

氏 名	よし やま こう へい 吉 山 浩 平
学位(専攻分野)	博 士 (理 学)
学 位 記 番 号	理 博 第 2527 号
学位授与の日付	平成 14 年 3 月 25 日
学位授与の要件	学 位 規 則 第 4 条 第 1 項 該 当
研究科・専攻	理 学 研 究 科 生 物 科 学 専 攻
学位論文題目	Theoretical studies on vertical pattern formation of phytoplankton and algal blooms : light-nutrient balance mechanisms. (植物プランクトンの鉛直分布パターン形成と大発生に関する理論的研究— 光・栄養塩バランスメカニズム)
論文調査委員	(主 査) 教 授 永 田 俊 教 授 高 林 純 示 助 教 授 村 上 哲 明

論 文 内 容 の 要 旨

本申請論文では、数理モデルを用い、水域生態系における植物プランクトンの季節的・鉛直的分布パターンの生成メカニズムの解析がなされた。その研究の背景として、およそ以下のように述べられている。

水域生態系における植物プランクトンの生物量は、時間的・空間的に大きく変動する。温帯域においては、その季節変動は、春と秋の二回の極大 (*spring/autumn algal blooms*) によって特徴付けられる。春・秋のブルームは、水域生態系における大規模な有機物生産を支えるイベントであり、物質循環、生態系の生産性などの観点から、その重要性は広く認識されている。一方、植物プランクトンの鉛直分布は、深層に極大を持つもの (*deep chlorophyll maximum*)、水温躍層直下に極大を持つもの (*subsurface chlorophyll maximum*)、表層に極大を持つもの (*surface chlorophyll maximum*) など、多様なパターンが観測されている。

本申請論文は4章よりなるが、各章を通して植物プランクトンの増殖は、二つのリソース (光・制限栄養塩) の関数として定式化されている。空間的には、光は鉛直方向に単調に減少し、窒素・リン等の主要な栄養塩は逆に増大する。そのため、鉛直的にそれら二つのリソース、すなわち光と栄養塩のバランスは変化する。一方、季節的には、光強度は夏に最大、冬に最低となるが、逆に、栄養塩濃度は夏に最低、冬に最大となる。故に、季節的にも光と栄養塩のバランスは大きく変化する。本申請論文では、この光・栄養塩バランスの季節的、空間的な変化を鍵概念として用いることにより、植物プランクトンの季節変動や鉛直分布パターンの形成といった時空間的な変化が統一的に理解できることが示されている。

前半の二つの章では、季節的な光・栄養塩バランスの変動と、植物プランクトンの変動に注目している。第一章では、数理モデルの解析から、春と秋に光・栄養塩バランスが実現されたときに大発生が起り、そのバランスが崩壊すると共に終焉することが示された。また、春と秋のブルーム発生パターンの違いについて考察が加えられている。第二章では、夏から秋にかけての表面水冷却と風応力の強化に伴う水温躍層の沈降が、光・栄養塩の供給バランスを変化させるという現象に注目することにより、秋ブルームの発生強度と水温躍層沈降速度の間の関係が解析されている。その結果、ブルーム強度を最大化する「最適沈降速度」が存在するという概念が提唱された。

後半の二つの章では、鉛直的な光・栄養塩バランスのパターンと、植物プランクトンの分布パターンに注目した解析がなされている。第三章では、底層における栄養塩の増加に伴う植物プランクトンの鉛直分布パターンの変化が調べられた。数理モデルの解析の結果、栄養塩の濃度がある値を超えると、水表面に極大が現れ、水表面における植物プランクトンの密度が急激に増加することが示された。この栄養塩濃度は、光・栄養塩のバランスに依存して決まり、光強度が弱いほど、低いレベルの栄養塩濃度で表層での密度増加が見られた。この結果は、赤潮・アオコなどの水表面での植物プランクトンの異常増殖現象に対応すると考えられる。第四章では、水温躍層より浅い層と、それよりも深い層で、物理特性が異なると仮定し、その2層を結合させた数理モデルを用いた解析を行った。その結果、植物プランクトンの鉛直分布に、双安定な定常解—*surface maximum* と *subsurface maximum*—が存在することが明らかになった。また、カタストロフが生じることが示さ

れた。この結果は、光・栄養塩のバランスの鉛直的な偏りが、植物プランクトンの増殖により増幅すること、すなわち、表面付近と水温躍層付近の2層における正のフィードバック効果から生み出されたものと考察されている。

本論文で提唱した光・栄養塩バランスの概念は、植物プランクトンの時空間変動パターンの統一的理解を助けるものであると結論付けられている。

論文審査の結果の要旨

植物プランクトンは水界中の物理化学環境に応答してダイナミックな時空間変動を示す。一次生産者の分布の局在化は、水域生態系の構造や機能に大きな影響を及ぼすために、その現象をモデル化する試みは多くなされてきた。しかし、鉛直分布の遷移や季節的な大発生パターンの形成メカニズムに関しては不明の点が多く残されている。本申請研究では、植物プランクトンの増殖にとって不可欠な資源である光と栄養塩が空間的に異なった方向から与えられること、つまり、光と栄養塩の供給バランスが時空間的に大きく変化することに着目した数理モデルを新たに構築し、それを用いて、植物プランクトン生物量の時空間的な変化の機構の解析を行った。すなわち、栄養塩は水界の底から表面方向に乱流拡散によって流れ、光は表面から底方向に、水や水中微粒子による散乱によって減衰しながら進行する。このため、表層の植物プランクトンは光を遮ることにより、底層の植物プランクトンの増殖を阻害し、逆に、底層の植物プランクトンは栄養塩を消費することにより、表層の植物プランクトンの増殖を阻害することになる。これらの競争的バランスのもとで、各深度における植物プランクトンの生物量が決まると解釈することができる。申請者の研究では、水界の底部の栄養塩濃度、風の強さによる鉛直方向の拡散の強さ、湖の透明度、光の強さなど、植物プランクトンの環境パラメータの変化により、上で述べた生物量の鉛直分布パターンが変化することを数値解析によって示している。本申請論文では以下の4つの現象についての解析結果が得られた。

1. 春と秋の植物プランクトンの大発生（ブルーム）における、プランクトン量の時間変化パターンの違いを、数理モデルによって説明した。結論としては、春と秋とでは、ブルーム発生の初期段階の栄養塩濃度の違いと、鉛直混合の度合いや光強度の時間的な変化の方向が正反対であることによって、プランクトン量の時間変化パターンの違いが引き起こされていることが示された。

2. 秋のブルームにおいて、温度躍層の深くなる速度がブルームの規模に影響を及ぼし、その速度が小さかったり大きすぎたりするとブルームが小さいこと、つまり、ブルームの規模を最大にするような温度躍層の降下速度が存在することを始めて示した。このことにより、夏から秋にかけての風応力や冷却速度の変化が、秋のブルームの規模に影響を与えることが示唆された。

3. 底部の栄養塩濃度の上昇により、あるレベルのところで、表層部のプランクトン濃度が急激に増加することを示した。水柱全体でのプランクトン量は緩やかな変化をする中で、このような現象が起こるのは、上で述べた上層部と下層部の植物プランクトンの競争関係が、底部の栄養塩濃度の増加によって変化し、上層部が急激に優位となるためと解釈される。

このように、2つの制限要素のバランスが崩れることによって、環境のわずかな変化によって表層のブルームが起きる可能性を示唆した。

4. 温度躍層の存在する環境のもとでは、温度躍層よりも深いところで植物プランクトンの濃度が最大となる分布パターンと、表層部で最大になるパターンの2種類の安定分布が存在し、栄養塩濃度や、温度躍層の深さのわずかな変化が、この2つの分布パターンの不連続な変化を引き起こすことを、数理モデルで示した。このカタストロフの現象は、履歴効果と呼ばれるものを伴っている。それは、環境パラメータが変化し、ある分布パターンから他のものに遷移した場合、パラメータをもとの値に戻してもパターンの遷移は起こらず、さらに大きなパラメータ変化がなければ、もとの分布パターンには戻らないというものである。数理モデルの分野では、特に生態学を対象としたものでは、空間パターンのカタストロフを引き起こすものはまだ提案されておらず、このモデルは先駆的なものである。今後このモデルを起点として、水系のプランクトン異常発生の機構をこのカタストロフの観点から理解することが広く認められていくものと思われる。

以上のように、本申請研究は、植物プランクトンの鉛直空間分布およびその時間発展を数理モデルで記述し、その振る舞いから、植物プランクトンの時空間的な変動パターンを統一的に説明することに成功した。植物プランクトンは水域の一次生産者として、生態系物質循環や水産資源変動にも大きな影響を及ぼす。従って、申請者の研究により得られた知見は、広範

な生態系現象の基礎にある，原理的な機構の理解の深化に大きく貢献したものと判断された。よって，本申請論文は博士（理学）の学位論文として価値あるものと認める。

なお，主論文および参考論文に報告されている研究業績を中心とし，これに関連した研究分野について口頭試問を行った結果，合格と認めた。