伊勢湾での詳細な観測データに基づく 微生物を含めた物質循環解析

永尾 謙太郎1・田中 陽二2・中田 喜三郎3・恩田 充4

¹正会員 いであ株式会社 国土環境研究所 (〒224-0025 神奈川県横浜市早渕2-2-2) E-mail:ngo20503@ideacon.co.jp

²正会員 東京都市大学講師 工学部都市工学科 (〒158-8557 東京都世田谷区玉堤1-28-1) E-mail:tanakay@tcu.ac.jp

³非会員 名城大学特任教授 総合学術研究科 (〒468-8502 愛知県名古屋市天白区塩釜口1-501) ⁴非会員 中部地方整備局 港湾空港部 (〒460-8517 愛知県名古屋市中区丸の内2-1-36)

本研究は予測モデルの課題であった計算パラメーターの不確実性について、伊勢湾で蓄積された詳細な 観測データを用いて最適化を行ったうえで、計算結果から伊勢湾の生産構造を明らかとした.動物プラン クトンの捕食量は夏季には100mgC/m²/dayを超えるなど、植物プランクトン等の被食者の現存量に与える 影響(トップダウン効果)は大きい.また動物プランクトンへの転送経路として、大型の植物プランクト ンから成るclassical-food webと小型の微生物から成るmicro-food webの比率は大よそ9:1であった.一方で貧 酸素水塊の影響により動物プランクトンの捕食量は約2割減少しているものと推測された.腐食連鎖での 生産者である好気性細菌の夏季の生産量は他の微生物と同程度と大きいが、動物プランクトン等の高次生 物への転送量は小さいという特徴があった.

Key Words : ecosystem model, validation, micro food web, hypoxia, transfer efficeincy

1. はじめに

これまで沿岸域の水質・底質・底生生物に関する予測 モデルが開発され、貧酸素水塊の発生機構の解明や環境 改善施策の評価に用いられてきた(例えば、相馬ほか¹⁾;永尾・竹内²). これらの予測モデルは多くの計算パ ラメーターを必要とするが、十分に最適化された値が用 いられているとは言えない状況にある. それは予測モデ ルには最新の知見が取り入れられ物質循環の細部までモ デル化が可能となっている一方で、それに見合った検証 材料となるべき観測データが不足しているためである. また沿岸域では動物プラントン等による一次生産者にか かる摂食圧が物質循環を大きく左右していると考えられ ている³が、これらの生物に関する観測データが圧倒的 に不足しているのが現状である.

このような背景のもと、本研究では伊勢湾で蓄積され た詳細な観測データを検証材料に利用し、広く適用でき る標準的な予測モデルの構築を目標に計算パラメーター の最適化を行った.さらに生食連鎖と腐食連鎖の視点で 伊勢湾の物質循環を定量化し、物質循環における動・植 物プランクトン、せん毛虫、細菌等の微生物の役割を検 討した.

2. 研究に用いた予測モデルの概要

研究に用いた予測モデルは田中ほか⁴⁵を基本とし、さらに貧酸素水塊による生物(動物プランクトン,底生生物)への影響を組み入れたものとした.

(1) 予測モデルで再現する生物の捕食-被食の関係

予測モデルで再現する浮遊生態系の生物の捕食-被食の関係を図-1に示す.光合成を行う微生物として珪藻, ANF(ナノサイズの植物プランクトン),シアノバクテリア(藍色細菌)の3種,細菌として好気性細菌の1種,それらを捕食する生物として動物プランクトン,せん毛虫,



図-1 モデルで考慮する浮遊系生物の捕食-被食の関係

HNF(ナノサイズの動物プランクトン)を考慮した.また 魚類は予測項目ではないが、モデルでは動物プランクト ンの自然死亡に魚類による捕食が含まれるものと定義し た上で、動物プランクトンの自然死亡量の10%が魚類に 転送されたとみなし系外に除去した.

(2) 貧酸素水塊による影響のモデル化

a) 動物プランクトンへの影響

動物プランクトンの捕食活動は溶存酸素濃度に影響を 受け⁰,貧酸素水塊は植物プランクトンにかかる捕食圧 を低下させ、さらなる植物プランクトンの増加を招く. この機構の再現にあたり(1)(2)式のモデル式を取り入れ た.(1)式は動物プランクトンの捕食速度の制限数 *f*_{fed} [0-1]であり、(2)式はM. B. Decker *et al.*⁹による動物プランク トンの活動と溶存酸素濃度の関係性を調べた実験結果を 参考に設定した貧酸素水塊による直接的な死亡速度 v₂で ある.式中の諸係数については観測された動物プランク トン現存量の再現状況を鑑み設定した.

$$f_{feed}(-) = \frac{DO}{DO + K_{feed}} \tag{1}$$

 $v_{z}(1/s) = 1.16 \times 10^{-5} \cdot \max[0.0, (-12.8 \cdot DO + 1.0)](2)$

ここで、DOは溶存酸素濃度(mol/m³)、 K_{feet} は捕食に対 する溶存酸素の半飽和濃度(mol/m³) = 0.0156である. なお せん毛虫、HNFへの影響については(1)式のみを考慮した.

b) 底生生物への影響

底生生物として堆積物食者とメイオベントスの貧酸素 化に伴う死亡速度はA.Sohma et al⁷を参考に(3)(4)式で表し, 式中の諸係数については観測された生物現存量の再現状 況を鑑み設定した.

 $v_D(1/s) = 2.31 \times 10^{-6} \cdot \{1.0 - \min[1.0, (DO/0.0625)]\}$ (3)

 $v_{M}(1/s) = 5.79 \times 10^{-7} \cdot \{1.0 - \min[1.0, (DO/0.0313)]\}$ (4)

ここでvoは堆積物食者, v_Mはメイオベントスの貧酸素 化に伴う死亡速度である.

3. 検証に用いた観測データ

伊勢湾では図-2に示すように計7地点のモニタリング ブイがあり,流向・流速,水温,塩分,DO,クロロフ ィルa等の連続観測が行われている⁸.また海洋環境整 備船(白龍)による定期的な水質・底質・底生生物の観 測が継続されている.とくに伊勢湾漁業影響調査委員会 ⁹では,従来不足していた動・植物プランクトンや細菌 群などの腐食連鎖に関する観測データも蓄積されている. 本研究ではこれらの観測データを用いた計算パラメータ ーのチューニングを通じて再現性の検証を行った.



図-2 モデルの検証に用いた主たる観測データの取得地点



図内の●は伊勢湾で複数ある観測地点・観測層毎の検証期間中 の平均値であり、エラーバーは最大・最小を表す.

図-3 計算値と観測値の比較・検証結果(リンを例に)

4. 計算パラメーターの最適化

伊勢湾・三河湾を水平方向に800mの正方格子,鉛直 方向に32層に分割した計算格子を用いて,2012年から 2014年の3か年の非定常計算を行った.なお底泥内は表 層から泥深10cmまでを対象とし,鉛直方向に10層に分 割した計算格子を用いた.計算パラメーターの最適化に あたっては既往の文献値を設定したうえで,図-3に示す ように各態の炭素・窒素・リンについて,観測値と計算 値の相関係数やRMSE(2乗平方根平均誤差)の指標値が向 上するよう最適化を図った.最適化した浮遊生態系の計 算パラメーターを表-1に示す.

	計算パラメーター	単位	値	参考文献
珪藻	0°Cでの最大光合成速度	1/s	6.95×10 ⁻⁶	(1)Nakata et al.(2004)
	温度活性係数	1/°C	6.33×10 ⁻²	(2)Eppley (1973)
	最適光量	W/m ²	72.6	(3)中田(1993)
	0°Cでの呼吸速度	1/s	3.47×10 ⁻⁷	(3)中田(1993)
	0℃での枯死速度	1/s	4.34×10 ⁻⁷	М
ANF	0°Cでの最大光合成速度	1/s	1.17×10 ⁻⁵	(1)Nakata et al.(2004)
	温度活性係数	1/°C	6.33×10^{-2}	(2)Eppley (1973)
	最適光量	W/m^2	99.1	М
	0℃での呼吸速度	1/s	3.47×10 ⁻⁷	(3)中田(1993)
	枯死速度(温度依存性なし)	m ³ /molC/s	1.60×10^{4}	М
シアノ	0°Cでの最大光合成速度	1/s	1.63×10 ⁻⁵	(1)Nakata et al.(2004)
バクテリア	温度活性係数	1/°C	6.33×10^{-2}	(2)Eppley (1973)
	最適光量	W/m ²	99.1	М
	0°Cでの呼吸速度	1/s	3.47×10 ⁻⁷	(3)中田(1993)
	枯死速度(温度依存性なし)	m ³ /molC/s	8.20×10^{4}	М
上記3種	光合成時の最大窒素摂取速度	1/s	1.39×10^{4}	(4)Lehma et al.(1975)
共通	光合成時の最大リン摂取速度	1/s	4.17×10^{4}	(4)Lehma et al.(1975)
	アンモニア摂取時の半飽和定数	molN/m ³	5.00×10 ⁻³	(4)Lehma et al.(1975)
	亜硝酸摂取時の半飽和定数	molN/m ³	5.00×10 ⁻³	(4)Lehma et al.(1975)
	硝酸摂取時の半飽和定数	molN/m ³	5.00×10 ⁻³	(4)Lehma et al.(1975)
	リン摂取時の半飽和定数	molN/m ³	5.00×10^{4}	(1)Nakata <i>et al.</i> (2004)
動物	0℃での最大捕食速度	1/s	2.20×10^{-6}	(3)中田(1993)
プランクトン	温度活性係数	1/°C	5.88×10^{-2}	(1)Nakata et al.(2004)
	イブレフ係数	m ³ /molC	1.20×10^{2}	(1)Nakata et al.(2004)
	0°Cでの静止呼吸速度	1/s	1.09×10 ⁻⁷	М
	捕食に対する活動呼吸の割合		0.2	(1)Nakata <i>et al.</i> (2004)
	自然死亡速度(温度依存性なし)	m ³ /molC/s	2.50×10^{4}	М
せん毛虫	0℃での捕食速度	1/s	1.43×10^{-6}	М
	温度活性係数	1/°C	6.93×10^{-2}	(1)Nakata et al.(2004)
	イブレフ係数	m ³ /molC	8.00×10^{2}	М
	0°Cでの静止呼吸速度	1 /s	3.12×10^{-7}	(1)Nakata <i>et al.</i> (2004)
	捕食に対する活動呼吸の割合		0.2	(1)Nakata et al.(2004)
	自然死亡速度(温度依存性なし)	m ³ /molC/s	1.62×10^{4}	М
HNF	0°Cでの捕食速度	1/s	5.25×10 ⁻⁶	М
	温度活性係数	1/°C	6.93×10 ⁻²	(1)Nakata et al.(2004)
	イブレフ係数	m ³ /molC	1.20×10^{3}	М
	0℃での静止呼吸速度	1/s	2.47×10 ⁻⁷	М
	捕食に対する活動呼吸の割合		0.2	(1)Nakata <i>et al.</i> (2004)
	自然死亡速度(温度依存性なし)	m ³ /molC/s	1.62×10^{4}	М
好気性細菌	0℃での DOC の最大摂取速度	1/s	2.85×10 ⁻⁵	(5)Bekker et al.(1995)
	温度活性係数	1/°C	6.93×10 ⁻²	(1)Nakata <i>et al.</i> (2004)
	0℃での易分解性有機物の最大分解速度	m³/molC/s	1.00×10^4 (P), 5.00×10^3 (D)	M
	0℃での準易分解性有機物の最大分解速度	m³/molC/s	1.00×10^{-6} (P), 5.00×10^{-5} (D)	(P): Particle Mater
	0℃での難分解性有機物の最大分解速度	m³/molC/s	5.00×10^{8} (P), 2.00×10^{-7} (D)	(D): Dissoive Water
	0℃での最大死亡速度	m³/molC/s	6.00×10 ⁴	М
	同化効率	-	0.34	(6)del Giorgio et al.(1998)
嫌気性細菌	0℃での易分解性有機物の最大分解速度	1 /s	5.00×10^{8} (P), 1.00×10^{6} (D)	M
	0℃での準易分解性有機物の最大分解速度	1/s	5.00×10^{-10} (P), 5.00×10^{-8} (D)	(P): Particle Mater
	0℃での難分解性有機物の最大分解速度	1/s	1.00×10^{-11} (P), 1.00×10^{-10} (D)	(D): Dissoive Mater
栄養塩	0℃でのアンモニアの硝化速度	1/s	6.25×10 ⁻⁷	М
	0°Cでの亜硝酸の硝化速度	1/s	2.50×10^{6}	М

表-1	最適化された計算パラメーター	(浮遊生態系を例に)
-----	----------------	------------

(1)Nakata *et al.*(2004):Characterization of Ocean Productivity Using a New Physical-Biological Coupled Oceacn Model, *Global Environmenal Change in the Ocean and on Land, Eds.*, Shiyomi *et al.*, Terrapub, pp.1-44; (2) R. W. Eppley(1972):Temperature and phytoplankton growth in the sea, *Fishery Bulletin*, Vol.70, No.4, pp.1063-1085; (3)中田喜三郎(1993):生態系モデル-定式化と未知のパラメーターの推定方法,海洋工学コンファレンス, 第8号, pp.99-138.; (4) J. T. Lehman *et al.*(1975):The assumptions and rationales of a computer model of phytoplankton population dynamics, *Limnol. Oceanogra*, Vol.20, pp.343-363.; (5)B.Bekker *et al.*(1995):The microbial food web in the European Regional Seas Ecosystem Model, *Neth.J.Sea Res.*, Vol.33, pp.363-379.; del Giorgio P.A. *et al.*(1998):Bacterial Growth Efficiency in Natural Aquatic Systems, *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, Vol.29, pp.503-541.; M:モデルチューニング



図-4 モニタリングブイ設置地点(湾奥)での溶存酸素濃度の再現状況 [上段:観測値,下段:計算値]



図-5 StBでの2014年における微生物の再現状況

植物プランクトンの呼吸・枯死速度や有機物の分解 速度など酸素消費に係る計算パラメーターについては, 図-2に示したモニタリングブイ設置地点で連続データと して観測されている溶存酸素濃度を検証材料として,図 -4に示すように貧酸素水塊の深さ方向の厚みや,出水な どのイベント前後の変動が再現できるよう最適化を行っ た.図-5は微生物の現存量について計算値と観測値を比 較した結果である.計算値は数日周期で捕食者と被食者 の現存量の増減が交互に繰り返される状況が再現されて いる.この数日周期の変動を観測値で検証が出来ていな い点は課題であるが,計算値は微生物の現存量のオーダ ーを概ね再現できていると考えられる.また紙面の都合 上,底生生態系の計算パラメーターは示していないが, 図-6および図-7に示すように底質・底生生物も同様に計 算パラメーターの最適化を行った.

詳細な観測データを用いて検証することにより,予 測モデルの計算値は水質および動・植物プランクトン・ 好気性細菌等の微生物,底質,底生生物などいずれにつ いても観測値のオーダーや季節変化を概ね再現できるよ うになった.





図-7 底生生物の再現状況(堆積物食者を例に)

5. 伊勢湾の生産構造と貧酸素水塊の影響

(1) 炭素の生産構造と動物プランクトンへの転送量

図-2に示した伊勢湾の湾奥から湾口に位置するStA~ StDにおける基礎生産量,すなわち珪藻,ANF,シアノ バクテリア,好気性細菌の純生産量(純生産量:総生産 量から呼吸・枯死・細胞外分泌などの減耗量を差し引い た値)と高次生物である動物プランクトンによる捕食量 を図-8に示す.ここで示した値は2012年から2014年の3 か年の季節毎の平均値である.伊勢湾での基礎生産量は 湾奥で高く,湾央・湾口で低いという傾向がある.とく に珪藻はその傾向が強く,湾央・湾口での珪藻の純生産



図-8 微生物群の純生産量と動物プランクトンの捕食量

表-2 好気性細菌(BP)とその他の微生物(OP)の純生産量の比率(BP/OP:%)

(%)	St. A	St. B	St. C	St. D
5月	10.4	11.1	11.8	11.1
8月	8.6	21.5	48.3	48.7
11月	18.0	14.2	41.6	5.1

 表-3 動物プランクトンによる珪藻(PD)とせん毛虫(PC)の 捕食量の比率(PC/PD:%)

(%)	St. A	St. B	St. C	St. D
5月	7.3	8.0	7.9	7.1
8月	3.4	2.8	3.4	3.1
11月	4.8	4.8	8.3	9.0

量は、他の微生物の生産量と同程度かそれを下回っている.一方で、動物プランクトンによる捕食量は湾奥より も湾央・湾口で高くなる傾向がみられ、湾奥で生産され た被食者がエスチャリー循環で湾央・湾口に輸送され、 捕食されていることが示唆される結果であった.また図 -8のように動物プランクトンが植物プランクトン等の被 食者の濃度に大きな影響を与えている計算結果となり、 予測モデルの検証にあたっては動物プランクトンなどの 捕食者の検証を行わなければ海域の物質循環を見誤る可 能性がある.

(2) 生食連鎖と腐食連鎖の転送効率

表-2には好気性細菌の純生産量(BP:Bacteria Production) と、その他の微生物(珪藻, ANF, シアノバクテリア) の純生産量(OP:Others Production)の比率を整理した. BP/OP比は5~49%程度であり、好気性細菌の相対的な生



図-9 捕食者への貧酸素水塊の影響による動物プランクトンの捕食量と小型植物プランクトンの生産量の変化

産量は空間的には湾央・湾口付近で高く,季節的には夏季・秋季に高い傾向にあった.

また動物プランクトンによる珪藻の捕食量 (PD:Prediation Diatom)とせん毛虫の捕食量(PC:Prediation Ciliate)の比率を表-3に示す.伊勢湾では動物プランクト ンの現存量の約9割は大型の植物プランクトンの捕食 (classical-food web)により支えられており、動物プランク トンのせん毛虫の捕食量(micro-food web)は珪藻の捕食量 の1割未満であった.これらの結果は田中ほか⁴が伊勢湾 の平均的な場として整理した結果と概ね整合するもので あった.

表-2および表-3に示すように、夏季において腐食連鎖 での生産者である好気性細菌の純生産量は他の微生物と 比較して同程度の地点もあるなど比較的大きいが、HNF, せん毛虫を介した動物プランクトン等の高次生物への転 送量は小さいという特徴があった.

(3) 貧酸素水塊が捕食者に与える影響

貧酸素水塊が動物プランクトン、せん毛虫、HNFの捕 食者に与える影響を定量化するため、これまでに示した (1)(2)式を用いて貧酸素水塊の影響を考慮したケースと、 考慮しないケースを比較した. 図-9は2012年から2014年 の3年間の8月における動物プランクトンの捕食量と小型 植物プランクトン(ANF、シアノバクテリア)の生産量の 平均値に関する両ケース間の差異である. 貧酸素水塊の 影響により動物プランクトンの捕食量は約18~30%減少 した. さらに貧酸素水塊の影響によるせん毛虫, HNFの 捕食圧の低下により、小型の植物プランクトンの生産量 が10~16% 増加した. このように貧酸素水塊の発生は、 底生生態系への影響を介してさらなる貧酸素水塊の発生 を助長する10ことに加え、浮遊生態系においても動物プ ランクトンの現存量の低下、さらには植物プランクトン の小型化による転送効率の低下を招いていることが示さ れた.

6. おわりに

本研究では予測モデルの課題であった計算パラメータ ーの不確実性について,伊勢湾で蓄積された詳細な観測 データより最適化を行った.計算結果から明らかとなっ た主要な事項について下記に示す.

- (1) 伊勢湾では一次生産量は湾奥で高いが、動物プラン クトンの捕食量は湾央で高くなる傾向にある.また 動物プランクトンの捕食が植物プランクトン等の被 食者の現存量に与える影響(トップダウン効果)は 大きく、予測モデルの検証にあたっては動物プラン クトンなどの捕食者の検証を行わなければ海域の物 質循環を見誤る可能性がある.
- (2) 動物プランクトンへの転送経路として、大型の植物 プランクトンから成るclassical-food webと腐食連鎖を 含む小型の微生物から成るmicro-food webの比率は大 よそ9:1であった.
- (3) 腐食連鎖における生産者である好気性細菌の純生産量は他の微生物の生産量の5~49%程度と比較的大きいが,好気性細菌から動物プランクトンへの転送効率は小さいという特徴があった.
- (4) 貧酸素水塊による影響により夏季の動物プランクトンの捕食量は約2割減少するともに、植物プランクトンの小型化を招いており、貧酸素水塊の発生は浮遊生態系においても生産性を低下させる要因となっている.

本研究で用いた予測モデル(通称:伊勢湾シミュレー ター)は、国立研究開発法人港湾空港技術研究所が主 催する「伊勢湾シミュレーター勉強会」に登録すること により利用が可能である(2015年3月現在).

謝辞:中部地方整備局港湾空港部海洋環境・技術課のご 協力のもと,伊勢湾再生海域検討会研究WGの委員の 方々に有益なご助言を頂きました.また国立研究開発法 人港湾空港技術研究所井上徹教チームリーダーには予 測モデルの運用方法,予測結果の整理・解析手法につい てご指導頂きました.ここに謝意を表します.

参考文献

- 相馬明郎, 関口泰之, 垣尾忠秀: 貧酸素海域の生態系 評価を目的とした内湾複合生態系モデル"ZAPPAI(雑 俳)"の開発と適用, 海洋理工学会誌, Vol. 11, No.2, pp.32-52, 2005.
- 2) 永尾謙太郎,竹内一浩:浮遊系-底生系結合生態系モ デルを用いた有明海での貧酸素水塊形成機構の支配 要因の解析,海洋理工学会誌, Vol. 16, No.2, pp.59-91, 2010.
- T. Suzuki, K. Ishii, K. Imao and Y. Matsukawa: Box Model Analysis on Phytoplankton Production and Grazing Pressure in a Eutrophic Estuary, *Journal of the Oceanographical Society of Japan*, Vol.43, pp.261-275, 1987.
- 田中陽二,中村由行,鈴木高二朗,井上徹教,西村 洋子,内田吉文,白崎正浩:微生物ループを考慮した 浮遊生態系モデルの構築と伊勢湾への適用,土木学 会論文集 B2(海岸工学), Vol. 67, No.2, I_1041-I_1045, 2011.
- 5) 田中陽二,中村由行,鈴木高二朗,井上徹教,西村 洋子:微生物ループを考慮した浮遊生態系モデルの構築,港湾空港技術研究所報告,第50巻,第2号,pp.3-68,2011.
- M. B. Decker, D. L. Breitburg, J. E. Purcell: Effects of low dissolved oxygen on zooplankton predation by the ctenophore Mnemiopsis leidyi, *Mar Ecol Prog Ser 280*, pp.163-172, 2004.
- A. Sohma, Y. Sekiguchi, and K. Nakata: Modelling and evaluating the ecosystem of sea-grass beds, shallow waters without sea-grass, and an oxygen-depleted offshore area, *Journal of Marine Systems*, 45, pp.105-142, 2004.
- 8) 伊勢湾環境データベース: http://www.isewan-db.go.jp/
- 9) 中部地方整備局港湾空港部ホームページ: http://www.pa.cbr.mlit.go.jp/
- 山本祐也、中田喜三郎、鈴木輝明:三河湾における貧酸素水塊形成過程に関する研究、海洋理工学会誌、 Vol. 14, No.1, pp.1-14, 2008.

(2015.3.18 受付)

ANALYSIS OF CARBON CYCLE COSIDRERING MICROBIAL LOOP IN ISE BAY USING AN ECOSYSTEM MODEL

Kentaro NAGAO, Yoji TANAKA, Kisaburo NAKATA and Mitsuru ONDA

This study determines optimum parameters of marine ecosystem model based on detailed observational data. The calculation results reveale carbon cycle through the microbial loop in Ise bay, indicating the amount of predation by zooplankton exceeds 100mgC/m²/day in summer. Regarding the amount of carbon transfer to zooplankton, ratio of classical-food web to micro-food web is evaluated as 9:1. Furthermore, predation pressure of zooplankton is predicted to decrease approximately 20% under the influence of hypoxia. Although the calculated bacteria growth rate is almost the same level as the other microbes (Diatom, ANF:Autotrophic nanoflagellate,Synechococcus sp.), carbon transfer efficiency from bacteria to zooplankton is smaller than the other microbes.