

赤潮プランクトン *Chattonella* と珪藻類との種間競合及び種組成遷移のモデル化

－表層混合と栄養塩成層位置の役割－

Modeling of competition and succession between red tide causing *Chattonella* and diatoms

-Role of vertical mixing and nutricline depth-

天野邦彦* 渡辺正孝**

By Kunihiko AMANO, and Masataka WATANABE

Outbreaks of *Chattonella antiqua* (Hada) Ono (Raphidophyceae) red tides usually occur as a consequence of phytoplankton species succession which is a result of competitions. *C. antiqua* is a motile phytoplankton and capable of diel vertical migration and nocturnal nutrient uptake. On the other hand, diatoms are not motile and settle when the mixing is suppressed. We have developed a model to simulate the succession and competition between *C. antiqua* and *Skeletonema costatum* (diatom) with taking these different features of two species into account.

The effect of vertical mixing and nutricline depth on above two species was estimated in this paper. Simulation results showed the absence of mixing is necessary for *C. antiqua* to be dominant. Since our model considered the ecological features of different phytoplanktons properly, it is able to explain the succession due to physical condition effects. Our model showed the potential to simulate the plankton species succession depending on environmental changes.

Keywords: *Chattonella antiqua*, red tide, ecological model, and succession

1. まえがき

Chattonella antiqua (ラフィド藻) 赤潮は瀬戸内海において富栄養化の進行と共に頻発するようになったが、*C. antiqua* 赤潮が発生する際の特徴的な海洋構造として、安定した栄養塩成層（表層で栄養塩が欠乏状態で、底層に多くの栄養塩が存在する）が比較的浅い水深（5～7 m）に形成されていることが分かっている。また、夏期の晴天続きでなおかつ風が弱い場合に多く発生することが知られている。

このような環境条件が生じた際、表層における乱れが弱風により抑制されるため遊泳能力を持たない珪藻類は沈降しやすくなるのに対して、*C. antiqua* は鞭毛を有し、日周鉛直移動を行い、また夜間栄養塩摂取が可能であるため¹⁾、光合成可能な表層において栄養塩が欠乏した状態でも夜間に深部へと移動し、栄養塩が存在する層にまで到達できれば夜間栄養塩摂取を行うことで光と栄養塩というプランクトンの増殖に必須の条件を満たすことが可能になる。このため上記の様に光と栄養塩が鉛直方向に離れた場所で利用可能な海洋・気象構造が生じた際に運動能力を持たない他の植物性プランクトンに比べて優位性を持ち、このことが赤潮の発生につながっていると考えられる（図－1）。実際、Watanabe et al.²⁾ は、瀬戸内海に設置した隔離水塊中に浅い栄養塩成層（水深 6 m）を人為的に作成すると共に表層における混合を抑制した条件で

* 正会員 工修 国立環境研究所 主任研究員 水士壌圏環境部 水環境工学研究室
(〒305 茨城県つくば市小野川16-2)

** 正会員 ph.D 国立環境研究所 部長 水士壌圏環境部

C. antiqua 赤潮作成に成功している。

しかし、*C. antiqua* 赤潮形成に環境諸条件が定量的にどの程度寄与しているかは不明のままであるため、*C. antiqua* 生態モデルを作成し、各種条件に基づく数値実験を行い瀬戸内海における湾を対象に *C. antiqua* 赤潮形成のための必要条件の定量的評価を試みた³⁾。

本研究は、この *C. antiqua* 生態モデルを拡張し、当該水域における他の代表的珪藻(*Skeletonema costatum*)との競合

関係を考慮した上で、*C. antiqua* と *S. costatum* との競合、種組成遷移について評価するモデルを作成し、特に珪藻類の増殖を抑えて *C. antiqua* 赤潮発生に果たす表層水の混合状態及び栄養塩成層位置の役割について考察するものである

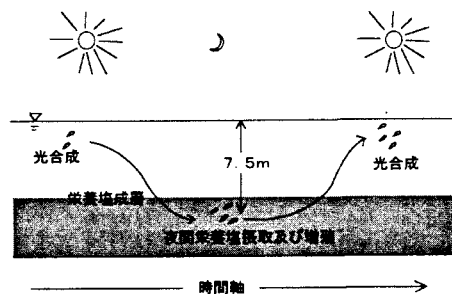


図-1 *C. antiqua* 増殖メカニズム概念図

2. モデル概要

2. 1 *C. antiqua* の日周鉛直運動、夜間栄養塩摂取のモデル化

C. antiqua の増殖を再現するに当たっては、*C. antiqua* の日周鉛直移動と夜間栄養塩摂取を表す生態モデルと、表層水の混合状態及び栄養塩成層位置の影響といった物理化学的環境要因をモデルに反映させる必要がある。このようなプランクトンの生態モデルを作成する際には、日周鉛直移動をどのようにモデル化するか特に重要な点になる。これまでの研究例として、Yamazaki and Kamykowski⁴⁾は、表層の混合層において植物性プランクトン細胞をLagrange的に取り扱うことで細胞の移動の軌跡を考慮し日射の曝露量を算定すると共にこの増殖への影響を評価するモデルを作成している。ただし、今回のモデル化を考慮した場合、この方法では、取り扱える細胞数の制限のために増殖による細胞数増加を考慮すると短期間の計算しか出来ない欠点があるため、*C. antiqua* をEuler的に変数として取り扱うことが望ましい。

岸ら⁵⁾はEuler的手法で、鉛直一次元モデルを用い栄養塩としてオルトリン酸、硝酸、無機鉄、植物プランクトンとして *C. antiqua*、*Skeletonema costatum*、動物プランクトンとして *Paracalanus parvus* を考慮したモデルを作成している。彼らは、*C. antiqua* は日周鉛直移動を行っても3日目には消滅してしまうという計算結果を得ているが、*C. antiqua* 自身のモデルに関しては従来得られている培養実験結果とは異なったモデル化を行っており、問題が残っていた。

特に *C. antiqua* 赤潮の発現場は夏期に顕著な塩分、水温、栄養塩の成層が発達し、表層では栄養塩が欠乏状態となり、底層では栄養塩が豊富な状態となっているため、このような成層構造の顕著な場を日周鉛直移動する場合、藻類が経験するであろう栄養塩濃度は時間と共に急激に変化し、増殖過程と栄養塩摂取過程は連結しない⁶⁾。この場合、増殖速度を周囲の栄養塩濃度の関数として表現することはできず、細胞内栄養塩含量の関数として増殖速度が記述される、いわゆるquota modelを用いる必要がある⁷⁾。

このため、筆者らは鉛直一次元の物質拡散モデルにDroop型の *C. antiqua* 増殖モデルを組み込んで水温、日射量、栄養塩濃度等のパラメータが *C. antiqua* の増殖に与える影響を定量的に評価するモデルを作成した。本モデルの特徴としては、*C. antiqua* の日周鉛直移動をモデルに取り込んだこと、増殖速度を細胞内栄養塩含量の関数として表したことで、*C. antiqua* が、夜間に底層において栄養塩を摂取し、増殖する機構を表現しうることになったことが挙げられる。*C. antiqua* の日周鉛直移動は、Watanabeら²⁾の観測より得られた平均移動速度0.8(m/h)を午前4時から午後5時までは上昇、午後5時から午前4時までは下降するとして与えた。モデルの構造については表-1にまとめる。なお、各パラメータ値については、実験より得られた値(表-1中の参考文献参照)を用いている。

2. 2 *S. costatum* 増殖モデル

S. costatum の増殖モデルについても、同様のDroop型の増殖モデルを採用した。*C. antiqua* 増殖モデルと

の違いは、窒素摂取速度について、通常のMichaelis-Mentenの式を用いているところが挙げられる。

S. costatum は *C. antiqua* に比べて高い栄養塩摂取速度を持っており、2種類の異なる生態を持つ植物プランクトンが異なる環境条件においてどの様に競合、遷移するかを評価するモデルになっている。*S. costatum* の増殖関数についてはMickelson et al.⁶⁾より採用したパラメータ値を用いた。

3. 検証計算結果

国立環境研究所の大型培養実験槽を用いた *C. antiqua* 赤潮形成実験についてモデルを適用し、比較を行った。実験は、曝気により槽内を混合しながら9日間 *C. antiqua* を増殖させ、10日目に曝気を止め、窒素・リンが底層を除き欠乏するような栄養塩成層を賦課して、*C. antiqua* の増殖・集積現象を槽内の栄養塩濃度変化と共に測定した。実験の詳細については、Watanabe et al.¹⁾を参照されたい。

図-2は *C. antiqua* 細胞濃度変化の実測値と計算値の変化をプロットしたものである。一日一度同調して細胞分裂が起こるとして計算しているが、実験結果と良く一致している。1~9日目までは、中層で測定された細胞濃度と計算値を比較しているが、混合状態における *C. antiqua* の増殖モデルの妥当性を表す結果となっている。曝気を止めた後(10日目以降)、*C. antiqua* は同調して日周鉛直移動を始める。この日周鉛直移動により *C. antiqua* 細胞濃度は鉛直方向に大きく変化する分布を示すようになる。このため、実験値、計算値とも13時及び23時の表層及び底層における *C. antiqua* 細胞濃度をプロットし、比較した(図-2)。*C. antiqua* は、照明が点灯する2~3時間前に表層へ移動を始め、明期には表層に集積し、濃密なブルームを形成し(13時の測定値)、照明が消える1~2時間前に底層へと移動し、培養実験槽の深さが1.5 mなので底に達してしまう(23時の測定値)。計算値も同様の変化を示し、若干の量的相違はあるものの、ほぼ忠実に日周移動現象を再現しているといえる。

図-3(a)には細胞内窒素含量変化の実験値と計算値の変化のプロットを示す。表層での13時及び底層での23時における値をプロットしているが、実験値に見られる細胞分裂に伴い細胞内含量が減少し、分裂後は窒素を摂取することで含量が増加するというパターンを繰り返す様子を計算は良く再現している。実験開始から10日目になると、表層では硝酸塩は枯渇するが(図-3(b))、底層で摂取するため、10日目以降も分裂後細胞内窒素含有量は上昇するという従前のパターンを繰り返した。計算においても測定と同様の変化を示しており、*C. antiqua* が日周鉛直移動を始めた後も、今回作成した窒素摂取のモデルは妥当であったことを示している。同様のことはリン摂取についても妥当性が示され、細胞内リン含量変化についても、表層でリン酸が枯渇した後も、底層で摂取を行っていること、また細胞分裂に伴い含量が低下するというプロセスを良く示しており、本モデルは、*C. antiqua* の栄養塩摂取を良く表していることが示された。

槽内の表層と底層における硝酸塩濃度変化の実測値と計算値の比較すると、実験開始13日目以降は底層における計算値が実測値よりも低くなったが、全体として良好な計算結果と思われる(図-3(b))。槽内の表層と底層におけるリン酸濃度の比較についても、良好な計算結果が得られた。

以上の結果より、今回作成した *C. antiqua* の生態モデルについて、増殖に関するモデルの妥当性が確かめられた。また、日周鉛直移動のモデルについても、Watanabe et al.²⁾の実験を対象に計算を行い、赤潮発生に至る現象を正確に再現することが確かめられた³⁾。

4. 数値解析結果及び考察

表層水の混合状態及び栄養塩成層位置が *C. antiqua* の増殖に与える影響について *Skeletonema costatum* との相互関係を考慮しながらモデル計算を行い検討した。水深20 mの湾を想定し、*C. antiqua* は底層の1 mで5(cells/ml)、*S. costatum* は一様に5(cells/ml)で分布していたとした初期条件で計算を開始した。栄養塩成層位置は水深10 m及び6 mの2ケースで、初期条件として、表層で $PO_4-P=0.04\ \mu M$, $NO_3-N=0.2\ \mu M$, $NH_4-N=0.4\ \mu M$, 下層で $PO_4-P=0.3\ \mu M$, $NO_3-N=4.0\ \mu M$, $NH_4-N=2.0\ \mu M$ とした。

表-1 モデル式一覧

・増殖関数³⁾

$$\mu = f(T, I, Q^N, Q^P) \cong f_1(T) \cdot f_2(I) \cdot f_3(Q^N, Q^P) \quad (1)$$

T; 水温、I; 照度、Q^N; 窒素含有量、Q^P; リン含有量

・温度関数⁹⁾

$$f_1(T) = \left(\frac{T - T^*}{T_{opt} - T^*} \right)^n \exp \left[1 - \left(\frac{T - T^*}{T_{opt} - T^*} \right)^n \right] \quad (2-1)$$

T* ≤ T ≤ T_{opt}; (T*; 閾値、T_{opt}; 最適水温、n; 固有定数)

$$f_1(T) = 1 - \left(\frac{T - T_{opt}}{T_{max} - T_{opt}} \right)^m \quad (2-2)$$

T_{opt} ≤ T ≤ T_{max} (T_{max}; 増殖可能な最高水温、m; 固有定数)

・照度関数 (C. antiqua)¹⁰⁾

$$f_2(I) = \frac{i/i_k}{[1 + (i/i_k)^m]^{1/m}} \quad (3-1)$$

(i = I - I*, i_k = I_k - I*, I*; 増殖率に対する照度の閾値、I_k; 最初に最大増殖速度に達する照度、m; 固有定数)

・照度関数 (S. costatum)

$$f_2(I) = 1 - \exp(-I/I_k) \quad (3-2)$$

・増殖速度¹¹⁾

窒素制限系では

$$\mu_N = \mu_N^* (1 - q_0^N / Q^N) \quad (4)$$

μ_N; 増殖速度、q₀^N; 最小細胞内含量、μ_N^{*}; 最大増殖速度

リン制限系では

$$\mu_P = \mu_P^* (1 - q_0^P / Q^P) \quad (5)$$

μ_P; 増殖速度、q₀^P; 最小細胞内含量、μ_P^{*}; 最大増殖速度

・複数の制限モデル¹²⁾

$$f_3 = \min [\mu_N, \mu_P] \quad (6)$$

・リン摂取速度^{13) 14) 15)}

$$V_p = V_{PO4} = V_{max}^{PO4} \frac{S_{PO4}}{K_S^{PO4} + S_{PO4}} \quad (7)$$

V_{max}^{PO4}; リン酸塩の最大摂取速度、K_S^{PO4}; リン酸塩の

半飽和定数、S_{PO4}; リン酸塩濃度

・窒素摂取速度 (C. antiqua)^{14) 15) 16)}

$$V_N = V_{NH4} + V_{NO3} = V_{max}^{NH4} \frac{S_{NH4}}{K_S^{NH4} + S_{NH4}} + \frac{1}{1 + \frac{S_{NH4}}{K_I}} V_{max}^{NO3} \frac{S_{NO3}}{K_S^{NO3} + S_{NO3}} \quad (8-1)$$

V_{max}^{NH4}, V_{max}^{NO3}; NH₄, NO₃の最大摂取速度、K_S^{NH4}, K_S^{NO3}; NH₄, NO₃の半飽和定数、K_I; 阻害定数、S_{NH4}, S_{NO3};

アンモニウム塩、硝酸塩濃度

・窒素摂取速度 (S. costatum) (8-1)と同様 (K_I=0)

・収支式

$$\frac{\partial C_i}{\partial t} = -\frac{1}{A} \left[\frac{\partial}{\partial z} (Q_v \cdot C_i) + \frac{\partial}{\partial z} (V_{M,i} \cdot A \cdot C_i) + \frac{\partial}{\partial z} (W_{S,i} \cdot A \cdot C_i) + \frac{\partial}{\partial z} (A \cdot E \cdot \frac{\partial C_i}{\partial z}) \right]$$

鉛直移流項 日周鉛直移動 沈降項 拡散項

$$-R_{ij} \cdot C_i + R_{ji} \cdot C_j + \{C. antiquaの活動による変化\} + \frac{U_i C_i^0}{A} - \frac{U_o C_i}{A}$$

化学変化項 生物生産項 水平移流項

・水中照度

$$I(Z) = I_0 \exp(-kz) \quad (10)$$

I₀; 深度0mでの照度、k = k₀ + α × 4.7 × 10⁻⁷ × N(Z)、α = 5.0、

N(Z); 細胞濃度、k₀; 海水による減水係数、z = 深度(m)

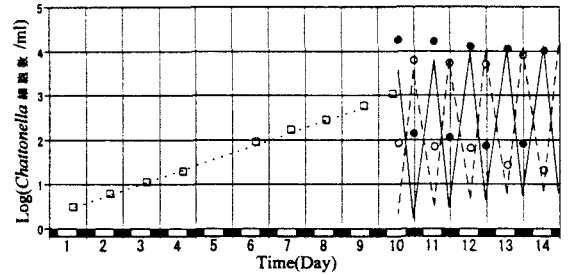


図-2 C. antiqua 細胞濃度変化の比較

(測定結果; ●表層、○底層、□中層)

(計算値; —表層、---底層、...中層)

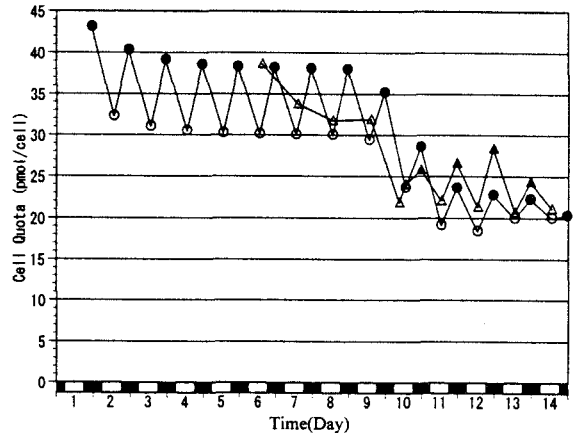


図-3 (a) 細胞内窒素含有量変化の比較

(測定結果△) 及び(計算結果○)

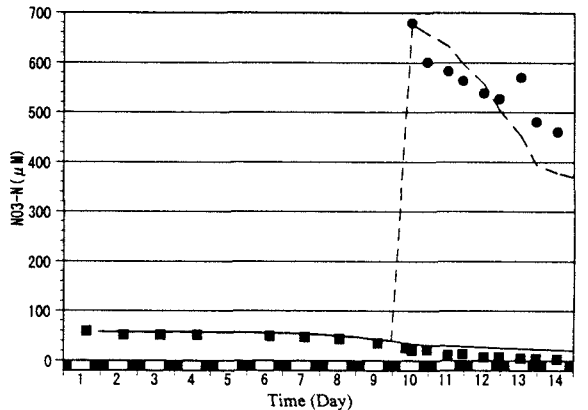


図-3 (b) 硝酸塩濃度変化の比較

(測定結果; ■表層、●底層)

(計算結果; —表層、---底層)

(9)

C_i; 項目 i の濃度、A; 水柱断面積、Q_v; 鉛直方向流量、V_{M,i}; 日周鉛直移動速度、W_{S,i}; 沈降速度、E; 鉛直拡散係数、R_{ij}; 項目 i から j への変化率、U_i、U_o; 水平流入及び流出速度、C_i⁰; 項目 i の流入濃度 t; 時間、Z; 鉛直方向軸

まず、栄養塩成層が深い位置（10 m）にある場合、30日後午後2時の両者の分布を比較すると、特に混合を与えずにおいた場合、*S. costatum* は沈降してしまう。*C. antiqua* は、表層での集積が見られるが、夜間に栄養塩成層に到達できないので殆ど増殖できない。表層5 mで混合を与えた場合、*S. costatum* は沈降せずに増殖するが *C. antiqua* の増殖はさらに抑制される（図-4）。

これに対して、栄養塩成層が浅い位置（6 m）にある場合、同様に30日後午後2時の両者の分布を比較すると、混合がなければ栄養塩成層が浅い位置にあるため、*C. antiqua* は夜間の下降時に栄養塩を摂取することができ、十分に増殖し表面に集積する。これに対して、混合を与えた場合、*S. costatum* がすぐには沈降せずに栄養塩を摂取してしまうため *C. antiqua* の増殖は抑制される結果となった（図-5）。

これらの結果は、現地において観測されてきた結果と合致するものであり、成層の位置、表層での混合状態という物理的な要因が生態学的に異なる挙動を持つプランクトンの優劣を決定しているという結果を導き出したものである。

C. antiqua の日周鉛直移動と夜間栄養塩摂取という生態的特性は、安定した浅い成層が形成された状況を利用して増殖することを可能にしている。これに対して *S. costatum* は遊泳能力を持たないことから、高い増殖率をもつ他、沈降速度を低下させる生態的工夫をしている。粒子の沈降速度は通常 Stokes の法則に従い次式で表される。

$$v_a = \frac{2gr^2(\rho' - \rho)}{9 \nu \phi_r}$$

ここで、 ϕ_r は形状抵抗係数である。*S. costatum* の密度は海水よりも重い、鎖状に細胞をつなげることで形状抵抗係数を増し沈降速度を下げる働きをしている。今回の計算ではこの効果は考慮しなかったため沈降速度を実際よりも大きく見積もっている可能性がある。乱流による *S. costatum* の浮遊作用の正確な評価と共に今後の検討課題といえる。

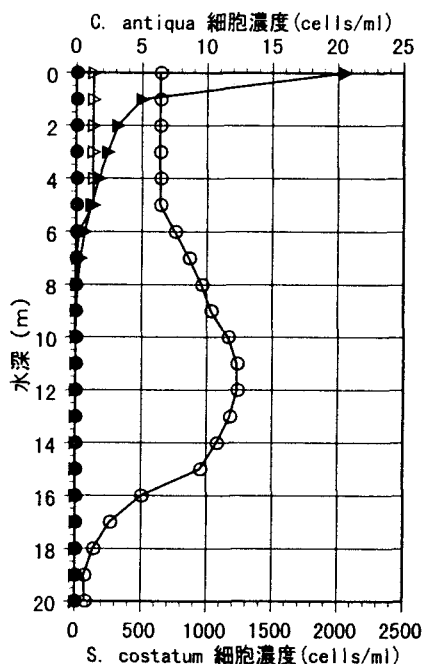


図-4 表層混合の有無によるプランクトン構成の変化（10 m 成層）

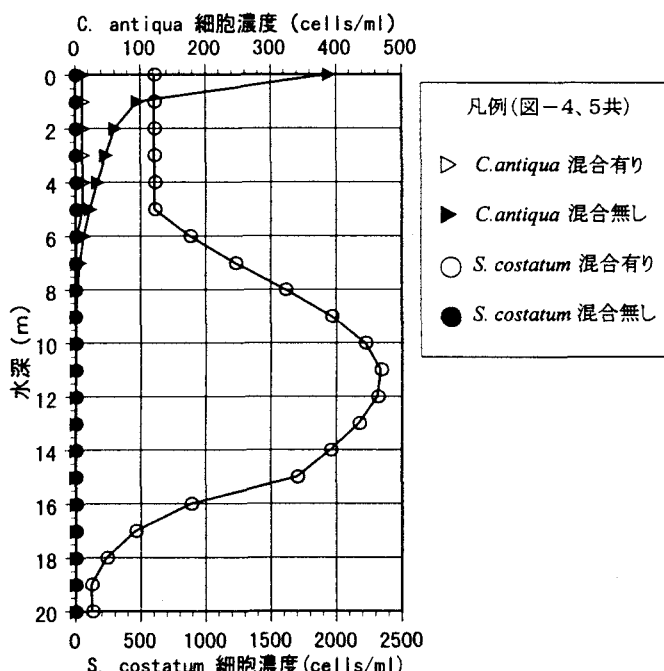


図-5 表層混合の有無によるプランクトン構成の変化（6 m 成層）

5. まとめ

赤潮プランクトン *C. antiqua* と珪藻類 *S. costatum* との種間競合及び種組成遷移をモデル化するため、この

2種類のプランクトンの生態モデル化を行った。特に、*C. antiqua* については日周鉛直移動及び夜間栄養塩摂取というユニークな特性を考慮したモデルを作成した。代表的珪藻である *S. costatum* との相互作用を考慮することで、表層水の混合状態及び栄養塩成層位置が種間競合及び種組成遷移に与える影響についてモデル計算を行った。本モデルを用いることによって成層の強弱という物理的要因が生態学的に異なる挙動を持つプランクトンの優劣を決定しているという結果が得られた。赤潮等、固有のプランクトンが特に優位になり起こる現象を解析する場合、本モデルのように現象発生の因果関係について説明しうるモデルを用いる必要がある。本モデルは、増殖のための戦略が異なる2種類のプランクトンが環境要因により影響を受けることを明らかにし *C. antiqua* 赤潮発生には成層が発達し表層での混合が抑制されることが必要であることを示した。

参考文献

- 1)Watanabe, M., K. Kohata and T. Kimura (1991): Diel vertical migration and nocturnal uptake of nutrients by *Chattonella antiqua* under stable stratification, *Limnol. Oceanogr.*, 36, pp593-602
- 2)Watanabe, M., K. Kohata, T. Kimura, T. Takamatsu, S. Yamaguchi and T.Ioriya (1995): Generation of a *Chattonella antiqua* bloom by imposing a shallow nutricline in a mesocosm, *Limnol. Oceanogr.*, 40, pp1447-1460
- 3)Amano, K., M. Watanabe, K. Kohata, and S. Harada (1996): Conditions necessary for *Chattonella antiqua* red tide outbreaks, *Limnol. Oceanogr.*, (submitted)
- 4)Yamazaki, H and D. Kamykowski (1991): The vertical trajectories of motile phytoplankton in a wind-mixed water column, *Deep-Sea Research*, 38, pp219-241
- 5)岸 道郎、池田三郎、平野敏行、西村陽 (1985): 赤潮生態系の数値モデル、沿岸海洋研究ノート、第22巻、第2号、pp109-118
- 6)Mickelson, M. J., H. Maske and R. C. Dugdale (1979): Nutrient-determined dominance in multispecies chemostat cultures of diatoms, *Limnol. Oceanogr.*, 24, pp298-315
- 7)Droop, M. R. (1973): Some thoughts on nutrient limitation in algae, *J. Phycol.*, 9, pp264-272
- 8)Watanabe, M. M., Y. Nakamura and K. Kohata (1983): Diurnal vertical migration and dark uptake of nitrate and phosphate of the red tide flagellates, *Heterosigma akashiwo* Hada and *Chattonella antiqua* (Hada) Ono (Raphidophyceae), *Jpn. J. Phycol.*, 31, pp161-166
- 9)Lamanna, C. and M. F. Mallette (1965): Basic Bacteriology, The Williams and Wilkins Co., Baltimore, MD
- 10)Bannister, T. T.(1979): Quantitative description of steady state, nutrient-saturated algal growth including adaptation, *Limnol. Oceanogr.*,24, pp76-96
- 11)Droop, M. R. (1966): Vitamin B₁₂ and marine ecology: the response of *Monochrysis lutheri*, *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 46, pp659-671
- 12)Rhee, G. Y. (1978): Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition and nitrate uptake, *Limnol. Oceanogr.*,23, pp10-25
- 13)中村泰男 (1985): *Chattonella antiqua* と *Heterosigma akashiwo* のアルカリフォスファターゼ活性、国立公害研究所研究報告、第80号、pp60-72
- 14)Nakamura, Y. and M. M. Watanabe (1983): Nitrate and phosphate uptake kinetics of *Chattonella antiqua* grown in light/dark cycles, *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 39, pp167-170
- 15)Nakamura, Y. (1985a): Kinetics of nitrogen- or phosphorus- limited growth and effects of growth conditions on nutrient uptake in *Chattonella antiqua*, *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 41, pp381-387
- 16)Nakamura, Y. (1985b): Ammonium uptake kinetics and interactions between nitrate and ammonium uptake in *Chattonella antiqua*, *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 41, pp33-38