

炭素循環を考慮したノクチルカ捕食—被食モデルの検討

Evaluation of the Grazing Model between *Noctiluca* and the Prey Considering Carbon Cycle

熊谷真之介¹・有働恵子²・真野 明³

Shinnosuke KUMAGAI, Keiko UDO and Akira MANO

It is important to predict the quantitative variation of *Noctiluca* and the occurrence of the red tide. The grazing relationship between *Noctiluca* and the prey is modeled by taking account of carbon budget. It presumes that one *Noctiluca* has to take *Heterosigma akashiwo* as preys in 2400cells for increase. The model is able to predict the number of *Noctiluca* at the peak well. Moreover the model expresses the characteristic of *Noctiluca*'s proliferating rapidly in rising period about water temperature in March and April, and decreasing considerably in high water temperature period in May, June and July.

1. はじめに

ノクチルカは従属栄養性渦鞭毛藻類に属する動物性プランクトンで, 世界中の浅海域に生息する赤潮原因種の1つである。他の有害性渦鞭毛虫ほどの毒性はないが, ノクチルカの大量の死骸が水中を貧酸素状態にし, 貝類や海老などの魚介類の大量斃死を引き起こすという事例があり, 深刻な問題となっている。ノクチルカの異常増殖に伴う赤潮の形成は突発的で, 様々な要因が関わってくるため予測が難しいとされている。

ノクチルカは, 細胞の大きさが球形 0.15 ~ 2 mm で単細胞生物としては巨大で (図-1), 通常の従属栄養性渦鞭毛藻類とその形状が大きく異なるといわれている (国立環境研究所, 2000b)。ノクチルカの増殖には, 特に水温が大きな影響を与えることが Tada ら (2004) により報告されている。また, ノクチルカは餌 (特に植物プランクトン) を食べて栄養を摂取することから, 植物プランクトンのセル数も, ノクチルカの増殖に大きな影響を与えていると考えられる。

筆者らは水温依存性を考慮したロトカ・ボルテラ捕食被食モデルを用いて, ノクチルカのセル数変動について定性的な再現を行った (熊谷ら, 2007)。しかし, 赤潮の形成を予測するためには, セル数変動を定量的に再現することが重要である。したがって, 本研究ではノクチルカと餌生物の捕食被食を, 海洋プランクトンの食物連鎖による炭素循環の一部として捉えることでこれら2生物の捕食被食関係を明確化し, 炭素循環 (炭素収支) を考慮したモデルを再構築し, セル数変動の定量的な再現

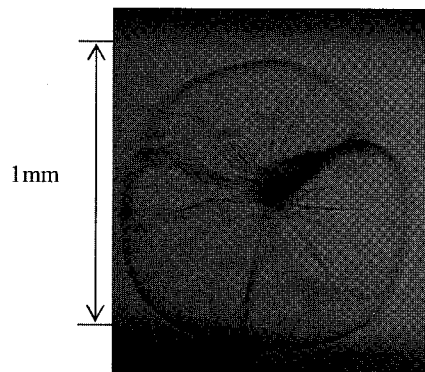


図-1 ノクチルカの写真
(2006年5月18日仙台新港で採取, 撮影)

性を検討する。

2. ノクチルカと餌生物の炭素収支

モデルを再構築するにあたり, 海洋生物における炭素循環の中で, ノクチルカと餌生物の間での捕食被食に注目した (図-2)。まず, 餌生物がノクチルカに捕食されると, その餌生物はノクチルカの体内で有機物に変換される。ノクチルカの体内で, 有機物のある一定量は呼吸などの基礎代謝により消費される, もしくは消化されずに排出される。そしてその残りが増殖のための栄養として蓄えられる。蓄えられた栄養が増殖に必要な分だけ蓄積すると, ノクチルカは増殖する。

したがって, 捕食された餌生物はある割合で増殖のための栄養に変換されていると考えられる。この関係を定式化すると, 以下のようになる。

(増殖によるノクチルカの増加分)

$$=(\text{栄養効率}) \times (\text{捕食した餌生物}) \cdots (1)$$

ここで, 栄養効率とは取り込んだ栄養を, どの程度成長のために変換できるかを示す係数である。有機物を表す

1 学生会員 東北大学大学院工学研究科土木工学専攻
2 正 会 員 博(工) 東北大学大学院助教 災害制御研究センタ
3 正 会 員 工博 東北大学大学院助教 災害制御研究センタ

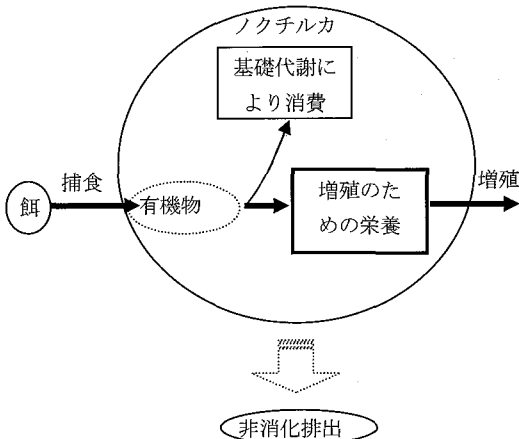


図-2 ノクチルカと餌生物の捕食被食イメージ

指標である炭素に注目すると、ノクチルカと餌生物がそれぞれ含む炭素量を用いて、式(1)は次のように表すことができる。

$$\begin{aligned} & \text{(増殖によるノクチルカの増加分の炭素含有量)} \\ & = (\text{栄養効率}) \times (\text{捕食した餌生物の炭素含有量}) \\ & \dots\dots\dots (2) \end{aligned}$$

ノクチルカの炭素含有量は、平均体長が0.5 mm のとき $0.15 \mu\text{g cell}^{-1}$ 、餌生物として *Heterosigma akashiwo* (後述) の炭素含有量は、平均相当球径が $11 \mu\text{m}$ のとき $1.25 \times 10^{-4} \mu\text{g cell}^{-1}$ である (Nakamura, 1998)。原生動物の栄養効率が国立環境研究所 (2000a) より一般に0.50であることを考慮すると、式(2)よりノクチルカは1 cell 増殖するために餌生物 (*Heterosigma akashiwo*) を2400 セル摂取する必要があると推定される。

3. 数理生態モデル

(1) ロトカ・ボルテラ捕食被食モデル

ノクチルカを捕食者、植物プランクトンを被食者 (餌生物) とする2種類の捕食被食関係をモデル化するために、個体特有の増殖と捕食、被食の双方を考慮した個体数変動モデルであるロトカ・ボルテラ捕食被食モデルを適用する。ロトカ・ボルテラ捕食被食モデルは次のようになる。

$$\frac{dx}{dt} = rx - axy \dots\dots\dots (3)$$

$$\frac{dy}{dt} = bxy - cy \dots\dots\dots (4)$$

ここで、 x : 餌生物の cell 数 (cell l^{-1})、 y : ノクチルカの cell 数 (cell l^{-1})、 r : 餌生物の内的自然増殖率 (day^{-1})、 a : ノクチルカの捕食率 ($\text{l}^{-1} \text{Noctiluca}^{-1} \text{day}^{-1}$)、 b : ノクチルカの増殖率 ($\text{l}^{-1} \text{cell}^{-1} \text{day}^{-1}$)、 c :

枯死率 (day^{-1}) である。また、式(3)、式(4)の各項は rx : 餌生物自体の増殖による増加分、 axy : ノクチルカの捕食による餌生物の減少分、 bxy : ノクチルカ自体の増殖による増加分、 cy : ノクチルカの枯死による減少分を表している。

r , a , b , c という4つの係数の設定法を以下に示す。

a) 餌生物の増殖率 r

餌生物の増殖は水温、塩分濃度、日照時間、光の強さ、ならびに栄養塩濃度等の要因に依存する。ここでは水温依存性を調べるために水温のみを環境要因として与えた。その他の要因に関しては餌生物にとって最適な環境、すなわち、増殖に対して環境要因の制限がない状態を仮定する。餌生物の増殖率は Eppley の式 (Eppley, 1972) を参考に、水温依存性をより考慮することを目的として以下の式で表される熊谷ら (2007) の式を使用した。

$$r = 0.014 \exp(0.23T) \dots\dots\dots (5)$$

ここで、 T : 水温 ($^{\circ}\text{C}$) である。

b) 枯死率 c

枯死率とは、細胞の老朽化による植物プランクトン生物量の減衰過程を示す。枯死率の定義に関しては定数とする場合と水温の関数とする場合があるが、ここでは捕食被食の水温依存性に注目したモデルであるため、定数で設定した。桑江ら (2002) を参考に、ノクチルカと餌生物のいずれも $0.1 (\text{day}^{-1})$ とする。

c) ノクチルカの増殖率 b

ノクチルカの増殖率は Tada ら (2004) により求められたノクチルカの各水温での最適増殖率 v_0 と式(4)の見かけの増殖率 $bxy - c$ の関係から導出した。ノクチルカが増殖する際に十分な餌生物の個体数は $x = 2.7 \times 10^3 \text{ cell l}^{-1}$ であることから、 $bxy - c = v_0$ より次式で推定できる。

$$b = \frac{v_0 + c}{2.7 \times 10^3} \dots\dots\dots (6)$$

ここで、 v_0 : ノクチルカの各水温での最適増殖率 (day^{-1}) である。

d) ノクチルカの捕食率 a

第2章で示したノクチルカと餌生物 (*Heterosigma akashiwo*) の炭素収支の関係から、ノクチルカは1セル増殖するために餌生物 (*Heterosigma akashiwo*) を2400セル摂取する必要があると推定できるので、ノクチルカの捕食率 a はノクチルカの増殖率 b を用いて、次式で表される。

$$a = 2400b \dots\dots\dots (7)$$

(2) 炭素収支を考慮した単純化モデル

式(3)、式(4)、式(7)よりノクチルカと餌生物

の炭素収支を考慮した捕食被食モデルを次式に示す。

$$\frac{dx}{dt} = rx - 2400bxy \dots\dots\dots (8)$$

$$\frac{dy}{dt} = bxy - cy \dots\dots\dots (9)$$

他の係数と比べて知見が少ない係数 a (ノクテルカの捕食率) を係数 b (ノクテルカの増殖率) により表現することで、モデルの係数が1つ減り、より単純なモデルを構築した。

4. 大鵬湾における赤潮発生シミュレーション

第3章で構築したモデルを用いて、ノクテルカの長期観測データが取得されている大鵬湾の赤潮発生のシミュレーションを行った。

(1) 対象領域

大鵬湾は中国沿岸の南シナ海に面した場所にある閉鎖性水域で、その水域には多種多様な水生生物が生息している。大鵬湾では、春から初夏にかけてノクテルカが原因となる赤潮が頻繁に発生し、漁業被害が深刻な問題となっている。観測データは、大鵬湾で Huang ら (1997) により採られたものを使用する。Huang らは 1990 年 3 月から 1992 年 6 月にかけて、3 月から 6 月にかけては 3 日に 1 回、それ以外は 2 週に 1 回の頻度でノクテルカのセル数、海水温の現地観測を行った。

(2) 計算条件

a) 餌生物

餌生物を代表して *Heterosigma akashiwo* を仮定した。この生物は世界各地の沿岸に分布する植物性プランクトンで適性環境が幅広く、特に初夏に出現量が多い種である。ノクテルカは主に春から初夏にかけて赤潮が発生し、また、*Heterosigma akashiwo* はノクテルカの餌生物として適していることが Nakamura (1998) により報告されている。

b) 初期セル数

ノクテルカと餌生物のセル数は、同じ月でも毎年異なると予測される。初期セル数の影響を調べるために、ノクテルカと餌生物の初期セル数はそれぞれ 10 cell l^{-1} と $10000 \text{ cell l}^{-1}$ 、 100 cell l^{-1} と $10000 \text{ cell l}^{-1}$ 、 1000 cell l^{-1} と $10000 \text{ cell l}^{-1}$ 、 $10000 \text{ cell l}^{-1}$ と $10000 \text{ cell l}^{-1}$ の 4 ケースを与えた。ここで、餌生物の初期セル数が結果に与える影響は小さいことが事前に行った計算結果から読み取れたため、餌生物は毎年 1 月に一定量出現すると仮定した。

c) 水温 T

水温データとして (図-3) は、便宜上観測値を時間の周期関数 $T(t)$ で近似し、次式で与えた。

$$T(t) = 23.85 + 7.05 \sin\left(\frac{2\pi}{365}t - \frac{50\pi}{73}\right) \dots\dots\dots (10)$$

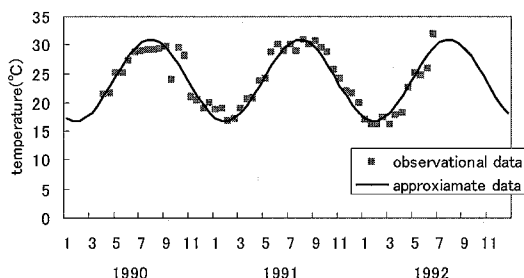


図-3 大鵬湾における水温の時間変化
(1990 年 4 月から 1992 年 6 月, Huang らが観測)

ここで、 t : 観測開始 (1990 年 4 月) からの経過時間 (day) である。

(3) 計算結果と考察

1992 年 1 月から 12 月までの 1 年間でノクテルカと餌生物のセル数変動再現結果を示す。図-4 はノクテルカ、餌生物の初期セル数がそれぞれ 100 cell l^{-1} 、 $10000 \text{ cell l}^{-1}$ のケースでの計算結果と、1992 年のノクテルカのセル数変動の観測値を示している。水温の影響を考察すると、水温の上昇期である 3 月から 4 月にかけて、数値解析によるノクテルカのセル数が急激に増加している。また、水温の高温期である 5 月から 8 月にかけてのセル数は急激に少なくなっている。この結果は Tada ら (2004) によるノクテルカの水温に対する特性、すなわち 20°C から 25°C が最適水温であること、最適水温に達するまでの水温上昇期で増殖が活発であることがよく表されている。

計算結果と観測値を比較すると、ピーク時でのセル数が良く再現された。この結果から、第2章で述べたノクテルカと餌生物の間の炭素収支の概念をモデルに組み込むことで、それぞれの生物のピーク時におけるセル数変動再現性が向上したといえる。ただし、ピークの時期に

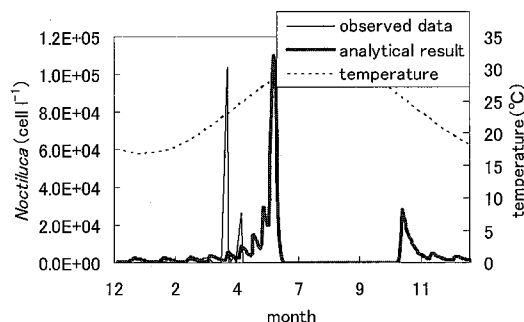


図-4 ノクテルカのセル数変動の観測値と計算結果の比較
(観測値は 1992 年のデータを使用, 計算結果は初期セル数がそれぞれ 100 cell l^{-1} 、 $10000 \text{ cell l}^{-1}$)

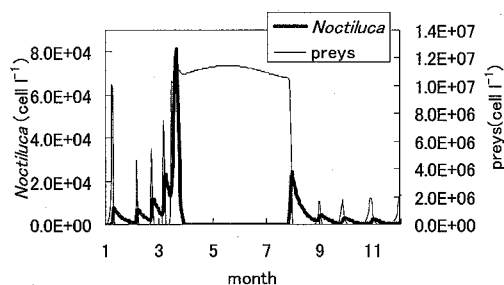


図-5 ノクチルカ、餌生物のセル数変動の計算結果
(初期セル数がそれぞれ 10cell l^{-1} , 10000cell l^{-1})

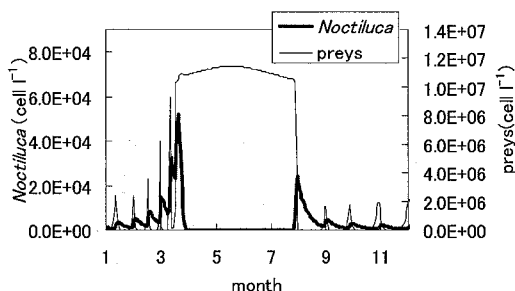


図-7 ノクチルカ、餌生物のセル数変動の計算結果
(初期セル数がそれぞれ 1000cell l^{-1} , 10000cell l^{-1})

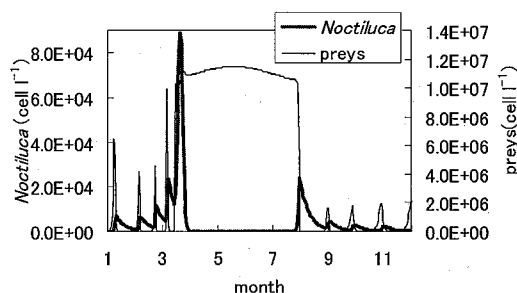


図-6 ノクチルカ、餌生物のセル数変動の計算結果
(初期セル数がそれぞれ 100cell l^{-1} , 10000cell l^{-1})

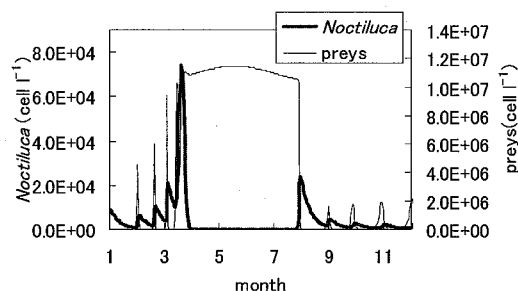


図-8 ノクチルカ、餌生物のセル数変動の計算結果
(初期セル数がそれぞれ 10000cell l^{-1} , 10000cell l^{-1})

ついて、観測値は5月付近でセル数のピークとなっているのに対して、計算結果は4月付近でセル数のピークとなっていた。原因として、餌生物の増殖率の影響が考えられる。ノクチルカが増殖してセル数を増やすためには、餌生物を捕食する必要がある、餌生物のセル数が大きいほどそれを捕食するノクチルカのセル数は大きくなる。つまり、餌生物のセル数が著しく増加する時期の直後にノクチルカのセル数はピークとなると考えられる。したがって、餌生物の増殖特性を示す係数である餌生物の増殖率が、ピーク時期を再現する上で、特に重要となることがわかった。

初期セル数の影響を考察する。それぞれの結果(図-5, 図-6, 図-7, 図-8)を比較すると、いずれのケースにおいても3月から4月にかけて、ノクチルカのセル数がピークとなっている。また、そのピーク時でのセル数とノクチルカの初期セル数の間には相関が見られず、セル数変動は全ての結果で同様の推移を示した。このモデルでは、初期セル数の影響は小さいと考えられる。

計算結果には、餌生物が増殖した後その餌生物を捕食してノクチルカが増殖する、ノクチルカの増殖に伴う餌生物の減少によりノクチルカが減少する、ノクチルカが十分少なくなると再び餌生物が増殖する、というノクチルカと餌生物の捕食被食現象が再現されていた。

5. 結 論

炭素収支を考慮したノクチルカ捕食被食モデルを構築し、大鵬湾におけるノクチルカのセル数変動を再現した。その結果、ノクチルカと餌生物の炭素収支を把握すると共に捕食被食関係を明確化することができた。また、炭素収支を考慮したモデルはノクチルカのピーク時でのセル数をよく再現できた。ただし、今回構築したモデルでは、ノクチルカのセル数がピークとなる時期は観測値と計算結果でずれが生じてしまった。また、ノクチルカと餌生物の初期セル数が計算結果に及ぼす影響は小さく、水温の影響が大きく出た。

したがって、炭素収支を考慮することでピーク時でのセル数の再現性は向上したが増殖が活発に行われる時期の再現性に関しては、改善は見られなかった。餌生物の増殖特性を示す係数である餌生物の増殖率が、ピーク時期を再現する上で、特に重要となることがわかった。

参 考 文 献

- 熊谷真之介・真野 明(2007):物質収支を考慮したノクチルカ捕食-被食モデルの検討, 東北地域災害科学研究, 第43巻, pp. 241-246.
- 桑江朝比呂・三好英一・小沼 晋・中村由行・細川恭史

- (2002): 干潟実験生態系における底生動物群集の6年間にわたる動態と環境変化に対する応答, 海岸工学論文集, 第49巻, pp. 1296-1300.
- 国立環境研究所(2000a): 自然利用強化型適性水質改善技術の共同開発に関する研究, 国立環境研究所特別研究報告, pp. 31-35.
- 国立環境研究所(2000b): 海域保全のための浅海域における物質循環と水質浄化に関する研究, 国立環境研究所特別研究報告, pp. 16-21.
- 山下隆男・福神和興(1999): 珪藻-渦鞭毛藻類の種間競争を考慮した田辺湾の赤潮モデル, 海岸工学論文集, 第46巻, pp. 1026-1030.
- Eppley, R. W.(1972): Temperature and phytoplankton growth in the sea, Fish Bull, 70, pp. 1063-1085
- Huang, C. and Y.Qi(1997): The abundance cycle and influence factors on red tide phenomena of *Noctiluca scintillans* (Dinophyceae) in Dapeng Bay, the South China Sea, J. Plankton Res., 19, pp. 303-318.
- Nakamura, Y.(1998): Growth and grazing of a large heterotrophic dinoflagellate, *Noctiluca scintillans*, in laboratory cultures, J. Plankton Res., 20, pp. 1711-1720.
- Tada, K., S. Pithakpol and S. Montani(2004): Seasonal variation in the abundance of *Noctiluca scintillans* in the Seto Inland Sea, Japan. Plankton Biology and Ecology, 51, pp. 7-14.
-