

水域生態系モデルの進歩と課題

九州大学大学院工学研究科都市環境システム工学専攻教授

楠 田 哲 也

土 木 学 会
水 理 委 員 会 ・ 海 岸 工 学 委 員 会
2000 年 8 月

水域生態系のモデルの進歩と課題

Modeling of Aquatic Ecosystems-Development and Future-

楠 田 哲 也
Tetsuya KUSUDA

近年、水域生態系のモデルがますます高度になってきている。このモデルを構成する水理学的輸送過程は従前よりかなりの精度で再現、予測可能になっているが、生物学的過程や化学的過程は依然として問題を抱えている。特に生物学的過程は集中化、コンパートメント化にともなう生態系の機能と構造の関係性が十分に整理されていないきらいがある。さらに、計算時に与えなければならない境界条件の精度も低く改善が求められている。そこで、このような状況を踏まえて、水域生態系のモデルの考え方、展開過程、課題についてとりまとめる。

1. モデル化とは

対象をあるコンセプトに基づき具現化することをモデル化と称し、作成されたものをモデルという。モデル化は環境面だけでなく社会のあらゆる面で幅広くなされており、その表現には数式、図表、造形などの手法がある。

モデル化の目的は、対象をコンセプトに適うように簡潔に表現し、利用や考察面で便益を得られるようにすることにある。対象を水質と生態系に絞ると、その目的は、

- ①対象の機能、および対象に関わる自然現象や人為による変化あるいは現状の相対比較をある条件のもとで再現、予測、推定すること、
 - ②対象に生じている事象を因子間の関連性に基づきより深く考察できるようにすること、
- などである。

モデルは対象とする事象をできるだけ簡潔に表現し、かつ目的を達成できるものが最も望ましい。つまり、目的に適うならば簡単でしかも簡単すぎないモデルが最も望ましく、現象を厳密に表したものが良いとは限らない。

2. 水域生態系に関わるモデルの種類

1) 表現方式による分類

水質や生態系に関するモデルを表現方式で大別すると、

- ①関連する因子間の関係を定性的ないしは半定量的に整理表現するもの：定性的記述モデル
 - ②関連する因子間の関係を定量的に記述するもの：数理モデル
- となる。

定性的記述モデルは、計算などにより関係性を整理し図などにて結果を示したものである。

数理モデルには、確率論的モデルと決定論的モデルがある。

確率論的モデル：

数値データを整理し因果関係を数学的に表現しようとするものである。確率論的モデルでは時系列や回帰直線による表現や確率微分方程式などが用いられる。代表的なものとして湖沼の富栄養化を予測するVollenweider (1980)がある。

決定論的モデル：

科学的な基本法則や諸関係式を用いて動的・静的な因果関係を表現しようとするものである。決定論的モデルには降水の流出量を推定するタンクモデル、水質の変化を予測するモデル、生態系の変化を推定するモデルなどがある。

2) 時間影響による分類

定常モデル：

時間的に変動しない静的モデルをいう。年間平均値で表すVollenweiderモデルは定常モデルである。

非定常モデル：

時間変動を取り扱う動的モデルをいう。動的モデルには周期性のあるものとなないものがある。

3) 階層構造による分類

モデルはいくつかのサブモデルに分けられる。水域生態系に関わるモデルでは場の状況を示す、流体の運動量保存、物質保存、エネルギー保存がサブモデルであり、さらに下位のモデルには周辺環境条件を表すものやサブモデル式を表すための構成則、状態方程式、植物生育式、生物行動表現式などがある。

コンセプトにより理論指向モデルとデータ指向モデルに区分されることもある。また物理空間の規模によりモデル式の表現方法が変わる。物理現象は空間規模が 10^3 倍異なると支配因子が異なる。生物でも行動範囲により表現が変わる。さらに環境条件は自然現象により変動するがヒトの営為によっても変化する。ヒトの営為は社会、経済、心理などの諸条件により変化する。水系生態系のモデルではこれらの要素を外部条件化し所与の条件として処理することが多い。

3. 水域生態系の機能と構造

生態系(ecosystem)とは生物の複合体と非生物環境要素の複合体が一体となったものである。生物の複合体は規模順でいえば個体、個体群、群集の次に位置するもので、環境要素は気象要素と地形・地質・水質要素などからなる。

生態系は一次生産者（光合成生物）、一次消費者（食植動物）、高次消費者（肉食動物）、分解者（細菌類など）から構成されている。これは階層化された生物群の姿だけでなく栄養段階をも示している。栄養段階間でのエネルギーの転送効率、つまり生態効率はある栄養段階での年間生産質量と1段階下の栄養段階における年間生産質量との比で表され、一次生産者と一次消費者の間では約20%、高次消費者間では10-15%となっている。ただし、同じ栄養塩レベルの生物でも機能が異なることがあるので注意を要する。

また、生物種の分布は空間に依存し、同じ河川でも溪流部、急流部、緩流部で生物叢が変わる。生物の複合体への影響は環境が厳しいところではその攪乱作用が、環境が穏やかなところでは捕食が、中程度の環境のところでは相互の競争が卓越する。

4. 水質・生態系モデル

4. 1 水質・生態系モデル展開の過程

水質と生態系を結合したモデルの展開は、生態学の進展に大きく依存している。生態系に関わる研究は、個体、個体群、群集、生態系と展開してきているが、必ずしもモデル化を目的としていない。

生態学の一分野である数理生態学は、陸上植物の光を巡る競争機構・個体群の空間分布・個体群動態のように種の共存や多様性に関わるもの、過去の環境条件の変遷の推定・病原体の影響度等の議論を通じての遺伝子レベルでの自然淘汰の機構の解明を計ろうとするもの等を扱い、生態学の進展に大きな影響を与えている（厳佐、1995）。数理生態学には純粋数学的な側面もあり、Lotka-Volterra型の式の特異性やカオスの議論もなされている。理論に片寄りがちだけに、現象論との整合性が求められることが多い。

生態学の個々の分野においても、環境条件とある空間内の生物種の存在の関係のような物理プロセスを組み込んだ数理生態モデルの領域までには研究は未だ広がっておらず、水質予測に应用できるものとなるには少々時間がかかるようである。

一方、実用レベルでの初めての水質モデルは1914年から1915年にかけてのStreeter-Phelps(1925)によるOhio河の有機性汚濁物質と溶存酸素濃度を対象としたものである。この種のモデルの展開は、Chen(1970)の研究、魚と溶存酸素の関係を考慮したVernberg(1971)やAlbaster(1973)、溶存酸素と魚類・底生生物を考慮したChen and Orlob(1972, 1975)、植物プランクトンによる窒素の循環を考慮したBeck(1978)、さらに、動物プランクトンまでを考慮したDiToro et al.(1977)、Narragansett湾の生態系をモデル化したKremer and Nixon(1978)により順次なされてきた。しかし現時点においても実データや解析が不十分のためモデル

上での表現は、懸濁物質は生分解性に関わらず一括して表され、植物プランクトンや藻類もまとめて表現され（藍藻類を分離する例もある）、動物プランクトンに至っては考慮されないことが多い。しかし、Huilot *et al.* (2000)らの実験とモデル予測の照合によれば食物連鎖に応じた1次生産者段階の細分化の必要性が示されている。魚類を考慮しても'かなめ'種が考慮されるのが限界となっているし、流況の変化によるニッチ（隠れ家）の変化などはこれからの課題となっている。底生生物についての考察は、干潟に主眼をおいて進められたものとしてBaretta and Ruardij (1988)らによるものがある。これは、オランダのEms河口の炭素循環を論じたもので、同じ手法を東京湾の盤州干潟の窒素循環に中田と畑（1994）が適用している。これらとは別に生態系におけるカオス的な変化、たとえば絶滅確率のようなものの検討も将来の課題である。

生態系を統合的に理解しようとする試みも後述するようにならないわけではない。この問題の解決には、要素的諸原理を越えたメタ原理としてのシステムモデルの構築が求められることになる。このようなメタ原理的な取扱いにも生態系を表すには限界があり、これと要素積み上げ型をつなぐ研究がますます必要となると思われる。

4. 2 生態系モデルの種類と考え方

生態系モデルの展開過程は前述の通りである。現時点の生態系モデルは大きく2種：マクロとコンバートメント型に分けられる。

1) 統合エネルギー（メタ原理）型モデル

メタ原理に基づくものはいづれも生産者、消費者、分解者と物質の循環にともなう広い意味でのエネルギーの流れを内包されたエネルギー（embodied energy）としてとらえ、物質循環過程における広い意味でのエネルギーの流れを説明しようとしたものである。この考え方は、Lindeman (1942)により確立された生産力と生産者の概念、つまり、栄養段階のエネルギー量を考慮した食物連鎖の考え方の影響下にあることは明らかである。なお、Lindemanのバクテリアの位置は現在の認識と異なっているが、現在の考え方と本質は変わらない。

A. 最大出力原理

Odum (1957, 1971)により唱えられた手法である。ある段階の生物が有するエネルギーを調整係数により太陽エネルギー換算したものをemergyと称しエネルギーの流れを説明している。システム表現には独特の記号が用いられている。エネルギー源、生産者、消費者、貯蔵、作用素（working gate）、作用関数などの要素を用いて表される。図-1、2に最も初期の概念の明確なFloridaのSilver Springsにおける生物群集の生態ピラミッドとエネルギーの流れを示す。

自然生態系だけでなく、都市を代謝系としてエネルギーと経済価値（money）の流れとしても表している。さらには、流出輸送にともなう物質の濃度変化も表し得るように改良がなされてきている。

B. 最大エクセルギー基準原理

Jørgensen and Mejer (1979)やJørgensen (1981)は生態系の食物連鎖を表現するには、エネルギーよりもエクセルギーの方がより精度よく表せるとした。そして、生産者、一次消費者、二次消費者と進む際のエクセルギーの換算係数を遺伝子数に関係づけている。

生態系のエクセルギーは、

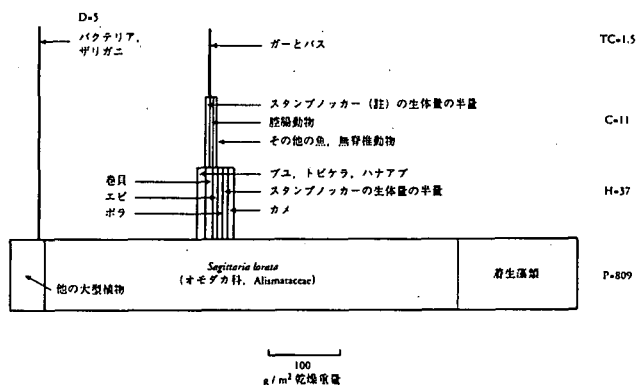


図-1 FloridaのSilver Springsにおける生物群集の生態ピラミッド
P:生産者、H:捕食者、C:肉食者、TC:頂上肉食者、D:分解者
Odum (1957)

$$E = R \cdot T \sum_{i=1}^n W_i C_i \quad (4-1)$$

にて求めており、 R ：気体定数、 T ：絶対温度、 C_i ：生態系における i 種有機構成物の濃度で単位は g/L 、 W_i ： i 種有機構成物中の情報量（遺伝子量）で、繰り返し分を除いたものである。情報量としての係数（換算係数）の例を表-1に示す。

*エクセルギーはある熱量から可逆的に転換できる力学的仕事を表すものである。絶対温度 T の熱源から熱量 Q が供給されているとき、その熱量の持つエクセルギー E は、

$$E = Q \cdot (T - T_0) / T \quad (4-2)$$

で表せる。

これらの他にSchniderによるエントロピー最大に向けて変化するとした最大エネルギー散逸基準原理、Margalefの最大生物量原理、Whittaker and Woodwellによる最大有機物量原理、Ilanowiczによる最大優勢原理などが提唱されている。

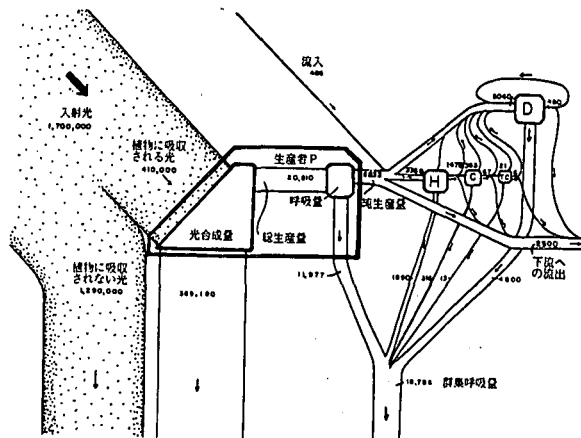


図-2 FloridaのSilver Springsにおける生態系のエネルギーの流れ Odum (1957) (図中記号は図-1と同じ)
単位 $kcal/m^2/y$

表-1 遺伝子数とエクセルギーの換算係数

有機物名	遺伝子数	換算係数 W	有機物名	遺伝子数	換算係数 W
デトリタス	0	1	動物プランクトン	10,000-15,000	30-46
バクテリア	600	3.0	魚類	100,000-120,000	300-370
藻類	850	3.9	鳥類	120,000	390
イースト	2,000	6.4	両生類	120,000	370
真菌類	3,000	10.2	爬虫類	130,000	400
カビ	9,500	32	哺乳動物	140,000	430
樹木	10,000-30,000	30-87	ヒト	250,000	740

2) 決定論的数学モデル

対象物質、対象変数を定め、制御因子、境界としての空間、生態系の対象領域をもとに定量的に予測できるようにする手法である。詳細は後述する。

4. 3 水質・生態系のモデル化

1) モデルに求められる基本特性

前述したように定性的記述モデルは現在ではあまり用いられないので、以下決定論的数理モデルに重点をおいて述べる。モデルに求められる基本的特性は、以下の通りである。

- (1) モデル構造がシステム構成変数と目的評価変数の間を必要十分の簡潔さでつなげていること。
- (2) モデルがデータ精度、解析精度と釣り合う簡便さであること。
- (3) モデル中のサブモデルの精度、複雑さがシステム全体の精度、複雑さと同程度になっていること。
- (4) 得られた結果が役立つこと。

2) モデルの構造

水域生態系モデルは、いくつかのサブモデルより構成される。これらサブモデルは、生態系モデル、流体輸送モデル、熱収支モデル、物質収支モデル（水質モデル、底質モデル、物質負荷モデル、ときに大気モデルが含まれることもある）、からなる。サブモデルはさらに下位のサブモデルに分けられる。たとえば、生態系モデルは、水生植物、遊泳生物、底生生物、植物プランクトン、動物プランクトン、バクテリア等のモデルである。さらに、周辺環境条件を表すものやメインモデル式を表すための構成則（たとえばNavier-Stokes式では剪断応力と流速の関係式）、状態方程式（密度変化表現式）、化学反応式、光強度式、微生物反応式、捕食-被捕食関係式、生物行動表現式などがある。これらのサブモデルをそれぞれ独立させて扱うこともあれば、水温躍層と流動形態（密度流）の場合のように相互に関連づけて扱うこともある。

人が感じる水環境の価値を評価するようなどときには、費用便益、心理的評価など社会経済学的原理に基づく評価モデルも必要となる。

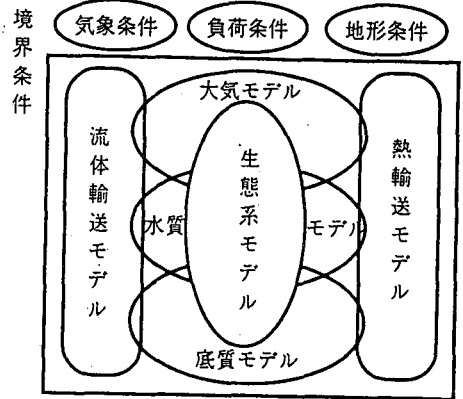


図-3 モデル構造と境界条件

3) モデル境界の設定

モデルの構造を定めモデル化を計るには、空間的に、要素的に、さらに時間的に、どこまでモデル化を計るかを予め定めなければならない。実務上では費用、検証用データの有無により決めることも少なくないが、得ようとする結果の精度を保障するに必要な最小限の要素と空間を含むものとするのが理想である。

たとえば、水域の境界設定では、計算時の境界条件を水位で与えるときには大きめに取る必要がある。物理的な境界条件の与え方により境界の位置を変えないといけなことがあるように、モデル化に続く作業内容が影響を受けることがある。さらに生態系の境界設定では、高次消費者として、魚介類やその系外への持ち出し者として鳥類の重要性もいわれている。モデル構造と境界条件の関係を図-3に示す。

4) モデルの構成

モデル化に用いる法則は、運動量保存、流体保存、物質保存、エネルギー（熱量）保存であり、これら保存式中には、構成則（応力と変位の関係、密度と塩分や温度）、輸送式（分子拡散輸送、渦拡散輸送、沈降、巻き上げ）、反応式（生物反応、化学反応）などが含まれる。モデル化するにはこれらの諸事象を定式化しなければならない。

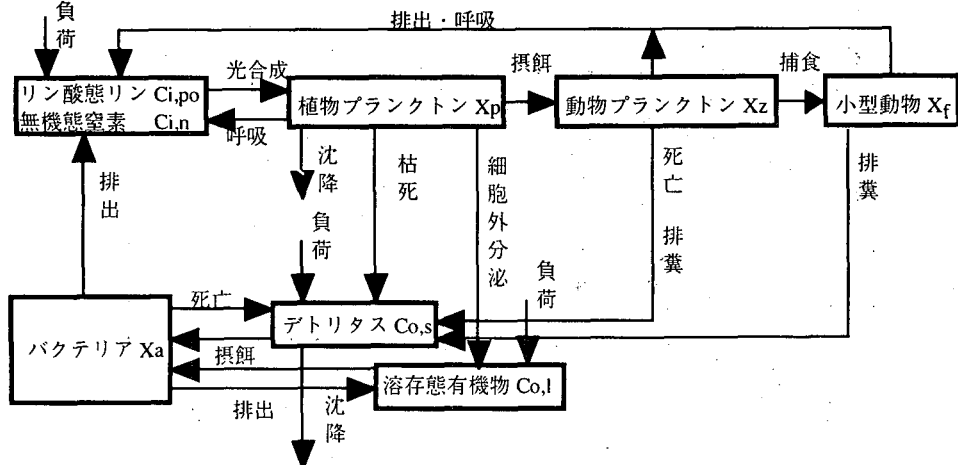


図-4 好気条件下の水域での炭素、窒素、リンの物質収支

5) モデル化の基本的考え方

A. 水質・生態系

モデルの作り方を説明するために水域の要素を簡単にまとめコンパートメント化した、好気条件下の水域での炭素、窒素、リンの物質収支を図-4に示す。なお酸素を含めた例は後述する。

この図はコンパートメント（対象物質）間の物質の流れを示している。モデル化では炭素や窒素というように元素を特定して行う。つまり対象コンパートメントに応じて元素を選択する。水域のある地点におけるコンパートメントの物質 C の濃度（物質収支）は次式のように表される。右辺の最終項が上図のコンパートメント間の変化である。

$$\begin{aligned}\frac{\partial C}{\partial t} &= \text{移流項} + \text{分散・拡散項} + \text{発生・消滅項} \\ &= -u\frac{\partial C}{\partial x} - v\frac{\partial C}{\partial y} - w\frac{\partial C}{\partial z} + \frac{\partial}{\partial x}\left(D_x\frac{\partial C}{\partial x}\right) + \frac{\partial}{\partial y}\left(D_y\frac{\partial C}{\partial y}\right) + \frac{\partial}{\partial z}\left(D_z\frac{\partial C}{\partial z}\right) + \left(\frac{\partial C}{\partial t}\right)^* \quad (4-3)\end{aligned}$$

ここに x, y, z は座標、 u, v, w は流速、 D_x, D_y, D_z は分散係数、最終項は発生・消滅項である。 u, v, w は水理計算にて別途得られる x, y, z 方向の流速である。

最終項は植物プランクトン X_p （炭素基準）を例にとると以下になる。式（4-4-1）の右辺各項は式（4-4-2）と同順である。各項の次元は単位時間当たりの変化量である。

$$\left(\frac{\partial X_p}{\partial t}\right)^* = \text{光合成による増殖} - \text{細胞外分泌} - \text{呼吸} - \text{動物プランクトンによる摂餌} - \text{枯死} - \text{沈降} \quad (4-4-1)$$

$$\left(\frac{\partial X_p}{\partial t}\right)^* = \mu_p X_p - r_{ec,p} \mu_p X_p - r_p X_p - \eta_{z,p,c} \mu_z X_z - k_{d,p} X_p - (w_s - w) X_p \quad (4-4-2)$$

μ_p は植物プランクトン炭素単位質量当たりの増殖速度、 $r_{ec,p}$ は細胞外分泌係数、 r_p 呼吸係数、 $\eta_{z,p,c}$ 動物プランクトンが植物プランクトンを摂餌したときの炭素基準の収率の逆数、 μ_z は動物プランクトンの炭素単位質量当たりの増殖速度、 $k_{d,p}$ は枯死係数、 $w_{s,p}$ は沈降速度、 w はその場の鉛直方向速度である。

B. 生物から見た底質

底土表層の好気性部においては付着藻類、海草、懸濁物食者、堆積物食者、メイオベントス、バクテリアなどが存在し、生物反応にあずかるとともに化学反応が生じている。嫌気性部においてはバクテリアと化学反応が主たるものとなる。その関係は図-5のようになる。

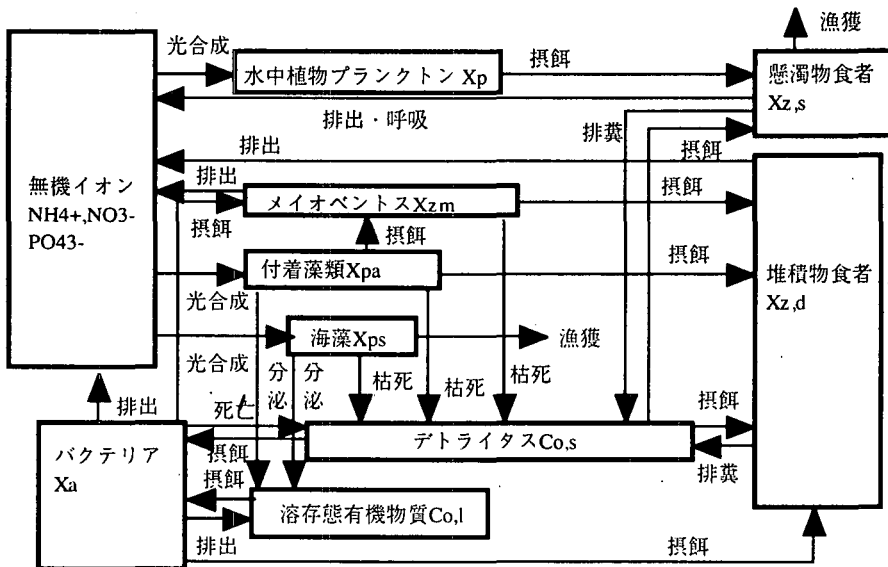


図-5 底生生物を中心とした物質循環

底土中では移流がなく、生物による輸送が代わりに存在する。後者を見かけの移流項とすると基本式は式（4-3）と同等となる。

C. バクテリア、化学物質から見た底質

底土中の化学構造は酸化還元レベルに支配されている。有機物の分解、窒素循環、イオウ循環は図-6のように表されている。底面から、酸化層、還元層（脱窒層（消散還元層）、硫酸還元層、メタン生成層）の順に並んでいる。酸化層の厚さは泥質のところで5 mm前後である。砂質のところでは20mm以上のこともある。酸化層中にも有機物核のある脱窒部がスポット状に存在することがある。しかし、生物攪乱(bioturbation)があるときには酸化層が底土中の巣孔の周りに存在する。生物反応だけでなく、Fe(III)の酸化物、Fe²⁺、Mn(IV)の酸化物、Mn²⁺が明瞭な分布を示している。

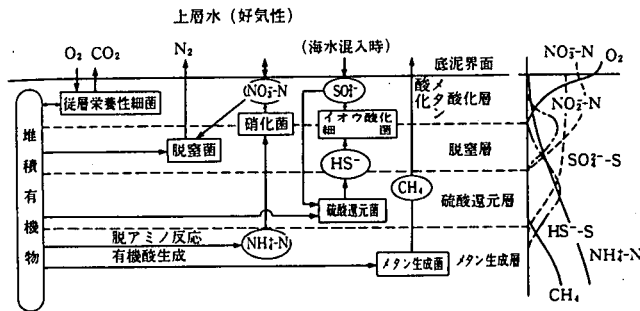


図-6 底土中における有機物の分解、窒素循環、イオウ循環

4. 4 要素、状態方程式等の表現

4. 4. 1 生物

1) 最少律と元素構成比率

基本的に生物の増殖は必須栄養分の中で不足する栄養分の相対量に支配され多量に存在する栄養分とは無関係である（Liebigの最少律）。水域の栄養塩レベルの議論において窒素やリンが問題にされカリウムが問題にされないのはこの理由による。バクテリアにおいても構成元素組成がおおよそ決まっているが、リンの過剰摂取や菌体の密度効果に見られるように詳細に見ると少しは変化する。物質の存在比率により優占種が変わるのでモデル化では係数値の適正な選択が必要になる。

細菌の原則構成比率は生育条件により異なるが、一般に下表のようであり簡単にはC₅H₇O₂N、またはC₆₀H₈₇O₂₄N₁₂Pのようにも表される。

表-2 細菌の原則構成比率

元 素	乾燥物質の%		元 素	乾燥物質の%	
	範 囲	代 表 値		範 囲	代 表 値
C	45-55	50	K	0.8-1.5	1
O	16-22	20	Na	0.5-2.0	1
N	12-16	14	Mg	0.4-0.7	0.5
H	7-10	8	Ca	0.4-0.7	0.5
P	2-5	3	Cl	0.4-0.7	0.5
S	0.8-1.5	1	Fe	0.1-0.4	0.2

藻類の元素構成は生育条件により異なるが、一般に下表のようであり簡単には(CH₃O)₁₀₆(NH₃)₁₆(H₃PO₄)、あるいはC₁₀₆N₁₆P₁H₂₆₃O₁₁₀と表される。このC : N : P=106 : 16 : 1をRedfield値という。

懸濁物質の窒素とchl-aの関係(Miyata and Hattori, 1986)の例として、以下のものがある。

$$N(\text{mgN/L}) = (0.699\text{chl-a} + 3.62)14/1000 \quad (4-5)$$

表-3 藻類の原則構成比率

試料	乾燥質量あたりの%					N/C	P/C	C/chl-a	P/chl-a	備考
	chl-a	N	P	C	炭水化物					
琵琶湖南湖	1.1	7.8	0.086						0.78	1984-1985観測
霞ヶ浦高浜入り	0.71	6.4	0.86	35	33	0.18	0.024	49	1.19	1976夏
霞ヶ浦								68		水理公式集、1999
Chlorella	1.2	8.6	0.84		55				0.70	相崎ら、1987
Microcystis										水理公式集、1999
aeruginosa								69.4		高村ら、1987
海水性藻類	1.7	6.3	1.6	39	23	0.16	0.041	23	0.94	水理公式集、1999
C ₁₀₆ N ₁₆ P ₁ H ₂₆₃ O ₁₁₀		6.3	0.9	36		0.18	0.025			組成式

2) 植物プランクトンの成長と枯死

A. 成長基本モデル

式(4-4-2)の右辺第1項の係数は、

$$\mu_p = \mu_{pmax} f_{Cl} f_T f_{PC} \quad (4-6)$$

ここで、 μ_p は植物プランクトンの増殖速度(d^{-1})、 μ_{pmax} は最大比増殖速度(d^{-1})、 f_{Cl} は栄養塩濃度の影響、 f_T は光強度による効果、 f_{PT} は温度による効果、 f_{PC} は混雑の効果である。この関係を図-7に概述する。

B. 最大比増殖速度

対象植物プランクトン、混合状態により値は異なる。そのオーダーは20℃で1.0 d^{-1} である。岩佐(1990)のまとめによると単位を d^{-1} 、 T を温度(℃)として、琵琶湖の珪藻0.45、諏訪湖0.1+0.06 T 、霞ヶ浦1.20、神戸千刈貯水池0.5、デンマークの湖沼0.8-2.4、San Francisco湾1.5-2.0、Potomac Estuaryの上流0.1 T となっている。

C. 栄養塩濃度

Monod型表現式の組合せとし

て、 K_0 を半飽和定数(μ_p/μ_{pmax} が丁度1/2になるときのそれぞれの栄養塩濃度)として、

$$f_{Ci} = \frac{C_1}{K_{C1} + C_1} \frac{C_2}{K_{C2} + C_2} \frac{C_3}{K_{C3} + C_3} \dots \quad (4-7)$$

のように表される。以下に窒素とリンに関わる半飽和定数の例を表-4に示す。

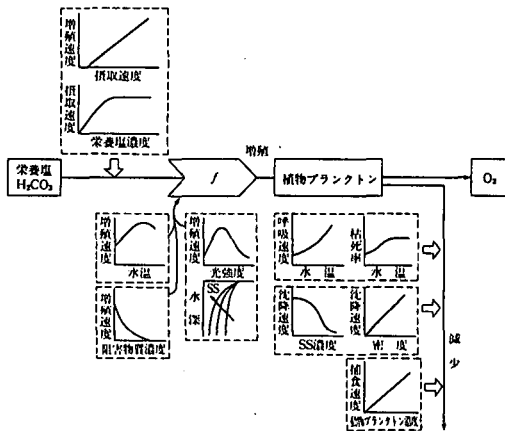


図-7 植物プランクトン増殖に関わる因子

無機態窒素には NH_4^+-N 、 $NO_3^- -N$ 、 $NO_2^- -N$ の3態があり、摂取速度は形態により異なる(後述)。

脱窒の際の酸素の影響は上述のMonod式のような右上がりではなく、濃度増加とともに増殖速度は減少する。このような際には、

$$f_{Ci} = 1 - \frac{C_1}{K_{C1} + C_1} = \frac{K_{C1}}{K_{C1} + C_1} \quad (4-8)$$

とすることがある。

表-4 半飽和定数の例

水 域 名	半飽和定数(mg/L)		水 域 名	半飽和定数(mg/L)	
	無機態リン	無機態窒素		無機態リン	無機態窒素
琵琶湖	0.002	0.025	Odense Fjord	0.005	0.10
諏訪湖	0.005	0.015-0.03	Lake Washington	0.03-0.05	0.3-0.4
霞ヶ浦	0.02	0.01	San Francisco Bay	0.03-0.05	0.3-0.4
神戸市千刈貯水池	0.02	0.02	Upper Potomac	0.005	0.025
			Estuary		

最少律の考え方に従えば、式(4-7)のような積にはならない。そのために、

$$f_{Ci} = \min \left\{ \frac{C_1}{K_{C1} + C_1} \frac{C_2}{K_{C2} + C_2} \frac{C_3}{K_{C3} + C_3} \dots \right\} \quad (4-9)$$

と置くことがある(中田, 1993)。

D. 光合成速度と光強度

Monod型の表現式として飽和値のある、

$$f_{pT} = \frac{I}{K_I + I} \quad (4-10)$$

Steele(1962)が用いた最適日射量(2,000-20,000 lux程度)を定めた、

$$f_{pT} = \frac{I}{I_{opt}} \exp\left(1 - \frac{I}{I_{opt}}\right) \quad (4-11)$$

その他、直線近似、指数型などいくつか工夫されている(水理公式集, 1999)。

E. 温度効果

生物成長速度に関わる温度上昇の効果を温度上昇を10℃とするととき、 Q_{10} という。通常2程度である。

$Q_{10}=2$ のとき成長速度は

$$f_p = \exp(0.0693T) \quad (4-12)$$

となる。1℃当たり約7%に相当する。

F. 混雑効果

Verhulst-Pearl式をもとに濃度 C_{pc} を越えると抑制効果が生じるとしている(Di Toro *et al.*, 1971)。

$$f_{pC} = 1 - \frac{C_p - C_{pc}}{C_{pmax} - C_{pc}} \quad (\text{ただし常に} \leq 1) \quad (4-13)$$

G. 栄養塩の選択摂取

植物プランクトンは窒素系の栄養塩を必要とする。単一種の室内実験(たとえばGrant *et al.*, 1967)や複合系のChesapeake湾の測定事例(McCarthy, 1977)によると、その摂取順は $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、尿素、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、 $\text{NO}_2^-\text{-N}$ であり、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、尿素があればまずこれらを摂取し、ないときに限り $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、 $\text{NO}_2^-\text{-N}$ を利用する。 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ の濃度が0.007-0.014mg/Lを越えるとき $\text{NO}_3^-\text{-N}$ の摂取は抑えられる。Nakajima *et al.*(2000)はこの事実をモデルに取り入れ、栄養塩の形態により摂取速度を変え、冬季と夏季の植物プランクトンの増殖速度の違いを説明可能にした。

H. 植物プランクトンの細胞外分泌

植物プランクトンは光合成により固定した有機物質の一部を高分子として細胞外に排出する。これを細胞外分泌という。Eppléy and Sloan(1965)はこの分泌量は固定全炭素量の15%以下であることを示した。

Watt(1966)は分泌比率 $r_{ec,p}$ (%)を以下のように表した。

$$r_{ec,p} = 135 \exp(-0.00201 \text{Chl-}a) \quad (4-14)$$

1.植物プランクトンの呼吸と枯死

呼吸は生物の体積や表面積に関係している。Jørgensen(1979)によると単位乾燥質量当たり、

$$r_p=0.03\exp(0.0519T) \quad (4-15)$$

と表した。なお、枯死は呼吸と同様の形式にすることが多い。

3) 動物プランクトンの成長と死亡

A.成長基本モデル

$$\mu_z=\eta_{zp}f_zf_{zt}X_p \quad (4-16)$$

ここに、 η_{zp} は動物プランクトンが植物プランクトンを摂餌したときの収率、 f_z は動物プランクトンの濾水速度、 f_{zt} は温度効果、 X_p は植物プランクトンの濃度である。

動物プランクトンの増殖に関わる要素の関係を図-8に示す。

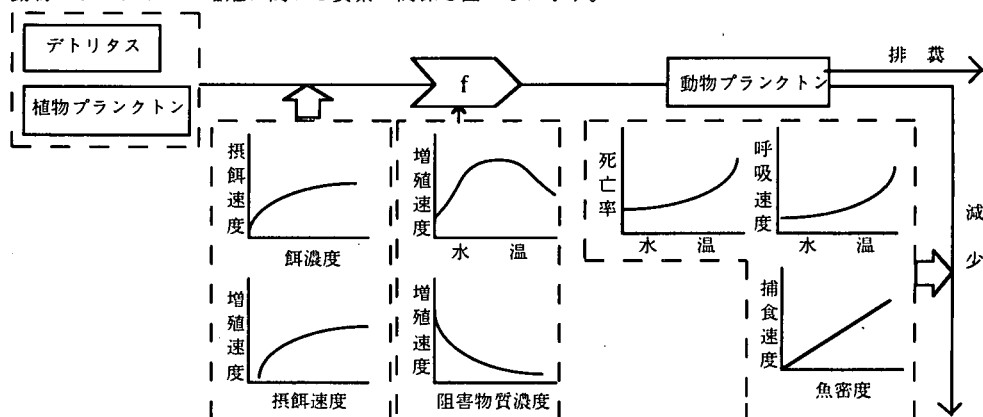


図-8 動物プランクトンの増殖に関わる要素の関係

この種の計算の際には炭素を基準として計算すれば換算係数を必要としない。しかし、各生物の乾燥質量を用いる際には、生物間の換算係数を必要とする。

B.濾水速度

濾水速度は、Monod型の

$$f_z=f_zmax\frac{K_{zp}}{K_{zp}+X_p} \quad (4-17)$$

で与えられる。最大濾水速度には表-5のような例がある(DiToro,1971)。

表-5 動物プランクトンの最大濾水速度

ワムシ	濾水速度 (L/mg乾重/d)	カイアシ類	濾水速度 (L/mg乾重/d)	甲殻類	濾水速度 (L/mg乾重/d)
<i>Bracnionus calyciflorus</i>	0.6-1.5	<i>Calanus</i> sp.	0.67 - 2.0	<i>Daphnia</i> sp.	1.06
		<i>Calanus finmarchicus</i>	0.05	<i>Daphnia</i> sp.	0.2-1.6
		<i>Rhincalamus nasntus</i>	0.3 - 2.2	<i>Daphnia magna</i>	0.74
		<i>Centropages hamatus</i>	0.67 - 1.6	<i>Daphnia magna</i>	0.2-0.3

一方、Parson et al.(1967)は植物プランクトンの濃度がある値以下に低下すると摂餌が行われなくなること、ある程度以上になると飽和することを明らかにしている。この事実をもとに、次式を得ている。

$$f_z=1-\exp\{\lambda(X_{p,c}-X_p)\} \quad (4-18)$$

ここに、 $X_{p,c}$ は限界植物プランクトン濃度である。 λ はIvlev係数と呼ばれる。

なお、藍藻類は大きいいため摂餌率が異なるので、分けて扱うことがある。

C. 温度効果

植物プランクトンと同型である。

D. 排糞と排泄

摂餌によって取り込まれた餌は糞や尿として排泄される。

排糞量は、

$$\text{排糞量} = \text{摂餌量} \times (1 - \text{収率}) \quad (4-19)$$

総成長効率は、

$$\text{総成長効率} = [\text{摂餌量} - (\text{排糞量} + \text{排泄量})] / \text{摂餌量} \quad (4-20)$$

4) 底生生物の二枚貝の濾水量

濾水量はJørgensen(1943)が用いたアロメトリー型の式 (Brody,1945) をもとに、 f_d を濾水速度($\mu\text{L 個体}^{-1} \text{min}^{-1}$)、 $W(g)$ を軟体部湿質量とすると、磯野(1998)と伊藤(1992)はそれぞれ

$$f_{sf} = 2.72 W^{0.534} \quad (4-21)$$

$$f_{sf} = 1.44 W^{0.798} \quad (4-22)$$

を与えている。なお、磯野によれば(1998)、殻長 L_{mm} のとき

$$W = 0.0000619 L^{2.85} \quad (4-23)$$

15℃に対する温度係数は

$$f_{sT} = 0.34310 T^{0.03107} \quad (5^\circ\text{C} \leq T \leq 25^\circ\text{C}) \quad (4-24)$$

$$f_{sT} = 0.266T + 1.38 \quad (25^\circ\text{C} < T \leq 30^\circ\text{C}) \quad (4-25)$$

塩分 S (35psu基準) に対する補正係数は

$$f_{s,sal} = 0.587 \log S + 0.118 \quad (5.8 \leq S \leq 35)$$

で、粘土のような無機物懸濁物質が含有していると濾水量は減少する(磯野,1998)。

5) 魚類の酸素消費量と体重の関係

アロメトリー型の式で表される。ギンザケでは、 W_f を魚体重 kg-wet とする時、宮城県気仙沼水産試験場 (1983) の結果によると

$$R_f = 39.62 W_f^{0.755} \quad (\text{mL O}_2 \text{ fish}^{-1} \text{ h}^{-1}) \quad (4-26)$$

であり、遊泳時はこの1.6倍、摂餌時は2.5倍となる(Brett and Zala,1975)。また $\text{NH}_4^+\text{-N}$ の排出量 A_d ($\mu\text{g-N fish}^{-1} \text{ h}^{-1}$) は、

$$A_d = 1.486 W_f^{0.9286} \quad (4-27)$$

と与えられる(Brett and Zala,1975)。さらに養殖時の摂餌効率 (宮城県気仙沼水産試験場、1983) は0.95、成長速度(Brett and Zala,1975)は時間を日単位として、

$$\mu_f = \exp(0.0108t) \quad (4-28)$$

で与えられている。

6) バクテリア

バクテリアはエネルギーを取得する経路により、有機物を利用する従属栄養性細菌、無機物を利用する独立栄養性細菌、光エネルギーを利用する光合成細菌などに、電子受容体が O_2 の時には好気性細菌、結合型の酸素である $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、 $\text{NO}_2^-\text{-N}$ の時には亜硝酸還元細菌、硝酸還元細菌、 $\text{SO}_4^{2-}\text{-S}$ の時には硫酸還元細菌、有機物を元素構成を変えることなく分解するときにはメタン生成細菌と、多数に分けられる。電子受容体が O_2 の場合の増殖速度は以下のように表される。

$$\left(\frac{\partial X_A}{\partial t} \right)^* = \mu_{A,Co,s} X_A + \mu_{A,Co,d} X_A - k_{d,A} X_A \quad (4-29)$$

ここで、 $\mu_{A,Co,s}$ は懸濁態物質を利用するときの増殖速度(d^{-1})、 $\mu_{A,Co,d}$ は溶存態物質を利用するときの増殖速度(d^{-1})、 $k_{d,A}$ は死滅係数(d^{-1})である。

式(4-29)の右辺第1項の係数は、

$$\mu_{A,Cis} = \mu_{max A,Cis} f_{Cl} f_{AT} \quad (4-30)$$

ここで、 $\mu_{max A,Cis}$ は最大比増殖速度、 f_{Cl} は有機物濃度の影響、 f_{ACis} は酸素濃度の影響、 f_{AT} は温度による効果である。式形は式(4-7)、式(4-12)と同等である。バクテリア増殖に関わる要素を図-9、10に示す。

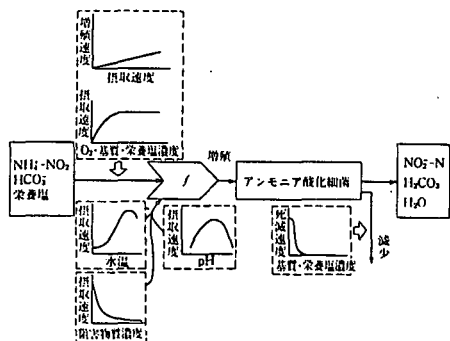


図-9 アンモニア酸化バクテリアの増殖に関わる要素

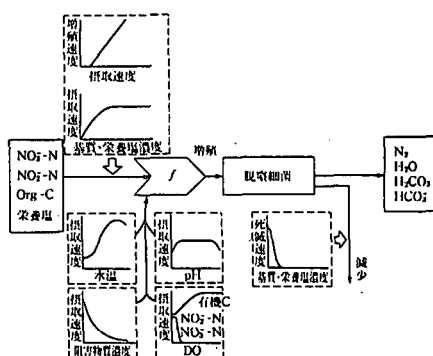


図-10 脱窒細菌の増殖に関わる要素

7) 生物濃縮

生物濃縮には、水銀のような重金属、脂溶性物質など多岐にわたる。本報では生物濃縮を対象外としている。一例だけあげると、New York州Long Islandの事例によると環境中で100年の半減期を持つ殺虫剤DDTが水中で0.00005mg/Lの時、プランクトン中では0.04 mg/L、魚類では0.17-2.07mg/L、鳥では1.07-75.5mg/Lと濃縮されていた(Woodwell et al., 1967)。このように生体濃縮係数(Biological Concentration Factor, BCF)が高く蓄積性の物質のモデル化は、死滅率や生殖異常性を始めリスク概念を取り入れた検討が別途必要である。

4. 4. 2 化学反応

1) 酸化還元電位

物質の化学反応はエネルギーの高い状態から低い状態へと生じる。生物においてもまったく同じである。生物の生存にはATPを生成するためのエネルギー源が必要である。物質をエネルギー源とする多くの生物は、この酸化還元反応により得られる化学エネルギーを利用している。水中や底土中の微生物の酸化還元反応には、①無機化合物を電子供与体とする場合、②嫌気状態での有機物の発酵で見られるように有機物質が電子供与体と電子受容体のいずれにもなっている場合、③有機物質が電子供与体に無機物質が最終の電子受容体になっている呼吸とがある。この呼吸には分子状態の(O₂)を最終の電子受容体とする好気呼吸と、NO₃⁻、NO₂⁻、SO₄²⁻、CO₂などの無機化合物を最終の電子受容体とする嫌気呼吸とがある。いずれの物質が電子供与体、電子受容体になるかはそれぞれの酸化還元状態を表す酸化還元電位(oxidative-reduction potential; ORP)で決定される。無機物の化学反応はこのORPをもとに比較的容易に求められるが、複数の有機物を基質とする生物反応では概略の値しか求められない。

一般に、ORP、Eは



$$E = E^0 + \frac{RT}{nF} \ln \frac{(S_{ox})(H^+)^m}{(S_{red})} = E' + \frac{2.3RT}{nF} \log \frac{(S_{ox})}{(S_{red})} \quad (4-32)$$

ここに、 E^0 は活動度としての(S_{ox})と(S_{red})が等しいときのORP、 E' はpH7の時のORP、 R は気体定数、 T は絶対温度、 n は電荷数、 F はファラデー定数である。

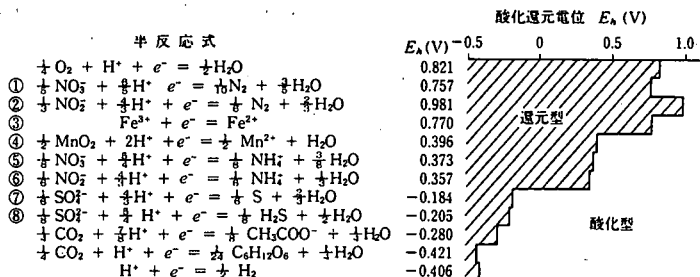
ORPの高いほど相手側を酸化する能力が高い、つまり電子を受け取りやすく、低いほど相手側を還元す

る能力が高い、つまり電子を与えやすい。図-11に半反応式と標準自由エネルギーの例を示す。半反応式は関与する電荷を残して表現したもので、必要ないくつかの式を組み合わせると電荷 e を消去すれば酸化還元電位を得られる。その反応により得られる化学エネルギー $\Delta G'$ は

$$\Delta G' = nF\Delta E \quad (4-33)$$

で求められる。

底土中で生じる反応の電子受容体としての電子の受取やすさは、pHにもよるがほぼ O_2 、 NO_3^- 、 SO_4^{2-} 、 CO_2 、有機物、 H^+ の順であり、電子供与体としての電子の与えやすさは、 H_2 、有機物、 CH_4 、 HS^- 、 NH_4^+ 、 NO_2^- 、 Fe^{2+} の順になる。



①：脱窒、②：脱窒、③：Fe(III)→Fe(II)、④：Mn(IV)酸化物→Mn(II)、⑤：硝酸還元、⑥：亜硝酸還元、⑦：硫酸還元、⑧：硫酸還元

図-11 半反応式と標準自由エネルギーの例 (25℃、1気圧、pH7.0)

2) 揮散・放散

飽和値との差に比例して揮散・放散がなされるとするのが常法である。ただ、比例係数はいくつかの要因の関数とされる。

4. 4. 3 熱・エネルギー・光量

1) 日射量

日射とは太陽の放射エネルギーのうち300-400nmから3000-4000nmの波長における直射光、散乱光、反射光などをいう。日射のうち可視光線(380-800nm)を短波放射、それ以上のものを長波放射という。植物プランクトンの増殖は日射に大きく支配される。しかし、人間の目に感じる明るさと植物プランクトンの光合成に関与するものとは異なる。光合成に関与する光量子量(PAR)を直接測定できるようになっている。光量子放射束密度単位は $mE \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 、太陽光線では $1 mE \cdot m^{-2} \cdot s^{-1} \approx 0.31 cal \cdot cm^{-2} \cdot min^{-1}$ である。

水面における日射、水中への入射量、水中での透過量に分けられる。

A. 全天日射の日平均日射量

いくつかの式が提案されている。

$$\text{Angstromの式} \quad s_d = s_{d1} \left\{ a + b \frac{N}{N_0} \right\} \quad (4-33-1)$$

$$\text{Kimballの式} \quad s_d = s_{d1} \{ c + d(1-n) \} \quad (4-33-2)$$

$$\text{Savinovの式} \quad s_d = s_{d1} \{ 1 - (1-k)n \} \quad (4-33-3)$$

ここに、 s_d は全天日射の日平均値($cal \cdot cm^{-2} \cdot d^{-1}$)、 s_{d1} は快晴時の全天日射の日平均値($cal \cdot cm^{-2} \cdot d^{-1}$)、 N は日照時間(h)、 N_0 は最大日照時間、 n は曇量(0-1)、 a, b, c, d は係数である。 a は0.16-0.25(平均0.22)、 b は0.44-0.60(平均0.52)という報告がある(日本水質汚濁研究協会、1982)。Savinovの k 値、快晴時の全天日射の日平均値は水理公式集(1999)に、年平均全天日射量は朝倉ら(1995)、太陽放射エネルギーの地表や水中での波長分布は西条ら(1995)に示されている。

B. 水面下へ入射する放射照度

水面下へ入射する放射照度 s_{w0} は

$$s_{w0} = (1-r_{ef})s_d \quad (4-34)$$

ここに、 r_{ef} は水面でのアルベド、 s_d は水面上の放射照度である。詳細は近藤(1994)を参照されたい。

C. 水中での透過

水中における光の散乱係数、吸収係数は水分子によるものと懸濁粒子によるものがある。単一波長の水中分光放射照度はLambert-Beer式として与えられている。

$$s_w(\lambda) = s_{w0}(\lambda) \exp\{-d(\lambda)z\} \quad (4-35-1)$$

$$d(\lambda) = b(\lambda) + c(\lambda) \quad (4-35-2)$$

ここに、 $s_{w0}(\lambda)$ は水面直下の水中分光放射照度、 $s_w(\lambda)$ は深度 z (m)の水中分光放射照度、 $d(\lambda)$ は波長 λ に対する消散係数(m^{-1})、 $b(\lambda)$ は波長 λ に対する吸収係数(m^{-1})、 $c(\lambda)$ は波長 λ に対する散乱係数(m^{-1})である。沿岸における消散係数は0.169-0.760、海洋では0.026-0.333程度であるが、波長により異なる。

2) 水面における熱伝達

水面における熱収支は、

$$Q_N = Q_R - Q_L \quad (4-36-1)$$

$$Q_R = Q_s - Q_{sr} + Q_a - Q_{ar} \quad (4-36-2)$$

$$Q_L = Q_{br} - Q_e + Q_c \quad (4-36-3)$$

Q_N は水面を加熱する正味の加熱量、 Q_R は水面での吸収放射量、 Q_L は水面から失われる熱損失量、 Q_s は短波放射量または日射量、 Q_{sr} は短波反射量、 Q_a は長波放射量、 Q_{ar} は長波反射量、 Q_{br} は長波逆放射量、 Q_e は蒸発にともなう潜熱量、 Q_c は熱伝達にともなう顕熱量である。これらの中緯地域におけるおおよその範囲を図-12に示す。

各熱収支要素のうち、長波放射量と長波逆放射量とはほぼ相殺されるので、結果的に短波放射量と蒸発量が支配的要素になっている。

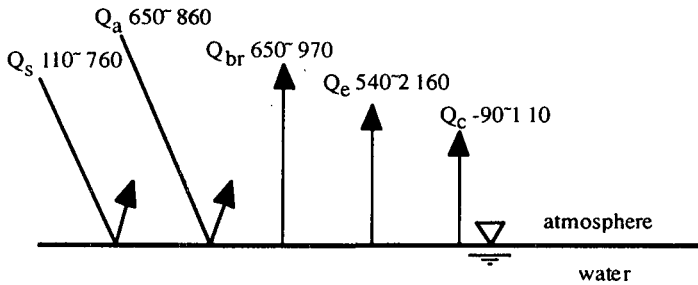


図-12 水面での熱収支要素と熱量の変化範囲 ($cal \cdot cm^{-2} \cdot d^{-1}$)

放射量と反射量、および潜熱量と顕熱量の表現については、水理公式集(1999)を参照されたい。

3) 水中における熱輸送

水深が深く比較的水の出入りが少ない湖および水平の移流が平衡状態にある海洋における鉛直方向の水温分布は日射エネルギーの水層内での吸収を考慮して

$$\frac{\partial T}{\partial t} + w \frac{\partial T}{\partial z} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K_z \frac{\partial T}{\partial z} \right) + \frac{\alpha}{\rho_w c_p} Q_s e^{-\alpha z} \quad (4-37)$$

ここに、 T は水温、 t は時間、 w は z 方向の流速、 K_z は z 方向の渦拡散係数、 ρ_w は水の密度、 c_p は水の比熱、 Q_s は日射量、 α は日射の吸収係数である。

河川や水路のように浅く移流が大きい場合には鉛直方向の混合が卓越し移流、分散、水面と水底面での熱交換およびその水域に出入りする熱量が支配因子となるので、表現式は

$$\frac{\partial T}{\partial t} + u \frac{\partial T}{\partial z} = K_x \frac{\partial^2 T}{\partial x^2} + \frac{Q_N + Q_o - Q_g}{\rho_w c_p h} \quad (4-38)$$

4. 4. 4 物質輸送

1) 沈降速度

粒子の沈降は単粒子沈降、干渉沈降、圧縮沈降に分けられる。単粒子沈降は、

$$w = \sqrt{4g(\rho_p - \rho_w)d/(3C_d\rho_w)} \quad (4-39)$$

ここに、 w は粒子の終末沈降速度、 g は重力の加速度、 ρ_p は粒子の密度、 ρ_w は液体の密度、 d は粒子直径、 C_d は抵抗係数である。レイノルズ数別の沈降速度式は水理公式集(1999)を参照されたい。

干渉沈降の場合は、

$$w_c = \varepsilon^n w \quad (4-40)$$

ここに、 w_c は干渉沈降速度、 w は単粒子沈降速度、 ε は空隙率、 n は指数で、レイノルズ数が0.5より小さいときには $n=4.65$ 、充分大きいときには $n=2.32$ となる。化学工学の分野で空間率関数としてこの関係式が種々表されている。

2) 拡散

分子拡散の場合にはFickの式を、渦による拡散は渦拡散係数あるいは分散係数として過動粘性係数と等しいとして置かれることが多い。

3) 溶出

底土は鉄やマンガンを多量に含有するため酸化・還元状態に応じて吸着量が変化し溶出したり吸着したりする。イギリスの感潮河川の底土では、63 μ m以下の粒子は25%酢酸で溶出するFeを3-10mg/g、Mnを0.02-1mg/g含んでいる(Turner, 2000)。この溶出や吸着は上層水の水質、たとえば溶存酸素や栄養塩類の濃度に大きな影響を与える(Horie & Hosokawa, 1985)。好気状態から嫌気状態への変化のように酸化還元電位が低下すると陰イオンとの結合性の高いFe(OH)₃のような3価の鉄水和物やアルミニウム水和物が還元されリンの溶出が高まる(Bemer, 1974; Lijklema, 1980)。逆に底土の表層近くの好気層では溶出が抑えられる。硫酸還元が生じる程度に酸化還元電位が下がると硫黄とFeとが結合し硫化物となり析出する(Smits and Molen, 1993)。無論、2価のリン酸鉄であるvivaniteも存在する。リンは溶存態、吸着態、結晶態のいずれかで存在する。モデルでは、飽和溶解度を越えると一定速度で析出し以下では溶解するとして1次式表現した例(Smits and Molen, 1993)や嫌気状態における硫化物の生成を考慮し、酸素濃度の影響をMonod式で他は1次式表現した例(李ら, 1996)がある。

4. 5 代表的モデル

1) 水質変換モデル

バクテリア、植物プランクトン、動物プランクトンを生態系要素とし、非生物性有機物質、溶解性物質を関係因子として構成したモデルを図-13に示す。このモデルを定式化したものを表-6に示す。この表ではモノー(Monod)式を用いて表現し、着目元素を基準物質として表現している。この表中の単位時間当たりの生物濃度の変化にそれぞれの項の係数を乗じると生物反応式となる。縦方向にこれらの積の和を求めるとそれぞれの項の物質収支式となる。通常はバクテリアは一定量存在するとして変数化しないことが多い。

ここでは、物理的な輸送と空間境界に関わる事象、たとえば底質からの溶出、底質による物質消費、捕食としての魚類は単純化のため除いている。なお、モノー式の積の形式でない表現方法もある。このモデルは現在よく見られるもののうちの最も詳しいレベルのものの一つである。

2) 湖沼モデル

同様のレベルにある詳細な調査に支えられたモデルとしての諏訪湖の例(沖野ら, 1996)を図-14に示す。この例では、動物として動物プランクトン・付着微小動物・ベントス・魚類、植物として浮遊藻類・付着珪藻類・沈水植物までを考慮している。この事例では、沈水植物、ベントス、魚介類の現存量の変化は強制的に与えて(強制関数として)いる。長期間にわたり調査を重ね多くの人が参加した水質のモデル

化とシミュレーションの例として霞ヶ浦に関するもの（合田ら、1984）がある。

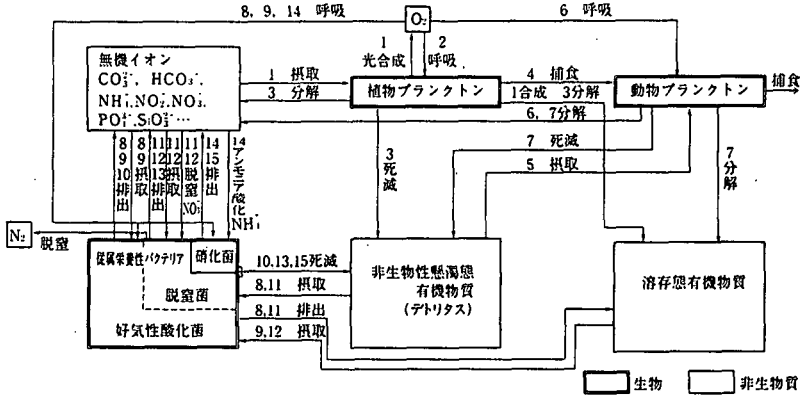


図-1 3 水質変換モデル

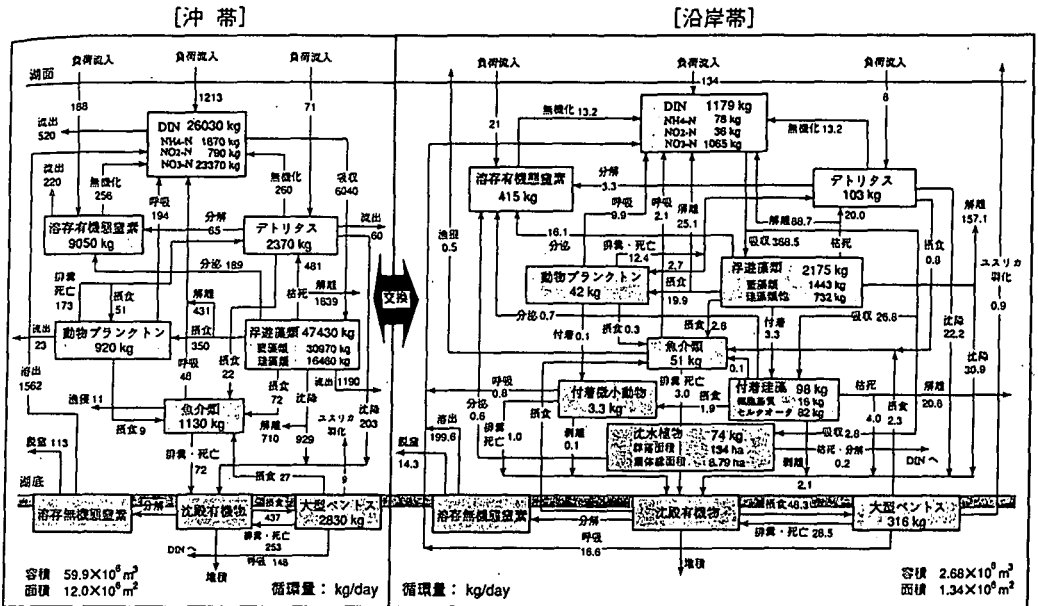


図-1 4 諏訪湖のモデル

3) 水・底泥系モデル

底生生物に関するものに盤州干潟の例（中田ら、1994b）がある。

5. 流体輸送モデル

輸送モデルとして、オイラー型の3次元、2次元の鉛直あるいは水平輸送モデルやcurveline座標を用いて表現したもの、オイラー型の1次元モデル、ボックスモデル、ラグランジェ型のモデルなどがある。これらの詳細については成書を譲る。

6. 物質負荷モデル

陸域からの物質負荷は水域の水質に大きな影響を及ぼす。このモデル化手法、排出原単位、水質と降雨の関係については成書を参照されたい。

表 6 モデル化の例

図中番号	対象	生物性有機物				非生物性有機物 C_o		無機物 C_i			溶存酸素 C_{oo}	単位時間当たりの 固体速度の変化 $\left \frac{dX_i}{dt} \right $	備考
		バクテリア				植物性 $C_{o,s}$	溶存態 $C_{o,d}$	窒素 $C_{i,N}$	リン酸態 $C_{i,P}$				
		植物 X_F	動物 X_A	底泥 菌相 (好気) X_B	硝化 菌相 (好気) X_N								
経過													
1	植物 光合成	1	-	-	-	-	$e_{p,c}$	-	$-p_p - p_{p,e_{p,c}}$	$O_c(1+e_{p,c})$	$\mu_{max,p}/f_1 \cdot \frac{C_{i,x}}{K_{p,r}+C_{i,x}} \cdot \frac{C_{i,ro}}{K_{p,r}+C_{i,ro}} \cdot \frac{L}{K_{p,L}+L} \cdot \frac{X_p}{X_p}$	1	
2	呼吸	-1	-	-	-	-	0	-	p_p	- O_c	$r_{p,f} \cdot \frac{C_{oo}}{K_{p,r} \cdot D_o + C_{oo}} \cdot X_p$		
3	自己分解 死	-1	-	-	-	$(1-E_{p,c}) \cdot C_{p,c}$	$(1-E_{p,c}) \cdot C_{p,c}$	-	$p_p + E_{p,c}$	- $E_{p,c} O_c$	$k_{d,p}/f_1 (\text{pH, Temp, } L) \cdot X_p$	2	
4	捕食	$-\eta_{p,p,c}$	1	-	-	$(1-E_{p,c}) \cdot \frac{C_{p,c}}{f_{p,c}} \cdot (1-E_{p,c})$	$(1-E_{p,c}) \cdot \frac{C_{p,c}}{f_{p,c}} \cdot (1-E_{p,c})$	-	$\eta_{p,p,c} p_p + E_{p,p,c}^2 \cdot C_{p,c} - p_z$	- $E_{p,p,c}^2 O_c$	$\mu_{max,z}/f_1 \cdot \frac{X_p}{K_{z,r}+X_p} \cdot \frac{X_z}{X_z}$	3	
5	微生物 植物性 質の摂取	-1	-	-	-	$-\eta_{z,os,c}$	$(1-E_{z,c}) \cdot C_{z,c}$	-	$\eta_{z,os,c} p_{os} + E_{z,os,c}^2 \cdot C_{os,ro} - p_z$	- $E_{z,os,c}^2 O_c$	$\mu_{max,z}/f_1 \cdot \frac{C_{o,s}}{K_{z,os}+C_{o,s}} \cdot \frac{X_z}{X_z}$	3	
6	呼吸	-1	-	-	-	-	0	-	p_z	- O_c	$r_{z,f}/X_z$		
7	自己分解 死	-1	-	-	-	$(1-E_{z,c}) \cdot C_{z,c}$	$(1-E_{z,c}) \cdot C_{z,c}$	-	$p_z + E_{z,c}$	- $E_{z,c} O_c$	$k_{d,z}/f_1 (\text{pH, Temp, } D_o) \cdot X_z$		
8	増殖1	-	1	1	1	$-\eta_{A,os,c}$	$(1-E_{A,c}) \cdot C_{A,c}$	-	$\eta_{A,os,c} p_{os} + E_{A,os,c}^2 \cdot C_{os,ro} - p_A$	- $E_{A,os,c}^2 O_c$	$\mu_{max,A}/f_1 \cdot \frac{C_{oo}}{K_{A,Do}+C_{oo}} \cdot \frac{C_{os}}{K_{A,os}+C_{os}} \cdot \frac{X_A}{X_A}$	3	
9	増殖2	-	1	1	1	$-\eta_{A,os,c}$	$(1-E_{A,c}) \cdot C_{A,c}$	-	$\eta_{A,os,c} p_{os} - p_A$	- $(\eta_{A,os,c}-1) O_c$	$\mu_{max,A}/f_1 \cdot \frac{C_{oo}}{K_{A,Do}+C_{oo}} \cdot \frac{C_{os}}{K_{A,os}+C_{os}} \cdot \frac{X_A}{X_A}$	3	
10	自己分解 死	-	-1	-1	-1	$(1-E_{A,c}) \cdot C_{A,c}$	$(1-E_{A,c}) \cdot C_{A,c}$	-	$p_A + E_{A,p}$	- $E_{A,c} O_c$	$k_{d,A}/f_1 (\text{pH, Temp, } D_o) \cdot X_A$		
11	増殖1 (脱窒)	-	1	1	1	$-\eta_{D,os,c}$	$(1-E_{D,c}) \cdot C_{D,c}$	-	$\eta_{D,os,c} p_{os} + E_{D,os,c}^2 \cdot C_{os,ro} - p_D$	-	$\mu_{max,D}/f_1 \cdot \frac{K_{D,ro}}{K_{D,ro}+C_{oo}} \cdot \frac{C_{i,ro}}{K_{D,ro}+C_{i,ro}} \cdot \frac{C_{os}}{K_{D,os}+C_{os}} \cdot \frac{X_D}{X_D}$	1	
12	増殖2 (脱窒)	-	1	1	1	$-\eta_{D,os,c}$	$(1-E_{D,c}) \cdot C_{D,c}$	-	$\eta_{D,os,c} p_{os} - p_D$	-	$\mu_{max,D}/f_1 \cdot \frac{K_{D,ro}}{K_{D,ro}+C_{oo}} \cdot \frac{C_{i,ro}}{K_{D,ro}+C_{i,ro}} \cdot \frac{C_{os}}{K_{D,os}+C_{os}} \cdot \frac{X_D}{X_D}$	1	
13	自己分解 死	-	-1	-1	-1	$(1-E_{D,c}) \cdot C_{D,c}$	$(1-E_{D,c}) \cdot C_{D,c}$	-	$p_D + E_{D,p}$	-	$k_{d,D}/f_1 (\text{pH, Temp}) \cdot X_D$		
14	増殖 (アモニア 化)	-	-	-	1	-	-	$(\eta_{NH,NH,N}-1) \cdot \eta_{NH}$	- p_p	- $(\eta_{NH,NH,N}-1) O_{NH,NH}$	$\mu_{max,NH}/f_1 \cdot \frac{C_{oo}}{K_{NH,Do}+C_{oo}} \cdot \frac{C_{NH}}{K_{NH,NH}+C_{NH}} \cdot \frac{X_{NH}}{X_{NH}}$		
15	自己分解 死	-	-	-	-1	$(1-E_{NH,c}) \cdot C_{NH,c}$	$(1-E_{NH,c}) \cdot C_{NH,c}$	-	$p_p + E_{NH,p}$	- $E_{NH,c} O_c$	$k_{d,NH}/f_1 \cdot X_{NH}$		
表現式の基物質		C				C		N			O	C	

添 字

P	: 植物プランクトン	N	: 窒素	p_i	: i 生物あるいは i 物質の $P:C$ 比
z	: 動物プランクトン	C	: 炭素	O_i	: i 物質の単位質量当りの酸化、還元に必要な酸素の g 当量
A	: 従属栄養性細菌 (好気性、通性嫌気性)	OS	: 粒子態有機物	$\varepsilon_{p,c}$	: 植物プランクトン生成時の溶存態有機炭素の排出率
D	: 脱窒菌 (通性嫌気性の一部)	ρ_i	: 植物プランクトンが生産する高分子	$\varepsilon_{i,j}^*$	: i 物質が k 生物により分解・死滅させられるときの j 物質基準の無総比率 ($k=i$ のとき k を省略)
NH	: 硝化菌	X_i	: 腐体 (炭素分の質量)	$\varepsilon_{i,j}^*$	: i 物質が k 生物により分解されるとき j 物質基準の粒子比率 ($i=k$ のときには k を除く)
O	: 有機	$C_{i,j}$	: 物質濃度 (i 態 j 種)	$\eta_{i,j,k}$	: i 生物が j 物質を摂取したときの k 物質基準の収率の逆数
I	: 無機	L	: 照度	$\rho_{i,j}$	: i 生物中の j 生物の比率
S	: 粒子態	$K_{i,j}$	: j に関わる i 生物の飽和定数		
d	: 溶解態	f_i	: 効率を示し、pH、温度等の関数		
NH	: アンモニウム態窒素	$k_{d,i}$	: i 生物の自己分解 (死滅) 係数		
NO	: 硝酸態窒素	r_i	: i 生物の最大比呼吸速度		
PO	: リン酸態リン	$\mu_{max,i}$	: i 生物の最大比増殖速度		
DO	: 溶存酸素	η_i	: i 生物あるいは i 物質の $N:C$ 比		

単位時間当たりの菌体濃度の変化にそれぞれの項の係数を乗すると変換式となる。縦方向にこれらの積 (変換式) の和を求めると、それぞれの項の物質収支式となる。なお、表現時の基準物質に注意すること。

備考 1) 植物プランクトンを藍藻類とそれ以外のものに分けることもある。細胞外への物質の排出は、安定期に多くなることがある (ミクロキスティス)。窒素の摂取はアンモニア態を優先する。アンモニア態がなくなると硝酸態を摂取する。

2) 植物プランクトンでは $\varepsilon_{p,c}$ と $\varepsilon_{i,j}$ とを等しいとできない。

3) 炭素が律速と仮定している。

7. 水理現象と水質の関係性

水理現象と水質は独立事象と考えられることが多かった。しかしながら、琵琶湖の赤の井湾の富栄養化は琵琶湖北湖の底層水の舌がセイシュにより南湖に浸入した時に生じるなどのように大規模水理現象が下層水塊の移動を促し水質の変化を誘発することが長期観測データの集積にともない明らかになってきた(滋賀県琵琶湖研究所、1996)。同様の事例は、東京湾において温度躍層が存在するときに湾出口方向への風速が増すと底層の貧酸素化水が浮上して青潮が生じること、宍道湖において付近を西から東に低気圧が通過すると外海から中海に海水が浸入し、それとともに塩水が中海から宍道湖に流入して密度躍層が生じ底層の貧酸素化が生じることなどである。このように観測データが集まるにつれ関係性が見直されてきている。

また、比較的浅い水域においては、水質は底土からの溶出に大きく支配される。さらに、底層の貧酸素化は底層水の鉛直混合に支配されている。このようなことから鉛直拡散の重要性が再認識されている。

8. 水質と生態系の関係性

水質が生物に及ぼす影響はすでによく知られているところである。モデル化に際し考えなければならないことは、水理学的物質輸送現象における無次元数、たとえばレイノルズ数、シュミット数、プラントル数などと同様に、生物を基準とした特性時間を考慮しなければならないことである。増殖時間は、植物プランクトンが9時間〜2日、従属栄養細菌が20分、動物プランクトンが1日というオーダーなので、予測時間の長さに応じて無次元数をもとに適切な判断が必要となる。

9. 計算手法

種々の計算手法が開発されているので、盛書を参照されたい。

10. 係数値の推定と予測精度

モデル中の係数の決定は室内や現地における実験や対象を絞った測定によるのが原則である。しかし、実験や対象を絞った測定が常に可能ではないので、その場合には物理的意味がはっきりしたいくつかのプロセスを一つにまとめて単純化し係数を表現することもある。このようにして係数を定めることができないときには文献から類似の現象を抽出し援用することもある。どうしても定められないときには、既存データと試行錯誤やfittingにより適合させることになる(校正)。この場合には先に述べたように既存データの半分を用いて校正し残りの半分との適合性から予測精度を推定(検証)し予測に移ることになる。調整用のパラメータの選択と調整度合いの決定は長年の勘によっているのが実状である。(Shen and Kuo, 1996)

モデルを用いた予測の精度はモデル化の際の前提、モデルの構造、計算手法、計算の誤差や収束性・安定性、校正・検証用のデータの代表性、外生変数として与える条件の代表性などに依存する。通常、係数の数が増えるほどモデル表現は正確になるが、計算上の誤差が逆増加するため、最適のモデル表現が存在する。その例を図-15に示す。

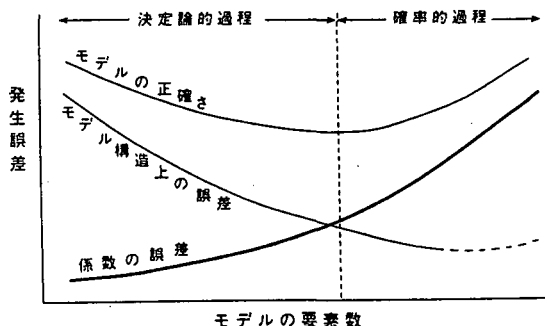


図-15 計数値とモデル精度の関係

校正時の常法について上述したが、係数値の数学的逆推定手法も完成には至っていないが開発されている。最も代表的なものは変分法による最小二乗法の利用である。この手法によると解が得られる限りにおいて係数値の唯一性が保障されることになる。この手法は流体力学の分野ではすでに用いられ、海洋循環モデルにおける摩擦項と風力項の推定(Tziperman and Thacker, 1989)や鉛直渦動粘性係数の推定(Yu and O'Brien, 1991)などの例がある。しかし、生態系モデルにはほとんど用いられていない。その理由は、モデルを構成する非線形方程式と係数の数が多いこと、校正用のデータが時間的空間的にばらついていること、状態方程式がさらに複数の独立でない係数を含んでいることなどが挙げられる。詳細はShen and Kuo(1996)を参照されたい。

1.1. モデリングの将来

生態系に関わる事象は常に変動し、時には周期的に、時には突発的に変化している。モデルの構造を規定する前提までが変化することもあり、合わせてサブモデルとしての微生物の遷移や適応を正確に表現できるまでには至っていない。さらに、各栄養段階のコンパートメントの分割も未だ単純すぎるところがあり、変化を十分に表し切れていない。このような理由で、たとえば現時点では赤潮の出現時期や植物プランクトンの優占種の変遷を予測できるまでには至っていない。

きわめて短期的な事象の再現には外生変数を確率値として与え、内生変数値も合わせて確率表現する手法が考えられるが、確率微分方程式を解くような段階はこれからである。また、対象とするシステムの構造が動的に大きく変化する場合には、複雑にはなるがより精緻なサブモデルを構築するか、あるいは要素的諸原理を越えたメタ原理としてのシステムモデルの構築が求められることになる。

モデル化に関係しないが予測計算を精度よく行うためには、校正、検証用のデータが必要であるが、通常データが十分でないことが多い。日常採られている最も豊富なデータは環境基準に関わる監視に関わるものである。このデータは残念ながら予測計算用にはデータの種類、採取間隔等いずれも不十分である。また各機関により採られたデータが共用できるようになっておらずファイルの形式も統一化されていない。データ整備の進展が待たれる。

参考文献

- 朝倉正、関口理郎、新田 尚編(1995)新版気象ハンドブック、朝倉書店、pp.391-392
- 李 寅鉄、浮田正夫、関根雅彦、中西弘(1996)水・底質モデルによる瀬戸内海の水質管理に関する研究、土木学会論文集、No.545/II-36、pp.101-112
- 磯野良介(1998)東京湾盤干潟のアサリによる窒素摂取量の推定とその季節変動に関わる要因、水環境学会誌、Vol.21、No.11、pp.751-756
- 伊藤克彦(1992)忘れられた研究データからの情報—アサリとムラサキガイの呼吸量、養殖研究所ニュース、Vol.24、pp.11-18
- 厳佐庸(1995)生態学で数理モデルはどのような役割を果たせるか、日本生態学会誌、Vol.45巻、pp.163-166
- 岩佐義朗編(1990)湖沼工学、山海堂
- 沖野外輝夫、渡辺義人(1996)水生生物による富栄養化湖沼における環境修復、水産学シリーズ110、生物機能による環境修復、日本水産学会監修、恒星社厚生閣、pp.99-108
- 木村賢史、土屋隆夫、稲森悠平、奥富重幸、西村修、須藤隆一(1998)東京都内湾における付着動物の分布と水質浄化機能、水環境学会誌、Vol.21、pp.35-40
- 近藤純正編著(1994)水環境の気象学—地表面の水収支・熱収支—、朝倉書店
- 合田健、村岡浩爾、福島武彦、中杉修身、松岡譲(1984)霞ヶ浦の富栄養化現象のモデル化、陸水域の富栄養化防止に関する総合研究(V)、国立公害研究所研究報告第54号(R-54-84)、242p.
- 西条八束、三田村緒佐武(1995)新編湖沼調査法、講談社、pp.45-52
- 滋賀県琵琶湖研究所(1996)琵琶湖研究モノグラフ、151p.
- 鈴木輝明(1995)内湾の富栄養化研究の問題点、海洋と生物、No.100、pp.429-433
- 鈴木輝明、青山裕晃、畑恭子(1996)生物機能による環境修復、水産学シリーズ110、恒星社厚生閣、pp.109

- 高村義親、野村和輝、萩原富司、平松昭、矢木修身、須藤隆一(1981)霞ヶ浦に発生するアオコと *Microcystis aeruginosa* の化学組成について、国立公害研究所研究報告、25号(R-25-81)、pp.31-46
- 田口浩一(1998)水質と生態系、海洋と生物118、Vol.20, No.5, pp.366-374
- 水理公式集(1999)土木学会編、pp.603
- 中田喜三郎(1993)環境流体汚染(松梨順三郎編)第2章4節、森北出版、pp.165-231
- 中田喜三郎、畑恭子(1994a)沿岸干潟における浄化機能の評価、水産学会誌、Vol.17, No.3, pp.158-166
- 中田喜三郎、畑恭子(1994b)沿岸干潟における浄化機能の評価、水環境学会誌、Vol.17, No.4, pp.18-26
- 中田喜三郎、堀口文男、田口浩一、瀬戸口泰史(1983)追波湾の3次元潮流シミュレーション、公害資源研究所彙報、Vol.12, No.3, pp.17-36
- 日本水質汚濁研究協会編(1982)湖沼環境調査指針、公害対策技術同友会、pp.76-79
- 藤井滋徳、宗宮功(1992)富栄養化水の有機物分解過程のモデリングと関連微生物群の自浄能の評価、水環境学会誌、Vol.15, No.6, pp.391-399
- 細川恭史(1991)浅海域での生物による水質浄化作用、沿岸海洋ノート、Vol.29, pp.28-36
- 向井宏(1993)生物とその働き、底生生物、東京湾—100年の環境変遷(小倉紀雄編)、恒星社厚生閣、193p.
- 宮城県気仙沼水産試験場(1983)ギンザケ養殖自家汚染対策調査報告書、pp.1-74
- 山本民次、高尾允英(1988)スサビノリ *Pophya yezoensis* 葉体のアンモニア態および硝酸態窒素の取込みに及ぼす温度の影響、Japan Jour. Phycol., Vol.36, pp.37-42, 1988
- Aizaki M. and Otsuki A.(1987)Characteristic od variations of C:N:P:Chl ratios of seston in eutrophic shallow lake Kasumigaura, Japanes Journal of Limnology, Vol.48, pp.S99-S106
- Alabaster J.S.(1973) Oxygen in estuaries: Requirements for fisheries water pollution research, Tech. Paper 13, Dept. of the Environment, HMSO, London, UK, pp.15-23
- Barreta, J. and Ruurdij, P.(1988)Tidal Flat Estuaries Simulation and Analysis of the Ems Estuary, Ecological Studies 71, Springer-Verlag, 353p. (邦訳:干潟の生態系モデル、生物研究社、東京、1995)
- Beck M.B.(1978) Modelling of dissolved oxygen in a non-tidal stream, Mathematical models in water pollution control, (ed.James A.) Wiley-Interscience, NY, USA, pp.137-166
- Berner R.A.(1974)kinetic models for the early diagenesis of nitrogen, sulfur, phosphorus and silicon in anoxic marine sediments. In E.D. Goldberg(ed.), The Sea: Marine Chemistry, Vol.5, John Wiley & Sons, New York, pp.427-450
- Brett F.R. and Zala C.A.(1975)Daily pattern of nitrogen excretion and oxygen consumption of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) under controlled conditions, Jour. of the Fisheries Research Board of Canada, Vol.32, No.12, pp.2479-2486
- Brody S.(1945)Bioenergetics and growth, Reinhold, 1023p.,New York, USA
- Chen C.W.(1970)Concepts and utilities of ecological model, Jour. Sanitary Eng. Div., SA5, ASCE, pp.1085-1097
- Chen C.W. and Orlob G.T(1972) Ecological simulation for aquatic environments, Report PB-218-828, Office of water resources research, EPA, Washington DC
- Chen C.W. and Orlob G.T(1975) Ecological simulation for aquatic environments, In System analysis and simulation in ecology, Vol. III, (ed. Patten B.C.) Academic Press, NY, USA, pp.476-588
- DiToro D.M., O'Conner D.J. and Thomann R.V.(1971)A dynamic model of the phytoplankton population in the Sacramento-Sanjoaquin Delta, Advances in Chemistry Series, American Chemical Society, Vol.131, pp.131-180
- DiToro D.M., Thomann R.V., O'Connor D.J. and Mancini J.L.(1977) Estuarine phytoplankton biomass models-Verification analysis and preimplications, The sea, Vol.6, (ed. Goldberg E.D., McCave I.N., O'Brien J.J. and Steele J.H.) Wiley-Interscience, NY, USA, pp.969-1020
- Droop M. R.(1973) Some thoughts on nutrient limitation in algal growth, Journal Phycol., Vol.9, pp.264-272
- Eppley R.W. and Sloan P.R.(1965)Carbon balance experiments with marine phytoplankton, Jour. Fish Res. Bd. Canada, Vol.22, pp.1083-1097

- Grant B.R., Madgwick J., and Dal Pont G.(1967)Growth of *Cylindrotheca closterium* var. *California* (Mereschk.) Reimann and Lewin on nitrate, ammonia, and urea, Jour. Marine and Freshwater Research, Vol.18, pp.129-136
- Horie T. and Hosokawa Y.(1985)Mathematical model for the prediction of phosphorus release, 運輸省港湾技術研究所報告、第24巻、第1号、pp43-67
- Hulot F.D., Lacroix G., Lescher-Moutoué F., and Loreau M.(2000)Function diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment, Nature, Vol.405, pp.340-344
- Jørgensen C.B.(1943)On the water transport through the gills of bivalves, Acta. Physiology Scand., Vol.5, pp.297-304
- Jørgensen S.E.(1976) A eutrophication model for a lake, Journal of Ecological Modeling, Vol.2, pp.147-165
- Jørgensen S.E. and Mejer H.F.(1979)A holistic approach to ecological modelling, Ecological Modelling, Vol.7, pp.169-189
- Jørgensen S.E.(1979)Handbook of environmental data and ecological parameters, ISEM
- Jørgensen S.E.(1982) Exergy and buffering capacity in ecological modelling. In:Mitsch W., Ragade R., Bosserman R. and Dillon J. (eds.), Energetics and Systems, Ann Arbor Science, Ann Arbor, MI, pp.61-72
- Klinck, J.M., Powell, E.N., Hofmann, E.E., Wilson, E.A. and Ray, S.M.(1992)Modeling oyster populations: The effect of density and food supply on production, Proc. Advanced Marine Technology Conference, No.5, pp.85-105
- Kremer J.N. and Nixon S.W. (1978) A coastal marine ecosystem, simulation and analysis, Ecological Studies 24, Springer-Verlag, Berlin, . (あるいは、沿岸生態系の解析、中田喜三郎訳、生物研究社、1987)
- Lijklema L.(1980)Interaction of orthophosphate with iron(III) and aluminum hydroxides, Environmental Science and Technology, Vol.14, pp.537-541
- Lindeman R.L.(1941)Seasonal food cycle dynamics in a senescent lake, American Midl. Nat., Vol.26, pp.636-673
- Lindeman R.L.(1942) The Trophic-dynamic aspect of ecology, Ecology, Vol.23, pp.2399-418
- McCarthy J.J.(1977)Nitrogenous nutrition of the plankton in the Chesapeake Bay.-1.Nutrient availability and phytoplankton preferences, Limnology and Oceanography, Vol.22, No.6, pp.996-1011
- Miyata K. and Hattori A.(1986)Distribution and seasonal variation of phosphorus in Tokyo Bay, Jour. Oceanogr. Soc. Japan, Vol.42, pp.241-254
- Nakajima M., Lee I. C. and Kusuda T.(2000)Characteristics of Primary Production in a Eutrophicated Bay, Proc. 1st World Water Congress of IWA, Vol.5, pp.247-254
- Nakata K., Taguchi K. and Setoguchi Y.(1986)Three dimensional simulation of tidal current velocity and suspended solid distribution in a tidal estuary, Buoyant Flows, pp.443-454
- Odum H.T.(1957) Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida Ecological Monography, Vol.27, pp.204-205
- Odum H.T.(1971)Environment, Power and Society, John Wiley & Sons, p.331
- Shen J. and Kuo A.Y.(1996) Inverse estimation of parameters for an estuarine eutrophication model, Jour. Environ. Eng., Vol.122, No.11, pp.1031-1040
- Smits G.C., van der Molen D.T.(1993)Application of SWITCH, a model for sediment-water exchange of nutrients, to Lake Veluwe in The Netherlands, Hydrobiologia, Vol.253, pp.281-300
- Steele J.H.(1962)Environmental control of photosynthesis in the sea, Limnology and Oceanography, Vol.7, pp.137-150
- Streeter H.W. and Phelps E.B.(1925) Studies of the pollution and natural purification of the Ohio River, Part III: Factors concerned in the phenomena of oxidation and reparation, Public Health Bulletin, No.146, U.S. Public Health Service, Washington D.C.
- Suzuki T., Ishii K., Imao K. and Matsukawa Y.(1987)Model analysis on the phytoplankton production and grazing pressure in an eutrophic estuary, Jour. Oceanographic Society, Japan, Vol.43, pp.261-275
- Taguchi K. and Terasawa T.(1988)A numerical model of the turbulent mixing process in the estuary, Proc. 3rd Inter. Symposium on Refined Flow Modeling and Turbulence Measurements, pp.337-343

- Terasawa, T., Nakata, K. and Taguchi, K.(1995) Numerical modeling on the Ofunato Bay ecosystem including the oyster farming, Proc.4th Inter. Conference on Estuarine and Coastal Modeling, California, pp.530-541
- Tziperman E. and Thacker W.C.(1989) An optimal-control/adjoint equations approach to studying the oceanic general circulation, Jour.Phys. Oceanography, Vol.19, pp.1471-1485
- Turner A.(2000) Trace metal contamination in sediments from U.K. estuaries: An empirical evaluation of the role of hydrous iron and manganese oxides, Estuarine, Coastal and Shelf Science, Vol.50, pp.355-371
- Yu L. and O'Brien J.J.(1991) Variational estimation of the wind stress drag coefficient and the oceanic eddy viscosity profile, Jour.Phys. Oceanography, Vol.21, pp.709-719
- Vernberg F.J.(1971) Dissolved oxygen: Animals, Marine Ecology (ed. Kinne O.) Wiley-Interscience, NY, USA
- Vollenweider R.A. and Kerekes J.J.(1980) The loading concept as basis for controlling eutrophication, Philosophy and preliminary results of the OECD programme on eutrophication, Progress in Water Technology, Norway, Vol.12, pp.5-38
- Watt W.D.(1966) Release of dissolved organic material from the cells of phytoplankton populations, Proc. Royal Society, Series B, Vol.164, pp.521-551
- Woodwell G.M., Wurster Jr., C.F. and Isaacson P.A.(1967) DDT residue in an east coast estuary: A case of biological concentration, of a persistent insecticide, Science, Vol.156, pp.821-824