

(21) 水圏生態系における微量重金属の挙動に関する生態学的考察

京都大学工学部 ○青 山 勲
井 上 頼 輝

1. はじめに

有害物質としての重金属は生産と消費活動に伴って、人間環境に放出される。放出された重金属は大気圏、水圏、地圏における環境、周囲に棲息する生物を汚染しつつ複雑な経路を辿って人間に還元されることになる。微量重金属の生態系における挙動の研究は環境に放出される微量重金属の合理的な管理法を検討するという実際的な問題解析の観点から、また生態系における物質の流れを通してその構造と機能を明らかにするという生態学的な観点からも重要な課題である。

WATT, K. E. F. は環境科学における基本的なカテゴリーとしてエネルギー、物質、空間、時間、多様性の5つをあげ、これらを総合的に考察することの重要性を述べている。¹⁾ 水圏生態系における微量重金属の挙動も、大局的にはこれらの基本カテゴリーの枠内でその法則性を説明し得ると考える。本研究では水圏生態系における微量重金属の挙動に関連する現象の素過程のうちの生物学的過程、つまり第1次生産者である植物プランクトンによる重金属の濃縮と食物連鎖による濃縮とについて、上に述べたカテゴリーとの関連で考察をすすめる。

2. 植物プランクトン(藻)による濃縮

藻類の増殖は栄養塩濃度、温度、日射量等の影響を受ける。これらの環境要因は上に述べた5つのカテゴリーから説明されよう。一般には生態学的地位(Ecological Niche)が栄養レベルの下位にあるもの程、生物の個体数、生体量ともに急激に増加する。²⁾ ある水域において富栄養化と重金属汚染が複合的に起ることがあり得るが、この様な場合、藻類は水圏生態系における第1次生産者として、重金属循環の主要な担い手として特に重要な生態学的地位を占める。基本カテゴリーの観点から考えると、藻の増殖過程における藻密度と濃縮量との関連で把握することが重要となる。

2-1 藻による濃縮モデル

藻による微量重金属の濃縮に関する数学モデルは、わずかに Barinov³⁾ が Logarithmic, Power-Logarithmic Model の8つの型をあげているにすぎない。これらは藻の生理・代謝作用や増殖作用が考慮されていない。そこで藻の個体レベルにおける重金属の摂取、排泄作用と藻の増殖とを結合させ、非栄養塩微量重金属の摂取は藻の増殖とは独立し起こると考える。

単位培地当りのプランクトンの生体量つまり藻密度を M_t (mg/ml)、藻中の重金属濃度を C_t (ppm/mg) とし、藻についての物質収支をとると、次式が得られる。

$$d(M_t C_t) / dt = \alpha M_t C_w - \beta M_t C_t \quad (1)$$

ここで C_w は水中の重金属濃度、 α 、 β は定数である。環境条件が一定であると、藻の増殖は長時間にわたって(2)式に従う事が知られている。

$$dM_t / dt = k M_t \quad (2)$$

しかしフラスコを用いたバッチ方式による培養では、 k 値が次第に減少し、藻密度はロジスティック曲線になる。

$$M_t = P / \{ 1 + R \exp(-et) \} \quad (3)$$

ここで P, R, e は定数である。計算結果の一例を Fig.1 に示す。藻の全生長相において(1)式中の α 、 β が一定であるかどうかは以下の実験で検討する。バッチ実験は藻の増殖とともに環境条件が変化するので長時間にわたる藻の生理学的研究を行

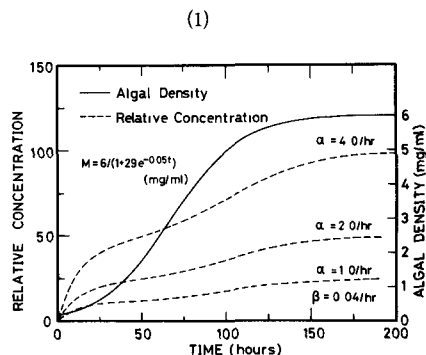


Fig.1 Accumulation Pattern by Algae in Batch Culture

うには適していない。そこで光の照度を制限因子とする連続式培養による濃縮について述べる。

連続培養装置の容積を V 、培養液の流量を F とする。環境条件が一定の時、(2)式に従って増殖するとする。培養器の系内の藻量の増加は、藻の増加量 = 藻の生長量 - 系外への排出量 で表わされる。すなわち、

$$V \cdot dM/dt = V \cdot kM - F \cdot M, \quad (4)$$

光の照度と藻の生長速度定数 k との関係は一般に(5)式で、培養ビン内の藻に対する光の実効照度 I と藻密度 M との関係は(6)式で表わされる。

$$k = abI / (b + aI) \cdots \cdots (5) \quad I = I_0 \exp(-\mu M) \quad (6)$$

ここで I_0 は培養フラスコ壁面での照度、 μ は定数である。(5)、(6)式を(4)式に代入すると次式が得られる。

$$dM/dt = [abI_0 \exp(-\mu M) / \{b + aI_0 \exp(-\mu M)\} - F/V] M \quad (7)$$

系内における定常状態での藻密度 M_{eq} は(8)式となる。

$$M_{eq} = (-1/\mu) \ln[Fb/aI_0(Vb-F)] \quad (8)$$

系内で定常に達した後、フラスコ内の藻密度は M_{eq} で一定に保たれるが、藻は(2)式に従って生長する。すなわち M_{eq} を初期値として $M_t = M_{eq} \exp(kt)$ (9) となる。

(9)式を(1)式に代入して C_t について解くと、 C_w は一定に保たれているので、

$$C_t/C_w = \alpha \{1 - \exp[-(\beta + k)t]\} / (\beta + k) \quad (10) \text{ となる。}$$

藻の生長のない時、すなわち $M_t = \text{一定の時}$ 、(1)式の解は

$$C_t/C_w = \alpha \{1 - \exp(-\beta t)\} / \beta \quad (11) \text{ となる。}$$

(10)、(11)式を比較すると、藻の生長は藻中の重金属濃度を減少させる役割、換言すると生物学的稀釈効果が認められる。

2-2 実験材料および方法

実験に用いた藻は淡水性緑藻類 *Chlorella pyrenoidosa* である。バッチ式培養には 500 ml 偏平フラスコを、連続式培養には 500 ml 丸底フラスコを改良して用い、定流量ポンプで培養液を 17 ml/hr の流量で供給した。いずれも蛍光灯で連続照明し、5%の CO_2 ガスを含む空気を供給し、培養液を攪拌した。培養ビンは恒温水槽水に浸漬され、 $25 \pm 1^\circ C$ に保たれた。トレーサ元素として ^{137}Cs を用いた。これは広い pH 領域でイオン状で存在する元素である。バッチ式培養では藻が各生長相に達した時、連続培養ではフラスコ内の藻密度が一定に達した時にトレーサーを投入し、以後適宜サンプリングを行ってメンブランフィルター上に捕集し、放射能を測定することによって藻に濃縮された C_s 量を求めた。

2-3 実験結果および考察

2-3-1 バッチ式培養 藻の各生長相における摂取速度係数 α を ^{137}Cs 摂取の初期勾配から近似的に求めた。この実験結果の一部を Fig.2 に示す。この時の α の値および藻密度を Table-1 に示す。藻の生長相が指数域から直線域にかけての摂取速度係数は 0.8 ~ 1.0 /hr とほぼ等しいのに対し、定常相では 3.5 ~ 3.8 と急増している。これは培養液中の K 濃度が定常相では欠乏状態になり K と同族元素である C_s が急速に摂取されたためと思われる。これに関して後述する。一方 Turnover Rate β については、別に予め ^{137}Cs を高濃度に濃縮させた藻を清澄な培養液中で培養して求めた所 0.01 ~ 0.02 /hr の値が得られた。全生長相にわたる濃縮実験の結果に上述のパラメータをあてはめて(1)式から藻中の C_s の相対濃度(水中の濃度に対する藻中の濃度比)を計算した結果を Fig.3 に示す。藻中の生長相が定常相に至る段階で藻中の相対濃度が急増しているのは上述の α の値と良く対応している。

2-3-2 連続式培養 水中のカリウム濃度 $[K]$ を変えて連続式培養を行った実験結果を Fig.4,5

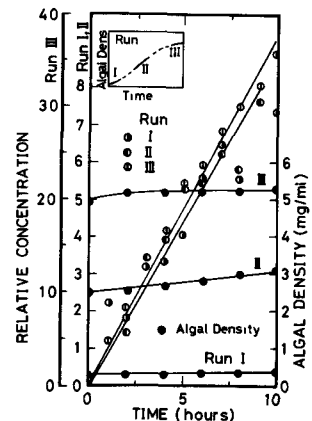


Fig.2 Early Slope of Cs Uptake by Chlorella

に示す。藻密度は
実験範囲内の〔K〕
濃度に関係なく0.4
~0.5 mg/ml ではば
一定であった。平

Table 1 Uptake Rate α and Algal Density for Each Growth Phase

Growth Phase	Exponential		Linear		Steady	
Algal Density (mg/ml)	0.18	0.28	1.4	2.5	4.8	5.2
Uptake Rate α (1/hr)	0.8	1.0	0.8	1.0	3.5	3.8

衡時における藻中 C_s の相対濃度すなわち濃縮係数 (C.F) は
〔K〕濃度の減少とともに増加し、両者の間に
 $(〔K〕 - 60) \times (C.F - 10) = 1100$ (12) なる実験
式が得られた。〔K〕が 80 ppm 以下の低濃度での実験では
100 以上の C.F. は得られなかった。これは他の元素がカリ
ウムの代替元素になるためかと思われる。これを Fig. 6 に示す。
この時の α の値は図中に示した通りである。また β の値はバ
ッチ式培養の時より一般に小さく最大で 0.08/hr であった。

水圏生態系において、藻類は重金属の挙動に重要な役割を果
すが、定量的には藻による濃縮性とその生体量が問題となる。
濃縮性は藻の増殖速度、栄養塩濃度等に影響される。ここでは
示さなかったが、藻の種によって濃縮性や濃縮パターンに差
異が認められ水圏全体で評価する場合には種の多様性が問題
となる。

3. 食物連鎖を通しての重金属の移行

生態系における Community (群集) の解析で重要な視点は
(1)食物連鎖 (Food Chain), (2)餌の量 (Size of Food),
(3)数のピラミッド関係 (Pyramid of Numbers), (4)生態学的
地位 (Ecological Niche) である。生態系内の栄養ピラミ
ッドの構造を典型例で分類すると Fig. 7 に示すように 6 つの
パターンに分類される。¹⁾この様な構造は上位にある栄養段階の
生物の摂餌強度、摂取間隔等の現象を介して種個体群の安定
性に影響を及ぼす。本節では微量重金属の移行について、
食物連鎖に関する水産生物の栄養生態学的な視点から論じ
る。

3-1 食物連鎖を通しての濃縮モデル

食物連鎖を構成する基本型は被食生物 (Prey) と捕食生物
(Predator) の関係である。両生物中の重金属濃度の変化を
表す微分方程式は次式で与えられる。⁵⁾

$$dX_1(t)/dt = K_{01} X_0(t) - K_{10} X_1(t) \quad (13)$$

$$dX_2(t)/dt = K_{02} X_0(t) + K_{12} X_1(t) - K_{20} X_2(t) \quad (14)$$

ここで $X_0(t)$: 環境水中の重金属濃度, $X_i(t)$: 生物 i 中の

重金属濃度, K_{0i} : 環境水から生物 i への直接摂取速度係数, K_{i0} : 生物 i の排泄速度係数, K_{ij} : 生物
 $i \rightarrow j$ への移行係数である。捕食生物の体重を M_2 , 1日あたりの摂餌量を M_1 で表わすと, K_{12} は次式で近
似される。

$$K_{12} = \theta \cdot M_1 / M_2 \quad (15) \quad \text{ここで } \theta \text{ は同化率である。}$$

(15)式に見られるように、食物連鎖を通しての重金属の移行量は摂餌量に依存することがわかる。イブレイに

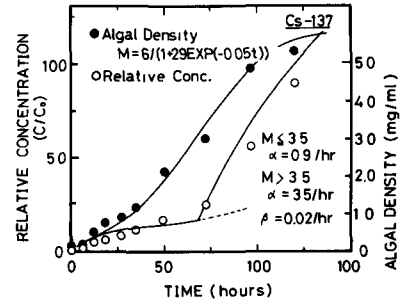


Fig.3 Accumulation of Cs by Chlorella in Batch Culture

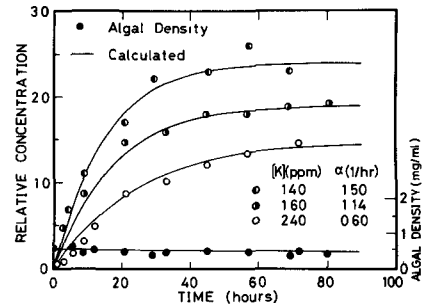


Fig.4 Accumulation of Cs in Continuous Flow Culture

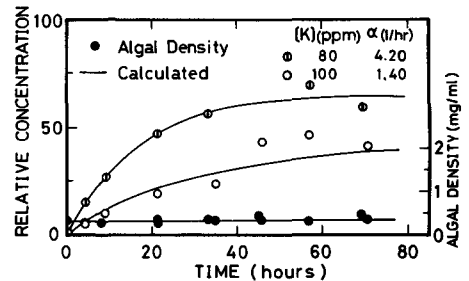


Fig.5 Accumulation of Cs in Continuous Flow Culture

よると、捕食生物による摂餌量と餌料生物の個体群密度や生物の特定の棲息空間における餌の集中度との関連は次式によって与えられる。⁶⁾ $dr = \xi(R-r)dP + \chi(R-r)dC$ (16) ここで r : 実際の摂餌量, R : 最大摂餌量, P : 餌料生物の個体群密度, C : 餌の集中度, ξ, χ : 定数である。これから捕食生物の1匹当たりの平均摂餌量は次式となる。

$$r = R \{ 1 - e^{-(\xi P + \chi C)} \} = R(1 - e^{-F}) \tag{17}$$

3-1 実験材料および方法

捕食生物の摂餌強度と摂餌間隔の重金属濃縮に及ぼす影響について検討する。トレーサーに¹³⁷Csを用いた。

餌料生物にはTopminnowsを、捕食生物には *Astronotus ocellatus* を用いた。餌料生物と捕食生物は同じ¹³⁷Cs濃度でそれぞれ別の水槽で飼育し、餌料生物には実験期間中一切投餌しなかった。

3-1-1 同化率の測定 予め¹³⁷Csを高濃度に濃縮した餌料生物を用意し、これを捕食生物に投与する。24時間経過後、捕食生物の体内に残存している放射能濃度を全身計測し、同化率を求める。

3-1-2 摂餌強度 捕食生物を4つの群に分け、第1群には非放射性的餌を1匹、第2群には上記の放射性的餌を3匹、第3群には2匹、第4群には1匹を毎日投与した。これらの捕食生物および、第2~4群に投与した餌はどれも同じ濃度の¹³⁷Csを含む水中で飼育された。

3-1-2 摂餌間隔 餌料生物の投与を、第5群の捕食生物には1度に2匹を2日ごとに、第6群には3匹を3日ごとに行なった。平均摂餌強度は1匹/日でどの群も等しい。各群の捕食生物は5匹ずつ実験に供され、その平均値が求められた。

3-2 実験結果および考察

餌料生物に用いたTopminnowsの¹³⁷Cs濃度の時間的変化を、環境水中の濃度に対する比(相対濃度)で表わし、これをFig.8に示す。ここでは毎回10匹の魚の放射能を測定し、その平均値を求めた。理論曲線の計算に用いたパラメーターの値は $K_{01}=0.619$, $K_{10}=0.0289$ である。Fig.9は捕食生物の第1~3群の実験結果である。第1群は¹³⁷Csを濃縮していない餌が投与されたので、これは¹³⁷Csを環境水から直接摂取した場合を示している。この時、 $K_{12}=0$, $K_{02}=0.082$, $K_{20}=0.0066$ である。実験値と理論値は極めて良い一致が得られた。捕食生物の¹³⁷Cs濃縮に及ぼす摂餌強度の影響を示すのがFig.9の第2, 3群の実験結果である。第2群の K_{12} は0.043で、第3群では

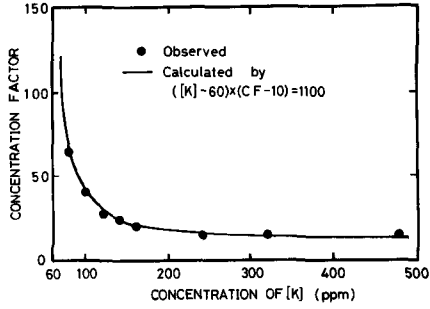


Fig.6 Relation Between C.F. of Cs and [K] Concentration

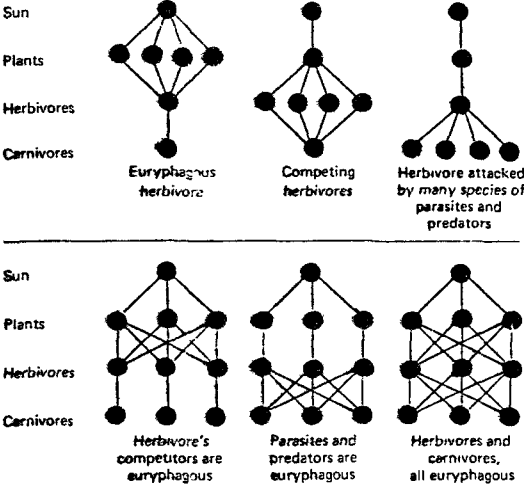


Fig.7 Examples of the Different Types of Structural Relations found between the Different Species Populations in a Food Web⁽¹⁾

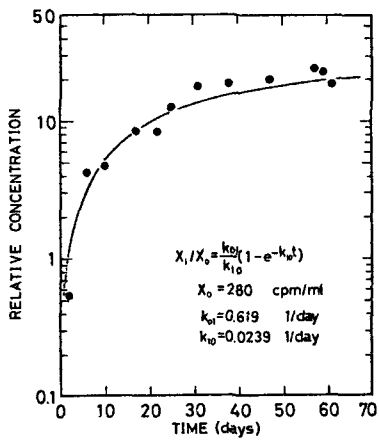


Fig.8 Change of Relative Conc. in Prey Organisms

$K_{12}=0.019$, 他パラメーターの値は第1群と同じである。同化率は0.69～0.81で, 計算には平均値の0.78を用いた。図中の点線は(4)の解から計算した理論曲線で, 実験値と比較すると, 実験値は, 実験開始後初期の頃は早い速度で相対濃度の増加が見られるが, 時間とともに計算値より小さくなっている。餌を毎日2～3匹投与すると体重が増加してくる。一方餌からの ^{137}Cs 摂取量は一定としているため, 体重増加による生物学的希釈が起っていると考えられる。生物の体重増加がある場合の数学モデルについては別の機会に論じることが出来る。それによって計算した結果が実線で示されている。

Fig.10は摂餌間隔の実験結果を示している。前にも述べたように, どれも摂餌強度は1匹/日で同じである。実験の範囲内では, 摂餌間隔は重金属濃縮に影響を及ぼさないことが確認された。図の実線は計算値を表わしているが, 摂餌量が少ないと, 体重の増加が起らず, 実験値は計算値との良い一致が得られた。

本実験に用いられた捕食生物 *Astronotus ocellatus* の平均体重は15gであった。水産生物の摂餌量はその体重の最大20%位になると言われている。^{6,7)} この時, 最大摂餌量Rは3gになる。実際の環境では餌量密度や集中度によって摂餌量は変化するが, (4)式において, 摂餌量rを Γ の関数として計算できる。そこで(4)式の M_1 の代りにrを用い, Γ をパラメーターとして(4)式の解から捕食生物の相対濃度の変化を計算したものをFig.11に示す。他のパラメーターの値は上の実験で得られた値を用いた。80日後の相対濃度を Γ の値の違いで比較すると, $\Gamma=0.2$ の時と $\Gamma=3.0$ の時では約5倍の差異が生じている。80日後における捕食生物の相対濃度を Γ の関数として表わしたものがFig.12である。 Γ の値が小さいと相対濃度の変化は大きく, Γ の値が大きくなるとその変化は小さくなる計算から予測される。この図から, 餌を毎日3匹投与した時の捕食生物の80日後の相対濃度が10になる Γ の値は0.3に相当することが読み取れる。

本節は, 食物連鎖を通しての重金属の移行について栄養生態学的検討を行ったものである。摂餌強度が強まると, 捕食生物体内の重金属濃度は明らかに増加する。摂餌強度は餌料密度と集中度に依存するが, 両者を統一した Γ というパラメーターで考えると, 実験に用いた摂餌条件がどの程度の Γ 値に相当するか予測できる。また逆に, 対象とする捕食生物の自然環境中の Γ 値を測定することができれば, どのような摂餌条件で実験を行えば, 自然環境に適合するかについての示唆が得られる。

摂餌間隔については, 少なくとも本実験の条件の範囲内では, 平均摂餌強度が等しければ, 重金属の生物濃縮に影響を与えなかった。摂餌強度によって同化率に差異がなければ, この実験結果は妥当なものと思われる。ここでは Γ の時間的な変化を考

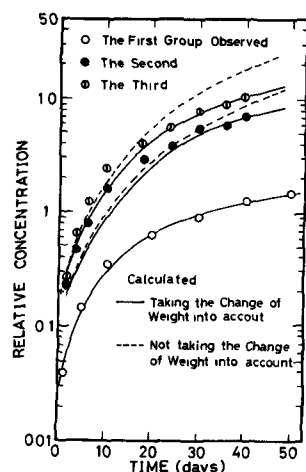


Fig.9 Change of Relative Conc. in Predator Organisms

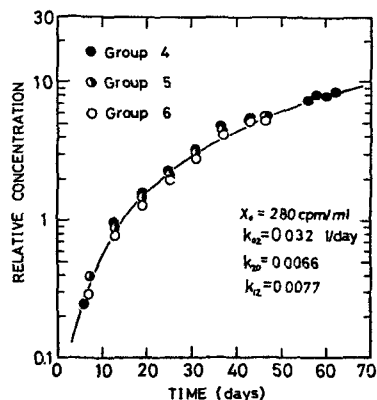


Fig.10 Effect of Feeding Interval on Relative Conc. in Predator Organisms

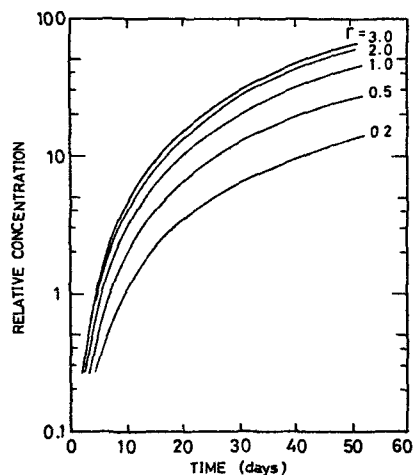


Fig.11 Effect of Γ on Relative Conc. in Predator Organisms

慮しなかったが、自然環境下での被食生物と捕食生物との間には競合関係が存在しており、Lotka-Volterra⁸⁾によって示されたように、両者の個体群密度は時間的に変化するものである。その様な場合についても、Lotka-Volterraの式と(14)、(15)、(17)式との組み合わせによって、生物濃縮のモデルが構築されるであろう。

4. 食物網を通しての重金属移行への理論的展開

食物網(FoodWeb)とはいくつもの食物連鎖が相互に関連し合っている系の総体である。食物連鎖をエネルギー論的な観点から見ると、連鎖の数は精々4～5に限られる。従って、水圏生態系で3～4段階で十分であろう。食物網の基本単位をFig.13に示す。この時 X_4 に関する微分方程式は次式で与えられる。⁹⁾

$$\begin{aligned} dX_4(t)/dt = & K_{04} X_0(t) + K_{14} X_1(t) + K_{24} X_2(t) \\ & + K_{34} X_3(t) - K_{40} X_4(t) \end{aligned} \quad (18)$$

適当なパラメーターの値を仮定した計算例をFig.14に示す。これに見られる様に、汚染生物の摂餌により、生物中の濃度は環境水からの直接摂取だけの場合より高くなることがわかる。しかし、栄養レベルが上位にある生物中の濃度が下位の生物中濃度より必ずしも高くなるとは限らず、食物網の構造と栄養生態学的要因に依存する。

5. おわりに

本論文では、植物プランクトンと水産生物による微量重金属の生物学的濃縮の問題についてモデルを提起し、実験的な検証を述べた。5つの基本カテゴリーの個々との対応については十分記述されなかったが、藻の増殖やその密度、あるいは捕食生物の摂餌行動などは5つのカテゴリーを要因として説明される。その結果として、水圏生態系に放出された重金属がどの様に、その構成要素間に分配されるかは興味ある課題である。重金属濃縮に関する生物学的素過程の一部について分析的な研究を述べたが、今後、生態系をトータル把握する総合的な手法について研究をすすめたい。

なお本研究をすすめるに当たって実験に協力戴いた高岡維広君(現大阪市)、井上徳宜君に謝意を表する。

参 考 文 献

- 1) Watt, K. E. F. (1973) Principles of Environmental Science. Mc Graw-Hill Book Comp.
- 2) Odum, E. (1971) Fundamentals of Ecology. W. S. Saunders Comp.
- 3) Porikarpov, G. G (1966) Radioecology of Aquatic Organisms. North-Holland Pub. Comp.
- 4) Aoyama, I. et al. (1976) J. Radiation Research. 17.(2), 69-81
- 5) Aoyama, I. et al. (1973) J. Radiation Research 14(4), 375-381
- 6) Ivrev, B. C. (1965) 魚類の栄養生態学, 児玉康雄訳. 新科学文献刊行会.
- 7) Woodwell, G. M. (1967) Scientific American. No. 216, 24-31
- 8) Lotka, A. J. (1956) Elements of Mathematical Biology. Dover Pub., Inc.
- 9) Aoyama, I. et al. (1975). J. Radiation Research, 16(2), 132-141

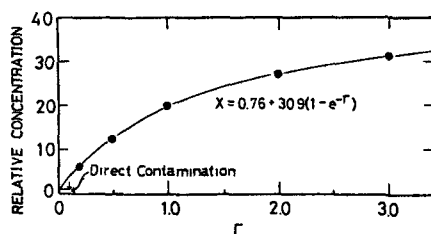


Fig.12 Relation between r and Relative Concentration in Predator Organisms

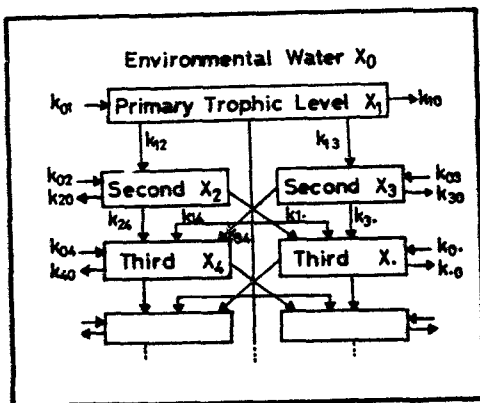


Fig.13 Simple food web composed of the two succession of chains

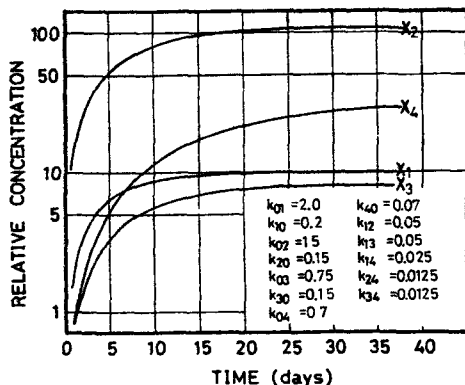


Fig.14 Estimated values of the relative concentration in organisms