

水質と沿岸海洋生態系のモデル

Water Quality and Coastal Ecosystem Model

中田喜三郎

Nakata Kisaburo

1.序論

生態学の中の一つの研究方法として、自然界は様々な無数の小さな過程から構成され、その一つ一つを詳しく測定して、それを積み上げていけば自然の仕組みが理解できるという還元主義的な流れがある。現在では各過程に関する情報は多くの文献の中に見いだすことができる。しかしこれらを見ても、我々は自然界での各過程の役割を直感的に理解することは難しい。この問題を解決する手段として導入されたのが、ここで扱う数値モデルである。数値モデルは無数の小さな過程や過程間の相互作用等を考慮して、ある仮説の下で自然界の仕組みを総合的に解析できる手段を提供してくれる。しかし、強調しておきたいことはあくまでも還元主義的な方法によっていることである。

話を海洋における生態系モデルに移していく。

歴史的には、海洋における生態系モデル開発の目的は、低次栄養段階、すなわち植物プランクトンによる一次生産をめぐる問題の解明に焦点が当てられてきた。即ち全ての海洋における生産の基礎となる過程である。研究はまずFleming (1939)に始まる。彼はイギリス海峡における植物プランクトンの季節変化を次のような簡単な微分方程式を用いて調べた：

$$\frac{dP}{dt} = P [a - (b + ct)]$$

つまり植物プランクトンの季節変化は、生物量(P)、一定の増殖速度(a)、初期値(b)、適當な捕食速度(ct)の和で表せるというものである。ここで(c)の項がないとするとFlemingの式は有名なLotka-Volterraの式となる。つまり個体数(N)の変化は出生と死亡の速度の関数で表現できる、すなわち；

$$\frac{dN}{dt} = N [b - d]$$

以後海洋における植物プランクトンのモデルは二つの方向で展開されていくことになった。これを要約すると表1のように分けられる：

表1. 一次生産モデル

$\frac{\partial B}{\partial t}$ モデル	$\frac{\partial B}{\partial z}$ モデル
Fleming (1939)	Sverdrup, Johnson and Fleming (1942)
Riley (1946)	Riley, Stommel and Bumpus(1949)
Riley, Stommel and Bumpus(1949)	Sverdrup (1953)
Kierstad and Slobodkin(1953)	Talling (1957)
Steele(1958)	Steele(1962)
Cushing (1959)	Vollenweider(1965)
Strickland (1960)	
Patten (1963)	
Nielsen (1967)	

表1の左側はプランクトン動態の時間発展を記述するのに対し、右側はプランクトン現存量の深さ方向の分布形成に着目したモデルとなっている。

Riley et al.(1949)は北西太平洋モデルを研究し、観測結果を良く説明する結果を出しているが、注目すべき点は一次生産のうちのかなりの部分が摂食されないままにデトリタス食物網に入していくことを指摘した点である。しかしこれ以降のモデルはSteele(1974)の北海モデルに代表されるように、デトリタスが無視されており、全ての一次生産者は一次消費者に直接摂食されてしまうとされてきた。Riley等は明かに、デトリタスが海洋の食物網の中では重要なのかもしれないということに気がついており、その後25年間以上も他のモデルが考慮しなかったことを考えると、その時点での彼らは非常に先駆的であったことになる。

一方鉛直1次元モデルについての代表的な仕事はSverdrup(1953)であり、彼は補償深度の概念を導入した。彼はいくつかの仮定をもとにしているが、補償深度での光強度は総生産速度に対する呼吸速度の比で決定されることを示している。つまりその深さでは光合成速度と呼吸速度が等しくなる。

1970年代に入って、Steele(1974)の北海の生態系モデルが出版され、本格的に計算機を用いた生態系数値モデル研究が行われるようになった。しかし彼のモデルはまだいわゆる0次モデルと呼ばれるもので、北海を一つのボックスとして考え、生態系モデルの中の状態変数を植物プランクトン、動物プランクトン、栄養塩の3つに集約している。そしてこれらの状態変数の時間発展を解析したものである。しかし前述したようにデトリタスは考慮されていない。

その後Walsh(1975)は生態系モデルをペルー沖の沿岸湧昇域に適用し、状態変数として栄養塩としては硝酸塩、アンモニウム、珪酸塩、リン酸塩、そして植物プランクトン、動物プランクトン、デトリタスを考えた。また彼らのモデルの特徴はこれに高次栄養段階のアンチョビーを導入したことである。彼らのモデルのもう一つの特徴は、どのようにして計算されたかはわからないが、岸沖方向と水深方向の2次元の流動、即ち沿岸湧昇の場を与えて、この流れの場を用いて、生態系モデルを走らせたことである。ここで始めて流体力学一生態系の結合モデルの概念が作られ、生態系の状態変数の分布は基本的には拡散方程式で記述されるとされた。

更にWroblewskii(1978)は沿岸湧昇の場を流体力学モデルを用いて(すなわち風によって駆動された湧昇流)計算し、これに生態系モデルの状態変数を結合させて湧昇域の生態系構造を解析した。モデルはWalshと同じ2次元の断面モデルである。

同じ年にKremer and Nixon (1978)によって沿岸生態系モデルの総合的な研究が出版された。このモデルはアメリカ、ロードアイランド州ナラガンセット湾を対象にしている。このモデルには干潟が扱われていないため、一次生産は浮遊系に限られている。湾は空間的にはいくつかのボックスで表現され、ボックス間の物質交換、すなわち、プランクトンや栄養塩の輸送が流体力学モデルを基に計算されている。彼らのモデルの特徴は植物プランクトン、動物プランクトン、栄養塩をめぐる地球生物化学的な過程が詳細に考慮され、定式化され、モデルに具現化されていることにある。しかし、底生系については指定された値が与えられており、底生系-浮遊系の相互作用は解析できない。彼らの関心は浮遊系にあったので、デトリタスについてはここでは詳しくふれられていない。また高次の栄養段階になる魚やクラゲによる動物プランクトンの摂食についても季節的な強制関数として与えられている。現在の浮遊生態系モデルは彼らの著書が古典となっている。しかし、底生系の記述に加えて、最近のトピックスである、微生物食物網(Microbial-loop)については全く触れられていないのは時代を考えれば当然のことである。

生態系モデルの次の発展はBaretta and Ruardij (1988)の中で見いだすことができる。彼らの著書はオランダ、エムスエスチャリーの生態系についてのモデル化に関する研究の集大成である。この中で注目すべき点は、浮遊系では微生物食物網を導入、更に底生系の詳細な記述と定式化、モデルへの具現化である。ここにきて始めて、十分ではないが浮遊系と底生系の結合したいわゆる包括的な生態系モデルが指向され始めたことである。このモデルは炭素循環しか扱っていないので、栄養塩に関する浮遊系と底生系の結合についてはこの中では見られない。しかしこの結合は彼らの研究を引き継いだERSEM-II(Baretta, 1996)の中でより具体化されてきている。しかし、流動場についてはボックスモデルが基本となっている。

我が国においては、1978年に三河湾を対象とした生態系モデルが開発されたが、このモデルは最初から流体力学一生態系モデルの結合の形で研究され、流動場としては内湾の水平2次元モデルがつかわれ、そ

こに植物プランクトン、動物プランクトン、栄養塩、デトリタスが状態変数である生態系モデルが結合された。この結果はKishi,Nakata and Ishikawa(1981)にまとめられた。これは世界的に見ても最初に行われたものである。このモデルの特徴は、極めて日本のである。即ち開発当初から環境アセスメントを想定したモデル開発であったことである。従って開発による流動場の変化、更には生態系の変化を評価することが主たる目的であった。更にこのモデルは水質解析にも使えることが明かにされた(Nakata and Kishi, 1983)。これらの結果を拡張してモデルの3次元化が図られ、最終的に3次元流体力学－生態系結合モデルが開発された(Nakata et al., 1983)。この時点では我々の研究は技術的には世界にさきがけていたといえるが、これ以降の進展がなかった。これはデータの集積がないことが大きな原因である。即ち、生物モデルを動かしたくとも、生物に関するデータがほとんどなかった。最近はクロロフィル分布のデータは比較的揃ってきたが、この当時は全くない状況であった。これはCODを環境基準として採用した影響であろう。国や地方自治体の環境担当者の関心事はCOD濃度であり、それ以外は関心がなかった。CODの内部生産が問題になり、これが植物プランクトン生産と密接に関係していることがわかって、クロロフィルの分析が行われるようになったわけである。我々は当初からこのことは指摘してきたのであるが、認識が一般的になるのに10年を費やしてしまったことになる。いずれにせよ、内湾の水質の解析に生態系モデルが不可欠であるという認識は、現在では当たり前にならっている。

水中の浮遊生物の多くは力学的に受動的であり、流れに左右されて輸送されたり、乱れによって拡散されたり、その分布は流体力学過程に大きく左右されている。また植物プランクトンの増殖に必要な栄養塩の供給も3次元的な流体力学の場、拡散混合過程に大きく支配されている。したがって、ある時空間スケールで考えると、流体力学過程は生態系に大きく影響を与えており、この双方の系の相互作用を定式化するような新しい体系が必要となる。生態一流体力学(Ecohydrodynamics)という概念が作られたのはこの相互作用を強調するためである。

2 生態系モデルの定式化

2.1 概要

沿岸生態系モデル、特に低次栄養段階を対象としたモデルは図1に示したように集約することができる。即ち生産者として植物プランクトン、消費者として動物プランクトン、バクテリア、資源としての栄養塩、そして

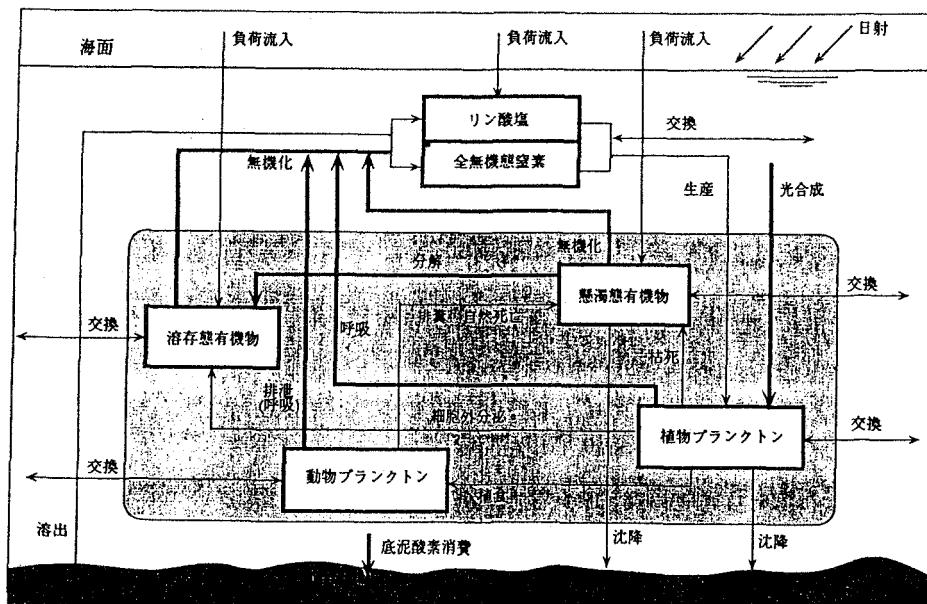


図1. 生態系モデルの概念図

デトリタスや溶存有機物である。このモデル構成が現在最も簡単なもので、場合によっては植物プランクトンについては珪藻、鞭毛藻、あるいはビコプランクトンを区別したり、動物については微小動物プランクトン、メソ動物プランクトン、従属栄養型鞭毛虫といったように細部にわたってモデル化することが必要になってくる。また溶存有機物も易分解部と難分解部に分けて考える必要がある場合もある。これらの詳細な過程についてはここでは触れないで、もっとも単純な生態系モデルについてここでは触れていくことにする。

前述したようにこれら生態系モデルの状態変数の変化には流れや乱流拡散による物質輸送プロセスも強く関与する。従って生態系モデルの状態変数(B)は基本的には次のような拡散方程式で記述できると仮定する：

$$\frac{\partial B}{\partial T} + U \cdot \nabla_h B + W \frac{\partial B}{\partial Z} = D_h \nabla_h^2 B + D_w \frac{\partial^2 B}{\partial Z^2} + (\frac{dB}{dt})^*$$

ここで、Bは生態系要素の現存量、U,Wは流れの水平、鉛直成分、D_h, D_wは水平、鉛直渦拡散係数、そして (dB/dt)* は生物化学過程による現存量 B の時間変化を表わす。以下、本章ではモデルの生物過程の定式化について述べることにする。図1で示されたモデルの状態変数とモデルで使用している単位系について表2に示した。

表2. 海洋生態系モデルのコンパートメント

記号	定義	単位
P	植物プランクトン(炭素生物量)	mg/m ³
Z	動物プランクトン(炭素生物量)	mg/m ³
BAC	バクテリア(炭素生物量)	mg/m ³
POC	デトリタス態有機炭素	mg/m ³
DOC	易分解性溶存態有機炭素	mg/m ³
SQN	植物プランクトンの窒素クオータ	μmol/l
SQP	植物プランクトンのリンクオータ	μmol/l
NH4	アンモニア態窒素	μmol/l
NO2	亜硝酸態窒素	μmol/l
NO3	硝酸態窒素	μmol/l
PO4	リン酸態リン	μmol/l
DO	溶存酸素	mg/l

ここでは生態系モデルの定式化の例として植物プランクトンにかかる過程について紹介をする。他の過程については中田(1995)を参照されたい。

2.2 植物プランクトン

植物プランクトンコンパートメントに対しては複数の群集(グループ)を定義し、それぞれ異なる栄養組成や温度、光、栄養塩への応答様式が与えらるるように設計すると便利である。N_p種のグループについて i グループの炭素生物量を A_{pi} (mgC/m³) とすると、その時間変化は次のように表わされる；

$$\frac{dA_{pi}}{dt} = \text{光合成による増殖} - \text{細胞外分泌} - \text{呼吸}$$

B1

B3

B5

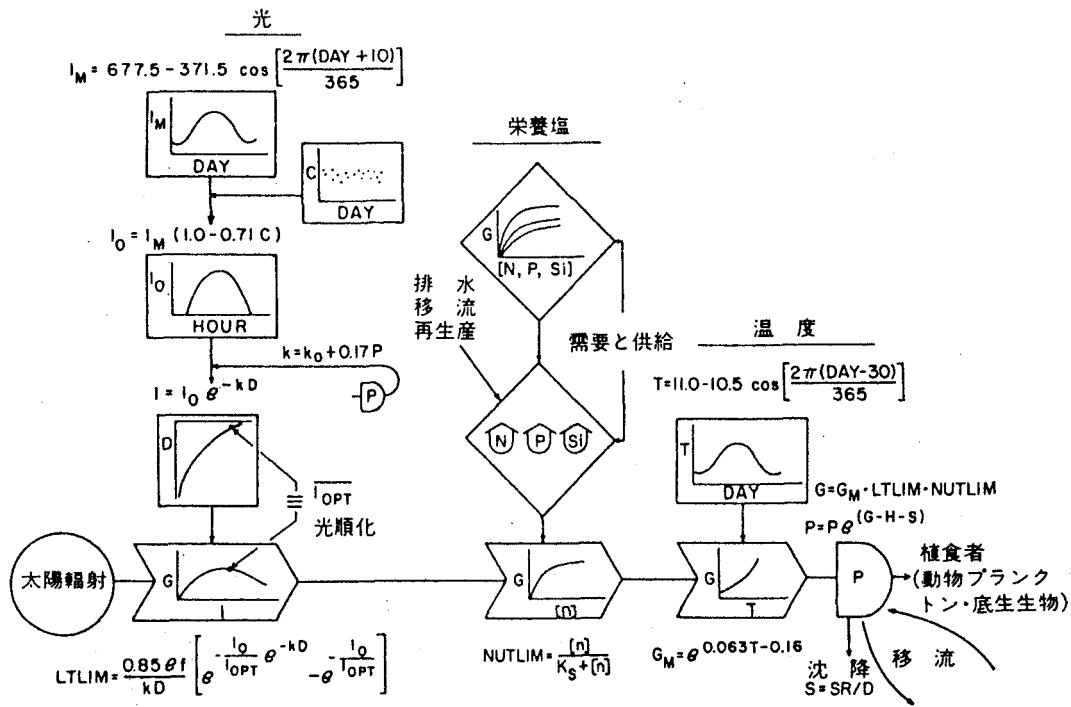


図2. 植物プランクトンの増殖を計算するフローダイアグラム

の関係があるから、Eppley が得た温度応答曲線は、

$$v_1 = 0.59 \exp(0.0633 T) \quad (4)$$

となる。この成長応答の生理学的 Q10 は 1.88 である。このモデルでも (4) 式を一般化して、

$$v_1 = v_1(T) = \alpha_1 \cdot \exp(\beta_1 \cdot T) \quad (5)$$

と表わした。ここで、 α_1 は 0°C における最大成長速度 (day^{-1})、 β_1 は温度係数 ($^\circ\text{C}^{-1}$)、 $\beta_1 = \ln Q_{10} / 10$ である。

(2) 光-光合成応答

光の強さに対する植物プランクトンの光合成応答を適当な式で近似する試みは数多く行われている。最大光合成速度で規格化された光合成速度 μ_2 と光強度 I との関係 (光合成-光曲線) を表わす最も簡単な表現は、次の双曲線の式である；

$$\mu_2 = \frac{I}{a + I}$$

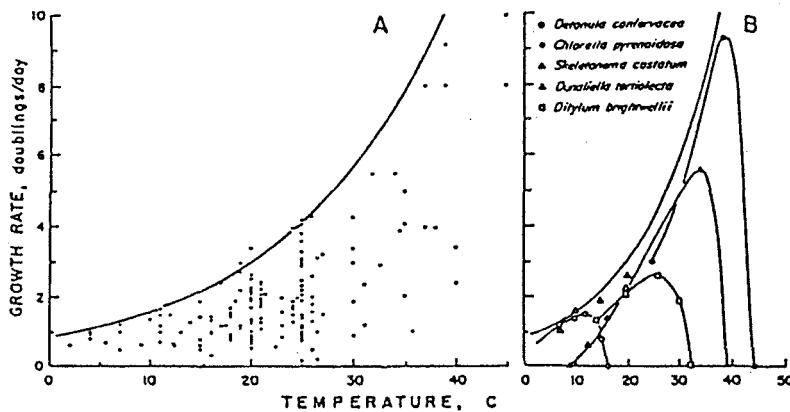


図3 溫度に対する植物プランクトンの成長応答 (Eppley, 1972)

この式は酵素反応でよく使われる Michaelis - Menten の式に類似するものであり、光強度の増加とともに μ_2 は双曲線的に増加し、最大値 1 に近づく。強光条件下では光合成はしばしば阻害されるが、この式では阻害の効果が表わされていない。この問題を解決するために、Steele (1962) は次のような表現を提案した；

$$\mu_2 = \alpha I \cdot \exp(1 - \alpha I) \quad (6)$$

ここで、 α は定数である。(6)式では光強度 I が $1/\alpha$ に等しくなったとき μ_2 は最大となり、それ以上の光では減少に向かう。この意味で $1/\alpha$ を光合成の最適光量 I_{opt} と呼ぶことができる。こうして(6)式は、

$$\mu_2 = \frac{I}{I_{opt}} \cdot \exp\left(1 - \frac{I}{I_{opt}}\right) \quad (7)$$

と表わされる。強光阻害を伴う光合成-光応答のすべてを (7)式で近似するのは困難なため、異なる 2 つの定数を導入して観測に合うようにした表現や、別により複雑な表現も提案されている。複雑な式はある型の光合成-光曲線をよく近似するが、深さ方向への積分が解析的には求められずコンピュータを使った手間のかかる数値計算が必要という点で、必ずしも実用的とはいえない難い。このモデルでも Steele の式 (7) を採用した。

水中での光強度は濁りによって減衰する。この機構はよく知られた次の Lambert - Beer の法則に従う；

$$I_z = I_0 \cdot \exp(-k \cdot z)$$

ここで、 I_z は水深 z における光強度、 I_0 は水面での光強度、また k は光の消散係数である。この関係を (7) 式へ代入すれば、任意の水深における比光合成速度が決められる。モデルでは全水柱を通じての μ_2 の平均値や、ある水深層内での平均的な μ_2 の値を問題にするから、(7) 式を水深方向に積分する操作が必要である。この積分は解析的に求められ、水深 Z_1 から Z_2 ($Z_1 < Z_2$) までの平均値は次のようになる；

$$\begin{aligned}\bar{\mu}_2 &= \frac{1}{Z_2 - Z_1} \int_{Z_1}^{Z_2} \frac{I_0}{I_{opt}} e^{-kz} \exp \left\{ 1 - \frac{I_0}{I_{opt}} e^{-kz} \right\} dz \\ &= \frac{1}{k(Z_2 - Z_1)} \left[\exp \left\{ 1 - \frac{I_0}{I_{opt}} e^{-kZ_2} \right\} - \exp \left\{ 1 - \frac{I_0}{I_{opt}} e^{-kZ_1} \right\} \right]\end{aligned}\quad (8)$$

光合成の日変化は水面の光強度 I_0 の変化に従っている。一般に水面での太陽光強度の日変化は経験式で近似できることが知られており、生嶋(1967)は晴天日に適用できるものとして次式を提案した；

$$I_0 = I_0(t) = I_{max} \cdot \sin^3 \left(\frac{\pi}{DL} \cdot t \right) \quad (9)$$

ここで、 I_{max} は太陽高度が最高になったときの水面最強光強度（最強日射量）、また DL は日出から日入までの日長である。このモデルでも (9) 式を採用した。

(3) セルクオータによる成長の制限

光合成速度 μ は光の制限を受けるばかりでなく、植物プランクトンの細胞内に蓄積された栄養素（セルクオータ）の量からも制限されることが知られている。Droop(1970)はこの機構を、

$$\mu = \mu_{max} \cdot (1 - \frac{Q_0}{Q})$$

と表現した。ここで、 μ_{max} は最大光合成速度、Q はセルクオータ、そして Q_0 は成長の維持にとって最低限必要なクオータ（基礎クオータ）である。このモデルでは窒素とリンの 2 種の栄養素を考慮しており、セルクオータに関しても窒素クオータ (QN) とリンクオータ (QP) の 2 種類を変数として予測する。これらの栄養素による成長制限に関してここでは Liebig の最小律の考えに基づき、窒素とリンの制限のうち小さい方を選ぶ定式化を採用した。すなわち、

$$\mu = \mu_{max} \cdot \min \left\{ 1 - \frac{QN_0}{QN}, 1 - \frac{QP_0}{QP} \right\} \quad (10)$$

ここで、基礎クオータ QN_0 と QP_0 は細胞組織中の N と P、また QN と QP は細胞内の N, P の総量。細胞組織中の N と P の量は、体組成比 $C : N : P$ に基づき炭素量単位の植物プランクトン生物量 A_P (mgC/m^3) から次のように求められる；

$$QN_0 = [N : C]_{P'} A_P, \quad QP_0 = [P : C]_{P'} A_P \quad (11)$$

ここで、 $[N : C]_P$, $[P : C]_P$ はそれぞれ植物プランクトン細胞中の全炭素量に対する細胞組織内の窒素およびリンクオータの比 ($C/N, C/P$ 比の逆数)。

基礎クオータ以外の部分を、窒素、リンそれぞれ記号 SQN , SQP で表わすと、

$$QN = SQN + QN_0, \quad QP = SQP + QP_0 \quad (12)$$

(11) 式と (12) 式の関係を (10) 式へ代入すると、

$$\mu = \mu_{max} \cdot \min \left\{ \frac{SQN}{SQN + [N : C]_{P'} A_P}, \frac{SQP}{SQP + [P : C]_{P'} A_P} \right\}$$

このモデルでは、 μ_{max} の制限項を関数記法 $\mu_1(A_P, SQN, SQP)$ で表わしている。こうして、

$$\mu_1(A_p, SQN, SQP) = \min \left\{ \frac{SQN}{SQN + [N:C]_{P'} A_p}, \frac{SQP}{SQP + [P:C]_{P'} A_p} \right\} \quad (13)$$

なお、ここでは植物プランクトン成長の栄養素制限をセルクオータの考えに基づいて定式化したが、より単純なモデルは次のような Monod 型の栄養塩制限（双曲線応答）を仮定するものである；

$$\mu_1(N, P) = \min \left\{ \frac{N}{K_N + N}, \frac{P}{K_P + P} \right\}$$

ここで、N, P は無機態の窒素およびリン（栄養塩）濃度、また K_N, K_P は窒素およびリン摂取の半飽和定数。この式は植物プランクトンの成長と栄養塩摂取のプロセスを同一視するモデルを示している。

(4) 細胞外分泌

植物プランクトンの細胞からは、光合成により固定された栄養素の一部が溶存有機物の形態で外部に排出される。この現象は細胞外分泌（extracellular release）、あるいは排泄（excretion）、浸出（exudation）などと呼ばれている。Eppley と Sloan (1965) は、正常な細胞における分泌量が一般に固定された全炭素量の 15 % かそれ以下であることを示した。この比率に関しては Watt (1965) による詳しい研究があり、室内実験を通じて分泌量が細胞中のクロロフィル a 量の影響を受ける事実を示し、次のような関係を報告した；

$$\ln (\% \beta) = \ln 13.5 - 0.00201 Chla$$

このモデルでも同じ表現を採用して、

$$\mu_3(A_p) = \beta_{ex} \cdot \exp \left\{ -\gamma_{ex} [Chla : C] \cdot A_p \right\} \quad (14)$$

と表わすことにする。ここで、 β_{ex} は Chl-a 量に依存しない細胞分泌割合（%）、 γ_{ex} は Chl-a 依存性を表わす比例定数 ($mgChla/m^3$)⁻¹、 A_p は植物プランクトンの炭素生物量、[Chla : C] は Chl-a/C 比を表わす。

(5) 呼吸

植物プランクトンの光合成生産物の一部は呼吸により消費される。この呼吸は細胞の体積や生物量よりもむしろ細胞の表面積と密接に関係しているらしい。しかし詳細なメカニズムについては明らかでないで、このモデルでも多くの生態系モデルにみられる指數関数型の温度応答（例えば Di Toro ら、1971）のスキームを採用した。群集の呼吸速度 v_3 (day^{-1}) は、

$$v_3(T) = \alpha_2 \cdot \exp(\beta_2 T) \quad (15)$$

と表わされる。ここで、 α_2 は $0^\circ C$ における呼吸速度 (day^{-1})、 β_2 は温度係数 ($^\circ C^{-1}$, $\ln Q_{10}/10$) である。参考として、図 3.2 には Jørgensen (1979) が編集したデータを基に描いた植物プランクトンの呼吸速度の温度応答を示す。

(6) 枯死

枯死は本来、細胞の老朽化による植物プランクトン生物量の減衰過程を示すが、ここではより広義に、高次栄養段階による摂食等の種々の要因を総合した不確定パラメータと位置付けている。この消失過程に対しモデルでは次のような放物型の表現を採用した；

$$B_6 = m \cdot A_p^2 \quad (16)$$

ここで、 m は定数 ($(\text{mgC}/\text{m}^3)^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$) である。ただし放物表現についての明白な根拠はなく、生物量の一次式で表わす方法に比べ植物プランクトンコンパートメントの計算安定性が確保しやすいという経験的な理由で選んだものである。

(7) 植物プランクトンのセルクオータ

セルクオータの動力学は次のように表わされる。なお、式中 SQN は窒素クオータ、 SQP はリンクオータ (いずれも単位は $\mu\text{M/l}$) を表わす。

[窒素クオータ]

$$\begin{aligned} \frac{d(SQN)}{dt} &= \text{無機態窒素の摂取} - \text{増殖による利用} - \text{植食} - \text{枯死解離} - \text{沈降} \\ &= B_2^N - [N:C]_{P'} B_1 - (B_4 + B_6) \cdot \frac{SQN}{A_P} - w_{P'} \frac{\partial}{\partial z} (SQN) \end{aligned} \quad (17)$$

[リンクオータ]

$$\begin{aligned} \frac{d(SQP)}{dt} &= \text{無機態リンの摂取} - \text{増殖による利用} - \text{植食} - \text{枯死解離} - \text{沈降} \\ &= B_2^P - [P:C]_{P'} B_1 - (B_4 + B_6) \cdot \frac{SQP}{A_P} - w_{P'} \frac{\partial}{\partial z} (SQP) \end{aligned} \quad (18)$$

ここで、

$$\begin{aligned} B_2^N &= \mu_4 (NH_4, NO_3) \cdot [N:C]_{P'} A_P \\ B_2^P &= \mu_5 (PO_4) \cdot [P:C]_{P'} A_P \end{aligned}$$

B1, B4 および B6 は既述

(1) 栄養塩摂取

植物プランクトンの栄養塩摂取過程に対しこれまでの多くのモデルが、よく知られた Michaelis - Menten の酵素反応速度式で成長の栄養塩応答を近似するという方法を選んできた。しかし近年の生態学研究の多くは、栄養塩摂取の機構と成長の機構とが本質的に異なることを支持している。細胞内の栄養素蓄積量 (セルクオータ) を観察すると、これは培養液内の栄養塩濃度によって容易に変動する。木幡ら (1982) は、バッチ培養により細胞数が変化しない状態でのセルクオータと培養液中のリン酸塩濃度との関係を調べ、平衡状態でのセルクオータが次式で近似できることを見出した;

$$PQ'_{max} = PQ_{max} \cdot \frac{N}{K_Q + N} \quad (19)$$

ここで、 PQ'_{max} は栄養塩濃度 N におけるセルクオータの最大値、 PQ_{max} は細胞の取り得るクオータの上限値、 K_Q は $PQ_{max} = PQ_{max}/2$ のときの栄養塩濃度 (半飽和値) である。また、Lehman ら (1975) は栄養塩摂取のモデリングにおいて、外部の栄養塩濃度 N に依存する摂取速度 u を次のように表わしている;

$$u = u_{max} \cdot \frac{N}{K_s + N} \cdot \frac{Q_m - Q}{Q_m - K_Q} \quad (20)$$

ここで、 u_{max} は最大摂取速度、 K_s は摂取に関する半飽和定数、 Q はセルクオータ、そして K_Q は基礎クオータである。また Q_m は細胞の最大可能な栄養素保持量を表わす。このモデルではセルクオータを 1 細胞中の栄養素含有量ではなく、植物プランクトン単位生物量あたりの含有量と定義するが、栄養塩摂取の動態は同じ様式で記述されるものとみなしそう式を採用した。

[リンの摂取]

(20) 式により、リン酸塩の摂取速度 μ_5 は次のように表わされる；

$$\mu_5 = \mu_5 (PO_4) = UP_{max} \cdot \frac{PO_4}{K_P + PO_4} \cdot \mu_7 (A_P, SQP) \quad (21)$$

$$\mu_7 (A_P, SQP) = \left\{ PQP_{max} - \frac{[P:C]_P \cdot A_P + SQP}{[P:C]_P \cdot A_P} \right\} / (PQP_{max} - 1) \quad (22)$$

[窒素の摂取]

植物プランクトンの窒素摂取についてモデルではアンモニウム塩 NH₄ と硝酸塩 NO₃ の選択摂取を考え、中間形態の亜硝酸塩 NO₂ の摂取は起り得ないとしている。アンモニウム塩と硝酸塩がともに豊富に存在する場合には、植物プランクトンはたいていアンモニウム塩の方を好んで摂取するようである。硝酸塩摂取に関してはアンモニウム塩濃度による抑制効果が考えられ、この機構をモデルでは Wroblewski (1977) に従って指数曲線応答 $\exp(-\psi \cdot NH_4)$ で近似した。ここで、ψは比例定数 (Wroblewski の選択値は ψ = 1.462 l/μg-atmNH₄) である。こうして (20) 式より、

$$\mu_4 (NH_4, NO_3) = UN_{max} \left(\frac{NH_4}{K_{NH_4} + NH_4} + \frac{NO_3}{K_{NO_3} + NO_3} \cdot e^{-\psi NH_4} \right) \cdot \mu_6 (A_P, SQN) \quad (23)$$

$$\mu_6 (A_P, SQN) = \left\{ PQN_{max} - \frac{[N:C]_P \cdot A_P + SQN}{[N:C]_P \cdot A_P} \right\} / (PQN_{max} - 1) \quad (24)$$

(2) 増殖による利用

植物プランクトンの増殖に関しては前節で述べたとおりである。成長は炭素量にて計算されるため、これに P/C, N/C 比を乗じたものがそれぞれリン、窒素クオータの利用量となる。

(3) 枯死による解離

植物プランクトンの枯死に伴うセルクオータの消失量は、窒素、リンいずれも枯死速度 (既述) にセルクオータを乗じて求められる。これらはそれぞれアンモニア態窒素、リン酸態リンへ移行するものとみなし。

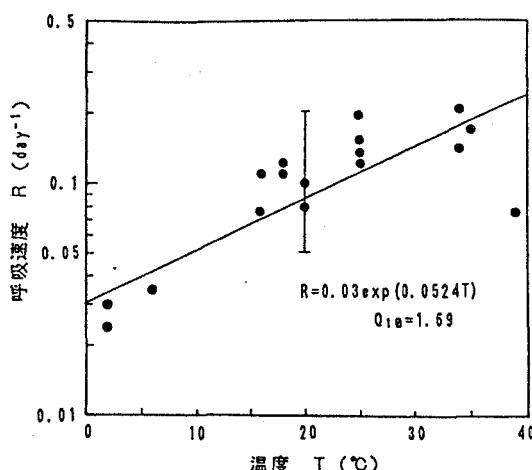


図 4 藻類の呼吸速度と温度の関係

Jørgensen (1979) の編集データに最小 2 乗法を適用すると、指型の温度応答の式が得られる。

2.3 溶存酸素(mg/l)

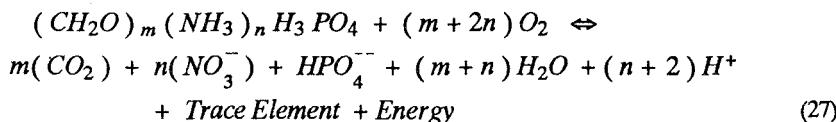
水質解析に用いる海洋生態系モデルの利点は溶存酸素の動態が結果として計算できることである。溶存酸素コンパートメント(記号 DO)の生物・化学プロセスは次のように表わされる;

$$\begin{aligned}
 \frac{d\text{DO}}{dt} &= \text{光合成による供給} + \text{植物プランクトンの呼吸による消費} \\
 &\quad - \text{動物プランクトンの呼吸による消費} - \text{バクテリアの呼吸による消費} \\
 &\quad - \text{アンモニア態窒素の酸化による消費} - \text{亜硝酸態窒素の酸化による消費} \\
 &\quad \pm \text{大気との交換} \\
 &= \sum_{i=1}^{N_p} [TOD : C]_P^i (B_1^i - B_5^i) - \sum_{j=1}^{N_z} [TOD : C]_Z^j B_{10}^j - [TOD : C]_{BAC} \cdot B_{24} \\
 &\quad - 0.048 \cdot B_{16} - 0.016 \cdot B_{17} \pm k_a \cdot (DO_s - DO) \quad (25)
 \end{aligned}$$

ここで、

$$\begin{aligned}
 B_1^i &= v_1(T) \cdot \mu_1(A_{Pi}, SQN_i, SQP_i) \cdot \mu_2(I, A_P) \cdot A_{Pi} \\
 B_5^i &= v_3^i(T) \cdot A_{Pi} \quad (i = 1, 2, \dots, N_P) \\
 B_{10} &= v_5^j(T; A_p, POC, BAC) \cdot Z_j \\
 B_{24} &= (1 - \delta_{POC}) \cdot B_{21} + (1 - \delta_{DOC}) \cdot B_{22} \\
 B_{16} &= v_{16}(T, DO) \cdot NH_4 \\
 B_{17} &= v_{17}(T, DO) \cdot NO_2
 \end{aligned} \tag{26}$$

定式化の基本的な考え方は、酸素の供給と消費に関するすべての生物化学プロセスを炭素量から酸素量へ換算してとらえていることである。[TOD : C]は全酸素要求量と炭素の組成比を表わし、この比は有機物中の C : N : P 原子比が $m : n : 1$ として既知の場合には、次のようにして理論的に求めることができる。有機物の酸化-還元反応は、



したがって、

$$TOD : C \text{ (重量比)} = \frac{32(m+2n)}{12m} \quad (28)$$

例えば、植物プランクトンコンパートメントについて群集の体組成が C : N : P = 106 : 16 : 1 の場合には、この式から TOD/C 重量比として 3.47 が得られる。モデルの単位では炭素量が mgC/m³、酸素量が mgO₂/l であるから、[TOD : C] = 3.47 × 10⁻³ となる。

例えば光合成による植物プランクトンの炭素同化は

$$\sum_{i=1}^{N_P} B_1^i = \sum_{i=1}^{N_P} v_1^i(T) \cdot \mu_1(A_{Pi}, SQN_i, SQP_i) \cdot \mu_2(I, A_P) \cdot A_{Pi} \quad (mgC/m^3 \cdot day)$$

と表わされる。したがって、酸素供給量に換算すれば、

$$D_1 = \sum_{i=1}^{N_P} [TOD : C]_P^i \cdot B_1^i \quad (\text{mgO}_2/\text{l day}) \quad (29)$$

大気との交換(再曝気)についてはCO₂の交換過程と同様に、表層海洋での飽和酸素量をDOsとし、

$$D_7 = k_a \cdot (DO_s - DO) \quad (30)$$

として海面を通じての酸素交換量(再曝気量)を定式化した。ここで、k_aは再曝気係数。飽和酸素量DOsは表層海洋の水温Tと塩分Sから次のように求められる(Weissの式)；

$$\ln O_2 (\text{ml/l}) = -173.4292 + 249.6339 \left(\frac{100}{T} \right) + 143.3483 \ln \left(\frac{T}{100} \right) - 21.8492 \left(\frac{T}{100} \right) + S \left[-0.033096 + 0.014259 \left(\frac{T}{100} \right) - 0.00170 \left(\frac{T}{100} \right)^2 \right]$$

$$DO_s (\text{mg/l}) = \frac{32 \times O_2 (\text{ml/l})}{22.4 (1 + T/273)} \quad (31)$$

2.4 化学的酸素要求量(COD)

我が国の水質問題で最も重要な項目は化学的酸素消費量である。この項目については問題が多くて、海洋学者には研究対象としては見向きもされていない。これはCODが実際に海洋に存在する物質ではないこと、単に分析上の酸素消費量として出てくるものであるからだろう。また濃度が1mg/l程度の場合、分析誤差が大きいことも問題点の一つである。しかし、過去の累積データが多いこと、分析の容易さから我が国では環境基準として採用され、全ての海域の環境アセスメントでは評価の最重要項目なのである。従って水質モデルとしてはCODが予測できるモデルでなければ我が国では意味がないのである。さて、CODは以前は保存物質として物理的な拡散のみを考えたモデルで予測されてきたが、富栄養化した海域ではCODの内部生産が重要な役割をはたしていることが問題となった。この実体は植物プランクトンの増殖によるCODとして分析される有機物の海域での生産である。これはCODの内部生産を含めたCOD予測モデルとしては海域の植物プランクトン生物量を予測するモデルが必要であることを意味している。ここで紹介してきた生態系モデルがまさにそれに該当する。生態系モデルで予測された有機物状態変数に何らかの換算係数を使ってCODに変換すれば、生態系モデルでCODが予測できることになる。

生態系モデルの結果からCODの時間変化を記述する式は次のように表される：

$$\frac{d\text{COD}}{dt} = \text{植物プランクトン生物量の変化} + \text{動物プランクトン生物量の変化} + \text{懸濁態有機物の変化} + \text{溶存態有機物の変化}$$

$$= [\text{COD: } C_p] \cdot \left(\frac{dP}{dt} \right) + [\text{COD: } C_z] \cdot \left(\frac{dZ}{dt} \right) + [\text{COD: } C_{\text{POM}}] \cdot \left(\frac{d\text{POC}}{dt} \right) + [\text{COD: } C_{\text{DOM}}] \cdot \left(\frac{d\text{DOC}}{dt} \right)$$

このモデルでは系外からのCODの流入負荷については、懸濁態および溶存態有機物の流入負荷量q_{POC}, q_{DOC}の間に次のような関係が成り立つことを仮定している：

$$q_{\text{COD}} = [\text{COD: } C_{\text{POM}}] \cdot q_{\text{POC}} + [\text{COD: } C_{\text{DOM}}] \cdot q_{\text{DOC}}$$

一つの例として次のような換算係数が使われている。しかしこれは現場で詳しく分析していく必要があることはいうまでもない。CODをmg/l, 各態の炭素をmg・m⁻³とすると、

$$[\text{COD: } C_p] = 1.5 \times 10^3, [\text{COD: } C_z] = 1.55 \times 10^3,$$

$$[\text{COD: } C_{\text{POM}}] = 1.46 \times 10^3, [\text{COD: } C_{\text{DOM}}] = 1.38 \times 10^3$$

3. 観測データの整理

実際に生態系モデルを対象とする海域に適用とする場合には何が問題となるか？

まず重要なことは生態系モデルでは一つの共通の通貨が使われていることである。例えば、炭素量を基本通貨として、植物プランクトン態炭素、動物プランクトン態炭素、有機態炭素というように、各状態変数を炭素を基本にして表現する。単位はたとえば $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-3}$ のように表現する。更には窒素が使われる場合もある。栄養塩の循環を議論する場合には窒素を使う場合が多い。また各態の窒素や炭素量を表現するとき、全てがわかっている場合は少ないので、それについて為替レートを使う。即ち各態の炭素／窒素の比率である(C/N比)。これによって炭素量の知識しかない場合でもこのレートを使って換算することがある。では一般的に我々はどのような方法で観測結果をモデル通貨に置き換えるのか。まず植物プランクトンの場合を考えてみる。この場合直接植物プランクトン態の窒素や炭素を測定することは非常に難しい。そこで便宜的にクロロフィル濃度と粒状懸濁態炭素(あるいは窒素)との関係から推定する。図5に示したのは一つの例で横軸にクロロフィル濃度、縦軸にPOC濃度をとって両者の相関を取ったものである。この二つの観測値の線形回帰式をとってみると、 $y (\text{POC: gC} \cdot \text{m}^{-3}) = 0.18 + 0.065x (\text{chl-a: mgC} \cdot \text{m}^{-3})$ となる。

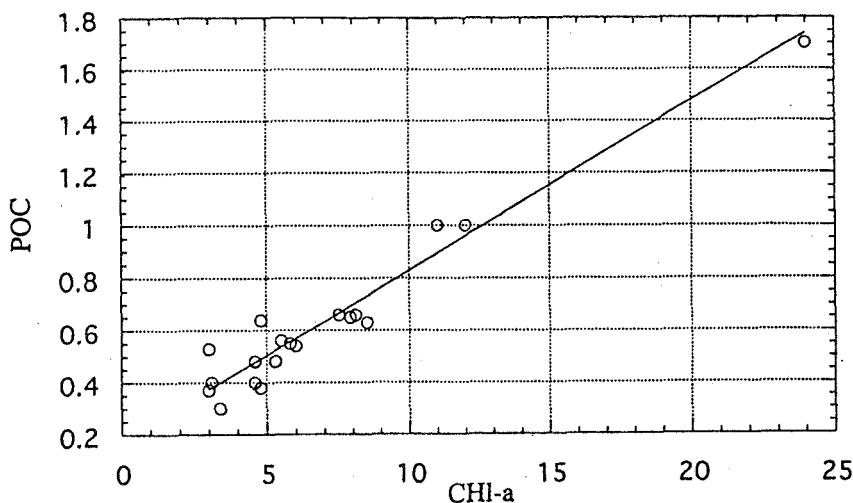


図5. POCとクロロフィル-a濃度の相関。伊勢湾における1995年10月の観測データから

その勾配が炭素／クロロフィル比、この場合、単位を合わせると、勾配は65になる。ゼロ切片がクロロフィルがない場合の懸濁態炭素の量でこの場合 $180 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-3}$ ということになる。この両者の相関が有意である場合にはクロロフィルの観測結果の分布から植物プランクトン態炭素量の分布を推定することができる。

多くの環境アセスメントに係わる観測データの場合、クロロフィル観測がない場合が多い。普通の例としては、植物プランクトンの種の査定結果(動物プランクトンについても同様)表が出されていることが多い。どのようなプランクトン種がいつ優占しているか、それが季節とともにどのように変化するかについては重要な情報であるが、観測結果は1年内でもせいぜい4回で、種の変化を議論する程のデータではない。では何のためにこのような調査をしているのか？しかし、存在しているデータはこれしかないのであれば、どう使うかを考える必要がある。一つの手立ては個体数から炭素量への換算である。これはプランクトンのサイズ情報から、体積に換算、更には体積から炭素量へ換算する方法で、多くの研究者がこの換

算係数についてこれまで研究してきた。それらをまとめたものが図6である。この図は両対数ではあるが、これまでの知見はある一定の幅の中に入っていることがわかる。少しずれているのはサルバ類で、基本的にはクラゲに近くて水分が多いことによる。全般的にはStrathman -Verityの式は、ほぼバクテリアから動物プランクトンまで適用できることがわかる。従って、サイズに対する一般的な知識と個体数の情報から、植物プランクトン態炭素、動物プランクトン態炭素を積み上げることができそうである。栄養塩については観測データは信頼性はともかくとして、揃っている。

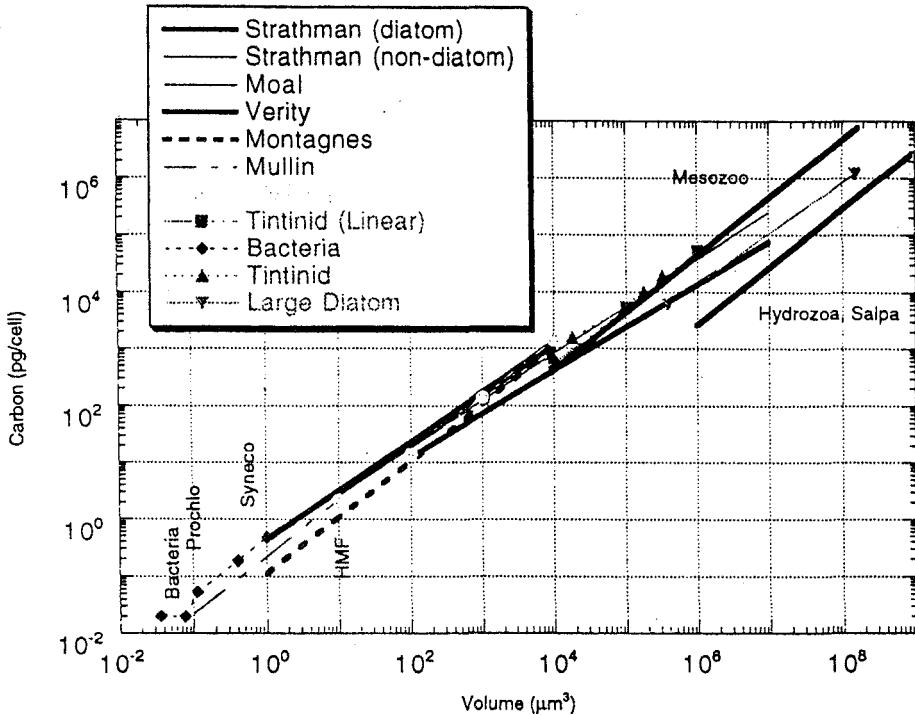


図6.プランクトンサイズと炭素量の関係

モデル開発者がすることかどうかわからないが、データの信頼性に着いてのチェックも大事なことである。色々なデータが出されていても、互いにチェックされていることは殆どないことを念頭において観測データを扱わなければならない。例えば保存性の強い物質は塩分との相関が良い筈であるし、一般的にはCODとクロロフィル濃度、DOは正の相関があると考えてよい。また無機態の窒素やリンについても、他の水質項目との関係、あるいは窒素／リン比など詳しくあらかじめ調べておく必要がある。水質全体のデータがある程度つじつまがあっているかどうかの判断が、モデルを適用する際には必要である。もしあしかなことがあったら、それはどうして起きたのかを考察しておくことが大事である。

これまで我が国では、モデル開発者はデータ取得に際しては殆ど意見を述べてこなかった。収集されたデータを渡されて、これを使ってモデルを作れというのが通常であった。しかし、このような態度ではいつまでたっても良いモデルを開発することはできない。モデルからわかったことを常に観測にフィードバックさせて、モデルから見てどのような情報が必要かを訴えていくことが大事である。

欧米のモデル開発を見てみると、彼らは共通のデータベース(これらは殆どが研究者によって観測されたデータ、実験された結果で論文として公表されている:つまりデータに品質保証がされている)を使って様々な開発を行っている。多くは日本で見られるような官庁のモニタリングデータは使っていない。彼らがそのようなデータは信頼できないと考えていることも一つの原因である。日本のデータに品質はどうなのであろうか?

今使われている富栄養化モデルと称されるモデルの多くは、そのなかに動物プランクトンを含めていない。理由は夏のCODの高い時は動物プランクトンの現存量が少ないかららしい。しかし、内部生産COD

の大部分は植物プランクトン生産であるから、その量を制御する動物プランクトンが少ないという理由で排除するのは、環境管理という立場から考えると適当ではない。つまり何故動物が少ないと考えると、その要因として貧酸素水塊の存在があげられる。貧酸素水塊が発達すると、大型の動物プランクトンはそこに生息することが出来ないと考えられる。では貧酸素化を何らかの対策で防いだとすると、動物の量は戻ってくるのかどうか。戻ってきたら植食圧が植物プランクトン量をどのように制御するのかが、対策効果として必要な情報となるはずである。

更に問題点としては次のような点が指摘されよう。

本来沿岸生態系モデルに限らず、流動モデルでも時間的な変化を解析することが主たる目的の場合が多い。すなわち生態系モデルを例に取ると、植物プランクトン生産や現存量の季節的な変化を調べるために使われる。しかし現在わが国での使われ方の大部分は、富栄養化の影響が最も強く現れる夏期を対象にした、定常的な解析が主体である。夏のみの定常的なモデルというのは、いわばad hoc modelであり、本来の生態系が持つダイナミックな変化を調べることができないはずである。従って、栄養塩か、植食のどちらが制限しているか、あるいは制限について、季節的な変化があるのかなどについての解析ができない。

これは大半はデータの問題である。わが国のモデルの開発や適用の問題点は十分なデータセットが存在しないということに尽きる。

以下にデータについての問題点を述べていこう。

1)境界条件

モデルを動かす際に重要な問題として境界条件がある。

ここでは浮遊生態系モデルについて議論をしほると重要な境界条件として次のものが挙げられる：

陸起源の負荷量→N,P,COD等

開境界からの負荷→N,P,COD,植物、動物プランクトン 等

海底からのフラックス→N,P,酸素消費量

このなかで問題の多い量は陸起源のN,Pと海底からのフラックスである。前者はまだ原単位が確立しておらず、後者は測定法に問題が多い。少なくとも色々な調査で行われている海底フラックスについては標準的な方法がまだ確立しておらず、使えないデータが多い。

他に気象要素についてのデータや河川流量特に一級河川については、詳細なデータをてにいれることができる。また日射量や雲量などについても、局所的な詳細は別にして、おおむね良いデータベースは入手可能である。

2)モデルの検証のためのデータ

我が国で生態系モデルの研究は世界的に見てもほぼ同時期で1978年頃から始まっている。しかし論文として発表されたのはM.Kishi, K.Nakata and K.Ishikawa (1981)である。この論文の意義は、流体力学モデルと生態系モデルが結合されて、三河湾における分布について初めて論じられたことである。以後3次元の流体-生態系結合モデルへと発展していった(この章参照)。モデルその者は世界に先駆けて開発されたが、問題はそれを検証するデータにあった。

まず参考のためにJ.Kremer and S.Nixonのモデル検証に使われた結果の図を図7に示す。左が植物プランクトンで右が動物プランクトンである。信頼できるデータがこの程度の間隔(10日毎)で存在していると、モデルが現状をどの程度再現しているか、またどの程度の矛盾があるかははっきりしてくるし、次のモデル研究を促進することになる。この結果では植物プランクトンの春のブルームはよく再現されているが、夏の大きな植物プランクトンの増殖は再現されていない。恐らくモデル使っている炭素/クロロフィル比は一定の値であるが、実際には夏にはこの比は大きくなっていることが考えられる。そうすればこの不一致のある部分は解消されるであろうが、ここではこれ以上このモデルについて論評するつもりはない。重要なことはデータの質と量であることを強調しておきたい。残念ながら我が国にこれと匹敵するようなデータベースは存在しないのが現状である。公共水域のモニタリングは水質のみで、動物プランクトンについてのデータはない。植物プランクトンについてはクロロフィル-aが取られているところはまだましなところである。モデルを炭素系で解析するのであれば、炭素:クロロフィル比についての情報が必要である。

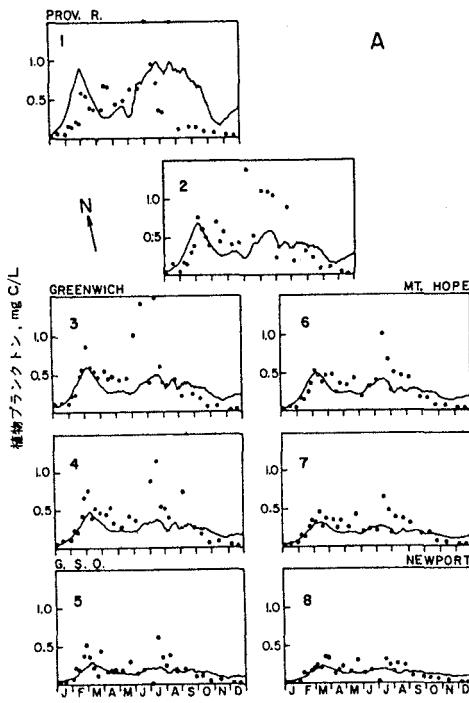


図7.ナラガンセット湾における植物プランクトン量の観測値とモデルの比較

実線：モデル、点：観測値(1972年8月-1973年8月)

良いモデルとは現実のデータで検証されたモデルである。とすると、ソフトウェアとしてはすばらしいモデルでも、現状では我が国のモデルはまだ十分なものとは言い難い。

本来は観測データは単年度ではなく2-3年間10日間隔程度で採られておれば、初年度はモデルのキャリブレーションとして、2-3目については、キャリブレーションから決定されたパラメタを用いて外部の物理的な強制関数をその年度にあわせて入力して、観測結果が再現できるかを調べることが望ましい。このようにして検証されたモデルが、健全なモデルといえよう。現存量の比較だけではなく、フラックスの観測値があれば、その比較が可能になる。検証可能なフラックスが多いと、モデルから計算される検証できないフラックスの妥当性の確度が更に高くなる。

繰り返しになるが、我が国の沿岸生態系モデルの問題点としてまず指摘したいのが、信頼にたるデータベースがないことである。

これまでの議論は浮遊系生態系モデルの議論であった。しかし、内湾の水深の浅い系では、海底系と浮遊系の相互作用が無視できない。浮遊系のモデルでは海底系は境界条件として与えられている。しかし、環境管理の目的からモデルを使う場合、この扱いが問題となってくる。陸起源の窒素やリンを削減した場合の効果を考えた場合、まず考えられることは、栄養塩の減少は一次生産の減少につながる。そして海底系へのデトリタスの供給も減少する。その場合に海底における代謝の結果として生ずる栄養塩のフラックスはどのように変化するか。これを正確に推定するためには海底系での生態系循環を考える必要がある。現在行われている方法は将来にわたって、海底フラックスは変わらないとしている。これは削減効果を過小評価することにならないだろうか。

このような浅い系について、浮遊系生態系モデルと底生系生態系モデルを結合させた例としてはBaretta and Ruardij(1988)によるオランダ・エムスエスチャリーのモデルがある。最初は炭素のみのモデルであったが、以後発展して現在はERSEM(European Regional Seas Ecosystem Model)-IIとなり、北海に適用され、炭素ばかりでなく、N,P,Si も含めた包括的なモデルを指向している。

我が国では底生生態系モデルの開発も行われているが、浮遊系に比べて研究例は非常に少ない。中田・畠(1994)は盤洲干渉の窒素循環の解析に底生生態系モデルを適用している。この研究は干渉における浄化機能を明かにするために行われたものであるが、この場合の問題は、浮遊系と同様に、境界条件である。今度は逆に浮遊系からの栄養塩や有機物の入力が底生系に境界条件として与えられている。

また先に述べたデータについても少し触れると、我が国で行われている多くのモデル解析例は底生モデルについても、定常を仮定した場合の海域での炭素や窒素循環の解析である。しかし、ERSEMはすくなくとも時間発展を再現したモデルとなっており、検証データも十分ではないが存在しているのが強みである。

浮遊系生態系モデルと底生系生態系モデルの結合のために必要なことは、両者間の相互作用についての詳細な知識が要求される。重要な過程として次のものが考えられる：

- デトリタスや植物プランクトンの沈積
- 堆積物表面を通した栄養塩の交換
- 懸濁物食者による浮遊有機物の摂取
- 浮遊系の捕食者によるマクロファウナの摂食
- 堆積物の再懸濁
- 堆積物表面を通した酸素の供給

これらの過程が浮遊系と海底系をつないでいる経路である。とくに栄養塩の交換について考えると、堆積物内部での栄養塩のプロファイルの勾配と直上水の栄養塩の濃度に依存している。一般的にはアンモニアは堆積物から直上水へ向かうが、硝酸態の窒素は逆に堆積物に摂取され、脱窒によって再び水柱に戻されることが多い。この過程は堆積物中の酸素分布にも大きく影響される。従ってERSEMには酸素浸透深さが予報変数として組み込まれている。ERSEMの中で不足している要素は藻場生態系である。これも底生生態系の重要な要素であるが、全体の系のサブシステムとして組み込まれている例は少ない。

流動についてはNavier-Stokes方程式という物理的に基盤のはっきりした方程式を適用しているので、その精度は非常に高いといえる。この章で示された流動モデルの適用限界はコリオリ力の緯度変化が問題になるスケールを超えては適用できないことである。一方生態系モデルの各状態変数を記述する方程式は経験的な形式を基盤にしており、基盤が明確ではない。各過程についての情報も、例えば、環境因子である日射量や温度と植物プランクトン増殖速度の関係などのように、物理的な強制因子と生物過程の応答についてはある程度の定式化ができる場合が多いが、生物間の相互作用についての情報は定式化が難しいし、生物の季節的な遷移についてはモデルでの再現はできない。従って、例えば埋め立てについてのアクセスメントに適用する場合、流れの変化の予測は精度が高い。ついで流動や水温などの変化に応じた生態系における物質循環についての予測は現状と生物相の枠組みが変わらなければ、予測性は高いと考えられるが、もし生物相の変化を生じさせるような状況であるなら、モデルの基盤がくずれてしまうので適用ができない。従って開発前の十分な調査と、開発中、開発後のモニタリングが重要な役割を担うことになる。

日本ではデータの精度や品質の悪さは問題にならないが、モデルの精度についての質問は多い。しかし、モデルの精度を論ずる前に、その基本となるデータの質の議論が必要である。

結論として強調したいことは、モデルの開発をする場合しっかりとデータベースを作ることからまず始めることである。

参考文献

Baretta, J. W. , W.Ebenhoh ,and P. Ruardij (1995) The european regional seas ecosystem model, a complex marine ecosystem model. Netherland J. Sea Res., 33,233-246

Baretta, J. W. and P. Ruardij (1988) Tidal Flat Estuaries, Simulation and Analysis of the Ems Estuary, Ecological Studies 71, Springer-Verlag, 353pp, 沿岸生態系の解析、II.干渉の生態系モデル、生物研究社(1995), 中田喜三郎訳

Cushing, D.H.(1959) On the nature of production in the sea. Min.Agric. Fish. and Food, U.K.Fish,Invest 22,1-40

Ditro D.M. , D.J. O'Connor and R.V. Thomann (1971). A Dynamic Model of Phytoplankton Populations in the Sacramento-San Joaquin Delta, Advan. in Chem. Series 106, 131 -180

Droop, M.R.(1974) The nutrient status of algal cells in continuous culture. J. Mar. Biol. Assoc. U.K.,

- Dugdale, R.C. (1977) Nutrient modeling, chapter 20 in "the Sea", edited by E.D. Goldberg, I.N. McCave, J.J. O'Brien and J.H. Steele, 6, 789-806
- Eppley, R.W. (1972) Temperature and phytoplankton growth in the sea. Fish. Bull., 70, 1063-1085
- Eppley, R.W. and P.R. Sloan (1965) Carbon Balance Experiments with Marine Phytoplankton, J. Fish. Res. Bd. Canada 22, 1083-1097.
- Fleming, R.H. (1939) The control of diatom populations by grazing. J. Cons. Explor. Mer. 14, 210-217
- Ikushima, I. (1967) Ecological Studies on the Productivity of Aquatic Plant Communities, III. Effect of Depth on Daily Photosynthesis in Submerged Macrophytes, Bot. Mag., Tokyo, 80
- Jørgensen S.E. (1979) Handbook of Environmental Data and Ecological Parameters, International Society for Ecological Modelling by Pergamon Press
- Kierstead, H., and Slobodkin, L.B. (1953) The size of water masses containing plankton blooms, J. Mar. Res. 12: 141-147
- Kremer, J.N. and S.W. Nixon (1978) A Coastal Marine Ecosystem — Simulation and Analysis, In Ecological Studies, Analysis and Synthesis, Vol. 24, Springer Verlag Heidelberg, New York, 沿岸生態系の解析、中田喜三郎監訳、生物研究社, 1987.
- Lehman, J.T., D.B. Botkin and G.E. Likens (1975) The Assumptions and Rationales of a Computer Model of Phytoplankton Population Dynamics, Limnol. Oceanogr., Vol. 20 (3),
- Marshall, S.M. and A.P. Orr (1955) The Biology of a Marine Copepod, *Calanus finmarchicus* (Gunnerus), Oliver and Boyd, Edinburgh, pp. 188,
- Montagnes, D.J.S., J.A. Berges, P.J. Harrison and F.J.R. Taylor (1994) Estimating carbon, nitrogen, protein, and chlorophyll-a from volume in marine phytoplankton. Limnol. Oceanogr., 39, 1044-1060
- Mullin, M.M., P.R. Sloan and R.W. Eppley (1966) Relationship between carbon content, cell volume and area in phytoplankton. Limnol. Oceanogr., 11, 307-311
- Nakata, K. and K. Ishikawa (1975) Fluctuation of local phytoplankton abundance in coastal waters. Jap. J. Ecology, 25, 201-205
- Ogura, N. (1975) Decomposition of dissolved organic matter in coastal sea water, Marine Biology, 31, 101-111
- Parsons, T.R., R.J. LeBrasseur and J.D. Fulton (1967) Some Observations on the Dependence of Zooplankton Grazing on the Cell Size and Concentration of Phytoplankton Blooms, J. Oceanogr. Soc. Japan, 23, 10-17, 1967.
- Platt, T. (1972) Local phytoplankton abundance and turbulence. Deep Sea Res., 19, 183-187
- Riley, G.A. (1946) Factors controlling phytoplankton populations on Georges Bank. J. Mar. Res., 6, 54-73
- Riley, G.A., H. Stommel, H., and D.F. Bumpus (1949) Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic. Bull. Bingham Oceanogr. Coll 12, 1-169
- Steele, J.H. (1958) Plant production in the northern North Sea. Rapp. Cons. Explor. Mer., 144, 79-84
- Steele, J.H. (1962) Environmental control of photosynthesis in the sea.
- Verity, P.G. and Strickland, J.D.H. (1960) Measuring the production of marine phytoplankton, Bull. Fish. Res. Bd. Canada, 122, 1-172
- Sverdrup, H.U. (1953) On the conditions for the vertical blooming of phytoplankton, J. Cons. Explor. Mer. 18, 287-295
- Sverdrup, H.U., M.W. Johnson, and R.H. Fleming (1942) The oceans. 1087pp, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.
- Talling, J.F. (1957) Photosynthesis characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. New Phytol. 56, 29-50
- Vollenweider, R.A. (1965) Calculation models of photosynthesis-depth curves and some implications regarding day rate estimates in primary production estimates. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 18(Suppl.), 425-457
- Wroblewski, J.S. (1977) A Model of Plankton Plume Formation During Variable Oregon Upwelling, J. Mar. Res., Vol. 35, No. 2, 357-394

Steele, J.H. and B.W. Frost (1985) The structure of plankton community. Phil. Trans. Roy . Soc. London, 280 , 485-534

Steele, J.H.(1974) The structure of marine ecosystems, Harvard University Press, 128pp

Walsh, J.J. (1975) A spatial simulation model of the Peru upwelling ecosystem. Deep Sea Res., 22, 201-236

Smayda, T J. (1970) The suspension and sinking of phytoplankton in the sea . Oceanogr. Marine biol. Annual review, 8 , 353-414

Watt, W.D.(1966) Release of dissolved organic material from the cells of phytoplankton population. Proc. Roy. Soc. London, Series B, 164 , 521-551

Kishi, M., K. Nakata ,and K. Ishikawa (1981): Sensitivity analysis of a coastal marine ecosystem. J. Oceanogr. Soc. Japan, 37, 120-134

Nakata, K., M. Kishi, and K. Taguchi (1983): Eutrophication model in coastal bay estuary. Dev. Ecol. & Envi. Quality, 2, 357-366.

中田喜三郎、堀口文男、田口浩一、瀬戸口泰史(1983a) 追波湾の3次元潮流シミュレーション、公害資源研究所彙報、vol.12, 17-36

中田喜三郎、堀口文男、田口浩一、瀬戸口泰史(1983b) 沿岸海域の3次元生態一流体力学モデル、公害資源研究所彙報、vol.13, 119-134

中田喜三郎 (1993) 生態系モデル一定式化と未知のパラメタの推定法、J. AMTEC, vol.7/8, 99-131

中田喜三郎 (1993) 沿岸生態系モデル 、環境流体汚染、松梨順三郎編、森北出版社、165-231