

# 海域における富栄養化と赤潮の発生機構に関する基礎的研究

Eutrophication and Red Tides in the Coastal Marine Environment

昭和56年度 特別研究報告

Research Report in 1981

木幡邦男・須藤隆一・中村泰男・原島 省

矢木修身・渡辺 信・渡辺正孝・今岡 務

寺西靖治・中島裕之・森 正武

K. KOHATA, R. SUDO, Y. NAKAMURA, A. HARASHIMA,

S. YAKI, M. M. WATANABE, M. WATANABE, T. IMAOKA,

Y. TERANISHI, H. NAKAJIMA, M. MORI

環境庁 国立公害研究所

THE NATIONAL INSTITUTE FOR ENVIRONMENTAL STUDIES

## 序

海域の富栄養化と赤潮の発生機構を主題とする本特別研究は、予期したことからさまざまな未知の課題に挑戦することになった。掲げたサブテーマが昭和54～56年度の3年間では必ずしも解明され得ないであろうことも初めから予見されていた。

国立公害研究所の一般的な研究方針に照らしても、我々はいきなり複雑なメカニズムのモデル化や定式化に入っていくべきではなく、むしろ赤潮という生物現象に、どういう物理・化学・生物学的因子が絡んでいるか、それぞれがどういう役割をしているか等を、単純化された系で実証的に示すことを最初の仕事にした。前回の中間報告(R-30-'82)と今回の報告とで、この種の基本的情報はかなり新しいものが得られたと思う。しかし、それによって、確かにある特異な条件下での、ある種の渦鞭毛藻の増殖機構は説明することができたが、一般的、普遍的な赤潮発生機構の説明にはまだ遠い。この3年間の研究を象徴する代表的な研究を挙げるならば、それは大型マイクロゾムという、現場と実験室の中間的規模をもつ制御実験系で、いろいろな赤潮生物についていろいろな条件を変えたテストが成果を収めたことで、赤潮マットを形成させたり、増殖にブレーキをかけるには、化学的、生物的因子をどうコントロールすればよいかを学んだ。この知見は貴重なものだし、かなり役立つことは確かである。

しかし一方では、多くの反省点がある。それは例えば、マイクロゾムでの知見と現場の海域での現象とが必ずしも一々対応的に明りょうにつながらなかったことがあげられる。それだけでなく、海域の富栄養化と赤潮発生との関連を明確にできなかったことも残念である。だが、この問題を更に吟味すると、1 l中に35 gもの不純物質が溶存・浮遊している海水中で、例えばリン酸や硝酸態窒素がなぜ制限物質たり得るのか、その含有量がどの程度安定なものかといった基本的課題を十分検討することができなかった。

こうした反省の上に立って、本特研に続く「赤潮現象のモデル化」の特別研究では、海域生態系の安定、不安定を支配する因子に第2段階の分析を試みており、これまで研究が不十分であった水

域の閉鎖度と海水の交換更新率との関係や、それと栄養塩濃度との関係の解明等に向かい前進している。

昭和59年1月

水質土壌環境部

部長 合 田 健

# 目 次

I. 研究の概要と意義	1
渡辺正孝	
II. 報文	
1. 瀬戸内海大阪湾と播磨灘における <i>Heterosigma akashiwo</i> Hada と <i>Chattonella antiqua</i> (Hada) Ono の赤潮	41
渡辺 信・中村泰男	
2. 赤潮鞭毛藻 <i>Heterosigma akashiwo</i> Hada の増殖特性 1. 増殖に及ぼす水 温, 塩分, 照度, pH の影響	51
渡辺 信・中村泰男	
3. 赤潮鞭毛藻 <i>Heterosigma akashiwo</i> Hada の増殖特性 2. 栄養塩の利用	59
渡辺 信・中村泰男	
4. 赤潮鞭毛藻 <i>Heterosigma akashiwo</i> Hada の日周垂直移動—特にその生態的意 味について	69
渡辺 信・中村泰男・木幡邦男	
5. <i>Chattonella antiqua</i> の増殖に及ぼす温度, 塩分, 照度, pH の効果	79
中村泰男・渡辺 信	
6. <i>Chattonella antiqua</i> の増殖量に及ぼす栄養塩の効果	87
中村泰男・渡辺 信	
7. <i>Chattonella antiqua</i> の日周垂直移動—特にその生態的意味について	97
中村泰男・渡辺 信	
8. <i>Chattonella antiqua</i> の硝酸塩, リン酸塩摂取について	103
中村泰男・渡辺 信	
9. 制御実験生態系 (マイクロコズム) を用いた赤潮発生機構の解析 (II)—マイ クロコズム内での赤潮鞭毛藻 <i>Heterosigma akashiwo</i> の増殖	111
木幡邦男・渡辺正孝	
10. 海水マイクロコズムの温度制御系	123
木幡邦男・渡辺正孝	
11. 内湾における重力対流の実験的研究—水面冷却により励起される流動—	135
原島 省・渡辺正孝	

12. 実験系における重力対流の数値モデル.....	167
原島 省・渡辺正孝	
13. Langmuir 循環流の実験的解析.....	185
渡辺正孝・原島 省	
14. 対流渦場における上方遊泳性プランクトン分布の数値シミュレーション.....	199
渡辺正孝・原島 省	
15. 潮汐流の有限要素解析に対する ICCG 法の適用 .....	209
渡辺正孝・中島裕之・森 正武	
16. 赤潮生物による都市下水の AGP .....	231
矢木修身・須藤隆一・今岡 務・寺西靖治	

## CONTENTS

I . Outline and Significance of the Studies .....	1
Masataka WATANABE	
II . Papers	
1 Red Tides of <i>Heterosigma akashiwo</i> Hada and <i>Chattonella antiqua</i> (Hada) Ono in the Osaka Bay and the Harima-nada, the Seto Inland Sea, Japan.....	41
Makoto M. WATANABE and Yasuo NAKAMURA	
2 Growth Characteristics of a Red Tide Flagellate, <i>Heterosigma akashiwo</i> Hada 1. The Effects of Temperature, Salinity, Light Intensity and pH on Growth.....	51
Makoto M. WATANABE and Yasuo NAKAMURA	
3 Growth Characteristics of a Red Tide Flagellate, <i>Heterosigma akashiwo</i> Hada 2. The Utilization of Nutrients .....	59
Makoto M. WATANABE and Yasuo NAKAMURA	
4 Diurnal Vertical Migration of a Red Tide Flagellate, <i>Heterosigma</i> <i>akashiwo</i> Hada, with Special Reference to the Ecological Role .....	69
Makoto M. WATANABE, Yasuo NAKAMURA and Kunio KOHATA	
5 Effects of Temperature, Salinity, Light Intensity and pH on the Growth of <i>Chattonella antiqua</i> .....	79
Yasuo NAKAMURA and Makoto M. WATANABE	
6 Effects of Nutrients on the Growth of <i>Chattonella antiqua</i> .....	87
Yasuo NAKAMURA and Makoto M. WATANABE	
7 Diurnal Vertical Migration of a Red Tide Flagellate, <i>Chattonella antiqua</i> , with Special Reference to the Ecological Role .....	97
Yasuo NAKAMURA and Makoto M. WATANABE	
8 Nitrate and Phosphate Uptake Kinetics of <i>Chattonella antiqua</i> Grown in Light/Dark Cycles .....	103
Yasuo NAKAMURA and Makoto M. WATANABE	

9	The Use of a Controlled Experimental Ecosystem (Microcosm) in Studies of Mechanism of Red Tide Outbreaks, II—Growth of <i>Heterosigma</i> <i>akashii</i> , Red Tide Flagellate, in Microcosm— .....	111
	Kunio KOHATA and Masataka WATANABE	
10	Temperature Control System for Microcosm .....	123
	Kunio KOHATA and Masataka WATANABE	
11	An Experimental Study on the Gravitational Circulation in the Bay —The Flow Induced by the Water Surface Cooling — .....	135
	Akira HARASHIMA and Masataka WATANABE	
12	A Numerical Model for the Laboratory Gravitational Circulations .....	167
	Akira HARASHIMA and Masataka WATANABE	
13	An Experimental Investigation of Langmuir Circulations .....	185
	Masataka WATANABE and Akira HARASHIMA	
14	A Numerical Simulation of the Distribution of Upward Swimming Organisms in a Vertical Circulation Cell .....	199
	Masataka WATANABE and Akira HARASHIMA	
15	The ICCG Method for a Finite Element Model of Tidal Currents .....	209
	Masataka WATANABE, Hiroyuki NAKAJIMA and Masatake MORI	
16	Algal Growth Potential on Municipal Wastewater Using Red Tide Organisms .....	231
	Osami YAGI, Ryuichi SUDO, Tsutomu IMAOKA and Seiji TERANISHI	

I

研究の概要と意義

Outline and Significance of the Studies

渡辺正孝<sup>1</sup>

Masataka WATANABE<sup>1</sup>

- 1 研究の目的
- 2 研究課題と研究組織
- 3 研究成果の発表
- 4 研究成果の概要
  - 4.1 研究対象の選定
  - 4.2 赤潮発生機構の生物的・化学的及び物理的要因の解明 (研究課題1)
    - 4.2.1 シストの形成・発芽過程
      - (1) 従来の研究
      - (2) シスト形成・発芽実験
    - 4.2.2 増殖過程
      - (1) 瀬戸内海大阪湾及び播磨灘における *Heterosigma* と *Chattonella* 赤潮の分類と発生状況の把握及びその問題点
      - (2) 純粋培養法による *H. akashiwo* と *C. antiqua* の増殖特性の解析
        - 1) *H. akashiwo* の増殖特性
        - 2) *C. antiqua* の増殖特性と栄養塩の摂取
      - (3) 連続培養系での *H. akashiwo* の増殖の動力学的解析
        - 1) ケモスタット培養系確立に当たっての留意点
        - 2) 装置と方法
        - 3) リン制限下連続培養による *H. akashiwo* の増殖の動力学的解析
      - (4) *Heterosigma akashiwo* と *Chattonella antiqua* の日周垂直移動とその生態的意味

---

1. 国立公害研究所 水質土壌環境部 〒305 茨城県筑波郡谷田部町小野川16番2  
Water and Soil Environment Division, the National Institute for Environmental Studies, Yatabe-machi,  
Ibaraki 305, Japan.



(5) 制御実験生態系（マイクロコズム）を用いた増殖実験

- 1) マイクロコズムの概要
- 2) マイクロコズム内の温度制御性及び光特性
- 3) マイクロコズム内での *Heterosigma akashiwo* の増殖と日周垂直移動

4.2.3 集積過程

- (1) 内湾密度流実験施設
- (2) 熱塩循環流の研究
- (3) ラングミュアー循環流と遊泳性藻類の集積

4.2.4 有限要素法による潮汐流解析

4.3 赤潮生物の増殖指標に関する研究

4.3.1 AGP による赤潮藻類生産能力の評価

4.3.2 混合種透析培養法による評価

4.3.3 多様性指数による評価

4.3.4 赤潮藻類の増殖過程の ATP による評価

4.4 赤潮関連データの収集と解析に関するシステム分析

4.4.1 赤潮藻類の分光特性と水質

4.4.2 遠隔計測によるクロロフィル *a* と水温の定量的計測

5. 全体の総括と今後の研究課題

1 研究の目的

赤潮現象は藻類の異常増殖による水の着色現象として古くから知られているが、赤潮現象をもたらす藻類が多種類にわたっていること、発生時期・発生場所が必ずしも同一ではないことなど謎とされる部分が多く、その発生機構は未知であった。内湾や沿岸海域での富栄養化現象の進行とともに赤潮が多発し、それに伴う漁業被害が深刻となり、環境保全、漁業保全にとって重要な富栄養化及び赤潮発生の機構解明が強く求められた。赤潮発生機構の解明を行うに当たっては、まず赤潮現象をもたらす代表的な赤潮藻類種の生物学的知見の蓄積と整理を行い、環境因子の変動に対する藻類種の挙動を理解する必要がある。さらに赤潮発生に至るまでの環境形成に強く関与している海洋物理学的及び海洋化学的な諸現象の抽出とその解明が急務である。このように本特別研究では、赤潮藻類とそれをとりまく海洋環境の動態を総合的に把握することを目的とするものである。またこのような研究を推進していくための研究の手段としての実験装置及び実験方法の確立は、今後の赤潮研究にとって重要な課題であり、本特別研究についてはその確立も主たる目的の一つと考えている。

## 2 研究課題と研究組織

本特別研究の目的を達成するために次の3研究課題を設定した。

### 研究課題

1. 赤潮発生機構の生物的・化学的及び物理的要因の解明
2. 赤潮藻類の増殖指標に関する研究
3. 赤潮関連データの収集と解析に関するシステム分析

本研究には国立公害研究所内の3部(水質土壌環境部, 生物環境部, 環境情報部)の研究員15名が参加し, さらに, 次の客員研究員及び多数の共同研究員が参加した。

表1 研究担当者所属・氏名

プロジェクト・リーダー 水質土壌環境部長 合田 健	
水質土壌環境部	
海洋環境研究室	渡辺 正孝・渡辺 信 原島 省・木幡 邦男 中村 泰男
陸水環境研究室	須藤 隆一・田井 慎吾 矢木 修身・岡田 光正 細見 正明・山根 敦子 稲森 悠平
生物環境部	菅原 淳
環境情報部	
環境情報システム室	宮崎 忠国

表2 客員研究員所属・氏名

客員研究員	
荒田 洋治 (東京大学理学部)	市村 輝宜 (東京大学応微研)
池辺八洲彦 (筑波大学電子情報学系)	庵谷 晃 (東京水産大学)
飯塚 昭二 (長崎大学水産学部)	門田 元 (京都大学農学部)
狩谷 貞二 (東北大学農学部)	小林 善親 (鹿児島大学理学部)
佐々 勤 (宮崎医科大学)	玉井 信行 (東京大学工学部)
寺西 靖治 (広島大学工学部)	中川 博次 (京都大学工学部)
西沢 義矩 (広島大学工学部)	野沢 治治 (鹿児島大学水産学部)
平野礼次郎 (東京大学農学部)	藤田 善彦 (東京大学海洋研究所)
福代 康夫 (北里大学水産学部)	堀 輝三 (筑波大学生物系)
柳田 友道 (富山大学)	矢持 進 (大阪府水産試験場)
横山 隆三 (岩手大学工学部)	渡辺 弘 (兵庫県公害研究所)
神山 孝吉 (京都大学理学部)	

## 3 研究成果の発表

昭和 54 年度及び 55 年度までに得られた研究成果の一部は、中間報告書（国立公害研究所研究報告，第 30 号，表 3）として公表され，それ以降の成果については，最終報告書（国立公害研究所研究報告，第 63 号，表 4）にまとめられた。この他，関連する学会等において研究成果が公表された（表 5）。

表 3 中間報告書収録論文

I 研究の概要と意義（渡辺 正孝）	1
II 報 文	
1. 制御実験生態系（マイクロゾウム）を用いた赤潮発生機構の解析 渡辺 正孝・渡辺 信・木幡 邦男・原島 省	11
2. 赤潮鞭毛藻のシスト形成と発芽—1. <i>Scrippsiella trochoidea</i> におけるシスト形成の誘起条件について 渡辺 信・渡辺 正孝・福代 康夫	27
3. 赤潮鞭毛藻のシスト形成と発芽—2. <i>Protogonyaulax tamarensis</i> と <i>P. catenella</i> におけるシストの発芽の季節性 福代 康夫・渡辺 信・渡辺 正孝	43
4. 赤潮藻類の増殖量に及ぼす環境因子の影響 I. <i>Chattonella antiqua</i> 中村 泰男・渡辺 信・渡辺 正孝	53
5. 赤潮藻類の増殖量に及ぼす環境因子の影響 II. <i>Olisthodiscus luteus</i> 森 栄・中村 泰男・渡辺 信・矢持 進・渡辺 正孝	71
6. 赤潮藻類の増殖量に及ぼす環境因子の影響 III. <i>Gymnodinium splendens</i> 中村 泰男・渡辺 信・渡辺 正孝	87
7. 赤潮鞭毛藻 <i>Olisthodiscus luteus</i> のリン酸制限下での静置培養：増殖及びリン摂取の動力学的解析 木幡 邦男・渡辺 信・中村 泰男・渡辺 正孝	95
8. 赤潮鞭毛藻 <i>Olisthodiscus luteus</i> のリン酸制限下連続培養：その方法の確立と増殖の動力学解析 渡辺 信・木幡 邦男・中村 泰男・渡辺 正孝	113
9. 赤潮鞭毛藻 <i>Olisthodiscus luteus</i> の垂直移動とリン酸摂取の日周性 渡辺 信・矢持 進・木幡 邦男・渡辺 正孝	131
10. <i>Olisthodiscus luteus</i> と <i>Skeletonema costatum</i> の細胞密度の日周変動 渡辺 正孝	143
11. 鞭毛藻 <i>Olisthodiscus luteus</i> による生物対流と Rayleigh-Taylor Instability 渡辺 正孝・原島 省	155
12. 対流渦場での鞭毛藻 <i>Olisthodiscus luteus</i> の分布構造 渡辺 正孝・原島 省	175
13. 大阪湾谷川港に於ける <i>Olisthodiscus luteus</i> の赤潮発生機構に関する研究：出現特性と日周鉛直移動について（I） 矢持 進・安部 恒之・城 久	191
14. 気仙沼湾における赤潮発生環境	215

	渡辺 正孝・渡辺 信・木幡 邦男・原島 省・中村 泰男・森 栄	
15.	海水の赤潮生物生産能力の評価	289
	矢木 修身・須藤 隆一・今岡 務・寺西 靖治	
16.	混合種透析培養法による AGP 試験	303
	庵谷 晃・渡辺 信・渡辺 正孝	
17.	気仙沼湾における植物プランクトンの多様性と平坦さ	311
	田井 慎吾	
18.	赤潮藻類の増殖における ATP 量の変化	323
	菅原 淳・小林 善親・渡辺 信・渡辺 正孝	
19.	有限要素法を用いた潮汐流の数値モデル	329
	渡辺 正孝・原島 省	
20.	海洋環境データの鉛直 2 次元補間法について	363
	木幡 邦男・渡辺 正孝	
21.	赤潮藻類 <i>Olisthodiscus luteus</i> の分光特性と水質	371
	宮崎 忠国	
22.	遠隔計測による気仙沼の定量的水質計測	379
	宮崎 忠国	

表 4 最終報告書収録論文

I	研究の概要と意義 (渡辺 正孝)	1
II	報 文	
1.	瀬戸内海大阪湾と播磨灘における <i>Heterosigma akashiwo</i> <i>Hada</i> と <i>Chattonella antiqua</i> ( <i>Hada</i> ) <i>Ono</i> の赤潮	41
	渡辺 信・中村 泰男	
2.	赤潮鞭毛藻 <i>Heterosigma akashiwo</i> <i>Hada</i> の増殖特性——1. 増殖に及ぼす水温, 塩分, 照度, pH の影響	51
	渡辺 信・中村 泰男	
3.	赤潮鞭毛藻 <i>Heterosigma akashiwo</i> <i>Hada</i> の増殖特性——2. 栄養塩の利用	59
	渡辺 信・中村 泰男	
4.	赤潮鞭毛藻 <i>Heterosigma akashiwo</i> <i>Hada</i> の日周垂直移動——特にその生態的意味について	69
	渡辺 信・中村 泰男・木幡 邦男	
5.	<i>Chattonella antiqua</i> の増殖に及ぼす温度, 塩分, 照度, pH の効果	79
	中村 泰男・渡辺 信	
6.	<i>Chattonella antiqua</i> の増殖量に及ぼす栄養塩の効果	87
	中村 泰男・渡辺 信	
7.	<i>Chattonella antiqua</i> の日周垂直移動——特にその生態的意味について	97
	中村 泰男・渡辺 信	
8.	<i>Chattonella antiqua</i> の硝酸塩, リン酸塩摂取について	103
	中村 泰男・渡辺 信	
9.	制御実験生態系 (マイクロコズム) を用いた赤潮発生機構の解析 (II) ——マイクロコズム内での赤潮鞭毛藻 <i>Heterosigma akashiwo</i> の増殖	111

木幡 邦男・渡辺 正孝	
10. 海水マイクロコズムの温度制御系	123
木幡 邦男・渡辺 正孝明	
11. 内湾における重力対流の実験的研究——水面冷却により励起される流動——	135
原島 省・渡辺 正孝	
12. 実験系における重力対流の数値モデル	167
原島 省・渡辺 正孝	
13. Langmuir 循環流の実験的解析	185
渡辺 正孝・原島 省	
14. 対流渦場における上方遊泳性プランクトン分布の数値シミュレーション	199
渡辺 正孝・原島 省	
15. 潮汐流の有限要素解析に対する ICCG 法の適用	209
渡辺 正孝・中島 裕之・森 正武	
16. 赤潮生物による都市下水の AGP	231
矢木 修身・須藤 隆一・今岡 務・寺西 靖治	

表 5 発表リスト

木幡 邦男・渡辺 信・渡辺 正孝・中村 泰男 (1980): 東京湾赤潮 *Prorocentrum minimum* の垂直運動, 日本海洋学会, 名古屋 (55, 10)

中村 泰男・渡辺 信・渡辺 正孝・木幡 邦男 (1980): 播磨灘赤潮 *Chattonella* sp. (ホルネリア) の栄養要求性, 日本植物学会, 仙台 (55, 10)

渡辺 信・木幡 邦男・渡辺 正孝・中村 泰男 (1980): リン制限下での *Olisthodiscus luteus* の連続培養, 日本植物学会

渡辺 正孝・渡辺 信・木幡 邦男・中村 泰男・原島 省 (1980): 閉鎖性海域の流動シミュレーション, 日本海洋学会 (名古屋)

木幡 邦男・渡辺 信・渡辺 正孝 (1981): *Olisthodiscus luteus* の垂直運動にみられる Circadian rhythm, 日本藻類学会, 筑波 (56, 3)

渡辺 正孝・渡辺 信・原島 省・木幡 邦男 (1981): マイクロコズム内での赤潮鞭毛藻 *Olisthodiscus luteus* の増殖, 日本海洋学会, 東京 (56, 4)

中村 泰男・渡辺 信・渡辺 正孝 (1981): 瀬戸内海赤潮 *Chattonella* sp. (ホルネリア) の増殖量におよぼす環境因子の影響, 日本海洋学会, 東京 (56, 4)

森 栄・中村 泰男・渡辺 信・渡辺 正孝 (1981): *Olisthodiscus luteus* の増殖に及ぼす環境因子の影響, 日本藻類学会

菅原 淳・小林 善親・渡辺 信・島崎研一郎・渡辺 正孝 (1981): 赤潮藻類の増殖における細胞内 ATP 量の変化, 日本植物学会

渡辺 信・木幡 邦男・渡辺 正孝・矢持 進 (1981): 赤潮鞭毛藻 *Olisthodiscus luteus* の垂直運動とその生態的意味—1, 日本海洋学会

矢持 進・安部 恒之・城 久・渡辺 信・渡辺 正孝 (1981): 赤潮鞭毛藻 *Olisthodiscus luteus* の垂直運動とその生態的意味—2, 日本海洋学会

渡辺 信・渡辺 正孝 (1981): 赤潮鞭毛藻 *Scrippsiella trochoidea* (Syn. *Peridinium trochoideum*) の encystment の誘起条件について, 日本海洋学会

渡辺 正孝・原島 省 (1981): 鞭毛藻による生物対流と Rayleigh-Taylor Instability, 海洋学会 (東

- 京)
- 渡辺 正孝・原島 省 (1981) : 対流渦場における鞭毛藻 *Olithodiscus luteus* の分布構造, 海洋学会 (東京)
- 原島 省 (1981) : 前線形成に対するコリオリ効果, 三陸沖の海洋前線に関するシンポジウム, 東京大学海洋研, 大槌臨海研究センター
- 渡辺 信・渡辺 正孝 (1982) : ダム湖における *Peridinium* 赤潮の発生状況とその増殖特性, 土木学会 (札幌)
- 渡辺 正孝・渡辺 信・原島 省・木幡 邦男 (1982) : 富栄養化と赤潮発生機構解明の方法論 (I) 制御実験生態系, 土木学会 (札幌)
- 渡辺 信・渡辺 正孝 (1982) : ダム貯水池における渦鞭毛藻 *Peridinium* 赤潮の動態とその増殖生理, 日本藻類学会
- 渡辺 途子・渡辺 信・渡辺 真之 (1982) : 霞ヶ浦産ラン藻 *Microcystis* の種組成と cell size の季節的変動, 日本藻類学会
- 渡辺 恒雄・久保山暢子・近藤 矩朗・渡辺 信 (1982) : ラフィド藻シャットネラと緑藻ピラアオノリのプロテアーゼの精製と性質, 日本藻類学会
- 渡辺 正孝・渡辺 信・合田 健 (1980) : マイクロコズムによる赤潮発生機構解明へのアプローチ, 赤潮研究会編「赤潮に関する近年の知見と研究の問題点」128-133.
- M. M. Watanabe, Y. Nakamura, S. Mori & S. Yamochi (1982) : Effects of Physico-chemical factors and nutrients on the growth of *Heterosigma akashiwo* Hada from Osaka Bay, Japan. Jap. J. Phycol. 30: 279-288.
- 渡辺 信 (1982) : 赤潮鞭毛藻 *Heterosigma akashiwo* の培養株間にみられた生理的差異—その生態学的・分類学的意味, 文部省特研・環境科学海洋環境特性と赤潮発生: 231-239

#### 4. 研究成果の概要

昭和 54—56 年度までの 3 年間にわたる本特別研究によって得られた成果の概要を以下に述べる。なお, 昭和 54 年度及び 55 年度までに得られた研究成果の一部は, 中間報告書 (国立公害研究所研究報告第 30 号) として公表され, それ以降の成果については本最終報告書 (国立公害研究所研究報告第 63 号) にまとめられた。したがって成果の概要については両報告書をもとに行っている。

##### 4.1 研究対象の選定

赤潮現象は一次生産者である藻類の大発生という現象だけでなく, 特定藻類種による場の独占状態という特徴的なものである。赤潮現象に至る発生機構解明のためには, 海域の生態系の変遷の中での特定藻類の挙動を理解すべきものであるが, 生態系全体を研究対象とすることは, 本研究のような短期間の研究においては不可能であった。さらに本特別研究が企画された当時, 特定藻類種自身の増殖特性及び, 集積機構等基礎的な現象の解明が強く求められる状態であった。このような状況を踏まえて, 本特別研究では限定した特定藻類種の増殖特性・生活史, 集積特性, 閉鎖海域の流動特性, 等赤潮発生をもたらす素過程の解析を主たる研究対象に選定した。

#### 4.2 赤潮発生機構の生物的・化学的及び物理的要因の解明（研究課題1）

赤潮現象は、植物プランクトンの特定種又は混合藻類種による場の独占状態という特徴的なものであり、ただ単に一次生産者の生産力を上げる要因はなにかという命題だけでは理解できないものである。

近年の赤潮をもたらす藻類の生活史 (life cycle) に関する研究により少なくとも赤潮発生の過程は、i) Bloom initiation (シストの発芽段階) と、ii) Bloom development and continuation (単一種又は複合種による場の独占) の2段階過程であると考えられるに至った。第1の過程に関してはほとんどの赤潮藻類種についてはまだその生活史は明確にされていないため、環境条件の変化によるシストの形成、発芽機構の解明が、大きな研究課題である。

第2の過程に関しては大きく分けて、赤潮藻類の栄養要求性、増殖誘因物質、その他増殖最適環境条件の解明といった藻類の異常増殖に重点をおいた増殖機構と、特定藻類種に固有の走光性、浮上性、沈降性と、潮目、ラングミュアー循環流、成層流など海洋物理現象との相互作用により形成される藻類の集積機構が関与していると考えられる。特に室内培養実験によれば、鞭毛藻は他の藻類（特に珪藻）に比較して増殖速度が低いとされているが、それにもかかわらず鞭毛藻による赤潮が多発している。このことは鞭毛藻が他の藻類をおさえて赤潮を形成するために何か特殊な環境条件が必要であることをうかがわせる。増殖機構からのアプローチとしては、鞭毛藻の異常増殖をもたらす増殖誘因物質等を明らかにし、更にその増殖特性が環境因子の変化に伴ってどう展開されていくかを解析する必要がある。一方赤潮を形成する藻類の中で特に重要な鞭毛藻類は鉛直移動性を持ち、昼間は表層に、夜間は下層に移動することができる。このことは水表面への物理的集積作用のみならず、増殖に必要な栄養塩に富んだ底層に下降することができ、このことが他の種との競合関係において優位な生態的地位を持つことができると考えられている。したがって海域の成層化や鉛直対流渦の形成と鞭毛藻類の走光性、垂直移動性との相互関係と、その結果としての鞭毛藻や他の藻類の集積機構を明らかにするとともに、成層や鉛直対流渦の形成過程、さらには赤潮が発生しやすい内湾、内海の海洋構造及び物質循環機構を把握する必要がある。本課題ではそれら基礎的諸過程について室内実験を中心にして詳細な実験を行った。

##### 4.2.1 シストの形成・発芽過程

鞭毛藻による赤潮は直接的には、その生活史の各段階の中で運動性を有す flagellated stage により引き起こされるが、その生活史にはシストを形成して休眠している段階が存在することが知られてきている。しかし、従来の赤潮研究では、このシスト形成段階の解析は明確な形で位置づけられて進められてきてはならず、むしろ、シストの研究は系統分類学分野でシストと遊泳期の theca との類縁関係や modern cyst と fossil cyst との関連より dinoflagellates の系統進化を解析する方向で進展してきていたといえる。

しかし、閉鎖系浅海域という生態系の中での種の環境への適応を考慮すると、赤潮現象において、

シストの果たす役割は下記に列挙するように非常に大きいと考えられる。すなわち、1) シストが運動性を持たないがために海底の堆積物上に付着し、環境劣悪化の中で生存し(越冬等、時にはかなり長時間)、同一場所での個体再生産を行うこと、2) 一般にシストには多かれ少なかれ休眠期が存在するがために個体再生産の時間をコントロールする“timing device”として機能していること、3) 休眠期に当たるシストは破損や補食に対する抵抗性が強いために種の分散・移流に対する寄与は栄養細胞のそれよりも大きいと考えられること、4) 多くのシストは恐らくは有性生殖の結果生じたものと考えられているので、個体間の gene recombination を起こし、結果として集団を heterozygotic な状態に保ち、適応力を保持・強化する役割を果たしていること、があげられよう。かようにシストが赤潮発生に対して潜在的に持っている重要性は非常に高いにもかかわらず、これらの役割についての具体的な解析は少なく、Anderson 等によるシスト形成・発芽に関する一連の研究が既往の研究の主たるものである。以上に述べた背景を基礎に、赤潮発生に対するシストの役割を具体的に明らかにすることを目的として、各種の赤潮鞭毛藻についてのシスト形成・発芽サイクルの研究を実験系と野外の双方で進めている。

#### (1) 従来の研究

赤潮の発生機構と結びつけてシストの発芽・形成の問題を論じたのは Prakash (1967) が最初であった。その後 Anderson と Wall (1978), Anderson と Morel (1979), Anderson (1980) により米国ニューイングランド地方の海域の底泥より採集・分離した *Gonyaulax tamarensis* 及び *Gonyaulax excavata* のシストの詳細な発芽実験が行われた。採集したシストは 5°C 暗所に保存し、異なった光条件、温度条件、休眠期間について実験を行った。その結果水温上昇と発芽との関係を見だし、ニューイングランド地方の春の赤潮発生が、シストの発芽によって開始させることを実験的に明らかにした。

Anderson ら (1982) はニューイングランド地方の海岸線の 362 地点より底泥のサンプリングを行い、その中 51 地点のサンプルについて *G. tamarensis* のシストを見だし、シストの集積される場所が閉鎖性の強い内湾であること、さらにシストの輸送に海流が大きく関与している事実を見出した。Tyler ら (1982) は、Chesapeake 湾で毎年赤潮を形成する *Gyrodinium uncatenum* のシスト分布について詳細な観測結果を報告している。それによると *G. uncatenum* の赤潮は海洋前線表層に集積するため、有性生殖によって形成されるシストも、前線が海底と交差する底泥付近にのみ見いだされるという。

#### (2) シスト形成・発芽実験

以上述べた背景を基礎に赤潮発生に対するシストの役割をより具体的に明らかにするために、各種の赤潮鞭毛藻についてのシスト形成・発芽サイクルの研究を実験系と野外の双方で進めてきた。過去 1969 年と 1980 年に大阪湾で大発生し赤潮を形成した *Scrippsiella trochoidea* (Syn.



*Peridinium trochoideum*) のシスト形成を誘起する最適条件を実験的に解析した。

本種は、温度に関しては、25°Cでシスト形成率は約70%と最も高く、10~15°Cの低温では10~15%と低いシスト形成率を示す。シスト形成に関する温度の効果は増殖に対する効果と非常に類似した効果を示すことは注目に値する。照度に関して、900 lx以上で最大のシスト形成率を示し、暗黒下では全くシストは形成されない。温度のときと同様に、照度においてもシスト形成に及ぼす効果は増殖に対するそれと類似した効果を示している。

シスト形成に関する各種栄養塩の効果に関しては、海水に炭酸塩を添加したWM培地ではコントロール海水に比べてシスト形成率が高まった。またWM培地に硝酸塩、リン酸塩、f/2メタルを単独に添加してもシスト形成には影響はないが、ビタミンの添加でシスト形成率は低くなった。硝酸塩とリン酸塩の混合添加とf/2培地の添加(NO<sub>3</sub>-N, PO<sub>4</sub>-P, f/2メタル, ビタミンの混合添加)ではシスト形成率は著しく低くなった。また、細胞の増殖量は、コントロール海水(生海水)に比べて炭酸塩、硝酸塩、ビタミン、f/2メタルの添加の場合変化せず、リン酸添加で約1.5倍、硝酸塩とリン酸塩の混合添加及びf/2培地添加では著しく増殖量は高まった。このことより使用した海水はリン制限下にあったと結論される。シスト形成と増殖量に及ぼす各種栄養塩の効果を総合すれば、シスト形成は窒素、リンのいずれかが欠乏状態になったときに誘起され、また炭酸塩はシスト形成を促進すること、それに対してビタミンは阻害的に働いていることがわかった。以上の結果から、本種のシスト形成は、細胞分裂はほとんど行われぬが、光合成は十分行いうる条件で誘起されることが示唆された。

大船渡湾で毎年発生している渦鞭毛藻 *Protogonyaulax tamarensis* と *P. catenella* のシスト発芽における季節性を分離培養したシストの発芽率を解析することによって調べ遊泳細胞の天然での発生状況と比較して、シストの休眠期間について解析した。

その結果 *P. tamarensis* にはシスト発芽に著しい季節性が認められた。1980年5月から11月までは、10月に一時的に多くはなっているものの、他の月には培養した約120個体のシストの中で発芽したものは0~3個体と極めて少なく、特に7月は1個体も発芽増殖しなかった。しかし、12月から翌年4月には発芽数が多くなり、そのうち1~4月には毎月30個体以上のシストに発芽増殖が認められた。これに対して、*P. catenella* の発芽には季節性が認められず、6月の57個体を除けば毎月5~20個体発芽増殖していた。

実験に用いたシストを採集した大船渡湾では、ほぼ毎年春から初夏にかけて *P. tamarensis* が初秋には *P. catenella* が発生している。このようなプランクトン期の出現推移を考えると *P. tamarensis* に関しては、シストの発芽数の季節性は出現推移と強く関連していると考えられる。すなわち1980年の発生盛期の3月あるいは6月にシストとなった *P. tamarensis* は10~11月頃まで発芽せずに約半年間休眠し、その期間を過ぎて1981年1月から徐々に発芽を始め、その発芽した *P. tamarensis* が増殖して2月からプランクトン中に認められると考えられる。

プランクトンとして大船渡湾に9~10月に現れる *P. catenella* は *P. tamarensis* のようなシスト

発芽とプランクトン出現の両時期の明確な対応はみられず、6月を除いて毎月10~20%のコンスタントな発芽率を示していた。6月には57%の発芽率を示したが、その後3か月間本種の栄養細胞は確認されず、栄養増殖に関与していないと判断することができる。以上の点を考慮すると、*P. catenella*の周期的発生サイクルは、シストの休眠により制御されているのではなく発芽・増殖に関する環境因子（特に水温）の季節的変動により制御されていると思われる。

#### 4.2.2 増殖過程

赤潮現象は藻類の全般的な増殖ではなく、特定藻類種の量的異常増殖という点で特徴づけられる。したがって特定藻類種が限りある栄養塩をほぼ独占的に摂取して個体を拡大していく環境が存在しているはずであり、この環境を把握することが重要な課題である。そのためには各藻類種の増殖の至適環境条件・増殖促進物質を明らかにすると同時に、栄養塩の供給形態・供給量・供給速度と赤潮を形成する特定種の増殖速度との定量的な関連を明らかにする増殖の動力学的解析が必要である。一方赤潮を形成する藻類の中で特に重要である鞭毛藻類は、それが示す日周垂直移動性により、光合成を行うに必要な有光層への上昇を行い、かつ海面への物理的集積作用を行い得るのみならず、栄養塩に富んだ下層に移行し増殖に必要な物質を摂取できる可能性があり、そのことが増殖機構に重要な意味を持っている。このような垂直移動を行いつつ増殖過程を解析することが非常に重要である。

本特別研究では瀬戸内海に頻発する赤潮鞭毛藻である *Heterosigma akashiwo* と *Chattonella antiqua* を研究対象にして、制御かつ単純化された環境条件を設定できる純粋培養系を用いて、増殖特性を解析した。また現場の物理化学的環境因子を設定しうる室内実験型マイクロコスムを用いて再現された種々の環境因子とこれらの種の増殖・集積の相互関係が解析された。

#### (1) 瀬戸内海大阪湾及び播磨灘における *Heterosigma* と *Chattonella* 赤潮の分類と発生状況の把握及びその問題点

*Heterosigma* 赤潮は各地の内湾によく発生するが、今まで本属には *H. akashiwo* と *H. inlandica* の2種が存在するとされていた。しかし、これらの種の形態的特徴が再検討された結果、これら2種には顕著な形態的差異が認められなかったため、同一種とされ *H. akashiwo* の種名に統一された。また、いく人かの生理学者及びフィールドワーカーにより *Olisthodiscus luteus* と同定されていた赤潮鞭毛藻は Carter による原記載の *O. luteus* とは形態的に明らかに異なった種であり、いずれも *H. akashiwo* と同定されるべきものと考えられている。我々が中間報告で使用した *O. luteus* と名付けた培養株もまた、*H. akashiwo* と同定されるものであり、本報ではすべて *H. akashiwo* の種名に訂正されている。*H. akashiwo* 赤潮発生状況は大阪湾で精力的に調査されている。1973~1980年までの記録をみる限り、大阪湾で *H. akashiwo* の赤潮の発生が始まるのは常に6月である。1978年の大阪湾谷川港での *H. akashiwo* は6月初旬に発生して以来、20~30日間隔で周期的に赤潮を形

成し、8月以降は *H. akashiwo* と珪藻 *Skeletonema costatum* の赤潮が相互に周期的な交代を繰り返していたこと、及び *H. akashiwo* は塩分が低下したときに発生することが中間報告での矢持らの報告により、明らかにされた。更に大阪湾での *H. akashiwo* の垂直分布は日周期的に変動し、日中は表層に集積し夜間は底層に集積するパターンが明らかにされた。また、矢持ら (1982, 中間報告) は、*H. akashiwo* 赤潮が発生している海水をコントロール海水とし、*H. akashiwo* を供試藻類として AGP 試験を行ったところ、Fe の添加により、この種の増殖が著しく増加したことから、大阪湾でこの種の増殖を制限している因子は Fe であることを示唆している。

夏季、播磨灘に大規模な赤潮を形成し、養殖ハマチの大量斃死をもたらす *Chattonella* には現在まで *C. antiqua*, *C. marina*, *C. sp.* の3種が確認されている (原・千原, 1983)。前2種は紡錘形であり、互いに細胞サイズで区別される。一方、*C. sp.* は球形であり、従来記載されているいかなる種類とも異なる未記載種であると考えられている。1972年~1983年7月末までの記録によると *C. antiqua* の赤潮は、1972, 1977, 1978, 1979, 1982年の夏に *C. marina* の赤潮は1977, 1982及び1983年の夏に発生し、いずれも養殖魚類の大量斃死をもたらしている。*C. sp.* とと思われる赤潮は1979年の6月末~7月初めに観察されているが、養殖魚類の斃死は起こらなかった。*H. akashiwo* と同様に播磨灘における *C. antiqua* の垂直分布も日周期的に変動し、日中は表層に夜間は底層に集積することが報告されている (浜本ら, 1979)。また中間報告では (矢木ら, 1982)、播磨灘の海水をコントロール海水とし、*C. antiqua* の供試藻類として窒素、リンに関しての AGP 試験を行ったが、いずれの栄養塩を添加してもあまり *C. antiqua* の増殖量が変化しなかったことから、窒素・リン以外の物質が制限因子となっている可能性が示唆された。

このように今までみられてきた *Heterosigma* 属と *Chattonella* 属の種の分類学的な混乱は、かなり整理されたが、赤潮発生機構に関する研究は現場における生物量の定量、水温・塩分等の物理化学的因子の測定及び栄養塩濃度の測定が中心であった。*C. antiqua* 及び *H. akashiwo* がいかなる増殖特性を有し、それらを取りまく環境因子といかなる定性的定量的関係をもって増殖するのかは、十分に理解されているとは言い難い状況にあった。

## (2) 純粋培養法による *H. akashiwo* と *C. antiqua* の増殖特性の解析

赤潮発生をもたらす環境因子と赤潮藻類との関連を理解するためには野外調査のみでは野外における因果関係の複雑さ故に大変な困難を伴うものである。一方純粋培養系では複雑に関連している因子が一つ一つ解き放たれ、人為的に制御された条件が設定されるため、赤潮藻類の環境因子に対する基本的な反応を正確に把握することができる。

純粋培養下で赤潮藻類の増殖特性を解析する第一段階として、注意すべき基本点が三つある。すなわち、1) 培養に用いる株 (strain) は遺伝的に等価なクローンであること、2) 無菌であること、3) 成分がはっきりしている合成培地を用いること、の3点である。これらはいずれも、培養系を実験者の制御下におくことでは必須のものであり、これらの三つの条件の一つでも欠いた培養

系では再現性のある結果は得がたい。

中間報告では、大阪湾より *H. akashiwo* を、播磨灘より *C. antiqua* を分離・培養して、それらの無菌クローン培養株を確立し、各々の増殖特性を再現性よく把握するための基礎としての人工培地、修正 ASP-7 培地と H 培地の開発に成功したことを報じた(森ら, 1982, 中村ら, 1982)。これらの培養株及び人工培地を基礎として、*H. akashiwo* と *C. antiqua* の基本的増殖性が解析された。

### 1) *H. akashiwo* の増殖特性

*H. akashiwo* の増殖に関する生理学的研究は、福山沿岸より分離した培養株 (Iwasaki et al, 1968)、五ヶ所湾より分離した培養株 (Iwasaki & Sasada, 1969)、及び Naragansett 湾より分離した培養株 (Tomas, 1978, 1980) を使って行われている。ここでは、瀬戸内海大阪湾より分離・培養された培養株の増殖に及ぼす水温、塩分、照度、pH の効果と栄養要求性が静置培養法で調べられ、前述した岩崎等と Tomas が材料として用いた福山株、五ヶ所株、Naragansett 株で得られている知見と比較検討した上で大阪湾での *H. akashiwo* の種集団の動態が論議された。その結果、大阪株を含め、既に特性が知られている他三株とも、増殖にとって必須な栄養塩は、窒素、リン、ビタミン B<sub>12</sub> 及び鉄であることが判明した。しかし、詳細においては、これらの株間にはいくつかの生理的差異が確認された。大阪株は広温性、広塩分性、広 pH 性で、有機態窒素及び有機態リンを利用できなかつた。この結果は、大阪株は無機態窒素と無機態リンが十分供給されている環境下で大増殖することを示唆しているものと判断された。福山株は低及び狭 pH 性、低及び狭塩分性であり、有機態リンを利用することができた。このような性質をもつ福山株の増殖に好適な環境は河川水の影響の大きい海域にみられるものであり、降雨等による陸水の大量流入が福山株の大増殖に結びつくものと推測された。五ヶ所株は高 pH 性、広塩分性で、有機態の窒素及びリンを利用でき、またプリン、ピリミジンにより増殖が著しく促進された。この特性により五ヶ所株は高 pH で、COD の高い汚染海域で大増殖を示すものと考えられた。Naragansett 株の性質は大阪株と非常によく類似しており、広温性、広塩分性で有機態リンを利用できなかつた。以上のことから、*H. akashiwo* には生理的に異なる群が少なくとも三群存在しており、各々生態的に異なった反応を示すことが明らかとなった。1978 年に大阪湾では *H. akashiwo* の赤潮が 6 月初旬～10 月初旬にかけ 30～40 日間の間隔で 5 回にわたって発生したが、その期間の水温は 20～27.5°C、塩分は 13～33‰、pH は 8.2～8.8 であり、また日中 *H. akashiwo* が集積している表面の照度は、0.04～1 ly min<sup>-1</sup> の範囲にあった。これらの条件と各株の増殖特性を比較することにより、これらの条件は大阪株—Naragansett 株群の増殖に至適な条件であり、また部分的には五ヶ所株の大増殖を起こす条件ともなっていたが、低い pH に至適増殖をもつ福山株を大増殖させる条件ではなかつたことが明らかとなった。またこの期間での無機態窒素 (DIN) 及びリン (DIP) の平均的な濃度は各々 11～14 μM と 0.6～1.0 μM であったが、これらの値と大阪株の窒素とリンに関する細胞内最小含有量 (各々 1.44 pmol・cell<sup>-1</sup> と 95 fmol・cell<sup>-1</sup>) の値とを関連させると、大阪湾には DIN については 11～14 μM/1.44 pmol・cell<sup>-1</sup> =

約  $7.6\sim 9.7\times 10^3\text{cells}\cdot\text{ml}^{-1}$  の細胞濃度で、DIP については、 $0.6\sim 1.0\ \mu\text{M}/95\ \text{fmol}\cdot\text{cell}^{-1}$  = 約  $6.0\sim 10.5\times 10^3\text{cells}\cdot\text{ml}^{-1}$  の細胞濃度で *H. akashiwo* を増殖させる濃度の DIN, DIP が存在していることが判明した。このことから DIN, DIP のどちらが *H. akashiwo* の大阪株の増殖の制限因子となっているかは判断することはできなかったが、Yamochi ら (1982) によると、大阪湾では Fe が *H. akashiwo* の大阪株の増殖の制限因子となっていることが示唆されており、大阪湾での *H. akashiwo* の動態を把握するには、N, P のみならず、Fe に関しても *H. akashiwo* の各株の正確な細胞内最小含有量とそれらの大阪湾での動態を調べる必要があることが主張された。本研究で得られた知見で最も重要なことは、*H. akashiwo* の自然集団は生態的に異なる多系統の遺伝子集団からなっているということが明らかにされた点である。このことは、今までの培養実験を中心とした微生物の個生態学が一系統のクローン集団の解析を基礎に展開されてきた状況から大きく前進するものである。

## 2) *C. antiqua* の増殖特性と栄養塩の摂取

*C. antiqua* の増殖特性は岩崎 (1971) によって一部報告されているが、この研究では増殖に及ぼす環境因子の効果を一定期間培養後の増殖量のみで評価しているため、増殖と環境因子との定量的な関連性を正確に把握するには至らなかった。ここでは、播磨灘より分離培養した *C. antiqua* の無菌培養株を用いて本種の増殖速度及び最終増殖量に及ぼす水温、塩分、照度、pH 及び栄養塩の効果を静置培養法で解析し、得られた知見と本種の赤潮が発生する瀬戸内海播磨灘の環境特性が比較検討された。一般に沿岸にて赤潮を形成する植物プランクトンは広温性といわれているが、*C. antiqua* の場合、良好な増殖を示す温度範囲は  $22.5\sim 28^\circ\text{C}$  でかつ最大の増殖速度を示す温度は  $25^\circ\text{C}$  と狭い。また  $22.5^\circ\text{C}$  で良好な増殖を示す植物プランクトンは多いが、 $25\sim 28^\circ\text{C}$  で良好な増殖を示すものは少ない (Iwasaki, 1979)。このことと実際瀬戸内海での *C. antiqua* の赤潮が  $25\sim 28^\circ\text{C}$  の水温で発生していることから、他の植物プランクトン種が混在している自然の場では、 $25\sim 28^\circ\text{C}$  の水温が、*C. antiqua* がその集団を拡大し場を独占する因子の一つであることが示唆された。また *C. antiqua* は塩分が 26~41 ‰, pH 7.6~8.3, 照度  $0.04\ \text{ly}\cdot\text{min}^{-1}$  以上で最良の増殖を示すことが判明したが、播磨灘の塩分, pH, 海水表面照度は各々 30~33 ‰, 8.1~8.3,  $0.04\sim 1\ \text{ly}\cdot\text{min}^{-1}$  の範囲にあった。この環境は *C. antiqua* の増殖にとって常に良好な条件にあることから、*C. antiqua* の増殖を左右する因子とは考えにくい。*C. antiqua* は N 源として硝酸塩、アンモニウム塩及び尿素を利用することができるが、アミノ酸 (グリシン, アラニン, グルタミン酸) を利用することはできなかった。リン源としてはオルトリン酸しか利用できなかった。また微量金属として Fe が、ビタミン類としてはビタミン B<sub>12</sub> のみが増殖に必須であった。このように *C. antiqua* の増殖には無機態の N 及び P, Fe, ビタミン B<sub>12</sub> が重要な因子として作用することが判明した。更に添加栄養塩濃度と最終増殖量の関係から N, P, Fe, B<sub>12</sub> に対する最小細胞内含量 (minimum cell quota) が見積もられた。これは N に関して  $11.4\ \text{pmol}\cdot\text{cell}^{-1}$ , P で  $1.0\ \text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}$ , Fe で約  $0.09\ \text{pmol}\cdot\text{cell}^{-1}$ , ビタミン B<sub>12</sub> で  $8.1\times$

$10^{-7}$  pmol $\cdot$ cell $^{-1}$ であった。一方夏期播磨灘海水中の無機態N, オルトリン酸, Fe, ビタミン B<sub>12</sub>の平均的な濃度は各々 1~7  $\mu$ M, 0.1~0.5  $\mu$ M, 約 0.04~0.2  $\mu$ M, 及び約 1.5~7.4 pM である。すなわち, これらの濃度を対応する上記 minimum cell quota で除すると, 播磨灘には無機態Nについては 1~7  $\mu$ M/11.4 pmol $\cdot$ cell $^{-1}$ =約 90~600 cells $\cdot$ ml $^{-1}$ の個体濃度で *C. antiqua* を増殖させる濃度の無機態Nが存在していると推測することができた。同様にオルトリン酸について約 100~500 cell $\cdot$ ml $^{-1}$ , Fe について約 400~3,000 cells $\cdot$ ml $^{-1}$ , ビタミン B<sub>12</sub>について約 2,000~10,000 cells $\cdot$ ml $^{-1}$ の個体濃度で *C. antiqua* を増殖させる濃度のオルトリン酸, Fe 及びビタミン B<sub>12</sub>が存在していると推測することができる。これらの値を比較すると, 播磨灘に平均的に存在する無機態N及びPは, Fe 及びビタミン B<sub>12</sub> と比べ, 少ない量の *C. antiqua* しか増殖させることができない濃度で存在していることが判明した。すなわち, N又はPが *C. antiqua* の増殖の制限因子となり易いことが示唆された。

また増殖特性のみならず, 栄養塩の摂取速度も各プランクトンごとに異なっていることから, 摂取の動力学を明らかにすることは, 植物プランクトンの遷移, 競争, 卓越を知る上で非常に重要である。本報では *C. antiqua* が, その増殖にとって必要な栄養塩である NO<sub>3</sub>-N と PO<sub>4</sub>-P をどれだけ速やかに摂取して増殖に利用しているかが, 光照射下と暗黒下で解析された。その結果, *C. antiqua* の NO<sub>3</sub>-N 及び PO<sub>4</sub>-P 摂取速度はそれぞれ 0~20  $\mu$ M, 0~10  $\mu$ M の範囲で, Michaelis-Menten 式に従うことが明らかとなった。暗黒下での硝酸塩及びリン酸塩摂取速度は光照射下での値のそれぞれ 83%及び 93%であり, 半飽和定数 ( $K_s$ ) も, いずれの栄養塩についても光条件によりほとんど影響をうけないことが判明した。一般に明条件下での摂取速度は暗条件下におけるそれよりも大きく, 暗条件下での値が明条件下での値の 65%を超えることはまれである (Rivkin & Swift, 1982) といわれていることから, *C. antiqua* の栄養塩摂取速度は他の植物プランクトンに比べ光条件によって影響をうけにくいと考えられる。また,  $K_s$  値は他の植物プランクトンと同程度の値であるが, 比最大摂取速度は他の植物プランクトンに比べ小さな値であった。このことは, 栄養塩の摂取能力において *C. antiqua* は他種と比べて劣っていることを示しており, この因子だけに関しては他種との競争にうちまけるため, *C. antiqua* が優占となるには他の因子を考慮しなければならないことが示唆された。

### (3) 連続培養系での *H. akashiwo* の増殖の動力学的解析

赤潮現象は植物プランクトンの全般的な増殖ではなく特定種の量的異常増殖という点で特徴づけられるが, この特徴を考えるならば, 少なくとも特定種が豊富ではあるが限りある栄養塩をほぼ独占的に摂取して個体群を拡大していく環境が存在しているはずであり, 特に増殖の制限因子となっている栄養塩をどれだけ速く, 効果的に摂取し増殖することができるかという点を解明する必要がある。すなわち, 栄養塩の供給形態, 供給量・供給速度と赤潮を形成する特定種の増殖速度との定量的な関係を明らかにする増殖の動力学的解析が必要となる。この場合, 種々の環境因子が複雑に

錯綜している自然系や初期に存在した栄養塩が消費され生物の増殖が止まるまでの常に移行状態 (transient state) にある静置培養系では、栄養塩と増殖速度との定量的な関係を正確に把握することは極めて困難である。したがって、増殖の動力学的解析を正確に行うためには、増殖の制限因子を人為的に制御でき、定常状態 (steady state) を確立できる系が必要とされる。

連続培養系ケモスタットは、栄養塩の供給・流出を行うことで自然界における栄養塩の連続的な回転 (turnover) を模擬し、かつ培養生物の流出を行うことで自然界で起こっている捕食 (predation) や移行 (emigration) による消失を模擬して系の定常状態を確立することができる単純でかつ理想化された自然の模擬開放実験系であるといえる。また異なった流量、異なった制限栄養塩供給濃度で様々な定常状態を確立することができ、それぞれの定常状態での制限栄養塩と増殖速度を比較して、その間の依存関係を定量的に定式化することが可能な実験系である。ケモスタットはバクテリアの増殖の解析に適用されて以来、藻類にも適用されて、藻類の有する増殖の動力学的特性の解析とその生態学的重要性が論議されてきている。連続培養ケモスタット系の基本的原理は制限栄養塩が實際上制限因子となっていること、系が完全に混合されていること、培養細胞がすべて対数増殖を行っていること、が満足されなければならない、対象となった生物種の特性により、その装置内容や手法は詳細において異なってくる。

本特研では、大阪湾で赤潮を形成する鞭毛藻 *Heterosigma akashiwo* を材料とした連続培養系の確立と、それによる増殖の動力学的解析がなされた。

#### 1) ケモスタット培養系確立に当たっての留意点

ケモスタット連続培養系では解析対象の藻類を植え継いだ場合、一定期間バッチ培養を行って培養藻類が対数増殖を行っていることを確かめた上で、そのシステムを稼働させる。したがって、後述するように複雑な特性を有する誘導期を切り捨て、対数増殖期だけの特性を解析することができる系であるようにみえる。しかし、基本的な藻類の増殖相を顧みれば、直線期をどのように除外するか問題となる。直線期とは、藻類を研究対象とした場合に現在まで明らかにされている限りでは細胞数がある濃度以上に達したときに細胞による光の遮へい効果の結果、光が増殖の制限因子となって直線的に増殖すると考えられている時期で、どの程度の細胞濃度でこの時期が出現するかは、藻類種の吸光係数と培養容器の深度 (上部照射の場合) と増殖速度の関係によるといわれている。照度 7,000 lx 下での増殖速度と細胞数の増加を比較すると、*H. akashiwo* は最大増殖量の約 1/2 まで ( $1.4 \times 10^6 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1} / 3 \times 10^6 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$ )、対数期が続き、直線期がほとんどみられなかった。このように我々が研究対象とした *H. akashiwo* では、すべての稀釈率下で照度が制限因子とならないように、流入栄養塩濃度が直線期の現れない細胞濃度 ( $< 1 \times 10^5 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$ ) を与えるように設定された。

## 2) 装置と方法

*H. akashiwo* を材料としてリン酸制限下での連続培養を行ったときの装置について説明する。ここでは、リン酸制限の人工培地として  $\text{PO}_4\text{-P}$  を  $5\sim 6\ \mu\text{M}$  にした修正 ASP-7 培地を使用し、8 l の培地貯蔵器に入れてオートクレーブ滅菌を行い、培地はローラーポンプ（古江サイエンス製）で強硬度シリコンチューブを通して培養シリンダーに送られるようになっている。培養シリンダーでは、側面の流出口によりシリンダー内の液量を固定するように調節されている。また、培地貯蔵器と培養シリンダーの双方で栄養塩や培養細胞を一様にするためにかくはんを行う必要があるため、培地貯蔵器では通常のテフロンコーティングを施したかくはん棒 (*stirring bar*) でかくはんしているが、培養シリンダーではかくはん棒を使ったかくはんでは *H. akashiwo* はほとんど成育しなくなる。したがって、そこでは  $\text{INH}_2\text{SO}_4$  とインライン・フィルター ( $0.45\ \mu\text{m}$  のミリポアフィルター又は綿栓) を通した無菌空気を通気することによってかくはんを行っている。このかくはんをより完全にするためにも、培養器はシリンダー状にする必要がある。

光源には昼光色蛍光灯を使い、12 時間明期 12 時間暗期の明暗サイクル、照度は培養液表面で 7,000 lx、温度  $20^\circ\text{C}$  の条件下で 3 日間静置培養を行い、対数的に増殖していることを確認した上で連続培養を行った。*H. akashiwo* は、本実験で設置した照度下ではバッチ培養系で  $1.4\times 10^5\ \text{cells/ml}$  まで対数期を示すことが判明しており、 $5\sim 6\ \mu\text{M}$  に設定した制限栄養塩  $\text{PO}_4\text{-P}$  の供給濃度では最大細胞密度が約  $7.5\times 10^4\ \text{cells/ml}$  までしか到達しないため、途中で光が制限因子となることはないと考えられる。

3) リン制限下連続培養による *H. akashiwo* の増殖の動力学的解析

以上に述べた装置を使って、稀釈率 ( $D$ )  $0.05\sim 0.4\ \text{d}^{-1}$  の範囲で各々定常状態を確立し、各々で細胞数 ( $N$ )、外液  $\text{PO}_4\text{-P}$  濃度 ( $S$ )、流入  $\text{PO}_4\text{-P}$  濃度 ( $S_0$ )、細胞内  $\text{PO}_4\text{-P}$  含有量を求めた。その結果、 $D=0.2\ \text{d}^{-1}$  以上のところでは  $S$  との依存性が伺えるのに対して、それ以下では  $S$  の測定が技術上困難となるため  $S$  と  $D$  の関係を議論することは不可能であった。むしろ  $D=0.05\ \text{d}^{-1}$  のところで  $S$  の swing back 現象が起こっていた。このように、 $S$  の低濃度域ではその測定の困難さにより  $S$  と  $D$  の関係を把握することはできないため、広く微生物、特にバクテリアの増殖に Michaelis-Menten の式を適用した Monod の式、

$$D = D_m \cdot \frac{S}{K_s + S}$$

( $D$ : 増殖速度,  $D_m$ : 最大増殖速度,  $K_s$ : half saturation constant,  $D = D_m/2$  となる  $S$  の濃度) の藻類への適用は困難であった。

また  $D$  と  $Q$  の関係については、 $D$  と  $S$  との関係では不明確であった  $D=0.2\ \text{d}^{-1}$  以下での関係が非常に明確になり、その関係は Droop の式



$$D = Dm(1 - K_q/Q) \quad (K_q: \text{細胞内リン最小含有量})$$

で表すことができた。

注意しなければならないことは、Monod の式にしても Droop の式にしても、その式は明確な論理的基盤に基づいているのではなく、あくまでも得られたデータを基盤とした経験的なものであるということである。

連続培養に基づいた増殖の動力学的解析がなされた藻類種はまだ数える程しかないにもかかわらず、種により制限因子の差異により独特の動力学的特性を示す場合が多い。現時点で、最も重要なことは Monod の式や Droop の式を盲目的に当てはめ  $\mu_m$ ,  $K_s$ ,  $K_q$  値を求め比較することではなく、種や制限因子の相違により示される独特の動力学的特性を解明することにあるといえる。

#### (4) *Heterosigma akashiwo* と *Chattonella antiqua* の日周垂直移動とその生態的意味

鞭毛藻が日周垂直移動を示すことは多くの研究者によって報告されており、ほとんどの場合、垂直移動の要因として光に対する反応、すなわち走光性があげられている。しかし、Eppley ら(1968) が深さ 10 m の大型タンクで観察した渦鞭毛藻 *Gonyaulax polyedra* と *Cachonia niei* の垂直移動では、光の点滅以前の上方と下方への移動が確認されたことから生物の内因的なものに基づいている可能性を示唆している。

また、鞭毛藻の示す垂直移動は単なる海面への集積作用を示しているのみならず、栄養塩に富んだ下層に移行して増殖に必要な物質を摂取することができると同時に、光合成を行うに必要な有光層への上昇を行うことができる潜在力を有しているために、鞭毛藻の個体群の発達に重要な役割をもつことが主張されている。しかし、一般に鞭毛藻の示す垂直移動は日中は表層に夜間は下層へと移行するパターンを示すため、上記のような生態的意味が論じられるには明暗周期下で栄養塩取り込みの日周変動がどうなっているのか解析される必要がある。

中間報告では、*H. akashiwo* が日周垂直移動を行い、かつ 12 時間明期 12 時間暗期 (08:00 点燈 20:00 消燈) では 05:00~11:00 にかけて細胞分裂を行うことが明らかにされた (渡辺ら, 1982) が、本報ではガラスシリンダー培養器内での *H. akashiwo* 及び *C. antiqua* の日周垂直移動パターンの観察と増殖に必須な栄養塩である硝酸態窒素 ( $\text{NO}_3\text{-N}$ ) とオルトリン酸 ( $\text{PO}_4\text{-P}$ ) の摂取の経時変化を純粋培養系で調べることにより、*H. akashiwo* と *C. antiqua* の日周垂直移動がこれらの種の個体群の発達に果たす役割が論議された。

12 時間明期 12 時間暗期の明暗周期下 (08:00 点燈, 20:00 消燈) では、両種とも、日中は表層に夜間は底層に集積し、その上下の移動は明暗切り換え時刻に先行して行われた。このパターンは大阪湾で観察された *H. akashiwo* の自然集団の垂直分布の日周変化のパターンとよく一致しており、野外においても日周垂直移動が行われていると考えられた。また連続暗期下におかれた場合、両種とも明暗サイクル下で示した垂直移動パターンと若干異なったパターンの垂直移動を示した。

*H. akashiwo* の夜間における  $\text{NO}_3\text{-N}$  又は  $\text{PO}_4\text{-P}$  の摂取速度は日中のそれぞれの各々 41~100%、43~100%であった。また *C. antiqua* においてもこれらの栄養塩の摂取速度は夜間と日中とはほとんど差はなかった。なお *C. antiqua* は夜間 02:00~08:00 にかけて細胞分裂を行うことが明らかとなった。これらの種と競合関係にある珪藻の窒素又はリンの摂取が夜間では著しく減退する（渡辺ら, 1982）ことから、*H. akashiwo* 及び *C. antiqua* の  $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{PO}_4\text{-P}$  の摂取は明暗条件で珪藻ほど影響を受けないことが明らかとなった。*H. akashiwo* 及び *C. antiqua* と成層の発達した海域でよく赤潮を形成するが、一般に成層が発達した海域の栄養塩濃度は表層に乏しく、底層で豊富である。このような環境下でこれらの種が、日中は光は十分であるが栄養塩が乏しい表層に集積して光合成を行い、夜間は栄養塩が豊富にある底層に集積して栄養塩を摂取できるということは、それができない珪藻と比べてこれらの種を生態的に有利な立場においているものと推察された。

#### (5) 制御実験生態系（マイクロコズム）を用いた増殖実験

赤潮発生機構解明のための方法論としては従来より大別して二つの方法が用いられてきた。すなわち i) 前述までの解析方法のように実験室内で試験管もしくはフラスコを用いて、制御した環境因子下で問題となった赤潮藻類の純粋培養を行いながら、dose-response の関係を求めることにより現象把握を行う方法と、ii) 現場での観測を行い、環境因子と発生機構との関連を求める方法がある。前者は計測も容易であり、藻類の生理学的な性質を知るのに最も基本的な方法であるが、系が極度に単純化されているため、その知見をそのまま適用して現場の現象を説明することは困難であり、その手法のみに依存した解析にはおのずと限界がある。一方後者はあまりにも多くの環境要因（海象・気象）を同時に含んでおり、系の非線型的な複雑さに加えて、現場での計測の困難さのために発生機構の解明を阻んでいる。通常は両者を繰り返し行うことにより、例えば実験室で得られた知見を現場で検証したり、その逆を行うことにより、より正確な現象把握を行う努力がなされているが、現実には、両者の繰り返しを進めるだけでは把握しきれない問題が多く存在している。この問題を解決するため、両者の特質を備えたものとしてマイクロコズムを用いた種々の制御実験生態系の実験が多く行われてきた。マイクロコズム (microcosm) は“対象とする一生物種あるいは生物群集を、生物過程の時間及び空間スケールを満足し得るような制御環境条件下で維持し、物理的・化学的環境要因と生物過程とのかかわりあいを再現させる実験系”とすることができる。したがって環境条件の設定及び設置場所に応じ、天然水中に設置する現場型と、陸水に設置する室内実験型の特殊条件培養のものまで多種多様である。

現場型及び室内実験型のいずれのマイクロコズムにとっても根本的な問題は、その制御実験系で得られた結果が現実の対象とする海域を再現し得るかどうかにある。流動現象は相似則により、現場での流動特性を時間と長さのスケールを縮小しても再現させることが可能であるが、生物過程においては現場での増殖・分裂過程を縮小された時間の中で再現させることは不可能である。したがって物理過程による相似則により縮小された時間及び空間スケール内で生物過程を再現させることは

不可能であり、物理過程と生物過程の両者を同時に満足させるような相似則は存在しない。

しかしこのような問題は残っているにしても、海域に見られる特徴的な物理・化学的環境因子の時間的・空間的変動と生物過程との相互関係を制限された範囲の中で系内に再現させ、綿密な計測を行うことが、基礎的な因果関係の機構を解明する上で非常に重要と考えられる。その意味で現場にみられる物理化学的環境因子を縮小した形ではあっても再現させることができ、かつ純粋培養系により把握された生物種の基本的特性を再現させうる能力をもった室内実験型マイクロコズムの設置が必要であった。

例えば赤潮現象をもたらすものとして鞭毛藻が最も重要であるが、鞭毛藻の示す垂直移動性は、表面への物理的集積作用のみならず、増殖に必要な栄養塩に富んだ底層に下降することができると同時に、光合成を行うに必要な有光層への上昇を行うことができ、そのことが増殖機構に重要な意味を持つと考えられる。後述するように、我々が作成した室内実験型マイクロコズムは、このような赤潮発生機構の中で重要な位置を占める鞭毛藻の垂直移動に基づく増殖、集積等の素過程を温度・塩分成層状態を形成することのできる“基礎モデル”の中で再現することができ、さらに垂直移動を行わせつつ、鞭毛藻による栄養塩の uptake を正確に追跡することが可能な純粋培養系としての条件を満足し、連続培養系としての流入・流出を可能にする室内実験型マイクロコズムは、赤潮研究に重要な位置を占めていくものと思われる。

### 1) マイクロコズムの概要

昭和 55 年 3 月に完成したマイクロコズムは従来の培養システムに類を見ない大容量の純粋培養装置であり、制御された環境条件のもとでの赤潮発現場と考えることができる。実験装置の概略を図 1 に示す。ストレージタンクに貯蔵された海水は溶解槽にて栄養塩が添加され、その後定量ポンプで三つの除菌フィルターを通過して培養槽に送られる。培養槽は鋼鉄製で高さ 2 m、内径 1 m、容量 1 m<sup>3</sup> であり、内面はグラスライニングを施してある。培養槽とフィルターの間の配管はテフロン製もしくは内面テフロンコーティングの管を用いてあり、蒸気滅菌に耐え、腐蝕することがない。配管の他の部分はポリプロピレンとガラスを用い、金属は一切使用していない。培養槽、空気及び海水の除菌フィルター、フィルターと培養槽間の配管は使用前に 30 分間蒸気殺菌される (11°C、0.5 kg/cm<sup>2</sup> の圧力にて) 上方から 2 kw のキセノンランプを用いて照明する。キセノンランプの光は、培養槽内部の水表面全体を照らすために凹レンズで拡散される。培養槽内の水温分布は、培養槽外側に取り付けられた三つのジャケットに温度制御された水を通じることで制御される。表層と底層の温度差の最高値は約 15°C で、安定な温度成層や温度による鉛直混合が可能である。

培養槽内の水温計測は、マイクロコンピューターと二つのシーケンスプログラマーで制御されるデータロガーにより自動的に行われる。培養液は、五つの異なる層からテフロンチューブを通して、任意時間間隔でサンプリングされる。試水の一部はフラクションコレクターに貯えられ、他は溶存酸素、pH、塩分、濁度、クロロフィル量の測定に供される。フラクションコレクターに貯えられた

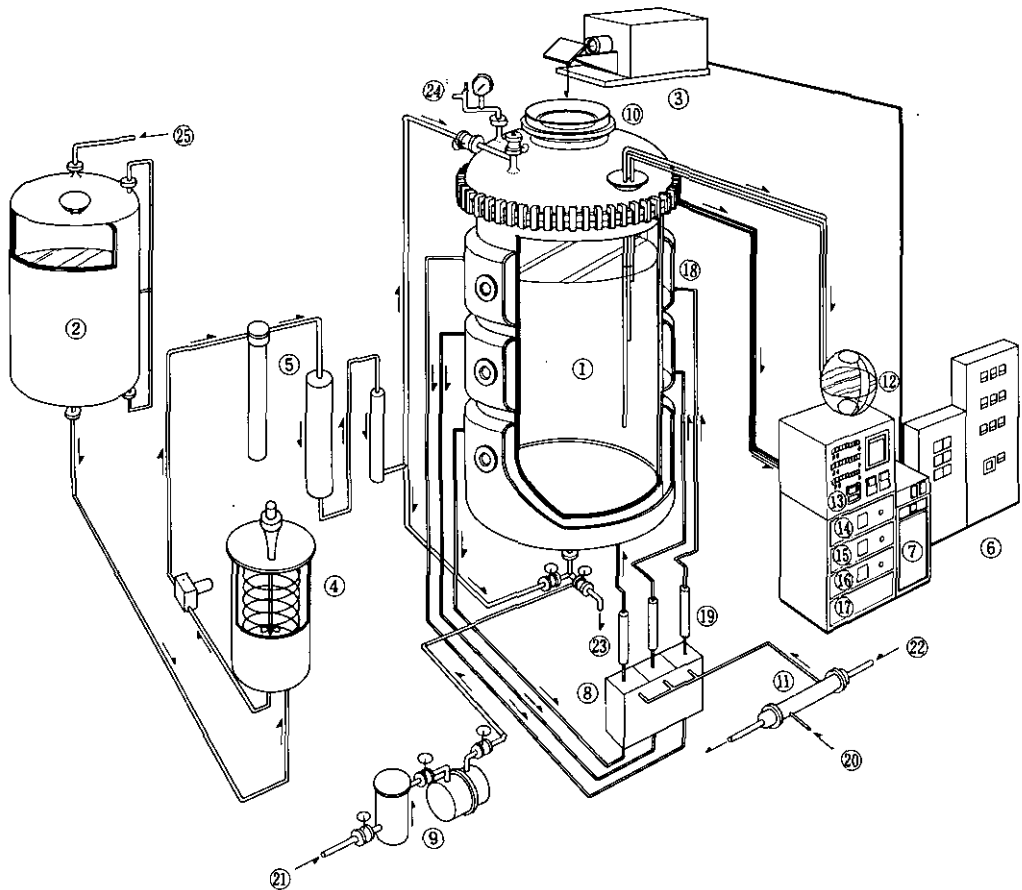


図1 海水マイクロコズム

- |                                     |            |             |
|-------------------------------------|------------|-------------|
| ① 培養槽 1 m <sup>2</sup> 内面材質ガラスライニング | ⑩ 凹レンズ     | ⑱ ヒーター      |
| ② ストレージタンク 10 m <sup>2</sup> 同上     | ⑪ 熱交換器     | ⑳ 井水より      |
| ③ ランプハウス (Xe)                       | ⑫ サンプルング装置 | ㉑ コンプレッサーより |
| ④ 溶解槽 200l                          | ⑬ 塩分計      | ㉒ 冷媒 (ブライン) |
| ⑤ 海水除菌装置                            | ⑭ pH 計     | ㉓ 排水        |
| ⑥ 操作盤                               | ⑮ 濁度計      | ㉔ 安全弁及び圧力計  |
| ⑦ キセノンランプ用整流器                       | ⑯ 蛍光光度計    | ㉕ 海水搬入      |
| ⑧ 温調槽                               | ⑰ ポンプ弁     |             |
| ⑨ 空気除菌装置                            | ⑰ ジャケット    |             |

サンプルは、細胞数、細胞体積の測定や化学分析に使用される。

## 2) マイクロコズム内の温度制御性及び光特性

藻類増殖実験にとってまず重要なことは、培養槽内の温度を任意の設定温度に一定誤差範囲内で

保たなければならない。さらに安定した温度成層を形成するためにも、マイクロコズム内での温度制御性を把握しておく必要がある。本装置は培養槽の外側を三つの独立したジャケットで包み、それぞれに温度制御された水を流して培養槽内の温度調節・温度成層の形成を行う。熱交換器の総括伝熱係数、ポンプ及びキセノンランプによる発熱量の実測値をもとに、熱量保存則を用いて解析を行った。その結果、設計気温として40°C、ブラインの最高温度を1°Cとした場合でも、培養槽内の到達温度は約8°Cとなることが判明した。この結果は実測値とほぼ一致しており、温度制御系の特性を把握したと考えられる。さらに初期の垂直温度分布を一様に設定した後、上中下層の設定温度を時間とともに変化させ、夏季の強い温度成層から秋・冬季の密度不安定による鉛直対流まで再現させることが可能である。この場合温度制御精度は±1°Cである。

培養槽本体の上部に設置された人工太陽照明装置(2 kw, xenon lamp)により、太陽光線に近い分光分布を持った光を照射している。培養槽内での深度方向の照度分布は、テフロン球製の4 $\pi$ 集光器とスペクトロラジオメーターにより計測することができ、ほぼ全方向からの光を積分することができる。

培養槽内の分光特性は460—600 nmの波長領域では夏の日中の太陽光のそれに近いが、他の波長領域では低く、槽内の光強度は夏の日中の太陽光の約1/5である。

### 3) マイクロコズム内での *Heterosigma akashiwo* の増殖と日周垂直移動

*Heterosigma akashiwo* の無菌クローン株を用いて増殖実験及び日周垂直移動の実験を行った。

1 lのf/2培地を用い、温度20 $\pm$ 1°C、12:12時間の明暗周期(照度80 $\mu$ Em<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>)にて予備培養し、細胞数濃度が約1.0 $\times$ 10<sup>5</sup>cells/mlに達したものを滅菌された注入口より無菌的に培養槽に入れ、槽内の初期濃度を約100 cells/mlとした。

培養開始後は一様混合して培養を行い、細胞数濃度が約1.0 $\times$ 10<sup>6</sup>cells/mlに達したときにかくはんを止め、槽内に温度成層(上層は21 $\pm$ 1°C、下層は19 $\pm$ 1°C)を形成した。上中下の3層でコーンカウンターTA-II型を用いて細胞数・粒径分布の計測を行った。培養1~7日目での比増殖速度は0.4 d<sup>-1</sup>という良好な値が得られ、大量培養においても、同程度への照度下における試験管培養の結果と同様の結果が得られた。細胞数濃度は0時から8時にかけて増加し、この時期が分裂期に当たる。細胞の体積は6~18時の明期に増加し、暗期はほぼ一定であった。細胞一つ当たりの平均体積は明期に増加し、暗期はほぼ一定であるが、分裂期に顕著に減少することがわかる。同様の計測を温度成層下において行った。光照射する前の5時のサンプルで既に表層への上昇がみられ、このときは粒径の小さいものが多い。明期には表層の細胞数は多くなるが、同時に粒径の大きいものが増加する。底層では夜間粒径の大きな細胞の集積が始まり、0~8時にかけて粒径分布が小さい方に移行する。このことより、*H. akashiwo* は明け方底層で分裂して上昇を始め、昼間に表層で細胞が増大した後再び底層に下降するという分裂と垂直移動の連動した増殖機構が明らかになった。以上の結果は現場海域で観測されている同種の挙動(矢持ら, 1982)に合致しており、培養槽内に

において現場海域での同種の挙動を再現していることが確認できた。

現場海域での鞭毛藻の挙動をマイクロコズム内に再現させたことにより、本装置としての動特性解析の基礎は確立したと言える。

#### 4.2.3 集積過程

赤潮現象は単一もしくは複合藻類種による局所的な場の独占状態とすることができるが、その独占状態を作り出す重要な要素の一つとして集積過程がある。Ryther (1955) は渦鞭毛藻による赤潮の発生状況は多くの場合種々のスケールの流れによって集積された赤潮パッチにより観測されることを報告している。赤潮が主に形成される内湾や閉鎖性海域においては次の3階層に代表される空間スケールの流動現象が増殖・集積過程に重要な役割を果たす。まず数 km～数十 km といった内湾規模の流動として、内湾・外洋間での熱・塩分による密度差により駆動される熱塩循環流がある。潮汐流・吹送流は閉鎖性の強い内湾においては海水交換に対して寄与する程度は熱塩循環流に比して小さく、流動構造は熱塩循環流が潮汐流・吹送流との非線型結合によりモディファイされたものと考えられる。この熱塩循環流は主に海面冷却・加熱（潜熱・顕熱輸送、放射による熱的境界条件と、陸水負荷、海面蒸発による塩分的境界条件により海域中に生じた水温、塩分の偏差により駆動される流れである。そして重要なことは、生じた水温・塩分の偏差自身が、励起された流れによる移流効果により再分布され、自己発展的に形態を変化させて行くことである。

この内湾規模の流動は内湾—外洋の海水交換を通じて内湾に負荷された栄養塩類の物質の湾外排出量を規定し、その結果内湾の“閉鎖度”というべき量を規定する。そして湾内での物質輸送と分布構造もほぼこの内湾規模の流動によって決定される。この熱塩循環流は潮目・海洋前線といった赤潮藻類の集積にとって重要な現象をもたらす。

これより小さい空間スケールの現象で重要なものとしてラングミュアー循環流という 1 m～100 m 規模の対流渦の存在が知られている。これは水面上に風が吹いているときに風の方向と平行に streak が走り、水草・プランクトンなどが集積される取れん線となっている。さらにそれらの streak の間には発散域があり、下層からの湧昇流が存在する。このような鉛直対流渦は赤潮発生時に見られるすじ状の集積に重要な役割を果たすと考えられている。以上の二つの空間スケールのほかに、さらにスケールの小さな微視的な乱れが存在するが、乱流が光合成活性、呼吸活性、栄養塩の取り込みに直接関与しており、その関係は種特異性を持つことが報告されており (Whitford, 1960; Whitford & Schumacher, 1964; McIntire, 1966; Garis, 1976), また光合成、呼吸に関連する物質の生体内への輸送に乱流が影響を及ぼすことが示唆されている (Kemp & Mitsch, 1979)。

このように三つの階層の空間スケールの流動が赤潮藻類の増殖・集積過程に直接・間接的に関与し、特に鞭毛藻の持つ日周垂直移動性と相まって、鞭毛藻による場の独占状態の形成に強い影響を与えている。

以上の現象を解析するために、まず実験系において熱・塩分・風速等の環境因子を制御し得る実

験施設の整備が必要であった。本特別研究においては多くの時間が実験施設の基本的特性の把握と制御特性の整備に費やされた。以下にその概要を述べる。

### (1) 内湾密度流実験施設

本施設は特定の海域を模擬したものではなく、種々の形態を示す熱塩循環流の基礎実験を行うことを目的にしたものである。さらに同施設を修正することによりラングミュア循環流の実験をも行えるようにしており、任意に境界条件(熱・塩分)を設定し得るような汎用的な施設となっていることに留意されたい。

これまで、潮汐流に関しては、中国工業試験場の瀬戸内海の模型をはじめとして、種々の大規模なアナログ模型が存在したのに対し、熱塩循環流に関しては、水温、塩分の境界条件の制御に費用を要するため、Rayleigh Benard 型対流の問題を中心にして比較的空間的ディメンジョンの小さな実験しか行われていなかった。したがって、実験系を記述する総観的な Reynolds 数あるいは Rayleigh 数がある程度小さな領域に制限され、しかも、測器による擾乱が無視できないため水温、塩分、流速の精度のよい実測が困難である。したがってディメンジョンの決定に当たり、最も留意したのはこの点である。例を冷却モードの重力対流にとる。この現象で励起される特性的な流速値は Phillips (1966) の次元解析によれば、海域の水平スケールと海面冷却量の  $1/3$  のべき乗で表現され、これらの量が大きければ大きいほど流速値が大きくなり、実測がたやすくなるが、占有面積が大きくなり、温度制御のためのエネルギーを多く必要とすることになる。数値シミュレーションによれば、5メートル前後の水平スケールに、冬期の海面冷却量と同等の水面冷却量 ( $0.01 \text{ ly s}^{-1}$ ) を与えた場合、 $1 \sim 2 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  の流速値が期待でき、この値は、レーザー・ドップラーが流速計の使用により計測可能な量である。しかも、この系を  $5 \sim 35^\circ\text{C}$  の範囲で温度制御するために要する能力(加熱用水蒸気  $10^5 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1}$ , 冷却用冷凍機  $78.2 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1}$ ) は本研究所エネルギーセンターからの水蒸気及び電力の供給能力の範囲内にある。このような過程で、装置は図2に示すように内湾模擬部が長さ4.5 m、幅0.5 m、深さ0.7 mまでの可変の水路とし、外洋模擬部が長さ1.5 m、幅1.5 m、深さ1.3 mまでの可変の水槽とした。この両者には、それぞれ淡水供給部 ( $5 \text{ l} \cdot \text{min}^{-1}$ , 5段) と塩水供給部 ( $20 \text{ l} \cdot \text{min}^{-1}$ , 4段) が接続している。また、内湾模擬部の水面には、風洞部(循環式、高さ0.5 m、風速  $5 \sim 5 \text{ ms}^{-1}$ , 風速の乱流度2%以内、除湿器装備) が接し、大気・海洋の境界過程を制御する目的をもつ。

また、内湾模擬部の一端に、上下動式の double-wedge 造波機を設置し、風のストレスと重力波の非線型相互作用による流動一すなわちラングミュア循環一の実験的解析の目的に供した。

内湾模擬部と外洋模擬部の底板には、温度調節を行ったブラインを通して、境界条件としての温度を設定する。底面温度の均一性及び作業流体との熱交換率を良くするため、材質としては銅板(20 mm 厚)を用いた。また、側壁には、レーザービームによる測流を行うため、19 mm 厚のガラスを用いた。側壁での断熱条件は、測定部以外に発砲スチロール板(30 mm 厚)を重ねることにより達

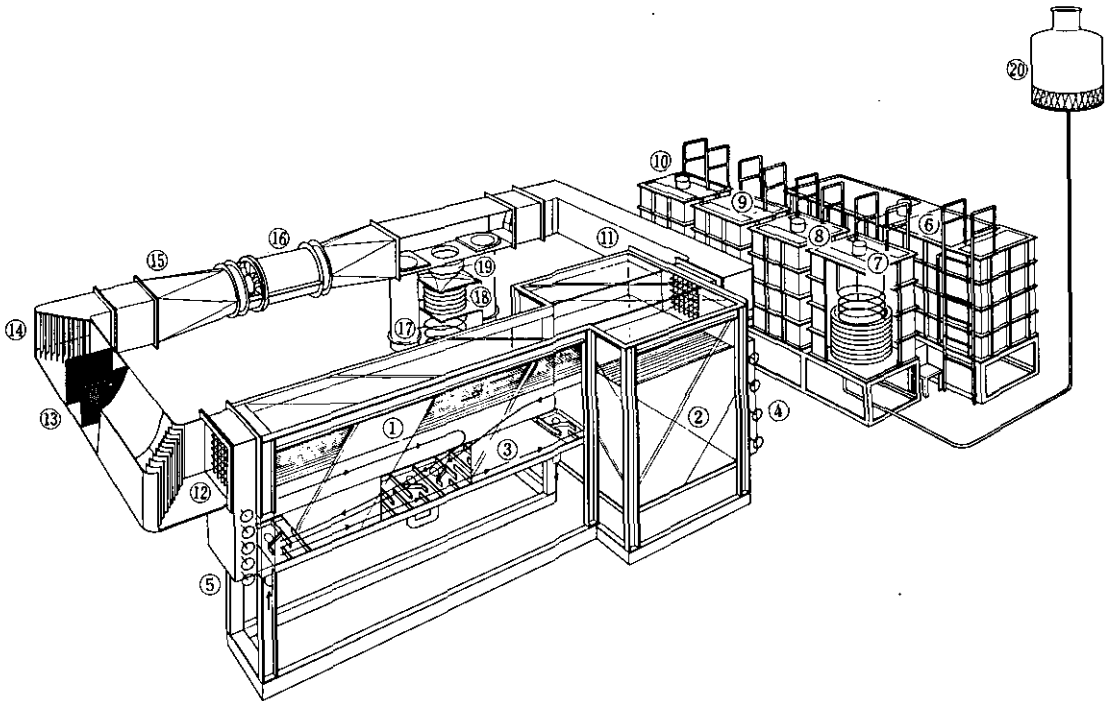


図2 内湾密度流実験装置

- |                                    |                   |
|------------------------------------|-------------------|
| ① 内湾部 (両側面ガラス) 水深0.7m×幅0.5m×長さ4m   | ⑪ 風洞部 (回流型)       |
| ② 外洋部 (両側面ガラス) 水深1.3m×幅1.5m×長さ1.5m | ⑫ 整流格子            |
| ③ 温度設定底板                           | ⑬ 整流ネット           |
| ④ 塩水出入口 (4層)                       | ⑭ コーナー弁           |
| ⑤ 淡水出入口 (5層)                       | ⑮ 角丸拡散筒           |
| ⑥ 塩水補助タンク                          | ⑯ 送風機 軸流可逆 1段     |
| ⑦ 塩水槽                              | ⑰ 除湿フロン コイル       |
| ⑧ 外洋底板ブライン槽(1)                     | ⑱ 除湿スチーム コイル      |
| ⑨ 内湾底板ブライン槽(2)                     | ⑲ 除湿ファン           |
| ⑩ 淡水層                              | ⑳ クーリング タワー (冷凍機) |

成する。

また、塩水を用いた実験を行ったところ、金属部分の溶解によるとみられる作業流体の着色が起こり、レーザードップラー流速計のビーム (632 nm) の透過に不都合な状況となった。特に銅 SUS 304 の接合部で、顕著な電蝕が起こった。これに対し水槽底板と熱交換コイル (共に銅製) の部分をタールエポキシ樹脂系塗料でコーティングを行い、腐蝕を防いだ。

実験装置本体以外で注意を払ったのは、次に挙げる、2系統の測定システム群である。一つは、実験結果としての物理量 (流速、波高、水温、塩分) のサンプリング系であり、これらの信号はマ



マイクロコンピュータを通じて AD 変換の後磁気テープ装置に収納し、本研究所の電算機システムにおいてオフライン処理を行っている。もう一つは、対象流体の境界条件となる物理量（風洞部の風速、湿度、気温、水面蒸発量、淡水、塩水補給量、各底板の設定温度）のモニター機器群であり、これらの信号は、系の作動状況の把握の目的もあって打点記録計に出力しているが、平行して他の記録媒体に出力することも可能である。

以上、本施設の沿革及び機能を概説した。海洋の流動構造においては、観測と数値モデルによる研究が盛んに行われつつあるが、実験による解析はこれまで必ずしも十分に行われてこなかった。したがって、再現性をもった系における実験的解明が待たれている現象が多くあり、本実験施設も様々なアспектをもつ現象に対応して、今後、何度かの付属装置、計測機器の増設を行う必要があると考えられる。

## (2) 熱塩循環流の研究

前項でも述べたように、熱塩循環流は海表面、河川流入口、内湾—外洋境界における熱と塩分の境界条件により種々の様相を呈する。内湾密度流装置を用いて、外洋に接続した内湾の海表面が冷却されることにより熱的にのみ駆動されるモードの流れの実験的解析を行った。このような現象は、冬期に、外洋が大きな熱容量をもつために冷えにくく、また成層も弱い状況のもとに、内湾部が冷却される場合に普遍的に起こるものであり、冷却された内湾水が外洋に排出され、それを補うように相対的に暖かい外洋水が湾内に流入するため、内湾と外洋間の水の交換の一つの要因であると考えられる。実験系では、外洋模擬部を熱的に一定に保ち、内湾模擬部の水面に除湿した冷気を通じ、冷却を行った。その結果、上層で外洋から内湾に流入し、下層で内湾から外洋に流出する鉛直循環流が形成された。水面冷却量と水深をそれぞれ 4 段階に変えた 16 ケースの実験を行い、各パラメーターに対する現象の相似性、依存性を調べた。Phillips (1966) は紅海の流動について相似解を仮定して、次元解析を行った。今回得られた流速分布と浮力の分布は、この相似解を支持することが確認できた。すなわち、流速値は海面冷却量  $b_f$  に  $1/3$  程度のべき乗で依存し、湾奥からの距離  $x$  に  $1/3$  程度のべき乗で依存する。このことから、流速の特性値  $U$  は、湾の長さを  $L$  としたときに、 $U = b_f^{1/3} \cdot L^{1/3}$  で表現される。この特性流速を用いて、支配方程式系を無次元化すると、鉛直粘性項の係数として、フラックスレイノルズ  $Re_f (= b_f^{1/3} \cdot H^2 \cdot L^{-2/3} \gamma_v^{-1})$  が定義される。実験の結果得られた flow rate (一方向の鉛直積分流量) は、ほぼこの無次元パラメーターによって一意的に規定され、単調増大であることがわかった。このことから、海面冷却による内湾の水の交換は、水深が深く、冷却量が強く、鉛直粘性と水平スケールが小さいほど顕著であることが推測される。実際の内湾においては、地球の自転の影響が存在するため、コリオリカと駆動力の釣合いを考慮する必要があるが、湾の幅が、内部変径半径よりも狭い場合には、ほぼこの関係が成立するものと考えられる。

さらに、このモードの実験に対応した数値シミュレーションを行い、数値スキームの検証と、実

実験結果の評価を試みた。この数値モデルは、鉛直二次元性の仮定のもとに、運動量、水温、塩分の輸送方程式を解くものである。また、密度不安定成層による鉛直対流が起きていると考えられる領域では、対流調節 (convective adjustment) によるパラメータライゼーションを行った。この仮定に基づいて、得られた数値シミュレーションの結果は、実験結果をよく説明することがわかった。

このことの重要性は、これまで、フィールド観測によって得られたデータは、潮汐流や吹送流による擾乱を含み、駆動力であるところの浮力流入入のデータも十分でなかったため、数値モデルの合理的な検証手段が存在しなかったのに対し今回の実験により、渦動拡散のパラメータライゼーションが妥当であれば、数値シミュレーションの結果が 0-オーダーの近似として十分であることがわかったことである。また逆に数値モデルの様々なケースにおけるシミュレーション結果との対応によって、実験における物理的メカニズムの推察、評価が可能になる。このことは以下の事柄に代表される。例えば、Sturm (1976) の提出した多項式近似解による流速の鉛直プロファイル函数が、実験結果とよく合致しなかったのに対し、本数値モデルにおいて、密度不安定対流のパラメータライゼーションにより、比較的よい一致をみた。このことは、少なくとも実験系においては、密度不安定による対流現象が平均流の鉛直プロファイルの規定に重要な役割をもっていることを示すものである。

内湾の熱塩循環流の問題については、室内実験 (アナログモデル) と数値実験 (デジタルモデル) のどちらもが、独立して存立し得るものではなく、これからも様々なタイプの流動形態について、両者の相互依存的な発展を計るべきであると考えられる。冷却モードの実験に引き続き、塩分の関与するモードの実験的解析を行う予定である。その代表的なものは、塩水中に側方から淡水が補給される場合 (エスチャリーモード) と、塩分と熱の拡散形態の差異により生じる、二重拡散 (double diffusive モード) の問題である。

### (3) ラングミュアー循環流と遊泳性藻類の集積

海水よりも比重の大きい藻類が有光層内に滞留し光合成・増殖を行うためには、流動による suspension が不可欠な条件となる (Hutchinson, 1967; Smayda, 1970)。また遊泳力を持つ藻類は流れに対して完全に受動的ではないことから、流動と藻類の沈降や遊泳といった運動とのかかわりあいがある。藻類間競争・種の遷移及び patch の形成とその分布形態にとって重要な問題となる。赤潮発生時には、しばしばすじ状のプランクトンパッチが観測され、Ryther (1955) により対流渦による赤潮藻類の集積の重要性が指摘された。この対流渦は Langmuir 循環流と呼ばれ、水面上に風が吹いているときに風向きとほぼ平行に streak が走り、プランクトンが集積される取れん線となっている。さらにそれらの streak の間には発散域があり、下層からの湧昇流が存在する。従来 Langmuir 循環流の赤潮藻類集積作用の重要性について認識されていたにもかかわらず、現場海域での測定の困難性のため、その形成・維持機構を検証することができなかった。近年波と風によるシア一流との相互作用に基づく理論が出された。すなわち風による鉛直シアーと波による Stokes 流との相互

作用 (CL 1 理論, Craik & Leibovich, 1976) と, 風による水平シアーと Stokes 流との相互作用 (CL 2 理論, Craik, 1977; Leibovich, 1977) との二つの理論が提唱されている。この二つの理論の実証実験も試みられている (Faller, 1978; Faller & Caponi, 1978; Faller & Cartwright, 1983) が, 微流速であるため Langmuir 循環流の定量的把握が不可能な状態である。

風速・気温・水温が制御できる風洞水槽及びレーザードップラー流速計を用いて, 実験的に Langmuir 循環流を再現させ, 詳細な計測を行うことが可能になった。風洞水槽は内湾密度流実験装置を用い, double-wedge の造波機を鉛直方向に上下させ三次元波を形成し, 風下側において粗度を持った平板を傾斜させ消波を行った。これにより一方向のみ進行する三次元波を安定に形成した。その上に波の進行と同じ方向に風を吹かせ, 横断方向の風速分布を変化させ, 発生する鉛直循環流のパターンを計測した。その結果, i) 風のみを与えた場合, 鉛直上方に一樣な上昇流が発生した, ii) 波のみの場合鉛直流速はほとんどゼロに近い値となる。このように風又は波を単独で与えた場合, CL 1 理論が予想する腹で上昇流, 節で下降流というパターンには一義的には決定できず, むしろ CL 2 理論が予想する最大シアー流速の面に向けて下降流を生じるというパターンに近いことが判明した。しかし風洞水槽内に形成されている三次元波とシアー流との相互作用においては, CL 1 及び CL 2 理論で考えられている相互作用を明確に分離することは不可能であり, 両者を同時に含んだ理論展開が必要と思われる。さらに Langmuir 循環流は表面冷却によりその発生が促進されるため, 今後は気温変化をも実験的に再現させる必要があると思われる。

以上のように風洞水槽による Langmuir 循環流発生 of 1 要因が明らかになってきたわけであるが, 鉛直対流渦が沈降性藻類のパッチ形成及び集積機構に及ぼす影響については, Stommel (1949) が解析を行っている。この解析を遊泳性藻類に拡張し, さらに培養槽内に diffuser により Langmuir 循環流を模擬し, 遊泳性藻類 *H. akashiwo* のパッチ形成の実験的解析を行った。鞭毛藻 *H. akashiwo* をポリカーボネイト製タンク ( $L=60$  cm,  $H=30$  cm,  $B=3$  cm) 内で無菌的に培養し, 対数増殖期において, diffuser からの除菌空気の導入により鉛直対流を形成し, その集積パターンを計測した。この結果 *H. akashiwo* は Langmuir 循環流の下降域に集積する (表層, 収束域) とともに, 上方遊泳速度と下降流速がほぼ釣り合っている保有領域に集積パッチを形成することが判明した。この実験結果は, 赤潮発生海域において鞭毛藻が表層にすじ状に集積する現象を実験的に説明している。この実験結果を用いて, 流速場を Stommel (1949) が用いた流線関数で表現し, 上方遊泳性藻類の軌跡の数値シミュレーションを行った。この数値シミュレーション結果は実験結果をよく再現しており, 上方遊泳性藻類の分布構造は無次元  $R = Vp/V_0$  によってのみ決定されることを明らかにした。

以上のように上方遊泳性を持つ鞭毛藻の集積機構に果たす Langmuir 循環流の役割が実験的・解析的に明らかになるとともに, Langmuir 循環流の発生過程が詳細な実験により明らかになるうとしている。

#### 4.2.4 有限要素法による潮汐流解析

藻類の異常増殖に代表される海域の富栄養化現象は、汚濁物質の負荷の増大がその原因に挙げられるとともに、海域の停滞性、外海との交換過程、成層度、流入河川水による塩分濃度への影響の度合等その海域特性にも規定されることが多い。藻類の増殖は水温、塩分、光照度、栄養塩等の分布構造に強く影響を受ける以上、それらの要因を直接的に規定する海洋構造は、生物生産にとっては最も重要な要因の一つといえる。海域の流動を支配している要因として、潮汐流、密度流、吹送流、さらにそれらが非線型的に結合された流系を挙げることができる。これら沿岸海域における物質分散過程に影響を与える流動素過程の中でまず潮汐流を取り上げ、地形条件を考慮しながら解析を行った。

三次元連続方程式、運動量方程式を鉛直方向に積分を行い、鉛直方向に平均した流速  $U$ 、 $V$  を変数とする水平三次元の連続・運動量方程式を求めた。この基礎方程式を地形効果を最も良く表現できる有限要素法を用いて数値計算を行った。ここでは有限要素法の中でも汎用性のある weighted residual methods を用いて解析を行った。全領域は線型補間による三角要素による分割を行った。このモデルはまず東京湾での潮汐流解析に適用された。

城ヶ島一洲崎間を外海との境界線とし、この境界条件として  $M_2$ 、 $S_2$ 、 $K_1$ 、 $O_1$  の 4 成分の潮位を与え、 $\Delta t=50$  秒として 30 日間のシミュレーションを行った。第 1 海堡での潮位の計算値と実測値は良好な一致を示した。また鉛直方向に平均した流速の調和分解に基づく  $M_2$ 、 $S_2$ 、 $K_1$ 、 $O_1$  各成分の潮流楕円の計算値は実測値を良く再現していることがわかった。さらに流速のパワースペクトル密度の比較を行ったが、半日周期及び 1 日周期付近のエネルギーレベルはほぼ再現されていることがわかる。一方それら 2 成分より高周波領域及び低周波領域において数値計算結果は実測値より低いエネルギーレベルを示している。これは種々の成因を持つ乱流成分及び潮汐流よりも長い時間スケールの流動をシミュレートしていないことに起因している。このように本モデルは主要 4 成分付近の周期を持つ潮汐流をほぼ再現していることが確認できた。

この有限要素法モデルを瀬戸内海での潮汐流解析に適用する場合、特に淡路島により明石・鳴門の 2 海峡が形成され、最終的には大規模で疎な係数行列を持つ連立一次方程式を各時間ステップごとに何度も解くことになる。細かいメッシュにより地形効果を表現しようとした場合、この大規模行列の処理を効果的に行わなければ非常に多くの計算時間を要し、実際上計算不可能となる。このためこの大規模疎行列の解法として ICCG (Incomplete Cholesky Conjugate Gradient) 法の適用を行った。すなわち連立一次方程式  $AX=b$  を解く場合、係数行列  $A$  はコレスキー分解によって  $LDL^T$  に分解される (ここで  $L$  は上三角行列、 $L^T$  はその transpose、 $D$  は対角行列)。コレスキー分解を続けていく途中で、あらかじめ決められた非対角要素は強制的にゼロにして分解を続けていく。このような不完全コレスキー分解を前処理として用いて、共役傾斜法を適用する方法が ICCG 法である。この方法を橘一比井、宮の浦一高松間に  $M_2$ 、 $S_2$ 、 $K_1$ 、 $O_1$  の 4 潮位成分を与え、節点数 1036 の場合においてシミュレーションを行った。このような大規模計算では ICCG 法は他の計算方法

(例えば Gauss 消去法, Gauss-Seidel 法, Conjugate Gradient 法)に比較して格段に計算時間を短縮できることが判明した。この方法により領域内に島や海峡が多く存在する閉鎖性海域において、地形効果を忠実に表現しながら潮汐流を解析する大規模計算が可能になった。

### 4.3 赤潮生物の増殖指標に関する研究

海域における赤潮現象並びに富栄養化現象の計画指標としては行政的には COD が用いられているが、赤潮現象を COD で評価できる可能性があるかどうかについては確認されるに至っていない。また赤潮発生制御のためには栄養塩濃度等の海水中の物質と赤潮生物の増殖との関係を明らかにした上で望ましい指標を開発する必要がある。本研究では海水サンプルについて赤潮藻類増殖に関連した各種要因を測定するとともに、赤潮藻類による赤潮潜在能力 (AGP) の測定法を確立するほか、これによる赤潮現象の評価並びに制御指標としての意義を明らかにする。また海水中の藻類種計測を行い、多様性指数による赤潮発生の評価を行ってきた。

赤潮藻類の増殖過程において、細胞内 ATP 量の日変化は、1 日の定時に測定すればかなり一定であり、この定常値を biomass 推定に使用できることが確認されている。ここでは、細胞増殖と環境変化の関係を探る ATP の指標性について検討を加えた。

#### 4.3.1 AGP による赤潮藻類生産能力の評価

赤潮の評価指標としての AGP の測定法を確立するとともに、この手法を用い種々の赤潮生物による海水及び都市下水の AGP を測定し、海域の富栄養化程度並びに都市下水の赤潮生物増殖に及ぼす影響の評価手法の確立を目指した。

AGP (Algal Growth Potential: 藻類生産の潜在力) は、試水を基礎とした培養液で藻類の培養を行い、その増殖量から試水の藻類生産の潜在力を分析した一種の生物検定 (Bioassay) である。したがって、藻類生産が主役となる汚染、すなわち富栄養化を評価するものとして使用される手法であるといえる。AGP 測定は、基本的には 1971 年に刊行された藻類培養試験回分法 (Algal Assay Procedure Bottle Test: AAP) に準じてなされている。AAP 法の基本は、バッチ培養系にて現存する試水中の生物をフィルター方法又は熱分解法で除去した試水に、選定した供試藻類 (ほとんどは単一種) を接種して、その増殖量を定量的にとらえるところにあり、試水の前処理、供試藻類の選定、前培養と接種、培養条件・期間、評価方法において諸々の問題を含みながらも処理水・自然水の AGP 評価、藻類増殖の制限栄養塩の推定、藻類に利用可能な栄養塩量の推定、増殖阻害物質の推定、藻類現存量の予測等、AAP 法の応用範囲は着実に広がっていると言える。

淡水の AGP の測定法は、既に多くの検討がなされているが、海水の AGP の測定法に関してはほとんど研究がなされていない。したがって AGP の測定法に際しては、培養が困難といわれる赤潮生物の *Chattonella*, *Heterosigma* を中心とし、さらに *Skeletonema* に関して検討を加えた。検討項目は、容器の大きさ、試料の量、培養装置、温度、照度、培養期間等である。*Chattonella*,

*Heterosigma*, *Skeletonema* は、いずれもかなり相違した増殖特性を有しているため、これら3種の赤潮生物に対して、それぞれの AGP 測定条件について検討を加えた。その結果 300 ml に 100 ml の試水を加え、これに赤潮生物を接種し、4,000 lx, 20°C, 静置培養することにより、再現性の良い AGP 測定法を確立することができた。

この確立した手法を用いて、播磨灘、広島湾、大洗等各地の海水の AGP を調べた。AGP は試料のろ過水について実施すると同時に、ろ過水に  $\text{NO}_3\text{-N}$  を 1 mg/l,  $\text{PO}_4\text{-P}$  を 0.1 mg/l 濃度となるよう添加し、制限栄養塩の検討も行った。その結果播磨灘の海水 (54 年 11 月採取) の AGP は、*Chattonella* の場合、 $6.8 \times 10^3 \text{cell/ml}$ , *Heterosigma* で  $5.5 \times 10^4 \text{cell/ml}$  を示したことから、播磨灘の海水は赤潮生物の増殖に非常に適していることが判明した。広島湾の海水 (54 年 9 月採取) の AGP は *Chattonella* で  $1.8 \times 10^3 \text{cell/ml}$  を示し、P 添加により  $5.8 \times 10^3 \text{cell/ml}$  に増大した。また大洗の海水 (54 年 12 月採取) の AGP は、*Chattonella* で  $1.1 \times 10^3 \text{cell/ml}$ , P 添加で  $4.1 \times 10^3 \text{cell/ml}$ , また *Heterosigma* では  $1.1 \times 10^4 \text{cell/ml}$ , P 添加  $3.6 \times 10^4 \text{cell/ml}$  と増大した。以上のことから、播磨灘の海水は、広島湾、大洗の海水に比べはるかに赤潮生物が増殖しやすいこと、また広島湾、大洗の海水にもしリンが何らかの形で負荷されると、かなりの数の赤潮生物の増殖が可能となることが判明した。

次いで、赤潮発生の大きな要因の一つである生活排水の赤潮生物生産能力の測定の検討を行い、人工海水に 10% の排水を添加することによる赤潮生物を用いる排水の AGP 測定法を確立した。この方法を用いて都市下水並びに 2 次処理水の赤潮生物による AGP を測定した。流入下水の AGP は赤潮生物の種類により幾分異なった値を示したが、ほぼ 130~160 mg/l の範囲の値であった。一方 2 次処理水の AGP は 30~100 mg/l であり、2 次処理による AGP の低下は 20~77% であった。2 次処理水の AGP が 30 mg/l 以上ということから、2 次処理水中には赤潮生物が要求する栄養塩並びに増殖刺激物質が依然として多量に含まれていることが推定された。また都市下水並びに 2 次処理水に、窒素、リン、鉄、ビタミンを添加して赤潮生物による AGP を測定した結果、窒素あるいはリンの添加により AGP が著しく高くなる現象が認められ、AGP に対する制限物質は窒素かリンであることが判明した。また窒素及びリンを十分含んだ人工海水培地中では *Chattonella* の増殖が認められないが、これに 2 次処理水を 1% 添加すると著しい増殖が認められることから、2 次処理水中には *Chattonella* の増殖に必要な増殖促進物質が含まれていることが示唆された。このことから、海域の赤潮発生を防止するためには、水処理でいえば 2 次処理では不十分であり、3 次処理が必要であると考えられた。

今後は、これまで検討した 3 種以外のその他の赤潮生物を用いる、すなわち対象地域で発生する赤潮生物による AGP を測定することが必要であろう。また生活排水中には赤潮生物を異常増殖させる N, P 以外の物質が存在していることからこれらの物質の同定並びに排水からの除去処理法の検討に、本研究で確立した AGP 測定法は大変有効なものとなろう。

## 4.3.2 混合種透析培養法による評価

田井ら (1979) は、AAP 法に基づく AGP 試験法の変法として、藻類を除去しない湖沼水、河川水を試水に植種して AGP を求める方法である混合培養による AGP 試験法、AGP<sup>M</sup>を提起し、1) 試水に適応した藻類種が優占的に増殖するため、単藻培養よりも正確な AGP を示すこと、2) 細菌との相互作用も考慮した AGP が得られること、3) 培養後の試水の藻類の種と個体数を計測することによって潜在多様性指数を求めることができること、4) したがって、従来の AGP 法と比べて AGP<sup>M</sup>法は自然界に近い状態で AGP を測定できるという利点があることを主張している。また、Cain & Trainner (1973) は、自然界では栄養塩の流入、流出が存在していることに着目して、試水の転移検定 (transferred assay) である透析培養法に基づく AGP 測定法、ABC 法を提起し、栄養塩の乏しい水域の AGP や栄養塩濃度差の少ない試水間の AGP を測定・比較する場合には、従来の回分法に基づく AGP よりも正確な測定・比較を行うことができることが報告されてきている (Cain & Trainner, 1973; Cain *et al.*, 1979)。より自然界に近い状態で試水の AGP を求めるために、混合種透析培養法の確立を目的として実験を行った。

250 ml の透析培養装置を用い、培養容器内の試水が 1 日で入れ替わるように定量ポンプで連続的に試水を補給している。試水は東京湾天王州運河で採水し、即座に Whatman GF/C Filter でろ過したものを用いた。試水中に生存する藻類群を接種して、chl-*a* 量、細胞個体数の計測を行った。なお AGP は chl-*a* 量により評価を行った。この結果、栄養塩無添加のコントロール試水と比べ、栄養塩を添加した場合は明らかに AGP は高くなっている。

実験に供与した試水での優占種は、*Skeletonema costatum* であったが、多様性指数は 0.723 と高く、他の藻類種との共存状態に当たることを示している。これに対して実験では、コントロールで多様性指数は 0.031 と著しく低下し、ほとんど *S. costatum* で占められていた。また栄養塩の添加は *S. costatum* の増加に至り、したがってコントロールと比べて多様性指数はわずかに低下している。水域の富栄養化が多様性指数を低下させることは既に報告されているが (田井ら, 1979)、供与試水とコントロール試水とでは外液の栄養塩濃度においては近似しているにもかかわらず多様性指数が後者の方で著しく低下していることは注目すべきことであり、それと比べると栄養塩添加による低下は無視しうるほど少ない。この実験での温度 ( $20 \pm 1^\circ\text{C}$ ) は試水採取時の水温 (約  $20^\circ\text{C}$ ) とほぼ同じ温度に設定されているため、田井ら (1979) の報告にあるように水温による多様性指数の変化はこの場合考えられない。むしろ、実験系の構造上の問題にその原因を求めねばならないと考えられる。

以上のように、実験は東京湾天王州運河で 10 月 21 日に採水した試水でのみ行われているにすぎないが、実験結果から判断して混合種透析培養系による AGP の評価は可能であるように思われる。また、多様性指数に関しては、栄養塩レベルの問題よりもむしろ構造の多様性が密接に関与しているように思われる。

#### 4.3.3 多様性指数による評価

生物はその環境に適したものが現存し、一定の生物群集を構成している。したがって環境条件が異なれば当然成員 (member) と個体数 (individual) が変化する。生物に対する環境条件の変化は物理的なもの (気温、日射など)、化学的なもの (栄養塩類、農薬、殺虫剤など) と生物的なもの (天敵、帰化植物の移入など) が考えられる。富栄養化現象もその一つで、閉鎖性海域内での窒素・リンなどの栄養塩類の増加という環境条件の変化によって動・植物プランクトンや魚類などの種 (species) と個体数に変化をきたす。ここでは気仙沼湾で観測された藻類の種々個体数の関係を shannon の情報エントロピーを用いた多様性指数によって表現し、海域での富栄養化の評価を試みた。気仙沼湾での多様性指数の経日変化は優占種 *Skeletonema costatum* の増殖過程をよく表現し得ることが判明した。また栄養塩濃度は湾奥 (TP で 0.08 mg/l) から湾口 (TP で 0.01 mg/l) に向かって低下しているが、最も栄養塩濃度の高い湾奥よりも数 km 湾口に近い地点で多様性指数が小さいという結果となっている。この点については地形効果、流動等の効果が考えられ、今後検討されるべき点である。

以上の解析は分類学上の階級における種段階におけるものであるが、藻類の分類階級のより上位の段階で分類整理をすることができ、種段階での多様性指数と相関があれば、比較的容易に藻類の多様性を評価することができる。種多様性指数と属多様性指数との関係について検討を加えた。多様性指数という点のみであれば属多様性指数は種多様性指数と高い相関が見られ、分類の容易さという点から属段階での分類で十分有用な指標が得られることもわかった。

#### 4.3.4 赤潮藻類の増殖過程の ATP による評価

ATP は細胞が生命活動を営んでいる限り絶えず生産・消費されており、環境や細胞内諸生理活性の変化に伴いその含有量が変わる。従来湖沼において有機炭素と ATP の比 (C/ATP) が一定していること (Holm-Hansen, 1970; Paerl & Williams, 1976) が知られており、さらに、Paerl ら (1976) は chl-*a*/ATP の比が多く湖の混合層では一定であることを示し、これらの値を指標として biomass の現存量を推定しようと試みた。

ここでは細胞内 ATP 量の変動を測定し、細胞増殖と環境変化の関係を検討し、ATP の指標性を追求した。

*Heterosigma akashiwo* 及び *Prorocentrum triestinum* を温度 20°C、照度 4,000~5,000 lx、12 時間明暗周期により培養を行い、ATP photometer を用いて測定した。これより両種についてはその増殖過程において、細胞内 ATP 量の日変化は、1 日の定時に測定すればかなり一定であり、この定常値を biomass 推定に使用できることが確認された。一方細胞内 ATP 量は 1 日において大きな時間変化を示した。すなわち明期 13 時頃から増加し、15~17 時頃に最大値を示す。その後 20 時の暗期に入ると大きく減少し、その後幾分元に戻るが、5 時頃から再び減少する。明期にみられるこの ATP 量の増加は垂直運動性との関連が示唆され、ATP 量が最大値を示す 15~17 時頃は藻類は表



層にあって活発に光合成を行い、光リン酸化反応が ATP を生成して細胞増殖に必要な物質を合成していると思われる。一方暗期で見られる 5 時頃からの ATP 量の減少は細胞分裂に関係あるものと思われる。以上の結果から細胞内 ATP 量は細胞の生命活動の変化に伴って変動しており、環境条件の変化が細胞の生命活動に影響を与えるならば、ATP 量の変化から逆に環境変化を検知することが可能であることが判明した。今後 ATP の指標性をさらに明確にするために環境要因を変化させたときの細胞内 ATP 量の変動と諸生理活性との関連を追求する必要がある。

#### 4.4 赤潮関連データの収集と解析に関するシステム分析

赤潮現象の解明に際してまず必要なことは赤潮発生海域におけるフィールドデータの収集であることは言うまでもない。しかし、赤潮発生にかかわるデータ項目は極めて多数にわたり、空間的にも大きな広がりをもつ。従来赤潮計測については発生の広がりや他の環境因子の空間的分布との関連をもたせた観測が及なかった。近年人工衛星や航空機によるリモートセンシング技術により水域の水質を定性的・定量的に把握することが各方面で試みられている。赤潮藻類の定量的計測は藻類中の chl-*a* の吸収帯 430 nm 及び 680 nm 付近の反射率を測定し、その濃度及び分布状況を推測しようとしている。しかしながら、藻類の濃度あるいは活性度、さらにはデータ収集のための航空機の高度や大気の影響、水面の反射などの要因によりリモートセンシング技術による赤潮藻類の定量は必ずしも満足な結論を得ていない。

本研究テーマにおいては、室内実験室において純粋培養された赤潮藻類 *Heterosigma akashiwo* の分光反射スペクトルを測定し、リモートセンシングによる赤潮藻類の定量の可能性を検討した。さらに現場海域において航空機から撮影されたマルチスペクトル画像データ及び現場海域での水質データをもとに chl-*a* 及び水温の分布状況の定量的推定を試みた。

##### 4.4.1 赤潮藻類の分光特性と水質

赤潮藻類の定量的計測として chl-*a* が用いられているが、藻類種については必ずしも問題とはしなかった。本研究においては実験室内において純粋培養された赤潮藻類 *Heterosigma akashiwo* を用いてその分光反射率の測定を行い、*H. akashiwo* の個体数濃度及び増殖過程の違いによる反射スペクトルの変化からリモートセンシングによる赤潮計測の定量及び活性度の推定に関する可能性の検討を行った。この結果活性度の高い赤潮藻類の分光反射スペクトル強度は、400~510, 660~670 nm 領域で赤潮藻類の細胞数と負の相関を示し、活性度の低い藻類では 400~800 nm 領域において正の相関を示した。

以上のように活性度の相違により反射スペクトル特性が異なることより、反射スペクトル特性により赤潮藻類の定量及び活性度の推定の可能性が示唆された。今後は藻類個体数濃度よりも chl-*a* 値との相関を考慮する必要がある。さらに実験室での結果を実際のフィールドに応用するためには海中の溶存物質や SS のスペクトル特性や、大気、水面での妨害光の除去などの基礎研究が必要で

ある。

#### 4.4.2 遠隔計測による chl-*a* と水温の定量的計測

赤潮発生分布の広域的把握には、その主成分である藻類中の chl-*a* を遠隔計測することが有効であるが、従来の遠隔計測データには水面での反射や大気による影響が含まれており、また海域での chl-*a* 濃度が低いなど必ずしも満足な結果は得られていない。本研究では、気仙沼湾における遠隔計測画像データ及び表面実測データの相関解析により、chl-*a* 及び水温の分布の定量的推定を試みた。

マルチスペクトルスキャナにより高度 9200 ft より気仙沼湾での画像データの収集を行った。航空機による画像データの収集に同期して、湾内で水温、透明度、chl-*a*、SS の水質調査を実施した(湾内 40 調査地点)。

これら水質データとマルチスペクトル画像中の対応点の濃度レベルの相関解析を行い、統計的回帰モデルを構成した。この結果表面水温とチャンネル 11 (熱赤外) とが高い相関を示した。さらに chl-*a* 濃度はそのスペクトル吸収帯 (440  $\mu\text{m}$  及び 670  $\mu\text{m}$ ) に対応するチャンネル 2 及び 7 のうち、チャンネル 2 と高い相関を示すことが判明した。しかしながら長波長側の吸収帯に対応するチャンネル 7 は良い相関を示さなかった。海域では chl-*a* の濃度が湖沼に比較して低く、また大気効果や水面反射光の影響等により検出感度が低下することが考えられる。しかしながらそれら低濃度の chl-*a* 濃度であっても気仙沼湾においてその推定分布図を作成することができた。

### 5. 全体の総括と今後の研究課題

本特別研究の目的は、海域において発生する赤潮現象の発生原因及び発生過程の因果関係を明らかにすることにあつた。3 年間にわたる研究によって数多くの新しい知見が得られるとともに、赤潮研究を推進していくための研究手段、研究方法が確立された。個々の研究課題で得られた成果については前章で詳細に報告した。ここではそれらの成果を踏まえた研究の総合的な考察と、今後の研究課題について以下に示す。

赤潮現象は特定藻類種による場の独占状態であるため、その独占状態を可能にする条件を見いだすことが必要である。閉鎖性海域では特に鞭毛藻類による赤潮現象が重要視されており、このことから本特別研究においては鞭毛藻類に重点をおいて研究を開始した。

まず赤潮現象をもたらす代表的な鞭毛藻類 (*Chattonella antiqua*, *Heterosigma akashiwo*) の増殖に及ぼす環境因子 (温度、塩分、照度、pH、栄養塩) の影響が培養実験により明らかとなった。このことは少なくとも鞭毛藻類の増殖に対する必要条件は明らかになったと考えられる。しかしこの増殖最適条件のみで現場の鞭毛藻類による赤潮現象の説明を行うには不十分である。特に鞭毛藻の増殖率は珪藻の増殖率に比較して小さいことから、培養実験で得られた増殖率だけでは鞭毛藻による赤潮現象は説明し得ない。また現場での栄養塩状態及びその他の生理的環境条件が鞭毛藻の最適増殖条件を満たしているからといって赤潮状態になるとは限らない。*C. antiqua* の栄養塩摂取速

度は他の藻類種に比較して劣っており、栄養塩摂取速度のみによっても *C. antiqua* の優占を説明し得ないことが判明した。

夏季の海域においては表層は栄養塩は乏しく、下層に栄養塩は豊富であることと、鞭毛藻が示す日周垂直移動及び鞭毛藻の栄養塩摂取は明暗条件で珪藻ほど影響を受けないことを結びつけて鞭毛藻の生態的優位性を論議した。しかし鞭毛藻と珪藻との競合という点に対してある程度の説明を与えたとしても、鞭毛藻間の競合及び鞭毛藻の特定種による独占状態を説明するためには更に研究を進めなければならない。これら日周垂直移動性と環境因子との相互連関をより詳細に研究する研究施設として海水用マイクロコズムが開発された。他に類を見ない大量培養装置であり、初めて建設、稼動を行ったものであり研究期間の大半が整備に費やされた。この施設をフルに活用した研究は赤潮特研第Ⅱ期になる。

赤潮鞭毛藻の生活史にはシストを形成して休眠している段階が存在するが、シスト形成・発芽条件を *Scrippsiella trochoidea* 及び *Protogonyanlax tamarensis*, *P. catenella* について明らかにした。増殖特性の明らかになりつつある鞭毛藻 *C. antiqua* 及び *H. akashiwo* についても解明する必要がある、特に重要と思われる赤潮藻類種についての増殖過程、シスト形成、休眠、発芽過程の一貫した生活史の解析が重要と思われる。

赤潮藻類と海洋物理現象との相互作用により形成される集積作用を室内培養実験、理論解析、内湾密度流実験装置による実験等を行うことにより研究が進められた。この結果鉛直対流渦と鞭毛藻の垂直移動性との相互作用による集積過程を明らかにするとともに、鉛直対流渦の形成過程についても実験的解析を行い、海洋の生物と物理過程との総合的解析を試みた。内湾密度流実験装置をフルに用いた集積過程の研究は、赤潮特研第Ⅱ期になる。このほかに海水の赤潮藻類増殖のポテンシャルを求め、赤潮発生の評価及び制御のためのより実用的な総合指標としての AGP 法の開発、さらに多様性指数による評価も行い、現場海域での赤潮発生評価及び制御指標としての実用性の検討を行った。今後はより多くの現場海水の評価を行い、その実用性をより検証する必要がある。

赤潮発生状況の適確な観測は赤潮研究にとって不可欠である。特に赤潮発生の空間的分布計測を可能にするリモートセンシングによる現場計測を行い、その可能性を確認した。今後はその精度を向上させるとともに、気象条件にあまり影響されず計測できるような実用性のある技術開発が必要となる。

以上に述べたように本特別研究においては赤潮研究及び富栄養化現象の理解にとって必要不可欠と思われる基礎的な研究に重点を置いた。その基礎研究を通じて以下に示すような研究課題を抽出した。

- 1) 同一赤潮藻類種についてその増殖過程、シスト形成、休眠、シスト発芽にわたる一貫した生活史を明らかにする。
- 2) 単一赤潮藻類種の解析から、複合藻類種間の競合及び生産者-摂食栄養者-腐生栄養者の群集構造の解析への展開を行う。

- 3) 鞭毛藻類の示す日周垂直移動性に対する環境因子の影響とその生態的意味の解析
- 4) 種々のスケールの鉛直対流の発生過程と赤潮藻類の集積作用の解析
- 5) 汚濁物質別の赤潮藻類の増殖に及ぼす影響を AGP 及び多様性指数により評価する
- 6) 現場海域を用いた赤潮発生生態系の解析
- 7) 個別知見の総合的定量化を行い、赤潮発生のモデル化を行う。

これらの課題は、昭和 57 年度より開始された特別研究「海域における赤潮発生のモデル化に関する研究」によって明らかにされる予定である。

### 引用文献

- Anderson, D. (1980) : Effects of temperature conditioning on development and germination of *Gonyaulax tamarensis* (*Dinophyceae*) hypnozygotes. *J. Phycol.*, 16, 166-172.
- Anderson, D., and D. Wall (1978) : Potential importance of benthic cysts of *Gonyaulax tamarensis* and *G. Excavata* in initiating toxic dinoflagellate blooms.
- Anderson, D., and F.M.M. Morel (1979) : The seeding of two red tide blooms by the germination of benthic *Gonyaulax tamarensis* hypnocysts. *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, 8, 279-293.
- Anderson, D., D.M. Kulis, J.A. Orphanos and A.R. Ceurvels (1982) : Distribution of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis* in the Southern New England Region. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 14, 447-458.
- Cain, J.R. and F.R. Trainor (1973) : A bioassay compromise. *Phycologia*, 12, 227-232.
- Cain, J.R., R.L. Klotz, F.R. Trainor and R. Costello (1979) : Algal assay and chemical analysis ; A comparative study of water quality assessment techniques in a polluted river. *Environ. Pollut.* 215-224.
- Craik, A.D.D. and S. Leibovich (1976) : A rational model for Langmuir circulations. *J. Fluid Mech.*, 73, 3, 401-426.
- Craik, A.D.D. (1977) : The generation of Langmuir circulations by an instability mechanism. *J. Fluid Mech.*, 81, 2, 209-223.
- Faller, A.J. (1978) : Experiments with controlled Langmuir circulations, *Science*, 201, 618-620.
- Faller, A.J. and E.A. Caponi (1978) : Laboratory studies of wind-driven Langmuir circulations. *J. Geophys. Res.*, 83, 3617-3633.
- Faller, A.J. and R.W. Cartwright (1983) : Laboratory studies of Langmuir circulations. *J. Phys. Oceanogr.*, 13, 329-340.
- Holm-Hansen, O. (1970) : ATP levels in algal cells as influenced by environmental conditions, *Plant & cell Physiol.*, 11, 689-700.
- Hutchinson, G.E. (1967) : *A Treatise on Limnology*, vol. 2, New York.
- Iwasaki, H., T. Fujiyama and E. Yamashita (1968) : Studies on the red tide dinoflagellates-I. On *Entomosigma* sp. appeared in coastal area of Fukuyama. *J. Fac. Fish. Anim. Husb. Hiroshima Univ.*, 7, 259-267. (in Japanese with English abstract)
- Iwasaki, H. and K. Sasada (1969) : Studies on the red tide flagellates-II. On *Heterosigma inlandica*

- appeared in Gokasho Bay, Shima Peninsula. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., **35**, 943-947. (in Japanese with English abstract)
- 岩崎英雄 (1971) : 赤潮鞭毛藻に関する研究, 1970年備後灘に出現した *Eutreptiella* sp. について, J. Oceanogr. Soc. Jpn., **27**, 152-157.
- Iwasaki, H. (1979) : Physiological ecology of red tide flagellates. In Biochemistry and Physiology of Protozoa. Vol. 1, ed. by M. Levandowsky and S.H. Hutner, Academic press, New York, 357-392.
- Kemp, W.M. and W.J. Mitsch (1979) : Turbulence and phytoplankton diversity : a general model of the "paradox of plankton". Ecol. Model., **7**, 201-222.
- Leibovich, S. (1977) : Convective instability of stably stratified water in the ocean. J. Fluid Mech., **82**, 561-585.
- McIntire, C. D. (1966) : Some effects of current velocity on periphyton communities in laboratory streams. Hydrobiology., **28**, 559-570.
- National Entrophication Research Program EPA (1971) : Algal Assay Bottle Test.
- Pael, H. W. and N. J. Williams (1976) : The relation between adenosine triphosphate and microbial biomass in diverse aquatic ecosystems. Int. Rev. Ges. Hydrobiol., **61**, 659-664.
- Phillips, O. M. (1966) : On turbulent convection currents and the circulation of the Red Sea. Deep-Sea Res., **13**, 1149-1160.
- Prakash, A. (1967) : Growth and toxicity of a marine dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. J. Fish. Res. Board Canada., **24**, 1589-1606.
- Ryther, J. H. (1955) : Ecology of autotrophic marine dinoflagellates with reference to red water conditions. Book. In the Limnescence of Biological Systems.
- Rivkin, R. B. and E. Swift (1982) : Phosphate uptake by the oecaric dinoflagellate *Pyrocystis noctiluca*. J. Phycol., **18**, 113-120.
- Smayda, T. J. (1970) : The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., **8**, 353-414.
- Stommel, H. (1949) : Trajectories of small bodies sinking slowly through convection cells, J. of Mar. Res., **8**, 24-29.
- Sturm, T. W. (1976) : An analytical and experimental investigation of density currents in side arms of cooling ponds. Ph. D. thesis, Dep. of Mechanics and Hydraulics. Univ. of Iowa.
- Takahashi, M., W. H. Thomas, D. L. Seibert, J. Beers, D. Koeller and T. R. Parsons (1975) : The replication of biological events in enclosed water columns. Arch. Hydrobiol., **76**, 5-23.
- 田井慎吾・岡田光正・須藤隆一 (1979) : 情報エントロピーと AGP による富栄養化の評価、国立公害研究所研究報告No 6.
- Tomas, C.R. (1978) : *Olisthodiscus luteus* (Crysoophyceae) I. Effects of salinity and temperature on growth, motility and survival. J. Phycol., **14**, 309-313.
- Tomas, C. R. (1980) : *Olisthodiscus luteus* (Crysoophyceae) IV. Effects of light intensity and temperature on photosynthesis, and cellular composition. J. Phycol., **16**, 149-156.
- Tyler M. A., D. W. Coats and D. M. Anderson (1982) : Encystment in a dynamic environment : deposition of dinoflagellate cysts by a frontal convergence. Marine Ecology, **7**, 163-178.
- 渡辺信・矢持進・木幡邦男・渡辺正孝 (1982) : 赤潮鞭毛藻 *Olisthodiscus luteus* の垂直移動とリン酸摂取の日周性, 国立公害研究所研究報告第 30 号, 131-141.
- Whitford, L. A. (1960) : The current effect and growth of freshwater algae. Trans. Am. Microsc. Soc.,

79, 302-309.

Whitford, L. A. and G. T. Schumacher (1964) : Effect of a current on respiration and mineral uptake in *Spirogyra* and *Oedogonium*. *Ecology*, **45**, 168-170.

Yamochi, S., T. Abe and H. Joh (1982) : Study on the mechanisms of red water blooms by *Olithodiscus luteus* at Tanigawa Fishing Port, Osaka Bay—Characteristics in occurrence of *O. luteus* and its diurnal vertical migration. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.*, **30**, 191-214. (in Japanese with English abstract)

II-1

瀬戸内海大阪湾と播磨灘における  
*Heterosigma akashiwo* Hada と *Chattonella antiqua* (Hada) Ono の赤潮  
Red Tides of *Heterosigma akashiwo* Hada and *Chattonella antiqua* (Hada)  
Ono in the Osaka Bay and the Harima-nada,  
the Seto Inland Sea, Japan

渡辺 信<sup>1</sup>・中村泰男<sup>1</sup>

Makoto M. WATANABE<sup>1</sup> and Yasuo NAKAMURA<sup>1</sup>

要 旨

本報告は瀬戸内海大阪湾及び播磨灘における *Heterosigma* と *Chattonella* の赤潮の発生状況とそれらの分類学的知見をまとめたものである。

*Heterosigma* 属には、今まで *H. akashiwo* と *H. inlandica* が存在していた。これらの種の形態的特徴が再検討された結果、これら2種には顕著な形態的差異が認められなかったため、同一種とされ *H. akashiwo* の種名に統一された (原・千原, 1983)。また、幾人かの生理学者及びフィールドワーカーにより *Olisthodiscus luteus* と同定されている赤潮鞭毛藻は Carter による原記載の *O. luteus* とは形態的に明らかに異なった種であり、いずれも *H. akashiwo* と同定されるべきものであると考えられている (原・千原, 1983)。大阪湾における *H. akashiwo* の赤潮は毎年発生し、ほとんどの場合、その赤潮形成のはじまりは6月にみられる。

播磨灘に出現する *Chattonella* には、*C. antiqua*, *C. marina*, *C. sp* の3種が確認されている (原・千原, 1983)。前2種は紡錘形であり、互いに細胞サイズで区別される。一方、*C. sp* は球形であり、従来記載されているいかなる種類とも異なる未記載種であると考えられている。*C. antiqua* の赤潮は1972, 1977, 1978, 1979, 1982, 1983年の夏に、*C. marina* の赤潮は1977, 1982, 1983年の夏に発生し、養殖魚類の大量斃死をもたらしている。*C. sp* によると思われる赤潮は1979年の6月末～7月初めに観察されているが、養殖魚類の斃死は起こらなかった。

Abstract

This review dealt with the taxonomy of *Heterosigma* and *Chattonella* and with the

1. 国立公害研究所 水質土壌環境部 〒305 茨城県筑波郡谷田部町小野川16番2  
Water and Soil Environment Division, the National Institute for Environmental Studies, Yatabe-machi, Tsukuba, Ibaraki 305, Japan.

results obtained from field observations on these red tides in the Osaka Bay and the Harima-nada, the Seto Inland Sea.

*Heterosigma akashiwo* and *H. inlandica*, which were regarded as independent species from each other by Hada, were morphologically similar to each other and were treated under the name of *H. akashiwo* Hada (Hara and Chihara, 1983). The strains and the red tide flagellates named as *Olisthodiscus luteus* by some physiologists and field workers were different from *O. luteus* originally described by Carter and identified as *H. akashiwo*. The red tides of *H. akashiwo* were an annual event in the Osaka Bay for 1972-1980. In most cases, the first occurrence of this red tide in the Osaka Bay was at June.

Three species, *Chattonella antiqua*, *C. marina* and *C. sp.*, were recognized in *Chattonella* from the Harima-nada and the other Japanese coasts. The former two species had tear-shaped cells but were different in cell size from each other. The latter one was characterized with the spherical cells. The red tides of *C. antiqua* were observed in the summer at 1972, 1977, 1978, 1979, and 1982-1983 and those of *C. marina* at 1977, 1982 and 1983. These red tides killed a large number of farm fish and caused great economic damage to the fisheries. The red tides of *C. sp.* were observed only during late June to early July at 1979, but did not kill any of farm fishes.

## 1. はじめに

我が国における赤潮の最古の記録は、赤潮に関する書物(柳田, 1976; 岩崎, 1976; 村上, 1976)で指摘されているように続日本記にみられ、それによると奈良時代初期の天平3年(731年)に現在の和歌山県沿岸の海水が赤変したとされている。現在では、赤潮発生は全国的規模で起こっており、特に周辺に工業地帯、大都市をかかえる東京湾・瀬戸内海では、1960年代後半より赤潮が多発するようになり、1970年代に至っては赤潮発生件数、継続日数、発生範囲など飛躍的に大規模になった(柳田, 1976)。この状況は、1960年代より始まった高度成長の波による工業近代化と環境保全との不調和の産物として発生したものであることは疑いをはさむ余地はなからう。

瀬戸内海では、特に播磨灘と大阪湾の水質及び底質の汚濁は激しく、水産環境基準による各々のCOD値 $< 1$  ppm及び $< 20$  mg/gを常に超過している状態である。本報告では汚染が著しい瀬戸内海大阪湾と播磨灘の赤潮の発生状況を示し、各々の海域で問題となっている赤潮種について今まで得られた分類学的知見及び出現特性についての知見をまとめ、今後の研究の方向性を論議する。

## 2. 大阪湾と播磨灘の赤潮

図1は大阪湾と播磨灘の1973~1980年までの各月の赤潮出現状況を示したものであるが、もはや赤潮は季節を問わず日常茶飯事のこととなっている。

播磨灘、大阪湾で発生した赤潮で、被害件数及び出現頻度の高い生物は、ラフィド藻 *Chattonella* 属, *Heterosigma* 属, 渦鞭毛藻 *Gymnodinium* 属, *Noctiluca* 属, *Prorocentrum* 属, 珪藻 *Skeletonema* 属に所属する種であるとされている(水産庁, 1982)。表1に1973年~1980年までに大阪湾と播磨



瀬戸内海大阪湾と播磨灘における *Heterosigma akashiwo* Hada と *Chattonella antiqua* (Hada) Ono の赤潮

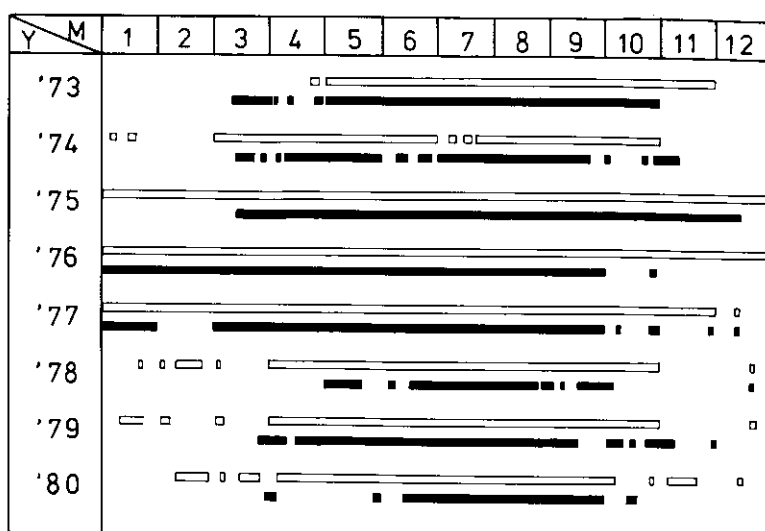


図 1 1973—1980年の期間での大阪湾と播磨灘に発生した赤潮

Fig. 1 Red tides in the Osaka Bay and the Harima-nada for 1973-1980  
White : Osaka Bay, Black : Harima-nada, Y : year, M : Month (after The Japanese Fisheries Agency).

表 1 1973—1980年間で大阪湾と播磨灘における赤潮出現状況

Table 1 The occurrence of red tides in the Osaka Bay and the Harimanada for 1973-1980

Genus	Osaka Bay (O)				Harimanada (H)				O+H		
	Mono* (Mo)	Multi** (Mu)	Total (T)	$\frac{T}{O+H}$ (%)	Mono (Mo)	Multi (Mu)	Total (T)	$\frac{T}{O+H}$ (%)	Mono (Mo)	Multi (Mu)	Total (T)
<i>Chattonella</i> Mo or Mu/T (%)	9 81.8	2 18.2	11	28.9	16 59.3	11 40.7	27	71.1	25 65.8	13 34.2	38
<i>Heterosigma</i> Mo or Mu/T (%)	5 16.1	26 83.9	31	35.2	35 61.4	22 38.6	57	64.8	40 45.4	48 54.6	88
<i>Gymnodinium</i> Mo or Mu/T (%)	4 10.8	33 89.2	37	46.8	24 57.1	18 42.9	42	53.2	28 35.9	51 64.6	79
<i>Noctiluca</i> Mo or Mu/T (%)	103 79.2	27 20.8	130	51.0	105 84.0	20 16.0	125	49.0	208 81.6	47 18.4	255
<i>Prorocentrum</i> Mo or Mu/T (%)	15 22.4	52 77.6	67	78.8	7 38.9	11 61.1	18	21.2	22 25.9	63 74.1	85
<i>Skeletonema</i> Mo or Mu/T (%)	136 40.8	197 59.2	333	87.4	20 41.7	28 58.3	48	12.6	156 40.9	225 59.1	381

\* Monospecies red tides, \*\* Multispecies red tides.

灘でのこれら6属の赤潮の発生件数を示した。表より明らかのように、*Chattonella* 及び *Noctiluca* 赤潮は単相赤潮をして出現する場合が多く、これに対して、*Heterosigma* と *Skeletonema* 赤潮は単相赤潮又は複合赤潮として出現する場合がほぼ均等となり、更に *Gymnodinium* と *Prorocentrum* 赤潮は複合赤潮の場合が多い。しかし、この状況は海域により異なり、*Heterosigma* と *Gymnodinium* 赤潮が播磨灘に出現する場合は単相赤潮の場合が多い。また、これら6属赤潮の出現件数は両海域で異なっており、*Prorocentrum* と *Skeletonema* 赤潮は大阪湾で多く、*Chattonella* と *Heterosigma* 赤潮は播磨灘で多い。*Gymnodinium* と *Noctiluca* 赤潮は両海域にほぼ均等に出現している。大阪湾は淀川の影響を非常に強く受ける海域であるが、同様に荒川、江戸川、隅田川等の影響を強く受けている東京湾も *Skeletonema* と *Prorocentrum* 赤潮が代表的なものとなっている(村上, 1980)。それに対して播磨灘は、そこに注ぐ河川で大規模なものはないため大阪湾・東京湾ほどには河川の影響は強くないと考えられるが、沿岸に重工業地帯をかかえていると同時に水産業が盛んであり、これらによる汚染が大阪湾・東京湾とは異なった赤潮発生状況をもたらしていると考えられる。

上述したように大阪湾の赤潮は *Skeletonema* と *Prorocentrum* の赤潮で特徴づけられるが、研究対象とされている赤潮種は *Heterosigma* である (Yamochi *et al.*, 1982)。この理由としては、*Heterosigma* 赤潮が発生すると時々漁業被害が起こること及び初期の発生が後述するようにほとんど6月に起こることが、発生機構の解明を目的とする研究者の興味をひいたと思われる。これに対して *Skeletonema* については、その赤潮が直接原因となったと思われる漁業被害がないこと、通年の赤潮であること、及びその赤潮は魚貝類にとって有害であるのではなく飼料となって、魚貝類の生産を高めていることが、環境保全研究ニーズと合致しないのであろう。しかし、*Prorocentrum* 赤潮については、他海域でこの種の単独赤潮による漁業被害が起きていることから、研究対象として考えねばならぬ赤潮であるといえる。また大阪湾で *Chattonella* 赤潮が出現すると例外なく漁業被害が起こるが、後述するようにこの種の赤潮の研究は播磨灘で精力的に行われており、大阪湾での調査は出現状況の把握にとどまっている。

播磨灘の赤潮は *Chattonella* と *Heterosigma* 赤潮で特徴づけられるが、特に *Chattonella* 赤潮の発生は養殖ハマチの斃死を起し、養殖業に壊滅的な打撃を与えることから、研究の主力は *Chattonella* 赤潮の発生機構の解明、予察及び防除に注がれている。

### 3. 大阪湾の *Heterosigma* 赤潮

***Heterosigma* の分類**：*Heterosigma* の分類に関しては原・千原 (1983) により詳しく論議されている。それによると、*Heterosigma* 属は羽田により設立された属で体の側面に斜めに走る凹部の発達程度の差により *Heterosigma inlandica* (原産地、三重県五箇所湾) と *H. akashiwo* (原産地、瀬戸内海広島湾) の2種が記載されている。しかし、この2種を識別する形質である凹部の発達程度の差はさほど明りょうではなく、また2種の type culture strain を光学顕微鏡及び電子顕微鏡を用いてそれらの外部形態と内部微細構造を観察した結果、これら2種に顕著な差を見いだすことはでき

なかったと報告している。以上の結果から、*H. inlandica* と *H. akashiwo* は同一種とされ、記載年月の早かった *H. akashiwo* の種名に統一された。更に、*Heterosigma* と類縁の生物に *Olisthodiscus* があるが、両属の差は、*Heterosigma* が楕円形の細胞で、円盤状の色素体をもち、黄金色～黄褐色を呈して回転しながら泳ぐのに対し、*Olisthodiscus* は扁平の細胞で、板状の色素体をもち、淡黄～淡黄緑色を呈して滑るように泳ぐ特徴をもつというところにある。このように、両属は明らかに異なったものであるのかかわらず、多くの研究者により *Heterosigma akashiwo* は *Olisthodiscus luteus* と混同して同定され、生理学的研究や赤潮研究に関する報告に *O. luteus* として頻繁に登場しているが、これらのすべては *H. akashiwo* と考えて間違いのないことを明らかにしている（原・千原，1983）。またテキサス大学カルチャーコレクション及びケンブリッジカルチャーセンターに *O. luteus* と同定され保存されている株はいずれも *H. akashiwo* であったと報告されている。*O. luteus* と同定された株の生理学的研究は Tomas による増殖生理及び Cattolico とその共同研究者による DNA と葉緑体に関する一連の研究（cf. Watanabe & Nakamura, 1984 a）があるが、いずれも *Heterosigma* と思われる株であり、また我々が中間報告（Mori *et al.*, 1982；Watanabe *et al.*, 1982 a, b；Yamochi *et al.*, 1982）で使用した培養株（*O. luteus* と名付けた）は（図2），明らかに *H. akashiwo* と同定されるものであった。この場をかりて、改めて訂正しておく。

以上のように、我が国で *H. akashiwo*, *H. inlandica*, *H. sp.*, *O. luteus*, *O. sp.* と記されて赤潮の報告にあるのはいずれも *H. akashiwo* と同定されるものであり、現時点で *Heterosigma* 属は *H. akashiwo* の一属一種であるとされている。

大阪湾での *H. akashiwo* 赤潮の発生状況：大阪湾における *H. akashiwo* の赤潮の1973～1980年にかけての発生状況を図3に示す。1973年を除いて、*H. akashiwo* の赤潮の発生が始まるのは6月初旬と判で押したように決まっている。1973年のみはその発生は7月初旬のみに限られている。大阪湾で特に *H. akashiwo* の赤潮発生が激しかったのは1979年であり、例年のように6月に *Prorocentrum* との混合赤潮の形で発生して以来、7月には *Noctiluca* との混合赤潮、8月には *Skeletonema* との混合赤潮、9月は本種の単独赤潮、10月は *Noctiluca* との混合赤潮と6月初旬～10月末まで *H. akashiwo* の赤潮が観察された。また1978年の *H. akashiwo* 赤潮の動態は大阪湾谷川港でのもので（Yamochi *et al.*, 1982），6月初旬に発生して以来、20～30日間隔で周期的に赤潮を形成し、8月以降は *H. akashiwo* の赤潮と *Skeletonema costatum* の赤潮が相互に周期的な交代を繰り返していたこと、及び *H. akashiwo* の赤潮発生は塩分が低下傾向にある時に起こることが報告されている。

Yamochi ら（1982）は、大阪湾谷川港で *H. akashiwo* の垂直分布が日周期的に変動することを明らかにし、日中は表層に集積し夜間は底層に集積するパターンを明らかにした。後述されるように（Watanabe *et al.*, 1984 b），これは主に *H. akashiwo* の垂直移動性に基づくものであると考えられる。また Yamochi ら（1982）の報告によれば、*H. akashiwo* の赤潮が発生している海水をコントロール海水とし、また *H. akashiwo* を供試藻類として AGP 試験を行ったところ、N, P, 及びビタ



*Chattonella* は紡錘形で、50~130  $\mu\text{m}$  の細胞サイズの *Chattonella antiqua* (図4)、同じく紡錘形で30~50  $\mu\text{m}$  の細胞サイズの *C. marina* (Subrahmanya) Hara et Chihara (図5)、球形の *Chattonella* sp. (図6) (球形シャットネラ) に分類される。球形シャットネラは、*C. antiqua* や *C. marina* の球形化した生活形と考えられていたが、それとは全く異なった形態の特徴を有しており、従来記載されているいかなる種類とも異なる未記載種であると考えられている (原・千原, 1983)。

播磨灘での *Chattonella* 赤潮の発生状況：播磨灘における *Chattonella* 赤潮の1972~1983年にかけての発生状況を図7に示す。*Chattonella* 赤潮が最初に発生したと報告されているのは、1972年で、7月16~21日、8月1~9日、8月17~21日と波状的に3回にわたってその発生が観察されている。このときの赤潮は *C. antiqua* によるもので、最高1,500 cells  $\cdot$  ml<sup>-1</sup>の濃度に達し、養殖ハマチが1,428万尾斃死し、被害総額は70億円に達した (村上, 1978; 赤潮研究会, 1980)。その後4年間は *Chattonella* 赤潮が発生したとの報告はないが、1977年に7月25日~8月22日にかけて細胞サイズが体重30~40  $\mu\text{m}$  の *Chattonella*, すなわち *C. marina* の赤潮が発生し、盛期は8月1~2日で5  $\times$  10<sup>3</sup> cells  $\cdot$  ml<sup>-1</sup>の濃度に達したが、養殖ハマチの斃死はあまり起こっていない。更に8月28日~9月6日にかけて、今度は細胞サイズの大きい *C. antiqua* が発生し、盛期は8月30日で3160 cells  $\cdot$  ml<sup>-1</sup>の濃度に達し、養殖ハマチが約332万尾斃死し、被害金額は30億円に及んだ (村上, 1978; 水産庁瀬戸内海漁業調整事務局, 1978)。1978年になると、*Chattonella* に球形のものと同紡錘形のものがあることが注目されはじめ、*Chattonella* の出現記録も球形と紡錘形とにわけて行われている (小野ら, 1979)。それによると、球形の *Chattonella* は6月23日に出現し、7月12日頃まで確認することができたが、7月13日から紡錘形の *Chattonella*, *C. antiqua* の出現が見られ、7月17~8月2日にかけて赤潮を形成したことが報告されている。盛期は7月25~28日で、細胞濃度は7050 cells  $\cdot$  ml<sup>-1</sup>に達した。更に8月6日~8月12日にも本種の赤潮が発生し、盛期は8月11日で、細胞濃度は7,000 cells  $\cdot$  ml<sup>-1</sup>に達した (吉田, 1979)。この2度にわたる *C. antiqua* の赤潮で、養殖ハマチは112万尾斃死し、被害金額は約16億円に及んだ。1979年になると、5月18日には球形の *Chattonella* が出現し、更に6月21日になると紡錘形の *Chattonella*, *C. antiqua* が出現してきている。球形の *Chattonella* はその間増加し、6月28~7月10日にかけて赤潮状態となった。また7月16日より *C. antiqua* が増加しはじめ、7月25~30日にかけて赤潮状態となった。一たん消滅した後、8月8~19日にかけて再び赤潮状態となり、最高細胞濃度は14,500 cells  $\cdot$  ml<sup>-1</sup>に達した。初期の球形の *Chattonella* 赤潮では養殖ハマチの斃死はないが、第2, 3期の *C. antiqua* 赤潮により、養殖ハマチ約104万尾が斃死し、被害総額は約3億円に及んだ (水産庁瀬戸内海漁業調整事務所, 1980)。その後、1980, 1981年と2年間 *Chattonella* の赤潮は発生しなかったが、1982年になると5月中旬に球形の *Chattonella* が出現がみられたが、いっそう増加する気配はなかった。その後7月中旬に紡錘形の出現がみられ、7月28~8月2日にかけて赤潮状態となった。この時期の赤潮を形成した *Chattonella* は細胞サイズが30~50  $\mu\text{m}$  と小さく、*C. marina* と同定された。その後、*C. marina* の赤潮は消滅し、8月18~24日にかけて *C. antiqua* の赤潮が発生している。更に、1983年に

なると7月10日頃から紡錘形の *Chattonella* が増えはじめ、7月18~24日にかけて赤潮状態となった。赤潮を形成した種は *C. marina* であった。なお、図7には示されていないが、8月初旬には *C. antiqua* 赤潮が発生した(矢持, 私信)。1982年及び1983年の赤潮による養殖ハマチの斃死数は各々約121万尾と約29万尾であり、被害総額は各々約8億円及び約3億円に及んでいる(水産庁瀬戸内海漁業調整事務所, 1983 a, b)。

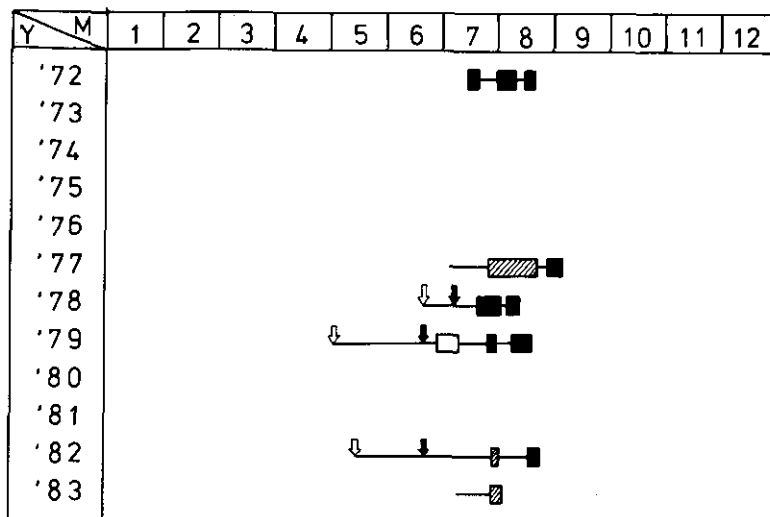


図 7 1972-1983年間の播磨灘における *Chattonella* 赤潮

Fig.7 The red tides of *Chattonella* in the Harima-nada for 1972-1983

Black : *C. antiqua* red tides, Stripe : *C. marina* red tides, White : *C. sp.* red tides (spherical shaped *Chattonella*), White arrow : occurrence of *C. sp.* Black arrow : occurrence of tear-shaped *Chattonella*, Y : year, M : month (after Murakami, 1978, The Japanese Fisheries Agency, 1978, 1979, 1980 and The Fisheries Office of Seto Inland Sea, 1982, 1983a, b).

このように *Chattonella* 赤潮が発生すると必ず、養殖ハマチの大量斃死が起こり、水産業に壊滅的な打撃を与えるため、*Chattonella* 赤潮の発生機構の解明、予察技術の開発及び防除技術の開発に関する研究はなさねばならぬ緊急の課題といえる。

### 5. 今後の課題

我々が赤潮の発生機構を解析する際、共通に認識しておかねばならないことは、赤潮形成種が何であれ、ある特定種が赤潮状態になるほど大増殖する環境が整っているはずだということである。当然 *Chattonella* と *Heterosigma* が赤潮状態になる環境は各々異なっており、各々の種の大増殖をもたらす環境はいったい何かを把握することが、赤潮研究の重要な課題となる。



図 2 *Heterosigma akashiwo* の写真  
笠井文絵氏提供。

Fig. 2 Photograph of *Heterosigma akashiwo* taken by F. Kasai

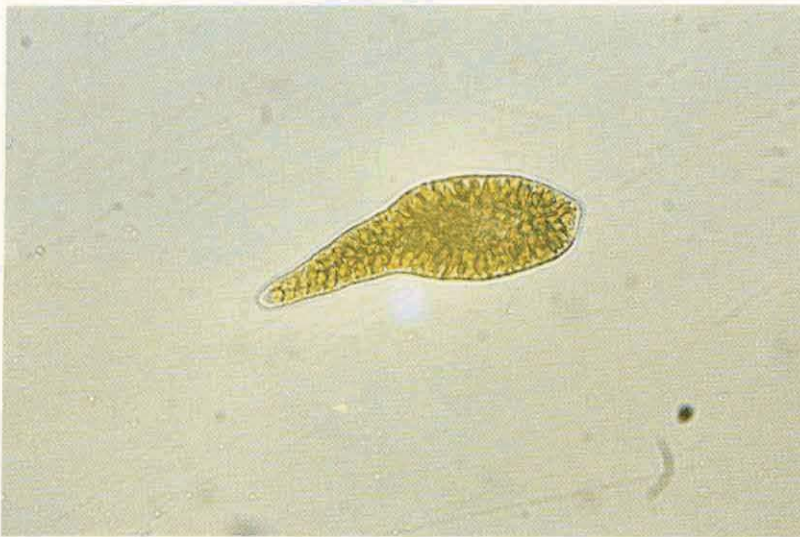


図 4 *Chattonella antiqua* の写真

Fig. 4 Photograph of *Chattonella antiqua*



図 5 *Chattonella marina* の写真

Fig. 5 Photograph of *Chattonella marina*

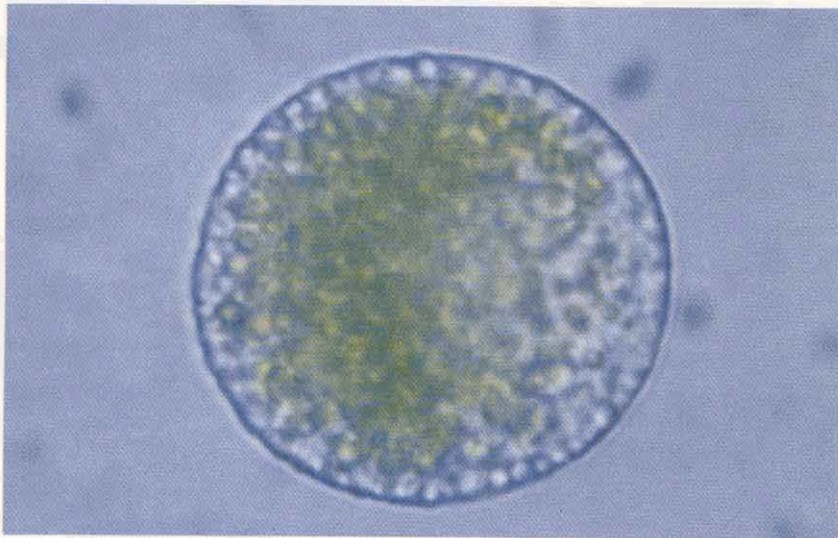


図 6 *Chattonella* sp. (球形シャットネラ) の写真  
原慶明博士 (筑波大・生物) の提供。

Fig. 6 Photograph of *Chattonella* sp. (spherical shaped *Chattonella*)  
taken by Dr. Hara, Tsukuba University.



これまでの赤潮研究は野外調査を主体にして行われ、水温、塩分等の物理化学的因子の測定及び栄養塩濃度の測定が中心であった。*Chattonella antiqua*, *C. marina* 及び *H. akashiwo* がいかなる生理的特性を有し、それらをとりまく環境因子といかなる定性的定量的関係をもって増殖するのか、この問いに関して我々は答えるデータをもっていないこと及びそのデータを得るべく基礎的方法すらも確立していなかったことに気づく。

中間報告で示されたように、我々は *C. antiqua*, *H. akashiwo* の生理特性を再現性よく把握するための基礎としての人工培地の確立に成功した (Nakamura *et al.*, 1982; Mori *et al.*, 1982)。本報告の後につづく、*H. akashiwo* と *C. antiqua* についての純粋培養下での一連の研究はこれらの種と環境因子との定性的定量的関係を解明することを目的として行われており、培養で得たデータと野外調査及び野外実験で得られたデータとの関連性を解析することによって、自然界におけるこれらの種の動態を把握しようとするものである。この種の研究が赤潮発生機構解明に果たす役割は極めて大きいと考えられる。

#### 謝 辞

本稿を草するに当たり貴重な写真の貸与と校閲を賜った筑波大学・原慶明博士及び本レビューの遂行に対して便宜並びに助言を賜った南西海区水産研究所赤潮研究部長安楽正照博士と瀬戸内海漁業調整事務所鈴木春彦氏に深く感謝致します。

#### 引 用 文 献

- 赤潮研究会 (1980) : 赤潮発生記録。「赤潮に関する近年の知見と研究の問題点」、水産研究叢書, 257-265。
- Hada, Y. (1974) : The flagellata examined from polluted water of the Inland Sea, Setonaikai. Bull. Plankton Soc. Japan, 20, 20-33.
- Hara, Y. and M. Chihara (1982) : Ultrastructure and taxonomy of *Chattonella* (Class Raphidophyceae) in Japan. Jap. J. Phycol., 30, 47-56. (in Japanese with English abstract).
- 原慶明・千原光雄 (1983) : ラフィド藻類。「赤潮マニュアルIV. その他の藻類」赤潮問題研究会刊, 56-70.
- Hollande, A. and M. Enjument (1956) : Sur une invasion des eaux du port d'Algar par *Chattonella subsalsa* (*Hornellia marina* Sub.) Biechelaer Remarques sur la toxicite de cette Chloromonadine. Bull. Trav. Publ. Stat. Aquic. Peche Castiglione, N. S., 8, 273-280.
- 岩崎英雄 (1976) : 赤潮—その発生に関する諸問題—。海洋出版。
- Mori, S., Y. Nakamura, M. M. Watanabe, S. Yamochi and M. Watanabe. (1982) : The effect of various environmental factors on the growth yield of red tide algae. II. *Olisthodiscus luteus*. Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud., 30, 71-86. (in Japanese with English abstract).
- 村上彰男 (1976) : 赤潮と富栄養化。公害対策技術同友会。
- 村上彰男 (1978) : 昭和52年度播磨灘に発生した *Hornellia* 赤潮の発生状況と環境について。「昭和52年度に発生したホルネリア属赤潮に関する総合調査報告書」水産庁他刊, 19-30.

- 村上彰男 (1980) : 赤潮の発生場所. 「赤潮に関する近年の知見と研究の問題点」水産研究叢書, 62-69.
- Nakamura, Y., M. M. Watanabe and M. Watanabe (1982) : The effect of various environmental factors on the growth yield of red tide algae. I. *Chattonella antiqua*. Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud. 30, 53-70. (in Japanese with English abstract)
- 小野知足・結城勝久・吉松定昭 (1979) : ホルネリアの生物学—形態上の特徴と分類学的考察. 「昭和53年6月発生ホルネリア赤潮に関する調査報告書」, 香川県, 69-81.
- Ono, C. and H. Takano (1980) : *Chattonella antiqua* (Hada) comb. nov., and its occurrence on the Japanese coast. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab., 102, 93-100.
- 水産庁 (1978) : 瀬戸内海赤潮予察調査 (昭和51, 52年度研究報告書) 219.
- 水産庁 (1979) : 昭和53年度赤潮予察調査報告書 (瀬戸内海ブロック). 231.
- 水産庁 (1980) : 昭和54年度赤潮予察調査報告書 (瀬戸内海ブロック). 144.
- 水産庁 (1982) : 赤潮予察技術開発試験報告書 (第2分冊). 赤潮遷移図. 赤潮出現図.
- 水産庁瀬戸内海漁業調整事務局 (1978) : 昭和52年播磨灘に発生したホルネリア属赤潮のとりまとめ. 「昭和52年度に発生したホルネリア属赤潮に関する総合調査研究報告書」水産庁他, 1-17.
- 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所 (1980) : 昭和54年瀬戸内海の赤潮. 58.
- 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所 (1983 a) : 昭和57年瀬戸内海の赤潮. 78.
- 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所 (1983 b) : 瀬戸内海における赤潮発生状況1月~8月.
- 高野秀昭 (1975) : 生物指標としての植物プランクトン. 「環境と生物指標2, 水界編」共立出版, 234-242.
- Watanabe, M. M., K. Kohata, Y. Nakamura and M. Watanabe (1982a) : Phosphate-limited continuous culture of a red tide flagellate, *Olisthodiscus luteus* : Establishment of its method and the analysis of growth kinetics. Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud., 30, 113-130. (in Japanese with English abstract)
- Watanabe, M. M., S. Yamochi, K. Kohata and M. Watanabe (1982b) : Vertical migration and diel periodicity of phosphate uptake in a red tide flagellate, *Olisthodiscus luteus*. Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud., 30, 131-141. (in Japanese with English abstract)
- Watanabe, M. M. and Y. Nakamura (1984a) : Growth characteristics of a red tide flagellate, *Heterosigma akashiwo* Hada. 1. The effects of temperature, salinity, light intensity and pH on growth. Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud., 63, (in Japanese with English abstract).
- Watanabe, M. M., Y. Nakamura and K. Kohata (1984b) : Diurnal vertical migration of a red tide flagellate, *Heterosigma akashiwo* Hada, with special reference to the ecological role. Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud., 63 (in Japanese with English abstract).
- Yamochi, S., T. Abe and H. Joh (1982) : Study on the mechanisms of red water blooms by *Olisthodiscus luteus* at Tanigawa Fishing Port, Osaka Bay—Characteristics in occurrence of *O. luteus* and its diurnal vertical migration. Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud., 30, 191-214. (in Japanese with English abstract).
- 柳田友道 (1976) : 赤潮. 講談社.
- 吉田光俊 (1979) : 赤潮の発生と被害及び対策の概要. 「昭和53年6月発生ホルネリア赤潮に関する調査」, 香川県, 1-5.

II-2

赤潮鞭毛藻 *Heterosigma akashiwo* Hada の増殖特性

1. 増殖に及ぼす水温, 塩分, 照度, pH の影響\*

Growth Characteristics of a Red Tide Flagellate, *Heterosigma akashiwo* Hada

1. The Effects of Temperature, Salinity, Light Intensity and pH on Growth

渡辺 信<sup>1</sup>・中村泰男<sup>1</sup>

Makoto M. WATANABE<sup>1</sup> and Yasuo NAKAMURA<sup>1</sup>

要 旨

大阪湾に赤潮として出現した *Heterosigma akashiwo* をマイクロピペット法で分離して無菌培養株を得、その温度、塩分、照度、pH に対する増殖特性を調べた。本株は水温 15~25°C、塩分 9~30‰、照度 0.034 ly·min<sup>-1</sup> 以上で、また調べられた pH 範囲(7.3~8.4) すべてで最大の増殖を示した。本研究で明らかとなった大阪株の増殖特性と *H. akashiwo* の他の株、福山株 (Iwasaki *et al.*, 1968)、五ヶ所株 (Iwasaki & Sasada, 1969)、Naragansett 株 (Tomas, 1978, 1980) で知られている増殖特性を比較検討し、これらの株間に認められた生理的差異の生態的意味が論じられた。大阪湾で *H. akashiwo* 赤潮が発生する 6 月初旬~10 月初旬の海水の物理化学的条件は大阪株、Naragansett 株、五ヶ所株の増殖に好適であったが、福山株が大増殖するには海水の pH はあまりにも高かった。

Abstract

*Heterosigma akashiwo* Hada (Raphidophyceae), which causes heavy red tides in Osaka Bay, the Seto Inland Sea, Japan, was obtained in axenic clonal culture by micropipette washings. The effects of temperature, salinity, light intensity and pH on growth of this strain were examined under defined culture conditions. Maximum growth was obtained at temperatures of 15-25°C, salinities of 9-30‰, and light intensities above 0.034 ly min, and throughout the pH range examined (7.3-8.4).

These characteristics were compared with those of the other strains of *H. akashiwo*, the Fukuyama strain (Iwasaki *et al.*, 1968), the Gokasho strain (Iwasaki & Sasada,

\* 本論文は、Watanabe, M.M., Y. Nakamura, S. Yamochi and S. Mori (1982) により, Jpn. J. Phycol. 30 (4) p. 279~288 に発表された論文の一部をまとめたものである。

Parts of this paper were appeared in Jpn.J. Phycol. 1982, 30 (4) p. 279-288 by Watanabe, M.M., Y. Nakamura, S. Yamochi and S. Mori.

1. 国立公害研究所 水質土壌環境部 〒305 茨城県筑波郡谷田部町小野川 16 番 2

Water and Soil Environment Division, the National Institute for Environmental Studies, Yatabe-machi, Tsukuba, Ibaraki 305, Japan.

1969) and the Naragansett strain (Tomas, 1978, 1980), and the physiological differences observed among these strains were ecologically discussed. The physico-chemical conditions of the sea water in Osaka Bay during early June to early October, when *H. akashiwo* red tide occurs, were favorable to the Osaka strain, the Naragansett strain and the Gokasho strain. The pH of the sea water, however, was too high to allow growth of Fukuyama strain to bloom dimension.

## 1. はじめに

*Heterosigma akashiwo* の増殖に関する生理学的研究は Iwasaki ら (1968) により福山沿岸からの株で (初めは *Entomosigma* sp. として、後に *H. akashiwo* と名付けられた)、Iwasaki & Sasada (1969) により五ヶ所湾からの株で (*H. inlandica* と名付けられた)、そして Tomas (1978 a, b, 1979, 1980) により Rhode Island にある Naragansett 湾からの株で (*Olisthodiscus luteus* と名付けられた) 行われている。また、Cattolico 等は本種の培養株で (*O. luteus* と名付けられている)、その葉緑体、DNA に関する生理学的、形態学的研究を精力的に行っている (Cattolico *et al.*, 1976; Cattolico, 1978; Aldrich & Cattolico, 1981; Ermland & Cattolico, 1981; Ermland *et al.*, 1981; Aldrich *et al.*, 1982)。Watanabe and Nakamura (1984) にも記されているように、*H. akashiwo* とその近縁種をめぐる分類は非常に混乱していたが、原・千原 (1983) により整理され、上述した培養株はいずれも *H. akashiwo* と命名されるべき種であると考えられている。しかし、これらの培養株間にはいくつかの生理的差異が確認されており、その生態的意味の検討が必要とされよう。

瀬戸内海大阪湾より分離培養した *H. akashiwo* の増殖特性は、国立公害研究所研究報告第 30 号で報告されている (Mori *et al.*, 1982)。この報告では、増殖量に及ぼす環境因子の影響が記されているが、特定の環境下の一定の培養日数下でどれだけの増殖量が得られたかという結果にとどまっておき、特定の環境下で得られる増殖速度、最大増殖量についての報告はまだなされていない。むしろ前報告の価値は今後展開される増殖特性の研究を行う場合の基礎的培養法の確立にあつたといえる。

本報告では、瀬戸内海大阪湾より分離・培養した *H. akashiwo* の無菌クローン株の増殖速度、最大増殖量に及ぼす物理化学的因子の影響、すなわち水温、塩分、照度、pH の影響を明らかにし、前述した岩崎等と Tomas が材料として用いた福山株、五ヶ所株、Naragansett 株で得られた結果との差異を検討し、その生態学的意味を論じる。同時に、大阪湾での本種の赤潮形成に温度、塩分、照度、pH がどのように関連しているかを明らかにする。

## 2. 材料と方法

実験に使用した本種の培養株 (OHE-1) は、瀬戸内海大阪湾谷川港の本種赤潮より分離、培養されたものであるが、その詳細及び基本培地として使用された修正 ASP-7 培地の組成は前報 (Mori *et al.*, 1982) にて記されている。

実験では、500 ml の三角フラスコに培地を 200 ml 加え、オートクレーブ滅菌後(120°C, 20 min) に 500~1,000 cells·ml<sup>-1</sup> の濃度で本株を接種し、増殖に及ぼす温度、塩分、照度、pH の影響を調べた。光源には昼光色蛍光灯を用い、12 時間明期 12 時間暗期 (8:00 点燈, 20:00 消燈) の明暗サイクル下ですべての実験が行われた。

増殖の測定は 1 ml の Sedwick-Rafter 型のカウンティングチャンバーを使って行われた。本株は 5:00~11:00 にかけて細胞分裂を示すため (cf. Watanabe *et al.*, 1984), 細胞濃度の計測は 13:00 以降に行われ、実験開始より 8 日目までは毎日、その後は 3 日ごとに増殖の静止期に達するまで続けられた。本株は接種後直ちに対数増殖期に入り、対数増殖期における比増殖速度定数 ( $k$ ) は下式を使って求められた。

$$\ln N = \ln N_0 + kt$$

上式で  $N_0$  は初期細胞濃度、 $N$  は  $t$  日目の細胞濃度である。

すべての実験で細菌検査は STP 培地 (Provasoli *et al.*, 1957) を用いて行われた。

### 3. 結果

温度の効果: 0.04 ly·min<sup>-1</sup> の照度条件下で、温度 10~30°C の範囲での本株の増殖速度及び静止期の細胞濃度 (最終細胞濃度) が求められた。その結果を図 1 に示す。調べられたすべての温度で本株は増殖し、増殖速度は 15~25°C で最高を示し ( $k=0.64 \text{ d}^{-1}$ ), 10°C 及び 30°C では急激に減少し

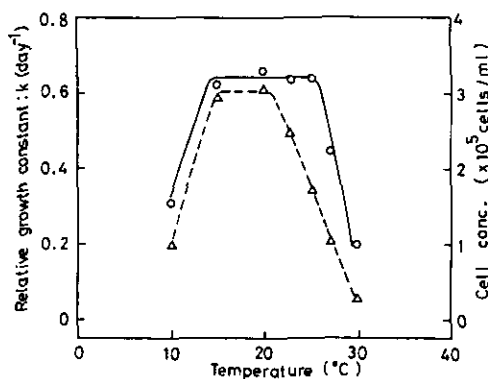


図 1 温度に対する *H. akashiwo* の増殖特性

Fig. 1 Growth of *H. akashiwo* at different temperatures

○: Growth rate △: Cell concentration

た。また、最終細胞濃度は 15~20°C で最高を示し ( $3 \times 10^5 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$ )、それより温度の低下及び上昇に伴い減小した。最高値と最小値の比は、増殖速度で約 3 倍 ( $k=0.2 \sim 0.64 \text{ d}^{-1}$ )、最終細胞濃度で約 12 倍 ( $0.25 \sim 3 \times 10^5 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$ ) であった。

**塩分の効果：**温度  $20 \pm 1^\circ\text{C}$ 、照度  $0.04 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$  の条件下、9~41% の塩分範囲での本株の増殖特性を求めた。塩分濃度の調節は基礎培地となった修正 ASP-7 培地の主となる塩類、 $\text{NaCl}$ 、 $\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{ H}_2\text{O}$ 、 $\text{KCl}$  及び  $\text{CaCl}_2 \cdot 2 \text{ H}_2\text{O}$  をそれらの比を変えず量のみを変化させることで行われた。図 2 に実験結果を示す。増殖は調べられたすべての塩分範囲で観察され、9~30% の塩分範囲で最大の増殖速度 ( $k=0.64 \text{ d}^{-1}$ ) 及び細胞濃度 ( $3 \times 10^5 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$ ) が得られた。30% 以上の塩分では増殖速度、最終細胞濃度とも減少した。

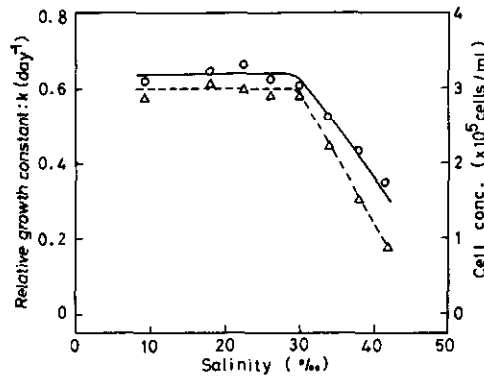


図 2 塩分に対する *H. akashiwo* の増殖特性

Fig. 2 Growth of *H. akashiwo* at different salinities

○: Growth rate △: Cell concentration

**照度の効果：**温度  $20 \pm 1^\circ\text{C}$  の条件下、 $0 \sim 0.08 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$  の照度範囲で本種の増殖が求められた。本実験では培養容器となった三角フラスコの底部を除いた部分を黒紙でおおい、光は底部よりあてられた。照度の調節は調光フィルターで行い、培養容器内の水中照度は光量子計 (Bio-spherical Instruments, Inc., San Diego, U.S.A. model QSL-100, 400—700nm を平均して検出) を用いて測定した。図 3 にその結果を示す。増殖は  $0.022 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$  以上で観察され、 $0.034 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$  以上で最大の増殖速度及び細胞濃度 (各々、 $0.65 \text{ d}^{-1}$  及び  $3 \times 10^5 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$ ) が得られた。

**pH の効果：**温度  $20 \pm 1^\circ\text{C}$ 、照度  $0.04 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$  の条件下で本株の増殖に及ぼす pH の効果が調べられた。pH 7.3~8.4 の範囲では実験中での pH 変化はほとんどなかった ( $0.03 \text{ pH}$  以内) が、pH 8.5 以上では培地に沈殿がみられ、実験中での pH 変化も大きかった。従って本実験で使用した培地では pH 7.3~8.4 の範囲で正確な結果が得られることが判明したので、その範囲での結果のみ

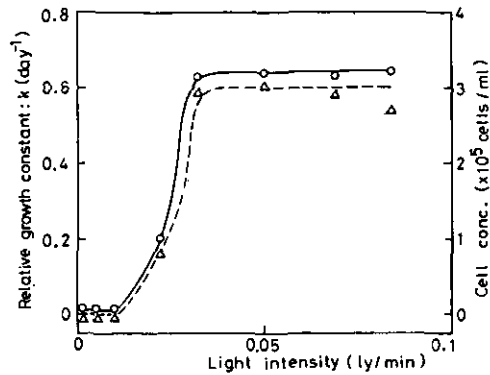


図 3 照度に対する *H. akashiwo* の増殖特性

Fig. 3 Growth of *H. akashiwo* at different light intensities

○: Growth rate △: Cell concentration

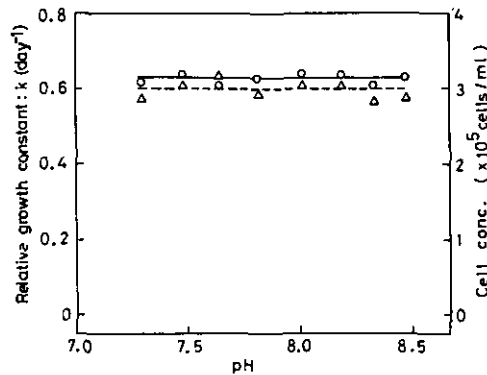


図 4 pH に対する *H. akashiwo* の増殖特性

Fig. 4 Growth of *H. akashiwo* at different pH

○: Growth rate △: Cell concentration

を図 4 に示した。これらの pH 範囲では増殖速度、最終細胞濃度とも変化せず、各々  $0.63 \text{ d}^{-1}$ 、 $3 \times 10^5 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$  と設けられた温度、照度条件下での最大値を示した。

#### 4. 考 察

結果に示したように、本実験に使用した大阪湾からの *Heterosigma akashiwo* の培養株（大阪株）は、広温性、広塩分性であり、この性質は多くの赤潮鞭毛藻に共通してみられる (Iwasaki, 1979)。本株が最大増殖を示す照度は  $0.034 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$  以上であったが、この値は *Dunaliella tertiolecta* の  $0.15 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$ 、*Amphidinium carteri* の  $0.1 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$  及び *Skeletonema costatum* の

0.075 ly·min<sup>-1</sup> (Jitts *et al.*, 1964) と比べ低い。このことは、本株のような特徴をもった *H. akashiwo* は低照度の濁沿岸水の条件下ですら赤潮を形成しうることを示唆しているといえる。また本株は調べられた pH 7.3~8.4 の範囲のすべてで最良の増殖を示した。一般に海水は緩衝作用が強いため pH 変化がさほどなく、正常では 7.8~8.4 の範囲にある。この pH 値は本株の最良の増殖を与うる値であり、したがって自然界において本株の増殖が pH により影響をうけるとは考えにくい。

前述したように、各物理化学的因子に対する *H. akashiwo* の増殖特性についての研究は、福山株 (Iwasaki *et al.*, 1968)、五ヶ所株 (Iwasaki & Sasada, 1969)、Naragansett 株 (Tomas, 1978, 1980) で行われている。大阪株を含めてこれら 4 株の特性を表 1 に示す。福山株、五ヶ所株では、温度、照度に対して、Naragansett 株では pH に関しての増殖特性がまだ調べられていないが、知られている特性を比較する限りでは大阪株と Naragansett 株は非常によく類似しており、広温性、広塩分性であり、増殖飽和照度も各々 0.034 ly·min<sup>-1</sup>、0.028 ly·min<sup>-1</sup> と誤差範囲の違いでしかない。それに対して、福山株の増殖の至適 pH は 7.5 と低くかつ狭く、至適塩分も 27% と狭い。また五ヶ所株の増殖の至適 pH は 8.5~9.0 と高く、至適塩分は 10~14% と低いですがそれ以上の塩分でも (30% まで) 良い増殖を示している (cf. Iwasaki and Sasada 1968)、むしろ広塩分性のもといえる。水温が 15°C 以下になる晩秋 (11 月) ~ 初春と 30°C 近くになる盛夏を除くと、大阪株、Naragansett 株は物理化学的因子により増殖が左右されることはあまり考えられず強い適応力をもつものと思われるが、福山株は低塩分・低 pH の海域、五ヶ所株は高 pH の海域と、限られた条件下で大増殖を示す特性をもっていると思われる。

表 1 4 株の生理的特性

Table 1. Physiological characteristics of 4 strains

Strains	Fukuyama Strain (Iwasaki <i>et al.</i> 1968)	Gokasho strain (Iwasaki and Sasada 1969)	Naragansett strain (Tomas 1978, 1980)	Osaka strain
Characteristics				
Temperature (Optimum)	not examined	not examined	15-25°C	15-25°C
Salinity (Optimum)	27‰	10-14‰	10-40‰	9-31‰
Light intensity (Optimum)	not examined	not examined	0.028 ly min <sup>-1(a)</sup>	0.034 ly min <sup>-1</sup>
pH (Optimum)	7.5	8.5-9.0	not examined	7.3-8.4

a: optimum as photosynthetic activity.

1978 年に、大阪湾では *H. akashiwo* 赤潮が 6 月初旬から 10 月初旬にかけ 30~40 日の間隔で 5 回にわたって発生した (矢持 *et al.*, 1979)。6 月初旬~10 月初旬までの水温は 20~27.5°C、塩分は 13~33‰、pH は約 8.2~8.8 の間で変化し、日中 *H. akashiwo* が集積している表面 (Watanabe *et al.*, 1984) の照度も 0.04~1 ly·min<sup>-1</sup> の範囲にあった。これらの条件は大阪株の増殖に至適な条件



であるといえる。また知られている特性をこれらの条件と比較する限りでは, Naragansett 株, 五ヶ所株の大増殖が起こる可能性も潜在する。しかし, 低い pH に至適増殖をもつ福山株の遺伝子群がこれらの環境下で占める位置は小さいと考えられる。

上記のように, 物理化学的因子のみを考えれば, 6月初旬~10月初旬までの大阪湾の環境は *H. akashiwo* の増殖にとって良好な条件にあったといえる。しかし, この期間中5度に及ぶ本種赤潮の発生・消滅の過程を物理化学的因子のみで説明することはできない。矢持ら (1979) によると, *H. akashiwo* 赤潮は塩分が減少する傾向にある時に発生していると報告されている。自然界の塩分変化のほとんどは陸水流入により起こるため, 浸透圧の変化のみならず栄養塩濃度の変化も示している。このことを考慮すると, 浸透圧としての塩分濃度は大阪株の増殖にとって至適なものであったことから, むしろ栄養塩の影響が強いと考えられる。大阪湾での *H. akashiwo* の動態は, 野外での詳細な栄養塩調査とともに, 培養下において *H. akashiwo* の増殖と栄養塩との定性的定量的相互関係の解析を通じてより明らかにされていくであろう。

#### 謝 辞

本研究の遂行は, 大阪府水産試験場の矢持進研究員と茨城県庁漁政課の森栄氏 (当時東北大・農学部) の協力下で行われた。本報告書への発表を許可していただいた両氏及び本研究の遂行に対して御助言を賜った三重大学岩崎英雄教授に深く感謝致します。

#### 引 用 文 献

- Aldrich, J. and R.A. Cattolico (1981): Isolation and characterization of chloroplast DNA from the marine chromophyte, *Olisthodiscus luteus*: Electron microscopic visualization of isomeric molecular forms. *Plant Physiol.*, **68**, 641-647.
- Aldrich, J., S. Gelvin and R.A. Cattolico (1982): Extranuclear DNA of a marine chromophytic alga. *Plant Physiol.*, **69**, 1189-1195.
- Cattolico, R.A. (1978): Variation in plastid number. *Plant Physiol.*, **62**, 558-562.
- Cattolico, R.A., J.C. Boothroyd and S.P. Gibbs (1976): Synchronous growth and plastid replication in the naturally wall-less alga *Olisthodiscus luteus*. *Plant Physiol.*, **57**, 497-503.
- Ersland, D.R. and R.A. Cattolico (1981): Nuclear deoxyribonucleic acid characterization of the marine chromophyte *Olisthodiscus luteus*. *Biochemistry*, **20**, 6886-6893.
- Ersland, D.R., J. Aldrich and R.A. Cattolico (1981): Kinetic complexity, homogeneity, and copy number of chloroplast DNA from the marine alga *Olisthodiscus luteus*. *Plant Physiol.*, **68**, 1468-1473.
- 原 慶明・千原光雄 (1983): ラフィド藻, 赤潮マニュアルIV, 赤潮問題研究会刊, 56-70.
- Iwasaki, H. (1979): Physiological ecology of red tide flagellates. *In* *Biochemistry and Physiology of Protozoa*. Academic Press, New York, 357-397.
- Iwasaki, H., T. Fujiyama and E. Yamashita (1968): Studies on the red tide dinoflagellates-I. On *Entomosigma* sp. appeared in coastal area of Fukuyama. *J. Fac. Fish. Anim. Husl. Hiroshima Univ.*,

- 7, 259-267. (in Japanese with English abstract)
- Iwasaki, H. and K. Sasada (1969) : Studies on the red tide flagellates-II. On *Heterosigma inlandica* appeared in Gokasho Bay, Shima Peninsula. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish., **35**, 943-947. (in Japanese with English abstract)
- Jitts, H.R., C.D. McAllister, K. Stephens and J.D.H. Strickland (1964) : The cell division rate of some marine phytoplankters as a function of light and temperature. J. Fish. Res. Bd. Canada, **21**, 139-157.
- Mori, S., Y. Nakamura, M.M. Watanabe, S. Yamochi and M. Watanabe (1982) : The effect of various environmental factors on the growth yield of red tide algae. II. *Olisthodiscus luteus*. Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud., **30**, 71-86. (in Japanese with English abstract)
- Provasoli, L., J.J. MacLaughlin and M.R. Droop (1957) : The development of artificial media for marine algae. Arch. Microbiol. **25**, 392-428.
- Tomas, C.R. (1978) : *Olisthodiscus luteus* (Crysoophyceae) I. Effects of salinity and temperature on growth, motility and survival. J. Phycol., **14**, 309-313.
- Tomas, C.R. (1980) : *Olisthodiscus luteus* (Crysoophyceae) IV. Effects of light intensity and temperature on photosynthesis, and cellular composition. J. Phycol., **16**, 149-156.
- Watanabe, M.M. and Y. Nakamura (1984) : Red tides of *Heterosigma akashiwo* Hada and *Chattonella antiqua* (Hada) Ono (Raphidophyceae) in the Seto Inland Sea, Japan. Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud., **63**, (in Japanese with English abstract)
- Watanabe, M.M., Y. Nakamura and K. Kohata (1984) : Diurnal vertical migration of a red tide flagellate, *Heterosigma akashiwo* Hada, with special reference to the ecological role. Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud., **63** (in Japanese with English abstract)
- Watanabe, M.M., Y. Nakamura, S. Mori and S. Yamochi (1982) : Effects of physico-chemical factors and nutrients on the growth of *Heterosigma akashiwo* Hada from Osaka Bay, Japan. Jpn. J. Phycol., **30**, 279-288.
- 矢持 進・安部恒之・城 久 (1979) : 赤潮多発期に於ける植物プランクトン組成とその推移について。昭和 53 年度赤潮予察調査報告書, 水産庁, 115-132.

II-3

赤潮鞭毛藻 *Heterosigma akashiwo* Hada の増殖特性

2. 栄養塩の利用\*

Growth Characteristics of a Red Tide Flagellate, *Heterosigma akashiwo* Hada

2. The Utilization of Nutrients\*

渡辺 信<sup>1</sup>・中村泰男<sup>1</sup>

Makoto M. WATANABE<sup>1</sup> and Yasuo NAKAMURA<sup>1</sup>

要 旨

*Heterosigma akashiwo* の栄養要求性を大阪株を使って純粋培養下で調べた。増殖のための窒素源としては硝酸態窒素、アンモニア態窒素双方がよく利用されたが、低濃度の尿素は硝酸態窒素、アンモニア態窒素ほどには利用されず、またアミノ酸は全く利用されなかった。本株の硝酸態窒素摂取速度は  $0.29 \sim 1.6 \mu\text{mol} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$  であり、また細胞内窒素最小含有量は  $1.44 \mu\text{mol} \cdot \text{cell}^{-1}$  であった。磷源としてはオルト磷酸のみが利用された。磷酸の摂取速度は  $8 \sim 120 \text{fmol} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$  であり、また細胞内磷最小含有量は  $95 \text{fmol} \cdot \text{cell}^{-1}$  であった。鉄、ビタミン B<sub>12</sub> は本株の増殖に必須であった。本研究で明らかとなった大阪株の増殖特性と *H. akashiwo* の他の株、福山株 (Iwasaki *et al.*, 1968)、五ヶ所株 (Iwasaki & Sasada, 1969)、Naragansett 株 (Tomas, 1979) の増殖特性を比較したところ、*H. akashiwo* は少なくとも3種の生理生態的に異なる群よりなることが判明した。

Abstract

The utilization of nutrients of *H. akashiwo* was examined in pure cultures, using the Osaka strain. Nitrate and ammonium served as good nitrogen sources. Urea was not so well utilized as nitrate and ammonium, and the amino acids examined were not utilized at all. The minimum cell quota of nitrogen and the nitrate uptake rate were  $1.44 \mu\text{mol} \cdot \text{cell}^{-1}$  and  $0.29 \sim 1.6 \mu\text{mol} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ , respectively. As a phosphorus source, only orthophosphate was utilized. The minimum cell quota of phosphorus and the phosphate uptake rate were  $95 \text{fmol} \cdot \text{cell}^{-1}$  and  $8 \sim 120 \text{fmol} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ , respectively. Iron and

\* 本論文は、Watanabe, M.M., Y. Nakamura, S. Mori and S. Yamochi (1982) により、Jpn. J. Phycol. 30 (4) p. 279-288 に発表された論文の一部をまとめたものである。

Parts of paper were appeared in Jpn. J. Phycol. 1982, 30 (4), 279-288 by Watanabe, M.M., Y. Nakamura, S. Yamochi and S. Mori.

1. 国立公害研究所 水質土壌環境部 〒305 茨城県筑波郡谷田部町小野川16番2  
Water and Soil Environment Division, the National Institute for Environmental Studies, Yatabe-machi, Tsukuba, Ibaraki 305, Japan.

vitamin B<sub>12</sub> were essential for growth. These characteristics were compared with those of the other strains of *H. akashiwo*, the Fukuyama strain (Iwasaki *et al.*, 1968), the Gokasho strain (Iwasaki & Sasada, 1969) and the Naragansett strain (Tomas, 1979). The alga called "*H. akashiwo*" is composed of at least three physiologically and ecologically different races.

## 1. はじめに

前報により (Watanabe & Nakamura, 1984), 瀬戸内海大阪湾谷川港での *H. akashiwo* の赤潮形成時の物理化学的環境 (水温, 塩分, 照度, pH) は, *H. akashiwo* の増殖に好適な条件であったことが判明した。しかし, *H. akashiwo* の赤潮は好適物理化学的環境下でも発生・消滅の過程を何度も繰り返していることから, これらの因子からのみで本種赤潮発生機構を論ずることはできない。むしろ本種の赤潮の発生—消滅の過程には栄養塩のかかわりが強く示唆されており, 発生現場での栄養塩の動態の詳細な調査及び培養実験下で *H. akashiwo* の増殖と栄養塩との相互関係を定性的定量的に解析する必要性が前報で主張された。

*H. akashiwo* の生理学的研究は, 既に福山株 (Iwasaki *et al.*, 1968), 五ヶ所株 (Iwasaki & Sasada, 1969), Naragansett 株 (Tomas, 1979) でなされている。本研究で使用されている *H. akashiwo* の大阪株を含めて, これらの株間に至適増殖をもたらす物理化学的条件において生態学的に重要な差異がみられている (Watanabe & Nakamura, 1984)。

本報告では, *H. akashiwo* の増殖と栄養塩との定性的定量的相互関係を解析するための基礎的知見を得ることを目的とし, 大阪株の栄養塩利用形態の特性を他の株のそれと比較しつつ明らかにする。

## 2. 材料と方法

実験に使用した *H. akashiwo* の大阪株 (OHE-1) 及び培地の組成は前報 (Mori *et al.*, 1982) のとおりである。栄養塩利用実験内容に応じて, 当該栄養塩類の濃度を結果に示すごとく変化させ, 金属類は 80  $\mu\text{M}$  の EDTA でキレートされた。この場合, EDTA の濃度は金属濃度の変化にかかわらず一定である。培養液は 18×200 mm の捻口試験管に 10 ml 分注され, オートクレーブで滅菌された。当該栄養塩を除いた培養液中であらかじめ 1~2 週間予備培養された細胞が 100~200 cells·ml<sup>-1</sup> の濃度で培養試験管に接種された。対象となった栄養塩の各濃度下での増殖量は, 改良型ノイバウエル血球計算盤を用いて接種後 3 週間目の細胞濃度を測定することによって得られた。

硝酸塩 (NO<sub>3</sub>-N) 及びリン酸塩 (PO<sub>4</sub>-P) の細胞内最小含有量及び摂取速度を把握する実験では, 500 ml の三角フラスコに 200 ml の N-制限培地 (NO<sub>3</sub>-N が約 50  $\mu\text{M}$ ) または P-制限培地 (PO<sub>4</sub>-P が約 5  $\mu\text{M}$ ) を加え, オートクレーブ滅菌後に N 欠乏又は P 欠乏状態にある細胞を 100~200 cells·ml<sup>-1</sup> の濃度で接種した。試料の採取は毎日 13:00~14:00 にかけて無菌的に行わ

れ、細胞濃度と外液  $\text{NO}_3\text{-N}$  または  $\text{PO}_4\text{-P}$  濃度が測定された。細胞濃度の測定は Sedwick-Rafter 型カウンティングチャンバー (1 ml) を用いて行い、外液  $\text{NO}_3\text{-N}$  または  $\text{PO}_4\text{-P}$  濃度の分析に関しては試料を GF/C フィルターでろ過し、ろ液中の  $\text{NO}_3\text{-N}$  または  $\text{PO}_4\text{-P}$  をテクニコンオートアナライザー A-II を用いて測定した。時刻  $t$  での N または P の細胞内含有量は下式により求められた。

$$q = \frac{S_T - S}{N_t} \quad (1)$$

(1) 式で  $q$  は時刻  $t$  での N または P の細胞内含有量、 $N_t$  は時刻  $t$  での細胞濃度、 $S$  は時刻  $t$  での外液  $\text{NO}_3\text{-N}$  または  $\text{PO}_4\text{-P}$  濃度、そして  $S_T$  は全 N または全 P 濃度で下式より求められる。

$$S_T = S_0 + N_0 \cdot q_m \quad (2)$$

(2) 式で  $S_0$  は初期栄養塩 ( $\text{NO}_3\text{-N}$  または  $\text{PO}_4\text{-P}$ ) 濃度、 $N_0$  は初期細胞濃度、そして  $q_m$  は N または P の細胞内最小含有量 (minimum cell quota) で、外液  $\text{NO}_3\text{-N}$  または  $\text{PO}_4\text{-P}$  が検出されず、増殖が静止期に入り最終細胞濃度 ( $N_f$ ) が得られたときに 1 式と 2 式より下式が与えられ求められる。

$$q_m = \frac{S_0}{N - N_0} \quad (3)$$

$\text{NO}_3\text{-N}$  または  $\text{PO}_4\text{-P}$  の摂取速度 ( $V$ ) は

$$V = -\frac{dS}{dt} / N_t \quad (4)$$

で求められる。ここで  $-dS/dt$  は外液での  $\text{NO}_3\text{-N}$  または  $\text{PO}_4\text{-P}$  濃度の減少速度である。

すべての培養は  $20^\circ\text{C}$ 、昼光色蛍光灯を用いて 12 時間明期 12 時間暗期、 $0.04 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$  の照度下で行われ、細菌検査は STP 培地 (Provasoli *et al.*, 1957) を用いて行われた。

### 3. 結果

**窒素 (N) 源の利用：**無機態窒素として、硝酸態窒素 ( $\text{NO}_3\text{-N}$ ) 及びアンモニア態窒素 ( $\text{NH}_4\text{-N}$ ) ともよく利用され、最大細胞濃度  $4.5 \times 10^5 \text{ cell} \cdot \text{ml}^{-1}$  が 1 mM 以上の  $\text{NO}_3\text{-N}$  及び 1 mM の  $\text{NH}_4\text{-N}$  で得られた (図 1)。増殖阻害は 2 mM の  $\text{NH}_4\text{-N}$  で若干みられたが、同濃度の  $\text{NO}_3\text{-N}$  ではみられなかった。有機態窒素として尿素 (この場合、培地はミリポアフィルターでろ過滅菌された) 及び 3 種のアミノ酸 (グリシン, D.L.-アラニン, L-グルタミン酸) の利用が調べられたが、利用されたものは尿素のみであった。しかし、尿素は  $\text{NO}_3\text{-N}$ ,  $\text{NH}_4\text{-N}$  ほどには効果的に利用されていない。

細胞の増殖に伴う  $\text{NO}_3\text{-N}$  の摂取速度の変化、細胞内含有量の変化及び細胞内最小含有量を求める実験は  $57.4 \mu\text{M}$  の  $\text{NaNO}_3$  を入れた N-制限培地を使って 8 日間にわたり行われた (図 2)。外液の  $\text{NO}_3\text{-N}$  は 5 日目にはほとんどなくなったが、細胞濃度は 7 日目まで増殖し、最終細胞濃度は  $4 \times 10^4 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$  であった。3 式より N の細胞内最小含有量は  $1.44 \mu\text{mol} \cdot \text{cell}^{-1}$  と求められる。実験期間

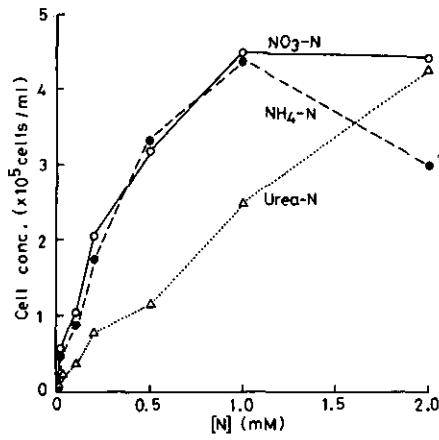


図 1 *H. akashiwo* の増殖に及ぼす窒素源の効果

Fig. 1 The effect of nitrogen sources on the growth yield of *H. akashiwo*

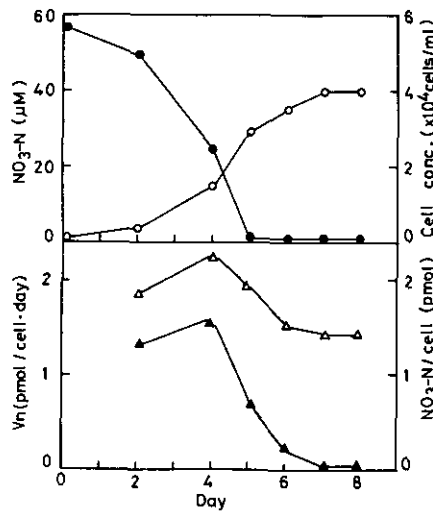


図 2 培養液外液 NO<sub>3</sub>-N 濃度 (●), 細胞濃度 (○), V<sub>n</sub>: NO<sub>3</sub>-N 摂取速度 (▲) 及び窒素の細胞内含有量 (△) の変化

Fig. 2 Changes of ambient nitrate concentration in medium (●), cell concentration (○), V<sub>n</sub>: nitrate uptake rate (▲) and cell quota of nitrogen (△)

中、細胞内含量は  $1.44 \sim 2.12 \mu\text{mol} \cdot \text{cell}^{-1}$  及び  $\text{NO}_3\text{-N}$  の摂取速度は  $0.29 \sim 1.6 \mu\text{mol} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$  の範囲で変化し、いずれも細胞が活発に増殖している 4 日目に最高値を示した。

リン (P) 源の利用：P 源として、グリセロリン酸 ( $\beta\text{-Na}_2\text{C}_3\text{H}_5(\text{OH})_2\text{PO}_4 \cdot 5 \text{H}_2\text{O}$ ) とオルトリン酸 ( $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2 \text{H}_2\text{O}$ ) の利用が調べられた。本株の増殖はオルトリン酸 ( $\text{PO}_4\text{-P}$ ) を P 源とした時のみ観察され、最大細胞濃度は  $30 \mu\text{M}$  以上の  $\text{PO}_4\text{-P}$  が与えられた時得られた (図 3)。

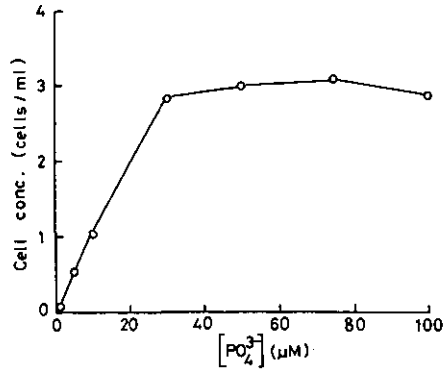


図 3 *H. akashiwo* の増殖量に及ぼす  $\text{PO}_4\text{-P}$  の効果

Fig. 3 The effect of phosphate on the growth yield of *H. akashiwo*

細胞の増殖に伴う  $\text{PO}_4\text{-P}$  の摂取速度と細胞内含量の変化及び細胞内最小含有量を求める実験は  $5 \mu\text{M}$  の  $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2 \text{H}_2\text{O}$  を入れた P-制限培地を使って 10 日間にわたり行われた (図 4)。外液の  $\text{PO}_4\text{-P}$  は 6 日目にほとんどなくなったが、細胞濃度は 8 日目まで増加し、最終細胞濃度は  $5.8 \times 10^4 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$  であった。3 式より P の細胞内最小含有量は  $95 \text{ fmol} \cdot \text{cell}^{-1}$  と求められる。また細胞内含量は  $95 \sim 220 \text{ fmol} \cdot \text{cell}^{-1}$ 、 $\text{PO}_4\text{-P}$  摂取速度は  $8 \sim 115 \text{ fmol} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$  の範囲で変化し、いずれも細胞が活発に増殖している 1～3 日目に最高値を示した。

微量金属：微量金属の要求性は、Fe, Mn, Co, Zn について調べた。それらのうち、Fe の要求性のみが確認され、 $10 \sim 20 \mu\text{M}$  の濃度で最大細胞濃度  $4 \times 10^5 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$  が得られた (図 5)。

ビタミン類：ビタミン類の要求性は、ビタミン  $\text{B}_{12}$  とビタミン混液  $\text{S}_3$  (Provasoli, 1963) を使って行われた。その結果ビタミン  $\text{B}_{12}$  のみが本株の増殖に必須であり、ビタミン混液  $\text{S}_3$  による増殖促進はみられなかった (図 6)。

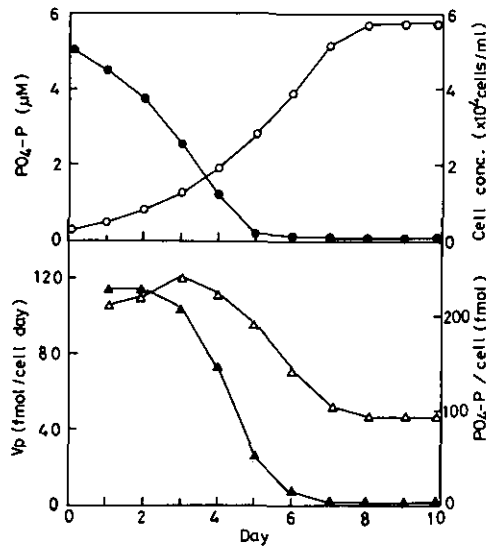


図 4 培養液外液の PO<sub>4</sub>-P 濃度 (●), 細胞濃度 (○), V<sub>p</sub>: PO<sub>4</sub>-P 摂取速度 (▲) 及び磷の細胞内含有量 (△) の変化

Fig. 4 Changes of ambient phosphate concentration in medium (●), cell concentration (○), V<sub>p</sub>: phosphate uptake rate (▲), and cell quota of phosphorus (△)

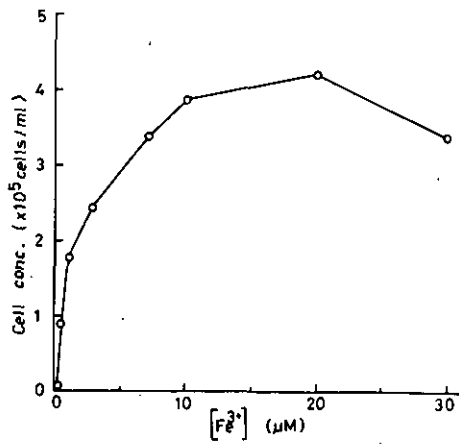


図 5 *H. akashiwo* の増殖量に及ぼす Fe の効果

Fig. 5 The effect of iron on the growth yield of *H. akashiwo*



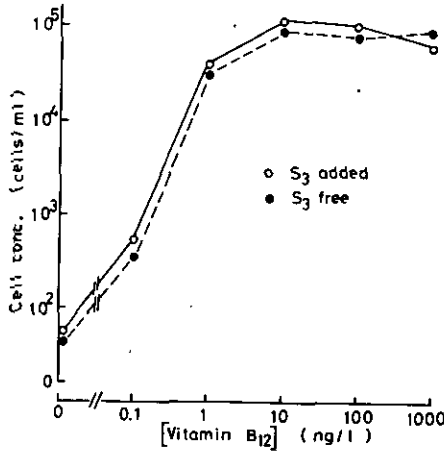


図 6 *H. akashiwo* の増殖量に及ぼすビタミンの効果

Fig. 6 The effect of vitamins on growth yield of *H. akashiwo*

#### 4. 考察

結果に示したように、本株はN源、P源とも無機態のものを利用した。有機態窒素に関しては尿素のみをわずかに利用しただけで、アミノ酸は全然利用することができなかった。また、多くの赤潮鞭毛藻がグリセロリン酸を利用することが報告されているが (Mahoney & McLaughlin, 1977; Iwasaki, 1979), 本株は利用しなかったことから、アルカリフォスファターゼ活性をもたないと思われる。本株のNとPの細胞内最小含有量は各々  $1.44 \mu\text{mol} \cdot \text{cell}^{-1}$  と  $95 \text{fmol} \cdot \text{cell}^{-1}$  であり、その比は 15.2 と計算される。このN:P比は他の植物プランクトンに普通にみられる値 (Strickland *et al.*, 1969, Rhee & Gotham, 1981) といえる。また本株のNまたはPの細胞内含有量及びそれらの摂取速度は培養日数に伴い変化を示したが、各々の最高値はいずれも細胞が活発に増殖している時に得られた。このことから、細胞内含有量と摂取速度は増殖と密接に関連することが示唆される。この問題は近い将来、N-又はP-制限下連続培養系で解析されるであろう。

本株がN源として主に無機態窒素を、P源として無機態リンを利用し、またN、Pに関する細胞内最小含有量 ( $q_m$ ) が判明したことから、各々の  $q_m$  で *H. akashiwo* 赤潮が発生する6~10月の大阪湾の平均的な無機態窒素 (DIN) または無機態リン (DIP) の濃度 (S) を割った値 ( $Y = S / q_m$ ) の大小を比較することにより、NまたはPのどちらが *H. akashiwo* の増殖の制限因子となるか推測することができる。その比較を表1に示す。より小さいY値を示す方が制限因子とみなされるが、表をみる限りN、Pのいずれが制限因子となっているか判断することはできない。

結果に示したように、本株の増殖にはN、Pのみならず、Fe、ビタミン  $B_{12}$  が必須であった。Yamochi ら (1983) が大阪湾で *H. akashiwo* の赤潮が発生している海域の海水で *H. akashiwo* を

表 1 窒素及びリンに関する *Heterosigma akashiwo* の細胞内最小含有量 ( $q_m$ ), 大阪湾での海水中の窒素・リン濃度 (S) 及び  $S/q_m$

Table 1 Minimum cell quota ( $q_m$ ) of *Heterosigma akashiwo*, ambient concentration of nitrogen and phosphorus (S) in Osaka Bay and  $S/q_m$

nutrients	$q_m$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}$ )	S ( $\mu\text{M}$ )	$Y = S/q_m$ ( $\times 10^3 \text{cells}\cdot\text{ml}^{-1}$ )
N	1.44	11–14 <sup>a</sup>	7.6–9.7
P	0.095	0.6–1.0 <sup>b</sup>	6.0–10.5

a. Concentration of total dissolved inorganic nitrogen ( $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ ) after Joh *et al.* (1978).

b. Concentration of total dissolved inorganic phosphorus after Joh *et al.* (1978).

使った AGP 試験を行ったとき、コントロール海水への N, P またはビタミン B<sub>12</sub> の添加では増殖の促進がみられなかったのに対し、Fe の添加では著しい増殖促進効果が観察された。このことは *H. akashiwo* の増殖制限物質となっていたのは Fe であることを示唆している。今後、N, P と同様に、Fe とビタミン B<sub>12</sub> 濃度の大阪湾での系統的な調査及び本種の正確な Fe 及びビタミン B<sub>12</sub> の細胞内最小含有量を明らかにする必要がある。

調べられた微量金属のうち、Fe, Mn, Zn は藻類の増殖に必須であるといわれているが (O' Kelley, 1974), 本株は Zn または Mn 欠乏状態でも最大の増殖量を示した。しかし、これらの金属は基礎培地として用いた修正 ASP-7 培地の主な塩類である NaCl, MgSO<sub>4</sub> · 7 H<sub>2</sub>O の薬品に微量ながらも混在している。恐らく本株はこの混在しているわずかな Mn, Zn 量で十分増殖するものと思われる。

*H. akashiwo* の栄養塩利用形態は、福山株 (Iwasaki *et al.*, 1968), 五ヶ所株 (Iwasaki & Sasada, 1969), Naragansett 株 (Tomas, 1979) で調べられている。本株を含めた 4 株の栄養塩利用形態を表 2 に示す。福山株は低及び狭 pH 性, 低及び狭塩分性をもつものであるが (Iwasaki *et al.*, 1968; cf. Watanabe & Nakamura, 1984), 栄養塩利用形態でもグリセロリン酸を利用できる点で本株, すなわち大阪株と異なる。このような福山株の増殖に好適な環境は河川水の影響の大きい海域にみられるものであり, 降雨等による陸水の大量流入が福山株の増殖に結びつくと考えられている (Iwasaki *et al.*, 1968)。また五ヶ所株は高 pH 性, 広塩分性のものであるが (Iwasaki & Sasada, 1969; cf. Watanabe & Nakamura, 1984), 有機態窒素, 有機態リンを利用でき, また B<sub>12</sub> 以外の purine, pyrimidine 系のビタミンにより増殖が著しく促進されるという独特の性質もっている。この特性により五ヶ所株は高 pH で COD の高い汚染海域で増殖を示すものと考えられている。Naragansett 株と大阪株は, それらが共通してもつ広温性, 広塩分性 (Watanabe & Nakamura, 1984) に加え, 栄養塩利用形態でも非常に良く似た性質もっており, N の細胞内最

小含有量は各々  $24.00 \text{ pg}\cdot\text{N}\cdot\text{cell}^{-1}$  及び  $20.16 \text{ pg}\cdot\text{N}\cdot\text{cell}^{-1}$  と近似の値を示し、P も無機態のものしか利用できない。このことは両株とも無機態窒素、無機態リンが十分供給されている環境下で大増殖することを示唆している。

表 2 4 株の生理特性

Table 2 Physiological characteristics of 4 strains

Strains Characteristics	Fukuyama strain (IWASAKI <i>et al.</i> 1968)	Gokasho strain (IWASAKI and SASADA 1969)	Naragansett strain (TOMAS 1978, 1979, 1980)	Osaka strain
Utilization of N-sources	$\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{NH}_4\text{-N}$ . (Urea was utilized.)	$\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{NH}_4\text{-N}$ . (Urea, uric acid, asparagine and arginine were utilized.)	$\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{NH}_4\text{-N}$ . (Minimum cell quota of N: $24.00 \text{ pg}\cdot\text{N}\cdot\text{cell}^{-1}$ )	$\text{NO}_3\text{-N}$ and $\text{NH}_4\text{-N}$ . (Urea was utilized.) (Minimum cell quota of N: $20.16 \text{ pg}\cdot\text{N}\cdot\text{cell}^{-1}$ )
Utilization of P-sources	$\text{PO}_4\text{-P}$ and glycerophosphate.	$\text{PO}_4\text{-P}$ and glycerophosphate. (Adenylic acid and guanylic acid were utilized.)	$\text{PO}_4\text{-P}$ only. (Alkaline phosphatase activity was not detected.)	$\text{PO}_4\text{-P}$ only.
Utilization of vitamins	$\text{B}_{12}$ (A little growth enhancement by vitamin mix $\text{S}_3$ )	$\text{B}_{12}$ (A great growth enhancement by purine and pyrimidine.)	not examined	$\text{B}_{12}$

自然界に存在する種内集団の構成は通常一系統の遺伝子のクローン集団ではなく多系統の遺伝子集団であるため、最近になって藻類の分野でも培養実験を中心とした個生態学は集団遺伝学的志向をもたねばならないことが主張されている (Gallagher, 1980)。 *H. akashiwo* の 4 株の特性を比較した結果から、 *H. akashiwo* の自然集団は多系統の遺伝子集団であると考えられ、その時の環境条件に一番適応した系統の遺伝子集団が場 (niche) を優占し、赤潮状態になると推測される。しかし、これら 4 株の特性の比較はまだ定性的なものでしかなく、今後株特性の定量的な解析を行い、比較することで、より興味のある生態学的知見が得られると思われる。

## 謝 辞

本研究の遂行は、大阪府水産試験場の矢持進研究員と茨城県庁漁政課の森栄氏 (当時東北大・農学部) の協力下で行われた。本報告書への発表を許可していただいた両氏及び本研究の遂行に対し御助言を賜った三重大学岩崎英雄教授に深く感謝致します。

引用文献

- Gallagher, J.C. (1980) : Population genetics of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae) in Narragansett Bay. *J. Phycol.*, **16**, 464-474.
- Iwasaki, H. (1979) : Physiological ecology of red tide flagellates. *In* *Biochemistry and Physiology of Protozoa*. Academic Press, New York, 357-397.
- Iwasaki, H., T. Fujiyama and E. Yamashita (1968) : Studies on the red tide dinoflagellates-I. On *Entomosigma* sp. appeared in coastal area of Fukuyama. *J. Fac. Fish. Anim. Husb. Hiroshima Univ.*, **7**, 259-267. (in Japanese with English abstract)
- Iwasaki, H. and K. Sasada (1969) : Studies on the red tide flagellates-II. On *Heterosigma inlandica* appeared in Gokasho Bay, Shima Peninsula. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **35**, 943-947. (in Japanese with English abstract)
- 城久・矢持進・安部恒文 (1978) : 大阪湾の富栄養化に関する調査研究. 瀬戸内海赤潮予察調査〔昭和51, 52年度研究報告書(水産庁)〕, 9-67.
- Mahoney, J.B. and J.J.A. McLaughlin (1977) : The association of phytoflagellate blooms in lower New York Bay with hypertrophication. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **28**, 53-65.
- Mori, S., Y. Nakamura, M.M. Watanabe, S. Yamochi and M. Watanabe (1982) : The effect of various environmental factors on the growth yield of red tide algae. II. *Olisthodiscus luteus*. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.*, **30**, 71-86. (in Japanese with English abstract)
- O'Kelley, J.C. (1974) : Inorganic nutrients. *Algal Physiology and Biochemistry*. Univ. California Press., 610-635.
- Provasoli, L. (1963) : Growing marine seaweeds. *Proc. Int. Seaweed Symp.* Pergamon Press, 9-17.
- Provasoli, L., J.J. MacLaughlin and M.R. Droop (1957) : The development of artificial media for marine algae. *Arch. Microbiol.*, **25**, 392-428.
- Rhee, G.Y. and I.J. Gotham (1981) : Optimum N : P ratios and coexistence of planktonic algae. *J. Phycol.*, **16**, 486-489.
- Strickland, J.D.H., O. Holmehansen, R.W. Eppley and R.J. Linn (1969) : The use of a deep tank in plankton ecology. I. Studies of the growth and composition of phytoplankton crops at low nutrient levels. *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 23-34.
- Tomas, C.R. (1979) : *Olisthodiscus luteus* (Crysothryxaceae) III. Uptake and utilization of nitrogen and phosphorus. *J. phycol.*, **15**, 5-12.
- Watanabe, M.M., Y. Nakamura, S. Mori and S. Yamochi (1982) : Effects of physico-chemical factors and nutrients on the growth of *Heterosigma akashiwo* Hada from Osaka Bay, Japan. *Jpn. J. Phycol.*, **30**, 279-288.
- Watanabe, M.M. and Y. Nakamura (1983) : Growth characteristics of a red tide flagellate, *Heterosigma akashiwo* Hada. 1. The effects of temperature, salinity, light intensity, pH on growth. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.*, **63**, (in Japanese with English abstract)
- Yamochi, S., Abe and H. Joh (1982) : Study on the mechanisms of red water blooms by *Olisthodiscus luteus* at Tanigawa Fishing Port, Osaka Bay—Characteristics in occurrence of *O. luteus* and its diurnal vertical migration. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.*, **30**, 191-214. (in Japanese with English abstract)

II-4

赤潮鞭毛藻 *Heterosigma akashiwo* Hada の日周垂直移動  
——特にその生態的意味について\*

Diurnal Vertical Migration of a Red Tide Flagellate, *Heterosigma akashiwo*  
Hada, with Special Reference to the Ecological Role\*

渡辺 信<sup>1</sup>・中村泰男<sup>1</sup>・木幡邦男<sup>1</sup>

Makoto M. WATANABE<sup>1</sup>, Yasuo NAKAMURA<sup>1</sup> and Kunio KOHATA<sup>1</sup>

要 旨

瀬戸内海にて成層が発達した時期に赤潮を形成する *Heterosigma akashiwo* の日周垂直移動と硝酸態窒素 ( $\text{NO}_3\text{-N}$ ), オルトリン酸 ( $\text{PO}_4\text{-P}$ ) 摂取の経時変化を純粋培養下で測定した。12時間明期 12時間暗期の明暗周期下では, *H. akashiwo* は日中は表層に夜間は底層に集積し, その上下の移動は明暗切り換え時刻に先行して行われた。しかし, 培養が連続暗期下へ移された時, 約半数の細胞が明暗周期下でのそれと同じ垂直移動を示したが残りは底層へ集積したままであった。*H. akashiwo* の夜間における  $\text{NO}_3\text{-N}$ , または  $\text{PO}_4\text{-P}$  の摂取速度は日中のそれぞれの各々41~100%, 43~100%であった。この値は本種と競合関係にある硅藻と比べると大きく, したがって本種の  $\text{NO}_3\text{-N}$ ,  $\text{PO}_4\text{-P}$  の摂取は明暗条件で硅藻ほど影響をうけないといえる。

*H. akashiwo* に確認された有光層と栄養塩を豊富に含む底層の間を日周期的に移動しうる能力と夜間に  $\text{NO}_3\text{-N}$ ,  $\text{PO}_4\text{-P}$  を摂取しうる能力は, 成層期における本種の個体群の発達に大きな役割を果たすものであると推測された。

Abstract

Diurnal vertical migration and diel periodicity of nitrate and phosphate uptakes in *Heterosigma akashiwo*, which forms heavy red tides during the periods, when the thermal stratification is striking, was observed in laboratory cultures. This species concentrated at the surface in the light and at the bottom at the dark under the 12:12

\* 本論文は, Watanabe, M.M., Y. Nakamura and K. Kohata (1983)により, Jpn. J. Phycol. 31 (3) p. 161-166 に発表された論文の一部をまとめたものである。

Parts of this paper were appeared in Jpn. J. Phycol. 1983, 31 (3) p. 161-166 by Watanabe, M.M., Y. Nakamura and K. Kohata.

1. 国立公害研究所 水質土壌環境部 〒305 茨城県筑波郡谷田部町小野川16番2  
Water and Soil Environment Division, the National Institute for Environmental Studies, Yatabe-machi, Tsukuba, Ibaraki 305, Japan.

L/D cycle. The timing of descent and ascent did not coincide exactly with the onset or end of the light phases. When the culture was transferred to under the continuous darkness, about the half of cells migrated with a similar pattern to that in the light-dark cycle and the other half concentrated at the bottom all day. Dark uptake by *H. akashiwo* was 41-100%  $\text{NO}_3^-$  and 43-100%  $\text{PO}_4^{3-}$  of that in the light. Nitrate and phosphate uptakes were less affected by light conditions in this species than in coastal diatoms. The combination of diurnal vertical migration and the ability to take up nitrate and phosphate at night probably gives the species double ecological advantages over the coastal diatoms in the thermally stratified waters. The migratory ascent at daytime maintains this species in the euphotic zone and the descent at night makes sufficient nutrients available to this species from the nutrient-rich bottom water.

## 1. はじめに

瀬戸内海大阪湾での *Heterosigma akashiwo* 赤潮は水温躍層が発達する時期に発生する。本種の赤潮が発生すると、表面海水は濁った赤褐色に変化するが、そのような変化は2~3日のわずかな期間で起こるのが常である。この迅速な変化を本種の示す最大増殖速度 ( $k=0.65$ , Watanabe & Nakamura, 1984a) だけで説明することはできない。

赤潮鞭毛藻が日周垂直移動を行うことは数多く報告されており (Hasle, 1950, 1954; Eppley *et al.* 1968; Blasco, 1978; Stalker & Bruno, 1980; Heaney & Eppley, 1981; Kamykowsky, 1981; Cullen & Horrigan, 1981), 特にそれらが日中表層へ集積することが増殖速度だけでは考えられない表層での細胞濃度の著しい増加を起こすと考えられている (Iwasaki, 1979)。また, *Gonyaulax polyedra* が垂直移動性ととも夜間に栄養塩を摂取する能力をもつことから、垂直移動は成層期において *G. polyedra* が硅藻にうちかって自らの集団を拡大していく過程に重要な役割を果たしていると主張されている (Eppley & Harrison, 1975; Harrison, 1976)。

*H. akashiwo* に関しては、中間報告において本種が日中表層へ夜間へ底層へと垂直移動を行っていること、またリン酸摂取が夜間でも行われていることから垂直移動が成層期における *H. akashiwo* の個体群の増殖及び赤潮形成に重要な役割を果たしていることが示唆されている (Watanabe *et al.*, 1982)。しかし、前報告では垂直移動との関連より注目された栄養塩摂取の日周変化がリンのみに限られ、かつ定量的に解析されていないことが今後の課題として残された問題であった。

本報告では、中間報告での問題点を整理し、12時間明期12時間暗期及び連続暗期下で *H. akashiwo* が示す垂直移動とリン酸塩及び硝酸塩摂取速度の変化を測定し、日周垂直移動の生態的意味について論議する。

## 2. 材料と方法

実験に使用した材料は、大阪湾より分離培養した *H. akashiwo* の無菌培養株(OHE-1)で、株デー

タの詳細は中間報告で記した (Mori *et al.*, 1982)。実験はすべて温度  $22.5 \pm 1^\circ\text{C}$  で行い、光は昼光色蛍光灯により上方より照射され、照度  $0.04 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$  の条件下で行われた。

**日周垂直移動：**実験に使用された容器は高さ 25 cm、内径 8 cm の円柱形のガラス管で、その側面と底面は光が入らないよう黒紙でしっかり覆われている。あらかじめ、500 ml の f/2 培地 (Guillard & Ryther 1962) が入った 1 l の三角フラスコを 2 個オートクレーブ滅菌 ( $120^\circ\text{C}$ , 20 min) した後、各々に *H. akashiwo* を接種し 12 時間明期 12 時間暗期 (8:00 点燈, 20:00 消燈) の明暗周期下で前培養を行った。細胞濃度が約  $1 \times 10^4 \text{ cell} \cdot \text{ml}^{-1}$  に達したとき (すべての細胞は対数的に増加している)、2 個の培養三角フラスコから計 1 l の培養試料が 1 個の垂直移動用実験容器に移された。移された時刻は暗期後期の 5:00 で、3 時間静置した後、明期に入る 8:00 から 1~6 時間おきに表層、中層、底層の 3 か所からマイクロピペットを使い、各層の状況を乱さないように試料を 2 ml 採取した。採取後に採取した分量の培地を容器中に静かに加えることにより液面の急激な低下を防いだ。実験は 3 日間続けられたが、2 日間は 12 時間明期 12 時間暗期の明暗サイクルで行われ、3 日目は連続暗期下で行われた。細胞濃度の計測は改良型ノイバウエル式血球計算盤を使用して行った。

**硝酸塩 ( $\text{NO}_3\text{-N}$ ) 及びリン酸塩 ( $\text{PO}_4\text{-P}$ ) の摂取：**使用された基礎培地は修正 ASP-7 培地で、その組成は中間報告に記した (Mori *et al.*, 1982)。 $\text{NO}_3\text{-N}$  摂取実験では  $\text{NaNO}_3$  を  $100 \mu\text{M}$  とした N-制限の培地を、 $\text{PO}_4\text{-P}$  摂取実験では  $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$  を  $10 \mu\text{M}$  とした P-制限培地を用いた。各々の培地で *H. akashiwo* の細胞濃度が約  $2 \times 10^4 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$  に達したとき (対数増殖期)、3 時間ごとに試料を採取し、細胞濃度及び外液の  $\text{NO}_3\text{-N}$  または  $\text{PO}_4\text{-P}$  濃度を測定した。測定方法の詳細は Watanabe & Nakamura (1984b) に準じた。本実験は 12 時間明期 12 時間暗期の明暗サイクル下で行われた。

### 3. 結果

**日周垂直移動：**前述したように、本実験は 5 日間続けられ、最初の 2 日間は 12 時間明期 12 時間暗期の明暗サイクル下で行われ、3 日目において連続暗期の条件下で行われた。図 1 にこの結果を示した。*H. akashiwo* は 12 時間明期 12 時間暗期の明暗サイクル下では、2 日間とも日中は表層に、夜間は底層に集積した。日中での表層における最大細胞濃度は  $1 \times 10^6 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$  であったが、夜間になると表層の細胞濃度は著しく減少した反面、底層では最大細胞濃度は  $2.5 \times 10^6 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$  にも達した。上方及び下方への移動時期は明暗切りかえ時刻とは一致しておらず、光が消滅する前に下方への移動及び光が点燈する前に上方への移動が確認された。実験開始後 3 日目には連続暗期の条件となったが、今まで明期に対応していた時刻では底層にまだかなりの細胞が残っているが、半数にあたる細胞は表層へ集積しており、全体として表層と底層へ細胞が集積する形をとった。しかし 20:00 以降はすべての細胞が底層へ移動・集積した。この結果は、約半数の細胞が明暗サイクル下と同じ垂直移動を行い、残りは一日中底層に集積していたことを示している。

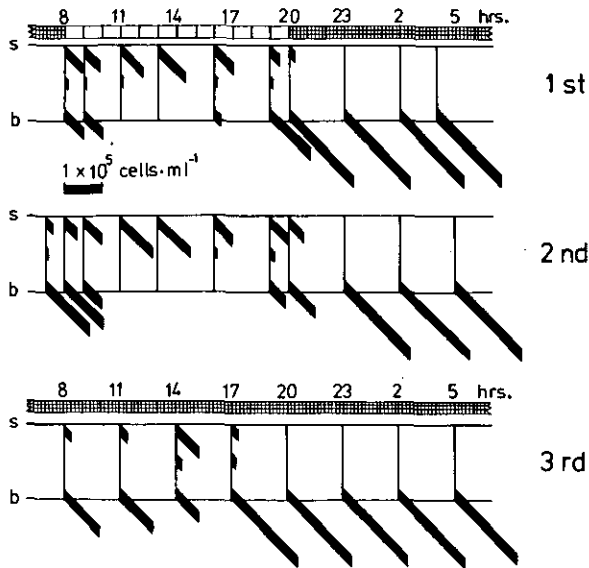


図 1 明暗周期下及び連続暗期下での *Heterosigma akashiwo* の日周垂直移動  
 Fig. 1 Diurnal vertical migration of *Heterosigma akashiwo* under a light-dark cycle and under a continuous darkness  
 s : surface, b : bottom

NO<sub>3</sub>-N と PO<sub>4</sub>-P の摂取：図 2~3 に示したように、*H. akashiwo* の細胞分裂は 5 : 00~11 : 00 にかけて起こり、また明期暗期を通じて外液の NO<sub>3</sub>-N または PO<sub>4</sub>-P 濃度は単調に減少した(図 2~3)。明期及び暗期での NO<sub>3</sub>-N と PO<sub>4</sub>-P の摂取速度( $V$ )は下式により求められた。

$$V = -\frac{dS}{dt} / N$$

ここで  $-dS/dt$  は単位時間での外液の NO<sub>3</sub>-N または PO<sub>4</sub>-P 濃度の減少で、 $N$  は細胞濃度である。上式で求めた明期と暗期各時間帯での  $V$  値は表 1 に示されている。その結果、本種は明期でも暗期でも NO<sub>3</sub>-N、PO<sub>4</sub>-P を摂取していることが判明した。暗期での NO<sub>3</sub>-N または PO<sub>4</sub>-P 摂取速度は各々明期のその 41~100%、43~100%であった。

#### 4. 考 察

自然界における鞭毛藻の垂直分布は必ずしもそれらの垂直移動性に基づくだけでなく、動物プランクトンの捕食や潮流等によっても影響を受ける (cf. Sournia, 1974)。このため、自然界では鞭毛藻の示す垂直移動のパターンを正確に把握することが困難である場合が多い。今回の純粋培養系での実験により、*H. akashiwo* は光の明暗サイクルリズムに応じて垂直移動を行うことが明らかと



表 1 明期及び暗期における *Heterosigma akashiwo* の  $\text{NO}_3\text{-N}$  ( $V_n$ )と  $\text{PO}_4\text{-P}$  ( $V_p$ )の摂取速度

Table 1 Uptake rates of nitrate ( $V_n$ ) and phosphate ( $V_p$ ) of *Heterosigma akashiwo* at the light (L) and dark (D)

Species	hrs	L or D	$V_n$ ( $f\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ )	$V_p$ ( $f\text{mol}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ )
<i>H. akashiwo</i>	0800-1100	L	59	4.7
	1100-1400	L	54	4.2
	1400-1700	L	24	2.0
	1700-2000	L	24	2.0
	2000-2300	D	24	2.0
	2300-0200	D	24	2.0
	0200-0500	D	52	3.1
	0500-0800	D	39	2.8

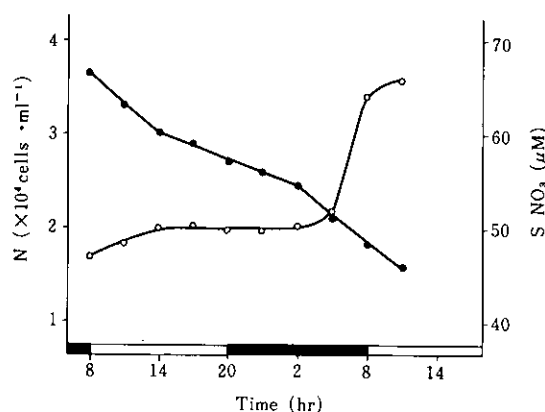


図 2 明暗周期下での *Heterosigma akashiwo* の細胞濃度の増加及び外液  $\text{NO}_3\text{-N}$  濃度の減少

Fig. 2 Increase of cell concentration of *Heterosigma akashiwo* and decrease of ambient  $\text{NO}_3\text{-N}$  concentration under a light-dark cycle  
○ cell concentration ● ambient  $\text{NO}_3\text{-N}$  concentration

なった。本実験で得られた日中表層へ、夜間は底層へと移動し集積するというパターンは、Yamochi ら (1982) が大阪湾谷川港で *H. akashiwo* の自然集団の垂直分布の日周変化を観察した結果とよく一致している。このことは、このときの本種自然集団の垂直分布の日周変化は主に本種の垂直移動性に基づいていたことを示唆している。

*H. akashiwo* の上方または下方への移動は明暗切り換え時刻に先行して行われたが、同様のこと

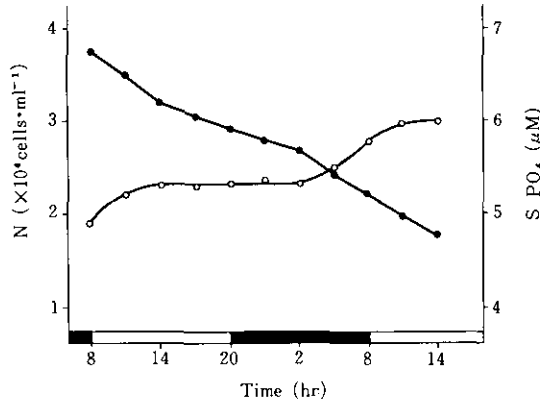


図 3 明暗周期下での *Heterosigma akashiwo* の細胞濃度の増加及び外液 PO<sub>4</sub>-P 濃度の減少

Fig. 3 Increase of cell concentration of *Heterosigma akashiwo* and decrease of ambient PO<sub>4</sub>-P concentration under a light-dark cycle  
○ cell concentration ● ambient PO<sub>4</sub>-P concentration

は既にいくつかの渦鞭毛藻で観察されている (Eppley *et al.*, 1968; Heaney & Furnass, 1980; Kamykowski, 1981; Cullen & Holligan, 1981)。 *Cachnia niei* 及び *Ceratium hirundinella* ではそれらが明暗サイクル下から連続暗期下に移されたときでも、明暗サイクル下で示した垂直移動のパターンを再現したことから、サーカディアンリズムがこれら渦鞭毛藻の日周垂直移動に関与していることが示唆されている (Eppley *et al.*, 1968; Heaney & Furnass, 1980)。しかし、*H. akashiwo* が連続暗期下に移された時は約半数の細胞が明暗サイクル下と同様の垂直移動パターンを示しただけで、残りは底層に集積したままであった。上下移動を示した細胞と底層に集積したままの細胞の間には何らかの生理的活性の差異があるものと推測されるが、それが何であるかは今後の課題である。

今回、連続暗期下で得られた結果は、中間報告で報告したもの (Watanabe *et al.*, 1982) とは若干異なっている。中間報告での実験方法は、角型培養管を使って写真撮影し、*H. akashiwo* 集団のパッチの相対的位置をみるという方法であったが、写真撮影の際の培養管の移動及び強い光の照射といった人為的混乱に加え、培養管の底部の状況が光反射の関係で正確に把握できなかったという技術上の限界もあった。今回採用された方法は、*H. akashiwo* の分布の状況を乱すことのないような環境と技術でなされており、より正確な *H. akashiwo* の垂直移動のパターンを把握しているものといえる。

一般に鞭毛藻赤潮は浅くかつ強い温度成層が発達し、成層以深では栄養塩が豊富に存在している海域で発生している (Holms *et al.*, 1967; 柳田, 1975)。このことは *H. akashiwo* 赤潮の場合もあ

てはまる(佐藤ら, 1979)。このような状況では, 日周垂直移動は鞭毛藻に二重の利益を与えるとされている。すなわち, 日中の表層への集積はそれらを有光層に保っていること, 及び夜間の底層への集積はそれらを栄養塩の豊富な底層水中に位置させることとなる (Holms *et al.*, 1967; Eppley *et al.*, 1968; Eppley & Harrison, 1975; Harrison, 1976)。日中の表層へ集積できる能力は植物プランクトンのほとんどが海水より重い比重をもっていることから考えると, 穏やかな海域ではその能力をもたない硅藻と比べ鞭毛藻をより有利な立場におくといえるが, 底層へ集積することが実際本当に前述した利益となるか否かは, 鞭毛藻が夜間に栄養塩を摂取できるかどうかによる。*H. akashiwo* の場合, 通常海域での制限因子として問題となるNまたはPの暗期での摂取速度は, 明期のそれぞれの各々41~100%, 43~100%であった。これに対して, 硅藻の自然集団での夜間のNO<sub>3</sub>-NとNH<sub>4</sub>-Nの摂取速度は日中のその1/5~1/10であることが報告されている (Eppley & Harrison, 1975)。さらに大阪湾で*H. akashiwo* としばしば競合関係にある硅藻 *Skeletonema costatum* (Yamochi *et al.*, 1982) は夜間では日中と比べNO<sub>3</sub>-Nの摂取が著しく減退すること (Eppley *et al.*, 1971) 及びPO<sub>4</sub>-Pの夜間摂取はほとんどみられないこと (Watanabe *et al.*, 1982) が報告されている。以上のことから, *H. akashiwo* のNまたはPの摂取は硅藻のそれと比べて明暗条件でさほど影響を受けないといえる。このことから, N-またはP-制限下にある成層の発達した海域では, *H. akashiwo* の示す日周垂直移動が硅藻をこえた本種個体群の拡大に十分寄与するものと推測できる。

Yamochiら (1982) によると, 大阪湾での*H. akashiwo* 赤潮の発達期の表面海水はFe-制限状態であったとされている。Fe等の微量元素もまた底層に豊富に存在していることが知られていることから(城ら, 1974), 今後大阪湾での*H. akashiwo* の動態を正確に把握するためには, 本種の増殖とFe濃度との関係を定量的に解析する必要があるだろう。

#### 引用文献

- Blasco, D. (1978) : Observation on the diel migration of marine dinoflagellates off the Baja California Coast. *Marine Biol.*, **46**, 41-47.
- Cullen, J.J. and S.G. Horrigan (1981) : Effects of nitrate on the diurnal vertical migration, carbon to nitrogen ratio, and the photosynthetic capacity of the dinoflagellate *Gymnodinium splendens*. *Marine Biol.*, **62** : 81-89.
- Eppley, R.W. and W.G. Harrison (1975) : Physiological ecology of *Gonyaulax polyedra* a red water dinoflagellate of southern California. In V.R. LoCicero (ed.), *Toxic Dinoflagellate Blooms*. Proc. First Internat'l Conf., Mass. Sci. and Technol. Foundn., Wakefield, 11-22.
- Eppley, R.W., O. Holm-Hansen and J.D.H. Strickland (1968) : Some observation on the vertical migration of dinoflagellates. *J. Phycol.*, **4** , 333-340.
- Eppley, R.W., J.N. Rogers and J.J. McCarthy (1971) : Light/dark periodicity in nirtrogen assimilation of the marine phytoplankters *Skeletonema costatum* and *Coccoliths huxleyi* in N-limited chemostat

- culture. *J. Phycol.*, **7**, 150-154.
- Guillard, R.R.L. and J.H. Ryther (1962) : Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* (Cleve) Gram. *Can. J. Microbiol.*, **8**, 229-239.
- Harrison, W.G. (1976) : Nitrate metabolism of the red tide dinoflagellate *Gonyaulax polyedra* Stein. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **2**, 199-209.
- Hasle, G.R. (1950) : Phototactic vertical migration in marine dinoflagellates. *Oikos*, **2**, 162-175.
- Hasle, G.R. (1954) : More on phototactic diurnal migration in marine dinoflagellates. *Nytt. Mag. Bot.*, **2**, 139-147.
- Heaney, S.I. and R.W. Eppley (1981) : Light, temperature and nitrogen as interacting factors affecting diel vertical migrations of dinoflagellates in culture. *J. Plankton Res.*, **3**, 331-344.
- Heaney, S.I. and T.I. Furnass : Laboratory models of diel vertical migration in the dinoflagellate *Ceratium hirundinella*. *Freshwater Biol.*, **10**, 163-170.
- Holms, R.W., R.M. Williams and R.W. Eppley (1967) : Red water in La Jolla Bay. *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 503-512.
- Iwasaki, H. (1979) : Physiological ecology of red tide flagellates. In M. Levandowsky and S.H. Hutner (ed.), *Biochemistry and Physiology of Protozoa*. Academic Press, Inc., New York, 357-393.
- 城 久・矢特 進・安部恒之 (1974) : 大阪湾における重金属汚染の現況. 大阪水試研報, 第4号, 1-41.
- Kamykowski, D. (1981) : Laboratory experiments on the diurnal vertical migration of marine dinoflagellates through temperature gradients. *Marine Biol.*, **62**, 57-64.
- Mori, S., Y. Nakamura, M.M. Watanabe, S. Yamochi and M. Watanabe (1982) : The effect of various environmental factors on the growth yield of red tide algae. II. *Olisthodiscus luteus*. *Res. Rep. Natl. Environ. Stud.*, **30**, 71-86. (in Japanese with English abstract)
- 佐藤範行・宮沢 正・安部和智 (1979) : 別府湾の赤潮. 昭和53年度赤潮予察調査報告書, 水産庁, 155-166.
- Sournia, A. (1974) : Circadian periodicities in natural populations of marine phytoplankton. *Adv. Mar. Biol.*, **12**, 325-339.
- Staker, R.D. and S.F. Bruno (1980) : Diurnal vertical migration in marine phytoplankton. *Botanica Marina*, **23**, 167-172.
- Watanabe, M.M. and Y. Nakamura (1984a) : Growth characteristics of a red tide flagellate, *Heterosigma akashiwo* Hada. 1. The effects of temperature, salinity, light intensity and pH on growth. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.*, R-63, 53-60 (in Japanese with English abstract)
- Watanabe, M.M. and Y. Nakamura (1984b) : Growth characteristics of a red tide flagellate, *Heterosigma akashiwo* Hada. 2. The utilization of nutrients. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.*, **63**, 61-70 (in Japanese with English abstract)
- Watanabe, M.M., S. Yamochi, K. Kohata and M. Watanabe (1982) : Vertical migration and diel periodicity of phosphate uptake in a red tide flagellate, *Olisthodiscus luteus*. *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud.*, **30**, 131-141. (in Japanese with English abstract)
- 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**, 161-166
- Yamochi, Y., T. Abe and H. Joh (1982) : Study on the mechanisms of red water blooms by *Olisthodiscus*

*luteus* at Tanigawa Fishing Port, Osaka Bay—Characteristics in occurrence of *O. luteus* and its diurnal vertical migration. Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud., 30, 191-214. (in Japanese with English abstract)

柳田友道 (1976) : 赤潮, 講談社, 198.

II-5

*Chattonella antiqua* の増殖に及ぼす温度、塩分、照度、pH の効果\*

Effects of Temperature, Salinity, Light Intensity and pH on the Growth of  
*Chattonella antiqua* \*

中村泰男<sup>1</sup>・渡辺 信<sup>1</sup>

Yasuo NAKAMURA<sup>1</sup> and Makoto M. WATANABE<sup>1</sup>

要 旨

瀬戸内海で夏季赤潮を形成するラフィド藻 *Chattonella antiqua* の増殖に及ぼす温度、塩分、照度、pH の効果をもろくクロン株を用いて解析した。本種は温度 25°C、塩分 25-41‰、照度 0.04 ly・min<sup>-1</sup> 以上にて最大増殖を示した。pH が本種の増殖に及ぼす影響は 7.6-8.3 の範囲では顕著でなかつた。瀬戸内海におけるフィールド調査結果との比較から、*C. antiqua* 赤潮形成には水温の好適温度への上昇が重要な役割りを果たしていることが示唆された。

Abstract

*Chattonella antiqua* (Raphidophyceae), which causes heavy red tides in the Seto Inland Sea, Japan, was placed in axenic clonal culture by micropipette washing. The effects of temperature, salinity, light intensity and pH on growth were monitored. Maximum growth occurred at 25°C, at salinities between 25 and 41‰, under light intensities above 0.04 ly・min<sup>-1</sup>. The pH effect was not significant in the pH range from 7.6 to 8.3. Comparisons of our results with those from field observations suggest that the development of the *C. antiqua* red tide is strongly temperature dependent.

1. はじめに

赤潮は「特定種の異常増殖」によって、特徴づけられる現象である。したがってその発生機構を明らかにしていくには、原因種の増殖を環境因子の函数として把握しておくことが必要である

\* 本論文は J. Oceanogr. Soc. Jpn. 誌 39 卷 3 号 (1983) p.110-114 に掲載された内容を和文に改めたものである。

This paper was appeared in J. Oceanogr. Soc. Jpn. 1983, 39(3), 110-114 by Nakamura, Y. & M. M. Watanabe.

1. 国立公害研究所 水質土壌環境部 〒305 茨城県筑波郡谷田部町小野川 16 番 2  
Water and Soil Environment Division, the National Institute for Environmental Studies, Yatabe-machi, Tsukuba, Ibaraki 305, Japan.

(Iwasaki, 1979)。

本報告においては、瀬戸内海で赤潮を形成するラフィド藻 *Chattonella antiqua* の増殖速度、最終増殖量に及ぼす温度、塩分、照度、pH の効果を解析し、*C. antiqua* 赤潮発生にかかわるこれら環境因子の役割について考察する。

なお、本種の増殖特性は、岩崎 (1971) 及び中村ら (1982) によって既に一部報告されている。しかしながら、これらの報告は、増殖に及ぼす環境因子の効果を増殖量によってのみ評価し増殖速度によっては評価していない。また、中村ら (1982) の報告の主たる目的は、増殖特性の研究を行う際の培養法の確立にあった。したがって、一部本報告での結果と食い違いが認められるが、その際は、本報告の結果の方を採用していただきたい。

## 2. 実験：材料と方法について

1978年8月、瀬戸内海播磨灘より *C. antiqua* の粗培養株を分離し、これをマイクロピペット洗浄法により無菌クローン化 (Ho-1) した。

基礎培地には、新たに開発した人工海水H培地を使用した。培地は、オートクレーブ滅菌を行った (表1)。

表 1 H培地の組成

Table 1 Composition of H-medium\*

distilled water	970 ml
NaCl	25 g
MgSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O	9 g
KCl	0.7 g
CaCl <sub>2</sub> · 2H <sub>2</sub> O	0.3 g
NaNO <sub>3</sub>	25.5 mg
NaH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> · 2H <sub>2</sub> O	2.34 mg
N-metals**	30 ml
vitamin B <sub>12</sub>	0.2 µg
thiamine	0.5 mg
biotin	1 µg
TRIS	1 g
NTA	70 mg
Na <sub>2</sub> SiO <sub>3</sub> · 9H <sub>2</sub> O	10 mg
pH***	8.0

\* Salinity of this medium is 30.2 ‰.

\*\* 1000 ml of N-metals contains : Na<sub>2</sub>EDTA · 2H<sub>2</sub>O 1 g, H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub> 1.14 g, FeCl<sub>3</sub> · 6H<sub>2</sub>O 63 mg, CoSO<sub>4</sub> · 7H<sub>2</sub>O 0.94 mg, ZnSO<sub>4</sub> · 7H<sub>2</sub>O 12 mg, MnCl<sub>2</sub> · 4H<sub>2</sub>O 32 mg, CuSO<sub>4</sub> · 5H<sub>2</sub>O 0.17 mg, Na<sub>2</sub>MoO<sub>4</sub> · 2H<sub>2</sub>O 0.21 mg.

\*\*\* pH of the medium is adjusted by addition of HCl.

培養には、500 ml の培地を含む 1,000 ml 三角フラスコを使用した。対数増殖期にある *C. antiqua* を  $50-100 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$  の濃度でうえつき、12:12 LD サイクル下 (08:00 点灯, 20:00 消灯) で培養を行った。培地中の照度は水中光量子計 (QSL-100, Bio-spherical Instruments 製) にて測定を行った。*C. antiqua* の増殖は、1 ml 中の生細胞数を光学顕微鏡下で計数して測定した。計数は植え継ぎ後 10 日目までは 2 日に 1 回、それ以降、静止期まではほぼ 3 日に 1 回の頻度で行った。なお、*C. antiqua* の細胞分裂は 02:00 から 08:00 にかけて同調的に起きるため (Watanabe *et al.*, 1983; 中村・渡辺, 1984), サンプリング及び計数は 13:00 から 15:00 の間に行った。

対数増殖期における増殖速度 ( $\mu$ ) は、次式の最小自乗法により計算した:

$$\ln N = \ln N_0 + \mu t$$

ただし  $N_0$  は  $t=0$  での細胞濃度 ( $\text{cells} \cdot \text{ml}^{-1}$ ),  $N$  は  $t$  日目における細胞濃度である。

すべての実験は最低 2 回以上繰り返して行った。また無菌検定には、STP 培地 (Provasoli *et al.*, 1957) を使用した。

### 3. 結果

#### 3.1 温度の効果

*C. antiqua* の増殖に及ぼす温度の効果をも、 $0.04 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$  の照度下で測定した (図 1)。10°C においては、うえつき後 2 日以内に形態が丸型に変化し、細胞濃度は減少を続けた。15°C においては、

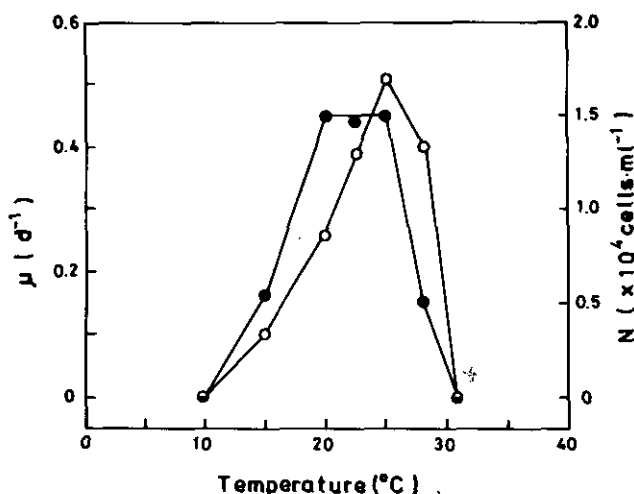


図 1 温度が増殖速度 ( $\mu$ , ○) 及び最終細胞濃度 ( $N$ , ●) に及ぼす影響

Fig. 1 Effect of temperature on the growth constant ( $\mu$ , ○) and final cell concentration ( $N$ , ●)



形態変化は起こらなかった。増殖は極めて緩やかで ( $\mu=0.10 \text{ d}^{-1}$ ), 54 日後に細胞濃度が  $5.4 \times 10^3 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$  にまで達した。

20, 22.5, 25°Cでは, 最終細胞濃度は  $1.5 \times 10^4 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$  であったが, 増殖速度 ( $\mu$ ) は著しく変化した。すなわち 20°Cで  $\mu$  が  $0.26 \text{ d}^{-1}$  であったのに対し, 25°Cでは  $0.51 \text{ d}^{-1}$  にまで達した。28°Cにおいても *C. antiqua* は速かな増殖を示したが ( $\mu=0.40 \text{ d}^{-1}$ ), 細胞濃度が  $5.0 \times 10^3 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$  に達すると形態が丸型に変化し, 細胞濃度は減少を始めた。31°Cにおいては, うえつぎ後 4 日以内に形態が丸くなり, 細胞濃度は急速に減少した。

### 3.2 塩分の効果

*C. antiqua* の増殖に及ぼす塩分の効果を 22.5°C,  $0.04 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$  にて測定した (図 2)。実験にあたり, 培地中の主要成分 (NaCl,  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ , KCl,  $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ) の比率は一定に保ったまま, その総量のみを変化させて, 目的とする塩分の培地を作製した。最終細胞濃度は調べた塩分の範囲 (18—41%) で一定 ( $1.5 \times 10^4 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$ ) であった。また, 増殖速度 ( $\mu$ ) は, 25—41%の広い範囲で最大値 ( $0.36 \text{ d}^{-1}$ ) を示した。

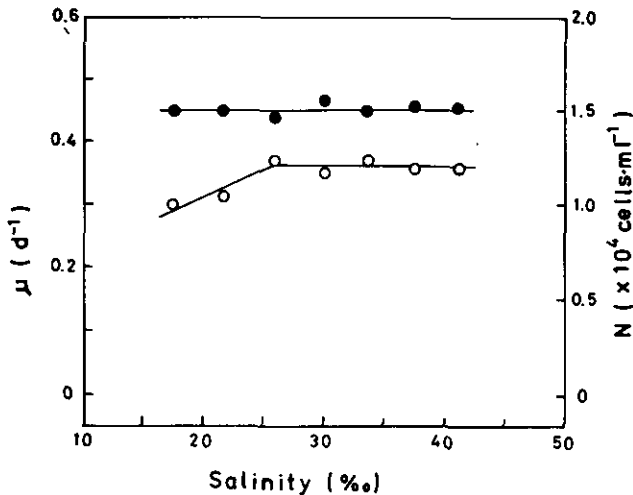


図 2 塩分が増殖速度 ( $\mu$ , ○) 及び最終細胞濃度 ( $N$ , ●) に及ぼす影響

Fig. 2 Effect of salinity on the growth constant ( $\mu$ , ○) and final cell concentration ( $N$ , ●)

### 3.3 照度の効果

*C. antiqua* の増殖に及ぼす照度の効果を 22.5°Cで測定した(図 3)。本実験においては, 三角フラスコの側面を黒紙で覆い, 光は底面のみから供給した。増殖は  $0.011 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$  以上でみとめられた。

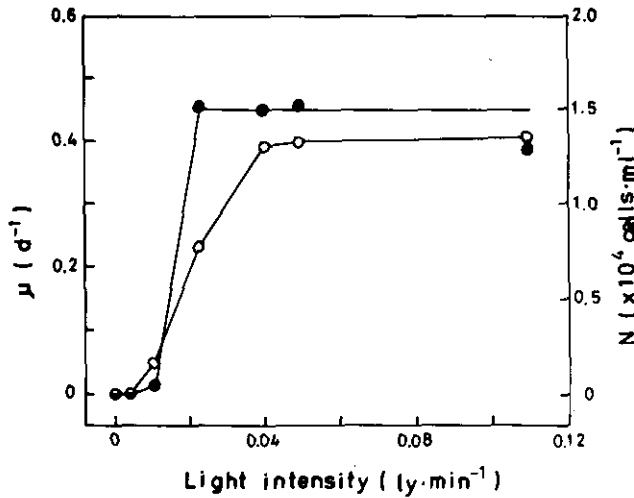


図 3 照度が増殖速度 ( $\mu$ , ○) 及び最終細胞濃度 ( $N$ , ●) に及ぼす影響

Fig. 3 Effect of light intensity on the growth constant ( $\mu$ , ○) and final cell concentration ( $N$ , ●)

増殖速度及び最終濃度は、それぞれ  $0.040 \text{ ly}\cdot\text{min}^{-1}$ 、 $0.023 \text{ ly}\cdot\text{min}^{-1}$ 以上の照度で最大に達した。

### 3.4 pH の効果

*C. antiqua* の増殖に及ぼす pH の効果を、 $22.5^\circ\text{C}$ 、 $0.04 \text{ ly}\cdot\text{min}^{-1}$ にて測定した。pH 7.6 から 8.3 の間では培地の pH は *C. antiqua* の培養中、ほとんど変化しなかった。pH 8.4 以上では培地は沈殿を生じ、pH を一定に保つことは困難であった。ここでは pH 7.6—8.3 の範囲で得られた結果のみを示す (図 4)。増殖速度 ( $0.36 \text{ d}^{-1}$ )、最終細胞濃度 ( $1.5 \times 10^4 \text{ cells}\cdot\text{ml}^{-1}$ ) とも、上記 pH 範囲では一定であった。

### 4. 考 察

大多数の沿岸性植物プランクトンは広温性であるが (Ukeles, 1961; Jitts *et al.*, 1964; Tomas, 1978; Watanabe *et al.*, 1982), *C. antiqua* の増殖は温度によって著しい影響をうける (図 1)。すなわち、本種の増殖の最適温度は  $25^\circ\text{C}$  近傍のみに限定される。1978 年夏の瀬戸内海では、水温が  $23^\circ\text{C}$  に上昇した 7 月中旬に初めて紡錘型の *C. antiqua* が確認され、水温が  $25\text{--}28^\circ\text{C}$  になる 7 月下旬から 8 月中旬にかけて大規模な赤潮が観測された (小野ら, 1979)。これらフィールドでの観測結果と、本研究で得られた結果を併せ考えると、*C. antiqua* 赤潮発生には水温の最適温度への上昇が大きな役割を果たしていることが示唆される。*C. antiqua* は増殖に好適でない温度条件下では丸型に形を変える。このような変化は栄養塩の欠乏した培地中でも認められる (古城ら, 1981)。

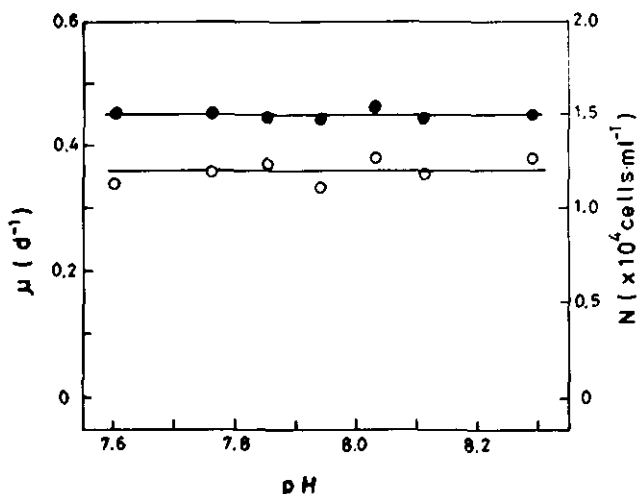


図 4 pH が増殖速度 ( $\mu$ , ○) 及び最終細胞濃度 ( $N$ , ●) に及ぼす影響

Fig. 4 Effect of pH on the growth constant ( $\mu$ , ○) and final cell concentration ( $N$ , ●)

*C. antiqua* の生活史及び、生態における丸型細胞の位置づけについては、今後研究を要する課題である。

ほとんどの赤潮プランクトンは広塩性である (Iwasaki, 1979)。*C. antiqua* も 25—41% の広い塩分範囲で最大の増殖を示す (図 2)。1978 年、*C. antiqua* 赤潮発生時の瀬戸内海の塩分は、30—33% の範囲にあり (小野ら, 1979)、これは *C. antiqua* の最適塩分範囲にある。

*C. antiqua* は  $0.04 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$  以上の照度で最大の増殖を示す (図 3)。この値は、*Heterosigma akashiwo* で報告された値 ( $0.034 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$  以上, Watanabe *et al.*, 1982) と同程度であるが、*Dunaliella tertiolecta* ( $>0.15 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$ )、*Amphidinium carteri* ( $>0.10 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$ )、*Skeletonema costatum* ( $>0.075 \text{ ly} \cdot \text{min}^{-1}$ ) で報告されている値 (Jitts *et al.*, 1964) に比べれば小さい。つまり、*C. antiqua* は、比較的低い照度下で増殖を行うことができる。

*C. antiqua* は幅広い pH 範囲 (7.6—8.3) で最大増殖を示す (図 4)。夏季瀬戸内海の pH は、ほぼ 8.1—8.3 の間にあり (小野ら, 1979)、これは *C. antiqua* の好適 pH 範囲にある。

以上の結果、調べられた物理化学的因子のうち、温度が *C. antiqua* 赤潮発生に大きな役割を果たしていることが示唆された。しかしながら、本研究においては、これら物理化学的因子の影響は、それぞれ独立に調べられたものであり、各因子間の相互作用は扱われていないことに注意しなければならない。ある因子の好適範囲が、他の因子によって影響を受ける例も知られているので (Smayda, 1969; Tomas, 1978)、*C. antiqua* の増殖に及ぼす各因子間の相互作用は今後検討されるべき課題のひとつであろう。

謝 辞

本研究を行うに当たり、貴重な御助言を賜った三重大学岩崎英雄教授に感謝いたします。また、国立公害研究所の渡辺正孝博士には、研究を通じて激励を頂きました。

引 用 文 献

- 古城方和・北村弘行・塚本利之 (1981) : *Chattonella antiqua* (Hada) Ono の生態と増殖. Bull. Plankton Soc. Jpn, 28, 43-52.
- 岩崎英雄 (1971) : 赤潮鞭毛藻に関する研究VI, 1970年備後灘に出現した *Eutreptiella* sp.について. J. Oceanogr. Soc. Jpn, 27, 152-157.
- Iwasaki, H. (1979) : Physiological ecology of red tide flagellates. In Biochemistry and physiology of protozoa. Vol. 1. ed. by M. Levandowsky and S. H. Hutner, Academic Press, New York, pp. 357-393.
- Jitts, H. R., C. D. McAllister, K. Stephens and J. D. H. Strickland (1964) : The cell division rate of some marine phytoplankters as a function of light and temperature. J. Fish. Res. Bd. Canada, 21, 139-157.
- 中村泰男・渡辺 信・渡辺正孝 (1982) : 赤潮藻類の増殖量に及ぼす環境因子の影響 I. *Chattonella antiqua*. 国立公害研究所研究報告, 第 30 号, 53-70.
- Nakamura, Y. and M. M. Watanabe (1983) : Growth characteristics of *Chattonella antiqua* (Raphidophyceae) Part1. Effects of temperature, salinity, light intensity and pH on growth. J. Oceanogr. Soc. Jpn., 39(3), 110-114.
- 中村泰男・渡辺 信 (1984) : *Chattonella antiqua* の日周垂直移動—特にその生態的意味について. 国立公害研究所研究報告, 第 63 号
- 小野知足・吉松定昭・山田達夫 (1979) : 初期発生, 昭和 53 年 6 月発生ホルネリア赤潮に関する調査報告書, 香川県, 9-17.
- Provasoli, L., J. J. A. McLaughlin and M. R. Droop (1957) : The development of artificial media for marine algae. Arch. Mikrobiol., 25, 392-428.
- Smayda, T. J. (1969) : Experimental observation on the influence of temperature, light and salinity on the cell division of marine diatom *Detonula confervacea*. J. Phycol., 5, 150-157.
- Tomas, C. R. (1978) : *Olisthodiscus luteus* (Chrysophyceae) I. Effect of salinity and temperature on growth, motility and survival. J. Phycol., 14, 309-313.
- Ukeles, R. (1961) : The effect of temperature on growth and survival of several marine algal species. Biol. Bull., 120, 255-264.
- Watanabe, M. M., Y. Nakamura, S. Mori and S. Yamochi (1982) : Effects of physico-chemical factors and nutrients on the growth of *Heterosigma akashiwo* Hada from Osaka Bay, Japan. Jpn. J. Phycol., 30, 279-288.
- 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, 161-166.

## II-6

### *Chattonella antiqua* の増殖量に及ぼす栄養塩の効果\*

#### Effects of Nutrients on the Growth of *Chattonella antiqua*\*

中村泰男<sup>1</sup>・渡辺 信<sup>1</sup>

Yasuo NAKAMURA<sup>1</sup> and Makoto M. WATANABE<sup>1</sup>

#### 要 旨

*Chattonella antiqua* の増殖量に及ぼす栄養塩の効果を調べた。増殖のための窒素源としては、硝酸塩、アンモニウム塩ともよく利用されたが、アミノ酸は利用されなかった。リン源としては、オルトリン酸塩はよく利用されたが、グリセロリン酸塩は利用されなかった。3価鉄 ( $1 \mu\text{M}$ ) は  $80 \mu\text{M}$  の EDTA 共存下、*C. antiqua* の増殖を促進したが、マンガン(II)、コバルト(II)、亜鉛(II)は増殖を促進しなかった。ビタミン類では  $\text{B}_{12}$  が必須であったが、ピオチン、チアミンは必要とされなかった。*C. antiqua* の minimum cell quota はチッソに対して  $11 \text{ pmol} \cdot \text{cell}^{-1}$ 、リンに対して  $1 \text{ pmol} \cdot \text{cell}^{-1}$ 、鉄に対して  $\sim 0.09 \text{ pmol} \cdot \text{cell}^{-1}$ 、 $\text{B}_{12}$  に対して  $1.1 \text{ fg} \cdot \text{cell}^{-1}$  とそれぞれ見積もられた。

#### Abstract

Nutrient requirements of a red tide flagellate, *Chattonella antiqua*, were investigated in a laboratory culture experiment. Growth of *C. antiqua* was supported by nitrate and ammonium, and by urea to a limited extent, but not by glycine, alanine and glutamate. Orthophosphate served as a good phosphorus source but glycerophosphate did not.  $\text{Fe}^{3+}$  ( $1 \mu\text{M}$ ) fully promoted the flagellate's growth in the presence of  $80 \mu\text{M}$  of EDTA. The addition of  $\text{Mn}^{2+}$  ( $0-20 \mu\text{M}$ ),  $\text{Zn}^{2+}$  ( $0-10 \mu\text{M}$ ) and  $\text{Co}^{2+}$  ( $0-0.4 \mu\text{M}$ ) did not show any effect. Among three vitamins tested, only  $\text{B}_{12}$  ( $6 \text{ ng} \cdot \text{l}^{-1}$ ) served as a growth factor. Glucose, acetate and glycolate did not improve growth in the light nor did they support growth in darkness. The minimum cell quotas for nitrogen, phosphorus, iron and  $\text{B}_{12}$  were estimated to be  $11 \text{ pmol} \cdot \text{cell}^{-1}$ ,  $1.0$ ,  $\sim 0.09$  and  $1.1 \text{ fg} \cdot \text{cell}^{-1}$ , respectively.

\* 本論文は J. Oceanogr. Soc. Jpn 誌, 39 巻第 4 号 p.151-155 に掲載された内容を和文に改めたものである。This paper was appeared in J. Oceanogr. Soc. Jpn. 1983, 39 (4), p. 151-155 by Nakamura, Y. & M. M. Watanabe.

1. 国立公害研究所 水質土壌環境部 〒 305 茨城県筑波郡谷田部町小野川 16 番 2  
Water and Soil Environment Division, the National Institute for Environmental Studies, Yatabe-machi, Tsukuba, Ibaraki 305, Japan.

## 1. はじめに

前報(中村・渡辺, 1983)において, *Chattonella antiqua* の増殖に及ぼす物理化学的因子の効果について検討し, *C. antiqua* 赤潮の発生には水温が重要な役割を果たしていることを指摘した。しかしながら, *C. antiqua* 赤潮発生規模は年ごとに異なっており, 水温が増殖の最適温度に達しているにもかかわらず全く赤潮の発生をみない年もある(遠藤ら, 1982)。したがって, *C. antiqua* 赤潮の発生機構を解明するためには, 本種が増殖に及ぼす栄養塩類の効果や, 動物プランクトンによる捕食などについても明らかにしておく必要がある。

既に岩崎(1971)は, *C. antiqua* の増殖量に及ぼす栄養塩類の効果調べ,  $B_{12}$ 及びキレート鉄の添加によって本種が増殖が著しく促進されることを見いだしている。しかし, 増殖量と添加栄養塩濃度の間の定量的な関係は求められていない。本報においては, *C. antiqua* の増殖量に及ぼす栄養塩類の効果をもより定量的な立場から明らかにしておく。

## 2. 実験: 材料と方法について

*C. antiqua* の無菌クローン株(中村・渡辺, 1984)を実験に用いた。基礎培地としてH培地(中村・渡辺, 1984)を用い, 着目している栄養塩の濃度のみを変化させて実験に供した。培地中のEDTA濃度は, 金属イオン濃度にかかわらず, 常に $80\ \mu\text{M}$ に保たれた。アンモニア, 尿素及びアミノ酸の効果調べる実験では, 培地はMillipore HAろ紙によって滅菌を行ったが, それ以外の実験ではオートクレーブ( $120^\circ\text{C}$ , 20 min)にて滅菌した。*C. antiqua* は着目している栄養塩の欠乏した培地で予備培養を行い, これの約0.2 mlを10 mlの実験用培地(18×200 mm 捻口試験管)に接種した。培養は $22.5^\circ\text{C}$ ,  $0.04\ \text{ly}\cdot\text{min}^{-1}$ (昼光色蛍光灯), 12時間—12時間明暗サイクル下で行った。細胞濃度は, 光学顕微鏡下, 生細胞数を計数して測定した。増殖に及ぼす栄養塩の効果は, 14~26日間の培養を行った後の細胞濃度で評価した。培養株の無菌検定にはSTP培地(Provasoli *et al.*, 1957)を使用した。

## 3. 結果

### 3.1 窒素の効果

硝酸塩及びアンモニウム塩は *C. antiqua* の増殖に好適な窒素源であった(図1)。ただしアンモニウム塩は $150\ \mu\text{M}$ 以上では強い増殖阻害を生じた。最終細胞濃度は, 硝酸塩初期濃度 $0-40\ \mu\text{M}$ の範囲で直線的に増加した。尿素も, 窒素源として利用されたが, 硝酸塩, アンモニウム塩ほど有効ではなかった。グリシン, DL- $\alpha$ -アラニン及びL-グルタミン酸は窒素源として利用されなかった。

### 3.2 リンの効果

オルトリン酸塩は好適なリン源であった。一方グリセロリン酸をリン源とする培地中では, 貧弱な増殖しかみられなかった(図2)。最終細胞濃度はオルトリン酸初期濃度が $0-5\ \mu\text{M}$ の範囲で直

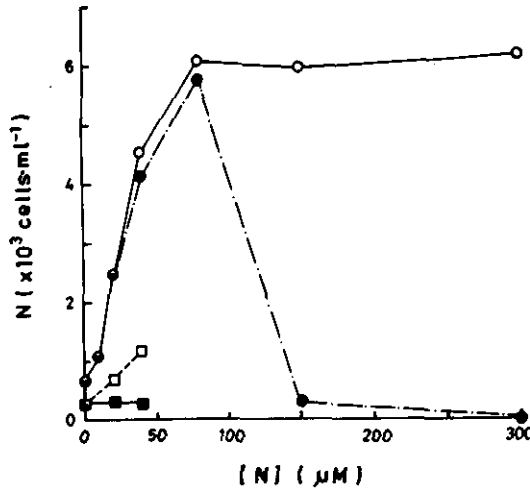


図 1 *Chattonella antiqua* の増殖量に及ぼす窒素源の効果 (16 日間培養)

Fig. 1 Effects of initial concentration of nitrogen sources on final cell concentrations of *Chattonella antiqua* attained after 16 days in batch cultures

Symbols : ○, nitrate : ●, ammonium : □, urea: and ■, amino acids (glycine, alanine and glutamate).

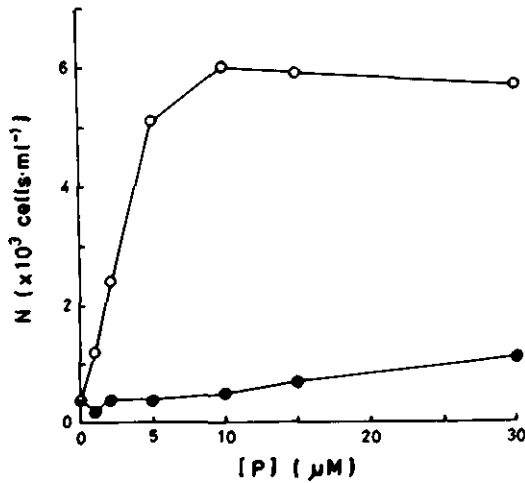


図 2 *Chattonella antiqua* の増殖量に及ぼすリン源の効果 (17 日間培養)

Fig. 2 Effects of initial concentrations of phosphorus sources on final cell concentrations of *Chattonella antiqua* attained after 17 days in batch cultures

Symbols : ○, orthophosphate : ●, glycerophosphate.

線的に増加した。

### 3.3 微量元素の効果

*C. antiqua* の増殖は  $\text{Fe}^{3+}$  の添加によって著しく促進されたが、 $1 \mu\text{M}$  以上では、増殖量は飽和した (表 1)。 $\text{Mn}^{2+}$  ( $0-20 \mu\text{M}$ )、 $\text{Zn}^{2+}$  ( $0-10 \mu\text{M}$ )、 $\text{Co}^{2+}$  ( $0-0.4 \mu\text{M}$ ) の添加は増殖を促進も阻害もしなかった。

表 1 *Chattonella antiqua* の増殖量に及ぼす微量元素の効果

Table 1 Effects of trace metals on growth of *Chattonella antiqua*<sup>a</sup>

Metals	( $\mu\text{M}$ )	Final cell concentrations ( $\times 10^8 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$ )
$\text{Mn}^{2+}$	none	8.2
	1	9.0
	2	6.9
	5	8.2
	10	7.7
	20	7.9
$\text{Co}^{2+}$	none	9.0
	0.1	8.9
	0.2	8.9
	0.4	8.4
$\text{Zn}^{2+}$	none	7.1
	1.25	7.3
	2.5	8.3
	5	8.1
	10	8.1
$\text{Fe}^{3+}$	none	0.6
	0.5	5.0
	1	15.1
	2	15.0
	4	14.7
	8	15.5

<sup>a</sup> Growth was compared in terms of final cell concentrations attained after 16 days (Mn, Co and Zn experiments) or after 26 days (Fe experiment).

3.4 ビタミンの効果： $\text{B}_{12}$  は増殖に必須であったが、ピオチン、チアミンは必要とされなかった (表 2)。最終細胞濃度は  $\text{B}_{12}$  初期濃度  $0-6 \text{ ng} \cdot \text{l}^{-1}$  の範囲で直線的に増加した (図 3)。

3.5 糖と有機酸の効果：12 時間—12 時間明暗サイクル下での培養では、グルコース、酢酸塩、グリコール酸塩添加の効果は認められなかった (表 3)。完全暗闇下での培養では、これら有機物が



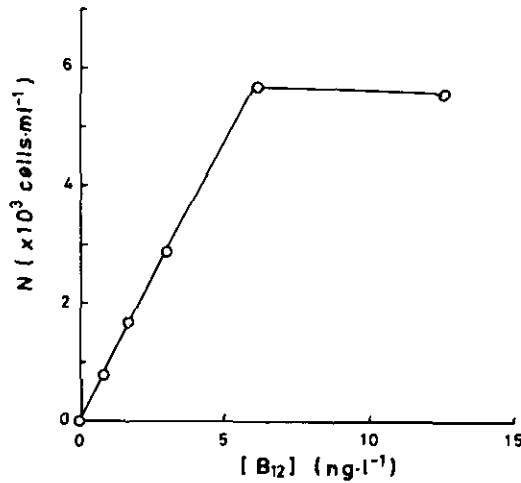


図 3 *Chattonella antiqua* の増殖量に及ぼすビタミン B<sub>12</sub> の効果 (14 日間培養)

Fig. 3 Effects of initial concentrations of vitamin B<sub>12</sub> on final cell concentrations of *Chattonella antiqua* attained after 14 days in batch cultures

表 2 *Chattonella antiqua* の増殖量に及ぼすビタミン類の効果

Table 2 Effects of vitamins on growth of *Chattonella antiqua*<sup>a</sup>

Vitamins (μg·l <sup>-1</sup> )			Final cell concentrations
B <sub>12</sub>	thiamine	biotin	(×10 <sup>3</sup> cells·ml <sup>-1</sup> )
none	none	none	0.2
0.2	none	none	9.4
none	500	none	0.0
none	none	1.0	0.0
0.2	500	none	9.9
0.2	none	1.0	9.3
none	500	1.0	0.1
0.2	500	1.0	9.3

<sup>a</sup> Growth was compared in terms of final cell concentration attained after 20 days

存在しても 14 日後には細胞は死滅した。

#### 4. 考 察

*C. antiqua* が従属栄養的に増殖できないことは表 3 の結果から明らかである。

大多数の赤潮藻類は有機リン酸エステルをリン源として利用できる (Iwasaki, 1979) が、グリセ

表 3 12時間—12時間明暗サイクル下、及び完全暗黒下において、グルコース、酢酸塩、グリコール酸塩が *Chattonella antiqua* の増殖量に及ぼす効果

Table 3 Effects of glucose, acetate and glycolate on growth of *Chattonella antiqua* under 12 h light-12 h dark regime or in complete darkness<sup>a</sup>

Organic compounds (mM)		Final cell concentrations ( $\times 10^8$ cells $\cdot$ ml $^{-1}$ )	
		12 : 12 LD	in darkness
Glucose	none	8.7	0.0
	0.25	8.1	0.0
	0.5	6.4	0.0
	1.0	9.0	0.0
Acetate	none	9.1	0.0
	0.5	10.0	0.0
Glycolate	none	9.5	0.0
	0.25	8.4	0.0
	0.5	9.3	0.0
	1.0	9.3	0.0

<sup>a</sup> Growth was compared in terms of final cell concentration attained after 14 days.

ロリン酸培地中での *C. antiqua* の増殖は極めて貧弱であった(図2)。このことは本種のアルカリホスファターゼ活性が極めて低いことを示唆している。

岩崎(1971)は、備後灘から採取した *C. antiqua* の増殖が  $5 \mu\text{M}$  の鉄(III)あるいは  $16 \mu\text{M}$  のマンガン(II)の添加によって著しく促進されることを報告している。我々の用いた株では、 $1 \mu\text{M}$  の鉄(III)によって増殖は促進されたが、マンガン ( $0-20 \mu\text{M}$ ) によっては促進されなかった(表1)。

マンガン及び亜鉛は藻類の増殖にとって必要不可欠な元素であるが(O'Kelley, 1974) *C. antiqua* の増殖は、これらの元素の添加によって促進されなかった。これはおそらくは培地中の主要成分である NaCl,  $\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$  に不純物として含まれる亜鉛、マンガンで十分な増殖が維持されているためと考えられる。

前報(中村ら, 1982)において、*C. antiqua* (Strain H<sub>0</sub>-1) の増殖は  $7 \mu\text{M}$  以上の鉄(III)濃度で最適であって、 $1 \mu\text{M}$  ではほとんど増殖が認められないことを報告した。この結果と今回の結果(表1)の食い違いは、おそらく培地調製法の差によるのであろう。前回の実験ではキレート化していない鉄(III)水溶液を鉄を含まない培地 (EDTA =  $80 \mu\text{M}$ ) に添加し、直ちにオートクレーブ滅菌を行った。しかし、この操作では添加された  $\text{Fe}^{3+}$  が EDTA によって直ちにキレート化されないため (Anderson & Morel, 1978), オートクレーブによって鉄の沈殿が生じ、培地中の溶存鉄濃度が著しく減少してしまう。一方、今回の研究では鉄(III)は、あらかじめ EDTA とキレートさせてから培地に添加しているために、オートクレーブによっても沈殿しない。

最終細胞濃度 ( $N$ ) が栄養塩初期濃度 ( $S_0$ ) の増加に伴い、直線的に増加している場合には、minimum cell quota ( $q_0$ ) を次式によって推定することができる；

$$q_0 = (S_0 + S_c) / N \quad (1)$$

ここに、 $S_c$ は予備培養株からの栄養塩の持ち込みである。窒素、リン、鉄、 $B_{12}$ に対する minimum cell quota を表4に示す。minimum cell quota の N/P 比は約 11 であって、これは他の植物プランクトンで得られている値と同程度である (Strickland ら, 1969; Rhee & Gotham, 1980)。*C. antiqua* の細胞容積は約  $2.4 \times 10^4 \mu\text{m}^3$  である (木幡私信)。この値を用いて細胞体積当たりの  $B_{12}$  要求量を計算すると約  $20 \text{ molecules} \cdot \mu\text{m}^{-3}$  となる。これは海洋性の中心目珪藻 (Guillard & Cassie, 1963) や、ラフィド藻 *Heterosigma akashiwo* (= *H. inlandica*; 岩崎・佐々田, 1969) で報告されている値とほぼ同程度の値である。

表 4 *Chattonella antiqua* の minimum cell quota ( $q_0$ )、瀬戸内海での栄養塩濃度 ( $S$ ) 及び  $S/q_0$

Table 4 Minimum cell quota ( $q_0$ ) of *Chattonella antiqua*, ambient concentrations of nutrients ( $S$ ) in the Seto Inland Sea and  $S/q_0$

	$q_0$ ( $\text{pmol} \cdot \text{cell}^{-1}$ )	$S$ ( $\mu\text{M}$ )	$Y = S/q_0$ ( $\text{cells} \cdot \text{ml}^{-1}$ )
N	11	$1-7^a$	90-600
P	1.0	$0.1-0.5^b$	100-500
Fe	$0.07-0.1$	$0.04-0.2^c$	400-3000
$B_{12}$	$8.1 \times 10^{-7}$	$(1.5-7.4) \times 10^{-6d}$	2000-10000

<sup>a</sup> Concentration of total dissolved inorganic nitrogen ( $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$ ) after Endo *et al.* (1982).

<sup>b</sup> Concentration of orthophosphate after Endo *et al.* (1982).

<sup>c</sup> Concentration of dissolved iron after Okaichi *et al.* (1982) and Matsunaga *et al.* (1982).

<sup>d</sup> Concentration of dissolved  $B_{12}$  after Hata and Nishijima (1982).

夏の瀬戸内海における無機態窒素、オルトリン酸、溶存鉄及び  $B_{12}$  の表層での濃度 ( $S$ ) を表4に示す。また、各栄養塩濃度を対応する minimum cell quota で除した値 ( $Y = S/q_0$ ) もあわせ示す。Liebig の最小律を適用するなら最小の  $Y$  を与える栄養塩が瀬戸内海では増殖量に対する制限要因となると考えられる。 $B_{12}$  に対する  $Y$  は他の栄養塩に対して得られた値に比べ、極めて大きく、 $B_{12}$  は制限要因になりにくいと考えられる。一方リン、チッソに対する  $Y$  は、鉄に対する  $Y$  に比べて、いくらか小さいが、ここに記した値だけから、リン、チッソが鉄に比べて瀬戸内海において制限要因となりやすいと結論することは早計である。

瀬戸内海における溶存鉄濃度のより精密な定量を行うとともに、リン、チッソ、鉄がどれだけの

速さで *C. antiqua* に摂取され、どれだけ有効に増殖に反映されているのかを明らかにしてはじめて *C. antiqua* 赤潮発生に関するこれら栄養塩の役割が明らかにされるであろう。

## 謝 辞

本研究を行うに当たり有益な御助言を賜った三重大学岩崎英雄先生に感謝いたします。国立公害研究所の渡辺正孝博士には、研究を通じて激励をいただきました。

## 引 用 文 献

- Anderson, D. M. and F. M. Morel (1978) : Copper sensitivity of *Gonyaulax tamarensis*. *Limnol. Oceanogr.*, **23**, 283-295.
- 遠藤拓郎・小山治行・今林博道 (1982) : 播磨灘における植物プランクトンと海況とくに栄養塩の分布および水質の生理分析, 海洋環境特性と赤潮発生に関する基礎的研究. 文部省環境科学特別研究 (B 148), 81-92.
- Guillard, R. R. L. and D. Cassie (1963) : Minimum cyanocobalamine requirements of some marine centric diatoms. *Limnol. Oceanogr.*, **11**, 410-413.
- 畑 幸彦・西島敏隆 (1982) : 播磨灘における好気性従属栄養細菌及びB群ビタミン類の分布. 海洋環境特性と赤潮発生に関する基礎的研究. 文部省環境科学特別研究 (B 148), 109-119.
- 岩崎英雄 (1971) : 赤潮鞭毛藻に関する研究—VI. 1970年備後灘に出現した *Eutreptiella* sp. と *Exuviaella* sp. について. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, **27**, 152-157.
- Iwasaki, H. (1979) : Physiological ecology of red tide flagellates. *In Biochemistry and Physiology of Protozoa*. Vol. 1, ed. by M. Levandowsky and S. H. Hutner, Academic Press. New York, 357-393.
- 岩崎英雄・佐々田憲 (1969) : 赤潮鞭毛藻に関する研究—II. 五ヶ所湾に出現した *Heterosigma inlandica* について. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **35**, 943-947.
- 松永勝彦・五十嵐康二・小池公裕・深瀬 茂 (1982) : 大阪湾淀川河口における重金属濃度. 1982年度日本海学会春季大会講演予稿集.
- Nakamura, Y. and M. M. Watanabe (1983) : Growth characteristics of *chattonella antipua* part 2. Effects of nutrients on growth. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.* **39** (4), 151-155.
- 中村泰男・渡辺 信 (1984) : *Chattonella antiqua* の増殖に及ぼす温度, 塩分, 照度, pH の効果. 国立公害研究所研究報告, 第 63 号, 79-85.
- 中村泰男・渡辺 信・渡辺正孝 (1982) : 赤潮藻類の増殖量におよぼす環境因子の影響 I. *Chattonella antiqua*. 国立公害研究所研究報告, 第 30 号, 53-70.
- 岡市友利・門谷 茂・越智 正 (1982) : 播磨灘における *Chattonella* 赤潮発生に関する海洋環境学的研究, 海洋環境特性と赤潮発生に関する基礎的研究. 文部省環境科学特別研究 (B 148), 93-108.
- O'Kelley, J. C. (1974) : Inorganic nutrients. *In Algal Physiology and Biochemistry*, ed. by W. D. P. Stewart, Univ. California Press., Berkeley and Los Angeles, 610-635.
- Ono, C. and T. Takano (1980) : *Chattonella antiqua* (Hada) comb. nov., and its occurrence on the Japanese coast. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, **102**, 93-100.
- Provasoli, J. J. A. McLaughlin and M. R. Droop (1957) : The development of artificial media for marine algae. *Arch. Mikrobiol.*, **25**, 392-428.

Rhee, G-Y. and J. Gotham (1980) : Optimum N : P ratios and coexistence of planktonic algae. *J. Phycol.*, **16**, 486-489.

Strickland, J. D. H., O. Holm-Hansen, R. W. Eppley and R. J. Linn (1969) : The use of deep tank in plankton ecology I. Studies of the growth and combination of phytoplankton crops at low nutrient levels. *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 23-34.

II-7

*Chattonella antiqua* の日周垂直移動  
——特にその生態的意味について\*

Diurnal Vertical Migration of a Red Tide Flagellate, *Chattonella antiqua*  
with Special Reference to the Ecological Role\*

中村泰男<sup>1</sup>・渡辺 信<sup>1</sup>

Yasuo NAKAMURA<sup>1</sup> and Makoto M. WATANABE<sup>1</sup>

要 旨

*Chattonella antiqua* の日周垂直運動を実験室内培養系で調べた。本種は日中は表層に夜間は底層に集積した。表層及び底層への集積開始は光の点灯消灯に先行した。

*C. antiqua* の硝酸塩、リン酸塩摂取の日周性を併せ測定した。本種は夜間において活発にこれら栄養塩を摂取した。

*C. antiqua* の日周垂直移動能力は夜間における栄養塩摂取能力と結合して、本種が硅藻類に対抗してゆく上での有力な武器になっていることが示唆された。

Abstract

Diurnal vertical migration of *Chattonella antiqua* was observed in laboratory cultures. *C. antiqua* concentrated at the surface in the daytime and at the bottom at night. The timing of descent and ascent did not coincide exactly with the onset or end of the light phases. Uptake of nitrate and phosphate by *C. antiqua* was less affected by light conditions. Diurnal vertical migration, together with the ability to take up nitrate and phosphate at night, probably gives *C. antiqua* an ecological advantage over coastal diatoms.

\* 本論文は Watanabe, M.M., Y. Nakamura and K. Kohata (1983) により Jpn. J. Phycol 31 161-166 に発表された論文の一部を和文に改めたものである。

Parts of this paper were appeared in Jpn. J. Phycol 1983, 31 (3), 161-166 by Watanabe, M. M., Y. Nakayama and K. Kohata.

1. 国立公害研究所 水質土壌環境部 〒305 茨城県筑波郡谷田部町小野川16番2

Water and Soil Environment Division, the National Institute for Environmental Studies, Yatabemachi, Tsukuba, Ibaraki 305, Japan.

## 1. はじめに

ある植物プランクトンに日周垂直移動能力と夜間における栄養塩摂取能力が同時に備わっているならば、そのプランクトンは、夏の成層海域で個体群を拡大する際有利な立場にあると考えられる (Eppley & Harrison, 1975; Harrison, 1976; 渡辺ら, 1984)。

本報においては、*Chattonella antiqua* がこのような能力をもっているのかどうかについて、検討を加える。

## 2. 実験：材料と方法について

*Chattonella antiqua* の無菌クローン株 (Ho-1: 中村・渡辺, 1984) を使用した。培養条件は 25°C, 0.04 ly·min<sup>-1</sup> (昼光色蛍光灯), 12:12 LD (08:00 点灯, 20:00 消灯) である。培地は、日周垂直運動の実験では f/2 培地 (Guillard & Ryther, 1962) を使用し、硝酸塩、リン酸塩摂取実験では H 培地 (中村・渡辺, 1984) を基礎培地として用いた。

### 2.1 日周垂直運動

対数増殖期にある *C. antiqua* 培養株 (~1000 cells·ml<sup>-1</sup>) を実験に使用した。培養容器、サンプリング法は渡辺ら (1984) と同様である。

明暗サイクル下での垂直運動とは別個に、完全暗黒下での垂直運動についても検討を行った。この実験は4日間にわたり、第1日目 (08:00—08:00) は通常の明暗サイクルで垂直運動実験を行い、2日目以降は完全暗黒下での垂直運動パターンを追跡した。

### 2.2 硝酸塩、リン酸塩摂取の日周期性

500 ml の培地を含む三角フラスコで *C. antiqua* をバッチモードで培養した。硝酸塩摂取実験の場合、硝酸塩初期濃度は 50 μM, またリン酸塩摂取実験では、リン酸塩初期濃度は 5 μM である。実験は細胞濃度が ~800 cells·ml<sup>-1</sup> (対数増殖期) に達した時点で開始した。このとき、硝酸塩 (リン酸塩) は *C. antiqua* に吸収され尽していない。サンプリング方法、栄養塩の測定、解析は渡辺ら (1984) と同様である。

## 3. 結果

### 3.1 垂直運動

明暗サイクル下、*C. antiqua* は、日中 (明期) は表層に、夜間 (暗期) は底層に集積した (図 1)。日中、表層での細胞濃度は  $7.8 \times 10^8$  cells·ml<sup>-1</sup> に達した。これは、平均細胞濃度の約 8 倍である。また、夜間底層での細胞濃度は  $6 \times 10^8$  cells·ml<sup>-1</sup> であった。*C. antiqua* の表層、底層への集積開始は点灯、消灯に先んじていた。

一方、完全暗闇下での実験結果を図 2 に示す。完全暗黒におかれた最初の日 (day 2), *C. antiqua*

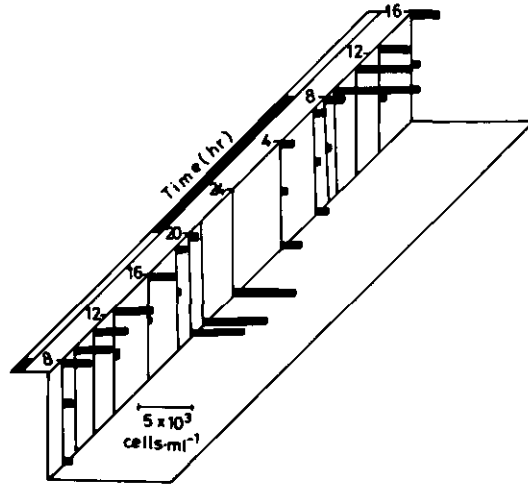


図 1 12時間—12時間明暗サイクル下での *Chattonella antiqua* の垂直移動パターン

Fig. 1 Diurnal vertical migration of *Chattonella antiqua* under a 12:12 LD cycle

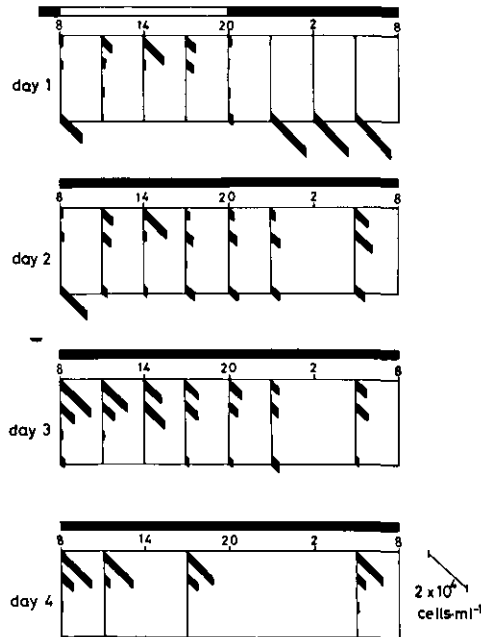


図 2 連続暗闇下における *Chattonella antiqua* の垂直移動パターン

Fig. 2 Diurnal vertical migration of *Chattonella antiqua* under continuous darkness



は“日中”(08:00—20:00)表層に集積した。しかし夜間(20:00—08:00)になっても、半分程度が沈降するのみで、かなりの部分が表層に残留した。翌日(day 3)の“日中”は、表層に細胞が集積し、“夜間”になってもほとんどの細胞が表層にとどまった。翌日も day 3 と同じ傾向を繰り返した。

### 3.2 硝酸塩, リン酸塩摂取の日周期性

硝酸塩摂取, リン酸塩摂取のいずれにおいても, *C. antiqua* の細胞濃度は 02:00 から 08:00 にかけて急激に増加し, それ以外の時間帯では一定に保たれた(図 3, 4)。つまり 02:00 から 08:00 にかけて, 細胞分裂は集中的に起こった。また, いずれの実験においても硝酸塩, リン酸塩濃度は時間とともに単調に減少した(図 3, 4)。硝酸塩摂取速度 ( $V_{NO_3}$ ) は日中  $0.8 \sim 0.4 \text{ pmol} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ , 夜間は  $0.4 \sim 0.7 \text{ pmol} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  程度であった。リン酸塩摂取速度 ( $V_{PO_4}$ ) は, 日中で  $0.05 \text{ pmol} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ , 夜間では  $0.04 \sim 0.05 \text{ pmol} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  であった。

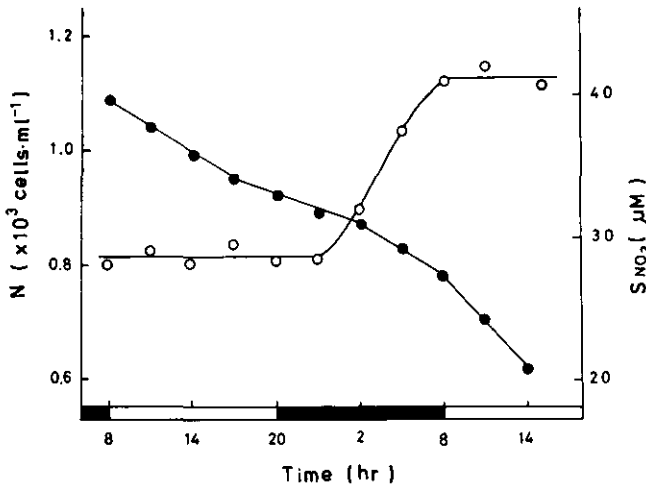


図 3 明暗サイクル下での *Chattonella antiqua* の細胞濃度 (N, ○) と硝酸塩濃度 ( $S_{NO_3}$ , ●) の経時変化

Fig. 3 Time course of cell concentration of *Chattonella antiqua* (N, ○) and of ambient nitrate concentration ( $S_{NO_3}$ , ●) under a 12:12 LD cycle

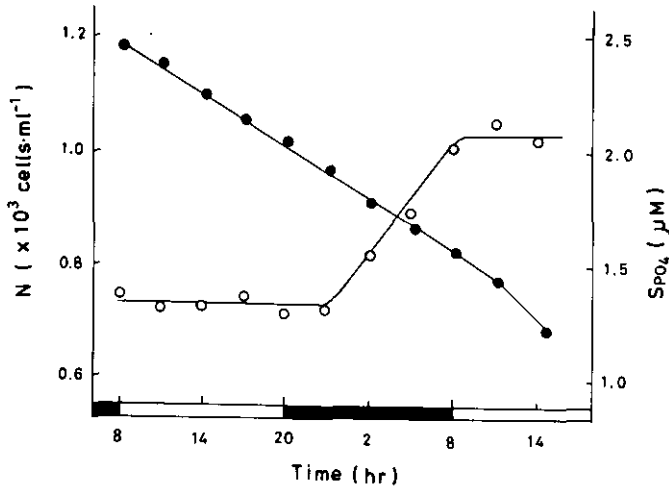


図 4 明暗サイクル下での *Chattonella antiqua* の細胞濃度 (N, ○) とリン酸塩濃度 ( $S_{PO_4}$ , ●) の経時変化

Fig. 4 Time course of cell concentration of *Chattonella antiqua* (N, ○) and of ambient phosphate concentration ( $S_{PO_4}$ , ●) under a 12:12 LD cycle

#### 4. 考 察

今回観察された *C. antiqua* の垂直運動パターンは瀬戸内海で観測されたパターンとよく一致しており (浜本ら, 1979), 瀬戸内海における本種の垂直分布はその垂直運動能力によって規定されていると考えられる。

連続暗黒下におかれると *C. antiqua* は“日中”, “夜間”にかかわらず表層に集積するようになる (図 2)。いくつかの渦鞭毛藻では暗黒下においても, 暗黒下におかれる前の周期性をもって垂直運動する例が知られている (Eppley *et al.*, 1968; Heaney & Furnass, 1980) が *C. antiqua* の運動パターンはこれらとは全く異なっている。完全暗黒下で *C. antiqua* が何故浮上するかについては今後の研究をまたねばならない。

*C. antiqua* は日周垂直運動を行えると同時に, 夜間においても活発に栄養塩を摂取できる (図 1, 3, 4)。これらの能力は夏の成層期において, 本種が個体群を拡大する際の有力な武器になるはずである (Eppley & Harrison, 1975; Harrison, 1976; 渡辺ら, 1984)。ただし, 本研究で得られた結論は, 極めて定性的なものでしかない。より定量的に *C. antiqua* の日周垂直運動の意義を明らかにしてゆくためには, 本種の垂直移動速度を求め, 更に栄養塩摂取の動力学を明期, 暗期において栄養塩濃度の関数として測定してゆく必要がある。

謝 辞

本研究を通じ激励をいただいた渡辺正孝博士に感謝します。

引 用 文 献

- Eppley, R.W. and W. G. Harrison (1975) : Physiological ecology of *Gonyaulax polyedra* a red water dinoflagellate of southern California. *In* V.R. LoCicero (ed.), Toxic Dinoflagellate Blooms. Proc. First Internat'l Conf., Mass. Sci. and Technol. Foundn., Wakefield, 11-22.
- Eppley, R.W., O. Holm-Hansen, and J. D. H. Strickland (1968) : Some observation on the vertical migration of dinoflagellates. *J. Phycol.*, 4, 333-340.
- Guillard, R.R.L. and J. H. Ryther (1962) : Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* (Cleve) Gram. *Can. J. Microbiol.* 8, 229-239.
- 浜本俊作・吉松定昭・山田達夫 (1979) : 夜間連続調査. 昭和53年6月発生ホルネリア赤潮に関する調査報告書, 香川県, 33-47.
- Harrison, W.G. (1976) : Nitrate motabolism of the red tide dinoflagellate *Gonyaulax polyedra* Stein. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2, 199-209.
- Heaney, S.I. and T. I. Furnass (1980) : Laboratory models of diel vertical migration in the dinoflagellate *Ceratium hirundinella*. *Freshwater Biol.* 10, 163-170.
- 中村泰男・渡辺 信 (1984) : *Chattonella antiqua* の増殖に及ぼす温度, 塩分, 照度, pH の効果. 国立公害研究所研究報告, 第63号, 79-85.
- Watanabe, M. M., Y. Nakamura and K. Kohata (1983) : Diurnal vertical migration and dark uptake of nitrate and phoshate of the red tide flegellates, *Heterosigma akashiwo* Hada and *Chattonella antiqua* (Hada) Ono (Raphidophyceae). *Jpn. J. phycol.* 31, 161-166.
- 渡辺 信・中村泰男・木幡邦男 (1983) : 赤潮鞭毛藻 *Heterosigma akashiwo* Hada の日周垂直移動一特にその生態的意味について. 国立公害研究所研究報告. 第 63 号, 69-77.

II-8

*Chattonella antiqua* の硝酸塩, リン酸塩摂取について\*

Nitrate and Phosphate Uptake Kinetics of *Chattonella antiqua*  
Grown in Light/Dark Cycles\*

中村泰男<sup>1</sup>・渡辺 信<sup>1</sup>

Yasuo NAKAMURA<sup>1</sup> and Makoto M. WATANABE<sup>1</sup>

要 旨

*Chattonella antiqua* の硝酸塩及びリン酸塩摂取速度を照射下及び暗黒下で測定した。硝酸塩及びリン酸塩摂取速度は、それぞれ  $0-20 \mu\text{M}$ ,  $0-10 \mu\text{M}$  の範囲で Michaelis-Menten 式に従うことが明らかになった。暗黒下での硝酸塩及びリン酸塩摂取速度は照射下における値のそれぞれ 83% 及び 93% であった。半飽和定数 ( $K_s$ ) はいずれの栄養塩についても光条件によってほとんど影響を受けずまた他の植物プランクトンと同程度の値をもつことが判明した。一方 *C. antiqua* の硝酸塩及びリン酸塩に対する specific maximal uptake rate ( $V_{\max}/q_0$ ) は他の植物プランクトンに比べて小さい値を示した。

Abstract

Nitrate and phosphate uptake kinetics of *Chattonella antiqua* were examined under light and dark conditions. The uptake kinetics of *C. antiqua* followed the Michaelis-Menten equation. The maximal uptake rates ( $V_{\max}$ ) of nitrate and phosphate in the dark were 83 and 93 % of those in the light, respectively. The half-saturation constants ( $K_s$ ) were not significantly affected by illumination and were comparable to those of other phytoplankton. However, specific maximal uptake rates of *C. antiqua* for these substrates were much smaller than those of other phytoplankton.

\* 本論文は Nakamura, Y. and M.M. Watanabe (1983) により J. Oceanogr. Soc. Japan 39 (4), 167-170 に発表された内容を和文に改めたものである。

This paper was appeared in J. Oceanogr. Soc. Japan 1983, 39(4) p. 167-170 by Nakamura, Y. & M. M. Watanabe.

1. 国立公害研究所 水質土壌環境部 〒305 茨城県筑波郡谷田部町小野川 16 番 2

Water and Soil Environment Division, the National Institute for Environmental Studies, Yatabe-machi, Tsukuba, Ibaraki 305, Japan.

## 1. はじめに

赤潮の発生にかかわる栄養塩類の役割を明らかにしてゆくためには、赤潮の原因となる植物プランクトンが、どれだけ速やかに栄養塩を摂取して増殖に利用しているのかを明らかにしなければならない。

栄養塩の摂取速度は各植物プランクトンごとに異なっており、摂取の動力学を明らかにすることは植物プランクトン間の遷移、競争、卓越を理解する上で必要不可欠である (Eppley *et al.*, 1969; Lehman *et al.*, 1975)。

本報においては *Chattonella antiqua* の硝酸塩、リン酸塩摂取の動力学について報告する。

## 2. 実験：材料と方法について

*C. antiqua* の無菌クローン株 (H<sub>0</sub>-1 : 中村・渡辺, 1984 a, b) を硝酸塩制限, あるいはリン酸塩制限H培地にて培養した。培養には 500 ml の培地を含む 1 l の三角フラスコを使用した。硝酸塩制限培地は 20 μM の硝酸塩と 15 μM のリン酸塩を含み, リン酸塩制限培地は 300 μM の硝酸塩と 5 μM のリン酸塩を含んでいる。培養は 25 ± 1°C, 0.04 ly·min<sup>-1</sup> (昼光色蛍光灯), 12 時間—12 時間明暗サイクル下 (08:00 点灯, 20:00 消灯) にて行った。

硝酸塩摂取実験は細胞濃度が約 1500 cells·ml<sup>-1</sup> に達し培地中の硝酸塩がすべて藻体に取り込まれた時点でを行った。この時の窒素に対する cell quota ( $q^N$ ) は 13 pmol·cell<sup>-1</sup> であり minimum cell quota ( $q_0^N$ ) の約 1.2 倍である (中村・渡辺, 1984 b)。こうして得られた硝酸塩欠乏株は, 30 ml ずつ無菌的に 10 本の 200 ml 三角フラスコに移しかえ, それぞれ 70 ml の硝酸塩を含まない H 培地で希釈を行った。希釈は 08:30 から 09:30 の間に行い, 上記条件下で予備培養を行った。この間に, 各フラスコ内の細胞濃度を光学顕微鏡下で測定した。明条件及び暗条件下における硝酸塩摂取実験は, それぞれ 13:00, 20:30 に開始した。開始にあたり硝酸塩を各フラスコに約 1, 2, 5, 10, 20 μM の濃度になるよう添加し, 80 分ごとに約 10 ml ずつサンプリングを行った。取り出されたサンプルは直ちに Whatman GF/C ろ紙にてろ過を行った。

ろ液中の硝酸塩濃度は Wood ら (1967) の方法に基づき, オートアナライザーにて測定を行った。硝酸塩濃度は時間とともにほぼ直線的に減少した。摂取速度 ( $V$ ) は次式により求めた。

$$V = -\frac{dS}{dt}/N \quad (1)$$

ここに  $N$  は細胞濃度,  $S$  は培地中の硝酸塩濃度である。*C. antiqua* の細胞分裂は 02:00 から 08:00 の間に起きるので (中村・渡辺, 1983 c), 実験中細胞濃度は一定に保たれている。

リン酸塩摂取実験は細胞濃度が 4500 cells·ml<sup>-1</sup> に達し, 培地中のリン酸塩がすべて藻体に取り込まれた時点でを行った。このときのリンに対する cell quota ( $q^P$ ) は 1.1 pmol·cell<sup>-1</sup> であって, minimum cell quota ( $q_0^P$ ) の 1.1 倍である (中村・渡辺, 1984 b)。こうして得られたリン酸塩欠乏株は 40 ml ずつ 10 本の 200 ml 三角フラスコに移しかえそれぞれ 60 ml のリン酸塩を含まない H

培地で希釈した。添加リン酸塩濃度はそれぞれ約 0.5, 1, 2, 5, 10  $\mu\text{M}$  である。ろ過液中のリン酸濃度は Murphy と Riley (1962) の方法に従い, オートアナライザーにて測定した。リン酸塩濃度は時間とともに, ほぼ直線的に減少し, リン酸塩摂取速度は(1)により求めた。これ以外の実験操作, 実験条件は硝酸塩摂取実験と同様である。

### 3. 結果と考察

硝酸塩摂取速度 ( $V_{\text{NO}_3}$ ) は, 硝酸塩濃度 ( $S_{\text{NO}_3}$ ) に対して Michaelis-Menten タイプの式で記述された (図 1)。

$$V_{\text{NO}_3} = V_{\text{max}}^{\text{NO}_3} \cdot S_{\text{NO}_3} / (K_s^{\text{NO}_3} + S_{\text{NO}_3}) \quad (2)$$

ここに  $V_{\text{max}}^{\text{NO}_3}$  は maximal uptake rate,  $K_s^{\text{NO}_3}$  は half saturation constant である。 $V_{\text{max}}^{\text{NO}_3}$  及び  $K_s^{\text{NO}_3}$  は, (2) 式に非線型最小自乗法を適用して求めた。これらの値を表 1 に示す。 $K_s^{\text{NO}_3}$  は光の条件によってほとんど変化せず約 3  $\mu\text{M}$  であった。Eppley ら (1969) は, 硝酸塩の摂取速度を 16 種の海洋性植物プランクトンに対して求め,  $K_s^{\text{NO}_3}$  が細胞の大きさにほぼ比例していることを見いだした。*C. antiqua* の細胞は非常に大きく ( $\sim 70 \mu\text{m}$ ), Eppley らの関係を本種に適用すると  $K_s^{\text{NO}_3}$  は,  $\sim 10 \mu\text{M}$  と極めて大きな値となる (cf. Tomas, 1979)。実測された  $K_s^{\text{NO}_3}$  は約 3  $\mu\text{M}$  であるので, *C. antiqua*

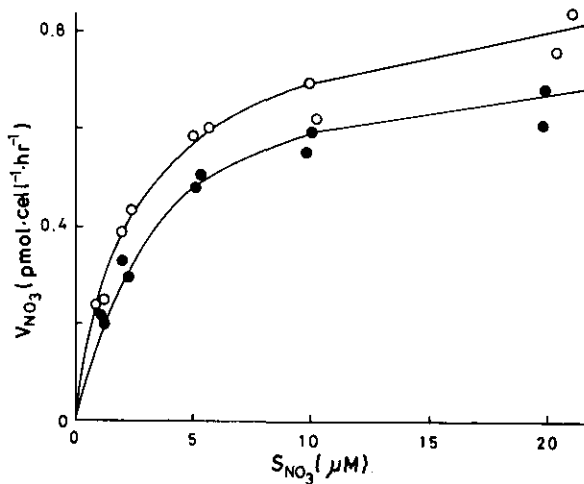


図 1 明条件 (○) 及び暗条件下 (●) における *Chattonella antiqua* の硝酸塩摂取

Fig. 1 Nitrate uptake kinetics measured in the light (○) or in darkness (●)  
Solid lines were calculated from Equation 2 using the values given in Table 1.

表 1 *Chattonella antiqua* の栄養塩摂取パラメーター

Table 1 Uptake parameters of *Chattonella antiqua*

		Light	Dark
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	q <sub>0</sub> (pmol·cell <sup>-1</sup> )	11	11
	K <sub>s</sub> (μM)	2.81±0.26	3.14±0.26
	V <sub>max</sub> (pmol·cell <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )	0.91±0.03	0.78±0.02
	V <sub>max</sub> <sup>sp</sup> (d <sup>-1</sup> )	1.92	1.64
PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	q <sub>0</sub> (pmol·cell <sup>-1</sup> )	1.0	1.0
	K <sub>s</sub> (μM)	1.76±0.22	2.04±0.33
	V <sub>max</sub> (pmol·cell <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )	0.14±0.01	0.13±0.01
	V <sub>max</sub> <sup>sp</sup> (d <sup>-1</sup> )	3.36	3.12

は、その細胞サイズに比べて小さな K<sub>s</sub><sup>NO<sub>3</sub></sup>を有しているといえる。

リン酸塩摂取速度 (V<sub>PO<sub>4</sub></sub>) も、Michaelis-Menten タイプの式に従った (図 2)。K<sub>s</sub><sup>PO<sub>4</sub></sup>は光条件にかかわらず約 2 μM である (表 1)。この値は他の植物プランクトンに対して得られた値 (0.7–2.8 μM for *Euglena gracilis*, Chisholm & Stross, 1976a, b; 1.72 μM for *Thalassiosira fluvatilis*, Perry, 1976; 1.9 μM for *Pyrocystis noctiluca*, Rivkin & Swift, 1982; 2.0–2.5 μM for

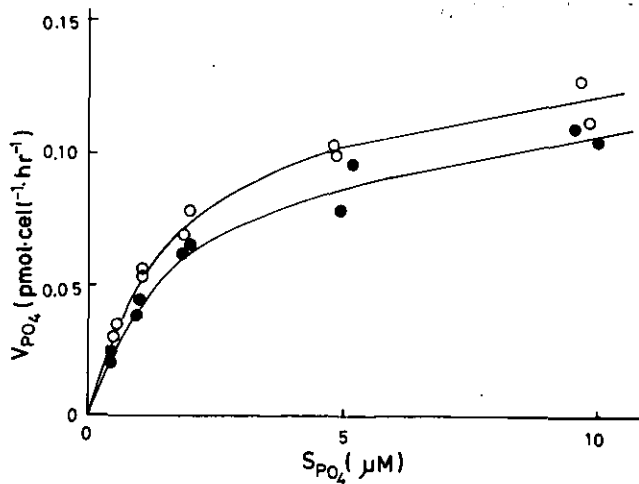


図 2 明条件 (○) 及び暗条件下 (●) における *Chattonella antiqua* のリン酸塩摂取

Fig. 2 Phosphate uptake kinetics measured in the light (○) or in darkness (●) Solid lines were calculated from Equation 2 using the values given in Table 1.

*Olisthodiscus luteus*, Tomas, 1979) と同程度である。

栄養塩摂取の動力学に関する、大多数の研究においては、 $K_s$ 値のみに注意が払われ、 $V_{\max}$ が、なおざりにされる傾向がある。しかしながら、栄養塩に対する親和性が小さな植物プランクトン (= 大きな  $K_s$  値をもっている) でも、他種に比べて、大きな  $V_{\max}$  をもてば、栄養塩の欠乏した海域においても、他種と競合してゆける可能性があるので、 $V_{\max}$  を正しく評価することが、重要である。 $V_{\max}$  は細胞サイズに依存しているため、*C. antiqua* の  $V_{\max}$  を他種と比較するためには specific maximum uptake rate ( $V_{\max}^{\text{sp}}$ ) を用いなければならない。 $V_{\max}^{\text{sp}}$  は次式にて定義される：

$$V_{\max}^{\text{sp}} = V_{\max} / q_0 \quad (3)$$

ここに  $q_0$  は minimum cell quota である。大多数の植物プランクトンの硝酸塩に対する  $V_{\max}^{\text{sp}}$  は 5—30  $\text{d}^{-1}$  であり、リン酸塩に対する  $V_{\max}^{\text{sp}}$  は、50—200  $\text{d}^{-1}$  である (Eppley & Tomas, 1969; Eppley ら 1969; Eppley & Renger, 1974; Di Toro, 1980; Gotham & Rhee, 1981a, b; Terry, 1982; Rivkin & Swift, 1982)。一方、光照射条件下における *C. antiqua* の  $V_{\max}^{\text{sp}}$  は、硝酸に対して 1.92  $\text{d}^{-1}$ 、リン酸塩に対して 3.36  $\text{d}^{-1}$  であり (表 1)、*C. antiqua* のこれらの栄養塩に対する  $V_{\max}^{\text{sp}}$  は、他種と比べ著しく小さいことが明らかである。

栄養塩摂取速度は栄養塩濃度の他に光条件によっても影響をうけることが知られている。一般的に明条件下での摂取速度は暗条件下におけるよりも大きく、暗条件下での値が明条件下での値の 65% を越えることはまれである (Rivkin & Swift, 1982)。しかしながら *C. antiqua* の暗条件下での硝酸塩、リン酸塩摂取速度は明条件下における値の各々約 83%、93% であり (表 1)、本種の栄養塩摂取速度は他の植物プランクトンに比べ、光条件によって影響をうけにくいといえる。*C. antiqua* は日周垂直運動を行って夜間栄養塩の豊富な底層に移行しうるので (中村・渡辺, 1984 c)、夜間においても活発に硝酸塩、リン酸塩を摂取を行いうる本種の能力は、*C. antiqua* 赤潮の拡大、維持に大きな役割を果たしている可能性がある。

Di Toro (1980) によれば増殖速度に対する各栄養塩の半飽和定数 ( $K_g$ ) は次式によって近似できる：

$$K_g = K_s \left( \frac{V_{\max}}{q_0 \mu_{\max}} \right)^{-1} \quad (4)$$

ここに  $\mu_{\max}$  は、栄養塩が増殖速度を制限していないときの最大増殖速度である。*C. antiqua* の硝酸塩及びリン酸塩に対する  $K_g$  値は各々、0.87  $\mu\text{M}$ 、0.29  $\mu\text{M}$  であって (表 2) これは、夏期、瀬戸内海における硝酸塩、リン酸塩濃度と同程度である (遠藤ら, 1982)。つまり、瀬戸内海におけるこれら栄養塩濃度は *C. antiqua* の増殖速度に対して critical なレベルにあるといえる。

栄養塩の摂取速度は cell quota によっても影響をうけることが知られている (ex. Gotham & Rhee, 1981a, b)。本報においては、栄養塩摂取実験は、栄養塩が欠乏した状態 ( $q \approx q_0$ ) のみで行い、摂取速度に及ぼす cell quota の影響を明らかにすることはできなかった。なお、筆者らは現在、



表 2 増殖速度に対する半飽和定数と、これを求めるために用いたパラメーター  
Table 2 Parameters used to estimate half saturation constants for growth

	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>
$K_s$ ( $\mu$ M) <sup>a</sup>	2.98	1.90
$V_{max}$ (pmol $\cdot$ cell <sup>-1</sup> $\cdot$ h <sup>-1</sup> ) <sup>a</sup>	0.85	0.14
$q_0$ (pmol $\cdot$ cell <sup>-1</sup> ) <sup>b</sup>	11	1.0
$\mu_{max}$ (d <sup>-1</sup> ) <sup>c</sup>	0.51	0.51
$K_g$ ( $\mu$ M) <sup>d</sup>	0.87	0.29

<sup>a</sup> Average of the light and dark values (cf. Table 1).

<sup>b</sup> After Nakamura and Watanabe (1984b).

<sup>c</sup> After Nakamura and Watanabe (1984a).

<sup>d</sup> Calculated from Equation 4.

連続培養系を用い、摂取速度に対する cell quota の効果を検討中である。

現実の海域において植物プランクトンの増殖にかかわる窒素、リン源は、硝酸塩、リン酸塩のみでない。すなわち窒素源としてはアンモニウム塩、リン源としては有機リン酸エステル類が存在する。アンモニウム塩、有機リン酸エステル類がどれだけ速やかに *C. antiqua* の体内に取り込まれるかについては、現在実験を継続中である。

## 謝 辞

本研究を行うに当たり有益な御助言を賜った三重大岩崎英雄教授に感謝いたします。また、国立公害研究所の渡辺正孝博士には、研究を通じ、激励をいただきました。

## 引 用 文 献

- Chisholm, S.W. and R.G. Stross (1976a) : Phosphate uptake kinetics in *Euglena gracilis* (Z) (Euglenophyceae) grown on light/dark cycles. I. Synchronized batch cultures. *J. Phycol.*, **12**, 210-217.
- Chisholm, S.W. and R.G. Stross (1976b) : Phosphate uptake kinetics in *Euglena gracilis* (Z) (Euglenophyceae) grown in light/dark cycles. II. Phased PO<sub>4</sub><sup>-</sup>-limited cultures. *J. Phycol.*, **12**, 217-222.
- DiToro, D.M. (1980) : Applicability of cellular equilibrium and Monod theory to phytoplankton growth kinetics. *Ecol. Modelling*, **8**, 201-218.
- 遠藤拓郎・小山治行・今林博道 (1982) : 播磨灘における植物プランクトンと海況とくに栄養塩の分布および水質の生理分析。海洋環境特性と赤潮発生に関する基礎的研究。文部省環境科学特別研究 (B 148), 81-92.
- Eppley, R.W. and W.H. Thomas (1969) : Comparison of half-saturation constants for growth and nitrate uptake of marine phytoplankton *J. Phycol.*, **5**, 375-379.

- Eppley, R.W., J.N. Rogers and J.J. McCarthy (1969) : Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 912-920.
- Eppley, R.W. and E.H. Renger (1974) : Nitrogen assimilation of an oceanic diatom in N-limited continuous culture. *J. Phycol.*, **10**, 15-23.
- Gotham, I.J. and G-Y. Rhee (1981a) : Comparative kinetic studies of phosphate-limited growth and phosphate uptake in phytoplankton in continuous culture. *J. Phycol.*, **17**, 257-265.
- Gotham, I.J. and G-Y Rhee (1981b) : Comparative kinetic studies of nitrate-limited growth and nitrate uptake in phytoplankton in continuous culture. *J. Phycol.*, **17**, 309-314.
- Lehman, J.T., D.B. Botkin and G.E. Likens (1975) : The assumptions and rationales of a computer model of phytoplankton population dynamics. *Limnol. Oceanogr.*, **20**, 343-364.
- Murphy, J. and Riley, J.P. (1962) : A modified single-solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta*, **27**, 31-36.
- Nakamura, Y. and M. M. Watanabe (1983) : Nitrate and phosphate uptake kinetics of *Chattonella antiqua* grown in light / dark cycles. *J. Oceanogr. Soc. Jpn*, **39** (4), 167-170
- 中村泰男・渡辺 信 (1984 a) : *Chattonella antiqua* の増殖に及ぼす温度, 塩分, 照度, pH の効果. 国立公害研究所研究報告, 第 63 号, 79-85.
- 中村泰男・渡辺信 (1984 b) : *Chattonella antiqua* の増殖量に及ぼす栄養塩の効果. 国立公害研究所研究報告, 第 63 号, 87-95.
- 中村泰男・渡辺信 (1984 c) : *Chattonella antiqua* の日周垂直運動と夜間における栄養塩摂取. 国立公害研究所研究報告, 第 63 号, 97-102.
- Ono, C and T. Takano (1980) : *Chattonella antiqua* (Hada) comb. nov., and its occurrence on the Japanese coast. *Bull. Tokai Reg. Fish Res. Lab.*, **102**, 93-100.
- Perry, M.J. (1976) : Phosphate utilization by oceanic diatom in phosphorus-limited chemostat culture and in the oligotrophic waters of the central North-Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, **21**, 88-107.
- Rivkin, R.B. and E. Swift (1982) : Phosphate uptake by the oceanic dinoflagellate *Pyrocystis noctiluca*. *J. Phycol.*, **18**, 113-120.
- Rhee, G-Y. (1973) : A continuous culture study of phosphate uptake, growth rate and polyphosphate in *Scenedesmus* sp. *J. Phycol.*, **9**, 495-506.
- Terry, K.L. (1982) : Nitrate and phosphate uptake interactions in a marine Prymnesiophyte. *J. Phycol.*, **18**, 79-86.
- Tomas, C.R. (1979) : *Olisthodiscus luteus* (Chrysophyceae). III. Uptake and utilization of nitrogen and phosphorus. *J. Phycol.*, **15**, 5-12.
- Wood, E.P., F.A. Armstrong and F.A. Richards (1967) : Determination of nitrate in seawater by cadmium-copper reduction to nitrite. *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **47**, 23-31.

II-9

制御実験生態系 (マイクロコズム) を用いた赤潮発生機構の解析 (II)  
——マイクロコズム内での赤潮鞭毛藻 *Heterosigma akashiwo* の増殖

The Use of a Controlled Experimental Ecosystem (Microcosm) in Studies of  
Mechanism of Red Tide Outbreaks, II  
——Growth of *Heterosigma akashiwo*, Red Tide Flagellate, in Microcosm

木幡邦男<sup>1</sup>・渡辺正孝<sup>1</sup>

Kunio KOHATA<sup>1</sup> and Masataka WATANABE<sup>1</sup>

要 旨

赤潮鞭毛藻の増殖・集積機構の解明を目的として、遊泳性の赤潮鞭毛藻の生理・生態的特性と物理的 (光・水温・塩分・成層・対流・乱れ等)・化学的 (栄養塩・微量金属類等) 特性の時間的・空間的変動との関連を、綿密な計測により解析することのできる室内設置型制御実験生態系 (マイクロコズム) を開発した。

マイクロコズム内で温度成層下にて、*H. akashiwo* を培養し、細胞数濃度と細胞体積の変化を測定した。この結果、*H. akashiwo* は、明け方、底層で分裂して上昇を始め、昼間に表層で各細胞が増大した後、再び底層に下降するという増殖機構が示された。

Abstract

Controlled Experimental Ecosystem (Microcosm) on land has been developed in order to study the mechanism of growth and accumulation of red tide flagellates.

In particular, the physiological and ecological characteristics of red tide flagellates have been investigated in detail under the temporal or spacial variations of physical and chemical factors (such as light, temperature or salinity stratification, convection, turbulence, nutrients, trace-metal, etc.).

*Heterosigma akashiwo* was grown in Microcosm under temperature stratification. Cell concentration and cell volume of the species were measured. In this experiment, following aspect was observed on mechanism of growth: *H. akashiwo* divided at the bottom at dawn, and then ascended to the surface. After growing up at the surface, it began to descend.

---

1. 国立公害研究所 水質土壌環境部 〒305 茨城県筑波郡谷田部町小野川16番2  
Water and Soil Environment Division, the National Institute for Environmental Studies, Yatabe-machi,  
Tsukuba, Ibaraki 305, Japan.

## 1. 序

赤潮による巨額の被害が年々続き、大きな社会問題となっている現在、赤潮発生の適確な予測及び対策を講ずるのが急務となっている。赤潮現象そのものの十分な把握が不可欠なことは言うまでもないが、このためには次の2つの側面からの基礎知識の集積が必要である。一つは赤潮を形成する藻類が場で増殖を続け、優占種に至る純粹に生物的な過程であり、他の一つは増殖した藻類が、更に藻類自身による移動もしくは風や海流等の物理的要因により、より高濃度に集積する過程である。前者は、赤潮を明確に定義するために行う種の正確な同定・分類、更に単離された各種についての増殖に対する最適環境や生理特性等の研究を含む。後者では、鞭毛藻類が行う日周垂直移動で昼間に濃厚に表層に集積する現象やラングミュアー循環等で表層に筋状に集積する現象の解明を含む(村上, 1976; 柳田, 1976; 花岡ら編, 1980)。

瀬戸内海で頻繁に発生する *Heterosigma akashiwo* と *Chattonella antiqua* の増殖最適環境と生理特性について詳細な研究がなされた(Nakamura & Watanabe, 1983a; Nakamura & Watanabe, 1983b; Watanabe *et al.*, 1982)。通常、この類の研究は実験室内で試験管や三角フラスコを用いて行われる。ここで得られた結果を赤潮発生現場に適用する際に注意しなければならないのは、現場は光照度・温度・栄養塩の濃度等が不均一に分布しているのに対し、実験室では均一系で培養が行われる点にある。

鞭毛藻の多くは日周垂直移動を行う(Eppley ら, 1968; Kamykowski & Zentara, 1977; Blasco, 1978; Heaney & Furnass, 1980; Staker & Bruno, 1980; Heaney & Eppley, 1981; Kamykowski, 1981; Cullen & Horrigan, 1981)。現在までの研究で、照度・温度・栄養塩濃度の垂直方向のこう配が日周垂直移動に影響を与える因子であることが示されている(Eppley ら *et al.*, 1968; Heaney & Furnass, 1980; Kamykowski, 1971; Cullen & Horrigan, 1981)。また、鞭毛藻の垂直移動は、単に移動するだけでなく、栄養塩の摂取、増殖と関連のある行動であり、生態的に重要な意味を持つことが報告されている(Eppley & Harrison, 1975; Harrison, 1976; Watanabe *et al.*, 1982; Watanabe *et al.*, 1983)。しかし、現在までの垂直移動の研究の多くは垂直移動を測定する容器にその容器外で培養した藻類を入れて測定するもので、通常の生理的特性を調べる条件の下で同時に垂直移動を研究した例は少ない。

我々は、化学・物理的因子の制御下で、また空間的に適度の大きさを持ち環境因子について不均一な場を作成し得る条件の下で藻類を培養し、その生理的実験を行うため室内設置型制御実験生態系(マイクロゾム)を製作した(渡辺ら, 1982)。マイクロゾム内では、藻類を培養の初期段階(初期濃度は、100 cells/ml 以下)から増殖させ、垂直移動を行わせながらその生理特性を調べられる。また、同調培養させることで分裂周期における stage (Chisholm, 1981) のそろった多量の試料を得られるが、滅菌ができて制御可能な装置でこれだけの規模のものは他に類をみない。

本研究では、前回(渡辺ら, 1982)報告した装置に幾つかの改良を加え、比増殖速度に大きな改

善が得られた。改良後の装置の概略と、これを用いて *Heterosigma akashiwo* の温度成層下での培養で得られた藻類細胞の日周体積変化と日周垂直移動の関係を報告する。

## 2. 装置

実験装置の概略を図1に示す。八丈島沖の黒潮域より搬入した海水は、ストレージタンク（容量10 m<sup>3</sup>、内部はグラスライニング製）に貯蔵される。海水は溶解槽（容量0.2 m<sup>3</sup>）にて硝酸・リン・ビタミン等の栄養塩が添加される。調整された培養液はダイヤフラム式の定量ポンプで三つのフィルター（5 μm Rogard filter, 0.22 μm Milligard filter, 0.22 μm Millidisk, Millipore Co.）を通過後、培養槽に送られる。培養槽は高さ2 m、内径1 m、培地容量1 m<sup>3</sup>で、このとき槽内上方に0.4 m<sup>3</sup>の空気層が残る。培養槽は鋼鉄製で内面にはグラスライニングが施されている。

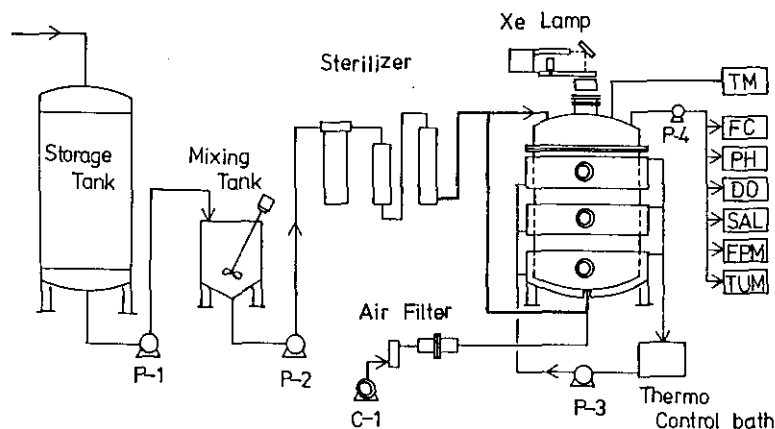


図 1 マイクロコズムの概略図

Fig. 1 Schematic view of Microcosm

P1-4; pump, C1; compressor, TM; thermometer, FC; fraction collector, PH; pH meter, DO; DO meter, SAL; salinometer, FPM; fluorometer, TUM; turbidometer

培養槽とフィルターの間の配管はテフロン製もしくは内面テフロンコーティングの管を用いてあり、蒸気滅菌に耐え、腐蝕することがない。配管の他の部分はポリプロピレンとガラスを用い、金属は一切使用していない。培養槽、空気及び海水の除菌フィルター、フィルターと培養槽間の配管は使用前に30分間蒸気殺菌される（110°C、0.5 kg/cm<sup>2</sup>の圧力にて）。

培養槽の上面に取り付けられたガラス窓（直径30 cm）を通して上方から2 kwのキセノンランプを用いて照明する。キセノンランプの光は、培養槽内部の水表面全体を照らすために凹レンズで拡散される。照射光のスペクトルを培養槽内の水面上と水面下の数点で測定した。測定にはテフロン球製の4π集光器（Booth, 1976）とスペクトロラジオメーターを使用した。培養槽内の光の分光特

性は 460~600 nm の波長範囲では夏の日中の太陽光のそれに近いが、他の波長範囲では低い。槽内の光強度は夏の日中の太陽光の約 1/5 である (図 2)。

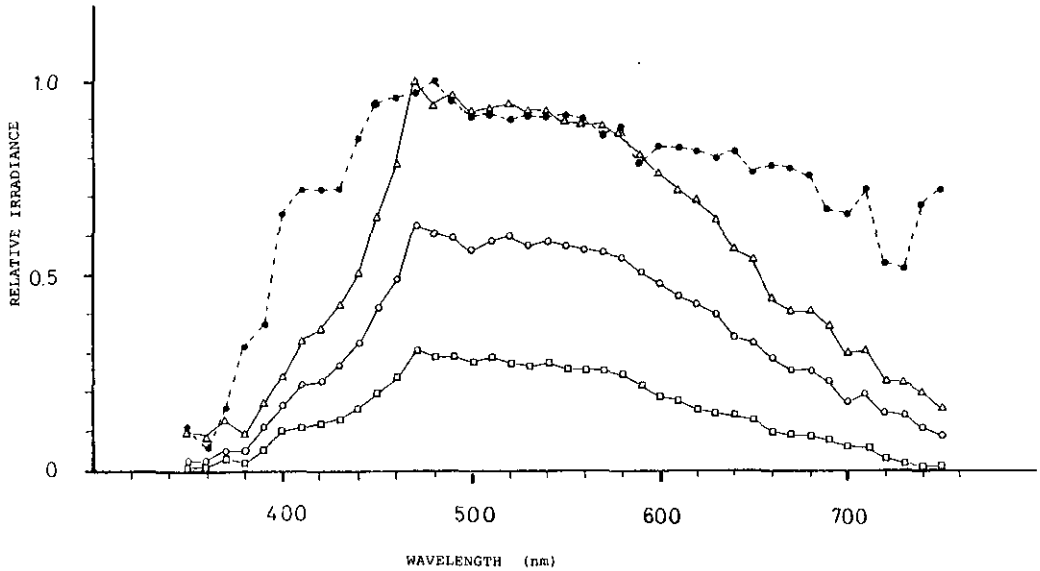


図 2 キセノンランプと太陽光の相対的スペクトル分布

Fig. 2 Relative spectral distribution of the xenon lamp and midday summer sun  
● midday summer sun; △ spectral irradiance above the water surface; ○ spectral irradiance beneath the water surface; □ spectral irradiance at 60 cm under the water surface.

培養槽内の水温分布は、培養槽外側に取り付けられた三つのジャケット(それぞれ高さ 35 cm, 厚さ 5 cm)に温度制御された水を 2~6 l/min の速さで通じることで制御される。表層と底層の温度差の最高値は約 15°C で、安定な温度成層や温度差による鉛直混合が可能である。槽内には攪拌機はないが、槽の底部あるいは側面から滅菌空気を通じて曝気による混合ができる。

培養槽内の計測は、マイクロコンピューターと二つのシーケンスプログラマー (R-2016, 大倉電機) で制御されるデータロガー (MD-20, 大倉電機) により自動的に行われる (図 3)。水温は、培養槽内の五つの異なる層で、テフロンチューブで保護された白金測温抵抗体を用いて測定する。培養液は、五つの異なる層からテフロンチューブを通して、任意時間間隔でサンプリングされる。試水の一部は、フラクションコレクターに貯えられ、他は、溶存酸素・pH・塩分・濁度・クロロフィル量の測定に供される。フラクションコレクターに貯えられたサンプルは、細胞数・細胞体積の測定や、化学分析に使用される。

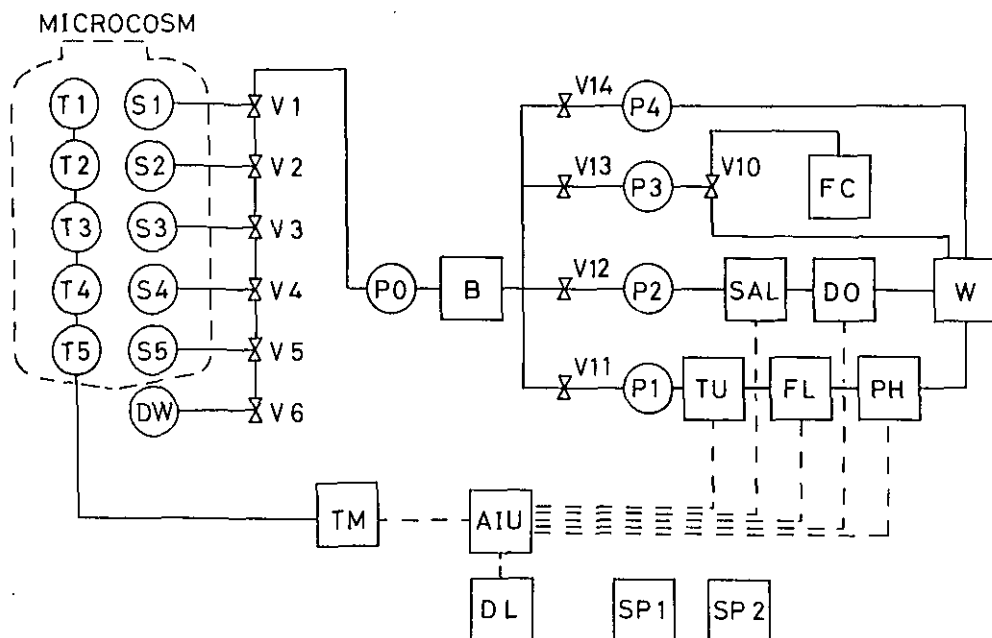


図 3 マイクロコスム内でのデータ自動計測システムの Flow Diagram

Fig. 3 Flow diagram of the automated system for processing data on the microcosm

T1-5; thermosensor, S1-5; sampling inlets, V1-14; valves, P0-4; pumps, FC; fraction collector, PH; pH meter, DO; DO meter, SAL; salinometer, TM; thermometer, D; distilled water for cleaning, W; waste water, AIU; analogue input unit, DL; data logger, SP; sequence programmers, TU; turbidometer, FL; fluorometer

### 3. 培養実験

大阪湾でしばしば赤潮を形成する種, *Heterosigma akashiwo* を培養槽で培養した。使用した株は *H. akashiwo* の無菌クローン株 (Watanabe *et al.*, 1982) で, 予備培養は 2 l 三角フラスコ内で 1 l の f/2 培地 (Guillard & Ryther, 1962) を用い, 温度は  $20 \pm 1^\circ\text{C}$ , 12:12 時間の LD 周期の下, 明期に約  $80 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$  の照明条件にて行った。細胞数濃度が約  $1.0 \times 10^8 \text{cells} \cdot \text{l}^{-1}$  に達したものを, 滅菌された注入口より無菌的に培養槽に入れ, 槽内の初期濃度を約  $1.0 \times 10^5 \text{cells} \cdot \text{l}^{-1}$  にした。6-18 時に明期, 18-翌 6 時に暗期の 12:12 時間の LD 周期で照明した。培養槽内, フィルター及びフィルターから培養槽までの海水導管, 空気導管, さらにサンプリング用のテフロン管等は培養前に高温水蒸気で滅菌した。培養槽内では,  $0.22 \mu\text{m}$  のミリポアフィルターでろ過滅菌した f/2 培地を 1 m<sup>3</sup> 用いた。

実験は次の二つの方法で行った。

(i) かくはん培養：培養槽下部より空気泡を入れ全体をかくはんし、一様にしながら培養する。このときの温度は  $20 \pm 1^\circ\text{C}$  とした。

(ii) 成層下培養：培養槽内の細胞数濃度が約  $1.0 \times 10^7 \text{ cells} \cdot \text{l}^{-1}$  に達したときにかくはんを止め、槽内に温度成層を作り、水の上下混合を抑えて培養する。このときの温度は上層で  $21 \pm 1^\circ\text{C}$ 、下層で  $19 \pm 1^\circ\text{C}$  とした。

細胞数濃度の測定は、五つのサンプリング口のうち、表層 (No. 1)、中層 (No. 3)、底層 (No. 5) の三つで採水した試料につき、コールターカウンター TA-II 型で粒径分布の測定とともに行った。

#### 4. 結果及び考察

(i) かくはん培養：コールターカウンターでの計測は *H. akashiwo* の平均粒径が約  $10 \mu\text{m}$  であるため、 $8.0 \sim 16.0 \mu\text{m}$  の範囲で行った。計測値と血球計数盤による計数値との相関を図4に示す。図4中、原点を通る傾き1の直線を実線で示した。相関係数は  $r=0.997$  であり、両者は十分に良い一致をしている。

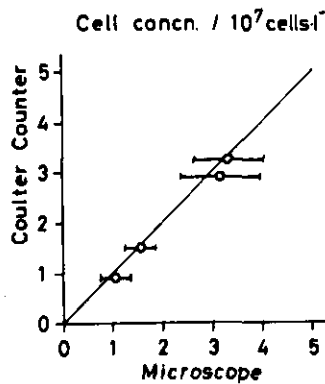


図 4 コールターカウンターと計数盤とで計測された細胞数濃度の相関

Fig. 4 Intercorrelation between cell concentrations measured by Coulter Counter and with counting chamber under microscope

培養の1日目から7日目までの *H. akashiwo* の増殖の様子を図5に示す。比増殖速度は、 $0.4 \text{ d}^{-1}$  と求められた。これは前回の結果 (渡辺ら, 1982) の約4倍であり、本研究で行った改良が有効であったことが確かめられた。また、この値は同程度の照度における試験管培養の結果 (Watanabe *et al.*, 1982) と一致し、本研究で大量培養における問題を克服したと言える。

細胞数濃度 ( $N : \text{cells} \cdot \text{l}^{-1}$ ) と細胞の体積変化 ( $NV : \text{m}^3 \cdot \text{l}^{-1}$ ) を図6に示す。細胞数濃度は0時



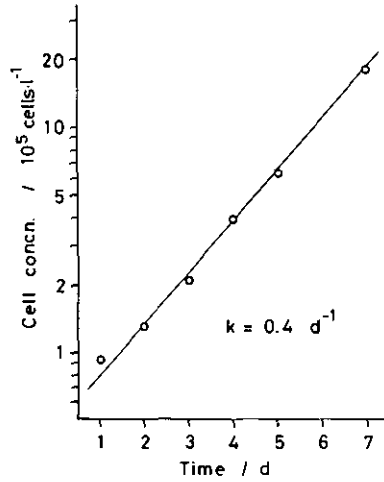


図 5 *Heterosigma akashiwo* の増殖  
 Fig. 5 Growth of *Heterosigma akashiwo*

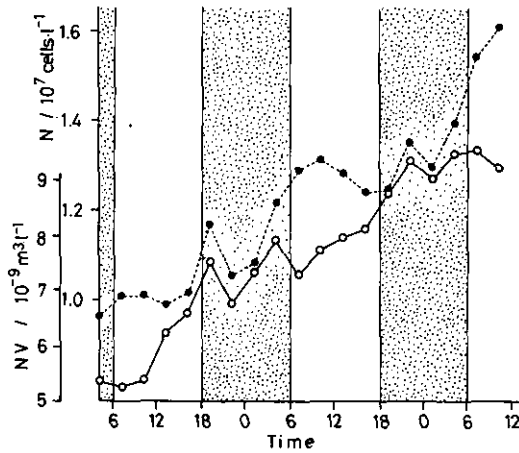


図 6 細胞数濃度 (●) と全細胞体積 (○) の時間変化  
 Fig. 6 Change of cell concentration (●) and total cell volume (○)

から8時にかけて増加し、この時期が分裂期であることを示唆する。一方、細胞の体積は6～18時の明期に増加し、暗期はほぼ一定であった。藻類細胞の全体積を細胞数濃度で割った細胞一つ当たりの平均体積 ( $V: \text{m}^3 \cdot \text{cell}^{-1}$ ) を図7に示す。細胞一つ当たりの平均体積は明期に増加し、暗期は分裂期を除いてほぼ一定であるが、分裂期に顕著に減少している。ここで得られた明暗周期にお

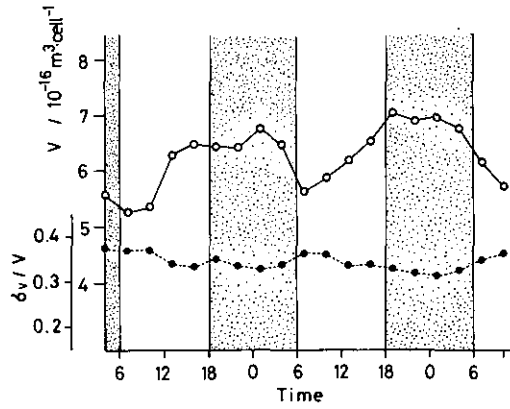


図 7 一細胞当たりの平均体積 (○) の周期的変化  
 Fig. 7 Periodic change of mean cell volume (○)

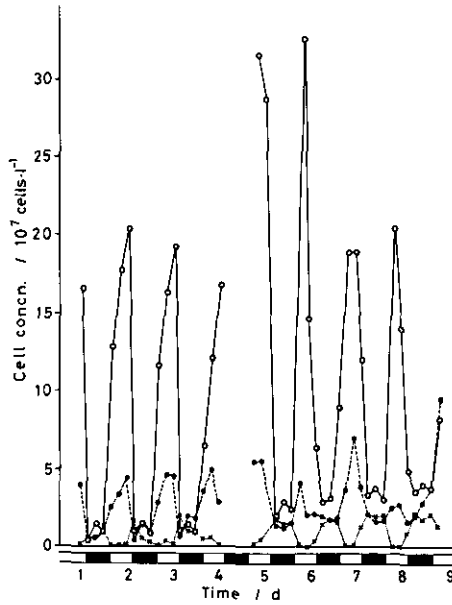


図 8 *H. akashiwo* の日周垂直移動  
 (○) ; 表層, (●) ; 中層, (×) ; 底層  
 Fig. 8 Diurnal vertical migration of *H. akashiwo*  
 (○); surface, (●); middle, and (×); bottom

る分裂期の関係は小スケールでの結果 (Watanabe *et al.*, 1982) と良く対応し, さらに, 新たに得られた体積変化を考慮に入れることで, *H. akashiwo* が 0~8 時にかけて分裂し, 明期に各細胞

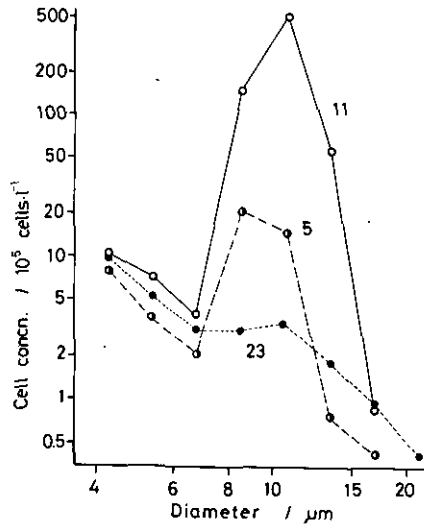


図 9 表層サンプルでの *H. akashiwo* 細胞の粒径分布と濃度の変化

Fig. 9 Changes of cell concentration and size distribution of *H. akashiwo* collected at the surface at 23, 5 and 11 O'clock

が増大することが明らかになった。

(ii) 成層下培養：8日間にわたって成層下培養した結果を図8に示す。図8に見られるように、*H. akashiwo* の日周垂直移動による表層への集積は実験期間中安定して繰り返された。

表層のサンプルについての粒径分布の時間変化を図9に示す。毎朝6時に光が点燈するが、それ以前の5時のサンプルで既に表層への *H. akashiwo* の上昇がみられ、この時は粒径の小さいものが多い。明期に入ると表層の細胞数はますます多くなるが、同時に粒径の大きいものが時間とともに増えてくる。底層のサンプルについての同様な解析の結果、底層では夜間に入ると粒径の大きな細胞の集積が始まり、0～8時にかけて粒径分布が小さい方に移ることが明らかになった。以上のことから、*H. akashiwo* について、明け方に底層で分裂して上昇を始め、昼間に表層で各細胞が増大した後に再び底層に下降するという、分裂と垂直移動の連動した増殖機構が示唆される。

この種は昼・夜間とも同程度の栄養塩摂取能力を持ち、このことと栄養塩が豊富と考えられる底層と有光層を往復できる垂直移動の能力を合わせ持つことの生態系における有利さが議論されている (Watanabe *et al.*, 1983)。日周垂直移動の機構そのものも多くの研究者の興味を引いてきたが、本研究では、更に、*H. akashiwo* の日周垂直移動と分裂周期との間に関連を見いだした。今後は、細胞内の生理的变化(例えば、クロロフィル量、ATP量の変化)を同時に測定し、日周垂直移動の機構を解明するとともに、その生態系で持つ意味に検討を加える予定である。

## 5. まとめ

温度成層下という“不均一系”で、*H. akashiwo* を培養した。マイクロコズムでは、長時間の多量なサンプリングが可能のために様々な項目を同時に測定できる。本研究では第一段階として、体積変化と日周垂直移動の関係を見いだした。赤潮発生機構解明のためには、このような、現場により近い環境で藻類を培養させ藻類の生理的特性を詳細に測定する方法が、今後とも有力な研究手段となるであろう。

## 謝 辞

本研究遂行に当たり実験補助をして下さった山田明氏（茨城環境技術センター）に、また貴重な御助言を戴いた国立公害研究所の宮崎忠国研究員に感謝を致します。

## 引用文献

- Blasco, D. (1978) : Observation on the diel migration of marine dinoflagellates off the Baja California Coast. *Marine Biol.*, **46**, 41-47.
- Booth, C. R. (1976) : The design and evaluation of a measurement system for photosynthetically active quantum scalar irradiance. *Limnol. Oceanogr.*, **21**, 326-336.
- Chisholm, S. W. (1981) : Temporal patterns of cell division in unicellular algae. *In* Platt, T [ed] *Physiological bases of phytoplankton ecology*. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, **210**, 346.
- Cullen, J. J. and S. G. Horrigan (1981) : Effects of nitrate on the diurnal vertical migration, carbon to nitrogen ratio, and the photosynthetic capacity of the dinoflagellate *Gymnodinium splendens*. *Marine Biology.*, **62**, 81-89.
- Eppley, R. W. and W. G. Harrison (1975) : Physiological ecology of *Gonyaulax polyedra* a red water dinoflagellate of southern California. *In* V. R. LoGicero (ed.), *Toxic dinoflagellate blooms*. *Proc. First Internat'l Conf., Mass. Sci. and Technol. Foundn., Wakefield*, 11-22.
- Eppley, R. W., O. Holm-Hansen and J. D. H. Strickland (1968) : Some observations on the vertical migration of dinoflagellates. *J. Phycol.*, **4**, 333-340.
- Guillard, R. R. L. and J. H. Ryther (1962) : Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* (Cleve) Gram. *Can. J. Microbiol.*, **8**, 229-239.
- 花岡資他編 (1980) : 赤潮に関する近年の知見と研究の問題点. 水産研究叢書 33.
- Harrison, W. G. (1976) : Nitrate metabolism of the red tide dinoflagellate *Gonyaulax polyedra* Stein. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **21**, 199-209.
- Heaney, S. I. and R. W. Eppley (1981) : Light, temperature and nitrogen as interacting factors affecting diel vertical migrations of dinoflagellates in culture. *J. Plankton Res.*, **3**, 331-344.
- Heaney, S. I. and T. I. Furnass (1980) : Laboratory models of diel vertical migration in the dinoflagellate *Ceratium hirundinella*. *Freshwater Biol.*, **10**, 163-170.
- Kamykowski, D. (1981) : Laboratory experiments on the diurnal vertical migration of marine

- dinoflagellates through temperature gradients. *Marine Biol.*, **62**, 57-64.
- Kamykowski, D. and S. J. Zentara (1977) : The diurnal vertical migration of motile phytoplankton through temperature gradients. *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 148-151.
- 村上彰男 (1976) : 赤潮と富栄養化, 公害対策技術同友会.
- Nakamura, Y and M. M. Watanabe (1983a) : Growth characteristics of *Chattonella antiqua* I. Effects of temperature, salinity, light intensity and pH on growth. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, **39**, 110-114.
- Nakamura, Y. and M. M. Watanabe (1983b) : Growth characteristics of *Chattonella antiqua* II. Effect of nutrients on growth. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, **39**, 151-155.
- Staker, R. D. and Bruno, S. F. (1980) : Diurnal vertical migration in marine phytoplankton. *Botanica Marina*, **23**, 167-172.
- 柳田友道 (1976) : 赤潮, 講談社サイエンティフィック.
- Watanabe, M. M., Y. Nakamura., S. Mori, S. Yamochi, (1982) : Effects of physico-chemical factors and nutrients on the growth of *Heterosigma akashiwo* Hada from Osaka Bay, Japan. *Jap. J. Phycol.*, **30**, 279-288.
- 渡辺正孝・渡辺 信・木幡邦男・原島 省 (1982) : 制御実験生態系（マイクロコスム）を用いた赤潮発生機構の解析. 国立公害研究所報告, 第30号. 11-26.
- Watanabe, M. M., Y. Nakamura, K. Kohata (1983) : Diurnal vertical migration and dark assimilation of nitrate and phosphate of the red tide flagellates, *Heterosigma akashiwo* Hada and *Chattonella antiqua* (Hada) Ono (Raphidopyceae). *Jap. J. Phycol.*, **31**, 161-166.

II-10

海水マイクロコズムの温度制御系

Temperature Control System for Microcosm

木幡邦男<sup>1</sup>・渡辺正孝<sup>1</sup>

Kunio KOHATA<sup>1</sup> and Masataka WATANABE<sup>1</sup>

要 旨

赤潮発生機構解明を目的として開発、製作した室内設置型制御実験生態系（海水マイクロコズム）に、室温以下の低温でも実験を行えるように冷凍機を含む温度制御系を新たに設置した。系を数式で表現し、運用の指針を得た。計算の結果、通年でマイクロコズム内の最低温度 8°C が得られ、系は赤潮研究にとって十分の能力を持つことが明らかになった。

Abstract

Controlled Experimental Ecosystem (Microcosm) on land has been developed in order to study the mechanism of growth and accumulation of red tide flagellates. Temperature control system with cooler has been equipped in order to operate this ecosystem even below room temperature. Operation of the system was analyzed with mathematical model by parameter fitting. Simulation by the use of this model indicates that the lowest temperature of 8°C is achievable at all seasons in Microcosm and the ability of the temperature controller is sufficient for our use to examine red tide flagellates.

1. 序 論

海域の富栄養化や赤潮発生機構解明のための研究手段として、室内設置型制御実験生態系（海水マイクロコズム）を製作した（渡辺ら，1982）。高さが約 1.5 m，容量が約 1 m<sup>3</sup> の培養槽を用いた実験で、現在までに、赤潮鞭毛藻の一種 *Heterosigma akashiwo* について、その日周垂直移動を長期にわたり実験室系で再現でき、増殖機構との関連が明らかになった（木幡・渡辺，1984）。

一般に藻類の増殖は、その適性温度が限られている。瀬戸内海で赤潮を形成する *H. akashiwo* で

1. 国立公害研究所 水質土壌環境部 〒305 茨城県筑波郡谷田部町小野川 16 番 2  
Water and Soil Environment Division, the National Institute for Environmental Studies, Yatabe-machi,  
Tsukuba, Ibaraki 305, Japan.

は約 15~25°C (Watanabe *et al.*, 1982) であり, *Chattonella antiqua* では 25 ± 2°C (Nakamura & Watanabe, 1983) である。したがって, 培養槽を用いた実験では培養槽の温度を増殖に適した一定温度範囲内に保たなければならない。さらに, 赤潮発生機構解明の研究を進めるにあたり, 培養系を, より自然環境に近いものとするために, 赤潮の多く発生する夏期に自然の海域がそうであるように温度成層下で培養実験を行う必要がある。

海水マイクロコスムでは, 培養槽の外側を三つの独立なジャケットで包み, それぞれに温度制御された水を流して培養槽内の温度調節, 温度成層形成等を行う。室温附近及び室温以上の温度範囲で形成した温度成層については既に報告した(渡辺ら, 1982)。今回, 冷凍機を含む温度制御系を新たに製作し, 室温以下でも実験が行えるようにした。この温度制御系の能力を評価するため, また, 系を有効に稼動する指針を得るために, 温度降下実験の実測値から求めた総括伝熱係数を用いて系を連立常微分方程式の形で表現した。

## 2. 基礎方程式

系の概略を図 1 に示す。系は二つの熱交換器(熱交換器 B と培養槽 M), 冷水槽, 温調槽, 及びそれらを結ぶ配管で構成される。使用した記号は表 1 にまとめて記した。

表 1 記号

Table 1 nomenclature

$A_c$	= 2.4 m <sup>2</sup> : 冷水と冷媒間の伝熱面積
$A_{ca}$	= 2.9 m <sup>2</sup> : 冷水と空気間の伝熱面積
$A_{ja}$	= 9.7 m <sup>2</sup> : 温調水と空気間の伝熱面積
$A_m$	= 3.9 m <sup>2</sup> : 温調水と培養槽内水間の伝熱面積
$c_b$	= 0.83 kcal·kg <sup>-1</sup> ·°C <sup>-1</sup> : 冷媒の比熱
$c_w$	= 1.0 kcal·kg <sup>-1</sup> ·°C <sup>-1</sup> : 水の比熱
$q_{c1}$	: 冷水から冷媒に移動する熱量 (kcal·h <sup>-1</sup> )
$q_{c2}$	: ポンプ等の定熱源から冷水に移動する熱量 (kcal·h <sup>-1</sup> )
$q_{c3}$	: 冷水槽内水から熱交換器出口水に移動する熱量 (kcal·h <sup>-1</sup> )
$q_{c4}$	: 温調槽内水から冷水槽内水に移動する熱量 (kcal·h <sup>-1</sup> )
$q_{c5}$	: 大気から冷水に移動する熱量 (kcal·h <sup>-1</sup> )
$q_{j1}$	: 温調槽内水から熱交換器出口水に移動する熱量 (kcal·h <sup>-1</sup> )
$q_{j2}$	: ジャケット出口水からの温調槽内水に移動する熱量 (kcal·h <sup>-1</sup> )
$q_{j3}$	: ポンプ等の定熱源から温調水に移動する熱量 (kcal·h <sup>-1</sup> )
$q_{j4}$	: 大気から温調水に移動する熱量 (kcal·h <sup>-1</sup> )
$q_{m1}$	: 培養槽内水から温調水に移動する熱量 (kcal·h <sup>-1</sup> )
$q_{m2}$	: キセノンランプから培養槽内水に移動する熱量 (kcal·h <sup>-1</sup> )
$t_a$	: 気温 (°C)
$t_{b1}$	: 熱交換器 B の胴側入口温度 (°C)
$t_{b2}$	: 熱交換器 B の胴側出口温度 (°C)

---

$t_{c1}$	: 熱交換器Bの管側入口温度 (°C)
$t_{c2}$	: 熱交換器Bの管側出口温度 (°C)
$t_{j1}$	: ジャケット入口温度 (°C)
$t_{j2}$	: ジャケット出口温度 (°C)
$t_m$	: 培養槽温度 (°C)
$U_c$	: 冷水と冷媒間の総括伝熱係数 ( $\text{kcal}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{°C}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ )
$U_{ca}$	: 冷水と空気間の総括伝熱係数 ( $\text{kcal}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{°C}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ )
$U_{ja}$	: 温調水と空気間の総括伝熱係数 ( $\text{kcal}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{°C}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ )
$U_m$	: 温調水と培養槽内水間の総括伝熱係数 ( $\text{kcal}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{°C}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ )
$V_c$	= 156 kg : 冷水質量
$V_j$	= 439 kg : 温調水質量
$V_m$	= 1,000 kg : 培養槽内水質量
$w_{c1}$	= $3,900 \text{ kg}\cdot\text{h}^{-1}$ : 熱交換器を通る冷水の質量流量
$w_{c2}$	: 冷水槽に流入する冷水の質量流量 ( $\text{kg}\cdot\text{h}^{-1}$ )
$w_{c3}$	: 温調槽に流入する冷水の質量流量 ( $\text{kg}\cdot\text{h}^{-1}$ )
$w_{j1}$	= $2,000 \text{ kg}\cdot\text{h}^{-1}$ : 温調水質量流量
$w_{j2}$	: 温調槽から冷水槽に流入する水の質量流量 ( $\text{kg}\cdot\text{h}^{-1}$ )

---

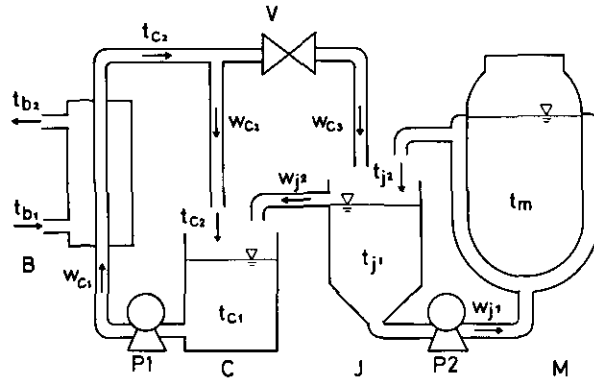


図 1 海水マイクロコズム温度制御系概略図

Fig. 1 Schematic diagram of a temperature control system for Microcosm

B : heat exchanger, C : cooling water bath,

J : controlled water bath, M : cultivating tank of Microcosm,

P1 : pump for cooling water, P2 : pump for temperature controlled water, V : electromagnetic valve.

実験の期間中、三つのジャケットには同一温度の水を流し、培養槽内は曝気により温度を一様とした。

独立な温度として  $t_{c1}$ ,  $t_{j1}$ ,  $t_m$  を選ぶと、これらの時間変化を表す微分方程式は以下のように書き表される。ただし、配管部分による熱損失及び蒸発の効果は、他の量に比べて小さいので無視した。



また、すべての総括伝熱係数は通常運転の範囲内で一定であると仮定した。

$$c_w \cdot V_c \cdot \frac{dt_{c1}}{d\theta} = -q_{c3} + q_{c4} + q_{c5} \quad (1)$$

$$q_{c1} = U_c \cdot A_c \cdot \Delta t_{cb} \quad (2)$$

$$q_{c3} = q_{c1} - q_{c2} \quad (3)$$

$$q_{c4} = c_w \cdot w_{j2} \cdot (t_{j1} - t_{c1}) \quad (4)$$

$$q_{c5} = U_{ca} \cdot A_{ca} \cdot (t_a - t_{c1}) \quad (5)$$

$$c_w \cdot V_j \cdot \frac{dt_{j1}}{d\theta} = -q_{j1} + q_{j2} + q_{j4} \quad (6)$$

$$q_{j1} = c_w \cdot w_{c3} \cdot (t_{j1} - t_{c2}) \quad (7)$$

$$\begin{aligned} q_{j2} &= c_w \cdot w_{j1} \cdot (t_{j2} - t_{j1}) \\ &= q_{j3} + q_{m1} \end{aligned} \quad (8)$$

$$q_{j4} = U_{ja} \cdot A_{ja} \cdot (t_a - t_{j1}) \quad (9)$$

$$c_w \cdot V_m \cdot \frac{dt_m}{d\theta} = -q_{m1} + q_{m2} \quad (10)$$

$$q_{m1} = U_m \cdot A_m \cdot \Delta t_{mj} \quad (11)$$

ただし

$$\Delta t_{cb} = \frac{(t_{c1} - t_{b1}) - (t_{c2} - t_{b2})}{\ln [(t_{c1} - t_{b1}) / (t_{c2} - t_{b2})]}$$

また、流量には次の関係がある。

$$w_{c1} = w_{c2} + w_{c3} \quad (12)$$

$$w_{c3} = w_{j2} \quad (13)$$

### 3. 温度測定実験

二つの熱交換器の総括伝熱係数及びポンプ、キセノンランプ等による発熱量の影響を測定するための実験を行った。温度測定には CC 型熱電対を用い、生じた起電力をサーモダック III 型温度記録計（江藤電気）で 30 秒から 30 分間隔で記録した。培養槽内部の水温測定にはテフロン被覆した  $100 \Omega$  白金測温抵抗体を用い、データロガー（大倉電機，MD-20）でデータを収集した。実験は次の 4 系統を行った。

(i) 電磁バルブ (V) を閉じ、冷水槽 (C) 及び熱交換器 (B) に着目する。この条件で、冷

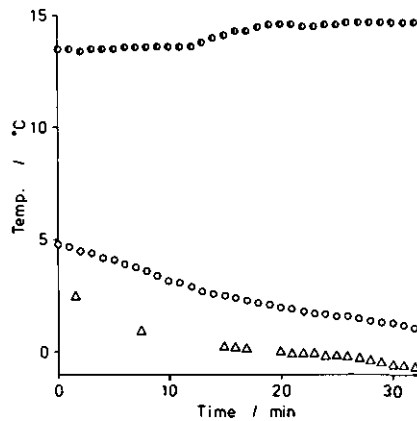


図 2 冷水槽水温の下降

Fig. 2 Descending temperature of cooling water

○;  $t_{a1}$ , ○;  $t_{c1}$ , △;  $t_{b2}$

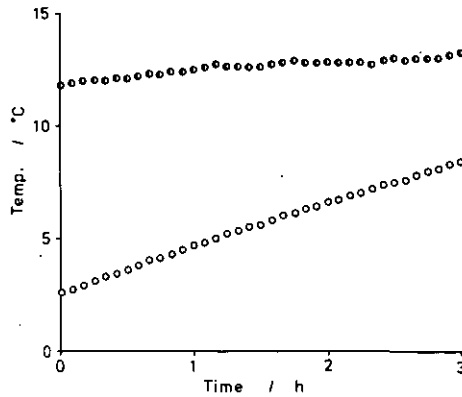


図 3 冷水槽水温の上昇

Fig. 3 Ascending temperature of cooling water

○;  $t_{a2}$ , ○;  $t_{c1}$

水循環ポンプ (P 1) を作動させ、冷水槽の水を室温附近から平衡に達するまでの期間、冷却した。この過程で、 $t_{c1}$ 、 $t_{b2}$ をそれぞれ1分ごとに測定した (図 2)。

(ii) 電磁バルブを閉じた(i)と同じ条件で、冷媒の流れを止め、冷水を空气中に放冷させた。この過程で、 $t_{c1}$ 、 $t_a$ をそれぞれ5分ごとに測定した (図 3)。

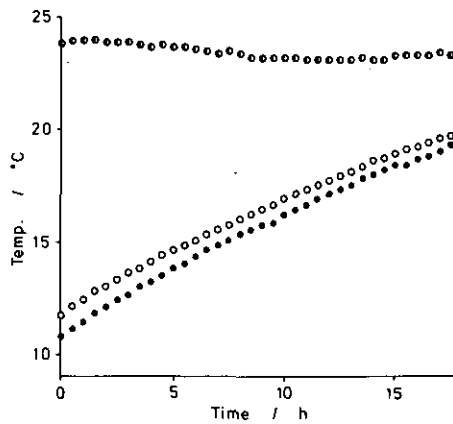


図 4 温調槽及び培養槽水温の下降

Fig. 4 Descending temperature of controlled water and water in cultivating tank

○ ;  $t_m$ , ● ;  $t_{j2}$ , ○ ;  $t_{j1}$ , △ ;  $t_{b2}$

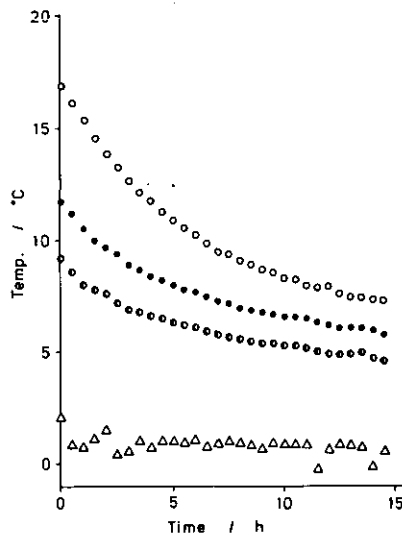


図 5 温調槽及び培養槽水温の上昇

Fig. 5 Ascending temperature of controlled water and water in cultivating tank

○ ;  $t_a$ , ○ ;  $t_{j2}$ , ● ;  $t_m$

(iii) 電磁バルブを開け、冷水循環ポンプ (P 1)、温調ポンプ (P 2) を作動させ、系全体を冷却した。この過程で、 $t_{c1}$ ,  $t_{j1}$ ,  $t_{j2}$ ,  $t_m$  のそれぞれを 30 分ごとに測定した (図 4)。

(iv) 系全体を冷却した後に電磁バルブを閉じ、温調槽への冷水供給を停止した。この状態で温調ポンプを作動させ、培養槽・温調槽内の冷水の温度上昇を 30 分ごとに測定した (図 5)。

#### 4. 係数の決定

実験の項で述べた (i) ~ (iv) の結果から基礎方程式中の各パラメーターを決定し、系を数値的に記述する。

式中の各部液体の質量と流量は通常運転時の値を使用し、実験中一定とした。これらを表 1 に示す。ただし、実験 (ii), (iv) では

$$w_{c3} = w_{j2} = 0$$

とした。

実験 (ii) の条件は式 (1) ~ (5) で、 $q_{c1} = 0$ ,  $q_{c4} = 0$  に対応する。したがって、このとき式 (1) は

$$c_w \cdot V_c \cdot \frac{dt_{c1}}{d\theta} = q_{c2} + V_{ca} \cdot A_{ca} \cdot (t_a - t_{c1}) \quad (14)$$

になる。図 3 から、 $t_{c1}$  の時間変化を、その時の気温  $t_a$  との差についてプロットすると図 6 になる。

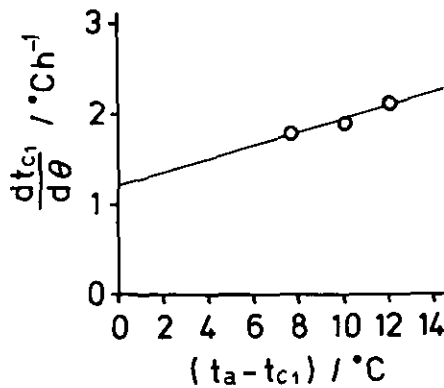


図 6 冷水温度  $t_{c1}$  の時間変化量と気温,  $t_a$ , との差の関係

Fig. 6 Dependence of temperature gradient of cooling water on difference between its and atmospheric temperatures

この図から

$$\frac{dt_{c1}}{d\theta} = 1.2^\circ\text{C}\cdot\text{h}^{-1} + 0.075\text{h}^{-1} \cdot (t_{c1} - t_a) \quad (15)$$

が得られる。表1の  $c_w$ ,  $V_c$  の値を用いて

$$q_{c2} = 187 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1}$$

$$U_{ca} \cdot A_{ca} = 11.7 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$$

$$U_{ca} = 4.0 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1} \cdot \text{m}^{-2} \quad (16)$$

が得られる。

温調水の流量が,  $w_{j2} = 0$  であることを考慮して式(1)に式(16)の結果を代入して整理すると

$$\begin{aligned} f_c(t_a, t_c) &= c_w \cdot V_c \cdot \frac{dt_{c1}}{d\theta} - q_{c2} - q_{cs} \\ &= c_w \cdot V_c \cdot \frac{dt_{c1}}{d\theta} - 187 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1} - 11.7 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1} \cdot (t_a - t_{c1}) \\ &= U_c \cdot A_c \cdot \Delta t_{cb} \end{aligned} \quad (17)$$

最左辺の量は, 冷水槽水温  $t_{c1}$  の時間変化をもたらす熱量と大気中から冷水中に入る熱量を表す。これらと最右辺の  $\Delta t_{cb}$  は実験(i)において実測された。実験(i)の結果から, 左辺の量を  $\Delta t_{cb}$  に対して示したのが図7である。この図中の直線の傾きから

$$U_c \cdot A_c = 476 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$$

$$U_c = 198 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1} \cdot \text{m}^{-2} \quad (18)$$

が得られる。

実験(iii), (iv)についての同様な考察の結果, それぞれ図8, 9が得られる。これらの図中の直線の傾き等から

$$U_{ma} = 4.1 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$$

$$U_m = 86.5 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$$

$$q_{j3} = 263 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1} \quad (21)$$

また, キセノンランプを点燈した時と消燈したときとの温度の時間変化の差から

$$q_{m2} = 225 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1} \quad (22)$$

が得られる。

得られたパラメーターを用いて式(1), (6), (11)を表記すると

$$c_w \cdot V_c \cdot \frac{dt_{c1}}{d\theta} = -476 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{C}^{-1} \cdot \Delta t_{c,b} + 187 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1} + c_w \cdot w_{j2} \cdot (t_{j1} - t_{c1}) + 11.7 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{C}^{-1} \cdot (t_a - t_{c1}) \quad (23)$$

$$c_w \cdot V_j \cdot \frac{dt_{j1}}{d\theta} = -c_w \cdot w_{c3} \cdot (t_{j1} - t_{c2}) + 340 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{C}^{-1} \cdot \Delta t_{m,j} + 263 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1} + 39.4 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{C}^{-1} \cdot (t_a - t_{j1}) \quad (24)$$

$$c_w \cdot V_m \cdot \frac{dt_m}{d\theta} = -340 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{C}^{-1} \cdot \Delta t_{m,j} + 225 \text{ kcal} \cdot \text{h}^{-1} \quad (25)$$

となる。

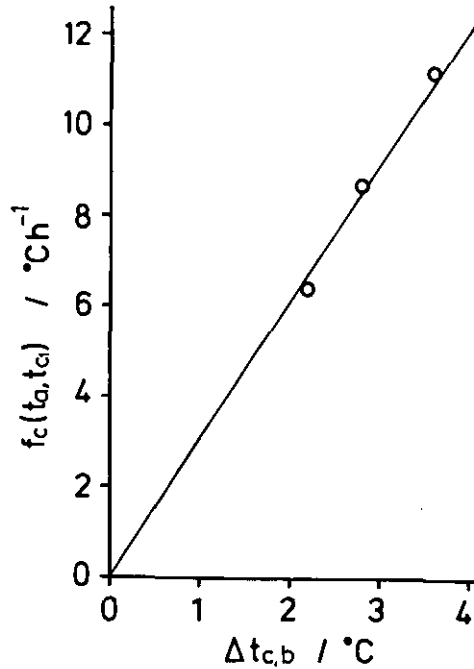


図 7 気温の影響を補正した冷水温度の時間変化量  $f_c$  と対数平均温度差の関係

Fig. 7 Relation between temperature gradient of cooling water compensated for effect of atmospheric temperature and L. M. T. D.

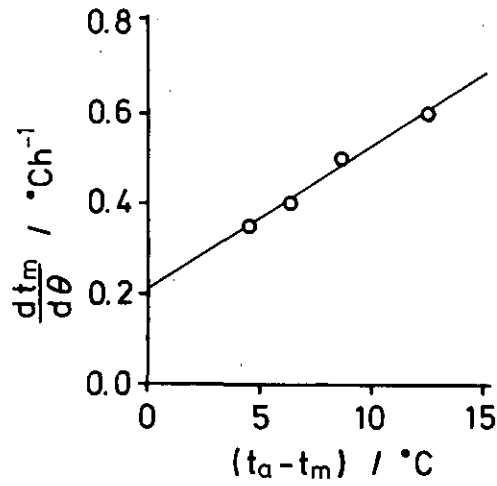


図 8 培養槽内水温  $t_m$  の時間変化量と気温,  $t_a$ , との差の関係

Fig. 8 Dependence of temperature gradient in Microcosm on difference between its and atmospheric temperatures

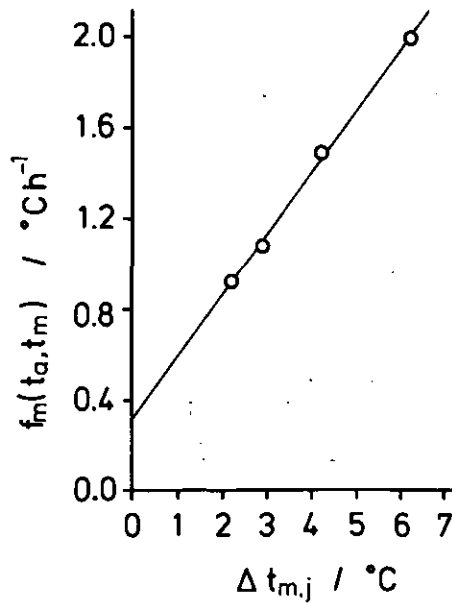


図 9 気温の影響を補正した培養槽内水温の時間変化量  $f_m$  と対数平均温度差の関係

Fig. 9 Relation between temperature gradient in Microcosm compensated for effect of atmospheric temperature and L. M. T. D.

## 5. 結論

前節までに述べたように、マイクロコズムの温度制御系は(23)~(25)式で記述できた。系の到達する最低温度をみるために、平衡状態を考える。平衡状態では、(23)~(25)式の左辺を零とおき、さらに、 $w_{c2} = 0$ 、 $w_{j2} = w_{c3}$ より

$$t_{c1} = t_{j1}$$

と仮定すると

$$t_{j1} \cong 0.89 t_{b1} + 0.11 t_a + 1.51^\circ\text{C}$$

$$t_m \cong t_{j1} + 0.88^\circ\text{C}$$

が得られる。例えば、実験(iii)では

$$t_a = 24^\circ\text{C}; t_{b1} = 0^\circ\text{C}$$

として平衡状態での温調槽、培養槽温度は、それぞれ

$$t_{j1} \cong 4.2^\circ\text{C}$$

$$t_m \cong 5.0^\circ\text{C}$$

と見積られる。これらは図4に示した実測結果と一致する。その他の幾つかの計算例を表2に示す。

通年での室温の最高値は約40°C、また、冷媒温度の最高値が1°Cであり、この時の培養槽内の到達温度は約8°Cと計算される。この値は、赤潮藻類の発生海域における水温を下回っており、今回作製した温度制御系の冷却能力は我々の実験にとって十分であると考えられる。

表 2 マイクロコズム内温度の計算値  
Table 2 Calculated temperature in Microcosm

$t_{b1}/^\circ\text{C}$	$t_a/^\circ\text{C}$	$t_m/^\circ\text{C}$
0	20	4.6
1	20	5.5
0	30	5.7
1	30	6.6
0	40	6.8
1	40	7.7



木幡邦男・渡辺正孝

今回の実験では培養槽内の温度を攪拌により均一としたが、今後は成層を形成した場合の温度特性を研究する予定である。

#### 謝 辞

本研究遂行に当たり貴重な御助言を戴いた国立公害研究所技術部の竹下俊二博士に、また実験補助をして下さった山田明氏（茨城環境技術センター）に感謝致します。

#### 引 用 文 献

- 木幡邦男・渡辺正孝（1984）：制御実験生態系（マイクロコズム）を用いた赤潮発生機構の解析（II）．一マイクロコズム内での赤潮鞭毛藻 *Heterosigma akashiwo* の増殖一，国立公害研究所研究報告，第63号，111-121.
- Nakamura, Y. and M. M. Watanabe (1983): Growth characteristics of *Chattonella antiqua* Part I. Effects of temperature, salinity, light intensity and pH on growth. J. Oceanogr. Soc. Jpn, **39**, 110-114.
- Watanabe, M. M., Y. Nakamura., S. Mori, and S. Yamochi (1982) : Effects of physico-chemical factors and nutrients on the growth of *Heterosigma akashiwo* Hada from Osaka Bay, Japan. Jap. J. Phycol., **30**, 279-288.
- 渡辺正孝・渡辺 信・木幡邦男・原島 省（1982）：制御実験生態系（マイクロコズム）を用いた赤潮発生機構の解析，国立公害研究所研究報告，第30号，11-26.

II-11

内湾における重力対流の実験的研究  
水面冷却により励起される流動

An Experimental Study on the Gravitational Circulation in the Bay  
The Flow Induced by the Water Surface Cooling

原島 省<sup>1</sup>・渡辺正孝<sup>1</sup>

Akira HARASHIMA<sup>1</sup> and Masataka WATANABE<sup>1</sup>

要 旨

温度条件を制御した実験系において、水面冷却による重力対流（冷却型密度流）を励起させた。この流系は、外洋に接続する内湾において、上層・下層が逆方向の流速シアを形成する。その流量  $q$  (flowrate と定義する) は、内湾、外洋間の海水交換に寄与し、またその流速の鉛直分布は、物質のシア分散に寄与するという点で重要である。

実験系は長さ 4 m、幅 0.5 m の内湾模擬部と、長さ 1.5 m、幅 1.5 m の外洋模擬部とから成り、後者の水深は前者のそれよりも 0.6 m 大きく、水面高は任意とする。この設定により、比較的アスペクト比 ( $H/L$ ) の小さな内湾が、大きな熱容量をもつ外洋に接続している状態が表現される。内湾模擬部水面上に冷却及び除湿を行った空気を送り、熱を奪った結果、上層で外洋部から内湾模擬部へ流入し、下層で逆方向に流出する流れが、レーザードップラー流速計により実測された。水面浮力流出量  $b_f$ 、水深  $H$  をそれぞれ 4 段階に変えた 16 ケースの実験を行った。その結果、浮力  $b$  及び flowrate  $q$  の分布は、Phillips (1966) の次元解析に基づく相似解  $u = b_f^{1/3} \cdot x^{1/3} \cdot F(z/H)$ 、 $b = b_f^{2/3} \cdot x^{2/3} \cdot H^{-1} \cdot G(z/H)$  をほぼ支持することがわかった。この結果に基づき、水平流速及び浮力の特性値を  $U^* = b_f^{1/3} \cdot L^{1/3}$ 、 $B^* = b_f^{2/3} \cdot L^{2/3} \cdot H^{-1}$  とし、コリオリ項を無視した支配方程式系を無次元化すると、方程式系は、外部パラメータのみからなる無次元数  $Ref (= U^* H^2 L^{-1} \nu^{-1})$  で特性づけられる。測定された flowrate  $q$  を  $Ref$  に対してプロットすると、 $q$  は  $Ref$  に規定され、 $Ref$  に対して単調増大であることがわかった。このことから、コリオリ項が無視できる範囲では flowrate が内湾模擬部の水平・鉛直規模、冷却量、鉛直粘性パラメーターのみに依存することがわかる。

また、水平流速  $u$  の鉛直プロファイルに関しては、すべての実験ケースを通じて、 $H$  で規格化された上層厚さが Sturm (1976) による多項式近似の鉛直プロファイル関数のそれよりも大きいことがわかった。更に染料跡による流動状態の可視化からは、密度不安定対流

1. 国立公害研究所 水質土壌環境部 〒305 茨城県筑波郡谷田部町小野川 16 番 2  
Water and Soil Environment Division, the National Institute for Environmental Studies, Yatabe-machi,  
Tsukuba, Ibaraki 305, Japan.

が、表層の密度不安定成層域のみならず、下方の安定成層域の一部まで到達していることが推定される。これらの事実は下層の水の一部が、乱流状態にある上層に連行加入され、上層の厚さを大きくしていることを示す。

### Abstract

A gravitational circulation due to the water surface cooling is excited in a thermally controlled experimental system. The system consists of the inner bay section (length: 4m, width: 0.5m) and the outer ocean section (length: 1.5m, width: 1.5m). The latter is deeper than former by 0.6m and the water surface level is variable. This setup provides the situation that the mouth of an inner bay with relatively small aspect ratio ( $H/L$ ) is opened to the outer ocean that has a larger heat capacity. The water surface is cooled by introducing cooled, dehumidified air, giving negligible tangential stress on the water surface, while thermal condition of the outer ocean section is kept constant. As the result of measurement by a Laser Doppler Velocimeter, a circulation that flows from the outer ocean to the inner end of the bay through the upper layer and flows back through the lower layer is observed.

16 cases of experiments are performed changing the cooling rate  $T_f$  and the water depth  $H$ . Vertical distribution of horizontal velocity shows similar profiles through all the cases. And the dependence of the buoyancy  $b$  and the flowrate  $q$  on the buoyancy flux  $b_f$  and the horizontal location  $x$  is also found to confirm the similarity solution of Phillips (1966). A characteristic value of horizontal velocity is derived as  $U^* = b_f^{1/3} \cdot L^{1/3}$  from the above solution. If we non-dimensionalize the momentum equation using this characteristic velocity, we can define a non-dimensional number  $Ref (= H^2 \cdot U^* \cdot L^{-1} \nu^{-1})$  which is composed solely of external parameters. And the observed flowrates non-dimensionalized by  $H \cdot U^*$  is found to show a good correlation with  $Ref$ .

Furthermore, observed flowrates are shown to locate near the solution curve of Brocard *et al.* (1980), which is based on the equilibrium temperature  $T_e$  and heat exchange coefficient calculated from the meteorological factors, the observed upper layer thickness  $h_u$ , and the assumed interfacial friction parameter  $f_i$ .

Through all the experiments, upper layer thickness normalized by the total depth is relatively greater than those of profile functions derived by Sturm (1976) in polynomial forms.

Visualization of the flow field by casting dye particles reveals that the local unstable convection not only occurs within the upper reversely stratified layer but penetrates into the lower stably stratified layer.

These facts imply that the lower water is entrained into the upper turbulent layer and that the water exchange between the inner bay and the outer ocean is determined by the dimension of the bay, cooling rate and the vertical mixing process including the entrainment mentioned above.

## 1. 緒言

海洋、大気などの環境流体中には、様々な駆動力をもつ流れが存在するが、その中に密度流 (density current) と呼ばれる流れがある。密度流は、流体要素の密度偏差と重力が結合して流れを駆動することから重力対流 (gravity current, gravitational circulation) あるいは浮力駆動流 (buoyancy-driven current) とも呼ばれる。また、海水中において、密度偏差が水温偏差と塩分偏差の両方により形成される場合には、熱塩循環流 (thermohaline circulation) という術語が用いられることもある。本論文では重力対流という術語を用いる。

現在、海洋において富栄養化、赤潮、重金属汚染等の環境問題が深刻になっているのは一般的に内湾と呼ばれる海域である。内湾といっても、その形状、空間スケールや外洋の状況等の特性は様々であり、その明確な定義づけは困難である。本研究では、“陸岸で囲まれ、外洋に接続した海域”という弱い定義にとどめ、流動のダイナミクスに依存するところのその閉鎖性、滞留度、外洋との交換度に関する認識を研究の output とすることを意図するものである。

赤潮発生には、海水の化学的要因、生物学的要因の他に、物理的要因が大きく作用していると考えられる。物理的要因とは水温、塩分分布状態、密度成層状態、上下層の混合状態及び流動状態に代表されるが、これらは互いに関連をもちながら、内湾の環境の基礎を形成していると考えられる。栄養塩濃度に関しても、どのような流動—分散過程が栄養塩を湾外に排出あるいは湾内に滞留させているかという物理的メカニズムの解明が重要な鍵を握っているといえる。

## 2. フィールド観測結果における重力対流現象

沿岸海域においては、一般に潮汐現象が卓越するため、流動データに明りょうにとらえられた重力対流の例は豊富ではない。むしろ、重力対流は水温、塩分等のデータに間接的に表現されることが多い。以下にその例を示す。

図1は、冬季、春季、夏季、秋季の紀伊水道における水温、塩素量、密度の分布の鉛直断面図である。この分布を大まかに表現すれば、夏期には表層で高温、低塩分、下層で低温、高塩分であり、等値線は水平に走り、物理量は鉛直方向に強い成層を示している。冬季には等値線が鉛直方向に走り、物理量の分布は水平方向に大きなこう配をもつ。また水型としては湾奥側が低温、低塩分、外洋側が高温、高塩分となるが密度は両側を通じて等しく、塩分偏差と温度偏差が海水の状態方程式  $\rho = \rho(T, S)$  において相殺していることがわかる。さらに特記すべきことは、冬季には物理量の水平こう配が両水塊間の狭い帯域に集約されており、海洋前線 (Oceanic front) として認識されている。このような分布形態は、東京湾 (長島ら, 1979)、伊予灘 (Yanagi, 1980) などでも観測されている。更に付記すべきことは、春季、秋季は遷移状態といえるが、この間に[(高温, 低塩分), (低温, 高塩分)]の水型の組み合わせから[(高温, 高塩分), (低温, 低塩分)]の組み合わせへの変化が存在することである。河川水供給すなわち負の塩分供給が常に湾奥から行われることを考えれば、上記の水型の変化には海面を通じての熱フラックスが大きな役割を演じていることが推測される。

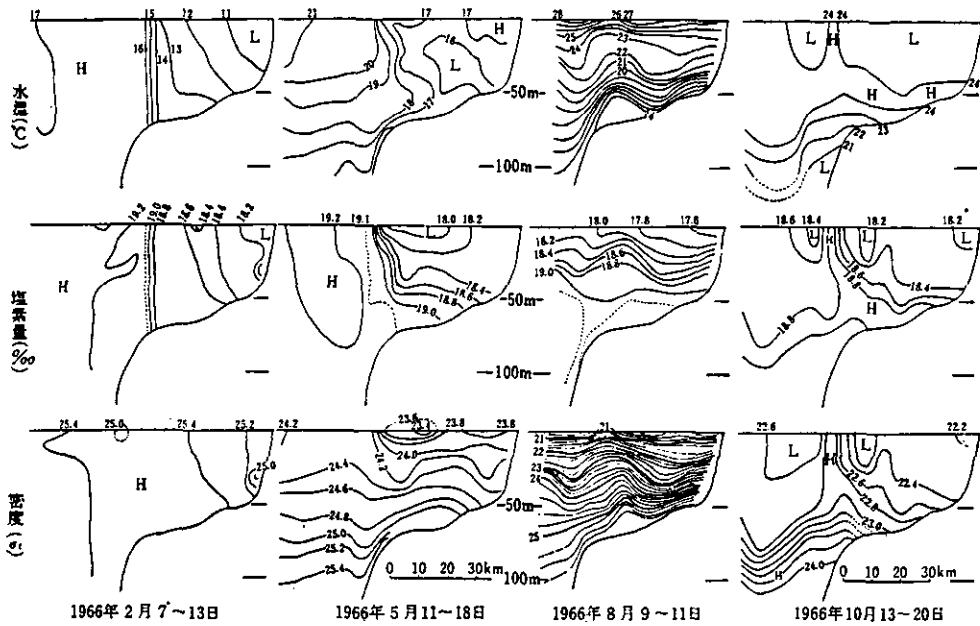


図 1 紀伊水道南北断面における水温、塩素量、密度 ( $\sigma_t$ ) の季節変化 (國司他, 1971)

Fig. 1 Seasonal variation of water temperature, chlorinity and density ( $\sigma_t$ ) in the Kii-Channel, (Kunishi *et al.* 1971)

次に、空間スケールのやや小さな内湾に例をとる。図2-1、図2-2は、7月と11月の気仙沼湾における水温、塩分、溶存酸素、クロロフィル量の鉛直断面分布である。紀伊水道の例と異なり、冬季の海洋前線は観測されていないが、夏季の鉛直成層が顕著なこと、冬季には成層が消え、水平こう配が支配的になることは共通している。また夏期の溶存酸素については、下層の貧酸素水が表層の高酸素水と混合することが密度安定成層によってさまたげられていることが推測される。また、クロロフィルa量も密度躍層よりも上で大きい。冬季にはこのような分布構造はみられず、クロロフィルa量は湾奥で大きく湾外で小さくなり、溶存酸素は湾奥で小さい。このような構造には、海面冷却による密度不安定対流の上下混合効果が大きな役割を果たしていると考えられる。

このように、内湾の化学的環境、生物的環境にも、海面冷却加熱、河川水負荷による重力対流構造が支配的な影響を及ぼしていることがわかる。ところで、内湾における流動の素過程として、潮汐流、吹送流、重力対流の三者が考えられ、それらが非線型的に結合したものが現実の流動を形成していると考えられる。しかし、潮汐流の素過程は、温度、塩分構造の力学を陽に含まないという点で、また吹送流は本質的に間欠的であるという点で、この二者をもって海洋の流動構造の一次像

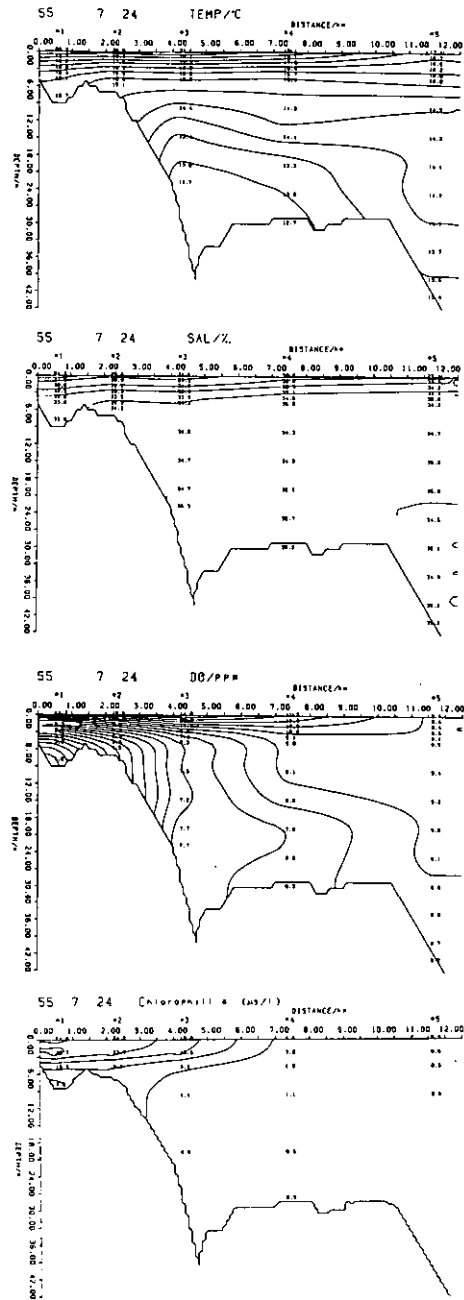


図 2-1 夏季気仙沼東湾鉛直断面における水温、溶存酸素、塩分、及びクロロフィル a の分布 (渡辺他, 1982)

Fig.2-1 Distribution of water temperature, dissolved oxygen, salinity, and chlorophyll-a in summer Kesen-numa Bay (Watanabe *et al.*, 1982)

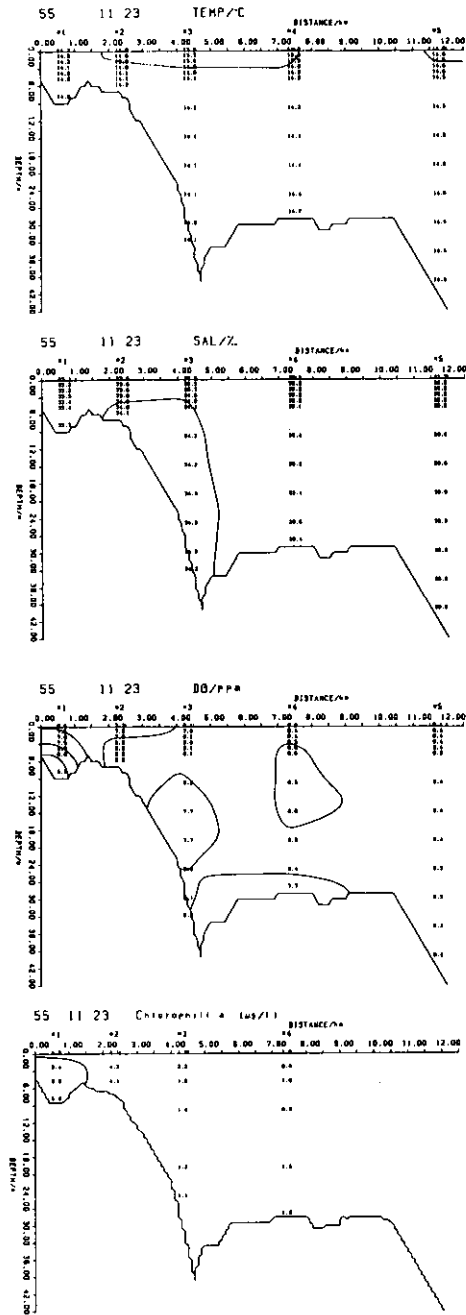


図 2-2 冬季気仙沼東湾鉛直断面における水温, 溶存酸素, 塩分, 及びクロロフィル a の分布 (渡辺他, 1982)

Fig.2-2 Distribution of temperature, dissolved oxygen, salinity, and chlorophyll-a in winter Kesen-numa Bay (Watanabe *et al.*, 1982)

とすることは妥当ではなく、これらはむしろパラメータライズした形で重力対流場に取り入れ、研究を行ったほうが有効であると考えられる。

更に、最近のフィールドにおける観測から興味深い例をあげよう。図 3-1 は、ポトマック河エスチャリーにおける、海水の密度、鞭毛藻 *Gyrodinium uncatenum*、及びその運動性接合子と休眠性接合子の分布図である。湾奥（左方）から伸びた低塩分水の先端が前線を形成し、しかもその前線部に鞭毛藻が集積することが明りょうに示されている。図 3-2 は、前線部に染料を投下し、時間の経過とともに、染料濃度の分布を追跡したものである。これにより、前線部で顕著な鉛直下降流が存在し、更に密度境界面に沿って染料が引き込まれていることがわかる。図 3-1 の鞭毛藻の分布は、このような鉛直下降流（海表面収束流）と鞭毛藻自身の遊泳が組み合わされて形成されたものと考えられる。

以上の例で示唆されたように、密度流はその巨視的な構造において海洋生態系のバックグラウンドを形成するとともに、海洋前線部における微視的な構造においても生物集積機構に深くかかわっていることがわかる。

### 3. 重力対流に関するこれまでの研究

従来の重力対流の研究には、局所的な空間において、既に形成された密度差をもつ二層流体の挙動（ロックエクステンジフロー、内部波等）を扱ったものが多い。これに対し、ある境界に囲まれた海域に、境界条件として浮力流入が与えられた場合、どのような流動パターン及び密度分布のパターンが形成されるかという問題に関しては、比較的研究例が少なく、Turner (1973) にも Phillips (1966) の文献が紹介されているのみである。

Phillips は、紅海において海面からの浮力流出によって励起される流動パターンと浮力分布に関して、次元解析的手法により相似解を求めた。また Brocard ら (1980) は温排水冷却用池内の鉛直循環流について二層流体系の方程式の解析解と水槽実験の結果を論じている。また Sturm (1976) も同様な問題に対し、水温の鉛直分布関数を多項式で与え、それに対応する水平流速の鉛直分布関数を求めている。この二つの実験的研究は、内湾における冷却型重力対流に類似する流動特性を扱ったものであるが、実験の設定条件が、一般的な冬季の海況（例えば図 1、図 2）と異なる点がある。冬季には外洋の季節温度躍層は消失し、主温度躍層は一般に内湾の鉛直スケールよりも深いため、外洋側の水温に関しては成層が存在しないと考えてよい。また、単位面積当たりの熱容量は内湾のほうが小さいため、内湾のほうが早く冷却され、これによって生じる傾圧的な水圧こう配が駆動力となっている。これに対し、Brocard の実験では、暖水負荷が、Sturm の実験では加熱棒による側方からの加熱が、水表面の冷却と連成して流れを駆動するため、境界条件が異なる。両者の実験において外部パラメーターとして与えられている上層厚さは、冬季の内湾の重力対流においてはむしろ実験の結果として内的に決定される量である。また、Sturm (1976) においては、水槽の表面で底面の水温差から求められる Rayleigh 数をもとにした定式化が行われているが、この量も本来、内的



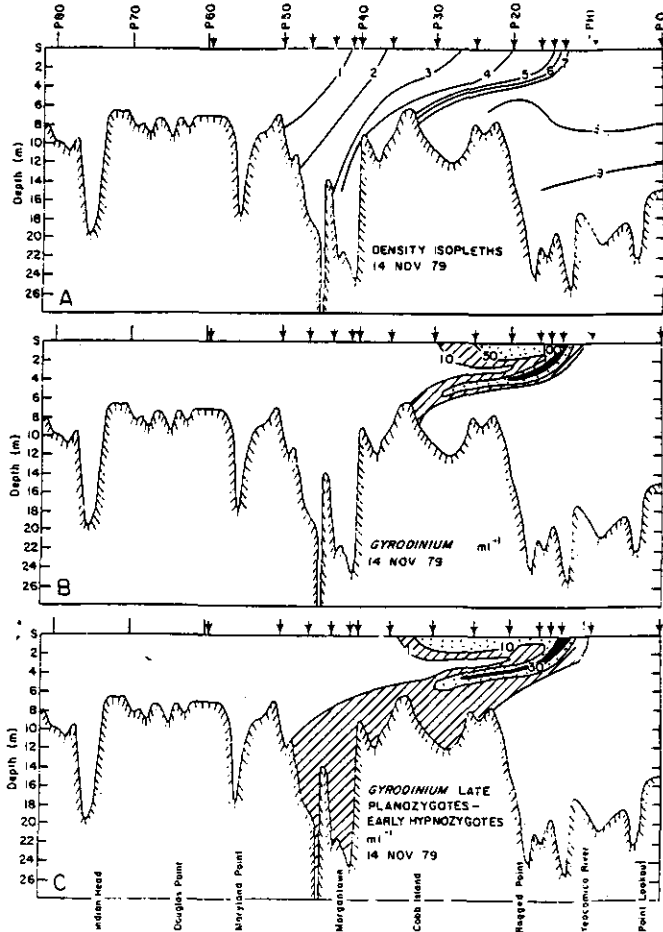


図 3-1 ポトマック河エスチャリーの縦断面における，A密度の等値線，B鞭毛藻 *Gyrodinium uncatenum*，C同種の運動性接合子及び休眠性接合子の分布 (Tyler *et al.*, 1982)

Fig. 3-1 Longitudinal cross-section through spine of Potomac River.

A: Density isopleths, B: *Gyrodinium uncatenum*, C: Ditto. late planozygotes/early hypnozygotes (Tyler *et al.*, 1982)

に決定される診断量であり，メカニズム記述の際の独立変数としては不適當である。

本論文においては，以上の考察を基に，実際に外洋模擬部として，無成層状態の，より深い水域を内湾模擬部に接続させ，駆動力が海面冷却のみになるように設定し，冬季にみられる海面冷却に基づく重力対流の実験を行った。そして，湾内の水と外洋水の交換量  $q$  を，海面冷却量，湾の水平鉛直スケール，鉛直粘性係数の外部パラメーターからなる無次元数に基づいて解析した。

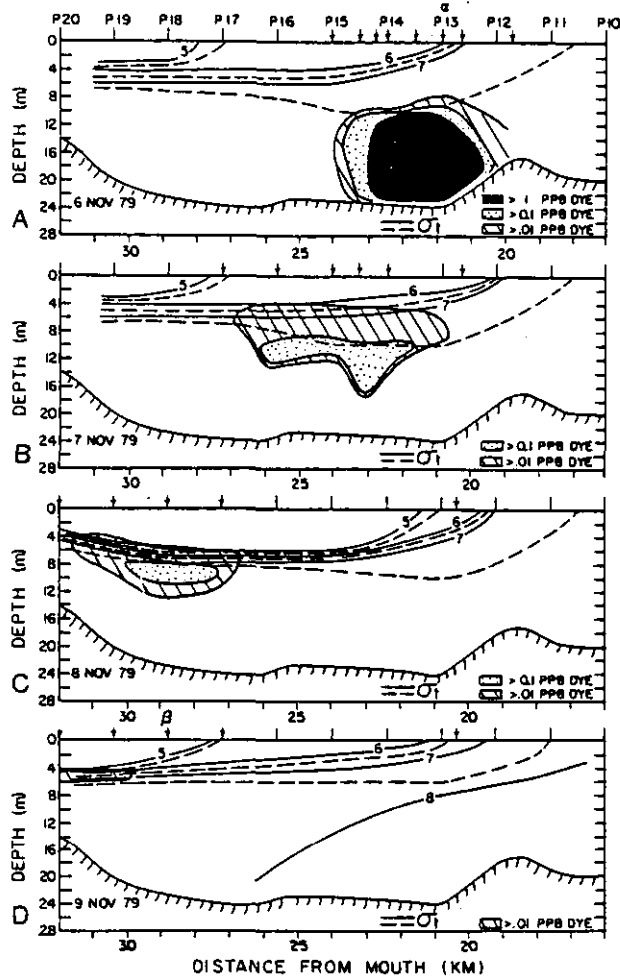


図 3-2 ポトマック河エスチャリーの前線域における染料投入実験 (Tyler *et al.*, 1982)

Fig. 3-2 Longitudinal cross-section of Potomac river.

Rhodamin dye is injected into bottom waters.

Concentration is traced for four days (A → D).

Rhodamin is found to move upstream along the isopycnals (Tyler *et al.*, 1982)

#### 4. 実験の設定条件

今回用いた実験施設は、塩分の制御や、河川水流入に対応する浮力負荷も含む汎用的な機能を備えており、その詳細及び装置の特性については別の報告に著す予定である。ここでは本論文の主旨である冷却型密度流実験の設定条件についてのみ、図4に沿って模式的に述べる。

(A)は風洞部であり、閉じたダクトを経由して温度制御 ( $5^{\circ}\sim 35^{\circ}\text{C}$ ) した空気を循環させる。風速は  $\pm 5\text{ m}$  以内、乱流度は  $2\%$  以内であり、左右一対のハニカムを通すことにより整流を行う。空気の一部は(D)の冷凍機で冷却し、水蒸気を凝結させて除湿を行う。(C)は、内湾に比べて熱容量の大きい外洋を模擬した部分で、最大  $1.5\text{ m}\times 1.5\text{ m}\times 1.3\text{ m}$  の容積をもち、内湾模擬部(B)に接続している。(B)は長さ  $4\text{ m}$ 、幅  $0.5\text{ m}$ 、水最は最大  $0.7\text{ m}$  の水路からなり、その左端を内湾最奥部と考える。また、座標の原点を、湾奥部、海底、手前のガラス壁面にとり、 $(x, y, z)$  座標軸をそれぞれ右向き、紙面むこう向き、上向きにとる。

(B)、(C)の底板下に、温度制御を行ったブライン ( $5^{\circ}\sim 35^{\circ}\text{C}$ ) を循環させ、温度に関する境界条件を与える。(B)の底部では、(B)の水域内部の水温値をモニターし、その水温とほぼ等しい温度を設定して、断熱状態 ( $\partial T/\partial z = 0$ ) が保たれるようにした。また、(C)の底板では、(C)の内部水温が  $T_{amb}$  に保たれるよう  $T_{amb} + \Delta T_{amb}$  に設定した。系が定常に達した状態では、(B)の水面における冷却量と、(C)の底板から伝導の形で補給される熱量が等しくなる。また(B)の水面における蒸発量が(D)における凝結量と等しくなる。(B)、(C)の側面は厚さ  $19\text{ mm}$  のガラス壁であるが、実験中は更に  $30\text{ mm}$  厚の発泡スチロール板で覆い、断熱状態が保たれるようにした。

水面を  $H$  (cm) としたとき、風洞の通気口の高度との間に  $70 - H$  (cm) の鉛直規模をもつ空間ができる。この空間には、弱い二次的な循環気流が形成され、ここに滞留している空気の風洞循環系への連行により、(B)の水面から奪われた熱が(D)に運ばれてゆく。この設定により、風洞系の循環が、水面に強い接線応力を与えることを避けつつ、潜熱と顕熱を奪うことができる。

計測システムの詳細も技術報告に詳述する予定であり、ここでは本研究に本質的な物理量の測定についてのみ述べる。

本実験系で励起される重力対流の流速は、 $1\text{ [cm}\cdot\text{s}^{-1}]$  程度であるから、作業流体に非接触で計測できることが好ましく、従来の超音波流速計や熱線風速計では流れを乱してしまう恐れがある。このことからレーザードップラー流速計 DISA 社製 55 型(55 X モデューラ-光学系, 55 N 10 周波数シフター, 55 N 20 ドップラー周波数トラッカー)から成る。以後 LDA と略す)を用い、フリンジモードで流速測定を行った。このときの、光学系の設定は次のようである。レーザ-発振部 (NEC, GLG 5300, He-Ne レーザ- $\lambda = 633\text{ nm}$ ,  $15\text{ mV}$ ) からのレーザ-ビームは、 $D = 42.5\text{ mm}$  の間隔でメインビームとシフトビームに分割され、焦点距離  $f = 600\text{ mm}$  のレンズで交差させることにより測定対象域にフリンジ (干渉稿) を形成させる。交差角  $\theta$  は、 $\theta/2 = (\tan^{-1}(D/2f))$  より  $\theta = 4.06\text{ [deg]}$  となり、したがって、ドップラー周波数シフトに対する流速  $[\text{m}\cdot\text{s}^{-1}]$  の calibration factor  $C$  は、 $C = \lambda/2\sin(\theta/2)$  より、 $8.942\text{ [m}\cdot\text{s}^{-1}/\text{MHz}]$  となる。

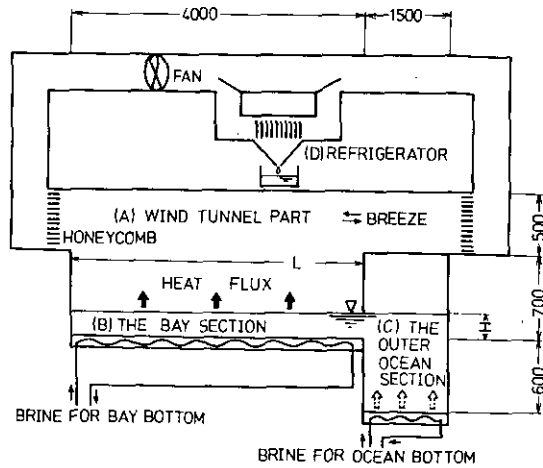


図 4 実験装置の概念図

Fig. 4 Schematic diagram of the experimental apparatus

なお、本 LDA システムは、レーザービームの偏光面を  $90^\circ$  相異させることにより、2成分の測定が可能であるが、今回の実験では水平成分のみをサンプリングした。

LDA のトラッカーからは、流速のアナログ信号 (1~10 V) とともに LOCK 信号 (0 or 5V) が出力される。本実験においては、測定点にレーザービームの干渉縞 (フリッジ) を合わせ、30 秒間、100 Hz で水平流速をサンプリングし、データを磁気テープに格納し、当研究所の大型電算機 HITAC M-180 でオフライン処理を行った。オフライン処理の段階で LOCK 信号を判定し、正常なドップラー信号が得られているときのデータに平均操作を行い流速値とした。また、実験終了時に、流体内にアクリルの静止物体を置き、フリッジをアクリル内部に形成することにより 0 流速のキャリブレーションを行った。現在のアナログ信号処理による精度は 0.1 cm 以上である。

水温は銅-コンスタンタン熱電対で測定した。重力対流の構造に関しては、水温の絶対値よりも、空間における偏差が重要である。したがって、熱電対の精度は  $0.3^\circ\text{C}$  程度であるものの、同一センサーをトラバースさせることによって分解能 ( $0.1^\circ\text{C}$  程度) をもって水温分布の把握の精度と考えるとよい。

また、空気部の風速は熱線風速計でモニターした。湿度  $h_a$  は高分子電気抵抗式センサーによる測定値に対し、アスマン通風型乾湿計によるキャリブレーションを行い、測定値とした。

#### 5. 温度降下量による海面冷却量の定量化

内湾模擬部と外洋模擬部の接続部を、塩化ビニール (厚さ 5 mm) と発泡スチロール板 (厚さ 30 mm) により閉塞し、更に内湾模擬部を発泡スチロール板により三つのセクションに分割し、 $H =$

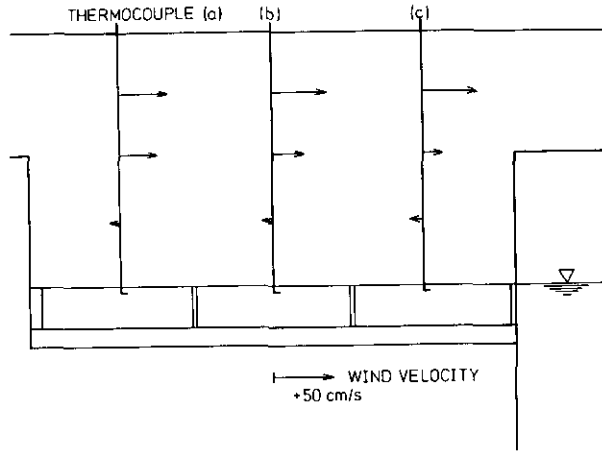


図 5 水温降下量による水面冷却量の定量化実験

Fig. 5 A measurement of water surface cooling rate by monitoring the water temperature decrease and the bulk quantities of the meteorological factor  $T_a$  (air temperature) and  $h_a$  (humidity)

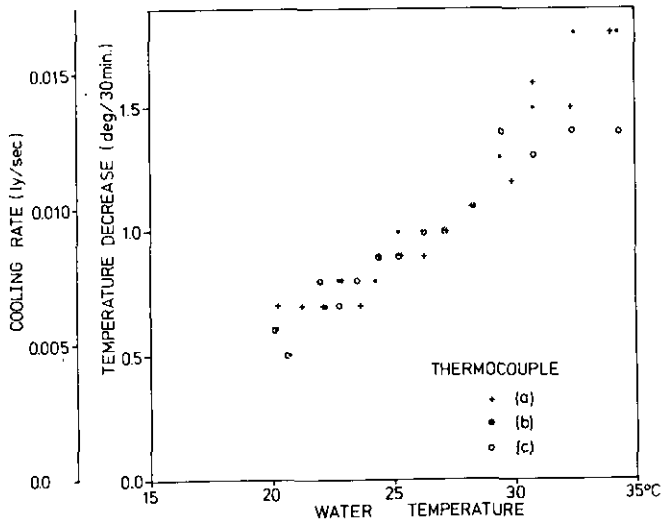


図 6 水温に対する冷却率の関係

Fig. 6 Water surface cooling rate vs water temperature

16.5 (cm) で 35°C の水を満たした。各セクションの水面下 2 cm に熱電対を装着し、30 分ごとに水温をモニターした(図 5)。風洞部に冷風を吹かせると、潜熱輸送、顕熱輸送、及び放射により水面

が冷却され、風上側の気温  $T_a$ 、湿度  $h_a$  及び水温  $T_s$  に対する 30 分ごとの水温降下量の相関が求められる(図 6)。ただし、この時の風速の分布は図 5 に示すように、水面直上では数  $\text{cm s}^{-1}$  と弱く、吹込口と同レベルで  $40 \text{ cm s}^{-1}$  である。したがって水面直上から  $50 \text{ cm}$  の層内ではほぼ free convection の状態に近く、4. で述べたように、この層内に滞留している空気が吹込口から吹出口への気流に連行加入することにより、空気部における熱輸送が行われていると想定できる。図 6 において、 $1^\circ\text{C}$  の温度降下が  $16.5 [\text{cm}^3] \times C_p [\text{cal} \cdot \text{gr}^{-1}] \times \rho [\text{gr} \cdot \text{cm}^{-3}] / (30 \times 60) [\text{s}]$ 、すなわち  $0.00917 [\text{ly} \cdot \text{s}^{-1}]$  の冷却率に対応する。図 6 から各セクションとも、ほぼ同じ割合で冷却されることがわかる。また、 $T_s = 20^\circ\text{C}$ ,  $25^\circ\text{C}$ ,  $30^\circ\text{C}$ ,  $35^\circ\text{C}$  に対応した冷却率はそれぞれ  $0.0180$ ,  $0.0115$ ,  $0.0083$ ,  $0.0046 [\text{ly} \cdot \text{s}^{-1}]$  であると算定される。この値を、次のセクションにおける密度流実験のそれぞれ RUN1~4, RUN5~8, RUN9~12, RUN13~16 のケースにおける水面冷却量として用いる。

## 6. 冷却型密度流の実験

現象を支配する外部パラメーターのうち、最も重要なものは、駆動力であるところの海面冷却量  $T_f$  である。本実験では、大気側の気象要素はほぼ同一にし、外洋水温  $T_{amb}$  を 4 段階に変えることによって  $T_f$  を変化させ、現象の sensitivity を調べる。なお、冷却型密度流実験時における表面水温  $T_s$  は、厳密には  $T_{amb}$  よりやや低いが、その差は小さい。したがって、本実験の際の  $T_{amb} = 20^\circ\text{C}$ ,  $25^\circ\text{C}$ ,  $30^\circ\text{C}$ ,  $35^\circ\text{C}$  のときの冷却量  $T_f$  は、5. の水温降下実験の際の  $T_s = 20^\circ\text{C}$ ,  $25^\circ\text{C}$ ,  $30^\circ\text{C}$ ,  $35^\circ\text{C}$  のときの冷却量に等しいと仮定した。

また、空間スケールに関しては、 $H$  を  $21.5, 16.5, 11.5, 6.5 [\text{cm}]$  の 4 段階に変え  $T_{amb}$  の変化との積により 16 ケースについて実験を行った。各諸元を表 1 に示す。また、このうちの  $T_{amb} = 30^\circ\text{C}$ ,  $H = 16.5 [\text{cm}]$  のケースを BASERUN と呼び、解析の際の中心的なケースとする。

BASERUN で  $x = 75, 200, 325 [\text{cm}]$  の三測点において、水平流速  $u$  及び水温の鉛直分布を測定し、それぞれ図 7-1, 2, 3 に示す。さらに、 $x = 325$  において、染料(メチレンブルー)粒を投下し、染料跡の移動により流れの状態を可視化した(図 8)。これらの図によれば、暖水が外洋模擬部から内湾模擬部に流入し、上層を湾奥にむかって流れ、下層では逆に湾奥から外洋模擬部に流出してゆくことがわかる。

また、 $x = 325$  の上層内 ( $z = 14 [\text{cm}]$ ) 及び下層内 ( $z = 2.5 \text{ cm}$ ) の二つのレベルで  $u$  の  $y$  方向の分布を測定し、図 9 に示す。これによれば、ガラス壁近傍の境界層を除き、 $u$  はほぼ均一である。つまり現象は二次元性をもっている。なお、ガラス壁面に形成された境界層は図 9 より  $z = 14 [\text{cm}]$  において  $3 \text{ cm}$  程度、 $z = 2.5 [\text{cm}]$  において  $4 \sim 5 [\text{cm}]$  程度であることがわかる。

また、図 7 からは、暖水が内湾模擬部に流入した時はほぼ外洋の水温 ( $T_{amb}$ ) を保持しているが、上層を流れてゆく過程で冷却を受け、内湾最奥部の水温 ( $T_{end}$ ) まで下がるのがわかる。また、内湾最奥部 ( $x = 0$ ) では、水温は鉛直方向にほぼ均一であり成層構造をもたない。水平流速  $u$

表 1 実験のケース

Table 1 Case of experiments

	$H$ [cm]	$T_{amb}$ [°C]	$T_a$ [°C]	$h_a$ [%]	$T_f$ [ly·s <sup>-1</sup> ]	$b_f$ [cm <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]	$U^*$ [cm·s <sup>-1</sup> ]	$q$ [cm <sup>2</sup> ·s]	$R_{ef}$	$\bar{a}$
Run 1	21.5	20.0	8.0	68	0.458	0.921	0.671	4.04	0.954	0.280
Run 2	16.5				$\times 10^{-2}$	$\times 10^{-3}$		2.79	0.562	0.252
Run 3	11.5							1.55	0.273	0.201
Run 4	6.5							0.56	0.087	0.128
Run 5	21.5	25.0	8.2	70	0.825	2.078	0.877	5.09	1.248	0.269
Run 6	16.5				$\times 10^{-2}$	$\times 10^{-3}$		3.59	0.735	0.249
Run 7	11.5							2.17	0.357	0.215
Run 8	6.5							0.85	0.114	0.149
Run 9	21.5	30.0	8.4	73	1.146	3.403	1.034	7.10	1.471	0.320
Run 10	16.5				$\times 10^{-2}$	$\times 10^{-3}$		4.82	0.866	0.283
Run 11	11.5							2.56	0.421	0.216
Run 12	6.5							1.07	0.134	0.160
Run 13	21.5	35.0	8.6	75	1.800	6.156	1.260	9.04	1.792	0.333
Run 14	16.5				$\times 10^{-2}$	$\times 10^{-3}$		5.50	1.056	0.264
Run 15	11.5							3.64	0.513	0.252
Run 16	6.5							1.48	0.164	0.181

備考： $q$ の算出のため、 $L$ は325 [cm] (流速の測定点の  $x$ 座標) とした

は、上層においては比較的鉛直勾配が小さいのに対して、下層では顕著な勾配を示し、海底上2 cm程度の厚さをもつ境界層が発達している。また、図8の写真中、上層では染料跡が顕著な乱れを示しており、下層ではほぼ層流的な流れを示す。染料跡の鉛直分布は図7-3における  $u$  の鉛直プロファイルをよく反映している。このとき、図7の水温の鉛直プロファイルは、下層において安定な密度成層を示し、上層ではほぼ上下均一な温度構造、表層1 cm付近では密度逆転成層を示している。このことから、上層では、密度不安定対流が、水温及び運動量を鉛直に混合しており、その強度は層流状態である下層における鉛直混合よりはるかに大きいことが推測される。

ここで、flowrate  $q$  [cm<sup>2</sup>s<sup>-1</sup>] を次のように定義する。

$$q = \int_0^{z_t} u dz \equiv - \int_{z_t}^H u dz$$

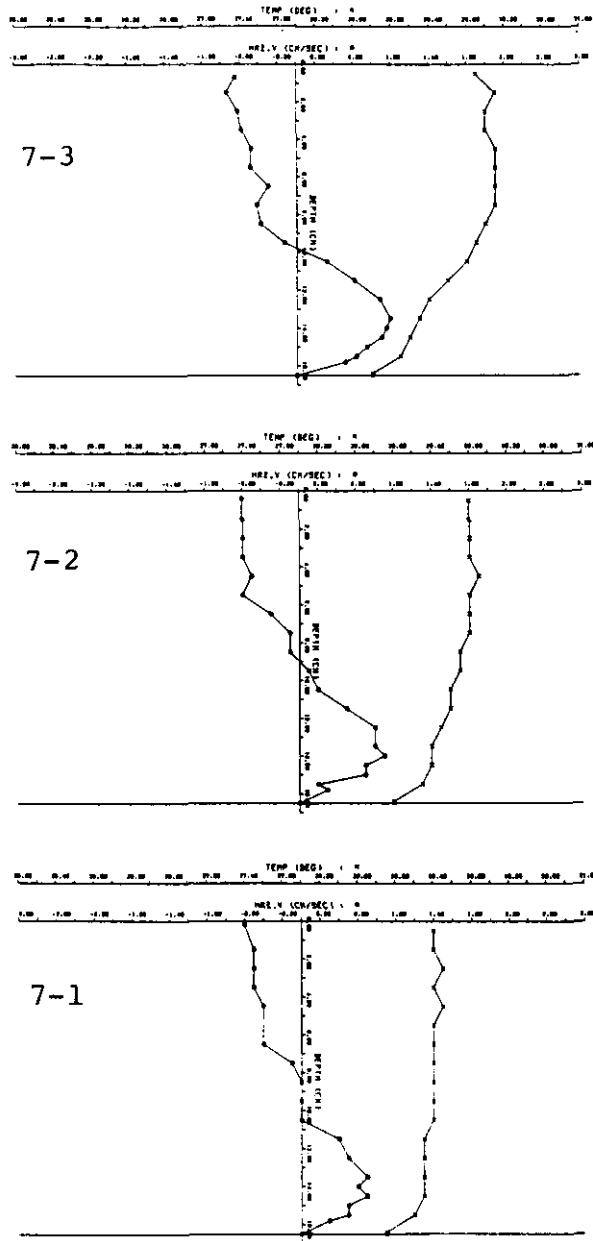


図 7  $x=75, 200, 325$  (cm) における水平流速 (記号○) 及び水温 (記号×) の鉛直プロファイル

Fig. 7 Vertical profiles of horizontal velocity and temperature at  $x=75, 200, 325$  (cm)





図 8 メチレンブルー粒投入による流動状態の可視化  
下層が層流状態であるのに対し、上流は密度不安定対流により顕著な乱れを示している。

Fig. 8 Visualization of the flow condition by means of casting dye particles

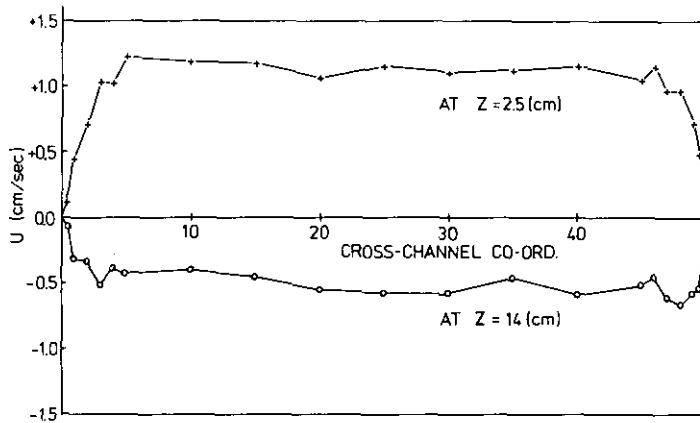


図 9 水平流速  $u$  の  $y$  に対する分布

Fig. 9 Distribution of  $u$  against the cross-channel coordinate  $y$

ただし、 $z_t$  [cm] は、 $u$  の流向が正から負に変わるレベルの  $z$  座標である。BASERUN の  $x=75, 200, 325$  における  $u$  の測定値から  $q$  を求め、図 10 に示す。また、内湾模擬部左端における水温を  $T_{end}$  とし、表層における水温  $T_s(x)$  の  $T_{end}$  に対する相対値を図 11 に示す。なお、この値に  $g\beta/\rho_0$  を乗ずれば、 $x=0$  に対する浮力  $b$  の値となる。Phillips (1966) の相似解との比較のために、図 10、図 11 には、それぞれ  $x^{1/3}$ 、 $x^{2/3}$  のべき乗を示す直線を記入してある。これによれば、 $q$  は  $x$  に関して、相似解よりもやや緩やかな依存性を示し、 $b$  はやや急な依存性を示すが、ほぼ相似解を支持するといつてよい。

表1に示したRUN1~RUN16の実験を行い、 $x=325$ において $u$ と $T$ の測定を行った。その鉛直プロファイルを図12に示す。BASERUNで得られた特性の多くはすべてのケースに共通して見られるものである。各ケースの $x=325$ における $q$ 及び $T_s(325)-T_{end}$ を求め、それらの値を、冷却量 $T_f$ について図13、図14にプロットする。Phillipsの相似解においては $u$ が $b_f$ (海面における浮力流出率)に $1/3$ のべき乗で、左端に準拠した $b$ が $b_f$ に $2/3$ のべき乗で依存する。本実験結果からは各 $H$ について $q$ はより高次のべき乗で、 $b$ はより低次のべき乗で $T_f$ に依存することが示される。また、二つの量の $H$ に対する依存性を図15、図16に示す。相似解においては $u$ は $H$ に依存せず、 $b$ は $H$ に $-1$ のべき乗で依存する。本実験においては、 $u$ に $H$ を乗じた次元をもつ $q$ が $H$ に1次よりもやや高次のべき乗で依存しており、 $b$ は $-1$ 次よりもやや高次のべき乗で依存している。

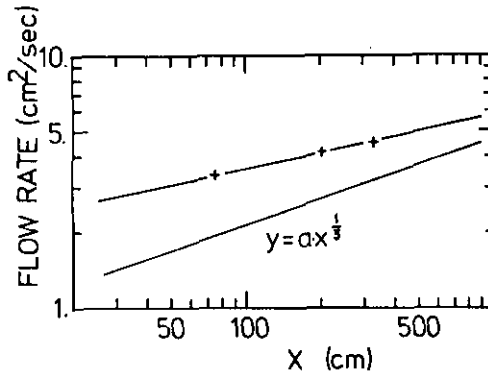


図 10  $x$  に対する flowrate  $q$  の分布  
 Fig. 10 Distribution of the flowrate  $q$  against  $x$

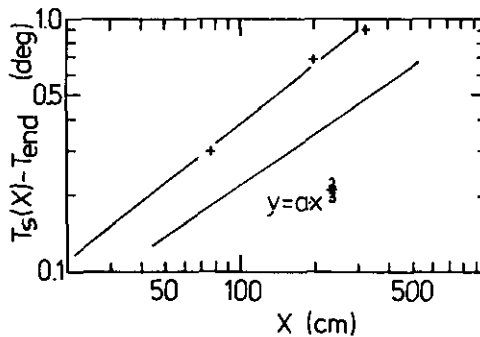


図 11 内湾最奥部に相対的な水面温度の  $x$  に対する分布  
 Fig. 11 Distribution of the water surface temperature relative to the inner end of the bay section

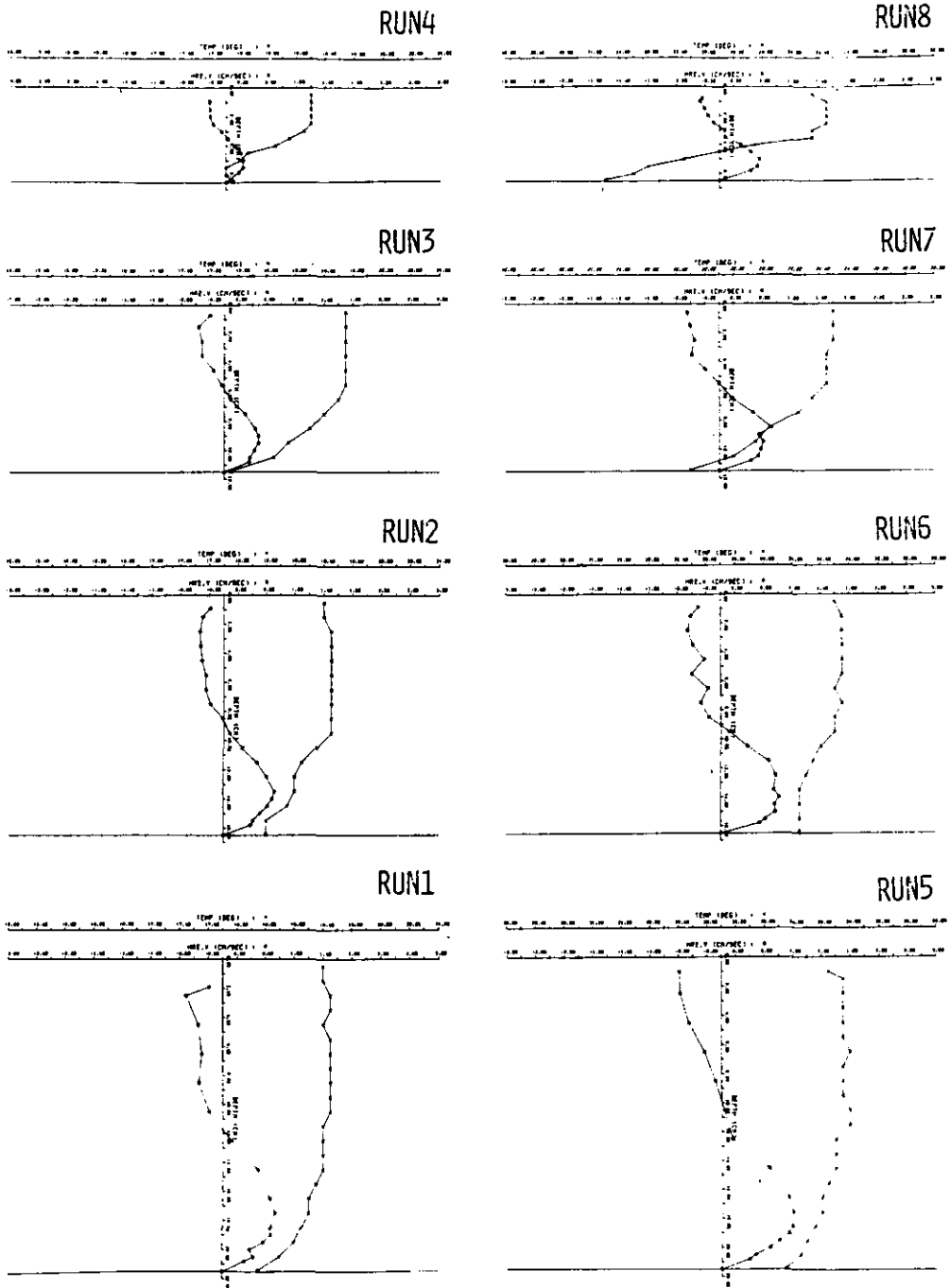


図 12 水平流速  $u$  ( $\ominus$ ) と水温  $T$  ( $\times$ ) の鉛直プロファイル  
 Fig. 12 Vertical profiles of  $u$  ( $\ominus$ ) and  $T$  ( $\times$ )

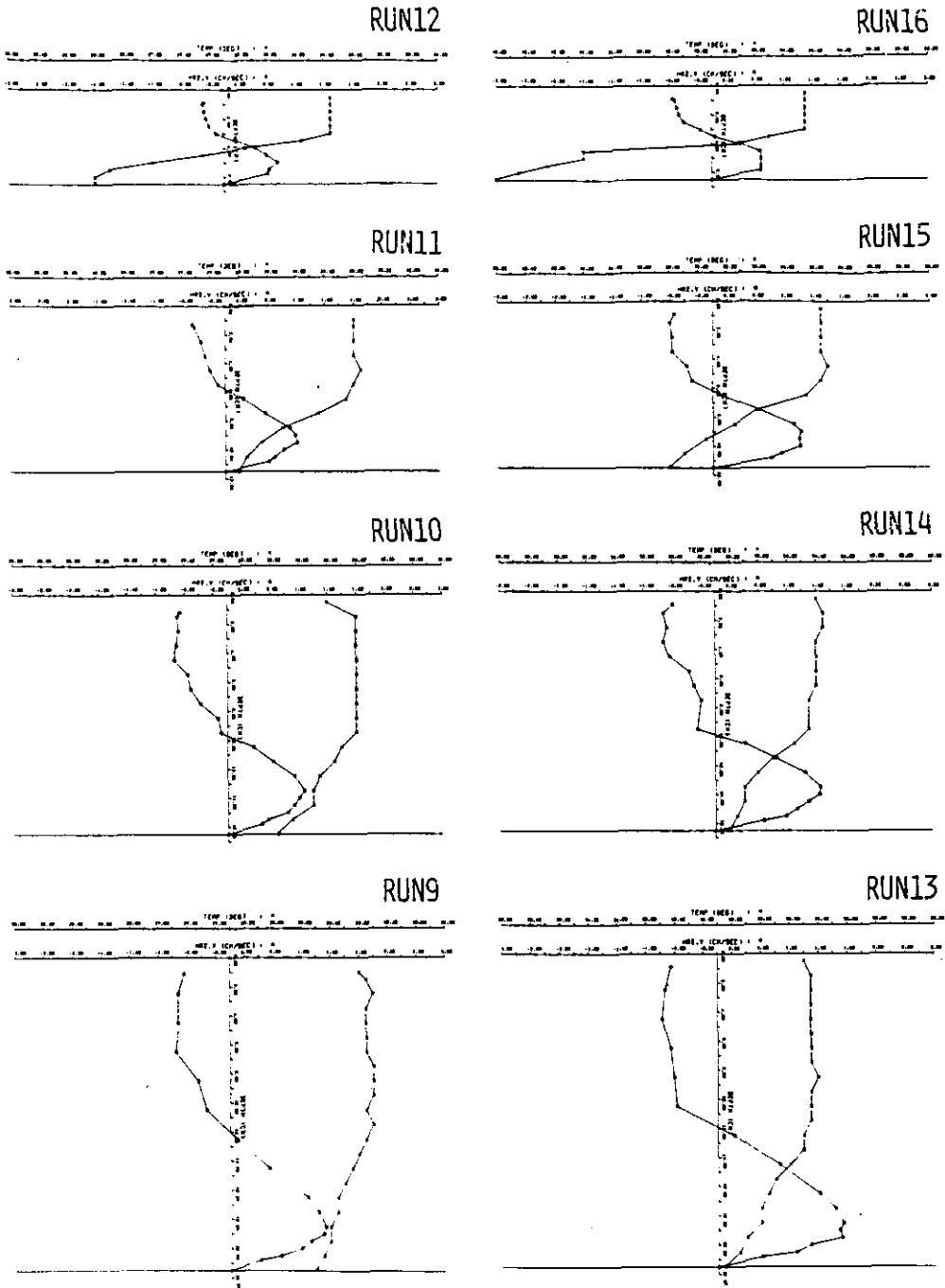


図 12 (つづき)  
Fig. 12 (continued)

したがって、実験結果は、相似解をほぼ支持しているといえるが、詳細には鉛直粘性が有意な効果をもっていると推測される。なぜなら、実験結果は、 $H$  が大きくなればなるほど、相似解以上に“流れやすく”なることを示している。さらに、流動の強さが大きくなればなるほど、外洋部から内湾最奥部への移流熱フラックスが大きくなり、両地点の水温差あるいは浮力差が解消されやすくなる。このことは、 $H$  が大きくなればなるほど、相似解以上に水温差が小さくなることとも符合する。

## 7. 実験結果の解析及び結論

本節では、前節で得られた実験結果を、解析的な議論に基づいて整理することを試みる。

前節において、 $q$  及び  $b$  の分布が Phillips の相似解

$$u = b_f^{1/3} \cdot x^{1/3} \cdot F(z/H)$$

$$b = b_f^{2/3} \cdot x^{2/3} \cdot H^{-1} \cdot G(z/H)$$

を、ベキ乗の指数の大きさにやや相異はあるものの、支持することが示された。海域においては、流れのシアーが物質のシアー分散を担う（大久保，1970；国司・宇野木，1977）という観点から見ると、未定義のまま残された  $F(z/H)$  は重要な意味をもっている。ここで類似の現象において鉛直プロファイルの問題を扱っている Sturm (1976) の解析について検討を加える。Sturm は長さ 64 ft の実験水槽の一端で、加熱棒により与えた浮力負荷により駆動される密度流系について、実験結果を比較した。この解析解は水温の鉛直分布函数を  $f_T(\eta) = \eta^2$  あるいは  $f_T(\eta) = \eta^4$  で近似する。支配方程式を通じそれぞれの  $f_T(\eta)$  に対応して  $u$  の鉛直分布函数  $f_u(\eta) = \sum_k a_k \eta_k$  が求まる。ただし  $\eta = z/H$  とする。Sturm の実験による水温の鉛直分布に比べ、我々の実験結果では、冷却量のパラメータの大小にかかわらず、上方の暖水層の厚さが大きい。これは、Sturm の実験が側方からの浮力負荷厚さを陽に与えているのに対し、我々の実験では、水面冷却により励起された循環に“ひきこまれた”外洋水がプロセスの結果として暖水層を形成していることによる。そこで、我々の実験では  $\eta^2$  あるいは  $\eta^4$  のみでなく、 $f_T(\eta) = \sum_{k=1}^5 C_k \cdot \eta_k$  の多項式で回帰した。図 17 各左側に、 $T$ 、 $f_T(\eta)$  の鉛直分布を示す。また、 $f_T(\eta)$  の各項から Sturm の導出した関係式に基づいて求めた  $f_u(\eta)$  と  $u$  の測定値を示す。これによれば、 $f_u(\eta)$  は、測定値の概形を保っているが、上層の厚さがより薄くなっている。また、水平流速の絶対値の最大値は、 $f_u(\eta)$  においては最上層で代表されるのに対し、測定値においては底面境界層直上付近の流速極大値によって代表される。

この相違は何に起因するものであろうか。図 8 の染料跡の可視化からは、上層が顕著な乱れの状態にあることが示される。したがって、層流状態にある下層からの連行加入 (entrainment) が働いている可能性が強い。もし下層の水が連行されているとすれば、下層の右向きの運動量が上層に取り込まれ、上層の厚さは大きく、左向きの流速の鉛直平均値は小さくなる傾向を示す。したがって、連行加入を考えることが実験における  $u$  の鉛直プロファイルと  $f_u(\eta)$  の相違を解決する可能性は大

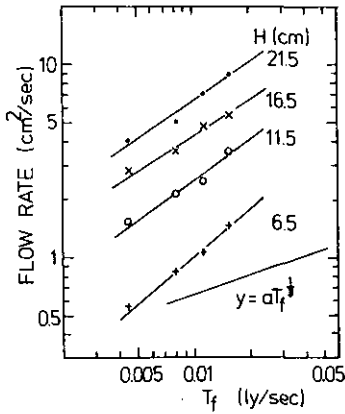


図 13 同一の水深  $H$  における, 冷却率  $T_f$  に対する  $q$  の依存性

Fig. 13 Dependence of the flowrate  $q$  on the cooling rate  $T_f$  at the fixed water depth  $H$

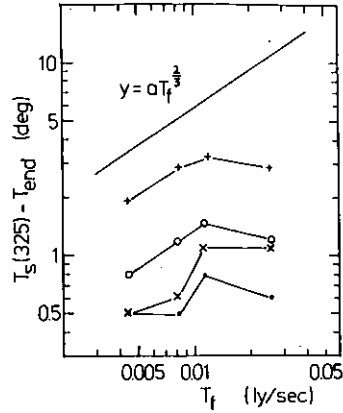


図 14 同一の水深  $H$  における, 湾奥—湾口水温差の冷却率に対する依存性

Fig. 14 Dependence of the relative surface temperature on the cooling rate at the fixed water depth

Each symbol denotes the same water depth as that of Fig. 13

さい。

連行加入の定量的な取扱いに関する研究は数多く行われている。近年、海洋表層の混合層の研究の重要性が認識され、この方面での review が Phillips (1977), 増田 (1982) 等によって行われている。これらの研究では、連行加入量がリチャードソン数に依存する形で定式化されている。ただしそのほとんどが本質的に鉛直一次的なモデルであり、現在の流系のデータに算術的な処理で連行加入の鉛直プロファイルに寄与する分を求めることは難しい。このような問題は、運動量方程式と熱の輸送方程式を連立させた、発展方程式系で解く必要があり、それは既に解析的手法の限界でもある。ここでは  $f_u(\eta)$  と実験値の鉛直プロファイルの相違が連行加入の介在を示唆することの確認にとどめる。

次に flowrate の定量的な把握について、まず、Brocard ら (1980) の評価法を用いて、彼らの実験結果、Sturm (1976) の実験結果、我々の実験結果がどのような相互関係にあるのかを検討する。Brocard らが行った実験は、実験系の一端から暖水を流入させ、水路の表面を自然冷却させて鉛直循環を励起するものである。したがって、上層 (暖水層) の厚み  $H_u$  が外部パラメーターとして含まれる。そして、気象要素 (空気部の温度、湿度、風速のバルク量) と表層の水温  $T_s$  から、平衡温度  $T_e$  と水面熱交換係数  $k$  が求められる。2 層近似の解析解からは flowrate  $q$  が  $q = kLK_f^{-1/3}$  の形で求

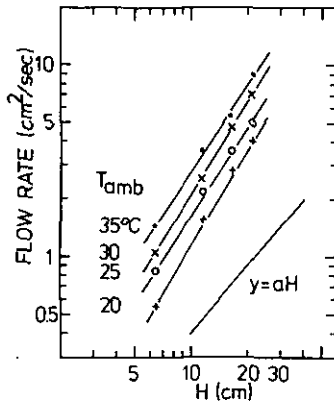


図 15 同一の外洋部水温  $T_{amb}$  における  $q$  の水深に対する依存性  
 Fig. 15 Dependence of the florate  $q$  on the water depth at the fixed ambient water temperature  $T_{amb}$

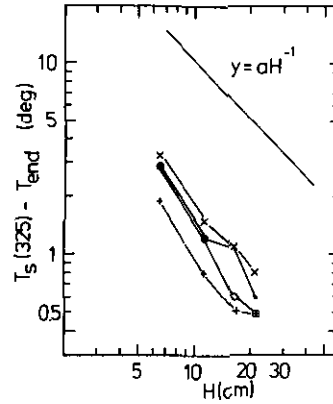


図 16 水深に対する相対水温の依存性  
 Fig. 16 Dependence of the relative water surface temperature on the water depth  
 Each symbol denotes the same ambient water temperature  $T_{amb}$  as that of Fig. 15.

められる。ただし、

$$K_f = \frac{k^2 L^2}{\beta g (T_s - T_e) H^3} \cdot \frac{f^0 L}{H} \cdot \frac{1}{4h^0} \cdot \left[ \alpha \left( \frac{1}{h^0} + \frac{1}{1-h^0} \right)^3 + \left( \frac{1}{1-h^0} \right)^3 \right]$$

である。ここで  $\beta$  は水の熱膨張係数、 $\alpha = f_i/f_o$ 、 $f_i, f_o$  はそれぞれ上下層境界面、底面の摩擦係数であり、 $h^0 = H_u/H$  とする。図 18 に、Brocard ら (1980) の実験結果、Sturm (1976) の実験結果及び本研究における実験結果をプロットする。これによれば、すべての実験結果はほぼ Brocard らの解析解に近いところに位置することがわかる。しかしながら、我々の実験結果のデータポイントと解析解の対応を調べてみると、解析解とデータの整合は、冷却量すなわち  $\beta g k (T_s - T_e)$  と flowrate の相関に現れているのであって、同じ冷却量に対する各 4 ケースのデータポイントは、 $K_f$  に対して、必ずしも解析解と同じ依存性を示すとはいえない。このことから、解析解における、冷却量、長さスケール以外の  $O(1)$  の部分、すなわち

$$\frac{1}{4h^0} \left[ \alpha \left( \frac{1}{h^0} + \frac{1}{1-h^0} \right)^3 + \left( \frac{1}{1-h^0} \right)^3 \right]$$

に検討の余地があることを示唆している。この部分は、本質的には連続分布を示す物理量を二層分割する方法の任意性ととも境界面摩擦係数推定の任意性を含むものであり、二層近似の解析解が、

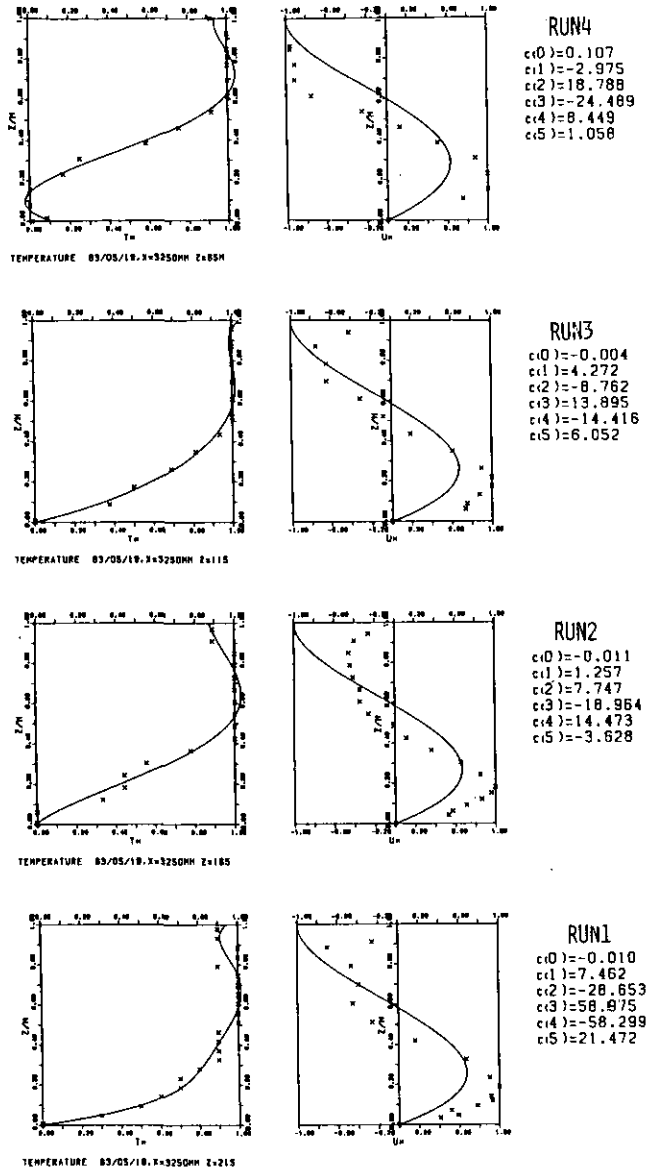
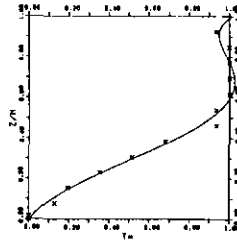


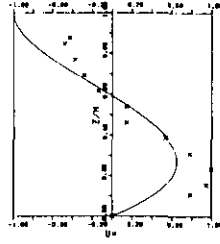
図 17 各実験ケースにおける水温鉛直分布(記号×)と多項式  $f_T(\eta) = \sum_{k=1}^5 C_k \eta^k$  による回帰曲線(左側図)

Fig. 17 Each figure in the left hand side shows the vertical profile of water temperature measured in the each case of experiments (symbol ×) and the regression curve with the polynomials  $f_T(\eta) = \sum_{k=1}^5 c_k \eta^k$ . Each figure in the right hand side shows the vertical profile of velocity (symbol ×) and the profile function  $f_u(\eta) = \sum_{k=1}^5 d_k \eta^k$  calculated from  $f_T(\eta)$ . Coefficients for  $f_T(\eta)$  are shown in the right hand side.

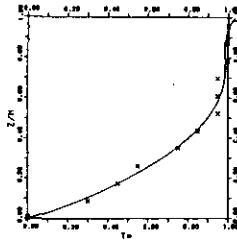




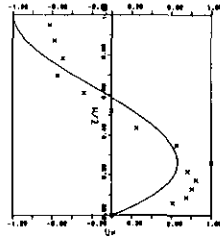
TEMPERATURE 83/05/17, X=3250HN Z=85H



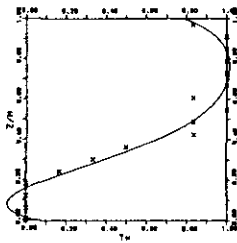
RUN8  
 $c(0) = 0.004$   
 $c(1) = 0.694$   
 $c(2) = 4.519$   
 $c(3) = -1.230$   
 $c(4) = -10.519$   
 $c(5) = 7.548$



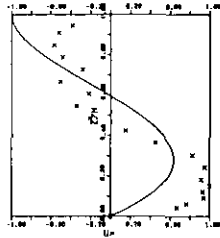
TEMPERATURE 83/05/17, X=3250HN Z=115



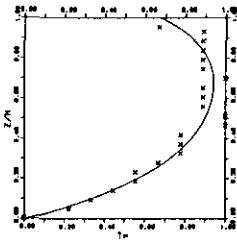
RUN7  
 $c(0) = -0.003$   
 $c(1) = 3.352$   
 $c(2) = -5.606$   
 $c(3) = 9.038$   
 $c(4) = -10.344$   
 $c(5) = 4.598$



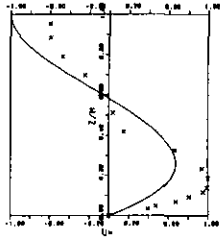
TEMPERATURE 83/05/18, X=3250HN Z=185



RUN6  
 $c(0) = 0.044$   
 $c(1) = -3.904$   
 $c(2) = 31.922$   
 $c(3) = -66.365$   
 $c(4) = 58.962$   
 $c(5) = -19.869$



TEMPERATURE 83/05/18, X=3250HN Z=215



RUN5  
 $c(0) = 0.012$   
 $c(1) = 3.752$   
 $c(2) = -5.719$   
 $c(3) = 3.901$   
 $c(4) = -0.251$   
 $c(5) = -1.022$

☒ 17 (つづき)  
 Fig. 17 (continued)

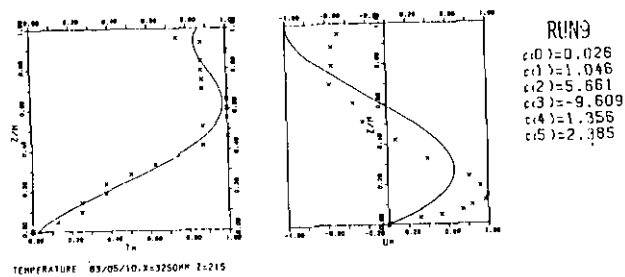
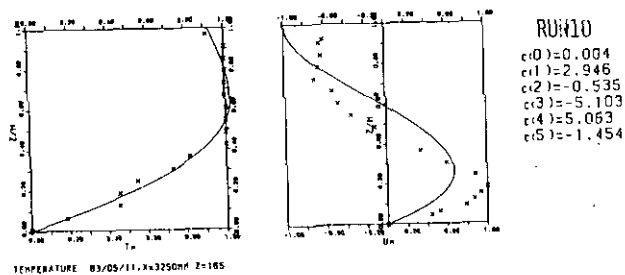
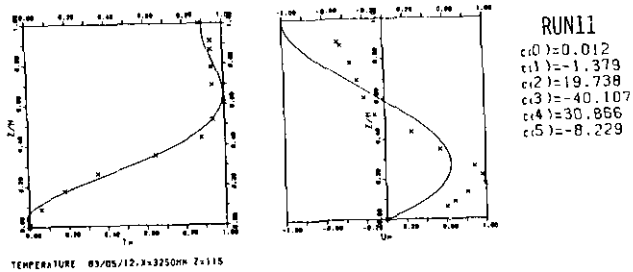
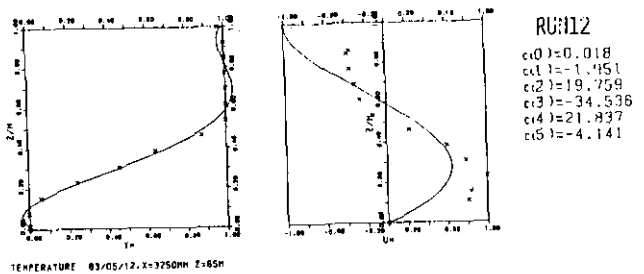


図 17 (つづき)

Fig. 17 (continued)

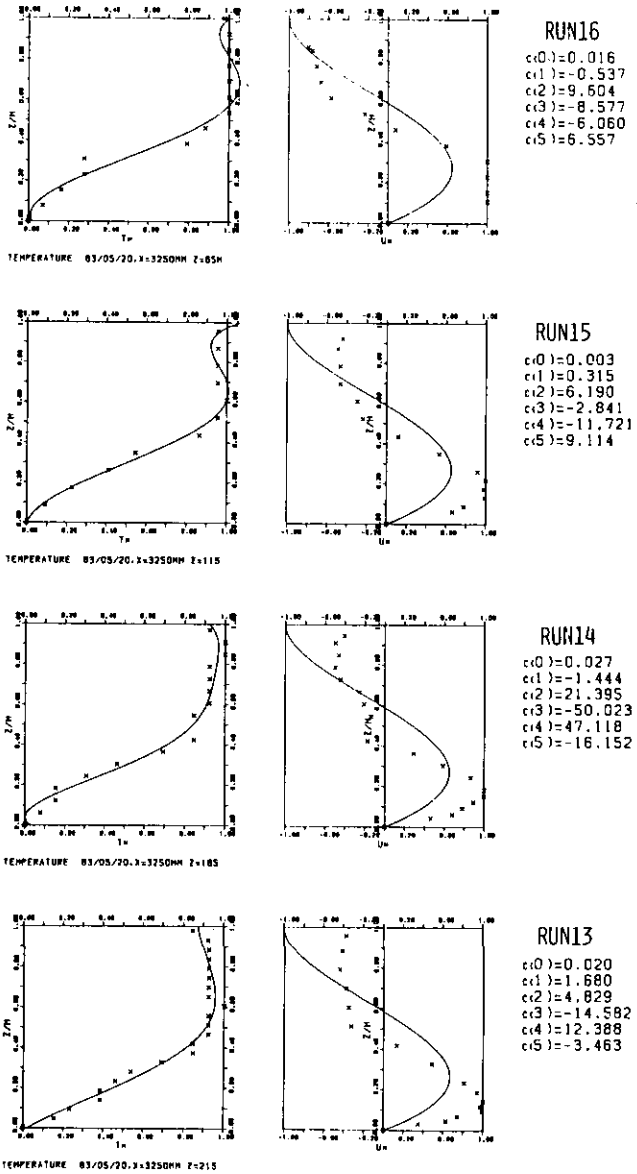


図 17 (つづき)

Fig. 17 (continued)

本質的に含んでいる問題である。

Brocardらの解には、 $H_u$ が外部パラメーターとして含まれている。これは彼等の問題が温排水の冷却池の流動の解析に主眼をおくものであり、温排水負荷形態を記述する一つの要素として上流における上層厚さが外部パラメーターとなるためである。ところが我々の実験系、及び実際の冷却されつつある内湾においては、上層厚さは診断量として観測されるものであり、実験結果の整理にあたっては、外部パラメーターのみから形成される無次元数を独立変数とすることが必要になる。ここで、Phillipsの次元解析及び我々の実験結果から、流速の特性値として  $U^* = b_f^{1/3} \cdot L^{1/3}$  とおくことができる。また、時間  $t$  の特性値として  $L/U^*$ 、浮力  $b$  の特性値を、 $B = U^{*2}/H = b_f^{2/3} \cdot L^{2/3} \cdot H^{-1}$  とおくことにより、時間変化項、移流項、圧力こう配項の各係数が1になるような運動方程式

$$\frac{\partial u}{\partial t} + u \frac{\partial u}{\partial x} + w \frac{\partial u}{\partial z} = -\frac{\partial p}{\partial x} + \frac{1}{Ref} \left( \gamma \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial z^2} \right)$$

が得られる。ここで  $\gamma = (\nu_H/L^2) / (\nu_V/H^2)$ 、 $Ref = H^2 \cdot U^*/L \cdot \nu_V^{-1} = b_f^{1/3} L^{-2/3} \cdot H^2 \cdot \nu_V^{-1}$  である。 $Ref$  は、通常のレイノルズ数と同じ位置に現れ、駆動力たる浮力フラックス  $b_f$  から構成されることから、フラックスレイノルズ数と呼ぶが、通常の診断的なレイノルズ数  $Re$  と異なり、駆動効果と粘性効果の比を表現していることに留意されたい。 $L$  と  $H$  のスケール比から  $\gamma \ll 1$  と考えられるから、この方程式系では  $Ref$  のみによって現象が記述されることになる。 $\nu_V$  として  $1 \text{ [cm}^2\text{s}^{-1}\text{]}$

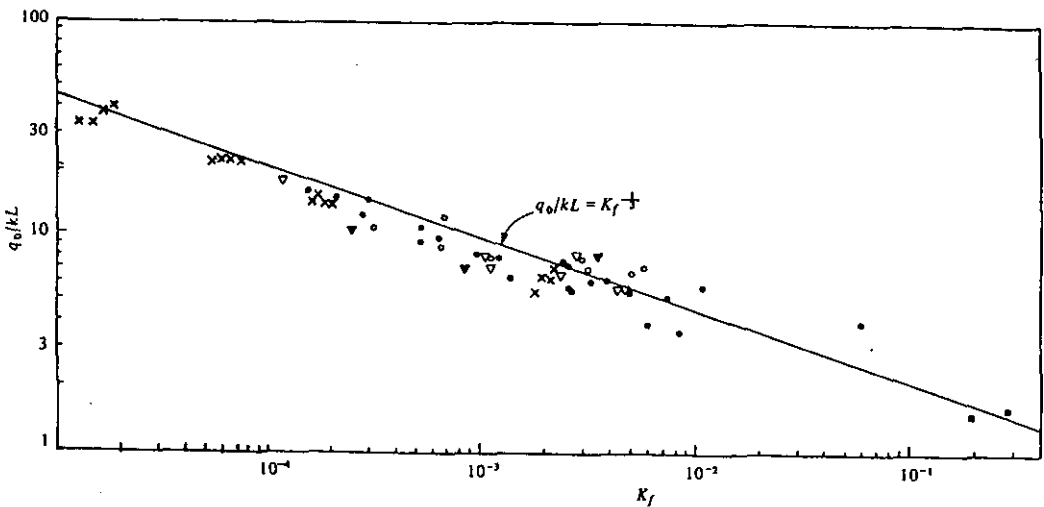


図 18 測定された無次元 flowrate  $q/kL$  と Brocard *et al.* (1980)による二層モデル相似解(直線)との比較 (Brocard *et al.*(1980)の図に追加)

Fig. 18 Comparison of measured flowrates with two-layer analytical solution

●○▼▽ Brocard *et al.* (1980); ■ Sturm (1976);

× present study (added to the original figure in Brocard *et al.* (1980) ).

の値を採用し、各実験ケースごとに得られた  $q$  を  $U^*H$  で無次元化し、 $Ref$  に対して片対数でプロットしたのが図 19 である。図 19 によれば、無次元流速は、ほぼ  $Ref$  に一意的に規定され、 $Ref$  に対して対数的に単調増大であることがわかる。

以上の解析の結論としては

- 1) 外洋部を熱的に定常に保ち、内湾部を冷却した場合、上層で外洋部から流入し、内湾部で冷却された水が下層を通過して外洋部に流出してゆくような鉛直循環が形成される。
- 2) 上層は、密度不安定対流により顕著な乱れを示し、下層は層流状態にある。
- 3) Sturm (1976) の近似解と本実験結果の鉛直プロファイルの相異から、2) の乱れが、直下の安

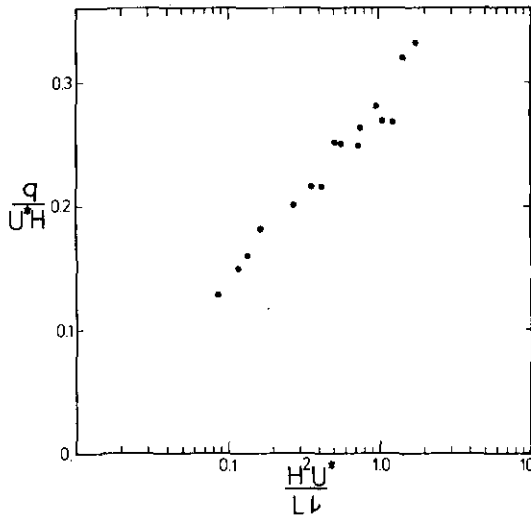


図 19 無次元化された flowrate のフラックスレイノルズ数  $Ref$  に対する依存性

Fig. 19 Nondimensionalized flowrate vs flux Reynolds number  $Ref$

定成層域の一部を連行していることを示唆する。

- 4) flowrate  $q$  は、実験系を特性づける外部パラメーター  $L$ ,  $H$ ,  $b_f$  及び  $\nu_v$  から構成される無次元パラメーター  $Ref$  に規定され、 $Ref$  に対して対数的に単調増大であることを示す。があげられる。

本研究においては、熱によるプロセスのみを扱ったが、今後、海洋におけるもう一つの浮力要因である塩分の挙動に関する問題があり、このプロセスについても実験を重ねてゆく予定である。

謝 辞

本研究を通じて、実験及びデータ解析の補助を行った、東海大学海洋工学科の杉山智彦君、筑波大学工学研究科の浅山泰祐、藤代一成両君に感謝いたします。

Nomenclature

—Alphabetical Symbols—

$B^*$	characteristic buoyancy
$b$	buoyancy
$b_f$	buoyancy flux
$f_0$	bottom friction coefficient
$f_i$	interfacial friction coefficient
$f_i(\eta)$	Sturm's distribution function of temperature
$f_u(\eta)$	Sturm's distribution function of velocity
$g$	gravity constant
$H$	vertical length of the basin
$H_u$	upper layer thickness
$h_a$	humidity
$h_u = (H_u/H)$	nondimensional thickness of the upper layer
$k$	heat exchange coefficient at the water surface
$L$	horizontal length of the basin
$P$	characteristic water pressure
$p$	water pressure
$Pr$	Prandtl number
$q$	flowrate
$Ra$	Rayleigh number
$Ri$	gradient Richardson number
$\overline{Ri}$	bulk Richardson number
$Ref$	flux Reynolds number
$S$	salinity
$t$	time
$T$	water temperature
$T_a$	air temperature
$T_{amb}$	ambient water temperature
$T_e$	equilibrium temperature

$T_{end}$	temperature at the inner end of the bay
$T_f$	heat flux through the water surface
$T_s$	water surface temperature
$u$	$x$ -ward velocity
$v$	$y$ -ward velocity
$w$	$z$ -ward velocity
$\bar{u}(=q/HU^*)$	nondimensional $x$ -ward velocity
$U^*(=b_f^{1/3}L^{1/3})$	characteristic velocity
$x$	horizontal (along-channel) coordinate
$y$	horizontal (cross-channel) coordinate
$z$	vertical (upward) coordinate

— Greek Symbols —

$\alpha(=f_0/f_i)$	ratio of the friction coefficients
$\beta$	heat expansion coefficient of water
$\gamma(=v_H H^2/v_V L^2)$	ratio of horizontal viscous force to vertical one
$\eta(=z/H)$	non-dimensional vertical coordinate
$\kappa_H$	horizontal diffusivity
$\kappa_V$	vertical diffusivity
$\nu_H$	horizontal viscosity
$\nu_V$	vertical viscosity
$\rho$	density of water
$\rho_0$	reference water density
$\rho_{end}$	water density at the inner end of the bay
$\sigma_t$	sigma-T

引用文献

Brocard, D. N., G. N. Jirka and D. R. F. Harleman (1977): A model for the convective circulation in side arms of cooling lakes. Ralph M. Parsons Lab. for Water Resources & Hydrodyn., MIT, Rep., No. 223.

Brocard, D. N. and D. R. F. Harleman (1980): Two-layer model for shallow horizontal convective circulation. J. Fluid. Mech., 129-140.

國司秀明・宇野早苗 (1977): 内湾の海況, 海洋環境の科学第2章, 堀部純男編, 東京大学出版会.

国司秀明・吉岡洋・鈴木徹 (1971): 紀伊水道の海況変動について. 京都大学防災研究所年報 14 B,

511-518.

- 増田 章 (1981) : 海洋混合層模型について. 海洋科学, **13**, 487-494.
- 長島秀樹・岡崎守良 (1979) : 冬期における東京湾の流況と海況. 沿岸海洋研究ノート, **16**(2), 76-86.
- 大久保明 (1970) : 海洋乱流・拡散. 海洋科学基礎講座第III編, 海洋物理 I, 東海大学出版会.
- Phillips, O. M. (1966) : On turbulent convection currents and the circulation of the Red Sea. Deep-Sea Res., **13**, 1149-60.
- Sturm, T. W. (1976) : An analytical and experimental investigation of density currents in side arms of cooling ponds. Ph. D. thesis, Department of Mechanics and Hydraulics, University of Iowa.
- Turner, J. S. (1973) : Buoyancy effects in fluids. Cambridge University Press, 367 pp.
- Tyler, M. A., D. W. Coats and D. M. Anderson (1982) : Encystment in a dynamic environment : deposition of dinoflagellate cysts by a frontal convergence. Mar. Ecol. Prog. Ser, **7** (2), 163-178.
- 渡辺正孝・渡辺 信・木幡邦男・原島 省・中村泰男・森 栄 (1982) : 気仙沼湾における赤潮発生環境, 国立公害研究所研究報告, 第30号, 215-287.
- Yanagi, T. (1980) : A coastal front in the Sea of Iyo. J. Oceanogr. Soc. Jpn., **35** (6), 253-260.



## II-12

### 実験系における重力対流の数値モデル

#### A Numerical Model for the Laboratory Gravitational Circulations

原島 省<sup>1</sup>・渡辺正孝<sup>1</sup>

Akira HARASHIMA<sup>1</sup> and Masataka WATANABE<sup>1</sup>

#### 要 旨

内湾における熱塩循環流の冷却モードについての実験(本報告書文献 11., 以後略して実験報告 A と呼ぶ) に対応した差分法の数値モデルを作成し, 数値実験を行った。用いた仮定は, i) Boussinesq 近似, ii) rigid-lid の仮定, iii) 現象の鉛直二次元性の仮定, iv) 鉛直方向の静水圧近似の採用であり, 密度不安定対流は対流調節 (convective adjustment) によるパラメータライゼーションにより表現した。得られた結果は, 水槽実験の結果と定性的によい一致を示した。また, 水温及び水平流速の鉛直プロファイルは, 対流調節域の深度の評価に依存することがわかった。このことから, 実験系においても, 密度不安定対流による上下層間の連行現象が, 鉛直プロファイルの決定に重要な役割をもっていると考えられる。

#### Abstract

A finite difference numerical model based on the primitive equations for momentum, heat and salt conservation is proposed. The external parameters correspond to those of the experiments for the gravitational circulation (Harashima and Watanabe, *ibid*). Assumptions used are i) rigid-lid approximation, ii) Boussinesq approximation, iii) hydrostatic approximation in the vertical direction, iv) uniformity of the phenomenon in the cross-channel direction. The local convection due to the unstable density stratification is parameterized by the convective adjustment procedure. The results retains good qualitative agreements with the experimental results. The vertical profiles of temperature and horizontal velocity are found to be sensitive to the way of parameterizing the local convection, namely, the penetrating depth of the convection. This fact suggests that the entrainment of the lower water into the upper convective layer has a significant role on the vertical distribution of properties.

---

1. 国立公害研究所 水質土壌環境部 〒305 茨城県筑波郡谷田部町小野川 16 番 2  
Water and Soil Environment Division, the National Institute for Environmental Studies, Yatabe-machi, Tsukuba, Ibaraki 305, Japan.

### 1. 重力対流の研究における実験対応数値モデルの位置づけ

実験報告Aにおいて、熱塩循環流のうちの冷却型重力対流のモードの実験結果を述べた。本論文では、ほぼその実験設定に対応する条件について数値モデルを作成し、その結果を報告する。以下に、実験対応数値モデルの意義あるいは研究の motivation を述べる。

熱塩循環流は、流体内における温度、塩分の偏差が密度の偏差を生みだし、これが重力と結びついて浮力となり、流れを駆動する現象である。この現象には、様々な非線過程が伴う。まず、流体の運動方程式(Navier-Stokes 方程式)が一般的に非線型の移流項を含む。ただし、この項は、流速値そのものが小さくなれば、他の項に比べ高次で小さくなるし、流れ方向に支配的な流速勾配が存在しなければ、必ずしも強い非線型効果をもたらすものではない。より重要なのは、熱と塩分の輸送方程式が、流速を陽に含み、また流動そのものは、温度と塩分分布から計算される密度分布(浮力分布)により加速を受けることにある。さらに、流動を減衰する、流体の粘性さえも、物性定数として一意的に定められるものではなく、平均流のシアの構造や密度成層状態に依存した渦動粘性であり、このことも別の非線型過程をもたらす。

このように、浮力系と流動系の相互作用による非線型性が、方程式の解析解を直接解くことを不可能にしており、過去には、相似解あるいは二層モデルによる近似解を中心に解析が行われた。エスチャリーや塩水楔に関する Hansen や Rattray らの一連の研究 (Rattray *et al.*, 1962; Hansen *et al.*, 1965, Hansen *et al.*, 1972)、紅海における重力対流の研究 (Phillips, 1966) は、相似解に基いて、現象の特性を明らかにしている。もう一つの解析解を得る方法は、鉛直方向に二層に分割し、各層内では状態量が水平方向のみに変化するという近似によるものである。Brocard *et al.* (1977, 1980) は、冷却池内における温排水の流動にこの方法を適用し、解の特性及び実験系との対応を論じている。

ところで、実験報告Aで述べたような冷却型重力対流では、上層、下層間で、熱や運動量のみならず、質量の交換が行われている可能性があるため、二層近似解では不十分である。また、流動系と浮力系の整合性のとれた状態を定めるためにも、相似解以上に物理的プロセスを陽に含んだ解が必要である。この目的のためには数値解析が最も有効な方法であると考えられる。

1970年代後半から、海洋前線の研究に数値モデルが用いられている。海洋前線には、実験報告Aにも述べたように熱塩循環流が関与していると推測される。一般に沿岸海洋において、熱塩循環流は潮流流に比較して、持続する時間スケールは長くても、流速の絶対値においては卓越しないため、流速のデータにそれとわかる形で捉えられることは少ない。したがって、熱塩循環流の存在は、流系の境界部が前線を成してはじめてリモートセンシング等の手段によって把握されることが多い。熱塩循環流の研究が海洋前線の研究に触発されて行われ始めたのは、このような由来による。

Kao *et al.* (1978) は鉛直二次元の数値モデルにより淡水の負荷による前線の形成を論じた。Endoh (1977) は、鉛直二次元の数値モデルにより、海面冷却と淡水補給による熱塩循環流が前線を形成することを提案した。Harashima *et al.* (1978) は、やはり鉛直二次元モデルにより、熱塩循

環流のシア分散効果が前線維持に果たす役割を解析した。また遠藤 (1979) は、回転模型実験と三次元数値モデルにより前線の三次元構造を論じた。また Harashima *et al.* (1981) はやはり三次元モデルにより、コリオリ項及び鉛直粘性項の係数から導出される二つの無次元パラメーターが前線の形状をどのように支配するかを解析した。また Bowman *et al.* (1978) は、海水の状態方程式の非線型性 (Cabbeling effect) が前線形成にかかわる鉛直循環を励起することを示した。

また, Oonish (1975) は、軸対称の湖が加熱されたとき、水深の相異が場所による水温上昇の相異を生み出し (地形性貯熱効果) この圧力こう配が環流を駆動することを示した。

以上の湾あるいは湖規模の循環とは異なり、局所的な密度不安定対流の数値モデルによる解析が奈良井ら (1980 a, b, c, 1981) などの鉛直二次元モデルや奈良井ら (1983) などの三次元モデルにより試みられている。また, Welander (1981) は単純化した系において、海面境界過程と水柱内の鉛直循環によっておこる “heat salt oscillation” のメカニズムを提案した。Sakai *et al.* (1983) は北極海を想定した数値モデルにおいて、この効果が海洋の長期変動の要因となる可能性を論じた。このメカニズムはたやすく検証されるものではないが、現在多くの人々の興味をひいている非線型システムの動力学の応用分野でもあり、熱塩循環流のうちでもこれから重要性を増す分野の一つである。

以上のように、近年の数値解析による研究の進展はめざましいものがあるが、常に問題となるのは、物理的実体による検証が容易でないことである。方程式系が非線型であることから、このプロセスは不可欠であるが、フィールド観測において再現性のある実験を行うことは限られた場合を除いて望むべくもない。我々が、図 1 に示すように、室内実験系との対応を検証手段として選択した

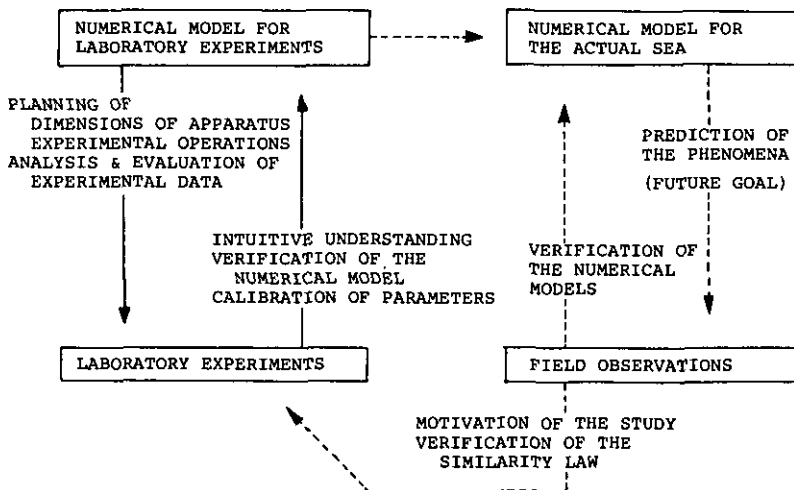


図 1 重力対流研究のフローダイアグラム

Fig. 1 A strategy for the study of the gravitational circulations

のもこの理由による。

また、室内実験系も、それ自身で独立して存立できるものではない。実験系作成の際の諸元決定、及び実験計画の作成（例えば定常状態存在の有無、それに至る時間、測定点の時空間配置等）には数値モデルによるシミュレーションが必要となる。また、物理実験の場合には、物性定数等を広い範囲に変化させて現象の sensitivity を解析することは容易ではないが、数値実験の場合では可能である。物理実験系から数値モデル系への寄与としては、更にスキームの改良、未知パラメーターのキャリブレーションのためのデータ提供に加え、直観的認識による知見の獲得がある。以上のように、数値モデル系と室内実験系の iteration により、熱塩循環流に関する知見を増やし、最終的にはフィールドにおける現象が予測可能な数値シミュレーションモデルの作成を計るべきであると考えらる。

## 2. 問題の定式化

図2に模式的に示すようなモデルを考える。座標の原点は内湾最奥部の海底とし、水平座標を  $x$ 、鉛直座標を  $z$  とする。

内湾模擬部は、水平長  $L$ 、鉛直深度  $H$  をそれぞれ 16 個、10 個の長方形格子で表現する。海底は摩擦、断熱境界とし、自由表面で  $T_f$  ( $ly \cdot s^{-1}$ ) の冷却及び slippery condition を与える。グリッド幅は水平  $\Delta x$ 、鉛直  $\Delta z$  とする。外洋模擬部は水平 4 個、鉛直 20 個のメッシュで表し、海底及び外洋側の側壁で温度を  $T_{amb}$  に固定した。また、自由表面での冷却量は 0 とする。熱の流入は、温度を固定した境界において伝導の形で補給される。外洋模擬部の dimension は、実験系のそれをそのままの形で表現するものではないが、実験の対象は内湾模擬部であり、外洋模擬部は無限の熱容量をもち、内湾と接続する海域としての役割が本質的なので、計算領域の節約のため、このような設定にした。

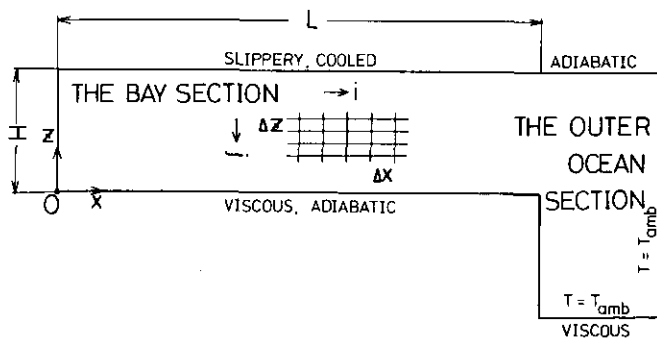


図 2 数値モデルの模式図

Fig. 2 A schematic diagram of the numerical model

用いた仮定を以下に示す。

- i) Boussinesq 近似
- ii) rigid-lid 近似
- iii) 現象の鉛直二次元性 ( $\partial/\partial y = 0$ )
- iv) 鉛直方向の静水圧近似

現在の実験系では  $|\rho'/\rho_0| \leq 10^{-3}$  程度であり、i) は十分成立すると考えられる。また実験系において外部重力波は発生していないので ii) も妥当であると考えられる。iii) については、実験系において流速計を  $y$  方向にトラバースして測定した結果、両側のガラス壁から 3~4 cm 以内の粘性境界層を除いてほぼ水平流速が均一なことから (実験報告 A, 図 9) この近似が十分成立すると思われる。iv) は次のような考察に基く。実験系においては、外洋模擬部から内湾模擬部の全体にわたる鉛直循環流と、海面冷却による局所的な密度不安定対流の二種類の流れが観測され、前者を平均流とみなすことができる。流れの水平スケールを  $l$ 、鉛直スケールを  $h$  としたとき、 $l \gg h$  ならば鉛直方向の静水圧近似がよい精度で成り立つ (Stern, 1975; 小倉, 1978)。内湾模擬部の平均流に関しては、実験系においても、本論文における計算結果においても、この条件が満たされなくなるのは、左端の鉛直壁の近傍付近のみであり、この部分の動力学的なバランスを解析する場合には iv) は適当ではないが、内湾模擬部全体の平均流による循環系を考慮する場合、アスペクト比 ( $h/l$ ) は小さくなるため、iv) がほぼ成立すると考えられる。

以上のような仮定のもとに、熱、塩分の輸送方程式、状態方程式、静水圧の式、水平方向の運動量の方程式及び連続の方程式は以下のように書き下すことができる。

$$\frac{\partial T}{\partial t} = -u \frac{\partial T}{\partial x} - w \frac{\partial T}{\partial z} + \kappa_H \frac{\partial^2 T}{\partial x^2} + \kappa_Z \frac{\partial^2 T}{\partial z^2} \quad (2-1)$$

$$\left( \frac{\partial S}{\partial t} = -u \frac{\partial S}{\partial x} - w \frac{\partial S}{\partial z} + \kappa_H \frac{\partial^2 S}{\partial x^2} + \kappa_Z \frac{\partial^2 S}{\partial z^2} \right) \quad (2-2)$$

$$\rho = \rho(T, S) \quad (2-3)$$

$$0 = -\frac{\partial p}{\partial z} - \rho g \quad (2-4)$$

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{1}{\rho_0} \frac{\partial p}{\partial x} - u \frac{\partial u}{\partial x} - w \frac{\partial u}{\partial z} + \frac{\nu_H}{\rho_0} \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{\nu_V}{\rho_0} \frac{\partial^2 u}{\partial z^2} \quad (2-5)$$

$$\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0 \quad (2-6)$$

ただし、本実験の設定では、塩分の偏差を含まないので (2-2) において  $S \equiv 0$  となる。また各記号の意味については表 1 に示す。

境界条件は以下のとおりである。

- a) 湾奥側壁及び内湾模擬部海底で

$$\frac{\partial T}{\partial n} = 0 \quad (2-7)$$

$$u = w = 0 \quad (2-8)$$

ただし、 $n$  は境界における法線方向の座標を示す。

- b) 外洋模擬部海底及び同部右側壁で

$$T = T_{amb} \quad (2-9)$$

$$u = w = 0 \quad (2-10)$$

- c) 内湾模擬部水面で

$$\kappa_v \frac{\partial T}{\partial z} = T_f \quad (2-11)$$

$$\frac{\partial u}{\partial z} = w = 0 \quad (2-12)$$

- d) 外洋部水面で

$$\frac{\partial T}{\partial z} = 0 \quad (2-13)$$

$$\frac{\partial u}{\partial z} = w = 0 \quad (2-14)$$

初期条件は、全域で

$$T = T_{amb} \quad (2-15)$$

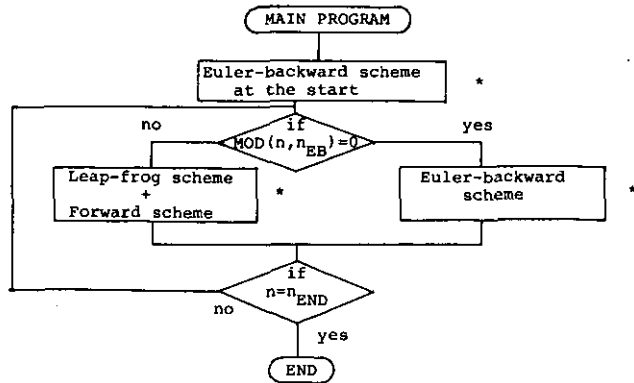
$$u = w = 0 \quad (2-16)$$

とする。

### 3. 方程式の差分化

2. で述べた方程式を、図3のように構造化する。ここで一つの時間積分サイクルを主プログラムから call する際には以下に示す3とおりの time marching system を用いた。

計算途中には一般的にはリープフロッグ法(leap-frog scheme)を用いた。すなわち時刻  $(N-1) \cdot \Delta t$  における各従属変数の数値群を  $X_k^N$ ,  $k=1, \dots, K$  とするとき、各変数について  $n$  の奇数, 偶



\* TIME INCREMENT CYCLE

- Step a) Calculation of adv. & dif. flux of T
- b) Calculation of increment of T
- c) Calculation of adv. & dif. flux of S
- d) Calculation of increment of S
- e) Calculation of  $\rho$  from T & S
- f) Calculation of  $K_v$  at the Rayleigh-Benard convection region
- g) Calculation of  $\mu_v$  at the Rayleigh-Benard convection region
- h) Convective adjustment of T,S
- i) Calculation of hydrostatic pressure
- j) Calculation of increment of  $U$
- k) Re-calculation of  $U$  with the barotropic component adjustment
- l) Calculation of  $W$  with the eq. of continuity

RETURN

図 3 数値計算のフロー図

Fig. 3 A flow diagram of the numerical calculation

数により二つの時系列を設定する。そして

$$\frac{X^{N+1}_k - X^{N-1}_k}{2 \cdot \Delta t} = F_k(X^N_1, \dots, X^N_K) \quad (3-1)$$

なる演算によって、両時系列が互いに他の時系列の変数値を自己の時系列のタイムステップの中間点に位置するものとして増分の計算の際に用いるものである。このスキームは、対流項に関して中立安定であるが、拡散項あるいは粘性項に関して無条件不安定となる。したがってこの二つの項には前進差分 (forward scheme) を用いた。すなわち

$$\frac{X_k^{N+1} - X_k^{N-1}}{2\Delta t} = F_k(X_1^{N-1}, \dots, X_K^{N-1}) \quad (3-2)$$

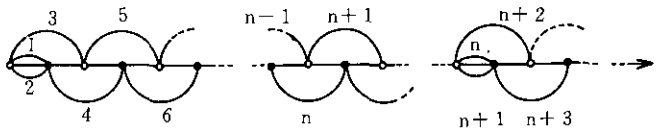
このスキームは粘性，拡散項に関して無条件安定である。(例えば Roache, 1976)

初期状態から時間積分を開始する時は，2系列の初期値を設定するために，オイラー・バックワードスキーム (Euler backward scheme) を用いた。また，通常の時間積分においても  $N_{EB}$  回ごとにこのスキームを用い，二つの系列の変数値が離散することを防いだ。このスキームは

$$\frac{X_k^{N+1} - X_k^N}{\Delta t} = F_k(X_1^N, \dots, X_K^N) \quad (3-3)$$

$$\frac{X_k^{N+1} - X_k^{N+1}}{\Delta t} = F_k(X_1^{N+1}, \dots, X_K^{N+1})$$

の2段の式で表現される。なお，この三つのスキームを図4に模式的に描く。



初期状態から出発する場合

$n=1$        $\text{MOD}(n, n_{EB}) \neq 0$        $\text{MOD}(n, n_{EB}) = 0$   
 Euler-backward scheme    Leap-frog scheme    Euler-backward scheme

図 4 時間積分スキーム

Fig. 4 The time integration scheme

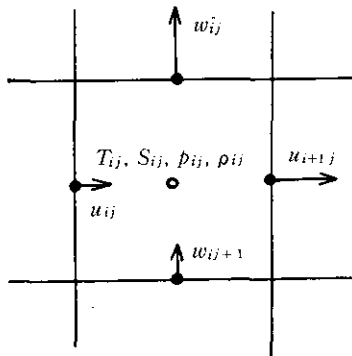


図 5 各変数の定義点

Fig. 5 Definition points of the variables



空間差分については、各変数の定義点を図5のように配置する。以下に、時間積分サイクル中の各ステップを示す。

a), c) 格子長方形  $G_{ij}$  の左辺で  $x$  方向の熱フラックス  $TFX_{ij}$ , 上辺で  $z$  方向の熱フラックスを  $TFZ_{ij}$  で定義する。 $TFX_{ij}$  は移流フラックスと拡散フラックスの和として

$$TFX_{ij} = u_{ij} \{ \lambda_H T_{i-1j} + (1-\lambda) T_{ij} \} + \kappa_H \frac{T_{i-1j} - T_{ij}}{\Delta x} \quad (3-4)$$

で表される。 $\lambda$  は  $T_{i-1j}$  と  $T_{ij}$  の平均を求める際の重み (weight) であり、 $\lambda_H = 1$  のとき完全な空間的前進差分 (space forward scheme)  $\lambda_H = 1/2$  の時、空間的中央差分 (space centered scheme) となる。 $u_{ij} \geq 0$  のとき、 $1/2 < \lambda \leq 1$  において上流側の  $T$  の値に重みをつけることになる。これを上流差分 (up-current scheme) と呼び、解の静的不安定を抑制する効果がある。(3-4) は、 $u_{ij}$  の正負にかかわらず

$$TFX_{ij} = u_{ij} \frac{T_{i-1j} + T_{ij}}{2} + \left\{ \left( \lambda_H - \frac{1}{2} \right) |u_{ij}| \Delta x + \kappa_H \right\} \frac{T_{i-1j} - T_{ij}}{\Delta x} \quad (3-5)$$

の形に整理できる。ここで右辺第1項は通常空間的中央差分表現による水平移流フラックスであり、第3項は水平拡散フラックスである。第2項は本来(3-4)の移流フラックスの式から派生しているのであるが、 $(\lambda_H - \frac{1}{2}) |u_{ij}| \Delta x$  が拡散係数  $\kappa_H$  と同格の形で現れている。すなわち、上流に重みをつけた移流フラックスの表現により“人工拡散”あるいは“人工粘性”を導入することが、解の静的不安定を抑制する効果をもっているのである。同様に、 $z$  方向についても

$$TFZ_{ij} = w_{ij} \frac{T_{ij-1} + T_{ij}}{2} + \left\{ \left( \lambda_V - \frac{1}{2} \right) |w_{ij}| \Delta z + \kappa_V \right\} \frac{T_{ij-1} - T_{ij}}{\Delta z} \quad (3-6)$$

便宜上、時間ステップに関する添字は省いたが、移流項と人工拡散項には中央差分、拡散項に前進差分を用いることは前の説明と同様である。

b), d) 温度の増分  $\Delta T_{ij}$  は、 $G_{ij}$  内の収支関係から

$$\Delta T_{ij} = \left( \frac{TFX_{ij} - TFX_{i+1j}}{\Delta x} + \frac{TFZ_{ij+1} - TFZ_{ij}}{\Delta z} \right) \cdot \Delta t \quad (3-7)$$

により計算される。

e) 密度の計算においては、Friedrich *et al.* (1972) による3次多項式表現による状態方程式において水圧の影響を無視したもの

$$\rho_{ij} = C_1 + C_2 \cdot T_{ij} + C_3 S_{ij} + C_4 T_{ij}^2 + C_5 S_{ij} T_{ij} + C_6 T_{ij}^3 + C_7 S_{ij} T_{ij}^2 \quad (3-8)$$

を用いた (各係数  $C_k$  については表1参照)

f), g), h) 逆転成層による鉛直対流 (Rayleigh-Bénard 対流) が起きていると考えられる領域では、バックグラウンドの鉛直拡散係数  $\kappa_V$  の代わりに、それよりも大きな値をもつ鉛直渦動拡散係数  $\kappa_{ci}$  を用い、鉛直対流による乱流混合を表現する。ただし、 $\kappa_{ci}$  は  $w_{ij}$  と同じ点で定義する。

表 1 数値モデルに用いた状態方程式 (Friedrich *et al.*, 1972 による)  
 Table 1 Coefficients for the computation of the equation of state  
 (From Friedrich *et al.*, 1972)

$\sigma_T = (\rho - 1) \times 10^3 = C_1 + C_2 T + C_3 S + C_4 T^2 + C_5 ST + C_6 T^3 + C_7 ST^2$	
$C_1$	$-7.2169 \cdot 10^{-2}$
$C_2$	$+4.9762 \cdot 10^{-2}$
$C_3$	$+8.0560 \cdot 10^{-1}$
$C_4$	$-7.5911 \cdot 10^{-3}$
$C_5$	$-3.0063 \cdot 10^{-3}$
$C_6$	$+3.5187 \cdot 10^{-5}$
$C_7$	$+3.7297 \cdot 10^{-5}$

同様に,  $u$  については,  $v_V$  のかわりに鉛直渦動拡散係数  $\nu_{cij}$  を用いる。ただし  $\nu_{cij}$  は  $u_{i-1}$  と  $u_{ij}$  の中間点で定義される。

これらの操作は対流調節 (convective adjustment) と呼ばれ, 密度不安定対流を subgrid な現象としてパラメータライズする一般的な方法である。ただし, 鉛直対流が起きていると考えられる領域, 及び  $\kappa_{cij}$ ,  $\nu_{cij}$  の大きさについては任意性があり, これらの決定に関しては 4 . において実際の計算例をもとにして議論する。

i) 密度  $\rho_{ij}$  に重力定数  $g$  を乗じ, 鉛直積分を行う。ただし, ここで用いる  $\rho_{ij}$  は, 時間積分を行う前の  $T_{ij}$ ,  $S_{ij}$  から計算されたものである。

$$\rho_{ij} = g \cdot \Delta z \left( \sum_{l=1}^{j-1} \rho_{il} + \frac{1}{2} \rho_{ij} \right) \quad (3-9)$$

の  $x$  方向の偏差から, 傾圧成分 (baroclinic component) に対応する圧力こう配が計算される。

j) 水平流速  $u_{ij}$  の増分を, 以下の (3-12) で計算する。ただし,  $u_{ij}$  は  $G_{ij}$  の左辺上で定義されるため,  $T_{ij}$ ,  $S_{ij}$  の増分計算のそれとやや異なる。

$$\begin{aligned} \frac{\Delta u_{ij}}{\Delta t} = & \frac{1}{\Delta x} \left\{ \left( \frac{u_{i-ij} + u_{ij}}{2} \right)^2 - \left( \frac{u_{ij} + u_{i+ij}}{2} \right)^2 \right\} \\ & + \frac{1}{\Delta x^2} \left[ \left\{ \left| \frac{u_{i-1j} + u_{ij}}{2} \right| \cdot \Delta x \cdot \left( \lambda_H - \frac{1}{2} \right) + \nu_H \right\} (u_{i-1j} - u_{ij}) \right. \\ & \left. + \left\{ \left| \frac{u_{ij} + u_{i+1j}}{2} \right| \cdot \Delta x \cdot \left( \lambda_H - \frac{1}{2} \right) + \nu_H \right\} (u_{i+1j} - u_{ij}) \right] \\ & + \frac{1}{\Delta z} \left\{ \left( \frac{u_{ij} + u_{ij+1}}{2} \right) \left( \frac{w_{i-1j+1} + w_{ij+1}}{2} \right) - \left( \frac{u_{ij} + u_{ij-1}}{2} \right) \left( \frac{w_{i-1j} + w_{ij}}{2} \right) \right\} \\ & + \frac{1}{\Delta z^2} \left[ \left\{ \left| \frac{w_{i-1j+1} + w_{ij+1}}{2} \right| \cdot \Delta z \cdot \left( \lambda_V - \frac{1}{2} \right) + \nu_{Vj+1} \right\} (u_{ij+1} - u_{ij}) \right. \end{aligned}$$

$$+ \left\{ \left| \frac{w_{i-1,j} + w_{i,j}}{2} \right| \cdot \Delta z \left( \lambda_V - \frac{1}{2} \right) + \nu_{Vij} \right\} (u_{i,j-1} - u_{i,j}) \left. \right\} \\ - \frac{p_{ij} - p_{i-1,j}}{\Delta x} \tag{3-10}$$

各項はそれぞれ、水平移流項、水平粘性項(上流差分による人工粘性項を含む)、鉛直移流項、鉛直粘性項(人工粘性項及び対流調節効果を含む)及び圧力勾配の傾圧成分の差分表現である。また、時間差分点を示す添字は省略した。

k) 前ステップで計算された増分の鉛直積分量は一般には0ではないが、rigid-lidの仮定のもとでは、圧力こう配の傾圧成分(barotropic component)が、 $u_{ij}$ の鉛直積分量を、与えられた鉛直積分流量  $U_f$  (本実験においては0)と等しくするように働くはずである。したがって、j)で計算された仮の水平流速  $\tilde{u}_{ij}$ に次のような補正を施すことにより、真の流速  $u_{ij}$ を計算する

$$u_{ij} = \tilde{u}_{ij} - \sum_{j=1}^{jmax(i)} \tilde{u}_{ij} + \frac{U_f}{jmax(i) \cdot \Delta z}$$

ただし、 $jmax(i)$ はある水平位置における鉛直方向のメッシュ数である。

l) 上記の  $u_{ij}$ から、連続の関係式の差分表示

$$w_{i1} = 0$$

$$w_{ij} = w_{i,j-1} + \frac{\Delta x}{\Delta z} (u_{i,j-1} - u_{i+1,j-1}) \tag{3-11}$$

により  $w_{ij}$ を求め、サイクルを完了させる。

#### 4. 数値実験例

以上のアルゴリズム、モデル設定のもとに2ケースの数値実験を行う。用いたパラメーターの値を表2に示す。 $L, H, T_f$ は実験報告Aにおける実験のうち、BASERUNと呼んだケースにおける設定値あるいは測定値に対応している。粘性、拡散係数の値には、以下のような数値をもちいた。まず、バックグラウンドの鉛直粘性、拡散係数  $\nu_V, \kappa_V$  は分子粘性係数と同程度の  $0.01[\text{cm}^2\text{s}^{-1}]$ とし、水平粘性・拡散係数  $\nu_H, \kappa_H$  の値は、実験系のアスペクト比を考慮して  $1.0[\text{cm}^2\text{s}^{-1}]$ とした。また、対流調節域における鉛直粘性・拡散係数  $\nu_c, \kappa_c$ には  $\nu_V, \kappa_V$ よりも1オーダー大きい  $0.1[\text{cm}^2\text{s}^{-1}]$ という値を用いた。小森ら(1980)は、成層させた水路中のシア一流に関し、リチャードソン数  $Ri$ と鉛直渦動粘性・拡散係数の相関を実験的に求めた。そして  $Ri$ が-10程度の時に中立成層時に比べて鉛直渦動パラメーター値が5~6倍になることを報告している。したがって表2に示した  $\nu_c$ 及び  $\kappa_c$ の値は roughではあるが妥当な規模であると考えられる。

対流調節域の決定には任意性があるため二つのケースにおいてそれぞれ異なった方法に基き、タイムステップごとに粘性・拡散場を定め、時間積分を行った。RUN1においては局所的な密度逆転

表 2 パラメータ値

Table. 2 Parameter values

$L$	400	[cm]
$H$	16.5	[cm]
$\Delta x$	25	[cm]
$\Delta z$	1.65	[cm]
$\Delta t$	0.5	[s]
$\kappa_H = \nu_H$	1.00	[cm <sup>2</sup> s <sup>-1</sup> ]
$\kappa_V = \nu_V$	0.01	[cm <sup>2</sup> s <sup>-1</sup> ]
$\kappa_C = \nu_C$	0.1	[cm <sup>2</sup> s <sup>-1</sup> ]
$T_f$	0.0117	[ly s <sup>-1</sup> ]
$T_{amb}$	30	[°C]
$\lambda_H = \lambda_V$	1.0	

を判定基準とした。すなわち、 $T$  の鉛直拡散に関しては  $\rho_{i,j-1} > \rho_{i,j}$  の時に  $\kappa_V$  を  $\kappa_C$  に置き換え、 $u$  に関しては  $\rho_{i-1,j-1} + \rho_{i,j-1} > \rho_{i-1,j} + \rho_{i,j}$  のときに  $\nu_V$  を  $\nu_C$  に置き換えた。計算開始後 3000 秒のときの RUN1 の結果を図 6 に示す。時間の経過とともに内湾模擬部の水が冷却され、このため形成される圧力こう配により表層で外洋模擬部の暖水が流入し、鉛直循環を形成する。系は約 2500 秒程度で定常に達し、この時、力学的には圧力こう配と鉛直粘性が支配項となっている。また、外洋模擬部からの暖水が上層を流れてゆく過程で冷却されるため、表層には弱い逆転成層がみられる。水温は内湾最奥部で最も低くなる。沈降した水はほぼ最低水温を保ちつつ下層を通過して外洋模擬部に流出してゆき、外洋模擬部の底面と壁面で熱伝導を受け、再び高温となり循環してゆく。内湾模擬部の最奥部以外では顕著な安定成層がみられる。これらの状況は、実験報告 A で述べた実験結果とよい一致を示す。図 6 の下半に、 $x=325$ (cm) における  $u$  と  $T$  の鉛直プロファイルを示す。同時に実験報告 A の BASERUN の同位置における鉛直プロファイルも図示した。これによれば、上層(流速が湾奥向きの部分)の厚さが、RUN1 の結果においては実験によって得られた値よりも小さいことがわかる。また上層の流速の絶対値は測定値よりもかなり大きい。また、水温躍層の深度は実験系における値よりも浅い。

これに対して、RUN2 では、対流調節域を各水柱において、表層の密度逆転成層域から、以下の基準に従って定める深度まで含めた領域とする。0-オーダーの基準としては、表層の密度逆転の解消によるポテンシャルエネルギーと、その深度までの安定成層域の水の連行に必要なポテンシャルエネルギーが等しくなるという深度をとることが有効であると考えられる。RUN1 と同様にこの領域では、 $\nu_V$ 、 $\kappa_V$  の代わりに  $\nu_C$ 、 $\kappa_C$  を用いる。RUN2 の、計算開始後 3000 秒における水温と流線関数の分布を図 7 に示す。このパターンは定性的には RUN1 の結果とほぼ同様であるが、上層の厚さが拡がり、躍層の位置が深くなる。鉛直プロファイルの形状からは、このケースのほうが実験系に

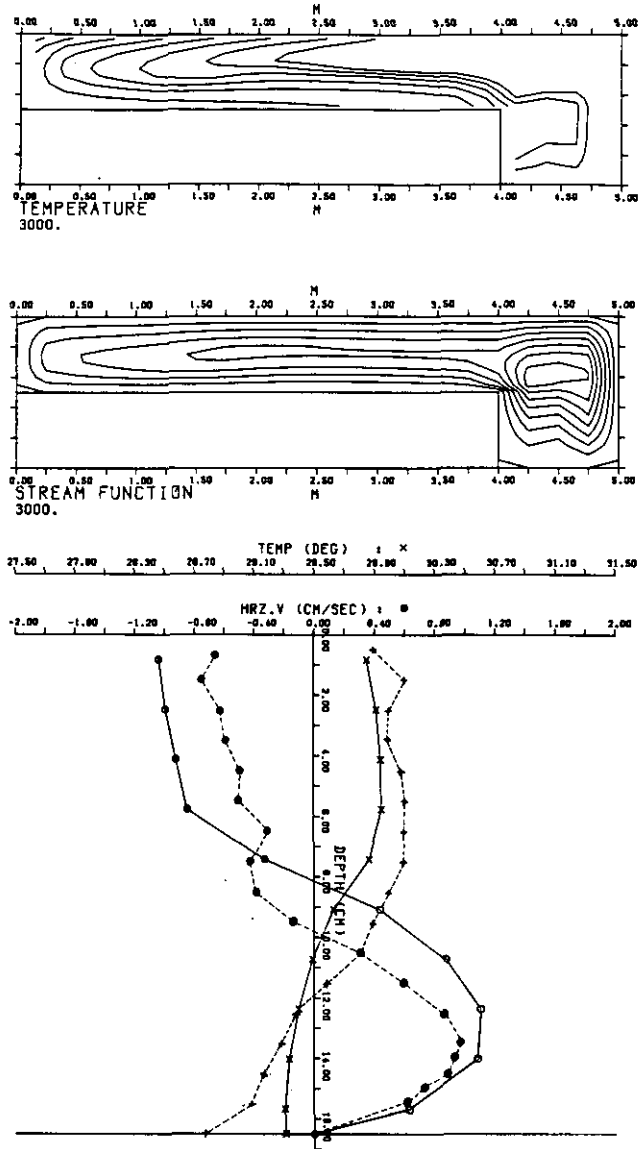


図 6 開始後 3000 秒における RUN1 の結果  
 Fig. 6 Results of RUN1 at  $t=3000$  (s). Distribution of the temperature (the contour interval is 0.1 deg.) and the streamline (the contour interval is  $1.65 \text{ cm}^2\text{s}^{-1}$ ). Vertical distribution of  $T$  ( $\times$ ) and  $u$  ( $\ominus$ ) in the numerical results and those of the experiments by Harashima and Watanabe, 1984 ( $\cdots+$ ,  $\cdots\bullet$ )

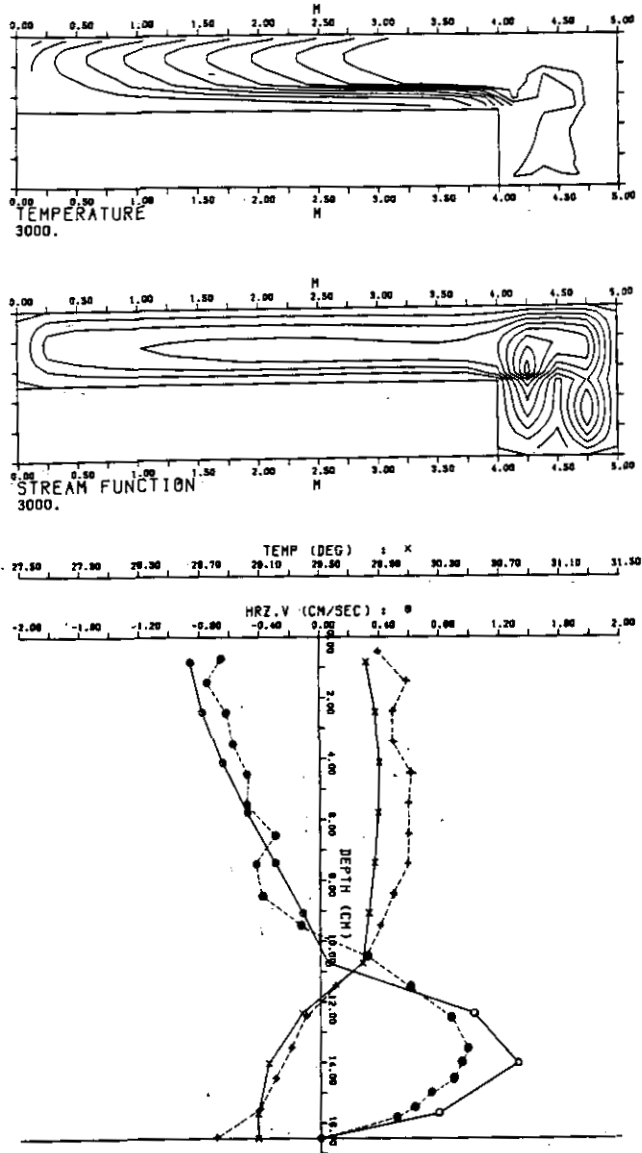


図 7 RUN2 の結果

Fig. 7. Results of RUN2 expressed in the same way as in Fig. 6

おける測定値との整合性がよいことがわかる。

RUN2 における対流調節域の決定は、下層の水を、上層へ連行加入させることと同義である。実験系における水温の測定値では水温逆転がみられるのは表層下 5 cm 内外であるのに対し、染料による可視化によれば、約 10 cm の深度まで、密度不安定対流による乱れが広がっていることがわか

る(実験報告A, 図8参照)。このことから対流調節域を密度逆転域のみならず, その下方まで拡張するという仮定は妥当なものであると考えられる。

この二つの数値実験例は, 対流調節による乱流場の rough な見積りに基づくものであり, 流動場の高次のモデリングのためには乱流エネルギーモデルが必要なことはいうまでもない。しかしながら, この rough な見積りと仮定 i), ii), iii), iv) に基づいていてもなお比較的实验による測定値に比較的好致する結果が得られたことは, これらの仮定が平均流場の 0-オーダーの像の現出に不都合をもたらさないことを裏づけるものである。仮定 i), ii), iv) と対流調節によるパラメータライゼーションは, 現実の内湾における重力対流の数値モデリングにおいてしばしば用いられるものであり, これらを考慮してプログラミングの簡略化と計算時間の短縮化が計れる利点は大きい。

また, RUN2 の結果が実験結果と比較的よい整合性がよいことから, このような流系において上層への水の連行加入が鉛直プロファイルの決定に重要であることが推測される。流れの鉛直方向の分布(鉛直シア)と鉛直拡散パラメーターの二つの要素から定まるシア効果は, 海域における物質の分散に大きな役割を果たしており, 物理実験と数値実験の併用によりこの効果を解析してゆく必要があると考えられる。

## 謝 辞

本研究を通じて, プログラム作成の補助を行った, 筑波大学工学研究科の浅山泰祐, 藤代一成両君に感謝いたします。

## Nomenclature

### -Alphabetical Symbols-

$b$	buoyancy	$[\text{cm}\cdot\text{s}^{-2}]$
$b_f$	buoyancy flux	$[\text{cm}^2\text{s}^{-3}]$
$c_p$	specific heat of water	$[\text{cal}\cdot\text{gr}^{-1}]$
$g$	gravity constant	$[\text{cm}\cdot\text{s}^{-2}]$
$H$	depth of the basin	$[\text{cm}]$
$L$	length of the basin	$[\text{cm}]$
$p$	pressure	$[\text{dyne}\cdot\text{cm}^{-2}]$
$Ri$	gradient Richardson number	
$S$	salinity	$[\text{‰}]$
$t$	time	$[\text{s}]$
$T$	water temperature	$[^\circ\text{C}]$
$T_0$	initial water temperature	$[^\circ\text{C}]$
$T_{amb}$	ambient water temperature	$[^\circ\text{C}]$

$T_f$	upward heat flux at the water surface	[ $ly \cdot s^{-1}$ ]
$U_f$	discharged mass flux	[ $cm^2 \cdot s^{-1}$ ]
$u$	$x$ -ward velocity	[ $cm \cdot s^{-1}$ ]
$v$	$y$ -ward velocity	[ $cm \cdot s^{-1}$ ]
$w$	$z$ -ward velocity	[ $cm \cdot s^{-1}$ ]
$x$	horizontal coordinate (along-channel)	[cm]
$y$	horizontal coordinate (cross-channel)	[cm]
$z$	vertical coordinate (upward)	[cm]
$\Delta x$	horizontal mesh size	[cm]
$\Delta z$	vertical mesh size	[cm]
$\Delta t$	time step	[sec]

-Greek symbols-

$\kappa_H$	horizontal diffusivity	[ $cm^2 \cdot s^{-1}$ ]
$\kappa_V$	vertical diffusivity	[ $cm^2 \cdot s^{-1}$ ]
$\nu_H$	horizontal viscosity	[ $cm^2 \cdot s^{-1}$ ]
$\nu_V$	vertical viscosity	[ $cm^2 \cdot s^{-1}$ ]
$\rho$	density of water	[ $gr \cdot cm^{-3}$ ]
$\rho_0$	reference density	[ $gr \cdot cm^{-3}$ ]
$\rho'$	deviation density	[ $gr \cdot cm^{-3}$ ]
$\sigma_T$	sigma-T	

引用文献

- Bowman, M.J. and A. Okubo (1978) : Cabbeling at thermohaline fronts. *J. Geophys. Res.*, **83** (c12), 6173-6178.
- Brocard, D.N. and D.R.F. Harleman (1980) : Two-layer model for Shallow Horizontal Convective Circulation. *J. Fluid Mech.*, 129-146.
- Endoh, M. (1977) : Formation of the thermohaline front by cooling of the sea surface and inflow of the fresh water. *J. Oceanogr. Soc. Jpn*, **33**, 6-15.
- 遠藤昌宏 (1977) : 浮力の投入による密度流の3次元構造( I ). 日本海洋学会 1977 年度秋期大会, 講演要旨集.
- Friedrich, H. and S. Levitus (1972) : An approxmation to the equation of state for sea water, suitable for numerical ocean models. *J. Phys. Oceanogr.*, **2** (4).
- Hansen, D.V. and M. Rattray, Jr. (1965) : Gravitational circulation in straits and estuaries. *J. Mar. Res.*,



- 23 (2), 104-122.
- Hansen, D.V. and M. Rattray, Jr. (1972) : Estuarine circulation induced by diffusion. *J. Mar. Res.*, **30** (3), 281-294.
- 今里哲久・奈良井憲正・淡路敏之 (1981) : 混合層における熱対流の数値実験. *海洋科学*, **13**(7), 457-463.
- Kao, T.W., C. Park, and H.P. Pao (1977) : Buoyant surface discharge and small-scale oceanic fronts : a numerical study. *J. Geophys. Res.*, **82**, 1747-1752.
- 小森 悟・植田洋匡・荻野文丸・水科篤郎 (1980) : 熱的に成層された流れの中の乱流拡散係数に及ぼす浮力効果, 国立公害研究所研究報告, 17号, 73-88.
- 奈良井憲正・今里哲之・淡路敏之・齋 光耀 (1980 a) : 海面冷却による鉛直対流の発達(I). 日本海洋学会 1980年度春季大会講演要旨集.
- 奈良井憲正・今里哲之・淡路敏之 (1983) : 海面冷却による鉛直対流の発達(V). 日本海洋学会 1983年度春季大会講演要旨集.
- Harashima, A., Y. Oonishi and H. Kunishi (1978) : Formation of water masses and fronts due to density-induced current system. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, **34** (2), 57-66.
- Harashima, A. and Y. Oonishi (1981) : The Coriolis effect against frontogenesis in steady buoyancy-driven circulation. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, **37** (1), 49-59.
- 小倉義光 (1978) : 気象力学通論, 東京大学出版会.
- Oonishi, Y. (1975) : Development of the current induced by the topographic heat accumulation (I) —the case of the axisymmetric basin—. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.* **31** (6), 17-28.
- Phillips, O.M. (1966) : On turbulent convection currents and the circulation of the Red Sea. *Deep-Sea Res.*, **13**, 1149-60.
- Phillips, O.M. (1976) : Modelling and prediction of the Upper Layers of the Ocean. *Proceedings of a NATO Advanced Study Institute*, Pergamon Press, New York.
- Rattray, M. Jr. and D. Hansen (1962) : A similarity solution for circulation in an Estuary. *J. Mar. Res.*, **20** (2), 121-133.
- Roache, P.J. (1976) : *Computational fluid dynamics*. Hermosa Publishers Inc., Albuquerque, N.M..
- Sakai, S. and S. Imawaki (1983) : Thermal oscillation induced by an interaction between sea ice and ocean in a numerical ice-ocean model. *Mem. Natl. Inst. Polar Res. Special Issue No. 24, Proc. 4-th Symposium on Polar Meteorology and Glaciology*.
- Stern, M.E. (1975) : *Ocean Circulation Physics*. Academic Press, New York, London.
- Welander P.L. (1982) : A simple heat salt oscillation. *Dynamics of Atmos. and Oceans*, **6**, 233-242.
- 原島 省・渡辺正孝 (1984) : 内湾における重力対流の実験的研究. 国立公害研究所研究報告, 第63号. 135-165.

II-13

Langmuir 循環流の実験的解析

An Experimental Investigation of Langmuir Circulations

渡辺正孝<sup>1</sup>・原島 省<sup>1</sup>

Masataka WATANABE<sup>1</sup> and Akira HARASHIMA<sup>1</sup>

要 旨

風洞水槽を用いて double-wedge による 3次元波と風によるシアーとの相互作用を実験的に解析し、組織的な鉛直循環流 (Langmuir circulation) を形成・計測した。

実験結果は CL 1 理論 (風の摩擦によって作られる鉛直シアー  $dv/dz$  と、波による Stokes 流との相互作用) から予想される腹で上昇流、節で下降流というパターンには合致せず、むしろ CL 2 理論又は Garrett 理論 (水平シアー  $dv/dy$  と Stokes 流との相互作用) が予想する最大 drift current の面において下降流を生じるというパターンに近いことが判明した。

Abstract

By using a wave generator of double-wedge type in a wind wave tank, a coherent structure of Langmuir circulation, which was generated under non-linear interaction between wind stress and cross-waves, has been analysed.

Our experimental results did not agree with CL 1 theory, which was based on the assumption of non-linear interaction between vertical shear  $dv/dz$  and the Stokes drift.

However, experimental results suggested the existence of down-welling at maximum drift currents, which was predicted by CL 2 theory.

1. はじめに

海洋や潮の表層に浮遊物質や鞭毛藻類がすじ状に集積することが古くから観測されている。Langmuir (1938) は、それらの streaks は風の方向に平行な軸をもつ対流渦によって集積された結果であると推定した。このような対流渦 (Langmuir circulation) は更に湖沼や海洋における表面混合層や温度、塩分層の形成及び表面での熱・物質輸送に大きな役割を果たしていると考えられ

1. 国立公害研究所 水質土壌環境部 〒305 茨城県筑波郡谷田部町小野川 16 番 2  
Water and Soil Environment Division, the National Institute for Environmental Studies, Yatabe-machi,  
Tsukuba, Ibaraki 305, Japan.

る。従来からの観測結果を総合すると Langmuir circulation は以下のような定性的な性質を持つと考えられる (Leibovich, 1983), すなわち i) 風速 3 m/s かもしくはそれ以上で数分のうちに風の方向に並んで対流渦が形成される, ii) 表面冷却により対流渦はより低い風速で発生するようになる, iii) 通常 streaks の間隔は混合層厚さの 2 倍に近い値を持つ, iv) streaks は表層収束域にあたり, その下に下降域が存在する, v) 下降流は強力なジェット流に似ており, 風速の約 1% 又は表面吹送流の最大水平流速の  $1/3 \sim 1/4$  の流速をもつ, vi) 対流渦は左右対称であり, 下降流の方が上昇流より大きい流速をもつ。それらの観測結果は多くの場合目視によるものであり, 時には浮標等による追跡観測によっている。Langmuir 循環流の発生が突発的でありかつ微流速のため, 定量的な現場観測は困難である。

近年 Craik-Leibovich が波と風による流れとの相互作用に基づく理論を提唱し注目されている。その理論は 2 つの機構を考えている。Craik & Leibovich (1976) は風の摩擦によって作られる鉛直シアーと波の Stokes 流との相互作用が Langmuir 循環流の発生機構であるとしている (CL 1 理論)。一方 Craik (1977), Leibovich (1977 b) は水平シアーと Stokes 流との相互作用を Langmuir 循環流の発生機構と考えている (CL 2 理論)。それらの理論の検証のために室内実験が行われているが (Faller A. J., 1978; Faller A. J. & Caponi E. A., 1978; Faller A. J. & Cartwright R. W., 1983, 水野, 1983) 微流速であるため計測が困難であり, 染料や浮遊粒子による可視化計測を行っている。このため Langmuir 循環流の発生機構を十分に検証し得るデータ解析が不可能な状態である。

本研究においては風洞水槽を用いて波と風によるシアーとの相互作用を発生させ, レーザードップラー流速計による水平・鉛直流速分布の詳細な計測を行い, Langmuir 循環流の発生要因を解析した。

## 2. 実験装置

実験に用いた風洞水槽は全長 5.5 m, 幅 0.5 m, 深さ 0.17 m である (図 1)。風は循環風洞により発生し, 乱流強度を 2% 以内に, 温度・湿度とも制御可能である。造波装置は Faller (1978, 1983) が用いたものと同じ double-wedge の造波機で, 鉛直方向に frequency  $\sigma$  で上下するようになっている。反射波の影響を減少させるため, 水路の端には粗度をもった平板を傾斜させ消波を行った。これにより一方向のみ進行する波を安定に形成した。なお風と波の進行方向は同じである。波高は容量式波高計, 風速は熱線風速計, 流速は DISA 社製 LDA 55 型 (55 X モデューラ光学系, 55 N 10 周波数シフター, 55 N 20 ドップラー周波数トラッカー) を用いフリンジモードで計測した。この LDA は透過型の流速計で, 水平・鉛直 2 成分を同時計測し, アナログ信号使用時の信頼限界は 1 mm/s である。

## 3. 実験結果

Double-wedge の造波機により形成された波高の  $y$  方向の分布を図 2 に示すが, 安定した斜め重

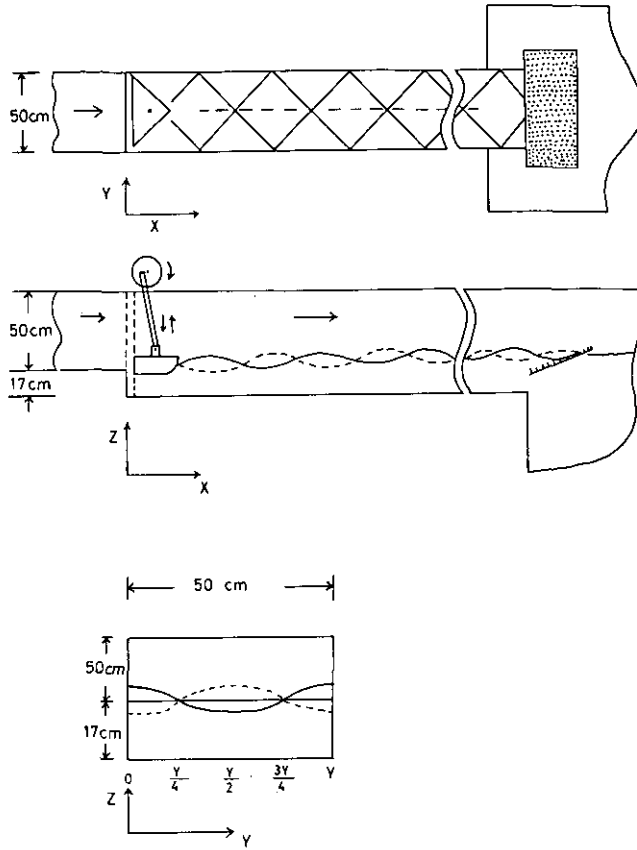


図 1 実験の模式図

Fig.1 Schematic view of the model

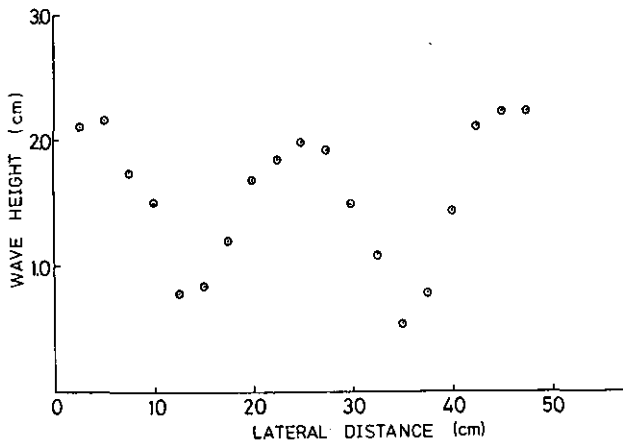


図 2  $y$  座標に対する波高の分布

Fig.2 Cross-channel distribution of wave height (wave only, fetch=3.25m)

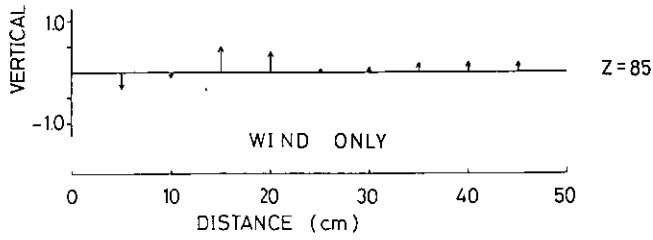


図 3  $y$  座標に対する (2 分間平均) 鉛直流速の分布  
 Fig. 3 Distribution of vertical velocity averaged over 2 min.  
 (wind only, fetch=3.25m)

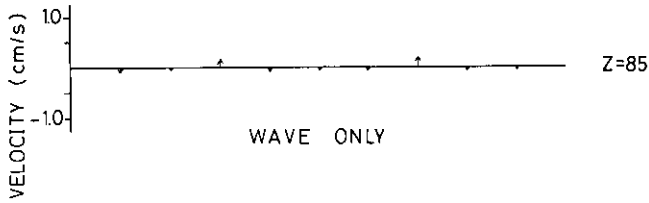


図 4  $y$  座標に対する (2 分間平均) 鉛直流速の分布  
 Fig. 4 Distribution of vertical velocity averaged over 2 min.  
 (wave only, fetch=3.25m)

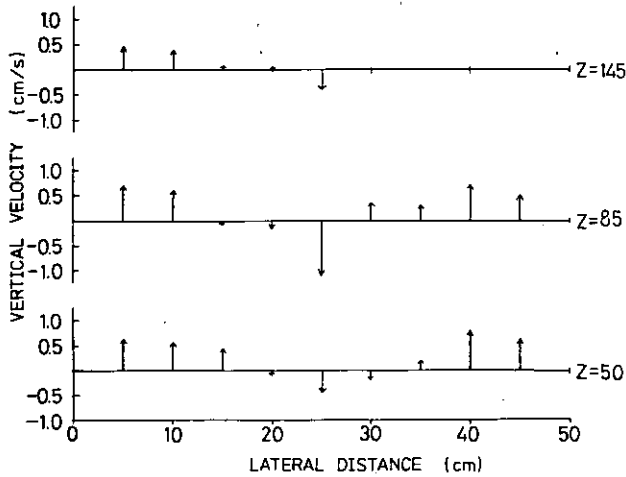


図 5  $y$  座標に対する 2 分間平均鉛直流速の分布  
 Fig. 5 Distribution of vertical velocity averaged over 2 min.  
 (wind + wave, fetch=3.25m)

複波が形成されていることがわかる。wave parameter として、振幅  $a \approx 1$  cm, 周期  $T = 2\pi/\omega = 0.42$  s, 波長  $L = 2\pi/k = 32$  cm,  $k$  = 波数, 節点数  $n = 2$  である。波の進行方向が  $x$  軸と交差する角  $\theta$  は,  $\sin\theta = n\pi/kD$  (ここで  $D$  = 水路幅) の関係より  $\theta \approx 40^\circ$  となる。

まず鉛直流速  $w$  を計測することにより風に直角方向の横断面での対流構造を調べた。すなわち i) 風のみの場合, ii) 波のみの場合, iii) 風と3次元波の場合について定常状態に達した後, 風下側 3 m での横断面各測定点において2分間流速測定を行いその平均値を求めた。平均水面下 8.5 cm (水深の半分) での  $y$  方向の鉛直流速分布は, i) 風のみの場合, 鉛直上方に向け平均 0.2 cm/s の上昇流が一様に発生した (図3), ii) 波のみの場合時間平均した鉛直流速はほとんどゼロとなり, 波動による楕円軌道運動となっている (図4)。iii) 風と3次元波を同時に与えた場合,  $Z = 14.5$  cm,  $Z = 8.5$  cm,  $Z = 5.0$  cm での  $y$  方向の鉛直流速分布を図5に示す。これによると水路中心の腹のところ強い鉛直下降流が, さらに両端の腹では強い上昇流が発生している。そして節点ではあまり顕著な鉛直流速はみられず, むしろ節を中心とする左右対称な二つの大きな鉛直対流が形成されていることがわかる。以上の実験は風による drift current により下層に強い補償流が発生しており, このため counter-current となっている。

一方現実の海域では drift current は上下とも counter-current ではなく, 一方向に流れている。このためこの補償流と同じ流量を循環ポンプにより風下側から循環させ, 風上側より流すようにした。図6に風速 3 m/s の時の水路中央 ( $y = 250$  mm) での鉛直流速分布を示す。この場合 LDA のレーザービームが入射角を持っているため, 水面下 7 mm より以深において水平流速測定を行った。水表面での drift current  $V_s$  は Wu (1975) が求めた次式を用いると ( $u^*_{air}$  = 空気側のシア一流

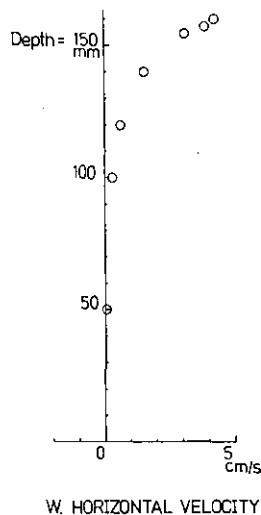


図 6 水平流速 (2分間平均) の鉛直分布

Fig. 6 Vertical distribution of horizontal velocity (wind only)

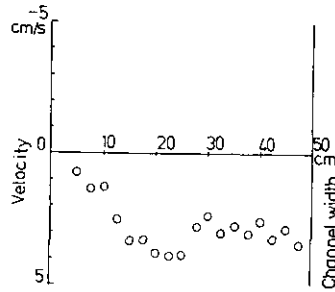


図 7 水平流速（2分間平均）の  $y$  に対する分布

Fig. 7 Cross channel distribution of horizontal velocity (wind only)

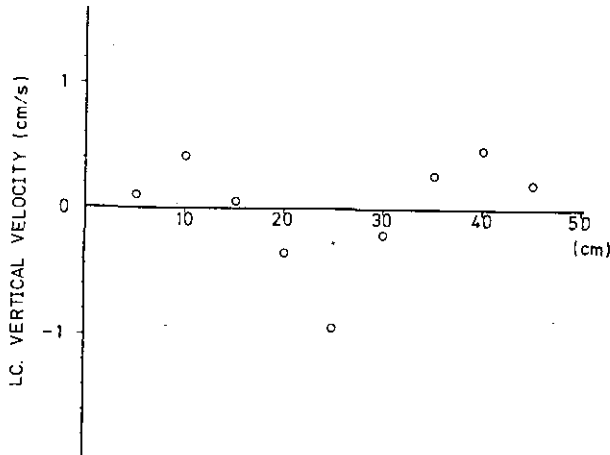


図 8 鉛直流速（2分間平均）の  $y$  に対する分布

Fig. 8 Cross-channel distribution of vertical velocity (wind+wave)

速)

$$V_s/u^*_{\text{air}} = 0.53 \quad (1)$$

$V_s = 9 \text{ cm/s}$  と与えられる。

Kármán-Prandtl 流速分布を仮定するならば

$$\frac{V_s - v}{u^*} = 2.5 \ln\left(\frac{z}{z_0}\right) + 8.5 \quad (2)$$

ここで  $u^*$  = 水側のシア流速,  $z_0$  = roughness length. 図 6 の実験データを用いて最小自乗法によ

り  $u^*$  及び  $z_0$  を求めると、それぞれ  $u^* = 5 \text{ mm/s}$ ,  $z_0 = 4.5 \text{ mm}$  となり、Wu (1975) が用いた長さ 22 m、幅 1.5 m、深さ 1.55 m の水路で得られた drift current と同等の結果が得られている。図 7 に水面下 7 mm での drift current の方向の分布を示す。壁面の影響により水路中央に最大流速をもち両端でゼロ流速となるような分布となる。なおこの場合、風速の  $y$  方向分布はほぼ一様であった。このような drift current と 3 次元波とを共存させ  $z = 85 \text{ mm}$  における鉛直流速  $w$  の  $y$  方向分布を計測した (図 8)。これより水路中央の腹 ( $y = 250 \text{ mm}$ ) において下降流、壁面近くの腹で上昇流、節附近において鉛直流速がゼロとなっている。

Faller (1978, 1983) は同様の double-wedge による造波と風のシアーによる相互作用を実験的に形成し、表面フロートと底面に投入した染料トレーサの動きから、腹のところで上昇流、節のところで下降流という鉛直対流が形成されるとしており、CL 1 理論を支持する結果を提出している。我々の実験結果は鉛直対流の存在を測定し得たが、その構造は CL 1 が提案し、Faller (1978, 1983) の実験が確認したものとは異なっている。

Myer (1971) は Lake George においてフロートに計測器を設置し、鉛直水温分布、気温、湿度、風速・風向を計測し、目視観測と合わせて Langmuir 循環流の観測を行った。その結果波高の最大は循環流の収束線で起こり、最大の volume transport が起こるところで streaks (すなわち循環流の収束線) が発生することを観測した (図 9)。この結論は同じ現場での染料実験によっても確認されている。Myer (1971) の観測結果は CL 1 理論及び Faller (1978, 1983) の実験結果と矛盾している。

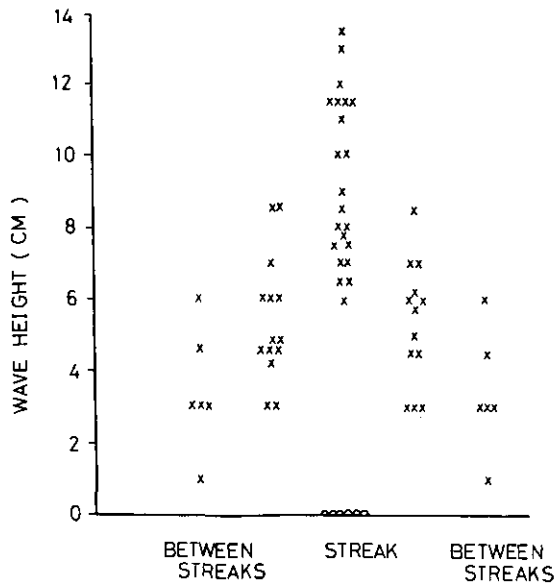


図 9 波高の頻度分布

Fig. 9 Frequency distribution of wave heights (Myer, G. E., 1971)



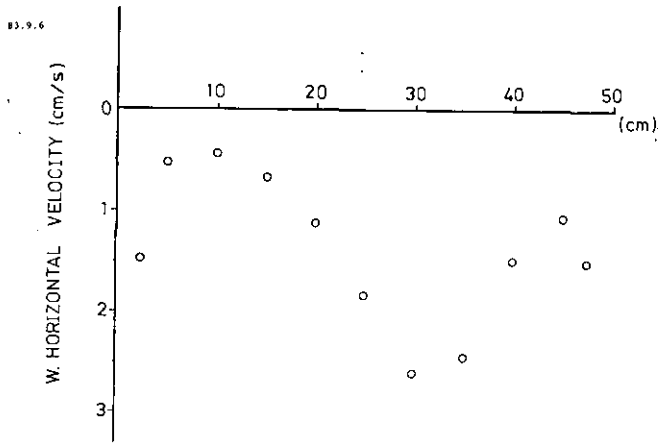


図 10 水平流速（2分間平均）の  $y$  座標に対する分布  
Fig. 10 Cross-channel distribution of horizontal velocity  
(wind only, fetch=2m)

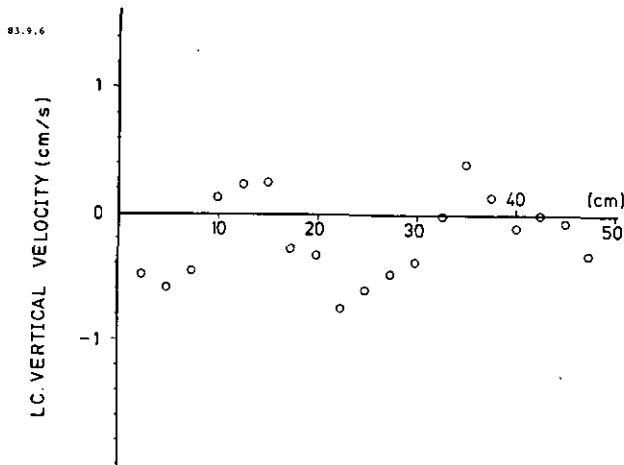


図 11 鉛直流速（2分間平均）の  $y$  座標に対する分布  
Fig. 11 Cross-channel distribution of vertical velocity  
(wind+wave, fetch=2m)

以上のように既存の理論、実験結果・観測結果のそれぞれが必ずしも整合性を持っているとは考えられない。これは主に制御されたパラメーターのもとでの詳細な計測が不十分であったことに起因している。

本実験装置は両端に側壁を持っているためフェッチが長い地点ほど、ガラス壁面の境界層が発達

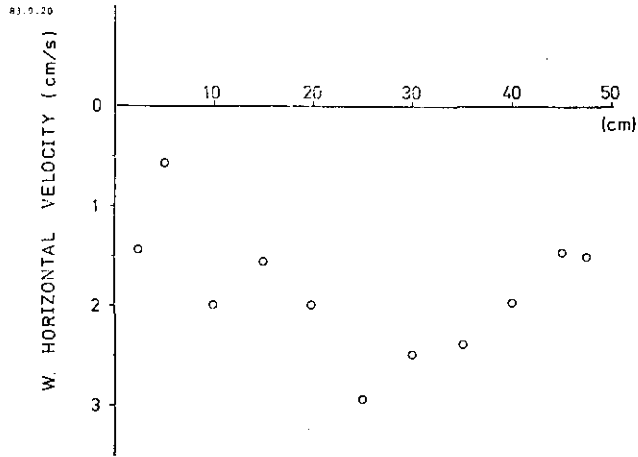


図 12 水平流速（2分間平均）の  $y$  座標に対する分布

Fig. 12 Cross-channel distribution of horizontal velocity  
(wind only, fetch=2m)

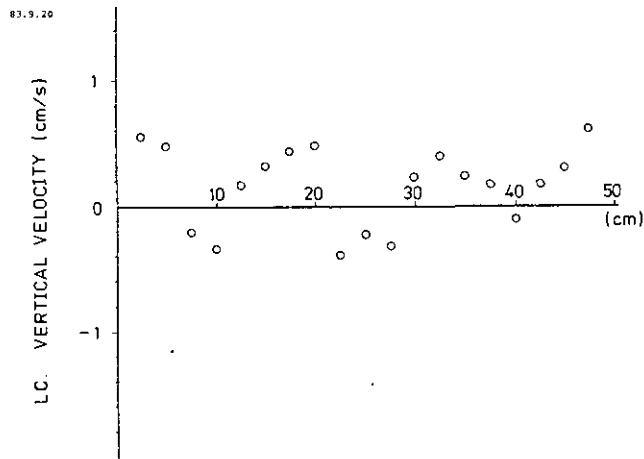


図 13 鉛直流速（2分間平均）の  $y$  座標に対する分布

Fig. 13 Cross-channel distribution of vertical velocity  
(wind+wave, fetch=2m)

し、風下 3 m 附近以降では drift current は水路中央で最大水平流速を持つ流れとなる。このため風下 3 m 以降では水平シア分布は固定されてしまう。一方 drift current がまだ十分発達していない風下 2 m で drift current の水平分布と、発生する鉛直対流との関連について測定を行った。図

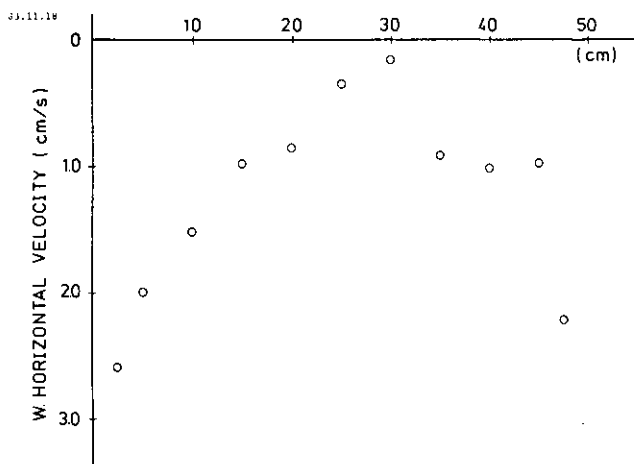


図 14 水平流速の  $y$  に対する分布

Fig. 14 Cross-channel distribution of horizontal velocity (wind only, fetch=3m, wind is obstructed at the center of the wind-tunnel)

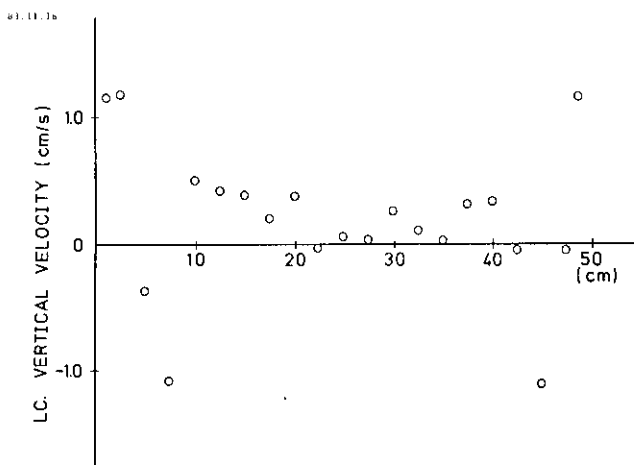


図 15 鉛直流速の  $y$  に対する分布

Fig. 15 Cross-channel distribution of vertical velocity (wind+wave, fetch=3m, wind is obstructed at the center of the wind-tunnel)

10, 図 11 及び図 12, 図 13 にそれぞれ風による drift current ( $z=150$  mm で計測) の  $y$  方向分布と, 風によるシアと 3 次元波の共存する場での鉛直流速 ( $z=135$  mm で計測) の  $y$  方向分布を示す。風下 2 m では drift current は水路中央と両壁面近くでそれぞれピークを持つ流速分布を持つ

ており、そのピークの位置に対応して鉛直下降流が発生している。

次に drift current の分布を制御するため、風洞部中央に厚さ 12 cm の壁を上部より水面直上まで設置した。壁は発泡スチロールで作製し、表面にポリエチレンのカバーを張りつけ、表面粗度をガラス壁面と同様になるようにした。このような条件で風（風速 3 m/h）のみを吹かせ drift current ( $z=155$  mm で計測) の  $y$  方向分布と、風と 3 次元波を共存させ鉛直流速 ( $z=145$  mm で計測) の  $y$  方向分布をフェッチ 2 m の点で測定した (図 14, 図 15)。風洞部中央の壁の影響により、水路中央での drift current は最小となり、両端のガラス壁面に近い部分に流速のピークを持つような drift current の分布が形成されている。このような drift current と 3 次元波が共存した場合には drift current のピークに対応した部分に強い下降流が発生し、水路中央には下降流はみられず、むしろ上昇流域となっている。そして壁面の近傍に強い上昇流域が狭い範囲に存在している。この場合は壁面近くに下降流域を持つ 2 対の対称な鉛直循環流が形成されていることがわかる。

以上のように drift current の  $y$  方向の分布のピークのところに下降流が発生し、CL 1 理論による腹で上昇流、節で下降流というパターンには必ずしも合致しないことが判明した。

Langmuir 循環流発生には臨界風速があるといわれており、Scott ら (1969) の湖における観測によると、3 m/s 以上で発生し、4 ~ 8 m/s の範囲で最も多く観測されている。臨界風速は気温—水温差、水面の汚れ等によって異なるが一応 3 m/s であると考えられる。図 16 に風下 3 m の点での水路の中心点 ( $y=25$  cm,  $z=8.5$  cm) での鉛直下降流の風速に対する依存性を示す。これより鉛直流速は風速に対して単調増加であり、風速 3 m/s 以下においても Langmuir 循環流を発生すること

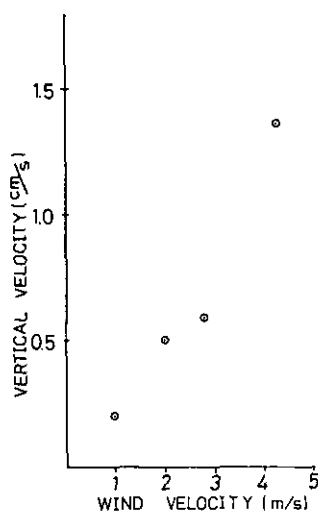


図 16 風速に対する水路中央部下降流の依存性

Fig. 16 Downwelling velocity at the center of the channel vs wind speed

がわかる。現場観測においては流速 1 cm/s 以下の流速を計測することは不可能であり、そのため風速 3 m/s 以下では検出不可能であったことによると思われる。

#### 4. 考 察

CL 1 理論は風の方向に対して  $\pm\theta$  の方向に伝播する波によって形成される Stokes 流  $U_s$  と、風の摩擦によって作られる鉛直シア  $\frac{dU}{dz}$  との相互作用を考えている。

風洞水槽内に形成された cross-wave の速度ポテンシャルは次式のように与えられる (Leibovich, 1977)。

$$\phi = 2a\sigma k^{-1}e^{kz}\cos[(k\sin\theta)y]\cos[(k\cos\theta)x - \sigma t] \quad (3)$$

図 1 に示したように、固定した  $x$  座標に対して横断面では  $y = 0, \frac{Y}{2}, Y$  で腹,  $y = \frac{Y}{4}, \frac{3Y}{4}$  で節になるような standing wave となる。(3)式より Stokes drift は

$$U_s = 2\sigma a^2 k \cos\theta e^{2kz} \left\{ 1 + \cos^2\theta \cos[(2k\sin\theta)y] \right\} \quad (4)$$

で与えられ,  $y = 0, \frac{Y}{2}, Y$  で max,  $y = \frac{Y}{4}, \frac{3Y}{4}$  で min となる分布を持つ。vortex force/mass  $f_v = U_s \left(\frac{\partial U}{\partial y}\right) k$  は鉛直上向きであり, Stokes drift  $U_s$  の  $y$  方向の分布に伴って  $f_v$  も  $y = 0, \frac{Y}{2}, Y$  で max,  $y = \frac{Y}{4}, \frac{3Y}{4}$  で min となる。この vortex force の水平方向の分布が torque を形成し, 風に平行な軸を有する循環流を発生させると考える (CL 1 理論)。

これに対して CL 2 理論 (Craik, 1977; Leibovich, 1977) 及び Garrett 理論 (Garrett, 1976) は Stokes 流と水平シア  $\frac{dU}{dy}$  との相互作用を考えている。この場合, 必ずしも組織的な表面波構造を持つ必要はなく, 水平シア分布の存在が不可欠である。vortex force/mass の水平成分  $f_v = U_s \frac{\partial U}{\partial y} j$  は最大  $U_{\max}$  の面に向いており, 流れは最大  $U_{\max}$  の面に向かって加速され, 連続条件より流れはその面で下降流となる。

以上の考察と実験結果を比較してみる限り, 我々の実験により得られた Langmuir 循環流は Stokes 流と水平シア  $\frac{dU}{dy}$  との相互作用により発生していると推論される。

しかし風洞水槽内に形成されている 3 次元波とシア流との相互作用においては, CL 1 及び CL 2 理論で考えられている要因を明確に分離することは不可能であり, 両者を同時に含んだ理論展開が必要であると考えられる。Langmuir 循環流は微流速 (実験水槽では 1~2 cm/s, 現場では 2~6 cm/s) のゆえに計測が困難であった。特に流速計を水中に入れて計測する場合, 従来の流速計の信頼限界以下の流速範囲となり, また流速計の動揺の影響も無視し得ない。レーザートップラ流速計の使用により, 低流速領域での非接触計測が可能になり, Langmuir 循環流の計測が可能となった。当風洞水槽は水温・気温・塩分濃度も変化させる性能を持っているため, それら環境因子の変動をも含めた Langmuir 循環流の構造を明らかにする必要がある。

## 引用文献

- Craik, A. D. D. and S. Leibovich (1976) : A national model for Langmuir circulations. *J. Fluid Mech.*, **73**, 3, 401-426.
- Craik A. D. D. (1977) : The generation of Langmuir circulations by an instability mechanism. *J. Fluid Mech.*, **81**, 2, 209-223.
- Langmuir, I. (1938) : Surface motion of water induced by wind. *Science*, **87**, 119-123.
- Leibovich, S. (1977a) : On the evolution of the system of wind drift currents and Langmuir circulations in the Ocean. Part I. Theory and The averaged current. *J. Fluid Mech.*, **79**, 715-743.
- Leibovich, S. (1977b) : Convective instability of stably stratified water in the ocean. *J. Fluid Mech.*, **82**, 561-585.
- Leibovich, S. (1980) : On wave-current interaction theories of Langmuir circulations. *J. Fluid Mech.*, **99**, 715-724.
- Leibovich, S. and S. Paolucci (1980) : The Langmuir circulation instability as a mixing mechanism in the upper ocean. *J. Phys. Oceanogr.*, **10**, 186-207.
- Leibovich, S. and S. Paolucci (1981) : The instability of the ocean to Langmuir circulations. *J. Fluid Mech.*, **102**, 141-167.
- Leibovich, S. and K. Radhakrishnan (1977) : On the evolution of the system of wind drift currents and Langmuir circulations in the ocean. Part 2. Structure of the Langmuir vortices. *J. Fluid Mech.*, **80**, 481-507.
- Myer, G. E. (1971) : Structure and mechanics of Langmuir circulations on a small inland lake. Ph. D. dissertation. State Univ. N. Y., Albany.
- Faller, A. J. (1978) : Experiments with controlled Langmuir circulations. *Science*, **201**, 618-620.
- Faller, A. J. and E. A. Caponi (1978) : Laboratory studies of wind-driven Langmuir circulations. *J. Geophys. Res.*, **83**, 3617-3633.
- Faller, A. J. and R. W. Cartwright (1983) : Laboratory studies of Langmuir circulations. *J. Phys. Oceanogr.*, **13**, 329-340.
- Garrett, C. J. R. (1976) : Generation of Langmuir circulations by surface waves—a feedback mechanism. *J. Mar. Res.*, **34**, 117-130.
- Scott, J. T., G. E. Myer, R. Stewart and E. G. Walther (1969) : On the mechanism of Langmuir circulations and their role in epilimnion mixing. *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 493-503.
- Wu, J. (1975) : Wind-induced drift currents. *J. Fluid Mech.*, **68**, 49-70.
- 水野信二郎 (1982) : Langmuir 循環流. *ながれ*, **1** (1), 12-16.
- 水野信二郎 (1983) : Langmuir 循環流の実験的研究(4). 昭和 58 年度日本海洋学会秋季大会.
- 渡辺正孝・原島 省 (1983) : 組織的な鉛直循環流の実験的解析(1). 昭和 58 年度日本海洋学会春季大会.
- 渡辺正孝・原島 省 (1983) : 組織的な鉛直循環流の実験的解析(2). 昭和 58 年度日本海洋学会秋季大会.

## II-14

### 対流渦場における上方遊泳性プランクトン分布の数値シミュレーション

## A Numerical Simulation of the Distribution of Upward Swimming Organisms in a Vertical Circulation Cell

渡辺正孝<sup>1</sup>・原島 省<sup>1</sup>

Masataka WATANABE<sup>1</sup> and Akira HARASHIMA<sup>1</sup>

#### 要 旨

遊泳性の鞭毛藻 *Heterosigma akashiwo* の純粋培養を行った水槽に、同時に Langmuir 循環流を模擬した対流を diffuser より放出した微小な泡により形成した。*H. akashiwo* の分布状態は写真撮映により把握し、流速分布は、中立粒子による可視化により測定した。

Stommel の流線函数の特性流速値  $V_0$  とこの測定値とほぼ一致させ、この流線函数で表現される鉛直対流渦における上方遊泳性の粒子の動態を数値的にシミュレートした。粒子の上方遊泳速度を  $V_p$  とし、実験系とほぼ同じ  $V_p/V_0$  の比について、実験結果と同様な表面収速域と保有領域に粒子の集積がみられた。また、この粒子の random 運動を正規乱数で表現してシミュレートした結果、より分散した分布が得られ、実験結果との定性的な類似性が高まることがわかった。

#### Abstract

The motile dinoflagellate, *Heterosigma akashiwo*, was grown in pure culture in which vertical convection cells (Langmuir circulation) was simulated by a submerged jet of fine bubbles released from a diffuser. The distribution of *H. akashiwo* was quantified photographically and the velocity distribution measured by a neutral float.

The trajectory of upward swimming cells in Langmuir circulation was simulated using a stream function defined by Stommel and the steady-state cell distribution was calculated for a variety of conditions relating to the maximum velocity of the Langmuir circulation. Experimental results strongly support the theoretical solution that results in dense accumulations of cells in the areas of surface convergence and in the retention region.

Random motions of cell cause more dispersed patches although the general features of the distribution pattern are retained even in the case of rapid random swimming.

1. 国立公害研究所 水質土壌環境部 〒305 茨城県筑波郡谷田部町小野川16番2  
Water and Soil Environment Division, the National Institute for Environmental Studies, Yatabe-machi, Tsukuba, Ibaraki 305, Japan.

## 1. はじめに

Langmuir 循環流が存在する海域では水表面に風向とほぼ平行に streak が走り、木片・水草・プランクトンなどが集積される収れん線となっている。更にそれらの streak の間には発散域があり、下層からの上昇流が存在することが知られている (Langmuir, 1938 ; Woodcock, 1944, 1950 ; Faller & Woodcock, 1964 ; Scott ら, 1969)。Langmuir 循環流の規模は表面混合層の厚さに対応しており、1~100 m のオーダーに及んでいる。Langmuir 循環流の発生機構は不明な点が多いが、しかし生態における Langmuir 循環流の重要性は古くから指摘されている (Ryther, 1955 ; Stavn, 1971, Ragotzkie & Bryson, 1953 ; George & Edward, 1973)。赤潮発生時には、しばしばすじ状のプランクトンパッチが観測され、Ryther (1955) は対流渦による藻類の集積作用が発生機構に占める重要性を指摘した。

Stommel (1949) は鉛直対流渦と藻類との相互関係を、non-turbulent な場合について解析し、沈降性藻類は上昇流域に、浮上性藻類は、下降流域に集積する、すなわちふり分け効果があることを指摘した。

しかし現場観測や実験データはほとんど無く、またそれら解析は鞭毛藻のランダム運動性や乱れの影響を含んでいない等不備な点が多い。本論文では鞭毛藻の集積機構を明らかにするために、*H. akashiwo* を培養した槽内に同時に diffuser により Langmuir 循環流を模擬した循環流を励起して *H. akashiwo* の分布形状を計測した。さらに Langmuir 循環流中での鞭毛藻の軌跡をランダム運動をも考慮して数値計算を行った。

## 2. 実験結果

大阪湾谷川港より単離した *H. akashiwo* をポリカーボネイト製タンク (長さ 60 cm, 高さ 30 cm, 幅 3 cm) 内で培養した。蛍光灯による光照射を行い照度は  $0.03 \text{ [ly} \cdot \text{min}^{-1}]$  とする。水温は  $21 \pm 1^\circ\text{C}$  に制御し、12 : 12 時間の明暗サイクルとした。実験系のうち U 字管から培養槽までをオートクレーブで蒸気滅菌し、f/2 培地を用いて無菌的に培養した。対流による集積実験は対数増殖期 (培養開始後 14 日目, 平均細胞数が  $8.3 \times 10^4 \text{ cells/ml}$ ) において行った。

鉛直対流は次のようにして形成した。ポンプより送られた空気は、1 規定の希硫酸を満した洗浄ビンと除菌用 U 字管を通し diffuser に送られる。培養槽の中央底部に置かれた diffuser は硬質ガラス粒子を熱処理して作成したもので、空気はその空隙 ( $5 \sim 10 \mu\text{m}$ ) を通り細かい泡となって上昇する。この結果左右対称な鉛直 2 次元の対流渦が形成される。空気量はピトー管により計測し、培養槽内の流速分布が定常であることを確認した。流体と等比重を持つように調整した中立浮標 (発泡スチロール製ビーズ) を実験槽内に入れ、長時間露出による写真撮影を行い、培養槽内の流速分布測定を行った (図 1)。この対流渦は気泡ジェット流により上昇流が形成され、その補償流として左右端において下降流が発生しているため、Stommel (1949) によって与えられた流速分布を模倣していることが図 1 より分かる。





図 1 中立浮標による鉛直対流測定

Fig.1 Measurement of vertical convection pattern using neutral beads

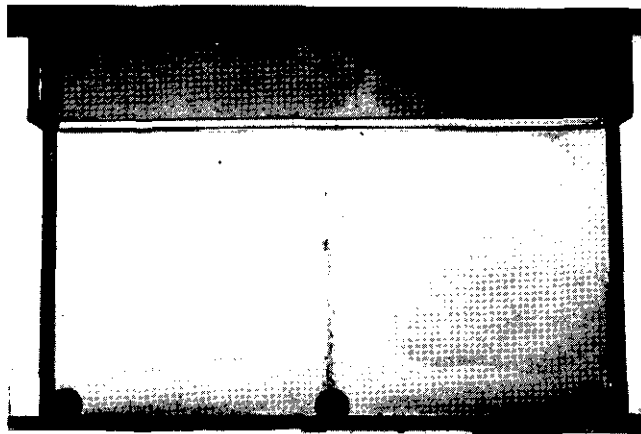


図 2 実験槽での *H. akashiwo* の集積パターン

Fig.2 Accumulation pattern of *H. akashiwo* in the experiment

培養開始後 14 日目の対数増殖期で平均細胞数が  $8.3 \times 10^4$  cells/ml に達した段階で、上記鉛直対流を培養槽内に発生させ、*H. akashiwo* の分布を写真撮写するとともに、表層収束域 (region of surface convergence) と保有領域 (region of retention) においてサンプリングを行い、個体数計測をノイパウエル血球計算盤を用いて計測した。図 2 は培養槽内での二つの集積域が計測されている。すなわち i) 左右両端の表層収束域への濃厚な集積が見られ個体数は約  $1.3 \times 10^6$  cells/ml に達している。ii) *H. akashiwo* の上方遊泳速度と下降流速がほぼつり合っている保有領域に集積パッチ

が見られ、平均個体数は  $4.4 \times 10^6$  cells/ml であった。培養槽内での一様混合した時の平均個体数が  $8.3 \times 10^4$  cells/ml であることを考えると、表層収束域への集積は平均個体数で  $10^2$  オーダー高いことがわかる。

以上の実験結果より、鞭毛藻が鉛直対流渦により表層にすじ状に集積することが明らかとなった。

### 3. 上方遊泳性プランクトンの鉛直対流場での集積シミュレーション

鉛直対流場で、Stommel (1949) が用いた流線函数により表現し、上方遊泳性プランクトンの軌跡を数値的にシミュレートすることにより、その分布構造を解析した。

2次元座標系 (水平方向  $0 \leq x \leq 2L$ , 鉛直方向  $0 \leq z \leq H$ ) において中央  $x=L$  において鉛直上向きに最大流速  $V_0$  を持つ流線函数は次のように与えられる。

$$\psi = \psi_0 \sin \frac{\pi}{L} x \cdot \sin \frac{\pi}{H} z \quad (1)$$

ここで  $\psi_0 = V_0 L / \pi$

プランクトンは鉛直上方遊泳速度  $V_p$  を持つ、したがって、プランクトンの運動は水平方向の速度は流れ場の速度  $U$  に等しく、鉛直方向の速度は流れ場の速度  $W$  に  $V_p$  を加えたものとなる。すなわち

$$\frac{dx}{dt} = U = -\frac{V_0 L}{H} \sin \frac{\pi}{L} x \cdot \cos \frac{\pi}{H} z \quad (2)$$

$$\frac{dz}{dt} = W + V_p = V_0 \cos \frac{\pi}{L} x \cdot \sin \frac{\pi}{H} z + V_p$$

(2)式よりプランクトンの軌跡は

$$\frac{dz}{dx} = -\frac{H \cos \frac{\pi}{L} x \cdot \sin \frac{\pi}{H} z + \frac{V_p}{V_0}}{\sin \frac{\pi}{L} x \cdot \cos \frac{\pi}{H} z} \quad (3)$$

これよりプランクトンの軌跡は無次元パラメーター  $R = V_p / V_0$  によってのみ決定される。

先述の実験槽について(3)式を適用してみる。鉛直最大流速  $V_0$  は中立浮標の動きより  $0.4$  cm/s と計測される。プランクトンの上方遊泳速度  $V_p$  は、以下のように計測した。高さ  $30$  cm, の培養槽にプランクトンを一様に分布させ、上方から光を与え表層での個体数の時間変化を計測することにより、平均遊泳速度  $V_p$  は  $0.125$  cm/sec となった。これら計測された  $V_0$ ,  $V_p$  の値を用いれば、先述の実験結果は  $R = V_p / V_0 = 0.3$  に対応している。

数値計算は領域を  $80 \times 40$  格子とし、格子間かくは  $\Delta x = \Delta z = 0.75$  cm とした。初期値として一様な分布を与え、プランクトンの軌跡を非定常に計算した(図3, 4)。約  $500$  秒で定常状態に達している。図3より下降流域を中心に左右対称な保有領域が形成され、ここに入ったプランクトンは無限の循環を行ってここより外に出ることはできない。一方浮上領域に入ったプランクトンはすべて表層に浮上し、そこで水平流による移流を受け、左右の表層収束域に集積する。この数値計算によ

り得られたプランクトンの分布構造は、実験により得られたそれを定性的にはよく説明している。

以上の解析には流れの乱れやプランクトンのランダム運動の影響は考察されていない。この実験ではレイノルズ数  $Re = V_0 L / \nu \cong 1.2 \times 10^2$  であり流れは laminar の領域にある。したがって乱れによる拡散の影響はほとんどない。

プランクトンのランダム運動の影響を各時間ごとに発生させた乱数を用いてプランクトンのランダム運動を数値計算によりシミュレートした。この場合プランクトンの軌跡は次のように表される。

$$\frac{dx}{dt} = u + V'_{px}$$

$$\frac{dz}{dt} = w + V_p + V'_{pz}$$
(4)

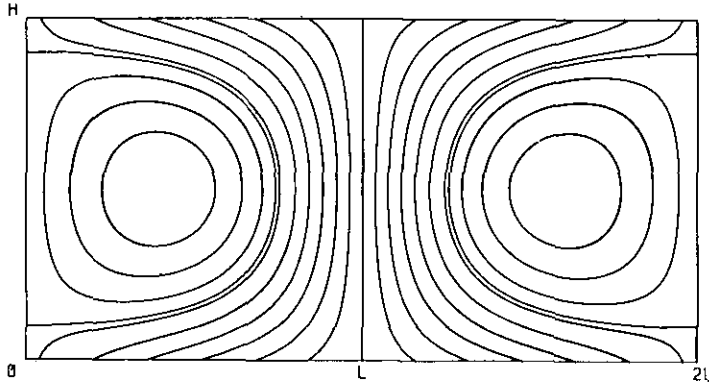


図 3  $R=0.3$  に対する数値計算による *H. akashiwo* の軌跡

Fig. 3 The trajectories of *H. akashiwo* obtained by numerical simulation for  $R=0.3$

ここで  $V'_{px}$ ,  $V'_{pz}$  はランダム遊泳速度に対応し、平均値と標準偏差に特性づけられる乱数である。プランクトンのランダム運動の強度は未知であり、ここでは二つのケースを考えてみた。すなわち i)  $\sqrt{V'_{px}{}^2} = \sqrt{V'_{pz}{}^2} = \frac{V_p}{2}$ ,  $\overline{V'_{px}} = \overline{V'_{pz}} = 0$ , ii)  $\sqrt{V'_{px}{}^2} = \sqrt{V'_{pz}{}^2} = V_p$  であり  $\Delta t = 2.5$  s としている。図 5 に i) のケース、図 6 に ii) のケースのシミュレーション結果を示す。それらの結果はランダム遊泳速度を考慮しない場合に比較して、より拡散した結果となっており、実験結果に類似した分布を示している。この数値計算結果と実験結果の比較より、プランクトンのランダム遊泳速度は  $\sqrt{V'_{px}{}^2} = \sqrt{V'_{pz}{}^2} = V_p$  という大きな値をとり得ることが示唆される。

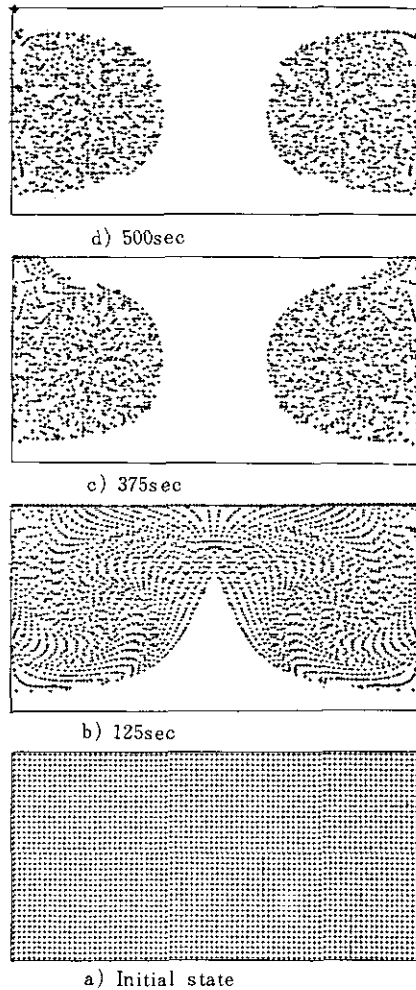


図 4 ランダム運動のない場合の *H. akashiwo* 分布の経時変化

Fig.4 Simulation of transient distributions of *H. akashiwo* without random motions

#### 4. 結 論

Langmuir 循環流を模擬的に発生させた培養槽内で、鞭毛藻 *H. akashiwo* を純粋培養し、鉛直対流と鞭毛藻との相互作用に基づく、*H. akashiwo* の分布構造を実験的に解析した。これより *H. akashiwo* は表層収束域と保有領域に集積させることが判明した。さらに上方遊泳性プランクトンの分布構造を数値シミュレーションにより求め、*H. akashiwo* の分布構造は無次元量  $R = V_0 / V_0$  によってのみ決定されることが判明した。さらにこの数値シミュレーションにプランクトンのランダム遊泳速度を考慮することにより、実験結果をより良好に説明することができる。

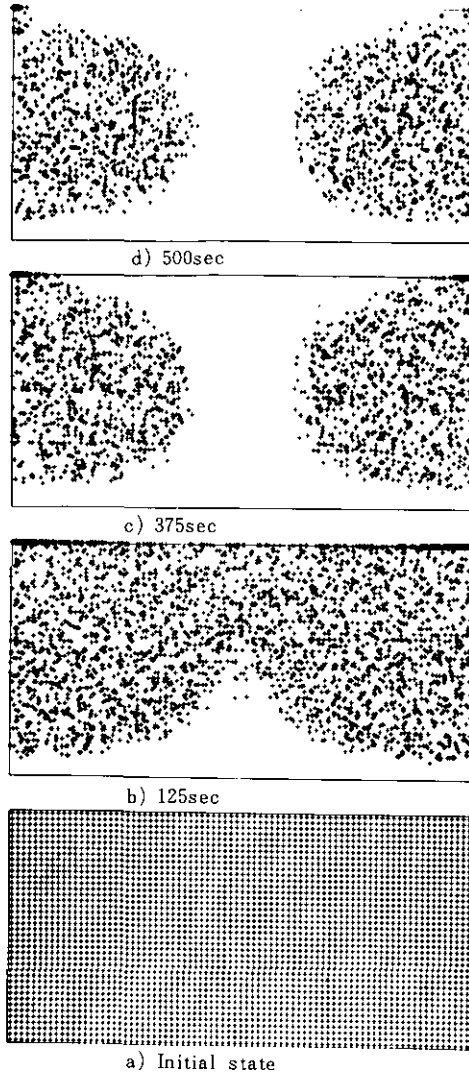


図 5 ランダム運動のある場合の *H. akashiwo* 分布の経時変化

Fig. 5 Simulation of transient distributions of *H. akashiwo* with random motions

The intensity of random motion was given as  $\sqrt{V'_{px}{}^2} = \sqrt{V'_{pz}{}^2} = V_p/2$

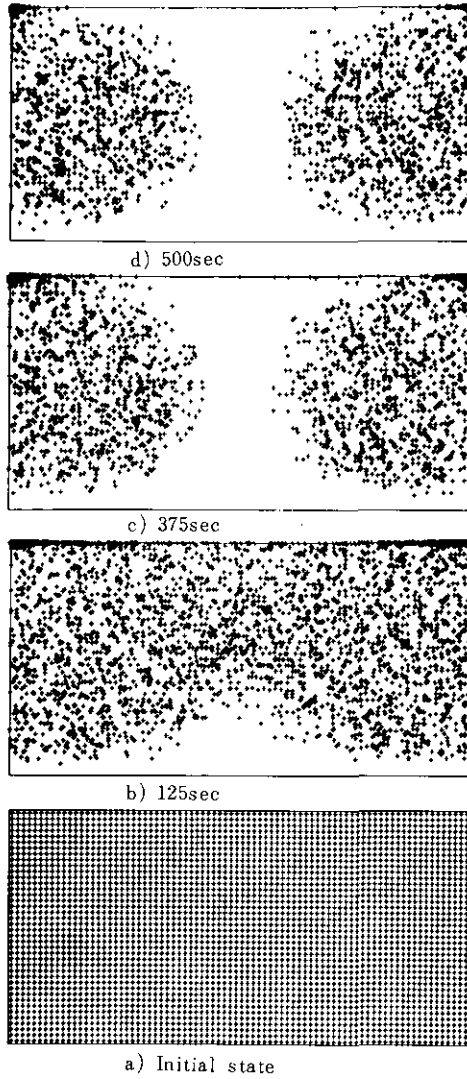


図 6 ランダム運動のある場合の *H. akashiwo* 分布の経時変化

Fig. 6 Simulation of transient distributions of *H. akashiwo* with random motion

The intensity of random motion was given as  $\sqrt{V'_{px}{}^2} = \sqrt{V'_{pz}{}^2} = V_p$

### 引用文献

Craik, A. D. D. (1970) : A wave-interaction model for the generation of windrows. *J. Fluid Mech.*, **41** (4), 801-821.  
Craik, A. D. D. (1977) : The generation of Langmuir circulations by an instability mechanism. *J. Fluid Mech.*, **81** (2), 209-223.

- Craik, A. D. D. and S. Leibovich (1976) : A rational model for Langmuir circulations. *J. Fluid Mech.*, **73**(3), 401-426.
- Cullen, J. J. and S. G. Horrigan (1981) : Effects of nitrate on the diurnal vertical migration, carbon to nitrogen ratio, and the photosynthetic capacity of the dinoflagellate *Gymnodinium splendens*. *Marine Biology*, **62**, 81-89.
- Evans, G. T. and Taylor F. J. R. (1980) : Phytoplankton accumulation in Langmuir cells. *Limnol. Oceanogr.*, **25** (5), 840-845.
- Faller, A. J. (1964) : The angle of windrows in the oceans. *Tellus*, **16**, 363-370.
- Faller, A. J. (1969) : The generation of Langmuir circulations by the eddy pressure of surface waves. *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 504-513.
- Faller, A. J. (1971) : Oceanic turbulence and the Langmuir circulations. *Annual Rev. Ecol. Systematics*, **2**, 201-236.
- Faller, A. J. (1978) : Experiments with controlled Langmuir circulations. *Science*, **201**, 618-620.
- Faller, A. J. and Caponi, E. A. (1978) : Laboratory studies of wind-driven Langmuir circulations. *J. Geophysical Research*, **83** (c7d), 3617-3633.
- Faller, A. J. and A. H. Woodcock (1964) : The spacing of windrows of Sargassum in the ocean. *J. Mar. Res.*, **22**, 22.
- George, D. G. and R. W. Edwards (1973) : Daphnia distribution within Langmuir circulations. *Limnol. Oceanogr.*, **18**, 798-800.
- Heaney, S. I. and R. W. Eppley (1981) : Light, temperature and nitrogen as interacting factors affecting diel vertical migrations of dinoflagellates in culture. *J. Plankton Research*, **3**, No. 2, 331-344.
- Langmuir, I. (1938) : Surface motion of water induced by wind. *Science*, **87**, 119-123.
- Ledbetter, M. (1979) : Langmuir circulations and plankton patchiness. *Ecol. Model*, **7**, 289-310.
- Leibovich, S. (1977) : Convective instability of stably stratified water in the ocean. *J. Fluid Mech.*, **82** (3), 561-581.
- Leibovich, S. (1977) : On the evolution of the system of wind drift currents and Langmuir circulations in the ocean. Part 1. Theory and averaged current. *J. Fluid Mech.*, **79** (4), 715-743.
- Leibovich, S. (1980) : On wave-current interaction theories of Langmuir circulations. *J. Fluid Mech.*, **99** (4), 715-724.
- Leibovich, S. and Paolucci, S. (1981) : The instability of the ocean to Langmuir circulations. *J. Fluid Mech.*, **102**, 141-167.
- Leibovich, S. and Radhakrishnan (1977) : On the evolution of the system of wind drift currents and Langmuir circulations in the ocean. Part 2. Structure of the Langmuir vortices. *J. Fluid Mech.*, **80** (3), 481-507.
- Okubo, A. (1970) : Oceanic turbulence and diffusion. *Marine Science Series, Physical Oceanography I*, Tokai Univ. Press., Tokyo, 267-381.
- Ragotzkie, R. A. and R. A. Bryson (1953) : Correlation of currents with the distribution of adult *Daphnia* in Lake Mendota. *J. Mar. Res.*, **12**, 157-172.
- Ryther, J. H. (1955) : Ecology of autotrophic marine dinoflagellates with reference to red water conditions. *Book. In the Limnoscence of Biological Systems*.
- Scott, J. T., G. E. Myer, R. Stewart and E. G. Walther (1969) : On the Mechanism of Langmuir circulations and their role in epilimnion mixing. *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 493-503.

渡辺正孝・原島 省

- Smayda, T. J. (1970) : The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 8, 353-414.
- Stavn, R. H. (1971) : The horizontal-vertical distribution hypothesis : Langmuir circulations and *Daphnia* distributions. *Limnol. Oceanogr.*, 16, 453-466.
- Stommel, H. (1949) : Trajectories of small bodies sinking slowly through convection cells, *J. Mar. Res.*, 8, 24-29.
- Woodcock, A. H. (1944) : A theory of surface water motion deduced from the wind-induced motion of the physalia, *J. Mar. Res.*, 5, 196-205.
- Woodcock, A. H. (1950) : Subsurface pelagic sargassum. *J. Mar. Res.*, 9, 77-92.



II-15

潮汐流の有限要素解析に対する ICCG 法の適用

The ICCG Method for a Finite Element Model of Tidal Currents

渡辺正孝<sup>1</sup>・中島裕之<sup>2</sup>・森 正武<sup>3</sup>

Masataka WATANABE<sup>1</sup>, Hiroyuki NAKAJIMA<sup>2</sup> and Masatake MORI<sup>3</sup>

要 旨

多くの島々が散在する瀬戸内海での潮汐流の解析に有限要素法を適用すると最終的には大規模で疎な行列を係数行列にもつ連立一次方程式を各時間ステップごとに解くことになり、従来の計算方法では計算時間がかかりすぎる。このような大規模疎行列を解く方法として ICCG 法の応用を試みた。ICCG 法と他の計算方法、すなわち Gauss 消去法、Gauss-Seidel 法、Conjugate Gradient 法と計算時間、精度について比較を行った。その結果 ICCG 法は潮汐流の有限要素解析に現れる大規模疎行列に対して非常に効果的であることが判明した。瀬戸内海での潮汐流数値計算を行い、観測結果との良好な一致を得た。

Abstract

When the finite element method is applied to the analysis of tidal currents in inland sea with many islands, a system of linear equations with large band and sparse coefficient matrix is solved at each time step, and therefore the finite element methods usually suffer a severe economic disadvantage for practical calculations. The method used in this paper for solving systems of linear equations with large band and sparse coefficient matrix is the Incomplete Cholesky Conjugate Gradient (ICCG) method.

The ICCG method was compared with other methods such as the Gaussian Elimination method, the Gauss-Seidel method and the Conjugate Gradient method in terms of computation time and accuracy. This method showed significant

1. 国立公害研究所 水質土壌環境部 〒305 茨城県筑波郡谷田部町小野川 16 番 2  
Water and Soil Environment Division, the National Institute for Environmental Studies, Yatabe-machi, Tsukuba, Ibaraki 305, Japan.
2. 昭和 54 年度～昭和 56 年度国立公害研究所共同研究員 (筑波大学電子情報工学系 〒305 茨城県新治郡桜村)  
Visiting Fellow of the National Institute for Environmental Studies. Present Address :  
Institute of Information Sciences and Electronics, University of Tsukuba, Sakura-mura, Niihari, Ibaraki 305, Japan.
3. 昭和 56 年度国立公害研究所客員研究員 (筑波大学電子情報工学系 〒305 茨城県新治郡桜村)  
Research Collaborator of the National Institute for Environmental Studies. Present Address :  
Institute of Information Sciences and Electronics, University of Tsukuba, Sakura-mura, Niihari, Ibaraki 305, Japan.

improvement in computation time and it can overcome the disadvantage that the efficiency to solve the matrix equations which appear in the finite element analysis of tidal currents usually diminishes as the band-width grows. The simulation results of tidal currents in the Seto Inland Sea of Japan were compared with field data and reasonable agreements were obtained.

## 1. はじめに

瀬戸内海は三つの海峡を通じて外海と結ばれており、多くの島々より成っている。この瀬戸内海での潮汐流解析に有限要素法を適用した場合、最終的には大規模で疎な係数行列を持つ連立一次方程式を各時間ステップごとに何度も解くことになる。細かいメッシュにより地形効果を表現しようとした場合、この大規模疎行列の処理を効果的に行わなければ実際の潮汐流計算は非常に多くの計算時間を要し、実際上不可能となる。ここでは潮汐流の有限要素解析を瀬戸内海に適用した場合に構成される行列問題の解法として、前処理として不完全コレスキー分解を行う ICCG 法を採用した。ICCG 法は繰り返し計算法であり、良い初期値を与えれば非常に早く収束する。非定常潮汐流計算では任意時刻  $t$  で得られた解は、時刻  $t + \Delta t$  での解を求めるための初期値となり得るためその適用が効果的と考えられる。ここでは異なる前処理について数値実験を行い Gauss 消去法、Gauss-Seidel 法、CG 法等の解法と比較検討を行った。

## 2. 基礎方程式

潮汐流の基礎方程式は、鉛直方向に hydrostatic を仮定し、連続式及び運動量方程式を鉛直方向に積分して求められる (Wang & Connor, 1975; Wang, 1978)。

$$\frac{\partial \eta}{\partial t} + \frac{\partial q_x}{\partial x} + \frac{\partial q_y}{\partial y} = 0 \quad (1)$$

$$\frac{\partial q_x}{\partial t} + \frac{\partial \bar{u}q_x}{\partial x} + \frac{\partial \bar{u}q_y}{\partial y} = fq_y - gh \frac{\partial \eta}{\partial x} - C_f \frac{\sqrt{q_x^2 + q_y^2}}{(h + \eta)^2} q_x + \frac{\partial F_{xx}}{\partial x} + \frac{\partial F_{yx}}{\partial y} \quad (2)$$

$$\frac{\partial q_y}{\partial t} + \frac{\partial \bar{v}q_x}{\partial x} + \frac{\partial \bar{v}q_y}{\partial y} = -fq_x - gh \frac{\partial \eta}{\partial y} - C_f \frac{\sqrt{q_x^2 + q_y^2}}{(h + \eta)^2} q_y + \frac{\partial F_{xy}}{\partial x} + \frac{\partial F_{yy}}{\partial y} \quad (3)$$

ここで  $h$  は海底からの深さ； $\eta$  は表面水位； $q_x$ 、 $q_y$  は鉛直方向に積分した流速； $\bar{u}$ 、 $\bar{v}$  は平均流速； $f$  は Coriolis parameter； $F_{xx}$ 、 $F_{yy}$ 、 $F_{xy}$ 、 $F_{yx}$  は internal stress； $C_f$  は底面粗度係数である。乱れと流速シアーによる internal stress は平均流と次式で関連している。

$$F_{x_i, x_j} = E_{ij} \left( \frac{\partial q_i}{\partial x_j} + \frac{\partial q_j}{\partial x_i} \right) \quad (4)$$

一般的に境界条件として force と流量の normal 及び tangential 成分が与えられなければならない。

$$q_n = q_n^*, \quad q_s = q_s^* \quad \text{on } S_1 \quad (5)$$

$$F_{nn} = F_{nn}^*, \quad F_{ns} = F_{ns}^* \quad \text{on } S_2 \quad (6)$$

ここで  $S_1$  は流量が与えられている境界,  $S_2$  は force が与えられている境界を示す。基礎方程式 (1) ~ (3) 及び境界条件 (5) (6) 式に weighting function  $\Delta\eta$ ,  $\Delta q_x$ ,  $\Delta q_y$  を掛け、全領域にわたって積分を行うことにより weighted residual equation を得る。

$$\int_{\Omega} \left[ \frac{\partial \eta}{\partial t} + \frac{\partial q_x}{\partial x} + \frac{\partial q_y}{\partial y} \right] \Delta \eta dA = 0 \quad (7)$$

$$\begin{aligned} \int_{\Omega} \left[ \frac{\partial q_x}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x} (\bar{u}q_x) + \frac{\partial}{\partial y} (\bar{u}q_y) - fq_y + gh \frac{\partial \eta}{\partial x} \right. \\ \left. + C_r \frac{\sqrt{q_x^2 + q_y^2}}{(h + \eta)^2} q_x - \frac{\partial F_{xx}}{\partial x} - \frac{\partial F_{yx}}{\partial y} \right] \Delta q_x dA \\ + \int_{S_1} [\alpha_{nx} q_n - \alpha_{ny} q_s - q_x^*] \Delta q_x^* dS \\ + \int_{S_2} [\alpha_{nx} F_{xx} + \alpha_{ny} F_{yx} - F_{nx}^*] \Delta q_x dS = 0 \end{aligned} \quad (8)$$

$$\begin{aligned} \int_{\Omega} \left[ \frac{\partial q_y}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x} (\bar{v}q_x) + \frac{\partial}{\partial y} (\bar{v}q_y) + fq_x + gh \frac{\partial \eta}{\partial y} \right. \\ \left. + C_r \frac{\sqrt{q_x^2 + q_y^2}}{(h + \eta)^2} q_y - \frac{\partial F_{xy}}{\partial x} - \frac{\partial F_{yy}}{\partial y} \right] \Delta q_y dA \\ + \int_{S_1} [\alpha_{ny} q_n + \alpha_{nx} q_s - q_y^*] \Delta q_y dS \\ + \int_{S_2} [\alpha_{nx} F_{xy} + \alpha_{ny} F_{yy} - F_{ny}^*] \Delta q_y dS = 0 \end{aligned} \quad (9)$$

ここで  $\alpha_{nx} = \cos(n, x)$ ,  $\alpha_{ny} = \cos(n, y)$ 。

Green の定理を適用し、最高次微分項と部分積分することにより (8) 式及び (9) 式は次のようになる。

$$\begin{aligned} \int_{\Omega} \left\{ \left[ \frac{\partial q_x}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x} (\bar{u}q_x) + \frac{\partial}{\partial y} (\bar{u}q_y) - fq_y + gh \frac{\partial \eta}{\partial x} + C_r \frac{\sqrt{q_x^2 + q_y^2}}{(h + \eta)^2} q_x \right] \Delta q_x \right. \\ \left. + F_{xx} \frac{\partial}{\partial x} \Delta q_x + F_{yx} \frac{\partial}{\partial y} \Delta q_x \right\} dA \\ - \int_{S_1} [\alpha_{nx} F_{xx} + \alpha_{ny} F_{yx}] \Delta q_x dS - \int_{S_2} F_{nx}^* \Delta q_x dS \end{aligned}$$

$$+ \int_{S_1} [\alpha_{nx} q_n - \alpha_{ny} q_s - q_x^*] \Delta q_x dS = 0 \quad (10)$$

$$\int_{\Omega} \left\{ \left[ \frac{\partial q_y}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x} (\bar{v} q_x) + \frac{\partial}{\partial y} (\bar{v} q_y) + f q_x + g h \frac{\partial \eta}{\partial y} + C_r \frac{\sqrt{q_x^2 + q_y^2}}{(h + \eta)^2} q_y \right] \Delta q_y \right. \\ \left. + F_{xy} \frac{\partial}{\partial x} \Delta q_y + F_{yy} \frac{\partial}{\partial y} \Delta q_y \right\} dA$$

$$- \int_{S_1} [\alpha_{nx} F_{xy} + \alpha_{ny} F_{yy}] \Delta q_y dS - \int_{S_2} F_{ny}^* \Delta q_y dS$$

$$+ \int_{S_1} [\alpha_{ny} q_n + \alpha_{nx} q_s - q_y^*] \Delta q_y dS = 0 \quad (11)$$

全領域は線型補間による三角要素に分割され、変数は次のように表現される。

$$\eta = \bar{\phi}^T \bar{\eta}$$

$$q_x = \bar{\phi}^T \bar{q}_x$$

$$q_y = \bar{\phi}^T \bar{q}_y \quad (12)$$

ここで  $\bar{\eta}$ ,  $\bar{q}_x$ ,  $\bar{q}_y$  は各節点における値、 $\bar{\phi}$  は既知の interpolation function である。(12)式を(7),(10),(11)式に代入し、全要素からの積分を行うと次のような system equation を得る(詳細は渡辺・原島(1982)参照)。

$$A \frac{d\bar{\eta}}{dt} + K_x \bar{q}_x + K_y \bar{q}_y = 0 \quad (13)$$

$$A \frac{d\bar{q}_x}{dt} + G_x \bar{\eta} + \bar{P}_x = 0 \quad (14)$$

$$A \frac{d\bar{q}_y}{dt} + G_y \bar{\eta} + \bar{P}_y = 0 \quad (15)$$

(13)式～(15)式は  $\bar{\eta}$  と  $\bar{q}$  の値を各時間ステップごとに相互に与え、時間については中央差分を行うことにより解く。すなわち

$$A (\bar{\eta}_{n+\frac{1}{2}} - \bar{\eta}_{n-\frac{1}{2}}) = -\Delta t K \bar{q}_n \quad (16)$$

$$A (\bar{q}_{n+1} - \bar{q}_n) = -\Delta t G \bar{\eta}_{n+\frac{1}{2}} - \Delta t \bar{P}_n \quad (17)$$

ここで係数行列Aは正定値対称行列である。(13)～(15)式に対して explicit method を適用し、安定条件として Courant-Friedrich-Levy の条件を満足するよう  $\Delta t$  を決定した。すなわち

$$\Delta t \leq \frac{\Delta x}{\sqrt{2} gh} \quad (18)$$

### 3. ICCG 法

連立一次方程式  $Ax=b$  を解く場合、行列  $A$  はコレスキー分解によって  $LDL^T$  に分解される(ここで  $L$  は上三角行列、 $L^T$  はその transpose、 $D$  は対角行列)。この場合コレスキー分解を続けていく途中で、あらかじめ決められた非対角要素は強制的にゼロにして分解を続けていく。強制的にゼロにする要素はあらかじめ決められている。このような不完全コレスキー分解を前処理として用いて、共役傾斜法を適用する方法が ICCG 法 (Incomplete Cholesky Decomposition and Conjugate Gradient Method) である。

Meijerink & van der Vorst (1977) によれば、係数行列  $A$  が  $M$  行列であれば強制的に零にする要素の任意の集合に対して、 $l_{11} = 1$  となる下三角行列  $L = (l_{ij})$  が唯一存在して、 $A = LL^T - R$  のように正則分離できることが保証されている。ところが、係数行列  $A$  が  $M$  行列でないと正定値行列であっても、不完全コレスキー分解で  $l_{11} \leq 0$  となることがある。しかし、そのようなことは稀であるし、なったとしても、その  $l_{11}$  を適当な正の値に置き換えれば分解を続けていくことができる。

また、強制的に零にする要素を与える集合によって、種々の不完全コレスキー分解が考えられる。われわれは、図 1～図 4 に示す形の不完全コレスキー分解を行った。ここで、 $m$  は半バンド幅である。すなわち  $2m-1$  がバンド幅となる。

不完全コレスキー分解(A)

diagonal, sub-diagonal,  $m$ -th diagonal 以外を強制的に零にする分解。

不完全コレスキー分解(B)

diagonal, sub-diagonal,  $k$ -th diagonal 以外を強制的に零にする分解。ただし、 $k$  は 3 から  $m$  まで任意に選ぶことができる。

不完全コレスキー分解(C)

diagonal から  $k$ -th diagonal までの要素以外を強制的に零にする分解。ただし、 $k$  は 1 から  $m$  まで任意に選ぶことができる。

不完全コレスキー分解(D)

元の行列の非零要素以外を強制的に零にする分解。

また、各々の不完全コレスキー分解を行ったときの上三角行列の非零要素をプロットすると、図 1～図 4 のような形になる。分解(D)に示してある形は、後述する次元数 143 の行列を例として挙げてある。

$Ax=b$  を解く場合、対称行列  $A$  が不完全コレスキー分解によって  $LDL^T$  に分解された後、新しく作成された連立一次方程式  $By=c$  に対して CG 法を適用することになる。この場合  $B$  が単位行列  $I$

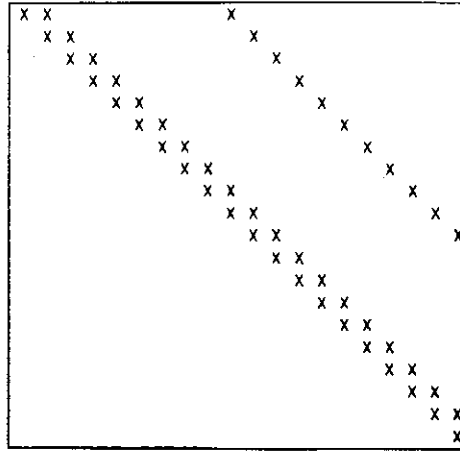


図 1 不完全コレスキー分解(A)を行った場合の非零要素  
 Fig. 1 Distribution of non-zero elements in the case of the type (A) of Incomplete Cholesky Decomposition

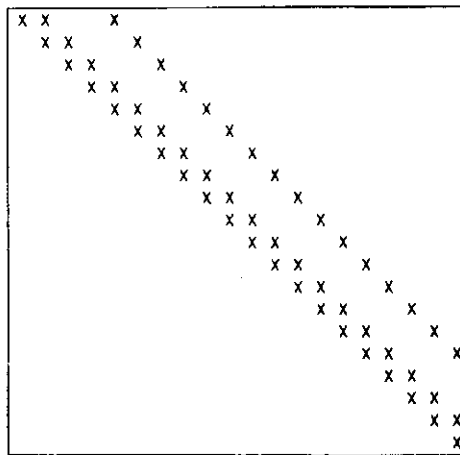


図 2 不完全コレスキー分解(B)を行った場合の非零要素  
 Fig. 2 Distribution of non-zero elements in the case of the type (B) of Incomplete Cholesky Decomposition

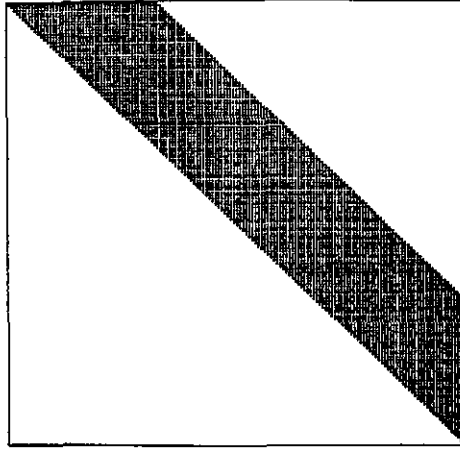


図 3 不完全コレスキー分解(C)を行った場合の非零要素  
Fig. 3 Distribution of non-zero elements in the case of the type (C) of Incomplete Cholesky Decomposition

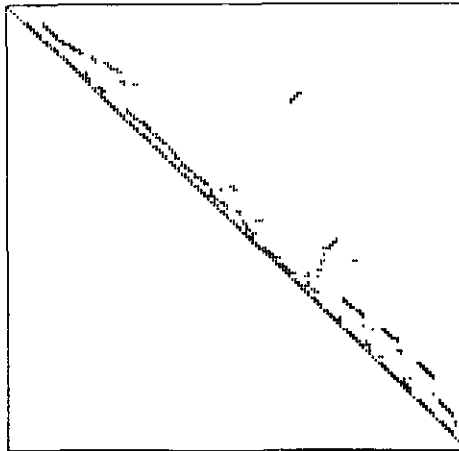


図 4 不完全コレスキー分解(D)を行った場合の非零要素 (case I)  
Fig. 4 Distribution of non-zero elements in the case of the type (D) of Incomplete Cholesky Decomposition

に等しいか近似することができれば CG 法は非常に速く収束することがわかっている。 $(LDL^T)^{-1}$ は  $A^{-1}$ と同じではないが、ほぼそれに等しい。したがって  $(LDL^T)^{-1} \approx I$  もしくは  $D^{-1}L^{-1}A(L^T)^{-1} \approx I$  である。したがって  $Ax=b$  と同等である次式

$$[D^{-1}L^{-1}A(L^T)^{-1}](L^T x) = D^{-1}L^{-1}b \quad (19)$$

に対して CG 法を適用すれば非常に速く収束すると考えられる。

次に、連立一次方程式  $Ax=b$ 、( $A$ : 正定値かつ対称行列)を解く ICCG 法のアルゴリズムを以下に示す。(行列  $A$  は、 $A=LL^T-R$  のように不完全コレスキー分解されているとする。)

$$x^{(0)}: \text{初期値}, r_0 = b - Ax^{(0)}, p_0 = [LL^T]^{-1}r_0$$

$$\alpha_i = (r_i, [LL^T]^{-1}r_i) / (p_i, Ap_i)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} x^{(i+1)} = x^{(i)} + \alpha_i p_i \\ r_{i+1} = r_i - \alpha_i Ap_i \\ \beta_i = (r_{i+1}, [LL^T]^{-1}r_{i+1}) / (r_i, [LL^T]^{-1}r_i) \\ p_{i+1} = [LL^T]^{-1}r_{i+1} + \beta_i p_i \end{array} \right. \quad (20)$$

$$i = 0, 1, 2, 3, \dots$$

また、ICCG 法は理論的には行列の次元数と同じ反復回数で収束することがわかっているが、実際には、丸め誤差のためそうはならないので、

$$\|r_k\|_2 / \|b\|_2 < \text{EPS} \quad (21)$$

を満たしたならば、反復を終了するようにしてある。ただし、 $\|\cdot\|_2$ はユークリッド・ノルム（以下 2-ノルムと書く）、EPS は正の小さな数である。

#### 4. ICCG 法の評価

ICCG 法の演算効率 は初期値の選択、強制的に零にする要素の選択、要素数等によって定まる。

種々の方法間の演算効率の推定を次に行う。まず最初に不完全コレスキー分解とコレスキー分解の演算回数を表 1 に示す。ここで  $l$  は片側行列の 1 行にある非零要素の平均個数、 $n$  は次元数、 $m$  は半バンド幅である。次に反復部分及び前進・後退代入部分の演算回数は表 2 のようになる。ここで



は比較のため Gauss の消去法における前進・後退代入に必要な演算回数も示してある。例えば  $n=1036$ ,  $m=187$ ,  $l=3$  とすると、反復部分での 1 回の反復に対する乗算回数は 21753 であり、初期値設定の部分に必要な演算回数は 17606 となる。すなわち各時間間かくごとに収束に必要な反復回数が  $k$  回とすると、合計  $17606+21753 \times k$  回の演算が必要である。一方 Gauss 消去法の場合は 352682 演算が必要である。したがって CG 法の反復部分が 16 回反復以内に収束すれば、ICCG 法の方が Gauss 消去法より演算効率が良いという結果になる。以上は演算回数の推定を行ったわけであるが、実際の潮汐流計算の場合について各計算法 (ICCG 法, Gauss 消去法, Gauss-Seidel 法, CG 法) についてその演算効率と精度を比較する。Case I では播磨灘及び大阪湾を 225 要素, 143 節点で分割

表 1 不完全コレスキー分解とコレスキー分解の演算回数

Table 1 Number of operations for the Incomplete Cholesky Decompositions and the Cholesky Decomposition

$n$  is the order of the matrix,  $m$  is the band width and  $l$  is the mean value of the number of the non-zero elements per row.

	加 算	乗 算
不完全コレスキー分解 (A)	$4n - 2$	$4n$
(B)	$4n - 2$	$4n$
(C)	$3n + \frac{1}{2}n(n+1)(7+5l)$	$nl - 3l$
(D)	$n \cdot (7l + 5l^2)$	$2nl^2$
コレスキー分解	$\frac{5}{2}m^2n + \frac{9}{2}mn + 3n$	$m^2n - mn$

表 2 反復部分及び前進・後退代入部分の演算回数

Table 2 Number of operations for the initial setting and one iteration at each time step in the ICCG method and number of operations for the forward and backward substitution in the Gauss Elimination method

		加 算	乗 算
ICCG 法	初期設定	$12nl + 3n - 6l + 2$	$4nl + 5n - 2l$
	1 反復	$12nl - 6l + 6n + 2$	$4nl + 9n - 2l + 3$
Gauss の 消去法	前進・ 後退代入	$6mn - 3m^2 + n - \frac{3}{2}m + 2$	$2mn - m^2 + m$

し、鳴門及び明石海峡は実際の地形よりはるかに広くとってある(図5)。また淡路島以外の島は無視してある。一方 Case II は 1806 要素, 1036 節点により分割を行い、実際の地形を正確に表現している(図6)。係数行列Aに現れる非零要素のパターンは Case I, Case IIのものに対してそれぞれ図4と図7に示してある。潮流計算では係数行列Aは時間とともに変化しないため、不完全コレスキー分解は最初に1度行われるだけである。このため総計算時間は主にCG法による反復計算に必要な時間に依存している。

所要時間の比較についての結果を表3, 4に示す。(A)~(D)は先に挙げた不完全コレスキー分解の形である。ここで、反復時間とは、Gaussの消去法においては1回の前進・後退代入に要する時間であり、ICCG法においては共役傾斜法の反復に要する時間である。また、使用機種はHITAC-M170である。またSOR法については、最適パラメーター $\omega$ は、143次元の行列の場合0.968~1.031, 1036次元の行列の場合0.963~1.00となり、各々のGauss-Seidel法と同じ反復数で収束したので、ここには挙げなかった。143次元の行列の場合、SOR行列の最大固有値の絶対値をベキ乗法により求めてみたが、 $\omega=1.2$ において0.42になり最小となるが、 $\omega=1.2$ では、実際に要した反復数は7回であった。

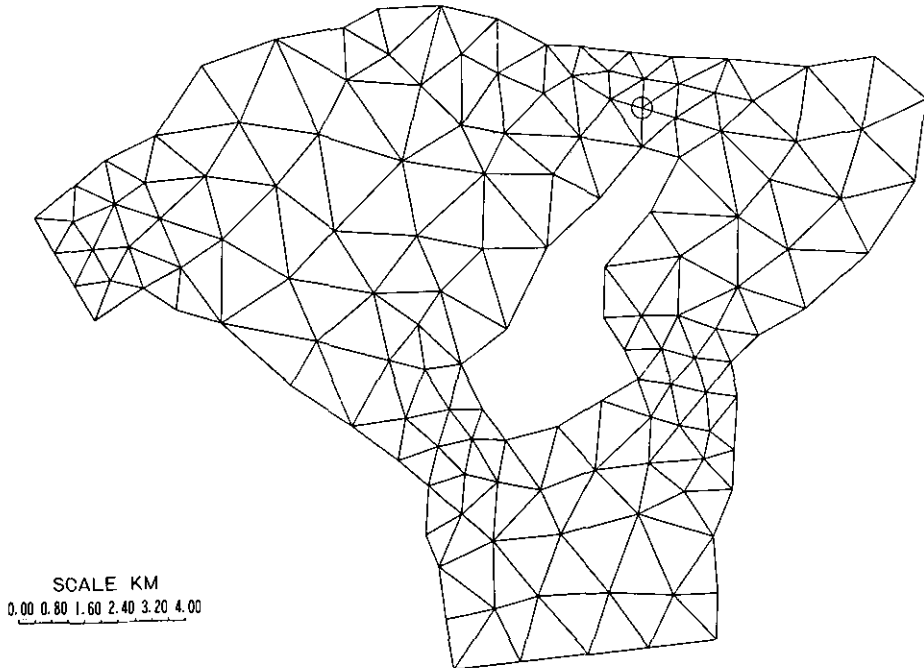


図 5 Case I の場合の有限要素分割

Fig. 5 Finite element discretization in Case I  
Circle indicates the location of node number 78.

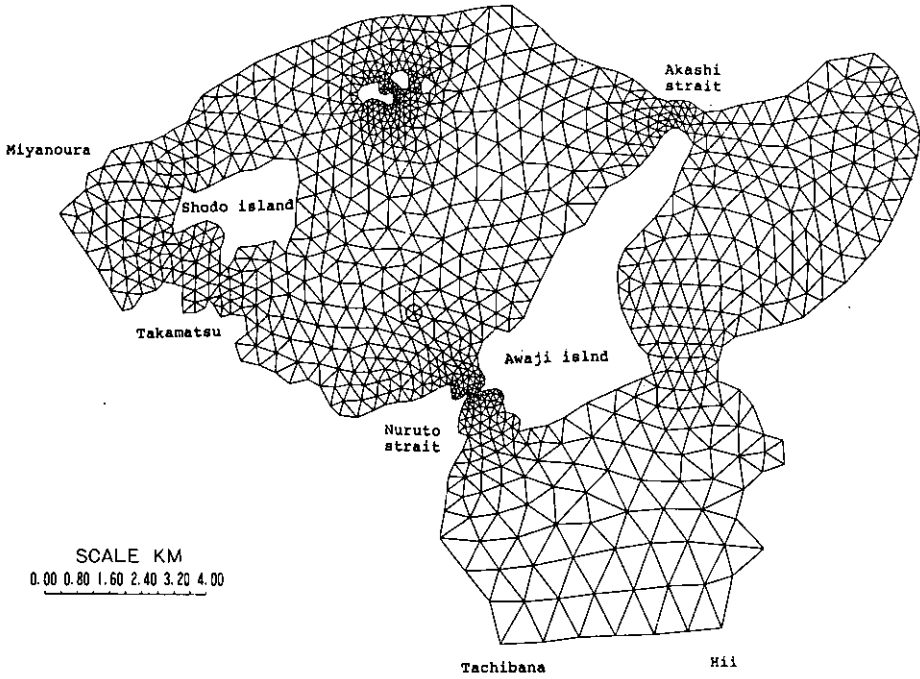


図 6 Case IIの場合の有限要素分割

Fig. 6 Finite element discretization in Case II  
Circle indicates the location of node number 556.

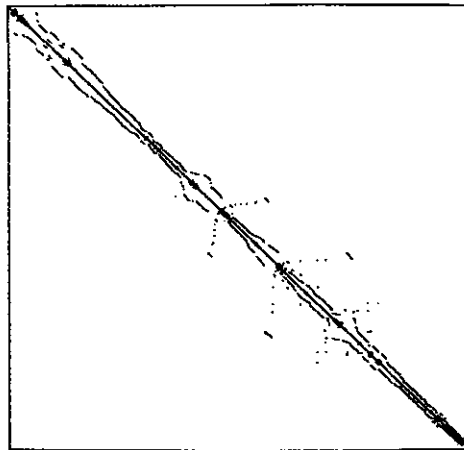


図 7 Case IIの場合の非零要素分布

Fig. 7 Distribution of non-zero elements in Case II

表 3 Case I の場合での 1 回の分解・反復に要する時間 (EPS=1.0×10<sup>-3</sup>, 単位=秒, HITAC-M 170 使用)

Table 3 Iteration and decomposition time required for one time step in Case I (EPS=1.0×10<sup>-3</sup>, unit=sec by HITAC-M170)

方 法	分解時間	反復時間	合 計 時 間 (分解時間+反復時間)	反復数	
(A)	0.053	0.317	0.37	6	
(B)	0.051	0.304	0.355	6	k=27
(C)	1.31	0.168	1.47	2	k=27
(D)	0.585	0.127	0.712	2	
Gauss の 消去法	4.08	0.227	4.31	—	
Gauss- Seidel 法	—	0.12	0.12	5	
共役傾斜法	—	0.583	0.585	14	

表 4 Case II の場合での 1 回の分解・反復に要する時間 (EPS=1.0×10<sup>-3</sup>, 単位=秒, HITAC-M 170 使用)

Table 4 Iteration and decomposition time required for one time step in Case II (EPS=1.0×10<sup>-3</sup>, unit=sec by HITAC-M170)

方 法	分解時間	反復時間	合 計 時 間 (分解時間+反復時間)	反復数	
(A)	1.12	1.29	2.41	3	
(B)	1.09	1.25	2.35	3	k=14
(C)	11.9	1.74	13.6	3	k=14
(D)	16.0	0.57	16.6	1	
Gauss の 消去法	296.3	5.57	301.8	—	
Gauss- Seidel 法	—	1.12	1.12	6	
共役傾斜法	—	5.56	5.56	17	

潮汐流の有限要素解析のような非定常問題, すなわち時間によって変化しない係数行列をもつ連立一次方程式を何度も解くような問題に適用する場合には, 比較表において, 反復時間 (Gauss の消去法の場合には, 前進・後退代入部分に要する時間) のみで, 比較するのが適当である。一方, 時間によって係数行列も変化する場合や, 一度連立一次方程式を解けばすむような問題に適用する場合には, 合計時間で比較すべきであろう。ICCG 法を非定常問題に適用する場合, 不完全コレスキー分解(A), (B)よりも(C), (D)の方が, 少々分解に時間を要しても, 反復時間の方は短くなる。一方, 係数行列が時間によっても変化しない場合には, 反復に少々時間がかかっても, 分解時間を短くして, その結果として, 合計時間が短くなる不完全コレスキー分解(A), (B)の方が適当である。

う。143次元の行列の場合には、Gaussの消去法以外はほとんど差がでていないが、1036次元の行列の場合には、反復時間では、不完全コレスキー分解(D)を用いたICCG法が、Gauss-Seidel法の約2分の1になっている。次元数1036次元以上の場合は、数値実験を行っていないが、Meijerink & van der Vorst (1977)によれば、次元数が大きくなれば圧倒的に速く収束すると言われている。

また、比較のために、Gaussの消去法による解  $x_{\text{Gauss}}$  とICCG法による解  $x_{\text{ICCG}}$  とから、 $\|x_{\text{ICCG}} - x_{\text{Gauss}}\|_2 / \|x_{\text{Gauss}}\|_2$ ,  $\|x_{\text{ICCG}} - x_{\text{Gauss}}\|_{\infty} / \|x_{\text{Gauss}}\|_{\infty}$  を計算すると、表5, 6のようになる。ただし、2-ノルムはユークリッド・ノルム、 $\infty$ -ノルムは要素の最大絶対値をとるノルムである。

ICCG法による解の精度を見ると、Gaussの消去法による解と、良く一致していることがわかる。Gauss-Seidel法による解も、ICCG法と同じ程度に良く一致している。共役傾斜法の場合には、 $\text{EPS}=1.0 \times 10^{-3}$  としたのでは、良く一致しているとは言えない。 $\text{EPS}=1.0 \times 10^{-10}$  とするとICCG法と同程度の精度を得るが、反復数が、 $\text{EPS}=1.0 \times 10^{-3}$  の場合に比べて、5~15倍になる。

次に、種々の不完全コレスキー分解を用いたICCG法と、共役傾斜法の残差  $|r_k|^2 = |b - Ax_k|^2$  プロットを図8, 図9に示す。残差プロットを見ると、共役傾斜法に比べて、ICCG法の収束が速いのがわかる。また、ICCG法では、1反復あたりほぼ同じ比率で残差が減少している。143次元の行列に対する不完全コレスキー分解(C)の場合には、反復8~10回で急激に減少している。不完全コ

表 5 Case I の場合の精度の比較 ( $\text{EPS}=1.0 \times 10^{-3}$ )

Table 5 Accuracy evaluations for various methods in Case I ( $\text{ESP}=1.0 \times 10^{-3}$ )

方 法	2-norm	$\infty$ -norm
(A)	$0.363 \times 10^{-3}$	$0.176 \times 10^{-3}$
(B)	$0.363 \times 10^{-3}$	$0.176 \times 10^{-3}$
(C)	$0.617 \times 10^{-3}$	$0.767 \times 10^{-3}$
(D)	$1.0 \times 10^{-3}$	$0.622 \times 10^{-3}$
Gauss-Seidel 法	$0.295 \times 10^{-3}$	$0.233 \times 10^{-3}$
共役傾斜法	$0.562 \times 10^{-2}$	$0.436 \times 10^{-2}$

表 6 Case II の場合の精度の比較 ( $\text{EPS}=1.0 \times 10^{-3}$ )

Table 6 Accuracy evaluations for various methods in Case II ( $\text{ESP}=1.0 \times 10^{-3}$ )

方 法	2-norm	$\infty$ -norm
(A)	$0.596 \times 10^{-2}$	$0.984 \times 10^{-2}$
(B)	$0.605 \times 10^{-2}$	$1.02 \times 10^{-2}$
(C)	$0.438 \times 10^{-2}$	$0.767 \times 10^{-2}$
(D)	$0.954 \times 10^{-2}$	$2.73 \times 10^{-2}$
Gauss-Seidel 法	$0.184 \times 10^{-3}$	$0.379 \times 10^{-3}$
共役傾斜法	$0.418 \times 10^{-1}$	$0.7 \times 10^{-1}$

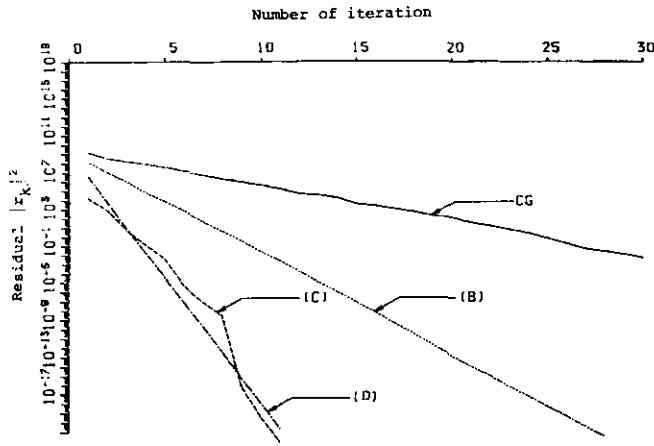


図 8 Case I の場合の残差プロット

Fig. 8 Residual plots in Case I

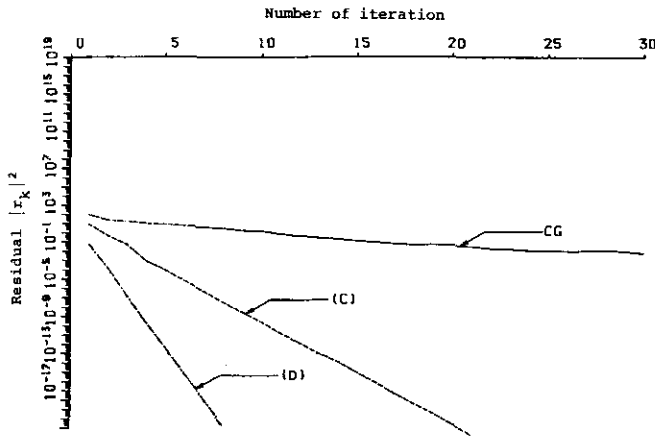


図 9 Case II の場合の残差プロット

Fig. 9 Residual plots in Case II

スキークラス分解(C), (D)において、残差が同程度に減少しているが、演算数・反復時間を考慮に入れると、(D)の方が良い方法であると考えられる。

係数行列の最大固有値と最小固有値の比が1に近いほど、共役傾斜法の部分は速く収束することが理論的にわかっている。そこで、前に示した二つの行列のうちで、次元数143、半バンド幅64の行列について、ICCG法の係数行列 $(LL^T)^{-1}A$ の固有値解析を行った。まず最初に、前処理を施す

以前の係数行列の固有値分布は図 10 のようになる。最大固有値  $0.43 \times 10^9$ ，最小固有値は 1.0 である。143 個の固有値のうち，1.0 の固有値が 9 個，残り 135 個は  $10^8 \sim 10^9$  程度である。

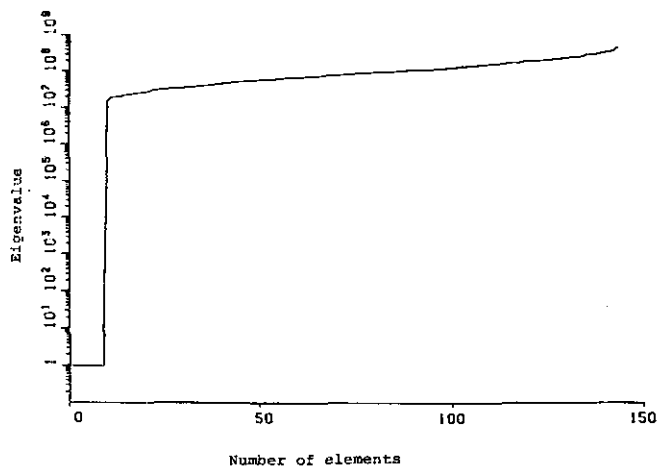


図 10 前処理を施す以前の固有値分布

Fig. 10 Distribution of eigenvalues of original coefficient matrix  $A$   
Case I: size of matrix is 143

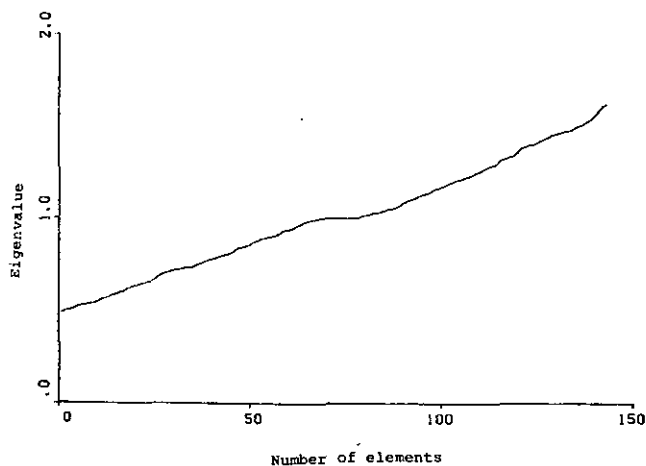


図 11 不完全コレスキー分解(A)の場合の固有値分布

Fig. 11 Distribution of eigenvalues of the new coefficient matrix  $(LL^T)^{-1}A$  using the type (A) of Incomplete Cholesky Decomposition  
Case I: size of matrix is 143.

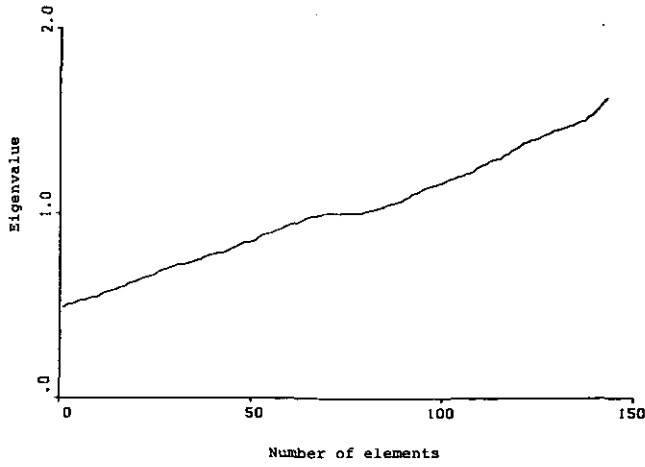


図 12 不完全コレスキー分解(B)の場合の固有値分布

Fig. 12 Distribution of eigenvalues of the new coefficient matrix  $(LL^T)^{-1}A$  using the type (B) of Incomplete Cholesky Decomposition  
Case I: size of matrix is 143.

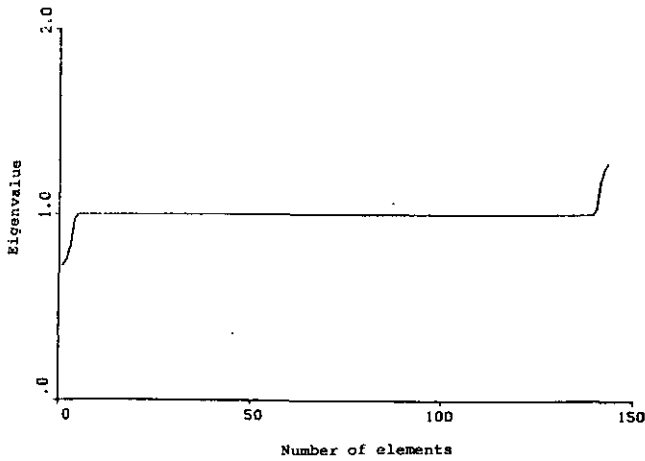


図 13 不完全コレスキー分解(C)の場合の固有値分布

Fig. 13 Distribution of eigenvalues of the new coefficient matrix  $(LL^T)^{-1}A$  using the type (C) of incomplete Cholesky decomposition  
Case I: size of matrix is 143.



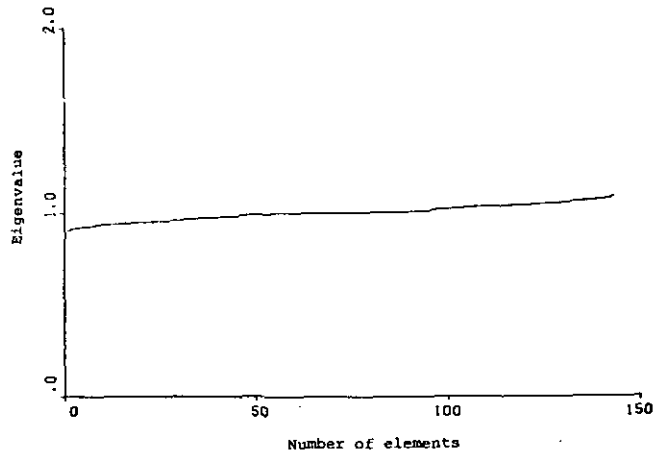


図 14 不完全コレスキー分解(D)の場合の固有値分布

Fig. 14 Distribution of eigenvalues of the new coefficient matrix  $(LL^T)^{-1}A$  using the type (D) of Incomplete Cholesky Decomposition  
Case I: size of matrix is 143.

次に、不完全コレスキー分解(A)、(B)、(C)、(D)について、 $(LL^T)^{-1}A$ の固有値分布を示すと、図11~図14のようになる。

(A)、(B)、(C)、(D)の最大最小固有値は各々、(A)1.63, 0.49, (B)1.62, 0.49, (C)1.28, 0.72, (D)1.09, 0.91である。最大固有値と最小固有値の比が1に近いほど速く収束することは、数値実験からも確かめられた。

### 5. 潮汐流シミュレーション

有限要素法による潮汐流モデルをCase Iについて適用した。境界条件として表7に示すように橋一比井、宮ノ浦一高松間に、 $M_2$ ,  $S_2$ ,  $K_1$ ,  $O_1$ の四つの潮位成分を与えた。ここで  $C_t = 0.005$ ,  $E_{xx} = E_{yy} = 1000 \text{ m}^2/\text{s}$ ,  $\Delta t = 5 \text{ s}$ とし、静水状態から計算を開始した。

表 7 境界における潮位の調和定数

Table 7 Harmonic constants along two open boundaries

比井湾における潮汐の調和定数				宮ノ浦における潮汐の調和定数					
	$M_2$	$S_2$	$K_1$	$O_1$		$M_2$	$S_2$	$K_1$	$O_1$
振幅(cm)	46	22	21	17	振幅(cm)	70.1	22	32.2	22.2
遅角(度)	180.8	202.8	189.9	171.9	遅角(度)	329.7	353.9	238.9	211.9

節点番号 78 における潮位変動を Gauss 消去法と ICCG 法 Type (D)のものについて比較を行った(表 8)。初期の項は 2 けたぐらいしか精度がないが、ある程度定常状態になると 4~5 けたが一致している。4 日間のシミュレーションに要した CPU Time (HITAC-M 180 による)は、Gauss 消去法の場合 314 分に対して、ICCG 法 Type (D)の場合 123 分となる。もし節点数が増加すれば、両者の差はさらに増大するものと考えられる。

同様のシミュレーションは Case II についても行い、 $\Delta t = 5$  s として 12 日間の計算を行った。図 15, 16 には計算された流速ベクトルを示し、図 17 には節点番号 556 での潮位変動を示す。非常に狭い鳴門、明石両海峡を通じての潮流の変動がシミュレートされている。図 18 には主要 4 分潮の潮流楕円の実測値と計算値の比較が示されているが、良好な一致が得られている。

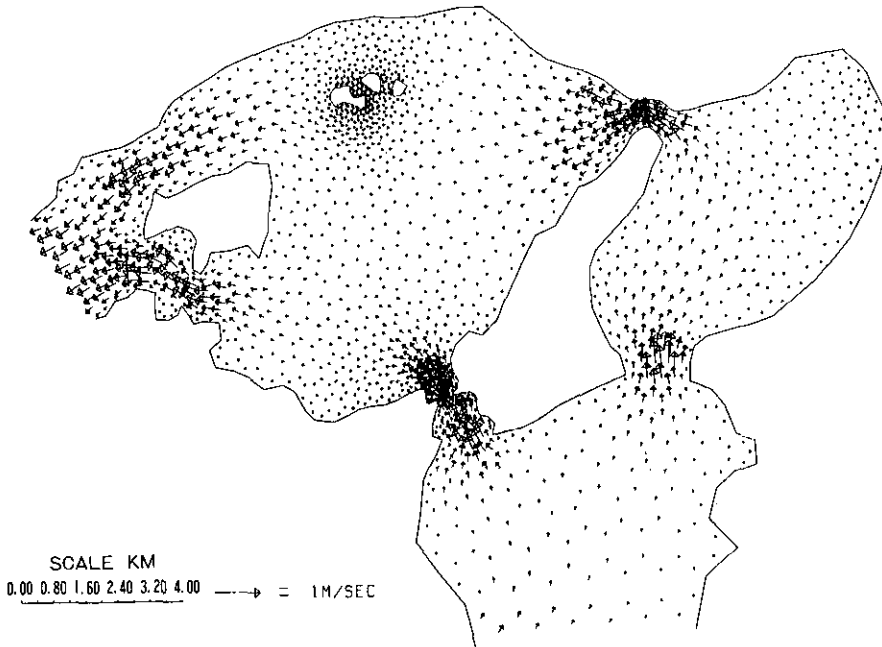


図 15 計算開始より 165600 sec での流速分布

Fig. 15 Computed depth-mean currents at 165600 sec after the beginning of the simulation

表 8 Gauss の消去法と ICCG 法を用いた場合について潮位変動の比較  
 Table 8 Comparison of the surface elevations computed by the Gauss Elimination method and the type (D) of the ICCG method at node number 78

時間(sec)	Gauss の消去法による解	ICCG 法による解
600	$-0.438778 \times 10^{-9}$	$-0.432593 \times 10^{-9}$
24000	$0.405998 \times 10^{-1}$	$0.405975 \times 10^{-1}$
50400	$0.241068 \times 10^{-1}$	$0.239886 \times 10^{-1}$
100200	-0.390676	-0.390692
150000	-0.218649	-0.218658
200400	0.229154	0.229169
250200	-0.366080	-0.366058
300000	0.709712	0.709786
342000	-0.361527	-0.361496

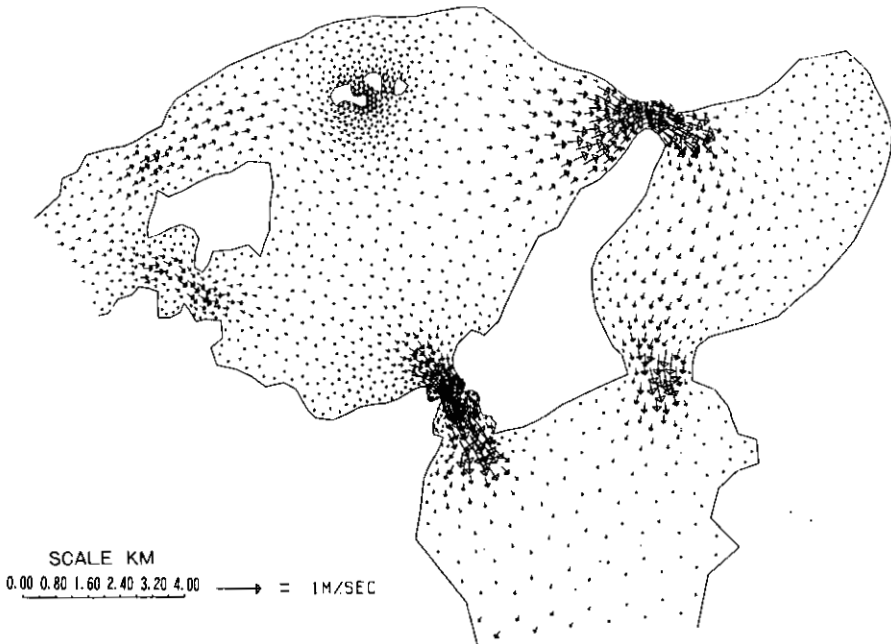


図 16 計算開始より 194400 sec での流速分布  
 Fig. 16 Computed depth-mean currents at 194400 sec after the beginning of the simulation

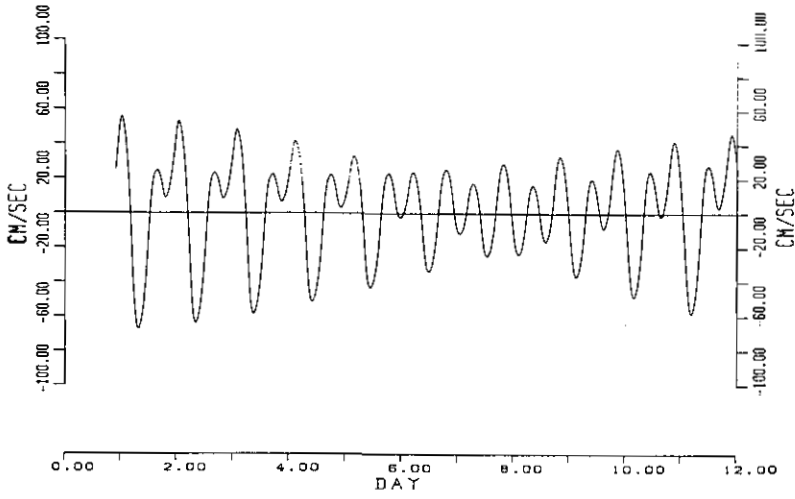


図 17 節点番号 556 での潮位変動

Fig. 17 Computed surface elevation at node number 556

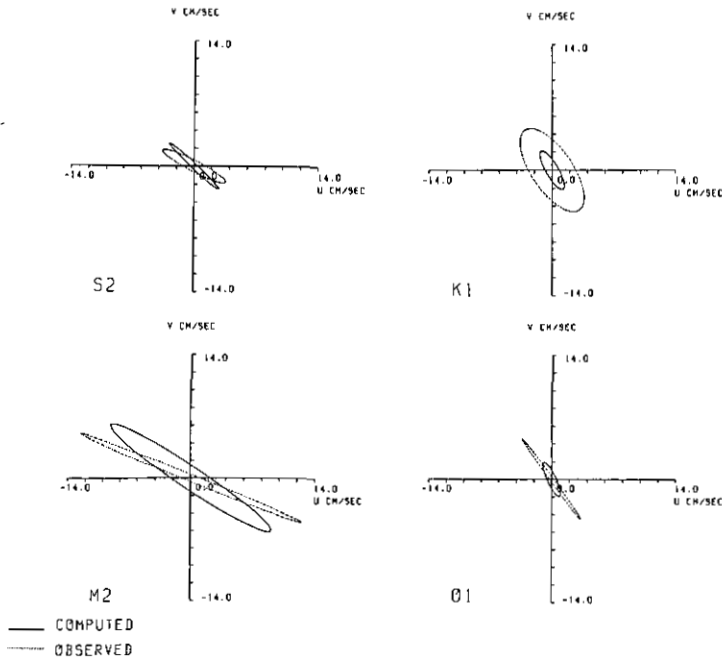


図 18 節点番号 556 での  $M_2$ ,  $S_2$ ,  $K_1$ ,  $O_1$  潮流楕円 4 成分の計算値と観測値の比較

Fig. 18 Comparisons between observed and computed tidal ellipses of  $M_2$ ,  $S_2$ ,  $K_1$  and  $O_1$  components at node number 556

## 6. 結論

瀬戸内海のように多くの島々が存在するような海域での潮汐流計算の場合に現れる大規模で疎な行列をもつ連立一次方程式を数値計算する場合、従来の方法(Gauss消去法, Gauss-Seidel法, CG法等)に比較してICCG法を適用した場合、格段に計算時間を短縮し、なおかつ同程度の精度を得ることができた。このようにICCG法の実際問題への適用は今まで例を見ないものであり、その有用性が示唆された。今後は非零要素の選定方法と収束・安定問題との関連を論議する必要がある。

## 謝辞

本研究を行うに当たっては原島省博士より多くの助言をいただいた。ここに感謝の意を表します。また一部のプロットには筑波大学浅山氏の手をわずらわせた。

## 引用文献

- Axelsson, O. (1977) : Solution of linear systems of equation, iterative methods, lecture note in mathematics. No. 572, SPRINGER-Verlag. 1-51.
- Forsythe, G.E., M.A. Malcolm and C.B. Moler (1977) : Computer methods for mathematical computations, Prentice-Hall.
- Forsythe, G.E. and C.B. Moler (1967) : Computer solution of linear algebraic systems, Prentice-Hall.
- Hestene, M.R. and E. Stiefel (1952) : Methods of conjugate gradients for solving linear systems, J. Res. the National Bureau of Standards, **49**, 409-436.
- Kershaw, D.S. (1978) : The incomplete Cholesky-Conjugate gradient method for the iterative solution of systems of linear equations, J. Comp. Physics., **26**, 43-65.
- Meijerink, J.A. and H.A. Van der Vorst (1977) : An iterative solution method for linear systems of which the coefficient matrix is a symmetric M-matrix. Mathematics of Computation, **31**, 148-162.
- Meijerink, J.A. and H.A. Van der Vorst (1981) : Guidelines for the usage of incomplete decomposition in solving sets of linear equations as they occur in practical problems. J. Comp. Physics., **44**, 134-155.
- Partridge, P.W. and C.A. Brebbia (1976) : Quadratic finite elements in shallow water problems. J. Hydraulic Div., Proc. A.S.C.E., **102** (HY9), 1299-1313.
- Taylor, C. and J.M. Davis (1975) : Tidal and long wave propagation—a finite element approach. Comp. Fluid., **3**, 125-148.
- Taylor, C. and J.M. Davis (1975) : Tidal propagation and dispersion in estuaries. Finite Elements in Fluids, Vol. 1, (ed. Gallagher, Oden, Taylor and Zienkiewicz), Wiley, London, 95-118.
- Wang, J.D. and J.J. Connor (1975) : Mathematical modeling of near coastal circulation. Report No. 200, R.M. Parsons Laboratory for Water Resources and Hydrodynamics, Massachusetts Institute of Technology, Cambridge, Mass.
- Wang, J.D. (1978) : Real-time flow in unstratified shallow water. J. Waterway, Port, Coastal and Ocean Div., Proc. A.S.C.E., **104** (WW1), 53-68.
- 渡辺正孝・原島省 (1982) : 有限要素法を用いた潮汐流の数値モデル. 国立公害研究所研究報告第30号,

渡辺正孝・中島裕之・森 正武

329-362.

Weare, T.J. (1976) : Finite element or finite difference methods for the two-dimensional shallow water equations?. *Comp. Meth. Appl. Mech. Eng.* 7, 351-357.

II-16

赤潮生物による都市下水の AGP

Algal Growth Potential on Municipal Wastewater Using Red Tide Organisms

矢木修身<sup>1</sup>・須藤隆一<sup>1</sup>・今岡 務<sup>2</sup>・寺西靖治<sup>2</sup>

Osami YAGI<sup>1</sup>, Ryuichi SUDO<sup>1</sup>, Tsutomu IMAOKA<sup>2</sup> and Seiji TERANISHI<sup>2</sup>

要 旨

都市下水の赤潮生物の増殖に及ぼす影響を明らかにすることを目的として、都市下水の赤潮生物生産能力 (AGP) について検討を加えた。赤潮生物としては、*Chattonella antiqua*, *Heterosigma* sp. ならびに *Skeletonema costatum* を使用した。流入下水及び2次処理水の AGP は、それぞれ 130~160 mg/l, 30~340 mg/l の範囲にありいずれも非常に高い値を示した。一方脱リン処理水の AGP は 4 mg/l 以下と大変低い値であった。このことから脱リン処理は赤潮発生を制御する手段として大変有効であると考えられた。

Abstract

In order to clarify the effect of municipal sewage on the growth of red tide organisms, determinations of algal growth potential (AGP) on raw sewage, second effluent and tertiary effluent were carried out. *Chattonella antiqua*, *Heterosigma* sp. and *Skeletonema costatum* were used in this algal assay procedure. The values of AGP for raw sewage and second effluent were in the range of 130 to 160 mg/l and 30 to 340 mg/l respectively, while the values of AGP for the phosphorus removed wastewater were less than 4 mg/l. Therefore, it is considered that the phosphorus removal from the wastewater is significantly effective to control the growth of red tide organisms.

1. はじめに

近年、我が国の沿岸域ではしばしば赤潮が発生し、漁業被害を引き起こすことから、大きな社会問題となっている。一般に赤潮とは植物プランクトンによる水面の変色現象をいうが、1960年代を境にして発生件数の増加、広域化及び鞭毛藻赤潮の多発化など発生の様相が大きく変化した。この

- 
1. 国立公害研究所 水質土壌環境部 〒305 茨城県筑波郡谷田部町小野川16番2  
Water and Soil Environment Division, the National Institute for Environmental Studies, Yatabe-machi, Tsukuba, Ibaraki, 305, Japan.
  2. 昭和54~56年度 国立公害研究所客員研究員 (広島大学工学部 〒724 東広島市西条町大字下見)  
Visiting Fellow of the National Institute for Environmental Studies. Present Address:  
Department of Engineering, Hiroshima University, Saijo, Higashihiroshima, 724, Japan.

理由として、水域における富栄養化が著しく進行していることが考えられている。特に、養殖ハマチの斃死のような漁業被害に係る赤潮は *Chattonella* 及び *Gymnodinium* などの鞭毛藻によるものが多く、これらの鞭毛藻の増殖には、窒素及びリンなどの栄養塩だけではなく、鉄あるいはビタミンなどの増殖刺激物質が増殖に必須であることが明らかにされている。(村上, 1976)。

このため、赤潮発生の予測並びに制御を行う場合には、窒素・リン以外に微量の増殖刺激物質にも注目する必要がある。赤潮現象の制御という観点からは、窒素・リン並びに増殖刺激物質の供給源の探索とその評価が重要な課題となる。栄養塩及び増殖刺激物質の供給源としては工場排水、生活排水、畜産排水及び農地からの肥料流出などが考えられるが、赤潮生物の増殖に及ぼすこれらの排水の影響に関してはほとんど報告がなされておらず、わずかに各種工場排水の影響について検討を行った岡市の報告(岡市, 1976)、並びに都市下水の2次処理水の増殖刺激効果について調べた Doigらの研究(Doig, 1974)が見られる程度である。

そこで本研究は、工場排水とともに富栄養化の大きな原因とされている都市下水に着目し、赤潮生物の生産能力の評価と制御に関する検討を行うことを目的とした。赤潮生物の生産能力の評価は藻類培養試験法(EPA, 1971; EPA, 1974; 矢木, 1982)に基づく藻類生産の潜在力(Algal Growth Potential, 以下AGPと略す)を調べることにし、及び各種栄養塩の添加実験を実施し、試水の赤潮生物の増殖に対する制限因子を検討することによって行った。更に赤潮現象の制御方法に関しては脱リン処理に着目し、各種脱リン処理水を用いた培養試験を行い、2次処理と併せて脱リン処理の効果について検討を加えた。

## 2. 実験方法

### 2.1 供試藻類

培養試験に用いた赤潮生物は播磨灘で発生した赤潮海水から分離した鞭毛藻の *Chattonella antiqua*、東京湾海水から分離した鞭毛藻の *Heterosigma* sp.並びに珪藻の *Skeletonema costatum* の3種である。また、対照実験に用いた藻類培養試験法の標準種である *Selenastrum capricornutum* はノルウェーの水研究所から分譲を受けた株である。

### 2.2 保存及び前培養

赤潮生物の保存培養には表1に示すS-5培地を用いた。また、前培養には栄養塩の持ち込みの影響を小さくするために、S-5培地中の窒素及びリン濃度をそれぞれ1.0 mg N/l, 0.1 mg P/lに減少させたS-11培地を用いた。*S. capricornutum* の保存及び前培養には表2に示すGroham 改変培地を使用した。

### 2.3 試料

試料としては、都市下水の流入するO処理場(標準活性汚泥法)及び団地下水を対象としたK処



表 1 S-5 培地の組成

Table 1 Composition of S-5 Medium

NaNO <sub>3</sub>	100	mg
K <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub>	10	mg
Na <sub>2</sub> SiO <sub>3</sub> · 9 H <sub>2</sub> O	10	mg
FeCl <sub>3</sub>	1	mg
Thiamine-HCl	0.2	mg
Biotin	0.1	μg
Vitamin B <sub>12</sub>	0.1	μg
Sea water	750	ml
Distilled water	250	ml

表 2 Gorham 改変培地の組成

Table 2 Composition of Modified Gorham Medium

NaNO <sub>3</sub>	99.2	mg
K <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub>	7.8	mg
MgSO <sub>4</sub> · 7 H <sub>2</sub> O	15.0	mg
Na <sub>2</sub> SiO <sub>3</sub> · 9 H <sub>2</sub> O	11.6	mg
CaCl <sub>2</sub> · 2H <sub>2</sub> O	7.2	mg
Na <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	4.0	mg
Fe-citrate	1.2	mg
Citrate	1.2	mg
Na <sub>2</sub> EDTA · 2 H <sub>2</sub> O	1.0	mg
Distilled water	1000	ml

理場（長時間ばっ気方式による活性汚泥法）の流入下水並びに最終沈殿池から採水した2次処理水を用いた。O処理場の流入下水及び2次処理水に関しては、試水の前処理として1.2 μmのメンブレンフィルタによって懸濁物質の除去を行った場合（以下、ろ過法とする）並びにオートクレーブ（120°C、15分間）により加熱分解した後、ろ過法を用いた場合（以下熱分解法とする）について検討を加えた。また、K処理場の流入下水及び2次処理水の場合にはろ過法を用いた。AGPの測定ならびに栄養塩の添加実験に際しての試水の添加量は10%とした。

#### 2.4 AGPの測定方法

赤潮生物によるAGPの測定は次のようにして行った。300 ml容三角フラスコに表3に示した人工海水75 ml及び試水を添加し、蒸留水で100 mlとした。栄養塩添加実験の場合には、これに各種栄養塩を添加した。S. capricornutumの場合には人工海水の代わりに蒸留水を用いた。接種材料としては5～10日間の前培養によって対数増殖期にある藻体を人工海水で遠沈洗浄した懸濁液を用

いた。この懸濁液を藻類濃度が一定となるように試水に接種し、培養を行った。表4は各藻類の洗浄条件、初期濃度ならびに培養条件を示したものである。

増殖量の測定はコーンターカウンタを用いて行い、得られた細胞数と平均細胞容積から乾燥重量に換算した。培養試験の結果は最大増殖量によって表し、AGPは試水添加のみの場合の最大増殖量に希釈倍率を乗じて求めた。また、対照として表3に示したAM培地による増殖量も測定した。

表 3 AM 培地の組成  
Table 3 Composition of AM Medium

NaNO <sub>3</sub>	1.0	mg-N/ l
K <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub>	0.1	mg-P/ l
FeCl <sub>3</sub>	1.0	mg/ l
Na <sub>2</sub> SiO <sub>3</sub> · 9 H <sub>2</sub> O	1.0	mg/ l
Na <sub>2</sub> EDTA · 2 H <sub>2</sub> O	1.0	mg/ l
Thiamine-HCl	0.2	mg/ l
Biotin	0.1	μg/ l
Vitamin B <sub>12</sub>	0.1	μg/ l
Trace metal Solution*	1	ml
Artificial sea water**	750	ml
Distilled water	250	ml

\*MnCl<sub>2</sub> 4 H<sub>2</sub>O 208mg, H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub> 92.8mg, ZnCl<sub>2</sub> 16mg, CoCl<sub>2</sub> · 6H<sub>2</sub>O 714μg, CuCl<sub>2</sub> · 2H<sub>2</sub>O 10.7μg, Na<sub>2</sub>MoO<sub>4</sub> · 2H<sub>2</sub>O 3.63mg are dissolved in 500ml distilled water

\*\*NaCl 23.48g, MgCl<sub>2</sub> · 6H<sub>2</sub>O 10.61g, Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 3.92g, KCl 0.66g CaCl<sub>2</sub> · 2H<sub>2</sub>O 1.47g, NaHCO<sub>3</sub> 0.19g, KBr 0.10g, SrCl<sub>2</sub> · 6H<sub>2</sub>O 0.04g, H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub> 0.04g are dissolved in 1000ml distilled water.

表 4 供試藻類の調製及び培養条件

Table 4 Preparation and Culture Conditions for Red Tide Organisms

Organisms	Washing conditions	Initial concentration (per ml)	Cultivation conditions		
			light intensity (K lux)	temp. (°C)	shaking
<i>Chattonella antiqua</i>	1000 rpm 1 min.	20 cells	4	20	no
<i>Heterosigma</i> sp.	4000 rpm 4 min.	150 cells	4	20	no
<i>Skeletonema costatum</i>	3000 rpm 10 min. 3 times	0.1 μg	4	20	no
<i>Selenastrum capricornutum</i>	3000 rpm 10 min. 3 times	2000 cells	4	25	yes (90 rpm)

## 2.5 栄養塩添加実験

添加栄養塩の種類と添加量は次のとおりである。窒素添加，リン添加及び鉄添加の場合はそれぞれ  $\text{NaNO}_3$  : 1.0 mg-N/l,  $\text{K}_2\text{HPO}_4$  : 0.1 mg-P/l,  $\text{FeCl}_3$  : 1.0 mg/l となるように，またビタミン添加の場合にはチアミン塩酸塩，ビオチン及びビタミン  $\text{B}_{12}$  を含むビタミン混合液をそれぞれが 0.2 mg/l, 0.1  $\mu\text{g}$ /l, 0.1  $\mu\text{g}$ /l となるように添加した。更に窒素・リン添加あるいは窒素・リン・鉄およびビタミン添加などについても実験を行った。

## 2.6 2次処理水からのリン除去

2次処理水の脱リン処理は硫酸バン土 ( $\text{Al}_2(\text{SO}_4)_3 \cdot 18 \text{H}_2\text{O}$ )，消石灰 ( $\text{Ca}(\text{OH})_2$ )，塩化第二鉄 ( $\text{FeCl}_3 \cdot 6 \text{H}_2\text{O}$ ) 及び晶析法 (上甲, 1980) を用いて次のようにして行った。

2次処理水に硫酸バン土及び塩化第二鉄の場合は 200 mg/l, 消石灰の場合は 300 mg/l, 晶析法では晶析材料を 10%それぞれ投入し，ジャーテストで急速かくはん (130 rpm, 15 分間) し，更に緩速かくはん (30 rpm, 30 分間) した後，1 時間放置した。それぞれの上澄液をサイフォンでとり出し，1.2  $\mu\text{m}$  のメンブレンフィルタでろ過したものを培養試験用の試水として用いた。

## 3. 実験結果

### 3.1 赤潮生物の増殖特性

S-11 培地並びに AM 培地における赤潮生物の増殖曲線を図 1 に示した。*C. antiqua* の場合には，S-11 培地では良好な増殖が認められたが，AM 培地では増殖が認められなかった。*Heterosigma* sp. 及び *S. costatum* の場合は S-11 培地，AM 培地のいずれの培地を用いても良好な増殖が認められた。S-11 培地における比増殖速度は *C. antiqua*，*Heterosigma* sp. 及び *S. costatum* でそれぞれ 0.77, 0.63, 1.16  $\text{d}^{-1}$  であった。また，*C. antiqua* は培養約 20 日後に，*Heterosigma* sp. は約 14 日後に，*S. costatum* は約 10 日後に増殖量が最大となった。いずれの赤潮生物も増殖量が最大となった数日後に，藻体が分解し減少する傾向が認められた。

### 3.2 流入下水並びに 2次処理水の AGP

ろ過処理した O 処理場の 2 次処理水を人工海水に 1, 5, 10, 25% 添加し，これに *C. antiqua* 並びに *Heterosigma* sp. を接種し測定した 2 次処理水の AGP を図・2 に示した。*Heterosigma* sp. の場合は処理水の添加量が増加するにつれ，AGP はより高い値を示す傾向が認められたが，10% 添加及び 25% 添加ではおおむね同様な値を示した。*C. antiqua* の場合は 10% 添加で最大の AGP が得られた。これらの結果から，以下の実験では試水の添加率を 10% とした。

表 5 は O 処理場並びに K 処理場の流入下水，2 次処理水の水質と AGP の測定結果を示したものである。O 処理場に関しては，ろ過法と熱分解法による AGP の測定を行った。*C. antiqua* の場合，熱分解法による AGP の方がやや高い値を示したが，*Heterosigma* sp. 並びに *S. capricornutum* の場

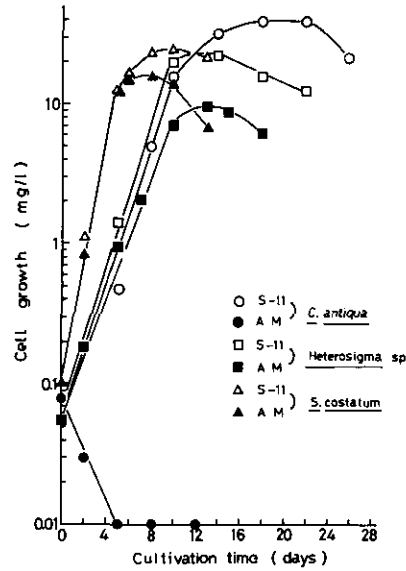


図 1 赤潮生物の増殖曲線  
Fig. 1 Growth Curve of Red Tide Organisms

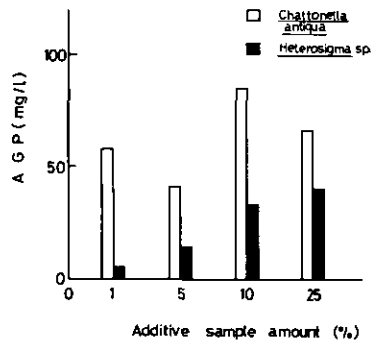


図 2 2次処理水のAGP  
Fig. 2 AGP for Second Effluent

合は、ろ過法及び熱分解法のいずれもがほぼ同じAGPを示した。したがって、本研究所では特に断らない限り、ろ過法によるAGPを採用した。

赤潮生物を用いた場合、O処理場の流入下水のAGPは*C. antiqua*で133 mg/l、*Heterosigma sp.*で144 mg/lとほぼ同じ値を示した。それに対して、2次処理水のAGPはそれぞれ85 mg/l、33 mg/l

表 5 流入下水及び2次処理水の水質とAGP

Table 5 Water Qualities and AGP for Raw Sewages and Second Effluents

Sample	COD (mg/1)	Pretreat- ment	N Compounds (mg/1)		P Compounds (mg/1)		AGP (mg/1)			
			NH <sub>4</sub> -N	NO <sub>2</sub> -N +NO <sub>3</sub> -N	T-P	PO <sub>4</sub> -P	Cha.	Het.	Ske.	Sel.
O plant	Raw sewage	F	18.10	0.09	1.04	0.88	133	144	—	683
		A	17.50	0.10	1.16	0.91	198	132	—	666
	2 nd effluent	F	19.50	0.38	0.42	0.35	85	33	—	381
		A	20.00	0.59	0.49	0.43	124	30	—	353
K plant	Raw sewage	F	7.44	0.36	2.48	2.09	—	159	136	334
	2 nd effluent	F	1.32	2.65	2.50	2.42	107	54	109	159

F : Filtrated, A : Autoclaved

1であり、流入下水と比較して *C. antiqua* の場合は 36%、*Heterosigma* sp.の場合は 77%の AGP の減少が認められた。しかしながら、2次処理水も依然として高い AGP を有していた。

K処理場の場合には流入下水で *C. antiqua* の増殖が認められなかったが、*Heterosigma* sp., *S. costatum* ではそれぞれ 159 mg/l, 136 mg/l と O処理場の流入下水とほぼ同じ AGP が得られた。2次処理水は *C. antiqua* で 107 mg/l, *Heterosigma* sp.で 54 mg/l, *S. costatum* で 109 mg/l の AGP を示し、流入下水と比較して *Heterosigma* sp.で 66%、*S. costatum* で 20%の AGP の減少が認められた。

一方、*S. capricornutum* を用いた場合は O処理場、K処理場の流入下水でそれぞれ 683 mg/l, 334 mg/l を示し、赤潮生物に比較しかなり高い AGP が得られた。また、2次処理水では O処理場、K処理場でそれぞれ 381 mg/l, 159 mg/l を示し、いずれの処理場でも2次処理により約 50%の AGP の減少が認められた。

表 6 は O処理場及び K処理場の流入下水、2次処理水に対して、各種栄養塩の添加実験を実施した結果を示したものである。O処理場の場合、赤潮生物はリン添加によって増殖が刺激され、無添加の場合の 1.4~5.9 倍の最大増殖量が得られた。また、流入下水についてはビタミン添加、2次処理水については鉄添加、ビタミン添加更に鉄とビタミンの同時添加について検討を加えたが、*Heterosigma* sp.で O処理場の2次処理水を熱分解した場合のみに鉄の刺激効果が認められた。すなわち、窒素とリンを同時添加した場合増殖量が無添加の 3.1 倍に増大したが、更にこれに鉄を添加すると 6.1 倍と著しい増加が認められた。

K処理場の流入下水及び2次処理水の場合は、窒素添加によって増殖量が 1.1~5.0 倍に増大した。更に、この窒素添加と窒素、リン添加並びに窒素、リン、鉄添加とがほぼ同じ添加効果率を示したことから、流入下水並びに2次処理水はいずれも窒素制限となっているといえる。このことは、表 5 で示したように O処理場ではろ過法による流入下水、2次処理水の PO<sub>4</sub>-P 濃度がそれぞれ

0.88 mg/l, 0.35 mg/lであるのに対し, K処理場ではそれぞれ 2.09 mg/l, 2.42 mg/lとO処理場に比べてかなりリン含量が高く, 一方窒素に関してはO処理場の方が流入下水で2.3倍, 2次処理水では5.0倍の無機態窒素を含むことによるものと思われる。表6に示した培養試験の結果は試水の栄養塩濃度をよく反映している結果といえよう。一般に *Chattonella* や *Heterosigma* などの鞭毛藻は, その増殖に微量の鉄, ビタミンなどを要求するといわれているが, 流入下水及び2次処理水中にはこれらの物質は十分存在し, 窒素あるいはリンのいずれかが制限栄養塩であると考えられる。

### 3.3 脱リン処理水のAGP

K処理場の2次処理水を各種の方法により脱リン処理した処理水の水質とAGPを表7に示した。2次処理水のリン濃度は2.25 mg/lと非常に高い値であったが, いずれの脱リン処理法によっても

表 6 流入下水及び2次処理水に対する栄養塩の添加効果  
Table 6 Effect of Nutrient Additions to Raw Sewage and Second Effluent on the Growth of Red Tide Organisms

Sample	Pretreatment <sup>1)</sup>	Red tide Organisms	AGP (mg/l)	Effective value of nutrient addition <sup>2)</sup>							
				N	P	Fe	V	NP	NPV	NPF <sub>e</sub>	NPVFe <sup>3)</sup>
Raw Sewage	F	Cha.	13.3	—	2.3	—	1.2	3.5	—	—	—
		Het.	14.4	0.9	1.4	—	1.0	1.4	—	—	—
		Rel.	68.3	1.3	1.1	—	—	1.8	—	—	—
	A	Cha.	19.8	1.1	2.0	—	1.3	2.3	—	—	—
		Het.	13.2	1.1	1.5	—	1.1	1.5	—	—	—
		Sel.	66.6	1.1	1.0	—	—	1.6	—	—	—
O plant	F	Cha.	8.5	0.9	4.1	0.8	0.7	4.5	3.8	3.9	4.0
		Het.	3.3	0.9	5.9	1.2	1.3	6.3	5.9	6.6	6.1
		Sel.	38.1	1.0	2.2	1.0	—	2.7	—	2.8	—
	A	Cha.	12.4	0.8	3.0	0.9	1.1	3.8	3.8	3.5	4.0
		Het.	3.0	1.4	2.2	1.5	1.3	3.1	2.9	6.0	6.0
		Sel.	35.3	0.9	2.0	0.7	—	2.6	—	3.0	—
K plant	F	Het.	15.9	1.1	0.9	1.0	—	1.5	—	1.7	—
		Ske.	13.6	1.6	1.1	1.1	—	2.0	—	2.0	—
		Sel.	33.4	1.9	1.0	0.9	—	2.0	—	1.9	—
	F	Cha.	10.7	5.0	1.1	1.1	—	5.4	—	5.1	—
		Het.	5.4	4.5	1.1	1.2	—	4.5	—	4.0	—
		Ske.	10.9	2.5	1.0	0.8	—	2.4	—	2.1	—
Sel.	15.9	3.1	0.9	1.0	—	3.1	—	3.0	—		

1) F: Filtrated A: Autoclaved 2)  $\frac{\text{Maximum cell growth with nutrient addition (mg/l)}}{\text{AGP (mg/l)}}$

3) Added nutrient amount: N: NaNO<sub>3</sub> 1.0 mg-N/l, P: K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> 0.1 mg-P/l  
Fe: FeCl<sub>3</sub> 1.0 mg/l, V: Thiamine-HCl 0.2 mg/l, Biotin 0.1 μg/l, Vitamin B<sub>12</sub> 0.1 μg/l

表 7 脱リン処理水の水質と AGP

Table 7 Water Qualities and AGP for Phosphorus Removed Wastewater

Methods for P-remove	Pre- treatment	N-compound		P-compound		AGP			
		NH <sub>4</sub> -N	NO <sub>2</sub> -N + NO <sub>3</sub> -N	T-P	PO <sub>4</sub> -P	Hor.	Het.	Ske.	Sel.
Al <sub>2</sub> (SO <sub>4</sub> ) <sub>3</sub> · 18 H <sub>2</sub> O	F	0.43	6.39	0.021	0.010	1	1	3	6
Ca(OH) <sub>2</sub>	F	0.36	6.39	0.031	0.009	1	1	3	4
FeCl <sub>3</sub> · 6 H <sub>2</sub> O	F	0.46	6.30	0.039	0.012	1	1	4	5
Crystalization	F	0.37	6.56	0.034	0.008	1	1	2	5
no treatment	F	0.39	6.57	2.25	1.82	340	78	135	295

(mg/l)

約 99% のリンが除去された。また、2 次処理水の AGP は藻種によりかなり異なった値を示したが、赤潮生物を用いた場合にも極めて高い AGP を示した。それに対して、脱リン処理水の AGP はいずれの藻類を用いても 6 mg/l 以下と非常に低い値となった。各種脱リン処理水に対する栄養塩の添加実験を実施した結果を図 3 に示したが、いずれの脱リン処理水もリンの添加を行った場合に、無添加の場合に比べて非常に高い最大増殖量を示した。このことから、脱リン処理水の AGP の低下はリン除去によるものであるといえる。

#### 4. 考 察

AGP は試水の有する藻類生産の潜在力を表す指標であり、富栄養化の評価方法の中でも注目されている試験法である。AGP の測定のために行われる培養試験は藻類培養試験と呼ばれ、アメリカでは既に試験法の標準化がなされている。標準法では淡水の供試藻類として *S. capricornutum*, *Microcystis aeruginosa* 並びに *Anabaena flos-aquae* が、また、海水では *Dunaliella tertiolecta*, *Thalassiosira pseudonana* が供試藻類として推奨されている。これらの藻種のほかに *Chlorella*, *Scenedesmus*, *Closterium* 及び *Stigeoclonium* なども用いられている (Bringman, 1958; Skluberg, 1970; 大垣, 1971; 須藤, 1973, 1975; 笠, 1977)。

本研究では、赤潮現象に及ぼす都市下水の影響に関して検討を行うという観点から、現在我が国で問題となっている赤潮生物の *C. antiqua*, *Heterosigma* sp. 並びに *S. costatum* を用いて AGP の測定を実施した。その結果、赤潮生物による AGP として流入下水では 130~160 mg/l, 2 次処理水では 30~340 mg/l が得られた。また 2 次処理によって *C. antiqua* では 36%, *Heterosigma* sp. では 66~77%, *S. costatum* では 20% の AGP の減少が認められた。しかしながら、筆者らが同じ赤潮生物を用いて潮定した広島湾、島原湾などの海域の AGP が、*C. antiqua* で 4~29 mg/l, *Heterosigma* sp. で 3~11 mg/l, *S. costatum* で 4~6 mg/l であることに比較すると、2 次処理水が極めて高い赤潮生物の生産能力を有していることは明らかである。Doig らは自然海水に 2 次処理水を

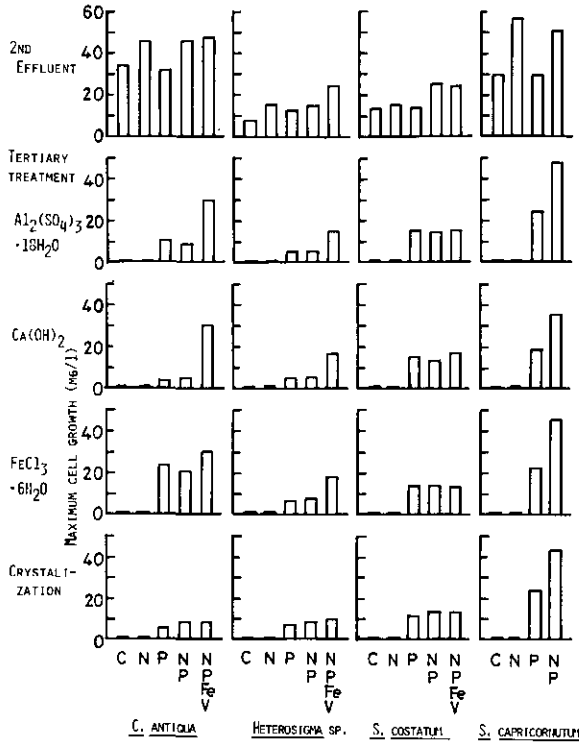


図 3 脱リン処理水に対する栄養塩の添加効果

Fig. 3 Effect of Nutrient Addition to Tertiary Effluent on the Growth of Red Tide Organisms

0.1~2%添加し、*Gymnodinium breve*の増殖に及ぼす影響について検討を行った<sup>12)</sup>。*G. breve*は2次処理水2%の添加によって1,250 cells/mlの最大増殖量を示し、無添加の場合の最大増殖量480 cells/ml比で約3倍の増殖が認められた。これらの値から、2次処理水のAGPを算出すると $3.9 \times 10^7$  cells/lとなる。本研究では*Heterosigma* sp.による2次処理水のAGPとして、O処理場で $7.5 \times 10^7$  cells/l、K処理場で $2.0 \times 10^7$  cells/lとほぼ同様な値が得られている。しかしながら、細胞の大きさは藻類の種類によって異なり、更に鞭毛藻は培養条件及び増殖時期によってもかなり細胞の大きさが変化するため、これらの値を同一に比較することは困難であるが、本研究で用いた*C. antiqua*及び*Heterosigma* sp.に関しては、対数増殖期での細胞1個当たりの乾燥重量としてそれぞれ $6.5 \times 10^{-6}$  mg/cell、 $2.5 \times 10^{-7}$  mg/cellという値を得ている。鞭毛藻は一般に細胞が破壊されやすく、乾燥重量を求めにくい藻類であるが、AGPという指標の有効性を高めるためには乾燥重量として示す方が望ましいと考えられる。

都市下水の2次処理水のAGPに関しては、須藤ら(1975)が淡水性藻類である*Chlorella* sp.,



*Chlamydomonas* sp.及び *Stigeoclonium tenue* を用いて測定を行っており、100~300 mg/lのAGPを報告している<sup>15)</sup>。本研究でも *S. capricornutum* を用いてAGPの測定を行ったが、流入下水の場合で330~680 mg/l、2次処理水の場合で160~380 mg/lのAGPが得られ、赤潮生物によるAGPと比較してより高いAGPを示す傾向が認められた。この理由としては、窒素・リンあるいは増殖刺激物質に対する増殖収率の差異などが考えられるが、現在のところ明らかではない。また、鉄及びビタミンなどの増殖刺激物質の要求性の弱い *S. capricornutum* に対して、*C. antiqua* 及び *Heterosigma* sp.の場合、それらの増殖刺激物質が制限因子となる可能性が考えられたが、栄養塩の添加実験で示されたように鉄及びビタミンが制限栄養物質となることは認められなかった。このことは、流入下水中だけではなく、2次処理水中においても赤潮生物の要求する増殖刺激物質が十分存在していることを示している。特に *C. antiqua* の場合、人工海水に窒素・リン・鉄並びにビタミンなどを添加して調製したAM培地では増殖が認められなかったのに対して、人工海水に2次処理水を添加した場合に非常に良好な増殖が得られたことから、都市下水の海域への流入は海域における *C. antiqua* の増殖に大きな影響を及ぼしていると考えられた。

2次処理水が極めて高い赤潮生物の生産能力を有し、また、赤潮生物の増殖に関して窒素あるいはリンが制限栄養塩となっていることが明らかとなったので、脱リン処理に着目し、その効果について検討を行った。表7に示したようにいずれの処理法においても約99%のリンが除去され、赤潮生物による脱リン処理水のAGPは4 mg/lとなり、顕著な処理効果が認められた。このAGPの低下が、いずれもリンの除去によるものであることが栄養塩の添加実験から明らかとなった。更に、リン以外の物質の除去にも大きな効果を有するものと考えられた。すなわち図3に示したように、鞭毛藻である *C. antiqua* 並びに *Heterosigma* sp.の場合には、2次処理水は窒素制限を示しており、窒素の添加により *C. antiqua* で46 mg/l、*Heterosigma* sp.で15 mg/lまで増殖量が增大することから、2次処理水中には鉄及びビタミンが十分含まれているといえる。これに対し、晶析法以外の脱リン処理水に窒素及びリンを添加した場合、*C. antiqua* で4~24 mg/l、*Heterosigma* sp.で5~8 mg/lの最大増殖量が認められたが、更に鉄及びビタミンを添加することにより、*C. antiqua* で約30 mg/l、*Heterosigma* sp.で15~18 mg/lと最大増殖量が著しく増大した。このことから、脱リン処理により鉄あるいはビタミン類もリンと同時に除去されるものと推定された。*S. costatum* の場合は、脱リン処理水への窒素及びリン添加により、2次処理水の最大増殖量に近い値が得られ、鉄・ビタミンによる添加効果が認められないことから、鉄・ビタミンの栄養要求は低いものといえよう。晶析法では窒素・リン・鉄及びビタミンの添加を行っても、最大増殖量は *Chattonella* で8 mg/l、*Heterosigma* sp.で10 mg/lとリン添加の場合と同程度の低い値を示し、鉄及びビタミンの添加効果は認められなかった。すなわち、鉄及びビタミン以外の物質が制限栄養物質となっていると考えられる。

本研究では4種の脱リン処理法に着目したが、いずれの脱リン処理水においてもAGPは大きく減少し、また、栄養塩の添加実験からリン以外の物質に対する除去効果も認められた。赤潮現象の

制御に関しては、赤潮生物の回収あるいは赤潮生物に対する増殖阻害剤の散布などが考えられているが、根本的な解決のためには排水の脱リン処理及び脱窒処理などのような藻類生産の低下をはかる対策が有効であるといえよう。

## 5. まとめ

*Chattonella*, *Heterosigma* sp.及び *S. costatum* を用いて、都市下水並びにその2次処理水の赤潮生物の生産能力 (AGP) を測定した。流入下水の AGP は 130~160 mg/l と高い値を示した。また、2次処理では AGP の減少が 20~77% と低く、2次処理水には赤潮生物が要求する栄養塩ならびに増殖刺激物質が多量に含まれていると推定された。また都市下水及びその2次処理水における赤潮生物の生産能力の制限因子は窒素あるいはリンであり、リンに関しては脱リン処理水の AGP が 4 mg/l 以下と低いことから、脱リン処理は赤潮発生の制御に大変有効な手段と思われる。

## 引用文献

- Bringman G. und Kühn R. (1958) : Veränderungen der Eutrophierung und Bio-Production gemessen am Biomassentier von Testalgen Gesundheitsingenieur, **79**, 50.
- Doig M. T. and Martin D. F. (1974) : The response of *Gymnodinium breve* to municipal waste materials. *Marine Biology*, **24**, 223-228.
- 笠文彦・北尾高嶺・岩井重久 (涙 977) : 藻類増殖試験法に関する基礎的研究。用水と廃水, **19** 53-62.
- 上甲勲・小泉求・渡辺敦・安部脩 (1980) : 晶析法による下水中のリンの除去に関する研究 (第1報)。下水道協会誌, **17**, 43-49.
- 村上彰男 (1976) : 赤潮と富栄養化, 公害技術同友会。
- National Eutrophication Research Program EPA (1971) : Algal assay bottle test.
- 大垣真一郎 (1971) : 下水処理水の藻類生産力に関する実験。土木学会第 25 回年次学術講演会講演集 2, 553.
- 岡市友利 (1976) : 沿岸における赤潮発生域の形成と工場排水の影響。環境技術, **5**, 770-775.
- Skulberg, O. M. (1970) : The importance of algal cultures for the assessment of the eutrophication of Oslofjord, *Helgoländer wiss. Meeresunters*, **20**, 111-125.
- 須藤隆一・森忠洋・岡田光正 (1973) : 藻類培養試験による富栄養化の評価。制水と廃水, **15**, 107-116.
- 須藤隆一・森忠洋・岡田光正・合葉修一 (1975) : 都市下水の2次処理水が示す藻類生産の潜在能力。下水道協会誌, **12**, 34-42.
- U. S. Environmental Protection Agency (1974) : Marine algal assay procedure bottle test. EPA-660/3-75-008.
- 矢木修身・須藤隆一・今岡務・寺西靖治 (1982) : 海水の赤潮生物生産能力の評価。国立公害研究所研究報告, 第 30 号, 289-302.

## 国立公害研究所特別研究成果報告

- 第 1 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究——霞ヶ浦を対象域として——昭和51年度。(1977)  
第 2 号 陸上植物による大気汚染環境の評価と改善に関する基礎的研究——昭和51, 52年度 研究報告。(1978)

(改 称)

## 国立公害研究所研究報告

- ※第 3 号 A comparative study of adults and immature stages of nine Japanese species of the genus *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). (1978)  
(日本産ユスリカ科 *Chironomus* 属9種の成虫, サナギ, 幼虫の形態の比較)
- 第 4 号 スモッグチャンバーによる炭化水素—窒素酸化物系光化学反応の研究——昭和52年度 中間報告。(1978)
- 第 5 号 芳香族炭化水素—窒素酸化物系の光酸化反応機構と光酸化二次生成物の培養細胞に及ぼす影響に関する研究——昭和51, 52年度 研究報告。(1978)
- 第 6 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究(Ⅱ)——霞ヶ浦を中心として。——昭和53年度。(1979)
- ※第 7 号 A morphological study of adults and immature stages of 20 Japanese species of the family Chironomidae (Diptera). (1979)  
(日本産ユスリカ科20種の成虫, サナギ, 幼虫の形態学的研究)
- ※第 8 号 大気汚染物質の単一および複合汚染の生体に対する影響に関する実験的研究——昭和52, 53年度 研究報告。(1979)
- 第 9 号 スモッグチャンバーによる炭化水素—窒素酸化物系光化学反応の研究——昭和53年度 中間報告。(1979)
- 第 10 号 陸上植物による大気汚染環境の評価と改善に関する基礎的研究——昭和51~53年度 特別研究報告。(1979)
- 第 11 号 Studies on the effects of air pollutants on plants and mechanisms of phytotoxicity. (1980)  
(大気汚染物質の植物影響およびその植物毒性の機構に関する研究)
- 第 12 号 Multielement analysis studies by flame and inductively coupled plasma spectroscopy utilizing computer-controlled instrumentation. (1980)  
(コンピュータ制御装置を利用したフレイムおよび誘導結合プラズマ分光法による多元素同時分析)
- 第 13 号 Studies on chironomid midges of the Tama River. (1980)  
Part 1. The distribution of chironomid species in a tributary in relation to the degree of pollution with sewage water.  
Part 2. Description of 20 species of Chironominae recovered from a tributary.  
(多摩川に発生するユスリカの研究  
— 第1報 その一支流に見出されたユスリカ各種の分布と下水による汚染度との関係 —  
— 第2報 その一支流に見出された Chironominae 亜科の20種について —)
- 第 14 号 有機廃棄物, 合成有機化合物, 重金属等の土壌生態系に及ぼす影響と浄化に関する研究——昭和53, 54年度 特別研究報告。(1980)
- ※第 15 号 大気汚染物質の単一および複合汚染の生体に対する影響に関する実験的研究——昭和54年度 特別研究報告。(1980)
- 第 16 号 計測車レーザーレーダーによる大気汚染遠隔計測。(1980)
- ※第 17 号 流体の運動および輸送過程に及ぼす浮力効果——臨海地域の気象特性と大気拡散現象の研究——昭和53, 54年度 特別研究報告。(1980)

- 第 18 号 Preparation, analysis and certification of PEPPERBUSH standard reference material. (1980)  
(環境標準試料「リョウブ」の調製, 分析および保証値)
- ※第 19 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究 (Ⅲ) — 霞ヶ浦 (西浦) の湖流 — 昭和53, 54年度.  
(1981)
- 第 20 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究 (Ⅳ) — 霞ヶ浦流域の地形, 気象水文特性およびその湖  
水環境に及ぼす影響 — 昭和53, 54年度. (1981)
- 第 21 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究 (Ⅴ) — 霞ヶ浦流入河川の流出負荷量変化とその評価 —  
昭和53, 54年度. (1981)
- 第 22 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究 (Ⅵ) — 霞ヶ浦の生態系の構造と生物現存量 — 昭和53,  
54年度. (1981)
- 第 23 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究 (Ⅶ) — 湖沼の富栄養化状態指標に関する基礎的研究 —  
昭和53, 54年度. (1981)
- 第 24 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究 (Ⅷ) — 富栄養化が湖利用に及ぼす影響の定量化に関す  
る研究 — 昭和53, 54年度 (1981)
- 第 25 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究 (Ⅸ) — *Microcystis* (藍藻類) の増殖特性 — 昭和53,  
54年度. (1981)
- 第 26 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究 (Ⅹ) — 藻類培養試験法による A G P の測定 — 昭和53,  
54年度. (1981)
- 第 27 号 陸水域の富栄養化に関する総合研究 (Ⅺ) — 研究総括 — 昭和53, 54年度. (1981)
- 第 28 号 複合大気汚染の植物影響に関する研究 — 昭和54, 55年度 特別研究報告. (1981)
- 第 29 号 Studies on chironomid midges of the Tama River. (1981)  
Part 3. Species of the subfamily Orthoclaadiinae recorded at the summer survey and their distri-  
bution in relation to the pollution with sewage waters.  
Part 4. Chironomidae recorded at a winter survey.  
(多摩川に発生するユスリカ類の研究  
— 第 3 報 夏期の調査で見出されたエリユスリカ亜科 Orthoclaadiinae 各種の記載と, その分  
布の下水汚染度との関係について —  
— 第 4 報 南浅川の冬期の調査で見出された各種の分布と記載 —)
- ※第 30 号 海域における富栄養化と赤潮の発生機構に関する基礎的研究 — 昭和54, 55年度 特別研究報  
告. (1982)
- 第 31 号 大気汚染物質の単一および複合汚染の生体に対する影響に関する実験的研究 — 昭和55年度  
特別研究報告. (1981)
- 第 32 号 スモッグチャンバーによる炭化水素-窒素酸化物系光化学反応の研究 — 環境大気中における  
光化学二次汚染物質生成機構の研究 (フィールド研究 1) — 昭和54年度 特別研究報告. (1982)
- 第 33 号 臨海地域の気象特性と大気拡散現象の研究 — 大気運動と大気拡散過程のシミュレーション  
— 昭和55年度 特別研究報告. (1982)
- 第 34 号 環境汚染の遠隔計測・評価手法の開発に関する研究 — 昭和55年度 特別研究報告. (1982)
- 第 35 号 環境面よりみた地域交通体系の評価に関する総合解析研究. (1982)
- 第 36 号 環境試料による汚染の長期モニタリング手法に関する研究 — 昭和55, 56年度 特別研究報告.  
(1982)
- 第 37 号 環境施策のシステム分析支援技術の開発に関する研究. (1982)
- 第 38 号 Preparation, analysis and certification of POND SEDIMENT certified reference material. (1982)  
(環境標準試料「池底質」の調製, 分析及び保証値)
- 第 39 号 環境汚染の遠隔計測・評価手法の開発に関する研究 — 昭和56年度 特別研究報告. (1982)

- 第 40 号 大気汚染物質の単一及び複合汚染の生体に対する影響に関する実験的研究 — 昭和56年度 特別研究報告. (1983)
- 第 41 号 土壌環境の計測と評価に関する統計学的研究. (1983)
- 第 42 号 底泥の物性及び流送特性に関する実験的研究. (1983)
- ※第 43 号 Studies on chironomid midges of the Tama River. (1983)
- Part 5. An observation on the distribution of Chironominae along the main stream in June with description of 15 new species.
- Part 6. Description of species of the subfamily Orthocladiinae recovered from the main stream in the June survey.
- Part 7. Additional species collected in winter from the main stream.
- (多摩川に発生するユスリカ類の研究)
- 第 5 報 本流に発生するユスリカ類の分布に関する 6 月の調査成績とユスリカ亜科に属する 15 新種等の記録 —
- 第 6 報 多摩本流より 6 月に採集されたエリユスリカ亜科の各種について —
- 第 7 報 多摩本流より 3 月に採集されたユスリカ科の各種について —
- 第 44 号 スモッグチャンバーによる炭化水素-窒素酸化物系光化学反応の研究. — 環境大気中における光化学二次汚染物質生成機構の研究 (フィールド研究 2) — 昭和54年度 特別研究中報告. (1983)
- 第 45 号 有機廃棄物, 合成有機化合物, 重金属等の土壌生態系に及ぼす影響と浄化に関する研究 — 昭和53年~55年度 特別研究報告. (1983)
- 第 46 号 有機廃棄物, 合成有機化合物, 重金属等の土壌生態系に及ぼす影響と浄化に関する研究 — 昭和54, 55年度 特別研究報告 第 1 分冊. (1983)
- 第 47 号 有機廃棄物, 合成有機化合物, 重金属等の土壌生態系に及ぼす影響と浄化に関する研究 — 昭和54, 55年度 特別研究報告 第 2 分冊. (1983)
- 第 48 号 水質観測点の適正配置に関するシステム解析. (1983)
- 第 49 号 環境汚染の遠隔計測・評価手法の開発に関する研究 — 昭和57年度 特別研究報告. (1984)
- 第 50 号 陸水域の富栄養化防止に関する総合研究 (I) — 霞ヶ浦の流入負荷量の算定と評価 — 昭和55~57年度 特別研究報告. (1984)
- 第 51 号 陸水域の富栄養化防止に関する総合研究 (II) — 霞ヶ浦の湖内物質循環とそれを支配する因子 — 昭和55~57年度 特別研究報告. (1984)
- 第 52 号 陸水域の富栄養化防止に関する総合研究 (III) — 霞ヶ浦高浜入における隔離水界を利用した富栄養化防止手法の研究 — 昭和55~57年度 特別研究報告. (1984)
- 第 53 号 陸水域の富栄養化防止に関する総合研究 (IV) — 霞ヶ浦の魚類及び甲殻類現存量の季節変化と富栄養化 — 昭和55~57年度 特別研究報告. (1984)
- 第 54 号 陸水域の富栄養化防止に関する総合研究 (V) — 霞ヶ浦の富栄養化現象のモデル化 — 昭和55~57年度 特別研究報告. (1984)
- 第 55 号 陸水域の富栄養化防止に関する総合研究 (VI) — 富栄養化防止対策 — 昭和55~57年度 特別研究報告. (1984)
- 第 56 号 陸水域の富栄養化防止に関する総合研究 (VII) — 湯の湖における富栄養化とその防止対策 — 昭和55~57年度 特別研究報告. (1984)
- 第 57 号 陸水域の富栄養化防止に関する総合研究 (VIII) — 総括報告 — 昭和55~57年度 特別研究報告. (1984)
- 第 58 号 環境試料による汚染の長期的モニタリング手法に関する研究 — 昭和55~57年度 特別研究総合報告. (1984)

- 第 59 号 炭化水素-窒素酸化物-硫黄酸化物系光化学反応の研究 — 光化学スモッグチャンバーによるオゾン生成機構の研究 — 大気中における有機化合物の光酸化反応機構の研究 — 昭和55~57年度 特別研究報告(第1分冊)。(1984)
- 第 60 号 炭化水素-窒素酸化物-硫黄酸化物系光化学反応の研究 — 光化学エアロゾル生成機構の研究 — 昭和55~57年度 特別研究報告(第2分冊)。(1984)
- 第 61 号 炭化水素-窒素酸化物-硫黄酸化物系光化学反応の研究 — 環境大気中における光化学二次汚染物質生成機構の研究(フィールド研究1) — 昭和55~57年度 特別研究報告(第3分冊)。(1984)
- 第 62 号 有害汚染物質による水界生態系のかく乱と回復過程に関する研究 — 昭和56~58年度 特別研究中間報告。(1984)
- 第 63 号 海域における富栄養化と赤潮の発生機構に関する基礎的研究 — 昭和56年度 特別研究報告。(1984)
- 第 64 号 複合大気汚染の植物影響に関する研究 — 昭和54~56年度 特別研究総合報告。(1984)
- 第 65 号 Studies on effects of air pollutant mixtures on plants—Part 1. (1984)  
(複合大気汚染の植物に及ぼす影響 — 第1分冊)
- 第 66 号 Studies on effects of air pollutant mixtures on plants—Part 2. (1984)  
(複合大気汚染の植物に及ぼす影響 — 第2分冊)
- 第 67 号 環境中の有害物質による人の慢性影響に関する基礎的研究 — 昭和54~56年度 特別研究総合報告。(1984)
- 第 68 号 汚泥の土壤還元とその環境に関する研究 — 昭和56~57年度 特別研究総合報告。(1984)
- 第 69 号 中禅寺湖の富栄養化現象に関する基礎的研究。(1984)
- 第 70 号 Studies on chironomid midges in lakes of the Nikko National Park (1984)  
Part I. Ecological studies on chironomids in lakes of the Nikko National Park.  
Part II. Taxonomical and morphological studies on the chironomid species collected from lakes in the Nikko National Park.  
(日光国立公園の湖沼のユスリカに関する研究  
— 第1部 日光国立公園の湖のユスリカの生態学的研究 —  
— 第2部 日光国立公園の湖沼に生息するユスリカ類の分類学的, 形態学的研究 —)
- 第 71 号 リモートセンシングによる残雪及び雪田植生の分布解析。(1984)

※印 残部なし

## Report of Special Research Project the National Institute for Environmental Studies

- No. 1\* Man activity and aquatic environment – with special references to Lake Kasumigaura – Progress report in 1976. (1977)
- No. 2\* Studies on evaluation and amelioration of air pollution by plants – Progress report in 1976-1977. (1978)

[Starting with Report No. 3, the new title for NIES Reports was changed to:]

## Research Report from the National Institute for Environmental Studies

- ※ No. 3 A comparative study of adults and immature stages of nine Japanese species of the genus *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). (1978)
- No. 4\* Smog chamber studies on photochemical reactions of hydrocarbon-nitrogen oxides system – Progress report in 1977. (1978)
- No. 5\* Studies on the photooxidation products of the alkylbenzene-nitrogen oxides system, and on their effects on Cultured Cells – Research report in 1976-1977. (1978)
- No. 6\* Man activity and aquatic environment – with special references to Lake Kasumigaura – Progress report in 1977-1978. (1979)
- ※ No. 7 A morphological study of adults and immature stages of 20 Japanese species of the family Chironomidae (Diptera). (1979)
- ※ No. 8\* Studies on the biological effects of single and combined exposure of air pollutants – Research report in 1977-1978. (1979)
- No. 9\* Smog chamber studies on photochemical reactions of hydrocarbon-nitrogen oxides system – Progress report in 1978. (1979)
- No.10\* Studies on evaluation and amelioration of air pollution by plants – Progress report in 1976-1978. (1979)
- No.11 Studies on the effects of air pollutants on plants and mechanisms of phytotoxicity. (1980)
- No.12 Multielement analysis studies by flame and inductively coupled plasma spectroscopy utilizing computer-controlled instrumentation. (1980)
- No.13 Studies on chironomid midges of the Tama River. (1980)
- Part 1. The distribution of chironomid species in a tributary in relation to the degree of pollution with sewage water.
- Part 2. Description of 20 species of Chironominae recovered from a tributary.
- No.14\* Studies on the effects of organic wastes on the soil ecosystem – Progress report in 1978-1979. (1980)
- ※ No.15\* Studies on the biological effects of single and combined exposure of air pollutants – Research report in 1977-1978. (1980)
- No.16\* Remote measurement of air pollution by a mobile laser radar. (1980)
- ※ No.17\* Influence of buoyancy on fluid motions and transport processes – Meteorological characteristics and atmospheric diffusion phenomena in the coastal region – Progress report in 1978-1979. (1980)
- No.18 Preparation, analysis and certification of PEPPERBUSH standard reference material. (1980)
- ※ No.19\* Comprehensive studies on the eutrophication of fresh-water areas – Lake current of Kasumigaura (Nishiura) – 1978-1979. (1981)
- No.20\* Comprehensive studies on the eutrophication of fresh-water areas – Geomorphological and hydrometeorological characteristics of Kasumigaura watershed as related to the lake environment – 1978-1979. (1981)

- No.21\* Comprehensive studies on the eutrophication of fresh-water areas – Variation of pollutant load by influent rivers to Lake Kasumigaura – 1978-1979. (1981)
- No.22\* Comprehensive studies on the eutrophication of fresh-water areas – Structure of ecosystem and standing crops in Lake Kasumigaura – 1978-1979. (1981)
- No.23\* Comprehensive studies on the eutrophication of fresh-water areas – Applicability of trophic state indices for lakes – 1978-1979. (1981)
- No.24\* Comprehensive studies on the eutrophication of fresh-water areas – Quantitative analysis of eutrophication effects on main utilization of lake water resources – 1978-1979. (1981)
- No.25\* Comprehensive studies on the eutrophication of fresh-water areas – Growth characteristics of Blue-Green Algae, *Mycrocystis* – 1978-1979. (1981)
- No.26\* Comprehensive studies on the eutrophication of fresh-water areas – Determination of algal growth potential by algal assay procedure – 1978-1979. (1981)
- No.27\* Comprehensive studies on the eutrophication of fresh-water areas – Summary of researches – 1978-1979. (1981)
- No.28\* Studies on effects of air pollutant mixtures on plants – Progress report in 1979-1980. (1981)
- No.29 Studies on chironomid midges of the Tama River. (1981)  
 Part 3. Species of the subfamily Orthocladiinae recorded at the summer survey and their distribution in relation to the pollution with sewage waters.  
 Part 4. Chironomidae recorded at a winter survey.
- ※ No.30\* Eutrophication and red tides in the coastal marine environment – Progress report in 1979-1980. (1982)
- No.31\* Studies on the biological effects of single and combined exposure of air pollutants – Research report in 1980. (1981)
- No.32\* Smog chamber studies on photochemical reactions of hydrocarbon-nitrogen oxides system – Progress report in 1979 – Research on the photochemical secondary pollutants formation mechanism in the environmental atmosphere (Part 1). (1982)
- No.33\* Meteorological characteristics and atmospheric diffusion phenomena in the coastal region – Simulation of atmospheric motions and diffusion processes – Progress report in 1980. (1982)
- No.34\* The development and evaluation of remote measurement methods for environmental pollution – Research report in 1980. (1982)
- No.35\* Comprehensive evaluation of environmental impacts of road and traffic. (1982)
- No.36\* Studies on the method for long term environmental monitoring – Progress report in 1980-1981. (1982)
- No.37\* Study on supporting technology for systems analysis of environmental policy – The evaluation laboratory of Man-environment Systems. (1982)
- No.38 Preparation, analysis and certification of POND SEDIMENT certified reference material. (1982)
- No.39\* The development and evaluation of remote measurement methods for environmental pollution. – Research report in 1981. (1983)
- No.40\* Studies on the biological effects of single and combined exposure of air pollutants – Research report in 1981. (1983)
- No.41\* Statistical studies on methods of measurement and evaluation of chemical condition of soil. (1983)
- No.42\* Experimental studies on the physical properties of mud and the characteristics of mud transportation. (1983)
- ※ No.43 Studies on chironomid midges of the Tama River. (1983)



Part 5. An observation on the distribution of Chironominae along the main stream in June, with description of 15 new species.

Part 6. Description of species of the subfamily Orthoclaadiinae recovered from the main stream in the June survey.

Part 7. Additional species collected in winter from the main stream.

- No.44\* Smog chamber studies on photochemical reactions of hydrocarbon-nitrogen oxides system – Progress report in 1979 – Research on the photochemical secondary pollutants formation mechanism in the environmental atmosphere (Part 2). (1983)
- No.45\* Studies on the effect of organic wastes on the soil ecosystem – Outlines of special research project – 1978-1980. (1983)
- No.46\* Studies on the effect of organic wastes on the soil ecosystem – Research report in 1979-1980, Part 1. (1983)
- No.47\* Studies on the effect of organic wastes on the soil ecosystem – Research report in 1979-1980, Part 2. (1983)
- No.48\* Study on optimal allocation of water quality monitoring points. (1983)
- No.49\* The development and evaluation of remote measurement method for environmental pollution – Research report in 1982. (1984)
- No.50\* Comprehensive studies on the eutrophication control of freshwaters – Estimation of input loading of Lake Kasumigaura. – 1980-1982. (1984)
- No.51\* Comprehensive studies on the eutrophication control of freshwaters – The function of the ecosystem and the importance of sediment in national cycle in Lake Kasumigaura. – 1980-1982. (1984)
- No.52\* Comprehensive studies on the eutrophication control of freshwaters – Enclosure experiments for restoration of highly eutrophic shallow Lake Kasumigaura. – 1980-1982. (1984)
- No.53\* Comprehensive studies on the eutrophication control of freshwaters – Seasonal changes of the biomass of fish and crustacea in Lake Kasumigaura and its relation to the eutrophication. – 1980-1982. (1984)
- No.54\* Comprehensive studies on the eutrophication control of freshwaters – Modeling the eutrophication of Lake Kasumigaura. – 1980-1982. (1984)
- No.55\* Comprehensive studies on the eutrophication control of freshwaters – Measures for eutrophication control. – 1980-1982. (1984)
- No.56\* Comprehensive studies on the eutrophication control of freshwaters – Eutrophication in Lake Yunoko. – 1980-1982. (1984)
- No.57\* Comprehensive studies on the eutrophication control of freshwaters – Summary of researches. – 1980-1982. (1984)
- No.58\* Studies on the method for long term environmental monitoring – Outlines of special research project in 1980-1982. (1984)
- No.59\* Studies on photochemical reactions of hydrocarbon-nitrogen-sulfur oxides system – Photochemical ozone formation studied by the evacuable smog chamber – Atmospheric photooxidation mechanisms of selected organic compounds – Research report in 1980-1982 Part 1. (1984)
- No.60\* Studies on photochemical reactions of hydrocarbon-nitrogen-sulfur oxides system – Formation mechanisms of photochemical aerosol – Research report in 1980-1982 Part 2. (1984)
- No.61\* Studies on photochemical reactions of hydrocarbon-nitrogen-sulfur oxides system – Research on the photochemical secondary pollutants formation mechanism in the environmental atmosphere (Part 1). – Research report in 1980-1982. (1984)

- No.62\* Effects of toxic substances on aquatic ecosystems – Progress report in 1980-1983. (1984)
- No.63\* *Eutrophication and red tides in the coastal marine environment* – Progress report in 1981. (1984)
- No.64\* Studies on effects of air pollutant mixtures on plants – Final report in 1979-1981. (1984)
- No.65 Studies on effects of air pollutant mixtures on plants – Part 1. (1984)
- No.66 Studies on effects of air pollutant mixtures on plants – Part 2. (1984)
- No.67\* Studies on unfavourable effects on human body regarding to several toxic materials in the environment, using epidemiological and analytical techniques – Project research report in 1979-1981. (1984)
- No.68\* Studies on the environmental effects of the application of sewage sludge to soil – Research report in 1981-1983. (1984)
- No.69\* Fundamental studies on the eutrophication of Lake Chuzenji – Basic research report. (1984)
- No.70 Studies on chironomid midges in lakes of the Nikko National Park – Part I. Ecological studies on chironomids in lakes of the Nikko National Park. – Part II. Taxonomical and morphological studies on the chironomid species collected from lakes in the Nikko National Park. (1984)
- No.71\* Analysis on distributions of remnant snowpack and snow patch vegetation by remote sensing. (1984)

\* in japanese

※ out of stock

RESEARCH REPORT FROM  
THE NATIONAL INSTITUTE FOR ENVIRONMENTAL STUDIES, JAPAN

No. 63

国立公害研究所研究報告 第63号

(R - 63 - '84)

---

昭和59年7月16日発行

編集 国立公害研究所編集委員会

発行 環境庁 国立公害研究所

茨城県筑波郡谷田部町小野川16番2

---

印刷 勝美印刷株式会社

東京都文京区小石川1-3-7

Published by the National Institute for Environmental Studies

Yatabe-machi, Tsukuba, Ibaraki 305, Japan

March 1984