

捕食者－被食者モデルによる植物プランクトンの 制御に関する数値シミュレーション

Numerical Simulation of Phytoplankton Control Using Predator - Prey Model

佐渡公明* ・ 宮田佳明**

By Kimiteru SADO and Yoshiaki MIYATA

The eutrophication and the increase of phytoplankton occur at the many lakes polluted with inorganic and organic matter all over the world. The water quality at lake Abashiri, in which the water quality accidents called as "Aoko" and "Aoshio" in Japanese have often happend, have been simulated numerically by using "Soumiya" model. In order to analyze numerically the basic relationship between phytoplankton and zooplankton, the trajector of solution on the phytoplankton - zooplankton phase plane for Lotka - Volterra equation was used. It was shown that phytoplankton could be decreased largely by increasing zooplankton in the period of increasing phytoplankton.

Keyword: phytoplankton, zooplankton, control of water quality, equilibrium population, Lotka - Volterra equation

1. はじめに

富栄養化が進んで、湖水の濁りが目立ったり、植物プランクトンの大発生（アオコ・淡水赤潮）している湖が全国に存在している。網走湖もその一つで夏にアオコが大量発生しているが、生態系モデルとして宗宮モデル¹⁾を使って水質予測シミュレーションが行われている。²⁾ 本研究ではアオコ等の植物プランクトンの制御に必要な基本的特性を明らかにするため、宗宮モデルから得られる Lotka-Volterra 方程式の位相平面の解軌道を用いて、植物、動物プランクトンの相互作用を数値シミュレーションにより検討する。

2. 植物・動物プランクトンの基礎方程式

2. 1 宗宮モデル¹⁾

質量保存の法則に基づいた微分方程式の連立方程式の形で表したものが、水質方程式と呼ばれるものである。各水質項目は互いに密接に関係しているだけではなく、水温、日射量、流量・流動状況、降雨等の物理的な環境条件からの影響も含んでいる。宗宮モデルは、8つの水質方程式（植物プランクトン、動物プラン

* 正会員 工博 北見工業大学教授 工学部土木開発工学科 (〒090 北見市公園町165)

** 学生員 北見工業大学大学院 土木開発工学専攻 (〒090 北見市公園町165)

クトン、Inorg・Org-N、Inorg・Org-P、溶解性・浮遊性COD) かなる。本研究では、植物・動物プランクトンの関係のみを議論するため、Inorg-PやInorg-Nを一定と仮定した。これは、植物プランクトンの吸収と流出による栄養塩類の減少と、動物プランクトンの排泄、有機物の分解、負荷(流入・溶出)による栄養塩類の増加とが等しいことを意味する。以上より、宗宮が提案した次の(1)~(4)式の生態系モデルを考えた。

(a) 植物プランクトン ($P: (\mu\text{gchl.a/l})$)

$$\frac{dP}{dt} = (G_P - k_2 T - G'_Z \cdot \frac{Z}{P} - d) \cdot P + (P_0 \cdot Q_0 - P \cdot Q) \cdot \frac{1}{V} \quad (1)$$

G_P : 植物プランクトンの増殖速度 (day^{-1}), k_2 : 植物プランクトンの呼吸速度係数 ($^{\circ}\text{C}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$)

$G'_Z \cdot Z$: 捕食速度 ($\mu\text{gchl.a/l} \cdot \text{d}$), d : 沈降速度 (day^{-1}), T : 水温 ($^{\circ}\text{C}$)

$(P_0 \cdot Q_0 - P \cdot Q) \cdot \frac{1}{V}$: 湖への流入、流出項 ($\mu\text{gchl.a/l} \cdot \text{d}$)

次式が増殖速度である。

$$G_P = \{p \cdot \mu_0 \left(-\frac{T^2}{289} + \frac{T}{8.5} \right) + (1-p) \cdot \mu_c \cdot k_1 \cdot T\} \cdot \frac{L}{k_L + L} \cdot \frac{C_{IN}}{k_{IN} + C_{IN}} \cdot \frac{C_{IP}}{k_{IP} + C_{IP}} \quad (2)$$

T : 水温 ($^{\circ}\text{C}$), L : 日射量 ($\text{cal/cm}^2 \cdot \text{d}$), C_{IN} : Inorg-N ($\mu\text{gN/l}$), C_{IP} : Inorg-P ($\mu\text{gP/l}$)

捕食速度は右式で表される。 $G'_Z = C_g \cdot k_{PP} \cdot \frac{P}{k_{PP} + P}$ (3)

C_g : 動物プランクトンの濾過速度 ($\text{l/mgC} \cdot \text{d}$), k_{PP} : 飽食効果の Michaelis 定数 ($\mu\text{gChl.a/l}$)

$k_{PP} \cdot \frac{P}{k_{PP} + P}$ の項は、動物プランクトンによる植物プランクトンの飽食効果を表している。極端に植物プランクトンが多いと動物プランクトンの捕食量が増加しない。すなわち、 $\lim_{P \rightarrow \infty} k_{PP} \cdot \frac{P}{k_{PP} + P} = k_{PP}$ である。

ランクトンが多いと動物プランクトンの捕食量が増加しない。すなわち、 $\lim_{P \rightarrow \infty} k_{PP} \cdot \frac{P}{k_{PP} + P} = k_{PP}$ である。

(b) 動物プランクトン ($Z: (\text{mgC/l})$)

$$\frac{dZ}{dt} = (\alpha \cdot a_s \cdot G'_Z - k_3 \cdot T) \cdot Z + (Z_0 \cdot Q_0 - Z \cdot Q) \cdot \frac{1}{V} \quad (4)$$

$\alpha \cdot a_s \cdot G'_Z$: 動物プランクトンの増殖速度 (day^{-1}), k_3 : 動物プランクトンの呼吸速度係数 ($^{\circ}\text{C}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$)

$(Z_0 \cdot Q_0 - Z \cdot Q) \cdot \frac{1}{V}$: 湖への流入、流出項 ($\text{mgC/l} \cdot \text{d}$), T : 水温 ($^{\circ}\text{C}$)

2. 2 動物プランクトンの捕食に関する3分類

植物プランクトンの式(1)の捕食速度の項 $G'_Z \cdot Z$ は、以下に示すように、(a) $P \ll k_{PP}$ の場合、(b) P が (a) と (c) の中間 (すなわち P が k_{PP} 付近の値) の場合、(c) $P \gg k_{PP}$ の場合の3つの場合に分けて式を展開できる。

(a) $P \ll k_{PP}$ の場合 (P が非常に少なく、 Z が飽食していない場合)

$\lim_{k_{PP} \rightarrow \infty} \frac{k_{PP} \cdot P}{k_{PP} + P} = P$, よって植物、動物プランクトンの式は、

$$\frac{dP}{dt} = (G_P - k_2 \cdot T - d - \frac{Q}{V} - C_g \cdot Z) \cdot P + \frac{P_0 \cdot Q_0}{V} \quad (5)$$

$$\frac{dZ}{dt} = \left(-\frac{Q}{V} - k_3 \cdot T + \alpha \cdot a_s \cdot C_g \cdot P \right) \cdot Z + \frac{Z_0 \cdot Q_0}{V} \quad (6)$$

(b) P が (a) と (c) の中間の場合 …… 植物、動物プランクトンの式は(1),(4)と同じ

(c) $P \gg k_{PP}$ の場合 (P が非常に多く、 Z は飽食状態)

$\lim_{P \rightarrow \infty} \frac{k_{PP} \cdot P}{k_{PP} + P} = k_{PP}$, よって植物、動物プランクトンの式は、

$$\frac{dP}{dt} = (G_P - k_2 \cdot T - d - \frac{Q}{V}) \cdot P - C_g \cdot k_{PP} \cdot Z + \frac{P_0 \cdot Q_0}{V} \quad (7)$$

$$\frac{dZ}{dt} = \left(-\frac{Q}{V} - k_3 \cdot T + \alpha \cdot a_s \cdot C_g \cdot k_{PP} \right) \cdot Z + \frac{Z_0 \cdot Q_0}{V} \quad (8)$$

これにより、非線形の式(1),(4)が $P \gg k_{PP}$ の場合に線形化された。

2. 3 Lotka-Volterra 方程式³⁾

捕食者-被食者の個体群変化を表現するモデルとして、下記のLotka-Volterra方程式(9)、(10)式がある。

$$\frac{dP}{dt} = P(a - bP - cZ) \quad (9)$$

$$\frac{dZ}{dt} = Z(-k + \lambda P) \quad (10)$$

$-b \cdot P$ の項は植物プランクトンが栄養塩類(Inorg-N, Inorg-P)の不足による環境収容量を越えないために設定されたものであり、もし植物プランクトンの生育に必要な栄養塩類の不足がないと仮定すれば、 $b=0$ と設定できる。実際の網走湖では夏期に栄養塩類がかなり不足しているが、本研究の目的が植物・動物プランクトンの関係を解明することなので、豊富な栄養塩類が一定で推移すると仮定し、以後 $b=0$ として取り扱う。

実際の湖沼でプランクトン流入量が非常に小さい場合に流入濃度 $P_0=Z_0=0$ とすると、式(5)、(6)は Lotka-Volterra 式になる。Lotka-Volterra 式における各項の係数は、式(5)、(6)の係数と以下のように対応する。
 $a = G_P - k_2 \cdot T - d - \frac{Q}{V}$, $c = C_g$, $k = k_3 \cdot T + \frac{Q}{V}$, $\lambda = \alpha \cdot a_S \cdot C_g$ (11)

2. 4 平衡個体群の安定性

植物、動物プランクトンの式を式(12)のように表し、時間を消去すると式(13)の位相平面方程式が得られる。この2種のプランクトンの相互作用を調べるために位相平面方程式を解析する。

$$\frac{dP}{dt} = f(P, Z), \quad \frac{dZ}{dt} = g(P, Z) \quad (12)$$

$$\frac{dP}{dZ} = \frac{f(P, Z)}{g(P, Z)} \quad (13)$$

$f(P, Z)=0$, $g(P, Z)=0$ を満たす P, Z の値は、式(12)より時間的に変化することがない平衡個体群であり、位相平面方程式の特異点である。

両個体群がそれぞれ平衡個体群に近いとき、時間の経過に伴う両個体群の変化を調べることで、平衡個体群が安定か、不安定かを判断できる。Haberman³⁾は、以下の定数係数微分方程式を用いて平衡解の安定性の評価を行った。 x, y は平衡に近い個体群である。
 $\frac{dx}{dt} = a \cdot x + b \cdot y$, $\frac{dy}{dt} = c \cdot x + d \cdot y$ (14)
 $p \equiv a + d$, $q \equiv ad - bc$, $\Delta \equiv p^2 - 4q$ (15)
とし、式(15)による安定性の評価を図-1に示した。

(a) $P < k_{PP}$ の場合の平衡解の安定性

Lotka-Volterra 式の平衡解は、 $P_e = k/\lambda$, $Z_e = a/c$ と $P_e = 0$, $Z_e = 0$ の2カ所である。Haberman は、Lotka-Volterra 式の平衡解の安定性を評価するために、摂動法を用いて線形化し、次式を導き、

$$p = a + d = 0, \quad q = ad - bc = ak > 0, \quad \Delta = p^2 - 4q = -4ak < 0$$

図-1から Lotka-Volterra 式(すなわち(5)、(6)式)の平衡解は、中立であることを示している。

(b) $P > k_{PP}$ の場合の平衡解の安定性(表-1)

式(7)、(8)が式(14)と同じ線形の式であるため、式(14)の係数と対応させると、

$$a = G_P - k_2 \cdot T - d - \frac{Q}{V}, \quad b = -C_g \cdot k_{PP}, \quad c = 0, \quad d = \alpha \cdot a_S \cdot C_g \cdot k_{PP} - k_3 \cdot T - \frac{Q}{V}$$

$$\text{したがって、} p = a + d, \quad q = ad - bc = ad, \quad \Delta = p^2 - 4q = (a - d)^2 \geq 0$$

図-1より平衡解の安定性を p, q, Δ それぞれの符号で評価して表-1に示す。表-1が示す範囲は、図-1の $q \leq p^2/4$ の範囲全域である。

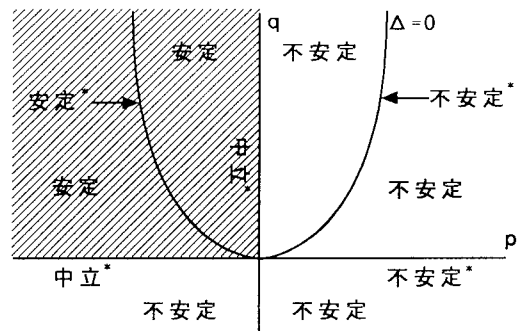


図-1 安定性図表(*:境界状態)

表-1 $P > k_{PP}$ の場合の平衡解の安定性解析

条件	p, q, Δ の符号	平衡解の安定性
$a > 0, d > 0$	$p > 0, q > 0, \Delta > 0$	不安定
$a > 0, d > 0$	$p > 0, q > 0, \Delta = 0$	不安定境界状態
$a < 0, d < 0$	$p < 0, q > 0, \Delta > 0$	安定
$a < 0, d < 0$	$p < 0, q > 0, \Delta = 0$	安定境界状態
$a \cdot d < 0$	$q < 0, \Delta > 0$	不安定
$a \cdot d < 0$	$q < 0, \Delta = 0$	左記の条件は不能
$a \cdot d = 0$	$q = 0, \Delta > 0$	不安定, 中立
$a \cdot d = 0$	$p = 0, q = 0, \Delta = 0$	代数関数的不安定

3. 1991年夏季の網走湖への適用²⁾

Lotka-Volterra方程式(9),(10)の位相平面方程式、

$$\frac{dP}{dZ} = \frac{P(a-cZ)}{Z(-k+\lambda P)} \tag{16}$$

において変数分離し、 a, c, k, λ を定数とし、 $t=t_0$ における初期条件 $P(t_0)=P_0, Z(t_0)=Z_0$ のもとに積分すると、

$$P^{-k} \cdot e^{\lambda P} = E_0 \cdot e^{-cZ} \cdot Z^a \tag{17}$$

$$\text{ただし、} E_0 = \frac{e^{\lambda P_0} \cdot e^{-cZ_0}}{P_0^k \cdot Z_0^a} \tag{18}$$

となり、平衡解は1個であり、 P と Z の関係は位相平面上で閉曲線となる。

P, Z の初期値(P_0, Z_0)と定数 a, c, k, λ によって決まるパラメータ E_0 の値に対応して、いくつかの閉曲線が得られる。本研究では、この位相平面方程式を用いて P と Z の関係を数値計算により求めた。まず今回は、Lotka-Volterra 方程式(9),(10)に対応している2.2(a) $P \ll k_{pp}$ の場合(相対的に k_{pp} が、 P よりかなり大きい場合、かつ流入量を考慮しない場合)で計算した。

3. 1 P, Z 位相平面の解軌道が、閉曲線の場合

(a) 計算条件

平成3年の1月1日から数えて151日目(5月31日)から270日目(9月27日)までの120日間を対象として、網走湖の水温、日射量、栄養塩類の値をその期間のおおよその平均値 $T=15(^{\circ}\text{C})$, $L=400(\text{cal}/\text{cm}^2 \cdot \text{d})$, $C_{\text{IN}}=40(\mu\text{gN}/\text{l})$, $C_{\text{IP}}=4(\mu\text{gP}/\text{l})$ とした。諸係数を $k_2=0.005(^{\circ}\text{C}^{-1} \cdot \text{day}^{-1})$, $C_s=0.2(1/\text{mgC} \cdot \text{d})$, $k_{pp}=60(\mu\text{gchl.a}/\text{l})$, $k_3=0.003(^{\circ}\text{C}^{-1} \cdot \text{day}^{-1})$ として Lotka-Volterra の方程式(9),(10)(ただし、 $b=0$)をルンゲクッタ法で解き、さらに位相平面方程式(16)をニュートン法で数値解析した。ルンゲクッタ法の刻み幅は1日として計算し、初期条件は、 $P_0=15(\mu\text{gchl.a}/\text{l})$, $Z_0=1.5(\text{mgC}/\text{l})$ とした。

(b) 結果

ルンゲクッタ法の数値計算の結果を、図-2に示す。被食者である植物プランクトンの波形の後に捕食者の動物プランクトンの波形が現れている。また、 P の最大値は26で、 $P_{\text{max}}=26(\mu\text{gchl.a}/\text{l}) < 60(\mu\text{gchl.a}/\text{l}) - k_{pp}$ となり、2.2(a)の条件を十分に満たしている。

ニュートン法による計算結果をルンゲクッタ法の計算結果と重ねて図-3に示す。これによると、両曲線が一致しているのが分かる。 a, c, k, λ が定数で平衡解が1個であるから、解軌道は平衡解の周りに1つの閉曲線を描いている。解軌道は時計方向に進む。Haberman によれば、位相平面方程式の解の平均値は、 $(P_e=k/\lambda, Z_e=a/c)$ の個体群平衡解である。ルンゲクッタ法で求めた (P, Z) の平均値は、 $(P=6.590(\mu\text{gchl.a}/\text{l}), Z=0.711(\text{mgC}/\text{l}))$ で、ほぼ個体群平衡解 $(P=6.531(\mu\text{gchl.a}/\text{l}), Z=0.706(\text{mgC}/\text{l}))$ と一致した。以上より、網走湖の諸係数やデータを用いても Lotka-Volterra 方程式特有の閉曲解を得られることが確認できた。

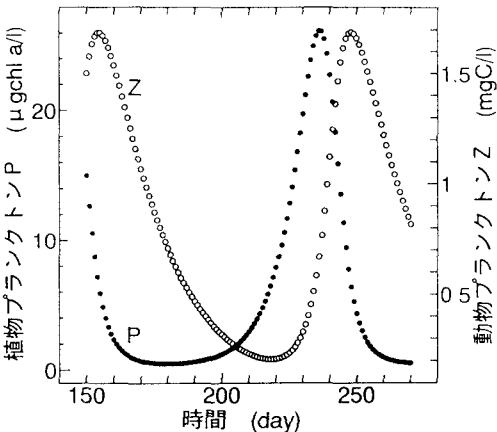


図-2 ルンゲクッタ法による数値計算

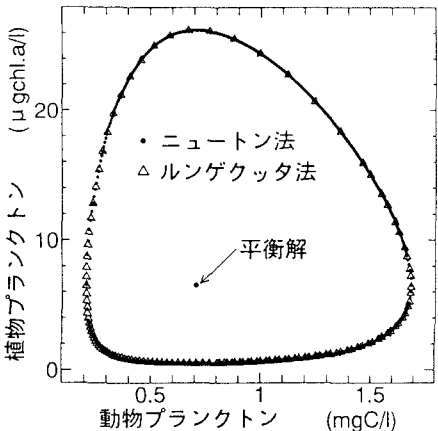


図-3 ルンゲクッタ法とニュートン法の一致

3. 2 P, Z位相平面の解軌道が、閉曲線の場合

(a) 計算条件

3.1(a)と同様に、平成3年の151日目から270日目までの120日間を対象として、水温、日射量をその期間の毎日の実測データを与え、それ以外の条件は3.1と同じく一定値とした。

(b) 結果

結果を図-4に示す。式(11)によると、 k が水温、 a が水温や日射量の関数となっているために、平衡解が日数分の120個発生している。1日毎に異なる平衡解の周りを解軌道が進むため、3.1とは異なり、解曲線が閉曲線ではなく開曲線になる。実測値の単位が $P(\text{cell数/ml})$ 、 $Z(\text{個体数/m}^3)$ であり、計算結果の濃度単位と異なるので実測値と計算値との比較は行わないことにした。

4. 動物プランクトンの添加による植物プランクトンの制御

本章では、まず植物プランクトンの平衡解が高くなるような閉曲線を描き、動物プランクトンの添加による植物プランクトンの減少を確認する。そのために、水温($T=30^{\circ}\text{C}$)、栄養塩類($C_{IN}=35\mu\text{gN/l}$, $C_{IP}=5\mu\text{gP/l}$)、初期値($P_0=20\mu\text{gchl.a/l}$, $Z_0=0.1\text{mgC/l}$)とし、その他の計算条件は3.1(a)と同じ値を与えて基本閉曲線とした。

4. 1 動物プランクトンの死亡率、流出量の影響

動物プランクトンの現存量に対して、常に一定の割合で動物プランクトンを添加すれば、当然植物プランクトンの減少が予想される。これは、Lotka-Volterra方程式の動物プランクトンの式(10)の右辺に $\sigma_2 \cdot Z$ (σ_2 (day^{-1})は正の定数)を加えることである。したがって、
$$\frac{dZ}{dt} = Z(-k + \lambda P) + \sigma_2 Z = Z \cdot (-(k - \sigma_2) + \lambda P) \quad (19)$$

$$P_e = \frac{k - \sigma_2}{\lambda}, \quad Z_e = \frac{a}{c} \quad (20)$$

これは、 $P_e = k/\lambda$ の値を減少させて閉曲線全体の植物プランクトンが減少することを示している。 $\sigma_2 \cdot Z$ の添加は、動物プランクトンの死亡率あるいは、流出量を減少させることによる水質制御に対応する。

(a) 計算条件

位相平面方程式をニュートン法で数値解析することにより、上記の基本閉曲線を描いた。次に、 $\sigma_2 = 0.025(\text{day}^{-1})$ として、新たな閉曲線を求めた。

(b) 結果

図-5に結果を示す。4.の基本閉曲線(σ_2 を考慮しない)よりも、 σ_2 を考慮した方が植物プランクトン量の最大値が低い状態になっている。 σ_2 を考慮した場合、 Z の値のとり範囲が基本閉曲線よりも広がっている。

4. 2 動物プランクトンの初期条件の影響

初期値(P_0, Z_0)に基づく定数 E_0 の値によって閉曲線の大きさが変化する。閉曲線が小さいほど(P, Z)の値は、平衡解付近を通る。すなわち、初期値(P_0, Z_0)を適切にとれば植物プランクトンの最大値が減少する事

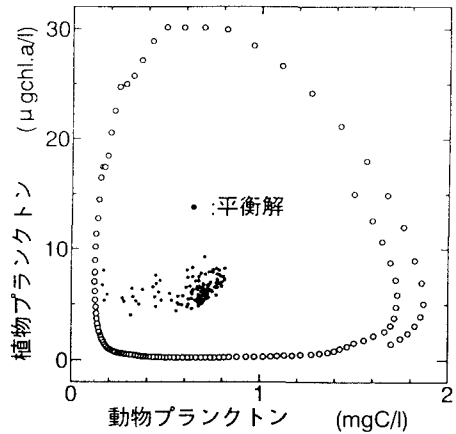


図-4 水温と日射量の実測データによる計算

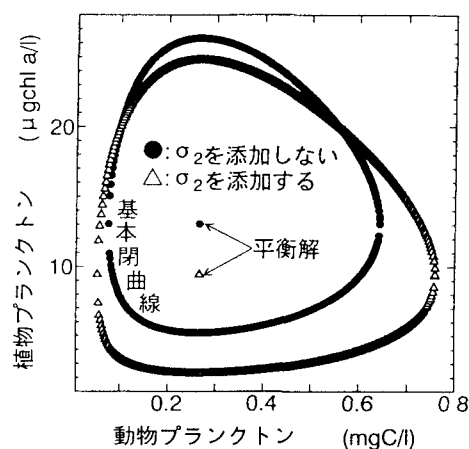


図-5 σ_2 による植物プランクトンの減少

を意味している。したがって、植物プランクトンの最大値が極端に大きくなるアオコの発生を防止するのに効果があると思われる。しかし、初期値(P_0, Z_0)が適切でないと、逆効果になる。

(a)計算条件

4.1と同じ基本閉曲線を用いて、 E_0 を構成している($P_0=20(\mu\text{gchl. a/l}), Z_0=0.1(\text{mgC/l})$)の値を変化させて、ニュートン法で計算した。($P_0=20(\mu\text{gchl. a/l}), Z_0=0.2(\text{mgC/l})$)、($P_0=20(\mu\text{gchl. a/l}), Z_0=0.7(\text{mgC/l})$)の2つの初期条件で計算し、初期条件以外は4.1と同値とした。

(b)結果

結果を図-6に示した。($P_0=20(\mu\text{gchl. a/l}), Z_0=0.2(\text{mgC/l})$)では、基本閉曲線に比べて小さな閉曲線となっ

ており、植物プランクトンの最大値も約6 ($\mu\text{gchl. a/l}$)減少している。初期値における動物プランクトンの濃度上昇が成功しているといえる。逆に、($P_0=20(\mu\text{gchl. a/l}), Z_0=0.7(\text{mgC/l})$)の場合では、動物プランクトンの初期値を上昇させたのであるが、閉曲線が基本閉曲線よりも大きくなり、かえって植物プランクトンの最大値を大きくしてしてしまった。

Lotka-Volterra 方程式より、 $Z_0=a/c$ であるが、 $Z < a/c$ のときPは増加しており、逆に $Z > a/c$ のときPは減少している。したがって図-6より、Pが増加しているときに、動物プランクトンの初期値を上昇させればかなり効果が期待される。逆にPが減少しているときに、動物プランクトンの初期値を上昇させれば逆効果になることを示している。その機構を述べると、植物プランクトンの増殖期間に、動物プランクトンが増加すれば、捕食者が増えるので増殖期最後の P_{max} は減少する(図-2参照)。しかし、植物プランクトンの減少期間に、動物プランクトンが増加すれば P_{min} は減少する。 P_{min} が減少すると被食者が減るので次に生起する Z_{min} も減少し、次の極大値の P_{max} は増加することになる。

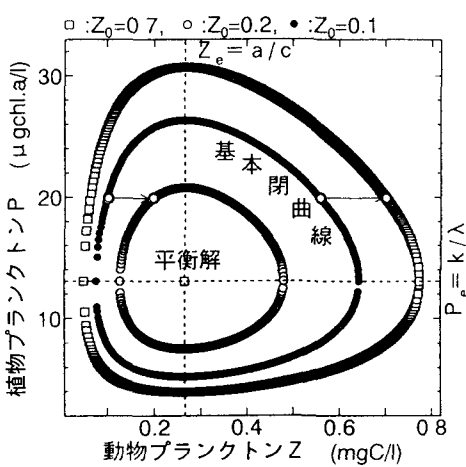


図-6 Zの初期値の違いによる変化

5. 結論

- 1) 宗宮モデルから $P < k_p$ の条件の時に導かれるLotka-Volterra方程式を網走湖に適用し、平衡解が1個のときは解軌道がP-Z位相平面上の閉曲線となり、平衡解が複数のときは開曲線になることを確認した。
- 2) 動物プランクトンの現存量に対して死亡率あるいは流出量の減少により、常に一定の割合で動物プランクトンを添加した場合、(Lotka-Volterra 方程式の右辺に $\sigma_2 \cdot Z$ を加える)と植物プランクトンの最大値が減少する。
- 3) Lotka-Volterra 方程式において、Pの濃度上昇期に、動物プランクトンの初期値を増加すれば、植物プランクトンの最大値がかなり減少する。

参考文献

- 1) 宗宮功：湖沼の物質循環モデル，国立公害研究所調査報告，第18号，pp.114～151，1981．
- 2) 北海道開発局網走開発建設部：網走湖水質保全対策検討委員会資料（平成3，4，6年度版）．
- 3) Richard Haberman著，稲垣宣生訳：生態系の微分方程式，161pp．，現代数学社，1992．
- 4) 宮田佳明，佐渡公明：アオコ発生モデルの数値シミュレーションに関する基礎的研究，土木学会北海道支部論文報告集，第51号(B)，pp.340～345，1995．