

富栄養化した浅い湖沼における水生植物（マクロファイト）のモデル化と 藻類の増殖に与える影響の検討

Modeling of macrophytes and their effects on algal blooming in a shallow eutrophic lake

浅枝 隆*、チュオング ボン パン**、有田正光***

by Takashi Asaeda, Truong Van Bon, Masamitsu Arita

An eutrophication model, incorporating phytoplankton, submerged macrophytes and nutrient dynamics in sediments was developed to be a functional tool for understanding the effects of macrophytes on algal blooming in shallow lakes. The model was applied to the Lake Veluwe experiment, successfully reproducing seasonal change in the lake, such as the transition of the dominant species of phytoplankton from diatom during spring, green algae in summer, and to blue green in late autumn depending on the nutrient and light condition, nutrient concentration in the water, as well as the yearly life-cycle of macrophytes.

Keywords: Eutrophication; Macrophytes; Phytoplankton; Nutrient Cycle; Lake Restoration

1. はじめに

浅い湖沼においては、主要な生産者として植物プランクトンと同時に水生植物（マクロファイト）が大きな働きを行っている。このマクロファイトは、周囲の水との直接的に、また、湖底の土壌を介在させて、浅い湖沼の物理的、化学的、生物的環境を大きく左右する。このため、近年ではこのマクロファイトを利用して湖沼の浄化を図る試みが各地で始められており、その予測、評価は環境水理学の一つの大きなテーマといつてよい。環境水理学が流れと環境要素との相互関係を対象とする学問であるとすれば、高度に予測技術の発達した湖沼内の流れの解析と同時に、こうした環境にとって極めて大きな役割を果たす生物的環境要素も同時に組みこんでいく必要がある。

本研究ではこうした背景を考慮して、マクロファイト（ここでは沈水性植物を取り扱う）のモデル化を試み、土壌内の栄養塩循環、植物プランクトンなどの他の要素と組み合わせることによって、マクロファイトと植物プランクトンの競合関係を再現することを試みた。

2. 全体のモデルの概略

全体のモデルは、図1に示されるように、大きく植物プランクトンの増殖および水中の栄養塩収支のモデル、湖底の土壌中の酸素や栄養塩の循環モデル、マクロファイトの成長モデルの3つに分けられる。ここでは特にマクロファイトのモデルを中心に説明を加える。水生植物が水質や藻類に及ぼす効果として、このモデルで考慮したもの他に、湖底の土壌に酸素を供給しリン酸塩の溶出を抑制したり、種によってはallelopathicな物質により、藻類の増殖を押さえるという働きがある。しかし、これらについては現在のところ知見が乏しく本モデルには含んでいない。特に、ここで取り扱っているリュウノヒゲモ、*Potamogeton pectinatus*、については、allelopathy効果は確認されておらず、また、土壌中の酸素についても酸素の拡散範囲が根の周辺に限られていることを考慮すれば、こうした働きを含まなくても現象の特性を十分表現できているものと考えられる。

3. マクロファイトのモデルの概要

ここでは、観測データが豊富に存在することから、リュウノヒゲモ、*Potamogeton pectinatus* L.を対象にする。まず、*Potamogeton pectinatus* L.を茎、葉(shoot)、新しく発生する葉、茎 (secondary shoot)、

*	正会員	工博	埼玉大学助教授	理工学研究科環境制御工学専攻 (338	浦和市下大久保255)
**	学生会員	工修	埼玉大学大学院	理工学研究科生物環境科学専攻 (338	浦和市下大久保255)
***	正会員	工博	東京電機大学教授	理工学部建設工学科	(350-03 埼玉県比企郡鳩山町)

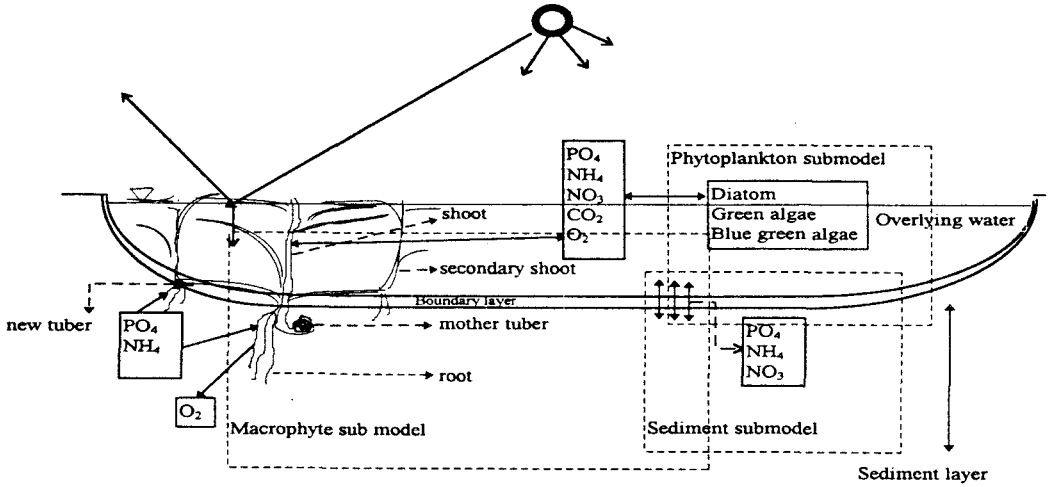


図1 モデルの概略図

根 (root)、元々の根茎 (tuber)、新しく発生する根茎 (secondary tuber)に分け、それぞれについての成長、衰退を追跡していく。これらのバイオマスの時間変化は、次のような式で表される。

$$\frac{\partial B_{sht}}{\partial t} = Ph_{sht} - R_{sht} - De_{sht} + C_d \cdot De_{sht}^p + T_f \cdot f(j_{st}) - L_{sec} \cdot \max[0, F_{sht}] - f_{sht} \cdot \epsilon_{sht} \cdot B_{sht} \quad (1)$$

$$\frac{\partial B_{sec}}{\partial t} = Ph_{sec} - R_{sec} - De_{sec} + C_d \cdot De_{sec}^p + L_{sec} \cdot \max[0, F_{sht}] - f_{sec} \cdot \epsilon_{sec} \cdot B_{sec} \quad (2)$$

$$\frac{\partial B_{rt}}{\partial t} = G_{rt} R_{rt} - R_{rt} - De_{rt} + C_d \cdot De_{rt}^p - N_{tf} \cdot f(j) \quad (3)$$

$$\frac{\partial B_{tub}}{\partial t} = -R_{tub} - Dec_{tub} - T_f \cdot f(j_{st}) \quad (4)$$

$$\frac{\partial B_{ntub}}{\partial t} = G_{btub} R_{ntub} - R_{ntub} - Dec_{ntub} + N_{tf} \cdot f(j) + f_{sht} \cdot \epsilon_{sht} \cdot B_{sht} + f_{sec} \cdot \epsilon_{sec} \cdot B_{sec} \quad (5)$$

ここで、葉茎で形成されるエネルギーの余剰分は根茎を形成するために費やされる。すなわち、葉茎から新しく根茎を形成するためのエネルギーの移動を表す係数 f は次のように表せる。

$$f_{sht} = 0 \text{ if } Ph_{sht} - R_{sht} - De_{sht} + C_d \cdot De_{sht}^p + T_f - L_{sec} \cdot \max[0, F_{sht}] \geq 0 \quad (6)$$

$$f_{sht} = 1 \text{ if } Ph_{sht} - R_{sht} - De_{sht} + C_d \cdot De_{sht}^p + T_f - L_{sec} \cdot \max[0, F_{sht}] < 0 \quad (7)$$

$$f_{sec} = 0 \text{ if } Ph_{sec} - R_{sec} - De_{sec} + C_d \cdot De_{sec}^p + L_{sec} \cdot \max[0, F_{sht}] \geq 0 \quad (8)$$

$$f_{sec} = 1 \text{ if } Ph_{sec} - R_{sec} - De_{sec} + C_d \cdot De_{sec}^p + L_{sec} \cdot \max[0, F_{sht}] < 0 \quad (9)$$

$$\max 0, F_{sht} = 0 \text{ if } F_{sht} \leq 0; \max 0, F_{sht} = F_{sht} \text{ if } F_{sht} > 0 \quad (10)$$

ただし、それぞれの記号は次の意味を示す。

B : それぞれの部位のバイオマス ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)、添え字 sht 、 sec 、 rt 、 tub 、 $ntub$: 最初に発芽する葉茎、その後発芽する葉茎、根、元々の根茎、新しく発生する根茎、添え字 p : 前日の値、 Ph : 葉茎における総光合成量であり ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)、 R : 呼吸量 ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)、 C_d : 枯死した部分から生存している部位へのエネルギー移動量の割合、 De :

日当たりの枯死量($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)、 T_f : 根茎から葉茎へのエネルギー移動量($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)、 k_{co} : O_2 から強熱減量への換

算係数($\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{O}_2$)、 PAR : 日有効日射量($\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)、 L_{sec} : 新しく葉茎が発生する場合の日射の影響を示すパラメ

ータ; ε_{sht} 、 ε_{sec} 、 N_{tf} : 新しい根茎の成長を促すための葉茎および根からのエネルギー移動、 G_{rt} 、 G_{ntub} : 根

と葉茎の成長速度、 $f(j)$: $j < j_{st} + 7$ のとき0、 $j \geq j_{st} + 7$ のとき1を表す関数、 j_{st} : 成長が始まってからの日数、

$$F_{sht} = Ph_{sht} - R_{sht} - De_{sht} + C_d \cdot De_{sht}^P + T_f。$$

なお、大部分の係数は文献(Madson & Adams 1989, Viersen et al 1989等)から引用しているが、記録のないいくつかについてはキャリブレーションにより決定した(詳しくはAsaeda & Bon, 1996参照)。

各深度における有効日射量については、水面における反射量を取り除いた後の有効日射量 I_o について、水質 η_w 、藻類の量 $\eta_c \cdot Chl$ 、その水深 z 以浅のマクロファイト自体のバイオマス量 $\eta_m \cdot MAC$ の関数として次のように表される。

$$I = I_o \cdot e^{-(\eta_w + \eta_c \cdot Chl + \eta_m \cdot MAC) \cdot z} \quad (11)$$

最初に発生する葉茎の数 NO_{plt} は $NO_{plt} = B_{tub}(j)/B_o$ で定まる。ただし、ここで $B_{tub}(j)$ は j 日目の蓄積したエネルギーであり、 B_o は初期の葉茎のバイオマス量である。

光合成量は日射量、日齢、特に土壌内のアンモニア態窒素およびリン酸態リンの量で定まると考えられる。従って、Michaelis-Menten型の関係を用いて、

$$Ph_{sht, or sec} = k_{co} \cdot P_m \cdot \frac{PO_{av}}{K_P + PO_{av}} \cdot \frac{NH_{av}}{K_N + NH_{av}} \cdot \frac{PAR}{K_{par} + PAR} \cdot \frac{K_{age}}{K_{age} + Age} \cdot B_{sht, or sec} \quad (12)$$

で与えることにする。ここで、 P_m は最大光合成量($\text{g} \cdot \text{O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)、 Age は葉茎の日齢(d)、 K_N 、 K_P 、 K_{age} および K_{par} は土壌間隙中のアンモニアおよびリン酸態リンの濃度、日齢、日射についての光合成量に対する半飽和定数($\text{g} \cdot \text{N} \cdot \text{m}^{-3}$)を表す。ここで、根の密度等十分な情報が得られないために、複雑にすることを避け、アンモニア態窒素は平均値 NH_{av} で与えることとする。すなわち、

$$NH_{av} = \frac{\sum_{i=1}^4 NH(i) \cdot \alpha_i z_i}{\sum_{i=1}^4 \alpha_i z_i} \quad (13)$$

最大光合成量および半飽和定数、呼吸量は実験より水温の関数として与えられる(Madsen & Adams, 1989)。すなわち、 mg C から mg O_2 への変換を行って、

$$P_m = (0.1032 \cdot T + 2.55)、K_{par} = 349 - 4.99 \cdot T、\beta_{sht, sec, rt, tub} = -T^2 \times 6.7 \times 10^{-4} + 0.482 \quad (14)$$

ただし、ここで、 β_{sht} 、 β_{sec} 、 β_{rt} 、 β_{tub} はそれぞれ最初に発芽した葉茎、その後に発芽した葉茎、根、根茎の呼吸量(d^{-1})を示す。

水中のバイオマス量の増加は、葉茎の上向きの成長量とその深度におけるバイオマス量の増加とに分けられる。それぞれの上向きへの成長量は、

$$\Delta h_{sht} = ET \frac{\Delta B_{sht}^{(top)}}{B_r} \quad \text{および} \quad \Delta h_{sec} = ET \frac{\Delta B_{sec}^{(top)}}{B_r} \quad (15)$$

で与えられる。ただし、 $B_r (=0.1 \text{ g m}^{-1})$ は単位長さ当たりの、葉茎のバイオマス量である。また、 $\Delta B_{\text{sh}}^{\text{(top)}}$ および $\Delta B_{\text{sec}}^{\text{(top)}}$ は最頂部のバイオマスの増加量であり、 ET は最頂部に達する日射量の関数である。

初期の葉茎はジュリアン日 J_{st} から成長を始め、根茎より $B_{\text{tub}}=0$ となるまで $T_f = 0.15 B_{\text{tub}}$ のエネルギーを供給される。初期の根茎は一律に 0.006 g afdw と仮定した。残りのエネルギー分は日射量が $200 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ に達した後は新しい葉茎の成長に向けられる。なお、元々の葉茎へのエネルギー輸送量への差し引き分 F_{sh} が正になった後に、 $L_{\text{sec}} \max[0, F_{\text{sh}}]$ を元に新しい葉茎が発生を開始し、残りのエネルギー $(1 - L_{\text{sec}}) \max[0, F_{\text{sh}}]$ は元々の葉茎の成長に当てられるものとした。ただし、 L_{sec} は湖底における日射量の関数である。

葉茎、根、新しい根茎の呼吸量と枯死量はそれぞれのバイオマスに比例するものとし、次のように与える。

$$R_{\text{sh}} = \beta_{\text{sh}} \cdot B_{\text{sh}}; R_{\text{sec}} = \beta_{\text{sec}} \cdot B_{\text{sec}}; R_{\text{rt}} = \beta_{\text{rt}} \cdot B_{\text{rt}}; R_{\text{ntub}} = \beta_{\text{ntub}} \cdot B_{\text{ntub}} \quad (16)$$

$$De_{\text{sh}} = \gamma_{\text{sh}} \cdot B_{\text{sh}}; De_{\text{sec}} = \gamma_{\text{sec}} \cdot B_{\text{sec}}; De_{\text{rt}} = \gamma_{\text{rt}} \cdot B_{\text{rt}}; De_{\text{ntub}} = \gamma_{\text{ntub}} \cdot B_{\text{ntub}} \quad (17)$$

ここで、 β および γ はそれぞれの呼吸率および枯死率である。ただし、枯死率 $\gamma_{\text{sh}} (\text{d}^{-1})$ および $\gamma_{\text{sec}} (\text{d}^{-1})$ は全体のエネルギー量の現象に伴って増大すると考えられる。そこで、これらの量をエネルギー枯渇量の関数で与え、それぞれ、

$$\gamma_{\text{sh}} = r_{\text{sh}} \cdot \frac{k_{\text{sh}}}{k_{\text{sh}} + Ph_{\text{sh}} - R_{\text{sh}} + C_d \cdot De_{\text{sh}}^p}, \quad \gamma_{\text{sec}} = r_{\text{sec}} \cdot \frac{k_{\text{sec}}}{k_{\text{sec}} + Ph_{\text{sec}} - R_{\text{sec}} + C_d \cdot De_{\text{sec}}^p} \quad (18)$$

で与えた。ここに、 r_{sh} および r_{sec} は最大枯死率 (d^{-1}) であり、 k_{sh} 、 k_{sec} は半飽和定数 ($\text{g m}^{-2}\text{d}^{-1}$) である。

日射量についての計算結果より、根の成長の開始は全体の成長が始まって2ヶ月経った後となった。根のバイオマスの増加率はバイオマスと成長率との積として $GR_{\text{rt}} = G_{\text{rt}} \cdot B_{\text{rt}}$ で与えられる。ただし、観測値より

$G_{\text{rt}} = 0.2 \text{ d}^{-1}$ である (Vierssen et al, 1994)。根が発達して後、その一部 $N_{\text{ff}} (=0.01)$ は新しい根茎の成長に利

用される。この新しい根茎の成長は $GR_{\text{rt}} = G_{\text{ntub}} \cdot B_{\text{ntub}}$ で与えられる。ただし、 $G_{\text{ntub}} = 0.2 \text{ d}^{-1}$ である。

Vierssen, et al. (1994)によると、根は 20 cm の深さに 5 g/m^2 の密度で分布していた。これに従って、根全体のバイオマスが一定密度 25 g/m^3 で分布するよう分布する深さを定めるものとした。

新しい根茎は、日射量が $200 \mu\text{E m}^{-2}\text{d}^{-1}$ を越えれば成長が始まって1週間以内に成長を開始する (Vierssen, et al. 1994)。元々の根茎は、成長が始まった後、葉茎へのエネルギー供給 $T_f = \alpha_{\text{tub}} \cdot B_{\text{tub}}$ 、呼吸

$R_{\text{tub}} = \beta_{\text{tub}} \cdot B_{\text{tub}}$ 、枯死 $Dec_{\text{tub}} = \gamma_{\text{tub}} \cdot B_{\text{tub}}$ のために徐々に縮小する。一方、新しい根茎は根からのエネルギー供給 N_{ff} 、葉茎からの余分のエネルギーの流入、 $f_{\text{sh}} \cdot \varepsilon_{\text{sh}} \cdot B_{\text{sh}}$ および $f_{\text{sec}} \cdot \varepsilon_{\text{sec}} \cdot B_{\text{sec}}$ 、を受けるがその一部は呼吸と枯死によって失われる。

4. 植物プランクトンおよび水中の栄養塩、土壌中の酸素、栄養塩のモデルの概要

水中の栄養塩および植物プランクトンについては多数のモデルが提案されている。ここここでは、Hamilton & Schladow (1994)、Nimal et al (1996)の提案したモデルを元に改良を加えた。ここでは、考える植物プランクトンは、緑藻、珪藻、藍藻とし、問題はあまるもののクロロフィルaを指標にその量を表す

ことにした。バイオマス量の変化、藻類の体内の窒素およびリン、水中のオルトリン酸、アンモニア、硝酸、珪素、溶解性酸素、BODの濃度についての保存則を用いた。

湖沼の土壌内の酸素、栄養塩の移動については、図2に示されるように土壌を酸化層、脱窒層、還元層上部、還元層下部およびデトリタスの堆積による土壌と水中との間の境界層とに分け、それぞれについて、デトリタス、硝酸性窒素、アンモニア性窒素、酸素、リン酸についての保存則より求めた(Bon and Asaeda, 1996)。計算にあたっては、全体の水柱を20の層に分割した。それぞれの層厚は約10cm程度である。また、土壌中については、マクロファイトの影響が大きいと考えられる水底より20cmの深さを計算の対象とし、化学的特性に応じて4分割した。

5.対象とした湖の概要

対象としてはデータの完備している Lake Veluweについて1986年の1月から12月について行った。この湖は面積32.8 km²平均水深2mの湖であり、特に、東および南側については1m以内の浅瀬となっている。1960年代までは浅い部分は *Potamogeton pectinatus* Lに覆われていた。ところが、富栄養化により1969以降 *P. pectinatus* Lは徐々に姿を消し始め、その後1979年より流域からのリンの流出の抑制、硝酸性窒素やカルシウムに富んだ水によるフラッシングにより再び回復し始め、逆に、植物プランクトンについてはそれまで支配的だった藍藻が減少し、珪藻、緑藻が卓越することになった(Vierssen, et al. 1994)。

入力データとしては、気象条件(Vierssen, et al. 1994)の他に、栄養塩および流量についてのデータが必要になるが、ここではできるだけ単純化し、Bon & Asaeda(1996)と同様なものを用いた。なお、マクロファイトの成長の開始日は観測より120ジュリアン日とした。

6. 結果および考察

図3藻類の種別変化を観測値と伴に示す。ここでは、藻類それぞれの特性値に提案された値のほぼ中間的な値を用いているが、藻類の遷移についてもよく再現されているといえる。計算過程の検討によると、1-2月の珪藻のブルーミングは珪藻の低い半飽和定数によっており、

Layer	Detritus	Nitrate	Ammonium	Dissolved Oxygen	Phosphate
Watercolumn	Settling↓ Mineralization Degradation Humification Incorporation↓	Denitrification Nitrification	Ammonification Nitrification Adsorption Dispersion↑	Photosynthesis Oxydation BOD Reaeration↑ Dispersion↑	Mineralization Sorption Dispersion
Newly deposited detritus	Degradation Incorporation↓		Ammonification	COD↓	
Aerobic layer		Dispersion↓ Nitrification Flux to detritifying layer↓	Dispersion↓ Seepage↓ Degradation Nitrification Seepage↓	Degradation	Dispersion↓ Adsorption Seepage↓ Mineralization Bioturbation↑
Denitrifying layer		Dispersion↓ Nitrification	Degradation	Nitrification	
Upper reduced layer	Bioturbation↑	Nitrification Denitrification	Dispersion↑ Seepage↓	Nitrification Deoxygenation	Seepage↓ Burial↓ Mineralization Bioturbation↑ Dispersion↑
Lower reduced layer	Burial↓ Degradation	Dispersion↓ Nitrification Denitrification	Degradation	Deoxygenation	Seepage↓ Burial↓ Mineralization
Inactive bottom layer	Inactive	Inactive	Seepage↓	Inactive	Seepage Burial↓

図2 土壌中の酸素、栄養塩の移動モデルの概略

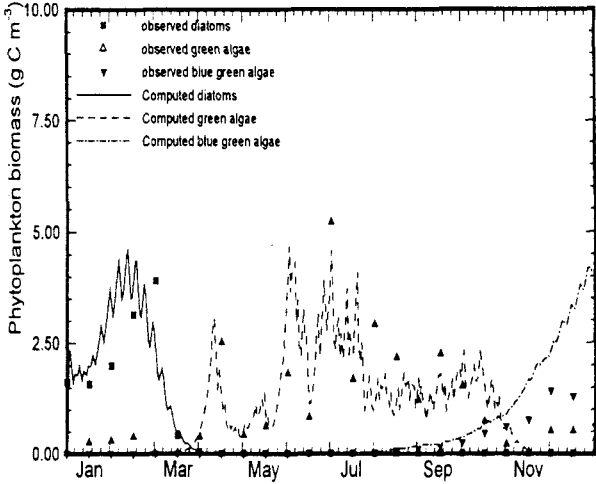


図3 藻類の種別変化

緑藻への変化はその高い増殖速度によっている。また、藍藻への遷移は細胞内に必要とするリンの量がより少量でよいことおよび成長がより低い光量で飽和するためである。なお、冬場の硝酸塩の増加は主としてフラッシングによるものであり、これは年間の変化でみれば藍藻および珪藻の増加を促していることが伺える。

図4にマクロファイトの全バイオマス量、部分別のバイオマス量を示す。全バイオマス量について観測値と比較すると概ね一致しているが、9月以降の過大評価が目立つ。これは、この時期には風波が高くなり機械的に破壊される割合が高くなるが、モデルではこうした点を考慮していないためである。前年度からの根茎は成長開始後すぐに利用され尽くしてしまい、根および新しい根茎と受け継がれ翌年の成長につながっていることがわかる。また、6月に成長速度がやや低下するのは、緑藻の発生により光量が減少したためであり、光をめぐる競合の結果である。

図5はリンの溶出速度の計算結果をマクロファイトの存在する場合としない場合とについて比較したものである。なお、観測は参考のためにリン酸の濃度を示している。マクロファイトによって土壌中のリン濃度の変動が和らげられるために、マクロファイトの存在している場合にはしない場合に比較してリンの溶出速度が滑らかになっていることがわかる。

7. 結 語

浅い湖沼におけるマクロファイトの役割は極めて大きい。しかしながら、現状では経験的にのみその重要性が明らかにされており、環境水理学の手法である保存則の導入は必ずしも十分とはいえず、精緻な水の流動との関連性を定量的に議論することはほぼ不可能である。そのため、まず、これまで報告されている諸々の現象についての経験的な関係を用いてマクロファイトバイオマスの成長を記述する式の構築を行った。結果は、ほぼすべてについて、それぞれの諸現象について経験的に得られている係数を用いれば、ほとんどキャリブレーションの必要なく概略現状の再現が可能であった。また、これによって藻類との競合などいくつかの重要な現象の記述が可能となった。

本研究を行うにあたり、河川環境整備財団からの補助を受けた。記して感謝いたします。

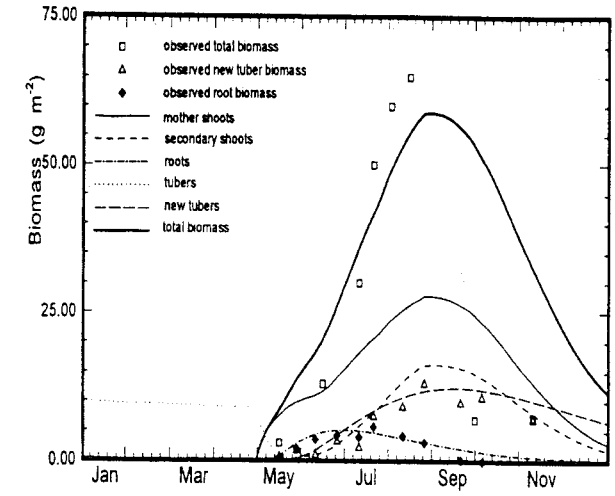


図4 マクロファイトの部分別バイオマス量の変化

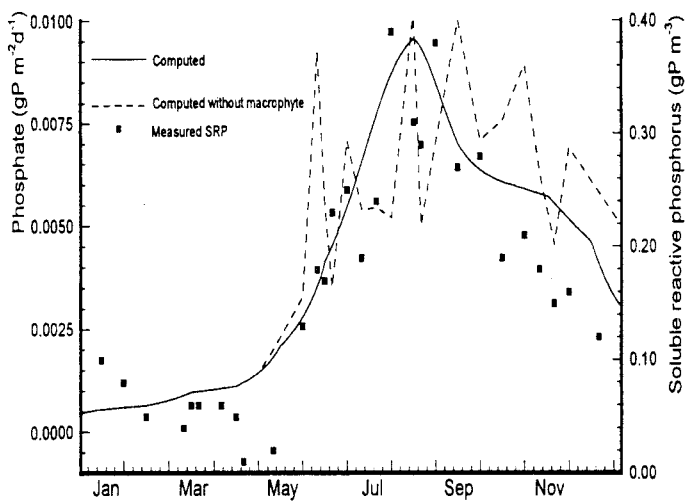


図5 リンの溶出速度に対するマクロファイトの影響

参 考 文 献

1) Asaeda, T. & Bon, T. V., 1996, Ecological Modelling (submitted). 2) Bon, T. V. & Asaeda, T., 1996., 環境システム研究, 24. 3) Bon, T. V. & Asaeda, T., 1997., 水工学論文集, 41. 4) Hamilton, D. P. and Schiadow, S. G., 1994, Report No ED 597DH, CWR, UWA, 29 pp. 5) Nimal, et al, 1996., 水工学論文集, 40. 6) Madsen, J. D. and Adams, M. S., 1989, Aquat. Bot., 36: 23-31. 6) Vierssen, W. V., M. J. M. Hootsmans, M. J. M. & J. Vermaat, J. (Editors), Lake Veluwe, Kluwer Academic Publishers.