

海洋生態系の数値モデル研究*

岸 道郎†

要 旨

海洋の生態系モデルの研究をレビューする。1949年のRileyらの論文から始めて、現在に至る流れを簡単に述べた後、移流の効果を考察した生態系モデル、NEMUROのレビューなどを中心に言及する。

キーワード：生態系モデル，シミュレーション，NPZDモデル，NEMURO

1. はじめに

まず初めに、海のおおまかな生態系モデル研究のレビューをしたい。その後、自分の研究のレビューをする。生態系モデルのレビューをする場合、Riley *et al.* (1949), Steele (1959), Steele (1962) の紹介から始めることが多い。この2人の研究は海の生態系研究に数式を導入したパイオニアであるといえる。そして何よりも、彼らの使った数式は容易に理解できるので挙って引用されるのであろう。彼らの説明は水柱でのプランクトンの成長と混合層の厚さの関係を、栄養塩の供給や光の得やすさの面から説明しているの、本質的なわかりやすさがある。Steele (1962) の光-光合成の関係式は今でも使われている。

そして、1970年代になってから大型コンピュータが大学に配置され始めた。大型コンピュータが今のパソコンより性能が悪かった時代ではあるが、数式が紙と鉛筆では解けなくても、コンピュータの助けを借り始めたころのモデルである。ある意味で、第二のパイオニア的存在である。この頃の論文も、少し考えればど

うしてそういう結果が出たのか、数学的には容易に分かるものが多い。沿岸や沿岸湧昇域での観測データの蓄積をもとに、流れによる移流を含んだモデル (Walsh, 1975; Wroblewski, 1977), 細胞に含まれる栄養塩類のquotaについて詳しくモデル化したもの (Jamart *et al.*, 1977), プランクトンを種類分けしたモデル Steele and Frost, 1977), 乱流と拡散の定式化 (Okubo, 1980), など多様化してきた。特に Walsh, Wroblewski の2人は移流が生態系の分布に影響を及ぼすことに早くから注目して、コンピュータによるシミュレーションを行っていたのである。Walsh は海洋物理学者としても有名なので紹介は省略するが、Wroblewski は10年以上前からカナダにいて、魚のアセスメントモデルや危機管理モデルを作成している (たとえば Jiao *et al.*, 2005)。彼には失礼かもしれないが、着目点は昔から筆者と酷似している。

さらに、時代が進み、1980年代に入ると大型計算機も現在のパソコンなみに性能がよくなり、欧米では沿岸域、外洋域ともどもシミュレーションが盛んに行われるようになった。日本で不思議なほど引用される Kremer and Nixon (1978) のモデルは中田 喜三郎さんの翻訳でも知られている。ちょうど日本の沿岸で赤潮が連発し沿岸域の環境問題が注目されてきた時期に、アメリカの沿岸で生態系モデルを作成したので、多くの日本人

* 2007年7月14日受領；2007年9月20日受理
著作権：日本海洋学会，2008

† 北海道大学大学院 水産科学研究院
〒060-0810 札幌市北区北10条西5丁目
北海道大学大学院 環境科学院内
著者 e-mail address : kishi@salmon.fish.hokudai.ac.jp

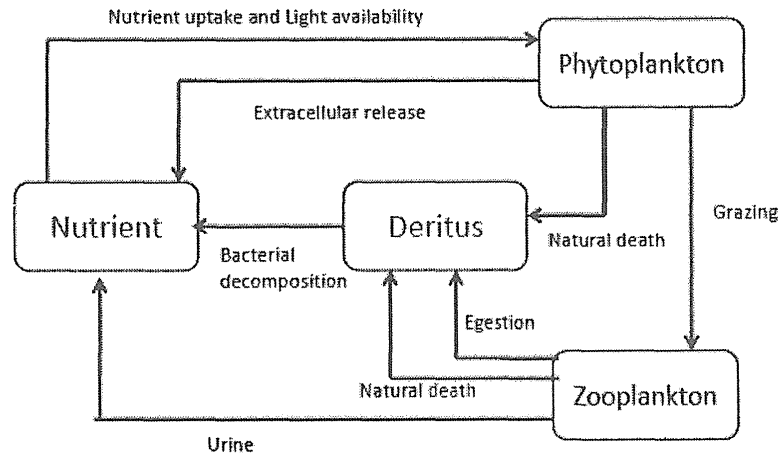


Fig. 1. Schematic view of four compartment model by Kishi *et al.* (1981).

が彼らのモデルをそのまま使ったようである。現在でも、まだ日本では欧米志向の強い人たちによって彼らのモデルは使われている。Kishi *et al.* (1981) で作られたモデルも、彼らのモデルにそんなに遅れを取った訳ではなく、後に大勢の人が引用する Fasham *et al.* (1990) が行っている感度解析や解の一意性の解析など、すでにこのときの論文で行っていたことは今から見ても画期的であると思う。このモデルは「Kishi-Nakata のモデル」として国内の環境アセスメントではよく使われた（これは中田さんが環境行政に強い影響力を持っておられたことが大きい）のであるが、外国で全く注目されなかった一因は、当時の海洋学会誌が国際的にあまり流通していなかったからであろう。

1980年後半になると諸外国では数多くのモデリストたちが登場する。Hofmann (1988), Fasham *et al.* (1990), Sarmiento *et al.* (1993) などはいわめて有名なのであるが、特に、Fasham は JGOFS で作ったモデルを CD に焼きつけて配りまくったそうで、これが彼のモデルが広く使われるようになった原因の一つという人が多い。彼のモデルは大西洋の生態系には有効であるが、太平洋の生態系にはパラメータの値をそのままにしておくとうまくいかない。これが後述する NEMURO を作成する直接の動機の一つでもある。

さて、ここからは学会賞受賞の原稿ということで、我田引水、自分の研究を中心に紹介することを平にご容赦賜りたい。また、著作権の関係で自分のモデルの図の

み引用することをご容赦願いたい。他の人のモデルの図を並べるとそれぞれの特徴がよく分かるし、またかなりお互い酷似していることも分かるのだが、近年、版権の正式な処理が煩雑であるため省略させていただく。

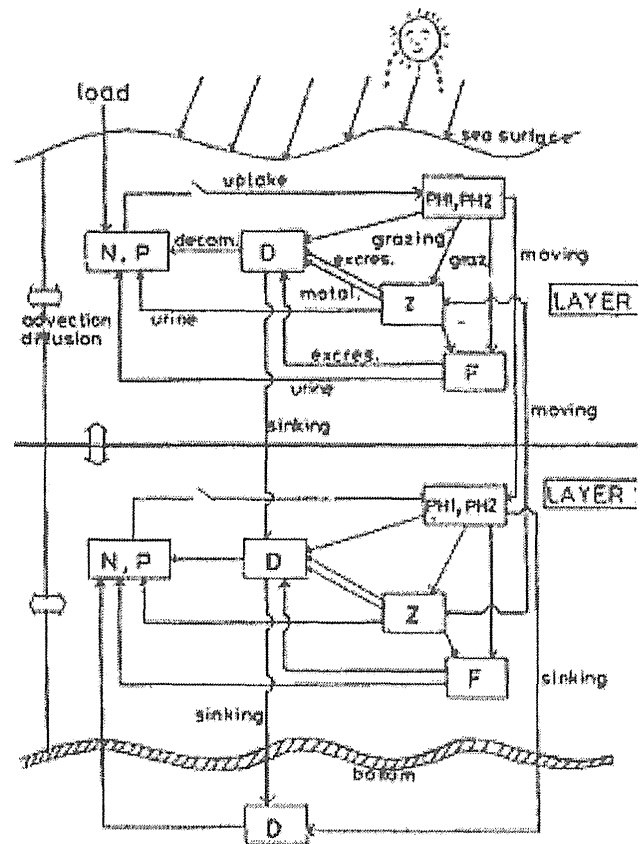


Fig. 2. Schematic view of the ecosystem model of the Seto Inland Sea by Kishi and Ikeda (1986).

2. 初期のモデル

まずは Kishi and Suzuki (1978) について述べたい。これは Kierstead and Slobodkin (1953), O'Brien and Wroblewski (1973) らのプランクトンパッチの理論(この二つの論文はかなり有名で引用される回数も多い)を水平 2 次元に拡張し、Liapunov 関数を用いて解の安定性からプランクトンパッチの安定性について論じた。Liapunov 関数は力学系の安定性を調べるための関数であるが、これをプランクトンのパッチの時間発展に応用した。これは当時の理論としてはかなり画期的なものであったので、広く流通している雑誌に投稿すべきであった。プランクトンパッチの数学的扱いに興味のある諸氏は Franks (1997) によるレビューとともに是非、読んでみていただきたい。

Kishi *et al.* (1981) は、先に述べたように、単純な NPZD モデル (Fig. 1) であるにもかかわらず、共著者の強力なサポートもあって国内では多くの環境アセスメントで使われてきたらしい。特筆すべきことは NPZD モデルそのものではなく、生態系モデルの解の一意性や、パラメータの感度解析についてかなり突っ込んだ記述がなされていることである。私は現在でも生態系モデルの入門的な論文として学生に読ませることにしている。

さて、1980 年代後半はニューラル ネットで定置網漁獲量などを予測する、いわゆる「占いモデル」が流行していた時代であった。魚の詳しい生態が解明されつつある時期でまだ個々の魚種の生態を考慮したモデルを作成できなかったことも大きな原因の一つであろう。岸 (1981) はニューラル ネットの元となった “GMDH (Group Method of Data Handling)” で定置網漁獲の予測をした。GMDH を使った漁獲量予測ではおそらく世界で一番早い論文であつたらしく、当時東大海洋研に滞在していた Saila さん (たとえば Saila *et al.*, 1985) という資源学者が高く評価してくれた。これも英語での発表を行わなかったのが悔やまれる。ただ、彼が同じデータを用いて彼のソフト (やはり GMDH) で計算したら私と同じ結果にならなかった。ソフトの中身が違っていたらしいが、当時は比較検討をしている時間がなかった。同様に三河湾でのクロロフィルの時系列の

観測値の変化を GMDH で予測した論文が海洋学会誌に掲載されている (Kishi and Yagi, 1983)。ニューラル ネットは黄ら (1996) や庄野・椿 (2006) など現在でも漁獲の予想などに使われている。この種のモデルは、予測はできても、どうしてそうなるかメカニズムが分からないのが欠点であり、“Ecosystem Based Management” が叫ばれている現在も、生態系の資源予測に使われているのは少々驚きではある。

Kishi and Ikeda (1986) は、瀬戸内海東部の低次生産モデルを作成した。これは窒素とリンの両方をベースとするモデル (Fig. 2) で上下 2 層の 3 次元モデル (当時としては珍しかった) である。その後 Kishi and Ikeda (1989) は鉄制限が入ったモデル (Fig. 3: これは世界初かもしれない) を作成した。Chattonella の鉛直移動の入った鉛直 1 次元、鉛直 2 次元のものである。またパラメータの感度解析をモンテカルロ法を用いて行った。赤潮のモデルは当時では珍しかったこともあり、それにもまして前者の 3 次元モデルも珍しく、これらの論文は外国でかなり引用された。

さて、Population model と Biomass model との比較は今でこそ、2006 年 8 月に山口で行われた ICEM (International Conference of Ecological Modelling) でのセッション テーマの一つとなっている重要な研究分野である (Grimm *et al.*, 2006 に詳しい)。すなわち生態系の現存量を「数」で表すか「バイオマス」で表すか、というモデル上のテクニックであると同時に、測定上の問題も孕んでいる重要な課題であろう。Kishi *et al.* (1991), Kimura *et al.* (1992), Nakata *et al.* (1991) では、瀬戸内海のイカナゴのモデルでその研究手法の比較をしている。Kishi *et al.* (1991) は biomass based model を、Kimura *et al.* (1992) は population model を作製した。Nakata *et al.* (1991) はそのまとめである。これらの研究を通じて、科学的にはイカナゴの資源の増減は風による卵稚仔の輸送が重要な働きをすることが分かったのであるが、それ以外に、魚の餌の選択性やステージの移行についてモデリングのノウハウを蓄積できたことも大きかった。これらは研究室での勉強会から生まれた一連の論文であり、これも「ミニワークショップ」で論文を書くという画期的な企画であった。

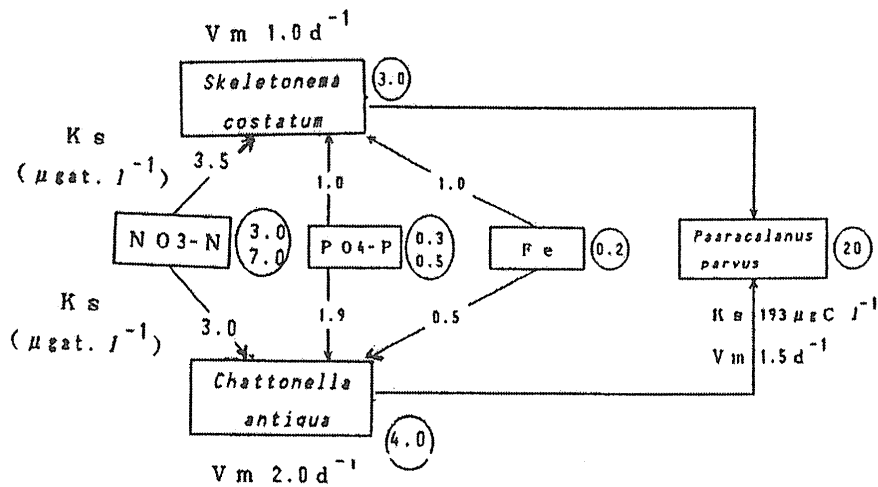


Fig. 3. Schematic view of ecosystem model of red tide by Kishi and Ikeda (1989).

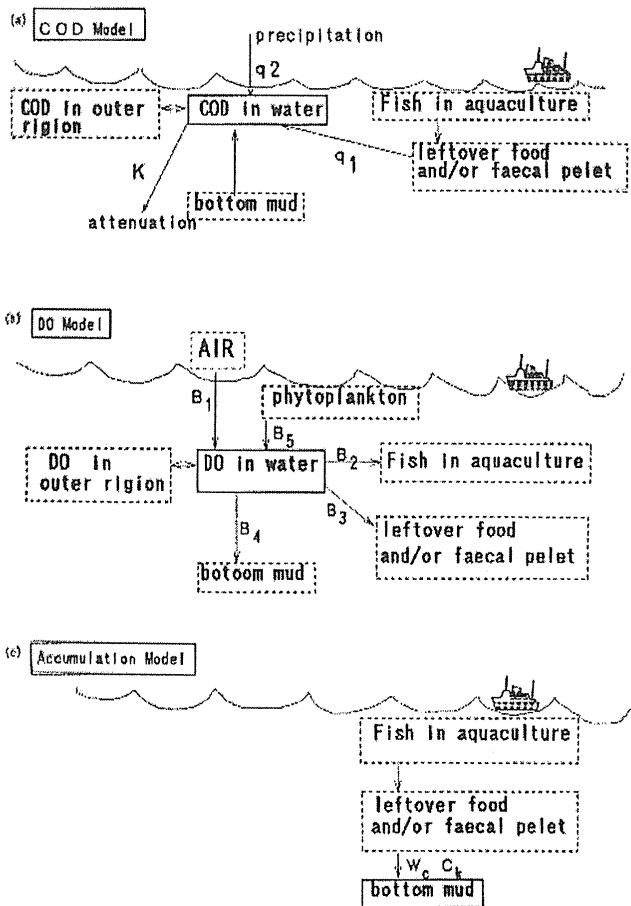


Fig. 4. Procedue of calculation of aquaculture model by Kishi *et al.* (1994).

3. 中期のモデル

(財)日本水産資源保護協会の一連の仕事と関連して養殖場のモデルをかなりたくさん作成した (Kishi *et al.*,

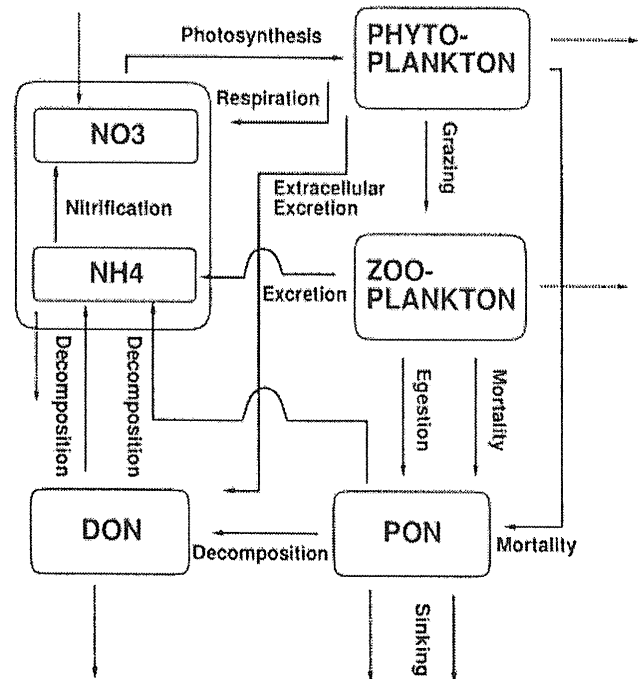


Fig. 5. Schematic view of KKYS (Kawamiya *et al.*, 1995).

1991; 1994; Kishi and Uchiyama, 1995; 岸, 1995)。初期のモデル (Fig. 4 : Kishi *et al.*, 1991) では、まず物理モデルで流れを計算し、これを用いて養殖による残餌と糞の沈降を計算、一方で COD と DO を養殖量と残餌の量から計算した。後に (Kishi *et al.*, 1994; Kishi and Uchiyama, 1995; 岸, 1995), NPZD モデルと組み合わせて、窒素循環のモデルを作成し、Redfield 比を用

いて酸素や炭素の循環に置き換える試みも行った。しかし、水質環境という面(現在もなお環境指標はCODが中心である)だけから考えると初期のモデル(COD, DOを生態系モデルに組み込まないオフラインで計算する方法)の方が有用であるように思う。この一連の仕事は同協会がスポンサーとなって、各県の水産試験場に調査をお願いし、芙蓉情報センター(当時、今の富士総研)が計算を請け負っていた。私はモデルのアイデアを出し、計算結果をまとめて論文を書いたのであるが、自分でプログラムソフトを書いたわけではない。なお、この仕事の延長で現在も大槌湾を中心に東京大学の古谷研さんたちと養殖場の研究を続けている(Kishi *et al.*, 2003; 古谷ら, 2006)。

また大槌湾といえば、東大海洋研の大槌研究センター(現在は国際沿岸海洋研究センター)があり、東大海洋研に勤務していたときに、是非大槌湾の生態系モデルを作成したいとの思いがあった。そこに河宮未知生さん(現在はJAMSTECで地球シミュレータを使って温暖化の統合モデルを動かしている)と論文をかなり量産した。特に彼が作成した生態系モデル(Kawamiya *et al.*, 1995)は“KKYS”(Fig. 5)として日本ではかなり使ってもらっている。大槌湾の3次元生態系モデルを作成した(Kawamiya *et al.*, 1996)。この延長に厚岸湖・厚岸湾の生態系モデルの作成がある(Oshima *et al.*, 1999; 大島ら, 2006)。

またYoshimori and Kishi (1994), Kishi (1994)では、暖水塊による低次生態系の変化をモデルで解析した。前者は二つの暖水塊が合併するときに生じる流線の変化に伴って湧昇が生じて生産性が高まる場所があること、後者はFranks *et al.* (1986)で述べられたような暖水塊の衰退過程での湧昇やレンズ構造は、単純な3次元モデルでは再現されないことを指摘した。吉森明さんは当時北海道区水産研究所に勤務されており、とても優秀な方であったのに、海洋の業界から移籍して生物物理の業界へ戻ってしまわれたのは大変残念である。

Ishida *et al.* (1995), Kutsukake *et al.* (1995)は、NOPACSのデータをもとにしたモデル計算で、ここでも中田喜三郎さんには大変お世話になり、また前者は海洋理工学会の論文賞もいただいた論文である。この論文を書いたのは石田明生さんであり、私はコメント

をしただけであるが、それでも共著者にしていただいたのは大変名誉なことであった。日本が行った外洋域での生物化学の総合的観測をもとにして、モデルの論文を書いたのはこれが最初とってよいのではないだろうか。その後は日本JGOFSのまとめとしてKishi *et al.* (2004)などがあり、物理—化学—生物の総合観測プロジェクトの結果に基づいたモデルの論文は数多く(Yamanaka *et al.*, 2004; Yoshie *et al.*, 2005など)書かれている。

4. 最近の研究

北海道大学に移籍してからは、地域がら、厚岸の研究を続ける(大島ら, 2006)とともに、多くの水産科学研究院の同僚、地球環境研究院や地球フロンティア研究システムの方々に支えられて、北太平洋の低次生態系モデルや魚類のモデルを中心に研究してきた。魚のモデルで一連の研究の元になっているのは、東大海洋研究所の助手をしていたときに笠井亮秀さんと一緒に行ったマイワシ卵稚仔の粒子追跡モデル(Kasai *et al.*, 1992; 1995)や藤尾伸三さんとのウナギの産卵場推定研究(岸・藤尾, 1994)である。これらの研究は、海流による移流が卵稚仔の輸送に大きな役割を果たしていることを示したものである(Kimura *et al.* (1999)は、ウナギの産卵場からの輸送について、柳(1997)はガザミの幼生分散の数値実験について、同じころに論文に書かれたことをここで述べておきたい)。しかし、最近では単に分散実験だけでなく、“population dynamics”を入れた研究もさかんになされている(Rose *et al.*, 1999; Suda *et al.*, 2003; 2005などなど)。Kasai *et al.* (1992)は、*Fisheries Oceanography*誌の1巻の巻頭論文であり、多くの外国の研究者に引用された。自分が共著者になっている論文で、こんなことはもう二度とないかもしれない、と思っていたが、NEMUROの論文(下述)もかなりの回数引用されている。

さて、NEMUROである。これの開発が受賞理由の大きな部分を占めていると思うので少し詳しく記述したい。NEMURO (North Pacific Ecosystem Model for Understanding Regional Oceanography)は“PICES : 北太平洋科学機構”の科学プログラムである“CCCC :

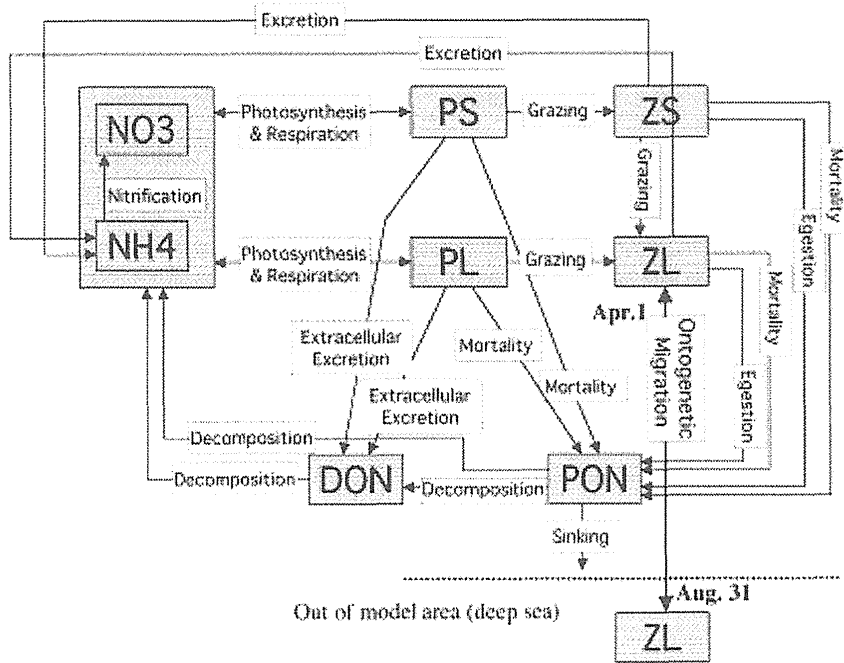


Fig. 6. Schematic view of ecosystem model by Kishi *et al.* (2001).

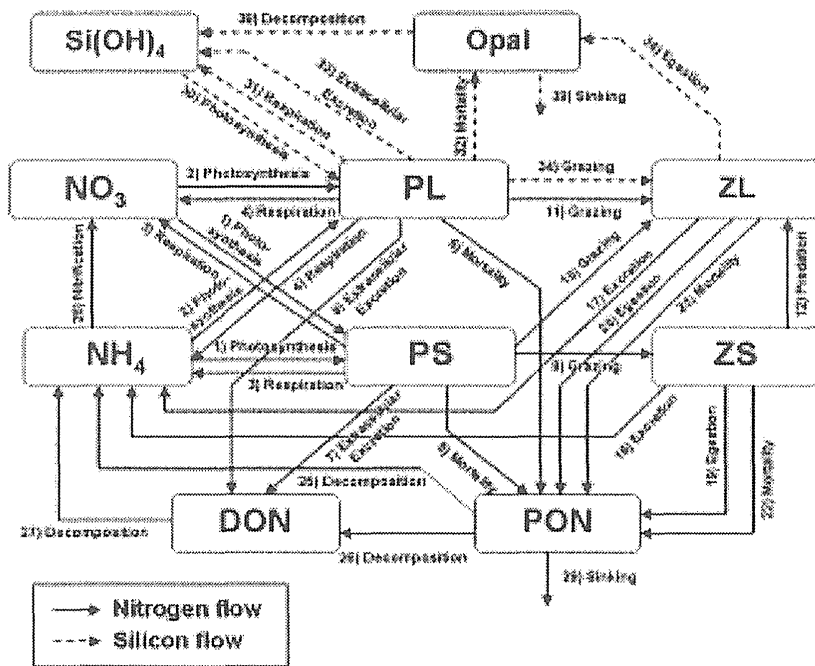


Fig. 7. NEMURO flow chart.

Climate Change and Carrying Capacity”の MODEL Task Team で作られたモデルである。これは柏井 誠さんが中心的にコーディネートされて2000年から2006年にかけて北海道根室市と神奈川県横浜市で開催された一

連のワークショップから生まれた低次生態系モデルである。この元となったのは北大の卒論生の本野さんが作ったモデル (Fig. 6 : Kishi *et al.*, 2001) である。このモデルの最大の特徴は橈足類 (copepods) が季節的に上下

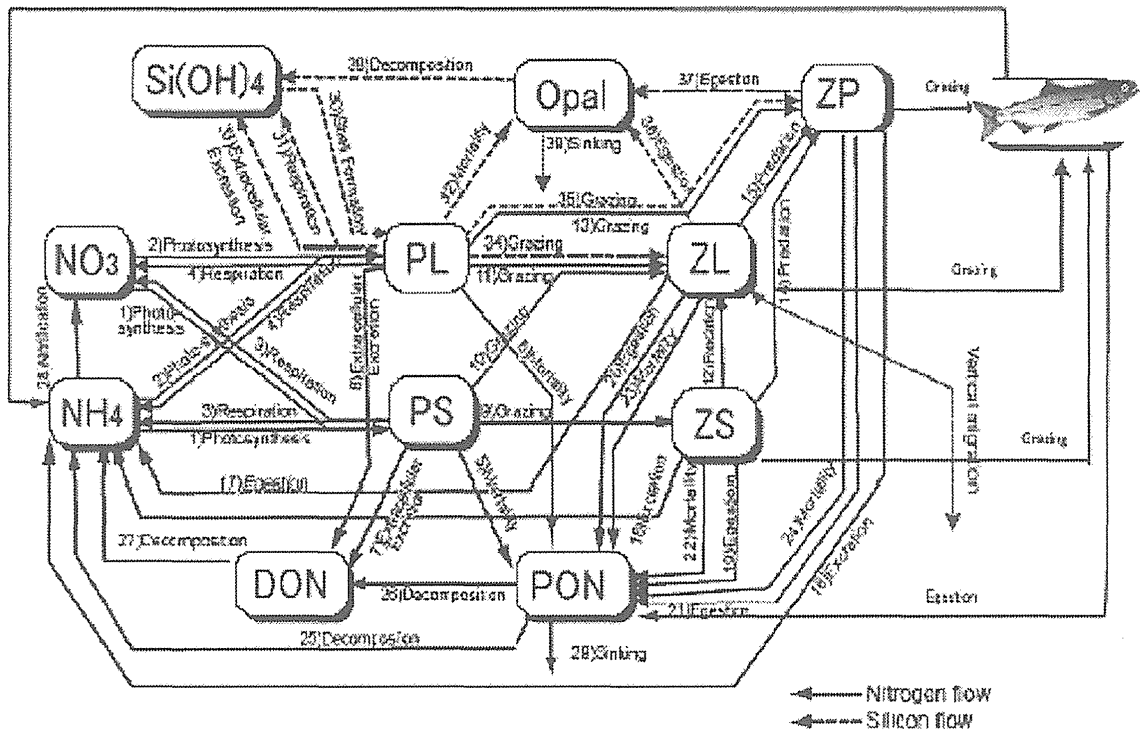


Fig. 8. NEMURO.FISH flow chart.

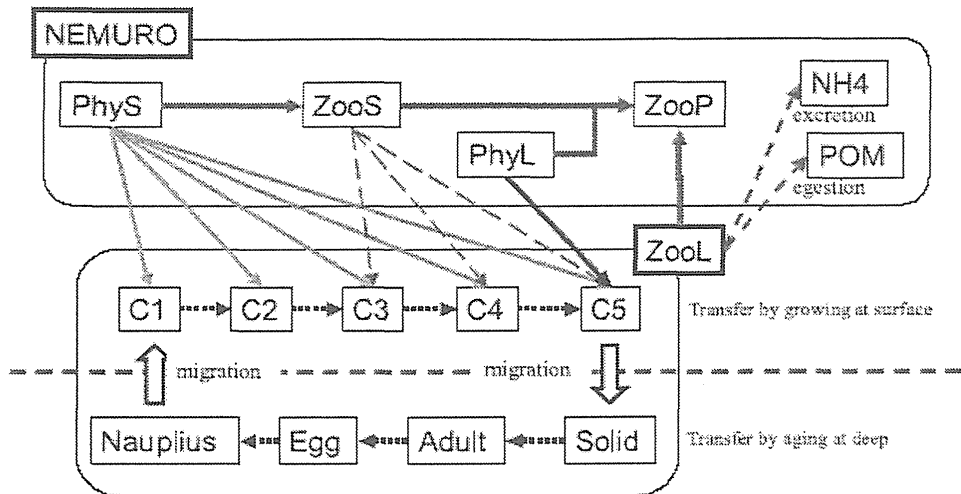


Fig. 9. Schematic view of population model of copepoda attached to NEMURO.

移動することにある。Kishi *et al.* (2001) では、この上下移動によって春の植物プランクトンブルームが珪藻類から鞭毛藻類にシフトすることを示した。NEMURO (Fig. 7) を使った論文は、*Ecological Modelling* 誌の特集号 (202 巻, 2007 年発行, 17 編の論文を収録) よりも以前に、日本人を中心にかなり出版されている (Aita-

N. *et al.*, 2003; Fujii *et al.*, 2002; Ito *et al.*, 2004; Kishi *et al.*, 2004; Kuroda and Kishi, 2003; Smith *et al.*, 2005; Yamanaka *et al.*, 2004; and Yoshie *et al.*, 2003)。少し詳しく紹介したい。

Aita-N. *et al.* (2003) は NEMURO をグローバルな 3 次元物理モデルに結合して計算を行った初めての論文

である。そして NEMURO の特徴である櫛足類 (copepods) が季節的に上下移動することによって珪藻類が卓越する海域では一次生産が増大することを示した。Kuroda and Kishi (2003) は NEMURO の生態系パラメータの Ajoint 法による最適値の推定, ならびに感度解析をモンテカルロ法を用いて行い, また, Yoshie *et al.* (2003) は北西太平洋でのパラメータの最適値をアドホック法で考察している。Fujii *et al.* (2002), Yamanaka *et al.* (2004) は NEMURO に炭素循環を付加し, それぞれ Station KNOT および Station A7 の鉛直一次元モデルを作成し, それぞれの海域での炭素循環を再現した。Smith *et al.* (2004) は NEMURO に microbial food web を加えて Station ALOHA における dissolved organic matter (DOM) の鉛直分布の季節変化を再現することに成功した。Kishi *et al.* (2004) は, 日本 JGOFS のまとめの一環として NEMURO と他の生態系モデルのパフォーマンスを北西太平洋の POM 鉛直フラックスを計算することによって考察した (むろん NEMURO が一番! という我田引水の結論であるが…)。

NEMURO に魚類の生物エネルギー モデル (そのうち, 特にサンマとニシンのもの) を組み合わせたものが NEMURO.FISH (NEMURO For Including Saury and Herring) と呼ばれている (Fig. 8)。生物エネルギーモデルの餌の濃度として NEMURO で計算したプランクトン濃度を与え, 一匹の魚の成長を計算する。Ito *et al.* (2004) は, 黒潮域, 混合域, 親潮域の 3 ボックスを設定, サンマはボックス間を回遊し, それぞれのボックスで NEMURO を計算し, 餌濃度を計算して, サンマの成長を計算した。同様の計算は Mukai *et al.* (2007) でも行われている。一方, ニシンのモデルは Megrey *et al.* (2007) で NEMURO とニシンの生物エネルギー モデルを結合させて考察を行っている。今後は NEMURO と魚や動物プランクトンの Population dynamics や変態を組み合わせたモデル (たとえば, Carlotti *et al.*, 2000; Terui *et al.*, 2007: Fig. 9), 種間競争を考慮したモデルなどへと発展しそうであるが。ここは研究者が非常に興味を持つところであって, 各研究者の競争になってきている。しかし, 生物のモデルはきちんとした生態学の知見に基づいて成立するものであるもので, 地に足の着いた生態的な研究がまず必要であることは

いうまでもない。モデルが勝手に一人歩きしてしまわないように自戒する必要があると同時に, アメリカやヨーロッパのように生態学者とモデラーが一体となった研究が望まれる。日本でも先に述べた Japan JGOFS (*Deep-Sea Research II*, **49**, 2002) や SEEDS プロジェクト (*Progress in Oceanography*, **64**, 2005) などに見られるように, 徐々にではあるが, このような研究がなされつつあるのは隔世の感があって喜ばしい。

5. おしまいに

生態系モデルは多くの皆さんの協力がないと作成できないので, 名前を挙げるときりがないほどたくさんの方にご指導いただき, また, 貴重なデータを提供していただき, 助言をいただいた。名前を思い出しただけでも 40~50 人はいらっしゃるの, 個別にここで謝辞を述べることはしないが, この場を借りてお世話になった皆様に深くお礼申し上げたい。

References

- Aita, Maki N., Y. Yamanaka, and M. J. Kishi (2003): Effect of ontogenetic vertical migration of zooplankton on the results of NEMURO embedded in a general circulation model. *Fish. Oceanogr.*, **12**, 284-290.
- Carlotti, F., J. Giske, and F. Werner (2000): Modeling zooplankton dynamics, p. 571-667. In *ICES Zooplankton Methodology Manual*, edited by R. Harris, P. Wiebe, J. Lenz, H. R. Skjoldal, and M. Huntley, Academic Press, U.K.
- Fasham, M. J. R., H. W. Ducklow, and S. M. McKelvie (1990): A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *J. Mar. Res.*, **48**, 591-639.
- Franks, P. J. S., J. S. Wroblewski, and G. R. Flierl (1986): Prediction of phytoplankton growth in response to the frictional decay of a warm-core ring. *J. Geophys. Res.*, **C6**, 7,603-7,610.
- Franks, P. J. S. (1997): Models of harmful algal blooms. *Limnol. Oceanogr.*, **42**, 1,273-1,282.
- Fujii, M., Y. Nojiri, Y. Yamanaka, and M. J. Kishi (2002): A one-dimensional ecosystem model applied to time series Station KNOT. *Deep Sea Res.*, II, **49**, 5,441-5,461.
- 黄康錫, 青木 一郎, 小松 輝久, 石崎 博美, 柴田 勇夫 (1996): ニューラル ネットワークを用いた米神漁場のマアジ漁獲量予測. *水産海洋研究*, **60**, 136-142.

- Grimm, V., U. Berger, F. Bastiansen, S. Eliassen, V. Ginot, J. Giske, J. Goss-Custard, T. Grand, S. K. Heinz, G. Huse, A. Huth, J. U. Jepsen, C. Jørgensen, W. M. Mooij, B. Müller, G. Pe'er, C. Piou, S. F. Railsback, A. M. Robbins, M. M. Robbins, E. Rossmanith, N. Rüger, E. Strand, S. Souissi, R. A. Stillman, R. Vabø, U. Visser, and D. L. DeAngelis (2006): A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecol. Modell.*, **198**, 115–126.
- Hofmann, E. E. (1988): Plankton dynamics on the outer southeastern U. S. continental shelf. III. A coupled physical-biological model. *J. Mar. Res.*, **46**, 919–946.
- Ishida, A., K. Nakata, S. Aoki, H. Kutsukake, M. Kishi, and M. Kubota (1995) : Numerical experiment of anthropogenic CO₂ in the North Pacific. *J. Adv. Mar. Sci. Tech.*, **1**, 49–62.
- Ito, S., M. J. Kishi, Y. Kurita, Y. Oozaki, Y. Yamanaka, B. A. Megrey, and F. E. Werner (2004): Initial design for a fish bioenergetics model of Pacific saury coupled to a lower trophic ecosystem model. *Fish. Oceanogr.*, **13(suppl.1)**, 111–124.
- Ito, S., B. A. Megrey, M. J. Kishi, D. Mukai, Y. Kurita, Y. Ueno, and Y. Yamanaka (2007): On the interannual variability of the growth of Pacific saury (*Cololabis saira*): A simple 3-box model using NEMURO.FISH. *Ecol. Modell.*, **202**, 174–183.
- Jiao, Y., Y. Chen, and J. J., Wroblewski (2005): An application of the composite risk assessment method in assessing fisheries stock status. *Fish. Res.*, **72**, 173–183.
- Jamart, B. B., D. F. Winter, K. Banse, G. C. Anderson, and R. K. Lam (1977): A theoretical study of phytoplankton growth and nutrient distribution in the Pacific Ocean off the northwest U. S. coast. *Deep-Sea Res.*, **24**, 753–773.
- Kasai, A., M. J. Kishi, and T. Sugimoto (1992): Modeling the transport and survival of Japanese sardine larvae in and around the Kuroshio current. *Fish. Oceanogr.*, **1**, 1–10.
- Kasai, A., M. J. Kishi, and T. Sugimoto (1995) : Influence of wind-induced currents on the recruitment of Japanese sardine (*Sardinops melanosticus*) eggs and larvae. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, **121**, 547–552.
- Kawamiya, M., M. J. Kishi, Y. Yamanaka, and N. Suginohara (1995) : An ecological-physical coupled model applied to Station Papa. *J. Oceanogr.*, **51**, 655–664.
- Kawamiya, M., M. J. Kishi, M. D. K. Ahmed, and T. Sugimoto (1996): Causes and consequences of spring phytoplankton blooms in Otsuchi Bay, Japan. *Cont. Shelf Res.*, **16**, 1,688–1,695.
- Keirstead, H. and L. B. Slobodkin (1953): The size of water masses containing plankton blooms. *J. Mar. Res.*, **12**, 141–147.
- Kimura, S., M. J. Kishi, H. Nakata, and Y. Yamashita (1992) : A numerical analysis of population dynamics of the sand lance (*Ammodytes personatus*) in the eastern Seto Inland Sea, Japan. *Fish. Oceanogr.*, **1**, 321–332.
- Kimura S, K. Döös K, A. C. Coward (1999): Numerical simulation to resolve the downstream migration of the Japanese eel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **186**, 303–306.
- Kishi, M. J. and H. Suzuki (1978): Criterion for stability of phytoplankton patchiness using a Liapunov method. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **34**, 276–287.
- Kishi, M. J., K. Nakata, and K. Ishikawa (1981): Sensitivity analysis of a coastal marine ecosystem. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **37**, 120–134.
- 岸 道郎 (1981): 定置網漁獲量の GMDH による定量的予測. 水産海洋研究会報, **38**, 1–4.
- Kishi, M. J. and A. Yagi (1983): Prediction of monthly mean chlorophyll *a* concentration in Mikawa Bay using GMDH. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **39**, 289–294.
- Kishi, M. J. and S. Ikeda (1986): Population dynamics of “red tide” organisms in eutrophicated coastal water – numerical experiment of phytoplankton bloom in the East Seto Inland Sea, Japan. *Ecol. Modell.*, **31**, 145–174.
- Kishi, M. J. and S. Ikeda (1989): Numerical simulation of “red tide” and sensitivity analysis of biological parameters, p. 177-180. In *International Symposium on Red Tides*, edited by Okaichi, Nemoto and Anderson, Elsevier Publ.
- Kishi, M. J., H. Nakata, S. Kimura, and Y. Yamashita (1991): A biomass-based model for the sand lance (*Ammodytes personatus*) in Seto Inland Sea, Japan. *Ecol. Modell.*, **54**, 247–263.
- Kishi, M. J., Y. Iwata, and M. Uchiyama (1991): Numerical simulation model for quantitative management of mariculture. *Mar. Pollution Bull.*, **23**, 765–767.
- Kishi, M. J., Y. Iwata, and M. Uchiyama (1994): Numerical simulation model for quantitative management of aquaculture. *Ecol. Modell.*, **72**, 21–40.
- Kishi, M. J. (1994): Prediction of phytoplankton growth in a Warm-Core Ring using three dimensional ecosystem model. *J. Oceanogr.*, **50**, 489–498.
- 岸 道郎 (1994) : 底泥による酸素消費を考慮した養殖場数値モデル. 沿岸海洋研究ノート, **32**, 43–53.
- Kishi, M. J. and M. Uchiyama (1995): Three dimensional model for nitrogen cycle of mariculture – case study in Shizugawa Bay, Japan. *Fish. Oceanogr.*, **4**, 303–316.

- 岸 道郎, 藤尾 伸三 (1999): ウナギの産卵域の推定を実証するための数値実験. *海の研究*, **8**, 129-134.
- Kishi, M. J., H. Motono, M. Kashiwai, and A. Tsuda (2001): An ecological-physical coupled model with ontogenetic vertical migration of zooplankton in the northwestern Pacific. *J. Oceanogr.*, **57**, 499-507.
- Kishi, M. J., N. Higashi, M. Takagi, K. Sekiguchi, H. Otake, K. Furuya, and T. Aiki (2003): Effect of Aquaculture on Material Cycles in Otsuchi Bay, Japan. *Otsuchi Mar. Sci.*, **28**, 65-71.
- Kishi, M. J., T. Okunishi, and Y. Yamanaka (2004): A comparison of simulated particle fluxes using NEMURO and other ecosystem models in the western North Pacific. *J. Oceanogr.*, **60**, 63-73.
- 岸 道郎 (2006): 6. 物理-生態系モデルによる環境収容力評価の歴史, その有効性と限界, p.80-87. 古谷 研・岸 道郎・黒倉 寿・柳 哲雄編, 養殖海域の環境収容力, 水産学シリーズ 150, 恒星社厚生閣.
- Kishi, M. J., D. L. Eslinger, M. Kashiwai, B. A. Megrey, D. M. Ware, F. E. Werner, M. N. Aita, T. Azumaya, M. Fujii, S. Hashimoto, D. Huang, H. Iizumi, Y. Ishida, S. Kang, G. A. Kantakov, H. Kiml, K. Komatsu, V. V. Navrotsky, S. L. Smith, K. Tadokoro, A. Tsuda, O. Yamamura, Y. Yamanaka, K. Yokouchi, N. Yoshie, J. Zhang, Y. I. Zuenko, and V. I. Zvansky (2007): NEMURO- a lower trophic level model for the North Pacific marine ecosystem. *Ecol. Modell.*, **202**, 12-25.
- Kremer, J. N. and S. W. Nixon (1978): *A Coastal Marine Ecosystem: Simulation and Analysis*. **24**. Springer-Verlag, Heidelberg, 217 pp. (中田 喜三郎監訳 (1987): 沿岸生態系の解析. 生物研究社, 東京, 227 pp.)
- Kuroda, H. and M. J. Kishi (2003): A data assimilation technique applied to "NEMURO" for estimating parameter values. *Ecol. Modell.*, **172**, 69-85.
- Kutsukake, H., K. Nakata, S. Aoki, M. J. Kishi, M. Kubota, and A. Ishida (1995): A numerical experiment to estimate biological effects of the absorption of CO₂ in the North Pacific surface water. *J. Adv. Mar. Sci. Tech. Soc.*, **1**, 26-48.
- Megrey, B. A., K. A. Rose, R. A. Klumb, D. E. Hay, F. E. Werner, D. L. Eslinger, and S. L. Smith (2007): A bioenergetics-based population dynamics model of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) coupled to a lower trophic level. *Ecol. Modell.*, **202**, 144-164.
- Mukai, D., M. J. Kishi, S. Ito, and Y. Kurita (2007): The importance of spawning season on the growth of Pacific saury: A model-based study using NEMURO.FISH. *Ecol. Modell.*, **202**, 165-173.
- Nakata, H., S. Kimura, M. J. Kishi, and T. Fujiwara (1991): Environmental constraints on the sand lance population in the eastern Seto Inland Sea. *Mar. Pollution Bull.*, **23**, 195-199.
- O'Brien, J. J. and J. S. Wroblewski (1973): On advection in phytoplankton models. *J. theor. Biol.*, **38**, 197-202.
- A. Okubo, A. (1980): *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models*. Springer, Berlin.
- Oshima, Y., M. J. Kishi, and T. Sugimoto (1999): Evaluation of the nutrient budget in a seagrass bed. *Ecol. Modell.*, **115**, 19-34.
- 大島 ゆう子, 岸 道郎, 向井 宏 (2006): 厚岸湖における有用二枚貝を取り巻く物質循環モデル. 日本ベントス学会誌, **61**, 66-76.
- Riley, G. A., H. Stommel, and D. F. Bumpus (1949): Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic. *Bull. Bingham Oceanogr.*, **12**, 1-169.
- Rose, A., J. H. Cowan, M. E. Clark, E. D. Houde, and S.-B. Wang (1999): An individual - based model of bay anchovy population dynamics in the mesohaline region of Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. ser.*, **185**, 113-132.
- Saila, S. B., E. Lorda, and H. A. Walker (1985): The analysis of parameter error propagation in simple fishery models. *Mar. Resour. Econ.*, **1**, 235-246.
- Sarmiento, J. L., R. D. Slater, M. J. R. Fasham, H. W. Ducklow, J. R. Toggweiler, and G. T. Evans (1993): A seasonal three-dimensional ecosystem model of nitrogen cycling in the North Atlantic euphotic zone. *Global Biogeochem. Cycles*, **7**, 417-450.
- 庄野 宏, 椿 広計 (2006): ニューラル ネットワークによる水産資源解析 -CPUE 予測と要因分析の試み-. 計量生物学, **27**, 35-53.
- Smith, S. L., Y. Yamanaka, and M. J. Kishi (2005): Attempting consistent simulations of Stn. ALOHA with a multi-element ecosystem model. *J. Oceanogr.*, **61**, 1-23.
- Steele, J. H. (1959): The quantitative ecology of marine phytoplankton. *Biol. Rev.*, **34**, 129-158.
- Steele, J. H. (1962): Environmental control of photosynthesis in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, **7**, 137-150.
- Steele, J. H. and B. W. Frost (1977): The structure of plankton communities. *Phil. Trans. Roy. Soc. London B*, **280**, 485-534.
- Suda, M. and T. Kishida (2003): A spatial model of population dynamics of the early life stages of Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*, off the Pacific coast of Japan. *Fish. Oceanogr.*, **12**, 85-99.
- Suda, M., T. Akamine, and T. Kishida, T. (2005): Influence of environment factors, interspecific-relationships and fishing mortality on the stock fluctuation of the Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*, off the Pacific coast of Japan. *Fish. Res.*, **76**, 368-378.

- Terui, T and M. J. Kishi (2007): Population dynamics model of Copepoda (*Neocalanus cristatus*) in the Northwestern subarctic Pacific. *Ecol. Modell.*, In press.
- Walsh, J. J. (1975): A spatial simulation model of the Peru upwelling ecosystem. *Deep-Sea Res.*, **22**, 201–236.
- Werner, F. E., S. Ito, B. A. Megrey, and M. J. Kishi (2007): Synthesis of the NEMURO model studies and future directions of marine ecosystem modeling. *Ecol. Modell.*, **202**, 211–223.
- Wroblewski, J. J. (1977): A model of phytoplankton plume formation during variable Oregon upwelling. *J. Mar. Res.*, **35**, 357–394.
- Yamanaka, Y., N. Yoshie, M. Fujii, M. Aita-Noguchi, and M. J. Kishi (2004): An ecosystem model coupled with Nitrogen–Silicon–Carbon cycles applied to Station A–7 in the Northwestern Pacific. *J. Oceanogr.*, **60**, 227–241.
- 柳 哲雄 (1997): ガザミ幼生の回帰戦略に関する数値シミュレーション. *応用数理*, **7**, 170–180.
- Yoshie, N., M. Fujii, and Y. Yamanaka (2005): Ecosystem changes after the SEEDS iron fertilization in the western North Pacific simulated by a one-dimensional ecosystem model. *Prog. Oceanogr.*, **64**, 283–306.
- Yoshimori, A. and M. J. Kishi (1994): Effects of interaction between two warm-core rings on phytoplankton distribution. *Deep-Sea Res.*, **41**, 1,039–1,052.

Review of marine ecosystem modeling

Michio J. Kishi *

Abstract

Brief review on ecosystem models is carried out which begins with Riley (1949) up to recent representative numerical models. Review of my own researches follows after that. Early works are mainly on primitive three dimensional physical-ecological coupled models and also dealt with assessment of aquaculture. Recent works on NEMURO project are reviewed in detail.

Key words: ecosystem model, simulation, NPZD model, NEMURO

(Corresponding author's e-mail address: kishi@salmon.fish.hokudai.ac.jp)

(Received 14 July 2007; accepted 20 September 2007)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2008)

* Faculty of Fisheries Sciences, Hokkaido University
c/o Graduate School of Environmental Science, N10, W5, Kita-ku, Sapporo, Hokkaido 060-0810, Japan