

増殖・捕食を考慮した生態系モデルによる 藻類種組成遷移過程の検証

ANALYSIS OF THE PHYTOPLANKTON SUCCESSION PROCESS BY A TOP-DOWN AND BOTTOM-UP ECOSYSTEM MODEL

天野邦彦¹・渡辺正孝²

Kunihiko AMANO and Masataka WATANABE

¹正会員 工修 国立環境研究所 水圏環境部 主任研究員 (〒305 茨城県つくば市小野川16-2)

²正会員 Ph.D. 国立環境研究所 水圏環境部 部長 (〒305 茨城県つくば市小野川16-2)

We have developed a top-down and bottom-up ecosystem model which describes the net change of phytoplankton biomass expressed by the balance of the growth rates of phytoplanktons and loss rates caused by zooplankton grazing and sinking. This model was executed assuming the environmental conditions observed during the in situ enclosure experiment which has been conducted in Seto Inland Sea to see if this model can explain the phytoplankton succession observed in the experiment.

Simulation results showed that the initial dominance of diatoms was shifted to the dinoflagellates' dominance due to the silica depletion and higher loss rate of diatoms caused by sinking and grazing. Not a single factor but the multiple factors such as the different nutrient requirement among phytoplankton taxa, the different grazing pressure by zooplankton, and the intensity of the surface mixing combined control the succession of phytoplankton.

Key Words : Succession, phytoplankton, growth, grazing, and ecosystem model

1. まえがき

周囲との水の交換が無い水塊中の植物性プランクトンの現存量は、植物性プランクトンの比増殖速度と動物性プランクトンによる捕食量とのバランスによって規定されている。数種類の植物性プランクトン種が存在する自然界においては、増殖に必要な栄養塩である窒素、リン、珪素の要求性が植物性プランクトン種によって異なること、また動物性プランクトンは植物性プランクトンの捕食において嗜好性を持っていることから、これら要因の組み合わせにより優占種となる植物性プランクトンが決定され、さらにこれら要因の変化が植物性プランクトンの種組成遷移を規定すると考えられる。

栄養塩濃度及び存在比率（例えば窒素：リン：珪素比）や日射量、温度などの環境条件が増殖速度に与える影響は植物性プランクトン種毎に異なるため、栄養塩濃度や存在比率は植物性プランクトン種の増殖速度を規定することで、いわばボトムアップの形で影響を及ぼしている。これに対し、動物性プランクトンによる捕食によっても植

物性プランクトンは影響を受けており、上位の栄養レベルからのトップダウンによる影響も植物性プランクトン種の種組成遷移を規定する重要な要因である。

このため、ある水域における植物性プランクトンの種組成遷移について検討する場合、上記のボトムアップ・トップダウンによる影響の両者を考慮する必要がある。また、モデルによる検討に際しては、流動に基づく周囲水との物質収支についても含んだモデルとする必要がある。

2. 研究目的

本研究に先立ち、筆者らは赤潮原因プランクトンである *Chattonella antiqua* (ラフィド藻) の生態モデルを作成し¹⁾ *C. antiqua* 赤潮発生には安定した浅い (6m程度) 栄養塩成層が形成されることが必要条件であること、さらに滞留時間、動物性プランクトンの摂食圧、及び初期シスト発芽強度といった環境要因の相互関係をモデルに組み込むことで潜在的に *C. antiqua* 赤潮発生が可能になる環境条件を定量的に評価してきた²⁾。また、*C. antiqua*

表-1 採用したパラメータ値の一覧.

栄養塩	P				N				Si			
パラメータ*	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 $\cdot$ h	1/d	pmol /cell	μM	pmol /cell $\cdot$ h	1/d	pmol /cell	μM	pmol /cell $\cdot$ h	1/d
珪藻類	0.002	0.1	0.003	1.752	0.04	1.5	0.02	1.752	2.0	7.0	0.07	1.2
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	3.0	0.01	0.78	0.2	5.0	0.05	0.78				

*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

と他の植物性プランクトン種との競合及び種組成遷移のモデル化を試み表層における混合状況と栄養塩成層位置が優占種を規定する環境要因として考えられることを示してきた³⁾. 本研究においては, このモデルをさらに発展させ, 当該水域における主な植物性プランクトン種である珪藻類, 渦鞭毛藻類, 及び*C. antiqua*に代表されるラフィド藻の3種類を種組成要素として考慮し, 環境要因の変化に対応してこれら3種類のプランクトン種が競合すると共に動物プランクトンによる捕食の影響によりどの様に優占種が遷移するかをモデルにより評価することを目的とする.

今回作成したモデルは, 栄養塩等の増殖に必要な資源の競合を考慮すると共に, 競合する種の生態特性を考慮したモデルとなっており (例えば, 遊泳種と非遊泳種の区別), さらに動物性プランクトンによる捕食の影響も考慮しており, 当該水域において優占種決定に重要な要因となっていると考えられる表層混合の強度, 栄養塩成層位置, 及び動物性プランクトンによる捕食についても藻類種組成遷移に与える影響を評価できる様になっているところに特長がある.

3. 方法

2. で述べたモデルを, 播磨灘に位置する島の湾に設置された隔離水塊実験装置 (メゾコズム) を用いて行われた実験結果を利用して検証した. この実験においては, 人為的な栄養塩注入による栄養塩成層位置の調整, 表層鉛直循環装置の運用による混合強度の調整, 及び動物性プランクトンによる捕食の効果によるプランクトン種組成遷移が観測されており⁴⁾, その最終段階では*C. antiqua*赤潮が発生している.

(1) モデル構造

当該水域における主な植物性プランクトン種である珪藻類, 渦鞭毛藻類, 及び*C. antiqua*に代表されるラフィド藻類の3種類を種組成要素とし (それぞれの種の生物量濃度, 1細胞当たりの窒素, リン及び珪素 (珪藻類のみ) 含量を計算変数として取り扱う), 硝酸態窒素(NO₃-N), アンモニア態窒素(NH₄-N), リン酸態リン(PO₄-P), ケイ酸(Si(OH)₄-Si)を栄養塩パラメータとすると共に動

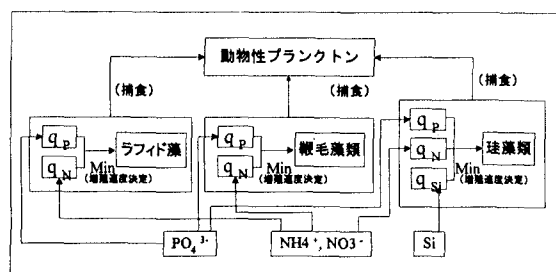


図-1 栄養塩パラメータ, 3種類の植物性プランクトン種, 及び動物性プランクトンの相互関係の概略図.

物性プランクトンによる捕食を考慮した生態系モデルを鉛直一次元の移流拡散モデルに組み込むことで, プランクトン種間競合及び種組成遷移の機構を解析するためのモデルを作成した.

本研究で作成したモデルは*C. antiqua*生態モデル^{1) 2)}を基本として発展させたモデルとして位置づけられる. 筆者らは表層混合と栄養塩成層位置が珪藻類と*C. antiqua*との競合に与える影響について検討するため, この*C. antiqua*生態モデルに植物性プランクトン種組成要素として珪藻類を追加したモデル³⁾を作成したが, 珪藻類の増殖に必要なケイ酸を考慮していなかったため, 新たに珪藻類によるケイ酸の摂取, さらに珪素含量と増殖速度の関係をモデル化すると共に渦鞭毛藻類を新たに植物性プランクトン種組成要素として追加し, 今回のモデルを作成した. 図-1は栄養塩パラメータ, 3種類の植物性プランクトン種, 及び動物性プランクトンとの相互関係を示す模式図である. 植物性プランクトンによる栄養塩摂取速度は外部栄養塩濃度の関数としてMichaelis-Mentenモデル⁵⁾で表し, 増殖速度は栄養塩含量の関数としてDroopモデル⁶⁾で表している. モデルにおいて採用したこれらの式については既報³⁾を参照のこと (珪藻類については新たにケイ酸の摂取速度, ケイ酸含量に基づく比増殖速度の計算式を追加したが, 式の形はリン酸に関するモデルと同様である). この様に各藻類の栄養塩摂取と増殖を独立したモデルで表しているため, 先に述べた1細胞当たりの栄養塩含量は, 各藻類中に摂取された栄養塩の全量を細胞数で除することで逐次計算している. 表-1に採用した各種パラメータ値を示す. *C. antiqua*に関するパラメータ値は室内実験により求められた値^{7) 8) 9)}を使用した. 珪藻類および渦鞭毛藻類

に関するパラメータ値については、種としての平均的値として報告されている値¹⁰⁾を基に、以下に述べる隔離水塊実験系で得られた結果を使用して同定した。珪藻類については遊泳能力がないため、単一の粒径を与えて沈降速度をStokesの定理に基づき計算し沈降を表現した。珪藻類の大きさのばらつきは大きく、単一粒径で表すことには問題が残るが、モデルでは珪藻類を一つの集合と考え、単一粒径を与えている。渦鞭毛藻類及び*C. antiqua*については日周鉛直移動する事が知られており、*C. antiqua*生態モデル^{11) 12)}においても観測結果に基づきモデル化している。しかし、渦鞭毛藻類については日周鉛直移動に関する現場データが存在しないことから、本モデルにおいては便宜的に*C. antiqua*の日周鉛直移動と同一のパターンを与えている。

また、動物性プランクトンによる捕食の効果の算定は*C. antiqua*に対してはUyeのデータ¹¹⁾より式(1)を求めて使用した³⁾。当該水域における珪藻類及び渦鞭毛藻類に関しての動物性プランクトンによる捕食の効果については同様の実験が行われていないので*C. antiqua*に対して用いた式と同様の式を適用し、パラメータのみを隔離水塊実験系で得られた結果を使用して同定した。

$$f = 2500 \frac{P - P_0}{K_z + P - P_0} \quad (1)$$

ここで、 f : 動物性プランクトンによる捕食率 (cells/indiv./d)

K_z : 半飽和定数 (100cells/ml)

P_0 : 捕食のための閾値 (10cells/ml)

P : *C. antiqua*細胞濃度 (cells/ml)

動物性プランクトン濃度に関しては、その増殖速度等が不明であるため、2日おきに測定された実測値⁴⁾を内挿し与えた。

(2) モデル検証計算

モデルの検証は播磨灘に位置する島の湾内に設置された隔離水塊実験系(メゾコズム)を用いて行われた実験結果を使用して行った。実験の詳細(データも含め)は既報^{4) 12)}を参照されたい。

ここでは、検証計算の概要を説明するために実験の概略のみを簡単に述べ、実験条件に基づいて行ったモデル検証計算の方法について述べる。

メゾコズムは図-2に示される様に海域に存在する自然生態系をそのまま捕獲し環境要因の変化に伴い生態系がどのような反応を示すかを潮流の影響を受けずに実験可能となる様に開発されている^{4) 12)}。この装置の直径は5m、深さは18mでシートは海底において深さ1m埋め込んでおり海面から海底までを外部から隔離している。

検証対象とした実験は1989年7月21日から8月13日まで行われた。実験開始の7月21日には水深0~18mの全層にわたって窒素・リンの添加を行い、

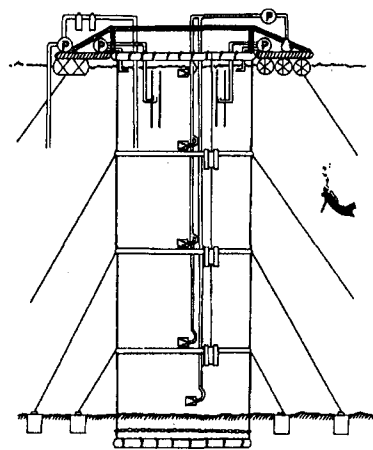


図-2 メゾコズムの概略図。

$PO_4\text{-P}$ で $0.5 \sim 0.7 \mu\text{M}$, $NO_3\text{-N}$ で $8 \sim 11 \mu\text{M}$ のレベルになった。また、7月28日と8月10日には窒素・リンを同量6~18mにのみ添加し、安定した栄養塩成層を強制的に形成させている。また、この実験では実験開始から8月8日までは表層において鉛直循環装置で混合を強制的に起こし隔離による混合の抑制を補償していたが、8月8日以降はこの装置を停止させて、表層混合を抑制し表層混合が生態系変化に与える影響を調査している。

モデル検証計算の方法としては、メゾコズムにより形成された隔離水塊を水深方向の厚さが1mのコントロールボリュームが18個重なった形に差分化して先述の鉛直一次元モデルを適用した。計算の初期値としては7月21日の水質測定値及び植物性プランクトン生物量(炭素量で換算したもの)を与えた。7月28日と8月10日に行われた栄養塩添加については、各水深にどれほど栄養塩が添加されたかという分布が不明であるため、栄養塩添加後の栄養塩の鉛直分布の実測値をモデルに与え直すことで表現した。モデル中において、表層に設置した鉛直循環装置による混合は、実験で計測されたポンプアップ水量分を装置の下端の水深に相当するコントロールボリュームより取水し、最表層に流入させることで表現した。また、実験期間中には台風の接近に伴う表層混合の促進が起こったが、これについては鉛直拡散係数を増加させることで再現した。

以上の方法でモデル計算を行い、メゾコズム実験において見られた表層混合、栄養塩成層位置及び動物性プランクトンによる捕食圧の変化に反応し、プランクトン種組成が遷移する状況をモデルが再現しうるかを検証した。

3. 結果

最終的に同定されたパラメータ値を用いたモデル計算が実験結果をどの程度再現しうるかを比較するために、ここでは栄養塩濃度及び植物性プランクトン濃度の鉛直分布の経時変化を比較する。

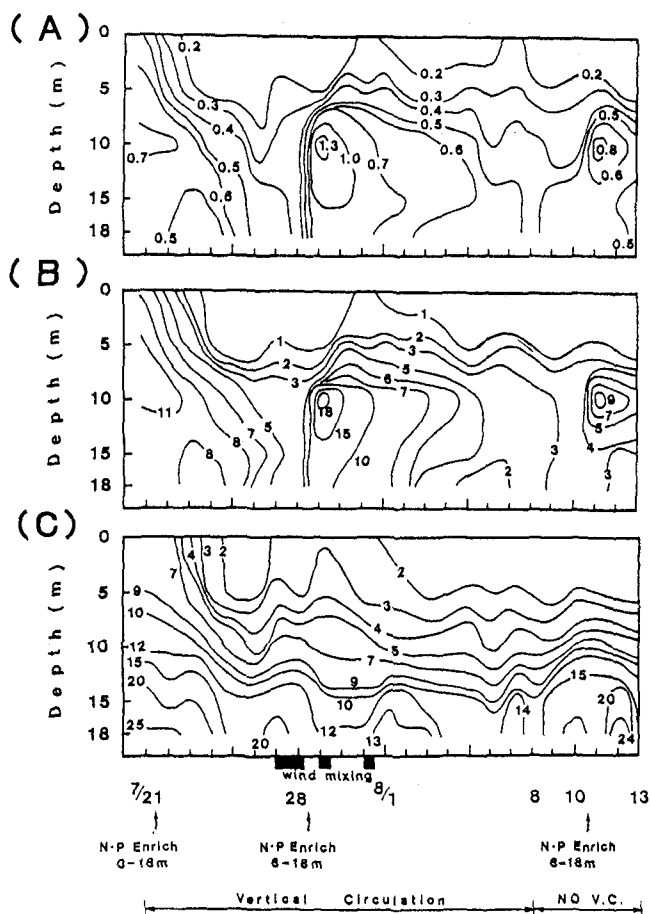


図-3(a) メソコズム内で測定された (A) $\text{PO}_4\text{-P}$, (B) $\text{NO}_3\text{-N}$, (C) $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 鉛直分布の経時変化⁴⁾ (単位: μM) .

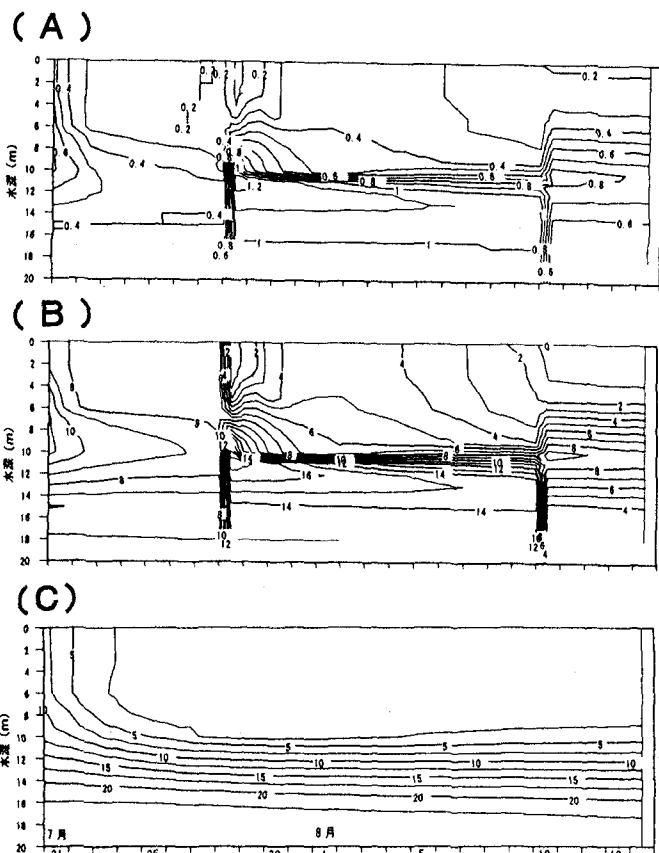


図-3(b) (A) $\text{PO}_4\text{-P}$, (B) $\text{NO}_3\text{-N}$, (C) $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 鉛直分布の経時変化 (計算結果) (単位: μM) .

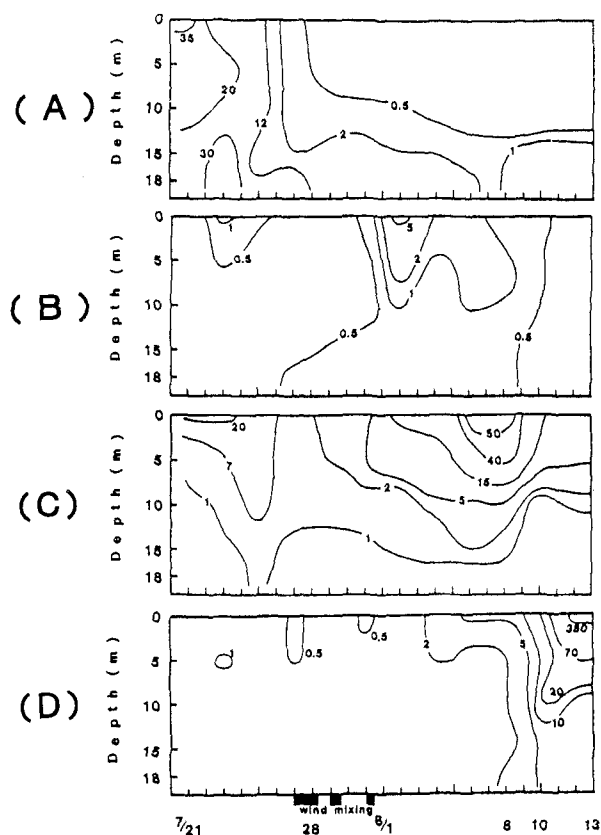


図-4(a) 炭素量で表した藻類現存量鉛直分布の経時変化 ((A) 珪藻類Centrals, (B) 珪藻類Pennals, (C) 渦鞭毛藻類 (灰色鞭毛藻類), (D) *C. antiqua*) (単位: ng-C/ml) .

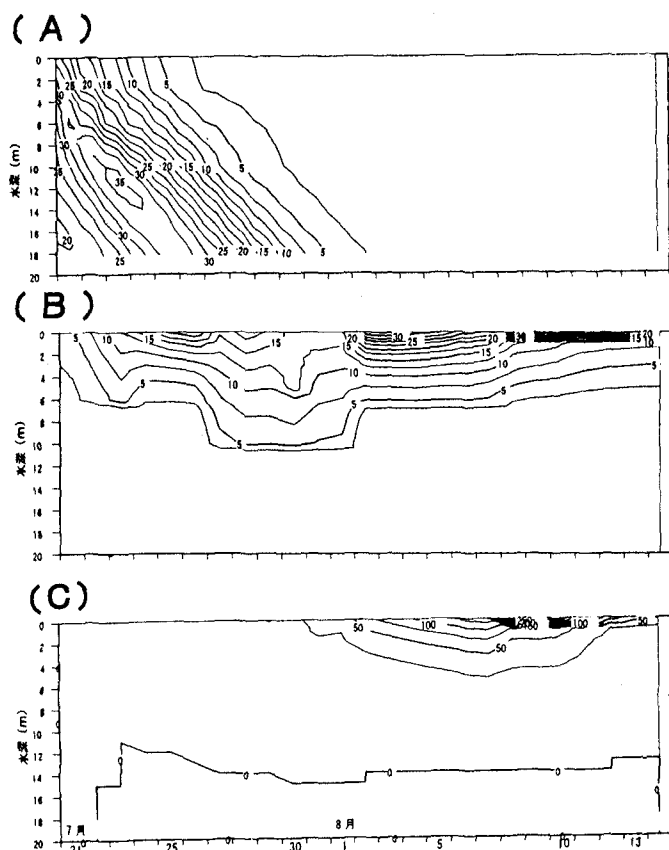


図-4(b) 炭素量で表した藻類現存量鉛直分布の経時変化 (計算結果) ((A) 珪藻類, (B) 渦鞭毛藻類 (C) *C. antiqua*) (単位: ng-C/ml) .

(1) 栄養塩濃度変化の比較

図-3 (a)に計測された栄養塩濃度の鉛直分布の経時変化⁴⁾を、図-3 (b)に栄養塩濃度の鉛直分布の計算結果を示す。図-3 (a)を見ると、7月21日から26日にかけて、水深10m以浅の有光層で優占種であった珪藻と鞭毛藻(図-4 (a))による栄養塩摂取によって当初 $PO_4\text{-P}$ で $0.5\sim 0.7\mu\text{M}$ 、 $NO_3\text{-N}$ で $8\sim 11\mu\text{M}$ 存在した栄養塩濃度は24日以降では水深6m以浅では $PO_4\text{-P}$ は約 $0.1\mu\text{M}$ 、 $NO_3\text{-N}$ は $1\mu\text{M}$ 以下となった。7月27日~29日は強風となり、その後も8月1日頃まで強風が起こったために、7月30日から8月1日には成層が破壊され鉛直混合が起きた。このため、7月28日の6m以深への窒素・リンの添加と相まって、表層において $PO_4\text{-P}$ で $0.2\sim 0.3\mu\text{M}$ 、 $NO_3\text{-N}$ で $1\sim 3\mu\text{M}$ と栄養塩濃度が増加したが、8月1日以降は藻類による栄養塩摂取により徐々に表層栄養塩濃度は低下した。また8月8日には鉛直循環装置が停止され、さらに8月10日には窒素・リンの6~18m水深への2回目の注入が行われたことで安定した栄養塩成層が形成された。 $Si(OH)_4\text{-Si}$ は、7月21日の実験開始時には、表層で $9\mu\text{M}$ 、底層では $25\mu\text{M}$ 存在したが、窒素・リン添加に伴う珪藻の増加とその摂取により有光層で減少し、7月27日~8月1日における強風による巻き上げで表層における濃度が一時的に増加した後は表層5m以浅では $0.3\sim 0.7\mu\text{M}$ と非常に少なくなり、実験終了まで安定した成層構造を形成した。

計算結果を見ると(図-3 (b))、 $PO_4\text{-P}$ については非常に良好な再現結果が得られている。また、 $Si(OH)_4\text{-Si}$ の変化については、実験開始から2~3日の間に表層における珪藻の増加とその摂取による急激な減少を良好に再現しており、リンとシリカについてはモデルが物質収支を精度良く再現する結果となった。これに対して、 $NO_3\text{-N}$ の変化について見ると、計算結果は実測値に比べて藻類による摂取が過小評価されて減少量が少なく、表層における濃度は実測値に比べて4倍以上の値を示しており、リン及びシリカに比べて計算精度は低い結果となった。

(2) 藻類種遷移の比較

図-4 (a)は藻類別に計量された細胞数を基に算出された炭素量として表した藻類種毎の生物量の鉛直分布の経時変化⁴⁾を示している。実験開始時の窒素・リンの添加によって、優占種として存在していた珪藻及び渦鞭毛藻類の増殖が起こったため、図-3 (a)に見られるように表層において、窒素・リン・珪素は藻類の摂取により急速に減少した。7月26日以降はこれら栄養塩は欠乏状態となり(図-3 (a))、藻類の増殖速度は低下したと考えられ、動物性プランクトンの捕食⁴⁾と相まって急激に藻類量は減少した。7月30日~8月1日にかけての鉛直混合によって水深5m以深の栄養塩が巻き上げられ、これにより珪藻類Pennalsが増殖し、表層において炭素量にして $5\text{ng}/\text{m}$ 程度になっている。珪

藻類はシリカ不足のためすぐに減少し、これに変わって渦鞭毛藻が急激に増加した。しかし、8月8日に鉛直循環装置が停止された後は表層において動物性プランクトンによる集中的な捕食を受けて急激に減少し、8月10日以降は、*C. antiqua*が優占種としてとって変わった⁴⁾。

図-4 (b)は藻類種毎に計算された炭素量として表した藻類種毎の生物量の鉛直分布の経時変化を示している。実測値の表示では珪藻類についてCentralesとPennalesに分類しているが、計算では簡単のために一つにまとめている。珪藻類は、渦鞭毛藻類や*C. antiqua*と異なり遊泳能力がなく、従って表層における混合が抑制されると沈降してしまうため増殖速度が低下すると表層における存在量は急激に低下する。計算結果を見ると、珪藻類は、計算開始から7月25日までは渦鞭毛藻と共に優占種であったが、それ以降は、表層におけるシリカの消滅(図-3 (a), (b))による増殖速度の低下と沈降に伴い減少する様子を再現している。しかし、計算においては単一の粒径に基づく沈降速度を与えていることから、観測値に見られたような7月30日~8月1日にかけての鉛直混合による巻き上げに伴う珪藻類Pennalsの増殖は再現できなかった。また、実測値において7月25日から27日にかけて見られるような急激な珪藻類の減少は再現し得なかった。

渦鞭毛藻類及び*C. antiqua*についての計算結果はこれら2種の藻類の日周鉛直移動を考慮した計算をしているので毎日午前10時の計算結果を用いて等濃度線を作成した。

渦鞭毛藻類の変化を見ると、7月27日~8月1日にかけて鉛直拡散係数を増加させて強風に伴う表層における鉛直混合の促進をモデル化した結果、表層への集積が抑制されること、その後8月8日の鉛直循環装置停止後に表層に集積し極大値をとるという変化を再現している。観測値からは鉛直循環装置停止後に動物性プランクトンによる集中的な捕食⁴⁾により急激に数が減少したが、計算結果は捕食による減少の効果を過小に評価する結果となっている。

*C. antiqua*については、観測値に比べて約1週間早く表層において顕著に増加し、渦鞭毛藻類同様に、8月8日の鉛直循環装置停止後に表層に集積し極大値をとる結果となった。*C. antiqua*は計算開始時(7月21日)には全く観測されていないことから、計算の初期値としては計算開始時点で当該海域における潜在的に最大のシスト発芽²⁾が起こったと仮定して最底部のコントロールボリュームに $5(\text{cells}/\text{m})$ の濃度を与えて計算したため、この仮定が実際に比べて過大であったと考えられる。

4. 考察

本モデルにおいて考慮した3種類の藻類量変化については、珪藻類が実験開始から優占種であっ

たものが珪藻類のみが必要とするケイ酸濃度の低下に伴い沈降と捕食により早い時期にほぼ消滅すると共に、安定した栄養塩成層の形成に伴って渦鞭毛藻類が優占種となる種組成遷移過程を再現したが7月25日から27日にかけての珪藻類及び渦鞭毛藻類の同時に起きた急激な減少は再現できなかった。実験結果からは、7月25日以降栄養塩の添加が行われた7月28日までは表層において栄養塩が欠乏していることが示されている。このため藻類の増殖速度は低下したが、これに対して動物プランクトンによる捕食圧は依然として高く⁴⁾、急激な藻類量の低下を招いたと考えられる。これに対して、計算では栄養塩の欠乏については良好に再現しているものの藻類量の低下は実験結果ほどには急激でなかった。これは動物性プランクトンによる捕食圧を過小評価したために起こった結果と考えられる。この結果から分かるように、藻類量の変化は、増殖速度のみならず捕食等による死滅率の影響を大きく受ける。一般的に珪藻類は、動物性プランクトンによる捕食を受けやすく、また、遊泳能力を持たないため沈降による減少率も高く、他の藻類に比べて高い栄養塩摂取速度と増殖速度による優位性をもってしても必ずしも常に優占種とはなり得ない。珪藻類は、その高い栄養塩摂取速度と増殖速度に起因して、実際の内湾等においても河川等からの栄養塩流入に伴い、始めに優占種となることが多い。しかし窒素・リンについては動物性プランクトンの排泄を通して循環が行われやすいのに対して珪藻類のみが必須栄養塩として珪素は循環されにくく、初期の藻類増殖に伴い一旦珪素が欠乏すると渦鞭毛藻類等が優占となることが指摘されている¹³⁾。特に表層における鉛直混合が抑制され安定した成層が形成されると珪藻類から渦鞭毛藻類への遷移は起こりやすくなる¹³⁾。

今回計算の対象とした実験においても上に述べた様な理由で種組成遷移が起こったと考えられる。このため藻類種の種組成遷移について評価するモデルにおいては単に栄養塩摂取速度や増殖速度の高さだけを考慮して種間競争を表すのではなく、例えば窒素・リンのみでなく珪素による珪藻類増殖のコントロールの様に種毎の栄養塩要求性を考慮することや動物性プランクトンによる捕食の嗜好性について考慮することが重要であり¹⁴⁾、栄養塩供給、藻類の栄養塩要求性、動物性プランクトンによる捕食等のそれぞれ独立であるが切り離すことが出来ない因果関係を反映させることが必要である。

5. 結論

本研究においては、潮流による影響を極力排したメゾコズム内の生態系を、藻類種毎に、栄養塩要求性、遊泳能力の有無といった生態的特性により規定される増殖速度と動物性プランクトンによ

る捕食により表される死滅率のバランスで現存量の変化を表すと共に、藻類種の摂取に基づく栄養塩のフローに着目してモデル化し、これらの収支結果としての植物性プランクトンの種組成遷移がモデルにより再現可能であることを示した。

参考文献

- 1) 天野邦彦, 渡辺正孝: *Chattonella antiqua*の増殖及び日周鉛直移動のモデリング, 海洋, 号外10, pp. 133-141, 1996
- 2) Amano, K., M. Watanabe, K. Kohata, and S. Harada: Conditions necessary for *Chattonella antiqua* red tide outbreaks, *Limnol. Oceanogr.*, (in press), 1997
- 3) 天野邦彦, 渡辺正孝: 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 —, 水工学論文集, 第41巻, pp. 403-408, 1997.
- 4) Watanabe, M., K. Kohata, T. Kimura, T. Takamatsu, S. Yamaguchi, and T. Ioriya: Generation of a *Chattonella antiqua* bloom by imposing a shallow nutricline in a mesocosm, *Limnol. Oceanogr.* Vol. 40, pp. 1447-1460, 1995
- 5) Dugdale, R. C.: Nutrient limitation in the sea: Dynamics, identification, and significance, *Limnol. Oceanogr.* Vol. 12, pp. 685-695, 1967
- 6) Droop, M. R.: Some thoughts on nutrient limitation in algae, *J. Phycol.*, Vol. 9, pp. 264-272, 1973
- 7) Nakamura, Y. and M. M. Watanabe: Nitrate and phosphate uptake kinetics of *Chattonella antiqua* grown in light/dark cycles, *J. Oceanogr. Soc. Japan*, Vol. 29, pp. 167-170, 1983.
- 8) Nakamura, Y.: Kinetics of nitrogen- or phosphorus-limited growth and effects of growth conditions on nutrient uptake in *Chattonella antiqua*, *J. Oceanogr. Soc. Japan*, Vol. 41, pp. 381-387, 1985.
- 9) Nakamura, Y.: Ammonium uptake kinetics and interactions between nitrate and ammonium uptake in *Chattonella antiqua*, *J. Oceanogr. Soc. Japan*, Vol. 41, pp. 33-38, 1985.
- 10) Lehman, J. T., D. B. Botkin, and G. E. Likens: The assumptions and rationales of computer model of phytoplankton population dynamics, *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 20, pp. 343-364, 1975.
- 11) Uye, S.: Impact of copepod grazing on the red-tide flagellate *Chattonella antiqua*, *Mar. Biol.*, Vol. 92, pp. 35-43, 1986.
- 12) 渡辺正孝, 木幡邦男: 内湾の環境保全 赤潮の発生機構と青潮の生成環境, 環境科学会誌, Vol. 8, pp. 449-460, 1995.
- 13) Officer, C. B., and J. H. Ryther: The possible importance of silicon in marine eutrophication, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 3, pp. 83-91, 1980.
- 14) Lehman, J. T.: Interacting growth and loss rates: The balance of top-down and bottom-up controls in plankton communities, *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 36, pp. 1546-1554, 1991.

(1997. 9. 30受付)