

数値植物プランクトン個体群モデルに関する基礎的検討

佐々木 淳*

1. はじめに

東京湾をはじめとする閉鎖性海域においては、富栄養化による水質汚濁が長年にわたり深刻な問題となっている。窒素やリン等の栄養塩が河川等から海域に流れ込むと、植物プランクトンがそれらを摂取し、光合成により増殖する。この増殖が急激になされると、海面が植物プランクトンによって赤茶色に変色する赤潮と呼ばれる現象が発生する。この大增殖した植物プランクトンはやがて枯死や動物プランクトンによる捕食を経て、懸濁態有機物に変換され、海底に沈降堆積する。これらの有機物は細菌等により分解無機化されるが、その過程で酸素が消費され、底層での貧酸素化という最も深刻な水質問題を引き起こすことになる。この無機化によって栄養塩が再生され、植物プランクトンに再利用されるが、東京湾等ではこのような海域内での閉じた有機物循環の重要性が高く、いわゆる二次汚濁による有機物負荷が大きいと考えられている(例えば、森・土屋, 1995)。

このような富栄養現象を解析する上で、数値シミュレーションが有力な手段となり、多くの数値生態系モデルが提案されている。その多くは、植物プランクトン等の生態系項目についても濃度として取り扱い、生成項を含む移流拡散方程式によりモデル化されている。濃度モデルは一般に計算コストが小さく簡便であるが、植物プランクトンの分裂や日周鉛直移動等の様々な性質をモデルに反映させることが困難である上に、モデル自体が本来の素過程を抽象化し、格子平均化したものとなるため、結果の解釈にも困難な面がある。

これに対し、植物プランクトンを粒子として扱う場合は、計算アルゴリズムが複雑になり、また、統計的な動きを追うために多くの粒子が必要になることから、計算コストが大きくなる可能性があるが、植物プランクトンの持つ性質をかなり忠実にモデル化することが可能となる等利点も多い。従来、粒子として扱った研究は、植物プランクトンの素過程や、流れ場との相互作用に着目したものが主流となっており(例えば、Woods and Onken,

1982; Belyaev, 1992)、富栄養現象全体の再現に着目したものは少ない。そこで、本研究では水質場については濃度として扱い、植物プランクトンおよび懸濁態有機物については粒子として扱う簡単なモデルを作成し、粒子モデルに関する効率的なアルゴリズムを開発すると同時に、植物プランクトンの増殖から、懸濁態有機物への変換、およびその後の急激な貧酸素化といった富栄養現象の定性的な再現性について基礎的な検討を行う。

2. 数値モデル

本研究では鉛直 2 次元の拡散場を対象とし、水質に関しては濃度、植物プランクトンおよび懸濁態有機物に関しては粒子としてモデル化する(図-1 参照)。

(1) 水質モデル

水質項目には、水温 T ($^{\circ}\text{C}$)、塩分 S (‰)、溶存酸素 C_o (gO/m^3)、および栄養塩としてリン酸態リン C_p (mgP/m^3) を考え、以下の拡散方程式により表現する。

$$\frac{\partial T}{\partial t} = K_h \frac{\partial^2 T}{\partial x^2} + \frac{\partial}{\partial z} \left(K_z \frac{\partial T}{\partial z} \right) + \frac{dq(z)}{dz} \dots\dots (1)$$

$$q(z) = (1 - \beta) q_0 \exp(-\alpha z) \dots\dots\dots (2)$$

$$\frac{\partial S}{\partial t} = K_h \frac{\partial^2 S}{\partial x^2} + \frac{\partial}{\partial z} \left(K_z \frac{\partial S}{\partial z} \right) \dots\dots\dots (3)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial C_o}{\partial t} = & K_h \frac{\partial^2 C_o}{\partial x^2} + \frac{\partial}{\partial z} \left(K_z \frac{\partial C_o}{\partial z} \right) \\ & + f_{o1} B_p(x, z, t) - f_{o2} B_r(x, z, t) \\ & - f_{o3} B_{poc}(x, z, t) \dots\dots\dots (4) \end{aligned}$$

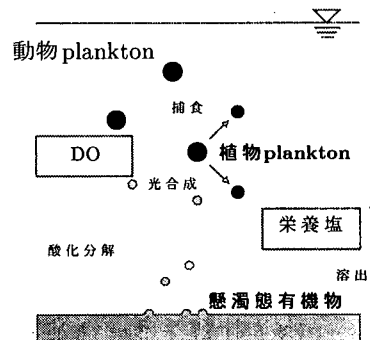


図-1 モデルの概念図

* 正会員 博(工) 東京大学助手 大学院工学系研究科社会基盤工学専攻

$$\begin{aligned} \frac{\partial C_p}{\partial t} = & K_h \frac{\partial^2 C_p}{\partial x^2} + \frac{\partial}{\partial z} \left(K_z \frac{\partial C_p}{\partial z} \right) \\ & + f_{p1} \{-B_p(x, z, t) + B_r(x, z, t)\} \\ & + f_{p2} B_{poc}(x, z, t) \dots\dots\dots (5) \end{aligned}$$

ここに、座標系は水面を原点として水平方向右向きに x 軸、鉛直上向きに z 軸をとり、 K_h および K_z はそれぞれ水平および鉛直渦動拡散係数である。また、 $q(z)$, q_0 , α , および β はそれぞれ深度 z における短波放射量、水面における短波放射量、水中での消散係数、および短波放射の水面近傍での吸収率であり、 B_p , B_r , および B_{poc} はそれぞれ、単位体積・単位時間での炭素に換算した、植物プランクトンの光合成増殖量、酸素呼吸による減少量、および懸濁態有機物の酸化分解量を表しており、それぞれの係数 f は炭素から酸素等への換算係数である。

(2) 植物プランクトン個体群モデル

東京湾における赤潮は珪藻類の *Skeletonema costatum* とラフィド藻類の *Heterosigma Akashiwo* を優占種とするものの出現頻度が高い (例えば、森・土屋, 1995)。これらは、光、水温、塩分、栄養塩等により増殖が制限される点や、2 分裂により無性的に増殖する等、共通する性質も多いが、*Skeletonema costatum* は遊泳能力を持たないのに対し、*Heterosigma akashiwo* は鞭毛を持っているため遊泳能力を持ち、日周鉛直移動を行うという顕著な性質がある。そこで、このような植物プランクトンの性質を考慮して、以下のようなモデル化を試みる。なお、モデル中に現れる主要なパラメータ値については、表-1 にまとめてある。

a) 成長のモデル化 一つの植物プランクトン個体群の炭素換算量を P とすると、 P は光合成により増大し、酸素呼吸により減少する。この過程は B_1 を光合成による増加分、 B_2 を呼吸による減少分とすれば

$$\frac{dP}{dt} = B_1 - B_2 \dots\dots\dots (6)$$

と表現できる。

ある種に着目すると、理想状態における最大成長速度 v_p が決まり、その種や環境に特有な、光、水温、塩分、および栄養塩制限が存在すると考えることができる。今、光制限を μ_1 、水温制限を μ_2 、塩分制限を μ_3 、栄養塩制限を μ_4 とすると、光合成による増殖 B_1 は、

$$B_1 = v_p \mu_1 \mu_2 \mu_3 \mu_4 P \dots\dots\dots (7)$$

と記述できる。光制限 μ_1 に関しては最も一般的な Steele の式により、

$$\mu_1 = \frac{I}{I_{opt}} \exp\left(1 - \frac{I}{I_{opt}}\right) \dots\dots\dots (8)$$

と表現する。ここに、 I は光強度である。 μ_2 および μ_3 についても簡単のため Steele の式を応用して、

表-1 主要なパラメータ値の一覧

K_h	1 m ² /s
K_z	10 ⁻⁴ m ² /s
α	0.5
β	0.4
I_{opt}	1.5 × 10 ³ lx
T_{opt}	25°C
S_{opt}	30‰
K_p	0.1 mg/m ³
K_o	0.5 g/m ³
K_b	12 m
w_{max}	4 × 10 ⁻⁴ m/s

$$\mu_2 = \frac{T}{T_{opt}} \exp\left(1 - \frac{T}{T_{opt}}\right) \dots\dots\dots (9)$$

$$\mu_3 = \frac{S}{S_{opt}} \exp\left(1 - \frac{S}{S_{opt}}\right) \dots\dots\dots (10)$$

とする。ただし、添字の opt は種に依存したそれぞれの最適値を意味する。

栄養塩による制限については以下の 2 通りのモデル化を考える。成長速度は栄養塩濃度が低い範囲では濃度の増加に比例して大きくなるが、高い濃度では栄養塩濃度の増加に対してほぼ横ばいとなることが知られている。Monod はこの栄養塩による制限を

$$\mu_4 = \frac{C_p}{K_p + C_p} \dots\dots\dots (11)$$

のように表現し、多くの生態系モデルにおいてこの定式化が採用されている。ここに、 K_p は半飽和定数で、植物プランクトンの種類によって異なる値をとる。

ところで、多くの渦鞭毛藻類等は日周鉛直移動を行うことが知られており、上層での栄養塩が枯渇した場合でも、夜間に下層の豊富な栄養塩を取り込み、昼間にその栄養塩を使って光合成を行うことで、日周鉛直移動のない珪藻類に比較して、より大きな成長速度を持つことが明らかとなってきた。Monod 式の場合には、成長速度が光合成を行っているときの環境水の栄養塩濃度に支配されるため、日周鉛直移動を行う種の持つ高い増殖性を表現することができない。また、植物プランクトンの栄養塩取り込みに関する研究によれば、増殖には環境水中の栄養塩濃度よりも、細胞内に含有する栄養塩量に依存することが指摘されている。このような過程をモデル化したものが Droop の式で、

$$\mu_4 = \mu_{max} \left(1 - \frac{q_0}{Q_p}\right) \dots\dots\dots (12)$$

により表されている。ここに、 Q_p , q_0 , および μ_{max} はそれぞれ、細胞内リン含量、細胞内最小リン含量、および Q_p が無限大の時の理論的最大比増殖速度である。山本ら (1997) を参考にして、細胞内リン含量の時間変化を

$$\frac{dQ_p}{dt} = \lambda_1 - \mu_4 Q_p - \lambda_2 \quad (13)$$

$$\lambda_1 = \lambda_{1\max} \frac{C_p}{K_p + C_p} \quad (14)$$

により表現する。ここに、 λ_1 , $\lambda_{1\max}$, および λ_2 はそれぞれ、リン酸塩の取り込み速度、最大取り込み速度、および溶存態有機リンの排出速度である。

b) 分裂のモデル化 植物プランクトンの1個体群の炭素換算量 P は成長や呼吸により増減するが、 P には上限値 $P_{\max}$ と下限値 $P_{\min}$ を設け、増殖により $P_{\max}$ を越えた場合には分裂が起こり、互いに等しい炭素換算量を持つ2つの個体群となるものとする。一方、 P が $P_{\min}$ を下回った場合には計算量の軽減のため、原則としてその個体群を消滅させるが、植物プランクトンの種子を常に確保しておくため、個体群の個数は最小値 $N_{\min}$ を下回らないようにする。

c) 枯死のモデル化 各個体群にはそれぞれ寿命を持たせ、寿命到来による枯死によってその個体群は消滅し、懸濁態有機物粒子に変換されるものとする。ところで、佐々木 (1991) によると、東京湾においては微小動物プランクトンが比較的一様に分布しており、それによる植物プランクトンの摂食圧が大きいことが指摘されている。この微小動物プランクトンの代謝時間は24時間程度であり、速やかに懸濁態有機物に変換されていく。本モデルでは植物プランクトンの枯死を、このような動物プランクトンを経て懸濁態有機物へ変換される過程を包含した概念として捉えるものとする。

d) 移動のモデル化 時刻 $t = l\Delta t$ における、すべての個体群に1から N までの通し番号を振り、 n 番目の個体群を P_n^l とする。その個体群の座標を (x_n^l, z_n^l) 、移動速度を (u_n^{l+1}, w_n^{l+1}) とすると、時刻 $t = (l+1)\Delta t$ における位置 (x_n^{l+1}, z_n^{l+1}) は次式により得られる。

$$x_n^{l+1} = x_n^l + u_n^{l+1} \Delta t \quad (15)$$

$$z_n^{l+1} = z_n^l + w_n^{l+1} \Delta t \quad (16)$$

u_n に関しては乱れ成分のみを考慮し、乱数により与えるものとし、 w_n については、乱れ成分と共に、沈降や鉛直移動を考慮する。

鉛直移動に関しては Takahashi and Hara (1989) による *Heterosigma Akashiwo* を対象とした実験により、基本的には明暗リズムに対応した鉛直移動を行うことが明らかとなっている。そこで、光 I が検出下限値 $I_{\min}$ を上回った場合には水面へ向かって、逆に $I_{\min}$ を下回った場合には下層へ向かって移動するようにする。その際、移動速度 w_{move} には最大値 $w_{\max}$ を設け、水面下2m以内と底層2m以内では移動がほぼ止むようにし、

$$w_{\text{up}} = 0.5 + \text{sign}(0.5, I - I_{\min}) \quad (17)$$

$$w_{\text{down}} = 0.5 + \text{sign}(0.5, I - I_{\min}) \quad (18)$$

$$w_{\text{move}} = w_{\max} (w_{\text{up}} \min(1, (z-1)^3) - w_{\text{down}} \min(1, (z-h_0+1)^3)) \quad (19)$$

と定式化する。ここに、 $\text{sign}(a, b)$ は a の絶対値に b の符号を付けたものであり、 $\min(a, b)$ は a と b の内の最小値を求める関数、 z および h_0 は個体群の深度および日周鉛直移動によって到達可能な最下点の深度を表す。このモデル化により、日長が変化する場合には日周鉛直移動のリズムもそれに自動的に追従して変化ようになる。

次に境界条件について考えると、開境界を通過したものについては、それが消滅したものとみなし、固体壁や水面に衝突した場合は完全反射するものと仮定する。例えば、右側壁に衝突する場合は、まず、側壁を突き抜けたとした場合のプランクトンの x 座標を x_p とし、側壁の x 座標を x_r とすると、完全反射後のプランクトンの位置 x_p は次式により得られる。

$$x_p = 2x_r - x_p \quad (20)$$

z 方向についても同様に考えることができる。

(3) 懸濁態有機物粒子モデル

既に述べたように、懸濁態有機物は植物プランクトン個体群の枯死により生じるものとし、その枯死は各個体群の寿命の到来によるものと仮定する。このとき、枯死した個体群はすべて同数・同有機物量の懸濁態有機物粒子に変換されるものとし、それらは酸化分解により徐々に無機化されていくものとする。

懸濁態有機物粒子を炭素換算量で表現したものを D_{poc} と定義すると、酸化分解過程は次式により表現される。

$$\frac{dD_{\text{poc}}}{dt} = -B_{\text{poc}} D_{\text{poc}} \quad (21)$$

ここに、 B_{poc} は分解速度であり、環境水中の溶存酸素濃度の関数として、

$$B_{\text{poc}} = \mu_{\text{poc}} \frac{C_o}{K_o + C_o} \quad (22)$$

と表現する。ただし、 μ_{poc} および K_o はそれぞれ、最大分解速度および半飽和係数である。

今、懸濁態有機物粒子すべてに1から N までの通し番号が振られているとする。このとき、 D_{poc} は分解により時間と共に減少していくが、ある値 $D_{\min}$ よりも小さくなった場合には、計算の効率化のため、その粒子を図-2に示

1. デトリタスに通し番号を振る
2. 消滅するデトリタス番号を探索し記憶する
3. 2. のうち最小番号を $n_{\min}$ に設定
4. 残存デトリタスの最大番号を $N_{\max}$ に設定
5. デトリタス番号 $N_{\max}$ を $n_{\min}$ に付け替え
6. さらに消滅するデトリタスが存在する場合は2へ戻る
7. 6で存在しない場合は終了 (デトリタス総数 $N_{\max}-1$)

図-2 懸濁態有機物 (デトリタス) 粒子消滅のアルゴリズム

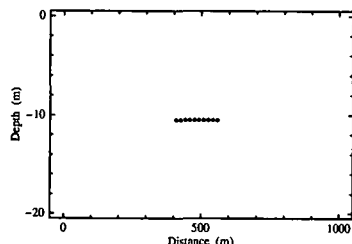
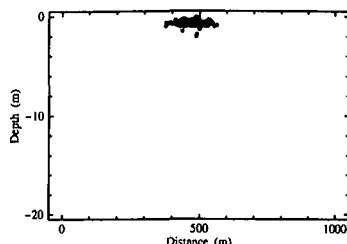
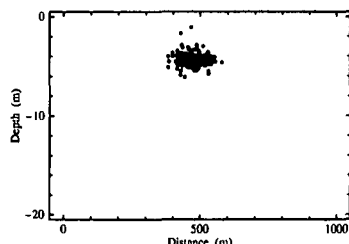


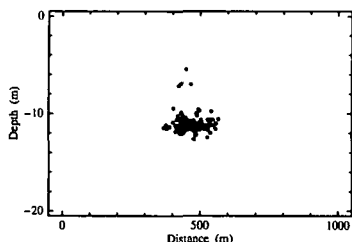
図-3 個体群の初期分布



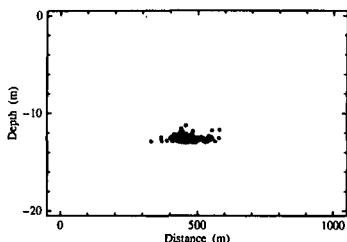
a)



b)



c)



d)

図-4 個体群の日周鉛直移動 a) 40 時間後, b) 44 時間後, c) 48 時間後, d) 56 時間後

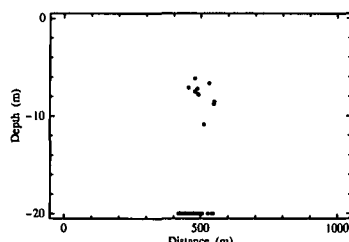


図-5 懸濁有機物粒子の沈降堆積

すアルゴリズムによって消滅させることにする。

懸濁有機物粒子の移動については乱れによる変動と沈降のみを考慮し, それらは基本的に植物プランクトン個体群の場合と同様である。ただし, 沈降速度 w_{poc} はプランクトンよりも大きく, より早く海底に到達するものとし, 海底に到達した粒子は, その海底格子に吸収加算することで考慮し, 粒子自体は消滅させて計算量を軽減することとした。

3. 数値実験と考察

本モデルの特性を見るために, 水平スケール 1,000 m, 水深 20 m の鉛直 2 次元矩形海域を想定し, 数値実験を試みる。拡散方程式 (1)~(5) に関する境界条件は, 壁面において濃度勾配を 0 とし, 塩分に関しては, 河川流入による塩分低下を考慮するため, 矩形海域右境界の上層において塩分 20‰ を仮定する。

(1) 日周鉛直移動と増殖

初期条件として, 図-3 に示すように, 深度 10 m における海域中央付近で等間隔に 10 個の個体群を配置し, 日周鉛直移動と増殖に関する数値シミュレーションを行う。その際, 水温および塩分場はそれぞれ 25°C, 32‰ で時空間的に一様であるとし, リン酸態リンおよび溶存酸素濃度の初期値を 1 gP/m³ および 8 g/m³ とした。

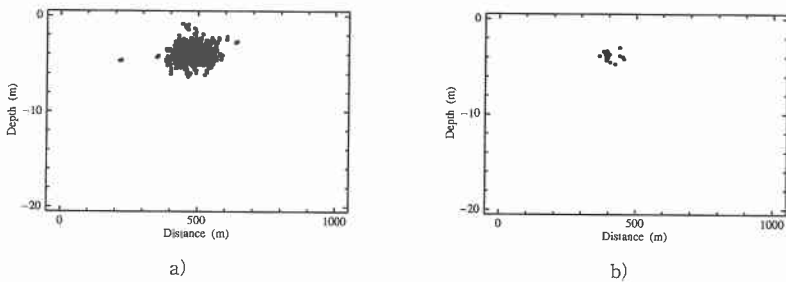
まず, 栄養塩制限としては Monod 式を採用し, 計算開始 24 時間後から 48 時間後までの 4 時間おきの植物プランクトン個体群の分布を図-4 に示す。光周期に対応した明瞭な日周鉛直移動が再現されており, 表層付近に到達したときに, 光合成による増殖が活発に行われている

様子が見られる。その後, 下層へ移動する際には夜間であることから光合成が行われなため, 増殖が見られず, 逆に寿命の到来による枯死が始まっていることから, 個体群数が減少している。計算開始後 60 時間における, 枯死によって生じた懸濁有機物粒子の空間分布を図-5 に示す。植物プランクトン個体群は懸濁有機物粒子に変換された後, 速やかに沈降し, 海底に堆積していく様子が現れている。

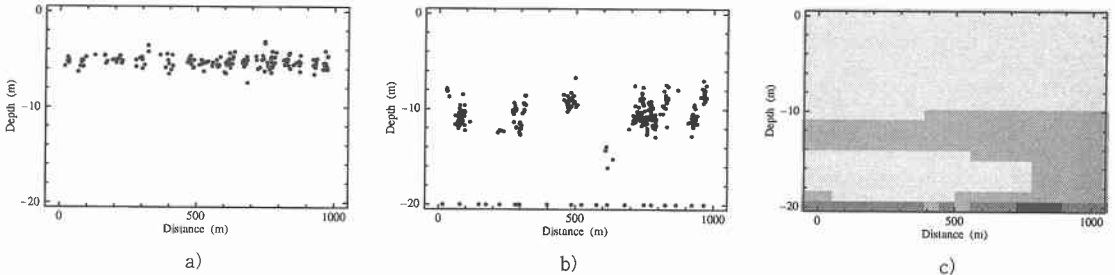
次に, 栄養塩制限として Droop 式を採用し, 夜間に植物プランクトン群が下層に存在しているときにも栄養塩を取り込み, それを昼間に光合成に利用することが可能である場合についてシミュレーションを行う。図-6 a) に計算開始後 120 時間後の植物プランクトン個体群分布を示す。また, 比較のため, 図-6 b) に同じ時刻における Monod 式を採用した場合の個体群分布を示す。計算開始後しばらくは, 表層においても十分に栄養塩が存在するため, 両者の差はほとんどないが, 120 時間後においては表層の栄養塩濃度が低下するため, Droop 式を採用した場合の方が大幅に個体群数が多くなっており, 鉛直移動する種は下層の栄養塩を有効に活用することで, より大きな増殖速度を得ている様子が現れている。

(2) 貧酸素水塊の形成

次に, 植物プランクトンの増殖から貧酸素水塊の形成に至る過程の数値シミュレーションを行う。塩分およびリン酸態リンに関しては, 河川からの流入効果を考慮するため, 上層における右端境界において, 塩分を 20‰, リン酸態リン濃度を 2 g/m³ で与える。また, 植物プランクトン個体群の初期条件として, 深度 10 m において水



図—6 Droop 式 a) と Monod 式 b) による個体群増殖の比較



図—7 個体群の増殖 a), 懸濁態有機物の沈降 b), 溶存酸素濃度分布 c)

平方向には各格子点の中心に計 20 個配置する。

計算開始 42 時間後の植物プランクトン個体群分布を図—7 a) に、49 時間後の懸濁態有機物分布を図—7 b) に、56 時間後溶存酸素濃度の等値面を図—7 c) に示す。

領域右端付近において、栄養塩濃度がやや高くなっている上に、塩分も植物プランクトンの最適値に近くなっているため、その近辺で他よりやや個体群数が多くなっているのが分かる。また、懸濁態有機物の沈降が活発になった後、溶存酸素濃度の底層での低下が見られる。特に増殖の大きかった右端付近では底層の貧酸素化が顕著に現れている。さらに、下層において帯状に溶存酸素濃度が低下している様子が見られるが、これは植物プランクトンによる呼吸の影響と考えられる。このように、本モデルでは不連続的な現象が現れやすいものの、現象がかなり強調されて出る傾向があり、今後、検討していく必要がある。

4. ま と め

本研究では植物プランクトン群、およびその枯死により生じる懸濁態有機物を粒子として扱う数値モデルを開発し、栄養塩等の水質場の濃度モデルと組み合わせることで、モデルの特性に関する基礎的検討を行った。その結果、植物プランクトンの基本的な性質が現れており、増殖から貧酸素水塊の形成に至る一連の現象に関して定

性的には妥当な結果が得られた。しかしながら、本モデルでは個体群の持つ最大有機物量等、現在のところ試行錯誤によって決定しなければならないパラメータがいくつかあり、これらの合理的な決定法を検討すると同時に、現地への適用方法等、多くの課題が残されている。

本研究の一部は「漁港漁村建設技術研究所研究助成」による成果であることを付記し、謝意を表する。

参 考 文 献

- 佐々木克之 (1991): プランクトン生態系と窒素・リン循環, 沿岸海洋研究ノート, Vol. 28, No. 2, pp. 129-139.
- 森 真朗・土屋隆夫 (1995): 東京湾の環境 (その 4), 用水と廃水, Vol. 37, No. 9, pp. 717-727.
- 山本民次・中野淳也・松田 治・小田新一郎・橋本俊也 (1997): 植物プランクトン細胞内リン含量の変動に関する実験的・理論的解析, 海の研究, Vol. 6, No. 1, pp. 1-9.
- Belyaev, V. I. (1992): Modelling the influence of turbulence on phytoplankton photosynthesis, Ecological Modelling, Vol. 60, pp. 11-29.
- Takahashi, M and Y. Hara (1989): Control of diel vertical migration and cell division rhythm of *Heterosigma akashiwo* by day and night cycle, In: Red tides: biology, environmental science, and toxicology, Elsevier, pp. 265-268.
- Woods, J. D. and R. Onken (1982): Diurnal variation and primary production in the ocean—preliminary results of a Lagrangian ensemble model, J. Plankton Res., Vol. 4, No. 3, pp. 735-756.