は北からの流れが卓越していた (Fig. 5-2)。

1% 光量層は 19 日まで概ね 150 m 以深であり、18 日は 175 m まで深化したが、19~20 日は 125~135 m に浅化し、その後は観測終了時まで 150~120 m で変動していた (Fig. 5-7)。光量の絶対量は 21 日、22 日の観測では低くなった。これは船に設置された短波放射計でも同様であった (Fig. 5-3)。

### 5.3.2. 栄養塩環境

N+N 濃度は 75 m 以浅では 12 nM 以下であり、そのほとんどで 5 nM 以下まで枯渇していた (Fig. 5-7)。また、100 m 以深では観測期間中に N+N 濃度が増加していく傾向があった。すなわち、19 日までは 150 m でも 250 nM 以下であったのに対し、それ以降は 500~1000 nM で増加した (Fig. 5-4)。以後、観測中 N+N がほぼ枯渇していた 75 m までを表層と呼び、N+N が増加を始める 100~175 m を亜表層、常に光量が表面の 1% 未満だった 175 m 以深を中層とする。表層での N+N の変動は塩分、水温の変動は伴っていなかった。表層での N+N 濃度の積算値は、ほとんど変動せず、亜表層までの積算値は増大した。

$\text{NH}_4^+$  濃度は 100 nM 以下で変動しており、20 日の SCM で最も高くなった (Fig. 5-4)。鉛直分布は、表層で濃度が低く検出限界以下になることがあったが、亜表層で高くなる

傾向が認められた。N+N 濃度と  $\text{NH}_4^+$  濃度には弱い正の相関が認められたが ( $n=384$ ,  $p<0.05$ )、N+N 変動を伴わない変動もあり、とくに 21~22 日には表面混合層内で 25 nM 以上になる水塊が観測された。事実、表層では  $\text{NO}_3^-$  濃度と  $\text{NH}_4^+$  濃度には有意な関係は認められなかった ( $p>0.1$ ,  $n=236$ )。表層における  $\text{NH}_4^+$  量は航海全体の平均値は  $628 \pm 544$  mmol N m<sup>-2</sup> ( $n=38$ ) であったが、21 日 12:00~25 日 12:00 までは  $1374 \pm 823$  mmol N m<sup>-2</sup> ( $n=7$ ) と増加しており、特に 22 日 24:00 では  $3013$  mmol N m<sup>-2</sup> となった (Fig. 5-5)。

SRP は N+N、 $\text{NH}_4^+$  と異なり表層でも激しい時間的変動が認められた (Fig. 5-4)。すなわち、観測開始時は 50~60 nM で変動していたが、16 日から減少し、18~19 日ならびに 23~26 日にかけて 20 nM 以下まで濃度が低下した。表層では塩分の増加とともに SRP 濃度は増加していた ( $p<0.001$ ,  $n=235$ )。表層の SRP 量は 6~15 日までは  $4.4 \pm 0.2$  mmol P m<sup>-2</sup> ( $n=30$ ) であったが、22~26 日には  $1.4 \pm 0.3$  mmol P m<sup>-2</sup> ( $n=6$ ) まで低下した (Fig. 5-4)。また、濃度の鉛直分布では混合層でも安定しておらず、混合層下部の方が表面よりも濃度が低いこともしばしば認められた。SRP 濃度は N+N の増加にともなって増加しており、表層、亜表層ともに互いの濃度には正の相関が認められた (表層:  $p<0.02$ ,  $n=300$ ; 亜表層:  $p<0.001$ ,  $n=120$ )。表層では SRP 濃度の減少に伴い、 $\text{NH}_4^+$  濃度の増加が認められた ( $p<0.01$ ,  $n=257$ )。

N+N:SRP 比は鉛直方向では、深くなるほど高くなり、亜表層以浅では 6 以下、表層では 1 以下であった (Fig. 5-6)。また、亜表層から深層にかけての SRP 濃度を X 軸に N+N 濃度を Y 軸にプロットした場合、その一次相関式の傾きは 14.5 となった。150 m における N+N 濃度、SRP 濃度は同時に測定した 50 m、75 m のそれぞれの濃度と比較し、N+N 濃度では相関関係は認められず ( $p>0.1$ ,  $n=45$ )、SRP 濃度では負の相関が認められた ( $p<0.001$ ,  $n=45$ )。

$d\text{NO}_3^-/dz$  は栄養塩の鉛直分布が観測中 150~200 m で急激に増加し、200 m では N+N 濃度は 1  $\mu\text{M}$  以上になっていることから、150~200 m までの栄養塩プロファイルの直線

近似で求めた。また、 $N$  は 10~200 m までの平均値を用いた。その結果、 $f_N$  は 16~21 日にかけて一時的に減少するが、ほぼ一定であり、一方、 $f_P$  は減少した (Fig. 5-5)。また、 $f_N:f_P$  比は 16 日までは  $12.7 \pm 2.0 \text{ mol mol}^{-1}$  ( $n=31$ ) だったが、16 日以降  $f_N:f_P$  比は  $18.1 \pm 1.9 \text{ mol mol}^{-1}$  ( $n=13$ ) まで増加した

0 時と 12 時の固定深度で採水したデータを解析したところ、 $N+N$  濃度は 0 m ならびに 5 m で有意な差が認められたが ( $t$ -test,  $p<0.03$ ; Fig. 5-8)、25 m 以深では有意な差は認められなかった。0 m および 5 m における 0 時の平均  $N+N$  濃度はそれぞれ、 $4.4 \pm 2.3$ 、 $3.9 \pm 1.8 \text{ nM}$  (Mean  $\pm$  SD,  $n=21$ ) であったが、12 時は  $3.1 \pm 0.5$ 、 $3.0 \pm 0.3 \text{ nM}$  ( $n=10$ ) とほぼ枯渇していた。 $\text{NH}_4^+$  は混合層内では昼夜の差が認められず、75 m ならびに 100 m で 0:00 の濃度 ( $7.9 \pm 8.3 \text{ nM}$ ,  $14.3 \pm 13.2 \text{ nM}$ ; Fig. 5-8) が 12:00 の濃度 ( $3.3 \pm 1.0 \text{ nM}$ ,  $5.9 \pm 14.3 \text{ nM}$ ) よりも高くなった ( $t$ -test,  $p<0.05$ )。SRP はいずれに深度にも濃度差は認められなかった (Fig. 5-8)。

7~8 日、および 9~10 日におこなった 24 時間観測では、表層では 21 時に  $N+N$  濃度が高くなる傾向が認められた (Fig. 5-9)。一方、 $Z_{mi}$  付近の 150 m では、両日とも 12 時に  $N+N$ 、SRP 濃度のピークが存在した (Fig. 5-9)。また、0:00 にも僅かな濃度上昇が認められた。

### 5.3.3. 植物プランクトン群集動態

観測海域は混合層以深にクロロフィル極大が出現した。クロロフィル極大は 16 日までは概ね 150 m 付近にあったが、16~18 日にかけて浅化し、18 日以降は 130 m 付近になった。Total Chl  $a$  濃度では 0~75 m までは濃度はほぼ一定だったが、SCM ではそれらのほぼ 2 倍以上の濃度になった (Fig. 5-10)。Total Chl  $a$  濃度は各層で観測中に時間変動が認められた。SCM では観測開始時は  $250\sim 300 \text{ ng L}^{-1}$  で変動していたが、11 日までに減少し、その後は 18 日まで約  $200 \text{ ng L}^{-1}$  であった (Fig. 5-10)。さらに 21~24 日

にかけては約  $150 \text{ ng L}^{-1}$  まで低下した。150 m では 18 日までは SCM とほぼ同程度の濃度であったが、それ以降は SCM の浅化にともなって  $100 \text{ ng L}^{-1}$  以下まで減少していた (Fig. 5-16)。一方、表層では 16 日以前は  $25 \sim 75 \text{ ng L}^{-1}$  で変動し、特に 11~14 日は低くなったが、16 日以降は  $50 \sim 150 \text{ ng L}^{-1}$  まで増加していた (Fig. 5-10)。表層の Total Chl *a* 積算値は 6~15 日まで  $3.0 \pm 0.6 \text{ mg m}^{-2}$  だったのに対し、23 日以降は  $6.9 \pm 1.2 \text{ mg m}^{-2}$  まで増加した。一方、200 m までの水中積算値は、航海中大きく変化しなかった。MV Chl *a*、DV Chl *a* 濃度には強い正の相関が認められたが ( $p < 0.001, n = 347$ )、混合層内で MV Chl *a* は 19 日に最も高濃度になったのに対し、DV Chl *a* 濃度は 23 日に最も高くなった (Fig. 5-10)。

補助色素の分布は、MV Chl *a* と正の相関を持つ色素が多く、負の相関を持つ色素は混合層内では検出されるが SCM でほとんど検出されない viol ( $p < 0.001$ ) と myxo ( $p < 0.05$ ) であった。一方、MV Chl *a* と正の相関がある補助色素でも表層と亜表層以深では傾きが異なっていた。MV Chl *a* に対して表層で高く、亜表層で低い割合を持つ補助色素は per、zea、diad で、逆の分布をもつ色素は but-fuco、pras、chl *b* であった。また、perid、zea、diad については MV Chl *a* に対する割合が 18 日から 23 日にかけて減少していた。

補助色素と MV Chl *a* の割合が表層と亜表層以深で大きく異なっていたため、CHEMTAX は表層と亜表層以深で分けて解析した。その結果、珪藻類、渦鞭毛藻類、クリプト藻類以外の群集は SCM で高くなる傾向があった (Fig. 5-11)。0 m~SCM までは原核緑藻類が優占し、Total Chl *a* に対して常に 30% 以上になった (Fig. 5-11)。表層ではシアノバクテリアも多く出現し、同程度になることもあった。真核藻類では、ハプト藻類が最も多く、75 m では全体の 20% を占めることもあったが、SCM ではその割合は減少した (Fig. 5-11)。緑藻類は SCM 以深で群集に占める割合が高く、20~30% に達した (Fig. 5-11)。クリプト藻類は 19 日、21~23 日の表層で 20% 程度まで増加していた。その他の群集は 10% 以下で変動していた (Fig. 5-11)。

フローサイトメトリーから得られたナノシアノバクテリアの細胞数は表面ほどその現存量は高くなる傾向にあった (Fig. 5-12)。また、myxo 濃度も同じく表層で検出され (Fig. 5-12)、また CHEMTAX におけるシアノバクテリア現存量と正の相関が認められた。*Synechococcus* は SCM 直上でその現存量が最も高くなり、表層ではナノシアノバクテリアの現存量より低くなっていた (Fig. 5-12)。*Synechococcus* は表層ではシアノバクテリアの現存量と相関が認められなかったが、亜表層以深では弱い正の相関が認められた ( $p<0.05$ ,  $n=125$ )。また、*Prochlorococcus* と DV Chl *a* 濃度には正の相関が認められた ( $p<0.001$ ,  $n=340$ )。

栄養塩濃度と Total Chl *a* 濃度の関係は、各成分、各層によって異なった。まず、N+N 濃度と Total Chl *a* 濃度は表層では、相関が認められず、Total Chl *a* 濃度が最も高かった亜表層では、観測中、有意な負の相関が認められた。一方、SRP と Total Chl *a* 比は表層で有意な負の相関が認められ、その比は SRP: Total Chl *a* = 1.13 : 1 mol g<sup>-1</sup> だった。また、NH<sub>4</sub><sup>+</sup> は表層では有意な正の相関が認められた ( $p<0.001$ ,  $n=182$ )。表層について群集組成別に見ると、ユーグレナ藻類は N+N 濃度と有意な正の相関が認められたが ( $p<0.03$ )、他の植物プランクトン群集では N+N 濃度と有意な正の相関が認められなかった。一方、NH<sub>4</sub><sup>+</sup> とはユーグレナ藻類以外とは正の相関が認められたが、ユーグレナ藻類とは負の相関があった ( $p<0.03$ )。SRP と MV Chl *a*、DV Chl *a* のどちらも負の相関が認められた ( $p<0.0001$ ,  $n=216$ )。植物プランクトン群集ではユーグレナ藻類以外は負の相関があり、ユーグレナ藻類は正の相関が認められた ( $p<0.01$ ,  $n=215$ )。Myxo は表層で出現し、SRP と負の相関が認められた。また、pheophytin *a* については、表層だけでも、水柱全体でも NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 濃度と正の相関が認められた ( $p<0.01$ ,  $n=182$  and 257, それぞれ)。

MODIS-aqua による海面 Chl *a* 濃度は観測海域では低く 7°N 以南、または 15°N 以上に濃度が 0.05 mg m<sup>-3</sup> を超える水塊が認められた。ただし、17 日から 24 日かけて得られた画像では、観測海域で Chl *a* 濃度が 0.05 mg m<sup>-3</sup> を超える水塊が東西方向 200 km 以上に

わたって広がっていた。

#### 5.4. 考察

栄養塩は採取、保存方法によって濃度が変動することが報告されている（例えば, Hassenteufel et al., 1963; Clementson & Wayte, 1992）。その変動は、保存する容器の材質（Hassenteufel et al., 1963）、保存の前処理（例えば, Parsons et al., 1984; Kattner, 1999）、保存の温度（Kremling & Wenik, 1986）、保存期間（例えば, Clementson & Wayte, 1992）が係わる。ナノモルレベル栄養塩における保管方法の検討例は少ないが、NO<sub>2</sub>濃度を測定する場合は-20°Cでの冷凍保管が薦められている（Dore & Karl, 1996）。本研究では、クロロホルムを一滴入れ4°Cの暗所で保存した場合と-20°Cで凍結保存した場合のN+N、NH<sub>4</sub><sup>+</sup>、SRP濃度差は最大で3 nMで、変動の傾向は認められなかった。また、採取後直ちに測定したサンプルとクロロホルムを一滴入れ4°Cの暗所で1時間ほど保存した場合の濃度差は最大2 nMであり、これにも濃度差の違いは認められなかった。したがって、本研究では栄養塩採取後の処理の違いによる栄養塩濃度の違いは無かったとみなす。

##### 5.4.1. SRP 濃度変動

表層栄養塩の濃度変動で最も顕著なのは、16日以降のSRPの減少である。SRPの表層内2.9 mmol P m<sup>-2</sup>の減少が全て植物プランクトンによってN:P=16:1で消費されたと仮定すると、NはPに対して46.0 mmol N m<sup>-2</sup>の過剰な供給が必要となる。この栄養塩変動と同期的に、myxoの増加（Fig. 5-12）、亜表層からの渦拡散による供給量の変化（Fig. 5-7）、塩分の低下が起きた（Fig. 5-1）。

myxoは*Trichodesmium*の指標色素であるが（Carpenter et al., 1993）、本研究ではmyxoとナノシアノバクテリアに正の相関が認められた（データ省略）。東シナ海から単離されたナノシアノバクテリア培養株についての色素分析からはmyxoが検出され（増田,

私信)、この培養株からは窒素固定活性が検出されている(増田, 2010)。したがって、海水中の myxo の増加は窒素固定生物の増加を意味し、myxo と SRP 濃度と負の相関が認められることから (Figs. 5-1 & 5-4)、窒素固定の活発化による SRP の消費が示唆される。事実、重窒素法によって測定された窒素固定速度は、この時期に増加傾向にあり、19 日の 23 m で  $15.1 \text{ nmol N L}^{-1} \text{ d}^{-1}$  で最大になった(塩崎, 私信)。重窒素法の結果から、6~26 日の 21 日間で、窒素固定によって供給された窒素量は  $4.8 \text{ mmol N m}^{-2}$  と計算された。また、この方法では固定された窒素の <10~84% が溶存態になるため (Konno et al., 2010)、実際の窒素固定量を過小評価している。このうち、西部北赤道海流付近の測点では <10~14% であるため (Konno et al., 2010)、窒素固定量は 1.16 倍に増える可能性がある。したがって観測期間中に窒素固定によって供給されている窒素は多く見積もって  $5.6 \text{ mmol N m}^{-2}$  と計算され、これは SRP 変動に必要な窒素のうちの 12% を占めることになる。

次に、亜表層の栄養塩変動にともない、栄養塩躍層からの渦拡散による供給量  $f_N:f_P$  比が観測中に変化した (Fig. 5-7)。すなわち、16 日までは  $f_N:f_P$  比は  $12.7 \pm 2.0 \text{ mol mol}^{-1}$  ( $n=31$ ) だったが、16 日以降  $f_N:f_P$  比は  $18.1 \pm 1.9 \text{ mol mol}^{-1}$  ( $n=13$ ) まで増加した。レッドフィールド比と考え合わせると、表層への栄養塩供給は P 過剰から N 過剰になったと示唆される。この変動がおきた要因としては、亜表層における光制限が示唆された。亜表層では内部波といった物理過程の擾乱により下層から栄養塩が供給されるが、それは海面高度の低下、塩分の増加とともに生じる (Sakamoto et al., 2004; Johnson et al., 2010)。しかし、本研究点では密度の変化に伴った栄養塩濃度の増加ではなく、同密度内で栄養塩濃度が増加していた (データ省略)。一方、1% 光量深度が浅化していること (Fig. 5-4)、また亜表層では  $N+N$  濃度と Total Chl *a* 濃度に負の相関があったことから (データ省略)、亜表層において光制限により植物プランクトンが栄養塩を消費できないことが示唆された。これは、亜表層における基礎生産は、 $N+N$  濃度が増加し始め



た 17 日から減少していることから支持される（塩崎, 私信）。したがって、乱流エネルギー散逸率  $\varepsilon$  が大きく増加した可能性は低く、下層からの供給量について成層が発達した海域の代表的な渦拡散係数 ( $K_z$ ) を適用することができる。 $K_z$  は成層が発達した海域  $10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$  のオーダーであることから（塩崎ら, 2009）、 $K_z$  を  $10^{-6} \sim 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$  とし、N の過剰な供給量を計算すると、18～26 日での過剰な N 供給量は  $6.7 \sim 670 \mu\text{mol N m}^{-2}$  となった。これは見積もられた過剰な N 供給のうちの 1.5% 以下であり、下層からの供給の差は、本章で観測された表層の栄養塩変動に影響がないことが示唆される。

最後に、塩分の低下が観測された際に、周辺海域で降雨が認められたため、含まれる窒素源を利用し SRP が消費され、低塩分・低 SRP 水塊が形成された可能性が考えられる。船上に設置された静電式降雨計では、20～21 日にかけて激しい降雨が記録された（データ省略）。雨水は降水後 3 時間、表面 2 m 以浅にとどまり、降水後 3～9 時間後に鉛直混合が盛んになることで下層へ広がる（Wijesekera et al., 2003）。また、その低塩分水塊は最終的にパッチ外の混合層深度の 3 分の 2 程度の深度まで到達し、降水後 13 時間で消滅すると計算されている（Wijesekera et al., 2003）。しかし、船上で降雨が観測されたのは 20～21 日にかけてのみであり、低塩分水塊が形成されていた 22 日比較して 1 日以上ずれている。これについて、stn. P04 付近では平均流速  $0.2 \text{ m s}^{-1}$  で西向きに流れており（Fig. 5-2）、また、パッチが形成されている時間が降雨後 3～13 時間であると仮定するならば、低塩分水塊は降雨が起きた点から 2.1～10 km 移動する。すなわち、降雨は船上ではなく、東に離れた 2～10 km で起きたと考えられた。TRMM による  $11.5 \sim 12.5^\circ\text{N}$ 、 $135 \sim 135.5^\circ\text{E}$  の範囲の観測では 22 日 9:00 ならびに 23 日 13:00～18:00 で降雨が記録され、降雨によって低塩分水塊が形成され、測点まで流されてきたことが示唆される。また、 $11.5 \sim 12.5^\circ\text{N}$ 、 $135 \sim 135.5^\circ\text{E}$  の積算降雨量は 18 日以降徐々に増加し、21 日に急激に増加し最終的に 157 mm となった。

本研究では、塩分の低下に伴う  $\text{N}+\text{N}$  の増加は認められず、 $\text{NH}_4^+$  の増加が認められた

(Figs.5-1 & 5-4)。一方、4章でのフィリピン海の結果と異なり、表面の低塩分水塊で Total Chl *a* が高くなっており、もし、降雨による窒素型栄養塩の供給があったとすると、それを利用して植物プランクトンが増加している局面であると考えられた。降水中の窒素型栄養塩濃度は6月における沖縄・辺戸岬では  $\text{NO}_3^-$  は  $3.1 \sim 9.9 \mu\text{M}$ 、 $\text{NH}_4^+$  は  $1.6 \sim 7.4 \mu\text{M}$  で変動し (Wet deposition data: <http://www.eanet.cc/product/index.html>)、南鳥島では  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NH}_4^+$  とともに  $2.1 \mu\text{M}$  (Hara et al., 2003)、ハワイオアフ島では  $\text{NO}_3^-$  は  $0.8 \sim 2.1 \mu\text{M}$ 、 $\text{NH}_4^+$  は  $1.5 \sim 1.9 \mu\text{M}$  で変動していた (National Trends Network, <http://nadp.sws.uiuc.edu/NTN>)。さらに、大気中の  $\text{NO}_3^-$  濃度は4月から5月にかけての日本からハワイまで外洋域ではほぼ一定である (Uemastu et al., 1995)。また、大西洋外洋域  $50^\circ\text{N} \sim 50^\circ\text{S}$  の範囲において降水中の  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NH}_4^+$  濃度はそれぞれ  $<0.2 \sim 72 \mu\text{M}$  (mean:  $5.3 \mu\text{M}$ )、 $<0.1 \sim 68.4 \mu\text{M}$  (mean:  $5.2 \mu\text{M}$ ) であったことが報告されている (Baker et al., 2010)。したがって、本研究海域でも降水中に数  $\mu\text{M}$  の  $\text{NO}_3^-$  ならびに  $\text{NH}_4^+$  が含まれていると示唆される。観測海域周辺で降水中の  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NH}_4^+$  濃度の報告例はないため、本章では小笠原諸島父島 ( $27^\circ 05' \text{N}$ ,  $142^\circ 13' \text{E}$ ) の同年同月のものと同じと仮定し、 $\text{NO}_3^-$  は  $2.8 \mu\text{M}$ 、 $\text{NH}_4^+$  は  $0.6 \mu\text{M}$  とした (Wet deposition data: <http://www.eanet.cc/product/index.html>)。TRMM による降雨量は  $157 \text{ mm}$  なので、降雨による窒素供給量は  $533 \mu\text{mol N m}^{-2}$  となる。これは、算出した窒素量の  $1.2\%$  であり、SRP の変動をほとんど説明できなかった。

ここまで、本研究の栄養塩変動が閉鎖系での収支の結果と考えてきたが、その結果、窒素の過剰な供給により、SRP 濃度の減少の  $15\%$  を説明できたが、残りの  $85\%$  については説明が出来なかった。また、表層の SRP 濃度と Total Chl *a* 濃度には負の相関が認められたが、その SRP: Total Chl *a* 比は  $1.13 \text{ mol g}^{-1}$ 、すなわち  $41.6 \text{ g g}^{-1}$  であり、植物プランクトンの  $2 \text{ g g}^{-1}$  (Antia et al., 1963) と比較すると大きな差があった。したがって、SRP の粒子化では説明できないことが示唆される。他にも栄養塩変動の要因として大気からの乾性沈着 (Eppley et al., 1990)、また粒子による SRP の沈着除去 (Krom et al., 1991;

Karl & Tien, 1992)、現場群集の N:P 利用比の変化、DON の利用といった可能性が考えられる。まず、乾性沈着について、太平洋上または太平洋の島での大気中の  $\text{NO}_3^-$  濃度は  $100\sim 300\text{ ng m}^{-3}$  であるのに対し (Prospero & Savoie, 1989; Uematsu et al., 1995)、リン濃度は  $7.3\text{ ng m}^{-3}$  以下であり (Furutani et al., 2010)、窒素の過剰な供給が期待される。また、窒素沈着量は 10 月の西部北太平洋で  $17.8\text{ }\mu\text{mol N m}^{-2}\text{ d}^{-1}$  (Nakamura et al. 2005)、観測域ではモデル計算から年間で  $10\sim 15\text{ mmol N m}^{-2}\text{ year}^{-1}$  と推定されており (Duce et al., 2008)、一方、リン沈着量はモデル計算より年間で  $0.06\text{ mmol P m}^{-2}\text{ year}^{-1}$  以下と報告されていることから (Mahowald et al., 2008)、窒素の余剰は降雨による供給と同程度と考えられ、本研究の栄養塩変動の主要因とは成り得ない。

粒子による吸着の効果については、地中海における実験では粒子の種類によって異なるものの、鉱物粒子の添加により、水中の  $\text{PO}_4^{3-}$  が 4 時間ほどで  $30\sim 40\%$  を吸着除去される可能性があることが報告している (Herut et al., 1999)。しかし、粒子内のリンの溶出も同時に起きるため、その効果はほとんどないと考えられる (Herut et al., 1999; Pan et al., 2002)。群集の N:P 利用比の変動と DON の利用能について、本航海でおこなった栄養塩添加培養実験では、N 添加区での N:P 利用比は  $10\sim 16\text{ mol mol}^{-1}$  であり蛍光は認められず、また  $\text{N}+\text{N}$ 、 $\text{NH}_4^+$  が枯渇した海水では SRP の減少は認められなかった (増田, 2010)。したがって、本研究海域を閉鎖系と仮定した場合、SRP 濃度の低下は説明できず、他の海域からの低 SRP 水の移流の影響が強く示唆される。

移流の源水については、観測海域は陸域からかなり離れていることから、沿岸水の可能性は無視できる。観測点の流速が、観測点の周囲でもほとんど変わらないと仮定すると、5 日 0:00～28 日 0:00 にかけての潮流の流速から東西方向では観測点 ( $12^\circ\text{N}$ ,  $135^\circ\text{E}$ ) から東西方向には  $900\text{ km}$ 、南北方向では  $500\text{ km}$  ほどの範囲の水が流れ込んだ可能性があり、また、流向も変わらないと仮定すると、 $9.7^\circ\sim 14.3^\circ\text{N}$ 、 $134.8^\circ\sim 142.9^\circ\text{E}$  の範囲の水が流れこんだ可能性がある。ここで、範囲内の SRP 濃度は東西方向よりも南北方向

に顕著な変動があるため (Hashihama et al., 2009)、南北方向の水塊の移動について考える。

135°E 付近を南北方向での塩分の変動は、ドルドラム塩分フロントが存在し (Roden, 1975)、表面塩分が 34 以下になる水塊は 137°E 上では 5~10°N に存在する (Kimura & Tsukamoto, 2006)。塩分フロントの位置は ENSO イベントによって南北方向に移動するが (Kimura et al., 2001; Kimura & Tsukamoto, 2006)、2008 年 4 月ならびに 8 月の気象庁による観測では、137°E 上で塩分フロントは 8~10°N に存在した (データ省略)。したがって、このドルドラム塩分フロント以南の水塊の移流によって 12°N、135°E における低塩分・低 SRP を生じさせた可能性があるが、SRP 濃度の減少は北からの流れが卓越しているときに生じており、フロント以南の水が流されてきた可能性は低い。一方、12°N より北側では SRP 濃度は北太平洋亜熱帯循環中央部に向かって減少する (Hashihama et al., 2009; Kitajima et al., 2009)。その減少傾向は観測によって異なっているが、10°N では 75~80 nM であった SRP 濃度が、15°N ではそれぞれ 40~60 nM になっていた (Hashihama et al., 2009; Kitajima et al., 2009)。したがって、本研究域では南北に SRP 濃度勾配があり、南北の水塊の移動によって表層の SRP 濃度は 30 nM 程度の変動する可能性がある。

ここで西部北太平洋の東西では SRP 濃度は変動しないと仮定し、10°N~14°N の SRP 濃度勾配と緯度方向の流速から水平移流による SRP 濃度の供給量を計算する。水平移流による SRP 供給速度 ( $\Delta SRP^{adv}(t)$ ) について Ishii et al. (2001) と同様の以下の計算式から求めた。

$$\Delta SRP^{adv}(t) = -v(t)(\partial SRP / \partial y)$$

ここで  $v(t)$  は緯度方向 0.5°ごとの平均流速で、 $\partial SRP / \partial y$  は同じく緯度方向 0.5°おきの表

面平均 SRP 濃度の勾配であり、ここでは定数とする。流速は緯度方向の流れに限定し、一日当たりの供給量を計算した。その結果結果、表面の SRP 濃度と正の相関が認められた ( $p<0.001, n=44$ )。すなわち、SRP 濃度は緯度方向の水平移流の影響を受けてその濃度が変動していることが強く示唆される。

さらに、MODIS-aqua による Chl *a* の分布から、高 Chl *a* 水塊は 15°N 付近、5°N 以南に広がっていた。この高 Chl *a* 海域は SRP 濃度が低い海域と空間的に一致することから、高 Chl *a* 水塊の移動とともに低 SRP 水塊が移動すると考えられる。さらに、13 日付近では 15°N 付近にあった高 Chl *a* 水塊が 21 日前後には移動しているように認められることより、低 SRP 水が水平移流によって供給されたと示唆される。

#### 5.4.2. $\text{NH}_4^+$ 濃度変動

表層の  $\text{NH}_4^+$ 濃度は SRP 濃度の減少、Total Chl *a* 濃度の増加とともに増加していた (Fig. 5-4)。 $\text{NH}_4^+$ 濃度は消費と供給のバランスを反映するため (Johnson et al., 2007)、 $\text{NH}_4^+$ 濃度の増加は供給量の増加、消費量の低下、もしくはその両方が同時に発生した可能性がある。 $\text{NH}_4^+$ の供給源として植物プランクトン、特に窒素固定生物からの溶出、バクテリアによる DON の分解、動物プランクトンによる摂食と排出、ネクトンによる排出が報告されている (Bronk & Steinberg, 2008)。消費について、 $\text{NH}_4^+$ は植物プランクトンと従属栄養性バクテリアによって取り込まれ (Mulholland & Lomas, 2008)、取り込み速度は  $\text{NO}_3^-$ 濃度が高いほど遅くなることが報告されている (Dortch, 1990)。

表層において  $\text{NH}_4^+$ 濃度は Total Chl *a* 濃度と正の相関が認められたことより、 $\text{NH}_4^+$ の供給、消費共に活発になったことが示唆される。貧栄養海域ではクロロフィル濃度と  $\text{NH}_4^+$ 濃度に正の相関があり (Brzezinski, 1988)、系内の窒素供給量が高まり、それが  $\text{NH}_4^+$ 濃度に反映していると示唆される。また、前述のように、観測後半には降雨、下層からの供給、窒素固定によって表層への窒素供給量が増加しており、また、基礎生産量も

増加している（塩崎，私信）。一方で、硝酸取り込み速度、窒素固定速度、基礎生産量から求めた  $f$ -ratio（Shiozaki et al., 2009）は 16 日までは  $0.31 \pm 0.11$  ( $n=24$ ) だったのが 17 日以降  $0.15 \pm 0.1$  ( $n=16$ ) まで低下した（塩崎，私信）。これは、表層で再生生産が高まったことを示しており、再生生産のための主要な栄養塩は  $\text{NH}_4^+$  であるため（Eppley, 1981）、 $\text{NH}_4^+$  の消費が盛んであったことが示唆され、それにバランスする供給も盛んになったと示唆される。したがって、 $\text{NH}_4^+$  の供給と消費量の増加から濃度の増加が観測されるようになったと考えられる。

22 日 0:00 の高  $\text{NH}_4^+$  水塊では、特に  $\text{NH}_4^+$  の消費と供給に差があったと示唆される。その要因の一つとして 21 日の基礎生産量の大きな減少が考えられた。すなわち、19 日以降、21 日を除いて基礎生産量は表層では平均  $36 \pm 0.1 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  ( $n=3$ ) だったのに対し、21 日は  $20 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  となった（塩崎，私信）。この基礎生産量の低下は、21 日に降雨が強く光量が著しく低いことから（Fig. 5-3）、光制限によると示唆された。ここで、レッドフィールド比から  $\text{C:N}=6.6:1$  とすると、基礎生産量の低下は窒素量に換算すると  $2.5 \text{ mmol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  の減少となった。これは 21 日 0:00 から 22 日 0:00 の表層  $\text{NH}_4^+$  量の増加と一致する。したがって、植物プランクトンに利用されず、残存した窒素が  $\text{NH}_4^+$  として検出されたと考えられる。本観測点は北赤道海流上にあり、水が移動しているため、低基礎生産・高  $\text{NH}_4^+$  水塊が流入した可能性がある。流速は平均して  $0.2 \text{ m s}^{-1}$  であり、水塊の移動距離は一日あたり 20 km 程度であるが、航海中のドップラーレーダーによる降雨の状況から 21 日は周辺 50 km で常に降雨があったことを示しており、光制限による基礎生産の低下は数十 km 以上の規模で起きたと示唆され、水の移動距離よりも大きいため  $\text{NH}_4^+$  の変動について時間的な変動を捉えたと言える。

しかし、同時に測定された  $\text{NO}_3^-$  取り込み速度、窒素固定速度についても減少しており、その結果、基礎生産の低下のほとんどは新生産の低下によることが示唆された。すなわち、基礎生産が減少した影響が直接、栄養塩動態に影響を及ぼすと仮定すると、水

中には  $\text{NO}_3^-$  が残存し、 $\text{NH}_4^+$  はほぼ枯渇すると考えられるが、実際の観測では  $\text{NO}_3^-$  濃度にほとんど変動はないという矛盾が生じた。この矛盾については本研究では説明できなかった。

#### 5.4.3. 栄養塩濃度の日周変動

観測された栄養塩の日周変動のうち、まず  $\text{N+N}$  濃度変動は表面付近でおきたものであった (Fig. 5-8)。北大西洋亜熱帯海域表層ではナノモルレベルでの  $\text{NO}_3^-$  の日周変動が硝化によって生じていることが報告されている (Eppely et al., 1990; Eppley & Koeve, 1990)。本研究における水柱あたりの  $\text{NO}_3^-$  取り込み速度は  $1.0 \pm 0.3 \text{ mmol N m}^{-2}$  であり (塩崎, 私信)、成層が発達した亜熱帯外洋域での渦拡散による  $\text{NO}_3^-$  供給量が  $10^{-2} \sim 10^{-1} \text{ mmol N m}^{-2}$  のオーダーであることから (Shiozaki et al., 2011)、本研究海域でも硝化による硝酸塩供給があることが示唆される。したがって、本研究における  $\text{N+N}$  濃度の朝と夜間の差は硝化によって生じた可能性がある。

硝化以外による表層の栄養塩変動について 1) 水中を上昇してくる粒子・気泡に吸着して下層から栄養塩が供給される、2) ラングミュア循環、3) プランクトンの鉛直移動、4) 大気降下物、5) 光化学的過程の可能性があると提示されている (Haury et al., 1994)。このうち、日周変動に寄与するのは、3) ならびに 5) である。

まず、3) について、Haury et al. (1994) は動物プランクトンによる供給を想定していたが、 $\text{NO}_3^-$  の供給は植物プランクトンによってもおこなわれることが示唆される (Longhurst, 1989; Villareal et al., 1993)。例えば、珪藻 *Rhizosolenia* は 1.5~3 日かけて栄養塩躍層以深まで沈降し、 $\text{NO}_3^-$  を細胞内に蓄積し、表面まで 1.5~3 日かけて浮上する (Villareal et al., 1996)。*Rhizosolenia* 以外にも珪藻 (*Ethmodiscus*)、渦鞭毛藻 (*Pyrocystis noctiluca*)、プラシノ藻 (*Halosphaera*) でも鉛直移動をおこなう種があることが報告されている (Villareal & Lipschultz, 1995; McKay et al., 2000)。また、本研究の 5 m 以浅の

植物プランクトンについてその現存量を 0:00 と 12:00 で比較したところ、Total Chl *a*、珪藻類、渦鞭毛藻類、シアノバクテリア、について、いずれも 0:00 が高くなった ( $p < 0.01$ , それぞれ  $n=40$  and  $20$ )。したがって、植物プランクトンが鉛直移動を行い、それによって表面へ  $\text{NO}_3^-$  を供給した可能性は排除できない。*Rhizosolenia* と *Ethmodiscus* の細胞内  $\text{NO}_3^-$  濃度は 10 mM 程度であり、*Ethmodiscus* は  $3 \sim 10 \text{ nmol NO}_3^- \text{ cell}^{-1}$  の  $\text{NO}_3^-$  を含有している (Villareal & Lipschultz, 1995)。Villareal & Lipschultz (1995) が報告している Chl *a* 量は  $6.1 \text{ ng cell}^{-1}$  であったため、Chl *a* 当たりの  $\text{NO}_3^-$  量は平均  $1.1 \text{ nmol NO}_3^- \text{ ng}^{-1} \text{ Chl } a$  と計算される。CHEMTAX から得られた珪藻類、*dynoflagellates* が全て鉛直移動する種で、クロロフィル当たりの  $\text{NO}_3^-$  濃度が計算から得られた値と仮定すると、昼夜の差は  $1.3 \text{ ng Chl } a \text{ L}^{-1}$  であったので、 $\text{NO}_3^-$  が 1.4 nM ほど異なる可能性がある。0 m における 0:00 と 12:00 の  $\text{NO}_3^-$  濃度の差が 1.3 nM であることから、細胞内の  $\text{NO}_3^-$  濃度の差が表面の  $\text{NO}_3^-$  濃度の日周変動に現れた可能性がある。

しかし、栄養塩測定をするにあたり 20  $\mu\text{m}$  のメッシュでろ過してあるため、大型の珪藻で直径が数 mm ある *Ethmodiscus* や *Rhizosolenia* は (Round et al., 1990)、細胞内の  $\text{NO}_3^-$  濃度がそのまま水中の栄養塩変動として影響を及ぼす可能性はなく、 $\text{NO}_3^-$  が細胞外に出る必要がある。植物プランクトンは強光に対して  $\text{NH}_4^+$  や DON を細胞外に放出することは報告されているが (Mehler reaction; Wannicke et al., 2009)、珪藻類についてはこの反応系はないことが報告されている (Lomas & Glibert, 1999)。このため、植物プランクトンによる供給を考えるならば、今後 20  $\mu\text{m}$  以下画分にどのように  $\text{NO}_3^-$  が供給されるかについて調べる必要がある。

5) について UV-B が溶存有機物を分解することが報告されている (例えば, Palenik et al., 1991; Naganuma et al., 1996)。これによって、表面に栄養塩が供給される可能性がある。一方で、紫外線は  $\text{NO}_2^-$  を分解し、濃度を減少させることも報告されている (Zafirou et al. 1979)。さらに、光が  $\text{NO}_3^-$  供給にどのような影響を与えているかは本研究ではわ



からず、今後、研究していく必要がある。

75～100 m における  $\text{NH}_4^+$  の 0:00 における増加について (Fig. 5-8)、 $\text{NH}_4^+$  濃度は消費と供給のバランスを反映しているため (Johnson et al., 2007)、供給の増加、消費の低下のいずれかが考えられる。24 時間観測における結果も、0～200 m における  $\text{NH}_4^+$  量は日中の 3:00～8:00 ( $468 \pm 128 \mu\text{mol N m}^{-2}$ ;  $n=5$ ) より夜間から朝にかけての 17:00～0:00 ( $1012 \pm 430 \mu\text{mol N m}^{-2}$ ;  $n=9$ ) が有意に高く、夜間に  $\text{NH}_4^+$  濃度が高くなることが示唆された。まず、消費量の低下について、本研究の 75 m における Total Chl *a* 濃度に 0:00 と 12:00 に有意な差はなく、亜熱帯海域の  $\text{NH}_4^+$  取り込み速度は昼夜に大きな差がない (Glibert et al., 1988)。したがって、消費量には昼夜に差がないことが示唆される。一方、供給として、動物プランクトン及びネクトンの現存量は日周鉛直移動があることが知られており、西部太平洋熱帯域 160 m 以浅では、昼間と夜間のメソ動物プランクトン現存量は 1.4 倍、マイクロネクトンは 2 倍、夜間のほうが高い (Hidaka et al., 2001)。また、マイクロネクトンは 80～120 m の現存量が最も高くなった (Hidaka et al., 2001)。動物プランクトン、ネクトンによる摂餌、排出は  $\text{NH}_4^+$  の供給源にとって重要であることから (Bronk & Steinberg, 2008)、供給量が増加したことが示唆される。Steinberg & Saba (2008) によると、動物プランクトンならびにネクトンは自身の N 含有量のうち 0.1～10% を一日で溶存態として排出し、C:N 比は 1.7～16.6 である。Hidaka et al. (2001) の夜間の動物プランクトン・ネクトンの増加は 0～160 m で約  $4000 \text{ mg C m}^{-2}$  であることから、夜間における溶存態窒素の増加は  $10^{-1} \sim 10^3 \text{ nM}$  の増加が期待され、ナノモルレベルの  $\text{NH}_4^+$  変動に寄与する可能性がある。

6～9 日にかけての 24 時間観測における 150 m 付近の  $\text{NO}_3^-$  濃度の変動は、密度の変動を伴い、 $\text{NO}_3^-$  濃度の上昇は 12 時間おきに起きていた (Fig. 5-9)。したがって、潮汐によって生じている可能性が高い (Karl, 1999)。グアム ( $13.33^\circ\text{N}$ ,  $144.66^\circ\text{E}$ )、Ulithi 島 ( $10.03^\circ\text{N}$ ,  $139.77^\circ\text{E}$ )、パラオ ( $7.05^\circ\text{N}$ ,  $134.27^\circ\text{E}$ ) におけるそれぞれの満潮時刻、なら

びに干潮時刻はほぼ一致しており (<http://tbone.biol.sc.edu/tide/index.html>)、本研究での 150 m 付近での密度変動と同期していた。したがって、潮汐によって、密度が高く  $\text{NO}_3^-$  濃度が高い水塊が垂表層まで入ってきたと示唆される。

#### 5.4.4. 下層の栄養塩変動の表層への影響

東シナ海からフィリピン海の海域にかけては、下層からの栄養塩供給速度の違いが、表層の栄養塩濃度がナノモルレベルで変動することが示唆された (4 章)。しかし、本章の結果では表層の  $\text{N+N}$ 、 $\text{SRP}$  濃度は下層の各濃度と正の相関は認められない。したがって、下層からの栄養塩の供給が表層のナノモルレベルでの変動を直ちに生じさせるわけではないと示唆され、栄養塩の鉛直分布が表層に反映されるには時間的に安定している必要があると示唆される。

また、下層からの栄養塩供給は、 $\text{SCM}$  で植物プランクトンに消費され、その余剰分が表層に供給される (Masuda et al., 2010)。その  $\text{N:P}$  比は本研究海域では  $\text{N:P}$  の傾きより 14.5:1 と示唆された。これは Mcallister et al. (1961) と一致した。また、表層での栄養塩変動には下層からの栄養塩供給だけでなく、 $\text{SCM}$  付近での基礎生産、特に新生産による消費も加えて考える必要がある。観測中の基礎生産速度は  $\text{SCM}$  付近である 150 m では観測後半に栄養塩の増加とともに低下しており (塩崎, 私信)、さらに、有光層深度が浅化していることから、光制限によって栄養塩の取込が抑制されたことが示唆された。一方、 $\text{SCM}$  よりも浅い 75 m 付近では、22 日以降、基礎生産は増加したが、硝酸塩取込速度は低下した (塩崎, 私信)。さらに、75 m 付近では  $\text{N+N}$  濃度はほぼ 10 nM 以下であったため、75~150 m までの間で  $\text{N+N}$  がほとんど取り込まれ、枯渇することが示唆される。

#### 5.4.5. 栄養塩濃度変動の生物生産への影響

定点観測では<12 時間~10 日規模の栄養塩濃度変動が認められた。Karl & Letelier (2008) によるモデルであてはめるならば、観測期間中にあった変動は「control」から「stage II」への変動であるとみなすことができる。

Stage I の局面では下層からの栄養塩供給が重要であるが、潮汐の影響が認められた  $\text{NO}_3^-$  濃度の変動について、 $\text{NO}_3^-$  取り込み速度とは正の相関があるものの、植物プランクトン群集への影響はほとんどなかった。亜表層においては  $\text{N}+\text{N}$  濃度と緑藻類と正の相関が認められたが（データ省略）、緑藻類は 1% 光量層以深で多かったため、 $\text{N}+\text{N}$  の供給により増加したのではなく、下層から栄養塩と共に来たと示唆された。Stage II への移行するきっかけは本研究では分からなかった。

Stage II への移行、すなわち SRP の減少の要因としては、栄養塩の移流による減少を除けば窒素固定によって引き起こされていると考えられた。表層の窒素固定速度と有意な正の相関が認められたのは、シアノバクテリア、珪藻類、クリプト藻類 ( $n=10, p<0.01$ , それぞれ 0.02, 0.03) であり（データ省略）、これらが窒素固定と強く関わっている可能性がある。一方、珪藻類は窒素固定性シアノバクテリアである *Richelia intracellularis* と共生する種があることが報告されている（例えば, Villareal, 1991; Gomez et al., 2005）。したがって、これらの群集の増加は窒素固定速度の増加を促すと示唆される。

一方で、SRP 濃度の減少に伴い、シアノバクテリアの Total Chl *a* へ占める割合は有意に減少しており、代わりに原核緑藻類と渦鞭毛藻類の割合が有意に増加していた（データ省略）。*f*-ratio から計算した再生生産速度とはペラゴ藻類、クリプト藻類、渦鞭毛藻類、ハプト藻類、原核緑藻類が正の相関が認められた ( $n=10, p<0.01$ )。したがって、これらの植物プランクトンは再生生産が卓越した環境で優占種になると示唆される。事実、これらの群集と  $\text{NH}_4^+$  濃度は正の相関が認められた。すなわち、観測海域の植物プランクトン群集では、シアノバクテリアによる窒素固定によって窒素源が供給され、そ

れによって窒素量が増加し、 $\text{NH}_4^+$ が増加し、それを利用してペラゴ藻類、クリプト藻類、渦鞭毛藻類、ハプト藻類、原核緑藻類という群集が増加していくという時間変動がおきると示唆される。

以上から栄養塩変動と植物プランクトン群集の変動についてまとめる。N+N 濃度の増加は新生産の増加につながるが、植物プランクトンの増加、群集の変動についてはその影響は本研究からは明らかにならなかった。しかし、窒素固定に好適な環境が形成されることによってシアノバクテリアや珪藻が増加を始め、また系内で再生栄養塩が増加する。再生栄養塩が増加すると、窒素固定を行わない小型の植物プランクトンが増加し、Chl *a* が増加しブルームを形成していくことが示唆された。

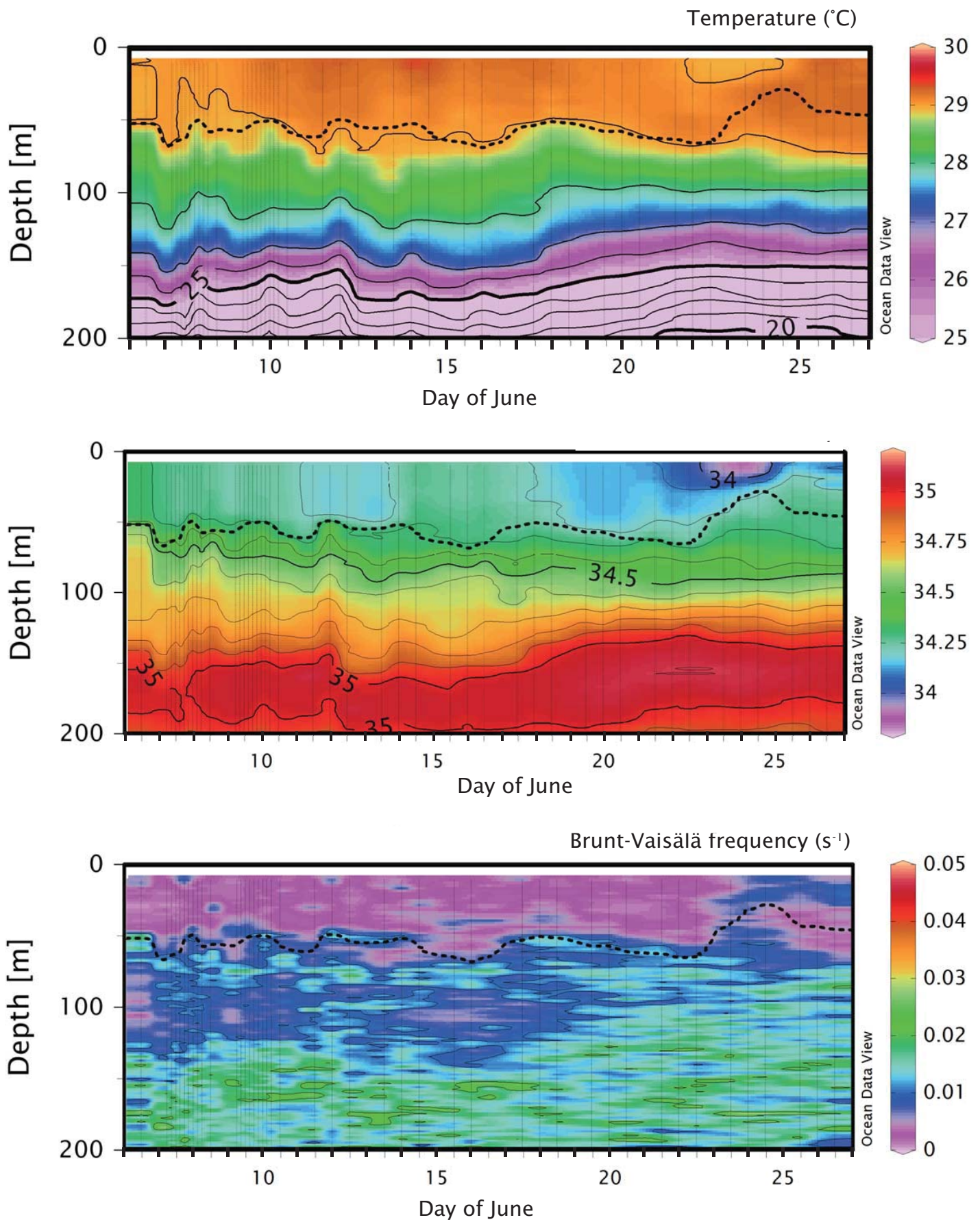


Fig. 5-1 Depth section for temperature, salinity and Brunt-Väisälä frequencies ( $N$ ) at the stn. P04 ( $12^{\circ}\text{N}$ ,  $135^{\circ}\text{E}$ ). Gray thin and black dot lines denote the observation times and mixed layer depth ( $Z_m$ ), respectively.

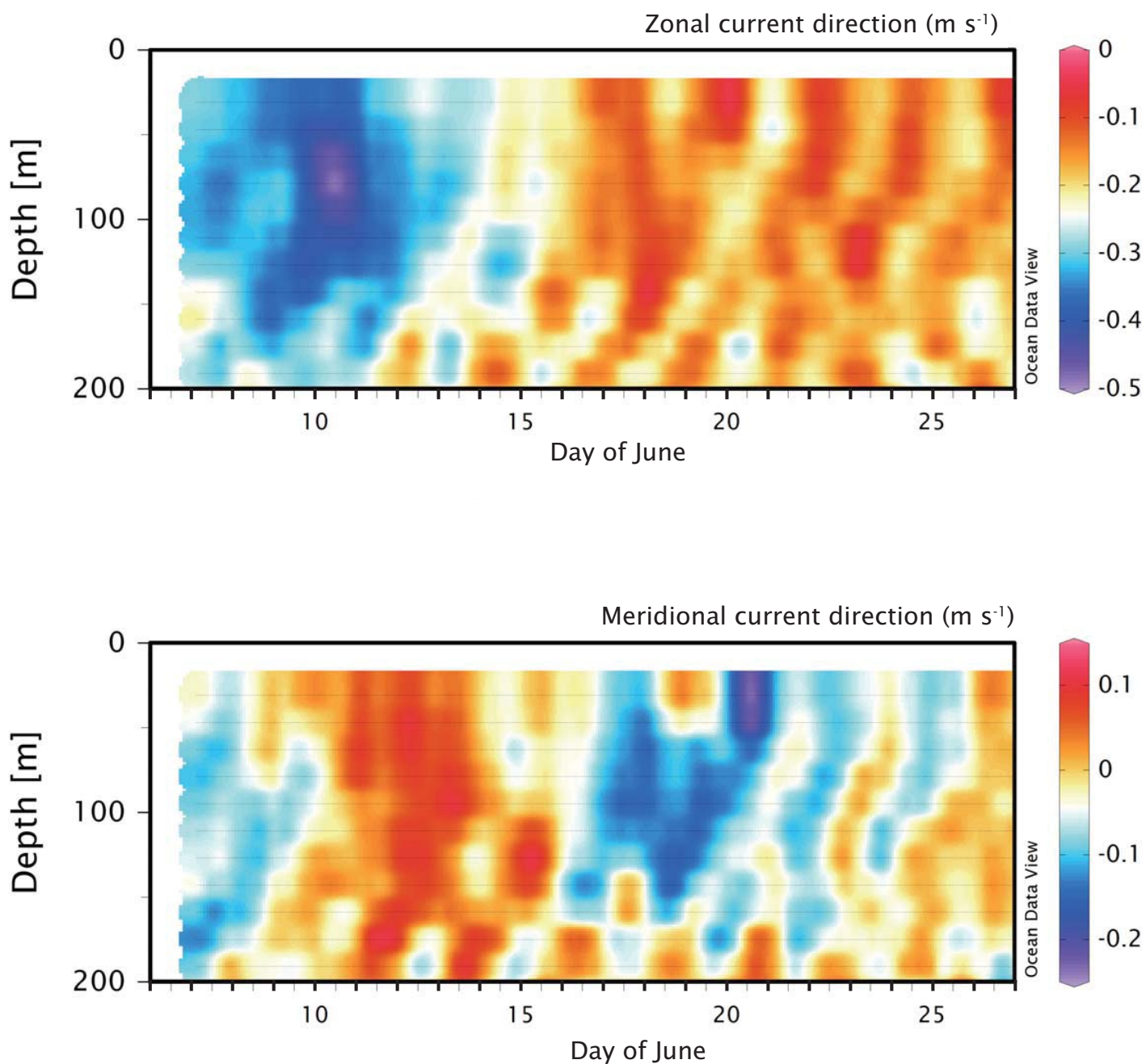


Fig. 5-2 Distribution of zonal current speed and meridional current speed at the stn. P04. Positive and negative values denote that water flows eastward and westward in the upper panel, and northward and southward in the bottom panel, respectively.

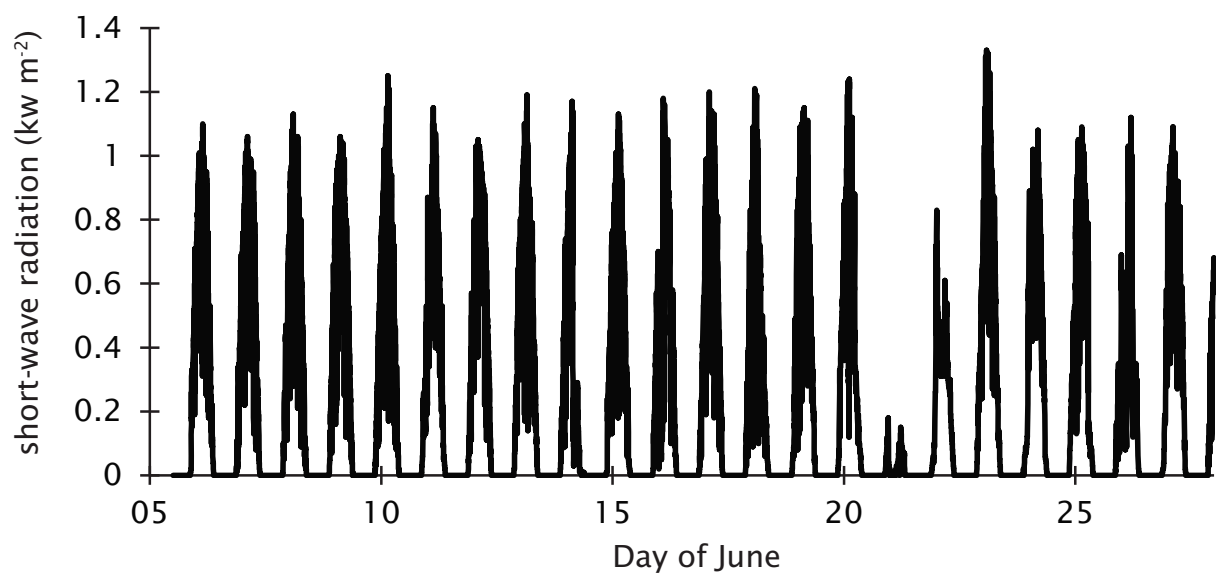


Fig. 5-3 Temporal distribution of short-wave radiation as the stn. P04.



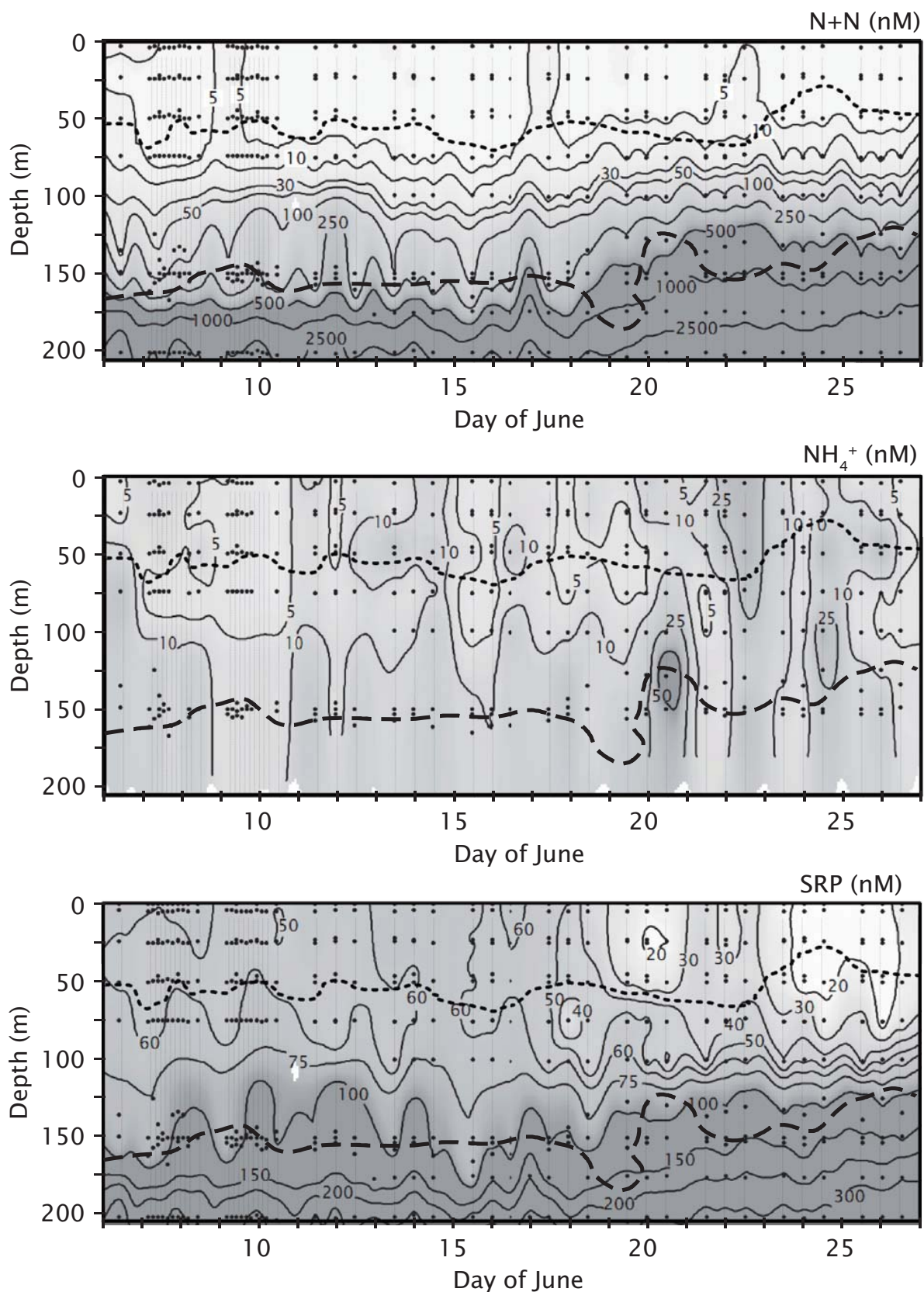


Fig. 5-4 Depth sections for  $N+N$ ,  $NH_4^+$  and SRP concentrations at the stn. P04. Black dots, dot line and dashed line correspond to sampling depths,  $Z_m$  and 1% light depth, respectively.



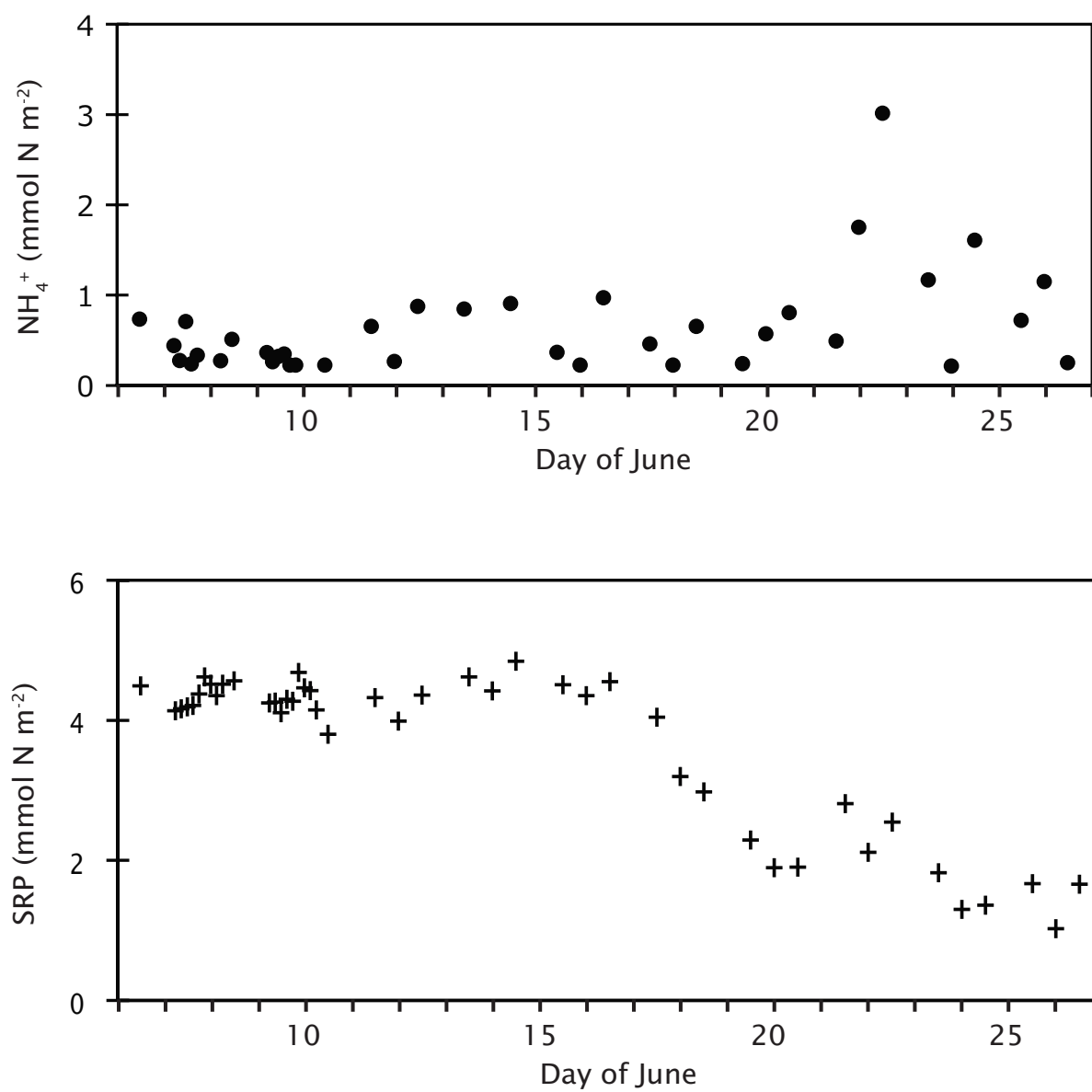


Fig. 5-5 Temporal distributions of depth integrated  $\text{NH}_4^+$  and SRP amounts in the surface layer (0–75 m) at the stn. P04.

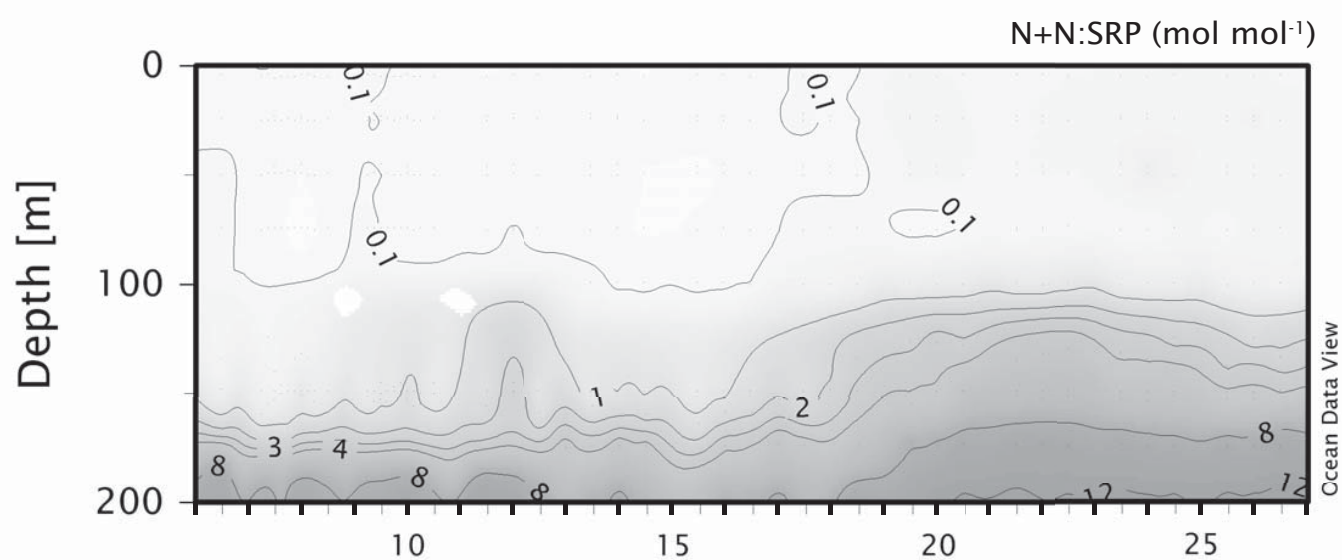


Fig. 5-6 Depth section for ratio of N+N: SRP at the stn. P04.

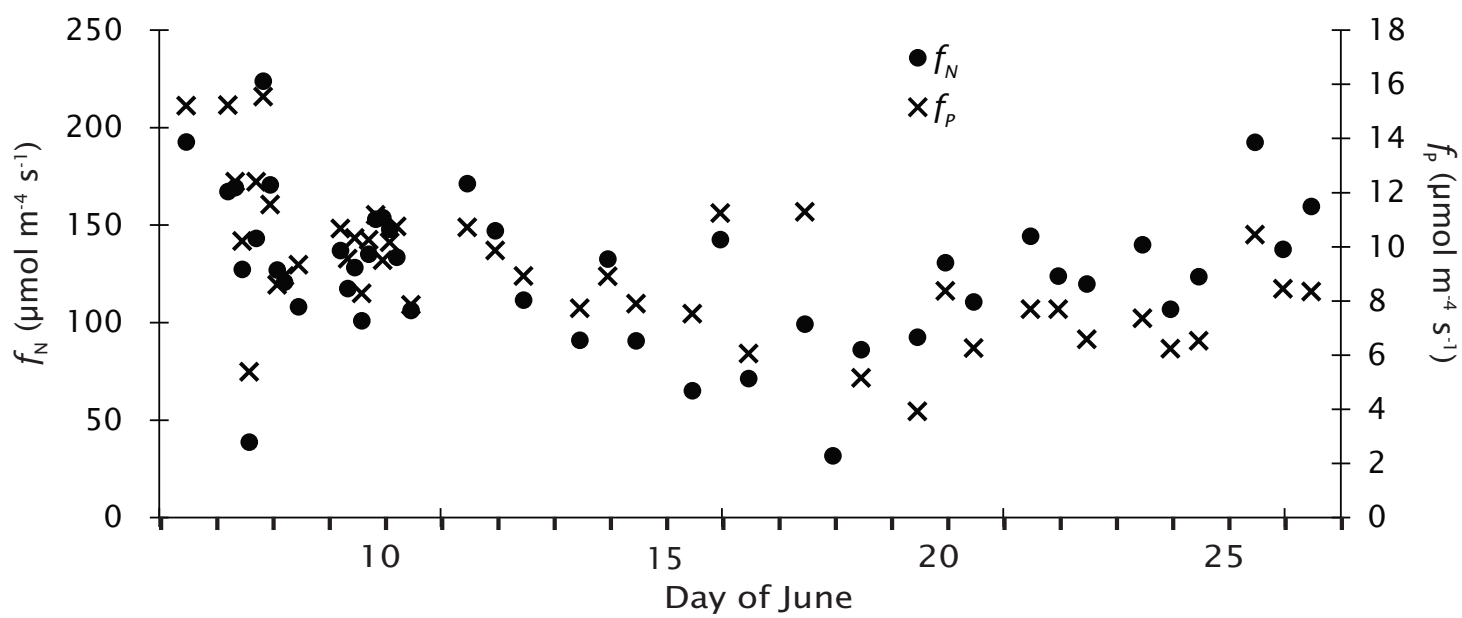


Fig. 5-7 Temporal variations of  $f_N$  and  $f_p$  at the stn. P04.

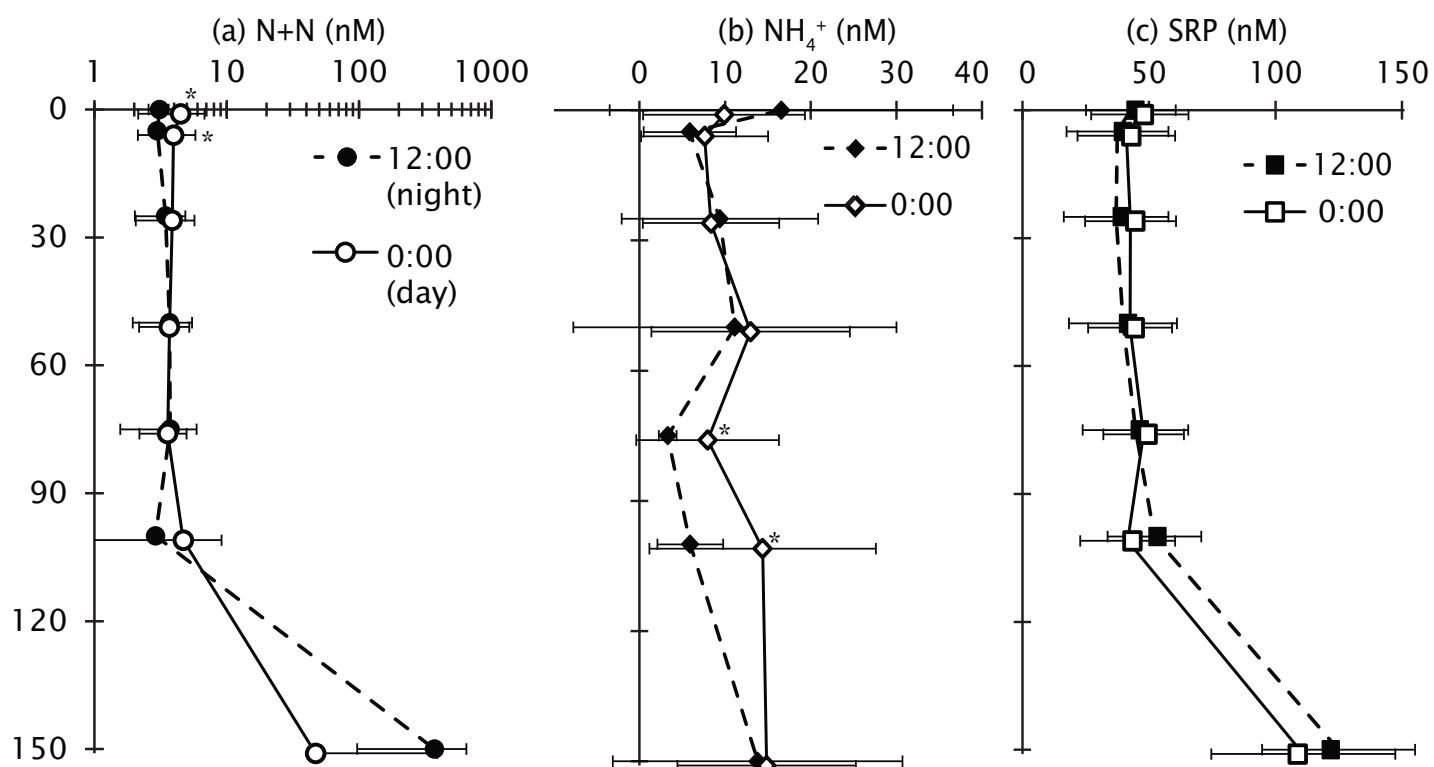


Fig. 5-8 Vertical distribution of mean N+N (a),  $\text{NH}_4^+$  (b) and SRP (c) concentrations at 0:00 (morning) and 12:00 (night). The bars denote  $1 \times \text{SD}$ . \* denotes the significant differences of nutrient concentrations between at 0:00 and 12:00 ( $p < 0.05$ ).

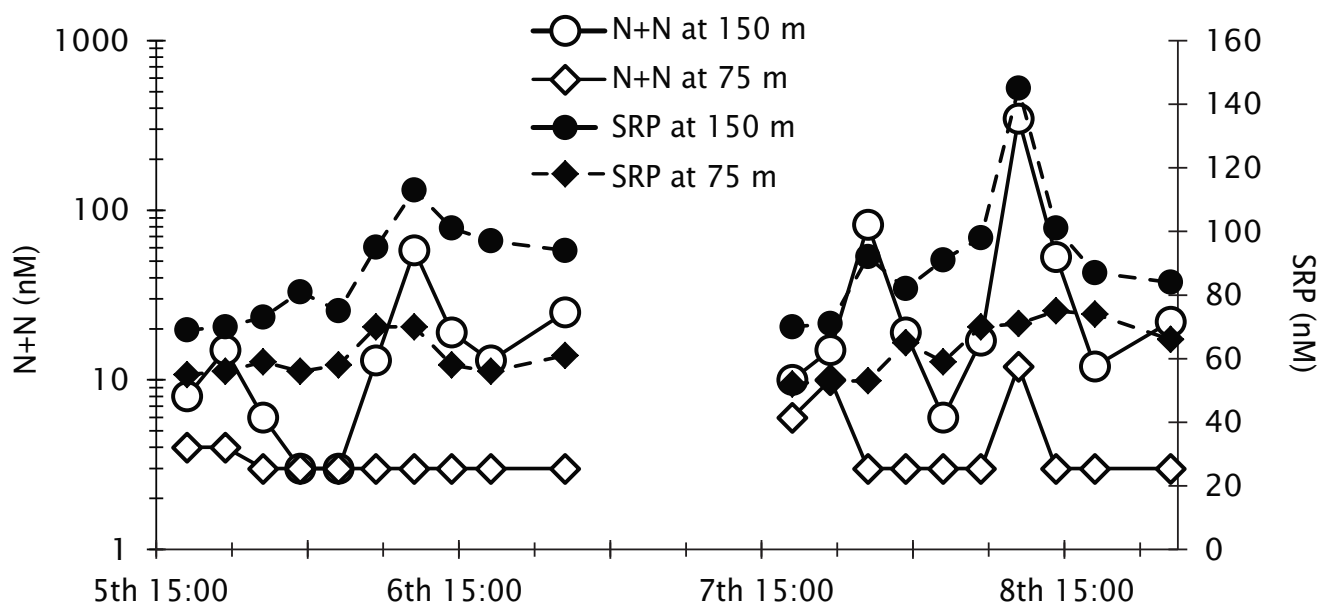


Fig. 5-9 Short-term variation of N+N and SRP concentrations at the depth of 75 m and 150 m.

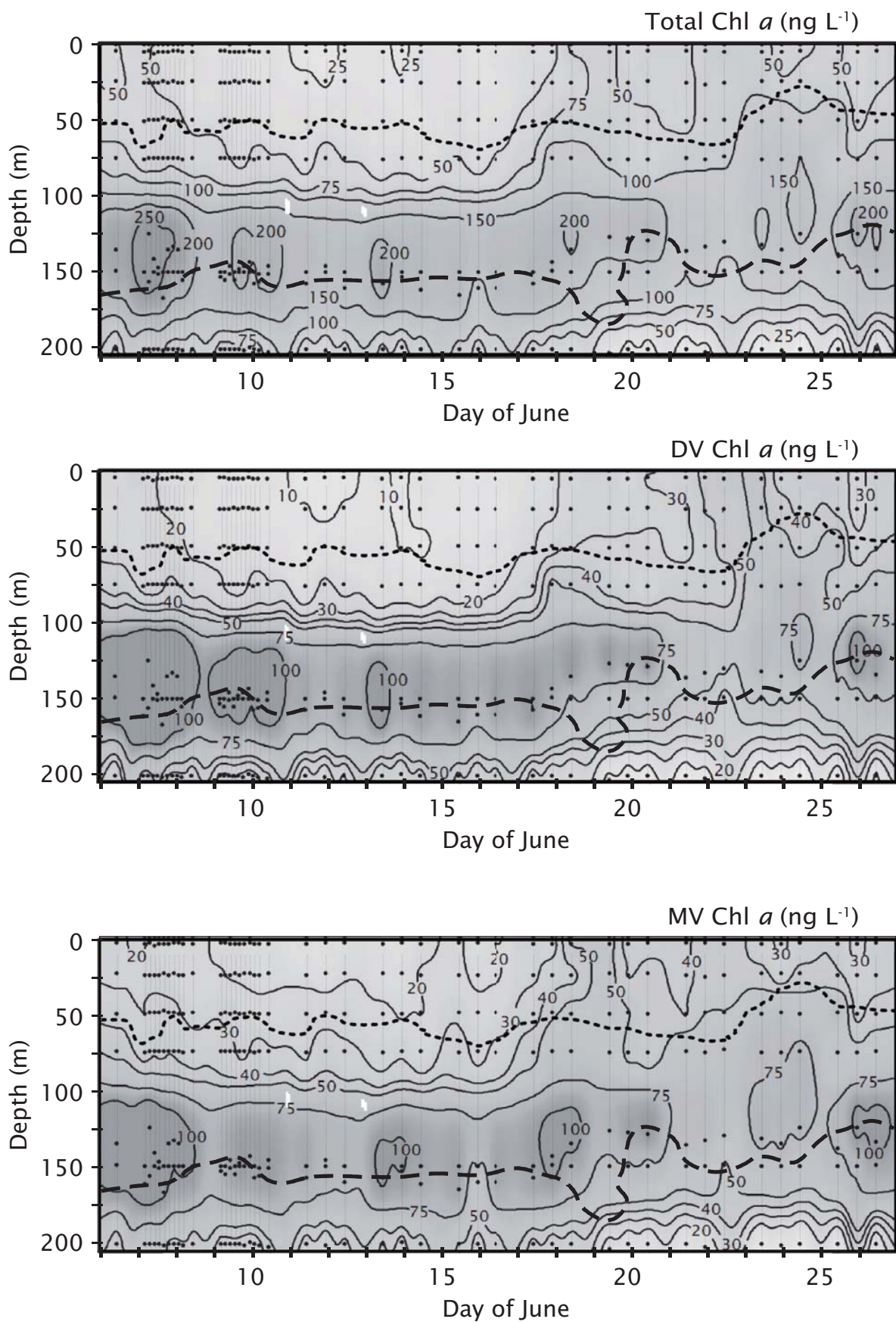


Fig. 5-10 Depth sections of Total Chl  $a$ , DV Chl  $a$  and MV Chl  $a$  concentrations at the stn. P04. Black dots, dot line and dashed line correspond to sampling depths,  $Z_m$  and 1% light depth, respectively.



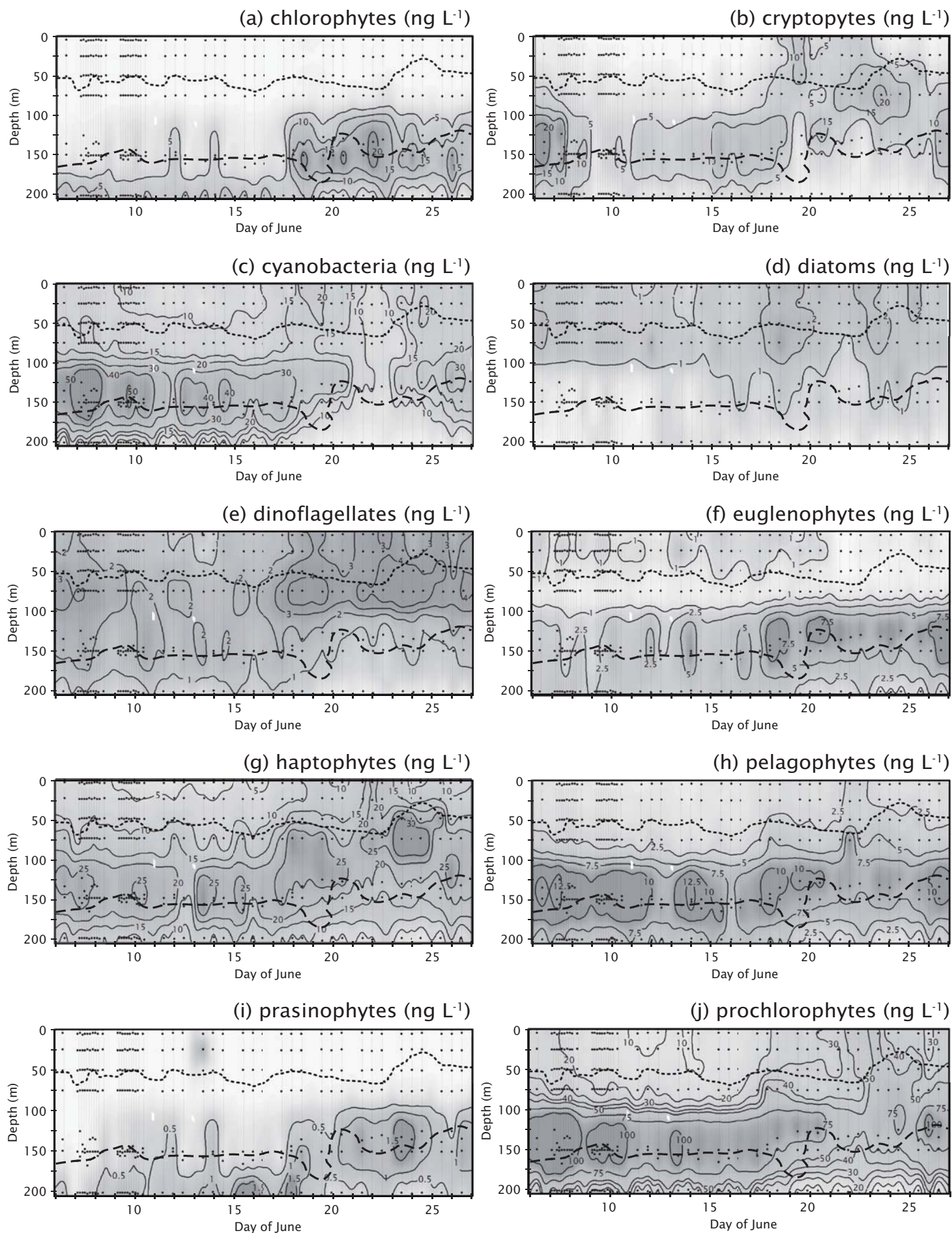


Fig. 5-11 Depth sections of chlorophytes, cryptophytes, cyanobacteria, diatoms, dinoflagellates, euglenophytes, haptophytes, pelagophytes, prasinophytes and prochlorophytes at the stn. P04. Black dots, dot line and dashed line correspond to sampling depths,  $Z_m$  and 1% light depth, respectively.

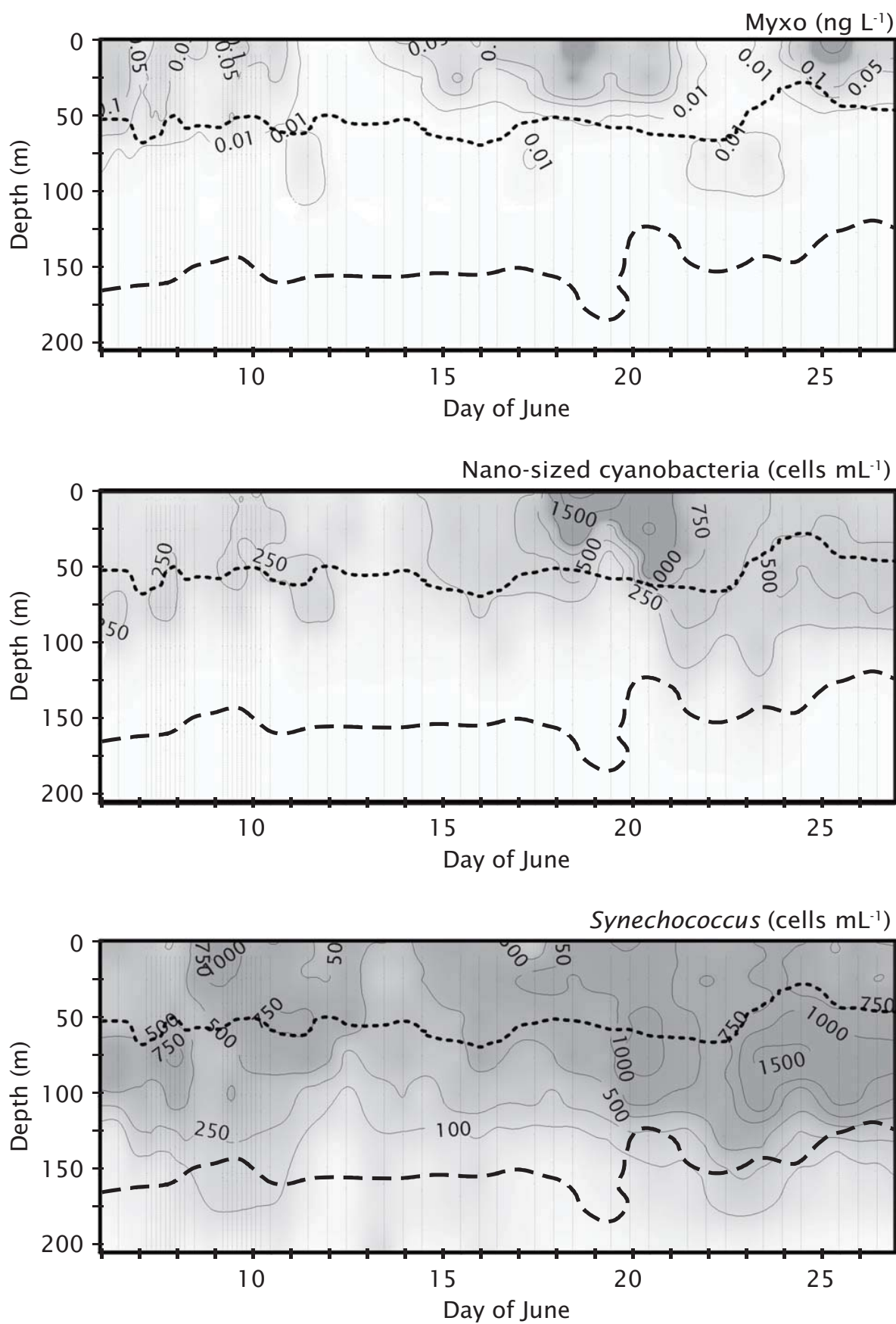


Fig. 5-12 Depth sections of myxo concentration, nano-sized cyanobacteria and *Synechococcus* at the stn. P04. Dot line and dashed line correspond to  $Z_m$  and 1% light depth, respectively.



## 6. 南太平洋における栄養塩の東西分布

### 6.1. 南太平洋亜熱帯海域における物理的、生物的海域差

北太平洋亜熱帯海域においては、1970 年代より水温や栄養塩によって東西に二つ以上の循環がある可能性が提示されてきた (Shulenberger, 1978)。近年の高感度栄養塩分析や衛星による海色の観測によって、北太平洋の東西で化学・生物的に異なる循環が存在することを裏付けている。例えば、ナノモルレベル栄養塩については東西に  $\text{PO}_4^{3-}$  濃度の違いがあり、西部北太平洋では SRP が枯渇することが報告された一方 (Hashihama et al., 2009)、東部太平洋では多くの場合、 $\text{PO}_4^{3-}$  は 10 nM 以上になる (Karl et al., 2001)。また、植物プランクトンブルームの出現頻度は西側ではほとんど起きないが、東側では特に夏季に高頻度で発生することが明らかになっている (Wilson & Qiu, 2008)。窒素固定速度についても、同じ方法を用いた場合、東部太平洋の方が高い値を報告している (Shiozaki et al., 2010)。

南太平洋亜熱帯循環域においては、これまで東西差を明らかにするような横断観測は行なわれていないが、生物・化学的な差があると考えられている。まず、明確な東西の違いとして島の分布が上げられる。西部南太平洋はミクロネシア、ポリネシアの島々が多く存在し、20°S 上では 135°W 以西では陸域から 200 海里以内にあるのに対し、東部南太平洋では公海が広がっている。この島の影響は海洋の化学成分、生物群集に擾乱を起こすことが報告されている (Dandonneau & Charpy, 1985; Campbell et al., 2005)。物理的には東西方向で密度躍層の深度に勾配があり、東部では混合層深度が 250 m 以上の深さになる (Claustre et al., 2008)。さらに、海面高度についても 20~30°S の海域では海面高度が東部で低く西部で高い傾向がある (Qiu & Chen, 2004)。生物・化学成分にも違いがあり、例えば、表面クロロフィル濃度について、西部南太平洋では、*Trichodesmium* のブルームが多く観測されており、窒素固定活性も高いと示唆されている (Shiozaki et al., 2010)。東部太平洋については亜熱帯循環中央部では、Chl *a* 濃度が非常に低く窒素

固定生物の現存量ならびに活性は低い (Moutin et al., 2008)。また、 $\text{PO}_4^{3-}$ 濃度は、東部で高く、西部で低くなると示唆されている (Moutin et al., 2008; Hashihama et al. 2009, 2010)。

しかし、南太平洋、特に東部では未だ既報知見が少なく、その海洋像が定まっていない。10~20°S 付近では Chl *a* 濃度が高い海域が広がっているが (例えば, Wilson & Qiu, 2008)、その植物プランクトン群集組成は、衛星による観測と船舶観測では異なっている。すなわち、衛星による観測から *Trichodesmium* 現存量が高いことが示唆されているが (Westberry & Siegel, 2006)、船舶観測ではピコサイズのプランクトンが大部分を占めていることが報告されており (Dandonneau et al., 2006)、これらの結果は矛盾している。また、栄養塩動態についても、 $\text{NO}_3^-$ 取り込み速度の測定、モデルによる解析により、5°S 付近では赤道湧昇の影響を受けた富栄養な水が移流によって供給されていることが指摘されているが (Fiedler et al., 1991; Carr et al., 1995)、それ以南では同じモデル計算では  $\text{NO}_3^-$ 供給量よりも移流量が多くなっており、それがどのような意味を持つかは明らかではない (Carr et al., 1995)。

したがって、本章では、南太平洋亜熱帯循環の 15°S 付近の東西断面を観測し、栄養塩濃度分布と植物プランクトン群集を把握し、南太平洋の栄養塩濃度、植物プランクトンの東西の変動要因に取り組んだ。

## 6.2. 方法

観測は海洋地球研究船「みらい」をもちいて、2009年4~6月のMR09-01航海で、WOCE (World Ocean Circulation Experiments) のP21上でおこなった (Fig. 6-1)。船底約4.5 m から汲みあげた研究用海水を用いて、水温、塩分、クロロフィル蛍光、ナノモルレベル栄養塩 ( $\text{N+N}$ 、 $\text{NH}_4^+$ 、SRP) を測定した。表面海水連続採取装置で取得しHPLCで分析したChl *a*、DV chl *a*濃度を用い、これらを加算したものをTotal Chl *a*としてクロロフィ

ル蛍光を校正した。クロロフィル蛍光はその値に日周性があり (Dandonneau & Neveux, 1997)、本研究では昼夜にその傾きに有意な差があったことから、昼夜別に蛍光を濃度に校正した。クロロフィル濃度はMODIS-aquaを用いても観測し、空間解像度は3'×3'で、時間解像度は8日のデータを用いた。

また、水温、塩分、溶存酸素の鉛直プロファイルをCTD (SBE911 Plus, Sea-Bird Electronics) で、またこれに付属した蛍光センサー (Seapoint Sensors) にてクロロフィル蛍光を測定した。また、CTDに設置したニスキンボトルを用いた各層採水から栄養塩試料を採取し、TRAACS 800 (BRAN+LUEBBE)、もしくは、N+Nが1 µM以下の場合は高感度比色法で測定し鉛直プロファイル観測した。

各測点におけるCHEMTAXによって解析した植物プランクトン群集組成ならびにFCMと検鏡から解析したシアノバクテリアに属する各群集 (*Trichodesmium*, ナノシアノバクテリア, *Synechococcus*) の現存量を用いてクラスター解析をおこなった。解析法は、ウォード法を用いた。クラスター解析は3種類おこなった。すなわち、CHEMTAXにおける群集を原核緑藻類、シアノバクテリア、真核藻類 (緑藻類、クリプト藻類、珪藻類、渦鞭毛藻類、ハプト藻類、ペラゴ藻類、プラシノ藻類) に区分した解析と、eukaryotesの各群集のみでの解析、そしてシアノバクテリアの各群集のみの解析である。

## 6.3. 結果

### 6.3.1. 物理構造

表面水温は 21~29°C で変動し、塩分は 34.5~36.5 で変動していた (Fig. 6-2)。塩分は 180°~163°E にかけて低くなっていた。クロロフィル蛍光は 150°W まで概ね高く、150°W ~178°W までは低く安定し、それ以降はパッチ状に変動していた (Fig. 6-2)。この傾向は衛星による観測でも同じであり、150°W までの高クロロフィルは赤道湧昇域とつながっていた。本研究域は Longhurst (2007) による海域区分より、5つの海洋区系

に分けられる。すなわち、東からフンボルト海流沿岸域 (HUMB)、太平洋熱帯湧昇域 (PEQD)、南太平洋亜熱帯循環 (SPSG)、島嶼域 (ARCH)、ならびに東オーストラリア海流域 (AUSE) である。本研究では水温、塩分、クロロフィル蛍光から観測海域をこの 5 つの海域について以下のように区分した (Fig. 6-1)。東から水温極小がある 88°W までを HUMB、表面のクロロフィル濃度が高い 150°W までを PEQD、そこから塩分が低下する 178°W までを SPSG、再び塩分が増加する 163°E までを ARCH、それ以东を AUSE とした。この海域区分は衛星による海面高度からも支持される。HUMB と PEQD 間には差が認められないが、PEQD は比較的海面高度が低く、ARCH では最も高くなっていた (Fig 6-1)。

$Z_m$  は海域ごとの変動はほとんど認められず、ほぼ 50~100 m の間にあった。また、Brunt-Vaisala 振動数は、その鉛直プロファイルの極大は混合層直下にあり、10~200 m までの平均値は ARCH ならびに SPSG でわずかに高くなった (Fig. 6-3)。

#### 6.3.2. 海盆スケールでの栄養塩変動

N+N は <3~1328 nM、 $\text{NH}_4^+$  は <3~400 nM、SRP は 10~900 nM で変動した。N+N は PEQD 内 120°W 付近で最も高くなり、SPSG ならびに ARCH ではほぼ枯渇していた (Fig. 6-4)。 $\text{NH}_4^+$  も SPSG ならびに ARCH ではほぼ枯渇しており、PEQD ではナノモルレベルで検出されるという N+N とほぼ同様の変動であったが、その濃度が最も高くなったのは N+N 濃度が 10~20 nM であった HUMB であった (Fig. 6-4)。SRP は AUSE で高くなったが、それ以外は東で高く、西で低い勾配が存在した (Fig. 6-4)。

下層からの供給量  $f_N$  は HUMB 内で高くなり、他の海域の 2~5 倍になった (Fig. 6-5)。次に、AUSE が高くなり PEQD では 120°W 以东では AUSE と同程度であったが、それ以西では SPSG、ARCH と同程度まで低くなった。 $f_N$  と N+N 濃度には相関は認められなかったが、( $p>0.1$ ,  $n=125$ )、PEQD 以外では正の相関が認められた ( $r^2=0.3$ ,  $p<0.03$ ,  $n=72$ ;

Fig. 6-6)。一方、 $f_p$  と SRP については PEQD の結果の有無に関わらず、相関が認められた ( $r^2=0.07$ ,  $p<0.002$ ,  $n=125$ ; Fig. 6-6)。

$\text{NH}_4^+$  濃度には N+N 濃度と正の相関があり、また Chl 蛍光とも正の相関が認められた。N+N パッチは4箇所を観測された。PEQD 内の  $145^\circ 26' \text{W}$ 、ARCH 内の  $163^\circ 42' \text{E}$ 、 $162^\circ 58' \text{E}$ 、AUSE 内の  $161^\circ 31' \text{E}$  であった。

### 6.3.3. 植物プランクトン群集動態

HPLC より定量した Total Chl *a* 濃度は栄養塩濃度にはいずれの栄養塩とも相関は認められなかった ( $n=107$ ; Fig. 6-7)。MV Chl *a* と DV Chl *a* で分けると、MV Chl *a* については  $\text{NH}_4^+$  とのみ正の相関が認められた ( $n=107$ ,  $p<0.01$ )。一方、DV Chl *a* 濃度とはいずれの栄養塩とも相関は認められなかった。また、Chl *a* 分解物の pheophytin *a* は  $\text{NH}_4^+$  と正の相関が認められた ( $p<0.05$ ,  $n=107$ ; Fig. 6-8)。

フローサイトメトリーによって計数した *Prochlorococcus* は  $155^\circ \text{W} \sim 175^\circ \text{W}$  にかけては比較的現存量が低く安定していたが、それ以外では激しく変動した (Fig. 6-9)。また、DV Chl *a* 濃度、すなわち CHEMTAX における原核緑藻類も同様の分布であり (Fig. 6-14)、両者には正の相関が認められた ( $p<0.001$ ,  $n=113$ )。*Synechococcus* は SPSG では低く安定していたが、その他の海域では激しく変動していた (Fig. 6-9)。また、栄養塩濃度とは N+N、 $\text{NH}_4^+$ 、SRP のいずれにも正の相関が認められた ( $p<0.01$ ,  $n=113$ )。窒素固定性シアノバクテリアの *Trichodesmium* は  $150^\circ \text{W}$  以西で増加し、ARCH で最も高くなるように分布していた (Fig. 6-9)。*Richelia intracellularis* は現存量が低く、15 filaments  $\text{L}^{-1}$  以下であり、出現海域は *Trichodesmium* が高い海域に限られていた。栄養塩濃度とは N+N とは相関が認められなかったが、 $\text{NH}_4^+$  ならびに SRP とは負の相関があった。ナノシアノバクテリアはタヒチ島の西部  $150^\circ \text{W}$  にピークがあり、その後  $160^\circ \text{W}$  から  $180^\circ$  にかけて増加し、 $170^\circ \text{W}$  にピークがある分布になっていた (Fig. 6-9)。ナノシアノバク

テリアと栄養塩とは *Trichodesmium* と同様に N+N とは相関が認められず、 $\text{NH}_4^+$ ならびに SRP とは負の相関が認められた。CHEMTAX によるシアノバクテリアは 170°E 付近にピークがあり (Fig. 6-9)、*Trichodesmium* と正の相関が認められたが ( $p<0.001$ ,  $n=112$ )、*Synechococcus*、ナノシアノバクテリアとは相関がなかった。

フローサイトメトリーによって計数された真核藻類の現存量は *Synechococcus* 分布と似ており、すなわち SPSG では低く安定していたが、その他の海域では激しく変動していた (Fig. 6-10)。また、CHEMTAX における真核藻類の Chl *a* 量はほぼ同じ分布であり (Fig. 6-10)、両者には正の相関が認められた ( $p<0.001$ ,  $n=110$ )。また、FCM では計数できない大型の珪藻は検鏡による計数では、AUSE の沿岸域で現存量が高く 200 cells L<sup>-1</sup> 以上になったが、それ以外の海域ではほぼ 100 cells L<sup>-1</sup> 以下だった (Fig. 6-10)。これは、CHEMTAX 解析による珪藻類の Chl *a* 量の傾向と一致し (Fig. 6-10)、両者には正の相関が認められた。

CHEMTAX によって得られた原核緑藻類、シアノバクテリア、真核藻類を用いたクラスター解析の結果は、大きく 4 つのグループに区分された (SUM-A~D, Fig. 6-11)。この解析によるグループ間には栄養塩濃度の違いは認められなかった。真核藻類内のクラスタリングでは大きく 4 つのグループに分けられた (E-A~E-D, Fig. 6-12)。E-A から E-C にかけては珪藻類とクリプト藻類の現存量で区分された。また、各グループ間の栄養塩濃度では N+N の違いが E-B と E-C 間を除いて存在した ( $t$ -test,  $p<0.05$ )。シアノバクテリアのグループ内解析でも 4 グループに区分した (C-A~C-D, Fig. 6-13) C-A と C-B 間は *Synechococcus* 現存量で区分された。また、グループ間では C-A と C-B 間以外にはいずれの栄養塩にも差が認められた ( $p<0.05$ )

## 6.4. 考察

### 6.4.1. 海盆スケールでの栄養塩変動

本研究で 100 nM 以上の N+N 濃度が観測された PEQD 以外の海域での N+N 濃度変動は、 $f_N$  と相関があることから下層からの渦拡散による供給量の違いによって生じていると示唆された (Fig. 6-6)。一方、PEQD 内の  $Z_m$  は 50~100 m に分布し、 $Z_m$  よりも浅いこと、 $Z_m$  に付近における  $N$  も高く成層が発達しており、PEQD における N+N の増加は、下層からの供給ではないと考えられた。さらに、ナノモルレベルでの N+N の鉛直プロファイルは水深 100 m に極小が存在していた (データ省略)。

海面付近での栄養塩濃度の増加には 6 種類の要因がある (Haury et al., 1994)。すなわち、1) 栄養塩が泡や浮遊性の粒子に吸着し表面まで運ばれる、2) ラングミュア循環、3) 生物の鉛直移動にともなう栄養塩輸送、4) 大気からの沈着、5) 粒状有機物の分解にともなった栄養塩の再生、6) 光化学反応である。本研究では、調査した栄養塩の中では N+N 濃度の増加がもっとも顕著であり、N+N の供給過程として報告されているのは 2)、4)、5) である (Haury et al., 1994)。このうち、5) における  $\text{NO}_3^-$  の再生は複雑な生物過程を経て進み (Parsons et al., 1984)、硝化による  $\text{NO}_3^-$  再生は南太平洋亜熱帯海域表層では概ね  $10 \text{ nmol N L}^{-1} \text{ d}^{-1}$  以下である (Raimbault & Garcia, 2008)。PEQD における平均  $\text{NO}_3^-$  濃度が 250 nM 程度であること、硝化が表面付近では光に阻害されることを考えると、表面における N+N 濃度の増加に硝化による寄与はほとんどないといえる。

大気降下物による N+N の増加については多くの海域で報告されているが (例えば, Glover et al., 1988; Eppley et al., 1990)、その濃度上昇はナノモルレベルであり (Eppley et al., 1990)、さらに南太平洋東部は大気からの窒素沈着量が最も少ない海域である (Duce et al., 2008)。また、本研究では広範囲で栄養塩濃度が高いため、一般的なラングミュア循環による供給は考えにくい。したがって、本研究は Haury et al. (1994) が提示した以外の要因で表層の栄養塩濃度が高まっていると推察される。ここで、ラングミュア循

環による表層への栄養塩供給は、その仕組みから局所的な水平移流による栄養塩の供給であると言い換えられる。これをより広範囲に適応すると亜熱帯循環という広大な循環システムによって生じる水平移流により表層の栄養塩濃度が高まる可能性が指摘される。

Pennington et al. (2006) は東部南太平洋亜熱帯海域では有光層内よりも 0 m における平均  $\text{NO}_3^-$  濃度が高く、赤道湧昇域の水の波及があると示唆している。東部太平洋では、下層から供給される  $\text{NO}_3^-$  量と有光層内の  $\text{NO}_3^-$  取り込み速度の差により、湧昇域から周辺海域への水平移流による栄養塩の輸送がある (Carr et al., 1995)。本研究時期では衛星による表層海流の様子から、PEQD では、より低緯度海域では南向きの流れが卓越し、赤道付近からの水の流入があることを示しており、本研究域付近はその収束域であった。したがって、PEQD における表面栄養塩濃度の上昇はより低緯度海域の富栄養水の移流によって起きていると示唆される。

一方で、この PEQD 内では、6~1328 nM の濃度変動があったが、これがどのような要因で起きているかは、不明であった。この変動を形成する要因の一つに鉄の供給が考えられる。赤道湧昇域は鉄が律速する HNLC 海域であり、南太平洋にも HNLC 海域の広がりが見られる (Behrenfeld & Kolber, 1999)。植物プランクトンの  $\text{NO}_3^-$  消費には鉄の供給が重要であり、したがって、鉄が供給された水塊には  $\text{N+N}$  濃度が低くなると考えられ、これが海域内の  $\text{N+N}$  変動を起こしている可能性がある。

SRP には東西勾配が認められる (Fig. 6-4)。PEQD では SRP 濃度も 100 m に極小があるため (データ省略)、 $\text{N+N}$  と同様に赤道域からの水平移流によって高まっていると示唆される。しかし、 $\text{P}^*$  にも東西勾配が存在する。 $\text{PO}_4^{3-}$  濃度については東西に差があると考えられてきたが (Raimbault et al., 2008; Hashihama et al., 2009)、本研究からその濃度は東から西へほぼ連続的な減少傾向があることがわかった。

この連続的な減少を引き起こす要因として、東太平洋における脱窒と水平移流が挙げ



られる。Deutsch et al. (2001) は南太平洋東部の脱窒により  $N^*$  が低下した水が移流によって運ばれて広がることを示しており、赤道域における N:P 比の変動が本研究海域における SRP 濃度の東西勾配を形成している可能性がある。 $N^*$  の勾配は水深 200 m 付近でも認められ (Shiozaki et al., 2010)、また、SRP 濃度が  $f_p$  と正の相関があることから下層からの供給量の違いも存在すると示唆される。加えて、西部南太平洋は窒素固定が活発に行なわれる海域である (Shiozaki et al., 2010)。したがって、脱窒ならびに窒素固定によって東西の勾配を形成している可能性がある。

$NH_4^+$  濃度は pheophytin *a* と相関があることから、 $NH_4^+$  濃度の高まりは摂餌の活発化による供給の増加によっておきたと示唆された。

#### 6.4.2. 植物プランクトン群集動態

本研究では植物プランクトン群集組成を CHEMTAX 解析に拠ったが、その結果の妥当性を検討した。珪藻類は検鏡による細胞数と CHEMTAX による珪藻類の Chl *a* 量とに有意な正の相関があったことから (データ省略)、妥当であると判断した。一方、シアノバクテリアについては整合的な結果にならなかった。CHEMTAX 解析によるシアノバクテリアの現存量と、検鏡による *Trichodesmium* 藻糸数とに正の相関が認められ、その傾きから計算された 1 藻糸当たりの Chl *a* 量は 7 pg Chl *a* であった。Carpenter et al.

(1993) が報告しているコロニー当たりの Chl *a* 量と藻糸数から、*Trichodesmium* の Chl *a* 量は 100~150 pg Chl *a* 藻糸<sup>-1</sup> と計算され、Carpenter et al. (2004) も同様のオーダーの Chl *a* 量を報告している。したがって、本研究による CHEMTAX によるシアノバクテリアの現存量評価は過小評価である可能性がある。しかし、MV Chl *a* に対するシアノバクテリアの割合は *Trichodesmium* が観測された海域では 10~40% であり、MV Chl *a* が全て *Trichodesmium* によるとしても 70 pg Chl *a* 藻糸<sup>-1</sup> であることから、Carpenter et al. (1993) が報告している *Trichodesmium* の Chl *a* 量が過大評価である可能性、あるいは本研究海

域の *Trichodesmium* には Chl *a* 量が低下した状態のものが相当数含まれていた可能性があり、本研究結果の妥当性については、今後の検討が必要である。

東部南太平洋では *Trichodesmium* が優占群集である可能性が報告されていたが (Westberry & Siegel, 2006)、本研究では HUMB ならびに PEQD では *Trichodesmium* はほとんど観測されないため、衛星による観測では *Trichodesmium* 現存量を過大評価する海域があることが示唆される。

クラスター解析から、亜熱帯海域における原核緑藻類、シアノバクテリア、真核藻類の分布についてはナノモルレベル栄養塩濃度では説明できないかった。*Prochlorococcus* の確立された培養株はこれまで  $\text{NH}_4^+$  は全ての株が利用できるものの、 $\text{NO}_2^-$  が利用できる株は2株のみで  $\text{NO}_3^-$  を利用できる株は報告されていない (Moore et al., 2002)。しかし、近年のメタゲノム解析から  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NO}_2^-$  を利用できる生態型がある可能性が提示されている (Martiny et al., 2009)。しかし、その出現割合は  $\text{NO}_3^-$  濃度と負の相関があり、東部太平洋では低いと報告されている (Martiny et al., 2009)。したがって、N+N 濃度の増加と *Prochlorococcus* の増加には直接関係がないと考えられる。さらに、貧栄養海域では小型の植物プランクトンの被食圧が高く、ボトムアップによる現存量の変動だけではなくトップダウンによる制限を受けている (Sherr & Sherr, 1994)。微小動物プランクトンによる摂餌は、 $\text{NH}_4^+$  の供給源となっていることから (Neuer & Franks, 1993)、 $\text{NH}_4^+$  の増加は植物プランクトンの増加に好適な環境であるとともに、被食圧が高くトップダウンコントロールをうけやすい環境である可能性を示している。このことから、亜熱帯海域における非窒素固定型の小型の植物プランクトンは栄養塩濃度だけでは説明できないと考えられる。一方、栄養塩濃度による変動が認められる群集は珪藻類とクリプト藻類、ならびに窒素固定性シアノバクテリアであった。窒素固定生物は本研究では N+N、 $\text{NH}_4^+$ 、SRP の全てが低い海域に多く出現する傾向があり、窒素型栄養塩が枯渇した海域で有利であるという従来の説と一致した。また、珪藻類は、沿岸付近で多く、

パッチ状の栄養塩供給が起きている海域で出現すると示唆された。

以上をまとめると、南太平洋亜熱帯海域では海盆スケールで東西に栄養塩濃度の勾配があると認められ、その東西の勾配はより低緯度海域の赤道湧昇域からの移流によって生じると示唆された。移流によって高 Chl *a* 濃度水が東部南太平洋で観測され、その主要な生物群集は *Prochlorococcus* であり、これまで衛星によって存在が示唆されていた *Trichodesmium* のブルームは観測されなかった。植物プランクトンの群集組成を決定している要因は本研究では明らかにならなかったが、窒素固定性シアノバクテリアは N、P ともにより低濃度の海域で出現することが分かった。

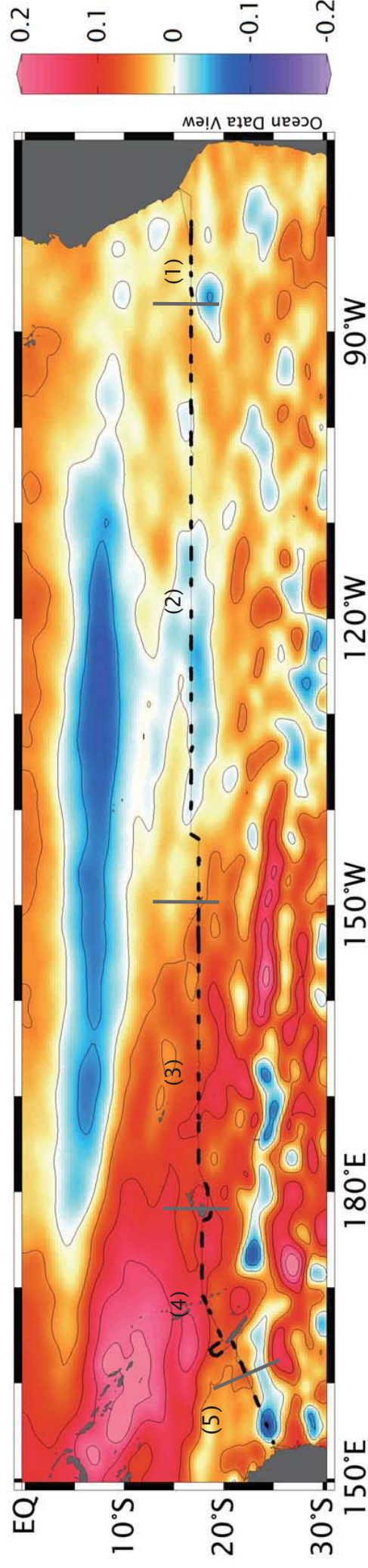


Fig. 6-1 Cruise track of R/V Mirai cruise along the P21 section of WOCE. Transects where continuous measurement of  $\text{N}+\text{N}$ , SRP and  $\text{NH}_4^+$  was conducted are depicted by bold lines. The background denoted the horizontal distribution of mean sea surface height observed by AVISO during the MR09-01 cruise. Oceanographic provinces represent (1) Humboldt current coastal (HUMB), (2) Pacific Equatorial Divergence (PEQD), (3) South Pacific Subtropical Gyre (SPSG), (4) Archipelago Deep Basins and (5) East Australian Coastal provinces, respectively.

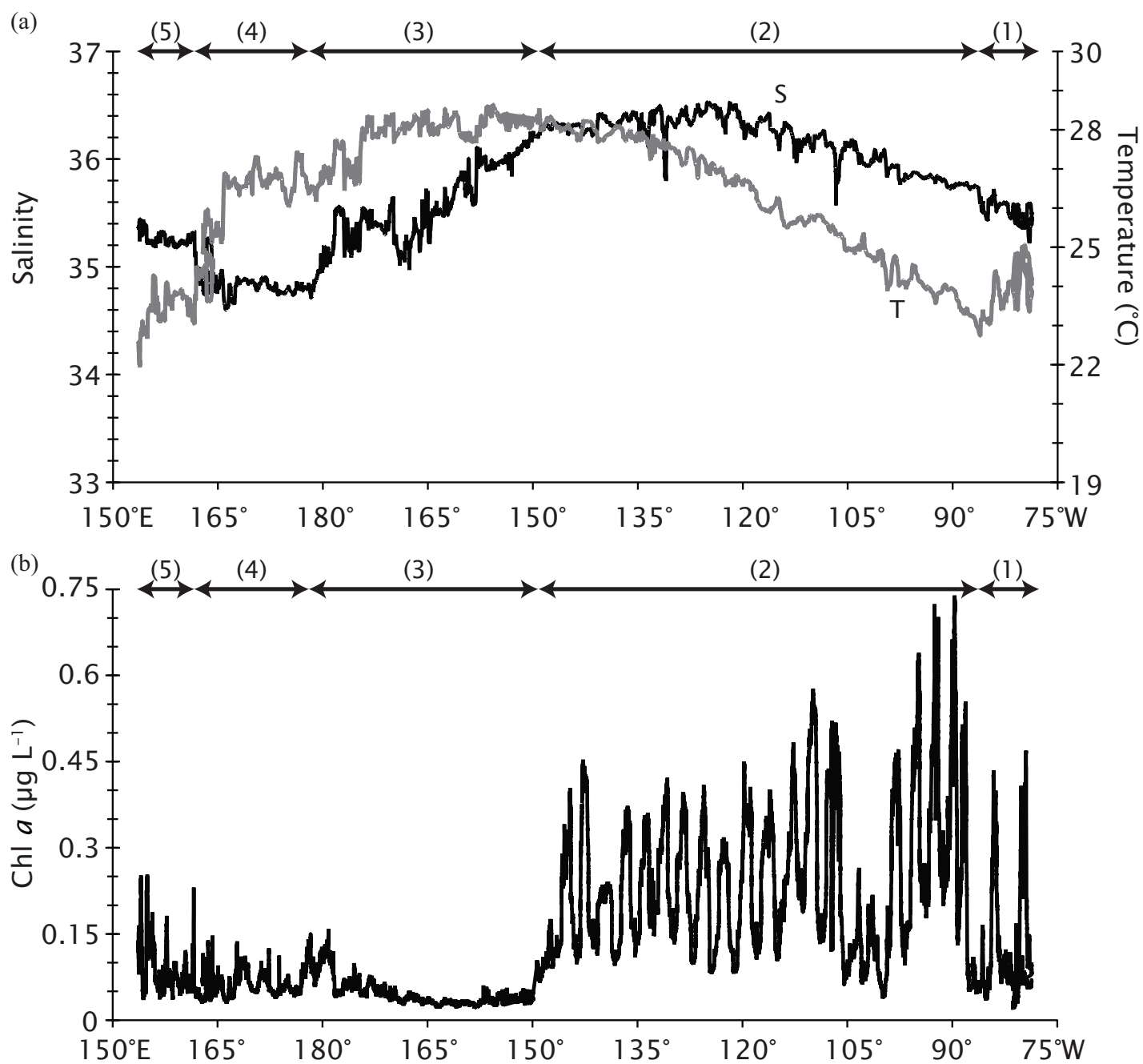


Fig. 6-2 Horizontal distributions of sea surface temperature (a: gray line), salinity (a: black line) and *in vivo* chlorophyll fluorescence (b) along the P21 section.

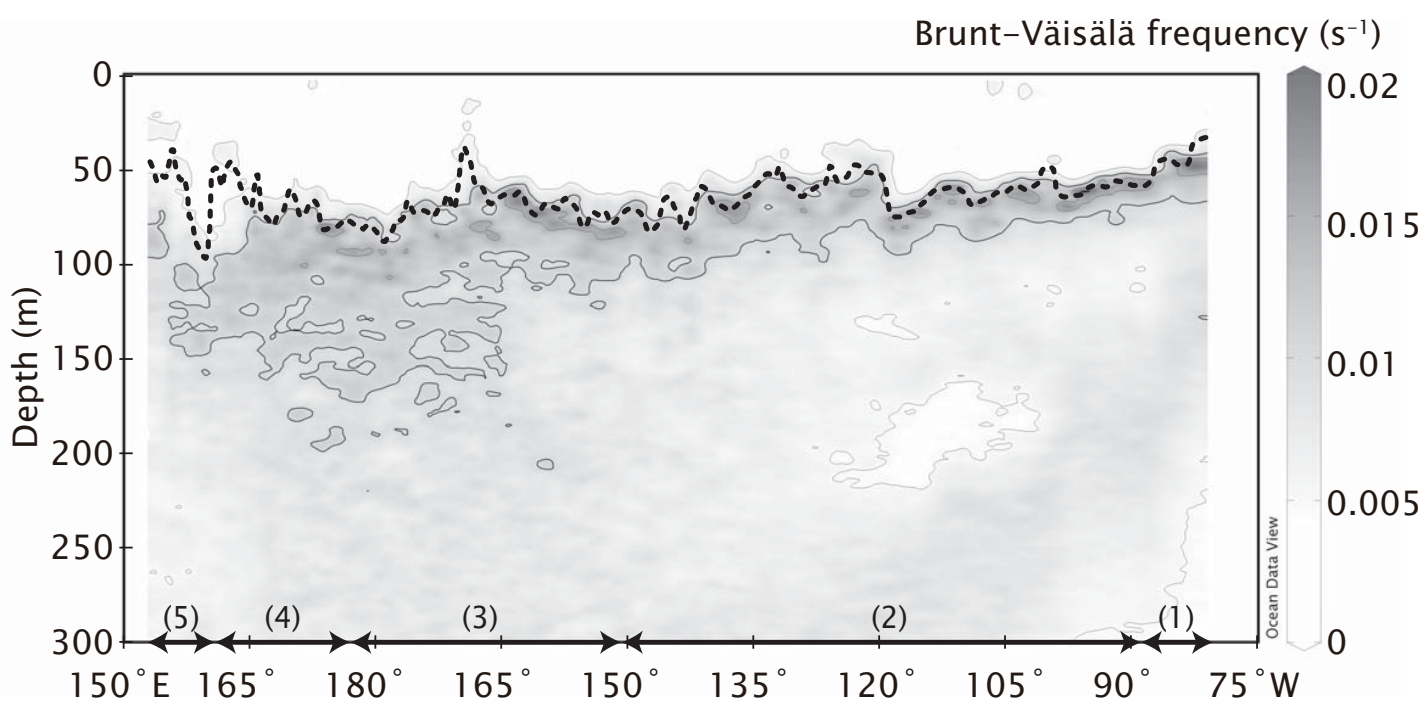


Fig. 6-3 Distributions of Brunt-Väisälä frequencies ( $N$ ) along the P21 section. The dashed line denotes the mixed layer depths ( $Z_m$ ).

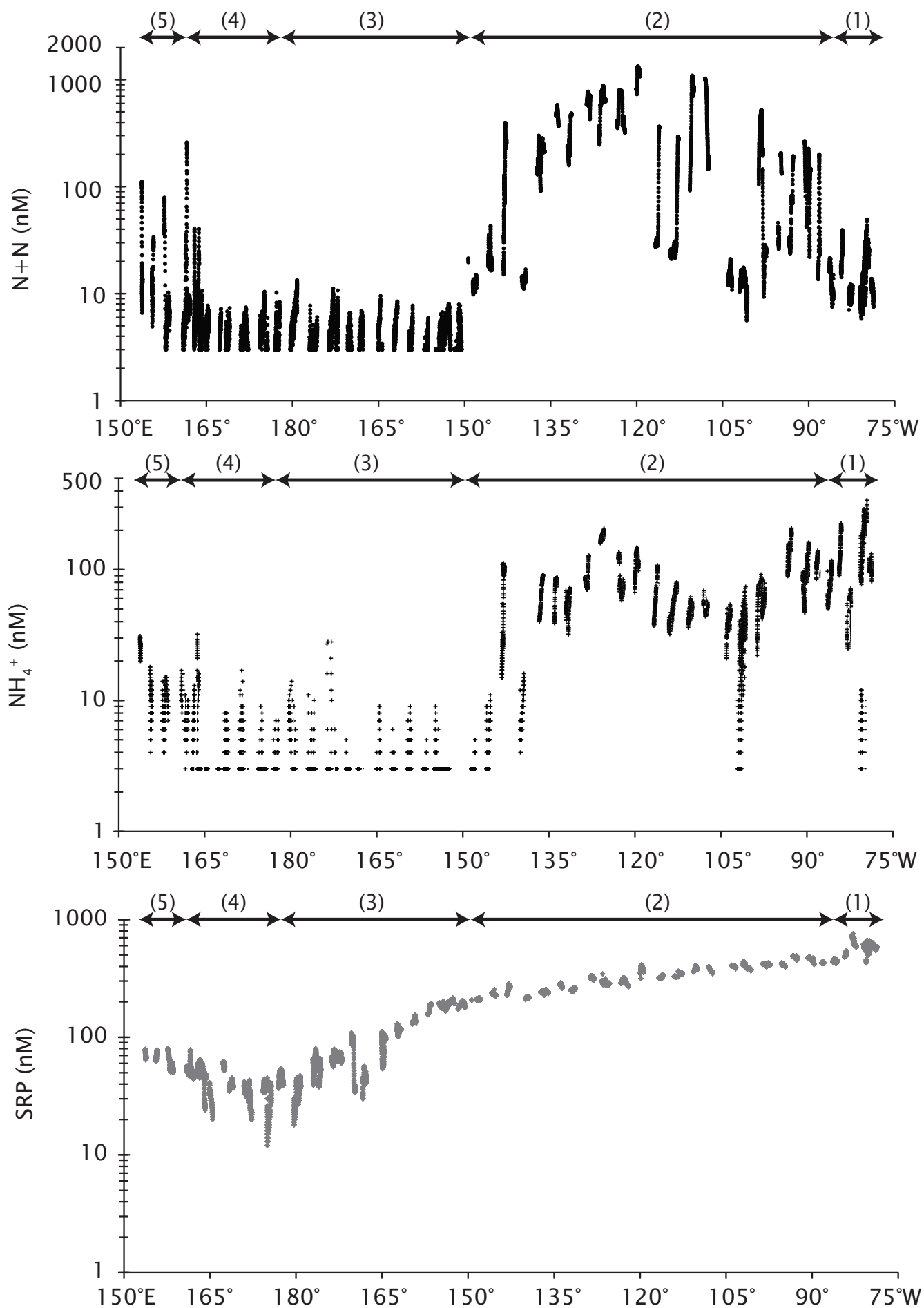


Fig. 6-4 Distributions of  $N+N$ ,  $NH_4^+$ , SRP concentrations at the surface during the MR09-01 cruise.

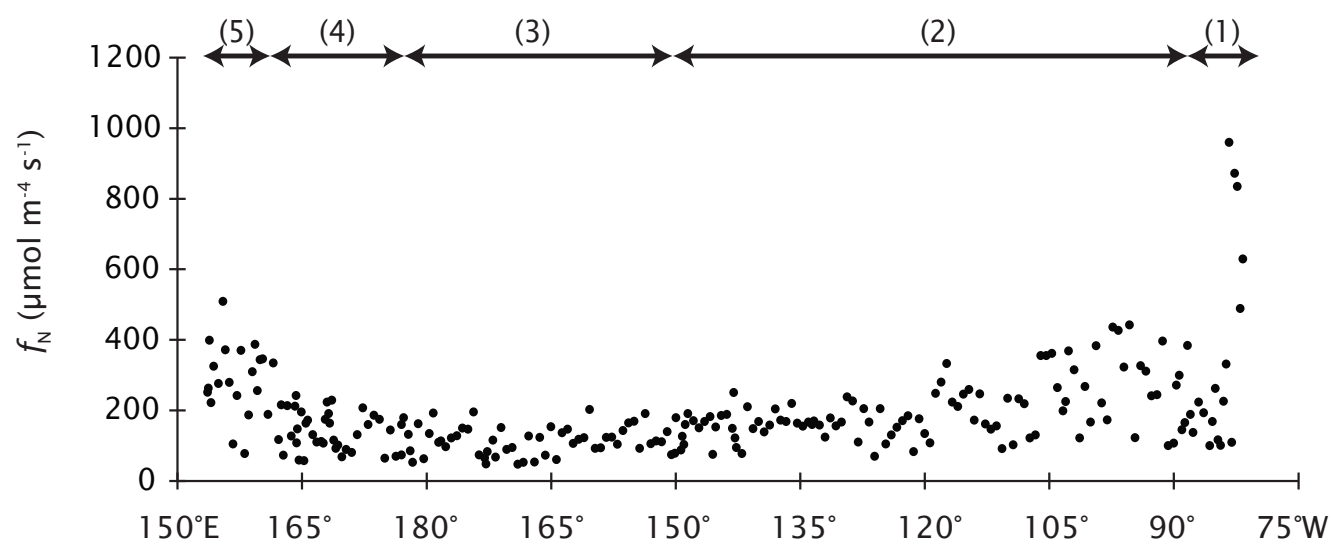


Fig. 6-5 Distribution of  $f_N$  during the MR09-01 cruise.



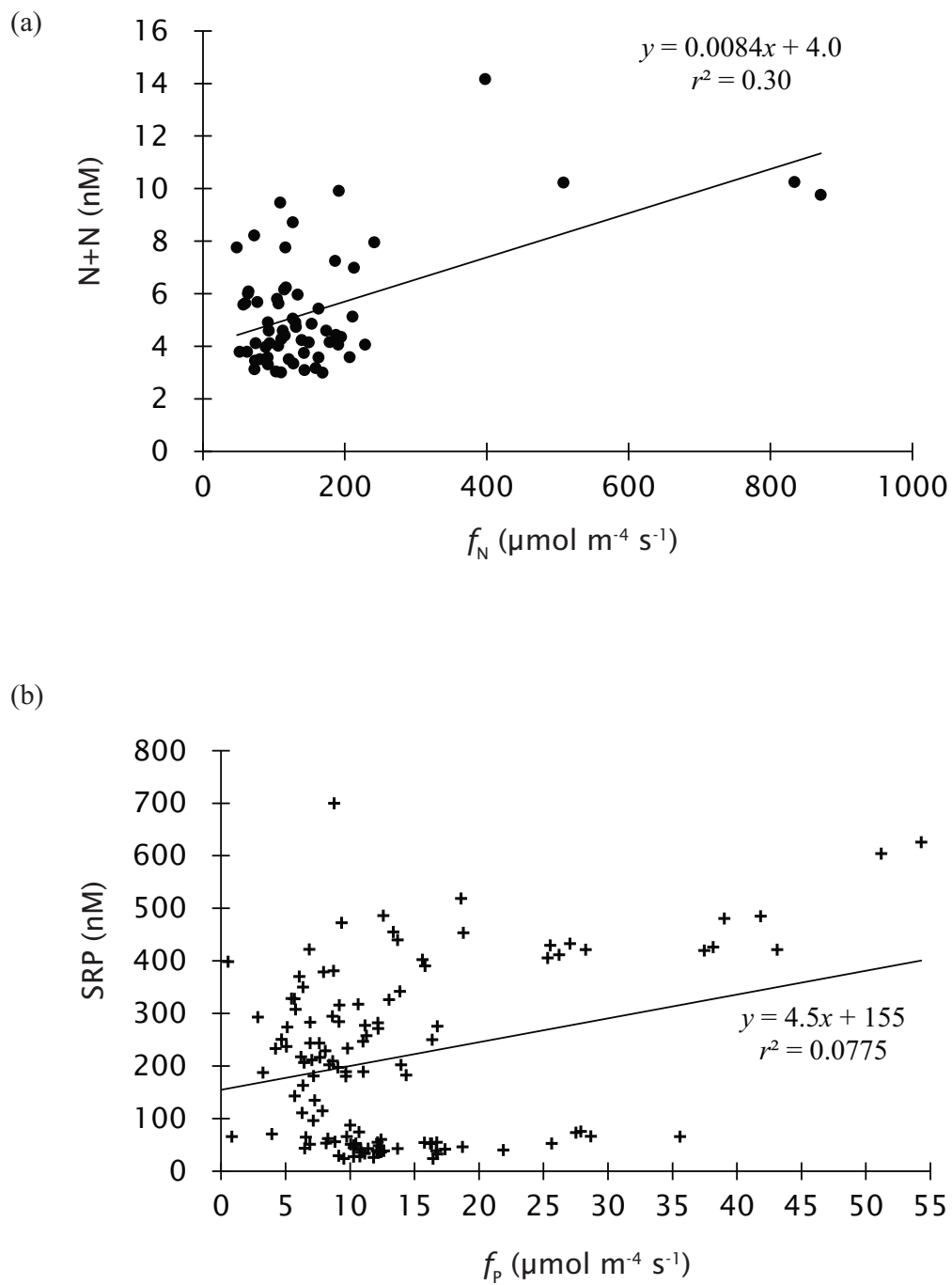


Fig. 6-6 Relationship between  $f_N$  and averaged N+N concentrations in the South Pacific except the PQED region (a) and that between  $f_p$  and averaged SRP concentrations in the South Pacific (b) during the MR09-01 cruise.

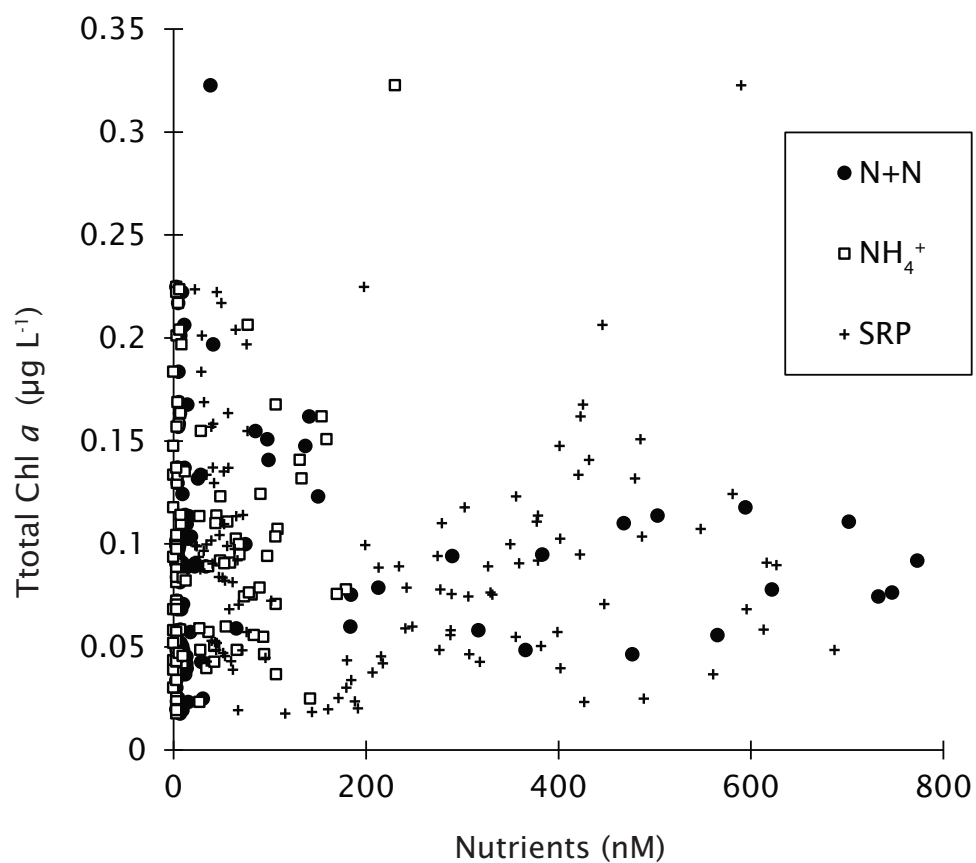


Fig. 6-7 Relationship between nutrient concentrations and Total Chl *a* concentration during the MR09-01 cruise. Total Chl *a* concentration has no correlation with N+N (closed circle), NH<sub>4</sub><sup>+</sup> (open square) and SRP (cross) concentrations.

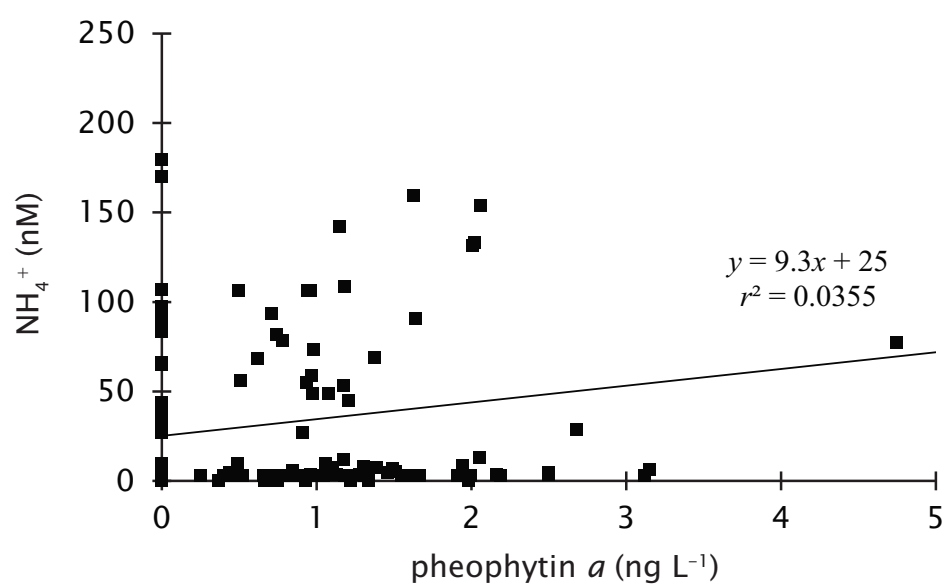


Fig. 6-8 Relationship between  $\text{NH}_4^+$  and pheophytin *a* concentrations during the MR09-01 cruise.

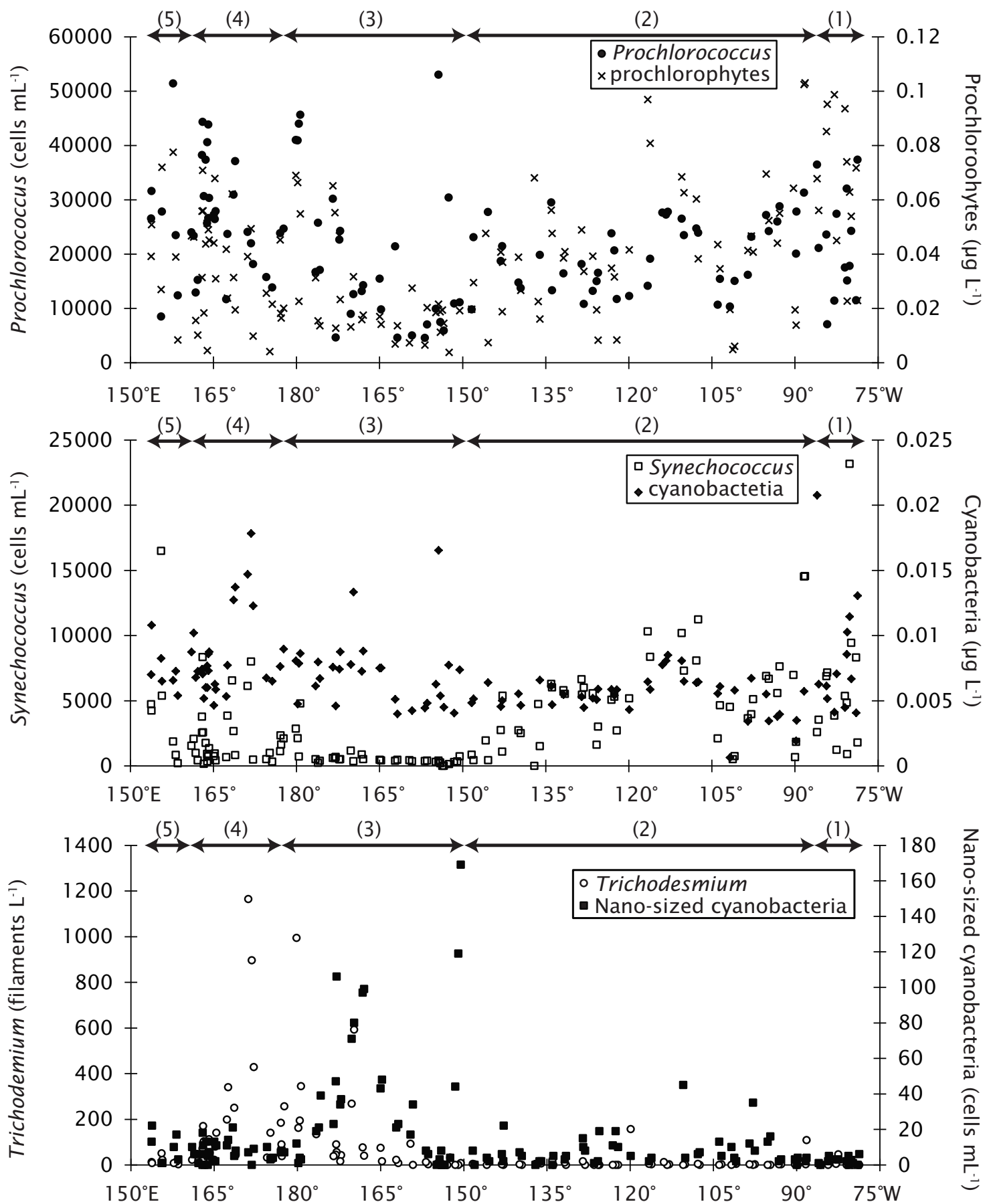


Fig. 6-9 Distributions of *Prochlorococcus* (cross), prochlorophytes (closed circle), *Synechococcus* (open square), cyanobacteria (closed diamond) *Trichodesmium* (open circle) and nano-sized cyanobacteria (closed square) at the surface during the MR09-01 cruise.

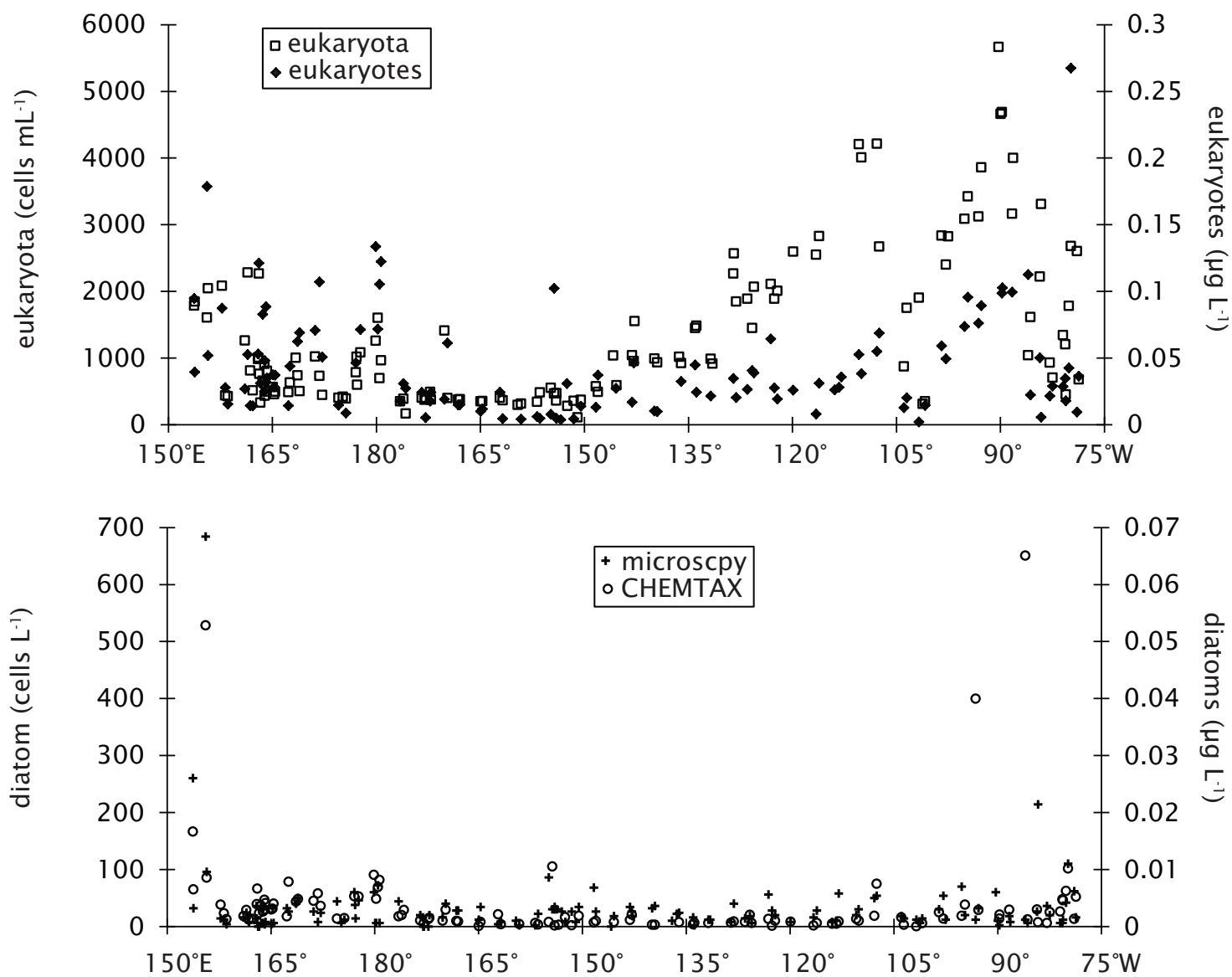


Fig. 6-10 Distributions of eukaryota (open square) and eukaryotes (closed diamond) measured by flow cytometry and CHEMTAX, respectively, diatom (open circle) and diatoms (cross) by microscopy and CHEMTAX, respectively, at the surface during the MR09-01 cruise.

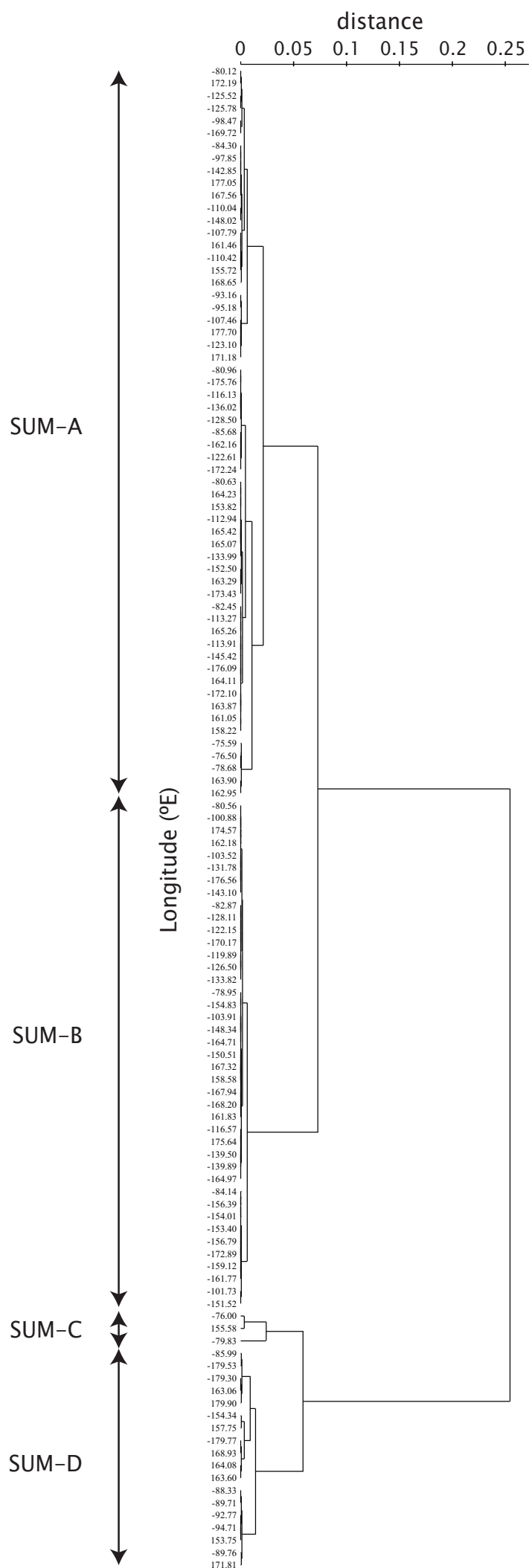


Fig. 6-11 Dendrogram classification of phytoplankton sampling places according to chl *a* concentrations of prochlorophytes, cyanobacteria and eukaryotes.

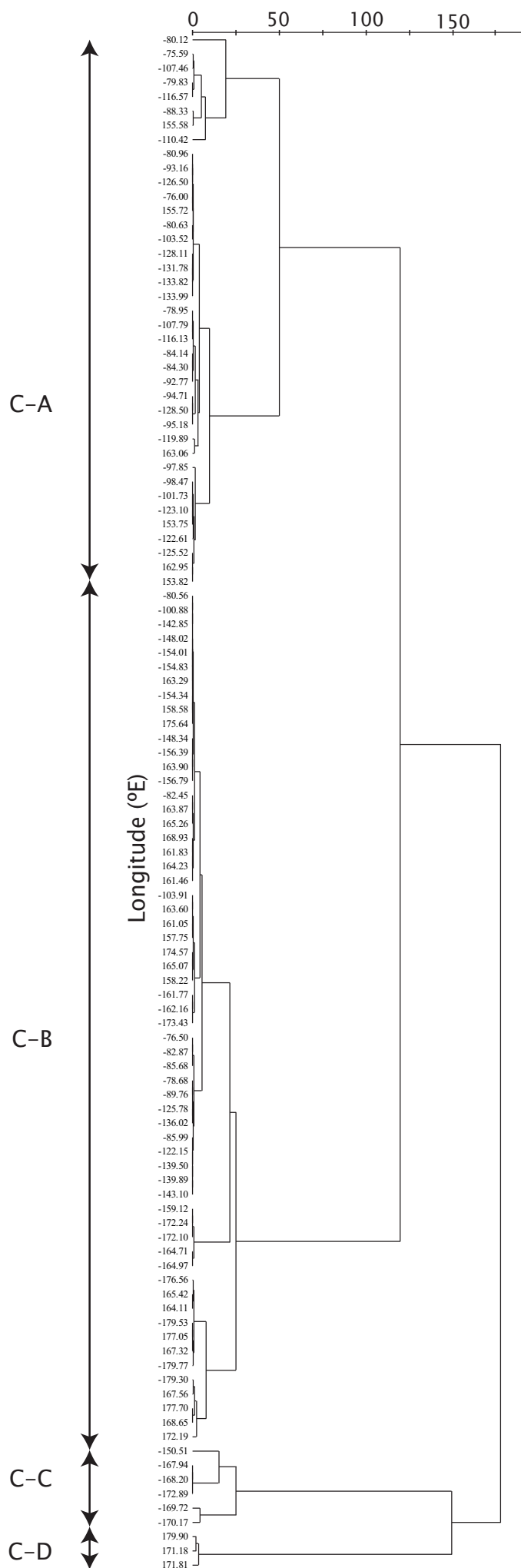


Fig. 6-12 Dendrogram classification of phytoplankton sampling places according to abundance of *synechococcus*, nano-sized cyanobacteria and *Trichodesmium*.

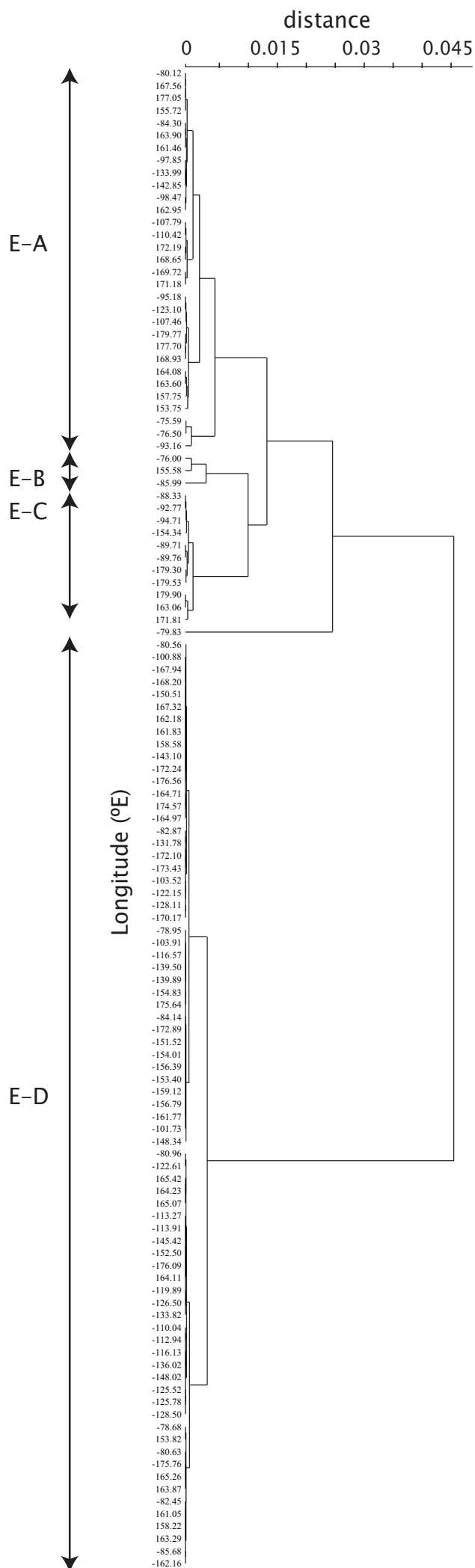


Fig. 6-13 Dendrogram classification of phytoplankton sampling places according to chl *a* concentrations of chlorophytes, cryptophytes, diatoms, dinoflagellates, haptophyte, pelagophytes and prasinophytes.



## 7. 南北太平洋における栄養塩および植物プランクトン群集の水平分布

### 7.1. 太平洋における海洋区系

太平洋熱帯・亜熱帯海域表層における南北方向の観測では、気候帯の違いにともなった海盆スケールの物理・化学・生物学的な変動がある。水温、塩分、フロント、Chl *a* 濃度といった指標を用いた総合的な海域区分では、太平洋熱帯亜熱帯海域は緯度方向で概ね4つから5つの海域に分けられる (Longhurst, 2007)。この海域区分は植物プランクトン群集の空間変動に対応しており (Dandonneau et al., 2006)、広く受け入れられている。栄養塩濃度の分布は、常法による栄養塩濃度測定の結果から、中央部太平洋熱帯・亜熱帯海域は大きく北太平洋亜熱帯循環、熱帯域、南太平洋亜熱帯循環域の3海域に区分される (Roden, 1998)。また、ナノモルレベル栄養塩の海盆スケールでの変動は太平洋熱帯・亜熱帯海域が南北太平洋亜熱帯循環と熱帯域の3つもしくは4つの海域に区分される (Hashihama et al., 2009; Viviani et al., 2011)。

一方、海流や海面高度の高密度の観測より太平洋熱帯・亜熱帯海域はより細かく区分される可能性が示された。すなわち、北から黒潮（続流）域、黒潮再循環域、亜熱帯反流域、北赤道海流域、北赤道反流域、南赤道海流北部、南赤道反流域、南赤道海流南部、南太平洋熱帯反流である (Uda & Hasunuma, 1969; Delcroix et al., 1987; Yu et al., 1995; Morris et al., 1996)。また、炭酸系の表層連続分析の結果も、この細かい区分によって変動し、全炭酸は赤道反流域で北赤道海流域と比較して急激に減少し (Ishii et al. 2001)、また、黒潮（続流）域、黒潮再循環域、北赤道海流域ではそれぞれ海水中の二酸化炭素逸散能が異なる (Watai et al., 1999)。また、 $\text{PO}_4^{3-}$ 濃度も100 m付近には北赤道海流と北赤道反流との境に極大がある (Reid, 1962)。海流の幅は180 km程度しかないものも存在するため (Uda & Hasunuma, 1969; Qiu & Chen, 2004)、太平洋熱帯・亜熱帯海域の南北断面には、これまでの南北太平洋亜熱帯循環と熱帯域という大きな区分よりも小さな変動があると期待される。

したがって、本章では緯度方向の高密度な表層連続観測をすることによって、太平洋南北断面の詳細な栄養塩濃度分布とその特徴を把握し、100～1000 km の栄養塩濃度変動とその要因を解明するを目的とした。

## 7.2. 方法

観測は海洋地球研究船「みらい」をもちいて、2007 年 2～3 月の MR07-01 航海、11～12 月の MR07-06 航海、さらに 2008 年 5～6 月の MR08-02 航海、2009 年 MR09-01 航海 Leg 3 にておこなった (Fig.7-1)。船底約 4.5 m から汲みあげた研究用海水を用いて、水温、塩分、クロロフィル蛍光、ナノモルレベル栄養塩 (N+N, SRP,  $\text{NH}_4^+$ ) を測定した。また、表面海水連続採取装置で取得し HPLC で分析した Chl *a*、DV chl *a* 濃度を用い、これらを加算したものを Total Chl *a* としてクロロフィル蛍光を校正した。クロロフィル蛍光はその値に日周性があり (Dandonneau & Neveux, 1997)、本研究では昼夜にその傾きに有意な差があったことから、昼夜別に蛍光を濃度に校正した。また、表層の海流をドップラーソナー (DS-30, Furuno) で測定した。

MR09-01航海を除いて水温、塩分、溶存酸素の鉛直プロファイルをCTD (SBE911 Plus, Sea-Bird Electronics) で、またこれに付属した蛍光センサー (Seapoint Sensors) にてクロロフィル蛍光を測定した。MR07-01、MR07-06航海ではCTDに設置したニスキンボトルを用いた各層採水から栄養塩の試料を採取しTRAACS 800 (BRAN+LUEBBE) を用いて測定し、鉛直プロファイル観測した。

航海中の海面高度を Topex/Poseidon/Jason-1 を用いた AVISO (<http://www.aviso.oceanobs.com>) で、海面における流向・流速を観測衛星 (Topex/Poseidon/Jason-1, Geosat Follow-On, ERS/Envisat) ならびに海面に設置されているブイ、船舶によるデータを統合した Ocean Surface Current Analyses - Real time (OSCAR; <http://www.oscar.noaa.gov/index.html>) で観測した。AVISOの空間解像度は15'×15'で、時

間解像度は7日 (AVISO user handbook, 1996)、OSCARの空間解像度は $20' \times 20'$ 、時間解像度は5日であった (Bonjean & Lagerloef, 2002)。

### 7.3. 結果

#### 7.3.1. 物理構造

表面水温は、緯度・経度方向ならびに季節的な違いが認められた (Fig 7-2)。まず、 $20^{\circ}\text{C}$  以下の低水温海域は北太平洋においては MR07-01 航海では  $28^{\circ}\text{N}$  もしくは  $26^{\circ}\text{N}$  に存在したが、MR08-02、MR07-06 航海では  $36^{\circ}\text{N}$  以北まで北上していた。また、南半球では MR07-06 航海では  $34^{\circ}\text{S}$  以南に存在しており、MR09-01 航海では南北太平洋のどちらでも  $20^{\circ}\text{C}$  以下にはならなかった。つぎに  $29^{\circ}\text{C}$  以上の高水温海域は MR07-01 航海では  $5^{\circ}30'$  以南、MR07-06 では北太平洋に存在せず南太平洋の  $5^{\circ}\text{S} \sim 18^{\circ}\text{S}$  にかけて存在したが、MR08-02 航海では  $15^{\circ}50'$  以南、MR09-01 航海では  $9^{\circ}36'\text{S} \sim 26^{\circ}\text{N}$  までの広範囲に広がっていた。

表面塩分は北太平洋では MR07-01、MR07-06 航海では  $20 \sim 30^{\circ}\text{N}$  で高くなっていたが、 $145^{\circ}\text{E}$  以西、すなわち MR08-02、MR09-01 航海では明確な高まりはなかった (Fig. 7-2)。また、赤道付近での塩分は MR07-06 とそれ以外で大きく異なり、MR07-06 航海では 35 以上の水塊が  $4^{\circ}30'\text{N} \sim 6^{\circ}30'\text{S}$  まで広がっていたのに対し、それ以外は 35 以下であった。南太平洋では MR07-06 航海では  $18^{\circ}\text{S}$  で極小になり、その南北で一貫して増加し、MR09-01 では赤道から  $15^{\circ}\text{S}$  まで安定し、それ以南では増加した。

CTD による観測から  $Z_m$  は MR07-01 航海では  $29^{\circ}\text{N}$  以南では  $22 \sim 110\text{ m}$  に存在したが、それ以北では  $200\text{ m}$  以深まで混合していた (Fig. 7-3)。 $N$  は  $Z_m$  付近で最も高くなっており、 $29^{\circ}\text{N}$  付近では低くなる傾向があった。MR07-06 航海では赤道から  $5^{\circ}\text{S}$  にかけて  $100\text{ m}$  付近まで混合していた (Fig. 7-3)。また、北半球では概ね  $40 \sim 100\text{ m}$  に  $Z_m$  が存在したが、南太平洋では  $20 \sim 70\text{ m}$  に存在した。 $N$  は  $Z_m$  付近で最も高くなる傾向があっ

たが、5°N から赤道にかけては  $Z_m$  よりも深いところでピークを持ち、 $Z_m$  付近の N は低くなった。

船底に設置された潮流計、ならびに衛星観測による東西方向の流向はほぼ一致した。したがって、船底に設置された潮流計の流向から北太平洋亜熱帯循環域を黒潮（続流）域（KE）、黒潮再循環域（NPTG）、亜熱帯反流域（NSCC）、北赤道海流域（NEC）に区分し、赤道域を北赤道反流域（NECC）、南赤道海流北部（N-SEC）、南赤道反流域（SECC）、ならびに MR09-01 航海のパプアニューギニア沿岸流域（PNCC）に区分した。さらに、南太平洋亜熱帯循環域は MR07-06 航海では南赤道海流南部（S-SEC）、南太平洋熱帯反流（STCC）に、MR09-01 航海ではニューカレドニアジェット域（NCJ）に区分した（Fig. 7-4）。NCJ 域と PNCC 域については、南北方向の流れの変化で区分した。

### 7.3.2. 栄養塩変動

N+N 濃度は MR07-01、MR08-02 航海における 30°N 以北および MR07-06 航海における 7°N～6°S の海域を除いてほぼ 10 nM 以下で変動していた（Fig. 7-5）。N+N 濃度については 10～20°N で最も低く、次いで 10～20°S 付近が低くなった（Fig. 7-5）。流向から区分した海域内の平均栄養塩濃度は北太平洋では NSCC、南太平洋では SSCC で最も低くなった。また、赤道域に含まれる海域では概ね 5 nM 以上になった。 $\text{NH}_4^+$ 濃度は、N+N 濃度の分布と似ており、N+N が枯渇していた 10°～20°N、10～20°S 付近で枯渇し、N+N 濃度が高い N-SEC 海域ではその濃度が高くなった。一方、N+N が 5 nM 以下であった南太平洋フィジー島南方の海域 20°～23°S では断続的に高濃度になった（Fig. 7-5）。SRP は N+N が枯渇した海域でも <3～300 nM まで変動していた（Fig. 7-5）。SRP 濃度はいずれの航海でも北太平洋亜熱帯循環内の NPTG 南部 22～26°N で最低濃度となり、2007 年 3 月、2009 年 6 月には 3 nM 以下の海域が広がっていた（Fig. 7-5）。また、南

太平洋では 25~28°S 付近で 20 nM 程度で広範囲で広く安定していたが、最も低い濃度は MR07-06 航海におけるフィジー南方の 19°50'S 付近 20 km 程度の範囲で観測された (Fig. 7-5c)。

下層からの供給量の指標である  $f_N$  について、成層が発達した海域では、NECC ならびに NEC 海域で高く、MR07-06 航海では KE でも高くなった。N+N 濃度を MR07-01 航海では 1°おき、MR07-06 航海では 0.5°おきに CTD 観測点周辺で平均した場合、その平均 N+N 濃度が 20 nM 以下の場合、 $f_N$  と有意な正の相関が認められた ( $n=91$ ,  $r^2=0.16$ ,  $p<0.002$ , Fig. 7-6)。PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>の供給量  $f_P$  には SRP 濃度には相関が認められなかった (Fig. 7-6,  $n=91$ ,  $p>0.1$ )。また、SRP 濃度には  $Z_m$  と相関は認められなかった。

北太平洋亜熱帯循環、赤道域、南太平洋亜熱帯循環域内部でのより小さいスケールの変動にいてみると、まず北太平洋亜熱帯循環内では N+N 濃度に航海による大きな変動がある KE と NPTG、変動がない NSCC と NEC に区分される (Figs. 7-7 & 7-9)。KE ならびに NPTG では N+N、SRP とともに観測時期によって濃度が大きく異なった。すなわち、KE、NPTG では 2007 年 2~3 月は N+N 濃度が常に 50 nM を超えるような海域が存在したが、その他の航海ではパッチ状の変動を除くと低く 10 nM 以下であった。また、SRP については NPTG では N+N 濃度の増加に伴う変動だけでなく、N+N が枯渇している海域でも濃度は観測時期によって異なった。先に述べたとおり、2007 年 3 月、2009 年 6 月では 3 nM 以下であったが、2007 年 11 月は 10 nM 以下、2008 年 5 月では 20 nM 以下であったものの濃度が検出された。さらに 2007 年 2 月は SRP 濃度が低くても 25 ~30 nM になった。

また、NPTG と KE では 100 km 以下の N+N パッチも認められた。N+N のパッチ状の栄養塩変動には 4 章ですでに述べたとおり降雨由来、亜表層水由来、由来不明の 3 種類、すなわちそれぞれタイプ A、B、C が存在する。まず、塩分の低下のみを伴うタイプ A は (147°35.5'E, 26°40.0'N) と (136°49.8'E, 29°11.2'N) の 2 ヶ所で観測された。SRP の

増加、水温の低下、クロロフィル蛍光の増加で規定したタイプ B については北太平洋では NPTG 内 (146°34.9'E, 28°42.2'N)、(142°10.0'E, 27°04.9'N)、(149°27.8'E, 26°45.3'N)、(155°00.2'E, 27°36.7'N) と KE 内 (139°51.1'E, 32°46.2'N) で観測された。タイプ C については本研究域では観測されなかった。

NEC においても航海毎に SRP 濃度に違いが認められ、MR07-06 航海でもっと高く (mean  $\pm$  SD: 113  $\pm$  38 nM)、MR08-02 航海で最も低くなった (48  $\pm$  15 nM)。また、NEC 内には空間的な変動もあり、基本的には低緯度になるに連れて濃度が増加傾向にあるが、MR09-01 航海を除いて NECC との境界付近で SRP 濃度の極小が存在した。これらの時空間的変動は他のパラメーターと比較し、密度と強い正の相関が認められた ( $p < 0.001$ ,  $n = 7934$ )。

赤道域に着目すると、N-SEC では MR07-01 航海では N+N 濃度が 15 nM 以下であったが、MR07-06 航海では N+N、SRP ともに高く特に N+N は 1  $\mu$ M 以上になった。また、NECC では NEC と同様に航海ごとの SRP の変動が認められ、その濃度は MR07-06 航海で最も高く (126  $\pm$  3.6 nM)、MR09-01 航海で最も低く (36  $\pm$  3.6 nM) になった。また、この変動は密度と強い正の相関が認められ ( $p < 0.001$ ,  $n = 2939$ ) 横軸を SRP、縦軸を密度とした場合の一次関数による回帰係数の傾きは NEC (0.052) とほぼ等しい 0.051 であり、両者には有意な差は認められなかった ( $p > 0.1$ )。一方、平均 SRP 濃度は NEC 海域よりも有意に低かった ( $p < 0.001$ )。

赤道域では 100 km 以下の N+N パッチは PNCC 内の (154°43.9'E, 13°35.0'S) で認められたのみであった。このパッチは N+N の増加に伴い水温の低下と Chl *a* の増加は認められたが SRP、塩分とは相関は認められず、タイプ C と判断された。

南太平洋亜熱帯循環においては、S-SEC 内 (179°00.2'E, 12°25.6'S) で塩分が低下し、SRP と Chl *a* 濃度の変動が認められない N+N パッチが存在した。また、N+N パッチは南太平洋のニュージーランド北島沖の (175°21.5'E, 33°51.8'S) と NCJ 域内のオースト

ラリア沿岸域の(154°06.6'E, 23°59.2'S)、(157°40.6'E, 23°29.4'S)、(154°11.1'E, 23°42.9'S)、(154°16.1'E, 23°16.9'S)の5箇所で認められた。これらのパッチでは(154°06.6'E, 23°59.2'S)でのみN+Nの増加にともなった水温の低下、SRP、Chl *a* 濃度の増加が認められたが、他の4つのパッチ内では認められず、タイプCと判断された。

### 7.3.3. 植物プランクトン群集変動

Total Chl *a* 濃度はMR07-01ならびにMR08-02航海ではKE、NPTGで高くなっており、MR07-06航海ではN-SECとフィジー南方の19°50'S付近で増加した(Fig. 7-7)。また、その濃度にはN+N、NH<sub>4</sub><sup>+</sup>と正の相関が認められた。MV Chl *a* は同様にN+N、NH<sub>4</sub><sup>+</sup>いずれにも正の相関が認められたが、DV Chl *a* にはNH<sub>4</sub><sup>+</sup>の相関のみ認められた。また、Chl *a* の分解物であるpheophytin *a* 濃度はNH<sub>4</sub><sup>+</sup>とのみ正の相関が認められた(Fig. 7-8)。DV Chl *a* 濃度は水温が19°C以下ではその濃度は0もしくは極めて低い濃度となったが、20°C以上では水温と負の相関が認められ、すなわち、高緯度海域や、夏季よりも冬季に濃度は高くなった(Fig. 7-7)。また、MR07-06航海の20°S付近ではパッチ状に高い海域が存在した(Fig. 7-7)。FCMによって計数された*Prochlorococcus*とDV Chl *a* 濃度には有意な正の相関が認められた( $p < 0.001$ ,  $n = 535$ )。さらにMR07-01航海のNPTG、NECC海域では2月はそれぞれ0.050、0.018  $\mu\text{g L}^{-1}$ であったが、3月には0.055、0.046  $\mu\text{g L}^{-1}$ まで増加した(Fig. 7-7)。また、NSCC、NECとNECCではTotal Chl *a* 濃度に有意な違いがあり、NECC>NSCC>NECの順で低くなった(Fig. 7-7)。

FCMで計数した*Synechococcus*はKE、NPTG、N-SECで高く(Fig. 7-9)、N+N、NH<sub>4</sub><sup>+</sup>と正の相関が認められた。また、NPTG内に限定すると、N+NとSRPと正の相関が認められた。ナノシアノバクテリアはNSCC、NEC海域またフィジー周辺で認められた(Fig. 7-9)。北太平洋での2海域ではN+NならびにSRPと負の相関があった。

*Trichodesmium* は特に高い海域はMR07-06航海における19~23°Sの海域ならびに

MR08-02 海域における 5°N 付近であった (Fig. 7-9)。観測域全体では *Trichodesmium* 現存量は栄養塩と相関は認められないものの N+N が 50 nM 以下の海域に限ると  $\text{NH}_4^+$  と正の相関が認められ ( $p < 0.001$ ,  $n = 153$ , Fig. 7-9)、SRP とは負の相関が認められた ( $p < 0.05$ ,  $n = 284$ )。*Richelia intracellulis* は、*Trichodesmium* 現存量が高い海域でのみ出現し、その密度も 50 filaments  $\text{L}^{-1}$  と低かった。

CHEMTAX による解析による珪藻類と検鏡で計数した珪藻とは正の相関が有り ( $p < 0.001$ ,  $n = 253$ )、シアノバクテリアには *Synechococcus*、*Trichodesmium* に正の相関が認められた (both at  $p < 0.01$ ,  $n = 519$  and  $n = 237$ , それぞれ)。CHEMTAX における解析ではユーグレナ藻類と原核緑藻類以外の群集には N+N の正の相関が認められた。シアノバクテリアは  $\text{NH}_4^+$  とは負の相関が認められた。

## 7.4. 考察

### 7.4.1. 海盆スケールでの栄養塩変動

本研究では赤道や亜熱帯循環の極域側では N+N が 100 nM を超えるような海域が存在したが (Fig. 7-5)、それは全体の研究海域からすると一部であり、ここではナノモルレベルの栄養塩変動について考察する。

N+N は、北太平洋亜熱帯循環内で最も低く、次いで南太平洋亜熱帯循環、赤道域の順で高くなる傾向があり、これは Hashihama et al. (2009) と一致した (Fig. 7-5)。表層におけるナノモルレベルの N+N 濃度変動は、水柱安定度と混合層深度が影響していることが示されており (Hashihama et al., 2009)、これは有光層への  $\text{NO}_3^-$  供給は混合層下部からの渦拡散が主要な要因であるとする McCarthy & Carpenter (1983) に拠っている。本研究では MR07-01、MR07-06 航海における CTD 観測から、さらには栄養塩の鉛直分布から算出された  $f_N$  と周辺の平均 N+N 濃度に有意な正の相関があることから (Fig. 7-6)、下層からの渦拡散による  $\text{NO}_3^-$  供給が表層のナノモルレベル N+N 濃度に反映されたこと



が示唆された。

$\text{NH}_4^+$ 濃度には Chl 蛍光と正の相関が認められたことから (Fig. 7-8)、 $\text{NH}_4^+$ 濃度の増加について、二つの仮説が提唱される。すなわち、1) 植物プランクトン細胞内の  $\text{NH}_4^+$  が測定中に溶出してきた、もしくは 2) Chl *a* 濃度の増加は  $\text{NH}_4^+$  の消費と植物プランクトンの被食速度をともに増加させるために (Probyn et al., 1987; Dortch, 1990)、再生生産が活発になり  $\text{NH}_4^+$  が検出されやすくなった、の 2 つである。まず、1) について検証した。PON: Chl *a* 比を  $7.55 \text{ g g}^{-1}$  (Fasham et al., 1990)、細胞内  $\text{NH}_4^+$ : PON 比を  $0.02 \text{ g g}^{-1}$  (Dortch et al., 1984) と仮定すると、植物プランクトン細胞内の  $\text{NH}_4^+$  は  $3 \text{ nmol L}^{-1}$  以下となり、これは検出限界以下であるので、本研究で認められた  $\text{NH}_4^+$  濃度の増加は植物プランクトン細胞内  $\text{NH}_4^+$  に由来する可能性は低い。従って、2) 再生生産の増加に伴う  $\text{NH}_4^+$  濃度の増加の可能性が高いことになる。

$\text{NH}_4^+$ 再生の主要な過程として、動物プランクトンによる摂餌と排出が重要である (Neuer & Franks, 1993)。特に、微小動物プランクトンの摂餌速度と  $\text{NH}_4^+$  の再生とは正の相関があることから (Neuer & Franks, 1993)、摂餌が重要な  $\text{NH}_4^+$  の供給過程である。Chl *a* の分解物 pheophytin *a* の存在は動物プランクトンによる摂餌があることを示しており (Furuya et al., 2003)、微小動物プランクトンを検鏡した MR09-01 航海では、 $\text{NH}_4^+$  濃度が微小動物プランクトン現存量と正の相関を示した ( $n=174$ ,  $p<0.001$ )。本研究では、pheophytin *a* と  $\text{NH}_4^+$  濃度に正の相関が認められたこと (Fig. 7-8) も、動物プランクトンによる摂餌と  $\text{NH}_4^+$  濃度の増加の関係性を示しており、2) を支持した。

さらに、 $\text{NH}_4^+$  濃度の変動は、消費と供給のバランスが偏った結果生じるとされており (Johnson et al., 2007)、 $\text{NH}_4^+$  濃度が水中に増加するためには、定常的な系において  $\text{NH}_4^+$  消費の抑制あるいは  $\text{NH}_4^+$  供給の増加のいずれかが起きていることになる。 $\text{NH}_4^+$  取り込み速度を低下させる要因として、 $\text{NO}_3^-$  の存在が報告されている (Dortch, 1990)。本研究では  $\text{NH}_4^+$  と  $\text{N+N}$  には正の相関があり、したがって、 $\text{N+N}$  の存在により、生物生産が

活発化するとともに摂餌の結果として再生された  $\text{NH}_4^+$  のが水中に溜まり、 $\text{NH}_4^+$  濃度が高まる可能性が指摘される。

一方で、フィジー周辺域など N+N が枯渇している海域でも  $\text{NH}_4^+$  が検出された (Fig. 7-5)。この N+N 枯渇海域では、 $\text{NH}_4^+$  と *Trichodesmium* 現存量に正の相関認められた。*Trichodesmium* のコロニー内では、コロニー内のバクテリアや動物プランクトンによって栄養塩の再生が活発であることが報告されており (Sellner, 1992)、また、*Trichodesmium* 自体からも固定した窒素の最大約 50% が溶存態窒素として環境水中に放出され、その一部は  $\text{NH}_4^+$  であることが確認されている (Mulholland & Capone, 2001; Mulholland et al., 2004; Mullholand et al., 2006; Wannicke et al., 2009)。事実、*Trichodesmium* の高密度なブルーム内では 1  $\mu\text{M}$  以上の  $\text{NH}_4^+$  が検出されている (Karl et al., 1992)。また、MR07-06 航海での高  $\text{NH}_4^+$  海域では、窒素固定活性が高かった (Shiozaki et al., 2010)。したがって、N+N が枯渇した海域での  $\text{NH}_4^+$  の増加は窒素固定生物から滲出した  $\text{NH}_4^+$  供給が寄与していたと示唆された。

一方、SRP 濃度の変動については、太平洋全体では密度躍層深度と相関があると報告されている (Reid, 1962)。しかし、本研究では  $Z_m$  と有意な相関はなく ( $p>0.05$ )、また、下層からの  $\text{PO}_4^{3-}$  供給量とも相関が認められなかった (Fig. 7-6;  $p>0.05$ )。したがって、表面の SRP 濃度は、下層からの  $\text{PO}_4^{3-}$  供給だけでは説明されない。SRP 濃度変動については窒素固定による消費が海盆スケールでの重要な変動要因であるとされている (Karl et al., 1997; Moore et al., 2009)。本研究でも、Kitajima et al. (2009) や Shiozaki et al. (2009) によって高い窒素固定活性が報告された NPTG や NSCC で最も SRP 濃度が低くなっており、Shiozaki et al. (2010) によって非常に高い窒素固定活性が報告されている SSCC がそれに次いで濃度が低くなっている。したがって、窒素固定により SRP 濃度は低下すると考えられる。しかし、SRP 濃度と窒素固定速度には相関が無いとの報告があり (Shiozaki et al., 2010)、これは本研究においても同様の事例が確認されてお

り (Fig. 7-6)、窒素固定による  $\text{PO}_4^{3-}$  消費だけでは SRP 濃度の空間変動は説明できない。また、窒素固定速度と  $f_p$  と SRP 濃度の重回帰分析においても有意な関係は認められなかった。これまでの研究では  $\text{PO}_4^{3-}$  変動は下層からの供給と窒素固定による消費から説明されてきたが (例えば, Karl & Letelier, 2008)、本研究の結果は、これら以外にも要因があることを示唆している。

SRP 濃度の下層からの供給と窒素固定速度が反映されない要因として、水平移流があげられる。Shiozaki et al. (2010) は  $\text{NO}_3^-$  濃度と  $\text{PO}_4^{3-}$  濃度から計算される 200 m における  $N^*$  (Deutsch et al., 2001) の分布が現場の窒素固定速度や脱窒だけでなく、海流にともなった変動があることを示した。すなわち、すでに SRP が消費された、もしくは SRP 濃度の高い海水が流入することで SRP の空間変動が起きている可能性である。また、北大西洋亜熱帯循環では、 $P^*$  (Deutsch et al., 2007) を用いた計算から、湾流からのエクマン輸送による  $\text{PO}_4^{3-}$  の供給が重要であることが示された (Palter et al., 2011)。一方、SRP 濃度が最も低くなっていた NPTG 海域は 1992~2002 年までの 10 年の水深 15 m での平均流速では、NPTG 海域は  $3 \text{ cm s}^{-1}$  以下で最も低く (Wilson et al., 2008)、移流の効果がほとんど期待できない海域であると考えられる。事実、SRP が最も低くなった  $22 \sim 26^\circ \text{N}$  では移流による変動は最大でも  $-3.7 \text{ nM d}^{-1}$  であり、4 航海の平均値では  $-0.1 \pm 0.8 \text{ nM d}^{-1}$  であった。観測全体では  $-1.1 \pm 1.1 \text{ nM d}^{-1}$  であったことから、NPTG 南部ににおける水平方向の移流による栄養塩の供給は他の海域と比較すると極めて低いと示唆される。すなわち、下層からの SRP の供給量より消費量がわずかでも高いならば、SRP 濃度は徐々に低下し、最終的には枯渇すると示唆される。NPTG 海域では窒素固定が新生産の約半分を占めることが報告されており (Shiozaki et al., 2009)、SRP が供給よりも過剰に消費される可能性がある。したがって、NPTG における低 SRP 濃度は観測時の窒素固定と下層からの供給の影響を受けたのではなく、過剰な SRP 消費が起きていた水がその場に留まっているため生じていると示唆される。

#### 7.4.2. メソスケールの栄養塩の時空間変動

N+N のメソスケールの変動があった海域は N-SEC ならびに NPTG、KE であった。まず、N-SEC における栄養塩変動の要因として ENSO の影響が示唆された。MR07-06 航海中の 2007 年 11～12 月にかけてラニーニャ現象が発生しており (<http://www.data.jma.go.jp/gmd/cpd/data/elnino/index/datab.html>)、ラニーニャ発生時の太平洋赤道域では、NO<sub>3</sub> 濃度が 0.1 μM 以下になる海域は 160°E 付近までに狭まっていることが報告されている (Matsumoto et al., 2004)。観測海域の表面水温は Yan et al. (1992) による太平洋暖水プールの指標である 29°C 以下より低かった。また、西部太平洋熱帯域では表面温度の低下とともに NO<sub>3</sub> 濃度が増加することが報告されている (Radenac & Rodier, 1996)。MR07-06 航海における N-SEC は赤道湧昇が起きている、もしくはその影響を強く受ける海域であったと示唆され、下層からの活発な栄養塩供給により N+N、SRP 濃度が高まったと示唆された。

次に、KE、NPTG では季節的な N+N 変動がある可能性が示唆された (Fig. 7-5)。すなわち、冬季の観測ではある MR07-01 航海では混合層深度が深化しており、200 m までの N の平均値も低かった。したがって、N-SEC と同様に下層からの供給が N+N 濃度を増加させている。KE、NPTG における N+N のサブマイクロモルレベルの変動は MR07-06 航海では観測されず、MR08-02 航海では海域によってとらえられたことから、晩冬から春のはじめにかけて観測される現象であると考えられた。NPTG では、1～2 月にかけて混合層の深化によって全炭酸や純生産が高まることが報告されており (Ishii et al., 2001)、本研究における N+N 変動も混合の影響である。以上から、NPTG 海域では栄養塩濃度がナノモルレベルで季節的に変動しているといえる。

同様に、NPTG では、N+N が <3 nM に枯渇した海域でも SRP 濃度の季節的変化が認められた (Fig. 7-5)。すなわち、MR07-01 航海の (150°E, 25°N) 付近では 2 月 21 日の

観測では 25~30 nM 程度残存していた SRP が 3 月 10 日の同海域では 3~5 nM 程度まで減少し、また、東経 135°北緯 25°付近でも 2008 年 5 月 30 日は 15 nM 程度であったが、2009 年 6 月 30 日では 3 nM 以下まで枯渇した。さらに、4 章で述べたが、淡青丸 KT-07-22 航海におけるも 2007 年 9 月 8 日の観測でも 3 nM 以下まで枯渇していた。

SRP の変動について MR07-01 航海の結果について考察する。SRP の低下要因として Total Chl *a* 濃度の増加を伴っていることから、粒子状になり下層への沈降除去された可能性が考えられた。2007 年における 2 月から 3 月における変動では、Total Chl *a* 濃度は 50 ng L<sup>-1</sup> から 110 ng L<sup>-1</sup> まで増加していた。この Total Chl *a* の増加は、窒素固定による窒素供給でほぼ説明される。すなわち、Shiozaki et al. (2010) は同航海で 2.62 nmol N L<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> の窒素固定速度を報告しており、窒素固定速度が 2~3 月にかけて時空間的に変動せず、固定された窒素全てが植物プランクトンに利用されたとすると、N:Chl *a* 比を 16:1 g g<sup>-1</sup> と仮定して (Antia et al., 1963) 、その窒素は 50 ng Chl *a* L<sup>-1</sup> に相当する。この値は、Total Chl *a* の増加とほぼ等しい。この増加が SRP の減少に与える影響については、植物プランクトンの P: Chl *a* 比を 2 g g<sup>-1</sup> (Antia et al., 1963) と仮定すると 3.9 nmol P L<sup>-1</sup> が溶存態から植物プランクトン、すなわち粒子態になったことになり、約 25 nM の SRP 濃度低下の 16%を占めると計算される。

次に有機物の沈降除去について考える。ALOHA では基礎生産のうち 5~10%が移出生産として有光層外に沈降する (Karl et al., 1996) 。Shiozaki et al. (2009) によると 24°N の海面では 393 nmol C L<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> の基礎生産がある。これと、Karl et al. (1996) が報告している基礎生産あたりの移出生産の割合を仮定すると、一日当たり、0.17~0.34 nmol P L<sup>-1</sup> が沈降すると示唆される。これを 17 日間積算すると、2.9~5.7 nmol P L<sup>-1</sup> 沈降に除去されることになり、SRP 低下の 12~24%を占めると計算される。

以上から、生物過程による SRP の減少は 30~40%となり、残りの半分以上は、本研究では説明がつかないことになる。ここでは定常状態を仮定して議論を進めたが、今後、

化学・物理的要因の変動、すなわち下層からの供給量の変化や移流による供給量の変化、粒子による SRP の沈着除去 (Krom et al., 1991; Karl & Tien, 1992)、SRP 以外の化学形態への変化など、を考慮した解析を加える必要がある。

SRP の変動は NEC 海域でも認められた。NEC 海域内では経度方向で東に向かうほど濃度が増加する傾向が顕著であった (Fig. 7-5;  $r^2 > 0.3$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 7934$ )。この現象は本研究がはじめて明らかにしたものであるが、経度方向の濃度変化について適当な説明を見出すことができなかった。今後、より多くの観測データを集積した解析が必要である。

MR08-02 航海での KE における N+N パッチ (Fig. 7-5) は、SSH 画像では冷水渦に対応しており、黒潮によって形成された冷水渦の内部で起きていることが示唆される。NPTG で観測された下層からの栄養塩供給量の増加に伴う N+N パッチでは、表面水温が 20°C 近くまで低下していた。NPTG においては 3 月では 27°N ではすでに成層が不安定になっており下層からの供給量が高かったことを考えると (Fig. 7-3)、この N+N パッチは局所的に  $Z_m$  が深くなった、もしくは  $Z_{mi}$  が浅化して下層からの N+N 供給量が増加したことによると示唆される。N+N パッチが形成された海域は SSH がわずかに低い、すなわち低気圧性の渦の通過により局所的に  $Z_m$  が深くなった、もしくは  $Z_{mi}$  が浅化の要因であると示唆される (Letelier et al., 2000; Benitez-Nelson et al., 2007)。ALOHA 周辺では低気圧性渦は有光層内まで栄養塩を供給していない可能性も指摘されているが (Letelier et al., 2000)、本研究から  $Z_m$  が深い海域では低気圧性渦により N+N が表層まで供給される可能性があることが示された。

本研究では NECC から NEC にかけての海域で SRP 濃度の極小が認められ、これは塩分の低下を伴っていた (Fig. 7-2)。この海域の低塩分水は蒸発に対して過剰な降雨によって形成される (Roden, 1975)。雨水中には  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NH}_4^+$  が含まれており、これらが植物プランクトンによって消費されるのに伴い SRP が消費され低濃度になっている可能性がある。しかし、MR07-01 航海で観測した N-SEC の太平洋暖水プールでは塩分が

NECC よりも低いにも関わらず、SRP 濃度は高かった (Figs 7-2 & 7-5)。したがって、降雨以外の要因によっても SRP 濃度の低下が起きていることが示唆される。下層からの供給の可能性については、 $f_p$  と SRP 濃度には負の相関があることから (Fig. 7-6)、その影響はないと示唆される。

降雨以外の SRP を低下させる要因として、窒素固定の影響が示唆された。MR08-02 航海では、NECC 内 5°N で Total Chl *a* が高い水塊が観測され、その水塊では *Trichodesmium* 現存量が非常に高くなった (Fig. 7-9)。この Total Chl *a* が高い水塊は MODIS aqua による衛星のクロロフィル観測の結果、NECC に沿って広がっていた。さらに NECC 内では高 Chl *a* 水が高頻度で出現することが衛星による観測から明らかにされている (Messi & Radenac, 2006)。この高 Chl *a* 水は局所的湧昇であると考えられているが (Messi & Radenac, 2006)、本研究からはナノモルレベルでの N+N の局所的な変動は NECC では観測されていない。さらに、この海域で  $10^5$  filaments  $L^{-1}$  以上の高密度の *Trichodesmium* 水が観測されている (永沢と丸茂, 1967; Asaoka & Marumo, 1987)。したがって、本研究における結果と既報知見からは、NECC の西部では *Trichodesmium* のブルームが頻繁に起きていることを示唆している。Hashihama et al. (2010) ならびに本研究における Fiji 沖の結果から *Trichodesmium* ブルーム内でナノモルレベルでも SRP が枯渇することを示しており (Figs. 7-5 & 7-9)、すなわち、NECC では西部では低 SRP 水が形成され、それが移流によって運ばれることが示唆される。

SRP および  $NH_4^+$  にはフィジー周辺でパッチ状の変動が起きていた。特に SRP は 20°S において周辺海域で 30~50 nM 残存しているが、20 km ほどの範囲で 5 nM まで低下していた (Figs. 7-5 & 7-9)。この時、 $NH_4^+$  は 30 nM ほどあった。この SRP 枯渇水塊では *Trichodesmium* が 1000 filaments  $L^{-1}$  以上計数されており、窒素固定速度も  $10 \text{ nmol N } L^{-1} d^{-1}$  より高くなった (Shiozaki et al., 2010)。Hashihama et al. (2010) は同じ海域で *Trichodesmium* ブルーム内で SRP 濃度が枯渇していることを報告しており、本研究によ

る窒素固定による窒素の過剰供給から **SRP** 枯渇が生じたと示唆された。

以上より、南北方向の縦断観測から、**N+N** は下層からの供給量が増加するのに伴い増加すること、 $\text{NH}_4^+$ は植物プランクトン量、摂餌、**N+N**、*Trichodesmium* の増加に伴い増加すること、**SRP** 濃度分布に移流の影響があることが示唆された。さらに、100 km 以下のメソスケールで、外洋域においても下層からの供給が示唆される栄養塩パッチが確認された。



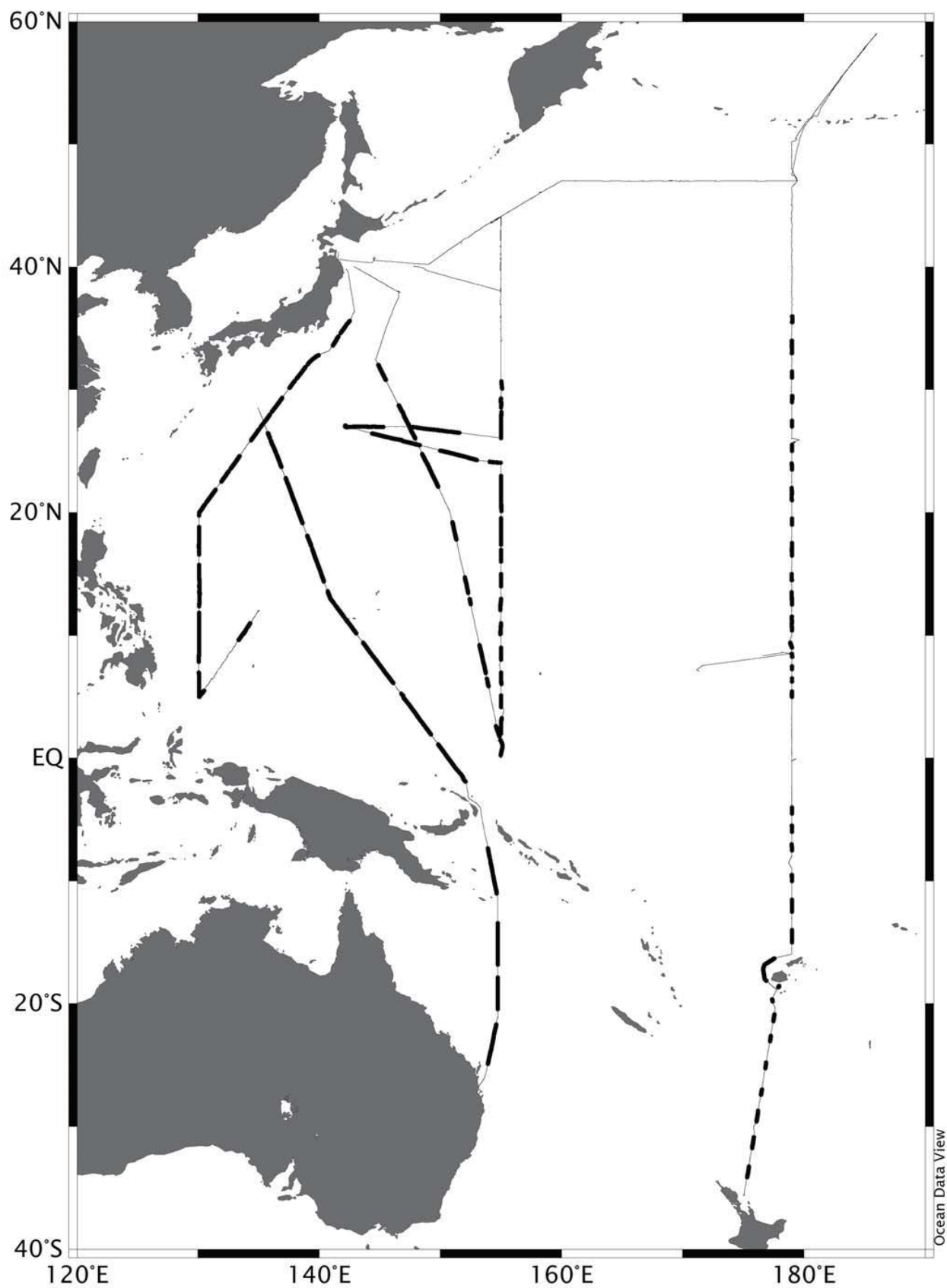


Fig. 7-1 Tracks of R/V Mirai cruises. Transects where continuous measurement of N+N, SRP and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> was conducted are depicted by bold lines.

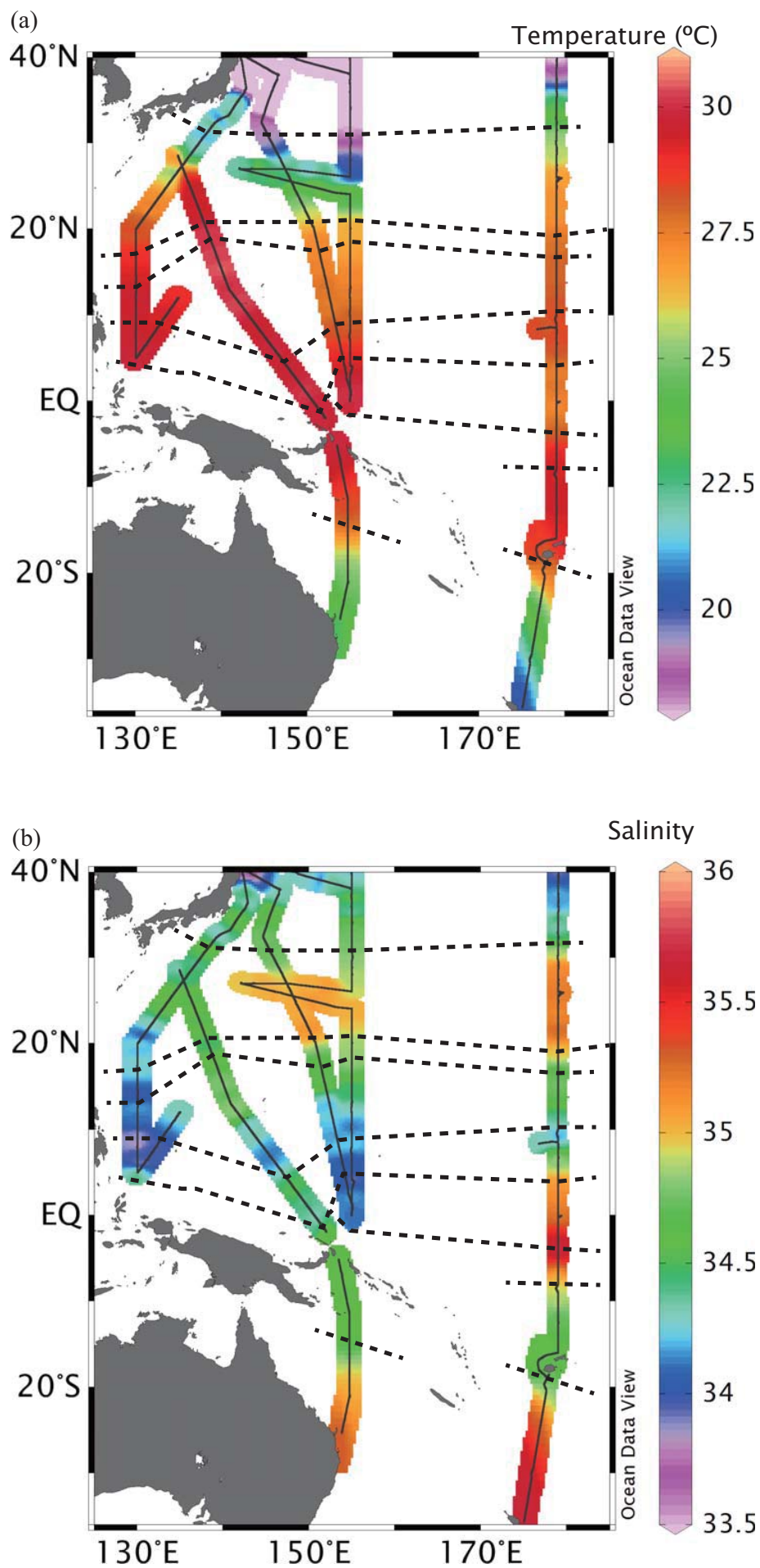


Fig. 7-2 Horizontal distribution of sea surface temperature (a) and salinity (b) at a depth of 4.5 m during four cruises.

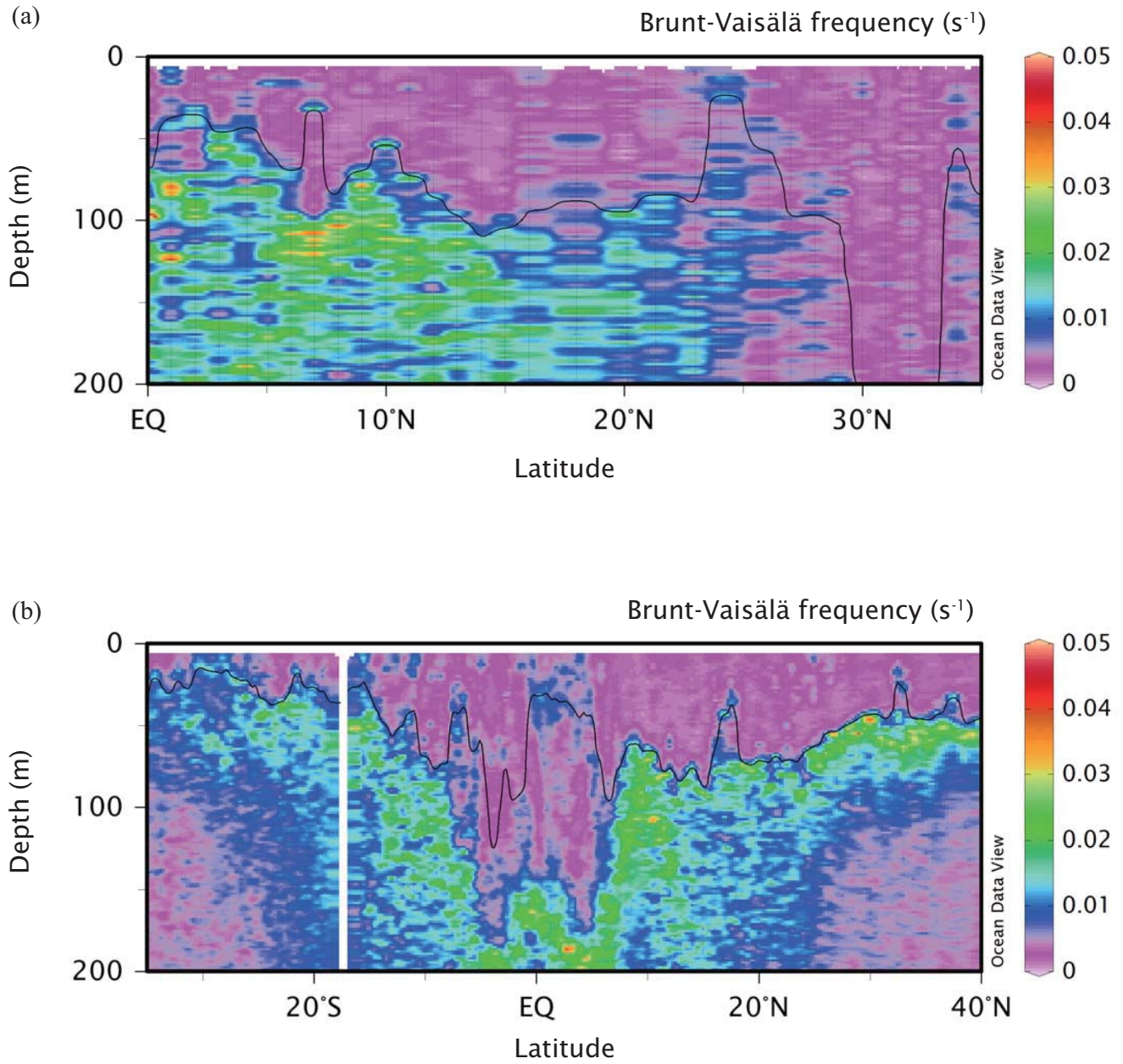


Fig. 7-3 Vertical distributions of Brunt-Vaisälä frequencies ( $N$ ) along  $155^{\circ}\text{E}$  during the MR07-01 cruise (a) and along the P14 section of WOCE during the MR07-06 cruise (b). The black line denotes the mixed layer depth ( $Z_m$ ).

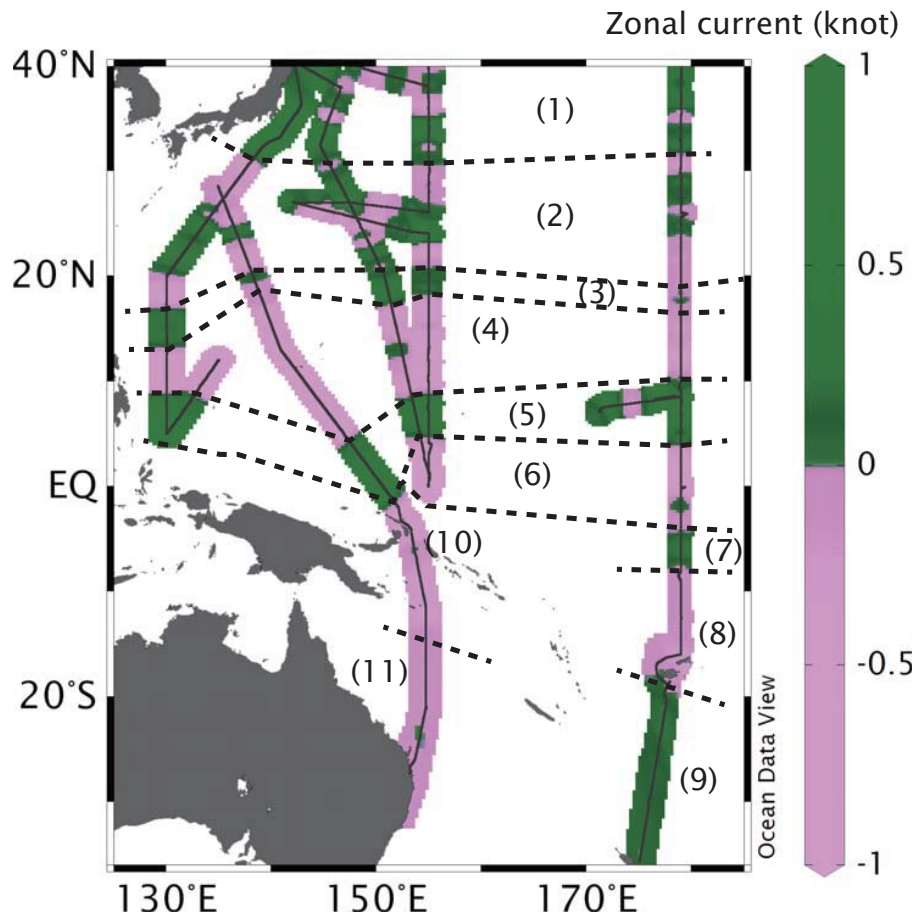


Fig. 7-4 Horizontal distribution of surface zonal current speed during four cruises. Positive and negative values denote that water flows eastward and westward, respectively.

Oceanographic provinces represent (1) Kuroshio and Kurishio Extension (KE), (2) Kuroshio recirculation (NPTG), (3) North Pacific Subtropical Countercurrent (NSCC), (4) North Equatorial Current (NEC), (5) North Equatorial Countercurrent (NECC), (6) North branch of South Equatorial Current (N-SEC), (7) South Equatorial Countercurrent (SECC), (8) South branch of South Equatorial Current (S-SEC), (9) South Pacific Subtropical Countercurrent (SSCC), (10) Papua New Guinea Coastal Current (PNCC), and (11) New Caledonia Jet (NCJ), respectively.



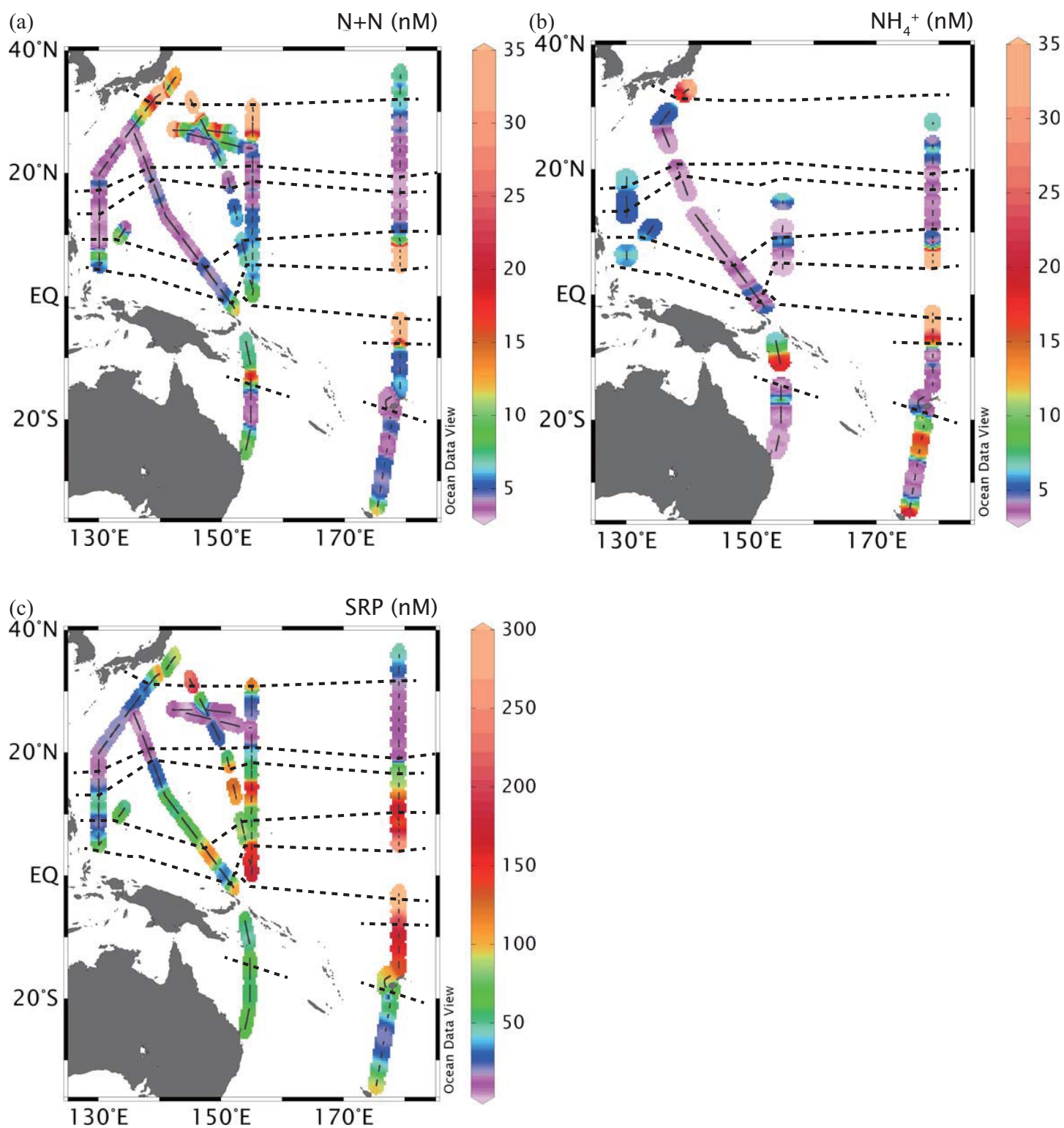


Fig. 7-5 Horizontal distribution of N+N (a), NH<sub>4</sub><sup>+</sup> (b) and SRP (c) concentrations during four cruises.

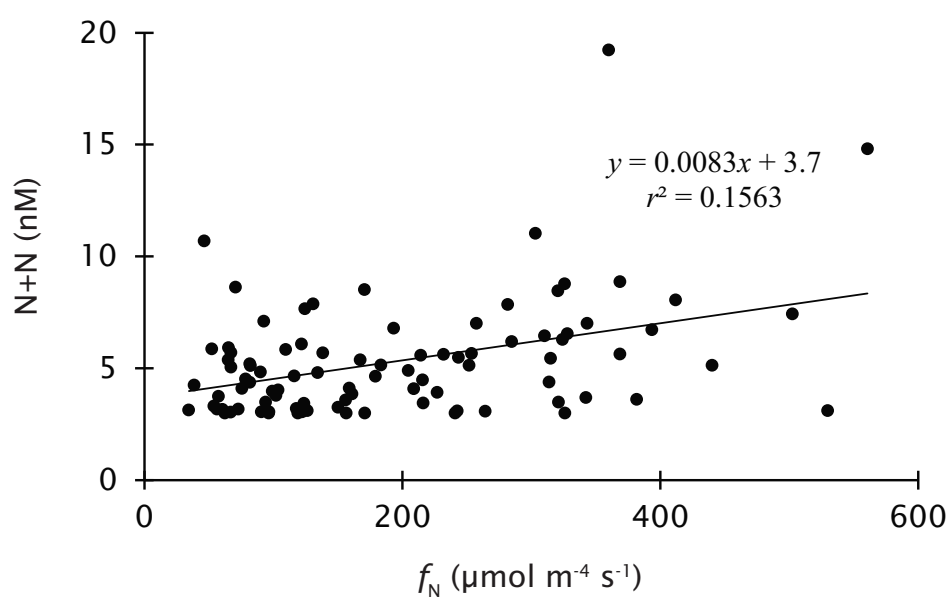


Fig. 7-6 Relationship between  $f_N$  and averaged  $N+N$  concentrations in the  $N+N$ -depleted ( $< 20\text{nM}$ ) region during the MR07-01 and MR07-06 cruises.

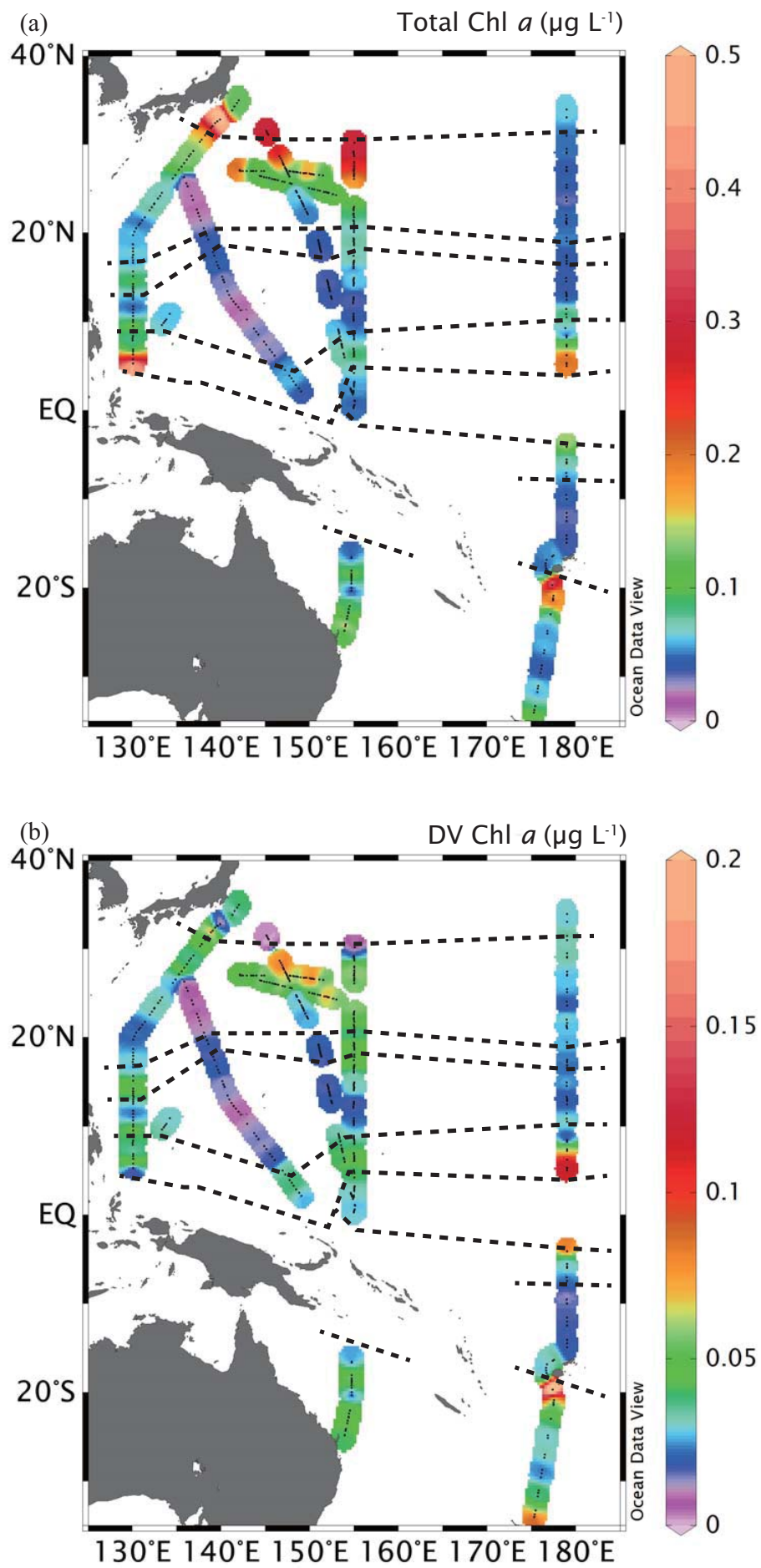


Fig. 7-7 Horizontal distributions of Total Chl *a* (a) and DV Chl *a* concentrations at the surface during four cruises.

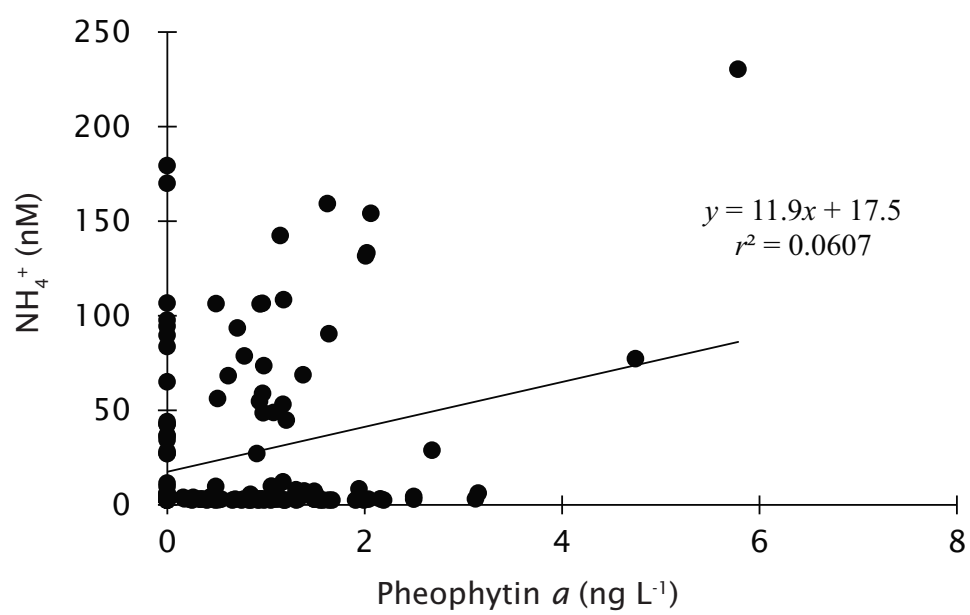


Fig. 7-8 Relationship between pheophytin *a* and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> concentrations during the four cruises.



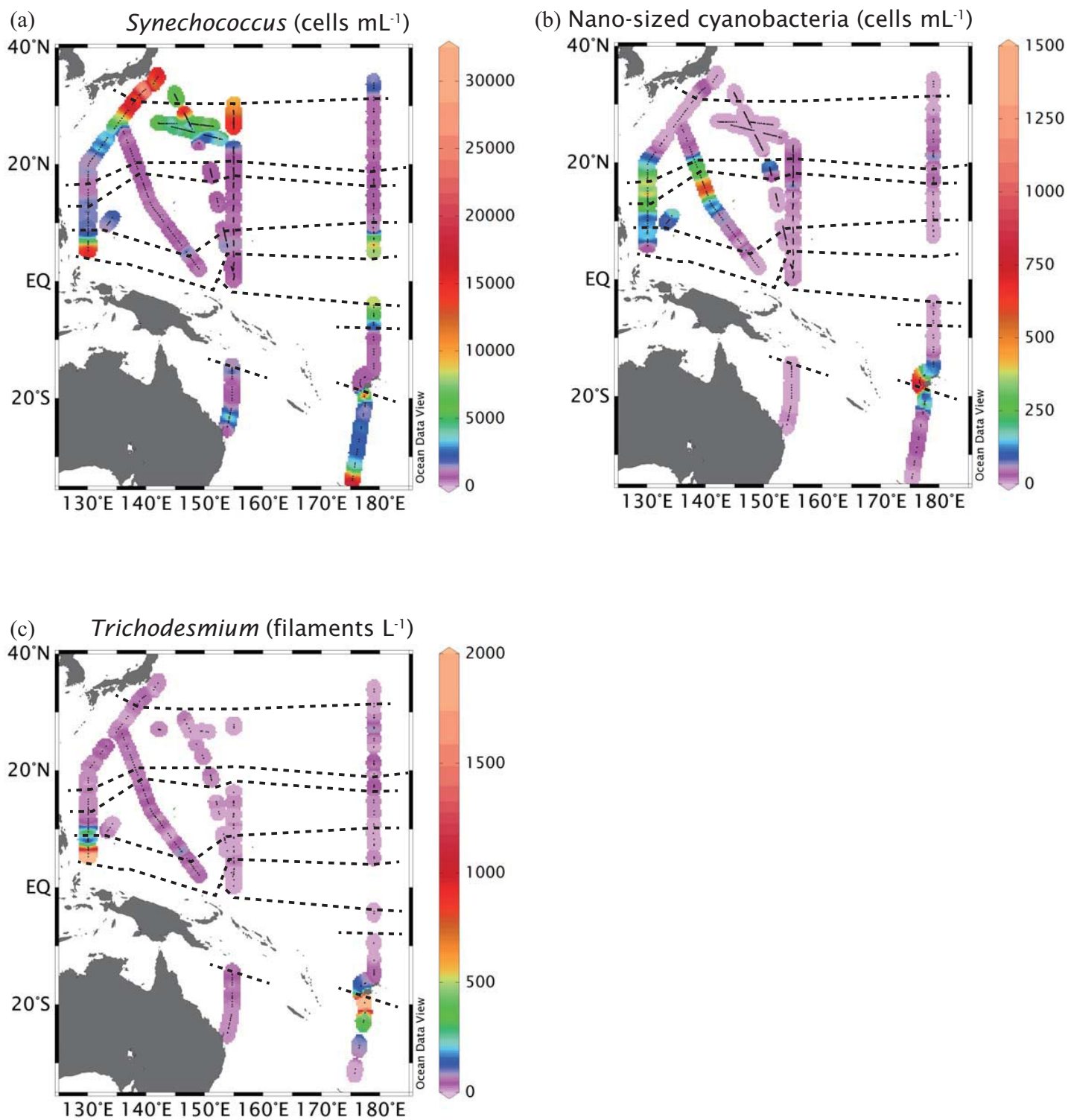


Fig. 7-9 Horizontal distributions of *Synechococcus* (a), nano-sized cyanobacteria (b) and *Trichodesmium* (c) at the surface during four cruises.

## 8. 総合考察

### 8.1. 栄養塩環境と植物プランクトン群集

CHEMATAX による解析から本研究で観測した海域を通じて、原核緑藻類が Total Chl *a* に占める割合が最も高く、 $48.9 \pm 13.1\%$  を占めた。西部太平洋では  $49.0 \pm 13.7\%$ 、南太平洋亜熱帯海域では  $50.3 \pm 11.7\%$ 、北赤道海流内時系列観測点では  $42.5 \pm 7.9\%$  を占めて、どの海域でも優占していた。次に優占するグループは海域によって異なり、N+N、 $\text{NH}_4^+$  の両者とも枯渇した西部北太平洋ならびに南太平洋亜熱帯循環内ではシアノバクテリアとハプト藻類が同程度の割合で存在したが、 $179^\circ\text{E}$  線上の北太平洋ではペラゴ藻類、東部南太平洋の赤道湧昇の影響を受けた海域では緑藻類であった。これを太平洋全体で平均したところ、第二優占群集はシアノバクテリア ( $14.8 \pm 8.5\%$ )、次いでハプト藻類 ( $11.4 \pm 6.7\%$ ) であった。この群集組成は太平洋西部暖水プール内 (Mackey et al., 1998)、Stn. ALOHA (Letelier et al., 1993) での群集組成解析の結果を支持し太平洋熱帯・亜熱帯海域における典型的な植物プランクトン群集組成だといえる。

原核緑藻類が Total Chl *a* で最も優占したサンプルは全サンプル中 93.7% であり、優占しなかったのは N+N が 100 nM 以上になった冬季の北太平洋亜熱帯海域のみであり、太平洋熱帯・亜熱帯海域ではほぼ全域で原核緑藻類が主要な一次生産者であったといえる。

優占群集の変動について、近年のナノモルレベル栄養塩動態の研究より、ナノモルレベルの栄養塩濃度の増加に対し、植物プランクトン現存量が増加することが報告されている (橋濱, 2007)。すなわち、栄養塩供給により群集が変化するボトムアップ制御を受けている可能性がある (Corono et al., 2007)。本研究では DIN の増加に伴い、植物プランクトン群集の増加が認められた (第 5 章, 第 6 章, 第 7 章)。これは、本研究でほぼ全海域で DIN:SRP 比が 16 以下だったこと (Fig. 8-1)、すなわち、DIN の供給が植物プランクトンの増殖の第一要因となることと整合する。

ナノモルレベルの栄養塩環境と植物プランクトン群集の関係について整理する。まず、

優占群集であった原核緑藻類の Chl *a* 量は航海全体を通じて N+N 濃度と有意な関係を示さなかったが ( $n=752, p>0.1$ )、 $\text{NH}_4^+$ とは正の相関を示したことから ( $n=388, p<0.001$ )、原核緑藻類現存量は  $\text{NH}_4^+$ 濃度に対応すると言える。原核緑藻類の培養株はすべて  $\text{NH}_4^+$ を利用できるものの、 $\text{NO}_2^-$ が利用できる株は2株、 $\text{NO}_3^-$ を利用できる株は知られていない (Moore et al., 2002)。また、近年のメタゲノム解析から  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NO}_2^-$ を利用できる生態型がある可能性が提示されているが、その出現割合は  $\text{NO}_3^-$ 濃度と負の相関があると示唆されている (Martiny et al., 2009)。したがって、N+N 濃度の増加は、原核緑藻類が N+N をほとんど利用できないため、現存量の増加に対応しにくく、関係が現れなかったと考えられる。橋濱 (2007) はナノモルレベルの N+N 濃度と *Prochlorococcus* 現存量とに正の相関があることを報告している。しかしながら、太平洋熱帯・亜熱帯海域では N+N 濃度が高いと  $\text{NH}_4^+$ 濃度が高く、両者には正の相関があることから (第5章、第6章)、橋濱 (2007) が示した N+N との関係は測定していなかった  $\text{NH}_4^+$ 濃度の増加を見ていたと考えられる。

シアノバクテリアは、Total Chl *a* 量では N+N とは正の相関が ( $n=752, p<0.001$ )、 $\text{NH}_4^+$ には負の相関が認められた ( $n=388, p<0.001$ )。シアノバクテリアはフローサイトメトリおよび検鏡から *Synechococcus*、ナノシアノバクテリア、*Trichodesmium* に区分され、それぞれが栄養塩濃度の増加に対する応答が異なった。すなわち、*Synechococcus* は N+N、 $\text{NH}_4^+$ 、SRP 濃度の全てと正の相関が ( $n=909, 420$  and  $909$ , それぞれ,  $p<0.001$ )、ナノシアノバクテリアはすべてと負の相関が ( $n=909, 420$  and  $909$ , それぞれ,  $p<0.02$ )、*Trichodesmium* は SRP とは負の相関が ( $n=456, p<0.03$ )、N+N、 $\text{NH}_4^+$ とは相関が認められなかった ( $n=456$  and  $253, p>0.1$ )。すなわち、*Synechococcus* は DIN 制限を受けており、一方、窒素固定生物を含むナノシアノバクテリア、*Trichodesmium* は DIN 制限を受けないことが示唆され、後者は栄養塩濃度が低い海域で有利であることの現れといえる。したがって、シアノバクテリアの Total Chl *a* が  $\text{NH}_4^+$ 濃度の上昇に対して減少するのは、

供給される栄養塩でシアノバクテリア内の群集が変化し、貧栄養環境下で卓越していた窒素固定生物が、富栄養環境下ではその現存量を減らし、*Synechococcus* は増加するが、全体としては現存量が減ったために起きた現象だといえる。

*Synechococcus*、ナノシアノバクテリア、*Trichodesmium* 現存量の相互関係をみると、*Synechococcus* と *Trichodesmium* には正の相関が認められる ( $n=424$ ,  $p<0.001$ )。これは、DIN 濃度制限を受けている *Synechococcus* 群集は *Trichodesmium* の細胞外滲出によりナノモルレベルでの  $\text{NH}_4^+$  濃度が増加し、それを利用するために正の相関を示す可能性があることを示している。*Trichodesmium* との正の相関は真核植物プランクトンにも認められ、*Trichodesmium* による窒素固定と細胞外滲出は貧栄養海域の重要な窒素源である可能性がある。

一方、ナノシアノバクテリアが増加すると、*Synechococcus*、*Trichodesmium* が減少し、逆に *Synechococcus*、*Trichodesmium* が増加するとナノシアノバクテリアが減少する傾向があった (Fig. 8-2)。これは既往知見からも支持された (Campbell et al., 2005; Hashihama et al., 2010; Sato et al., 2010)。*Synechococcus* とナノシアノバクテリアについては DIN 濃度の増加に対する応答が異なるため、栄養塩濃度の高低が両者の関係に反映されていると示唆される。

*Trichodesmium* とナノシアノバクテリアについて、両者の分布の違いを比較すると、ナノシアノバクテリアが水温に対してより狭い範囲で応答することが挙げられる。すなわち、水温の上昇に対してナノシアノバクテリアの現存量は  $28^{\circ}\text{C}\sim 31^{\circ}\text{C}$  で急激に増加し、 $29^{\circ}\text{C}$  に現存量のピークがあるのに対し、*Trichodesmium* は幅広い水温帯で出現した (Fig. 8-3)。ナノシアノバクテリアの現存量が高い水温範囲は、*Crocospaera watosonii* の培養株の至適増殖温度範囲  $27\sim 32^{\circ}\text{C}$  に含まれる (Webb et al., 2009)。したがって、水温は両者の分布を決める要因の一つであると示唆される。これ以外にも、鉄や有機リンの利用能が分布を決めている要因である可能性があり (Sato et al., 2010)、今後、ナ

ノモルレベルの栄養塩環境を模したナノシアノバクテリアと *Trichodesmium* の混合培養実験を組み込むことで明らかにする必要がある。

フローサイトメトリーによる真核植物プランクトンは  $\text{N+N}$ 、 $\text{NH}_4^+$ 、SRP 濃度の全てと正の相関を示した ( $n=909, 417, 909, p<0.001$ )。CHEMTAX で推定した各グループについてもユーグレナ藻類以外は  $\text{N+N}$ 、 $\text{NH}_4^+$ と正の相関を示した ( $p<0.05$ )。したがって、真核植物プランクトンの現存量は DIN の供給に影響を受けているといえる。現存量の栄養塩濃度に対する一次回帰の傾きは網レベルで異なり、 $\text{N+N}$  に対してはハプト藻類と緑藻類が、 $\text{NH}_4^+$ に対してはプラシノ藻類とハプト藻類との傾きが最も高く、濃度変化に敏感に増殖が応答しやすいといえる。

以上より、太平洋熱帯・亜熱帯海域では利用できる DIN の種類によって、網レベルでの植物プランクトン優占グループが変化することが明らかとなった。すなわち、 $\text{NH}_4^+$ の供給量が低く  $\text{N+N}$  が相対的に多く供給されれば、*Synechococcus* ならび真核植物プランクトン群集が優占する傾向になる。しかし、調査海域全体でみると原核緑藻類が Total Chl *a* に対して最も優占していたことは、 $\text{N+N}$  の供給量は総じて低く、 $\text{NH}_4^+$ の供給が主要な窒素源になっていると示している。現場濃度は供給と消費の差であることから、 $\text{NH}_4^+$ 濃度が低くても高い回転速度によって植物プランクトンの増殖が維持されているとみなせる。このため、栄養塩濃度の変動とともに、 $\text{NH}_4^+$ の回転速度および取り込み速度と対応させて植物プランクトン群集組成を明らかにすること、またナノモルレベルの栄養塩添加の培養実験によって、貧栄養海域における原核緑藻類が優占するメカニズムや第二優占群集の変動要因が明らかになっていくと考えられる。また、貧栄養海域の植物プランクトン群集は被食によるトップダウンコントロールもを受けており (Sherr & Sherr, 1994)、本研究では検討しなかった被食による植物プランクトン群集組成の影響についても培養実験を組み合わせ今後解明する必要がある。

## 8.2. 西部北太平洋亜熱帯海域における栄養塩の季節変動

西部北太平洋亜熱帯海域（22～26°N）では、SRP が最も低い海域であり、その低い濃度に経時変動が認められた。例えば、第 5 章で述べたように 150°E 付近では 2007 年 2 月には 20～30 nM であった SRP 濃度が同年 3 月には 5 nM 以下になった。この海域では Hashihama et al. (2009) や Kitajima et al. (2009) の報告では SRP は 5 nM 以下まで枯渇すると報告されており、事実、本研究でも 2007 年 3 月、2009 年 6 月には枯渇域が広がっていた。また、フィリピン海 130°E 付近でも 2007 年 9 月や 2009 年 6 月は SRP 濃度が 3 nM 以下であったが、2008 年 5 月は 20 nM 程度存在した。ここで、22°～26°N における各月の平均 SRP 濃度について、Hashihama et al. (2009) による報告も含めて計算したところ、11～5 月は SRP が 5 nM 以上、6～9 月は 3 nM 以下に枯渇していることが示され (Fig. 8-4)、季節的な変動である可能性がある。このため、SRP 濃度変動に関わる要因について検討する。

まず、下層からの供給速度を  $dPO_4^{3-}/dz$ 、 $N$ 、ならびに  $K_z$  を仮定して求めた。 $dPO_4^{3-}/dz$  と  $N$  は 22°N～26°N、130°E～180°の範囲の気象庁による 2005 年から 2010 年までの観測値 (www.jodc.go.jp) から計算し、 $K_z$  については成層が発達した外洋域の一般的な値である  $10^{-5}$  を用いた (塩崎ら, 2010)。その結果、下層からの  $PO_4^{3-}$  供給速度は 1～3 月にかけて  $34 \pm 19 \mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  ( $n=9$ ) であり、6～10 月の  $18 \pm 12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  ( $n=13$ ) よりも有意に高かった ( $t$ -test,  $p<0.05$ )。さらに、135°E～155°E、22°N～26°N の海域の  $Z_m$  は 1 月に最も深くなり、4 月～10 月は比較的浅く安定し、8 月以降に徐々に深化する (Monterey & Levitus, 1997)。したがって、下層からの  $PO_4^{3-}$  供給量は、冬季に増加するといえる。

MODIS aqua の月平均データを用いて 22°N～26°N の栄養塩測定した海域における Chl *a* 濃度を 2005 年 (140°E～165°E)、2007 年 (130°E～180°E)、2008 年 (130°E～150°E)、2009 年 (130°E～150°E) について整理した結果、1～3 月に最も濃度が高くなった (Fig.

8-4)。季節的な Chl *a* の変動は、西部北太平洋亜熱帯海域は窒素制限海域が広がっていることから、窒素の供給量を反映していると考えられる

窒素の供給源として、まず、下層からの N+N の供給速度を  $\text{PO}_4^{3-}$  供給速度と同様に求めた結果、1～3 月 ( $586 \pm 318 \mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ,  $n=9$ ) は 6～10 月 ( $330 \pm 223 \mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ,  $n=13$ ) よりも高い傾向はあるが、両者に有意な差は認められなかった。また、 $\text{NO}_3^-$  取り込み速度についても、硝化の影響を考慮する必要はあるものの (Shiozaki et al., 2011)、3 月は  $258 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$  (Shiozaki et al., 2009)、9 月は  $240 \sim 290 \mu\text{mol N m}^{-1} \text{d}^{-1}$  (Shiozaki et al., 2011) と同程度といえ、季節性は認められない。したがって、表層での硝化に季節性があるかどうかは不明であるが、ここまでの結果より下層からの N+N 供給速度は季節的な変動はないと言える。

一方、同海域の主要な窒素源と示唆される窒素固定 (Shiozaki et al., 2009) には季節性があり、冬季に高く夏季に低い (Kitajima et al., 2009)。窒素固定活性の増加はダストの降下に伴う鉄の供給が要因の一つと考えられており (Kitajima et al., 2009; Shiozaki et al., 2009)、南鳥島におけるダストの飛来量は一般的に 2～5 月にかけて多くなることから (気象庁大気・海洋環境観測報告, 2011)、2～5 月の窒素固定活性が高くなると予測される。事実、 $^{15}\text{N}_2$  法による測定では、 $22^\circ\text{N} \sim 26^\circ\text{N}$  の海域表面で 3 月では  $3.62 \text{ nmol N L}^{-1} \text{d}^{-1}$  である一方、6 月では  $0.89 \text{ nmol N L}^{-1} \text{d}^{-1}$ 、9 月では  $0.29$ 、 $0.86 \text{ nmol N L}^{-1} \text{d}^{-1}$ 、11 月では  $0.2$ 、 $0.37 \text{ nmol N L}^{-1} \text{d}^{-1}$  である (Shiozaki et al., 2010)。また、海面窒素固定速度から求めた水柱積算あたりの窒素固定速度は 3 月では  $188 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$  と高く、それ以外の時期では平均して  $27 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$  と見積もられている (Shiozaki et al., 2010)。

また、本研究ではフィリピン海で降雨による栄養塩供給が下層からの渦拡散による供給、窒素固定と同程度であることが示された (第 4 章)。小笠原父島における降雨による DIN の供給量は 2000 年から 2009 年までの平均で 3、4 月ではそれぞれ  $60$ 、 $70 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$  と高く、他の時期は  $17 \sim 27 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$  と低かった (Wet deposition data:

<http://www.eanet.cc/product/index.html>)。

次に、高栄養塩海域からの水平移流による栄養塩供給も考える。水平移流による緯度方向の栄養塩変動は、Ishii et al. (2001) による  $p\text{CO}_2$  の計算式を栄養塩に適用し、すなわち緯度方向の栄養塩濃度の水平勾配と流速の積算により算出できる。22~26°N 外からの供給速度を、本研究 5 章で観測した 21~22°N、26~27°N 間の栄養塩濃度の水平勾配ならびに海面の流速から求めたところ、栄養塩勾配については冬季に勾配が高く、夏季はなだらかな季節的な特徴があるが、流速が極めて低いレベルで変動するため、積算して求めた供給量では季節的な特徴は認められず、N+N の供給速度は  $0.0\sim0.2 \text{ nmol N L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ 、SRP 供給速度は  $-0.6\sim0.1 \text{ nmol P L}^{-1} \text{ d}^{-1}$  であった。

以上から、冬季から春季にかけて西部北太平洋亜熱帯海域の Chl *a* 濃度の増加の主要な要因は窒素固定と降雨であると考えられる。これらの栄養塩供給過程と本研究で得られた栄養塩供給量から  $P^*$  (Dortch et al., 2007) を求めたところ、SRP が枯渇していなかった 11~2 月については  $P^*$  の平均値は  $0.05 \text{ nmol P L}^{-1} \text{ d}^{-1}$  で、枯渇域が認められた 3~9 月では  $-0.66 \text{ nmol P L}^{-1} \text{ d}^{-1}$  となり、SRP の変動傾向と一致した。したがって、西部北太平洋における SRP 濃度の時間的変動が季節的な周期性をもつことが示唆された。すなわち、西部北太平洋亜熱帯循環では、冬季に水温が低下することで  $Z_m$  が深化し、また渦拡散による  $\text{PO}_4^{3-}$  供給量が増加し、SRP 濃度が高まる。この時、冬季は下層からの鉄供給があり窒素固定が活発化し、3 月以降もアジア大陸から飛来するダストの沈着による鉄の供給により活発な窒素固定維持される。また、同じく大陸の影響を受け DIN が多く含まれる雨が降下することにより、窒素の供給と SRP の消費が進み、SRP 枯渇域が形成、次の冬まで維持されるといえる。

### 8.3. ナノモルレベルの栄養塩分布による太平洋熱帯亜熱帯海域の海域区分

既報知見のナノモルレベルでの栄養塩分布の報告 (Church et al., 2008; Raimbault et al.,



2008; Hashihama et al., 2009; Kitajima et al., 2009; Hashihama et al., 2010; Viviani et al., 2011) からは、太平洋熱帯・亜熱帯海域は北太平洋亜熱帯循環、熱帯海域、南太平洋亜熱帯循環の3海域に区分けされる。これに対して本研究の結果より、太平洋熱帯・亜熱帯海域は少なくとも5つの海域に区切られる。すなわち、(1)  $\text{N+N}$ 、 $\text{NH}_4^+$ 、 $\text{SRP}$  のすべてが概ね 100 nM 以上の高濃度で常に検出される海域、(2) 3種類の栄養塩のすべてが季節的に変動する海域、(3)  $\text{N+N}$ 、 $\text{NH}_4^+$  が度々ナノモルレベルで検出され、 $\text{SRP}$  は 100 nM 以上になる海域、(4)  $\text{N+N}$ 、 $\text{NH}_4^+$  は 5 nM 以下まで枯渇するが、 $\text{SRP}$  は数十 nM 残存する海域、(5)  $\text{N+N}$ 、 $\text{NH}_4^+$  は枯渇し、 $\text{SRP}$  も季節的に枯渇する海域である。これらの海域は(1) 赤道湧昇域と南太平洋東部、(2) 北太平洋 26°N 以北、(3) 西部熱帯太平洋暖水塊、(4) 北赤道海流ならびに北赤道反流域と南太平洋亜熱帯循環、(5) 西部北太平洋亜熱帯循環中央部である (Fig. 8-5)。

(1) の海域で高い栄養塩濃度が保たれていた要因として、下層からの供給が活発であり、またその水が水平移流によって運ばれてくるためと示唆された(第5章、第6章)。

(2) の海域でも冬季に栄養塩濃度がマイクロモルレベルまで高くなるが、これは表面水温が冷やされ  $Z_m$  が深化するため下層からの栄養塩供給量が増加することが要因と示唆された。一方、夏季に季節的温度躍層が発達して  $\text{N+N}$  および  $\text{NH}_4^+$  濃度は 10 nM 以下にまで低下した。また、植物プランクトン群集についても冬季の  $\text{N+N}$  の増加を反映して冬季は真核植物プランクトンが多く原核緑藻類の割合が低下し、夏季はその逆になった。

(3) の海域は  $\text{N+N}$  の余剰は下層からの渦拡散による供給量が多いことが要因の一つと示唆された(第5章)。しかし、硝酸塩取り込み速度は下層からの硝酸塩供給速度と比較すると高いことが多く(例えば, Shiozaki et al., 2011)、すなわち、下層からの栄養塩供給が直接表層の栄養塩環境に反映されるとは考えにくい。したがって、細菌の硝化による硝酸塩の再生を含めた表層への硝酸塩供給について研究をすすめる必要がある。

(4) の海域では (5) の海域と比較して窒素固定活性が概ね低い (Kitajima et al., 2008; Shiozaki et al., 2009; Shiozaki et al., 2010) 、水平移流により高窒素固定・低 SRP 水塊が北側、もしくは西側から流入し (5, 7 章) 、海域内でも SRP 濃度は激しく変動した。また、植物プランクトン群集は原核緑藻類およびシアノバクテリアが優占するため一見変動に乏しいように認められるが、シアノバクテリアの群集組成では 20°N 付近のナノシアノバクテリアが夏季に高密度化するといった、シアノバクテリア内の変動が激しい可能性が指摘される。

(5) の海域は SRP 濃度が低いことで特徴付けられ、また、8.2.章で述べたように、SRP の下層から、もしくは水平的な供給と、窒素固定、または大気からの窒素型栄養塩の供給による消費により、SRP の季節的な濃度変動が示唆される。特に春季から夏季にかけては大規模な SRP 枯渇海域が形成され、その海域の東西方向の広がりは少なくとも 133°~165°E の 3000 km 以上になることが明らかになった。Chl *a* 濃度には季節的な変動が認められる (Fig. 8-4) 、植物プランクトン群集についてはいずれの観測でも原核緑藻類が優占し、群集組成の変動は乏しいと示唆される。

これらの分けられた海域は、概ね Longhurst (2007) が生物・物理的に定義し分けられた海域と一致した。本研究での海域は、窒素固定を始めとする生物活動の結果と、下層からの供給、水平移流といった物理過程により分けられた。したがって、太平洋熱帯・亜熱帯海域では生物過程と物理過程が栄養塩動態に対して顕在化することにより少なくとも 5 つの海域に区分されることが明らかになった。

#### 8.4. 栄養塩パッチの分布の偏り

本研究では、海盆スケールの変動だけでなく、100 km 以下のコーススケールの変動があることが明らかになった (第 4 章) 。本研究で観測された 100 km 以下の N+N パッチは 39 カ所であった (Table 8-1) 。これに加えて、2007 年のフィジー南方 (177°18'E,

19°36'N) には約 20 km の *Trichodesmium* の増加に伴った高  $\text{NH}_4^+$ 、低 SRP 水塊が観測された。変動要因を整理すると降水 (タイプ A)、亜表層水 (タイプ B)、その他 (タイプ C)、*Trichodesmium* のブルームが示唆された。観測されたパッチの分布を地図上にプロットすると、高 N+N 海域や陸域の近傍でのみパッチ状の栄養塩変動が存在した (Fig. 8-6)。このため、栄養塩の小規模の空間変動は生じる海域が限られている可能性がある。

まず、*Trichodesmium* ブルームについては外洋域ではほとんど観測されず、島嶼域や縁辺海で多く報告されていることが明らかにされている (Shiozaki et al., 2010)。これは、島嶼域では陸域から近いために観測頻度が高く、そのために観測例が多いとも考えられるが、本研究で *Trichodesmium* や *Richelia intracellularis* が 100 filaments  $\text{L}^{-1}$  を超える海域は西部南太平洋ならびに、ミンダナオ島付近を除いて殆ど無く、外洋域では 10 filaments  $\text{L}^{-1}$  を超える海域は稀であったため、外洋域では大型の窒素固定生物は非常に少なく、ブルームを形成することはほとんどないと考えられる。したがって、*Trichodesmium* ブルームによる栄養塩変動は陸域周辺に限られると示唆される。

次に、降水によって形成される N+N パッチは西部北太平洋からフィリピン海にかけてに集中し、その他の海域では南太平洋の一点だけであった。フィリピン海以外で N+N パッチが少ない要因として、降水中の  $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NH}_4^+$  濃度が海域によって異なり、雨水中の  $\text{NO}_3^-$  濃度は降水量、陸域からの距離、風力、風向や湿度によって変動し (Sakihama & Tokuyama, 2005)、フィリピン海では人為的な活動が活発なアジア大陸に近いため、その影響を受け N+N、 $\text{NH}_4^+$  濃度が高くなるが、西部北太平洋以外海域では N+N および  $\text{NH}_4^+$  濃度が低く降水による濃度増加が捉えられない可能性がある。南太平洋にあるサモア (14°15'S, 170°34'W) では、降水中の  $\text{NO}_3^-$  濃度は、0.3~0.8  $\mu\text{M}$  であり、 $\text{NH}_4^+$  も同程度だった (Savoie et al., 1987; Dayan et al., 1988)。これは、北太平洋のハワイや南鳥島における観測値や本研究のパッチ内の塩分との相関から求めた濃度 (3.0  $\mu\text{M}$ ) よりも一桁

低い濃度である (Hara et al., 2003; National Trends Network, <http://nadp.sws.uiuc.edu/NTN>)。西部北太平洋では降水による N+N パッチ内の最高 N+N 濃度がほとんど 100 nM 以下であることから (Table 8-1)、南太平洋における降雨による N+N パッチはそのほとんどが数 nM 程度であると示唆される。この変動は降雨以外の N+N 変動と同程度に小さく、本研究で用いたパッチの定義では検出に至らない可能性がある。

そして、下層からの栄養塩供給による N+N パッチは、その形成要因の一つとして湧昇と示唆されたため、陸域近傍で多く観測されることは明らかである。一方、外洋域での亜表層水由来と示唆される N+N 濃度パッチは、N+N 濃度が高い海域の近傍にある (145°26.6'W, 17°32.4'S)、または水温が 20°C 近くまで低下し、下層からの供給が期待される海域でのみ出現した。Stn. ALOHA 付近での中規模渦の観測では、N+N の供給は表面まで到達していないことから (Letelier et al., 2000)、成層が発達した海域が広がる海域では亜表層水由来の N+N パッチの出現はその頻度が低くなると示唆される。

以上より、栄養塩パッチは、西部北太平洋と珊瑚海で多く出現すると示唆される。特に、陸域はその近傍 100 km 以内では水柱構造の擾乱を引き起こし (Doty & Oguri, 1957)、それ以上離れても人間活動による反応性窒素の供給源として (Duce et al., 2008)、また鉄の供給源 (Campbell et al., 2005) として、それぞれ亜表層水由来、降雨由来、*Trichodesmium* ブルームの栄養塩パッチの要因となりうるため、陸域の存在が栄養塩パッチの出現に寄与している可能性が示唆される。

さらに、これらの栄養塩パッチの分布の偏りが植物プランクトン群集に影響を与えているかを調べるため、MODIS aqua のデータより高 Chl *a* 濃度パッチの分布を出現頻度で解析した。2005～2010 年にかけての 6 年間の太平洋熱帯・亜熱帯海域 35°N～35°S、125°E～75°W において 5°おきの緯線、経線上のデータをメッシュ状に解析した (Fig 8-7)。データの空間解像度は 0.05°×0.05°、時間解像度は 8 日であった。高 Chl *a* パッチの定義は、ある緯線上の 1 点を例に上げると、測点の周辺南北 120 点 (5°) の Chl *a* 濃度の平

均値 (mean) と標準偏差 ( $\sigma$ ) を求め、その測点の Chl *a* 濃度が mean + 2 $\sigma$  以上になった場合、高 Chl *a* パッチとした。これを 6 年間のデータ、観測数  $n=270$  について同じ操作をおこない、各測点の出現日数を観測日数で除算することで高 Chl *a* パッチの出現頻度を計算した。雲などの影響によりデータがない場合は欠測として扱い、観測数  $n=54$  に満たない場合は、出現頻度は求めなかった。この方法で検出された高 Chl *a* パッチの空間規模は最大緯度方向・経度方向の両者とも 0.6°以下であり、コーススケールの高 Chl *a* パッチを捉えることができた。

この解析の結果、西部南太平洋ではコーススケールの高 Chl *a* パッチが 1.5%以上観測される海域が広がり、大部分で 2%以上と他の海域と比較して高頻度で形成されていた。この高い頻度を観測した海域は、栄養塩パッチが観測された海域とほぼ一致し (Fig. 8-7)、栄養塩パッチが高 Chl *a* パッチを形成した可能性がある。このことから、西部南太平洋からサンゴ海にかけての海域は、栄養塩パッチが出現しやすいという本研究の結果を支持する。また、西部南太平洋以外の海域でも高 Chl *a* パッチの観測頻度がパッチ状に高くなったが、この高頻度水塊の分布は島の分布と一致し、すなわち島効果により高 Chl *a* パッチ形成され、さらには栄養塩のコーススケールの変動が生じていることを示している。一方、同じく栄養塩パッチの観測頻度が高かった西部北太平洋については、高 Chl *a* パッチの観測頻度は低かった。西部南太平洋では湧昇や *Trichodesmium* のブルーム由来の栄養塩パッチが多く観測されたが、西部北太平洋では降雨由来の栄養塩パッチが多く観測された。降雨由来の栄養塩パッチはフィリピン海での観測から、Chl *a* の増加を伴わないこと、形成から消失までの時間が 1 日未満と短いこと、また、パッチの内の N:P 比が 16 以上になり  $\text{PO}_4^{3-}$  が降雨中にはほとんど含まれていないため P 制限が起きる可能性があることから DIN の供給があっても植物プランクトンの増殖が起きない可能性、またフィリピン海の範囲ではランダムに分布することから、高 Chl *a* パッチが形成されてもランダムな分布のため、頻度の上昇も広い海域でわずかしき起きず、上昇

が捉えられていない可能性がある。

## 8.5. 結論と今後の課題と展望

以上、本研究より太平洋熱帯亜熱帯貧栄養海域ではナノモルレベルの栄養塩動態は降雨、下層からの供給、移流、窒素固定、摂食や基礎生産の光制限によって 1~>1000 km の空間規模、12 時間~数年の周期で変動することが明らかになった。これらの生物・物理過程の栄養塩動態への影響は海域毎に異なり、その栄養塩変動のパターンから調査海域は少なくとも 5 海域に区分けされた。さらに、湧昇、降雨、*Trichodesmium* のブルームによって形成される 100 km 以下の栄養塩パッチの出現頻度は海域によって差があり、陸域近傍ほど出現割合が高く、それにともなった Chl *a* 濃度の変動が起きていることが明らかになった。

日本近海の西部北太平洋亜熱帯海域では、SRP 枯渇海域が季節的に消長し、その SRP 消費に係わる窒素供給として降雨と窒素固定が同程度重要であることが明らかになった。特に、小笠原から南鳥島にかけての海域は、アジア大陸からのダストの供給があることが報告されている一方、島効果によるクロロフィル濃度のパッチ状の増加も認められないため、亜熱帯外洋域のモニタリングスポットとして最適である。

また、栄養塩変動に対する植物プランクトン群集の変動から、供給される DIN の違いによって増加するグループが異なることが示唆された。すなわち、下層からの供給量が高い海域ほど *Synechococcus* や真核植物プランクトン現存量が高く、再生生産が卓越した海域ほど原核緑藻類が多くなると示唆された。しかし、N+N のナノモルレベルの変動が起きている海域でも *Prochlorococcus* が優占海域であることに変わりはない。このことから、熱帯・亜熱帯海域では、再生生産が非常に高く、 $\text{NH}_4^+$ 濃度に反映されないほど早い回転速度で  $\text{NH}_4^+$ が循環しているといえる。しかし、 $\text{NH}_4^+$ の回転速度に関する研究は、 $\text{NH}_4^+$ 濃度が測定しにくいためにほとんど進んでいないのが現状である

(Lipshultz, 2001)。回転速度の高まりに伴い  $\text{NH}_4^+$  濃度の増加に対応するような群集組成の変化が見られるか、回転速度が被食-摂食関係とどのように関わっているかを解明する必要がある。また、再生栄養塩は  $\text{NH}_4^+$  だけでなく、尿素、アミノ酸といった比較的分子量の溶存有機窒素も知られ、これらは植物プランクトンに直接取り込まれるため、生物生産への影響があると考えられる。それだけでなく、硝酸塩についても硝化による再生がおき、一部は再生栄養塩として取り扱われる。したがって、各栄養塩、溶存有機物質の再生速度、濃度、回転速度は貧栄養海域の生物生産と植物プランクトン群集組成について議論する上で重要であるが、その濃度分布の報告は乏しく、生物生産への寄与はほとんど明らかでない。これに加えて、培養実験から得られる貧栄養海域における植物プランクトンの増殖速度に関する知見はマイクロモルレベルに留まっており、ナノモルレベルについてはほとんど不明である。今後、この点を中心に研究を進めることで、熱帯亜熱帯貧栄養海域の植物プランクトン群集の安定性や均質性が栄養塩環境の変動にどのように影響されるかが明らかになると期待される。

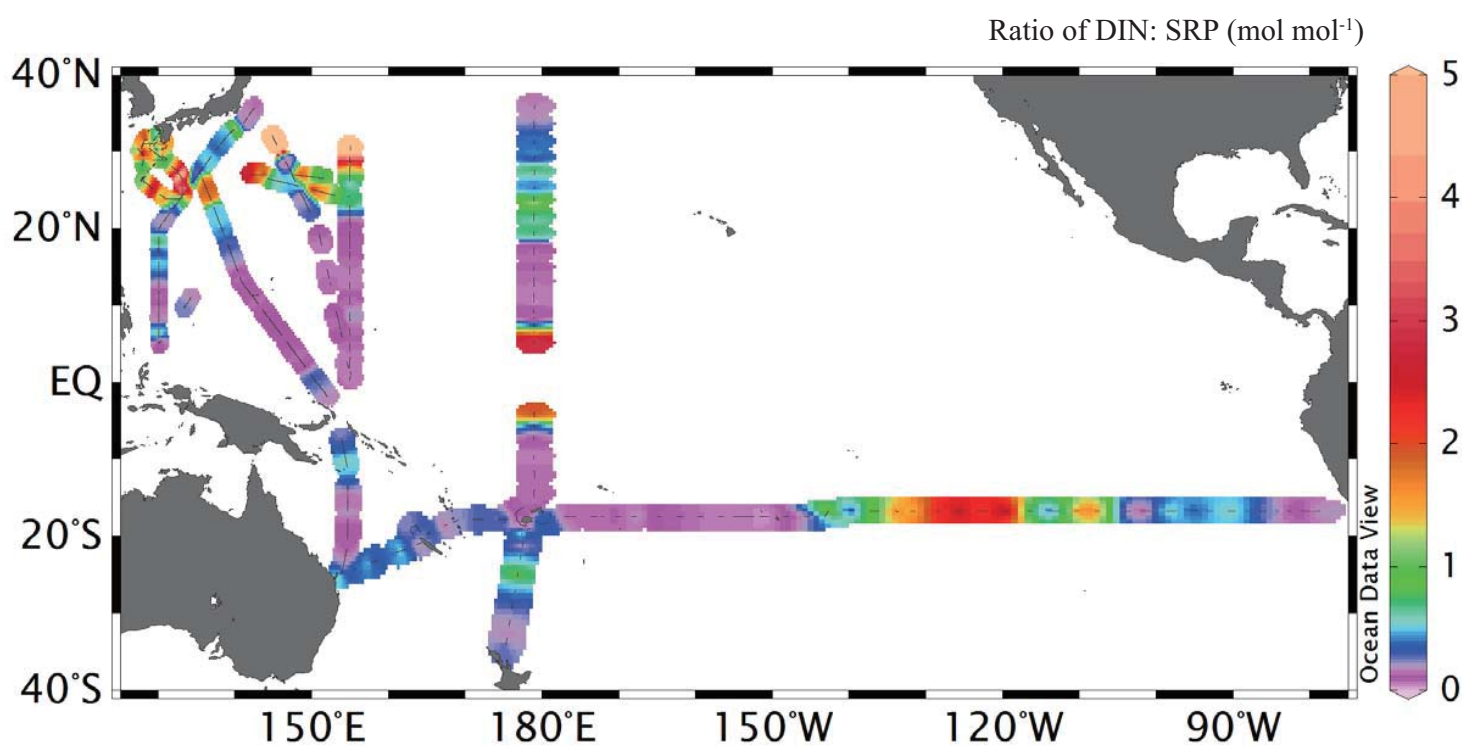


Fig. 8-1 Distribtuion of DIN:SRP ratio at the surface in the present study. DIN concentration means the sum of  $\text{N}+\text{N}$  and  $\text{NH}_4^+$  concentrations.



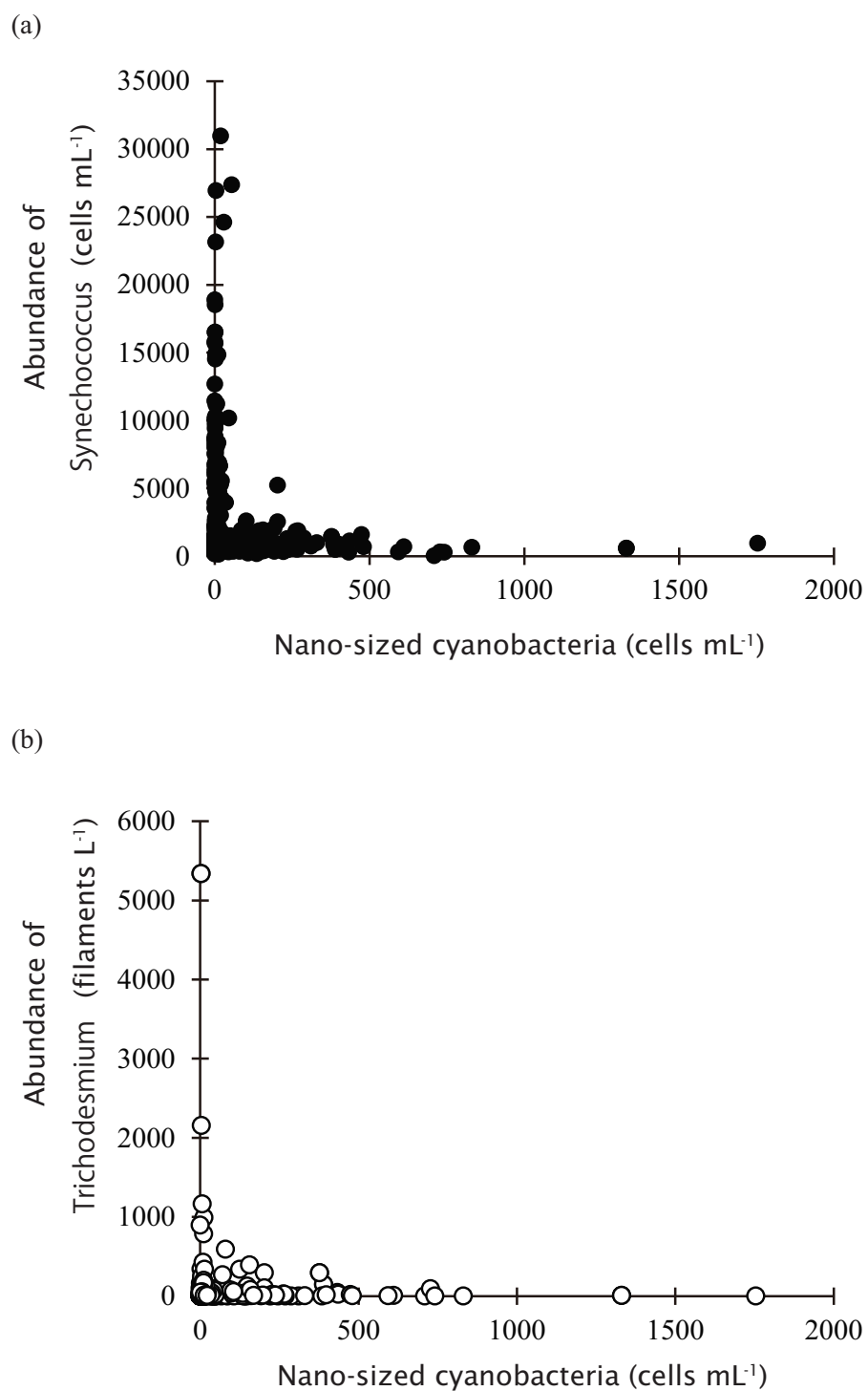


Fig. 8-2 Relationship between nano-sized cyanobacteria and *Synechococcus* (a), and *Trichodesmium* (b) in this study.

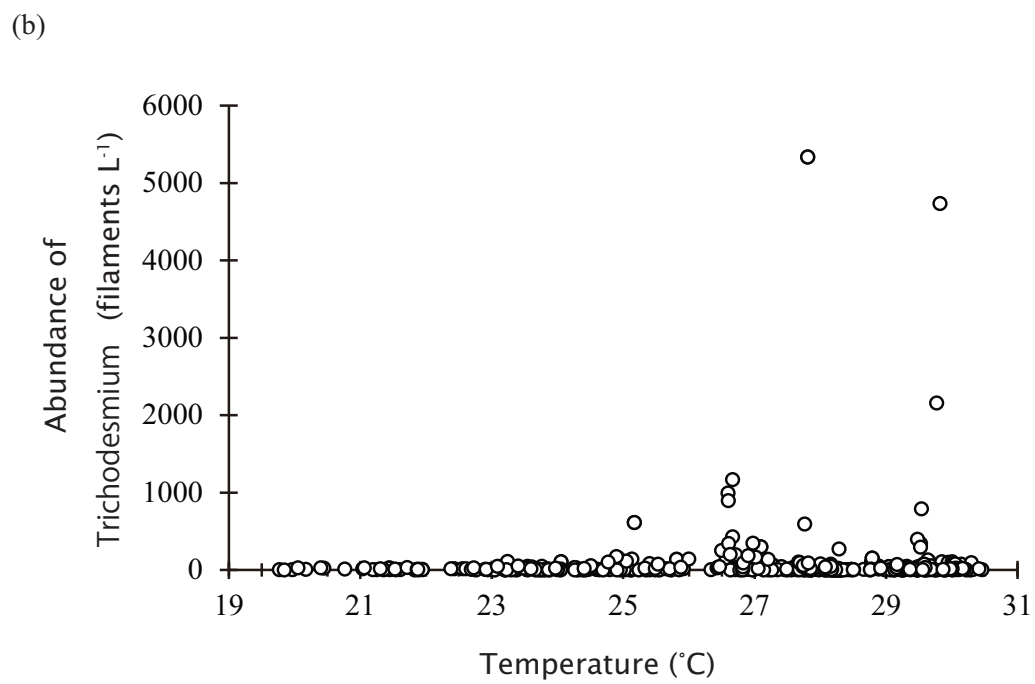
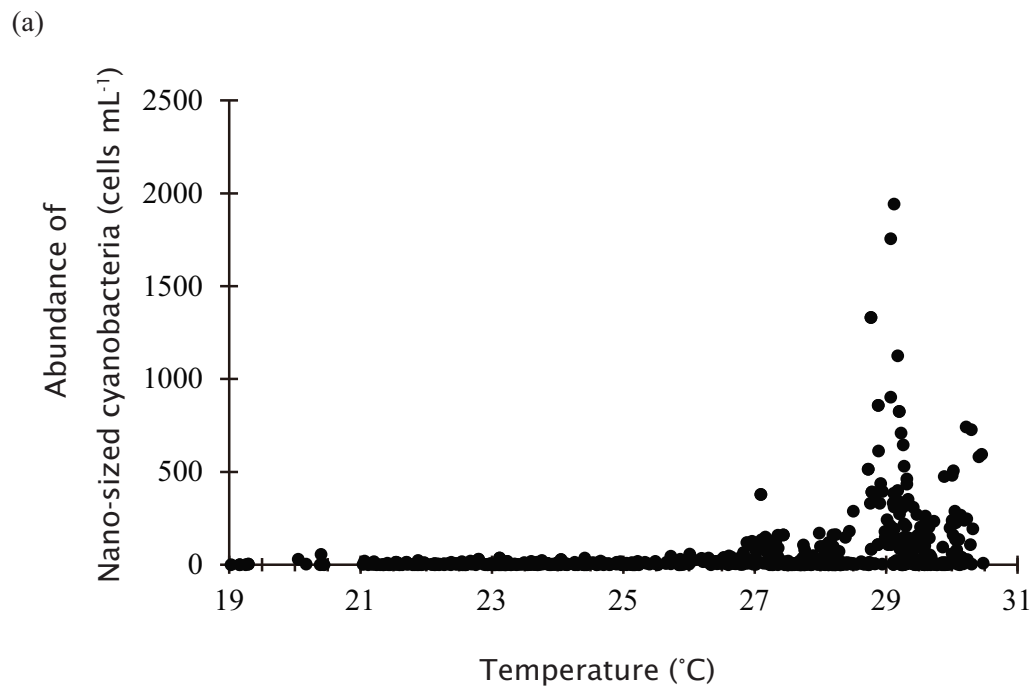


Fig. 8-3 Relationships between temperature and nano-sized cyanobacteria (a) and *Trichodesmium* (b) in this study.

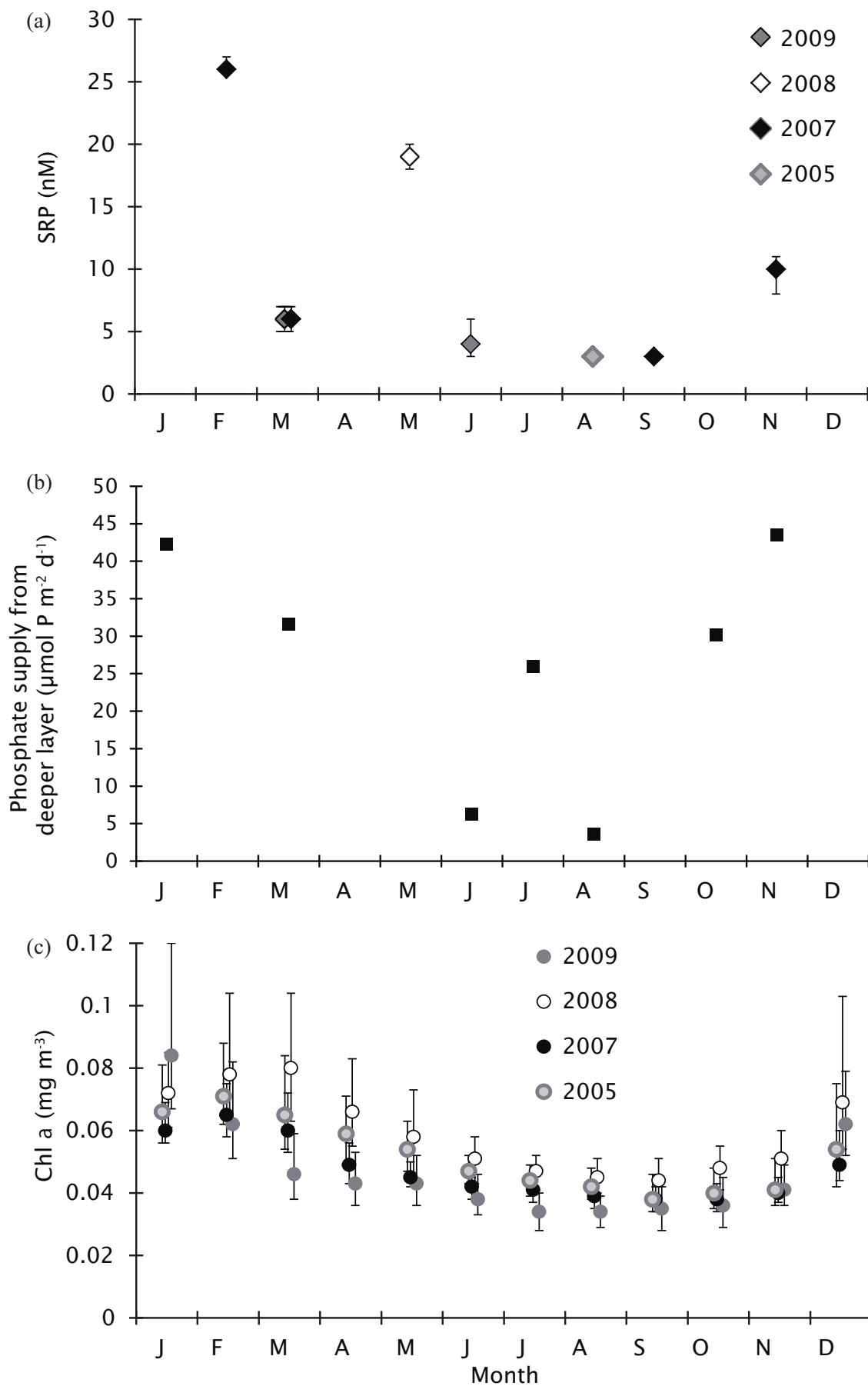


Fig. 8-4 Monthly variations of median of (a) SRP concentration, (b) phosphate supply rate from deeper layer and (c) Chl *a* concentrations in the 22–26°N region in the western North Pacific and the Philippine Sea. The SRP concentrations in 2005 were reported by Hashihama et al. (2009). Vertical bars at each data point denote 25% and 75% quartile.

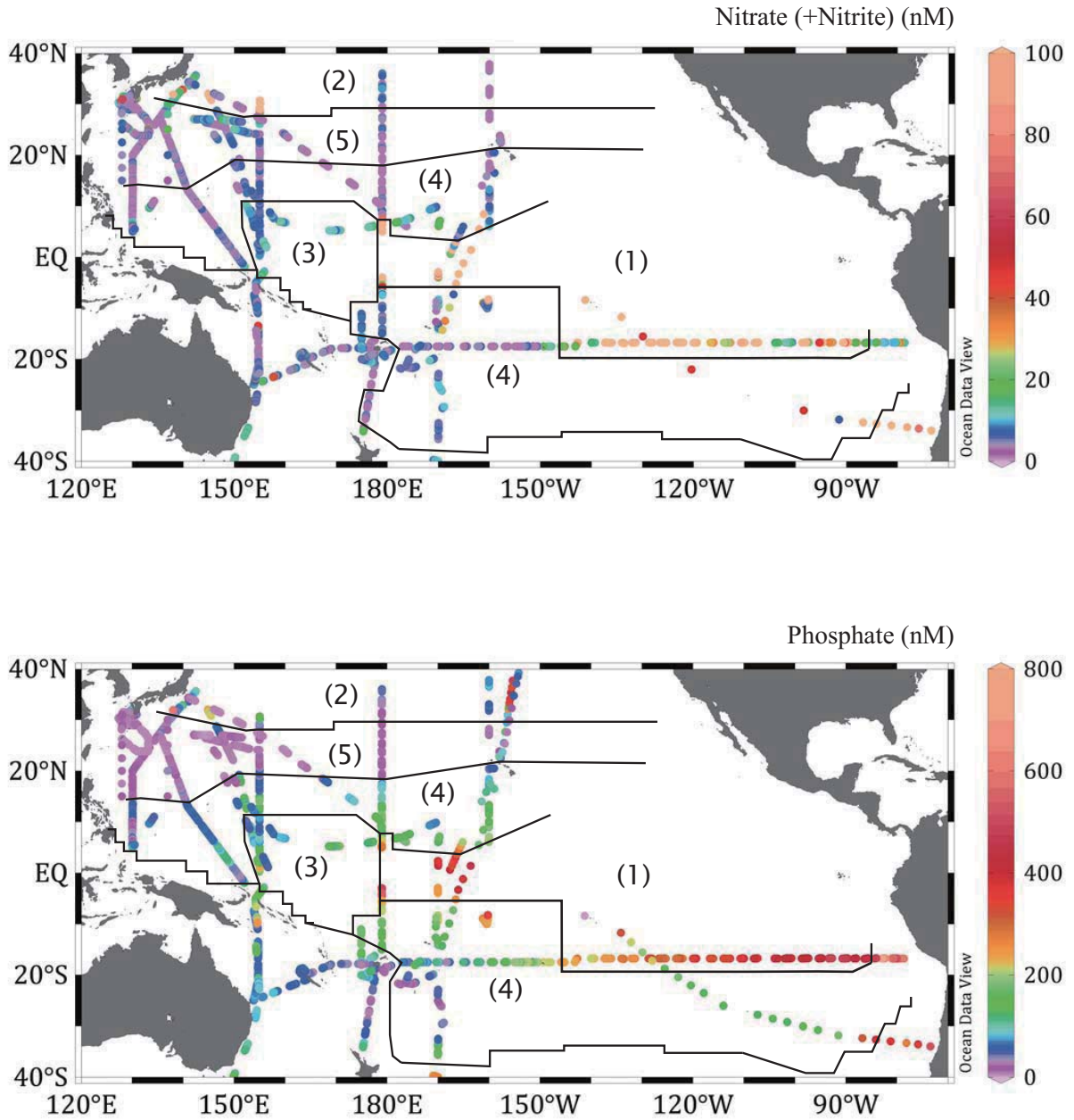


Fig. 8-5 Distributions of nanomolar-levels (a) nitrate and (b) SRP concentrations at the surface in the Pacific. The data collected from Hashihama et al. (2009), Kitajima et al. (2009), Shiozaki et al. (2010), Church et al. (2008), Raimbault et al. (2008), Viviani et al. (2011) and this study. The black lines divide patterns of nanomolar-level nutrient dynamics and the numbers denote the province referred in the text.

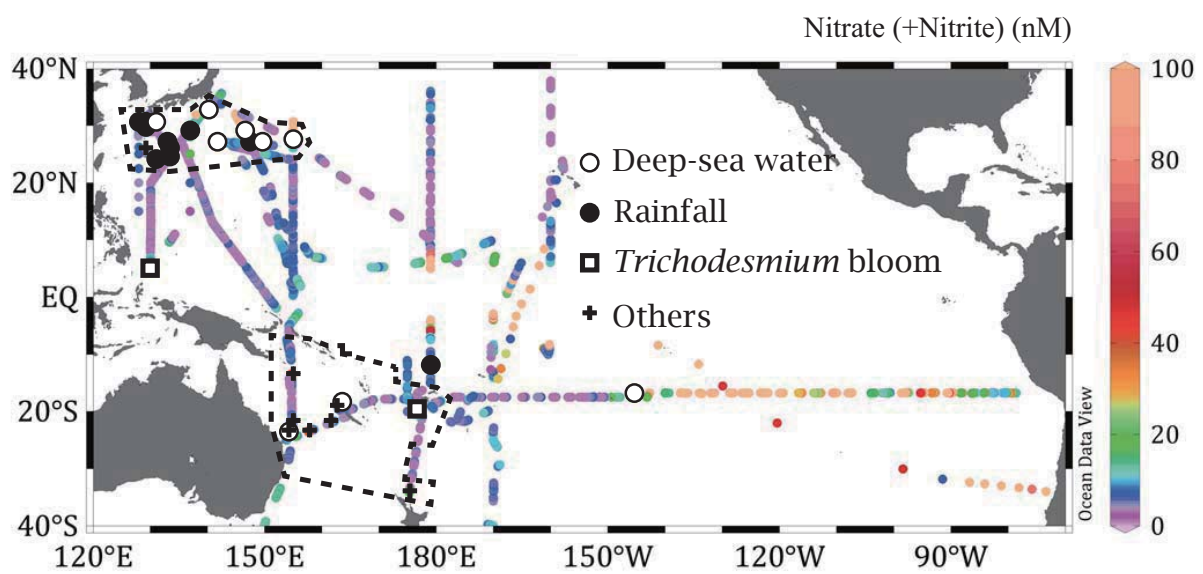


Fig. 8-6 Distribution of nutrient patches in the present study. The symbols denote positions and origins of nutrient patches. The areas circled by black dashed lines indicate the area where nutrient patches were frequently observed.

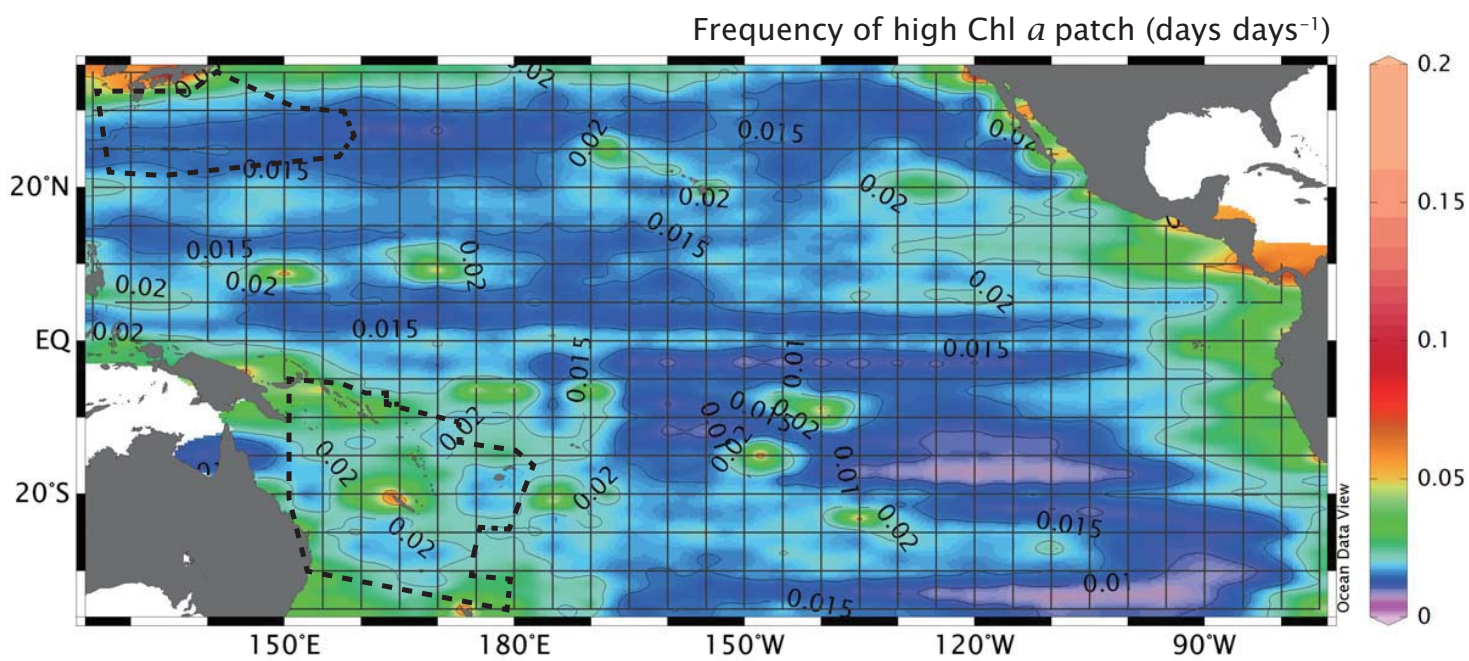


Fig. 8-7 Horizontal distributions of frequency of high Chl *a* patches during 2005-2010. For dashed lines, see Fig. 8-6

Table 8-1 List of N+N patches noted in this study. Symbols +/- indicate positive/negative relationships between N+N and each parameter. ND means No Data.

No.	Date	Longitude	Latitude	Size (km)	Maximum conc. of		SST*	Salinity	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	SRP	Chl <i>a</i>	Type
					N+N (nM)	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (nM)						
1	2005 Sep. 29	129°00.0' E	31°00.0' N	4	10	ND		-	ND		-	A
2	Oct. 3	129°03.9' E	30°16.3' N	2	51	ND			ND			C
3	3	129°00.6' E	30°02.6' N	6	49	ND	-	-	ND			A
4	4	128°00.1' E	29°55.6' N	3	36	ND		-	ND		+	A
5	4	128°00.1' E	29°57.6' N	3	29	ND		-	ND			A
6	4	128°03.5' E	30°57.4' N	11	64	ND	-	-	ND	+	-	C
7	2006 Sep. 9	130°43.6' E	30°56.3' N	2	849	ND	-		ND		+	B
8	9	130°40.2' E	30°54.1' N	7	1139	ND	-	+	ND	+	+	B
9	11	130°35.4' E	29°25.6' N	6	105	ND	-	-	ND		-	A
10	14	127°53.0' E	30°40.1' N	52	89	ND	+	-	ND	+		C
11	14	128°05.0' E	31°06.7' N	8	86	ND	-		ND			C
12	2007 Sep. 5	129°27.4' E	31°03.6' N	6	17	ND	+		ND			C
13	6	128°31.0' E	31°01.1' N	7	18	ND	-		ND	+		C
14	6	129°25.0' E	29°59.8' N	15	117	ND		-	ND	+	+	C
15	6	129°50.6' E	29°38.6' N	10	56	ND	-		ND	+	+	B
16	8	132°56.8' E	26°46.2' N	15	204	ND	-	-	ND			A
17	8	133°10.0' E	25°03.6' N	20	65	ND	-	-	ND			A
18	8	133°09.9' E	24°42.8' N	20	63	ND	-	-	ND		-	A
19	10	130°50.5' E	23°56.4' N	8	22	ND		-	ND			A
20	10	129°11.0' E	25°16.2' N	34	26	ND	+		ND			C
21	2007 Feb. 20	146°34.9' E	28°42.2' N	2	56	ND	-	-	ND	+	+	B
22	20	147°35.5' E	26°40.0' N	17	63	ND	-	-	ND		-	A
23	Mar. 11	142°10.0' E	27°04.9' N	13	117	ND	-	-	ND	+	+	B
24	12	149°27.8' E	26°45.3' N	26	126	ND	-	-	ND	+	+	B
25	13	155°00.2' E	27°36.7' N	20	218	ND	-	-	ND	+	+	B
26	Dec. 11	179°00.2' E	12°25.6' S	9	15	8	+	-				A
27	22	175°21.5' E	33°51.8' S	6	54	5					+	C
28	2008 May 29	139°51.1' E	32°46.2' N	26	814	67	-		+	+	+	B
29	29	136°49.8' E	29°11.2' N	36	22	9		-	+		+	A
30	2009 Jun. 20	157°40.6' E	23°29.4' S	18	79	14	+			+	+	C
31	20	154°06.6' E	23°59.2' S	8	50	3	-			+	+	B
32	20	154°11.1' E	23°42.9' S	14	51	6		+		+	+	C
33	20	154°16.1' E	23°16.9' S	6	42	3						C
34	22	154°43.9' E	13°35.0' S	33	67	ND	-		ND		+	C
35	2009 May 16	145°26.6' W	17°32.4' S	12	43	6	-	+		+	+	B
36	Jun. 12	163°42.3' E	18°52.5' S	40	40	57	-	-	+	+	+	B
37	12	162°55.8' E	19°01.7' S	16	40	8			+	+	-	C
38	2009 Jun. 12	161°24.6' E	22°01.5' S	8	35	10		-		+	+	C
39	14	161°34.3' E	21°57.4' S	21	258	9	+	+	-	+	+	C

\* Temperature

## 摘要

太平洋熱帯亜熱帯海域における表層混合層の栄養塩分布をナノモルレベルで明らかにし、その時空間変動のメカニズムと植物プランクトン群集動態との関係の解析から、栄養塩環境から見た各海域の海洋学的特徴を解明することを目的とした。

観測は、海洋研究開発機構の研究船「淡青丸」および「みらい」による計7回の航海において、東シナ海からフィリピン海、西部太平洋（36°N～35°S、130°E～180°）、南太平洋（17°S 線上、85°W～155°E）で行った。いずれの航海においても表層の成層が発達していた。航走中、船底からくみ上げられた表層海水の水温、塩分、クロロフィル蛍光、栄養塩濃度を連続測定し、さらに海水試料を随時採取して植物プランクトン群集組成を調べた。観測点では表層混合層の各層から CTD-CMS ニスキン採水により試水を得て、上記の項目を観測した。さらに、2008 年 6 月には西部北赤道海流域の定点において 22 日間にわたる連続観測を実施した。

栄養塩濃度は、検出部に長光路キャピラリーセルを適用した高感度比色分析法を用い、硝酸塩＋亜硝酸塩（N+N）、アンモニウム塩（NH<sub>4</sub>）、溶存反応性リン（SRP）を測定した。栄養塩濃度の検出範囲は、NH<sub>4</sub>および SRP は 3～1000 nM、N+N は 0.5～3000 nM であった。

東シナ海からフィリピン海にかけての海域に認められた特徴の一つは栄養塩濃度が東シナ海側で高くフィリピン海側で低い、水平方向の濃度勾配の存在であり、これは東シナ海でフィリピン海と比べて栄養塩躍層が浅く、栄養塩躍層付近での深度方向の濃度変化が大きいため、下層から表層への栄養塩供給を受けやすいためであった。



東シナ海からフィリピン海にかけてのもう一つの特徴としてパッチ状の高 N+N 濃度水の存在があり、水平距離が 2~52 km の N+N 濃度のパッチ状の増加が 3 回の航海において計 20 カ所で認められた。

高 N+N パッチは N+N 濃度の増加が (A) 水温の低下とクロロフィル蛍光ならび SRP 濃度の増加を伴うタイプ、(B) 塩分の低下を伴い、クロロフィル蛍光ならび SRP 濃度は変動しないタイプ、(C) その他のタイプ、の 3 種類に分けられた。タイプ A は島周辺に分布し、局地性湧昇などの亜表層水由来であった。タイプ B は、SRP をほとんど含まず、各パッチ内で N+N 濃度は塩分に対していずれも有意な負の相関を示した。この相関を塩分ゼロに外挿すると N+N 濃度は 0.14~6.2  $\mu\text{M}$  となり、観測海域周辺で観測される雨水中の硝酸塩濃度に一致することなどから、降水由来であると判断された。

降水由来の N+N パッチ内の塩分と N+N 濃度の有意な負の相関を塩分ゼロに外挿した値と降水量から求めた観測海域の降水による窒素供給量は、フィリピン海の窒素固定量ならびに渦拡散による下層からの供給量と同程度であることから、降水は重要な窒素供給源であると結論される。

西部太平洋では、赤道湧昇域や表面水温が低下して成層が弱い一部の海域では N+N は >100 nM と高い濃度であり、局所的に上記の高 N+N パッチが認められたが、海盆スケールでは成層が発達し N+N 濃度は <20 nM と総じて低かった。この低 N+N 海域でも海域によって濃度の違いが認められ、西部太平洋暖水プールを中心とした熱帯域や黒潮続流域では 5 nM 以上存在したのに対して、南太平洋亜熱帯循環域ではほぼ 5 nM 以下、さらに北太平洋亜熱帯循環中央部では 3 nM 以下に枯渇していた。この海域による濃度の違いは、下層からの供給の違いを反映したものと考えられる。

西部太平洋における SRP 濃度は N+N よりも大きな海域間の変動幅 ( $<3\sim 300$  nM) を示したが、観測を行った4航海に共通して  $22\sim 26^{\circ}\text{N}$  の海域で最も低い濃度が観測された。この海域では窒素固定活性が周辺海域と比較して高い傾向にあり、窒素の供給に伴う SRP の消費を反映したものと考えられる。

$22\sim 26^{\circ}\text{N}$  の海域の SRP 濃度には季節変化が認められ、11~2 月にかけては 5 nM 以上存在したが、3~9 月にかけてはほぼ検出限界以下であった。11~2 月にかけては混合層深度の深化と渦拡散により下層からの SRP 供給速度が増えるのに対し、3~4 月には降雨による窒素供給量が増加し、また、3~5 月にはアジア大陸からのダスト降下が増加するため、鉄の供給により窒素固定が高まり、さらにダストに含まれる窒素栄養塩の沈着も加わり、SRP 消費が増加したためと考えられる。

西部太平洋において  $\text{NH}_4$  には大規模な海域間の違いは認められなかったが、より小さな空間スケールでの変動を示した。 $\text{NH}_4$  濃度が高い海域は 1) 下層からの N+N 供給が活発な高 N+N 海域、2) フィジー南方の  $19^{\circ}\sim 23^{\circ}\text{S}$  の高トリコデスミウム海域であった。いずれの海域にも、 $\text{NH}_4$  濃度とクロロフィル蛍光ならびにクロロフィル *a* 分解物のフェオフィチン *a* 濃度とに正の相関があり、生物生産の活発な水塊で動物プランクトンの摂食による  $\text{NH}_4$  の再生を反映したものと考えられる。さらに 2) の海域ではトリコデスミウムからの  $\text{NH}_4$  の細胞外滲出の可能性が示唆された。

南太平洋亜熱帯海域では、東西方向に N+N、 $\text{NH}_4$ 、SRP いずれも東で濃度が高く、西で低い勾配があり、とくに N+N 濃度は  $150^{\circ}\text{W}$  以東は常に 10 nM 以上であったが、これは、赤道湧昇の影響と考えられた。すなわち、赤道湧昇は東方に向かって発達しており、その影響を受けた水塊が南方に水平移流により張り出したものである。

北赤道海流内の定点観測では観測開始後 10 日から 15 日にかけて混合層内の SRP 濃度が 60 nM から 20 nM 以下まで減少したが、基礎生産及び窒素固定から求めた植物プランクトンによる消費では観測された減少の約 15%しか説明できなかった。海色及び海面高度の観測から、前述した観測域北側に分布する低 SRP 海域の水塊が移流してきたことが示され、水塊の入れ替わりによるものと判断した。水の入れ替わりに伴い窒素固定活性が高まっており、観測域北側の低 SRP 海域の特徴が認められた。

北赤道海流内の定点観測の観測 17 日目には、雨天による光律速で基礎生産速度が低下した期間に  $\text{NH}_4$  濃度が 25 nM まで増加する現象が認められた。水柱積算でみると  $\text{NH}_4$  増加量と基礎生産低下量がほぼ等しく、且つ両者の変化が鏡像関係となっていたことから、晴天時には、基礎生産による消費と均衡していた  $\text{NH}_4$  の再生が、基礎生産の低下に伴って植物プランクトンによって利用されずに  $\text{NH}_4$  が残存し検出されたと考えられる。

北赤道海流内の定点観測観測 2 日目と 4 日目の 3 時間毎の 24 時間観測から、亜表層クロロフィル極大付近では、潮汐による密度躍層の上下と同期して N+N 躍層が変動し、表層混合層底部の N+N 濃度が変化する様態がとらえられた。

観測海域を通して原核緑藻類が優占し、全クロロフィル *a* の平均 48%を占めた。次いでシアノバクテリア及びハプト藻類が多く、それぞれ 15%、11%を占めた。観測海域では一貫して窒素が制限要因となっていたが、原核緑藻類の現存量は  $\text{NH}_4$  濃度とは正の相関はあるが N+N 濃度と有意な相関を示さず、これは原核緑藻類がほとんど N+N を利用できないことの現れと解された。シネココッカスおよび真核藻類の現存量は N+N、

$\text{NH}_4$  濃度とともに正の相関を示した。以上から、供給される窒素栄養塩の種類が植物プランクトン優占グループを制御している可能性が示唆される。

本研究より太平洋熱帯亜熱帯貧栄養海域ではナノモルレベルの栄養塩動態における物理過程と生物過程の関わり方は一様ではなく、海域により異なっていることが明らかになった。その類型化を基に調査海域は少なくとも 5 海域に区分けされた。窒素栄養塩の種類と植物プランクトン優占グループとの関係、および窒素固定者の存在は、ナノモルレベルの栄養塩環境の変動によって植物プランクトン群集の増殖活性が時空間的に変動することを示唆している。

貧栄養海域における増殖速度に関する知見はマイクロモルレベルに留まっており、ナノモルレベルについてはほとんど不明である。今後、この点を中心に研究を進めることで、熱帯・亜熱帯貧栄養海域の漂流生態系がもつとされている安定性や均質性が栄養塩環境の変動にどのように影響されるかが明らかになると期待される。

## 謝辞

本研究を遂行するにあたり、日々、懇切丁寧なご指導ご鞭撻を賜りました東京大学大学院農学生命科学研究科水圏生物科学専攻水圏生物環境学研究室の古谷 研教授に深く感謝致します。また、同研究室の高橋一生准教授、佐藤光秀助教には日頃から様々な助言、励ましを頂きました。この場を借りて御礼申し上げます。

東京大学アジア生物資源環境研究センターの福代康夫センター長、大村卓朗特任助教には、本研究を遂行するにあたり助言と励ましをいただきましたことを御礼申し上げます。

長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科の武田重信教授には、本研究に対する様々な助言をいただきましたことを心から感謝いたします。

東京海洋大学海洋環境学科水圏環境化学講座の神田穰太教授にはナノモルレベル栄養塩の測定に関してご助言、ご指導頂きました。また、同講座の橋濱史典助教には栄養塩測定法のご指導をいただくとともに、「淡青丸」KT-05-24 次航海の栄養塩データを提供して頂きましたことを深く感謝いたします。

海洋研究開発機構の河野 健研究員、村田昌彦研究員、内田 裕研究員、佐々木建一研究員、松本和彦研究員には「みらい」における各航海において便宜を図っていただいたことを深く感謝いたします。

海洋研究開発機構「淡青丸」及び「みらい」の船長をはじめ乗組員の皆様には心から御礼申し上げます。また、各研究航海において採水やルーチン分析にご協力頂きました諸先生方並びに研究員、学生の皆様、マリンワークジャパン及び GODI の観測技術員の皆様には心から感謝致します。

東京大学大学院農学生命科学研究科の塩崎拓平博士には「みらい」各航海における基礎生産速度、窒素固定速度、 $\text{NO}_3$  取り込み速度、MR08-02 航海における大型窒素固定生物の現存量のデータを提供して頂きました。心より御礼申し上げます。また、東京大学

大学院農学生命科学研究科の北島聡博士（現在は水産総合研究センター日本海区水産研究所）には「みらい」MR08-02 航海のフローサイトメトリー、水中光量のデータを頂きました。御礼申し上げます。また、東京大学大学院農学生命科学研究科の増田貴子博士（現在は東京大学アジア生物資源環境研究センター）には、MR08-02 航海での採水や分析にご協力頂きました。心より御礼申し上げます。

最後に、東京大学大学院農学生命科学研究科水圏生物環境学研究室の研究員、学生の皆様には多大な御協力と励ましを頂きました。心より御礼申し上げます。

## 引用文献

- Adornato, L. R., E. A. Kaltenbacher, D. R. Greenhow, and R. H. Byrne (2007), High-resolution in situ analysis of nitrate and phosphate in the oligotrophic ocean, *Environmental science & technology*, 41(11), 4045-4052.
- Antia, N. J., C. D. Mcallister, T. R. Parsons, K. Stephens, and J. D. H. Strickland (1963), Further Measurements of Primary Production Using a Large-Volume Plastic Sphere, *Limnol Oceanogr*, 8(2), 166-183.
- Armstrong, C. R. Stearns, and Strickland, J. D. H. (1967), Measurement of Upwelling and Subsequent Biological Processes by Means of Technicon Autoanalyzer and Associated Equipment, *Deep-Sea Research*, 14(3), 381-&.
- Asaoka, O., and R. Marumo (1987), An ecological study of marine planktonic blue-green algae, *Trichodesmium* (I) -Occurrence of Trichodesmium in various regions-, *The Oceanographical Magazine*, 37(1-2), 1-14.
- AVISO (1996), *AVISO USER HANDBOOK*.
- Baker, A. R., T. Lesworth, C. Adams, T. D. Jickells, and L. Ganzeveld (2010), Estimation of atmospheric nutrient inputs to the Atlantic Ocean from 50 degrees N to 50 degrees S based on large-scale field sampling: Fixed nitrogen and dry deposition of phosphorus, *Global Biogeochem Cy*, 24.
- Behrenfeld, M. J., and Z. S. Kolber (1999), Widespread iron limitation of phytoplankton in the south pacific ocean, *Science*, 283(5403), 840-843.
- Benitez-Nelson, C. R., et al. (2007), Mesoscale eddies drive increased silica export in the subtropical Pacific Ocean, *Science*, 316(5827), 1017-1021.
- Bidigare, R. R., F. Chai, M. R. Landry, R. Lukas, C. C. S. Hannides, S. J. Christensen, D. M. Karl, L. Shi, and Y. Chao (2009), Subtropical ocean ecosystem structure changes forced by North Pacific climate variations, *J Plankton Res*, 31(10), 1131-1139.
- Bienfang, P. K., J. P. Szyper, M. Y. Okamoto, and E. K. Noda (1984), Temporal and Spatial Variability of Phytoplankton in a Sub-Tropical Ecosystem, *Limnol Oceanogr*, 29(3), 527-539.
- Bonjean, F., and G. S. E. Lagerloef (2002), Diagnostic model and analysis of the surface currents in the tropical Pacific Ocean, *J Phys Oceanogr*, 32(10), 2938-2954.
- Bouman, H. A., et al. (2006), Oceanographic basis of the global surface distribution of Prochlorococcus ecotypes, *Science*, 312(5775), 918-921.
- Brewer, P. G., and J. P. Riley (1965), The automatic determination of nitrate in sea water, *Deep-Sea Research*, 12, 765-772.
- Broecker, W. S. (1991), The great ocean conveyor, *Oceanography*, 4(2), 79-89.
- Bronk, D. A., and D. K. Steinberg (2008), Nitrogen regeneration, in *Nitrogen in the Marine*

- Environment*, edited by D. G. Capone, D. A. Bronk, M. R. Mulholland and E. J. Carpenter, pp. 385-467, Academic Press, Oxford, UK.
- Brzezinski, M. A. (1987), Colorimetric Determination of Nanomolar Concentrations of Ammonium in Seawater Using Solvent-Extraction, *Mar Chem*, 20(3), 277-288.
- Brzezinski, M. A. (1988), Vertical-Distribution of Ammonium in Stratified Oligotrophic Waters, *Limnol Oceanogr*, 33(5), 1176-1182.
- Campbell, L., and D. Vaulot (1993), Photosynthetic Picoplankton Community Structure in the Subtropical North Pacific-Ocean near Hawaii (Station Aloha), *Deep-Sea Res Pt I*, 40(10), 2043-2060.
- Campbell, L., H. B. Liu, H. A. Nolla, and D. Vaulot (1997), Annual variability of phytoplankton and bacteria in the subtropical North Pacific Ocean at Station ALOHA during the 1991-1994 ENSO event, *Deep-Sea Res Pt I*, 44(2), 167-&.
- Campbell, L., E. J. Carpenter, J. P. Montoya, A. B. Kustka, and D. G. Capone (2005), Picoplankton community structure within and outside a Trichodesmium bloom in the southwestern Pacific Ocean, *Vie Milieu*, 55(3-4), 185-195.
- Carpenter, E. J., A. Subramaniam, and D. G. Capone (2004), Biomass and primary productivity of the cyanobacterium Trichodesmium spp. in the tropical N Atlantic ocean, *Deep-Sea Res Pt I*, 51(2), 173-203.
- Carpenter, E. J., J. M. Oneil, R. Dawson, D. G. Capone, P. J. A. Siddiqui, T. Roenneberg, and B. Bergman (1993), The Tropical Diazotrophic Phytoplankter Trichodesmium - Biological Characteristics of 2 Common Species, *Mar Ecol-Prog Ser*, 95(3), 295-304.
- Carr, M. E., M. R. Lewis, D. Kelley, and B. Jones (1995), A Physical Estimate of New Production in the Equatorial Pacific Along 150-Degrees-W, *Limnol Oceanogr*, 40(1), 138-147.
- Cavender-Bares, K. K., D. M. Karl, and S. W. Chisholm (2001), Nutrient gradients in the western North Atlantic Ocean: Relationship to microbial community structure and comparison to patterns in the Pacific Ocean, *Deep-Sea Res Pt I*, 48(11), 2373-2395.
- Chen, Y. L. L. (2000), Comparisons of primary productivity and phytoplankton size structure in the marginal regions of southern East China Sea, *Cont Shelf Res*, 20(4-5), 437-458.
- Chen, C. T. A. (2008), Distributions of nutrients in the East China Sea and the South China Sea connection, *J Oceanogr*, 64(5), 737-751.
- Chen, Y. L. L., H. Y. Chen, S. H. Tuo, and K. Ohki (2008), Seasonal dynamics of new production from Trichodesmium N-2 fixation and nitrate uptake in the upstream Kuroshio and South China Sea basin, *Limnol Oceanogr*, 53(5), 1705-1721.
- Chen, Y. L. L., H. Y. Chen, S. Jan, and S. H. Tuo (2009), Phytoplankton productivity enhancement and assemblage change in the upstream Kuroshio after typhoons, *Mar*



*Ecol-Prog Ser*, 385, 111-126.

- Chen, Y. L. L., H. Y. Chen, W. H. Lee, C. C. Hung, G. T. F. Wong, and J. Kanda (2001), New production in the East China Sea, comparison between well-mixed winter and stratified summer conditions, *Cont Shelf Res*, 21(6-7), 751-764.
- Chen, C. T. A., C. T. Liu, W. S. Chuang, Y. J. Yang, F. K. Shiah, T. Y. Tang, and S. W. Chung (2003), Enhanced buoyancy and hence upwelling of subsurface Kuroshio waters after a typhoon in the southern East China Sea, *J Marine Syst*, 42(1-2), 65-79.
- Christian, J. R., R. Murtugudde, J. Ballabrera-Poy, and C. R. McClain (2004), A ribbon of dark water: phytoplankton blooms in the meanders of the Pacific North Equatorial Countercurrent, *Deep-Sea Res Pt II*, 51(1-3), 209-228.
- Church, M. J., K. M. Bjorkman, D. M. Karl, M. A. Saito, and J. P. Zehr (2008), Regional distributions of nitrogen-fixing bacteria in the Pacific Ocean, *Limnol Oceanogr*, 53(1), 63-77.
- Claustre, H., and S. Maritorena (2003), Ocean science. The many shades of ocean blue, *Science*, 302(5650), 1514-1515.
- Claustre, H., A. Sciandra, and D. Vaulot (2008), Introduction to the special section bio-optical and biogeochemical conditions in the South East Pacific in late 2004: the BIOSOPE program, *Biogeosciences*, 5(3), 679-691.
- Clementson, L. A., and S. E. Wayte (1992), The Effect of Frozen Storage of Open-Ocean Seawater Samples on the Concentration of Dissolved Phosphate and Nitrate, *Water Res*, 26(9), 1171-1176.
- Corno, G., D. M. Karl, M. J. Church, R. M. Letelier, R. Lukas, R. R. Bidigare, and M. R. Abbott (2007), Impact of climate forcing on ecosystem processes in the North Pacific Subtropical Gyre, *J Geophys Res-Oceans*, 112(C4).
- Dandonneau, Y., and L. Charpy (1985), An Empirical-Approach to the Island Mass Effect in the South Tropical Pacific Based on Sea-Surface Chlorophyll Concentrations, *Deep-Sea Res*, 32(6), 707-721.
- Dandonneau, Y., and J. Neveux (1997), Diel variations of in vivo fluorescence in the eastern equatorial Pacific: an unvarying pattern, *Deep-Sea Res Pt II*, 44(9-10), 1869-1880.
- Dandonneau, Y., Y. Montel, J. Blanchot, J. Giraudeau, and J. Neveux (2006), Temporal variability in phytoplankton pigments, picoplankton and coccolithophores along a transect through the North Atlantic and tropical southwestern Pacific, *Deep-Sea Res Pt I*, 53(4), 689-712.
- Dayan, U., and D. W. Nelson (1988), Origin and composition of Samoan acid precipitation, *Tellus B*, 40B(2), 148-153.
- Delcroix, T., G. Eldin, and C. Henin (1987), Upper Ocean Water Masses and Transports in the

- Western Tropical Pacific (165-Degrees-E), *J Phys Oceanogr*, 17(12), 2248-2262.
- Deutsch, C., N. Gruber, R. M. Key, J. L. Sarmiento, and A. Ganachaud (2001), Denitrification and N<sub>2</sub> fixation in the Pacific Ocean, *Global Biogeochem Cy*, 15(2), 483-506.
- Deutsch, C., J. L. Sarmiento, D. M. Sigman, N. Gruber, and J. P. Dunne (2007), Spatial coupling of nitrogen inputs and losses in the ocean, *Nature*, 445(7124), 163-167.
- Ditullio, G. R., and E. A. Laws (1991), Impact of an Atmospheric Oceanic Disturbance on Phytoplankton Community Dynamics in the North Pacific Central Gyre, *Deep-Sea Res*, 38(10), 1305-1329.
- Dixon, J. L. (2008), Macro and micro nutrient limitation of microbial productivity in oligotrophic subtropical Atlantic waters, *Environ Chem*, 5(2), 135-142.
- Donaghay, P. L., P. S. Liss, R. A. Duce, D. R. Kester, A. K. Hanson, T. Villareal, N. W. Tindale, and D. J. Gifford (1991), The Role of Episodic Atmospheric Inputs in the Chemical and Biological Dynamics of Oceanic Ecosystems., *Oceanography*, 4(2), 62-70.
- Dore, J. E., R. M. Letelier, M. J. Church, R. Lukas, and D. M. Karl (2008), Summer phytoplankton blooms in the oligotrophic North Pacific Subtropical Gyre: Historical perspective and recent observation, *Prog Oceanogr*, 76(1), 2-38.
- Dore, J. E., T. Houlihan, D. V. Hebel, G. Tien, L. Tupas, and D. M. Karl (1996), Freezing as a method of sample preservation for the analysis of dissolved inorganic nutrients in seawater, *Mar Chem*, 53(3-4), 173-185.
- Dortch, Q. (1990), The Interaction between Ammonium and Nitrate Uptake in Phytoplankton, *Mar Ecol-Prog Ser*, 61(1-2), 183-201.
- Dortch, Q., and H. L. Conway (1984), Interactions between Nitrate and Ammonium Uptake - Variation with Growth-Rate, Nitrogen-Source and Species, *Mar Biol*, 79(2), 151-164.
- Doty, M. S., and M. Oguri (1956), The Island Mass Effect, *ICES journal of marine science*, 22(1), 33-37.
- Duce, R. A., et al. (2008), Impacts of atmospheric anthropogenic nitrogen on the open ocean, *Science*, 320(5878), 893-897.
- DuRand, M. D., R. J. Olson, and S. W. Chisholm (2001), Phytoplankton population dynamics at the Bermuda Atlantic Time-series station in the Sargasso Sea, *Deep-Sea Res Pt II*, 48(8-9), 1983-2003.
- Ellison, T. H. (1957), Turbulent Transport of Heat and Momentum from an Infinite Rough Plane, *J Fluid Mech*, 2(5), 456-466.
- Eppley, R. W. (1981), Autotrophic production of particulate matter, in *Analysis of marine ecosystems*, edited by A. R. Longhurst, pp. 343-361, Academic, New York.
- Eppley, R. W., and E. H. Renger (1988), Nanomolar Increase in Surface-Layer Nitrate Concentration Following a Small Wind Event, *Deep-Sea Res*, 35(7), 1119-1125.

- Eppley, R. W., and W. Koeve (1990), Nitrate Use by Plankton in the Eastern Subtropical North-Atlantic, March-April 1989, *Limnol Oceanogr*, 35(8), 1781-1788.
- Eppley, R. W., C. Garside, E. H. Renger, and E. Orellana (1990), Variability of Nitrate Concentration in Nitrogen-Depleted Subtropical Surface Waters, *Mar Biol*, 107(1), 53-60.
- Fanning, K. A. (1992), Nutrient Provinces in the Sea - Concentration Ratios, Reaction-Rate Ratios, and Ideal Covariation, *J Geophys Res-Oceans*, 97(C4), 5693-5712.
- Fasham, M. J. R., H. W. Ducklow, and S. M. Mckelvie (1990), A Nitrogen-Based Model of Plankton Dynamics in the Oceanic Mixed Layer, *J Mar Res*, 48(3), 591-639.
- Fiedler, P. C., V. Philbrick, and F. P. Chavez (1991), Oceanic Upwelling and Productivity in the Eastern Tropical Pacific, *Limnol Oceanogr*, 36(8), 1834-1850.
- Fong, A. A., D. M. Karl, R. Lukas, R. M. Letelier, J. P. Zehr, and M. J. Church (2008), Nitrogen fixation in an anticyclonic eddy in the oligotrophic North Pacific Ocean, *The ISME journal*, 2(6), 663-676.
- Fujita, S., A. Takahashi, J. H. Weng, L. F. Huang, H. K. Kim, C. K. Li, F. T. C. Huang, and F. T. Jeng (2000), Precipitation chemistry in East Asia, *Atmos Environ*, 34(4), 525-537.
- Furutani, H., A. Meguro, H. Iguchi, and M. Uematsu (2010), Geographical distribution and sources of phosphorus in atmospheric aerosol over the North Pacific Ocean, *Geophys Res Lett*, 37.
- Furuya, K., M. Takahashi, and T. Nemoto (1986), Summer Phytoplankton Community Structure and Growth in a Regional Upwelling Area Off Hachijo Island, Japan, *J Exp Mar Biol Ecol*, 96(1), 43-55.
- Furuya, K., T. ODATE, and K. TAGUCHI (1995), Effects of a seamount on phytoplankton production in the western Pacific Ocean, in *Biogeochemical Processes and Ocean Flux in the Western Pacific*, edited by H. Sakai and Y. Nozaki, TERRAPUB, TOKYO.
- Furuya, K., M. Hayashi, Y. Yabushita, and A. Ishikawa (2003), Phytoplankton dynamics in the East China Sea in spring and summer as revealed by HPLC-derived pigment signature, *Deep-Sea Research Part II*, 50, 367-387.
- Garside, C. (1982), A Chemi-Luminescent Technique for the Determination of Nanomolar Concentrations of Nitrate and Nitrite in Sea-Water, *Mar Chem*, 11(2), 159-167.
- Garside, C. (1985), The Vertical-Distribution of Nitrate in Open Ocean Surface-Water, *Deep-Sea Res*, 32(6), 723-732.
- Genin, A., and G. W. Boehlert (1985), Dynamics of Temperature and Chlorophyll Structures above a Seamount - an Oceanic Experiment, *J Mar Res*, 43(4), 907-924.
- Glibert, P. M., and D. A. Bronk (1994), Release of Dissolved Organic Nitrogen by Marine Diazotrophic Cyanobacteria, *Trichodesmium* spp, *Applied and environmental microbiology*, 60(11), 3996-4000.

- Glibert, P. M., M. R. Dennett, and D. A. Caron (1988), Nitrogen Uptake and  $\text{NH}_4^+$  Regeneration by Pelagic Microplankton and Marine Snow from the North-Atlantic, *J Mar Res*, 46(4), 837-852.
- Glover, H. E., B. B. Prezelin, L. Campbell, M. Wyman, and C. Garside (1988), A Nitrate-Dependent Synechococcus Bloom in Surface Sargasso Sea-Water, *Nature*, 331(6152), 161-163.
- Gomez, F., K. Furuya, and S. Takeda (2005), Distribution of the cyanobacterium *Richelia intracellularis* as an epiphyte of the diatom *Chaetoceros compressus* in the western Pacific Ocean, *J Plankton Res*, 27(4), 323-330.
- Gong, G. C., Y. L. L. Chen, and K. K. Liu (1996), Chemical hydrography and chlorophyll a distribution in the East China Sea in summer: Implications in nutrient dynamics, *Cont Shelf Res*, 16(12), 1561-1590.
- Gong, G. C., Y. H. Wen, B. W. Wang, and G. J. Liu (2003), Seasonal variation of chlorophyll a concentration, primary production and environmental conditions in the subtropical East China Sea, *Deep-Sea Res Pt II*, 50(6-7), 1219-1236.
- Grasshoff, K. (1965), On the automatic determination of silicate, phosphate and fluoride in seawater, *I.C.E.S. Hydrographic Committee Report*, 129.
- Haberer, J. L., and J. A. Brandes (2003), A high sensitivity, low volume HPLC method to determine soluble reactive phosphate in freshwater and saltwater, *Mar Chem*, 82(3-4), 185-196.
- Hansen, H. P., and F. Koroleff (1999), Determination of nutrients, in *Methods of seawater analysis*, edited by K. Grasshoff, K. Kremling and M. Ehrhardt, pp. 159-228, Wiley, New York.
- Hara, H., N. Sugiyama, J. Ohyama, A. Nakadate, and K. Ogawa (2003), Precipitation Chemistry on Minami-Torishima in the Western Pacific, *Journal of Field Science*, 3, 1-10.
- Harvey, H. W. (1926), Nitrate in the Sea, *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 14, 71-88.
- Hashihama, F., M. Sato, S. Takeda, J. Kanda, and K. Furuya (2010), Mesoscale decrease of surface phosphate and associated phytoplankton dynamics in the vicinity of the subtropical South Pacific islands, *Deep-Sea Res Pt I*, 57(3), 338-350.
- Hashihama, F., K. Furuya, S. Kitajima, S. Takeda, T. Takemura, and J. Kanda (2009), Macro-scale exhaustion of surface phosphate by dinitrogen fixation in the western North Pacific, *Geophys Res Lett*, 36, -.
- Hassenteufel, W., R. Jagitsch, and F. F. Koczy (1963), Impregnation of Glass Surface against Sorption of Phosphate Traces, *Limnol Oceanogr*, 8(2), 152-156.
- Haury, L. R., J. A. McGowan, and P. H. Wiebe (1978), Patterns and processes in the time-space

- scales of plankton distributions, in *Spatial pattern in plankton communities*, edited by J. H. Steele, Springer.
- Haury, L. R., C. L. Fey, and E. Shulenberger (1994), Surface Enrichment of Inorganic Nutrients in the North Pacific-Ocean, *Deep-Sea Res Pt I*, 41(8), 1191-1205.
- Hayward, T. L. (1987), The Nutrient Distribution and Primary Production in the Central North Pacific, *Deep-Sea Res*, 34(9), 1593-1627.
- Hayward, T. L. (1991), Primary production in the North Pacific Central Gyre: A controversy with important implications, *Trends in ecology & evolution*, 6(9), 281-284.
- Hayward, T. L., E. L. Venrick, and J. A. McGowan (1983), Environmental Heterogeneity and Plankton Community Structure in the Central North Pacific, *J Mar Res*, 41(4), 711-729.
- Head, P. C. (1971), An automated phenolphthorite method for the determination of ammonia in sea water *Deep-Sea Research*, 18, 531-532.
- Herbland, A., and B. Voituriez (1979), Hydrological Structure-Analysis for Estimating the Primary Production in the Tropical Atlantic Ocean, *J Mar Res*, 37(1), 87-101.
- Herut, B., T. Zohary, R. D. Robarts, and N. Kress (1999), Adsorption of dissolved phosphate onto loess particles in surface and deep Eastern Mediterranean water, *Mar Chem*, 64(4), 253-265.
- Hidaka, K., K. Kawaguchi, M. Murakami, and M. Takahashi (2001), Downward transport of organic carbon by diel migratory micronekton in the western equatorial Pacific: its quantitative and qualitative importance, *Deep-Sea Res Pt I*, 48(8), 1923-1939.
- Huffman, G. J., R. F. Adler, D. T. Bolvin, G. J. Gu, E. J. Nelkin, K. P. Bowman, Y. Hong, E. F. Stocker, and D. B. Wolff (2007), The TRMM multisatellite precipitation analysis (TMPA): Quasi-global, multiyear, combined-sensor precipitation estimates at fine scales, *J Hydrometeorol*, 8(1), 38-55.
- Ishii, M., H. Y. Inoue, H. Matsueda, S. Saito, K. Fushimi, K. Nemoto, T. Yano, H. Nagai, and T. Midorikawa (2001), Seasonal variation in total inorganic carbon and its controlling processes in surface waters of the western North Pacific subtropical gyre, *Mar Chem*, 75(1-2), 17-32.
- Ito, T., A. Kaneko, H. Tsubota, and N. Gohda (1994), The characteristic distribution of silica over the East China Sea shelf slope, *J Oceanogr*, 5(4), 465-477.
- Johnson, K. S., S. C. Riser, and D. M. Karl (2010), Nitrate supply from deep to near-surface waters of the North Pacific subtropical gyre, *Nature*, 465(7301), 1062-1065.
- Johnson, M., R. Sanders, V. Avgoustidi, M. Lucas, L. Brown, D. Hansell, M. Moore, S. Gibb, P. Liss, and T. Jickells (2007), Ammonium accumulation during a silicate-limited diatom bloom indicates the potential for ammonia emission events, *Mar Chem*, 106(1-2), 63-75.
- Jones, R. D. (1991), An Improved Fluorescence Method for the Determination of Nanomolar

- Concentrations of Ammonium in Natural-Waters, *Limnol Oceanogr*, 36(4), 814-819.
- Kanda, J. (1995), Determination of Ammonium in Seawater Based on the Indophenol Reaction with O-Phenylphenol (Opp), *Water Res*, 29(12), 2746-2750.
- Kanda, J., T. Itoh, D. Ishikawa, and Y. Watanabe (2003), Environmental control of nitrate uptake in the East China Sea, *Deep-Sea Res Pt II*, 50(2), 403-422.
- Karl, D. M. (1999), A sea of change: Biogeochemical variability in the North Pacific Subtropical Gyre, *Ecosystems*, 2(3), 181-214.
- Karl, D. M. (2010), Oceanic Ecosystem Time-Series Programs: Ten Lessons Learned, *Oceanography*, 23(3), 104-125.
- Karl, D. M., and G. Tien (1992), Magic - a Sensitive and Precise Method for Measuring Dissolved Phosphorus in Aquatic Environments, *Limnol Oceanogr*, 37(1), 105-116.
- Karl, D. M., and R. Lukas (1996), The Hawaii Ocean Time-series (HOT) program: Background, rationale and field implementation, *Deep-Sea Res Pt II*, 43(2-3), 129-156.
- Karl, D. M., and A. F. Michaels (2001), *Nitrogen cycle*, 1876-1884 pp., Academic Press, London.
- Karl, D. M., and R. M. Letelier (2008), Nitrogen fixation-enhanced carbon sequestration in low nitrate, low chlorophyll seascapes, *Mar Ecol-Prog Ser*, 364, 257-268.
- Karl, D. M., R. R. Bidigare, and R. M. Letelier (2001), Long-term changes in plankton community structure and productivity in the North Pacific Subtropical Gyre: The domain shift hypothesis, *Deep-Sea Res Pt II*, 48(8-9), 1449-1470.
- Karl, D. M., R. Letelier, D. V. Hebel, D. F. Bird, and C. D. Winn (1992), *Trichodesmium* blooms and new nitrogen in the North Pacific Gyre, in *Marine pelagic cyanobacteria: Trichodesmium and other diazotrophs*, edited by E. J. Carpenter, D. G. Capone and J. G. Rueter, Kluwer Academic, Dordrecht.
- Karl, D., R. Letelier, L. Tupas, J. Dore, J. Christian, and D. Hebel (1997), The role of nitrogen fixation in biogeochemical cycling in the subtropical North Pacific Ocean, *Nature*, 388(6642), 533-538.
- Karl, D. M., J. R. Christian, J. E. Dore, D. V. Hebel, R. M. Letelier, L. M. Tupas, and C. D. Winn (1996), Seasonal and interannual variability in primary production and particle flux at Station ALOHA, *Deep-Sea Res Pt II*, 43(2-3), 539-568.
- Karl, D. M., K. M. Bjorkman, J. E. Dore, L. Fujieki, D. V. Hebel, T. Houlihan, R. M. Letelier, and L. M. Tupas (2001), Ecological nitrogen-to-phosphorus stoichiometry at station ALOHA, *Deep-Sea Res Pt II*, 48(8-9), 1529-1566.
- Kattner, G. (1999), Storage of dissolved inorganic nutrients in seawater: poisoning with mercuric chloride, *Mar Chem*, 67(1-2), 61-66.
- Kenyon, K. E. (1975), The Influence of Longitudinal Variations in Wind Stress Curl on the

- Steady Ocean Circulation, *J Phys Oceanogr*, 5(2), 334-346.
- Kim, H. C., et al. (2009), Distribution of Changjiang Diluted Water detected by satellite chlorophyll-a and its interannual variation during 1998-2007, *J Oceanogr*, 65(1), 129-135.
- Kimura, S., and K. Tsukamoto (2006), The salinity front in the North Equatorial Current: A landmark for the spawning migration of the Japanese eel (*Anguilla japonica*) related to the stock recruitment, *Deep-Sea Res Pt II*, 53(3-4), 315-325.
- Kimura, S., T. Inoue, and T. Sugimoto (2001), Fluctuation in the distribution of low-salinity water in the North Equatorial Current and its effect on the larval transport of the Japanese eel, *Fish Oceanogr*, 10(1), 51-60.
- Kitajima, S., K. Furuya, F. Hashihama, S. Takeda, and J. Kanda (2009), Latitudinal distribution of diazotrophs and their nitrogen fixation in the tropical and subtropical western North Pacific, *Limnol Oceanogr*, 54(2), 537-547.
- Konno, U., U. Tsunogai, D. D. Komatsu, S. Daita, F. Nakagawa, A. Tsuda, T. Matsui, Y. J. Eum, and K. Suzuki (2010), Determination of total N (2) fixation rates in the ocean taking into account both the particulate and filtrate fractions, *Biogeosciences*, 7(8), 2369-2377.
- Kremling, K., and A. Wenck (1986), On the Storage of Dissolved Inorganic-Phosphate, Nitrate and Reactive Silicate in Atlantic-Ocean Water Samples, *Meeresforschung*, 31(1), 69-74.
- Krom, M. D., N. Kress, S. Brenner, and L. I. Gordon (1991), Phosphorus Limitation of Primary Productivity in the Eastern Mediterranean-Sea, *Limnol Oceanogr*, 36(3), 424-432.
- Le Borgne, R., R. T. Barber, T. Delcroix, H. Y. Inoue, D. J. Mackey, and M. Rodier (2002), Pacific warm pool and divergence: temporal and zonal variations on the equator and their effects on the biological pump, *Deep-Sea Res Pt II*, 49(13-14), 2471-2512.
- Lee, S., T. Hama, M. Ishii, S. Saito, and K. Yanagi (2008), Spatial and temporal changes in the concentration of various phosphorus pools and their possible biogeochemical roles in the oligotrophic subtropical western North Pacific, *J Geophys Res-Oceans*, 113(C3), C03017.
- Letelier, R. M., R. R. Bidigare, D. V. Hebel, M. Ondrusek, C. D. Winn, and D. M. Karl (1993), Temporal variability of phytoplankton community structure based on pigment analysis, *Limnol Oceanogr*, 38(7), 1420-1437.
- Letelier, R. M., D. M. Karl, M. R. Abbott, P. Flament, M. Freilich, R. Lukas, and T. Strub (2000), Role of late winter mesoscale events in the biogeochemical variability of the upper water column of the North Pacific Subtropical Gyre, *J Geophys Res-Oceans*, 105(C12), 28723-28739.
- Li, Q. P., J. Z. Zhang, F. J. Millero, and D. A. Hansell (2005), Continuous colorimetric determination of trace ammonium in seawater with a long-path liquid waveguide capillary cell, *Mar Chem*, 96(1-2), 73-85.
- Liang, Y., D. X. Yuan, Q. L. Li, and Q. M. Lin (2007), Flow injection analysis of nanomolar

- level orthophosphate in seawater with solid phase enrichment and colorimetric detection, *Mar Chem*, 103(1-2), 122-130.
- Lie, H. J., C. H. Cho, J. H. Lee, and S. Lee (2003), Structure and eastward extension of the Changjiang River plume in the East China Sea, *J Geophys Res-Oceans*, 108(C3), 3077.
- Lipschultz, F. (2001), A time-series assessment of the nitrogen cycle at BATS, *Deep-Sea Res Pt I*, 48(8-9), 1897-1924.
- Lomas, M. W., and P. M. Glibert (1999), Temperature regulation of nitrate uptake: A novel hypothesis about nitrate uptake and reduction in cool-water diatoms, *Limnol Oceanogr*, 44(3), 556-572.
- Longhurst, A. (2007), *Ecological geography of the sea*, Academic, San Diego.
- Longhurst, A. R., A. Bedo, W. G. Harrison, E. J. H. Head, E. P. Horne, B. Irwin, and C. Morales (1989), Nflux - a Test of Vertical Nitrogen Flux by Diel Migrant Biota, *Deep-Sea Res*, 36(11), 1705-1719.
- Mackey, M. D., D. J. Mackey, H. W. Higgins, and S. W. Wright (1996), CHEMTAX - a program for estimating class abundance from chemical markers: application to HPLC measurements of phytoplankton, *Marine Ecology Progress Series*, 144, 265-283.
- Mackey, D. J., H. W. Higgins, M. D. Mackey, and D. Holdsworth (1998), Algal class abundances in the western equatorial Pacific: Estimation from HPLC measurements of chloroplast pigments using CHEMTAX, *Deep-Sea Res Pt I*, 45(9), 1441-1468.
- Mahowald, N., et al. (2008), Global distribution of atmospheric phosphorus sources, concentrations and deposition rates, and anthropogenic impacts, *Global Biogeochem Cy*, 22(4).
- Martiny, A. C., S. Kathuria, and P. M. Berube (2009), Widespread metabolic potential for nitrite and nitrate assimilation among *Prochlorococcus* ecotypes, *P Natl Acad Sci USA*, 106(26), 10787-10792.
- Masuda, T., K. Furuya, N. Kohashi, M. Sato, S. Takeda, M. Uchiyama, N. Horimoto, and T. Ishimaru (2010), Lagrangian observation of phytoplankton dynamics at an artificially enriched subsurface water in Sagami Bay, Japan, *J Oceanogr*, 66(6), 801-813.
- Mather, R. L., S. E. Reynolds, G. A. Wolff, R. G. Williams, S. Torres-Valdes, E. M. S. Woodward, A. Landolfi, X. Pan, R. Sanders, and E. P. Achterberg (2008), Phosphorus cycling in the North and South Atlantic Ocean subtropical gyres, *Nat Geosci*, 1(7), 439-443.
- Matsumoto, K., K. Furuya, and T. Kawano (2004), Association of picophytoplankton distribution with ENSO events in the equatorial Pacific between 145 degrees E and 160 degrees W, *Deep-Sea Res Pt I*, 51(12), 1851-1871.
- Matsuno, T., J. S. Lee, M. Shimizu, S. H. Kim, and I. C. Pang (2006), Measurements of the



- turbulent energy dissipation rate epsilon and an evaluation of the dispersion process of the Changjiang Diluted Water in the East China Sea, *J Geophys Res-Oceans*, 111(C11).
- McCallister, C. D., T. R. Parsons, K. Stephens, and J. D. H. Strickland (1961), Measurements of Primary Production in Coastal Sea Water Using a Large-Volume Plastic Sphere, *Limnol Oceanogr*, 6(3), 237-258.
- McCarthy, J. J., and E. J. Carpenter (1983), Nitrogen cycling in near surface waters of the open ocean, in *Nitrogen in the Marine Environment*, edited by E. M. Carpenter and D. G. Capone, pp. 487–512, Academic Press, New York.
- McCarthy, J. J., C. Garside, J. L. Nevins, and R. T. Barber (1996), New production along 140 degrees W in the equatorial Pacific during and following the 1992 El Nino event, *Deep-Sea Res Pt II*, 43(4-6), 1065-1093.
- McGowan, J. A., and P. W. Walker (1985), Dominance and Diversity Maintenance in an Oceanic Ecosystem, *Ecol Monogr*, 55(1), 103-118.
- McKay, R. M. L., T. A. Villareal, and J. La Roche (2000), Vertical migration by *Rhizosolenia* spp. (Bacillariophyceae): Implications for Fe acquisition, *J Phycol*, 36(4), 669-674.
- Menzel, D. W., and J. H. Ryther (1960), The Annual Cycle of Primary Production in the Sargasso Sea Off Bermuda, *Deep-Sea Research*, 6(4), 351-367.
- Menzel, D. W., and J. H. Ryther (1961), Annual Variations in Primary Production of the Sargasso Sea Off Bermuda, *Deep-Sea Research*, 7(4), 282-288.
- Messie, M., and M. H. Radenac (2006), Seasonal variability of the surface chlorophyll in the western tropical Pacific from SeaWiFS data, *Deep-Sea Res Pt I*, 53(10), 1581-1600.
- Michaels, A. F., and A. H. Knap (1996), Overview of the US JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study and the Hydrostation S program, *Deep-Sea Res Pt II*, 43(2-3), 157-198.
- Miki, M., N. Ramaiah, S. Takeda, and K. Furuya (2008), Phytoplankton dynamics associated with the monsoon in the Sulu Sea as revealed by pigment signature, *J Oceanogr*, 64(5), 663-673.
- Millard, R., W. Owens, and N. Fofonoff (1990), On the calculation of the Brunt-Väisälä frequency, *Deep-Sea Research*, 37, 167-181.
- Monterey, G., and S. Levitus (1997), Seasonal Variability of Mixed Layer Depth for the World OceanRep., 96 pp, Wash., D.C.
- Moon, J. H., N. Hirose, J. H. Yoon, and I. C. Pang (2010), Offshore Detachment Process of the Low-Salinity Water around Changjiang Bank in the East China Sea, *J Phys Oceanogr*, 40(5), 1035-1053.
- Moore, L. R., A. F. Post, G. Rocap, and S. W. Chisholm (2002), Utilization of different nitrogen source by the marine cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*, *Limnol Oceanogr*,

47(4), 989-996.

- Moore, C. M., et al. (2009), Large-scale distribution of Atlantic nitrogen fixation controlled by iron availability, *Nat Geosci*, 2(12), 867-871.
- Morris, M., D. Roemmich, and B. Cornuelle (1996), Observations of variability in the South Pacific subtropical gyre, *J Phys Oceanogr*, 26(11), 2359-2380.
- Moutin, T., D. M. Karl, S. Duhamel, P. Rimmelin, P. Raimbault, B. A. S. Van Mooy, and H. Claustre (2008), Phosphate availability and the ultimate control of new nitrogen input by nitrogen fixation in the tropical Pacific Ocean, *Biogeosciences*, 5(1), 95-109.
- Mulholland, M. R., and D. G. Capone (2001), Stoichiometry of nitrogen and carbon utilization in cultured populations of *Trichodesmium* IMS101: Implications for growth, *Limnol Oceanogr*, 46(2), 436-443.
- Mulholland, M. R., and M. W. Lomas (2008), Nitrogen uptake and assimilation, in *Nitrogen in the Marine Environment*, edited by D. G. Capone, D. A. Bronk, M. R. Mulholland and E. J. Carpenter, pp. 303-384, Academic Press, Oxford, UK.
- Mulholland, M. R., D. A. Bronk, and D. G. Capone (2004), Dinitrogen fixation and release of ammonium and dissolved organic nitrogen by *Trichodesmium* IMS101, *Aquat Microb Ecol*, 37(1), 85-94.
- Mulholland, M. R., P. W. Bernhardt, C. A. Heil, D. A. Bronk, and J. M. O'Neil (2006), Nitrogen fixation and release of fixed nitrogen by *Trichodesmium* spp. in the Gulf of Mexico, *Limnol Oceanogr*, 51(4), 1762-1776.
- Naganuma, T., S. Konishi, T. Inoue, T. Nakane, and S. Sukizaki (1996), Photodegradation or photoalteration? Microbial assay of the effect of UV-B on dissolved organic matter - Comment, *Mar Ecol-Prog Ser*, 135(1-3), 309-310.
- Nakamura, T., K. Matsumoto, and M. Uematsu (2005), Chemical characteristic of aerosols transported from Asia to the East China Sea: an evaluation of anthropogenic combined nitrogen deposition in autumn, *Atmospheric Environment*, 39, 1749-1758.
- Neuer, S., and P. J. S. Franks (1993), Determination of Ammonium Uptake and Regeneration Rates Using the Seawater Dilution Method, *Mar Biol*, 116(3), 497-505.
- Ormazgonzalez, F. I., and P. J. Statham (1991), Determination of Dissolved Inorganic Phosphorus in Natural-Waters at Nanomolar Concentrations Using a Long Capillary Cell Detector, *Anal Chim Acta*, 244(1), 63-70.
- Osborn, T. R. (1980), Estimates of the Local-Rate of Vertical Diffusion from Dissipation Measurements, *J Phys Oceanogr*, 10(1), 83-89.
- Oudot, C., and Y. Montel (1988), A High Sensitivity Method for the determination of Nanomolar concentrations of Nitrate and Nitrite in Seawater with a Technicon AutoAnalyzer II, *Mar Chem*, 24, 239-252.

- Palenik, B., N. M. Price, and F. M. Morel (1991), Potential effects of UV-B on the chemical environment of marine organisms: a review, *Environmental pollution*, 70(2), 117-130.
- Palter, J. B., M. S. Lozier, J. L. Sarmiento, and R. G. Williams (2011), The supply of excess phosphate across the Gulf Stream and the maintenance of subtropical nitrogen fixation, *Global Biogeochem Cy*, 25, GB4007.
- Pan, G., M. D. Krom, and B. Herut (2002), Adsorption-desorption of phosphate on airborne dust and riverborne particulates in East Mediterranean seawater, *Environmental science & technology*, 36(16), 3519-3524.
- Parsons, T. R., Y. Maita, and C. M. Lalli (1984), *A manual of chemical and biological methods for seawater analysis*, Pergamon, Oxford.
- Patey, M. D., E. P. Achterberg, M. J. Rijkenberg, P. J. Statham, and M. Mowlem (2010), Interferences in the analysis of nanomolar concentrations of nitrate and phosphate in oceanic waters, *Anal Chim Acta*, 673(2), 109-116.
- Patey, M. D., M. J. A. Rijkenberg, P. J. Statham, M. C. Stinchcombe, E. P. Achterberg, and M. Mowlem (2008), Determination of nitrate and phosphate in seawater at nanomolar concentrations, *Trac-Trend Anal Chem*, 27(2), 169-182.
- Pennington, J. T., K. L. Mahoney, V. S. Kuwahara, D. D. Kolber, R. Calienes, and F. P. Chavez (2006), Primary production in the eastern tropical Pacific: A review, *Prog Oceanogr*, 69, 285-317.
- Probyn, T. A. (1987), Ammonium Regeneration by Microplankton in an Upwelling Environment, *Mar Ecol-Prog Ser*, 37(1), 53-64.
- Prospero, J. M., and D. L. Savoie (1989), Effect of Continental Sources on Nitrate Concentrations over the Pacific-Ocean, *Nature*, 339(6227), 687-689.
- Qiu, B., and S. M. Chen (2004), Seasonal modulations in the eddy field of the South Pacific Ocean, *J Phys Oceanogr*, 34(7), 1515-1527.
- Radenac, M. H., and M. Rodier (1996), Nitrate and chlorophyll distributions in relation to thermohaline and current structures in the western tropical Pacific during 1985-1989, *Deep-Sea Res Pt II*, 43(4-6), 725-752.
- Raimbault, P., and N. Garcia (2008), Evidence for efficient regenerated production and dinitrogen fixation in nitrogen-deficient waters of the South Pacific Ocean: impact on new and export production estimates, *Biogeosciences*, 5(2), 323-338.
- Raimbault, P., N. Garcia, and F. Cerutti (2008), Distribution of inorganic and organic nutrients in the South Pacific Ocean - evidence for long-term accumulation of organic matter in nitrogen-depleted waters, *Biogeosciences*, 5(2), 281-298.
- Raimbault, P., G. Slawyk, B. Coste, and J. Fry (1990), Feasibility of Using an Automated Colorimetric Procedure for the Determination of Seawater Nitrate in the 0 to 100 Nm

- Range - Examples from Field and Culture, *Mar Biol*, 104(2), 347-351.
- Rees, A. P., E. M. S. Woodward, and I. Joint (2006), Concentrations and uptake of nitrate and ammonium in the Atlantic Ocean between 60 degrees N and 50 degrees S, *Deep-Sea Res Pt II*, 53(14-16), 1649-1665.
- Reid, J. L. (1962), On Circulation, Phosphate-Phosphorus Content, and Zooplankton Volumes in the Upper Part of the Pacific Ocean, *Limnol Oceanogr*, 7(3), 287-306.
- Revelante, N., and M. Gilmartin (1973), Some Observations on the Chlorophyll Maximum and Primary Production in the Eastern North Pacific, *International Review of Hydrobiology*, 58(6), 819-834.
- Roden, G. I. (1975), On North Pacific Temperature, Salinity, Sound Velocity and Density Fronts and their Relation to the Wind and Energy Flux Fields, *J Phys Oceanogr*, 5(4), 557-571.
- Roden, G. I. (1998), Upper ocean thermohaline, oxygen, nutrient, and flow structure near the data line in the summer of 1993, *JOURNAL OF GEOPHYSICAL RESEARCH*, 103(C6), 12919-12939.
- Round, F. E., R. M. Crawford, and D. G. Mann (1990), *The Diatoms: biology & morphology of the genera*, Cambridge University Press.
- Sakamoto, C. M., D. M. Karl, H. W. Jannasch, R. R. Bidigare, R. M. Letelier, P. M. Walz, J. P. Ryan, P. S. Polito, and K. S. Johnson (2004), Influence of Rossby waves on nutrient dynamics and the plankton community structure in the North Pacific subtropical gyre, *J Geophys Res-Oceans*, 109(C5).
- Sakihama, H., and A. Tokuyama (2005), Effect of typhoon on chemical composition of rainwater in Okinawa Island, Japan, *Atmos Environ*, 39(16), 2879-2888.
- Sakihama, H., M. Ishiki, and A. Tokuyama (2008), Chemical characteristics of precipitation in Okinawa Island, Japan, *Atmos Environ*, 42(10), 2320-2335.
- Sarmiento, J. L., and N. Gruber (2006), *Ocean Biogeochemical Dynamics*, Princeton University Press, New Jersey.
- Sato, M., S. Takeda, and K. Furuya (2006), Effects of long-term sample preservation on flow cytometric analysis of natural populations of pico- and nanophytoplankton, *J Oceanogr*, 62(6), 903-908.
- Sato, M., F. Hashihama, S. Kitajima, S. Takeda, and K. Furuya (2010), Distribution of nano-sized Cyanobacteria in the western and central Pacific Ocean, *Aquat Microb Ecol*, 59(3), 273-282.
- Savoie, D. L., J. M. Prospero, and R. T. Nees (1987), Washout Ratios of Nitrate, Non-Sea-Salt Sulfate and Sea-Salt on Virginia Key, Florida and on American-Samoa, *Atmos Environ*, 21(1), 103-112.

- Sellener, K. G. (1992), Trophodynamics of marine cyanobacteria bloom, in *Marine pelagic cyanobacteria: Trichodesmium and other diazotrophs*, edited by E. J. Carpenter, D. G. Capone and J. G. Rueter, Kluwer Academic, Dordrecht.
- Sherr, E. B., and B. F. Sherr (1994), Bacterivory and Herbivory - Key Roles of Phagotrophic Protists in Pelagic Food Webs, *Microbial Ecol*, 28(2), 223-235.
- Shiozaki, T., K. Furuya, T. Kodama, and S. Takeda (2009), Contribution of N(2) fixation to new production in the western North Pacific Ocean along 155 degrees E, *Mar Ecol-Prog Ser*, 377, 19-32.
- Shiozaki, T., K. Furuya, T. Kodama, S. Kitajima, S. Takeda, T. Takemura, and J. Kanda (2010), New estimation of N(2) fixation in the western and central Pacific Ocean and its marginal seas, *Global Biogeochem Cy*, 24, -.
- Shiozaki, T., K. Furuya, H. Kurotori, T. Kodama, S. Takeda, T. Endoh, Y. Yoshikawa, J. Ishizaka, and T. Matsuno (2011), Imbalance between vertical nitrate flux and nitrate assimilation on a continental shelf: Implications of nitrification, *Journal of Geophysical Research*, 116(C10), C10031.
- Shulenberg, E. (1978), Deep Chlorophyll Maximum and Mesoscale Environmental Heterogeneity in the Western Half of the North Pacific Central Gyre, *Deep-Sea Research*, 25(12), 1193-1208.
- Smyth, W. D., P. O. Zavialov, and J. N. Moum (1997), Decay of turbulence in the upper ocean following sudden isolation from surface forcing, *J Phys Oceanogr*, 27(5), 810-822.
- Steinberg, D. K., and G. K. Saba (2008), Nitrogen Consumption and Metabolism in Marine Zooplankton, in *Nitrogen in the Marine Environment*, edited by D. G. Capone, D. A. Bronk, M. R. Mulholland and E. J. Carpenter, pp. 1135-1196, Academic Press, Oxford, UK.
- Steinberg, D. K., C. A. Carlson, N. R. Bates, R. J. Johnson, A. F. Michaels, and A. H. Knap (2001), Overview of the US JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS): a decade-scale look at ocean biology and biogeochemistry, *Deep-Sea Res Pt II*, 48(8-9), 1405-1447.
- Stewart, B. M., and P. A. W. Elliott (1996), Systematic salt effects in the automated determination of nutrients in seawater, *Water Res*, 30(4), 869-874.
- Stommel, H. (1963), Varieties of Oceanographic Experience: The ocean can be investigated as a hydrodynamical phenomenon as well as explored geographically, *Science*, 139(3555), 572-576.
- Takahashi, M., I. Koike, T. Ishimaru, T. Saino, K. Furuya, Y. Fujita, and S.-e. Ichimaru (1980), Upwelling plumes in Sagami Bay and adjacent water around the Izu Islands, Japan, *Journal of the Oceanographical Society of Japan*, 36, 209-216.

- Uda, M., and K. Hasunuma (1969), The eastward Subtropical Countercurrent in the western North Pacific Ocean, *Journal of Oceanographical Society of Japan*, 25(4), 201-210.
- UEMATSU, M., K. KAWAMURA, T. IBUSUKI, and T. KIMOTO (1995), Chemical composition of marine aerosols over the Central North Pacific -Results from the 1991 cruise of Hakurei Maru No. 2-, in *Biogeochemical Processes and Ocean Flux in the Western Pacific*, edited by H. Sakai and Y. Nozaki, TERRAPUB, TOKYO.
- Utermöhl, H. (1958), Zur Vervollkommung der quantitativen Phytolankton Methodik, *Mitt. Int. Ver. Limnol.*, 9, 1-39.
- Venrick, E. L. (1990), Phytoplankton in an Oligotrophic Ocean - Species Structure and Interannual Variability, *Ecology*, 71(4), 1547-1563.
- Venrick, E. L., J. A. McGowan, and A. W. Mantyla (1973), Deep Maxima of Photosynthetic Chlorophyll in Pacific Ocean, *Fish B-Noaa*, 71(1), 41-52.
- Villareal, T. A. (1991), Nitrogen-Fixation by the Cyanobacterial Symbiont of the Diatom Genus *Hemiaulus*, *Mar Ecol-Prog Ser*, 76(2), 201-204.
- Villareal, T. A., and F. Lipschultz (1995), Internal Nitrate Concentrations in Single Cells of Large Phytoplankton from the Sargasso-Sea, *J Phycol*, 31(5), 689-696.
- Villareal, T. A., M. A. Altabet, and K. Culverrymsza (1993), Nitrogen Transport by Vertically Migrating Diatom Mats in the North Pacific-Ocean, *Nature*, 363(6431), 709-712.
- Villareal, T. A., S. Woods, J. K. Moore, and K. CulverRymsza (1996), Vertical migration of rhizosolenia mats and their significance to NO<sub>3</sub>- fluxes in the central north Pacific gyre, *J Plankton Res*, 18(7), 1103-1121.
- Viviani, D. A., K. M. Bjorkman, D. M. Karl, and M. J. Church (2011), Plankton metabolism in surface waters of the tropical and subtropical Pacific Ocean, *Aquat Microb Ecol*, 62(1), 1-12.
- Wang, B. D., X. L. Wang, and R. Zhan (2003), Nutrient conditions in the Yellow Sea and the East China Sea, *Estuar Coast Shelf S*, 58(1), 127-136.
- Wannicke, N., B. P. Koch, and M. Voss (2009), Release of fixed N(2) and C as dissolved compounds by *Trichodesmium erythreum* and *Nodularia spumigena* under the influence of high light and high nutrient (P), *Aquat Microb Ecol*, 57(2), 175-189.
- Watai, T., K. Harada, K. Gotoh, S. Murayama, and T. Nakazawa (1999), Latitudinal Distribution of CO<sub>2</sub> Fugacity along 175°E in the North Pacific in 1992–1996, *J Oceanogr*, 55(6), 655-665
- Westberry, T. K., and D. A. Siegel (2006), Spatial and temporal distribution of *Trichodesmium* blooms in the world's oceans, *Global Biogeochem Cy*, 20(4).
- White, A. E., Y. H. Spitz, and R. M. Letelier (2007), What factors are driving summer phytoplankton blooms in the North Pacific Subtropical Gyre?, *J Geophys Res-Oceans*,

112(C12).

- Whitledge, T. E., S. C. Malloy, C. J. Patton, and C. D. Wirick (1981), Automated nutrient analyses in seawater *Rep.*, 220 pp.
- Wijesekera, H. W., C. A. Paulson, and A. Huyer (1999), The effect of rainfall on the surface layer during a westerly wind burst in the western equatorial Pacific, *J Phys Oceanogr*, 29(4), 612-632.
- Wijesekera, H. W., C. A. Paulson, and E. D. Skvillingstad (2003), Modeling the evolution of a fresh sea surface anomaly produced by tropical rainfall, *J Geophys Res-Oceans*, 108(C11),
- Wilkerson, F., and R. C. Dugdale (2008), Coastal Upwelling, in *Nitrogen in the Marine Environment*, edited by D. G. Capone, D. A. Bronk, M. R. Mulholland and E. J. Carpenter, pp. 771-807, Academic Press, Oxford, UK.
- Wilson, C. (2011), Chlorophyll anomalies along the critical latitude at 30 degrees N in the NE Pacific, *Geophys Res Lett*, 38.
- Wilson, C., and X. Qiu (2008), Global distribution of summer chlorophyll blooms in the oligotrophic gyres, *Prog Oceanogr*, 78(2), 107-134.
- Wilson, C., T. A. Villareal, N. Maximenko, S. J. Bograd, J. P. Montoya, and C. A. Schoenbaechler (2008), Biological and physical forcings of late summer chlorophyll blooms at 30 degrees N in the oligotrophic Pacific, *J Marine Syst*, 69(3-4), 164-176.
- Wu, J., W. Sunda, E. A. Boyle, and D. M. Karl (2000), Phosphate depletion in the western North Atlantic Ocean, *Science*, 289(5480), 759-762.
- Yan, X. H., C. R. Ho, Q. Zheng, and V. Klemas (1992), Temperature and size variabilities of the Western pacific warm pool, *Science*, 258(5088), 1643-1645.
- Yanagi, T., T. Shimizu, and H. J. Lie (1998), Detailed structure of the Kuroshio frontal eddy along the shelf edge of the East China Sea, *Cont Shelf Res*, 18(9), 1039-+.
- Yu, Y. Y., W. J. Emery, and R. R. Leben (1995), Satellite altimeter derived geostrophic currents in the western tropical Pacific during 1992-1993 and their validation with drifting buoy trajectories, *J Geophys Res-Oceans*, 100(C12), 25069-25085.
- Zafiriou, O. C., and M. B. True (1979), Nitrite photolysis on seawater by sunlight, *Mar Chem*, 8, 9-32.
- Zapata, M., F. Rodriguez, and J. L. Garrido (2000), Separation of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton: a new HPLC method using reversed phase C8 column and pyridine-containing mobile phase, *Marine Ecology Progress Series*, 195, 29-45.
- Zapata, M., S. W. Jeffrey, S. W. Wright, F. Rodriguez, J. L. Garrido, and L. Clementson (2004), Photosynthetic pigments in 37 species (65 strains) of Haptophyta: implications for oceanography and chemotaxonomy, *Mar Ecol-Prog Ser*, 270, 83-102.

- Zhang, J. Z. (2000), Shipboard automated determination of trace concentrations of nitrite and nitrate in oligotrophic water by gas-segmented continuous flow analysis with a liquid waveguide capillary flow cell, *Deep-Sea Res Pt I*, 47(6), 1157-1171.
- Zhang, J. Z., and J. Chi (2002), Automated analysis of nanomolar concentrations of phosphate in natural waters with liquid waveguide, *Environmental science & technology*, 36(5), 1048-1053.
- Zhang, G. S., J. Zhang, and S. M. Liu (2007), Characterization of nutrients in the atmospheric wet and dry deposition observed at the two monitoring sites over Yellow Sea and East China Sea, *J Atmos Chem*, 57(1), 41-57.
- Zubkov, M. V., I. Mary, E. M. Woodward, P. E. Warwick, B. M. Fuchs, D. J. Scanlan, and P. H. Burkil (2007), Microbial control of phosphate in the nutrient-depleted North Atlantic subtropical gyre, *Environmental microbiology*, 9(8), 2079-2089.
- Zui, O. V., and J. W. Birks (2000), Trace analysis of phosphorus in water by sorption preconcentration and luminol chemiluminescence, *Analytical chemistry*, 72(7), 1699-1703.
- 永沢祥子と丸茂隆三 (1967), 黒潮の藍藻, *Trichodesmium*の分類および分布, *Information Bulletin on Planktology in Japan, Commemoration Number of Dr. Y. Matsue*, 139-144.
- 神田穰太 (2006), 一次生産と栄養塩収支, in *海洋生物の連鎖*, edited by 木暮一啓, pp. 64-81, 東海大学出版会, 秦野.
- 塩崎拓平, 武田重信と古谷研 (2009), 熱帯・亜熱帯貧栄養海域における新生産の評価, *海の研究*, 18(3), 213-242.
- 橋濱史典 (2007), 貧栄養海域における栄養塩動態と植物プランクトン動態に関する研究, 東京大学, 東京.
- 荒島正道 (2003), 外洋域表層における栄養塩類の鉛直微細分布に関する研究.
- 増田貴子 (2010), 栄養塩環境変動に対する海洋性植物プランクトンの増殖応答に関する研究, 東京大学, 東京.