

湖沼生態系数理モデルの現状と今後の課題

Current Status and Perspective of Researches on Lake Ecological Models

下ヶ橋 雅樹*・迫田 章義*・鈴木 基之**

Masaki SAGEHASHI, Akiyoshi SAKODA and Motoyuki SUZUKI

1. はじめに

世界各地において湖沼の富栄養化が様々な利水障害を引き起こし、その対策が急務となっている。これに対して、ここ数十年来、富栄養対策と称した様々な湖沼浄化策が提案・実施されてきた。一般には富栄養化の問題は藻類の大量発生という形で具体化するため、その原因となる窒素やリン等の栄養塩の低減策が一義的に行われてきている。排水中の窒素・リン除去や有リン洗剤の使用禁止、あるいは栄養塩回帰の抑制のための底泥対策などがその代表的な例である(須藤ら, 1983)。これらの方策が湖沼浄化対策の上で必要不可欠な方策であることは疑いの余地はないが、実際問題としての実施の困難性や、湖沼そのものの抵抗性によって、藻類大量発生が見られなかった状態にまで栄養塩のレベルを下げて、藻類の大量発生が防げないといったヒステリティックな影響が見られ(Hosper, 1989; Fig. 1)、大部分の湖沼において、十分な浄化が達成されていないことも事実である。こういった背景から、栄養塩負荷低減策に平行して、その効果を十分に発揮させるための補助的な浄化対策の実施が期待されている。

生態学的な視点から見ると、富栄養化とそれに伴う藻類

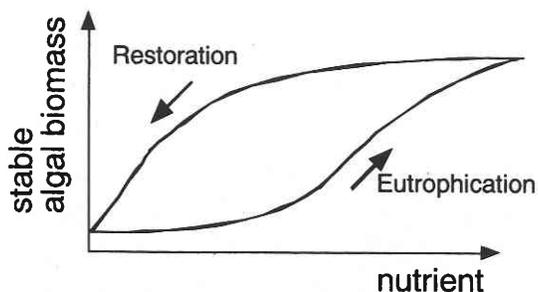


Fig. 1 The hysteretic effect on lake eutrophication and restoration.

の大量発生は、プランクトン性植物の一次生産に大幅に偏った生態系が構築されていることに起因しているものと考えられる。従って、湖沼生態系そのものを改善し、一次生産に偏らない生態系を再構築することが、補助的な浄化方法として適切なものであると考えられる。こういった視点から、Shapiro *et al.* (1975) は、biomanipulation と呼ばれる人為的生態系操作による湖沼浄化策を提案した。この方法では、動物プランクトンの植物プランクトンに対する捕食力を強い状態で維持させる、すなわち動物プランクトンの生物量を高い状態で維持させるため、その捕食者である Bream 等のプランクトン食性の魚を湖水から除去し、さらにこれらプランクトン食性の魚の増殖を抑制するために、pike 等の魚食性の魚を導入する (Lammens *et al.*, 1990; Fig. 2)。

現在までに世界各地、特にヨーロッパ諸国において、多数の biomanipulation が試験的に実施されてきている (Perrowe *et al.*, 1997)。しかしながら、その全てで成功(ここでいう成功とは、藻類の発生抑制を意味する)をおさめ

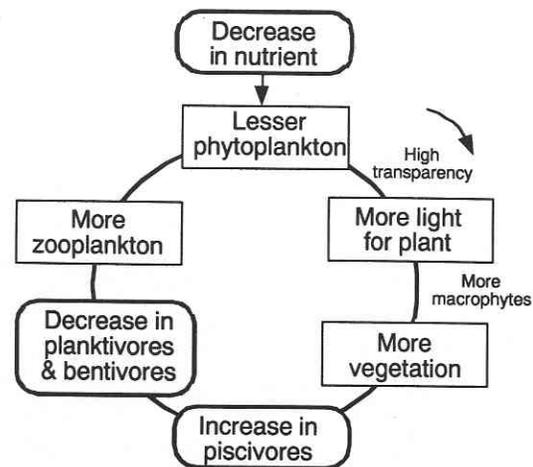


Fig. 2 The flow chart of biomanipulation.

*東京大学生産技術研究所 第4部

**国際連合大学

たわけではなく (例えば Pekkarinen, 1990), また, 一時的な成功を収めたケースでも, その長期的な効果の持続性については, 疑問の余地がある (Shapiro, 1990).

これら biomanipulation を含めた, 湖沼生態系の健全な状態への回帰を効果的に行うためには, 湖沼生態系における動力学を十分に理解する必要がある. すなわち, 湖沼生態系の変化を定量的に表現できる湖沼数理モデルにその期待が寄せられる. こういった背景から, 本稿では, 湖沼生態系数理モデルの現状と今後の課題についての議論を行うこととする.

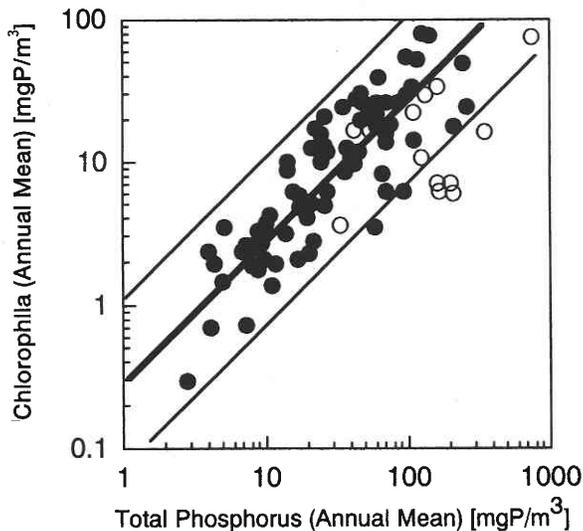


Fig. 3 Comparison between annual mean chlorophylla and annual mean total phosphate concentration (OECD, 1982).

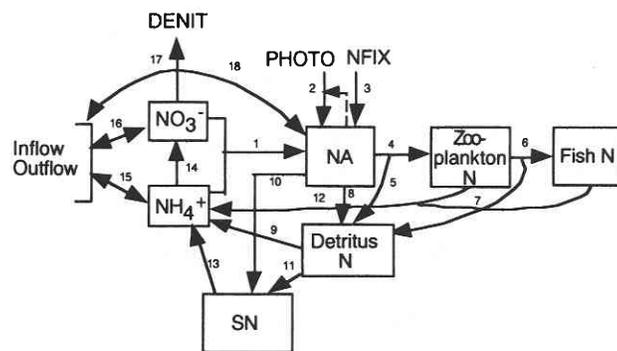


Fig. 4 An example of lake ecological models (Jorgensen, 1982). Only Nitrogen circulation was considered in this model. 1: N uptake by algae; 2: photosynthesis; 3: N fixation; 4, 6: grazing; 5, 7: fecal excretion; 8: non-predatory mortality; 9: mineralization; 10, 11: precipitation; 12: metabolic excretion of $\text{NH}_4\text{-N}$; 13: elution of $\text{NH}_4\text{-N}$; 14: nitrification; 15, 16, 18, 19: inflow and outflow; 17: denitrification. DENIT: denitrification; NA: algal intracellular N; NFIX: Nfixation; PHOTO: photosynthesis; SN: N in upper layer of sediment

2. 湖沼モデルの分類

湖沼モデルは大別して, 回帰モデルと生態系モデルの二つに分類される. 回帰モデルは, Vollenweider (1975) モデルに代表される, 栄養塩 (リン) 濃度と植物プランクトン発生量の回帰直線式であり, いくつかの式が報告されている. 例として, Fig. 3に OECD (1982) を示した. 湖沼の富栄養化現象を巨視的な視点から捉える意味では, この回帰式は有効な手段と成りうる. しかしながら, これらのモデルはあくまで回帰式であるため, 根底には全ての湖沼が生態学的に同じ状態にあるものという前提条件的な仮定が存在する. しかしながら, 上で議論した湖沼生態系の改善というものは, 湖沼生態系そのものを変化させるものであり, その予測を行う上で, こういった回帰モデルは不適切である.

一方のいわゆる生態系モデルは湖沼の生態系を物質循環という視点から数学的に表現したものであり, 微分方程式群によってその移動過程が表現される (Fig. 4; Jørgensen, 1982). こういった特性から, 生態系そのものの構造変化を理解するためには, 生態系数理モデルを用いた解析を行う必要がある.

3. 湖沼生態系モデル

現在までに様々な生態系モデルが提案されてきている. 一口に生態系モデルといっても, それぞれのモデルは各々異なった目的意識から構築されているため, それぞれに独自の構造を有している. これら湖沼生態系数理モデルの例を Table 1 にまとめた. 多くのモデルは藻類発生現象解析にその視点をおいた, いわば藻類中心型モデルと分類されるタイプである. 一方, 近年は湖沼生態系全体の保全に注目した総合生態系モデルが考案されてきている. また, モデル中に多数含まれる動力学的パラメータの決定に重点をおいた報告もある. 以下, それぞれについて述べる.

3.1 藻類中心型モデル

湖沼富栄養化の中心の問題は, 藻類の大量発生である. ここでいう藻類中心型モデルとは, この藻類発生の予測を主たる目的として構築されたものである.

湖沼における人為的な栄養塩負荷等の影響の診断を目的に, U.S. International Biological Program の生態学及び数理モデルの専門家によって作成された CLEAN (Comprehensive Lake Ecosystem ANalyzer) (Park *et al.*, 1974) は, 以降の湖沼生態系数理モデルの標準的構造を提示したといえる. CLEAN モデルは 28 の状態変数を用意し, また水理学的なインターフェイスを加味することで, 様々な水界生態系への応用の可能性を有している. 特に浅性水域表現部分は, George 湖 (ニューヨーク州) 及び Wingra 湖 (ウィスコンシン州) のデータを中心とした多数の湖沼観測値をもとに

補正されている。結果として、観測値のオーダーレベルの予測は可能であったが、季節変動に関する表現は十分とは言えなかった。この原因として、観測値が元来有している本質的な誤差をあげている。CLEANモデルは、窒素・リンの循環の考慮、藍藻及び溶存酸素コンパートメントの考慮、及び分解過程の速度式の改良などを経て、CLEANER (CLEAN for Environmental Resources) (Scavia and Park, 1975; Scavia *et al.*, 1976; Clescheri *et al.*, 1977), 及びMS CLEANER (Grodén, 1977; Park *et al.*, 1978, 1979; Desmodeau, 1978) へと発展していった。

Di Toro *et al.* (1975) は、Erie湖の植物プランクトン-動物プランクトン-栄養塩類の相互関係のモデル化を、7つの水平方向区画を考慮して作成した。区画間の物質移動に関しては、塩素イオンを用いたトレーサー実験によって別途検証している。

Thomann (1976) は Ontario湖 (アメリカ) に対して湖沼完全混合単位分割数の異なる3レベルのモデルを構築した。Chen *et al.* (1975) もまた、4種の藻類、4種の動物プランクトン、3つの成長段階を有する4種の魚を含んだ同湖のモデルを作成したが、このモデルは、別途作成した水理学的モデルとの結合を試みている。

Biermann *et al.* (1976) は、藍藻類の発生の因子を解析する目的で、Saginaw湾に対してのモデルを作成した。このモデルの特徴的な面は、藻類の栄養塩取込と増殖を分けてモデル化したことである。このことはすなわち、植物プランクトンのポピュレーションダイナミクスを表現することであり、その適切性に関しては Jørgensen (1976) が評価した。彼は、彼の作成した湖沼モデルを用いて、2ステップの藻類増殖表現 (取込と増殖の分離) と単純な Monod 式表現の比較を行い、結果として2ステップ表現の方が藻類の季節変動をよく表すことを示した。この動力学表現方法は以後のモデルにおいて頻繁に現れる。Nyholm (1978) も細胞内の窒素・リンをそれぞれ独立に分けたモデルを作成し、デンマークの13の湖沼に適用した。ここでは、パラメータは基本的には同一の値を使用しており、一部のパラメータのみ非常に狭い範囲での補正を行うにとどまった。結果として、特に水理学的滞留時間の短い湖沼に対する汎用性が確認された。

Canale *et al.* (1976) は、Michigan湖の食物連鎖網をモデル化した。このモデル中では、ニシンの一種 Alewife が外部因子として考慮されている。

Richey (1977) は、Castle湖のリン循環モデルを構築した。このモデルでは、リン挙動、特に沈降特性の pH 依存性及び鉄イオン依存性を記述している。

Ikeda and Adachi (1979) は、琵琶湖に関して5つの完全混合ボックスを考慮したモデルを作成した。

CLEAN と同様に PCLOOS (Kouwenhoven and Aldenberg,

1986; Janse and Aldenberg, 1990; Janse *et al.*, 1992) 及び PCLAKE (Janse *et al.*, 1993; 1995; Janse and van Liere, 1995; Aldenberg *et al.*, 1995) も一連のシリーズである。当初このモデルは、オランダの浅性過栄養湖 Loosdrecht 湖の水質調査結果のより深遠な洞察、ならびに浄化対策としてのリン外部負荷低減策の効果予測のために作成され、その後リンや窒素の循環を分離的に表現する機能を付加して、汎用的な湖沼生態系数理モデルとなった。

Matsuoka *et al.* (1986) は、魚に加えて、大型の甲殻類 (エビ等) を含んだモデルを霞ヶ浦に対して作成した。特徴としては、基本的に全てのパラメータが *in situ* 実験によって得られた値を使用しており、それらの実験結果の外挿性が確認されたことである。

Varis (1988) は、窒素固定能を有する藻類 *Aphanizomenon flos-aquae* の他の藻類との競争を表現する目的で、生物としては藍藻とその他の藻類のみを含む Kuortaneenjävi 湖 (フィンランド) のモデルを作成した。このモデルを用いて、彼は、いわゆる「収穫という観点からは、春の1日は秋の1週間に等しい」といった傾向を湖沼において定量的に把握するため、外部負荷変動の時期とその感度の関係をモデル計算によって算出した。一方で、ダム湖 (reservoirs) のモデル化の例としては、Théault and Salençon (1993) による Pareloup ダム (フランス) のモデル化があげられる。このモデルでは、表層水と深層水の二層に分けたモデル化が行われ、特に沈降性の高い珪藻類に注目した。

3.2 総合生態系モデル

湖沼生態系の保全を考える上では、動物プランクトンや魚の動力学を定量的に明らかにする必要がある。ここでいう総合生態学モデルとは、これらの生物の変化に関しても重点をおいたモデルである。また先述の biomanipulation を実施した水域に対してモデルを作成し、その現象解析を行った例もある。

Patten *et al.* (1975) は可能な限りの生物を含んだモデルを Texoma Cove に対して作成した。このモデルを検証するために十分なデータを集めることは事実上極めて困難であるが、水界生態系動力学の一つの究極的表現といえる。

Scheffer (1989; 1991) は水界生態系の安定性を考察するために、必要最小限の状態変数を含んだモデルを用いた zero isocline 解析を行った。bream, pike, 大型水生植物及び栄養塩の外部負荷を考慮したバージョンのモデル (Scheffer, 1989) では、栄養塩負荷の高低によって、最終的な安定状態が異なり、高い負荷では bream 優占の濁った状態のみが、低い負荷では pike ならびに大型水生植物優占の透明な状態のみが安定状態として存在することを示し、植物プランクトン、動物プランクトン、bream, 及び栄養塩流入を考慮したバージョン (Scheffer, 1991) では、

Table 1 Lake Models in previous literature

#	Name or Researcher(s)	SV*	Phyto-plankton	Zoo-plankton	Fish	Nut-rients	applied lake / other special features
1	"CLEAN"	28	1)nanno 2)net	1) cladocera 2) copepoda 3) predatory	1) Bluegill 2) Bass 3) Carp	N, P	Lake George (NY) etc. / Macrophytes, benthos, decomposer and sediments dynamics were considered.
2	"CLEANER"	40>	1)nanno 2)net 3)bluegreen	1) cladocera 2) copepoda 3) predatory	1) Bluegill 2) Bass 3) Carp	N, P, Si	Sarasota lake etc. / Improvements of the CLEAN. Circulations of N, P, Si were considered.
3	Chen <i>et al.</i> , 1975	15	4 groups	4 groups	4 groups with 3 life-stages	N, P	Lake Ontario / A model linked with a 3-dimension hydrodynamic model.
4	Di Toro <i>et al.</i> , 1975	7	1 group	1 group	-	N, P	western Lake Erie / A model with 7 segments.
5	Patten <i>et al.</i> , 1975	33	1)small 2)medium 3)large 4)bluegreen 5)floating mat 6)attached	1) small 2) large	1)eggs&larvae 2)fingerlings 3)filterfeeding 4)bottomfeeding 5) minnow 6) carnivorious	N, P	Texoma Cove / Other considerations: aufwuchs, turtles, herbivorous and carnivorous vertebrates; suspension and deposit feeding invertebrates; invertebrate predators and scavengers
6	Thomann <i>et al.</i> , 1975	15>	1 group	1 group	1 species	N, P	Lake Ontario / A model with 3~7 layers and 67 segments. Sediments dynamics was considered.
7	Bierman, 1976	14	1)diatoms 2)greens 3)N-fix BG 4)not N-fix BG	1)small 2)large	1 species (as Higher predators)	N, P, Si	Saginaw Bay / A model with two-step growth processes.
8	Canale <i>et al.</i> , 1976	25	1)small DIA 2)large DIA 3)bluegreen 4)green	1)nauplii 2) <i>Daphnia</i> 3) <i>Bos. & Holo.</i> 4) <i>Cyclops</i> 5) <i>Diaptomus</i> 6) <i>Lepto. & Poly.</i> 7) <i>Limnoc. & epischura</i>	Alewife	N, P, Si	Lake Michigan / A model with 2 layers.
9	Jørgensen, 1976a Jørgensen <i>et al.</i> , 1978; 1986	12	1 group	1 group	1 group	N, P	Glmsø Sø; Lyngby Sø (Netherlands) / A model with 2-step growth processes in algal dynamics. Algal intracellular N,P and sediments dynamics were considered.
10	Jørgensen, 1976b	4	-	-	1 group (trout)	NH ₄	11 m³ fish tank at 16°C / A fish model based upon mass balance. BOD dynamics and oxygen consumption were considered.
11	Richey, 1977	9	1 group	1 group	-	P	Castle Lake (California) / A model of P circulation. Effects of pH and Fe, and sediment dynamics were considered.
12	Nyholm, 1978	7	1 group	1 group	-	N, P	Danish 13 lakes / A multiapplied model. Algal intracellular N and P were considered.
13	Ikeda and Adachi, 1979	8	1 group	1 group	-	N, P	Lake Biwa (Japan) / A mode l with 5 blocks (3:epilimnion, 2:hypolimnion). A model of N circulation.
14	Matsuoka <i>et al.</i> , 1986	14	1) bluegreen 2) green	1 group	1) <i>Neomysis</i> 2)goby&shrimp 3)Carp&crucia	N, P	Lake Kasumigaura (Japan) / A model with 4 segments. Parameters from <i>in situ</i> experiments. 2-step growth process in algal dynamics was considered.
15	"PCLOOS"	3	1 group	1 group	-	P (F.F.)	Lake Loosdrect (Netherlands) / A simple C circulation model.

#	Name or Researcher(s)	SV*	Phyto-plankton	Zoo-plankton	Fish	Nut-rients	applied lake / other special features
16	"PCLOOS v.2.4" Janse and Aldenberg, 1990	18	1) bluegreen; 2) green; 3) diatoms	1 group	1 group	P	Lake Loosdrecht (Netherlands) / An improvement of PCLOOS. The circulations of C and P, and sediments dynamics were considered.
17	"PCLOOS v.2.5" Janse <i>et al.</i> , 1992	20	1) bluegreen; 2) green; 3) diatoms	1 group	1 group	P	Lake Loosdrecht (Netherlands) / An improvement of PCLOOS v.2.4. Applied for an actual restoration.
18	"PCLAKE" Janse <i>et al.</i> , 1993; 1995; Janse and Liere, 1995; Aldenberg <i>et al.</i> , 1995	54	1) bluegreen 2) green 3) diatoms	1 group	1) zooplankton and benthos feeder 2) zooplankton and macrophytes feeder 3) predatory fish	N, P, Si	Lake Zwaardvis and the other 18 Dutch lakes / An improvement of PCLOOS A multiapplied model The circulations of C, N and P, sediment dynamics, and macrophytes were considered.
19	Rose <i>et al.</i> , 1988	62	1) <i>Nitzschia</i> 2) <i>Anab. & Lyng.</i> 3) <i>Chlamydo.</i> 4) <i>Chlorella</i> 5) <i>Selenastrum</i> 6) <i>Scenedesmus</i> 7) <i>Stig. & Uloth.</i> 8) <i>Ankistro.</i>	1) <i>Daphnia-egg</i> 2) small <i>D.</i> 3) medium <i>D.</i> 4) large <i>D.</i> 5) Rotifers 6) Protozoans 7) Ostracods 8) Amphipods	-	N, P	0.075 ~ 3.0 L of microcosms at 20 ~ 24 °C / A model based on laboratory experiments, The temperature dependency was ignored
20	Varis, 1988	15	1) BG 2) others	-	-	N, P	L. Kuortaneenjärvi (Finland) / An algal competition model
21	Keesman and van Straten, 1990	3	1 group	-	-	P	Lake Veluwe (Netherlands) / A model calibrated with a set membership approach.
22	Scheffer, 1989	2	-	-	1) bream 2) pike	1 group (F.F.)	a theoretical study / A fish competition model.
23	Scheffer, 1991	2	1 group	1 group	-	1 group (F.F.)	a theoretical study / An algae-zooplankton competition model.
24	Nielsen, 1994	13	1) <i>Microcystis</i> 2) <i>Aphaniz.</i> 3) <i>Stephanod.</i> 4) <i>Asterionella</i> 5) <i>Pediastrum</i> 6) <i>Scenedesmus</i> 7) <i>Dinobryon</i> 8) <i>Peridinium</i> 9) <i>Cryptomonas</i>	1) cladoceran 2) copepods	- (F.F.)	P	Lake Væng (Denmark) / A structural dynamic model. sediments
25	Thébault and Salençon, 1993	8	1) diatoms 2) non diatoms	1) herbivorous copepods 2) carnivorous copepods 3) cladocerans	- (F.F.)	P, Si	Paleoupe Lake (France) / A 2-layer model.
26	Jayaweera and Asaeda, 1996	18	1) Diatom-E 2) Diatom-P 3) Flagellate-E 4) Greens-E 5) Greens-N 6) Greens-P 7) <i>Aphaniz.-E</i> 8) <i>Aphaniz.-P</i> 9) <i>Micro.-E</i> 10) <i>Micro.-N</i> 11) <i>Micro.-P</i> 12) <i>Osci.-E</i> 13) <i>Osci.-N</i> 14) <i>Osci.-P</i>	1 group	1) bream 2) pike	N, P (F.F.)	Lake Bleiswijkse Zoom (Netherlands) / A model based on an actual biomani-pulation. Three types of phytoplankton such as nitrogen limited, phosphorus limited, and energy (solar radiation) limited are considered
27	Jensen, 1996	5	-	1) copepods 2) cladocerans 3) rotifers	1) lake herring 2) chub	-	Lake Superior / A fish competition model

SV* : total number of state variables; F.F.: forcing function

"CLEAN": Park *et al.*, 1974

"CLEANER": Park *et al.*, 1975; 1978; 1979; Scavia and Park, 1976; Clesceri *et al.*, 1977; Young-berg, 1977; Desmodeau, 1978; Groden, 1977

"PCLOOS": Kouwenhoven and Aldenberg, 1986; "PCLOOS v.2.4": Janse and Aldenberg, 1990; "PCLOOS v.2.5": Janse *et al.*, 1992

"PCLAKE": Janse *et al.*, 1993; 1995; Janse and Liere, 1995; Aldenberg *et al.*, 1995

BG: bluegreen; DIA: diatoms; Bos.: Bosmina; *Holo.*: *Holopedium*; *Lepto.*: *Leptodora*; *Poly.*: *Polyphemus*; *Limnoc.*: *Limnocalanus*; *Anab.*: *Anabaena*; *Lyng.*: *Lyngbia*; *Chlamydo.*: *Chlamydomonas*; *Stig.*: *Stigeoclonium*; *Uloth.*: *Ulothrix*; *Ankistro.*: *Ankistrodesmus*; *Aphaniz.*: *Aphanizomenon*; *Stephanod.*: *Stephanodiscus*; *Micro.*: *Microcystis*; *Osci.*: *Oscillatoria*

bream が動物プランクトン-植物プランクトン間の生態学的な振動を減衰すること, bream の不在下では栄養塩流入増加は動物プランクトンのみを増加させること, 逆に bream の高生物量存在下では藻類のみが増加することを示した. Jensen (1996) は 2 種類の魚の捕食競争をモデル化した.

Nielsen (1994) は, デンマークにおける biomanipulation の結果解析のための汎用的なモデルを, Væng 湖をもとに作成した. 結果として, 9 種の藻類ならびに 2 種の動物プランクトンの構造動態を十分に表現できる生態系数理モデルが構築された. Jayaweera and Asaeda (1996) もまた, オランダの実湖沼で行われた biomanipulation の実施結果を基に数理モデルを作成し, その現象を解析した.

一方, 魚の成長に関しては, その個体のサイズ成長と個体数成長を区別して評価する必要性も示唆される. 水産学の分野では, これらをそれぞれ成長式 (代表例として直線式; von Bertalanffy 式; Robertoson 式; Gompertz 式) 及び生残モデル (代表例として Beverton and Holt 式) として分類し使用している (田中, 1994). このサイズ依存性を考慮したモデリングの例としては, Jørgensen (1976 b) が挙げられる. 彼は 11 m^3 の fish tank を用いて 75 から 301 g の trout を 16°C にて飼育し, その観測結果ならびにいくつかの文献値を基に, サイズ依存性を有する魚の成長モデルを作成した. (Table 1 には記載せず).

さらに, 生態系モデルの非専門家を対象に, 総合的な湖沼生態系の理解や, 簡素なユーザーインターフェイスを兼ね備えることによる容易なモデル解析を目的として作成された, いわゆるプログラムパッケージとして, "SIMSAB" (the Simulation Modeling System for Aquatic Bodies: Voinov and Akhremenkov, 1990), "MASAS" (Modelling of Anthropogenic Substances in Aquatic Systems: Ulrich *et al.*, 1991), "DELAQUA" (Deep Expert System LAke water QUALity: Recknagel *et al.*, 1991) 及び "Lake Life" (Thébault and Salençon, 1992) が挙げられる (Table 1 には記載せず).

3.3 パラメータ評価

生物の動力学を表現する基本的なモデル構造は, CLEAN モデル, あるいは Bierman のモデル以降, 大きな変化はないと言える. 従って今現在, モデル作成において最も大きなウェイトを占める作業は, その動力学パラメータの評価である. モデルパラメータ評価の基本的なスタンスは, 室内実験結果をもとに各パラメータのおおよその範囲を決定し, 実湖沼の観察結果をもとにいくつかの高感度のパラメータをキャリブレーションすることである. このキャリブレーションにおいては, 時系列データをもとに最適なフィッティングを模索する方法 (例えば Rose *et al.*, 1988) や, 観察結果の平均値を用いた定常解析を行う方法 (例えば Janse and Aldenberg, 1990) が一般的である. しかしなが

ら, 近年の数学的手法の進化や計算機の計算速度の向上等から様々なパラメータ評価方法が提案されてきている.

状態変数の増加に伴い, そのパラメータ決定の困難さが増加することは自明である. Nielsen (1994) は彼のモデル (9 種の植物プランクトン及び 2 種の動物プランクトンを含む, いわゆる構造動態モデル) において, そのパラメータ決定に通常用いられる数学的手法が十分な回答を与えなかったことに言及し, そのパラメータキャリブレーションが, 外部因子として与えられるパラメータに関連した不確実性によって非常に困難となることを示した上で, こういった構造動態モデル作成においては, 今後何らかの goal function (例えば exergy; Nielsen, 1995; Jørgensen, 1992 a, b) の利用が必要であることを示唆した.

Rose *et al.* (1988) は, 実湖沼から得られるデータのばらつきに起因する, モデルパラメータ決定の不十分性に注目し, データばらつきの極めて少ない, $0.05 \sim 3 \text{ L}$ の実験水槽における多種同時培養結果をもとに, 植物プランクトン-動物プランクトンモデルを作成した. このモデル中では, 温度影響の考慮には至っていないが, 当室内実験結果の予測性は十分に評価された.

Bayesian 統計学を用いたモデル汎用化の検討 (PCLAKE: Aldenberg *et al.*, 1995) や, ランダムサンプリングされたパラメータ群のメンバシップ関数評価を利用したパラメータの決定 (Keesman and van Straten, 1990) は, パラメータのキャリブレーションを行うと同時に, その不確実性に関する情報も得ることができ, 非常に有効である. 今後さらにこういった統計学的な観点からのパラメータの評価方法の開発が期待される.

4. まとめと今後の課題

以上述べてきたように, 湖沼生態系数理モデルに関しては, 様々な視点からその作成が行われてきており, その基本構造に関しては, およそ一般的な解答が得られたものと見られる.

従って, 今後の湖沼生態系数理モデル研究のアウトプットとして求められるものは, その動力学パラメータをいかに合理的に決定できるかということである. すなわち, 生態系の安定構造を左右する動力学パラメータはなにか (パラメータの感度解析), またそのパラメータならびにそれを用いたモデル予測結果の信頼性はどの程度であるのか (パラメータ及びモデルの不確実性解析) を明確化していくことが今後の課題となる.

これらの統計学的な解析において重要なことは, まず確実な観察結果を基盤とした数理モデルを作成し, これらの検討を行っていくことである. 言い換えれば, パラメータ決定のためのバックグラウンドデータの不確実性に起因するモデル不確実性を出来る限り低減することが今後の湖沼

生態系数値モデル研究の大きな課題である。Rose *et al.* (1988) の microcosm を用いた検討は、まさにこの点に注目したモデル化の例である。今後はさらに大型の実験的生態系 (いわゆる mesocosm) を用い、より自然に近い状態で得られる信頼性の高い観測値を基にしたモデル化ならびにそのパラメータ評価が期待される (Nielsen, 1995; Boyle and Fairchild, 1997)。こういった背景から、我々は、屋外設置の実験池 (直径 4 m, 水深 0.45 m) を用いた観察実験から、生態系モデルの作成ならびにパラメータ評価を試み (Suzuki *et al.*, 2000; Sagehashi *et al.*, 2000), さらにここで得られたパラメータを基に、実際の富栄養湖沼へのスケールアップを試みた (Sagehashi *et al.*, submitted)。今後こういった観察実験及びそのモデル化を繰り返すことにより、湖沼生態系表現のための動力学パラメータの信頼性を高めていくことが、湖沼生態系モデル研究者として求められる大きな課題の一つであろう。

(11年12月9日受理)

参 考 文 献

- 1) Aldenberg, T., Janse, J.H., and Kramer, P.R.G. (1995) Fitting the dynamic model PCLake to a multi-lake survey through Bayesian Statistics. *Ecological Modelling* 78, 83-99.
- 2) Boyle, T.P., and Fairchild, J.F. (1997) The role of mesocosm studies in ecological risk analysis. *Ecological Applications* 7(4), 1099-1102.
- 3) Bierman, V.J. (1976) Mathematical model of the selective enhancement of blue-green algae by nutrient enrichment. In *Modeling Biochemical Processes in Aquatic Ecosystems*, (Editor R.P. Canale) Ann Arbor, MI: Ann Arbor Science, 1-32.
- 4) Canale, R.P., DePalma, L.M., and Vogel, A.H. (1976) A plankton-based food web model for Lake Michigan. In *Modeling Biochemical Processes in Aquatic Ecosystems*. (Editor R.P. Canale) Ann Arbor, MI: Ann Arbor Science, 33-74.
- 5) Chen, C.W., Lorenzen, M., and Smith, D.J. (1975) A comprehensive water-quality-ecologic model for Lake Ontario. Report to Grate Lakes Environment research Laboratory. National Oceanic and Atmospheric Administration by Tetra Tech, Inc., 202 pp.
- 6) Clescheri, L.S., Park, R.A., and Bloomfield, J.A. (1977) General model of microbial growth and decomposition in aquatic ecosystems. *Applied and Environmental microbiology* 33(5), pp. 1047-1058.
- 7) Desormeau, C.J. (1978) Mathematical modelling of phytoplankton kinetics with application to two alpine lakes. Report #4, Center for Ecological Modeling, Rensselaer Polytechnic Institute, Troy, N.Y., 21 pp.
- 8) Di Toro, D.M., O'Connor, D.J., and Thomann, R.V. (1975) Phytoplankton-zooplankton-nutrient interaction model for western Lake Erie. In *System Analysis and Simulation in Ecology* vol.3 (Editor B.C.Patten (New York, NY: Academic Press), 423-474.
- 9) Groden, T.W. (1977) Modeling temperature and light adaptation of phytoplankton. Report #2, Center for Ecological Modeling, Rensselaer Polytechnic Institute, Troy, N.Y., 17 pp.
- 10) Hosper, S.H. (1989) Biomanipulation, new perspectives for restoration of shallow, eutrophic lakes in the Netherlands. *Hydrobiological Bulletin* 23, 5-10.
- 11) Ikeda, S., and Adachi, N. (1979) A dynamic water quality model of lake Biwa - a simulation study of the lake eutrophication. *Ecological Modelling* 4, 151-172.
- 12) Janse, J. H., Van Donk, E., Gulati, R.D. (1995) Modelling nutrient cycles in relation to food web structure in a biomanipulated shallow lake. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 29(1), 67-79.
- 13) Janse, J.H., Aldenberg, T., and Kramer, P.R.G. (1992) A mathematical model of the phosphorus cycle in Lake Loosdrecht and simulation of additional measures. *Hydrobiologia* 233, 119-136
- 14) Janse, J.H., Van der Does, J., and Van der Vlugt, J.C. (1993) PCLAKE; Modelling eutrophication and its control measures in Reeuwijk lakes. In Proc. 5th Int. Conf. Conserv. Managem. Lakes (Editors Giussani, G. and Callieri, C.), Stresa. Italy.
- 15) Janse, J.H., and Aldenberg, T. (1990) Modelling phosphorus fluxes in the hypertrophic Loosdrecht lakes. *Hydrobiological Bulletin* 24(1), 69-89.
- 16) Janse, J.H., and Van Liere, L. (1995) PCLAKE: A modelling tool for the evaluation of lake restoration scenarios. *Water Science and Technology* 31, 371-374.
- 17) Jayaweera, M., and Asaeda, T. (1996) Modeling of Biomanipulation in Shallow, Eutrophic Lakes: An Application to Lake Bleiswijkse Zoom, the Netherlands. *Ecological Modelling* 85, 113-127.
- 18) Jensen, A.L. (1996) A process model for food competition. *Ecological Modelling* 87, 1-9.
- 19) Jørgensen, S.E. (1976 a) A eutrophication model for a lake, *Ecological Modelling* 2, 147-165.
- 20) Jørgensen, S.E. (1976 b) A model of fish growth. *Ecological Modelling* 2, 303-313.
- 21) Jørgensen, S.E. (1982) Modeling the ecological processes. In *Mathematical Modeling of Water Quality* (Editor Orlob, G.T.) Wiley/IIASA, Chichester, 116-149.
- 22) Jørgensen, S.E., Kamp-Nielsen, L., and Jørgensen, L.A. (1986) Examination of the generality of eutrophication models. *Ecological Modelling* 32, 251-266.
- 23) Jørgensen, S.E., Mejer, H.F., and Jørgensen, L.A. (1978) Examination of a lake model. *Ecological Modelling* 4, 253-278.
- 24) Jørgensen, S.E. (1992 a) Parameters, ecological constraints and exergy. *Ecological Modelling* 62, 163-170.
- 25) Jørgensen, S.E. (1992 b) Exergy and ecology. *Ecological Modelling* 63, 185-214.
- 26) Keesman K. and van Straten G. (1990) Set membership approach to identification and prediction of lake eutrophication. *Water Resources Research* 26 (11), 2643-2652.
- 27) Kouwenhoven, P., and Aldenberg, T. (1986) A first step in modelling plankton growth in the Loosdrecht lakes. *Hydrobiological Bulletin* 30(1/2), 135-145.
- 28) Lammens, E.H.R.R., Gulati, R.D., Meijer, M.L., and van Donk, E. (1990) The first biomanipulation conference: a synthesis. *Hydrobiologia* 200/201, 619-628.
- 29) Matsuoka, Y., Goda, T., and Naito, M. (1986) An eutrophication model of lake Kasumigaura. *Ecological Modelling* 31, 201-219
- 30) Nielsen, S.N. (1992) Strategies for structural-dynamic modelling. *Ecological Modelling* 63, 91-101.
- 31) Nielsen, S.N. (1994) Modelling structural dynamical changes in a

- Danish shallow lake. *Ecological Modelling* 73, 13-30.
- 32) Nielsen, S.N. (1995) Optimization of exergy in a structural dynamic model. *Ecological Modelling* 77, 111-122.
- 33) Nyholm, N. (1978) A simulation model for phytoplankton growth and nutrient cycling in eutrophic, shallow lakes. *Ecological Modelling* 4, 279-310.
- 34) Park, R.A., O'Neill, R.V., Bloomfield, J.A., Shuggart, H.H.Jr., Booth, R.S., Goldstein, R.A., Mankin, J.B., Koonce, J.F., Scavia, D., Adams, M.S., Clesceri, L.S., Colon, E.M., Dettman, E.H., Hoopes, J.A., Huff, D.D., Katz, S., Kitchell, J.F., Kohberger, R.C., La Row, E.J., McNaught, D.C., Peterson, J.L., Titus, J.E., Weiler, P.R., Wilkinson, J.W., and Zahorcak, C.S. (1974) A generalized model for simulating lake ecosystems. *Simulation* 23(2), 33-50.
- 35) Park, R.A., Collins C.D., Leung, D.K., Boylen, C.W., Albanese, J., deCaprariis, P., and Forstner, H. (1979) The aquatic ecosystem model MS CLEANER., In *State-of-the-Art in Ecological Modelling* 7 (Editor Jorgensen, S.E.) Internat. Soc. Ecol. Modelling, Copenhagen.
- 36) Park, R.A., Groden, T.W., and Desormeau, C.J. (1978) Modifications to the model CLEANER requiring further research, In *Perspectives on Aquatic Ecosystem Modeling* (Editors Scavia, D. and Robertson, A.) Ann Arbor Science Publishers, Inc..
- 37) Park, R.A., Scavia, D., and Clesceri, N.L. (1975) CLEANER: The lake George model, *Ecological Modeling in a Management Context* (Editor Russel, C.S.) Resources for the Future, Washington, pp. 49-81.
- 38) Patten, B.C., Egloff, D.A., and Richardson, T.H. (1975) Total ecosystem model for a cove in Lake Texoma. In *System Analysis and Simulation in Ecology* vol. 3 (Editor B.C.Patten (New York, NY:Academic Press), 206-423.
- 39) Pekkarinen, M. (1990) Comprehensive survey of the hypertrophic lake tuusulanjarvi - nutrient loading; water quality and prospects of restoration. *Aqua Fennica* 20(1), 13-25.
- 40) Perrow, M.R., Meijer, M.L., Dawidowicz, P., and Coop, H. (1997) Biomanipulation in shallow lakes: state of the art. *Hydrobiologia* 342/343, 355-365.
- 41) Perrow, M.R., and Irvine, K. (1992) The relationship between cladoceran body size and the growth of underearling roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in two shallow lowland lakes: a mechanism for density-dependent reductions in growth. *Hydrobiologia* 241, 155-161.
- 42) Recknagel, F., Beuschold, E., and Petersohn, U. (1991) DELAQUA - a prototype expert system for operational control and management of lake water quality. *Water Science and Technology* 24(6), 283-290.
- 43) Richey, J.E. (1977) An empirical and mathematical approach toward the development of a phosphorus model of Castle Lake. In *Ecosystem Modelin in Theory and Practice* (Editors C.A.S.Hall and I.W.Day, Jr.), New York, NY: Wiley-Interscience, 267-287.
- 44) Rose, K.A., and Swartzman, G.L. (1988) Stepwise iterative calibration of a multi-species phytoplankton-zooplankton simulation model using laboratory data. *Ecological Modelling* 42, 1-32.
- 45) Sagehashi, M., Sakoda, A., and Suzuki, M., (2000) Predictive model of long-term stability after biomanipulation of shallow lakes. *Water Research* (*in press*).
- 46) Sagehashi, M., Sakoda, A., and Suzuki, M., A mathematical model of a shallow and eutrophic lake (The Keszthely Basin, Lake Balaton) and simulation of restorative manipulations. *Water Research* (*Submitted*).
- 47) Scavia, D., and Park, R.A. (1976) Documentation of selected constructs and parameter values in the aquatic model CLEANER. *Ecological Modelling* 2, 33-58.
- 48) Scheffer, M. (1991) Fish and nutrients interplay determines algal biomass: a minimal model. *OIKOS* 62, 271-282.
- 49) Schffer, M. (1989) Alternative stable states in eutrophic, shallow freshwater systems: A minimal model. *Hydrobiological Bulletin* 23, 73-83.
- 50) Shapiro, J., Lamarra, V., and Lynch, M. (1975) Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration. In *Proc. Symp. on Water Quality Management Through Biological Control* (Editors Brezonik, P.L., and Fox, J.L.), University of Florida, pp. 85-96.
- 51) Suzuki, M., Sagehashi, M., and Sakoda, A. (2000) Modelling the structural dynamics of a shallow and eutrophic water ecosystem based on mesocosm observations. *Ecological Modelling* (*in press*).
- 52) Thébault, J.M., and Salençon, M.J. (1992) From the numerical model to the educational software: Lake Life., *Annls Limnol.* 28(2), 175-189.
- 53) Thébault, J.M., and Salençon, M.J. (1993) Simulation model of a mesotrophic reservoir (Lac de Pareloup, France): biological model. *Ecological Modelling* 65, 1-30.
- 54) Thomann, R.V., Di Toro, D.M., Winfield, R.P. and O'Connor, D.J. (1975) Mathematical modelling of phytoplankton in Lake Ontario., US Environmental Protection Agency, National Environmental Research Center, Corvallis, OR Report EPA 660/3-75-005.
- 55) Ulrich, M., Schwartzenbach, R.P., and Imboden, D.M. (1991) MASAS - Modelling of Anthropogenic substances in Aquatic systems on personal computers - application to lakes. *Environmental Software* 6(1), 34-38.
- 56) Varis, O. (1988) Temporal sensitivity of Aphanizomenon flos-aquae dominance - A whole-lake simulation study with input perturbations. *Ecological Modelling* 43, 137-153.
- 57) Voinov, A.A., and Akhremenkov, A.A. (1990) Simulation modeling system for aquatic bodies. *Ecological Modelling* 52, 181-205.
- 58) Vollenweider, R.A. (1975) Input-Output Models With Special Reference to the Phosphorus Loading Concept in *Limnology*. *Hydrologie* 37(1), 53-84.
- 59) Youngberg, B.A. (1977) Application of the aquatic model CLEANER to a stratified reservoir system. Report #1, Center for Ecological Modelling, Rensselaer Polytechnic Institute, Troy, N.Y., 22 pp.
- 60) 須藤隆一, 桜井敏郎, 森忠洋, 岡田光正 (編) (1983) 富栄養化対策総合資料集, サイエンスフォーラム, 東京.
- 61) 田中栄次 (1994) 成長・生存, In : 日本水産学会出版委員会 (編) 現代の水産学, 恒星社厚生閣, 東京, 44-48.