

珪藻類－渦鞭毛藻類の種間競争を考慮した田辺湾の赤潮モデル

山下 隆 男*・福 神 和 興**

1. 緒 言

和歌山県田辺湾は、広い湾口を通じて紀伊水道、太平洋に接続する複雑な地形の湾で、湾奥部では水産養殖業が盛んである。ここでの海水交換機構や赤潮の発生予測は、水産学のみならず海洋物理学、海岸工学にも興味ある研究テーマであり、田辺・中島高潮観測塔における海象観測(潮位、波浪、海上風、水温)および ADCP や STD を用いた流れや水質の観測と近畿大学農学部の水質環境観測(気象、水温、塩分、溶存酸素、pH、クロロフィルなどの水質テレメトリ)が行われている。これらの研究の成果として、

- 1) ここでの海水交換には潮流のみならず夏季の内部潮汐としての急潮や季節風が強く影響していること。
- 2) 赤潮発生のメカニズムとして、秋に珪藻類の異常増殖が赤潮を引き起こし、夏季には渦鞭毛藻類のそれが赤潮を引き起こす。

が、明らかにされてきた。本研究では、1998 年夏季の田辺湾における近畿大学農学部と京都大学防災研究所の共同観測データ(2週間にわたる1日ごとのプランクトン個体数および、環境要因の観測結果)を用いて、ロトカ・ポルテラ型の2種間競争を考えた植物プランクトン個体数変動モデルを作成し、珪藻類および渦鞭毛藻類の2種間競争係数の同定を行った。

2. 数理生態学

集団遺伝子や固体生態学の分野で数学モデルを用いた解析の有効性が広く認識されるようになり、理論集団生物学や数理生態学などの新しい理論分野が形成されている。地球の環境を考える上で生態系についての研究は欠かせない。しかし、生態系は様々な要因が複雑に絡み合っており、生物学的研究だけでは生態系を表現することは困難である。そこで、数理生態学を用い、生態系を数式化することにより、その表現が容易となる。

本研究では、システム生態学として、第一次生産者であるプランクトンの増殖モデルを検討する。それに先立

ち、まず数理生態学で取り扱われる個体数群の変動予測モデルについてレビューする(寺本, 1997)。

2.1 個体群の変動

(a) 増殖のモデル化

(i) 単純増殖

増殖率は出生率と死亡率の差で表される。さらに出生率と死亡率が定数となり、増殖が一定の値を取るとき、個体数の変動は式(1)で表される。

$$\frac{d}{dt}N(t) = \gamma N(t) \dots\dots\dots (1)$$

ここに、 $N(t)$:時刻 t における個体数、 γ :増殖率である。

(ii) ロジスティック増殖

生息に必要な資源をめぐっての種内での競い合いなどの過密効果によって、個体数の増加に比例して増殖率が減少すると考える。この場合の個体の変動は式(2)で表される。

$$\left. \begin{aligned} \frac{d}{dt}N(t) &= \epsilon \left\{ 1 - \frac{N(t)}{K} \right\} N(t) \\ K &= \frac{\epsilon}{\lambda} \end{aligned} \right\} \dots\dots\dots (2)$$

ここに、 ϵ :内的自然増殖率、 λ :種内競争係数、 K :環境収容力である。

(b) 捕食による影響のモデル化

捕食者の個体数が一定の時、個体数の変動は式(3)で表される。

$$\frac{d}{dt}N(t) = \epsilon \left\{ 1 - \frac{N(t)}{K} \right\} N(t) - k(N)Y \dots\dots (3)$$

ここに、 $k(N)$:捕食率、 Y :捕食者の個体数である。

(i) 飽和型の捕食の場合

被食者の個体数によって捕食率が変動する場合を、飽和型の捕食と呼ぶ。このとき捕食率は式(4)、個体数の変動は式(5)で表される。

$$k(N) = \frac{kN}{a+N} \dots\dots\dots (4)$$

* 正会員 工博 京都大学助教授 防災研究所
 ** 学生会員 京都大学大学院工学研究科

$$\left. \begin{aligned} \frac{d}{dt}N(t) &= \varepsilon \left\{ 1 - \frac{N(t)}{K} \right\} N(t) - \frac{kYN(t)}{a+N(t)} \\ &= \varepsilon \left\{ 1 - \frac{N(t)}{K} - \frac{Q}{a+N(t)} \right\} N(t) \end{aligned} \right\} \dots (5)$$

$$Q = \frac{kY}{\varepsilon}$$

ここに、 Q : 捕食者の影響、 k : 捕食速度、 a : 半飽和定数である。

(ii) 餌探索型の場合

捕食者が餌を探す時間を考慮し、個体数の変動を表す。このとき捕食率は式(6)のようになる。

$$k(N) = \frac{aN}{1 + \alpha\tau N} \dots (6)$$

ここに、 τ : 餌を食べ終わってから次の餌を探し始めるまでの時間、 α : 定数である。

(c) 種間の相互作用のモデル化

ロジスティック増殖では、生息に必要な資源をめぐっての種内での競い合いなどの過密効果によって個体群の増殖率が個体数の増加に比例して減少するものとしたが、同様の理由によって2種の生物の増殖率は互いに競争相手の個体数にも比例して低下すると考える。この場合、個体数の変動は式(7)のように連立方程式で表される。

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= (\varepsilon_1 - \lambda_1 N_1 - \mu_{12} N_2) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= (\varepsilon_2 - \mu_{21} N_1 - \lambda_2 N_2) N_2 \end{aligned} \right\} \dots (7)$$

ここに、 N_i : 種 i の個体数、 ε_i : 種 i の内的自然増殖率、 λ_i : 種 i の種内競争による増殖率低下を表す種内競争係数、 μ_{ij} : 競争相手種 j の存在による種 i の増殖率低下を表す種間競争係数である。

ここで、 $K_i = \varepsilon_i / \lambda_i$ 、 $\gamma_{ij} = \mu_{ij} / \lambda_i$ 、として、式(7)を変形すると、式(8)のようになる。

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= \varepsilon_1 \left(1 - \frac{N_1 + \gamma_{12} N_2}{K_1} \right) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= \varepsilon_2 \left(1 - \frac{\gamma_{21} N_1 + N_2}{K_2} \right) N_2 \end{aligned} \right\} \dots (8)$$

(d) ロトカ・ボルテラの被食者-捕食者モデル

種1が被食者で、餌として種2に捕食される場合を考える。

(i) 種内競争の無い場合

種1、2とも種内競争が無く、さらに捕食率が一定の場合を考える。このとき捕食率は式(9)で表され、個体数の変動は式(10)で表される。

$$k(N) = kN \dots (9)$$

ここに、 k : 定数である。

ただし、種1が種2に捕食されることによる増殖率の

減少と、種2が種1を捕食することによる増殖率の増加は異なること、つまり、 $k_1 \neq k_2$ であることを考慮しなくては行けない。また、捕食者である種2は、餌である種1を捕食することで増殖していき、種1を十分に捕食できないと個体数は減少していく。このことを表すために、内的自然増殖率の項を負とした。

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= (\varepsilon_1 - k_1 N_2) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= (-\varepsilon_2 + k_2 N_1) N_2 \end{aligned} \right\} \dots (10)$$

(ii) 種内競争の有る場合

種1、2ともに種間競争が有る場合を考える。捕食率は式(9)で表されるものとする。このときの個体数の変動は式(11)で表される。

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= (\varepsilon_1 - \lambda_1 N_1 - k_1 N_2) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= (-\varepsilon_2 + k_2 N_1 - \lambda_2 N_2) N_2 \end{aligned} \right\} \dots (11)$$

(iii) 捕食率の飽和効果を考えた場合

さらに飽和型の捕食率を考えると、個体数の変動は式(12)で表される。

$$\left. \begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= \left(\varepsilon_1 - \lambda_1 N_1 - \frac{k_1 N_2}{a + N_1} \right) N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} &= \left(-\varepsilon_2 + \frac{k_2 N_1}{a + N_1} - \lambda_2 N_2 \right) N_2 \end{aligned} \right\} \dots (12)$$

3. 田辺湾におけるプランクトン個体数、海水流動および水質の観測

京都大学防災研究所白浜海象観測所では、田辺湾における赤潮発生予測を目的として、1997年から東京水産大学および近畿大学水産学科との共同観測研究プログラムを行っている。これにより、約10日周期で沿岸湧昇と内部潮汐が足し合わされて発生すると考えられる突発的な

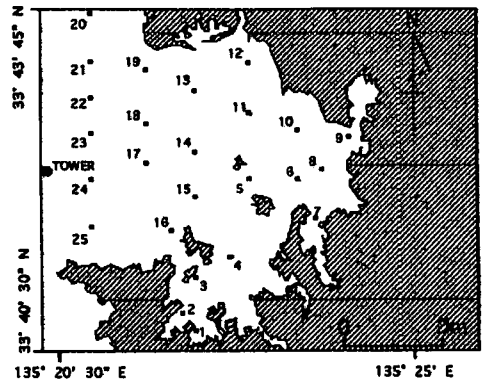


図-1 田辺湾におけるプランクトン、海水環境の観測点

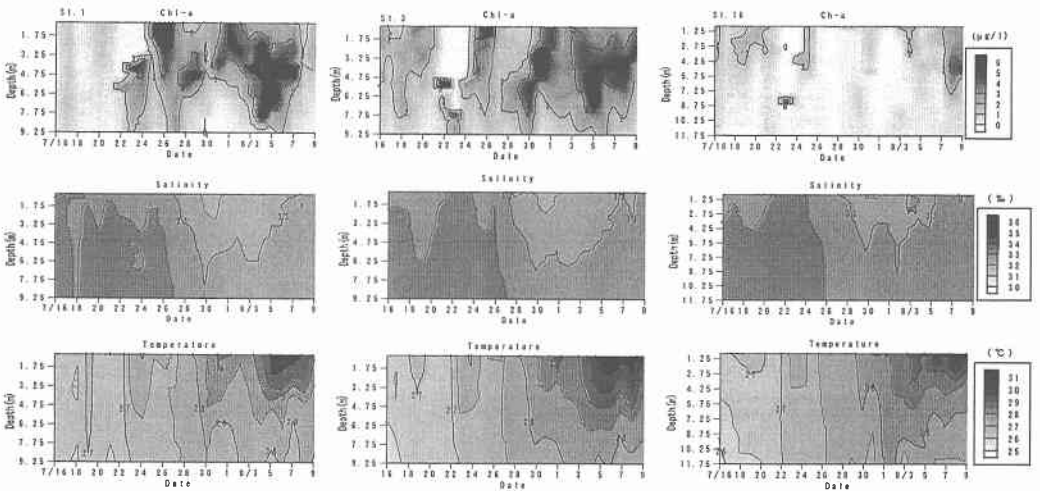


図-2 田辺湾における定点観測，図-1の St. 1, St. 3, St. 16 でのクロロフィル a 濃度，水温，塩分濃度鉛直分布の時間変化(田中ら，1998)

外洋深層水が流入する現象「内部急潮」が観測された。また，湾口部での海象観測と湾奥部での水質観測から，夏季には内部急潮が湾奥の水質浄化機構を支配している可能性が高いことが見出された。

さらに，1998 年には図-1 に示す観測点のうち，湾奥の 4 定点での 1 日 1 回のプランクトン観測が海象，水質観測と同期して半月間実施された。観測期間中，顕著な赤潮状態には至らなかったが，植物プランクトン個体数の 1 日間隔の変動が観測され，環境要因や内部急潮との対応が検討できる観測データが得られた。観測結果はデータベース，「TOO+WAP 98」(Tower Oceanographical Observation + Water Quality and Plankton 98) として取りまとめられている(田中ら，1998)。本研究ではこのデータを用いたので，これに関して概説する。

共同観測は，1998 年 7 月 15 日から 8 月 19 日までの間，田辺湾において 1 日 1 回午前 10 時にシーバード(SBE-25)による定点観測が行われた。その一例を図-2 に示す。さらに，7 月 21 日，7 月 24 日，7 月 27 日，7 月 30 日，8 月 3 日，8 月 6 日にはクロロフィル a 濃度，水温，塩分濃度，密度の平面観測が行われた。また，7 月 22 日から 8 月 7 日までの間，1 日 1 回，午前 10 時に採水により 4 ヶ所の海水中の植物プランクトン 15 種類の個体数密度の観測が行われた。観測されたプランクトンの中で，Gymnodinium spp., Prorocentrum spp. P dentatum, P triestinum, P ninimum, を渦鞭毛藻類，Nitzschia spp., Cheatoceros spp., Skeltonema spp. を珪藻類として分類した。その他のプランクトンとして，Polykrikos spp., Peridimium spp., Melosira spp., Ceratium spp., Thalassiosira spp., Heterosigma sp. が観測

された。

4. ロトカ・ボルテラの種内，種間競争モデルの適用

田辺湾では，夏に珪藻類，秋に渦鞭毛藻類が優占種となることが観測によりわかっている。そのため，2 種間競争を考えたモデルである，ロトカ・ボルテラの競争モデルの適用が可能であると考えられる。このモデルは個体特有の内的自然増殖率と，同一種または他種との生存競争の双方を考慮して個体数の変動を予測するものであり，水温，塩分濃度，日照時間，光の強さ，種間競争係数，および環境容量で規定されている。このモデルを用いて種間競争係数を同定する。

4.1 ロトカ・ボルテラの競争モデル

互いに競争関係にある 2 種のプランクトン集団を考え，時刻 t でのそれぞれの個体数を P_1, P_2 とする。このとき個体数の変動は式 (8) を用いて，式 (13) で表される。

$$\left. \begin{aligned} \frac{dP_1}{dt} &= \varepsilon_1 \left(1 - \frac{P_1 + \gamma_{12} P_2}{K_1} \right) P_1 \\ \frac{dP_2}{dt} &= \varepsilon_2 \left(1 - \frac{\gamma_{21} P_1 + P_2}{K_2} \right) P_2 \end{aligned} \right\} \dots\dots\dots (13)$$

4.2 内的自然増殖率

内的自然増殖率は環境要因によって変化する。環境要因として考えるのは，水温，塩分濃度，日照時間，光の強さ，栄養塩濃度の 5 つである。内的自然増殖率は式 (14) で表される。

$$\varepsilon = v_p \mu_T \mu_s \mu_L \mu_N - \delta \dots\dots\dots (14)$$

ここに， v_p : 最大増殖率， μ_T : 温度による制限， μ_s : 塩分

濃度による制限, μ_L : 光による制限, μ_N : 栄養塩濃度による制限, δ : 自然死亡率である。

(a) 最大増殖率

最大増殖率は Eppley (1972) により式 (15) で表されるところと考える。

$$\log_{10} v_p = 0.0275t - 0.070 \quad \dots\dots\dots (15)$$

ここに, t : 個体特有の最適水温である。

(b) 水温による制限

水温による制限は, Steel (1962) により式 (16) で表されるところと考える。

$$\mu_T = \frac{T}{T_{opt}} \exp\left(1 - \frac{T}{T_{opt}}\right) \quad \dots\dots\dots (16)$$

ここに, T : 水温, T_{opt} : 最適水温である。

(c) 塩分濃度による制限

塩分濃度による制限は Steel の式で表す。

$$\mu_S = \frac{S}{S_{opt}} \exp\left(1 - \frac{S}{S_{opt}}\right) \quad \dots\dots\dots (17)$$

ここに, S : 塩分濃度, S_{opt} : 最適塩分濃度である。

(d) 光による制限

光による制限を Steel の式を修正して, 式(18)で表す。

$$\mu_L = \frac{NI}{DL} \frac{I}{I_{opt}} \exp\left(1 - \frac{I}{I_{opt}}\right) \quad \dots\dots\dots (18)$$

ここに, NI : 日照時間, DL : 日長, I : 光強度, I_{opt} : 最適光強度であり, 光強度は式 (19) で表される。

$$I = I_M \max\left(\sin^3\left(\frac{\pi(t-t_0)}{DL}\right), 0\right) e^{-kz} \quad \dots\dots\dots (19)$$

ここに, I_M : 最大光強度, t_0 : 日の出時間, k : 光の消散係数, z : 水深である。

(e) 栄養塩濃度による制限

田辺湾では, 栄養塩濃度はほぼ飽和であり, 本研究のモデルには栄養塩濃度による制限を加えないこととした。

4.3 パラメーターの設定

(a) 最大増殖率

田辺湾における珪藻, 渦鞭毛藻の最適水温は約 25°C であることが推測されているので, 式 (15) を適用して, $v_p = 4.15$ となる。

(b) 最適値, 死亡率

田中ら (1998), および佐々木 (1998) を参考にして, 珪藻, 渦鞭毛藻の最適水温, 最適塩分濃度, 最適光強度, 死亡率をまとめると表-1 のようになる。

(c) 環境容量

環境容量はその個体が到達できる最大の個体密度である。つまり, 最適の環境にあるとき環境容量は最大となると考えられる。この環境容量の最大値を求める。Shiegelman and Kycia (1979) によれば, プランクトンの細胞容積は最大で, 1.2 mm³/ml~1.3 mm³/ml であ

表-1 珪藻, 渦鞭毛藻の各パラメーター

	珪藻	渦鞭毛藻
最適塩分濃度	30‰	30‰
最適水温	25°C	25°C
最適光強度	628 MJ/M ² /s	100 MJ/M ² /s
死亡率	0.1/day	0.1/day

る。また珪藻, 渦鞭毛藻の 1 個体当たりの体積を計算すると, それぞれ 7.0×10⁻⁷ mm³, 4.0×10⁻⁶ mm³ となる。以上より最大環境容量を計算すると, 珪藻は 1.8×10⁶ cell/ml, 渦鞭毛藻は 3.1×10⁵ cell/ml となる。このとき最大増殖率をとっていると考えると,

$$K_i = \frac{\varepsilon_i}{\lambda_i} \quad \dots\dots\dots (20)$$

より, 種内競争係数 λ が求まり, それぞれ 2.3×10⁻⁶, 1.3×10⁻⁵ となる。

この種内競争係数を固定し, 環境要因の変化で自然増殖率が変動すると, それにあわせて環境容量が変化すると考える。

(d) その他の固定されたパラメーター

その他のパラメーターとしては, 日長 (DL): 12 時, 日の出時間 (t_0): 6 時, 光の消散係数 (k): 0.2, 水深 (z): 2.5 m とした。なお, 光の消散係数は田中ら (1998) を参考にした。

4.4 数値シミュレーションによる種間競争パラメーターの同定

1998 年夏に田辺湾で観測された水温, 塩分濃度データ (TOO+WAP 98), 潮岬測候所で観測された日照時間データ, および 1997 年の観測から推測した光強度を用いて, 7 月 22 日から 8 月 6 日までの数値シミュレーションを行った。

シミュレーションの結果と実際のプランクトンの個体数密度の観測データとを比較した。以下では, 渦鞭毛藻を種 1, 珪藻を種 2 とした。

式 (20) に λ の値を代入すると, 環境容量は式 (21) のように表わされる。

$$\left. \begin{aligned} K_1 &= 2.3 \times 10^{-6} \varepsilon_1 \\ K_2 &= 1.3 \times 10^{-5} \varepsilon_2 \end{aligned} \right\} \quad \dots\dots\dots (21)$$

しかし, 環境容量の値をこのまま用いると, 増殖率が低いときにあまりにも環境容量の値が小さくなってしまいうので, 環境容量は 1000 cell/ml 以下にならないものと仮定した。

このとき符号の関係で, ε が負になる場合には, 式 (13) の代わりに次式を用いた。

$$\frac{dP_i}{dt} = \varepsilon_i \left(1 + \frac{P_i + \gamma_{ij} P_j}{K_i}\right) P_i \quad (i, j=1, 2) \quad \dots\dots\dots (22)$$

(a) 種間競争を考えない場合

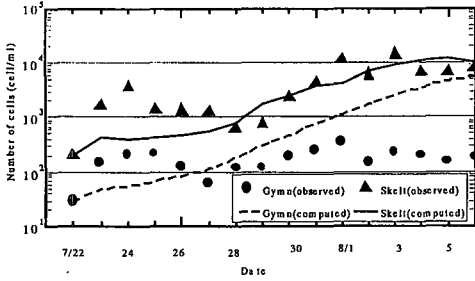


図-3 種間競争を考えない場合の計算結果と観測結果の比較

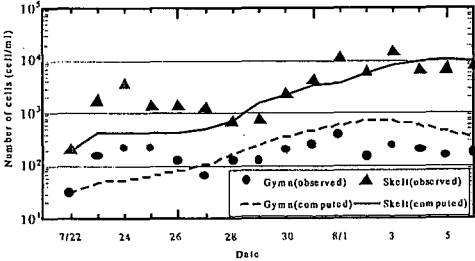


図-4 種間競争を考えた場合の計算結果と観測結果の比較

両種の種内・種間競争係数の比 γ を0として計算する。その結果を図-3に示す。この場合、珪藻の個体数は10000 cell/ml程度で伸びなくなっている。また、渦鞭毛藻類の個体数は最終日で5000 cell/ml程度まで増えており、さらに増加の傾向にある。珪藻の増加傾向は観測値とほぼ同じであるが、渦鞭毛藻の増加傾向は観測値とかけ離れている。これは種間競争を考えていないためであると考えられる。

(b) 種間競争を考えた場合

両種の種内・種間競争係数の比 γ を $\gamma_{12}=0.9, \gamma_{21}=2.0$ として計算する。この結果を図-4に示す。この場合も珪藻の個体数は観測結果通り10000 cell/ml程度で伸びなくなっている。渦鞭毛藻は観測結果により近い変動を示すようになったが、まだ実際のデータの2倍程度の個体数にまで増えてしまっている。しかし、個体数の変動の傾向は表現することが可能となった。移流・拡散を考慮しないモデルにしては良好な再現性を得ることができ

た。さらに、海水の流れ (u, v, w) による移流・拡散も考慮した式 (23) に基づく計算を行う必要がある。

$$\begin{cases} \frac{dP_1}{dt} = \epsilon_1 \left(1 - \frac{P_1 + \gamma_{12}P_2}{K_1} \right) P_1 \\ \quad - u \frac{\partial P_1}{\partial x} - v \frac{\partial P_1}{\partial y} - w \frac{\partial P_1}{\partial z} \\ \frac{dP_2}{dt} = \epsilon_2 \left(1 - \frac{\gamma_{21}P_1 + P_2}{K_2} \right) P_2 \\ \quad - u \frac{\partial P_2}{\partial x} - v \frac{\partial P_2}{\partial y} - w \frac{\partial P_2}{\partial z} \end{cases} \dots\dots\dots (23)$$

5. 結 語

以上、田辺湾における赤潮発生モデルを構築するための基礎研究を行った。1998年夏季における田辺湾でのSTD観測結果およびプランクトン個体数の観測データ (TOO+WAP 98) を用いて環境要因とプランクトン個体数の変動特性を調べた。これにより2種間競争を考慮した個体数変動モデルを用いて植物プランクトンの増減をある程度表すことができた。また、珪藻と渦鞭毛藻の種間競争係数、 $\gamma_{12}=0.9, \gamma_{21}=2.0$ を同定することができた。

なお、本研究は京都大学防災研究所の一般共同研究の一部として実施された。

参 考 文 献

佐々木淳 (1998): 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, 海岸工学論文集, 第45巻, pp. 1141-1145.
 田中祐志・吉岡 洋・芹沢重厚・山下隆男・加藤 茂・山根 猛・土井 崇・菅原 亘 (1998): 田辺湾における海象, 水質およびプランクトン個体数の観測: TOO+WAP 98, 京大防災研年報, 第42号, 印刷中.
 田中昌宏・Robert V.・稲垣 聡 (1998): オイラーラグランジェ法を用いた赤潮発生のシミュレーション, 海岸工学論文集, 第45巻, pp. 1031-1035.
 寺本 英 (1997): 数理生態学, 朝倉書店, 179 p.
 Eppley, R. W. (1972): Temperature and phytoplankton growth in the sea., Fish Bull., 70, pp. 1063-1085.
 Shiegelman, H. W. and J. J. Kycia. (1979): Largescale culture of dinoflagellate algae., Toxic Dinoflagellate Blooms (D. L. Tyler and H. H. Seliger eds.), Elsevier/North Holland, pp. 115-122.
 Steel, J. H. (1962): Environmental control of photosynthesis in the sea, Limnol, Oceanogr., 7, pp. 137-150.