

太平洋赤道域の植物プランクトン分布

松本 和彦

(独立行政法人 海洋研究開発機構 むつ研究所)

摘 要

太平洋赤道域は西部に位置する暖水プールに覆われた暖水域と、中部から東部に位置する比較的低温な湧昇域、さらにはその間のフロント域によって特徴づけることができ、それぞれの海域では植物プランクトンの分布にも大きな違いがある。特に赤道域では、直径が2～3 μm にも満たない極微小なピコ植物プランクトンが主要で、暖水域から湧昇域にかけて異なる栄養塩や光などの環境に応じた分布をしており、エルニーニョ・南方振動による海洋環境変動によってもその分布は大きく変動していた。また、このようなピコ植物プランクトン分布の変動が赤道域の炭素循環にも大きく関与していることが明らかとなってきた。

キーワード：原核緑藻類、真核ピコ植物プランクトン、太平洋赤道域、らん藻類、ENSO

1. はじめに

太平洋赤道域の海水の物理・化学環境はエルニーニョ/ラニーニャの発生とともに大きく変動する。西部太平洋赤道域に存在し、気候の変動に大きな影響を及ぼしている暖水プールは、エルニーニョになると東進するが、逆にラニーニャになると西部に留まり、東部に位置している湧昇域が西方へ広がってくる。このようなエルニーニョ・南方振動(ENSO)に伴う水塊の変動は、生物分布にも大きな変動を引き起こす。生物分布の変動は、植物プランクトンの生育に欠かすことのできない栄養塩が暖水プール中では非常に乏しいことと、湧昇域では逆に高濃度の栄養塩が表層に供給されていることが主な原因となって起きる。実際、暖水プールと湧昇域では珪藻の現存量や種組成に大きな違いがあることが知られている¹⁾。

赤道域のような外洋域では、珪藻のような小型～大型の植物プランクトンよりも、直径が2～3 μm にも満たない極微小なピコ植物プランクトン群が主に分布しているが^{2),3)}、ピコ植物プランクトン群もまた珪藻と同様に暖水プールと湧昇域ではその現存量と種組成に大きな違いがあることが知られている⁴⁾。ピコ植物プランクトンはそのサイズがあまりに小さいため、それ自身はほとんど下層に沈降することはない。また、ピコ植物プランクトンを補食している絨毛虫や鞭毛虫などの動物プランクトンも小さいため、その糞粒も沈降しにくい。このため、今まではピコ植物プランクトンによる炭素の鉛直輸送は小さいと考えられてい

た。ところが、近年太平洋赤道域でピコ植物プランクトンを直接に摂食する大型動物プランクトンの存在も報告され、補食されたピコ植物プランクトンは糞粒として素早く沈降していることが報告されている⁵⁾。このような報告により、ピコ植物プランクトンの関与する炭素の鉛直輸送は従来考えられていたより大きく、炭素循環への貢献も大きいことが推測される。

本研究では、東経145度から西経160度に至る太平洋赤道上で行われた海洋地球研究船「みらい」による観測結果から、ピコ植物プランクトン群が暖水プールと湧昇域だけでなく、そのフロント域でも特徴的な分布をしていることを捉えた。またENSOによる水中の環境変動によってその分布域も変動し、その変動が炭素循環に与える影響も大きいことが分かってきた。ここではMR99-K07：1999年11月～12月、MR00-K08：2000年12月～2001年2月、MR02-K01：2002年1月～2月の三航海で得られた結果について報告する。

2. 太平洋赤道域の海洋環境

MR99-K07およびMR00-K08航海では、暖水プールの目安とされる表面水温28 $^{\circ}\text{C}$ 以上の水塊⁶⁾は東経160度より西方に留まり、ラニーニャの様相を呈していた。対照的に、MR02-K01航海では暖水プールは日付変更線付近まで拡がり、その後発生したエルニーニョへの移行期とも言える状態にあった。図1にそれぞれの航海における水温、硝酸塩、クロロフィルaの鉛直断面図を示す。暖水

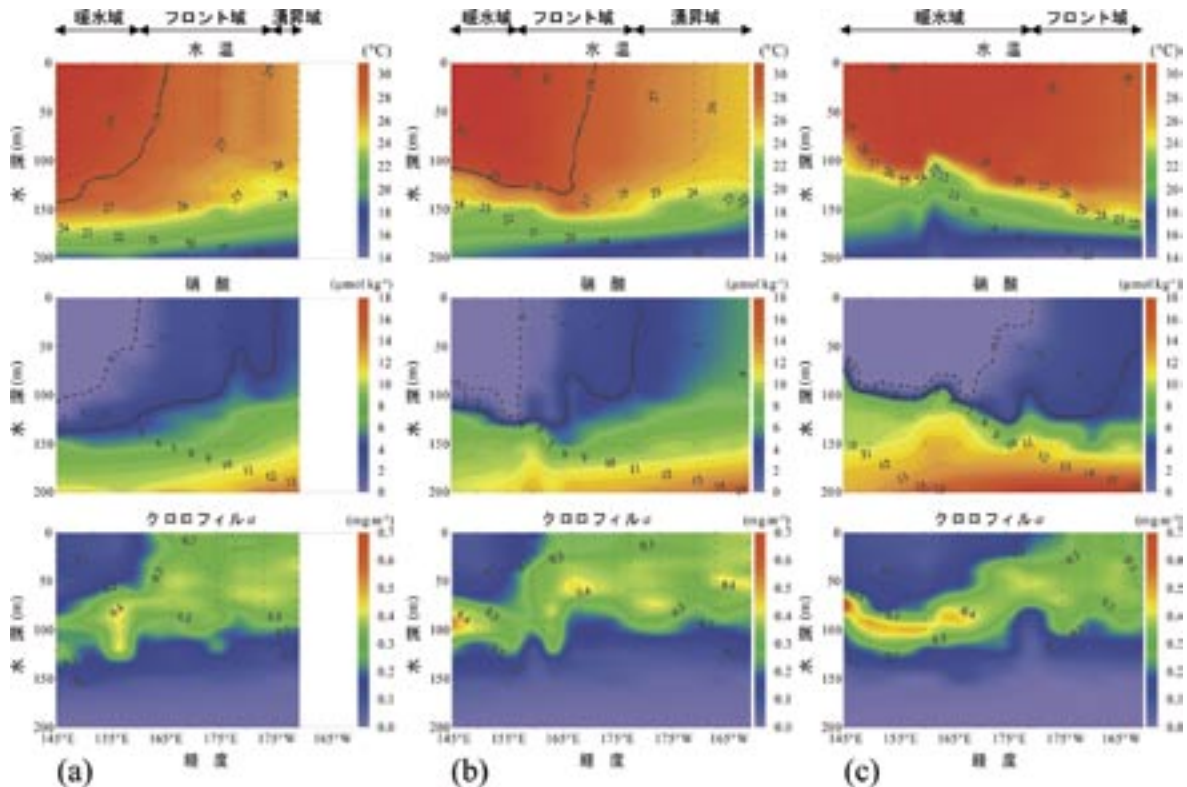


図1 MR99-K07(a: 1999年11月～12月), MR00-K08(b: 2000年12月～2001年2月), MR02-K01(c: 2002年1月～2月)における水温(上段), 硝酸塩(中段), クロロフィルa(下段)鉛直断面図。暖水域, フロント域, 湧昇域の各海域区分を上部に示し, その根拠となる水温28℃の等温線, 硝酸塩濃度 $0.1 \mu\text{mol kg}^{-1}$ および $4 \mu\text{mol kg}^{-1}$ の等値線を強調した。

プールと湧昇域では海水中の栄養塩濃度は大きく異なっている。湧昇域では下層にある高濃度の栄養塩が湧昇によって植物プランクトンの生育可能な有光層内にもたらされている。一方、暖水プール中では栄養塩濃度がきわめて低く、特に硝酸塩は暖水プール下層の水深100 m付近までほとんど枯渇した状態にある。そのため、植物プランクトンにとっては有光層内で硝酸塩が不足した状態にあり、生育が妨げられる要因となっている。そこで、硝酸塩濃度に基づいて太平洋赤道域を表層の硝酸塩濃度が $0.1 \mu\text{mol kg}^{-1}$ 以下ではほぼ完全に枯渇している海域、高濃度硝酸塩の目安となる $4 \mu\text{mol kg}^{-1}$ 以上の硝酸塩が存在する海域⁷⁾とその中間の三海域に区分けした。さらに表面水温が 28°C よりも高いか低いかを考慮し、表面水温と硝酸塩濃度がそれぞれ 28°C 以上、 $0.1 \mu\text{mol kg}^{-1}$ 以下の海域を暖水域、 28°C 以下、 $4 \mu\text{mol kg}^{-1}$ 以上の海域を湧昇域とし、その間の海域をフロント域と定義した。図1にそれぞれの航海における暖水域、フロント域、湧昇域の境界を示す。ラニーニャ期の観測となったMR99-K07航海とMR00-K08航海では、観測海域内に暖水域、フロント域および湧昇域がすべて現れた。しかし、エルニーニョ移行期にあったMR02-K01航海では暖水域が東へ広がった

ため、観測海域に湧昇域は見られなかった。

3. クロロフィルa 分布

暖水プール中では硝酸塩がほとんど枯渇しているため、植物プランクトン量の指標となるクロロフィルa 濃度は水深80～100 m付近まで 0.1 mg m^{-3} 程度と低い。このため、暖水域は植物プランクトンがほとんどいない海域だと思われがちである。しかし、暖水プール下部の水温が急に低下する水温躍層付近では、栄養塩濃度が増加するに従ってクロロフィルa 量も急激に増加し、水温躍層付近に深層クロロフィル極大を形成している様子が捉えられた。クロロフィル極大は深いところでは水深100 mにまで達しており、そこでの光量は表面の1%程度にすぎない。しかし、観測海域中で最も高いクロロフィルa 濃度は、この暖水域の深層極大層で観測され、最大で 0.6 mg m^{-3} を越えた。一方、フロント域から湧昇域にかけては、光が十分に届く表層に高濃度の栄養塩があるにもかかわらず、クロロフィルa 濃度はほとんどが 0.4 mg m^{-3} 未満と必ずしも高くはなく、いわゆる“High Nutrient-Low Chlorophyll”⁸⁾の海域となっていた。水柱200 m当たりのクロロフィルa 積算量を各海域で

平均したところ、暖水域、フロント域、湧昇域ではそれぞれ 32 mg m^{-2} 、 39 mg m^{-2} 、 40 mg m^{-2} であり、暖水域の積算量はフロント域や湧昇域に比べると有意に低いものの(t検定、 $p < 0.01$)、それほど大きな差があるわけではなかった。すなわち、暖水域では植物プランクトンが必ずしも少ないのではなく、植物プランクトン分布が栄養塩の存在する深層に限定されているのである。

植物プランクトン分布の特徴を調べるため、 $0.4 \sim 1 \mu\text{m}$ 、 $1 \sim 2 \mu\text{m}$ 、 $2 \sim 10 \mu\text{m}$ 、 $>10 \mu\text{m}$ の各サイズに分画してクロロフィルa量を測定した(表1)。 $10 \mu\text{m}$ よりも大きい大型の植物プランクトンは暖水域から湧昇域にかけて増加する傾向が認められたが、湧昇域でも全体のクロロフィルa量の12%程度しかなく、植物プランクトン分布の大部分が $10 \mu\text{m}$ 以下の小型植物プランクトン群集によって構成されていた。その中でも、 $2 \mu\text{m}$ 以下のピコ植物プランクトンは全体のおおよそ65~70%を占め、太平洋赤道域はピコ植物プランクトンの卓越した海域であることが分かる。特に暖水域では $1 \mu\text{m}$ 以下の分画が全体の約50%を占めており、暖水域の深層クロロフィル極大ではピコ植物プランクトンの中でも、特に小さな $1 \mu\text{m}$ 以下の大きさのものが主に分布していた。フロント域から湧昇域にかけては $1 \mu\text{m}$ 以下の分画は全体の37~38%に減少し、サイズのより大きな分画が増加する傾向にあった。

4. ピコ植物プランクトン分布

次に、フローサイトメーターを用いて原核緑藻類、らん藻類、真核ピコ植物プランクトンの三群集を特定し、太平洋赤道域に生息する植物プランクトンの大部分を占めるこれらのピコ植物プランクトン群集の分布動態を明らかにした。フローサイトメーターは、通常の生物光学顕微鏡では見分けることの難しいピコ植物プランクトンのような極微小な植物プランクトンについて、細胞径や蛍光波長特性から群集を分類し、細胞数を計測することができる装置である。

原核緑藻類は、酸素発生型の光合成を行う植物プランクトンの中では最も小さな植物プランクトン

で、そのサイズは $1 \mu\text{m}$ に満たない。また、ここで述べるらん藻類は、原核緑藻類よりやや大きい $1 \mu\text{m}$ 程度の単細胞性のもので、光合成色素としてフィコビリンを有することが特徴である。原核緑藻類とらん藻類は共に細胞内に核を持たない原核生物であり、最近ではシアノバクテリアとして細菌類にも分類されている。他方、真核ピコ植物プランクトンは、大きさが $2 \sim 3 \mu\text{m}$ 以下の真核植物プランクトンに対してつけられた総称であり、原核緑藻類やらん藻類よりも大きい。出現細胞数はサイズが小さいものほど多く、原核緑藻類、らん藻類、真核ピコ植物プランクトンはそれぞれ最大で1 ml当たり 180×10^3 個、 25×10^3 個、 10×10^3 個細胞が計測された。

それぞれのピコ植物プランクトン群集の分布を比較すると、それらは均一に分布しているわけではなく、原核緑藻類は暖水域で最大となり、らん藻類はフロント域、真核ピコ植物プランクトンは湧昇域でそれぞれ最大分布を形成していることが明らかとなった(図2)。次に原核緑藻類、らん藻類、真核ピコ植物プランクトン分布の特徴について記す。

4.1 原核緑藻類

最も出現細胞数の多い原核緑藻類は、暖水プール下部でクロロフィル分布と同じように深層極大を形成し、暖水域に最大出現数を示した(図2)。 $0.4 \sim 1 \mu\text{m}$ の分画が半数を占める暖水域のクロロフィル深層極大は $80 \sim 100 \text{ m}$ 以深にも及び、そこでの光量は表面の1~5%程度しかない。ただし、暖水プール下部では硝酸塩濃度が $0.1 \mu\text{mol kg}^{-1}$ 以下とほとんど枯渇していたが、リン酸塩濃度は深度とともに徐々に上昇しており、下層から栄養塩が供給されていることが分かる。原核緑藻類は低光量環境下でこの僅かな栄養塩を効率よく利用していると言える。こうしたことから、暖水域の深層クロロフィル極大における植物プランクトン分布の大部分は原核緑藻類によって構成され、しかも原核緑藻類は光量依存度が他の植物プランクトンに比べて低く、かつ硝酸塩の依存度も低いと推定される。

原核緑藻類は光合成色素の含有比から低光量環境に適應している種類と高光量環境に適應している種類がいることが知られている⁹⁾。したがって暖水域で深層極大を形成している原核緑藻類は、低光量環境に適應した種であると考えられる。一方でフロント域、湧昇域では硝酸塩のより豊富な表層について平均すると1 ml当たり 70×10^3 個の細胞分布を形成しており、高光量環境に適應した種がそこには存在していると考えられる。

表1 各海域別に平均したサイズ分画クロロフィルa

	サイズ分画クロロフィルa(%)			
	$0.4 \sim 1 \mu\text{m}$	$1 \sim 2 \mu\text{m}$	$2 \sim 10 \mu\text{m}$	$>10 \mu\text{m}$
暖水域	49.8	20.9	22.4	6.9
フロント域	37.4	27.7	25.8	9.3
湧昇域	37.7	26.8	24.2	12.1

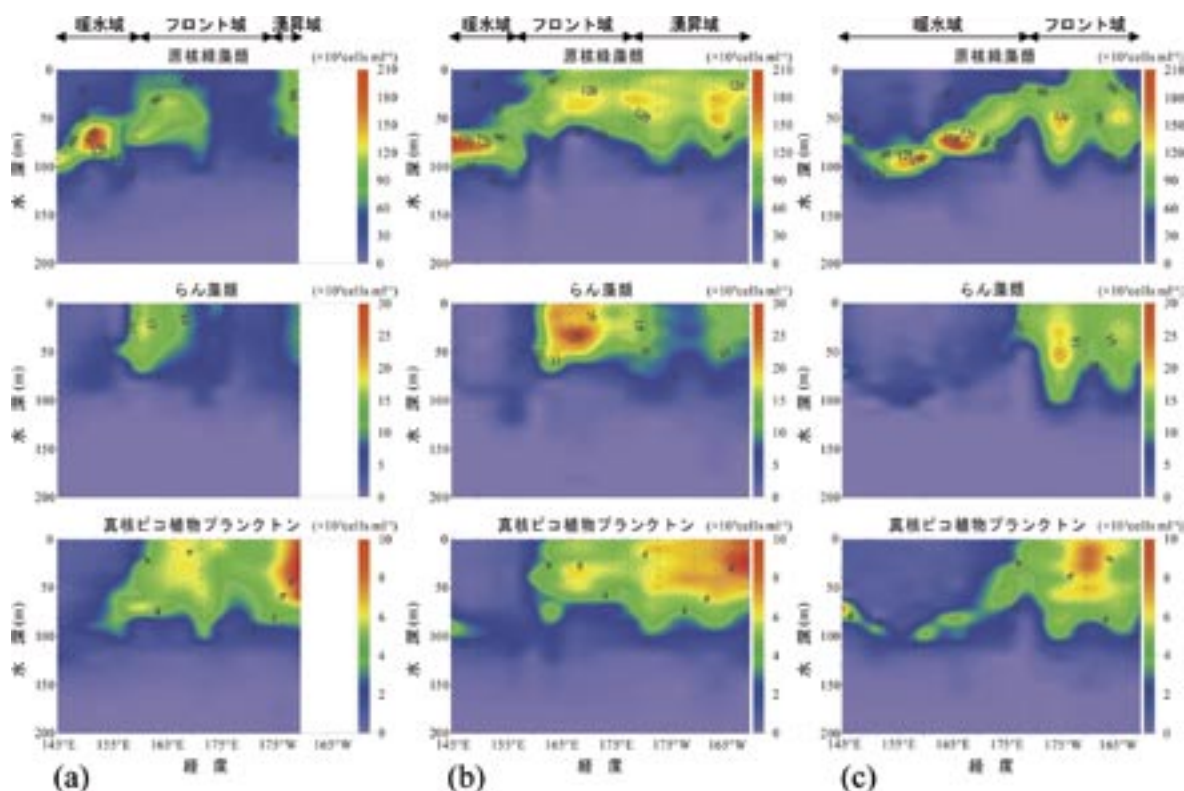


図2 MR99-K07(a: 1999年11月~12月), MR00-K08(b: 2000年12月~2001年2月), MR02-K01(c: 2002年1月~2月)における原核緑藻類(上段), らん藻類(中段), 真核ピコ植物プランクトン(下段)細胞数($10^3 \text{ cells ml}^{-1}$)鉛直断面図。暖水域, フロント域および湧昇域の各海域を上部に示す。

4.2 らん藻類

らん藻類は赤道域から極域まで幅広く分布しているが、特に外洋の栄養塩の乏しい海域に多く分布している^{10,11)}。また、本研究により太平洋赤道域ではフロント域に最大分布を形成し、特に50 m以浅の表層にその多くが分布していることが明らかになった。らん藻類は硝酸塩濃度が $0.1\sim 3 \mu\text{M}$ の表層において最も重要な光合成の担い手、すなわち一次生産者であり¹²⁾、硝酸塩の供給が少量でも十分な光量のもとで高い増殖を示す。フロント域は有光層内の硝酸塩濃度が低く、らん藻類の増殖に適した環境にあった。なお、らん藻類は集光色素としてフィコビルリンを有するが、Wyman *et al.*¹³⁾は窒素欠乏下の環境においてはそれ自身が窒素源となることを示した。さらにZehr *et al.*¹⁴⁾はよく知られているトリコデスミウムだけでなく、ピコサイズのらん藻類でも分子状窒素を窒素源とする窒素固定を行っている可能性を示した。赤道域に分布するピコ植物プランクトンのらん藻類でそれらが行われているかどうかはまだ確認されていないが、硝酸塩濃度の低いところに分布が多いことを考慮すると、その可能性は高く、非常に興味深い調査結果である。

フロント域では植物プランクトン現存量に占め

るらん藻類の割合は大きい。大部分のらん藻類が含まれる $0.4\sim 1 \mu\text{m}$ 分画のクロロフィルa量は原核緑藻類の減少とともに暖水域よりも減少しており、らん藻類の増加がクロロフィルa量の増加にはつながっていない。Furuya¹⁵⁾は、らん藻類の細胞内クロロフィルa含量が他の植物プランクトンに比べて少ないことを示しており、今回の結果と一致する。すなわち、らん藻類は貧栄養海域に分布し、窒素や炭素の循環にも重要な役割を果たしているにもかかわらず、その現存量をクロロフィルa量分布から見積もることはできず、本研究で用いたフローサイトメーターのような高度な手法が必要となるのである。

4.3 真核ピコ植物プランクトン

真核ピコ植物プランクトンは、湧昇域で表面の5%光量層付近までに最大分布を形成しており、真核ピコ植物プランクトンだけが暖水域やフロント域よりも湧昇域の分布割合が増えている。湧昇域は高濃度の硝酸塩が表層に分布していることが特徴であり、そこでは硝酸塩濃度の上昇に伴って、植物プランクトンによる硝酸塩の取り込み速度が増加することが知られている¹⁶⁾。したがって、湧昇域での真核ピコ植物プランクトンの増加は十分な光があり、かつ $4 \mu\text{mol kg}^{-1}$ 以上に及ぶ高

濃度の硝酸塩が存在する環境下で硝酸塩の取り込み速度が増加し、高い増殖を示した結果と考えられる。言い換えれば湧昇域では、真核ピコ植物プランクトンによって高い新生産が維持されているということを示唆している。新生産は下層からの硝酸塩に依存した生産であり、生物活動による窒素や炭素の鉛直輸送の目安¹⁷⁾であることから、赤道域でも数多く測定されている。Turk *et al.*¹⁸⁾は湧昇域の新生産が暖水域に比べると著しく高いことを示している。このことから真核ピコ植物プランクトンが湧昇域における硝酸塩の活発な取り込みに大きく貢献していると考えられる。

5. ピコ植物プランクトン分布とENSO

エルニーニョは過去10年間に1994年～1995年、1997年～1998年、2002年～2003年の3回発生している。特に1997年～1998年のエルニーニョの規模は20世紀最大とも言われ、世界各地で異常気象による災害をもたらした。これに対してラニーニャは、1995年～1996年と1998年～2001年に発生している。エルニーニョ/ラニーニャの発生域である太平洋赤道域では、その発生とともに現場の水塊構造も大きく変化し、そのためENSOと同調した植物プランクトン分布の変動も起きていることが明らかとなった。

エルニーニョ移行期に観測を行ったMR02-K01航海(2002年1月～2月)では、暖水プールの東進に伴って、暖水域西部で暖水プールが薄くなり、高濃度の硝酸塩がラニーニャ期と比べて水深70 mの比較的浅い層に現れた。それとともに、そこで形成された植物プランクトンの深層極大では原核緑藻類の細胞数が減少し、代わって真核ピコ植物プランクトンの細胞数が増加した(図2(c))。水深70 mは表面光量のおおよそ5～10%に相当し、高濃度硝酸塩が表面の5%光量層に浅に現れたことで、真核ピコ植物プランクトンの増殖が活発になったと考えられる。1994/95年のエルニーニョ発生時、Turk *et al.*¹⁸⁾は暖水域の新生産量がラニーニャ時に比べて高くなっていることを報告している。さらに、1997/98年に発生した大規模エルニーニョ時には、湧昇域と同等の新生産が暖水域で行われていることを報告している。これは暖水域で、エルニーニョ時に高濃度硝酸塩の分布が浅くなることによって、真核ピコ植物プランクトンが活発に硝酸塩を取り込んで増殖した結果であると推測される。また、大規模エルニーニョによって暖水プールがさらに薄くなり極大層の光量が増すと、硝酸塩を使った増殖がさら

に活発になるとも推測される。

6. まとめ

太平洋赤道域ではピコ植物プランクトンが植物プランクトン分布の大部分を構成している。ピコ植物プランクトンは原核緑藻類、らん藻類と真核ピコ植物プランクトンに分類され、これらのピコ植物プランクトン群集は硝酸塩濃度の違いによって区分した暖水域、フロント域および湧昇域でそれぞれ異なった分布を示した。暖水域では原核緑藻類が深層極大を形成して多数分布し、フロント域ではらん藻類、湧昇域では真核ピコ植物プランクトンがそれぞれ表層付近に多く分布した。暖水域、フロント域や湧昇域はエルニーニョ/ラニーニャ発生時には東西へ移動または拡張し、それに伴ってそれぞれの海域の個体群分布も変化している。さらに、エルニーニョ/ラニーニャ発生時、ともに暖水域ではクロロフィルa分布が同じ様に深層極大を形成しているものの、エルニーニョ時は暖水域西部の極大層でピコ植物プランクトン現存量の比重が原核緑藻類から真核ピコ植物プランクトンへと変動している。一次生産量は各ピコ植物プランクトン種によって異なる¹⁹⁾上に、動物プランクトンによる摂餌圧も各ピコ植物プランクトン種によって異なる²⁰⁾。そのため、ENSOに呼応した海域の変動やそれに伴う植物プランクトン分布の変動は、単に種組成と分布域の変化に留まらず、一次生産量や動物プランクトン種組成にも影響を及ぼし、ひいては生物活動を介した炭素の循環にも大きな影響を与えていると推測される。一次生産量の高い太平洋赤道域において、植物プランクトン現存量の多くを占めるピコ植物プランクトンの分布を把握し、ENSOに伴うその変動を明らかにすることは、地球温暖化とも関わる太平洋赤道域の炭素循環の仕組みを解明することにつながるのである。

謝辞

本研究をまとめるにあたり、東京大学大学院農学生命科学研究科の古谷研教授にご指導を受けた。観測を行うにあたり、「みらい」船長および乗組員、(株)マリンワークジャパン、(株)グローバルオーシャンディベロップメントの方々のご協力を頂いた。ここに深く感謝致します。なお、本研究の一部は科学技術振興調整費「炭素循環に関するグローバルマッピングとその高度化に関する国際共同研究」の一環として行われたものである。

参考文献

- 1) Kobayashi, F. and K. Takahashi (2002) Distribution of diatoms along the equatorial transect in the western and central Pacific during the 1999 La Niña conditions. *Deep-Sea Research Part II*, 49, 2801-2821.
- 2) Campbell, L. and H.A. Nolla (1994) The importance of *Prochlorococcus* to community structure in the central North Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography*, 39, 954-961.
- 3) Blanchot, J. and M. Rodier (1996) Picophytoplankton abundance and biomass in the western tropical Pacific Ocean during the 1992 El Niño year: results from flow cytometry. *Deep-Sea Research Part I*, 43, 877-895.
- 4) Blanchot, J., J.M. Andre, C. Navarette, J. Neveux and M.H. Radenac (2001) Picophytoplankton in the equatorial Pacific: vertical distributions in the warm pool and in the high nutrient low chlorophyll conditions. *Deep-Sea Research Part I*, 48, 297-314.
- 5) Gorsky, G., M.J. Chretiennot-Dinet, J. Blanchot and I. Palazzoli (1999) Picoplankton and nanoplankton aggregation by appendicularians: Fecal pellet contents of *Megalocercus huxleyi* in the equatorial Pacific. *Journal of Geophysical Research*, 104, 3381-3390.
- 6) Yan, X.H., C.R. Ho, Q. Zheng and V. Klemas (1992) Temperature and size variabilities of the Western Pacific Warm Pool. *Science*, 258, 1643-1645.
- 7) Barber, R.T. and F.P. Chavez (1983) Biological consequences of El Niño. *Science*, 222, 1203-1210.
- 8) Minas, H.J., M. Minas and T.T. Packard (1986) Productivity in upwelling areas deduced from hydrographic and chemical fields. *Limnology and Oceanography*, 31, 1182-1206.
- 9) Moore, L.R. and S.W. Chisholm (1999) Photophysiology of the marine cyanobacterium *Prochlorococcus*: Ecotypic differences among cultured isolates. *Limnology and Oceanography*, 44, 628-638.
- 10) Johnson, P.W. and J.M. Sieburth (1979) Chroococcoid cyanobacteria in the sea: A ubiquitous and diverse phototrophic biomass. *Limnology and Oceanography*, 24, 928-935.
- 11) Waterbury, J.B., S.W. Watson, R.R.L. Guillard and L.E. Brand (1979) Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic, cyanobacterium. *Nature*, 277, 293-294.
- 12) Liu, H., L. Campbell, M.R. Landry, H.A. Nolla, S.L. Brown and J. Constantinou (1998) *Prochlorococcus* and *Synechococcus* growth rates and contributions to production in the Arabian Sea during the 1995 Southwest and Northeast Monsoons. *Deep-Sea Research Part II*, 45, 2327-2352.
- 13) Wyman, M., R.P.F. Gregory and N.G. Carr (1985) Novel role for phycoerythrin in a marine cyanobacterium, *Synechococcus* strain DC2. *Science*, 230, 818-820.
- 14) Zehr, J.P., J.B. Waterbury, P.J. Turner, J.P. Montoya, E. Omoregie, G.F. Steward, A. Hansen and D.M. Karl (2001) Unicellular cyanobacteria fix N₂ in the subtropical North Pacific Ocean. *Nature*, 412, 635-638.
- 15) Furuya, K. (1990) Subsurface chlorophyll maximum in the tropical and subtropical western Pacific Ocean: vertical profiles of phytoplankton biomass and its relationship with chlorophyll *a* and particulate organic carbon. *Marine Biology*, 107, 529-539.
- 16) Wilkerson, F.P. and R.C. Dugdale (1992) Measurements of nitrogen productivity in the equatorial Pacific. *Journal of Geophysical Research*, 97, 669-679.
- 17) Eppley, R.W. and B.J. Peterson (1979) Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature*, 282, 677-680.
- 18) Turk, D., M.R. Lewis, G.W. Harrison, T. Kawano and I. Asanuma (2001) Geographical distribution of new production in the western / central equatorial Pacific during El Niño and non-El Niño conditions. *Journal of Geophysical Research*, 106, 4501-4515.
- 19) Li, W.K.W. (1994) Primary production of prochlorophytes, cyanobacteria, and eucaryotic ultraphytoplankton: Measurements from flow cytometric sorting. *Limnology and Oceanography*, 39, 169-175.
- 20) Christaki, U., S. Jacquet, J.R. Dolan, D. Vaultot and F. Rassoulzadegan (1999) Growth and grazing on *Prochlorococcus* and *Synechococcus* by two marine ciliates. *Limnology and Oceanography*, 44, 52-61.

(受付2004年3月3日、受理2004年6月27日)