

消費者の栄養塩再循環による
空間的異質性：
被食者多様性への捕食者の役割

加藤聡史、占部城太郎、河田雅圭

(東北大院・生命科学)

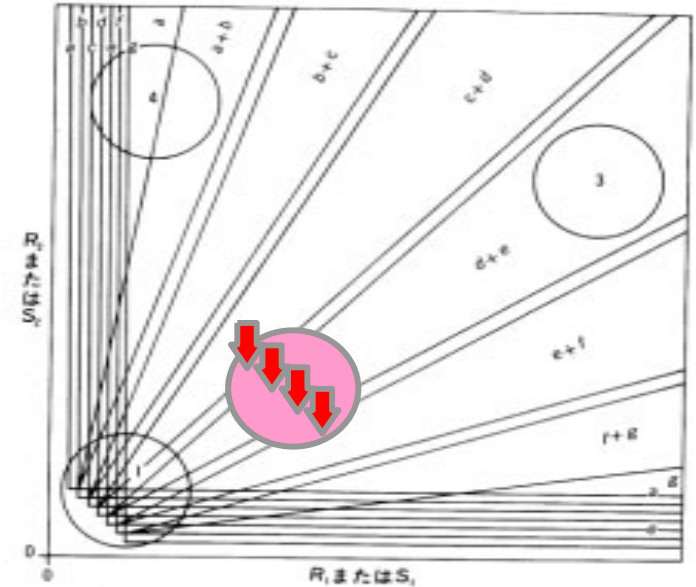
“Paradox of the Plankton”

”湖沼のように均質で構造化されないような環境下で、類似した資源をめぐる競争種である藻類が多種共存している” (Hutchinson, 1961)

理論的には、平衡状態では共存可能な種数は資源の数を超えられない。

従来の説明

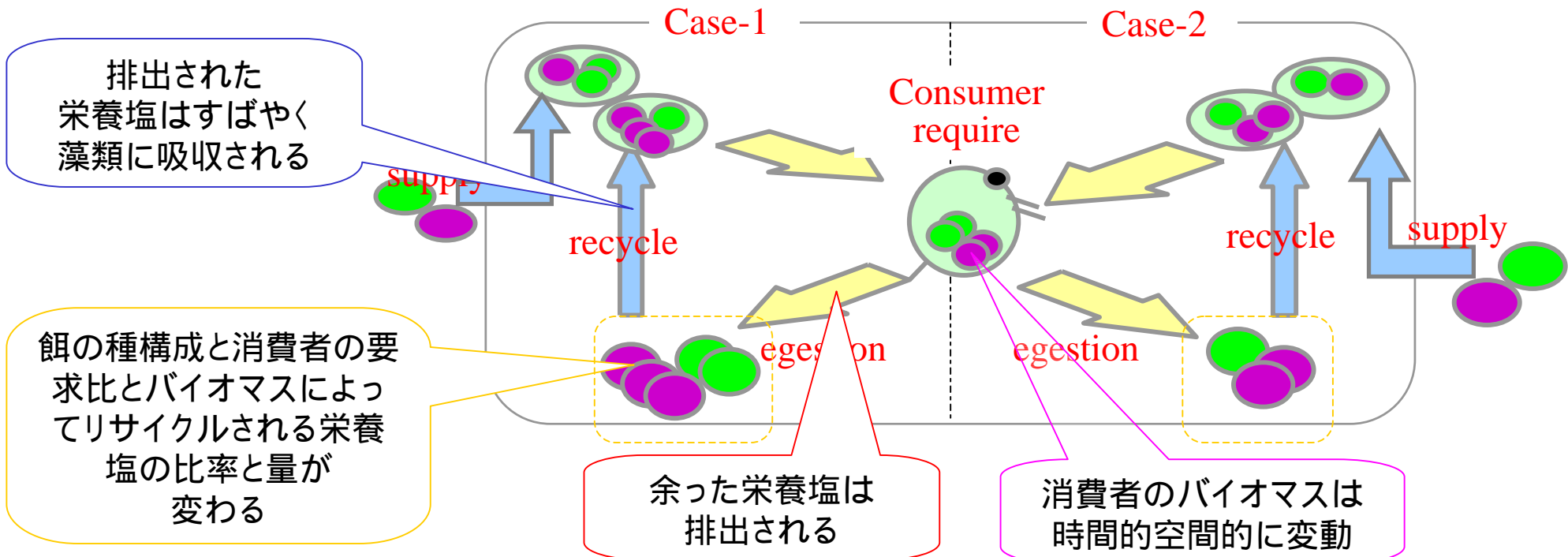
- 個体群相互作用の非平衡性
- 空間的不均一性
- 捕食による共存
 - 環境収容力の調節
 - 選択的捕食(特にサイズ選択性)



これまで藻類多種系維持における捕食者の役割は藻類の死亡要因を調節する要因と考えられてきた。

消費者による栄養塩リサイクル (CNR)

CNRによって藻類が利用できるN/P比が変わる



消費者は藻類の成長に影響し競争関係を変える(はず)
(= 利用できる栄養塩量の加算 + 栄養塩比率の変化)

CNRは藻類の多様性にどう働くのか(共存or排除)?

モデルの概要

- 消費者1種－藻類25種－栄養塩2種類(N,P)

- 消費者は個体ベースモデルで記述
- 消費者は成長に利用しなかったN,Pを排泄する

see Appendix (1), (2)

- 藻類25種は栄養塩をめぐる競争能力のみが異なる

see Appendix (3)

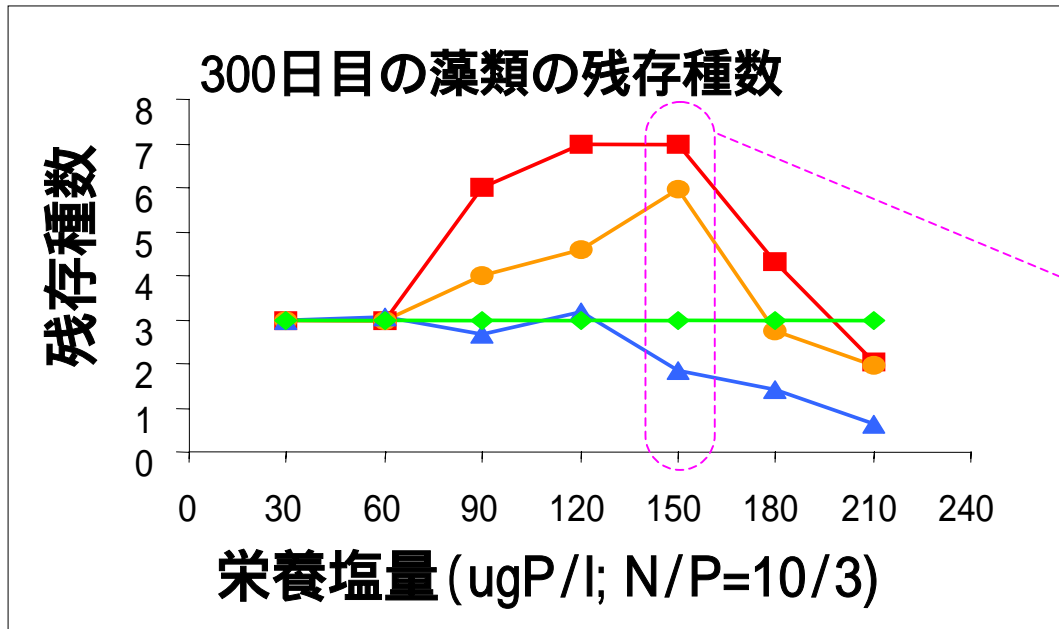
- 水系を10×10格子による平面空間とみなす

- 鉛直構造は考えない
- 消費者は個体ごとにランダム移動、藻類・栄養塩は拡散
- その他の物理的な環境要因は一定・一様と仮定する

モデル間の比較条件

- **CNRを考慮したモデル / しないモデル**
 - [捕食のみ]の効果と[捕食+CNR]の効果と比較する
- **空間構造を考慮したモデル / しないモデル**
 - **空間構造モデル 攪拌のあり / なし**
 - (一日に一回系を平均化して空間的不均一性の度合いを変えてみる)
- **栄養塩量 (貧栄養 ~ 超富栄養)**
 - 系の生産性の違いによる影響を比較する

結果 (1)



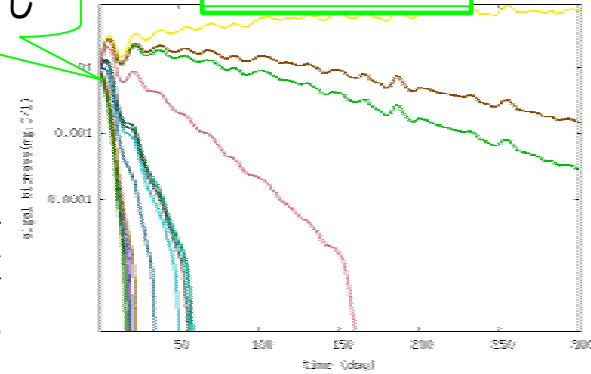
CNRがない() 変化なし

CNRあり

- 空間あり() 種数増加
- 更に攪拌() やや増加
- 空間なし() 種数減少

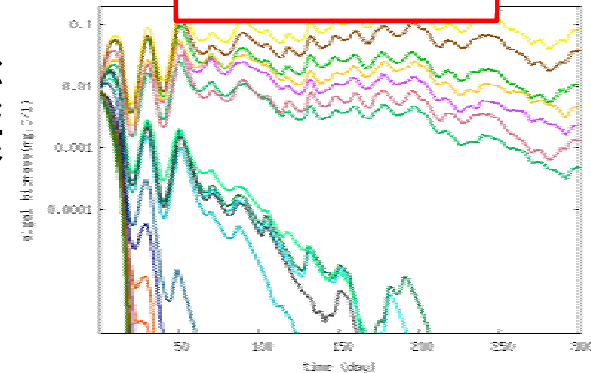
貧栄養でも同じ

CNRなし



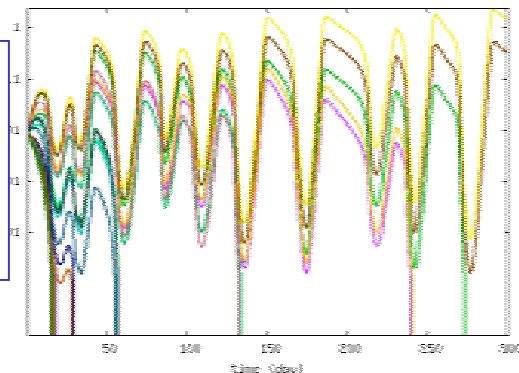
藻類のバイオマス

CNR+空間



空間なし
系の振動大

*超富栄養も同じ



*栄養塩供給量の違いはCNRがあるときだけ影響する

結果 (2)

- 空間があると系の振動が緩和される(左図)

空間構造が確率的絶滅(排除)を妨げる

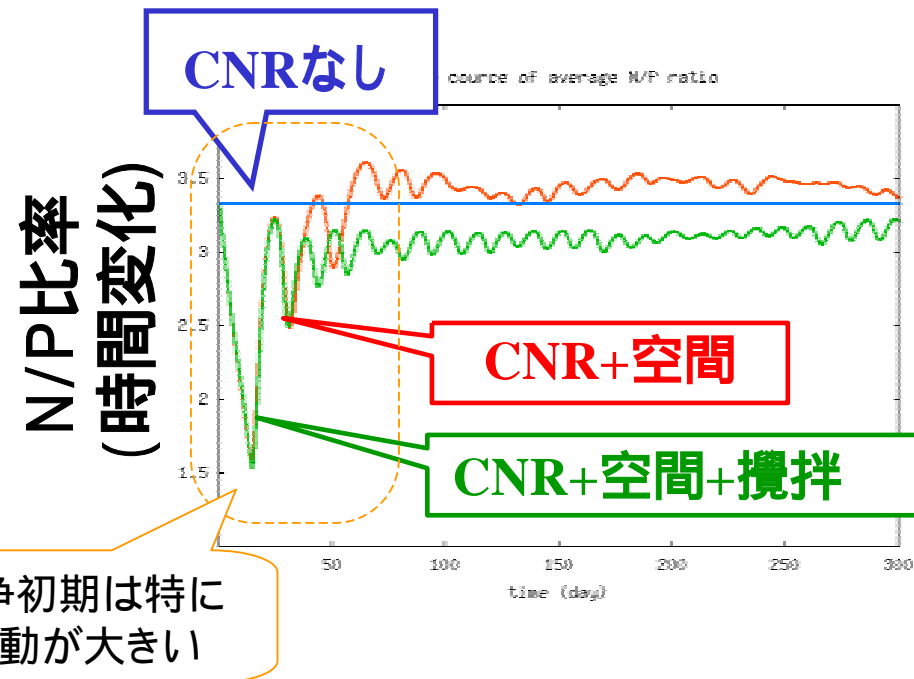
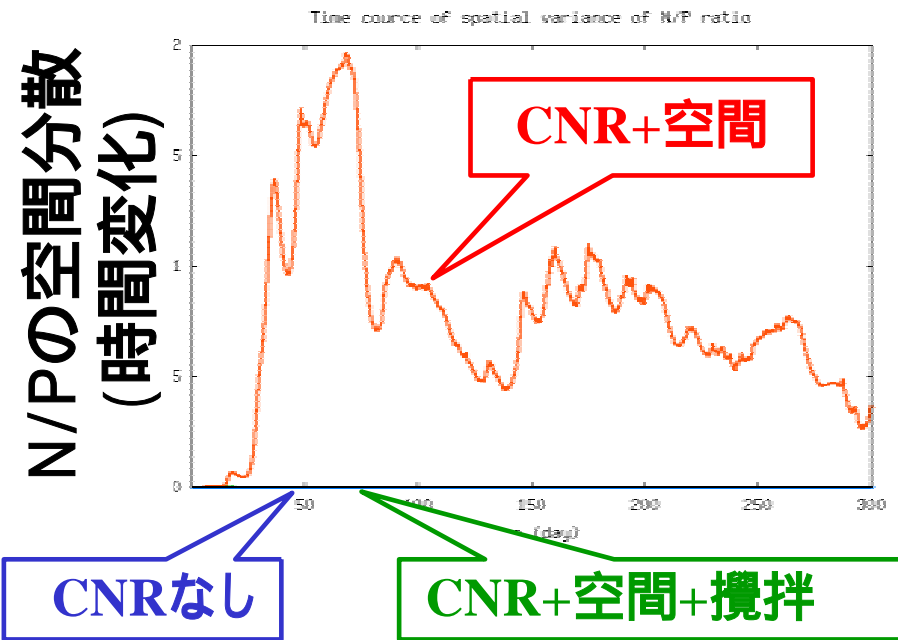
- (貧栄養だと振動が小さい)

- N/P比率の空間的不均一性は攪拌によって失われる(右図上)

- CNRがないとき不均一性はない

- CNRがあるとN/P比率が時間変動する(右図下)

(*貧栄養だと変動が小さい)



議論

CNRは藻類の生産性と競争関係を変える (その効果は空間構造によって変わる)

- CNR 競争初期のN/P比率変動 **藻類の競争関係の変化**
 - 空間構造あり 藻類の絶滅・排除を緩和
 - CNR 資源量の増加 **藻類の生産性の増加**
 - 空間構造なし 藻類の絶滅・排除を緩和しない
- } **多種共存の促進**
} **競争排除の促進**

N/P比の空間的不均一性は必ずしも重要ではない。

– ただし、N/P比率の空間的不均一性があれば藻類多種系はより長く維持される

		空間なし	空間あり
CNR あり	貧栄養	リサイクル効果: 小	
	富栄養	リサイクル効果: 大	リサイクル効果: 大 空間構造により振動緩和
	超富栄養	藻類系の振動大 競争排除	空間でも緩和されない 競争排除
CNR なし		リサイクル効果: なし	

種数最大

Problems and Future works

- **実際の水系で資源の空間的不均一性が働いていない訳ではない**
 - 大スケール (swarm等) ~ 小スケール (個体レベルの排泄パッチ)
 - **藻類-消費者の相互作用が資源の空間的不均一性を作る可能性がある**
 - 従来の研究では条件を外的かつ一意に想定
- **消費者種が単一でない場合、種構成の変動でもリサイクル量・比率が変動するかもしれない**
- **消費者の排泄形態** 実際には[粒状+液状]
- **湖沼環境の鉛直構造の考慮**
 - 光の減衰、水温の深度勾配、etc...
- **湖沼の方向性の流れの考慮**

Appendix 1: Model detail (1)

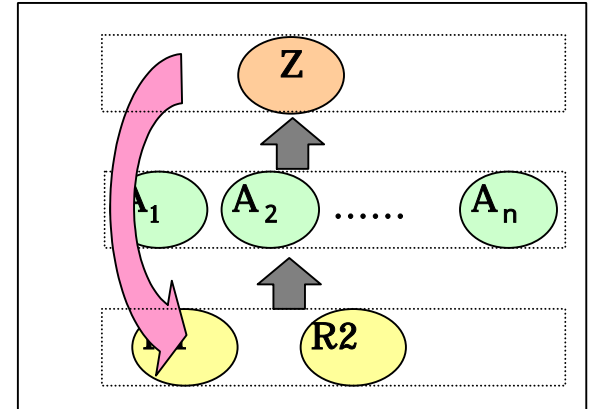
動物プランクトンの成長率 (g) は以下の式で与えられる。

$$g = (eI - r) \cdot \text{Min}(1, F_N, F_P)$$

同化量

呼吸量

制限となる資源の律速効果 (N, P)
= 必要な資源がどれだけ得られたか



動物プランクトンの栄養塩排出量 (ρ_R) は以下の式で与えられる。

$$\rho_R = IQ_R - g\theta_R$$

同化した資源量

成長に消費した資源量

Appendix 2: Model detail (2)

藻類の成長率 (μ) は最も制限となっている栄養塩の含有率 (Q_R) によって律速されると仮定した

Q_R が増加すると μ が増加

$$\mu = \text{Min} \left(\mu_{R,\text{max}} \left(\frac{1 - Q_{R,\text{min}} / Q_R}{1 - Q_{R,\text{min}} / Q_{R,\text{max}}} \right) \right)$$

藻類の資源Rの吸収速度 (V_R) は栄養塩の含有率 (Q_R) と系の資源濃度 (S_R) によって変化すると仮定した

Q_R が増加すると V_R が減少

$$V_R = V_{R,\text{max}} \left(\frac{Q_{R,\text{max}} - Q_R}{Q_{R,\text{max}} - Q_{R,\text{min}}} \right) \cdot S_R$$

系の資源Rの濃度 (S_R) は以下の式により与えられる。

CNRがないとき =0

$$S_{R,t+1} = D(S_{R,\text{in}} - S_{R,t}) - \sum_{i=1}^n (V_{R,i,t} A_{i,t}) + \beta \sum_{j=1}^{N_t} (\rho_{R,j,t} Z_{j,t})$$

流入・流出

藻類の吸収

捕食者の排出

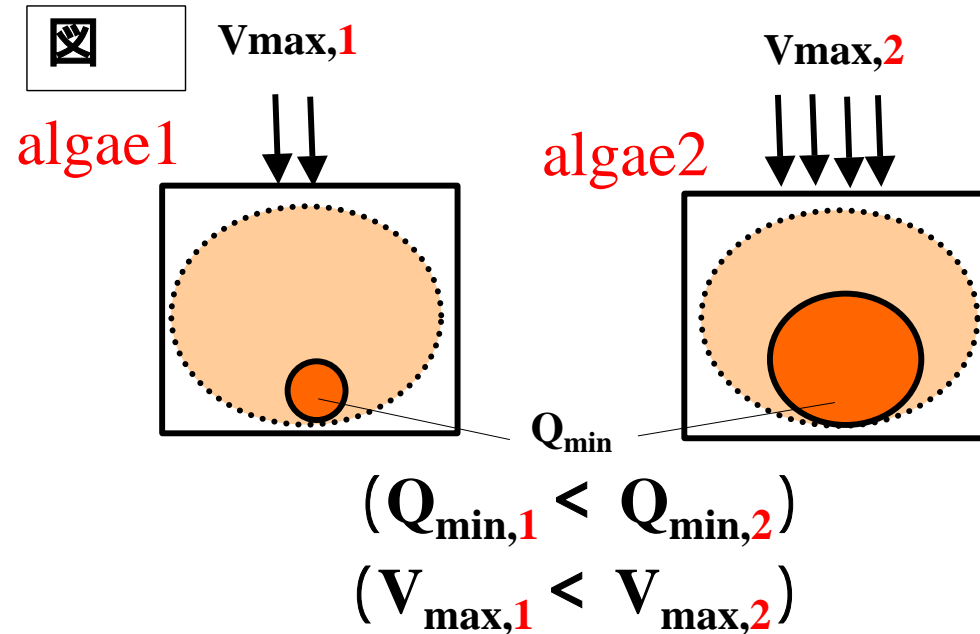
Appendix 3: Algal trade-off

藻類の競争 trade-off

最大栄養塩吸収速度(V_{max})と最小栄養塩含有率(Q_{min}) (図)

成長により多くの栄養塩が必要な種は
栄養塩獲得速度が速い

* 珪藻Si-Pの競争に、このtrade-offがある(Huisman & Weissing, 2000)



リンと窒素の最大栄養塩吸収速度
($V_{P,max} : V_{N,max}$) (図)

Nの吸収速度が大きい種は、Pの吸収速度が小さい

