

## 第5章 基礎生産力

### 5-1 基礎生産力

植物プランクトンは、細胞内のクロロフィル色素において光合成を行うことを前章に記述した。この光合成による無機炭素を有機炭素に変換する機能を基礎生産(primary production)と呼び、単位時間当たりの基礎生産の量を基礎生産力(primary productivity)と言う。ある一定量の海水についての基礎生産力は、単位容積( $\text{m}^3$ )当たり、単位時間(例えば、 $\text{day}^{-1}$ )当たりの炭素の同化量( $\text{mgC}$ )であり、 $\text{mgC m}^{-3} \text{ day}^{-1}$ により示される。さらに、光合成が可能な有光深度までの水柱についての基礎生産力は、単位面性( $\text{m}^2$ )当たり、単位時間(例えば、 $\text{day}^{-1}$ )当たりの炭素の同化量( $\text{mgC}$ )であり、 $\text{mgC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ により示される。

植物プランクトンは、日中に炭素同化により無機炭素を有機炭素に変換し植物プランクトンの細胞を構築する。一方、昼夜にわたり、細胞内に蓄積された有機炭素を酸素とともに消費し細胞活動を維持する。日中の有機炭素を生産する過程を総生産(gross production)と呼ぶ。昼夜を通して行われる有機炭素を消費する過程を呼吸(respiration)と呼ぶ。24時間のサイクルにおいて、最終的に、生産量が呼吸量を上回り、植物プランクトンの細胞内に蓄積された有機炭素の総量を純生産(net production)と呼ぶ。純生産量( $P_{\text{net}}$ )は、次式に与えられる。

$$P_{\text{net}} = P_{\text{gross}} - R_{\text{light}} - R_{\text{dark}} \quad 5-1$$

ここで、 $P_{\text{gross}}$ は総生産量、 $R_{\text{light}}$ は日中の呼吸量、 $R_{\text{dark}}$ は夜間の呼吸量を示す。

表層混合層において生産された植物プランクトンは、動物プランクトン等による捕食、排出、そしてバクテリアによる分解から再び基礎生産へと、表層混合層内において炭素の様々な形態をとりながら循環する。しかし、一部の植物プランクトンは、沈降等により表層混合層から深層へ輸送され、表層混合層から炭素が除去される。この表層混合層から深層への炭素の移動をエクスポート・プロダクション( $P_{\text{expt}}$ )と呼ぶ。その一方で、深層など表層混合層以外から供給される栄養塩により生産される植物プランクトンの炭素量を新生産( $P_{\text{new}}$ )と呼ぶ。基礎生産が安定状態にあると、エクスポート・プロダクションと新生産が同等となる。この有機炭素の除去と、新たに供給される栄養塩により生産される有機炭素のバランスを評価するため、エフ・レシオ( $f$  ratio)が提案された。

$$f \text{ ratio} = P_{\text{new}} / P_{\text{expt}} \quad 5-2$$

これまで、基礎生産力は、船舶観測による現場法か擬似現場法による培養実験により計測されてきた。ともに採水海水に $^{13}\text{C}$ あるいは $^{14}\text{C}$ のトレーサを注入し、透明度の高いポリカーボネートボトルを培養ビンとし、採水深度へボトルを投入し培養する方法(現場法)か、あるいはデッキ上において太陽照度と水温をコントロールし培養する方法(擬似現場法)により、基礎生産力が求められてきた。その上で、植物プランクトンにトラップされた天然の $^{12}\text{C}$ とトレーサ炭素の量を分析し、基礎生産力としてきた。

このような現場における基礎生産力は観測点と観測頻度に限界があることから、リモートセンシング手法を利用し、広域の海洋について基礎生産力を与えるためのモデル研究が展開されている。

### 5-2 基礎生産力のモデル化

#### 5-2-1 基礎生産力の経験式

Eppley et al. (1985)、Berger(1989)などは、海色センサーから推定されるクロロフィル-a 濃度について、基礎生産力の推定のための経験式を提案した。現場における培養をとまなう基礎生産力の計測とその研究が主体であった頃、リモートセンシングデータを利用して基礎生産力を推定する大胆な挑戦であった。

$$\log(PP) = a + b \log(Chl-a) \quad 5-3$$

ここで、 $PP$  は1日当り、単位面積あたりの基礎生産力 ( $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ )、 $Chl-a$  は海色センサーにより与えられるクロロフィル-a 濃度 ( $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$ )、 $a$ 、 $b$  は定数である。Behrenfeld et al. (1998)は、観測データに基づき、 $a=2.793$ 、 $b=0.559$  を提案した。この式は、表層のクロロフィル-a 濃度を基礎とするため、クロロフィル-a の表層極大を形成する海域では過大評価になったり、深層極大を形成する海域では過小評価となったりする問題がある。

### 5-2-3 波長解析型基礎生産力モデル

基礎生産力について、全光合成有効波長範囲について波長依存性を考慮し、日出から日没までの時間変化を考慮し、また、表面から光合成有効深度までの空間分布を考慮したモデルである。

Platt(1986, 1988)、Morel(1991)の研究報告がある。

$$PP = \iiint \varphi(\lambda, t, z) PAR_{(\lambda, t, z)} a^*(\lambda, z) Chl_{(z)} d\lambda dt dz \quad 5-4$$

ここで、 $\varphi$  は波長( $\lambda$ )、時間( $t$ )、深度( $d$ )を関数とする光合成有効照度に応じたクロロフィル-a 固有の量子効率、 $PAR$  は波長、時間、深度を関数とする光合成有効照度、 $a^*$  は波長と深度を関数とするクロロフィル-a 固有の分光吸収係数、 $chl$  は深度ごとのクロロフィル-a 濃度を示す。波長の積分区間は  $400 \sim 700\text{nm}$  とし深度方向に変化する波長依存性、時間の積分区間は日出～日没とする時間依存性、深度の積分区間は表面～有光層とする深度依存性を考慮する複雑なモデルである。このため、基礎生産に関わる全てのパラメータの波長依存性、時間依存性、深度依存性を含む基礎データが必要となる。実際には、全世界の海域をプロビンス(地域)と呼ぶ複数領域に分割し、それぞれの領域ごとのパラメータを用意したモデルを発表した。

### 5-2-4 波長積分型基礎生産力モデル

波長依存性のパラメータについてあらかじめ積分し、波長に依存しない簡素化したモデルである。このモデルは、日出から日没まで、表面から光合成有効照度深度までの積分値を求める。

$$PP = \int \int \varphi(t, z) PAR_{(t, z)} Chl_{(z)} dt dz \quad 5-5$$

ここで、 $\varphi$  は時間( $t$ )、深度( $d$ )を関数とする光合成有効照度に応じたクロロフィル-a 固有の量子効率、 $PAR$  は時間、深度を関数とする光合成有効照度、 $chl$  は深度ごとのクロロフィル-a 濃度を示す。波長依存性を消去するため、クロロフィル-a の分光吸光係数は消去され、量子効率に光応答が含まれる。

### 5-2-5 時間積分型基礎生産力モデル

時間依存性のパラメータについてあらかじめ積分し、時間に依存しない簡略化したモデルである。このモデルは、表面から光合成有効照度深度までの積分値を求める。

$$PP = \int \varphi(z) PAR_{(z)} Chl_{(z)} dz \quad 5-6$$

ここで、 $\varphi$  は深度( $d$ )を関数とする光合成有効照度に応じたクロロフィル-a 固有の量子効率、 $PAR$  は深度を関数とする光合成有効照度、 $chl$  は深度ごとのクロロフィル-a 濃度を示す。量子効率及び光合成有効照度は1日当りの量となり、時間変化を消去したモデルである。この場合、極域の時間当たりの光合成有効照度が弱いものの日照時間が長いために1日当りの光合成有効照度が大きい海域と、太

陽直下の1日当りの光合成有効照度の大きい海域が同じ評価となり、植物プランクトンの光応答が異なるものの、同じ条件での基礎生産力推定となる。

### 5-2-6 深度積分型基礎生産力モデル

5-3式と同様に最も単純化したモデルである。

$$PP = P_{opt}^b PAR_{(0)} Chl \quad 5-7$$

ここで、 $P_{opt}^b$ はクロロフィル-a固有の最適な炭素同化効率、 $PAR_{(0)}$ は海面における光合成有効照度、 $Chl$ は表層のクロロフィル-a濃度である。

Behrenfeld and Falkowski (1997)は、過去の基礎生産力の計測データをもとに、5-7式を発展させ、日照時間と光合成有効深度を解析的に与えたモデルを提案した。

$$PP_{eu} = 0.66125 P_{opt}^b [E_0 / (E_0 + 4.1)] Z_{eu} C_{opt} D_{irr} \quad 5-8$$

ここで、 $PP_{eu}$ は有光層の基礎生産力 ( $mgC \cdot m^{-2} \cdot day^{-1}$ )、 $P_{opt}^b$ は最適な炭素同化効率 ( $mgC \cdot mgChl^{-1} \cdot hour^{-1}$ )、 $E_0$ は光合成有効照度 ( $Ein \cdot m^{-2} \cdot day^{-1}$ )、 $Z_{eu}$ は1%の有光層深度 ( $m$ )、 $C_{opt}$ は有光層までの有効クロロフィル-a濃度 ( $mg \cdot m^{-3}$ )、 $D_{irr}$ は日照時間 ( $hour$ )である。また、炭素同化効率は水温の関数として、次式に与えられる。

$$P_{opt}^b = -3.27 \times 10^{-8} T^7 + 3.4132 \times 10^{-6} T^6 - 1.348 \times 10^{-4} T^5 + 2.462 \times 10^{-3} T^4 - 0.0205 T^3 + 0.0617 T^2 + 0.2749 T + 1.2956 \quad 5-9$$

ここで、 $T$ は水温である。この炭素同化効率の式は、これまで数値モデルなどに採用されてきたEppley (1972)の温度に対して指数関数的に上昇する炭素同化効率と大きく異なる。このモデルは有光層の深度が変化するものの1層モデルであり、海域によっては過大評価あるいは過小評価の問題点がある。

### 5-2-7 時間・深度解析型基礎生産力モデル

Asanuma et al. (2000, 2002)は、西部北太平洋、東シナ海、赤道直下の海域において $^{13}C$ を用いた現場法あるいは擬似現場法による基礎生産力結果をもとに、時間・深度解析型の基礎生産力モデルを提案した。これは、科学技術振興調整費「炭素循環グローバルマッピング」のもと研究参加者間で培養条件を同じく設定し、富栄養海域から貧栄養海域、低緯度から中緯度、ケースI海域からケースII海域において、基礎生産力データを集約し、モデル研究へ利用した。

$$PP_{eu} = \int \int P_b(z, E_{(z,noon)}, T) C_{(z)} E_{(0,t)} / E_{(0,noon)} dz dt \quad 5-10$$

ここで、 $P_b$ は深度、光合成有効照度、水温を関数とする炭素同化効率 ( $mgC \cdot mgChl \cdot a^{-1} \cdot hour^{-1}$ )、 $E_{(z,t)}$ は深度 ( $Z$ ) 及び時刻 ( $t$ ) における光合成有効照度、 $C_{(z)}$ は深度 ( $z$ ) におけるクロロフィル-a濃度で、 $T$ は水温である。また、光合成有効照度の深度分布 (表層照度に対するパーセント) とクロロフィル-a濃度の深度分布は経験的に次に与えられる。

$$\log(E_{\%(z)}) = (-0.025 C_0 - 0.017) Z + 2 \quad 5-11$$

$$C_{(z)} = [1 - (0.9 + 0.7 C_0) \exp\{-0.8 E_{\%(z)}\}] \exp\{-0.8 E_{\%(z)}\} + C_0 \quad 5-12$$

また、炭素同化効率は光合成有効照度、水温、深度の関数として経験的に次に与えられる。

$$P_{b(z)} = 13 [1 - \exp\{-0.001 a \cdot E_{\%(z)}\}] \exp\{-0.004 b \cdot E_{\%(z)}\} + 1 \quad 5-13$$

ここで、

$$a = 0.1 * s * E_{(0)} + i$$

$$s = -0.0001 T^3 + 0.0036 T^2 - 0.0007 T + 0.2557$$

$$i = 0.00021 T^3 - 0.0106 T^2 + 0.0868 T - 0.1042$$

$$b = 0.0005 T^3 - 0.0202 T^2 + 0.1134 T + 3.1214$$

である。この時間・深度解析型の基礎生産力モデルは、これまでの植物プランクトンの鉛直分布推定手法に対して光合成有効照度の深度分布に依存するモデル式とし、深層極大まで再現可能なモデルを経験的に構築した。また、炭素同化効率は、Behrenfeld and Falkowski (1997)が温度の関数として一意的に決定したが、海域により適用困難な場合があったことから、光合成有効照度に依存する炭素同化効率を経験的に与える。

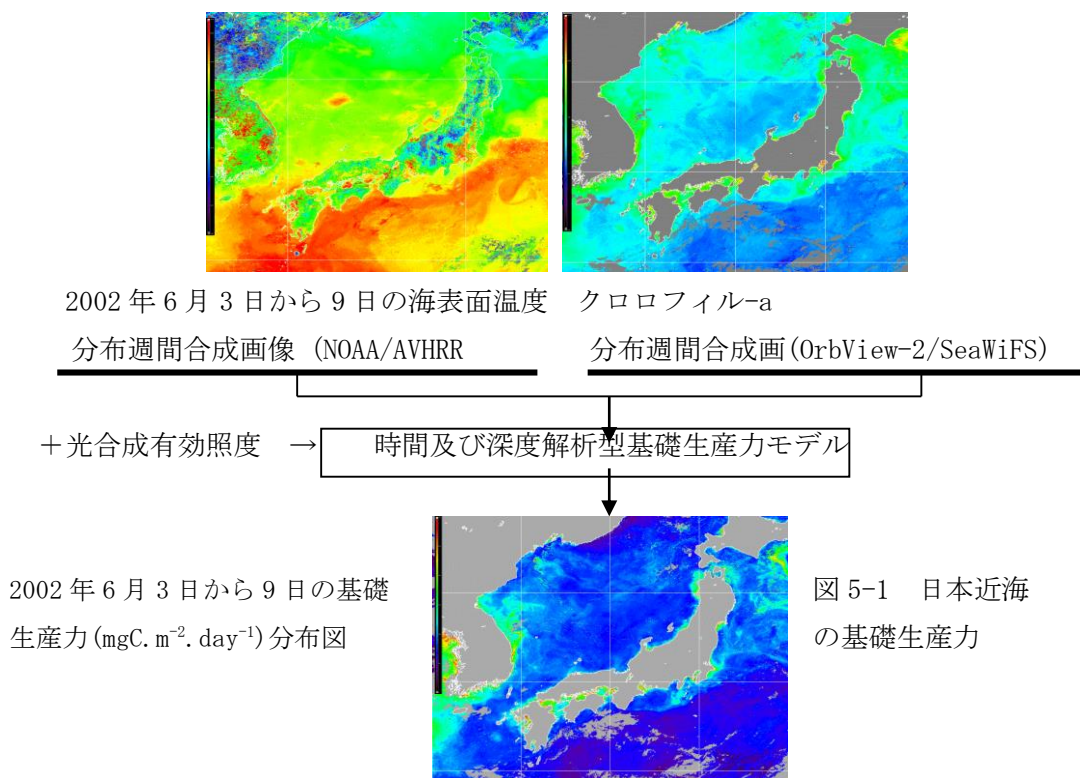


図 5-1 は基礎生産力推定の概念図である。海表面温度、クロロフィル-a 分布、及び、光合成有効照度から時間及び深度解析型の基礎生産力モデルを適用し、基礎生産力を推定したものである。0 から  $3000 \text{mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$  の範囲を寒色から暖色まで配色した。このモデルは、 $^{13}\text{C}$  をトレーサとして用いた現場法及び擬似現場法による基礎生産力測定に対して、非常に良い相関を示した。

## 課題 11-b 衛星データから基礎生産力を推定

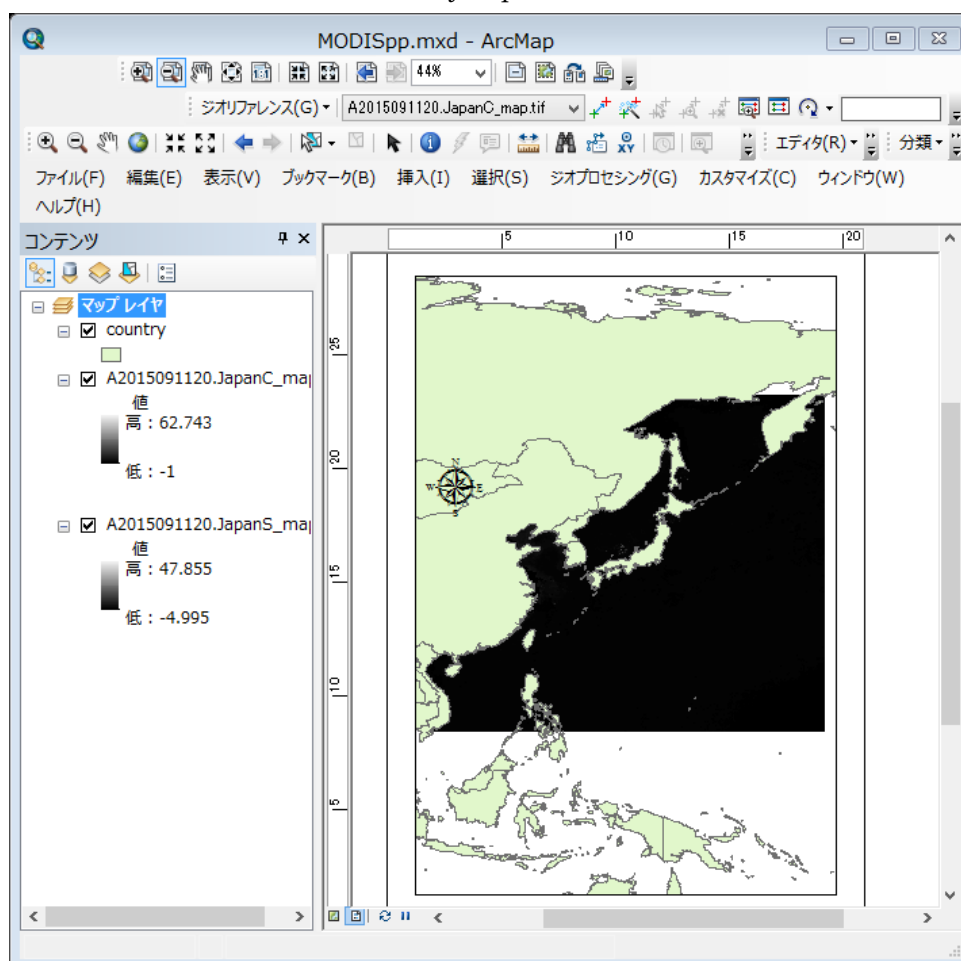
Behrenfeld et al.(1998) の経験式により、基礎生産力を推定する。経験式は、次のとおりである。

$$\text{Log}_{10}\text{PP} = 0.559 \log_{10}\text{C} + 2.793$$

ここで、PPは基礎生産力( $\text{mgC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ )、Cはクロロフィル-a濃度( $\text{mgC m}^{-3}$ )である。式を変更すると、

$$\text{PP} = 10^{(0.559 \log_{10}\text{C} + 2.793)}$$

1. ArcMAP の立ち上げ：ArcGIS のグループから、ArcMAP10 を立ち上げる。
2. スペーシャル・アナリストのライセンス設定  
「カスタマイズ」→「エクステンション」から「Spatial Analyst」を ON とし、利用を許可する。
3. クロロフィル-a データの追加：「PPsample」のフォルダから、「A2015091120.JapanC\_map.tif」の 2015 年 4 月の月間合成のクロロフィル-a 分布図を追加する。
4. 海表面温度データの追加：「PPsample」のフォルダから、「A2015091120.JapanS\_map.tif」の 2012 年 5 月の月間合成の海表面温度分布図を追加する。
5. 海岸線のシェープファイルの追加：country.shp を追加する。



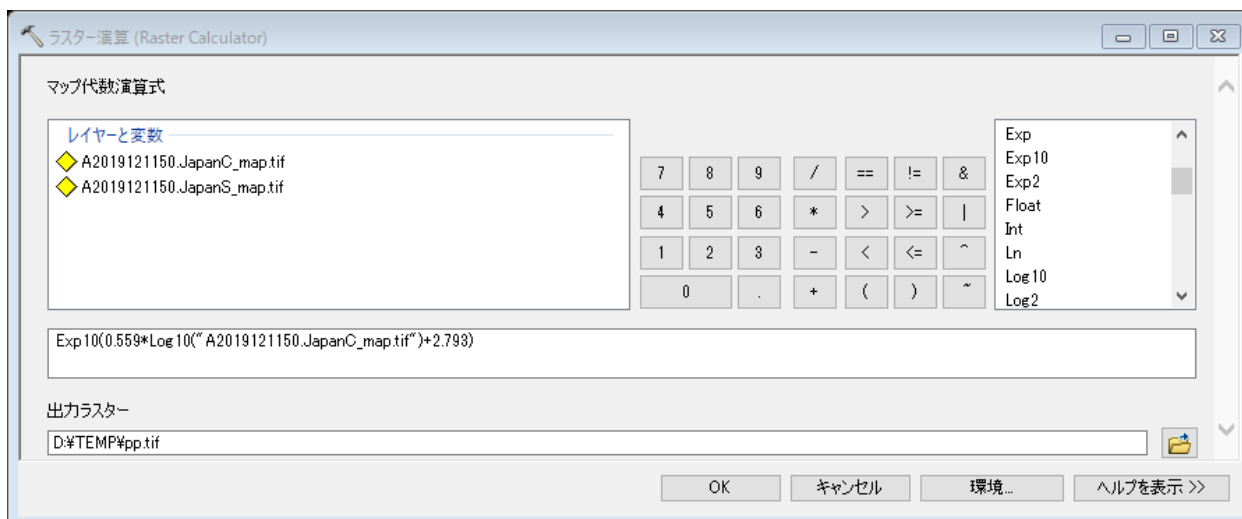
6. スペーシャル・アナリストによる基礎生産力の演算：「ArcToolbox」から「Spatial Analyst ツール」→「マップ代数演算」→「ラスタ演算」を起動する。

① 演算式を入力する。

$$\text{Exp10} ( 0.559 * \text{Log10} ( \text{"A2015091120.JapanC\_map.tif"} ) + 2.793 )$$

② 出力ファイルを指定する。

D:\TEMP\MODISpp\pp.tif (pp は primary productivity (基礎生産力)の意味である。)



③ 入力は、クロロフィル-a 濃度であり、データの存在しない画素が-1 の表示と、最大値として 64 mg m<sup>-3</sup> の値である。

④ 演算結果は、0.8 mgC m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup> から、6300 mgC m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup> となる。

⑤ カラー表示

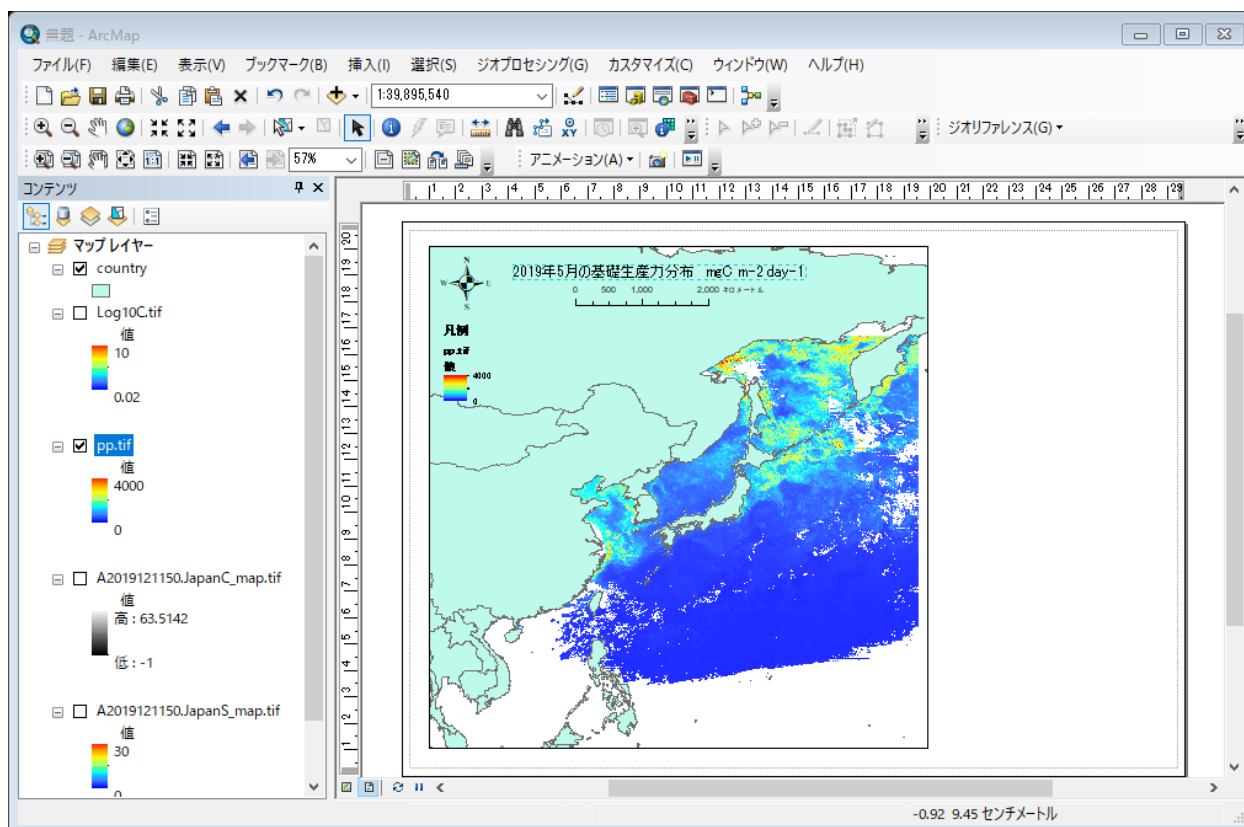
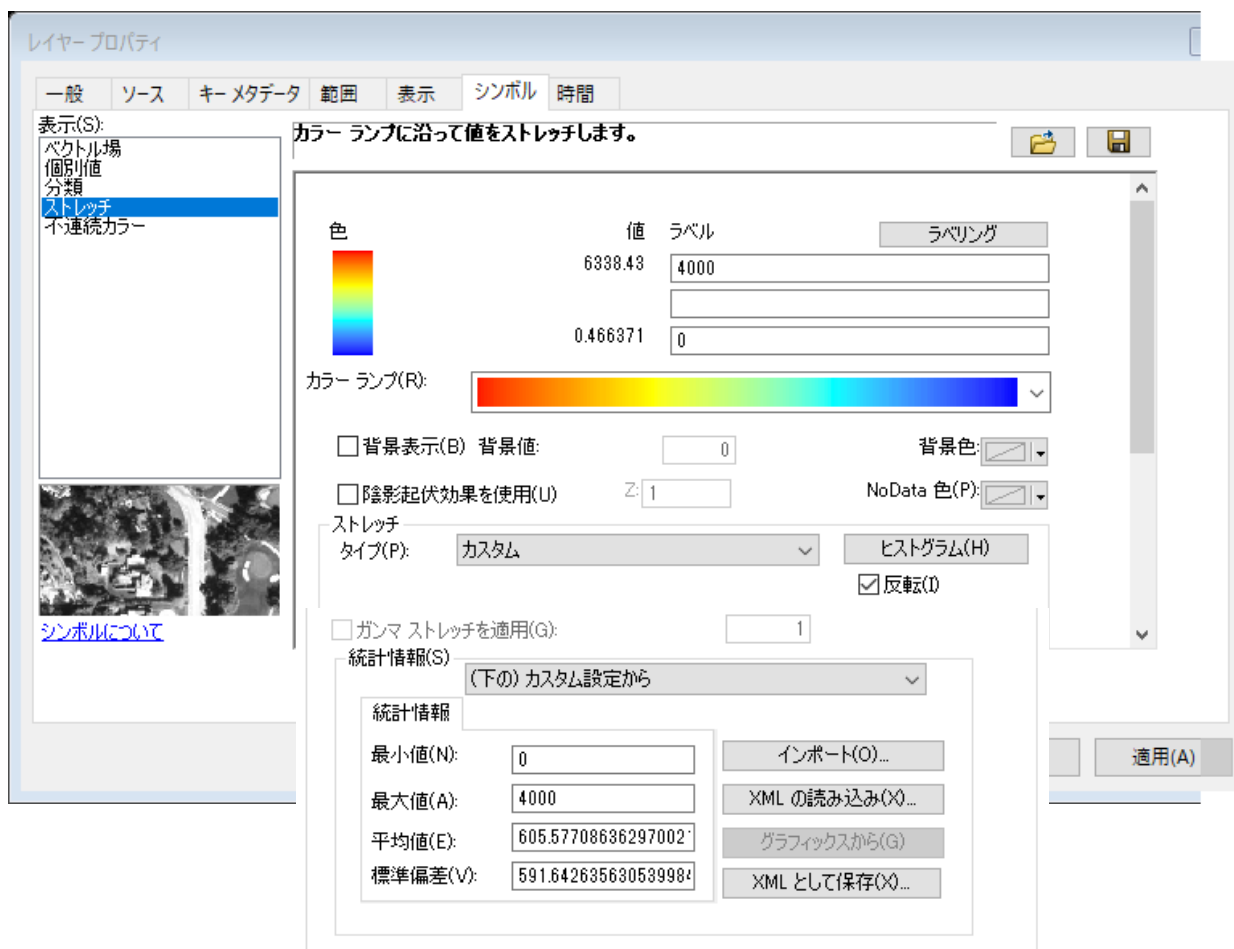
レイヤーの「プロパティ」の「シンボル」において、

(ア) レインボーのカラーランプ

(イ) ストレッチからカスタム、下のカスタム設定から、下の図のように設定し、

(ウ) カラーバーの反転を選択する。

⑥ タイトル、方位記号、縮尺、凡例を挿入後、マップをエクスポートする。



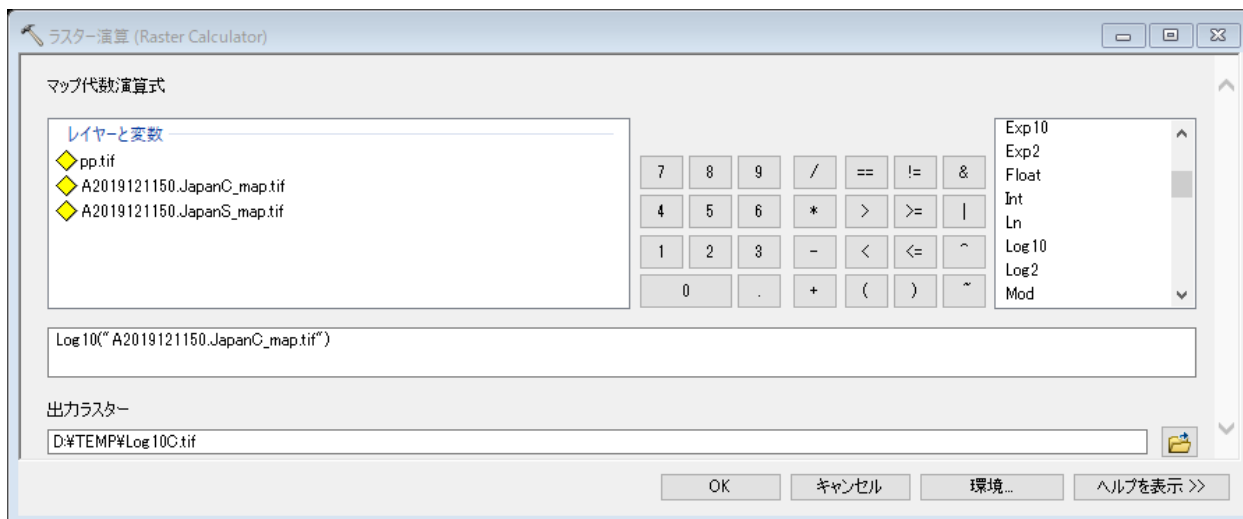
7. スペーシャル・アナリストによるクロロフィル-a 濃度の対数表示: 「ArcToolbox」から「Spatial Analyst ツール」→「マップ代数演算」→「ラスタ演算」を起動する。

① 演算式を入力する。

Log10(“A2015091120.JapanC\_map.tif”)

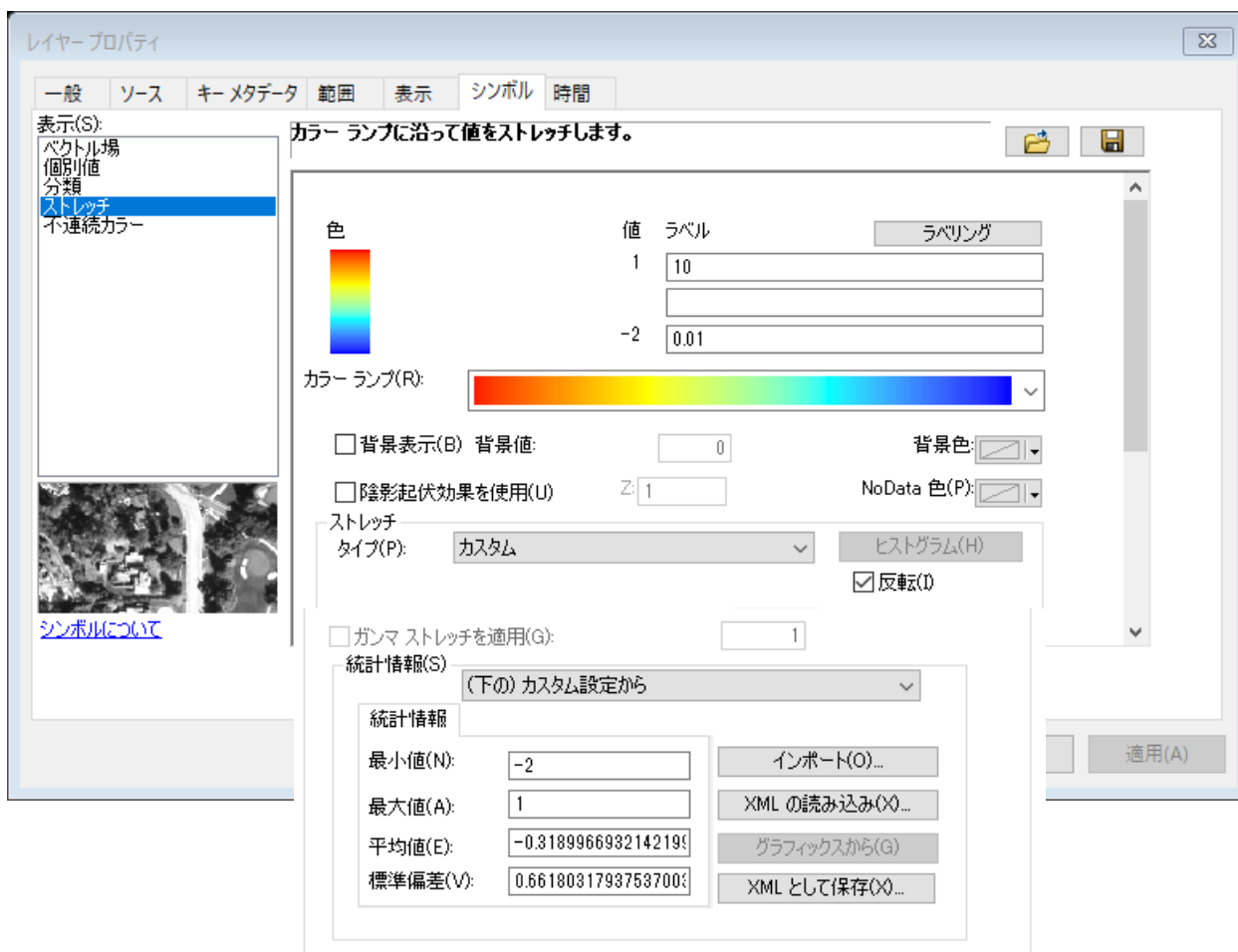
② 出力ファイルを指定する。

D:\TEMP\MODISpp\Log10C.tif

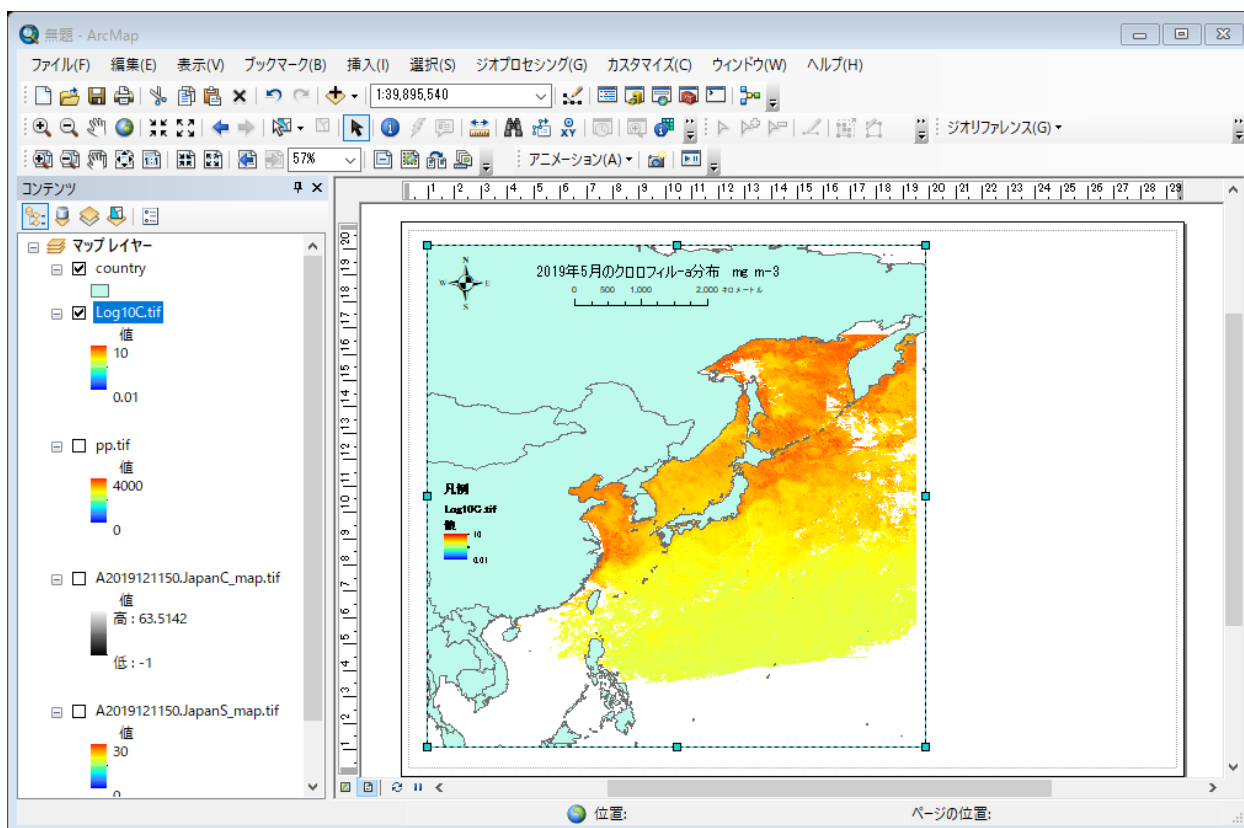


0

③ カラー表示



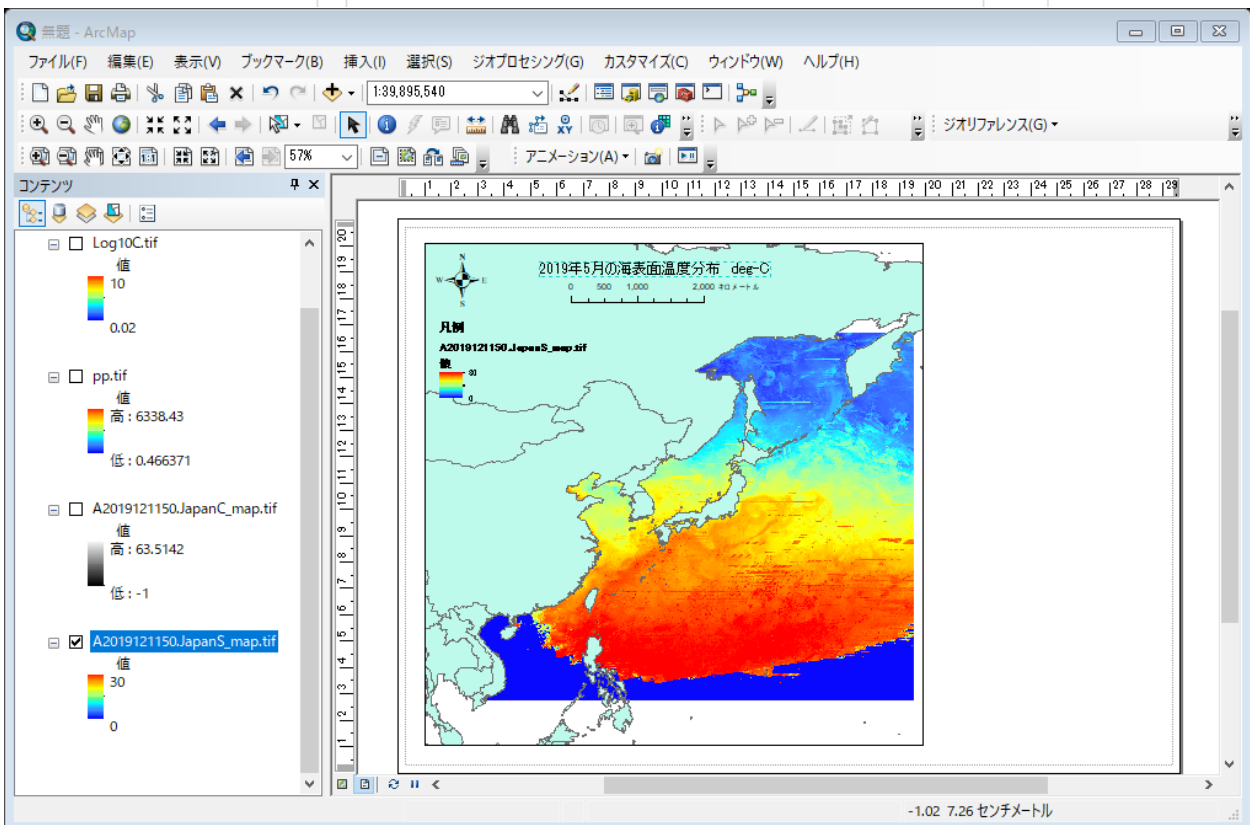
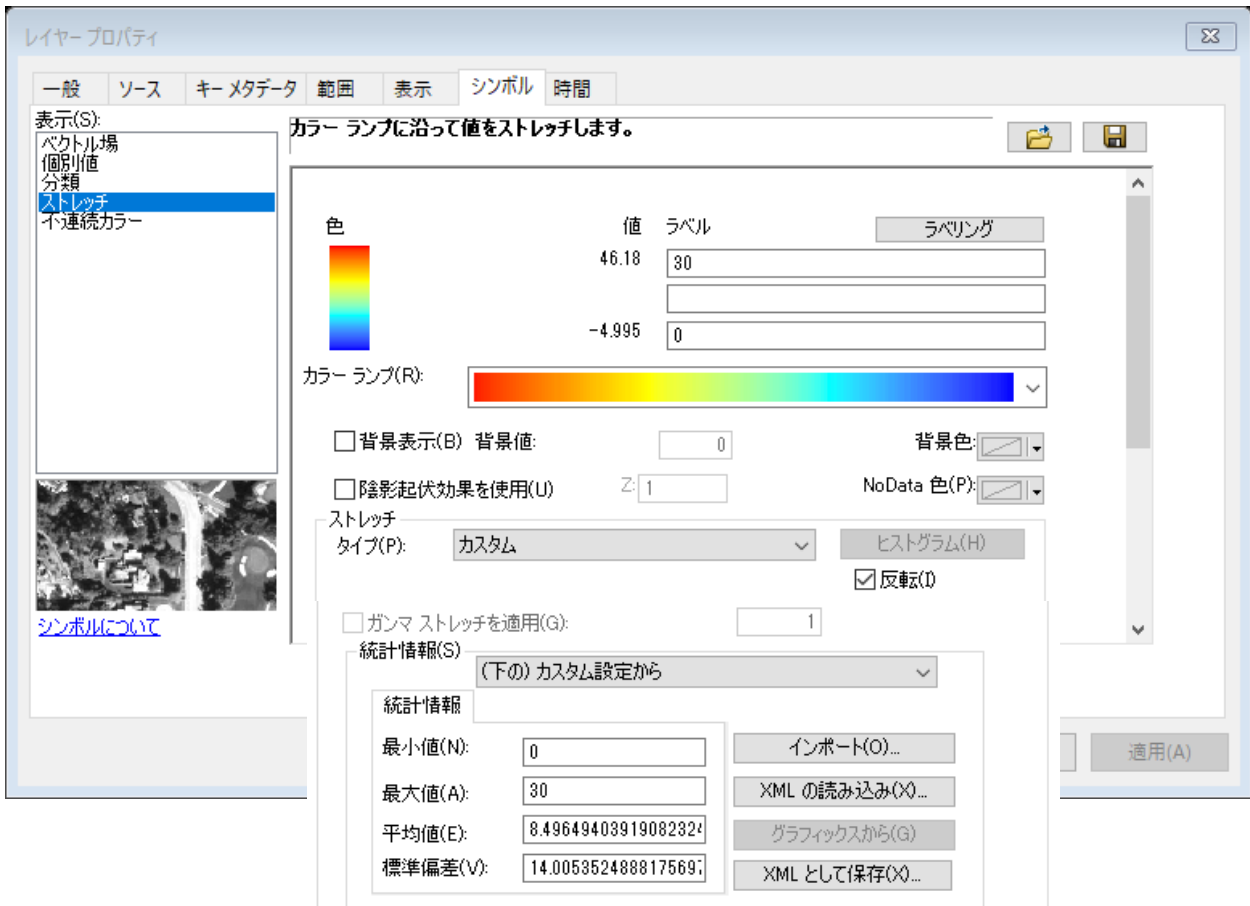




④ マップのエクスポート

8. 海表面温度のカラー表示

① カラー表示



② マップのエクスポート

課題 11 基礎生産力

学籍番号

氏名

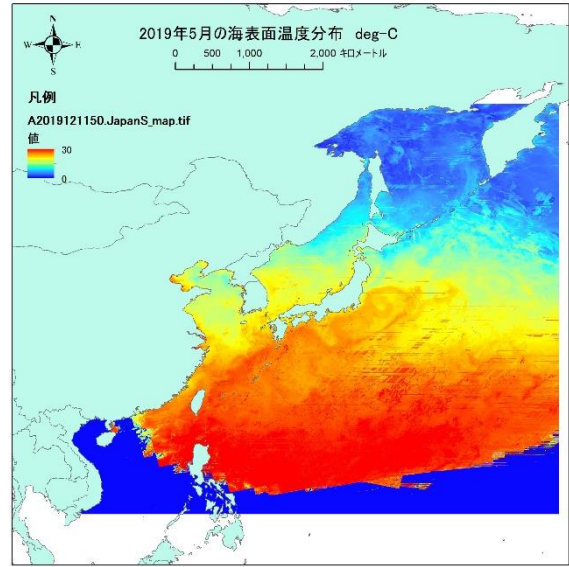
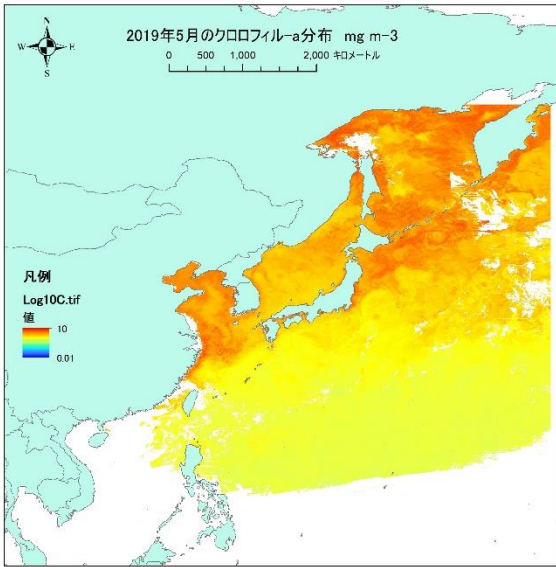


図1 2019年5月クロロフィル-a 濃度  $\text{mg m}^{-3}$

図2 2019年5月海表面温度  $\text{deg-C}$

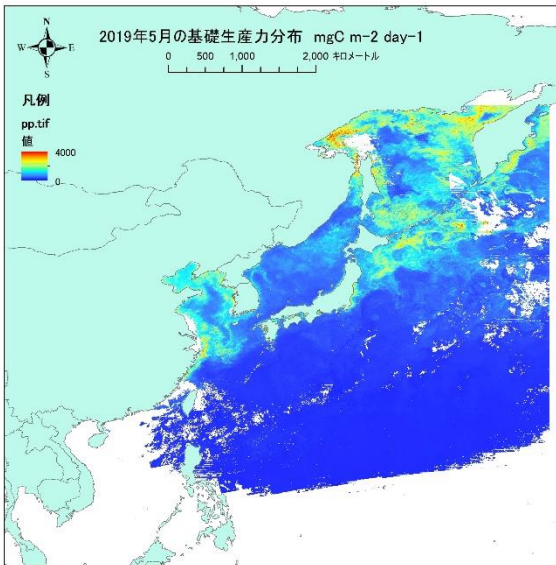


図3 2019年5月基礎生産力  $\text{mgC m}^{-2} \text{day}^{-1}$

この図は、衛星から観測されたクロロフィル-a 分布をベースに、Behrenfeld et al. (1998)の \_\_\_\_\_ ① \_\_\_\_\_ により推定した2019年5月の基礎生産力の分布図である。推定式は、

$$\text{②} \text{_____}$$

である。ここで、PP は基礎生産力 ( \_\_\_\_\_ ③ \_\_\_\_\_ ) であり、C はクロロフィル-a 濃度 ( \_\_\_\_\_ ④ \_\_\_\_\_ ) である。三陸沖、オホーツク海において、基礎生産力の高いことが分かる。この分布は、 \_\_\_\_\_ ⑤ \_\_\_\_\_ と呼ばれる基礎生産力の分布である。