

377.51
SE

博士論文

湖沼生態系におけるアオコの個体群動態
および空間分布に関する数理モデル解析

Mathematical analyses for spatiotemporal dynamics
of colonial cyanobacteria in lake ecosystems

横浜国立大学附属図書館



12141903

国立大学法人 横浜国立大学大学院

環境情報学府

芹沢 浩

Hiroshi Serizawa

2008年12月

目次

第1章 緒論	1
1-1. 本研究の背景	1
1-1-1. アオコとは	1
1-1-2. アオコのライフサイクル	2
1-1-3. 双安定性と regime shift	2
1-1-4. アオコ異常発生のシナリオ	3
1-1-5. ヒステリシス現象	4
1-1-6. 湖沼生態系の数理モデル……CASM と Sheffer の最小2成分モデル	5
1-1-7. 富栄養化の逆説(paradox of enrichment)	7
1-2. 理論的背景	8
1-2-1. 複雑系としての生態系	8
1-2-2. 生態系を表す数理モデル……競合関係と捕食・被食関係	9
1-2-3. アトラクタと流域	10
1-2-4. 生態系とカオス……離散力学系と連続力学系	12
1-2-5. 反応・拡散方程式によるパターン形成	13
1-2-6. 時空間カオス	14
1-2-7. 自然界の植生パターン	17
1-3. 本研究の目的	18
1-3-1. 本研究の対象となる諸現象	18
1-3-1. 具体的な研究目標	18
1-4. 本論文の構成	19
第1章の引用文献	19
第2章 栄養塩・植物プランクトンによる最小2成分モデル(最小 NP モデル)	21
第2章の概要	21
2-1. はじめに	21
2-2. 第2章の目的	23
2-3. 数理モデル	23
2-3-1. 有次元モデル	23
2-3-2. 無次元化	25
2-3-3. 反応・拡散方程式	25
2-4. 結果	26
2-4-1. 双安定の分岐図(セット I)	26
2-4-2. 単安定なリミットサイクルの分岐図(セット II)	29
2-4-3. システムのパラメータ依存性	30
2-4-4. 双安定の分岐図(セット III)	31
2-4-5. 拡散シミュレーション	32
2-5. 考察	34

もくじ

2-5-1. 野外観察との比較	34
2-5-2. 富栄養化の逆説は回避できるか	34
2-5-3. パラメータ i_p の意味	35
2-5-4. 双安定状態における拡散効果	36
2-5-5. ゆらぎを考慮したシミュレーション	37
2-5-6. 現実の生態系における regime shift	40
2-5-7. 異なる Holling 型関数応答のモデル	41
2-6. 第2章のまとめ	44
2-7. 第2章の補遺	44
2-7-1. 分岐図の描き方	44
2-7-2. 固定点の求め方	45
2-7-3. 固有値の求め方	45
2-7-4. 固有値と安定性	46
第2章の引用文献	46
第3章 最小 NP モデルによる patchiness	49
第3章の概要	49
3-1. はじめに	49
3-2. 第3章の目的	52
3-3. 数理モデル	53
3-3-1. 平均値モデル	53
3-3-2. 無次元化	54
3-3-3. 速度場	54
3-3-4. 反応・対流・拡散方程式	55
3-3-5. 初期条件と境界条件	55
3-4. 結果	56
3-4-1. 分岐図	56
3-4-2. 安定性解析	57
3-4-3. 空間パターン	59
3-5. 考察	61
3-5-1. 拡散(diffusion)と対流(advection)	61
3-5-2. 再び, 富栄養化の逆説は回避できるか	62
3-5-3. 分布パターンの時間変化	62
3-5-4. 分布パターンの栄養塩流入率に対する依存性	62
3-5-5. 分布パターンの拡散係数に対する依存性	63
3-5-6. 拡散係数の評価	64
3-6. 第3章のまとめ	64
3-7. 第3章の補遺	64
3-7-1. 分岐図の描き方	64
3-7-2. 固定点の求め方	65
3-7-3. 固有値の求め方	65
第3章の引用文献	65

第4章 藍藻類の年周期異常発生と日周期垂直上下運動	67
第4章の概要	67
4-1. はじめに	67
4-2. 第4章の目的	69
4-3. 数理モデル	69
4-3-1. 水柱	70
4-3-2. 光強度	70
4-3-3. 水温	70
4-3-4. 最大成長率	72
4-3-5. 実成長率	73
4-3-6. 拡散係数	73
4-3-7. 空胞による浮力コントロールメカニズム	73
4-3-8. 錘因子	74
4-3-9. 反応・対流・拡散方程式	74
4-3-10. パラメータ	76
4-3-11. 境界条件と初期条件	76
4-4. 結果	76
4-4-1. 藍藻類生物量の年変動	76
4-4-2. 藍藻類生物量の日変動	77
4-4-3. 錘因子の日変動	79
4-5. 考察	80
4-5-1. 野外観察との比較(年変動)	80
4-5-2. 野外観察との比較(日変動)	80
4-5-3. 表水層において交互に起こる上昇と下降	80
4-5-4. 他のモデルとの比較	81
4-6. 第4章のまとめ	81
第4章の引用文献	81
第5章 動物プランクトンの捕食活動が誘発する群体形成：藍藻類の表現型可塑性(I)	85
第5章の概要	85
5-1. はじめに	85
5-2. 第5章の目的	88
5-3. 数理モデル	88
5-3-1. 本モデルの仮定	88
5-3-2. 常微分方程式	89
5-4. 結果	93
5-4-1. 分岐図($k_0=0$)	93
5-4-2. 分岐図($k_0 \neq 0$)	93
5-4-3. 安定性解析	95
5-4-4. 流域	95
5-5. 考察	97
5-5-1. 群体アオコ生物量に依存して変化する処理時間	97

もくじ

5-5-2. 処理時間を可変としたときの分岐図	97
5-5-3. 流入項が分岐図に与える影響および富栄養化の逆説との関連	97
5-5-4. 費用対利得のトレードオフ	98
5-5-5. 動物プランクトンに単体と群体の識別能力があると仮定したモデル	99
5-5-6. 識別能力の有無に関する比較	102
5-5-7. 野外観察との比較	102
5-6. 第5章のまとめ	103
5-7. 第5章の補遺	103
5-7-1. 分岐図の描き方(数理モデル(5-1)-(5-3)の場合)	103
5-7-2. 固定点の求め方(数理モデル(5-1)-(5-3)の場合)	105
5-7-3. 固有値の求め方(数理モデル(5-1)-(5-3)の場合)	105
5-7-4. 分岐図の描き方(数理モデル(5-6)-(5-8)の場合)	105
5-7-5. 固有値の求め方(数理モデル(5-6)-(5-8)の場合)	107
第5章の引用文献	107
第6章 動物プランクトンの捕食活動が誘発する群体形成：藍藻類の表現型可塑性(II)	111
第6章の概要	111
6-1. はじめに	111
6-2. 第6章の目的	111
6-3. 数理モデル	112
6-4. 結果	114
6-4-1. 分岐図($k_Q=0$)	114
6-4-2. 分岐図($k_Q \neq 0$)	114
6-4-3. 安定性解析	117
6-4-4. 流域	117
6-5. 考察	118
6-5-1. 分岐図($k_Q=0$)	118
6-5-2. 分岐図($k_Q \neq 0$)	119
6-5-3. Vos 論文との相違点	120
6-5-4. 異常発生時における群体アオコの空間分布	120
6-6. 第6章のまとめ	122
6-7. 第6章の補遺	122
6-7-1. 分岐図の描き方	122
6-7-2. 固定点の求め方	124
6-7-3. 固有値の求め方	124
第6章の引用文献	124
第7章 統合アオコモデル	127
第7章の概要	127
7-1. はじめに	127
7-2. 第7章の目的	127
7-3. 数理モデル	127

7-3-1. 統合アオコモデルの概念図	127
7-3-2. 4変数統合アオコモデル	128
7-4. 結果(分岐図)	130
7-5. 考察	131
7-5-1. 野外観察との比較	131
7-5-2. 魚による動物プランクトン捕食が分岐図に与える影響	131
7-5-3. 3次元に拡張した統合アオコモデル	132
7-6. 第7章のまとめ	132
7-7. 第7章の補遺	133
7-7-1. 分岐図の描き方	133
7-7-2. 固有値の求め方	135
第7章の引用文献	135
第8章 相模湖と津久井湖におけるアオコの異常発生	137
第8章の概要	137
8-1. はじめに	137
8-2. 第8章の目的	138
8-3. データ解析	140
8-3-1. 相模湖・相模湖大橋表層におけるアオコ発生量の経年変動	140
8-3-2. 津久井湖・城山ダム堰堤表層におけるアオコ発生量の経年変動	140
8-3-3. 相模湖・相模湖大橋表層におけるアオコ発生量の季節変動	143
8-3-4. 津久井湖・城山ダム堰堤表層におけるアオコ発生量の季節変動	144
8-3-5. 津久井湖・三井大橋表層におけるアオコ発生量の季節変動	145
8-4. 考察と数理モデル解析	146
8-4-1. アオコ発生量のばらつき	146
8-4-2. 数理モデルとパラメータ	146
8-4-3. シミュレーション結果の考察	148
8-4-4. 相模湖・津久井湖水系における双安定性と regime shift	149
8-5. 第8章のまとめ	151
第8章の引用文献	151
第9章 総括	153
9-1. 各章の概要	153
9-2. 最小NPモデルとShefferモデルとの比較	154
9-2-1. 最小NPモデルとShefferモデル	154
9-2-2. 富栄養化の逆説	154
9-2-3. パターン形成	155
9-3. 総合的な評価と今後の課題	157
9-3-1. モデル間の相互関係	157
9-3-2. 各モデルにおける観測データとの比較	157
9-3-3. 総合的な評価	158
9-3-4. 今後の課題	158

第9章の引用文献	159
付録A シミュレーションに関する数学的補遺	161
付録Aの概要	161
A-1. 反応・対流・拡散方程式の意味	161
A-1-1. 反応・対流・拡散方程式	161
A-1-2. 2次偏導関数と拡散	161
A-1-3. 1次偏導関数と移動	163
A-2. 変数とパラメータの無次元化	163
A-2-1. 無次元化の意味	163
A-2-2. 平均値モデルの無次元化	163
A-2-3. 無次元化の任意性	164
A-2-4. 拡散項の無次元化	165
A-3. 微分方程式の離散化	166
A-3-1. オイラー法	166
A-3-2. ルンゲ=クッタ法(常微分方程式)	166
A-3-3. ルンゲ=クッタ法(連立常微分方程式)	166
A-3-4. ルンゲ=クッタ法(連立偏微分方程式)	167
A-3-5. 本論文で用いたルンゲ=クッタ法	169
A-4. 反応・対流・拡散方程式の初期条件と境界条件	170
A-4-1. 初期条件と境界条件	170
A-4-2. zero-flux 境界条件と初期条件	170
A-4-3. 周期的境界条件と初期条件	171
A-4-4. 乱数による初期条件	171
付録Aの引用文献	171
付録B 最も単純なカオス系	173
付録Bの概要	173
B-1. はじめに	173
B-2. カオスを生成する最も単純な数理モデル	173
B-2-1. ストレンジアトラクタを生成する自励系	173
B-2-2. ストレンジアトラクタを生成する強制系	174
B-2-3. フラクタルな流域構造を示す自励系	176
B-2-4. 時空間カオスを生成する反応・拡散系	177
B-2-5. 時空間カオスを生成する湖沼生態系モデル(栄養塩・植物プランクトン系)	179
B-2-6. 時空間カオスを生成する湖沼生態系モデル(植物プランクトン・動物プランクトン系)	181
付録Bの引用文献	183
本論文を構成する原著論文および書籍	185
謝辞	187

第1章 緒論

1-1. 本研究の背景

1-1-1. アオコとは

世界中の多くの湖沼生態系では、毎年、夏季になるとマイクロキスティス(*Microcystis*)などの藍藻類が大量発生し、水面は黄緑色の粉末もしくはペンキを撒いたような状態になる(図 1-1 (a)). そのため大量発生した藍藻類はアオコ(青粉)とも呼ばれ、それが水面を覆いつくした状態は surface scum または「水の華」などと形容される. アオコの異常発生は飲料水から水辺のレジャーに至るまで、人間生活の様々な面に悪影響を及ぼす. ミクロキスティスなどの藍藻類はマイクロキスティン(microcystin)やアナトクシン(anatoxin)などの毒素を放出し、これまでに家畜などに対する被害が報告されている.

通常、アオコの主成分になるマイクロキスティスは寒天質の皮膜の中に2~10 μm の細胞が数10~数1000個ほど集まってコロニー状の群体を形成している(図 1-1 (b)). アオコを構成する植物プランクトンにはマイクロキスティスの他にアナベナ(*Anabaena*)やオシラトリア(*Oscillatoria*)などが含まれる. ただし、アナベナやオシラトリアはフィラメント状の群体を形成する.

アオコ発生の主要な原因は湖の富栄養化で、富栄養化は窒素、リンなどの栄養塩類が大量に流入することによってもたらされる. 栄養塩類のほとんどは家庭排水や工業排水など、人間生活や生産活動に由来すると考えられる.

ここ数10年来、宅地の造成や工場の進出によって、多くの湖沼が栄養塩類による汚染に見舞われるようになった. それらの湖沼では汚染の進行につれて、ある年を境に夏季のアオコ発生が観察されるようになったと報告されている. 具体的に神奈川県相模湖や津久井湖では1972年に初めてアオコを見るに至り、これ以降、特に寒冷な年を除いて、夏季におけるアオコの異常発生が常態化している. こうしたアオコの襲来は澄んだ状態から濁った状態への regime shift によると考えるのが本論文の基本的な立場である.

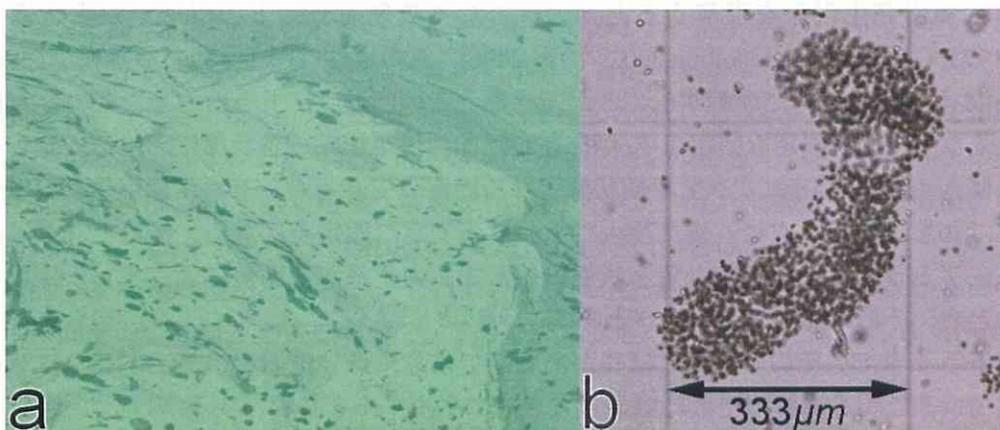


図 1-1. 津久井湖におけるアオコの異常発生(2006年9月). 神奈川県相模湖と津久井湖は1970年代から、夏になるとアオコの異常発生に悩まされてきた. アオコの主成分はマイクロキスティス(*Microcystis*)であるが、それ以外にアナベナ(*Anabaena*)やオシラトリア(*Oscillatoria*)も含まれている. 2枚の写真は津久井湖におけるアオコ大量発生時の水面(a)とマイクロキスティスの顕微鏡写真(b). (b)の写真は柴田賢一氏の提供による.

第1章 緒論

1-1-2. アオコのライフサイクル

アオコの主成分である藍藻類の年周期ライフサイクルは湖沼における水の垂直的な循環や停滞(成層)と深く関係している。水は4℃で密度が最大になるため、それより低い温度でも高い温度でも相対的に軽くなる。夏季、太陽光によって温められた表層水は軽くなって表面に浮かび、低温の深層水は湖底に沈んで互いに分離する。したがって、この時期に表層水と深層水が混じり合うことはない。このような不連続な温度分布を温度躍層、それが生じる時期を夏季停滞期または夏季成層期と呼ぶ。

毎年、夏季成層期には多くの湖沼で群体をなしたアオコが水面に集積し、いわゆる「水の華」の状況を呈する。このときアオコは巧妙なメカニズムを駆使しながら日周期で垂直上下運動を繰り返し、光と栄養分の両方を吸収する。すなわち、午前中に表層部で光を吸収して光合成を行い、そのとき同時に炭水化物の錘も形成する。午後になると、その錘を使って下層部に沈み込み、そこで栄養分を補給する。時間経過とともに錘の量は減少するので、夜間には再び表水層に上昇することが可能になる。

秋が深まるにつれて表層水は徐々に冷やされ、深層水との温度差が接近もしくは逆転する。たとえば、神奈川県相模湖や津久井湖のように凍結しない湖では水温が4℃より下がることはなく、密度の差も減少して表層水と深層水が混合する。この時期を冬季循環期と呼ぶ。このように年1回、冬季に水が循環する湖は monomictic と呼ばれ、日本の湖をはじめ、温帯地域に存在するほとんどの湖がこの範疇に属する。

冬季循環期に入ると、夏の間、水面で繁茂していたアオコも湖水とともに底に沈んで異常発生は終息し、湖面は澄んだ状態を取り戻す。そして、アオコは湖底の堆積物の中で、翌年の初夏まで休眠細胞の形で越冬する。一方で河川から流入する栄養塩類は土砂や汚泥とともに湖底に沈み込んで蓄積されるが、冬季循環期になると滲み出して、水の循環とともに湖底から湖面へと供給される。こうして湖全体が富栄養化され、翌夏にアオコの増殖を繰り返す条件が整えられる。

1-1-3. 双安定性と regime shift

アオコの異常発生現象を理解するときの鍵となる数理モデル上の概念が双安定性である(Holling 1973; Gunderson and Holling 2002; 雨宮 2006)。双安定性は図 1-2 のような概念図(stability landscape)によって直感的に理解することができる。この図にはアトラクタとなる安定な固定点 F_0 , F_2 とそうでない不安定な固定点 F_1 が存在し、曲線は生態系の各状態における安定性を表している。傾き 0 のところはすべて平衡状態となる固定点であるが、それが極小になれば安定な固定点すなわちアトラクタに、また極大になれば不安定な固定点になる。後ほど詳しく説明するように、アトラクタとは安定な定常状態のことで、力学系が初期値によらず、一定の状態に収束するとき、その状態をアトラクタと呼ぶ。

同じアトラクタでもその安定性には差がある。つまり、低い位置にあるアトラクタのほうがより安定で、そこから逃れるためにはより大きなエネルギーを必要とする。したがって、図 1-2 では F_0 のほうが F_2 よりも安定と考えることができる。このようにアトラクタ F_0 または F_2 の不安定固定点 F_1 に対する縦方向の差、すなわち深さは安定性を表すと考えられるが、横方向の差はレジリエンス(resilience)と呼ばれる。これは Holling によって提唱された概念で、系が他の安定状態に移行することなく吸収し得る攪乱の大きさというのがその定性的な定義である(Holling 1973; Gunderson and Holling 2002)。一般にレジリエンスは攪乱に対する復元力のようなものと考えられているが、安定性とレジリエンスとの違いは必ずしも明確ではなく、まだ量的

な定義などもなされていない。

均質でゆらぎのない状態であれば、アトラクタは周囲を山で囲まれているので、たとえば、図 1-2 において F_2 からより安定な F_0 へと系が自然に流れていくような現象は起こらない。しかし、現実の系において、攪乱によるゆらぎは不可避である。そのような不均質でゆらぎのある状態では拡散の効果によって、途中の F_1 という壁を乗り越えて F_2 から F_0 へ移行するという状況も生じ得ると考えられる。

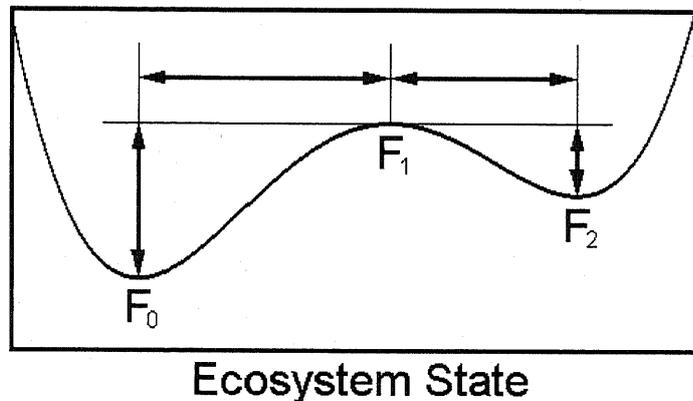


図 1-2. 双安定性の概念図。この概念図に描かれた3つの固定点 F_0 , F_1 , F_2 のうち、谷底に位置する F_0 , F_2 は安定な固定点アトラクタ、山頂に位置する F_1 は不安定な固定点になる。2つのアトラクタに関して、垂直方向の深さは安定性を表す。それに対し、不安定固定点までの水平距離はレジリエンス(resilience)と呼ばれ、攪乱に対する復元力を表すと考えられている。

1-1-4. アオコ異常発生のシナリオ

双安定性は分岐図における S 字カーブによって特徴づけられる(Holling 1973)。S 字カーブを有する分岐図ではパラメータ軸(通常は横軸)に垂直な直線を引くと、曲線と3つの点で交わる領域が存在する。それが双安定性を示すパラメータ領域である。3つの点のうちアトラクタになるのは両端の2つで、真ん中の点は固定点ではあるが、不安定でアトラクタではない。

ここで均質でゆらぎのない、理想化された湖沼生態系を考える。図 1-3 の分岐図を参照しながら、そのような湖におけるアオコ異常発生のシナリオを明らかにしておこう。図 1-3 の横軸には富栄養化などの環境負荷を表す指標、縦軸には植物プランクトン生物量などの汚染の程度を表す指標が用いられる。2本の実線は安定状態を意味し、下の分枝は植物プランクトンの生物量が少ない状態、すなわち澄んだ状態、一方の上の分枝は生物量が多い状態、すなわち濁った状態を表す。中間部の破線は不安定な状態で、2つの安定状態への分水嶺、すなわち separatrix を表している。

一般にアオコ異常発生の発端は富栄養化にある。したがって、富栄養化していない自然状態の湖ではアオコの異常発生は見られない。自然状態のとき、湖は図 1-3 において、A 付近の澄んだ状態にあると考えられる。しかし、汚染物質が湖に流入すると、湖の富栄養化が徐々に進行し始める。このとき湖の状態は下の分枝上を A から右方に移動していく。そして、さらに富栄養化が進めば、湖の状態は B に到達し、突如として上の分枝上 C 付近に跳ね上がる。こうして澄んだ状態から濁った状態への急激な遷移現象(regime shift)が起こる(Scheffer et al. 2001; Scheffer and Carpenter 2003; Suding et al. 2004)。夏季におけるアオコの異常発生が常態化するの

このときからである。

夏季のアオコ異常発生が常態化した湖は分岐図の上の分枝上に存在している。将来、何らかの理由で生活排水や汚染物質の汚染源が除去され、環境負荷が減少したとしよう。そのとき湖は上の分枝上をC付近から左方に移動し始める。そして、Dに到達すれば、今度は下の分枝に落ち込む。これが濁った状態から澄んだ状態への逆の regime shift である。

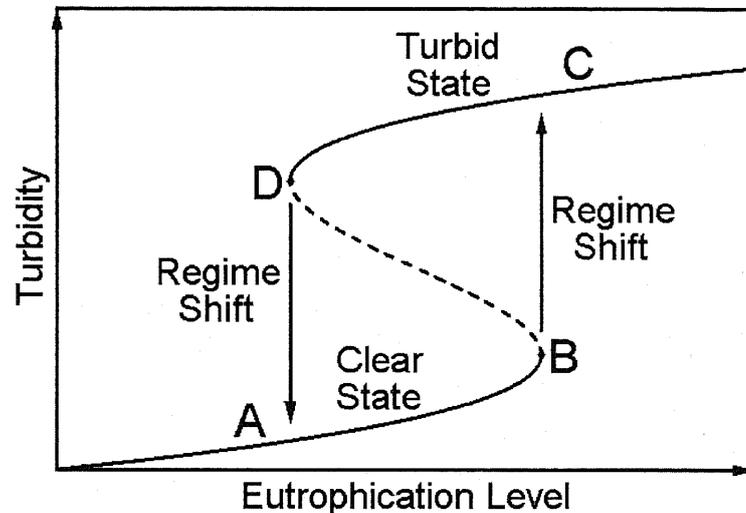


図 1-3. 双安定性と regime shift. 実線 AB は安定な澄んだ状態(植物プランクトンの発生量が少ない状態), 実線 DC は安定な濁った状態(植物プランクトンが大量に発生している状態), 破線 BD は不安定な状態を表す. 湖沼生態系における植物プランクトンの異常発生は双安定状態間の急激な遷移現象(regime shift または catastrophic shift)と深く関連している. 澄んだ状態 A にある湖は環境負荷の増大にともない, 下の分枝上を右に移動し始める. そして, その末端 B に着いた途端に上の分枝上 C 付近に跳ね上がる. これが澄んだ状態から濁った状態への regime shift である. 環境負荷が減少していく過程では, 濁った状態から澄んだ状態への逆の regime shift も考えられる. 澄んだ状態から濁った状態への regime shift が起きるときの環境負荷の値(B の位置)と逆向き regime shift が起きるときの環境負荷の値(D の位置)との間に有意な差があることが双安定状態の特徴で, このような現象をヒステリシス(hysteresis)と呼ぶ. ただし, 現実の湖沼生態系ではゆらぎや拡散効果のために B と D の差は狭まり, ヒステリシス現象は検出されにくくなっていると考えられる.

1-1-5. ヒステリシス現象

アオコ異常発生の究極原因は富栄養化であるが, 一時的にアオコが大量に増殖しても, 栄養物の流入経路を断つことによって元の状態に戻るならば, それほど深刻な問題にはならない. しかし, 現実にはアオコ状態が恒常化し, 栄養物の流入経路を遮断してもなかなか元に戻らないという場合が多い. この非可逆性には次に述べるヒステリシスという現象が深く関与している. 図 1-3 において, B から C への regime shift は起こるが, 同じ位置での C から B への regime shift は決して起こらない. 一度, 分岐図の B の位置で濁った状態に移行してしまった湖は富栄養化のレベルをずっと下げて, D の位置まで戻さないかぎり, 元の澄んだ状態へは戻らないのである.

このように湖が双安定状態にあるとしたら、澄んだ状態から濁った状態への regime shift が起きるときの環境負荷の値(B の位置)は逆向き regime shift が起きるときの環境負荷の値(D の位置)より大きくなっているはずである。以前の状態に影響を受けるという意味で、このような現象をヒステリシス(hysteresis)と呼ぶ。ただし、これはゆらぎや拡散効果を考慮しない理想化された湖での話であって、現実の自然状態の湖ではそれらの効果により、B より環境負荷が小さい状態で regime shift が起きたり、反対に D より環境負荷が大きい状態で逆 regime shift が起きたりすると考えられる。

regime shift はそう頻繁に起こる現象ではない。regime shift は湖が汚染または浄化されていく過程でそれぞれ1回ずつ、つまり数10年に1度という頻度で起きる現象と考えられる。したがって、毎年、定期的に起きる初夏のアオコ異常発生や秋季の突然の終息は、たとえ変化が急激であっても、双安定状態間の regime shift とは関係ないというのが研究者の間での一般的な見解である。

1-1-6. 湖沼生態系の数理モデル……CASM と Sheffer の最小2成分モデル

湖沼生態系を数理モデル化する試みは以前からなされている。その代表的なものが DeAngelis 等による Comprehensive Aquatic Simulation Model (CASM)である(DeAngelis et al. 1989)。元来、このモデルは20個以上の変数を含むが、よく使われる抽象化された版では変数の数が5個にまで減らされている。それが(1-1)-(1-5)で、5つの変数 N , X , Y , Z , D はそれぞれ栄養塩、植物プランクトン、動物プランクトン、魚、廃棄物の量を表す。

表 1-1. 数理モデル(1-1)-(1-5)のパラメータ

成分(変数)	パラメータ	意味
栄養塩(N)	I_N	単位時間の流入量
	r_N	生態系からの除去率
	γ	変換率
植物プランクトン(X)	r_1	最大成長率
	k_1	半飽和定数
	f_1	最大被摂食率
	d_1	栄養塩への転換率
	e_1	生態系からの除去率
動物プランクトン(Y)	η	吸収効率
	k_2	半飽和定数の2乗
	f_2	最大被摂食率
	d_2	栄養塩への転換率
	e_2	生態系からの除去率
魚(Z)	η	吸収効率
	k_3	半飽和定数の2乗
	d_3	栄養塩への転換率
廃棄物(D)	e_3	生態系からの除去率
	d_4	栄養塩への転換率
	e_4	生態系からの除去率

第1章 緒論

$$\frac{dN}{dt} = I_N - r_N N - \frac{\gamma r_1 N X}{k_1 + N} + \gamma d_4 D, \quad (1-1)$$

$$\frac{dX}{dt} = \frac{r_1 N X}{k_1 + N} - \frac{f_1 X^2 Y}{k_2 + X^2} - (d_1 + e_1) X, \quad (1-2)$$

$$\frac{dY}{dt} = \frac{\eta f_1 X^2 Y}{k_2 + X^2} - \frac{f_2 Y^2 Z}{k_3 + Y^2} - (d_2 + e_2) Y, \quad (1-3)$$

$$\frac{dZ}{dt} = \frac{\eta f_2 Y^2 Z}{k_3 + Y^2} - (d_3 + e_3) Z, \quad (1-4)$$

$$\frac{dD}{dt} = \frac{(1-\eta) f_1 X^2 Y}{k_2 + X^2} + \frac{(1-\eta) f_2 Y^2 Z}{k_3 + Y^2} + d_1 X + d_2 Y + d_3 Z - (d_4 + e_4) D. \quad (1-5)$$

各パラメータの意味は表 1-1 に記された通りである。DeAngelis 等の論文では特に指摘されていないが、同じ CASM においてもパラメータの値をより現実的なものに変更すると、双安定性を示すことが報告されている (Amemiya et al. 2005; Amemiya et al. 2007)。

DeAngelis 等の CASM は減ったとは言っても変数の数は 5 個とまだ多い。したがって、湖沼生態系の大局的な把握には適しているとしても、個々の現象を詳しく分析するにはあまり適さない。そこで CASM の 5 段階構造の中から一部分を取り出して使うという方法がよく使われる。そうした中でよく知られているのが Sheffer の植物プランクトンと動物プランクトンによる次の 2 成分モデルである (Scheffer 1991)。

$$\frac{dP}{dT} = \mu P \left(1 - \frac{P}{K} \right) - f_P \frac{P}{H_P + P} Z, \quad (1-6)$$

$$\frac{dZ}{dT} = \eta f_P \frac{P}{H_P + P} Z - m_Z Z. \quad (1-7)$$

ここで変数 P , Z は植物プランクトン、動物プランクトンの各個体数または生物量を表す。植物プランクトンについてはロジスティック型の自己増殖を示すとともに、Holling II 型関数応答によって動物プランクトンに捕食され、個体数を減少する。一方、動物プランクトンについては植物プランクトンの捕食によって増殖するとともに、一定の死亡率で減少する。これが数理モデル(1-6)-(1-7)の内容である。各パラメータの意味を表 1-2 に記す。

Sheffer モデルでは CASM において変数として扱われた栄養塩濃度 N が定数になるのにもない、新たなパラメータとして環境収容力 K が導入される。と同時に、植物プランクトンの増加を表す項がロジスティック型関数によって置き換えられる。この 2 成分モデルにおいて、富栄養化の程度は環境収容力によって評価される。

Sheffer の 2 成分モデル(1-6)-(1-7)は双安定性を再現することはできないが、リミットサイクル振動を示す単純なモデルとしての使用価値が高い。そのために Medvinsky et al. (2002)をはじめとする多くの研究者によって、パターン形成のモデルとして頻繁に採用されてきた。

Sheffer の 2 成分モデルで双安定性を再現するためには、(1-7)を次の(1-8)によって置き換える。

$$\frac{dZ}{dT} = \eta f_P \frac{P}{H_P + P} Z - f_Z \frac{Z^2}{H_Z^2 + Z^2} - m_Z Z. \quad (1-8)$$

ここで右辺第2項が魚による動物プランクトン捕食項として新たに加わり, Holling III 型関数応答によって表されている. このとき魚の個体数は一定と仮定されており, その値がもたらす影響はパラメータ f_z の中に含まれる. このような項は非動的項(non-dynamical term)と呼ばれ, それより下位の食物連鎖網による効果を一括して繰り込む方法としてよく用いられる. 新しいパラメータ f_z , H_z についても, その意味は表 1-2 に記されている.

表 1-2. 数理モデル(1-6)-(1-8)のパラメータ

成分(変数)	パラメータ	意味
植物プランクトン(P)	μ	最大成長率
	K	環境収容力
	f_P	最大被摂食率
	H_P	半飽和定数
動物プランクトン(Z)	η	吸収効率
	m_z	死亡率
	f_z	最大被摂食率
	H_z	半飽和定数

1-1-7. 富栄養化の逆説(paradox of enrichment)

理論生態学者の間で長年に渡って論争を巻き起こしている問題に富栄養化の逆説(paradox of enrichment)がある(Roy and Chattopadhyay 2007). この逆説は端的に「栄養塩流入量の増加, すなわち富栄養化によって, 植物プランクトン, 動物プランクトンなどの捕食・被食系は不安定になり, 構成種の絶滅する危険性が增大する」と言い表すことができる(Rosenzweig 1971; Petrovskii et al. 2004). 逆説なので, これは真実ではない. 確かにいくつかの室内実験において, 富栄養化にともなう捕食・被食システムの崩壊は観測されている(Luckinbill 1974; Bohannan and Lenski 1997). しかし, この種の現象が自然界ではほとんど観測されないということも分かっている(McCauley and Murdoch 1990; Petrovskii et al. 2004).

富栄養化の逆説は湖沼や海洋の生態系を表すために設計された数理モデルがしばしば陥る陥穽である. その辺の事情を先の Sheffer の 2 成分モデル(1-6)-(1-7)を例にもう少し詳しく検討する. このモデルでは, 富栄養化は環境収容力(carrying capacity)の増大として表される. 図 1-4 に横軸を環境収容力 K , 縦軸を植物プランクトン生物量 P としたときの分岐図(a), および K の値を十分に大きく取ったときの植物プランクトン, 動物プランクトン各生物量間のリミットサイクル振動(b)を示す. K の増大とともに, リミットサイクルの振幅も際限なく増大していくことが分かる.

このように Sheffer の 2 成分モデル(1-6)-(1-7)によれば, 自ら認めているように富栄養化の進行は個体数変動の振幅をますます増大させてしまう(Scheffer 1998). その結果, 個体数の最小値が減少し, 環境の偶発的な擾乱によって, その値が 0 になる可能性も増大する(Petrovskii et al. 2004). 一度, 個体数が 0 に陥ってしまえば, もう一方の個体数もいずれ 0 になる. すなわち, これは植物プランクトンと動物プランクトンの完全な絶滅を意味する. 富栄養化の逆説の詳しい内容は以上のようなものである.

富栄養化の逆説を回避するために, これまでに様々なメカニズムが提案されてきた. たとえば, Petrovskii et al. (2004)は富栄養化の逆説は空間分布の不均一性によって回避されると主張する. たとえ領域のある部分から植物プランクトンまたは動物プランクトンが消滅しても, 分布

が不均一で隣接領域にそれらが生存していれば、そこからの再入植(re-colonization)によって個体数が回復するだろう。これが彼らの主張の趣旨である。

一方で動物プランクトンの捕食活動が喚起する植物プランクトンの防御機制によって富栄養化の逆説は避けられるというのが Vos et al. (2004)の主張である。たとえば、藍藻類などの植物プランクトンは近隣で動物プランクトンの捕食活動が起きると、そのときに放出される化学物質を敏感に感知し、自らの形態を単体から捕食されにくいコロニー状やフィラメント状の群体に変化させる。このような表現型可塑性(phenotypic plasticity)の効果によって、リミットサイクル振動を起こすパラメータ領域が狭くなり、かつ振幅も小さくなる。これが彼らのモデルから導かれる結果である。

当の Scheffer (1998)も自作の著書の中で富栄養化の逆説に関する検討を行なっている。彼も上記と同様な主張で、大きな藍藻類コロニーのような被食されにくい藻類の存在や空間的な不均一性が潜在的な安定化のメカニズムであるとしている。

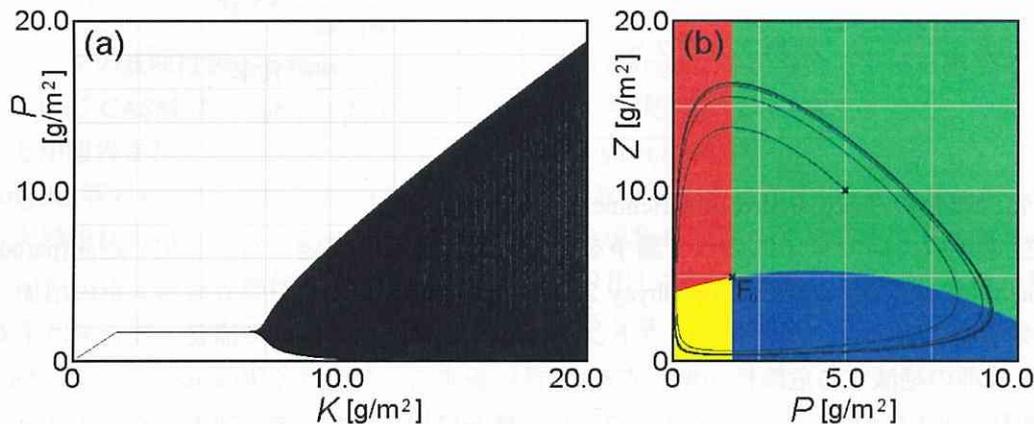


図 1-4. 数理モデル(1-6)-(1-7)における富栄養化の逆説(paradox of enrichment). 植物プランクトン生物量 P の環境収容力 K に対する分岐図(a)と $K=12.0$ のときのリミットサイクル振動(b)を示す. (b)の Z は動物プランクトンの生物量を表す. 富栄養化の逆説によれば、富栄養化の進行にともなってリミットサイクル振動の振幅が限りなく増大し、生物量 P または Z の最小値は限りなく 0 に近づく. すると偶発的な環境攪乱により、種が絶滅する可能性も増大する. これは現実にはほとんど起こり得ないシナリオであるが、多くの数理モデルが陥りやすい陥穽でもある. 実際、上図が示すように数理モデル(1-6)-(1-7)は富栄養化の逆説から逃れることができない. $K=0\sim 20.0$, $\mu=0.5$, $f_P=0.5$, $H_P=4.0$, $\eta=2.0$, $m_Z=0.3$.

1-2. 理論的背景

本研究は複雑系の理論に基づいており、そこで用いられる手法によってコンピュータ解析が行なわれる。次に複雑系理論について、語句の定義も含めた基本的な解説を加える。

1-2-1. 複雑系としての生態系

複雑系とは非線形な相互作用が支配する系である。非線形な系では出力が入力に比例せず、負のフィードバック効果によって出力が頭打ちになったり、逆に正のフィードバック効果によって出力が無限大に発散したりする現象が起こる。このような現象は特別なものではなく、日常生活でもよく経験する。たとえば、些細な事件や単なる風聞によって株価が高騰したり、暴

落したりする。これらは典型的な非線形応答の例である。その意味で身の回りは非線形な現象で満ちており、線形な現象などほとんどないといっても過言ではない。つまり、この世に存在するほとんどの系は非線形現象が支配する複雑系なのである。だとしたら、複数の生物の相互作用によって構成される生態系も複雑系という観点を抜きにして考えることはできないはずである。

複雑系に特有な現象としてカタストロフィ、分岐、カオスなどがある。カタストロフィはパラメータのわずかな変化により、システムが突如として崩壊に至る現象である。分岐はあるパラメータの値を境に、全く性質の異なる複数の状態が共存可能になる現象である。カオスは初期値のわずかな違いが指数関数的に増幅し、たちまちのうちに将来の予測が不可能になる現象である。ここで大切なことは、これらの現象が確率論的なものではなく、厳密に決定論的なプロセスで起こるということである。カタストロフィ、分岐、カオスなどは偶発的なものではなく、非線形性に深く根ざした複雑系固有の現象なのである。

1-2-2. 生態系を表す数理モデル……競合関係と捕食・被食関係

生態系の個体数変化を追跡する最も基本的な式は次のロジスティック(logistic)方程式によって与えられる。

$$\frac{du}{dt} = ru \left(1 - \frac{u}{K} \right). \quad (1-9)$$

この方程式において、変数 u は個体数、パラメータ r は出生率、もう1つのパラメータ K は環境収容力を表し、 u は時間の経過とともに単調増加のS字カーブを描いて K の値に漸近していく。これは個体数 u が環境収容力 K に達して飽和するまでの時間変化を表していると考えられる。ロジスティックとは軍事用語で、兵站を意味する。

ロジスティック方程式は生態系を表す1変数の数理モデルであるが、2変数モデルについても、すでに多くの研究がある。たとえば、ロジスティック方程式を2変数に拡張すると次のモデルを得る。

$$\frac{du}{dt} = u(1 - u - v), \quad (1-10)$$

$$\frac{dv}{dt} = rv(1 - b_0u - b_1v). \quad (1-11)$$

(1-10)式と(1-11)式ではパラメータが整理され、 u と v の出生率の比を表す r 、および v の個体数増減に対する u と v の影響を表す b_0 、 b_1 の3つだけが残されている。以下、必要に応じて変数とパラメータを無次元化し、パラメータの数を最小限に減らした表式を用いる(付録A-2参照)。

2変数のロジスティック方程式は競合関係にある2種の個体数変動を表すと考えられる。つまり、互いに相手の存在によって不利益を被り、個体数の増加に負の影響を与えるような関係である。相互作用を表す項 uv の符号が第1式、第2式ともにマイナスなのはそのためである。

競合関係を表す2変数のロジスティック方程式に対し、捕食・被食の関係にある2種の個体数変動を表す式に古典的なLotka-Volterra方程式がある。

$$\frac{du}{dt} = u - uv, \quad (1-12)$$

$$\frac{dv}{dt} = ruv - mv. \quad (1-13)$$

この方程式において、被食種 u は出生率1で自己増殖し、捕食種 v は一定の死亡率 m で減少す

第1章 緒論

るが、加えて捕食・被食関係も考慮されている。これは u が減った分に比例して v が増えるという関係で、具体的には第1式では引かれる個体数の積 uv が第2式において符号が逆転し、比例係数 r を掛けて加えられることによって表現されている。

捕食・被食の関係にある2種の個体数変動を表す式をより洗練された形に導いたのは Holling である(Holling 1973).

$$\frac{du}{dt} = u(1-u) - f(u)v, \quad (1-14)$$

$$\frac{dv}{dt} = rf(u)v - mv. \quad (1-15)$$

方程式(1-14)-(1-15)では被食種 u の増加がロジスティック型の方程式に交換され、さらに捕食・被食関係にも詳細な検討が加えられている。

Holling によれば、捕食・被食関係は被食側の応答を表す関数 $f(u)$ によって次の3種類に分類される。

$$f(u) = u \quad \text{……I型}$$

$$f(u) = \frac{u}{h+u} \quad \text{……II型}$$

$$f(u) = \frac{u^2}{h^2+u^2} \quad \text{……III型}$$

I型は最も単純なもので、応答関数 $f(u)$ は Lotka-Volterra 系と同様、被食種の個体数にそのまま比例すると仮定されている。それに対し、II型とIII型の $f(u)$ はともに $u \rightarrow \infty$ で1に収束し、被食種 u の個体数がある値以上になると被食数は頭打ちになるという飽和効果が考慮されている。特にIII型では被食種の個体数が少ないうちは捕食者から見つかりにくいという「隠れ家」効果もあわせて考慮されている。III型は一般に被食種が捕食から逃れるために自ら移動する能力のある動物プランクトンなどの場合に適合すると考えられているが、植物プランクトンを被食種とするモデルで使われることも多い。II型とIII型に現れる定数 h は半飽和定数で、捕食・被食の効果が1/2になる u の値を表す。

1-2-3. アトラクタと流域

力学系の状態は位相空間内の点として表すことができる。たとえば、1次元の直線上を運動する質点の状態は位置と運動量を指定することによってユニークに定まる。したがって、この運動を表す位相空間は位置と運動量を座標とする2次元平面である。一般に力学系は位相空間の体積(面積の場合も含む)が保存するかしないかによって、保存系と散逸系に分類される。これから述べるようなアトラクタ(attractor)を生成する力学系はすべて散逸系で、時間経過とともに位相空間の体積が縮小する。

散逸系において、異なる初期値から出発した軌道が同一状態にたどり着き、しかもその状態が安定なとき、この状態をアトラクタと呼ぶ。アトラクタには固定点、リミットサイクル(limit cycle)、トーラス(torus)、ストレンジアトラクタ(strange attractor)の4種類があり、それぞれは収束、周期振動、準周期振動、カオスという運動状態に対応する。1変数の力学系では固定点アトラクタだけが、2変数の力学系では固定点に加えてリミットサイクルも観測される。しかし、トーラスやストレンジアトラクタを生成するためには最低限3つの変数が必要になる。その理由は図形としてのトーラスが2次元、ストレンジアトラクタが2と3の間の小数次元であることから直感的に理解できる。一般に図形を収容するための容器としての空間の次元は収容される

図形そのものの次元よりも大きくなければならないからである(芹沢 1993).

アトラクタという言葉には暗黙のうちに軌道上の点を引き寄せるといった意味が含まれている。系の攪乱によってアトラクタから点が離れても、すぐにアトラクタに戻ってくる。このようにゆらぎに対して安定であることがアトラクタであることの必須の条件である。したがって、安定でない場合、すなわち、わずかな攪乱によってその状態が崩壊してしまう場合は平衡点であってもアトラクタとは言わない。

なお、保存系においても周期的サイクルやカオス的不規則運動を生成することもあるが、それらの軌道は初期値を変えると変化してしまう。また適当な攪乱を加えると軌道が変化して、元に戻らない。したがって、これらの状態は安定ではない。このように保存系は決してアトラクタを生成しない。

ある力学系につき、アトラクタの数は1個のこともあれば、複数のこともある。複数の場合、すべて固定点というように同種のアトラクタだけのこともあれば、異種のアトラクタが混在する場合もある。いずれにしても、ある力学系が複数のアトラクタを生成するとき、その状態を多重安定、特にアトラクタが2個のとき、双安定と呼んでいる。

多重安定な系においては初期値によって異なるアトラクタに行き着くので、それぞれのアトラクタがいずれ自分に流れ込んでくる初期値の集合をともなっている。これが流域である。したがって、どのアトラクタの流域に属するかによって、初期値の全集合を塗り分けることができる。そして、それぞれの流域の境界となる分水嶺はセパレイトリクス(separatrix)と呼ばれる。

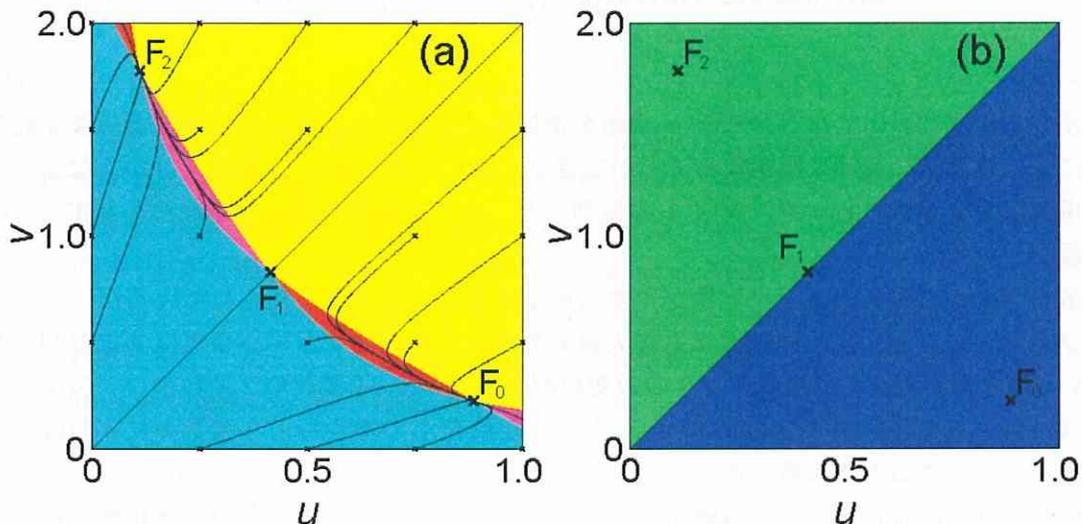


図 1-5. 数理モデル(1-16)-(1-17)による軌道(a)とアトラクタの流域(b). (a)において、位相平面上の軌道はそれぞれ水色の領域で右上方向に、紫の領域で左上方向に、黄色の領域で左下方向に、赤の領域で右下方向に進む。この力学系には2つの固定点アトラクタ F_0 , F_2 と2つの不安定な固定点 F_1 , F_3 が存在する。ただし、不安定な1つの固定点 F_3 は座標値がマイナスになり、現実には存在し得ない。現実には存在する1つの不安定固定点 F_1 が中央付近に位置し、そこで反発された軌道は左上と右下にある2つのアトラクタに収束していく。(b)において、 F_0 の流域が青で、 F_2 の流域が緑で示されている。左下から右上に45°に伸びる直線が2つの流域を分ける分離帯 separatrix で、不安定な固定点 F_1 はその上に位置する。 $a_0=0.1$, $a_1=0.2$, $b_0=2.0$, $b_1=0.5$, $r=1.0$.

第1章 緒論

この辺の様子を具体的な数理モデルを用いて見てみよう。具体例は先の2変数ロジスティック方程式(1-10)-(1-11)とよく似た次の力学系で、アトラクタの位置を見やすくするために、それぞれの式に流入項(source term)と呼ばれる定数項 a_0 , a_1 が加えられている。

$$\frac{du}{dt} = a_0 + u(1 - u - v), \quad (1-16)$$

$$\frac{dv}{dt} = a_1 + rv(1 - b_0u - b_1v). \quad (1-17)$$

この2変数系は2個の固定点アトラクタを生成し、典型的な双安定性を示す。図1-5 (a)において、軌道が集中する左上と右下の2つの点 F_0 , F_2 が固定点アトラクタである。そして、原点から45°の角度で右上に伸びる直線を separatrix として、図1-5 (b)のように初期値平面は2つの流域に分割される。separatrix 上に位置する第3の点 F_1 がアトラクタにはならない不安定な固定点である。双安定な系は2個のアトラクタだけでは実現せず、軌道を反発する不安定な固定点も必要とする。

1-2-4. 生態系とカオス……離散力学系と連続力学系

カオスとは決定論的であるにもかかわらず、将来の予測が不可能になる非線形な系に特有な現象である。生態系とカオスとの関わりは意外に古く、最初の出会いはすでに30年以上も前に遡る。ロジスティック写像と呼ばれる離散力学系がカオスを発生することが明らかにされたのは1973年、Mayによってである(May 1976)。

ロジスティック写像は決まった時期に繁殖を繰り返す生物種の個体数変動を表すと考えられている。

$$u_{n+1} = au_n(1 - u_n). \quad (1-18)$$

この差分方程式においてパラメータ a の値を増加させていくと、収束から周期倍分岐を経てカオスに至る典型的な道筋を観測することができる。驚くべきことに2次式だけからなるこのように単純な系においても、窓、周期3の振動など、カオス生成の鍵となるほとんどすべての現象が観測される。

離散力学系のロジスティック写像がカオスを生成することはよく知られているが、ロジスティック方程式から派生する連続力学系が大量のカオスを生み出すという事実はあまり知られていない。カオスの生成には最低でも3つの変数が必要なので、1変数や2変数のロジスティック方程式がカオスを発生することはない。しかし、変数を1つ増やして3変数系にすれば、それこそ無数ともいえるカオス系を作ることができる。

具体的に互いに競合する2種の植物プランクトン u と v 、そのうち u だけを選択的に捕食する動物プランクトン w という3種の生物を構成要素とする次の数理モデルを取り上げてみよう。2変数のロジスティック方程式に加え、 u と w の間で最も単純な Holling I 型の捕食・被食関係が考慮されている。

$$\frac{du}{dt} = u(1 - u - v) - uw, \quad (1-19)$$

$$\frac{dv}{dt} = rv(1 - b_0u - b_1v), \quad (1-20)$$

$$\frac{dw}{dt} = kuw - mw. \quad (1-21)$$

この生態系モデルは適当な値のパラメータに対し、図1-6のような連続的カオスを生成する。

なお、本論文で扱う数理モデルはすべて微分方程式によって表される連続力学系で、(1-18)式のような差分方程式による離散力学系のモデルは取り上げない。

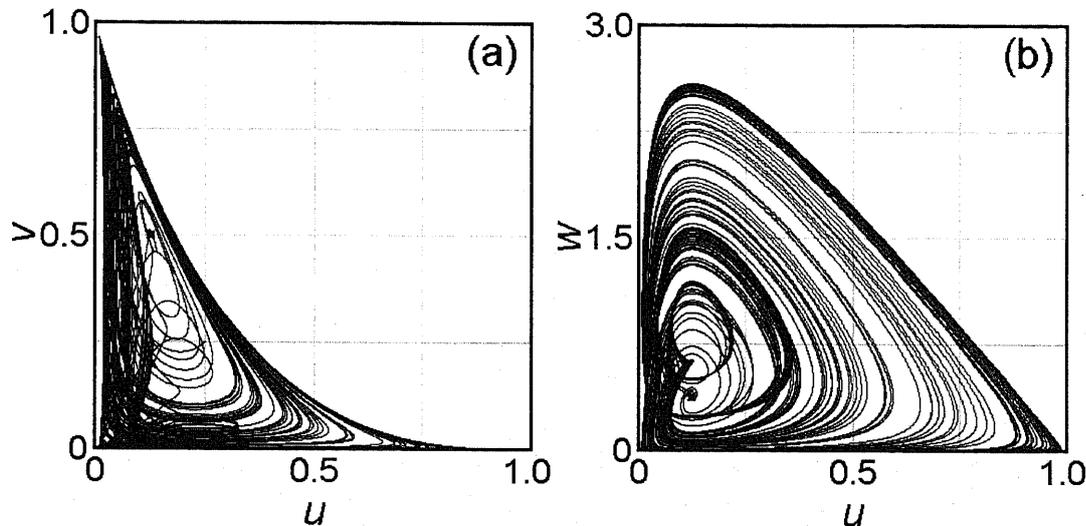


図 1-6. 数理モデル(1-19)-(1-21)によるカオス. カオスは複雑系において頻繁に観測される現象である. この数理モデルでは競合関係にある 2 種の植物プランクトンとそのうちの 1 種を選択的に捕食する動物プランクトンからなる 3 成分の生態系が想定されている. $b_0=4.0$, $b_1=1.0$, $r=1.0$, $k=3.0$, $m=0.375$.

1-2-5. 反応・拡散方程式によるパターン形成

これまで扱ってきた連続力学系は変数を時間のみの関数とする常微分方程式系であった. これは植物プランクトンや動物プランクトンの個体数といった変数が空間的に均一に分布していることを前提とした平均値モデル(mean-field model)である. しかし, 実際の生態系において, そのような前提はあまり現実的ではない. 先の Petrovskii et al. (2004)が言うように, 分布に不均一性があり, しかもそれが時間的に変動しているというのが通常の状態だからである. このような効果を考慮すると, 次のような偏微分方程式による数理モデル, すなわち反応・拡散方程式(reaction-diffusion equations)を扱う必要が出てくる.

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D_u \left(\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial y^2} \right) + f(u, v), \quad (1-22)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = D_v \left(\frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 v}{\partial y^2} \right) + g(u, v). \quad (1-23)$$

このモデルは位置に関する変数が x , y の 2 つであることから分かるように, 平面上での分布を考えており, 深さ方向への不均一性を考慮していない. しかし, このような 2 次元モデルでも十分に拡散によるダイナミックな空間分布の変動を再現することができる. 位置に関する 2 階の偏微分に付いた 2 つの係数 D_u , D_v は拡散係数と呼ばれる.

上記の式では 2 個の拡散係数が使われているが, 長さの単位に適当な変数変換を加えることにより, 片方を 1 としても一般性を失うことはない. そのように無次元化するときには拡散が大きいほうの係数を 1 に固定し, 残りをそれに対する相対的な値 d ($d \leq 1$) で表示する. ただし, 本

論文の第2章以降で扱うすべての数理モデルにおいて、構成要素の拡散係数は等しい。なお、第3章のように扱うモデルが対流項も含む反応・対流・拡散方程式(reaction-advection-diffusion equations)の場合は両方の拡散係数がともに1より小さくなることもある。

このような偏微分形式による反応・拡散方程式は Belousov-Zhabotinsky (BZ) 反応などの化学反応の研究において中心的な役割を果たしてきた(三池 et al. 1997)。これを生態系に応用しようというのが本論文の主題の1つで、これから扱う数理モデルにもこのような2次元の偏微分方程式によって表されているものが数多く含まれている。

1-2-6. 時空間カオス

化学の世界では以前からユニークなパターンを生成する化学反応のことが知られていた。BZ 反応と呼ばれる化学反応ではマロン酸、臭素酸カリウム、臭化カリウムを含む硫酸酸性の水溶液に触媒としてオルト・フェナントロリン鉄(II)錯体(フェロイン)を加えるとカオスの振動が発生し、渦巻き(spiral)や同心円(target)状のパターンが生成する。そして、これらのパターンは反応・拡散方程式によって見事に再現できることも知られている。

BZ 反応の研究で多用されたということからも分かるように、反応・拡散方程式が最も威力を発揮するのはパターン形成の分野においてである。生態学的数理モデルが生成するパターンには BZ 反応特有の渦巻き、同心円といった規則正しいものから、全く不規則な斑状のものまであり、その種類は多様である(Medvinsky et al. 2002)。

どのような条件でどんなパターンが生まれるかといった因果関係については、まだ十分に解明されていない。渦巻き模様を形成したあと、それが崩壊して不規則なパターンを生じるといのが一般的な傾向のようにも思えるが、それもモデル自体の構造や初期条件による。いずれにしても強い初期条件依存性、パラメータ依存性があることは確かで、そのことから最終的に生じると思われる不規則なパターンは時空間カオス(spatiotemporal chaos)とも呼ばれる。時空間カオスは拡散係数が等しい2変数の系でも生成する。これが3変数以上の系でしか生成しない常微分方程式系の時間的カオスと大きく異なる点である。

次の例は u として植物プランクトン、 v として動物プランクトンなどを想定し、捕食・被食関係に Holling III 型の関数応答を適用した数理モデルである。拡散項を外した常微分方程式系の平均値モデルは1個のリミットサイクルを生成する。

$$\frac{\partial u}{\partial t} = d \left(\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial y^2} \right) + u(1-u) - \frac{u^2}{h^2 + u^2} v, \quad (1-24)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 v}{\partial y^2} + k \frac{u^2}{h^2 + u^2} v - mv. \quad (1-25)$$

図 1-7 は $d=1$ の場合である。渦巻き模様から不規則な斑状パターンへという典型的なパターン形成のプロセスを観測することができる。図 1-8 は $d=0.1$ として、植物プランクトンの拡散係数を低く見積もった場合である。 $d=1$ のときに比べて、渦巻き模様が崩れずに長期間に渡って存続している。

植物プランクトン u が x 軸の+方向から-方向に向かう大域的な流れに乗って移動する場合の数理モデルは次式によって与えられる。

$$\frac{\partial u}{\partial t} = s \frac{\partial u}{\partial x} + u(1-u) - \frac{u^2}{h^2 + u^2} v, \quad (1-26)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 v}{\partial y^2} + k \frac{u^2}{h^2 + u^2} v - mv. \quad (1-27)$$

s は流れの速度を表し、第1式において、(1-24)の2次微分に拡散係数を掛けた拡散項が1次微分に速度を掛けた対流項によって置き換えられている。こうした反応・対流・拡散方程式では、図1-9のように流れに垂直な方向に帯状のパターンが現れる。

なお、数理モデル(1-24)-(1-25)において捕食・被食関係に Holling II 型の関数応答を用いたモデルによるパターン形成は Medvinsky 等によって詳しく研究されている(Medvinsky et al. 2002)。その常微分方程式系は先に説明した Scheffer の最小2成分モデル(1-6)-(1-7)に他ならない(Scheffer 1991)。

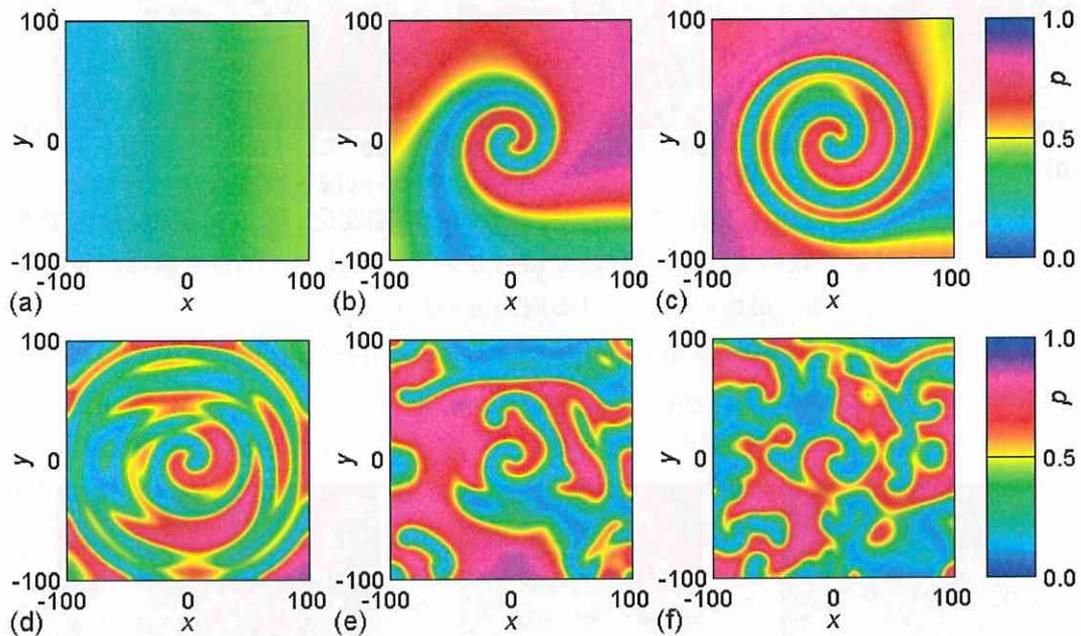


図 1-7. 数理モデル(1-24)-(1-25)による u の空間分布と時間変化. 反応・拡散方程式を生態系モデルに適用すると、時間的、空間的に変化する興味深いパターンを再現することができる。これは渦巻きが成長した後に崩壊して不規則な斑状パターンに移行する典型的な例で、最終的に生じる不規則パターンは時空間カオスとも呼ばれる。初期条件に特別な細工を施すことなく、ごく単純な変化を与えるだけでこのように不規則なパターンが生じるという点に注意する必要がある。x 軸、y 軸方向の数値、および時間は相対的なもので、絶対的な意味はない。初期条件と境界条件の設定については付録 A-4 に説明がある。 $h=0.1$, $k=3.6$, $m=3.24$, $d=1.0$ 。(a) $t=0$, (b) $t=90$, (c) $t=180$, (d) $t=270$, (e) $t=360$, (f) $t=540$ 。

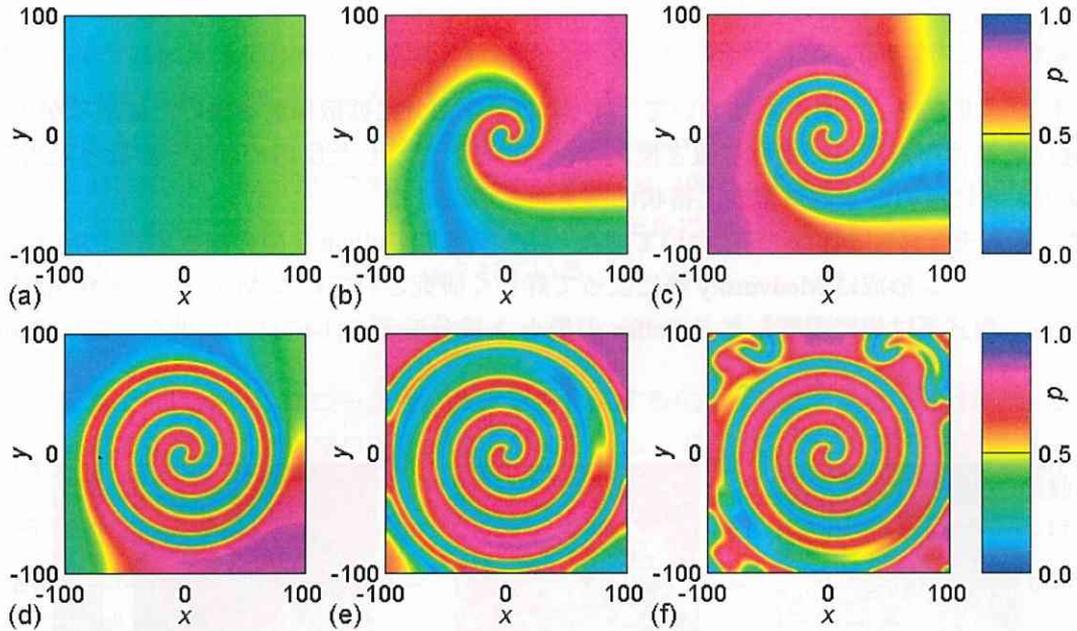


図 1-8. 数理モデル(1-24)-(1-25)による u の空間分布と時間変化. 図 1-7 と同様な図であるが, $d=0.1$ で拡散係数の値だけが異なる. $d=1.0$ のときに比べ, 渦巻き模様が長時間に渡って持続している. 最後の(f)における周辺部の乱れは境界条件によるものと思われる. $h=0.1, k=3.6, m=3.24, d=0.1$. (a) $t=0$, (b) $t=90$, (c) $t=180$, (d) $t=270$, (e) $t=360$, (f) $t=540$.

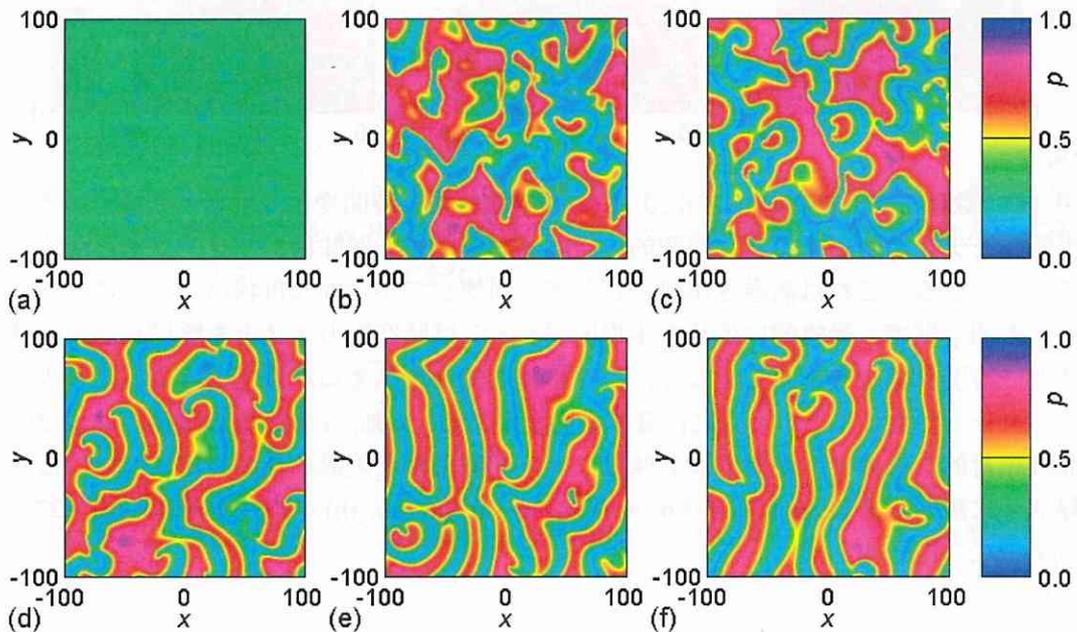


図 1-9. 数理モデル(1-26)-(1-27)による u の空間分布と時間変化. これは x 軸の+から-方向に一定速度 s の流れが存在する状況を想定した反応・対流・拡散方程式の分布パターンである. 流れに対して垂直な方向に特徴的な帯状構造が現れる. 初期条件と境界条件の設定については付録 A-4 に説明がある. $h=0.1, k=4.0, m=3.6, s=1.0$. (a) $t=0$, (b) $t=90$, (c) $t=180$, (d) $t=360$, (e) $t=540$, (f) $t=720$.

1-2-7. 自然界の植生パターン

本論文では特に扱わないが、プランクトンの世界に限らず、植生の分野でもこれまでに数多くの興味深い分布パターンが報告されており、そのスケールも様々である(Rietkerk et al. 2004). ここではその中から 3 つの例を紹介しておく. 最初はイスラエルの半乾燥地域において観測される多年草 *Paspalum vaginatum* の分布パターンである(図 1-10 (a)) (von Hardenberg et al. 2001). 場所は Negev 砂漠北部, 人口居住地域の近くで, 平均の年間降水量は約 200 mm である. スポットや帯の間隔は 15 cm くらいで, 降水量が増えるにつれて裸地からスポット, 帯状の迷路, 植生の中に裸地が点在する逆スポット, そして全面的な被覆へ植生パターンが変化すると考えられている.

次は北アメリカ大陸やユーラシア大陸の平坦な湿地に見られる迷路状の植生パターンである(Rietkerk et al. 2004). 図 1-10 (b)の写真は北緯 57°~59°, 東経 76°~83°の西シベリアにある Vasyugan 湿地において撮影された維管束植物が形成する迷路状パターンで, この地域は今から約 11,000 年前に永久凍土の状態が終わり, 約 10,500 年前から泥炭の堆積が始まったと考えられている. 論文の筆者たちはパターン形成の原因を地表水による栄養分の水平方向への移送によるとし, 栄養分がより維管束植物が密生している場所に運ばれると仮定すれば, 均質な平衡状態からでも, 自己組織化によって不均質な迷路状パターンが生成すると主張している.

以上の 2 つは等方的なパターンであるが, 異方的なパターンについての報告もある. 日本では長野県の縞枯山が有名であるが, 傾斜地において, 斜面に垂直に等高線状に分布する帯状の植生パターンがしばしば観測されている. 世界的によく知られているのはアフリカのニジェールにおける *brousse tigrée* である(図 1-10 (c)) (Thiery et al. 1995). この帯状植生パターンは北緯 13°~15°の傾斜が 0.3°より緩い高地に存在し, その地域の平均年間降水量は南から北へ向かって 750 mm から 400 mm へと急激に減少する. *brousse tigrée* は大きく裸地帯と植生帯と分かれ, 両方を合わせた幅は 74 m ほどである. 裸地帯は表面流水による景観によって 2 つの帯に, 植生帯も植生の種類によってさらに 3 つの小植生帯に分かれる. 他の地域の同様な植生パターンでは帯が年間 0.75 m 程度の速さで上方へ移動したという興味深い報告もある(Thiery et al. 1995).



図 1-10. 自然界で観察される植生パターン. (a)は多年草 *Paspalum vaginatum* による迷路状パターン(イスラエル) (von Hardenberg et al. 2001), (b)は維管束植物による迷路状パターン(西シベリア) (Rietkerk et al. 2004), (c)は低灌木による帯状パターン(ニジェール) (Thiery et al. 1995). 写真の底辺の長さは左から順に約 1m, 100m, 200m.

第1章 緒論

1-3. 本研究の目的

1-3-1. 本研究の対象となる諸現象

本研究の目的は湖沼生態系におけるアオコ異常発生に関わる諸現象について、既存の数理モデルを批判的に検討するとともに新たな数理モデルを構築し、最終的にそれらの統合モデルを提示することである。ここで言う諸現象とは、具体的に次のような事柄を指す。

- (1) 富栄養化の進行により、湖はアオコ異常発生を起こし得る状態に移行する。これが澄んだ状態から濁った状態へのいわゆる regime shift であり、数10年に1度という頻度で起こると考えられる。つまり、regime shift 以前の湖は夏季になっても澄んだ状態を維持しているが、regime shift 以降、夏季のアオコ異常発生が常態化する。
- (2) アオコの主成分である藍藻類は年周期で異なる生活形態を繰り返す。冬季には休眠細胞として湖底で越冬する。そして、夏季になると表層部に上昇して活発に活動し、大量発生を引き起こす。
- (3) 夏季異常発生の間、藍藻類は日周期の垂直上下運動を行なう。夜間から午前にかけて浮きによって湖面付近に上昇し、午後から夕方にかけて鍾によって中水層から深水層に下降する。
- (4) 動物プランクトンの存在は藍藻類に単体から群体への形態変化を誘発する。藍藻類のサイズの拡大は動物プランクトンの捕食から逃れるための防衛機制であると考えられる。
- (5) 一般に海洋における植物プランクトンは水面上で patchiness と呼ばれる渦巻状の水平分布を示す。ただし、湖沼において patchiness はそれほど顕著に観測されない。

1-3-2. 具体的な研究目標

上記のような現象に対して、これまでに数多くの理論研究がなされ、現象を説明するための数理モデルが提出されてきた。そして、多くの数理モデルがこれらの現象の説明に成功していることも事実である。しかし、最大の問題は既存の数理モデルが個別の現象の説明に特化して、異なるタイムスケール、空間スケールで現れる諸現象をトータルに扱う視点を欠いていることである。そのために目的に応じて場当たりの数理モデルが採用され、パラメータの値もモデル間の関連を考慮しないという状況が生じている。

このような不統一、首尾一貫性の欠如を改善するために、本研究では上記のような諸現象を相互に関連づけ、統合的に扱うということを主眼に置く。そして、最終的に単一の統合モデルにまとめることを目指す。個別現象のモデルを扱うときも、パラメータの選択に関して、他のモデルと矛盾しないように配慮する。さらに「水の華」状態についても数値的に明確に定義し、モデルごとの出力結果を常にこの値と比較する。このような点を踏まえた上で、具体的な目標を以下のように設定する。

- (1) 最もタイムスケールが長い現象、すなわち regime shift を説明できる簡潔な基本モデルを提示する。このモデルは双安定性を示すと同時に、リミットサイクル振動になるときでも富栄養化の逆説を回避しなければならない。
- (2) (1)の基本モデルを水平方向の2次元反応・対流・拡散方程式に拡張し、植物プランクトンの不均一な分布、すなわち patchiness を再現する。ここでは海洋における patchiness の再現が主要な目標になるが、湖沼におけるアオコの不均一な水平分布についての考察も加える。
- (3) (1)の基本モデルを垂直方向の1次元反応・対流・拡散方程式に拡張し、年周期の異常発生と終息、日周期の垂直上下運動というタイムスケールの異なる2つの現象を単一の数理モデルによって説明する。

なお、(1)~(3)において単体、群体という表現型の違いは考慮されず、藍藻類または植物プラ

ンクトンの生物量は両方の型を含む1個の変数によって表される。

(4) 動物プランクトンの捕食活動が誘発する藍藻類の単体から群体への形態変化、すなわち表現型可塑性を数理モデル化する。ここで単体と群体は別々な変数に分かれる。

(5) 基本モデルと(4)の表現型可塑性モデルを合体し、4変数の統合アオコモデルを構築する。

本研究はあくまでも理論研究として数理モデルの作成に主眼を置く。しかし、単なる数学的興味を脱するためには、数理モデルは現実のデータと比較されなければならない。そこで最後に次の目標を設定する。

(6) (3)の1次元反応・対流・拡散方程式のモデルを用い、相模湖、津久井湖において観測されたアオコ異常発生現象を解析する。

全体を通して、パラメータ値、出力値の評価も含めて、常にモデル間の統一性が図られていることを改めて強調しておく。

1-4. 本論文の構成

本論文は大きく次の3つの部分に分かれる。

(1) 第1章

(2) 第2章～第9章

(3) 付録 A, B

第1章(本章)の緒論は基礎的な知識に関する章で、数理生態学や複雑系の分野において、すでに知られている研究成果をまとめている。次の第2章から第9章までの章には総括も含めて、アオコ異常発生に関する本研究のオリジナルな研究成果がすべて含まれている。これらの章は本論文の中で最も重要な部分をなしている。第8章では神奈川県に公表された相模湖や津久井湖におけるアオコ異常発生の状況を第4章の数理モデルを用いて解析する。付録Aではモデル解析上に必要な数学的知識やコンピュータによるシミュレーションで使われるテクニックなどが補足的に解説される。本研究に付随して発見した事項を扱う付録Bもオリジナルな研究ではあるが、一部を除けば、本研究の主題と直接的な関係はない。

第1章の引用文献

- Amemiya T, Enomoto T, Rossberg AG, Takamura N, Itoh K (2005) Lake restoration in terms of ecological resilience: a numerical study of biomanipulations under bistable conditions. *Ecol Soc* 10:3
- 雨宮隆 (2006) 複雑系の科学がとらえた生態環境問題. *科学* 76:1047-1052
- Amemiya T, Enomoto T, Rossberg AG, Yamamoto T, Inamori Y, Itoh K (2007) Stability and dynamical behavior in a lake-model and implications for regime shifts in real lakes. *Ecol Model* 206:54-62
- Bohannan BJM, Lenski RE (1997) Effect of resource enrichment on a chemostat community of bacteria and bacteriophage. *Ecology* 78:2303-2315
- DeAngelis DL, Bartell SM, Brenkert AL (1989) Effects of nutrient recycling and food-chain length on resilience. *Am Nat* 134:778-805
- Gunderson LH, Holling CS (2002) *Panarchy*. Island Press, Washington D.C. U.S.A.
- Holling CS (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 4:1-23
- Luckinbill LS (1974) The effects of space and enrichment on a predator-prey system. *Ecology* 55:1142-1147
- May R (1976) Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 57:397-398
- McCauley E, Murdoch WW (1990) Predator-prey dynamics in environments rich and poor in nutrients.

第1章 緒論

Nature 343:455-457

Medvinsky AB, Petrovskii SV, Tikhonova IA, Malchow H, Li B-L (2002) Spatiotemporal complexity of plankton and fish dynamics. *SIAM Rev* 44:311-370

三池秀俊, 森義人, 山口智彦 (1997) 非平衡系の科学 III—反応・拡散系のダイナミクス. 講談社サイエンティフィク

Petrovskii SV, Li B-L, Malchow H (2004) Transition to spatiotemporal chaos can resolve the paradox of enrichment. *Ecol Complex* 1:37-47

Rietkerk M, Dekker SC, de Ruiter PC, van de Koppel J (2004) Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. *Science* 305:1926-1929

Rosenzweig ML (1971) Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystem in ecological time. *Science* 171:385-387

Roy S, Chattopadhyay J (2007) The stability of ecosystems: a brief overview of the paradox of enrichment. *J Biosci* 32:421-428

Scheffer M (1991) Fish and nutrients interplay determines algal biomass: a minimal model. *Oikos* 62:271-282

Scheffer M (1998) *Ecology of shallow lakes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht

Scheffer M, Carpenter SR, Foley JA, Folke C, Walker B (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591-596

Scheffer M, Carpenter SR (2003) Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends Ecol Evol* 18:648-656

Suding KN, Gross KL, Houseman GR (2004) Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends Ecol Evol* 19:46-53

芹沢浩 (1993) *カオスの現象学*. 東京図書

Thiery JM, d'Herbes J-M, Valentin C (1995) A model simulating the genesis of banded vegetation patterns in Niger. *J Ecol* 83:497-507

von Hardenberg J, Meron E, Shachak M, Zarmi Y (2001) Diversity of vegetation patterns and desertification. *Phys Rev Lett* 87:198101

Vos M, Kooi BW, DeAngelis DL, Mooij WM (2004) Inducible defences and the paradox of enrichment. *Oikos* 105:471-480

第2章 栄養塩・植物プランクトンによる

最小2成分モデル(最小NPモデル)

第2章の概要 この章では前章で紹介した Sheffer の植物プランクトンと動物プランクトンによる最小2成分モデルに代わる新たな湖沼生態系の基本数理モデルを提示し、その解析を試みる。この最小モデルは栄養塩と植物プランクトンによって構成される2成分系で、本論文では最小NPモデルと呼ぶ(Nは栄養塩 Nutrient, Pは植物プランクトン Phytoplankton を意味する)。最小NPモデルでは植物プランクトンによる栄養塩摂取が Holling II 型の関数応答によって表され、さらに動物プランクトンによる植物プランクトンの捕食効果がやはり Holling II 型の関数応答による非動的項(non-dynamical term)として組み込まれている。パラメータの値により、最小NPモデルは双安定性、リミットサイクル振動など、非線形な系に特有な現象の多くを再現することができる。そして、富栄養化にともなうリミットサイクル振動の際限のない振幅増加は起こらず、したがって、富栄養化の逆説(paradox of enrichment)も回避することができると考えられる。さらに、このモデルにおける双安定状態を例にして、現実の湖沼生態系において予想される regime shift についても考察する。この章から本論文のオリジナルな研究が始まる。

2-1. はじめに

湖沼生態系における富栄養化は人間の日常生活や生産活動に深刻な影響を及ぼしている。生活排水の流入などによって富栄養化が進行した世界各地の湖では夏季にアオコの異常発生が日常化し、水質の悪化はときとして家畜や人間の健康に大きな被害を与えている。日本においても琵琶湖や霞ヶ浦をはじめとして、多くの湖沼がアオコの被害を受けている。神奈川県の大相模湖や津久井湖でも1970年代に入り、夏季になるとアオコの大量発生が頻繁に目撃されるようになった。エアレーション装置の導入など、様々な防止策が試みられたが、まだ終息するには至っていない。

神奈川県の大相模湖と津久井湖では1972年を境にアオコの大量発生が観測されるようになった。こうした事例は富栄養化の程度にある臨界値が存在し、その値を越えるとアオコの大量発生が現実化するという相転移的な現象を想起させる。このような急激な遷移現象を説明するときに鍵となる概念が双安定性の理論である。システムが双安定であれば、環境要因の変化にともなう非連続的な変化を容易に説明することができるからである。

ただし、双安定性は突然な変化の必要条件ではない。たとえ単安定であっても、変化率が大きければ十分に突然な変化と見なし得る。実際、現実の湖沼生態系において、その存在をほのめかす報告はあるものの(Scheffer et al. 2001; Ibelings et al. 2007)、双安定状態が実現しているという確たる証拠は未だに得られていない。一般的に言えば、双安定状態の存在を証明するのはヒステリシス現象であるが、それを検証するためには、一度、汚染されてアオコの大量発生が常態化した湖が汚染源の除去によって、再びもとの澄んだ状態に戻るときまで待たなければならない。富栄養化のレベルが汚染状態に移行したときの値に戻っても、なおアオコの大量発生が続くようであれば、そのときにはじめてヒステリシス現象、すなわち双安定状態の存在が確

認される。

双安定状態の実現には強力な正のフィードバック機構を必要とする。一度、アオコの大量発生に至れば、その状態がますます起こり易くなるようなメカニズムである。アオコが大量発生する汚染状態を固定化し、強化するどんなメカニズムが存在するのか、まだ明らかではないが、ここではアオコの大量発生が常態化した状態への移行は1つの安定状態(澄んだ状態)から別な安定状態(濁った状態)への急激な遷移現象(catastrophic shift)であるという双安定性理論に対応できるモデルを構築する。

生態系において、非線形性に起因すると思われるもう1つの現象は個体数の周期的振動である。振動にもいろいろな種類があるが、ここでは初期状態によらずに一定の軌道に終着する振動、すなわち散逸系に特有なアトラクタとしてのリミットサイクルを想定している。このような振動状態にある系に対流や拡散の効果が作用すると、不均質な分布パターン、いわゆる patchiness を生成することが知られている。このパターンは構成種の拡散係数を同じにしても観察することができ、したがって、いわゆる Turing パターンとは異なるものと考えられる。このようなプランクトン特有の分布パターンである patchiness は数理生態学のモデリングにおいて、これまで中心的な研究対象になってきた(Abraham 1998; Medvinsky et al. 2002)。

双安定状態やリミットサイクル振動といった現象を起こすには2変数で十分であることはよく知られている。たとえば、前章で紹介したように、Scheffer (1991)は植物プランクトンのロジスティック型成長と動物プランクトンによる捕食時の Holling II 型関数応答を仮定した植物プランクトン・動物プランクトンからなる最小2変数モデルを提示している。この系は典型的な植物プランクトン・動物プランクトンによるリミットサイクル周期振動を発生するが、さらに Holling III 型関数応答の魚による非動的(non-dynamical)な動物プランクトン捕食項を追加すると、系は双安定的な振る舞いも示すようになる。Scheffer (1991)のモデルは Medvinsky et al. (2002)を含む数多くの後続研究において採用されている。

しかし、Scheffer (1991)が提案した最小2変数モデルはいわゆる富栄養化の逆説(paradox of enrichment)を避けることができない。つまり、このモデルでは環境収容力の増大とともに、植物プランクトン・動物プランクトン間で発生するリミットサイクル振動の振幅は限りなく増大し、それにつれて種の絶滅の危険性も限りなく増大する。しかし、この種の現象が自然界で起きている可能性は極めて低い。そうであるならば、Scheffer のモデル自体に問題がある可能性もある。そこで富栄養化の逆説を回避しつつ、非線形性に関わる2つの現象、すなわち双安定性とリミットサイクル振動をともに可能にする最も単純な数学的表現を迫及すること、これが本章の主要なテーマになる。本章ではこうした条件を満たす Scheffer (1991)とは別のもう1つの最小2成分モデル(最小NPモデル)を提示する。

ところで、双安定状態にある湖において、2つの状態、すなわち澄んだ状態と濁った状態は共存可能なのだろうか。また現実の湖沼生態系において regime shift が起きるとしたら、それは実際にどのような経過をたどるのだろうか。結局のところ、これは双安定な2つの状態のうち、どちらが優勢かという問題に行き着く。しかし、この問題はかなり複雑で、まず系が置かれている状態に強く依存する。同じ双安定状態といっても、澄んだ状態の端点(澄んだ状態から濁った状態への regime shift が起こるレベル)に近ければ濁った状態のほうが優勢だろうし、逆に濁った状態の端点(濁った状態から澄んだ状態への逆 regime shift が起こるレベル)に近づけば澄んだ状態のほうが優勢だろう。このような状態間の遷移の方向とパラメータとを関連づける作業は決して容易ではない。

さらに遷移の向きは両者が接する境界の空間的な形状にも依存する。澄んだ状態が周囲を濁

った状態に取り囲まれていれば、澄んだ状態は広がりにくいだろう。逆に澄んだ状態が濁った状態を取り囲んでいれば、澄んだ状態は濁った状態を圧迫し、濁った状態は早々に消滅するだろう。こうした事態は直感的には理解できるとしても、定量的、理論的な研究は難しく、これまでほとんどなされていない。

本章では反応・拡散方程式を用いることによって、双安定にある系において2つの状態が混在しているとき、そのような共存は続くのか、それともどちらか優勢な方がもう一方を駆逐し、全体を占有するに至るのかといった問題についての基礎的な解析も試みる。そして、現実の生態系ではゆらぎや拡散の効果が作用するために双安定性の範囲が狭まり、regime shiftは緩和された形で起こる可能性を明らかにする。

2-2. 第2章の目的

以上の論点を踏まえて、本章の目的を次のように設定する。

- (1) 植物プランクトンと動物プランクトンからなる Sheffer の2成分モデルに代わる新たな湖沼生態系の基本数理モデル(最小NPモデル)を提示する。このモデルはパラメータの値に応じてリミットサイクル振動と双安定性をともに示し、かつ富栄養化のパラドックスを回避するものでなければならない。
- (2) 最小NPモデルに拡散項を付加して2次元の反応・拡散方程式に拡張し、現実の湖沼生態系における regime shift のプロセスについて考察する。

2-3. 数理モデル

2-3-1. 有次元モデル

本章で提示する最小NPモデルの有次元形式による微分方程式は次のように表される。

$$\frac{dN}{dT} = I_N - k\mu \frac{N}{H_N + N} P - m_N N, \quad (2-1)$$

$$\frac{dP}{dT} = I_P + \mu \frac{N}{H_N + N} P - f_P \frac{P}{H_P + P} - m_P P. \quad (2-2)$$

ここで2つの変数 N と P はそれぞれ栄養塩濃度と植物プランクトン生物量を表し、ともに実時間 T の関数である。パラメータに関しては、 I_N が環境からの栄養塩流入率、 μ が植物プランクトンの最大成長率、 k が植物プランクトン内の栄養塩含有率、 m_N が栄養塩のシステムからの除去率、 I_P が環境からの植物プランクトン流入率、 f_P が動物プランクトンによる植物プランクトンの最大捕食率、 m_P が植物プランクトンの死亡率、そして H_N と H_P がそれぞれ栄養塩と植物プランクトンに関する半飽和定数である。植物プランクトンによる栄養塩の摂取は Holling II 型の関数応答によって定式化され、さらに暗黙に仮定された動物プランクトンによる植物プランクトンの捕食がやはり Holling II 型の関数応答による非動的項としてモデルに組み込まれている。本研究で仮定されたパラメータ値は表 2-1 に示した通りである。

動物プランクトンによる植物プランクトン捕食が Holling II 型のような飽和型の関数応答によって表されていることは、たとえそれが非動的項としてであっても、本モデルにおいて決定的な意味を持っている。多くの理論研究において、このタイプの関数応答は動物プランクトンの捕食効果を表すときに広く使われている (Scheffer 1991; Petrovskii and Malchow 1999; Medvinsky et al. 2002)。Holling II 型の関数応答が現実の観察データとよく一致することも同様に確かめられている (Mullin et al. 1975; Gentleman et al. 2003)。後ほど述べるように、植物プランクトンの栄養塩摂取のほうは Holling I 型のような非飽和型関数応答によって置き換えたモデル

第2章 栄養塩・植物プランクトンによる最小2成分モデル(最小 NP モデル)

でも双安定性, リミットサイクル振動とも再現可能である. しかし, 動物プランクトンによる Holling II 型の植物プランクトン捕食項を取り除くと双安定性もリミットサイクル振動も再現できず, システムの挙動は全く異なったものになる.

栄養塩の環境からの自然除去項 $m_N N$ は湖底奥深くへの堆積や外部への流出といった植物プランクトンの摂取以外による減少を表すために付け加えられている. しかし, この項が数理モデル上で持っている別な意味も忘れてはならない. 植物プランクトンが全く存在せず, かつ外部から流入もしない $I_P=0$ という極端な状況を想定してみよう. このとき栄養塩濃度 N は限りなく増え続け, システムは発散してしまう. $m_N N$ を加えることによって, このような非現実的な状況を回避することができる.

表 2-1. 数理モデル(2-1)-(2-2)において想定されるパラメータ値.

パラメータ	意味	値	単位	参照値
I_N	栄養塩の流入率	0-0.6	$\text{mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$	j)
k_{cell}	植物プランクトンの栄養塩含有率 (1細胞当り)	8.0×10^{-12}	mmol/cell	$0.52-4.38 \times 10^{-10}$ a) $0.583-5.66 \times 10^{-12}$ a)
m_{cell}	植物プランクトンの乾燥重量 (1細胞当り)	40.0×10^{-12}	g/cell	$17.7-43.4 \times 10^{-12}$ e)
k	植物プランクトンの栄養塩含有率 (1g 当り)	0.2	mmol/g	$=k_{\text{cell}}/m_{\text{cell}}$
H_N	栄養塩濃度に対する半飽和定数	0.2	mmol/m^3	0.2^{d}
m_N	栄養塩の除去率	0.075, 0.005	day^{-1}	0.005^{b} $0.3^{\text{b}}, 0.5^{\text{c}}, 1.42^{\text{g}}$ $0.21-0.75^{\text{d}}, 0.48^{\text{i}}$
μ	植物プランクトンの最大成長率	0.5	day^{-1}	
I_P	植物プランクトンの流入率	0.01	$\text{g} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$	j)
f_P	動物プランクトンの 植物プランクトン最大捕食率	2.0	$\text{g} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$	j)
H_P	植物プランクトン生物量に対する 半飽和定数	4.0	g/m^3	$\sqrt{60.0}^{\text{b}}, \sqrt{6.0}^{\text{h}}$
m_P	植物プランクトンの死亡率	0.05	day^{-1}	$0.1^{\text{b}}, 0.1^{\text{c}}, 0.145^{\text{g}}$

数理モデル(2-1)-(2-2)において仮定されるパラメータ値は以下の研究を参考に選ばれている. a) Bowie et al. (1985), b) DeAngelis et al. (1989), c) Scheffer (1998), d) Brookes and Ganf (2001), e) Long et al. (2001), f) Yoshiyama and Nakajima (2002), g) Vos et al. (2004), h) Amemiya et al. (2005), i) Sigee (2005), j) 本研究で独自に指定. 植物プランクトンの栄養塩含有率に関する a)の参照値は藍藻類の窒素(Nitrogen)に対する値(上段)とリン(Phosphorous)に対する値(下段). 植物プランクトンの最大成長率に関する d)と i)の参照値, および植物プランクトンの乾燥重量に関する e)の参照値はミクロキスティス(*Microcystis*)に関する値. H_P の参照値は b)と h)の研究において Holling III 型関数応答が仮定されていることを考慮して, 平方根に変換されている.

第2章 栄養塩・植物プランクトンによる最小2成分モデル(最小NPモデル)

Scheffer (1991)の2成分モデルと異なり、本最小NPモデルは栄養塩と植物プランクトンから成っており、これがSchefferモデルとの最も際立った相違になっている。Schefferモデルではシステムの栄養塩濃度は環境収容力(carrying capacity)というパラメータによって評価されるが、最小NPモデルでのそれは明確な独立変数である。一方、最小NPモデルでは動物プランクトンの植物プランクトン捕食効果は非動的項として含まれるが、Schefferモデルでの動物プランクトン生物量は明確な独立変数である。

2-3-2. 無次元化

次いでパラメータの数を減らすために、次の無次元化された変数 n, p, t を導入する。

$$T = \frac{t}{\mu}, \quad N = H_N n, \quad P = H_P p. \quad (2-3)$$

そして、(2-1)式、(2-2)式のパラメータを次のような無次元化されたパラメータで置き換える。

$$i_n = \frac{I_N}{\mu H_N}, \quad a = \frac{k H_P}{H_N}, \quad m_n = \frac{m_N}{\mu}, \quad i_p = \frac{I_P}{\mu H_P}, \quad f_p = \frac{f_P}{\mu H_P}, \quad m_p = \frac{m_P}{\mu}. \quad (2-4)$$

その結果、以下のような単純化された表式を得ることができる。

$$\frac{dn}{dt} = i_n - a \frac{n}{1+n} p - m_n n, \quad (2-5)$$

$$\frac{dp}{dt} = i_p + \frac{n}{1+n} p - f_p \frac{p}{1+p} - m_p p. \quad (2-6)$$

新たに導入された無次元変数 n と p は栄養塩濃度、植物プランクトン生物量を、もう1つの無次元変数 t は時間を表す。無次元パラメータの値を表2-2に掲載するが、これらはすべて表2-1の値から導出されている。

表2-2. 数理モデル(2-5)-(2-6)において使用される無次元パラメータ値。

パラメータ	変換式	セットI	セットII	セットIII
i_n	$= I_N \cdot \mu^{-1} \cdot H_N^{-1}$	0.0-6.0	0.0-3.0	0.0-3.0
a	$= k \cdot H_P \cdot H_N^{-1}$	4.0	4.0	4.0
m_n	$= m_N \cdot \mu^{-1}$	0.15	0.01	0.15
i_p	$= I_P \cdot \mu^{-1} \cdot H_P^{-1}$	0.005	0.005	0.0
f_p	$= f_P \cdot \mu^{-1} \cdot H_P^{-1}$	1.0	1.0	0.94
m_p	$= m_P \cdot \mu^{-1}$	0.1	0.1	0.0
d	拡散係数	1.0		

数理モデル(2-5)-(2-6)において使用されるこれらの無次元パラメータの値は表2-1の値から導出された。セットIは図2-1、図2-2、表2-3において、セットIIは図2-3、図2-4、表2-4において、セットIIIは図2-6において使われる。また拡散係数も含むセットIは図2-7～図2-12の拡散シミュレーションにおいても使われる。

2-3-3. 反応・拡散方程式

拡散係数が等しい反応・拡散方程式によってパターン形成が行なわれ、かつパターンが減衰せずに長期に渡って存続するためには、拡散項を外した常微分方程式系においてリミットサイクルを形成するという条件が必要になる。確かに拡散係数が大きく異なる系で生成されるTuringパターンの場合には、必ずしもこの条件を必要としない。しかし、同じ値の拡散係数を持

第2章 栄養塩・植物プランクトンによる最小2成分モデル(最小NPモデル)

つ場合、常微分方程式系での挙動が収束である限り、最終的に行き着く先はパターンのない一様分布である。しかし、この場合でもゆらぎや不均一な初期条件によって収束する速度に違いが生じ、過渡的な空間パターンが形成される可能性は否定できない。

このような視点に立って、本章では反応・拡散方程式を作成し、過渡的なパターン形成のシミュレーションを実行する。そのときに使うのが最小NPモデル(2-5)-(2-6)に拡散項を付加した次の偏微分方程式である。

$$\frac{\partial n}{\partial t} = d \left(\frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right) + i_n - a \frac{n}{1+n} p - m_n n, \quad (2-7)$$

$$\frac{\partial p}{\partial t} = d \left(\frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 p}{\partial y^2} \right) + i_p + \frac{n}{1+n} p - f_p \frac{p}{1+p} - m_p p. \quad (2-8)$$

栄養塩濃度 n と植物プランクトン生物量 p の空間分布および時間変化はこれらの偏微分方程式によって記述される。2つの無次元変数 x と y は位置を示す座標、もう1つの無次元変数 t は時間である。さらに無次元パラメータ d は拡散係数で、ともに $d=1$ とする。すなわち、栄養塩や植物プランクトンといった受動的な追跡子(tracer)が通常そうであるように、両成分の水平方向拡散係数は等しいと仮定している(Martin 2003)。

最小NPモデルの偏微分方程式系(2-7)-(2-8)は2次元の一般的な反応・拡散方程式であるが、 n と p の分布が回転対称、つまり中心からの距離 r だけに依存する場合、これらの分布は位置に関して r だけの関数になる。そのときは次の極座標形式による表式を用いることができる。

$$\frac{\partial n}{\partial t} = d \left(\frac{\partial^2 n}{\partial r^2} + \frac{1}{r} \frac{\partial n}{\partial r} \right) + i_n - a \frac{n}{1+n} p - m_n n, \quad (2-9)$$

$$\frac{\partial p}{\partial t} = d \left(\frac{\partial^2 p}{\partial r^2} + \frac{1}{r} \frac{\partial p}{\partial r} \right) + i_p + \frac{n}{1+n} p - f_p \frac{p}{1+p} - m_p p. \quad (2-10)$$

ただし、この式では $r=0$ が特異点になるので、シミュレーションにおいては r が小さい値において発散しないような対策が必要になる。

パターン形成シミュレーションのパラメータ値としては拡散係数も含めて表 2-2 のセット I が使われる。後で明らかになるように、このときシステムは双安定状態を示す。シミュレーションの領域となる湖は正方形で、1辺の長さの半分を L で表すと $L=100$ 、すなわち無次元サイズで 200×200 の正方形になる。なお、最小NPモデルがリミットサイクル振動を起こすときの恒久的なパターン形成については次章で詳しく考察する。

2-4. 結果

2-4-1. 双安定の分岐図(セット I)

最小NPモデル(2-5)-(2-6)はパラメータの値によって双安定性、リミットサイクル振動などの振る舞いを示す。双安定の場合、両方ともアトラクタに収束することもあれば、片方の安定状態がリミットサイクルの場合もある。まず、はじめは2個の固定点アトラクタに収束するような典型的な双安定性を示す場合で、パラメータの値は表 2-2 のセット I が用いられる。そのときの分岐図が栄養塩流入率 i_n の関数として図 2-1 に示されている。(a)、(b)はそれぞれ栄養塩濃度 n および植物プランクトン生物量 p の分岐図で、安定状態は実線で、不安定状態は破線で描

かかれている。 $1.872 \leq i_n \leq 4.261$ の範囲に典型的な双安定状態が観測される。(a)において右上にほぼ直線に伸びる分枝は(b)の i_n 軸に沿った分枝に対応する ($i_n \leq 4.261$)。この分枝はND (nutrient-dominated)分枝と名づけられる。一方、(a)において次第に i_n 軸に漸近する分枝は(b)において急速に値が増大する分枝に相当する ($i_n \geq 1.872$)。この分枝はPD (phytoplankton-dominated)分枝と名づけられる。

後ほど、第4章で調べるように、アオコの異常発生を引き起こすミクロキスティスなどの藍藻類は年周期、日周期で垂直上下運動をしていることが知られている。したがって、その生物量は季節、時刻、水深などによって大きく変動すると思われるが、図2-1(b)などの植物プランクトン生物量に関する分岐図の縦軸は夏季の異常発生時における水面付近での生物量、すなわち年間の最大発生量と解釈するのが妥当だろう。

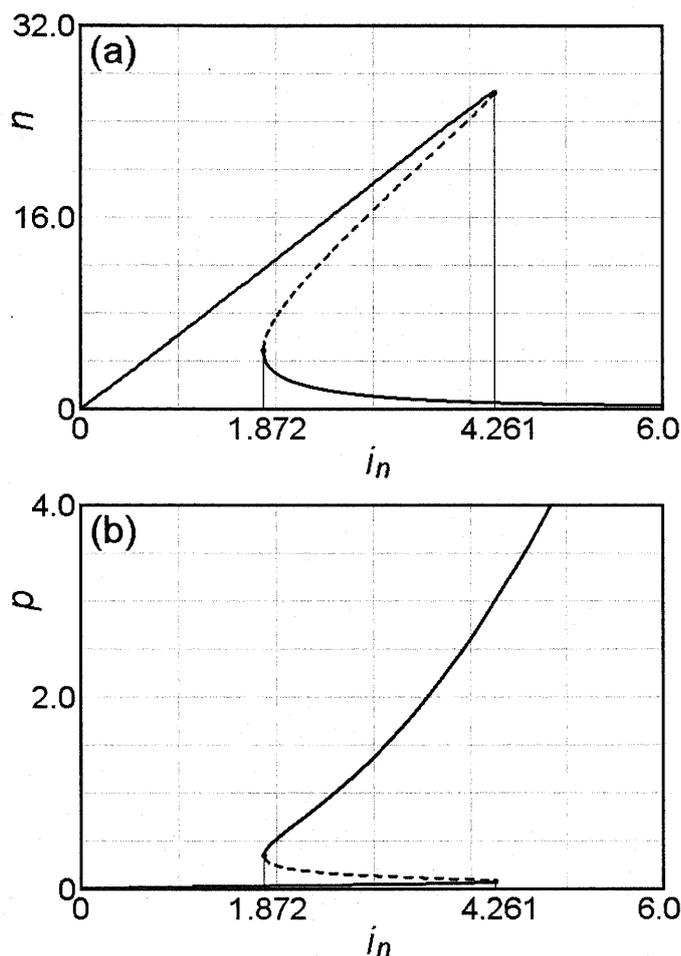


図2-1. 数理モデル(2-5)-(2-6)の分岐図(双安定). パラメータ値は表2-2のセットIによる。これらは栄養塩流入率 i_n に対する栄養塩濃度 n (a)と植物プランクトン生物量 p (b)の分岐図で、実線は安定なアトラクタ、破線は不安定なサドルを表す。 $1.872 \leq i_n \leq 4.261$ の範囲に双安定状態が現れ、それぞれの分岐図は2本の分枝に分かれる。第1の分枝はND (nutrient-dominated)分枝と名づけられ、ここでは植物プランクトンはほとんど存在することができず、栄養塩だけがほぼ i_n に比例して増加する ($i_n \leq 4.261$)。もう1本の分枝はPD (phytoplankton-dominated)分枝と名づけられ、ここでは栄養塩は急速に0に近づくが、逆に植物プランクトンは急激に増加していく ($i_n \geq 1.872$)。

図 2-2 の(a)は固定点の位置を示す位相平面図で、3つの固定点のうち、 F_0 はND状態のアトラクタ、 F_1 は不安定なサドル、そして、 F_2 はPD状態のアトラクタを表す。軌道の進行方向がそれぞれ異なった色で図示されているが、領域の境界は isocline と呼ばれ、(2-5)式、(2-6)式の右辺をそれぞれ0としたときに得られる2本の曲線を表す。もう1つの(b)は流域の分布図で、青がND状態のアトラクタ F_0 の流域、緑がPD状態のアトラクタ F_2 の流域である。2つの流域の境界は separatrix によって分離され、不安定なサドル F_1 は separatrix 上に位置する。

パラメータの値が表 2-2 のセット I (ただし $i_n=3.0$)で与えられたときの安定性解析の結果を表 2-3 に示す。現実的な範囲($n \geq 0, p \geq 0$)に2つの安定なアトラクタ F_0, F_2 と1つの不安定なサドル F_1 を生成することが確認される。なお、ND状態は植物プランクトンが少ないことから澄んだ状態、またPD状態は植物プランクトンが多いことから濁った状態と考えることができる。

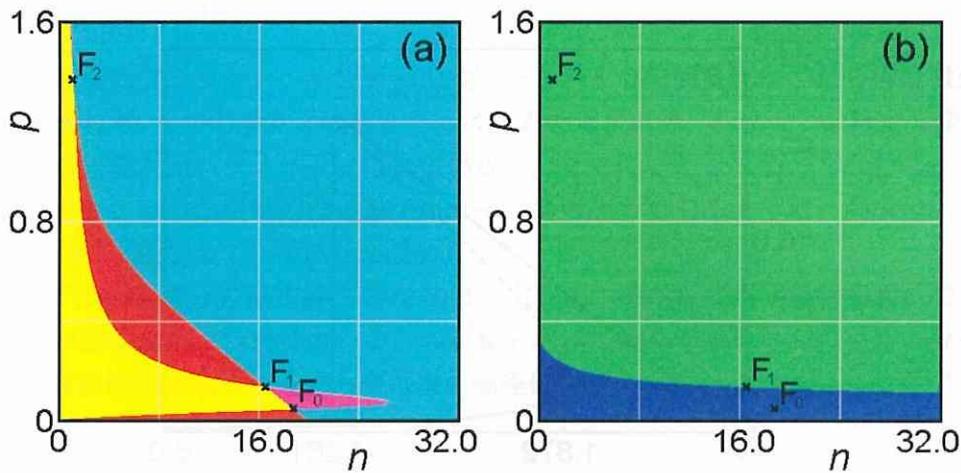


図 2-2. 数理モデル(2-5)-(2-6)における固定点の位置と流域の分布(双安定). パラメータ値は表 2-2 のセット I による(ただし $i_n=3.0$). (a)において位相平面上的の状態変数は赤の領域では右上方向に、水色の領域では左上方向に、紫の領域では左下方向に、黄色の領域では右下方向にそれぞれ移動する。領域の境界は isocline と呼ばれ、isocline 上での軌道は n 軸または p 軸に平行になる。(b)はND状態のアトラクタ F_0 の流域(青の領域)とPD状態のアトラクタ F_2 の流域(緑の領域)を表す。これらの境界は separatrix と呼ばれ、不安定なサドル F_1 は separatrix 上に位置する。

表 2-3. 数理モデル(2-5)-(2-6)における安定性解析(双安定:パラメータはセット I).

(n, p)	固有値	安定性	固定点	状態
$F_0 (18.796, 0.048)$	-0.067, -0.145	安定	アトラクタ	ND (澄)
$F_1 (16.556, 0.137)$	0.062, -0.144	不安定	サドル	
$F_2 (1.077, 1.368)$	-0.416, -0.763	安定	アトラクタ	PD (濁)

数理モデル(2-5)-(2-6)は栄養塩濃度 n と植物プランクトン生物量 p を2つの変数とするが、パラメータ値を表 2-2 のセット I (ただし $i_n=3.0$)とすると、現実的な範囲($n \geq 0, p \geq 0$)に2つの安定な固定点アトラクタ F_0, F_2 と1つの不安定なサドル F_1 を生成する。アトラクタ F_0 において相対的に n の値が大きいことを考慮して、この固定点を ND (nutrient-dominated)状態または澄んだ状態、もう1つのアトラクタ F_2 において相対的に p の値が大きいことを考慮して、この固定点を PD (phytoplankton-dominated)状態または濁った状態と名づける。

2-4-2. 単安定なリミットサイクルの分岐図(セットII)

次にパラメータを表2-2のセットIIに変えて、リミットサイクルを生成する単安定の分岐図を描く。図2-3がそれで、図2-1と同様、栄養塩濃度 n (a)および植物プランクトン生物量 p (b)の分岐図が示されている。この分岐図では中間の範囲($0.579 < i_n < 1.803$)にリミットサイクル振動の領域が現れ、その両側では安定な均一状態に収束する。つまり、 i_n の増加につれて、システムの挙動は収束、リミットサイクル、収束の順に変化していく。このとき収束とリミットサイクルを分ける2つの点 $i_{n0}=0.579$ と $i_{n1}=1.803$ はHopf分岐点と呼ばれ、そこでは虚数部が0でない固有値が必要条件になる。

図2-4は固定点の位置を示す位相図(a)とリミットサイクル振動の軌道(b)である。特に(b)ではisoclineを通過する軌道が n 軸または p 軸と平行になっていることを確認することができる。

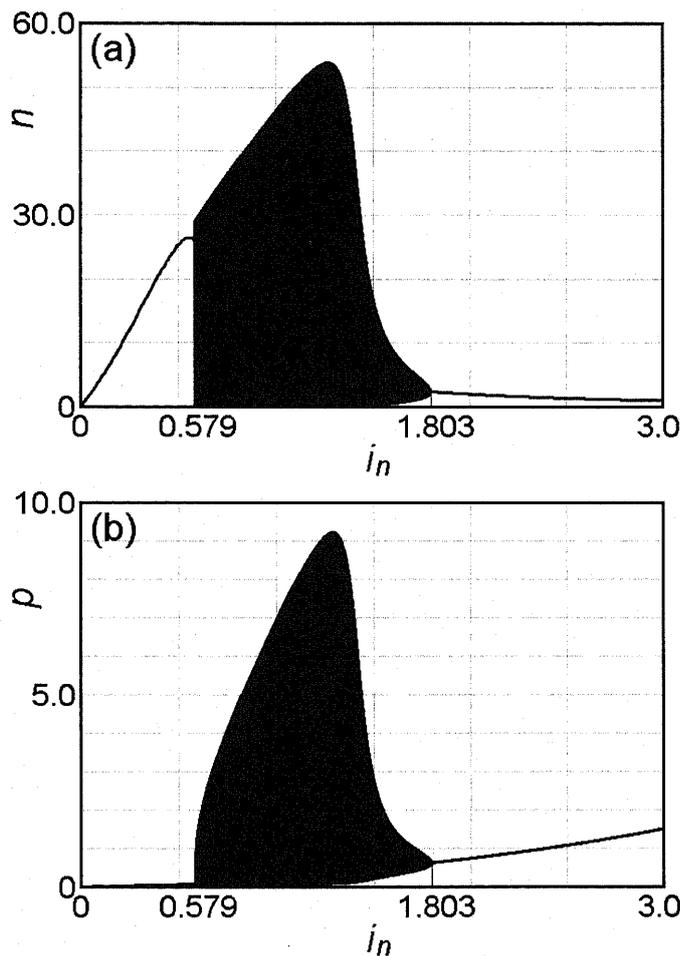


図2-3. 数理モデル(2-5)-(2-6)の分岐図(単安定). パラメータ値は表2-2のセットIIによる。図2-1と同様、栄養塩流入率 i_n に対する栄養塩濃度 n (a)と植物プランクトン生物量 p (b)の分岐図で、実線は安定なアトラクタ、黒い領域は不安定なサドルの周りのリミットサイクル振動を表す。これらの分岐図は単安定で、 i_n の増加につれて収束からリミットサイクル振動に移行し、再び収束に戻る。収束とリミットサイクル振動を分ける2つのHopf分岐点 $i_{n0}=0.579$ と $i_{n1}=1.803$ が現れる。前章のSchefferモデルのようにリミットサイクルが継続し、振幅が限りなく増大するという状況には至らない。

パラメータの値が表2-2のセットII(ただし $i_n=1.5$)で与えられたときの安定性解析の結果を表2-4に示す. 生成される固定点は不安定なリペラ F_0 が1個だけで, リミットサイクルの生成を反映して, 固有値は虚数に変わっている.

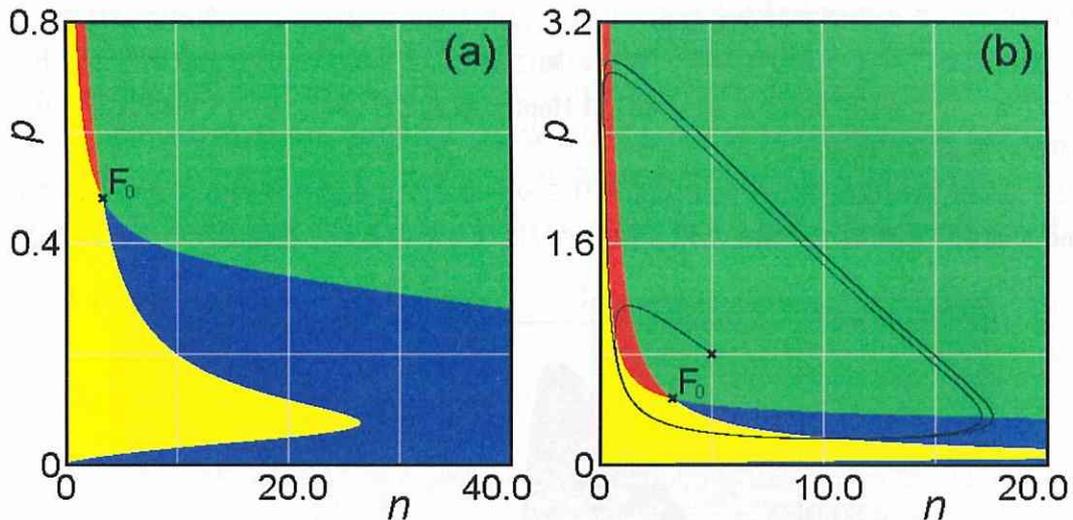


図2-4. 数理モデル(2-5)-(2-6)における固定点の位置とリミットサイクル振動(単安定). パラメータ値は表2-2のセットIIによる(ただし $i_n=1.5$). このときの固定点は不安定なサドル F_0 だけで, その周囲をリミットサイクルが巡回する. (a), (b)両図において, 状態変数は青の領域では右上方向に, 緑の領域では左上方向に, 赤の領域では左下方向に, 黄色の領域では右下方向にそれぞれ移動する.

表2-4. 数理モデル(2-5)-(2-6)における安定性解析(単安定: パラメータはセットII).

(n, p)	固有値	安定性	固定点
$F_0 (3.267, 0.479)$	$0.047 \pm 0.233i$	不安定	リペラ

パラメータ値を表2-2のセットII(ただし $i_n=1.5$)とすると, 数理モデル(2-5)-(2-6)は不安定な固定点 F_0 を1個だけ生成する. 固有値が虚数であることはその点の回りでリミットサイクルが形成されるための必要条件である.

2-4-3. システムのパラメータ依存性

最小NPモデル(2-5)-(2-6)におけるシステムの挙動はパラメータの値に強く影響を受ける. 特に影響が大きいのは栄養塩の流入率 i_n , 栄養塩の除去率 m_n , 動物プランクトンの植物プランクトン最大捕食率 f_p の3つで, ここでは i_n と m_n および i_n と f_p に対する依存性を調べる.

図2-5がこれら3つのパラメータに対する依存性を調べた図で, (a)は i_n と m_n に対する依存性, (b)は i_n と f_p に対する依存性を示す. システムの挙動は表2-5に示した6通りに分類される. すなわち, (i) 安定なND状態 F_0 への収束(青の領域), (ii) 安定なPD状態 F_2 への収束(緑の領域), (iii) 不安定なPD状態 F_2 の回りでリミットサイクル振動(赤の領域), (iv) (i)と(ii)の双安定状態(紫の領域), (v) (i)と(iii)の双安定状態(水色の領域), (vi) 発散(図示されていない)の6通りである. そして, (a)において黒い2つの「×」印を通り i_n 軸に平行な直線で切断した断面図が, それぞれ図2-1, 図2-3の分岐図に相当する.

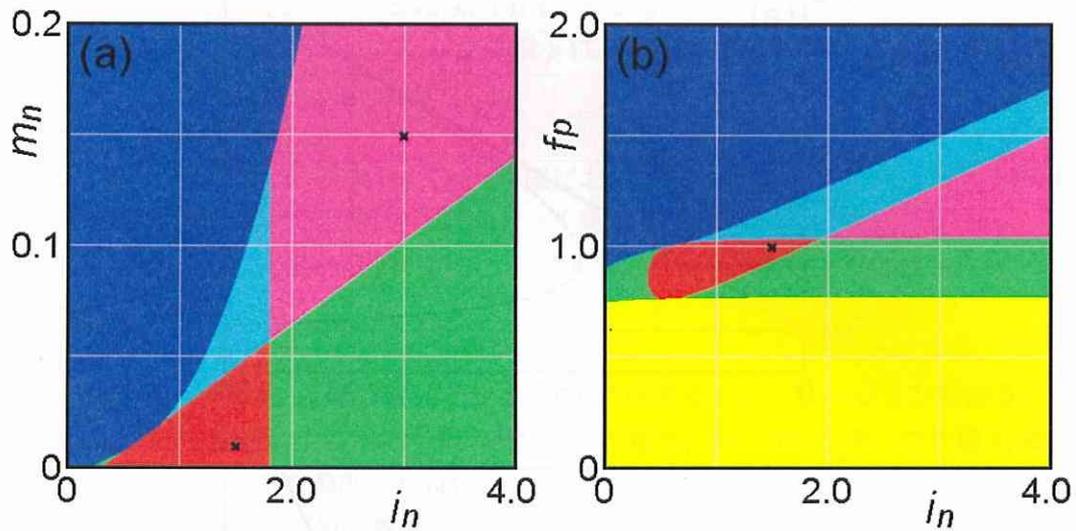


図 2-5. 数理モデル(2-5)-(2-6)における系の挙動のパラメータ依存性. システムはパラメータの値に応じて6種類の異なる挙動を示す. それらのパラメータ領域を異なった色で表す(各領域の意味については表 2-5 を参照). (a)の黒い2つの「×」印はそれぞれセット I, セット II のパラメータ値, (b)の1つの「×」印はセット II のパラメータ値を示す.

表 2-5. 数理モデル(2-5)-(2-6)における終局状態.

終局状態	固定点	図 2-5 との対応
F_0 への収束	F_0 (安定)	青
単安定 F_2 への収束	F_2 (安定)	緑
F_2 の回りでのリミットサイクル振動	F_2 (不安定)	赤
双安定 F_0 への収束と F_2 への収束	F_0 (安定), F_1 (不安定), F_2 (安定)	紫
F_0 への収束と F_2 の回りでのリミットサイクル振動	F_0 (安定), F_1 (不安定), F_2 (不安定)	水色
発散		黄色

双安定状態ある2個の安定な固定点に関して, F_0 は ND 状態または澄んだ状態, F_2 は PD 状態または濁った状態を表す.

2-4-4. 双安定の分岐図(セット III)

図 2-6 は表 2-2 のセット III を用いた分岐図である. 植物プランクトンの流入率と死亡率をともに 0, すなわち $i_p=0, m_p=0$ としている. ここでは双安定性の分岐図を示す. 図 2-1 の $i_p \neq 0, m_p \neq 0$ のときの分岐図との大きな違いは(b)に見られるように, ND (nutrient-dominated)分岐が i_n 軸と重なり, 植物プランクトンが消滅した状態, すなわち $p=0$ を表していることである. 一方, (a)の分岐図では栄養塩濃度は $n=i_n/m_n$ となり, 栄養塩の流入率 i_n に比例して増加し続ける. 第3章で示すように, $i_p=0, m_p=0$ としても, パラメータの値によってリミットサイクル振動になることもある.

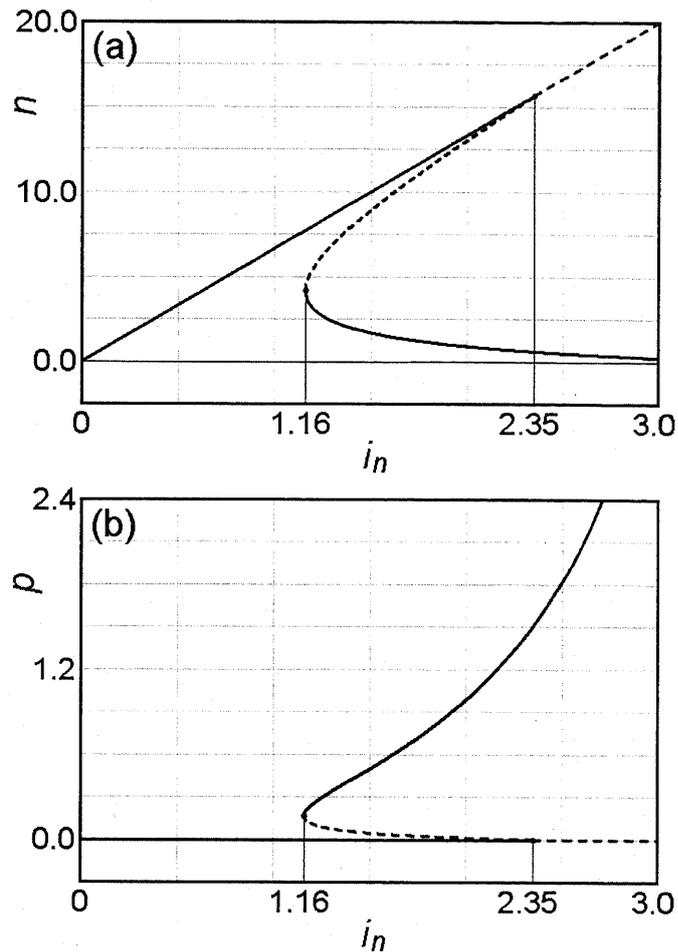


図 2-6. 数理モデル(2-5)-(2-6)の分岐図(双安定). パラメータ値は表 2-2 のセット III による. これも双安定性を示す分岐図であるが, 植物プランクトンの流入率 i_p と死亡率 m_p を 0 とすると, 植物プランクトンが消滅した状態, すなわち $n=i_n/m_n$, $p=0$ が固定点になり, ND (nutrient-dominated)分枝は i_n 軸と一致する. このとき新たに transcritical 点 i_c (この図では $i_c=2.35$) が定義され, ND 状態は $i_n \leq i_c$ で安定, $i_n > i_c$ で不安定になる. もう一方の PD (phytoplankton-dominated)分枝は不安定状態をはさんで transcritical 点において, ND 分枝と接続する.

2-4-5. 拡散シミュレーション

双安定状態における拡散のシミュレーションでは次のような状況を想定する. まず湖の中心部に半径 r_0 の円を描く. そして, 澄んだ ND 状態 F_0 から濁った PD 状態 F_2 への遷移を調べるときは円内を F_2 に, 周囲を F_0 に設定する. 一方, 逆方向の F_2 から F_0 への遷移を調べるときは円内を F_0 に, 周囲を F_2 に設定する.

澄んだ状態 F_0 と濁った状態 F_2 が接する円の境界付近では 2 つの状態が混ざり合っ, 滑らかに変化していると考えられる. 実際, そうしないと変化率が無限大になり, シミュレーションが不可能になる. そこで境界付近での分布を表すために, 次の分布関数を定義する.

$$f(r) = \frac{1}{1+(r/r_0)^a} \quad (2-11)$$

$f(r)$ は $r=0$ で 1, $r \rightarrow \infty$ で 0 になるような関数で, 分布の傾斜を決めるパラメータの値は $a=10$ に設定する.

この分布関数 $f(r)$ を用いると、たとえば、円内が濁った状態 F_2 、周囲が澄んだ状態 F_0 のとき、実際の栄養塩濃度 n と植物プランクトン生物量 p は以下のような分布を示す。

$$n(r) = n_0 + (n_2 - n_0)f(r) = n_0 - (n_0 - n_2)f(r), \quad (2-12)$$

$$p(r) = p_0 + (p_2 - p_0)f(r). \quad (2-13)$$

ここで n_0 と n_2 はそれぞれ F_0 状態および F_2 状態における栄養塩濃度、また p_0 と p_2 はそれぞれ F_0 状態および F_2 状態における植物プランクトン生物量を表す。

反対に円内が F_0 状態、周囲が F_2 状態のときの n と p の分布は次のように表される。

$$n(r) = n_2 + (n_0 - n_2)f(r), \quad (2-14)$$

$$p(r) = p_2 + (p_0 - p_2)f(r) = p_2 - (p_0 - p_2)f(r). \quad (2-15)$$

具体的に湖が澄んだ状態 F_0 から濁った状態 F_2 へ移行するシミュレーションを行う。全体が澄んだ状態 F_0 にある領域の中心部に半径 $r_0=10$ の円を描き、その内部を濁った状態 F_2 に設定する。図 2-7 はそのとき栄養塩濃度 n (×) および植物プランクトン生物量 p (●) がどのように時間変化するかを表している。拡散係数も含めて表 2-2 のセット I のパラメータ値が用いられ、 n と p の値は湖全体で平均する。時間経過にともない、栄養塩濃度は単調に減少し、一方の植物プランクトン生物量はほぼ単調に増加する。そして、およそ 160 単位時間後、領域全体が濁った状態に変わり、湖は植物プランクトンによって覆い尽くされる。

図 2-8 は同じプロセスにおいて、植物プランクトン生物量 p の空間分布が拡大する様子をシミュレーションしたものである。最初、中心部に形成された濁った領域が周囲の澄んだ領域を押し退けて、広がっていく様子が描き出されている。そして、少なくとも 160 単位時間後には、湖全体が濁っていることを示している。

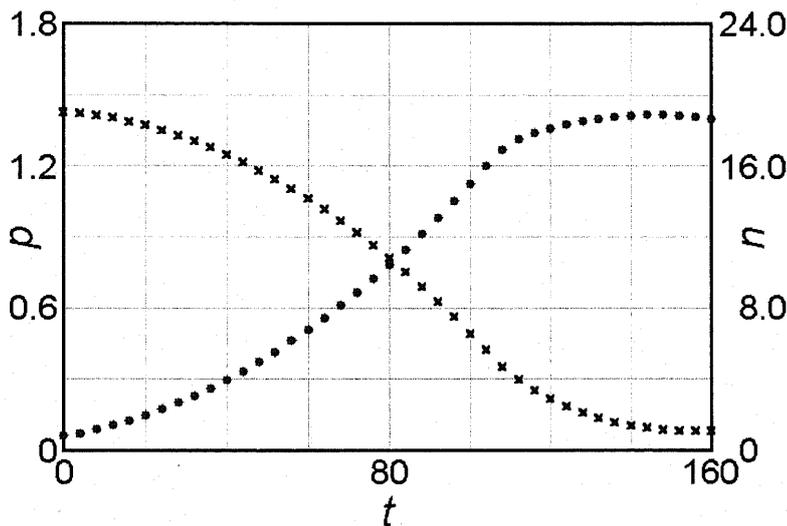


図 2-7. 数理モデル(2-7)-(2-8)による栄養塩濃度と植物プランクトン生物量の時間変化。システムが双安定性を示すセット I ($i_n=3.0$) の条件下において、澄んだ状態 F_0 にある湖の中央に半径 10 の円を描き、その内部に濁った状態 F_2 を作り出す。その後の栄養塩濃度 n (×) および植物プランクトン生物量 p (●) が時間変化する様子を湖全体の平均値で表したのがこのグラフである。湖の形は正方形、大きさは無次元サイズで 200×200 を想定している。この図を含めて図 2-8、図 2-9 は中心に関して回転対称な分布なので、シミュレーションでは極座標形式の偏微分方程式(2-9)-(2-10)が使われる。

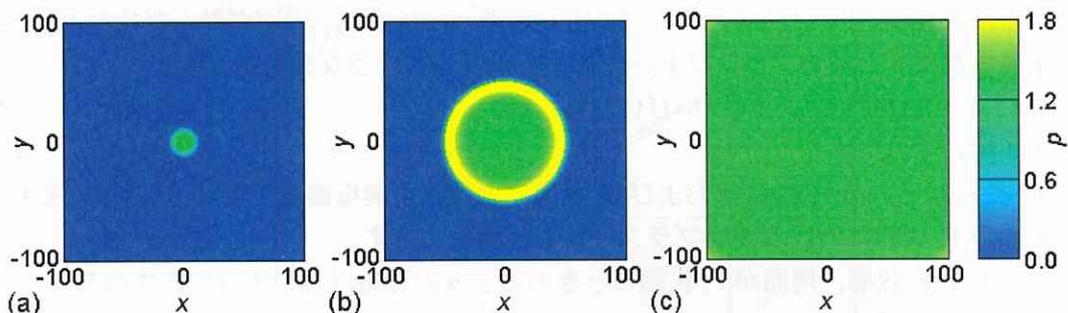


図 2-8. 数理モデル(2-7)-(2-8)による植物プランクトン生物量の空間分布と時間変化.
 図 2-7 と同じ変化のプロセスを植物プランクトン生体量 p の空間分布によって表している. はじめに中心部に形成された濁った領域が徐々に広がっていき, ついに領域全体に行き渡る様子が観察される. $i_n=3.0$. (a) $t=0$, (b) $t=50$, (c) $t=160$.

2-5. 考察

2-5-1. 野外観察との比較

この章の最小 NP モデル(2-5)-(2-6)は無次元化されているので, そのままの出力結果では現実のデータと比較することはできない. また最小モデルという性格上, 最大限の単純化が行なわれていることを考えれば, 現実データとの厳密な一致は期待できないかもしれない. しかし, 数理モデルが単なる数学的な興味を越えるためには, 実際に行なわれた野外観察との比較を避けて通ることはできない.

たとえば, Takamura and Yasuno (1984)は極度に富栄養化した霞ヶ浦(日本)での観察において, 水面に蓄積した藍藻類マイクロキスティスの数量が 1.0×10^5 cells/ml, すなわち 1.0×10^{11} cells/m³であったと報告している. 一方で Long et al. (2001)の試算によれば, 表 2-1 に示したようにマイクロキスティス 1 細胞当りの乾燥重量は 40.0×10^{-12} g/cell 程度と見積もることができる. したがって, 霞ヶ浦において Takamura and Yasuno (1984)が観測したマイクロキスティスの生物量はおよそ 4.0 g/m³に相当する. 本論文ではこの 4.0 g/m³ という値をアオコの異常発生, すなわち「水の華」状態の臨界値と定義する. 本章の無次元化された数理モデルの場合, この値は(2-3)式に従って $p=1.0$ に換算される.

図 2-1 (b)において, p の分岐図は $1.872 \leq i_n \leq 4.261$ の範囲で双安定性を示し, そのとき p の値は $0.36 \leq p \leq 3.0$ の範囲で変動する. この値を同じく(2-3)式に従って現実の生物量に直すと, P の値として, およそ 1.4 g/m³ から 12.0 g/m³ までという結果を得る. つまり双安定性の範囲内で P はこの範囲を変化するわけであるが, 霞ヶ浦で大量発生時に観測したマイクロキスティスの生物量 4.0 g/m³ がこの範囲内に含まれることは, この数理モデルがある程度まで現実を反映している証拠であると考えてよいだろう.

2-5-2. 富栄養化の逆説は回避できるか

富栄養化の逆説については第 1 章で詳しく述べた. すなわち, 富栄養化の進行にともなって個体数変動の振幅が限りなく増大するというのがその意味するところである. 最小 NP モデル(2-5)-(2-6)において, 富栄養化の指標は栄養塩の流入率 i_n である. したがって, i_n を横軸とする分岐図において, リミットサイクル振動の振幅が増大し続けなければ, システムは富栄養化の逆説から免れていると判断することができる.

図 2-3 を見ると, 確かにリミットサイクル振動の振幅は大きく, 栄養塩濃度 n , 植物プラン

クトン生物量 p とも、最小値はかなり 0 に接近している。しかし、分岐図を見れば分かるように、これはあくまでも過渡的な現象であり、一定の i_n の範囲に限られるということも事実である。したがって、前章の Sheffer モデルに比べれば、本章の最小 NP モデルでは、富栄養化の逆説が現実化して種の絶滅が起こる危険性ははるかに少ないとすることができる。

2-5-3. パラメータ i_p の意味

最小 NP モデル(2-5)-(2-6)のもう1つの特徴は流入項 i_p を含むことである。これは植物プランクトンの流入率を表し、植物プランクトンの死亡率を表すもう1つのパラメータ m_p と対になって効果を発揮すると考えられる。その意味を考察するために、両者を 0、すなわち $i_p=0$ 、 $m_p=0$ としたモデルを検討してみる。

図 2-6 がそのときの分岐図で、パラメータ値は表 2-2 のセット III を用いている。これも双安定性を示すが、先の $i_p \neq 0$ 、 $m_p \neq 0$ のときと異なり、ND (nutrient-dominated) 分枝は植物プランクトンが完全に消滅した状態、すなわち $p=0$ を表す。一方、栄養塩濃度は $n=i_n/m_n$ によって表され、栄養塩の流入率 i_n に比例して増加する。このときセット III のように動物プランクトンによる最大捕食率が $f_p < 1$ ならば、ND 分枝上に安定と不安定を分ける transcritical 点と呼ばれる臨界点が現れ、この値 i_{ic} は次式によって定義される。

$$i_{ic} = \frac{m_n f_p}{1 - f_p} \quad (2-16)$$

そして、システムは $i_n \leq i_{ic}$ で安定、 $i_n > i_{ic}$ で不安定になる。

もう一方の PD (phytoplankton-dominated) 分枝については $i_p \neq 0$ 、 $m_p \neq 0$ の場合とそれほど大きく変わらず、やはり n が減少すると同時に p は急激な増加を示す。PD 分枝は不安定状態を間にはさんで $i_n = i_{ic}$ において、ND 分枝に連結する。ここで問題になるのは、たとえ不安定であっても、植物プランクトンが消滅した状態 $p=0$ が固定点になり続けることである。どんなに栄養塩の流入率 i_n が増えても、一度、湖から消えてしまえば、決して植物プランクトンが復活することはない。これは富栄養化の逆説が現実化する原因にもなると考えられる。

これまでは $f_p < 1$ であったが、 $f_p \geq 1$ のときは(2-16)式から明らかなように、 i_{ic} の値は+の範囲に存在しない。このとき ND 分枝上 $p=0$ の状態は常に安定になるので、富栄養化の逆説が実現する可能性はますます高まるということができる。

他方、 $i_p \neq 0$ であれば、植物プランクトンが何らかの原因によって絶滅しても、外部からの供給によって直ちに個体数を回復する。つまり流入項となるパラメータ i_p およびそれと組になった死亡率を表すパラメータ m_p の導入は富栄養化の逆説を回避し、システムの安定化に大きく寄与していると考えられる。

しかし、パラメータ i_p は単に外部からの植物プランクトン流入だけを意味するのではない。本モデルにおける栄養塩の種類は特定されていないが、現実には植物プランクトンの成長に影響を与える栄養塩は多種に渡り、実際はそれらの影響の総和によって決定される。ある種の栄養塩が不足すれば、他種によって不足を補うといった補償も行なわれているに違いない。流入項 i_p はこうした代償、補償の効果も一括して含むと考えることにより、はじめてその意味を正確に理解することができる。

ここで述べた $i_p=0$ 、 $m_p=0$ の最小 NP モデルはパラメータの値によってリミットサイクル振動を示すこともある。次の第3章ではそうした場合の最小 NP モデルに拡散項や対流項を付加して反応・拡散方程式または反応・対流・拡散方程式を作り、様々なパターン形成シミュレーション

ョンを行なう。

2-5-4. 双安定状態における拡散効果

反応・拡散方程式(2-7)-(2-8)または(2-9)-(2-10)による図 2-7 および図 2-8 のシミュレーションによって、少なくとも表 2-2 のセット I の条件下において i_n の値が大きく、かつ $r_0=10$ のときは濁った状態が優勢になり、澄んだ領域を圧倒することが判明した。しかし、いつでも濁った状態が優勢とは限らない。異なった条件下では中心部の濁った領域が広がらず、逆に収縮して、消滅することもあるだろう。どのような条件のときに濁った状態あるいは澄んだ状態が優勢になるのだろうか。

この関係はかなり錯綜していると思われる。拡散係数を含むすべてのパラメータに依存するばかりでなく、中心部の領域の大きさにも依存する。ここでは中心部の半径 r_0 の円内を濁った状態または澄んだ状態、外部を反対の澄んだ状態または濁った状態に設定し、パラメータについては栄養塩流入量 i_n のみに着目して、それに対する依存性を調べることにする。具体的には i_n と r_0 の値を変えながら、中心部の拡大と収縮が釣り合う点を求めていく。

まず、極端な場合として $r_0=\infty$ から始める。このとき 2 つの領域の境界は円ではなく、直線になる。シミュレーションによれば、 $i_n=1.906$ までは澄んだ領域が優勢で、それ以上では濁った領域が優勢になる。さらに、双安定性が消滅する下限 $i_n=1.872$ 以下ではすべての r_0 について澄んだ領域が優勢、一方の上限 $i_n=4.261$ 以上ではすべての r_0 について濁った領域が優勢であることも明らかである。

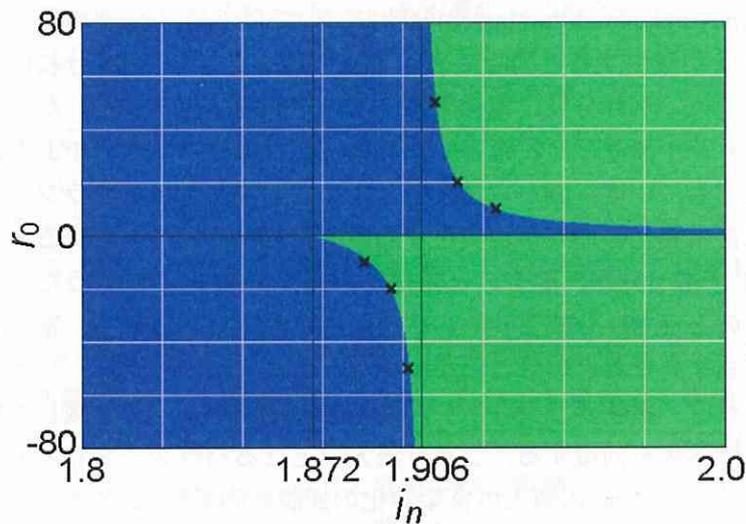


図 2-9. 数理モデル(2-7)-(2-8)における優勢な状態の i_n および r_0 に対する依存性。図 2-7 あるいは図 2-8 のような状況下において、濁った状態が拡大するか縮小するか、すなわち、どちらの状態が優勢になるかはパラメータおよび円の半径 r_0 に依存する。ここではパラメータを栄養塩の流入率 i_n によって代表し、優勢な状態の i_n と r_0 に対する依存性を調べている。青は澄んだ状態が優勢になる領域、緑は濁った状態が優勢になる領域である。臨界値 1.906 は半径が ∞ 、すなわち釣り合った状態の境界が直線になるときの i_n の値を示している。双安定状態の範囲が $1.872 \leq i_n \leq 4.261$ であり、その上限がはるか右側にあることを考えると、ほとんどの状況で濁った状態が優勢になると考えられる。

以上のようにして求めた結果を i_n-r_0 平面上にプロットする。それが図 2-9 で、 $r_0>0$ は中心部を濁った領域に設定した場合、反対に $r_0<0$ は中心部を澄んだ領域に設定した場合である。境界をなす曲線は左右から漸近線 $i_n=1.906$ に接近し、 $\pm\infty$ に発散していく。

まず気が付くことは境界が直線のときの平衡点 $i_n=1.906$ が双安定性の下限 $i_n=1.872$ のすぐ近くに存在することである。反対にその上限 $i_n=4.261$ ははるか遠くに位置し、ほとんどの状況で濁った状態が優勢になることが分かる。

図 2-9 は一見すると i_n 軸をはさんで符号が逆転しており、連続性という観点から矛盾するように思える。しかし、 $r=0$ は反応・拡散方程式(2-9)-(2-10)において分母が 0 となる特異点であり、ここでの不連続性は問題ない。実はこの図では $r=\pm\infty$ における連続性のほうが重要で、上方の $+\infty$ と下方の $-\infty$ が円筒のようにつながっていると考えられる。

2-5-5. ゆらぎを考慮したシミュレーション

図 2-7, 図 2-8 のシミュレーションは澄んだ状態と濁った状態が円によって接するという特殊な条件下で、しかも外部環境要因の偶発的時間変動によるゆらぎなどを考慮せずに行なわれた。ここで条件を現実近づけ、ゆらぎの影響も加味したシミュレーションを試みる。

ここで導入するゆらぎはホワイトノイズと呼ばれ、すべての周波数の振動を均一に含むということに特徴がある。ホワイトノイズは通常の乱数発生関数から取得できる最も単純なタイプのノイズであるが、それをシミュレーションプログラムに組み込む際にはいくつかの注意が必要になる。本来ならば、各セルにおいてタイムステップごとに全くランダムな値を与えるべきであるが、そうすると同一タイムステップにおいては隣接セル間、また同一セルにおいても継続するタイムステップ間でゆらぎの振幅変動が大きくなりすぎて、プログラムが発散してしまうという状況が起こり得るからである。こうした不都合を回避するために、本研究では次のような対応策を施している。

まず各時刻 t におけるゆらぎの空間分布を決めるために、次のようなガウス分布関数を用意する。

$$G(x, y, t) = \exp\left(-\frac{(x-x_i)^2 + (y-y_i)^2}{s^2}\right) \quad (2-17)$$

関数 G は (x_i, y_i) にピークを持つ曲面で、ピーク値は 1 であるが、ゆらぎの相関値 s が大きくなれば、裾野が広がったなだらかな山を表す。 (x_i, y_i) が時間 t の関数なので、最終的に G は位置 x, y および時間 t の関数となる。

このような+の凸型ガウス関数と-を付けた凹型ガウス関数を同じ数だけ用意する。本章のシミュレーションでは 50 個ずつ合計 100 個で、添字 i は 0~99 の値を取る。このとき山頂または谷底の位置 (x_i, y_i) を乱数によってランダムに分配する。これら同数の凸型、凹型ガウス関数を加えて重ね合わせれば、複雑な凸凹を持つ曲面が形成されるだろう。そして、高さの平均値は 0 になるはずである。こうしてゆらぎの分布を表す関数 $\delta_{n,p}(x, y, t)$ が、栄養塩濃度 n 、植物プランクトン生物量 p 用にそれぞれ 1 個ずつ用意される。

$$\delta_{n,p}(x, y, t) = A \sum_i \sigma_i G(x, y, t), \quad \sigma_i = 1 \text{ or } -1. \quad (2-18)$$

ここで定数 A はゆらぎの振幅を調整するためのスケールパラメータで、本研究では $A=0.3$ としている。

このときガウス分布関数(2-17)におけるパラメータ s の値が意味を持つてくる。 s の値が小さ

くなれば $\delta_{np}(x, y, t)$ の空間変動は急激になり、大きくなれば変動は緩やかになる。小さい s の値はゆらぎの相関が短いことを意味し、この場合は近距離でもばらばらに変動する。一方、大きい s の値はゆらぎの相関が長いことを意味し、この場合は距離が離れていても同期しながら変動する。先に述べたように s の値が小さすぎるとシミュレーションの実行が困難になると想定されるために、本研究では $s=20$ という値を採用している。

次にゆらぎの時間変化について考える。本研究では(2-18)式によるゆらぎの分布を単位時間ごとにランダムに与えている。この分布は1単位時間前の分布には全く影響を受けないので、セルによってはゆらぎの変動幅が大きくなりすぎることになりかねない。そこで1単位時間を10のタイムステップに分割し、その間、各セルにおいて振幅がリニアに変化すると仮定する。したがって、シミュレーションのタイムステップは $\Delta t=0.1$ という設定になる。

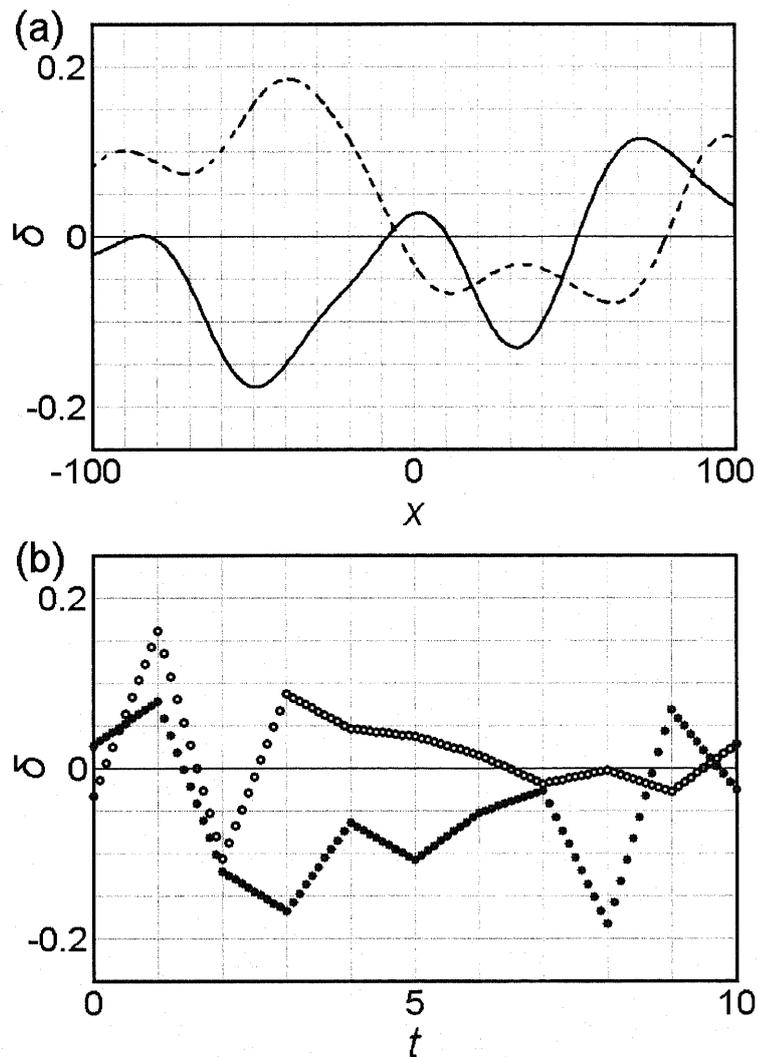


図 2-10. 数理モデル(2-19)-(2-20)におけるゆらぎの初期分布と時間変化。次の図 2-11 および図 2-12 を描くための補助的な図で、(a)は栄養塩濃度(破線)と植物プランクトン生物量(実線)に対するゆらぎの x 軸($y=0$)上における初期分布、(b)は同じく栄養塩濃度(○)と植物プランクトン生物量(●)に対するゆらぎの原点における時間変化を表している。各時刻におけるゆらぎは場所によって、また各場所におけるゆらぎは時刻によって、それぞれ乱数を使ってランダムに分配される。

図2-10 (a)に栄養塩濃度 n に関するゆらぎ $\delta_n(x, y, t)$ と植物プランクトン生物量 p に関するゆらぎ $\delta_p(x, y, t)$ の x 軸($y=0$)上における初期分布($t=0$)をそれぞれ破線と実線で示す。また(b)では同じゆらぎ $\delta_n(x, y, t)$ と $\delta_p(x, y, t)$ の原点(0, 0)における時間変化をそれぞれ○と●で示す。

この節のシミュレーションではそれぞれのゆらぎ $\delta_{n,p}(x, y, t)$ を栄養塩濃度 n 、および植物プランクトン生物量 p の変動を表す偏微分方程式の右辺に組み入れる。したがって、ゆらぎを考慮した反応・拡散方程式は次のようになる。

$$\frac{\partial n}{\partial t} = d \left(\frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right) + i_n - a \frac{n}{1+n} p - m_n n + n \delta_n(x, y, t), \quad (2-19)$$

$$\frac{\partial p}{\partial t} = d \left(\frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 p}{\partial y^2} \right) + i_p + \frac{n}{1+n} p - f_p \frac{p}{1+p} - m_p p + p \delta_p(x, y, t). \quad (2-20)$$

本論文のシミュレーションでは連続力学系の離散化に4次のルンゲ=クッタ法を用いている(付録A-3)。この方法ではある時刻の変数値から次の時刻の変数値を求めるときに、変数の値を変えながら、微分方程式の右辺を用いて4回の数値計算を行う。このときの注意事項であるが、少なくとも4回の数値計算の間、ゆらぎ $\delta_{n,p}(x, y, t)$ の値は変わらないこと、一定に保たなければならない。

図2-11は数理モデル(2-19)-(2-20)において植物プランクトン生物量 p の空間分布が時間変化する様子を表している。栄養塩の流入率は $i_n=4.0$ で、双安定性の範囲内にあるにもかかわらず、この場合はゆらぎに誘発されて、湖は澄んだ状態から濁った状態へ regime shift する。植物プランクトンは一様に増加するわけではなく、ゆらぎの効果により、場所によって増加の速度が異なる。その結果、図2-11のような過渡的分布パターンが現れる。

一方で濁った状態から澄んだ状態への逆方向 regime shift をシミュレーションしたのが図2-12で、この場合の栄養塩流入率 $i_n=1.9$ の値も双安定性の範囲内に含まれている。やはりゆらぎの効果によって、不均質な過渡的分布パターンが現れる。

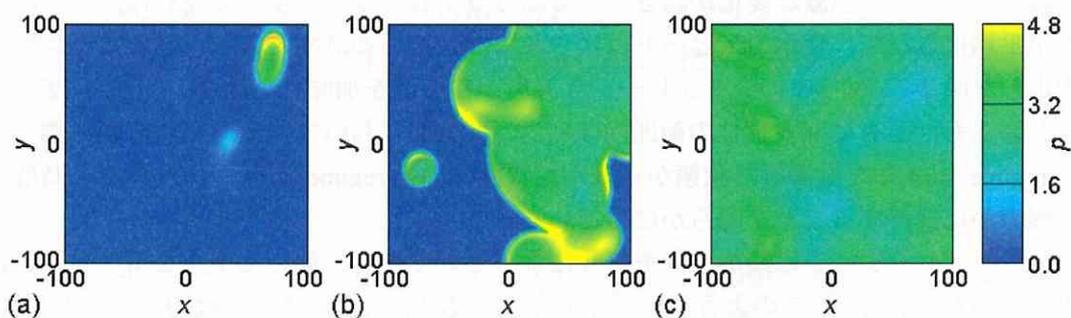


図2-11. 数理モデル(2-19)-(2-20)による澄んだ状態から濁った状態への regime shift. 図は植物プランクトン生物量 p の空間分布と時間変化を示す。表2-2 セット1のパラメータ値が使われ、栄養塩流入率は $i_n=4.0$ 、この値は双安定性の範囲内に含まれることに注意。ゆらぎの初期分布と時間変化は図2-10に従う。ゆらぎの相関長は $s=20$ 。(a) $t=30$, (b) $t=70$, (c) $t=140$ 。

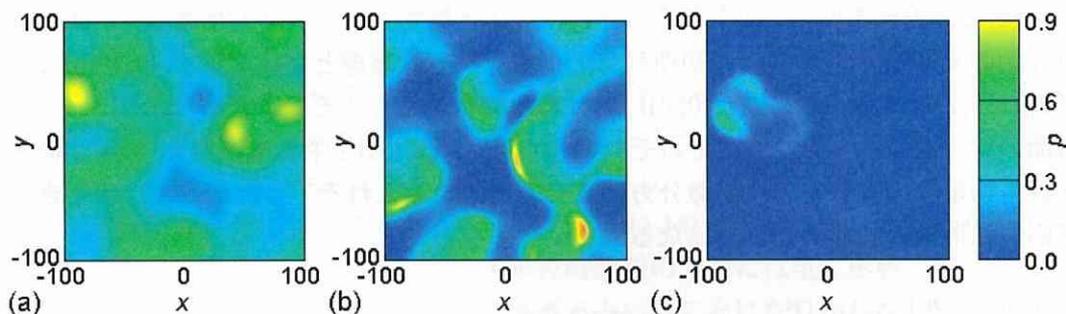


図 2-12. 数理モデル(2-19)-(2-20)による濁った状態から澄んだ状態への逆 regime shift. 図は植物プランクトン生物量 p の空間分布と時間変化を示す. 表 2-2 セット I のパラメータ値が使われ, 栄養塩流入率は $i_n=1.9$, この値も双安定性の範囲内に含まれることに注意. $s=20$. (a) $t=5$, (b) $t=30$, (c) $t=240$.

2-5-6. 現実の生態系における regime shift

ゆらぎのない均質な湖沼生態系における双安定状態間の regime shift についてはすでに第 1 章で説明した. 図 2-13 を参照しながら簡単に繰り返すと, 富栄養化につれて A から B へ移動した後, そこから C に垂直に跳ね上がるのが澄んだ状態から濁った状態への regime shift, 反対に C から D へ移動した後, そこから A に垂直に落ち込むのが濁った状態から澄んだ状態への逆 regime shift である. 系が双安定状態をこのように一巡するとき, regime shift の起きる横軸上の位置 B と逆 regime shift が起きる位置 D との間に明らかな差があり, それによりヒステリシス現象が観測されるというのが均質な理想化された湖沼生態系における状態間遷移の特徴である.

しかしながら, 自然界において, ゆらぎのない均質な系というものは想定しにくい. 湖沼生態系であれば, 栄養塩や植物プランクトンがゆらぎによって不均質に分布しており, かつゆらぎの効果は時間的に変動しているのが通常の状態だろう. regime shift のような現象も現実の不均質な系では, 理想化された均質な系に比べて, 幾分, 緩和された経過をたどるに違いない. 確かに個別の地点では急激な変化が起きているだろう. しかし, 系全体で見れば, 進行段階の時間差が平均化されて, 変化のスピードは緩やかになっているはずである. 実際, 不均質な分布を想定した図 2-7, 図 2-8 のシミュレーションも, ゆらぎを加味した図 2-11, 図 2-12 のシミュレーションも, ともに双安定性の範囲内($1.872 \leq i_n \leq 4.261$)において, 澄んだ状態から濁った状態への regime shift または濁った状態から澄んだ状態への逆 regime shift が一定程度の時間をかけて, 緩やかに進行することを明らかにしている.

本章のシミュレーションは最小 NP モデルによるものであり, 他のモデルを用いれば進行状況が異なるかもしれない. このようなモデル依存性を認めたととしても, 一般的な傾向としては, 現実の湖沼生態系における regime shift は図 2-13 の太い矢印のような経過をたどると考えるのが妥当であると思われる. その特徴は次のように要約できる.

- (1) 実際の regime shift は環境負荷が B より小さい段階で起き, 逆 regime shift は環境負荷が D より大きい段階で起きる. したがって, 双安定状態を示す実質的な環境負荷の幅は B, D の差よりも狭くなる.
- (2) 実際の regime shift や逆 regime shift が突然, 極めて短時間内に生起するという可能性は低い. 富栄養化の進行速度にもよるが, 現実世界におけるこれらの現象は数ヶ月または数年の時間をかけて進行する緩慢な現象である.

- (3) 理想化された双安定系に特徴的とされるヒステリシス現象を現実の系で観測するのはかなり難しいと思われる。自然の生態系では栄養塩や植物プランクトンの不均質な分布やゆらぎがヒステリシスのような現象の検出を難しくしているのだろう。なお、ヒステリシス現象の検出に成功した数少ない報告例として Ibelings et al. (2007)を挙げる事ができる。

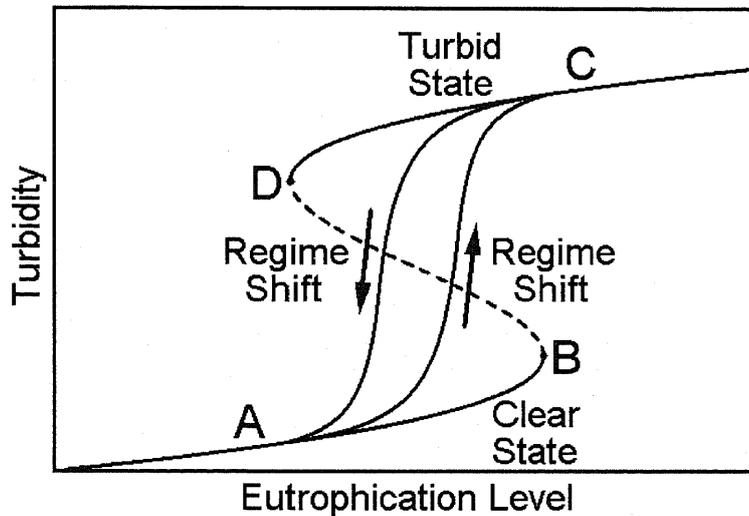


図 2-13. 現実の湖沼生態系における双安定性と regime shift. 前章の図 1-3 と同様な図であるが、現実の湖沼生態系ではゆらぎや拡散効果のために B より小さい値で regime shift が起きたり、反対に D より大きい値で逆 regime shift が起きたりすると考えられる。したがって、ヒステリシス現象も検出されにくくなる。

2-5-7. 異なる Holling 型関数応答のモデル

最後に再び常微分方程式系に戻り、栄養塩吸収や動物プランクトンによる植物プランクトン捕食に Holling II 型以外の関数応答を仮定したモデルについて検討してみよう。これらは最小 NP モデル(2-5)-(2-6)の変種と考えられるが、はじめは植物プランクトンによる栄養塩吸収効果の関数応答を Holling II 型から飽和のない Holling I 型に交換した次のモデルである。

$$\frac{dn}{dt} = i_n - anp - m_n n, \quad (2-21)$$

$$\frac{dp}{dt} = i_p + np - f_p \frac{p}{1+p} - m_p p. \quad (2-22)$$

最小 NP モデル(2-5)-(2-6)と同様、このモデルもパラメータの値を変えることにより、双安定性もリミットサイクル振動も示すことができる。図 2-14 は双安定を示すほうの分岐図で、典型的な S 字カーブが再現されている。

図 2-14 によれば、双安定状態は無次元の栄養塩流入率に関して $161.0 \leq i_n \leq 277.3$ の範囲に現れ、そのとき、濁った状態における無次元の植物プランクトン生物量は $7.6 \leq p \leq 43.7$ の範囲で変動する。表 2-1 に従い、 $\mu = 0.5 \text{ day}^{-1}$, $H_N = 0.2 \text{ mmol/m}^3$, $H_P = 4.0 \text{ g/m}^3$ などによって有次元の値に換算すると、双安定を示す栄養塩流入率の範囲は $16.1 \leq I_N \leq 27.7 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$, そのときの植物プランクトン生物量の変域は $30.3 \leq P \leq 174.6 \text{ g/m}^3$ ということになる。表 2-1 に示された I_N の値および「水の華」状態の臨界値 4.0 g/m^3 と比較すると、これらの値は明らかに大きすぎるばかりでなく、栄養塩除去率 m_n など、使用しているパラメータの値も非現実的である。したがって、数理

第2章 栄養塩・植物プランクトンによる最小2成分モデル(最小 NP モデル)

モデル(2-21)-(2-22)は双安定性, リミットサイクル振動をともに示すものの, 現実を反映していないとすることができるだろう.

続いて非動的な動物プランクトンによる植物プランクトン捕食項を Holling II 型から Holling III 型に交換した次の数理モデルについても検討してみよう.

$$\frac{dn}{dt} = i_n - a \frac{n}{1+n} p - m_n n, \quad (2-23)$$

$$\frac{dp}{dt} = i_p + \frac{n}{1+n} p - f_p \frac{p^2}{1+p^2} - m_p p. \quad (2-24)$$

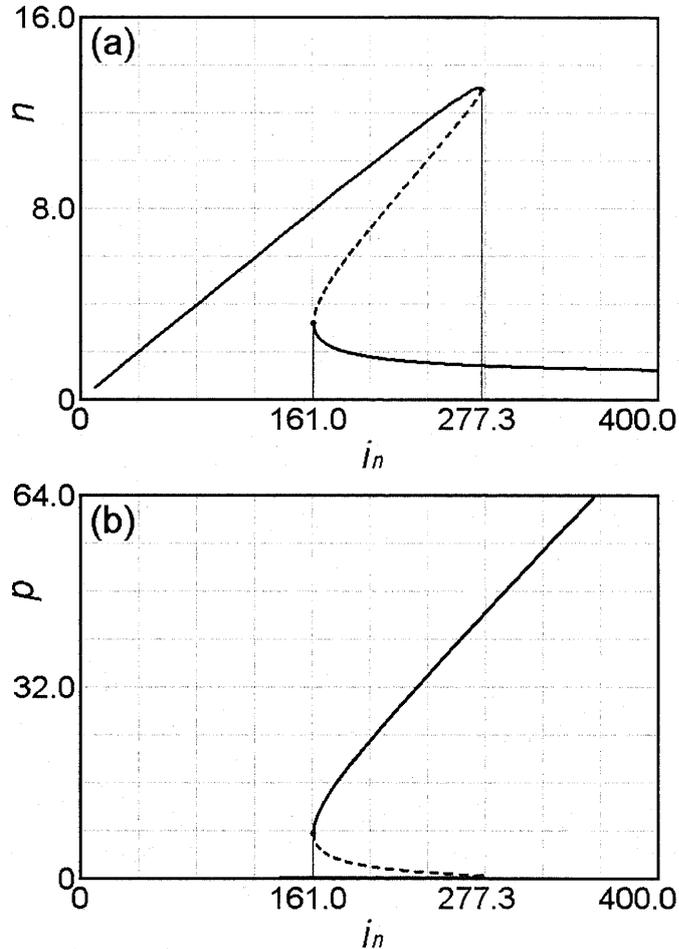


図 2-14. 数理モデル(2-21)-(2-22)の分岐図(双安定). パラメータの値は $a=4.0$, $m_n=20.0$, $i_p=1.0$, $f_p=20.0$, $m_p=1.0$. これは先の(2-5)-(2-6)をより単純化した数理モデルで, 植物プランクトンによる栄養塩吸収が飽和効果のない Holling I 型関数応答によって表されている. このモデルもパラメータの値により, 双安定性と単安定のリミットサイクル振動をともに示すが, これは双安定の分岐図である.

第2章 栄養塩・植物プランクトンによる最小2成分モデル(最小 NP モデル)

数理モデル(2-23)-(2-24)もこれまでの(2-5)-(2-6)や(2-21)-(2-22)と同様、双安定性もリミットサイクル振動もともに示すことが明らかになる。図 2-15 は特に双安定となる分岐図で、栄養塩流入率 $7.565 \leq i_n \leq 13.961$ の範囲に双安定状態が現れ、それに対応する濁った状態における植物プランクトン生物量の範囲は $1.8 \leq p \leq 9.5$ である。さらにこれらの値を有次元の量に戻すと、それぞれ $0.76 \leq I_N \leq 1.4 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$, $7.3 \leq P \leq 38.0 \text{ g/m}^3$ という結果を得る。他のパラメータも含めて、先の数理モデル(2-21)-(2-22)に比べれば、はるかに現実的な値と言えるが、それでも双安定の濁った状態における植物プランクトン生物量 P の値は目安となる 4.0 g/m^3 という値よりも大きめに推移している。

Holling III 型の関数応答は Holling II 型に比べると、 $p=0$ 付近における増加率が緩やかで、これは「隠れ家」効果を表すと考えられている。一般に「隠れ家」効果は動物プランクトンのように被食者が運動能力を有し、捕食者から逃れるような行動を取り得る場合に有効とされる。本章でモデル化の対象となっている生態系の被食者が植物プランクトンであることを考えれば、この場合の捕食・被食相互作用には最小 NP モデル(2-5)-(2-6)のように Holling II 型関数応答を用いるほうが妥当であり、数理モデル(2-23)-(2-24)は理論的観点からも、また出力結果という観点からも適格性に欠けると言うことができるだろう。

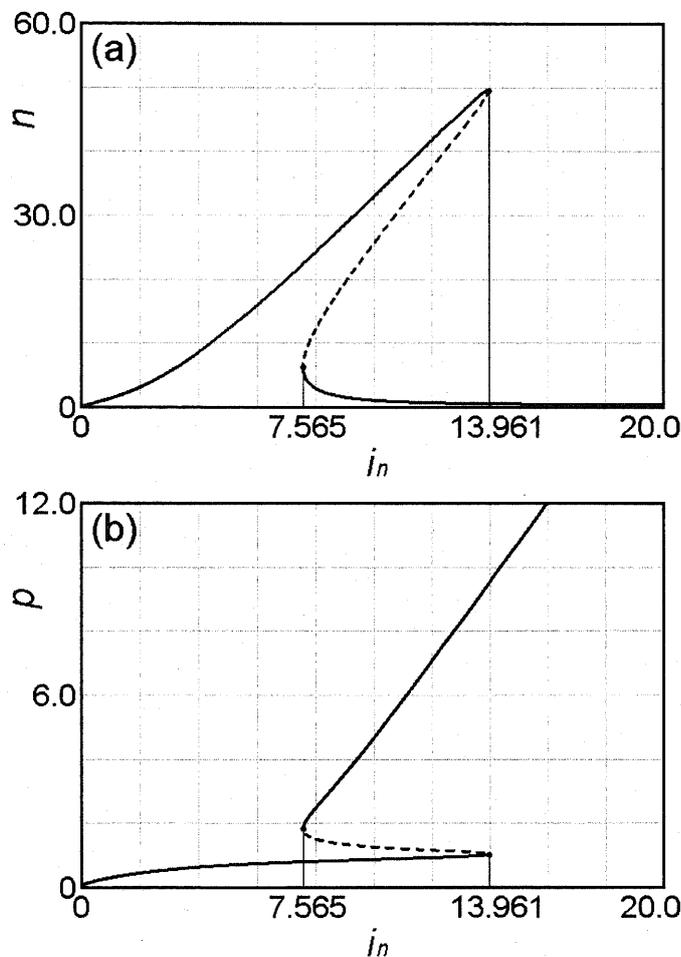


図 2-15. 数理モデル(2-23)-(2-24)の分岐図(双安定). パラメータの値は $a=4.0$, $m_n=0.2$, $i_p=0.02$, $f_p=1.6$, $m_p=0.2$. これは最小 NP モデル(2-5)-(2-6)の動物プランクトンによる捕食項を「隠れ家」効果を考慮した Holling III 型関数応答に交換した数理モデルで、やはりパラメータの値によって双安定性とリミットサイクル振動の両方を示す。

第2章 栄養塩・植物プランクトンによる最小2成分モデル(最小NPモデル)

2-6. 第2章のまとめ

- 1) 本論文ではミクロキスティスの数量が 1.0×10^{11} cells/m³ ($=1.0 \times 10^5$ cells/ml)以上, あるいはその生物量が 4.0 g/m³以上になった状態をアオコ異常発生, すなわち「水の華」と定義する. この臨界値は次章以降でも一貫して使用され, 数理モデルはつねにこの値と比較される.
- 2) 最小NPモデル(2-5)-(2-6)はパラメータの値により, リミットサイクル振動と双安定性をともに示す. 特に双安定状態におけるシミュレーションによれば, 湖沼生態系の富栄養化による植物プランクトン異常発生現象の記述が可能になり, 結果は一定の精度で現実データとの一致も示す.
- 3) 最小NPモデル(2-5)-(2-6)は栄養塩・植物プランクトン相互作用を表す最小モデルと考えられる. このモデルは Scheffer によって考案された植物プランクトン・動物プランクトンによる最小2成分モデルと比較され得るが, 富栄養化の逆説を回避するという点でより現実的であると思われる.
- 4) 双安定な2つの状態, たとえば, 澄んだ状態と濁った状態が同一の湖内で長期間にわたって共存することは難しい. いずれ全面的に澄んだ状態または濁った状態のどちらかに統一される. 澄んだ状態と濁った状態のどちらが優勢になるかはパラメータの値や両者が接する境界の形状によって決まる. 特に最小NPモデルから導いた反応・拡散方程式(2-7)-(2-8)の場合, ほとんどの状況において濁った状態が優勢になる.
- 5) 現実の湖沼生態系ではゆらぎや拡散の効果により, 双安定状態間の regime shift は緩和された形で実現する. 具体的に双安定を示すパラメータの幅が狭まり, 系全体で平均すると一定の時間をかけて澄んだ状態から濁った状態, または濁った状態から澄んだ状態に移行する.

2-7. 第2章の補遺

2-7-1. 分岐図の描き方

図2-1, 図2-3などの分岐図を描く方法を説明する. この場合, 栄養塩の流入率 i_n に対する依存性を調べるので, 次の n , p に関する連立方程式を i_n について解くことが課題になる.

$$i_n - a \frac{n}{1+n} p - m_n n = 0, \quad (2-25)$$

$$i_p + \frac{n}{1+n} p - f_p \frac{p}{1+p} - m_p p = 0. \quad (2-26)$$

ただし, 実際には n または p のどちらか(この場合は p)を媒介変数にして, 残りの変数(この場合は n)と i_n を媒介変数によって表すという方法が用いられる.

まず(2-26)式を変形して

$$\frac{n}{1+n} p = f_p \frac{p}{1+p} + m_p p - i_p, \quad (2-27)$$

さらに

$$q = \frac{f_p}{1+p} + m_p - \frac{i_p}{p}, \quad (2-28)$$

と置くと,

$$n = \frac{q}{1-q}, \quad (2-29)$$

および, これを(2-25)式を変形した

$$i_n = a \frac{n}{1+n} p + m_n n, \quad (2-30)$$

に代入する。これで n と i_n が媒介変数 p によって表され、分岐図の描画が可能になる。

2-7-2. 固定点の求め方

固定点は(2-25)式と(2-26)式から直接求める。かなり込み入った計算になるので、途中を省略して、結果だけを記すと次のようになる。

$$I_0 = \frac{i_n + a i_p}{m_n}, \quad I_1 = \frac{i_n}{m_n}, \quad I_2 = I_1 - 1, \quad I_3 = I_2 + \frac{a}{m_n}, \quad K_0 = \frac{1}{m_p}, \quad K_1 = \frac{a f_p}{m_n} K_0, \\ k_4 = 1 - K_0, \quad k_3 = -(I_2 + I_3) + (I_0 + I_3)K_0 - K_1, \quad (2-31)$$

$$k_2 = (-2I_1 + I_2 I_3) + (I_1 - I_0 I_3)K_0 + I_2 K_1, \quad k_1 = I_1(I_2 + I_3) - I_0 I_1 K_0 + I_1 K_1, \quad k_0 = I_1^2,$$

等の置き換えを行い、4次方程式

$$k_4 n^4 + k_3 n^3 + k_2 n^2 + k_1 n + k_0 = 0, \quad (2-32)$$

を作る。これを解の公式を用いて解き、さらに

$$p = \frac{(i_n - m_n n)(1+n)}{a n}, \quad (2-33)$$

に代入して、4個の固定点を求める。

なお、こうして求めた固定点が現実に意味を持つためには、言うまでもなく $n \geq 0$, $p \geq 0$ という条件を満たさなければならない。そうでない固定点は考察の対象から除外される。

2-7-3. 固有値の求め方

上述の方法によって描かれた分岐カーブ上の点、すなわち固定点は平衡状態を表すが、その状態が安定か不安定かを判定するためには固有値を求めて、安定性解析を行わなければならない。固有値の数は変数の数と同じで、この章のような2変数モデルの固有値は各固定点について2個ずつである。

まず(2-25)-(2-26)式の左辺を

$$F(n, p) = i_n - a \frac{n}{1+n} p - m_n n, \quad (2-34)$$

$$G(n, p) = i_p + \frac{n}{1+n} p - f_p \frac{p}{1+p} - m_p p. \quad (2-35)$$

と置く。次に固有値を求めようとする状態 (n, p) における次の4個の偏微分係数を計算し、固有行列 A を作る。

$$\frac{\partial F}{\partial n}, \quad \frac{\partial F}{\partial p}, \quad \frac{\partial G}{\partial n}, \quad \frac{\partial G}{\partial p}. \quad (2-36)$$

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial F}{\partial n} & \frac{\partial F}{\partial p} \\ \frac{\partial G}{\partial n} & \frac{\partial G}{\partial p} \end{pmatrix}, \quad (2-37)$$

そして、固有行列(2-37)から固有値を求めるための固有値方程式(特性方程式)を作る。

$$\begin{vmatrix} \frac{\partial F}{\partial n} - \lambda & \frac{\partial F}{\partial p} \\ \frac{\partial G}{\partial n} & \frac{\partial G}{\partial p} - \lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (2-38)$$

この場合は比較的単純なので、具体的に書き下すと、

$$\begin{vmatrix} \frac{ap}{(1+n)^2} - m_n - \lambda & -\frac{an}{1+n} \\ \frac{p}{(1+n)^2} & \frac{n}{1+n} - \frac{f_p}{(1+p)^2} - m_p - \lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (2-39)$$

この2次方程式から2個の固有値 λ を求めることができる。そして、2つの固有値 λ_0, λ_1 の実数部がともに-ならばその固定点は安定、どちらかまたは両方の実数部が+であれば不安定と判定される。

2-7-4. 固有値と安定性

固有値は固定点に関する多くの情報を含んでいる。まず固有値の実数部に着目すると、その値が+であることは軌道がその固定点から遠ざかること、逆に-であることは軌道がその固定点に近づくことを意味する。つまり、完全に吸引的な固定点、すなわちアトラクタであるためには、固有値の実数部がすべて-でなければならない。

1つでも実数部が+の固有値が存在すれば、その固定点は軌道を完全に引き込むことができない。ある方向から軌道が近づいてきたとしても、実数部が+の方向に軌道は逃げてしまう。このように実数部が+と-の固有値が混在している場合、その固定点をサドルと呼ぶ。これは固定点付近における軌道の曲面が馬の鞍を連想させることから付けられた名前である。さらにすべての固有値の実数部が+の場合も考えられる。このときの固定点は完全に反発的という意味で、リペラと呼ばれる。

固有値が実数か虚数かの違いは以下の通りである。まず実数の場合は固有ベクトルを求めることができ、軌道は固定点の近傍で、それに向かって直線的に近づいたり、逆に遠ざかったりする。一方の虚数の場合、軌道は固定点に向かって渦を巻きながら近づいたり、遠ざかったりする。

Hopf分岐点とはパラメータの値の変化につれて、システムが収束からリミットサイクル振動に移行する地点である。Hopf分岐点の条件はその点における固有値が虚数になることであるが、これは上で述べたことから直感的に理解することができる。つまり、軌道が直線的な接近から反発に移行しても、そこにリミットサイクルのような周回軌道が生まれる余地はない。しかし、渦を巻きながら接近から離反へ移行するならば、その途上で周回軌道が生まれることは想像に難くないからである。

第2章の引用文献

- Abraham ER (1998) The generation of plankton patchiness by turbulent stirring. *Nature* 391:577-580
- Amemiya T, Enomoto T, Rossberg AG, Takamura N, Itoh K (2005) Lake restoration in terms of ecological resilience: a numerical study of biomanipulations under bistable conditions. *Ecol Soc* 10(2):3
- Beisner BE, Dent CL, Carpenter SR (2003) Variability of lakes on the landscape: roles of phosphorus, food webs, and dissolved organic carbon. *Ecology* 84:1563-1575

- Bohannon BJM, Lenski RE (1997) Effect of resource enrichment on a chemostat community of bacteria and bacteriophage. *Ecology* 78:2303-2315
- Bowie GL, Mills WB, Porcella DB, Campbell CL, Pagenkopf JR, Rupp GL, Johnson KM, Chan PWH, Gherini SA (1985) Rates, constants, and kinetics formulations in surface water quality modeling. U.S. Environmental Protection Agency, Athens, Georgia, U.S.A.
- Brookes JD, Ganf GG (2001) Variations in the buoyancy response of *Microcystis aeruginosa* to nitrogen, phosphorus and light. *J. Plankton Res.* 23:1399-1411
- DeAngelis DL, Bartell SM, Brenkert AL (1989) Effects of nutrient recycling and food-chain length on resilience. *Am Nat* 134:778-805
- Gentleman W, Leising A, Frost B, Strom S, Murray J (2003) Functional responses for zooplankton feeding on multiple resources: a review of assumptions and biological dynamics. *Deep-Sea Res II* 50:2847-2875
- Hansson L-A, Annadotter H, Bergman E, Hamrin SF, Jeppesen E, Kairesalo T, Luokkanen E, Nilsson P-Å, Søndergaard M, Strand J (1998) Biomanipulation as an application of food-chain theory: constraints, synthesis, and recommendations for temperate lakes. *Ecosystems* 1:558-574
- Ibelings BW, Portielje R, Lammens EHRR, Noordhuis R, van den Berg MS, Joosse W, Meijer ML (2007) Resilience of alternative stable states during the recovery of shallow lakes from eutrophication: Lake Veluwe as a case study. *Ecosystems* 10:4-16
- Long BM, Jones GJ, Orr PT (2001) Cellular microcystin content in N-limited *Microcystis aeruginosa* can be predicted from growth rate. *Appl Environ Microbiol* 67:278-283
- Martin AP (2003) Phytoplankton patchiness: the role of lateral stirring and mixing. *Prog Oceanogr* 57:125-174
- Medvinsky AB, Petrovskii SV, Tikhonova IA, Malchow H, Li B-L (2002) Spatiotemporal complexity of plankton and fish dynamics. *SIAM Rev* 44:311-370
- Mullin MM, Stewart EF, Fuglister FJ (1975) Ingestion by planktonic grazers as a function of food concentration. *Limnol Oceanogr* 20:259-262
- Petrovskii SV, Malchow H (1999) A minimal model of pattern formation in a prey-predator system. *Math Comput Model* 29:49-63
- Scheffer M (1991) Fish and nutrients interplay determines algal biomass: a minimal model. *Oikos* 62:271-282
- Scheffer M (1998) *Ecology of shallow lakes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands
- Scheffer M, Carpenter SR, Foley JA, Folke C, Walker B (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591-596
- Sigee DC (2005) *Freshwater microbiology*. John Wiley & Sons Ltd, West Sussex, England
- Takamura N, Yasuno M (1984) Diurnal changes in the vertical distribution of phytoplankton in hypertrophic Lake Kasumigaura, Japan. *Hydrobiologia* 112:53-60
- Vos M, Verschoor AM, Kooi BW, Wäckers FL, DeAngelis DL, Mooij WM (2004) Inducible defenses and trophic structure. *Ecology* 85:2783-2794
- Yoshiyama K, Nakajima H (2002) Catastrophic transition in vertical distributions of phytoplankton: alternative equilibria in a water column. *J Theor Biol* 216:397-408

第3章 最小 NP モデルによる patchiness

第3章の概要 前章で得た栄養塩・植物プランクトンによる最小 NP モデルを活用し、本章では植物プランクトン特有の patchiness を含む様々なタイプの分布パターンを示す最も単純な2成分モデルを反応・対流・拡散方程式の形で提示する。本モデルは栄養塩と植物プランクトンから成るが、前章の最小 NP モデルにおける植物プランクトンの流入率と自然死亡率を0とし、動物プランクトンによる植物プランクトン捕食効果を表す Holling II 型の非動的(non-dynamical)項を残している。水面における植物プランクトンの分布パターンは潮流、拡散などの物理的要因と成長、栄養塩摂取、動物プランクトンによる捕食などの生物学的要因との相互作用により決定される。本モデルによれば、栄養塩の流入が増えるにつれて、システムの挙動は植物プランクトンの完全な消滅からフィラメント状パターン(本論文では細く引き伸ばされた条状構造の patchiness パターンを特にフィラメント状パターンと呼ぶ)、patchiness パターンの生成へと移行し、最終的に均一な分布へと至る。こうした規則的な生成パターンの変遷は湖沼や海洋などの水圏生態系において、植物プランクトンの分布パターンが富栄養化レベルを評価する指標として機能する可能性を示唆している。また、この章では分子運動論的な拡散と対流による拡散が patchiness パターンに与える影響についても考察する。そして、小規模な池や貯水池から湖、海洋へと水域が拡大するにつれて、潮流や渦流などによって運ばれる拡散のほうが、分子運動論的な拡散よりもより顕著にパターン形成に影響を与えることが示される。

3-1. はじめに

生態系を含む複雑系は非線形性に起因する様々な不規則的現象を起こすことが知られている。そのような現象の中に多重安定状態の出現とそれらの状態間での急激な遷移(catastrophic shift)、patchiness や時空間カオスのような様々なタイプのパターン生成などがある。とりわけ拡散と対流、または両者の合併効果によるパターン形成は広範囲に研究されており、現代の自然科学における魅力的な1分野をなしている。たとえば、プランクトン特有の分布パターンである patchiness はこれまで数理生態学のモデリングにおいて中心的な研究対象になってきた(Abraham 1998; Petrovskii and Malchow 1999; Medvinsky et al. 2001; Medvinsky et al. 2002)。

反応・拡散方程式もしくは反応・対流・拡散方程式はパターン形成の研究において極めて有用な道具である。これらの偏微分方程式によって渦巻き(spiral)、迷路(labyrinth)、帯(band)、patchiness といった様々な空間パターンを描くことができ、これらはプランクトン(Abraham 1998; Medvinsky et al. 2002)、または植生(von Hardenberg et al. 2001; Rietkerk et al. 2002)などの分布状況を反映していると考えられる。

Turing (1952)による歴史的な研究以来、反応・拡散方程式を用いてパターン形成に関する膨大な数の研究が行なわれてきた。しかし、Turing パターンが生成する前提は構成要素間の異なる拡散係数で、すなわち activator の拡散係数は inhibitor のそれよりも小さくなければならない。さらに、一度、形成された Turing パターンの分布は静的で、空間的に固定される。水圏生態系においてパターンの移動はごく一般的な現象であり、以上のような制約は Turing 流のアプローチを水圏生態系におけるパターン形成に適用することを困難にしている(Martin 2003)。



図 3-1. 津久井湖(a), 黒海(b), 北大西洋(c)における植物プランクトンによる patchiness. (a)は 2006 年 9 月に撮影. (b)と(c)の衛星写真は NASA Goddard Space Flight Center の提供による.

patchiness は植物プランクトンが大量発生したときに出現する不均一な空間分布で、図 3-1 のように大きな湖や海洋など、異なる大きさの水域で観測される。とりわけ引き伸ばされて湾曲した patchiness パターンに特有な渦巻き構造は内海、外海のような広大な水域において頻繁に観察される(図 3-1 (b), (c)). 実際、この種のパターンは数 km から数 100 km におよぶ領域に出現し、その範囲では垂直方向の循環よりも水平方向の混合や攪拌のほうが重要な役割を果たすことが知られている(Martin 2003).

すでに述べたように、反応・拡散方程式もしくは反応・対流・拡散方程式によって patchiness の形成過程をシミュレーションする研究は数多く存在するが(Abraham 1998; Medvinsky et al. 2002), これらは何をこの現象の主要な原因と見なすかによって、主に 2 つのグループに分類される。一方のグループは非線形的な成長や植物、動物プランクトン間の捕食相互作用といった生物学的要因に焦点を当てる(Medvinsky et al. 2002). それと対照的に、もう一方のグループは潮流や渦流、それらによって引き起こされる攪拌といった物理学的要因を強調する(Abraham 1998).

第 1 の生物学的な要因を重視するグループを代表する研究としては Medvinsky et al. (2002) によるものを挙げることができる。彼らは拡散係数が等しい植物プランクトン、動物プランクトンから成る 2 成分モデル(Scheffer モデル)を用い、Turing とは異なる道筋でも不均一なパターン形成に至ることを明らかにした。潮流や渦流のような物理的要因を全く無視しているにもかかわらず、彼らは通常の渦巻きから発展する patchiness によく似た不規則パターンの再現に成功している。彼らのシミュレーションによれば、初期の渦巻きパターンはある段階に達すると中心付近から崩壊し始め、最終的に領域全体が時空間カオスによって埋め尽くされる。彼らは成長、捕食、被食などの生物学的要因こそプランクトン patchiness の出現において本質的な役割を果たすと主張している(Medvinsky et al. 2002).

patchiness 形成の主要な原因は物理学的な要因にあると考える第 2 のグループには数多くの研究が含まれる(Abraham 1998; Neufeld et al. 2002; Tzella and Haynes 2007). それらのほとんどは栄養塩またはその代替物、植物プランクトン、動物プランクトンから成る 3 成分モデルを採用しており、たとえば、Abraham (1998) のモデルでは環境収容力(carrying capacity), 植物プランクトンと動物プランクトンの個体数の 3 つが状態変数である。通常、環境収容力はパラメータとして用いられるが、彼のモデルでは制限栄養塩の効果を表す変数と見なされている。このモデルには動物プランクトンの成熟に要する時間(maturation time)が遅延効果として組み込まれており、これが動物プランクトンの分布に特徴的な微細構造の出現を可能にするとされる。対照的に植物プランクトンの分布はそのような微細構造を示さないが、それは植物プランクトンが動物プランクトンとは異なって急速に成長するからである。彼は渦流を再現するのに seeded-eddy モデル(Dyke and Robertson 1985)を採用している。

以上とは別に patchiness 形成を可能にする最も単純な数学的表現、すなわち最小数理モデルの追及という興味深いテーマもある。一般的に代数的に単純な数理モデルは力学系の基本的な挙動を調べるのに適している(Scheffer 1991). 持続的なパターン形成には減衰しない振動が不可欠であることを考えれば、最小モデルはその常微分方程式による表現形式において、リミットサイクルのような定常的振動を起こしている必要がある。そして、この振動現象を起こすには 2 変数で十分であることが知られている。

第 1 章、第 2 章で述べたように、Scheffer (1991) は植物プランクトンの logistic 型成長と捕食・被食関係の Holling II 型関数応答を仮定した植物プランクトン、動物プランクトンによる最小 2 変数モデルを提示している: 魚による動物プランクトンの捕食を考慮しなければ、このモデ

ルは典型的な植物プランクトン、動物プランクトンによるリミットサイクル周期振動を発生する。さらに Holling III 型の関数応答を示す非動的(non-dynamical)な魚による動物プランクトン捕食項を追加すると、Scheffer による 2 成分モデルは双安定的な振る舞いも示すようになる。

Sheffer モデルをパターン形成に適用する最初の試みが Petrovskii and Malchow (1999)によって 1 次元反応・拡散方程式を用いて行なわれた。これは等しい拡散係数を持つ反応・拡散系においてもカオス的なパターン形成が可能であることを示すはじめての研究であり、この中で彼らは初期分布において不安定固定点における値が含まれていることの重要性を強調している。この条件さえ満たせば、パターン形成プロセスは両成分の初期分布に本質的な影響を受けないということも証明された。その後、Scheffer モデルによるパターン形成の研究は 2 次元モデルに拡張され、前掲の Medvinsky et al. (2002)を含む数多くの後続研究を生み出している。

Rietkerk et al. (2004)は乾燥地域の生態系における植生の分布パターンにおいて、水や栄養分の増減につれて自己組織化(self-organized)された patchiness が規則的な順番で出現すると予想した。彼らの研究によれば、たとえば、降水量の減少にともなって植生パターンは均一な被覆(homogeneous cover)、溝が穿たれたような分布(gap)、迷路状分布(labyrinth)または帯状分布(stripe)、点状分布(spot)という順で変遷していく。同様な分布パターンの遷移が水圏生態系におけるプランクトンの分布においても見られるのではないかと期待される。

一般に patchiness とは植物プランクトンや動物プランクトンが示す不均一な分布のことで、図 3-1 に湖沼における patchiness と海洋における patchiness が示されている。不均一に分布している点では共通であるが、狭い湖沼での patchiness パターン(図 3-1 (a))と広大な海洋での patchiness パターン(図 3-1 (b), (c))の間には微妙な違いがあるように見える。いわゆる patchiness と呼ばれるような捻じ曲げられて渦巻いた構造は海洋における patchiness パターンに顕著に見られる。こうした patchiness パターン特有の構造は潮流による引き伸ばしと渦流による攪拌が合体した効果によると考えられる。

それに対し、湖沼における patchiness パターンには渦巻いた構造はほとんど確認できない。パターン全体がぼやけており、潮流や渦流によって変形された痕跡は見当たらない。静寂な湖面上を植物プランクトンが自然に拡散したという印象を受ける。この違いを明らかにすることも本章の目的の 1 つである。

本モデルは栄養塩の流入レベルが一定の範囲において、様々なタイプのパターンを生成する。しかしながら、さらなる環境負荷の増大によってシステムは定常状態への収束に回帰し、再び均一分布を示すようになる。これらの事実は本モデルの採用が富栄養化の逆説(paradox of enrichment)を回避しながら patchiness パターンの成因を明らかにする有力な方法の 1 つであることを示唆している。

3-2. 第3章の目的

結局のところ、本章の目的を次の 3 点に要約することができる。

- (1) 前章の最小 NP モデルを 2 次元の反応・対流・拡散方程式に拡張し、図 3-1 のような patchiness パターンを模倣、再現する。このとき、パラメータ値はリミットサイクルを生成する範囲から選ぶ。したがって、本章で描くパターンは恒久的なものであり、前章の図 2-11、図 2-12 のような過渡的パターンとは本質的に異なるということを改めて強調しておく。
- (2) 富栄養化の進行など、環境要因の変化が引き起こすと思われる植物プランクトン分布パターンの変遷を予測する。
- (3) 湖沼における patchiness と海洋における patchiness の形態的な違いを明らかにする。

前章では植物プランクトンについて、流入項と動物プランクトンの捕食以外による減少項を含むモデルを採用した。これは前章の主要テーマが双安定性であり、自然な S 字カーブの分岐図を描くためにはどうしてもこれらの項を必要としたからである。しかし、本章の主要テーマは恒久的な patchiness パターンの生成、すなわちリミットサイクル状態にある系に対流項や拡散項を作用させることである。それが可能な最小モデルを追求するという目標に沿って、本章の最小 NP モデルでは流入項と減少項が取り外されている。

3-3. 数理モデル

3-3-1. 平均値モデル

本章の研究も常微分方程式によって表される、いわゆる平均値モデル(mean-field model)から出発する。このとき 2 成分モデルは次のように記述される。

$$\frac{dN}{dT} = I_N - k\mu \frac{N}{H_N + N} P - m_N N, \quad (3-1)$$

$$\frac{dP}{dT} = \mu \frac{N}{H_N + N} P - f_P \frac{P}{H_P + P}. \quad (3-2)$$

上述したように、これは第2章で提示した最小 NP モデル(2-1)-(2-2)において、植物プランクトンの流入率 I_P と植物プランクトンの死亡率 m_P を 0 と置いたものである。したがって、植物プランクトンの増加は栄養塩の摂取だけによって、また減少は動物プランクトンの捕食だけによって起こると仮定したモデルということになる。こうしても双安定性、リミットサイクル振動など、最小 NP モデル(2-1)-(2-2)において観察されたすべての種類の挙動を再現することができる。本論文では数理モデル(3-1)-(3-2)も同様に最小 NP モデルと呼ぶことにする。

変数、パラメータの意味は第2章のときと同じであるが、繰り返すと、2つの変数 N と P はそれぞれ栄養塩濃度と植物プランクトン濃度を表し、ともに実時間 T の関数である。パラメータに関しては、 I_N が環境からの栄養塩流入率、 μ が植物プランクトンの最大成長率、 k が植物プランクトン内の栄養塩含有率、 m_N が栄養塩のシステムからの除去率、 f_P が動物プランクトンによる植物プランクトンの最大捕食率、そして H_N と H_P がそれぞれ栄養塩と植物プランクトンに関する半飽和定数を表す。本モデルで仮定されたパラメータ値は表 3-1 に示した通りである。

表 3-1. 数理モデル(3-1)-(3-2)において想定されるパラメータ値.

パラメータ	意味	値	単位	参照値
I_N	栄養塩の流入率	0-0.2	$\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$	表 2-1
k	植物プランクトンの栄養塩含有率	0.4	mmol/g	表 2-1
H_N	栄養塩濃度に対する半飽和定数	0.2	mmol/m^2	表 2-1
m_N	栄養塩の除去率	0.015	day^{-1}	表 2-1
μ	植物プランクトンの最大成長率	0.5	day^{-1}	表 2-1
f_P	動物プランクトンの植物プランクトン最大捕食率	1.8	$\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$	表 2-1
H_P	植物プランクトン濃度に対する半飽和定数	4.0	g/m^2	表 2-1

この章では深さを考慮しない 2 次元の反応・対流・拡散方程式を想定しているために、栄養塩濃度 N と植物プランクトン濃度 P の単位をそれぞれ mmol/m^2 , g/m^2 としている。

3-3-2. 無次元化

次いでパラメータの数を減らすために、前章と同様の無次元化された変数を導入する。

$$T = \frac{t}{\mu}, \quad N = H_N n, \quad P = H_P p. \quad (3-3)$$

そして、次のような無次元化されたパラメータで置き換える。

$$i_n = \frac{I_N}{\mu H_N}, \quad a = \frac{k H_P}{H_N}, \quad m_n = \frac{m_N}{\mu}, \quad f_p = \frac{f_P}{\mu H_P}. \quad (3-4)$$

その結果、以下のような単純化された表式を得ることができる。

$$\frac{dn}{dt} = i_n - a \frac{n}{1+n} p - m_n n, \quad (3-5)$$

$$\frac{dp}{dt} = \frac{n}{1+n} p - f_p \frac{p}{1+p}. \quad (3-6)$$

新たに導入された無次元変数 n と p は栄養塩濃度、植物プランクトン濃度を、もう1つの無次元変数 t は時間を表す。無次元パラメータの値を表 3-2 に掲載するが、これらはすべて表 3-1 の値から換算されたものである。

表 3-2. 数理モデル(3-5)-(3-6)および(3-7)-(3-9)において使用される無次元パラメータ値。

パラメータ	変換式または意味	値
i_n	$= I_N \cdot \mu^{-1} \cdot H_N^{-1}$	0.9 (0.0-2.0)
a	$= k \cdot H_P \cdot H_N^{-1}$	8.0
m_n	$= m_N \cdot \mu^{-1}$	0.03
f_p	$= f_P \cdot \mu^{-1} \cdot H_P^{-1}$	0.9
d	拡散係数	0.04 (0.04-1.0)
v_{\max}	最大潮流速度	0.3
L	正方形領域の1辺の長さの半分	100

数理モデル(3-5)-(3-6)および(3-7)-(3-9)において使用されるこれらの無次元パラメータの値は表 3-1 の値から導出された。ただし、栄養塩の流入率 i_n と拡散係数 d の値は制御パラメータとして変更される。

3-3-3. 速度場

潮流や渦流による攪拌は水圏生態系における patchiness パターン生成において、決定的な役割を果たす因子と考えることができる。本モデルでは seeded-eddy モデルを参照しながら作成した2次元流の速度場を用いる(Dyke and Robertson 1985; Abraham 1998)。この速度場において、流れ関数(stream function) ψ 、および流体速度 v は次のように記述される。

$$\psi(x, y) = s \sum_i \sigma_i \exp\left\{-\frac{(x-x_i)^2 + (y-y_i)^2}{r_0^2}\right\}, \quad \sigma_i = 1 \text{ or } -1, \quad v = (v_x, v_y) = \left(-\frac{\partial \psi}{\partial y}, \frac{\partial \psi}{\partial x}\right). \quad (3-7)$$

速度場は100個の渦流からなり、半分は時計回りに、残りの半分は反時計回りに回転する。本モデルにおいて、各渦流の中心 (x_i, y_i) は領域内にランダムに分布している。単純化するために、渦流サイズの変動は考慮せず、すべての渦流は一定の半径 r_0 であるとしている。しかし、渦流サイズの変動的な確率分布を考慮した場合と比較しても、最終的な patchiness パターンの外見に本質的な違いは見られないことが確認されている。スケール定数 s は渦流速度の最大値 v_{\max}

を調節するために導入されたものである。

本モデルのシミュレーションは正方形の領域内で行なわれる。正方形の1辺の長さの半分を L で表すと、無次元サイズの領域は 200×200 ($L=100$) の正方形、渦流の半径は $r_0=10$ 、最大速度は $v_{\max}=0.3$ である。図 3-2 に本モデルで使用される速度場 v を示す。この速度場は定常的で、時間経過につれて変化することはない。

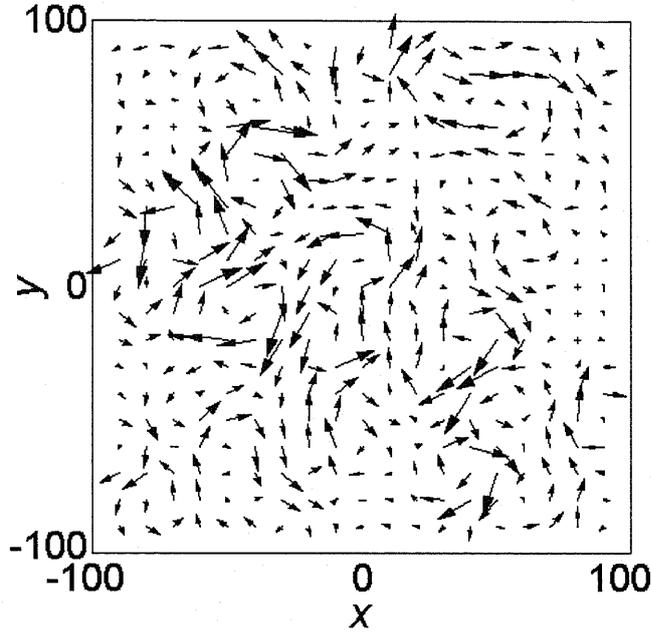


図 3-2. 渦流の攪拌による速度場。この速度場は半径 $r_0=10$ の渦流 100 個の重ね合わせによって構成されている。領域は1辺の長さが 200 (その半分の長さが $L=100$) の正方形で、流れの最大速度は $v_{\max}=0.3$ になる。この速度場も周期的境界条件を満たす。

3-3-4. 反応・対流・拡散方程式

今回、提示するモデルは反応・対流・拡散方程式として次のように記される。

$$\frac{\partial n}{\partial t} = d \nabla^2 n - \nabla \cdot (vn) + i_n - a \frac{n}{1+n} p - m_n n, \quad (3-8)$$

$$\frac{\partial p}{\partial t} = d \nabla^2 p - \nabla \cdot (vp) + \frac{n}{1+n} p - f_p \frac{p}{1+p}. \quad (3-9)$$

2つのラプラス演算子は次のような微分演算を表す。

$$\nabla = \left(\frac{\partial}{\partial x}, \frac{\partial}{\partial y} \right), \quad \nabla^2 = \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}.$$

新しい2つの無次元変数 x と y は位置を表す座標である。また、無次元パラメータ d は拡散係数であるが、この値は図 3-8 のシミュレーションでは制御パラメータとして変化させる。本モデルでは両成分の水平方向拡散係数は等しいと仮定している。

3-3-5. 初期条件と境界条件

偏微分方程式系最小 NP モデル(3-7)-(3-9)のシミュレーションにおいて、2つの成分 n と p の初期条件は次式によって与えられる。

$$n(x, y, 0) = n_1 \left(1 + \sin \frac{\pi}{L} x \right), \quad (3-10)$$

$$p(x, y, 0) = p_1 \left(1 + \sin \frac{\pi}{L} y \right). \quad (3-11)$$

ここで n_1 と p_1 は不安定固定点 F_1 (後ほど説明する) におけるそれぞれの値を表す. (3-10)-(3-11) 式によれば, n と p の値の分布はそれらの 1 次微分とともに境界において連続になる. さらに両成分の分布勾配は互いに垂直に交差する. この初期条件において, 初期分布の全体的な配置にいかなる対称性も存在しない点が重要である. (3-10)-(3-11) 式はそのような条件を満たす最も単純な分布と考えられる. これらの初期条件は周期的境界条件とともに用いられる.

実際のところ, patchiness パターン形成は初期条件とほとんど無関係に進行することが示される. しかし, 不安定固定点 F_1 の値を含むという条件だけは満たされなければならない. なぜなら, その点はパターン形成の種子の役割を果たすからである (Petrovskii and Malchow 1999).

3-4. 結果

3-4-1. 分岐図

偏微分方程式系(3-7)-(3-9)によるパターン形成の前に, 対応する常微分方程式系最小 NP モデル(3-5)-(3-6)を詳しく調べておく必要がある. 図 3-3 は栄養塩流入率 i_n を横軸とする栄養塩濃度 n (a) および植物プランクトン濃度 p (b) の分岐図で, どちらの分岐図も 2 つの分枝からなる. 第 1 の直線の分枝では栄養塩だけが存在し, ND (nutrient-dominated) 分枝と名づける. この分枝上では植物プランクトンは生き残ることができず, 栄養塩のみが i_n に比例して増加する. 動物プランクトンによる最大捕食率が $f_p < 1$ のとき, ND 分枝には安定状態から不安定状態へ移行する臨界点, いわゆる transcritical 点が存在し, その値 i_{tc} は次式から求めることができる.

$$i_{tc} = \frac{m_n f_p}{1 - f_p}. \quad (3-12)$$

栄養塩流入率が $i_n \leq i_{tc}$ の範囲で平衡状態は安定, $i_n > i_{tc}$ の範囲で不安定になる. パラメータの値が表 3-2 で与えられるとき, $i_{tc} = 0.27$ を得る.

一方, 第 2 の曲線の分枝は PD (phytoplankton-dominated) 分枝と名づけ, ここでは栄養塩と植物プランクトンが共存する ($n > 0, p > 0$). この分枝は臨界点 i_{tc} において ND 分枝に連結している. PD 分枝上には収束とリミットサイクルを画する 2 つの Hopf 分岐点 i_{n0} と i_{n1} が存在する. そして, システムは中間の範囲 $i_{n0} < i_n < i_{n1}$ でリミットサイクル振動を起こし, $i_{tc} < i_n \leq i_{n0}$ または $i_n \geq i_{n1}$ の範囲で平衡状態に収束する. 表 3-2 のパラメータ値のとき, 2 つ Hopf 分岐点の位置は $i_{n0} = 0.495$ および $i_{n1} = 1.247$ となる.

第 2 章でも指摘したが, $f_p \geq 1$ のとき, (3-12) 式から明らかのように i_{tc} の値は + の範囲に存在せず, ND 分枝上の植物プランクトンが消滅した状態 ($p = 0$) は常に安定になる.

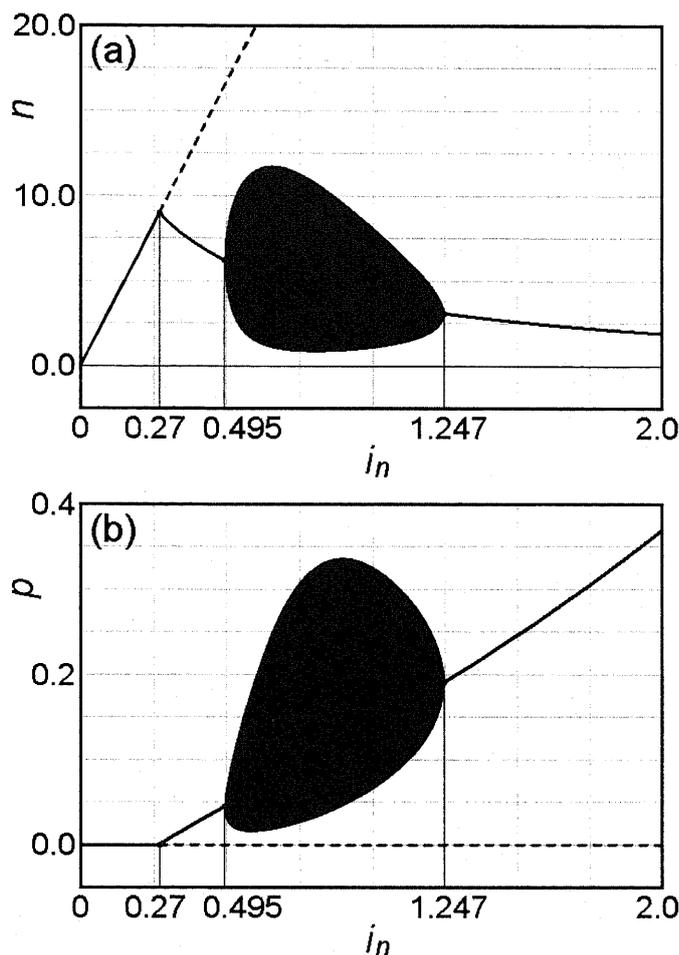


図 3-3. 数理モデル(3-5)-(3-6)の分岐図. これらは栄養塩流入率 i_n に対する栄養塩濃度 n (a)と植物プランクトン濃度 p (b)の分岐図で, 実線は安定なアトラクタ, 破線は不安定なサドルまたはリペラ, 黒の領域はリミットサイクルを表す. それぞれの分岐図は 2 本の分枝からなる. 第 1 の直線の分枝は ND (nutrient-dominated)分枝と名づけられ, ここでは植物プランクトンは存在することができず, n だけが i_n に比例して増加する. $i_{tc}=0.27$ は transcritical 点と呼ばれる臨界点を表し, ND 分枝上での安定状態は $i_n \leq i_{tc}$ の範囲に限定される. もう 1 本の曲線の分枝は PD (phytoplankton-dominated)分枝と呼ばれ, ここでは栄養塩, 植物プランクトンとも存在することができる. この分枝上には 2 つの Hopf 分岐点 $i_{n0}=0.495$ と $i_{n1}=1.247$ が存在し, それらの中間領域でシステムはリミットサイクル振動を起こす. PD 分枝は $i_n=i_{tc}$ において, ND 分枝に連結している. 結果的にシステムは $i_n \leq i_{n0}$ の範囲で安定な ND または PD 状態への収束, $i_{n0} < i_n < i_{n1}$ の範囲でリミットサイクル振動, $i_n \geq i_{n1}$ の範囲で安定な PD 状態への収束となる.

3-4-2. 安定性解析

表 3-2 のパラメータにおける最小 NP モデル(3-5)-(3-6)の安定性が表 3-3 に示されている. この系は両成分 n と p がとも 0 または + という条件下 ($n \geq 0, p \geq 0$) で 2 つの固定点を生成する. そのうち ND 分枝上のものを F_0 , PD 分枝上のものを F_1 と記載するが, 両方の固定点とも不安定である. 図 3-4 (a)には F_1 の回りを回転するリミットサイクル軌道が示されており, もう 1 つの図 3-4 (b)から両方の固定点 F_0 と F_1 の位置を確認することができる. なお, この章の F_1 は第 2 章では F_1 ではなく, F_2 と記載されていたものに対応している.

図3-5から栄養塩の流入率 i_n および動物プランクトンによる最大捕食率 f_p の変化に依存して、システムは異なった挙動を示すことが理解できる。システムの挙動は以下のように6つのカテゴリに分類される(表3-4参照)。(i) 安定な ND 状態 F_0 への収束(青の領域), (ii) 安定な PD 状態 F_1 への収束(緑の領域), (iii) 不安定な PD 状態 F_1 の周囲でのリミットサイクル振動(赤の領域), (iv) (i)と(ii)との双安定(紫の領域), (v) (i)と(iii)との双安定(水色の領域), (vi) 発散(図示されていない)。特に(iv)と(v)の場合には、実在の範囲内($n \geq 0, p \geq 0$)にもう1つの不安定な固定点 F_2 が生成する。これは前章の図2-6の場合に他ならないが、ここでも F_1 と F_2 の意味が逆転し、この章の F_1 と F_2 はそれぞれ前章の F_2 と F_1 に対応している。

ところで、先の図3-3 (b)は $0.495 < i_n < 1.247$ の範囲におけるリミットサイクル振動を強調した植物プランクトン濃度 p の分岐図であるが、リミットサイクルの振幅は $i_n = 0.9$ 付近で最大値を示している。図3-3 (b)は図3-5の $f_p = 0.9$ における断面図と考えることができる。

表3-3. 数理モデル(3-5)-(3-6)における安定性解析.

(n, p)	固有値	安定性	固定点	状態
$F_0 (30.0, 0.0)$	0.068, -0.03	不安定	サドル	ND
$F_1 (4.07, 0.121)$	$0.01 \pm 0.156i$	不安定	リペラ	PD

数理モデル(3-5)-(3-6)は栄養塩濃度 n と植物プランクトン濃度 p を2つの変数とするが、表3-2に与えられた条件下で現実的な範囲($n \geq 0, p \geq 0$)に2つの不安定固定点を生成する。これらはサドル F_0 とリペラ F_1 である。サドル F_0 において $p=0$ であることを考慮して、この固定点を ND (nutrient-dominated)状態、もう1つのリペラ F_1 を PD (phytoplankton-dominated)状態と命名する。前章とは F_1 の性格が異なることに注意。

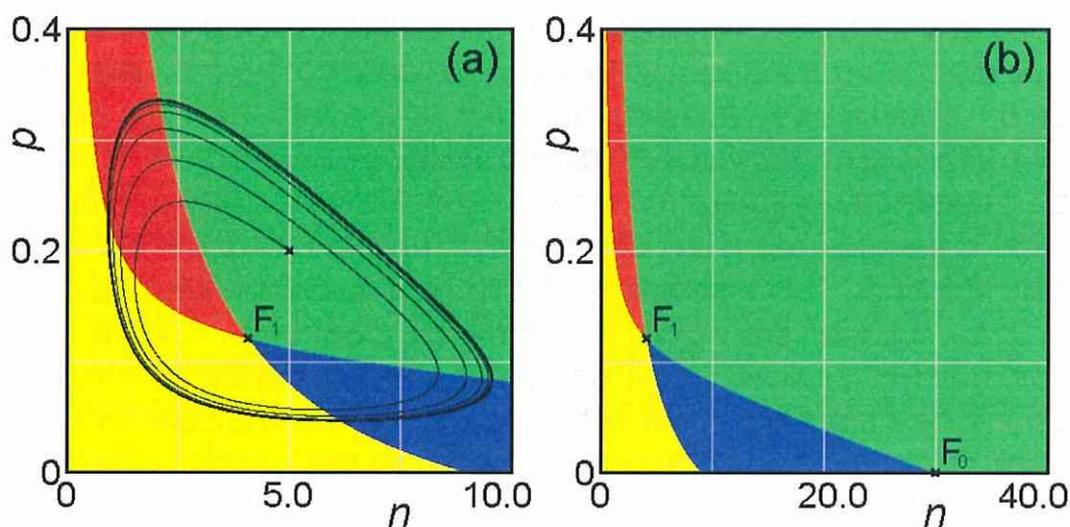


図3-4. 数理モデル(3-5)-(3-6)におけるリミットサイクルと固定点。状態変数は位相平面上の青の領域では右上方向に、緑の領域では左上方向に、赤の領域では左下方向に、黄色の領域では右下方向にそれぞれ移動する。表3-2で与えられた条件下では、システムは2つの不安定な固定点、すなわち ND 分枝上の F_0 と PD 分枝上の F_1 を生成する。(a)には F_1 の周囲を回るリミットサイクルが、(b)には両方の固定点 F_0 と F_1 が明示されている。

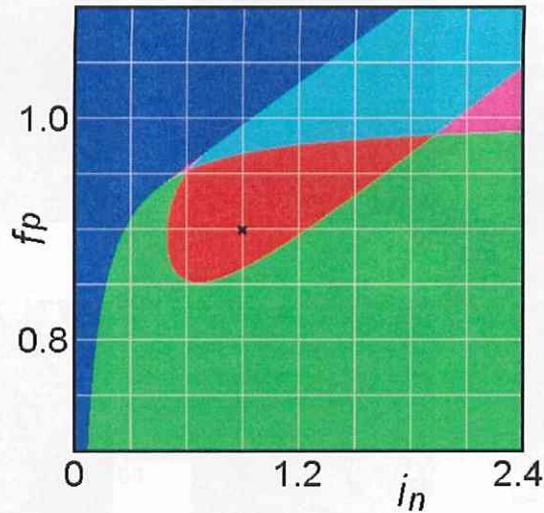


図 3-5. 数理モデル(3-5)-(3-6)における異なる挙動に対応するパラメータ領域. システムはパラメータの値に応じて、本文に記した 6 種類の異なる挙動を示し、この図にはこれらのうちの 5 つの領域が表示されている(表 3-4 参照). 黒い記号「x」は表 3-2 に与えられたパラメータの値を示す.

表 3-4. 数理モデル(3-5)-(3-6)の挙動.

挙動	固定点	図 3-5 との対応
F_0 への収束	F_0 (安定), F_1 (不安定)	(i)青
単安定 F_1 への収束	F_0 (不安定), F_1 (安定)	(ii)緑
F_1 の回りでのリミットサイクル振動	F_0 (不安定), F_1 (不安定)	(iii)赤
双安定 F_0 への収束と F_1 への収束	F_0 (安定), F_1 (安定), F_2 (不安定)	(iv)紫
F_0 への収束と F_1 の回りでのリミットサイクル振動	F_0 (安定), F_1 (不安定), F_2 (不安定)	(v)水色
発散	F_0 (不安定)	(vi)なし

F_0 は ND 状態, F_1 は PD 状態を表す. 前章とは F_1 と F_2 が逆転している.

3-4-3. 空間パターン

反応・対流・拡散方程式(3-7)-(3-9)による時空間的パターン生成を示したのが図 3-6, 図 3-7, 図 3-8 である. 図 3-6 は植物プランクトン濃度 p の空間分布が時間変化する様子を表している. (b)と(f)の間に見られる明らかな類似性はリミットサイクル振動の周期に従って, 空間分布も約 45 単位時間の周期で変動することを示している.

さらに図 3-7 では p の空間分布の栄養塩流入率 i_n に対する依存性が時刻 $t=180$ において調べられている. 均等分布も含めて, いろいろなタイプの空間パターンが $i_n > 0.495$ の領域で観察される. 特に引き伸ばされて湾曲した(d)に見られるような模様は黒海と北大西洋の衛星写真(図 3-1 (b), (c))に見られるプランクトンによる現実の patchiness パターンをよく模倣しているように見える.

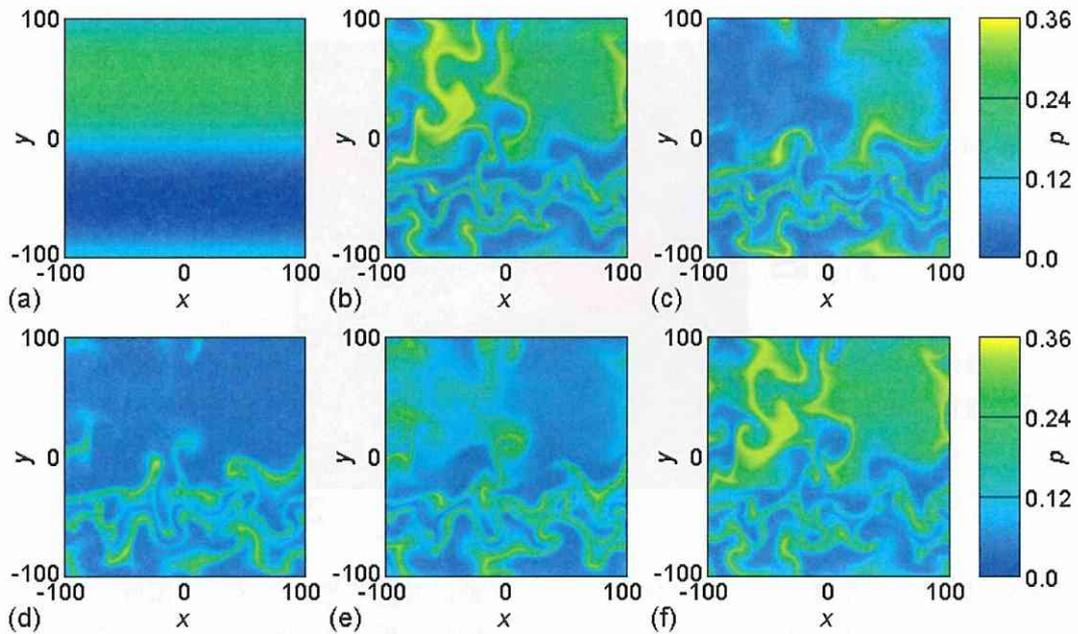


図 3-6. 数理モデル(3-7)-(3-9)による植物プランクトン濃度分布の時間変化. 栄養塩濃度 n と植物プランクトン濃度 p の初期分布は(3-10)式と(3-11)式によって与えられる. さらに周期的境界条件が課せられる. (a) $t=0$, (b) $t=135$, (c) $t=144$, (d) $t=156$, (e) $t=168$, (f) $t=180$.

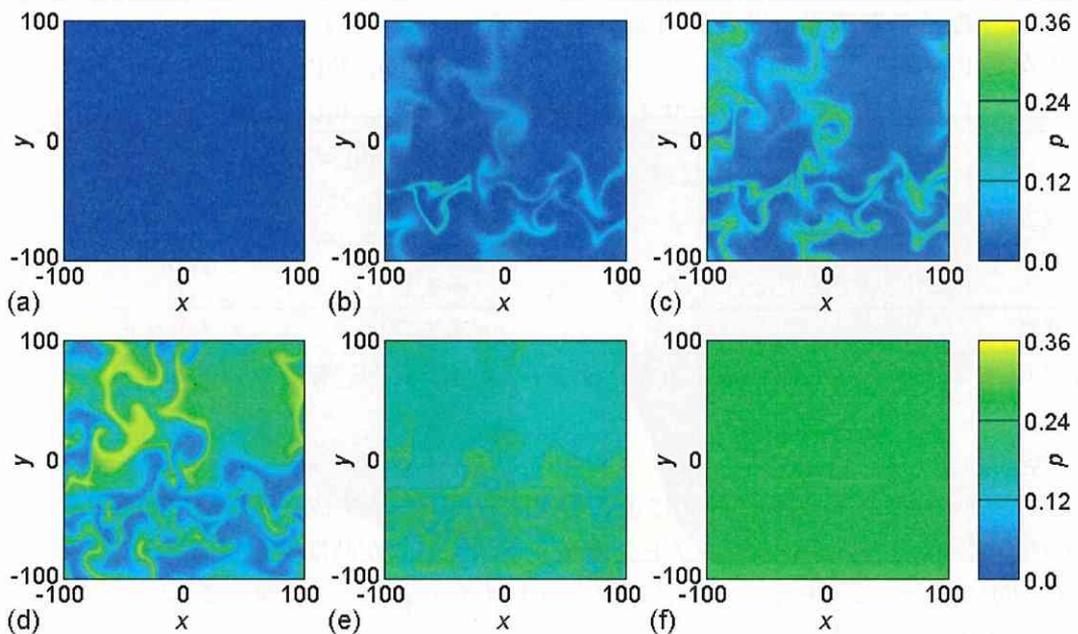


図 3-7. 数理モデル(3-7)-(3-9)による植物プランクトン濃度分布の栄養塩流入率に対する依存性. 栄養塩濃度 n と植物プランクトン濃度 p に関する初期条件と境界条件は図 3-6 と同様. $t=180$. (a) $i_n=0.2$, (b) $i_n=0.5$, (c) $i_n=0.7$, (d) $i_n=0.9$ (図 3-6 (f)と同じ), (e) $i_n=1.25$, (f) $i_n=1.6$.

一方、数理モデル(3-7)-(3-9)による時空間的パターンの拡散係数 d に対する依存性を時刻 $t=180$ において示したのが図 3-8 である。拡散係数は(a) $d=1.0$, (b) $d=0.25$, (c) $d=0.04$ で、(a)から順に値を小さく設定している。(a)ではぼやけていた輪郭が次第に鮮明になり、(c)では鮮明な渦巻き構造が観察されるようになる。図 3-8 (c)は先の図 3-6 (f), 図 3-7 (d)と全く同じ図である。

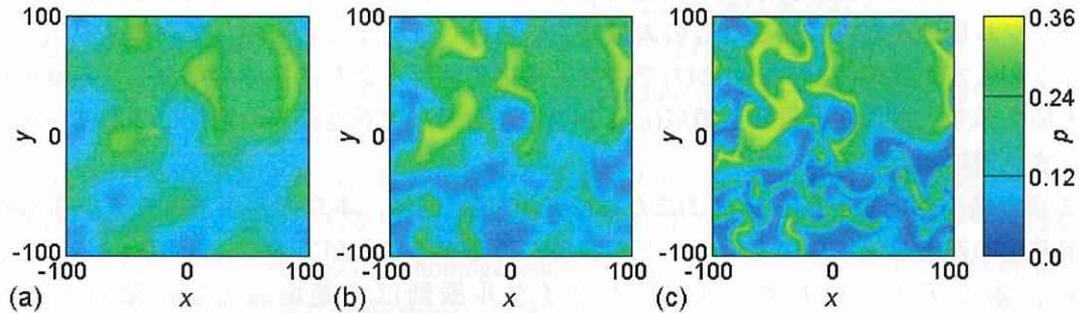


図 3-8. 数理モデル(3-7)-(3-9)による植物プランクトン濃度分布の拡散係数に対する依存性. 栄養塩濃度 n と植物プランクトン濃度 p に関する初期条件と境界条件は図 3-6, 図 3-7 と同様. $t=180$. (a) $d=1.0$, (b) $d=0.25$, (c) $d=0.04$ (図 3-6 (f)と同じ).

3-5. 考察

3-5-1. 拡散(diffusion)と対流(advection)

一般に 2 種類の拡散が存在する。分子運動論的な拡散と対流による拡散である。まず分子運動論的な拡散とはいわゆる熱力学の第 2 法則に由来し、不均一を解消して一様になろうとする自然界に普遍的に見られる傾向を表すと考えられる。したがって、このタイプの拡散は物理的な水の動きがなくても起こり得る。それに対し、対流による拡散とは潮流や渦流といった物理的な水の動きに乗った受動的な運動である。したがって、こちらの拡散は完全に静寂な水面または水中では決して起こらない。前者の分子運動論的な意味での拡散は具体的に(3-8)-(3-9)式の 2 次微分を含む右辺第 1 項によって表現されており、本論文ではこの項を拡散項と呼ぶ。一方、(3-8)-(3-9)式の 1 次微分を含む右辺第 2 項は後者の対流による拡散を表しており、この項は対流項と呼ばれる。なお、拡散項と対流項による分布の時間変化については付録 A-1 で具体的に解析している。

現実の自然環境における栄養塩や植物プランクトンの拡散にはこれら 2 つの現象が関与していると考えられる。しかし、海洋などにおけるパターン形成において重要なのは前者の拡散ではなく、後者の対流による拡散である。したがって、(3-8)-(3-9)式における d は拡散係数と呼ばれてはいるものの真の拡散を表していない。

コンピュータシミュレーションにおける技術的な観点から見ると、係数 d をともなった拡散項はパターンを滑らかにする smoothing 効果のために必要とされる場合が多い。本章では 200×200 の正方形領域を 180×180 個のセルに分割してシミュレーションを実行しているが、拡散項がないと、時として隣接するセル間の値の差が極端に大きくなり、シミュレーションの続行が不可能になるという状況に陥る。これを避けるためにルンゲ=クッタ法の時間刻みを短くしたり、領域の分割を細かくしてセルのサイズを小さくしたりすれば、その分だけ描画に時間がかかってしまう。パラメータ d はこうした状況を避けるための smoothing 因子と考えることができる。

3-5-2. 再び、富栄養化の逆説は回避できるか

栄養塩の流入は水圏生態系の富栄養化を促進する決定的な外的因子である。したがって、栄養塩の負荷レベルと「水の華」発生時におけるプランクトン分布パターンとの関連が分かれば、水圏生態系の劣化度を診断する上での重要な指標になる。空間分布の不均一性を無視した常微分方程式系の平均値モデルからでも、ある程度まで「水の華」状態への移行過程を予測できる。図 3-3 (b) の分岐図は栄養塩流入の増加にともなって、植物プランクトン濃度 p が消滅からリミットサイクル振動を経て、振動なしの大量発生へ移行していくことを示している。リミットサイクルを起こす領域内 ($0.495 < i_n < 1.247$) では富栄養化の進行とともに振幅が増減し、 $i_n = 0.9$ 付近で最大値を示す。さらに大量発生領域 ($i_n \geq 1.247$) に進むと、栄養塩流入の増加につれて p の値はますます急速に増大する。

第2章の最小 NP モデル(2-1)-(2-2)または(2-5)-(2-6)と同様、本章の最小 NP モデル(3-5)-(3-6)が富栄養化の逆説を示さないということも容易に確認することができる。図 3-5 (b) に示されたように、本モデルで発生するリミットサイクル振動は栄養塩流入量の限られた範囲 ($0.495 < i_n < 1.247$) に限定され、さらに流入量が増加すると、システムは安定な平衡状態への収束に回帰する。栄養塩流入量の増加が環境収容力の増加と等価であることを考えれば、本章の最小 NP モデルにおいて、富栄養化は逆説をもたらさないと結論することができるだろう。

3-5-3. 分布パターンの時間変化

図 3-6 は植物プランクトン空間分布の時間変化を表している。(b)に見られるように、渦巻き構造を有する典型的な patchiness の形成は遅くとも 135 単位時間(実時間で 270 日)までに完了する。こうした patchiness パターンの特徴は潮流による引き伸ばしと渦流による攪拌が重なった効果によって生じると考えられる。パターンは決して初期条件によって誘発されたものではないという点は強調される必要がある。初期条件はいかなる方向にも対称性を持たないという条件だけで選ばれており、(3-10)-(3-11)式はこうした条件を満たし、かつ周期的境界条件とも符合する最も単純な分布であると考えられる。

植物プランクトン分布の時間変化に見られる特徴はその周期性である。(b)と(f)の2つの図から明らかのように、類似したパターンが周期的に繰り返して再現し、決して均一分布に減衰することはない。その周期は約 45 単位時間(実時間で 90 日)で、この値はリミットサイクル振動の周期に一致すると考えられる。ただし、これは本章のシミュレーションが静的な速度場(図 3-2)のもとで行われているからであって、ランダムに変化する動的な速度場を採用するならば、こうした周期性は現れないと思われる。

3-5-4. 分布パターンの栄養塩流入率に対する依存性

富栄養化レベルと植物プランクトン空間分布との相関は反応・対流・拡散方程式(3-7)-(3-9)において栄養塩の流入率 i_n を変化させることによって調べることができる。図 3-7 は異なる i_n の値に対する時刻 $t=180$ における分布パターンを表している。 $i_n=0.2$ のとき、植物プランクトンの全面的な消滅を反映して、いかなるパターンも現れない(図 3-7 (a))。他方、 $i_n=1.6$ のとき、「水の華」の大規模発生に対応して、大量の植物プランクトンが全面を覆いつくす(図 3-7 (f))。これら2つの極端なケースは常微分方程式系の平均値モデルからも容易に推察される。

より興味深いのはシステムがリミットサイクル振動を示す領域である。たとえば、 $i_n=0.5$ と 0.7 の場合はフィラメント状のパターンが現れるが(図 3-7 (b), (c))、これらのパターンは局所的に集中し、かつ細長く引き伸ばされた構造に特徴がある。一方、 $i_n=0.9$ の場合には典型的な

patchiness と思われるパターンが見られ、引き伸ばされて湾曲したパターンが領域全面に広がっている(図 3-7 (d)). この種の patchiness パターンは i_n の増加とともに次第にぼやけていき(図 3-7 (e)), ついには一様な均一分布に至る(図 3-7 (f)).

植物プランクトンの発生は栄養塩の流入だけでなく、動物プランクトンの捕食によってもコントロールされる。この場合、動物プランクトンの植物プランクトンに対する最大捕食率 f_p が制御パラメータになり、 f_p の減少は i_n の増加に相当する。結果は示されていないが、図 3-7 と同様な分布パターンの遷移系列を認めることができる。すなわち、 f_p の減少につれて、分布パターンはパターンなしからフィラメント状パターン、patchiness パターン、そして均一分布へと変化する。

Rietkerk et al. (2004)によれば、乾燥地域の生態系において、水や栄養分のような希少資源の利用可能な量を予測する植生パターンの遷移系列が存在する。そこでの植生パターンは資源の減少にともなって、均一被覆の状態(homogeneous cover)から溝が穿たれたような分布(gap)、迷路状分布(labyrinth)または帯状分布(stripe)、点状分布(spot)、そして完全な裸地へと変化する。本章でのシミュレーションもプランクトンの分布に関して同様な遷移系列が存在することを示している。すなわち、栄養塩の減少にともなって、プランクトンの分布状況は均一被覆、patchiness パターン、フィラメント状パターン、完全な消滅の順に変化する。このような結果はプランクトンの分布パターンが水圏生態系における富栄養化レベルの指標になり得ることを示唆している。

3-5-5. 分布パターンの拡散係数に対する依存性

図 3-8 は植物プランクトン濃度 p の分布パターンが拡散係数 d に依存する様子を調べている。(3-7)-(3-9)のような無次元化された数理モデルの場合、拡散による速度は拡散係数の平方根によって見積もられるが、それによれば、それぞれの場合の速度は(a) $\sqrt{d}=1.0$, (b) $\sqrt{d}=0.5$, (c) $\sqrt{d}=0.2$ となる。一方で本章のすべてのシミュレーションを通して、潮流攪拌速度の最大値は一定 $v_{\max}=0.3$ に保たれる。したがって、図 3-8 (a)と(b)は分子運動論的な拡散が支配的な場合($\sqrt{d} > v_{\max}$)、図 3-8 (c)は潮流攪拌などの対流による拡散が支配的な場合($\sqrt{d} < v_{\max}$)であると考えることができる。

特に図 3-8 の(a)と(c)を比較すると、2つの図はそれぞれ湖における patchiness (図 3-1 (a))と海洋における patchiness (図 3-1 (b), (c))を再現しているように見える。海洋プランクトンの patchiness パターンに特徴的な引き伸ばされて湾曲した構造は図 3-8 (a)ではなく、明らかに図 3-8 (c)において再現されており、このことは海洋生態系における patchiness の形成には潮流の運搬による混合や攪拌、すなわち対流による拡散が本質的な役割を果たすことを証明している。

水面における植物プランクトンの分布は主に分子運動論的な拡散と対流による拡散のどちらかによって決定されると考えられる。湖沼から海洋へと水域の規模が拡大するにつれて、対流による拡散の寄与がより大きくなる。その結果、運搬による混合や攪拌が海洋におけるプランクトン patchiness 生成の主な要因になる。それと対照的に小規模、中規模の淡水湖の水面は比較的、穏やかであり、植物プランクトンの分布は原則的に分子運動論的な拡散によって支配される。分子運動論的な拡散が優勢になると、植物プランクトンの分布パターンは次第に輪郭がぼやけてくると考えられる。

3-5-6. 拡散係数の評価

最後に現実世界の有次元の数値を用いて、本モデルから得られる拡散係数の値を評価しておこう。対流による拡散が支配的な場合、つまり海洋における拡散係数の値 D は次式によって見積もられると考えられる。

$$D = \mu L_D^2. \quad (3-13)$$

およその近似として、正方形領域のサイズを $200 \times 200 \text{ km}^2$ 、植物プランクトンの最大成長率 μ を 0.5 day^{-1} 、そして拡散の固有スケール L_D が最大渦流速度 v_{\max} で与えられると仮定する。すると $L_D = 0.3 \text{ km}$ となり、拡散係数 D は $0.045 \text{ km}^2/\text{day}$ 、すなわち約 $5 \times 10^3 \text{ cm}^2/\text{sec}$ と見積もられる。この値は Okubo (1971) がまとめた実測データ ($5 \times 10^2 \sim 2 \times 10^6 \text{ cm}^2/\text{sec}$) の範囲に含まれる。

3-6. 第3章のまとめ

- 1) 最小 NP モデルに拡散項、対流項を付加した反応・対流・拡散方程式は富栄養化の逆説を回避しながら、水圏生態系における植物プランクトン patchiness の特徴的なパターン形成を再現することができる。
- 2) このモデルによる時空間シミュレーションは栄養塩流入量の増加にともなう特徴的な空間パターンの遷移系列を示す。すなわち、植物プランクトンの空間分布はパターンなし(植物プランクトンの完全消滅)からフィラメント状パターン、patchiness パターンを経て、均一分布へと移行していく。こうしたシミュレーション結果は水圏生態系における富栄養化レベルが植物プランクトンの可視的な分布パターンによって推定され得ることを示唆している。
- 3) 水面における植物プランクトンの空間分布は対流、拡散、生物学的相互作用などの効果の組み合わせによって決定される。現実の世界には2種類の拡散が存在する。位置に関する2次の偏導関数によって表される分子運動論的な拡散と1次の偏導関数によって表される対流による拡散である。現実の自然環境において、栄養塩や植物プランクトンはこれら2つの方法で拡散する。湖沼生態系においては第1の分子運動論的な拡散効果が分布パターンを決定する主要な要因になる。一方、内海や外海などの広大な海洋生態系では潮流、渦流などの物理的要因による運搬の効果、すなわち対流による第2の拡散がより重要な役割を果たす。

3-7. 第3章の補遺

3-7-1. 分岐図の描き方

本章の最小 NP モデル(3-5)-(3-6)は第2章のモデルをより単純化したもので、その分岐図には ND, PD という2本の分枝がT字型に接続して存在する。分岐図を描くための栄養塩流入率 i_n を含む n と p に関する連立方程式は次の通りである。

$$i_n - a \frac{n}{1+n} p - m_n n = 0, \quad (3-14)$$

$$\frac{n}{1+n} p - f_p \frac{p}{1+p} = 0. \quad (3-15)$$

まず(3-15)式から、直ちに $p=0$ は1つの解であることが分かる。これと(3-14)式から、

$$n = \frac{i_n}{m_n}, \quad p = 0, \quad (3-16)$$

これは分岐図の ND 分枝を表している。

もう1本の PD 分枝を描くために、まず(3-15)式を p で割った

$$\frac{n}{1+n} - \frac{f_p}{1+p} = 0, \quad (3-17)$$

を p について解く.

$$p = \frac{f_p(n+1)}{n} - 1, \quad (3-18)$$

そして, これを(3-14)式に代入すると,

$$i_n = a \frac{n(f_p - 1) + f_p}{1+n} + m_n n, \quad (3-19)$$

を得る. これと(3-18)式により, PD 分枝の方も描くことができる.

3-7-2. 固定点の求め方

第2章のソース項がある場合と比べると, この章の最小 NP モデルでははるかに簡単に固定点を求めることができる. まず $p=0$ が1つの解であることは明らかなので, それより ND 分枝上の固定点 F_0 は

$$F_0 \left(\frac{i}{m}, 0 \right), \quad (3-20)$$

であることが分かる. 残り2つの固定点 F_1, F_2 は n に関する2次方程式

$$n^2 + \frac{af_p - i_n - a + m_n}{m_n} n + \frac{af_p - i_n}{m_n} = 0, \quad (3-21)$$

および

$$p = \frac{f_p}{n} + f_p - 1, \quad (3-22)$$

から求めることができる.

3-7-3. 固有値の求め方

固有値は第2章のモデルで $m_p=0$ と置けば, 同様に求めることができる. 結果だけを記すと, 固有値方程式は

$$\begin{vmatrix} -\frac{ap}{(1+n)^2} - m_n - \lambda & -\frac{an}{1+n} \\ \frac{p}{(1+n)^2} & \frac{n}{1+n} - \frac{f_p}{(1+p)^2} - \lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (3-23)$$

となる.

第3章の引用文献

- Abraham ER (1998) The generation of plankton patchiness by turbulent stirring. *Nature* 391:577-580
- Dyke PPG, Robertson T (1985) The simulation of offshore turbulent dispersion using seeded eddies. *Appl Math Model* 9:429-433
- Holling CS (1973) Resilience and stability of ecological systems. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 4:1-23
- Martin AP (2003) Phytoplankton patchiness: the role of lateral stirring and mixing. *Prog Oceanogr* 57:125-174
- Medvinsky AB, Petrovskii SV, Tikhonov DA, Tikhonova IA, Ivanitsky GR, Venturino E, Malchow H (2001) Biological factors underlying regularity and chaos in aquatic ecosystems: simple models of

- complex dynamics. *J Biosci* 26:77-108
- Medvinsky AB, Petrovskii SV, Tikhonova IA, Malchow H, Li B-L (2002) Spatiotemporal complexity of plankton and fish dynamics. *SIAM Rev* 44:311-370
- Neufeld Z, Haynes PH, Garçon V, Sudre J (2002) Ocean fertilization experiments may initiate a large scale phytoplankton bloom. *Geophys Res Lett* 29:10.1029/2001GL013677
- Okubo A (1971) Oceanic diffusion diagram. *Deep-Sea Res* 18:789-802
- Petrovskii SV, Malchow H (1999) A minimal model of pattern formation in a prey-predator system. *Math Comput Model* 29:49-63
- Rietkerk M, Boerlijst MC, van Langevelde F, HilleRisLambers R, van de Koppel J, Kumar L, Prins HHT, de Roos AM (2002) Self-organization of vegetation in arid ecosystems. *Am Nat* 160:524-530
- Rietkerk M, Dekker SC, de Ruiter PC, van de Koppel J (2004) Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. *Science* 305:1926-1929
- Rosenzweig ML (1971) Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystem in ecological time. *Science* 171:385-387
- Scheffer M (1991) Fish and nutrients interplay determines algal biomass: a minimal model. *Oikos* 62:271-282
- Scheffer M (1998) *Ecology of shallow lakes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht
- Sigee DC (2005) *Freshwater Microbiology*. John Wiley & Sons Ltd, West Sussex
- Turing AM (1952) On the chemical basis of morphogenesis. *Phil Trans R Soc B* 237:37-72
- Tzella A, Haynes PH (2007) Small-scale spatial structure in plankton distributions. *Biogeosci* 4:173-179
- von Hardenberg J, Meron E, Shachak M, Zarmi Y (2001) Diversity of vegetation patterns and desertification. *Phys Rev Lett* 87:198101

第4章 藍藻類の年周期異常発生と日周期垂直上下運動

第4章の概要 藍藻類の異常発生は異なる時間周期を持つ2つの現象によって特徴づけられる。1つは初夏の発生と秋季の終息という1年周期の現象、もう1つは昼間の下降と夜間の上昇という1日周期の垂直上下運動である。本章では栄養塩と藍藻類からなる第2章の最小NPモデルを、水深を考慮した1次元の反応・対流・拡散方程式に拡張し、2つの現象を単一のモデルによって説明する。このモデルでは栄養塩濃度と藍藻類生物量の時間変化は次の5つの因子によって制御される。(i) 光強度の年周期変動、(ii) 光強度の日周期変動、(iii) 水温の年周期変動、(iv) 水柱内の温度成層(thermal stratification)、(v) 浮力制御メカニズム。藍藻類生物量の季節変動は主に(i)、(iii)、(iv)の3つの因子によってコントロールされる。これらの中で光強度と水温の年変動は藍藻類の最大成長率に直接影響を与え、さらに後者は夏季における温度躍層(thermocline)の形成にも関与する。温度躍層は垂直方向の拡散を減少させ、栄養塩と藍藻類個体群の表水層、深水層間での混合を妨げる。他方、残りの2つの因子(ii)と(v)は水柱内で藍藻類の日周期垂直運動を引き起こす。このとき、垂直上下運動の鍵となるメカニズムが空胞(gas-vesicle)の合成と錘(ballast)の形成による浮力コントロールで、これにより水柱内での上昇と下降の速やかな逆転が可能になる。本章のモデルにおいて、これら5つの項目に起因するメカニズムが1次元の反応・対流・拡散方程式に組み込まれている。

4.1. はじめに

ミクロキスティス(*Microcystis*)に代表される藍藻類は地球上の様々な湖沼生態系において見出すことができる。このことが示すように藍藻類は最も繁殖に成功した生物に属すると言うことができる。実際、この生物種は進化の歴史の中で様々な適応メカニズムを発展させてきた。具体的に単体とコロニー状またはフィラメント状群体間の表現型可塑性(phenotypic plasticity)(Yang et al. 2006)、microcystin や anatoxin などの毒素生成(Watanabe et al. 1996)、空胞(vesicle)による浮きと炭水化物などの錘(ballast)によってコントロールされる垂直上下運動(Reynolds et al. 1987; Walsby 1994)などを挙げることができる。これらの適応メカニズムによって、藍藻類は極限の環境条件にも生息できるようになり、その結果、淡水湖から海水が混じった汽水域まで、様々な水圏を支配するようになったと考えられる。本章では光強度や水温などの外的因子と浮きによるコントロールメカニズムなどの内的因子をともに考慮しながら、藍藻類が示す垂直上下運動のシミュレーションを行う。

Sigee (2005)によれば、ミクロキスティスのようなコロニー状藍藻類の年間ライフサイクルは以下のようなものである。これらの藍藻類は不活性(vegetative)なコロニーの状態越冬し、その状態のまま、初夏になるまで水底の堆積物の中で過ごす。その後、日照量の増加に反応して、いくつかのコロニーは水柱内に上昇し始める。このとき水底のコロニー状細胞が首尾よく水柱に移動するためには、それ以前の段階で水が澄んでいて、湖底にまで光が届いているという条件が必要になる。これによって空胞の合成が活性化すると考えられるからである。それ以外に水温の上昇も休眠(dormant)細胞を活性化するきっかけになると考えられる。

藍藻類の水柱への移動は夏季の異常発生をもたらすが、ここで重要な役割を果たすのが日周

第4章 藍藻類の年周期異常発生と日周期垂直上下運動

期の垂直上下運動である。藍藻類のような光合成を利用する微小生物にとって、日光が豊富な表面付近の水層に留まることは必要不可欠な生存条件である(Reynolds et al. 1987)。しかし、これらの生物の生存は光だけでなく栄養塩にも依存し、その栄養塩は光の豊富な表水層では逆に枯渇する傾向にある。したがって、十分な栄養塩を得るためには、表水層からそれが比較的、豊富な中水層または深水層にまで下降する必要がある。藍藻類の浮きを使った垂直運動の能力はこのように表水層、深水層の双方にアクセスするために獲得されたと考えることができる(Brookes and Ganf 2001; Sigeo 2005)。

藍藻類の浮きによる垂直運動をコントロールするのは水柱内を交互に浮き沈みするメカニズムである。これらの上下運動は細胞内の気体に満たされた空間、すなわち空胞を使うことによって成し遂げられる。藍藻類などの日周期垂直運動に関する報告は数多くあり、それらは夜間の上昇と昼間の下降という一般的傾向を示している(Ibelings et al. 1991; Sigeo 2005)。したがって、浮きによるコントロールのプロセスは1日以内での応答が可能ないように光強度の変動に対して敏感でなければならない。

浮きによるコントロールメカニズムには2つの説明が考えられる。1つは空胞の量的コントロールに、もう1つは空胞外のプロセスに帰せられる(Reynolds et al. 1987)。前者の説明によれば、上昇と下降は空胞の合成と膨圧による破壊によって引き起こされる。しかし、この過程は空胞の合成に1日以上かかることを考えると現実性に乏しい。空胞の合成は数日から数週間のタイムスケールで生起する現象なので、日周期運動を起こすにはスピードが遅すぎるからである(Reynolds et al. 1987; Brookes et al. 2000; Brookes and Ganf 2001)。さらに空胞は強度があり過ぎて、通常の膨圧では崩壊しないという報告もある(Walsby 1994)。これらの事情を考慮すると、藍藻類の垂直上下運動において、空胞外で作動する後者のプロセスのほうが起きている可能性が高い。空胞は細胞内のより質量の大きい含有物の重さを相殺し、その結果、垂直運動が可能になるのである。

藍藻類が行なう垂直上下運動のメカニズムは以下の通りである。光の豊富な表水層に長時間留まると炭素固定が促進され、炭水化物のような光合成生成物が過剰に蓄積する。これらの炭水化物はグリコーゲンの形で細胞内に蓄えられ、錘として機能するようになる。その結果、藍藻類の細胞は重くなり、下方へ沈み始める。対照的にグリコーゲンの減少は藍藻類の浮力を増大させ、次の光合成過程のために光の豊富な表水層に戻ることを可能にする。このような錘による浮力コントロールは数時間以内に完了することが知られている(Reynolds et al. 1987)。つまり、この方法により、上昇と下降の短時間における調整と逆転が可能になると考えられる(Ibelings et al. 1991)。

夏季の異常発生が終わり、秋季になるとコロニー状藍藻類は水底に沈み、そこで翌年の初夏まで生育し得る状態を保ちながら休眠する。以上がコロニー状藍藻類において観察される生活スタイルの季節変化である。水柱には限られた期間だけ存在し、年間の大半は水底の堆積物中において休眠状態で過ごすというのがこれらの藍藻類の生活スタイルに見られる特徴である(Sigeo 2005)。

これまでの藻類異常発生の理論研究は2つの異なるグループに分類されるように思える。第1のグループは植物プランクトン生物量の季節変動に焦点を当てる。たとえば、PROTECHはReynolds et al. (2001)によって提案された数理モデルで、湖または貯水池において、浮力コントロールを行わない珪藻類(diatom)とそれを行なう藍藻類を含み、最大8種までの植物プランクトンの年間個体数変動をシミュレーションすることができる。このモデルは春季の珪藻類異常発生と夏季の藍藻類異常発生をともに再現することに成功している。

近年, Hense and Beckmann (2006)によって提案された6成分モデルでは, 藍藻類が経過する不活性細胞, 異質細胞(heterocyst), 休眠細胞(akinetes), 活性細胞という4つの生活段階の年間推移がシミュレーションされている. 彼らの数理モデルは窒素, 藍藻類, 非浮上性の植物プランクトン, 廃棄物などの年変動を記述し, PROTECH 同様, 非浮上性の植物プランクトンおよび藍藻類による春季と夏季の2つの典型的な異常発生現象を的確に再現している.

一方, 第2のグループは浮力コントロールのメカニズムに焦点を当てながら, 藍藻類による日周期垂直運動のモデル化を目指している. たとえば, Belov and Giles (1997)も藍藻類の日周期個体群動態を研究対象としたが, 外的環境を静かで栄養塩に満ちた等温の水柱とするような単純化された条件を課している. その結果, 彼らのモデルでは光強度に対する細胞密度の応答などが詳しく考察される一方で, 光が唯一の外的制限因子であるとするような単純化も行なわれており, 実際の自然環境を必ずしも反映していない. 彼らの研究のユニークな結論の1つは, 藍藻類は1日に2回, 夜明けと夕刻に浮力が最大になるというものである. 浮力メカニズムのモデル化については, 他に Visser et al (1997), Wallace and Hamilton (2000), Howard (2001)などの研究がある.

これら先行する両グループの研究は藍藻類個体数の年変動または日変動のどちらかのみ着目し, 2種類の周期的変動現象を包括的に扱うモデルは未だに提案されていない. したがって, 藍藻類の年変動, 日変動をともに再現するという点において, 本章のモデルは独自性があると言える. 特に本研究の最大の特徴は錘の形成と減少の効果を統合した錘因子(ballast factor)の導入で, それにより日周期の垂直上下運動を正確に再現することに成功している.

この節の最後に, 藍藻類の垂直分布を扱ったユニークな研究として, Yoshiyama and Nakajima (2002)による論文を挙げておく. 彼らは温度躍層(thermocline)を境に完全混合層と不完全混合層に2層分離した湖沼生態系に反応・対流・拡散方程式を適用し, 次の2つのことを明らかにした. すなわち, 水柱内の植物プランクトン分布における双安定性の存在, および表面最大パターン(surface-maximum pattern)と表面下最大パターン(subsurface-maximum pattern)との間での急激な遷移現象(catastrophic transition)の可能性である. ただし, 彼らの論文では特に浮力メカニズムは考慮されず, 一定値の沈降速度を仮定している.

4-2. 第4章の目的

本章の目的は次の2点にまとめることができる.

- 1) 藍藻類の個体群動態における周期の異なる2つの現象, すなわち年周期の異常発生と消滅, および日周期の垂直運動を単一のモデルを用いて描写する.
- 2) 特に日周期垂直運動の鍵となる浮力コントロールのメカニズムを的確にモデル化する.

なお, 本章の数理モデルは相模湖と津久井湖のデータを解析するために, 後ほど第8章において, 再び利用される予定である.

4-3. 数理モデル

本章の年周期・日周期垂直運動モデルでは栄養塩濃度と藍藻類生物量を独立変数として採用し, 浮力によるコントロールメカニズムが反応・対流・拡散方程式に組み込まれる. モデルを単純化するために水平方向の分布は均一であると仮定され, その結果, 2つの成分, 栄養塩濃度と藍藻類生物量は時間および深さの関数として表される. 1年を365日とし, すべてのシミュレーションは1月1日の午前0時にスタートする.

4-3-1. 水柱

本章の垂直運動モデルでは、藍藻類は水底の沈殿物の中で冬を越した後、初夏になって水面に浮上し、盛夏に「水の華」現象を引き起こすと想定されている。たとえば、水深 30 m の湖 Rostherne Mere (イギリス)では、越冬したミクロキスティス群体が夏になると表水層に浮上することが知られている(Reynolds and Rogers 1976)。一方で Tsujimura et al. (2000)は日本最大の湖、琵琶湖の北盆において、水深 70 m と 90 m の地点に生息するミクロキスティス群体は水圧によって細胞内のガス空胞が破壊されているために水柱内に戻ることができないと報告している。そして、彼らは同じ琵琶湖の北盆において、水柱内に帰還するミクロキスティスは水深 35 m より浅いところで生息するものに限られると指摘している(Tsujimura et al. 2000)。以上の報告を考慮するならば、本モデルの水深は 30 m もしくは 35 m より浅くする必要がある。

さらに本モデルは水柱内での温度成層、すなわち中水層における温度階層の存在も仮定している。Sigeo (2005)によれば、先ほどの Rostherne Mere において、6 m から 10 m の水深に温度階層が存在する。以上のような観測を総合して、本モデルでは水柱の深さ z_B を 20 m、温度階層の位置 z_T を水面下 8 m に設定する。

4-3-2. 光強度

光強度はシステムの挙動を規定する最も重要な外的因子の 1 つである。まず、本モデルは入射光強度の周期的な年変動、日変動を前提としている。ある日の正午における水面での光強度(これはその日の光強度の最大値でもある)を I_S とすると、その時間変化は次式によって表される。

$$I_S(t) = -\frac{1}{2} \left\{ (I_{S\max} + I_{S\min}) \cos 2\pi t + (I_{S\max} - I_{S\min}) \cos \frac{2\pi(t-t_0)}{365} \right\}. \quad (4-1)$$

水面における入射光強度 I_S は 1 月 1 日から計測される日単位の時間 t の関数である。定数 $I_{S\max}$ と $I_{S\min}$ は夏至および冬至の正午における水面での光強度を表す。また定数 t_0 は 1 月 1 日と冬至との間の日数差である。

さらに光強度の垂直分布 I は次のように記述される。

$$I(t, z) = \begin{cases} I_S(t) \exp\left(-\alpha_W z - \alpha_P \int_0^z P dz'\right) & (I_S \geq 0), \\ 0 & (I_S < 0). \end{cases} \quad (4-2)$$

I は時間 t と深さ z の関数で、変数 z は水面から測定された水柱内の深さを表す。2 つの定数 α_W と α_P はそれぞれ水と藍藻類による光の吸収係数である。藍藻類以外の植物プランクトンによる光の吸収は一定であると仮定し、その効果は α_W の項に含まれるとする。光強度は水と藍藻類、双方の吸収によって水深が増すほど減衰する。水柱内での光強度は夜間には 0 に落ち込む。図 4-1 (a)に水面における正午の光強度 I_S の年変動を示す。

4-3-3. 水温

システムをコントロールするもう 1 つの重要な外的因子は水温で、これは藍藻類の最大成長率に直接影響を及ぼす(Bowie et al. 1985)。そこで水面における水温の周期的な年変動が本モデルのもう 1 つの前提になる。しかし、水柱内における水温の季節変動は深さに依存する。たとえば、Rostherne Mere において、水面の水温は年間で約 5°C から 20°C の範囲で変化するが、水深 20 m の地点では約 5°C から 10°C の範囲でしか変化しない(Reynolds and Rogers 1976)。そして、12 月から翌 3 月までの冬季には湖のほぼ全域で、水深によらず、水温はほぼ一定になる(Reynolds

and Rogers 1976).

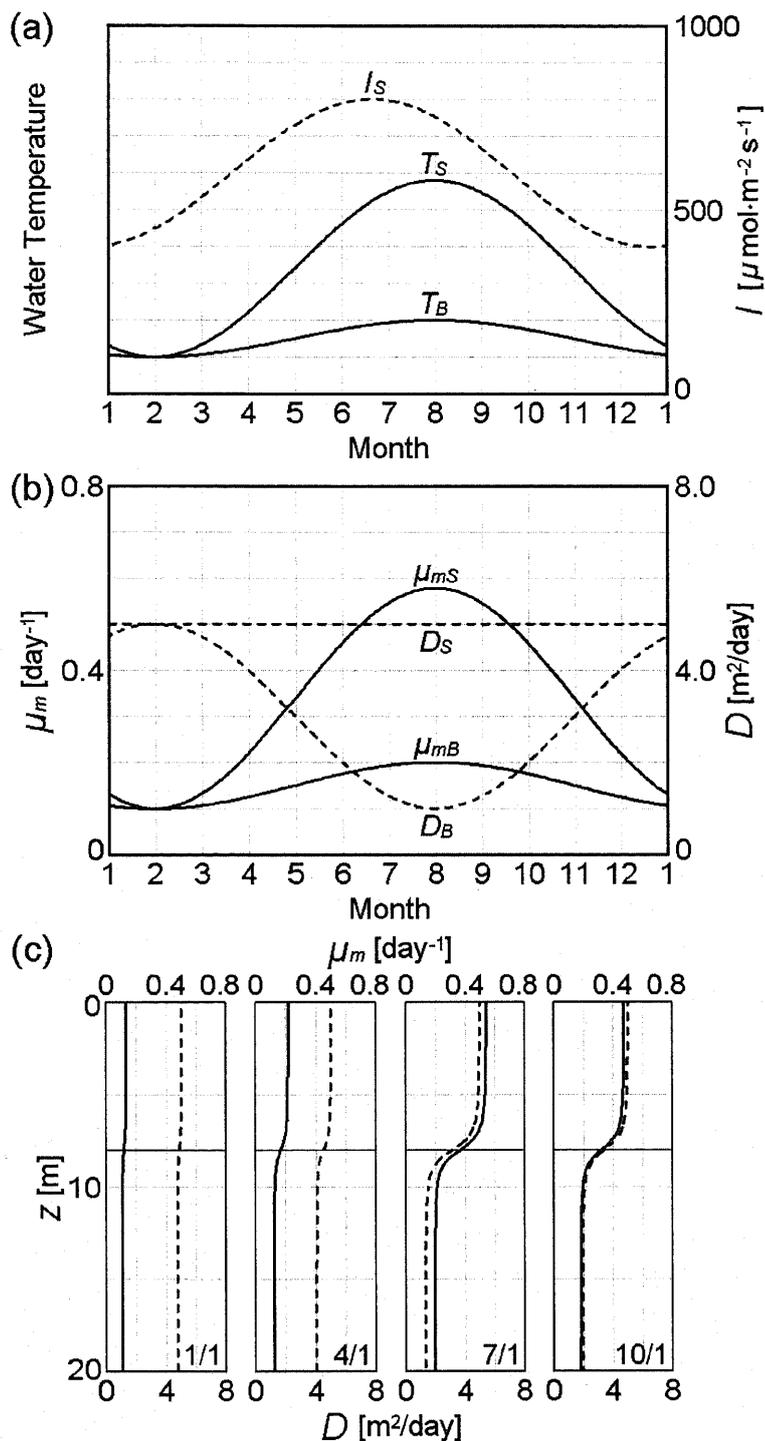


図4-1. 数理モデル(4-1)-(4-18)における (a) 水面水温(実線, T_s), 水底水温(実線, T_B), 水面光強度(破線, I_s)の年変動. I は光強度を表す. 温度の単位は任意. (b) 水面(実線, μ_{mS}), 水底(実線, μ_{mB})における藍藻類最大成長率, および水面(破線, D_S), 水底(破線, D_B)における拡散係数の年変動. μ_m は藍藻類最大成長率, D は拡散係数を表す. (c) 最大成長率(実線)および拡散係数(破線)垂直分布の年変動. z は水深を表す. $z=8$ mに引かれた直線は温度躍層(thermocline)の位置を示す.

水温の垂直分布や時間変化は風や対流による混合などの影響を受ける。特に夏季には水面での温度上昇と水底での水の停滞による影響が重なり、中水域に温度躍層と呼ばれる急峻な温度勾配が生じる(Reynolds et al. 2001)。温度躍層は水柱内での物質の循環を妨げ、その垂直分布に大きな影響を与える。一方で Rostherne Mere のような水が年に1回循環する(monomictic)湖では、冬季は全面的な水の混合によって水温が湖全体でほぼ均一になると考えられる(Reynolds and Rogers 1976)。

そこで本モデルでは、水面と水底での水温はともに年間を通して変化するが、水面のほうが水底よりも大きな幅で変化すると仮定する。そして、1年で最も寒い日をシミュレーション開始から30日後の1月31日に設定し、水面、水底での水温は1月31日に最低になり、そのとき2ヶ所の水温は一致すると仮定する。つまり、1月31日には湖全体の水温が均一になる。水面と水底での水温の年変化は模式的に図4-1(a)に示されている。ただし、温度の単位は任意である。

4-3-4. 最大成長率

最大成長率 μ_m と水温 T との相関は次式に従う。

$$\mu_m(T) = \mu_m(T_0) \exp\{\beta(T - T_0)\}. \quad (4-3)$$

ここで T_0 は参照温度を表し、 β は定数である(Bowie et al. 1985; Reynolds et al. 2001)。

本章の数理モデルにおいて、図4-1(a)で表される水温の年変動は大まかな近似であり、数式によって厳密に表現されているわけではない。そのことを考慮して、本モデルでは水面と水底における藍藻類最大成長率 μ_{mS} と μ_{mB} の年変動を時間 t の関数として、次式のように表すことにする。

$$\mu_{mS}(t) = \frac{1}{2} \left\{ (\mu_{mS \max} + \mu_{mS \min}) - (\mu_{mS \max} - \mu_{mS \min}) \cos \frac{2\pi(t - t_1)}{365} \right\}, \quad (4-4)$$

$$\mu_{mB}(t) = \frac{1}{2} \left\{ (\mu_{mB \max} + \mu_{mB \min}) - (\mu_{mB \max} - \mu_{mB \min}) \cos \frac{2\pi(t - t_1)}{365} \right\}. \quad (4-5)$$

4つの定数 $\mu_{mS \max}$, $\mu_{mS \min}$, $\mu_{mB \max}$, $\mu_{mB \min}$ はそれぞれ最も暑い日と最も寒い日の水面と水底における藍藻類最大成長率を表す。本モデルでは $\mu_{mS \min} = \mu_{mB \min}$ としているので、最も寒い日、すなわち1月31日には最大成長率は水柱内で一定の値となる。もう1つの定数 t_1 は1月1日と最も寒い日との間の日数差30日である。図4-1(b)に水面と水底における最大成長率 μ_{mS} と μ_{mB} の年変動を表す。

次に最大成長率の深さ z に対する依存性を考える。夏季の水温は水柱内で階層化され、温度躍層と呼ばれる急峻な温度勾配が水柱内の中間領域に形成される。温度躍層の水面下の位置と垂直方向の広がりをそれぞれ z_T と w_T によって表すと、最大成長率の垂直分布を以下のように数式化することができる。

$$\mu_m(t, z) = \mu_{mB}(t) + \{\mu_{mS}(t) - \mu_{mB}(t)\} \frac{1}{2} \left(1 - \frac{z - z_T}{\sqrt{w_T^2 + (z - z_T)^2}} \right). \quad (4-6)$$

最大成長率の垂直分布は図4-1(c)の実線によって示される。測定日は四季を代表して1月1日、4月1日、7月1日、10月1日としている。すでに述べたように水柱の深さは20mで、温度躍層は水面下8mのところにある。

4-3-5. 実成長率

実質的な成長率 μ は最大成長率 μ_m と関数 f の積として次のように表すことができる (Yoshiyama and Nakajima 2002; Huisman et al. 2006).

$$f(I(t, z), N(t, z)) = \min\left(\frac{I(t, z)}{I(t, z) + H_I}, \frac{N(t, z)}{N(t, z) + H_N}\right). \quad (4-7)$$

$$\mu(t, z) = \mu_m(t, z) f(I(t, z), N(t, z)). \quad (4-8)$$

関数 f は光強度 I と栄養塩濃度 N に関する2つの Monod 関数 (Holling II 型関数と同じ) のうち、小さいほうの値を与える。この関数は I と N についての単調な増加関数で、その値は0と1の間を動く。2つのパラメータ H_I と H_N はそれぞれ I と N に対する半飽和定数である。

以上のように実成長率は光強度 I と栄養塩濃度 N に関する2つの Monod 関数のうち、小さいほうの値によって規定される。したがって、それぞれの時間において、光強度と栄養塩濃度のどちらか一方が実成長率を決定することになる。夜間は暗闇になるために $I=0$ 、したがって、実成長率は0となる。

4-3-6. 拡散係数

温度躍層は藍藻類最大成長率の垂直分布に影響を与えるだけでなく、水柱内における垂直方向の拡散や混合を妨げる。垂直方向の拡散係数 D は水面での風による攪拌や温度躍層下での停滞などの影響により水深 z に依存する。水底における拡散係数 D_B は時間 t の関数として、以下のように記述される。

$$D_B(t) = \frac{1}{2} \left\{ (D_{B_{\max}} + D_{B_{\min}}) + (D_{B_{\max}} - D_{B_{\min}}) \cos \frac{2\pi(t-t_1)}{365} \right\}. \quad (4-9)$$

(4-9)式によれば、1月31日に D_B は最大値を示し、その値は $D_{B_{\max}}$ で表される。一方で半年後の最も暑い日に D_B は最小値 $D_{B_{\min}}$ になる。水面と水底における拡散係数 D_S と D_B の年変動は図4-1(b)に示されている。水面における垂直方向の拡散係数 D_S の値は年間を通して変わらない。

以上の結果から、拡散係数 D の水深依存性は次の式によって表される。

$$D(t, z) = D_B(t) + (D_S - D_B(t)) \frac{1}{2} \left(1 - \frac{z - z_T}{\sqrt{w_T^2 + (z - z_T)^2}} \right). \quad (4-10)$$

1月1日、4月1日、7月1日、10月1日における拡散係数の垂直分布は図4-1(c)の破線によって示される。

4-3-7. 空胞による浮力コントロールメカニズム

空胞による浮力コントロールメカニズムのモデル化は本モデルの最も重要な部分をなす。藍藻類の垂直速度と細胞密度を V , ρ_P とする。Stokes の法則によれば、 V は藍藻類の密度と水の密度 ρ_W との差に比例する。したがって、次のような V と ρ_P の間の関係式を導くことができる (Reynolds et al. 1987; Visser et al. 1997; Wallace and Hamilton 2000).

$$V(t, z) \propto \rho_P(t, z) - \rho_W. \quad (4-11)$$

さらに(4-11)式を時間で微分することにより、次の関係式が導かれる。

$$\frac{\partial}{\partial t} V(t, z) \propto \frac{\partial}{\partial t} \rho_P(t, z) \propto \mu(t, z). \quad (4-12)$$

ここで細胞密度の微分が実成長率 μ に比例すると仮定している。この仮定は栄養塩が十分に存

第4章 藍藻類の年周期異常発生と日周期垂直上下運動

在し、かつ等温という条件では細胞密度の増加率は光強度に関する Monod 関数によって決定されるという先行研究に基づいている(Kromkamp and Walsby 1990; Visser et al. 1997; Wallace and Hamilton 2000). 本モデルの条件は栄養塩が豊富でも等温でもないが、実成長率が(4-7)式と(4-8)式によって表されることを考えれば、(4-12)式は上記の先行研究の自然な拡張と行うことができる。

4-3-8. 鍾因子

藍藻類の浮力は炭水化物の蓄積と鍾の形成により細胞密度 ρ_P 、すなわち個々の細胞における体積と重量の比が変化することによってコントロールされる。ここで新たに鍾因子 F を導入し、それを実成長率 μ の積分によって次のように定義する。

$$F(t, z) = \int_0^t \mu(t-\tau, z) e^{-r\tau} d\tau = \int_0^t \mu_m(t-\tau, z) [f(I(t-\tau, z), N(t-\tau, z))] e^{-r\tau} d\tau. \quad (4-13)$$

鍾因子 F は藍藻類がその時点までに吸収した光と栄養塩の量に依存し、それらの影響は時間経過とともに指数関数的に減衰すると仮定する。これは過去の事象が次第に消滅するという一般的傾向をモデル化している。したがって、過去の光と栄養塩吸収活動の実質的な寄与は実成長率 μ に指数関数的な減衰因子 $\exp(-r\tau)$ を掛けた積によって表されることになる。ここで r は減衰時間の逆数、 τ は時間を表す積分変数である。

結局、浮力コントロールメカニズムを表現する次の式に到達する。

$$V(t, z) = V_m \times \{F(t, z) - F_0\}. \quad (4-14)$$

このとき定数 V_m は垂直運動に関する速度パラメータ、もう1つの定数 F_0 は均衡浮力、すなわち上昇と下降が釣り合った状態における鍾因子の値を表す。浮力均衡時の鍾因子 F_0 はシステムの挙動を決定する重要なパラメータである。 $F=F_0$ の場合、藍藻類は水柱内を移動せず、宙吊り状態になる。そして、鍾因子 F が F_0 より小さい場合 ($F < F_0$) は藍藻類の上昇を、逆に F_0 より大きい場合 ($F > F_0$) は下降を引き起こす。

4-3-9. 反応・対流・拡散方程式

これまでの経過をまとめると、最終的にシステムの時空間的な挙動は次の偏微分方程式によって表されることになる(Yoshiyama and Nakajima 2002; Fennel and Boss 2003; Huisman et al. 2006).

$$\frac{\partial N}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(D \frac{\partial N}{\partial z} \right) + I_N - a\mu P - m_N N, \quad (4-15)$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(D \frac{\partial P}{\partial z} \right) - \frac{\partial}{\partial z} (VP) + \mu P - f_P \frac{P}{H_P + P}. \quad (4-16)$$

2つの独立変数 N と P は栄養塩濃度と植物プランクトン生物量を表す。また時間 t と水深 z に依存する2つの変数 D と V はそれぞれ藍藻類の垂直方向拡散係数および垂直速度である。定数に関して、 I_N は栄養塩の流入率、 a は藍藻類体内の栄養塩含有率、 m_N は栄養塩のシステムからの除去率、 f_P は動物プランクトンによる藍藻類の最大捕食率、 H_P は藍藻類生物量に対する半飽和定数である。反応項の部分は最小 NP モデルをそのまま用いているが、第3章の patchiness モデルと同様、単純化のために藍藻類の外部からの流入項と自然死亡による減少項は取り除かれ、それらの効果は残り2つの項に含まれると仮定している。

μ の値が時間周期的に変化するので、これは強制振動系である。このシステムは光強度、水温という2つの外的因子によって揺さぶられるが、特に光強度の振動は2重の周波数で日周期、

年周期に作用するという特徴を有する。

表 4-1. 数理モデル(4-1)-(4-18)のパラメータ.

パラメータ	意味	値	単位	参照値
I_{Smax}	夏至の正午における水面光強度	800	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	600 ^{b)}
I_{Smin}	冬至の正午における水面光強度	400		
d_0	1月1日と冬至との間の日数差	-10	day	d)
α_W	水による光の吸収係数	0.23	m^{-1}	0.2 ^{b)}
α_{Pcell}	藍藻類による光の吸収係数(1細胞当り)	2.4×10^{-12}	m^2/cell	3.4×10^{-12} c)
m_{cell}	藍藻類の乾燥重量(1細胞当り)	40.0×10^{-12}	g/cell	表 2-1
α_P	藍藻類による光の吸収係数(1g 当り)	0.06	m^2/g	$=\alpha_{Pcell}/m_{cell}$
μ_{mSmax}	最も暑い日の水面における藍藻類の最大成長率	0.58		
μ_{mSmin}	最も寒い日の水面における藍藻類の最大成長率	0.1	day^{-1}	表 2-1
μ_{mBmax}	最も暑い日の水底における藍藻類の最大成長率	0.2		
μ_{mBmin}	最も寒い日の水底における藍藻類の最大成長率	0.1		
d_1	1月1日と最も寒い日との間の日数差	30	day	d)
H_I	光強度に対する半飽和定数	20.0	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	20.0 ^{b)}
H_N	栄養塩濃度に対する半飽和定数	0.2	mmol/m^3	表 2-1
D_S	水面における垂直方向の拡散係数	5.0		
D_{Bmax}	最も寒い日の水底における垂直方向の拡散係数	5.0	m^2/day	4.32 ^{b)}
D_{Bmin}	最も暑い日の水底における垂直方向の拡散係数	1.0		
r	錘の減衰時間の逆数	3.0	day^{-1}	a)
V_m	藍藻類の垂直運動速度に関するスケール因子	250.0	m/day	a)
F_0	浮力均衡時の錘因子	0.1		d)
I_N	栄養塩の流入率	0.5	$\text{mmol}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{day}^{-1}$	d)
a_{cell}	藍藻類の栄養塩含有率(1細胞当り)	0.3×10^{-10}	mmol/cell	表 2-1
a	藍藻類の栄養塩含有率(1g 当り)	0.75	mmol/g	$=a_{cell}/m_{cell}$
m_N	栄養塩の除去率	0.05	day^{-1}	表 2-1
f_P	動物プランクトンによる藍藻類の最大捕食率	0.6	$\text{g}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{day}^{-1}$	表 2-1
H_P	藍藻類生物量に対する半飽和定数	4.0	g/m^3	表 2-1
N_B	水底における栄養塩濃度	40	mmol/m^3	40 ^{b)}
z_T	温度躍層の位置(水面下)	8	m	18 ^{b)}
w_T	温度躍層の幅	1	m	d)
z_B	水柱の深さ	20	m	50 ^{b)} , 18 ^{c)}

数理モデル(4-1)-(4-18)のシミュレーションは上記のパラメータ値を用いて実施された。これらの値は表 2-1 および次の研究を参考にして決定された。a) Reynolds et al. (1987), b) Yoshiyama and Nakajima (2002), c) Huisman et al. (2004), d) 本研究で独自に指定。藍藻類による光の吸収係数に関する c) の参照値はミクロキスティス(*Microcystis*) に関する値。光強度の参照値は平均値と見なした。 r と V_m の a) との関連については 4-5-3 節で考察される。

第4章 藍藻類の年周期異常発生と日周期垂直上下運動

4-3-10. パラメータ

本モデルで使われた各パラメータの意味と値を表 4-1 に記載する。多くのパラメータの値は先行研究から得ているが、本研究において独自に決定されたものもある。

いくつかのパラメータについて、補足的な説明を加えておこう。藍藻類 1 g 当りの吸収係数 α_P は $\alpha_{P_{cell}}/m_{cell}$ によって計算された。ここで $\alpha_{P_{cell}}$ と m_{cell} はそれぞれ藍藻類 1 細胞当りの吸収係数と乾燥重量を表す。藍藻類 1 g 当りの栄養塩含有率 a も a_{cell}/m_{cell} によって計算された。ここで a_{cell} は藍藻類 1 細胞当りの栄養塩含有率を表す。この計算方法はすでに第 2 章で用いられている。鍾による重力減衰時間の逆数 r と藍藻類の垂直運動速度に関するスケール因子 V_m については、後ほど 4-5-3 節で考察する。

4-3-11. 境界条件と初期条件

本シミュレーションでは水柱の表面($z=0$)と底面($z=z_B$)において、次の境界条件を設定する。

$$\frac{\partial N}{\partial z} = 0, \quad \frac{\partial P}{\partial z} = \frac{V_m}{D(t,0)} \{(F(t,0) - F_0)P\} \quad (z=0). \quad (4-17)$$

$$N = N_B, \quad \frac{\partial P}{\partial z} = 0 \quad (z = z_B). \quad (4-18)$$

ここで N_B は水底における栄養塩濃度を表し、この値は年間を通して変わらない。(4-17) 式および(4-18)式は zero-flux 境界条件に他ならない。

本章のコンピュータシミュレーションは以下の条件の下で行なわれた。1 次元の水柱は厚さ 0.2 m の 100 層に分けられ、時間間隔を $\Delta t=0.005$ として 4 次のルンゲ=クッタ法が適用された。シミュレーションの正確さを期すために、より細かい時間間隔のシミュレーションでも結果が変わらないことが確認された。

4.4. 結果

このシステムは初期条件に関わらず、次第に日周期が重なった定常的な年周期振動に落ち着く。ここで示されるシミュレーションはすべて 1 年間の過渡状態が経過した後の 2 年目の結果である。2 年目以降、システムは動的な定常状態に至ることが確かめられている。

4.4-1. 藍藻類生物量の年変動

図 4-2 は栄養塩濃度 N (破線)と藍藻類生物量 P (実線)の年変動を表している。両成分の値は 1 日ごとに時間平均され、かつ水深 0~2 m の層で空間的にも平均化されている。藍藻類生物量の突然の増加は 6 月に始まり、7 月の初旬にピークを迎える。ピークにおける P の最大値は 6.5 g/m^3 以上に達する。 P の値は 7 月には減少し始め、減少はその年の終わりまで続く。

一方、栄養塩濃度は 4 月ごろから減少し始め、6 月に入ると藍藻類の摂取によって急激な減少を示すようになる。そして、7 月の下旬に最小値を記録した後、藍藻類生物量の減少にともなって増加に転じ、その年の終わりまでにはほぼ値を回復する。

図 4-3 は藍藻類生物量 P の垂直分布の年変動である。藍藻類生物量の値として 1 日の平均値を用いている。6 月から 8 月にかけて、温度躍層より上の表層部、特に 0~5 m の層でアオコの大量発生が観測される。対照的に温度躍層より下の層では年間を通してアオコの量はそれほど多くない。

第 2 章で見積もったように、Takamura and Yasuno (1984)による非常に富栄養化した霞ヶ浦(日本)での観察に基づいて、本論文では水面に蓄積した藍藻類生物量が $1.0 \times 10^{11} \text{ cells/m}^3$ を越えた状

態を「水の華」状態と定義する。藍藻類1細胞当りの乾燥重量 m_{cell} が 40.0×10^{-12} g/cell (表2-1)であることを考慮すると、この値は 4.0 g/m^3 に相当する。図4-2の P の値から判断すると、本モデルでは「水の華」状態は6月中旬から8月上旬にかけての約2ヶ月間続くと言われている。

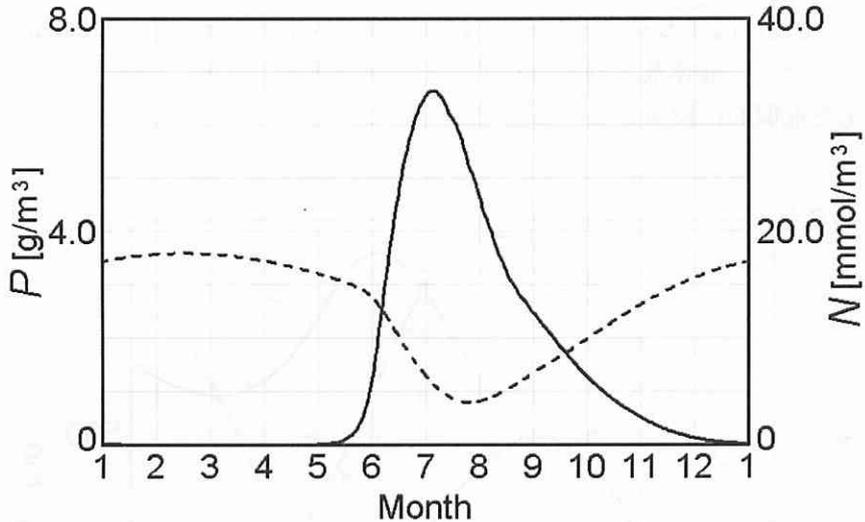


図4-2. 数理モデル(4-1)-(4-18)における栄養塩濃度(破線)と藍藻類生物量(実線)の年変動. P は藍藻類生物量, N は栄養塩濃度を表す. 両方の値は水深0~2 mの層で1日ごとに平均されている.

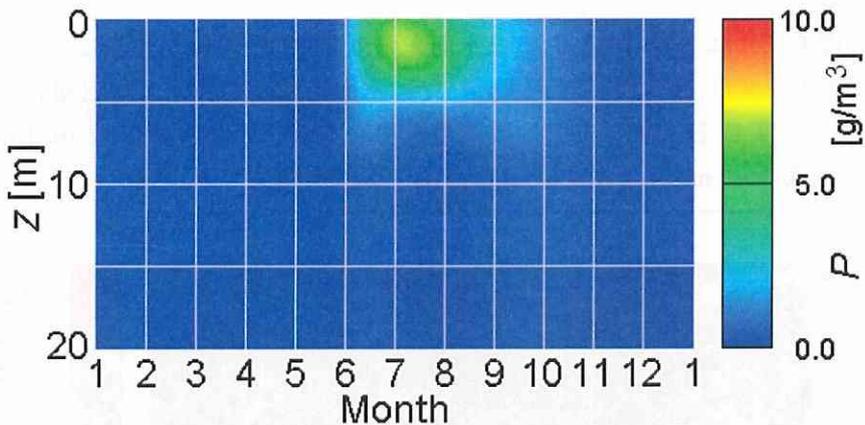


図4-3. 数理モデル(4-1)-(4-18)における藍藻類生物量垂直分布の年変動. P は藍藻類生物量, z は水深を表す. 1年は365日からなる.

4-4-2. 藍藻類生物量の日変動

図4-4は水面の光強度 I_s と水深の異なる4つの層における藍藻類生物量 P の日変化を破線と4本の実線で表したものである。測定期間は「水の華」最盛期の7月10日正午から7月11日正午まで、また0, 1, 2, 3の数字が付された4本の実線はそれぞれ水深0~2 m, 2~4 m, 4~6 m, 6~8 mの各層で平均された藍藻類生物量を示す。3, 2, 1, 0の順にピークが右に移動しているが、これは藍藻類が水柱中を上昇する様子を表している。

図4-5に藍藻類生物量 P の垂直分布の日変動を示す。測定期間は図4-4と同じ7月10日の正午から7月11日の正午までの24時間である。黄色やオレンジで着色された帯がアオコの大量

第4章 藍藻類の年周期異常発生と日周期垂直上下運動

発生状況を表し、それが波打つ様子によってアオコが垂直方向に上昇または下降していることを確認できる。

図4-6は水深0~1 mの表水層での藍藻類生物量の日変動に関する実測値(●)とシミュレーション結果(実線)との比較である。実測値(●)は1989年8月23日から24日の間に Vinkeveen 湖(オランダ)の水面近くで採取されたマイクロキスティス群体数を表す(Ibelings et al. 1991)。一方、藍藻類生物量 P の日変動に関するシミュレーション(実線)も同様な条件下における結果である。実測値が細胞数ではなく、群体数で与えられていることを考慮しても、日変動のシミュレーションは現実の変化を近似的に模倣していると考えられる。

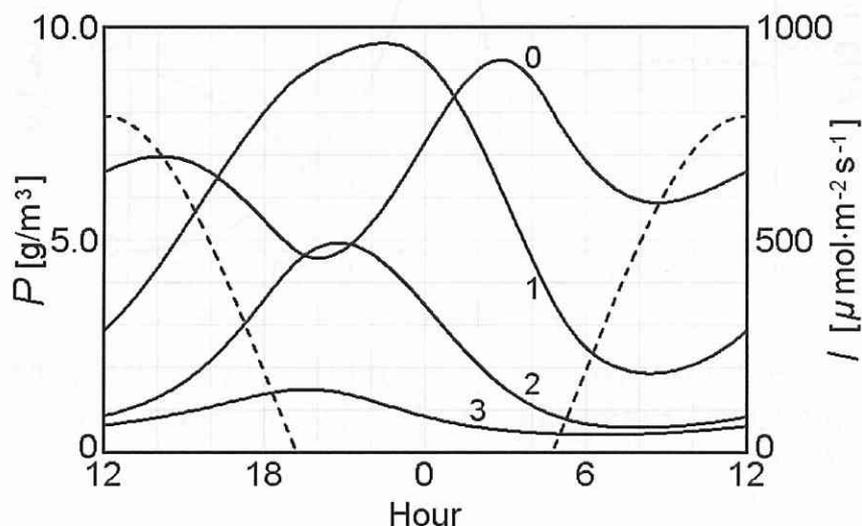


図4-4. 数理モデル(4-1)-(4-18)における水面光強度(破線)と異なる水層における藍藻類生物量(実線)の日変動。 P は藍藻類生物量、 I は水面光強度を表す。測定期間は7月10日の正午から7月11日の正午まで。藍藻類生物量はそれぞれ水深0~2 m (0)、水深2~4 m (1)、水深4~6 m (2)、水深6~8 m (3)の各層で平均されている。

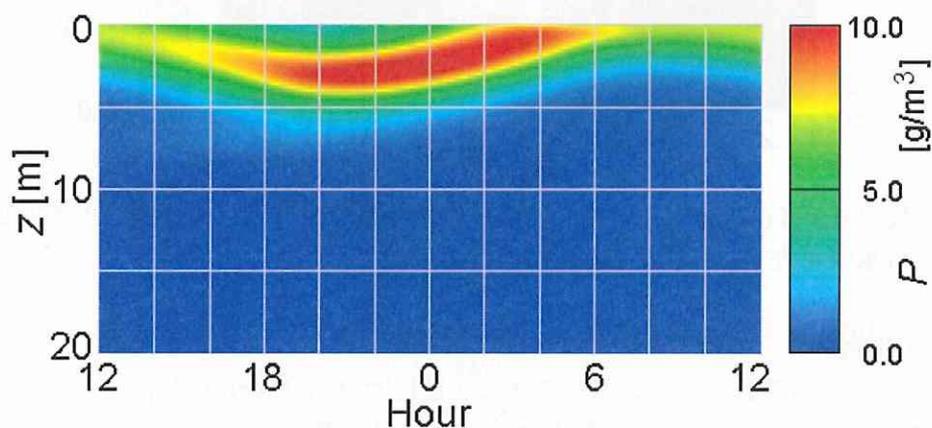


図4-5. 数理モデル(4-1)-(4-18)における藍藻類生物量垂直分布の日変動。 P は藍藻類生物量、 z は水深を表す。測定期間は7月10日の正午から7月11日の正午まで。

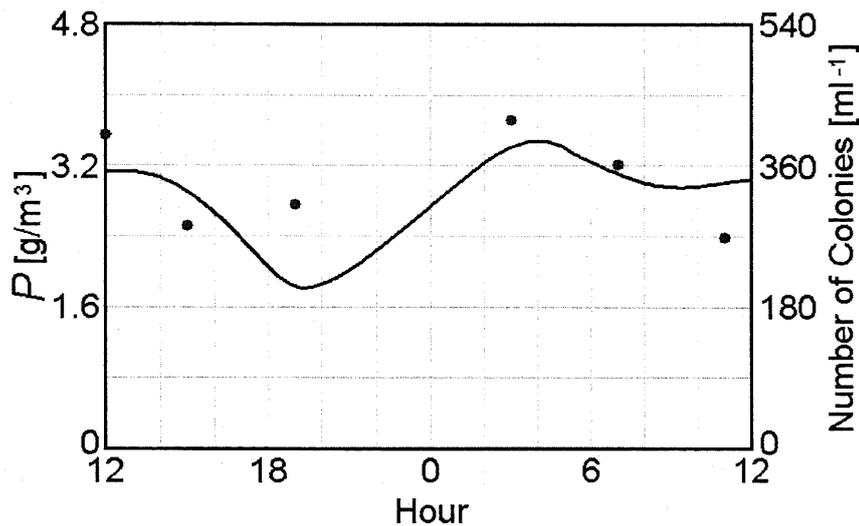


図 4-6. 藍藻類生物量の日変動に関する実測値(●)とシミュレーション結果(実線)との比較. ミクロキスティス群体数(●)は1989年8月23日から24日の間に Vinkeveen 湖(オランダ)の水面下0 m と1 m において採取された試料の平均を表す(Ibelings et al. 1991). 藍藻類生物量 P の日変動に関するシミュレーション(実線)の測定期間は8月23日の正午から8月24日の正午まで. P の値は水深0~1 m の層で平均されている.

4.4.3. 錘因子の日変動

図 4-7 は錘因子 F の日変動を表している. 測定期間は図 4-4, 図 4-5 と同様, 7月10日の正午から7月11日の正午まで, 3本の実線はそれぞれ水深0~4 m (0), 4~8 m (1), 8~20 m (2)の各層で平均された値である. 番号0と1の2本の曲線は温度躍層より上での変化の様子を, また番号2の曲線は温度躍層より下での変化の様子を表す.

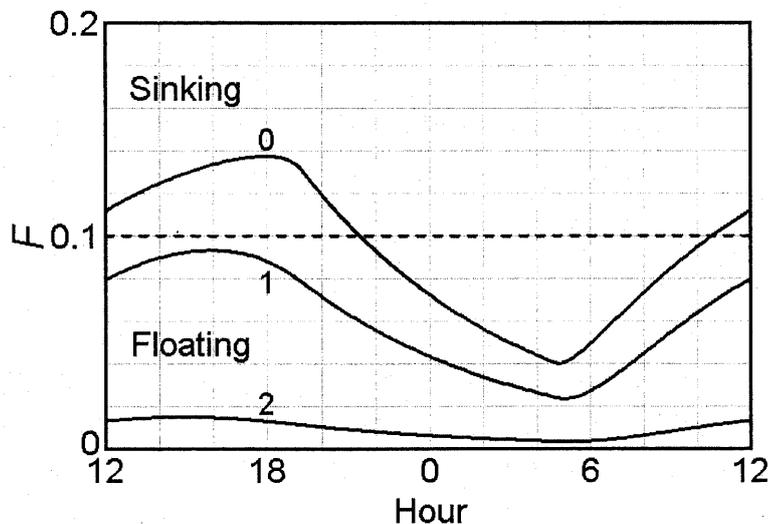


図 4-7. 数理モデル(4-1)-(4-18)における錘因子(実線)の日変動. F は錘因子を表す. 測定期間は7月10日の正午から7月11日の正午まで. 錘因子の値はそれぞれ水深0~4 m (0), 水深4~8 m (1), 水深8~20 m (2)の各層で平均されている. 破線は浮力均衡時の錘因子の値 $F_0=0.1$ を表す.

第4章 藍藻類の年周期異常発生と日周期垂直上下運動

図4-7には浮力均衡時における錘因子の値 $F_0=0.1$ も破線によって示されている。実線が破線より上に来れば、それは藍藻類の下降を意味し、下に来れば上昇を意味する。

4-5. 考察

4-5-1. 野外観察との比較(年変動)

「水の華」現象を起こすような藍藻類の自然界での季節変化については、これまでに数多くの野外調査が行なわれている(Hanazato et al. 1991; Tsujimura et al. 2000)。アオコの異常発生が初夏に始まり秋に終焉するという現象は世界各地で共通に観察されている(Reynolds and Rogers 1976)。図4-2, 図4-3に示されるように、本章のモデルによるシミュレーションもこのような観察結果を裏付けている。

異常発生の到来とともに始まる栄養塩濃度の季節的な減少についても報告がある(Wakabayashi and Ichise 2004; Sigeo 2005)。図4-2に示すように、本モデルでは藍藻類の摂取による栄養塩の減少も再現されている。

4-5-2. 野外観察との比較(日変動)

Sigeo (2005)によれば、藍藻類の日周期垂直運動の一般的な様子は次のようになる。日中、湖面において光合成によって大量に形成された炭水化物の錘は浮力の減少をもたらし、その結果、藍藻類は水柱中を沈み始める。反対に夜間には逆のプロセス、つまり藍藻類の水柱中の上昇が起こる。これらの運動による水面での藍藻類生物量の日周期変動は Takamura and Yasuno (1984), Ibelings et al. (1991), Visser et al. (1996), Ha et al. (2000)等の野外調査によって確かめられており、本モデルによるシミュレーション結果も図4-4, 図4-5に見られるように同様な周期的変動を示している。

4-5-3. 表水層において交互に起こる上昇と下降

錘因子 F は実成長率の積分によって定義される。この値が F_0 より小さければ藍藻類は上昇し、大きければ下降する。図4-7における F の垂直分布を F_0 と比較すると、温度躍層より上の湖沼表層部において、正午から夜間にかけて下降が、また深夜から午前中にかけて上昇が支配的であることが分かる(曲線0)。一方、表層部を除くすべての領域では昼夜を問わず、上昇が支配的である(曲線1と曲線2)。表層付近における藍藻類の垂直運動において、1日の内に上昇と下降が交互に繰り返されることは浮力コントロールメカニズムの核心である。

Visser et al. (1996)はオランダ南西部に位置する De Gijster 貯水池(最大深度 28 m)の浅い部分において、日中におけるミクロキスティスの浮力喪失、すなわち沈降を観測している。図4-7では午後から夕刻にかけて錘因子 F のプラスの状態が続くが(曲線0)、これは Visser et al. (1996)の上記の観察ともよく一致する。

すでに述べたように、浮力均衡時の錘因子 F_0 はシステムの挙動を制御する鍵となるパラメータである。元来、 F_0 の値は藍藻類の密度 ρ_P と水の密度 ρ_W を比較することにより、Stokes の法則から導かれるべきものである。しかし、 $F_0=0.1$ というパラメータ値の選択は以下のような理由で適当と考えている。図4-7に示されるように、錘因子 F の最大値は表層部において約 0.14 (曲線0)、また最小値は水底付近においてほぼ 0 (曲線2)である。したがって、水柱内で上昇と下降がともに起きるためには、 F_0 の値はこの範囲内に存在しなければならない。実際、 $F_0=0.1$ はこの範囲内にあり、このとき F と F_0 の差は -0.1 から 0.04 までの範囲で変化する。速度に関するスケール因子が $V_m=250$ m/day (表4-1)であることを考慮すれば、 F と F_0 の差から藍藻類の垂直運

動の速度として-25 m/day (上昇)から 10 m/day (下降)までという範囲の近似値を得る. Reynolds et al. (1987)の研究はミクロキスティス(*Microcystis*)の垂直運動速度を-30 m/day から 10 m/day の間と見積もっており, 本モデルの値はこれとよく一致する.

F_0 の値の選択には一定の範囲内での任意性があることを認めなければならない. 事実, 少なくとも $0.08 \leq F_0 \leq 0.12$ の範囲で同様な垂直上下運動を示すことが確かめられる. しかし, $F_0=0$ の場合はいかなるアオコの異常発生も起こりえない. なぜなら, そのような条件では藍藻類はつねに下方へ沈んでいくからである.

さらにパラメータ r の値にも注目する必要がある. これは鍾による重力の減衰時間を逆数にしたものである. 本モデルでは $r=3 \text{ day}^{-1}$ (表 4-1)であるが, これは鍾の寄与が 1/3 日, つまり 8 時間で $1/e$ に減衰することを意味している. この値は Reynolds et al. (1987)によって見積もられた鍾形成時間 4~12 時間の範囲内に存在する.

4-5-4. 他のモデルとの比較

これまで藍藻類個体群動態のある局面を取り出して説明するために, 数多くの数理モデルが提案されてきた. たとえば, Reynolds et al. (2001)の PROTECH と Hense and Beckmann (2006)の 6 成分モデルはともに夏の異常発生を含めた藍藻類の年間変動を再現することに成功している. しかし, これらのモデルは季節変動のみに着目しており, 日変動は考察の対象から除外されている.

一方で日変動に関する代表的な数理モデルとしては Belov and Giles (1997)によるものがある. しかし, このモデルは静かで栄養塩に満ちた等温の水柱内における藍藻類の個体群動態を対象としている. したがって, 水流による植物プランクトンと栄養塩の拡散や混合, 温度成層といった藍藻類の年変動, 日変動のシミュレーションにおいて極めて重要と思われる要素は考慮されていない.

藍藻類の個体数変動は年周期, 日周期という時間スケールの異なる 2 つの現象が同時に展開するという特徴を有する. 本章の数理モデルの最大の特徴はこれら 2 つの現象を包括的に再現できることである. 本モデルは Belov and Giles (1997)によって無視された拡散, 混合, 温度成層といった効果も考慮に入れているということに注目する必要がある.

4-6. 第4章のまとめ

- 1) 藍藻類の個体群動態は年周期の大量発生と消滅, 日周期の垂直運動という異なる時間スケールの現象が同時に展開するという特徴を有する. 本章の数理モデルはこれら 2 つの現象を的確に再現することができる単一の偏微分方程式群を提供している.
- 2) 特に鍾因子の導入が本モデルのキーポイントで, これにより表層付近における交互の上昇と下降という浮力コントロールメカニズムを記述できると考えられる.

第4章の引用文献

- Belov AP, Giles JD (1997) Dynamical model of buoyant cyanobacteria. *Hydrobiologia* 349:87-97
- Bowie GL, Mills WB, Porcella DB, Campbell CL, Pagenkopf JR, Rupp GL, Johnson KM, Chan PWH, Gherini SA (1985) Rates, constants, and kinetics formulations in surface water quality modeling. U.S. Environmental Protection Agency, Athens, Georgia, U.S.A.
- Brookes JD, Ganf GG, Oliver RL (2000) Heterogeneity of cyanobacterial gas-vesicle volume and metabolic activity. *J Plankton Res* 22:1579-1589

- Brookes JD, Ganf GG (2001) Variations in the buoyancy response of *Microcystis aeruginosa* to nitrogen, phosphorus and light. *J Plankton Res* 23:1399-1411
- DeAngelis DL, Bartell SM, Brenkert AL (1989) Effects of nutrient recycling and food-chain length on resilience. *Am Nat* 134:778-805
- Fennel K, Boss E (2003) Subsurface maxima of phytoplankton and chlorophyll: steady-state solutions from a simple model. *Limnol Oceanogr* 48:1521-1534
- Ha K, Kim H-W, Jeong K-S, Joo G-J (2000) Vertical distribution of *Microcystis* population in the regulated Nakdong River, Korea. *Limnology* 1:225-230
- Hanzato T, Aizaki M (1991) Changes in species composition of cladoceran community in Lake Kasumigaura during 1988-1989: occurrence of *Daphnia galeata* and its effect on algal biomass. *Jpn J Limnol* 52:45-55
- Hense I, Beckmann A (2006) Towards a model of cyanobacteria life cycle—effects of growing and resting stages on bloom formation of N₂-fixing species. *Ecol Model* 195:205-218
- Howard A (2001) Modeling movement patterns of the cyanobacterium, *Microcystis*. *Ecol Appl* 11:304-310
- Huisman J, Sharples J, Stroom JM, Visser PM, Edwin W, Kardinaal A, Jolanda M, Verspagen H, Sommeijer B (2004) Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species. *Ecology* 85:2960-2970
- Huisman J, Thi NNP, Karl DM, Sommeijer B (2006) Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum. *Nature* 439:322-325
- Ibelings BW, Mur LR, Walsby AE (1991) Diurnal changes in buoyancy and vertical distribution in populations of *Microcystis* in two shallow lakes. *J Plankton Res* 13:419-436
- Kromkamp J, Walsby AE (1990) A computer model of buoyancy and vertical migration in cyanobacteria. *J Plankton Res* 12:161-183
- Reynolds CS, Rogers DA (1976) Seasonal variations in the vertical distribution and buoyancy of *Microcystis aeruginosa* Kütz. Emend. Elenkin in Rostherne Mere, England. *Hydrobiologia* 48:17-23
- Reynolds CS, Oliver RL, Walsby AE (1987) Cyanobacterial dominance: the role of buoyancy regulation in dynamic lake environments. *NZ J Mar Freshwater Res* 21:379-390
- Reynolds CS, Irish AE, Elliott JA (2001) The ecological basis for simulating phytoplankton responses to environmental change (PROTECH). *Ecol Model* 140:271-291
- Sigee DC (2005) *Freshwater Microbiology*. John Wiley and Sons Ltd, West Sussex, England.
- Takamura N, Yasuno M (1984) Diurnal changes in the vertical distribution of phytoplankton in hypertrophic Lake Kasumigaura, Japan. *Hydrobiologia* 112:53-60
- Tsujimura S, Tsukada H, Nakahara H, Nakajima T, Nishino M (2000) Seasonal variations of *Microcystis* populations in sediments of Lake Biwa, Japan. *Hydrobiologia* 434:183-192
- Visser PM, Ketelaars HAM, van Breemen LWCA, Mur LR (1996) Diurnal buoyancy changes of *Microcystis* in an artificially mixed storage reservoir. *Hydrobiologia* 331:131-141
- Visser PM, Passarge J, Mur LR (1997) Modelling vertical migration of the cyanobacterium *Microcystis*. *Hydrobiologia* 349:99-109
- Wakabayashi T, Ichise S (2004) Seasonal variation of phototrophic picoplankton in Lake Biwa (1994-1998). *Hydrobiologia* 528:1-16
- Wallace BB, Hamilton DP (2000) Simulation of water-bloom formation in the cyanobacterium

第4章 藍藻類の年周期異常発生と日周期垂直上下運動

Microcystis aeruginosa. J Plankton Res 22:1127-1138

Walsby AE (1994) Gas vesicles. Microbiol Rev 58:94-144

Watanabe MF, Harada K, Carmichael WW, Fujiki H (1996) Toxic *Microcystis*. CRC Press Inc, Boca Raton, Florida, U.S.A.

Yang Z, Kong F, Shi X, Cao H (2006) Morphological response of *Microcystis aeruginosa* to grazing by different sorts of zooplankton. Hydrobiologia 563:225-230

Yoshiyama K, Nakajima H (2002) Catastrophic transition in vertical distributions of phytoplankton: alternative equilibria in a water column. J Theor Biol 216:397-408

第5章 動物プランクトンの捕食活動が誘発する

群体形成：藍藻類の表現型可塑性(I)

第5章の概要 ミクロキスティス(*Microcystis*)などの藍藻類による群体形成は動物プランクトンの捕食活動によって誘起される表現型可塑性(phenotypic plasticity)の代表的な例である。本章ではこうした群体形成の効果も含めた藍藻類・捕食者系の個体群動態が解析される。本章の数値モデルは単体藍藻類、群体アオコ、草食性動物プランクトンの各生物量を表す3つの変数からなる。動物プランクトンによる群体アオコの処理時間(handling time)が群体アオコの生物量に比例して増加すると仮定すれば、増加率がある範囲内にあるとき、このモデルは双安定性(bistability)を示す。このとき本モデルによる仮想生態系には2個のアトラクタが出現し、それらは澄んだ状態(clear-water state)および濁った状態(turbid-water state)に対応する。処理時間と群体アオコ生物量の比例関係は、(i) 群体アオコ生物量を確率変数としたときの群体サイズの2項分布、および、(ii) 処理時間と群体サイズの比例関係の2項目を仮定すれば導くことができる。したがって、(i)と(ii)が自然界において確認されれば、現実の湖沼生態系において双安定性が成立している可能性も高くなると言える。また、表現型可塑性モデルでは草食性動物プランクトンに単体藍藻類と群体アオコを識別する能力がないと仮定するか、あると仮定するかによって2種類のモデルが考えられる。2つのモデルを比較すると、群体アオコと動物プランクトンの分岐図にはほとんど違いが見られないが、単体藍藻類の分岐図には明らかな違いが認められる。澄んだ状態から濁った状態へのregime shiftに際し、識別能力があると仮定したモデルでは単体藍藻類生物量の増加はそれほど顕著ではない。本章ではこれら2つのモデルの違いについても分析する。

5-1. はじめに

湖沼生態系におけるアオコの異常発生は人間や野生生物に対して深刻な環境問題を引き起こす。夏季、アオコは世界中の湖で大発生し、水面を覆う「水の華」は悪臭を放ちながら水質を悪化させる。アオコが富栄養化とそれに続くミクロキスティス(*Microcystis*)、アナベナ(*Anabaena*)、オシラトリア(*Oscillatoria*)などの藍藻類(cyanobacteria)の大量発生によることはよく知られている(Haney 1987; Reynolds et al. 1987; Dokulil and Teubner 2000; Tsujimura et al. 2000; Oberholster et al. 2004; Ozawa et al. 2005; Yoshinaga et al. 2006)。

通常、これらの藍藻類はコロニー状またはフィラメント状の群体を形成する。たとえば、ミクロキスティスは自然界でコロニー状群体として存在し、アナベナとオシラトリアはフィラメント状群体として存在する。さらにこれらの藍藻類の幾種かはミクロキスティン(microcystin)、アナトクシン(anatoxin)などの毒素を生成することも知られている(Watanabe et al. 1996)。

機械的な障害と化学的毒性が動物プランクトンの捕食活動を抑制する2つの主要な要因であることはよく知られている(Fulton and Paerl 1987; Jakobsen and Tang 2002)。たとえば、コロニーまたはフィラメントの形成によってサイズが大きくなれば、小さい甲殻類(cladoceran)にとって、これらの藍藻類を摂食することは物理的に困難になる(Fulton and Paerl 1987)。また藍藻類のサ

イズ拡大によって、大きな甲殻類のろ過装置は目詰まりを引き起こす(Fulton and Paerl 1987). これらの効果に加えて、動物プランクトンの捕食活動は藍藻類の毒性によっても減退し(Watanabe et al. 1996), その結果、繁殖率や成長率が減少する. こうした機械的、化学的要因による抑制効果は草食性動物プランクトンの種類によって変わるように見える(Wilson et al. 2006). しかし、その効果については多くの湖沼生態学者の間で広く認められている.

動物プランクトンの捕食活動によって防御的な形態変化が誘導されることを示唆する多くの研究がある. たとえば、ミクロキスティスに関して、鞭毛藻類(flagellate)のオクロモナス(*Ochromonas*)による捕食活動はコロニー形成を誘発するが、カイアシ類(copepod)のユーディアプトマス・グラシロイデス(*Eudiaptomus graciloides*), 甲殻類(cladoceran)のダフニア・マグナ(*Daphnia magna*), 輪虫類(rotifer)のブラチオナス・カリシフロラス(*Brachionus calyciflorus*)による捕食活動はそれを誘発しないことが報告されている(Burkert et al. 2001; Yang et al. 2006). 彼らはミクロキスティスの形態変化反応が捕食種に依存する理由はカイアシ類, 甲殻類, 輪虫類などの後生生物(metazoa)に有効な毒性物質が原生生物(protozoa)の鞭毛藻類には有効に作用しないからであると推測している. 甲殻類のダフニアから放出される化学物質がミクロキスティスに対して、コロニー形成を誘発する因子としての効果がないということも報告されている(Fulton and Paerl 1987; Hessen and van Donk 1993). 我々の研究室のマイクロコズム実験においても、鞭毛藻類のモナス・グツラ(*Monas guttula*)が単体のミクロキスティス・アエルギノーサ(*Microcystis aeruginosa*)を効率よく捕食し、かつ捕食活動によって単体から群体への形態変化が促進されるという事実が確かめられている(unpublished data).

防御的な形態変化はミクロキスティス種に限定されない. このような形態変化は藍藻類のフォルミディアム(*Phormidium*) (Fiałkowska and Pajdak-Stós 2002), 緑藻類のデスマデスマス(*Desmodesmus*)とセネデスマス(*Scenedesmus*) (Hessen and van Donk 1993; Lampert et al. 1994; von Elert and Franck 1999; Lürling 2003a; Lürling 2003b; van Holthoorn et al. 2003; Verschoor et al. 2004a), 円石藻類(prymnesiophyte)のフィーオキシスティス(*Phaeocystis*) (Jakobsen and Tang 2002; Tang 2003), 散藻類(desmid)のストラストラム(*Staurastrum*) (Wiltshire et al. 2003)など、数多くの藻類で報告されている. ダフニアについて、藻類の形態変化が逆に動物プランクトンの形態変化を誘発するという逆向き表現型可塑性に関する報告もある(Ghadouant and Pinel-Alloul 2002).

藍藻類の形態変化は草食性動物プランクトンの捕食から身を守るための最も重要な防御戦略の1つだと考えられる. このメカニズムは進化のプロセスを通して、生き残りのために獲得された適応反応に違いない(Jakobsen and Tang 2002; Tang 2003). 捕食圧が氾濫する自然界で、表現型可塑性はこれらの藻類に多大なメリットを与えてきたはずである.

これまでに防御的な形態変化の誘発について、幾通りかのメカニズムが提案されてきた. それらの中で最も可能性が高いのが、動物プランクトンの捕食活動によって放出される化学物質が藻類形態変化のきっかけになるという学説である(Jakobsen and Tang 2002; Tang 2003; Lürling 2003a; Lürling 2003b; van Holthoorn et al. 2003). 近年、Yasumoto et al. (2006)によって、セネデスマス・ダフニア間の捕食相互作用において放出される化学物質は脂肪族硫酸塩(aliphatic sulfate)であることが突き止められた.

Tang (2003)は円石藻類のフィーオキシスティスに発現する形態変化に関して、捕食活動の効果は捕食する動物プランクトンまたは捕食される植物プランクトンの種類によらないと報告している. これはミクロキスティスの場合と異なる観察結果であるが(Burkert et al. 2001; Yang et al. 2006), 少なくともフィーオキシスティス種に関しては、周囲で行なわれる捕食活動によって放出される化学物質に一般的に反応するようである. このような捕食種、被食種に無関係な応答は

フィーオキスティスに防御メカニズムを活性化させる余裕を与えると考えられる。なぜなら、近くにもっと利用しやすい餌が存在するなら、捕食者はそちらのほうを先に捕食するし、その間にフィーオキスティスは自らをより捕食されにくい形態に変えることができるからである (Tang 2003)。

表現型可塑性の結果として生じるコロニー状やフィラメント状藻類の増加は単体藻類の減少をもたらすはずである。しかし、Lampert et al. (1994)はセネデスマスに関して、コロニー形成反応は成長している細胞においてのみ起こり得ると主張している。このように活発な成長がコロニー形成の前提条件であるという事実に基づいて、Lüring (2003a; 2003b)はセネデスマスのコロニー形成は個々の細胞の集合によるのではなく、増殖活動の結果であると結論づけている。

最近の Vos et al. (2004a)による理論研究は2段階または3段階の食物網において、防御機制的発動によって藻類とその捕食者との相互作用がより安定化することを明らかにした。さらに Vos et al. (2004b)は環境収容力が増大し、かつ草食者の個体数も同様に増加するとき、コロニーのような防御機構を備えた藻類の割合は0から1に次第に増加することも示した。したがって、富栄養化の進行にともなって、防御機構を持たない(単体)藻類から防御機構を備えた(群体)藻類への完全な移行が起こることになる(次章で明らかにするように、この結論は常に正しいとは限らない)。このような移行にもかかわらず、彼らのモデルによれば、藻類の全個体数はそれほど大きく増加しない。双安定状態も示さず、したがって、突然の大量発生のような現象も起こらない。それ故、捕食者によって誘起される藻類の群体形成モデルにおいて、いつ、どのように双安定状態に至るかという問題は興味深い研究テーマとして残されている。藻類・捕食者系において、藻類の群体形成によって個体数振動の振幅が急激に減少する、つまり安定化するということは実験的に確かめられているが (Verschoor et al. 2004b)、同様な系において、複数の安定状態が存在することを確かめる実験はまだ行なわれていない。

1970年代から毎年夏になると、神奈川県相模湖と津久井湖はミクロキスティスを主成分とするアオコの被害に悩まされており、この生物種による異常発生現象は特に身近な問題である。顕微鏡写真によれば、アオコにはミクロキスティス以外にアナベナやオシラトリアも観察される。図5-1の2枚の写真は水面をアオコに覆われた相模湖の景観(a)とその原因となるミクロキスティスの顕微鏡写真(b)である。

本章の主題は単体からコロニーへの群体形成という同一種内で起きる表現型可塑性現象の数理モデル化である。本章では特に単体ミクロキスティス・群体ミクロキスティス間での同一種内における防御的形態変化を念頭に置いている。本章の研究は Vos et al. (2004a; 2004b)による研究を継承しているが、草食性動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間が群体サイズに依存して変化するという新たな仮定が設けられている。そして、先行する研究との主な違いはサイズに依存する処理時間を考慮した藻類・捕食者系は双安定性を示し得るという点にある。

ところで、素朴な疑問であるが、動物プランクトンは単体の藍藻類と群体になったアオコとを区別できるのだろうか。そのような研究が行なわれたかどうか、まだ確認できていない。しかし、区別の可能性をどう判断するかによって、モデルの構造上に多少の違いが生じてくる。もし動物プランクトンに区別する能力がないなら、群体アオコが増えて群体の平均サイズが大きくなれば、そちらへの対応に時間を取られてしまう。その結果、単体藍藻類に関わる時間が減り、捕食による単体個体数の減少は抑えられるだろう。もし動物プランクトンに区別する能力があるなら、群体アオコの平均サイズに関わりなく、単体藍藻類への攻撃が続くだろう。だとしたら群体のサイズが単体藍藻類の捕食に影響を与えることはないはずである。

Vos et al. (2004a; 2004b)も含め、これまでのモデルは前者、すなわち動物プランクトンに単体

第5章 藍藻類の表現型可塑性(I)

と群体を識別する能力がないという仮定に基づいて組み立てられていた。この仮定を採用しないとしたら、単体藍藻類と群体アオコを別な種として扱う新たなモデルが必要になる。本章では動物プランクトンに単体と群体を識別する能力があると仮定した別種の表現型可塑性モデルも提示し、その解析を行なう。

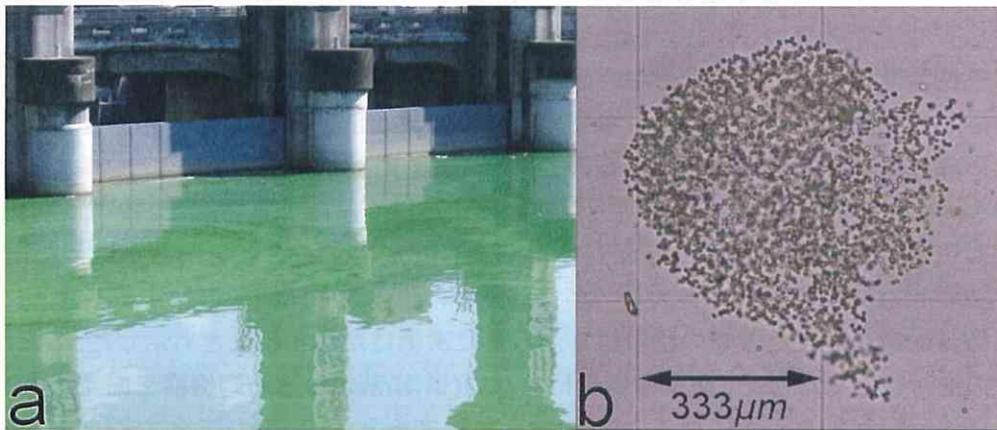


図 5-1. 相模湖におけるアオコの異常発生(2006年9月). 神奈川県相模湖と津久井湖は1970年代から毎年夏になるとアオコの異常発生に悩まされてきた。アオコの主成分はミクロキスティス(*Microcystis*)であるが、それ以外にアナベナ(*Anabaena*)やオシロリア(*Oscillatoria*)も含まれている。2枚の写真は相模湖におけるアオコ大量発生時の景観(a)とミクロキスティスの顕微鏡写真(b)。 (b)の群体の直径は約500 μm 。(b)の写真は柴田賢一氏の提供による。

5-2. 第5章の目的

- 1) 単体藍藻類、群体アオコ、草食性動物プランクトンの3生物種を構成員とする表現型可塑性モデルを構築する。この数理モデルは、(i) 草食性動物プランクトンの捕食圧による単体藍藻類、群体アオコ間の相互形態変化、(ii) 草食性動物プランクトンの単体藍藻類に対する嗜好的捕食、(iii) 群体サイズの増加にともなう草食性動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間の増加などの効果を含む。
- 2) 草食性動物プランクトンに単体と群体を識別する能力がないと仮定したモデルとあると仮定したモデルを作成し、両者を比較する。

なお、本章では単体藍藻類と草食性動物プランクトンに関して流入項を付加した、より一般的なモデルを扱う。流入項のないより Vos et al. (2004a; 2004b)に準じたモデルについての解析は次の第6章で行なう。

5-3. 数理モデル

5-3-1. 本モデルの仮定

本章の研究の目的は動物プランクトンの捕食活動によって誘発される藍藻類の表現型可塑性、すなわち防御的形態変化の基本構造をモデル化することである。モデル化の対象を単体藍藻類、群体アオコ、草食性動物プランクトンから成る2段階の食物網とする。様々な種類の栄養塩による影響は環境収容力として一括される。さらに該当する動物プランクトンはダフニアのような甲殻類ではなく、オクロモナスのような鞭毛藻類とする。Yang et al. (2006)の研究によれば、オクロモナスはミクロキスティスを摂取、吸収し、かつミクロキスティスに群体形成反

応を誘発することが分かっている。

本研究の数理解モデルは Vos et al. (2004a; 2004b)によって使われてきたものに準じるが、新たに2つの視点が加味されている。その1つは群体サイズが動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間に与える影響である。つまり、動物プランクトンにとって、小さい群体より大きい群体を摂食するほうがより困難であると考え、平均群体サイズの増加が及ぼすマイナス効果をモデルに組み込んでいる。そのとき群体サイズは群体を形成する細胞総数の総和を変数として2項分布すると仮定する。細胞総数の総和は群体アオコの全生物量に比例すると考えられるので、群体の平均サイズも全生物量に比例して増加することになる。それに加えて、平均群体サイズの増加は動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間を増加させるという仮定も設ける。この新たに導入されたサイズ効果が本数理解モデルの鍵となるメカニズムである。

もう1つは各構成種を対象とした流入項(source term)の導入である(ただし、群体アオコに関する流入項は0)。第2章でも述べたように、流入項は単に外部からの構成種の流入を表すだけではない。ここでの流入項には現実の生態系において行なわれているであろう代替栄養塩の摂取、代替植物プランクトンの捕食などの効果も含まれている。自然界では栄養塩、各種プランクトンなどの外部からの流入やこうした代替、補償の効果が一体となってシステムの安定化に寄与しているというのが本モデルでの新たな視点である。

5-3-2. 常微分方程式

まず動物プランクトンは単体の藍藻類と群体になったアオコとを区別できないという従来通りの仮定に立った数理解モデルを作成する。そのモデルは次に示すような常微分方程式系である。

$$\frac{dP}{dt} = I_P + \mu P \left(1 - \frac{P+Q}{K}\right) - c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P + c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_P P}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q)} Z - m_P P, \quad (5-1)$$

$$\frac{dQ}{dt} = I_Q + \mu Q \left(1 - \frac{P+Q}{K}\right) + c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P - c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q)} Z - m_Q Q, \quad (5-2)$$

$$\frac{dZ}{dt} = I_Z + \eta \frac{v_P P + v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q)} Z - f_Z \frac{Z^2}{H_Z^2 + Z^2} - m_Z Z. \quad (5-3)$$

3つの変数 P , Q , Z はそれぞれ単体藍藻類, 群体アオコ, 草食性動物プランクトンの生物量を表し, 単位は g/m^3 である。一方, 変数 t は日単位で測られた時間である。単体藍藻類と群体アオコの局所的成長はともに同じ最大成長率 μ のロジスティック方程式に従うと仮定する。パラメータ K は単体, 群体を合わせた藍藻類全生物量に対する環境収容力を表す。環境収容力が環境負荷によって決定されることはよく知られている。また, 先に述べたように本モデルでは単体藍藻類, 群体アオコ, 草食性動物プランクトンとも外部から一定の割合で流入することを想定し, 生物量の時間変化を表す各方程式の最初に流入項 I_P , I_Q , I_Z が付け加えられている。ただし, 群体アオコの流入はほとんどないと考え, $I_Q=0$ という設定にしている。

誘発される形態変化の効率は2つのパラメータ c と g によって評価される(Vos et al. 2004a)。パラメータ c は誘発効果に関するスケール定数, g は同効果の半飽和定数を表す。動物プランクトンによる単体藍藻類または群体アオコに対する選択的捕食はモデルのもう1つの重要な部分を構成する。捕食を表す応答関数のパラメータは以下の通りである。すなわち, v_P と v_Q はそ

れぞれ動物プランクトンの単体藍藻類と群体アオコに対する邂逅率, h_p は動物プランクトンの単体藍藻類に対する処理時間, h_Q は動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間に関わる定数, η は動物プランクトンの藍藻類に対する摂取率で, η の値は単体, 群体の違いによらない.

本モデルの仮定によれば, 動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間は群体アオコの生物量に比例して増大する. そのときの処理時間の増加率を評価するために, 本モデルには新しいパラメータ k_Q が導入される. その結果, 動物プランクトンの群体アオコに対する実際の処理時間は $h_Q(1+k_QQ)$ によって表されることになる. したがって, h_Q と k_Q は動物プランクトンの群体アオコ捕食に関わる関数応答を表すときの鍵となるパラメータとすることができる. 残りのパラメータについて, m_P, m_Q, m_Z はそれぞれ単体藍藻類, 群体アオコ, 草食性動物プランクトンの死亡率を表す. 本モデルでは草食性動物プランクトンの生物量減少に関して, 魚や肉食性動物プランクトンなどによる捕食も考慮され, そのときの最大捕食率を f_Z , 半飽和定数を H_Z とする非動的な捕食項も付け加えられている. ただし, 非動的項なので, f_Z は最大捕食率そのものではなく, それに暗黙に仮定された魚の生物量を掛けた値である.

図 5-2 は表現型可塑性モデル(5-1)-(5-3)および後の数理モデル(5-6)-(5-8)における形態変化の構造を表す模式図である. 図の矢印は単体藍藻類, 群体アオコ各生物量変化していく道筋を表している. 本モデルで使用される各パラメータの意味と値は表 5-1 にまとめられている. 特に数理モデル(5-1)-(5-3)の解析ではセット I のパラメータ値が使われる. I_P, I_Q, I_Z, k_Q, f_Z を除くパラメータの値は先行するいくつかの研究を参照して選ばれている.

なお, 魚または肉食性動物プランクトンの草食性動物プランクトンに対する邂逅率を v_Z , 処理時間を h_Z とすると, (5-3)式は次のように書き直される.

$$\frac{dZ}{dt} = I_Z + \eta \frac{v_P P + v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - \frac{v_Z^2 Z^2}{1 + v_Z^2 h_Z^2 Z^2} - m_Z Z. \quad (5-4)$$

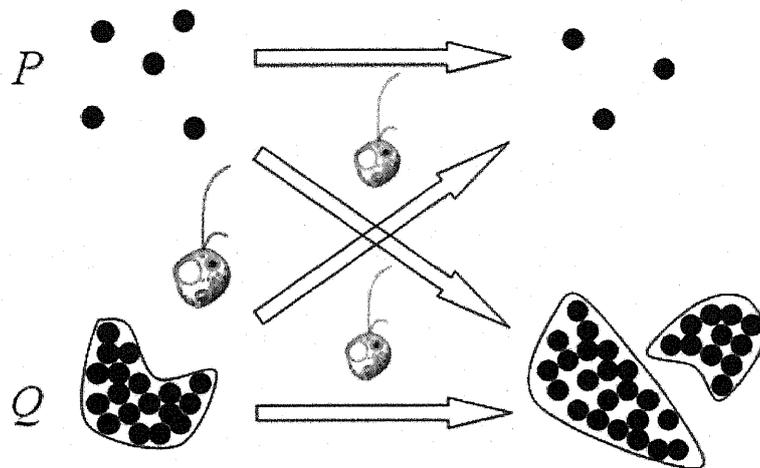


図 5-2. 数理モデル(5-1)-(5-3)および(5-6)-(5-8)における形態変化の構造. 矢印は単体藍藻類 P , 群体アオコ Q 各生物量変化の道筋を示す. 動物プランクトン濃度が高いときには単体から群体への変化が支配的になり, 逆に低いときは群体から単体への変化が支配的になる. それ以外に単体も群体も独自にロジスティック型成長を示す.

このとき v_z , h_z と f_z , H_z との間には

$$v_z = \frac{\sqrt{f_z}}{H_z}, \quad h_z = \frac{1}{\sqrt{f_z}}, \quad (5-5)$$

などの関係がある。

表 5-1. 数理モデル(5-1)-(5-3)および(5-6)-(5-8)におけるパラメータとその値.

パラメータ	意味	セット I	セット II	単位	参照値
K	環境収容力	0-24.0	0-24.0	g/m^3	10^b
μ	単体藍藻類・群体アオコの最大成長率	0.5	0.5	day^{-1}	表 2-1
c	形態変化の誘発効果に対するスケール因子	1.0	1.0	day^{-1}	1.0^c
g	形態変化の誘発効果に対する半飽和定数	0.1	0.1	g/m^3	0.06^c
I_P	単体藍藻類の流入率	0.1	0.1	$\text{g} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$	表 2-1
v_P	動物プランクトンの単体藍藻類 に対する邂逅率	0.5	0.5	$\text{m}^3 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$	0.77^c
h_P	動物プランクトンの単体藍藻類 に対する処理時間	0.5	0.5	day	0.5^c
m_P	単体藍藻類の死亡率	0.2	0.2	day^{-1}	表 2-1
I_Q	群体アオコの流入率	0	0	$\text{g} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$	d)
v_Q	動物プランクトンの群体アオコ に対する邂逅率	0.5	0.5	$\text{m}^3 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$	0.77^c
h_Q	動物プランクトンの群体アオコ に対する処理時間($k_Q=0$)	0.5	0.5	day	1.04^c
k_Q	動物プランクトンの群体アオコ に対する処理時間の増加率	1.0	1.0	m^3/g	d)
m_Q	群体アオコの死亡率	0.2	0.2	day^{-1}	$0.1^a, 0.1^b, 0.18^c$
I_Z	動物プランクトンの流入率	0.1	0.1	$\text{g} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$	d)
η	動物プランクトンの単体藍藻類・ 群体アオコに対する摂食率	0.4	0.4		$0.5^a, 0.36^c$
f_z	魚の動物プランクトンに対する最大捕食率	0.84	1.0	$\text{g} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$	d)
H_z	動物プランクトンに対する半飽和定数	3.0	3.0	g/m^3	$\sqrt{2.0}^a$
m_z	動物プランクトンの死亡率	0.15	0.15	day^{-1}	$0.1^a, 0.15^b, 0.17^c$

パラメータ値は表 2-1 および以下の研究を参照して決定された。 a) DeAngelis et al. (1989), b) Scheffer (1998), c) Vos et al. (2004b), d) 本研究において独自に指定。動物プランクトンの群体アオコに対する実際の処理時間は $h_Q(1+k_QQ)$ によって表される。ここで Q は群体アオコの生物量を表す。セット I は数理モデル(5-1)-(5-3)において、セット II は数理モデル(5-6)-(5-8)において用いられる。 H_z の参照値は a)の研究において Holling III 型関数応答が仮定されていることを考慮して、平方根に変換されている。

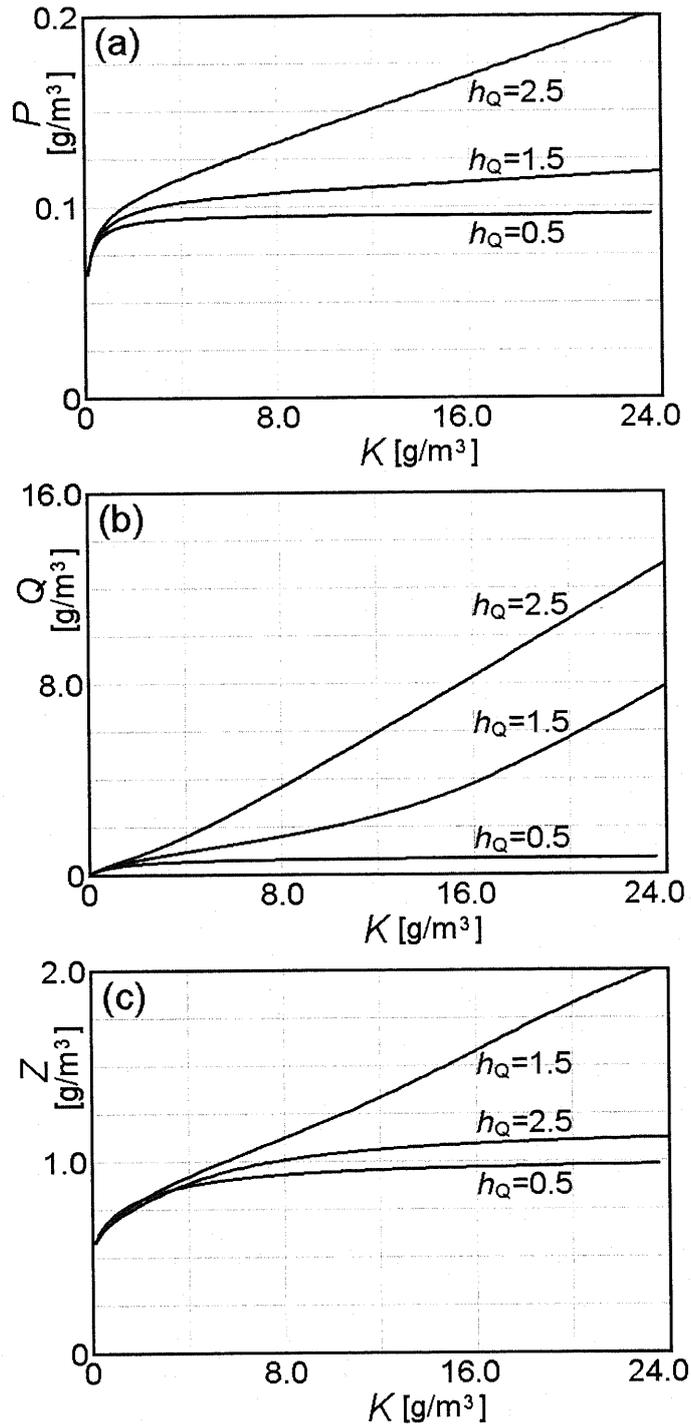


図 5-3. 数理モデル(5-1)-(5-3)による分岐図の h_Q 依存性($k_Q=0$). k_Q は動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間(handling time)の群体アオコ生物量 Q に対する増加率, h_Q は $k_Q=0$ のときの処理時間を表す. $k_Q=0$ のとき, 処理時間は Q の値によって変化しない. ここでは環境収容力 K に対する単体藍藻類生物量 P (a), 群体アオコ生物量 Q (b), 動物プランクトン生物量 Z (c) の分岐図が h_Q の値によってどう変化するかを調べている. (a) と (b) では h_Q の値が大きくなるにつれて, 同じ K の値に対する各生物量 P , Q がますます増加している. 他方, (c) では K のほとんどの領域で, 中間の $h_Q=1.5$ のときに生物量 Z は最大になる.

5-4. 結果

5-4-1. 分岐図($k_Q=0$)

数理モデル(5-1)-(5-3)の本格的な探査に先立って、動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間が一定、すなわち $k_Q=0$ という単純化された場合についての解析から始める。図 5-3 には環境収容力 K に対する単体藍藻類生物量 P (a), 群体アオコ生物量 Q (b), 草食性動物プランクトン生物量 Z (c) の分岐図が示されている。それぞれの分岐図において、 $h_Q=0.5, 1.5, 2.5$ に対応する 3 本の分岐曲線が描かれている。 k_Q を除いて、表 5-1 におけるセット I のパラメータ値が用いられている。

$h_Q=0.5, 1.5, 2.5$ のどの場合においても、単体藍藻類生物量 P , 群体アオコ生物量 Q , 動物プランクトン生物量 Z とも、環境収容力 K の増加にともなって値が増加する。 K が一定のとき、 P と Q については処理時間 h_Q の値が大きくなるほど各生物量の増加は大きくなり、特に Q の増加が著しい。一方、 Z については P や Q と異なる傾向を示し、およそ $K > 4 \text{ g/m}^3$ の範囲で $h_Q=0.5$ または 2.5 のときよりも $h_Q=1.5$ のときの生物量増加のほうが大きくなっている。

5-4-2. 分岐図($k_Q \neq 0$)

続いて動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間が可変、すなわち $k_Q \neq 0$ の場合の解析に移る。本モデルにおいて、このときの処理時間は $h_Q(1+k_QQ)$ によって表されるが、これは処理時間が群体アオコ生物量 Q に対して増加率 k_Q で増えることを意味する。図 5-4 は $h_Q=0.5$ の場合について、 Q の分岐図のパラメータ k_Q に対する依存性を調べたものである。 $k_Q=0$ または $k_Q=2.0$ のとき、 K の増加にともなって Q の値も単調に増加するが、中間の $k_Q=1.0$ のとき、このシステムは典型的な双安定性を示す。つまり、 Q の K に対する分岐図は k_Q の増加につれてまず単安定から双安定に移行し、さらに k_Q が増えると再び単安定に戻る。

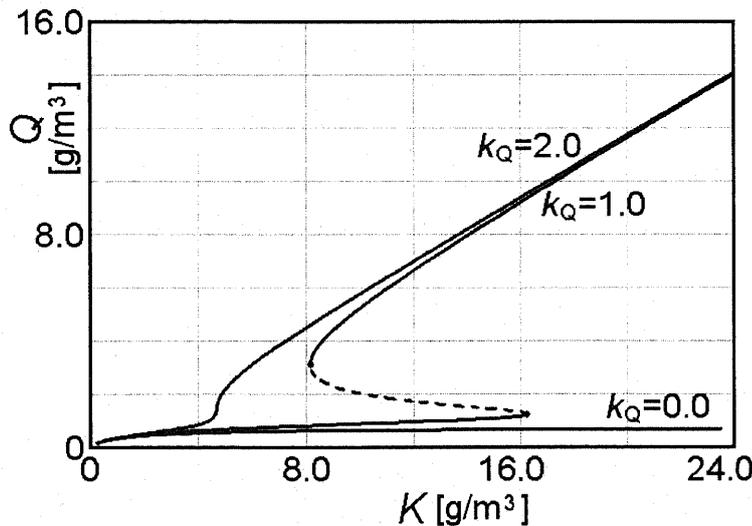


図 5-4. 数理モデル(5-1)-(5-3)による分岐図の k_Q 依存性($h_Q=0.5$)。実線は安定な平衡状態、破線は不安定な平衡状態を表す。群体アオコ生物量 Q の分岐図のみを示す。群体のサイズが大きくなるほど動物プランクトンに捕食されにくくなるという Q のサイズ効果を考慮すると、動物プランクトンの群体アオコに対する実際の処理時間は $h_Q(1+k_QQ)$ によって表される。 $k_Q=0$ または $k_Q=2.0$ のとき、 K に対して Q は単調増加するが、中間の $k_Q=1.0$ のとき、 K の一定の範囲で双安定状態が出現する(図 5-5 参照)。

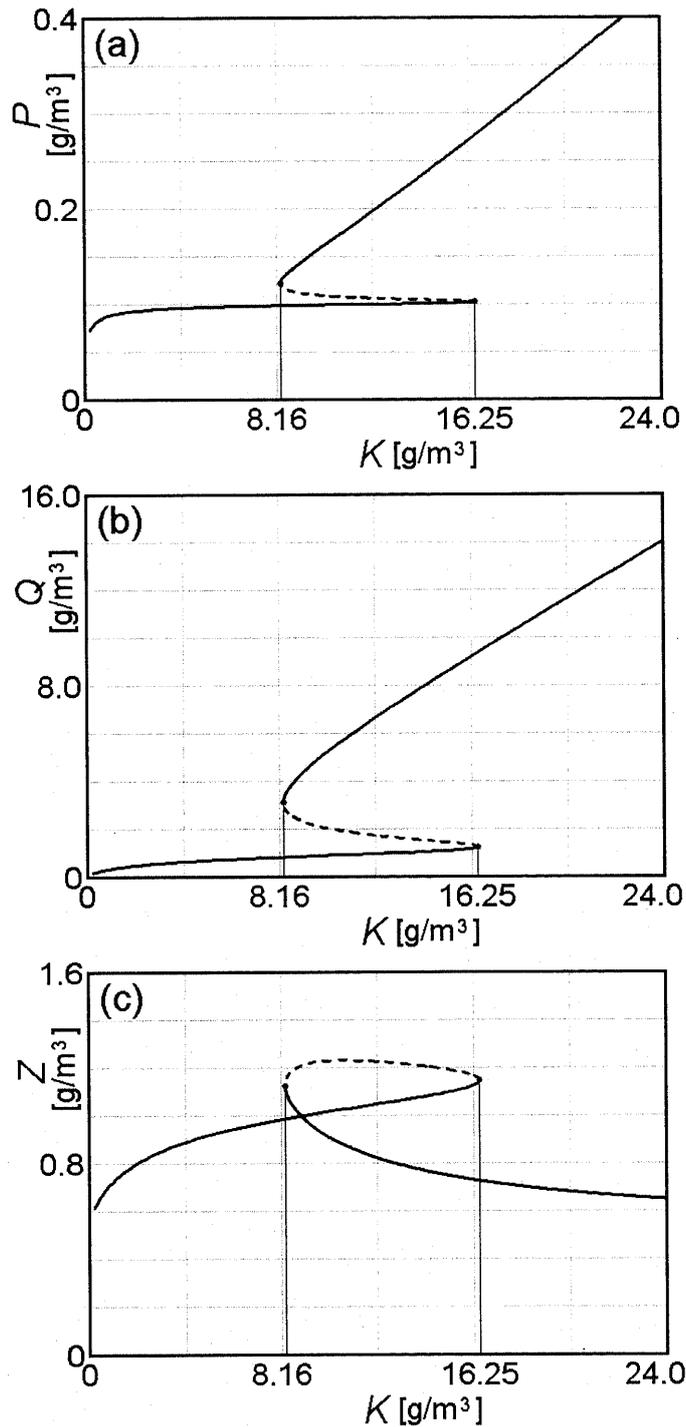


図 5-5. 数理モデル(5-1)-(5-3)による双安定状態($h_0=0.5$, $k_0=1.0$). 実線は安定な平衡状態, 破線は不安定な平衡状態を表す. 図 5-3 と同様, 環境収容力 K に対する単体藍藻類生物量 P (a), 群体アオコ生物量 Q (b), 動物プランクトン生物量 Z (c)の各分岐図が示されている. 環境収容力が $8.16 \leq K \leq 16.25$ の範囲で双安定に特有な S 字カーブが観察される. そのために分岐図の安定状態は 2 つの実線部分に分かれるが, P と Q の量を考慮すると, $K \leq 16.25$ の分枝は澄んだ状態, $K \geq 8.16$ の分枝は濁った状態を表すと考えられる.

図 5-5 では $h_Q=0.5$, $k_Q=1.0$ として, 3つの変数 P , Q , Z , すなわち単体藍藻類, 群体アオコ, 動物プランクトン各生物量の環境収容力 K に対する分岐図がまとめて示されている. Z の場合は多少, 不規則であるが, P と Q については $8.16 \leq K \leq 16.25$ の範囲で双安定に特有な S 字カーブが観察され, 分岐カーブは上下2本の安定な分岐に分かれる. 下側の分岐 ($K \leq 16.25$) で P と Q の値がともに小さいことを考慮すると, この分岐は澄んだ状態を表すと考えられる. 一方, 上側の分岐 ($K \geq 8.16$) では P と Q の値がともに大きく, この分岐は濁った状態に対応すると考えられる.

環境収容力 K に対する生物量の変化を見ると, P と Q の場合, 澄んだ分岐, 濁った分岐の双方で K の値とともに値が増加する. 一方, Z の場合, K の増加につれて澄んだ分岐上では値が増加するが, 濁った分岐上では逆に値が減少する.

5-4-3. 安定性解析

次に表 5-1 セット I のパラメータ値を用いて安定性解析を行なう. 3種の生物量がすべて 0 以上 ($P \geq 0, Q \geq 0, Z \geq 0$) という条件の下で, このシステムには 3つの固定点が生成される. さらに安定性解析により, このうち2つは安定, 1つは不安定であることが判明する. 表 5-2 にまとめられているように, 数理モデル(5-1)-(5-3)によるシステムは 2個のアトラクタ F_0, F_2 と 1個のサドル F_1 を持っている. そして, 安定なアトラクタ F_0 は澄んだ状態に, F_2 は濁った状態に対応する. サドル F_1 は双安定性に不可欠な不安定固定点になる.

表 5-2. 数理モデル(5-1)-(5-3)における固定点の性質.

(P, Q, Z)	$[g/m^3]$	固有値	安定性	種類	状態
$F_0 (0.1, 0.958, 1.047)$		$-1.101, -0.063 \pm 0.116i$	安定	アトラクタ	澄
$F_1 (0.106, 1.722, 1.225)$		$0.109, -0.14, -1.06$	不安定	サドル	
$F_2 (0.197, 6.634, 0.822)$		$-0.163, -0.272, -1.01$	安定	アトラクタ	濁

安定性解析には表 5-1 セット I のパラメータ値が使われている(ただし $K=12.0$). 固有値実数部の正負から F_0 と F_2 は安定なアトラクタ, F_1 は不安定なサドルと判定される. F_0 において単体藍藻類, 群体アオコの生物量(それぞれ P と Q) がともに小さいことを考慮すると, この固定点は澄んだ状態に対応すると考えられる. 一方, F_2 においてはそれらの値がともに大きいので, この固定点は濁った状態に対応すると考えられる.

5-4-4. 流域

2個のアトラクタ F_0, F_2 の流域が図 5-6 に示されている. (a), (b), (c)において, それぞれ Z, Q, P の初期値は不安定固定点 F_1 における値に固定されている. 実際の流域は 3次元位相空間内に形成され, それらの流域を画する境界(separatrix)は 2次元曲面になる. したがって, 厳密に言えば, これらの図は流域の F_1 における断面図ということになる. 不安定なサドル F_1 は境界上に存在する.

図 5-6 の(a), (b)において境界が P 軸とほぼ平行であることから分かるように, 流域の分布は単体藍藻類の生物量 P にほとんど依存しない. そして, Q の値が小さく, かつ Z の値が大きいほど澄んだ状態に, 逆に Q の値が大きく, かつ Z の値が小さいほど濁った状態に収束する傾向にある.

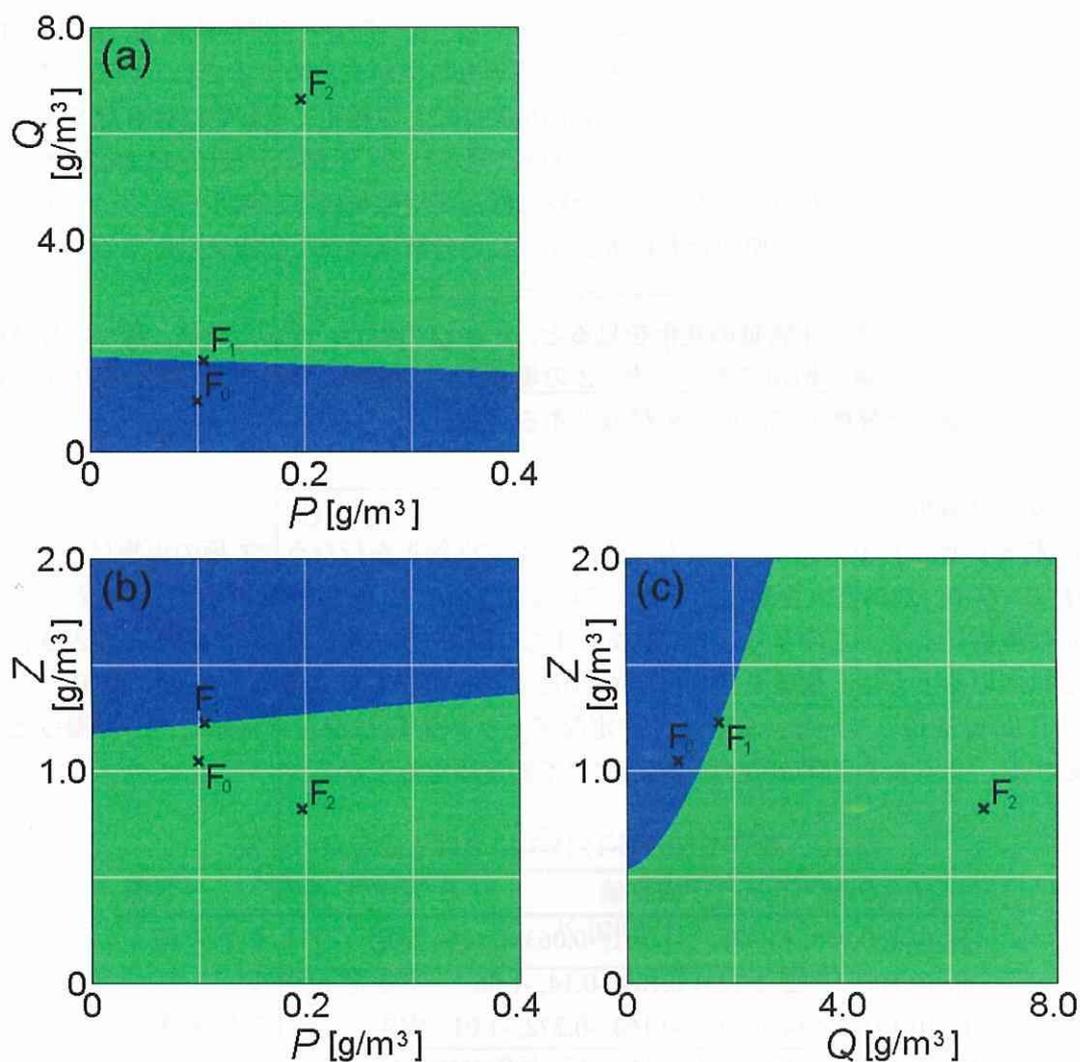


図 5-6. 数理モデル(5-1)-(5-3)による 2 個のアトラクタの流域断面図($K=12.0$). 澄んだ状態 F_0 の流域(青の領域)と濁った状態 F_2 の流域(緑の領域). (a)における Z の初期値, (b)における Q の初期値, (c)における P の初期値は不安定な固定点 F_1 におけるそれぞれの値に固定される. もともと 3 変数モデルにおける流域は 3 次元の領域なので, 流域を分ける境界(separatrix)は 2 次元曲面になる. したがって, (a), (b), (c)は F_1 において流域をそれぞれ Z 軸, Q 軸, P 軸に垂直に切断した断面図とすることができる. (b)において, F_0 が F_2 の流域内に存在するように見えるが, これは 3 次元の流域を 2 次元の平面に投影したときに生じる「ずれ」による. 境界が P 軸とほぼ平行であることから分かるように, 最終状態は P の値にあまり依存せず, Q の値が小さく, Z の値が大きいときは澄んだ状態に, 逆のときは濁った状態に収束する.

5-5. 考察

5-5-1. 群体アオコ生物量に依存して変化する処理時間

本モデルの最も際立った特徴は可変処理時間の導入である。本研究では群体アオコ生物量 Q の増加が動物プランクトン処理時間の増加をもたらすと仮定している。このサイズ効果が本数理モデルの鍵となるメカニズムである。この仮定は以下の根拠に基づいている。

- 1) ミクロキスティスの群体 1 個を構成する細胞数は群体の体積とともに増加する(Joung et al. 2006)。したがって、湖の全群体を形成するミクロキスティスの総細胞数もその総生物量とともに増加する。
 - 2) 群体サイズの 2 項分布を仮定すると、平均群体サイズは細胞総数に比例して増加する。
 - 3) 動物プランクトンの群体に対する処理時間は平均群体サイズに比例して増加する。
- 3)の仮定、すなわち動物プランクトンの群体に対する処理時間と平均群体サイズとの相関を検証する実験はまだ行なわれていないようである。

Bontes et al. (2007)は淡水イシガイ(unionid)科の二枚貝(bivalve)、アノドンタ・アナティナ(*Anodonta anatina*)の緑藻類 1 種と藍藻類 4 株に対する捕食実験を行い、群体ミクロキスティスに対しては、逆に二枚貝の処理時間が短くなると報告している。そして、その理由はミクロキスティスの群体は二枚貝のあご(gill)の上に容易く保持され、解体されるからであると推測している。他方、彼らはフィラメント状のプランクトシリクス・アガルドヒ(*Planktothrix agardhii*)に関しては、吸管(siphon)の目詰まりによる処理時間の遅れが観察されるとも報告している。

Bontes et al. (2007)の実験では捕食者として動物プランクトンではなく二枚貝が使われていることを考慮すれば、群体ミクロキスティスに関する結果はむしろ例外で、フィラメント状のプランクトシリクスに関する結果のほうが一般的と考えるのが妥当だろう。同じ論文で食物の断片サイズに比例した処理時間の延長のようなメカニズムが捕食者の食物摂取を制限するという指摘もなされている(Bontes et al. 2007)。したがって、動物プランクトンによる群体藻類の捕食に関しては、その総生物量に比例して処理時間が増加するという状況も十分に想定し得ると考えられる。

5-5-2. 処理時間を可変としたときの分岐図

先行する Vos et al. (2004a; 2004b)の研究とは異なり、可変処理時間を仮定した本モデルは双安定性を示す。Vos et al. (2004a; 2004b)のモデルが $k_Q=0$ の場合に相当し、図 5-3 に示すように、そのときいかなる双安定性も見い出されないことを考慮すれば、双安定性の出現は可変処理時間の導入によると結論づけて差し支えないだろう。

図 5-5 (b)の分岐図によれば、 $h_Q=0.5$ 、 $k_Q=1.0$ のとき、環境収容力 K が $0 < K \leq 24.0 \text{ g/m}^3$ の範囲で群体アオコの生物量 Q は 0 g/m^3 から約 14 g/m^3 まで変化する。したがって、同じ K の範囲で処理時間は 0.5 日から約 7.5 日まで変化する計算することができる。鞭毛藻類のような小型の原生動物プランクトンにとって、大きな群体藻類の取り扱いを決して容易くないだろうという点を勘案すれば、この処理時間は十分に現実的な値の範囲内にあると考えることができる。

5-5-3. 流入項が分岐図に与える影響および富栄養化の逆説との関連

本モデルにおけるもう 1 つの特徴は構成種が恒常的にシステムに流入すると仮定している点である。これは 3 つのパラメータ I_P 、 I_Q 、 I_Z によって表されているが、 $I_Q=0$ なので、本モデルで一定の割合で流れ込んでくるのは単体藍藻類と草食性動物プランクトンの 2 種である。

先に述べたように I_P 、 I_Z などのパラメータは単に外部からの個体の流入だけを意味するので

はない。たとえば、本モデルにおける栄養塩の影響はすべて環境収容力 K の中に括られている。しかし、現実には植物プランクトンの成長に影響を与える栄養塩は多種に渡り、実際の成長率はそれらの影響の総和によって決定される。ある種の栄養塩が不足すれば、他種によって不足を補うといった補償も行なわれているに違いない。また動物プランクトンであれば、本モデルにおける藍藻類のような特定の種だけを餌にしているわけではない。藍藻類が枯渇すれば、たとえば嗜好性がなくても他種の藻類を餌食して飢えを避けるはずである。こうした代替や補償の効果は総体として、システム内の植物プランクトンや動物プランクトンの個体数(同じ意味だが生物量)を安定化させる方向に働くと考えられる。 I_p , I_z などのパラメータはこうした安定化の効果も表しているという点に注意する必要がある。

栄養塩流入の増加が捕食・被食システムを不安定化させ、構成種の絶滅に導くという富栄養化の逆説(paradox of enrichment)は理論生態学者の間で長年の懸案になってきた(Rosenzweig 1971; Petrovskii et al. 2004)。この逆説を回避するために、幾多のメカニズムが提案されてきたこともよく知られている。たとえば、富栄養化の逆説は時空間カオスへの移行によって(Petrovskii et al. 2004)、もしくは動物プランクトンの捕食活動が喚起する植物プランクトンの防御機制によって(Vos et al. 2004a)回避され得るという主張がなされている。Scheffer (1998)も大きな藍藻類コロニーのような被食されにくい藻類の存在や空間的な不均一性が潜在的な安定化のメカニズムであるとしている。

こうした主張はもちろん一理あると思われるが、富栄養化の逆説が現実のものとはならない理由はもっと単純なところに潜んでいる可能性も捨てきれない。つまり、現実の生態系では栄養分や餌の代替や補償によって、植物プランクトンや動物プランクトンの個体数は自然環境の変化に対してそれほど大きく変動せず、比較的一定の値を保つようなメカニズムが働いているのではないかということである。こうした安定化の効果はモデルに I_p , I_q , I_z などの流入項を導入することによって表現することができる。なぜなら、流入項を導入することによって各成分の生物量が0(この場合は $P=0$ または $Z=0$)が定常状態となる可能性は完全に排除されるからである。

本モデルによるシミュレーション結果の図 5-3 と図 5-5 を見ると、(a)における単体藍藻類の生物量 P と(c)における動物プランクトンの生物量 Z に関しては、環境収容力 K の値が小さくても、一定程度の生物量が存在する。それに比較して、(b)における群体アオコの生物量 Q に関しては、 K の値が小さいとき、その値はほぼ0である。この理由は単体藍藻類と動物プランクトンについては I_p と I_z が一定の値を与えられているのに対し、群体アオコについては $I_q=0$ としていることによると考えられる。こうした分岐図上の傾向は次章の図 6-1, 図 6-3 と比較すると、より違いが鮮明になるだろう。

5-5-4. 費用対利得のトレードオフ

藻類にとって、群体形成は多くの利益を生み出す。進化論的な観点からは動物プランクトンの捕食から逃れることによって得られる利益に対して、何らかのコストが支払われなければならない(Jakobsen and Tang 2002; Tang 2003; Lüriling 2003a; Lüriling 2003b; van Holthoorn et al. 2003)。Lüriling (2003a; 2003b)は緑藻類のデスマデスマスとセネデスマスに関して、コストは沈むことだと主張している。湖の表水層は豊富な光と高い水温により、藻類の成長に適した環境にある。好条件の表水層から深水層への下降は多くの利益が失われることを意味する。デスマデスマスやセネデスマスにとって、沈降によってもたらされる不利益こそ捕食者からの逃避というメリットを埋め合わせるコストだということである。しかし、沈降がコストであるという論理は藍藻

類に対しては当てはまらないように思える。なぜなら、藍藻類は水面で繁茂しているからである。

Vos et al. (2004a; 2004b)はコストを死亡率の違いとしてモデルに組み込んでいる。彼らのモデルでは表 2-1, 表 5-1 の参照値を見れば分かるように、防御された(群体)藻類の死亡率 0.18 (表 5-1)は防御されていない(単体)藻類のそれ 0.145 (表 2-1)よりも大きく設定されている。ところが、本モデルでは2種の藻類の死亡率は同じ値なので、いかなるコストも考慮されていない。しかし、死亡率の違いをコストとしてモデルに組み込んだとしても、シミュレーションの結果に何ら本質的な変化は見られないことが確認されている。

5-5-5. 動物プランクトンに単体と群体の識別能力があると仮定したモデル

これまでの数理モデル(5-1)-(5-3)は動物プランクトンに単体と群体を識別する能力がないという仮定に立って組み立てられていた。次にこの仮定を否定した数理モデル、すなわち動物プランクトンに単体と群体を識別する能力があるという仮定に基づいた数理モデルを作成する。そのような表現型可塑性モデルは次のように記される。

$$\frac{dP}{dt} = I_P + \mu P \left(1 - \frac{P+Q}{K}\right) - c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P + c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_P P}{1 + v_P h_P P} Z - m_P P, \quad (5-6)$$

$$\frac{dQ}{dt} = I_Q + \mu Q \left(1 - \frac{P+Q}{K}\right) + c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P - c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_Q Q}{1 + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_Q Q, \quad (5-7)$$

$$\frac{dZ}{dt} = I_Z + \eta \left(\frac{v_P P}{1 + v_P h_P P} + \frac{v_Q Q}{1 + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} \right) Z - f_Z \frac{Z^2}{H_Z^2 + Z^2} - m_Z Z. \quad (5-8)$$

各変数とパラメータの意味は数理モデル(5-1)-(5-3)と全く変わらない。パラメータの数値は表 5-1 にセット II として与えられているが、セット I と比べて、魚または肉食性動物プランクトンの草食性動物プランクトンに対する最大捕食率 f_Z の値が少し変わっているに過ぎない。

数理モデル(5-1)-(5-3)と数理モデル(5-6)-(5-8)の違いは単体藍藻類と群体アオコに対する動物プランクトンの捕食を表す部分にある。捕食によって単体藍藻類生物量 P と群体アオコ生物量 Q は減少するが、そのときの減少を表す関数応答の分母が異なっている。具体的に言うと、(5-6)式と(5-7)式の後から2番目の項である。それに応じて、(5-8)式の動物プランクトン生物量 Z が捕食によって増加する項も変更されている。

数理モデル(5-6)-(5-8)による $k_Q=0$ 、すなわち動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間がその生物量 Q に依存しない場合の分岐図が図 5-7 に示されている。これに対応する数理モデル(5-1)-(5-3)による分岐図は図 5-3 で、ともに環境収容力 K に対する単体藍藻類生物量 P (a)、群体アオコ生物量 Q (b)、草食性動物プランクトン生物量 Z (c)の変化を表している。図 5-3 と図 5-7 を比較すると、(b)と(c)にほとんど違いは見られないが、(a)の様子は明らかに異なる。動物プランクトンに単体と群体を識別する能力がないと仮定した図 5-3 の場合、各 K の値に対し、 h_Q の値が増えれば、それにつれて P の値も増加する。それに対し、動物プランクトンに単体と群体を識別する能力があると仮定した図 5-7 では、 h_Q の増加につれて P の値は一度、減少してから増加に転じ、特に $h_Q=1.5$ の場合、 $h_Q=0.5$ の場合に比べて、すべての K の値に対して P の値が小さくなっている。

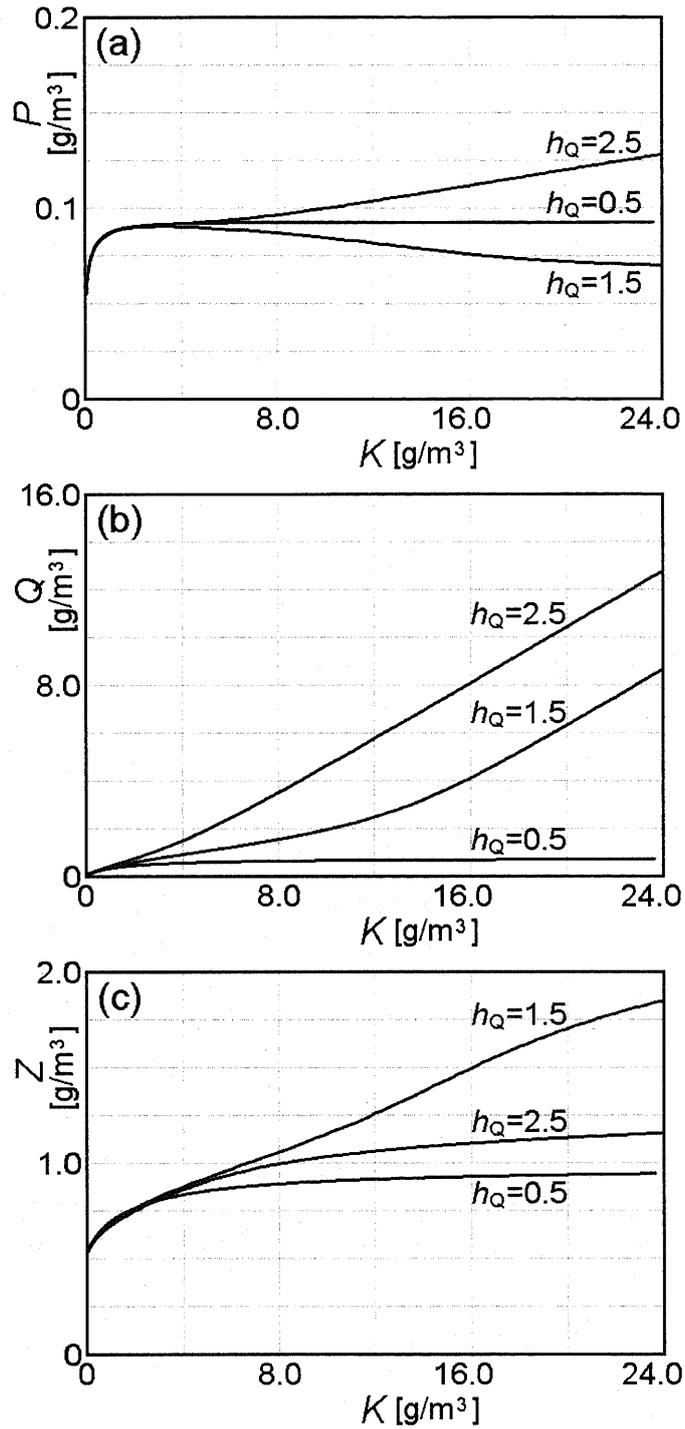


図 5-7. 数理モデル(5-6)-(5-8)による分岐図の h_Q 依存性($k_Q=0$). 数理モデル(5-1)-(5-3)の図 5-3 に対応する図で, $k_Q=0$, すなわち処理時間が Q の値によって変化しないときの分岐図の h_Q に対する依存性が調べられている. それぞれ(a), (b), (c)は環境収容力 K に対する単体藍藻類生物量 P , 群体アオコ生物量 Q , 動物プランクトン生物量 Z の分岐図である. 図 5-3 と比較して, (b)と(c)にほとんど変化は見られない. しかし, (a)の P の分岐図では $h_Q=1.5$ と $h_Q=2.5$ の曲線が下側にずれて, $h_Q=0.5$ と $h_Q=1.5$ の位置関係が逆転している.

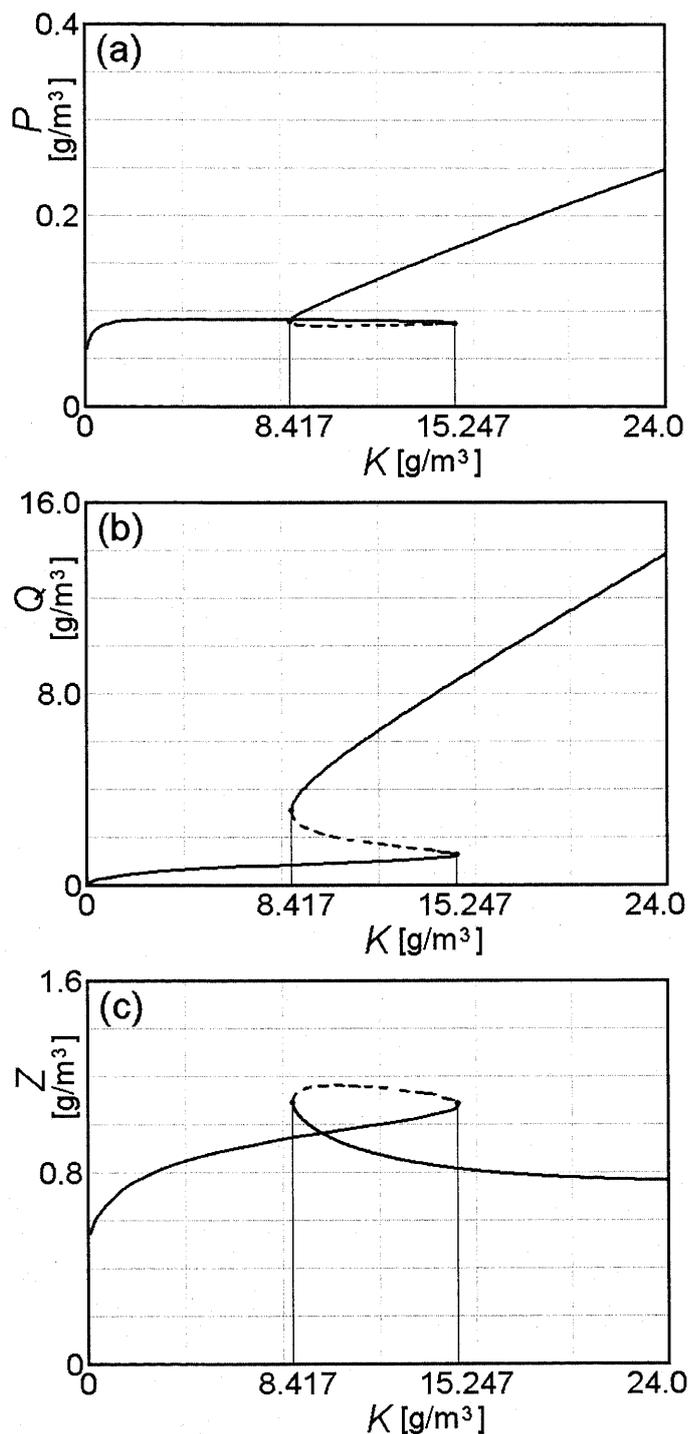


図 5-8. 数理モデル(5-6)-(5-8)による双安定状態($h_Q=0.5$, $k_Q=1.0$). 実線は安定な平衡状態, 破線は不安定な平衡状態を表す. 環境収容力 K に対する単体藍藻類生物量 P (a), 群体アオコ生物量 Q (b), 動物プランクトン生物量 Z (c) の分岐図で, 数理モデル (5-1)-(5-3) の図 5-5 に対応する. 環境収容力が $8.417 \leq K \leq 15.247$ の範囲で双安定状態が確認できる. Q の値を考慮すると, $K \leq 15.247$ の分枝は澄んだ状態, $K \geq 8.417$ の分枝は濁った状態を表すと考えられる.

5-5-6. 識別能力の有無に関する比較

図 5-8 は数理モデル(5-6)-(5-8)による $k_Q \neq 0$, すなわち動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間が Q に依存する場合の分岐図で, 数理モデル(5-1)-(5-3)の図 5-5 に対応する. 図 5-5 と同様に典型的な双安定性が観察され, そのときの環境収容力 K の範囲も両モデルであまり変わらない. 図 5-7 ($k_Q=0$) のときと同様, 群体アオコ生物量 Q の分岐図(b)と草食性動物プランクトン生物量 Z の分岐図(c)にほとんど違いは認められないが, 単体藍藻類生物量 P の分岐図(a)は図 5-5 の場合と明らかに異なる.

違いは以下のような点に見られる. 双安定領域の右端において, 澄んだ状態から濁った状態への regime shift が起きる際に, 図 5-5 (a)では単体藍藻類の生物量 P は大幅に増加するが, 図 5-8 (a)ではそれほど増加しない. この理由を指摘することはそれほど困難ではない. (5-6)式の後から 2 番目の項において, その分母から Q に関する部分が消えていることに注意する必要がある. これにより, 動物プランクトンの捕食による単体藍藻類の減少は群体アオコ生物量 Q の影響を受けなくなる. 要するに単体藍藻類と群体アオコは別な種で, 両者に対する動物プランクトンの捕食は互いに無関係に行なわれると仮定されているのである.

つまり, 数理モデル(5-6)-(5-8)では異常発生によって群体アオコの生物量が爆発的に増えても, 単体藍藻類に対する捕食は以前と同じペースで進行する. したがって, 単体藍藻類生物量の減少量は同じである. これが図 5-8 (a)の澄んだ状態から濁った状態への regime shift において, P の増加量が少ないことの定性的な説明である.

一方, 数理モデル(5-1)-(5-3)において, 単体藍藻類に対する捕食は群体アオコの生物量に影響される. 該当する項の分母に Q が含まれていることから推測できるように, 群体アオコの生物量が増えれば, 単体藍藻類に対する捕食圧も弱まる. したがって, 単体藍藻類生物量の減少量が少なくなる. これが図 5-5 (a)の同様な regime shift において, P の値も Q の値とともに大幅に増加している理由である.

なお, (5-6)式は

$$f_P = \frac{1}{h_P}, \quad H_P = \frac{1}{v_P h_P}, \quad (5-9)$$

などの変換によって,

$$\frac{dP}{dt} = I_P + \mu P \left(1 - \frac{P+Q}{K} \right) - c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P + c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - f_P \frac{P}{H_P + P} Z - m_P P, \quad (5-10)$$

のような従来の記法に書き直すことも可能である. ここで f_P は動物プランクトンの単体藍藻類に対する最大捕食率, H_P は単体藍藻類に関する半飽和定数を表す.

5-5-7. 野外観察との比較

第2章で述べたように, 本論文では異常発生時におけるアオコ生物量の目安を 4.0 g/m^3 としている(Takamura and Yasuno 1984). たとえば, 数理モデル(5-1)-(5-3)において, 群体アオコ生物量 Q の分岐図(図 5-5 (b))は環境収容力が $8.16 \leq K \leq 16.25$ の範囲で双安定を示し, その範囲で Q の値はおよそ 3.1 g/m^3 から 9.3 g/m^3 まで変化する. 一方の数理モデル(5-6)-(5-8)においても, 図 5-8 (b)から双安定領域における Q の値の変化をおよそ 3.1 g/m^3 から 8.7 g/m^3 までと見積もることができる. いずれの場合もアオコ異常発生の目安となる 4.0 g/m^3 という値が Q の変域に含まれていることは, これらのモデルの信頼性を高めているとすることができるだろう.

5-6. 第5章のまとめ

- 1) 本章の表現型可塑性モデルは単体藍藻類, 群体アオコ, 草食性動物プランクトンの3成分からなる. このモデルには草食性動物プランクトンの捕食圧による単体藍藻類, 群体アオコ間の相互形態変化, および草食性動物プランクトンの単体藍藻類に対する嗜好的捕食という2つの効果が組み込まれている.
- 2) 本章のモデルには単体藍藻類と草食性動物プランクトンに関して流入項が付加されている. これらの項は単に外部からの流入のみならず, 他種栄養塩や植物プランクトンによる代替, 補償の効果も表す. 流入項の導入によって単体藍藻類と草食性動物プランクトンが消滅する可能性が完全に消え, その結果, システムは安定性すると考えられる.
- 3) 動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間が群体アオコ生物量に比例して増大すると仮定すると, 環境収容力の増加とともに双安定状態が出現する. したがって, さらに環境収容力が増加すれば, 群体アオコの生物量が突然増加する急激な遷移現象(catastrophic shift)が起きると期待される.
- 4) 動物プランクトンに単体と群体を識別する能力がないと仮定した表現型可塑性モデル(5-1)-(5-3)とあると仮定したモデル(5-6)-(5-8)では, 主に単体藍藻類生物量の分岐図に違いが現れる. ただし, 群体アオコと動物プランクトンの分岐図にはほとんど変化が認められない. 具体的に動物プランクトンに識別能力があると仮定した数理モデル(5-6)-(5-8)では, 環境収容力 K の増加に対する単体藍藻類の生物量 P の増加は数理モデル(5-1)-(5-3)のときほど大きくない. その理由は動物プランクトンの単体藍藻類に対する捕食活動は群体アオコの生物量 Q の増加と無関係に継続し, したがって, 単体藍藻類の減少も同じペースで進行するからである.

5-7. 第5章の補遺

5-7-1. 分岐図の描き方(数理モデル(5-1)-(5-3)の場合)

はじめに数理モデル(5-1)-(5-3)のほうから説明する. 分岐図とは時間的に変動しない平衡状態を示す図である. したがって, 常微分形式の平均値モデルにおいて各方程式を「=0」とおき, この連立方程式を解けば分岐図を描くことができるが, この作業はそれほど単純ではない. いつでも連立方程式が解けるとは限らない. たとえば, 方程式が5次以上になれば, 解の公式は存在せず, 代数的に解くことは不可能である. この章の数理モデルもそのような例で, 分岐図を描くためにはいろいろな工夫が必要になる.

出発点になるのは P, Q, Z に関する次の連立方程式である.

$$I_P + \mu P \left(1 - \frac{P+Q}{K}\right) - c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P + c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_P P}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_P P = 0, \quad (5-11)$$

$$I_Q + \mu Q \left(1 - \frac{P+Q}{K}\right) + c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P - c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_Q Q = 0, \quad (5-12)$$

$$I_Z + \eta \frac{v_P P + v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - f_Z \frac{Z^2}{H_Z^2 + Z^2} - m_Z Z = 0. \quad (5-13)$$

この3つの式から制御パラメータとなる環境収容力 K と3つの変数 P, Q, Z との関係を求めていくが, ここでは

第5章 藍藻類の表現型可塑性(I)

$$R = P + Q, \quad (5-14)$$

と置いて、横軸の環境収容力も含めた4つの変数 P , Q , Z , K を次のように媒介変数 R の関数として表す方法を探す。

$$P = P(R), \quad Q = Q(R), \quad Z = Z(R), \quad K = K(R). \quad (5-15)$$

まず(5-13)式を

$$\frac{v_P P + v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z = -\frac{1}{\eta} \left(I_Z - f_Z \frac{Z^2}{H_Z^2 + Z^2} - m_Z Z \right), \quad (5-16)$$

のように変形する。そして、

$$v_P = v_Q, \quad m_P = m_Q, \quad (5-17)$$

を仮定してから、(5-11)+(5-12)を作る。

$$I_P + I_Q + \mu R \left(1 - \frac{R}{K} \right) + \frac{1}{\eta} \left(I_Z - f_Z \frac{Z^2}{H_Z^2 + Z^2} - m_Z Z \right) - m_P R = 0, \quad (5-18)$$

ここで

$$E = \eta \left[I_P + I_Q + \left\{ \mu \left(1 - \frac{R}{K} \right) - m_P \right\} R \right] + I_Z, \quad (5-19)$$

と置き、これを(5-18)式に代入して、 Z に関する3次方程式

$$m_Z Z^3 + (f_Z - E) Z^2 + m_Z H_Z^2 Z - E H_Z^2 = 0, \quad (5-20)$$

を作る。これを解いて解を求めるが、このときの Z の式には K と R が含まれていることに注意する。

次に(5-11)/ P -(5-12)/ Q を計算して K を消去する。

$$\frac{I_P}{P} - \frac{I_Q}{Q} - c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} \left(1 + \frac{P}{Q} \right) + c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} \left(\frac{Q}{P} + 1 \right) = 0. \quad (5-21)$$

このとき(5-17)式の仮定が使われる。(5-21)式を変形して、

$$(I_P Q - I_Q P) - c \frac{P Z^2 - Q g^2}{Z^2 + g^2} R = 0. \quad (5-22)$$

さらに $I_Q = 0$ なので、

$$I_P Q = c \frac{P Z^2 - Q g^2}{Z^2 + g^2} R. \quad (5-23)$$

以後、

$$I' = I_P (Z^2 + g^2) + c R g^2, \quad (5-24)$$

と置いて変形を進めると、

$$P = \frac{I' R}{(c R Z^2 - I')}, \quad (5-25)$$

および

$$Q = R - P, \quad (5-26)$$

に至る。以上により、 P , Q , Z の3つの変数が R と K によって表される。

続いて(5-13)式の左辺を

$$d = I_Z + \eta \frac{v_P P + v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - f_Z \frac{Z^2}{H_Z^2 + Z^2} - m_Z Z, \quad (5-27)$$

と置き、媒介変数 R を固定しながら K を変化させて、 $d=0$ となる値を探す。こうして得られた R と K から P , Q , Z も求めることができるので、最終的に分岐図の描画が可能になる。

5-7-2. 固定点の求め方(数理モデル(5-1)-(5-3)の場合)

固定点の場合は K の値がすでに与えられているので、(5-27)式において、 R を変化させながら $d=0$ となる値を探す。こうして R の値が確定すれば、 P , Q , Z を求めることができる。

5-7-3. 固有値の求め方(数理モデル(5-1)-(5-3)の場合)

この章の数理モデルの場合、成分が単体藍藻類、群体アオコ、草食性動物プランクトンの3種類なので、分岐カーブ上の各平衡状態は3個の固有値を持つ。まず(5-1)-(5-3)式の右辺を

$$F(P, Q, Z) = I_P + \mu P \left(1 - \frac{P+Q}{K}\right) - c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P + c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_P P}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_P P, \quad (5-28)$$

$$G(P, Q, Z) = I_Q + \mu Q \left(1 - \frac{P+Q}{K}\right) + c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P - c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_Q Q, \quad (5-29)$$

$$H(P, Q, Z) = I_Z + \eta \frac{v_P P + v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - f_Z \frac{Z^2}{H_Z^2 + Z^2} - m_Z Z. \quad (5-30)$$

と置く。次に固有値を求めようとする点 (P, Q, Z) において、次の9個の偏微分係数を求める。

$$\frac{\partial F}{\partial P}, \quad \frac{\partial F}{\partial Q}, \quad \frac{\partial F}{\partial Z}, \quad \frac{\partial G}{\partial P}, \quad \frac{\partial G}{\partial Q}, \quad \frac{\partial G}{\partial Z}, \quad \frac{\partial H}{\partial P}, \quad \frac{\partial H}{\partial Q}, \quad \frac{\partial H}{\partial Z}. \quad (5-31)$$

さらに9個の偏微分係数によって次の固有値方程式を作る。

$$\begin{vmatrix} \frac{\partial F}{\partial P} - \lambda & \frac{\partial F}{\partial Q} & \frac{\partial F}{\partial Z} \\ \frac{\partial G}{\partial P} & \frac{\partial G}{\partial Q} - \lambda & \frac{\partial G}{\partial Z} \\ \frac{\partial H}{\partial P} & \frac{\partial H}{\partial Q} & \frac{\partial H}{\partial Z} - \lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (5-32)$$

これは固有値 λ に関する3次方程式なので、解の公式を用いて3つの固有値を求めることができる。こうして求めた3つの固有値 λ_0 , λ_1 , λ_2 の実数部がすべて-ならば、その状態 (P, Q, Z) は安定、1つでも+の固有値があれば不安定と判定される。

5-7-4. 分岐図の描き方(数理モデル(5-6)-(5-8)の場合)

続いてもう1つの数理モデル(5-6)-(5-8)の説明に移る。分岐図を描くために次の P , Q , Z に

関する連立方程式を解く。

$$I_P + \mu P \left(1 - \frac{P+Q}{K}\right) - c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P + c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_P P}{1 + v_P h_P P} Z - m_P P = 0, \quad (5-33)$$

$$I_Q + \mu Q \left(1 - \frac{P+Q}{K}\right) + c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P - c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_Q Q}{1 + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_Q Q = 0, \quad (5-34)$$

$$I_Z + \eta \left(\frac{v_P P}{1 + v_P h_P P} + \frac{v_Q Q}{1 + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} \right) Z - f_Z \frac{Z^2}{H_Z^2 + Z^2} - m_Z Z = 0. \quad (5-35)$$

ここでは分岐図の横軸になる環境収容力 K も変数と見なし、 Q を媒介変数として、残りの3つの変数 P , Z , K を次のように Q の関数として表すことを考える。

$$P = P(Q), \quad Z = Z(Q), \quad K = K(Q). \quad (5-36)$$

(5-36)式を求めることができれば、 K と P , K と Q , K と Z の関係を表す曲線、すなわち P , Q , Z の分岐図を描くことができるはずである。

まず K を消去するために、(5-33)/ P -(5-34)/ Q を計算する。

$$(I_P Q - I_Q P) - c \frac{PZ^2 - Qg^2}{Z^2 + g^2} (P+Q) - PQZ \left(\frac{v_P}{1 + v_P h_P P} - \frac{v_Q}{1 + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} \right) = 0. \quad (5-37)$$

ここでは $I_Q=0$ なので、

$$P' = \frac{v_P}{1 + v_P h_P P}, \quad Q' = \frac{v_Q}{1 + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q}, \quad (5-38)$$

と置いて、

$$I_P Q - c \frac{PZ^2 - Qg^2}{Z^2 + g^2} (P+Q) - PQZ(P'-Q') = 0, \quad (5-39)$$

を得る。(5-39)式は Z に関する3次方程式

$$PQZ^3(P'-Q') - \{I_P Q - cP(P+Q)\}Z^2 + PQg^2Z(P'-Q') - \{I_P + c(P+Q)\}Qg^2 = 0, \quad (5-40)$$

に変形され、解の公式を用いてこの3次方程式を解く。これにより、 Z が次のように P と Q によって表されることになる。

$$Z = f(P, Q). \quad (5-41)$$

次にまだ使われてない(5-35)式の左辺を

$$d = I_Z + \eta \left(\frac{v_P P}{1 + v_P h_P P} + \frac{v_Q Q}{1 + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} \right) Z - f_Z \frac{Z^2}{H_Z^2 + Z^2} - m_Z Z, \quad (5-42)$$

と置く。(5-42)式の右辺に先に求めた(5-41)式を代入すれば、 d は P と Q の関数になる。ここで媒介変数 Q を固定しながら P を変化させて、 $d=0$ となる P を探す。こうして得られた P 、および(5-41)式によって P と Z が Q の関数として表されるようになる。

続いて(5-33)と(5-34)のどちらか1つ、たとえば(5-33)を選び、これを K について解く。

$$Z' = \frac{PZ^2 - Qg^2}{Z^2 + g^2}, \quad A = \frac{-I_P + cZ' + P'PZ + m_P P}{rP}, \quad (5-43)$$

などの置き換えにより、

$$K = \frac{P+Q}{1-A}. \quad (5-44)$$

これによって K も Q の関数として表されるようになる。こうして P , Q , Z の K に対する分岐図を描くことができる。

5-7-5. 固有値の求め方(数理モデル(5-6)-(5-8)の場合)

まず(5-6)-(5-8)式の右辺を

$$F(P, Q, Z) = I_P + \mu P \left(1 - \frac{P+Q}{K} \right) - c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P + c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_P P}{1 + v_P h_P P} Z - m_P P, \quad (5-45)$$

$$G(P, Q, Z) = I_Q + \mu Q \left(1 - \frac{P+Q}{K} \right) + c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P - c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_Q Q}{1 + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_Q Q, \quad (5-46)$$

$$H(P, Q, Z) = I_Z + \eta \left(\frac{v_P P}{1 + v_P h_P P} + \frac{v_Q Q}{1 + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} \right) Z - f_Z \frac{Z^2}{H_Z^2 + Z^2} - m_Z Z. \quad (5-47)$$

と置く。以下は数理モデル(5-1)-(5-3)の場合と同じなので省略する。

第5章の引用文献

- Bontes BM, Verschoor AM, Pires LMD, van Donk E, Iberings BW (2007) Functional response of *Anodonta anatina* feeding on a green alga and four strains of cyanobacteria, differing in shape, size and toxicity. *Hydrobiologia* 584:191-204
- Burkert U, Hyenstrand P, Drakare S, Blomqvist P (2001) Effects of the mixotrophic flagellate *Ochromonas* sp. on colony formation in *Microcystis aeruginosa*. *Aquat Ecol* 35:9-217
- DeAngelis DL, Bartell SM, Brenkert AL (1989) Effects of nutrient recycling and food-chain length on resilience. *Am Nat* 134:778-805
- Dokulil MT, Teubner K (2000) Cyanobacterial dominance in lakes. *Hydrobiologia* 438:1-12
- Fiałkowska E, Pajdak-Stós A (2002) Dependence of cyanobacteria defense mode on grazer pressure. *Aquat Microb Ecol* 27:149-157
- Fulton III RS, Paerl HW (1987) Effects of colonial morphology on zooplankton utilization of algal resources during blue-green algal (*Microcystis aeruginosa*) blooms. *Limnol Oceanogr* 32:634-644
- Ghadouant A, Pinel-Alloul B (2002) Phenotypic plasticity in *Daphnia pulicaria* as an adaptation to high biomass of colonial and filamentous cyanobacteria: experimental evidence. *J Plankton Res* 24:1047-1056
- Gragani A, Scheffer M, Rinaldi S (1999) Top-down control of cyanobacteria: a theoretical analysis. *Am Nat* 153:59-72
- Grover JP (1994) Assembly rules for communities of nutrient-limited plants and specialist herbivores. *Am Nat* 143:258-282
- Haney JF (1987) Field studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *NZ J Mar Freshwater Res* 21:467-475
- Hessen DO, van Donk E (1993) Morphological changes in *Scenedesmus* induced by substances released from *Daphnia*. *Arch Hydrobiol* 127:129-140
- Jakobsen HH, Tang KW (2002) Effects of protozoan grazing on colony formation in *Phaeocystis*

- globosa* (Prymnesiophyceae) and the potential costs and benefits. *Aquat Microb Ecol* 27:261-273
- Joung S-H, Kim C-J, Ahn C-Y, Jang K-Y, Boo SM, Oh H-M (2006) Simple method for a cell count of the colonial cyanobacterium, *Microcystis* sp. *J Microbiol* 44:562-565
- Kretzschmar M, Nisbet RM, McCauley E (1993) A predator-prey model for zooplankton grazing on competing algal populations. *Theor Popul Biol* 44:32-66
- Lampert W, Rothhaupt KO, von Elert E (1994) Chemical induction of colony formation in a green alga (*Scenedesmus acutus*) by grazers (*Daphnia*). *Limnol Oceanogr* 39:1543-1550
- Lürling M (2003a) Phenotypic plasticity in the green algae *Desmodesmus* and *Scenedesmus* with special reference to the induction of defensive morphology. *Ann Limnol - Int J Lim* 39:85-101
- Lürling M (2003b) The effect of substances from different zooplankton species and fish on the induction of defensive morphology in the green algae *Scenedesmus obliquus*. *J Plankton Res* 25:979-989
- Medvinsky AB, Petrovskii SV, Tikhonova IA, Malchow H, Li B-L (2002) Spatiotemporal complexity of plankton and fish dynamics. *SIAM Rev* 44:311-370
- Oberholster PJ, Botha A-M, Grobbelaar JU (2004) *Microcystis aeruginosa*: source of toxic microcystins in drinking water. *Afr J Biotechnol* 3:159-168
- Ozawa K, Fujioka H, Muranaka M, Yokoyama A, Katagami Y, Homma T, Ishikawa K, Tsujimura S, Kumagai M, Watanabe MF, Park H-D (2005) Spatial distribution and temporal variation of *Microcystis* species composition and Microcystin concentration in Lake Biwa. Wiley InterScience DOI 10.1002/tox.20117
- Petrovskii S, Li B-L, Malchow H (2004) Transition to spatiotemporal chaos can resolve the paradox of enrichment. *Ecol Complex* 1:37-47
- Reynolds CS, Oliver RL, Walsby AE (1987) Cyanobacterial dominance: the role of buoyancy regulation in dynamic lake environments. *NZ J Mar Freshwater Res* 21:379-390
- Rosenzweig ML (1971) Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystem in ecological time. *Science* 171:385-387
- Scheffer M (1998) Ecology of shallow lakes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands
- Takamura N, Yasuno M (1984) Diurnal changes in the vertical distribution of phytoplankton in hypertrophic Lake Kasumigaura, Japan. *Hydrobiologia* 112:53-60
- Tang KW (2003) Grazing and colony size development in *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae): the role of chemical signal. *J Plankton Res* 25:831-842
- Tsujimura S, Tsukada H, Nakahara H, Nakajima T, Nishino M (2000) Seasonal variations of *Microcystis* populations in sediments of Lake Biwa, Japan. *Hydrobiologia* 434:183-192
- van Holthoorn FL, van Beek TA, Lürling M, van Donk E, de Groot A (2003) Colony formation in *Scenedesmus*: a literature overview and further steps towards the chemical characterisation of the *Daphnia* kairomone. *Hydrobiologia* 491:241-254
- Verschoor AM, van der Stap I, Helmsing NR, Lürling M, van Donk E (2004a) Inducible colony formation within the *Scenedesmaceae*: adaptive responses to infochemicals from two different herbivore taxa. *J Phycol* 40:808-814
- Verschoor AM, Vos M, van der Stap I (2004b) Inducible defences prevent strong population fluctuations in bi- and tritrophic food chains. *Ecol Lett* 7:1143-1148
- von Elert E, Franck A (1999) Colony formation in *Scenedesmus*: grazer-mediated release and chemical features of the infochemical. *J Plankton Res* 21:789-804

- Vos M, Kooi BW, DeAngelis DL, Mooij WM (2004a) Inducible defences and the paradox of enrichment. *Oikos* 105:471-480
- Vos M, Verschoor AM, Kooi BW, Wäckers FL, DeAngelis DL, Mooij WM (2004b) Inducible defenses and trophic structure. *Ecology* 85:2783-2794
- Watanabe MF, Harada K, Carmichael WW, Fujiki H (1996) Toxic *Microcystis*. CRC Press Inc, Boca Raton, Florida, U.S.A.
- Wilson AE, Sarnelle O, Tillmanns AR (2006) Effects of cyanobacterial toxicity and morphology on the population growth of freshwater zooplankton: Meta-analyses of laboratory experiments. *Limnol Oceanogr* 51:1915-1924
- Wiltshire K, Boersma M, Meyer B (2003) Grazer-induced changes in the desmid *Staurastrum*. *Hydrobiologia* 491:255-260
- Yang Z, Kong F, Shi X, Cao H (2006) Morphological response of *Microcystis aeruginosa* to grazing by different sorts of zooplankton. *Hydrobiologia* 563:225-230
- Yasumoto K, Nishigami A, Kasai F, Kusumi T, Ooi T (2006) Isolation and absolute configuration determination of aliphatic sulfates as the *Daphnia* kairomones inducing morphological defense of a phytoplankton. *Chem Pharm Bull* 54:271-274
- Yoshinaga I, Hitomi T, Miura A, Shiratani E, Miyazaki T (2006) Cyanobacterium *Microcystis* bloom in a eutrophicated regulating reservoir. *JARQ* 40:283-289

第6章 動物プランクトンの捕食活動が誘発する

群体形成：藍藻類の表現型可塑性(II)

第6章の概要 この章では外部から単体藍藻類，群体アオコ，草食性動物プランクトンが流入しない純粋な閉鎖系における表現型可塑性モデルについて分析する．すなわち $I_P=0$, $I_Q=0$, $I_Z=0$ の場合で，このとき単体藍藻類以外の生物量が0，すなわち $Q=0$, $Z=0$ が新たに平衡状態に加わる．それにともない，分岐図における3種類の生物量も環境収容力 K に対して大きく変動するようになる．特にパラメータ k_Q (動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間の群体アオコ生物量 Q に対する増加率) に対する依存性に大きな変化が現れ，双安定性に特徴的なS字カーブを示す k_Q の範囲は極端に狭くなる．この章のモデルでは草食性動物プランクトンに単体藍藻類と群体アオコを識別する能力がないという従来の仮定に戻る．

6-1. はじめに

前章の表現型可塑性モデルでは外部からの単体藍藻類，群体アオコ，草食性動物プランクトンの流入を仮定していた．そのとき述べたように I_P , I_Q , I_Z などの流入項(source term)は単に外部からの流入だけを表しているわけではない．現実の生態系では代替，補償といった様々な安定化のメカニズムが働いており，それによって各生物種は大きな増減を経験することなく，比較的一定な固体数を保っていると思われる．前章で述べたように，流入項にはそのようにシステムの急激な変化を緩和し，安定化する緩衝装置としての役割があることも忘れてはならない．

流入項の導入はそれなりに合理的な仮定であるにもかかわらず，それを含んだモデルの解析例は意外に少ない．たとえば，表現型可塑性に関する代表的な論文である Vos et al. (2004a; 2004b) のモデルにも流入項は含まれていない．その理由の1つに流入項を導入するとモデルの数学的な解析が煩雑になるという点が指摘できるように思える．

たとえば，前章の流入項を含む表現型可塑性モデルで固定点を求めるにはかなり複雑な数学的操作が必要になる(第5章の補遺参照)．しかし， $I_P=0$, $I_Q=0$, $I_Z=0$ とすれば，直ちに解の1つは $Q=0$, $Z=0$ であることが判明する．これにより，固定点を求める方程式の次数を確実に減らすことができる．と同時に，transcritical点やHoph分岐点といったモデル解析上の重要な臨界値も明確に定義できるようになる．本章ではこうしたメリットを踏まえながら，外部からの構成員の流入がない閉鎖された捕食・被食系での表現型可塑性モデルを扱う．

6-2. 第6章の目的

- 1) 3種の生物，単体藍藻類，群体アオコ，草食性動物プランクトンに関する流入項を含まない表現型可塑性モデルを構築し，前章のそれらを含むモデルと比較する．
- 2) Vos et al. (2004a; 2004b)によれば，環境収容力の増大とともに草食性動物プランクトンの個体数も同様に増加すれば，単体藍藻類から群体アオコへの完全な移行が起こるはずである．しかし，同じモデルを用いても，そのようにならない場合があることを明らかにする．

6-3. 数理モデル

本章の表現型可塑性モデルは前章の(5-1)-(5-3)において $I_P=0$, $I_Q=0$, $I_Z=0$ とした場合であり、より単純化するために、非動的な魚または肉食性動物プランクトンによる草食性動物プランクトン捕食項も省かれている。したがって、本章の数理モデルは次の記される。

$$\frac{dP}{dt} = \mu P \left(1 - \frac{P+Q}{K}\right) - c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P + c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_P P}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_P P, \quad (6-1)$$

$$\frac{dQ}{dt} = \mu Q \left(1 - \frac{P+Q}{K}\right) + c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P - c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_Q Q, \quad (6-2)$$

$$\frac{dZ}{dt} = \eta \frac{v_P P + v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_Z Z. \quad (6-3)$$

3つの変数 P , Q , Z は単体藍藻類, 群体アオコ, 草食性動物プランクトンの生物量を表し, 単位は g/m^3 , もう1つの変数 t は日単位で測られた時間である。各パラメータの意味については, その値とともに表 6-1 に載せてある。多少, 外見は異なるが, 動物プランクトンの捕食活動における群体アオコのサイズ効果が含まれていることを除けば, 数理モデル(6-1)-(6-3)は Vos et al. (2004a; 2004b)によって開発されたものと全く同一であり, 使われているパラメータの値もほぼ同じである。

表 6-1. 数理モデル(6-1)-(6-3)におけるパラメータとその値。

パラメータ	意味	値	単位	参照値
K	環境収容力	0-12.0	g/m^3	表 5-1
μ	単体藍藻類・群体アオコの最大成長率	0.5	day^{-1}	表 2-1
c	形態変化の誘発効果に対するスケール因子	1.0	day^{-1}	表 5-1
g	形態変化の誘発効果に対する半飽和定数	0.1	g/m^3	表 5-1
v_P	動物プランクトンの単体藍藻類に対する邂逅率	0.5	$m^3 \cdot g^{-1} \cdot day^{-1}$	表 5-1
h_P	動物プランクトンの単体藍藻類に対する処理時間	0.5	day	表 5-1
m_P	単体藍藻類の死亡率	0.2	day^{-1}	表 2-1
v_Q	動物プランクトンの群体アオコに対する邂逅率	0.5	$m^3 \cdot g^{-1} \cdot day^{-1}$	表 5-1
h_Q	動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間 ($k_Q=0$)	0.5	day	表 5-1
k_Q	動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間の増加率	0.58	m^3/g	表 5-1
m_Q	群体アオコの死亡率	0.2	day^{-1}	表 5-1
η	動物プランクトンの単体藍藻類・群体アオコに対する摂食率	0.4		表 5-1
m_Z	動物プランクトンの死亡率	0.2	day^{-1}	表 5-1

動物プランクトンの群体アオコに対する実際の処理時間は $h_Q(1+k_Q Q)$ によって表される。ここで Q は群体アオコの生物量を表す。

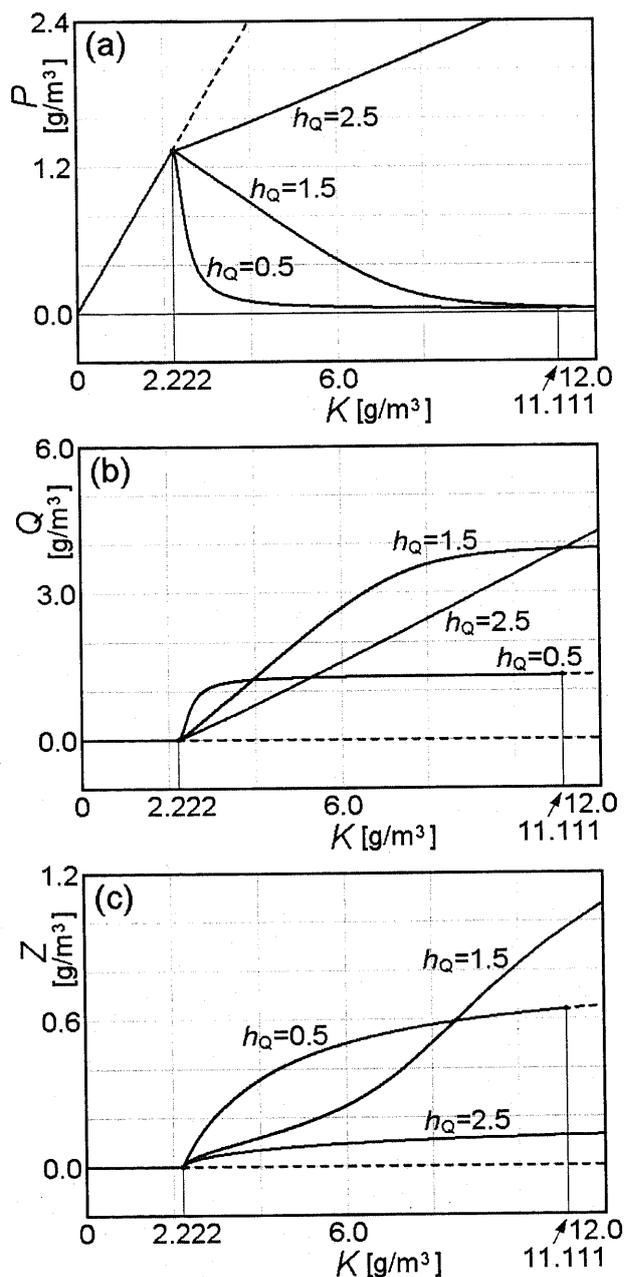


図 6-1. 数理モデル(6-1)-(6-3) による分岐図の h_Q 依存性($k_Q=0$). これらは環境収容力 K に対する単体藍藻類生物量 P (a), 群体アオコ生物量 Q (b), 動物プランクトン生物量 Z (c) の分岐図で, k_Q は動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間の群体アオコ生物量 Q に対する増加率, h_Q は $k_Q=0$ のときの処理時間を表す. $k_Q=0$ のとき, 処理時間は Q の値によって変化しない. $K_{tc}=2.222$ は transcritical 点を表す. $K \leq K_{tc}$ の領域では単体藍藻類のみが生育可能, $K > K_{tc}$ の領域では群体アオコと動物プランクトンも存在可能になる. 分岐図は h_Q の値に強く依存する. $h_Q < \eta/m_Z$ ($\eta/m_Z=2.0$) の場合, K の増加につれて P の値は 0 に近づき, Q の値は飽和する. $K_H=11.111$ は $h_Q=0.5$ のときの Hopf 分岐点で, $K > K_H$ の領域でリミットサイクル振動が発生する. 一方で $h_Q > \eta/m_Z$ の場合は P も Q も K とともに増加し続ける. k_Q 以外は表 6-1 のパラメータ値が使われている. 実線は安定な平衡状態, 破線は不安定な平衡状態を表す.

6.4. 結果

6-4-1. 分岐図($k_Q=0$)

前章と同じく、群体アオコの大きさに関わらず処理時間が一定、すなわち $k_Q=0$ というケースの分析から始める。ここでパラメータ k_Q は動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間の群体アオコ生物量 Q に対する増加率、もう1つのパラメータ h_Q は $k_Q=0$ のときの処理時間である。これはすでに Vos et al. (2004a)によって、詳しく研究されているケースでもある。図6-1はこのときの環境収容力 K に対する単体藍藻類生物量 P (a), 群体アオコ生物量 Q (b), 草食性動物プランクトン生物量 Z (c)の各分岐図である。それぞれの生物量につき、 $h_Q=0.5, 1.5, 2.5$ に対応した3つの曲線が描かれている。 k_Q を除いて、表6-1のパラメータ値が用いられている。

$h_Q=0.5$ と 1.5 の2つの場合について、単体藍藻類の生物量 P は環境収容力 K の増加とともに急速に0に減衰するが、群体アオコの生物量 Q は一定の値に漸近しながら増加している。ところが、 $h_Q=2.5$ の場合では P も Q も K とともに増加し続ける。一方、 $h_Q=0.5, 1.5, 2.5$ のすべてのケースにおいて、動物プランクトンの生物量 Z は K とともに増加する。ただし、その増え方は h_Q によってかなり異なる。後ほど説明するように $K_{tc}=2.222$ は transcritical 点と呼ばれる臨界点で、この点を境に安定状態から不安定状態に変わる。また、 $h_Q=0.5$ における $K_H=11.111$ は Hopf 分岐点と呼ばれ、 $K>K_H$ の領域でシステムはリミットサイクル振動を起こす。

6-4-2. 分岐図($k_Q \neq 0$)

$k_Q=0$ での予備的な解析に続いて、 $k_Q \neq 0$ の場合に移る。数理モデル(6-1)-(6-3)では動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間は $h_Q(1+k_QQ)$ によって表されるが、これは群体アオコの生物量 Q に関して、処理時間が増加率 k_Q で増えることを意味している。図6-2は $h_Q=0.5$ における Q の分岐図の k_Q に対する依存性を表している。 $K_{tc}=2.222$ を transcritical 点とすると、 $K \leq K_{tc}$ の範囲において、システムの挙動は $k_Q=0$ のときと同じである。しかし、 $K > K_{tc}$ の範囲では様々な挙動が観察され、それらは5つのタイプ(3種類の単安定性と2種類の双安定性)に分類することができる。

図6-2(a)に見られるように、 $k_Q=0.0, 0.5, 1.0$ の各場合に応じて、3種類の単安定性を確認することができる。つまり、 $k_Q=0.0$ のとき、先の図6-1(b)でも説明したように、群体アオコの生物量 Q は環境収容力 K の増加とともにすぐに飽和する。一方で $k_Q=1.0$ のとき、リミットサイクル振動を起こすことなく、 Q は増加し続ける。詳しい解析によれば、このタイプの単調増加は $k_Q \geq 0.597$ の範囲で観察されることが分かる。さらに中間の $0 < k_Q \leq 0.553$ の範囲では、安定な平衡状態に収束する K の範囲が2つの部分に分かれる。たとえば、 $k_Q=0.5$ のとき、2つの範囲は $2.222 < K \leq 7.87$ と $K \geq 9.384$ で、中間の $7.87 < K < 9.384$ におけるシステムの挙動はリミットサイクルになる。

図6-2(b)には2種類の双安定性が示されている。両方のケースにおいて、安定な平衡領域は2本の分岐に分かれる。 $k_Q=0.57$ のとき、システムが下側分岐の $K > 8.371$ の範囲で不安定であることを考えれば、安定な範囲は次の2つの部分、すなわち下側分岐の $2.222 < K \leq 8.371$ と上側分岐の $K \geq 7.743$ からなることが分かる。したがって、少なくとも $7.743 \leq K \leq 8.371$ の範囲で双安定状態の存在を確認することができる。それに対し、 $k_Q=0.58$ の場合にはS字に折りたたまれた典型的な双安定性が観察される。以上を要約すれば、パラメータ k_Q の値が0から1に増えるにつれて、システムの挙動は単安定から双安定に変わり、再び単安定に戻ることになる。

図6-3は3つの変数 P, Q, Z 、すなわち単体藍藻類、群体アオコ、草食性動物プランクトン生物量の環境収容力 K を横軸とする分岐図である。動物プランクトンによる群体アオコに対す

る処理時間の増加率を $k_Q=0.58$ に設定し、それも含めて表 6-1 のパラメータ値が用いられている。双安定性に固有な S 字カーブが $7.506 \leq K \leq 8.943$ の範囲で明瞭に観察される。下側分枝から上側分枝への遷移において、単体藍藻類と群体アオコの生物量 P , Q は増加するが、動物プランクトンの生物量 Z は逆に減少する。これは前章の数理モデル(5-1)-(5-3)の分岐図(図 5-5)にも見られた特徴である。

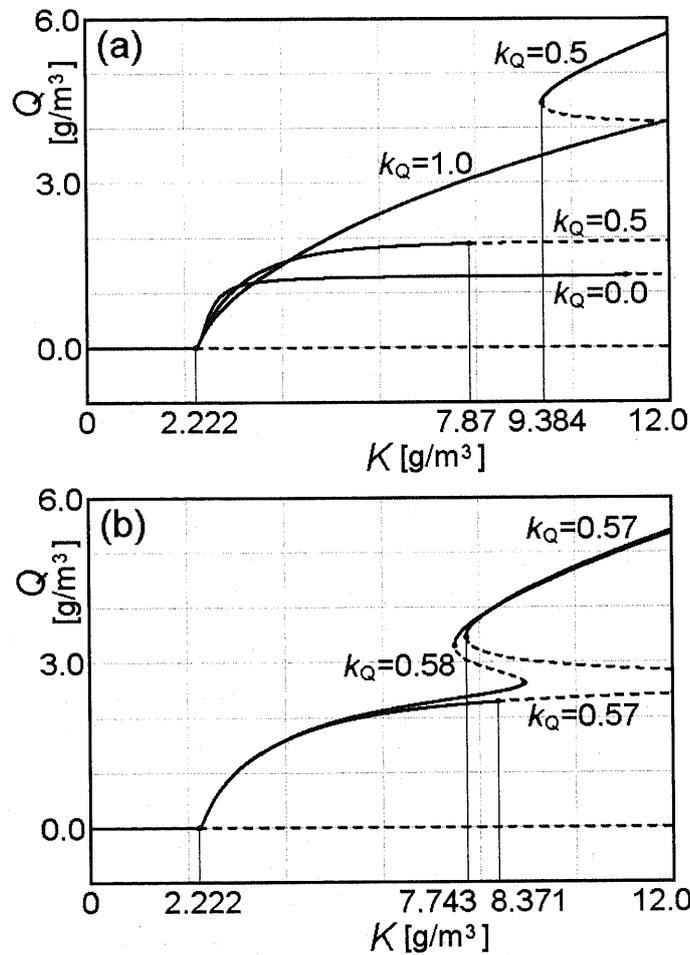


図 6-2. 数理モデル(6-1)-(6-3)による分岐図の k_Q 依存性($h_Q=0.5$). 動物プランクトンの群体アオコに対する実質的な処理時間は $h_Q(1+k_QQ)$ によって表される。(a)では k_Q の変化につれて現れる 3 種類の単安定性が示されている。 $k_Q=0.0$ のとき、群体アオコの生物量 Q は直ちに飽和状態に達する。また $k_Q=0.5$ のとき、2 本の分枝が現れ、 $k_Q=1.0$ のとき、 Q は単調に増加する。特に $k_Q=0.5$ のときは $7.87 < K < 9.384$ の範囲でリミットサイクルになることにも注意する必要がある。一方で(b)には 2 種類の双安定性が示されている。 $k_Q=0.57$ のとき、双安定状態は $7.743 \leq K \leq 8.371$ の範囲に限定されるが、 $k_Q=0.58$ のときは典型的な S 字カーブが観察される(図 6-3 も参照)。実線は安定な平衡状態、破線は不安定な平衡状態を表す。

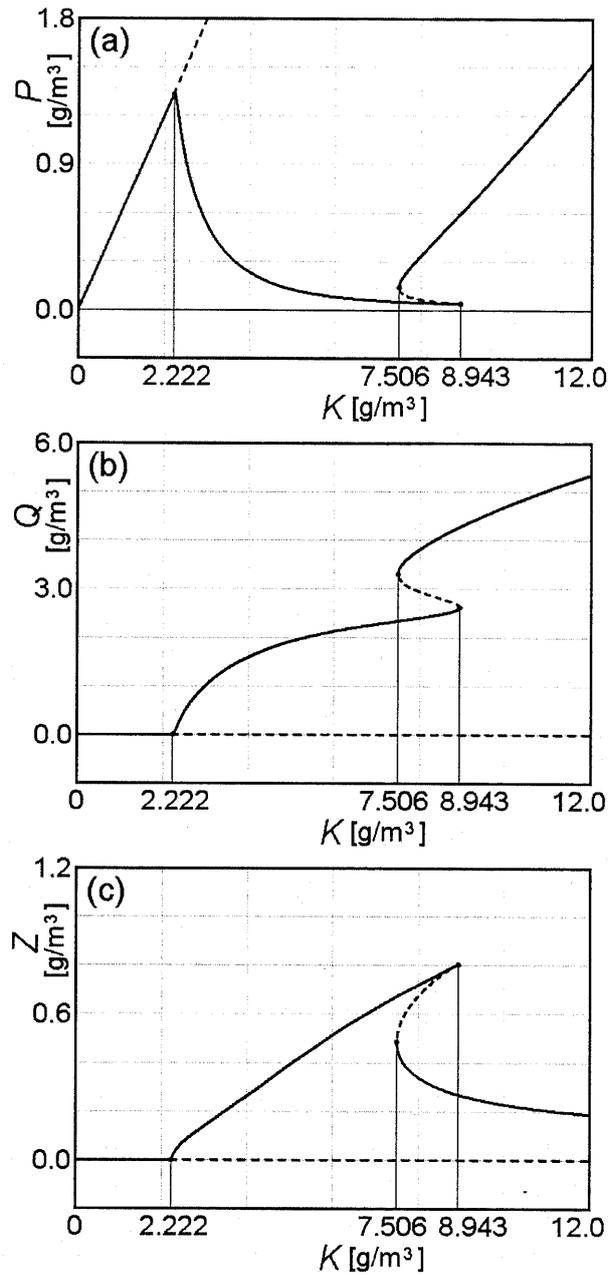


図 6-3. 数理モデル(6-1)-(6-3)による典型的な双安定状態($h_Q=0.5$, $k_Q=0.58$). 環境収容力 K に対する単体藍藻類生物量 P (a), 群体アオコ生物量 Q (b), 動物プランクトン生物量 Z (c)の各分岐図で, $7.506 \leq K \leq 8.943$ の範囲に双安定特有の S 字カーブが観察される. それぞれの分岐図には $K > K_{tc}$ ($K_{tc}=2.222$ は transcritical 点)の範囲で ZD (zooplankton-dominated)分枝($2.222 \leq K \leq 8.943$)および PD (phytoplankton-dominated)分枝 ($K \geq 7.506$)という2つの安定状態が現れる. ZD 状態から PD 状態への移行にともなって, P と Q の値はともに増加するが, 逆に Z の値は減少する. ただし, ZD 分枝内では Z の値は K とともに増加する.

これらの観察に基づき、 $k_0=0.58$ のとき、 $2.222 \leq K \leq 8.943$ の範囲に現れる分枝を ZD (zooplankton-dominated)分枝、 $K \geq 7.506$ の範囲に現れる分枝を PD (phytoplankton-dominated)分枝と名づける。ZD 分枝内では群体アオコと草食性動物プランクトンの生物量 Q 、 Z は環境収容力 K とともに増加するが、単体藍藻類の生物量 P は減少する。一方の PD 分枝内では P と Q は増加するが、 Z は減少する。

6-4-3. 安定性解析

さらに表 6-1 のパラメータ値を用いて固定点を求める(ただし $K=8.0$)。すると各生物量が 0 または + という条件 ($P \geq 0, Q \geq 0, Z \geq 0$) の下で、4 個の固定点が見つかる。安定性解析によれば、4 つのうちの 2 つは安定で、残りの 2 つは不安定である。表 6-2 にまとめてあるように、数理モデル(6-1)-(6-3)は表 6-1 の条件で 2 つのサドル F_0, F_2 と 2 つのアトラクタ F_1, F_3 を生成する。

すでに定義した記法によれば、安定なアトラクタ F_1 は ZD 状態に対応し、もう 1 つの安定なアトラクタ F_3 は PD 状態に対応する。1 つのサドル F_2 は双安定の中間に位置する不安定固定点である。もう 1 つのサドル F_0 では単体藍藻類だけが存在し、群体アオコと動物プランクトンは絶滅する。不安定なサドル F_0 は図 6-3 に見られるように $K \leq K_{tc}$ ($K_{tc}=2.222$) の範囲で安定なアトラクタに変わり、その半直線は transcritical 点 $K=K_{tc}$ において ZD 分枝に連続的につながっている。

表 6-2. 数理モデル(6-1)-(6-3)における固定点の性質.

(P, Q, Z)	$[g/m^3]$	固有値	安定性	種類	状態
$F_0 (4.8, 0.0, 0.0)$		0.236, -0.3, -1.0	不安定	サドル	
$F_1 (0.046, 2.407, 0.72)$		-0.995, -0.011±0.043i	安定	アトラクタ	ZD
$F_2 (0.065, 2.943, 0.674)$		0.015, -0.089, -0.993	不安定	サドル	
$F_3 (0.332, 3.814, 0.339)$		-0.023, -0.217, -0.967	安定	アトラクタ	PD

安定性解析には表 6-1 のパラメータ値が用いられた(ただし $K=8.0$)。固定点は固有値の実数部がすべて負ならば安定、1 つでも正ならば不安定である。この場合、 F_0 と F_2 は不安定なサドル、 F_1 と F_3 は安定なアトラクタになる。 F_1 において単体藍藻類、群体アオコの生物量(それぞれ P と Q) がともに小さく、逆に動物プランクトンの生物量(Z) が大きいことを考慮して、この固定点を ZD (zooplankton-dominated)状態と名づける。一方、 F_3 において P と Q の値がともに大きく、逆に Z の値が小さいことを考慮して、この固定点を PD (phytoplankton-dominated)状態と名づける。

6-4-4. 流域

2 つのアトラクタ F_1 と F_3 の流域が図 6-4 に描かれている。このとき、各(a), (b), (c)において、 Z, Q, P の初期値は F_2 におけるそれぞれの値に固定される。現実の流域は 3 次元位相空間内に存在するので、これらの流域を隔てる境界 separatrix は 2 次元曲面である。したがって、これらの図は流域の断面図である。不安定なサドル F_2 は正確に separatrix 上に位置する。

図 6-4 の特徴は流域の分布が単体藍藻類の生物量 P にほとんど影響を受けないことである。そして、 P と Q が一定の値、たとえば F_2 におけるそれぞれの値に固定されていれば、 Z の値が中間の範囲(およそ $0.674 \leq Z \leq 0.834$) に存在するときにシステムは ZD 状態の F_1 に収束し、それより小さくても、大きくても、PD 状態の F_3 に収束する。

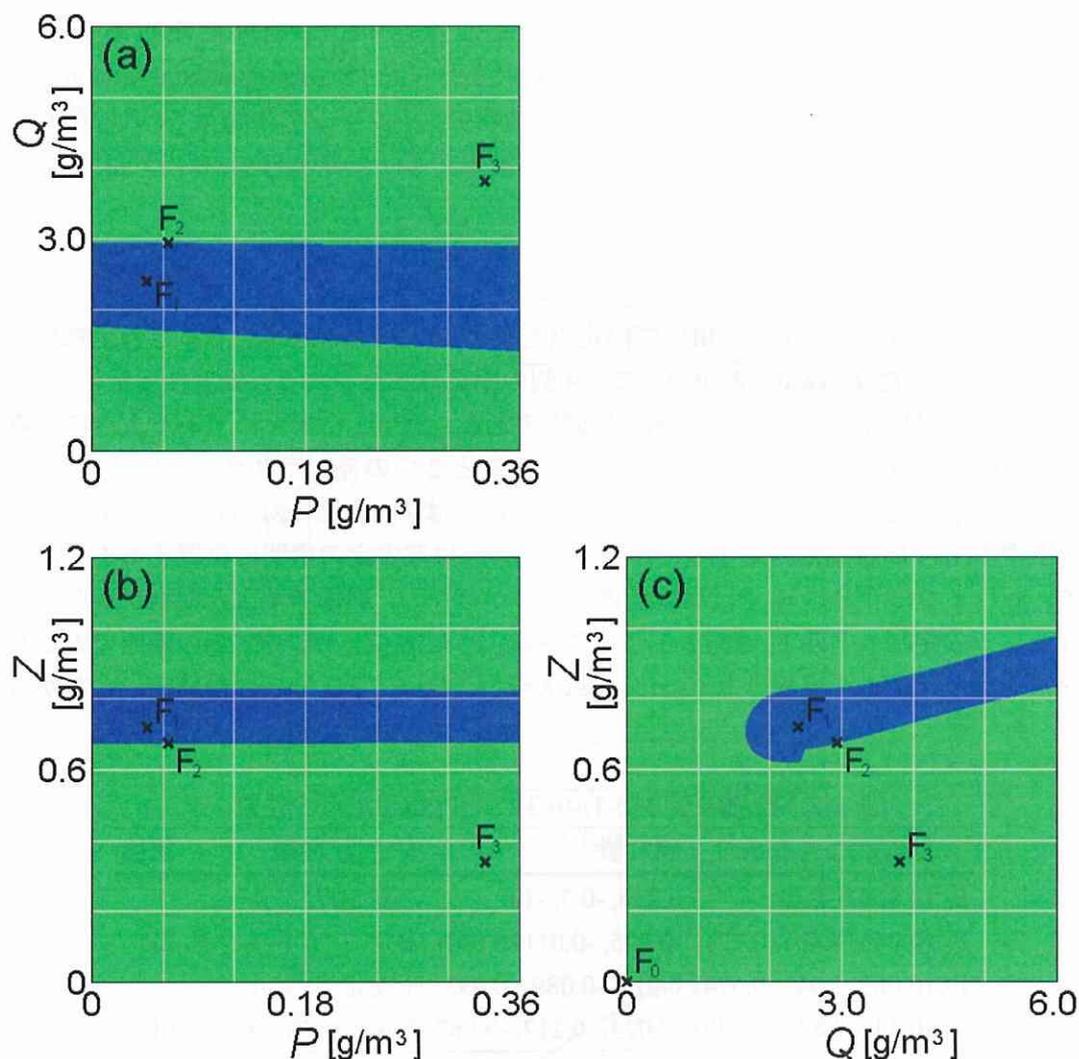


図 6-4. 数理モデル(6-1)-(6-3)による 2 個のアトラクタの流域断面図($K=8.0$). ZD 状態 F_1 の流域(青の領域)と PD 状態 F_3 の流域(緑の領域). (a)における Z の初期値, (b)における Q の初期値, (c)における P の初期値は不安定な固定点 F_2 におけるそれぞれの値に固定される. 分岐図から双安定領域における終局状態は単体藍藻類生物量 P にほとんど依存しないことが分かる. 不安定なサドル F_2 が separatrix 上に存在する.

6-5. 考察

6-5-1. 分岐図($k_0=0$)

Vos et al. (2004a)による 2 段階の表現型可塑性モデルは防御機構のない藻類(単体藻類), 防御機構を備えた藻類(群体藻類), 草食性動物プランクトンの 3 種の生物によって構成される. このうち単体藻類と群体藻類は同じ段階に存在し, 相互に移行可能な表現型可塑性のメカニズムを備えている. 彼らの研究によれば, 環境収容力の増加につれて, 次の順序で 3 つの質的に異なる挙動が継起する.

- 1) 単体藻類のみが存在する.
- 2) 3 成分すなわち単体藻類, 群体藻類, 草食性動物プランクトンが安定な平衡状態として共存する. 単体藻類はほとんど消滅するので, 実質的な共存種は群体藻類と草食性動物プランクトンの 2 つである.

3) 主に群体藻類と草食性動物プランクトンの間でリミットサイクル振動が発生する。

ここで 1)と 2)の状態を分かつ点が transcritical 点 K_{tc} で、そのとき K_{tc} は次の式によって与えられる。

$$K_{tc} = \frac{\mu}{\mu - m_P} \cdot \frac{m_Z}{v_P(\eta - m_Z h_P)} \quad (6-4)$$

図 6-1 における transcritical 点は $K_{tc}=2.222$ となり、 $K \leq K_{tc}$ の範囲内では単体藻類のみ生き残ることができる。したがって、平衡状態における単体藻類、群体藻類、草食性動物プランクトンの各生物量 P , Q , Z は次のように与えられる。

$$P = \frac{\mu - m_P}{\mu} K, \quad Q = 0, \quad Z = 0. \quad (6-5)$$

$K > K_{tc}$ の場合、システムの挙動は h_Q の値に依存する。たとえば、図 6-1 の $h_Q=0.5$ や 1.5 のように $h_Q < \eta/m_Z$ (表 6-1 より $\eta/m_Z=2.0$) のとき、環境収容力 K の増加にともなって P は急速に 0 に減衰し、一方で Q は次式で与えられる値に漸近していく。

$$\lim_{K \rightarrow \infty} Q = \frac{m_Z}{v_Q(\eta - m_Z h_Q)} \quad (6-6)$$

この極限值はそれぞれ $Q=1.333$ ($h_Q=0.5$)、 4.0 ($h_Q=1.5$) である。

$h_Q < \eta/m_Z$ の場合、2)と 3)の状態を分ける Hopf 分岐点 K_H が次式によって定義される(Fussmann et al. 2000)。

$$K_H = \frac{\mu}{\mu - m_Q} \cdot \frac{1}{v_Q} \left(\frac{2m_Z}{(\eta - m_Z h_Q)} + \frac{1}{h_Q} \right) \quad (6-7)$$

そして、 $K > K_H$ の範囲ではリミットサイクルになるが、 $K_{tc} < K \leq K_H$ の範囲内で群体藻類と動物プランクトンはわずかに残った単体藍藻類とともに安定な平衡状態として共存する。図 6-1 のように $h_Q=0.5$ のとき、Hopf 分岐点は $K_H=11.111$ の位置にある。

これらの $h_Q < \eta/m_Z$ における結果は上記の 1), 2), 3)にまとめられた Vos et al. (2004a)の結論と完全に一致する。ところが、 $h_Q > \eta/m_Z$ になると、システムは全く異なった挙動を示す。図 6-1 の $h_Q=2.5$ のときに見られるように単体藻類の絶滅は起こらず、単体藻類、群体藻類とも、その生物量 P , Q は環境収容力 K とともに増え続けるのである。そして、両者の比率 P/Q は次の値に収束する。

$$\lim_{K \rightarrow \infty} \frac{P}{Q} = \frac{v_Q(\eta - m_Z h_Q)}{v_P(\eta - m_Z h_P)} \quad (6-8)$$

$h_Q=2.5$ のとき、この値は 0.333 である。

6-5-2. 分岐図($k_Q \neq 0$)

前章でも考察したが、Vos et al. (2004a; 2004b)のモデルと異なり、我々のモデルは双安定性を示す。特に本章のモデル(6-1)-(6-3)と Vos et al. (2004a; 2004b)のモデルとの違いが群体アオコに対する処理時間の扱いだけであり、しかもほとんど同じパラメータ値が使われていることを考えれば、本章においても双安定性の出現は可変処理時間の導入によると結論づけて差し支えないだろう。図 6-3 (b)を見れば分かるように、本章のモデルにおいて $k_Q=0.58$ のとき、群体アオコの生物量 Q は $0 < K \leq 12.0$ の範囲で 0 g/m^3 から約 5.4 g/m^3 まで変化する。したがって、 K が同じ範囲で処理時間は 0.5 日から約 2.1 日まで変化するようになる。この処理時間も十分に現実的な値の範囲内にあると言えるだろう。

確かにシステムの挙動が k_Q の値に敏感であることは認めなければならない。実際、図6-3の $k_Q=0.58$ のときのように、下側ZD、上側PD両分枝の全域においてシステムが安定になるという典型的な双安定性を示すパラメータ k_Q の値はごく狭い範囲に限られている。図6-2(b)の $k_Q=0.57$ のときのように、特に下側ZD分枝の一部においてシステムが不安定になるという状況がより一般的かもしれない。しかし、そのようなときでも双安定状態は維持され、環境収容力の増加にともなって、群体アオコの生物量 Q に急激な増加が起こるという点に注目する必要がある。

なお本章の表現型可塑性モデル(6-1)-(6-3)においても、双安定性を示す $7.506 \leq K \leq 8.943$ の範囲で Q の値はおよそ 3.3 g/m^3 から 4.3 g/m^3 まで変化し、したがって、アオコ異常発生の目安となる生物量 4.0 g/m^3 をその範囲内に含むという事実を指摘しておく。

6-5-3. Vos論文との相違点

Vos et al. (2004a; 2004b)は表現型可塑性に関する数理モデルの論文の中で、環境収容力が増大し、かつ草食性動物プランクトンの個体数も同様に増加すれば、単体藍藻類から群体アオコへの完全な移行が起こると結論づけている。しかし、本章での解析から明らかのように、同じ数理モデルを用いても、常にこの結論が正しいとは限らない。

再度、図6-1を見てみよう。要するにVos et al. (2004a; 2004b)は動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間が $h_Q=0.5$ や $h_Q=1.5$ の場合だけに着目して、上記のように主張していることになる。これらは $h_Q < \eta/m_z$ ($=2.0$)の場合であり、そうでない $h_Q=2.5$ などの場合、富栄養化につれて、単体藍藻類も草食性動物プランクトンや群体アオコとともに増加し続けるというのが本章のモデル解析から導かれる結論である。動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間 h_Q が2.5日というのは決して非現実的な状況ではない。

すでに何度か述べているように、Vos et al. (2004a; 2004b)による論文との主要な相違点は本論文の表現型可塑性モデルが群体のサイズ効果を導入していることである。しかし、図6-1は $k_Q=0$ の場合で、群体のサイズ効果は含まれていないという点を考慮すれば、たとえVos et al. (2004a; 2004b)と同じ立場に立ったとしても、本章のシミュレーション結果は彼らが見逃した状況も含んでいるということを確認できるだろう。

6-5-4. 異常発生時における群体アオコの空間分布

Petrovskii et al. (2004)によれば、時空間カオスは種の絶滅を未然に防ぎ、富栄養化の逆説を解消する。そう考えると、現実の湖沼生態系における藻類分布の不均一性を無視することはできない。時空間カオスを発生する反応・拡散方程式は数理モデル(6-1)-(6-3)の各方程式に拡散項を付加することによって作ることができる。

$$\frac{\partial P}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 P}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 P}{\partial y^2} \right) + \mu P \left(1 - \frac{P+Q}{K} \right) - c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P + c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_P P}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_P P, \quad (6-9)$$

$$\frac{\partial Q}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 Q}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 Q}{\partial y^2} \right) + \mu Q \left(1 - \frac{P+Q}{K} \right) + c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P - c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_Q Q, \quad (6-10)$$

$$\frac{\partial Z}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 Z}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 Z}{\partial y^2} \right) + \eta \frac{v_P P + v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q)} Z - m_Z Z. \quad (6-11)$$

ここで x と y は m 単位で測定された位置の座標、そして、定数 D は水平方向の拡散係数で、その単位は m^2/day である。 P 、 Q 、 Z の単位は 2 次元反応・拡散方程式の採用によって g/m^3 から g/m^2 に変更されている。

パラメータはリミットサイクル振動が起こる範囲内から選ばなければならない。具体的に図 6-2 (b) から $K=9.0$ 、 $k_Q=0.5$ を選び、残りのパラメータを表 6-1 の値とする。3 つの成分 P 、 Q 、 Z について、同一の拡散係数 $D=1.0 \text{ m}^2/\text{day}$ を用いる。

単体藍藻類生物量 P 、群体アオコ生物量 Q 、草食性動物プランクトン生物量 Z の初期分布を次式によって与える。

$$P(x, y, 0) = P_2, \quad (6-12)$$

$$Q(x, y, 0) = Q_2 \left(1 + 0.5 \sin \frac{\pi}{2L} x \right), \quad (6-13)$$

$$Z(x, y, 0) = Z_2 \left(1 + 0.5 \sin \frac{\pi}{2L} y \right). \quad (6-14)$$

3 つの値 P_2 、 Q_2 、 Z_2 はそれぞれ不安定なサドル F_2 における P 、 Q 、 Z の値を表す。そして、領域は正方形で、1 辺の長さの半分を $L=100 \text{ m}$ とする。

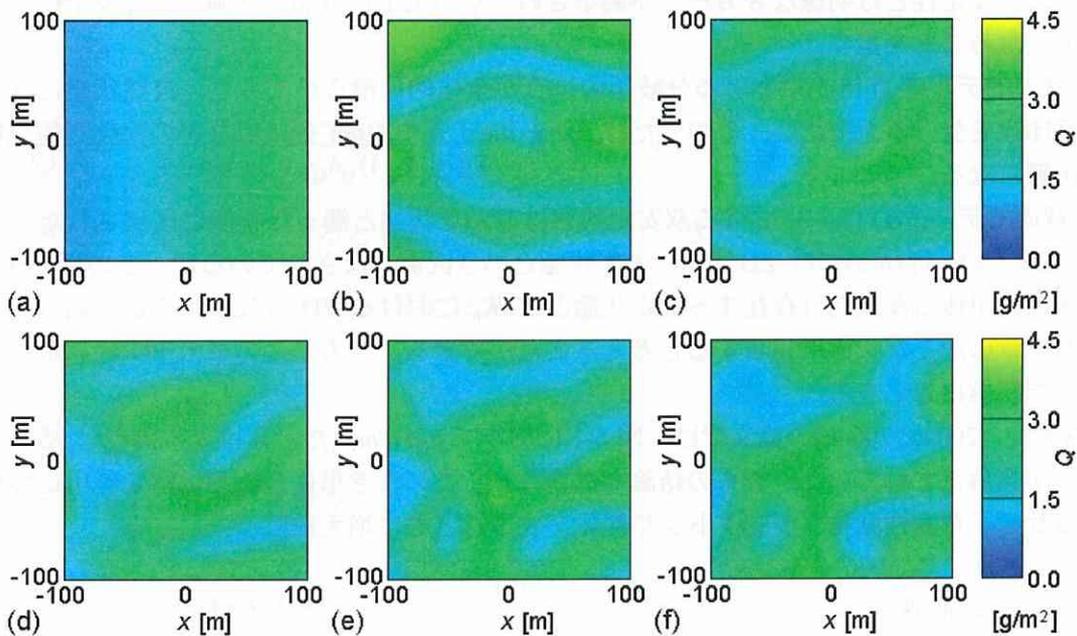


図 6-5. 数理モデル(6-9)-(6-11)による群体アオコの空間分布と時間変化($K=9.0$ 、 $k_Q=0.5$)。適当な値のパラメータによって、このシステムはリミットサイクル振動を起こす(たとえば図 6-2 (a)における $k_Q=0.5$ のとき)。このような場合、各方程式(6-1)-(6-3)に拡散項を付加すると、しばしばカオス的なパターン形成が観察される。上の一連の図はその例で、初期の段階に渦巻きらしきパターンがかすかに形成された後、直ちに乱雑な不規則分布に移行する。(a) $t=0$ 日、(b) $t=160$ 日、(c) $t=320$ 日、(d) $t=480$ 日、(e) $t=640$ 日、(f) $t=800$ 日。

第6章 藍藻類の表現型可塑性(II)

リミットサイクル振動を起こしている常微分方程式系に拡散効果を加えるとカオスのパターンが生じることはよく知られている(Medvinsky et al. 2002). 図 6-5 は群体アオコ生物量 Q の空間分布が時間変化する様子を表している. 初期にかすかに形成された渦巻きは拡散効果によって直ぐに形が崩れ, 最終的に領域は不均一なカオスのパターンによって占有される.

Vos et al. (2004a; 2004b)は防御されていない(単体)藻類, 防御された(群体)藻類, 捕食者としての草食性動物プランクトンの3者からなる生態系において, 捕食活動によって誘発される形態変化が個体数変動の振幅増大による絶滅を防ぎつつ, 個体群動態の安定化に寄与することを明らかにした. それに加えて, 藻類分布の空間的な不均一性も絶滅の回避に寄与していると主張することができるだろう.

6-6. 第6章のまとめ

- 1) 前章の流入項 I_p , I_Q , I_z (ただし $I_Q=0$)が付加されたモデル(5-1)-(5-3)において, 現実的な固定点(各成分が0または+)は3個(安定なアトラクタ2個, 不安定なサドル1個)であった. それに対し, この章の流入項がないモデル(6-1)-(6-3)では, 1つ増えて4個(安定なアトラクタ2個, 不安定なサドル2個)になる(ただし環境収容力が $K > K_{tc}$ の範囲, K_{tc} は transcritical 点). 増えた1個のサドルは単体藍藻類のみが存在可能な状態で, 単体藍藻類と草食性動物プランクトンは存在し得ない. ただし, この固定点は $K \leq K_{tc}$ の範囲内で安定なアトラクタに変わる.
- 2) 前章のモデル(5-1)-(5-3)も本章のモデル(6-1)-(6-3)も双安定性を示す. ただし, この章の(6-1)-(6-3)では典型的な双安定性を示すパラメータ k_Q の範囲が極端に狭まる. ここで言う典型的な双安定性とは明瞭なSカーブが観察され, かつ上下に分かれた両方の分枝全体が安定状態になることを指す.
- 3) 前章のモデル(5-1)-(5-3)における分岐図のほうが全体的に滑らかであり, 自然状態に近いという印象を受ける. ただし, その分だけ transcritical 点や Hopf 分岐点などの代数学的な特定が困難になる.
- 4) 前章のモデル(5-1)-(5-3)における双安定状態は澄んだ状態と濁った状態に区別された. この章のモデル(6-1)-(6-3)では ZD 状態, PD 状態という区別がなされているが, この章で $K \leq K_{tc}$ の範囲の単体藍藻類だけ存在する安定状態と $K > K_{tc}$ における ZD 分枝が滑らかに結合したものが前章の澄んだ状態に相当すると考えることができる. 一方, この章の PD 状態は前章の濁った状態に対応する.
- 5) Vos et al. (2004a; 2004b)の論文では, 図 6-1 において $h_Q > \eta/m_z$ (たとえば $h_Q=2.5$)となるような場合が見落とされていた. 彼らの結論とは異なり, このとき単体藍藻類は富栄養化につれて絶滅せず, 草食性動物プランクトンや群体アオコとともに増え続ける.

6-7. 第6章の補遺

6-7-1. 分岐図の描き方

この章の数理モデル(6-1)-(6-3)では P , Q , Z に関する次の連立方程式を解く.

$$\mu P \left(1 - \frac{P+Q}{K} \right) - c \frac{Z^2}{Z^2+g^2} P + c \frac{g^2}{Z^2+g^2} Q - \frac{v_P P}{1+v_P h_P P + v_Q h_Q (1+k_Q Q)} Z - m_P P = 0, \quad (6-15)$$

$$\mu Q \left(1 - \frac{P+Q}{K} \right) + c \frac{Z^2}{Z^2+g^2} P - c \frac{g^2}{Z^2+g^2} Q - \frac{v_Q Q}{1+v_P h_P P + v_Q h_Q (1+k_Q Q)} Z - m_Q Q = 0, \quad (6-16)$$

$$\eta \frac{v_P P + v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_Z Z = 0. \quad (6-17)$$

まず(6-17)式から $Z=0$ が解であることが分かる。このとき $Q=0$ も解になり、 P だけが残る。すなわち、

$$P = \frac{\mu - m_P}{\mu} K, \quad Q = 0, \quad Z = 0. \quad (6-18)$$

これはすでに(6-5)式として求めたものである。

続いて $Z \neq 0$ の場合に移るが、ここでは分岐図の横軸になる環境収容力 K も P , Q , Z と同等の変数と見なす。そして、 Q を媒介変数として P , Z , K を次のように Q の関数として表すことを考える。

$$P = P(Q), \quad Z = Z(Q), \quad K = K(Q). \quad (6-19)$$

この章の場合、前章の数理モデル(5-1)-(5-3)と異なり、代数的に(6-19)式を求めることが可能になる。まず(6-17)式より

$$P = \frac{m_Z \{1 + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q\} - \eta v_Q Q}{v_P (\eta - m_Z h_P)}, \quad (6-20)$$

次に K を消去するために、(6-15)/ P -(6-16)/ Q を作る。

$$-c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} \left(1 + \frac{P}{Q}\right) + c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} \left(\frac{Q}{P} + 1\right) - \frac{v_P - v_Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - (m_P - m_Q) = 0, \quad (6-21)$$

その後、

$$R = \frac{P + Q}{PQ}, \quad V = \frac{v_P - v_Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q}, \quad M = m_P - m_Q, \quad (6-22)$$

などの置き換えを行なう。すると $v_P \neq v_Q$ すなわち $V \neq 0$ のとき、

$$VZ^3 + (cPR + M)Z^2 + Vg^2Z - (cQR - M)g^2 = 0, \quad (6-23)$$

$v_P = v_Q$ すなわち $V=0$ のとき、

$$Z = \sqrt{\frac{cQR - M}{cPR + M}} g, \quad (6-24)$$

などの Z に関する確定解を得る。

もう1つの K については

$$f = 1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q, \quad Z' = \frac{Z^2 P - g^2 Q}{Z^2 + g^2}, \quad (6-25)$$

などの置き換えをしながら、(6-15)式を変形して、

$$K = \frac{P + Q}{1 - \frac{1}{\mu} \left(\frac{cZ'}{P} + \frac{v_P Z}{f} + m_P \right)}, \quad (6-26)$$

を得る。以上をまとめると、(6-20)式、(6-24)式、(6-26)式によって(6-19)式のような表式が求められたことになる。

第6章 藍藻類の表現型可塑性(II)

6-7-2. 固定点の求め方

ただし、固定点の場合は(6-15)-(6-17)式を代数的に解いて、直接 P , Q , Z を求めることは難しい。そこで固定点の座標を求めるときは、たとえば(6-15)式の左辺を

$$d = \mu P \left(1 - \frac{P+Q}{K}\right) - c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P + c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_P P}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_P P, \quad (6-27)$$

と置き、(6-20)式と(6-24)式を用いて Q の値を変えながら、 d の変化を観察する。そして、 $d=0$ となる点を固定点とする。

6-7-3. 固有値の求め方

この章の数理モデルも各平衡状態は3個の固有値を持つ。まず(6-1)-(6-3)式の右辺を

$$F(P, Q, Z) = \mu P \left(1 - \frac{P+Q}{K}\right) - c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P + c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_P P}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_P P, \quad (6-28)$$

$$G(P, Q, Z) = \mu Q \left(1 - \frac{P+Q}{K}\right) + c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P - c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_Q Q, \quad (6-29)$$

$$H(P, Q, Z) = \eta \frac{v_P P + v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_Z Z. \quad (6-30)$$

と置く。次に固有値を求めようとする点 (P, Q, Z) において、次の9個の偏微分係数を求める。

$$\frac{\partial F}{\partial P}, \quad \frac{\partial F}{\partial Q}, \quad \frac{\partial F}{\partial Z}, \quad \frac{\partial G}{\partial P}, \quad \frac{\partial G}{\partial Q}, \quad \frac{\partial G}{\partial Z}, \quad \frac{\partial H}{\partial P}, \quad \frac{\partial H}{\partial Q}, \quad \frac{\partial H}{\partial Z}. \quad (6-31)$$

さらに9個の偏微分係数によって次の固有値方程式を作る。

$$\begin{vmatrix} \frac{\partial F}{\partial P} - \lambda & \frac{\partial F}{\partial Q} & \frac{\partial F}{\partial Z} \\ \frac{\partial G}{\partial P} & \frac{\partial G}{\partial Q} - \lambda & \frac{\partial G}{\partial Z} \\ \frac{\partial H}{\partial P} & \frac{\partial H}{\partial Q} & \frac{\partial H}{\partial Z} - \lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (6-32)$$

これは固有値 λ に関する3次方程式なので、解の公式を用いて解くことができる。

第6章の引用文献

- Fussmann GF, Ellner SP, Shertzer KW, Hairston Jr. NG (2000) Crossing the Hopf bifurcation in a live predator-prey system. *Science* 290:1358-1360
- Medvinsky AB, Petrovskii SV, Tikhonova IA, Malchow H, Li B-L (2002) Spatiotemporal complexity of plankton and fish dynamics. *SIAM Rev.* 44:311-370
- Petrovskii S, Li B-L, Malchow H (2004) Transition to spatiotemporal chaos can resolve the paradox of enrichment. *Ecol. Complex.* 1:37-47
- Vos M, Kooi BW, DeAngelis DL, Mooij WM (2004a) Inducible defences and the paradox of

enrichment. *Oikos* 105:471-480

Vos M, Verschoor AM, Kooi BW, Wäckers FL, DeAngelis DL, Mooij WM (2004b) Inducible defenses and trophic structure. *Ecology* 85:2783-2794

第7章 統合アオコモデル

第7章の概要 本章では第2章の最小 NP モデルと第5章の表現型可塑性モデルを単一のモデルとして合体し、富栄養化した湖沼生態系に適用可能な包括的4変数モデル(以後、統合アオコモデルと呼ぶ)を提起する。これまでの研究により、湖沼生態系は栄養塩と植物プランクトンの相互作用(最小 NP モデル)によっても、また動物プランクトンの捕食から逃れるための表現型可塑性効果(表現型可塑性モデル)によっても双安定性を示し得ることが判明している。そして、新たな統合アオコモデルにおいて現れる双安定性について検証する。

7-1. はじめに

第2章の最小 NP モデルは栄養塩と植物プランクトンの関係をモデル化している。それに対し、第5章で作成した表現型可塑性モデルは単体藍藻類や群体アオコなどの植物プランクトンとそれを捕食する動物プランクトンによって構成される。両者は食物網における異なる段階をモデル化しており、したがって、2つを連結、統合して、より包括的な統合モデルにまとめることが可能になる。このような着想に基づいて構想されたのが本章の4変数からなる統合アオコモデルである。

7-2. 第7章の目的

- 1) 最小 NP モデル(2-1)-(2-2)と表現型可塑性モデル(5-1)-(5-3)を合体し、より包括的な4変数統合アオコモデルを構築する。
- 2) 統合アオコモデルの分岐図を描き、双安定性の存在を確認する。さらに動物プランクトンを餌とする魚の量と双安定性との関連について考察する。

7-3. 数理モデル

7-3-1. 統合アオコモデルの概念図

はじめに統合アオコモデルの概念図を図7-1に示す。モデル化の対象となる食物網は4段階からなるが、最も下位の魚は変数ではなく、その動物プランクトンに対する捕食効果は非動的項によってモデルに組み込まれる。そして、表現型可塑性によって相互関連する植物プランクトンの段階が単体藍藻類と群体アオコの2つに分かれるために合計4変数のモデルになる。図7-1の右欄に記された(+)は栄養塩濃度や各生物量が増加する因子を、また(-)は減少する因子を表す。

第1章で紹介したDeAngelis等のCASMには植物プランクトンや動物プランクトンの死骸が栄養塩に転換され、生態系に再供給されるルートがリサイクル項としてモデルに組み込まれている(DeAngelis et al. 1989)。DeAngelis等に倣って、本統合アオコモデルにおいても単体藍藻類、群体アオコ、動物プランクトンのすべてに対して、栄養塩への還元を表すリサイクル項を導入する。

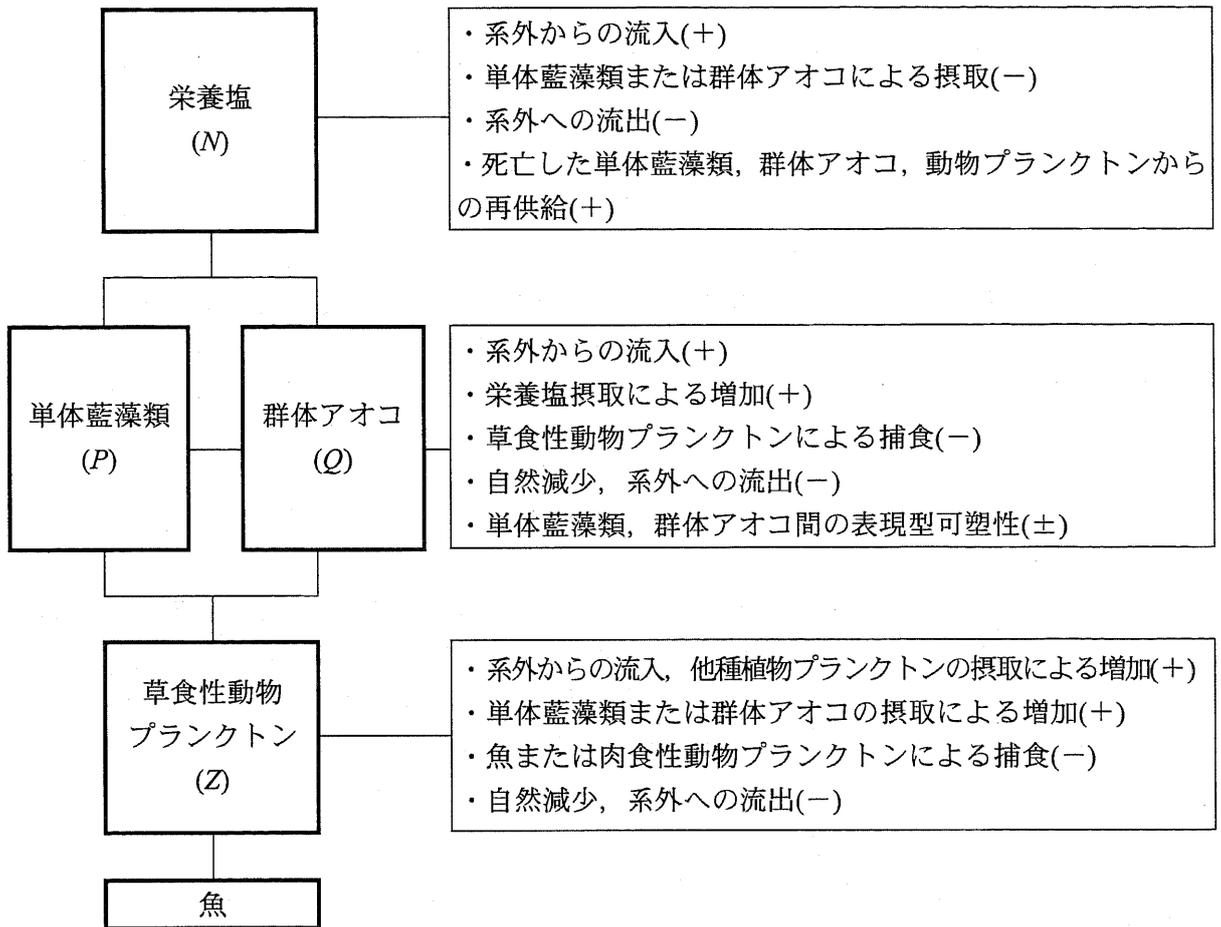


図 7-1. 統合アオコモデル(数理モデル(7-6)-(7-9))の概念図. 右欄の(+)は生物量の増加を, (-)は減少を表す.

7-3-2. 4変数統合アオコモデル

統合アオコモデルを作成するために, まず第2章の有次元表現による最小 NP モデル(2-1)-(2-2)と第5章の表現型可塑性モデル(5-1)-(5-3)を再録する. それぞれ最小 NP モデルは

$$\frac{dN}{dT} = I_N - k\mu \frac{N}{H_N + N} P - m_N N, \quad (7-1)$$

$$\frac{dP}{dT} = I_P + \mu \frac{N}{H_N + N} P - f_P \frac{P}{H_P + P} - m_P P. \quad (7-2)$$

表現型可塑性モデルは

$$\frac{dP}{dt} = I_P + \mu P \left(1 - \frac{P+Q}{K}\right) - c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P + c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_P P}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q)} Z - m_P P, \quad (7-3)$$

$$\frac{dQ}{dt} = I_Q + \mu Q \left(1 - \frac{P+Q}{K}\right) + c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P - c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q)} Z - m_Q Q, \quad (7-4)$$

$$\frac{dZ}{dt} = I_Z + \eta \frac{v_P P + v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q)} Z - f_Z \frac{Z^2}{H_Z^2 + Z^2} - m_Z Z. \quad (7-5)$$

と記される. そして, これらの最小 NP モデル(7-1)-(7-2)と表現型可塑性モデル(7-3)-(7-5)を合体

すると、次の4変数統合アオコモデル(7-6)-(7-9)が完成する。

$$\frac{dN}{dt} = I_N - k\mu \frac{N}{H_N + N} (P + Q) - m_N N + r_P m_P P + r_Q m_Q Q + r_Z m_Z Z, \quad (7-6)$$

$$\frac{dP}{dt} = I_P + \mu \frac{N}{H_N + N} P - c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P + c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_P P}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_P P, \quad (7-7)$$

$$\frac{dQ}{dt} = I_Q + \mu \frac{N}{H_N + N} Q + c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P - c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_Q Q, \quad (7-8)$$

$$\frac{dZ}{dt} = I_Z + \eta \frac{v_P P + v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - f_Z \frac{Z^2}{H_Z^2 + Z^2} - m_Z Z. \quad (7-9)$$

表 7-1. 数理モデル(7-6)-(7-9)におけるパラメータとその値.

パラメータ	意味	値	単位	参照値
I_N	栄養塩の流入率	0-0.6	$\text{mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$	表 2-1
k	植物プランクトンの栄養塩含有率	0.2	mmol/g	表 2-1
H_N	栄養塩濃度に対する半飽和定数	0.2	mmol/m^3	表 2-1
m_N	栄養塩の除去率	0.1	day^{-1}	表 2-1
r_P	単体藍藻類の栄養塩へのリサイクル率	0.05		
r_Q	群体アオコの栄養塩へのリサイクル率	0.05		
r_Z	動物プランクトンの栄養塩へのリサイクル率	0.05		
μ	植物プランクトンの最大成長率	0.5	day^{-1}	表 2-1
c	形態変化の誘発効果に対するスケール因子	1.0	day^{-1}	表 5-1
g	形態変化の誘発効果に対する半飽和定数	0.1	g/m^3	表 5-1
I_P	単体藍藻類の流入率	0.1	$\text{g} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$	表 2-1
v_P	動物プランクトンの単体藍藻類に対する邂逅率	0.5	$\text{m}^3 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$	表 5-1
h_P	動物プランクトンの単体藍藻類に対する処理時間	0.5	day	表 5-1
m_P	単体藍藻類の死亡率	0.2	day^{-1}	表 2-1
I_Q	群体アオコの流入率	0	$\text{g} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$	表 5-1
v_Q	動物プランクトンの群体アオコに対する邂逅率	0.5	$\text{m}^3 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$	表 5-1
h_Q	動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間 ($k_Q=0$)	0.5	day	表 5-1
k_Q	動物プランクトンの群体アオコに対する処理時間の増加率	1.0	m^3/g	表 5-1
m_Q	群体アオコの死亡率	0.2	day^{-1}	表 5-1
I_Z	動物プランクトンの流入率	0.1	$\text{g} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$	表 5-1
η	動物プランクトンの単体藍藻類・群体アオコに対する摂食率	0.4		表 5-1
f_Z	魚の動物プランクトンに対する最大捕食率	0.8	$\text{g} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$	表 5-1
H_Z	動物プランクトンに対する半飽和定数	3.0	g/m^3	表 5-1
m_Z	動物プランクトンの死亡率	0.15	day^{-1}	表 5-1

4つの変数 N , P , Q , Z はそれぞれ栄養塩濃度, 単体藍藻類, 群体アオコ, 草食性動物プランクトンの生物量を表し, 栄養塩濃度の単位は mmol/m^3 , 3種類のプランクトン生物量の単位は g/m^3 である. 一方, 変数 t は日単位で測られた時間で, (7-1)-(7-2)の T はそのまま t に書き直されている. 統合アオコモデルでは環境負荷, つまり富栄養化の程度は環境収容力 K ではなく, 栄養塩流入率 I_N によって評価される. このモデルでも群体アオコの流入はほとんどないと考え, $I_Q=0$ という設定にしている. 特に(7-6)式において, 死亡した3種の植物, 動物プランクトンの一部が栄養塩に再供給されることを示すリサイクル項が新たに加わっている. 3つのパラメータ r_P , r_Q , r_Z はこのときのリサイクル率を表す.

シミュレーションで用いられるパラメータ値を表7-1に示す. ここでは草食性動物プランクトンに単体藍藻類と群体アオコを識別する能力がないとする数理モデル(5-1)-(5-3)に依拠するが, 識別能力があるとする数理モデル(5-6)-(5-8)に基づいても, 以後の議論の大筋は変わらない.

7-4. 結果(分岐図)

統合アオコモデル(7-6)-(7-9)による分岐図を示す. 図7-2は栄養塩の流入率 I_N に対する栄養塩濃度 N (a), 単体藍藻類生物量 P (b), 群体アオコ生物量 Q (c), 草食性動物プランクトン生物量 Z (d)の各分岐図である.

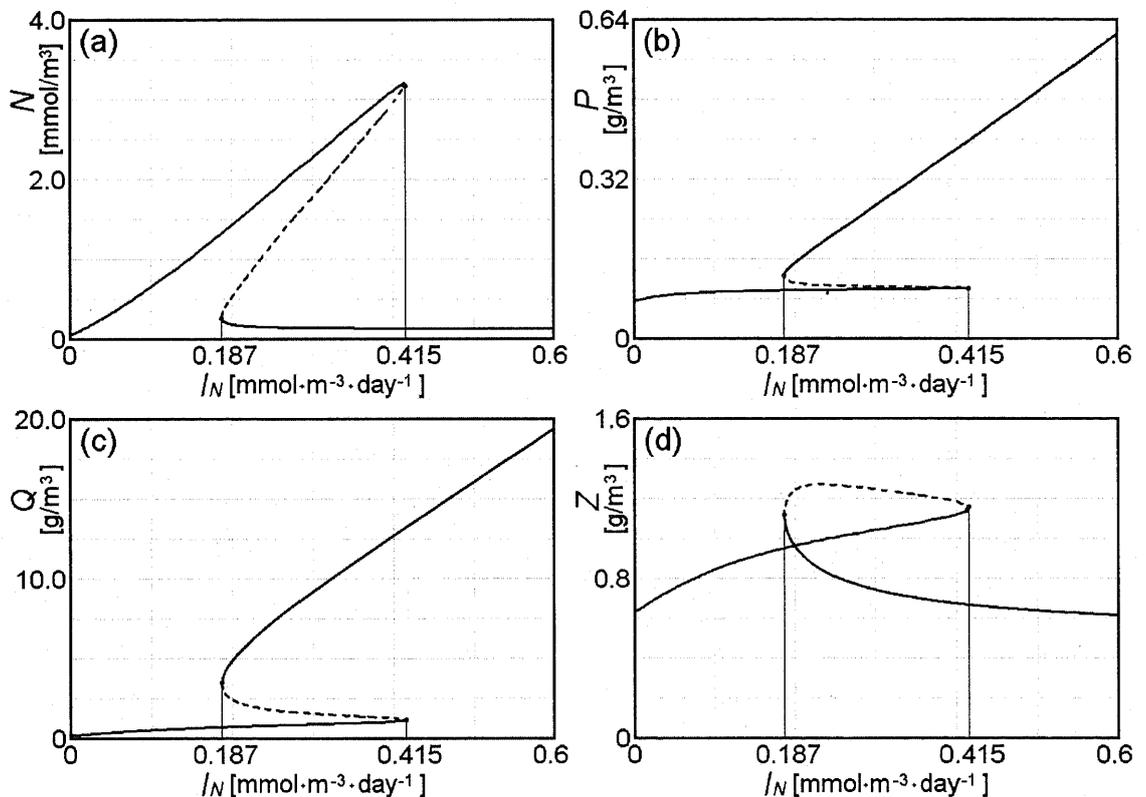


図7-2. 数理モデル(7-6)-(7-9)における双安定状態. 実線は安定な平衡状態, 破線は不安定な平衡状態を表す. 栄養塩の流入率 I_N に対する栄養塩濃度 N (a), 単体藍藻類生物量 P (b), 群体アオコ生物量 Q (c), 動物プランクトン生物量 Z (d)の各分岐図を示す. 栄養塩の流入率が $0.187 \leq I_N \leq 0.415 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$ の範囲で双安定に特有なS字カーブが観察される. 分岐図の安定状態は2つの分岐に分かれ, $I_N \leq 0.415 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$ の分岐は澄んだ状態, $I_N \geq 0.187 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$ の分岐は濁った状態と同定される.

最小 NP モデルや表現型可塑性モデルのときと同様、富栄養化の進行にともなって双安定状態が出現する。栄養塩の流入率が $0.187 \leq I_N \leq 0.415 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$ の範囲で双安定に特有な S 字カーブが観察され、分岐図の安定状態は 2 つに分かれる。P と Q の量から $I_N \leq 0.415 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$ の分枝は澄んだ状態、 $I_N \geq 0.187 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$ の分枝は濁った状態を表すと判断することができる。

7-5. 考察

7-5-1. 野外観察との比較

これまでと同様な方法で野外観察データから決定された「水の華」状態の数値との照合を行なう。統合アオコモデル(7-6)-(7-9)の場合、群体アオコ生物量 Q の分岐図(図 7-2 (c))は環境収容力が $0.187 \leq I_N \leq 0.415 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$ の範囲で双安定を示し、その範囲で Q の値はおよそ 3.5 g/m^3 から 13.2 g/m^3 まで変化する。したがって、このモデルの場合もアオコ異常発生の目安となる 4.0 g/m^3 という値は Q の変域に含まれており、モデルの信頼性を裏付けているとすることができる。

7-5-2. 魚による動物プランクトン捕食が分岐図に与える影響

新しい 4 変数統合アオコモデル(7-6)-(7-9)において、魚の生物量がアオコの生物量 Q に与える影響は特に興味深い。図 7-3 はこのモデル(7-6)-(7-9)における Q の分岐図の f_z 依存性を示している。一般に f_z は魚の動物プランクトンに対する最大捕食率を表すパラメータであるが、非動的項では最大捕食率と魚の生物量との積を表している。このことを考えると、 f_z は魚の生物量にも比例して増加すると考えられる。

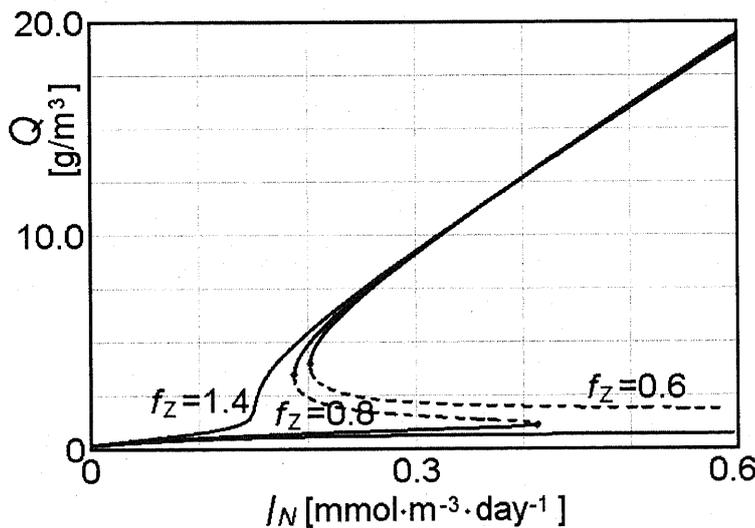


図 7-3. 数理モデル(7-6)-(7-9)における分岐図の f_z 依存性。 f_z は魚の動物プランクトンに対する最大捕食率を表すパラメータであるが、このモデルでは魚の生物量に比例して増加すると考えられる。したがって、この分岐図から魚の増加につれて双安定性を示す栄養塩の流入率 I_N の領域が低い値の側に移行し、ついには双安定性が消えて単安定に移行することが確かめられる。

第7章 統合アオコモデル

図 7-3 に示された分岐図の f_z 依存性には 2 つの特徴が表れている。まず 1 つは魚の増加につれて双安定性を示す栄養塩の流入率 I_N の領域が低い値の側に移行し、ついには双安定自体が消えて単安定に移行することである。もう 1 つは I_N が同じ値であっても、魚が増加すると群体アオコの生物量 Q も大幅に増加することである。たとえば、 $I_N=0.15\sim 0.18 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{day}^{-1}$ のとき、 $f_z=1.4 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{day}^{-1}$ における Q は $f_z=0.6 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{day}^{-1}$ や $f_z=0.8 \text{ g}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{day}^{-1}$ における Q よりはるかに大きい値を示す。分岐図に表れるこれら 2 つの特徴は魚の増加によってアオコの異常発生が起こりやすくなり、かつ、その発生量も大幅に増加することを示している。これは魚が増えるとその捕食活動によって動物プランクトンが減少し、それが動物プランクトンの捕食活動を減退させ、結果的に群体アオコの増加をもたらすという 2 段階の間接的效果によると考えられる。

7-5-3. 3次元に拡張した統合アオコモデル

本論文では特に解析は行なわないが、統合アオコモデル(7-6)-(7-9)と第3章、第4章の2次元、1次元反応・対流・拡散方程式を統合した偏微分方程式系の4変数モデルを提示しておく。(7-6)-(7-9)式の右辺を順に $F(N, P, Q, Z)$, $G(N, P, Q, Z)$, $H(N, P, Q, Z)$, $I(N, P, Q, Z)$ と記すと、この3次元反応・対流・拡散方程式は次のように表される。

$$\frac{\partial N}{\partial t} = D_N \left(\frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 N}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 N}{\partial z^2} \right) - \frac{\partial}{\partial x} (V_x N) - \frac{\partial}{\partial y} (V_y N) + F(N, P, Q, Z), \quad (7-10)$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} = D_P \left(\frac{\partial^2 P}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 P}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 P}{\partial z^2} \right) - \frac{\partial}{\partial x} (V_x P) - \frac{\partial}{\partial y} (V_y P) - \frac{\partial}{\partial z} (V_z P) + G(N, P, Q, Z), \quad (7-11)$$

$$\frac{\partial Q}{\partial t} = D_Q \left(\frac{\partial^2 Q}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 Q}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 Q}{\partial z^2} \right) - \frac{\partial}{\partial x} (V_x Q) - \frac{\partial}{\partial y} (V_y Q) - \frac{\partial}{\partial z} (V_z Q) + H(N, P, Q, Z), \quad (7-12)$$

$$\frac{\partial Z}{\partial t} = D_Z \left(\frac{\partial^2 Z}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 Z}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 Z}{\partial z^2} \right) - \frac{\partial}{\partial x} (V_x Z) - \frac{\partial}{\partial y} (V_y Z) + I(N, P, Q, Z). \quad (7-13)$$

ここで x と y は水平方向の座標、 z は垂直方向の座標を表す。また4つの定数 D_N , D_P , D_Q , D_Z はそれぞれ栄養塩、単体藍藻類、群体アオコ、動物プランクトンの拡散係数を表す。そして、渦流による水平方向の速度場 V_{Eddy} は適当に定めた流れ関数 ψ を用いて、また垂直方向の速度場 V_{Buoy} は第4章の方法に倣って以下のように定められる。

$$V_{Eddy} = (V_x, V_y, 0) = \left(-\frac{\partial \psi}{\partial y}, \frac{\partial \psi}{\partial x}, 0 \right), \quad V_{Buoy} = (0, 0, V_B). \quad (7-14)$$

本研究で使用してきた市販の家庭用ノートパソコンの性能では、この3次元反応・対流・拡散モデルの解析はほぼ不可能に近い。したがって、このモデルによる解析は今後の研究課題として残されるが、もし、それが可能になれば、「水の華」現象を引き起こす群体アオコの3次元的な動きなど、興味深い事実が明らかになるだろう。

7-6. 第7章のまとめ

1) 栄養塩、単体藍藻類、群体アオコ、草食性動物プランクトンからなる4変数統合アオコモデルはアオコ異常発生が常態化している湖沼生態系の個体群動態を総合的に表わすモデルと

考えられる。統合アオコモデルにおいても栄養塩流入率の増加，すなわち富栄養化の進行につれて双安定状態が出現する。

2) 異常発生時における空間分布も含むアオコの個体群動態は3次元反応・対流・拡散方程式に拡張した4変数統合アオコモデルの解析によって可能になると思われる。

7-7. 第7章の補遺

7-7-1. 分岐図の描き方

統合アオコモデル(7-6)-(7-9)では次の N, P, Q, Z に関する4元の連立方程式を扱わなければならないので，かなり複雑な数学的操作が必要になる。

$$I_N - k\mu \frac{N}{H_N + N} (P + Q) - m_N N + r_P m_P P + r_Q m_Q Q + r_Z m_Z Z = 0, \quad (7-15)$$

$$I_P + \mu \frac{N}{H_N + N} P - c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P + c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_P P}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_P P = 0, \quad (7-16)$$

$$I_Q + \mu \frac{N}{H_N + N} Q + c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P - c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_Q Q = 0, \quad (7-17)$$

$$I_Z + \eta \frac{v_P P + v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - f_Z \frac{Z^2}{H_Z^2 + Z^2} - m_Z Z = 0. \quad (7-18)$$

ここでは第5章5-7-1節の数理モデル(5-1)-(5-3)の場合に倣って，

$$R = P + Q, \quad (7-19)$$

と置き，さらに Z も媒介変数として，横軸の栄養塩流入率 I_N も含めた残り4つの変数 N, P, Q, I_N を2つの媒介変数 R, Z の関数として表す方法を探す。

$$N = N(R, Z), \quad P = P(R, Z), \quad Q = Q(R, Z), \quad I_N = I_N(R, Z). \quad (7-20)$$

まず，

$$m_P = m_Q, \quad v_P = v_Q, \quad (7-21)$$

を仮定してから，(7-16)+(7-17)を作る。

$$I_P + I_Q + \mu \frac{N}{H_N + N} R - \frac{v_P P + v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_P R = 0, \quad (7-22)$$

これに(7-18)式を変形した

$$\frac{v_P P + v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z = -\frac{1}{\eta} \left(I_Z - f_Z \frac{Z^2}{H_Z^2 + Z^2} - m_Z Z \right), \quad (7-23)$$

を代入し，さらに

$$M = \frac{1}{\mu} \left[m_P - \frac{1}{R} \left\{ (I_P + I_Q) + \frac{1}{\eta} \left(I_Z - f_Z \frac{Z^2}{H_Z^2 + Z^2} - m_Z Z \right) \right\} \right], \quad (7-24)$$

と置くと，

$$\frac{N}{H_N + N} = M, \quad (7-25)$$

これより

$$N = \frac{M}{1-M} H_N. \quad (7-26)$$

を得る。ここで N が R と Z の関数であることに注意する。

さらに

$$r_P = r_Q, \quad (7-27)$$

も仮定し、(7-15)式を変形すると、

$$I_N = k\mu \frac{N}{H_N + N} R + m_N N - (r_P m_P R + r_Z m_Z Z). \quad (7-28)$$

これにより I_N も R と Z の関数として表わされる。

今度は(7-16)/ P -(7-17)/ Q を計算する。

$$\frac{I_P}{P} - \frac{I_Q}{Q} - c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} \left(1 + \frac{P}{Q}\right) + c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} \left(\frac{Q}{P} + 1\right) = 0. \quad (7-29)$$

このとき(7-21)式の仮定が使われる。(7-29)式を変形して、

$$(I_P Q - I_Q P) - c \frac{P Z^2 - Q g^2}{Z^2 + g^2} R = 0. \quad (7-30)$$

さらに $I_Q = 0$ なので、

$$I_P Q = c \frac{P Z^2 - Q g^2}{Z^2 + g^2} R. \quad (7-31)$$

以後、

$$I' = I_P (Z^2 + g^2) + c R g^2, \quad (7-32)$$

と置いて変形を進めると、

$$P = \frac{I' R}{(c R Z^2 - I')}, \quad (7-33)$$

および

$$Q = R - P, \quad (7-34)$$

に至る。

以上により、 N , P , Q , I_N の4つの変数が R と Z によって表されたが、ここで(7-18)式の左辺を

$$d = I_Z + \eta \frac{v_P P + v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q)} Z - f_Z \frac{Z^2}{H_Z^2 + Z^2} - m_Z Z, \quad (7-35)$$

と置き、媒介変数 R と Z を変化させて、 $d=0$ を満たす R と Z の関係を求める。こうして媒介変数 R を介して、4つの状態変数 N , P , Q , Z のパラメータ I_N に対する関係が確定し、最終的に分岐図の描画が可能になる。

7-7-2. 固有値の求め方

統合アオコモデルの場合、分岐カーブ上の各平衡状態は4個の固有値を持つ。まず(7-6)-(7-9)式の右边を

$$F(N, P, Q, Z) = I_N - k\mu \frac{N}{H_N + N} (P + Q) - m_N N + r_P m_P P + r_Q m_Q Q + r_Z m_Z Z, \quad (7-36)$$

$$G(N, P, Q, Z) = I_P + \mu \frac{N}{H_N + N} P - c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P + c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_P P}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_P P, \quad (7-37)$$

$$H(N, P, Q, Z) = I_Q + \mu \frac{N}{H_N + N} Q + c \frac{Z^2}{Z^2 + g^2} P - c \frac{g^2}{Z^2 + g^2} Q - \frac{v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - m_Q Q, \quad (7-38)$$

$$I(N, P, Q, Z) = I_Z + \eta \frac{v_P P + v_Q Q}{1 + v_P h_P P + v_Q h_Q (1 + k_Q Q) Q} Z - f_Z \frac{Z^2}{H_Z^2 + Z^2} - m_Z Z. \quad (7-39)$$

と置く。次に固有値を求めようとする点(N, P, Q, Z)において、(7-36)-(7-39)式から次の16個の偏微分係数を求める。

$$\frac{\partial F}{\partial N}, \frac{\partial F}{\partial P}, \frac{\partial F}{\partial Q}, \frac{\partial F}{\partial Z}, \frac{\partial G}{\partial N}, \frac{\partial G}{\partial P}, \frac{\partial G}{\partial Q}, \frac{\partial G}{\partial Z}, \frac{\partial H}{\partial N}, \frac{\partial H}{\partial P}, \frac{\partial H}{\partial Q}, \frac{\partial H}{\partial Z}, \frac{\partial I}{\partial N}, \frac{\partial I}{\partial P}, \frac{\partial I}{\partial Q}, \frac{\partial I}{\partial Z}. \quad (7-40)$$

さらに16個の偏微分係数によって次の固有値方程式を作る。

$$\begin{vmatrix} \frac{\partial F}{\partial N} - \lambda & \frac{\partial F}{\partial P} & \frac{\partial F}{\partial Q} & \frac{\partial F}{\partial Z} \\ \frac{\partial G}{\partial N} & \frac{\partial G}{\partial P} - \lambda & \frac{\partial G}{\partial Q} & \frac{\partial G}{\partial Z} \\ \frac{\partial H}{\partial N} & \frac{\partial H}{\partial P} & \frac{\partial H}{\partial Q} - \lambda & \frac{\partial H}{\partial Z} \\ \frac{\partial I}{\partial N} & \frac{\partial I}{\partial P} & \frac{\partial I}{\partial Q} & \frac{\partial I}{\partial Z} - \lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (7-41)$$

これは固有値λに関する4次方程式なので、やはり解の公式を用いて解くことができる。

第7章の引用文献

DeAngelis DL, Bartell SM, Brenkert AL (1989) Effects of nutrient recycling and food-chain length on resilience. Am Nat 134:778-805

第8章 相模湖と津久井湖におけるアオコの異常発生

第8章の概要 本章では相模湖と津久井湖におけるアオコの異常発生現象を神奈川県が公表している『県営水道の水質』のデータを基に解析する。2つの湖において、アオコの発生量、発生パターンとも年ごとの変動が大きく、その原因には日照量、水温、栄養塩濃度といった生態学的、生理学的要因とともに、台風の襲来、ダム放流といった偶発的な自然的要因、人為的要因も深く関与していると思われる。同様な理由でアオコの発生パターンについても一般的な傾向を見つけることは困難である。三井大橋は城山ダムから1.5 kmほど離れた津久井湖の中流部に位置し、付近の水域はエアレーション装置の稼働による影響も少なく、またダム放流による流出といった偶発的要因の影響も受けにくいので、比較的、自然に近い状態でアオコの消長過程を観察できるとと思われる。2006年の三井大橋付近における観測データを第4章で作成した年周期・日周期垂直運動モデルによるシミュレーションの結果と比較する。

8-1. はじめに

世界中の多くの湖沼と同様、神奈川県下の相模湖、津久井湖もアオコの異常発生に悩まされてきた。相模湖と津久井湖は神奈川県民の主要な水源として、それぞれ1947年、1965年に建設された人造湖で、上流域の相模湖に対する下流域の津久井湖というように、2つの湖はカスケード状に連なって位置する(図8-1、表8-1)。しかし、1960年代からの高度経済成長にともなう湖周辺や流入河川地域での宅地造成、観光開発が進み、湖に富栄養化がもたらされた。そして、1972年に初めてアオコを見るに至り、これ以降、特に1980年代からは夏季におけるアオコの異常発生が頻繁に観測されている。

神奈川県企業庁水道局は定期的な水質検査を行っており、これまでの結果は年度ごとに『県営水道の水質』という冊子に公表されている。神奈川県はアオコの異常発生という事態に対して、エアレーション装置の導入などの対策を講じたり、プロジェクトによるアオコの除去や資源化に関する研究を行ったりしている。

最も本質的かつ効果的なアオコ対策は富栄養化の抑制であるが、それ以外に効果を挙げているのがエアレーションである。エアレーションとは湖沼における水質改善対策のために考案された方法で、圧搾した空気を湖底に送り込み、人工的に対流を起こして表層水と深層水を混合させる。現在、相模湖には間欠式空気揚水筒式のものが8基、津久井湖には間欠式空気揚水筒式も含めて様々なタイプのものが9基設置されている。

エアレーションは自然状態では湖水が混ざらずに停留する夏季成層期に実施され、表層水と深層水を強制的に循環させる。すると表層の植物プランクトンは光の届かない深層に移動して繁殖力が弱まり、全体として植物プランクトンの増殖が抑制されると考えられている。エアレーション装置の導入によって相模湖と津久井湖のアオコ発生量はかなり減少したが、まだ完全に発生を抑えるには至っていない。

神奈川県は平成9年度から11年度にかけての3年間、科学技術振興調整費を受けて『相模湖・津久井湖の藻類による汚濁機構解明とその浄化・資源化技術に関する研究』というプロジェクトを実施した。この研究報告によれば、相模湖と津久井湖ではエアレーションが行なわれているために、夏季の温度成層はほとんど観測されないということである。

第8章 相模湖と津久井湖におけるアオコの異常発生

最近、2006年の6月から9月にかけて、相模湖と津久井湖は例年になくアオコの大量発生に見舞われた。同年の9月に何度か現地を訪れる機会があったが、2つの湖とも大量発生はダムで堰き止められ、水が淀んだ堰堤付近において顕著に観察され、夏季の間中、水面はペンキを流したようにアオコで覆われていた。採取したアオコを顕微鏡で観察すると、主要な植物プランクトンはミクロキスティス(*Microcystis*)で、群体を形成していた。ミクロキスティス以外にも数種の棒状、らせん状の細菌類が含まれていた。

図8-2と図8-3の写真は筆者が2006年9月に撮影した相模湖と津久井湖の景観である。9月4日の時点ではどちらの湖でも大量のアオコが観察されたが、9月16日になると相模湖のアオコはほぼ消滅し、津久井湖の方も面積にして半分くらいにまで減少していた。その後、天候や水温によって消長を繰り返しながら、10月上旬には城山ダムの放流もあり、津久井湖のアオコ発生は終焉に向かったようである。

8-2. 第8章の目的

- 1) 神奈川県によって公表されているデータから相模湖と津久井湖におけるアオコ発生の特徴を分析する。
- 2) 第4章で作成した年周期・日周期垂直運動モデルによって、津久井湖の三井大橋付近における観測データを解析する。

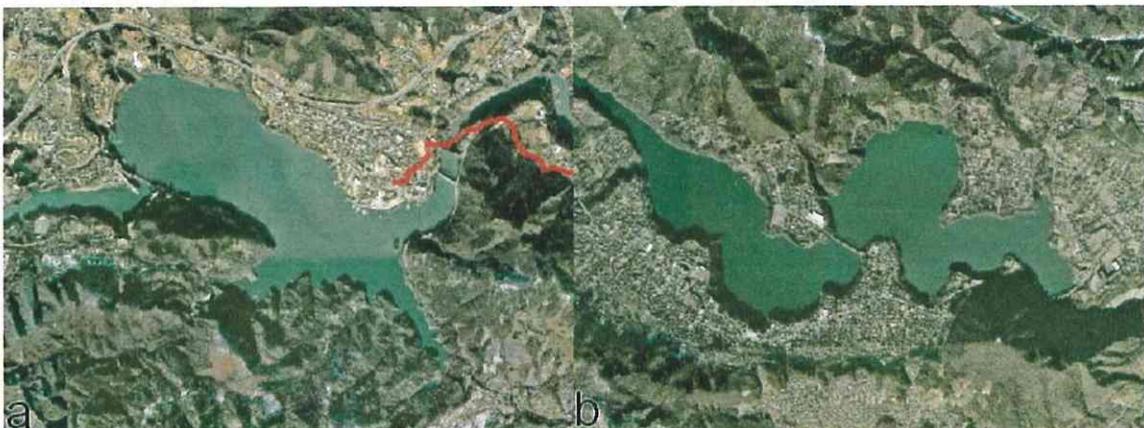


図8-1. 相模湖(a)と津久井湖(b)の航空写真。2つの写真とも右側が下流部。(a)で右側に見えるのが相模湖大橋と相模ダム堰堤。(b)で中央に見えるのが三井大橋、右側に見えるのが城山ダム堰堤。出典：Digital Globe Digital Earth Technology。

表8-1. 相模湖(相模ダム)と津久井湖(城山ダム)。

	相模湖	津久井湖
ダム	相模ダム	城山ダム
堤高	58.4m	75.0m
堤頂長	196.0m	260.0m
総貯水容量	63,200,000m ³	62,300,000 m ³
有効貯水容量	48,200,000m ³	54,700,000 m ³
湛水面積	326.0ha	247.0ha
着工年/竣工年	1938年/1947年	1960年/1965年

出典：フリー百科事典『ウィキペディア(Wikipedia)』。

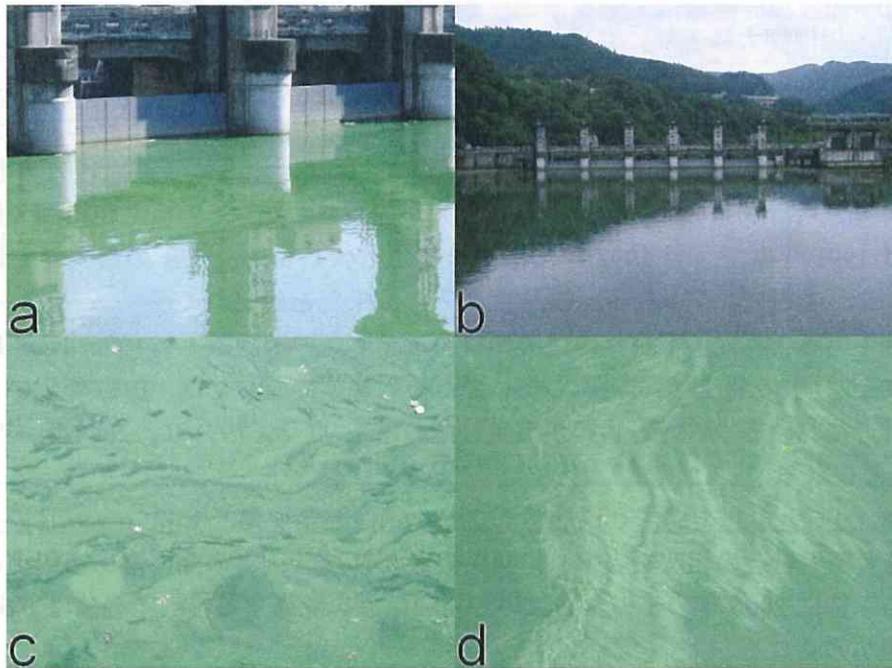


図 8-2. 相模湖に発生したアオコ(2006年). (a) 相模ダム堰堤付近のアオコ(9月4日), (b) 相模湖大橋から見た相模ダム(9月16日), (c) 相模ダム堰堤付近のアオコ(9月4日), (d) 相模湖大橋表層のアオコ(9月4日). 相模湖大橋から相模ダム堰堤までの距離は約200m. 9月16日の時点で相模湖のアオコはほぼ消滅していた.

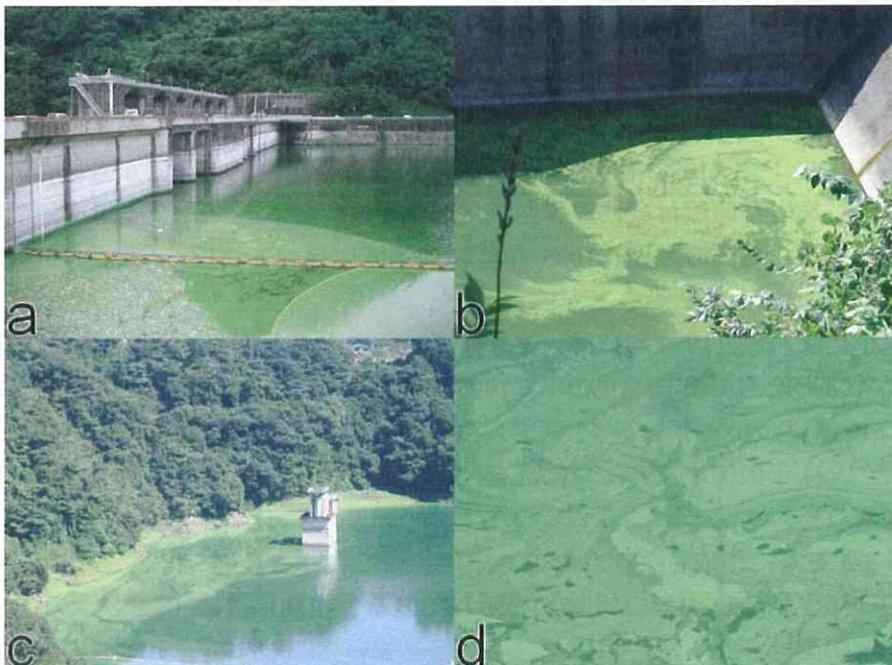


図 8-3. 津久井湖に発生したアオコ(2006年). (a) 城山ダム堰堤付近のアオコ(9月16日), (b) 「滝つぼ」のアオコ(9月20日), (c) 城山ダム・三井大橋間のアオコ(9月28日), (d) 城山ダム堰堤付近のアオコ(9月28日). 津久井湖のアオコは9月末の時点でもかなりの量が残存していた.

8-3. データ解析

8-3-1. 相模湖・相模湖大橋表層におけるアオコ発生量の経年変動

表 8-2 は『県営水道の水質』から抜粋したデータで、1987 (S62)年度から 2006 (H18)年度までの相模湖、相模湖大橋表層における 6~9 月の平均水温と湖水 1 ml 中のミクロキスティス細胞数をその年度の最高値によって示している。相模湖では 1988 年度に 1 基、1991 年度に 3 基、1992 年度に 4 基、合計 8 基のエアレーション装置が設置された。そのうち相模湖大橋付近に設置されたのは 1991 年度で、翌 1992 年度は前年度に比べて *Microcystis* の最大発生量が約 1/40 に減少している。これはエアレーション装置導入の成果だと思われる。

すでに述べているように、本論文ではミクロキスティスの細胞数 1.0×10^5 cells/ml 以上をアオコ異常発生または「水の華」状態と定義している。その基準に照らせば、1987 年以降、相模湖の相模湖大橋付近において「水の華」状態が実現したのは 1990 年、1991 年、2004 年、2006 年の計 4 回ということになる。

さらに図 8-4 は表 8-2 を描き直したグラフで、(a)は経年変動、(b)は 6~9 月の平均水温と *Microcystis* 最大発生量との相関を表す。相関係数は 0.41 で、両者の間にはある程度の正の相関が認められる。特に 2006 年のデータを除いて相関係数を計算すると、その値は 0.64 になり、より正の相関が強くなる。

相模湖に関しては横浜市水道局も独自の調査を行なっている。その調査によれば、1985 年度には 2,500,000 細胞/ml という高い値を記録したが、最近では数 1000 から数 10000 のオーダーに減少し、特に 2003 年度は冷夏のために相模湖ではアオコの発生は見られなかった。この調査結果は神奈川県による表 8-2 のデータとも符合している。

8-3-2. 津久井湖・城山ダム堰堤表層におけるアオコ発生量の経年変動

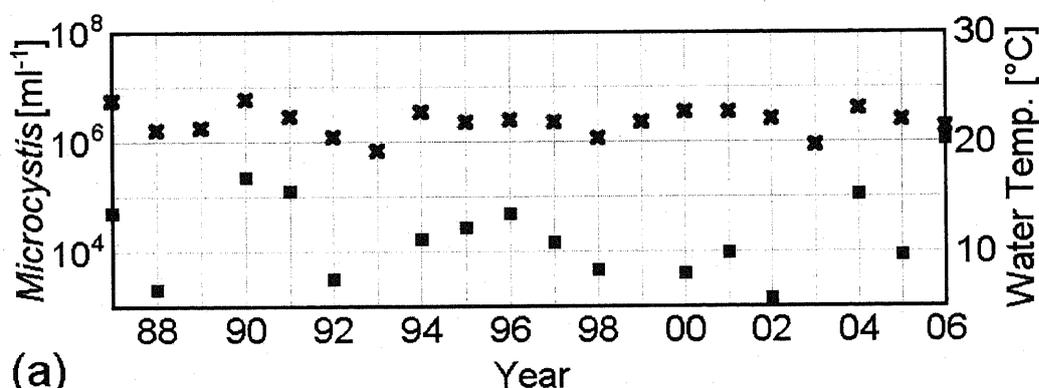
一方、表 8-3 は同じ 1987 (S62)年度から 2006 (H18)年度までの津久井湖の城山ダム堰堤表層における 6~9 月の平均水温とミクロキスティス細胞数の最高値である。津久井湖におけるエアレーション装置の設置は 1993 年度に 2 基、1994 年度に 3 基の合計 5 基で、それ以外に 1995 年度に 2 基、1996 年度に 1 基、1997 年度に 1 基、合計 4 基の表層流動化装置が設置されている。特にエアレーション装置が堰堤付近に設置されたのは 1993 年度で、翌 1994 年度は前年度を凌駕する発生量を記録したものの、翌々 1995 年度は前年度に比べて *Microcystis* の最大発生量が約 1/420 と極端に減少している。

本論文の基準によれば、1987 年以降、津久井湖の城山ダム堰堤付近が「水の華」状態に至ったのは 1987 年、1989 年、1990 年、1992 年、1993 年、1994 年、1996 年、1997 年、1998 年、2001 年、2002 年、2005 年、2006 年の計 13 回で、相模湖に比べてかなり頻度が高くなっている。中でも 1993 年と 1994 年のアオコ発生量は群を抜いており、当時の汚染状況がかなり深刻であったことが想像される。

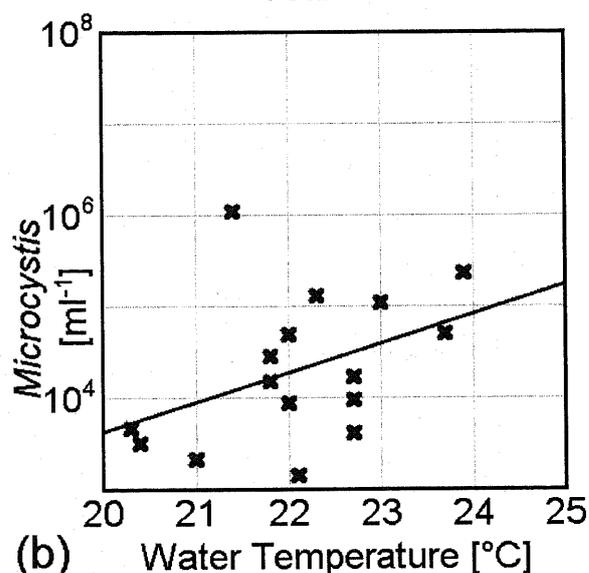
図 8-5 は表 8-3 を基に作成したグラフで、津久井湖における 6~9 月の平均水温と *Microcystis* 最大発生量の経年変動(a)と両者の相関(b)を示している。相関係数は 0.26 で、両者の間にある程度の正の相関が認められるが、相模湖の場合ほど強い相関はなく、アオコの発生には水温以外の要因も深く関与していることが推測される。ただし、1993 年のデータを除くと、相関係数は 0.5 に上昇する。

表 8-2. 1987 (S62)年度から 2006 (H18)年度までの相模湖・相模湖大橋表層における水温と *Microcystis* 最大発生量. 出典は神奈川県企業庁水道局『県営水道の水質』. 水温は6~9月の平均. *Microcystis* の単位は(細胞数/ml).

年度	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994
水温(°C)	23.7	21.0	21.2	23.9	22.3	20.4	19.2	22.7
<i>Microcystis</i>	50,000	2,100		230,000	130,000	3,200		17,000
日付	(9/11)	(8/9)		(9/13)	(8/19)	(9/14)		(8/29)
年度	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002
水温(°C)	21.8	22.0	21.8	20.3	21.8	22.7	22.7	22.1
<i>Microcystis</i>	28,000	49,000	15,000	4,600		4,100	9,500	1,400
日付	(8/28)	(9/18)	(7/22, 28)	(8/26)		(8/22)	(7/24)	(8/16)
年度	2003	2004	2005	2006				
水温(°C)	19.7	23.0	22.0	21.4				
<i>Microcystis</i>		110,000	8,700	1,100,000				
日付		(8/13)	(7/19)	(8/30)				



(a)



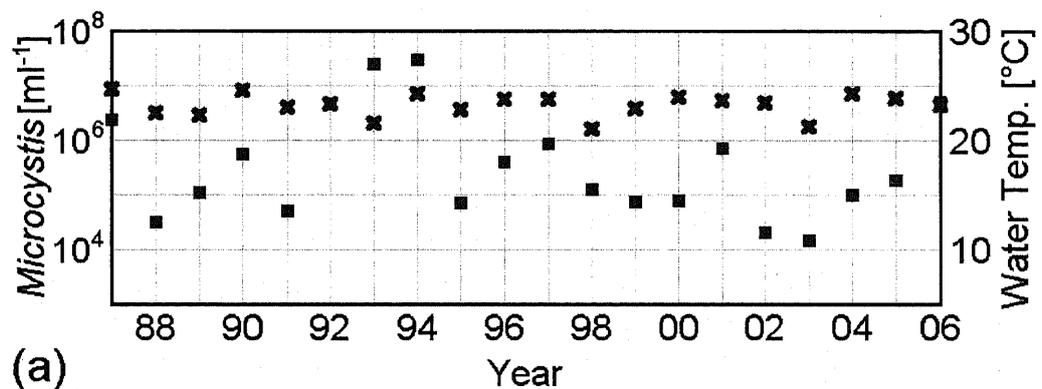
(b)

図 8-4. 1987 (S62)年度から 2006 (H18)年度までの相模湖・相模湖大橋表層における水温(×)と *Microcystis* 最大発生量(■). (a)は経年変動, (b)は両者の相関を表す. 相関係数は 0.41, 実線は回帰直線を表す. 2006 年のデータを除いた相関係数は 0.64.

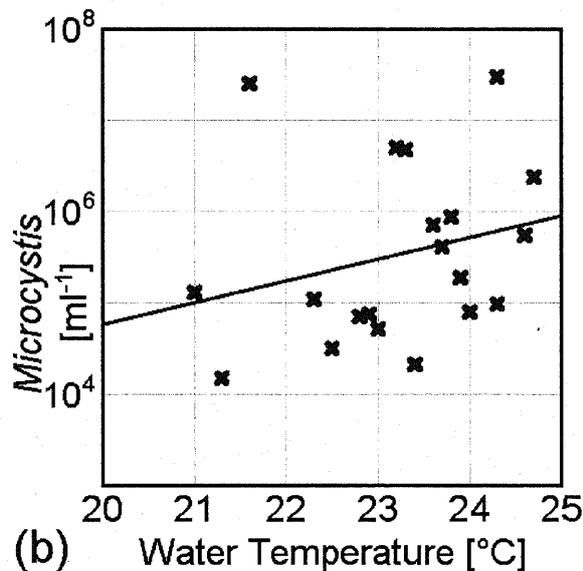
第8章 相模湖と津久井湖におけるアオコの異常発生

表 8-3. 1987 (S62)年度から 2006 (H18)年度までの津久井湖・城山ダム堰堤表層における水温と *Microcystis* 最大発生量. 出典は神奈川県企業庁水道局『県営水道の水質』. 水温は6~9月の平均. *Microcystis* の単位は(細胞数/ml).

年度	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994
水温(°C)	24.7	22.5	22.3	24.6	23.0	23.3	21.6	24.3
<i>Microcystis</i>	2,400,000	32,000	110,000	550,000	51,000	4,700,000	25,000,000	30,000,000
日付	(8/24)	(8/15)	(7/17)	(7/16)	(7/29)	(8/17)	(10/4)	(7/13)
年度	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002
水温(°C)	22.8	23.7	23.8	21.0	22.9	24.0	23.6	23.4
<i>Microcystis</i>	71,000	410,000	860,000	130,000	74,000	79,000	700,000	21,000
日付	(8/22)	(8/19)	(9/3)	(7/22)	(6/23)	(8/23)	(7/3)	(9/17)
年度	2003	2004	2005	2006				
水温(°C)	21.3	24.3	23.9	23.0				
<i>Microcystis</i>	15,000	98,000	190,000	5,000,000				
日付	(7/23)	(9/21)	(6/28)	(7/3)				



(a)



(b)

図 8-5. 1987 (S62)年度から 2006 (H18)年度までの津久井湖・城山ダム堰堤表層における水温(×)と *Microcystis* 最大発生量(■). (a)は経年変動, (b)は両者の相関を表す. 相関係数は 0.26, 実線は回帰直線を表す. 1993 年のデータを除いた相関係数は 0.5.

8-3-3. 相模湖・相模湖大橋表層におけるアオコ発生量の季節変動

続いてアオコ発生量の季節変動を調べる。表 8-4 と図 8-6 に 2006 年度の相模湖大橋表層における湖水 1 ml 中のミクロキスティス細胞数の変動を示す。本論文の基準に照らせば、8 月 16 日に「水の華」状態に至り、それが 9 月 6 日まで続いたことになる。これは図 8-2 に示した筆者の観測結果とも符合する。2006 年は例年にないアオコ大量発生年で、特に 8 月 30 日の 1,100,000 細胞/ml という値はエアレーション装置導入以来の最高値ということである。

表 8-4. 2006 (H18)年度の相模湖・相模湖大橋表層における水温と *Microcystis* 発生量。
出典は神奈川県企業庁水道局『県営水道の水質』。 *Microcystis* の単位は(細胞数/ml)。

	5/1	5/8	5/16	5/24	5/30	6/6	6/7	6/13
水温(°C)	13.4	15.2	15.4	18.1	18.2	17.7	18.4	17.7
<i>Microcystis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
	6/21	6/27	6/29	7/3	7/11	7/18	7/26	7/27
水温(°C)	19.3	19.4	20.7	21.1	22.2	21.2	22.4	19.9
<i>Microcystis</i>	0	0	0	0	0	0	4,300	3,700
	8/2	8/7	8/10	8/15	8/16	8/22	8/23	8/30
水温(°C)	20.4	23.9	24.4	23.3	24.0	24.2	24.1	22.9
<i>Microcystis</i>	3,000	15,000	37,000	53,000	470,000	490,000	520,000	1,100,000
	9/4	9/6	9/13	9/20	9/27	10/3	10/10	10/17
水温(°C)	23.5	22.1	20.6	21.0	18.0	17.4	16.1	15.3
<i>Microcystis</i>	79,000	130,000	6,500	1,700	0	0	0	0
	10/25	10/31						
水温(°C)	15.8	16.7						
<i>Microcystis</i>	0	0						

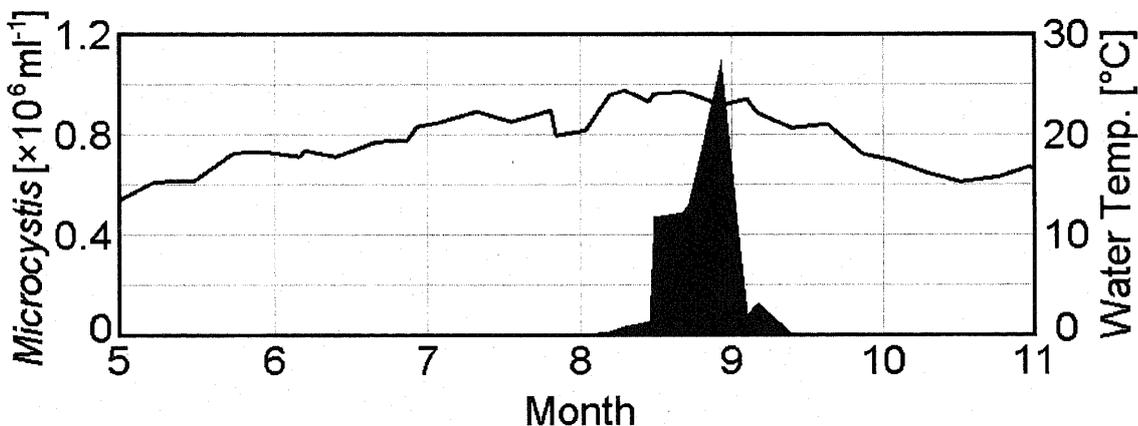


図 8-6. 2006 (H18)年度の相模湖・相模湖大橋表層における水温と *Microcystis* 発生量。

第8章 相模湖と津久井湖におけるアオコの異常発生

8-3-4. 津久井湖・城山ダム堰堤表層におけるアオコ発生量の季節変動

表 8-5 と図 8-7 に 2006 年度の津久井湖, 城山ダム堰堤表層における湖水 1 ml 中のミクロキスティス細胞数の変動を示す. 2006 年は津久井湖においても大量発生年で, 6 月 21 日には早くも「水の華」状態の臨界値を大きく上回り, その後, 増減を繰り返しながら, 10 月 3 日に最後の「水の華」状態を記録している. 特に 7 月 3 日の 5,000,000 細胞/ml という値は「水の華」状態の臨界値の 50 倍にもなる. 『県営水道の水質』によれば, 相模湖と津久井湖が同時にアオコ大量発生に見舞われたのはエアレーション装置の導入以来, 初めてということである.

なお, この年は 7 月中旬と 10 月上旬に城山ダムのゲート放流が行なわれている. 図 8-7 において, 7 月中旬から 1 ヶ月間ほどアオコ発生量の少ない状態が続いているが, これはゲート放流による流出が原因であると考えて間違いないだろう.

表 8-5. 2006 (H18)年度の津久井湖・城山ダム堰堤表層における水温と *Microcystis* 発生量. 出典は神奈川県企業庁水道局『県営水道の水質』. *Microcystis* の単位は(細胞数/ml).

	5/1	5/8	5/16	5/23	5/30	6/6	6/13	6/21
水温(°C)	16.0	15.9	15.8	17.2	19.8	20.5	19.5	20.9
<i>Microcystis</i>	0	0	0	0	0	8,700	16,000	550,000
	6/27	7/3	7/11	7/18	7/25	8/2	8/7	8/15
水温(°C)	22.3	23.0	23.1	22.6	22.4	22.4	24.7	24.4
<i>Microcystis</i>	42,000	5,000,000	33,000	73,000	13,000	1,100,000	48,000	640,000
	8/22	8/29	9/4	9/13	9/20	9/26	10/3	10/10
水温(°C)	25.8	25.3	26.8	24.3	24.5	21.9	21.9	17.3
<i>Microcystis</i>	2,400,000	2,000,000	1,300,000	190,000	710,000	30,000	620,000	55,000
	10/17	10/25	10/31					
水温(°C)	18.0	17.6	17.4					
<i>Microcystis</i>	23,000	14,000	8,700					

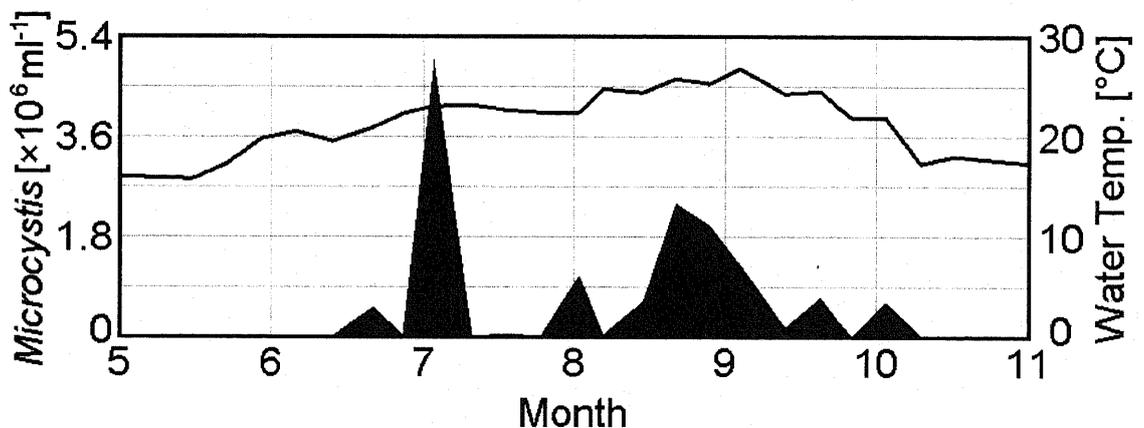


図 8-7. 2006 (H18)年度の津久井湖・城山ダム堰堤表層における水温と *Microcystis* 発生量.

8-3-5. 津久井湖・三井大橋表層におけるアオコ発生量の季節変動

三井大橋は津久井湖の中央部に架かる橋で、城山ダムの上流およそ 1.5 km ほどに位置する(図 8-1(b)). ダムから空間的にこのくらい離れると、エアレーションによる攪拌やダムからの放流といった堰堤付近に特有な影響を受けにくくなり、アオコはほぼ自然に近い状態で生育していると思われる。

表 8-6 と図 8-8 に 2006 年度の津久井湖の三井大橋表層における湖水 1 ml 中のミクロキスティス細胞数の変動を示す。堰堤付近に比べると、アオコの発生量はかなり少ないが、それでも 7 月 5 日には 180,000 細胞/ml と「水の華」状態の臨界値 1.0×10^5 cells/ml を突破している。その後、8 月下旬から 9 月の中旬にかけて、アオコは急激な増加傾向を示し、9 月 6 日にはこの年の最高値 320,000 細胞/ml という値を記録する。そして、10 月中旬には三井大橋付近でのアオコは消滅している。

表 8-6. 2006 (H18)年度の津久井湖・三井大橋表層における水温と *Microcystis* 発生量。
出典は神奈川県企業庁水道局『県営水道の水質』。 *Microcystis* の単位は(細胞数/ml)。

	5/8	5/10	5/23	6/6	6/7	6/20	7/3	7/5
水温(°C)	15.5	15.2	17.6	19.5	20.5	19.5	22.9	21.3
<i>Microcystis</i>	0	0	0	0	84	24,000	95,000	180,000
	7/18	8/2	8/9	8/15	8/29	9/6	9/12	9/29
水温(°C)	22.7	23.0	22.8	24.4	25.1	24.0	24.3	22.1
<i>Microcystis</i>	32,000	91,000	80,000	69,000	74,000	320,000	86,000	60,000
	10/11	10/17	10/31					
水温(°C)	18.0	18.3	16.9					
<i>Microcystis</i>	2,000	1,500	0					

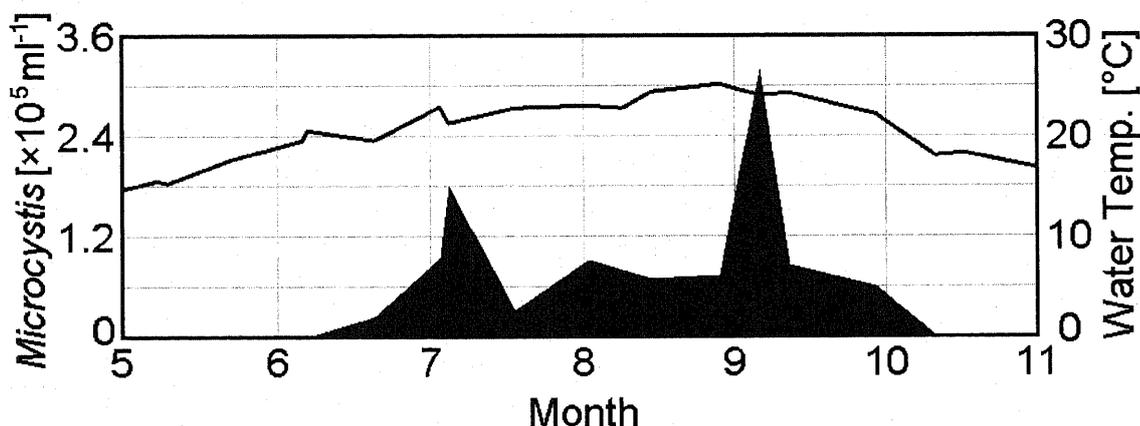


図 8-8. 2006 (H18)年度の津久井湖・三井大橋表層における水温と *Microcystis* 発生量。

8-4. 考察と数理モデル解析

8-4-1. アオコ発生量のばらつき

アオコ発生量の経年変動について、まず気が付くことは相模湖、津久井湖とも、その値に大きなばらつきがあることである。同じ「水の華」状態と言っても、相模湖の相模湖大橋では2004年の110,000細胞/mlから2006年の1,100,000細胞/mlまで10倍の差があり、津久井湖の城山ダム堰堤においては1989年の110,000細胞/mlから1994年の30,000,000細胞/mlまで、実に300倍近い差がある。これほどの違いを日照量、水温、栄養塩濃度といった純粋に生態学的、生理学的要因だけで説明することは難しい。恐らく、1993年の25,000,000細胞/mlや1994年の30,000,000細胞/mlという極度に高い数値には上流部からの流入によるアオコの蓄積や濃縮といったダムの堰堤付近に特有な状況が影響していると考えられる。

図8-4(b)と図8-5(b)に示されているように、水温とアオコ発生量との間にある程度の正の相関が確認される。しかし、それほど強い相関とは言えず、このことは水温のようなアオコの繁殖プロセスに関与する固有の要因以外にアオコの発生量を大きく左右する別な要因があることを示唆している。つまり、相模湖と津久井湖におけるアオコの発生量には日照量、水温、栄養塩濃度といった生態学的、生理学的要因とともに、上流部からの流入、台風の襲来、ダムの放流などの偶発的要因も深く関与していると考えられる。

アオコ発生量の季節変動についても様々なパターンが観察される。図8-6のようにピークが1つだけの場合もあれば、図8-7、図8-8のように複数のピークを持つ場合もある。ピークが1つだけの場合でも、その時期は7月の場合もあれば、8月や9月にずれ込む場合もある。こうした発生パターンの多様さも偶発的要因の深い関与を示唆しているように思われる。

生態学的、生理学的なもの以外に、相模湖と津久井湖においてアオコ発生量を大きく左右する次のような要因が考えられる。

- (1) 地形的要因……相模湖と津久井湖はV字型の峡谷を堰き止めて造ったダム湖であり、竣工時に比べて土砂が堆積しているとしても、場所によって深さはかなり異なると考えられる。
- (2) 自然的要因……毎年、アオコの発生時期は台風のシーズンとも重なるが、台風の到来などによって水量の急激な流入や増加が起これば、アオコの発生量も大きく変動する。
- (3) 人為的要因……相模湖と津久井湖は神奈川県民に水道水を供給するという目的で造られた人造湖であり、貯水量の調整のために必要に応じてゲート放流が行われる。放流が行なわれれば、堰堤付近の水面におけるアオコの量は一挙に0に落ち込む。実際、筆者も津久井湖において、こうした状況を2006年10月9日の時点で確認している。
- (4) その他……通常の状態でもダムの堰堤付近には水とともに上流部で発生したアオコが流れ込み、自然に増減を繰り返す以上の量が蓄積していると考えられる。

8-4-2. 数理モデルとパラメータ

上述したように、相模湖と津久井湖においてアオコ発生量が大きく変動する理由として、地形的要因、自然的要因、人為的要因、その他に分類した4点などが考えられ、こうした要因は本論文で作成した数理モデルを現実のデータに適用するときの不一致の原因になる。たとえば、地形的要因について見れば、本論文の第4章で作成した年周期・日周期垂直運動モデルは水平方向の均一性を仮定しているために深さは一定で、水平方向の境界条件も考慮していない。また、この数理モデルは自然状態での増減だけを対象としており、台風、放流などの自然的、人為的要因などについては全く想定外である。その他、外部からの流入によるアオコの蓄積についても考慮していない。

そうした中で、三井大橋付近の水域においてはエアレーション装置の稼動による影響も受けにくく、また下流のダムの放流による流出といった偶発的要因の影響も少ないと考えられる。だとしたら、比較的、自然に近い状態でアオコの消長過程を観察でき、そこでの観測データは数理モデルによるシミュレーションの対象として適していると考えてよいだろう。

表 8-7. 数理モデル(8-1)-(8-2)のパラメータ.

パラメータ	意味	値	単位	参照値
I_{Smax}	夏至の正午における水面光強度	800	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	表 4-1
I_{Smin}	冬至の正午における水面光強度	400		
d_0	1月1日と冬至との間の日数差	-10	day	表 4-1
α_W	水による光の吸収係数	0.24	m^{-1}	表 4-1
α_{Pcell}	藍藻類による光の吸収係数(1細胞当り)	2.4×10^{-12}	m^2/cell	表 4-1
m_{cell}	藍藻類の乾燥重量(1細胞当り)	40.0×10^{-12}	g/cell	表 2-1
α_P	藍藻類による光の吸収係数(1g 当り)	0.06	m^2/g	$=\alpha_{Pcell}/m_{cell}$
μ_{mSmax}	最も暑い日の水面における藍藻類の最大成長率	0.68		
μ_{mSmin}	最も寒い日の水面における藍藻類の最大成長率	0.1	day^{-1}	表 2-1
μ_{mBmax}	最も暑い日の水底における藍藻類の最大成長率	0.2		
μ_{mBmin}	最も寒い日の水底における藍藻類の最大成長率	0.1		
d_1	1月1日と最も寒い日との間の日数差	45	day	表 4-1
H_I	光強度に対する半飽和定数	20.0	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	表 4-1
H_N	栄養塩濃度に対する半飽和定数	0.2	mmol/m^3	表 2-1
D_S	水面における垂直方向の拡散係数	5.0		
D_{Bmax}	最も寒い日の水底における垂直方向の拡散係数	5.0	m^2/day	表 4-1
D_{Bmin}	最も暑い日の水底における垂直方向の拡散係数	1.0		
k	錘の減衰時間の逆数	3.0	day^{-1}	表 4-1
V_m	藍藻類の垂直運動速度に関するスケール因子	250.0	m/day	表 4-1
F_0	浮力均衡時の錘因子	0.1		表 4-1
I_N	栄養塩の流入率	0.35	$\text{mmol}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{day}^{-1}$	表 4-1
a_{cell}	藍藻類の栄養塩含有率(1細胞当り)	0.3×10^{-10}	mmol/cell	表 2-1
a	藍藻類の栄養塩含有率(1g 当り)	0.75	mmol/g	$=a_{cell}/m_{cell}$
m_N	栄養塩の除去率	0.05	day^{-1}	表 2-1
f_P	動物プランクトンによる藍藻類の最大捕食率	0.6	$\text{g}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{day}^{-1}$	表 2-1
H_P	藍藻類生物量に対する半飽和定数	4.0	g/m^3	表 2-1
N_B	水底における栄養塩濃度	20	mmol/m^3	表 4-1
z_T	温度躍層の位置(水面下)	8	m	表 4-1
w_T	温度躍層の幅	1	m	表 4-1
z_B	水柱の深さ	20	m	表 4-1

数理モデル(8-1)-(8-2)のシミュレーションは上記のパラメータ値を用いて実施された。これらの値は表 2-1 および表 4-1 を参考にして決定された。

第8章 相模湖と津久井湖におけるアオコの異常発生

このような理由により、本章では津久井湖の三井大橋付近における2006年のアオコの消長を第4章の年周期・日周期垂直運動モデルによって解析する。数理モデルは以下のように記される。

$$\frac{\partial N}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(D \frac{\partial N}{\partial z} \right) + I_N - a\mu P - m_N N, \quad (8-1)$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(D \frac{\partial P}{\partial z} \right) - \frac{\partial}{\partial z} (VP) + \mu P - f_P \frac{P}{H_P + P}. \quad (8-2)$$

再度、変数等について説明すると、 N と P は栄養塩濃度と植物プランクトン生物量、また時間 t と水深 z に依存する D と V はそれぞれ藍藻類の垂直方向拡散係数および垂直速度である。主要なパラメータについて、 I_N は栄養塩の流入率、 a は藍藻類体内の栄養塩含有率、 m_N は栄養塩のシステムからの除去率、 μ は藍藻類の最大成長率、 f_P は動物プランクトンによる藍藻類の最大捕食率、 H_P は藍藻類生物量に対する半飽和定数である。

シミュレーションに使われたパラメータの値を表8-7に示す。相模湖、津久井湖を含むこの水域全体において、この年は例年になくアオコの発生量が多く、特に8月から9月にかけて発生量の多い日が続いたということを考慮して、最も暑い日を半月ほど後ろにずらして8月中旬とし、同時にそのときの水面における最大成長率 $\mu_{ms\max}$ の値も高めに設定している。それ以外に α_W 、 I_N 、 N_B などの値にも多少の調整がなされている。

8-4-3. シミュレーション結果の考察

図8-9がシミュレーションの結果で、図8-8と同じマイクロキスティス発生量の実測値とともに、栄養塩濃度とアオコ発生量の季節変動がそれぞれ破線と実線で示されている。シミュレーション結果は藍藻類マイクロキスティスの発生量と発生パターンを概ね近似しているが、明らかな不一致も見られる。以下、それらの相違点について理由を考察する。

まず実測データでは7月中旬にアオコの急激な減少を記録しているが、シミュレーションではこの落ち込みが再現されていない。この理由は7月中旬に行われた城山ダムの放流に帰せられるだろう。図8-7に示されているように、放流の影響はダムの堰堤付近において特に顕著で、その後の1ヶ月近いアオコの消失となって現れている。こうした影響がダムから1.5kmほど離れた三井大橋付近にも及んだということは十分に考え得ることである。

それほど目立たないが、10月初旬にアオコの実測データは急激に0に落ち込んでいる。一方でシミュレーションによれば、その後もアオコは生き残っている。この不一致も10月初旬に行なわれた城山ダムの放流によると考えてよいだろう。

観測データとシミュレーションとの間の最も顕著な相違は8月下旬から9月末まで続いたこの年2回目のアオコの大量発生がシミュレーションでは再現されていないことにある。特に9月6日には320,000細胞/mlという2006年の最高値を記録し、7月5日の180,000細胞/mlという値を大きく上回っていることを考えれば、何らかの理由づけがなされなければならない。不一致の理由として、水温の上昇、栄養塩の増加など、急激なアオコの増殖を促す生物学的要因が重なったということも考えられるだろう。しかし、9月6日のアオコ発生量は群を抜いており、外部に起因する何か突発的な理由が関与しているように思われる。

そうした中で注目すべき点は上流の相模湖におけるアオコ発生量の推移である。図8-6に示されているように、相模湖では8月30日に1,100,000細胞/mlという最高値を記録した後、9月4日には79,000細胞/mlと1週間足らずの間に1/14程度にまで減少している。2006年版の『県営水道の水質』には、「9月1日には強い降雨によって、アオコは一気に攪拌されて分散した」

とも記されている。こうした事情を考慮すれば、9月6日に三井大橋付近において異常に高い発生量を記録した理由は相模湖のアオコが下流に流されて到達したからというのが最も可能性が高い説明のように思われる。

8月30日の相模湖におけるアオコ発生量 1,100,000 細胞/ml に対し、9月6日の三井大橋におけるアオコ発生量 320,000 細胞/ml はその約 29% である。三井大橋の発生量には以前からそこで生育していた自前のアオコも含まれているだろう。この点を考慮すれば、相模湖のアオコの 1/4 程度が漂着すれば、三井大橋付近における 320,000 細胞/ml という数値が実現可能になる。これは十分に現実味を帯びた解釈と言えるだろう。

なお、相模ダムの管理事務所の話によれば、2006年の8月から10月にかけて、大規模なゲート放流が行なわれたのは8月9日と10月5日の2回で、9月1日前後には行なわれていない。9月1日の強い降雨によって攪拌された相模ダム堰堤付近のアオコは通常の発電のための放流とともに湖外に流れ出したものと思われる。

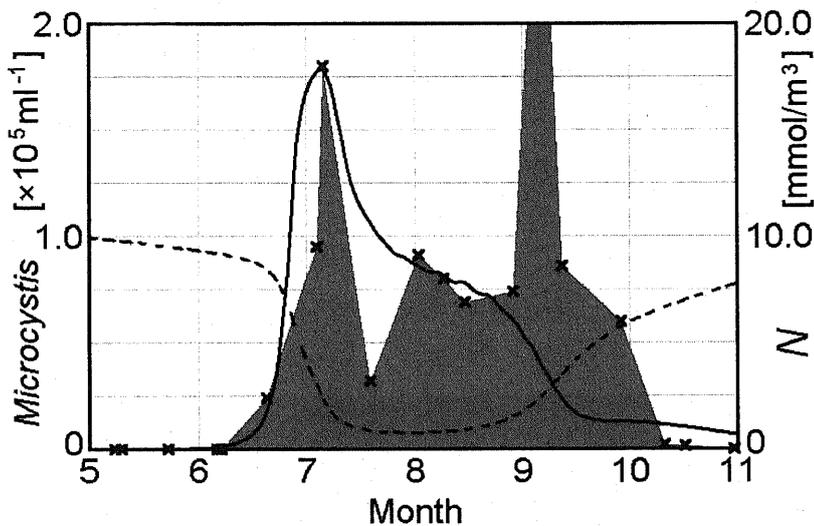


図 8-9. 津久井湖の三井大橋付近におけるアオコ発生量の実測値とシミュレーションとの比較。アオコの実測値(xまたは灰色の領域)およびシミュレーションによる栄養塩濃度(破線)とアオコ発生量(実線)の季節変動が示されている。シミュレーションには第4章の年周期・日周期垂直運動モデルが使われ、栄養塩濃度とアオコ発生量の値は水深 0~2 m の層で平均されている。

8-4-4. 相模湖・津久井湖水系における双安定性と regime shift

最後に双安定性および regime shift という観点から、ここ数十年の間に起きた相模湖・津久井湖水系における水質状態の変化について、第2章の最小 NP モデルによる分岐図を用いて考察してみよう。図 8-10 は(2-3)式、(2-4)式に従って、図 2-1 (b)を有次元の数理モデル(2-1)-(2-2)に戻して描き直した植物プランクトン生物量分岐図で、表 2-1 のパラメータ値を用いている。緑は系がアオコの異常発生、つまり「水の華」状態にある領域、青は「水の華」状態にない領域を示している。

『相模湖・津久井湖の藻類による汚濁機構解明とその浄化・資源化技術に関する研究』の報告書には、この水域では 1972 年に初めてアオコを見るに至ったと記されている。したがって、1972 年前後に相模湖・津久井湖水系は regime shift を起こし、clear 状態(下側の実線)から turbid

状態(上側の実線)に移行したと考えるのが妥当だろう。ただし、このときに必ずしも系への栄養塩流入量 I_N が双安定領域の上限、すなわち $0.426 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{day}^{-1}$ を超えていたと考える必要はない。やはり第 2 章で考察したように、ゆらぎ等の影響によって双安定の上限に至る前に regime shift した可能性も十分に考えられるからである。特に図 8-10 の下側の clear 状態を表す実線と不安定状態を表す破線は極めて近接しており、clear 状態の resilience は小さく、したがって、clear 状態から turbid 状態への regime shift は誘発されやすいと推察することができる。

regime shift 以後、ほぼ毎年のようにアオコの大量発生が観測されていることを考えれば、現在に至るまで、相模湖・津久井湖水系は turbid 状態に留まっていると考えて間違いないだろう。つまり、2つの湖は図 8-10 の上側の実線を行き来しているわけであるが、このとき実線の傾斜がかなり急であることは興味深い。この節の最初で考察したように、相模湖、津久井湖とも、アオコの発生量には年によってかなりのばらつきが見られるが、このことは分岐曲線の傾斜が急であることによって説明できるからである。年毎に栄養塩の流入量、つまり富栄養化の度合いが異なれば、系の状態は分岐曲線上を左下から右上へ、反対に右上から左下へと移動するだろう。だとすれば、対応する縦軸のアオコ発生量もそれにつれて大きく変動し、ばらつきが大きくなるはずである。

今後、相模湖・津久井湖水系を元の clear 状態に戻すためには、栄養塩の流入量を少なくとも現在の値の 1/2 程度にまで減らす必要がある。turbid 状態を表す実線と不安定状態を表す破線はかなり離れており、turbid 状態の resilience は大きく、turbid 状態から clear 状態への逆 regime shift は誘発されにくい。したがって、ゆらぎの効果はあまり期待できない。逆 regime shift を起こすためには栄養塩の流入量を双安定の下限 $0.187 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{day}^{-1}$ 近くまで下げる必要があるだろう。

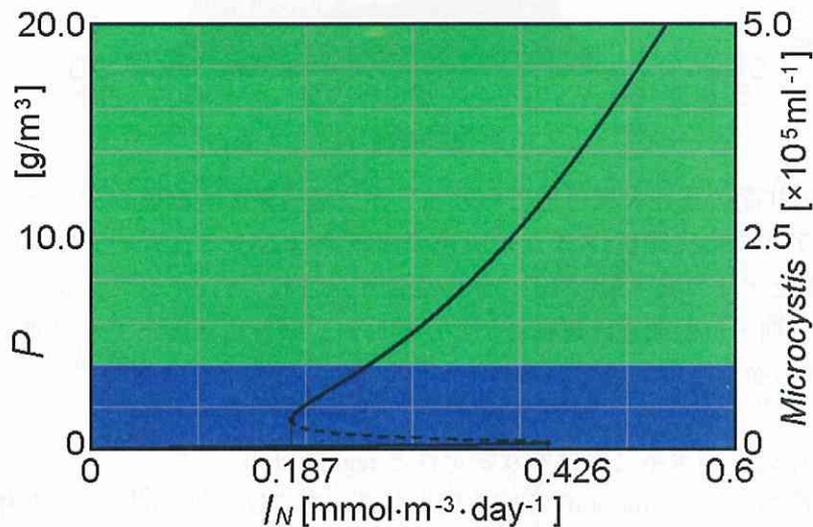


図 8-10. 相模湖・津久井湖水系における双安定性と regime shift. 系が緑の領域にあれば、その系はアオコの異常発生、つまり「水の華」状態にあると判断される。また青の領域にあれば、「水の華」状態ではないと判断される。相模湖・津久井湖水系は 1970 年代前半に clear 状態(下側の実線)から turbid 状態(上側の実線)に regime shift したと考えられ、以後、夏季の「水の華」状態が常態的している。ただし、ゆらぎ等の影響により、双安定の上限に至る前に regime shift した可能性もある。

8-5. 第 8 章のまとめ

- 1) 相模湖と津久井湖におけるアオコ発生は発生量、発生パターンとも年ごとに大きく変動する。その理由として V 字型の峡谷を堰き止めたダム湖であるという地形的要因、台風などの自然的要因、ダムの放流といった人為的要因、上流からの流入によるアオコの蓄積というダムに特有な要因などが考えられる。
- 2) 津久井湖の三井大橋付近はダムから 1.5 km ほど離れおり、比較的、自然に近い状態でアオコが生育していると思われる。第 4 章の年周期・日周期垂直運動モデルによるシミュレーションによれば、津久井湖の三井大橋付近におけるアオコの発生量と発生パターンを概ね説明することができる。
- 3) シミュレーション結果と観測データとの主要な相違について、7 月中旬の突然の減少は城山ダムの放流によるアオコの流出、8 月から 9 月にかけての急激な増加は相模湖から流れ出たアオコの漂着といったモデルに組み込むことが困難な偶発的な原因によると考えられる。
- 4) 相模湖・津久井湖水系は 1970 年代前半(1972 年)に clear 状態から turbid 状態に regime shift し、以後、現在まで turbid 状態に留まっていると考えられる。将来、栄養塩の流入量を 1/2 程度に減らせば、clear 状態に逆 regime shift する可能性がある。

第 8 章の引用文献

神奈川県企画部科学技術政策室『相模湖・津久井湖の藻類による汚濁機構解明とその浄化・資源化技術に関する研究』, 1998 (H9)年度から 3 年間実施, 各年度に研究成果報告書がある。

神奈川県企業庁水道局『県営水道の水質』, 県政情報センターで自由に閲覧することができる。本研究では 1987 年から 2006 年までのデータを参照した。

第9章 総括

第9章の概要 この章では本研究の総括を行なう。まず簡単に章ごとのまとめを行い、続いて第2章で作成した栄養塩・植物プランクトンからなるオリジナルな最小 NP モデルと従来から知られていた Sheffer モデルとの比較を行う。2つのモデルはともに湖沼生態系における植物プランクトンの消長を表す基本方程式として機能し得るが、両者を比較し、本研究による最小 NP モデルの優位性について判定する。本論文で新たに提案された最小 NP モデルの独創性と応用可能性を考えれば、この比較は特に重要である。最後に本研究論文で作成したオリジナルな6つの数理モデルについて、相互関係の確認や評価を行い、今後の研究の方向性を提示する。

9-1. 各章の概要

各章のまとめはすでに章ごとに行なっているが、ここで改めて全体を俯瞰してみる。まず第1章はこれまでの研究成果をまとめた章である。その後の研究と密接に関連するのが植物プランクトンと動物プランクトンからなる Sheffer の2成分モデル(1-6)-(1-8)で、このモデルは富栄養化の逆説から逃れられないことが確認される(Scheffer 1991)。

第2章において、湖沼生態系の富栄養化現象を記述する基本方程式として、オリジナルな最小 NP モデルが提起される。Sheffer モデルと同様、このモデルは双安定性もリミットサイクル振動も示すが、富栄養化の逆説を回避できるという点において、Sheffer モデルよりも優れていると結論される。

第3章は最小 NP モデルの patchiness パターン形成への適用である。潮流や渦流によって生じる速度場の攪拌効果を対流項としてモデルに組み込むことにより、極めて現実に近い patchiness パターンの再現に成功している。

次の第4章では同じ最小 NP モデルが藍藻類に見られる年周期、日周期の垂直上下運動に適用される。アオコの主成分ともなる藍藻類は初夏の大量発生と秋季の終息、夜間の湖面への上昇と昼間の湖底への沈降というタイムスケールの異なる2種類の周期的現象を引き起こす。これらの年周期、日周期の現象が浮力のコントロールメカニズムを組み込んだ1次元の反応・対流・拡散方程式によって、単一のモデルによって説明される。

一方、動物プランクトンの捕食活動は藍藻類などの植物プランクトンに対し、単体から群体への防御的形態変化を促進することが知られている。第5章と次の第6章ではこのような藍藻類の表現型可塑性が数理モデル化される。モデル自体は Vos et al. (2004a; 2004b)によるものを基本形として引き継いでいる。しかし、群体のサイズが大きくなると動物プランクトンに捕食されにくくなるというサイズ効果を考慮すると、双安定性が出現することを明らかにする。第5章では植物プランクトン、動物プランクトンに関する外部からの流入項(source term)を含むモデルを扱い、第6章では流入項を含まないモデルを扱う。特に第5章では動物プランクトンに単体と群体の識別能力がないと仮定したモデルとであると仮定したモデルの比較も行なわれる。

続く第7章では第2章の最小 NP モデルと第5章の表現型可塑性モデルが合体され、より包括的な4変数統合アオコモデルが提示される。そして、このモデルにおいても富栄養化の進行とともに双安定状態が出現することを確認する。

第8章はこれまでと性格を異にする章で、神奈川県が所有する相模湖、津久井湖におけるア

第9章 総括

オコ発生状況の具体的なデータが扱われる。その中から特に津久井湖中流域の三井大橋付近における2006年のデータを取り上げ、それに対して第4章の年周期、日周期垂直運動モデルの適用が試みられる。

9-2. 最小 NP モデルと Sheffer モデルとの比較

9-2-1. 最小 NP モデルと Sheffer モデル

最小 NP モデルと Sheffer モデルの比較に際し、2つの無次元モデルをここに再録する。まず第2章の最小 NP モデルは次のように記される。

$$\frac{dn}{dt} = i_n - a \frac{n}{1+n} p - m_n n, \quad (9-1)$$

$$\frac{dp}{dt} = i_p + \frac{n}{1+n} p - f_p \frac{p}{1+p} - m_p p. \quad (9-2)$$

ここで2つの無次元変数 n と p はそれぞれ栄養塩濃度と植物プランクトン生物量を表し、ともに無次元時間 t の関数である。無次元パラメータに関して、 i_n は栄養塩の流入率、 a は植物プランクトンの栄養塩含有率、 m_n は栄養塩の除去率、 i_p は植物プランクトンの流入率、 f_p は動物プランクトンによる植物プランクトンの最大捕食率、そして、 m_p は植物プランクトンの死亡率を表す。

一方、第1章で紹介した Sheffer モデルの無次元型は次のように表現される。

$$\frac{dp}{dt} = p(1-p) - \frac{p}{h_p + p} z, \quad (9-3)$$

$$\frac{dz}{dt} = \eta \frac{p}{h_p + p} z - m_z z. \quad (9-4)$$

または

$$\frac{dz}{dt} = \eta \frac{p}{h_p + p} z - \frac{z^2}{h_z^2 + z^2} - m_z z. \quad (9-5)$$

2つの無次元変数 p , z は植物プランクトン、動物プランクトンの各生物量である。無次元パラメータ η は動物プランクトンによる植物プランクトンの最大摂取率、 m_z は動物プランクトンの死亡率、そして、 h_p と h_z はそれぞれ植物プランクトン、動物プランクトンに関する半飽和定数を表す。簡略化したモデル(9-3)-(9-4)では双安定状態は出現せず、リミットサイクルしか生成しない。しかし、(9-4)式に Holling III 型の魚または肉食性動物プランクトンによる非動的(non-dynamical)な動物プランクトン捕食項を加えて(9-5)式のように改良すると、このシステムは双安定性も示すようになる。

9-2-2. 富栄養化の逆説

すでに何度か指摘したように、富栄養化の逆説に関して最小 NP モデルと Sheffer モデルとの間に顕著な違いが現れる。Sheffer モデルによれば、環境収容力の増大、すなわち富栄養化にともなって植物プランクトン・動物プランクトン間リミットサイクル振動の振幅増加は止まず、環境の偶発的攪乱による絶滅の危険性が増大する。つまり、富栄養化の逆説を回避することができない(図 1-4)。

一方で本論文の最小 NP モデルでは富栄養化の進行にともなって、システムは定常状態への収束からリミットサイクル振動へいったんは移行するものの、リミットサイクルは一定の富栄

養化の段階に限られる(図 9-1). そして, さらに富栄養化が進行すれば, システムは再び定常状態への収束に回帰する. つまり, 本研究の最小 NP モデルによれば, 富栄養化の逆説を回避することができる. ここで特に強調したいのは, (9-2)式において $i_p=0$, $m_p=0$ とした場合, すなわち植物プランクトンの外部からの流入がない状態でも, 同様に富栄養化の逆説を示さないという点である. つまり, 最小 NP モデルにおいて, 流入項を導入する, しないに関わらず, 富栄養化の逆説は回避されるのである.

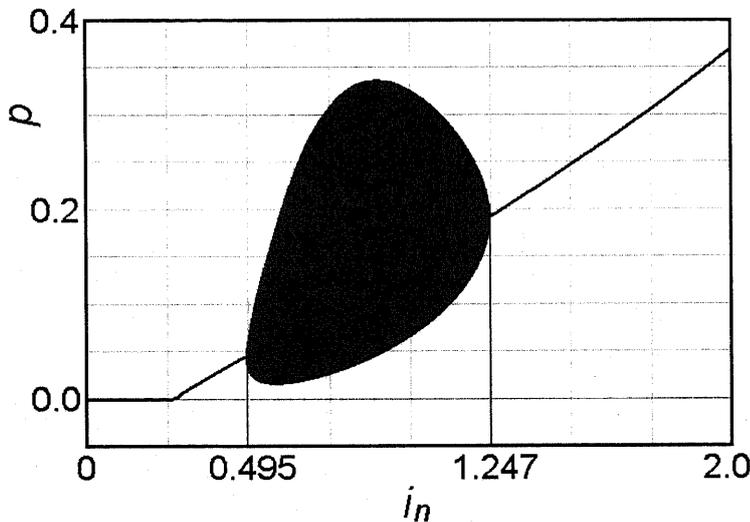


図 9-1. 数理モデル(9-1)-(9-2)による植物プランクトン生物量の分岐図. これは第3章でも描いた植物プランクトン生物量 p の栄養塩流入率 i_n に対する分岐図で, 特にリミットサイクル振動の振幅が分かるように描かれている. リミットサイクル振動の領域は一定の i_n の範囲に限られ, さらなる栄養塩流入率の増大によってシステムは定常状態への収束に回帰する. Sheffer モデルで見られたようなリミットサイクル振動の振幅が限りなく増大するといった事態は観測されず, したがって, 数理モデル(9-1)-(9-2)は富栄養化の逆説を回避していると言える. 特に植物プランクトンの流入率 i_p と死亡率 m_p の値が 0 であることに注意. 富栄養化の逆説の回避は流入項の導入とは無関係である. $a=8.0$, $m_n=0.03$, $i_p=0.0$, $f_p=0.9$, $m_p=0.0$.

9-2-3. パターン形成

これまで特に言及してこなかったが, 対流項がない, 拡散項のみを付与した反応・拡散系における 2 つのモデルの挙動を比較してみよう. 図 9-2 に示すように, 最小 NP モデルに等しい拡散係数の拡散項だけを付加して時空間的な挙動を調べると, 確かに渦巻き状パターンを生成した後, それが崩壊して不規則なカオス状パターンに移行する. しかし, 比較的長時間に渡って渦巻きが継続することは確かなようで, たとえば, 図 9-2 (b)には明らかな渦巻き状パターンが認められるが, これは実時間に直すとシミュレーション開始から実に 2 年も経過した後のものである. これほど長期に渡って水面に植物プランクトンの渦巻き状パターンが存続するような事態は現実には決して起こりえないことであり, このことから判断すると, 本論文の最小 NP モデルにおいて, 拡散項を付加するだけでは現実的な時間内に不規則な patchiness パターンを再生することはできないように思われる. 第3章で詳細に研究したように, 対流項を付加することによって, はじめて現実的な patchiness パターンの再生が可能になる.

一方, Sheffer モデルの反応・拡散系におけるパターン形成については, すでに Medvinsky et al. (2002)によって詳しく研究されている. 図 9-3 に再現されているように, 等しい拡散係数の拡散項を付加することにより, 容易にカオス状パターンを生成することができる. また最小 NP モデルの図 9-2 と比較しても, 比較的速やかに時空間カオスに移行するようである.

Medvinsky et al. (2002)はこの事実に基づいて patchiness パターン形成のプロセスが解明されたと主張するが, これには疑問が残る. この方法によって再現したパターン, たとえば図 9-3 (c) が実際に海洋において観測された patchiness パターン, 具体的には黒海(図 3-1 (b))と北大西洋(図 3-1 (c))において観測されたようなパターンを模倣しているかという, そうは言えないように思える. 図 9-3 (c)には引き伸ばされ, 捻じ曲げられた patchiness パターン特有の繊細な渦巻き構造は再現されていない. 第3章で述べたように, 現実の patchiness パターン形成には潮流や渦流といった物理的要因が密接に関与していると思われる. したがって, それを再現するシミュレーションは拡散項だけでは困難で, どうしても対流項を加える必要があるというのが真実のようである.

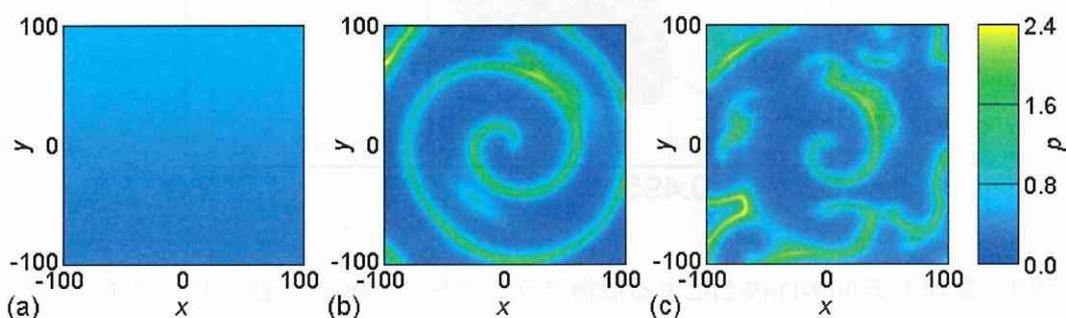


図 9-2. 数理モデル(9-1)-(9-2)の反応・拡散系による植物プランクトン生物量 p の空間分布と時間変化. 最小 NP モデルに等しい拡散係数の拡散項を付加した反応・拡散方程式によって, このような渦巻きパターン, およびそれが崩壊したカオスの不規則パターンが形成される. パラメータの値は表 2-2 のセット II に準じる. $i_n=1.5$, $a=4.0$, $m_n=0.01$, $i_p=0.005$, $f_p=1.0$, $m_p=0.1$, $d=1.0$. (a) $t=0$, (b) $t=360$, (c) $t=720$.

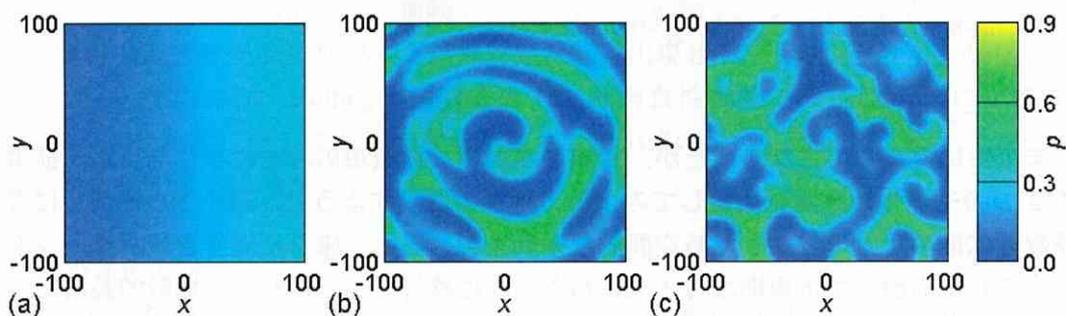


図 9-3. 数理モデル(9-3)-(9-5)の反応・拡散系による植物プランクトン生物量 p の空間分布と時間変化. Sheffer モデルに等しい拡散係数の拡散項を付加した反応・拡散方程式はこれまでに広く研究されてきた(Medvinsky et al. 2002). 渦巻きが成長した後に崩壊して不規則な斑状パターンに移行する典型的な時空間カオスへの変遷プロセスが観察される. $h_p=0.3$, $e=2.0$, $m_z=0.8$, $d=1.0$. (a) $t=0$, (b) $t=360$, (c) $t=720$.

この節の最後に、これまで述べてきた最小 NP モデルと Sheffer モデルの比較を表にしてまとめておく(表 9-1).

表 9-1. 最小 NP モデル(9-1)-(9-2)と Sheffer モデル(9-3)-(9-5)の比較.

モデル	状態変数	非動的項	双安定性	リミット サイクル	富栄養化の パラメータ	富栄養化の 逆説	拡散項による 空間パターン
最小 NP	栄養塩と 植物プ	植物プによる 栄養塩摂取	非動的項 必須	非動的項 必須	栄養塩の 流入率	回避	渦巻き→ 時空間カオス
Sheffer	植物プと 動物プ	動物プによる 植物プ捕食	非動的項 必須	非動的項 不要	環境収容力	不可避	渦巻き→ 時空間カオス

植物プは植物プランクトン、動物プは動物プランクトンを表す.

9-3. 総合的な評価と今後の課題

9-3-1. モデル間の相互関係

本研究論文では4変数の統合アオコモデルも含めて、相互に関連する合計6個の数理モデルが構成され、解析されている。図 9-4 にこれらのモデル間の相関関係を示す。このうち第2章の最小 NP モデル、第5章、第6章の2つの表現型可塑性モデル、および第7章の統合アオコモデルの4つが常微分方程式系の平均値モデル(mean-field model)で、最小 NP モデルから派生する第3章の patchiness モデルと第4章の年周期・日周期垂直運動モデルはそれぞれ2次元、1次元の反応・対流・拡散方程式である。また3次元反応・対流・拡散方程式に拡張された4変数統合アオコモデルについては提示されるだけで、本研究論文において特に解析を行っていない。ただし、最小 NP モデル、表現型可塑性モデルについても、必要に応じて拡散項が付加され、反応・拡散方程式の形で解析される。

本研究における数理モデルは原則的に湖沼生態系におけるミクロキスティス等、藍藻類によるアオコ異常発生現象を想定して組み立てられている。パラメータ等も可能な限りミクロキスティスに関するデータを、それが見つからない場合は藍藻類に関するデータを使用するように心掛けている。ただし、第3章の patchiness モデルだけは例外で、このモデルは湖沼生態系というよりは、むしろ海洋生態系における現象を対象にしている。

9-3-2. 各モデルにおける観測データとの比較

数理生態学において、ある数理モデルから出力される数値が現実の生態系において観測されるデータと一致するかどうかは、その数理モデルにとっての試金石になる。アオコの異常発生現象が主要な研究対象であることを考えれば、シミュレーションから出力される植物プランクトンもしくはアオコの生物量が現実データとの照合において、特に重要な指標であることは疑いないであろう。

すでに述べたように、本研究におけるアオコ異常発生の目安となる生物量は 4.0 g/m^3 である。ほとんどすべての数理モデルに関して、分岐図のシミュレーションから得られるアオコの生物量はこの値とよい一致を示している。しかし、ここでも第3章の patchiness モデルだけは例外で、第3章の図 3-3 (b)から得られる植物プランクトンの生物量は patchiness パターン生成が起こり得るリミットサイクル領域内で $0.18\text{-}0.76 \text{ g/m}^3$ 程度の値にしかならない。これはアオコ異常発生の目安となる 4.0 g/m^3 という値より、かなり低い数値である。この理由もこのモデルだけが湖沼生態系よりも海洋生態系を対象にしているという点に起因すると思われる。

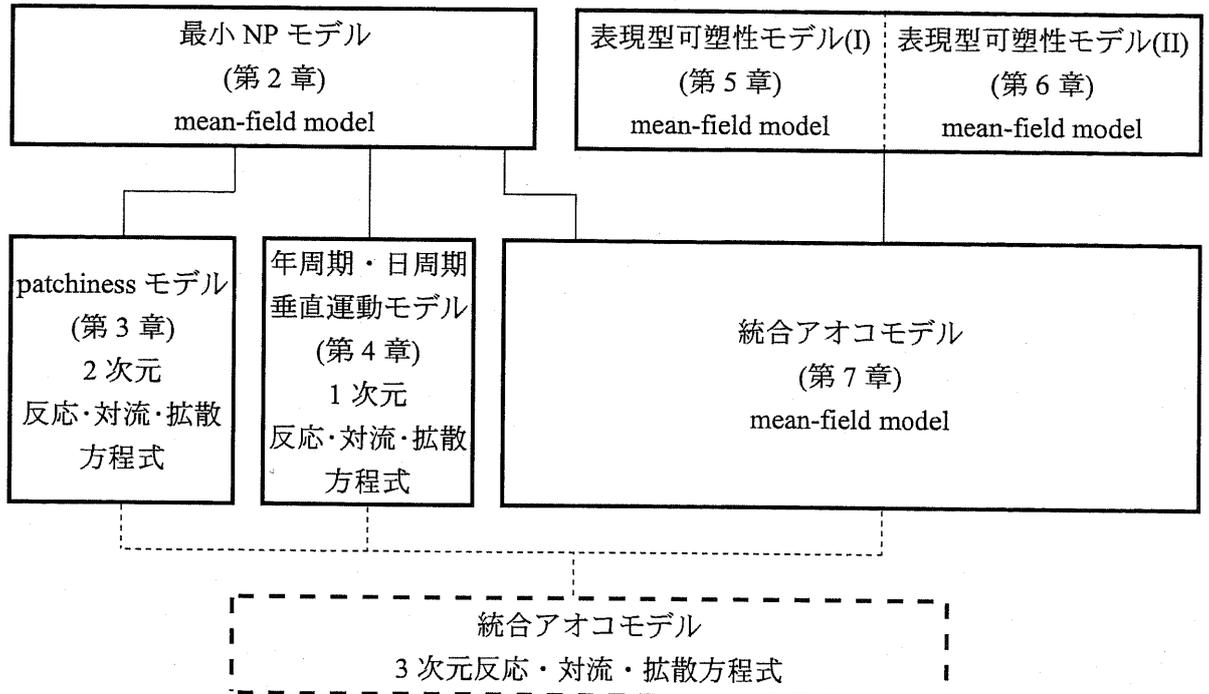


図 9-4. 各数理モデルの相関図. 本研究論文において作成された 6 つの数理モデルの相互関係を示す. 3次元反応・対流・拡散方程式に拡張された 4変数統合アオコモデルの解析は行なっていない.

9-3-3. 総合的な評価

本論文の主題は湖沼生態系のアオコ異常発生に関わる基本的現象の数理モデル化を目指した基礎研究である. 本研究は空胞(vesicle)を利用した垂直上下運動, 単体と群体間での表現型可塑性など, 藍藻類が進化させた様々な適応機制, さらに対流, 拡散, 生物学的相互作用による空間パターン形成といった諸現象のモデル化に成功しており, その観点から評価すれば, 本研究の目的は達成されたと言えることができるだろう.

第1章でも指摘したように, 既存の理論研究は個々の現象の説明に特化して, 垂直上下運動, 表現型可塑性, 不均質な空間分布 patchiness など, 異なるタイムスケール, 空間スケールで現れる諸現象を包括的に扱う視点に欠けているように思われる. 一方で本研究の数理モデルは図 9-4 に示したように相互に関連づけられ, 形式的な統一性が図られている. さらに植物プランクトン生物量のシミュレーション結果もつねに一定の基準値と比較され, 出力値という観点からも妥当性が保証されている. したがって, 本研究によって既存研究の難点が克服されたと言えることができるだろう.

9-3-4. 今後の課題

最後に本研究で未解決に残された問題, 今後の研究の方向性について言及しておこう. 上記のような成功にもかかわらず, 現実生態系への適用という観点から評価すると, 本研究は不十分であると言わざるを得ない. 第8章で相模湖, 津久井湖におけるアオコ発生現象に本論文で作成したモデルの1つを適用したが, シミュレーション結果と実測データとの一致は決して良いとは言えない.

その最大の理由は本研究のシミュレーションが市販のノートパソコンを用いて行われているという装備上の制約から来ていると思われる. 確かに市販のノートパソコンの性能は向上し

ているが、まだ微妙な自然的、人為的条件を十分に取り入れたシミュレーションが可能になるほどにまでは至っていない。

より高性能なコンピュータが使用可能になると仮定した上で、今後の研究の方向性として、以下の点を指摘しておきたい。

- 1) 第7章で提案した3次元反応・対流・拡散方程式に拡張された4変数統合アオコモデルによるシミュレーション。これにより湖沼生態系のアオコや patchiness を形成する海洋生態系の植物プランクトンが示す3次元のダイナミックな動きを再現することが可能になるだろう。この場合、渦流の速度場(本研究では静的な速度場を用いた)を時間的に変化する動的なものに変えれば、さらにリアルなシミュレーションが実現できるだろう。
- 2) 湖の輪郭、深さなどの外的条件を考慮した相模湖、津久井湖におけるアオコ異常発生のシミュレーション。第8章の相模湖、津久井湖のシミュレーションは湖の深さが一定(20 m)で形も正方形という単純化された条件のもとで行われた。これは明らかに現実の境界条件とは異なる。シミュレーションに用いられた第4章の年周期・日周期垂直運動モデルは深さに敏感であり、このことを考えれば、少なくともダム湖に特有なV字形の谷を想定したシミュレーションの実施が必要とされる。さらにダムの堰堤付近を想定した、一方向からアオコが流れ込むような境界条件でのシミュレーションからも興味深い結果が期待できるだろう。

本研究は直ちにアオコの除去や根絶に結び付くような即効性のある解決策を提示しているわけではない。しかし、アオコの時空間的な個体群動態を予測し、その被害を未然に防ぐための基礎となる数理モデルを提供していることは確かだろう。

第9章の引用文献

- Medvinsky AB, Petrovskii SV, Tikhonova IA, Malchow H, Li B-L (2002) Spatiotemporal complexity of plankton and fish dynamics. *SIAM Rev* 44:311-370
- Scheffer M (1991) Fish and nutrients interplay determines algal biomass: a minimal model. *Oikos* 62:271-282
- Vos M, Kooi BW, DeAngelis DL, Mooij WM (2004a) Inducible defences and the paradox of enrichment. *Oikos* 105:471-480
- Vos M, Verschoor AM, Kooi BW, Wäckers FL, DeAngelis DL, Mooij WM (2004b) Inducible defenses and trophic structure. *Ecology* 85:2783-2794

付録 A シミュレーションに関する数学的補遺

付録 A の概要 本論文に掲載されたほぼすべての図版は自作の Java プログラムによって描かれている。付録 A ではコンピュータによるシミュレーションを行うにあたって必要な数学的知識や様々なテクニックについて解説する。Java によるシミュレーションの動作環境は以下の通りである。使用したコンピュータは市販されている SONY 社製のノートパソコンで、OS は Windows Vista Home Premium を装備している。そして、Java プログラムのコンパイル、実行は Borland 社による統合開発環境ソフト Turbo JBuilder 2007 日本語版のフリーバージョンによって行なっている。

A-1. 反応・対流・拡散方程式の意味

A-1-1. 反応・対流・拡散方程式

反応・対流・拡散方程式は本論文の中心テーマであり、かつ主要な道具でもある。たとえば、栄養塩濃度を N 、植物プランクトンと動物プランクトンの各生物量を P 、 Z とする典型的な 3 段階の生態系における反応・対流・拡散方程式は次のように記される。

$$\frac{\partial N}{\partial t} = D_N \nabla^2 N - \nabla \cdot (VN) + F(N, P, Z), \quad (\text{A-1})$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} = D_P \nabla^2 P - \nabla \cdot (VP) + G(N, P, Z), \quad (\text{A-2})$$

$$\frac{\partial Z}{\partial t} = D_Z \nabla^2 Z - \nabla \cdot (VZ) + H(N, P, Z). \quad (\text{A-3})$$

各方程式の右辺第 1 項が拡散項で、3 つの定数 D_N 、 D_P 、 D_Z は拡散係数と呼ばれる。- が付いた第 2 項が対流項で、各成分が水の動きによって物理的に運ばれていく様子を表す。そして、第 3 項の関数 F 、 G 、 H は反応項で、ここに成長や死亡、捕食・被食関係といった各生物量の増減に関わる事項が記載される。空間内の不均一分布を無視した平均値モデルでは第 3 項の反応項のみが問題とされる。3 次元の反応・対流・拡散方程式の場合、対流を表すベクトル場 V と微分演算を表す 2 つのラプラス演算子は具体的に次のように表すことができる。

$$V = (V_x, V_y, V_z), \quad \nabla = \left(\frac{\partial}{\partial x}, \frac{\partial}{\partial y}, \frac{\partial}{\partial z} \right), \quad \nabla^2 = \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2} + \frac{\partial^2}{\partial z^2}. \quad (\text{A-4})$$

A-1-2. 2 次偏導関数と拡散

反応・対流・拡散方程式が表す分布の拡散、移動といった基本的な現象について、最も単純な 1 次元モデルを用いて具体的に確認しておこう。生物の個体数または生体量を表す変数 u を位置 x および時間 t の関数とする。

$$u = u(x, t). \quad (\text{A-5})$$

はじめに拡散であるが、これは次の偏微分方程式によって記述することができる。

$$\frac{\partial u}{\partial t} = d \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \quad (\text{A-6})$$

ある位置 x における u の時間変化は x 関する 2 次偏導関数に比例するというのが偏微分方程式

(A-6)の意味するところで、比例定数 d は拡散係数と呼ばれる。(A-6)は不均一な分布が均一になろうとするのは自然界の普遍的な傾向であるという考えに基づき、そのことを表現した偏微分方程式とすることができる。

具体的に初期分布が次のガウス分布関数によって表されるとしよう。

$$u(x,0) = \exp\left[-\left(\frac{x}{a}\right)^2\right]. \quad (\text{A-7})$$

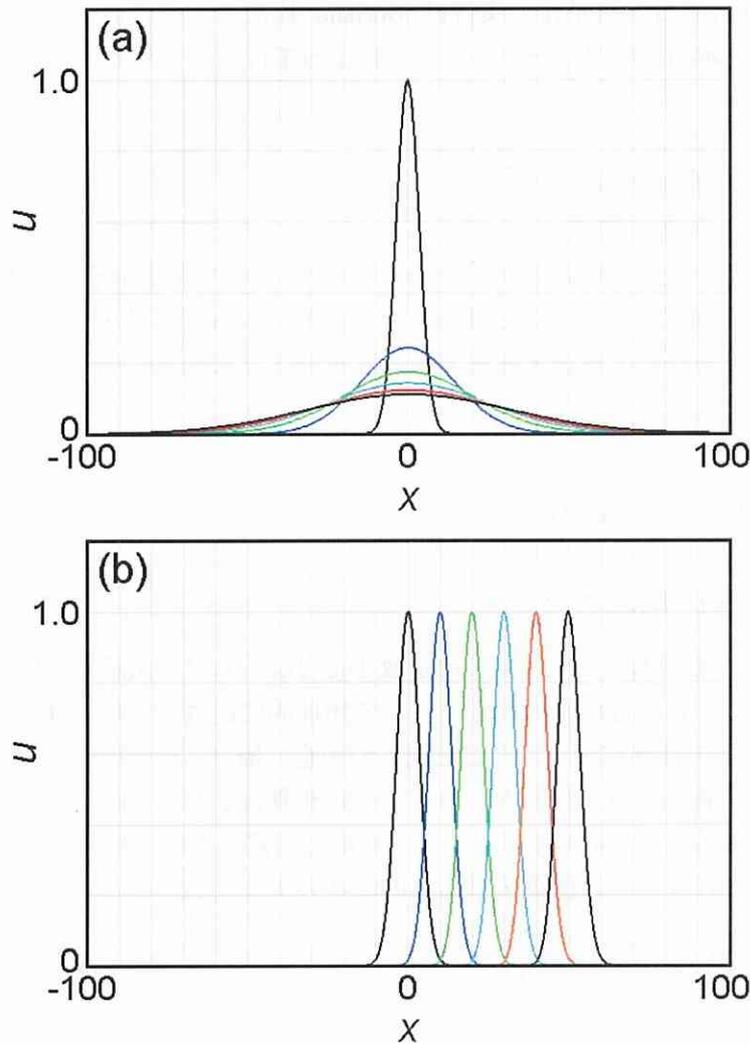


図 A-1. 偏微分方程式(A-6)または(A-8)によるガウス分布関数の拡散(a)と移動(b). 生物個体数の分布が拡散する様子は2次偏導関数を含む反応・対流・拡散方程式によって表すことができる. 偏微分方程式(A-6)は偏った分布が均一になろうとする自然界の一般的傾向を表すと考えられ, (a)はそのときの拡散の様子である. 一方, 一定の速さの流れに乗って生物個体数の分布が移動する様子は1次偏導関数を含む反応・対流・拡散方程式によって表すことができる. (b)は偏微分方程式(A-8)によるガウス分布関数の移動の様子である. いずれも中央のピーク値 1 のガウス分布関数が初期状態(A-7)で, 時間経過につれて分布が黒→青→緑→水色→赤→黒の順に変化する.

そのときの u の時間変化の様子が図 A-1 (a) に示されている。 $x=0$ 付近のように分布が上に凸(2次偏導関数が-)な部分では時間経過につれて分布数が減っていき、反対に周囲の裾野のように分布が下に凸(2次偏導関数が+)な部分では分布数が増えていく。そして、最終的に均一分布に到達する。

A-1-3. 1次偏導関数と移動

一方で流れの中に置かれた物質や生物は、特にそれに抵抗しようとしなければ、流れによって下流に運ばれていく。そのことを表現したのが次の偏微分方程式(A-8)で、定数 s は x の+方向への流れの速さを表す。

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -s \frac{\partial u}{\partial x}. \quad (\text{A-8})$$

図 A-1 (b) にそのときの u の時間変化の様子を示す。

たとえば、右辺の1次偏導関数が+の場合、その部分で分布は右上がりになっており、分布が+方向(右方向)に移動するにつれて、その場所での u の値は減少する。反対に1次偏導関数が-の場合、分布は右下がり、+方向への移動につれて u は増加する。これが偏微分方程式(A-8)の定性的な解釈である。

A-2. 変数とパラメータの無次元化

A-2-1. 無次元化の意味

変数とパラメータの無次元化は力学系を扱う上での最も基本的かつ重要なテクニックである。無次元化によってパラメータの数が減り、力学系はより扱いやすい形に変わる。ただし、無次元化によって複数のパラメータが連動して動くようになるため、個々のパラメータが系の動向に与える影響を評価しにくくなるというマイナス面もある。

A-2-2. 平均値モデルの無次元化

ここでは具体例により、無次元化の方法を示す。拡散項を含まない第2章の最小 NP モデル(2-1)-(2-2)を改めて(A-9)-(A-10)と記し、これを無次元化していく。

$$\frac{dN}{dT} = I_N - k\mu \frac{N}{H_N + N} P - m_N N, \quad (\text{A-9})$$

$$\frac{dP}{dT} = I_P + \mu \frac{N}{H_N + N} P - f_P \frac{P}{H_P + P} - m_P P. \quad (\text{A-10})$$

ここで2つの変数 N と P はそれぞれ栄養塩濃度と植物プランクトン生物量を表し、ともに実時間 T の関数とする。特に変数は有次元のものを大文字で表し、無次元化された小文字の変数と区別する。

最初に行なうことは時間 T の無次元化である。全部の式を μ で割り、

$$T = \frac{t}{\mu}, \quad (\text{A-11})$$

と置く。すると次式を得る。

$$\frac{dN}{dt} = \frac{I_N}{\mu} - k \frac{N}{H_N + N} P - \frac{m_N}{\mu} N, \quad (\text{A-12})$$

$$\frac{dP}{dt} = \frac{I_P}{\mu} + \frac{N}{H_N + N} P - \frac{f_P}{\mu} \frac{P}{H_P + P} - \frac{m_P}{\mu} P. \quad (\text{A-13})$$

次に変数を N から順に無次元化していく.

$$N = H_N n, \quad (\text{A-14})$$

の変換により, 変数 N が無次元化される.

$$\frac{dn}{dt} = \frac{I_N}{\mu H_N} - \frac{k}{H_N} \frac{n}{1+n} P - \frac{m_N}{\mu} n, \quad (\text{A-15})$$

$$\frac{dP}{dt} = \frac{I_P}{\mu} + \frac{n}{1+n} P - \frac{f_P}{\mu} \frac{P}{H_P + P} - \frac{m_P}{\mu} P. \quad (\text{A-16})$$

さらに

$$P = H_P p, \quad (\text{A-17})$$

により

$$\frac{dn}{dt} = \frac{I_N}{\mu H_N} - \frac{k H_P}{H_N} \frac{n}{1+n} p - \frac{m_N}{\mu} n, \quad (\text{A-18})$$

$$\frac{dp}{dt} = \frac{I_P}{\mu H_P} + \frac{n}{1+n} p - \frac{f_P}{\mu H_P} \frac{p}{1+p} - \frac{m_P}{\mu} p. \quad (\text{A-19})$$

そして, 最後にパラメータを

$$i_n = \frac{I_N}{\mu H_N}, \quad a = \frac{k H_P}{H_N}, \quad m_n = \frac{m_N}{\mu}, \quad i_p = \frac{I_P}{\mu H_P}, \quad f_p = \frac{f_P}{\mu H_P}, \quad m_p = \frac{m_P}{\mu}. \quad (\text{A-20})$$

と置き直せば, 次の無次元化された表式を得ることができる.

$$\frac{dn}{dt} = i_n - a \frac{n}{1+n} p - m_n n, \quad (\text{A-21})$$

$$\frac{dp}{dt} = i_p + \frac{n}{1+n} p - f_p \frac{p}{1+p} - m_p p. \quad (\text{A-22})$$

ここでは 3 つの変数 N , P , T が無次元化されたが, これによってパラメータが μ , I_N , k , H_N , m_N , I_P , f_P , H_P , m_P の 9 個から i_n , a , m_n , i_p , f_p , m_p の 6 個に減ったことに注意する必要がある. 無次元化される変数の個数だけパラメータの個数も減ることになる.

A-2-3. 無次元化の任意性

ところで, 無次元化の方法は一意的ではないということも知っておく必要がある. たとえば, 変数 P を (A-17) ではなく,

$$P = \frac{f_P}{\mu} p, \quad (\text{A-23})$$

さらにパラメータを

$$i_n = \frac{I_N}{\mu H_N}, \quad a = \frac{k f_P}{\mu H_N}, \quad m_n = \frac{m_N}{\mu}, \quad i_p = \frac{I_P}{f_P}, \quad h_p = \frac{\mu H_P}{f_P}, \quad m_p = \frac{m_P}{\mu}. \quad (\text{A-24})$$

と置けば, (A-21)-(A-22) とは異なる次の無次元化された表式に至る.

$$\frac{dn}{dt} = i_n - a \frac{n}{1+n} p - m_n n, \quad (\text{A-25})$$

$$\frac{dp}{dt} = i_p + \frac{n}{1+n} p - \frac{p}{h_p + p} - m_p p. \quad (\text{A-26})$$

この表式 (A-25)-(A-26) では動物プランクトンによる植物プランクトンの最大捕食率を表す f_p の代わりに, 植物プランクトンに関する半飽和定数 h_p が残されている. ただし, この場合でも無次元化される変数の数だけパラメータの数も減るという事実には変わりはないことを確認してお

く必要がある。

A-2-4. 拡散項の無次元化

続いて拡散項を含む数理モデルの無次元化も試みる。このとき、拡散項の部分はそれを含まない反応項と独立に無次元化することができるので、反応項の記載は省略する。

$$\frac{\partial N}{\partial T} = D_N \left(\frac{\partial^2 N}{\partial X^2} + \frac{\partial^2 N}{\partial Y^2} \right) + \dots, \quad (\text{A-27})$$

$$\frac{\partial P}{\partial T} = D_P \left(\frac{\partial^2 P}{\partial X^2} + \frac{\partial^2 P}{\partial Y^2} \right) + \dots. \quad (\text{A-28})$$

ここで X, Y は位置を表す実座標, D_N, D_P は栄養塩と植物プランクトンの拡散係数である。

まず

$$T = \frac{t}{\mu}, \quad (\text{A-29})$$

により

$$\frac{\partial N}{\partial t} = \frac{D_N}{\mu} \left(\frac{\partial^2 N}{\partial X^2} + \frac{\partial^2 N}{\partial Y^2} \right) + \dots, \quad (\text{A-30})$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} = \frac{D_P}{\mu} \left(\frac{\partial^2 P}{\partial X^2} + \frac{\partial^2 P}{\partial Y^2} \right) + \dots. \quad (\text{A-31})$$

さらに

$$X = \sqrt{\frac{D_P}{\mu}} x, \quad Y = \sqrt{\frac{D_P}{\mu}} y. \quad (\text{A-32})$$

および

$$d = \frac{D_N}{D_P}. \quad (\text{A-33})$$

の置換により、次式を得る。

$$\frac{\partial n}{\partial t} = d \left(\frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} \right) + \dots, \quad (\text{A-34})$$

$$\frac{\partial p}{\partial t} = \left(\frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 p}{\partial y^2} \right) + \dots. \quad (\text{A-35})$$

こうして拡散項も含む数理モデルを無次元化した最終的な表式(A-34)-(A-35)に到達することができる。(A-34)-(A-35)において、大きいほう(この場合は植物プランクトンと仮定)の拡散係数を1として、残り(栄養塩)はそれに対する比によって表されている。

A-3. 微分方程式の離散化

A-3-1. オイラー法

一般に連続力学系における状態の時間変化は連立微分方程式によって表される。本論文で扱う複雑系の場合、この微分方程式は非線形なので、解が時間 t の関数として解かれることはまず期待できない。したがって、コンピュータを使って状態変化を表す軌道を描くとしたら、適当な数値積分によって近似しなければならない。

次のような微分方程式があったとしよう。

$$\frac{du}{dt} = f(u), \quad (\text{A-36})$$

最初に考えつくことは、 du/dt を差分商 $\Delta u/\Delta t$ で置き換えることである。すると微分方程式は次のように変形される。

$$\Delta u = f(u)\Delta t, \quad (\text{A-37})$$

$$\Delta u = u_{n+1} - u_n \text{ とすれば,}$$

$$u_{n+1} = u_n + f(u_n)\Delta t, \quad (\text{A-38})$$

この式による近似は最も簡単なもので、オイラー法と呼ばれる。

A-3-2. ルンゲ=クッタ法(常微分方程式)

オイラー法による近似は誤差が大きく、単振動の円軌道さえ描くことができない。誤差を減らそうと Δt を小さくしても、時間がかかるばかりで、欠点は一向に改善されない。そこで時間変化の途中で何回か f の値を求め、それらの平均を取る方法が考えられる。そうした方法でよく使われるのがルンゲ=クッタ法(4次のルンゲ=クッタ法)である。

ルンゲ=クッタ法による数値積分では、段階を踏んで求めた次の4つの値 f_1, f_2, f_3, f_4 が使われる。

$$f_1 = f(u_n), \quad (\text{A-39})$$

$$f_2 = f\left(u_n + \frac{f_1\Delta t}{2}\right), \quad (\text{A-40})$$

$$f_3 = f\left(u_n + \frac{f_2\Delta t}{2}\right), \quad (\text{A-41})$$

$$f_4 = f(u_n + f_3\Delta t). \quad (\text{A-42})$$

そして、オイラー法の $f(u_n)$ を、これら4つの値の重みを付けた平均で置き換える。

$$u_{n+1} = u_n + \frac{1}{6}(f_1 + 2f_2 + 2f_3 + f_4)\Delta t. \quad (\text{A-43})$$

この式による近似がルンゲ=クッタ法で、この方法によると、かなり精度の高い軌道を描くことができる。

A-3-3. ルンゲ=クッタ法(連立常微分方程式)

次のように表される3変数の連立常微分方程式(A-44)-(A-46)にルンゲ=クッタ法を応用しよう。

$$\frac{du}{dt} = f(u, v, w), \quad (\text{A-44})$$

$$\frac{dv}{dt} = g(u, v, w), \quad (\text{A-45})$$

$$\frac{dw}{dt} = h(u, v, w). \quad (\text{A-46})$$

まず f_1, g_1, h_1 を求めると,

$$f_1 = f(u_n, v_n, w_n), \quad (\text{A-47})$$

$$g_1 = g(u_n, v_n, w_n), \quad (\text{A-48})$$

$$h_1 = h(u_n, v_n, w_n). \quad (\text{A-49})$$

以下, 順に f_2, g_2, h_2 は

$$f_2 = f\left(u_n + \frac{f_1 \Delta t}{2}, v_n + \frac{g_1 \Delta t}{2}, w_n + \frac{h_1 \Delta t}{2}\right), \quad (\text{A-50})$$

$$g_2 = g\left(u_n + \frac{f_1 \Delta t}{2}, v_n + \frac{g_1 \Delta t}{2}, w_n + \frac{h_1 \Delta t}{2}\right), \quad (\text{A-51})$$

$$h_2 = h\left(u_n + \frac{f_1 \Delta t}{2}, v_n + \frac{g_1 \Delta t}{2}, w_n + \frac{h_1 \Delta t}{2}\right). \quad (\text{A-52})$$

f_3, g_3, h_3 は

$$f_3 = f\left(u_n + \frac{f_2 \Delta t}{2}, v_n + \frac{g_2 \Delta t}{2}, w_n + \frac{h_2 \Delta t}{2}\right), \quad (\text{A-53})$$

$$g_3 = g\left(u_n + \frac{f_2 \Delta t}{2}, v_n + \frac{g_2 \Delta t}{2}, w_n + \frac{h_2 \Delta t}{2}\right), \quad (\text{A-54})$$

$$h_3 = h\left(u_n + \frac{f_2 \Delta t}{2}, v_n + \frac{g_2 \Delta t}{2}, w_n + \frac{h_2 \Delta t}{2}\right). \quad (\text{A-55})$$

f_4, g_4, h_4 は

$$f_4 = f(u_n + f_3 \Delta t, v_n + g_3 \Delta t, w_n + h_3 \Delta t), \quad (\text{A-56})$$

$$g_4 = g(u_n + f_3 \Delta t, v_n + g_3 \Delta t, w_n + h_3 \Delta t), \quad (\text{A-57})$$

$$h_4 = h(u_n + f_3 \Delta t, v_n + g_3 \Delta t, w_n + h_3 \Delta t). \quad (\text{A-58})$$

ルンゲ=クッタ法による近似はこれらの値を用いて, 次式(A-59)-(A-61)に従って行なわれる.

$$u_{n+1} = u_n + \frac{1}{6}(f_1 + 2f_2 + 2f_3 + f_4)\Delta t, \quad (\text{A-59})$$

$$v_{n+1} = v_n + \frac{1}{6}(g_1 + 2g_2 + 2g_3 + g_4)\Delta t, \quad (\text{A-60})$$

$$w_{n+1} = w_n + \frac{1}{6}(h_1 + 2h_2 + 2h_3 + h_4)\Delta t. \quad (\text{A-61})$$

A-3-4. ルンゲ=クッタ法(連立偏微分方程式)

前節の常微分方程式における3つの変数は時間のみの関数で, これは u, v, w が位置に依存しない場合を想定している. しかし, これだと空間的な分布の不均一性を考慮した拡散のような現象を扱うことができない. そうするためには常微分方程式のルンゲ=クッタ法を偏微分方程式に拡張する必要がある.

一般にルンゲ=クッタ法を偏微分方程式に適用すると, かなり煩雑な計算が必要になる. ここでは2次元平面上における拡散を想定し, 3つの変数 u, v, w が時間 t と位置に関する座標 x, y の関数として表されている場合を考える. このとき $u(x, y, t), v(x, y, t), w(x, y, t)$ の拡散による時間変化は x, y に関する2次導関数まで含む偏微分方程式(A-62)-(A-64)によって記述される.

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f \left(u, \frac{\partial u}{\partial x}, \frac{\partial u}{\partial y}, \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \frac{\partial^2 u}{\partial y^2}, v, \frac{\partial v}{\partial x}, \frac{\partial v}{\partial y}, \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}, \frac{\partial^2 v}{\partial y^2}, w, \frac{\partial w}{\partial x}, \frac{\partial w}{\partial y}, \frac{\partial^2 w}{\partial x^2}, \frac{\partial^2 w}{\partial y^2} \right), \quad (\text{A-62})$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = g \left(u, \frac{\partial u}{\partial x}, \frac{\partial u}{\partial y}, \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \frac{\partial^2 u}{\partial y^2}, v, \frac{\partial v}{\partial x}, \frac{\partial v}{\partial y}, \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}, \frac{\partial^2 v}{\partial y^2}, w, \frac{\partial w}{\partial x}, \frac{\partial w}{\partial y}, \frac{\partial^2 w}{\partial x^2}, \frac{\partial^2 w}{\partial y^2} \right), \quad (\text{A-63})$$

$$\frac{\partial w}{\partial t} = h \left(u, \frac{\partial u}{\partial x}, \frac{\partial u}{\partial y}, \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \frac{\partial^2 u}{\partial y^2}, v, \frac{\partial v}{\partial x}, \frac{\partial v}{\partial y}, \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}, \frac{\partial^2 v}{\partial y^2}, w, \frac{\partial w}{\partial x}, \frac{\partial w}{\partial y}, \frac{\partial^2 w}{\partial x^2}, \frac{\partial^2 w}{\partial y^2} \right). \quad (\text{A-64})$$

ここで(A-62)-(A-64)の右辺に含まれる 15 個の変数は互いに独立ではないということに注意する必要がある。たとえば、 u の 1 次導関数 $\partial u/\partial x$, $\partial u/\partial y$ および 2 次導関数 $\partial^2 u/\partial x^2$, $\partial^2 u/\partial y^2$ は次のようにして u の値から導かれる。

シミュレーションに用いる平面を正方形とし、それをさらに $N \times N$ 個の小正方形に分割すると、合計 $(N+1) \times (N+1)$ 個の格子点ができる。その中の 1 つ i, j 番目の格子点に注目し、そこにおける値を $u_{i,j}$ とすると、1 次導関数の値は両隣の値を使い、

$$\left(\frac{\partial u}{\partial x} \right)_{i,j} = \frac{u_{i+1,j} - u_{i-1,j}}{2}, \quad \left(\frac{\partial u}{\partial y} \right)_{i,j} = \frac{u_{i,j+1} - u_{i,j-1}}{2} \quad (\text{A-65})$$

によって、さらに 2 次導関数も

$$\left(\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \right)_{i,j} = \frac{u_{i+1,j} + u_{i-1,j} - 2u_{i,j}}{2}, \quad \left(\frac{\partial^2 u}{\partial y^2} \right)_{i,j} = \frac{u_{i,j+1} + u_{i,j-1} - 2u_{i,j}}{2} \quad (\text{A-66})$$

によって求めることができる。同様にして v に関する 1 次導関数 $(\partial v/\partial x)_{i,j}$, $(\partial v/\partial y)_{i,j}$ および 2 次導関数 $(\partial^2 v/\partial x^2)_{i,j}$, $(\partial^2 v/\partial y^2)_{i,j}$, w に関する 1 次導関数 $(\partial w/\partial x)_{i,j}$, $(\partial w/\partial y)_{i,j}$ および 2 次導関数 $(\partial^2 w/\partial x^2)_{i,j}$, $(\partial^2 w/\partial y^2)_{i,j}$ も求めることができる。ただし、境界上の格子点では片側が欠落するために、次の付録 A-4 で述べるように適当な境界条件を設定する必要がある。

以上のことを考慮すると、結局のところルンゲ=クッタ法による偏微分方程式の近似とは、時刻 $t=n$ における

$$(u_n)_{i,j}, (v_n)_{i,j}, (w_n)_{i,j} \quad (i=1, 2, \dots, N, j=1, 2, \dots, N), \quad (\text{A-67})$$

の値を既知として、次の時刻 $t=n+1$ における

$$(u_{n+1})_{i,j}, (v_{n+1})_{i,j}, (w_{n+1})_{i,j} \quad (i=1, 2, \dots, N, j=1, 2, \dots, N) \quad (\text{A-68})$$

を求める問題に帰着する。そして、この途中に上記の u , v , w に関する 1 次、2 次の導関数を求める作業が介在する。

もう少し具体的に手順を説明する。まず(A-67)の値を使い、(A-65), (A-66)などの式により u_n , v_n , w_n の x , y に関する合計 12 個の 1 次導関数および 2 次導関数を求め、それらの値を用いて f_1 , g_1 , h_1 を計算する。

$$f_1 = f \left(u_n, \frac{\partial u_n}{\partial x}, \frac{\partial u_n}{\partial y}, \frac{\partial^2 u_n}{\partial x^2}, \frac{\partial^2 u_n}{\partial y^2}, v_n, \dots, w_n, \dots \right), \quad (\text{A-69})$$

$$g_1 = g \left(u_n, \frac{\partial u_n}{\partial x}, \frac{\partial u_n}{\partial y}, \frac{\partial^2 u_n}{\partial x^2}, \frac{\partial^2 u_n}{\partial y^2}, v_n, \dots, w_n, \dots \right), \quad (\text{A-70})$$

$$h_1 = h \left(u_n, \frac{\partial u_n}{\partial x}, \frac{\partial u_n}{\partial y}, \frac{\partial^2 u_n}{\partial x^2}, \frac{\partial^2 u_n}{\partial y^2}, v_n, \dots, w_n, \dots \right). \quad (\text{A-71})$$

続いて $u_{n,1} = u_n + f_1 \Delta t / 2$, $v_{n,1} = v_n + g_1 \Delta t / 2$, $w_{n,1} = w_n + h_1 \Delta t / 2$ の x , y に関する合計 12 個の 1 次導関数および 2 次導関数を求め、それらを用いて次式により f_2 , g_2 , h_2 を求める。

$$f_2 = f \left(u_{n,1}, \frac{\partial u_{n,1}}{\partial x}, \frac{\partial u_{n,1}}{\partial y}, \frac{\partial^2 u_{n,1}}{\partial x^2}, \frac{\partial^2 u_{n,1}}{\partial y^2}, v_{n,1}, \dots, w_{n,1}, \dots \right), \quad (\text{A-72})$$

$$g_2 = g \left(u_{n,1}, \frac{\partial u_{n,1}}{\partial x}, \frac{\partial u_{n,1}}{\partial y}, \frac{\partial^2 u_{n,1}}{\partial x^2}, \frac{\partial^2 u_{n,1}}{\partial y^2}, v_{n,1}, \dots, w_{n,1}, \dots \right), \quad (\text{A-73})$$

$$h_2 = h \left(u_{n,1}, \frac{\partial u_{n,1}}{\partial x}, \frac{\partial u_{n,1}}{\partial y}, \frac{\partial^2 u_{n,1}}{\partial x^2}, \frac{\partial^2 u_{n,1}}{\partial y^2}, v_{n,1}, \dots, w_{n,1}, \dots \right). \quad (\text{A-74})$$

以下、同様に $u_{n,2} = u_n + f_2 \Delta t / 2$, $v_{n,2} = v_n + g_2 \Delta t / 2$, $w_{n,2} = w_n + h_2 \Delta t / 2$ およびそれらの 1 次, 2 次導関数から f_3 , g_3 , h_3 を, $u_{n,3} = u_n + f_3 \Delta t$, $v_{n,3} = v_n + g_3 \Delta t$, $w_{n,3} = w_n + h_3 \Delta t$ およびそれらの 1 次, 2 次導関数から f_4 , g_4 , h_4 を求める。そして、最後に f_1 , g_1 , h_1 , f_2 , g_2 , h_2 , f_3 , g_3 , h_3 , f_4 , g_4 , h_4 を

$$u_{n+1} = u_n + \frac{1}{6}(f_1 + 2f_2 + 2f_3 + f_4)\Delta t, \quad (\text{A-75})$$

$$v_{n+1} = v_n + \frac{1}{6}(g_1 + 2g_2 + 2g_3 + g_4)\Delta t, \quad (\text{A-76})$$

$$w_{n+1} = w_n + \frac{1}{6}(h_1 + 2h_2 + 2h_3 + h_4)\Delta t. \quad (\text{A-77})$$

に代入すれば、ルンゲ=クッタ法による偏微分方程式の近似を行なうことができる。

A-3-5. 本論文で用いたルンゲ=クッタ法

本論文のシミュレーションでは常微分方程式, 偏微分方程式とも, 時間変化の近似には 4 次のルンゲ=クッタ法が使われた。特に植物プランクトンなどの 2 次元空間分布はすべて 180×180 ピクセルの正方形領域に描かれている。ルンゲ=クッタ法における時間の刻み幅はプログラムによって異なるが, すべてのプログラムにおいて, 刻み幅をより細かくしても結果に変わりがないことが確認されている。特に空間分布の描画プログラムでは時間の刻み幅を可能なかぎり大きく取ったが, これは単に描画時間の短縮のためである。

A-4. 反応・対流・拡散方程式の初期条件と境界条件

A-4-1. 初期条件と境界条件

反応・対流・拡散方程式によって渦巻きや斑状 patchiness など、興味深いパターンを描くために必要な初期条件や境界条件について、2変数 u , v の場合を例に述べる。当該の力学系には不安定な固定点 (u_0, v_0) が少なくとも 1 個は存在し、拡散項がなければ、その周りで u と v のリミットサイクルが形成されていることを前提とする。固定点が安定なアトラクタであると最終状態は均一分布になり、恒久的なパターンは生じない。本論文では境界条件との組み合わせで、主に 3 種類の初期条件が用いられている。

パターン形成は決定論的なプロセスなので、初期条件における対称性は最後まで反映される。したがって、同心円のような回転対称のパターンを描きたかったら、初期条件も回転対称に設定しなければならない。

初期状態のみならず、境界条件の扱い方も重要である。その理由は付録 A-3 の(A-65), (A-66) などにより 1 次および 2 次の導関数を求めるときに、境界においてはどちらか一方の値が欠落するからである。この問題を適切に処理しないと、境界からシミュレーションが乱れ始め、数値計算が発散して長時間のシミュレーションが困難になる。境界の影響を可能なかぎり低く抑えるために、本論文では zero-flux 境界条件、周期的境界条件の 2 種類が用いられている。

A-4-2. zero-flux 境界条件と初期条件

変数が生物の個体数や物質の量を表す場合、zero-flux 境界条件は境界において生物や物質の出入りがないという状況を表している。したがって、zero-flux 境界条件では境界における変数の変化量はつねに 0 である。特に流れによる対流項が存在しない場合、 u , v のそれぞれについて、境界における 1 次導関数の値はつねに 0 になる。

zero-flux 境界条件は k を 1 以下の正の定数として、次のような初期条件とともに用いられる。

$$u(x, y, 0) = u_0 \left(1 + k \sin \frac{\pi}{2L} x \right), \quad (\text{A-78})$$

$$v(x, y, 0) = v_0 \left(1 + k \sin \frac{\pi}{2L} y \right). \quad (\text{A-79})$$

まず中央に位置する原点の値を (u_0, v_0) に設定する。さらに u を x 軸方向に、 v を y 軸方向にそれぞれ \sin 関数を用いて単調増加させる。したがって、初期分布では u と v について、それぞれ不安定な固定点 (u_0, v_0) をはさんで、それより大きい値と小さい値が左右または上下に反対称に分配される。さらに両成分の分布勾配は互いに垂直に交差する。

(A-78)-(A-79)の初期条件では領域の境界 $x=\pm L$, $y=\pm L$ において、 $\partial u/\partial x$, $\partial u/\partial y$, $\partial v/\partial x$, $\partial v/\partial y$ の値がすべて 0 になることに注意する必要がある。初期条件の設定で \sin 関数が用いられたのは境界における傾き、すなわち 1 次導関数の値を 0 にするためである。このような条件は流れが存在しないときの zero-flux 境界条件と合致する。たとえば、第 1 章の図 1-7, 図 1-8 などでのような初期条件が用いられている。

全体として見れば、(A-78)-(A-79)の初期条件にはいかなる対称性も存在しない。こうすると中央の固定点が「種子」になって、そこから非対称の興味深いパターンが成長していく。初期条件に特別な細工を施さなくても、ごく単純な変化を与えるだけで、図 1-7, 図 1-8 のように不規則なパターンが生じるという点が重要である(Petrovskii and Malchow 1999)。

A-4-3. 周期的境界条件と初期条件

本論文で使われるもう1つの境界条件は周期的境界条件である。これは該当する区画外でも区画内と同じ分布が周期的に繰り返されることを前提にした境界条件で、付録 A-3 に準じた式で表すと次のようになる。

$$u_{i,j} = u_{i\pm N, j\pm N}, \quad v_{i,j} = v_{i\pm N, j\pm N} \quad (i=1, 2, \dots, N, j=1, 2, \dots, N). \quad (\text{A-80})$$

一方で周期的境界条件とともに用いられる初期条件は次のように表される。ただし、 $0 < k < 1$ 。

$$u(x, y, 0) = u_0 \left(1 + k \sin \frac{\pi}{L} x \right), \quad (\text{A-81})$$

$$v(x, y, 0) = v_0 \left(1 + k \sin \frac{\pi}{L} y \right). \quad (\text{A-82})$$

先ほどの(A-78)-(A-79)との違いは \sin 関数の引数の分母にある。こうすると、境界の両側 $x=\pm L$, $y=\pm L$ において、対応する $u, v, \partial u/\partial x, \partial u/\partial y, \partial v/\partial x, \partial v/\partial y$ の値が互いに一致し、初期条件自体が周期的になる。したがって、境界において、これらの値が連続かつ滑らかに設定される。

本論文では、たとえば第3章の図 3-6, 図 3-7, 図 3-8 など(A-81)-(A-82)の初期条件と周期的境界条件が用いられている。周期的境界条件を用いると、 x 軸、 y 軸とも、領域の境界でパターンが連続する。なお、第4章などではもう少し複雑な境界条件も使われたが、それについては個別的に説明したので、該当箇所を参照してもらいたい。

A-4-4. 乱数による初期条件

初期条件の設定に乱数が用いられることもある。この場合、まず片方の v には全領域で均一に不安定固定点の値 v_0 を与える。これだけではいかなるパターンも形成されないので、もう1つの u に変化を与える。 u の値も平均すれば固定点の値 u_0 に等しくなるが、乱数によって分布にゆらぎを与える。こうして、 u については固定点をまたいでそれより大きい値と小さい値がランダムに分配され、全体として見れば、「種子」となる固定点 (u_0, v_0) が不均一に散りばめられることになる。たとえば、第1章の図 1-9 はこのような初期条件によって描かれている。乱数による初期条件は zero-flux 境界条件、周期的境界条件のどちらとも併用される。

この乱数による初期値の分布は図 2-11, 図 2-12 におけるゆらぎの分配や図 3-2 における渦流の分配などにも応用されている。

付録 A の引用文献

Petrovskii SV, Malchow H (1999) A minimal model of pattern formation in a prey-predator system. *Math Comput Model* 29:49-63

付録 B 最も単純なカオス系

付録 B の概要 この断章は主に湖沼生態系の数理モデル解析を行なっている過程で付随的に発見された事項を扱っている。ここで取り上げられるモデルは単純さを追求したものである。B-2-5 節と B-2-6 節の 3 つの系を除けば、現実の生態系で起きている出来事を表現しているわけではない。しかし、リミットサイクル、カオスといった非線形性に基づく現象を再現する最も単純な力学系の探索は純粋に数学的な観点から興味あるテーマとすることができる。

B-1. はじめに

気象学者エドワード・ローレンツによって蝶の羽の形をしたストレンジアトラクタが発見されたのは 1969 年 12 月のことである。それからしばらくして、1975 年、ドイツの化学者オットー・レスラーによって、さらに単純なストレンジアトラクタが発見された(Rössler 1976)。その後、長い間、ストレンジアトラクタを生成する最も単純な連続力学系はレスラーによって発見されたものと考えられてきた。

系の単純さを測る最も分かりやすい指標は項の次数と個数である。よく知られているカオス系について見ると、ローレンツ系は合計 7 つの項からなり、それらは 2 次の項 2 個、1 次の項 5 個に分類される(Lorenz 1963)。レスラー系も合計 7 つの項からなるが、2 次の項は 1 個だけで、残りは 1 次の項 5 個と定数項 1 個である(Rössler 1976)。2 つの系を比較すれば、レスラー系のほうがローレンツ系よりも単純であると結論づけて差し支えないだろう。

固定点の数も力学系の単純さを測る指標の 1 つと考えられる。たとえば、ローレンツ系は 3 個、レスラー系は 2 個の固定点を持つ。この比較からも、レスラー系のほうがローレンツ系よりも単純であるという根拠が得られる。

カオス理論によれば、ストレンジアトラクタの生成において、サドルとなる不安定固定点の役割が極めて重要である。サドルは位相空間内の軌道のある方向から引き寄せると同時に別な方向に反発する。反発された軌道を再び固定点付近に引き戻すメカニズムが存在すれば、カオス発生の条件が整うことになる。だとしたら、カオスを生成するために 2 つの固定点が必要だろうか。位相空間内において、跳ね飛ばされた軌道を固定点に引き戻すメカニズムさえ存在すれば、固定点は 1 つで十分なのではないだろうか。レスラー系よりも単純な固定点が 1 個のカオス系が存在するのではないだろうか。

実際、固定点が 1 個のカオス系は数多く存在する。1990 年代になると、Sprott によってそのようなカオス系が数多く探索され、それらの多くは外見上も明らかにレスラー系より単純である(Sprott 1994; Sprott 1997a; Sprott 1997b; Sprott and Linz 2000)。こうした研究を継承し、付録 B ではいくつかのタイプの力学系において、最も単純と思われるカオス系を提案する。

B-2. カオスを生成する最も単純な数理モデル

B-2-1. ストレンジアトラクタを生成する自励系

次の力学系は Sprott によるもので(Sprott 1997a; 1997b)、2 次の項 1 個を含む合計 5 個の項からなる。これはストレンジアトラクタを生成する自励カオス系の中で最も単純なものの 1 つだと考えられている(図 B-1)。

$$\frac{du}{dt} = v - a, \tag{B-1}$$

$$\frac{dv}{dt} = w - bv, \tag{B-2}$$

$$\frac{dw}{dt} = -uv. \tag{B-3}$$

自励系については Sprott によって発見された系より単純なものを探し求めるのは困難だと思われる。次にそれ以外の種類の連続力学系について、カオスの挙動を示し、かつ最も単純と思われる系を提案していく。

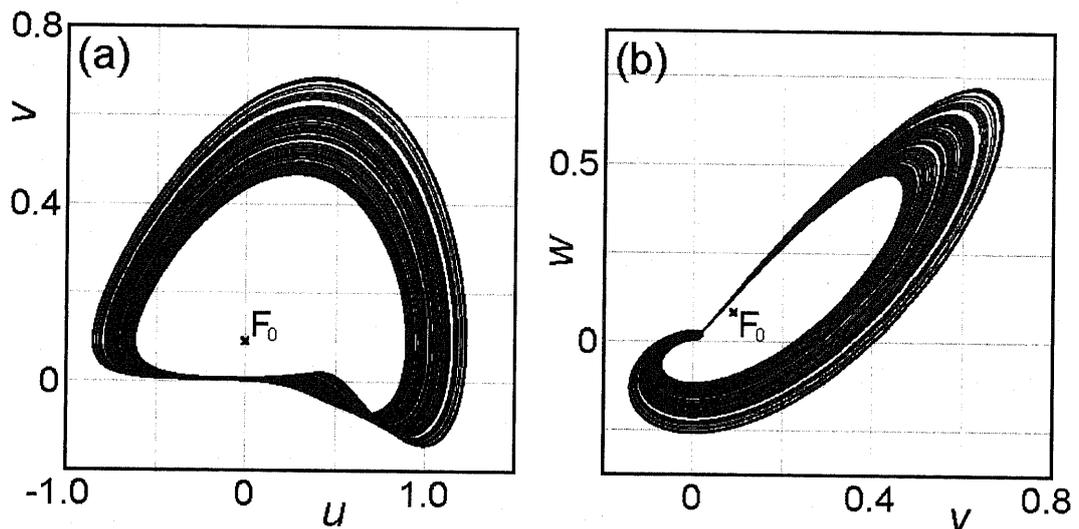


図 B-1. 力学系(B-1)-(B-3)によるストレンジアトラクタ。この力学系はストレンジアトラクタを生成する最も単純な自励系の1つと考えられる。系は2次の項1個を含む合計5個の項からなる。 $a=0.091$, $b=0.91$ のとき、1個の不安定固定点 $F_0=(0.0, 0.091, 0.083)$ が生成される。

B-2-2. ストレンジアトラクタを生成する強制系

外部からの強制的な振動によって揺さぶられる強制系のストレンジアトラクタについては上田 暁亮によるジャパニーズアトラクタが有名である(Ueda 1985)。これは偶然にもローレンツアトラクタとほぼ時を同じくして独立に発見された。墨流しのようなジャパニーズアトラクタは Duffing 方程式の Poincare 写像によって生成される。

カオスを生成する最も単純な強制系に関する報告はあまり聞かないが、次の力学系(B-4)-(B-6)は強制振動項を除くと非線形項は2次の項が1つだけである。その点で非線形項が3次の Duffing 方程式よりも単純だと思われる。

$$\frac{du}{dt} = v, \tag{B-4}$$

$$\frac{dv}{dt} = a - bv - u^2 + A \cos w, \tag{B-5}$$

$$\frac{dw}{dt} = \omega. \tag{B-6}$$

同様に次の力学系(B-7)-(B-9)もカオスを発生する最も単純な強制系の1つと考えられる。

$$\frac{du}{dt} = v, \tag{B-7}$$

$$\frac{dv}{dt} = a - bu - uv + A \cos w, \tag{B-8}$$

$$\frac{dw}{dt} = \omega. \tag{B-9}$$

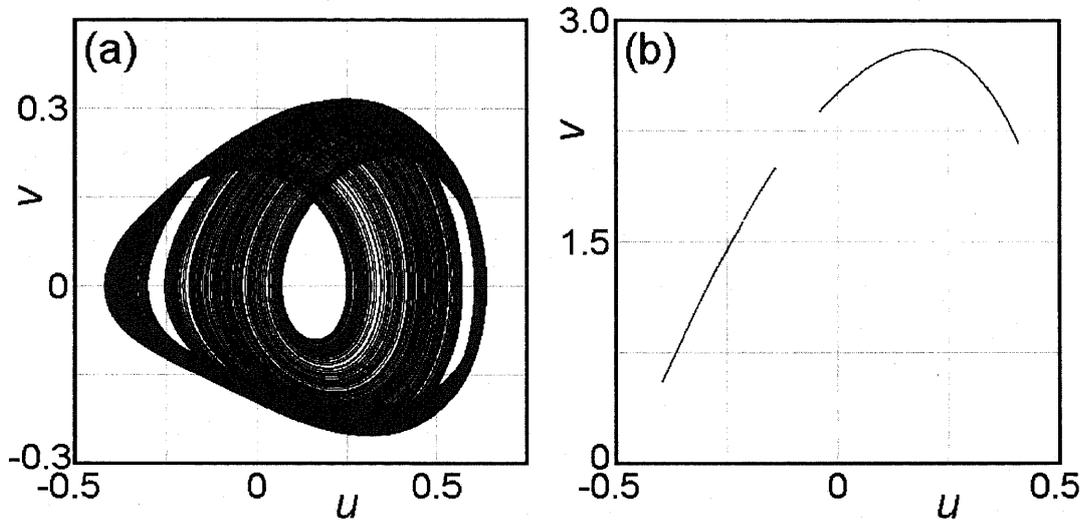


図 B-2. 力学系(B-4)-(B-6)によるストレンジアトラクタと Poincare 写像. この力学系はストレンジアトラクタを生成する最も単純な強制系の1つと考えられる. 強制振動項を除くと, 系は2次の項1個を含む合計5個の項からなる. $a=0.1$, $b=0.53$, $A=0.156$, $\omega=0.6$.

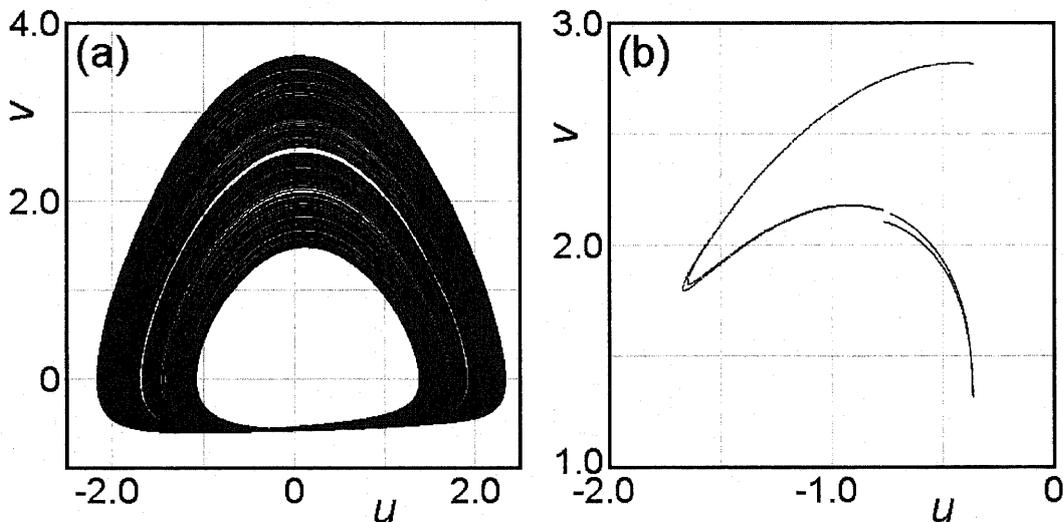


図 B-3. 力学系(B-7)-(B-9)によるストレンジアトラクタと Poincare 写像. 図 B-2 と同様, この力学系もストレンジアトラクタを生成する最も単純な強制系の1つと考えられる. 強制振動項を除くと, 系はやはり2次の項1個を含む合計5個の項からなる. $a=0.1$, $b=0.53$, $A=0.1475$, $\omega=0.6$.

図 B-2 と図 B-3 に力学系(9-4)-(9-6)と力学系(9-7)-(9-9)によるストレンジアトラクタと Poincare 写像を示す。Poincare 写像は強制振動系の解析においてよく使われる技法で、 2π 周期の振動が「位相=一定」の面を通過するときの点を拾い出す。したがって、Poincare 写像は連続曲線ではなく、離散的な点の集合である。

B-2-3. フラクタルな流域構造を示す自励系

次にユニークな多重安定性を示す系を取り上げよう。Sprott による最も単純な自励カオス系と同じく 2 次の項は 1 個だけだが、1 次の項は 4 個、項全体の数も 7 個と多く、その分だけ複雑さは増している。

$$\frac{du}{dt} = a - w, \quad (\text{B-10})$$

$$\frac{dv}{dt} = u - w, \quad (\text{B-11})$$

$$\frac{dw}{dt} = vw + u - b. \quad (\text{B-12})$$

この力学系は固定点が 1 個だけであるにもかかわらず、初期値によってリミットサイクルまたはストレンジアトラクタという 2 種類のアトラクタを生成する(図 B-4)。さらにそれぞれのアトラクタに対する流域は複雑に入り組み、顕著なフラクタル構造を示している。この傾向が特に顕著なのは固定点付近で、どんなにスケールを拡大してもスパイラル状の湧き出しが自己相似的に繰り返し現れてくる(図 B-5)。固定点付近に限らず、流域のフラクタル構造は広範囲に広がっており、渦巻状の帯はさらに細かい帯に分裂していると思われる。

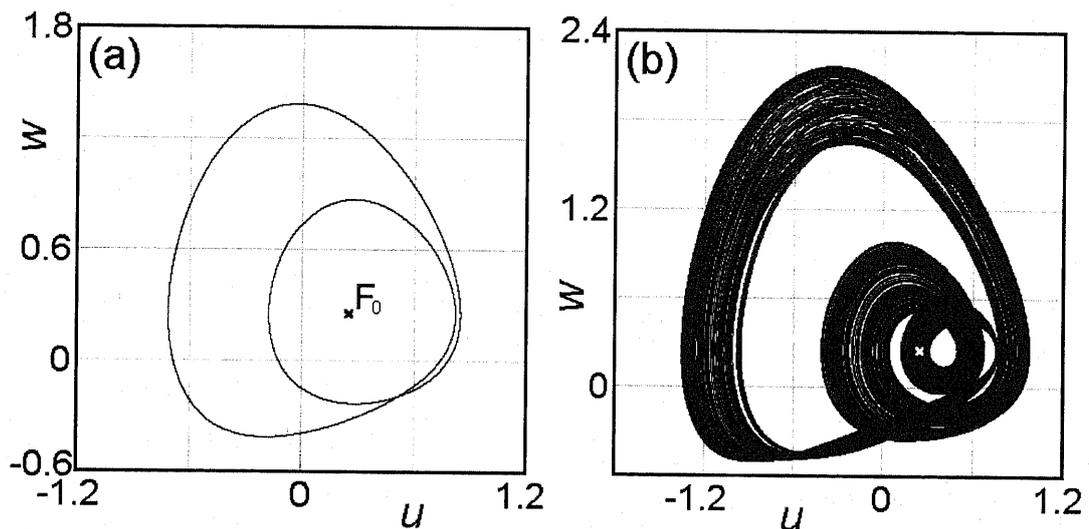


図 B-4. 力学系(B-10)-(B-12)によるリミットサイクル(a)とストレンジアトラクタ(b). パラメータの値が $a=0.25$, $b=0.4$ のとき、この力学系が生成する固定点は不安定な $F_0=(0.25, 0.6, 0.25)$ の 1 個だけである。にもかかわらず、初期値によってリミットサイクル、ストレンジアトラクタという 2 種類の異なるアトラクタを生成する。(a)の初期値は $P_0=(0.9, 0.0, 0.0)$, (b)の初期値は $P_0=(0.4, 0.0, 0.0)$ 。

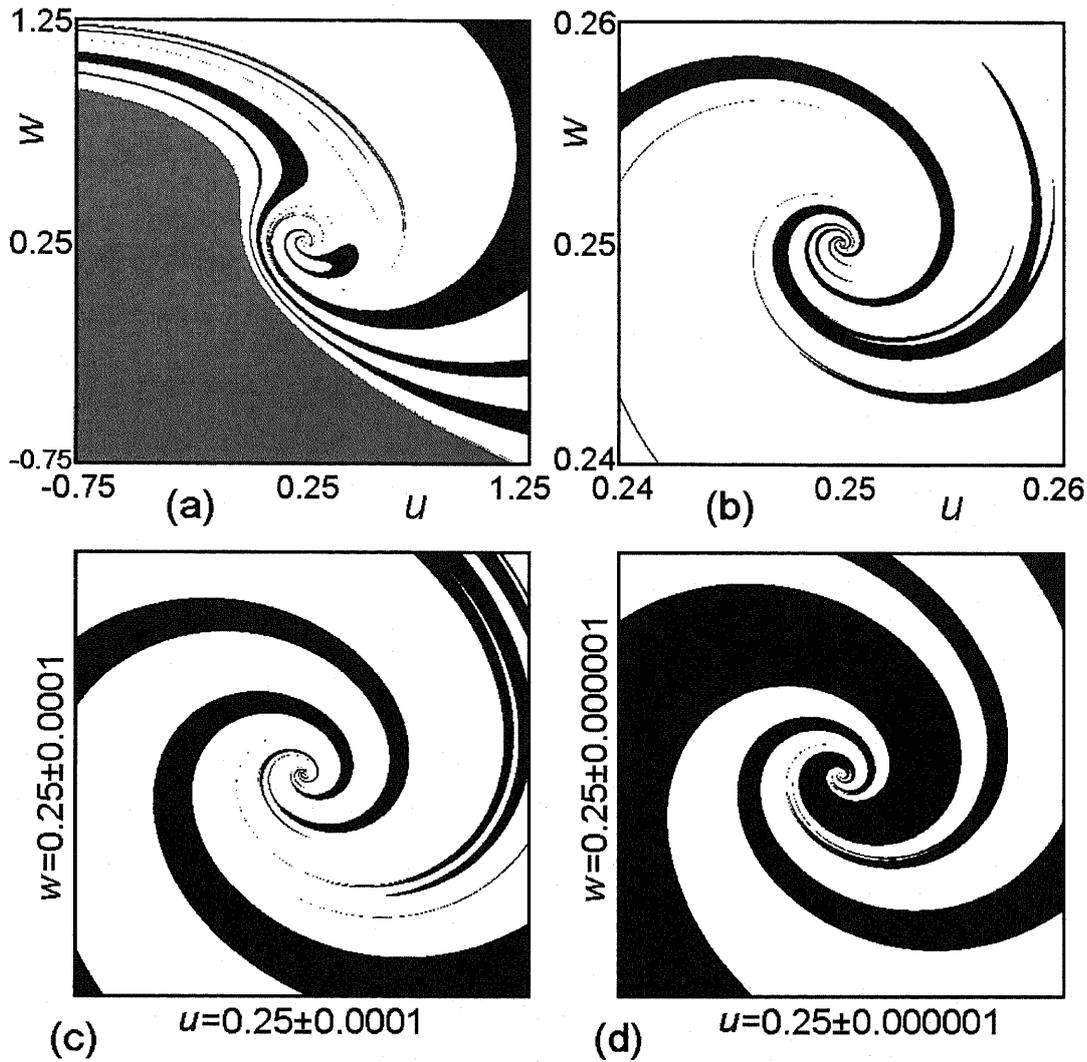


図 B-5. 力学系(B-10)-(B-12)による固定点近傍での流域断面図. 白と黒の領域はそれぞれリミットサイクル(図 B-4 (a))とストレンジアトラクタ(図 B-4 (b))の流域を表す. ただし, (a)の灰色の領域は発散に至る初期値の集合である. すべての図で固定点は中央に位置し, v の初期値は F_0 における値 0.6 に固定される. (a)→(b)→(c)→(d)と移行するごとに領域は 100 倍ずつ拡大される. いくら拡大しても自己相似的な渦巻き模様が現れ, 流域分布は明らかなフラクタル構造を示している. $a=0.25$, $b=0.4$, $F_0=(0.25, 0.6, 0.25)$.

B-2-4. 時空間カオスを生成する反応・拡散系

これまでは常微分方程式系における単純な時間カオスであったが, 次に拡散効果を考慮した偏微分方程式系の時空間カオスについて調べる. 本来ならば, まず時空間カオスとは何かという問題に答えなければならない. しかし, これは本論文の主題を越えることなので, ここでは外見上, 不規則なパターンを生成し, しかも単純なパターンに減衰せずに持続している状態を時空間カオスと呼ぶことにする. ただし, 構成要素の拡散係数が異なる場合に見られる Turing パターンは考察の対象から外す. したがって, ここで求めているのは拡散係数が等しい偏微分方程式系において発生する時空間カオスである.

通常, 時空間カオスを生成するためには, 拡散項を外した常微分方程式系において, リミットサイクル振動を発生している必要がある. したがって, まず探す必要があるのはリミットサ

イクルを生成する最も単純な常微分方程式系である. そのような例として, 次の力学系を挙げる.

$$\frac{du}{dt} = a - uv, \tag{B-13}$$

$$\frac{dv}{dt} = u + kv - 1. \tag{B-14}$$

この力学系は 2 次の非線形項を 1 個だけ含み, 表 B-1 に示された 2 個の固定点 F_0, F_1 を生成する. それぞれの固定点における固有値を調べると, F_0 はリペラ, F_1 はサドルであることが分かる. そして, F_0 の回りに図 B-6 のようなリミットサイクルが形成される.

常微分方程式系(B-13)-(B-14)に等しい拡散係数の拡散項を付加した偏微分方程式系が次の(B-15)-(B-16)である.

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial y^2} + a - uv, \tag{B-15}$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 v}{\partial y^2} + u + kv - 1. \tag{B-16}$$

表 B-1. 力学系(B-13)-(B-14)における固定点の性質.

固定点	(u, v)	固有値	種類	安定性
F_0	(0.99, 0.051)	$0.075 \pm 0.987i$	リペラ	不安定
F_1	(0.01, 4.949)	0.198, -4.948	サドル	不安定

パラメータの値は $a=0.05, k=0.2$.

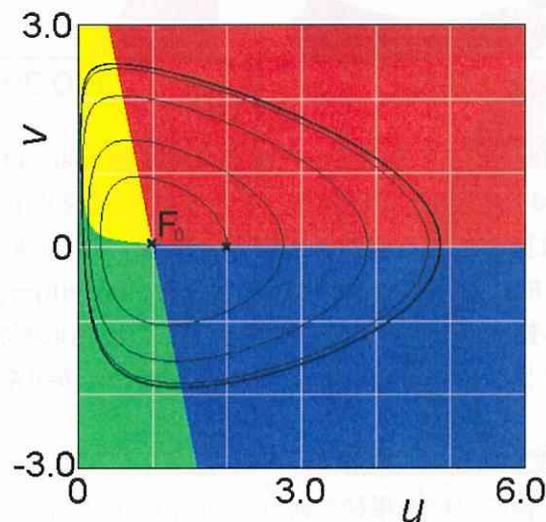


図 B-6. 力学系(B-13)-(B-14)によるリミットサイクル. 2 次の項を 1 個だけ含むこの力学系はリミットサイクルを生成する最も単純な力学系に属すると考えられる. この力学系はパラメータの値が $a=0.05, k=0.2$ のとき, 2 つの不安定固定点 $F_0=(0.99, 0.051)$ と $F_1=(0.01, 4.949)$ を生成し, 特に F_0 の回りでリミットサイクル振動が発生する.

この力学系に以下のような初期条件を与える。

$$u(x, y, 0) = u_0 \left(1 + 0.5 \sin \frac{\pi}{2L} x \right), \quad (\text{B-17})$$

$$v(x, y, 0) = v_0 \left(1 + 0.5 \sin \frac{\pi}{2L} y \right). \quad (\text{B-18})$$

ここで $L=100$ は描画が行なわれる正方形領域の 1 辺の長さの半分、また u_0, v_0 は不安定固定点 F_0 における u と v の値を表す。この初期条件によれば、境界での u と v の変化率が 0 に設定されるとともに、出現するパターンの非対称性が保証される。初期条件(B-17)-(B-18)は zero-flux 境界条件とともに用いられる。

力学系(B-15)-(B-16)によって生成される空間パターンの時間変化が図 B-7 に示されている。渦巻きが成長した後、それが崩壊して不規則なカオス的パターンに移行するプロセスが観測される。

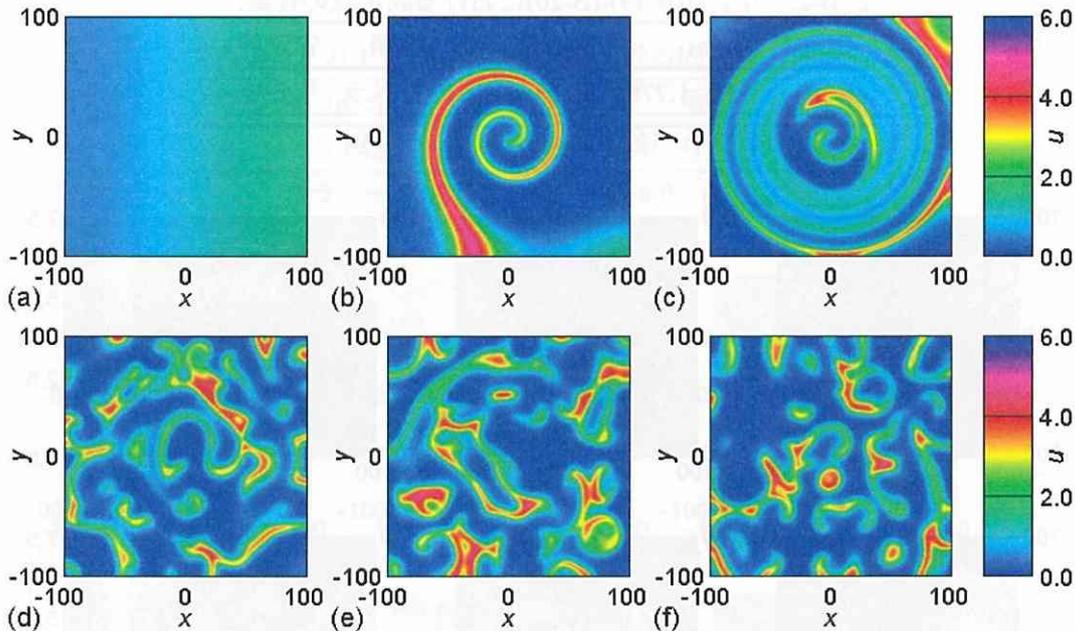


図 B-7. 力学系(B-15)-(B-16)による u の空間分布と時間変化。リミットサイクル振動を起こす単純な常微分方程式系(B-13)-(B-14)は等しい拡散係数の拡散項を付加することにより、カオス状の空間パターンを生成する。このとき渦巻きの成長から崩壊、不規則な斑状パターンの生成という典型的な時空間カオスへの変遷過程が観測される。(B-17)-(B-18)式による初期条件と zero-flux 境界条件が用いられている。 $a=0.05, k=0.2$ 。(a) $t=0$, (b) $t=90$, (c) $t=180$, (d) $t=360$, (e) $t=540$, (f) $t=720$ 。

B-2-5. 時空間カオスを生成する湖沼生態系モデル(栄養塩・植物プランクトン系)

先の力学系(B-15)-(B-16)も含めて、これまではカオスを発生する最も単純な常微分方程式系、偏微分方程式系を探し求めてきた。これらは純粋に数学的な興味から生まれた産物である。次に本論文のテーマに立ち返り、湖沼生態系をモデル化した系の中から時空間カオスを生成する最も単純と思われる数理モデルを探索する。はじめは栄養塩と植物プランクトンからなる 2 変数系である。

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 n}{\partial y^2} + i_n - np, \tag{B-19}$$

$$\frac{\partial p}{\partial t} = \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 p}{\partial y^2} + np - f_p \frac{p}{1+p}. \tag{B-20}$$

数理モデル(B-19)-(B-20)は植物プランクトンによる栄養塩摂取をモデル化しており、第2章で作成した最小 NP モデル(2-5)-(2-6)を可能なかぎり単純化したものと考えられる。植物プランクトンによる栄養塩吸収の関数応答を Holling II 型から Holling I 型に換え、植物プランクトンの流入率 i_p と死亡率 m_p も省略している。拡散項を除いた常微分方程式系には表 B-2 に示した1個の不安定固定点だけが存在し、その回りにリミットサイクルが形成される。

偏微分方程式系の数理モデル(B-19)-(B-20)によれば、微細な構造を持つ図 B-8 のような時空間カオスが生成される。先の反応・拡散系と同様な初期条件(B-17)-(B-18)と zero-flux 境界条件が使われる。

表 B-2. 力学系(B-19)-(B-20)における固定点の性質.

固定点 (n, p)	固有値	種類	安定性
F_0	$(3.6, 1.778)$	$0.263 \pm 1.495i$	リペラ 不安定

パラメータの値は $i_n=6.4$, $f_p=10.0$.

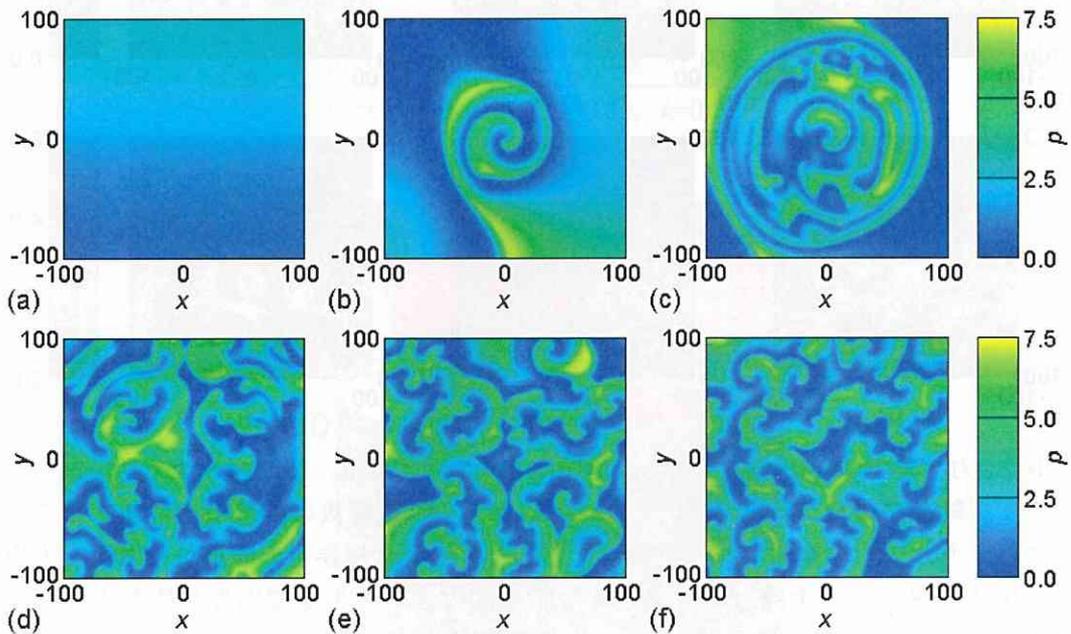


図 B-8. 湖沼生態系モデル(B-19)-(B-20)による植物プランクトン生物量 p の空間分布と時間変化。この数理モデルは植物プランクトンによる栄養塩摂取をモデル化したもので、栄養塩濃度と植物プランクトン生物量の2変数からなる。やはり時間経過とともにカオス的空間パターンの形成が観察される。図 B-7 と同様な初期条件と zero-flux 境界条件が用いられている。 $i_n=6.4$, $f_p=10.0$. (a) $t=0$, (b) $t=75$, (c) $t=150$, (d) $t=225$, (e) $t=300$, (f) $t=450$.

B-2-6. 時空間カオスを生成する湖沼生態系モデル(植物プランクトン・動物プランクトン系)

最後に時空間カオスを生成し、かつ最も単純と思われる植物プランクトン・動物プランクトン系の生態系モデルを2つ提示しておく。1つは次のような2変数系である。

$$\frac{\partial p}{\partial t} = \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 p}{\partial y^2} + i_p + p - \frac{p}{1+p} z, \tag{B-21}$$

$$\frac{\partial z}{\partial t} = \frac{\partial^2 z}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 z}{\partial y^2} + \eta \frac{p}{1+p} z - m_z z. \tag{B-22}$$

数理モデル(B-21)-(B-22)の原型は動物プランクトンによる植物プランクトン捕食をモデル化した Scheffer モデルである。Scheffer モデルのように Holling II 型関数応答の捕食項を持つが、ロジスティック型の自己増殖の部分が外部からの流入項と自らの生物量に比例する単純な増殖項の和によって置き換えられている。先の生態系モデル(B-19)-(B-20)と同様、常微分方程式系では1個の不安定固定点の回りにリミットサイクルが形成される(表 B-3)。図 B-9 は数理モデル(B-19)-(B-20)による時空間カオスで、これまでと同様な初期条件、境界条件が使われる。

表 B-3. 力学系(B-21)-(B-22)における固定点の性質.

固定点 (p, z)	固有値	種類	安定性
F_0	$(0.429, 1.762)$	$0.068 \pm 1.438i$	リペラ 不安定

パラメータの値は $i_p=0.1$, $\eta=8.0$, $m_z=2.4$.

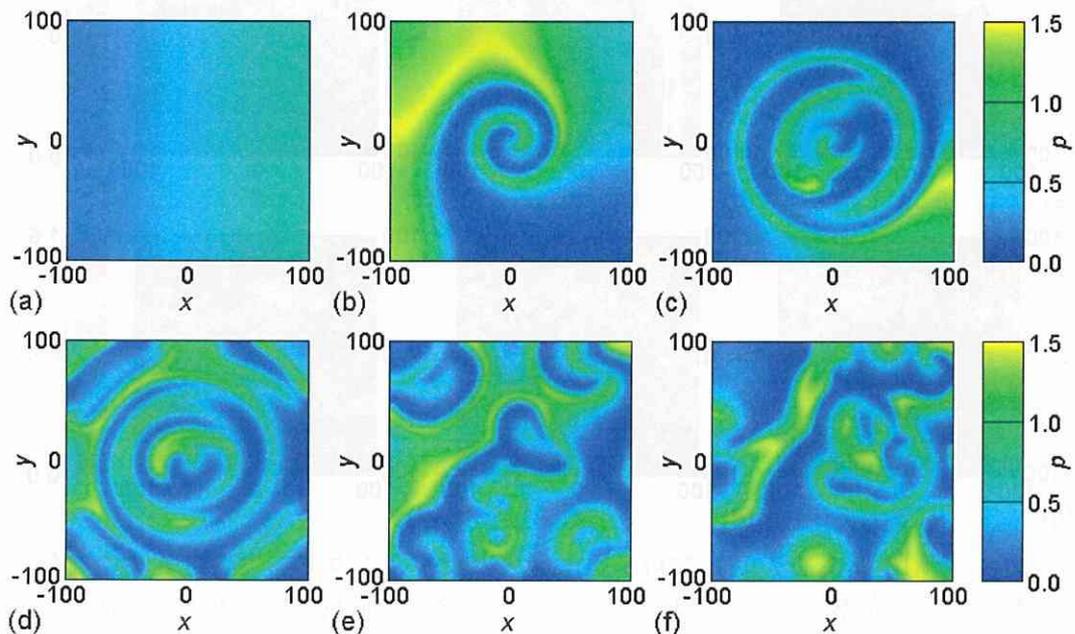


図 B-9. 湖沼生態系モデル(B-21)-(B-22)による植物プランクトン生物量 p の空間分布と時間変化。Scheffer モデルをさらに単純化したこの数理モデルは植物プランクトン、動物プランクトン各生物量の2変数からなり、動物プランクトンによる植物プランクトン捕食をモデル化している。図 B-7、図 B-8 と同様な初期条件と zero-flux 境界条件が用いられている。 $i_p=0.1$, $\eta=8.0$, $m_z=2.4$ 。(a) $t=0$, (b) $t=144$, (c) $t=288$, (d) $t=432$, (e) $t=576$, (f) $t=720$.

最も単純と思われるもう 1 つの植物プランクトン・動物プランクトンによる時空間カオス系が次の数理モデル(B-23)-(B-24)である.

$$\frac{\partial p}{\partial t} = \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 p}{\partial y^2} + i_p + \frac{p^2}{1+p^2} - pz, \quad (\text{B-23})$$

$$\frac{\partial z}{\partial t} = \frac{\partial^2 z}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 z}{\partial y^2} + \eta pz - m_z z. \quad (\text{B-24})$$

動物プランクトンによる植物プランクトンの捕食項には最も単純な Holling I 型が採用されているが, このモデルの特徴は植物プランクトンについて, 一定値の流入とともに Holling III 型を模した飽和型の自己増殖が行なわれると仮定している点にある. 数理モデル(B-23)-(B-24)は表 B-4 に示した 1 個の固定点とその周りのリミットサイクル振動, および図 B-10 のような時空間カオスを生成する.

表 B-4. 力学系(B-23)-(B-24)における固定点の性質.

固定点 (p, z)	固有値	種類	安定性
F_0	$(0.5, 0.52)$	$0.06 \pm 1.018i$	リペラ 不安定

パラメータの値は $i_p=0.06$, $\eta=4.0$, $m_z=2.0$.

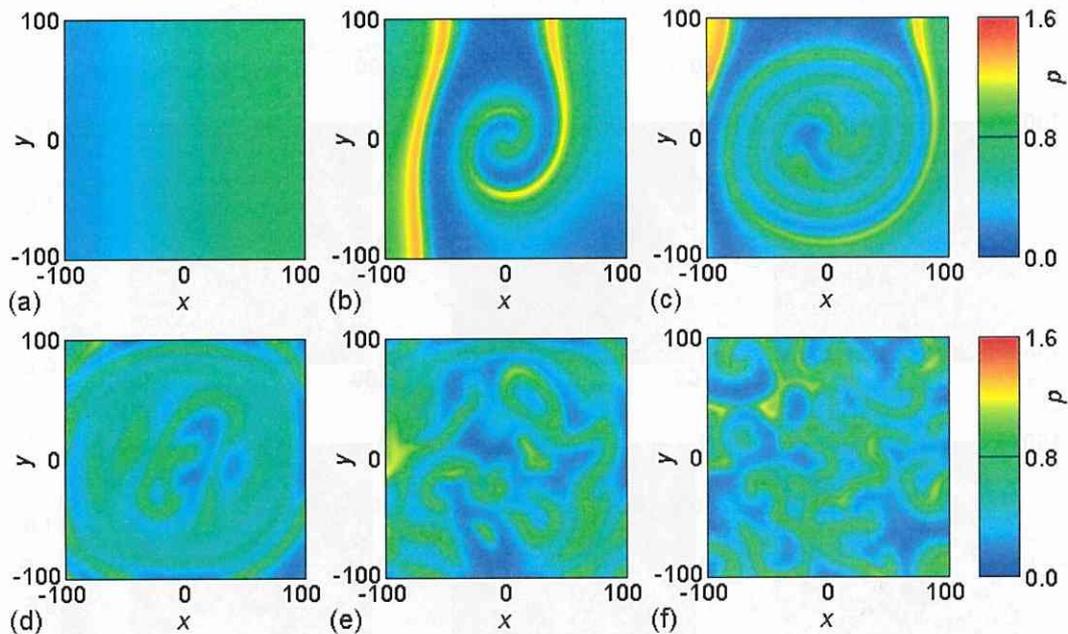


図 B-10. 湖沼生態系モデル(B-23)-(B-24)による植物プランクトン生物量 p の空間分布と時間変化. この数理モデルも動物プランクトンによる植物プランクトンの捕食をモデル化した 2 変数系であるが, 植物プランクトンに関して, 外部からの一定量の流入と飽和型の自己増殖を仮定している. 図 B-7 以降と同様な初期条件と境界条件が用いられている. $i_p=0.06$, $\eta=4.0$, $m_z=2.0$. (a) $t=0$, (b) $t=80$, (c) $t=160$, (d) $t=240$, (e) $t=320$, (f) $t=400$.

付録 B の引用文献

- Lorenz EN (1963) Deterministic nonperiodic flow. *J Atmos Sci* 20:130-141
- Rössler OE (1976) An equation for continuous chaos. *Phys Lett A* 57:397-398
- Sprott JC (1994) Some simple chaotic flows. *Phys Rev E* 50:647-650
- Sprott JC (1997a) Some simple chaotic jerk functions. *Am J Phys* 65:537-543
- Sprott JC (1997b) Simplest dissipative chaotic flow. *Phys Lett A* 228:271-274
- Sprott JC, Linz SJ (2000) Algebraically simple chaotic flows. *Int J Chaos Theor Appl* 5:1-20
- Ueda Y (1985) Random phenomena resulting from non-linearity in the system described by Duffing's equation. *Int J Non-Linear Mechanics* 20:481-495

本論文を構成する原著論文および書籍

本論文に関わる内容の一部はすでにいくつかの専門雑誌に公表されるか、または書籍として公表予定になっている。それらの論文名、書籍名は次の通りである。

Serizawa H, Amemiya T, Enomoto T, Rossberg AG, Itoh K (2008) Mathematical modeling of colony formation in algal blooms: phenotypic plasticity in cyanobacteria. *Ecol Res* 23(5):841-850. DOI:10.1007/s11284-007-0447-z. ……第5章の一部+第6章全部。

Serizawa H, Amemiya T, Rossberg AG, Itoh K (2008) Computer simulations of seasonal outbreak and diurnal vertical migration of cyanobacteria. *Limnology* 9(3):185-194. DOI:10.1007/s10201-008-0245-5. ……第4章の全部、ただし、反応項の部分は異なるモデルが用いられている。

Serizawa H, Amemiya T, Itoh K (2008) Patchiness in a minimal nutrient-phytoplankton model. *J Biosci* 33(3):391-403. DOI:10.1007/s12038-008-0059-y. ……第3章の一部。

Amemiya T, Serizawa H, Sakajo T, Itoh K (2009) Aquatic Ecosystem Research Trends … Mathematical Models for Dynamics and Management of Algal Blooms in Aquatic Ecosystems. Nova, U.S.A. (in press) ……第2章~第5章+第7章。

謝辞

本研究にあたり、テーマの選定およびその後の研究活動全般を熱心に指導してくださった横浜国立大学の雨宮隆准教授に深く感謝の意を表します。本研究全般および論文の執筆について有意義な指導をいただいた横浜国立大学の伊藤公紀教授に深く感謝の意を表します。論文の執筆において有意義な助言をいただき、かつ英文の添削をしていただいた International Institute for Applied Systems Analysis (Austria)の Axel G. Rossberg 博士に深く感謝いたします。植生分布の現地調査を指導していただき、かつゼミへの参加を快く引き受けてくださった横浜国立大学の 大野啓一教授に深く感謝いたします。アオコに関する実験において、ていねいに指導していただいた博士課程大学院生の榎本隆寿氏、柴田賢一氏をはじめ、伊藤・雨宮研究室のみなさんに深く感謝いたします。特に本論文に掲載された貴重なミクロキスティスの顕微鏡写真は柴田賢一氏からの提供であることを付記しておきます。

最後に本研究論文の審査員を引き受けてくださった新エネルギー・産業技術総合開発機構の山口智彦博士および横浜国立大学の寺田敏司教授、松田裕之教授、菊池知彦教授に深く感謝の意を表します。