

生態系モデルを用いた海洋における 物質循環解析 重 光 雅 仁*・山 中 康 裕*

1. はじめに

過去数十年ほどの間に、海洋において低次生態系が 関与する物質循環を計算機科学的に明らかにしようと する方法論が出現してきた。それは、低次生態系モデ ル(以後、単に生態系モデルと呼ぶ。なお、本総説の 生態系モデルは生物地球化学的物質循環モデルであ り、生物種名に相当する状態変数はないが、便宜上生 態系モデルと国際的には総称されていることに注意さ れたい。)によって海洋内で起こる物質循環をシミュ レーションする方法である。生態系モデルを海洋物質 循環研究に用いる目的は、生物生産に必要な「炭 素」、「窒素」、「リン」、珪藻類や放散虫などケイ酸塩 の殻をつくる生物にとってのみ必須な「珪素」等のい わゆる生元素の海洋内部におけるフラックス (質量÷ 面積÷時間の次元を持つ)を定量化することであろ う。その目的のために開発され、実用性を示した生態 系モデルの一例として, Fasham et al. (1990) の発 表したモデルが挙げられる。彼らのモデルは,後に 続々と発表される「生態系モデルを用いた物質循環研 究」の土台となったといっても過言ではない。もちろ ん、この研究以前に主に沿岸域において生態系モデル を用いた研究が発展してきた経緯(例えば, Kishi et al., 1981) はあるが、外洋域の物質循環を調べるため に生態系モデルを体系的に構築・適用した研究のはじ まりとして Fasham et al. (1990) の研究を挙げるの は妥当であろう。当生態系モデルは、窒素を一次生産 の制限栄養塩として扱う。海洋の一次生産を制限して いる栄養塩が、窒素であるか、リンであるかは海洋地 球化学の分野と海洋生物・生態学の分野間で論争があ

*	北海道大学坦	也球環境科	学研究院	
	〒060-0810	札幌市北	区北10西5	
	(2010年12月]3日受付,	2011年1月19日	受理)

るものの、数百年程度の時間スケールでは窒素を制限 栄養塩として生態系モデルを駆動するのは妥当であろ う (例えば, Sarmiento and Gruber, 2006)。Fasham et al. (1993) 及び Sarmiento et al. (1993) は、当生 態系モデルを大西洋の3次元海洋循環モデルに結合 し、観測データとモデルの結果を比較することによっ て、モデルのパフォーマンスを調べるとともに、大西 洋における窒素循環についても調べた。当モデルを改 良したものを用いて、海洋における炭素や酸素循環等 も調べられている (例えば, Oschlies and Kahler, 2004; Schmittner et al., 2008)。窒素を制限栄養塩と する生態系モデルを用いて炭素や酸素循環を調べるこ とができるのは、海洋における一次生産過程が式(1) の元素組成比(C:N:P:O=106:16:1:-138)でおお よそモデル化できるからである (RKR モデル, Redfield et al., 1963)。この元素組成比はレッドフィール ド比と呼ばれる。

 $106CO_2 + 16HNO_3 + H_3PO_4 + 122H_2O$

 $\stackrel{\text{Result}}{\underset{\neq}{\longrightarrow}} (CH_2O)_{106} (\underset{\substack{\mu \text{ the set}}{\longrightarrow}}{NH_3})_{16} (H_3PO_4) + 138O_2$ (1)

現在,窒素あるいはリンを制限栄養塩とする生態系モ デルを海洋大循環モデルに結合し,海洋の物質循環研 究に利用されているモデルがいくつか存在するが,ほ とんどのモデルが有機物の生産と分解において,レッ ドフィールド比を仮定し炭素,窒素,リン及び酸素の 循環を計算している。(例えば,Six and Maier-Reimer, 1996; Aumont and Bopp, 2006; Moore and Doney, 2007; Schmittner *et al.*, 2008)。この比は, 海洋におけるそれら元素の物質循環を巨視的に研究す るにはきわめて便利であるため,主に地球化学の分野 で広く使われているものであるが,全海洋規模の生態 系モデル研究においても計算コストを削減するため使 用されている。しかし実際の海洋では,レッドフィー ルド比はプランクトンの分類群や環境因子の変動等に 伴う生理状態の違いによって大きく変動する(例え lt, Quigg et al., 2003; Klausmeier et al., 2004; Finkel et al., 2006)。さらに、なぜレッドフィールド 比のような平均的な値に収束するかについても、いま だに生物学的な根拠はない(例えば, Weber and Deutsch, 2010)。したがって, 窒素あるいはリンを 制限栄養塩とする生態系モデルで、レッドフィールド 比を用い、その他の生元素を解析することには限界が 生じてくる。現在,観測技術の進歩により,今まで測 定できなかったような低濃度の栄養塩や、汚染の問題 等から測定が難しかった微量栄養塩(例えば、溶存鉄 など)の測定も可能となり、それらの観測データが充 実してきている。このことは、レッドフィールド比を 用いたこれまでのモデルを、植物プランクトンによる 各生元素の取り込み機構を明示的に表現した複雑なモ デルに再構築したとしても、モデルの複雑化に伴い増 加するパラメータを十分制約できる状況になりつつあ ることを意味する。その結果,植物プランクトンによ る各生元素の取り込み機構を明示的に表現した生態系 モデルを用いて、観測データの解析を行う例もでてき ている (例えば, Schartau et al., 2007)。このような 生態系モデルは今後ますます重要になるものと思われ る。

このような状況をふまえ,本総説では,まず2章で 生態系モデルを用いて海洋の物質循環研究を行う利点 は何かを考え,3章で生態系モデルがどのような方程 式により構成されているのか(以降,定式化と呼ぶ) をFasham et al.(1990)のモデルを例に詳しく解説 し,それ以外の定式化や生態系モデルを扱う上での留 意点についても言及する。4章では,2章で考える「生 態系モデルを使用する利点」を生かした研究例を,5 章では全海洋規模の物質循環を明らかにするべく開発 されている生態系モデルについて簡潔にまとめる。6 章ではその他の生態系モデルの応用例について紹介 し,7章でまとめを行う。

2. 海洋物質循環研究において生態系 モデルを使用する利点

海洋のある地点,ある時点において観測により得ら れた生元素の濃度やその同位体組成は,低次生態系内 の様々な素過程によって影響されている。それらの濃 度や同位体組成の観測データ群から,そのデータ群に 影響を与えた素過程を分離・抽出し,各フラックスを 定量化することは、生物地球化学における目的の1つ である。この目的のために生態系モデルが使用でき、 観測データ群の再現を通して、各素過程がどのように 観測データ群に影響を与えたのかを調べることができ る。このことが、生態系モデルを海洋物質循環研究に 使用する主な利点であろう。この利点を享受するため に生態系モデルを使用する状況として、以下の3つの 場合が考えられる。

1)「観測データを説明するための仮説」の妥当性検 討への使用

観測データを得た後に,そのデータを説明するため の仮説がいくつか考えられることは一般的であろう。 そのような仮説が本当に成り立ちうるのかどうかを検 証するのに,生態系モデルは使用できる。もしその仮 説を記述した生態系モデルが観測データを再現できる ならば,そのモデルは観測データに対する十分条件を 満たすこととなり,そのモデル内で起こっている現象 を調べることによって,観測データを決定している原 因を探ることができる。もし,モデル結果と観測デー タとの間に不一致がある場合,モデルを再検討する必 要があるが,その際には新たに考慮すべき素過程やそ れを制約するのに必要となる観測データ等を提示する ことになるので,この場合もモデルを使用する利点と なりうる。

2) 観測データの内挿(外挿)及び収支計算への使用 海洋観測では、その人的・物的コストの観点から、 多量の時空間データを採取することはたいていの場合 において難しい。そのため、関わる素過程が適切に記 述された生態系モデルが観測データを再現している場 合には、モデルによる物質収支の計算結果のほうが、 数少ない観測データを内挿し算出する物質収支よりも 信頼性が高い可能性がある。このことが、生態系モデ ルを生元素の収支計算に用いる理由の一つであろう。 また、ある観測期間に渡って、ある観測データを再現 しうるモデルを,将来予測される外力の元で駆動し, データを外挿することによって、その外力条件下での 物質循環の変化を予測できる可能性もある。将来の地 球温暖化に対する海洋低次生態系の振る舞いの変化に よって、 生元素の循環がどのように変わるかを知ろう とする試み等がそれにあたる。

3)「観測されていないデータに対する知見」を得る

ことへの使用

海洋において生元素の濃度や同位体組成を測定する ことは、それらに影響を与える素過程の速度や同位体 分別の大きさを決定することに比べるとはるかに容易 であろう。しかし、海洋物質循環研究において興味が あるのは、その素過程の速度や同位体分別の大きさで あることが多い。この場合、関連する素過程が適切に 記述された生態系モデルを適切な境界条件の元で駆動 し、モデルを生元素の濃度や同位体組成の観測データ に同化(観測データにモデルをフィッティングさせる こと)させることによって、ある素過程の速度や同位 体分別の大きさを間接的に知ることができる場合があ る。なお、同位体分別の大きさの場合には、濃度ベー スで構築された生態系モデルの各素過程の速度が観測 データにより十分制約されている必要がある。

以上の3つが,生態系モデルを海洋物質循環研究に 使用し,その利点を享受できる場合であろう。もちろ ん,関連する素過程があまり分かっていない場合は, 生態系モデルのような各素過程を直接的に記述したモ デルより,統計的に観測データ群を解析するほうが有 用である場合もあろう。しかし,関連する素過程があ る程度記述でき,境界条件もある程度分かっている場 合には,モデルの利点を享受できる可能性がある。

3. 生態系モデルについて

3.1 生態系モデルの定式化

ここでは、生態系モデルがどのように定式化されて いるのかを、Fasham *et al.* (1990) を例にして詳し く説明したい。Fig. 1に当モデルの概念図を示す。こ のモデルは、コンパートメント(状態変数)を7個持 ち、モデルの制限栄養塩として窒素が用いられてい る。

海洋の任意の地点における状態変数*B*の時間変化 を記述する方程式は,(2)式のように書ける。

$$\frac{\partial B}{\partial t} = -v \cdot \nabla B + \nabla \cdot (\kappa \nabla B) + \frac{\mathrm{d}B}{\mathrm{d}t} \tag{2}$$

ここで右辺第一項は移流過程(vは流速),第二項 は拡散過程(κは拡散係数),第三項(dB/dt)は生物化 学過程による生成・消滅項を表す。生態系モデルの基 本は,第三項を定式化することである。以下,各状態 変数の生物化学過程による生成・消滅項の定式化につ いて詳しく述べる。なお Fasham *et al.*(1990)の生 態系モデルは,混合層を想定したボックスモデル内で 状態変数の時間積分をしているため,(2)式の物理過 程(移流,拡散)の項は非常に単純化したパラメタリ ゼーションで扱われていることを注意しておく。モデ ル式中で用いられているパラメータを Table 1に示 す。

3.1.1 植物プランクトン(PHY) 当モデルでは, 海洋の任意の場所における優占種に着目することによ り,単一種の群集で平均的な植物プランクトン動態を 表現できるものと考えている。窒素量で表現した植物 プランクトンの現存量を PHY とすると, PHY の時 間変化は次のように記述できる。

$$\frac{d[PHY]}{dt} = (1 - \gamma_1) \sigma(t, z, NO_3, NH_4) [PHY] - G_1 - \mu_1 [PHY]$$
(3)

ここで $\sigma(t,z, NO_3, NH_4)$ は植物プランクトンの光合 成速度, G_1 は動物プランクトンによる被食速度, μ_1 は 植物プランクトンの枯死速度, γ_1 は植物プランクトン の一次生産のうち溶存有機態窒素 (DON) として浸 出 (光合成により固定した有機物質の一部を溶存有機 物の形態で細胞外に排出する現象) する割合を表す。 $\sigma(t,z, NO_3, NH_4)$ はある時間 (t)・深度 (z) におけ る「光合成有効放射照度」に対する制限を考慮した成 長速度 J と「栄養塩制限」に対する制限関数 Q を考 慮することで以下のように記述される。

$$\sigma = J(t, z) Q(\text{NO}_3, \text{NH}_4)$$
(4)

当モデルの植物プランクトンの光合成については,温 度依存性は考慮されていないことに注意する必要があ



Fig. 1 Schematic diagram of a nitrogen-based model of plankton and nitrogen cycling showing the compartments and the modeled nitrogen flows (adapted from Fasham *et al.*, 1990).

Parameter	Symbol	Value
Light attenuation due to water	k_w	0.04 m ⁻¹
Phytoplankton maximum growth rate	V_P	2.9 d ⁻¹
Initial slope of Photosynthesis-Irradiance (P-I) curve	α	$0.025 (W m^{-2})^{-1} d^{-1}$
Half saturation constant for phytoplankton nitrate uptake	K_1	0.5 mMol m ⁻³
Half saturation constant for phytoplankton ammonium uptake	K_2	0.5 mMol m ⁻³
Phytoplankton specific mortality rate	μ_1	0.045, 0.09 d ⁻¹
Light attenuation by phytoplankton	k_c	0.03 m ² (mMol N) ⁻¹
Phytoplankton exudation fraction	Y 1	5%
NH ₄ inhibition parameter	Ψ	1.5 (mMol N) ⁻¹
Zooplankton maximum growth rate	g	1.0 d ⁻¹
Zooplankton assimilation efficiency	$\beta_1, \beta_2, \beta_3$	75%
Zooplankton specific excretion rate	μ_2	$0.1 d^{-1}$
Zooplankton specific mortality rate	μ_5	0.05 d ⁻¹
Zooplankton half saturation constant for ingestion	K_3	1.0 d ⁻¹
Detrital fraction of zooplankton mortality	Ω	33%
Ammonium fraction of zooplankton excretion	Е	75%
Bacterial maximum growth rate	V_b	2.0 d ⁻¹
Bacterial specific excretion rate	μ_3	$0.05 d^{-1}$
Bacterial half saturation rate for uptake	K_4	$0.5 \text{ mMol N m}^{-3}$
Bacterial NH ₄ / DON uptake ratio	η	0.6
Detrital breakdown rate	μ_4	0.05 d ⁻¹
Detrital sinking rate	V	1, 10 m d ⁻¹

Table 1Model parameters (modified from Fasham et al. (1990) and Sarmiento et
al. (1993))

る。多くの生態系モデルでは植物プランクトンの光合 成に対する温度依存性が考慮されており、それはアー レニウス式、指数関数(例えば、Eppley、1972; Geider *et al.*, 1998)等で表現されることが多い。また当モデ ルは、「光によるストレス」と「栄養塩によるストレ ス」の植物プランクトン光合成への影響を、(4)式の ように乗法モデルで表している。ある時点における植 物プランクトンの光合成には、これらの環境因子が同 時に作用していると考えているためである。例えば Hurtt and Armstrong (1996)のように、ある時点 における植物プランクトンの光合成には、ある一つの 環境因子だけがはたらくとする考え(リービッヒの最 小律)に基づいて、 $\sigma=\min(J,Q)$ とすることもあ る。J については、(5)式のように計算される。

$$J(t,z) = \frac{1}{\tau} \int_{z_i - z_{i+1}}^{\tau} \int_{z_i + 1}^{z} \int_{z_i + 1}^{z} F(I_0(t) \exp \{k_w z - \int_{z}^{0} k_c [\text{PHY}] dz\}) dz dt$$
(5)

ここでF(I) は植物プランクトンの光合成—光曲線 (P-I 曲線)を表す関数, τ は1日の長さ, I 及び I_0 は それぞれ水中及び海表面の光合成有効放射照度, k_w は水による消散係数, k_e は植物プランクトンの自己 遮蔽効果による消散係数である。この式は, 海表面か ら深度方向に指数関数的に減衰する光合成有効放射照 度のある深度範囲における一日平均を求める式であ る。F(I) は以下の式で表される。

$$F(I) = \frac{V_p \alpha I}{\sqrt{V_p^2 + \alpha^2 I^2}}$$
(6)

ここで V_p は植物プランクトンの最大成長速度, αは

光合成―光曲線の立ち上がり勾配であり,(6)式は光 合成有効放射照度が強くなればなるほど植物プランク トンの成長速度は速くなることを表している。光に対 する植物プランクトンの光合成応答の関数としては2 パラメータで表されている。その他の光合成―光曲線 を表すモデルには,(6)式と同様に2パラメータで表 現できるものとして,強光阻害を表現できる Steel

(1962)のモデル, 3パラメータで強光阻害を表現で きる Platt *et al.*(1980)のモデルなどがあり, 生態系 モデルではよく使用されている。なお, 当生態系モデ ルで用いた光合成—光曲線を表すモデルでは強光阻害 は表現できない。

栄養塩制限項には、ミカエリス・メンテンの式が使用されている。植物プランクトンによる硝酸塩の取り込みは、アンモニウム塩によって阻害されることが知られているので(Walsh and Dugdale, 1972; Glibert *et al.*, 1982), ここではWroblewski (1977)によって提案されている式を使用している。

$$Q (\text{NO}_3, \text{NH}_4) = Q_1(\text{NO}_3, \text{NH}_4) + Q_2(\text{NH}_4) = \frac{[\text{NO}_3]e^{-\Psi[\text{NH}_4]}}{K_1 + [\text{NO}_3]} + \frac{[\text{NH}_4]}{K_2 + [\text{NH}_4]}$$
(7)

ここで $K_1 \ge K_2$ は,硝酸塩 (NO₃) とアンモニウム塩 (NH4)の取り込みに関する半飽和定数, Ψは硝酸塩 取り込みに対するアンモニウム塩の阻害定数である。 注意する必要があるのは、栄養塩制限項 (Q(NO3, NH4))は0~1の範囲で変化することが望ましいが, 使用するパラメータによっては、アンモニウム塩濃度 が非常に低いところで1を超えるような定式化となっ ていることである。そこで、そのような不都合が生じ ないような定式化も近年提案されている(Vallina and Le Quere, 2008)。この他, 植物プランクトンの 光合成速度については、細胞内栄養素蓄積量(セル クオータ)を制限因子にしたり(例えば, Droop, 1968),環境因子(光,栄養塩,温度)への順化を表 現できるモデル(例えば, Geider et al., 1998; Pahlow, 2005; Smith and Yamanaka, 2007) も提案されてい る。

3.1.2 動物プランクトン(ZOO) 動物プランクトンは、植物プランクトンと同様に平均的な単一種の 群集として扱われている。窒素量で表現された動物プ ランクトンの現存量を ZOO とすると、ZOO の時間 変化は次のように記述できる。

$$\frac{\mathrm{d}[\mathrm{ZOO}]}{\mathrm{d}t} = \beta_1 G_1 + \beta_2 G_2 + \beta_3 G_3 - \mu_2 [\mathrm{ZOO}] - \mu_5 [\mathrm{ZOO}]$$
(8)

ここで G_1 , G_2 及び G_3 は,動物プランクトンの植物プ ランクトン,バクテリア及びデトリタスに対する捕食 速度, β_1 , β_2 及び β_3 はそれぞれに対する同化効率, μ_2 は動物プランクトンの排出速度, μ_3 は自然死亡速 度である。餌の違いによる捕食速度への影響を考慮す るためにミカエリス・メンテン式が使われる((10), (11),(12)式)。次に全餌量の尺度(F)を,以下の式 で定義する。

 $F = p_1[\text{PHY}] + p_2[\text{BAC}] + p_3[\text{DET}]$ (9)

ここで*p*₁, *p*₂及び*p*₃は,各餌に対する嗜好性の尺度 を表す。また,各餌に対する捕食速度は以下のように 表される。

$$G_1 = g[\text{ZOO}] \frac{p_1[\text{PHY}]}{K_3 + F} \tag{10}$$

$$G_2 = g [\text{ZOO}] \frac{p_2[\text{BAC}]}{K_3 + F}$$
(11)

$$G_3 = g [\text{ZOO}] \frac{p_3 [\text{DET}]}{K_3 + F}$$
(12)

ここでgは最大捕食速度, K₃は捕食に関する半飽和 定数である。このモデルでは, 嗜好性の尺度を以下の ように表している。

$$p_i = \frac{p'_i X_i}{\sum p'_j X_j} \tag{13}$$

ここで X_1 , X_2 および X_3 は, それぞれ植物プランクト ン (PHY), バクテリア (BAC)及びデトリタス (DET)を表す。例えば, G_1 は(14)式のように表さ れ, 仮に BAC 及び DET が零あるいは PHY と一定割 合であるならば, 普通のミカエリス・メンテンの式と 同じになる。また嗜好性の尺度が全て同じであるなら ば, 現存量が最も多いものを選択的に捕食することを 意味することになる。

G. =	g [ZOO] p'_1 [PHY] ²
U1	$\overline{K_{3}(p_{1}'[\text{PHY}] + p_{2}'[\text{BAC}] + p_{3}'[\text{DET}]) + p_{1}'[\text{PHY}]^{2} + p_{2}'[\text{BAC}]^{2} + p_{3}'[\text{DET}]^{2}}$
	(14)

これ以外の動物プランクトン捕食の定式化として, 餌濃度がある値以下になると捕食が行われなくなる閾 値が存在するよう定式化するイブレフの式(Ivlev, 1945)が考えられる。また捕食嗜好性の定式化とし て,指数関数表現が使用される場合もある(例えば, Yamanaka *et al.*, 2004)。

3.1.3 バクテリア(BAC) 窒素量で表現された バクテリアの現存量を BAC とすると, BAC の時間 変化は以下のように記述される。

$$\frac{d[BAC]}{dt} = U_1 + U_2 - G_2 - \mu_3[BAC]$$
(15)

ここで U₁および U₂は,溶存有機態窒素(DON)及 びアンモニウム塩の取り込みによる成長速度,μ₃はバ クテリアによるアンモニウム塩の排出速度を表す。当 モデルは,バクテリアの死亡は排出に含まれることと している。バクテリアはアンモニウム塩と DON の両 方を取り込み,アンモニウム塩を排出する。これは, バクテリアが溶存有機物から炭素を獲得し,細胞内の タンパク質を合成するのに十分な窒素を得るためアン モニウム塩を取り込むためである。したがって窒素及 び炭素に対するバクテリアの比成長速度が等しい場 合,バクテリアによるアンモニウム塩の取り込みは,

「DON 及びバクテリアの炭素/窒素比 (C/N 比)」 及び「バクテリアの窒素と炭素に対する総成長効率」 によって決まる。バクテリアのアンモニウム塩と DON の取り込み速度を e, d とし, バクテリアの窒 素および炭素に対する総成長効率を g_n および g_c とす ると, バクテリアの窒素量での生産 (h) は以下のよ うに表される。

$$h = g_n(e+d) \tag{16}$$

次に, バクテリアと DON の C/N 比をそれぞれ R_b お よび R_d とすると, バクテリアの炭素量での生産 (H) は以下のように表される。

$$H = R_b h = g_c R_d d \tag{17}$$

(16)式を(17)式で除すると、バクテリアのアンモニ
 ウム塩と DON の取り込み比(η) は以下のようになる。

$$\frac{e}{d} = \eta = \frac{g_o R_d}{g_o R_b} - 1 \tag{18}$$

バクテリアの窒素及び炭素に対する比成長速度が等し い場合,ηは任意の C/N 比を持つ溶存有機物から決 まった C/N 比のバクテリアが生産されるために一定 である必要がある。このηの意味するところは,バク テリアが溶存有機物中の炭素を消費するのに必要な窒 素を獲得するのに満たされるべき「アンモニウム塩と DON の取り込み比」である。当モデルでは,バクテ リアの全窒素基質Sを(19)式のように定義し、バク テリアによる DON (U_1)とアンモニウム塩(U_2)の 取り込みは、(20)、(21)式のように記述した。

 $S = \min(\mathrm{NH}_4, \, \eta \, [\mathrm{DON}]) \tag{19}$

$$U_1 = \frac{V_b[\text{BAC}] \text{ [DON]}}{K_4 + S + [\text{DON}]}$$
(20)

$$U_2 = \frac{V_b[\text{BAC}] S}{K_4 + S + [\text{DON}]}$$
(21)

ここで V₆ はバクテリアの最大成長速度, K₄はバクテ リアの窒素取り込みに対する半飽和定数である。この 定式化は,「十分なアンモニウム塩がある場合には, バクテリアの窒素及び炭素に対する比成長速度が等し く,アンモニウム塩の取り込みは DON 取り込みの 倍となり」,「アンモニウム塩が少ない場合には,アン モニウム塩及び DON の取り込み速度は減少するこ と」を表している。なお当モデルでは DON が溶存有 機物中の炭素 (DOC)の代替指標として扱われてい ることに注意する必要がある。

3.1.4 デトリタス (DET) デトリタスは非生物 態の粒子状有機物を表し,窒素量で表現されたデトリ タスの濃度を DET とすると, DET の時間変化は以 下のように記述される。

$$\frac{\mathrm{d}[\mathrm{DET}]}{\mathrm{d}t} = (1 - \beta_1)G_1 + (1 - \beta_2)G_2 - \beta_3G_3$$
$$- \mu_4[\mathrm{DET}] + \mu_1[\mathrm{PHY}] - V\frac{\partial[\mathrm{DET}]}{\partial z} \quad (22)$$

ここで μ_4 はデトリタスの DON への分解速度, V は 沈降速度である。右辺第一項と第二項は,動物プラン クトンによる植物プランクトンとバクテリアの捕食に 由来する排糞,第三項は動物プランクトンによる正味 のデトリタス被食((($(1 - \beta_3)G_3$) - G_3)を表し,第四 項は DON への分解,第五項は枯死した植物プランク トンの寄与,第六項はデトリタスの沈降を表してい る。

3.1.5 硝酸塩 (NO₃) 硝酸塩の濃度をNO₃とす ると,NO₃の時間変化は以下のように記述される。

 $\frac{\mathrm{d}[\mathrm{NO}_3]}{\mathrm{J}_4} = -J\left(t,z\right)Q_1(\mathrm{NO}_3,\mathrm{NH}_4)\left[\mathrm{PHY}\right] \qquad (23)$

硝酸塩は植物プランクトンの光合成によってのみ除か れる。

3.1.6 アンモニウム塩 (NH₄) アンモニウム塩の 濃度を NH₄とすると, NH₄の時間変化は以下のよう に記述される。 $\frac{\mathrm{d}[\mathrm{NH}_4]}{\mathrm{d}t} = -J(t,z)Q_2(\mathrm{NH}_4)[\mathrm{PHY}] - U_2 + \mu_3[\mathrm{BAC}] + \varepsilon\mu_2[\mathrm{ZOO}] + (1-\Omega)\mu_5[\mathrm{ZOO}]$ (24)

ここで ε は動物プランクトンによる排出のうちアンモ ニウム塩への配分比(残りは DON となる),Ωは動 物プランクトンの自然死亡したもののうちデトリタス への配分比(残りがアンモニウム塩となる)を表す。 アンモニウム塩については右辺第一項と第二項が植物 プランクトンとバクテリアによる取り込み,第三項が バクテリアによる排出,第四項が動物プランクトンの 排出のうちアンモニウム塩に戻る部分,第五項が当モ デルでは明示的に記述されていない「動物プランクト ン(ZOO)がより高次の動物プランクトンによって 捕食されアンモニウム塩に戻る部分」を表す。

3.1.7 溶存有機態窒素(DON) 溶存有機態窒素 の濃度を DON とすると, DON の時間変化は以下の ように記述される。

 $\frac{\mathrm{d}[\mathrm{DON}]}{\mathrm{d}t} = \gamma_{1}J(t,z)Q(\mathrm{NO}_{3},\mathrm{NH}_{4})[\mathrm{PHY}] + \mu_{4}[\mathrm{DET}] + (1-\varepsilon)\mu_{2}[\mathrm{ZOO}] - U_{1} \quad (25)$

右辺第一項は植物プランクトンによる浸出,第二項 はデトリタスの分解,第三項は動物プランクトンの排 出のうち DON になる部分であり,当モデルでは明示 的に記述されていないが「動物プランクトン (ZOO) がより高次の動物プランクトンによって捕食される 際,取りこぼされて DON になる部分」を表してい る。第四項はバクテリアによる DON の取り込みであ る。

以上見てきたように, Fasham *et al.* (1990)の生 態系モデルは定式化されている。他の生態系モデル も,これらの定式化を基本にして,より簡略化(複雑 化)する,あるいは考慮する素過程を増やし(減ら し)たりして状態変数の数を変えているものが多い。

一般に,全海洋規模の物質循環を調べようとする大規 模なモデルは計算コストの観点からできる限り状態変 数の数を減らす努力をしていると思われる。

3.2 生態系モデルを使用するにあたって留意すべ き点

3.2.1 モデル内での質量保存の確認 Fasham et al. (1990)の生態系モデルは、比較的簡潔に定式化 されているため問題ないかもしれないが、我々がある モデルを元に考慮する素過程を増やすなどして解析に 用いる必要がある場合、モデル内で質量が保存してい るかどうかを確認することは、モデルが適切に記述さ れているかどうかを評価する上で重要である。それ は、Fasham et al. (1990)の例で言うと、(26)式を 考えることで確認できる。Fasham et al. (1990)の モデルでは、系外部からの窒素の流入はないが、系外 部への流出(デトリタスの沈降)があることを考慮す ると、全状態変数の時間変化を合計したもの(このモ デルでは全窒素量の時間変化)が質量保存の確認に使 用できる。この結果、デトリタスの沈降と動物プラン クトンの自然死亡のうち分解されずに残るもの(当モ デルでは即系外(モデル領域外)に輸送されると仮定 しているので(22)式には現れていない)の項だけが 残るので、モデル内で質量は保存していると考えるこ とができる。

 $\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}[\mathrm{PHY} + \mathrm{ZOO} + \mathrm{BAC} + \mathrm{DET} + \mathrm{NO}_3 + \mathrm{NH}_4 + \mathrm{DON}]}{\mathrm{d}t} \\ &= \frac{\mathrm{d}[\mathrm{PHY}]}{\mathrm{d}t} + \frac{\mathrm{d}[\mathrm{ZOO}]}{\mathrm{d}t} + \frac{\mathrm{d}[\mathrm{BAC}]}{\mathrm{d}t} + \frac{\mathrm{d}[\mathrm{DET}]}{\mathrm{d}t} + \frac{\mathrm{d}[\mathrm{NO}_3]}{\mathrm{d}t} \\ &+ \frac{\mathrm{d}[\mathrm{NH}_4]}{\mathrm{d}t} + \frac{\mathrm{d}[\mathrm{DON}]}{\mathrm{d}t} \\ &= -V \frac{\partial[\mathrm{DET}]}{\partial z} + \Omega \mu_5[\mathrm{ZOO}] \end{aligned}$ (26)

3.2.2 生態系モデルで用いるパラメータ決定の仕 方 生態系モデルで用いるパラメータ (例えば, 3.1 節のモデルでの例: Table 1) については, 1) 実験に よって特定のパラメータを決める、2) これまでの文 献値から決める、あるいは3)モデル結果を観測値に 同化することによりパラメータ値を決める、といった 3つの場合が考えられる。どの方法が最もよいのかは 一概に言えないが、実験室で求めた「ある素過程の速 度パラメータ」がそのまま実際の海洋で使用できるこ とは少ないこと、実験によって求めることができない パラメータも生態系モデルには含まれること等を考え ると、これまでの知見から考えられるパラメータ範囲 において3)の方法を用いてパラメータを決定する方 法が最も客観的かつ実用的であると思われる。しか し、このような方法を用いるためには、パラメータを 制約できるだけの十分な観測データが必要となり、実 際にはそのような状況であることのほうが稀なので、 1) および2) の方法でパラメータを決定することが 多い。

生態系モデルの利点を生かした 海洋物質循環研究の例

ここでは2章で考えた「海洋物質循環研究において 生態系モデルを使用する利点」を鑑みつつ,今後の研 究への応用を見据えて,以下のような研究例を紹介し たい。それは,Fasham et al. (1990)のモデルのよ うに窒素栄養塩(硝酸塩,アンモニウム塩)のみを制 限栄養塩とするモデルを用い,他の生元素については レッドフィールド比により計算するという方法では再 現することのできない観測データを,他の生元素につ いても明示的に予報できる生態系モデルを用いて解析 している研究例である。これらの研究例を見ておくこ とは,既存の生態系モデルをいかにして利用し,我々 が観測した結果を解析するのかを考えるための良い例 題になると思われる。

4.1 「観測データを説明するための仮説」の妥当性 検討への生態系モデルの使用例

ここでは Mills and Arrigo (2010)の研究を,この 場合の例として取り上げたい。

本研究では、「三大脱窒海域の一つである東部南太 平洋熱帯域において、沿岸湧昇により表層に供給され る水の硝酸塩/リン酸塩(N/P)比が脱窒の影響によ り低いという事実が、周辺海域の窒素固定速度にどの ように影響を与えるのか」を調べるために、生態系モ デルを用いた。ここで窒素固定とは、窒素固定生物に より分子状窒素が有機窒素化合物に変換されることを いう。また窒素固定生物は、窒素固定能があるために 硝酸塩がなくてもリン酸塩を利用できるという特徴が ある。東部南太平洋熱帯域において、沿岸湧昇により 表層に供給される水の N/P 比が低いという事実は レッドフィールド比から予想される過剰なリン

(xs P) (= [PO₄³⁻] - [NO₃⁻]/16) 濃度が高いことから 理解できる(Fig. 2)。窒素固定生物がこの xs P を利 用して窒素固定を行うことができるわけであるが、 xsPは表層に回帰した後、貧栄養な西部海域に流さ れていく間にほとんどなくなってしまう。もし表層の 植物プランクトンがレッドフィールド比に従って xsPを使用するならば、xsPは高い濃度で維持され るはずである。しかし実際には、沿岸から離れるとす ぐになくなってしまうのである (Fig. 2)。この観測 データを突きつけられると,地球化学者はこの観測 データを説明するために、すぐに2つの説明を思いつ くであろう。一つは、他の植物プランクトンのように 窒素栄養塩(ここでは硝酸塩)を必要としない窒素固 定生物が xs P を消費しているということである。し かし、周辺海域では硝酸塩がある程度残っているの で、窒素固定生物に特段の有利性があるようには見え ない(Fig. 2)。したがって他の説明が必要となる。

それは、レッドフィールド比に従わない植物プランク トンの N/P 取り込み比の存在を引き合いに出す事で ある。すなわち窒素固定生物に加えて、「沿岸湧昇の 影響が強い東部海域で優占し、低い N/P 比で栄養塩 を取り込む成長の早い珪藻」と、「貧栄養である西部 海域との移行域および西部の貧栄養海域で優占し、高 い N/P 比で栄養塩を取り込む成長の遅いピコシアノ バクテリア」を考えると、観測データを説明できるの ではないかということである。これが本研究で検証さ れるべき仮説である。この仮説を検証するために, MillsとArrigoは東部南太平洋熱帯域を表現した5 ボックスの生態系モデルを構築した。モデルの概略図 は、Fig.3に示すとおりである。状態変数として栄養 塩2種類(硝酸塩,リン酸塩),植物プランクトン3種 類(珪藻類, ピコシアノバクテリア, 窒素固定生物) 及び溶存酸素の計6個を考えた。溶存酸素濃度は酸素 極小域 (OMZ) のボックスのみで, それ以外の状態変 数 は 沿 岸 湧 昇 域 (upwelling), 移 行 域 (transitional), 貧栄養域 (oligotrophic), 深海 (deep ocean) 及び酸素極小域の各ボックスで予報された。なお移行 域と貧栄養域での粒子の沈降は深海ボックスの栄養塩 濃度に影響しないこととしている。Fasham et al. (1990)のモデルとは異なり、「窒素固定」と「異な る植物プランクトン種による異なる N/P 取り込み 比」を考えているので、硝酸塩に加えてリン酸塩も予 報する必要がある。各ボックスにおける状態変数 (B)は、生物化学過程による生成・消滅項(<u>dB</u>) とボックス間の移流・混合速度(f)を考え以下の式 で表される。

$$\frac{\partial B}{\partial t} = fB + \frac{\mathrm{d}B}{\mathrm{d}t} \tag{27}$$

それぞれのボックスにおいて,各植物プランクトンの 現存量 P_j ($j=1\sim3$,1:珪藻 (diat),2:ピコシアノ バクテリア (pico),3:窒素固定生物 (diazo))の時 間変化を,1日あたりの植物プランクトンの成長速度 (μ_j),再無機化される割合(E_j)及びそれぞれのボッ クスから1日あたりに沈降除去される割合(s_j)を用 いて以下のように定式化した。

$$\frac{\mathrm{d}P_j}{\mathrm{d}t} = \mu_j P_j - E_j P_j - s_j P_j \tag{28}$$

なお植物プランクトンの成長については, Fasham *et al.* (1990)の生態系モデルのように光や栄養塩による制限は考えていない。

また各栄養塩濃度は以下のように計算される。モデ



Fig. 2 Distribution of surface excess phosphate in the surface eastern tropical and subtropical Pacific Ocean computed from World Ocean Atlas Data. Low nitrate regions are indicated by the 0.5 mmol m⁻³ concentrations isolines. The reduction in excess phosphate as the surface water moves offshore has been attributed to nitrogen fixation. However, most of the excess phosphate disappears where surface nitrate concentrations remain high, that is, where a competitive advantage for nitrogen fixers is not expected. Using an ecosystem box model, Mills and Alligo (2010) show that non-Redfield uptake of nitrogen and phosphate could also explain the observed phosphate levels (from Koeve and Kahler, 2010).

ル内での制限栄養塩は硝酸塩(NO₃)とし,リン酸塩 (PO₄)はそれぞれの植物プランクトンに対して仮定 された N/P 取り込み比(r_j)を用いて計算される。

$$\frac{d[NO_3]}{dt} = \sum_{j=1}^{3} P_j (E_j - \mu_j)$$
(29)
$$\frac{d[PO_4]}{dt} = \sum_{j=1}^{3} P_j \frac{(E_j - \mu_j)}{r_j}$$
(30)

植物プランクトンの成長速度と再無機化される割合 は決定することが難しいので,以下のように(29), (30)式を変形し,栄養塩の時間変化を植物プランク トン現存量の時間変化と,植物プランクトンが沈降除 去される割合の項に置き換えた((31),(32))。植物 プランクトン現存量の時間変化は衛星データから取得 し,全現存量への各プランクトン種の寄与率は観測 データから決定した。また,植物プランクトンが沈降 除去される割合の妥当性は酸素極小域(OMZ)のボッ クスにおいて予報される溶存酸素濃度の観測値によっ て制約した。

$$\frac{\mathbf{d}[\mathbf{NO}_3]}{\mathbf{d}t} = -\sum_{j=1}^3 \left(\frac{\mathbf{d}P_j}{\mathbf{d}t} + \mathbf{s}_j P_j \right) \tag{31}$$

$$\frac{d[PO_4]}{dt} = -\sum_{j=1}^{3} \frac{(\frac{dP_j}{dt} + s_j P_j)}{r_j}$$
(32)

さらに硝酸塩については、窒素固定生物によって固定 された分子状窒素が分解を受けて硝酸塩に戻る過程を 考える必要がある。そこで、窒素固定生物の窒素の取 り込みのうち大気窒素に由来する割合 (κ_{N2}) を(33) 式のように決めると、窒素固定生物による窒素固定速 度 (p) は(34)式で表され、これらを用いて(31)式を (35)式のように変形した。

$$\kappa_{\rm N2} = a e^{(-b[\rm NO_3])} \tag{33}$$

$$\rho = \kappa_{N_2} \left(\frac{\mathrm{d}P_3}{\mathrm{d}t} + E_3 P_3 + s_3 P_3 \right) \tag{34}$$

$$\frac{\mathrm{d}[\mathrm{NO}_{3}]}{\mathrm{d}t} = -\sum_{j=1}^{2} \left(\frac{\mathrm{d}P_{j}}{\mathrm{d}t} + s_{j}P_{j} \right) - \left(1 - \kappa_{\mathrm{N}_{2}} \right) \left(\frac{\mathrm{d}P_{3}}{\mathrm{d}t} + s_{3}P_{3} \right) + E_{3}\kappa_{\mathrm{N}_{2}}P_{3} \quad (35)$$

(33)式の a 及び b については,過去の培養実験結果 に合うよう決定されている。この式は硝酸塩濃度が低 いほど窒素固定の寄与が大きくなることを表す。ま た,酸素極小域 (OMZ) での溶存酸素濃度 (O₂) は 以下のように定式化される。

$$\frac{d[O_2]_{\text{OMZ}}}{dt} = E_{\text{OMZ}} E_{O_2:P} \sum_{j=1}^{3} \frac{s_j P_j}{r_j}$$
(36)

ここで Eomz は OMZ 内に沈降してくる植物プランク



Fig. 3 The eastern tropical South Pacific Ocean (ETSP) five-box ecosystem model. (a) Diagram showing the flows between the different ocean boxes (denoted by solid arrows). The difference between deep flows into the OMZ (oxygen minimum zone) and out to the coastal upwelling box is equal to the advection of suboxic coastal undercurrent water into the OMZ. Sinking particulates from the transitional and oligotrophic boxes do not alter nutrient concentrations in the much larger deep ocean box. (b) Schematic diagram of the ecosystem model showing the relationship between state variables and the principal fluxes. Nutrients upwell only into the coastal box (from Mills and Arrigo, 2010).

トンの再無機化される割合, E_{02P} は再無機化の際の酸素とリン酸塩の化学量論比 ($O_2:P$)を表す。

このように定式化されたモデルで各植物プランクト ンの N/P 取り込み比 (r_j) を変えてシミュレーション を行った。その結果は Fig. 4と Table 2に示すとおり である。沿岸湧昇域で優占する成長速度の早い珪藻の N/P 取り込み比を9と低くし,移行域と貧栄養域で優 占する成長速度の遅いピコシアノバクテリアの N/P 取り込み比を25とした結果が、それぞれのボックス での観測値をもっともよく再現することが分かった。 つまり、レッドフィールド比に従わない栄養塩取り込 み比を考えることによって観測データを上手く再現で き,最初に考えた仮説が観測データを説明しうること が分かった。これは、沿岸湧昇域のボックスにおける 高い xs P を、低い N/P 取り込み比を持つ珪藻が消費 することに起因している。またこの条件での窒素固定 速度の計算結果は、レッドフィールド比(r_{diat}=16, r_{pico}=16, r_{diaz}=50の場合)を考えた場合と比べてずい ぶん小さくなることも分かった(Table 2)。もちろん モデルが観測を再現できたことは十分条件にすぎない ので、モデルで用いた仮定(例えば、湧昇域での植物 プランクトンの N/P 取り込み比,移行域, 貧栄養海 域での植物プランクトンの N/P 取り込み比,及びそ れぞれの海域での植物プランクトンのより詳細な優占 率)を支持する証拠(観測データ)を得るか、モデル の窒素固定速度と観測結果を比較し妥当性を確かめる 必要があるのは言うまでもない。しかし、本研究は生 態系モデルが観測データを説明するための仮説の検証 に使用できることを示すよい例であろう。

4.2 観測データの内挿及び収支計算への生態系モ デルの使用例

ここでは、この場合の例として Fennel *et al.* (2002) の研究を取り上げたい。

本研究は窒素固定海域において得られた観測データ を扱っている。4.1節の例でも出てきた窒素固定は, 海洋における窒素栄養塩の重要な流入源である。この 窒素固定が海洋での一次生産に影響を与え,その結果 大気海洋間の二酸化炭素収支に寄与している可能性が ある。従って,海洋窒素固定が大気中二酸化炭素濃度 に与える影響を調べるための第一段階として,窒素固 定を記述した生態系モデルを開発することは重要であ り,その開発を目的として本研究は行われた。本研究 では,窒素固定海域であり,時系列の生物地球化学的 データが揃っている海洋観測定点 St. ALOHA (22° 45'N, 158°W)において,窒素固定を明示的に表現 した生態系モデルを開発・適用し,モデルのパフォー マンスを調べ,本ステーション表層での窒素収支を計 算した。

生態系モデルは,鉛直一次元海洋混合層モデルと結 合して用いた。考慮する状態変数(B)の時間変化 は,以下のように表される。



Fig. 4 Effects of phytoplankton nitrate/phosphate (NO_3/PO_4) utilization ratios on PO₄ and xsPO₄ in the eastern tropical South Pacific Ocean. (a) Mean annual values \pm s.d. for PO₄ concentrations (mmol m⁻³) and (b) the ratio of modeled xsPO₄ to observed xsPO₄ (from WOA 2005) for three surface boxes using different elemental ratios (r_j). The grey lines in (a) represent observed annual means from the World Ocean Atras (WOA) 2005 (Jiang *et al.*, 2008) and the grey line in (b) represents perfect agreement between the modeled and observed xsPO₄. The associated standard deviations of NO₃ and PO₄ used in the calculation of xsPO₄ are propagated as

$$s.d._{xsPO_4} = \sqrt{(s.d._{NO_3})^2 + (s.d._{PO_4})^2}$$

(from Mills and Arrigo, 2010)

$$\frac{\partial B}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K_v \frac{\partial B}{\partial z} \right) + \frac{\mathrm{d}B}{\mathrm{d}t}$$
(37)

ここで右辺第一項は拡散過程(Kvは鉛直拡散係数), 第二項は生物化学過程による生成・消滅項である。

本研究で用いた生態系モデルは,状態変数として, 植物プランクトン2種類(窒素固定生物,その他の植 物プランクトン),動物プランクトン1種類,デトリ タス2種類(窒素,リン)及び栄養塩2種類(窒素栄 養塩 (DIN), リン栄養塩 (DIP))の計7個を扱う (Fig. 5)。ここで、窒素固定生物の窒素/リン比 (N/P比)は45に設定され、それ以外の植物プラン クトンと動物プランクトンの N/P 比(14)とは異な る値が与えられている。つまり窒素固定生物の「栄養 塩取り込み,枯死及び呼吸」の「各栄養塩及び各デト リタス」への影響の仕方が、その他のプランクトンと は異なることを表現していることとなる。モデル範囲 は海洋表層から水深350mとし、物理モデルの外力 として毎日の風応力, 潜熱, 顕熱及び短波放射を用い た。窒素固定速度は、水温 (T)、風応力 (τ) 及び DIP 濃度によって制御されており、高温、低風速、 高 DIP 濃度で成長が早くなることが知られているの で,窒素固定生物の現存量(P_D)の時間変化を,4.1 節の例のように簡略化したものではなく(38)式のよ うに記述した。

$$\frac{\mathrm{d}P_{D}}{\mathrm{d}t} = \sigma\left(t, z, \text{DIP}, \mathrm{T}, \tau\right) P_{D} - \mu_{1} P_{D}^{2} - \mu_{2} \left(P_{D} - P_{D,0}\right)$$
(38)

ここで右辺第一項は窒素固定生物の成長(σは(39) 式により表され時間(t)・水深(z)における光合成 有効放射照度に対する制限を考慮した成長速度J, DIP 濃度に対する制限関数 Q 及び水温(T)・風応力 (τ)に対する制限関数 S より成る),第二項は呼吸 (μ₁は呼吸速度)及び第三項は枯死(μ₂は枯死速度, P_{D.0}は窒素固定生物の最低現存量)を表す。

$$\sigma = J(t,z)Q \text{ (DIP)}S(T,\tau) \tag{39}$$

J は Fasham *et al.* (1990) のモデルにおける(4)式 と同じ定式化, Q は DIP 濃度のみのミカエリス・メ ンテン式で記述され, S は以下のように表される。

$$S(T,\tau) = \begin{cases} \frac{1}{3} (\tanh(2(T-T_{\text{crit}}))+1) + \frac{1}{3} & \text{if} |\tau| \le \tau_{\text{crit}} \\ \frac{1}{6} (\tanh(2(T-T_{\text{crit}}))+1) + \frac{1}{6} & \text{if} |\tau| > \tau_{\text{crit}} \end{cases}$$
(40)

Table 2Comparison of N2-fixation rates in the three oceanographic regions under the different
N/P utilization scenarios and assuming that diazotroph consumption returns xsPO4 con-
centrations to observed climatology. In every scenarios, N/P utilization ratio of dia-
zotroph is set to 50. (adapted from Mills and Arrigo, 2010)

			N ₂ -fixation rate	$e(10^9 \text{ mmol yr}^{-1})$	
Oceanographic region	Area (10^8 m^2)	N/P=9, 25, 50*	$16, 16, 50^*$	$16, 25, 50^*$	9, 16, 50*
Upwelling	0.22	1.5	2.1	2.1	1.4
Transitional	1.07	7.2	14.0	15.0	6.2
Oligotrophic	1.59	12.6	53.0	58.4	7.3
Total	2.88	21.3	69.1	75.5	14.9
Mean \pm s.d.		7.1 ± 5.6	23.0 ± 26.7	25.2 ± 29.5	5.0 ± 3.1
Relative to $N/P = 9, 25, 50$		1.0	3.3	3.6	0.7

*Diatom, picocyanobacteria and diazotroph N/P utilization ratios, respectively.



Fig. 5 Schematic diagram of the ecosystem model. (from Fennel *et al.*, 2002)

 (40)式は、水温が閾値以上(*T*_{crit}: 24.75°C)及び風応 力が閾値以下(τ_{crit}: 0.062 Nm⁻²)で制限が緩くなり、 逆の場合には制限が強くなることを表す定式化であ る。

物理モデルの結果は水温および混合層水深の観測結 果を上手く再現した。また、クロロフィルa濃度、 PON フラックスもある程度再現できた(Figs. 6 and 7: PON の観測値は、無機態窒素も含んでいるため、 図中では PN と表示されている)。しかし、冬場の海 洋上層(0~50 m)のクロロフィルaは上手く表現で きていない。観測結果では、植物プランクトンが冬場 の弱い光に順化し、単位生物量あたりのクロロフィル a量が増えていることが考えられるが、モデル式内に おいてはその効果が表現されていないためである。こ のことは非常に重要なことであり、もしクロロフィル aの動態を解析する場合には、現在のように一定のC クロロフィルa比を使用してクロロフィルa量を計 算することには弱点があり, クロロフィル a の定式 化を再考する必要があることを示している。本モデル の最も重要な点は、植物プランクトンを窒素固定生物 とその他の植物プランクトンの2種類に分け、それら のN/P比は固定値であるものの異なる値に設定して いるため(窒素固定生物のN/P=45,その他の植物 プランクトンの N/P=14), Fig. 8のようにデトリタ スの N/P 比が時間変化することである。窒素固定生 物の現存量が多いときに、デトリタスの N/P 比がモ デルでは高くなっており、1989~1991年までは観測 データとおおまかな傾向はあっているように見える。 しかし、1992年は窒素固定生物の現存量、N/P比と もにモデルは観測結果を上手く再現していない。この ことについては、詳細に調べる必要があるものの、モ デルは大局的には観測結果を再現していた。そこで海 洋上層150mにおける年間の窒素収支をモデルによ り計算した。結果はFig.9に示してあり、状態変数5 つの間での窒素フラックスと窒素固定による外部から の窒素の流入フラックス及びデトリタスの沈降による 外部への窒素の流出フラックスが計算されている。観 測から直接的に得られていたのは、Fig.7に示される デトリタスのフラックスのみであり、それ以外の年間 フラックスについては直接的に測定するのも困難であ る。仮に窒素固定速度のデータを年数回観測で得て, 年間の窒素固定フラックスを求めたとしても、観測 データは時間的に大きく変動しうるので,「窒素循環 に関わる観測データ(DIN 濃度, デトリタス濃度, デトリタス沈降フラックス等)を良好に再現した生態 系モデル」を用いて得られる窒素固定フラックスのほ うが、観測から求めたフラックスよりも正確である可



Fig. 6 Simulated and observed chlorophyll concentrations in the upper and lower euphotic zone. The model predicted chlorophyll was obtained by converting the biomass of diazotrophs and the other phytoplankton assuming a constant mean C: chl ration of 50 g; g. (from Fennel *et al.*, 2002)

能性がある。このように観測データを良好に再現して いる生態系モデルは、少ない観測データを用いてある 期間におけるフラックスを算出する場合よりも正確な 計算結果を与えるかもしれない。また次節の例とも関 係するが、観測からは得ることが難しい各状態変数間 の窒素収支についても、生態系モデルを用いると計算 することができる。このような結果は、今後のモデル 改良あるいは観測計画等にも生かせるかもしれない。 以上見てきたように、観測データの内挿および収支計 算に生態系モデルは利用されうる。

4.3 「観測されていないデータに対する知見を得る こと」への生態系モデルの使用例

最後に, 観測されていないデータに対する知見を得 るために生態系モデルを使用した例として Schartau *et al.* (2007)の研究を取り上げたい。

本研究は, Engel et al. (2002) によって行われた 約20日間のメソコスム実験で得られた生物地球化学 データを,生態系モデルで再現することにより関与し た素過程を理解しようとする試みである。メソコスム 実験を行った目的は,植物プランクトンの溶存無機炭 素と窒素栄養塩の取り込み比がレッドフィールド比よ りも高くなる場合があることが報告されており(例え ば,Toggweiler, 1993;この論文では炭素の過剰消費 (overconsumption)と呼ばれた),この炭素の過剰 消費がデトリタスに記録されうるかどうかを調べるこ とであった。何故これが重要かというと,もし沈降す るデトリタス中の C/N 比が,炭素の過剰消費の影響 を受けて高くなりうるならば,海洋表層から深層へ輸 送される炭素の量がこの過剰消費によって影響される 可能性があるからである。

当メソコスム実験により,以下のことが明らかに なった。実験の16日目以降,窒素栄養塩(DIN)が なくなった後でも,植物プランクトンによる溶存無機 炭素(DIC)の取り込みは進行した。すなわち炭素の 過剰消費が確認され,それと同時に透明細胞外重合物 質粒子濃度(TEP)が上昇し,デトリタスのC/N比



Fig. 7 Model-predicted and observed vertical fluxes of particulate nitrogen (PN) at 150 and 300 m depth (upper and lower panel, respectively) with error bars representing the standard deviation of the measurements. (from Fennel *et al.*, 2002)

も上昇した(Figs. 10(a) and (b), Figs. 11(c) and (d))。これらの観測データを,以下の3つの素過程を 表現できるようにした生態系モデルを用いて再現する ことを試みた。(1)植物プランクトンの窒素栄養塩制 限に対する馴化,(2)植物プランクトンによる炭素の 過剰消費,(3)植物プランクトンによる炭素の 過剰消費,(3)植物プランクトンによる溶存有機炭素 (DOC)の浸出とその凝集。(3)の DOC の凝集過程 については,植物プランクトンにより浸出される DOC のうち,酸性多糖類(PCHO)と考えられるも のが凝集して TEP の炭素(TEPC)濃度増加につな がる事実が Engel *et al.*(2004)によって見つけられ ており,この過程を本研究の生態系モデルでは考慮し た。

当モデルで考えた状態変数は14個である(Fig. 12)。 Fasham et al. (1990) や4.1節及び4.2節の場合と異な り,植物プランクトンによる DIC と DIN の取り込み を(42),(43)式で別々に考えているのに加え,動物 プランクトン,デトリタス及び溶存有機物の炭素と窒 素も別々に予報できるようにしている。このため,そ れらの C/N 比は時間変化することが特徴である。ま た本研究では、モデル結果と直接比較可能な観測デー タに対して、(41)式のコストファンクション(COST: 観測結果とモデル結果の不一致の尺度)を設定し、生 態系モデルの観測データへの同化を行い、パラメータ を最適化した。データ同化は、ミクロ遺伝的アルゴリ ズム(Krishnakumar, 1989)を用いて、Cost を最小 化することにより行った。なお Cost に対しては、各 観測データの1日1回のサンプリングにおける時間誤 差も考慮しているが、ここでは煩雑をさけるため詳述 しない。

$$Cost = \sum_{i=1}^{M} \sum_{j=1}^{N} \frac{1}{2\varepsilon_{i}^{2}} (m_{ij} - d_{ij})^{2}$$
(41)

ここでMは観測データの種数(8),Nはサンプル数 (1日1回で17日間), m_{ij} はモデル結果, d_{ij} は観測 データ、 ε_{i}^{2} は各観測データに与えられる分散である。

植物プランクトンの炭素量 (PHYC) と窒素量 (PHYN) での現存量は,以下のように定式化された。



Fig. 8 Simulated and observed diazotroph abundances (upper panel). Measurements (filled dots) are integrated over the upper 45 m of the water-column while model concentrations represent the mean value over the upper 100 m integrated over 45 m. The solid line refers to the default simulation, while the dashed line is predicted by a model run without restoration of temperature. Simulated and observed N: P stoichiometry of particulate matter within the upper 100 m of the water-column (lower panel). The Redfield ratio value of 16 is indicated by the dotted horizontal line. (From Fennel *et al.*, 2002)

$$\frac{d[PHYC]}{dt} = (C_{phot} - r_{phy} - \gamma_c) [PHYC] - \frac{(A+G)}{q}$$
(42)

$$\frac{\mathrm{d}[\mathrm{PHYN}]}{\mathrm{d}t} = \left(\frac{V_{C}^{N}}{q} - \gamma_{N}\right)\left[\mathrm{PHYN}\right] - \left(A + G\right) \qquad (43)$$

ここで C_{Phot} は光合成の最大炭素同化速度, r_{phy} は植物 プランクトンの呼吸速度, γ_c は DOC の浸出速度, V_c^{γ} は炭素で規格化された DIN の最大取り込み速度, γ_N は DON の浸出速度, q は植物プランクトン細胞内の N/C 比, A は凝集速度, G は動物プランクトンによ る被食速度である。(43)式の V_c^{γ} が, DIN 濃度や植 物プランクトン細胞中の N: C 比の関数になってお り, 植物プランクトンの窒素栄養塩制限に対する順化 や植物プランクトンによる炭素の過剰消費が表現され うる。本研究では当生態系モデルの観測データへの同 化によって, 炭素過剰消費が再現される等, 観測デー タを上手く再現することができた (Figs. 10 and 11)。特に重要なのは、(42),(43)式の $\gamma_c \geq \gamma_N$ は観 測では得られていない「植物プランクトンによる DOC と DON の浸出速度を表すパラメータ」である が、それぞれ0.25(d⁻¹)、0.18(d⁻¹)とデータ同化によ り見積もられ、DOC と DON の浸出速度は別々に考 える必要があることが間接的に示されたことである。 これらの速度は観測することが難しいため、本研究の ような手法で知見を得ることは重要であろう。また PCHO 濃度の観測も行われていなかった。しかしデー タ同化により Fig. 11(b)のように PCHO 濃度が計算 され、PCHO が以下の式で凝集することにより TEPC になるので、ブルーム後(実験16日以後)の観測結 果のように、デトリタスの C/N 比が高くなることが モデルにより示唆された(Fig. 11(d))。





Fig. 9 Simulated yearly fluxes of nitrogen between the different model components. Values are integrated over the upper 150 m of the water column. The sinking flux is calculated at 150 m. (From Fennel *et al.*, 2002)



Fig. 10 Optimised model results for DIN, DIC, Chla and PON. All solid black lines indicate the best solution obtained from optimization with the original data set. Circles represent observations together with their corresponding error standard deviations, as assigned for the weighting of the cost function. The gray shaded area enfolds all model trajectries obtained from the additional optimizations performed with resampled data. The additional optimizations are for determining errors of the parameter estimates. The upper panel shows (a) dissolved inorganic nitrogen (DIN) and (b) the carbon counterpart, dissolved inorganic carbon (DIC). The lower panel displays (c) chlorophyll concentration (Chla) and (d) particulate organic nitrogen (PON). (from Schartau *et al.*, 2007)

ここで(44)式の右辺第一項は植物プランクトン由来 のPCHO 生成(f_{PCHO} は植物プランクトンによるDOC の浸出のうちPCHO になる割合),第二項はPCHO の凝集(α_{PCHO} , β_{PCHO} はそれぞれ PCHO 同士の凝集 に対する衝突凝集確率と衝突頻度関数),第三項は PCHO と TEPC の凝集(α_{TEPC} , β_{TEPC} はそれぞれ PCHO と TEPC の凝集に対する衝突凝集確率と衝突 頻度関数)を表す。また(45)式の右辺第一項と第二 項は,(44)式の右辺第二項と第三項に対応し,第三 項はTEPC の分解(ρ_*^c は TEPC の分解速度, T_f は 分解の際の温度依存)を表す。

もし PCHO の凝集による TEPC の生成を考慮しな かったり、窒素量でのデトリタス濃度 (PON) から レッドフィールド比を仮定して炭素量でのデトリタス 濃度 (POC) を算出する場合には、著しく POC 濃度 が低くなることも示された(Fig. 11(a))。結果とし て、メソコスム実験の16日目以降に見られた高い POC 濃度には、PCHO 凝集由来の TEPC の寄与が重 要であることが示された。また freeto は0.63と求めら れ、植物プランクトンの浸出によって生成される DOC の大半は PCHO であり、その後凝集を受けて POC まで変換されていることも示された。このよう に本研究では、生態系モデルを用い、データ同化手法 を駆使することにより、観測データを良好に再現し、 メソコスム実験時には測定されていなかった「植物プ ランクトンによる DOC と DON の浸出速度」、及び 「PCHO の時系列データ」をモデルで見積もり、観 測データ群の時間変動を制御している原因を探ること ができたのである。



Fig. 11 Optimised model results of particulate organic matter and polysaccharides (PCHO). The upper left panel (a) resolves particulate organic carbon (POC) as it is regarded in the model, but also as it would be derived from cellular carbon and from PON with a constant molar carbon-to-nitrogen (C: N) ratio of 6.625. (b) PCHO is the precursor of the carbon found in (c) transparant exopolymeric particles (TEPC). All TEP in the model is given in carbon units (TEPC) and is assigned to the POC pool. (d) Modelled C: N ratio of particulate organic matter (POC: PON) increases rapidly after day 16 when phytoplankton production becomes nitrogen limited. The large uncertainties are associated with the division of small biomass concentrations. (from Schartau *et al.*, 2007)

海洋大循環モデルに結合された 生態系モデル

4章では、レッドフィールド比を用いる生態系モデ ルでは解析することのできない観測データを扱うモデ ル研究例を紹介した。

それらの例では、生態系モデル中で植物プランクト ンによる複数の生元素取り込みを、レッドフィールド 比を仮定せず予報することによって、観測データを良 好に再現することができた。その結果、海洋物質循環 研究において生態系モデルを使用する利点を享受する ことができた。一般的に、海洋の局所的な地点におけ る複数の生元素観測データを同時に解析する場合に は、4章で示したように、レッドフィールド比を仮定 する生態系モデルを用いることは難しいと思われる。 しかし海洋では、平均的にレッドフィールド比が成り 立つので、海洋大循環モデルに結合されるような全海 洋規模の生態系モデルは窒素栄養塩あるいはリン栄養 塩のどちらかを制限栄養塩とし、レッドフィールド比 を仮定して、他の生元素(炭素、酸素及び窒素あるい はリン栄養塩)のフラックスを計算することがほとん どである。このようなモデルの中で世界をリードして いるものには、以下のようなモデルがある。

- (1) PISCES モデル (Aumont and Bopp, 2006)
- (2) PLANKTOM 5モデル (Le Quere et al., 2005)
- (3) HAMOCCモデル (Six and Meier-Reimer, 1996)
- (4) BEC モデル (Moore and Doney, 2007)
- (5) Schmittner モデル (Schmittner et al., 2008)



- Fig. 12 Structure of the model for simulations of nitrogen- and carbon fluxes, as observed during a mesocosm experiment. The model splits dissolved organic carbon (DOC) into two fractions, polysaccharides (PCHO) and the residual dissolved organic carbon (res-DOC). From dissolved inorganic carbon (DIC) and total alkalinity (TA) the actual partial pressure of carbon dioxide (pCO₂) is determined, which provides gradient information for the air-water gas exchange. Phytoplankton carbon (PhyC) is distinguished from the nitrogen biomass (PhyN) and chlorophyll a (Chla). Phytoplankton leaks dissolved organic nitrogen (DON), which is mineralized. Transparent exopolymeric particles (TEP) are formed by coagulation of PCHO. All TEP is modeled in carbon units (TEPC). Phytoplankton cells can aggregate, forming detrital nitrogen (DetN) and carbon (DetC). (from Schartau *et al.*, 2007)
- (6) NEMURO モデル (Fujii et al., 2002; Aita et al., 2003; Yamanaka et al., 2004; Kishi et al., 2007)₀

すべてのモデルが,動植物プランクトンを物質循環 への役割に応じた種類に分け(例えば,珪素循環に対 してはオパールの殻を作る珪藻,炭素循環に対しては 炭酸カルシウムの殻を作る円石藻,有孔虫などを考え ること),植物プランクトンの光合成に対する制限栄 養塩も1種類ではなく,珪素,鉄等も状態変数として 加えている。また,(6)以外のモデルは,海洋にお ける窒素栄養塩の主な流入源である窒素固定と主な流 出源である脱窒についても考慮している。これら全て のモデルにおいて、有機物の生成と分解時の O_yC/N/ P比はレッドフィールド比で固定されている。これは 制限栄養塩以外の生元素を各プランクトンやデトリタ ス中で状態変数として予報することを避け、計算コス トが増大しないようにするためである。しかし近年、 4章で述べた炭素の過剰消費やレッドフィールド比に 従わない植物プランクトンによる栄養塩取り込み等が 明らかになってきている事に加え、植物プランクトン の生理に基づく複数の生元素取り込み機構の定式化研 究も進展してきている(例えば、Geider *et al.*, 1998; Pahlow, 2005; Smith and Yamanaka, 2007)。このよ うなことから、今後は全海洋規模の生態系モデルにお いても、レッドフィールド比を仮定せず、植物プラン クトンの生理に基づく複数の生元素取り込み機構を明 示的に考慮し、それぞれの生元素を各プランクトンや デトリタスに対して予報できるモデルが発表されてい くであろう。全海洋規模の生態系モデルがより現実に 近い現象を表現できるようになると、これまで理解さ れてこなかった全海洋規模での現象(例えば、レッド フィールド比が何故成り立つのか?)に対し新たな知 見を得ることができるようになるであろう。もちろ ん、より複雑なモデルを構築することは、パラメータ を増やすことにつながるので、増えたパラメータを制 約するのに十分な観測データ及び計算機の性能向上が 不可欠であることは言うまでもない。

6. その他の生態系モデルの応用例

ここでは、4章、5章で見てきたような生態系モデ ルを用いた研究例に加えて、以下の3つの例を取り上 げてみる。

- (1) 生元素の同位体比計算を導入した生態系モデル による観測データの解析
- (2) 生元素の同位体比計算を導入することによる生 態系モデル内のパラメータ決定
- (3) 生物起源気体の生態系モデルによる予報
- 6.1 生元素の同位体比計算を導入した生態系モデ ルによる観測データの解析

多くの地球化学者にとって,生元素の同位体比は研 究のための有力な道具であろう。例えば,海洋におけ る窒素・炭素の同位体比は,古海洋解析(例えば, Shigemitsu *et al.*, 2007; Shigemitsu *et al.*, 2008; Shigemitsu *et al.*, 2009),様々な生物化学過程解析

(窒素固定, 脱窒, 炭素固定動態など)(例えば, Sutka et al., 2004; Sigman et al., 2005; Keller and Morel, 1999), 人為起源物質負荷解析(例えば, Quay et al., 2007), 生態系構造解析(例えば, Minagawa and Wada, 1984)等に有効に利用されてきた。この ような解析に対する新たな試みの一つとして, 炭素や 栄養塩の濃度ベースで動いている生態系モデルに同位 体比の計算を組み込み, そのモデルを使用することが 考えられる(例えば, Hofman et al., 2000; Yoshikawa et al., 2010; Somes et al., 2010)。ここでは, Shigemitsu et al. (2010)を例として取り上げる。

Shigemitsu *et al.* (2010) は、海洋混合層を想定した1ボックス型の生態系モデルに窒素同位体比 (δ^{15} N)の計算を組み込み、そのモデルを用いて混

合層直下を通過する粒子状有機態窒素のδ¹⁵Nの季節 変動がどのような原因によって制御されているのかを 調べた。海洋堆積物中のδ¹⁵Nが古海洋解析に広く使 用されているものの,その起源となる海洋表層におい て生産される有機物中δ¹⁵Nの季節変動を、定量的に 評価している研究はこれまでほとんどなかった。それ は、海洋表層における有機物中δ¹⁵Nには低次生態系 の複雑な過程が影響しており、観測データのみから、 それら諸過程がどのように有機物中δ¹⁵Nに影響を及 ぼしているのかを評価するのは困難だからであろう。 このような背景から本研究を行った。解析するデータ は,西部北太平洋亜寒帯域 (St. KNOT; 44°N, 155°E)の水深770mにおいて1999年10月から2006 年5月までセジメントトラップ(海水中を沈降する粒 子を集める装置)によって採取された沈降粒子中の δ¹⁵N である。本研究では、観測データを得た海域に おいて既に表層栄養塩や炭素循環を上手く再現してい た生態系モデル(Fujii et al., 2002)に、 $\delta^{15}N$ の計算 を組み込んだモデルを用いた。元々のモデル(NE-MURO)は、窒素と珪素を制限栄養塩とし、植物プ ランクトン2種類(珪藻以外の植物プランクトン (PS)と珪藻 (PL)),動物プランクトン3種類(高 次動物プランクトン (ZP), 大型動物プランクトン (ZL),小型動物プランクトン (ZS)),栄養塩3種類 (硝酸塩 (NO₃), アンモニウム塩 (NH₄), ケイ酸塩 (Si(OH)₄)), 粒子状有機態窒素 (PON), 溶存有機 態窒素 (DON), 生物起源オパール (Opal) を状態 変数として考えている。NEMUROの概略図は Fig. 13に示すとおりである。このモデルに以下のよ うにして、δ¹⁵Nの計算を組み込んだ。ここでは、植 物プランクトン、硝酸塩、アンモニウム塩の計算を例 として説明する。

まず植物プランクトンの[™]Nの時間変化について は、以下のように記述される。

$$\frac{\mathbf{d}[^{15}\mathbf{N}_{PS}]}{\mathbf{d}t} = \{\sigma_{PS}(t, M, NO_3, NH_4) T_f[PS]r_{PS}T_f[PS]\} \\
\cdot F_{NEW,PS}R_{NO_3} \alpha_{PS,NO_3} \\
+ \{\sigma_{PS}(t, M, NO_3, NH_4) T_f[PS] - r_{PS}T_f[PS]\} \\
\cdot (1 - F_{NEW,PS}) R_{NH_4} \alpha_{PS,NH_4} \\
- \gamma_{PS}\sigma_{PS}(t, M, NO_3, NH_4) T_f[PS]R_{PS} \\
- m_{PS}T_f[PS]^2 R_{PS} \\
- G_{PS \to ZS}R_{PS} - G_{PS \to ZL}R_{PS} \qquad (46)$$



Fig. 13 Schematic view of the ecosystem model showing the eleven compartments and interactions among them.

$$\frac{\mathbf{d}[^{13}\mathbf{N}_{\mathrm{PL}}]}{\mathbf{d}t} = \{\sigma_{\mathrm{PL}}(t, M, \mathrm{NO}_{3}, \mathrm{NH}_{4}, \mathrm{Si}(\mathrm{OH})_{4}) T_{f}[\mathrm{PL}] \\
-r_{\mathrm{PL}}T_{f}[\mathrm{PL}]\}F_{\mathrm{NEW,PL}}R_{\mathrm{NO}_{3}} \alpha_{\mathrm{PL,NO}_{3}} \\
+ \{\sigma_{\mathrm{PL}}(t, M, \mathrm{NO}_{3}, \mathrm{NH}_{4}, \mathrm{Si}(\mathrm{OH})_{4}) T_{f}[\mathrm{PL}] \\
-r_{\mathrm{PL}}T_{f}[\mathrm{PL}]\}(1 - F_{\mathrm{NEW,PL}})R_{\mathrm{NH}_{4}} \alpha_{\mathrm{PL,NH}_{4}} \\
- \gamma_{\mathrm{PL}}\sigma_{\mathrm{PL}}(t, M, \mathrm{NO}_{3}, \mathrm{NH}_{4}, \mathrm{Si}(\mathrm{OH})_{4}) \\
\cdot T_{f}[\mathrm{PL}]R_{\mathrm{PL}} - m_{\mathrm{PL}}T_{f}[\mathrm{PL}]^{2}R_{\mathrm{PL}} \\
-G_{\mathrm{PL} \rightarrow \mathrm{ZI}}R_{\mathrm{PL}} - G_{\mathrm{PL} \rightarrow \mathrm{ZP}}R_{\mathrm{PL}} \qquad (47)$$

ここで(46),(47)式の右辺第一項と第二項は,NO₃, NH₄それぞれを基質とする正味の生産(σ_i は混合層 水深 M 内の平均光照度と栄養塩による制限を考慮し た植物プランクトンの光合成速度, r_i は植物プランク トンによる呼吸速度, T_f は温度依存, $F_{\text{NEW},i}$ は新生産 の割合, R_i は状態変数(i)の $\frac{^{15}N_i}{^{14}N_i + ^{15}N_i}$, $\alpha_{i,\text{NO3}}$ および $\alpha_{i,\text{NH4}}$ は植物プランクトン(i)による硝酸塩とアンモ ニウム塩同化の際の同位体分別係数),第三項は DON の浸出(γ_i は植物プランクトン(i)のDON浸 出速度),第四項は枯死(m_i は植物プランクトン(i) の枯死速度),第五項と第六項は動物プランクトン(i) の動物プラ ンクトン(j)への被食速度)を表す。 $F_{\text{NEW},i}$ は以下の ように定義される。

$$F_{\text{NEW},i} = \frac{\frac{[\text{NO}_3]}{[\text{NO}_3] + K_{\text{NO}_3,i}} \exp(-\Psi_i[\text{NH}_4])}{\frac{[\text{NO}_3]}{[\text{NO}_3] + K_{\text{NO}_3,i}} \exp(-\Psi_i[\text{NH}_4]) + \frac{[\text{NH}_4]}{[\text{NH}_4] + K_{\text{NH}_4,i}}}$$
(48)

ここで *K*_{NO3}*i*, *K*_{NH4}*i* および Ψ*i* は植物 プランクトン (*i*)の硝酸及びアンモニウム塩の取り込みに関する 半飽和定数,硝酸塩の取り込みに対するアンモニウム 塩の阻害定数を表す。

次に,硝酸塩とアンモニウム塩の¹⁵N については, 以下のように計算される。

$$\frac{\mathrm{d}\Gamma^{15}\mathrm{NO}_{3}}{\mathrm{d}t} = V_{\mathrm{Nito}}T_{f}[\mathrm{NH}_{4}]R_{\mathrm{NH}_{4}} \alpha_{\mathrm{Nit}} \\ + \left\{\sigma_{\mathrm{PS}}(t, M, \mathrm{NO}_{3}, \mathrm{NH}_{4})T_{f}[\mathrm{PS}]\right\} \\ -r_{\mathrm{PS}}T_{f}[\mathrm{PS}]\}F_{\mathrm{NEW,PS}}R_{\mathrm{NO}3} \alpha_{\mathrm{PS,NO}3} \\ - \left\{\sigma_{\mathrm{PL}}(t, M, \mathrm{NO}_{3}, \mathrm{NH}_{4}, \mathrm{Si}(\mathrm{OH})_{4})T_{f}[\mathrm{PL}]\right\} \\ -r_{\mathrm{PL}}T_{f}[\mathrm{PL}]\}F_{\mathrm{NEW,PL}}R_{\mathrm{NO}3} \alpha_{\mathrm{PL,NO}3} \\ + E \left({}^{15}\mathrm{NO}_{3,d} - {}^{15}\mathrm{NO}_{3}\right)$$
(49)

 $\begin{aligned} \frac{\mathrm{d}[^{15}\mathrm{NH}_{4}]}{\mathrm{d}t} &= (\alpha_{\mathrm{ZS}} - \beta_{\mathrm{ZS}}) G_{\mathrm{PS} \to \mathrm{ZS}} R_{\mathrm{ZS}} \alpha_{\mathrm{ZS,NH}_{4}} \\ &+ (\alpha_{\mathrm{ZL}} - \beta_{\mathrm{ZL}}) (G_{\mathrm{PS} \to \mathrm{ZL}} + G_{\mathrm{PL} \to \mathrm{ZL}} + G_{\mathrm{ZS} \to \mathrm{ZL}}) R_{\mathrm{ZL}} \alpha_{\mathrm{ZL,NH}_{4}} \\ &+ (\alpha_{\mathrm{ZP}} - \beta_{\mathrm{ZP}}) (G_{\mathrm{PL} \to \mathrm{ZP}} + G_{\mathrm{ZS} \to \mathrm{ZP}} + G_{\mathrm{ZL} \to \mathrm{ZP}}) R_{\mathrm{ZP}} \alpha_{\mathrm{ZP,NH}_{4}} \\ &+ V_{\mathrm{PA0}} T_{f} [\mathrm{PON}] R_{\mathrm{PON}} \alpha_{\mathrm{PON}} + V_{\mathrm{PD0}} T_{f} [\mathrm{DON}] R_{\mathrm{DON}} \alpha_{\mathrm{DON}} \\ &- V_{\mathrm{Nit0}} T_{f} [\mathrm{NH}_{4}] R_{\mathrm{NH}_{4}} \alpha_{\mathrm{Nit}} \\ &- \{\sigma_{\mathrm{PS}} (t, M, \mathrm{NO}_{3}, \mathrm{NH}_{4}) T_{f} [\mathrm{PS}] \\ &- r_{\mathrm{PS}} T_{f} [\mathrm{PS}] \} (1 - F_{\mathrm{NEW,PS}}) R_{\mathrm{NH}_{4}} \alpha_{\mathrm{PS,NH}_{4}} \\ &- \{\sigma_{\mathrm{PL}} (t, M, \mathrm{NO}_{3}, \mathrm{NH}_{4}, \mathrm{Si} (\mathrm{OH})_{4}) T_{f} [\mathrm{PL}] \\ &- r_{\mathrm{PL}} T_{f} [\mathrm{PL}] \} (1 - F_{\mathrm{NEW,PL}}) R_{\mathrm{NH}_{4}} \alpha_{\mathrm{PL,NH}_{4}} \tag{50} \end{aligned}$

ここで(49)式の右辺第一項は硝化過程 (V_{Nit0} は 0° C に おける硝化速度, α_{Nit} は硝化の際の同位体分別係 数),右辺第二項と三項はそれぞれ(46)式,(47)式の 第一項に等しく,右辺第四項は混合層直下との混合過 程 (E は硝酸塩の¹⁵Nの混合層直下,混合層内での 硝酸の¹⁵N濃度)を表す。(50)式の右辺第一項,第二 項及び第三項は動物プランクトンの排出過程 (α_i 及 び β_i はそれぞれ動物プランクトンの同化効率と成長 効率, $\alpha_{\text{ZS,NH4}}$, $\alpha_{\text{ZL,NH4}}$ 及び $\alpha_{\text{ZP,NH4}}$ はZS,ZL及びZPの 排出時の同位体分別係数),第四項はPONの分解 (V_{PD0} は0°CにおけるPONの分解速度, α_{PON} はPON

分解時の同位体分別係数),第五項は DON の分解 (V_{PD0} は0°C における DON の分解速度, α_{DON} は DON の分解時の同位体分別係数),第六項は硝化過程,第 七項と第八項はそれぞれ(46),(47)式の第二項であ る。混合層直下の硝酸塩の δ^{15} N は観測に基づき6‰と し(Lehman *et al.*, 2005),混合層直下のアンモニウ ム塩濃度は零と仮定した。なお,同位体分別係数 α_j は各素過程の同位体効果 ε_j より, $\alpha_j = \exp(\varepsilon_j/1000)$ により求めている。

ここで示したように、基本的には状態変数 (j) に 対する生成項となる状態変数 (i) の R_i を各タイムス テップで診断し、その状態変数の濃度 (${}^{14}N + {}^{15}N$) $_i$ に 掛けることで ${}^{15}N_i$ が計算され、同位体分別がある場合 には考慮する。また状態変数 (j) の消滅項には自身 の R_j , ${}^{15}N_j$ を同様に診断し、同位体分別がある場合に は考慮する。これらの合計で、状態変数 (j) の ${}^{15}N_j$ の時間変化が記述される。本研究では考慮した同位体 分別係数が14個であり、それらをデータ同化によっ て最適値を求めることとした。「沈降粒子中 $\delta^{15}N$ の観 測データ」を「モデル内で混合層直下を通過する PON の $\delta^{15}N$ 」と同じものであると考え、沈降粒子中 $\delta^{15}N$ の月平均値及び混合層内で測定された硝酸塩の $\delta^{15}N$ データを使用し、非線形最適化手法の一つである焼き なまし法(例えば、Matear, 1995)を用いて、生態系 モデルのデータ同化によって、各素過程の同位体分別 効果の最適値を決定した。最適化された同位体分別効 果を用いて駆動したモデルにより、沈降粒子中δ¹⁵N の観測データが良好に再現され(Fig. 14(c))、モデ ル内でその季節変動要因を調べることができた。この ように、濃度ベースで駆動する生態系モデルに生元素 の同位体比計算を組み込んで用いると、その観測デー タを解析するための有力な道具となりうる。

6.2 生元素の同位体比計算を導入することによる 生態系モデル内のパラメータ決定

ここでは、観測データの乏しい生態系モデル内の 「硝化速度パラメータ」に関する知見を得るために、 生元素の同位体比の観測データが使用できないかを考 えてみる。硝化とは、化学合成独立栄養細菌である硝 化細菌によってアンモニウム塩が硝酸塩へ酸化される 過程である。海洋外洋域では、アンモニウム塩濃度が 一年を通して極めて低い濃度でしか存在しないため, 硝酸塩とアンモニウム塩の濃度データだけから、4.3 節のように生態系モデルを観測データに同化すること によって硝化速度を決定するのは難しいであろう。そ こで、近年分析技術の進歩により測定できるように なってきた硝酸塩の酸素同位体比データを利用するこ とを考える。植物プランクトンによる硝酸塩の同化の 際の同位体効果は,窒素(¹⁵ε_ρ)および酸素(¹⁸ε_ρ)と もにほぼ同じ大きさであることが報告されている (Granger et al., 2004)。しかし有機物が分解され, その分解起源のアンモニウム塩が硝化により硝酸塩ま で酸化される際に、窒素では5~38‰の同位体効果

(Miyake and Wada, 1971; Casciotti *et al.*, 2003) が あり硝化起源の硝酸の同位体比はアンモニウム塩に比 べて軽くなり,酸素はほぼ1.1%で一定の δ^{18} Oを持つ 硝酸塩が生み出されることが報告されている (Sigman *et al.*, 2009)。したがって,以下のような 指標を導入することで海洋混合層内の硝化速度を決定 することができるかもしれない。

$$\Delta (15, 18) = (\delta^{15} \mathbf{N}_{\mathrm{MLD}} - \delta^{15} \mathbf{N}_{\mathrm{DEEP}}) - ({}^{15} \varepsilon_{\rho} {}^{\rho} {}^{18} \varepsilon_{\rho}) (\delta^{18} \mathbf{O}_{\mathrm{MLD}} - \delta^{18} \mathbf{O}_{\mathrm{DEEP}})$$
(51)

ここで $\delta^{15}N_{MLD}$, $\delta^{15}N_{DEEP}$ は混合層内とその直下での硝酸塩の窒素同位体比, $\delta^{18}O_{MLD}$, $\delta^{18}O_{DEEP}$ は混合層内 とその直下での硝酸塩の酸素同位体比である。この指標は Sigman *et al.* (2005) により定義されたもので



Fig. 14 Simulated results for δ^{15} N of (a) each phytoplankton component, (b) nitrate, (c) PON passing through the mixed layer depth, (d) ammonium, and (e) DON. Symbols represent data from (b) Lehmann *et al.* (2005) and (c) Shigemitsu *et al.* (2010). The datum of Lehmann *et al.* (2005) in b was obtained not at station KNOT but at station K1 within the Western Subarctic Gyre, and the uppermost one is used in this study. In c, data from 1999 to 2006 are indicated respectively by open circles (1999), open diamonds (2000), crossed (2001), plus signs (2002), open triangles (2003), solid circles (2004), solid squares (2005), solid diamonds (2006), and solid triangles denote the monthly averaged observations of PON δ^{15} N at 770 m.

あり,植物プランクトンによる硝酸塩同化の際の同位 体効果が,窒素(¹⁵ε_p)及び酸素(¹⁸ε_p)に対して同等 であるため、 ${}^{15}\varepsilon_{p}/{}^{18}\varepsilon_{p}$ はほぼ1となり、もし大気経由 での硝酸塩供給がなければ、Δ(15,18) は硝化によ り供給される硝酸塩の軽い窒素同位体比と約1.1‰の 酸素同位体比により決定される。ここでは6.1節での Shigemitsu*et al.* (2010) のモデルに,式(52)のよう に硝酸塩の酸素同位体比の計算を加え,混合層内のΔ (15,18)を計算した結果をFig.15に示す(未発 表)。なお、Δ(15,18)の計算に使用したδ¹⁵N_{DEEP}及 $び \delta^{18} O_{\text{DEEP}}$ はそれぞれ6及び4‰である。これは、St. KNOT 近傍(St. K1)の混合層内の観測データに基 づいている (Lehmann et al., 2005)。 δ^{18} O_{DEEP} につい ては, Lehmann et al. (2005) はキャリブレーショ ン用の標準物質である IAEA-N3に対して22.7‰の値 を使用していたが、ここでは25.6‰ (Böhlke et al., 2003)を使用したため彼らの観測値に2.9‰加えたも のとしている。最適化された硝化の同位体効果は6.2 ‰ (Shigemitsu *et al.*, 2010) であり, (51)式から分 かるように硝化の影響が大きくなればなるほど, 右辺 第一項は値が小さくなり, 第二項は第一項に比べて値 が小さくなる程度が小さい。したがって, Δ (15, 18) は負のアノマリーを持つようになる。

$$\frac{\mathrm{d}[\mathrm{N}^{18}\mathrm{O}_{3}]}{\mathrm{d}t} = V_{\mathrm{Nit0}}T_{f}[\mathrm{NH}_{4}] \frac{(\frac{\partial}{1000})R_{\mathrm{std}}}{1+(\frac{\partial}{1000})R_{\mathrm{std}}} \\ - \left\{\sigma_{\mathrm{PS}}(t, M, \mathrm{NO}_{3}, \mathrm{NH}_{4})T_{f}[\mathrm{PS}]\right. \\ \left. - \left\{\sigma_{\mathrm{PS}}(t, M, \mathrm{NO}_{3}, \mathrm{NH}_{4})T_{f}[\mathrm{PS}]\right. \\ \left. - r_{\mathrm{PS}}T_{f}[\mathrm{PS}]\right\}F_{\mathrm{NEW,PS}}R_{\mathrm{NO3}}^{18}\alpha_{\mathrm{PS,NO3}} \\ \left. - \left\{\sigma_{\mathrm{PL}}(t, M, \mathrm{NO}_{3}, \mathrm{NH}_{4}, \mathrm{Si}(\mathrm{OH})_{4})T_{f}[\mathrm{PL}]\right. \\ \left. - r_{\mathrm{PL}}T_{f}[\mathrm{PL}]\right\}F_{\mathrm{NEW,PI}}R_{\mathrm{NO3}}^{18}\alpha_{\mathrm{PL,NO3}} \\ \left. + E\left(\mathrm{N}^{18}\mathrm{O}_{3d} - \mathrm{N}^{18}\mathrm{O}_{3}\right)\right.$$
(52)

ここで $R_{NO_3}^{18}$ は硝酸塩の $\frac{^{18}O}{^{16}O + ^{18}O}$, $\delta^{18}O_{nit}$ は硝化によっ て供給される硝酸の酸素同位体比の値1.1‰, N¹⁸O_{3,d} および N¹⁸O₃は混合層直下および混合層内での硝酸 の¹⁸O 濃度である。なお, R_{std} には VSMOW の値を用



Fig. 15 Simulated results for $\Delta(15, 18)$ defined in the text. The numbers in the figure indicate the changed nitrification rate at 0°C. The symbol represents the observational datum from Lehmann *et al.* (2005). The datum was obtained not at station KNOT but at station K1 within the Western Subarctic Gyre (WSG), and the uppermost one is used in the figure.

い,植物プランクトンの硝酸塩同化の際の酸素の同位 体分別係数は窒素の場合と同じとした。

Fig. 15に示すように硝化速度が早くなればなるほ ど、Δ (15,18) は低くなり、実測値はわずか1点しか ないものの、生態系モデル内では0°C における硝化速 度を0.030 (d⁻¹) とすると観測値に最も合うように見 える。この値は、西部北太平洋亜寒帯域周辺でこれま で用いられてきた値 (例えば、Fujii *et al.*, 2002; Yamanaka *et al.*, 2004) であり妥当なパラメータ値で ありそうである。このように、濃度データのみから は、生態系モデルを用いても知見を得ることができな いような生物化学的過程の速度を、同位体比データを 用いることで探れる可能性がある。

以上述べたように,生元素の濃度ベースで駆動して いる生態系モデルにそれらの同位体比計算を組み込む ことは,6.1節のように観測データの解析に使用でき るだけでなく,生態系モデル自身のパラメータを決定 するためにも有効となりえるかもしれない。

6.3 生物起源気体の生態系モデルによる予報

その他の応用としては、生物起源気体を生態系モデ ル内で予報する試みが挙げられる。例えば、硫化ジメ チル (DMS) の計算を既存の生態系モデル (Plank-TOM5) に組み込んだ一例として、Vogt *et al.*

(2010) が挙げられる。本研究は,生態系モデルに, DMS, DMS の前駆物質であるジメチルスルフォニオ プロピオネート (DMSP) のうち粒状態であるもの (DMSP_P)と溶存態であるもの(DMSP_d)の計3個 を新たに状態変数として追加した。これらの状態変数 の時間変化が、生態系モデル内で別に予報される栄養 塩や境界条件としての光照度等に依存して時間変化す るように記述されている。さらに亜酸化窒素(N₂O) を生態系モデル内で予報する試みもある (例えば, Suntharalingam et al., 2000)。この場合は、別に予 報されている溶存酸素濃度に N₂O の生成・消滅が依 存しながら時間変化するよう記述されている。このよ うに, 生態系モデル内で予報される炭素, 栄養塩や溶 存酸素、また境界条件としての光照度などに依存する 関数として興味ある生物起源物質の時間変化が記述で きる場合には、DMS や N₂O と同様に生態系モデル内 で予報することができ, 観測値と比較することにより 観測値に影響を与えた原因を探ることができる。

7.まとめ

本総説では、海洋における物質循環研究において生 態系モデルを使用する場合、どのように使用すればモ デルの利点を享受できるのかをまず考えた。次に、生 態系モデルがどのように定式化されているのかを述 べ、その後モデルの利点を生かした実際の研究例を紹 介した。海洋物質循環研究において得られる観測デー タはたいていの場合新しい事実を含むので、筆者自身 は,様々な仮説に基づいて関連する素過程を定式化 し、どの定式化が観測データを最もよく再現するのか を検討するためのツールとして生態系モデルを使用す る事が生物地球化学研究にとっては重要であると考え る。観測データを再現しようとする際、従来の仮説に 基づく定式化では観測データを再現できず、モデルの 定式化を再検討する。その繰り返しによって、次に必 要となる観測データも見えてくる可能性がある。この ような生態系モデルの使用法が、生物が絡む海洋物質 循環研究, すなわち生物地球化学的研究を進める上で 有力な方法論となり得そうである。

謝 辞

広島大学の高橋嘉夫教授,北海道大学の角皆潤准教 授ならびに東京大学の小畑元准教授には本総説を執筆 する機会を与えていただきました。また,北海道大学 の渡邊豊准教授には執筆段階で有意義なご助言をいた だきました。またJAMSTECの和田英太郎博士,愛 媛大学の吉江直樹博士には貴重なご指摘を数多くして いただき,編集担当委員の豊田栄博士からは見落とさ れていた誤りを指摘していただきました。この場を借 りて感謝いたします。

参考文献

- Aita, M. N., Yamanaka, Y. and Kishi, M. J. (2003) Effects of ontogenetic vertical migration of zooplankton on annual primary production - using NEMURO embedded in a general circulation model. *Fisheries Oceanography*, **12**, 284–290.
- Aumont, O. and Bopp, L. (2006) Globalizing results from ocean in situ iron fertilization studies. *Global Biogeochemical Cycles*, **20**, GB2017, doi: 10.1029/2005 GB 002591.
- Böhlke, J. K., Mroczkowski, S. J. and Coplen, T. B. (2003) Oxygen isotopes in nitrate: New reference materials for O-18: O-17: O-16 measurements and observations on nitrate-water equilibration. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, **17**, 1835–1846.
- Casciotti, K. L., Sigman, D. M. and Ward, B. B. (2003) Linking diversity and stable isotope fractionation in ammonia -oxidizing bacteria. *Geomicrobiology Journal*, **20**, 335– 353.
- Droop, M. R. (1968) Vitamin B12 and marine ecology. 4. The kinetics of uptake, growth and inhibition of Monochrysis lutheri. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 48, 689–733.
- Engel, A., Goldthwait, S., Passow, U. and Alldredge, A. (2002) Temporal decoupling of carbon and nitrogen dynamics in a mesocosm diatom bloom. *Limnology and Oceanogra*phy, **47**, 753-761.
- Engel, A., Thoms, S., Riebesell, U., Rochelle-Newall, E. and Zondervan, I. (2004) Polysaccharide aggregation as a potential sink of marine dissolved organic carbon. *Nature*, 428, 929–932.
- Eppley, R. W. (1972) Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fishery Bulletin*, **70**, 1063–1085.
- Fasham, M. J. R., Ducklow, H. W. and McKelvie, S. M. (1990) A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *Journal of Marine Research*, 48, 591– 639.
- Fasham, M. J. R., Sarmiento, J. L., Slater, R. D., Ducklow, H. W. and Williams, R. (1993) Ecosystem behavior at Bermuda station "S" and ocean weather station "INDIA": A general circulation model and observational analysis. *Global Biogeochemical Cycles*, 7, 379–415.
- Fennel, K., Spitz, Y. H., Letelier, R. M., Abbott, M. R. and Karl, D. M. (2002) A deterministic model for N₂ fixation at stn. ALOHA in the subtropical North Pacific Ocean. *Deep-Sea Research Part II - Studies in Oceanography*, 49, 149–174.
- Finkel, Z. V., Quigg, A., Raven, J. A., Reinfelder, J. R., Schofield, O. E. and Falkowski, P. G. (2006) Irradiance

and the elemental stoichiometry of marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, **51**, 2690–2701.

- Fujii, M., Nojiri, Y., Yamanaka, Y. and Kishi, M. J. (2002) A one-dimensional ecosystem model applied to time-series Station KNOT. Deep-Sea Research Part II - Studies in Oceanography, 49, 5441–5461.
- Geider, R. J., MacIntyre, H. L. and Kana, T. M. (1998) A dynamics regulatory model of phytoplanktonic acclimation to light, nutrients, and temperature. *Limnology and Oceanography*, 43, 679–694.
- Glibert, P. M., Biggs, D. C. and McCarthy, J. J. (1982) Utilization of ammonium and nitrate during austral summer in the Scotia Sea. Deep-Sea Research Part A - Oceanographic Reserch Papets, 29, 837–850.
- Granger, J., Sigman, D. M., Needoba, J. A. and Harrison, P. J. (2004) Coupled nitrogen and oxygen isotope fractionation of nitrate during assimilation by cultures of marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, **49**, 1763– 1773.
- Hofmann, M., Wolf-Gladrow, D. A., Takahashi, T., Sutherland, S. C., Six, K. D. and Maier-Reimer, E. (2000) Stable carbon isotope distribution of particulate organic matter in the ocean: a model study. *Marine Chemistry*, 72, 131–150.
- Hurtt, G. C. and Armstrong, R. A. (1996) A pelagic ecosystem model calibrated with BATS data. Deep-Sea Research II Topical Studies in Oceanography, 43, 653–683.
- Ivlev, V. S. (1945) The biological productivity of waters. Usp. Sovrem Biol., 19, 98–120.
- Jiang, J. and Kappler, A. (2008) Kinetics of microbial and chemical reduction of humic substances: Implications for electron shuttling. *Environmental Science & Technology*, 42, 3563–3569.
- Kishi, M. J., Kashiwai, M., Ware, D. M., Megrey, B A., Eslinger, D. L., Werner, F. E., Noguchi-Aita, M., Azumaya, T., Fjii, M., Hashimoto, S., Huang, D. J., Iizumi, H., Ishida, Y., Kang, S., Kantakov, G. A., Kim, H. C., Komatsu, K., Navrotsky, V. V., Smith, S. L., Tadokoro, K., Tsuda, A., Yamamura, O., Yamanaka, Y., Yokouchi, K., Yoshie, N., Zhang, J., Zuenko, Y. I. and Zvalindsy, V. I. (2007) NEMURO - a lower trophic level model for the North Pacific marine ecosystem. *Ecological Modeling*, **202**, 12–25.
- Kishi, M. J., Nakata, K. and Ishikawa, K. (1981) Sensitivity analysis of a coastal marine ecosystem. *Journal of the Oceanographical Society of Japan*, 37, 120–134.
- Klausmeier, C. A., Litchman, E., Daufresne, T. and Levin, S. A. (2004) Optimal nitrogen-to-phosphorus stoichiometry of phytoplankton. *Nature*, **429**, 171–174.
- Keller, K. and Morel, F. M. M. (1999) A model of carbon isotopic fractionation and active carbon uptake in phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 182, 295–298.
- Koeve, W. and Kahler, P. (2010) Balancing ocean nitrogen. Nature Geoscience, 3, 383–384.

- Krishnakumar, K. (1989) Micro-genetic algorithms for stationary and non-stationary function optimization. *Intelli*gent Control and Adaptive Systems, **1196**, 289–296.
- Le Quere, C., Harrison, S. P., Prentice, I. C., Buitenhuis, E. T., Aumont, O., Bopp, L., Claustre, H., Da Cunha, L. C., Geider, R., Giraud, X., Klaas, C., Kohfeld, L. E., Legendre, L., Manizza, M., Platt, T., Rivkin, R. B., Sathyendranath, S., Uitz, J., Watson, A. J. and Wolf-Gladrow, D. (2005) Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Global Change Biology*, **11**, 2016–2040.
- Lehmann, M. F., Sigman, D. M., McCorkle, D. C., Brunelle, B. G., Hoffmann, S., Kienast, M., Cane, G. and Clement, J. (2005) Origin of the deep Bering Sea nitrate deficit: Constraints from the nitrogen and oxygen isotopic composition of water column nitrate and benthic nitrate fluxes. *Global Biogeochemical Cycles*, **19**, GB4005, doi: 10.1029/ 2005 GB002508.
- Matear, R. J. (1995) Parameter optimization and analysis of ecosystem models using simulated annealing: A case study at Station P. Journal of Marine Research, 53, 571– 607.
- Mills, M. M. and Arrigo, K. R. (2010) Magnitude of oceanic nitrogen fixation influenced by the nutrient uptake ratio of phytoplankton. *Nature Geoscience*, 3, 412–416.
- Minagawa, M. and Wada, E. (1984) Stepwise enrichment of ¹⁵ N along food chains: Further evidence and the relation between δ^{15} N and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **48**, 1135–1140.
- Miyake, Y. and Wada, E. (1971) The isotope effect on the nitrogen in biochemical, oxidation-reduction reactions. *Records of Oceanographic Works in Japan*, **11**, 1–6.
- Moore, J. and Doney, S. (2007) Iron availability limits the ocean nitrogen inventory stabilizing feedbacks between marine denitrification and nitrogen fixation. *Global Biogeochemical Cycles*, **21**, GB2001, doi: 10.1029/2006 GB 002762.
- Oschlies, A. and Kahler, P. (2004) Biotic contribution to airsea fluxes of CO₂ and O₂ and its relation to new production, export production, and net community production. *Global Biogeochemical Cycles*, 18, GB1015, doi: 10.1029/ 2003 GB002094.
- Pahlow, M. (2005) Linking chlorophyll-nutrient dynamics to the Redfield N: C ratio with a model of optimal phytoplankton growth. *Marine Ecology Progress Series*, 287, 33-43.
- Platt, T., Gallegos, C. L. and Harrison, W. G. (1980) Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine Research*, **38**, 687 -701.
- Quay, P., Sonnerup, R., Stutsman, J., Maurer, J., Kortzinger, A., Padin, X. A. and Robinson, C. (2007) Anthropogenic $\rm CO_2$ accumulation rates in the North Atlantic Ocean from changes in the $^{13}\rm C/^{12}\rm C$ of dissolved inorganic carbon.

Global Biogeochemical Cycles, **21**, GB1009, doi: 10.1029/2006 GB002761.

- Quigg, A., Finkel, Z. V., Irwin, A. J., Rosenthal, Y., Ho, T-Y, Relnfelder, J. R., Schofield, O., Morel, F. M. M. and Falkowski, P. G. (2003) The evolutionary inheritance of elemental stoichiometry in marine phytoplankton. *Nature*, **425**, 291–294.
- Redfield, A. C., Ketchum, B. H. and Richards, F. A. (1963) The influence of organisms on the composition of seawater. In: *The sea*, 2 (ed. M. N. Hill), Wiley Interscience, 26– 77.
- Sarmiento, J. L. and Gruber, N. (2006) Organic matter production. In: Ocean Biogeochemical Dynamics, Princeton Univ. Press, 102–172.
- Sarmiento, J. L., Slater, R. D., Fasham, M. J. R., Ducklow, H. W., Toggweiler, J. R. and Evans, G. T. (1993) A seasonal three-dimensional ecosystem model of nitrogen cycling in the north Atlantic euphotic zone. *Global Biogeochemical Cycles*, 7, 417–450.
- Schartau, M., Engel, A., Schroter, J., Thoms, S., Volker, C. and Wolf-Gladrow, D. (2007) Modelling carbon overconsumption and the formation of extracellular particulate organic carbon. *Biogeosciences*, 4 433–454.
- Schmittner, A., Oschlies, A., Matthews, H. D. and Galbraith, E. D. (2008) Future changes in climate, ocean circulation, ecosystems, and biogeochemical cycling simulated for a business-as-usual CO₂ emission scenario until year 4000 AD. *Global Biogeochemical Cycles*, **22**, GB1013, doi: 10.1029/2007 GB002953.
- Shigemitsu, M., Narita, H., Watanabe, Y. W., Harada, N. and Tsunogai, S., (2007) Ba, Si, U, Al, Sc, La, Th, C and ¹³C/¹² C in a sediment core in the western subarctic Pacific as proxies of past biological production. *Marine Chemistry*, **106**, 442–455.
- Shigemitsu, M., Watanabe, Y. W. and Narita, H. (2008) Time variations of δ^{15} N of organic nitrogen in deep western subarctic Pacific sediment over the last 145 kyr. *Geochemistry Geophysics Geosystems (G 3)*, Q10012, doi: 10.1029/2008 GC001999.
- Shigemitsu, M., Watanabe, Y. W. and Narita, H. (2009) Sedimentary inorganic nitrogen and its isotope ratio in the western subarctic Pacific over the last 145 kyr. *Journal* of Oceanography, 65, 541–548.
- Shigemitsu, M., Yamanaka, Y., Watanabe, Y. W., Maeda, N. and Noriki, S. (2010) Seasonal characteristics of the the nitrogen isotope biogeochemistry of settling particles in the western subarctic Pacific: a model study. *Earth and Planetary Science Letters*, 293, 180–190.
- Sigman, D. M., DiFiore, P. J., Hain, M. P., Deutsch, C., Wang, Y., Karl, D. M., Knapp, A. N., Lehmann, M. F. and Pantoja, S. (2009) The dual isotopes of deep nitrate as a constraint on the cycle and budget of oceanic fixed nitrogen. *Deep-Sea Research I*, **56**, 1419–1439.
- Sigman, D. M., Granger, J., DiFiore, P. J., Lehmann, M. M.,

Ho, R., Cane, G. and van Geen, A. (2005) Coupled nitrogen and oxygen isotope measurements of nitrate along the eastern North Pacific margin. *Global Biogeochemical Cycles*, **19**, GB4022, doi: 10.1029/2005 GB002458.

- Six, K. D. and Maier-Reimer, E. (1996) Effects of plankton dynamics on seasonal carbon fluxes in an ocean general circulation model, *Global Biogeochemical Cycles*, 10, 559– 583.
- Smith, S. L. and Yamanaka, Y. (2007) Optimization-based model of multinutrient uptake kinetics. *Limnology and Oceanography*, 52, 1545-1558.
- Somes, C. J., Schmittner, A., Galbraith, E. D., Lehmann, M. F., Altabet, M. A., Montoya, J. P., Letelier, R. M., Mix, A. C., Bourbonnais, A. and Eby, M. (2010) Simulating the global distribution of nitrogen isotopes in the ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 24, GB4019, doi: 10.1029/ 2009 GB003767.
- Steele, J. H. (1962) Environmental control of photosynthesis in the sea. *Limnology and Oceanography*, 7, 137–172.
- Suntharalingam, P., Sarmiento, J. L. and Toggweler, J. R. (2000) Global significance of nitrous-oxide production and transport from oceanic low-oxygen zones: A modeling study. *Global Biogeochemical Cycles*, 14, 1353–1370.
- Sutka, R. L., Ostrom, N. E., Ostrom, P. H. and Phanikumar, M. S. (2004) Stable nitrogen isotope dynamics of dissolved nitrate in a transect from the North Pacific Subtropical Gyre to the Eastern Tropical North Pacific. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 68, 517–527.
- Tagliabue, A. and Bopp, L. (2008) Towards understanding global variability in ocean carbon-13. *Global Biogeo*chemical Cycles, **22**, GB1025, doi: 10.1029/2007 GB

003037.

- Toggweiler, J. P. (1993) Ocanography Carbon overconsumption. Nature, 363, 210–211.
- Vallina, S. M. and Le Quere, C. (2008) Preferential uptake of NH₄⁺ over NO₃⁻ in marine ecosystem models: A simple and more consistent parameterization. *Ecological modeling*, **218**, 393–397.
- Vogt, M., Vallina, S. M., Buitenhuis, E. T., Bopp, L. and Le Quere, C. (2010) Simulating dimethylsulphide seasonality with the Dynamic Green Ocean Model PlankTOM5. *Journal of Geophysical Research*, **115**, C06021, doi: 10.1029/2009 JC005529.
- Walsh, J. J. and Dugdale, R. C. (1972) Nutrient submodels and simulation models of phytoplankton production in the sea. In: *Nutrients in Natural Waters* (ed. J. Kramer and H. Allen), Wiley, 171–191.
- Weber, T. S. and Deutsch, C. (2010) Ocean nutrient ratios governed by plankton biogeography. Nature, 467, 550– 554.
- Wroblewski, J. (1977) A model of phytoplankton plume formation during variable Oregon upwelling. Journal of Marine Research, 35, 357–394.
- Yamanaka, Y., Yoshie, N., Fujii, M., Aita, M. N. and Kishi, M. J. (2004) An ecosystem model coupled with nitrogensilicon-carbon cycles applied to station A7 in the Northwestern Pacific. *Journal of Oceanography*, **60**, 227–241.
- Yoshikawa, C., Yamanaka, Y. and Nakatsuka, T. (2005) An ecosystem model including nitrogen isotopes: perspectives on a study of the marine nitrogen cycle. *Journal of Oceanography*, **61**, 921–942.

Ocean biogeochemical research with an ecosystem model

Masahito Shigematsu* and Yasuhiro Yamanaka*

* Faculty of Environmental Earth Science, Hokkaido University, Kita-10, Nishi-5, Kita-Ku, Sapporo 060-0810, Japan

The importance of an ecosystem model as a tool to analyse ocean biogeochemical data has recently been increasing. That is because an ecosystem model can be used as a tool (1) to test hypotheses to explain observational data at hand, (2) to combine the generally scarce ocean observations into a more coherent picture and (3) to indirectly obtain some information about immeasurable process by a data-assimilative approach. In this review, we first show the basic model equations to construct a relatively simple ecosystem model. Then, we introduce some researches which use the above usefulness of an ecosystem model when analyzing ocean biogeochemical observational data. After that, we also briefly review the present large-scale biogeochemical circulation models because our ultimate aim in the ocean biogeochemistry is to clarify the dynamics of bioelements in the whole ocean. Finally, we show the other ways of using an ecosystem model, such as one including bioelement isotopes and biogenic gases.

Key words: ocean, biogeochemistry, ecosystem model, biogeochemical data analysis