

種間の競争を考慮した付着藻類群集の変動解析

Hong Son DUONG¹・浅枝隆²・田中規夫³・谷本勝利⁴

¹Ph.D. Marine Meteorological Center, Hydrometeorological Service of Vietnam
(Lang Thuong, Dong da, Hanoi, Vietnam)

²正会員 工博 埼玉大学大学院教授 理工学研究科 (〒338-8570 埼玉県浦和市下大久保 255)

³正会員 工博 埼玉大学工学部講師 建設工学科 (〒338-8570 埼玉県浦和市下大久保 255)

⁴正会員 工博 埼玉大学工学部教授 建設工学科 (〒338-8570 埼玉県浦和市下大久保 255)

付着藻類群集の変動を解析するモデルを、糸状藻類と非糸状藻類の間の生長パターン、群集の形成、外部栄養塩、せん断応力による剥離を考慮し構築した。これにより、バイオマスの鉛直分布、付着藻内の栄養塩量、糸状藻類と非糸状藻類の間の形態的特徴に基づく生存競争を解析することが可能となった。藻のバイオマスを3種の藻類、アオミドロ *Spirogyra*、アクナンテス *Achnantes minutissima*、シネドラ *Synedra* の実験結果と比較しモデルの正当性を検証した。解析の結果、外部栄養塩条件は生長に必ずしも影響を与えないこと、上層水の流速と光条件は主に藻群の純生長率とピークバイオマスに関与すること、デトリタスの分解は基部の栄養塩バランスに大きく貢献していることなどが判明した。

Key Words: periphyton dynamics, morphological competition, external nutrient condition, peak biomass, net growth

1. はじめに

河川・湖沼において一次消費者が餌をとる際には、三次元的環境から植物プランクトンを探索するよりも、二次元的な付着藻類層から捕食するほうが容易であるため、付着藻類は一次消費者に対する被捕食者として重要な役割を果たす¹⁾。しかしながら、流水中では付着藻類は数々の生態的・物理的な影響を受けている。特に、流水は構築された付着藻のマット(繁茂部)の破壊と剥離を引き起こし、栄養塩が豊富な流れにおいてバイオマスを支配する主要な要素である。剥離の強さは水理的要因(流量、流速、河床の粗度)や藻の種類²⁾の生態学的特徴の関数である³⁾。

付着藻類が栄養塩をどのように周辺の水から取りこみ利用するかを評価するためには、付着藻のマットの複雑な空間構造を把握する必要がある。高密度の付着藻類群集では、流水中の栄養塩濃度が表層の細胞の成長率を満足するレベルであっても栄養塩摂取は制限され⁴⁾、栄養塩サイクルの特徴は底部の細胞の水理的要因に密接に関連している。

このような付着藻類の生態については不明の点が多く、現在までに構築されたモデルは主として珪藻の蓄積⁵⁾、付着藻類や他の付着生物が流れに抵抗し付着している河床との栄養塩の交換や河床に対する水理的イン

パクト⁶⁾に関するもののみである。鉛直方向の溶存酸素の減少や底生マット内の他の構成要素が実験的にまとめられている⁷⁾にもかかわらず、これらのモデルには付着藻類量の空間変化が評価されていない。すなわち、定量的な採取の難しさが、付着藻類群集の環境に対する応答メカニズムを把握することの妨げとなり、空間的・時間的変動特性は不明のままである。

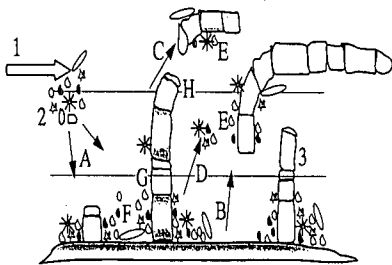
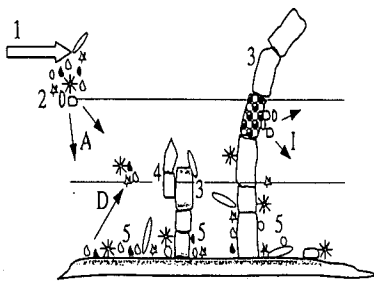
本研究の目的は、種毎の生長戦略及び栄養塩と光の鉛直構造を考慮した上での付着藻類の蓄積を評価するモデルを構築し、検証を行った上で空間的・時間的変動特性についての知見を得ることである。

2. 解析方法

(1) 付着藻バイオマスのダイナミックモデル

a) モデルの基本構成

底層においては、付着藻類の利用できる空間には制限がある。しかし、糸状藻類については、移入(immigration)し着生した後、栄養塩と光を求めて上方に生長するため、基層における競争は減少する⁸⁾。一方、非糸状の藻類や珪藻は、この状況下で糸状藻類により流水による剥離から保護されるという恩恵を受け、底部で増加し、二次的な基盤が構築される。本研究では、



番号: 1-流向: 2-上層水のセル: 3-付着した糸状藻: 4-横に付着した糸状藻: 5-非糸状藻のセルおよびデトリタス。

過程: A-定着・群集化: B-付着した糸状藻の剥離: C-横に付着した糸状藻の剥離: D-非糸状藻の剥離: E-二次的な剥離: F-非糸状藻類の細胞分裂: G-糸状藻の内部細胞の分裂: H-糸状藻の頂上細胞の分裂: I-糸状藻の増殖

図-1 糸状藻類と非糸状藻類の共存による付着藻類群集の変動過程

付着藻類マットを層の組み合わせと考え、Biggs & Thomsen²⁾による糸状藻類と非糸状藻類の典型的組み合わせに基づいて、特に流水の底層部における藻の蓄積過程を評価することを考える。そのため、その過程を、定着、生長、剥離の3つの過程に分類する。発達過程においては、それぞれの付着藻類はこれらの過程の1つを経験³⁾しているものの、これらの過程は全体的に見ると、図-1に示すように常時発生している。従って、全バイオマスはある時点の1過程を考慮するのではなく、これらの過程の和として表現するのが適当である。すなわち、

バイオマスの時間変化=定着+生長-剥離
のように表現できる。

糸状藻類と非糸状藻類の競争の解明も本研究の目的の1つであるため、これら3過程の形態的特徴の差を強調して、鉛直一次元モデルにより付着藻の生長過程と栄養塩のダイナミクスをモデル化した。表-1にモデルの支配方程式を表現する記号一覧を示す。なお、今後特にことわりがない限り、添え字の n, k, i, j は表-1の記号と組み合わせた意味を持つものとする(例えば、 C_{nki} は n 目目に定着し k 層に存在する糸状藻類の細胞数を表す)。

表-1 記号一覧

記号	記号の意味	単位
i	糸状藻類の指標	添え字
j	非糸状藻類の指標	添え字
$i(j)$	糸状藻、非糸状藻を兼用(そこだけを入れ替えた式が2つ別々に存在することを表す。)	添え字
n	目の指標	添え字
k	層の指標	添え字
min	最小値	添え字
max	最大値	添え字
B	基盤部の ΔS の面積の上部に存在する藻の生体体積	m^3
B_k	k 層における B	m^3
$B_{k-1/2}$	k 層における $B(B_k)$ と $(k-1)$ 層における $B(B_{k-1})$ の平均値	m^3
C_d	抗力係数	-
C	各層の細胞密度	cell
C_0	基盤部の ΔS の面積に定着した総細胞数	cell
$depth$	水表面からの距離	m
DN	デトリタスに蓄積される栄養塩量	μg
EN	外部栄養塩濃度	$\mu g l^{-1}$
F	総群集に作用する総抗力	N
F_{crit}	糸状藻の閾値強度	N
F_{crit}	横に付着している糸状藻の閾値強度	N
F_0	非糸状藻の通常剥離の半飽和定数	N
g	重力加速度	ms^{-2}
G_{branch}	フィラメントの分割率	day^{-1}
G_{decomp}	分解率	day^{-1}
G_{detach}	非糸状藻類の剥離率	day^{-1}
G_{div}	増殖率	day^{-1}
G_{mortal}	枯死率	day^{-1}
G_{res}	呼吸率	day^{-1}
H	水深	m
I	入射量	$\mu Em^{-2}s^{-1}$
I_0	水表面における光強度	$\mu Em^{-2}s^{-1}$
I_{sat}	入射量の飽和値	$\mu Em^{-2}s^{-1}$
IN	細胞内部の栄養塩濃度(窒素、リン兼用)	$\mu g \cdot cell^{-1}$
INN	細胞内部の窒素濃度	$\mu g \cdot cell^{-1}$
INP	細胞内部のリン濃度	$\mu g \cdot cell^{-1}$
K_{diff}	分子拡散と乱流拡散係数の和	$m^2 s^{-1}$
K_N	栄養塩摂取過程における半飽和定数	$\mu g l^{-1}$
L	糸状藻類の長さ	m
N	糸状藻の細胞数	cell
N_{detach}	糸状藻の剥離率	day^{-1}
q	無次元気温定数	-
R	資源充足度指標	-
Re	レイノルズ数	-
RN	窒素の資源指標	-
RP	リンの資源指標	-
RR	光の資源指標	-
S_i	糸状藻の表面積	m^2
S_j	非糸状藻の表面積	m^2
T	水温	$^{\circ}C$
t	時間	s
\bar{U}	平均流速	ms^{-1}
U_k	k 層の流速	ms^{-1}
UN_{max}	最大栄養塩摂取率	$\mu g cell^{-1} day^{-1}$
$V_{k,i}$	k 層の糸状藻類細胞の生体体積	m^3
$V_{k,j}$	k 層の非糸状藻類細胞の生体体積	m^3
z_0	基盤部の粗度	m
α	付着藻類の傾き	rad
ΔV	基盤部の ΔS の面積の上部に存在する水の体積	m^3
η_c	生体減少係数	m^{-1}
η_w	非生体減少係数	m^{-1}
ρ	水の代表密度	$kg m^{-3}$
ρ_w	藻の代表密度	$kg m^{-3}$

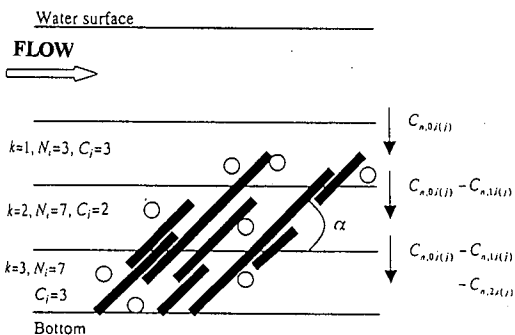


図-2 糸状藻の傾き α ならびに定着率の概念図
(全水深を四層に分割した例 (ただし, $k=1\sim 3$); 最上層から $C_{n,0,t(t)}$ が付着藻群落に沈降する. 第一層($k=1$)では糸状藻が3個($N_1=3$), それに非糸状藻が3個($C_1=3$)付着しており, その密集度に関連して, $C_{n,1,t(t)}$ が第一層で新たに定着する. 以後, 同様に第二層では第二層の密集度に応じて $C_{n,2,t(t)}$ が定着する.)

b) 付着藻 マットの厚さ

厚さは藻の生長を直接的に規定づけるものであるため, 流れの条件に応じて藻の厚さ構造を決めるのが望ましい. 藻の厚さは通常 1~60mm かそれ以上である⁹⁾. 糸状藻による付着藻類群集は底面近傍の境界層を越えるまでに生長する. そのため, 底面の境界層の栄養塩濃度が低下している場合は, 細胞は水中のより高い栄養塩濃度にさらされる¹⁰⁾. この付着藻類には異なる方向に2つの主要な力(上方への浮力と流下方向への抗力)が働く. このため乱れによる振動を無視すると浮力と抗力を考慮して糸状藻類は以下の角度に傾く.

$$\tan \alpha = \frac{\text{Buoyancy}}{\text{Drag}} = \frac{(\rho - \rho_a)gV_{L_i}}{\rho C_d U_i^2 V_{L_i}^2} = \frac{K \rho_a^2 L^3}{C_d U_i^2} \quad (K \rho = \frac{(\rho - \rho_a)g}{\rho}) \quad (1)$$

α は後述する糸状藻類の長さの関数 L とあわせて付着藻類の厚さを表す. 糸状藻のマットは基盤近くの粘性低層と外部境界層の両方の高さに存在するため, 抗力係数はレイノルズ数の関数であり, 以下のコールブルック・ホワイトの式で与える.

$$\frac{1}{\sqrt{C_d}} = 3.48 - 1.74 \ln \left(\frac{z_0}{H} + \frac{9.3}{Re \sqrt{C_d}} \right) \quad (2)$$

図-2 に α と後述する付着藻の定着の概念図を示す. ただし, α は糸状藻 1 本 1 本の傾きではなく, 式(1)に示すように, 第 k 層に存在する糸状藻全体で評価した平均的傾きである. 一方, L は第 k 層に存在する糸状藻の長さを入植日毎に区別して評価する(入植してからの日数で生長量が異なるため).

c) 付着藻類の定着 (settlement)

観察により, 上層を流れる流水からの細胞の移入と移出(emigration)は付着藻類群集の重要な過程である¹¹⁾.

付着藻自体も底部の表面粗度を変化させるが, その上層水からの定着は図-1A に示すように, 基盤部と流れの水利的特徴に従う.

細胞表面の粘性¹²⁾により, 付着層中の付着藻類の細胞は, 浮かんでいる細胞をトラップ(拘束)することができる. 底生マットが層構造をしていると仮定すると, これらの層の構造的特徴はその層に存在する藻の総占有量に関係付けられる. ここで基部における底面積が ΔS の微小体積の水 ΔV を考える. そして, それぞれの層に拘束されるセルの量を評価するために密集度 $B_k / \Delta V_k$ を考える (B_k は層 k に存在する藻の生体体積). 生長過程において, 底生藻の移入と移出は付着藻類群集の重要な過程である¹¹⁾ため, ある周期において各層に定着する藻の細胞は上層の水中における藻の密度¹²⁾と定着率に比例すると考えられる. すなわち, 付着または無付着形式で各層に1日あたり定着する非糸状藻, 糸状藻の数(各層における定着率)は, それぞれ,

$$C_{n,k,j} = C_{n,0,j} \frac{B_k}{\Delta V_k} - \sum_{m=1}^{k-1} C_{n,m,j} \frac{B_k}{\Delta V_k} \quad (3)$$

$$C_{n,k,i} = C_{n,0,i} \frac{B_k}{\Delta V_k} - \sum_{m=1}^{k-1} C_{n,m,i} \frac{B_k}{\Delta V_k} \quad (4)$$

で与えられる. ここに, $C_{n,0,j}$ は糸状藻, 非糸状藻の付着藻全体への定着率(上層水に含まれる細胞のうち付着藻内へと沈降してくる細胞数)で, 藻の形状と藻細胞の密度の関数である. 式(3),(4)右辺第2項は k 層よりも上層に定着した総細胞数であり, 定着した後これらの細胞は生長を始める. 基底部における定着率は密集度に関係なく; 付着藻群落に進入してきたもののうち基底部より上層において定着しなかったものの残差分が蓄積される. 図-2 に各層における定着率の概念図を示す.

糸状藻類の数を評価する場合にはフィラメント(糸状細胞)の枝分かれ効果を考慮する必要がある. 分かれたフィラメントは元のフィラメントとは独立に成長すると考えられ, 群集においては個別の貢献をする. すなわち, n 日目に定着した細胞数と1日目から $(n-1)$ 日目までに定着し n 日目においても存在する細胞の分裂により生成される細胞数を合計することにより, 糸状藻の細胞数 $N_{n,k,i}$ は以下のように与えられる.

$$N_{n,k,i} = C_{n,k,i} + G_{branch} \sum_{m=1}^{n-1} C_{n,m,i} \quad (5)$$

式(5)右辺の第1項は n 日目に定着した細胞数, 第2項は細胞分裂により n 日目に増えた細胞数である.

d) 付着藻の生長

細胞の増殖は内部の栄養塩濃度と光合成に使用される光の利用可能性によって決められる. 栄養塩として窒素, リンを代表させ, それぞれの資源指標を,

$$RN_{n,k,j(t)} = \frac{INN_{n,k,j(t)} - INN_{min(j)}}{INN_{n,k,j(t)}} \quad (6)$$

$$RP_{n,k,j(t)} = \frac{INP_{n,k,j(t)} - INP_{min(j)}}{INP_{n,k,j(t)}} \quad (7)$$

$$RR_{n,k,j(t)} = \frac{I_k - I_{min(j)}}{I_{sum(j)}} \exp\left(1 - \frac{I_k - I_{min(j)}}{I_{sum(j)}}\right) \quad (8)$$

と表す。さらに、こうした3種の資源指標の活用度を総合的に示す資源充足度指標 R を健康状態と細胞の増殖能力を示すものとして、'Liebigの最小値法則'に基づき、以下のように定義する。

$$R_{n,k,j(t)} = \min[RN_{n,k,j(t)}, RP_{n,k,j(t)}, RR_{n,k,j(t)}] \quad (9)$$

糸状藻類と非糸状藻類とは相互に関連しているが、生長方法と増殖方法は異なる⁹⁾。糸状藻類群は2つの異なる過程を経て発達する。細胞分裂(図-1G)または頂上細胞(図-1H)の個々の伸張および繁殖による個々の増殖(図-1I)である。従って、ある糸状藻の細胞の伸張は資源充足度指標、気温、最大増殖率の関数として表現できる。

$$\frac{\partial L_{n,k,j}}{\partial t} = L_{n,k,j} q^{T-20} G_{div} R_{n,k,j} \quad (10)$$

また、構築された群集における糸状藻の数の変化は、

$$\frac{\partial N_{n,k,j}}{\partial t} = -G_{mortal} N_{n,k,j} - N_{detach} \quad (11)$$

で与えられる。

一方、分裂(図-1F)に基づく非糸状藻類の濃度は、増殖率と死亡率だけではなく、剥離率の関数でもあり、

$$\frac{\partial C_{n,k,j}}{\partial t} = C_{n,k,j} [q^{T-20} G_{div} R_{n,k,j} - G_{mortal} - G_{detach}] \quad (12)$$

で与えられる。また、藻群集の総生体体積 B は個々の細胞の幾何体積の和として、

$$B = \sum_k B_k = \sum_k \left[\sum_i \left(\sum_j L_{n,k,j} N_{n,k,i} V_{k,i} + \sum_j C_{n,k,j} V_{k,j} \right) \right] \quad (13)$$

のように与えられる。

e) 附着藻の剥離 (detachment)

剥離の条件は、流体力や浮力が重要な要因ではあるが、それらだけの関数だけではないとされている²⁾。Boston&Hill(1991)¹³⁾は、光条件が細胞と基盤の間の附着強度に影響を与えることを示した。これに基づき、資源充足度指標 R を細胞の伸張強度の指標として R が小さいほど糸状藻類が剥離するという形式で表す。細胞間の結合構造は弾力性に乏しい²⁾ため、糸状藻類の剥離(図-1B)は外力が R によって決まる閾値を越えたときに起こると考えられる。

底生藻に働く応力は頂上から注目する細胞までの外力の積分として与えられる。従って各糸状藻にとっては、細胞の位置が低いほど値が増加し、底生マット

の底部では最も高い値になる。一方、糸状藻と周辺の物質を基盤に付着させている付着力は、資源充足度 R と群集の密集度によって表現される。

単純化するために、剥離過程を2つの概念にわけると。

1つは、通常時の損失であり、密度方程式(11)、(12)の最後の項にあたるものである。このカテゴリーにおいては、糸状藻の剥離は、藻に作用する抗力と細胞の強度のバランスによってきまると考えられ、これらは、資源充足度 R による生成と閾値強度 F_{cr1} により、

$$N_{detach} = N_{n,k,i} \quad (\rho C_d \bar{U}^2 S_i L_{n,i} \geq RF_{cr1}) \quad (14)$$

のように表現される。

一方、横に付着している糸状藻(図-1C)は、容易に取り除かれる²⁾。これに実際に関連する力は細胞の健康状態や閾値強度よりもむしろ群集の密集度 $B/\Delta V$ により以下のように表現される。

$$N_{detach} = N_{n,k,i} \quad (\rho C_d \bar{U}^2 S_i L_{n,i} \geq \frac{B}{\Delta V} F_{cr2}) \quad (15)$$

非糸状藻類の通常損失(式(12)の最後の項)とデトリタスは同様に振るまうため、せん断応力、表面積、密集度の関数として以下のようにモデル化できる。

$$G_{detach} = \frac{F_{detach}}{F_0 + F_{detach}} \quad (16)$$

$$\text{ここに、} F_{detach} = \frac{\rho C_d \bar{U}^2 S_j}{B/\Delta V} \quad (17)$$

これらの概念は、バイオマスは上層部の流速が増加したときに瞬時に取り除かれるという閾値の存在を示す Biggs&Thomson(1995)²⁾の観測に基づく。

2つめは、基盤部の細胞の強度が密生した群集を維持できなくなるために、非糸状藻類が離れていく(老化)剥離現象である。これは老化による脱け落ちであり、同時ではなく不規則なパターンで発生する¹⁴⁾。この場合は、総群集に作用する総抗力 F は概略的には総生体体積の関数として以下のように表現される。

$$F = \rho C_d \bar{U}^2 B^{2/3} \quad (18)$$

この老化剥離現象は、新しい糸状藻の発生と基盤層の死亡細胞の密度に強く影響を与える。新しい糸状藻の出現は死亡細胞が群集の強度を減じている時に非糸状藻類群集を安定化させる役割を果たす。この老化剥離現象は総抗力が閾値強度を越えたときに発生する。ただし、溶存酸素が十分な環境で発達した群集の場合には、群集総体としての浮力とマット内における光合成による空気泡による密度変化を式(18)における抗力の変わりに用いる必要がある。

糸状藻の剥離は糸状藻の密度を減じるだけでなく、糸状藻に付着して周囲にある非糸状藻類、デトリタスをも減少させる⁹⁾(図-1E)。このように、二次的な除去

は生活している藻類だけではなくデトリタス量の減少にも大きく貢献しており、モデルはこの過程を暗に内包させている。

f) 光条件

光は水中に入ると、浮遊物質による拡散、藻による吸収により急激に弱められる。底生藻による減少係数を細胞濃度と細胞に起因する減少によるものと仮定すると、総減少（吸光）係数は、非生体減少係数 η_w と生体減少係数 η_c により、

$$\eta_{k-1/2} = \eta_w + \eta_c \frac{B_{k-1/2}}{\Delta V} \quad (19)$$

のように表現される。ここで、 k 番目の層において光合成に利用できる平均光強度 $I_{nk}(k)$ は、以下の Beer-Lambert 則を用いて評価することにする。

$$I_{int}(k) = I_0 \exp(-\eta_{k-1/2} \cdot \text{depth}) \quad (20)$$

(2) 栄養塩のダイナミクス

栄養塩が制限されている環境においては、デトリタスが多くの水環境システムにとって重要な役割を果たす。溶存酸素が分解用に飽和している環境においては、植物のリターや分解有機物が藻にとって有効利用できる。藻層の成熟につれて、内部過程、すなわちデトリタスからの栄養塩リサイクルが役割を果たし、上層部の水質条件は重要な役割を果たさなくなる¹⁹⁾。

簡単にするために、デトリタスの量をマットに残っている死亡細胞の数で評価し、死亡率と分解率と剥離率の和として表現する (図-3)。従って、デトリタスに蓄積される栄養塩の量は、

$$\frac{dN_k}{dt} = \sum_n C_{n,k} I_{n,k} G_{mortal} - (q^{T-20} G_{decomp} + G_{detach}) DN_k \quad (21)$$

で与えられる。

細胞の増殖過程において、親細胞の中にある栄養塩の一部が新しい細胞に受け継がれる。従って、増殖による損失は細胞分裂前後の娘細胞の内部栄養塩濃度の差として、

$$\frac{IN_{n,k,j(i)}}{1+q^{T-20} G_{div(i)} R_{n,k,i(j)}} - IN_{n,k,i(j)} = - \frac{IN_{n,k,j(i)} q^{T-20} G_{div(i)} R_{n,k,i(j)}}{1+q^{T-20} G_{div(i)} R_{n,k,i(j)}} \quad (22)$$

と表現できる。

栄養塩の摂取率は内部の栄養塩濃度に逆比例し、飽和したときにゼロになると仮定するのが妥当であり、周囲水の栄養塩濃度とは Michaelis-Menten 型関係式でよく表現できる^{16),17)}。

栄養塩の要求は生長の閾値の主要な要因と考えられ、内部栄養塩濃度の最小値はしばしば増殖を止めるときの濃度として定義される。これらの関係を再配分過程や呼吸による損失と関連付けると、内部栄養塩濃度は次式で表現される。

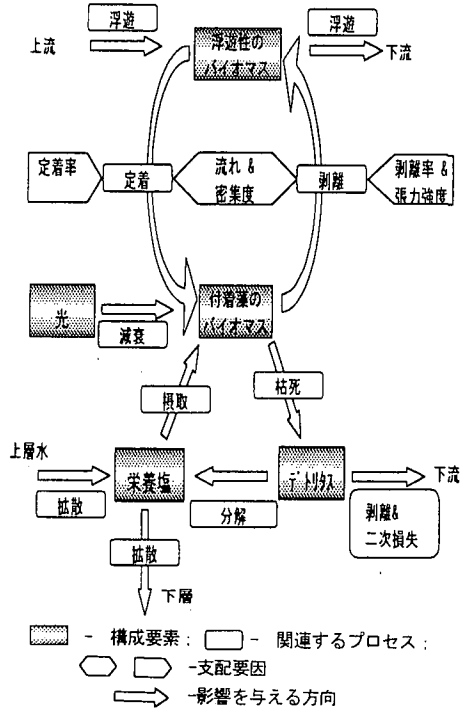


図-3 付着藻類群集内部における主要プロセス

$$\frac{dIN_{n,k,j(i)}}{dt} = UN_{max,i(j)} q^{T-20} \frac{IN_{max,i(j)} - IN_{n,k,i(j)}}{IN_{max,i(j)} - IN_{min,i(j)}} \frac{EN_k}{K_{N(i)} + EN_k} - \frac{IN_{n,k,i(j)} q^{T-20} G_{div(i)} R_{n,k,i(j)}}{1+q^{T-20} G_{div(i)} R_{n,k,i(j)}} - G_{res} IN_{n,k,j(i)} q^{T-20} \quad (23)$$

上層水は付着藻マットと連続して栄養塩の交換を行う。付着藻マットの上部境界層を通しての拡散過程は、分子拡散・乱流拡散にかかわらず、栄養塩の供給をコントロールする⁹⁾。もし、土砂や他の過程による栄養塩の交換を無視できれば、付着藻マットの栄養塩摂取とデトリタスの分解、上層水からの拡散過程は、双方向からの栄養塩交換となり、

$$\frac{dEN_k}{dt} + U \frac{dEN_k}{dz} = - \frac{10^{-3}}{\Delta V} \sum_n UN_{max,i(j)} q^{T-20} \frac{IN_{max,i(j)} - IN_{n,k,i(j)}}{IN_{max,i(j)} - IN_{min,i(j)}} \frac{EN_k}{K_{N(i)} + EN_k} \times C_{n,k,i(j)} + \frac{10^{-3}}{\Delta V} q^{T-20} G_{decomp} DN_k + K_{diff} \frac{d^2 EN_k}{dz^2} \quad (24)$$

で表現される。ここに、式(24)の最後の項は上層と下層境界を通しての栄養塩フラックスを表す。この項は鉛直方向の拡散的な栄養塩フラックスがこの方向の栄養塩勾配と拡散係数に比例することを示す。

3. 解析結果

Peterson & Stevenson^{18),19)}は Louisville 大学の実験水路において、外部栄養塩濃度 (窒素:15 $\mu\text{g/L}$, リン:2 $\mu\text{g/L}$)

表-2 モデルに使用する種毎のパラメータ。栄養塩関連のパラメータは窒素N及びリンP

記号	単位	<i>Spirogyra</i>	<i>Achnanthes minutissima</i>	<i>Synedra spp.</i>
F_{cr1}	N	2.5×10^{-3}	—	—
F_{cr2}	N	$1. \times 10^{-3}$	—	—
F_0	N	—	1.2×10^{-7}	1.2×10^{-7}
G_{branch}	day ⁻¹	0	—	—
G_{decomp}	day ⁻¹	0.02 ^e	0.02 ^e	0.02 ^e
G_{detach}	day ⁻¹	0.5	0.5	0.5
G_{div}	day ⁻¹	3.0 ^b	0.6 ^b	0.5 ^b
G_{mortal}	day ⁻¹	0.05 ^e	0.15 ^e	0.1 ^e
IN_{min}	$\mu gP \cdot cell^{-1}$	$20 \times 10^{-7}^a$	$1.2 \times 10^{-7}^a$	$2 \times 10^{-7}^a$
	$\mu gN \cdot cell^{-1}$	$400 \times 10^{-7}^a$	$18 \times 10^{-7}^a$	$30 \times 10^{-7}^a$
IN_{max}	$\mu gP \cdot cell^{-1}$	140×10^{-7}	8.4×10^{-7}	14×10^{-7}
	$\mu gN \cdot cell^{-1}$	2800×10^{-7}	126×10^{-7}	210×10^{-7}
I_{min}	$\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	5 ^f	2 ^f	2 ^f
I_{sat}	$\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	500 ^c	80 ^a	50 ^a
K_N	$\mu gP \cdot L^{-1}$	5 ^d	0.6 ^d	1.0 ^d
	$\mu gN \cdot L^{-1}$	15 ^a	1.4 ^a	2.0 ^a
$C_{n,0,(t)}$	cell \cdot day ⁻¹ mm ⁻²	0.1 ^{h1}	500 ^{h1}	40 ^{h1}
	cell \cdot day ⁻¹ mm ⁻²	0.025 ^{h2}	30 ^{h2}	2 ^{h2}
q	—	1.02 ^e	1.02 ^e	1.02 ^e
UN_{max}	$\mu gP \cdot cell^{-1} \cdot day^{-1}$	$1 \times 10^{-5}^a$	$0.05 \times 10^{-5}^a$	$0.1 \times 10^{-5}^a$
	$\mu gN \cdot cell^{-1} \cdot day^{-1}$	$30 \times 10^{-5}^a$	$0.75 \times 10^{-5}^a$	$1.5 \times 10^{-5}^a$

参考文献: ^aEPA¹⁶⁾, ^bBorchardt²³⁾, ^cGraham et al.²⁷⁾
^dBorchardt et al.²⁴⁾, ^eHamilton and Schaldow¹⁷⁾
^fHorne and Goldman¹⁾

註1: 遅い流れ(Peterson & Stevenson^{18), 19)}
 註2: 速い流れ(Peterson & Stevenson^{18), 19)}



註1: 検証計算においては5secに設定
 註2: ここで設定した定着率(day⁻¹)をtime stepに応じてtime step loopの中で各層毎に与える。

図-4 概略計算フロー

と水温(17.8℃)を保ち33日間にわたり、速い流れ(0.29m/s:水深2.5cm)と遅い流れ(0.12m/s:水深6.0cm)において、珪藻のアクナンテス *Achnanthes minutissima* から糸状藻のアオミドロ *Spirogyra* への遷移過程を追跡した。大部分の糸状緑色藻は *Zygnematophyceae* (分派しない種)と確認された。この実験では速い流れと遅い流れの群落形成の違い、糸状藻と非糸状藻の群落発達速度の違いなどが細胞数と種の構成により確認されたが、内部の栄養塩条件や光条件が測定されていないため、その変動要因が明確にはされていない。

そこで、比較的豊富な藻の種である、アクナンテス *Achnanthes minutissima*、シネドドラ *Synedra spp.* を非糸状藻類の典型種、アオミドロ *Spirogyra* を糸状藻類の典型種として本解析に採用し、糸状藻と非糸状藻の競合により生じる現象を本解析により再現し正当性を評価した上で、付着藻類群落の変動要因について探ることを試みることにする。

両ケースにおける全水深を12層に分割した($k=0 \sim 11$)。基底層($k=11$)は水理学的には分子拡散により支配される粘性底層の厚さとし、基底層から全水深の半分までは徐々に厚さを増加させた。各層において、付着藻のバイオマス、内部栄養塩濃度、外部栄養塩濃度、日射、上層部の水理学的条件を設定し、外部栄養塩濃度を陰解法を用いて数値解を求めた。図-4に計算フローの概略を示す。なお数値計算上、層の厚さに関する安定境界と鉛直拡散における安定条件 $\Delta t < \Delta z^2 / 4K_{eff}$ が満足される必要がある²⁰⁾。従って、計算時間間隔は他のモデル¹⁰⁾が数時間に設定しているのに対し、本モデルにおいては数秒に設定した。これは、高いバイオマス環境を扱うため、また数値積分上のエラーを減らすための必要不可欠な条件である。最終結果を得る前に感度分析を行い、これらの影響が外部栄養塩濃度や付着藻バイオマスに与える影響を把握した。

多くの研究者が底生から浮遊藻への移入の存在¹⁰⁾や植物プランクトンと付着藻における光合成と他の過程の類似性^{21,22)}を報告している。既往研究は、生態的パラメータは、藻が浮遊性か底生性かということよりも、サイズ、形、系統的類似性、表面積と体積の比に関係するとしている^{10,22)}。従って、生態的パラメータと値を付着状態か浮遊状態かの区別をせずに使用した。栄養塩摂取の半飽和定数²⁰⁾を除き、内部栄養塩濃度、最大摂取率、生体減少係数は藻のサイズに従って表-2のように設定した。計算の初期条件としては、外部栄養塩濃度は、速い流れ、遅い流れともに窒素が $15 \mu gL^{-1}$ 、リンが $2 \mu gL^{-1}$ 、底面上には生きたセルも死亡したセルも0の状態とし、表-2の定着率で糸状藻、非糸状藻を入植させた。境界条件として水面上の空気や底面下からの栄養補給は無いものとした。

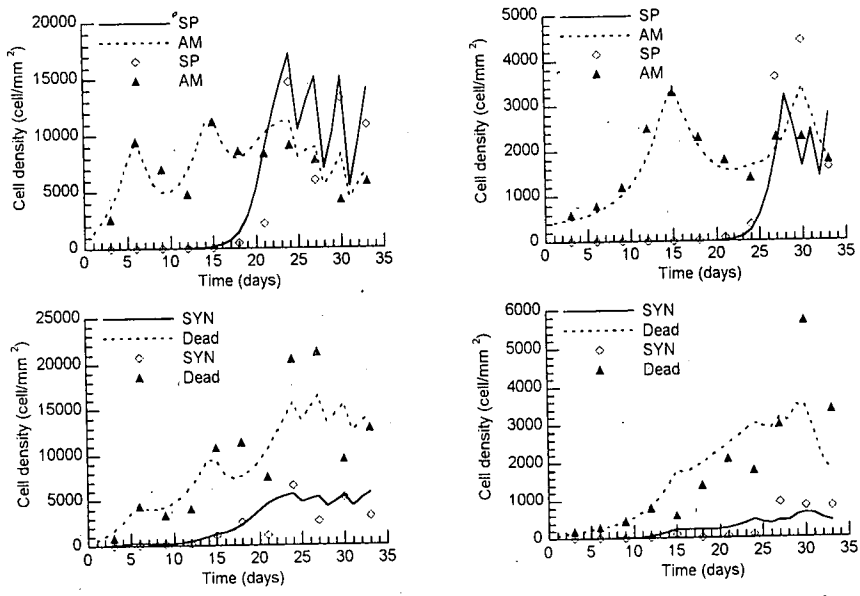


図-5 セル密度の比較(線が計算値, シンボルが実験値). 左側が遅い流れ, 右側が速い流れ.

SP-*Spirogyra*; AM-*Achnanthes minutissima*; SYN-*Synedra spp.*; Dead-Dead *Achnanthes minutissima*

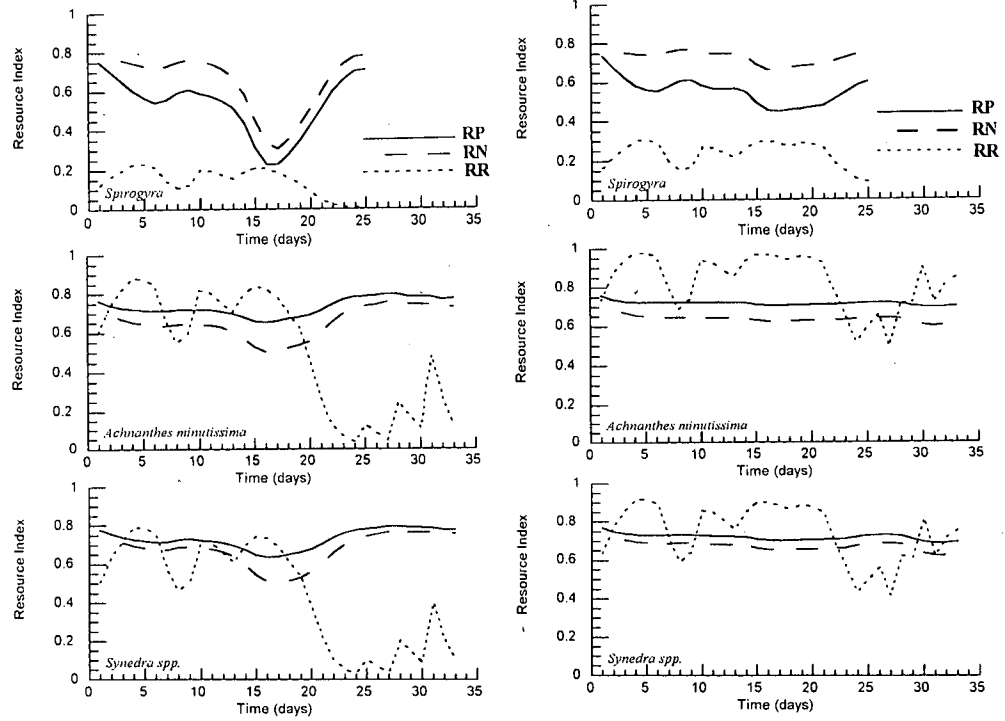


図-6 三種の藻の基底層(k=11)における資源指標. 左側が遅い流れ, 右側が速い流れ. RP-リン, RN-窒素, RR-光

図-5に1mm²当りに存在する総細胞数, すなわち1mm²の面積について群落頂上から底面まで積分した値(セル密度)の計算結果と実験データの比較を2つの流れに対して示す. 計算1日目に入植率よりもやや大きい値を示しているのは, 光合成による生長, 呼吸による減少等の1日の活動の結果を示しており, 群落に対す

る老化剥離の閾値に達するまでは, 通常剥離は起こるものの, セル密度は増加していく. 一般的に, 速い流速にさらされた群集は, 低い流速にさらされた群集よりも, 小さいバイオマス増加を示しピークバイオマスも小さい. 遅い流れにおいては, *A.minutissima*のピークバイオマスは6dayに9500cellmm²に達し, 14dayには

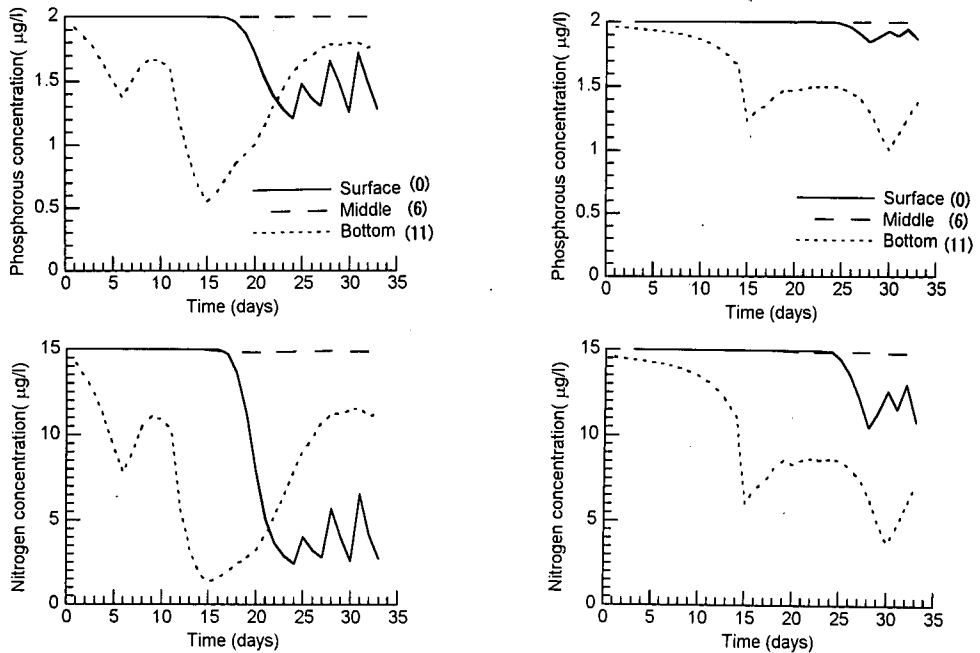


図-7 栄養塩濃度の時間変化. 左側が遅い流れ, 右側が速い流れ. ()の中は k の値を示す.

より高い値の 12000cellmm^{-2} に達する. また, 速い流れにおいては, 低い初期密度と高い剥離率により, 15day と 30day に 3200cellmm^{-2} となる. 一方, *Spirogyra* のバイオマスはほぼ同時に剥離が始まり, 遅い流れと速い流れにおいて, それぞれ, 25day に 15000cellmm^{-2} と 3200cellmm^{-2} になった. どちらの流れにおいてもバイオマスは実験の最後の 10 日間に変動していた. 変動の振幅と周期の差は明らかに遅い流れよりも速い流れにおける *Spirogyra* 種の低い入植率によるものである. *Synedra spp.* と死亡したセルの密度は両方の流れにおいて良く一致している. 種の生長の傾向に大きな相違は確認されないが, 2つの流れにおけるピークバイオマスの相違は, 流速と剥離率が密接に関連することを示唆するものである.

基底層部 ($k=11$) における 3 種の資源充足度指標 (RN, RP, RR) の時間変化を図-6 に示す. 高い光飽和度を持っているため, *Spirogyra* の生長は 2 つの流れにおいて常に光条件に制限されている. 光資源指標 RR の初期値は 0.2 程度であり, 低いバイオマス密度により速い流れの方がやや高い値となる. 底面においては全ての種は後半において光制限条件に抑制されたが, それは遅い流れのほうがより厳しくなった. 計算結果は, フィラメントが速い流れでは 20day に 25cm, 遅い流れでは 14day に 10cm の長さで水表面に達することを示している. この時まで藻の栄養塩指標 (RN, RP) は初期値よりも減少する傾向がある. 一般的な傾向は, 群落形成の後半段階

(約 15day 以降) において非糸状藻が栄養塩制限から光制限に変化したとき, 栄養塩指標 (RN, RP) が増加することであり, それは速い流れよりも遅い流れにおいて顕著である. 栄養塩要求値が珪藻より高いため, 光制限に伴う *Spirogyra* セルの栄養塩変動は珪藻のセルよりも顕著である. 底部層の栄養塩は *A.minutissima* と *Synedra spp.* についてはほぼ十分であり, 2 つの流れにおいて 0.5-0.8, 0.6-0.8 と安定している.

外部栄養塩のダイナミクスはモデルの生物要素にとって非常に重要である. 2 つの流れにおいて, *Spirogyra* フィラメントが表面に達し水平に広がったとき表面層 ($k=0$) の外部栄養塩の劇的な減少という類似した傾向が現れた (図-7). リンと窒素の濃度は, 初期値から遅い流れにおいては, 24day の $1.2\mu\text{gL}^{-1}$, $2.0\mu\text{gL}^{-1}$ に, 速い流れにおいては 26day の $1.8\mu\text{gL}^{-1}$, $10.0\mu\text{gL}^{-1}$ に減少している. 表面の栄養塩濃度には藻群の剥離による変動が見られる. 遅い流れでは基底層部の最小外部栄養塩は 15day においてリンが $0.5\mu\text{gL}^{-1}$, 窒素が $1.5\mu\text{gL}^{-1}$ であるのに対し, 速い流れでは, 30day においてリンが $1.0\mu\text{gL}^{-1}$, 窒素が $3.5\mu\text{gL}^{-1}$ となる. 遅い流れにおいては, 基底層部における栄養塩の急速な回復が, 浮遊フィラメントマットが形成された後 (15day) に見られた. 全水深において積分すると, 上層部の平均的な窒素濃度はフィラメントマットの形成によりおよそ 20% 減少した. また, 基底層部は付着藻の蓄積による栄養塩制限と上層部の密集に伴う光制限 (図-6), 上層部 ($k=0$)

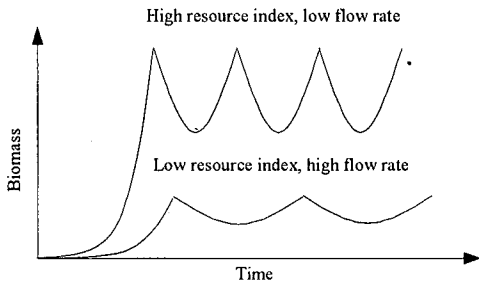


図-8 糸状藻類が付着していない場合の非糸状藻類の理想的変動パターン

はフィラメントマットの形成に伴う栄養塩制限，による変動が見られるのに対し，中層部 ($k=6$) においては変動がみられない。これは，中層部においては糸状藻の割合が高く図-6と同様に常に光制限状態にあり，また30dayの範囲ではこの高さにはフィラメントマットは形成されていない。そのため栄養塩制限状態にならず，外部栄養塩の変動は生じない。これは，上層部において藻が水表面に達し，フィラメントマットが形成された後に外部栄養塩が減少したことと同じ理由による。

4. 考察

付着藻マットのバイオマスは，定着，老化による剥離現象，物質の供給，周囲環境の擾乱などにより時間的に変動する。生態的特徴と形態的特徴がマットにおける藻の種間競争を決定する。競争において優勢になるものは，ある環境条件において増殖するのに十分な増加率を本来的に有する種である。

図-5の2つの流れ条件における *A. minutissima* のピークバイオマスの差はせん断応力と移入率の差により生じたと解釈できる。遅い流れの場合に，*Spirogyra* が *A. minutissima* を拘束する効果により，14dayに *A. minutissima* のセル密度が高いピークバイオマスになることを再現できるのは注目に値する。一方，速い流れにおいて観察された低いピークバイオマスは，遅い流れに比較して低い拘束率と高い剥離率に起因するものである。高密度に到達した場合には，栄養や光が制限された条件において異なる戦略を持ったバクテリアや菌により付着藻の剥離現象が発生する²⁰。従って，ピークバイオマスと局所ピークの時間間隔は，栄養塩濃度，光強度，流量が定常的に与えられた時には，糸状藻類の干渉がなければ図-8のように安定していると考えられる。ただし，このような条件は実際には満足さ

れないし，実験においても難しい。

15day から 24day にかけて，速い流れにおける *A. minutissima* の死亡率の増加は，実験¹⁹とはやや違いが生じるものの，セル密度は計算により正確に表現されていることから，本モデルは密集した群集の老化による剥離現象効果の導入により，バイオマス密度の急激な変化を表現する能力を持っていることが確認できる。また，実験¹⁹の終わりに生じた *Spirogyra* の減少は，付着藻マットの低い層における光の活用度が基盤への固定強度に影響を与えることによりバイオマスの蓄積を規定する^{13,14}という仮定を導入することによりよく再現された。実験後半における *Spirogyra* と珪藻 (*A. minutissima* と *Synedra* spp.) の変動が符合するのは，糸状藻類の隙間に居住する非糸状藻類の二次的な剥離によるものである。この二次的な剥離による輸送能力の大きさは，局所ピークよりも環境に影響を与えるため，生態学的にも興味深いものである。

速い流れにおける死亡セル密度は計算結果と実験結果で実験後半において違いが生じた。 *Spirogyra* と同じフェーズで発生する死亡セルの減少は，底部上に大量の死亡セルが存在し， *Spirogyra* に付着して剥離したことを意味する。しかし，計算結果において，実験結果ほど死亡セル密度の増加・減少が表現できないのは，速い流れにおいては，老化による剥離でない通常の剥離現象がやや大きく評価されているためと考えられる。

図-6より，光の強度は *Spirogyra* 群を規定する主要要因であることがわかる。藻は光に対する固有の応答特性を持っており，光をめぐる競争や光の変動に対する適応能力は藻の群集の構成に影響を与えることが考えられる。後半部における光資源指標の減少は，糸状藻マットが形成された直後の底部における藻のセルは上部層に定着したものと同様に光合成的にはアクティブな状態であったとする実験結果²⁰と非常に良く一致する。しかしながら，群集が飽和してくると，多くの藻は $5\sim 7 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ 付近で生長を開始するため，高い藻密度は光制限条件に従う傾向がある。従って，結果として，付着藻マットが飽和すると低い層のセルは減少し死亡セル密度が増加する。また，糸状藻類の剥離は流れによる応力と基底細胞の強度の関係により決まるため，付着藻マットの底部では，光の制限が栄養塩の制限よりも糸状藻類の剥離をコントロールする重要な役割を果たすことになる。

計算結果により，光強度の増加または流量の減少は，純生長率やピークバイオマスを増大させるが，栄養塩濃度の増加は必ずしも影響を与えないことが示された。また，流速の増加は，付着藻が栄養制限にあるときのみ，正の影響を与えることがわかる。

図-7に示すように，糸状藻が付着藻マットの頂上層

に達するまで、上層部の栄養塩濃度が同一であるという事は特に注目する。この時には、糸状藻が付着藻マットの頂上層に到達したとき、糸状藻の細胞に働く抗力が浮力を超えて支配的になり、糸状藻は水平に広がるようになる。拡散と対流過程により供給される栄養塩はまだ適度にあっても、大量の栄養塩がこの頂上層の高いバイオマスによって消費されると考えられる。一方、図-7は、底部の栄養塩は実験開始後、遅い流れのほうがより迅速に減少することを示している。従って、付着藻マットから上層水における栄養塩濃度の応答の差は群集の密集度とマットの厚さの関数となることが考えられる。

両流れ条件において、非糸状藻類の *A.minutissima* のセル密度の顕著な減少は、糸状藻類のマットが発達した後の基底層の悪化条件により引き起こされている。*A.minutissima* の生長率の減少は生長に必要な栄養塩要求を少なくするため、栄養塩資源指標は基底層部が光制限条件にあるときであっても増加することになる。この結果は、低い光合成率は栄養塩の摂取率を減少させたとした予測²⁰を定量的に支持するものである。

遅い流れにおいて、藻の栄養塩要求の減少と底生マット内部にたまったデトリタスの分解は、15dayからの栄養塩維持に貢献している。実際に、急速にバイオマスを蓄積し大量の栄養塩を吸収する藻細胞の能力により、栄養塩の内部リサイクルは、栄養塩が制限された環境下において非常に重要な役割を果たすと考えられる。この現象は栄養塩がスパイラル的にマット間と上層水の間を往來することに対応する^{23,20}。本研究においては、上層水の窒素濃度は、*Spirogyra* マットが形成されたときに20%しか減少しておらず、実験¹⁹により報告された幅よりも低い。しかし、その実験においては明らかに栄養塩が流下方向に減少しており、流路の下流端の上記の幅は2倍となって本計算に近くなる。本計算においては一次元を仮定しているために、差が生じたものと考えられる。しかし、本研究結果は、付着藻マット内部における栄養塩指標と栄養塩パターンの変動は上層水の栄養塩が高濃度であっても必ずしも付着藻の増殖に寄与しないということや付着藻マット内の化学現象は水中の化学現象とは根本的に異なる⁹という既往の研究結果を数値的に証明するものである。

本モデルは、必ずしも付着藻のバイオマスに比例しない剥離過程のメカニズムを高度に取り扱うことを可能にしている。既往の研究において、糸状藻類と非糸状藻類の生長戦略を区別しないことならびに付着藻群集を全体的に取り扱うことが、付着藻バイオマスの計算において不明の点を多くしていたと考えられるため、生長戦略を考慮した本モデルの適用により、更なる生態モデル実験のための多くの方策が示唆される。

5. 結論

本研究の結論は以下の通りである。

- (1)外部要因の変動のもとでの付着藻類群集の発達をシミュレートする生態モデルを構築した。
- (2)糸状藻類と非糸状藻類の生長パターンや、群集の形成とせん断応力による剥離を合理的に考慮することより、付着藻層内のバイオマス、光の照射、栄養塩の鉛直分布や糸状藻類と非糸状藻類の間の形態的特徴に基づく生存競争を解析することが可能となった。
- (3)藻のバイオマスを3種の藻類の実験結果と比較モデルの正当性を検証した。比較した2つの流量のもとでは付着藻内における栄養塩濃度の鉛直方向の変化も確認された。
- (4)光強度の増加または流速の減少は純生長率やピークバイオマスを増大させるが、外部栄養塩濃度の増加は必ずしも影響を与えない。流速の増加は付着藻が栄養制限にあるときのみ正の影響を与える。
- (5)デトリタスの分解は栄養塩が制限された環境下において、基部の栄養塩バランスに大きく貢献している。

本研究により、種の構成を考慮した上での付着藻の時空間変動を評価できることを示した。より一層の工学的活用を図るためには、資源が制限された環境への順応特性の解明などが重要である。

参考文献

- 1) Horne, A.J. and Goldman, C.R. : Limnology. Second edition, McGraw-Hill Book Company, USA, 1994.
- 2) Biggs, B.J.F. and Thomsen, H.A. : Disturbance of stream periphyton by perturbations in shear stress: time to structural failure and differences in community resistance, *J. Phycol.*, 31, 233-241, 1995.
- 3) Uehlinger, U., Buhner, H. and Reichert, P. : Periphyton dynamics in a floodprone prealpine river: evaluation of significant processes by modeling, *Freshwat. Biol.*, 36, 249-263, 1996.
- 4) Bothwell, M.L. : Phosphorus-limited growth dynamics of lotic periphytic diatom communities: areal biomass and cellular growth rate responses, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46, 1293-1301, 1989.
- 5) Mulholland, P.J., Steinman, A.D., Marzolf, E.R., Hart, D.R. and DeAngelis, D.L. : Effect of periphyton biomass on hydraulic characteristics and nutrient cycling in streams, *Oecologia*, 89, 40-47, 1994.
- 6) Dodds, W.K. : Micro-environmental characteristics of filamentous algal communities in flowing freshwaters, *Freshwat. Biol.*, 25, 199-209, 1991.
- 7) Lamb, M.A. and Lowe, R.L. : Effects of current velocity on the physical structuring of diatom (Bacillariophyceae) communities, *Ohio J. Sci.*, 87, 72-78, 1987.

- 8) Stevenson, R.J. : An introduction to algal ecology in freshwater benthic habitats. In: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell and R.L. Lowe (Editors) : *Algal Ecology - Freshwater Benthic Ecosystems*, Academic Press, New York, pp. 3-30,1996.
- 9) Van Den Hoek, C., Mann, D.G. and Jahns, H.M. : *Algal - An introduction to phycology*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 623 pp.,1995.
- 10) Steinman, A.D., Mulholland, P.J. and Hill, W.R. : Functional responses associated with growth form in stream algae, *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 11, 229-243, 1992.
- 11) Stevenson, R.J. and Peterson, C.G. : Emigration and immigration can be important determinants of benthic diatom assemblages in streams, *Freshwat. Biol.*, 26, 279-294,1991.
- 12) McCormick, P.B. and Stevenson, R.J. : Mechanisms of benthic algal succession in lotic environments, *Ecology*, 72, 1835-1848,1991.
- 13) Boston, H.L. and Hill, W.R. : Photosynthesis-light relations of stream periphyton communities, *Limnol. Oceanogr.*, 36, 644-656, 1991.
- 14) Peterson, P.G. : Response of benthic algal communities to natural physical disturbance. In: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell and R.L. Lowe (Editors), *Algal Ecology - Freshwater Benthic Ecosystems*, Academic Press, New York, pp. 375-402,1996.
- 15) Homer, R.R., Welch, E.B., Seeley, M.R. and Jacoby, J.M. : Response of periphyton to changes in current velocity, suspended sediment and phosphorus concentration, *Freshwat. Biol.*, 24, 215-232,1990.
- 16) EPA : *Rates, Constants, and Kinetics Formulations in Surface Water Quality Modeling*, Second Edition, EPA/600/3-85/040,1985.
- 17) Hamilton, D.P. and Schaldow, S.G. : Prediction of water quality in lakes and reservoirs. Part I - Model description, *Ecol. Modelling*, 96, 91-110,1997.
- 18) Peterson, C.G. and Stevenson, R.J. : Post-spate development of epilithic algal communities in different current environments, *Can. J. Bot.*, 68, 2092-2102,1990.
- 19) Peterson, C.G. and Stevenson, R.J. : Resistance and resilience of lotic algal communities: Importance of disturbance timing and current, *Ecology*, 73, 1445-1461,1992.
- 20) Vreugdenhil, C.V. : *Numerical methods for shallow-water flow*, Kluwer Academic Publishers, 1994.
- 21) Jasper, S. & Bothwell, M.L. : Photosynthetic characteristics of lotic periphyton and transient hyporheic storage of nitrate in natural stream, *Water Resources Research*, 28, 2743-2752,1988.
- 22) Vermaat, J.E. and Hootsmans, M.J.M. : Periphyton dynamics in a temperature-light gradient. In: W.V. Vierssen, M.J.M. Hootsmans and J. Vermaat (Editors) : *Lake Veluwe, a Macrophyte-dominated System under Eutrophication Stress*, Kluwer Academic Publishers, pp. 193-212,1994.
- 23) Borchardt, M.A. : Nutrients. In: R.J. Stevenson, M.L. Bothwell and R.L. Lowe (Editors) : *Algal Ecology - Freshwater Benthic Ecosystems*, Academic Press, New York, pp. 183-227,1996.
- 24) Borchardt, M.A., Hoffmann, J.P. and Cook, P.W. : Phosphorus uptake kinetics of *Spirogyra fluviatilis* (Charophyceae) in flowing water, *J. Phycol.*, 30, 403-417,1994.
- 25) Paul, B.J. and Duthie, H.C. : Nutrient cycling in the epilithon of running waters, *Can. J. Bot.*, 67, 2302-2309,1989.
- 26) Steinman, A.D., Mulholland, P.J. and Beauchamp, J.J. : Effects of biomass, light, and grazing on phosphorus cycling in stream periphyton communities, *Journal of the North American Benthological Society*, 14, 371-381,1995.
- 27) Graham, J.M., Lembi, C.A., Adrian, H.L. and Spender, D.F. : Physiological responses to temperature and irradiance in *Spirogyra* (Zygnematales, Charophyceae), *Journal of Phycology*, 31, 531-540,1995.

(2000. 5. 18 受付)

PERIPHYTON POPULATION DYNAMICS CONSIDERING SPECIES COMPETITION

Hong Son DUONG, Takashi ASAEDA, Norio TANAKA and Katsutoshi TANIMOTO

Periphyton population dynamic model was designed by considering growth patterns of the species and detachment effect of shear stress on their communities. The model allowed us to simulate the vertical disparities of biomass, nutrients within the periphyton mat, and morphological competition between filamentous and non-filamentous algae. The validity of the model was confirmed by comparing the computed algal biomass of three algal species, *Spirogyra*, *Achnantes minutissima*, and *Synedra* with the experimental data. It was found that high nutrient concentration in the overlying water does not always stimulate periphyton accumulation, that overlying velocity and light condition mainly drove net growth rate and peak biomasses, and that decomposition of detritus contributed to a balance of nutrient resource in basal layer.