2009 年 3 月 環境システム学専攻修了

細胞内の生化学反応を考慮した円石藻の生態モデル構築と海洋酸性化に対する影響評価

76772 古川 誠 (指導教員：佐藤徹教授)

Keywords: Ocean acidification; Coccolithophores; Calcification; Biochemical modelling

1 背景

大気 CO_2 の増加と共に海洋の CO_2 吸収量も増加し、海洋表層の pH の低下や HCO_3^- の増加、CO_3^{2-} の減少が進んでいる [1)]。今後これらが加速し、海洋生態系に多大な影響を与えることが予想される。

単細胞の植物プランクトン、円石藻 (fig.1) は細胞内でココリスと呼ばれるカルサイト (炭酸カルシウム) の殻を形成し、細胞表面に展開させている。光合成により CO_2 を消費すると同時に石灰化でほぼ同じ量の CO_2 を生成する。世界中に広く分布し、その動態は将来の海洋や気候の生物化学的モデリングに対して、重要な意味をもつ。

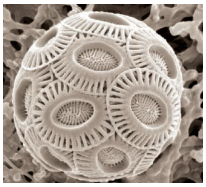


fig.1: *E.huxleyi.*[4)]

海洋の CO_2 増加は光合成を活性化するが、同時に CO_3^{2-} の減少によりカルサイトの飽和度を減少させ、石灰化しにくい環境となる。しかし、既存の研究では実験条件や種により石灰化の推移が大きく異なっており、その生態は複雑である。また、外部環境がカルサイト過飽和であっても、ココリスが溶解することが確認されている。

このように複雑な様相を呈するのは、細胞内生化学反応が単純に外部の水質条件に依存しているわけではないからと考えられる。つまり、細胞内部や近傍の水質条件や生体膜を通した物質輸送が、反応を左右する重要な因子であると考えられる。

2 研究目的

以上をふまえ、本研究の目的は、円石藻内部の生化学反応をモデル化し、既存の実験・観測結果にみられる海洋酸性化に対する応答を再現することである。その上で、円石藻を含めた生態系モデルを構築し、上記の円石藻内部のモデルと結合させることで、今後の CO_2 増加に対する円石藻の動態及びその環境影響を検証・考察する。実験条件による違い、種による違いも考察する。

3 数値モデル

本研究で構築した数値モデルは細胞内部の生化学反応を扱う細胞内モデルと、生態系の相互作用を扱う生態系モデルからなる。

3.1 円石藻内部反応モデル

円石藻は葉緑体で光合成を行うと同時に、細胞質とは隔離された小胞でココリスを形成する。小胞内や細胞質の水質や、原料・生成物となる H^+ や HCO_3^- 、CO_2 の小胞膜や細胞膜通過量が各反応を左右する。また、完成したココリスは細胞膜外に付着して存在し、細胞膜周辺の水質の影響を受ける。

以上を考慮し、領域を (a) ココリス小胞、(b) 細胞質、(c) 細胞膜周辺、(d) 外部環境、の 4 つに分け、各々の水質に依存した各反応や、領域間の物質移動 (膜通過や拡散) を定式化した。

扱う細胞内部の生化学反応を fig.2 に示す。小胞内で $CaCO_3$ を生成する際に生じる H^+ が生じる H^+ はイオンポンプで小胞外に汲みだされる。この H^+ は海洋に豊富にある HCO_3^- と結合して CO_2 となり、光合成に使われる

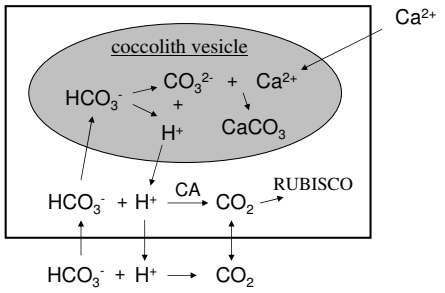


fig.2: Innercell biochemical reactions.

(トランス石灰化 [5])。なお、イオンポンプは ATP を消費するため光依存性をもつ。また、細胞質では CO_2 を基質として光合成が行われるが、CO_2 は外から受動拡散で流入する他、細胞内の HCO_3^- と H^+ から炭酸平衡移動および CA(炭酸脱水素酵素) により生成される。HCO_3^- や CO_2 は受動 (促進) 拡散とした。これらを考慮して構築した細胞内モデルの模式図を fig.3 に示す。

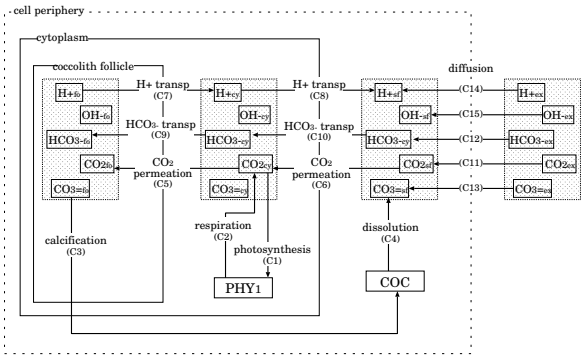


fig.3: Pattern diagram of innercell biochemical reaction model. PHY_1 denotes coccolithophorid biomass, COC denotes coccolith biomass.

3.2 生態系モデル

既存の生態系モデル (Kawamiya et al.[6]) を参考にし、生態系の相互作用をモデル化した。

円石藻を含む植物プランクトンや動物プランクトン、粒子状有機炭素、粒子状無機炭素の炭素量や、水質を規定する各物質量を状態変数とした。なお、植物プランクトンは、円石藻と珪藻、渦鞭毛藻の 3 種類を考えた。

3.3 未知パラメータとその最適化

未知パラメータを 9 つ設定した (table.1)。

CO_2 濃度や全炭酸濃度、光量に対する光合成・石灰化の推移、細胞内 pH、ココリス溶解

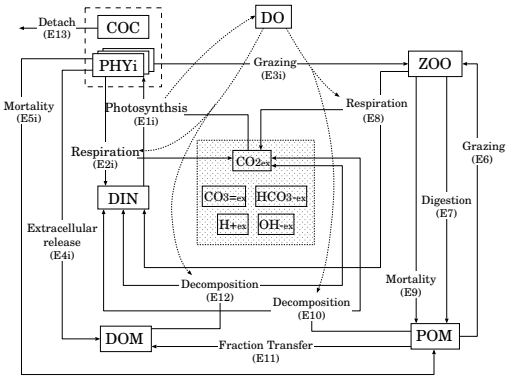


fig.4: Pattern diagram of ecosystem model.

table.1: Unknown parameters.

κ_f	calcification rate
γ_t	Photosyntheis dependency of H^+ transport
Kt_{H+}	H^+ membrane transport const
$Kt_{HCO_3^-}$	HCO_3^- membrane transport const
Kt_{CO_2}	CO_2 membrane transport const
LV_{fo}	H^+ pump performance of follicle membrane
LV_{cy}	H^+ pump performance of cytosol membrane
δ	ratio of mass-transfer coefficient to diffusion coefficient
$LI_{opt,1}$	optimum light intensity for coccolithophorid

の 13 個の実験結果を目標値とし、目標値と計算結果との差を目標値で割ったものの二乗和を評価関数とし、この最小値を求めて各パラメータを決定した。なお、このパラメータ最適化には RCGA (実数型遺伝的アルゴリズム) を用いた。

3.4 モデルの検証

円石藻モデル単体で CO_2 や Ca^{2+} 濃度、光量に対する光合成・石灰化量についての実験結果と比較を行い、実験再現性を確認した (fig.5)。また、生態系モデルと結合して生態系の中での円石藻やココリス量、pH や pCO_2 などの時系列変化の実験結果と比較を行い、再現性を確認した (fig.6)。

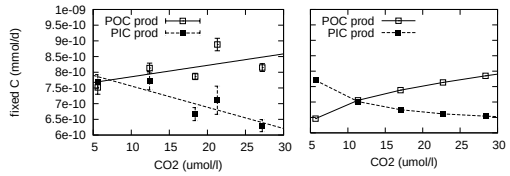


fig.5: PIC and POC prod against CO_2 concentration: comparison with experimental result(Zondervan[2])

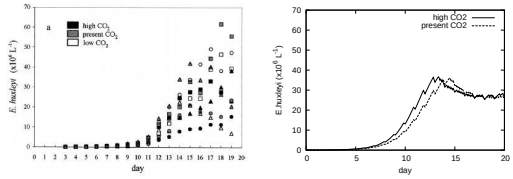


fig.6: Growth of the *E.huxleyi* population: comparison with experimental result(Engel[3])

4 考察

4.1 実験条件および種による結果の違いについて

CO_2 濃度増加に対する *E.huxelyi* の石灰化が実験により異なることに対し、Fabry[4] は、原因の 1 つとして CO_2 濃度の調整方法の違いを示唆している。NaOH や HCl で濃度を調整する場合と CO_2 を直接溶解させる場合とでどのように推移が異なるかを計算した (fig.7) なお、前者は全炭酸量 (DIC) を固定、後者はアルカリ度 (ALK) を固定することになる。

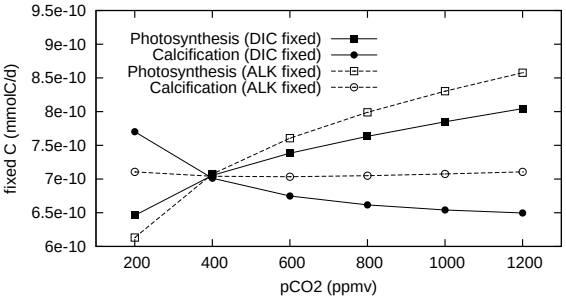


fig.7: Photosynthesis and Calcification vary according to experimental condition.

全炭酸量を固定した場合は石灰化量が減少するのに対し、アルカリ度を固定した場合は石灰化量はわずかに増加する。後者のほうが CO_2 が溶けるというメカニズムに則していると考えられる。石灰化は pCO_2 に対して減少するという研究が多く見受けられるが、多くは前者の方法で調整しており、必ずしもそうとはいえないと考える。

また、最適化により求めた各パラメータの値を変えることで、種により異なる石灰化量の pCO_2 依存性をある程度再現することが出来た。特に小胞膜の H^+ ポンプの光合成依存度が石灰化の推移を左右しており、種による違いは石灰化の光依存性にあるのではないかとした Sekino and Shiraiwa[7] を支持した。

4.2 海洋酸性化に対する円石藻の光合成・石灰化の推移

CO_2 濃度上昇に対する円石藻の挙動を計算した。光合成と石灰化量の推移、および明環境下と暗環境下でのココリス小胞、細胞表面、外部環境のカルサイト飽和度の推移を fig.8 に示す。なお、ここではアルカリ度を固定して水質を計算している。

CO_2 濃度の上昇に対し光合成は増加するが、石灰化量はほとんど変化しない。外部のカルサイト飽和度が 1 を下回る 2000ppmv 付近でもココリス小胞内は飽和度 3〜4 を保っており、石灰化部位が外部環境から隔離されていることで、外部環境では石灰化が起こらない環境下でも石灰化を行うことができると考えられる。

夜間のココリス小胞の飽和度は、昼間と逆に外界の飽和度が 1 以上であっても 800ppmv 以上では 1 以下になることがこのモデルで示されており、外部環境が過飽和な状況でも溶解が起こり得ることが示された。夜間は光合成が行われないため、わずかに起こっている石灰化で生じた H^+ がそのまま排出され膜近傍の pH が下がると同時に、CO_3^{2-} 濃度が減少するためだと考えられる。

4.3 他生物との競合および環境影響

CO_2 濃度上昇に対する、円石藻の他生物との競合やその環境影響を考察するために、円石

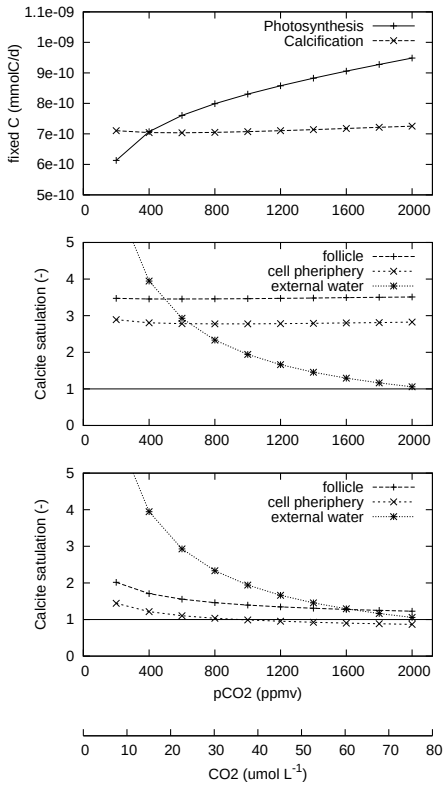


fig.8: Photosynthesis, calcification against CO_2 concentration (upper). Calcite saturation in coccolith follicle, cell pheriphery and external water with light (middle) and without light (lower)

藻、珪藻、渦鞭毛藻の 3 種の植物プランクトンを等しい初期濃度で与えたときの 20 日間の計算を行った。pCO_2 が 400ppm と 800ppm、溶存窒素が 200mmolN/m^3 と 5mmolN/m^3 の 4 ケースを行った。各プランクトンの存在割合 (20 日の平均) を fig.9 に示す。pCO_2 が上昇

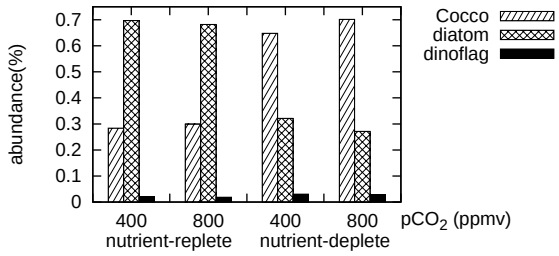


fig.9: abundance of phytoplanktons.

すると、珪藻に対して円石藻のバイオマスが増えることがわかる。特に、貧栄養の場合は顕著である。

円石藻および珪藻単体のときの pH の変化を fig.10 に示す。珪藻に対して円石藻の繁茂

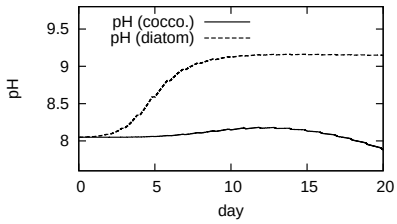


fig.10: pH shift by coccolithophorid or diatom.

は pH の上昇が鈍い、もしくは pH を低下させる影響をもっていることが分かる。pCO_2 の上昇は円石藻の存在率を特に貧栄養海域において上昇させ、pH を下げる、すなわち酸性化させることに繋がる。つまり、pCO_2 の上昇に対して正のフィードバックをもつと考えられる。

5 まとめ

円石藻の細胞内生化学反応に注目しモデルを構築した。その際細胞内の水質や物質の膜通過、拡散に注目した。これを用いて、既存の研究の実験条件や種による結果の違い、石灰化や溶解が外界のカルサイト飽和度に必ずしも依存しないことを示した。また、pCO_2 の上昇は特に貧栄養塩域において円石藻を繁茂させ、CO_2 の吸収を抑える可能性があることを示した。

参考文献

1) Riebesell,U., *Journal of Oceanography*, 60, 719-729, 2004
2) Zondervan, I., *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 272, 55-70, 2002
3) Engel,A., et al., *Limnol. Oceanogr.*, 50(2), 493-507, 2005
4) Fabry, V.J., *Science*, 320, 1020-1022, 2008
5) McConnaughey, T.A. and Whelan, J.F., *Earth-Science Reviews*, 42, 95-117, 1997
6) Kawamiya,M. et al.,*Journal of Oceanography*, 51, 635-664, 1995
7) Sekino,K. and Shiraiwa,Y., *Plant Cell Physiol.*, 37(7), 1030-1033, 1996