数理解析研究所講究録
第 1994 巻 2016 年 146-150

A reaction-diffusion system and its shadow system describing harmful algal blooms*

明治大学先端数理科学インスティテュート
近藤 信太郎 (Shintaro KONDO)†

1 有害藻類開花の発生

有害藻類開花（Harmful algal blooms, 以下 HAB）とは、池や海などの水面に毒をもった植物プランクトンが異常に増殖する現象である。有害藻類は水中で毒を出し、HAB は世界中で見られる主要な環境問題である。HAB に関しては次の様な観測事実が知られている。

(A) 毒をもった植物プランクトンは、毒をもたない植物プランクトンと比べて弱い競争関係にあり、2 種の関係のみから考えると前者が増殖する現象を説明できない。しかし、それら 2 種を捕食する捕食者が存在すると、毒をもった植物プランクトンが生き残る現象が起こることが知られている。捕食者の存在が、毒をもつプランクトンの生存を助けることはパラドックスであり、Predator-mediated coexistence と呼ばれている。

(B) さらに、HAB が発生したとき、空間的に強い不均一性をもつパターン形成を示すことがあり、それは plankton patchiness と呼ばれている。

(B) に関して補足しておくと、池の様に水の流れがないところで HAB のパターン形成が見られるという点である。そのため、HAB のパターン形成は自発的に発生していると考えられる。これらの事実に対しては、次の様な疑問が生じる。

* 本研究は、三村昌泰特任教授（明治大学大学院先端数理科学研究科）との共同研究によるものである。本文は、講演内容を基に発表者が作成したものである。

† e-mail: kondo_s@2005.jukuin.keio.ac.jp

- (A) の背景にどの様なメカニズムがあるのか？
- (B) が発生する理由は何なのか？

(A) は直観的には理解しがたい現象であり、プランクトンの特性を何らかの形で取り込んだ数理モデルを用いて解析する必要がある。また、水中には膨大な数のプランクトンが生息しているので、プランクトンひとつひとつを考えるのではなく、プランクトンの個体群密度に対するマクロモデルを考えることはひとつの有効なアプローチである。そのためには、プランクトンの集団自身の特性を取り込んだマクロモデルが必要になる。

最近、Scotti, Mimura and Wakano[3] は、3 変数反応拡散方程式（以下、HABmodel）を用いると、Predator-mediated coexistence のメカニズムと空間不均一な HAB の発生が説明できることを数値計算を用いて示した。彼らの論文の新しいところは、HABmodel のモデリングにあるため、まずはその方程式を紹介することにする。

$$
\begin{cases}
\dfrac{\partial u}{\partial t} = r_1 u \left(1 - \dfrac{u + av}{K_1} - w\right) + d_1 \Delta u, \\[2ex]
\dfrac{\partial v}{\partial t} = r_2 v \left(1 - \dfrac{v + bu}{K_2} - d(\mu) w\right) + d_2 \Delta v, \\[2ex]
\dfrac{\partial w}{\partial t} = w\,(u - \mu v - 1) + d_3 \Delta w,
\end{cases}
\tag{1}
$$

ここで、$u = u(t,x)$, $v = v(t,x)$, $w = w(t,x)$ は無毒な植物プランクトン、有毒な植物プランクトン、動物プランクトンの個体群密度を表す。パラメーター a, b, μ, r_i, K_i $(i = 1,2)$, d_i $(i = 1,2,3)$ は全て正の定数であり、$d(\mu)$ は μ の単調現象関数であり、動物プランクトンの捕食率を表す。μ を toxicity と呼び、有毒なプランクトンの毒性の強さを表す。ここでは簡単のため、$r_1 = r_2 = r$, $K_1 = K_2 = K$, $d_1 = d_2 = d$, $D = d_3/d$ とする。そのため (1) は次の様に書きなおすことができる。

$$
\begin{cases}
\dfrac{\partial u}{\partial t} = ru \left(1 - \dfrac{u + av}{K} - w\right) + \Delta u, \\[2ex]
\dfrac{\partial v}{\partial t} = rv \left(1 - \dfrac{v + bu}{K} - d(\mu) w\right) + \Delta v, \\[2ex]
\dfrac{\partial w}{\partial t} = w\,(u - \mu v - 1) + D \Delta w.
\end{cases}
\tag{2}
$$

生態学的な観点からすると、D はかなり大きいと仮定してよい。なぜならば、ある種の動物プランクトンが泳ぐ速さは mm/s オーダーであり、植物プランクトンの一種であるシ

アノバクテリアは μm/s オーダーであるからである ([3])。

無毒な植物プランクトンと有毒な植物プランクトンが被食者であり、動物プランクトンが捕食者であるが、捕食・被食関係に対して次の様な仮定を設ける。

(H1) 有毒な被食者がいないときには、捕食者と無毒な被食者は共存する $(1 < K)$([1])。

(H2) 無害な被食者がいないときには、捕食者は死滅する $(0 < \mu)$([2])。

(H3) 捕食者がいないときには、無害な被食者は常に競争関係において強者である $(0 < a < 1 < b)$([2])。

動物プランクトンは、無害な植物プランクトンと有害な植物プランクトンの区別ができて、その捕食率は毒性の強さ toxicity に依存すると仮定する。この特性を表すため、捕食率 $d = d(\mu)$ は $\mu \to 0$ のとき $d(\mu) \to 1$ となり、$\mu \to +\infty$ のとき $d(\mu) \to 0$ を満たすと仮定する。この性質を満たすものとして次を考える。

$$d_m(\mu, \delta) = \frac{1}{1 + (\mu/\delta)^m}, \quad (m > 0,\ \mu > 0)$$

特に $m \to +\infty$ とすると、スイッチングメカニズムを表すことがわかる。

$$d_\infty(\mu, \delta) = \begin{cases} 1 & \text{if } \mu < \delta, \\ 1/2 & \text{if } \mu = \delta, \\ 0 & \text{if } \mu > \delta. \end{cases}$$

δ が小さければ、捕食者は有毒な植物プランクトンの毒性を敏感に区別して捕食を避けることを意味する。捕食率に対する仮定は [3] で提案されたものである。今回の研究では、簡単のため $m = 1,\ \delta = 1$ とした次の式を用いる。

$$d(\mu) = \frac{1}{1 + \mu}$$

このとき、3種共存が起こるためには、(H1) の代わりに次の条件を課す必要がある。

(H4) $b < K$

もしもこの条件が成り立たないとすると、2種共存の定常解 $(u, v, w) = (1, 0, \frac{K-1}{K})$ は任意の $\mu > 0$ に対して線形安定となり、3種共存の定常解は実現されない。他方、条件 (H4) を課すと、2種共存の定常解 $(u, v, w) = (1, 0, \frac{K-1}{K})$ は $\mu < \mu_c = \frac{b-1}{K-b}$ で線形安定、$\mu > \mu_c$ で線形不安定となり、さらに $\mu > \mu_c$ では3種共存の安定な定常解が存在することがわかる。ただし、ここでの安定性は、(1) で $d_1 = d_2 = d_3 = 0$ とした常微分方程式の線形安定性の意味である。詳しくは論文 [3]、[5] を参照して下さい。

2 HABmodel に対する研究成果

前のセクションで、(2) は 3 種共存の定常解を持つということを紹介した。このことは、有害藻類開花のモデル方程式としての妥当性を意味するが、現実の有害藻類開花に見られるパターン形成までも再現しているかどうかも調べる必要がある。そのためには、安定な空間不均一な定常解の存在を、数値的または数学的に示せばよい。[3] では、ノイマン境界条件の下、安定な空間不均一な定常解の存在を数値計算を利用して示している。注意すべき点は、(1) で $d_1 = d_2 = d_3 = 0$ とした常微分方程式の線形安定性を調べた限りでは、3 種共存の定常解は安定であったという点である。しかし、拡散がある (2) では 3 種共存の定常解が、あるパラメーター領域で不安定化することが明らかになっている。ラフに言うと、拡散係数 D が大きいときにその様な不安定化が起こる。その様な条件は、動物プランクトンの泳ぐ速さが植物プランクトンに比べて早いという事実によって正当化される。ただし、3 種共存の定常解の不安定化の条件は、正確には D だけでなく μ にも依存するので、詳細は [3] を参照してほしい。

以上で、HABmodel は有害藻類開花に見られるパターン形成を再現していることが明らかになっているが、数学解析からアプローチした研究成果もある。Ikeda, Mimura and Scotti[4] では、領域のサイズが小さい状況を考え、HABmodel のシャドーシステムに対して空間一次元で境界にノイマン条件を課したとき、安定な空間不均一な定常解が存在することを数学的に証明している。D（捕食者の拡散係数÷被食者の拡散係数）を形式的に∞にとることで、HABmodel を簡約化したものがシャドーシステムである。また、[4] では、AUTO を用いて μ をパラメーターとした平衡解の大域分岐構造を数値的に調べ、D を大きくとったときには、シャドーシステムと HABmodel の平衡解の大域分岐構造が近いことも示している。

講演者は、HABmodel とシャドーシステムの関係について数学の研究を行い、以下の成果を得た。空間次元が 1 、2 、3 のとき、任意に固定した時刻 T に対して、捕食者の拡散係数÷被食者の拡散係数を無限大にとる極限操作を行うと、時刻 (0, T) において HABmodel の解がシャドーシステムの解に L ∞の意味で収束することを証明した。証明で主に用いた計算手法はエネルギー法であり、それによって解に対するアプリオリ評価を得てそれを証明に用いた。反応拡散方程式とシャドーシステムの関係について研究することは重要であるが、今回の成果では、時刻無限大まで含めた解の収束性を示すことができなかったため、その点は不十分であると考えている。[5] で詳細を知ることが出来る

ため、ここでは数学の手法に関して解説を加えることをしない。また、今回は、捕食率を $d(\mu)=\frac{1}{1+\mu}$ と仮定していたが、捕食の仕方について実際はどうなっているのかをより深く考えることは、今後の研究の発展にとって必要なことだと考えている。

References

[1] G. E. Hutchinson, The Paradox of the Plankton, Am. Nat., 95 (1961), 137-145.

[2] W. Lampert, Inhibitory and toxic effects of blue-green algae on Daphnia, Int. Revue ges. Hydrobiol. 66 (1981), 285-298.

[3] T. Scotti, M. Mimura and Y. Wakano, Avoiding toxic prey may promote harmful algal blooms, Ecological Complexity, 21 (2015), 157-165.

[4] H. Ikeda, M. Mimura and T. Scotti, Shadow system approach to a plankton model generation harmful algal bloom, manuscript.

[5] S. Kondo and M. Mimura, A reaction-diffusion system and its shadow system describing harmful algal blooms, Tamkang Journal of Math., 47 (2016), 71-92.