

生態系モデルを用いた南極海の有殻翼足類 の動態に関する研究

理学研究科 生命環境科学専攻

指導教員 佐々木 洋 教授

DL21-0001 E 今野 賢

平成 26 年 1 月 15 日提出

要旨

本研究では、南極海における低次生産生態系における有殻翼足類の役割の解明に向けての一助として生態系モデルを通して行ったものである。有殻翼足類とは動物プランクトンの1グループである浮遊性巻貝のことであり、一般には優占動物プランクトン群とはならないが、寒冷海域などにおいて稀に高密度群が出現することが確認されている^{(1), (2)}。

近年、地球規模の環境問題の一つである海洋酸性化が進行する場合、有殻翼足類の生存が危惧されるために、注目され始めている生物群の一つである⁽³⁾。

しかし、酸性化の進行が早いとされる南極海においては、観測の機会が限られていることなどの理由から有殻翼足類の分布、現存量や変動プロセスなど知見が十分ではないため、酸性化が進行した場合のそれらの短期的及び長期的な変動傾向、あるいは減少した場合の生態系全体への波及効果など精度よく予測できる段階にはない。実観測データの乏しい海域の生物群の変動を推定する場合に有効な手段として生態系モデルがある。

モデルは生物群に関する既知のパラメータを選択することで擬似的な海洋生態系を再現することが出来る。そこで本研究では、南極海生態系における有殻翼足類の役割を明らかにするために、比較的単純な生態系モデルを通してその変動の特性について解析を試みた。

本研究の目的は、南極海生態系におけるプランクトン生態系において有殻翼足類がどのような役割があるか、またその影響をしらべるものである。その方法として有殻翼足類を含めた南極海生態系モデルを作成し、それを基に解析を行う。またそのモデルが適用可能であるかを実観測データと照合して検証することが必要である。その有効性を確認した後に、有殻翼足類の変動を左右する要因は何か、またどのような生物群に影響を与えるかを明らかにすることである。

本研究で作成したモデルは、先行研究の中から北西太平洋生態系を対象とした NEMURO モデル⁽⁴⁾ を参考としたボックスモデルである。南極海の生態系モデルは、有殻翼足類を中心として、餌生物である植物プランクトン群、餌を競合する植食性動物プランクトン群および肉食性動物プランクトンなどに構成されており、それらの変動をシミュレーションにより再現した。コンポーネント間の物質の輸送速度（摂餌速度、分解速度、死亡速度など）は既知の報告例から適当な値を選択した。

モデルによるシミュレーション実験の結果、植物プランクトン、小型動物プランクトンにおいては実測値との比較により、ほぼ信頼に足るものであると判断されたが、翼足類はパラメータの改善が必要であることが示された。各種のプランクトン変動においては、南極海の夏季である 12 月下旬に大型、小型植物プランクトンピークが出現し、その直後の 1 月上旬に各動物プランクトン群のピークが現れた。これは従来の実観測例と異なってはいない。また有殻翼足類のバイオマスは実観測の最大値ほどに増加する可能性があることを示した。しかし一般には優占するはずの大型カイアシ類のバイオマスを超えるほどのモデル推定値は現実の観測値とは合致しないため、さらに感度分析により再検討を行った。

感度分析実験によれば、高いバイオマスを導いているのは、モデルで設定した有殻翼足類の高い摂食速度と初期バイオマス値の組み合わせであることが分かった。また有殻翼足類による小型植物プランクトン、微小動物プランクトンに対して強い摂食圧が加わることにより、他の植食動物プランクトンの変動に影響していることが確認された。

今回のモデル研究によって、数ヶ月の期間、有殻翼足類を含めたプランクトン生態系の変動を再現したモデルを開発できたと思われる。また過去の報告例の最大値に匹敵するバイオマスが出現する可能性が示された。初期バイオマスと摂食速度の適正值を使用した場合、バイオマスピークの出現時期（2～3 月）も過去の報告例とほぼ一致することが確認された。有殻翼足類は、効果的な微

細食者であるため、小型の植物プランクトンなど小型の餌生物に対する影響が大きいことが確認された。

本研究により作成されたモデルは、まだ修正や改善が必要であるが、今後、より広範囲で長期的なモデルに発展させるための基礎情報を提供することができたと考えている。

目次

1. 序論
 - 1-1. 生態系モデル研究の背景
 - 1-2. 南極海及びその生態系の特徴
 - 1-3. 南極海における有殻翼足類の研究
2. モデル作成と解析方法
 - 2-1. NPZD モデルの概要と構成要素
 - 2-2. 変動方程式とパラメータ
 - 2-3. 初期値
 - 2-4. 感度分析とその方法
3. 結果と考察
 - 3-1. モデルのシミュレーションが示した各生物群の変動
 - 3-2. モデルの検証
 - 3-3. 感度分析
4. まとめと今後の課題
5. 謝辞
6. 引用文献
7. 付図表及びプログラムコード

1. 序論

1-1. 生態系モデル研究の背景

海洋生態系は物理的環境要因、化学的環境要因、各栄養段階にある複数生物群の活動など様々なプロセスの複雑な相互作用によって変動している。それらすべての要因を個別に直接観察することは可能だが、相互の関連が明らかにならない限り、時系列的な変動傾向を予測することはできない。そこで、Riley⁽⁵⁾ は単純な数学的モデルを用いて、環境要因相互の関連を推定して、主要生物群集の変動の再現を試みた。北米東海岸のジョージス湾において植物プランクトンの年変動 (PP) を定量的に再現することを目的として、水温 (T)、栄養塩濃度 (N : 硝酸塩, P : リン酸塩) 、動物プランクトン生物量の観測データ (Z) を使用して多重回帰分析を行った。

$$PP = -153T - 120P - 7.3N - 9.1Z + 6713 \dots \dots \dots \quad (1)$$

(1)により、植物プランクトンの変動は、複数環境要因の変動の総合的な結果に依存して変動することを数式上は示すことができた。しかし、個別の環境要因間の因果関係を明らかにすることを意図していないため、他の海域への適用などは難しいことが分かった。

Riley の次のモデル⁽⁶⁾ では各生物群の変動を再現するために微分方程式を導入した。植物プランクトン総生物量(P)を例にすれば、その時間的な変動が、植物プランクトンの初期細胞数(N)、光合成による増殖(Ph)、呼吸による減少(Re)、捕食者による減少(Gr)などで表現されることを示した。

$$\frac{dP}{dt} = N(Ph - Re) - Gr \dots \dots \dots \quad (2)$$

構成する変動パラメータの一つである光合成速度においては、すでに研究例のある光合成一光 (P-I) 曲線式などを導入すれば生物量を定量的に再現することが可能であることを意味する。光合成など個別の変動過程は、光環境が異なる場合にはその海域に特有の P-I 関連の係数などを与えればよいため、修正は容易である。個々の要因の変動については、より詳細なデータや数式の改良の必要はあるが、(2)は一般式として用いられることになった。

Fasham et al⁽⁷⁾は前述の構成要素に加えてさらにデトライタス（糞、死体、生物由来の破片など非生体粒状有機物の総称）を加えた NPZD (Nutrient:栄養塩、phytoplankton:植物プランクトン、Zooplankton:動物プランクトン、Detritus:デトライタス) モデルを開発した。植物プランクトンに対する栄養塩の供給に限定せず、他の従属栄養動物群による栄養塩のフィードバックが加わり、物質の循環を観察できるようになった。さらにコンピュータの発達により、基本構成要素（コンパートメント）の多様化（プランクトンの種類など）、またコンパートメント間の関係（パラメータ）の複雑化に対応して、従来よりも短時間で高度な解析が可能となってきた。

Kishi et al⁽⁴⁾ は、Fasham et al⁽⁸⁾ のモデルを参考に、北西太平洋の広範囲海域を対象として、主要なプランクトン生物群を中心の生態系モデルを提案した。さらに動物プランクトンの季節的鉛直移動（大型動物プランクトンが秋季に下層へ移動し、春に上層に戻る行動）などを変動要因に加えて拡張させた NEMURO モデルを開発した。これによって寒冷海域の季節ごとの植食性動物プランクトンの優占種の変動や、春季の大増殖（ブルーム）を再現することに成功した。この NEMURO モデルは、新たにコンパートメントを加えることや、パラメータを変更するなど比較的容易に修正できるため、他海域への適用が可能である。本研究の対象海域が南極海であり、NEMURO モデルの対象海域である北西太平洋とは寒冷海域という共通点がある。優占するプランクトンや生態系の構造、コンパートメント間のパラメータも近似している部分は適用可能であるため、この NEMURO モデルをベースにして、新たなモデル構築を試みた。

1-2. 南極海及びその生態系の特徴

図 1 は南極海の海洋構造の概要を示している。南緯 40 度(40°S)付近に亜熱帯収束線、40°S から 50°S の間に亜南極前線、50°S 周辺に南極前線が存在し、この南極前線以南が南極海と呼ばれ、また亜熱帯収束線以南の海域が南大洋と呼ばれている⁽⁹⁾。

南極海のプランクトン生態系としては、植物プランクトンの場合には珪藻類

が優占するが多く、クリプト藻類およびハプト藻類など多種存在する。動物プランクトンは、主に微小動物プランクトン、カイアシ類、オキアミ類およびゼラチン質プランクトンによって構成されている。オキアミ類は南極海生態系において鍵種とされることが多いが、分布における強い不均一性が特徴である。ハプト藻類及びクリプト藻類などの小型植物プランクトングループは南極海の南部海域においては優占しないため大型のカイアシ類やオキアミ類などには摂食されず、主に微小動物プランクトンに摂食されると言われている⁽¹⁰⁾。

1-3. 南極海における有殻翼足類の研究

有殻翼足類とは、動物プランクトンの1グループである浮遊性巻貝のことであり、一般には優占動物プランクトン群とはならないが、寒冷海域などにおいて稀に高密度群が出現することが確認されている⁽¹⁾⁽²⁾。近年、地球規模の環境問題の一つである海洋酸性化が進行する場合、有殻翼足類の炭酸カルシウムの殻の溶解が進行しその生存が危惧されるために⁽³⁾、注目され始めている生物群の一つである。高橋⁽¹³⁾ や鈴木⁽¹⁴⁾ は過去十数年の南極海における有殻翼足類やカイアシ類の個体数を調査した結果、有殻翼足類は平均的にはカイアシ類の10 %ほどの個体数であるが、稀にカイアシ類に相当する個体数が確認されることを示した。有殻翼足類の優占群である *Limacina* 属においても、それらの生態系における働きについては知見が十分ではないため、酸性化が進行した場合のそれらの短期的及び長期的な変動傾向、あるいは減少した場合の生態系全体への波及効果など精度よく予測できる段階にはない⁽¹¹⁾。

秋葉⁽²⁾によれば、有殻翼足類は南極海の夏季（1月）においては、先行研究（高橋、2012）⁽¹³⁾における最大値に匹敵する現存量を複数例観測した。またセディメントトラップを用いた調査によって、秋季（2～3月期）にバイオマスが最大となり、生物ポンプ（植物プランクトンが水中の二酸化炭素を取り込み、光合成によって作られた炭素が種々の植食性のプランクトンによる摂食等によって有光層以深へ輸送される作用である⁽¹²⁾）への貢献度も相対的に高まる可能性があると予想した。このことは酸性化によって有殻翼足類が減少した場合、

生態系内での物質輸送への影響が大きい可能性があることを意味している。

秋葉⁽²⁾が指摘したように、南極のプランクトン生態系の中で翼足類が優占することは少ないが、採集の時期や海域を適切に選択することにより、従来の現存量報告値よりも高い可能性があるということは注目に値する。つまり既報値よりも現存量が高いならば、翼足類の生態系内の働きが従来の推定を上回る可能性があるからである。これらを確認するためには、数少ない実測値から外挿するだけでなく、モデルを用いた推定も有用であると考えられる。今後、海洋酸性化など、将来広範囲にわたる環境変動が予測される場合、地球規模のモデルに対して南極海の局所的モデル情報が有用であると思われる。

本研究では従来の NPZD モデルに有殻翼足類を導入し、翼足類に関連することが予想される植物プランクトン生物群、他の植食性動物プランクトン群、肉食性動物プランクトンと共に生態系モデルを作成した。本研究の目的および方法は以下の通りである。

1. 過去の知見や連續的な観測データが少ない有殻翼足類の変動を予測するために、既存の NEMURO モデル⁽⁴⁾を参考に、南極海における翼足類を導入した生態系モデルを開発する。
2. 夏季から秋季における有殻翼足類生物量の変動を再現し、それらの生物量の極大値や季節的变化の傾向が過去の報告値に合致するかどうかを確認する。
具体的には、有殻翼足類の生物量が先行研究においては⁽¹³⁾稀にしか出現しなかったような高密度に達することがあるかどうか、また先行研究⁽²⁾が実測により示したように、季節的な変動において夏季から秋季（2~3ヶ月期）に生物量の極大が出現するかどうかを確認することである。
3. 夏季から秋季における有殻翼足類生物量の増減に影響を与える要因を明らかにする。上記 2 のような変動が確認された場合に、その変動に影響を与える要因について、感度分析を通して明らかにする。

2. モデル作成と解析方法

2-1. NPZD モデルの概要と構成要素

本研究では、栄養塩(Nutrient)、植物プランクトン(Phytoplankton)、動物プランクトン(Zooplankton)、デトライタス(Detritus) の変動を用いたNPZD型のモデルを使用しており、単位体積当たりの有機炭素量 (mg C m^{-3}) を変動の基本単位とした。図3 は本研究においてモデルを用いたコンピューターシミュレーションを実行するために想定された南極海の生態系を構成する主要な要素および炭素輸送の概要図である。Walker et al. ⁽¹⁰⁾ によれば、植物プランクトンとしてハプト藻類、クリプト藻類、植食性動物プランクトンとしてそれらを翼足類、カイアシ類などが摂食し、糞粒や死骸がバクテリアに分解され溶存無機炭素へと進んでいる。溶存無機炭素の植物プランクトンへのフィードバックは想定されていない。本研究のモデルの構成要素 (コンパートメント) は一部、Walker et al. ⁽¹⁰⁾ の生態系の構成を参考とした。本モデルは大型植物プランクトン (PL: phytoplankton large)、小型植物プランクトン (PS: phytoplankton small)、成体および幼生翼足類 (PtA: pteropod adult, PtJ: pteropod juvenile)、大型カイアシ類 (ZL: zooplankton large)、小型カイアシ類 (ZS: zooplankton small)、微小動物プランクトン (ZM: microzooplankton)、肉食プランクトン (ZP: predatory zooplankton)、粒状有機炭素 (POC: particulate organic carbon)、溶存無機炭素 (DIC: dissolved inorganic carbon) の10種類により成り立っている。

本研究のNPZDモデルにおいては、表層水柱 (0-30m) を一つのボックスに設定し、各コンパートメントの変動を再現した。植物プランクトンの光合成による無機炭素の吸収および呼吸による無機炭素への加入を適用している。それ以外の炭素の流れは、生物間においては摂食過程 (植食) 、捕食過程 (肉食) に伴って生じる。シミュレーションの実行は夏季 (12月1日) から始め、4月30日に終了させた。

植物プランクトンおよび動物プランクトンの生物炭素量（バイオマス）を変動させる要因（複数の変数）を組み込んだ微分方程式を作成した（表2, 4）。これらを差分方程式にして一秒ごとのステップで演算を行った。演算結果は一時間ごとの結果をCSVファイルで出力し、表計算ソフトのEXCELによって可視化した。使用言語はFortran 90であり、記述したプログラム言語をgFortran によってコンパイルした。Fortranを使用した理由としては、比較的習得が容易であること、数学的な関数が多いこと、そして生態系モデルにおいて参考としているNEMURO モデル⁽⁴⁾がこの言語を使用しているためである。

2-2. 変動方程式とパラメータ

モデルのシミュレーションに使用したすべての変動方程式およびパラメータ、定数などは表 1,2 に示した。シミュレーションの計算においては、植物プランクトンバイオマスの初期値にはJARE 52航海（第52次南極地域観測隊による海鷺丸を使用した南極海調査航海のこと）で、 60°S 、 110°E 付近における海洋観測を実施している、（橋田他⁽¹⁵⁾）で係留観測装置（佐々木他⁽¹⁶⁾）により観測された12月7日の水深約28mのクロロフィルの蛍光度の実測値をもとにして炭素換算した値を使用した。当海域の2010年12月末から2011年1月初めに観察された、 110°E 線上の0-100m層のクロロフィルa 濃度の鉛直分布図によると（図3）、 60°S においては顕著な亜表層極大は見られず、0-50m間はほぼ均一である。また、塩分濃度の鉛直分布においては、0 m から40 mまで33.9 PSUでほぼ一定であった。この海域においては0-30mの水柱の植物プランクトン濃度はほぼ一定であると考えられる。そこで本研究のモデルにおける植物プランクトンバイオマスの濃度は0-30m水柱における平均値として考えた。クロロフィルを炭素に換算するために、炭素：クロロフィル比（POC/ Chl a）は30を用いた。

植物プランクトンバイオマスの変動において、増加要因としては植物プランクトン自身の光合成、減少要因としては植物プランクトンの自然死亡（沈降消失）、呼吸、そして動物プランクトンによる摂食である（表 2）。光合成速度の式には、光飽和モデル（Saturation models⁽¹⁷⁾）を参考にしており、最大光合

成速度と至適光量に対しての現在の光量の割合を乗じたものである（表4、図5）。光合成の制限要因として光量と無機炭素を適用している。しかし、無機炭素は海水中に潤沢にあるので実質的には光制限になっている。通常は栄養塩を制限要因として式に組み入れるが、一般に南極前線以南の南極海においては栄養塩は潤沢である。硝酸塩の濃度とその取り込み速度をミカエリスメンテン型の速度論式に当てはめると、この海域においては植物プランクトンの取り込み速度、つまり基礎生産速度を変動させる硝酸塩濃度域よりも高い濃度であるから（高尾ほか、2011）制限要因にはならないと考えられる。

JARE 52 の観測結果によれば、クロロフィル濃度の鉛直分布は（図3）活発な混合のために0から50 mまでほぼ均一であるが、光合成速度を律速する光強度は深度とともに減衰しているはずである。光の減衰係数はJARE52においては12月末においてのみ観測されているため⁽¹⁹⁾、その減衰係数を用いた。水深28mの光強度は係留系の蛍光センサーによる連続測定値が（2010年12月6日～2010年12月31日）あるので⁽²⁰⁾、減衰係数を用いて0-30m間の各深度の光強度が求められる。それらを平均して0-30m間の平均光強度とした。1月以降においては、特定位置（60°S, 110°E）における海表面の大気中の光量を求め、海中に投入時の減衰率 23 %で補正して、海面直下の光量を求めた。深度に伴う光の減衰係数は上記⁽¹⁹⁾の値を使用した。これらから表層水柱内平均光量の季節的变化を求め、植物プランクトンの光合成量の季節的变化を推定した。

動物プランクトンに関しては、南極海の大型の植食性甲殻類動物プランクトンとして、植食性カイアシ類である*Calanoides acutus* を適用した。Hagen and Auel によると⁽²¹⁾ *C. acutus* は夏季においては表層（0～50 m）に存在し、冬季は下層（500～1000m）へと季節的鉛直移動を行なっている。そこで *C. acutus* は夏の終わりである3月後半に中深層へ季節的鉛直移動するように設定した。具体的にはシミュレーションを連続的に計算するために、3月以降カイアシ類のバイオマスの 25 %を約7日間間隔で中深層へ移動させた。この鉛直移動を4回に分けて全バイオマスを表層から移動させ、3月中に表層のバイオマスを 0.0 mg C m^{-3} とした。小型の植食性甲殻類動物プランクトンには小型カイアシ類の *Oithona*

属を想定した。微小動物プランクトンには纖毛虫類 (ciliate)を想定し、小型の植物プランクトンを摂食するように設定した。肉食プランクトンとしてクラゲ類などのゼラチン質動物プランクトン、甲殻類のオキアミ類、端脚類、稚仔魚類などが考えられるが、ここではゼラチン質プランクトンのサルパ類を想定している。その理由としては、Walker et al.⁽¹⁰⁾ が生態系の中で大型プランクトンの捕食者としてゼラチン質プランクトンを想定している⁽¹⁰⁾。加えて Kishi et al.⁽⁴⁾ の寒冷海域における植食性プランクトンの捕食者としてもゼラチン質プランクトンを想定しており⁽⁴⁾、それに対するパラメータを使用している。サルパ類は肉食性動物プランクトンではあるが、非選択的摂餌を行っているためそれらの餌生物は動物プランクトンだけでなく植物プランクトンを含む様々な餌を対象としているため、本来は雑食性である (Stergiou et al., 2002)。この肉食性プランクトンが捕食および摂食を行う対象は、大型植物プランクトン、大型カイアシ類、翼足類の成体、幼生である。NEMUROモデル⁽⁴⁾においても、肉食性動物プランクトンは同じようにクラゲ類を想定しており雑食性としている。

モデルの設定として、成体および幼生の翼足類、大型動物プランクトンならびに小型動物プランクトンは日周鉛直移動に伴う摂餌の日周性を考慮した。日中は下層に移動し摂食を停止し、夜間は上層へ移動して植物プランクトンを摂食するようにした。また、大型動物プランクトン、小型動物プランクトン、微小動物プランクトン及び肉食性プランクトンには一定の濃度になると摂食、捕食を止めるように最大値を設定した (Ivlev 関数)。これは餌濃度が高くなると飽和状態になり、摂食速度の最大値以上にならない。成体および幼生の翼足類は大型および小型植物プランクトンの双方を摂食するので、植物プランクトンのバイオマス濃度の割合に応じて摂食圧を割り当てた。

動物プランクトンの死亡の関数および死亡率は Fasham et al.⁽⁷⁾ を参考にしている。本モデルにおいても動物プランクトンの密度の増加に伴い死亡率が上昇し、密度が低下すると死亡率も低下するような設定であるが、動物プランクトンはバイオマスの2乗に比例して死亡率が変動するようにした (表4)。また、

植物プランクトンの自然死亡率は植物プランクトンのバイオマスに定数(0.01)を乗じた。

一部の粒状有機炭素はデトライタスとして存在するが、プランクトンの自然死亡(死骸)、排泄(糞)によって増加し、微生物による分解によって減少する。分解消失する粒状有機炭素は溶存無機炭素に加入する。また、デトライタスは上層(0-30m)と下層に分けてあり、小型のプランクトン由来のものは上層ボックス内に留まり、大型のプランクトン由来のものは下層ボックスへ移行する。溶存無機炭素はデトライタスの分解で増加し、植物プランクトンの光合成によって減少する。

2-3. 初期値

シミュレーションを実行する場合の初期値については、植物プランクトンにおいては12月7日にJARE 52の表層係留系のクロロフィルセンサーで観察された蛍光強度値を使用した。これをクロロフィル a 値に換算し、さらに炭素換算した。動物プランクトンの現存量のデータは60°S, 110°Eにおいて1988年以降2007年までJAREによって継続的に採集された試料を用いた。カイアシ類は鈴木⁽¹⁴⁾ がまとめた報告を使い、翼足類は高橋⁽¹³⁾ がまとめた報告の中から平均値を抽出して、初期値として設定した(表6)。

2-6. 感度分析とその方法

モデルを用いたシミュレーションにおいては、用いたパラメータの変動を左右するのは、パラメータ内の係数である。係数が変わることによって、そのパラメータ成分がどの程度に変動するかを確認する必要がある。感度分析とはパラメータを選択して、その中の係数を変化させて、そのパラメータがターゲット(全構成生物群または対象とする生物群)に対して敏感に反応するかどうかを調べる手法である。具体的な方法としては、各グループのバイオマスを変動させる方程式中の摂食速度、排泄速度、被食速度、死亡速度の項があり、そ

それぞれの項の最大摂食速度や死亡定数を変化させる。また、定数としてバイオマス初期値を変える試みも行った。つまり、死亡率と被食速度の定数を変化させた場合、死亡率が一定の割合ずつ減少していくのに対して、被食の項を変動させた場合に急激に変化が見られた場合、その生物のバイオマスを大きく左右している重要な要因は捕食者プランクトンであると解釈できる。

3 結果と考察

3-1. モデルのシミュレーションが示した各生物群の変動

モデルのシミュレーションにより得られたすべての生物群の変動を図 6-a に示した。大型植物プランクトン (PL) 及び小型植物プランクトン (PS) が 12 月下旬にピークを迎えており、その後大型カイアシ類 (ZL) や肉食プランクトン (ZP) がピークを迎える。PL および PS のピークの約一週間後 (1月 7 日ころ) に翼足類の成体 (PtA)、幼生 (PtJ) がピークを迎えており、その後、1 月下旬から PL, PS, ZS, ZM, ZL, PtA, PtJ, ZP のバイオマスは減少傾向を示しているが、ZL は 3 月から 4 月にかけて季節的鉛直移動によって表層から消失する。PL と PS 及びカイアシ類以外の動物プランクトン (PtA, PtJ, ZP) は 3 月以降においては顕著な減少は示さない。小型カイアシ類及び微小動物プランクトンは初期値から顕著な変動は示していない。

図 6-b は PL, PS の変動を図 6-a から抽出して示したものである。大型植物プランクトンは 25 日経過後にピークを迎え、その値は約 40 mg C m^{-3} である。小型植物プランクトンは 30 日後にピークを迎え、その値は約 12 mg C m^{-3} である。その後は 1 月中旬まで緩やかに減少している。

図 6-c は ZS と ZM の変動を示した。両者とも 1 月上旬、つまり植物プランクトンのピーク後に最大値に達した。ZS および ZM の最大値はそれぞれ 1.3 mg C m^{-3} , 0.9 mg C m^{-3} である。図 6-d は大型カイアシ類の変動を示した。大型カイアシ類の最大値は初期値であり (15.7 mg C m^{-3})、12 月は 15 日後の約 9 mg C m^{-3} に至るまで減少傾向であるが、その後バイオマスは回復し (約 12 mg C m^{-3})、

再び減少する。

図 6-e は PtJ と PtA 及び ZP の変動を示したものである。PtJ は 1 月上旬にピークを迎える、その時の値は約 15 mg C m^{-3} である。PtA も同様、1 月上旬にピークを迎える、約 10 mg C m^{-3} となる。ZP はサルパ類を想定しているため、その摂餌様式から、植物プランクトンと動物プランクトンの両方を捕食している。初期値が最も高く(約 8.15 mg C m^{-3})、その後 12 月後半に回復する(約 7 mg C m^{-3}) 傾向が見られる。

全体の傾向として、光量のピークに当たる 12 月後半に PL と PS バイオマスの極大がみられ、その直後に複数の植食性動物プランクトン群 (ZL, ZS, ZM, ZpA, ZpJ) のピークが出現している。最初にバイオマスのピークを迎えるのが ZL や ZP である。12 月中旬から下旬の PL と PS の増大傾向と水深 30m 付近の光量の関係を見ると(図 5)、光量は 12 月上旬に最も高く、その後徐々に減少傾向を示している。光量は南半球においては 12 月 20 日頃にピークを迎えるはずだから、光量に光合成速度が制限されている PL, PS の純生産は減少するはずである。しかしバイオマスは 12 月の後半にかけて増大していた。この理由として以下のことが考えられる。1つは 30m 層の光量の絶対値は減少しているが、飽和光量以上であるため光合成を行うのに十分であったことである。2つ目としては ZL, ZS の摂食圧の低下である。夏季の間は日照時間が長いため、日周鉛直移動において ZL と ZS は下層にいる時間が長いことにより 1 日当たりの摂食時間が短いことが要因であると考えられる。ZL と ZS の摂食速度は餌である PL と PS の濃度に依存するため、PL と PS 初期値が低い場合には摂食圧が低い。PL と PS の光合成速度と ZL と ZS の摂食速度の量的バランスが前者に傾いた場合には、水柱内に蓄積されてバイオマスが増加したと考えられる。

ZL は長期観測の平均値に従って⁽¹⁴⁾、動物プランクトンの中では高い初期値を設定した。そのためシミュレーションの初期の段階では優占種として PL と PS への摂食圧が高い。ZP の場合は設定上雑食性としているため、現存量の高い PL や ZL を摂食及び捕食しているため ZL 同様 12 月の中旬から下旬にかけてピークを迎えたと考える。また、このモデルの結果では PtA, PtJ は ZL のバイオマス

を上回っている。これは式中に設定した摂食速度の最大値を選択していることが原因の一つであるが、このPtA, PtJ の高いバイオマスについては感度分析の章で考察する。

3-2. モデルの検証

作成したモデルが、想定している海域の生態系を再現しているかどうかを検証する必要がある。そこでこの海域周辺で観測された実測値との比較を行った。植物プランクトン生物量 (PL+PS) は JARE52 (第52次南極地域観測隊) において、複数のセンサーを装備した短期表層係留系による約20日間の連続観測から得られたクロロフィル蛍光強度の実測値から推定して比較した。表層係留系は 60°S , 110°E 付近に投入してラグランジアン観測を行ったものである(図 7)。係留系が同一水塊内にとどまっていたとすれば、水塊内の PL, PSバイオマスの変化は、制限要因である光量、および植食性動物プランクトン群 (ZL, ZS, ZM, PtA, PtJ) の摂餌活動によってのみ変動しているはずである。この観測で得られた水深30m付近の光量 (PAR : 光合成有効放射) 、クロロフィル蛍光の実測値を使用して、モデル推定値と比較した。

図 8 はモデルで計算された植物プランクトンのバイオマス (PL + PS) と蛍光強度実測値から求めた植物プランクトン濃度との比較のグラフである。数日間の間隔で PL, PS の生物量は変動しており前半から徐々にバイオマスが増加し、20日目を境にして後半には減少しているという全体的な変動傾向は近似している。また、モデル推定値と実測値における植物プランクトンバイオマスが濃度のオーダーとしてもほぼ合致している。しかし、実測値においては数日間のスケールで植物プランクトンバイオマスが変動していることが観察されているが、これはモデルでは再現されていない。実測値においてこのような短期的変動がみられるのは、ラグランジアン実験を通してほぼ同一水塊中の観測を継続したはずであるが、小規模の植物プランクトンバイオマスの変動が生じていたことを示している。小規模変動として、混合過程などによる成層化の強弱の程度、または栄養塩、微量金属などの局所的供給増加などが考えられる。この

ような短期的、局所的物理的プロセスが関与しているならば、塩分や水温の変化などで観察することは不可能ではないが、その変動をモデルには組み込むことは難しいと思われる。他の先行研究で得られた実測値と比較すると、Fitch et al.,⁽²²⁾ が南極海表層において夏から冬にかけて（12月から3月まで）の植物プランクトン由来のPOCの変動傾向と近似していた。

動物プランクトンのモデルにおいて用いられた、南極海における60°S周辺海域で採集されたZLとZSのバイオマス（表7）は鈴木⁽¹⁴⁾ の観察結果である3月初旬の現存量を炭素換算して求めた。これらをモデル推定値と比較するとモデル推定値の ZL は 3.58 mg C m^{-3} であったが、実測値の平均値および標準偏差は $35.00 \pm 31.24 \text{ mg C m}^{-3}$ であり、かなり低い。ZS のモデル推定値は 1.06 mg C m^{-3} は実測の平均値、 $1.22 \pm 1.01 \text{ mg C m}^{-3}$ とほぼ一致している。両者ともに、標準偏差が大きく実測値においても変動が大きいため、モデルはその変動内の値ならば推定が可能だと思われる。これらのことから、モデルによるカイアシ類バイオマス推定はきわめて正確なものではないが、ある程度の信頼性があると考えている。

ZL の代表として採用した*C. acutus* は3月頃に下層1000 m にまで季節的鉛直移動を行い、10月頃に表層に戻ることが知られている⁽²³⁾。しかし*C. acutus* がどのくらいの期間内にどのくらいの個体数が下層へ移動するか、またそれらの中でどのくらいの個体数が再び表層に戻ってくるのか、について定量的な知見はない。しかし、モデルのシミュレーションにおいては、摂食量の大きい ZL がいつ頃、表層から消失するか、については植物プランクトンバイオマスの維持、また他の競合者の生存にとって極めて重要な要素である。本研究のモデルにおいて考慮された季節的鉛直移動行動の設定が適切であったかどうかについての判断は難しいが、考慮が必要なプロセスであると考えている。本研究で作成したモデルに限らず、一年以上を想定した長期的な生態系モデルを作成する場合には、大型カイアシ類の季節的な鉛直移動の定量的な知見が必要であると考える。

有殻翼足類は一般的に夏季の初めにバイオマスが最大となり、夏季後半にそ

のバイオマスが減少している。また翌春に幼生の新規加入がある。モデルにより推定された3月におけるバイオマスの結果 (8.0 mg C m^{-3}) は過去の実測値 (3.19 mg C m^{-3} , 4.32 mg C m^{-3} , $0.04 \text{ mg C m}^{-3} \pm 3.14 \text{ mg C m}^{-3}$; 高橋⁽¹³⁾) と比較すると高い値である。平均値の標準偏差の範囲よりも高いということは実測値の変動の範囲さえも超えているということである。これは、翼足類の現存量測定またはモデルによるバイオマスの推定、あるいは両方において問題がある可能性を示唆している。

高い値になった要因として、一つは翼足類現存量の定量的把握の方法に問題があることである。秋葉⁽²⁾によれば、南極海の季節的海氷域 (60°S 以南)においては、夏季の1月期において高密度 (>1000 個体 m^{-3}) の翼足類 (*Limacina* sp.) が採集されたことを報告している。その平均値は 0.36 mg C m^{-3} 、高橋 (2011) が観察した平均値を超えていた。本来不連続に分布し、集群性のある翼足類だが、採集時期や海域を適切に選択することによって従来の報告値よりも高濃度に存在する可能性を指摘した。加えて、動物プランクトンのサンプルは一般に水深 150 m から鉛直曳きによって採集されており、その平均密度を用いている。カイアシ類や翼足類が表層 30m 以浅に分布が集中している場合には、表層の実測バイオマスはもっと高いはずである⁽²⁾。0-30mのモデル推定値と比較する場合には、0-30mの実測バイオマスと比較することが望ましい。つまりモデルで推定されたバイオマスが高すぎるのではなくて、実測バイオマスが過小である可能性があると思われる。

次にモデルによる推定値の問題も考えられた。翼足類の変動モデルに使用したパラメータの中の係数が過大であるならばバイオマスの過大評価をもたらす可能性がある。同時に高橋⁽¹³⁾の知見で示されたカイアシ類に匹敵するバイオマスの再現も確認されたため実際にカイアシ類と同様、この海域では有殻翼足類の存在はプランクトン生態系において重要な機能を有している可能性を示唆している。次章では感度分析を通して有殻翼足類のバイオマスを左右する要因は何か、また、過去の平均値よりも过大となった原因について議論する。

3-3. 感度分析

図9は本研究で作成した（削除：NPZD）ボックスモデルから翼足類を除いたシミュレーション結果と翼足類を含めたシミュレーション結果を比較したものである。この実験の目的は翼足類が生態系内に存在する場合、他の生物群に対してどのような影響を及ぼしているかについて、確認するためである。PLに対する影響を例にすると、PtA, PtJ が存在しない場合そのピーク値が約 50 mg C m^{-3} に達しているが、そのピークの時期はシミュレーション開始から33日後である。PS の場合、PtA, PtJ が存在しない場合のピークの値は約 31 mg C m^{-3} であり、そのピークの時期は開始から65日後である（図9）。PtA, PtJ が存在する場合の PS のピーク値は約 14 mg C m^{-3} であり、そのピークの時期は開始から30日後である（図9）。PL の場合、PtA, PtJ が存在する場合と存在しない場合とのバイオマス及びピークの時期の差は小さいが、PS の場合そのピークの値や時期に大きな差が生じた。

図10は南極海における20年間の翼足類現存量⁽¹³⁾をバイオマスに換算して、その平均値（本モデルの初期値に使用した値）と最大値、最小値を初期値に設定した場合の翼足類バイオマスの変動傾向を確認したものである。この目的は、翼足類の初期値が後の翼足類の変動に影響を与えるかを調べたものである。初期値によって大きく変動する場合、翼足類の前年の越冬後の生存率によって翌年の翼足類の変動が決定されることを示すことになる。

図8-a に PtJ の変動を示した南極海における翼足類のバイオマス初期値の平均値、最小値、最大値はそれぞれ 0.36、0.01、 4.74 mg C m^{-3} である。初期値最大の場合、PtJ のピークが早く訪れ（1月7日）、その最大値は約 13 mg C m^{-3} である。初期値が最小の場合、PtJ のピークが遅れて現れ、その最大値は約 16 mg C m^{-3} である。このとき初期値バイオマスが最小の場合に、ピーク時に最大のバイオマスを達成させた。

PtA（図10-b）の場合、前述の通り、12月中旬から幼生群集の一部が成体に移行することを想定しているので、それらの加入率によってその後の成体バイオマスが左右される可能性に注目して幼生の初期値の変動によるその後の翼足類

成体の変動観察を試みた。初期値バイオマスとして平均及び最小値を用いた時の PtA バイオマスのピーク時の値は約 10 mg C m^{-3} 、一方、初期値が最大のときはピーク時に約 9.5 mg C m^{-3} に達した。

図11 は翼足類の摂食圧を変動させた場合のバイオマスの変動を確認する実験である。本モデルのシミュレーションに使用した基準値はPakhomov et al.⁽²⁴⁾に示されている翼足類の摂食圧 $701.6 \text{ ng (pigm) ind}^{-1} \text{ day}^{-1}$ であるが、過去の報告例中の最大値である。一方、Perissinotto⁽²⁵⁾ が示した値 $51.0 \text{ ng (pigm) ind}^{-1} \text{ day}^{-1}$ を最小値として採用した。これらの値は消化管内色素量を指標としているためそれらの値を炭素重量換算した。

図11-a は PtA の結果で、摂食圧最大値の場合にピーク時のバイオマスは約 10 mg C m^{-3} で、ピークを迎える時期はシミュレーション開始40日後である。一方、摂食圧に最小値を使用した場合、ピークは約60日後に見られる。ピーク時のバイオマスの最大値（約 6 mg C m^{-3} ）は前者に比べて低い値である。図11-b は PtJ の結果である。摂食圧最大値の場合バイオマスは最大で約 15 mg C m^{-3} 前後で、ピークを迎える時期は開始後40日である。一方、摂食圧最小値を適用した場合、ピークは約60日後に出現し、最大値は約 7 mg C m^{-3} となり、前者に比べて50%以上低い値である。

図11-c は PtA, PtJ の摂食速度の最大値と最小値を適用した場合の ZL の変動を調べたものである。この実験の目的は、翼足類の摂食速度を変化させた場合、生態系の他の生物群に対してどの程度影響しているかを確認するためである。PtA, PtJ の摂食圧が最小の場合、ZL のバイオマスは最大で約 20 mg C m^{-3} 前後となるが、PtA, PtJ の摂食速度が最大の場合、ZL のピークの値は約 11 mg C m^{-3} である。前者と比較すると約50%程差が生じる。また、ピークを迎える時期は1週間以上遅れた。

図11-d はPtA, PtJ の摂食速度を変えた場合の ZM のバイオマス変動を調べたものである。PtA, PtJ の摂食圧最大値の場合いずれもバイオマスは最大で約 0.9 mg C m^{-3} 前後で、ZM がピークを迎える時期は開始から約30日後である。一方、PtA, PtJ の最小値を適用した場合、ZM のピークは1ヶ月以上遅れ、最大

値の約 1.7 mg C m^{-3} は前者に比べて高い値であった。変化の割合はZLとZSよりも高い。

図12-aは ZP の種類及びそれら肉食者の捕食速度を変化させた場合の PtA, PtJ と ZP のバイオマスの変動を確認した実験である。サルパ類などのゼラチン質動物プランクトンを採用した場合には 0.2 day^{-1} ⁽⁴⁾、オキアミ類を使用した場合は摂食速度 0.4 day^{-1} ⁽²⁶⁾、および 0.8 day^{-1} ⁽²⁷⁾ を適用した。3つのパターンとも PtJ のバイオマスピークは約 14 mg C m^{-3} であった。図12-b は同じように ZP の捕食圧の違いに起因する翼足類成体バイオマスの変動を示したものである。3パターンとも PtA のピークは約 10 mg C m^{-3} 前後であった。ZP による捕食の違いによる PtA バイオマスに与える影響は小さかった。

次に、ZP の捕食速度を変えた場合に ZP 自身のバイオマスはどのように変化しているかを調べてみた (図 12-c)。それぞれゼラチン質プランクトンとオキアミ類 (それぞれ摂食速度: 0.4 day^{-1} 、 0.2 day^{-1}) を適用した場合、ゼラチン質プランクトンとオキアミのバイオマスに大きな差が見られず、 7 mg C m^{-3} 前後である。オキアミがより高い摂食速度 (0.8 day^{-1}) を有する場合においても、そのバイオマスは約 9 mg C m^{-3} とやや高くなるが、ピークも一週間ほど後に出現する。

図13 は、PtJ の死亡速度を変えてその影響を確認した実験の結果である。プランクトンの死亡率は2章のモデル作成法で述べたとおり、死亡速度の定数とバイオマスの2乗で成り立っており、それぞれ $0.01 (\text{mg C m}^{-3})^{-1} \text{ day}^{-1}$, $0.02 (\text{mg C m}^{-3})^{-1} \text{ day}^{-1}$, $0.04 (\text{mg C m}^{-3})^{-1} \text{ day}^{-1}$ を使用した。基準となる値 0.01 は Fasham et al.⁽⁷⁾ に対して、ここではその値を2倍と4倍して死亡率として用いて、パラメータを二倍ずつ適用した場合の翼足類の変動を観察したものである。図13-a はその場合のPtJ の結果である。PtJ のピーク時のバイオマス値はそれぞれ、 16.00 , 12.00 , 8.00 mg C m^{-3} であった。成体に対しても同様の死亡速度を与えたところ、バイオマスのピーク時の値は約 10.00 , 8.00 , 6.00 mg C m^{-3} であった。

図14 は翼足類を対象とした、パラメータを複合的に変動させた場合の感度分析実験の結果である。この実験の目的は、個別のパラメータの変化だけでは確

認ができない場合における、複合的効果の有無を確認するためである。パラメータの組み合わせとしてPtJ の初期バイオマスと翼足類の摂食速度を用いた。具体的には、平均初期バイオマスと摂食速度最大、最大初期バイオマスと摂食速度最小、最小初期バイオマスと摂食速度最小の3つの組み合わせを行った。

図14-a は上記のパラメータの組み合わせを試みたときの PtJ のバイオマスの変動のパターンである。平均初期バイオマスと摂食速度最大の組み合わせがこの中で最もピークバイオマス値が高く、その値は開始から37日後の 15 mg C m^{-3} である。次に最大初期バイオマスと摂食速度最小の組み合わせで、開始から67日後で約 8.00 mg C m^{-3} である。最後に、最小初期バイオマスと摂食速度最小の組み合わせで、開始から95日で約 2.00 mg C m^{-3} であった。

図14-b は同様のパターンでの PtA のバイオマスの変動である。最も高い値が、平均初期バイオマスと摂食速度最大の組み合わせで、開始から75日後に約 $10.00 \text{ mg C m}^{-3}$ である。次に最大の初期バイオマスと摂食速度最小の組み合わせで、開始から75日後に約 7.00 mg C m^{-3} である。最後に最小の初期バイオマスと摂食速度最小の組み合わせで、開始から110日後の約 3.00 mg C m^{-3} である。

PtA, PtJ の最大摂食速度をそれぞれ最大値 ($701.6 \text{ ng (pigm) ind}^{-1} \text{ day}^{-1}$) 、最小値 ($51.0 \text{ ng (pigm) ind}^{-1} \text{ day}^{-1}$) を設定したときの結果を図11 に示した。最小値を適用した場合、PtA、PtJ 双方ともピークバイオマス値 (5.6 mg C m^{-2} , 6.7 mg C m^{-3}) 及びピークが現れる時期 (80日後) に大きな差が現れた。このことから、翼足類のバイオマスを大きく左右している要素が摂食速度であることが示唆された。また、摂食速度を変えたことによって大きく変動するのは翼足類のみならず、同じ海域に存在する他の植食性動物プランクトンにも影響が現れている (図 11-c)。これは、PtA, PtJ の摂食量が低下したことによって、競合している植食性動物プランクトンがより以上に植物プランクトンを摂食できることによって起きたものと考えられる。そしてその影響は割合で考えると ZL よりも ZM に顕著にあらわれている (図11-d)。これは ZLが小型の植物プランクトンを摂食できないのに対して、捕食網を用いる PtA, PtJ の摂食圧は PS に対して高いことに起因すると思われる。そのため翼足類の摂食速度の低下により、PS

を競合している ZM の増加として影響が出たと考えられる。

生態系の中に翼足類が存在する場合と存在しない場合を比較した実験の結果では（図9）、PL には大きな変化が見られなかつたが PS にはより顕著な変化が観察された。PtA, PtJ が存在しない場合、PS のピーク時のバイオマス値は3倍程上昇し、ピークの出現時期が2月中旬になった。バイオマスピーカーの出現時期に関して、一般的に12月に高くその後低下することを考えると、PtA, PtJ が存在しない場合、PS のバイオマスはピーク時には 31 mg C m^{-3} に達するが、この値はクロロフィル濃度に換算して約 1 mg-m^{-3} に相当する。しかし過去の観測例においてはこのような高濃度は稀であり、現実的な値ではないと考えられる。この結果は小型植物プランクトン消費者として有殻翼足類の重要性を示唆している。

これまで植食性の動物プランクトンとしてはカイアシ類が注目されており、過去に行われた南極海の生態系モデル研究⁽²⁸⁾においても、植食性のZLとZSとして *C. acutus* のみを想定していた。しかしこのモデル⁽²⁸⁾では PL, PS バイオマス及びZLとZSバイオマスともに実測値に近似しており再現性があるとされている。Inga et al.⁽²⁸⁾ のモデルの対象海域が南極前線付近であり、植物プランクトン（珪藻）にとっては栄養塩の中でケイ素制限である。そのため、珪藻のケイ素取り込みによる生産を重視し、それらの主要な植食性動物プランクトンとして大型カイアシ類の *C. acutus* のみを適用している。本研究モデルの結果をみると翼足類の摂食圧が高いのは大型植物プランクトンよりもむしろ小型植物プランクトンである。そのため、小型植物プランクトンを想定していないInga et al.⁽²⁸⁾ のモデルでは翼足類が存在しないとしても、その重要性は顕著には表れなかつたと思われる。

本研究の目的は南極海の低次生産生態系を構成するプランクトン群集の中で有殻翼足類の果たす役割を確認することである。そのためには翼足類との関連が予想される小型植物プランクトンをモデルに導入することは必要であると考えている。小型の植物プランクトンは大型の植物プランクトン（珪藻類）と比較すると、バイオマスは相対的に小さいが、生産速度や被食速度は速いため、

急速に循環しているため微小生物間の物質輸送において重要とされる⁽¹²⁾。また優占する大型のカイアシ類には摂食されないため、これらを一定レベルのバイオマスに維持するためには、微細食者（小型の植物プランクトンを摂食可能な植食性動物プランクトン、例えば佐々木⁽¹²⁾）が必要である。翼足類が存在する場合と存在しない場合を比較すると、小型植物プランクトンの変動において両者の差が顕著であったことは、翼足類が表層での重要な微細食者であることを裏付けていると思われる。

翼足類変動のシミュレーションにおいて、PtA, PtJ の初期バイオマスの平均値、最大値、最小値を使用した感度分析の結果を図10 に示した。PtA, PtJ の双方ともに初期バイオマスの最大値を適用した場合、その直後（約14日経過後）においては、バイオマスの増加速度（増加曲線の傾き）が初期バイオマスが最小の場合と比較して相対的に低い。そのため PtJ において、初期バイオマスが最小のときにバイオマスピークがやや高く出現した（約16 mg C m⁻³）。その理由は、初期バイオマス値が高いことによって初期段階から他のプランクトンとの競合が生じたためと思われる。餌となる植食プランクトンが早い段階で減耗したため PtJ 群集が十分に摂食できなかつたためと考えられる。

ZP の選択については、他種の候補動物プランクトンが存在するため代表動物群を選ぶことは容易ではなかった。NEMUROモデルにおいてもゼラチン質プランクトンのクラゲ類を代表的肉食性の動物プランクトンとしており⁽⁴⁾、今回もそれに倣った。北極圏においては捕食者としてゼラチン質プランクトンの他にクリオネ (*Clione limacina*) や⁽²⁹⁾、魚類のタラ (*Boreogadus saida*) などがある⁽³⁰⁾。しかし、南極海生態系における翼足類の捕食者に関する知見が少なく、Walker et al⁽¹⁰⁾ のようにゼラチン質プランクトンが主な肉食性の捕食者であること以外は明確にはなっていない。そこで他の肉食性動物プランクトン候補として、甲殻類の代表としてオキアミ類を想定した（図 12）。オキアミ類は夏季においては主に植食性とされているが、雑食性である報告もある⁽³¹⁾。しかし、翼足類の成体、及び幼生に対してその変動に顕著な影響を与えたかった（図12-a, 12-b）。これは濾過捕食性の肉食プランクトンであるサルバ類に対して、オキ

アミ類も雑食性を想定しているため、相対的に翼足類に対して捕食圧はあまり変化していなかった可能性が考えられる。一方、肉食プランクトンのオキアミ類の捕食速度を高くすると、それら自身のバイオマスはやや増加する傾向にあった。捕食者として稚仔魚やさらに上位の生物の鳥類やクジラ類なども翼足類を捕食しているとする報告はあるが^{(1),(32)}、ここでは取り上げなかった。

死亡速度を変えることによって翼足類のバイオマスに対する影響を調べるために、死亡速度を一定の間隔で変化させる感度分析を行った（図13）。PtA, PtJ のバイオマスは死亡率にほぼ比例して一定の間隔で変動した。死亡率の変化はPtA, PtJ のバイオマスに対して重要な要素ではあるが、イレギュラーな変動は及ぼさないと考えられる。過去の知見において、水温や海中の二酸化炭素分圧の変化が死亡率に与える影響が調べられているが⁽³³⁾、水温8°Cで翼足類の死亡率が70%まで上昇した。本モデルの想定海域では水温が上述の温度まで上がることは考えにくいので、水温の影響を考慮する必要はないと思われる。しかし二酸化炭素分圧の上昇は、海洋酸性化を引き起こし、炭酸カルシウム殻を有する有殻翼足類に影響を与えることも同時に報告されており⁽³⁴⁾、pHが7.63低下すると、死亡率も60%上昇することを報告している⁽³³⁾。長期的な変動を予測する場合には、pHの低下が翼足類バイオマス変動に与える影響を無視できないが、本モデルにおける短期的時間スケールにおいては考慮の必要がないと判断した。

パラメータを複合的に組み合わせて変化させた場合（図14）、PtA, PtJ 共に最小の初期バイオマスと摂食速度最小の組み合わせが最も低いピーク時のバイオマスをもたらした。一つのパラメータを変動させた場合よりそれらのピーク時のバイオマスは低い値となり、過去20年間の3月期の平均値に近似する値になった。また、図15にはさらにパターンを増やして行った結果を示したが、やはり最小の初期バイオマスと摂食速度最小の組み合わせが最も低いピーク時のバイオマスを導いた。

今回の感度分析によって、翼足類自身の摂食速度が PtA, PtJ のバイオマス変動に影響を与える最も重要な要素であることが示唆されたが、初期バイオマスとの組み合わせによる複合的効果もより重要であることが確認された。バイオ

マスの初期値が大きいということは冬期間の死亡率が相対的に低かったことを意味する。このことは、初期バイオマスと死亡率との間に複合的関係があることを示唆するが、ここでは扱わなかった。

4. まとめと今後の課題

実験の目的として掲げたことに対して達成できたことは以下の通りである。

1. NEMURO モデルを参考にして、有殻翼足類を導入した南極海の季節的海氷域生態系モデルを開発した。実測値との比較により、ほぼ信頼性のあるモデルであると判断された。
2. 実観測による先行研究においては有殻翼足類が動物プランクトンの中で優占することは稀であったが、モデル推定値の変動が示したことは、有殻翼足類はカイアシ類などとほぼ同等の高密度に達する可能性があり、また季節的な変動において夏季から秋季（2~3ヶ月期）に生物量の極大が出現することを示唆した。
3. 生態系内に翼足類が存在する場合と、存在しない場合の他の生物群への影響を確認したところ、特に小型植物プランクトン摂食者として重要であることが確認された。
4. 複数のパラメータを用いた感度分析により、上記2のような変動の要因となるパラメータは摂食速度、バイオマス初期値、死亡率、肉食者の捕食速度などであるが、個別の要因では翼足類の摂食速度が最も重要であることが分かった。しかし、摂食速度単独だけでなく、バイオマス初期値との組み合わせによる複合的影響が最も現実的効果があると考えられた。

南極海の海洋生態系モデルをより精度の高いものにするためにはいくつかのパラメータにおける変数、定数などの修正、改良が必要である。特に重要性が確認された翼足類の摂食速度に関する実験的データの蓄積が望まれる。

本研究において、パラメータを選択していくつかの感度分析を行ったが、複数パラメータを対象とする場合にはモンテカルロ法などを試みる方法がある⁽³⁵⁾。この手法を用いた場合には、死亡率、バイオマス、摂食圧などのパラメー

タをランダムで同時に変動させるなどの方法を用いれば、有殻翼足類の変動に
関与する複数パラメータの相対的重要性を推定できることが予想され、それは
より現実的なモデルへの改良につながるものと考えられる。

5. 謝辞

石巻専修大学教授、佐々木洋先生には細かい指導をいただきまして大変感謝しております。私が健康上の問題でうまく研究が進まなかつた時も定期的にお声を掛けていただきたお陰で目標を見失わず進むことが出来ました。同大学教授、阿部知顕先生、准教授、太田尚志先生には副査として研究のアドバイスをいただき誠に有難うございました。常葉大学教授、石田明生先生には数年前からモデル研究の手法などのアドバイスをいただきました。さらに私の博士論文の副査をお引き受けいただき感謝しております。

同大学博士研究員、真壁竜介氏ならびに臼井利典氏には先輩として、また研究者として私に助言や励ましの言葉をかけていただき大変感謝しております。

最後に私を支えてくれた家族に対し誠に感謝しております。

皆様本当にありがとうございました。

6. 引用文献

- (1) B.P.V. Hunt, E.A. Pakhomov, G.W. Hosie, V. Siegel, P. Ward, K. Bernard, 2008. Pteropods in Southern Ocean ecosystems. *Progress in Oceanography*, 78, 193–221.
- (2) 秋葉文弘, 2013. 南大洋インド洋区における有殻翼足類の生態学的研究. 博士論文, 石巻専修大学大学院理工学研究科, 89 pp.
- (3) V. J. Fabry, B. A. Seibel, R. A. Feely, C. Orr, 2008. Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES Journal of Marine Science*, 65, 414-432.
- (4) M. J. Kishi, M. Kashiwai, D. M. Ware, B. A. Megrey, D. L. Eslinger, F. E. Werner, M. Noguchi-Ait, T. Azumaya, M. Fujii, S. Hashimoto, D. Huang, H. Iizumi, Y. Ishida, S. Kang, G. A. Kantako, H. Ki, K. Komats, V.V. Navrotsky, S. L. Smith, K. Tadokoro, A. Tsuda, O. Yamamura, Y. Yamanaka, K. Yokouchi, N. Yoshie, J. Zhang, I. Zuenko, V. I. Zvalinsky, 2007. NEMURO: a lower trophic level model for the North Pacific marine ecosystem. *Ecological Modeling*, 202, 12-25.
- (5) G.A. Riley, 1946. Factors controlling phytoplankton population on Georges Bank. *Journal of Marine Research*, 6, 54-73
- (6) G. A. Riley, 1947. A theoretical analysis of the zooplankton population of Georges Bank. *Journal of Marine Research*, 6, 104-113.
- (7) M. J. R. Fasham, H. W. Ducklow , S. M. McKelvie, 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *Journal of Marine Research*, 48, 591-639.
- (8) M.J.R. Fasham, 1995. Variations in the seasonal cycle of biological production in subarctic oceans: a model sensitivity analysis. *Deep-Sea Research I*, 42, 1111–1149.

- (9) H. U. Sverdrup, M. W. Johnson, R. H. Fleming, 1942. *The Oceans: Their Physics, Chemistry, and General Biology*. Prentice-Hall, Inc. 1087 pp.
- (10) O. W. Smith Jr., G. D. Ainley, R. C. Vietti, 2007. Trophic interactions within the Ross Sea continental shelf ecosystem. *Philosophical Transactions of the Royal Society B.*, 362, 95–111.
- (11) K. Caldeira, M. E. Wickett, 2003. Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature*, 45, 365.
- (12) 佐々木洋, 2008, 微小動物プランクトン生態系における物質循環, 海洋プランクトン生態学 (谷口監修、佐々木他編) 、成山堂書店, 東京, p. 264-280.
- (13) 高橋裕子, 2011. 夏季の南極インド洋区東経 110° 線における有殻翼足類 (*Limacina* spp.) の経年変化. 修士論文、石巻専修大学大学院理工学研究科, 69 pp.
- (14) 鈴木貴秋, 2010. 夏季の南極海インド洋区における小型カイアシ類 *Oithona* 属, *Oncaeaa* 属現存量の年変動. 修士論文、石巻専修大学大学院理工学研究科, 60 pp.
- (15) 橋田元、吉川久幸、岡田智仁、青木周司、中澤高清、佐々木洋、2012. 南大洋オーストラリアセクタにおける人為起源CO₂吸収量の推定. 国立極地研究所 第3回極域科学シンポジウム。
- (16) 佐々木洋、秋葉文弘、菅波晋一、桑原ビクター伸一、橋田元、小達恒夫、2011. 多項目観測用の表層係留系を用いた短期間時系列観測. 国立極地研究所 第2回極域科学シンポジウム。
- (17) W.L. Webb, M. Newton, D. Starr, 1974. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: a mathematical model. *Oecologia*, 17, 281- 291.

- (18) C. Lancelot, E. Hannon, S. Becquevort, C. Veth, H.J.W. De Baar, 2008. Modeling phytoplankton blooms and carbon export production in the Southern Ocean: dominant controls by light and iron in the Atlantic sector in Austral spring, 1992. *Deep-Sea Research I*, 47, 1621-1662.
- (19) 本川正三、服部寛、橋田元、飯田高大、佐々木洋、田口哲、2013、南極海の混合層の光環境に対するサイズ別植物プランクトン群集の光保護適応. 国立極地研究所 第4回極域科学シンポジウム。
- (20) 真壁竜介、秋葉文弘、今野賢、服部寛、佐々木洋、2013. 表層係留系を用いた夏季の南極海における経時観測. 国立極地研究所 第4回極域科学シンポジウム。
- (21) W. Hagen, H. Auel, 2001. Seasonal adaptation and the role of lipids in oceanic zooplankton., *Zoology*, 104, 313–326
- (22) D. T. Fitch, K. J. Moore, 2007. Wind speed influence on phytoplankton bloom dynamics in the Southern Ocean Marginal Ice Zone. *Journal of Geophysical Research*, 112, C08006, doi: 10.1029/2006JC004061.
- (23) P. Mayzaud, S. Razouls, A. Errhif, V. Tirelli, J.P. Labat, 2002. Feeding, respiration and egg production rates of copepods during austral spring in the Indian sector of the Antarctic Ocean: role of the zooplankton community in carbon transformation. *Deep-Sea Research I*, 49, 1027–1048
- (24) E. A. Pakhomov, R. Perissinotto, 1997. Mesozooplankton community structure and grazing impact in the region of the Subtropical Convergence, South Africa. *Journal of Plankton Research*, 19, 675-691.

- (25) R. Perissinotto, 1992. Mesozooplankton size-selectivity and grazing impact on the phytoplankton community of the Prince Edward Archipelago (Southern Ocean) *Marine Ecology Progress Series*, 79, 243–258.
- (26) Y. Yamanaka, N. Yoshie, M. Fujii, M. N. Aita, M. J. Kishi, 2004. An ecosystem model coupled with nitrogen–silicon–carbon cycles applied to Station A-7 in the northwestern Pacific. *Journal of Oceanography*, 60, 227–241.
- (27) N. Yoshie, M., Fujii, Y. Yanamaka, 2005. Ecosystem changes with the iron fertilization in the western North Pacific simulated by a one-dimensional ecosystem model. *Progress in Oceanography*, 64, 283–306.
- (28) I. Hense, V. U. Bathmann, R. Timmermann, 2000. Plankton dynamics in frontal systems of the Southern Ocean. *Journal of Marine Systems*, 27, 235-252.
- (29) R. J. Conover, CM. Lalli, 1972. Feeding and growth in *Clione limacina* (Phips), a pteropod mollusk. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 9, 279-302.
- (30) C. Gannefors, M. Boer, G. Kattner, M. Graeve, K. Eiane, B. Gulliksen, 2005. The Arctic sea butterfly *Limacina helicina*: lipids and life strategy. *Marine Biology*, 137, 169-177.
- (31) H. J. Price, K. R. Boyd, C. M. Boyd, 1988. Omnivorous feeding behavior of the Antarctic krill *Euphausia superba*. *Marine Biology*, 97, 67-77.
- (32) N. J. Karnovsky, K. A. Hobson, S. Iverson, G. L. Hunt Jr., 2008. Seasonal changes in diets of seabirds in the North Water Polynya: a multiple-indicator approach, *Marine Ecology Progress Series*, 357, 291–299.
- (33) S. Lischka, J. Budenbender, T. Boxhammer, U. Riebesell, 2011. Impact of ocean acidification and elevated temperatures on early juveniles of the polar shelled pteropod

Limacina helicina: mortality, shell degradation, and shell growth. Biogeosciences, 8, 919–932.

- (34) J. C. Orr, J. V. Fabry, O. Aumont, L. Bopp, S. C. Doney, A. R. Feely, A. Gnanadesikan, N. Gruber, A. Ishida, F. Joos, M. Robert Key, K. Lindsay, E. M. Reimer, R. Matear, P. Monfray, A. Mouchet, G. R. Najjar, G. K. Plattner, B. K. Rodgers, L. C. Sabine, J. L. Sarmiento, R. Schlitzer, R. D. Slater, I. J. Totterdell, M. F. Weirig, Y. Yamanaka, A. Yool, 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. Nature, 437, 681-686.
- (35) N. Yoshie, Y. Yamanaka, K.A. Rose, D.L. Eslinger, D.M. Ware, M.J. Kishi, 2007. Parameter sensitivity study of the NEMURO lower trophic level marine ecosystem model, Ecological Modeling, 202, 26-37.

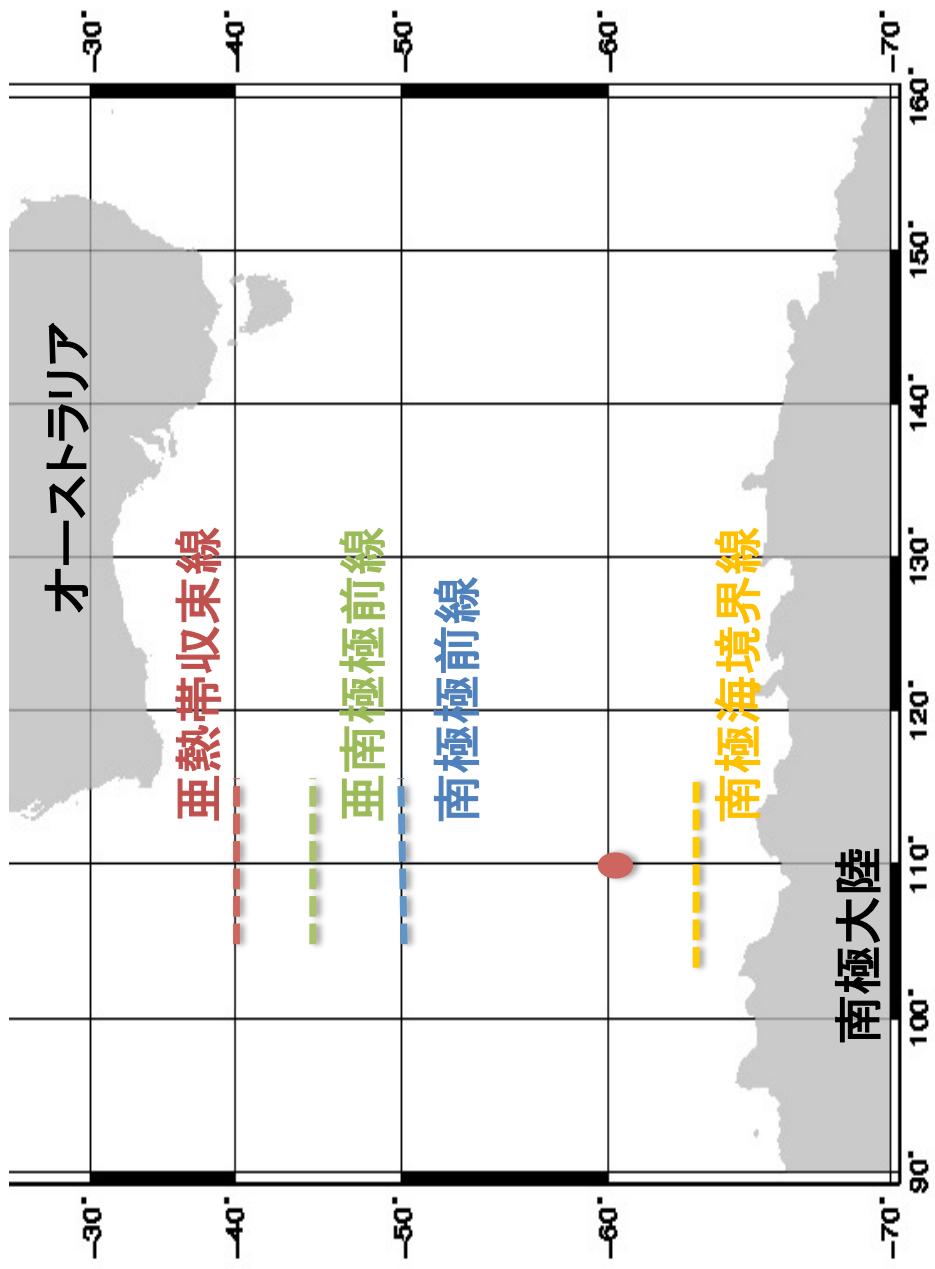


図 1. 本モデル研究の対象海域を赤点 ($60^{\circ}S, 110^{\circ}E$) で示した。JARE 52 (第52次南極地域観測隊) によって実際に観測が行われた海域である。図中の前線の位置は Sverdrup et al. (1942) を参考にした。

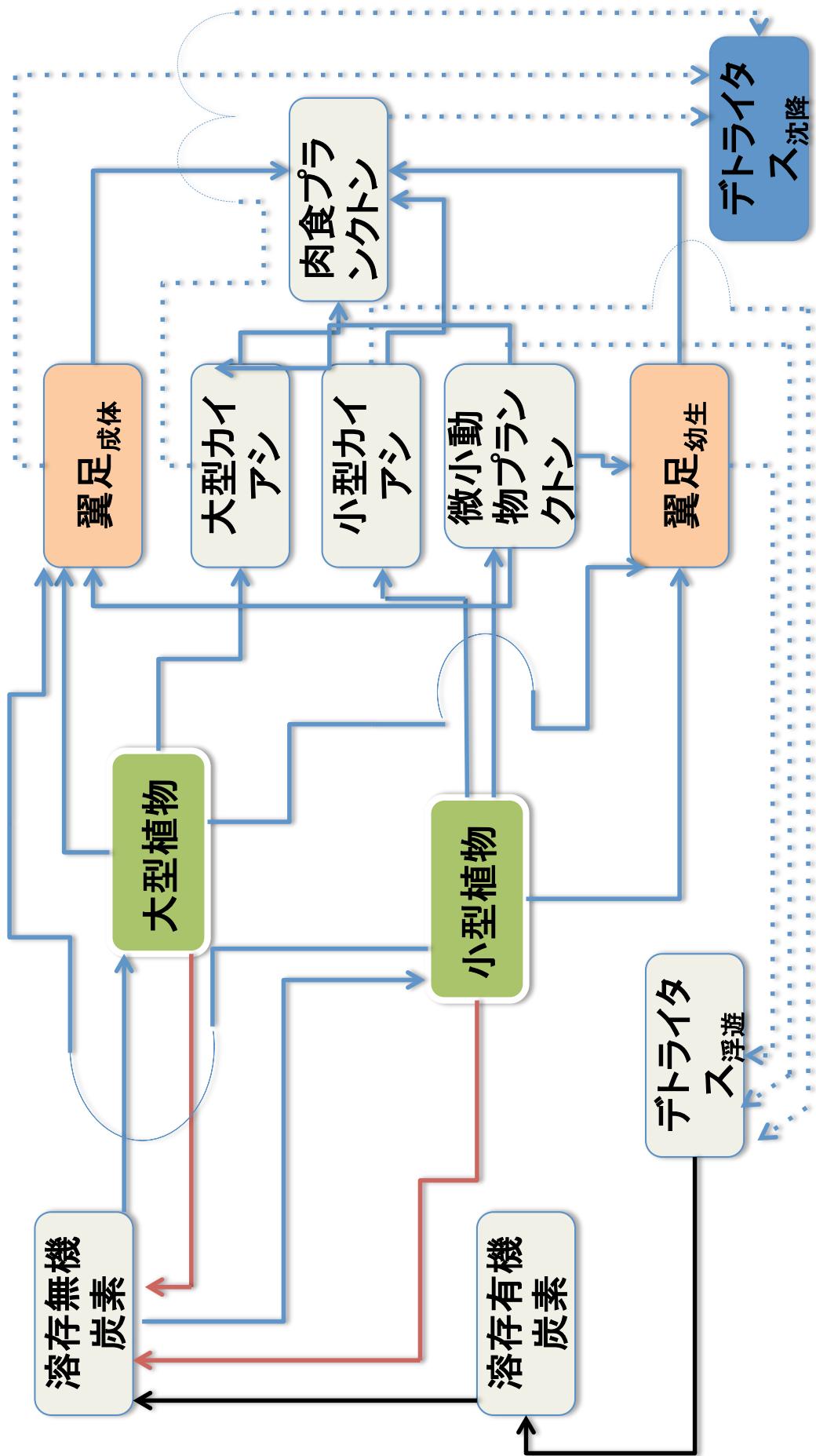


図 2. 本研究が想定した南極海生態系を構成する生物群と物質(炭素)の流れ。

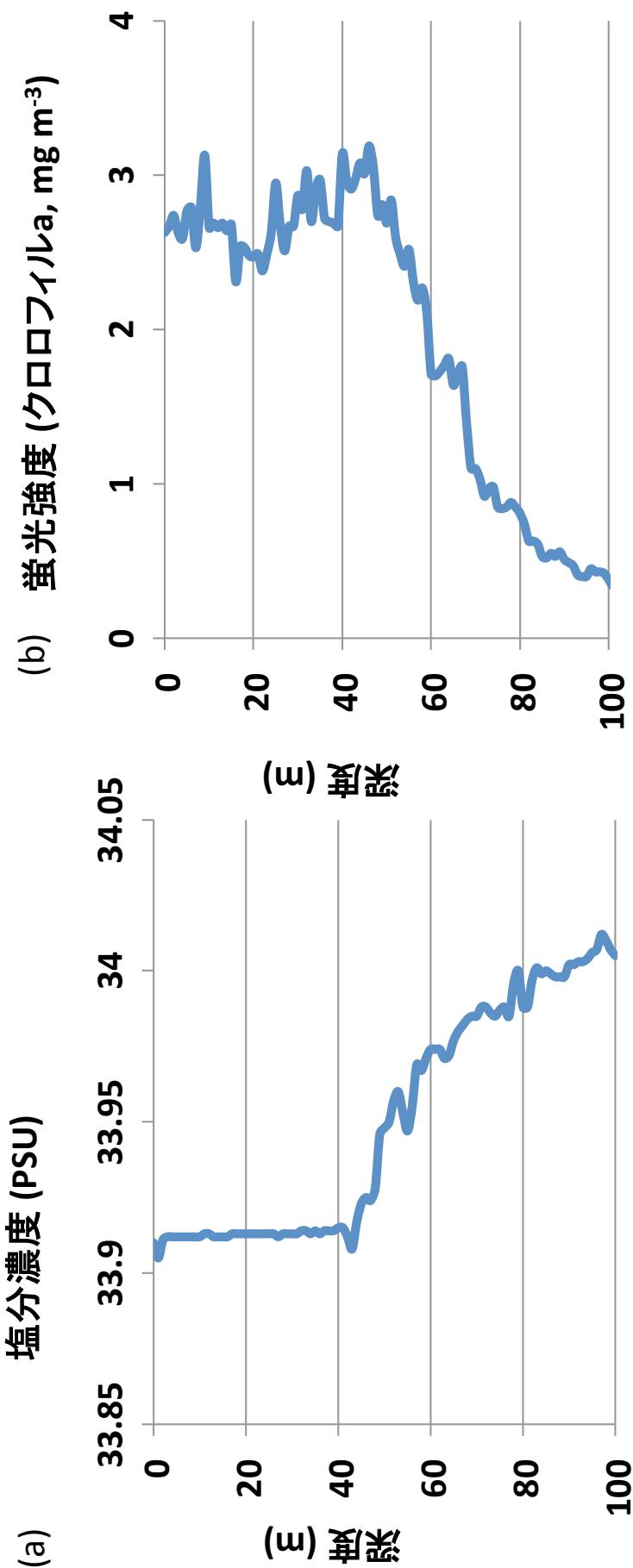


図 3. 観測海域($60^{\circ}\text{S}, 110^{\circ}\text{E}$)の表層の鉛直構造。2010年12月における100m以浅の塩分濃度(a)及びクロロフィルaの鉛直分布(b)(佐々木他、2011)。塩分濃度は0mから40mまで、ほぼ均一であり、植物プランクトン(クロロフィル濃度)も0mから50mまで、ほぼ均一に分布している。約40m以浅の水柱は混合層であり、植物プランクトンは鉛直的にほぼ均一に分布していると判断される。

表 1. 植物プランクトンパラメータ一覧

Symbol	Description	Value	Unit	Reference
Parameters for small phytoplankton (PS)				
$V_{max_{PS}}$	Maximum photosynthesis rate	0.50	day^{-1}	Fennel et al., 2002
M_{PS}	Mortality rate	0.05	day^{-1}	Fasham et al., 1990
R_{PS}	Respiration rate	0.03	day^{-1}	Kishi et al., 2007
Parameters for small phytoplankton (PL)				
$V_{max_{PL}}$	Maximum photosynthesis rate	0.60	day^{-1}	Fennel et al., 2002
M_{PL}	Mortality rate	0.05	day^{-1}	Fasham et al., 1990
R_{PL}	Respiration rate	0.03	day^{-1}	Kishi et al., 2007

表 2. 動物プランクトンパラメータ一覧

Symbol	Description	Value	Unit	Reference
Parameters for large zooplankton (ZL)				
$G_{R\max ZL}$	Maximum grazing rate	$3.67 \cdot 10^{-3}$	$\text{mgC day}^{-1} \text{ind}^{-1}$	Pakhomov et al., 1997
λ_{ZL}	Ivlev constant	0.01	$(\text{mg C m}^{-3})^{-1} \text{day}^{-1}$	Kishi et al., 2007
α_{ZL}	Assimilation efficiency	0.7	(No dim.)	Kishi et al., 2007
β_{ZL}	Growth efficiency	0.3	(No dim.)	Kishi et al., 2007
M_{ZL}	Mortality rate at 0°C	0.01	$(\text{mg C m}^{-3})^{-1} \text{day}^{-1}$	Fasham et al., 1997

Symbol	Description	Value	Unit	Reference
Parameters for large zooplankton (ZM)				
$G_{R\max ZM}$	Maximum grazing rate	0.5	day^{-1}	Kishi et al., 2007
λ_{ZM}	Ivlev constant	0.01	$(\text{mg C m}^{-3})^{-1} \text{day}^{-1}$	Kishi et al., 2007
α_{ZM}	Assimilation efficiency	0.7	(No dim.)	Kishi et al., 2007
β_{ZM}	Growth efficiency	0.3	(No dim.)	Kishi et al., 2007
M_{ZM}	Mortality rate at 0 °C	0.01	$(\text{mg C m}^{-3})^{-1} \text{day}^{-1}$	Fasham et al., 1997

Symbol	Description	Value	Unit	Reference
Parameters for large zooplankton (ZS)				
$G_{R\max ZS}$	Maximum grazing rate	$0.14 \cdot 10^{-3}$	$\text{mg C day}^{-1} \text{ind}^{-1}$	Pakhomov et al., 1997
λ_{zs}	Ivlev constant	0.01	$(\text{mg C m}^{-3})^{-1} \text{day}^{-1}$	Kishi et al., 2007
α_{zs}	Assimilation efficiency	0.7	(No dim.)	Kishi et al., 2007
β_{zs}	Growth efficiency	0.3	(No dim.)	Kishi et al., 2007
M_{zs}	Mortality rate at 0 °C	0.01	$(\text{mg C m}^{-3})^{-1} \text{day}^{-1}$	Fasham et al., 1997

Symbol	Description	Value	Unit	Reference
Parameters for predatory zooplankton (ZP)				
G_{RmaxZP}	Maximum grazing rate	0.2	day ⁻¹	Kishi et al., 2007
λ_{ZP}	Ivlev constant	0.01	(mg C m ⁻³) ⁻¹ day ⁻¹	Kishi et al., 2007
α_{ZP}	Assimilation efficiency	0.7	(No dim.)	Kishi et al., 2007
β_{ZP}	Growth efficiency	0.3	(No dim.)	Kishi et al., 2007
M_{ZP}	Mortality rate at 0 °C	0.01	(mg C m ⁻³) ⁻¹ day ⁻¹	Fasham et al., 1997

Symbol	Description	Value	Unit	Reference
Parameters for juvenile and adult Pteropod (PtA & PtJ)				
$G_{R\max PT}$	Maximum grazing rate	$0.16 \cdot 10^{-1}$	(mg C m ⁻³ day ⁻¹)	Pakhomov et al., 1997
λ_{PT}	Ivlev constant	0.01	(mg C m ⁻³ day ⁻¹)	Kishi et al., 2007
α_{PT}	Assimilation efficiency	0.7	(No dim.)	Kishi et al., 2007
β_{PT}	Growth efficiency	0.3	(No dim.)	Kishi et al., 2007
M_{PT}	Mortality rate at 0 °C	0.01	(mg C m ⁻³ day ⁻¹)	Fasham et al., 1997

表2. 植物プランクトンの微分方程式と関連する変数のリスト

$$\begin{aligned} d(PL)/dt &= Ph_{PL} - Res_{PL} - Gr_{ZLCR} - Gr_{ZLPT} \\ d(PS)/dt &= Ph_{PS} - Res_{PS} - Gr_{ZS\alpha Z} - Gr_{ZSPT} \end{aligned}$$

$$Ph_{PL} = V_{max} * (DIC / (DIC + K_{DIC})) * exp(1 - I_z / I_{OPT}) * PL$$

PL(PS): large (small) phytoplankton biomass (mgC m^{-3})

Ph_{PL} : photosynthetic rate ($\text{mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) of PL at depth z (m)

Res_{PL} : respiration (day^{-1}) of PL (mgC m^{-3})

Gr_{ZLCR} , Gr_{ZLPT} , $Gr_{ZS\alpha Z}$, Gr_{ZSPT} : grazing rates of crustaceans, adult pteropods, microzooplankton and juvenile pteropods (mgC m^{-3})

V_{max} : maximum photosynthetic rate (h^{-1})

DIC: DIC concentration at depth z (mgC m^{-3})

K_{DIC} : half saturation constant for DIC uptake rate (mgC m^{-3})

I_z : light intensity at depth z ($\mu \text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

I_{OPT} : optimum light intensity ($\mu \text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

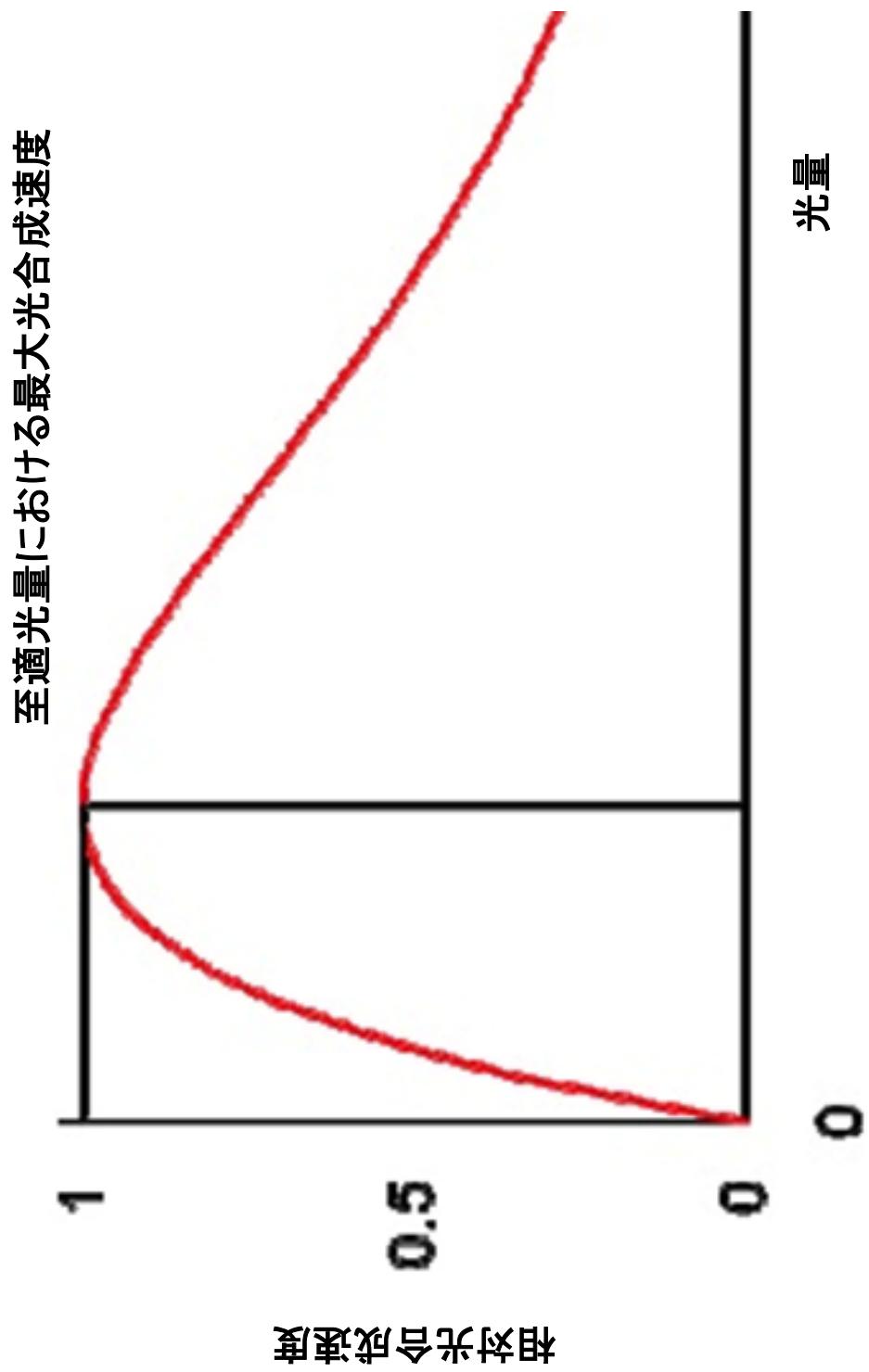


図 4. 植物プランクトンの光一光合成曲線。光量の増加とともに光合成速度は増加するが、至適光量(最大構成速度)を超えると低下する。

表 4. 動物プランクトンのバイオマス変動を示す微分方程式

$d(Z_s)/dt = \text{grazing (P)} - \text{predation (Zp)} - \text{mortality-egestation}$	
$d(Z_m)/dt = \text{grazing (P)} + \text{predation (Zm)} - \text{predation (Zp)} - \text{mortality-egestation-ontogenetic migration}$	(鉛直移動: 3-4 月に深層に移動, Hagen and Auel., 2001)
$d(Z_l)/dt = \text{grazing (Ps)} - \text{grazing (Zl)} - \text{mortality-egestation}$	
$d(Z_p)/dt = \text{predation (Zs)} + \text{predation (Zl)} + \text{predation (Ptj)} + \text{grazing (JvA)} - \text{mortality-egestation} + \text{grazing (Pl)}$	(大型肉食者は非選択的に Pl も摂食する)
$d(P_{ta})/dt = \text{grazing (Pl)} + \text{predation (Zm)} - \text{predation (Zp)} - \text{mortality-egestation}$	
$d(P_{tj})/dt = \text{grazing (Pl)} + \text{predation (Zs)} - \text{predation (Zp)} - \text{mortality-egestation}$	
$\text{Pteropod Grazing (PL)} = \text{Gr}_{\max Pt} * (\text{PL}/(\text{PL} + \text{PS})) * (1 - \exp(-\text{ivlev}^*(\text{PL}))) * \text{Pt}$	
$\text{Pteropod Grazing (PS)} = \text{Gr}_{\max Pt} * (\text{PS}/(\text{PL} + \text{PS})) * (1 - \exp(-\text{ivlev}^*(\text{PS}))) * \text{Pt}$	
$\text{mortality} = \text{Mr} (\text{mg C m}^{-3})^{-1} \text{day}^{-1} \cdot \underline{\text{plankton biomass}^2}$	

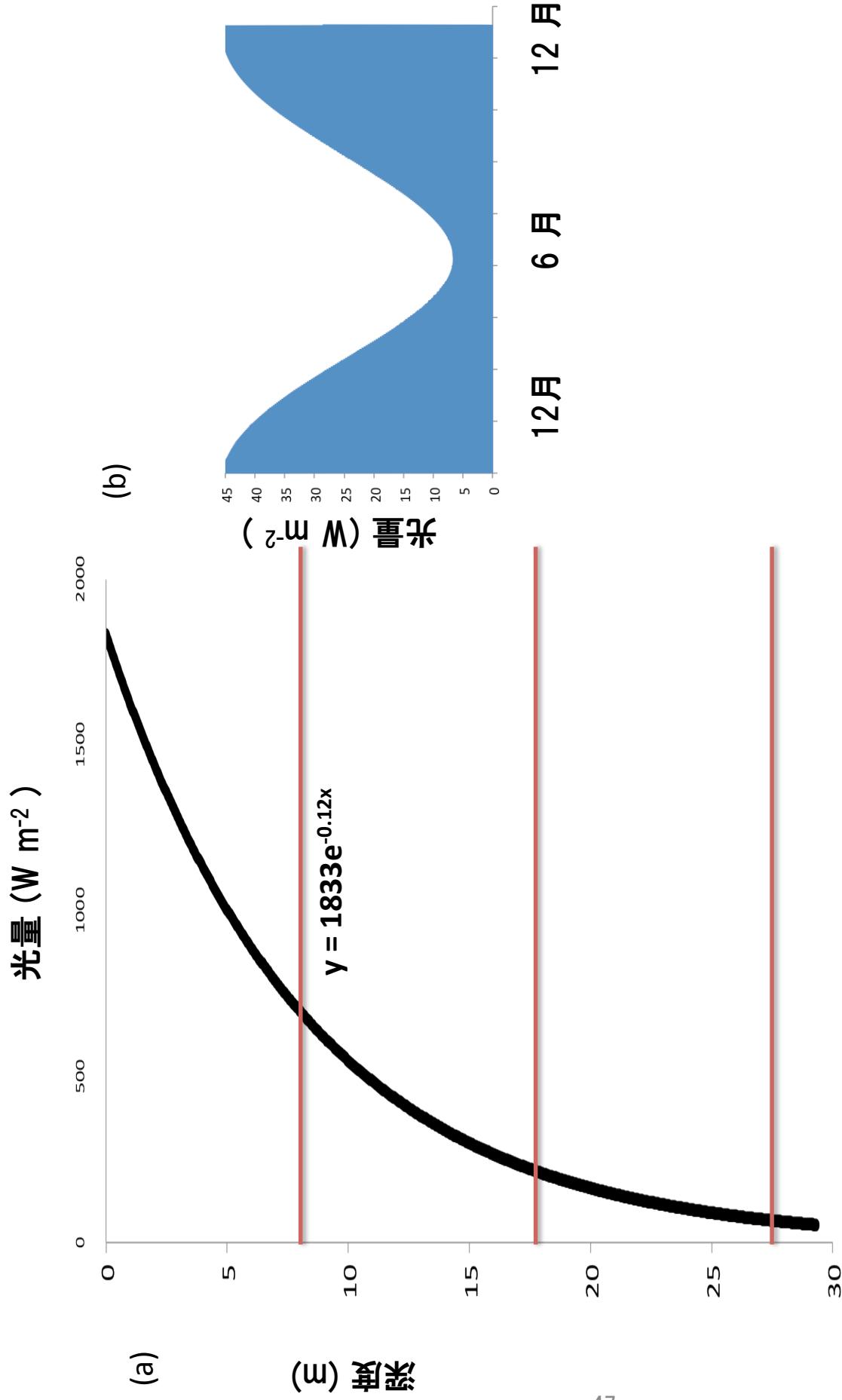


図 5-a: 海中ににおける光の減衰曲線。減衰係数には夏期屋間ににおける想定海域 ($60^{\circ}\text{S}, 110^{\circ}\text{E}$) の実測値を使用した。大気中の光量に、大気中の光の吸収とアルベド、および水中での光の減衰を考慮した。図 5-b: 1年間の海中に投する光量の変動。北半球とは反対に12月にピークを迎える(図 5-b)。

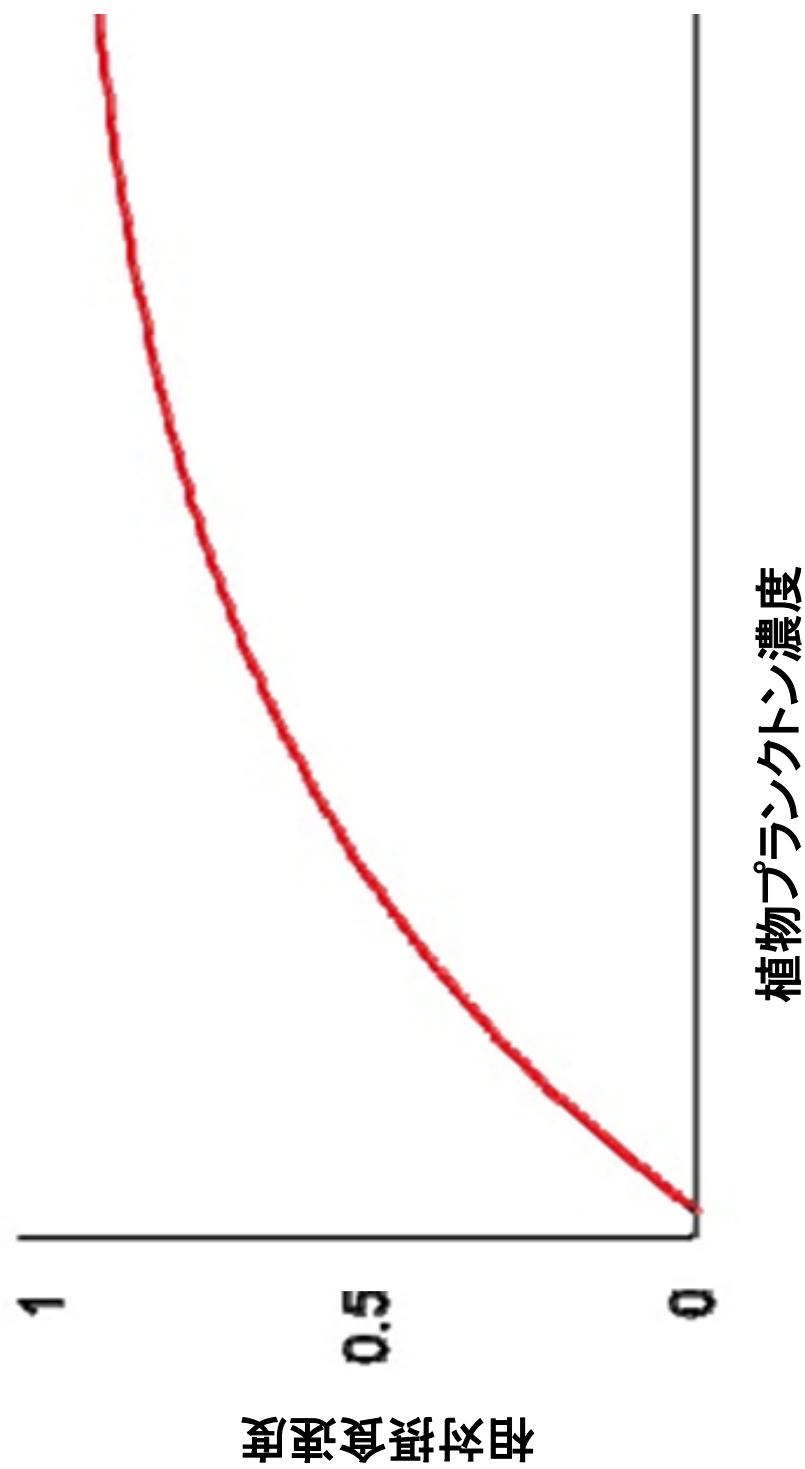


図 6. イブレフ関数を用いた植物プランクトン濃度と摂食速度の関係。餌濃度の增加に伴い摂食速度も増加するが、増加率は徐々に抑制される。最大摂食速度に漸近するとほぼ一定となる。

表 6. シミュレーションに用いた各生物群の初期値

構成プランクトン	初期値 (mg C m^{-3})
PL	11.4
PS	3.81
ZL	15.7
ZS	1.22
ZM	0.92
PtA	0.0
PtJ	0.36
ZP	8.15

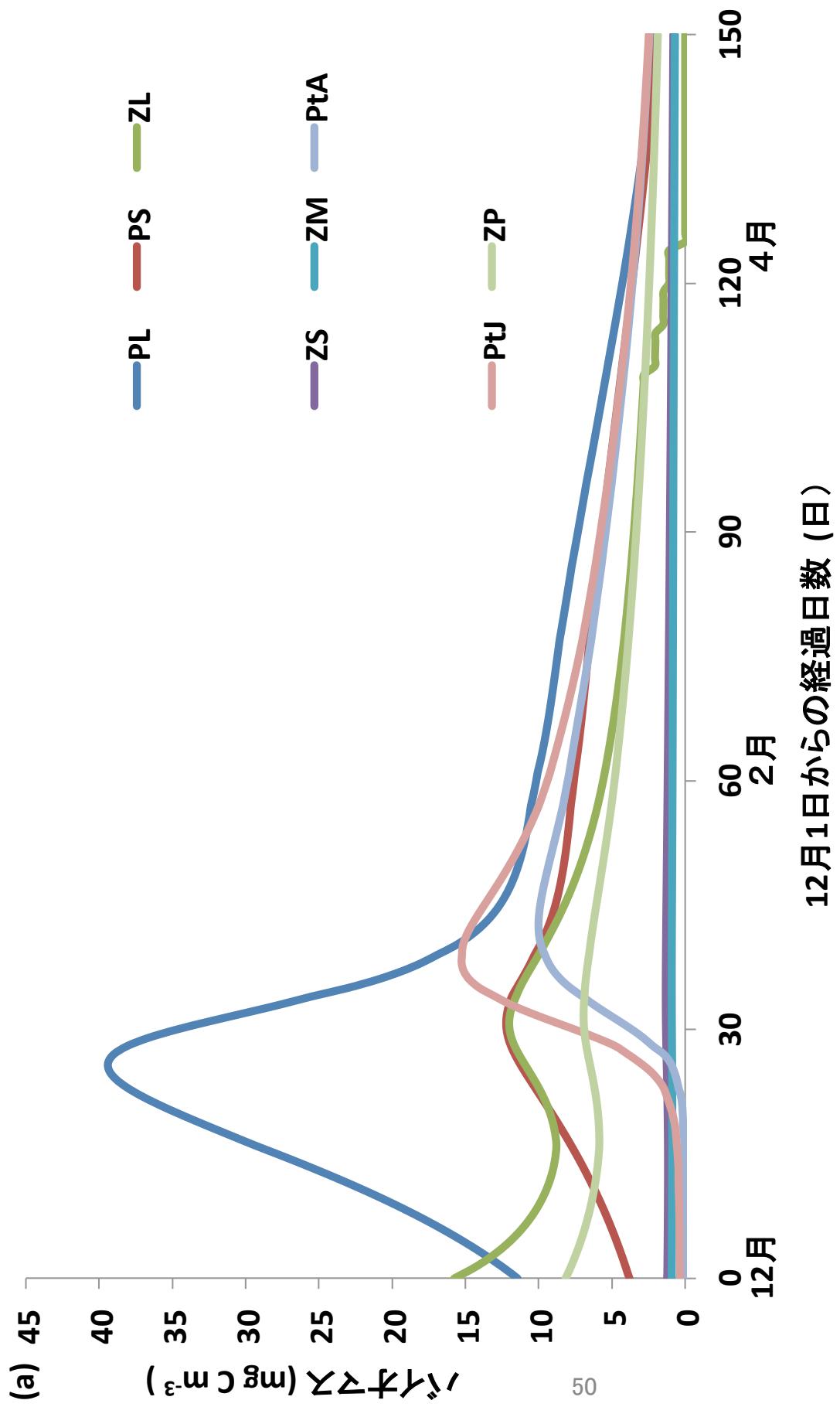


図 6-a. 12月から4月までの全生物群の変動。PL のピークの 8 日後に PS のピークが現れる。PL のピークの 8 日後に ZL のピークが現れ、その後 PtJ のピークが出現する。また、PtJ のバイオマスは ZL を上回っている。

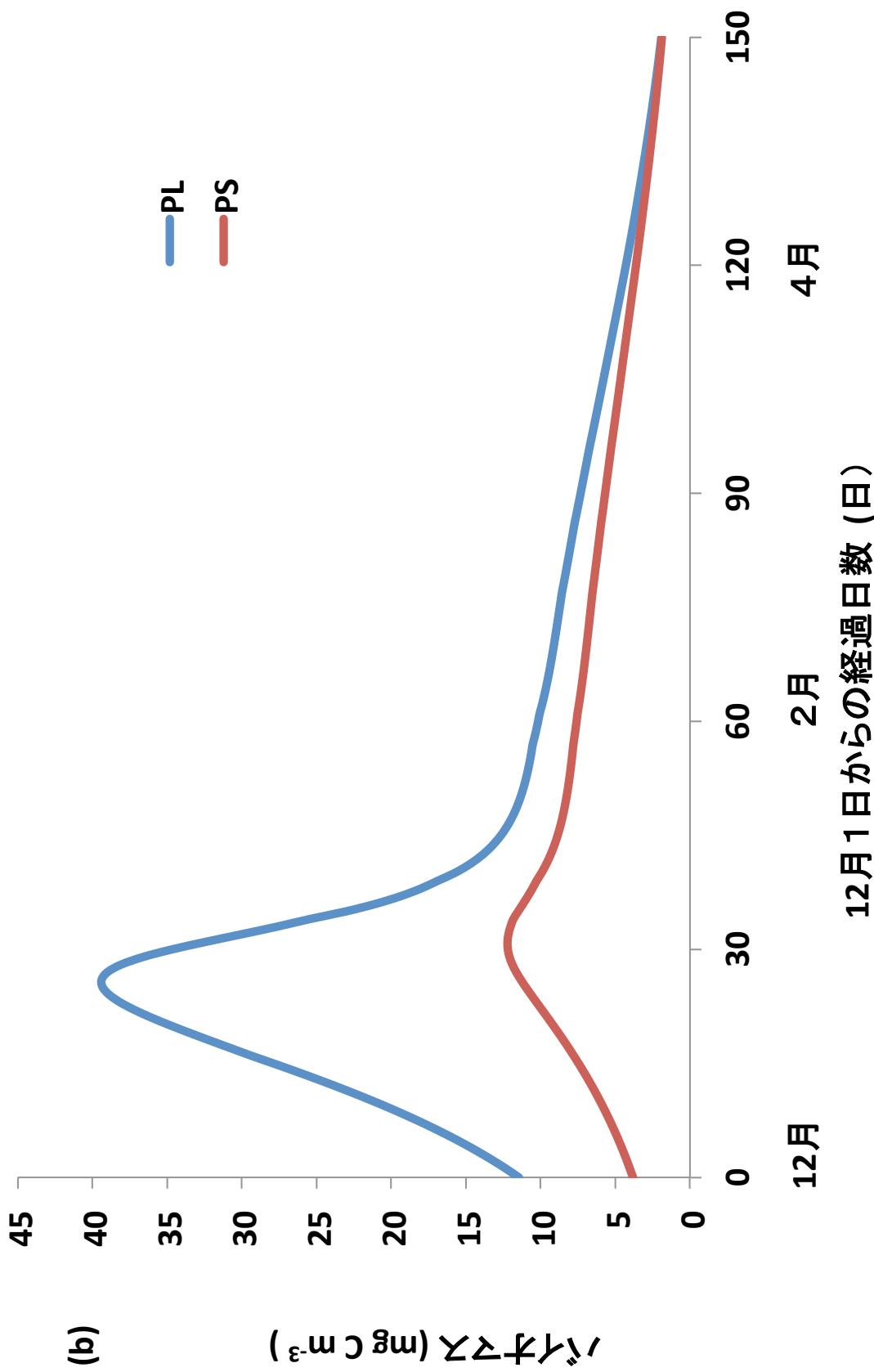
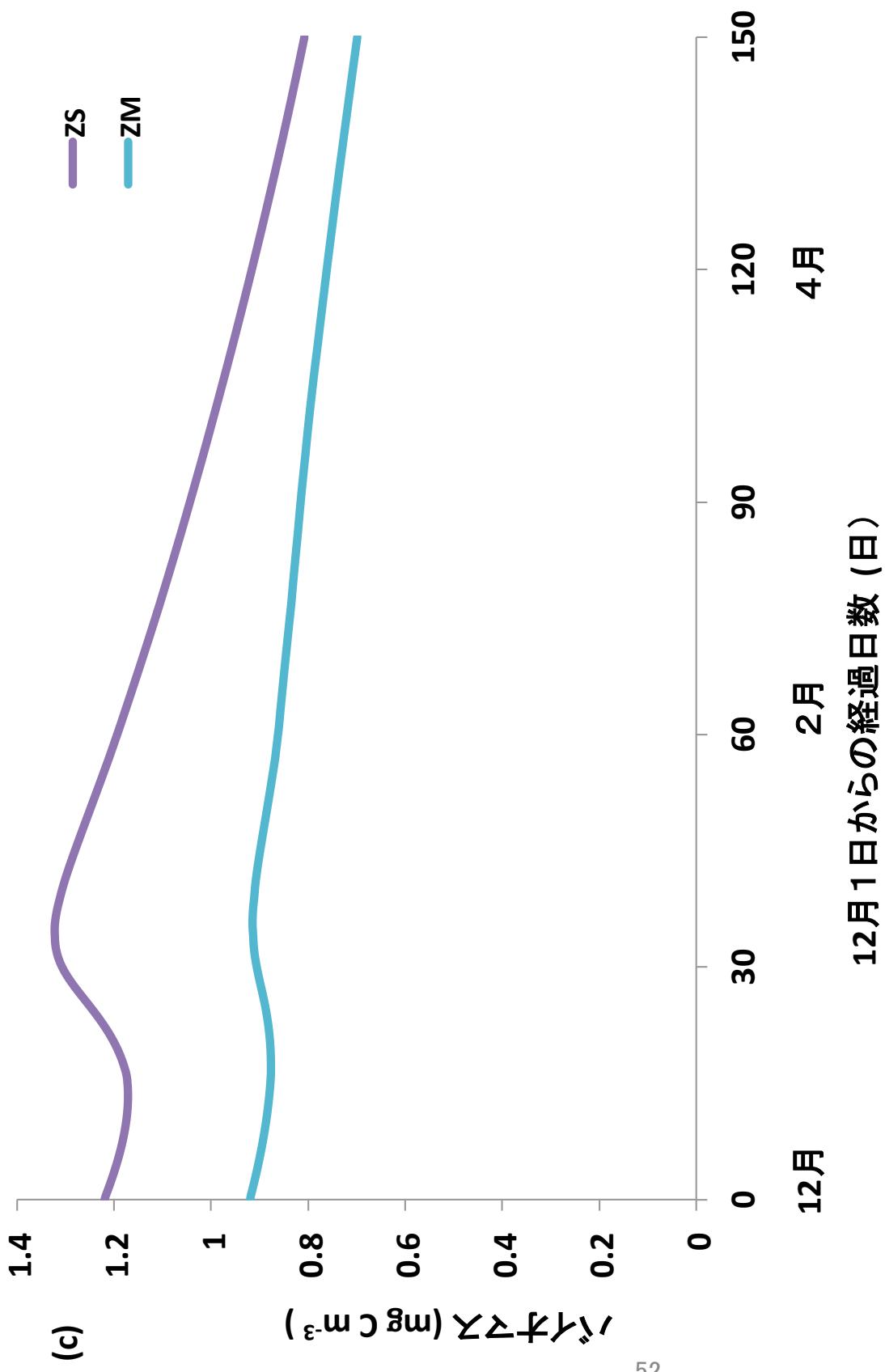


図 6-b 大型、小型植物プランクトンの変動。大型植物プランクトンは 25 日経過後にピークを迎え、その値は約 40 mgCm^{-3} である。小型植物プランクトンは 30 日後にピークを迎え、その値は約 12 mgCm^{-3} である。その後は 1 月中旬まで急激に減少している。



12月1日からの経過日数(日)

図 6-c. 小型カイアシ類と微小動物プランクトンの変動。双方とも1月上旬の植物プランクトンのピーク後に最大値をむかえる。小型カイアシ類および微小動物プランクトンの最大値はそれぞれ 1.3 mgCm^{-3} , 0.9 mgCm^{-3} である。

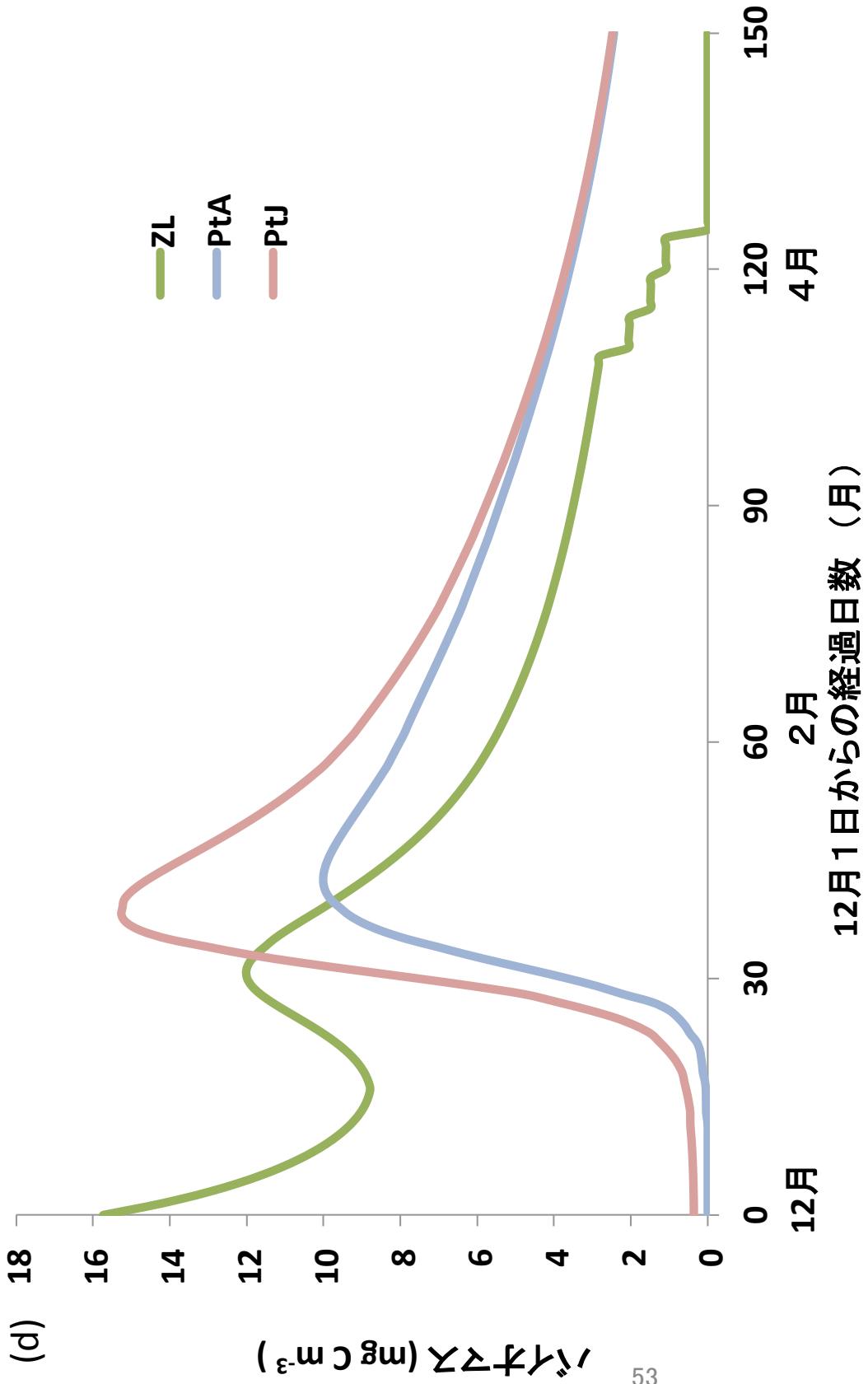


図 6-d. ZL, PtA, PtJ のバイオマスの変動。ZL は *Calanoides acutus* を想定している。最大値(は初期値)であり、12月(は)z減衰傾向であるが、その後、バイオマスは回復傾向に向かい、再び減衰傾向をしめしている。回復傾向を示している時の値(は)最大で約 12 mgCm⁻³ である。翼足類幼生(は)1月上旬にピークを迎える、その時の値(は)約 15 mgCm⁻³ である。PtA の値(は)幼生と(は)同じ1月上旬でピークを迎える、約 10 mgCm⁻³ となる。

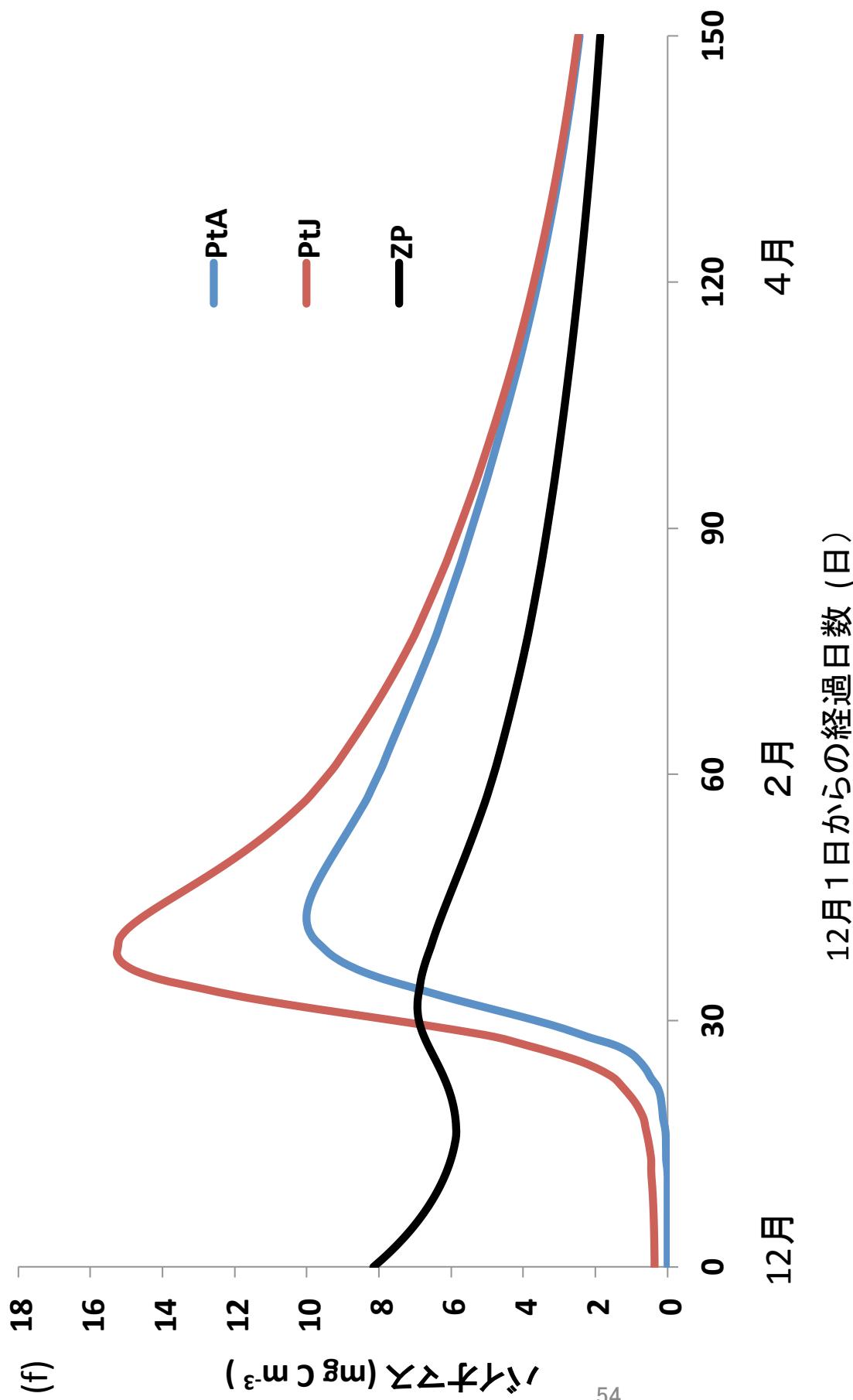


図 6-e. 翼足類幼生、翼足類成体及び肉食プランクトンの変動。翼足類幼生、及び翼足類成体はそれぞれ、38日後にピークに達し、そのバイオマスはそれぞれ 15 mg C m^{-3} , 10 mg C m^{-3} である。肉食プランクトンは初期値が最も高く、その後12月後半に回復傾向が見られる(約 7 mg C m^{-3})。

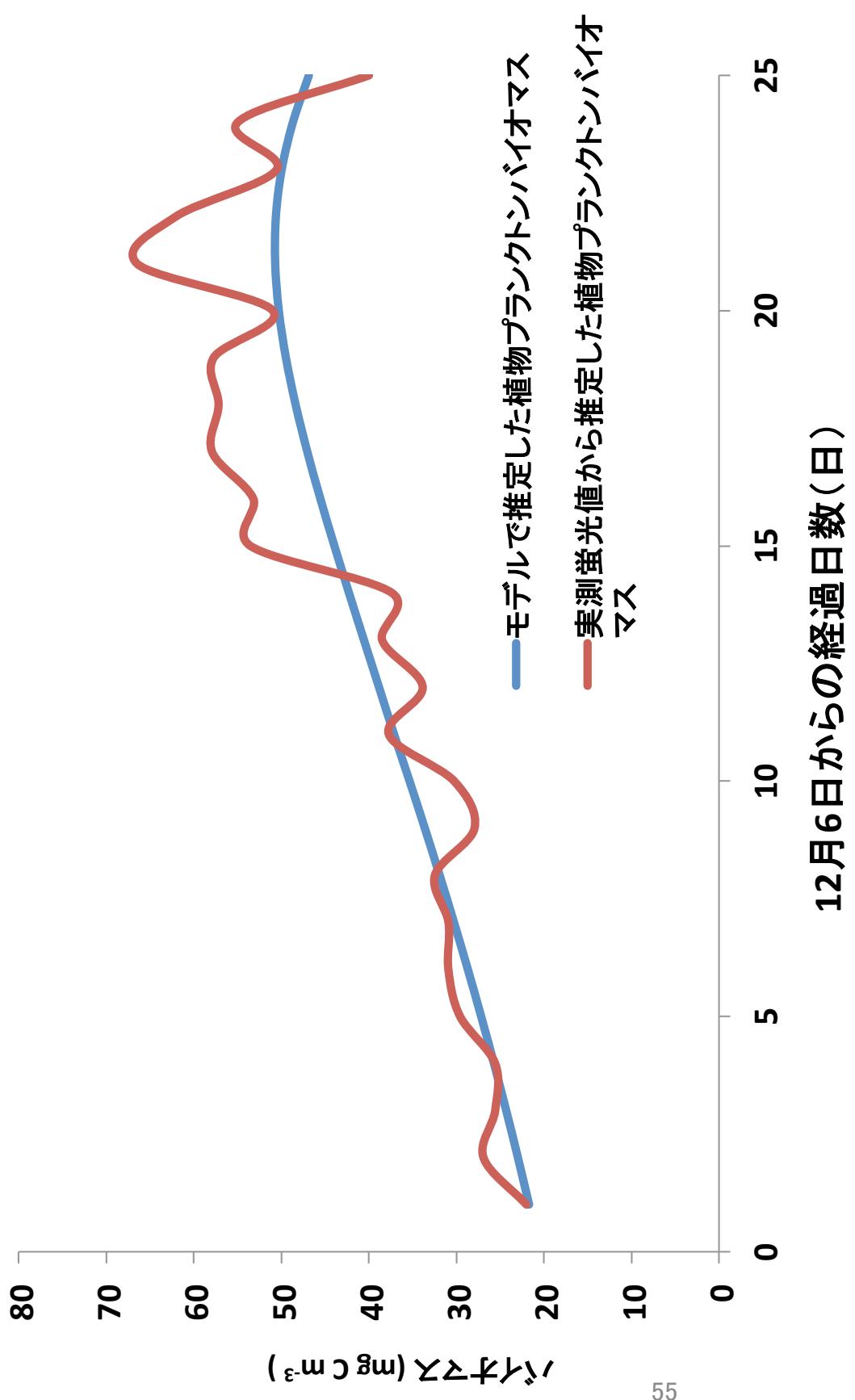


図8. モデルで計算された植物プランクトンのバイオマス (PL+PS) と 蛍光強度実測値から求めた植物プランクトン濃度との比較。数日間の短期的変動の再現はできないが、全体的な変動傾向は実測値と一致している。

表 7. カイアシ類におけるモデル推定値結果と過去の実測値との比較

生物群	モデルによる3月初旬期 の推定バイオマス	JARE定常観測による同一 測点の実測値から推定さ れたバイオマス(鈴木、 2010)
大型カイアシ類	3.58 mg C m ⁻³	35±31.24 mg C m ⁻³
小型カイアシ類	1.06 mg C m ⁻³	1.22±1.01 mg C m ⁻³

表 5. 翼足類におけるモデル推定値結果と過去の実測値との比較

生物群	モデルによる3月初旬期 の推定バイオマス	定常観測による同一測点 の実測値から推定された バイオマス(高橋、2011)
翼足類	8.0 mg C m ⁻³	2.14 ± 3.14 mg C m ⁻³

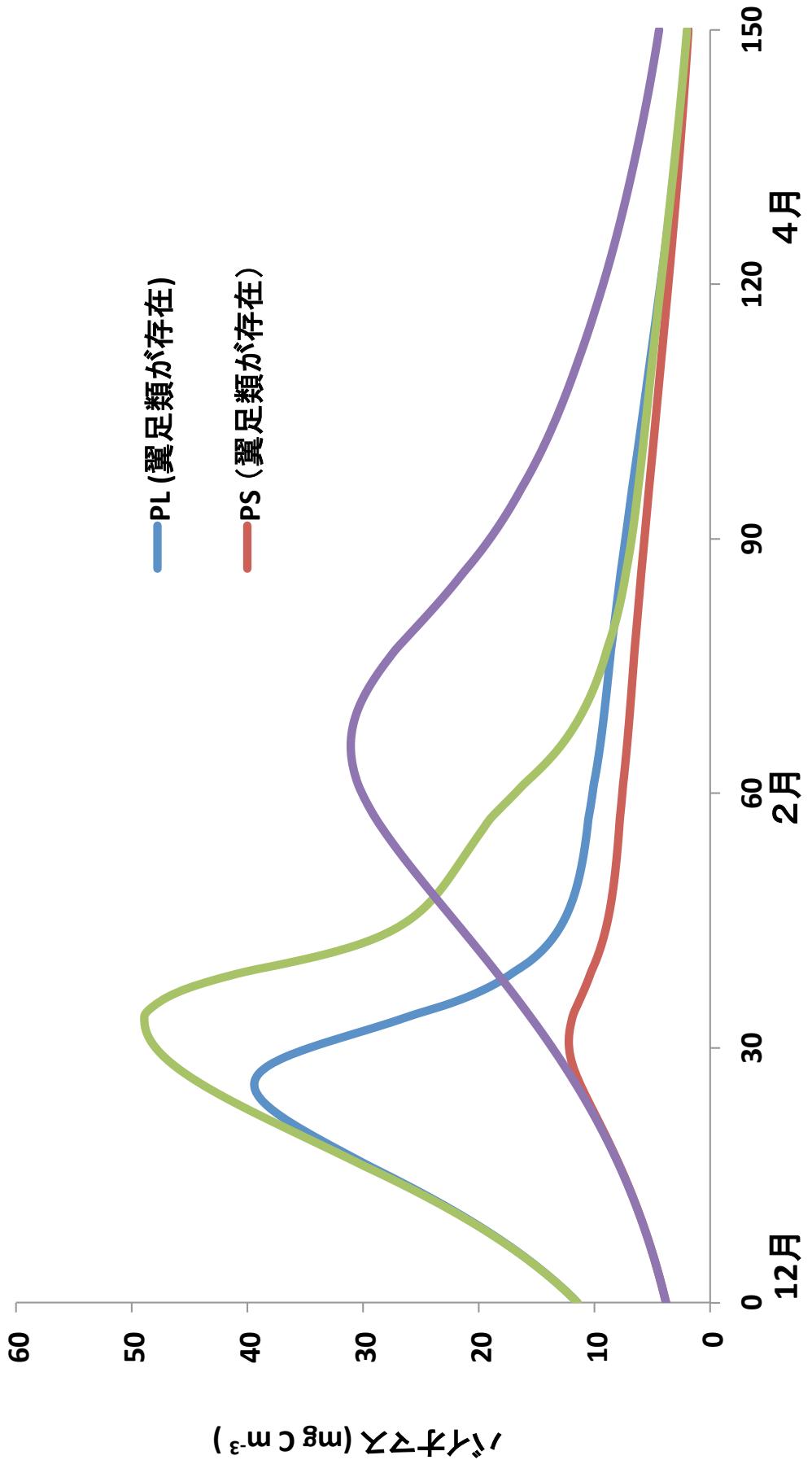


図 9. 翼足類(PtA+PtJ)が存在する場合(本モデルの基本シミュレーション)と存在しない場合を想定した大型、小型植物プランクトンのバイオマス変動の比較。大型植物プランクトンの場合ピークが一週間程ピークがずれて25%のバイオマスの差が生じる。一方、小型植物プランクトンの場合、ピークが一ヶ月ずれて、差が300%の差が生じている。

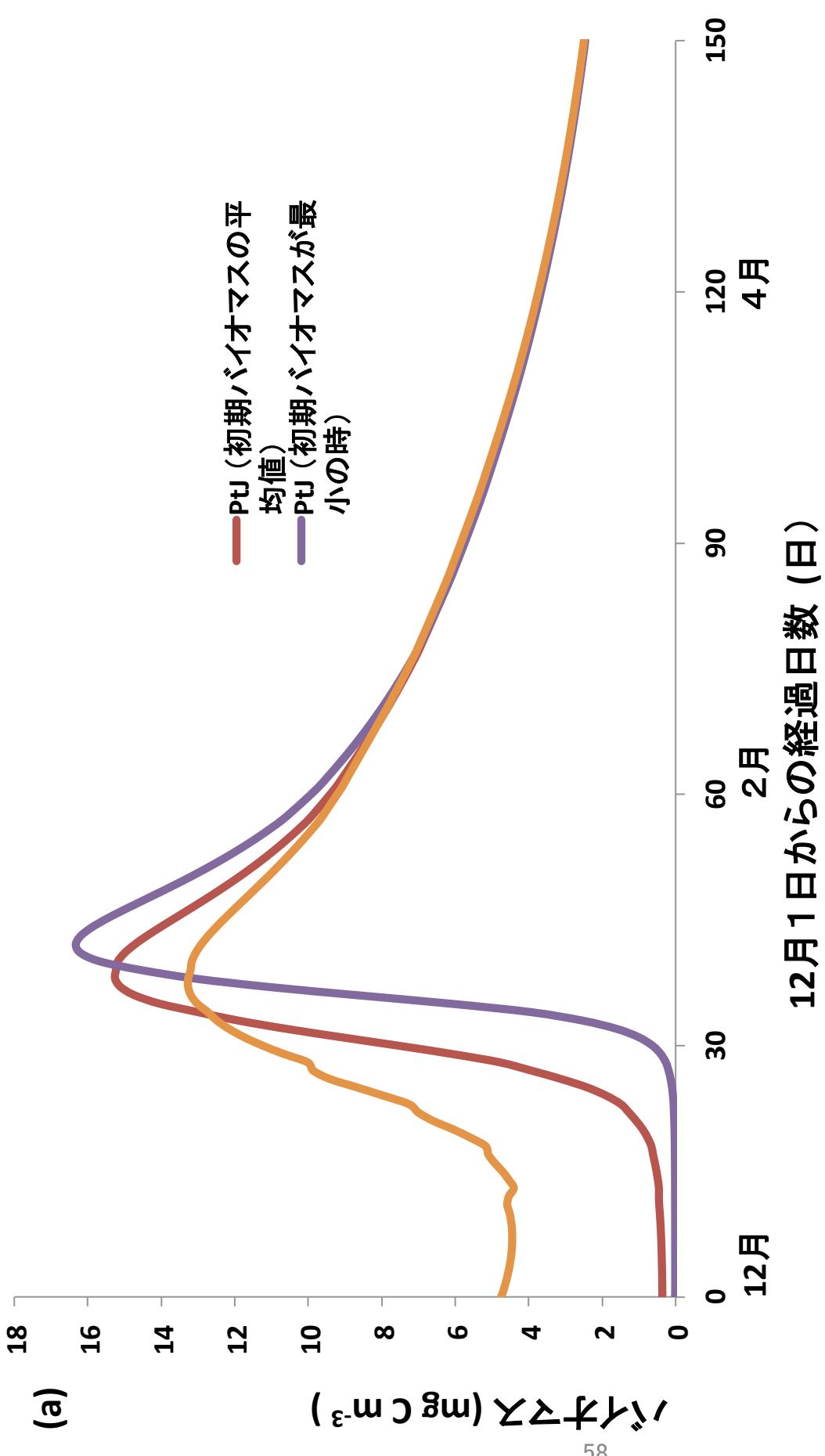


図 10-a 翼足類の平均（基本モデルの初期値）と最大値、最小値のバイオマスを初期値に設定した場合の翼足類の幼生のバイオマス変動実験。南極海における 20 年間の翼足類の平均（本モデル初期値）と最大値・最小値のバイオマスを初期値に設定した場合の翼足類の幼生のバイオマス変動実験。最大値の場合、ピークが早く訪れ、最大で約 13 mgCm⁻³ である。最小値の場合、ピークが遅れて現れ、最大で約 16mgCm⁻³ である。

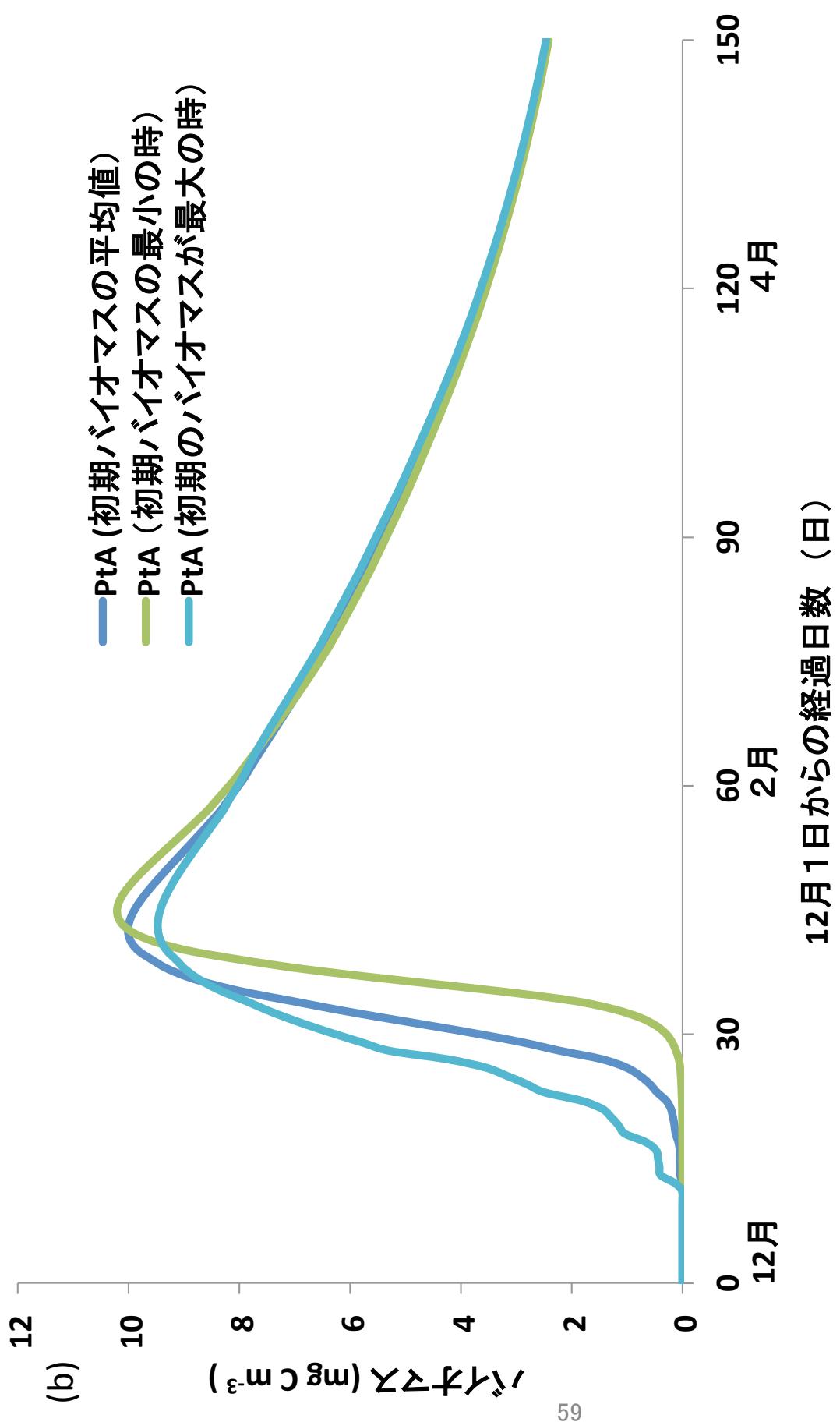


図 10-b. 翼足類の平均(本モデル初期値)と最大値、最小値のバイオマスを初期値に設定した場合の翼足類の成体のバイオマス変動実験。どのパターンにおいてもピークが12月下旬で 10 mg C m^{-3} であるが、初期のバイオマスが最大の場合、ピークまでの速度が高く、ピークの値が若干高い。

(a)

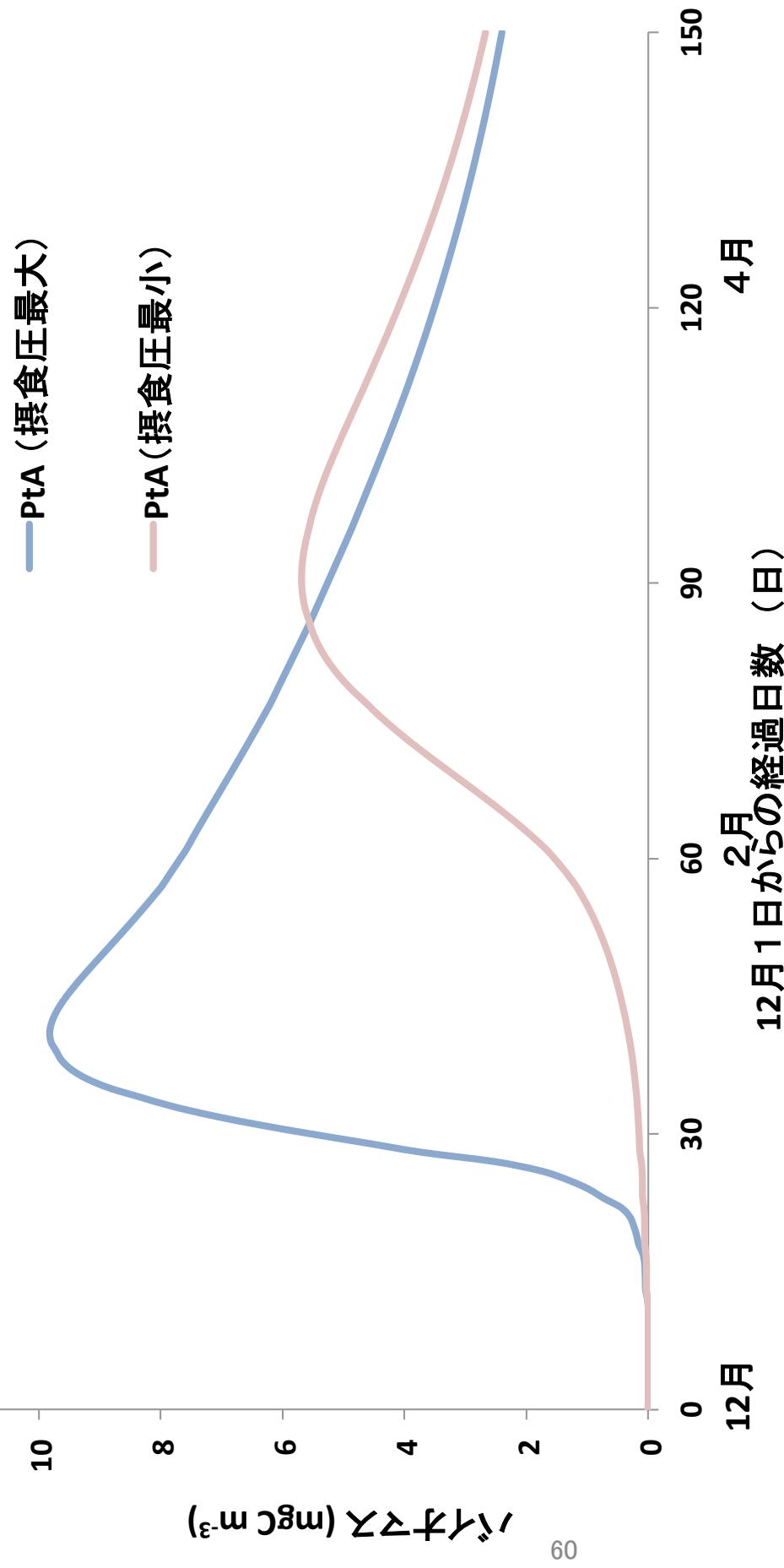


図 11-a. 翼足類の摂食圧を変動させた場合のバイオマスの変動実験である。

701.6 $\text{ng} (\text{pigm}) \text{ind}^{-1} \text{day}^{-1}$ であるが、過去の報告例中の最大値である。一方 Perissinotto (1992) が示した値 51.0 $\text{ng} (\text{pigm}) \text{ind}^{-1} \text{day}^{-1}$ を最小値として採用。翼足類成体の結果で、摂食圧最大値の場合にピーク時のバイオマスは約 10 mg C m^{-3} で、ピークを迎える時期はシミュレーション開始 40 日後。一方、摂食圧に最小値を使用した場合、ピークは約 60 日後に見られる。ピーク時のバイオマスの最大値 (約 6 mg C m^{-3}) は前者に比べて低い値である。

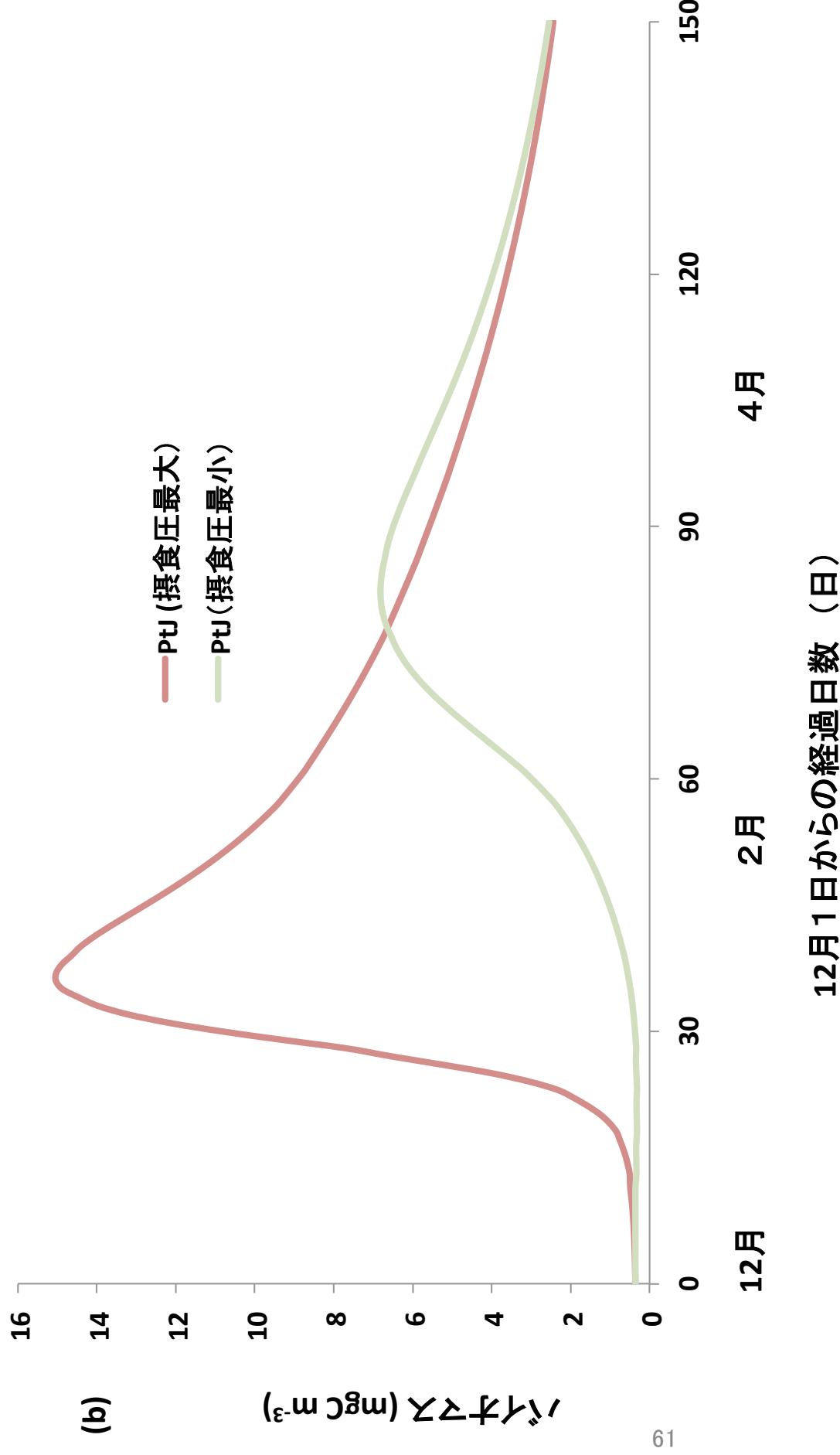


図 11-b 翼足類の摂食圧を変動させた場合のバイオマスの変動実験である。摂食圧最大値の場合バイオマスは最大で約15mg C m⁻³ 前後で、ピークを迎える時期は開始後40日である。一方、摂食圧最小値を適用した場合、ピークは約60日後に出現し、最大値は約7 mg C m⁻³となり、前者に比べて50%以上低い値である。

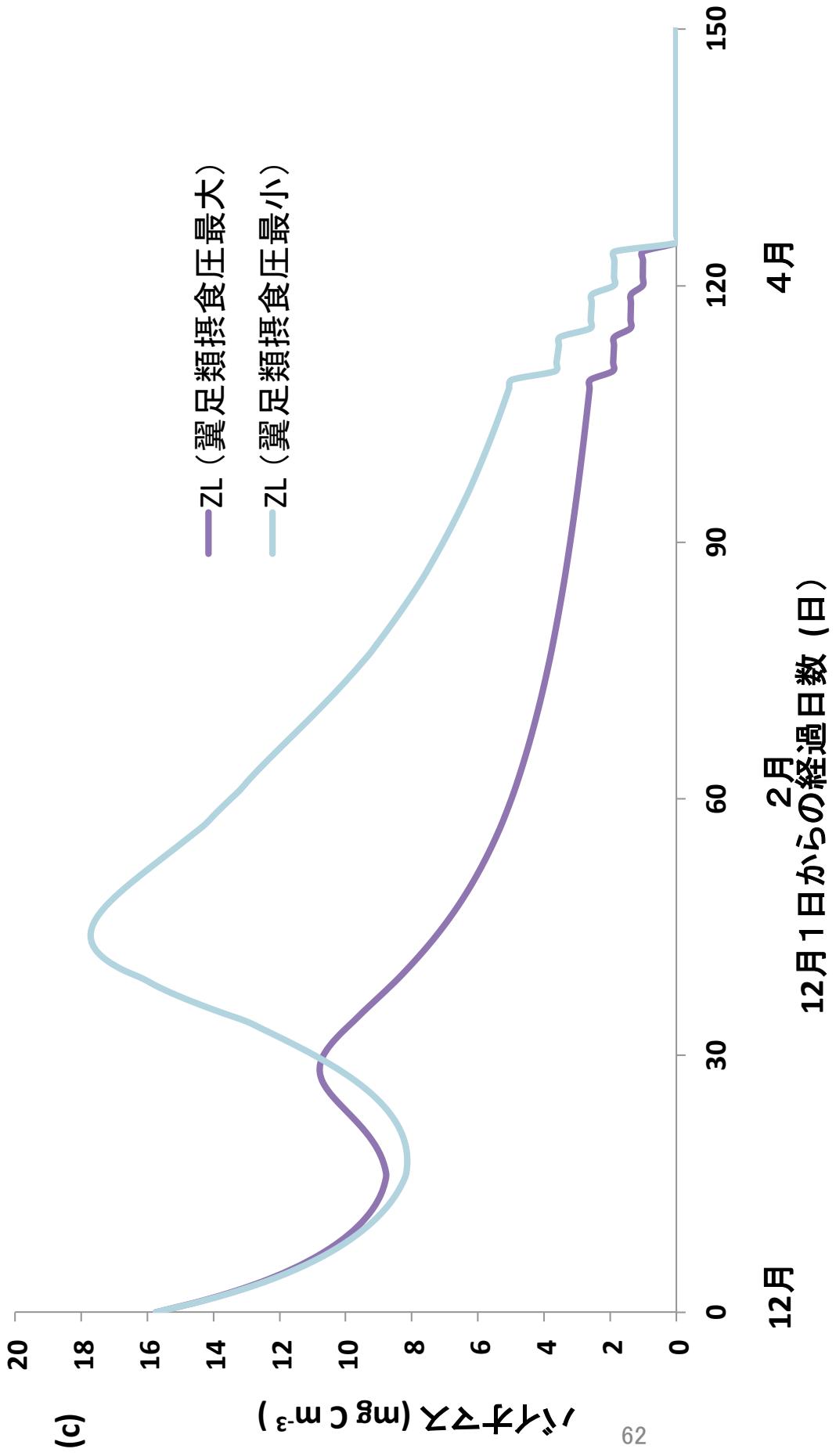


図 11-c. 翼足類の摂食圧を変動させた場合の大型カイアシ類のバイオマスの変動実験。PtJとPtA の摂食速度の最小値を用いると大型カイアシ類は、1月中旬にピークの値が 20 mg C m^{-3} となつた。翼足類の摂食速度が変わると、単に翼足類のバイオマスが変わるだけではなく他のプランクトンのバイオマスに影響を与えることを示している。

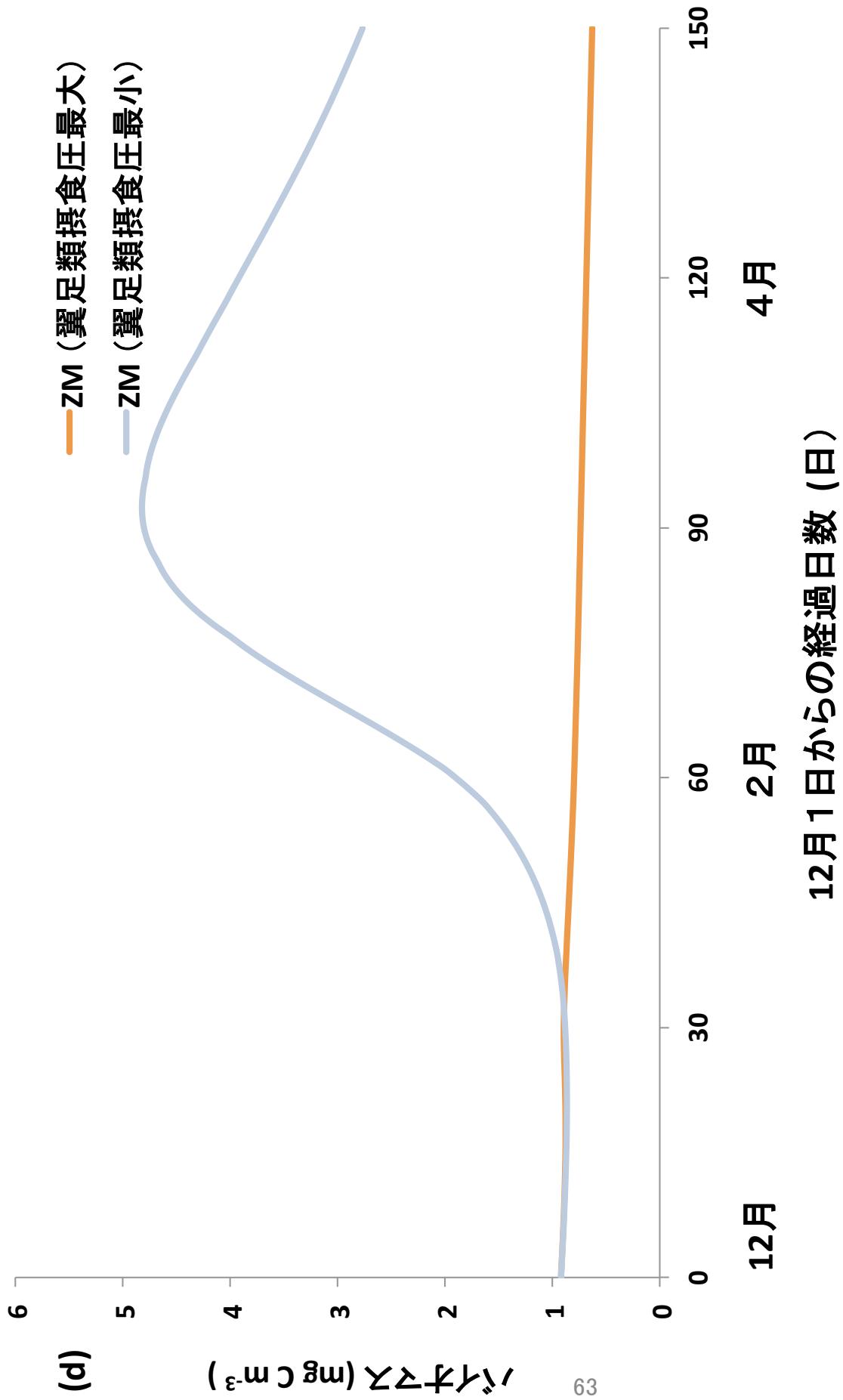


図 11-d. 翼足類の摂食圧を変動させた場合の微小動物プランクトンのバイオマスの変動実験である。P_{TJ}の摂食速度が最小の場合、微小動物プランクトンバイオマスは2月上旬にピークの値が 5.0 mg C m^{-3} となつた。

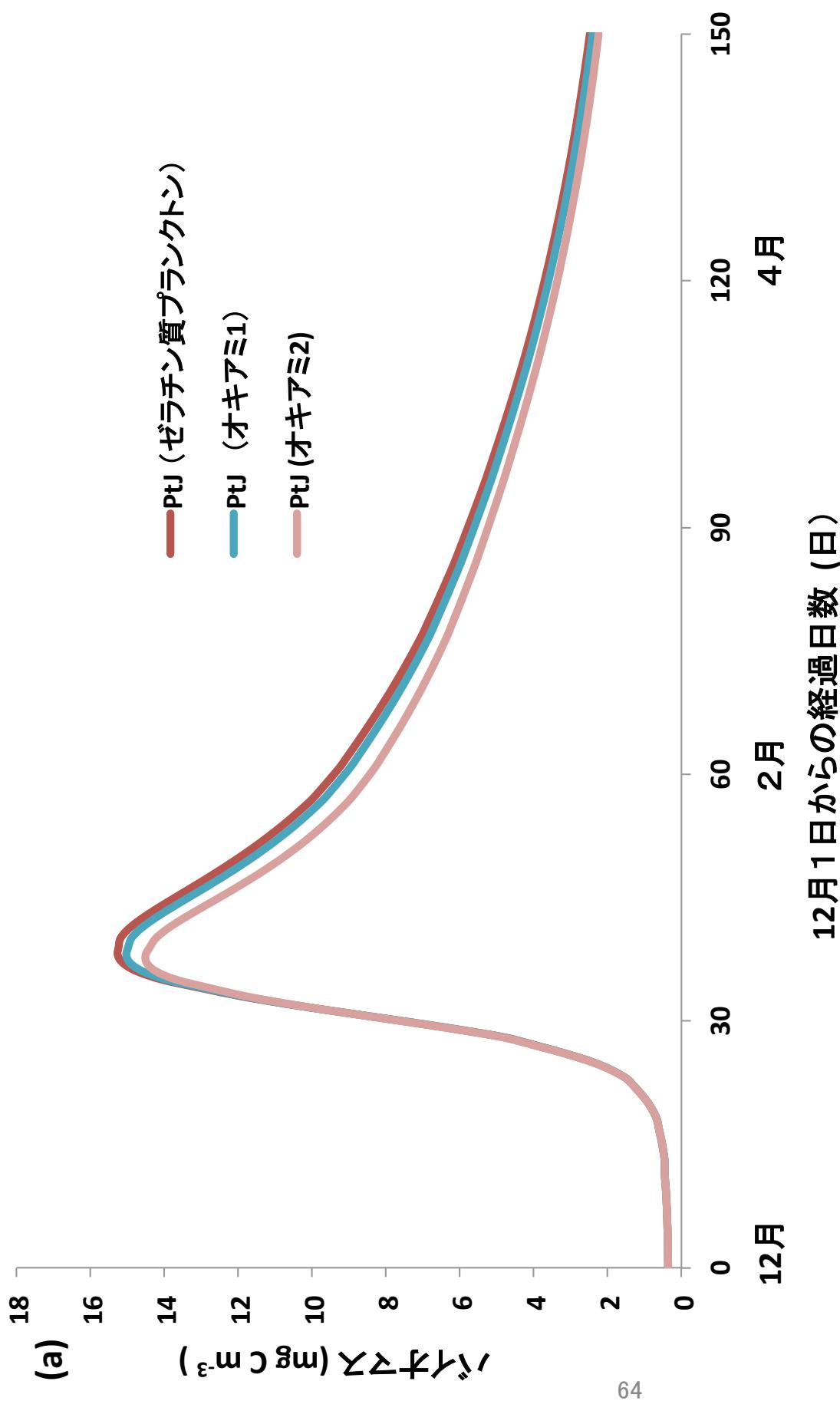
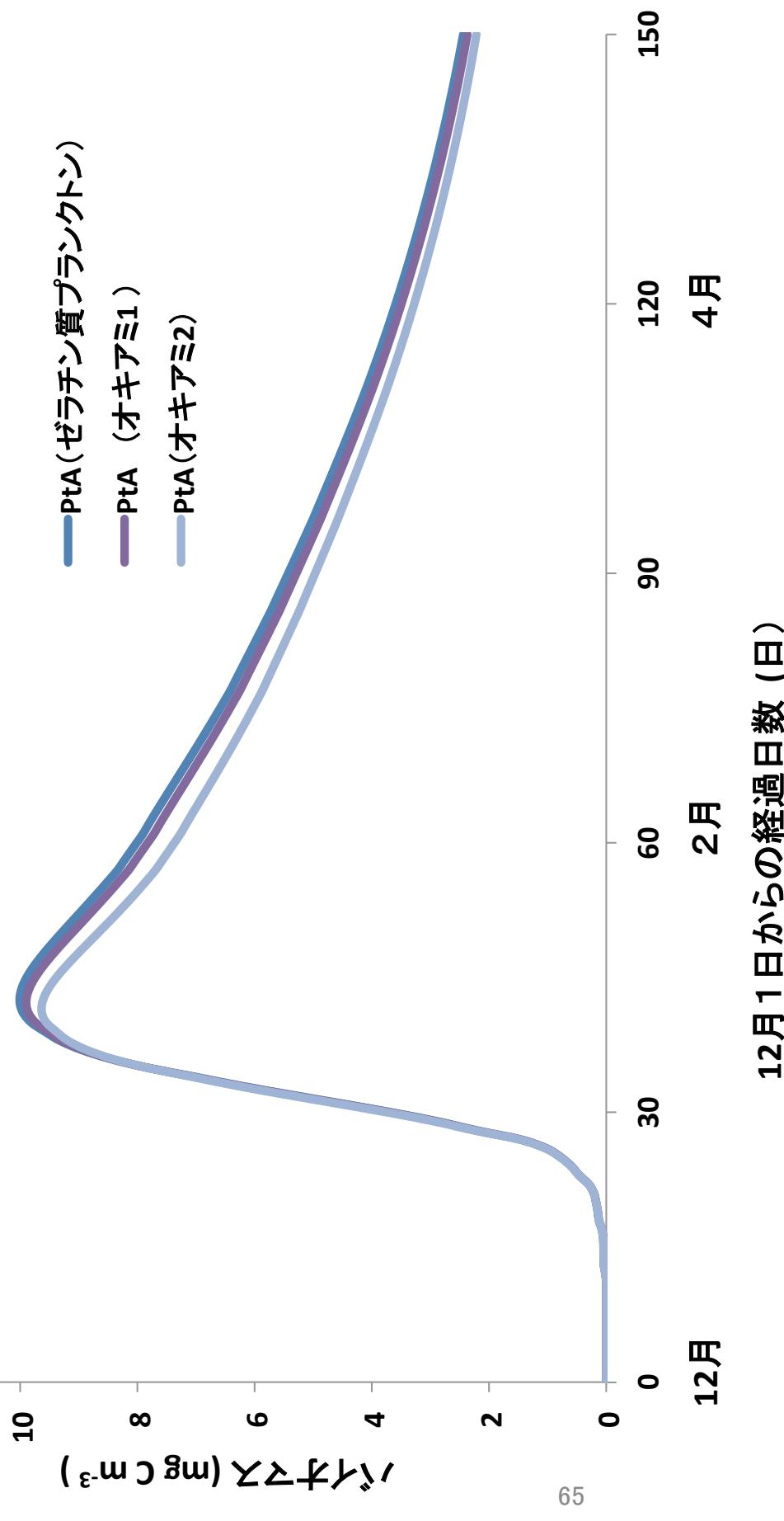


図 12-a. 肉食プランクトンの種類及び捕食圧が変動した場合の PtJ と ZP のバイオマスの変動実験。ゼラチン質プランクトンのパラメータからオキアミ1の捕食速度 (0.4 day^{-1}), オキアミ2の捕食速度 (0.8 day^{-1}) に置き換わっても 1 月上旬にピークが 15 mg C m^{-3} であった。捕食者の種類が変わっても、PtJ のバイオマスには影響は出なかった。

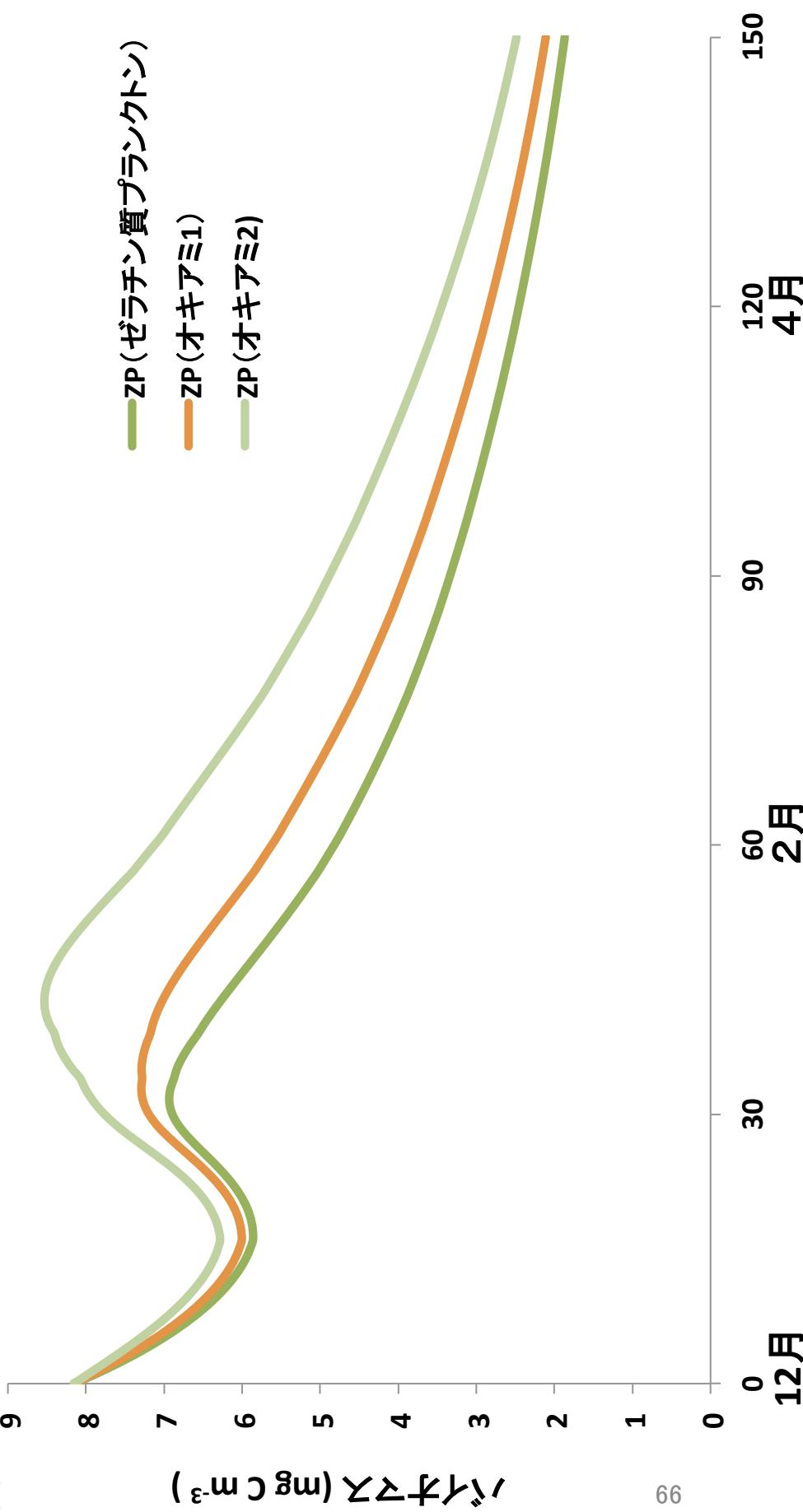
(b)



65

肉食プランクトンの種類及び捕食圧が変動した場合の PtA と ZP のバイオマスの変動実験。ゼラチン質プランクトンのパラメータからオキアミ1の捕食速度 (0.4 day^{-1}), オキアミ2の捕食速度 (0.8 day^{-1})に置き換わっても1月上旬にピークが 15 mg C m^{-3} であった。捕食者の種類が変わっても、PtA のバイオマスには影響は出なかった。

(c)



12月1日からの経過日数（日）

図 12-c. 肉食プランクトンの種類及び捕食圧が変動した場合の肉食プランクトンのバイオマスの変動である。ゼラチン質プロランクトンとオキアミ類(それぞれ摂食速度: 0.4 day^{-1} 、 0.2 day^{-1})を適用した場合、ゼラチン質プロランクトンとオキアミのバイオマスに大きな差が見られず、 7 mg C m^{-3} 前後である。オキアミがより高い摂食速度(0.8 day^{-1})を有する場合においても、そのバイオマスは約 9 mg C m^{-3} とやや高くなるが、ピークも一週間ほど後に出現する。

(a)

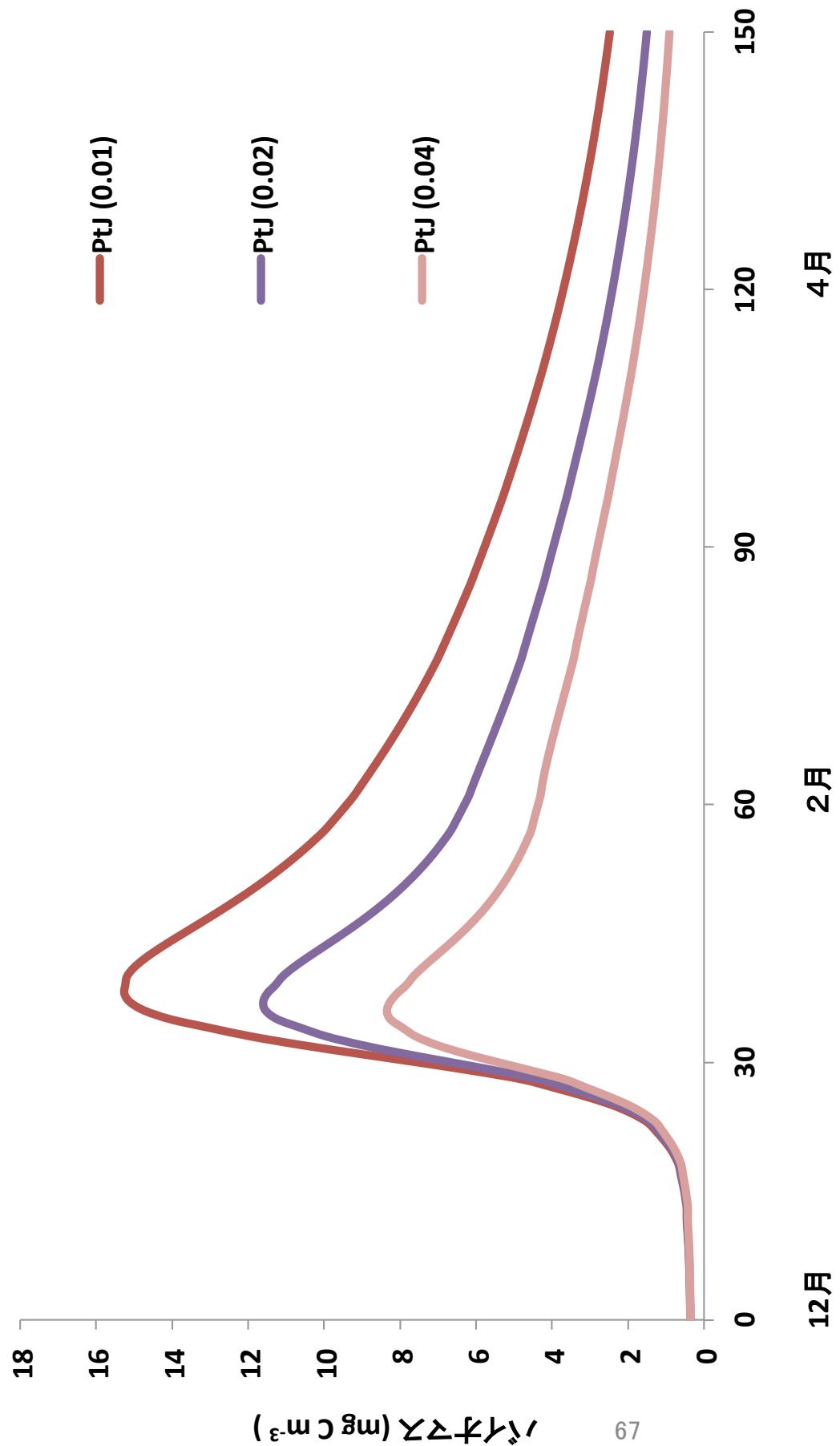
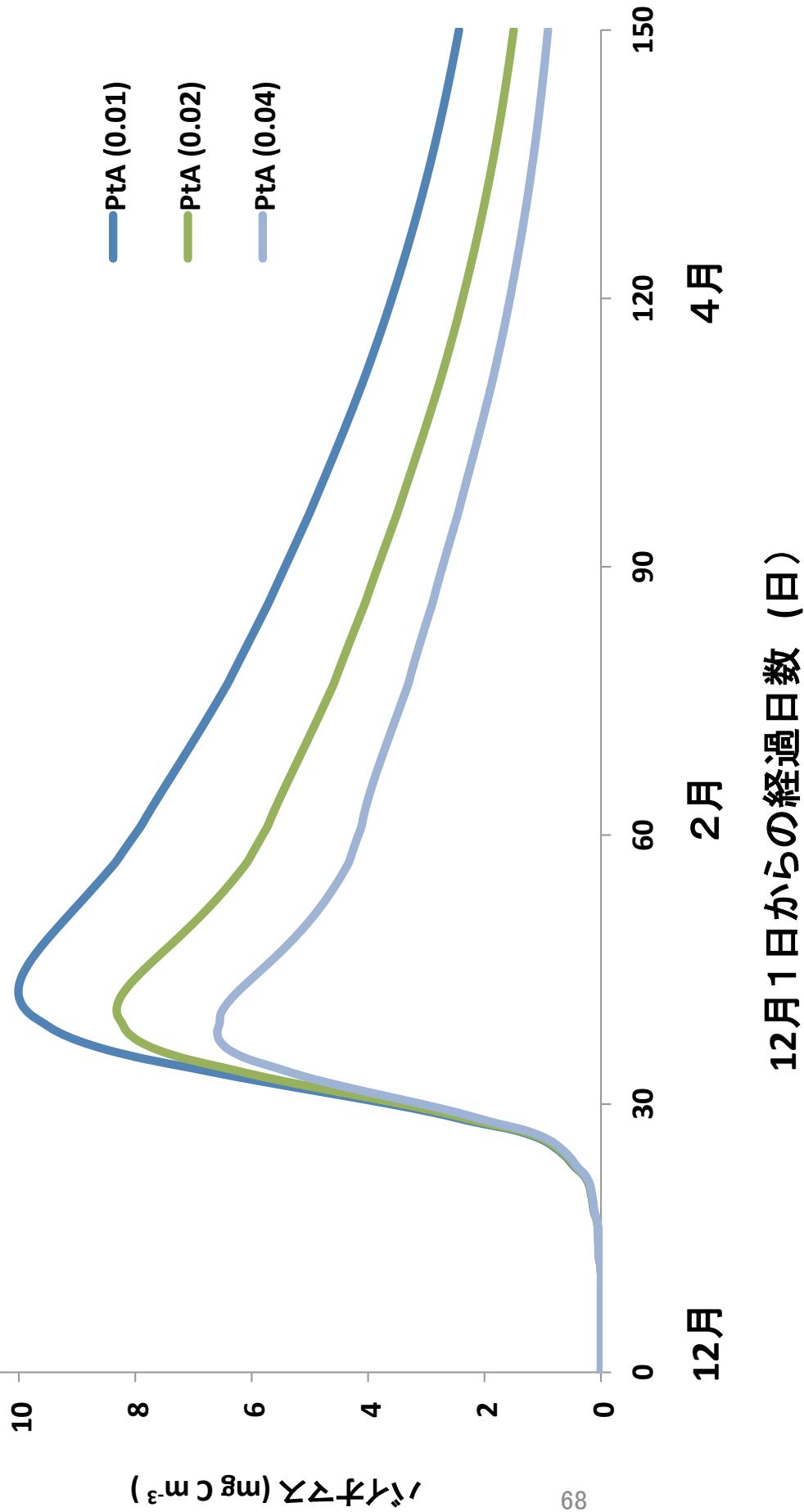


図 13-a. 翼足類幼生の死亡速度を変えてその影響を確認した実験の結果である。それぞれ 0.01 ($\text{mg C m}^{-3})^{-1} \text{day}^{-1}$, 0.02 ($\text{mg C m}^{-3})^{-1} \text{day}^{-1}$, 0.04 ($\text{mg C m}^{-3})^{-1} \text{day}^{-1}$ 時の、バイオマス値はそれぞれ、16.00, 12.00, 8.00 mg C m^{-3} であった。

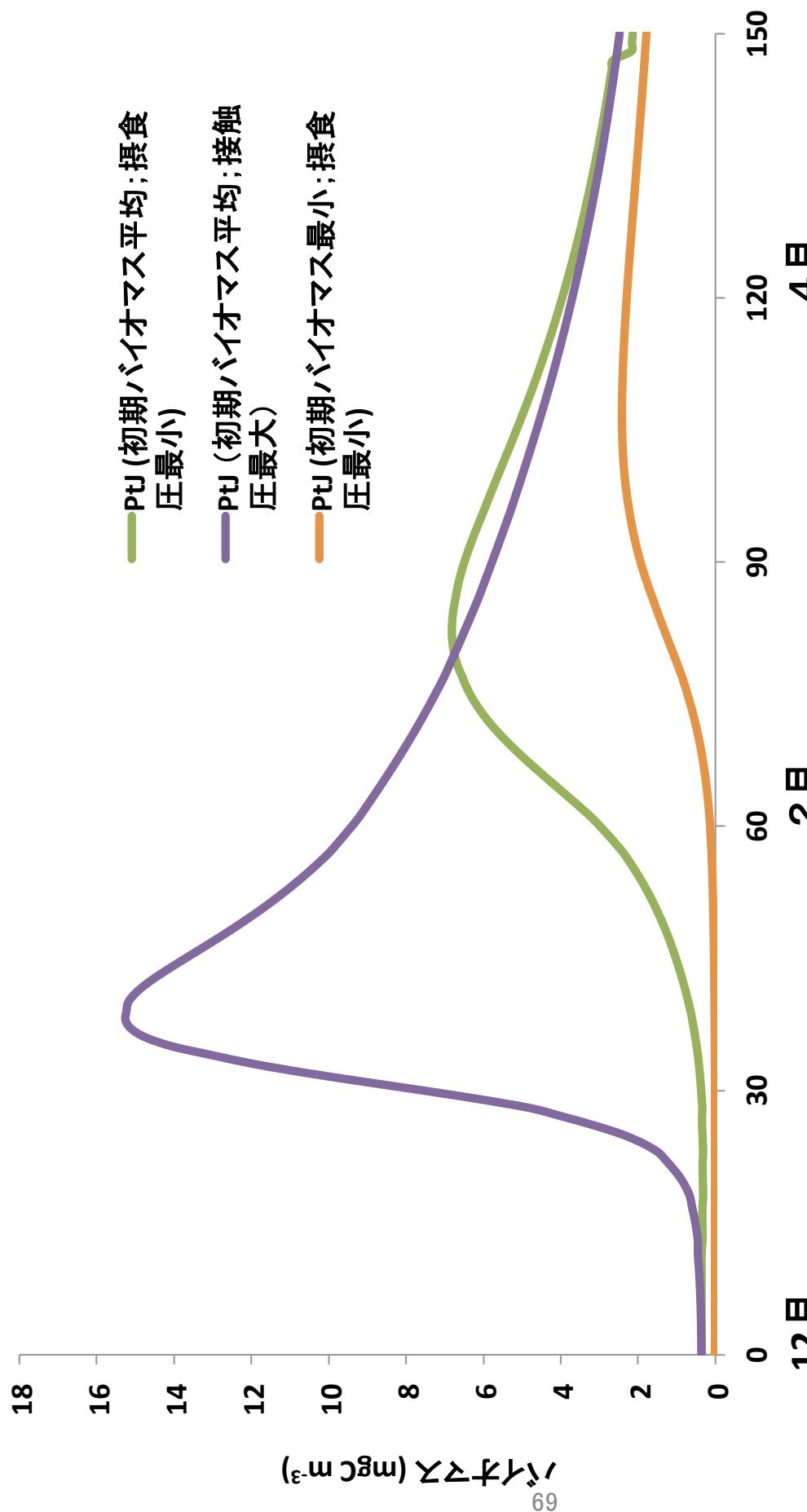
(b)



12月1日からの経過日数（日）

図 13-b. 翼足類幼生の死亡速度を変えてその影響を確認した実験の結果である。それぞれ 0.01 ($\text{mg C m}^{-3}\text{-}1 \text{day}^{-1}$, 0.02 ($\text{mg C m}^{-3}\text{-}1 \text{day}^{-1}$, 0.04 ($\text{mg C m}^{-3}\text{-}1 \text{day}^{-1}$) の Pta のバイオマスのピーク時の値は約 10.00, 8.00, 6.00 mg C m^{-3} であった。

(a)



12月1日からの経過日数（日）

図 14-a. 翼足類の摂食圧と初期バイオマスを複合的に変動させた場合の翼足類成体のバイオマスの変動。初期設定（初期値が平均値、接觸圧最大）の場合と比較して、最小バイオマスと最小摂食速度の組み合わせによって、PtJ のバイオマスが著しく低下している。

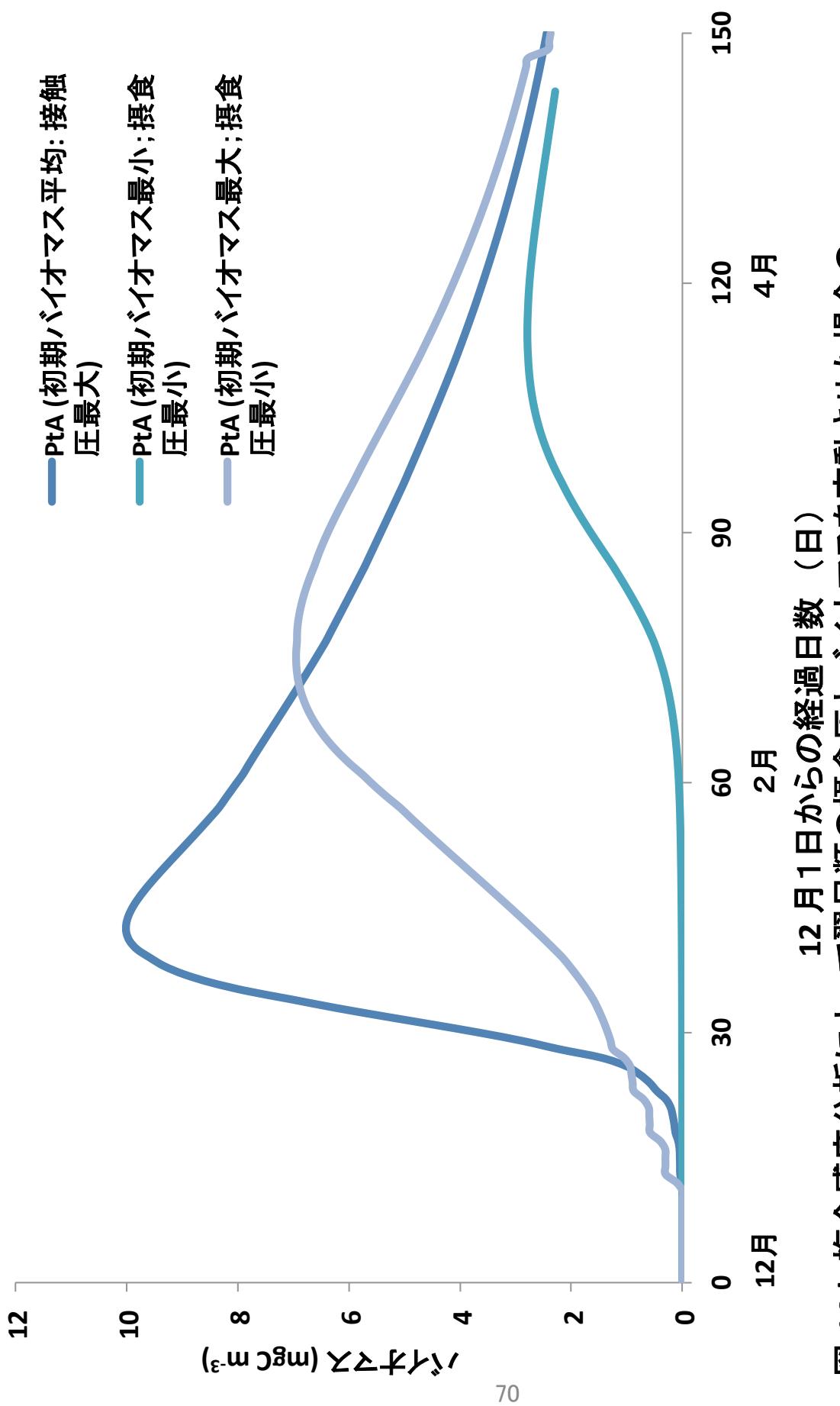


図 14-b.複合感度分析によって翼足類の摂食圧とバイオマスを変動させた場合のPtA のバイオマスの変動。初期バイオマス最大と摂食速度最小の組み合わせがこの中で最もピークバイオマス値が高く、開始から35日後の 10.00 mgC m^{-3} である。次に初期バイオマス平均と摂食速度最小の組み合わせで、開始から65日後で約 7.00 mgC m^{-3} である。最小初期バイオマスと摂食速度最小の組み合わせで、開始から95日で約 3.00 mgC m^{-3} であった。

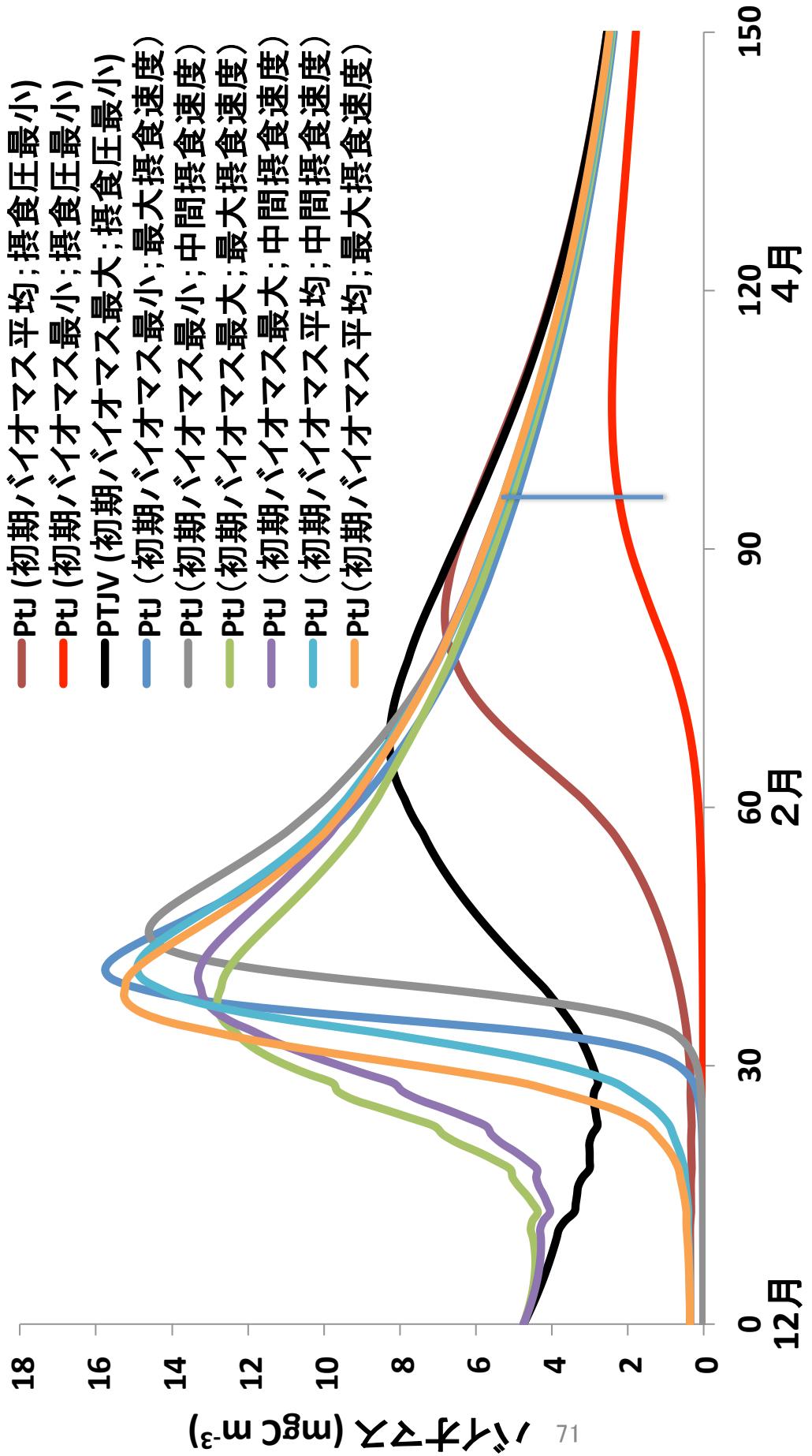


図 15. PtA と PtJ の摂食速度と初期バイオマスの組み合わせを複数 ($3 \times 3 = 9$ 通り) 設定した場合の PtA/バイオマスに与える影響。最小のバイオマスと摂食速度最小の組み合せが最もピークバイオマスが小さく、出現時期が遅い。青の縦棒は、既報値(高橋、2011)の3月初旬のバイオマスの範囲。

Program Smodel9!

implicit none

*****time setting*****

real(8) :: t = 0.00d0

integer(8),parameter :: d2s = 86400

integer(8),parameter :: s2h = 3600

real(8),parameter :: mcr = 1.0d-6

real(8),parameter :: dt = 0.5

real(8) :: time

integer(8) :: i = 1

integer :: day=0,hour=0,dn=335

real(8) :: lint1,lint2,lint3

*****prognostic variables*****

real(8) :: TPL = 11.4525d0,qpl !(Sasaki et al., unpublished; 高尾 他, 2011)

real(8) :: TPS = 3.8175d0,qps !(Sasaki et al., unpublished; 高尾 他, 2011)

real(8) :: TZCR = 15.744d0,qzlcrl50d0,qzlcrl !(oithona carbon convert is elliot
26.9)

real(8) :: TZCRBTM = 0.0d0 !acutus ontogenetic migration

real(8) :: TPTJVBTM = 0.0d0 !acutus ontogenetic migration

real(8) :: TZS = 1.22d0, QZS ! Small Zooplankton

!!!!!!!!!!!!!!POC!!!!!!!!!!!!!!

real(8) :: POCTZCR = 0.0d0

real(8) :: POCTZMIC = 0.0d0

real(8) :: POCTPTJV = 0.0d0

real(8) :: POCTPTAD = 0.0d0

real(8) :: POCTZC = 0.0d0

real(8) :: POCTZS = 0.0d0

!!!!!!!!!!!!!!

real(8) :: TPtAd = 0.0d0, QPtAd

real(8) :: TZMIC = 0.92d0,QZMIC

real(8) :: TPtJv = 0.36,QPtJv!0.36(ave) 0.011387685,QPtJv!4.743659602,QPtJv!max

4.743659602 mg c/m3 (0.00436 c /ind) / min: 0.011387685 mg c/m3 (0.005176221 c/ind)

```

real(8) :: TD = 200d0,qd           !as POC
real(8) :: TDIC=26400d0,qdic      !DIC
real(8) :: TDOC=1445d0,qdoc       !DOC
real(8) :: MIXPHY=0.0d0            !phytoplankton from bottom layer
real(8) :: TBZL = 0.0d0
*****light setting*****
real(8),parameter :: Iopt      = 104.7D0      ! PS Optimum Light Intensity   S
wm-2
real(8),parameter :: alpha1     = 0.072d0! 0.12d0!P  Light extinction coefficient [/m]
real(8),parameter :: depth      = 30d0        ! P  Depth of the bay [m]
*****other carbon*****
real(8),parameter :: rdsink = 2.0d0/d2s !detritus sinking rate
real(8),parameter :: alphapl=0.042d0/s2h !initial slope Hira
*****biological parameter*****
real(8),parameter :: alpha2 = 0.027d0/d2s ! inga 2000
real(8),parameter :: kspl = 106/16*12D-3!halfsaturation rate pl
real(8),parameter :: ksps = 106/16*12*3D-3!halfsaturation rate pl
real(8),parameter :: rrespl = 0.05d0/d2s  !respiration rate PL
real(8),parameter :: rrresp = 0.05d0/d2s  !respiration rate ps
real(8),parameter :: rexcp0 = 0.135d0/d2s
real(8),parameter :: rmorp0 = 0.03d0/d2s
real(8),parameter :: rmorp0s = 0.01d0/d2s
real(8),parameter :: IRCR = 0.003675/0.01/d2s! 0.003675d0/d2s ! calanoid acutus
ingestion rate mg C ind-1 day-1 (Pakhomov et al.,1997) (2013/03/12)
real(8),parameter :: IRCRZmic = 0.5/d2s !0.5/d2s(yoshie 2005)0.4/d2s(kishi2007) !
calanoides acutus ingestion rate to Zmic
real(8),parameter :: IRS  = 0.0001413d0/0.00203/d2s ! oithona ingestion rate mg C
ind-1 day-1 (Pakhomov et al.,1997) (2013/03/13)
real(8),parameter :: IRM  = 0.5/d2s !!C. finmarchicus nauplii as micro zoo ingestion
rate mg C ind-1 day-1 (CASTELLANI et al., 2008) (2013/03/13)

```

```

real(8),parameter :: IRL =  

0.016215d0/0.137/d2s !0.0015/0.137/d2s!0.021048d0/0.137d0/d2s!0.0051d0/0.137d0/d  

2s!0.011289/0.137d0/d2s !!! ! L helicina ingestion rate Bernard et al 2012  

real(8),parameter :: IRLJv =0.016215d0/0.137/d2s!  

0.0015/0.137/d2s!0.021048d0/0.137d0/d2s!0.0051d0/0.137/d2s!0.011289/0.137d0/d2s!j  

evenile Limacina

real(8),parameter :: Ivlv = 0.001d0 !ivlv const
real(8),parameter :: grmaxzs2zl = 0.1d0/d2s !zs=>z1 Kishi 2007
real(8),parameter :: optomega = 26400d0
real(8),parameter :: grmax2 = 0.89d0/d2s!PS=>TPE.A. Pakhomov 1997
real(8),parameter :: grmax2zs = 0.15d0/d2s !Pakhomov 1997
real(8),parameter :: shift = 0.11
*****zs*****
real(8),parameter :: GRmaxSS = 0.5D0/d2s !
real(8),parameter :: lamdas = 1.40d-2
real(8),parameter :: lamda = 2.00D-2
real(8),parameter :: pster = 3.98825 ! sugimoto 2010
real(8),parameter :: rexcz0 = 0.20d0/d2s
real(8),parameter :: RExcZ0s = 0.40D0/d2s

real(8),parameter :: rmorpt = 0.01/d2s!0.02/d2s!0.03/d2s!0.04/d2s!
real(8),parameter :: rmorz0 = 0.01d0/d2s !acutus mortality rate atkinson et.al 1997
real(8),parameter :: rmorz0s1 = 0.01d0/d2s!micro zoo mortality
real(8),parameter :: rmorz0s2 = 0.01d0/d2s!zoo mortality rate fasham 1990

real(8),parameter :: rmorzs0 = 0.01d0/d2s !mortality fasham 1990
real(8),parameter :: ruriz0 = 0.20d0/d2s
real(8),parameter :: ruriz0s1 = 0.20d0/d2s
real(8),parameter :: rurizp = 0.20d0/d2s !zp urine
real(8),parameter :: ruriz0s2 = 0.20d0/d2s

```

```

real(8),parameter :: rdec0 = 0.551d0/d2s
real(8),parameter :: rdet2dic = 0.07/d2s
real(8),parameter :: rpchla = 2.0d0
real(8),parameter :: rcchla = 3.0d1
real(8),parameter :: p2d = 0.05d0/d2s !conversion of poc to dic
real(8),parameter :: do2di = 0.005/d2s !conversion of doc to dic
real(8),parameter :: do2dib = 0.005/d2s !conversion of doc to dic
real(8),parameter :: diassi = 2.2/s2h !dic assimilation mgCmgchla-1h-1
real(8),parameter :: rddr = 0.05d0/d2s !detritus disintegration rate (day-1)(Anderson and williams,1998)
real(8),parameter :: rddrb = 0.05d0/d2s !detritus disintegration rate (day-1)(Anderson and williams,1998)
real(8),parameter :: VFP =0.00000446 !adult pteropods volume of fecalpellet mm^3 (C.manno 2010)
real(8),parameter :: VFPs =0.00000446 !young pteropods volume of fecalpellet mm^3 (C.manno 2010)
real(8),parameter :: CFP = 0.0495 ! carbon conversion of FP mgCmm^3 (Gonzalez et al., 1994)
real(8),parameter :: GRmaxLps = 0.10D0/d2s ! ZL Maximum Rate of Grazing PS @0degC [s]
real(8),parameter :: alphaZ = 0.7!assim rate of zooplankton(fasham1990)
real(8),parameter :: betaZ = 0.3!assim rate of zooplankton(fasham1990)
real(8),parameter :: rIRPt = (2.5*0.00015/86400) !ingestion rate of Pteropod(limacina spp) Pakhomov 1997
real(8),parameter :: conPtjv = 0.004d0
real(8) :: IRPL2PtJv,IRPL2PtAd,IRPS2PtJv,IRPS2PtAd
real(8) :: ZCRege,ZSege,ZMICege,ZCege

real(8),parameter :: Pmax = (0.6d0/d2s) ! El-Sayed and Taguchi (1981)K. Fennel et al. 2002 より抜粋
real(8),parameter :: Pmaxs = (0.4d0/d2s) !K. Fennel et al. 2002

real(8) :: ICR,ICRZMIC !Ingestion of C.acutus

```

```

real(8) :: IS  !Ingestion of Oithona
real(8) :: IM  !Ingestion of micro zoo
real(8) :: ILPL,ILPS  !Ingestion of L.helicinaf
real(8) :: ILJvPL,ILJvPS  !Ingestion of L.helicina jevenile
real(8) :: lint = 0.0d0
real(8) :: lfc
real(8) :: theta
real(8) :: Grazmic2PtAd
real(8) :: gppp, excp, excps, morp, morps ,gppps, morz2, morzsn
real(8) :: grap2z, grap2z2, excz, excz2, exczs1, exczs2, morz, morzs1, morzs2
real(8) :: respl, resp
real(8) :: Uriz1, decd2n, Grap2zs1, Graps2zs2, Uriz2, Urizs1, Urizs2
real(8) :: GraPL2ZPn, GraZS12ZPn, GraZS22ZPn, GraZL22ZPn,
GraZL12ZPn, MorZPn, ExcZP

real(8) :: Graps2zl2
Grazs12zl1, Grazs2zs2, GraPS2ZLn, GraZSs2ZPn, Graps2ZSn, GraZMIC2ZPn
real(8) :: qbottomdet, tdb=0, tdocb=0, qdocb, tdicb=0, qdicb
real(8) :: conp2d, condo2di , condo2dib
real(8) :: Dsink
real(8) :: ddr !fomulation of det. disintegration
real(8) :: ddrb !fomulation of det. disintegration
real(8) :: det2dic ! detritus to dic
integer :: lt=0, nt
real(8) :: omega, FP, FPs
real(8) :: imax
real(8) :: shifTPtJv = 0d0
real(8) :: ZCRex, ZSex, ZMicex, ZCex, PTADege, PTJVGe, PTADex, PTJVex
real(8):: ExpPL, ExpPS, Morpl
real(8) :: IRPS2ZS, IRPL2ZS
real(8) :: TZC = 8.15d0, QZC
real(8), parameter :: GRmaxPpl1 = 0.2D0/d2s ! ZP Maximum rate of grazing PL
@0degC      [/s] Kishi 2007

```

```

real(8),parameter :: GRmaxPzl1 = 0.2D0/d2s ! ZP Maximum rate of grazing ZL
@0degC      [/s] kishi2007
real(8),parameter :: GRmaxPzl2 = 0.2D0/d2s ! ZP Maximum rate of grazing ZL
@0degC      [/s] Kishi 2007
real(8),parameter :: GRmaxPzs2 = 0.2D0/d2s ! ZP Maximum rate of grazing ZS2
@0degC      [/s] Kishi 2007
real(8),parameter :: grmaxzs2zs = 0.2D0/d2s! ZP Maximum rate of grazing ZS @0degC
[/s] Kishi 2007
real(8),parameter :: MorZP0    = 0.01d0/d2s !bruce 2006
real(8) :: Grapl2zs2
*****function*****
real(8) :: graf, mich, a,b,c
graf(a,b,c) = max(0.0d0, 1.0-dexp(a*(b-c)))
mich(a,b) = b/(a+b)

*****filesetting*****
open(1,file='Smodel_result.csv')
open(2,file='Smodel_light.csv')
open(3,file='Phyto_result.csv')
open(4,file='POC_result.csv')
write(1,*)
"Days","","TPL","","TPS","","TZCR","","TZS","","TZMIC","","Days","","TPtAd","","TPtJ
v","","&
"TZC","","","IRPS2ZS","","IRPL2ZS","","gppp","","gpps"
write(1*) t/d2s ',', tpl,',',tps,',',TZCR,',',TZS,',',TZMIC,',',t/d2s,',',&
TPtAd,',',TPtJv,',',TZC,',',IRPS2ZS,',',IRPL2ZS,',',gppp,',',gpps
write(3*)"hour","","TPL","","TPS"
write(3*)t/s2h ',', tpl,',',tps
write(4*) "Days","","ZSege","","ZMICege","","PTADEge","","PTJVGege","","ZCRege"
write(*,*) t/d2s , tpl,tps

do i=1, d2s*30*5
time = i

```

```

if((mod(i,d2s)) .eq. 0) then

day=day+1
end if

if((mod(i,s2h)) .eq. 0) then
hour = hour+1
end if

if(hour .eq.24 ) then
hour = 0
end if

dn = dn + day

if (dn .eq. 365)then
dn = 0
end if

call lightmotion(hour,day,dn,imax)
Lint1 = (Imax*0.25) * dexp(-alpha1*10)
Lint2= (Imax*0.25) * dexp(-alpha1*20)
Lint3 = (Imax*0.25) * dexp(-alpha1*depth)
Lint = (lint1+lint2+lint3)/3
Lfc =min(Lint/Iopt,TDIC/(kspl+TDIC)) * exp( 1.0D0 - Lint/Iopt )
gppp = Pmax* Lfc * Tpl
gpps = Pmaxs* lfc *Tps

morz = rmorz0 *TZCR*TZCR
MorZSn = rmorzs0 * TZS*TZS

```

```

morz2 = rmorpt*TPtAd*TPtAd
morzs1 = rmorz0s1*TZMIC*TZMIC
morzs2 = rmorpt*TPtJv*TPtJv

excp = rexcp0 * tpl
excps = rexcp0 * tps
morp = rmorp0 * tpl
morps = rmorp0s * tps
excz = rexcz0 * grap2z
excz2 = rexcz0 * grap2z2
exczs1 = rexcz0s * grap2zs1
exczp=rexcz0s*(GraZS12ZPn+GraZS22ZPn+GraZL22ZPn
                +GraZMIC2ZPn+GraZL12ZPn)
decd2n = rdec0 * td
conp2d = p2d*td
condo2di = do2di*tocd
condo2dib = do2dib * todocb
ddr = rddr * td
ddrb = rddrb * tdb
dsink = rdsink * td
det2dic = rdet2dic*td
respl = rrespl * tpl
resps = rresps * tps
MorZPn = MorZP0 * TZC* TZC
FP = VFP * CFP *13* TPtAd/0.04*1/d2s !fecal pellets (adult)
FPs = VFPs * CFP *13*TPtJv/0.018*1/d2s!fecal pellets (juvenile)

```

if (lint > 0.0) then

```

ICR = 0
IS  = 0
IM  =0
ILPL = 0
ILJvPL=0
ILPS = 0
ILJvPS =0
ICRzmic = 0
grap2z2 = 0

grap2zs1 = 0
graps2zs2 = 0
grapl2zs2      =0
grapl2zs2= 0
Graps2zl2 = 0
GraPL2ZPn = 0
GraPS2ZLn = 0

GraZS22ZPn =0
GraZL22ZPn =0
GraZL12ZPn =0
GraZSS2ZPn =0
GraPS2ZSn = 0

else

ICR = IRCR*TPL*(1-exp(-ivlv*TPL))*TZCR
ICRzmic = ICRZMIC*(1-exp(-ivlv*TZMIC))*TZCR
IS  = IRS *TPL*TZS*(1-exp(-ivlv*(TPL)))
IM  = IRM *TPS*(1-exp(-ivlv*(TPS)))*TZMIC
ILPL = IRL*(TPL/TPL+TPS+TZMIC)*TPL*(1-exp(-ivlv*(TPL)))*TptAd
ILPS = IRL*(TPS/TPL+TPS+TZMIC)*TPS*(1-exp(-ivlv*(TPS)))*TptAd
Grazmic2PtAd

```

```

IRLJv*(TZMIC/TPL+TPS+TZMIC)*TZMIC*(1-exp(-ivlv*(TZMIC)))*TptAd
ILJvPL =IRLJv*(TPL/TPL+TPS)*TPL*(1-exp(-ivlv*(TPL)))*Tptjv
ILJvPS =IRLJv*(TPS/TPL+TPS)*TPS*(1-exp(-ivlv*(TPS)))*Tptjv!
!
```

GraPL2ZPn = GRmaxPpl1*tpl*(1-exp(-ivlv*TPL))*TZC! 公式は Franks
2002

```

GraZS22ZPn = GRmaxPzs2 *TPTJV* (1-exp(-ivlv*TPtJv))*TZC
GraZL22ZPn = GRmaxPzl2*TPTAD* (1-exp(-ivlv*TPtAd))*TZC
GraZL12ZPn = GRmaxPzl2 *TZCR*(1-exp(-ivlv*TZCR))*TZC
GraZSS2ZPn = GRmaxPzl2 *TZS*(1-exp(-ivlv*TZS))*TZC
```

end if

!if (TPL < 3.98825) then

```

!ICR = 0
!IS = 0
!end if
!if (TPL < 3.98825 ) then
!IM = 0
```

!end if

ZCRege = (1-alphaZ)*(ICR+ICRzmic)

ZSege = (1-alphaZ)*IS

ZMICege = (1-alphaZ)*IM

ZCege= (1-alphaZ)*(GraZL22ZPn + GraZL12ZPn+GraZSS2ZPn+
GraZS22ZPn)

PTADEge= (1-alphaZ)*(Grazmic2PtAd +ILPL+ILPS)

PTJVGege=(1-alphaZ)*(ILJvPS+ILJvPL)

!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!

	qpl	=	gppp	-	respl
-Morp-IS-GraPL2ZPn- ICR-ILPL-ILJvPL					
	qps	=	gpps-resps-IM	-	
Morps-ILPS-ILJvPS					

QZLCR = ICR +ICRzmic- MorZ- GraZL12ZPn- ZCRege

QZS = IS -MorZSn -GraZSS2ZPn- ZSege

QZMIC = IM -ZMICege -ICRzmic-morzs1 -Grazmic2PtAd

QZC = GraPL2ZPn+GraZL22ZPn + GraZL12ZPn+GraZSS2ZPn+ GraZS22ZPn-
MorZPn-ZCege

QPtAd = ILPL+ILPS + Grazmic2PtAd -morz2 - GraZL22ZPn-PTADege

QPtJv = ILJvPL+ILJvPS - MorZs2 -PTJVVege- GraZS22ZPn

*****carbon*****!

QD=morzs2-ddr - det2dic+morzs1+morzsn+ZSege+ZMICege+PTJVVege+mopl+morps

QDIC = det2dic + condo2di + respl + resp - gppp - gpps +PTADex+PTJVex

QDOC = ddr -condo2di +ZCRex+ZSex+ZMICex+ZCex

QBOTTOMDET = -ddrb+MorZPn+morz2+morz+ZCRege+ZCege+PTADege

QDOCB = ddrb -condo2dib

qdicb = condo2dib

TPL = TPL + dt*qpl

TPS = tps + dt*qps

TZMIC = TZMIC + dt*QZMIC

TZC = TZC+ dt * QZC

TZS = TZS + dt * QZS

TD = td + dt*qd

TDIC = tdic + dt*qdic

TDOC = tdoc + dt*qdoc

TDOCB = tdocb + dt*qdocb

TDICB = tdicb + dt*qdicb

TDB = tdb + dt*qbottomdet

TZCR = TZCR + dt*QZLCR

if (i==d2s*12.or.i==d2s*17.or.i==d2s*22.or.i==d2s*27.or.
i==d2s*12+365.or.i==d2s*17+365.or.i==d2s*22+365.or.&

```
i==d2s*27+365.or.i==d2s*12+(365*2).or.i==d2s*17+(365*2).or.i==d2s*22+
(365*2).or.i==d2s*27+(365*2)) then
```

```
    shifTPtJv = TPtJv*(shift*0.25)
```

```
    TPtAd = TPtAd+shifTPtJv
```

```
    TPtJv = TPtJv-shifTPtJv
```

```
else
```

```
    TPtJv = TPtJv + dt*QPtJv
```

```
    TPtAd = TPtAd + dt*QPtAd
```

```
end if
```

```
*****migration*****
```

```
if(i == d2s*110.or. i == d2s * 115.or. i == d2s * 120)then
```

```
    TZCRBTM = TZCRBTM + (TZCR*0.25)
```

```
    TZCR =tzcr - (TZCR*0.25)
```

```
end if
```

```
if(i == d2s * 125)then
```

```
    TZCRBTM = TZCRBTM + TZCR
```

```
    TZCR =0
```

```
end if
```

```
if (i/d2s == 360.or.i/d2s == (360*2)) then
```

```
    TZCR = 3.14
```

```
    TZCRBTM = 0
```

```
end if
```

```
!!!!!
```

```
    POCTZCR = POCTZCR + (ZCRege+morz)
```

```
    POCTZS = POCTZS+(ZSege+MorZSn)
```

```

POCTZMIC = POCTZMIC+ (ZMICege+morzs1)
POCTPTJV = POCTPTJV+(PTJVVege+morzs2)
POCTPTAD = POCTPTAD+(PTADEge+morz2)
POCTZC =POCTZC+ (ZCege+MorZPn)

if ((mod(i,s2h)) .eq. 0)then
    write(2,*) time/s2h,'',Lint,'',Lint1,'',Lint2,'',Lint3,'',Imax

end if

if ((mod(i,d2s)) .eq. 0) then
    write(*,*) time/d2s , tpl, tps
    write(1,*) time/d2s
    ,,,,
    tpl,'',tps,'',TZCR,'',TZS,'',TzmIC,'',time/d2s,&
    ',',TPtAd,'',TPtJv,'',TZC,'',IRPS2ZS,'',IRPL2ZS,&
    ',',gppp,'',gpps,'',ILPL,'',ILJvPL

    write(4,*)
    (time/d2s),',(100*POCTZS),',',POCTZMIC,'',(100*POCTPTAD)&
    ',',(100*POCTPTJV),',(100*POCTZCR),',(100*POCTZC)

POCTZCR = 0.0
POCTZS  = 0.0
POCTZMIC = 0.0
POCTPTJV = 0.0
POCTPTAD = 0.0
POCTZC = 0.0

```

```
if ((mod(i,s2h)) .eq. 0 .and. i <= d2s*30)then  
    write(3,'')time/s2h ,', tpi,',tps  
end if
```

```
end do
```

```
stop
```

```
end program
```

```
subroutine lightmotion(hour,day,dn,light)
```

```
implicit none
```

```
real(8) ,parameter :: pai = 3.141592653
```

```
integer :: Time
```

```
real(8) :: light
```

```
real(8) :: theta
```

```
integer :: dn
```

```
real(8)::qr
```

```
real(8) :: JST
```

```
real(8) :: pusai
```

```
real(8) :: sigma
```

```
real(8) :: Eq
```

```
real(8) :: delta
```

```
real(8):: Q,Qreal
```

```
real(8) :: phai = (-60)*3.141592653/180
```

```
real(8) :: keido = (110)*3.141592653/180
```

```
real (8) :: alpha
```

```
real(8) ::h
```

```
real(8) :: kappa
```

```
real(8) :: beta
```

```
real(8) :: kusai
```

```
real(8) :: iota
```

```
integer :: day,hour
```

```
dn = day
```

```
jst = hour
```

```
theta =2*pai*(dn-1)/365
```

```

delta
=0.006918-0.399912*cos(theta)+0.070257*sin(theta)-0.006758*cos(2*theta)+0.000907
*sin(2*theta)-0.002697*cos(3*theta)+0.001480&
*sin(3*theta)
iota
=(1.000110+0.034221*cos(theta)+0.001280*sin(theta)+0.000719*cos(2*theta)+0.0000
77*sin(2*theta))
qr=1/(iota)**0.5
Eq=0.000075+0.001868*cos(theta)-0.032077*sin(theta)-0.014615*cos(2*theta)-0.0408
49*sin(2*theta)
h=(JST-12)*pai/12+keido+Eq
kappa = sin(phai)*sin(delta)+cos(phai)*cos(delta)*cos(h)
alpha= asin(kappa)
beta =cos(phai)*cos(delta)*sin(h)
kusai = sin(phai)*sin(alpha)-sin(delta)
pusai=atan(beta/kusai)
Q=1367*qr*sin(alpha)
light = 4*dmax1(0.0,Q)*0.33*0.65*0.73
return
end subroutine

```