

栄養塩成層下における藻類種遷移と *Chattonella* 赤潮発生過程のモデル化

渡辺正孝* ・木村敏彦** ・天野邦彦***
木幡邦男**** ・志々目友博*****

1. はじめに

内湾への窒素・リン負荷の増大が富栄養化現象をもたらした。赤潮の多発化・広域化をもたらしたことは過去の統計からも明らかである。しかし海域の富栄養化と赤潮発生、特に *Chattonella antiqua* 赤潮との定量的関連については明確ではなかった。*C. antiqua* 赤潮の発生現場で見られる特徴的な海洋構造は比較的浅い水深 (5~7 m) に安定した栄養塩成層が存在し、表層での栄養塩は欠乏状態であり、底層に多くの栄養塩が存在している。*C. antiqua* は昼間は表層に、夜間は底層に日周鉛直移動を行なうことが明らかになっており (Watanabe ら, 1991), 夜間の底層での栄養塩摂取が増殖に大きな役割を果たしていることが示唆されている。Watanabe ら (1995) は、現場隔離生態実験系を用いて人為的富栄養化と環境制御により *C. antiqua* 赤潮発生を再現させ、その発生機構を明らかにした。ここでは *C. antiqua* の増殖と日周鉛直移動を組み込み、現場海域で競合関係にある珪藻類、渦鞭毛藻の増殖及び動物プランクトンによる捕食、栄養塩動態を考慮した生態系モデルを構築した。本モデルを隔離生態系実験結果を用いて検証し、*C. antiqua* 赤潮の発生過程を定量的に明らかにした。

2. 現場隔離生態系実験

自然の海洋生態系をそのまま捕獲し、流れの影響を受けず系内の物質が保存されている隔離生態系 (メゾコズム: 直径 5 m, 深さ 18 m, 海底まで含めて隔離, 図-1) を瀬戸内海家島海域に設置した (Watanabe ら, 1995)。系内の変化はすべて生物・化学過程及び沈降過程により説明できる系となっている。海洋生態系を隔離後、浮遊力を持たない珪藻類の沈降を防止し長期間隔離生態系を維持するためにメゾコズム内に鉛直循環流発生装置 (図-1) を直ちに設置した。これは水深約 0.2 m にてポンプ揚水 (約 80 m³/day) した海水を、鉛直につり下げた 2 本

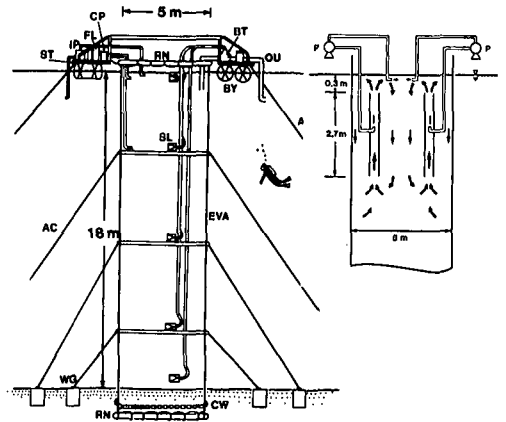


図-1 隔離生態系 (メゾコズム) (左) 及び鉛直循環流発生装置 (右) 概略図 (Watanabe ら, 1995)

の円筒 (長さ 2.7 m, 内径 21 cm, 水深 0.3 m からつり下げ) 内に上向きに設置したノズル (内径 2.5 cm) より上方に向けジェット噴射を行なった (図-1)。この上方ジェット噴流は円筒内の海水を連行するため、水深 3 m より下の海水が円筒内に引き込まれ、ゆっくりと湧昇するとともに、メゾコズムの中央と側壁に沿って下降流が形成される。これにより表層 0~5 m ぐらいの間に非常にゆっくりとした鉛直循環流が形成された。これにより貧栄養海域においても一部大型珪藻を除いて大部分の珪藻を中心とした藻類を浮上・維持することが可能となった。

メゾコズム外水深 5 m 層の海水をポンプ揚水し、ミリポアフィルター (CJ: 5 μ m, CN25: 2.5 μ m ポアサイズ) を通してメゾコズム内表層 0.5 m のところに流入させた。流入量はサンプル採水量を補償する程度の量 (約 2 m³/day) とした。

1989年7月21日の生態系捕獲後直ちに窒素 (NaNO₃: 250.2 g), リン (NaH₂PO₄: 30.6 g) を 0~18 m の全層にわたって添加し人為的富栄養化実験を開始した。この栄養塩添加は鉛直に混合したとすると PO₄-P で約 0.5 μ M, NO₃-N で約 7.5 μ M 程度に相当する濃度である。さらに実験期間中浅い栄養塩安定成層を形成す

* 正会員 Ph.D. 国立環境研究所 水士圏環境部
** 工修 国立環境研究所 水士圏環境部
*** 正会員 工博 建設省土木研究所 環境部
**** 正会員 理博 国立環境研究所 地域環境研究 G
***** 工修 環境庁 水質保全局

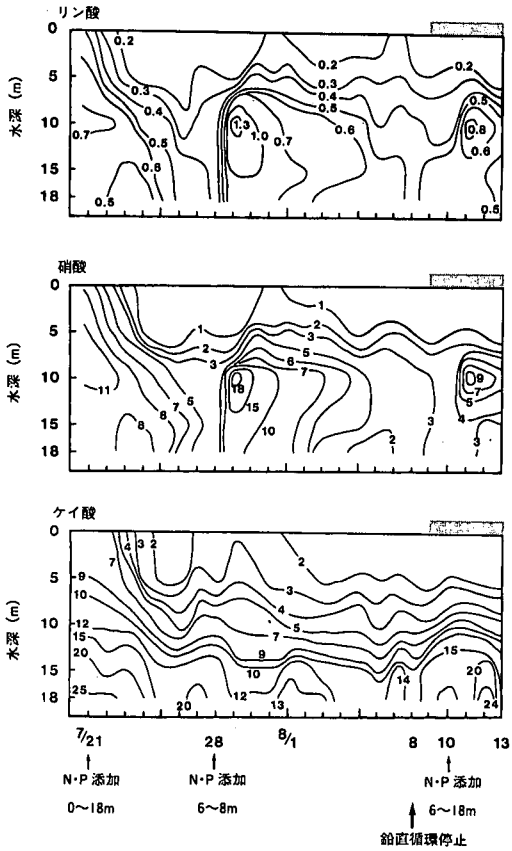


図-2 栄養塩鉛直分布の経時変化(実測値) (Watanabeら, 1995)

るため、7月28日と8月10日に水深6m~18mにのみ人為的に栄養塩を(上記同量)2度にわたって添加した(図-2)。8月8日には底層から表層への栄養塩巻き上げを防止するため鉛直循環装置を停止した。初期栄養塩添加により珪藻と渦鞭毛藻の増殖が見られた(図-3)。この結果表層での窒素、リン、珪素は摂取され急激に減少し、水深5~6mを境として窒素・リン・珪素の安定成層が形成された(図-2)。このため表層では窒素・リン欠乏のみならず珪素欠乏のため珪藻類 *Centrals* と *Pennales* とともに7月27日以降はほとんど増殖できなかったと思われる(図-3)。台風が本土に接近した7月30日~8月1日にかけての鉛直混合により水深5m以深の栄養塩や珪藻が表層に巻き上げられた(図-2, 3)。この結果7月31日以降珪藻類 *Pennales* (*Amphiprora*, *Diatoma*, *Nitzschia*) が主に増殖し炭素量としては5ng-C/ml程度となった。珪素は表層ではゼロとなっていたため珪藻類 *Pennales* が8月1日以降大きく増殖することが出来なかったと思われる(図-3)。これに対して8月2日以降渦鞭毛藻 (*Prorocentrum*, *Protoperidinium*, *Scirppsia*) が急激に増加してきた(図-3)。しかし鉛

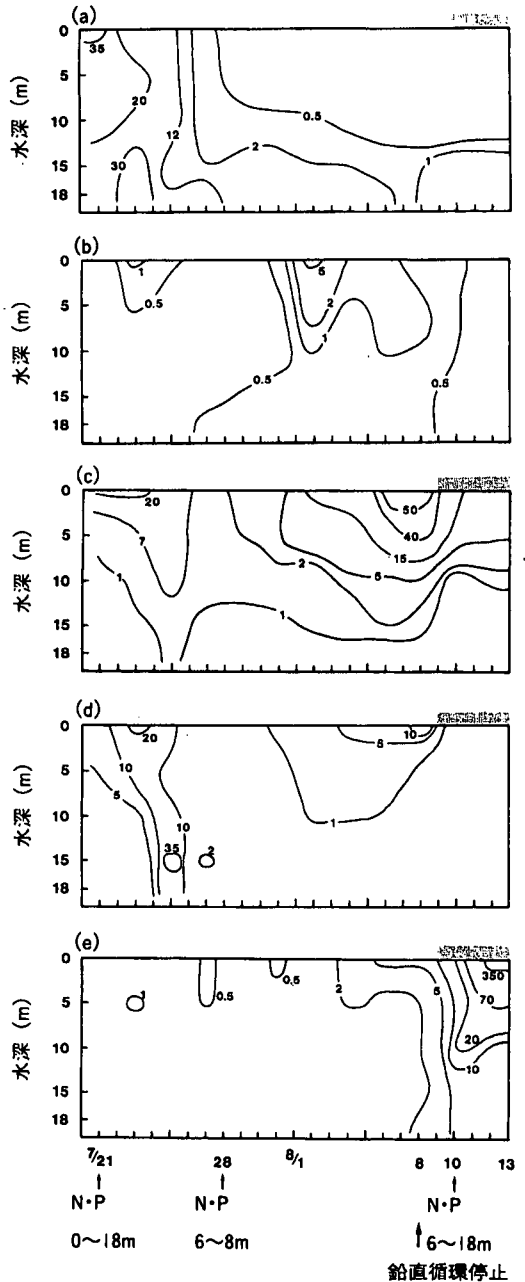


図-3 炭素量で表した藻類現存量鉛直分布の経時変化(a)珪藻円心目(b)珪藻羽状目(c)渦鞭毛藻(d)その他(e) *Chattonella* (単位=ng-C/ml) (Watanabeら, 1995)

直循環装置を停止した8月8日を境として8月10日には渦鞭毛藻はほとんど検出することができなかった。

8月7日までは *C. antiqua* は出現していなかったが、鉛直循環装置を停止した8月8日午前9時に5m層で2 cells/ml出現した。その後増殖を続け、8月11日15時には表層で157 cells/mlと赤潮状態となった(図-3)。短期

問での渦鞭毛藻から *C. antiqua* への急激な遷移は、橈脚類 *Microsetella norvegica* の8月8日以降の表層への集積が見られることより、表層に集積した渦鞭毛藻が *M. norvegica* により集中的な捕食を受けたと考えられる。

C. antiqua は体長 50~100 μm と渦鞭毛藻類 (10~40 μm) に比較して大きく、*M. norvegica* に捕食されにくいサイズであるとともに、日周鉛直移動により捕食から逃れることが可能であったと推測される。

3. 藻類種競合の生態系モデル

珪藻、渦鞭毛藻、*C. antiqua* はその増殖に必須資源である光と栄養塩をいかに獲得するかによって優占種となり得る。海洋におけるそれら資源、鉛直混合、沈降、栄養塩成層の深度、*C. antiqua*、渦鞭毛藻、珪藻や動物プランクトンとの定量的関係を解明することを試みた。

従来の赤潮モデル (例えば Kishi-Ikeda, 1986) は日周鉛直移動を考慮した場合にもその増殖が栄養塩の濃度に依存する、いわゆる Monod-type の増殖関数を用いていた。しかし安定した栄養塩成層下では、*C. antiqua* の日周鉛直移動にしたがって1日の中で *C. antiqua* が経験する栄養塩濃度は大きく変動する。この場合増殖と栄養塩摂取はそれぞれ独立しており、相互に依存していない (Mickelson ら, 1979)。

このため本研究では増殖関数として細胞内栄養塩濃度に依存する、いわゆる Droop 式を用い、栄養塩摂取として Michaelis-Menten 式を用いた。

藻類個体群濃度はその増殖のみならず、移流、拡散、鉛直混合及び捕食により影響を受ける。さらに日周鉛直移動性は藻類の鉛直分布に大きく影響を与える。これら鉛直構造を考慮するため鉛直次元モデルを用いた。

3.1 基礎方程式

独立変数としては PO_4^{3-} 、 NO_3^- 、 NH_4^+ 、Si、*C. antiqua* 細胞数、珪藻類細胞数、渦鞭毛藻類細胞数、*C. antiqua*；珪藻類；渦鞭毛藻の細胞内 N、P 含有量、珪藻類細胞内 Si 含有量を取り、それぞれの保存式を求めた。

$$\begin{aligned} \frac{\partial C_i}{\partial t} = & -\frac{1}{A} \left[\frac{\partial}{\partial z} (Q_v \cdot C_i) + \frac{\partial}{\partial z} (V_{M_i} \cdot A \cdot C_i) \right. \\ & \text{Vertical Advection DVM} \\ & \left. + \frac{\partial}{\partial z} (W_s \cdot A \cdot C_i) - \frac{\partial}{\partial z} (A \cdot E \cdot \frac{\partial C_i}{\partial z}) \right] \\ & \text{Settling Dispersion} \\ & + \{\text{Change by the activity of phytoplankton} \\ & \text{biological production} \\ & + \frac{U_i \cdot C_i^i}{A} - \frac{U_0 \cdot C_i}{A} \\ & \text{horizontal advection} \end{aligned}$$

$$Q_v = \text{鉛直流量} = \int_0^z [U_i(z, t) - U_0(z, t)] dz$$

U_i = 水平流入流速

U_0 = 水平流出流速

A = control volume の水平断面積

C_i^i = 独立変数 i の流入濃度

E = 鉛直渦動拡散係数

V_M = 日周鉛直移動速度

C. antiqua + 0.8 $\text{m} \cdot \text{h}^{-1}$ 4:00 < t < 16:00 (昼)

渦鞭毛藻 - 0.8 $\text{m} \cdot \text{h}^{-1}$ 16:00 < t < 4:00 (夜)

$$W_s = \text{珪藻類沈降速度} = \frac{2gr^2(\rho' - \rho)}{9\nu\phi_r}$$

ϕ_r = 珪藻の形状係数

3.2 *C. antiqua* 増殖モデル

C. antiqua の細胞分裂は 2:00~8:00 の間に集中的に起こることが判明している (Watanabe ら, 1983)。*C. antiqua* 細胞濃度の変化は、単純のため細胞分裂が 4:00 に同調して起こると仮定すると、次のような日周変動を示す。

$$\begin{aligned} 0:00 \leq t \leq 4:00 & \quad N = N_0 \\ t = 4:00 & \quad N = N_1 = N_0 \exp(\mu) \\ 4:00 < t \leq 24:00 & \quad N = N_1 \end{aligned}$$

ここで、 μ = 平均的な増殖速度、 N_0 = 細胞分裂前の細胞濃度、 N_1 = 細胞分裂後の細胞濃度。

モデルの詳細については、Amano ら (1998) を参照のこと。

3.3 珪藻、渦鞭毛藻の増殖モデル

珪藻・渦鞭毛藻についても水温、照度、栄養塩の関数としての増殖速度は *C. antiqua* 同様の式型を用いた。ただし、藻類毎に Lehman ら (1975) により与えられた増殖パラメータ値を採用した (表-1)。なお、水温、塩分の鉛直分布は毎日の実測データを与えた。

3.4 動物プランクトン

動物プランクトンによる捕食は藻類種遷移に大きな影響を及ぼす。メゾコズム中で実測された種の中で *Oithona* は底層に生息し、*Paracalanus* は表層に生息し両種とも明確な日周鉛直移動性は示さない (Haury ら, 1990; Huntly ら, 1995)。この他に実測されている *Microsetella*、*Corycaeus*、*Doliolum* および *Harpacticoida* も表層に生息し、日周鉛直移動を行わない動物プランクトン種と考えられる。このことから動物プランクトンについては毎日の実測個体数分布 (Watanabe ら, 1995) を与え、鉛直混合を停止した8月8日以降は *Microsetella*、*Paracalanus*、*Corycaeus*、*Doliolum* および *Harpacticoida* をすべて表層に集積させた。動物プランクトンについては増殖は考慮せず、個体数分布のみを実測値を与え、藻類の捕食を行わせた。捕食率は藻類のサイズにより異なる

表-1 藻類毎の採用パラメーター一覧

栄養塩 パラメータ*	P				N				Si			
	q_0	K_s	V_{max}	μ_{max}	q_0	K_s	V_{max}	μ_{max}	q_0	K_s	V_{max}	μ_{max}
単位	pmol /cell	μM	pmol /cell	1/d	pmol /cell	μM	pmol /cell	1/d	pmol /cell	μM	pmol /cell	1/d
珪藻類	0.002	0.1	0.003	2.0	0.04	1.5	0.04	2.0	2.0	7.0	0.04	2.0
ラフィド藻類	0.62	1.76	0.14	0.93	7.8	2.81 2.19	0.91 2.02	0.78	(NO ₃) (NH ₄)			
鞭毛藻類	0.01	1.0	0.03	1.0	0.2	2.0	0.15	1.0				

*ここで q_0 : 最小細胞内含量, K_s : 半飽和定数, V_{max} : 最大栄養塩摂取速度, μ_{max} : 最大比増殖速度

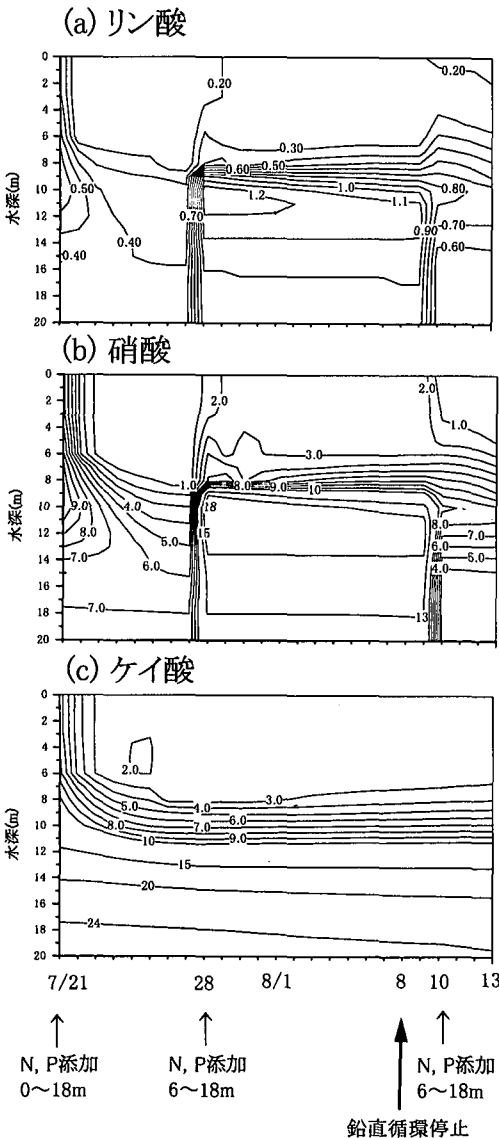


図-4 栄養塩鉛直分布の経時変化 (計算結果)
(a)リン酸(b)硝酸(c)ケイ酸

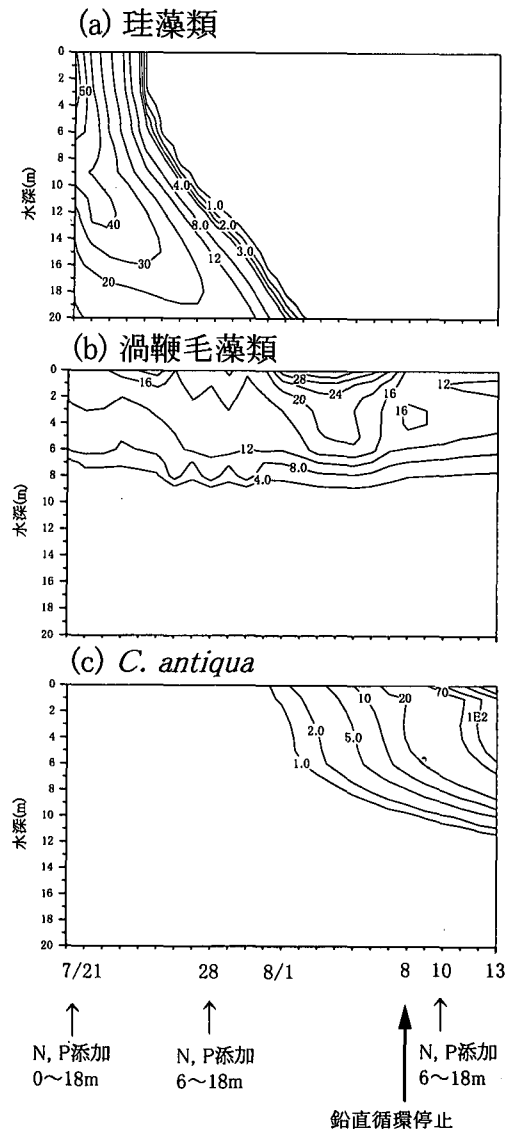


図-5 炭素量で表した藻類量鉛直分布の経時変化 (計算結果)
(a)珪藻類(b)渦鞭毛藻類(c) *C. antiqua*

値を与えた。

4. 藻類種遷移と *Chattonella* 赤潮発生

4.1 再現結果

栄養塩及び藻類種(珪藻, 渦鞭毛藻, *C. antiqua*) 遷移の計算結果は, メゾコズム内で実測された1) 初期栄養塩添加に伴う珪藻・渦鞭毛藻の増加, 2) 表層での Si 欠乏による珪藻減少, 3) 7月末~8月初旬の台風による鉛直混合と栄養塩の表層への巻き上げ及びそれに伴う渦鞭毛藻類の増加, 4) 鉛直混合装置の停止に伴う渦鞭毛藻類の表層への集積と動物プランクトンによる集中的捕食による渦鞭毛藻類の急激な減少, 5) 捕食圧から逃れた *C. antiqua* 個体群の増加と赤潮発生等の鉛直構造変化, 種組成遷移構造をよく再現していると言える(図-2, 3, 4, 5)。

4.2 増殖及び捕食パラメータの影響

藻類種組成の遷移を決定する要因は, 各藻類種の増殖特性(いわゆる Bottom-up)と動物プランクトンによる藻類の捕食(いわゆる Top-down)に支配されている。本モデルで採用した増殖モデルは *C. antiqua* については培養実験に基づき検証されており, 珪藻及び渦鞭毛藻については代表的種で得られているパラメータを基に平均的パラメータ値として報告されている値(Lehmanら, 1975)を用いている。これに対して動物プランクトンによる捕食係数は異なる属のものを合算した平均的捕食係数として与えている。これらパラメータ値は実測された栄養塩分布及び藻類種遷移構造をよく説明する結果を与えている。

半飽和定数 K_S について, *C. antiqua* は N, P 共に最も高い値を示し, 特に P については珪藻類の17倍もの値を示している。このことは P 濃度が低い場合, 摂取速度が著しく低下することを意味しており, *C. antiqua* 赤潮発生にとって海域の富栄養化が必須条件であることを示している。*C. antiqua* の最大比増殖速度は珪藻類, 渦鞭毛藻類に比較して著しく小さく, このため *C. antiqua* が場の独占を行い赤潮状態に到達するためには, 浅い栄養塩成層が形成された環境において日周鉛直移動による夜間底層での栄養塩摂取と, 動物プランクトンによる捕食からの回避が不可欠である。

4.3 鉛直混合の影響

風等により影響を受け変化する鉛直渦動拡散係数の鉛直分布及び混合強度は, 栄養塩, 藻類及び動物プランクトンの鉛直分布に大きく影響を与えることで藻類種遷移を大きく左右する。計算結果は, 鉛直混合装置を停止した後に表層に集積した渦鞭毛藻類が動物プランクトンによる集中的捕食を受けて減少したという過程を再現すると共に, 安定した栄養塩成層が浅い水深(6~7 m)に存

在することが *C. antiqua* 赤潮に必須であり(Watanabeら, 1995), このような条件の形成には, 鉛直混合強度(通常, 気象により規定される)が最も強く影響を及ぼしていることを明らかにした。

5. おわりに

(1) 珪藻類は, 実験開始時に優占であったが, 珪酸を必要とすること, 増殖が速いが捕食されやすく遊泳できないために, 珪酸の欠乏, 鉛直混合の抑制により減少した。

(2) 渦鞭毛藻類は鉛直移動を行うため鉛直混合が抑制された後に増殖するが, 動物プランクトンの表層への集積による集中的な捕食により減少した。

(3) *C. antiqua* は増殖速度は遅いものの鉛直移動を行うと共に捕食されにくいとため, 鉛直混合の抑制, 浅い栄養塩成層の形成により最終的に優占となり赤潮を形成した。

(4) 海洋生態系の基本的構造をモデル化すると共に鉛直混合の変化を考慮した本モデルにより複雑なプランクトン種組成遷移が再現可能であることが示された。

参考文献

- Amano, K., M. Watanabe, K. Kohata, and S. Harada (1998): Conditions necessary for *Chattonella antiqua* red tide outbreaks, *Limnol. Oceanogr.*, v. 43, pp. 117-128.
- Haurly, L. R., H. Yamazaki and E. C. Itsweire (1990): Effects of turbulent shear flow on zooplankton distribution, *Deep-Sea Res.*, v. 37, pp. 447-461.
- Huntley, M. E., M. Zhou and W. Nordhausen (1995): Mesoscale distribution of zooplankton in the California Current in late spring, observed by Optical Plankton Counter, *J. Mar. Res.*, v. 53, pp. 647-674.
- Kishi, M. and S. Ikeda (1986): Population dynamics of "red tide" organisms in eutrophicated coastal waters—numerical experiment of phytoplankton bloom in the east Seto Inland Sea, Japan, *Ecol. Modeling*, v. 31, pp. 145-174.
- Mickelson, M. J., H. Maske and R. C. Dugdale (1979): Nutrient-determined dominance in multispecies chemostat cultures of diatoms, *Limnol. Oceanogr.*, v. 24, pp. 298-315.
- Lehman, J. T., D. B. Botkin, and G. E. Likens (1975): The assumptions and rationales of computer model of phytoplankton population dynamics, *Limnol. Oceanogr.*, v. 20, pp. 343-364.
- Watanabe, M. M., Y. Nakamura and K. Kohata (1983): Diurnal vertical migration and dark uptake of nitrate and phosphate of red tide flagellates, *Heterosigma akashiwo* Hada and *Chattonella antiqua* (Hada) Ono (Raphidophyceae), *Jpn. J. Phycol.*, v. 31, pp. 161-166.
- Watanabe, M., K. Kohata, and T. Kimura (1991): Diel vertical migration and nocturnal uptake of nutrients by *Chattonella antiqua* under stable stratification, *Limnol. Oceanogr.* v. 36, pp. 593-602.
- Watanabe, M., K. Kohata, T. Kimura, T. Takamatsu, S. Yamaguchi, and T. Ioriya (1995): Generation of a *Chattonella antiqua* bloom by imposing a shallow nutrient line in a mesocosm, *Limnol. Oceanogr.* v. 40, pp. 1447-1460.