



Title	海洋生態系低次栄養段階の数理モデル化及び安定性
Author(s)	鈴木, 正明; SUZUKI, Masaaki; 大内, 東 他
Citation	北海道大學水産學部研究彙報, 30(3), 216-229
Issue Date	1979-08
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/23690
Type	departmental bulletin paper
File Information	30(3)_P216-229.pdf



海洋生態系低次栄養段階の数理モデル化及び安定性*

鈴木 正明**, 大内 東***, 福岡 二郎**

Construction of the Mathematical Model of the Lower Trophic Levels of the Marine Ecosystem and Its Stability Analysis*

Masaaki SUZUKI**, Azuma OUCHI*** and Jiro FUKUOKA**

Abstract

Recently O'Brien, Wroblewski, Walsh, Steele and Di-Tro have constructed the simulation model of the flow of the biologically limiting nutrient through the lower trophic levels of a marine ecosystem. At first, we discussed the differences of these model kinetics (structure, formulation) and constructed a simplified model (MODEL I, MODEL II). And then, we performed the stability analysis of the critical points in the system to understand the basic dynamic behavior.

Concerning the results we offer our conclusions:

If the system is conservative with respect to the total limiting nutrient,

- (1) If the growth rate of phytoplankton is always negative, phytoplankton and zooplankton both vanish.
- (2) If the growth rate of zooplankton is always negative, zooplankton vanishes and phytoplankton tends to a constant value P_0 .
- (3) Without the $P \ll Z$ region, if the growth rates of phytoplankton and zooplankton are positive, phytoplankton and zooplankton both approach, respectively, constant values, oscillately or non-oscillately.
- (4) These characteristics(1)-(3) are independent of the differences of the model formulation and structure.

序

近年、富栄養化の進んだ内湾では赤潮を多発している。従来の赤潮の研究は、主に現象の記述、赤潮生物の生理特性の面から進められてきた。しかし、赤潮の発生機構、分散過程は biological dynamics と流れの場との関連からも議論される必要があると思う。我々は赤潮を spreading out type の不安定と考え、数理モデルを用いた素過程の数理解析、ならびに統計処理を試みている。その第一歩として O'Brien, Wroblewski, Walsh, Steele, Di-Tro らの数理モデルの比較、モデルの作成、及び解の基本的挙動、すなわち自由応答での安定性について検討した。

* Contribution No. 106 from the Research of North Pacific Fisheries, Faculty of Fisheries, Hokkaido University

** 北海道大学水産学部北洋水産研究施設海洋部門
(Research Institute of North Pacific Fisheries, Faculty of Fisheries, Hokkaido University)

*** 北海道大学工学部電気学科系統工学講座
(Laboratory of System Engineering, Faculty of Engineering, Hokkaido University)

モデルの設定

最近、海洋生態系の低次栄養段階における物質循環モデルが O'Brien¹⁾²⁾, Wroblewski³⁾, Walsh^{4,5)}, Steele⁶⁾, Di-Tro^{7,8)} らにより精力的に開発され、かなりよく現象をシュミレートしている。しかし、これらのモデルを比較、検討すると以下の問題がある。

(1) モデルの構造、定式化、パラメータ値が異なる (図1, 表1)。

Table 1. Formulations of the model constructed by O'Brien, Wroblewski, Walsh, Steele and Di-Tro.

MODEL	Nutrient uptake (B1)	Phytoplankton collective loss (B2)	Zooplankton grazing (B3)	Zooplankton excretion (B4, B5)	Bacterial decomposition (B6)
O'Brien (1973)	$\frac{V_m N}{K_1 + N} P$	$D_p \cdot P$	$R_m(1 - e^{-\lambda P})Z$	$\frac{\Gamma R_m(1 - e^{-\lambda P})Z^2}{+ D_z \cdot Z}$	$D_d D$
O'Brien (1976)	$\frac{V_m N}{K_1 + N} P$	$D_p \cdot P$	$R_m(1 - e^{-\lambda P})Z$	$\Gamma R_m(1 - e^{-\lambda P})Z^2$	
Wroblewski (1977)	*	$D_p \cdot P$	$R_m(1 - e^{-\lambda(P - P_0)})Z$	$\left\{ \frac{\Gamma \cdot \Delta e^{\lambda(P - P_0)}}{\Gamma + \Delta(e^{\lambda(P - P_0)} - 1)} \right\} Z + D_z Z$	$D_d D$
Walsh (1975)	$\frac{V_m N}{K_1 + N} P$		$\frac{R_m(P - P_0)}{K_2 + (P - P_0)} Z$	$\Gamma \frac{R_m(P - P_0)}{K_2 + (P - P_0)} Z$	
Steele (1974)	$\frac{V_m N}{K_1 + N} P$		$\frac{R_m(P - P_0)}{K_2 + (P - P_0)} Z$	$\Gamma \frac{R_m(P - P_0)}{K_2 + (P - P_0)} Z + D_z Z$	
Di-Tro (1973)	$\frac{V_m \cdot f(I, T) \cdot N}{K_1 + N} P$	$(\Gamma Z - D_p)P$	$R_m P Z$	$\Gamma \left\{ P - \frac{R_m P}{K_2 + P} \right\} Z + D_z \cdot Z$	$D_d D$

$$* V_m f(I, T) \left[\frac{NO_3}{K_1 + NO_3} e^{-\psi NH_4} + \frac{NH_4}{K_1 + NH_4} \right] P$$

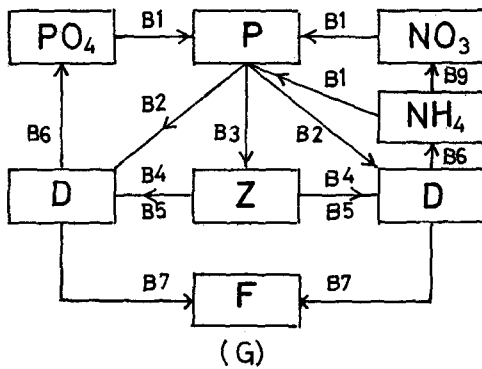
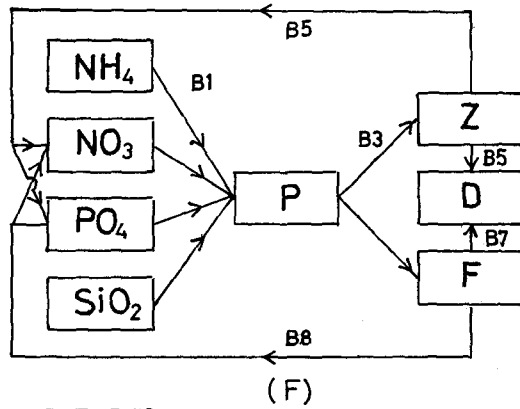
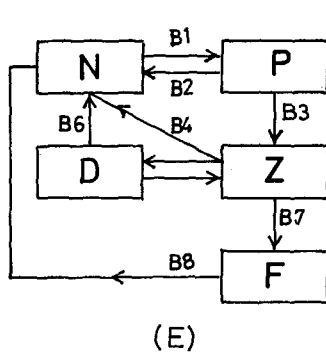
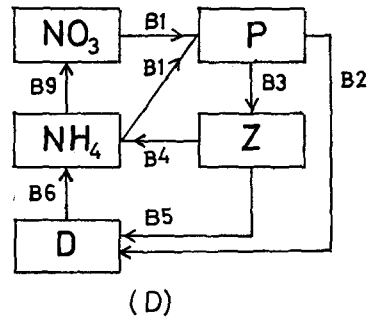
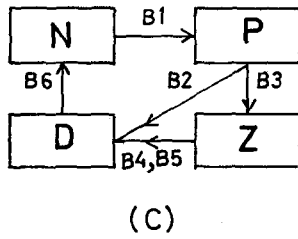
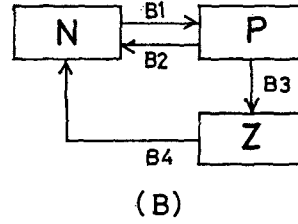
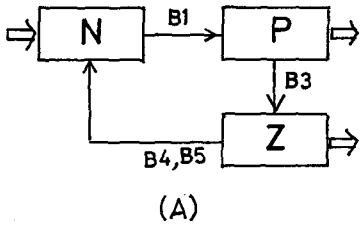
(2) いずれのモデルもシュミレーションを目的としたもので、解析的なアプローチをすすめるには複雑すぎる。

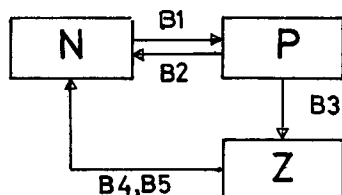
我々は、時空間スケールが、数日~数十日、 $10^2 \sim 10^4 m$ のいわゆる mesoscale でのシステムの定量的特性よりもむしろ定性的特性 (安定性、非連続性、振動等) に興味があり、上記のモデルを参考にしながら、できるだけモデルを単純化するよう努めた。

モデルの構造

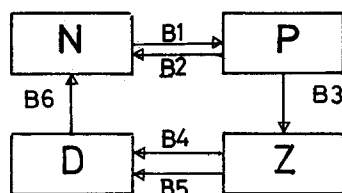
状態変数として栄養塩 (N), 植物プランクトン (P), 動物プランクトン (Z), デトリタス (D) を, biological process としては栄養塩の uptake (B1), 植物プランクトンの collective loss (B2), 動物プランクトンの摂食 (B3), 動物プランクトンの排泄 (B4, B5), バクテリアによる分解 (B6) を設定した。

西沢⁹⁾ は海洋生態系と Lotka-Volterra 系の差異を論じ, feedback-loop の重要性を指摘した。しかし従来のモデルでは feedback-loop の取り扱いがかならずしも一致しておらず, 我々は時間遅れをとも

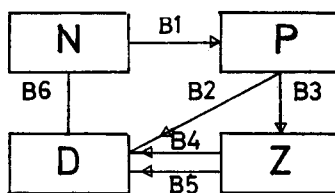




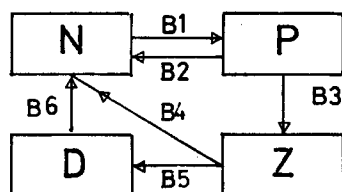
MODEL I



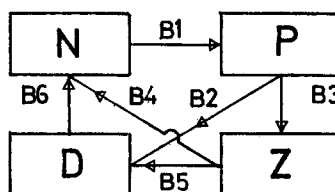
MODEL II-A



MODEL II-B



MODEL II-C



MODEL II-D

Fig. 2. Model kinetics of simplified model. B1-B6 represent as follows:
 B1 Nutrient uptake by phytoplankton, B2 Collective loss from phytoplankton,
 B3 Zooplankton grazing, B4 Zooplankton excretion, B5 Zooplankton standard
 excretion, B6 Bacterial decomposition.

なわない場合 (MODEL I) と時間遅れをともなる場合 (MODEL II-A, B, C, D) を考えてみた (図2)。

定 式 化

定式化にあたり、我々は

- (1) 外部変数 (光, 水温等) の時空間変動は無視する。
- (2) biological process (B1-B6) 各の近似の精度をできるだけ一致させる。

とした。(1) に関しては

Fig. 1. Model kinetics: (A) Steele (1974), (B) O'Brien (1976), (C) Di-Tro (1971), (D) Wroblewski (1977), (E) O'Brien (1973), (F) Walsh (1975), (G) Di-Tro (1975) and B1-B9 represent as follows: B1 Nutrient uptake by phytoplankton, B2 Collective losses from phytoplankton, B3 Zooplankton grazing, B4 Zooplankton excretion, B5 Zooplankton standard excretion, B6 Bacterial decomposition, B7 Fish predation, B8 Fish excretion, B9 Oxidation.

- (a) 対象としている現象は mesoscale で、環境外部変数の変動幅は小さいと思われる。
 (b) 我々は生物相互作用により励起される振動現象に興味を持っている。
 の二点から、外部変数の変動を無視した。(2) に関しては、従来のモデルを見ると phytoplankton dynamics のみを精密に近似したものもあるが、たった一つの項の近似精度のみを上げて system 全体の精度が向上するわけではない。むしろ Steele¹⁰⁾ が指摘しているように動物プランクトンを単なる sink や source として取り扱うのではなく、“animal” として表現することが重要であると思う。
 我々は定式化を以下のように行った。なおパラメータについては表 2 を参照されたい。

Table 2. Definition of symbols and scaling relationships.

Dimensional quantity	Definition	Scaling factor	Nondimensional quantity
N	Limiting nutrient	N/N_t	N^*
P	Phytoplankton	P/N_t	P^*
Z	Zooplankton	Z/N_t	Z^*
D	Detritus	D/N_t	D^*
t	Time	tV_m	t^*
R_m	Zooplankton maximum grazing rate	R_m/V_m	β
K_1	Phytoplankton Michaelis constant	K_1/N_t	α_1
K_2	Zooplankton Michaelis constant	K_2/N_t	α_2
D_p	Phytoplankton collective loss rate	D_p/V_m	ψ_1
D_z	Zooplankton standard excretion rate	D_z/V_m	ψ_2
D_d	Bacterial decomposition rate	D_d/V_m	ψ_3
Γ	Zooplankton excretion	*	γ
Δ	Zooplankton excretion rate at P_0	ΔV_m	δ
λ	Zooplankton excretion coefficient	λN_t	λ^*
V_m	Phytoplankton maximum uptake rate		
N_t	Total amount of biological limiting nutrient in the system		

- * CASE 1 $\gamma = \Gamma$
 CASE 2 $\gamma = \Gamma N_t$
 CASE 3 $\gamma = \Gamma/V_m$

(1) 栄養塩の uptake (B1)

Maximum uptake rate V_m を水温、光の関数としたモデルもあるが、基本的には Michaelis-Menten の式で近似される。

$$\frac{V_m \cdot N}{K_1 + N}$$

(2) 植物プランクトンの collective loss (B2)

植物プランクトンが動物プランクトンの摂食によらず減少するプロセス、すなわち、 $D_p \cdot P$

(3) 動物プランクトンの摂食 (B3)

Steele¹⁰⁾ は grazing rate $G(P)$ の近似をまとめ

$$(A) \quad G(P) = \begin{cases} R_m(P - P_0)/\delta & P_0 \leq P < P_0 + \delta \\ R_m & P \geq P_0 + \delta \end{cases}$$

$$(B) \quad G(P) = R_m(1 - e^{-\lambda(P - P_0)})$$

$$(C) \quad G(P) = \frac{R_m(P - P_0)}{K_2 + (P - P_0)}$$

の三通りを示した。しかし、いずれも $G(P)$ は植物プランクトンの増加にともない飽和し、本質的に同じである。我々は解析しやすい (C) を用いた。なお threshold concentration P_0 は富栄養化海域では $P \gg P_0$ となり無視した。

(4) 動物プランクトンの排泄

Steele¹⁰⁾によれば、動物プランクトンの排泄は grazing に無関係な process (B5) と grazing に関する process (B4) とからなる。B4 は $D_2 \cdot Z$ と近似した。B4 について従来のモデルを比較 (表1) すると、排泄率 $F(P, Z)$ は

$$(A) \quad F G(P) = \Gamma \frac{R_m P}{K_2 + P} \quad \text{CASE 1 (Steele, Walsh)}$$

$$(B) \quad F G(P) Z = \Gamma \frac{R_m P Z}{K_2 + P} \quad \text{CASE 2 (O'Brien)}$$

$$(C) \quad \frac{\Gamma \Delta e^{\beta P}}{\Gamma + \Delta (e^{\beta P} - 1)} \quad \text{CASE 3 (Wroblewski)}$$

の三通りがある。(A) は grazing $G(P)Z$ の一定率 (Γ) を排泄、(B) は grazing $G(P)Z$ の増加にともない排泄も増加、(C) は植物プランクトンが低濃度のときは排泄率は低いが、植物プランクトンの増加にともない排泄率は増加し、やがて漸近する。我々は (A), (B), (C) の三通りについて検討した。

(5) バクテリアによる分解 (B6)

デトリタスのバクテリアによる分解量はデトリタス量に比例するとし、 $D_d \cdot D$ とした。我々は、代表的時間スケール V_m と、Total Limiting Nutrient N_i で方程式を無次元化した (表2)。

パラメーター値の推定

System を記述するパラメーターは $\alpha_1, \alpha_2, \beta, \gamma, \psi_1, \psi_2, \psi_3, \delta, \lambda$ の9つである、これらのパラメーターの値は、CUEA (Coastal Upwelling Ecosystem Analysis) など組織的に測定され、おおまかな範囲が判ってきた。我々は O'Brien, Wroblewski のパラメーター値を参考にして以下のように値を決定した。

α_1 植物プランクトンの Michaelis 定数は数多く測定されており、 $10^{-2} \sim 10^{-1}$ の range と推定される (O'Brien)。

我々は α_1 として 0.02, 0.05, 0.1, 0.2, 0.5 の5通りを設定した。

α_2 動物プランクトンの grazing rate はあまり測定されていないが

- (1) 動物プランクトンの turn over time は一般的に植物プランクトンよりも遅れる。
- (2) 従来のモデルで用いられた Ivlev constant は 1~5

の2点より、 α_2 として 0.05, 0.1, 0.2, 0.5, 1.0 の5通りを設定した。

β β は Maximum grazing rate と植物プランクトンの maximum uptake rate の ratio で、 $0 < \beta < 1.2$ と推定される (O'Brien)。 β として我々は 0.3, 0.5, 0.7, 1.0, 1.2 の5通りを設定した。

γ CASE 1 では同化率は 60% 程度と推定され、 γ として 0.2, 0.3, 0.35, 0.4, 0.5 の5通りを CASE 2 では、動物プランクトンの状態方程式より $1 - \gamma z > 0$ の条件が導かれ、 γ として 1.0, 2.0, 3.0, 4.0, 5.0 の5通りを設定した。CASE 3 では Wroblewski の値を用い $\gamma = 0.35\beta$ とした。

ψ_1, ψ_2 植物プランクトンの collective loss rate, 動物プランクトンの standard excretion rate はあまり測定されていない。しかし

- (1) 植物プランクトン、動物プランクトンの daily product の数%~数十% である。
 - (2) e-folding time scale は V_m^{-1} のオーダーである。
- の2点より ψ_1, ψ_2 として 0.03, 0.05, 0.07, 0.10, 0.15 の5通りを設定した。

ψ_3 デトリタスは数日のオーダーでバクテリアにより分解されるとし、 ψ_3 として0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5の5通りを設定した。

δ, λ Wroblewskiと同じ値を用いた。すなわち $\delta=0.01, \lambda=4.5$ とした。

以後の数値解析は、これらのパラメーターの組合せについて行った。

自由応答での安定性

MODEL I, MODEL II は非線型で解析的に解くことは困難である。しかし system が構造安定であるときは、状態方程式を平衡点のまわりで線型化することができる。

Ikeda¹¹⁾ は Di-Tro⁷⁾ のモデルを解析し

- (1) 植物プランクトンの増殖率が負であれば、植物プランクトン、動物プランクトンともに死滅する。
- (2) 動物プランクトンの増殖率が負であれば、動物プランクトンは死滅し、植物プランクトンは一定値に漸近し安定する。
- (3) 植物プランクトン、動物プランクトンの増殖率が正のときは振動的、非振動的に一定値に漸近し、安定である。

という結果を得ている。しかし Di-Tro のモデルでは植物プランクトンの死亡率を

$$\Gamma Z + D_p$$

動物プランクトンの増殖率を

$$\frac{R_m P}{K_s + P}$$

としており、他のモデルと比べ Zooplankton dynamics の定式化は大きく異なっている。我々はモデルの構造、定式化の異なる場合について検討した。

MODEL I, MODEL II の状態方程式を一般的な形であらわすと

$$\frac{dx_i}{dt} = F_i(x_1, x_2, \dots, x_n) \quad (i = 1, 2, \dots, n) \quad (3-1)$$

ここで平衡点 $x_{0,i}$ のまわりで

$$x_i = x_{0,i} + \delta x_i \quad (3-2)$$

として (3-1) 式の δx_i についての一次近似をとれば

$$\frac{d}{dt} \{\delta x_i\} = \sum_{j=1}^m f_{ij} \delta x_j \quad (3-3)$$

ただし、

$$f_{ij} = \frac{\partial F_i}{\partial x_j} \left(\begin{matrix} i=1, 2, \dots, n \\ j=1, 2, \dots, m \end{matrix} \right) \quad (3-4)$$

線型化された系の安定性は (3-3) 式の特性方程式

$$\det(A - \lambda I) = 0 \quad (3-5)$$

の固有値 (λ) の実数部分の正負から判別される。ただし A は f_{ij} の行列、 I は単位行列である。

MODEL I

MODEL I では、我々は Zooplankton dynamics の定式化 (動物プランクトンの排泄の定式化) の差異に着目し以下の解析を行った。

無次元化された状態方程式は

$$\frac{dN}{dt} = -\frac{NP}{\alpha_1+N} + \psi_1 P + F(P, Z)Z + \psi_2 Z \quad (4-1)$$

$$\frac{dP}{dt} = \left\{ \frac{N}{\alpha_1+N} - \psi_1 - \frac{\beta Z}{\alpha_2+P} \right\} P \quad (4-2)$$

$$\frac{dZ}{dt} = \left\{ \frac{\beta P}{\alpha_2+P} - F(P, Z) - \psi_2 \right\} Z \quad (4-3)$$

(4-1)~(4-3) 式より

$$N+P+Z=1 \quad (4-4)$$

となり, $N=1-P-Z$ を (4-2) 式へ代入すると状態方程式は

$$\frac{dP}{dt} = \left\{ \frac{1-P-Z}{\alpha_1+1-P-Z} - \psi_1 - \frac{\beta Z}{\alpha_2+P} \right\} P \quad (4-5)$$

$$\frac{dZ}{dt} = \left\{ \frac{\beta P}{\alpha_2+P} - F(P, Z) - \psi_2 \right\} Z \quad (4-6)$$

となる。(4-5), (4-6) 式より平衡点は

$$(P, Z) = \begin{cases} (0, 0) \\ (P_0, 0) \\ (P_0, Z_0) \end{cases}$$

の3通りがあり, それぞれの場合について方程式を線型化し, 以下の解析を行った。

(i) $(P, Z) = (0, 0)$ の場合

固有値 λ_1, λ_2 は

$$\lambda_1 = \begin{cases} -\psi_2 \cdots \cdots \text{CASE 1, 2} \\ -(\delta + \psi_2) \cdots \cdots \text{CASE 3} \end{cases} \quad \lambda_2 = \frac{1}{\alpha_1+1} - \psi_1 \quad \text{CASE 1, 2, 3}$$

となり, $\lambda_1 < 0$, λ_2 は $(P, Z) = (0, 0)$ での植物プランクトンの増殖率になっている。

これより, 植物プランクトンの増殖率が負のときは, 植物プランクトン, 動物プランクトンともに死滅する事が判る。

(ii) $(P, Z) = (P_0, 0)$ の場合

λ_1 は CASE 1, 2, 3 いずれの場合も

$$\lambda_1 = -\frac{\alpha_1 P_0}{(1+\alpha_1-P_0)^2} < 0$$

λ_2 は

$$\lambda_2 = \begin{cases} (1-\gamma) \frac{\beta P_0}{\alpha_2+P_0} - \psi_2 & \text{CASE 1} \\ \frac{\beta P_0}{\alpha_2+P_0} - \psi_2 & \text{CASE 2} \\ \frac{\beta P_0}{\alpha_2+P_0} - \frac{\gamma \delta e^{\epsilon P}}{\gamma + \delta(e^{\epsilon P} - 1)} - \psi_2 & \text{CASE 3} \end{cases}$$

となる。しかし λ_2 はいずれも $(P, Z) = (P_0, 0)$ での動物プランクトンの増殖率になっている。

これより動物プランクトンの増殖率が負のときは, 動物プランクトンは死滅し, 植物プランクトンは一定 P_0 値に漸近する事が判る。

(iii) $(P, Z) = (P_0, Z_0)$ の場合

特性方程式は

$$\begin{vmatrix} a_{11} - \lambda & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} - \lambda \end{vmatrix} = 0$$

となり解析的には固有値は求まらず、数値的に5⁶通りのパラメーターの組合せについて固有値を求めた(表3)。

計算結果の一例を図3 (CASE2: ψ_2 は 0.05, 他のパラメーター値は前章で示したすべての組合せ)に示した。平衡点は以下の3通りに分類される。

- (A) $R_e(\lambda) > 0$ 不安定
- (B) $R_e(\lambda) < 0, I_m(\lambda) < 0$ 安定 (非振動的)
- (C) $R_e(\lambda) < 0, I_m(\lambda) > 0$ 安定 (振動的)

ただし, $R_e(\lambda)$ は固有値の実数部, I_m は虚数部

さらに (A)~(C) の領域は, 以下のように特徴づけられた。

- (A) 栄養塩が高濃度で植物プランクトンが低濃度 ($(P_0, Z_0) = (0, 0)$ の近く) の平衡点, または $Z_0 \gg P_0$ の平衡点は不安定である。このような P_0, Z_0 は α_1, α_2 が小さく, $\alpha_1 > \alpha_2$ のとき多く見られた。
- (B) 栄養塩が枯渇し, $P_0 \gg Z_0$ である平衡点に擾乱を与えると, 指数的 (非指動的) に擾乱は減衰し安定である。
- (C) $P \approx Z$ で, しかも栄養塩が枯渇していない平衡点では, 擾乱を与えられると振動しながら, もとの平衡点に漸近する。

なお, CASE 2 で ψ_2 を他の値を用いた場合, 定式化の異なる場合 (CASE 2, CASE 3) でも同様の傾向が見られた。

Table 3. Elements of matrix, which are truncated after the first order terms to linear approximation of MODEL I.

CASE	a_{11}	a_{12}	a_{21}	a_{22}
CASE 1	$\left\{ -\frac{\alpha_1}{(\alpha_1 + 1 - P_0 - Z_0)^2} + \frac{\beta Z_0}{(\alpha_2 + P_0)^2} \right\} P_0$	$-\left\{ \frac{\alpha_1}{(\alpha_1 + 1 - P_0 - Z_0)^2} + \frac{\beta}{\alpha_2 + P_0} \right\} P_0$	$(1 - \gamma) \frac{\beta \alpha_2}{(\alpha_2 + P_0)^2} Z_0$	0
CASE 2	$\left\{ -\frac{\alpha_1}{(\alpha_1 + 1 - P_0 - Z_0)^2} + \frac{\beta Z_0}{(\alpha_2 + P_0)^2} \right\} P_0$	$-\left\{ \frac{\alpha_1}{(\alpha_1 + 1 - P_0 - Z_0)^2} + \frac{\beta}{\alpha_2 + P_0} \right\} P_0$	$(1 - \gamma Z_0) \frac{\beta \alpha_2}{(\alpha_2 + P_0)^2} Z_0$	$-\gamma \frac{\beta P_0 Z_0}{\alpha_2 + P_0}$
CASE 3	$\left\{ -\frac{\alpha_1}{(\alpha_1 + 1 - P_0 - Z_0)^2} + \frac{\beta Z_0}{(\alpha_2 + P_0)^2} \right\} P_0$	$-\left\{ \frac{\alpha_1}{(\alpha_1 + 1 - P_0 - Z_0)^2} + \frac{\beta}{\alpha_2 + P_0} \right\} P_0$	$\left[\frac{\beta \alpha_2}{(\alpha_2 + P_0)^2} + \frac{\lambda \gamma \delta (\delta - \gamma) e^{\lambda P}}{[\gamma + \delta (e^{\lambda P} - 1)]^2} \right] Z_0$	0

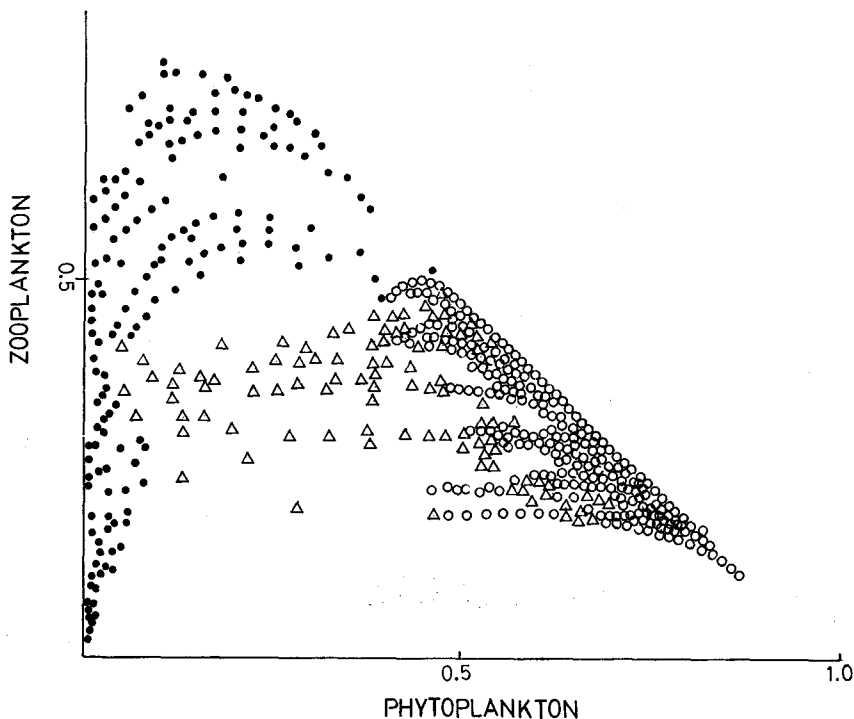


Fig. 3. Sorting of equilibrium points of MODEL I, CASE 1.
 ●: unstable point, ○: stable point (node), △: stable point (spiral)

MODEL II

MODEL II では、時間遅れの効果、及び feedback loop の取り扱いの差異に着目し以下の解析を行った。無次元化された状態方程式は

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -\frac{NP}{\alpha_1 + N} + \psi_1 P + \psi_3 D & \text{(A)} \\ -\frac{NP}{\alpha_1 + N} + \psi_3 D & \text{(B)} \\ -\frac{NP}{\alpha_1 + N} + \psi_1 P + \psi_3 D + F(P, Z) \cdot Z & \text{(C)} \\ -\frac{NP}{\alpha_1 + N} + \psi_3 D + F(P, Z) \cdot Z & \text{(D)} \end{cases} \quad (5-1)$$

$$\frac{dP}{dt} = \left\{ \frac{N}{\alpha_1 + N} - \psi_1 - \frac{\beta Z}{\alpha_2 + P} \right\} P \quad \text{(A), (B), (C), (D)} \quad (5-2)$$

$$\frac{dZ}{dt} = \left\{ \frac{\beta P}{\alpha_2 + P} - F(P, Z) - \psi_3 \right\} Z \quad \text{(A), (B), (C), (D)} \quad (5-3)$$

$$\frac{dD}{dt} = \begin{cases} F(P, Z)Z + \psi_2 Z - \psi_3 D & \text{(A)} \\ F(P, Z)Z + \psi_2 Z + \psi_1 P - \psi_3 D & \text{(B)} \\ \psi_2 Z - \psi_3 D & \text{(C)} \\ \psi_1 P + \psi_2 Z - \psi_3 D & \text{(D)} \end{cases} \quad (5-4)$$

ここで (5-1) ~ (5-4) 式より

$$N + P + Z + D = 1$$

となる。D=1-N-P-Z を (5-1) 式へ代入すると

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -\frac{NP}{\alpha_1 + N} + \psi_1 P + \psi_3(1 - P - Z - N) & \text{(A)} \\ -\frac{NP}{\alpha_2 + P} + \psi_3(1 - P - Z - N) & \text{(B)} \\ -\frac{NP}{\alpha_1 + N} + \psi_1 P + F(P, Z)Z + \psi_3(1 - P - Z - N) & \text{(C)} \\ -\frac{NP}{\alpha_1 + N} + F(P, Z)Z + \psi_3(1 - P - Z - N) & \text{(D)} \end{cases} \quad (5-5)$$

となり、状態方程式は (5-5), (5-2), (5-3), の3式となり、これより平衡点を求める

$$(N, P, Z) = \begin{cases} (1, 0, 0) \\ (N_0, P_0, 0) \\ (N_0, P_0, Z_0) \end{cases} \quad (5-6)$$

の3通りがあり、MODEL I 同様、それぞれの平衡点のまわりで状態方程式を線型化し安定性を検討した。

ただし、F(P, Z) は

$$F(P, Z) = \gamma \frac{\beta P Z}{\alpha_2 + P} \quad (5-7)$$

とした。

(i) (N, P, Z)=(1, 0, 0) の場合

固有値は MODEL II-A, B, C, D いずれも

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= -\psi_3 < 0 \\ \lambda_2 &= \frac{1}{\alpha_1 + 1} - \psi_1 \\ \lambda_3 &= -\psi_3 < 0 \end{aligned} \quad (5-8)$$

Table 4. Elements of matrix, which are truncated after the

MODEL	a_{11}	a_{12}	a_{13}
MODEL II-A	$-\frac{\alpha_1 P_0}{(\alpha_1 + N_0)^2} - \psi_3$	$-\frac{N_0}{\alpha_1 + N_0} + \psi_1 - \psi_3$	$-\psi_3$
MODEL II-B	$-\frac{\alpha_1 P_0}{(\alpha_1 + P_0)^2} - \psi_3$	$-\frac{N_0}{\alpha_1 + N_0} - \psi_3$	$-\psi_3$
MODEL II-C	$-\frac{\alpha_1 P_0}{(\alpha_1 + P_0)^2} - \psi_3$	$-\frac{N_0}{\alpha_1 + N_0} + \gamma \frac{\beta \alpha_2 Z_0^2}{(\alpha_2 + P_0)^2} + \psi_1 - \psi_3$	$2\gamma \frac{\beta P_0 Z_0}{\alpha_2 + P_0} - \psi_3$
MODEL II-D	$-\frac{\alpha_1 P_0}{(\alpha_1 + P_0)^2} - \psi_3$	$-\frac{N_0}{\alpha_1 + N_0} + \gamma \frac{\beta \alpha_2 Z_0^2}{(\alpha_2 + P_0)^2} - \psi_3$	$2\gamma \frac{\beta P_0 Z_0}{\alpha_2 + P_0} - \psi_3$

となり λ_1, λ_3 は常に負。 $\lambda_2 < 0$ の場合、すなわち植物プランクトンの増殖率が負のときは植物プランクトン、動物プランクトンとともに死滅する。

(ii) $(N, P, Z) = (N_0, P_0, 0)$ の場合

特性方程式は

$$\begin{vmatrix} a_{11} - \lambda & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & -\lambda & a_{23} \\ 0 & 0 & a_{33} - \lambda \end{vmatrix} = 0 \quad (5-9)$$

これより

$$(\lambda - a_{33})(\lambda^2 - a_{11}\lambda - a_{12}a_{21}) = 0 \quad (5-10)$$

となり (5-10) 式の 2 番目の括弧の $g(\lambda) = \lambda^2 - a_{11}\lambda - a_{12}a_{21}$ についてみると $a_{11}, -a_{12}a_{21}$ はそれぞれ

$$a_{11} = -\frac{\alpha_1 P_0}{(\alpha_1 + N_0)^2} - \psi_3 < 0 \quad (5-11)$$

$$-a_{12}a_{21} = \begin{cases} \left(\frac{N_0}{\alpha_1 + N_0} + \psi_3\right) \frac{\alpha_1 P_0}{(\alpha_1 + N_0)^2} > 0 & (A), (D) \\ \left(\frac{N_0}{\alpha_1 + N_0} - \psi_1 + \psi_3\right) \frac{\alpha_1 P_0}{(\alpha_1 + N_0)^2} > 0 & (B), (C) \end{cases} \quad (5-12)$$

(5-11), (5-12) 式より $g(\lambda)$ の固有値は正であることが判る。

λ_3 はいずれの場合も

$$\lambda_3 = a_{33} = \frac{\beta P_0}{\alpha_2 + P_0} - \psi_2 \quad (5-13)$$

となり、これより動物プランクトンの増殖率が負のときは、動物プランクトンは死滅し、栄養塩、植物プランクトンは一定値に漸近することが判る。

(iii) $(N, P, Z) = (N_0, P_0, Z_0)$ の場合

特性方程式は

$$\begin{vmatrix} a_{11} - \lambda & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} - \lambda & a_{23} \\ 0 & a_{32} & a_{33} - \lambda \end{vmatrix} = 0 \quad (5-14)$$

これより

$$g'(\lambda) = \lambda^3 + C_1\lambda^2 + C_2\lambda + C_3 \quad (5-15)$$

first order terms to a linear approximation of MODEL II.

a_{21}	a_{22}	a_{23}	a_{31}	a_{32}	a_{33}
$\frac{\alpha_1 P_0}{(\alpha_1 + N_0)^2}$	$-\frac{\beta P_0 Z_0}{(\alpha_2 + P_0)^2}$	$-\frac{\beta P_0}{\alpha_2 + P_0}$	0	$(1 - \gamma Z_0) \frac{\beta \alpha_2 Z_0}{(\alpha_2 + P_0)^2}$	$-\gamma \frac{\beta P_0 Z_0}{\alpha_2 + P_0}$
$\frac{\alpha_1 P_0}{(\alpha_1 + N_0)^2}$	$-\frac{\beta P_0 Z_0}{(\alpha_2 + P_0)^2}$	$-\frac{\beta P_0}{\alpha_2 + P_0}$	0	$(1 - \gamma Z_0) \frac{\beta \alpha_2 Z_0}{(\alpha_2 + P_0)^2}$	$-\gamma \frac{\beta P_0 Z_0}{\alpha_2 + P_0}$
$\frac{\alpha_1 P_0}{(\alpha_1 + N_0)^2}$	$-\frac{\beta P_0 Z_0}{(\alpha_2 + P_0)^2}$	$-\frac{\beta P_0}{\alpha_2 + P_0}$	0	$(1 - \gamma Z_0) \frac{\beta \alpha_2 Z_0}{(\alpha_2 + P_0)^2}$	$-\gamma \frac{\beta P_0 Z_0}{\alpha_2 + P_0}$
$\frac{\alpha_1 P_0}{(\alpha_1 + N_0)^2}$	$-\frac{\beta P_0 Z_0}{(\alpha_2 + P_0)^2}$	$-\frac{\beta P_0}{\alpha_2 + P_0}$	0	$(1 - \gamma Z_0) \frac{\beta \alpha_2 Z_0}{(\alpha_2 + P_0)^2}$	$-\gamma \frac{\beta P_0 Z_0}{\alpha_2 + P_0}$

ただし,

$$C_1 = -(a_{11} + a_{22} + a_{33})$$

$$C_2 = a_{11}a_{22} + a_{22}a_{33} + a_{33}a_{11} - a_{23}a_{32} - a_{12}a_{21}$$

$$C_3 = -a_{21}a_{32}a_{13} + a_{23}a_{32}a_{11} + a_{12}a_{21}a_{33} - a_{12}a_{23}a_{33}$$

* $a_{11} \sim a_{33}$ は表 4 に示す。

となり解析的に固有値を求めることはできず、数値的に求めた。

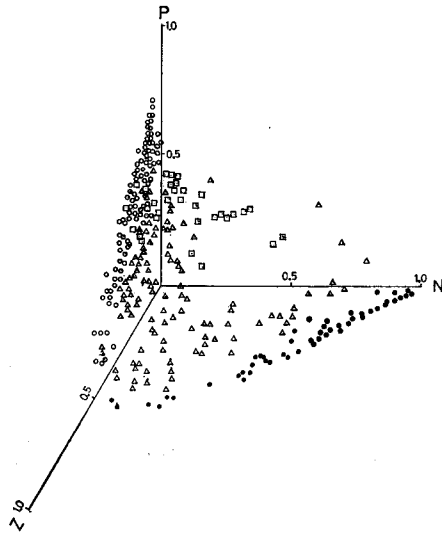


Fig. 4. Sorting of equilibrium points of MODEL II-B.

●: unstable, ○: stable (node),
△: stable (spiral), □: limit cycle

なお図 4 は ψ_3 を 0.5 とし、他のパラメータはすべての組合せを用いて得た結果であるが、 ψ_3 を他の値を用いても、モデルの構造を変えても同様の傾向を示した。

要 約

我々は従来開発されてきた海洋生態系の低次栄養段階の数値モデルの構造、定式化を比較、検討し、いくつかの単純化されたモデルを設定した。

さらに、我々はそれらのモデルの解の基本的な挙動、すなわち安定性について検討し、

- (i) 植物プランクトンの増殖率が負のときは、植物プランクトン、動物プランクトンともに死滅する。
- (ii) 動物プランクトンの増殖率が負のときは、動物プランクトンは死滅し、植物プランクトンは一定値に漸近する。
- (iii) 植物プランクトン、動物プランクトンの増殖率がともに正のときは、植物プランクトン、動物プランクトンは振動的、または非振動的に、一定値に漸近する。
- (iv) これらの (i) ~ (iii) の特性は、モデルの構造、定式化の差異により変わることはない。

の結果を得た。

平衡点は以下の 4 通りに分類される (図 4)。

- (A) $R_e(\lambda) > 0$
- (B) $R_e(\lambda) < 0, I_m(\lambda) < 0$ 安定 (非振動的)
- (C) $R_e(\lambda) < 0, I_m(\lambda) > 0$ 安定 (振動的)
- (D) $R_e(\lambda) = 0, I_m(\lambda) > 0$ リミット・サイクル

さらに (A) ~ (D) の領域は以下のように特徴づけられた。

- (A) 植物プランクトンは低濃度で、 $Z_0 \gg P_0$ の平衡点は不安定である。
- (B) 栄養塩は枯渇し、 $P_0 > Z_0$ である平衡点は、擾乱が加わると指数的 (非振動的) にもとの平衡点に漸近する。
- (C) 栄養塩、植物プランクトン、動物プランクトンが適当なバランスをしている平衡点は擾乱が加わると、振動的にもとの平衡点に漸近する。
- (D) 動物プランクトンが低濃度で、栄養塩、植物プランクトン、デトリタスが適当なバランスをするときには、リミット・サイクルになることがある。

最近 Powell¹²⁾, Platt¹³⁾らはクロロフィルの連続測定を行い、流速、水温の時空間変動とは異なるクロロフィルの振動現象を観測している。我々の得た (iii) の結果は、生物の相互作用により時間的振動が励起される事を示しており、今後過渡応答についても解析する必要があると思う。

参 考 文 献

- 1) O'Brien, J.J. and Wroblewski, J.S. (1973). A simulation of the mesoscale distribution of the lower trophic levels off West Florida. *Inv. Pesq.* **37**, 193-244.
- 2) Wroblewski, J.S. and O'Brien, J.J. (1976). A spatial model of phytoplankton pachiess. *Mar. Biol.* **35**, 161-175.
- 3) Wroblewski, J.S. (1977). A model of phytoplankton plume formation during variable Oregon upwelling. *J. Mar. Res.* **35**, 357-394.
- 4) Walsh, J.J., Kelley, J.C., Dugdale, R.C. and Frost, B.W. (1971). Gross biological features of the Peruvian upwelling system with spatial reference to possible variation. *Inv. Resq.* **35**, 25-42.
- 5) Walsh, J.J. (1975). A spatial simulation model of the Peru upwelling ecosystem. *Deep-Sea Res.* **22**, 201-236.
- 6) Steele, J.H. (1974) The structure of marine ecosystem. *Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.* p 125.
- 7) Di-Tro, D.M., O'Connor, D.J. and Thoman, R.V. (1971). A dynamic model of the phytoplankton population in the Sacramento San Joaquin Delta. *Am. Chem. Soc.* 131-180.
- 8) Di-Tro, D.M., O'Connor, D.J., Thoman, R.V. and Mancini, J.L. (1975). Phytoplankton - zooplankton - nutrient interaction model for Western Lake Erie. *System analysis and simulation in ecology*, **3**, 423-474.
- 9) 西沢 敏 (1976). 生物群集と生産. 545 p. 恒星社厚生閣, 東京.
- 10) Steele, J.H. (1976). Zooplankton dynamics. *The Sea*, **6**, 857-890.
- 11) Ikeda, S and Adachi, N. (1976). Dynamics of the nitrogen cycle in a lake and its stability. *Ecologica Modeling*, **2**, 213-234.
- 12) Platt, T., Kenneth, L., Denman, K.L. and Jassby, D. (1976). Modeling the productivity of phytoplankton. *System Analysis and Simulation in Ecology*, **3**, 545-559.
- 13) Powell, T., Richardson, P.J., Dillon, T.M., Agee, B.A., Dozier, B.J., Godden, D.A. and Myrup, L. (1975). Spatial scale of current and phytoplankton biomass fluctuation in Lake Tahoe *Science*, **189**, 1088-1090.