藻類のリン摂取と増殖に関する動力学モデル

清水 達雄* 工藤 憲三* 那須 義和*

A Kinetic Model for Algal Phosphate Uptake and Growth

Tatsuo SHIMIZU* Kenzo KUDO* and Yoshikazu NASU*

* Department of Sanitary Engineering, Faculty of Engineering, Hokkaido University, Kita 12 Nishi 8, Kita-ku, Sapporo 060 Japan

Abstract

A structured model introduced by considering algal mass to be composed of two components which were an intracellular phosphate and a structural substance, was proposed for algal phosphate uptake and growth dynamics. Further, the kinetics for phosphate uptake and growth of *Microcystis aeruginosa* were investigated at steady state or transient state, using continuous and batch culture experiments.

Continuous culture experiments indicated that specific growth rate, μ was expressed as a hyperbolic function of intracellular phosphorus content, f_p . While, specific rate of phosphate uptake, σ was inversely as f_p . The f_p values ranged from a maximum of about 5.0% to a minimum of about 0.15% phosphate per cell dry weight.

At balanced growth, σ was related to μ and f_p in the form of $\sigma = f_p \cdot \mu$ which was derived from the model presented here. So, parabolic relationship was found between σ and μ , because f_p increased with increasing μ .

The kinetic equation of transient phosphate uptake was given by $df_p/dt = \sigma - \mu \cdot f_p$. This kinetic model was able to simulate overplus phenomena that when *M. aeruginosa* grown in a phosphate deficient continuous culture was suddenly brought into contact with a phosphate rich medium, phosphate was accumulated into the cell above the intracellular content required to sustain maximum growth rate.

Key words: *Microcystis aeruginosa*, kinetic model, phosphate uptake, specific growth rate, overplus accumulation

1. はじめに

水の華の優占種である *Microcystis aeruginosa* などの藍藻類の増殖は水温、光の強度、栄養塩類濃度、発育因子などの微量物質の種類やその濃度、溶存炭酸ガスおよび混合状態など多くの環境因子の影響を受ける。これらの因子の中で、一般にリンや窒素などの栄養塩類が藻類の増殖を制限していると言われている。リンなどの栄養塩類が制限されている水環境では、そ

の摂取速度や蓄積能が生物相を構成する微生物種、優占種および増殖量を決定すると考えられる。

Droop¹⁾, Fuhs²⁾, Caperon ら³⁾が藻類の増殖速度が藻体内リン濃度に支配されることを、また Azad ら⁴⁾, Rhee⁵⁾がリン摂取速度も環境中のリン濃度だけでなく、藻体内リン濃度に依存することを報告して以来、多くの研究者によってこれらの現象が認められている。したがって、上述の現象を考慮した藻類のリン摂

* 北海道大学工学部衛生工学科 〒060 札幌市北区北12条西8丁目

取と増殖に関する多くの動力学モデルが提案されている^{5)~12)}。これらの動力学モデルはリンの摂取と増殖を分離して表現したものである。しかし藻類のリン摂取、増殖および藻体内リン含有率の変化は相互に関連するものである。そこで本研究では、細胞内リン濃度の変化を考慮して上述の関係を記述し、富栄養化湖沼での藻類増殖の予測のための動力学モデルを作成することを目的としている。

富栄養化した湖沼などで発生する *M. aeruginosa* などの藍藻類は浮上、沈降を繰り返すことなどが知られており、常にリン濃度などの環境因子の変動を受けている。本研究では細胞内成分の変化を考慮した構造モデルの概念を導入して、リン濃度が常に変化している非定常状態におかれた藻類のリン摂取や増殖にも適用できるような動力学モデルを提案した。また *M. aeruginosa* を用いて、連続培養および回分培養系によって、定常状態あるいは非定常状態でのリン摂取と増殖について実験検討を行い、さらに提案した動力学モデルによって実験データのシュミレーションを行った。

2. 実験方法および実験装置

本実験に用いた菌株はマイクロピペット洗浄法¹³⁾によって、霞ヶ浦で発生した水の華から純粋分離した *Microcystis aeruginosa* である。菌株の保存培養と前培養に使用した培地は Zehnder と Gorham¹⁴⁾ の No. 11 培地を修正した完全な無機培地である (Table 1)。

保存培養と前培養；保存培養は培地が10ml 入った試験管に藻体を接種して、培養温度30°Cで2 kluxの白色蛍光灯下で静置して行い、約1ヵ月毎に継代培養した。前培養は培地100ml を含有する坂口フラスコを用い、30°Cで3 kluxの条件下で通気して、3日間行った。

Table 1 Composition of the modified Gorham's medium

NaNO ₃	496mg · l ⁻¹
K ₂ HPO ₄	30mg · l ⁻¹
MgSO ₄ · 7H ₂ O	75mg · l ⁻¹
CaCl ₂ · 2H ₂ O	36mg · l ⁻¹
Na ₂ CO ₃	20mg · l ⁻¹
Na ₂ SiO ₃ · 9H ₂ O	58mg · l ⁻¹
PIV metals*	3 mg · l ⁻¹
* PIV metals	
FeCl ₃ · 6H ₂ O	194mg · l ⁻¹
MnCl ₂ · 4H ₂ O	82mg · l ⁻¹
ZnCl ₂	10mg · l ⁻¹
CoCl ₂ · 6H ₂ O	4 mg · l ⁻¹
Na ₂ MoO ₄	8 mg · l ⁻¹
Na ₂ EDTA · 2H ₂ O	1,500mg · l ⁻¹

Fig. 1 Turbidostat apparatus

1. Culture vessel 2. Medium reservoir 3. Spectrophotometer 4. Flow cell 5. Pump 6. Turbidity controller 7. Light 8. Air pump 9. Air filter 10. Constant-temperature water bath

連続培養装置と培養方法；*M. aeruginosa* の連続培養はケモスタット連続培養装置とタービドスタット連続培養装置 (Fig. 1) を併用して行った。流入リン濃度が0.5mg · l⁻¹以上の場合には藻体濃度が高くなり (100 mg · l⁻¹以上)、光律速になるので、リン摂取や増殖に関する動力学データを得るための実験にはタービドスタット連続培養法を用いて、藻体濃度を約60mg · l⁻¹に制御して行った。各培養条件下での培養期間は平均滞留時間の5倍程度とし、藻体濃度がほぼ一定となったときを定常状態とした。培養温度は30°Cに制御し、通気量1 vvmで培養槽へ通気した。また光は上部より白色蛍光灯で照射し、培養槽表面照度が約3 kluxになるようにした。回分培養系における藻類のリン摂取と増殖に関する実験は定常状態に達している連続培養系を回分培養系に切り替えた後、リンをパルス状に添加して行った。

分析方法；藻体濃度は550nmの吸光度を測定し、予め作成しておいた吸光度と藻体濃度との関係から求めた。藻体乾燥重量は藻体懸濁液を0.45μmのメンブレンフィルターで濾過後、藻体を105°C、24時間乾燥した後、重量を測定して求めた。オルトリン酸濃度はモリブデン青法により分析した。藻体内リン濃度は藻体培養液およびその濾液の全リン濃度を測定し、その測定値の差から求めた。全リン濃度はペルオキソ二硫酸カリウムを添加して、オートクレーブで120°Cで30分間加熱分解する湿式分解法によって得られた試料水のオルトリン酸濃度をモリブデン青法により測定して求めた。光合成酸素発生速度は温度30°C、照度3 kluxの条件下、藻体懸濁液中の溶存酸素濃度をDOメーター (YSI Model58) を用いて測定し、その測定値を連続的に記録させることによって、得られた溶存酸素濃度増加曲線の傾きから求め、光合成活性の指標とした。

3. 実験結果および考察

3.1 藻類のリン摂取と増殖に関する動力学モデル

藻類のリン摂取および増殖速度は溶存リン濃度だけでなく、藻体内リン濃度に依存することが多くの研究者によって指摘されている^{5)~12)}。そこで細胞内成分濃度の変化を考慮した構造モデルの概念を導入して、藻類のリン摂取と増殖過程を表現できる動力学モデルを提案する。

藻体内の i 成分の濃度を C_i 、その分率を f_i 、藻体濃度を X をすると、

$$C_i = X \cdot f_i \quad (1)$$

(1)式を時間 t で微分すると、

$$\frac{1}{X} \frac{dC_i}{dt} = \frac{df_i}{dt} + \frac{1}{X} \frac{dX}{dt} \cdot f_i \quad (2)$$

ここで、 C_i として藻体内リン濃度を考え、 C_P とし、その分率（藻体内リン含有率）を f_P とすると、(2)式から

$$\frac{df_P}{dt} = \frac{1}{X} \frac{dC_P}{dt} - \frac{1}{X} \frac{dX}{dt} \cdot f_P \quad (3)$$

藻体の比増殖速度を μ 、比リン摂取速度を σ とすると、

(3)式は

$$\frac{df_P}{dt} = \sigma - \mu \cdot f_P \quad (4)$$

また藻体の増殖速度およびリン摂取速度はそれぞれ

$$\frac{dX}{dt} = \mu X \quad (5)$$

$$-\frac{dP}{dt} = \frac{dC_P}{dt} = \sigma X \quad (6)$$

Nyholm^{7),8)}, Okada ら¹²⁾が報告しているように比増殖速度が藻体内リン含有率の Monod 関数で表されるとすると、

$$\mu = \mu_{\max} \cdot \frac{(f_P - f_{P,\min})}{K_G + (f_P - f_{P,\min})} \quad (7)$$

ここで $\mu_{\max}$ ；最大比増殖速度、 K_G ；飽和定数、 $f_{P,\min}$ ； $\mu = 0$ なるときの藻体内リン含有率、すなわち最小リン含有率

さらに藻体の比リン摂取速度は溶存リン濃度、 P と藻体内リン含有率の関数で表されるとして、津野ら¹⁹⁾と類似した式で表現した。

$$\sigma = \sigma_{\max} \cdot \frac{P}{K_P + P} \cdot \left(1 - \frac{f_P}{f_{P,\max}}\right) \quad (8)$$

ここで $f_{P,\max}$ ；最大リン含有率、 K_P ；飽和定数

湖沼などの自然水域では溶存リン濃度などの環境条件は常に変化しているので、藻体は unbalanced growth の状態にあり、種々の菌体内成分の濃度は変化していると考えられる。このような非定常状態にお

ける藻類の増殖、藻体内リン濃度および溶存リン濃度の変化は(7)、(8)式のもとに、微分方程式(4)~(6)式を解くことによって予測できる。

ケモスタット培養あるいはタービドスタット培養のような連続培養系における定常状態では、藻類は balanced growth の状態にあり、藻体内リン含有率は一定 ($df_P/dt = 0$) であるので、(4)式より比リン摂取速度と比増殖速度との関係は

$$\sigma = f_P \cdot \mu \quad (9)$$

したがってリンの供給量が十分であり、リン以外の因子、例えば窒素成分が増殖制限因子である場合には、どのような比増殖速度に対しても、藻体内リン含有率は最大となると考えられるので、

$$\sigma = f_{P,\max} \cdot \mu \quad (10)$$

が成立し、 σ と μ とは直線関係となる。

3.2 連続培養系におけるリン摂取と増殖

Table 1 に示す基本培地を1/2濃度に希釈し、かつリン濃度を種々変化させた培地を用いて、連続培養を行い、定常状態でのデータに基づいて *M. aeruginosa* のリン摂取と増殖特性について検討した。Fig. 2 は供給培地のリン濃度をパラメータとして、ケモスタット培養の定常状態における藻体濃度と希釈率との関係を示したものである。炭素源やエネルギー源を制限基質とした細菌などの連続培養によって得られる結果と異なり、希釈率の増加に伴って藻体濃度が減少する傾向を示した。さらにいずれの実験条件に対しても溶存リン濃度は極めて低く、 $0.01 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ 以下であり、供給されたリンの大部分が藻体内へ摂取された。これらの結果は藻類の比増殖速度が藻体内リン含有率の関数となり、リン含有率の増加に伴って比増殖速度が大きくなることを示唆している。

そこで藻体濃度が $60 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ 以下のケモスタットお

Fig. 2 Relationship between algal mass concentration and dilution rate in a phosphate-limited chemostat

Fig. 3 Specific growth rate vs. intracellular phosphorus content. Solid line was obtained from eq. (7) by using $K_C=0.80\%$ and $f_{P,min}=0.15\%$

Fig. 4 Relationship between specific rate of phosphate uptake and specific growth rate at balanced growth

よびタービドスタット培養から得られたデータを用いて、藻体のリン摂取および増殖に関して動力学的解析を行った。比増殖速度、 μ と藻体内リン含有率、 f_P との関係を求めた結果 (fig. 3), 2, 3の研究者が報告しているように^{7),8),12)}, μ が f_P の Monod 関数で表されることが明らかになった。Fig. 3およびその Lineweaver-Burk plotの結果から、*M. aeruginosa*の最大比増殖速度、 μ_{max} は 0.07hr^{-1} 、増殖に対する飽和定数、 K_C は $0.008\text{mg P} \cdot \text{mg}^{-1}\text{cell}$ およびリン含有量の最小値、 $f_{P,min}$ は $0.0015\text{mg P} \cdot \text{mg}^{-1}\text{cell}$ であった。

次にリン制限条件下における比増殖速度、 μ と比リン摂取速度、 σ との関係を検討した結果 (Fig. 4), μ は σ が大きくなるに従って増加しているが、細菌などを連続培養したとき、通常得られる直線関係にはならず、 μ の増加とともに μ に対する σ の増加率が増大した。この結果は藻体がリン制限条件下で、balanced growthを行っている場合、(9)式が成立することを示唆している。すなわち σ は μ と f_P との積で表されるが、 μ の増加に伴って f_P も増加するために、 σ の増加は

Fig. 5 Algal yield vs. specific growth rate. Solid line was obtained from eq. (12) by using $\mu_{max}=0.07\text{hr}^{-1}$, $K_C=0.80\%$ and $Y_{P,max}=670\text{mg cell} \cdot \text{mg}^{-1}\text{P}$

Fig. 6 Specific growth rate vs. photosynthetic activity

それらの相乗効果によるものと考えられた。Fig. 5は μ とリンに対する藻体収率、 Y_P との関係を示したものである。 Y_P は μ が小さい藻体ほど高くなった。

$$Y_P = 1/f_P \quad (11)$$

であるから、(7)式と(11)式から Y_P は

$$Y_P = \frac{Y_{P,max}}{1 + K_C \cdot Y_{P,max} / (\mu_{max} - \mu)} \quad (12)$$

となる。ここで $Y_{P,max}$; 最大収率定数

Fig. 5の実線は実験的に求めた動力学定数、 μ_{max} , K_C および $Y_{P,max}=670\text{mg cell} \cdot \text{mg}^{-1}\text{P}$ を用いて、(12)式から求めた計算値を示している。実験値と計算値が比較的よく一致した。

Fig. 6は種々の希釈率で連続培養して得られた増殖活性の異なる藻体の比酸素発生速度を検討した結果である。この結果から、光合成活性の指標と考えられる比酸素発生速度、 Q_{O_2} と μ とは比例関係にあり、

$$Q_{O_2} = \alpha\mu + \beta \quad (13)$$

で表される。ここで α は藻体増殖に伴う酸素発生量と増殖量との比を示す定数であり、 β は藻体の維持代謝係数すなわち単位藻体量を維持するのに必要な光合成による酸素発生量を示している。最小自乗法によって

実験データから求めた値はそれぞれ $\alpha = 1.7 \text{ mg O}_2 \cdot \text{mg}^{-1} \text{ cell}$, $\beta = 0.015 \text{ mg O}_2 \cdot \text{mg}^{-1} \text{ cell} \cdot \text{hr}^{-1}$ であった。 α の値については光合成商（酸素発生量と二酸化炭素同化量の比）を $0.8 \text{ mCO}_2 \cdot \text{m}^{-1} \text{ O}_2$, 藻体の炭素含有量を $0.5 \text{ g carbon} \cdot \text{g}^{-1} \text{ cell}$ として求めた合葉ら¹⁰⁾の値 $1.67 \text{ mg O}_2 \cdot \text{mg}^{-1} \text{ cell}$ とほぼ一致した。以上の結果は簡単に測定できる藻類の Q_{O_2} を知ることによって μ を予測できることを示している。

3.3 非定常状態におけるリン摂取と増殖

リンを増殖制限基質とした連続培養系から得られるリン含有率の異なる藻体を用いて、リンが十分に存在する環境条件下での藻類のリン摂取と増殖特性に関して実験的に検討した。Fig. 7 は定常状態に達した連続培養系を回分系へ切り替え、リンをパルス状に投入した後の溶存リン濃度と藻体内リン含有率の経時変化を示したものである。希釈率の大きい連続培養系から得られる最大リン含有率に近いリンを含有する藻体はリンが十分に存在する環境条件下においても増殖に伴っただけのリンを摂取するのみで、リン含有率はほとんど変化せずに1%の値を維持した。一方リン負荷量が小さい連続培養系から得られた0.2%というリン含有率の小さい藻体をリンが十分に存在する環境中に置いた場合には、急激なリンの摂取に伴って藻体内リン含有率が増加し、連続培養系で得られた最大リン含有率1%という値よりもはるかに高い5%まで達した。リン含有率が0.7%の藻体を用いた場合には、リン摂取量および摂取速度は最小リン含有率に近い藻体と最大リン含有率に近い藻体との中間の値であった。岡田ら¹⁸⁾も *M. aeruginosa* の細胞内リン濃度は培養条件によって0.08%から2.1%の広い範囲に変化することを報告している。以上の結果からリン制限条件下で生育したリン含有率の小さな藻体へリンが十分に供給されたとき、最大増殖速度で増殖するのに必要なリン含有率以上にリンを過剰に摂取するという overplus の現象が

起こることが明らかになった。

次に連続培養系から得られた種々のリン含有率の藻体を用いて回分培養実験を行い、藻体内リン含有率と初発の比リン摂取速度との関係について検討した。Fig. 8 から明らかなように、リンの供給を制限した環境条件下で発育したリン含有率の低い藻体ほどリン摂取速度が大であった。藻体内リン含有率と比リン摂取速度との関係が

$$\sigma = \sigma_{\max} \left(1 - \frac{f_P}{f_{P,\max}} \right) \quad (14)$$

で表せることを示している。この場合の $f_{P,\max}$ は増殖速度が最大となるときのリン含有率であり、リンを十分に供給した連続培養系で増殖する藻体のリン含有率である。

次にリン負荷量が小さな条件で連続培養したときに得られるリン含有率が極めて低い藻体へリンをパルス

Fig. 8 Initial phosphate uptake rate of various phosphorus content's cells

Fig. 9 Specific rate of phosphate uptake vs. phosphorus content. Data were obtained from batch culture of phosphate-starved cell ($f_P^0 = 0.2\%$)

Fig. 7 Time course of phosphate uptake and intracellular phosphorus content

状に添加して、回分培養を行い藻類の溶存リン摂取について検討した。溶存リン消費曲線の傾きから求められる比リン摂取速度と藻体内リン含有率との関係を図示したものが Fig. 9 である。この結果はリン飢餓状態に近い環境条件下で生育した藻体は最初リンを急激に摂取するが、リン含有率の増加に伴ってリン摂取速度が低下し、リン含有率が約 5% に達するまでリンを摂取することを示している。したがって前述したように、リン飢餓状態にあった藻体が高濃度のリンが存在する環境条件に置かれた場合には、連続培養で得られた最大リン含有率 1% すなわち最大比増殖速度で发育するに必要なリン含有率の約 5 倍のリンを過剰摂取する能力を有することが判った。またリン含有率の異なる藻体へリンをパルス状に供給して行った上述の実験結果から、2~3 の研究者が指摘しているように^{4),8),12),16),17)}、藻類のリン摂取速度および藻体内リン蓄積量は藻類が過去に受けたリン欠乏時間、リン濃度やリン供給量などに依存することが推察された。

3.4 リン摂取と増殖に関するシミュレーション

連続培養および回分培養系における実験結果から、藻類のリン摂取速度と増殖速度が藻体内リン含有率に強く依存することが明らかになった。そこで 3.1 で提案した藻体内リン含有率の変化を考慮した構造モデルを用いて藻体内のリン摂取と増殖過程について解析を行った。すなわち比増殖速度および比リン摂取速度がそれぞれ(7)式、(8)式で示される藻体内リン含有率の関数であるとして、(4)、(5)および(6)式によって、回分培養系における藻体内リン含有率、藻体濃度および溶存リン濃度の変化に関してシミュレーションを行った。Table 2 にシミュレーションに用いた動力学定数を示しているが、これらの値は回分培養系および連続培養系での実験結果から求めたものである。ただし K_p は須藤と岡田ら¹⁵⁾が *Microcystis aeruginosa* について報告している値を採用した。Fig. 10 はリン負荷量が小さい条件で連続培養したときに得られるリン含有率の低い藻体へリンをパルス状に負荷して回分培養を行った場合のリン摂取、藻類増殖およびリン含有率の変化に

Fig. 10 Simulation of phosphate uptake, growth and phosphorus content for phosphate-starved cell ($f_p^0=0.2\%$)

Fig. 11 Simulation of phosphate uptake, growth and phosphorus content for phosphate-saturated cell ($f_p^0=0.9\%$)

関してシミュレーションを行った結果である。Fig. 10 は本研究で提案した動力学モデルによって、リン摂取に伴って藻体のリン含有率が急激に増加する overplus の現象を表現できることを示している。すなわち最大増殖速度で发育するのに必要なリン含有率 (約 1%) よりもかなり高いリン含有率 (約 5%) まで摂取する現象をシミュレートできた。しかし藻体濃度の実測値が計算値より低く、リン含有率の実測値は計算値よりも高い値であった。この結果は摂取されたリンが藻体の増殖に利用されるのに lag time が存在することを示唆している。

一方リン負荷量が大なる連続培養条件で増殖したリン含有率の高い藻体 (約 0.9%) へリンをパルス状に供給した場合には、藻体に過剰摂取能がなく、最大増殖速度で发育するのに必要なリン含有率のレベルまでしかリンを摂取できないという現象が観察された (Fig. 11)。そこで $f_{p,max}=1.0\%$ を用いて、シミュレーションを行った結果、リン摂取、藻体増殖およびリン含有率の実測値と計算値が比較的よく一致した。以上の結果から藻類のリン摂取と増殖過程は藻体内リン含有率を考慮した構造モデルによって表現できることが明らかになった。さらに藻類が過去に受けたリン負荷条件などの履歴を考慮する必要があることが示唆された。

Table 2 Values of kinetic parameters and empirical coefficients

μ_{max}	0.07hr ⁻¹
K_G	0.8%
σ_{max}	110 $\mu\text{g P} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ cell} \cdot \text{hr}^{-1}$
K_p	0.01 $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$ *
$f_{p,min}$	0.15%
$f_{p,max}$	<div style="display: inline-block; vertical-align: middle;"> $\left\{ \begin{array}{ll} 5.0\% & \text{for } f_p^0=0.2\% \\ 1.0\% & \text{for } f_p^0=0.9\% \end{array} \right.$ </div>

* ; Literature¹⁵⁾, f_p^0 ; Initial phosphorus content

すなわち overplus の現象によって到達する最大リン含有率, $f_{P,max}$ は過去に受けたリン負荷条件などによって決定される藻体のリン含有率の関数になることが考察された。

4. ま と め

藻類のリン摂取や増殖特性に基づいた動力学モデルは水の華のように特定種の異常増殖によって引き起こされる富栄養化の予測には極めて有効である。本研究では藻類のリン摂取と増殖過程を表現するために、藻体内リン濃度の変化を考慮した動力学モデルを提案した。さらに水の華の優占種の一つである *Microcystis aeruginosa* のリン摂取および増殖について動力学的検討を行い、次の結論を得た。

1) 連続培養の定常状態での解析結果から、*M. aeruginosa* の比増殖速度、 μ は藻体内リン含有率、 f_P の Monod 関数で表現できた。また balanced growth の状態では、比リン摂取速度 σ と μ との間に $\sigma = \mu \cdot f_P$ が成立するが、 μ の増加とともに f_P も増加するので、直線関係は得られなかった。

2) 連続培養系から得られたリン含有率の異なる藻体を用いて、リンをパルス状に負荷して回分培養を行い、 f_P と σ との関係を検討した結果、 σ は f_P に逆比例した。また *M. aeruginosa* の最大リン含有率、 $f_{P,max}$ は過去に受けたリン負荷条件に依存し、負荷量が小さいほど、 $f_{P,max}$ が大きくなった。

3) 連続培養および回分培養の実験結果に基づいて、藻類のリン摂取および増殖に関する動力学モデルとして、藻体内リン含有率の変化速度を $df_P/dt = \sigma - \mu \cdot f_P$ で表した。ここで $\mu = f(f_P)$ 、 $\sigma = f(P, f_P)$ 。上述のモデル式によって、リン制限条件下で増殖した藻類は最大比増殖速度で増殖するのに必要なリン含有率(約1%)以上にリンを過剰摂取する現象をシミュレートすることができた。リン飢餓状態で生育した *M. aeruginosa* の場合、最大リン蓄積量は約5%に達した。一方リン負荷量が大なる条件で増殖したリン含有率が1%に近い藻体へリンをパルス状に供給しても、過剰摂取の現象は認められなかった。

水の華の優占種である *M. aeruginosa* などの藍藻類は湖沼などにおいて、浮上、沈降を繰り返すので、リンが存在する環境とほとんど存在しない環境の繰返し変動を受けている。本研究で提案した動力学モデルはこのような環境変動を受けている藻類の増殖によって引き起こされる富栄養化現象を表すモデル式として有効に利用できるものと考えられる。

(原稿受付 1991年10月30日)

(原稿受理 1992年5月16日)

引用文献

- 1) Droop, M.R. (1973) Some thoughts on nutrient limitation in algae, *J. Phycol.*, **9**, 264-272.
- 2) Fuhs, C.W. (1969) Phosphorus content and rate of growth in the diatoms *Cyclotella nana* and *Thalassiosira fluviatilis*, *J. Phycol.*, **5**, 312-321.
- 3) Caperon, J. and Meyer, J. (1972) Nitrogen-limited growth of marine phytoplankton-2. Uptake kinetics and their role in nutrient limited growth of phytoplankton, *Deep-Sea Res.*, **19**, 619-632.
- 4) Azad, H.S. and Borchardt (1970) Variation in phosphorus uptake by algae, *Environmental Science and Technology*, **4**, 737-743.
- 5) Rhee, G.Y. (1973) A continuous culture study of phosphate uptake, growth rate and polyphosphate in *Scenedesmus* sp., *J. Phycol.*, **9**, 495-506.
- 6) Jorgensen, S.E. (1976) A eutrophication model for a lake, *Ecol. Modelling*, **2**, 147-165.
- 7) Nyholm, N. (1976) A mathematical model for microbial growth under limitation by conservative substrates, *Biotechnol. Bioeng.*, **18**, 1043-1056.
- 8) Nyholm, N. (1977) Kinetics of phosphate limited algal growth, *Biotechnol. Bioeng.*, **19**, 467-492.
- 9) 津野洋, 合田健 (1978) 藻類の増殖過程における基質の摂取ならびに代謝に関する動力学モデル, 水質汚濁研究, **1**, 49-62.
- 10) Aiba, S. (1982) Growth Kinetics of Photosynthetic Microorganisms. *Advances in Biochemical Engineering* Vol. 23 *Microbial Reactions* (Ed. A. Fiechter), 86-156, Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- 11) Brown, E.J. and Harris, R.F. (1978) Kinetic of algal transient phosphate uptake and the quota concept, *Limnology and Oceanography*, **23**, 35-41.
- 12) Okada, M. and Sudo, R. (1982) Phosphorus uptake and growth of blue-green algae, *Microcystis aeruginosa*, *Biotechnol. Bioeng.*, **24**, 143-152.
- 13) Ichimura, T. and Watanabe, M. (1977) An axenic clone of *Microcystis aeruginosa* Kutz. Emend. Elenkin from Lake Kasumigaura, *Bull. Jap. Soc. Phycol.*, **25**, 177-181.
- 14) Zehnder, A. and Gorham, P.R. (1960) Factors influencing the growth of *Microcystis aeruginosa* Kutz. Emend. Elenkin, *Can. J. Microbiol.*, **6** 645-660.
- 15) 都留信也 (1979) 環境と微生物, 95pp., 共立出版, 東京.
- 16) Borchardt, J.A. and Azad, H.S. (1968) Biological extraction of nutrient, *Jour. Water Poll. Control Fed.*, **40**, 1739-1755.
- 17) Healey, F.P. and Hendzel, L.L. (1975) Effect of phosphorus deficiency on two algae growing in chemostat, *J. Phycol.*, **11**, 303-309.
- 18) 岡田光正, 須藤隆一 (1979) *Microcystis* の栄養塩吸収と増殖特性について, 陸水域の富栄養化に関する総合研究(II)—霞ヶ浦を中心として—, 国立公害研究所研究報告第6号, R-6-79, 293-302.