

海色衛星データを用いた海洋基礎生産に関する研究

亀田卓彦*

Studies on Oceanic Primary Production using Ocean Color Remote Sensing Data

Takahiko KAMEDA*

Abstract This paper is intended to investigate of seasonal, annual and interannual variation of oceanic primary production by ocean color remote sensing data. In chapter 2, a two-phytoplankton community model based on the difference of productivity among the phytoplankton cell size was developed. In chapter 3, oceanic primary production was calculated by the two-phytoplankton community model and environmental data such as sea surface temperature, chlorophyll concentration and solar radiation from September 1997 to June 2001. The spatial, seasonal, annual and interannual variations of this time series of oceanic primary production were analyzed. Furthermore, relationships between primary production and El Niño/Southern Oscillation in the Pacific Ocean were examined. In chapter 4, seasonal variation of chlorophyll concentration and primary production in the western North Pacific were analyzed. By cluster analysis of chlorophyll concentration, the western North Pacific was divided into eight areas which showed original seasonal variation of chlorophyll concentration. Because these areas were corresponded to the Subtropical gyre, Transition domain and Subarctic gyre, the seasonal variations of chlorophyll concentration in western North Pacific was affected by physical conditions.

Key Words: ocean color remote sensing, primary production, two-phytoplankton community model, seasonal and annual variation

目 次

第1章 序 論	考 察
研究の背景	第4章 西部北太平洋亜寒帯域でのクロロフィル濃度の季節・経年変動
研究の目的	資料・方法
本論文の構成	結果及び考察
第2章 植物プランクトン2群集モデルの作成	第5章 総合考察
資料・方法	本研究の成果
結 果	本研究の特色
考 察	残された課題と今後の研究
第3章 全球での基礎生産量の季節・経年変動	謝 辞
資料・方法	文 献
結 果	

2003年7月3日受理 (Received on July 3, 2003)

水産総合研究センター業績 A 第42号 (Contribution No. A 42 from the Fisheries Research Agency)

* 遠洋水産研究所 海洋・南大洋部 〒424-8633 静岡県静岡市清水折戸5-7-1 (Oceanography and Southern Ocean Resources Division, National Research Institute of Far Seas Fisheries, 5-7-1, Shimizu-Orido, Shizuoka, Shizuoka, 424-8633, Japan)

第1章 序論

研究の背景

1. 人工衛星による植物プランクトンの観測

最初に人工衛星から海洋での植物プランクトンの分布を観測したのは、1976年に打ち上げられた米国の気象衛星 Nimbus-7 に搭載された海色センサ CZCS (Coastal Zone Color Scanner) である。CZCS は7年半にわたり全球での植物プランクトン色素量のデータを取得し、人工衛星が植物プランクトンの観測に有効であることを示した (Hovis *et al.*, 1980)。同時に広い海域を頻繁に観測可能という特長を持つ人工衛星観測により、海洋での植物プランクトンの空間的分布が非常に複雑であること、そして時間的変動が大きいものであることが明らかとなった。しかし、CZCS は実験センサであったために常時観測を行うことは出来ず、観測要求のあった海域・時期にデータ取得を行うという運用形態をとっていた。すなわち、その観測頻度には時間的また空間的な偏りがあり、観測期間中全てのデータがそろっているわけではなく、実際には欠測となっている海域・時期も多い (石坂, 原島, 1991)。

CZCS の後、約10年のブランクを経て、1996年11月から1997年6月にかけて日本の地球観測プラットフォーム技術衛星 ADEOS (ADvanced Earth Observation Satellite) 衛星に搭載された OCTS (Ocean Color and Temperature Scanner), 1997年9月からは OrbView-2 衛星に搭載された Sea WiFS (Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor), 2000年11月からは Terra 衛星に搭載された MODIS (MODerate resolution Imaging Spectroradiometer) による海面クロロフィル *a* 濃度の観測が行われている。また、2002年12月に打ち上げられた ADEOS-II にも GLI (GLobal Imager) が搭載されており、今後も継続して全球での海面クロロフィル *a* 濃度のデータが得られる見込みである。

OCTS 以降の海色センサでは常時観測が行われており、観測期間中は全球での海面クロロフィル *a* 濃度分布のデータセットが得られている。これらの広範囲・高頻度のデータセットを作成することは船舶観測では不可能であり、衛星観測は船舶観測の不足している海域についても新たな情報を与えるという点からも活用が期待されている。

2. 全球での海洋基礎生産推定

海洋における基礎生産は動物プランクトンや魚類といった高次生物を支え、人類の食料生産の基礎となっている。また、近年では地球温暖化など環境問題についての関心が高まるにつれ海洋での炭素循環が注目されており、そこに関わる基礎生産の役割も重要視されている。海洋においては、Steeemann-Nielsen (1952) によって ^{14}C 法が開発された1950年代以降船舶による実測が行われ、基礎生産のデータが蓄積されてきた。これらの船舶データを用いて全球での海洋基礎生産量を推定しようという試みが行われた (例えば、Fleming, 1957; Koblentz-Mishke, 1970)。その結果、船舶データを基に推定された全球での海洋基礎生産量は $15\text{-}51 \text{ PgC year}^{-1}$ とされている (鈴木, 1997)。

船舶による現場観測の結果から全球での海洋基礎生産量を推定する際の最大の問題点は、そのデータが空間的・時間的に限られていることである。実際に船舶観測が行われているのは広大な海洋において限られた海域に過ぎず、そこで得られたデータがどの程度の空間的な代表性を持つのかは定かではない。また、時間についても同様であり、船舶観測が行われた時期により基礎生産量は変動するはずであるが、今までの研究ではこの点については全く考慮されていない。つまり、船舶データを元に推定された全球での海洋基礎生産分布はあくまで観測結果を平均したものにすぎないため、海洋で起こる様々な時間・空間スケールの変動の影響をどの程度反映しているかは分からない。このことはすなわち、今までの研究では全球での海洋基礎生産分布の季節変動を明らかにすることや、気候変動が海洋基礎生産に与える影響を評価することが出来なかったことを意味する。

3. 海色データを利用した基礎生産量の推定

クロロフィル *a* 濃度は海洋 (特に外洋域) での主な基礎生産者である植物プランクトン現存量の指標と見ることができる (Lalli and Parsons, 1997)。そこで、クロロフィル *a* 濃度を用いて基礎生産を算出することが出来れば、人工衛星データから基礎生産量を推定することが可能となる (才野, 1993)。1. で述べたように、人工衛星は船舶による現場観測に比べて極めて広範囲・高頻度の観測が可能であるという特長がある。つまり、人工衛星データを基にした海洋基礎生産データセットを用いれば、船舶観測を基にした研究では不可能であった海洋基礎生産の季節・経年変動の議論が可能となり、さらに気候変動の影響を評価することが可能となる。

*1 $1 \text{ Pg} = 1 \text{ petagram} = 1 \text{ Gt} = 10^{15} \text{ g}$

そこで、人工衛星データから基礎生産量を求めるモデルが今まで数多くの研究者によって提案されてきた(例えば、Behrenfeld and Falkowski, 1997a; Morel, 1991; Platt and Sathyendranath, 1988)。これらのモデルはいくつかのカテゴリに分類することが出来る(Behrenfeld and Falkowski, 1997b; Platt and Sathyendranath, 1997)。Behrenfeld and Falkowski (1997b) は基礎生産量推定モデルの複雑さにより、1) 波長分解モデル、2) 波長積分モデル、3) 時間積分モデル、4) 深度積分モデルと分類した。これらのモデルは、1) が最も複雑で完全なモデルであり、徐々に単純なものになっていく。複雑、完全なモデルほど基礎生産量に関わる過程がモデル化されているのだが、モデル中で使用するパラメータの数も多くなる。

これらのモデルと衛星から得られたクロロフィル a 濃度を用いることにより全球規模での基礎生産の分布を推定することができる。今までに、CZCSにより観測された植物プランクトン色素濃度のデータを利用した基礎生産量の推定が行われてきた。Longhurst *et al.* (1995) は、Platt and Sathyendranath (1988) が作成した波長分解モデルを用いて全球の基礎生産量の分布を求めた。まず、全海洋を57の領域に分け海域ごとにモデルパラメータを設定し、海域ごとの基礎生産量を求め、それを合計した結果、全球での海洋基礎生産量は年間45 - 50 PgC year⁻¹であると推定している。しかし、彼らは全ての領域でモデルのパラメータを収集することが出来ず、同じ特徴を持つと思われる海域のパラメータを代用することでデータの不足を解消した。海域あるいは季節変動特性に応じてパラメータを設定し基礎生産量を推定するのは有効な方法であるが、海域ごとのパラメータ収集が困難であること、また海域の境界に不連続が生じる可能性があることなどの問題点がある。Antoine *et al.* (1996) はAntoine and Morel (1996) が作成した波長分解モデルにより全球での基礎生産量を推定しているが、そのパラメータには全球で同一のものを用いている。全球で同一のパラメータを用いるにしても波長分解モデルはパラメータの数が多く、その収集には困難を伴う。Ishizaka (1998) はAntoine and Morel (1996) のモデルを改良し春季の三陸沖での基礎生産量を推定しているが、三陸沖という限られた海域においても全てのパラメータを調整することが難しいことを指摘している。一方、Behrenfeld and Falkowski (1997a) はVGPM (Vertically Generalized Production Model) と呼ばれる深度積分モデルにより、全球での基礎生産量を推定した。VGPMでも、モデルパラメータは全球で同一のものを用いている。このモデルは現在、衛星データから

の基礎生産量推定にもっともよく用いられているものの一つである。本研究でもこのモデルを用いるが、本モデルの問題点については次項で述べる。

このように今までに、衛星データを用いることを前提としたモデルの開発と植物プランクトン色素濃度としてCZCSデータを用いた基礎生産量の推定が行われてきている。1.で述べたように、CZCSは欠測が多く、全球規模での植物プランクトン分布が時系列データセットとして存在するわけではない。つまり、今までの研究でCZCSから算出された全球規模の海洋基礎生産量は、船舶での現場観測から推定されたものと同じで、季節・経年変動を明らかにすることや気候変動の影響を評価できるだけのデータがそろっているわけではない。そこで、OCTSやSeaWiFSなど、海面クロロフィル a 濃度の時系列データセットが得られている海色衛星データを用いれば海洋基礎生産の時系列データセットの作成が可能となる。これらのデータセットを解析することにより、海洋基礎生産の季節・経年変動や気候変動による影響を明らかにすることが出来る。

4. VGPMによる海洋基礎生産推定

本研究では、衛星データからの海洋基礎生産推定によく用いられているモデルであるBehrenfeld and Falkowski (1997a) のVGPMを用いた。その理由としては、モデルの構造が単純であるため計算時間が早くすむこと、そして使用するパラメータが少なくそのほとんどが人工衛星で観測可能であることがあげられる。

VGPMを用いて推定した基礎生産量と、日本周辺の海域で船舶により観測された基礎生産量とを比較すると、基礎生産量を過大に推定していることが明らかとなった(石坂ら, 2000)。その原因は、VGPMで用いられている植物プランクトンの生理状態を表す P_{opt}^B と呼ばれるパラメータにあることがわかった。そこで、VGPMによる基礎生産量の推定精度向上にはこのパラメータのモデル化を検討する必要がある。

研究の目的

本研究の目的は、海色衛星データを用いて海洋基礎生産量を算出し、その季節、経年変動を明らかにすることである。

これまで、近年よく用いられているモデルであるVGPMには改良の余地があること、全球での海洋基礎生産量の推定は船舶観測や海色衛星データ(CZCS)による研究結果では季節・経年的な変動を解析することは出来なかったことを指摘した。そこで、まずVGPM

Mを改良し、その改良したモデルとSeaWiFSデータを用いて全球での海洋基礎生産の時系列データセットを作成する。そして、その時系列データセットを解析することにより、海洋基礎生産の季節・経年変動を明らかにする。また、本研究では、全球、あるいは北太平洋亜寒帯域といったスケールに着目して解析を行う。船舶による観測結果では、これらの空間スケールをカバーすることは不可能である。

具体的には下記の点について明らかにする。

1. 衛星データから基礎生産量を推定するモデルの開発
2. 海洋基礎生産の海域別季節・経年変動の解明
3. 気候変動が海洋基礎生産に及ぼす影響の解析
4. 海面クロロフィル a 濃度の季節変動パターンに基づく海域区分

これらを通じて、海洋基礎生産の季節・経年変動を解明する。

本論文の構成

本論文は以下のような構成となっている。

第2章では、人工衛星により得られた海面クロロフィル a 濃度から基礎生産量を推定するモデルの開発を行う。船舶により観測された基礎生産量の実測データを収集し、データベース化を行った。そのデータベースから、水温、クロロフィル a 濃度と植物プランクトンの生理的なパラメータとの関係を見出し、モデル化を行った。

第3章では、第2章で作成したモデルと衛星データを用いて全球での基礎生産量の分布を求める。1997年9月から2001年6月までの4年弱の期間の全球、そして各大洋の基礎生産量の季節・経年変動について調べた。さらに、エル・ニーニョ/南方振動現象に注目して、気候変動が太平洋での基礎生産量の変動に及ぼす影響について考察した。

第4章では、西部北太平洋亜寒帯域に注目して、解析を行う。クラスター解析によりクロロフィル a 濃度の季節変動パターンに基づいて海域を分類した。その海域ごとのクロロフィル a 濃度、基礎生産量の季節変動を調べた。

第5章では、本研究で明らかにしたことをまとめ、今後の課題について述べる。

第2章 植物プランクトン2群集モデルの作成

植物プランクトンの現存量及びサイズ組成に関する研究から、クロロフィル現存量が少ない場合は小型サ

イズの植物プランクトンが卓越し、多い場合は大型サイズの植物プランクトンが卓越することが、温帯域 (Raimbault *et al.*, 1988), 亜熱帯域 (Odate and Maita, 1988, 1989), 亜寒帯域 (Odate, 1996; Odate and Maita, 1988, 1989) において確かめられてきた。これらの結果から、クロロフィル現存量の変動は主として大型サイズの植物プランクトンの現存量の変動によって起きると考えられてきている (Chisholm, 1992)。

植物プランクトン群集のサイズ組成は種組成を反映しているため、群集全体の基礎生産量に影響を及ぼすことが予想されるそのためサイズ分画した基礎生産量の測定が行われてきた。それらの結果、小型サイズの植物プランクトンの基礎生産速度は、大型サイズの植物プランクトンの基礎生産速度よりも速いことが確かめられた (Malone, 1980)。

第1章で述べたように、今まで人工衛星データから基礎生産量を求めるモデルが数多く提案されてきた。それらのモデルのほとんどは、植物プランクトンの基礎生産速度の温度依存性に基づくものであり、プランクトンサイズに言及したものはない。本章では、温度とともに植物プランクトンのサイズごとの生産速度の違いに着目したモデルの作成を行う。まず、モデル作成のために必要な、過去の船舶で実測された基礎生産量のデータを収集した。その基礎生産量データベースを用いて、植物プランクトンの基礎生産速度と水温、クロロフィル a 濃度との関係を調べ、モデルを作成した。

資料・方法

1. 基礎生産量データベース

Steemann Nielsen (1952) が放射性炭素 ^{14}C を用いた基礎生産量の測定方法を開発して以来、海洋における基礎生産量の実測が行われてきた。Behrenfeld and Kolber (2000) は船舶により観測されてきた ^{14}C 法による基礎生産量のデータを収集し、ウェブ上で公開している。このデータセットはOPPWG (Ocean Primary Productivity Working Group) データと呼ばれ、これを用いてBehrenfeld and Falkowski (1997a) はV GPM (Vertically Generalized Production Model) を作成した。データセットには基礎生産量の他に、観測日、位置、海面での1日当たりの光合成有効放射 (Photosynthetically Available Radiation, 以降PAR), 水温、クロロフィル a 濃度の鉛直プロファイル、有光層深度 * が含まれる。観測位置は 80°N から 80°S の間に

*1 本研究では海面でのPARが1%に減衰する深度と定義する

分布しており、データセットに含まれる測点数は2984点である。測点の分布をFig. 1に示す。この図に示したように、データはグリーンランド、南大洋、アメリカ東部沿岸、カリフォルニア沖、地中海などにまたがっているが、実際には水温やPARのデータが欠落しているものも多く、本研究で使用したデータ数は1757である。Behrenfeld and Falkowski (1997a) ではモデル作成の際に使用したデータの97%は培養時間が6時間以上であると述べているがOPPWGデータには培養時間の情報が含まれていないため、区別は不可能である。また、現場法と擬似現場法が混在していると思われるが、その情報も含まれていない。

一方、OPPWGデータには含まれていない西部北太平洋においては1980年代に入って日本の機関が ^{13}C 法 (Hama *et al.*, 1983) を用いて基礎生産量の測定を行ってきた。そこで、これらの ^{13}C 法によって得られた基礎生産量のデータを収集して、OPPWGデータに加えてデータベース化を行った。新たに収集した ^{13}C 法のデータ一覧をTable 1, 測点位置をFig. 2に示す。これらのデータの約半数にもPARデータが欠落しているため、本研究で使用したデータ数は109である。一方、培養時間や現場・擬似現場法の違いは含まれているので、識別は可能である。

このようにして作成したデータベースに含まれる各測

点での基礎生産プロファイルを海面水温で9つ、海面クロロフィル a 濃度で7つのカテゴリに分けた。それぞれのカテゴリに含まれるデータ数をTable 2に示す。本章では各カテゴリで海面水温、海面クロロフィル a 濃度、 $P^{B_{opt}}$ のメジアンを求め、それぞれの関係を求めた。

2. 基礎生産量推定モデル

基礎生産量を推定するモデルとしてはVGPM (Behrenfeld and Falkowski, 1997a) を用いた。VGPMでは水柱全体での1日当たりの基礎生産量 (IPP $\text{mgC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) は次の式で表される。

$$IPP = 0.68185 \times P^{B_{opt}} \times \frac{E_0}{E_0 + 4.1} \times Z_{eu} \times Chl_{opt} \times D_{irr} \quad (1)$$

ここで、 $P^{B_{opt}}$ は有光層内で最大の同化指数^{*2} ($\text{mgC (mgChl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$)、 E_0 は海面での1日当たりのPAR ($\text{mol quantum m}^{-2}$)、 Z_{eu} は有光層の深さ (m)、 Chl_{opt} は $P^{B_{opt}}$ になる深度でのクロロフィル a 濃度 (mgChl m^{-3})、 D_{irr} は日照時間 (hr)である。これらのパラメータの中で Chl_{opt} は衛星により観測できないため、Behrenfeld and Falkowski (1997a) は海面クロロフィル濃度 (Chl_z_0) と Chl_{opt} とがほぼ同じ値になることを確認し ($r^2 = 0.97$),

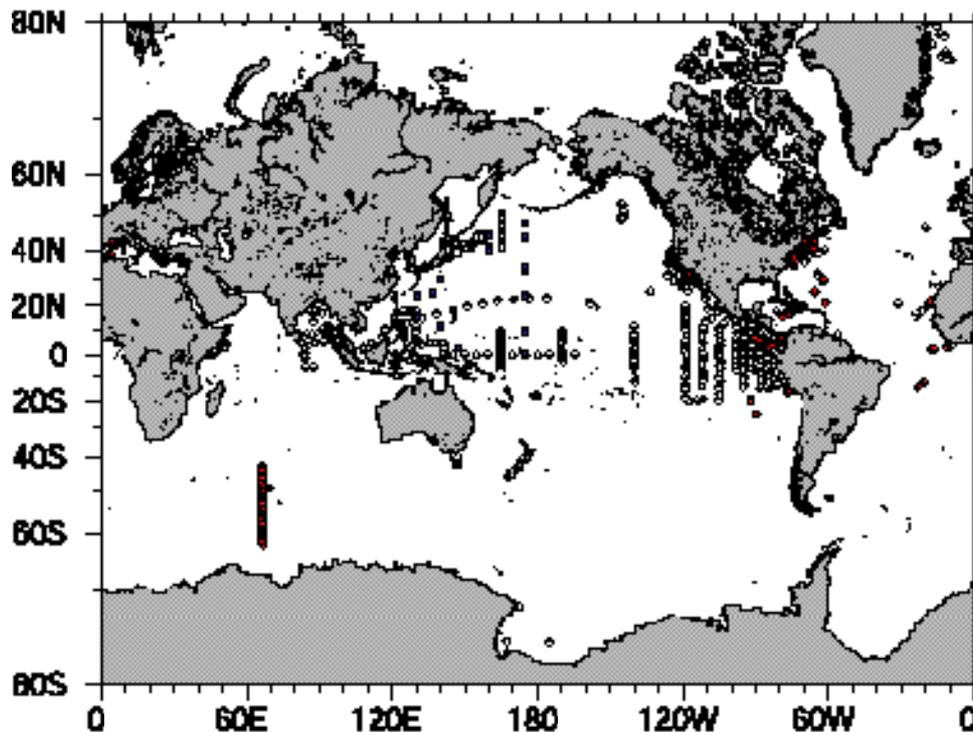


Fig. 1. Geographic distributions of the stations included in OPPWG data and Japanese data. Circles and squares represent respectively OPPWG data and Japanese data. Closed symbols designate the data used for model development.

*2 a 当たりの炭素固定量

Chl_{opt} の代わりに Chl_{zo} を用いた。その結果をふまえて、本研究でも IPP の推定には Chl_{zo} を用いた。

式 1 に含まれる、植物プランクトンの生理状態を表すパラメータ P_{opt}^B は衛星から直接観測することが出来ない。そこで、Behrenfeld and Falkowski (1997a) では P_{opt}^B は海面水温 (T_{zo} , °C) の 7 次式として表した。

$$P_{opt}^B = -5.27 \times 10^{-4} \times T_{zo}^7 + 3.0122 \times 10^{-3} \times T_{zo}^6 - 1.548 \times 10^{-4} \times T_{zo}^5 + 1.467 \times 10^{-4} \times T_{zo}^4 - 0.0205 \times T_{zo}^3 + 0.0817 \times T_{zo}^2 + 0.3745 \times T_{zo} + 1.2856 \quad (2)$$

1. で作成した基礎生産量データベースを解析した結果、 P_{opt}^B には海面水温とだけでなく海面クロロフィル a 濃度の間にも関係が見られた。そこで、本研究では P_{opt}^B

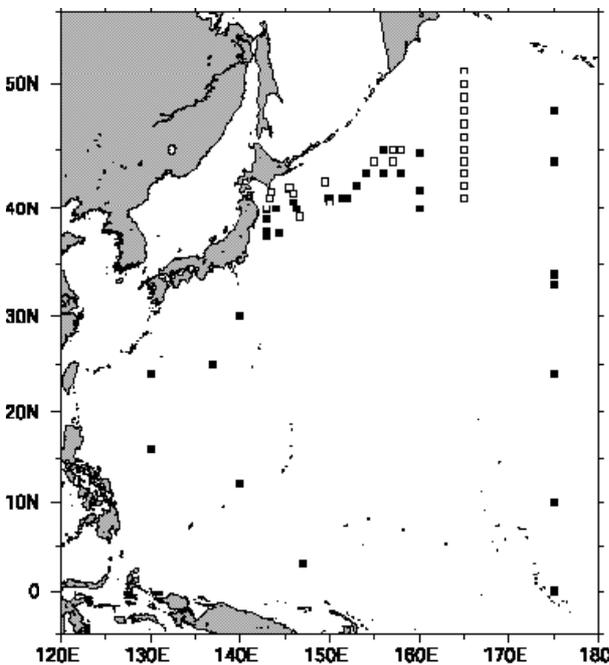


Fig. 2. Same as Fig. 1. But for only Japanese data.

を海面水温と海面クロロフィル a 濃度の関数としてモデル化した。

結 果

1. P_{opt}^B の水温・クロロフィル a 濃度依存性

海面水温と P_{opt}^B との関係を図. 3(a) に示した。海面クロロフィル a 濃度が低い 3 つのカテゴリ (0 - 0.1, 0.1 - 0.2, 0.2 - 0.5 mgChl m^{-3}) では、0°C から 20°C の間で海面水温が上昇すると、 P_{opt}^B が増加する傾向を示した。一方、20°C 以上では P_{opt}^B は水温の上昇とともに低下した。20°C 以下に見られた水温と P_{opt}^B の比例関係は、植物プランクトン光合成速度が水温上昇とともに大きくなることによるものである (Eppley, 1972)。また、20°C 以上での P_{opt}^B の低下は表層混合層内の栄養塩の枯渇から生じたものと思われる (Zentara and Kamykowski, 1977; Kamykowski and Zentara, 1986; Balch and Byrne, 1994)。すなわち、海面水温の高い海域では成層が発達しているために、下層からの栄養塩の供給が阻害され植物プランクトンの増殖速度が落ちることによる。海面クロロフィル a 濃度が高い 4 つのカテゴリ (0.5 - 1.0, 1.0 - 2.0, 2.0 - 5.0, 5.0 - mgChl m^{-3}) では、 P_{opt}^B は水温の上昇とともに増加したが、20°C 以上での P_{opt}^B の減少は認められなかった。これは、これら高クロロフィル a 濃度のカテゴリには 24°C 以上のデータがほとんど含まれなかったためである (Table 2)。

海面クロロフィル a 濃度と P_{opt}^B との関係を図. 3(b) に示した。低温のカテゴリ (< 4°C) と高温の 2 つのカテゴリ (24 - 28, 28 > °C) を除いて、 P_{opt}^B は海面クロロフィル a 濃度の増加につれて、減少する傾向を示した。この結果は、 P_{opt}^B が海面クロロフィル a 濃度と反比例の関係にあることを示唆する。

Table 1. Sources of all ^{13}C measurements included in the dataset

Source*	Period	No. of Sta.	Reference
KNOT	Jun. 1998 - Oct. 2000	37	Imai <i>et al.</i> (2002)
NOPACCS	Aug. 1992 - Sep. 1996	30	Ishizaka and Ishida (unpublished)
SEA-COSMIC	Dec. 1997 - Sep. 1998	7	Ishizaka and Ishida (unpublished)
HNFRI	Apr. 1997 - May 1997	4	Kasai <i>et al.</i> (1998)
NRIFSF	Sep. 1989 - May 1997	66	Shiomoto (2000a, b) Shiomoto and Matsumura (1992) Shiomoto <i>et al.</i> (1994, 1996, 1998a, b)

* Sources of productivity:

KNOT: Kyodo North Pacific Ocean Time series

NOPACCS: Northwest Pacific Carbon Cycle Study

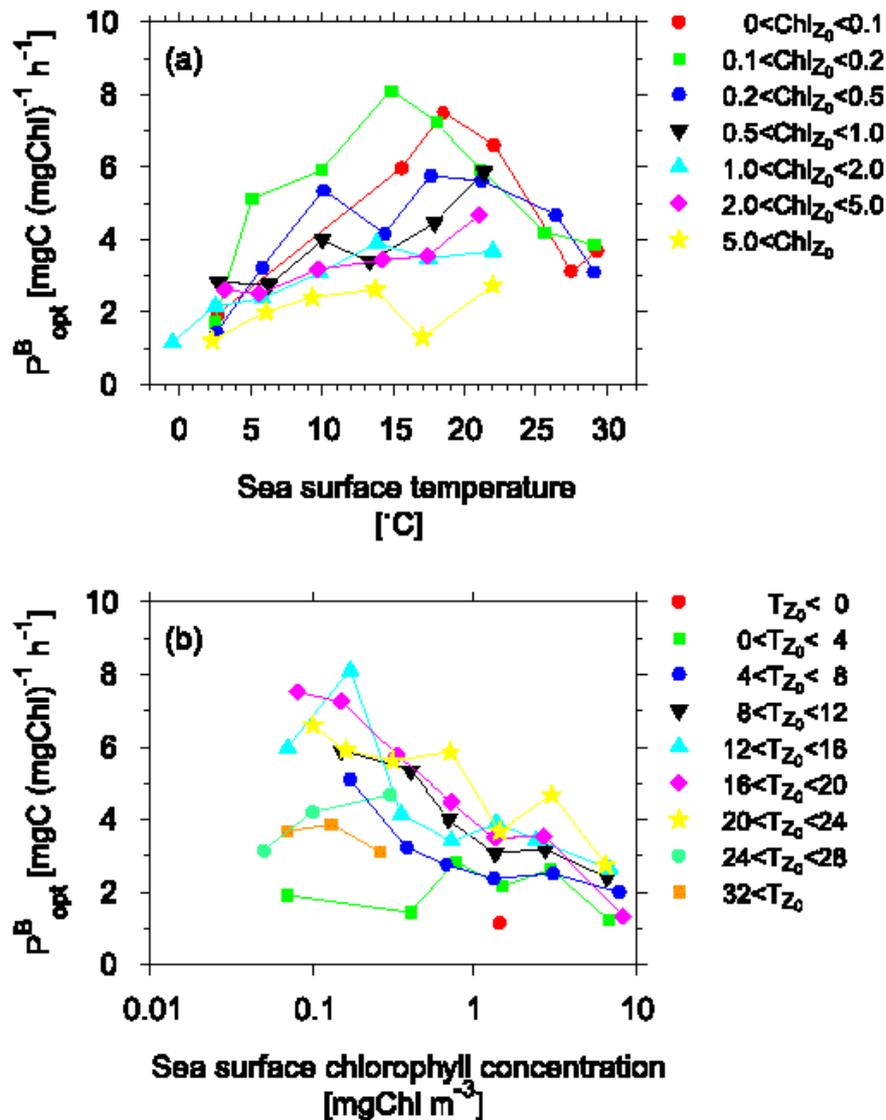
SEA-COSMIC: Study of Environmental Assessment for CO₂ Ocean Sequestration for Mitigation of Climate change

HNFRI: Hokkaido National Fisheries Research Institute

NRIFSF: National Research Institute of Far Seas Fisheries

Table 2. Categories defined with sea surface temperature and chlorophyll concentration and number of data contained each categories.

Sea surface temperature category ()	Sea surface chlorophyll concentration category (mgChl m^{-3})						
	0 - 0.1	0.1 - 0.2	0.2 - 0.5	0.5 - 1.0	1.0 - 2.0	2.0 - 5.0	5.0 -
- 0	0	0	3	3	8	2	3
0 - 4	6	4	6	17	27	23	14
4 - 8	0	13	28	59	58	57	18
8 - 12	2	6	31	83	70	39	7
12 - 16	19	44	140	117	94	55	13
16 - 20	63	90	154	65	51	40	25
20 - 24	16	36	47	26	14	13	7
24 - 28	46	22	27	1	2	1	0
28 -	20	18	12	1	0	0	0

**Fig. 3.** Median value of maximum carbon fixation rate within a water column, P_{opt}^B (a) for 7 sea surface chlorophyll concentration categories, (b) for 9 sea surface temperature categories.

植物プランクトンの現存量とサイズ組成についての既往の研究により、クロロフィル a 濃度の変化は大型の植物プランクトンに影響を受けていることが知られている (Malone, 1980; Raimbault *et al.*, 1988; Odate and Maita, 1988, 1989; Chisholm, 1992; Odate, 1996)。このことはつまり、低クロロフィル a 濃度の時には小型の植物プランクトンが卓越するのに対し、高クロロフィル a 濃度の時には大型の植物プランクトンが卓越することを示している。また、Malone (1980) はサイズ分画した基礎生産量の測定結果をまとめ、ネットプランクトン ($> 20 \mu\text{m}$) の生産速度はナノプランクトン ($< 20 \mu\text{m}$) よりも小さいことを示した。Fig. 3(b) に示した、海面水温が $4 - 24^\circ\text{C}$ の間に見られた、海面クロロフィル a 濃度の増加に対応した P_{opt}^B の減少は、群集全体に対して生産速度の低い大型の植物プランクトンが占める割合が大きくなったことにより起こったと考えられる。

低温のカテゴリ ($0 - 4^\circ\text{C}$) においては、 P_{opt}^B はすべての海面クロロフィル a 濃度のカテゴリにおいて違いはなかった。Shiomoto *et al.* (1997, 1998c) はピコプランクトン ($2 < \mu\text{m}$) の生産速度は、それより大型の植物プランクトン ($2 > \mu\text{m}$) よりも温度依存性が高いことを示している。水温が 10°C 以下の時、ピコプランクトンの生産速度は低下し、大型の植物プランクトンの生産速度に等しくなることが北太平洋亜寒帯域及びベーリング海 (Shiomoto *et al.*, 1997) と南大洋 (Shiomoto *et al.*, 1998c; Kawaguchi *et al.*, 2001) で明らかにされている。Fig. 3(b) に見られた、低温のカテゴリにおいて P_{opt}^B にクロロフィル a 濃度による違いが見られないのは、小型の植物プランクトンの生産速度の温度依存性によると考えられる。ただし、 $4 - 9^\circ\text{C}$ のカテゴリではクロロフィル a 濃度の増加に伴い P_{opt}^B は減少しており、Shiomoto *et al.* (1997, 1998c) とは異なる結果となった。

2. 植物プランクトン2群集モデル

基礎生産量データベースを解析した結果、 P_{opt}^B には海面水温及びクロロフィル a 濃度依存性が見られた。そこで、ここでは次のような仮説に基づいて P_{opt}^B のモデル化を行う。第一の仮定としては、植物プランクトンを小型サイズ、大型サイズの2つに分ける。そして、小型サイズの植物プランクトンは生産速度が速く、大型サイズの植物プランクトンは生産速度が遅いとする。第二の仮定は、クロロフィル a 濃度の増減は大型サイズの植物プランクトンの増減によって決まる。この2群集モデルは以下の式で表される。

$$\begin{aligned} Chl_{total} &= Chl_{small} + Chl_{large}, \\ P_{opt}^B &= P_{opt-small}^B \times \frac{Chl_{small}}{Chl_{total}} + P_{opt-large}^B \times \frac{Chl_{large}}{Chl_{total}}. \end{aligned} \quad (3)$$

ここで Chl_{total} は海面でのクロロフィル a 濃度 (mgChl m^{-3}) であり、添字の $small$ と $large$ はそれぞれ小型サイズ、大型サイズを示す。つまり、 Chl_{small} は小型サイズの植物プランクトンのクロロフィル a 濃度、 Chl_{large} は大型サイズの植物プランクトンのクロロフィル a 濃度であり、この2つが足し合わさって全体のクロロフィル a 濃度 (Chl_{total}) となっている。植物プランクトンの生産速度は水温に影響を受けていると考えられる (Eppley, 1972) そこで、小型サイズ、大型サイズの P_{opt}^B 、すなわち $P_{opt-small}^B$ 、 $P_{opt-large}^B$ はそれぞれ Tz_0 の3次式で表した。

$$P_{opt-small}^B = a_{small} + b_{small} \times Tz_0 + c_{small} \times Tz_0^2 + d_{small} \times Tz_0^3, \quad (4)$$

$$P_{opt-large}^B = a_{large} + b_{large} \times Tz_0 + c_{large} \times Tz_0^2 + d_{large} \times Tz_0^3. \quad (5)$$

式4と式5を式3に組み込み、両辺に Chl_{total} をかける

$$\begin{aligned} P_{opt}^B \times Chl_{total} &= [(a_{small} - a_{large}) + (b_{small} - b_{large}) \times Tz_0 \\ &\quad + (c_{small} - c_{large}) \times Tz_0^2 + (d_{small} - d_{large}) \times Tz_0^3] \times Chl_{small} \\ &\quad + (a_{large} + b_{large} \times Tz_0 + c_{large} \times Tz_0^2 + d_{large} \times Tz_0^3) \\ &\quad \times Chl_{large}. \end{aligned} \quad (6)$$

となる。

Chisholm (1992) は全球で観測されたクロロフィル a 濃度分画データを解析した結果、 $1 \mu\text{m}$ 以下のサイズのクロロフィル a 現存量には上限があることを示した。加えて、北太平洋で得られたデータ (Saito *et al.*, 1998; Hashimoto and Shiomoto, 2000; Shiomoto and Hashimoto, 2000; Kasai *et al.*, 2001) から、 $2 \mu\text{m}$ 以下のクロロフィル a 現存量には上限があることがわかった (Fig. 4)。これらのことから Chl_{small} を一定と仮定すると、式6は

$$\begin{aligned} P_{opt}^B &= \frac{a_1 + b_1 \times Tz_0 + c_1 \times Tz_0^2 + d_1 \times Tz_0^3}{Chl_{small}} \\ &\quad + (a_2 + b_2 \times Tz_0 + c_2 \times Tz_0^2 + d_2 \times Tz_0^3), \end{aligned} \quad (7)$$

となる式6と2.8の係数の関係は次の通りである。

$$\begin{aligned} a_1 &= (a_{small} - a_{large}) \times Chl_{small}, b_1 = (b_{small} - b_{large}) \times Chl_{small}, \\ a_2 &= (a_{large} - a_{small}) \times Chl_{large}, d_2 = (d_{large} - d_{small}) \times Chl_{large}, \\ a_3 &= a_{small}, b_3 = b_{small}, c_3 = c_{small}, d_3 = d_{small}. \end{aligned}$$

式7に含まれる8つの係数を、基礎生産量データベ-

スから求めた海面水温，海面クロロフィルa 濃度， P_{opt}^B のメジアン (Fig. 3) から，準ニュートン法による非線形回帰により決定した。その際，データベースに含まれる P_{opt}^B の値より，海面クロロフィルa 濃度に関係なく水温 0°C では $P_{opt}^B = 1.0 \text{ (mgC (mgChl)}^{-1} \text{ h}^{-1})$ とした。非線形回帰により決定した係数を用いると，式7は以下の通りとなる。

$$P_{opt}^B = \frac{0.071 \times T_{\text{sea}} - 3.2 \times 10^{-4} \times T_{\text{sea}}^2 + 3.9 \times 10^{-7} \times T_{\text{sea}}^3}{\text{Chl}_{\text{sea}}} + [1.0 + 0.17 \times T_{\text{sea}} - 1.6 \times 10^{-4} \times T_{\text{sea}}^2 - 8.0 \times 10^{-8} \times T_{\text{sea}}^3] \quad (8)$$

式8によってモデル化された P_{opt}^B をFig. 5に示した。この P_{opt}^B の2群集モデルは海面水温が 0 から 30°C ，海面クロロフィルa 濃度が $0.05 \text{ mgChl m}^{-3}$ 以上の範囲で有効である。それ以外の範囲のデータは基礎生産量データベースに含まれていないため，このモデルでの推定結果が検証できない。2群集モデルではFig. 3に示した，基礎生産量データベースの解析で導き出された P_{opt}^B の変動傾向がよく再現されている。つまり式8でモデル化された P_{opt}^B は水温 20°C 以下で増加， 20°C 以上で減少する (Fig. 5(a))

また，モデル化された P_{opt}^B とクロロフィルa 濃度との間にも反比例の関係が見られた (Fig. 5(b))

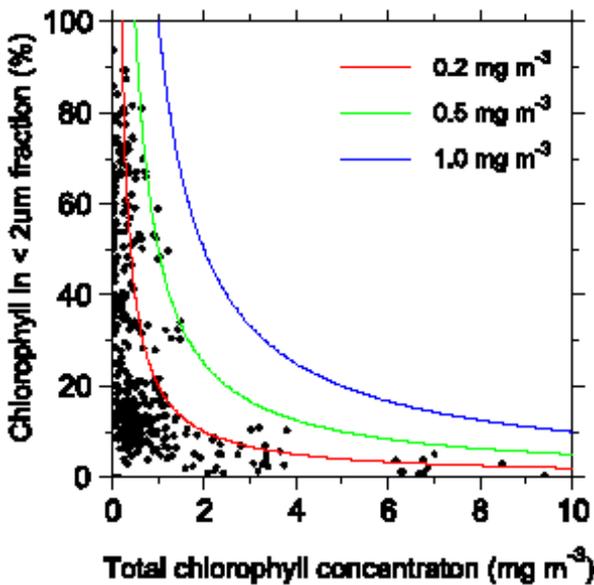


Fig. 4. Fraction of chlorophyll smaller than $2 \mu\text{m}$ as a function of total chlorophyll concentration. The continuous lines represent theoretical values which chlorophyll concentration smaller than $2 \mu\text{m}$ is 0.2, 0.5 and 1.0 mgChl m^{-3} , respectively. Data were extracted from Saito *et al.* (1998), Hashimoto and Shiomoto (2000), Shiomoto and Hashimoto (2000) and Kasai *et al.* (2001).

3. モデルの誤差推定

2.で作成した P_{opt}^B の2群集モデル (式8) をVGPM (式1) に組み込んで (以降Modified VGPM) 基礎生産量を計算し， P_{opt}^B にBehrenfeld and Falkowski (1997a) のモデル (式2) を用いたもの (以降Original VGPM) との推定精度比較を行った。推定精度を評価するために，下記に示す2乗平均誤差 (Root Mean Square Error; RMSE) を用いた。

$$RMSE = \frac{\sum_{i=1}^N (y_i - \hat{y}_i)^2}{N}$$

ここで， y_i は実際に観測された値， \hat{y}_i がモデルにより推定した値， N がデータ数である。RMSEでは実測値と推定値の差を2乗するために過大・過小の評価が出来ない。そこで，以下に示す式で推定誤差 (IPP) を計算し，モデルによる推定の過大・過小評価を調べた。

$$IPP = \frac{\sum_{i=1}^N (\log(\hat{y}_i) - \log(y_i))}{N}$$

P_{opt}^B とIPPについて，以上に述べたRMSEとIPPを計算した。 P_{opt}^B についての結果をTable 3に，IPPについての結果をTable 4に示す。

P_{opt}^B の推定に関しては，2つの海面クロロフィルa 濃度のカテゴリ ($0 - 0.1$, $2.0 - 5.0 \text{ mgChl m}^{-3}$) を除くと植物プランクトン2群集モデル (式8) のRMSEの方がBehrenfeld and Falkowski (1997a) のモデル (式2) のRMSEよりも小さかった (Table 3)。2つのモデルで推定した P_{opt}^B のIPPは最も海面クロロフィルa 濃度が低いカテゴリ ($0 - 0.1 \text{ mgChl m}^{-3}$) を除いて，植物プランクトン2群集モデルの推定値の方が小さい値を示した。

IPPのRMSEについてはModified VGPMの方が2つのカテゴリ ($0 - 0.1$, $0.1 - 0.2 \text{ mgChl m}^{-3}$) を除いて低い値を示した (Table 4)。Original VGPMによる解析の結果，Original VGPMは全ての海面クロロフィルa 濃度のカテゴリで過大評価する傾向を示した。 P_{opt}^B として植物プランクトン2群集モデル (式8) を用いることによりModified VGPMはこの過大評価を解消することが可能となった。

考 察

1. モデルの推定精度評価

2.3.3節で述べたように，植物プランクトン2群集モデルでは海面クロロフィルa 濃度が低いカテゴリに

において推定精度が悪くなる (Table 3, 4)。これは、式 8 で Chl_{total} が分母に入っているので、 Chl_{total} が低くなると P_{opt}^B を大きくする方向に働くためである。

誤差の要因としてもう一つ考えられるのはデータ分布が不均一であることである。データセットには低温・低クロロフィル a 濃度並びに高温・高クロロフィル a 濃度のデータがほとんど含まれていないため (Table 2), 0 から 30°C までのデータを用いた。したがって、低温・低クロロフィル a 濃度並びに高温・高クロロフィル a 濃度の際にはモデルの推定精度が落ちる可能性がある。モデルの推定精度向上のためには熱帯域や極域でのデータ収集をはかる必要がある。

2. サイズ別の基礎生産量の推定

2.3.2 節では P_{opt}^B のモデル化に際して、植物プランクトン群集が 2 つのサイズから成り立っていると仮定した。ここでは、2 つのサイズ別の P_{opt}^B を求め、仮定の妥当性を検証する。

式 8 より、式 4 並びに式 5 は以下の式で表される。

$$P_{opt}^B = 1.0 + 0.17 + \frac{0.471}{Chl_{total}} \times T_{z_0} - (1.5 \times 10^{-3} + \frac{3.2 \times 10^{-4}}{Chl_{total}}) \times T_{z_0}^2 + (-8.0 \times 10^{-2} + \frac{1.0 \times 10^{-5}}{Chl_{total}}) \times T_{z_0}^3, \quad (9)$$

$$P_{opt}^B = 1.0 + 0.17 \times T_{z_0} - 1.5 \times 10^{-3} \times T_{z_0}^2 - 8.0 \times 10^{-2} \times T_{z_0}^3. \quad (10)$$

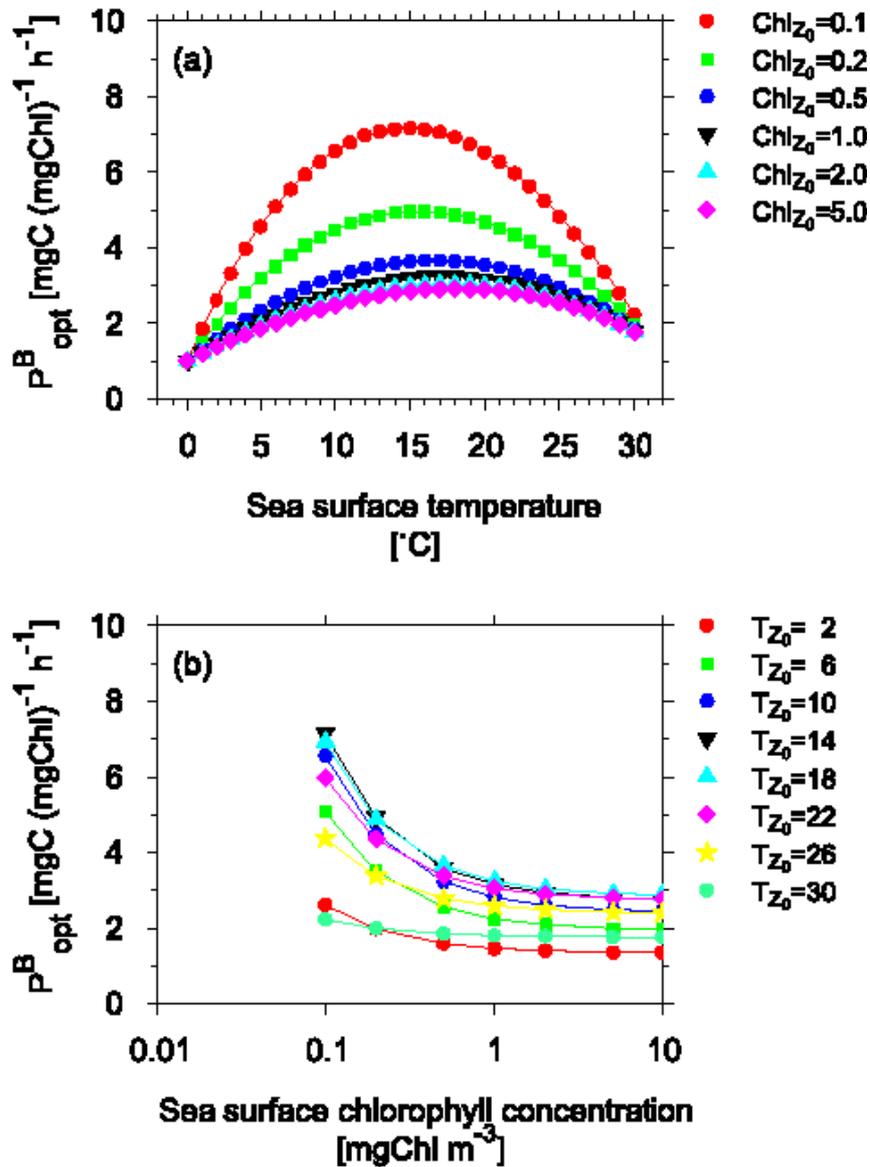


Fig. 5. Modeled value of P_{opt}^B as a function of sea surface temperature and sea surface chlorophyll concentration calculated from Equation 8

植物プランクトン 2 群集モデルでは植物プランクトンのサイズごとの組成, すなわち式 9 の Chl_{small} を仮定する必要がある。全体のクロロフィル a 濃度に関係なく $1 \mu m$ 以下の小型の植物プランクトンの現存量は限られており, その値は最大で $0.50 \text{ mgChl m}^{-3}$ である (Chisholm, 1992)。そこで 0.05 から $0.50 \text{ mgChl m}^{-3}$ の間で Chl_{small} をとり $P_{opt-small}^B$ を計算し, $P_{opt-large}^B$ と比較した。水温が 10 から 13°C で Chl_{small} が $0.05 \text{ mgChl m}^{-3}$ の時に $P_{opt-small}^B$ と $P_{opt-large}^B$ の差は最大で, 約 5 倍であった (Fig. 6)。外洋域ではナノプランクトン ($20 < \mu m$) の生産速度はネットプランクトン ($20 > \mu m$) の 1.5 倍から 13.5 倍であることが知られている (Malone, 1980)。植物プランクトン 2 群集モデルでの結果はこの範囲内であり, 妥当であると考えられる。このように今回用いた仮定は非常に単純であるが, サイズ分画した基礎生産量を推定することが可能である。

第 3 章 全球での基礎生産量の季節・経年変動

目 的

第 1 章で述べた様に, 海洋における基礎生産量を海色リモートセンシングのデータから推定しようという試みは, Longhurst *et al.* (1995), Antoine *et al.* (1996), Behrenfeld and Falkowski (1997a) 等により行われてきた。これらの研究では CZCS により観測されたデータを用いて, 全球での基礎生産量の分布を明らかにした。しかし, CZCS は実験センサーであったために, 7 年半という運用期間にもかかわらず常に観測が行われていたわけではなかった。従って, CZCS のデータに基づいて計算された全球での基礎生産量の分布は気候値であり, 経年変動をとらえるには必ずしも十分なものではない。また, Antoine *et al.* (1996) や Behrenfeld and Falkowski (1997a) では CZCS デー

Table 3. Result of the regression analysis and goodness of the fit to hit model

Chl category [mgChl m ⁻³]	RMSE			
	TPCM*	B&F [§]	TPCM*	B&F [§]
- 0.1	2.90	2.08	0.527	0.340
0.1 - 0.2	2.83	2.96	0.279	0.365
0.2 - 0.5	2.42	2.75	0.097	0.429
0.5 - 1.0	2.19	2.34	-0.045	0.357
1.0 - 2.0	1.92	1.96	-0.169	0.310
2.0 - 5.0	2.03	1.99	-0.237	0.302
5.0 -	1.62	1.94	-0.088	0.458
Total	2.21	2.30	-0.035	0.356

* Calculated with the two-phytoplankton community model (equation 8) for P_{opt}^B .

§ Calculated with the function by Behrenfeld and Falkowski (1998b; equation 2) for P_{opt}^B .

Table 4. Result of the regression analysis and goodness of the fit to hit model

Chl category [mgChl m ⁻³]	RMSE			
	m-VGPM*	o-VGPM [§]	m-VGPM*	o-VGPM [§]
- 0.1	163	133	0.362	0.177
0.1 - 0.2	423	399	0.192	0.278
0.2 - 0.5	288	376	0.248	0.580
0.5 - 1.0	394	584	0.232	0.633
1.0 - 2.0	445	679	-0.003	0.476
2.0 - 5.0	794	1210	-0.020	0.520
5.0 -	1334	2656	0.186	0.731
Total	548	892	0.141	0.532

* Modified VGPM. Calculated with the two-phytoplankton community model (equation 8) for P_{opt}^B .

§ Original VGPM. Calculated with the function by Behrenfeld and Falkowski (1998b; equation 2) for P_{opt}^B .

タから推定した基礎生産量の季節ごとの分布図を作成しているが、これもあくまで7年間の各季節の平均であり、年ごとの季節変動がどのようなようになっているのかは明らかにされていない。

1996年以降はOCTSやSeaWiFSによって観測された全球での海面クロロフィルa濃度画像のデータセットが蓄積されてきている。これらの海色センサによるデータを用いれば、全球での基礎生産量分布の季節および経年変動を明らかにすることが可能になった。Kameda *et al.* (2000) はOCTSとSeaWiFSのデータを用いて全球での基礎生産量を推定した。その結果、1997年と1998年の違いはあるが、同じ期間の基礎生産量はOCTSの方がSeaWiFSよりも高くなることを示した (Table 5)。この違いは、年が違うことによるもの

なのか、センサが異なることによるものなのかは明らかになっていない。

そこで、本章ではSeaWiFSのデータだけを用いて約4年間の基礎生産量を求め、基礎生産量の季節・経年変動とその変動要因について考察する。

資料・方法

1. モデル及びパラメータ

本章では、VGPMにより基礎生産量を推定した。ただし、 P^{B}_{opt} には第2章で作成した植物プランクトン2群集モデル (式8) を使用した。VGPMによる基礎生産量推定手順をFig. 7に示した。

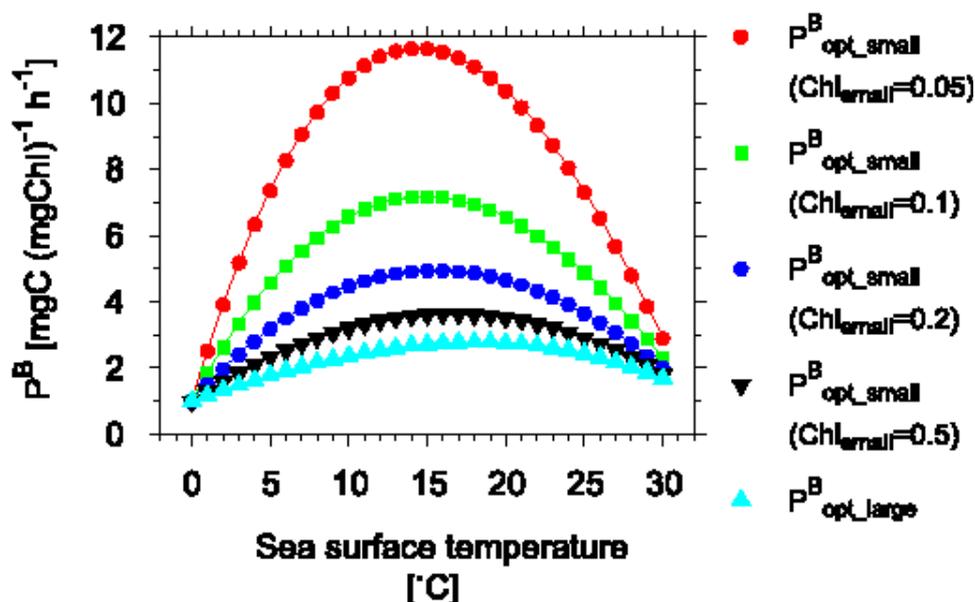


Fig. 6. Size-fractionated P^{B}_{opt} . $P^{B}_{opt-small}$ and $P^{B}_{opt-large}$ were estimated by equation 9 and 10, respectively. $P^{B}_{opt-small}$ was calculated in four cases for Chl_{small} , which were 0.05, 0.1, 0.2 and 0.5 mgChl m^{-3} .

Table 5. Comparison of global seasonal phytoplankton primary production [Pg season⁻¹] between OCTS and SeaWiFS (After Kameda *et al.*, 2000).

Season	Jan. - Mar.		Apr. - Jun.	
	1997	1998	1997	1998
Sensor	OCTS	SeaWiFS	OCTS	SeaWiFS
Global Total	11.96	11.10	12.93	11.98
Pacific	5.09	4.82	5.64	5.29
Atlantic	3.37	3.14	4.23	3.92
Indian	2.23	2.10	1.76	1.60
Southern	1.15	0.87	0.41	0.35
Arctic	0.00	0.00	0.51	0.50
Mediterranean	0.13	0.13	0.18	0.18

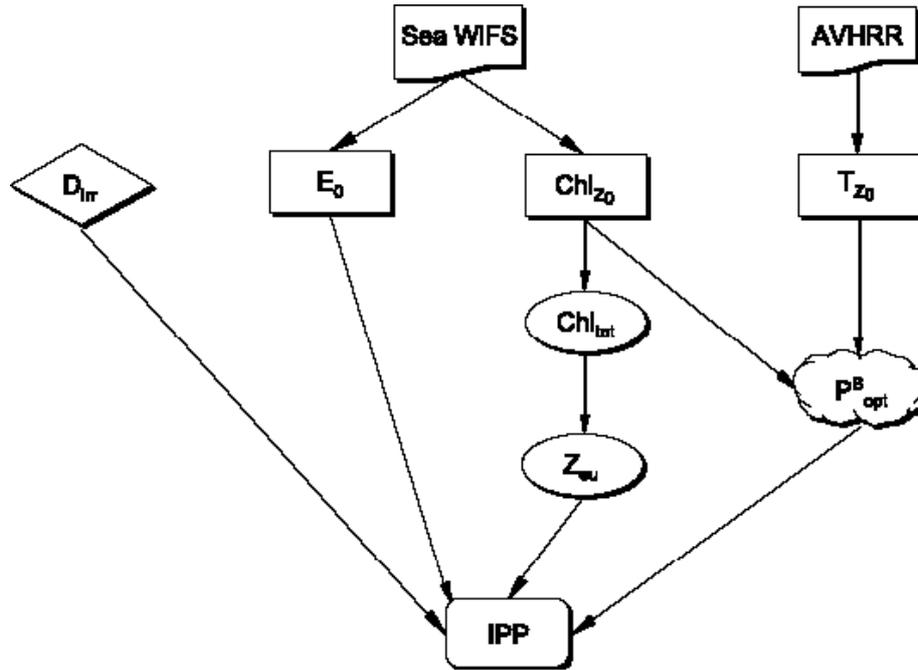


Fig. 7. Schematic view of primary production estimation in this chapter. Input at the top and square marks are satellite sensor and satellite data, respectively. Cloud and square with round corner marks are physiological parameters and output of the model, respectively. Ellipse marks are the temporal output.

VGPMには P_{opt}^B , E_0 , Z_{eu} , Chl_{opt} , D_{irr} という5つのパラメータが必要である。これらのうち Chl_{opt} はBehrenfeld and Falkowski (1997a) に従って Chl_{zo} を使用した。Fig. 7 に示したように Chl_{zo} と E_0 にはSeaWiFSのデータ (NASA Goddard Space Flight Center (GSFC), 2001) を、 P_{opt}^B 推定に用いる T_{z_0} は米国海洋大気庁 (National Oceanic and Atmospheric Administration) が運用しているNOAA衛星に搭載されたAVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer) データを用いた (NASA Jet Propulsion Laboratory, 2002)。衛星データについては次項で詳しく述べる。

また、 Z_{eu} は下記に示すMorel and Berthon (1989) のモデルにより計算した。

$$Z_{eu} = 568.2 \times Chl_{mt}^{-0.74} \quad (\text{if } Z_{eu} < 102)$$

$$Z_{eu} = 200.2 \times Chl_{mt}^{-0.74} \quad (\text{if } Z_{eu} > 102)$$

ここで、 Chl_{mt} は有光層内でのクロロフィルaの現存量 (mgChl m^{-2}) であり、次の式で表される (Morel and Berthon, 1989)

$$Chl_{mt} = 88.0 \times Chl_{zo}^{1.18} \quad (\text{if } Chl_{zo} < 1.0)$$

$$Chl_{mt} = 40.3 \times Chl_{zo}^{1.18} \quad (\text{if } Chl_{zo} > 1.0)$$

従って、 Z_{eu} は Chl_{zo} から求めることができる。

D_{irr} は緯度と太陽の視赤緯を用いて時角を求め、算出した。

基礎生産量を計算した期間は1997年9月から2001年6月までである。

2. 衛星データ

SeaWiFSは1997年8月の打ち上げ後、NASAにより1997年9月以降のデータが配布されている。本章で用いたSeaWiFSデータは、NASA GSFCのDistributed Active Archive Center (DAAC) のホームページより取得した。プロダクトはLevel 3 Gridded data Standard Mapped Image (SMI) の月平均海面クロロフィルa濃度データで、処理アルゴリズムはVersion 4である。このプロダクトの空間解像度は9 km、画素数は経度方向に4096ピクセル、緯度方向に2048ピクセルである。

NASA GSFCのDAACからはSeaWiFSの雲情報を用いたPARデータも配布されている。本章では式1中の E_0 としてこのPARデータを用いた。空間解像度は9 km、時間解像度は月平均で海面クロロフィルa濃度と同じである。

P_{opt}^B の推定 (式8)に必要な海面水温 (T_{z_0})としては、NASA Pathfinder Programで作成されたAVHRR

Global Pathfinder SST DataのMonthlyデータを用いた。プロダクトは、昼間の軌道で観測されたデータを用いたAscendingと夜間の軌道で観測されたデータを用いたDescendingとがある。また、Ascending、Descendingのそれぞれに全ての軌道のデータから求められたAll pixelsと、統計処理を施し有効なピクセルから求められたBest SSTとに分けられる。本研究ではBest SST、Ascendingデータを用いた。バージョンは1997 - 2000年はV4.1、2001年はInterim V4.1である。またデータの空間解像度は9 km、画素数は経度方向に4096ピクセル、緯度方向に2048ピクセルでSeaWiFSと同じである。

結 果

1. 季節積算生産量の空間分布

衛星データとモデルを用いて計算した地球規模の基礎生産量分布の季節変化をFig. 8に示す。ここで、春季は3月から5月、夏季は6月から8月、秋季は9月から11月、冬季は12月から2月までの3ヵ月分の基礎生産量を合計したものである。また、Fig. 8は、春季は1998年から2001年の4年間、夏季は1998年から2000年の3年間、秋季と冬季は1997年から2000年の4年間のデータを平均した結果である。

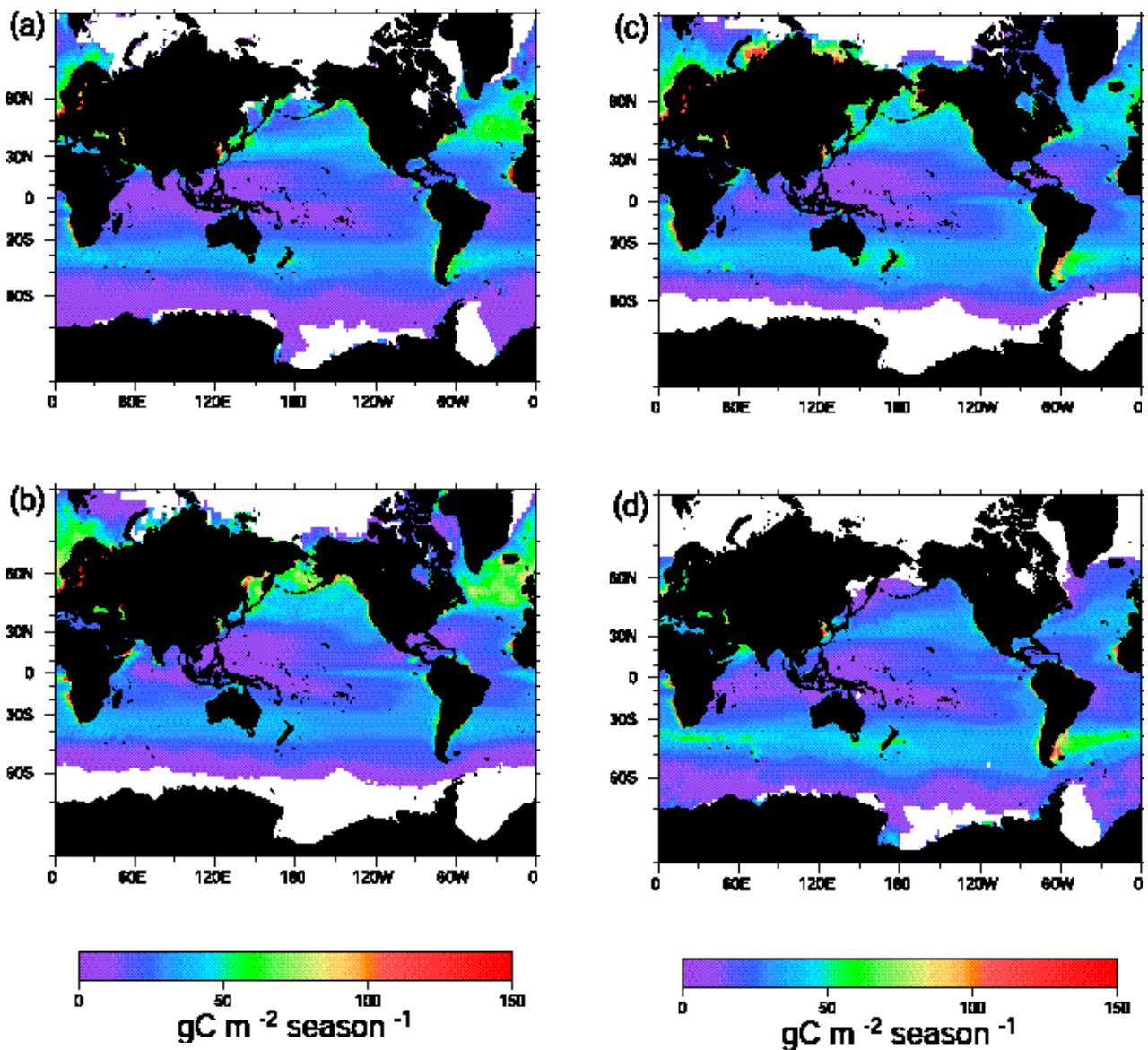


Fig. 8. Global estimates of seasonal primary production for spring (March - May; a), summer (June - August; b), autumn (September - October; c) and winter (November - January; d).

ここではFig. 9 に示す海域ごとに見られた季節変化について述べる。

1) 太平洋

北太平洋の温帯 - 亜寒帯域では、春季に30 - 40°N付近で40 gC m⁻² season⁻¹以上の高生産域が見られた。夏季にはこの高生産域は北上し40°N以北が高生産量となり、またオホーツク海、ベーリング海もほぼ全域で50 gC m⁻² season⁻¹以上になった。秋季には千島諸島東部で50 gC m⁻² season⁻¹以上の高生産量となっている。ベーリング海の東部でも100 gC m⁻² season⁻¹以上の高生産が見られる。冬季に入ると全体的に低生産量となる。特にオホーツク海、ベーリング海で15 gC m⁻² season⁻¹以下の低生産で、北部では海氷の影響で生産がない。

太平洋の熱帯域においては、0°、140°N付近の赤道西部域の暖水プールでは1年を通して生産量が15 gC m⁻² season⁻¹以下であった。この低生産域は北半球熱帯域においては夏季、秋季に広く、その範囲はアメリカ大陸まで広がっていた。一方、南半球では低生産域は夏季に比較的狭かったが、それ以外の季節では差は見られなかった。東部赤道域では1年を通して、周囲よりも生産が高い海域が存在していた。これは赤道湧昇により、下層からの栄養塩供給が行われているためである。

南太平洋温帯 - 亜寒帯域では、秋季と冬季にタスマニア島とニュージーランド付近で約50 gC m⁻² season⁻¹の高生産域が見られた。また、南米大陸沿岸域には1年を通して高生産域が見られた。

2) 大西洋

北大西洋の30°N以北においては春季、夏季に生産量が高く、特に40°N以北で50 gC m⁻² season⁻¹を越す高生産となっていた。また、同じ海域では春季よりも夏季の方が生産量が高い傾向があった。秋季にも40 - 50°Nやブリテン島、アイルランド周辺海域での生産量が高かった。冬季には30°N以北の北太平洋全域で低生産量となった。

カリブ海・メキシコ湾を含む30°N以南、30°N以西の海域は1年を通して低生産であり、特に夏季、秋季に15 gC m⁻² season⁻¹以下の低生産であった。一方、アフリカ大陸の西側には1年を通して100 gC m⁻² season⁻¹を越す高生産域が存在していた。赤道域では湧昇の影響による高生産域が存在していた。

南半球においては南米大陸東部のアルゼンチン沖に

秋季・冬季に100 gC m⁻² season⁻¹を越す高生産域が見られた。また、40 - 50°S付近に帯状に広がる高生産域が見られ、秋・冬には50 gC m⁻² season⁻¹を越えていた。

3) インド洋

インド洋では、春季、冬季にはアラビア海を除く30°S以北の海域で大部分が15 gC m⁻² season⁻¹以下の低生産量であった。夏季、秋季にも面積は小さくなっているものの15 gC m⁻² season⁻¹以下の海域は存在していた。アラビア海では1年を通して比較的生産量が高く、特にアデン湾では夏季に100 gC m⁻² season⁻¹を越す高生産域が見られた。

30°S以南の海域では冬季に大西洋から続く50 gC m⁻² season⁻¹以上の高生産域が見られた。

4) 南大洋・北極海

南大洋においては生産が行われているのが主に春季と冬季であり、生産量は等緯度でほぼ同じで、同心円的な分布をしていた。そのほとんどの海域で15 gC m⁻² season⁻¹以下であり、特に高生産域は見られなかった。

北極海においては主として秋季に生産が行われていた。その生産量の分布は陸地の影響を受けて複雑であり、オビ湾やラプテフ海で100 gC m⁻² season⁻¹以上の高生産域が見られた。

2. 基礎生産量の経年変動

1) 大洋スケールでの基礎生産量の変動

植物プランクトン2群集モデルを組み込んだVGPMと衛星データから計算した全球及びFig. 9のように定義した各大洋(太平洋, 大西洋, インド洋, 南大洋, 北極海)での1998年から2000年の3年間の年間基礎生産量をTable 6に示した。太平洋と大西洋についてはそれぞれ北半球, 南半球での基礎生産量も示した。

1998, 1999, 2000年の全球での年間基礎生産量は、それぞれ40.1, 41.5, 41.8 PgC year⁻¹となった。1998年と1999, 2000年とを比べると、全球基礎生産量がそれぞれ1.4, 1.7 PgCの増加しており、大洋ごとに見ても南大洋を除く全てで基礎生産量が増加していた。しかし、各大洋における基礎生産量が全球の基礎生産量に占める割合は3年間でほとんど変化はなかった。

全球及び各大洋の1997年9月から2001年6月までの

*1 1 season = 90 days

各月毎の基礎生産量の変動をFig. 10に示した。全球の基礎生産量は毎年2月に最小値で10月にかけて増加していき、その後減少するという傾向を示したが、各月ごとの全球の基礎生産量は2.89 - 3.70 PgC month⁻¹の

範囲で、各月間の違いは大きくはなかった。大洋ごとにみると、南大洋と北極海は冬季には小さく、夏季に大きいという明瞭な年変動を示した。特に北極海では11 - 2月の間は生産が観測されなかった。これは高緯度

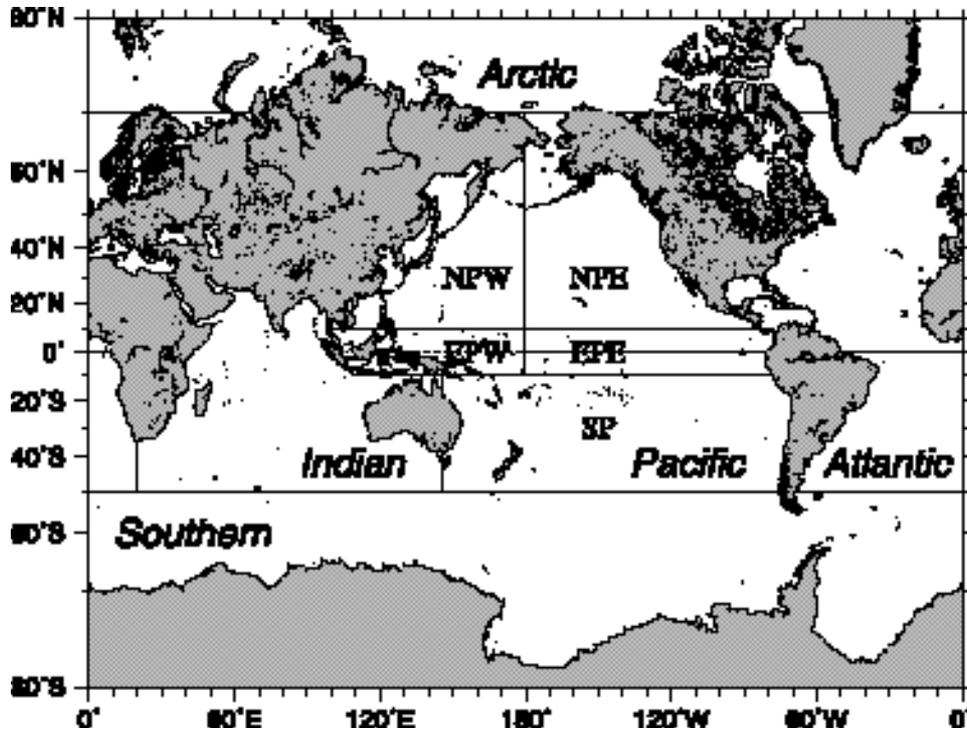


Fig. 9. The definition of provinces for primary productivity integration. The five major ocean basins (Pacific, Atlantic, Indian, Arctic and Southern Ocean) are defined by thick lines. The Pacific and Atlantic Ocean are divided into the part of northern and southern hemisphere by the equator (dotted line). Furthermore, the Pacific Ocean is divided into five sub areas, namely, North Pacific East (NPE), North Pacific West (NPW), Equatorial Pacific East (EPE), Equatorial Pacific West (EPW), and South Pacific (SP) according to thin lines.

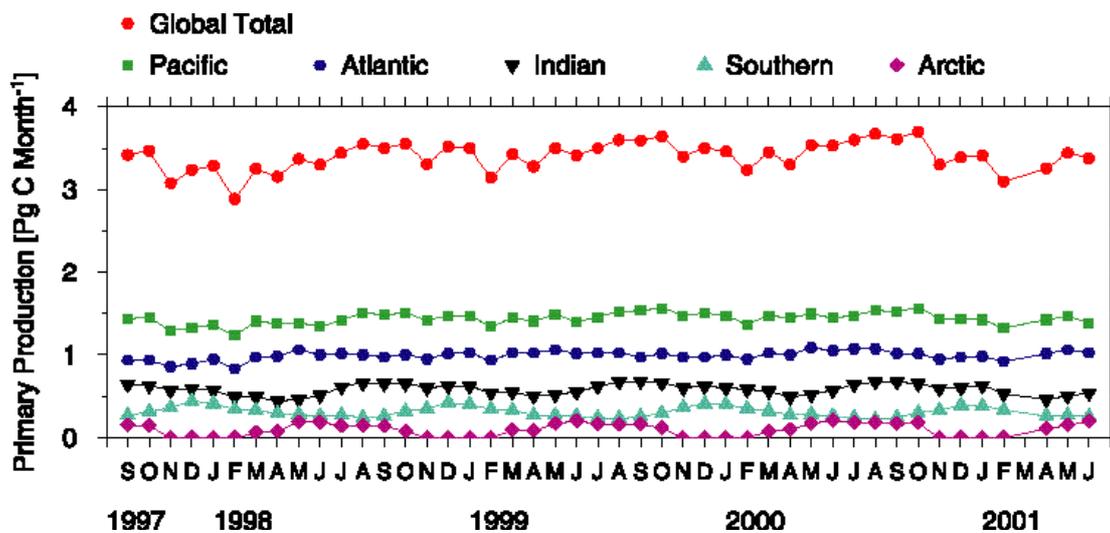


Fig. 10. Temporal evolution of integrated monthly primary production values in the global and each ocean from September 1997 through June 2001.

The definition of each province is shown in Fig. 9.

域では、冬季に日照時間が非常に短くなるためと海水や雲の影響で衛星からの海面クロロフィル a 濃度が欠測となるためであると考えられる。インド洋も4月に最小、8月まで増加しその後横ばいの値をとり、1月から4月にかけて減少するパターンを示した。太平洋、大西洋では顕著な季節変動はみられなかった。これは北半球・南半球においては逆センスで基礎生産量が季節変動しているために、お互いが打ち消し合っているためである。

以上の結果から、大洋スケールでの各月の基礎生産量の年による違いはほとんど見られなかった。これにより1998年から2000年の3年間では、全球や大洋スケールで積算した基礎生産量はほぼ安定していることがわかった。

2) 北半球・南半球での基礎生産量の変動

太平洋、大西洋をそれぞれ北・南半球ごとに分けて計算した基礎生産量と、インド洋における基礎生産量の季節変化をFig. 11に示した。

北太平洋においては3 - 5月に高い値を取りその後ほぼ一定の値で、11月から緩やかに上昇するというパターンを示した。一方、北大西洋では、5月に最大値、11月に最小値となった。生産量の年間の変動幅は北大西洋の方が北太平洋よりも大きかった。

南半球においては、太平洋・大西洋ともに同じような変動パターンを示した。すなわち、4月に最小値となり、8月にかけて上昇していきその後10月まで同レベルで推移し、11月から緩やかに減少した。

Table 6. Global annual primary production [Pg year^{-1}] calculated with VGPM (equation 1) and the two-phytoplankton community model (equation 8). Percentages of global total primary production in each ocean were indicated in parentheses.

Ocean	Year			Average
	1998	1999	2000	
Global Total	40.1	41.5	41.8	41.1
Pacific	16.8 (41.9)	17.5 (42.2)	17.6 (42.1)	17.3 (42.1)
North	8.4 (20.9)	8.8 (21.2)	8.9 (21.3)	8.7 (21.2)
South	8.4 (20.9)	8.7 (21.0)	8.7 (20.8)	8.6 (20.9)
Atlantic	11.7 (29.2)	12.0 (28.9)	12.2 (29.2)	12.0 (29.1)
North	6.9 (17.2)	7.1 (17.1)	7.2 (17.2)	7.1 (17.2)
South	4.8 (12.0)	4.9 (11.8)	5.0 (12.0)	4.9 (11.9)
Indian	6.8 (17.0)	7.1 (17.1)	7.1 (17.0)	7.0 (17.0)
Southern	3.8 (9.5)	3.7 (8.9)	3.6 (8.6)	3.7 (9.0)
Arctic	1.0 (2.5)	1.2 (2.9)	1.3 (3.1)	1.2 (2.8)

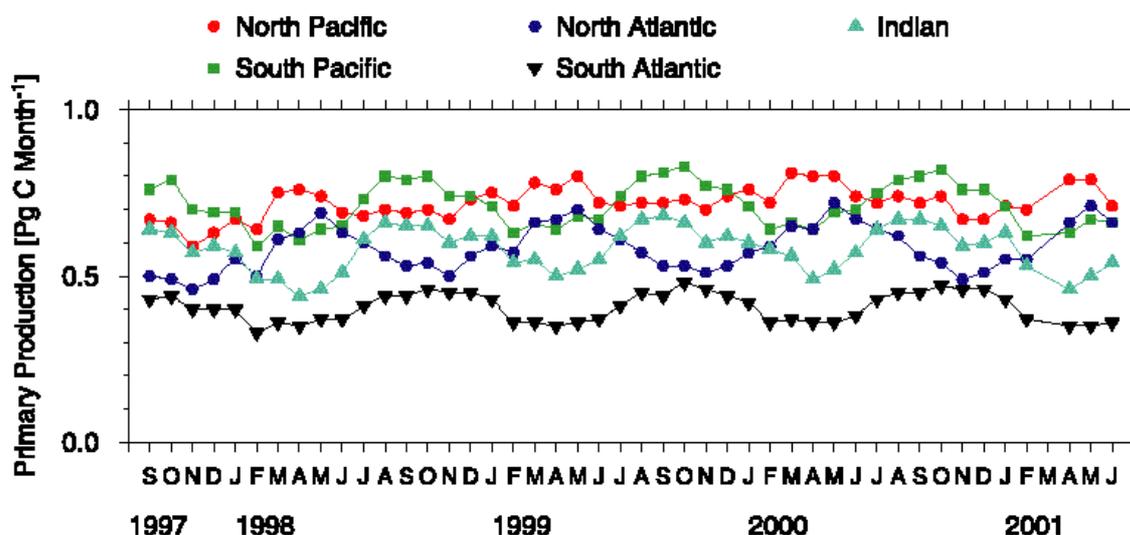


Fig. 11. Temporal evolution of integrated monthly primary production values in the northern and southern part of Pacific Ocean and Atlantic Ocean, and in the Indian Ocean from September 1997 through June 2001.

インド洋では前節で述べたような変動を示したが、その変動パターンは南太平洋・大西洋のパターンと類似していた。これはインド洋の大部分が南半球に属しているためである。

3) 太平洋での基礎生産量の変動

全球そして大洋スケールでの基礎生産量の年ごとの変動にはあまり違いは見られなかった。そこで、同じデータで太平洋をいくつかの海域に分けて基礎生産量の変動を調べる。まず、太平洋を北太平洋東部、北太平洋西部、赤道太平洋東部、赤道太平洋西部、南太平洋の5つの海域に分けた (Fig. 9)。これらの海域ごとに基礎生産量を積分した結果をFig. 12に示す。

Fig. 12によると、赤道太平洋東部では顕著な季節変動は認められず、1998年5月以前と1998年7月以降で倍に増加していた。このように全球としての基礎生産量にそれほど違いはなくても、局所的な変動は存在していることがわかる。

考 察

1. 他のモデルとの比較

Table 7 に本研究で求めた全球及び各大洋での年間基礎生産量を示した。比較のために、VGPM (Behrenfeld and Falkowski, 1997a), LPCM (Laboratoire de Physique et Chimie marines Model, Antoine *et al.*, 1996), BPM (Bedford Production Model, Longhurst *et al.*, 1995) による結果も示した。

BPMに関しては本研究を含めた他の3つとは大洋の定義が若干異なるため、大洋ごとの積算量は直接比較できない。現状でのリモートセンシングでの推定値は本研究のモデルも含めて35 - 60 PgC year⁻¹ という範囲に落ち着くことになる。

VGPM, LPCM, BPMのモデルの結果は、CZCSのデータから計算されたものであり、1978年から1986年間の気候値である。Behrenfeld *et al.* (2001) はVGPMとSeaWiFSのデータを用いて全球の基礎生産量を54 - 59 PgC year⁻¹ と推定した。これは、SeaWiFSの海面クロロフィル a 濃度がCZCSよりも高くなっているためである。この原因は明らかになっていないが、観測頻度、センサキャリブレーション、大気補正、生物光学アルゴリズムの違いによる可能性が指摘されている。従って、SeaWiFSデータを用いてLPCMやBPMで基礎生産量を推定した場合、全球での基礎生産量が大きくなるのが予想されるため、本研究の結果は現在発表されているモデルの中では、低い推定値である可能性がある。

2. 気候変動が基礎生産量に及ぼす影響

赤道太平洋東部域の基礎生産量は1998年5月以前と1998年7月以降で大きな変動を示した (Fig. 12)。これは、小さなスケールで見ると全球で積分した基礎生産量には現れない変動が生じていることを示唆している。本節ではこの太平洋での基礎生産量の変動に注目し、気候変動が基礎生産量に及ぼす影響について考察する。

Fig. 13に1997年9月と1998年9月の赤道太平洋域の

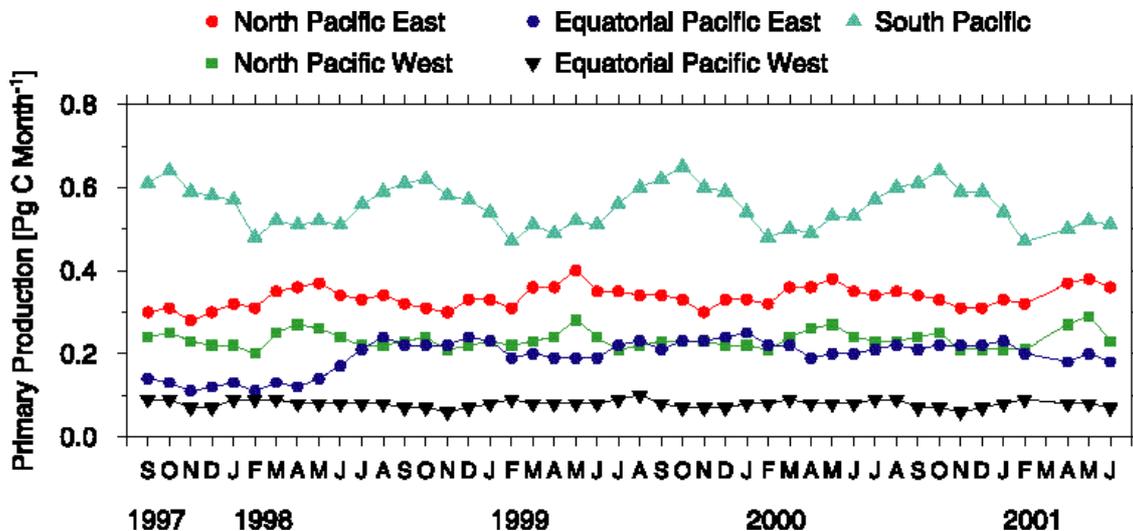


Fig. 12. Temporal evolution of integrated monthly primary production values in the Pacific Ocean from September 1997 through June 2001. The definition of each area is shown in Fig. 9.

Table 7. Global annual phytoplankton primary production [Pg year^{-1}] calculated with the two-phytoplankton community model with Vertically Generalized Production Model (This study), VGPM (Behrenfeld and Falkowski, 1997), Laboratoire de Physique et Chimie marines model (LPCM, Antoine *et al.*, 1996) and Bedford Production Model (BPM, Longhurst *et al.*, 1995). Percentages of global total primary production in each ocean were indicated in parentheses.

	This study	VGPM	LPCM	BPM
Global total	41.1	43.5	36.5	50.3
Pacific	17.3 (42.1)	16.7 (38.3)	16.0 (43.5)	19.7 (39.2)
Atlantic	12.0 (29.1)	11.9 (27.5)	9.5 (27.0)	14.8 (29.4)
Indian	7.0 (17.0)	6.2 (14.2)	6.6 (18.0)	6.5 (12.9)
Southern	3.7 (9.0)	8.3 (19.1)	4.0 (11.0)	1.1 (2.2)
Arctic	1.2 (2.8)	0.4 (0.9)	0.2 (0.5)	8.2 (16.3)

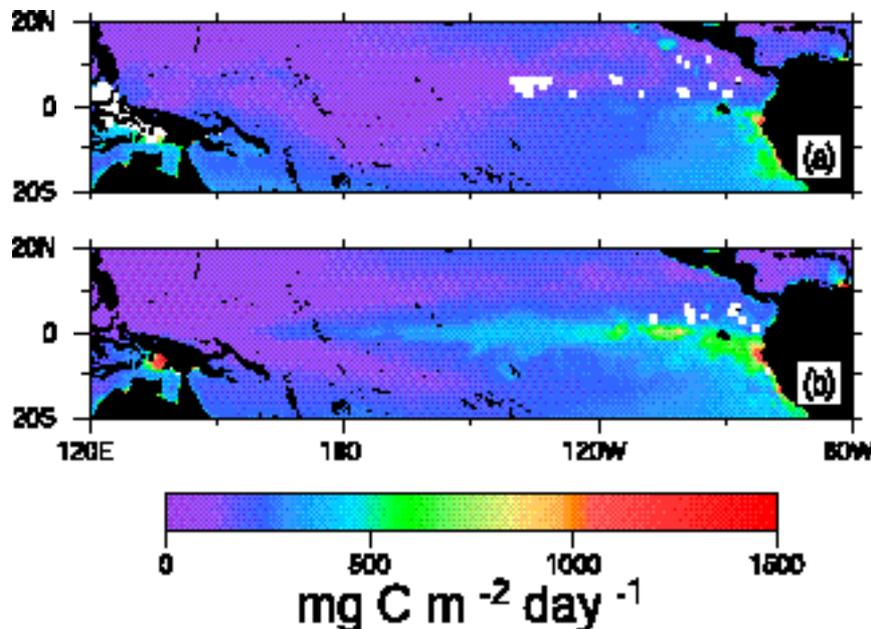


Fig. 13. Estimated integrated primary production in the equatorial Pacific (a) in September 1997 during an El Niño year, and (b) in September 1998 during an La Niña year.

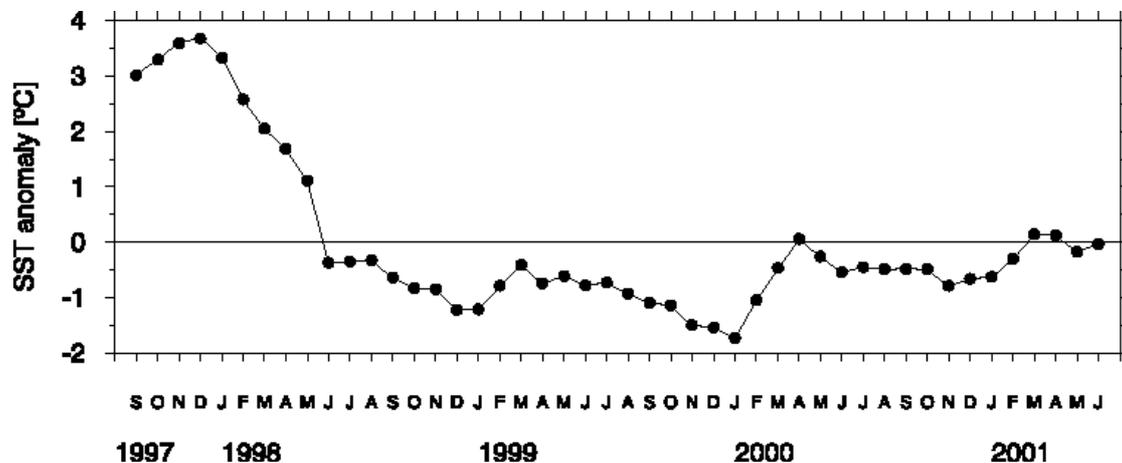


Fig. 14. Temporal variation of the anomaly of Niño 3 from September 1997 through June 2001.

基礎生産量の分布を示す。1997年9月には $150 \text{ mgC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 以下の海域が 150°W 以西の大部分を占めている。それに対して、1998年9月には赤道(0°)上を中心に南米大陸西岸から 180° まで、 $500 \text{ mgC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 程度の生産域が広がっている。また、南米ペルー沖から赤道に沿って延びる $500 \text{ mgC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 以上の生産域も、1997年9月よりも1998年9月の方が広がっている。

Fig. 14に、エル・ニーニョ南方振動(El Niño/Southern Oscillation; ENSO)の指標として用いられるNiño 3のアノマリの1997年9月から2002年7月までの変化を示した。Niño 3は $5^\circ \text{N} - 5^\circ \text{S}$, $150^\circ \text{W} - 90^\circ \text{W}$ の海域の平均海面水温で定義される。このアノマリが正の時はエル・ニーニョ、アノマリが負の時にはラ・ニーニャ状態であると判断される。従ってFig. 14から、1997年9月はエル・ニーニョ状態、1998年9月はラ・ニーニャ状態であったことがわかる。1997-1998年のエル・ニーニョは20世紀最大級であり、またその後続くラ・ニーニャも非常に強いと言われている(日本海洋学会, 2001)。

ここでFig. 12とFig. 14を比べると、赤道太平洋東部域ではNiño 3のアノマリが負の時には基礎生産量が大きく、正の時には基礎生産量が小さい、つまり両者には負の相関があることがわかる。すなわち、赤道太平洋東部域はエル・ニーニョ期には低生産、ラ・ニー

ニャ期には高生産となる。

このことから、ENSOが赤道太平洋東部域の基礎生産量に影響を及ぼしていることがわかった。この影響がどの程度まで及んでいるのかを調べるために、Niño 3と太平洋全域の基礎生産量の相関係数の分布図をFig. 15に示した。図中に示したのはt-検定の結果、危険率95%で有意となった海域のみである。これより、Niño 3と正相関が赤道太平洋西部域、北太平洋亜熱帯域、南太平洋亜熱帯域で見られ、また、負相関が赤道太平洋東部域、北米のカリフォルニア沖、南米のペルー沖で見られた。これらのNiño 3と相関の高かった6つの海域での基礎生産速度の平均のアノマリをFig. 16に示す。Fig. 16(a)-(c)がFig. 15で正相関が見られた海域、(d)-(f)が負相関が見られた海域である。それぞれNiño 3の変化(Fig. 14)と対応して、1998年7月を境に基礎生産速度がFig. 16(a)-(c)では増加、(d)-(f)では減少していることわかる。

エル・ニーニョ期には太平洋上の貿易風が弱まるため、赤道湧昇が弱まる。したがって、下層からの栄養塩の供給がなくなるため、赤道太平洋東部域での基礎生産量が低くなる(Fig. 16(a))。

Barber and Chavez(1983)は1982-1983年のエル・ニーニョ期間中にペルー沖での基礎生産量は、通常年に比べ5-13%に激減したことを示した。ペルー沖や

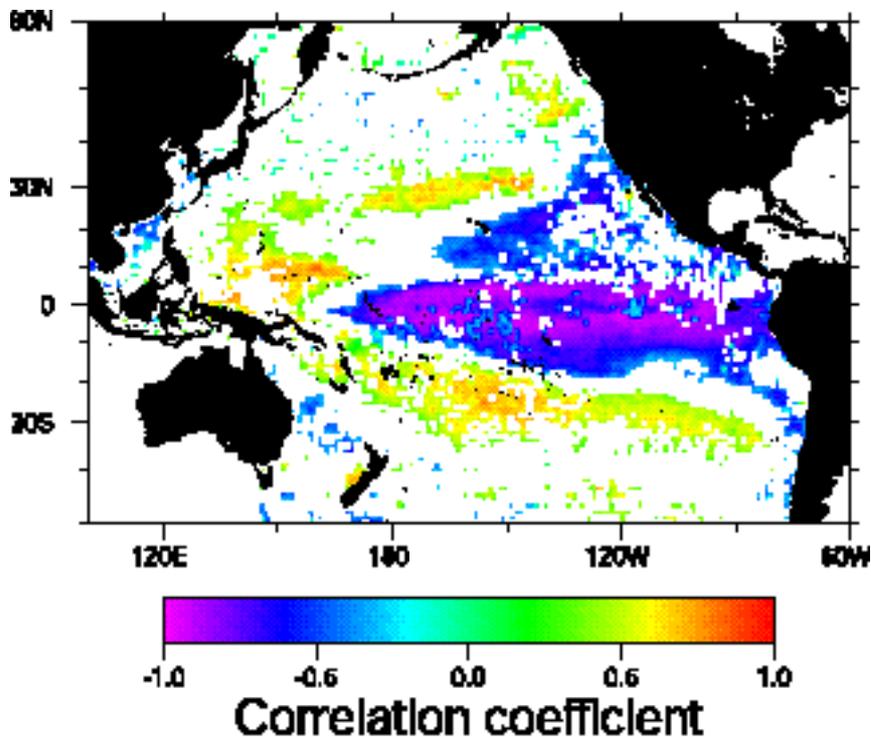


Fig. 15. Horizontal distribution of correlation coefficient between Niño 3 and monthly integrated primary production in the Pacific Ocean.

カリフォルニア沖では、エル・ニーニョ期間中には赤道方向への風が弱くなり、沿岸湧昇が弱くなるため基礎生産量が減少すると考えられる (Fig. 16 (b), (c)).

赤道太平洋西部域の暖水プールでは、エル・ニーニョ期間中には暖水の東方への伝搬により水温躍層深度が浅くなるのに伴い、栄養塩躍層深度も浅くなる。この結果、1986 - 1987年のエル・ニーニョ期間中に基礎生産量が30 - 40%増加したことが報告されている (Barber, 1992)。Fig.15において、赤道太平洋西部域の10°N, 170°Eで見られた、Niño 3と基礎生産量の正相関域は暖水の伝搬から生じる栄養塩躍層深度の浅化によるものと考えられる。

北太平洋亜熱帯域においては基礎生産量とNiño 3には正の相関が見られた (Fig. 15) Karl *et al.* (1995)

はハワイ北方の観測地点ALOHA (22°45'N, 158°W)で1989年から1992年まで観測された基礎生産量を調べた。その結果、1991 - 1992年のエル・ニーニョ期間中には1989 - 90年よりも、基礎生産速度が約65%上昇したことを示した。これはエル・ニーニョ期間中には亜熱帯循環域の躍層が強くなり、*Trichodesmium* 属の植物プランクトンの窒素利用効率が上がったことによると考えられている。Fig. 15では、このエル・ニーニョ期間中の北太平洋亜熱帯域の高生産域が30°Nを中心に、帯状に分布している。これと同様のメカニズムが南太平洋亜熱帯域でも起こっており、Fig. 16 (f)に示したエル・ニーニョ期間中の基礎生産速度の増加が生じたものと推測される。

Table 6 やFig. 10に示したように、1998年から2000

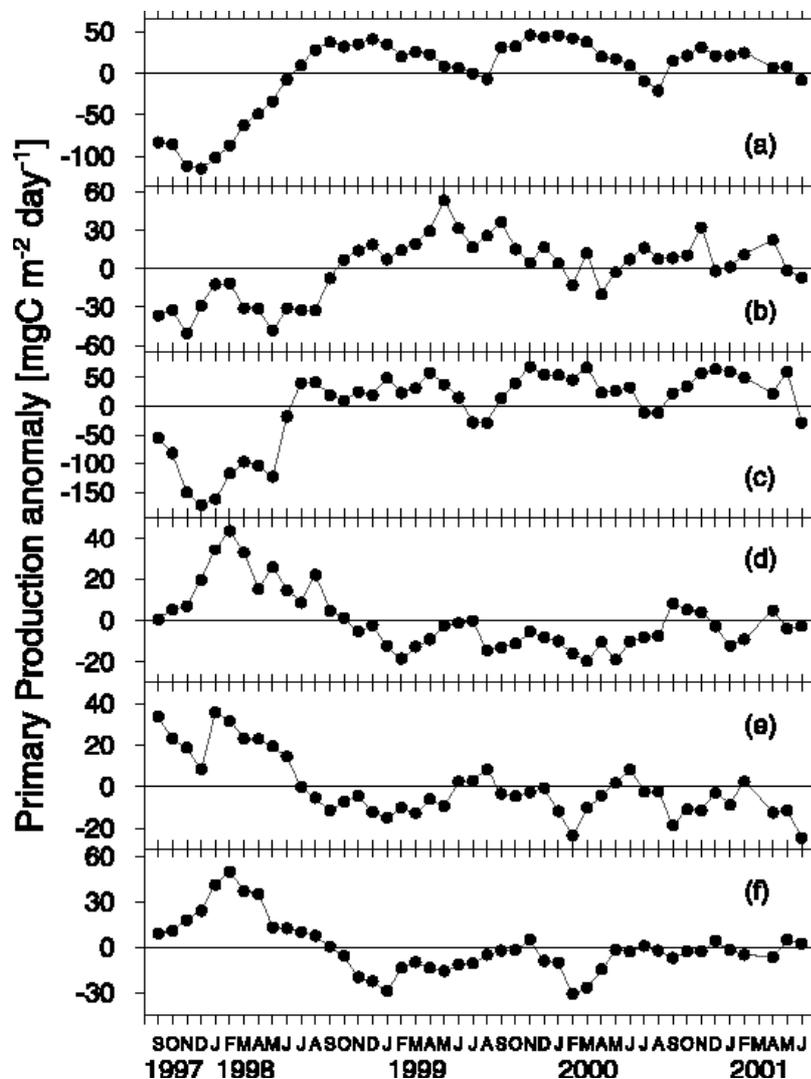


Fig. 16. Temporal variations of anomaly of mean primary production from September 1997 through June 2001, in (a) equatorial Eastern Pacific, (b) off California, (c) off Peru, (d) subtropical North Pacific, (e) equatorial Western Pacific and (f) subtropical South Pacific.

年の3年間では全球での基礎生産の変動は 2 PgC year^{-1} に満たなかった。一方、ENSOイベントと太平洋での基礎生産量の関係を見たところ、ENSOイベントに強い影響を受けて基礎生産量が変動する海域が存在していた (Fig. 15)。これらの海域の変動は太平洋全体で積分すると $0.7 - 0.8 \text{ PgC year}^{-1}$ 程度の影響を及ぼすにすぎない (Table 6)。しかし、それぞれの海域の生態系に及ぼす影響は大きいと考えられるので、今後、さらに気候変動が基礎生産量に及ぼす影響についてモニタリングしていく必要がある。

第4章 西部北太平洋亜寒帯域でのクロロフィル濃度の季節・経年変動

北太平洋亜寒帯域には、アラスカ環流と西部亜寒帯循環流の2つの環流が存在する (Favorite *et al.*, 1976; Fig. 17)。このうち、アラスカ環流域においては観測定点P (50°N , 145°W) で、クロロフィルa濃度や基礎生産量の観測が行われてきた (例えば、Wong *et al.*, 1995; Harrison *et al.*, 1999)。これらの結果から、アラスカ環流域は1年を通して栄養塩濃度が高いにもかかわらず、植物プランクトンブルームが発生しない高栄養塩低クロロフィル (HNLC; High Nutrient/Low Chlorophyll) 海域であることが明らかになった。

それに対し西部亜寒帯域においてはクロロフィルa濃度や基礎生産量に関する観測例は少ない。1990年代に入り ^{13}C 法 (Hama *et al.*, 1983) による基礎生産量

の実測が行われるようになり (Table 1, Fig. 2), データの蓄積がなされてきた。それら一連の研究の中で Shiomoto *et al.* (1998b) は夏季の西部亜寒帯循環域とアラスカ環流域のクロロフィルa濃度と基礎生産量の比較を行っている。その結果、クロロフィルa濃度は西部亜寒帯循環域の方がアラスカ環流域よりも高いにもかかわらず、基礎生産量では違いがみられないことを示した。この要因としては両循環域での植物プランクトン群集の組成の違いを挙げている。Imai *et al.* (2002) は観測定点KNOT (44°N , 155°E) で基礎生産量の観測を行った。KNOTにおいては基礎生産量の季節変動は大きく、最も高い春季と最も低い冬季の基礎生産量の違いは10倍以上になることを明らかにした。また、Sugimoto and Tadokoro (1997) は太平洋亜寒帯域において透明度から計算したクロロフィルa濃度の変動を調べた。親潮海域では4月にクロロフィルa濃度の顕著な増加を示す一方で、西部、中部ではクロロフィルa濃度の増加がみられないHNLC海域であることを示した。

海色衛星データによる研究では、Banse and English (1999) がCZCSのデータを解析して植物プランクトンの時・空間変動を明らかにしている。その結果、西部亜寒帯循環域は春季と夏季にブルームの見られないHNLC海域であり、秋季にのみクロロフィルa濃度の増加が見られたことを報告している。その一方で、船舶による観測から夏季に西部亜寒帯循環域で 1 mgChl m^{-3} を超すブルームが報告されており (Shiomoto *et al.*, 1998b; Hashimoto and Shiomoto, 1999), SeaWiFS

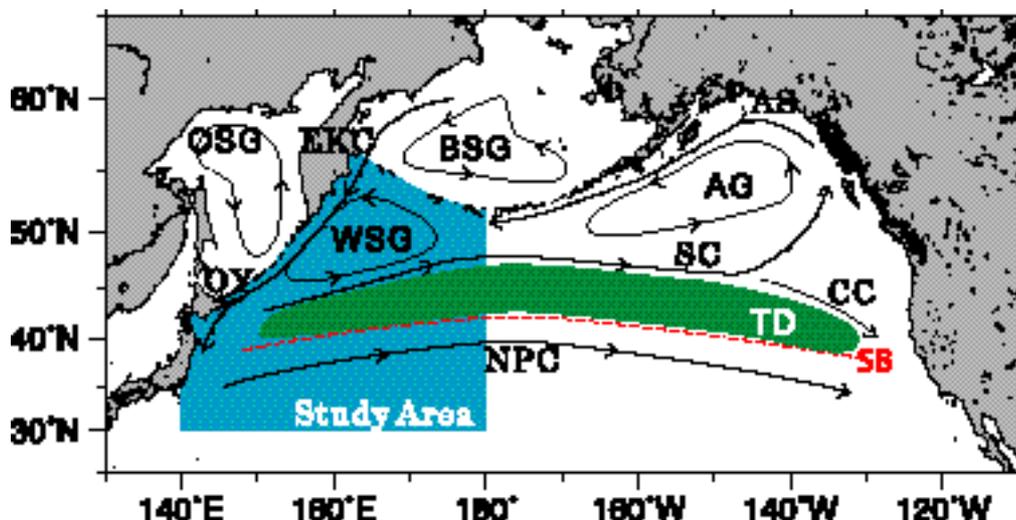


Fig. 17. Schematic views of oceanic gyres and current systems in the subarctic Pacific Ocean. WSG: Western Subarctic Gyre; AG: Alaskan Gyre; BSG: Bering Sea Gyre; OSG: Okhotsk Sea Gyre; EKC: East Kamchatka Current; OY: Oyashio; AS: Alaskan Stream; SC: Subarctic Current; CC: California Current; NPC: North Pacific Current; SB: Subarctic Boundary; TD: Transition Domain. Adapted from Favorite *et al.* (1976).

のデータを用いた解析からも夏季のブルームの存在を支持する結果が出ている (Shiomoto *et al.*, 投稿中)。

以上に述べたように西部北太平洋亜寒帯域においては、近年になり植物プランクトンや基礎生産に関する知見が増えてきたが、まだまだその理解は不十分である。そこで、1996年以降蓄積されてきた海面衛星データを利用すれば、西部北太平洋亜寒帯域での植物プランクトン分布に関する知見を増やすことが可能になる。本章では衛星観測の広範囲、高頻度観測という特徴を生かし、西部亜寒帯域での海域ごとの植物プランクトン量の変動パターンの把握を行う。

資料・方法

海面クロロフィル a 濃度データはSeaWiFSのLevel 3 Gridded data Standard Mapped Image (Ver.4)を用いた (NASA Goddard Space Flight Center, 2001)。本章では対象海域を西部北太平洋亜寒帯域とし、この衛星データからFig. 17に示した30°Nから54°Nまで、140°Eから180°Eまでの範囲の太平洋部分を切り出した。対象海域を30°N以北としたのは、Polovina *et al.* (2001) が定義した移行領域クロロフィル前線 (Transition Zone Chlorophyll Front) の南限 (冬季に30°N付近となる) を含むようにするためである。さらに、緯度方向、経度方向にそれぞれ2°ごとに208点を設定した (Fig. 18)。各点を中心に緯度方向、経度方向にそれぞれ19ピクセル (約2°) の平均をその点での海面クロロフィル a 濃度データとした。解析期間は1997年9月から2002年7月までである。

海域の分類はクラスター解析により行った。クラスター間の距離の計算方法にはいくつかの方法があるが、

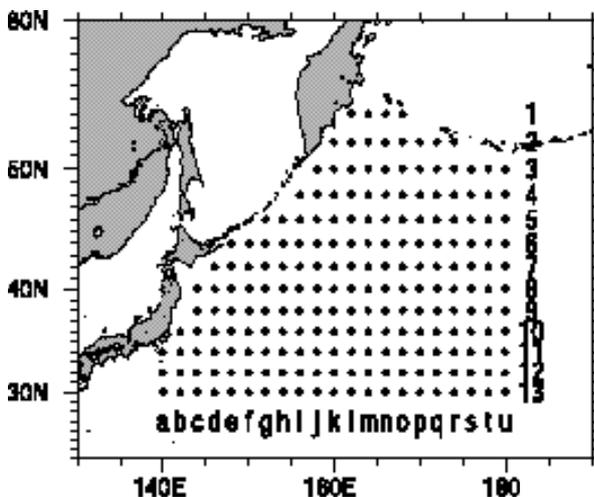


Fig. 18. Horizontal distributions of stations for cluster analysis

本章ではWard法を用いた。Ward法では2つのクラスター間の距離は、クラスター間の分散分析の平方和を全ての観測対象について合計したものと計算される (Romesburg, 1992)。

結果及び考察

1. クラスター解析による海域区分

Fig. 18中の各点における海面クロロフィル a 濃度の時系列データをクラスター解析した結果、西部北太平洋亜寒帯域は8つのクラスターに分類された。8つの海域の地理的分布をFig. 19に、平均海面クロロフィル a 濃度の季節変動をFig. 20に示した。

クラスター解析による分類の結果、対象海域の海面クロロフィル a 濃度の季節変動は、Fig. 17に示した海流系・循環系に影響を受けていることがわかった。

Area 1とArea 2は亜熱帯循環の一部を構成している、黒潮続流及び北太平洋海流の流域である。Area 2の北の境界は塩分34.0の等塩分線が表層で垂直となる位置で代表される亜寒帯前線 (Favorite *et al.*, 1976) とほぼ一致する。Area 1は12月から4月にかけて海面クロロフィル a 濃度が高く、5月から11月までは低いという特徴があった。Area 2も同様の季節変動を示したが、海面クロロフィル a 濃度が高い期間がArea 1よりも長い傾向があり、Area 1はArea 2に比べて1年を通して海面クロロフィル a 濃度が低かった。

Area 3は移行領域及び西部亜寒帯循環の内部領域で

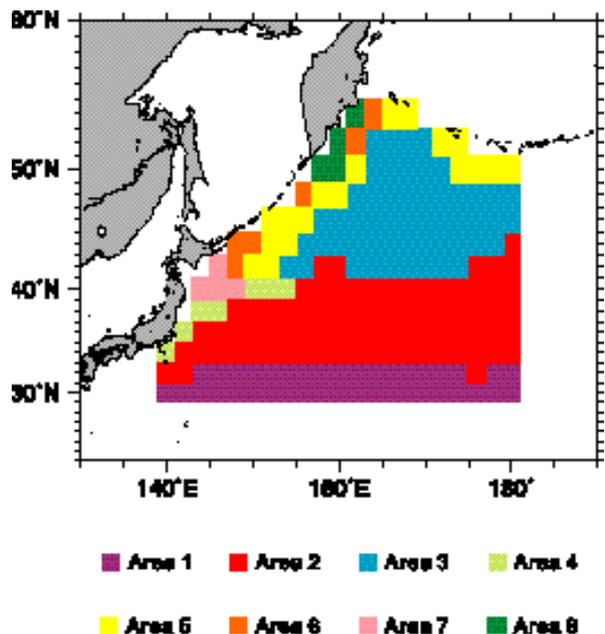


Fig. 19. Geographical distributions of clusters

ある。Area 3 の特徴としては、春季に明瞭なブルームは見られず、秋季に高い海面クロロフィルa 濃度を示した。この特徴はSugimoto and Tadokoro (1997) やBanse and English (1999) が述べているようなHNLC海域としてのものである。したがって、西部北太平洋の移行領域及び西部亜寒帯循環の内部領域はHNLC海域であることが示された。

Area 4, 7 は三陸沖の混合水域である。Area 4 は黒潮の影響の強い暖水域、Area 7 は親潮域もしくはその影響の強い冷水域である。Area 4 では春季(4, 5月)に明瞭なブルームが見られた。また、秋季(10 - 12月)にも小規模なブルームが見られた。一方、Area 7 でも同様の季節変動を示したが、春季の海面クロロフィルa 濃度は期間中全ての年で 1 mg Chl m^{-3} を超えていた。Kameda and Matsumura (1998) は三陸沖を黒潮、暖水域、冷水域、親潮域の4海域に分類して、クロロフィ

ルa 濃度の鉛直分布特性を調べた。その結果、クロロフィルa 濃度の鉛直分布様式により黒潮域、暖水域、冷水域及び親潮域の3つに分けられることを示した。Kameda and Matsumura (1998) は、表層混合と栄養塩供給から海域毎の鉛直分布様式が説明できている。本研究の結果 (Fig. 19) と比較すると、Area 2 は黒潮域、Area 4 は暖水域、Area 7 は冷水域もしくは親潮域に区分される。このように、Area 4 及びArea 7 の海面クロロフィルa 濃度の変動は表層混合と栄養塩供給により決まっているといえる。

Area 5, Area 6, Area 8 はアリューシャン列島及び千島列島沿いの海域であり、西部亜寒帯循環の西岸境界流(東カムチャツカ海流及び親潮)の流域にあたる。これらの3海域は春にきわめて大規模なブルームが存在するという特徴を持ち、季節変動パターンはほぼ同じであった。ただし、春季ブルーム時の海面クロロフィ

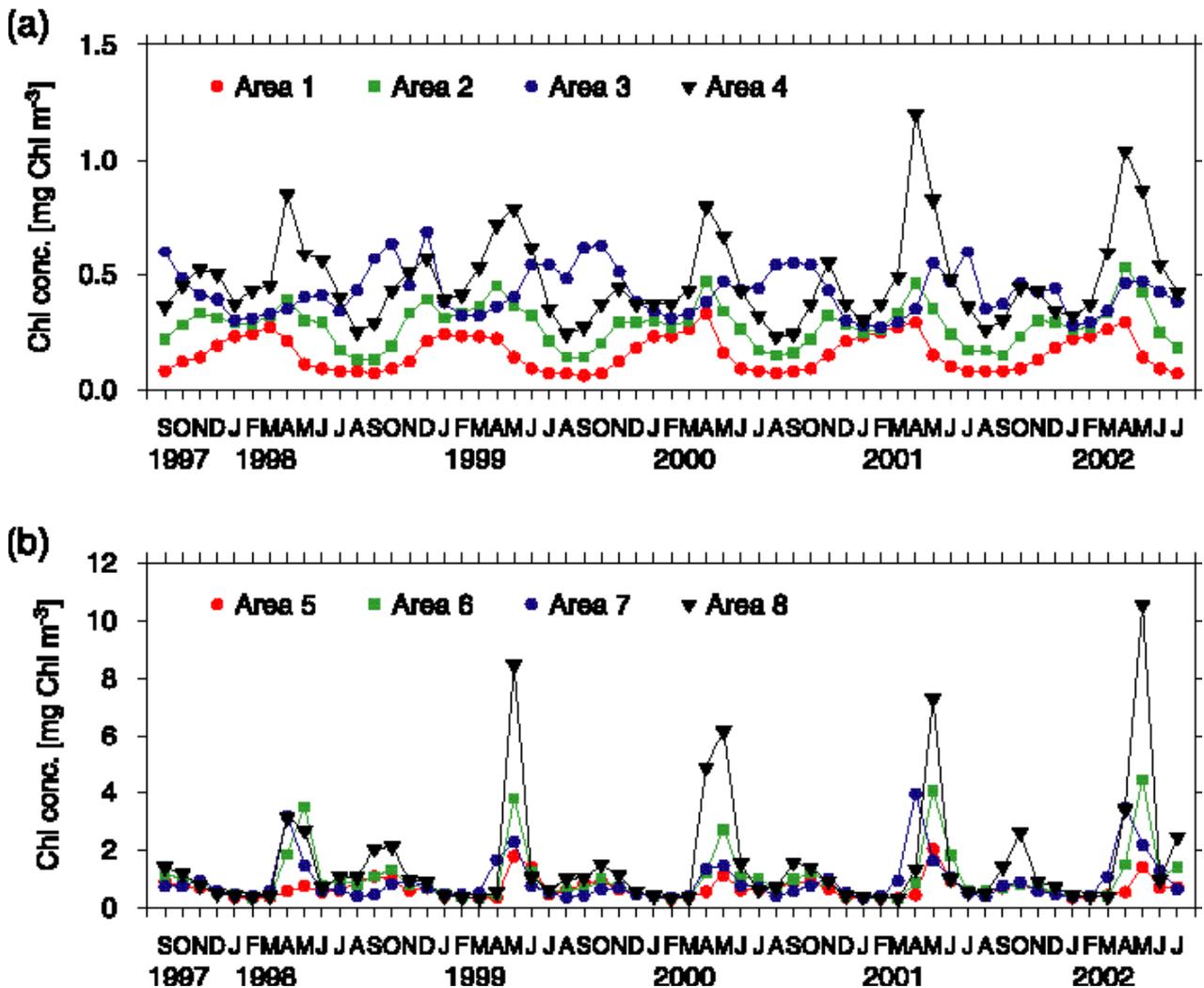


Fig. 20. Temporal evolution of average chlorophyll concentration in eight areas from September 1997 through July 2002

ル a 濃度で違いがあり, Area 5 が最も低く, Area 6, Area 8 と高くなっていった。また, Area 8 では秋季ブルームも明瞭であった。Area 7 は親潮域であり, Area 5, Area 6, Area 8 の下流に位置すると見ることも出来るが, そのブルームの時期は全期間を通じて4月に始まっていた。

Area 8 では西部亜寒帯循環の他の2つの西岸境界流海域 (Area 5 及びArea 6) と比較すると1998年を除く4年間において春季のブルーム時に非常に高い海面クロロフィル a 濃度を示した。ベーリング海では春季の海氷融解後に植物プランクトンのブルームが起ることが知られている。ベーリング海のブルームの結果増殖したクロロフィルが西岸境界流 (東カムチャツカ海流) により移流されたことにより, 春季ブルーム時のArea 8 における高クロロフィル a 濃度が生じた可能性がある。

2. 海域ごとに見た基礎生産量の変動

Fig. 19で定義した海域ごとの基礎生産速度の変動をFig. 21に示した。

亜熱帯循環域のArea 1, Area 2 ではクロロフィル濃度 (Fig. 20) と同じような季節変動パターンを示した。すなわち, 6 - 10月に低生産となり, それ以外の時期には高生産であった。ただし, 年間で最大の生産量を示す月がArea 1 では1 - 4月であるのに対し, Area 2 では4 - 6月であり, Area 1の方がArea 2よりも先行する傾向があった。

西部亜寒帯循環域のArea 3 では1 - 4月には低生産であり, それから徐々に増加していき8, 9月にピークを迎えていた。混合水域のArea 4 では基礎生産量の季節変動は明瞭な2つのピークを示した。このピークは4 - 6月の春季ブルームに対応した高生産と10, 11月の秋

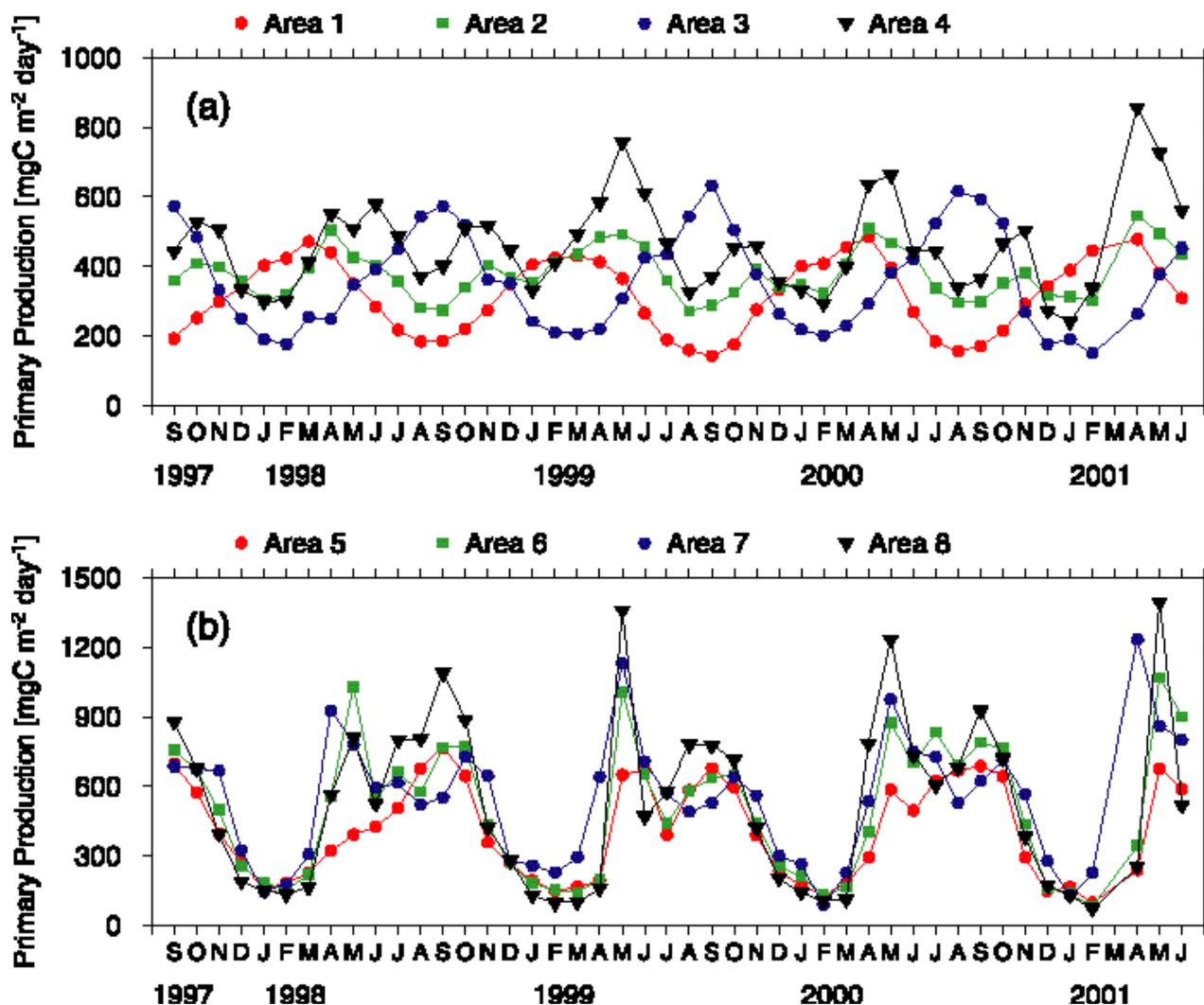


Fig. 21. Temporal evolution of average primary productivity in eight areas from September 1997 through July 2002

季ブルームに対応した高生産である。

アリューシャン列島、千島列島域のArea 5 では1998年を除き、5 - 10月までは $600 \text{ mgC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 前後の基礎生産量で推移していた。また、12 - 4月の基礎生産量は $300 \text{ mgC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 以下であった。

Area 6, Area 7, Area 8での基礎生産量の季節変動パターンはほぼ同じであった。5月に春季ブルームに対応した $700 \text{ mgC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 以上の高生産を示し、その後6, 7月には基礎生産量は低下するが、8 - 11月には再び高生産となった。これら3海域での春季ブルーム期の海面クロロフィル a 濃度の違いは大きかったが (Fig. 20), 同時期の基礎生産量の違いはあまりなかった。

第5章 総合考察

本研究の成果

本節では、今までの章で得られた一連の研究成果を要約し、以下に記す。

第1章では、全球での海洋基礎生産推定の意義について、生態系と地球環境という二つの視点から述べた上で、既存の研究をレビューし、その問題点について整理した。また、全球での海洋基礎生産推定に海色衛星データが有効であることを示した。

第2章では、人工衛星により得られた海面クロロフィル a 濃度のデータから基礎生産量を推定するモデルの開発を行った。今までに船舶で観測された ^{14}C 法及び ^{13}C 法による基礎生産量のデータを収集し、データベースの作成を行った。これらのデータベースの解析を行った結果、 P_{opt}^B と海面水温、海面クロロフィル a 濃度の間に関係があることを見出した。海洋における植物プランクトン群集が小型で生産速度の速いグループと、大型で生産速度が遅いグループの2つから成り立っていると仮定した植物プランクトン2群集モデルを作成し、Behrenfeld and Falkowski (1997a)のVGPMに組み入れた。その結果、VGPMに見られた過大評価を解消することが出来た。

第3章では、第2章で作成した植物プランクトン2群集モデルと衛星データを用いて全球での基礎生産量を推定した。衛星データから推定した1998, 1999, 2000年の全球基礎生産量はそれぞれ40.1, 41.5, 41.8 PgC year $^{-1}$ となった。また、この3年間では各大洋 (太平洋・大西洋・インド洋・南大洋・北極海)での基礎生産量に大きな変動は見られなかった。この結果から、全球や大洋スケールでの基礎生産量はほぼ安定していることがわかった。次に気候変動が海洋の基礎生産に与える影響について調べた。1997年から1998年にか

ては大規模なエル・ニーニョ現象が発生し、それに引き続き非常に強いラ・ニーニャ現象が発生したことが知られている。これらの現象と、太平洋の基礎生産量とを比較した結果、エル・ニーニョ (ラ・ニーニャ)時には東部赤道太平洋、カリフォルニア沖、ペルー沖では低 (高) 生産量に、西部赤道太平洋、北太平洋亜熱帯循環域、南太平洋亜熱帯循環域では高 (低) 生産量になることを明らかにした。

第4章では、西部北太平洋亜寒帯域において海面クロロフィル a 濃度や基礎生産量の季節変動について解析を行った。クラスター解析により、西部北太平洋はそれぞれ特徴的なクロロフィル a 濃度の季節変動パターンを持つ8つの海域に分類された。これらの海域は、亜熱帯循環域、移行領域及び西部亜寒帯循環域の内部領域、混合水域、西部亜寒帯循環域の西岸境界流域に対応しており、西部北太平洋亜寒帯域のクロロフィル a 濃度の季節変動は物理的環境条件に影響を受けていることがわかった。

本研究の特色

1. クロロフィル依存性に注目した基礎生産量推定モデル

本研究で作成した基礎生産量推定モデルは、植物プランクトンのサイズに注目したものであった。今までの基礎生産量推定モデルの生理的パラメータは主に水温のみの関数として表現されていた。本研究では生理的パラメータにクロロフィル a 濃度を組み込み、植物の基礎生産速度がサイズと反比例するという事実を表現した。このモデルを用いることにより、サイズ分画した基礎生産量を推定することが可能となった。

Ryther (1969)は海洋を、外洋域、沿岸域、湧昇域の3つに分け、それぞれの海域で栄養段階の数と生態効率を仮定して基礎生産量から魚類生産量を見積もった。その結果、沿岸域、湧昇域では、その面積が全海洋に占める割合はそれぞれ9.9%, 0.1%と小さいものの魚類生産量は高く(それぞれ 12×10^7 ton), 面積が90%を占める外洋域の魚類生産量 (16×10^5 ton) よりもはるかに大きいと述べている。湧昇域や沿岸域は外洋域に比べクロロフィル a 濃度が高い傾向にある。したがって本研究によるクロロフィル a 濃度が高い海域での過大評価の改善は、基礎生産量から魚類生産量を推定するといった場合の精度の向上に寄与する。また基礎生産者 (植物プランクトン)のサイズが小さいほど食物連鎖は長くなることが知られている (Lalli and Parsons, 1996)。本研究で可能となったサイズ毎の基

礎生産量推定は、食物連鎖を考える上でも有効となる。

2. 広範囲の基礎生産量の変動

第3章においては全球での基礎生産量を、第4章においては西部北太平洋亜寒帯域の海面クロロフィル α 濃度と基礎生産量の変動について考察した。人工衛星観測により本研究で推定された4年弱にわたる基礎生産量のデータセットは、基礎生産の季節・経年変動を明らかにした。さらにエル・ニーニョ現象がもたらす、時間的・地理的影響についての知見を得ることが出来た。これは、船舶による現場観測に比べて極めて広範囲・高頻度の観測が可能であるという人工衛星の特長を生かしたものである。

残された課題と今後の研究

1. モデルの推定精度の向上

本研究で作成した植物プランクトン2群集モデルをVGPMに組み込むことにより、海面クロロフィル α 濃度が高い海域での基礎生産量の推定精度の向上が可能となった。ただし、第2章で述べたように基礎生産量の実測値がない海域での推定精度は落ちるのが現状である。そのためには、今後より一層の船舶データの収集を行い、モデルの改良を行っていく必要がある。

船舶での培養による基礎生産量推定には、時間的、技術的に非常に困難が伴う。24時間培養の現場法で基礎生産量を推定するには1日以上の上昇タイムが必要であり、このことを考えれば基礎生産量のデータベース拡充は困難である。最近では、海洋における基礎生産量を培養を行うことなしに直接測定できる測器が開発されている(Kolber and Falkowski, 1993)。今後は、このような測器による観測結果も利用すれば海洋における基礎生産量のデータベース拡充も進むであろう。

本研究では、植物プランクトンの基礎生産速度の水温及びクロロフィル α 濃度依存性に着目して、VGPMで用いられるパラメータ P_{opt}^B をモデル化した。最近では、異なるアプローチとしてBehrenfeld *et al.* (2002)が光と栄養塩の影響を考慮した P_{opt}^B のモデルを提案している。この考え方を本研究で作成した植物プランクトン2群集モデルに適用すれば、さらに推定精度が向上するものと期待される。

2. 気候変動と基礎生産量の関係

本研究の第3章では、エル・ニーニョ・南方振動現

象が太平洋の基礎生産量に及ぼす影響について考察した。実際の気候変動には、エル・ニーニョ現象以外にも様々な時間・空間スケールの現象が存在している。例えば、1999 - 2000年には気候のレジームシフト(ジャンプ)が起こった可能性が指摘されており(Minobe, 1999)、この変化が海洋基礎生産に影響を及ぼすことが予想される。現在では各種の気候変動を示す指標が定義されており(Beamish *et al.*, 2000)、今後は本研究のように海色衛星データと気候変動を示す各種の指標との関係を見ていくことにより、様々な気候変動が海洋基礎生産に及ぼす影響について理解できるようになるであろう。また、本研究では1997, 1998のエル・ニーニョしか解析しなかったが、2002年からは再びラ・ニーニャからエル・ニーニョへの遷移が生じており、これらの現象が基礎生産量に与える影響も存在するであろう。この遷移が及ぼす影響が、本研究で示したものと同一傾向を持つかどうか、今後調べていく必要がある。

2002年12月に打ち上げられたADEOS-II/GLIのミッションが予定の3年間を終了すれば、OCTSから続く海色衛星データの蓄積が10年となる。そうなれば、さらに長周期の気候変動が海洋基礎生産に及ぼす影響についての考察も可能となる。そのためには、今後も海色衛星データの蓄積が継続されることが望まれる。

謝 辞

本研究をまとめるにあたり、懇切なご指導とご助言をいただいた京都大学大学院農学研究科教授坂本 亘博士に感謝の意を表します。さらに、原稿の校閲をいただいた京都大学大学院農学研究科教授田中 克博士、並びに京都大学大学院農学研究科教授中原紘之博士にお礼申し上げます。

長崎大学水産学部教授石坂丞二博士には本研究の端緒から現在に至るまで懇切なご指導、貴重なご意見をいただきました。また、石坂博士にはNOPACCSデータの使用方法に関してもご尽力をいただきました。心より感謝いたします。

本研究について貴重なご意見をいただくとともに、数多くのデータ提供をいただいた中央水産研究所海洋生産部物質循環研究室長塩本明弘博士に厚くお礼申し上げます。

モデル開発に必要なデータの提供を頂きました元遠洋水産研究所海洋・南大洋部川口 創博士(現オーストラリア南極局上席研究官)、科学技術振興事業団CREST研究員橋本慎治博士、東京大学海洋研究所今井圭理博士に感謝いたします。

本研究を遂行するに当たり、議論を通じて有益な助

言を賜った, 前遠洋水産研究所海洋・南大洋部長(現西海区水産研究所東シナ海海洋環境部長)宮地邦明博士をはじめとする遠洋水産研究所海洋・南大洋部の皆様に感謝します。

なお本研究の一部は農林水産技術会議現場即応研究「我が国周辺海域における漁業資源の変動予測技術の開発ー環境変動が生物生産力と漁業資源に及ぼす影響の解明ー」の一環として実施されたものである。

文 献

- Antoine D. and Morel A., 1996: Oceanic primary production 1. Adaptation of a spectral light-photosynthesis model in view of application to satellite chlorophyll observations. *Global Biogeochem. Cycles*, **10**, 43-55.
- Antoine D., Andre J. -M., and Morel A., 1996: Oceanic primary production 2. Estimation at global scale from satellite (coastal zone color scanner) chlorophyll. *Global Biogeochem. Cycles*, **10**, 57-69.
- Balch W. M. and Byrne C. F., 1994: Factors affecting the estimate of primary production from space. *J. Geophys. Res.*, **99**, 7555-7570.
- Banase K. and English D. C., 1999: Comparing phytoplankton seasonality in the eastern and western subarctic Pacific and the western Bering Sea. *Prog. Oceanogr.*, **43**, 235-288.
- Barber R. T., 1992: Geological and climatic time scales of nutrient variability, in "Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea" (ed. by Falkowski P. G. and Woodhead A. D.), Plenum Press, New York, pp. 89-106.
- Barber R. T. and Chavez F. P., 1983: Biological consequences of El Niño. *Science*, **222**, 1203-1210.
- Beamish R. J., McFarlane G. A., and King J. R., 2000: Fisheries climatology: understanding decadal scale processes that naturally regulate British Columbia fish populations, in "Fisheries oceanography an integrative approach to fisheries ecology and management" (ed. by Harrison P. J. and Parsons T. R.), Blackwell Science, Oxford, pp. 94-139.
- Behrenfeld M. J. and Falkowski P. G., 1997a: Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnol. Oceanogr.*, **42**, 1-20.
- Behrenfeld M. J. and Falkowski P. G., 1997b: A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models. *Limnol. Oceanogr.*, **42**, 1479-1491.
- Behrenfeld M. J. and Kolber D. D., 2000: Ocean Primary Productivity Study. WWW Page, <http://marine.rutgers.edu/opp/>.
- Behrenfeld M. J., Maranon E., Siegel D. A., and Hooker S. B., 2002: Photocacclimation and nutrient-based model of light-saturated photosynthesis for quantifying oceanic primary production. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **228**, 103-117.
- Behrenfeld M. J., Randerson J. T., McClain C. R., Feldman G. C., Los S. O., Tucker C. J., Falkowski P. G., Field C. B., Frouin R., Esaias W. E., Kolber D. D., and Pollack N. H., 2001: Biospheric primary production during an ENSO transition. *Science*, **291**, 2594-2597.
- Chisholm S. W., 1992: Phytoplankton size, in "Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea" (ed. by Falkowski P. G. and Woodhead A. D.), Plenum Press, New York, pp. 213-237.
- Eppley R. W., 1972: Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull.*, **70**, 1063-1085.
- Favorite F., Dodimead A. J., and Nasu K., 1976: Oceanography of the subarctic Pacific region, 1960 - 71. *Bull. Int. North Pac. Fish. Comm.*, **33**, 1-187.
- Fleming R. H., 1957: General features of the oceans, in "Treatise on marine ecology and paleoecology" (ed. by Hedgpeth J. W.), Geological Society of America, Washington, D. C., pp. 87-107.
- Hama T., Miyazaki T., Ogawa Y., Iwakuma T., Takahashi M., Otsuki A., and Ichimura S., 1983: Measurement of photosynthetic production of a marine phytoplankton population using a stable ¹³C isotope. *Mar. Biol.*, **73**, 31-36.
- Harrison P. J., Boyd P. W., Varela D. E., Takeda S., Shiomoto A., and Odate T., 1999: Comparison of factors controlling phytoplankton productivity in the NE and NW subarctic Pacific gyres. *Prog. Oceanogr.*, **43**, 205-234.
- Hashimoto S. and Shiomoto A., 1999: Size composition of phytoplankton in the Western Subarctic Gyre in July 1997. *Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish.*, **36**, 77-81.
- Hashimoto S. and Shiomoto A., 2000: High-west and

- low-east in April and no trend in August in chlorophyll *a* concentration and standing stock in the Subarctic Pacific in 1999. *Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr.*, **64**, 161-172.
- Hovis W. A., Clark D. K., Anderson F., Austin R. W., Wilson W. H., Baker E. T., Ball D., Gordon H. R., Mueller J. L., El-Sayed S. Z., Sturm B., Wrigley R. C., and Yentsch C. S., 1980: Nimbus-7 Coastal Zone Color Scanner: system description and initial imagery. *Science*, **210**, 60-63.
- Imai K., Nojiri Y., Tsurushima N., and Saino T., 2002: Time series of seasonal variation of primary productivity at station KNOT (44°N, 155°E) in the sub-arctic western North Pacific. *Deep-Sea Res. II*, **49**, 5395-5408.
- Ishizaka, J., 1998: Spatial distribution of primary production off Sanriku, northwestern Pacific, during spring estimated by Ocean Color and Temperature Scanner (OCTS). *J. Oceanogr.*, **54**, 553-564.
- 石坂丞二, 原島 省, 1991: 日本周辺海域のCZCSデータ数と同時観測表面クロロフィルデータ数. 航水研ノート空と海, **13**, 1-8.
- 石坂丞二, 亀田卓彦, 村上 浩, 浅沼市男, 2000: 人工衛星による地球規模の海洋基礎生産推定. 海洋と生物, **22**, 224-227.
- Kameda T. and Matsumura S., 1998: Chlorophyll biomass off Sanriku, northwestern Pacific, estimated by Ocean Color and Temperature Scanner (OCTS) and a vertical distribution model. *J. Oceanogr.*, **54**, 509-516.
- Kameda T., Ishizaka J., and Murakami H., 2000: Two-phytoplankton community model of primary production for ocean color satellite data. *Proc. SPIE*, **4154**, 159-165.
- Kamykowski D. and Zentara S. -J., 1986: Predicting plant nutrient concentrations from temperature and sigma-t in the upper kilometer of the world ocean. *Deep-Sea Res.*, **33**, 89-105.
- Karl D. M., Letelier R., Hebel D., Tupas L., Dore J., Christian J., and Winn C., 1995: Ecosystem changes in the North Pacific subtropical gyre attributed to the 1991-92 El Niño. *Nature*, **373**, 230-234.
- Kasai H., Saito H., Kashiwai M., Taneda T., Kusaka A., Kawasaki Y., Kono T., Taguchi S., and Tsuda A., 2001: Seasonal and interannual variations in nutrients and plankton in the Oyashio region: A summary of a 10-years observation along the A-line. *Bull. Hokkaido Natl. Fish. Res. Inst.*, **65**, 55-134.
- Kasai H., Saito H., and Tsuda A., 1998: Estimation of standing stock of Chlorophyll *a* and primary production from remote-sensed ocean color in the Oyashio region, the western subarctic Pacific, during the spring bloom in 1997. *J. Oceanogr.*, **54**, 527-537.
- Kawaguchi S., Shiimoto A., Imai K., Tsuruga Y., Yamaguchi H., Noiri Y., Iguchi N., and Kameda T., 2001: A possible explanation for the dominance of chlorophyll in pico and nano-size fractions in the waters around the South Shetland Islands. *Ocean and Polar Res.*, **23**, 379-388.
- Koblentz-Mishke O. J., Volkovinsky V. V., and Kabanova J. G., 1970: Plankton primary production of the world ocean, in "Scientific exploration of the South Pacific" (ed. by Wooster W. S.), National Academy of Sciences, Washington, D. C., pp. 183-193.
- Kolber Z. and Falkowski P.G., 1993: Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis in situ. *Limnol. Oceanogr.*, **38**, 1646-1665.
- Lalli C. M. and Parsons T. R., 1997: Biological oceanography an introduction, 2nd ed., Butterworth Heinemann, Oxford, 314 pp.
- Longhurst A., Sathyendranath S., Platt T., and Caverhill C., 1995: An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *J. Plankton Res.*, **17**, 1245-1271.
- Malone T. C., 1980: Algal size, in "The physiological ecology of phytoplankton" (ed. by Morris I.), Blackwell Sci., Oxford, pp. 433-463.
- Minobe S., 1999: Resonance in bidecadal and pentadecadal climate oscillations over the North Pacific: Role in climatic regime shifts. *Geophys. Res. Lett.*, **26**, 855-858.
- Morel A., 1991: Light and marine photosynthesis: a spectral model with geochemical and climatological implications. *Prog. Oceanogr.*, **26**, 263-306.
- Morel A. and Berthon J. -F., 1989: Surface pigments, algal biomass profiles, and potential production of the euphotic layer: Relationships

- reinvestigated in view of remote-sensing applications. *Limnol. Oceanogr.*, **34**, 1545-1562.
- NASA Goddard Space Flight Center, 2001: Ocean Color Data & Resources. WWW Page, http://daac.gsfc.nasa.gov/CAMPAIGN_DOCS/OCDST/OB_main.html.
- NASA Jet Propulsion Laboratory (2002) Pathfinder SST. WWW Page, <http://podaac.jpl.nasa.gov/sst/>.
- 日本海洋学会編, 2001: 海と環境, 講談社サイエンティフィク, 東京, 244 pp.
- Odate T., 1996: Abundance and size composition of the summer phytoplankton communities in the western North Pacific Ocean, the Bering Sea, and the Gulf of Alaska. *J. Oceanogr.*, **52**, 335-351.
- Odate T. and Maita Y., 1988/1989: Regional variation in the size composition of phytoplankton communities in the western North Pacific Ocean, spring 1985. *Biol. Oceanogr.*, **6**, 65-77.
- Platt T. and Sathyendranath S., 1988: Oceanic primary production: estimation by remote sensing at local and regional scales. *Science*, **241**, 1613-1620.
- Platt T. and Sathyendranath S., 1997: 海洋における一次生産のモデル化(4)(中田喜三郎訳) 海洋と生物, **19**, 229-232.
- Polovina J. J., Howell E., Kobayashi D. R., and Seki M. P., 2001: The transition zone chlorophyll front, a dynamic global feature defining migration and forage habitat for marine resources. *Prog. Oceanogr.*, **49**, 469-483.
- Raimbault P., Rodier M., and Taupier-Letage I., 1988: Size fraction of phytoplankton in the Ligurian Sea and the Algerian Basin (Mediterranean Sea) size distribution versus total concentration. *Mar. Microb. Food Webs*, **3**, 1-7.
- Romesburg H. C., 1992: 実例クラスター解析(西田英郎, 佐藤嗣二訳) 内田老鶴圃, 東京, 424 pp.
- Ryther J. H., 1969: Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*, **166**, 72-76.
- 才野敏郎, 1993: 水色リモートセンシングと海洋の基礎生産. 沿岸海洋研究ノート, **31**, 129-152.
- Saito H., Kasai H., Kashiwai M., Kawasaki Y., Kono T., Taguchi S., and Tsuda A., 1998: General description of seasonal variations in nutrients, chlorophyll *a*, and netplankton biomass along the *A-line* transect, western subarctic Pacific, from 1990 to 1994. *Bull. Hokkaido Natl. Fish. Res. Inst.*, **62**, 1-62.
- Shiomoto A., 2000a: Chlorophyll-*a* and primary production during spring in the oceanic region of the Oyashio Water, the north-western Pacific. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **80**, 343-354.
- Shiomoto A., 2000b: Efficiency of water-column light utilization in the subarctic northwestern Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, **45**, 982-987.
- Shiomoto A. and Hashimoto S., 2000: Comparison of east and west chlorophyll *a* standing stock and oceanic habitat along the Transition Domain of the North Pacific. *J. Plankton Res.*, **22**, 1-14.
- Shiomoto A., Hashimoto S., and Kameda T.: Summer phytoplankton bloom in the Western Subarctic Gyre, the northwestern Pacific Ocean. *J. Plankton Res.*, *Submitted*.
- Shiomoto A., Hashimoto S., and Murakami T., 1998a: Primary productivity and solar radiation off Sanriku in May 1997. *J. Oceanogr.*, **54**, 539-544.
- Shiomoto A., Ishida Y., Tamaki M., and Yamanaka Y., 1998b: Primary production and chlorophyll *a* in the northwestern Pacific Ocean in summer. *J. Geophys. Res.*, **103**, 24651-24661.
- Shiomoto A., Kawaguchi S., Imai K., and Tsuruga Y., 1998c: Chla-specific productivity of picophytoplankton not higher than that of larger phytoplankton off the South Shetland Islands in summer. *Polar Biol.*, **19**, 361-364.
- Shiomoto A. and Matsumura S., 1992: Primary productivity in a cold water mass and the neighborhood area occurring off Enshu-Nada in the late summer of 1989. *J. Oceanogr.*, **48**, 105-115.
- Shiomoto A., Sasaki K., and Shimoda T., 1996: Primary production and contribution of "new" production in the warm-core ring and the cold streamer off Sanriku in May 1990. *La mer*, **34**, 1-9.
- Shiomoto A., Sasaki K., Shimoda T., and Matsumura S., 1994: Primary productivity in the offshore Oyashio in the spring and summer 1990. *J. Oceanogr.*, **50**, 209-222.
- Shiomoto A., Tadokoro K., Monaka K., and Nanba M., 1997: Productivity of picoplankton compared with that of larger phytoplankton in the subarctic region. *J. Plankton Res.*, **19**, 907-916.

- Steemann Nielsen E., 1952: The use of radio-active carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Inst. Explor. Mer.*, **18**, 117-140.
- Sugimoto T. and Tadokoro K., 1997: Interannual-interdecadal variations in zooplankton biomass, chlorophyll concentration and physical environment in the subarctic Pacific and Bering Sea. *Fish. Oceanogr.*, **6**, 74-93.
- 鈴木 款編, 1997: 海洋生物と炭素循環, 東京大学出版会, 東京, 193 pp.
- Wong C. S., Whitney F. A., Iseki K., Page J. S., and Zeng J., 1995: Analysis of trends in primary productivity and chlorophyll-*a* over two decades at Ocean Station P (50°N, 145°W) in the Subarctic Northeast Pacific Ocean, in " Climate Change and Northern Fish Populations" (ed. by Beamish R. J.), *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, **121**, 107-117.
- Zentara, S. -J. and Kamykowski D., 1977: Latitudinal relationships among temperature and selected plant nutrients along the west coast of North and South America. *J. Mar. Res.*, **35**, 321-337.