

Mathematical Model on Regime Shift between Two Dominant States of Phytoplankton in the Lake

Lake Biwa Environmental Research Institute

これまでの数理モデルを用いた研究により、二種類の生物が二つの資源を介した競争関係にある場合、一つの資源を介して競争している場合よりも生態系が双安定になりやすいことが示されている[10,11]。一つの資源を介して競争している場合には、片方の状態に正のフィードバックが存在し安定であったとしても、もう一方の状態には負のフィードバックが存在し不安定になることが多い。ところが二つの資源を介して競争している場合に、二つの種で資源利用の形態が異なっていると、それぞれの種が優占する二つの状態のどちらにも正のフィードバックが存在しやすくなる。このことから二つの資源を介して競争している場合には、生態系が双安定になりやすく、

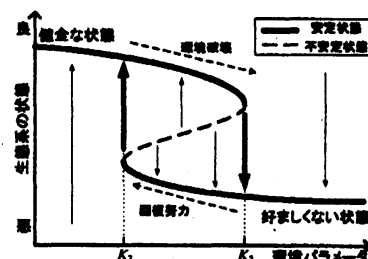


図 1. レジームシフトの模式図 曲線は生態系の定常状態が環境パラメータの値に対して変化する様子を表している。実線は安定、破線は不安定な状態を表す。環境パラメータが増加すると生態系の状態は徐々に悪化し、 K_1 を超えると急激な状態変化が起こる。変化した状態を元に戻すには環境パラメータを K_1 まで戻すだけでは不十分で、 K_2 まで戻さないとはいけない。そのため一度レジームシフトが起こった生態系を元に戻すには多大な努力を要することが予想される。

レジームシフトの発生する可能性が増加することになる。

Yoshiyama and Nakajima[10,11]では水温躍層が生じ鉛直方向に構造を持った湖沼において、湖底から供給される栄養塩と水面から供給される光の二つの資源を利用する藻類が、定常状態においてどのような密度で分布するのか解析している。二つの資源の供給される方向が異なるために、藻類は水深により利用しやすい資源が異なる。水面付近の藻類が増加すると水温躍層付近の藻類が受ける光の量が減少するので、水温躍層付近の藻類密度は減少する。すると水面付近の藻類は湖底から供給される栄養塩をより多く利用できるようなになるので、さらに密度を増やすことができる。そのため藻類密度が水面付近で最大になる状態には正のフィードバックが存在する。一方、水温躍層付近の藻類が増加すれば水面付近の藻類が利用できる栄養塩の量が減少し、水面付近の藻類密度は減少する。すると水温躍層付近の藻類はよりたくさんの光を利用できるようになるので、さらに密度を増やす。そのため藻類密度が水温躍層付近で最大になる状態にも正のフィードバックが存在し、双安定になる。そしてこれら二つの安定状態間でレジームシフトが発生することが示されている。

我々は二種藻類競争系に環境パラメータの季節変動を考慮することで、さらに複数の安定状態が現れやすくなるのではないかと考えた。環境パラメータの季節変動を考慮すれば、競争関係の有利さが季節的に入れ替わるために優占種の交代が起こりやすくなる。すると片方の種だけが存在している状態や二種が共存しているがどちらか一方の種がより多く存在している状態、二種がほぼ同数存在し共存している状態など様々な状態が現れ、それらのいくつかが安定である可能性がある。我々は深い湖沼における二種藻類競争系の数理モデルを構築し、環境パラメータが季節変動する場合には、平均値で時間的に一定な場合と比べ、複数の安定状態が存在しやすくなるのかどうか調べた。環境パラメータが季節変動する場合の方が多くの安定状態が存在しやすくなるのなら、環境パラメータの季節変動は生態系レジームシフトの発生する可能性を高める効果があるといえる。

2. Model

湖沼の物質循環をモデル化したものを図2に示す。我々は湖沼を水面から水温躍層までの表層と、水温躍層から湖底までの深層の二層に分割した。水深を $z[m]$ とし、水面、水温躍層、湖底の水深をそれぞれ、0、 z_T 、 z_B とした。ただし、どちらの層もその内部では水の対流や拡散の影響で十分に混ざり合っており、層内の状態は均一になっていると仮定している。

我々は藍藻と珪藻の二種に注目した。それぞれの藻類は

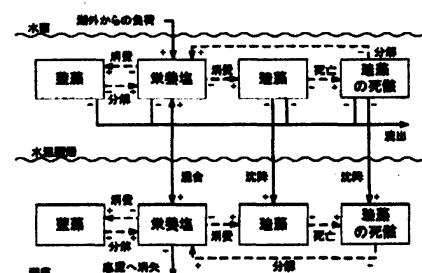


図2 モデルの概要図 湖沼を二層に分割し、藍藻と珪藻の二種競争系を考える。藍藻は高栄養、高水温のときに、珪藻は高光量、低水温のときに増殖率が高くなる。藍藻は浮力により表層から深層へ沈むことは無いが、珪藻は浮力を持たないために沈降してしまう。各藻類は死亡すると分解され栄養塩に同帰するが、藍藻に比べ珪藻は分解に時間を要するので死骸状態も考慮している。

栄養と光の要求量、そして増殖に最適な水温などの特徴が異なる。藍藻は富栄養化し透明度の低い湖沼で夏から秋にかけてよく現れる。そのため増殖には多くの栄養塩と高い水温を要するが、光の要求量はそれほど大きくない。一方珪藻は貧栄養で透明度の高い湖沼の春や秋に多く見られる藻類である。そのため珪藻は増殖に多くの光と低い水温を要するが、栄養塩の要求量は小さい。

状態変数は藍藻密度 C 、珪藻密度 B 、珪藻の死骸密度 R 、そして水中に溶けた(制限) 栄養塩濃度 N の四種類である(単位はすべて mgP/m^3)。それぞれの状態変数は表層と深層で別々の値を持つ。そこで表層の状態変数をそれぞれ C_s 、 B_s 、 R_s 、 N_s 、深層の状態変数をそれぞれ C_D 、 B_D 、 R_D 、 N_D と表した。

藻類は死亡するとバクテリアによって分解され、再び栄養塩として水中に溶け込む。このとき藍藻と珪藻では分解される速度に違いがある。藍藻は比較的速く分解されるが、珪藻は珪酸質被殻という硬い殻に覆われているため分解に時間がかかる。我々のモデルでは藍藻は死亡するとすぐに栄養塩へ分解されるが、珪藻は死亡するとその死骸の状態をってから栄養塩へ分解されるとした。

各層に存在する各藻類の増殖率は次式で表した。

$$g_{ij} = g_{0i} g_{ij}^{(1)}(T) g_{ij}^{(2)}(L, N_j) \quad (1)$$

ただし、

$$g_{ij}^{(1)}(T) = \exp \left\{ \frac{-(T_j - T_{bi})^2}{2\sigma_i^2} \right\} \quad (2)$$

$$g_{ij}^{(2)}(L, N_j) = \frac{1}{z_{j\text{bottom}} - z_{j\text{top}}} \int_{z_{j\text{top}}}^{z_{j\text{bottom}}} \min \left(\frac{L(z)}{L(z) + L_{Hi}}, \frac{N_j}{N_j + N_{Hi}} \right) dz \quad (3)$$

である。式(1)の $g_{ij} [\text{day}^{-1}]$ は層 j に存在する種 i の増殖率を表しており、種 i は最大増殖率 $g_{0i} [\text{day}^{-1}]$ を持つ。式(2)の $g_{ij}^{(1)}(T)$ は層 j に存在する種 i の水温依存性を表しており、 $T_j [^\circ\text{C}]$ は層 j の水温、 $T_{bi} [^\circ\text{C}]$ は種 i の増殖に最適な水温、 $\sigma_i [^\circ\text{C}]$ は種 i の適応水温範囲をあらわす。式(3)の $g_{ij}^{(2)}(L, N_j)$ は層 j の光量と栄養塩が種 i の増殖率に与える影響を表している。我々は増殖率がリービッヒの最小律に従うと仮定した。そのため式(3)では水深 z での光量と栄養塩に対するMonodの式のうち、値の小さな一方だけを選択し、層全体で平均化した値を用いている。ここで $z_{j\text{top}} [\text{m}]$ は層 j の最上部の水深、 $z_{j\text{bottom}} [\text{m}]$ は層 j の最深部の水深、 $N_j [\text{mgP}/\text{m}^3]$ は層 j の栄養塩濃度、 $L(z) [\text{W}/\text{m}^2]$ は水深 z での光量、 $N_{Hi} [\text{mgP}/\text{m}^3]$ は種 i の半飽和栄養塩濃度定数、 $L_{Hi} [\text{W}/\text{m}^2]$ は種 i の半飽和光量定数を表している。

水中の光量 $L(z)$ はランベルト・ベールの法則を用いて

$$L(z) = L_0 \exp \left\{ - \int_0^z (w + p_C C + p_B B + p_R R) dz \right\} \quad (4)$$

と表した。 $L_0 [\text{W}/\text{m}^2]$ は水面での光量、 $w [\text{m}^{-1}]$ 、 $p_C [\text{m}^2/\text{mgP}]$ 、 $p_B [\text{m}^2/\text{mgP}]$ 、 $p_R [\text{m}^2/\text{mgP}]$ はそれぞれ水、藍藻、珪藻、珪藻の死骸の光吸収係数である。

表層の常微分方程式は

$$\frac{dC_s}{dt} = (g_{cs} - d_c)C_s - \frac{V}{Az_T} C_s \quad (5)$$

$$\frac{dB_s}{dt} = (g_{Bs} - d_B)B_s - \frac{v}{z_T} B_s - \frac{V}{Az_T} B_s \quad (6)$$

$$\frac{dR_s}{dt} = d_B B_s - e_s R_s - \frac{v}{z_T} R_s - \frac{V}{Az_T} R_s \quad (7)$$

$$\frac{dN_s}{dt} = \frac{k}{z_T} (N_D - N_s) + d_c C_s + e_s R_s - g_{cs} C_s - g_{Bs} B_s - \frac{V}{Az_T} N_s + N_i \quad (8)$$

となる。ここで d_i [day⁻¹] は種 i の死亡率、 e_s [day⁻¹] は表層で珪藻の死骸が分解される速度、 N_i [mgP/m³/day] は湖沼への栄養塩負荷量、 A [m²] は湖沼の面積、 v [m/day] は重力による珪藻の沈降速度、 k [m/day] は栄養塩の混合率、 V [m³/day] は湖水の流入出水量である。

深層の常微分方程式は

$$\frac{dC_D}{dt} = (g_{CD} - d_c)C_D \quad (9)$$

$$\frac{dB_D}{dt} = (g_{BD} - d_B)B_D + \frac{v}{z_B - z_T} B_s \quad (10)$$

$$\frac{dR_D}{dt} = d_B B_D - e_D R_D + \frac{v}{z_B - z_T} R_s \quad (11)$$

$$\frac{dN_D}{dt} = \frac{k}{z_B - z_T} (N_s - N_D) + d_c C_D + e_D R_D - g_{CD} C_D - g_{BD} B_D - \theta N_D \quad (12)$$

となる。ここで e_D [day⁻¹] は深層で珪藻の死骸が分解される速度、 θ [day⁻¹] は単位時間あたりに栄養塩が堆積し、消失している割合である。

季節変動により変化する環境パラメータは水面光量と各層の水温である。水面光量 L_0 [W/m²] は

$$L_0 = \frac{L_{\max} - L_{\min}}{2} \cos\left(2\pi \frac{t - t_{\text{peak}}}{360}\right) + \frac{L_{\max} + L_{\min}}{2} \quad (13)$$

とした。ここで $L_{\max}$ [W/m²] と $L_{\min}$ [W/m²] はそれぞれ光量の最大値と最小値を表し、 t_{peak} [day] は光量が最大になる時刻を表し、一年は360日としている。表層と深層の水温 T_s [°C]、 T_D [°C] は

$$T_s = \frac{T_{s\max} - T_{s\min}}{2} \cos\left(2\pi \frac{t - t'_{\text{peak}}}{360}\right) + \frac{T_{s\max} + T_{s\min}}{2} \quad (14)$$

$$T_D = \frac{T_{D\max} - T_{D\min}}{2} \cos\left(2\pi \frac{t - t'_{\text{peak}}}{360}\right) + \frac{T_{D\max} + T_{D\min}}{2} \quad (15)$$

とした。 $T_{j\max}$ [°C]、 $T_{j\min}$ [°C] はそれぞれ層 j の最大と最小の水温を表し、 t'_{peak} [day] は水温が最大に

なる時刻を表している。

3. Results

我々は湖沼への栄養塩負荷量が変化することで、定常振動状態における各藻類密度がどのように変化するのか数値計算により求めた。栄養塩負荷量の変化に対する定常振動状態の季節変動を図3に示す。図3に示されるように栄養塩負荷量の少ないときには珪藻が優占するが、栄養塩負荷量が増加するにつれ藍藻が優占することがわかった。これは栄養塩負荷量が少ない場合には藻類のバイオマスが少ないので透明度が高くなり、珪藻に有利な環境になるが、栄養塩負荷量が多ければ透明度が下がり、藍藻に有利な環境になるためである。

栄養塩負荷量の変化に対する定常振動状態における各藻類の一年間の最大密度の変化を図4に示す。図4から栄養塩負荷量の値によっては最大で3つの定常振動状態が同じ環境パラメータで同時に存在することがわかった。それぞれの状態は不安定状態によって接続されていると予想される。このことからこのパラメータ条件下では栄養塩の負荷量に変化すればレジームシフトが発生することがわかる。

次に水温と水面光量を一年間の平均値で一定にし、その他のパラメータの値は図4が得られたものと同じとして数値計算を行った。このとき栄養塩負荷量を変化させても、複数の安定状態が存在することではなく、常に珪藻が優占する状態であった(図5参照)。この結果から環境パラメータの値が季節変動することにより藻類間の競争関係の有利さが入れ替わり、一つの湖沼を二種類の藻類が時間的に棲み分けることで共存できていると考えられる。さらに季節変動がなければ安定状態が複数存在しにくくなるので、レジームシフトは起こりにくくなると考え

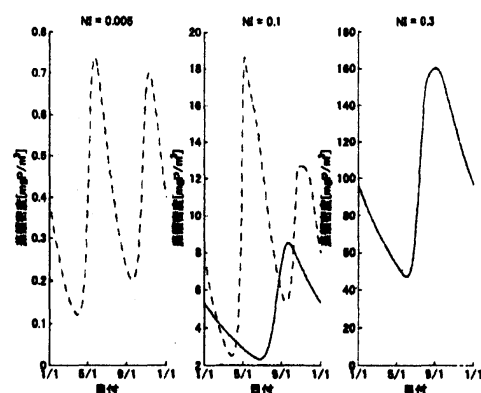


図3. 藻類密度の季節変動 実線が藍藻、破線が珪藻を示す。栄養塩負荷量 M の値により定常状態で存在する藻類の種類と密度が変化する。

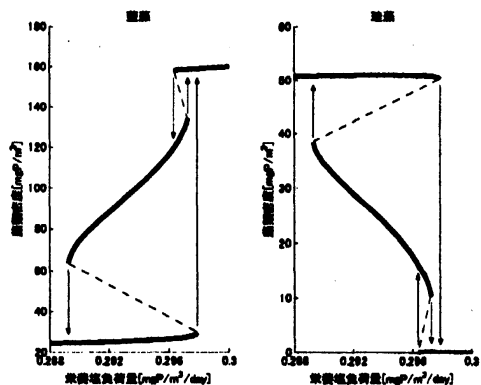


図4. 環境パラメータが季節変動する場合の栄養塩負荷量に対する藻類年間最大密度の変化 実線は定常振動状態における藻類の年間最大密度を表し、点線は存在が予想される不安定振動の位置を示す。栄養塩負荷量の値に対し藻類の年間最大密度は不連続に変化し、同じ栄養塩負荷量の値で最大3つの定常振動状態が同時に存在する。栄養塩負荷量の変化によって矢印の方向へ向かうレジームシフトが起こる。

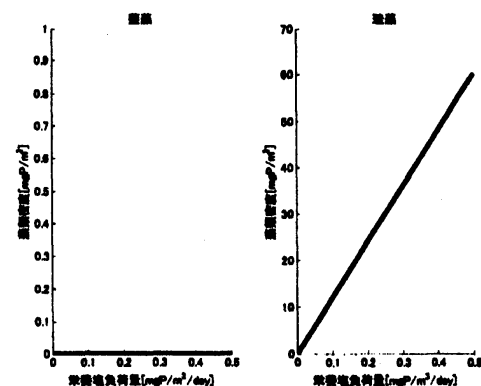


図5. 環境パラメータが季節変動しない場合の栄養塩負荷量に対する藻類年間最大密度の変化 栄養塩負荷量の値によらず定常振動状態は一つしか存在せず、常に珪藻が優占する。

られる。

4. Summary

本研究では鉛直方向に構造を持った水界において、二種藻類（藍藻と珪藻）が競争している生態系の数理モデルを構築し、環境パラメータの季節変動を考慮することで、生態系レジームシフトの発生する可能性がどのように変化するのかを調べた。その結果、環境パラメータが平均値で一定の場合には発生しなかった生態系レジームシフトが、環境パラメータが季節変動する場合には発生することが確かめられた。このことから環境パラメータの季節変動は、生態系レジームシフトを発生させる可能性を高める効果があることがわかった。

5. References

- [1] Scheffer M., S.R. Carpenter, J.A. Foley, C. Folke and B.H. Walker (2001): Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413: 591-596.
- [2] Gunderson L.H. and L. Pritchard Jr. (Eds.) (2002): *Resilience and the Behavior of Large Scale Ecosystems*. Island Press, Washington, DC.
- [3] 谷内 茂雄・中島 久男・東 正彦 (2002): 湖沼生態系の状態モデル. 流域管理のための総合研究マニュアル (谷内茂雄ほか編集) : 245-249.
- [4] Scheffer M. and S.R. Carpenter (2003): Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 648-656.
- [5] Carpenter S.R. (2003): *Regime Shifts in Lake Ecosystems: Pattern and Variation*. Volume 15 in the Excellence in Ecology Series. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany.
- [6] Folke C. et al. (2004): Regime shifts, resilience and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 557-581.
- [7] Genkai-Kato M. and S.R. Carpenter (2005): Eutrophication due to phosphorus recycling in relation to lake morphometry, temperature, and macrophytes. *Ecology*, 86: 210-219.
- [8] 加藤 元海 (2005): 生態系における突発的で不連続な系状態の変化 - 湖沼を例に - . *日本生態学会誌*, 55: 199-206.
- [9] 中島 久男・高村 典子 (2007): 数理モデルによる達古武沼生態系のレジームシフトの解析. *陸水学雑誌*, 68: 187-194.
- [10] Yoshiyama K. and H. Nakajima (2002): Catastrophic transition in vertical distributions of phytoplankton: alternative equilibria in a water column. *Journal of theoretical Biology*, 216: 397-408.
- [11] Yoshiyama K. and H. Nakajima (2006): Catastrophic shifts in vertical distributions of phytoplankton: The existence of a bifurcation set. *Journal of Mathematical Biology*, 52: 235-276.