

# 相模湖と津久井湖におけるアオコ異常発生現象の数理モデル解析

横浜国立大学大学院工学研究院

客員研究員 芹沢 浩\*

横浜国立大学大学院環境情報研究院

准教授 雨宮 隆

横浜国立大学大学院工学研究院

教授 伊藤 公紀

Mathematical analyses of cyanobacterial blooms in Lake Sagami and Lake Tsukui

Hiroshi SERIZAWA

Visiting Researcher, Graduate School of Engineering, Yokohama National University

Takashi AMEMIYA

Associate Professor, Graduate School of Environment and Information Sciences, Yokohama National University

Kiminori ITOH

Professor, Graduate School of Engineering, Yokohama National University

## 要旨

湖沼生態系におけるアオコの異常発生現象には次のような特徴が見られる。(1) アオコをもたらす究極の原因である湖の富栄養化は10年、20年の歳月をかけて徐々に進行するが、異常発生はある年を境に、突然、勃発する(突然の出現)。(2) アオコの主成分であるミクロキスティスなどの藍藻類は冬から春にかけて湖底で越冬し、夏の訪れとともに湖面上昇して「水の華」と呼ばれる異常発生現象を引き起こす(年周期の垂直上下運動)。(3) 夏季の異常発生期間でもこれらの藍藻類は、午前中、水面に出て光合成を行い、午後になると水中に沈んで栄養分を吸収する(日周期の垂直上下運動)。本論文ではタイムスケールの異なるこれら3つの特徴を的確に説明するために、栄養塩と藍藻類から成る2つの2変数数理モデル(常微分系の基本モデルと偏微分系の垂直上下運動モデル)を作成する。そして、これらのモデルを用いて、神奈川県『県営水道の水質』に記録された相模湖と津久井湖におけるアオコの異常発生現象を解析する。本論文の解析によれば、相模湖・津久井湖水系は1970年代前半に澄んだ状態から濁った状態にレジームシフトし、以後、現在まで濁った状態、すなわち夏季のアオコ異常発生が恒常化した状態が継続している。またアオコの発生量、発生パターンに関する年ごとの変動には日照量、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、ダムの放流といった自然、人為による偶発的要因も深く関与していると考えられる。

## SUMMARY

Algal blooms in lake ecosystems are characterized by the following features. (1) Algal blooms break out abruptly at a certain time, although eutrophication, the ultimate cause of algal blooms, proceeds gradually over decades (abrupt outbreak of the phenomena). (2) Cyanobacteria such as *Microcystis*, the main component of algal blooms, overwinter at the bottom of the lake during the winter season, rising up to the water surface with the coming of summer (annual vertical migration). (3) During the summer season, cyanobacteria repeat vertical movement for photosynthesis at the surface from the midnight to the morning and for nutrient uptake at subsurface layers from the afternoon to the early evening (diurnal vertical migration). In this paper, we present two mutually correlated mathematical models, a fundamental model described by ordinary differential equations and a vertical migration model described by partial differential equations, both of which consist of nutrients and cyanobacteria. These models can properly explain the above-mentioned phenomena that differ in time scales. Then, we apply these aquatic models to the algal blooms in Lake Sagami and Lake Tsukui, referring to “Quality of prefectural tap water” published by Kanagawa Prefecture. According to our analyses, the aquatic system of these lakes has undergone the regime shift from the clear-water state to the turbid-water state at the beginning of the 1970s, with the turbid-water state continuing until now. In both lakes, the abundance of cyanobacteria and the seasonal algal blooming pattern differ considerably depending on years, indicating the significant influence of accidental factors of the natural and the anthropogenic origins such as the advent of typhoon and the water discharge from the dam as well as the ecological and the physiological factors such as the light intensity, the water temperature and the nutrient concentration.

## 1. はじめに

世界中の多くの湖沼と同様(Reynolds and Rogers 1976; Takamura and Yasuno 1984), 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、上流の相

模湖に対して下流に津久井湖が位置し、2つの湖はカスケード状に連なっている。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。

\*e-mail: seri@qb3.so-net.ne.jp (Hiroshi SERIZAWA)

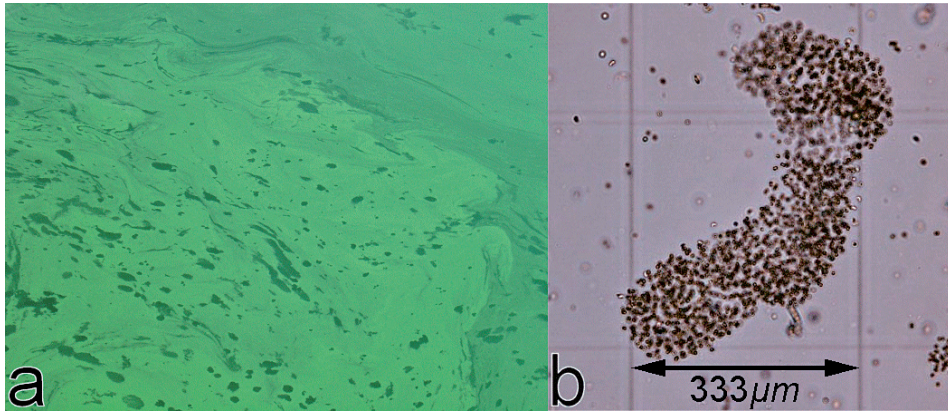


図1 津久井湖におけるアオコの異常発生(2006年9月)

神奈川県は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。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)とアオコの主成分となるミクロキスティスの顕微鏡写真(b)である。(b)は柴田賢一氏の提供による。

神奈川県は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。たとえば、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。

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。すると表層のアオコは光の届かない深層に移動して繁殖力が弱まり、全体としてアオコの増殖が抑制されると考えられる。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。

最近では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いアオコの大量発生に見舞われた。同年の9月から10月にかけて、何度か現地を訪れる機会があったが、2つの湖ともダムで堰き止めら

れ、水が淀んだ堰堤付近において大量発生による「水の華」状態が顕著に観察され、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、主要な成分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1の写真は2006年9月に撮影した津久井湖の城山ダム堰堤付近におけるアオコ大量発生の様子(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。9月4日の時点では相模湖と津久井湖の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、津久井湖の方もかなり減少していた。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。

本論文は上記のような相模湖、津久井湖におけるアオコ異常発生現象の数理モデル解析を意図したものであるが、その目的、新規性、独創性については以下の通りである。本論文の目的は大きく2つある。(1)アオコ異常発生現象には要旨で述べたような特徴があるが、それらの特徴を説明する数理モデルをできるだけ簡潔な形で提示すること、および、(2)モデルの妥当性を検証するために、シミュレーションの結果を現実の生態系におけるデータと照合することである。まず(1)について言うと、本論文の2つの数理モデルはともにオリジナルなもので、特に2つ目の垂直上下運動モデルによって、アオコ異常発生の特徴を原理的に説明することが可能になる。次に(2)についてであるが、現実の生態系として相模湖・津久井湖水系を選んだ理由は、これらの湖が我々や読者にとって身近なもので

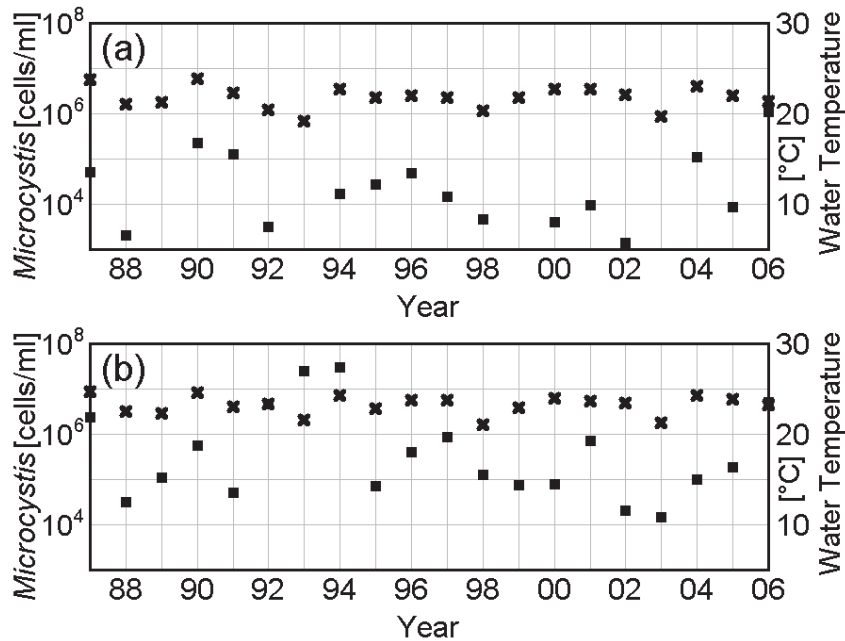


図2 1987 (S62) 年度から 2006 (H18) 年度までの水温 (×) とミクロシスティス最大発生量 (■)  
 (a) 相模湖・相模湖大橋表層. (b) 津久井湖・城山ダム堰堤表層. 以下, 図4まで, 出典は神奈川県企業庁水道局『県営水道の水質』. 水温は6~9月の平均.

あること, そして, 神奈川県による膨大なデータが未解析のまま残されていることである. 本論文はこれらのデータに関する初めての数理モデル解析の試みである. 本論文の2つの数理モデルは極めて単純化されたものなので, モデルとデータとの一致は十分によいとは言えないが, モデルの限界として不一致の原因を究明することも意味があると考え.

本論文は以下のように構成されている. まず, 次の第2節で『県営水道の水質』に公表されている1987年度から2006年度までのデータをミクロシスティスの発生量を中心に集計し, 相模湖と津久井湖におけるアオコの発生状況および発生パターンについて, それらの経年変動と年間の季節変動を解析する. 続く第3節では経年変動に注目し, 富栄養化とそれともなうアオコの突然の出現を最小限の変数(栄養塩濃度と植物プランクトン生物量)とパラメータによって説明することができる簡潔な基本モデルを提示する. さらに第4節では第3節の基本モデルを反応・対流・拡散方程式に拡張した垂直上下運動モデルによって, 2006年度におけるアオコ発生量の季節変動を再現する. このとき城山ダムから1.5 kmほど離れた津久井湖の中流部に位置する三井大橋付近における観測データを用いる. 最後に第5節で全体のまとめを行い, 付録で垂直上下運動モデルの詳細を解説してから本論文を閉じる.

## 2. 『県営水道の水質』によるデータの解析

### 2.1 相模湖と津久井湖におけるアオコ発生量の経年変動

図2 (a) 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中のミクロシ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ミクロシスティスの最大発生量が約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.

Takamura and Yasuno (1984) は極度に富栄養化した霞ヶ浦での観察において, 水面に蓄積した藍藻類ミクロシスティスの数量が $1.0 \times 10^5$  cells/ml, すなわち $1.0 \times 10^{11}$  cells/m<sup>3</sup>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, ミクロシスティス1細胞当りの乾燥重量は $4.0 \times 10^{-11}$  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) が観測したミクロシスティスの生物量はおよそ4.0 g/m<sup>3</sup>に相当する. そこで, 本論文ではミクロシスティスの細胞数 $1.0 \times 10^5 = 100,000$  cells/ml以上, または生物量4.0 g/m<sup>3</sup>以上をアオコ異常発生または「水の華」状態と定義する. その基準に照ら

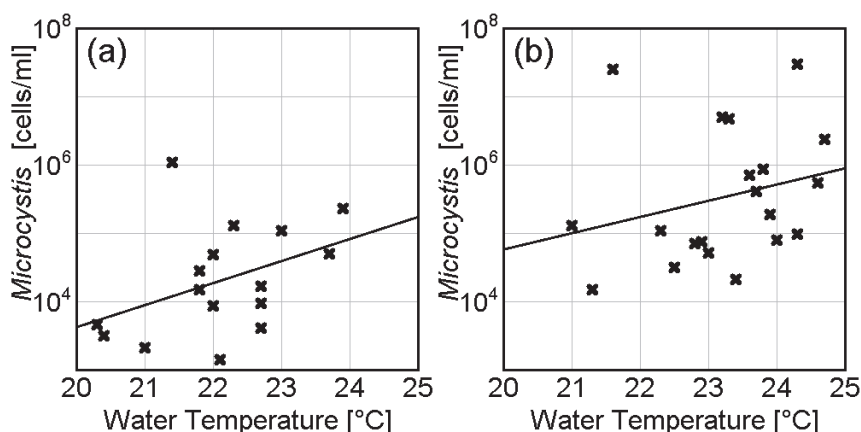


図3 1987 (S62) 年度から 2006 (H18) 年度までの水温とミクロキスティス最大発生量の相関  
 実線は回帰直線を表す. (a) 相模湖・相模湖大橋表層, 相関係数は 0.41. 2006 年のデータ (左上の×) を除いた相関係数は 0.64. (b) 津久井湖・城山ダム堰堤表層, 相関係数は 0.26. 1993 年のデータ (左上の×) を除いた相関係数は 0.5.

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.

一方, 図 2 (b) 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. 特に堰堤付近にエアレーション装置が設置されたのは 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ミクロキスティスの最大発生量が約 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. 相模湖より下流に位置しているために, 汚染物質やアオコがより大量に蓄積されるというのがその一因であると思われる. 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を想像させる.

さらに図 3 は相模湖と津久井湖における 6 ~ 9 月の平均水温とミクロキスティス最大発生量との相関を表す. (a) の相模湖, 相模湖大橋表層の場合, 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. 特に左上の 2006 年のデータを除いた相関係数は 0.64 である. 一方, (b) は津久井湖, 城山ダム堰

堤表層の場合で, 相関係数は 0.26 となる. 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, 左上の 1993 年のデータを除くと相関係数は 0.5 に上昇する.

## 2.2 相模湖と津久井湖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. 図 4 (a) 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. これは先に述べた筆者の観察結果とも符合する. 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 cells/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.

図 4 (b) は 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である. 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 cells/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, 2006 年が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 4 (b) 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

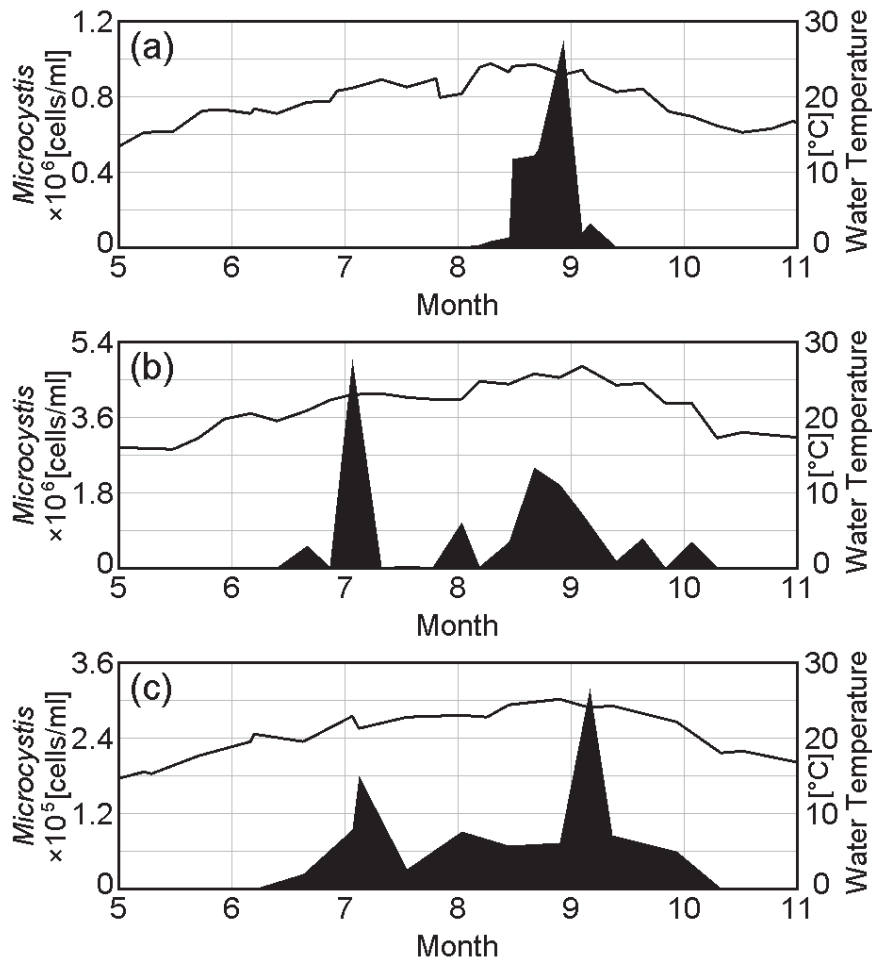


図4 2006 (H18) 年度の水温とミクロキスティス発生量  
 (a) 相模湖・相模湖大橋表層. (b) 津久井湖・城山ダム堰堤表層. (c) 津久井湖・三井大橋表層.

ゲート放流による流出が原因であると考えて間違いのないだろう。

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。ダムから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影響を受けにくくなり、堰堤付近に比べれば、アオコは自然に近い状態で生育していると思われる。図 4 (c) 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 cells/ml と「水の華」状態の臨界値 100,000 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 cells/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。

### 2.3 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見られることである。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 cells/ml から 2006 年の 1,100,000 cells/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 cells/ml から 1994 年の 30,000,000 cells/ml まで、実に 300 倍近い差がある。これほどの大きな違いを日照量、水温、栄養塩濃度といった生態学的、生理学的要因だけで説明するのは難しく、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 3 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4(a)のようにピークが1つだけの場合もあれば、図4(b), (c)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を挙げることができる。

- (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は一挙に消失する。実際、筆者の一人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。

### 3. アオコ発生量の経年変動とその数理モデル解析

#### 3.1 双安定性とレジームシフト

要旨で述べたように、アオコ異常発生現象を特徴づける要因の1つは、年を追って少しずつ発生量が増えていくのではなく、ある年を境に急に大量発生状態が出現するという突発性である。この急激な変化は双安定性、レジームシフトという2つの概念によって説明することができる。まず双安定性とは系を特徴づけるパラメータの値が同一であっても、2つの異なる安定

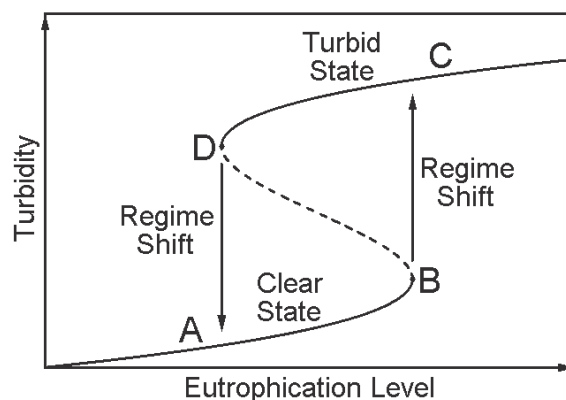


図5 双安定性とレジームシフト

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。自然のまま澄んだ状態 A にある湖は環境負荷の増大 (富栄養化) にとまらず、下の分枝上を右に移動し始める。そして、末端 B に着くと上の分枝上 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レジームシフトである。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レジームシフトも考えられる。これは説明用の模式図で、次の図6が数理モデルから導いた正式な分岐図になる。

状態が存在するという状況を表わしている。具体的に湖沼生態系について考えれば、水温や富栄養化の度合いなどが同じであっても、過去の状態に依存して湖は澄んだ状態になることもあれば、濁った状態になることもある。双安定性を説明するための模式図が図5で、横軸のパラメータが同じ値の A から B または D から C の範囲で澄んだ状態 AB、濁った状態 DC という2種類の安定状態が存在可能である。つまり図5の湖沼生態系はこのパラメータ領域で双安定性を示し、系は澄んだ状態または濁った状態のどちらかになる。

湖沼生態系において、アオコ異常発生に至るシナリオは以下の通りである。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5において、A 付近またはそれより左側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、すなわちレジームシフトが起こる (Scheffer et al. 2001)。夏季におけるアオコの異常発生が常態化するのは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レジームシフトである。図5のS字カーブが示すように、澄んだ状態から濁った状態への遷移が起きるときの環境負荷の値(Bの位置)と逆向き遷移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ある。

### 3.2 基本モデル

すでに述べたように、相模湖・津久井湖水系では1972年に初めてアオコの異常発生が観測され、以後、夏季に「水の華」状態が頻繁に出現するようになった。こうした富栄養化にともなう水質状態の大局的な変化を説明するために、常微分方程式によって表される次のような基本モデルを用意する(Serizawa et al. 2008a)。

$$\frac{dN}{dt} = I_N - a\mu_m \frac{N}{H_N + N} P - m_N N, \quad (1)$$

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

ここで2つの状態変数  $N$  と  $P$  はそれぞれ栄養塩濃度と藍藻類生物量を表し、ともに実時間  $t$  の関数である。パラメータに関しては、 $I_N$  と  $I_P$  が栄養塩と藍藻類の環境からの流入率、 $\mu_m$  が藍藻類の最大成長率、 $a$  が藍藻類の栄養塩含有率、 $f_P$  が動物プランクトンによる藍藻類の最大捕食率、 $H_N$  と  $H_P$  がそれぞれ栄養塩と藍藻類に関する半飽和定数、そして、 $m_N$  と  $m_P$  が栄養塩と藍藻類のシステムからの除去率を表わしている。

基本モデル(1)-(2)において、藍藻類による栄養塩の摂取は(1)式右辺第2項、同じく(2)式右辺第2項の分数式によって表わされている。この関数は藍藻類による栄養塩摂取には上限があり、栄養塩が一定量以上になると藍藻類による摂取量は頭打ちになるという飽和型の応答を表現している。さらに(2)式右辺第3項では暗黙に仮定された動物プランクトンによる藍藻類の捕食が同様の飽和型関数応答によってモデルに組み込まれている。

### 3.3 相模湖・津久井湖水系におけるアオコ発生量の経年変動

図6は基本モデル(1)-(2)による栄養塩流入率  $I_N$  に対する藍藻類生物量  $P$  の分岐図で、表1のパラメータ値を用いている。ただし、藍藻類の最大成長率は  $\mu_m = 0.5 \text{ day}^{-1}$ 、藍藻類の流入率は  $I_P = 0.03 \text{ g} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$  としている。実線は安定状態、破線は不安定状態を表す。図6に示されているように  $0.269 \leq I_N \leq 0.702 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$  の範囲に双安定状態特有のS字カーブが現れ、不安定状態をはさんで分岐図は2本の安定な分枝(実線)に分かれる。第1の下側の分枝 ( $I_N \leq 0.702 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$ ) では藍藻類はほとんど存在せず、したがって、水が澄んだ状態を表すと考えられる。一方、第2の上側の分枝 ( $I_N \geq 0.269 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$ ) は濁った状態を表し、藍藻類は栄養塩流入率の増加とともに急激に増加する。先に述べたように、本論文の基準によれば  $P \geq 4.0 \text{ g/m}^3$  がアオコ異常発生状態、すなわち「水の華」状態に相当するが、図6では「水の華」状態を緑(淡灰色)の領域、それに至らない状態を青(濃灰色)の領域によって色分けしている。この図の  $P$  の値は夏季の大量発生時における表層付近の藍藻類生物量の平均値と解釈するのが妥当だろう。

双安定性およびレジームシフトという観点から、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考察してみよう。『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、同水系は1972年前後に澄んだ状態(図6の下側の実線)から濁った状態(図6の上側の実線)にレジームシフトしたと考えられる。

レジームシフト以後、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・津久井湖水系は濁った状態に留まっていると考えてよいだろう。つまり、2つの湖は図6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。2.3節で明らかにしたように、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。年ごとに栄養塩の流入量、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、傾斜が急であるほどばらつきが大きくなるはずである。

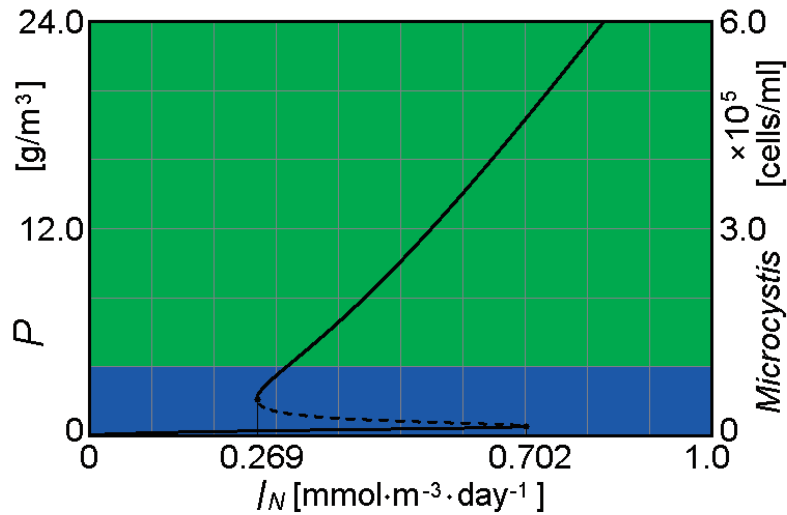


図6 基本モデル(1)-(2)による栄養塩流入率  $I_N$  に対する藍藻類生物量  $P$  の分岐図

実線は安定状態、破線は不安定状態を表す。  $0.269 \leq I_N < 0.702 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$  の範囲に双安定状態が現れ、分岐図は2本の分枝(実線)に分かれる。第1の分枝 ( $I_N \leq 0.702 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$ ) では藍藻類(マイクロキスティス)はほとんど存在せず、したがって、澄んだ状態を表す。一方、第2の分枝 ( $I_N \geq 0.269 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$ ) は濁った状態を表し、藍藻類は栄養塩流入率の増加とともに急激に増加する。本論文の基準 ( $P \geq 4.0 \text{ g/m}^3$ ) に従って、緑(淡灰色)の領域はアオコが異常発生した「水の華」状態、青(濃灰色)の領域はそれに至らない状態を示す。表1のパラメータ値による。ただし、藍藻類の最大成長率は  $\mu_m = 0.5 \text{ day}^{-1}$ 、藍藻類の流入率は  $I_p = 0.03 \text{ g} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$ 。図5も参照。

現在、相模湖・津久井湖水系が双安定の上限 ( $I_N = 0.702 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$ ) 付近にあると仮定すれば、今後、同水系を元の澄んだ状態に戻すためには栄養塩の流入量を現在の値の1/3近くにまで減らす必要がある。逆方向のレジームシフトを起こすためには栄養塩の流入量を双安定の下限  $0.269 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$  近くにまで下げなければならないだろう。

#### 4. アオコ発生量の季節変動とその数理モデル解析

##### 4.1 垂直上下運動モデル

アオコの異常発生を特徴づけるもう1つの要因は年周期・日周期の垂直上下運動である。春になって水が澄み、湖底に光が届くようになると、越冬していた藍藻類の細胞内で空胞の形成が始まる。そして、空胞がある量に達すると浮きとして機能し、藍藻類は湖面へ上昇し始める。これがその年におけるアオコ異常発生の始まりである。

夏季の間、アオコはずっと水面に留まっているわけではない。光が豊富な水面は光合成には適していても栄養塩は乏しく、それを十分に摂取することができない。このジレンマを藍藻類は驚くべき適応メカニズムによって克服している。水面での光合成によって藍藻

類の細胞内にグリコーゲンなどの炭水化物が生成する。大量に蓄積された炭水化物は錘の役目を果たし、藍藻類は水中に沈み始める。空胞の形成には少なくとも数日を要するが、炭水化物は日周期で下降と上昇を可能にするほどの速さで短時間に形成、消費される。つまり細胞内の炭水化物の増減によって、水面での光合成と水中での栄養塩摂取がともに可能になるのである (Reynolds et al. 1987; Ibelings et al. 1991; Walsby 1994)。

本節で用いる数理モデルは藍藻類の年周期・日周期垂直運動とともにシミュレーションするために開発したもので (Serizawa et al. 2008b)、本論文では垂直上下運動モデルと呼ぶ。内容はかなり込み入っているので、本文では骨格だけを提示し、詳細は付録に回すことにする。

垂直上下運動モデルは基本モデル(1)-(2)と同様、栄養塩と藍藻類から成る2成分系で、1次元の反応・対流・拡散方程式の形で表現されている。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。したがって、2つの状態変数、栄養塩濃度  $N$  と藍藻類生物量  $P$  は時間  $t$  と深さ  $z$  の関数になる。水柱の深さは  $z_B = 20 \text{ m}$  で、水面下  $z_T = 8 \text{ m}$  の位置に温度躍層が存在する。ただし、本モデルは水深  $20 \text{ m}$  以上の湖の上層部  $20 \text{ m}$  をシミュレーションの対象領域としており、 $z_B = 20 \text{ m}$  はこの位置に



水底があることを意味していない。

垂直上下運動モデルによれば、藍藻類の最終的な挙動は次の偏微分方程式によって表される。

$$\frac{\partial N}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left( D \frac{\partial N}{\partial z} \right) + I_N - a\mu P - m_N N, \quad (3)$$

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

状態変数について、 $N$ 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 $V$ はそれぞれ藍藻類と栄養塩の垂直方向拡散係数および藍藻類の垂直方向移動速度を表す。

(3)式の第2項以降、および(4)式の第3項以降の反応項の部分は基本モデル(1)-(2)を用いるが、相違点は以下の通りである。まず、水面における光強度 $I_s$ の時間変化は日単位の時間 $t$ の関数として

$$I_s(t) = -\frac{1}{2} \left\{ (I_{s\max} + I_{s\min}) \cos 2\pi t + (I_{s\max} - I_{s\min}) \cos \frac{2\pi(t-t_0)}{365} \right\}. \quad (5)$$

によって表わされる。ここで定数 $I_{s\max}$ 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、また定数 $t_0$ は1月1日と冬至との間の日数差である。(5)式の $I_s$ は藍藻類の最大成長率に影響を与える。基本モデルと異なり、垂直上下運動モデル(3)-(4)における藍藻類の成長率 $\mu$ は栄養塩濃度だけでなく、光強度の関数でもある。

さらに基本モデル(1)-(2)では一定値だった環境からの藍藻類流入率 $I_p$ が次式によって年変動すると仮定されている。

$$I_p(t) = \frac{1}{2} \left\{ (I_{p\max} + I_{p\min}) - (I_{p\max} - I_{p\min}) \cos \frac{2\pi(t-t_2)}{365} \right\}. \quad (6)$$

ここで $I_{p\max}$ と $I_{p\min}$ は藍藻類流入率の最大値と最小値で、 $t_2$ は1月1日と藍藻類の流入が最小の日との間の日数差である。本論文において、 $t_2$ は1月1日と最も寒い日との間の日数差 $t_1$ と同じ値に設定している。夏季の暑い日ほど藍藻類の流入量が増えるとするのは自然な仮定と言えるだろう。その他のパラメータについて、栄養塩の流入率は $I_N=0.8 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{day}^{-1}$ で、 $a$ 、 $m_N$ 、 $H_N$ 、 $f_P$ 、 $H_P$ 、 $m_P$ については基本モデルと同じ値が用いられている。

シミュレーションに使われたパラメータの値を表1に示す。本論文のコンピュータシミュレーションにおいて、深さ20mの1次元の水柱は厚さ0.2m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。

## 4.2 三井大橋付近におけるアオコの季節変動のシミュレーション

2.3節で述べたように、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、こうした要因は数理モデルを現実の観測データに適用するときの不一致の原因になる。しかし、現実的に考えた場合、これらの条件をすべてシミュレーションプログラムの中に組み入れることは難しい。地形的要因を考慮するとなれば、相模湖や津久井湖の形状や水深についての詳しい情報が必要になる。その他、台風、放流といった自然的、人為的要因をモデルに組み込んだり、ダムの堰堤付近におけるアオコの蓄積を評価したりすることにも大きな困難がともなう。

そうした中で、2.2節で述べたように三井大橋付近の水域では、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られる。このような理由により、ここでは津久井湖の三井大橋表層における2006年度のアオコの消長を垂直上下運動モデルによる解析の対象とする。

図7がシミュレーションの結果で、図4(c)と同じミ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ミ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4(b)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。

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10月初旬まで続いたこの年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 cells/mlという2006年の最高値を記録し、7月5日の180,000 cells/mlという値を大きく上回っていることを考えれば、何ら

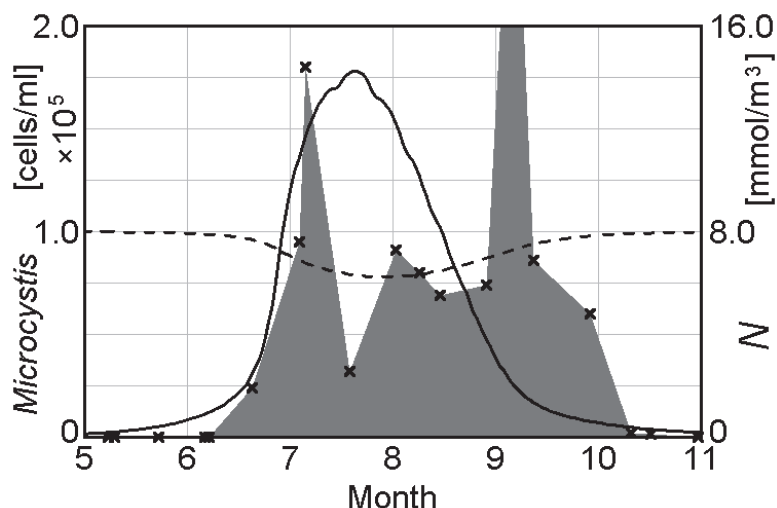


図7 津久井湖の三井大橋表層におけるアオコ発生量の実測値と垂直上下運動モデル(3)-(4)によるシミュレーションとの比較

×および灰色の領域はアオコの実測値，破線と実線はシミュレーションによる栄養塩濃度とアオコ発生量の季節変動を表す．両者の値は水深0～2 mの層で平均されている．表1のパラメータ値による．

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4(a)に示されているように，相模湖では8月30日に1,100,000 cells/mlという最高値を記録した後，9月4日には79,000 cells/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 cells/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 cells/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 cells/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．

#### 4.3 アオコ発生量の日変動

神奈川県が公表している『県営水道の水質』のデータに記載されているのは観測日のみで，特に観測時間は示されていない．しかし，この節の初めで述べたように，アオコを構成する藍藻類は「水の華」状態の間，浮きと錘を使いながら日周期で垂直上下運動を繰り返すことが知られている．これは表水層での光合成と中水層，深水層での栄養塩吸収をともに可能にするために獲得されたメカニズムである．垂直上下運動モデル(3)-(4)はこの浮力コントロールメカニズムによる藍藻類の垂直上下運動を再現するが，このモデルによる藍藻類生物量の季節変動，日変動はそれぞれ図8(a)，(b)のような結果になる．ここで(b)の日変動は神奈川県がピークを示す7/5の正午から7/6の正午にかけての様子である．

図8(b)のシミュレーションによれば，藍藻類生物量はこの24時間に水面付近(水深0～1 m)で，およそ1.6～8.6 g/m<sup>3</sup>の範囲で日変動する．これは細胞数に直すと40,000～215,000 cells/mlに相当し，時刻による違いは実に5倍以上になることを示している．したがって，野外における藍藻類生物量の測定(観測値

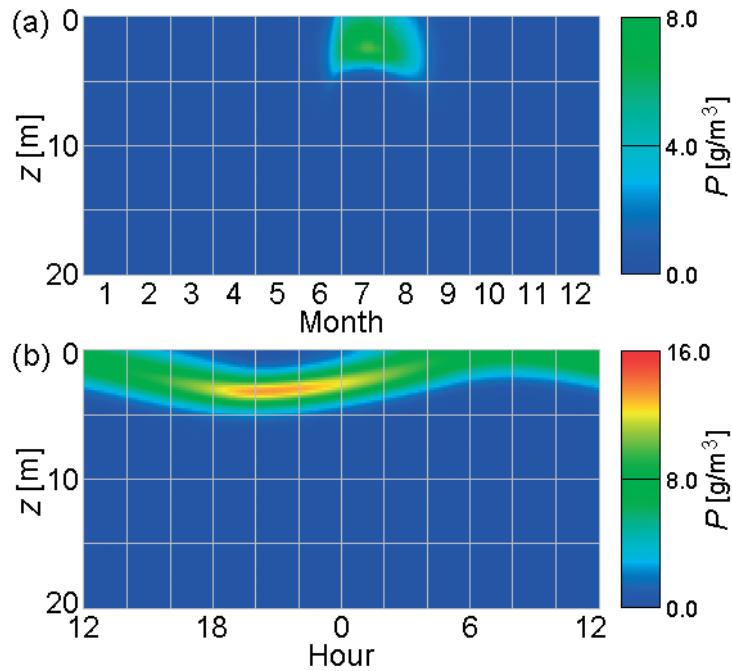


図8 垂直上下運動モデル (3)-(4) によるアオコ発生量の季節変動 (a) と日変動 (b)  
 (b) の期間は7/5の正午から7/6の正午まで。表1のパラメータ値による。

は 180,000 cells/ml) も観測時間によってかなりの差が出るはずで、これが『県営水道の水質』におけるデータのばらつきやシミュレーション結果との不一致をもたらす一因となっている可能性は十分にある。アオコ異常発生を再現する数理モデルの有効性を検証するためには、観測時間も含むより詳細なデータが必要になるだろう。

## 5. まとめ

- 1) 相模湖・津久井湖水系は1970年代前半(1972年ごろ)に澄んだ状態から濁った状態にレジームシフトし、以後、現在まで濁った状態に留まっていると考えられる。
- 2) 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。
- 3) 垂直上下運動モデル (3)-(4) 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。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偶発的要因によると考えられる。

- 4) 藍藻類特有の垂直上下運動により、水面におけるアオコの個体数は一日の間でも大きく変動する。したがって、アオコの個体群動態に関する数理モデル解析には観測時間を特定したデータが必要になる。
- 5) 本論文で提示した基本モデル (1)-(2)、およびそれから派生した垂直上下運動モデル (3)-(4) によって、突然の出現、年周期・日周期の垂直上下運動というアオコ異常発生現象に付随する3つの特徴を的確に再現することができる。また異常発生時におけるアオコ生物量などの数値も現実とかなりの一致を示す。モデルの単純さを考えれば、本論文で提示した基本モデルと垂直上下運動モデルによって、アオコ異常発生現象の本質が凝縮して表現されているとすることができるだろう。ただし、本論文の2つのモデルはあくまでも「基本」モデルであり、ダムの放流による消失、上流からの流入による蓄積といった要因までは考慮していない。これらの偶発的要因まで含むモデルの構築にはパラメータや境界条件に関するより詳細な検討が必要になるだろう。

## 付録

以下、本文では捨象した垂直上下運動モデルの内容について、より詳細な解説を加える。各パラメータの

表 1. 基本モデル (1)-(2) および垂直上下運動モデル (3)-(4) のパラメータ.

パラメータ	意味	値	単位
$I_{Smax}$	夏至正午の水面における光強度	800	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
$I_{Smin}$	冬至正午の水面における光強度	400	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
$H_I$	光強度に対する半飽和定数	20.0	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
$t_0$	1月1日と冬至との間の日数差	-10	day
$\alpha_W$	水による光の吸収係数	0.24	$\text{m}^{-1}$
$\alpha_P$	藍藻類による光の吸収係数	0.09	$\text{m}^2/\text{g}$
$\mu_{mSmax}$	最も暑い日の水面における藍藻類の最大成長率	0.7	$\text{day}^{-1}$
$\mu_{mSmin}$	最も寒い日の水面における藍藻類の最大成長率	0.1	$\text{day}^{-1}$
$\mu_{mBmax}$	最も暑い日の水深 20 m における藍藻類の最大成長率	0.2	$\text{day}^{-1}$
$\mu_{mBmin}$	最も寒い日の水深 20 m における藍藻類の最大成長率	0.1	$\text{day}^{-1}$
$t_1$	1月1日と最も寒い日との間の日数差	40	day
$I_{Pmax}$	藍藻類流入率の最大値	0.04	$\text{g}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{day}^{-1}$
$I_{Pmin}$	藍藻類流入率の最小値	0.0	$\text{g}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{day}^{-1}$
$t_2$	1月1日と藍藻類の流入が最小の日との間の日数差	40	day
$D_S$	水面における垂直方向の拡散係数	5.0	$\text{m}^2/\text{day}$
$D_{Bmax}$	最も寒い日の水深 20 m における垂直方向の拡散係数	5.0	$\text{m}^2/\text{day}$
$D_{Bmin}$	最も暑い日の水深 20 m における垂直方向の拡散係数	1.0	$\text{m}^2/\text{day}$
$k$	錘の減衰時間の逆数	3.0	$\text{day}^{-1}$
$V_m$	藍藻類の垂直運動速度に関するスケール因子	250.0	$\text{m}/\text{day}$
$F_0$	浮力均衡時の錘因子	0.1	
$I_N$	栄養塩の流入率	0.8	$\text{mmol}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{day}^{-1}$
$a$	藍藻類の栄養塩含有率	0.2	$\text{mmol}/\text{g}$
$H_N$	栄養塩濃度に対する半飽和定数	0.2	$\text{mmol}/\text{m}^3$
$m_N$	栄養塩の除去率	0.1	$\text{day}^{-1}$
$f_P$	動物プランクトンによる藍藻類の最大捕食率	2.0	$\text{g}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{day}^{-1}$
$H_P$	藍藻類生物量に対する半飽和定数	4.0	$\text{g}/\text{m}^3$
$m_P$	藍藻類の除去率	0.1	$\text{day}^{-1}$
$z_B$	水柱の深さ	20	m
$z_T$	温度躍層の位置(水面下)	8	m
$w_T$	温度躍層の幅	1	m

$a$ ,  $H_N$ ,  $m_N$ ,  $f_P$ ,  $H_P$ ,  $m_P$  の 6 つのパラメータについては基本モデルと垂直上下運動モデルとで共通.

意味については、必要に応じて表 1 を参照してもらいたい。まず、水面における光強度  $I_S$  の時間変化は日単位の時間  $t$  の関数として (5) 式によって表わされる。また、光強度  $I$  の垂直分布は水深  $z$  の関数として

$$I(t, z) = \begin{cases} I_S(t) \exp\left(-\alpha_W z - \alpha_P \int_0^z P dz'\right) & (I_S \geq 0), \\ 0 & (I_S < 0). \end{cases} \quad (7)$$

によって表わされる。ここで  $\alpha_W$  と  $\alpha_P$  はそれぞれ水と藍藻類による光の吸収係数である。

水面と水底における藍藻類の最大成長率  $\mu_{mS}$  と  $\mu_{mB}$  は

次式のように年変動する。ここで水温は  $\cos$  カーブに従って年変動し、最大成長率も水温に比例して変動すると仮定している。

$$\mu_{mS}(t) = \frac{1}{2} \left\{ (\mu_{mSmax} + \mu_{mSmin}) - (\mu_{mSmax} - \mu_{mSmin}) \cos \frac{2\pi(t-t_1)}{365} \right\}, \quad (8)$$

$$\mu_{mB}(t) = \frac{1}{2} \left\{ (\mu_{mBmax} + \mu_{mBmin}) - (\mu_{mBmax} - \mu_{mBmin}) \cos \frac{2\pi(t-t_1)}{365} \right\}. \quad (9)$$

さらに最大成長率  $\mu_m$  の垂直分布は

$$\mu_m(t, z) = \mu_{mB}(t) + \{\mu_{mS}(t) - \mu_{mB}(t)\} \frac{1}{2} \left( 1 - \frac{z - z_T}{\sqrt{w_T^2 + (z - z_T)^2}} \right). \quad (10)$$

によって表わされる。そして、植物プランクトンの実質的な成長率  $\mu$  は

$$f(I(t, z), N(t, z)) = \min\left\{\frac{I(t, z)}{I(t, z) + H_I}, \frac{N(t, z)}{N(t, z) + H_N}\right\} \quad (11)$$

$$\mu(t, z) = \mu_m(t, z) f(I(t, z), N(t, z)). \quad (12)$$

によって与えられる。関数  $\min$  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、小さい方の値を取る。

水深 20 m における拡散係数  $D_B$  は以下のように時間変化する。

$$D_B(t) = \frac{1}{2} \left\{ (D_{B_{\max}} + D_{B_{\min}}) + (D_{B_{\max}} - D_{B_{\min}}) \cos \frac{2\pi(t-t_1)}{365} \right\}. \quad (13)$$

その結果、拡散係数  $D$  の水深依存性は次のようになる。

$$D(t, z) = D_B(t) + (D_S - D_B(t)) \frac{1}{2} \left[ 1 - \frac{z - z_T}{\sqrt{w_T^2 + (z - z_T)^2}} \right]. \quad (14)$$

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。

続いて藍藻類の垂直速度  $V$  について、

$$\frac{\partial}{\partial t} V(t, z) \propto \frac{\partial}{\partial t} \rho_p(t, z) \propto \mu(t, z). \quad (15)$$

を仮定する。さらに藍藻類の浮力コントロールメカニズムにおける錘の寄与を表すために錘因子  $F$  を導入し、それを実成長率  $\mu$  の積分によって次のように定義する。

$$F(t, z) = \int_0^t \mu(t-\tau, z) e^{-r\tau} d\tau = \int_0^{\infty} \mu_m(t-\tau, z) [f(I(t-\tau, z), N(t-\tau, z))] e^{-r\tau} d\tau. \quad (16)$$

ここで  $r$  は減衰時間の逆数、 $\tau$  は時間を表す積分変数である。すると藍藻類の垂直運動速度を表す次の式に至る。

$$V(t, z) = V_m \times \{F(t, z) - F_0\}. \quad (17)$$

この式において、 $F=F_0$  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、錘因子  $F$  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。

詳しい計算によれば、実際の藍藻類の移動速度  $V$  は  $V_m$  に  $F-F_0$  を乗じることにより、およそ -25 m/day (下降) ~ 12 m/day (上昇) の範囲で変化することが判明する。Reynolds et al. (1987) の研究はミクロキステイ

スの垂直運動速度を -30 m/day から 10 m/day の間と見積もっており、上記の値はこれとよく一致する。

以上のようにして求めた (12) 式の成長率  $\mu$ 、(14) 式の拡散係数  $D$ 、(17) 式の垂直速度  $V$  を (3) 式と (4) 式に代入すれば、垂直上下運動モデルによるシミュレーションが可能になる。本論文のシミュレーションでは水面において zero-flux 境界条件が適用される。しかし、水深 20 m の地点では特に境界条件を設定せず、栄養塩、藍藻類とも自由に通過できるように開放状態にしておく。これは本モデルが水深 20 m 以上の湖を想定しており、その上層部水深 20 m までの範囲を解析の対象としているからである。

## 謝辞

本研究は文部科学省科学研究費補助金基盤研究 (C) (課題番号 20570018) およびグローバル COE プログラム「アジア視点の国際生態リスクマネジメント」の援助を受けて行われた。ここに感謝の意を表す。

## 参考文献

- 神奈川県企業庁水道局 (1987 ~ 2006) 『県営水道の水質』。
- 神奈川県企画部科学技術政策室 (1998 ~ 2000) 『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』, 研究成果報告書。
- Ibelings B.W., Mur L.R., Walsby A.E. (1991) Diurnal changes in buoyancy and vertical distribution in populations of *Microcystis* in two shallow lakes. *J Plankton Res* 13:419-436.
- Long B.M., Jones G.J., Orr P.T. (2001) Cellular microcystin content in N-limited *Microcystis aeruginosa* can be predicted from growth rate. *Appl Environ Microbiol* 67:278-283.
- Reynolds C.S., Rogers D.A. (1976) Seasonal variations in the vertical distribution and buoyancy of *Microcystis aeruginosa* Kütz. Emend. Elenkin in Rostherne Mere, England. *Hydrobiologia* 48:17-23.
- Reynolds C.S., Oliver R.L., Walsby AE (1987) Cyanobacterial dominance: the role of buoyancy regulation in dynamic lake environments. *NZ J Mar Freshwater Res* 21:379-390.
- Scheffer M., Carpenter S.R., Foley J.A., Folke C., Walker B. (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591-596.
- Serizawa H., Amemiya T., Itoh K. (2008a) Patchiness in a minimal nutrient-phytoplankton model. *J Biosci* 33:391-403.
- Serizawa H., Amemiya T., Rossberg A.G., Itoh K. (2008b) Computer simulations of seasonal outbreak and diurnal vertical migration of cyanobacteria. *Limnology* 9:185-194.

Takamura N., Yasuno M. (1984) Diurnal changes in the vertical distribution of phytoplankton in hypertrophic Lake

Kasumigaura, Japan. *Hydrobiologia* 112:53-60.

Walsby A.E. (1994) Gas vesicles. *Microbiol Rev* 58:94-144.