数値モデルによる淡水性渦鞭毛藻 *Peridinium bipes* fo. *occultatum* の増殖要因の解析

池田 知司・渡辺 雄二・三木 眞弘・大西 庸介・簗持 和洋
清原 正高・宮永 洋一・石田祐三郎・河合 章

Analysis of the Growth Factor of Freshwater Dinoflagellate *Peridinium bipes* fo. *occultatum* by Numerical Simulation Model

Tomoji IKEDA, Yuji WATANABE, Masahiro MIKI, Yousuke OHNISHI,
Kazuhiro HATAMUCHI, Masataka KIYOHARA, Youichi MIYANAGA,
Yuzaburo ISHIDA and Akira KAWAI

Abstract

Freshwater red tides caused by a dinoflagellate, *Peridinium bipes* fo. *occultatum*, occur frequently especially in man-made lakes in western Japan. It was suggested that nutrients such as phosphorus and nitrogen supplied from inflowing rivers might be the main factors controlling the growth of *P. bipes* in these reservoirs. The following numerical simulation model for *P. bipes* was constructed to test this assumption:

$$N_{i+1} = N_i \times \exp(\mu_{\max} \times f_T \times f_P \times f_N - g_T)$$

$$f_T = [(WT/20) \times \exp(1 - WT/20)]^{1/2}$$

$$f_P = C_P / (C_P + 0.005)$$

$$f_N = C_N / (C_N + 0.051)$$

$$g_T = aWT^2 + bWT + c$$

The standing crops of *P. bipes* were calculated for the Asahi Reservoir in Nara Prefecture over the period from 1982 to 1988. The seasonal and yearly fluctuations of the standing crop predicted by the model agreed well with measurements. For the years excluding 1983, *P. bipes* grew from May to November with peaks in growth rate from June to August and with peaks in standing crop from September to November. Seasonal fluctuations of growth were mainly dependent on water temperature because the net growth rate had a positive correlation with f_T .

Further examination of three factors (f_P , f_N and f_T) indicated that water temperature was the limiting factor for the period from December to April and phosphorus for the period from May to November. For 1982-1988 excluding 1983, mean net *Peridinium* growth rate over the period from May to November was positively correlated with the mean value of $f_P \times f_N$. A sensitivity analysis indicated that the fluctuations of the standing crop between years was mainly dependent on river inflow. In this model, the concentrations of phosphorus and nitrogen were estimated by the volume of river inflow. These results indicated that the growth of *P. bipes* was controlled by river inflow volume. During 1983, the growth of *P. bipes* peaked between late March and early April, probably due to germination of the cysts that were produced during the previous year.

Key words: freshwater red tide, *Peridinium bipes*, simulation model, growth factor

1. 緒 言

西日本の貯水池を中心に、渦鞭毛藻類の1属である *Peridinium* 属による赤潮(淡水赤潮)が発生し、主に景観上の問題となっている。

Peridinium 属赤潮の増殖要因について、渡辺ら(1982)は奈良県にある風屋ダムでカルシウムが *P. bipes* の増殖要因となる可能性を報告し、その後、畑(1987)は高知県にある永瀬貯水池に発生する *Peridinium cunningtonii* と *P. penardii* による赤潮の主要な増殖要因としてリンと窒素を挙げた。池田ら(1993a)は3か所の電力用貯水池に形成される *P. bipes* の赤潮の第1の増殖制限元素がリンで、第2が窒素であることを明らかにした。

一方、中本(1975)は、貯水池の特徴からこれらの栄養塩の供給源が主に流入河川にあることを推察した。池田ら(1993a)は奈良県にある旭貯水池における赤潮の発生規模と流入水量の関係を検討した。また和歌山県にある合川貯水池における赤潮の発生規模と流入水量及びゲート放流量の関

係を検討した結果(池田ら, 1993b), 河川からの流入水量の経年変化が, 年による赤潮発生規模の相違を左右している可能性を示した。

筆者らは流入河川から供給される栄養塩と *P. bipes* の増殖の関係を明らかにすることを目的として, *P. bipes* の増殖に関する数値モデルを作成した。このモデル式を *P. bipes* の淡水赤潮が発生する旭貯水池(奈良県)に適用して本種の現存量を計算し, その季節及び経年変化の要因を明らかにした。

2. 検討場所

検討を行った貯水池は、奈良県吉野郡にある関西電力株式会社奥吉野発電所(揚水発電所)の下部調整池である旭貯水池である(Fig. 1)。この貯水池は1978年に湛水し、1980年より淡水赤潮の発生が確認されている。流入河川は旭貯水池に流入する宇無ノ川のみであり、上部調整池には河川はない。貯水池の諸元を Table 1 に示した。

Fig. 1. Location and sampling points of Asahi Reservoir.

▨: Areas where red tide occurred frequently, ●: Sampling point

Table 1. Outline of Asahi Reservoir.

Division	Item	Contents
Dam	Dam Type	Arch dam
	Crest Length	199.41 m
	Height of Dam	86.10 m
Power Plant	Max Output	1,206,000 kW
	Max Discharge	288 m ³ · sec ⁻¹ .
Reservoir	River Basin	39.2 km ²
	Storage Capacity	15,445,000 m ³
	Headwater Level	EL. 462.000 m
	Tailwater Level	EL. 430.000 m
	Yearly Inflow	70,000,000 m ³ ('80-88's ave.)
	Turnover rate	4.6 per year ('80-88's ave.)

Table 2. Several coefficient for calculation of standing crop of *P. bipes*. in Asahi Reservoir.(A) Seasonal density of *P. bipes* when no red tide occurred.

Month	Lower reaches (cells · ml ⁻¹)	Upper reaches (cells · ml ⁻¹)	Vertical density rate
January	8	26	5.07
February	12	51	5.07
March	24	16	5.07
April	6	2	5.07
May	19	40	1.845
June	47	21	1.845
July	36	125	1.845
August	41	139	1.845
September	67	341	1.845
October	37	192	1.845
November	16	95	1.845
December	16	81	5.07

(B) Density of *P. bipes* on several color pattern when red tide occurred.

Color pattern	Cell number (cells · ml ⁻¹)
Deep brown	2,000
Light brown	900
More light brown	600

3. 計 算 方 法

3-1. 計算式

P. bipes の現存量の変化を表現する数値モデルには以下の式を用いた。

$$N_i = N_{i-1} \times \exp[\mu(\max) \times f_T \times f_p \times f_N - g_x] \quad (1)$$

N_i , N_{i-1} : i 日及び $i-1$ 日の現存量, $\mu(\max)$: 種の持つ最大増殖速度 (d^{-1}), f_T : 水温と増殖速度の関数, f_p , f_N : リン及び窒素濃度と増殖速度の関数, g_x : 全減少係数を決定する関数

通常はこの式の中に照度と増殖速度の関係式も加えられるが、旭貯水池近傍の毎日の日射量データが無い場合、ここでは日射量の関数を省略した。

3-2. 使用データと計算方法

(1) *P. bipes* の実測現存量

旭貯水池では、ダム管理者より毎日の赤潮の発生範囲と着色状態（濃い、淡い、非常に淡い、未発生）を記録している。

この記録のうち 1982 年から 1989 年の間の毎日のスケッチをデジタイザーを用いてパーソナルコンピュータに入力し、着色状態別の面積を計算した。各面積に、それぞれに対応する *P. bipes* 細胞密度 (Table 2) を乗じて、貯水池全体の現存量を計算した。

着色状態別の細胞密度は以下の方法で決定した。

① 1982 年以降、月に 1~2 回の頻度で、貯水池の

2-3 か所において水質調査を実施している。この調査定点と、スケッチから読み取った赤潮発生場所の位置を対応させ、調査日別、地点別に赤潮の着色状態を整理した。

- ② 水質調査時に水深 0.5 m 層で、採水法により植物プランクトンを採集し、ホルマリン固定後に計数している。この調査から得た *P. bipes* 細胞密度と各定点の着色状態を比較し、着色状態別の平均細胞密度を求めた。
- ③ 赤潮未発生場所については、月別に平均細胞密度を求めた。

P. bipes 細胞密度は鉛直的に不均一であり、昼間は表層が高密度であり、水深が深くなるに従って低密度となるため、鉛直方向の補正を行った。

すなわち、1988 年と 1989 年に実施した調査では水深 0.5, 2, 10 m 層の *P. bipes* 細胞密度を計数しており、下式により鉛直方向の密度比を求めた (Table 2)。なお、鉛直密度比は季節別に求めた。

$$\text{密度比 } f_s = [n_{0.5} \times 0.5 + (n_{0.5} + n_2) \times 1.5 / 2 + (n_2 + n_{10}) \times 8 / 2] / (n_{0.5} \times 10)$$

$n_{0.5}$, n_2 , n_{10} : 0.5, 2, 10 m 層の *P. bipes* 細胞密度

1 日当りの *P. bipes* 現存量 (N) は以下の式から計算した。

$$N = (S_0 \times d_0 \times 10 + S_1 \times d_1 \times 10 + \dots + S_3 \times d_3 \times 10) \times f_s$$

S_0 : 赤潮未発生面積, S_1 – S_3 : 赤潮の着色状態別面積, d_0 : 赤潮未発生時細胞密度, d_1 – d_3 : 赤潮の着色状態別細胞密度, f_s : 赤潮の鉛直密度比

1988 年以降の水質調査では、貯水池の 3 点の水深 0.5, 2, 10 m 層で *P. bipes* 細胞密度を計数した。そこで、スケッチから計算した *P. bipes* 現存量が適正かどうかを判定するため、1988 年と 1989 年のデータを用いて別の方法で *P. bipes* 現存量を計算した。

すなわち、3 点の調査点を中心に貯水池を 3 つの平面に区分し、また鉛直的にも 3 層に分け、合計 9 ブロックに区分した。それぞれのブロックの容積を求め、これに *P. bipes* 細胞密度を乗じて現存量を計算した。

(2) 流入河川水中のリン・窒素濃度

(1) 式の f_p と f_N に挿入するリンと窒素濃度には、流入河川水中の濃度を用いた。旭貯水池に流入する河川は宇無ノ川のみであり、この河川では 1982 年から 1988 年の間に、洪水期 (1 回) と平水期 (6 回) における流入水中の全リンと全窒素濃度が測定されている。このデータを用いて日平均流

入水量と流入水の全リン、全窒素濃度の関係式を作成した。

日平均流入水量はダム管理事務所で記録されており、この関係式を得ることにより、毎日の流入水中のリンと窒素の濃度が推定できる。

(3) 増殖速度と栄養塩濃度の関係式

池田ら (1993a) は、*P. bipes* の増殖速度とグリセロリン酸態リンおよび硝酸態窒素濃度の関係式 (MONOD の式) を求めている。この式に流入河川水中の全リンと全窒素の濃度を挿入して増殖速度を計算した。

$$f_p = C_p / (C_p + 0.005)$$

$$f_N = C_N / (C_N + 0.051)$$

C_p , C_N : 全リン, 全窒素濃度 ($\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$)

全リンと全窒素濃度を上の式に挿入することには問題があるが、今回使用したデータでは流入河川水中のリンと窒素を溶存態と懸濁態に区分していない。海老瀬 (1985) や今野 (1987) によると降雨時に全リンや全窒素濃度が高くなり、EBISE (1991) によると硝酸態窒素やリン酸態リンも降雨時に高負荷となるとしている。このため降雨による流入水量の変化によって懸濁態と溶存態のリン、窒素濃度が比較的に類似した変動を示すものと考え、ここでは全リンと全窒素の濃度を栄養塩の代表値として用いた。

(4) 増殖速度と水温の関係式

P. bipes の無菌クローン株を用いて、温度変化試験を行なった。なお供試株は吉舎ら (1992) や池田ら (1993a) が用いたのと同じ株である。

試験水温は 10, 15, 20, 25°C の 4 段階に設定し、最大増殖に達するまでの期間、乾式恒温培養器内で培養を行なった。各試験区は 5 本立で行い、最小と最大値を除いた 3 本について平均値を求めて増殖曲線を得た。各温度区の対数増殖期における増殖速度と水温の関係式を求め、これを f_T とした。

f_T に挿入する毎日の水温は、ダム監視員が棒状水銀温度計を用いて貯水池表層水の水温を測定し、ダム管理日誌に記録している値を用いた。

(5) 全減少係数の計算

P. bipes の減少要因としては、一般的にみて、より高次の生物群集による捕食や沈降、あるいは貯水池からの流出が考えられる。また、揚水発電所下部貯水池である旭貯水池では、この他に揚水による上部貯水池への移送が考えられ、これらの要素をすべて含めて全減少係数として表現した。

毎日の全減少係数は (1) 式を変換して求めた。なお *P. bipes* 現存量はスケッチデータから推定した

値を用い、日変動が大きいので、11日間毎の移動平均した値から毎日の全減少係数を求めた。

$$g_x = \mu(\max) \times f_T \times f_P \times f_N - \ln(N_t/N_{t-1})$$

4. 結果と考察

4-1. *P. bipes* 現存量

赤潮スケッチから計算した、1982年から1988年の間の毎日の *P. bipes* 現存量の変化を Figure 2 (A) に示した。 *P. bipes* 現存量は $9.7 \times 10^{12} \sim 6.7 \times 10^{14}$ cells の範囲で変動した。

1988年から1989年の間の、水質調査から求めた現存量とスケッチから求めた現存量を比較し、Figure 2 (B) に示した。水質調査から求めた現存量が総体的に多くなる傾向を示すが、両者の変動傾向はほぼ一致することから、スケッチから求めた *P. bipes* 現存量は適正なものとして判断した。水質調査から求めた現存量が常に多い理由としては、ス

ケッチデータでは赤潮の着色状態別細胞密度に1982年から1988年の平均値を用いて現存量を計算しているのに対し、水質調査結果からの計算では各調査時期の値をそのまま用いて計算していることによる。

4-2. 河川流入水量とリン・窒素濃度の関係

日平均流入水量と流入水中の全リンおよび全窒素濃度の関係を Figure 3 に示した。日平均流入水量と全リンの間には正の関係が認められ、全窒素との間には明確とはいえないが、やはり正の関係が認められた。

上流域河川における河川水量と栄養塩負荷の関係は一般的に指数関数で表現されており (和田, 1990; EBISE, 1991), 宇無ノ川においてもこの関係が成立するものとして、この関係に準じて流入水量と栄養塩濃度の関係を以下の式に当てはめた。

$$C = pQ^a$$

Fig. 2. Standing crop of *P. bipes* in Asahi Reservoir and comparison between sketch and sampling data. ○: Sampling data, —: Sketch data.

Fig. 3. Relationship between water volume of inflow and concentration of nutrients.
Phosphorus: $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$, Nitrogen: $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$, Inflow: $\text{m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$.

Fig. 4. Result of experiment for optimum temperature and estimation of fittest formula.

C: 流入水中の栄養塩濃度 ($\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$), Q: 流入水量 ($\text{m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$), p, q: 定数

日平均流入水量と全リンおよび全窒素濃度の関係式を以下に示した。

全リン: $C_p = \exp(-5.364) \times Q^{0.5358}$, $R = 0.754$

全窒素: $C_N = \exp(-1.828) \times Q^{0.1155}$, $R = 0.522$

Q: 日平均河川流入水量 ($\text{m}^3 \cdot \text{sec}^{-1}$)

ここで得た式に毎日の流入水量を挿入し、流入水中の全リンと全窒素の濃度を推定した。

4-3. 増殖速度と水温の関係

各水温における *P. bipes* の増殖曲線を Figure 4(A)に示した。対数増殖期はいずれも10日目から30日目の間にあり、この間の増殖速度を求めた。*P. bipes* は10°Cでは増殖せず、15°Cでの増殖速度は 0.109 d^{-1} , 20°Cで 0.169 d^{-1} , 25°Cで 0.122 d^{-1} であり、最大増殖速度が得られた水温は20°Cで

あった。

西堀ら (1991) は冬期の穴内川ダムで採取した *P. bipes* を用いて温度試験を行い、10°C以上の増殖速度を $0.10 \sim 0.15 \text{ d}^{-1}$ とし、20~25°Cで良好に増殖することから、*P. bipes* を他の *Peridinium* 属に比べて比較的広い水温範囲に適応できる種であると推察している。今回の結果は西堀らの結果とは若干異なるが、やはり25°Cで比較的高い増殖が認められ、25°Cで増殖が極端に低下する *P. penardii* や *P. cunningtonii* (畑, 1987) に比べて、広い水温範囲に適応できる種類と考えられた。

(1)式に組み込む f_T を求めるため、水温と増殖速度の関係を Figure 4(B)に示した。植物プランクトンの増殖速度と水温の関係式としては幾つかの式が知られているが (宗宮ら, 1990), 本種の増殖速度が20°Cで極大を形成し、それ以外の温度では増

殖速度が低下することから下の式を適用した。

$$\mu(x)/\mu(\max)=[(WT(x)/WT(\text{opt.})) \times \exp(1-WT(x)/WT(\text{opt.}))]^m$$

$\mu(x)$: 水温 $x^{\circ}\text{C}$ での増殖速度, $\mu(\max)$: 水温試験での最大増殖速度, $WT(x)$: 水温 $x^{\circ}\text{C}$, $WT(\text{opt.})$: 最大増殖速度が得られた水温 $x^{\circ}\text{C}$, m : 定数, ここでは $m=12$ が最適であった。

水温と *P. bipes* の増殖速度の関係式は以下の式で表現した。

$$\mu(x)/\mu(\max)=[(WT(x)/20) \times \exp(1-WT(x)/20)]^{12}$$

4-4. 全減少係数の数式化

計算より求めた毎日の全減少係数と水温の月平均値を求め、両者の関係を Figure 5 に示した。各年とも全減少係数と水温の間には、 20°C 前後をピークとする 2 次曲線に近似できた。

ここで得られた全減少係数と水温の近似式を Table 3 に示した。減少係数は水温との 1 次式や

$$y = -0.122 + 1.964 \times 10^{-2}x - 5.378 \times 10^{-4}x^2$$

$$y = -4.142 \times 10^{-2} + 9.296 \times 10^{-3}x - 2.399 \times 10^{-4}x^2$$

$$y = -6.473 \times 10^{-2} + 1.172 \times 10^{-2}x - 2.921 \times 10^{-4}x^2$$

$$y = -8.256 \times 10^{-2} + 1.264 \times 10^{-2}x - 2.960 \times 10^{-4}x^2$$

$$y = -0.154 + 2.389 \times 10^{-2}x - 6.151 \times 10^{-4}x^2$$

$$y = -5.885 \times 10^{-2} + 1.125 \times 10^{-2}x - 2.789 \times 10^{-4}x^2$$

$$y = -0.108 + 1.743 \times 10^{-2}x - 4.558 \times 10^{-4}x^2$$

Fig. 5. Relationship between monthly average of total mortality coefficient and water temperature. ●: Removed data.

Table 3. Formula and annual average of calculated total mortality coefficient (T. M.).

Year	Formula	Annual ave. of T. M.
1982	$y = -5.3782 \times 10^{(-4)} (WT - 18.26)^2 + 0.0572$	0.0334
1983	$y = -6.1514 \times 10^{(-4)} (WT - 19.42)^2 + 0.0776$	0.0438
1984	$y = -2.3990 \times 10^{(-4)} (WT - 19.37)^2 + 0.0486$	0.0313
1985	$y = -2.7891 \times 10^{(-4)} (WT - 20.57)^2 + 0.0537$	0.0364
1986	$y = -2.9214 \times 10^{(-4)} (WT - 20.06)^2 + 0.0529$	0.034
1987	$y = -4.5580 \times 10^{(-4)} (WT - 19.12)^2 + 0.0588$	0.0366
1988	$y = -2.9602 \times 10^{(-4)} (WT - 21.34)^2 + 0.0523$	0.036

定数として与えられる場合が多く(宗宮ら, 1990), 2 次関数で表現された例は見当たらない。この 2 次関数を一般的な形で表現すると以下のようになる。

$$g_x = g_T = -a(WT - b)^2 + c$$

c はその年の最大減少係数を示し, b は最大減少係数を持つ時期の水温を示している。a は水温変化に伴う減少係数の変動特性を示すことになる。

最大減少係数となる時期の水温(b)は 18.26~21.34°C にあり, すべて 20°C 付近にあった。

最大減少係数(c)は 1983 年が高く 0.0776 d⁻¹ であったが, それ以外の年は 0.0486~0.0588 d⁻¹ にあり, 年による差は小さかった。

a は年によって異なるが, 大規模赤潮年と考えられる 1982 年と 1983 年が大きく, それ以外の年は総体的に小さくなった。

計算から求めた年平均全減少係数についてみると, 1983 年は 0.0438 d⁻¹ と他の年に比べて高いが, それ以外の年では 0.0313~0.0364 d⁻¹ の範囲にあり, 年による差は小さかった。

宗宮ら (1990) は, 過去に用いられた植物プランクトンの減少係数を整理し, 一般に 0.05~0.10 d⁻¹ がよく用いられているとしている。*P. bipes* の年平均減少係数は 0.0313~0.0438 d⁻¹ の範囲にあり, これらの値よりも低いものであった。POLLINGHER (1987) は, 淡水渦鞭毛藻類は他の植物プランクトンに比べてサイズが大きく, 動物プランクトンによる捕食を受けにくいとしている。殻長 40~50 μm 程度と淡水性植物プランクトンとしては大型である *P. bipes* も動物プランクトンの捕食を受けにくく, 減少係数を低くしている可能性が考えられた。

4-5. *P. bipes* の増殖の再現

旭貯水池における *P. bipes* の増殖は以下の関数式で表現した。

$$N_t = N_{t-1} \times \exp[\mu(\max) \times f_T \times f_p \times f_N - g_T]$$

$$f_T = [(WT/20) \cdot \exp(1 - WT/20)]^{12}$$

$$f_p = C_p / (C_p + 0.005)$$

$$f_N = C_N / (C_N + 0.051)$$

$$g_T = a(WT - b)^2 + c$$

$$\mu(\max) = 0.171 \text{ (培養試験の中で最も高い値を使用)}$$

この式に, スケッチデータから計算した各年の 1 日目の *P. bipes* 現存量と, 毎日の水温および日平均流入水量から推定したリンと窒素濃度を挿入し, 1 年間の *P. bipes* 現存量を計算した。

1982 年から 1988 年の間の, *P. bipes* 実測現存量と計算結果を Figure 6 に示した。*P. bipes* の増殖傾向は 1983 年とそれ以外の年で相違がみられ, 1983 年は 3 月下旬から 4 月上旬にかけて最大となり, この他に 6~7 月にも極大を形成し, 以後減少する傾向を示した。それ以外の年では 5 月ごろより増殖がはじまり, 9~11 月に現存量が最大となる傾向を示した。この 2 つの増殖傾向は計算結果においてもほぼ表現できた。

現存量が最大となる時期は 1982 年と 1984 年および 1988 年の場合は 11 月であり, 1983 年の場合は 3~4 月であり, 1985~1987 年の場合は 9 月であった。1982~1984 年および 1988 年の実測現存量の比較的多い年の場合, 現存量が最大となる時期は, 実測値と計算値でほぼ一致した。しかし 1985~1987 年の現存量の少ない年の場合, 計算値では 11 月に最大となり, 両者の間に相違が認められた。これは現存量が多く, 赤潮が明瞭に形成される年では, 目視観察によって *P. bipes* の現存量が比較的正确に推定できる, しかし, 現存量の少ない時期は赤潮の発生面積が小さいため目視による誤差が大きくなる可能性が高いこと, あるいは赤潮の形成が天候などによる作用を受けやすく, 目視観察に基づく現存量の推定が不正確となるためと考えられた。

Fig. 6. Calculated standing crop of *P. bipes* in Asahi Reservoir by simulation model.
 —: Calculation, —●—: Measured.

各年の現存量の範囲と年平均値を Table 4 に示した。実測値では $9.1 \times 10^{12} \sim 6.7 \times 10^{14}$ cells の範囲で変動し、計算値では $1.4 \times 10^{13} \sim 4.6 \times 10^{14}$ cells の範囲にあり、両者に大きな差は認められなかった。

年平均現存量から経年的な変動傾向をみると、1982 年と 1983 年は 1984 年以降に比べて現存量が多く、また年間赤潮発生日数も多い。このため 1982 年と 1983 年は大規模赤潮年、1984 年以降は

小規模赤潮年と考えることができるが、計算結果においてもこの特徴が表現できた。

このモデルにより、*P. bipes* 現存量の季節的傾向が比較的良好に表現できること、また年変化についても良好に表現できていることから、この計算式が旭貯水池の *P. bipes* 現存量を再現する上で適当なものであると判断した。

4-6. *P. bipes* の増殖特性の検討

Table 4. Comparison between measured and calculated standing crop of *P. bipes* in Asahi Reservoir.

Year	Item	Measured standing crop*	Calculated standing crop*	Occurrence days of red tide
1982	Range	11.0–350.0	14.9–360.5	211
	Mean	122.1	111.2	
1983	Range	26.8–668.0	49.2–457.2	249
	Mean	128.6	186.6	
1984	Range	9.1–160	14.1–158.6	116
	Mean	53.3	65.2	
1985	Range	9.9–100.0	19.7–112.8	91
	Mean	44.6	60.3	
1986	Range	9.8–99.2	21.3–92.8	85
	Mean	37.8	51.9	
1987	Range	9.7–115.0	15.8–86.1	74
	Mean	41.2	39.9	
1988	Range	9.8–160	19.7–107.3	146
	Mean	50.5	47.9	

* $\times 10^{12}$

今回作成した増殖モデル式によって、*P. bipes* の増殖が良好に表現できていることを前提として、この計算式から得た結果を中心に旭貯水池における *P. bipes* の増殖特性を検討した。

(1) *P. bipes* の増殖期

毎日の計算結果から月平均純増殖速度を求め、Figure 7 に示した。また、比較のために実測現存量から求めた値も併せて示した。純増殖速度は以下の計算により求めた。

$$\text{計算値} : \left[\sum_{i=1}^k (0.171 \times f_T \times f_D \times f_N - g_T) \right] / k$$

$$\text{実測値} : \left[\sum_{i=1}^k \ln(N_i / N_{i-1}) \right] / k$$

k: 各月の日数

計算結果の場合、1983 年を除くと、5 月から 10 月にかけて正の増殖速度を示し、6～8 月の間に増殖速度が最大となることから、この時期が主な増殖期と考えられた。実測結果の場合、増殖速度は月により大きく変動するが、概ね 5 月から 8 月に高くなる傾向を示し、総体的には計算値と実測値は一致した。

現存量が最大となる時期は主に 9 月から 11 月であり (Fig. 6)、増殖速度が最大となる時期よりやや遅くなった。赤潮の発生する貯水池において現存量の季節変化を調査した例はないが、旭貯水池の下流にある風屋ダム湖の場合、畑 (1987) は

赤潮の発生期を 3 月から 7 月とし、大野ら (1985) は 8 月から 9 月にかけて最も大規模な赤潮が形成されるとしている。高知県にある穴内ダム湖では初夏にパッチ状の赤潮が形成され、水温の上昇に伴って大規模な赤潮になるとしている (西堀ら, 1991)。旭貯水池においては現存量の少ない年 (1985～1987 年) では 9 月に最大となり、これらの知見と一致するが、現存量の多い年 (1982, 1983, 1988 年) では 10～11 月に最大となり、これらの知見よりやや遅れて最大となった。

各年の最大増殖速度を月平均値からみると、大規模赤潮年に当たる 1982 年と 1983 年では $0.0245 \sim 0.0345 \text{ d}^{-1}$ であり、Doubling time は 20～29 日であった。それ以外の年では $0.0133 \sim 0.0239 \text{ d}^{-1}$ (Doubling time: 29～52 日) であった。

1988 年には、旭貯水池における植物プランクトンの細胞密度を月 1 回の頻度で計数している。このデータを用いて優占的植物プランクトンの現存量と増殖期における増殖速度を計算し、Table 5 に示した。

P. bipes 以外の植物プランクトンの増殖速度は、それぞれの種の最大値で $0.0297 \sim 0.2097 \text{ d}^{-1}$ (Doubling time: 3.3～23.3 日) であった。同じ年の *P. bipes* の増殖速度は最大値で 0.0203 d^{-1} (Doubling time: 34.1 日) であり、1982 年から

Fig. 7. Comparison between measured and calculated net growth rate.
Net growth rate represents monthly average. ○ : Measured net growth rate, ● :
Calculated net growth rate.

1988年の間でも最大で 0.0345 d^{-1} (Doubling time: 20.1 日) であることから、*P. bipes* の増殖速度は他の植物プランクトンに比べて低い値であった。

宗宮ら (1990) は過去に検討された植物プランクトンの最大増殖速度を整理しており、これによると植物プランクトンの増殖速度は 0.0625 d^{-1} 以上の値をとることが多く、これからみても *P. bipes* の増殖速度が他の植物プランクトンに比べ

て低いものと考えられた。

(2) *P. bipes* の増殖要因

a. 季節的変動要因

旭貯水池における *P. bipes* の増殖要因を数値計算結果から推定した。

各年の月平均純増殖速度と、これを決定する各要素 ($f_p \times f_N$, f_T , g_T) との関係を Figure 8 に示した。なお純増殖速度は以下の式によって求まる。

$$\text{純増殖速度} = 0.171 \times f_p \times f_N \times f_T - g_T$$

Table 5. Monthly average of net growth rate and doubling time of *P. bipes* and other phytoplankton in Asahi Reservoir.

Species name	Year	Standing crop ($\times 10^{12}$ cells)	Growth rate (d^{-1})	Doubling time (Day)
<i>Asterionella formosa</i>	1988	0.4–59.0	0.0241–0.0853	8.1–28.8
<i>Fragilaria crotonensis</i>	1988	0.0–11.5	0.0016–0.0904	7.7–433.2
<i>Dinobryon divergens</i>	1988	0.0–248.6	0.0149–0.1040	6.7–46.5
<i>Uroglena americana</i>	1988	0.0–5.2	0.0124–0.0297	23.3–55.9
<i>Pandorina morum</i>	1988	0.0–170.5	0.2097	3.3
<i>Peridinium bipes</i>	1988	19.7–107.3	0.0012–0.0203	34.1–577.6
<i>P. bipes</i>	1982–1988	14.1–457.2	0.0001–0.0345	20.1–6931

なお1月から3月は1983年を除くと赤潮の少ない時期であり、検討より除外した。

1982年の場合、純増殖速度は $f_p \times f_N$ と高い相関が認められた。1984年は f_T と、1985年と1986年は f_T 及び g_T と高い相関を示し、1987年は $f_p \times f_N$ 及び f_T と、1988年は全因子と高い相関を示した。1983年の場合はそれほど高い相関を示す因子は認められなかったが、 f_T と比較的高い相関が認められた。

この結果、1982年以外の純増殖速度は主に水温の季節変化に左右されているものと推察された。1982年は年間流入水量が最も多い年であり (Fig. 2)、流入水量の増加が*P. bipes*の増殖により強く作用したものと考えられた。1987年と1988年は f_T の他に、 $f_p \times f_N$ 及び f_T とも高い相関を示した。これらの年は秋期の流入水量が比較的多く、増殖適正水温期 (水温が20°C前後の時期) と一致したためである (Fig. 2)。

b. 増殖制限因子

リン、窒素および水温の3つの因子から増殖制限因子の季節による変化を検討した。

計算式に入れられている f_p 、 f_N および f_T はそれぞれ、最大増殖速度を割り引く比率を示しており、この値が最も小さいものが増殖制限因子となる。

各年毎にそれぞれの因子の月平均値を求め、Figure 9に示した。水温の変化に伴って f_T は季節的に大きく変化するのに対し、 f_p と f_N の季節的な変化は小さかった。このため、先に示したように、*P. bipes*の季節的な変化が主に水温に左右されていることが、ここからも推察された。

また増殖制限因子の季節的な変化についてみると、低水温期の12月から4月は f_T が最低となることから、水温が増殖制限因子となり、5月から11月では f_p が最低となることからリンが増殖制限因子となることが推察された。

c. 経年変動要因

現存量から見た*P. bipes*の増殖時期は5月から11月にあり (Fig. 6)、この間の*P. bipes*の増殖が旭貯水池におけるその年の赤潮の発生規模を左右している。そこで、各年の5月から11月の間の平均純増殖速度と各因子の関係をFigure 10に示し、年による赤潮発生規模の変化を決定する要因を検討した。なおここでは特異な変動を示した1983年のデータは除いた。純増殖速度は $f_p \times f_N$ と最も高い相関を示し、 f_T や減少項である g_T とは高い相関は認められなかった。これは各年の5–11月の間の増殖速度が、主に河川から流入するリンと窒素濃度によって左右されていることを示している。

感度解析手法 (奥野, 1984) を用い、流入水量と水温を別々に変化させた場合の*P. bipes*現存量の変化の大きさを比較し、*P. bipes*現存量がどちらの要因によってより大きく変化するかを検討した。変化させる流入水量と水温の比率は以下の方法によって求めた。すなわち1982年から1988年の間について、流入水量と水温の総平均と年平均を求め、総平均に対する年平均値の比率の最小から最大をそれぞれの項目の変動幅とした。流入水量の変動幅は0.689–1.494であり、水温では0.966–1.040であった。

各年の計算に用いる流入水量と水温に、この比率を乗じてそれぞれの現存量を計算した。得られた現存量の標準計算結果 (各年の実際の流入水量と水温値での計算結果) に対する比率を求め、Table 6に示した。

いずれの年においても、流入水量を変動させた場合の現存量の変動は、水温を変動させた場合に比べて大きくなった。これは流入水量の年変動が水温の変動に比べて大きいためであるが、水温に比べ流入水量の変動が*P. bipes*の増殖の年変化に、より大きく作用していることを示している。

このモデルが旭貯水池における*P. bipes*の増殖

Fig. 8. Relationship between monthly average of some factors and net growth rate. ● : Removed data.

Fig. 9. Seasonal variation of three growth factors, and estimation of limiting factor in Asahi Reservoir.

Table 6. Result of sensitivity analysis in cased that water volume of inflow and water temperature were changed.

Year	Standard(A) ($\times 10^{12}$ cells)	Range of S. C.(B) ($\times 10^{12}$ cells)		B/A	
		Inflow	WT	Inflow	WT
1982	111.20	46.0-349.6	109.1-112.8	0.414-3.144	0.981-1.014
1983	186.60	149.1-382.5	139.6-255.4	0.799-2.050	0.748-1.369
1984	65.20	32.8-170.8	57.3- 71.8	0.503-2.620	0.879-1.101
1985	60.30	33.1-150.4	52.4- 67.5	0.549-2.494	0.879-1.101
1986	51.90	29.5-123.9	44.0- 59.7	0.568-2.387	0.848-1.150
1987	39.90	22.3- 99.5	35.7- 45.3	0.559-2.494	0.895-1.135
1988	47.90	24.8-124.7	35.3- 62.3	0.518-2.603	0.737-1.301

Standard: Annual average of growth yield calculated to standard simulation.

Range of S. C.: Standing crop in cased that inflow volume or WT are changed.

Changed value: Inflow=Inflow $\times$ (0.689 or 1.494); WT=WT $\times$ (0.966 or 1.040)

Fig. 10. Relationship between net growth rate and several factors.

Value represented average from May to November.

●: Removed data.

を良く再現できているという前提に立つと、今回の結果は *P. bipes* の増殖が主に河川から供給されるリンと窒素の濃度によって左右されることを示すものである。

中本 (1975) は神流湖における *Peridinium* の赤潮の発生要因として、春先に運動力を持ったプランクトンが流入部にいることは、流れ込んだ栄養塩類を優先的に利用するのに有利であることを予察的に述べている。旭貯水池においても *P. bipes* は上流に集積する場合が多く、この上流集積が本種の増殖と流入水量の関係を引き起こしている可能性が考えられた。

4-7. 旭貯水池における *P. bipes* の増殖

旭貯水池における *P. bipes* の増殖特性を模式化して Figure 11 に示した。1983 年を除く年では *P. bipes* の増殖期は 5~11 月にあり、この間に持続的に増殖を続け、9~11 月の間に最大現存量となり、以後水温の低下に伴って減少する。本種の最適増殖期は増殖速度から見ると 6~8 月にある。これはこの時期が *P. bipes* の適水温に比較的近いこと、6~7 月は梅雨期にあたり、流入河川からのリンと窒素の供給量が増加するためである。

増殖制限因子についてみると、12~4 月は水温

が、5~11 月の増殖期は流入水から供給されるリンが制限物質となっている。5~11 月は *P. bipes* の増殖期にあたり、年による河川流入量の相違がこの時期の増殖制限因子であるリンの貯水池への供給量を左右し、年による *P. bipes* の現存量の違い、すなわち赤潮発生規模の年変化を引き起こすことになる。

SERRUYA *et al.* (1980) は湖沼において渦鞭毛藻類が高い現存量を維持できる理由として、これらの種が低い増殖速度で長期間にわたって増殖し、大量の栄養塩を長期的に固定し、湖の生態系の活力を全体的に低下させるためとしている。旭貯水池における *P. bipes* の増殖は、他の植物プランクトンに比べて相対的に低い増殖速度で、持続的に長期間にわたって増殖するという点で SERRUYA らの示した渦鞭毛藻類の増殖の特徴に一致した。また本種の減少係数の低さが、この長期的な増殖を維持する 1 つの要因とも考えられる。*P. bipes* の増殖が流入河川水量と密接に関係していること、本種を含む *Peridinium* 属が主に河川流入部に集積することを考慮すると、本属の上流集積が、河川から流入する栄養塩類の優先的な摂取を可能とし、貯水池における渦鞭毛藻類の赤潮を形成する

Fig. 11. Growth pattern and limiting factor of *P. bipes* in Asahi Reservoir estimated by simulation model.

原因となっていると考えられた。

1983年は特異な変動を示し、1月より現存量は高いレベルを維持し、3～4月に最大現存量となった (Fig. 6)。1月の高現存量は1982年に増殖した *P. bipes* の越冬栄養細胞が多かったためであるが、3～4月の高い増殖速度は河川から供給される栄養塩濃度や水温からは説明できない。この春期の増殖を説明し得るデータはない。しかし、植物プランクトンの一般的な増殖式と既往の知見から、この現象を類推すると以下のことが考えられる。すなわち宗宮ら (1990) によると一般に植物プランクトンの増殖は

$$\frac{dM}{dt} = (G_M - K_M - S_M - E_M)M$$

$$G_M = \mu_{\max} \times f_N \times f_P \times f_I \times f_T \times \beta$$

G_M : 増殖速度, K_M : 枯死, 呼吸,

S_M : 沈降, E_M : 捕食, β : 混雑効果関数で表現される。

1983年の3月の *P. bipes* の純増殖速度 (宗宮らの式の $G_M - K_M - S_M - E_M$ に当たる値) は最高で 0.0333 d^{-1} である。この時期の G_M は f_I と β を最大値の1と仮定しても最高で 0.0145 d^{-1} であり、純増殖速度を上回ることはいない。一方減少項であ

る枯死・呼吸 (K_M) や捕食 (E_M) はマイナスとなることはない。沈降 (S_M) がマイナスを示すためには底層からの浮揚, すなわち, シストの発芽が考えられる。あるいは他地点からの加入を考えなければならない。

他地点からの加入としては、上部貯水池である瀬戸貯水池と流入河川を考える必要がある。この年の瀬戸貯水池において *P. bipes* の赤潮は確認されていない。また流入河川である宇無ノ川の上流には湖沼はなく、*P. bipes* が大量に流入したとは考えられない。

以上から、この時期の *P. bipes* の増殖を説明するにはシストの発芽が起こったと考えるのが妥当である。*P. bipes* のシストの発芽要因に関する知見はないが、本種と近縁種であり、*P. bipes* と同様、比較的高水温時に赤潮を形成する *P. cunningtonii* のシストの発芽要因として SAKO *et al.* (1985) は水温の低下と、その後の水温上昇が必要としている。旭貯水池においては2月下旬から3月上旬にかけて最低水温となり、それ以降は水温上昇期となる。1982年の大増殖の後、*P. bipes* が大量のシストを生産し、これが1983年の春期に発芽したのと考えれば、この現象が説明できる。

本報においては、貯水池に発生する *P. bipes* の赤潮を簡単な増殖モデルを用いて計算した結果、比較的良好な再現性が得られた。そこで、このモデルに用いられた各パラメータを検討することにより、*P. bipes* の増殖要因を推定したものである。*P. bipes* の増殖のような自然現象を説明する場合、現象を左右する種々の要因を切り離して検討することが困難である場合が多い。数値モデルは、それが自然現象を良好に説明できれば、比較的容易に要因の解析ができる。しかし、今回用いた増殖モデルは簡易的なものであり、今後は自然現象をより正確に表現できるモデルに改良し、*P. bipes* の増殖に対する流入水の作用を改めて検証する必要がある。

またモデルの適合性についてはメソコスムのような疑似現地実験（メソコスム内で *P. bipes* の増殖を再現するのは難しいが）によって証明する必要がある。

謝 辞

本論文に使用したデータは関西電力㈱総合技術研究所からの委託研究成果の一部を使用しており、データの公表を承認された関係各位に感謝の意を表す。

摘 要

貯水池に発生する *Peridinium bipes* による淡水赤潮の増殖要因を明らかにするため、数値シミュレーションモデルを作成し、旭貯水池（奈良県）をモデル地点として本種の増殖要因を検討した。

1982年から1988年の間について毎日の *P. bipes* 現存量を計算した結果、計算値は実測値を良好に再現できた。この計算結果を解析した結果、以下のことが判明した。

- (1) *P. bipes* の増殖期は主に5月から11月にあり、6～8月に最大増殖速度が認められた。本種の増殖の季節変化は主に水温に左右された。
- (2) 増殖制限因子は12～4月の間は水温で、5～11月の間はリンであった。
- (3) 本種の現存量の経年変化は、主に流入河川から供給されるリン濃度に左右された。
- (4) 1983年は3～4月に現存量が最大となったが、この理由としてシストの発芽が考えられた。

文 献

EBISE S. (1991): Storm runoff loading of nutrients and pollutants in upper rivers. Jpn. J. Limnol.,

52: 241-253.

畑 幸彦 (1987): ダム湖における淡水赤潮発生事例. p. 247-284. 淡水赤潮, 門田元編, 恒星社厚生閣.

池田知司・松本達郎・吉舎廣幸・石田祐三郎・河合章 (1993a): 渦鞭毛藻 *Peridinium bipes* f. *occultatum* による淡水赤潮の発生原因となる増殖制限因子の解析. 陸水学雑誌, 54: 179-189.

池田知司・渡辺雄二・大西庸介・簀持和洋・清原正高・石田祐三郎・河合章 (1993b): 貯水池に発生する *Peridinium bipes* 淡水赤潮発生規模の経年変化について. 日本陸水学会第58大会大会講演要旨集, 1C08.

吉舎廣幸・山本純也・山林佳弘 (1992): 貯水池の淡水赤潮 (*Peridinium bipes*) の増殖必要元素に関する研究. 電力土木, 237: 35-40.

今野 弘 (1987): 釜房湖流域状況と汚濁負荷, p. 128-133. 水環境工学, 佐藤敦久編著, 技報堂出版.

中本信忠 (1975): 神流湖の淡水赤潮について. 用水と廃水, 17: 213-219.

西堀尚良・西島敏隆・小野田義輝・畑 幸彦 (1991): 淡水赤潮プランクトン *Peridinium bipes* f. *occultatum* の増殖に及ぼす照度, 水温, pH および窒素栄養塩の影響. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish., 59: 1729-1735.

大野世音男・喜多村雄一 (1985): 貯水池淡水赤潮問題の現状と対策. 電力土木, 199: 86-97.

奥野忠一代表 (1984): 応用統計ハンドブック. 応用統計ハンドブック編集委員会編, 養賢堂発行, 827p.

POLLINGER U. (1987): Freshwater ecosystem, p. 502-529. In, F. J. R. TAYLOR (ed.), *The Biology of Dinoflagellates*. Blackwell Scientific Publications.

SAKO Y., Y. ISHIDA, H. KADOTA and Y. HATA (1985): Encystment in the freshwater dinoflagellate *Peridinium cunningtonii*. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish., 51: 267-272.

SERRUYA C., M. GOPHEN and U. POLLINGER (1980): Lake Kinneret, carbon flow patterns and ecosystem management. Arch. Hydrobiol., 88: 265-302.

宗宮 功・住友 恒・津野 洋・松尾直規・松岡 譲 (1990): 水質予測モデル, p. 299-356. 湖沼工学, 岩佐義朗編著, 山海堂.

和田安彦 (1990): ノンポイント汚染源のモデル解析. 技報堂出版, 241p.

渡辺仁治・清水 晃・石井玉恵・坪田智子 (1983): *Peridinium bipes* f. *occultatum* (Lemn.) Lef. による淡水赤潮の発生に関する考察. 国公研資料, B-24: 29-48.

(著者: 池田知司・渡辺雄二・三木真弘・大西庸介 ㈱関西総合環境センター技術開発部, 大阪市北区中崎西2丁目3番39号; 簀持和洋・清原正高, 関西電力㈱,

総合技術研究所, 尼崎市若王寺 3 丁目 11 番 20 号; 宮永洋一, 関西電力中央研究所, 環境科学部, 我孫子市我孫子 1646; 石田祐三郎, 京都大学農学部水産学教室, 京都市左京区北白河追分町; 河合 章, 近畿大学農学部水産学科, 奈良市中町; Tomoji IKEDA, Yuji WATANABE, Masahiro MIKI, Yousuke OHNISHI, Research and Development Department, Kansai Environmental Engineering Center Co. LTD, 2-3-39 Nakazaki-Nishi, Kitaku, Osaka 530; Kazuhiro HATAMUCHI, Masataka KIYOHARA, Technical Research Center, The Kansai Electric Power Co.,

Inc., 3-11-20 Nakoji, Amagasaki 661; Youichi MIYANAGA, Center Research Institute of Electric Power Industry, Abiko 1646, Chiba 270-11; Yuzaburo ISHIDA, Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, Kyoto University, Oiwakecho, Kitashirakawa, Sakyo-ku, Kyoto; Akira KAWAI, Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, Kinki University, Nakamachi, Nara)

1994 年 12 月 15 日 受付

1995 年 2 月 22 日 受理