栄養塩の短期変動に対する植物プランクトン増殖特性のモデリング

鹿児島大学大学院　学生会員　井上和久　　正会員　安達貴浩　小橋乃子

1. はじめに　鹿児島湾では有害赤潮が度々発生しているが，いくつかの観測結果において表層の栄養塩が長期間枯渇した後，出水等によって栄養塩が供給されても優占種である珪藻はすぐには増殖できず，その間に有害赤潮が発生する様子が確認されている。植物プランクトンモデルとして一般的に Michaelis-Menten 式や Droop 型モデルが用いられることが多いが，より精緻なモデルである Mechanistic モデル [1]を用いなければ，このような増殖の遅れを再現できないことが定性的に明らかとなっている [2]。しかし，Mechanistic モデルの適用事例は限られており，モデルの汎用性を確認するために定量的な検証を蓄積していく必要がある。そこで本研究は，Mechanistic モデルが培養実験の結果を再現できるか検討し，他の植物プランクトンモデルとの違いを明確にすることを目的とする。

2. 既往の研究成果

2.1 培養実験の概要　Caperon(1968)はケモスタット(連続培養)を用いた培養実験を実施している [3]。培養植物プランクトンはハプト藻の *Isochrysis galbana* であり，培養容器容量は 2L，培養期間は 80 日，流入 NO_3 濃度は 10.89μmol/L，供給速度 D(培養液の流入流量/容器容量)の経時変化は**図-1** の通りである。この培養実験では各供給速度において定常状態の比増殖速度が確立された後に D を 0 に設定し，成長が停止した後に再び培養液を流入するという実験が繰り返されている。**図-1** には実験結果の細胞数を，一定の単位細胞当たりの炭素量を用いて炭素量 C に換算した値を示している。D を 0 にすると，NO_3 の供給が止まるだけでなく，植物プランクトンの流出もなくなるため，見かけ上細胞数(炭素量 : C)も増加しているが，増殖速度自体は低下する。その後培養液を供給すると，NO_3 は増加するのに対し，植物プランクトン濃度は一旦低下し，結果的に定常状態に戻るまでに数日の時間遅れが生じている箇所が複数見られる(図中矢印参照)。

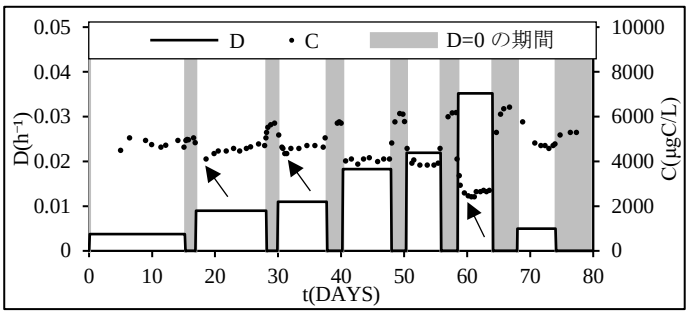

図-1　供給速度 D と炭素量 C の経時変化 (Caperon(1969)より作成)

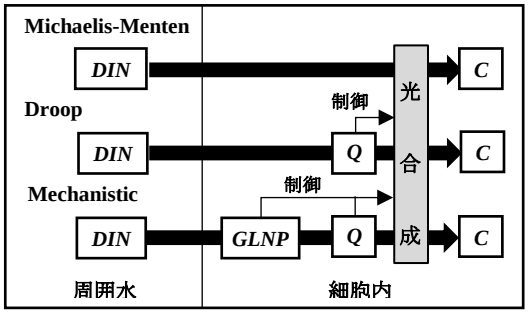

図-2　モデルの比較

2.2 数値シミュレーションによる検討　このような植物プランクトンの増殖を再現するため，Caperon(1969) は Michaelis-Menten 型にタイムラグパラメータ(τ)を導入したモデルを用いた数値シミュレーションを行っている [4]。結果的に，前 24 時間の平均栄養塩を用いて計算することで比較的良好な再現結果が得られているが，このようなモデルに普遍性はない。そこで本研究では，他の複数のモデルを用いて同実験の再現計算を行うこととした。

■ $\frac{dC}{dt} = (C\mu - D)C$

■ $\frac{dQ}{dt} = AAs - C\mu \cdot Q$

■ $\frac{dGLNP}{dt} = Nt - AAs - C\mu \cdot GLNP$

■ $\frac{dNO3}{dt} = D(NO3r - NO3) - C \cdot Nt$

$\cdot C\mu = U_{max} \cdot \frac{Q - Q_0}{Q - Q_0 + Kq} - resp$

$\cdot AAs = AAs_{max} \cdot NCu \cdot f_{AAs}^{Q} \cdot f_{AAs}^{GLNP}$

$\cdot NCu = \frac{Q - Q_0}{Q - Q_0 + NCk} \cdot \frac{Q_{max} - Q_0 + NCk}{Q_{max} - Q_0}$

$\cdot Nt = Nt_{max} \cdot f_{Nt}^{NO3} \cdot f_{Nt}^{GLNP}$

C：植物プランクトンの炭素(μgC/L)
Q：細胞内の cell quota(N/C)
$GLNP$：細胞内の glutamine pool(N/C)
$NO3$：周囲水のNO_3濃度(μgN/L)
$C\mu$：比増殖速度(/h)
U_{max}：最大比増殖速度(/h)
$resp$：呼吸速度(/h)
Kq：半飽和定数(N/C)
D：供給速度(/h)
$NO3r$：流入NO_3濃度(μgN/L)
Nt：NO_3取り込み速度
AAs：cell quota の合成速度
AAs_{max}：AAsの最大値
f_{AAs}^{Q}：AAsのQ依存項
f_{AAs}^{GLNP}：AAsの$GLNP$依存項
Q_{max}：cell quota の最大値(N/C)
Q_0：cell quota の最小値(N/C)
NCk：半飽和定数(N/C)
Nt_{max}：Ntの最大値
f_{Nt}^{NO3}：NtのNO_3依存項
f_{Nt}^{GLNP}：Ntの$GLNP$依存項

図-3　Mechanistic モデルの基礎式

3. 複数のモデルによる再現計算

3.1 モデルの概要　細胞内の cell quota(Q)を考慮した Droop 型モデル，細胞内の cell quota(Q)と glutamine pool($GLNP$)を考慮した Mechanistic モデルを用いて植物プランクトンの増殖の遅れを再現するための検討を行った(**図-2**)。Mechanistic モデルの基礎式を**図-3** に示す。

3.2 数値シミュレーションの結果　**図-4** に数値シミュレーションによって得られた植物プランクトン濃度 C(炭素ベース)の経時変化を示す。Droop 型モデルでは，NO_3 流入時に C の増殖の遅れは見られなかったが，Mechanistic モデルでは D が 0 から変化した直後，つまり，栄養塩が供給された後でも更に C が減少し，数日経ってから定常状態になっており，実験結果により近い計算結果が得られた。ただし，D が最大の設定となる t=58.55day の期間では定常状態が形成されず，結果的に遅れも生じなかった。**図-5** に培養 10-40 日の期間における比増殖速度($C\mu$)**(a)**，Q, $GLNP$**(b)**，NCu, $GLNP$**(c)**の経時変化を示す。これを見ると，Droop 型モデルでは NO_3 流入後すぐに $C\mu$ が増加して定常状態に達しているのに対し，Mechanistic モデルでは NO_3 流入後 $C\mu$ は指数関数的な挙動を示し，定常の $C\mu(=D)$よりも大きくなった後に定常状態に落ち着いているのが分かる。この時の Mechanistic モデルの $GLNP$, Q を見ると，$GLNP$ が急激に増加した後，入れ替わるようにゆっくりと Q に変換されているのが分かる。$GLNP$ から Q への輸送項に含まれる NCu は，Q がある程度大きくなるまではゆっくりとしか増加しない，つまり，指数関数的な挙動をするため，Q はすぐには増加せず，増殖の遅れにつながっていると考えられる。

次に Droop 型モデルのパラメータを変化させることで，植物プランクトンの増殖の遅れを再現可能かどうかを調べた。ここでは Q の最小値(Q_0)を 0.8 倍, 1.0 倍, 1.5 倍, 2.0 倍にした結果を示す(**図-6**)。Q_0 は C の増殖に影響を与えるパラメータであるため，C は変動しているが，増殖の遅れは再現できていないことが分かる。なお，その他のパラメータを変化させても遅れを再現できなかった。

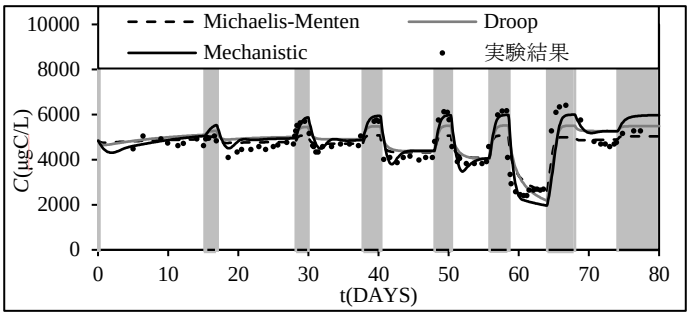

図-4　数値シミュレーション結果

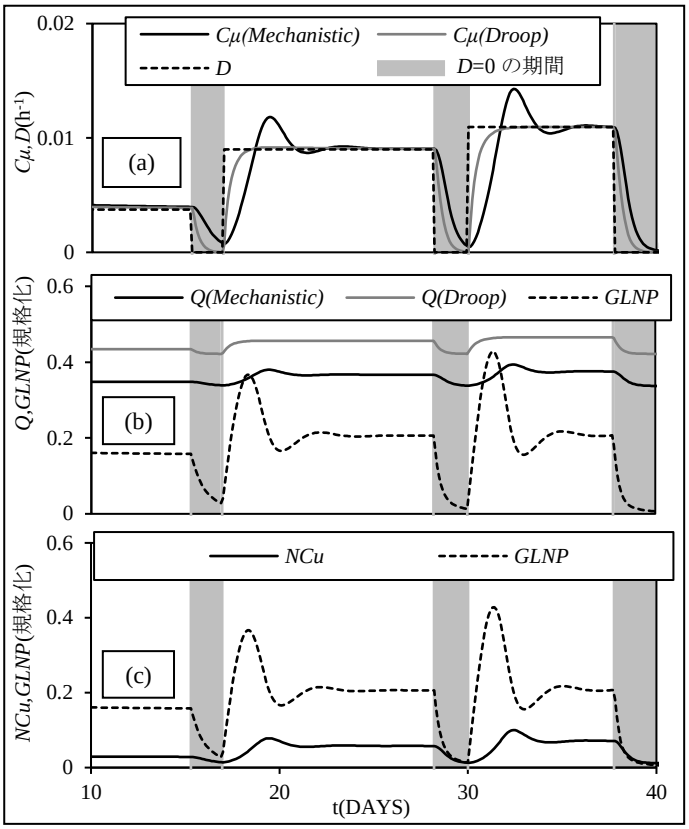

図-5　モデル変数の経時変化

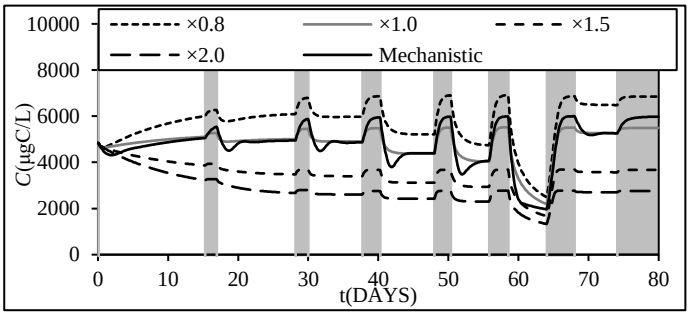

図-6　Droop 型モデルにおけるパラメータの影響

4. まとめ　本研究の結果，栄養塩の短期変動に対して，Droop 型モデルでは再現することができない植物プランクトンの増殖の遅れを，Mechanistic モデルでは再現できることが明らかとなった。また，$GLNP$ と NCu のモデルが植物プランクトンの増殖の遅れに重要な役割を果たしていることが示された。

参考文献　1)Kevin J.Flynn and Michael J.R.Fasham(*Journal of Plankton Research*, Vol.19, No.12: pp.1881-1897, 1997)
2)井上ら(土木学会西部支部研究発表会: II-55, 2020)　3)John Caperon(*Ecology*, Vol.49, No.5: pp.866-872, 1968)
4)John Caperon(*Ecology*, Vol.50, No.2: pp.188-192, 1969)