

海洋生態系におけるモデル化研究と その役割について

中村 仁*¹

現在非常に重要な問題として注目されている地球環境問題において、海洋生態系の果たす役割が重要視されている。その理由は、長期間に渡る人間活動の影響によって、この海洋生態系の変化が各地で報告され始めており、その行末が憂慮されているためである。

そこで、これまでに行われてきた海洋生態系研究を振り返り、まず海洋生態系を研究する上で把握しておかなければならない生態系の機能と構造についてまとめた。次に、生態系研究においては、モデル化研究が必要であることを示し、現在最も研究の進んでいる低次生態系モデルについて、研究の変遷および沿岸生態系モデルについてまとめた。低次生態系モデルについては、具体的なモデルの構築の仕方および結果の出し方について示した。最後に、生態系モデルの結果の解釈について、注意を要する事項についてまとめた。

キーワード：海洋生態系，モデル化，低次生態系モデル，沿岸生態系

The role and modeling study in the marine ecosystem

Hitoshi NAKAMURA *²

In the global environmental problem noticed as the problem, which is very important at present, the role which marine ecosystem fulfils is taken seriously. The reason by the effect of human activity throughout long term, it report the change of this marine ecosystem in some places, and it is because it worries about the future of marine ecosystem.

Then, I reviewed the past research on marine ecosystem. First, function and structure of the ecosystem, it is necessary to understand when the marine ecosystem is studied, were summarized. Next, in the ecosystem research, it was shown that the modeling research were necessary, and the lower trophic level ecosystem model in which the research advances at present was summarized on the research histories and coastal ecosystem research. The lower trophic level ecosystem model was shown on way of the construction of the model and obtaining method of the result. Finally, the interpretation of the result of the ecosystem model was arranged on the matter, which needed the attention.

Key Words : marine ecosystem, modeling, lower trophic level ecosystem model, coastal ecosystem

* 1 海洋科学技術センター海洋生態・環境研究部

* 2 Marine Ecosystems Research Department, Japan Marine Science and Technology Center

1. はじめに

地球の表面の7割を占める海洋は、地球規模の大気や海洋の大循環に絶大な影響を与えていることは言うまでもない。その理由は、単に海洋が海水という特徴を持った液体であるだけでなく、海洋生態系が地球規模の生物化学的循環において重要な役割を演じているためである。

この海洋生態系を人間の活動が変えつつある現状(長期には地球温暖化、短期には富栄養化や乱獲など)が各地で報告され、その行末が憂慮されている¹⁾。

海洋生態系と陸上生態系の最も大きな違いは、海洋では、生物の光合成-捕食-分解といったサイクルが同じ場所では行われず、鉛直方向にかなりの幅(水深)をもって行われることである²⁾。

海洋生態系における研究は、栄養段階や物質循環などさまざまな切り口から捉えることができる。生物の生息環境から考えると、浮遊生態系と底生生態系の2つに分かれる。一般に海洋生態系という場合、浮遊生態系を指す場合が多い。浮遊生態系は、さらに低次生態系と高次生態系に分けてみることもできる。

これらの中で海洋の基礎生産を維持する低次生態系は、最も研究が進んでいる分野である。基礎生産量を表す植物プランクトン量は、クロロフィル a という形で衛星観測等リモートセンシングの利用により広範囲の観測が可能となっている。一方、それと物質交換を行う動物プランクトンや栄養塩については広範囲にデータを得ることは難しい。このような限られた情報の中で、海洋生態系の現象を把握するためには、モデル化研究が有効な手段となる。

本研究では、海洋生態系研究におけるモデル化研究の必要性、モデル化の具体的内容と海洋生態系モデルの現状、特に沿岸生態系モデルについてまとめた。

2. 海洋生態系の研究

2.1. 構造と機能

海洋生態系は、海水中に存在する大小さまざまな生物と海水自身の特性、それらと接する陸域、海底、大気がそれぞれに作用して成り立っている非常に複雑な系である。したがって、海洋生態系を研究するには、まず生態系の機能と構造について把握しておく必要がある。海洋生態系の構造は、栄養段階によってみる事ができる。また、海洋生態系の機能として最も重要なものは物質循環である。

2.1.1. 栄養段階

海洋における生態系ピラミッドにおいて、最下層に位置する基礎生産者は光合成植物(例えば、微小植物プランクトン)であり、海水中に溶存している無機物から有機物を光合成することのできる唯一の生物群である³⁾。基礎生産者は、海洋の物質循環の起点であり、一次栄養段階にあたる。次に、この光合成産物を直接利用する植食者(例えば、植食性動物プランクトン)が二次栄養段階を構成する。さらにその上に、間接的に基礎生産物を利用する肉食者があり、それぞれ三次および四次栄養段階を占める。分解者は、各栄養段階間を巡る有機物を分解して無機物(栄養塩)に還元する生物群(主にバクテリア)である(図2.1)。この栄養段階の数は外洋域において最も多く6段階、また、湧昇海域で最も少なく3段階となる。この階数は、多いほど生態系は複雑になる。

2.1.2. 物質循環

海洋の物質循環の起点である一次栄養段階において、有機物の合成に取り込まれる元素のすべては、最終的に再循環される。有機物から無機物に移行する過程は一般的に無機化と呼ばれ、海洋中のあらゆる場所で進行す

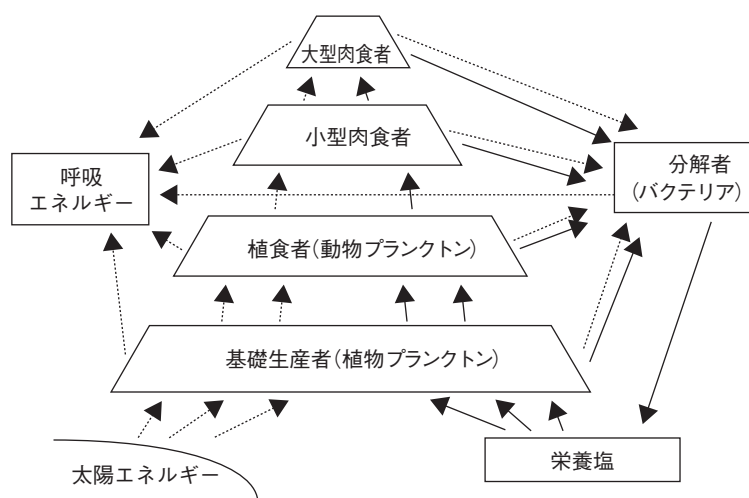


図2.1 海洋生態系ピラミッドにおける物質循環(実線)とエネルギーの流れ(破線) (Mann (1967) の図を一部変更)

Fig. 2.1 Material cycling (bold line) and energy flow (dashed line) on the marine ecosystem. (Modified from Mann (1967))

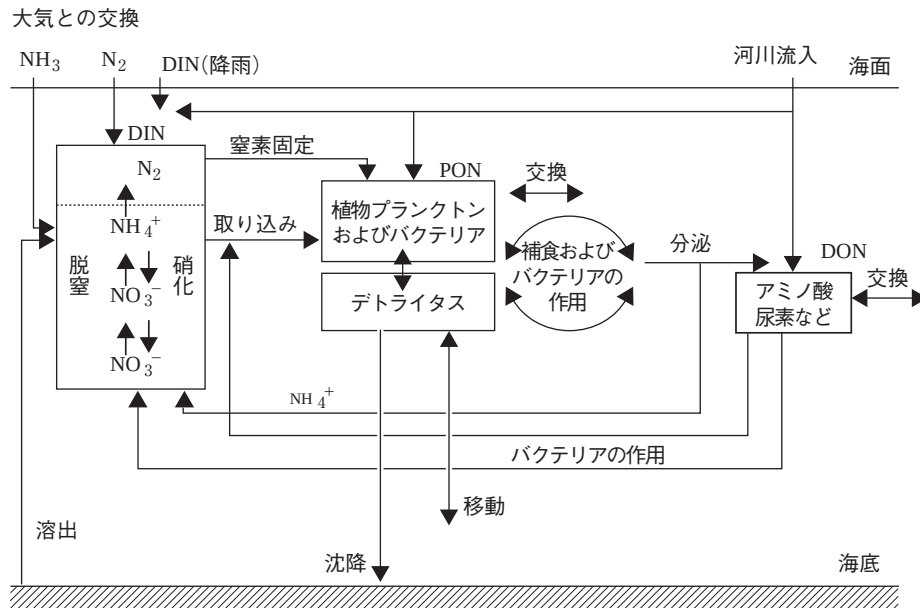


図2.2 海洋生態系における窒素循環
Fig. 2.2 Nitrogen cycling on the marine ecosystem.

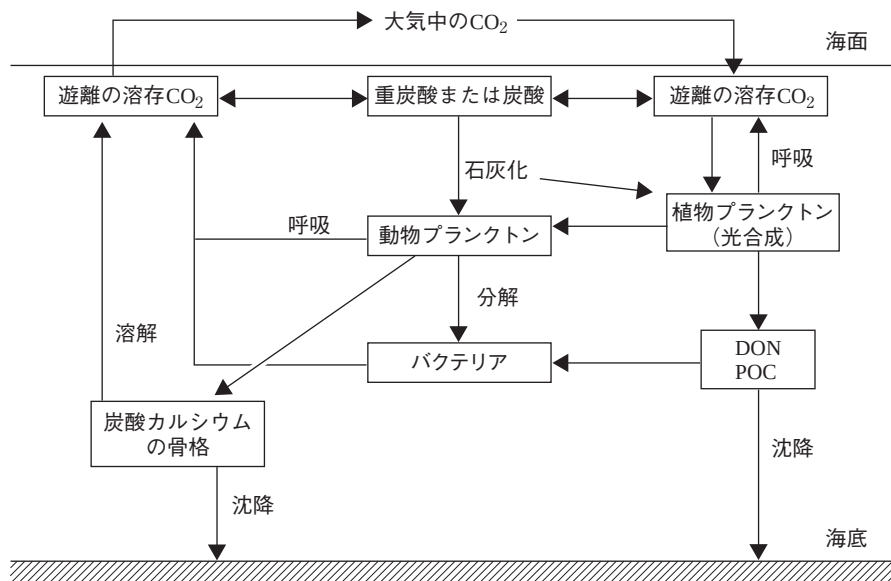


図2.3 海洋生態系における炭素循環
Fig. 2.3 Carbon cycling on the marine ecosystem.

る。無機物の循環において生態学的に最も重要な要因は、植物プランクトンの増殖を制限する栄養塩類(窒素、リン、炭素など)の循環速度である⁴⁾。

(1) リン循環

リンの循環は化学的には比較的単純で、通常海水(アルカリ性)では、有機リン酸は容易に加水分解して無機リン酸になり、植物プランクトンに再び摂取される。

(2) 窒素循環(図2.2)

窒素は存在形態が多様で互いに容易に変換しないため、海洋での循環は複雑となる。バクテリアの無機化代謝活動と動物の排泄によって行われ、次の作用を伴う。

硝化：酸化($\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$)
 脱窒：還元($\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{N}_2\text{O}, \text{N}_2$)
 窒素固定： N_2 が有機窒素化合物に変換
 バクテリアによる分解：

NH_4^+ の硝化($\text{DON}, \text{PON} \rightarrow \text{DIN}$)

(3) 炭素循環(図2.3)

炭素は、窒素やリンと同様に生物の必須元素であるが、海洋生態系における制限要因ではない。しかしながら、大気中の CO_2 とのバランスに関して、次の3項目への CO_2 取り込みにおいて重要である。

食物連鎖：有光層への新入窒素量に依存

海底堆積物：深海の化学・生態学・堆積過程、微生物
ループに依存
海洋生物の炭素殻：地質学的な長期にわたる最大の吸
収過程

2.2. 研究手法

海洋生態系を研究する最も基本的な手法は、まず対象海域の物理環境の計測と生物採取といった調査観測を行うことである。しかしながら、広い海洋において得られるデータは時間的にも空間的にも全体のごく一部でしかないため、データの意味を解釈するためには実験研究が不可欠となる。実験研究には、室内実験、閉鎖生態系実験、数値モデリング等があるが、どれか一つの方法ですべてが解決できるというものではない。それぞれの結果には一長一短があるが、これらと海域調査を組み合わせることで、自然現象をより良く理解することが可能となる。

これらの実験研究における素過程や現場観測での現象をより深く理解するためには、モデル化研究が最も有効な研究手段である(図2.4)。

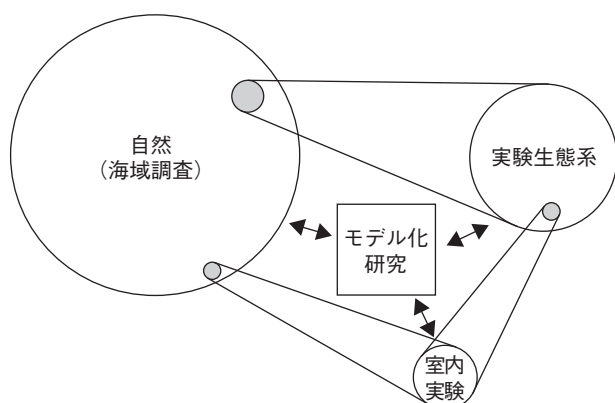


図2.4 海洋生態系研究における海域調査、実験、モデル化研究の相互関係(關(1996)³⁾の図を一部変更)

Fig. 2.4 The interaction among the field observation, experiments and modeling study on the marine ecosystem research. (Modified from Seki (1996))

3. 海洋生態系モデル

海洋生態系研究におけるモデル化研究の必要性は先に述べたが、「生態系モデル」といっても、対象とする現象や求めたい結果によっていくつかのモデルに分類できる(図3.1)。一般的に海洋生態系モデルと言えば、低次生態系モデルを指すことが多く、また、低次生態系モデルが最も実用的なレベルのモデルである。

3.1. 低次生態系モデル

3.1.1. 研究の変遷

低次生態系モデルの研究は、古くは北大西洋のプランクトン鉛直分布について、初めて微分方程式を用いて説明を試みたRileyら(1949)の研究に始まる(図3.2)。それ以来、モデルはコンピュータの発達とともに複雑さを増してきたが、基本的なモデルの構造は50年経過しても大きく異なるものではない。

すなわち、栄養塩(N)、植物プランクトン(P)、動物プランクトン(Z)の3要素を定式化し(NPZモデル)、各要素の時間変動と各要素間の物質循環量をみるのである。近年これら3要素にデトリタス(D)が加わり、現在NPZDモデルが一般的になっている(図3.3)。最近のモデルでは、栄養塩としてはリン酸態リン、硝酸塩、亜硝酸塩、アンモニウム塩、ケイ酸塩など、植物プランクトン、動物プランクトンについてはそれぞれ大型、小型の2種類が構成要素としてモデル化されている。

対象海域については、初期のモデルは外洋域を対象とするものが多かった。しかし、3次元的な物理モデルの発展に伴い、沿岸域での生態系モデル研究も始まり、外洋モデルと平行して研究が進んでいる。

3.1.2. 物理モデルとの結合

当初の生態系モデルは、物理過程をほとんど考慮していない鉛直1次元のものから始まった。生態系変動は個々の生物の変化よりも、流動や移流・拡散といった物理現象に大きく依存するものである。こうした水の運動と生態系との結合の研究は、非線形性が強いことから数値モデルを用いた研究が極めて有効である⁶⁾。したがって、正

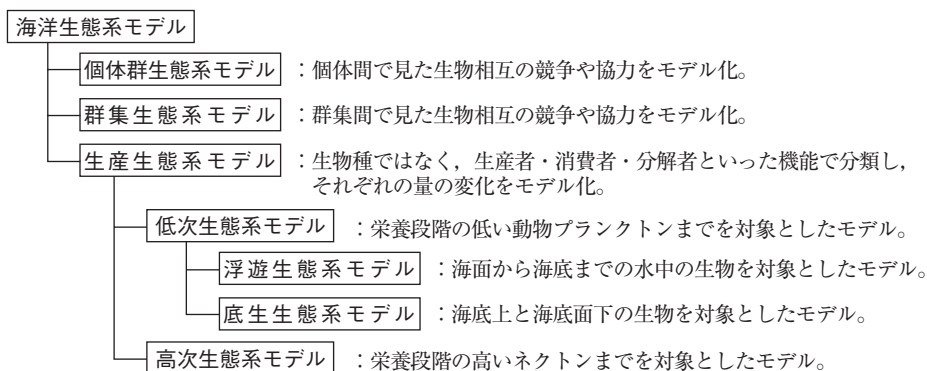


図3.1 海洋生態系モデルの分類

Fig. 3.1 The classification of marine ecosystem model

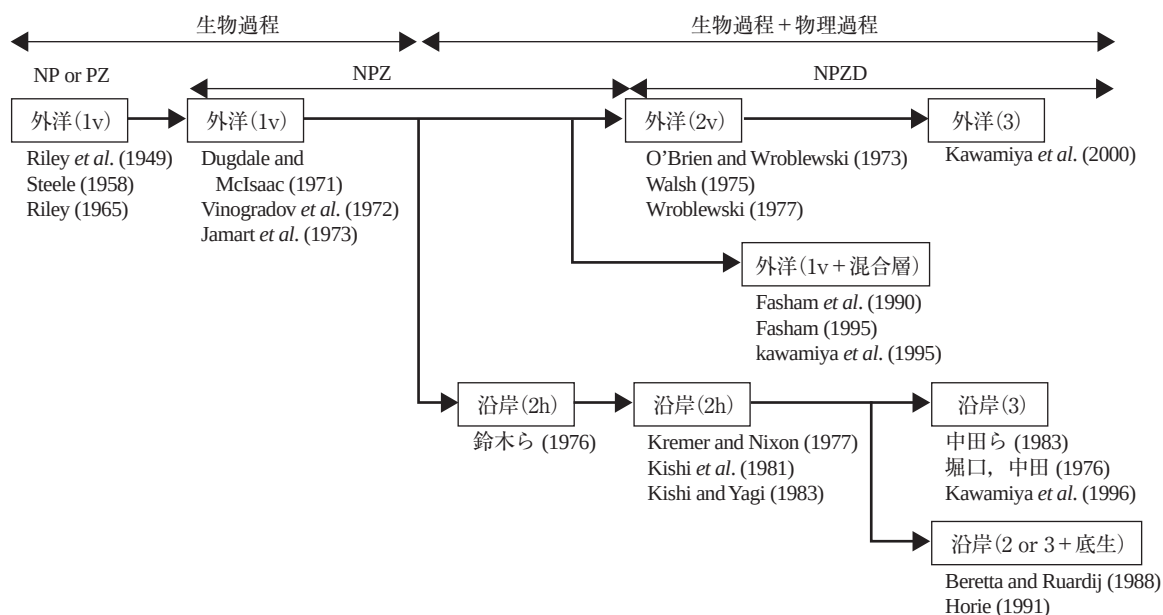


図3.2 低次生態系モデルの研究の変遷 括弧内の数字は次元で、h,vはそれぞれ水平方向、鉛直方向を示す。
Fig. 3.2 The history of studies on the lower trophic level ecosystem modeling. The number, h and v in parenthesis indicate dimension, horizontal and vertical direction, respectively.

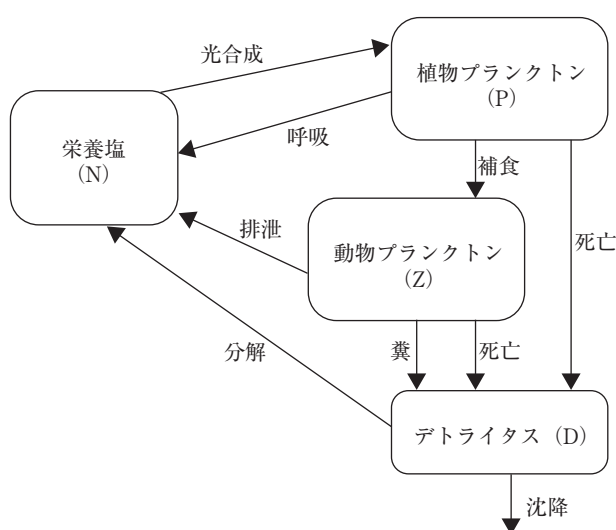


図3.3 海洋生態系モデルの基本構造 (NPZDモデル)
Fig. 3.3 The basic structure of general marine ecosystem model (NPZD model)

確な物理モデルの上に生態系モデルを構築する必要があり、物理モデルの発展とともに、生態系モデルも鉛直2次元から水平2次元、3次元モデルへと発展してきた。

ここでひとつ注意しておきたいことは、物理モデルの精度がいくら向上しても生態系モデルの精度はそれに伴わないということである。なぜなら、物理データに比べ生物データは時間的にも空間的にも多量に取得することが困難であり、過去の蓄積も非常に少ないためである。そのため、生態系のモデル化に必要な精度のよいデータも不足している。

3.2. 沿岸生態系モデル

沿岸海域では、流入負荷の増大、貧酸素化、赤潮の発生といった環境問題が深刻な問題として重要視されるようになり、沿岸生態系(主に物質循環)の研究が不可欠となっている。しかしながら、物理データに比べ、生物データは取得しにくく、過去の情報量も少ない。このような時間的または空間的に空白の多いデータを用いて、沿岸生態系を把握するためにはモデル化研究が有力な手段となる。一方、沿岸域では非常に精度の高い3次元の物理モデルが開発されている。そのため、この物理モデルに生態系モデルを結合させることによって、沿岸生態系のシミュレーションが可能となる。

また、沿岸生態系モデルを用いて現況を再現することによって、物質循環において重要な役割を果たしている項目について検討することも可能となる。

3.2.1. 必要なデータ

まず物理モデルおよび生態系モデルを動かすためには、対象海域の物理環境データ、生物化学的データがそれぞれ必要となる。これらは、モデルの初期条件および境界条件として使用される(表3.1)。初期条件とは、計算のバックグラウンドになる数値(計算メッシュサイズ、時間ステップなど)と計算する各要素の初期値からなる。境界条件は、開境界(計算領域外縁の海域部分)と海面および海底に接する部分に分けられる。沿岸生態系モデルでは、特に海底境界での生物化学的条件は物質循環を考える上で重要である。これらのデータは海域ごとに異なるため、モデル化する海域ごとにデータを取得する必要がある。

表3.1 沿岸生態系モデルの初期条件および境界条件(3次元モデルを対象)

Table 3.1 Initial and boundary conditions of three-dimensional coastal ecosystem model

条 件	項 目
物理的条件	
初期条件	緯度, 水位, 水深, 地形, 水温, 塩分分布, 河川, 防波堤, 風など
開境界	潮汐or流速, 水温・塩分分布など
海面境界	海面摩擦係数, 各種ガス交換の定数など
海底境界	海底摩擦係数など
生物化学的条件	
初期条件	流入負荷量, NPZDの初期濃度, 日射量など
開境界	NPZDの空間分布など
海面境界	降雨による負荷, 再曝気係数など
海底境界	DO消費速度, 窒素・リンの溶出速度など

次に, 問題とする素過程を定式化するための現場観測もしくは実験データが必要となる。これは生態系モデルの中で最も重要な部分であるが, 最も問題のある部分でもある。すなわち, 観測や実験からでは求められない未知のパラメータが存在し, これらに対しては, 推定値を使用せざるを得ない。例えば, 底生動物による植物プランクトンの捕食や動物プランクトンの自然死亡などである。

3.2.2. モデル化の手順

まず, はじめに生態系の状態変数(構成要素)を決めることが必要である。低次生態系モデルといっても状態変数は先に述べたN,P,Z,Dの4種類だけではなく, Nの中味がリン酸塩, 硝酸塩, 亜硝酸塩, アンモニウム塩等に分かれる。P,Zについても, 大きさによって種類をいくつかに分けることがある。これらの状態変数は, すべてを用いる必要はなく, 対象とする現象に合わせて必要なものだけを選択すればよい。また, それらを取り巻く溶存物質, 懸濁物質, バクテリア, 溶存酸素などが対象となる(表3.2)。基本的には, これら各状態変数(B)の時間変化(現存量変化)を次の拡散方程式で解くのである。

$$\begin{aligned} \frac{\partial B}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x} uB + \frac{\partial}{\partial y} vB + \frac{\partial}{\partial z} wB \\ = \frac{\partial}{\partial x} \left(K_x \frac{\partial B}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial y} \left(K_y \frac{\partial B}{\partial y} \right) + \frac{\partial}{\partial z} \left(K_z \frac{\partial B}{\partial z} \right) + f(B) + q \end{aligned}$$

ここで, u, v は水平方向, w 鉛直方向の流れの成分, K_x, K_y, K_z は渦動拡散係数である。そして, $f(B)$ が生物過程(生物的に変化する部分)になる。また, q は系外からの物質供給(沿岸からの栄養塩流入や底泥からの回帰など)を示す。

この生物過程を定式化することによって, 生態系モデルが構築される。以下に植物プランクトン(P), 動物プランクトン(Z), バクテリア(BAC), 懸濁態有機物(POM), 溶存態有機物(DOM), リン酸塩(PO_4), アンモニウム塩(NH_4), 亜硝酸塩(NO_2), 硝酸塩(NO_3), 溶存酸素(DO), 化学的酸素要求量(COD)のそれぞれの定式化における項目内容を示す。

表3.2 低次生態系モデルの状態変数一覧

Table 3.2 State variables in the lower trophic level ecosystem model.

	構成要素	記号	単位
有機物	植物プランクトン	P	mgC/m ³
	動物プランクトン	Z	mgC/m ³
	バクテリア	BAC	mgC/m ³
	懸濁態有機物(デトリタス)	POM(D)	mgC/m ³
	溶存態有機物	DOM	mgC/m ³
無機物	リン酸塩	PO_4	μmol/m ³
	アンモニウム塩	NH_4	μmol/m ³
	硝酸	NO_3	μmol/m ³
	亜硝酸	NO_2	μmol/m ³
酸素	溶存酸素	DO	mg/l
水質	化学的酸素要求量	COD	mg/l

$$\begin{aligned} dP/dt = & (\text{光合成による増殖}) - (\text{細胞外分泌}) - (\text{呼吸}) \\ & - (Zによる植食) - (\text{枯死}) - (\text{沈降}) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} dZ/dt = & (\text{摂食}[P]) + (\text{摂食}[D]) + (\text{摂食}[BAC]) \\ & - (\text{排糞}) - (\text{排泄}) - (\text{自然死亡}) \\ & \pm (\text{日周鉛直移動}) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} dBAC/dt = & (\text{POMの摂餌}) + (\text{DOMの摂餌}) - (\text{被食}) \\ & - (\text{排泄}) - (\text{枯死}) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} dPOM/dt = & (Pの枯死) + (Zの自然死亡) \\ & + (Zの排糞) - (Zによる捕食) \\ & - (BACによる摂餌) + (BACの枯死) \\ & - (\text{粉碎[生分解]}) - (\text{沈降}) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} dDOM/dt = & (Pの細胞外分泌) + (Dの粉碎) \\ & - (BACによる摂餌) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} dPO_4/dt = & - (Pによる摂餌) + (Zの排泄) \\ & + (POMの無機化) \\ & + (Pの枯死に伴うリンクオーターの解離) \end{aligned}$$

$$dNH_4/dt = - (Pによる摂餌) + (Zの排泄)$$

+ (POMの無機化) + (DOMの無機化)
 + (Pの枯死に伴う窒素クォーターの解離)
 - (硝化) + (NO₃の還元)

$$d\text{NO}_2/dt = (\text{NH}_4\text{の酸化}) - (\text{硝化})$$

$$d\text{NO}_3/dt = -(\text{Pによる摂取}) + (\text{NO}_2\text{の酸化}) - (\text{還元})$$

$$d\text{DO}/dt = (\text{光合成による供給}) - (\text{Pの呼吸による消費}) \\
- (\text{Zの呼吸による消費}) \\
- (\text{BACの呼吸による消費}) \\
- (\text{NH}_4\text{の酸化による消費}) \\
- (\text{NO}_2\text{の酸化による消費}) \pm (\text{大気との交換})$$

$$d\text{COD}/dt = (\text{P生産量の変化}) + (\text{Z生産量の変化}) \\
+ (\text{POMの変化}) + (\text{DOMの変化})$$

各項目について、それぞれの生物化学過程に関する各種パラメータが存在する。これらのパラメータの値は、実験や調査等によって直接または間接的に得られるもの

と全くわからないものがある。詳細については、中田(1993)⁸⁾にまとめられている。

3.2.3. 対象とする現象とアウトプット

上記のようにして定式化された状態変数の式を解くことによって、リン酸塩、植物プランクトン、動物プランクトン等の状態変数の時間変化量を求めることができる。また、これらの結果を積算して定常状態を求めることによって、各状態変数間における窒素やリンなどの物質循環量を求めることが可能となる。さらに、これらの計算結果から、一次生産量、二次生産量、一次生産から二次生産への転換効率、新生産量、再生産量などを見積もることができる(例えば、図3.4)^{30), 31)}。

このような結果は一例であり、生態系モデルによって得られるアウトプットは、取り扱う現象によってさまざまである。例えば、赤潮に関するモデルを作成した場合であれば、観測された赤潮の空間分布に対応する植物プランクトンの空間分布が得られる(例えば、図3.5)。計算結果が観測値をどの程度再現できるかを把握した上で、計算条件をいろいろ変え、どのような要素がこの海域の

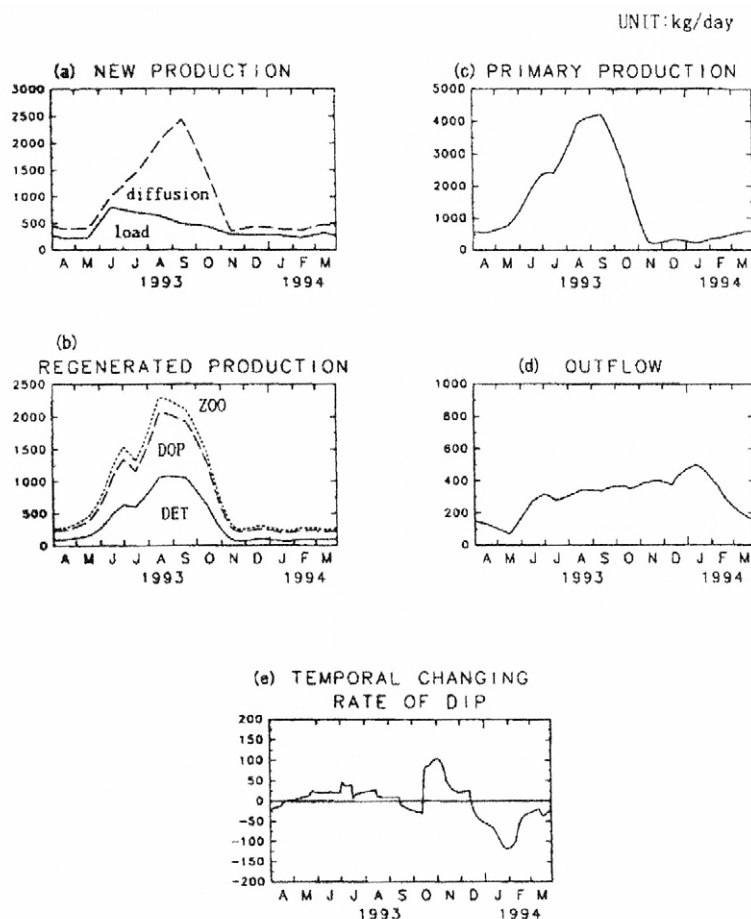


図3.4 低次生態系モデルにより新生産、再生産、一次生産などの季節変動を見積もった一例 (Yanagi and Onitsuka, 2000)

Fig. 3.4 Sample results of calculations of seasonal variations in new production, regenerated production and primary production etc by lower trophic level model. From Yanagi and Onitsuka (2000).

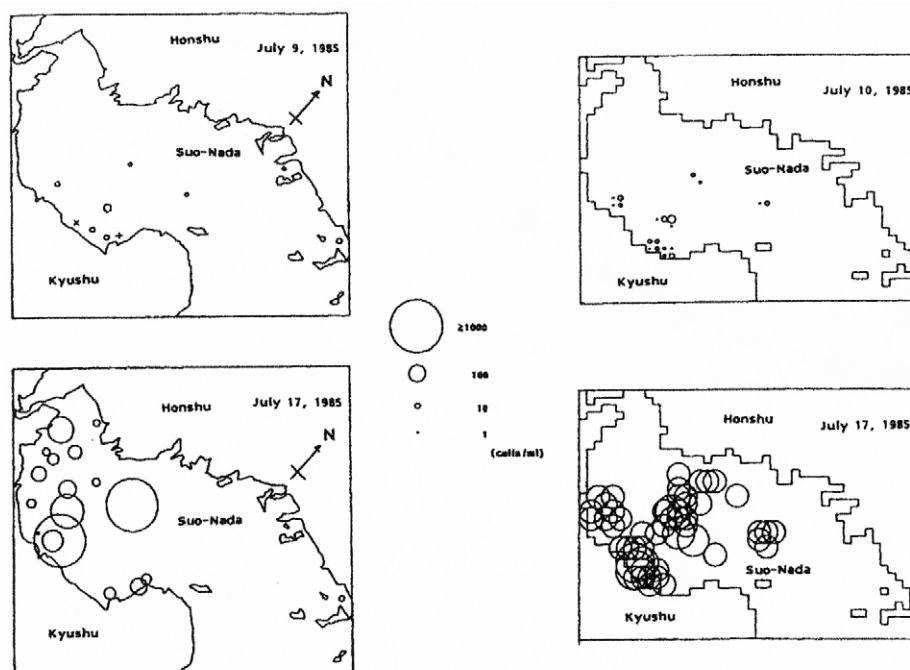


図3.5 赤潮モデルによる*Gymnodinium Mikimotoi* 細胞数の観測値(左)と計算結果(右)を比較した一例(柳, 1997)

Fig. 3.5 Sample results of comparison between observed (left) and calculated (right) distributions of averaged cell density of *Gymnodinium Mikimotoi* by red-tide model. From Yanagi (1997).

赤潮発生に重要な役割を果たしているか検討することができる^{32), 33), 34)}。

4. おわりに

海洋生態系の研究において、モデル化研究の果たす役割とその重要性について述べてきたが、モデルの結果は必ずしも観測値と一致するものではない。これには、大きな2つの問題がある。1つは、現在の生態系モデルは、モデル化するために未知のパラメータを使わざるを得ないこと。もうひとつは、生態系に係わる観測データは、調査方法(時期、頻度、道具など)や分析方法、さらには計測できないその他の生物の影響によって変動するため、必ずしも計測しようとしている代表値を表しているとは限らないということである。したがって、モデルの結果が観測値と一致したとしても、その結果が正しいとは限らない。反対に、観測結果と一致しない場合においてもモデルの結果を評価できることもある。

すなわち、生態系モデルにおける結果は、安易に解釈できない。それゆえ、対象とする現象について、どのような条件の下でモデル化するかを十分に吟味し、その条件と有効範囲を適切に判断した上で、モデルの結果を解釈することが大切である。

参考文献

- 1) 大森 信, “人間活動がもたらす生態系の変動”, 月刊海洋 気候と海洋生態系の変動(GLOBEC) (2), Vol.28, No.2, 118-123(1996)

- 2) 杉本隆成他編, 水産海洋環境論(厚生社恒星閣, 東京, 1987), p.325
- 3) 元田 茂編, 海洋科学基礎講座6 海洋プランクトン(東海大学出版会, 東京, 1975), p.240
- 4) 關 文威/監訳, 生物海洋学入門(講談社, 東京, 1996), p.220.
- 5) 荒木 峻他編, 環境科学辞典(東京化学同人, 東京, 1985), p.1015
- 6) 岸 道郎, “海洋における生態系モデルの昨今”, 月刊海洋 海洋物質循環と地球環境, 号外No.11, 163-166(1996)
- 7) 平野敏行監修, 沿岸の環境圏(株式会社フジ・テクノシステム, 東京, 1998), p.1597
- 8) 中田喜三郎, “生態系モデルー定式化と未知のパラメータの推定方法ー”, J. Adv. Mar. Tech. Conf., Vol.8, 99-138(1993)
- 9) 中田喜三郎, “生態系モデル概論”, 海洋と生物, Vol.20, No.5, 355-359(1998)
- 10) 田口浩一, “水質と生態系モデル概”, 海洋と生物, Vol.20, No.5, 366-374(1998)
- 11) Kishi, J. M., “Prediction of phytoplankton growth in a warm-core ring using three dimensional ecosystem model”, J. Oceanog., Vol.50, 489-498 (1994)
- 12) 堀口文男・中田喜三郎, “閉鎖性海域の水質とリン・窒素規制ー数理モデルによる検討ー”, 資源と環境, Vol.3, No.3, 143-151(1994)
- 13) 堀口文男・中田喜三郎, “沿岸生態系モデルの福岡湾

- への適用”, 資源と環境, Vol.3, No.1, 31-45 (1994)
- 14) Fei Chai *et al.*, “Origin and maintenance of a high nitrate condition in the equatorial Pacific”, *Deep-Sea Research II*, Vol.43, No.4-6, 1031-1064 (1996)
 - 15) Takeshi Horie, “Numerical modeling for the prediction of sedimentary improvement by sand capping over a contaminated seabed”, *J. Hydraulic Research*, Vol.29, No.6, 829-850 (1991)
 - 16) George C. Hurtt and Robert A. Armstrong, “A pelagic ecosystem model calibrated with BATS data”, *Deep-Sea Research II*, Vol.43, No.2-3, 653-683 (1996)
 - 17) M.J.R.Fasham, “variations in the seasonal cycle of biological production in subarctic oceans: A model sensitivity analysis”, *Deep-Sea Research I*, Vol.42, No.7, 1111-1149 (1995)
 - 18) K. L. Denman and M. A. Pena, “A coupled 1-D biological/physical model of the northeast subarctic Pacific Ocean with iron limitation”, *Deep-Sea Research II*, Vol.46, 2877-2908 (1999)
 - 19) Scott C. Doney *et al.*, “A new coupled, one-dimensional biological-physical model for the upper ocean: Applications to the JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS) site”, *Deep-Sea Research II*, Vol.43, No.2-3, 591-624 (1996)
 - 20) M. Kawamiya *et al.*, “An ecological-physical coupled model applied to Station Papa”, *J. Oceanog.*, Vol.51, 635-664 (1995)
 - 21) M. Kawamiya *et al.*, “Causes and consequences of spring phytoplankton blooms in Otsuchi Bay, Japan”, *Continental Shelf Research*, Vol.16, No.13, 1683-1698 (1996)
 - 22) M. Kawamiya *et al.*, “Obtaining reasonable results in different oceanic resumes with the same ecological-physical coupled model”, *J. Oceanog.*, Vol.53, 397-402 (1997)
 - 23) M. Kawamiya *et al.*, “An ecosystem model for the North Pacific embedded in a general circulation model. Part I: Model descriptions of biological variables”, *J. Marine Systems*, Vol.25, 129-157 (2000a)
 - 24) M. Kawamiya *et al.*, “An ecosystem model for the North Pacific embedded in a general circulation model. Part II: Mechanisms forming seasonal variations of chlorophyll”, *J. Marine Systems*, Vol.25, 159-178 (2000b)
 - 25) M. J. R. Fasham *et al.*, “A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer”, *J. Marine Research*, Vol.48, 591-639 (1990)
 - 26) M. J. Kishi *et al.*, “Sensitivity analysis of a coastal marine ecosystem”, *J. Oceanog.*, Vol.37, 102-134 (1981)
 - 27) 中田喜三郎訳, 干潟の生態系モデル (生物研究社, 東京, 1995), p.373
 - 28) 中田喜三郎監訳, 沿岸生態系の解析 (生物研究社, 東京, 1987), p.227
 - 29) 小倉紀雄編, 東京湾 - 100年の環境変遷 - (恒星社厚生閣社, 東京, 1993), p.193
 - 30) T. Yanagi and G. Onitsuka, “Seasonal variation in lower trophic level ecosystem of Hakata Bay, Japan”, *J. Oceanog.*, Vol.56, No.3, 233-243 (2000)
 - 31) 柳 哲雄, 鬼塚 剛, “博多湾の低次生態系に関する数値モデル”, *海の研究*, Vol.8, No.4, 245-251 (1999)
 - 32) 柳 哲雄, “数値モデリング”, *沿岸海洋研究*, 第35巻, 第1号, 123-129 (1997)
 - 33) 柳ら, “周防灘・伊予灘のギムノディニウム赤潮の数値シミュレーション”, *水産海洋研究*, 第57巻, 第4号, 319-331 (1993)
 - 34) 柳 哲雄, *沿岸海洋学* (恒星社厚生閣, 東京, 1989), p.154

(原稿受理: 2000年8月24日)