

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 14 日現在

機関番号：24201

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2013～2015

課題番号：25840155

研究課題名(和文)藻類の鉛直分布構造と多様性の創出：光と栄養塩を巡る空間競争

研究課題名(英文) Emergence of vertical distribution and diversity of algae: competition for light and nutrients along one dimensional space

研究代表者

吉山 浩平 (Yoshiyama, Kohei)

滋賀県立大学・環境科学部・助教

研究者番号：90402750

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 1,000,000円

研究成果の概要(和文)：藻類の増殖に必須の資源である光と栄養塩は、それぞれ上方と下方より供給され遮光と消費を通して逆方向の鉛直勾配を示す。本研究を通して二つの主要な理論的成果を得た。(1)鉛直一次元空間上における光-栄養塩競争を通して、植物プランクトンの多様化が生じる。(2)光のみを資源として成長する底生藻類群集において、光利用特性が異なる多数種が自己組織化により層構造にわかれ共存する。また、湖における光、栄養塩、乱流混合強度と植物プランクトン種の鉛直分布データを解析し、出現種の分布パターンおよび群集構造を明らかにした。

研究成果の概要(英文)：Light and nutrients are the essential resources for algal growth. The unidirectional supply of light, combined with self-shading and nutrient consumption, creates opposing vertical gradients of the two essential resources. I investigated vertical pattern formation of phytoplankton and an algal mat. The theoretical results include diversification of phytoplankton light-nutrient competitive traits through light-nutrient competition, and vertical segregation of species through self-organization of an algal mat via light competition. I also investigated the vertical distribution and community composition of phytoplankton species in Michigan lakes through the analysis of data on vertical distributions of phytoplankton species, light, nutrients, and turbulence.

研究分野：理論生態学

キーワード：植物プランクトン 底生藻類 数理モデル 鉛直構造 群集構造 進化適応動態

1. 研究開始当初の背景

1990年以降、植物の多種共存に関して鉛直方向の空間異質性の重要性が、陸上・水域生態系双方で指摘されてきた。水域生態系において、光は表層から深層にかけて減少し、栄養塩は反対に増加するという逆方向の鉛直勾配を示し、二つの必須資源の比が異なる鉛直空間ニッチが形成される。それでは、この鉛直空間ニッチ上で、植物プランクトン多種が安定的に棲み分け共存し得るだろうか？この問いは、消費者と資源の間の空間を介した相互作用、および乱流による鉛直混合と相まって、これまで理論生態学者に興味深くかつ困難な課題を提示してきた。

近年、理論・観測の両面から、植物プランクトンの鉛直分布に関する様々な新しい知見が得られている。理論面では

(1) 植物プランクトンによる光と栄養塩を巡る競争におけるゲーム理論の導入

(2) 植物プランクトン鉛直分布パターンにおけるカタストロフの発見

(3) 植物プランクトン深水層極大の周期的・カオス的振動の発見

(4) 植物プランクトン種共存条件の定式化があげられる。一方、これら理論の発展に対し、鉛直空間を模した実験系を構築し理論予測を検証する取り組みも近年活発になってきている。観測の面からは、外洋において藍藻プロクロコッカス4亜種の鉛直的棲み分けによる共存が報告されるなど、鉛直空間上における多種の共存や種分化を示唆するような結果が得られている。このように植物プランクトン鉛直分布に関する研究は近年発展を見せており、多様性の創出や新たな種分化機構に関するさらなる重要な発見をもたらす可能性がある。

河床や湖底における底生藻類マット内においても、光は上方より供給され栄養塩類は深部から拡散により供給される。これに伴い、鉛直資源勾配が数 mm スケールで形成され、藻類マット内では藻類群集が層構造をなす。藻類マットのパターン形成は、植物プランクトンの鉛直分布パターン形成と類似しているかと思われるが、実は明確に異なる。藻類マット群集構造に関する理論を構築し、そのパターン形成機構を明らかにすることは、大きな意味を持つと考えられる。

2. 研究の目的

本研究では、植物プランクトン群集に関する理論とデータ解析、底生藻類マット群集理論を扱う。具体的には、

(1) 鉛直空間における植物プランクトンの進化適応動態モデルの解析を行い、鉛直空間上における新たな種分化機構を提示する。

(2) 上下境界が内部のプロセスと連動して変化する「移動境界問題」として藻類マット形成の数値モデルを構築・解析し、藻類マットのパターン形成と多種共存の機構を明ら

かにする。

(3) ミシガン湖沼群、および琵琶湖における観測データを用い、群集の多様性を支配する環境要因を統計的に検出し、多様性と乱流混合に関する理論予測を検証する。

3. 研究の方法

(1) 開発した高速数値計算アルゴリズムにより、光と栄養塩獲得に関するトレードオフを考慮した鉛直空間上の植物プランクトン進化適応動態モデルを解析する。進化適応動態理論は1990年代より発展し、現在は空間構造や年齢構造、サイズ構造など、構造をもつ群集に対して理論を適用する試みが盛んに行われている。本研究では鉛直空間構造を持つ植物プランクトン群集にたいして進化適応動態理論を適用し、多様性創出のメカニズムを明らかにする。これまで、構造を持った群集の進化動態を数値計算で扱うには、広大なパラメータ空間上で固有値を計算し、侵入可能性を逐一確認する必要があり、通常アルゴリズムでは膨大な計算時間が必要であった。これに対し、CantrellとCosner(2004)の理論をもとに開発した新しいアルゴリズムを用いた高速な数値計算手法(擬似的に形質を群集動態と並列で変化させ、進化的安定戦略を探索する)により、植物プランクトン進化適応動態モデルの解析を行う。

(2) 光を制限要因として生長する底生藻類マットを記述する新しい数値モデルを数理的・数値的に解析する。移動境界問題に対する数値計算プログラムは新たに開発する。藻類マットは時間と共に厚みが増えるため、境界の位置が固定された通常の偏微分方程式であらわすことはできない。本研究では研究代表者が新たに開発した等密度変形モデルを解析する。数値計算はFront fixing法(Crank 1987)を用いてプログラムを記述する。

(3) ミシガン湖沼群と琵琶湖における植物プランクトン群集データを用いて、植物プランクトン多様性と水温成層構造や乱流強度、栄養塩濃度や光条件などの物理化学環境要因との関連を統計的に解析する。

4. 研究成果

(1) 鉛直空間上の植物プランクトン進化適応動態モデルを解析により、環境パラメータの変化に伴い植物プランクトンの機能的形質の進化的分岐が得られた。例として、環境パラメータとして栄養塩レベルを考慮すると、中程度の栄養塩レベルで種分化が起こり、群集は多様化することが明らかになった(図1, 図2)。

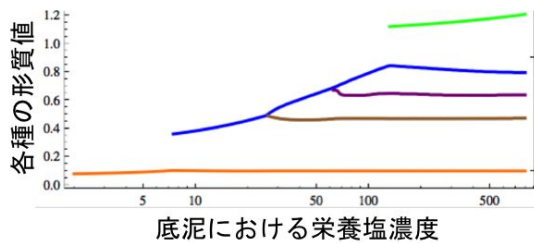


図 1 鉛直空間における植物プランクトンの種分化．縦軸は各種の形質値，横軸は底泥における栄養塩濃度．形質値が小さいほど，栄養塩競争に有利な種，大きいほど，光競争に有利な種を表す．程栄養塩濃度では，栄養塩競争に有利な種が単独で存在する．栄養塩の増加に伴い，形質値の分化が生じ，植物プランクトン群集は多様化する．この例では，高栄養塩下で最大 5 種が進化的に安定な群集として存在しうる．

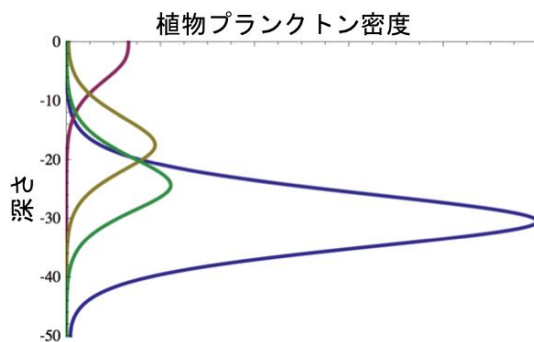


図 2 5 種の植物プランクトン種が進化的に安定な群集として存在した場合の鉛直分布．表層から順に，栄養塩競争に有利な種から，光競争に有利な種が共存する．

(2) 底生藻類マット鉛直パターン形成モデルに関して，藻類種の増殖と死滅，死骸の無機化のバランスにより藻類マットが成長し，動的に維持されていることが示された．種間競争では，光合成効率と最大増殖速度のトレードオフにより，多種の藻類が層をなして共存する藻類マットが形成されることが示された．得られた結果は，実際に見られる藻類マットを定性的に表している．

(3) 植物プランクトンの鉛直分布および共存と，光，栄養塩，乱流混合強度の関係に関する理論を検証する目的で行われたミシガン湖沼群での野外調査に関して，出現種の鉛直分布パターンおよび群集構造と，物理化学環境要因との関係を明らかにした．

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計 4 件)

Dwi Priyo Ariyanto, Kohei Yoshiyama, Zuhud Rozaki, Masateru Senge, and Komariah, The optimization principle

of storage capacity of small-farm reservoir in rainfed agriculture. *Journal of Rainwater Catchment Systems*, 22, 2016, 1-6, 査読有

Dwi Priyo Ariyanto, Komariah, Kohei Yoshiyama, Ken Hiramatsu, Kengo Ito, Takeo Onishi, and Masateru Senge, Small-farm reservoir contribution to annual crop cultivation in rainfed paddy field under tropical monsoon climate, *Journal of Rainwater Catchment Systems*, 21, 2016, 1-6, 査読有

Y. Dai, M. Senge, K. Ito, T. Onishi, and K. Yoshiyama, Experimental evaluation of irrigation methods for soil desalinization. *Paddy and Water Environment*, 13, 2015, 159-165, 査読有

Sze-Bi Hsu, Chiu-Ju Lin, Chin-Hao Hsieh, and K. Yoshiyama, Dynamics of phytoplankton communities under photoinhibition, *Bulletin of Mathematical Biology*, 75, 2013, 1207-1232. 査読有

〔学会発表〕(計 5 件)

吉山 浩平, 資源競争における微細藻類の最適細胞サイズ, 日本生態学会, 2016 年 3 月 21 日, 仙台.

吉山浩平, 藻類マット形成に関する新しい理論: 等密度変形動態モデル, 第 62 回日本生態学会(鹿児島大学 2015 年 3 月 21 日)

C. A. Klausmeier, Y. Nathan, and K. Yoshiyama, Phytoplankton species coexistence along vertical gradients of nutrients and light, *Ocean Science Meeting 2014*, 2014 年 2 月, ハワイ・ホノルル

K. Yoshiyama, High-nutrient, low-growth (HNLG) in the Delaware Estuary: empirical evidence and possible mechanisms. *Ocean Science Meeting 2014*, 2014 年 2 月, ハワイ・ホノルル

吉山浩平, 強光阻害下における植物プランクトン群集ダイナミクス, 第 23 回日本数理生物学会, 2013 年 9 月 12 日, 静岡大学, 浜松

〔図書〕(計 2 件)

吉山 浩平, 丸善出版, 湖沼(地球環境

研究センター編，地球温暖化の事典)
2014，214-217

Kohei Yoshiyama，Wiley-Blackwell，
Model Development to Evaluate the
Impacts of Climate Change on Total
Phosphorus Concentrations in Lakes，
(Goldman, Kumagai, Roberts (eds)
Climate Change and Global Warming of
Inland Waters)，2013，145-154

6．研究組織

(1)研究代表者

吉山 浩平 (YOSHIYAMA Kohei)
滋賀県立大学・環境化学部・助教
研究者番号：90402750