

戦略的創造研究推進事業 CREST
研究領域「海洋生物多様性および生態系の保全・
再生に資する基盤技術の創出」
研究課題「北太平洋域における低次生態系の動的
環境適応に基づいた新しい生態系モデルの開発」

研究終了報告書

研究期間 平成24年10月～平成30年3月

研究代表者: **Sherwood Lan Smith**
(海洋研究開発機構
地球環境観測研究開発センター
主任研究員)

§ 1 研究実施の概要

(1) 実施概要

研究のねらい:

本研究課題では、生理・生態学的なトレード・オフに表される最適化理論に基づき、(1) プランクトン生態系における機能的多様性と適応力について、効率的で新しい生態系モデル (Ecologically Flexible Type: EFT モデル) を開発すること、(2) 本研究によって新しく開発された EFT モデルを用いた北太平洋域の生態系変動過程の解明・予測を行うことを目標とした。様々な時空間スケールにおいて物理環境の異なるモデルを組み合わせた新しい生態系モデルが、海洋環境や生態系の変化に伴い人間社会が直面する様々な問題の解決につながる有用な情報を提供することが期待されている。

研究実施方法:

本研究課題では海洋生物学、理論生態学モデリング、数理生態系モデリング分野と実海域の観測研究の統合を目指して下記の研究項目を実施した。

- ① モデル検証のためのデータベース作成と解析 (水温や栄養塩などの海洋環境情報、植物プランクトンの種組成及びサイズ分布、動物プランクトンの窒素・炭素安定同位体比など)
- ② 理論モデルの作成
- ③ 理論モデルを 3 次元物理モデルに発展させ、数値実験を実施した。数値実験結果と観測結果との比較により、基本的な構造や観測されたクロロフィルのサイズ分布と、サイズ多様性と生産量の関係を明らかにした。

研究結果:

- ① データベースの作成と解析を実施し、種の多様性と群集内の種の存在割合について親潮、黒潮、混合域において明確な違いが得られた。北太平洋亜寒帯海域では、北太平洋亜熱帯海域に比べて環境変化が大きく、メソ動物プランクトンは種数は少ないが広範な形質値 (サイズ、被食者、捕食方法など) を有する。一方、亜熱帯海域では、生物種数は多いが、よく似た形質を持つ種が多い傾向にあった。
- ② 柔軟な応答を再現する、植物プランクトン群集のサイズに基づいた新しいモデルを開発し、Biodiversity Ecosystem Function (BEF) の関係を明らかにした。環境変化に対する植物プランクトン群集の動的変化を効率的に再現するため、連続的なサイズ分布、更にサイズと形質の相関を考慮したモデルを開発した。本モデルにより、植物プランクトンの生産量がサイズ多様性と環境変動性の両方に依存する結果が得られた (Smith et al., *Scientific Reports*, 2016) [16]。
- ③ 新しい植物プランクトンモデル (FlexPFT (Plankton Functional Type)) を 1 次元混合層モデル化し、さらに 3 次元海洋循環モデルへ発展させた。また FlexPFT+連続的なサイズ組成 (PhyEFT) と新しい動物プランクトンモデル (ZooEFT) を 3 次元海洋循環モデルに組み込み、観測結果と比較検証した。その結果、植物プランクトンのサイズ多様性と生産量の関係において、環境変動が大きい亜寒帯域では植物プランクトン群集が多様性に富むほど生産量が増加するのに対し、環境変動が小さい亜熱帯や熱帯域では、多様性に富むほど生産量はやや低下する傾向にあることが数値モデルから示唆された。

(2) 顕著な成果

<優れた基礎研究としての成果>

1. 植物プランクトンの柔軟な FlexPFT モデルとサイズスケーリングの関係 (Smith et al., *J. Plankton Res.* 2015) [6]

環境変化に対する植物プランクトンの柔軟な生理的応答を再現する、FlexPFT を開発した。海洋低次生態系分野では初めてバイオマスの動態を一つの微分方程式で表した手法である。既存モデルと異なり、FlexPFT は生物群別の環境変化に対する柔軟な応答をよりよく再現できた。このモデルでは、Instantaneous Acclimation (IA、瞬間的な順化) という新たな仮定が、より効率的な計算を可能とする鍵となっている。

CREST課題目標への寄与:

植物プランクトンの柔軟な応答をシンプルな方程式で且つ効果的に表現させるためにプロトタイプとして FlexPFT 開発を行った。このモデルをベースとして、Phy-ZooEFT などのモデル開発の展開を実施した。

2. プランクトン生態系における trophic transfer (栄養段階間の輸送) に対する捕食者及び被食者のサイズの影響 (García-Comas et al. *Proc. Royal Soc. B.* 2016) [8]

海洋生態系において、被食者(ナノ動物プランクトン)と捕食者(メソ動物プランクトン)のサイズの多様性が、どのように trophic transfer efficiency に影響するかについて調査した。その結果、被食者のサイズ多様性が高い場合には transfer efficiency は低く、捕食者のサイズ多様性が高い場合には transfer efficiency が高いことが明らかにされた。また、これらの効果には相互作用がある。これらの知見は、生態系モデルの解釈とともに生態系の機能に関するサイズに基づく理論を深めるものである。

CREST課題目標への寄与

この観測に基づく結果は、1) 低次生態系における捕食者と被食者のサイズ多様性に関して新たな解釈を提供し、2) サイズ多様性と食物連鎖の上位へのエネルギー輸送との関係をどのように表現すべきかを明確にした。サイズ多様性と trophic transfer efficiency との間に特定された関係は、本 CREST 課題の最終的な成果として現在進めている 窒素安定同位体比を用いた Trophic Level Variability ($\delta^{15}\text{N}$ -TLV) モデリング研究につながる知見を与えた。

3. 植物プランクトン群集の生産量がどのようにサイズ多様性と環境変動性の両方に依存するのか (Smith et al., 2016) [16]

植物プランクトン群集の連続サイズ分布モデルを開発し、異なる攪乱 (ディスタバンス) 頻度に対してシミュレーションを行った。その結果、1) 種の選択は一時的な種の相補性を増大させる傾向を示し (攪乱頻度が高く、サイズ多様性が中程度の場合に最大)、2) 多様性が上昇すれば、攪乱頻度が高い条件下では短期的な適応能力が増すが、攪乱頻度の低い条件下では長期的な生産量は減少するため、トレード・オフが生じることが分かった。

CREST課題目標への寄与

この結果は、植物プランクトン群集の生産量と、サイズおよび形質値として定量化したときの生物多様性との関係において観測される変動を理論的に説明している。この理論的な結果は、本課題において開発中の北太平洋域の 3 次元モデルを用いて検証される作業仮説となる。また、3 次元シミュレーション実験の具体的な目的として、北太平洋域のどの海域において多様性がプランクトン生態系の生産量に負または正の影響を及ぼす可能性が高いかという解明につながるものである。

<科学技術イノベーションに大きく寄与する成果>

1. Smith らは学会などにおいて、トレード・オフを用いた最適化に基づくモデル開発

について発表を行った。招待論文（短報, Smith et al., 2014）[2]では、特に生態学的形質とトレード・オフを組み合わせることによって環境適応の再現性を高める効果について本研究分野の到達水準を押し上げる可能性のある側面などについて、この分野の将来展望をまとめた。

2. 生態系モデルにおいて植物プランクトンの多様性を維持する Trait Diffusion 方程式を開発

本課題において開発しているような連続した形質分布モデルとしては、植物プランクトンの成長に関連する突然変異をはじめとした自然界の多様性維持プロセスの影響を表現する、初めての手法である。この手法を用いると、シミュレーション実験における多様性レベルを制御することができ、多様性が生態系機能の測定基準にどのような影響を及ぼすかを体系的に調査することが可能になる。

3. 植物プランクトンの柔軟な生理特性と連続サイズ分布を表現するための SimpleEFT モデル

観測に基づいてこれまでに開発した PhyEFT モデルを改良し、より確度の高い SimpleEFT モデルを開発した。これは、3次元海洋モデルに用いるにはより実用的なモデルである。モデルと観測を比較した結果、SimpleEFT が幅広い環境条件に適用可能であることが示された（Chen & Smith, *submitted*; Chen & Smith, *in revision*）。

§ 2 研究実施体制

(1) 研究チームの体制について

①Smith グループ

氏名	所属	役職	参加時期
Sherwood Lan Smith	海洋研究開発機構 地球環境観測研究開発センター	主任研究員	H24.10～
千葉早苗	同上	主任研究員	H24.10～
藤木徹一	同上	主任研究員	H24.10～
相田真希	同上	技術主任	H24.10～
笹井義一	同上	主任研究員	H24.10～
Bingzhang Chen	同上	特任研究員	H27.1～
吉川知里	海洋研究開発機構 生物地球化学分野	技術研究員	H24.10～
Carmen García-Comas	同上	特任ポスドク研究員	H25.9～
才野 敏郎	海洋研究開発機構	特任上席研究員	H24.10～H26.4
佐々木 千華	海洋研究開発機構 地球環境観測研究開発センター	特任技術スタッフ	H25.1～
星原 綾	海洋研究開発機構 地球環境観測研究開発センター	研究支援パートタイマー	H27.12～
Chih-hao Hsieh	国立台湾大学	教授	H27.4～
Agostino Merico	ZMT Bremen, Germany	Professor	H24.10～
Markus Pahlow	GEOMAR Kiel University, Germany	Research scientist	H24.10～
Kai W. Wirtz	HZG, Germany, Professor	Group leader	H24.10～
Esteban Acevedo-Trejos	ZMT Bremen, Germany	PostDoctoral Fellow	H25.4～
Sergio M. Vallina	Spanish National Research Council, Spain	Research scientist	H26.4～
Debaldev Jana	VISVA-BHARATI UNIVERSITY	PostDoctoral Fellow	H27.8～
Irina Marinov	University of Pennsylvania	Assistant Professor	H29.4～

研究項目

- ・北太平洋域における低次生態系の動的環境適応に基づいた新しい生態系モデルの開発

②山中グループ

氏名	所属	役職	参加時期
山中 康裕	北海道大学大学院地球環境科学研究院	教授	H29.5～
増田 良帆	同上	博士研究員	H29.5～
平田 貴文	同上	特任准教授	H29.5～
竹谷 和佳子	同上	技術補佐員	H29.5～

研究項目

- ・全球植物プランクトンサイズモデルの構築

(2) 国内外の研究者や産業界等との連携によるネットワーク形成の状況について

国内の研究協力：

「海洋生物多様性」領域・山崎チーム（東京海洋大学）と連携し、観測データ及び植物プランクトン（クロロフィルとして観測された）におけるマイクロスケールの変動性のモデルを本チームの研究と合体させ、植物プランクトンの柔軟な生理動態に取り込んだ。1次元海洋モデルにおいて closure model を開発し、マイクロスケールの変動性と生産量との関係を明確化した(Mandal et al., *J. Plankton Res.* 2015)。また、Priyadarshi et al., 2016[14]により、安定的なモデルの解を与えるパラメータ(すなわち形質値)の範囲は、マイクロスケールの変動性の上昇に伴って拡大する傾向を示すことが明らかにされ、マイクロスケールの変動性は共存と生物多様性を高めることが示唆された。また、この研究では、マイクロスケールの変動性が植物プランクトンから植食性動物プランクトンへの trophic transfer を増大させることを発見し、フォローアップ研究により、上記の結果が様々な一般的な生態系モデルの構造においても有効であることを確認した(Priyadarshi et al. *in prep.*)。3つの競合サイズクラスを有する FlexPFT モデルと微小変動を示す closure model アプローチと結合することにより、新たな理論モデルが開発された。このモデルは、現実的な微小変動レベルを考慮することが、このような変動を無視する従来のモデルと比較し、競合結果に影響する可能性があることを示した(Mandal et al. *in prep.*)。

山中チーム（北大）と協力して、FlexPFT モデルを山中課題の3次元の海域モデルおよび全球海洋モデルに組み込んだ(Masuda et al. *in prep.*)。また、人工衛星に基づく植物プランクトンのサイズ分布と分類学的分布の推定データが提供され（北大 平田）、本課題の3次元モデル結果との比較を行った。

さらに日本近海の高解像度海域モデル(JCOPE)にFlexPFTモデルを組み込むため、新たな共同研究を開始した(JAMSTEC 宮澤)。

国際的な研究協力：

Emilio Marañón (Univ. Vigo) より、大西洋の横断面から得られた植物プランクトンのサイズスペクトルの高解像度(2サイズクラス)観測データを用い、共同研究者のMericoおよびAcevedo-Trejosと共同でサイズ構造とサイズ多様性のパターンを解析した(Merico et al., *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2017 submitted)。

国際ワークショップ：

平成26年ワークショップ（東京）：“Advances in the plankton ecosystem model and the evaluation of biodiversity”

平成26年10月21～23日、東京海洋大学（落水会館）において山崎課題と合同でワークショップを開催した。国内外より約66名の研究者が参加し、招待講演者を中心に13名が講演を行った。最終日は講演内容をたたき台として、1) プランクトン生態系モデルの新たなアプローチ、2) プランクトン生態系の多様性に関する新たなアプローチ、の2つに焦点をあてて議論が行われた。

このワークショップについて Journal of Plankton Research の特集号をとりまとめ、6つの論文（うち3報は本研究課題より）を発表した。

平成29年ワークショップ（ブレーメン）：“Plankton biodiversity, dynamic eco-physiology and ecosystem function”

平成29年2月15～17日、Leibniz Centre for Tropical Marine Ecology（ドイツ、ブレーメン）において共同研究者のMerico (ZMT) と共同でワークショップを開催した。プランクトンの生態学と海洋生物学の分野における第一線で活躍する科学者を含む約70名の研究者が参加した。このワークショップにはモデリングと観測の両方のアプローチを用いたプランクトンの生物多様性の研究を活発に進める著名な研究者が一堂に会し、大規模な会議よりも長い時間を議論に割り当てたワークショップ形式により、参加

者が結果を発表し、詳細な議論を行い、共同研究を計画することが可能となった。本ワークショップは参加者から高評価を得た。

ワークショップの開催中、以下2つの共同研究を新たに計画した。

1. Andrew Barton (Scripps Inst. of Oceanography, California) と共同研究者であるAcevedo-Trejosと共に、地球規模の気候変動に対する植物プランクトン群集の適応応答をモデル化する。
2. 人工衛星に基づく植物プランクトンの分類群とサイズの推定データ(北大 平田) と、Smithと共同研究者Mericoが開発したサイズに基づくモデルとを結合させる。

このほか、Chenは、本課題研究においてSmithと共同で行ったモデリング研究の成果を発表し、ワークショップ参加者から肯定的なコメントや大変有益な助言を受けた。

§ 3 研究実施内容及び成果

3.1 テーマ1 モデル検証のためのデータベース作成と解析【García-Comas、千葉、相田、藤木、吉川、星原】

研究のねらい： 実海域及び誌上で発表・公開された物理環境及び栄養塩データ、動植物プランクトンデータ等をデータベース化することにより、本研究で新たに開発するモデルの検証データとして用いる事を主な目的とする。

<主な観測航海>

- 平成 26 年 7 月 (MR 14-04)【吉川】
海水中の硝酸及び植物プランクトンの窒素安定同位体比分析用として観測点 K2、S1 にてサンプリングを実施した。
- 平成 26 年 6 月 (KY14-09)【藤木】
FlowCAM (イメージングフローサイトメーター) を用いて、観測点 S1 での植物プランクトン群集のサイズ組成を調べた。
- 平成 27 年 7 月～8 月 (「白鳳丸」KH-15-J01)【藤木】
観測点 K2 での植物プランクトン群集について、FlowCAM を用いた群集構造解析 (鉛直分布を含む)、一次生産量について調査した。
- 平成 28 年 6 月 19 日～7 月 15 日 (おしよろ丸 60 日航海 Leg. 2)【藤木、チェン】
観測点 K2 を含む西部北太平洋亜寒帯循環域で、FlowCAM (フローサイト粒子画像解析装置) とフローサイトメーターを用いて、植物プランクトン群集の構造解析を行った。一方、サイズ分画したクロロフィルの鉛直分布とピコ植物プランクトンの存在量を、フローサイトメーターを用いて測定した。また、希釈法を用いて植物プランクトンの成長と捕食死亡率を測定した。
- 平成 28 年 7 月 5 日～15 日 (新青丸 KS-16-08)【吉川、野口】
動物プランクトンの窒素・炭素安定同位体比分析用として K2 および S1 にてサンプリングを実施した。
- 平成 28 年 7 月 14 日～26 日 (若鷹丸 WK-16-07)【García-Comas】
FlowCAM (フローサイト粒子画像解析装置) を用いてナノ～マイクロプランクトンのサイズ構造の鉛直分布について解析を行った。
- 平成 28 年 11 月 10 日～25 日 (よこすか YK-16-16)【藤木、吉川】
観測点 KNOT の植物プランクトン群集について、FlowCAM を用いた群集構造解析と一次生産量について調査した。
- 平成 29 年 7 月 10 日～8 月 2 日 (みらい MR-17-04)【藤木】
観測点 K2 での植物プランクトン群集について、FlowCAM を用いた群集構造解析 (鉛直分布を含む)、一次生産量について調査した。

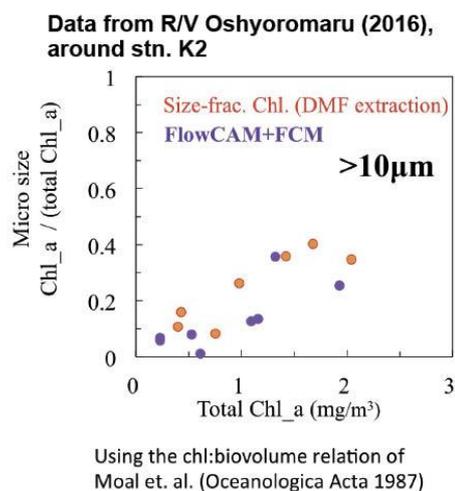
a) 植物プランクトンの多様性など【藤木】

植物プランクトンのサイズ多様性の観測は、以下の 2 種類の方法を用いた海水の分析により実施した。1) サイズ分画したクロロフィル (3～4 サイズ画分) と全クロロフィル濃度を測定するために濾過する。このデータを観測点 K2、S1 に関する既存の観測データ

に加える。2)本課題の予算で購入した FlowCAM (>10 μm) とフローサイトメーター (<10 μm) を用いる。完全な植物プランクトンのサイズスペクトルを獲得するために、2 種類の方法を相互較正する必要があった。そこで、サンプルの分析と相互較正の実施のために、平成 28 年度から研究支援パートタイマーの星原を採用した。植物プランクトンの種の分布の観測と、一次生産、栄養塩、物理的条件の標準測定を行うことにより、モデルの性能検査のために有益なデータが得られた。

結果： フローサイトメーターと相互較正した FlowCAM による観測は、これまでの莫大な量のサイズ分画したクロロフィル観測と比較された。この比較により (図 1)、異なる 2 種類の独立した方法はいずれも、総クロロフィル濃度が高い場合 (すなわち生産量が高い海域) では、大型細胞 (>10 μm、ほとんどは珪藻) が優占する傾向にあるということを確認した。濾過についてはクロロフィル濃度が高い場合に鎖状珪藻とフィルターが目詰まりによって誤った結果が導かれるのではないかと懸念は、この結果によって払拭された。従って、サイズ分画したクロロフィル観測の既存のデータベースは、植物プランクトンのサイズ分布を再現するモデル性能の検証に使用できる。自然の植物プランクトン集団を含む海水サンプルを用いた観測航海船上での希釈実験から得られたデータは、この傾向と一致する。船上実験により、植物プランクトンの中では大型の珪藻 (>20 μm) の成長速度が最大であることが明らかにされた。一方、室内実験ではそれより小さいサイズの植物プランクトンの方が成長速度が速く、大きいサイズは成長速度が遅い。このような矛盾の理由として、室内実験では捕食者 (動物プランクトン) が存在しないことと、一部の植物プランクトンしか培養していないことが考えられる。

図 1. フローサイトメーター (FCM) と FlowCAM 観測 (濾過なし) の相互較正により得られたサイズ分布 (総クロロフィル濃度に対する各サイズ画分の%) と、より一般的に適用可能なサイズ分画により得られた (濾過された) クロロフィルから得られたサイズ分布の比較。両方の場合において、大型の (マイクロ) 植物プランクトンは、総クロロフィル濃度に伴って増加する傾向を示す。これは、サイズ分画したクロロフィルデータがモデル性能の検証に問題なく使用可能であることを示す



結果の背景と意義： 北太平洋亜寒帯域における大型の植物プランクトンの *in situ* の成長率および優占度に関する有益な情報が得られた。植物プランクトンの形質のサイズスケールでは、ナノ植物プランクトンの成長速度が最大であると報告されているが、生産性の高い海域では、実際には大型の珪藻の成長速度が最大であり、クロロフィルの分布を占有する傾向のある事が示された。これは、植物プランクトンモデルは、実験室での実験から得られたサイズスケールのみに基づきパラメータ化させるべきではないことを示している。ピコ植物プランクトンは、実験室で培養されるサンプルを用いた実験では見過ごされがちであるが、成長の速い大型の種を含めた広範な種を用いた実験により、サイズスケール情報の質が向上することが期待される。これらの結果を踏まえ、モデルのパラメータ化の見直しを行った (後述のテーマ 3 を参照)。

動物プランクトンの多様性【García-Comas、千葉】

プランクトンの生態を研究するために大規模データセットの統計学的解析を実施した。また、データベースを構築するためにデータの収集、分類およびアーカイブ化を行い、モデルとデータの比較を支援した。

共同研究者である Hsieh (National Taiwan Univ.) との研究により、食物連鎖における trophic transfer の効率が、植物プランクトン（被食者）と動物プランクトン（捕食者）のサイズ多様性に相対的にどのように関係するかを明らかにするため、プランクトン群のサイズ多様性に関する観測データの解析が行われた（図 2）。これらの結果は、(García-Comas et al. 2016) [8] で発表された。

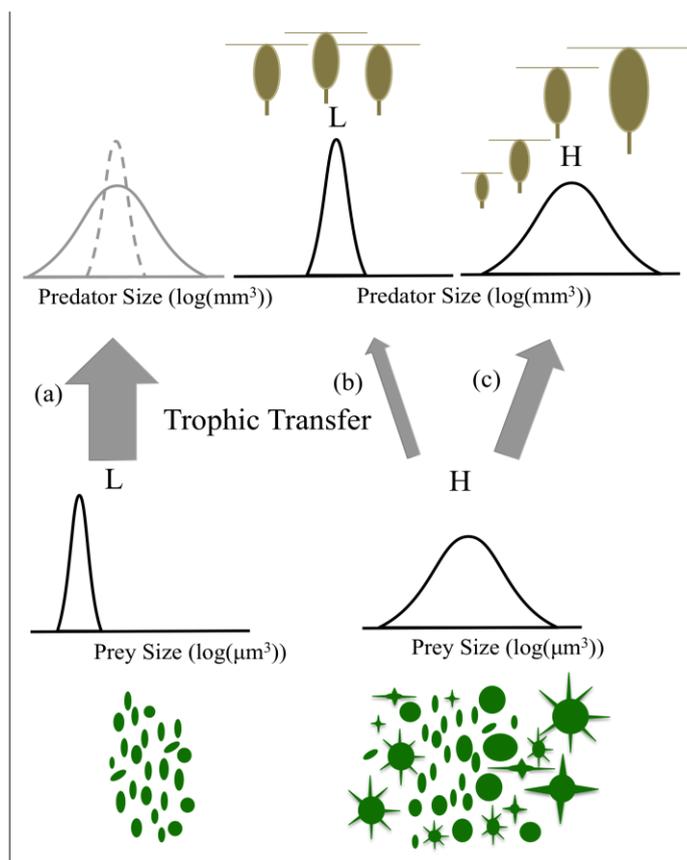


図 2. 動物プランクトンのサイズ多様性が低い場合、trophic transfer efficiency は、被食者サイズ多様性に対する捕食者サイズ多様性の比の増加に伴って上昇する。しかし、動物プランクトンのサイズ多様性が十分に高くなると、trophic transfer efficiency はこの比とは独立してふるまう

結果： プランクトン群集構造に及ぼされる機能的形質の影響の解析により、種に基づく群集と個体サイズに基づく群集の構造化における役割が明らかになった (García-Comas et al., 2016[8])。その後さらに研究を進め、種レベルの複数の機能的形質が種の存在量に及ぼす影響を、亜寒帯と亜熱帯のカイアシ類群集において順位付けした (*Ecology Letters*, in revision)。また、観測定線 A ライン（親潮 - 黒潮移行域）に沿って採水し、FlowCAM を用いてナノ動物プランクトンのサイズ構造の鉛直分布を測定した。この実証的研究は、形質に基づく生態系モデルの開発に貢献している。

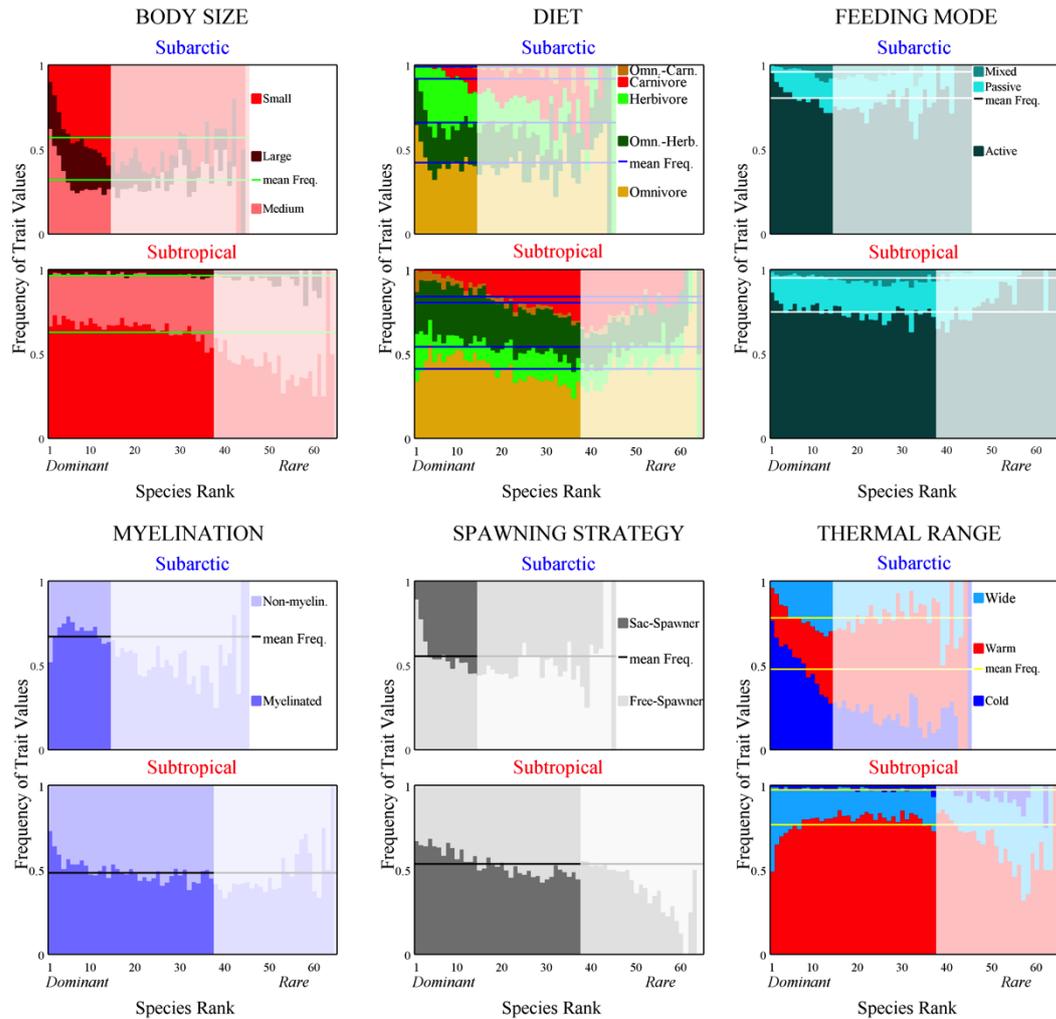


図 3. 個体数の観点から、最も優占する種から最も稀な種まで順位を付けたカイアシ類の種に対する形質の分類の頻度（群集数：亜寒帯 356、亜熱帯 289）。それぞれの群集において、形質の分類は下から上へ順に優占度の高いものから低いものとなっている。水平の線は亜寒帯と亜熱帯の群集における形質分類ごとの平均頻度を示しており、それぞれ、その形質値に関して選択されていない場合の参照値となる

b) 安定同位体比およびサイズスペクトルを用いた栄養段階構造のダイナミクス解明

【相田、吉川、García -Comas】

観測点 K2、S1 の海水及び種々の分類群に属する動物プランクトンからサンプルを採集し、これを解析して鉛直プロファイルを含む $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の観測値のデータベースを作成した（図 4）。

結果： $\delta^{15}\text{N}$ 値は動物プランクトンの分類群によってその変動が大きく異なっており、植食性動物プランクトンでは植物プランクトンの変化に応じた季節変化を示したのに対し、より高次の肉食性の動物プランクトンでは季節変化が小さい傾向が見られた。

結果の背景と意義： 以上の結果により、植食性と肉食性の動物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ の変化は一定ではなく、季節によって変化することが示唆された。これらの観測結果をきっかけとして、Trophic Level Variability (TLV) モデルが開発された（後述のテーマ 2、3 を参照）。

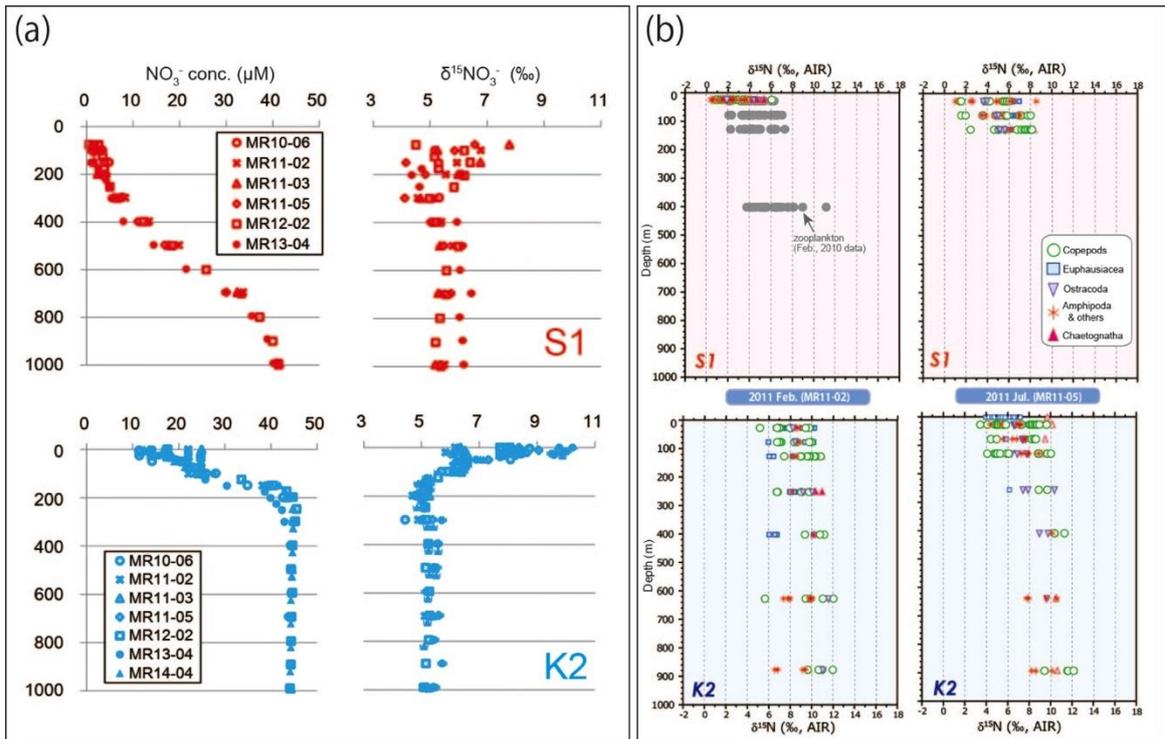


図 4. a) 亜熱帯の S1 (上図) と亜寒帯の K2 (下図) の硝酸塩濃度と $\delta^{15}\text{NO}_3^-$ の鉛直プロファイル、b) S1 (上図) と K2 (下図) で観測された異なる分類群の動物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ の鉛直プロファイル

北太平洋域におけるメソ動物プランクトンのサイズ構造 (図 5A)。データは、Hsieh (NTU) と山口 (北大) との共同研究において、北海道大学提供の Optical Plankton Counter (OPC) により得られた。予備研究の結果から、物理的な水柱構造とサイズ多様性がほぼ一致していたことがわかった (図 5B)。解析は、サイズ構造と物理特性 (例えば前線と渦) との関係と、A ラインに沿ったナノ動物プランクトンのサイズ分布に重点を置いた。

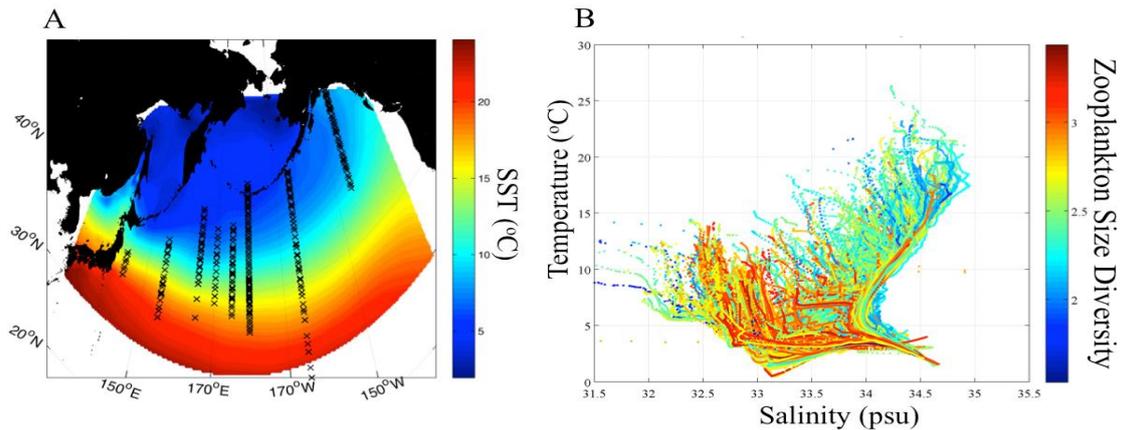


図 5. メソ動物プランクトンの Optical Plankton Counter (OPC) の試料採取場所 (A) と T-S ダイアグラムにおけるサイズ多様性 (B)。サイズ多様性は、寒冷で生産性の高い亜寒帯海域では高く、温暖で生産性の低い亜熱帯海域では低い傾向を示す

3. 2 テーマ2 理論モデルの開発【Smith, Merico, Wirtz, Pahlow, 吉川、チェン】

研究のねらい：異なる海洋環境条件において動植物プランクトンの多様性を効率的に再現でき、同時にプランクトン群集の相互作用を起こす際の動的応答を結びつけた、新たな理論モデルを開発する。

本課題では以下のモデルを開発した。

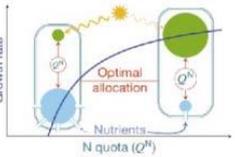
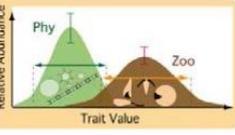
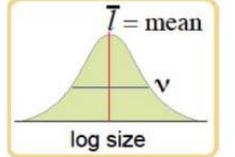
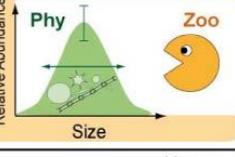
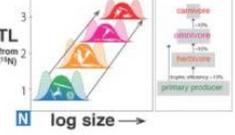
		Phy size distribution	Flexible Physiology	Zoo-plankton	KTW	Trait Diffusion	Physical setup
FlexPFT		discrete	●				0-D, 1-D, 3-D
Phy+ZooEFT		continuous	●	●	●		0-D, 1-D,
Simple-Cont.		continuous		●	●	●	0-D, 1-D,
SimpleEFT		continuous	●	(1 zoo)	●	●	1-D, 3-D,
$\delta^{15}\text{N}$ -TLV		continuous	●	(2 zoo)	●		0-D, 1-D,

図6：開発した5つのモデルの構成要素と適用した海洋モデル

a) FlexPFT モデル

FlexPFT モデル (図7) は、植物プランクトンの成長速度を最大化するために細胞内資源の配分を最適化した先行モデルを簡素化し開発された。先行モデルと同様に FlexPFT モデルは、植物プランクトンの変動成分 (chl:C:N 比) と成長速度を光と栄養塩の条件に依存して表現する。しかし、変動する chl:C:N 比に関する代数方程式と共に、植物プランクトンのバイオマスに関して微分方程式を一つだけ用いることによって計算量を低減した。この簡素化の要は、栄養塩取込と成長は常に正確にバランスが保たれているとの仮説 (均整成長仮説) に基づく Instantaneous Acclimation (IA) 仮説である。観測点 K2、S1 において採取された時系列観測のデータ同化を用いた研究は、平成 26 年 10 月に山崎課題 (東京海洋大学) と合同で開催した CREST 国際ワークショップのための *J. Plankton Research* の特別セッションにおいて発表された (Smith et al. 2015[6])。

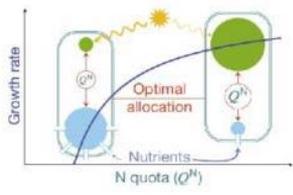
	Phy size distribution	Flexible Physiology	Zoo-plankton	KTW	Trait Diffusion	Physical setup
 <p>FlexPFT</p>	discrete	●				0-D, 1-D, 3-D

図 7. FlexPFT モデルの構成要素と適用した海洋モデル

結果： FlexPFT モデルがパラメータ値の通常の組み合わせを用いて、対照的な 2 ヶ所の観測地点のクロロフィル、栄養塩と一次生産の時系列データの観測を再現できることを示した (Smith et al. 2015[6])。このモデルの性能は柔軟性のない対照モデルに比べ、非常に優れている。この研究ではさらに、FlexPFT モデルで表現される現実的な生理動態が、柔軟性のない対照モデルよりも大きなサイズ多様性を生成することを示した。このことは、モデリングにおいて生理学的順化を考慮し、プランクトンの生物多様性を理解することの重要性を示した。

結果の背景と意義： PhyEFT モデルを開発するためには、シンプルなもの一つの方程式で解く必要があり、そのためにまず FlexPFT を開発した。しかし FlexPFT モデルは、光と栄養塩環境の変動性に対応した植物プランクトンの柔軟な生理動態を効率的に表現することができる。海洋の生態系と生物化学に関する多くの大規模モデルおよび全球モデルは、植物プランクトンに関する既存の構成要素を FlexPFT と置換することによって改善される可能性がある。FlexPFT に導入された IA 仮説を評価した最近の研究において PhyEFT モデルは高く評価された (Ward, 2017)。FlexPFT と IA に対するこの極めて肯定的な評価から、広域モデル研究に FlexPFT が採用される見通しが高まり、さらに、この CREST プロジェクトにおいて作成された IA 手法を用いて他の生態系モデルが開発されることが期待される。

b) Phy+ZooEFT モデル

植物プランクトンの構成要素は、既に関連した FlexPFT モデルで用いた成長方程式を、植物プランクトンの連続サイズ分布を表現するための「動的適応」アプローチと結合させて開発した。したがって、植物プランクトン群集の生理学的柔軟性と連続的なサイズ分布の動態を共に考慮した計算効率の優れたモデルが開発されたことにより、本研究が提案する主要目的の一つが達成されたことになる。動物プランクトンの構成要素は、多くの種またはサイズクラスを個別に表現するモデルのために既に開発されていた Kill-the-Winner (KTW) 捕食アプローチを拡張することによって開発され、連続形質分布についての KTW 式が作成された (Smith et al. 2016[16])。

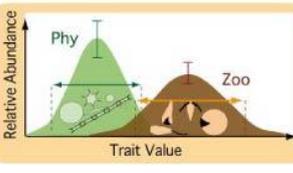
	Phy size distribution	Flexible Physiology	Zoo-plankton	KTW	Trait Diffusion	Physical setup
 <p>Phy+ZooEFT</p>	continuous	●	●	●		0-D, 1-D,

図 8. Phy+ZooEFT モデルの構成要素と適用した海洋モデル

結果： 0次元モデルを観測点 K2 と S1 から得られた栄養塩、一次生産量、サイズ分画したクロロフィルの時系列観測データに適合させるためにデータ同化を行った。亜寒帯、亜熱帯の 2 定点でモデルを検証した結果、観測結果と一致し、従来のモデルと比較して再現性の高い結果が得られた。植物プランクトンのサイズ多様性を表現するアプローチを相互比較した。従来のほとんどのモデルに使われている不連続のアプローチ（つまり、それぞれの種を個別で表す）と本研究で新たに開発した連続分布アプローチを観測データに基づき比較した。また、両方のアプローチで柔軟な応答の効果を明らかにするためにシミュレーション実験を行った（図 9）。その結果、計算の負担が少ない連続分布アプローチに柔軟な応答を組み込んだモデルの方が観測データの再現性が高いことが明らかになった (Smith et al., *in prep. Geoscientific Model Development*)。

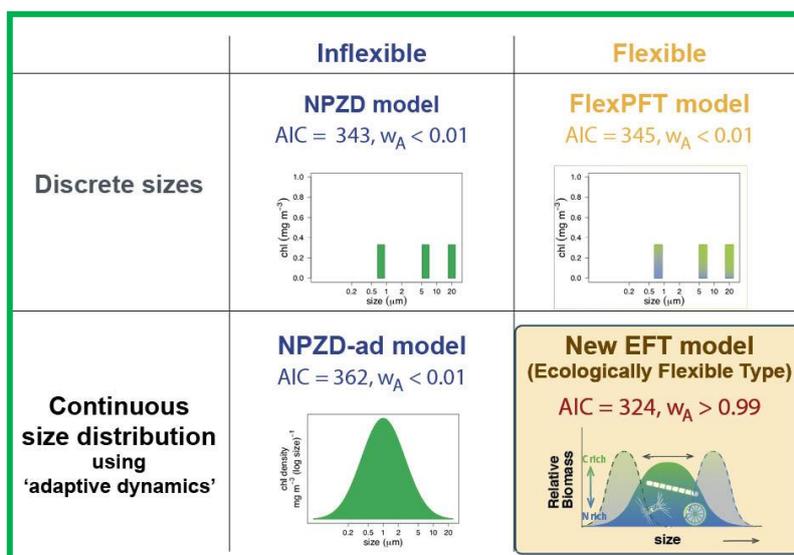


図 9. サイズ分画したクロロフィルのデータを含む観測点 K2、S1 で得られた観測データに 4 種類のモデルをそれぞれ適合させた。モデルの性能は Akaike index (AIC) により定量化され、値が低い程、性能が優れていることを示す。この研究により、柔軟な応答を含む連続サイズ分布モデル (Phy+ZooEFT) が他の 3 種類のモデルよりもデータに一致する事が示された。AIC 値から計算される赤池加重 (w_A) は、各モデルが 4 モデル中で最良となる確率を表す

結果の背景と意義： Phy+ZooEFT モデルの開発と検証は、本課題で提案されたアプローチにより、海洋シミュレーションに有用な改良モデルの作成が可能とのコンセプトを初めて実証するものである。具体的には、モデルの相互比較により、連続サイズ分布を用いた最適化に基づくモデリングと「動的適応」の結合が、それぞれ異なる種やサイズクラスを表現する一般的なアプローチと比較して、より現実的なシミュレーションを可能とすることが示された。また、KTW アプローチは、サイズ分布が不連続と連続的な両方のモデルにおいて、現実的なレベルの植物プランクトンのサイズ多様性を維持できることも示された。本課題で開発したモデルは、海洋数値実験研究の高度化において大きく貢献できると考えている。

C) 単純な連続植物プランクトンモデル

Simple Continuous (図 10) は本課題において開発されたモデルの中で最も単純なモデルであり、Biodiversity-Ecosystem Function (BEF) 関係の理論研究を行うことを目的として開発された。本モデルは、植物プランクトンの柔軟な生理動態を表現しないが、成長を表現するために広く適用されている単純な Monod/Michaelis-Menten 式を採用している。この式には簡単なサイズスケリングと連続サイズ分布を表現する「動的適応」が用いられている。また、植物プランクトンの多様性を維持するために、KTW 捕食と Trait Diffusion (TD) 式の 2 種類のメカニズムを有する。

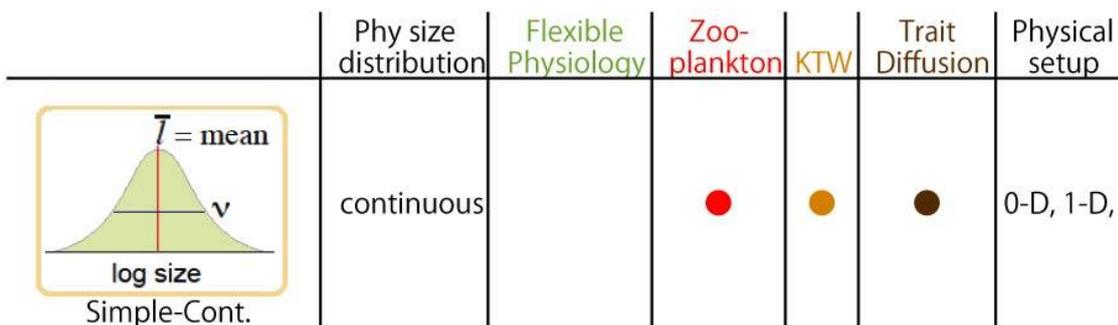
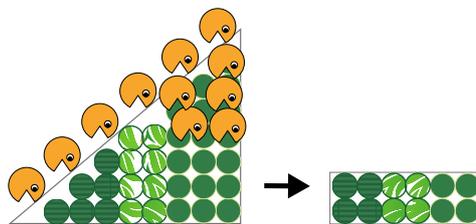


図 10. Simple Continuous (Simple-Cont.) モデルの構成要素と適用した海洋モデル

このモデルでは、餌となる植物プランクトンのサイズ分布が動的に変化するのに応じてこれを捕食する動物プランクトンの餌の選択性も同時に切り変わる (Kill-the Winner: KTW)。そこで植物プランクトンの多様性を維持するために 2 種類のアプローチ: KTW および Trait Diffusion (TD) を導入した (図 11)。

a) Kill-the-Winner (KTW)



b) Trait Diffusion (TD)

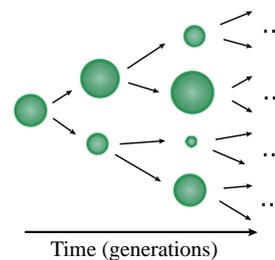


図 11. 基本的な概念 a) KTW アプローチ: より豊富に存在する被食者に集中する摂食選好性を活発に切り替える捕食者によって被食者の多様性を維持する。b) TD アプローチ: 親とは異なる形質値を有する子孫を作り出すことによって多様性を高める突然変異、エピジェネティックな遺伝子調節や他のプロセスの影響を表現する

結果: Simple Continuous モデルを開発し、KTW の最初の連続的バージョンを開発した。これはサイズや他の形質に関して連続的な分布を採用するいかなるモデルにも適用可能である。このモデルを多様性レベルの異なる植物プランクトン群集に関して、植物プランクトンのサイズ多様性、栄養塩供給 (ディスタバンスなどを含む) と生産量の間関係のシミュレーション研究に適用した。この研究は、生物多様性と生産量の間生態学的関係において観測される大きな変動性に対する新たな説明を提供した (Smith et al., 2016) [16]。具体的には、ディスタバンスの頻度に依存して、植物プランクトン群集のサイズ多様性と生産量の間、正あるいは負のいずれかの関係が認められることが解明された (図 12)。これは、ディスタバンス、つまり栄養塩供給の頻度に依存する最適

レベルのサイズ多様性が存在することを示唆し、このモデルにおける機能的な多様性を暗示している。また、異なる場所で環境を変動させた実験において生物多様性と生産量の間異なる関係が見られる理由を説明した。

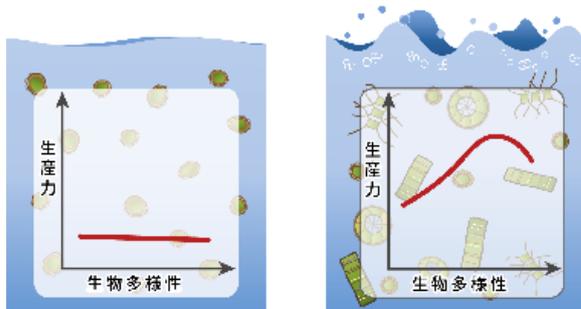


図 12. 生物多様性がより高い群集は、ディスタージンが頻繁に起こる環境で短期間での生産性がより高くなる。その理由は、多様性は適応力を高め、その適応力により環境条件の急な変化から回復することができるためである。一方で、生物多様性がより低い群集は、ディスタージンがあまり起こらない環境において生産性がわずかに高くなる。これは、最も生産性の高い群集は、ほとんど変化が起きない環境条件に適した形質(つまり先天的な特徴)を持った、ほぼ同一の種によって構成されているためである (Smith et al., 2016) [16]

結果の背景と意義：この結果は、生物多様性と生産量の関係においてこれまで観測されてきた変動性について、新たな説明を加えた。モデル技術としては、このプロジェクトの一環として開発された連続的 KTW 式と TD 式が、シミュレーション実験における多様性レベルの制御に有用であることが証明され、モデリング研究を実施するうえで必要とされる。

このような BEF 関係の依存性に関する説明により、実験、観測やモデリングを用いた将来の研究対象が得られた。これらの結果はこのプロジェクトを背景として集積され、北太平洋域を空間的に記述する 3 次元モデルを用いて確認された (後述のテーマ 3)。

d) SimpleEFT モデル

中間評価において受けたコメントに基づき、本課題の初期に開発された Phy+ZooEFT のよりシンプルで確実な代替版としてこのモデルが開発された。観測点 K2、S1 の他に、ALOHA (中間評価における助言により新たに観測点を加えた) で得られた時系列観測データを用い、モデル性能の検証を実施した。

結果：このモデルの 1 次元モデルの検証結果と 3 次元アプリケーションにおいて観測された他の結果を以下に示す (テーマ 3)。

	Phy size distribution	Flexible Physiology	Zoo-plankton	KTW	Trait Diffusion	Physical setup
<p>SimpleEFT</p>	continuous	●	● (1 zoo)	●	●	1-D, 3-D,

図 13. SimpleEFT モデルの構成要素と適用した海洋モデル

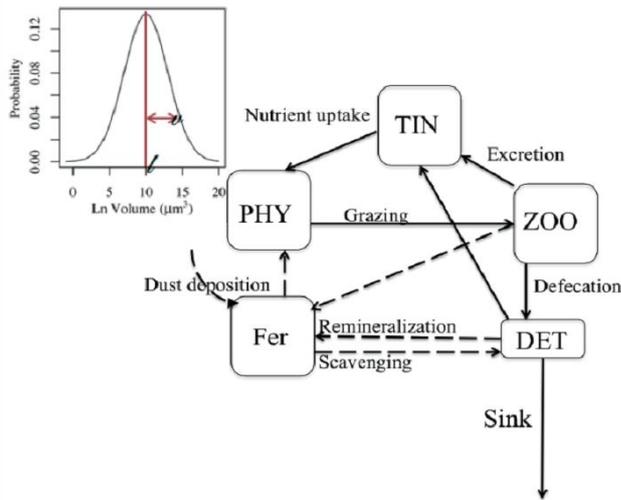


図 14. 植物プランクトン (PHY) の連続サイズ分布を備えた SimpleEFT モデルの構造の概略図。他の構成要素は、硝酸塩 (TIN)、動物プランクトン (ZOO)、デトリタス (DET) と溶存鉄 (Fer) である

結果の背景と意義： このモデルは、植物プランクトンの多様な群集と動物プランクトン間における生態学的相互作用のシミュレーションと研究のための有用なツールとみなされる。簡素化された方程式により、海域及び地球規模での海洋モデルのような広い範囲にわたる環境条件に対してモデルの出力結果を得ることが容易になる。しかし、このモデルでは簡素化のために成長応答から生理学的柔軟性 (chl:C:N 比の可変性) が切り離されることは避けられない。すなわち、SimpleEFT は柔軟な生理動態は再現するが、それにとまって成長速度が速くなる効果は再現できない。

d) $\delta^{15}\text{N}$ -Trophic Level Variability (TLV) モデル

これまでに得られた動物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値から、種及び食性によって大きく異なる結果が得られている。このモデルでは、PhyEFT を硝酸塩およびアンモニアに区分、動物プランクトンについては植食性と肉食性に区分し、 ^{15}N をトレーサーとして組み込んだ。0次元プロトタイプは、1次元 TLV モデル開発の準備として最初の検証を行うために開発された (後述のテーマ 3)。

	Phy size distribution	Flexible Physiology	Zoo-plankton	KTW	Trait Diffusion	Physical setup
	continuous	●	● (2 zoo)	●		0-D, 1-D,

図 15. $\delta^{15}\text{N}$ -Trophic Level Variability (TLV) モデルの構成要素と適用した海洋モデル

結果：ここでは0次元プロトタイプモデルの初期の成果についてのみ記載する。平成29年度に開発された1次元TLVモデル(図16)とその結果は後述する(テーマ3)。観測点K2、S1から得られた時系列観測データをこのモデルに同化することに成功したことで、モデル式の最初の検証と高度化が可能になり、さらに初期パラメータの推定値も得られた。これらの値は1次元TLVモデルのパラメータ化に用いられた。

結果の背景と意義：このモデルは4つの要素、1)chl:C:N比の変動を含む植物プランクトンの柔軟な順化応答、2)植物プランクトン群集の動的サイズ分布、3)動物プランクトンの被食者のスイッチ捕食(KTW)、そして4)全てのモデル構成要素のための ^{15}N トレーサーを結合させた最初のプロトタイプである。本モデルは、植物プランクトンの柔軟な生理動態と動的サイズ分布、そして動物プランクトンの被食者のスイッチ捕食(KTW)が、観測される $\delta^{15}\text{N}$ にどのように影響を及ぼすかを調査するために使用することができる。例えば、最近の観測によって、ピコ真核生物の $\delta^{15}\text{N}$ の変動はピコ原核生物のそれよりも大きい(図17)ことが明らかにされたが、これは前者のみが硝酸塩とアンモニアの両方を栄養塩として取り込むことが可能なためと考える。

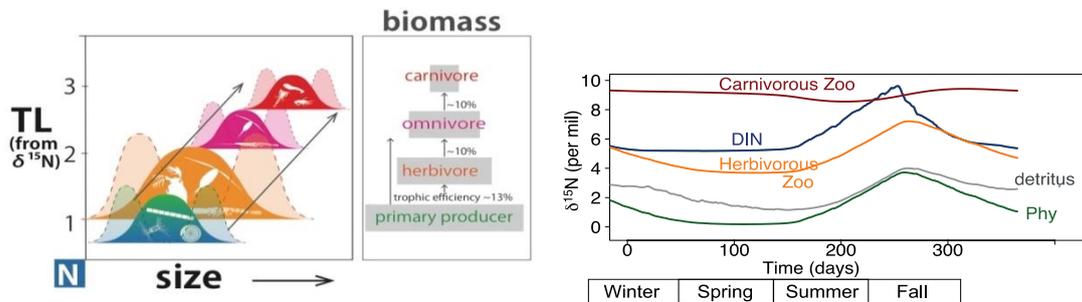


図 16. a) Trophic Level Variability (TLV)モデルの概略図、b) 硝酸塩、植物プランクトンと動物プランクトン(植食性と肉食性に分類)の $\delta^{15}\text{N}$ の季節変化。植食性動物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ は、植物プランクトンを追従した数値を示している。しかし、肉食性動物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ の変動は小さく、異なる季節変化が得られた

Observations

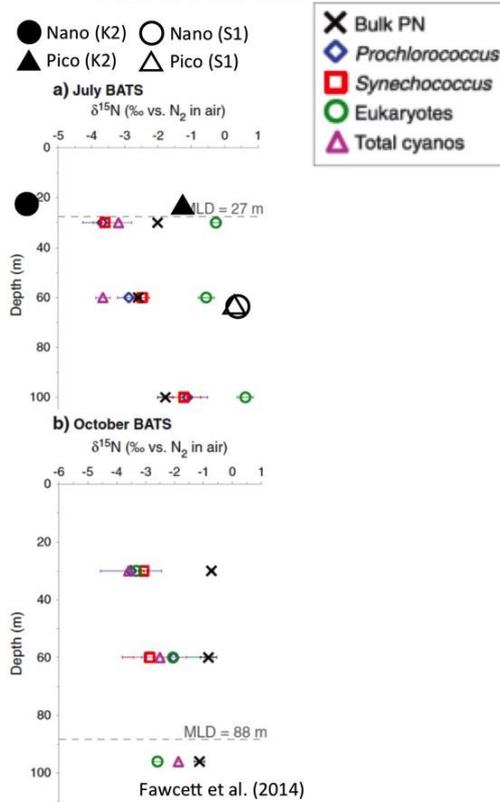


図 17. 亜寒帯観測点 K2 と亜熱帯観測点 Bermuda Atlantic Time Series (BATS) および S1 において観測された植物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 。 $\delta^{15}\text{N}$ は、硝酸塩濃度が常に低くアンモニアが植物プランクトンの重要な窒素源となっている S1 と比べて、硝酸塩濃度の季節的な変動はるかに大きい K2 では大きく変動しており、ここでの高い $\delta^{15}\text{N}$ を説明する。さらに、Bermuda Atlantic Time Series (BATS) では、ピコ原核生物の値と比較して、ピコ真核生物の $\delta^{15}\text{N}$ は夏から秋にかけて大きく変化する。これは、原核生物はアンモニアしか利用できないが、ピコ真核生物は硝酸塩とアンモニアの両方を取り込めるので、 $\delta^{15}\text{N}$ 値が大きく変動することを示唆する

3.3 テーマ3 1次元、3次元物理モデルと理論モデルの結合【チェン、笹井、Smith、吉川、相田】

研究のねらい： テーマ2で作成した理論モデルを、北太平洋の1次元と3次元海洋循環モデルと結合し、モデルの結果を観測結果から検証を行う。プランクトンの多様性の時空間変動のメカニズムを理解し、生物多様性と生産性の関係を解明し、海洋生態系に与える効果の予測を行う。実海域で得られた動物プランクトンのサイズスペクトルや $\delta^{15}\text{N}$ などの結果を利用し、高次栄養段階への trophic transfer の理解を数値モデルから検証する。

本テーマでは以下の点に注目してモデル開発を実施した。1)連続的なサイズ（および形質）分布モデルの開発のために「動的適応」アプローチを用いること、2)多様性レベルが制御されたシミュレーション実験を用いて、Biodiversity-Ecosystem Function (BEF) 関係、特に生産量と Trophic Transfer を機能として理解し、複雑な関係（図 18）を解明するためにこのモデルを適用することである。

図 18. この研究の主要なゴールは、生物多様性（サイズ多様性と形質多様性として測定される）、生産量と資源の可用性の変動性（ここでは栄養塩供給における変動性として定量化される）との間の関係を理解するために使用され得る新たなプロトタイプモデルを開発することである



a) SimpleEFT モデルを用いた 1 次元モデルの検証研究

このモデルは SimpleEFT モデル（上記のテーマ 2 に記載）を含んだ、北太平洋域の観測点で採取された時系列観測データに基づいた 1 次元モデルを開発した（図 19）。

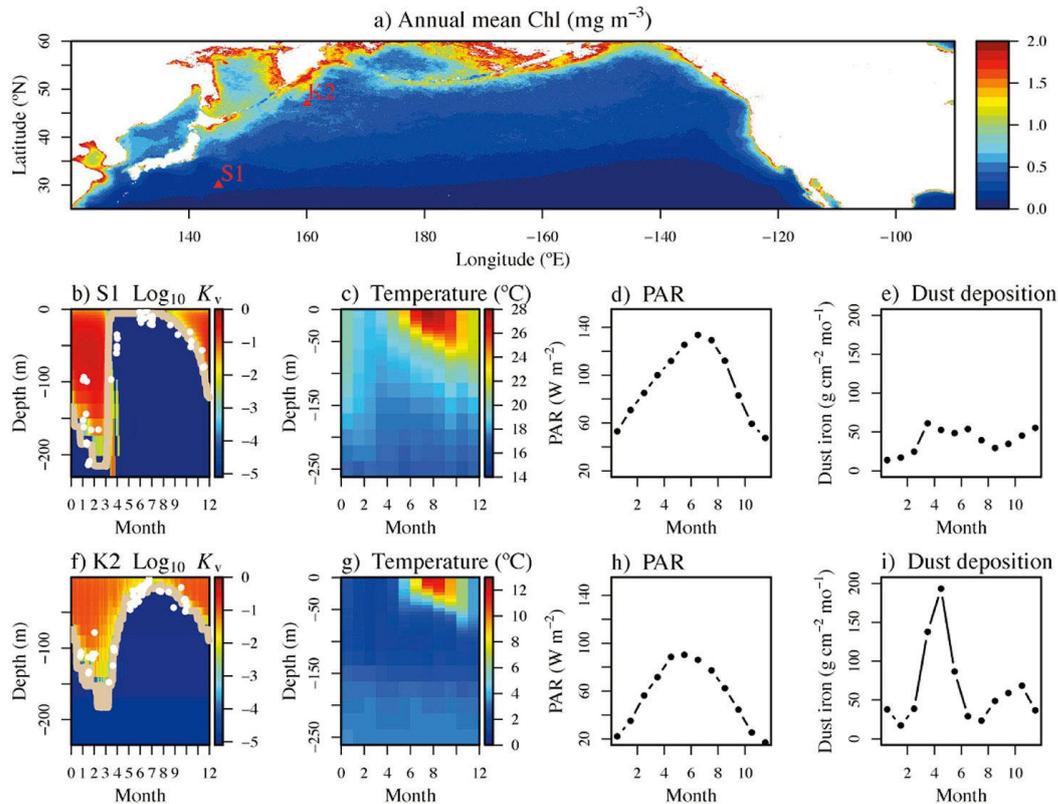


図 19. 1 次元モデルに使用した外力データ。北太平洋域におけるクロロフィルの年平均値および観測点 K2、S1 の位置 (a)、鉛直拡散係数 (b、f)、水温 (c、g)、光合成有効放射 (d、h)、ダスト沈着量 (e、i)

結果： SimpleEFT モデルを 1 次元モデルに組み入れた結果、K2（図 20 と 21）と S1（図 22 と 23）の栄養塩、一次生産、PON に関して観測結果と一致した結果が得られた。（Chen and Smith, *in revision*）。

SimpleEFT モデルとより複雑な FlexPFT (Pahlow モデル) で得られたデータと比較し、検証を実施した (Smith et al. 2015)。この調査により、Pahlow モデルでは柔軟な生理動態（順化を介した chl:C:N 比の変化）が植物プランクトンの成長を促進する一方、SimpleEFT モデルでは柔軟な生理動態が成長を促進しないことから、これらのモデルでは異なる応答が得られることが分かった。どちらのモデル式がより優れているかを検証するためには、現在の観測データではデータ量が不十分であるものの、この研究により、FlexPFT/Pahlow モデルと SimpleEFT モデルにおいて異なる予測の検証を行うためにはどのような種類の観測が必要であるか提言を行った (Chen and Smith, *Journal of Plankton Research, submitted*)。

結果の背景と意義： Chen & Smith (*Geosci. Model Devel., in revision*) は、本課題で開発されたモデリングアプローチの実施の可能性を証明するものであり、新たな SimpleEFT モデルが海洋シミュレーションに適用できることを示す最初の結果でもある。SimpleEFT モデルは、植物プランクトンの個体レベルの柔軟な応答（順化）と連続サイズ分布の動態の両方を含む最初のプロトタイプモデルである。一方、Chen & Smith (*J. Plankton Res. submitted*) は、新たな SimpleEFT モデルが、1) 観測データに加えて既存

の光順化モデルにもよく一致すること、そして 2)植物プランクトンの柔軟な組成と成長について異なる予測を生み出すことを明らかにした。

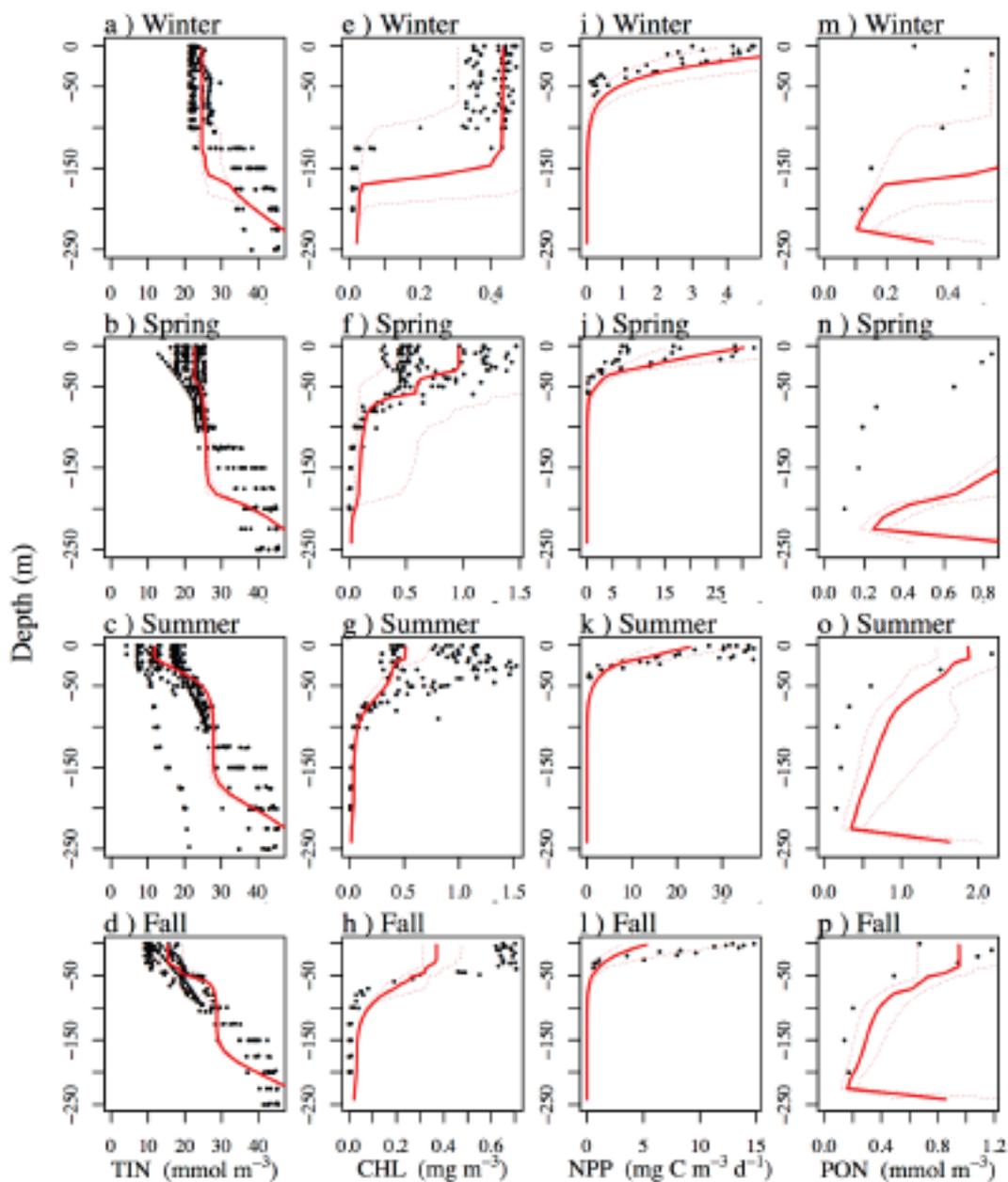


図 20. 1次元 SimpleEFT モデル (線) 及び、K2 の時系列観測データ (点) との比較

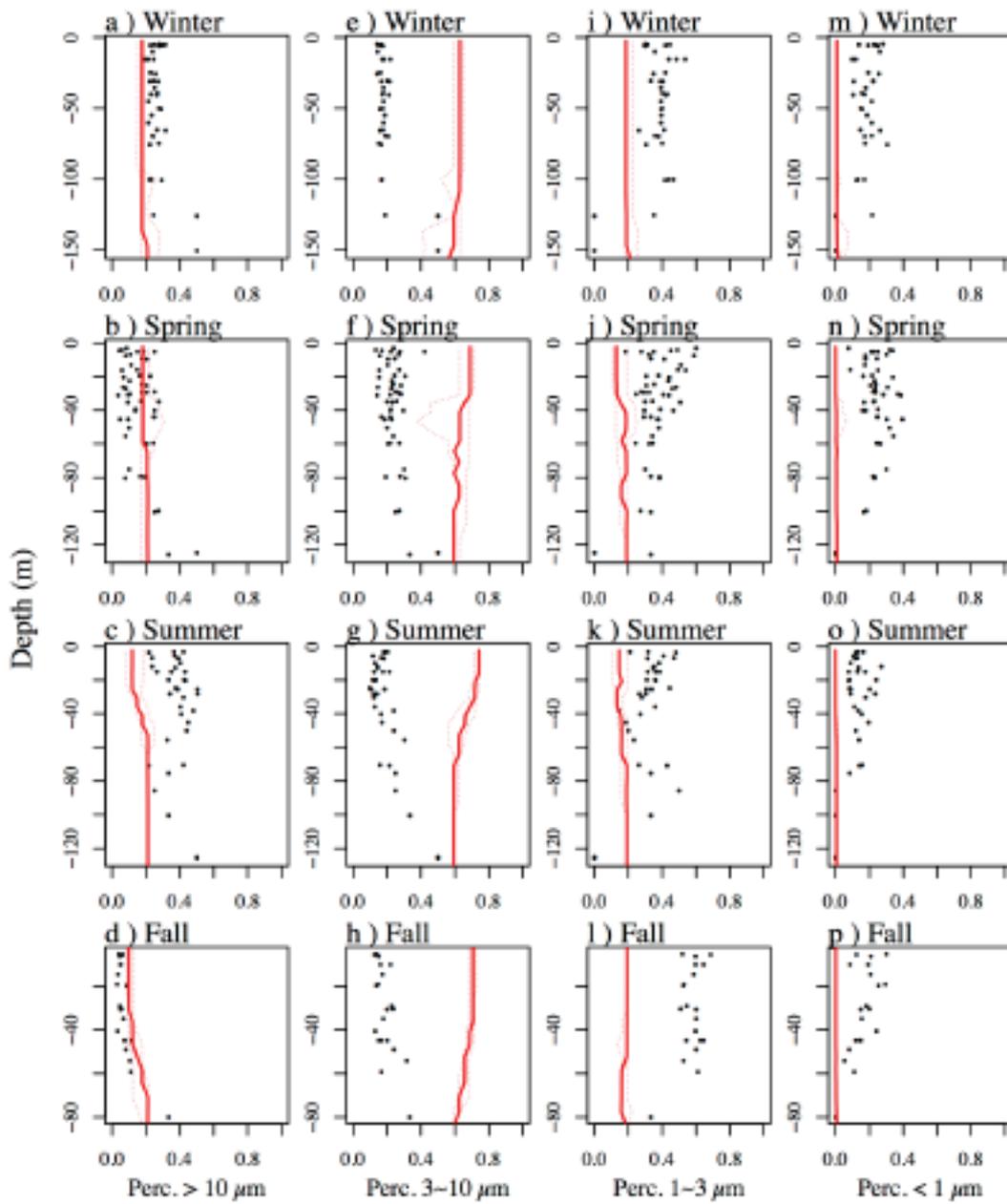


図 21. K2 における 1 次元 SimpleEFT モデル (線) および、4 群にサイズ分画されたクロフィルの鉛直プロファイル

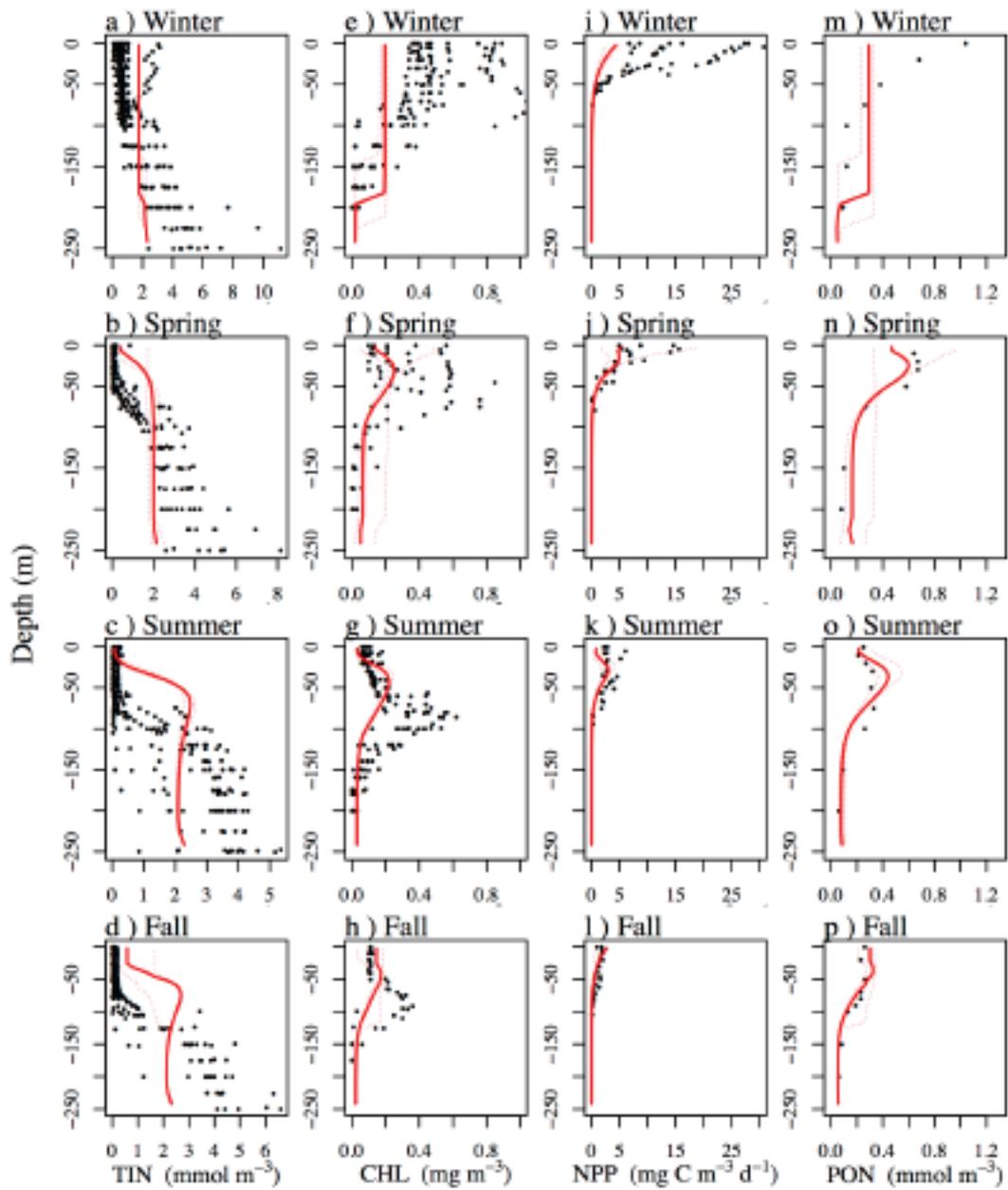


図 22. 1次元 SimpleEFT モデルの結果 (線) と亜熱帯観測点 S1 の時系列観測データ (点) との比較 (Chen and Smith, *Geoscientific Model Development*, in revision)

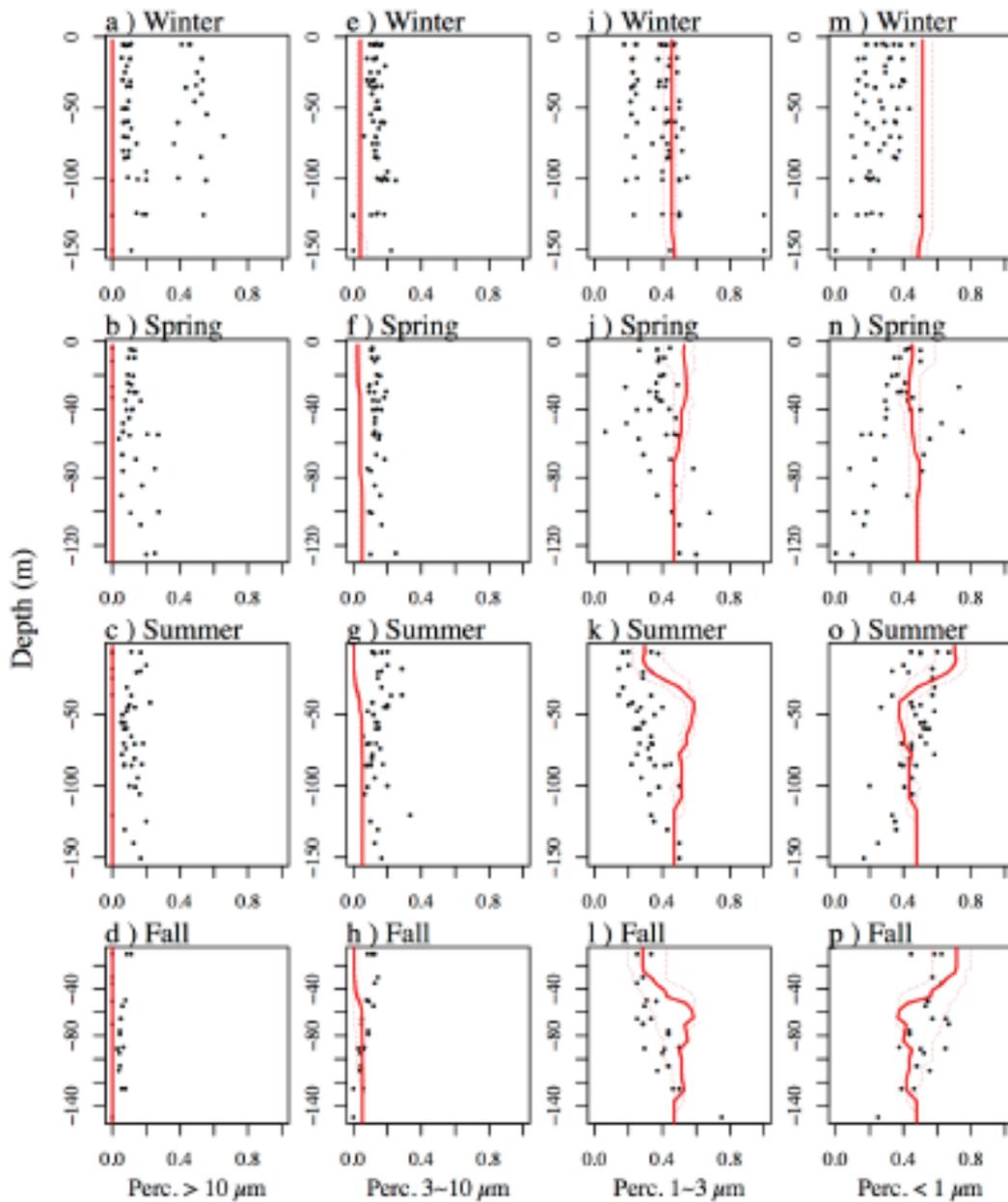


図 23. 垂熱帯観測点 S1 における、1 次元 SimpleEFT モデル (線) 及び 4 群にサイズ分画されたクロロフィルの鉛直プロファイル

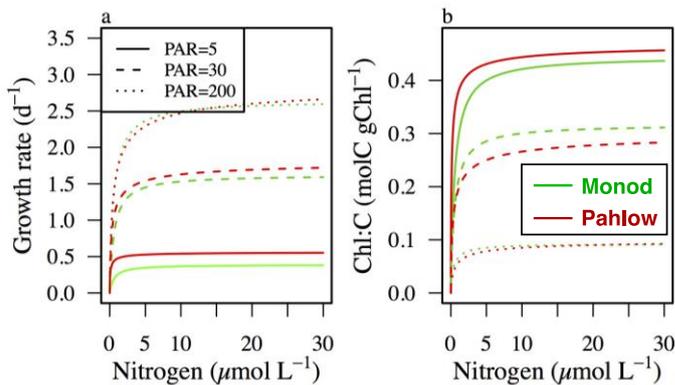


図 24. SimpleEFT モデルに用いられた Monod 式からは、FlexPFT/Pahlow モデルのより複雑な最適化に基づく式とは異なる成長応答が予測される。その理由として、後者には光と栄養塩レベルの変化に対応して細胞内資源の配分を最適化させるために、順化による成長の直接的な促進が含まれるからである

Chen & Smith (*J. Plankton Res. submitted*) では、栄養塩の供給がサイズ多様性のパターンをどのように制御し、これがどのように特異的な成長速度に関係するかを明らかにした (図 25)。これにより、SimpleEFT と PhyEFT のモデルに用いられた「動的適応」アプローチが、植物プランクトンのサイズ多様性、サイズ構造と生産量を制御するメカニズムに関する基本的な構造を深化させた (図 26)。これらの成果により、SimpleEFT モデルはこれら重要な 3 種類の生態学的因子間の動的な関係を予測する貴重なツールであることが示された。

SimpleEFT モデルは、既存のモデルと比較して、1 次元海洋シミュレーションにおいて大きく異なる結果を示すため、将来予測実験など気候変動に対する海洋生態系と栄養塩循環による対応に関して予測が大きく異なる可能性が高い。

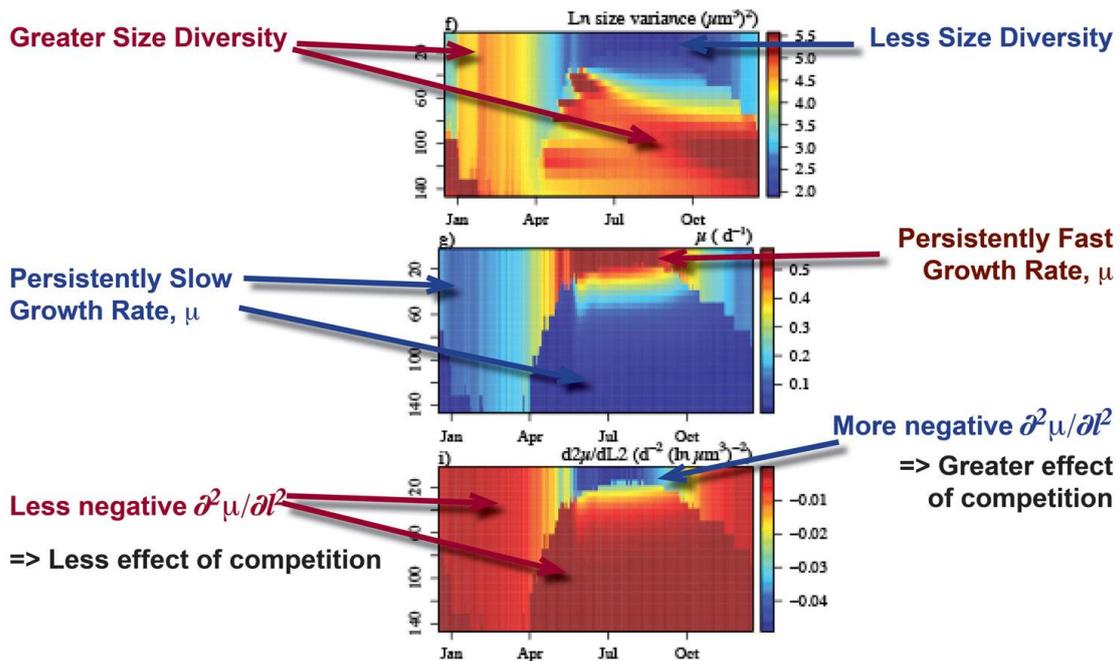


図 25. 観測点 K2 に適用された SimpleEFT にシミュレートされたサイズの変異 (サイズ多様性の測定基準)、成長速度と、サイズに対する成長速度の二次導関数の鉛直分布の季節変化。

Tridirectional interactions among the environment, diversity and productivity

$$\frac{dP}{dt} \approx P \left(\mu(l) + \frac{v}{2} \frac{d^2\mu(l)}{dl^2} \right) \Bigg|_{l=\bar{l}}$$

$$\frac{d\bar{l}}{dt} \approx v \left(\frac{d\mu(l)}{dl} \right) \Bigg|_{l=\bar{l}}$$

$$\frac{dv}{dt} \approx v^2 \left(\frac{d^2\mu(l)}{dl^2} \right) \Bigg|_{l=\bar{l}}$$

- High growth rate (productivity) leads to intense competition and less diversity (dynamic equilibrium theory; Huston 1979)
- Negative effect of diversity: existence of unproductive species reduces productivity.
- Positive effect of diversity: high diversity helps $l \rightarrow l_{optimal}$

図 26. 全植物プランクトンのバイオマス (P)、ログ平均サイズ (I) とログサイズ変異 (v) の基本的な「動的適応」方程式 (多様性維持のための TD と KTW の項は除く)。考慮される形質 (ここではログサイズ I) に対する成長速度の二次導関数 (μ) は、本質的には競合効果の指標である。サイズに基づく群集の生産量は、P に関する最上段の方程式の右側のカッコ内の項によって定量化される。環境、多様性と生産量のための 3 方向の相

相互作用

- ・ 成長速度が速い場合、競争が激しくなり多様性が低くなる(動的平衡理論、Huston 1979)。
- ・ 多様性の負の影響：非生産的なメンバーの存在による生産性の低下。
- ・ 多様性の正の影響：高い多様性は I の最適化 ($I \rightarrow I_{optimal}$) を助ける。

b) FlexPFT モデルと SimpleEFT モデルを用いた 3 次元シミュレーション研究

FlexPFT モデルを北太平洋域高解像度 (25 km程度) 3 次元モデルに結合すると共に、増田 (北大・山中課題) は FlexPFT モデルを用いて定式化した植物プランクトンの 12 のサイズクラスを用いた全球モデルに導入した。

また、SimpleEFT を、ROMS (Regional Ocean Modeling System) を用いて構築された北太平洋域の 3 次元モデル内に組み込んだ。境界 (外力) データとして、SeaWiFS による PAR、栄養塩濃度は World Ocean Atlas (WOA) を用いた。この 3 次元 SimpleEFT モデルは、北太平洋域全域の植物プランクトンの平均サイズ、サイズ多様性、バイオマスと、クロロフィルと、栄養塩のパターンのシミュレーションに適用した。

結果： FlexPFT を導入した全球モデルの結果では、従来モデルと比べ、亜表層におけるクロロフィル Maximum の再現性が向上した。さらに、モデル結果を衛星観測データ (北大 平田) と比較し、ピコ、ナノ、マイクロの植物プランクトンの表層分布において観測された特性と概ね一致した結果が得られた (図 27)。

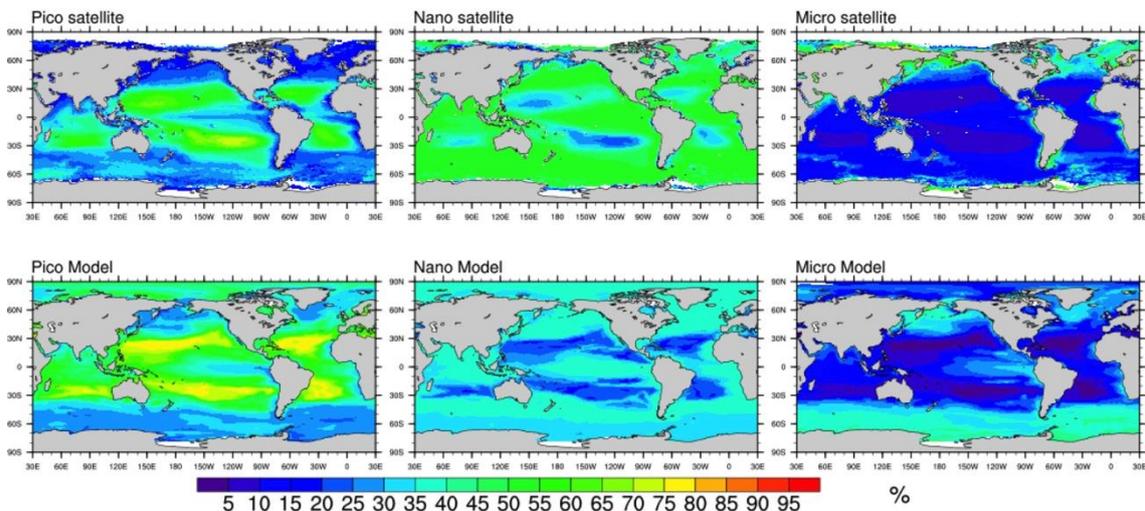


図 27. 上段：ハイパースペクトル人工衛星観測 (北大 平田) から推定された 3 クラスの植物プランクトンの各クラスにおける全クロロフィルのパーセンテージ。下段：12 サイズクラスを用いた 3 次元 FlexPFT モデルによりシミュレートされた同サイズクラス (北大 増田)。このモデル結果は、従来のモデルに比較し再現性が高い結果が得られた

3次元 SimpleEFT モデルは、海面での植物プランクトンの平均サイズとサイズ変異の分布を再現した。モデル結果についてサイズ分画したクロロフィルの観測とも比較した (図 28)。

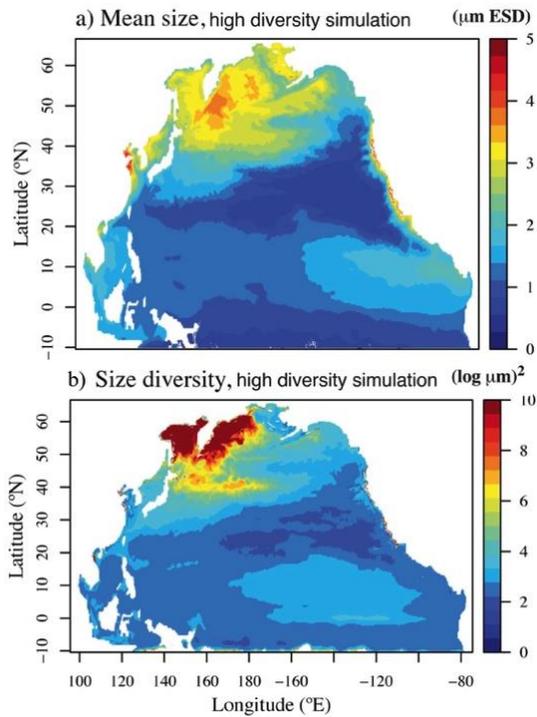


図 28. 3次元 SimpleEFT モデルによりモデル化された海面の植物プランクトンの平均サイズ (a) とサイズ多様性 (b) の分布。栄養塩が利用しやすい北部の亜寒帯海域で高く、南部の亜熱帯および熱帯では低い傾向を示した

モデルから得られたクロロフィルのサイズ分布と観測を比較すると (図 29)、実験室での実験に基づくサイズスケールを用いる場合には、高クロロフィル濃度 (すなわち最も生産性の高い海水) において、モデルはナノ植物プランクトンによる優占度を過大評価し、大型 (マクロ) サイズ画分による優占度を過小評価することが明らかになった。この結果は、近年、異なるサイズの単一種の培養実験に基づいた研究から広く報告されているように、細胞サイズに対する植物プランクトンの最大成長速度についての単一モードによるサイズスケールを用いて得られた。しかし、観測航海船上での希釈実験では、生産性の高い海域では大型 (マイクロサイズ) の珪藻 (>20 μm) の成長速度が最大であることを示している。室内実験の結果と海洋観測の間のこのような矛盾は、室内実験では海洋において重要な大型の珪藻の種が除かれていることを示唆する。これらの知見に基づき、室内実験ではなく観測航海船上での希釈実験と一致するように、最大成長速度についてのサイズスケールのパラメータ化を修正し、これによってサイズ分画したクロロフィルについて観測されたパターンに対するモデルの一致度が向上した。

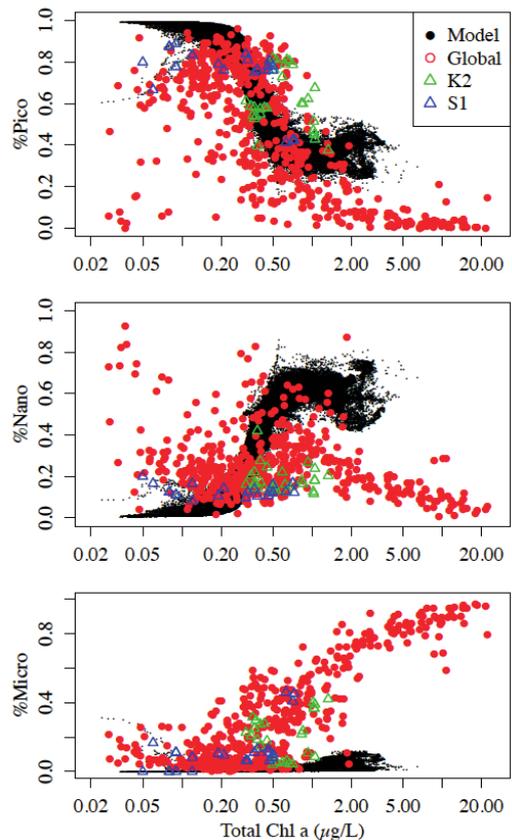


図 29. サイズ分画したクロロフィルの観測値 (全球データ (赤)、K2 (緑) と S1 (青))、及びモデルによる結果 (黒)。上から順にピコ、ナノ、マイクロ植物プランクトンを示す

多様性レベルの高い条件と低い条件でのシミュレーション実験は、サイズ多様性を維持する植物プランクトンの成長程度を制御する Trait Diffusion パラメータについて補正して行った。多様性レベルが高い場合と低い場合の群集の平均生産量（成長速度）に関する相違により、北太平洋域にわたってサイズ多様性と生産量との関係がどのように異なるかが明らかとなる（図 30）。SimpleEFT モデルは全球規模で観測された植物プランクトンのサイズ多様性と一次生産量のパターンと一致する（図 31）。

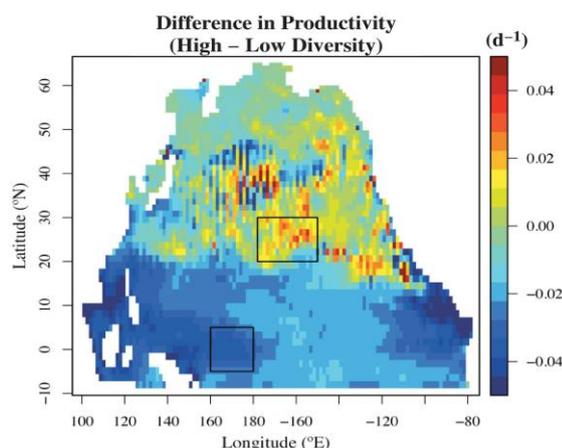


図 30. サイズ多様性が高い群集は、栄養塩供給の変動性が高い北部北太平洋域では、栄養塩供給の変動性が低い南部と比較して、生産性が高い傾向を示す。より安定した南部では、サイズ多様性の高い群集の生産性はやや低くなる。

結果の背景と意義：

SimpleEFT モデルの利点：

SimpleEFT モデルは「動的適応」方程式を用いた連続的サイズ分布を反映し（図 26）、多くのサイズクラスまたは種を不連続に解く典型的なモデルと比較して、はるかに少ない計算量で植物プランクトン群集の柔軟な生理動態と変動するサイズ組成とを表現できるという利点を有する（例えば Follows et al. 2007、Masuda et al. 2016）。形質が 1 つだけ（サイズのみ）の場合もこの利点があるが、複数の形質が考慮される場合は、この利点がさらに増大する。このような連続的モデルでは、計算量は考慮される形質の数に伴って線形に増加するが、不連続のモデルでは指数的に増加する。このモデルは、形質のサイズスケーリングと共に植物プランクトン群集をサイズとして直接表現するため、SimpleEFT モデルからの出力結果は、植物プランクトンのサイズ分布の観測と簡単に比較できる。これは、少数の理想タイプのみを表現することが多い一般的な Plankton Functional Type (PFT) モデルと比較して、高いサイズ解像度で出力結果を得られることが多い。

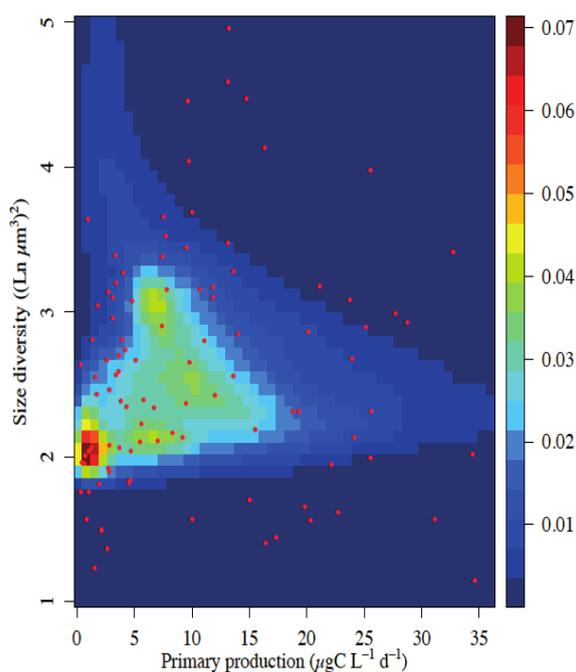


図 31. 赤い点は Emilio Marañón (Univ. Vigo) が全球観測から集めたデータ。色の contour はモデル結果の密度を示す。北太平洋のモデルのパターンは全球の観測と比較して狭いが、よく似た傾向を示している。サイズ多様性が低い場合は一次生産量とその変動性が低く、サイズ多様性が高くなると一次生産量とその変動性が高くなる傾向が見られる。

SimpleEFT モデルの欠点：植物プランクトンのサイズ分布を対数正規分布と仮定していることであり、複合モードのサイズ分布は再現されない。

実海域では複合モードのサイズ分布が観測されている場合があるが、この植物プランクトンのサイズ分布を対数正規分布と仮定したモデルはそれを表現できない。また、室内実験で得られたサイズと形質値の関数には誤差も含まれるが、このモデルではその誤差は考慮されていない。そのため、モデルではサイズと形質の関係が実際より強く表現されている。

また、SimpleEFT モデルは柔軟な生理動態が成長速度を高める効果を再現できないが（図 24）、より複雑な連続分布の PhyEFT モデルや、不連続の FlexPFT モデルによる複数のサイズクラスの計算では、このような効果を再現できている（図 27）。不連続のモデルと比較すると、SimpleEFT モデルに必要な計算量ははるかに少ないものの、モデルに必要な微分方程式はかなり複雑であり、モデル開発には高度な数学的スキルが要求される。

サイズ多様性と機能的多様性との関係：SimpleEFT モデルにおいては、広く報告されている形質スケールリング関係を用いて、植物プランクトンの形質値を直接的に細胞サイズと関連付けることが可能である。従って、群集内のより大きなサイズ多様性はより広範な形質値の範囲、すなわち、より大きな形質多様性を意味し、このような形質が生態学的な機能性を表現するとみなされることを考慮すると、サイズ多様性は機能的多様性を近似することになる。しかし、大きな懸念は、実験室培養に基づき報告されるサイズスケールリングでは小型の（ピコ）植物プランクトンが含まれていないことである。そのことにより、特にピコ植物プランクトンに関しては、サイズと形質値の関数の不確実性が大きいことである。さらに、室内実験に基づく最大成長速度のサイズスケールリングと海洋観測との間の相違（図 28）により、大型珪藻のサイズと形質値の関係も不確実であることが明らかにされている。

サイズ多様性と機能的多様性との間に仮定される関係：多くの室内実験で得られたデータを用いた最近の研究は、植物プランクトンの主要な機能的形質と細胞サイズとの関係が強いことを明らかにしており（例えば Litchman et al. *Ecol. Lett.* 2007、Edwards et al. *Limnol. Oceanogr.* 2012、Edwards et al. *Ecol. Lett.* 2013、Marañón et al. *Ecol. Lett.* 2013）、機能的多様性はサイズ多様性に比例して変動することが示唆されている。本課題で開発したモデルを含め多くのモデルは、形質のサイズスケールリングを仮定している。つまり、サイズ多様性を機能的多様性のプロキシとして見ている。しかし、我々が行ったモデル結果と海洋観測との比較研究（図 29）において、室内実験では重要な種、特に小型（ピコ）と大型（マイクロ）サイズの種を排除している可能性が高いことが明らかになった。従って、従来の研究において仮定された様に、植物プランクトンの機能的多様性のプロキシとしてサイズ多様性がどの程度有効であるかについては、まだ不確実な部分がある。サイズスケールリングの精度を高めるためには、実海域で観測される種のうち今まで培養実験されていない種についても培養実験を行う必要がある。サイズスケールリングの精度が高まれば、サイズ多様性と機能的多様性との関係をより理解することが可能となる。

c) 1次元 $\delta^{15}\text{N}$ -TLV モデル

海面付近の1次元物理モデル (Sasai et al. 2016) [9]に $\delta^{15}\text{N}$ -TLV モデルを組み込んだモデルである。このモデルは、植物プランクトンと異なる動物プランクトン分類群に関する $\delta^{15}\text{N}$ の鉛直プロファイルにおいて観測された季節的な変動性を理解することで、食物連鎖において trophic transfer にどのように影響するかを理解することを目的とする。

結果：このモデルは、硝酸塩、アンモニア、植物プランクトン及び動物プランクトンに関して観測結果に概ね一致した結果が得られている。本課題期間内に、これらのプロファイルを観測 (図4) と比較し、モデルのパラメータの値を見直す予定である。

結果の背景と意義：PhyEFT をベースとした本モデルは、植物プランクトン群集のサイズ分布と植物プランクトンの柔軟な生理動態 (順化) に対し、 $\delta^{15}\text{N}$ がどのように変化するかを検証を可能とする。

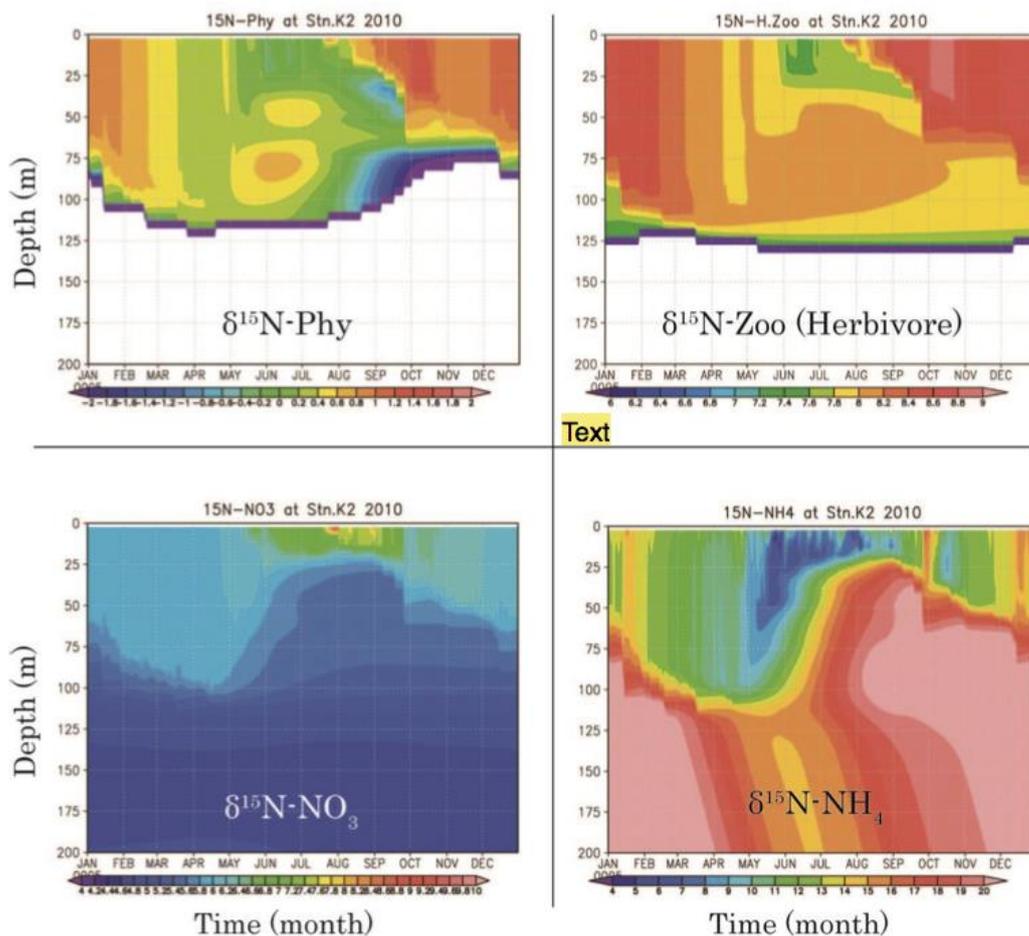


図 32: 1次元 $\delta^{15}\text{N}$ -TLV モデルを用いた K2 における季節変化。5 年間実験を行い、定常状態に達した 5 年目の結果を示す

§ 4 成果発表等

(1)原著論文発表 (国際 (欧文) 誌 17 件)

1. Esteban Acevedo-Trejos, Gunnar Brandt, Agostino Merico and S. Lan Smith, "Biogeographic patterns of phytoplankton community size structure in the oceans", *Global Ecology and Biogeography*, 22, 1060-1070, 2013 (DOI: 10.1111/geb.12071).
2. S. Lan Smith, Agostino Merico, Kai W. Wirtz, and Markus Pahlow, "Leaving Misleading Legacies Behind in Plankton Ecosystem Modelling ", *Journal of Plankton Research*, vol. 36, 1-8, 2014 (DOI: 10.1093/plankt/fbu011).
3. S. Lan Smith, A. Merico, S. Hohn, and G. Brandt, "Sizing-up nutrient uptake kinetics: combining a physiological trade-off with size-scaling of phytoplankton traits", *Marine Ecology Progress Series* (2014) 511: 33-39, DOI: 10.3354/meps10903
4. Agostino Merico, G. Brandt, S. Lan Smith, and M. Oliver. "Sustaining diversity in trait-based models of phytoplankton communities", *Frontiers in Ecology and Evolution* (2014) 2: Article 5, DOI: 10.3389/fevo.2014.00059
5. Sanae Chiba, S. D. Batten, T. Yoshiki, Y. Sasaki, K. Sasaoka, H. Sugisaki, and T. Ichikawa. "Temperature and zooplankton size structure: climate control and basin-scale comparison in the North Pacific", *Ecology and Evolution* (2014), DOI: 10.1002/ece3.1408
6. S. Lan Smith, Markus Pahlow, Agostino Merico, Esteban Acevedo-Trejos, Yoshikazu Sasai, Chisato Yoshikawa, Kosei Sasaoka, Tetsuichi Fujiki, Kazuhiko Matsumoto, Makio C. Honda. "Flexible Phytoplankton Functional Type (FlexPFT) model: Size-scaling of traits and optimal growth", *Journal of Plankton Research* (2015), DOI: 10.1093/plankt/fbv038
7. Yoshikawa, C., Abe, H., Aita, M.N., Breider, F., Kuzunuki, K., Toyoda, S., Ogawa, N.O., Suga, H., Ohkouchi, N., Danielache, S.O., Wakita, M., Honda, M.C. and Yoshida, N. (2015) Insight into nitrous oxide production processes in the western North Pacific based on a marine ecosystem isotopomer model. *Journal of Oceanography*, DOI:10.1007/s10872-015-0308-2.
8. Carmen García-Comas, Akash R. Sastri, Lin Ye, Chun-Yi Chang, Fan-Sian Lin, Min-Sian Su, Gwo-Ching Gong, Chih-hao Hsieh, "Prey size diversity hinders biomass trophic transfer and predator size diversity promotes it in planktonic communities", *Proceedings of the Royal Society B*, (2016), DOI: 10.1098/rspb.2015.2129
9. Yoshikazu Sasai, Chisato Yoshikawa, S.Lan Smith, Taketo Hoashioka, Kazuhiko Matsumoto, Masahide Wakita, Kosei Sasaoka, Makio C. Honda, "Coupled 1-D physical-biological model study of phytoplankton production at two contrasting time-series stations in the western North Pacific", *Journal of Oceanography*, (2016), DOI: 10.1007/s10872-015-0341-1
10. Chen, B., and Laws, E. A.: Is there a difference of temperature sensitivity between marine phytoplankton and heterotrophs? *Limnology and Oceanography*, Vol 62, pp. 806–817, 2017., DOI: 10.1002/lno.10462
11. Carmen García-Comas, Y.-C. Lee, C.-Y. Chang, G.-C. Gong and C.-H. Hsieh. 2016. "Comparison of copepod species-based and individual-size-based community structuring". *Journal of Plankton Research* 38 (4): 1006-1020., DOI: <https://doi.org/10.1093/plankt/fbw039>
12. Hidekatsu Yamazaki; S. Lan Smith, "Advances in plankton modeling and biodiversity evaluation", *Journal of Plankton Research*, Vol38, 4, pp. 944-94, 2016, DOI: 10.1093/plankt/fbw050
13. Esteban Acevedo-Trejos, Gunnar Brandt, S. Lan Smith, Agostino Merico, "PhytoSFDM version 1.0.0: Phytoplankton Size and Functional Diversity

- Model" *Geoscientific Model Development*, 9, pp. 4071–4085, 2016, DOI: 10.5194/gmd-9-4071-2016
14. Anupam Priyadarshi, Sandip Mandal, S. Lan Smith, and Hidekatsu Yamazaki, "Micro-scale variability enhances trophic transfer and potentially sustains biodiversity in plankton ecosystems", *Journal of Theoretical Biology* 412, pp. 86-93, 2017, DOI: 10.1016/j.jtbi.2016.10.005
 15. Sandip Mandal, Hikaru Homma, Anupam Priyadarshi, Hans Burchard, S. Lan Smith, Kai W. Wirtz, and Hidekatsu Yamazaki, "A 1D physical–biological model of the impact of highly intermittent phytoplankton distributions", *Journal of Plankton Research*, Vol38, 4, pp. 964-976, 2016, DOI: 10.1093/plankt/fbw019
 16. S. Lan Smith, Sergio M. Vallina, Agostino Merico, "Phytoplankton size-diversity mediates an emergent trade-off in ecosystem functioning for rare versus frequent disturbances", *Scientific Reports* 6, Article number: 34170, 2016, DOI: 10.1038/srep34170
 17. Bingzhang Chen, S. Lan Smith, "CITRATE 1.0: Phytoplankton continuous trait-distribution model with one-dimensional physical transport applied to the North Pacific", *Geoscientific Model Development*, 11, 1, pp. 467-495, 2018, DOI: 10.5194/gmd-11-467-2018

(2)その他の著作物(総説、書籍など)

1. Hidekatsu Yamazaki and S. Lan Smith, "Advances in plankton modeling and biodiversity evaluation", *J. Plankton Res.* (2016) 00(00): 1–2. DOI:10.1093/plankt/fbw050
2. Chen, Bingzhang, and S. Lan Smith. Modeling phytoplankton size structure and diversity using the "adaptive dynamics" approach. *月刊海洋* 49, 446-456, 2017
3. García-Comas C. Review and future perspectives of observational zooplankton functional trait studies. *月刊海洋*, 49, 0916-2011, 2017
4. Chen, Bingzhang. Functional relationship between phytoplankton growth rate and temperature. *月刊海洋* 50, 226-234, 2018

(3)国際学会発表及び主要な国内学会発表

①招待講演 (国内会議 3件、国際会議 5件)

1. Chiba S. Contrast of the lower trophic level responses to climatic forcing over the eastern and western North Pacific. PICES 2012 Annual Meeting, Hiroshima, Japan (Invited) October 12, 2012
2. S. Lan Smith. "A simple size-based model of phytoplankton communities reveals size-scaling of phytoplankton growth traits", Mini-symposium on trait-based approaches, ZMT Bremen, Germany, 2014 Nov. 11.
3. S. Lan Smith, "Introduction to Optimality-based modeling of Plankton", 東京大学大気海洋研究所共同利用研究集会 2015 年度海洋生態系モデリングシンポジウム, 東京大学大気海洋研究所, 2015 Nov. 19
4. Chen Bingzhang, "Underestimation of temperature sensitivity of marine phytoplankton growth rate: bias in ordinary least-square regressions and the importance of changes in community composition", 国立台湾大学, 2015 Dec.30
5. S. Lan Smith. "Developing an Adaptive Model for Plankton Communities in the North Pacific", DynaTrait Priority Programme Annual Meeting, Potsdam, Germany, 2016 Oct. 6.
6. S. Lan Smith. "Amazingly Dynamic and Flexible Physiology of Ocean Plankton", University of Louisiana, Lafayette, USA, 2016 Nov. 2.

7. Carmen García-Comas. “Using observational data to explore the role of functional traits on plankton community structuring and functioning”, Marine Ecosystem Modelling Symposium, Tokyo Univ. AORI, Chiba, Japan, 2016 Nov. 17.
8. S. Lan Smith, Bingzhang Chen, Sergio M. Vallina. “Trait-based Modeling Reveals How Plankton Biodiversity-Ecosystem Function (BEF) Relationships Depend on Environmental Variability” DynaTrait Priority Programme Annual Meeting, Hannover, Germany, 2017.Oct.12

②口頭発表 (国内会議 12 件、国際会議 26 件)

<国内>

1. 藤木徹一、松本和彦、三野義尚 西部北太平洋亜寒帯・亜熱帯循環域の植物プランクトン群集構造とその季節変動、2013 年度日本海洋学会春季大会 シンポジウム「気候変動による生態系を介した物質循環過程の変化とそのフィードバック」、東京、2013 年 3 月 21 日
2. 笹井義一、Lan Smith、松本和彦、藤木徹一、笹岡晃征 北西太平洋における生態系モデル開発、2013 年度日本海洋学会春季大会 シンポジウム「気候変動による生態系を介した物質循環過程の変化とそのフィードバック」、東京、2013 年 3 月 21 日
3. 野口(相田)真希、吉川知里、阿部瞳、喜多村稔、小針統、吉田尚弘 窒素安定同位体比を用いた海洋低次生態系—物質循環解析、2013 年度日本海洋学会春季大会 シンポジウム「気候変動による生態系を介した物質循環過程の変化とそのフィードバック」、東京、2013 年 3 月 21 日
4. 吉川知里、阿部瞳、野口真希、葛貫桂一、セバスチアンダニエラチェ、豊田栄、吉田尚弘、同位体分子種比を用いた西部北太平洋における N₂O 生成メカニズムの解析、日本地球惑星科学連合 2013 年大会、千葉、2013 年 5 月 12 日
5. 吉川知里、笹井義一、橋岡豪人、S. Lan Smith、松本和彦、藤木徹一、笹岡晃征、脇田昌英、本多牧生、窒素循環の季節変動(新生産、再生産)日本海洋学会 2014 年度春季大会、2014 年 3 月 30 日
6. 笹井義一、吉川知里、S. Lan Smith、松本和彦、本多牧生 西部北太平洋亜寒帯・亜熱帯循環観測点(K2S1)における基礎生産力の季節変動 2014 年度日本海洋学会秋季大会、長崎大学、2014 年 9 月 14 日
7. S. Lan Smith, “Optimality-based modeling: from theory to implementation”, 東京大学大気海洋研究所共同利用研究集会, 柏の葉キャンパス、2015 年 3 月 4 日
8. 吉川知里, 海洋生態系-同位体分子種モデルを用いた西部北太平洋における N₂O 生成プロセスの解明, 東京大学大気海洋研究所共同利用研究集会 海洋生態系モデリングの最前線:成果、連携、次世代への展開, 東京大学大気海洋研究所、千葉県柏市、2015 年 03 月 05 日
9. 吉川知里、笹井義一、本多牧生、眞壁明子、豊田栄、吉田尚弘、小川奈々子、大河内直彦, 海洋生態系—同位体分子種モデルを用いた西部北太平洋における N₂O 生成プロセスの解明、2015 年度日本地球化学会年会、2015 年 9 月 16 日
10. Chen Bingzhang, S. Lan Smith, “Optimality based models of phytoplankton size structure in the North Pacific”, 日本海洋学会 2016 春季大会, 東京大学本郷キャンパス, 2015 年 3 月 15 日
11. Carmen García-Comas, Sanae Chiba, Hiroya Sughisaki, Taketo Hashioka, S. Lan Smith, “Functional vs. Species Diversity in Subarctic & Subtropical Copepod Communities of North Pacific”, 日本海洋学会 2016 春季大会, 東京大学本郷キャンパス, 2016 年 3 月 17 日
12. S. Lan Smith, “On-going Developments and New Directions in Modelling the Diversity and Adaptive Capacity of Plankton”, 海洋物質循環・生態系モデリングの発展性の探索ワークショップ, 北海道大学, 2016 年 11 月 28 日

<国際>

1. Tetsuichi Fujiki, Kazuhiko Matsumoto, Yoshihisa Mino, Kosei Sasaoka, Masahide Wakita, Hajime Kawakami, Makio Honda and Toshiro Saino. Seasonal variations of phytoplankton composition and photosynthetic physiology in the western subarctic gyre of the North Pacific, ASLO Aquatic Sciences Meeting, New Orleans, USA, February 18, 2013
2. S. Lan Smith, James D. Annan, and Julia C. Hargreaves, Affinity: the meaningful trait-based alternative to the 'half-saturation constant', ASLO Aquatic Sciences Meeting, New Orleans, USA, February 20, 2013
3. C. Yoshikawa, Insights into the production processes of N₂O in the western north Pacific by using a marine ecosystem model including nitrogen isotopes, Symposium of nitrogen isotopes, Huchu, Tokyo, 2013 Sep. 6.
4. S. Lan Smith, Chisato Yoshikawa, and Yoshikazu Sasai, "Introduction to our on-going development of an adaptive model for plankton communities in the North Pacific", JpGU Meeting 2014, Pacifico Yokohama, Kanagawa, 2014 April 30. <http://www.jpгу.org/session/public.php#A-OS24>
5. S. Lan Smith, "A simple size-based model of phytoplankton communities reveals size-scaling of phytoplankton growth traits in terms of observed allometries", Advances in Marine Ecosystem Modelling Symposium 2014, Plymouth, UK, 2014 June 30 - July 3. <http://www.amemr.info/AMEMR%202014%20timetable%2018.06.14.pdf>
6. S. Lan Smith, C. García-Comas, "The Dao of plankton biodiversity: Can we understand the seen in terms of the un-seen?" Advances in the plankton ecosystem model and the evaluation of biodiversity, CREST International Workshop, Tokyo Univ. of Marine Science and Technology, Tokyo, 2014 Oct. 22. <http://www2.kaiyodai.ac.jp/~hide/JEDI/2014/10/21/Workshop.html>
7. Carmen García-Comas, Sanae Chiba, Hiroya Sugisaki, Taketo Hashioka, and S. Lan Smith "Latitudinal gradient of copepod diversity in the northwest Pacific and the dynamic relationship of functional diversity with species diversity ", 4th Taiwan-Japan Ecology Workshop, Hualien, Taiwan, 2014 Nov. 15 - 17.
8. Carmen García-Comas, Sanae Chiba, Hiroya Sugisaki, Taketo Hashioka, Yoshikazu Sasai, and S. Lan Smith, "Dynamic relationship of functional diversity with species diversity in copepod communities across the Oyashio-Kuroshio oceanic front, Western subarctic North Pacific", ASLO 2015 Aquatic Sciences Meeting, Granada, Spain, 2015 Feb. 22 – 27.
9. S. Lan Smith, Chisato Yoshikawa, and Yoshikazu Sasai, Chen Bingzhan, Carmen García-Comas "New Models of the Flexible Response of Plankton Ecosystems: from Theory to Practical Implementation", JpGU Meeting 2015, Makuhari Messe, Chiba, 2015 May 24.
10. S. Lan Smith, Kai Wirtz, Sandip Mandal, Hidekatsu Yamazaki, "Trait-based modeling of phytoplankton under realistic sub-scale variability" "Trait-based Approaches to Ocean Life" workshop, New Hampshire, USA, 2015 Oct. 6.
11. Carmen Garcia-Comas, Sanae Chiba, Hiroya Sughisaki, Taketo Hashioka, S. Lan Smith, "Contrasting Relationships between Functional and Species Diversity in Subarctic and Subtropical Copepod Communities across the western North Pacific" 2016 Ocean Sciences Meeting, New Orleans, USA, 2016 Feb. 26.
12. S. Lan Smith, Sergio M. Vallina, and Agostino Merico, "Modeling the Effects of Trait Diversity on Short-term Adaptive Capacity and Long-term Productivity of Phytoplankton Communities" 2016 Ocean Sciences Meeting, New Orleans, USA, 2016 Feb. 26.
13. S. Lan Smith, Sergio M. Vallina, and Agostino Merico, "Modeling the Effects of

- Trait Diversity on Short-term Adaptive Capacity and Long-term Productivity of Phytoplankton Communities” 2016 Ocean Sciences Meeting, New Orleans, USA, 2016 Feb. 26.
14. S. Lan Smith, Yoshikazu Sasai, and Bingzhang Chen, “Impact of physiological flexibility on the dynamics of phytoplankton biomass, production, and nutrient distribution in a 1-D model of the near-surface ocean” JpGU 2016 Annual Meeting, Makuhari Messe, 2016 May. 23.
 15. Chisato Yoshikawa, Yoshikazu Sasai, S. Lan Smith, Akiko Makabe, Takuro Nunoura, Masahide Wakita, Makio Honda, “Development of a marine ecosystem model including nitrite” JpGU 2016 Annual Meeting, Makuhari Messe, 2016 May. 23.
 16. Carmen Garcia-Comas, Sanae Chiba, Hiroya Sugisaki, Taketo Hashioka, S. Lan Smith, “Expanding our Knowledge on Copepod Community Structure in Subarctic and Subtropical Communities as Revealed by the Species Functional Traits” JpGU 2016 Annual Meeting, Makuhari Messe, 2016 May. 23.
 17. Yoshikawa C, Ogawa N, Chikaraishi Y, Fujiki T, Harada N, Honda M & Ohkouchi N, “Seasonal Variations in Nitrogen Isotope Ratios of Amino Acid of Settling Particles in the Western Subarctic North Pacific” Goldschmidt 2016, パシフィコ横浜, 2016 June 28.
 18. S. Lan Smith, Ki Hong Pak, “Towards Bridging Theory and Practice to Consider Biodiversity and Resilience for Ecosystem Services” ACES 2016 Annual Conference, Jacksonville, 2016 Dec. 8.
 19. S. Lan Smith, “Untangling the Contributions of Physiological Acclimation and Inter-specific Competition for Modelling Size-based Plankton Communities” CREST Workshop (via Skype), Roorkee, India, 2017 Jan. 20.
 20. Tetsuichi FUJIKI , Naomi HARADA, “Time-series observation of phytoplankton productivity in the western North Pacific: use of fast repetition rate fluorometer.” 18th POGO Annual Meeting, Plymouth, UK, 2017 Jan. 25.
 21. Chen Bingzhang, “Why primary production peaks at surface during summer in the oligotrophic open ocean?” JAMSTEC-ZMT workshop, Bremen, Germany, 2017 Feb. 15.
 22. Chen Bingzhang, S. Lan Smith, “Incorporating optimality into plankton modeling” ASLO 2017 Aquatic Sciences Meeting, Honolulu, Hawaii USA, 2017 Feb. 27.
 23. S. Lan Smith, “ UNTANGLING THE CONTRIBUTIONS OF PHYSIOLOGICAL ACCLIMATION AND INTER- SPECIFIC COMPETITION FOR MODELLING SIZE-BASED PHYTOPLANKTON COMMUNITIES” ASLO 2017 Aquatic Sciences Meeting, Honolulu, Hawaii USA, 2017 Mar. 3.
 24. Carmen Garcia-Comas, Sanae Chiba, Hiroya Sugisaki, Taketo Hashioka, S. Lan Smith, “ SPECIES-LEVEL FUNCTIONAL TRAITS AFFECT DIFFERENTLY SPECIES-RANKING IN SUBARCTIC AND SUBTROPICAL COMMUNITIES OF COPEPODS” ASLO 2017 Aquatic Sciences Meeting, Honolulu, Hawaii USA, 2017 Mar. 3.
 25. Chen Bingzhang, S. Lan Smith, “ Adaptive dynamics modeling of phytoplankton diversity in the North Western Pacific”. 10th WESTPAC International Scientific Conference, Qingdao, China, 2017 April 17.
 26. Chen Bingzhang, S. Lan Smith, “Why primary production peaks at surface during summer in the oligotrophic open ocean?”, JpGU 2017 Annual Meeting, Makuhari Messe, 2017 May 21.

③ ポスター発表 (国内会議 3件、国際会議 15件)

<国内>

1. Chen Bingzhang, S. Lan Smith, “西部北太平洋におけるフレキシブル植物プランクトンモデルの有用性(古典的な NPZD-Chl モデルとの比較から)”, 日本海洋学会 2016 年度秋季大会, 鹿児島大学, 2016 Sep. 11.
2. Yoshikazu Sasai, S. Lan Smith, “Impact of physiological flexibility of phytoplankton on modeled primary production”, 日本海洋学会 2016 年度秋季大会, 鹿児島大学, 2016 Sep. 12.
3. Chen Bingzhang, S. Lan Smith, “Effects of phenotypic plasticity on marine phytoplankton diversity”, 2016 年度 海洋生態系モデリングシンポジウム, AORI, University of Tokyo, 2016 Nov. 17.

<国際>

1. Maki N Aita, Reiichiro Ishii, Kazuaki Tadokoro, S. Lan Smith, and Eitaro Wada, Relationship between carbon and nitrogen isotope ratios for lower trophic ecosystem in marine environments, AGU Fall Meeting, San Francisco, USA, December, 2012
2. Chisato Yoshikawa, S. Lan Smith, Yoshikazu Sasai, Kosei Sasaoka, Tetsuichi Fujiki, “An ecologically flexible type model applied to two contrasting time-series stations in the western North Pacific”, International workshop on Trait-based approaches to Ocean Life, Copenhagen, Denmark, August 26, 2013
3. S. Lan Smith, Sonke Hohn, Gunnar Brandt, Agostino Merico, Chisato Yoshikawa, “Combined effects of physics and physiology explain the observed pattern of nitrate uptake kinetics in the ocean”, AGU2013 Fall Meeting, San Francisco, USA, December 13, 2013
4. Carmen García-Comas, A. R. Sastri, L. Ye, C-Y. Chang, F-S. Lin, M-S. Su, G-C. Gong, and C-h. Hsieh, “Predator and prey size diversity effect on biomass transfer efficiency in planktonic ecosystems”, Ocean Sciences Meeting 2014, Honolulu, Hawaii USA, February 27, 2014
5. S. Lan Smith, Markus Pahlow, and Chisato Yoshikawa, “How and why the size-scaling of Monod parameters for phytoplankton growth differs greatly from the scaling of Michaelis-Menten uptake parameters”, Ocean Sciences Meeting 2014, Honolulu, Hawaii USA, February 27, 2014
6. Chisato Yoshikawa, S. Lan Smith, Yoshikazu Sasai, Kosei Sasaoka, Tetsuichi Fujiki, and Agostino Merico, “New Ecologically Flexible Types approach applied to model adaptive phytoplankton communities at two contrasting time-series stations in the western N. Pacific”, Ocean Sciences Meeting 2014, Honolulu, Hawaii USA, February 27, 2014
7. Carmen García-Comas, Sanae Chiba, Hiroya Sugisaki, Taketo Hashioka, S. Lan Smith, “Exploring the variability and role of functional diversity on copepod communities of the western subarctic North Pacific”, IMBER Open Science Conference 2014, Bergen, Norway, 2014 June 23 – 27.
8. Carmen García-Comas, Sanae Chiba, Hiroya Sugisaki, Taketo Hashioka, S. Lan Smith, “Exploring the variability and role of functional diversity on copepod communities of the western subarctic North Pacific”, PICES 2014 Annual Meeting, Yeosu, Korea, 2014 Oct. 16 - 26.
9. Chen Bingzhang, Laws Edward A., “Estimating half-saturation constants of microzooplankton grazing in the sea”, Ocean Science Meeting 2016, New Orleans, USA, 2016 Feb. 25.
10. Yoshikazu Sasai, Chisato Yoshikawa, S. Lan Smith, Taketo Hashioka, Kazuhiko Matsumoto, Masahide Wakita, Kosei Sasaoka and Makio Honda, “Coupled 1-D physical-biological model study of phytoplankton production at two contrasting time-series stations in the western North Pacific”, ESSAS Annual Science

- Meeting, Yokohama World porters, 2016 Mar. 7.
11. Carmen García-Comas, Sanae Chiba, Hiroya Sugisaki, Taketo Hashioka, S. Lan Smith,, “Expanding Knowledge on Copepod Community Structure in Subarctic and Subtropical Communities as Revealed by the Species Functional Traits”, ICES/PICES 6th Zooplankton Production Symposium, Bergen, Norway, 2016 May. 12
 12. S. Lan Smith, Taketo Hashioka, Chen Bingzhang. “Untangling the effects of individual-level acclimation and inter-specific competition on the modeled dynamics of phytoplankton community size structure”, JpGU 2017 Annual Meeting, Makuhari Messe, 2017 May 21.
 13. Chen Bingzhang, S. Lan Smith, “A phytoplankton continuous trait-based model in the Northwest Pacific” 3rd Trait-based workshop, Bergen, Norway, 2017 Aug. 21.
 14. García-Comas C., S. Chiba, H. Sugisaki, T. Hashioka and S. L. Smith, “Testing the role of species-level functional traits on copepod community assembly” 3rd Trait-based workshop, Bergen, Norway, 2017 Aug. 19-23.
 15. S. Lan Smith, Taketo Hashioka, Chen Bingzhang “Untangling the effects of individual-level acclimation and inter-specific competition on the modeled dynamics of phytoplankton community size structure”, Trait-based Approaches to Ocean Life WS, Os, Norway, 2017 Aug. 21.

(4)受賞・報道等

① 受賞

RUBIO CARMEN GARCIA-COMAS , Best Poster Award, 5th Japan-Taiwan Ecology Workshop, 京都, 2016 Nov. 14

② マスコミ(新聞・TV等)報道

1. プレスリリース, 食物連鎖を底辺で支える植物プランクトンの多様性と生産力の関係を解明 —将来の水産資源量変化予測の高度化に寄与—(平成 28 年 10 月 19 日)
植物プランクトンの群集(種類やサイズ)の多様性と生産力の関係について本課題で開発したモデルから、ディスタージバンスの頻度が高くなるにつれ植物プランクトン群集の多様度が高いほど生産力が高まり、一方、頻度が低くなると、群集の多様度が低くなるにつれわずかに生産力が高くなることを明らかにした。
2. 日刊工業新聞, プランクトンの多様性・生産力 相関関係を解明(平成 28 年 10 月 27 日)
3. 日刊工業新聞 電子版, 海洋機構、プランクトンの「多様性」と「生産力」との相関関係示(平成 28 年 10 月 27 日)
4. 科学新聞, 植物プランクトンの多様性と生産力 —海洋機構などの研究グループ関係性を海洋生態系モデルで解明(平成 28 年 10 月 28 日)

(5)成果展開事例

①社会還元的な展開活動

平成 25 年から平成 28 年まで、毎年 1 回開催される「JAMSTEC 横浜研究所一般公開」において一般向けに講演を行い、本課題で行っている研究について紹介を行った。また、これらの講演内容をもとに研究プロモーションビデオ(全 4 本、英語字幕付き)を制作し、YouTube JAMSTEC Channel にて公開するほか、JAMSTEC Facebook ページにてビデオの紹介を行った。

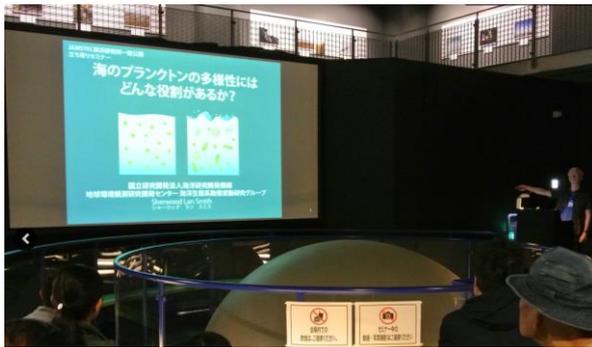


図: JAMSTEC 一般公開における公開セミナーの様子(平成 28 年 10 月 22 日)



図: YouTube JAMSTEC Channel に公開した。English subtitles added to all four videos during FY2017 for international outreach.

(<https://www.youtube.com/watch?v=LhKiIvLJM2Q&list=PL97pirzgh57PtC481VxfZOzBOHlmoijGD>)

§ 5 研究期間中の活動

5.1 主なワークショップ、シンポジウム、アウトリーチ等の活動

年月日	名称	場所	参加人数	概要
平成25年10月12日	JAMSTEC 横浜研究所 施設一般公開 2013 サイエンスカフェ	JAMSTEC 横浜研究所	50人	研究紹介
平成26年6月30日-7月3日	国際シンポジウム “Advances in Marine Ecosystem Modeling Symposium 2014”	Plymouth, UK	~200人	口頭発表 (Smith et al.)
平成26年10月11日	JAMSTEC 横浜研究所 施設一般公開 2014 立ち寄りセミナー	JAMSTEC 横浜研究所	50人	研究紹介
平成26年10月21-23日	JST/CREST 国際ワークショップ “Advances in the plankton ecosystem model and the evaluation of biodiversity”	東京海洋大学 落水会館(10月21-22日) 東京海洋大学 9号館 109教室 (10月23日)	100人	学術交流
平成26年11月11日	Mini-symposium on trait-based approaches to ocean life (招待発表)	ZMT Research Centre, Bremen, Germany	30人	口頭発表 (Smith et al.)
平成27年10月5日-8日	Trait-based approaches to ocean life 2nd international workshop	New Hampshire, USA	100人	口頭発表 (Smith et al.)
平成27年11月7日	JAMSTEC 横浜研究所 施設一般公開 2014 立ち寄りセミナー	JAMSTEC 横浜研究所	50人	研究紹介
平成27年11月19日	モデリングシンポジウム	東京大学大気海洋研究所	50人	学生を対象とした特別講義 (Smith et al.)
平成28年10月22日	JAMSTEC 一般公開立ち寄りセミナー	JAMSTEC 横浜研究所	50人	研究内容紹介
平成29年2月15日-17日	JAMSTEC-ZMT Workshop	Leibniz Center for Tropical Marine Research (ZMT)	55人	学術交流

§6 最後に

開発したモデルは、プランクトンの柔軟な応答（クロロフィルと元素組成比の動態）を理解するという点において、学術的に貢献することができたと考えている。FlexPFTモデルを用いた数値実験では、植物プランクトンの柔軟な応答がプランクトンの生物多様性を維持する役割を明らかにした。植物プランクトンの柔軟な応答を表現する技術として、FlexPFTは国際誌において良い論評を得ることができた。また、植物プランクトンの連続的サイズ分布に基づいたモデル（PhyEFT, Simple-Cont, SimpleEFT）とKTW仮説に基づいた動物プランクトンモデルを開発し、それらを用いた数値実験からサイズ多様性と生産性の関係を明らかにした。

一方で、サイズ多様性と機能的多様性の関係は十分に明らかにされていない。これは、室内実験および観測データに基づいた動植物プランクトンのサイズと形質の関係については、未だ不確実な点が見られるためである。これについて、本課題で行った観測とデータ解析により、室内実験に基づいたサイズスケーリングと海洋観測で得られた結果の矛盾点を同定した。そして、これらの関係を明らかにするためには、さらなる室内実験が必要であることを国際誌などで論じた。本課題内において気候変動に関する数値実験などは実施できなかったが、植物プランクトンの適応およびサイズの多様性が気候変動に対してどのように応答するのか等、今後の研究展開が期待される。