

東京工業大学大学院	神田 学	Kanda Manabu
東京工業大学工学部	日野 幹雄	Mikio Hino

最近富栄養化現象などの環境管理上の諸問題を解決するにあたり、複雑な湖沼生態系を数理モデルで表現し数値解析する試みが盛んになされている。その背景として1つにはコンピューターの発達が挙げられるであろう。もう一つには基礎となる1・2成分の低次の生物増殖式が十分に研究されてきたことがあげられる。数理生物の分野では、簡単な生物増殖式においてもパラメータの値によっては一見ランダムに見える自然界の個体数変動と非常に良く似た不規則的な解の挙動(カオス)が生じることが明らかにされ、外的要因やシステムの不確実性によってではなく内的なメカニズムだけで実現象での不規則挙動がもたらされる可能性を示唆した。たとえば、離散型モデルとしては、内田俊郎(1941)によるアズキゾウムシのシュミレーション、R. MAY(1973)による差分化されたロジスティック式の解特性の研究、J. GUGENHEIMER(1977)らによる年齢依存の個体数方程式(フォレストアーク式)モデルなどをはじめ、カオス現象に関する研究が多数ある。連続型モデルとしては、HSU(1981)やARNEODO(1979)のモデルがあり、3次元のヴォルテラ方程式から周期解やカオス現象を導いている。いずれにしても低次元モデルはその数学的性質が良く研究されているといえる。

さて一般に生態系を構成する種の数が増えるにしたがって、系自体は安定化する方向に進むと言われている。そこで低次の生物方程式でみられたような内的メカニズムだけによって励起される複雑な挙動が高次のシステム方程式に拡張された場合においても見られるかどうかは興味深い問題である。本研究では生物作用を理論的に組み込んだ高次の生態系方程式が可能なパラメータの範囲内でどのような解特性を持つかをコンピュータ数値解析によって明らかにすることを試みた。ここで言う解とは外的擾乱によらない内的メカニズムだけによる解挙動を示し、現実的なケースは勿論非常に極限的狀況でしか起こりえないような解も重要な研究対象として含んだ。ここでは富栄養化モデルと年齢を識別した魚類モデルの2つを試みた。

(2.1) 概要

```

graph TD
    TopBox[日射, BOD] --> Phyto[植物プランクトン]
    Phyto --> DO([溶存酸素])
    Phyto --> Nutrients([栄養塩])
    DO --> Aerobic[好気性細菌]
    Aerobic & Anaerobic[嫌気性細菌] --> Nutrients
    BOD2([BOD]) --> Anaerobic
  
```

図-1 富栄養化モデルの概要

表1 富栄養化モデル式

$$\begin{aligned}\frac{dL}{dt} &= Q/VE (L_0 - L) - \gamma_1 \cdot S_1 - \gamma_2 \cdot S_2 \\ \frac{dE}{dt} &= CE \cdot (\gamma_1 \cdot S_1 + \gamma_2 \cdot S_2) - \alpha \cdot X - Q/VE \cdot E \\ \frac{dO}{dt} &= \alpha \cdot X - \delta X \cdot X - \delta S_1 \cdot \gamma_1 \cdot S_1 + U \cdot (OS - O) \\ \frac{dX}{dt} &= (CX \cdot \gamma_1 - \varepsilon X) \cdot X \\ \frac{dS_1}{dt} &= (CS_1 \cdot \gamma_1 - \varepsilon S_1) \cdot S_1 \\ \frac{dS_2}{dt} &= (CS_2 \cdot \gamma_2 - \varepsilon S_2) \cdot S_2\end{aligned}$$

ここで

$$\begin{aligned}\gamma_1 &= \gamma_{1\max} \cdot \left(\frac{L/S_1}{L/S_1 + C_1} \right) \cdot \left(\frac{O/S_1}{O/S_1 + C_2} \right) \\ \gamma_2 &= \gamma_{2\max} \cdot \left(\frac{L/S_2}{L/S_2 + C_3} \right) \\ \alpha &= \alpha_{\max} \cdot \left(\frac{E/X}{E/X + C_4} \right) \cdot \left(\frac{I}{I + I_K} \right) \\ I &= I_0 \exp - (C_5 \cdot L + C_6 \cdot X)\end{aligned}$$

表2 年齢魚類モデル

$$\begin{aligned}\frac{dF_i}{dt} &= -\varepsilon F_i \cdot F_i \\ F_0 &= \sum_{i=1}^2 R \cdot F_i \quad (i=1, 2) \\ \frac{dY}{dt} &= \beta \cdot Y - \sum_{i=0}^2 CY_i \cdot \eta_i \cdot F_i \quad (i=0, 1, 2) \\ \eta_i &= \left(\frac{Y/F_i}{C_7 + Y/F_i} \right) \\ \varepsilon F_i &= 1 - \eta_i \\ \beta &= \beta_{\max} \cdot \exp(-C_8 \cdot Y) \\ R &= R_{\max} \cdot \exp(-C_9 \cdot (F_0 + F_1 + F_2))\end{aligned}$$

表3 記号の説明

L, L ₀ : 湖内及び流入BOD	Q : 湖内への流入水量
E : 栄養塩(窒素、リンなど)	I ₀ , I : 流入及び実効日射量
OS, O : 飽和および溶存酸素	VE : 湖内の有効体積
X : 植物プランクトン	U : 再曝気係数
S ₁ : 好気性細菌	F _i : i才魚
S ₂ : 嫌気性細菌	Y : 動物プランクトン

$\gamma_1, \gamma_2, \beta$: 好気性細菌、嫌気性細菌、動物プランクトンの増殖率
 α : 植物プランクトンの光合成効率
 η_i : i才魚の生存率
 R : 魚の産卵能力
 $\gamma_{1\max}, \gamma_{2\max}, \beta_{\max}$: 好気性細菌、嫌気性細菌、動物プランクトンの最大増殖率
 $\alpha_{\max}$: 植物プランクトンの最大光合成効率
 $\delta X, \delta S_1$: 植物プランクトン及び好気性細菌の酸素消費率
 $\varepsilon X, \varepsilon S_1, \varepsilon S_2, \varepsilon F_i$: 植物プランクトン、好気性細菌、嫌気性細菌、i才魚の死滅率
 CE, CX, CS_1, CS_2 : 被食、捕食関係の変換係数
 C_1, C_2, C_3, C_4

定式化及び数値解析についての特徴を以下に列挙する。

- 1) 内部システムは6つの常微分方程式で表現できる。
- 2) 均一な混合層を仮定し場所的な変化は考えない。
- 3) 外的因子の擾乱に起因する系の振動を除外するため、流入BOD・日射は定常として与える。

4) 植物プランクトンの光合成増殖率は栄養塩及び実効日射量の関数とする。栄養塩についてはcontois・日野型の関数で表した。また日射は植物プランクトン自身及び湖内BODなどの汚濁物によって阻害され、この効果を指数関数として組み込んだ実効日射量を考える。

5) 好気性細菌と嫌気性細菌の最大増殖率の比は生物学的な知見に基づき10:1と定めた。好気性細菌の増殖はBOD・D0の2つの関数とした。嫌気性細菌の増殖はD0などが直接的には影響を及ぼさないと仮定しBODの効果だけを考えた。

6) 実測値には、ばらつきや不明な点が多く、ここではむしろその様な実測値の制約を外して極限的と中間的なパラメータを選びながら、可能な範囲内でひろい解特性を調べた。従ってここで得られた結果は必ずしも現実で起こり得るものとは限らないが、実現象を理解する際に現実的なケースだけにとられるのではなくこのような極限的状況も考え合わせることは多いに有効であろう。もっとも極限的状況とは言うものの、類似した実測例もいくつかある。

(2・2) 結果

(a) 解の3パターン

以上のようにして得られた解を分類すると、定性的に図-2に示したような3つの解に大別できる。図-2・1はD0が飽和で主に好気性細菌が分解を担っている、好気性状態の定常パターンである。

図-2・3は、先ず好気性分解によりD0が消費され尽くすところで一時的に湖内BODおよび嫌気性細菌濃度が跳ね上がり、その後は無酸素で嫌気性細菌が主に分解を担った嫌気性状態で定常になる。

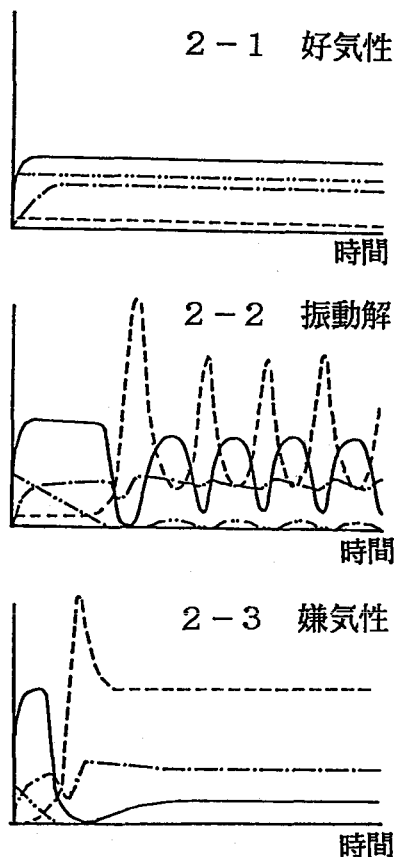
図-2・2は好気性、嫌気性、2つの状態の臨界状態であると考えられるもので、6つの内的成分が外的擾乱によらずに自動的に周期振動を繰り返しながら好気状態と嫌気状態が交互に出現する

この自励振動解と類似した一例として、琵琶湖南湖でプランクトン数が春期に周期変化したデータがある(Ikeda(1978))。しかしそれが外的擾乱によるものか、内的メカニズムによるものかは分からない

(b) 流入BODをパラメータとしたときの解の出現パターン

以上のような3つの解がどのような状況下で現れるかを明確にするために、ここでは定常流入するBODをパラメータとして変化させたときのそれにとりなう3つの解の出現するパターンを調べた。

図-3・1、図-3・2は2つの典型的な解の出現パターンを表したもので、横軸にパラメータ(流入BOD)、縦軸には系の遷移状態を論じるための代表値として好気性細菌が定常に達したときの値をプロットしたものである。また3タイプの解の分類の尺度としてはD0値を用いた。2つのハーターンのちがいは湖内BOD・日射阻



—— 好気性細菌
 - - - 嫌気性細菌
 - · - 栄養塩
 · · · 溶存酸素

図-2 解の3パターン

害効果に対する嫌気性細菌の分解能力の相対的な大きさによって決まり、図-3・2のほうが相対的な分解能力が低い場合のものである。図-3・1にしめすパターンでは好気性から嫌気性への遷移が比較的なだらかで、その臨界域に振動現象が現れている。図-3・2にしめすパターンでは細菌が定常に達したときの値でみる限りは好気性から嫌気性への変化が非常に不連続的で、中間域には振動現象は認められない。

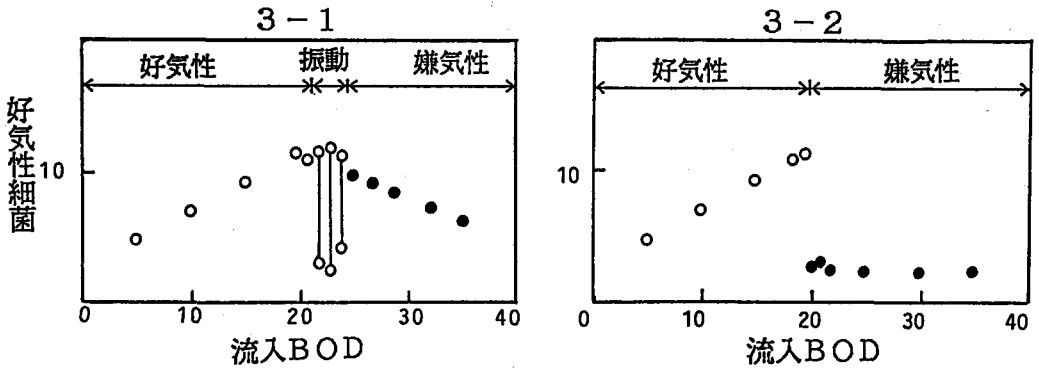


図-3 流入BODに対応した解の定常値

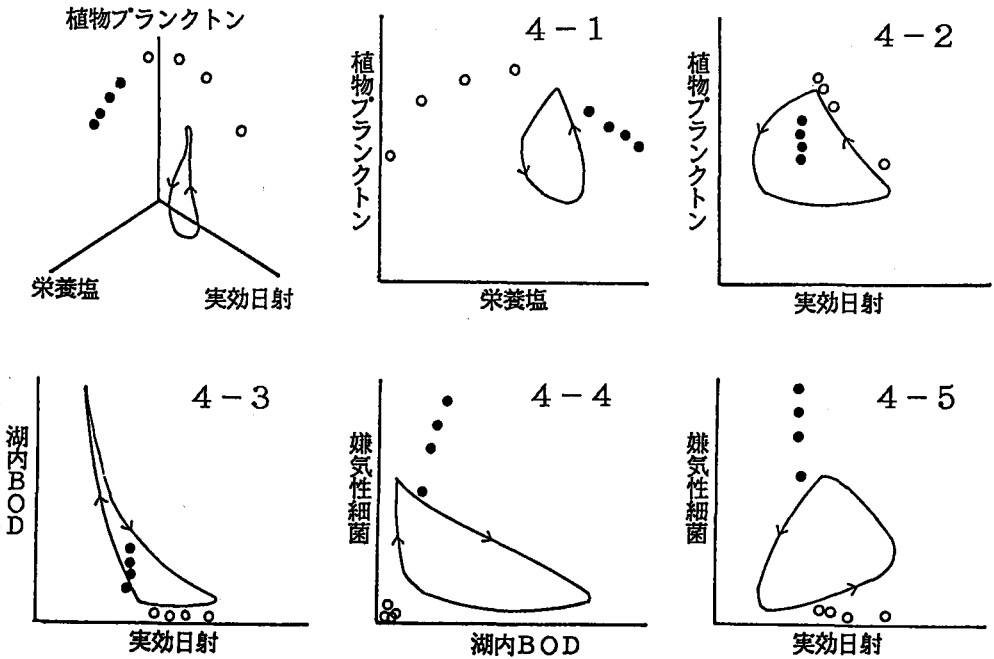


図-4 成分の位相関係

(c) 各成分の位相関係・・・解の機構

ここでは図-4にしめした各成分相互の位相関係を見ることによって、今まで述べてきた各解の生成機構、特に振動解について考察する。 図中の閉曲線は振動解、○は好気性状態、●は嫌気性状態の定常になった

ときの成分の値で、各点は初期値の違いによる。

まず嫌気性状態の原因となる植物プランクトンの光合成効率の低下要因とし栄養塩と実効日射量のどちらが強く影響しているか比較してみる。図-4・1、図-4・2を見ると嫌気性状態の定常値は栄養塩が多く実効日射量が少ない領域に固まって分布しており、これは日射量の阻害（植物プランクトン濃度・湖内BOD濃度に関連する）が光合成効率を低下させる要因として強く働き、光合成効率が低下した結果として栄養塩が蓄積したことを示している。

次に日射阻害の要因としてプランクトン濃度と湖内BOD濃度の何れが効いているかを比較してみる。図-4・3をみると実効日射量の低い嫌気性状態時には湖内BODが多量に蓄積しているが、図-4・2では日射量とプランクトンの間にはその様な密接な関係がみられない。このことから未分解のBODの蓄積が日射阻害の主因であると考えられるだろう。そして図-4・4、図-4・5からは湖内BODの蓄積量や実効日射が嫌気性細菌と密接に関連している様子が分かる。今までの考察を考え合わせて、振動解の機構を次のように説明してみた。まず好気性分解により酸素が消費され尽くすと、分解の主役が嫌気性細菌にかわる。ここで嫌気性細菌が増殖してもその分解能力が流入してくるBODレベルに追い付かなければBODが蓄積し、日射条件の制約から嫌気状態が維持されることになる。ところが嫌気性細菌の増殖と共にBODの分解が進み、流入してくるBODを分解しきれるようになる場合には、逆に日射条件が回復されて光合成による溶存酸素供給が促進される。その結果ふたたび好気性細菌が行われるようになり、以下同様にして振動解が実現される。

以上考察したように振動解は、湖内BODと嫌気性細菌能力の相対関係に大きく依存している。したがって先に示した流入BODをパラメータとするときの解の出現パターン図-3・2のように嫌気性細菌の分解能力が比較的低いような場合には、溶存酸素が一度消費され尽くしてしまうともはや流入BODを分解できず、そのため振動解が存在しないと考えられる。

（d）成分数を少なくしたときの解挙動

例えば、好気性細菌、嫌気性細菌の区別をなくして成分数を減らした同様なモデルにおいては、好気性タイプと嫌気性タイプの2つしかあらわれず、振動解は現れなかった。すなわち成分数の増加がむしろ現象を不安定化させる方向に働いたと考えられる。

3 年齢を識別した魚類モデル

（3・1）概要

ここでは3年齢魚類（0才、1才、2才）と被食者としての動物プランクトンの計4成分を考慮した。表-2に方程式及び記号を記す。定式化に際しては以下のようにした。

- 1) 多年令生物には、フォレストアの方程式を用いる。
- 2) CONTOIS・日野型の増殖率を用いる。
- 3) 1年間隔で差分化して生物の世代毎の挙動を追った。

（3・2）結果

結果としてここでは魚の産卵率を変えていったときの、それに伴う解の1連の変化の様子を示す。図-5は、2成分の位相関係と1成分の時間変化を対応させて示した模式図である。3組の図を示したが、下のものほどパラメータの値が大きい場合のものである。解は、一定値からパラメータの増大と共に、2つの平衡点を行ったり来たりする2

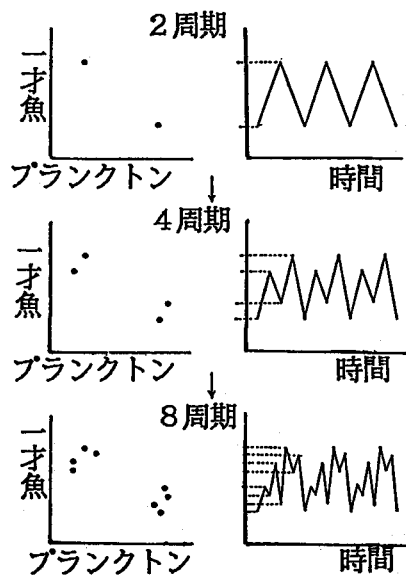


図-5 解変化の模式図

周期解から、4周期解、8周期解へと2のN乗で分岐していく。最終的には、図-6に示したようなカオス現象が生じる。カオス領域の様子を図6-2より時間変動でみると、個体数成分がある上限と下限をもって

非常に不規則的に変化するのがわかる（勿論解はパラメーターの値によって一意的に決る）。図6-1より2成分の位相関係をみると解集合が、位相空間内の一定領域内を、収束も発散もせず準定常を保ちながらランダムに動き回るように見える。（ストレンジアトラクター）。図-7は横軸に変動パラメーター、縦軸に解の平衡値をとったもので、パラメーターの増大と共に解が2のN乗で分岐していき図のメッシュ部分で示したカオス領域にはいる様子が分かる。

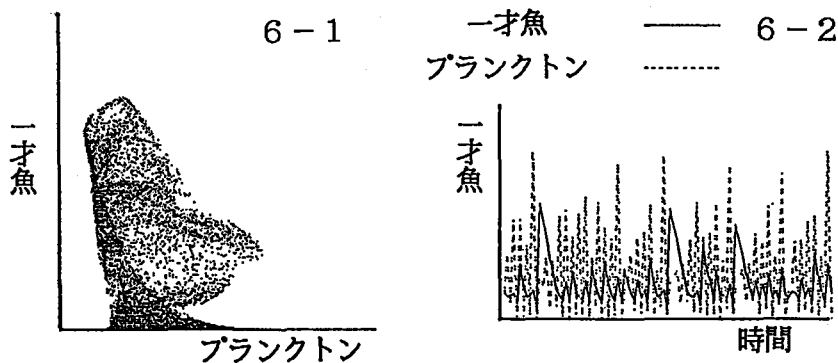
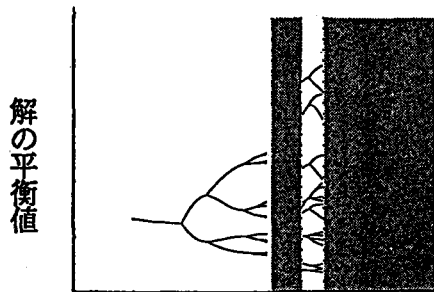


図-6 カオスとストレンジアトラクター

4 むすび

高次元の生態系方程式における解の特徴を外入力が一一定と言う前提のもとで分類した。また富栄養化モデルに関してはそこで現れる自励振動解の生成機構などについて考察した。

今回試みた2つのモデルの結果では、成分数の増加が必ずしも現象を安定化させる方向に働いておらず、自励作用だけで周期解やカオス等の複雑な挙動が生じ得る事が分かった。



変動パラメーター（産卵能力）

図-7 解の分岐ダイアグラム

参考文献

- 1) 日野・神田：湖沼生態系数理モデルの解の性質特性、42回年次学術講演会概要集 pp720-721
- 3) 日野：湖沼の貧富栄養度の分類指標の導出、土木学会論文報告集ノート、322号、1982
- 4) 村岡：湖沼の環境水理、水工学夏期研修会講義集、1986
- 5) 山口：カオス（数理生態学に関連して）、エントロピーと混沌、別冊数理科学
- 6) hino: Ecohydrodynamics, Advanced In HydroScience, vol 12, 1981
- 7) Ikeda・Adachi: A Dynamic WaterQuality Model Of Lake Biwa - A Simulation Study Of The Lake Eutrophication, Ecological Modelling, 4(1978)151-172