アカモクの成長と生育環境に関する数学モデル*

三宮 信夫**・鮑 爾敏**・中 峯 浩**・
坂 本 亘***・荻 野 洸太郎****

A Mathematical Model for Growth of Sargassum Horneri and Its Environment*

Nobuo SANNOMIYA**, Ermin BAO**, Hiroshi NAKAMINE**,
Wataru SAKAMOTO*** and Kotaro OGINO****

Seaweed plays an important role in aquatic ecosystem. It supplies nutrient and provides the place of life for many kinds of living organism in the sea. In order to control the marine resources reasonably, a study on the growth dynamics of seaweed is necessary.

First, effects of solar radiation and water temperature on photosynthetic activity are considered. Secondly, a seasonal effect is introduced as a physiological phenomenon. Finally, a mathematical model of growth dynamics of Sargassum horneri is constructed from the idea of operating these effects multiplicatively. The model parameters are determined on the basis of the observation data which were measured for Sargassum horneri at Notojima Aquarium, Ishikawa Prefecture. By a computer simulation, the weight of Sargassum horneri is estimated for any change of the environmental conditions.

1. 緒 言

200 海里体制のもとでわが国の沿岸漁業を発展させる一つのアプローチとして、栽培漁業が産学官協同研究のもとで各地で試みられている。人間と水産資源のかかわりあい、これまで最大の収穫を得るためにいかに効率的に漁獲を行うべきかという立場から、将来にわたってこの資源を安定に利用するために適正な捕獲量をいかに定めるべきかという課題を経て、さらに水産資源をつくり育てるにはどうすればよいかという問題に発展してきた^{1), 2)}。

しかしこの問題は、生育環境も成長の状況も観測でき、かつ人間によって操作（制御）可能な農業の場合とは異なり、水産業では観測が困難な広大な海洋の中で、生物

間で繰り広げられる生存競争を海洋生態系として取り扱わなければならない点で、極めて難解である。システム工学は本来そのような問題に挑戦すべきであるが、工学システムのようにデータが容易に得られないことが障害となって、この問題を扱うのは容易でなかった。

水産資源としてはまず魚貝類を想起するが、海中における植物も海洋生態系では最も低次のレベルで生産者として重要な位置を占めている。植物に関してはこれまで植物プランクトンに関する研究^{3), 4)}がなされているが、海藻をシステム工学の対象とする研究は皆無である。植物プランクトンの現存量の変動を表わすモデルは、成長のみならず動物による摂食や乱流による拡散が主要な要因となる。これに対して、海藻は移動がなく、生育環境、成長状況とも比較的観測が容易である。また、海藻の成長に及ぼす環境の影響は、植物プランクトンの場合と異なっている。

本研究では、上に述べた点に着目してシステム工学の手法を用いて、沿岸岩礁域で藻場を形成するアカモク（褐藻類ヒバマタ目ホンダワラ科）の成長の動態モデルを作成する。すなわち、まずアカモクの成長に関する主要な環境要因である水温および光強度に関して、実測データに基づいてその年変化をモデル化する。つぎに、こ

* 原稿受付 1992. 3. 27

** 京都工芸繊維大学 工学学部 Department of Electronics and Information Science, Kyoto Institute of Technology ; Matsugasaki, Sakyo-ku, Kyoto 606, JAPAN

*** Faculty of Agriculture, Kyoto University ; Kitashirakawa, Sakyo-ku, Kyoto 606, JAPAN

**** Notojima Aquarium ; Notojima-machi, Ishikawa 926-02, JAPAN

Key Words : modeling, ecological system, growth dynamics, seaweed, aquarium.

これらの環境要因による光合成への影響を調べて、それぞれの関係をモデル化する。さらに、海藻自身の内的要因である季節効果を導入し、これらの要因を総合的に考えてアカモク単体の成長動態モデルを構築する。

実測データとしては、石川県のとじま臨海公園水族館の水槽内で育成されているアカモクのデータ⁵⁾をもとに、モデルに含まれるパラメータをシミュレーションによって決定する。また、アカモクの成長が環境条件によってどのように変化するかをシミュレーションによって考察する。

2. 海洋生態系における海藻の位置付け

海洋生態系は、物質の循環やエネルギーの流れを考えると、生産者、消費者、分解者と無機環境の四つの部分に分けることができる⁶⁾。生産者としては植物プランクトンおよび海藻、消費者としては主として魚貝類がある。分解者(菌類)は生物体を分解して、生態系に栄養塩を供給する。無機環境としては、媒質(水、空気など)および基質(岩石、砂、土、泥)がある。さらに、物質代謝に関与するエネルギーとして、光があり、必要な物質として二酸化炭素、水、酸素、栄養塩および有機物を考える。

光合成を営む海藻は太陽の光エネルギーを化学エネルギーに変換し、無機物から有機物を合成しているので、生態系の中で生産者としての地位を占めている。生態系における消費者である魚貝類は、直接または間接に生産者に依存して生活している。すなわち、海藻は消費者の餌となることによって栄養を供給しているだけでなく、海洋の沿岸部では大型の海藻が海中林と呼ばれる密生した群落を形成することにより、魚類の産卵や稚魚の生育、および成魚の生活場所を提供する。このような理由で海藻はバランスのとれた水界生態系の維持に重要な役割を果たしているといえる。

3. 生育環境のモデリング

3.1 考慮すべき環境要因

海藻の成長は太陽エネルギーを利用するので、光の強度が物理的な環境条件の中で最も重要である。次に考慮すべき環境条件として水温が挙げられる。温度は生体反応の進行に関係する要因であり、海藻細胞の増殖は細胞の中の生体反応の総合的な結果であるから、この反応の持つ温度特性を反映した温度依存性を示すことになる。海岸の科学的な水質環境については、様々な化学物質が溶存し、あるものは海藻の栄養として利用され、他のものは逆に阻害的に働く。

本研究では、石川県鹿島郡にあるのとじま臨海公園水

族館において測定されたアカモクの生育データをもとに、その成長モデルを構築する。アカモクは、本州全沿岸において外海あるいは内湾の1~10 mの深さのところに生育している海藻で、主枝長(または藻体長)が5~10 mに達する。

のとじま臨海公園水族館では、直径20 mの八角形ドーナツ型屋外水槽に、海藻の展示と飼育魚類の好適な生棲場の確保を目的としてアカモクを移植し、1986年よりその成長を観察し続けてきた⁵⁾。環境要因の測定も、水温は1987年より、また光強度は1989年より開始された。なお、この水槽内では栄養塩濃度がほとんど飽和の状態になっていると思われるので、環境要因としては、光強度と水温のみを考える。

アカモクは1年生の海藻である。年間の成長過程は、9月上旬に新植物体が散見され、11月以降に水温が低下するにつれて成長は促進し、1月~2月にかけて成長速度が最大になる。4~5月には成長量が最大に達し、5月下旬には徐々に葉体の先端より枯死流出してその生活史を完了する。同時に、次の世代へ向けて幼胚がまかれ、生命が継承される。このような成長過程をモデル化するために、時間 t (day)の原点を9月30日にとり、それ以後約8か月の期間($1 \leq t \leq 250$, すなわち10月1日より翌年6月7日まで)、つまり藻体を肉眼で目視観察できる頃から成長量が最大に達する頃までの期間を考察の対象とする。

3.2 光強度の年変化

光強度のデータは、屋外水槽の水深4 mのところで測定された。データ数は、1989年2月から1990年1月までの1年間のうち26日分である。その値は1時間ごとに測定された1日あたり13個の測定値を基にして1日の日射量($E/m^2 \cdot day$)として算出された。Fig. 1にそのグラフを示す。

Fig. 1 Seasonal variation of solar radiation

Fig. 3 Graph of solar radiation effect

る⁹⁾。すなわち、温度の上昇に伴って、酸素の活性が高まるのに対応して CO_2 固定速度が高まる。しかし、ある温度を越えると、 CO_2 固定系の酸素の活性がさらに高まる事が可能な温度にも関わらず、呼吸による CO_2 放出速度がより促進されるために、光合成速度は低下する。光合成速度の低下の他の理由としては、高温における光化学反応の不活性化に基づく炭素固定速度の低下にあると考えられる。したがって、光合成速度を最大にする温度が存在することになる。

温度効果 P_θ は、水温 θ と光合成速度の関係を表わすものである。これに対する実験データとして、Gao による舞鶴湾で測定されたアカモクの光合成速度の温度依存性に関するデータ⁹⁾がある。このデータは12月に水面の日射強度 $600 \mu\text{E}/\text{m}^2\text{s}$ の条件下で測定されたものである。

本論文では、温度効果を次のようにモデル化する。

$$P_\theta = \begin{cases} 1 - C_0(\theta - \theta_0)^2 & \theta \geq \theta_0 \text{ のとき} \\ 1 - C_1(\theta_0 - \theta)^2 & \theta \leq \theta_0 \text{ のとき} \end{cases} \quad (6)$$

アカモクの光合成速度に対する最適な温度 θ_0 は 25°C である⁹⁾。この実験のデータが0と1の間の値(相対値)を取るように規格化してから、参考文献9)のデータに基づいて最小二乗法によってパラメータ C_0 および C_1 を求めると、次のようになる。

$$C_0 = 0.005^\circ\text{C}^{-2}, C_1 = 0.002^\circ\text{C}^{-2}$$

Fig. 4 は、Gao による測定値(○印)と(6)式のモデル(実線)の関係を示す。なお、植物プランクトンの場合には、至適温度域が高いので、 P_θ は θ の単調増加関数として表わされている⁹⁾。

4.3 季節効果

光強度、温度などの外的な条件を一定にしておいても、海藻は各成長段階で生理機能が大きく変化する⁹⁾。幼期

Fig. 4 Graph of water temperature effect

には、光合成を行うために重要な光合成色素(クロロフィルなど)の含有量も少ない。しかし、成長するにしたがって、新しい細胞が増殖し、原光合成色素体も分裂して新しい光合成色素が生まれる。これに伴って、葉緑体が発達して、光合成速度は上がる。成熟期になったときには、葉緑体の大きさはもはや変化しないので、光合成の速度は一定になる。その後、老化に伴って光合成色素が消失するので、光合成速度も下がり、最終的には0になって枯死する。一年生海藻のこのような成長時期による光合成速度の変化を、光合成の季節変化と呼ぶことにする。

季節効果は、光強度および水温を一定の条件に設定したとしても、上に述べた植物固有の性質から光合成速度が時間的に変動する現象を表わすものである。季節効果のモデルは、このような海藻の成長過程をもとに、次のように与える。

$$P_s(t) = 1 - d(t - t_0)^2 \quad (7)$$

パラメータ d および t_0 を定めるための実験データは、Gao によって発表されている⁹⁾。この実験は、1987年10月から1988年6月にかけて水温 20°C 、水面の日射強度 $600 \mu\text{E}/\text{m}^2\text{s}$ を一定にした条件下で行われた。この結果を光合成速度の最大値が1となるように相対値に換算したデータを用いてパラメータを求めると、次の値が得られた。

$$d = 0.00003 \text{ day}^{-2}, t_0 = 50 \text{ day}$$

Fig. 5 は、Gao による測定値(○印)と(7)式のモデル(実線)の関係を示す。同図をみると、1月および2月の測定点は小さい値となり、(7)式のグラフから離れていることがわかる。測定値をグラフ上にのせるためには、(7)式の関数形をより複雑な形にしなければならない。同図の○印は、参考文献9)によれば、アカモクの上葉の測定データであり、下葉の2月の測定値は相対

Fig. 5. Graph of season effect

的に大きい値が得られている。また、葉緑体の成長量も1月および2月は高いことが示されている。これらのデータを検討した結果、(7)式の形は妥当であると考えて曲線あてはめを行った。

4.4 光合成速度モデル

上に述べたように、光合成には複数の要因が作用している。その場合、ある要因があるレベルに固定されるならば、ほかの要因がいくら最適なレベルに達していても、光合成速度の最大値は固定された要因によって決まるある一定の値を超えることはできないと考えられる。ここではこの考えに基づいて、上に述べた環境要因および季節要因は、光合成速度に対して相乗的に作用すると仮定して、次のモデルを考える。

$$P(t) = P_L(t) \times P_\theta(t) \times P_s(t) \quad (8)$$

ここに、(8)式における $P_L(t)$ および $P_\theta(t)$ は、それぞれ(2)式および(4)式を光強度効果(5)式および温度効果(6)式に代入して得られたものである。

5. アカモクの成長に関する動態モデル

9月30日を始点として第 t 日目におけるアカモク単体の重量を $N(t)$ (g) とする。また、初期値として10月1日におけるアカモクの重量 $N(1)$ を与える。第 t 日目から第 $t + \Delta t$ 日目への重量の変化量を $\Delta N(t)$ とすると、アカモクの重量に対する動態モデルは次のような差分方程式で表わされる。

$$\begin{aligned} N(t + \Delta t) &= N(t) + \Delta N(t) \\ &= N(t) + [\alpha P(t) N(t) - \beta N^2(t)] \Delta t \end{aligned} \quad (9)$$

とくに、1日ごとの重量の変化を調べることができるように、離散的な時間単位を $\Delta t = 1$ とすると、

$$N(t+1) = N(t) + \alpha P(t) N(t) - \beta N^2(t) \quad (10)$$

(10)式において、 $P(t)N(t)$ の項は、光合成によるアカモクの重量の増加分を表わすものである。この項に付加されたパラメータ α はその影響を示す係数である。一方、(10)式において $\beta N^2(t)$ の項は、 t とともに $N(t)$ が無限大に増加することを抑制するもので、現実には過密に生育することによる成長量の減少効果を表わしている。パラメータ β はその係数である。

具体的に、成長量の減少効果として次のようなことが考えられる。すなわち、アカモク単体は同一環境条件下で生活しているといっても、その上葉と下葉の受ける光エネルギーは異なっている。下葉の光合成速度は、上葉の面積が大きくなることに伴って、低下する。このような原因で、光合成速度 $P(t)$ は、主として上葉に対するものである。下葉の光合成速度の減少効果は、上葉の面積に比例するとみなして、アカモク単体に対しては、その速度が $\alpha P(t)$ より $\beta N(t)$ だけ低く考えられる。このような減少効果を考えると、(10)式に示されるように、 βN^2 の項を導入する必要がある。

パラメータ α および β の値を直接決定する実験データは存在しないので、ここではシミュレーションによって定めることにする。

シミュレーションは、次のようにして行う。すなわち、(8)式を(10)式に代入すると $N(t)$ に関する離散時間システムが得られる。これを計算するには、初期値 $N(1)$ およびパラメータ α, β を定めなければならない。ここでは、これらの量を仮定して $N(t)$ の値を求め、その値ができるだけ実測データに一致するようにする。

Table 1 Observation value of Sargassum horneri's weight

Observation data	Length	Weight
February 16 ($t = 139$)	380 cm	72 g
March 16 ($t = 167$)	510 cm	255 g
April 20 ($t = 202$)	540 cm	450 g

のとじま臨海公園水族館で測定されたアカモク単体の重さのデータは、Table 1 のように三日分の値が与えられている⁵⁾。よって、このデータを用いて、 $N(t)$ に関するシミュレーションを行った。その結果、次の値が得られた。

$$\begin{aligned} \alpha &= 0.126 \quad \text{g/g} \cdot \text{day} \\ \beta &= 0.000042 \quad \text{g/g}^2 \cdot \text{day} \\ N(1) &= 0.05 \quad \text{g} \end{aligned} \quad (11)$$

Fig. 6 は、シミュレーションの結果得られたアカモクの成長曲線を示す。ただし、図中の○印は重量の測定値である。この曲線は10月から翌年5月までの成長期におけるアカモクの重量の動態を再現していると考えられ

Fig. 6 Simulation result of seasonal variation of *Sargassum horneri*'s weight

る。成長曲線によると、2月中旬（2月10日は $t=133$ に相当する）から4月にかけてアカモクの重量が著しく増加する。4月下旬（4月20日は $t=202$ に相当する）から、その増加速度が減り、5月1日（ $t=213$ ）で重量は最大になる。その最大重量は467 gである。

6. 環境条件の変化が重量に及ぼす影響

アカモク重量の動態モデル(10)式を用いる一つの目的として、環境条件が変化することによりアカモクの成長量がどのように増減するかを推定することにある。このことは、海洋牧場における海中緑化システムを運用するときの基礎データとして重要である。そこで、モデル(10)式および(11)式において、温度の年変化モデルおよび光強度の年変化モデルのパラメータ中の一つを少し変化させて、シミュレーションの結果がどのように変わるかを調べる。

6.1 温度パラメータに対する感度解析

まず、温度の年変化モデル(4)式のパラメータを変化させることによるシミュレーションの結果、次のことが分かった。

- i) 年間平均温度（パラメータ B_1 ）を上昇することによって、アカモクの重量は増加し、重量が最大になる日は早くなる。逆に、平均温度の低下によって、その重量は減少し、最大になる日も遅くなる。平均温度が 1°C 変化すると、重量の変化が約30%になる。
- ii) 年間温度変化幅（パラメータ B_2 ）を大きくすることによって、アカモクの成長量が減少する。逆に、その値を小さくすることによって、その成長量は増加する。変化幅が 1°C 変化すると、重量が約20%変化する。

- iii) 温度の位相（パラメータ t_θ ）を早くすると、アカモクは増産し、逆に位相をおくらせると、減産する。その位相が十日変動することによって、重量が5%ぐらい増減する。

6.2 光強度のパラメータに対する感度解析

つぎに、光強度の年変化モデル(2)式のパラメータを変化させて、シミュレーションを実行し、その結果を考察すると、次のことが分かった。

- i) 年間平均光強度（パラメータ A_1 ）を $5\mu\text{E}/\text{m}^2\text{s}$ だけ上昇することによって、アカモクの重量は13%増加し、重量が最大になる日は三日早くなる。逆に、この光強度が同じ程度低下すると、その重量は17%減少し、最大になる日も四日遅くなる。
- ii) 年間光強度変化幅（パラメータ A_2 ）を大きくすることによって、アカモクの重量は減少する。逆に、その値を小さくすることによって、その重量は増加する。その値が $5\mu\text{E}/\text{m}^2\text{s}$ だけ変化させると、重量は約12%変化する。
- iii) 光強度の位相（パラメータ t_L ）を十日早くすると、アカモクの重量は1%増加する。逆に、その位相を十日遅くすることによって、重量が2%減少する。

6.1および6.2の感度解析の結果を検証する実データは、現状では得られていない。しかし、各パラメータを変化させたときの重量の増減傾向は、経験的事実に矛盾するものではない。また、参考文献10)では、水温および照度によって、アラメの配偶体の成長を制御できるというデータが得られているが、この結果とも矛盾しないことが分かった。

7. 結 言

本研究では、のと同じ臨海公園水族館における測定データを用いて、1年生海藻のアカモクの成長過程を数学モデルで表現した。アカモクの成長に必要な環境条件の効果としての光強度効果、温度効果およびアカモクに固有な性質からの季節効果を取り入れて、それぞれの効果が成長にどのように寄与するかを検討して、光合成速度の年変化をモデル化した。その結果、10月から翌年5月までの任意の時点におけるアカモク単体の重量を推定する計算式を導出することができた。

藻類の動態モデルとして、これまで基礎生産に関するモデルには多くの提案がなされているが、海藻に関して未だ試みられたことはなかった。したがって、モデルの妥当性を検証するデータも現状では得られていない。

提案したモデルは、光合成反応にとって本質的な部分のみを、現段階で利用可能な実測データを用いて作成し

たものである。その意味でモデルはできるだけ単純化されており、得られた結果は、今後の研究の出発点になると考えられる。その究極の目的は、海藻の成長量を予測することができるモデル式を構築することであるが、そのために行うべき今後の検討課題を列挙すると次のようになる。

- i) 本研究では、アカモクに関するあらゆるデータを集めて、それらをつなぎ合わせて利用した。今後は、本研究で得られた結果を基にして系統的な実データの採取法を検討する必要がある。この点に関して、我々の研究グループでは測定装置を改善して、新しいデータの採取を開始したので、その結果は別の機会に発表したいと考えている。
- ii) 本モデルの環境パラメータに関する感度解析を行ったが、その妥当性を検証するデータも今後採取する必要がある。しかし、そのためには多くの年月を要すると思われる。
- iii) モデル(10)式において、 $-\beta N^2(t)$ の項の生物学的な意味づけを検討する必要がある。この点に関して実測データでは、個体の密度が高いほど個体の成長率が高い場合と逆に低い場合の両方の例があることが報告されている¹¹⁾。個体を支える仮根が必要とする面積や、成長に必要な光の量から、それ以上は生育できないという飽和密度が存在すると考えられるが、水中の場合は陸上植物ほど密度効果は顕著でないようである。このような問題は今後多くの観察結果を得て議論されることになると思われるが、もしもモデルの信頼性が高くなれば、シミュレーションによる結果もこの問題の解決に示唆を与えることができると期待される。
- iv) 海藻の成長モデルに動物による捕食効果を付加することにより、ウニやアワビと海藻の間の捕食者-被捕食者モデルへ発展させることができる。その結果から、海洋牧場における最適運用を考える場合の一つの解答を得ることが期待される。

最後に、本研究に協力された柴田淳一氏(現三菱電機)および赤穂貞広氏(現村田製作所)感謝の意を表す。また、本研究実施にあたり、CSK 科学技術研究助成より部分的に援助を受けたことを付記して謝意を表す。

参 考 文 献

- 1) 黒木：海洋牧場における計測と魚群の制御；計測と制御，Vol. 24, No. 3, pp. 195~200 (1985)
- 2) 三宮：海洋水産におけるこれからの制御技術；計測と制御，Vol. 31, No. 1, pp. 166~169 (1992)
- 3) 鈴木(島津(編))：内湾における低次生産系の数値解析；資源評価のための数値解析，恒星社厚生閣，pp. 64~87 (1987)
- 4) 池田：漁業資源予測と管理のためのモデリング；計測と制御，Vol. 24, No. 3, pp. 227~233 (1985)
- 5) 荻野：屋外水槽に自生したアカモクの成長；動物園水族館雑誌，Vol. 30, No. 4, pp. 102~106 (1988)
- 6) 秋山，有賀，坂本，横浜：藻類の生態，内田老鶴圃，pp. 1~51 (1986)
- 7) 柴田：光と植物，培風館 (1982)
- 8) 高：アカモクの光合成の日変化；藻類，Vol. 38, pp. 163~165 (1990)
- 9) K. Gao : Seasonal Variation of Photosynthetic Capacity in *Sargassum Horneri* ; Jpn. J. Phycol., Vol. 38, pp. 25~33 (1990)
- 10) 谷口，秋山：アラメ配偶体の成長および成熟に対する水温と光条件；東北水研研究報告，Vol. 45, pp. 55~59 (1982)
- 11) 中原：褐藻類の生活史 XV；海洋と生物，Vol. 6, No. 3, pp. 216~220 (1984)