

(21) 嫌気性流動床における生物膜のモデル化に関する研究

MATHEMATICAL MODELING OF BIOFILM
IN AN ANAEROBIC FLUIDIZED BED

今井 剛*・楠田哲也*・古米弘明**
Tsuyoshi IMAI*, Tetsuya KUSUDA*, and Hiroaki FURUMAI**

ABSTRACT; The objectives in this study are to develop a layered model with attrition for the growth process of biofilm in a methanogenic fluidized bed reactor, to discuss the possibility of existence of "dormant" biomass in the biofilm, and to estimate distributions of active biomass in the biofilm by the model. The model expresses characteristics and distributions of microorganisms inside the biofilm. Each substrate consumption activity of attached, sloughed, and remaining biomasses is measured by batch experiments. Comparing their specific activities, the possibility of existence of "dormant" biomass in the biofilm is indicated. Dormant biomass is inactive in the biofilm, but its activity recovers by the supply of substrates. Based on results of the experiments, a layered biofilm model is developed, into which the concept of "dormant" biomass is incorporated. The accumulation process of active and dormant biomasses in the biofilm is expressed by simulation with this newly developed model.

KEYWORDS; Anaerobic condition, biofilm, dormant biomass, fluidized bed, modeling, simulation, sloughing.

1. はじめに

嫌気性排水処理法は、従来より主として下水汚泥や食品工場等の産業排水に代表される高濃度有機性排水の処理に適用してきた。近年、ろ床、流動床およびUASB等の生物膜を利用したプロセスが嫌気性処理に適用され、従来の枠を越えて低濃度排水にまで応用できるように、様々な研究が進められている^{1)~7)}。これらの処理法の最も顕著な特長は、系内に処理を担う微生物を高濃度・高密度に保持することができ、高効率の処理を可能にしていることである。そして、これらの処理プロセスの性能を評価する上で重要な生物膜の特性や構造に関する様々な因子が明らかにされてきている⁸⁾。さらに菌体量指標として従来の包括的なタンパク質濃度やVSS濃度ではなく、処理を直接担う活性をもった菌体量として"活性菌体量"を導入したモデルによる非定常な水質応答解析に関する研究も行なわれている^{9)~11)}。しかしながら、これらのモデルには担体付着不活性有機固形物量の予測が困難であるという問題が残されていた。すなわち、生物膜が成長し、生物膜内部において不活性有機固形物の蓄積が顕著となる場合には、これらのモデルにより生物膜の剥離過程を表現することに無理があった¹¹⁾。この問題点を解決するには生物膜を多層に分割して、生物膜表層における剥離係数と内層における剥離係数を区別して与える必要がある。

そこで本研究では、生物膜の特性および生物膜内における各菌体群の分布特性を表現することを目的として、多層型生物膜モデルを構築した。また、生物膜内の各菌体の分布特性を把握するために、嫌気性流動床内の担体付着生物膜をその表層から段階的に剥離させ、その基質消費活性を測定した。この実験結果から活性菌、死滅菌に加えて新たに"膜内に微生物の空間的競合に起因して生物学的に休眠状態にある菌"の存在につ

* 九州大学工学部建設都市工学科 (Department of Civil Engineering, Kyushu University)

** 茨城大学工学部都市システム工学科 (Department of Urban and Civil Engineering, Ibaraki University)

いて検討を行なった。さらにこの休眠状態菌の存在を上記の生物膜モデルに導入することにより、より正確な各菌体分布の予測が可能なモデルへと改良し、実験結果と比較することによりその妥当性を検討した。

2. 基本生物膜モデル

生物膜の時間変化と空間変化に関するエルゴード性を仮定することにより、定常状態下において、ある点における生物膜の時間変化の集合は生物膜の空間変化の集合

に等しいとみなせる。よって、生物膜の時間変化をその空間変化に置き換え、生物膜モデルを構築した¹²⁾。生物膜内部では、基質に関する濃度勾配が存在すると考えられ、この濃度勾配を表現するために、生物膜を $10 \mu\text{m}$ ずつに分割し、分割された 1 つの層内における基質濃度は一様であるが、相隣する層の基質濃度とは差が生じ、濃度勾配を近似的に表現できるようになっている。また、菌体量指標には活性菌体量^{13),14)}を用いている。この活性菌体量とは、生菌の菌体量ではなく、一定の活

性を持つ菌つまり処理に有効に働く菌の存在比率を示す動力学的な手法により推定した値である。細胞外ポリマーに関しては、菌種によってその生成率が異なることが予想されるが、現在のところそれに関する知見がないことから、細胞外ポリマー生成量は全ての菌の増殖量に対して一定の割合となると仮定を設け、総括的に扱っている。

本モデルに関する仮定と条件をまとめると以下に示す通りであり、基質および各菌体量の収支式を Table 1 に示す。ただし、この表に示した各収支式には、後述する生物学的な休眠状態菌の存在がすでに組み込まれている。

- ① 分割された各層それぞれにおける基質濃度は一様である。
- ② 菌体の増殖は Monod 式に従う。
- ③ 活性菌体の全てが細胞外ポリマーを生成し、その生成量は各活性菌体の増殖量に比例する。
- ④ 死滅菌体および細胞外ポリマーはその存在量に比例して分解される。
- ⑤ 菌体量は動力学的に求められる活性菌体量とする。
- ⑥ 基質は酢酸(HAc)、プロピオン酸(HPr)、n-酪酸(n-HBu)、水素(H₂)の 4 種である。

生物膜厚の算出に必要な生物膜密度は、スタートアップ時と定常時とでは異なるとの報告^{15),16)}もあるが、今回の比較の対象となる生物膜は運転が長期にわたり、定常状態に達していることから、生物膜密度は一定で

Table 1 Rate and mass balance equations

$$\frac{\partial S_1}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(D \frac{\partial S_1}{\partial z} \right) + R, \quad R = -\frac{1}{Y_1} \frac{dX_{al}}{dt} \quad \dots \quad (1)$$

$$\frac{dX_{al}}{dt} = \left(\mu_{ml} \cdot \frac{S_1}{K_{sl} + S_1} - K_{dl} \cdot H(S_1) \cdot K_{gl} - K_{el} \right) \cdot X_{al} \quad \dots \quad (2)$$

$$H(S_1) = -1 \text{ when } S_1 > 5\text{mg COD}\cdot\text{l}^{-1}$$

$$H(S_1) = 1 \text{ when } S_1 \leq 5\text{mg COD}\cdot\text{l}^{-1}$$

$$\frac{dX_{gl}}{dt} = H(S_1) \cdot K_{gl} \cdot X_{al} - (K_{el} + K_{dl}) \cdot X_{gl} \quad \dots \quad (3)$$

$$\frac{dX_{ll}}{dt} = K_{dl} \cdot X_{al} + K'_{dl} \cdot X_{gl} - (K_{el} + K_{fl}) \cdot X_{ll} \quad \dots \quad (4)$$

$$\frac{dP_1}{dt} = \alpha_1 \cdot \mu_{ml} \cdot \frac{S_1}{K_{sl} + S_1} \cdot X_{al} - (K_{el} + K_{fl}) \cdot P_1 \quad \dots \quad (5)$$

$$i = A(\text{HAc}), P(\text{HPr}), B(\text{n-HBu}), H(\text{H}_2), I(\text{Decay}), \text{ or Po(ECP)}$$

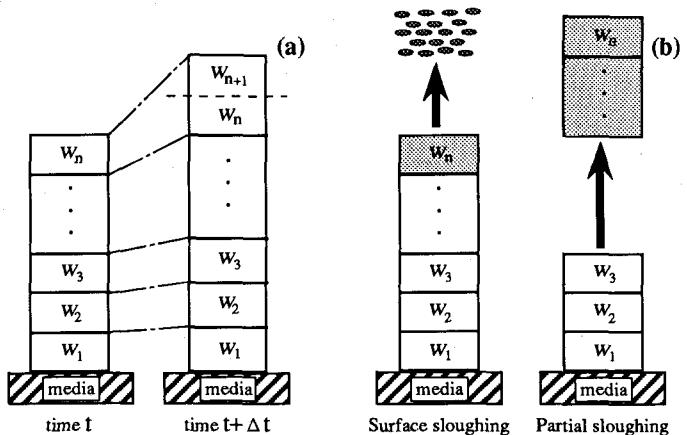


Fig. 1 Concept of the biofilm model and sloughing forms

あると仮定した。またこの仮定はモデルの簡略化のためにも必要である。

生物膜の模式図およびその剥離形態をFig.1に示す。図示したように、生物膜の剥離形態は大きく分けて2つある。1つは生物膜表面からカッタで削り取られるように一定割合で生じる表面剥離であり、もう1つは生物膜の任意の部位からランダムに生じる部分剥離である。表面剥離と部分剥離が共存する場合も考えられるが、表面剥離は部分剥離に含まれる。つまり、部分剥離はランダムな部位からその剥離が生じることから、表面のごく薄い部位における剥離も生じ、いわば表面剥離と部分剥離が共存している状態とみなすことができるからである。本研究で使用した流動床は定常状態に達しており、流出VSSがほぼ一定となっていたため流出VSSは表面剥離由来であると仮定した。各層の生物膜厚の初期値を $10\text{ }\mu\text{m}$ 、全体の合計膜厚の初期値は実験開始時の推定値を用いて $100\text{ }\mu\text{m}$ とした。図示したように生物膜の成長により膜厚が初期値の2倍、つまり $20\text{ }\mu\text{m}$ に達した時にその層を計算上では分割した。

3. 生物膜内における比活性分布の実験的把握

本研究では、嫌気性処理において律速段階になると考えられているメタン生成相に特に着目し、混合酸基質 (HAc : HPr : n-HBu = 2 : 1 : 1) を用いて流動床の運転を行なった。その際の流入基質濃度は $1000\text{ mg-COD}\cdot\text{l}^{-1}$ 、水理学的滞留時間は0.25dayであり、流入負荷が $4\text{ kg-COD}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{day}^{-1}$ となるように連続的に基質を投入した。流動床の概略図をFig.2に、基質組成および運転条件をTable 2に示す。また、担体には粒径が $0.299\sim0.344\text{ mm}^6$ の人工ゼオライトを用いた。長期にわたる運転で定常状態に達した担体付着生物膜について、生物膜内における比活性の分布特性の把握を目的として、以下の実験を行なった。

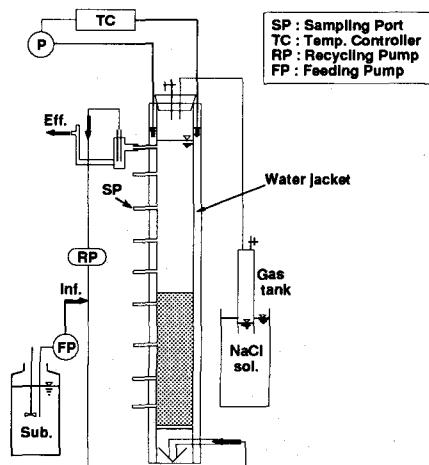


Fig.2 Schematic diagram of anaerobic fluidized bed

Table 2 Experimental conditions and compositions of mixed substrate

Reactor Volume [l]	1.80
Liquid Phase Volume* [l]	1.60
Linear Velocity [m·hr ⁻¹]	9.4~12.5
Expansion Ratio [%]	20~30
HRT [day]	0.25
Temperature [°C]	35±1
Influent VFA [mg-COD·l ⁻¹]	1000
Component [mg·l ⁻¹]	
HAc : HPr : n-HBu = 2 : 1 : 1**	
Influent VFA : Yeast extract = 100 : 1	
NaHCO ₃	4250
(NH ₄) ₂ HPO ₄	700
NH ₄ Cl	830
MgCl ₂ · 6H ₂ O	815
CoCl ₂ · 6H ₂ O	18
K ₂ HPO ₄	4250
KCl	750
FeCl ₃ · 6H ₂ O	420
MgSO ₄ · 7H ₂ O	246
CaCl ₂ · 6H ₂ O	147

* : Including volumes of the circulating part and biofilm.

** : Based on COD concentration.

3.1 担体付着生物膜の基質消費速度の測定方法

担体に付着した状態における生物膜全体の基質消費活性を測定することを目的として流動床本体を用いて回分実験を行なった。この実験では、反応槽に初期濃度が $500\text{ mg-COD}\cdot\text{l}^{-1}$ となるように単一基質 (HAc、HPr, n-HBu) をそれぞれ投入し、揮発性脂肪酸 (VFA) 濃度の経時変化を測定し、この結果から各基質の消費速度を求めた。なお、すべての回分実験に用いた基質はCOD成分を除きTable 2に示した組成と同一である。また同時に担体付着VSSの測定も行なった。なお、その回分実験手法は文献¹⁷⁾に従った。

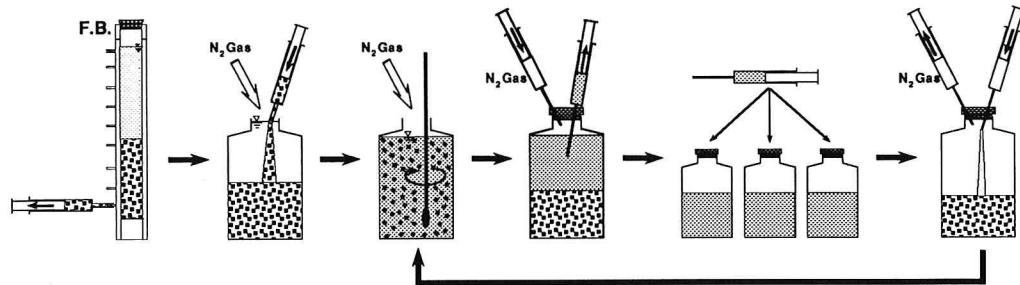


Fig.3 Sampling method of attached biofilm on media

3.2 剥離生物膜と残留生物膜の基質消費速度の測定方法

生物膜の部位別基質消費活性を求めるために段階的に剥離させた生物膜のそれぞれの基質消費活性を測定した。Fig.3に本研究で行なった生物膜の剥離手法に関する模式図を示す。まず、流動床本体から担体を採取し、空気に触れないように窒素を吹きつけながら、付着生物膜をガラス棒で攪拌して剥離させた¹⁷。この結果得られた剥離懸濁液を3つに分けてバイアルビンに入れ、これをサンプルとした。この担体について剥離操作を繰り返し、3段階に付着生物膜を剥離させ、各段階のサンプルを3つずつ作成した。剥離操作前後における担体付着生物膜の実体顕微鏡写真をPhoto.1 (a), (b)に示す。これらの写真は電子顕微鏡写真ではないことから確実な判断はできないが、剥離操作後も生物膜表面に顕著な凸凹が見られないので、生物膜の表面からほぼ順序よく層状に剥離できたと考えられる。これらのサンプルを振とう培養器にかけ、ほぼ完全に分散状態にした後、回分実験を行なった。また、剥離操作後の担体付着残留生物膜についても同様にバイアルビンを用いて回分実験を行なった。なお、バイアルビンを用いた回分実験手法は、久場らの方法¹⁹に準じた。

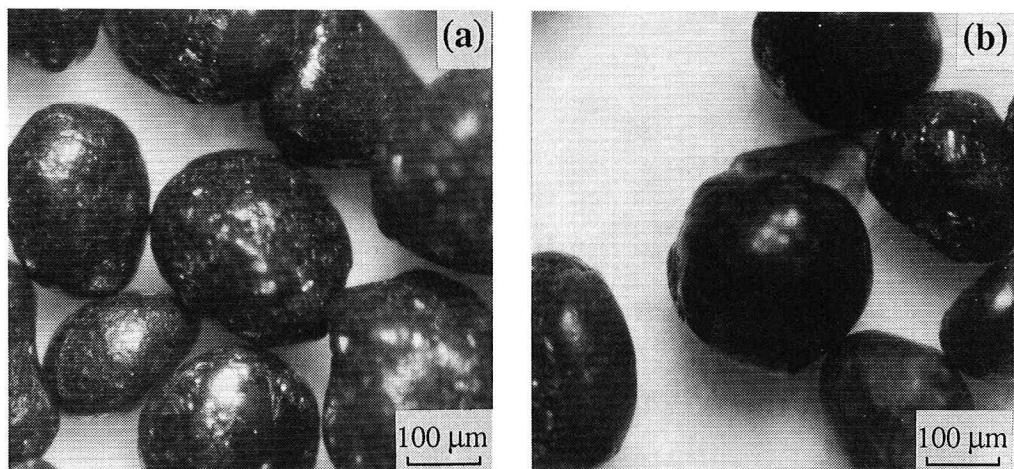


Photo.1 Microscopic photographs of before-sloughing operation (a) and after-sloughing operation (b)

3.3 活性菌体量の推定

流動床本体とバイアルビンを用いた回分実験の結果をFig.4 (a), (b)に示す。ただし、剥離生物膜を用いた回分実験結果については、HAcを基質とした場合についてのみ示す (Fig.4 (b))。基質消費曲線の直線部の傾きから消費速度を求め、最大比増殖速度をそれぞれHAc : 0.26day⁻¹、HPr : 0.19day⁻¹、n-HBu : 0.60day⁻¹¹⁹、増殖収率をすべて0.05mg-COD_{cell}·mg-COD⁻¹¹⁸として、初期活性菌体量X_aに換算した¹⁹。しかし、このX_aでは比活

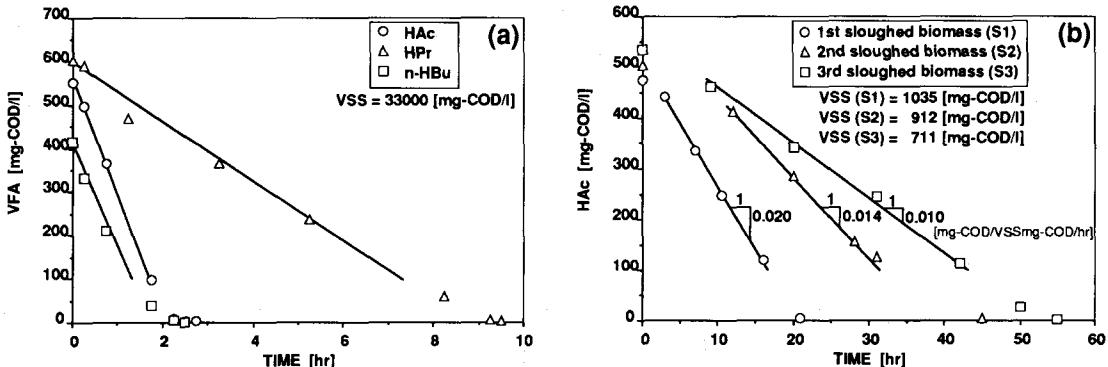


Fig.4 Determination of substrate consumption rates in each batch experiment
(a) attached biomass and (b) sloughed biomass

性を単純に比較できないため、菌体量（VSS）あたりの値（X_a/VSS）を比活性の指標として用いることにした。得られたX_a、VSS、X_a/VSSの値をTable 3に示す。流動床の液相における基質濃度が低い場合には生物膜内で基質供給律速の影響が存在すると考えられるが、付着状態の生物膜、剥離させた生物膜および残留生物膜の活性測定のための回分実験では、いずれも投入基質濃度が十分に高く、基質供給律速は無視できると考えられる。よって、これらの実験結果の比較から空間的な競合の有無の比較ができるので、生物学的な休眠状態菌の存在の有無を確認できると考えられる。比活性を比較すると、Fig.5に示すように、いずれの基質消費活性も剥離の段階を追って低下しており、生物膜の深部ほど活性が低下していることがわかる。これは剥離が頻繁に起こっている生物膜表層に活性菌体が多く存在していることを示している。活性菌体量は最大比増殖速度に直接リンクしており、最大比増殖速度によって変化する。しかしながら、活性菌体量は生菌の菌体量ではなく、一定の増殖速度（あるいは活性）を持った菌量の推定値であり、また推定に用いた最大比増

Table 3 Specific activities of substrate consumption by biomass in methanogenic fluidized bed

Sample name	Attached biomass			1st sloughed biomass			2nd sloughed biomass			3rd sloughed biomass			Remaining biomass		
	Substrate	HAc	HPr	n-HBu	HAc	HPr	n-HBu	HAc	HPr	n-HBu	HAc	HPr	n-HBu	HAc	HPr
X _a	1362	505	600	96	13	21	59	10	11	34	7	10	657	269	253
VSS	33000	←	←	1035	605	611	912	495	526	711	427	453	18000	←	←
X _a /VSS	0.041	0.015	0.018	0.093	0.015	0.018	0.065	0.020	0.021	0.048	0.016	0.021	0.037	0.015	0.014

VSS : Values are expressed in terms of COD using 1.22 of COD/VSS ratio.

X_a : Values are estimated based on the kinetic method.

殖速度も本流動床を用いて実験的に求められた値⁹⁾である。よって、異なる基質分解菌において一定の活性を持った菌の存在比率を比較できると考えられる。各基質分解菌について比較すると、X_a/VSSの大きさはHAc、n-HBu、HPr分解菌の順に小さくなっていることがわかる。HAc利用菌は剥離が生じやすい表層付近で特に多く存在し、HPr、n-HBu分解菌は内部での存在比率の差が小さい。HAcの投入濃度がHPr、n-HBuの2倍であり、HPr、n-HBuの分解からもHAcが生成されるため、HAc利用菌に利用される基質の量は多くなる。したがって、菌体量も多くなり基質との接触が容易な表層部に特に多く分布するようになると考えられる。投

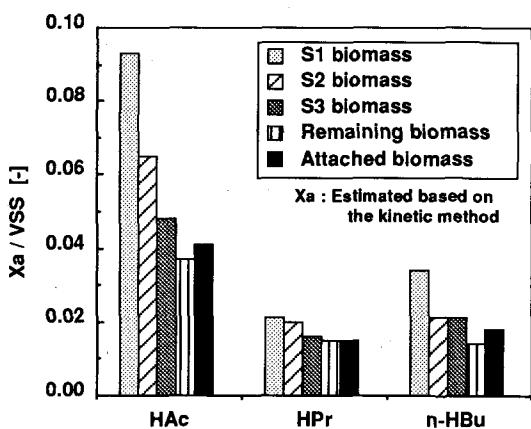


Fig.5 Specific activities of attached, sloughed, and remaining biomasses

入基質濃度が同じであるHPr、n-HBu分解菌について生物膜表層部で差が生じるのは、増殖速度および菌体の付着能の差が影響しているためであると考えられる。また、どの基質消費菌についても活性菌体の存在割合は担体に付着した状態での生物膜よりも剥離させた生物膜の方が大きくなっていることがわかる。この結果は、生物膜内部における菌相互の競合等が原因となり一時的に活動を休止している生物学的な休眠状態菌が存在する可能性を示している。また、Table 3からわかるように全ての活性菌の合計量は生物膜全体の1割にも満たない。今回は水素利用菌の活性菌体量を測定していないが、その量を考慮したとしても生物膜において死滅菌体および細胞外ポリマーに代表される不活性固形有機物の占める割合は9割近くに達すると推定される。

3.4 膜内における各基質分解菌の分布特性

流動床内の担体付着VSS、担体付着生物膜の沈降体積および担体の質量から求められる担体表面積を用いて、生物膜の平均膜厚は約 $170\mu\text{m}$ と推定された。ただし、担体（ゼオライト）の形状を球と仮定し、沈降時の生物膜付着担体の空隙率を0.4としている。またそれぞれ剥離させた生物膜厚の推定値は表層から順に約40、10、10 μm であった。剥離させた生物膜および残留生物膜内の活性菌体量の総和と担体付着生物膜内の活性菌体量を比較したものがFig.6である。この図から、どの基質消費菌についても剥離させた生物膜および残留生物膜内の活性菌体量の総和は担体付着生物膜内の活性菌体量よりも多いことがわかる。この結果は、3.3でも述べたように活性菌、死滅菌および細胞外ポリマーの他に、生物膜内部において菌相互の競合等が原因となり一時的に活動を停止している生物学的な休眠状態菌が存在している可能性を示唆している。剥離生物膜および残留生物膜内の活性菌体量の総和と担体付着生物膜内の活性菌体量を比較すると、HAc利用菌が約1.3倍、HPr、n-HBu分解菌がそれぞれ約1.1倍となっており、担体付着生物膜内の全活性菌体の1~2割にあたる量の休眠状態菌が生物膜内に存在していると考えられる。今回剥離させた生物膜の合計は、全付着生物膜の約1/3程度であるため確認できなかつたが、さらに深層部の生物膜中では休眠状態菌の存在割合がより高くなる可能性もあり、生物膜内の全休眠状態菌の菌体量も増加する可能性もあることが予想される。

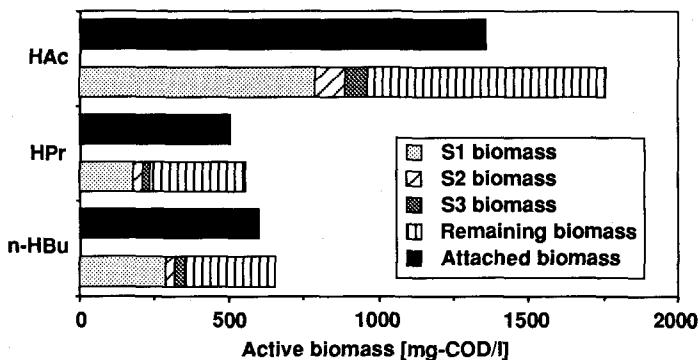


Fig.6 Comparison of the sum of active biomass in an attached biomass with those in sloughed and remaining biomasses

3.5 生物膜モデルへの休眠状態菌の導入

今回のモデル化において、休眠状態菌は活性菌の周囲の基質濃度がある値以下になると活性菌の存在量に対して一定比率で活性菌から転換され、ある濃度以上になると元に復するすると仮定した。なお、本シミュレーションにおいては、この基質濃度が飽和定数に対して十分に小さいと考えられる $5\text{mg-COD}\cdot\text{l}^{-1}$ と設定した。休眠状態菌は一般に周囲の環境条件の悪化に対する耐性が活性菌に比べて高く、新陳代謝の速度も遅くなり^{20), 21)}、その代謝活性の低下から死滅速度もかなり低下することが予測される。よって、休眠状態菌の死滅係数(K_d)は活性菌の半分であると仮定した²²⁾。また休眠状態菌体の蓄積はおもに休眠係数とその死滅係数によって規定されるので、休眠係数はその死滅係数を考慮して 0.01day^{-1} と仮定した。休眠状態菌を導入した各収支式をTable 1に示す。

Table 4 Kinetic parameters

Substrate	S^0 [mg-COD·l ⁻¹]	HRT [day]	μ_m [day ⁻¹]	K_s [mg-COD·l ⁻¹]	Y	K_d [day ⁻¹]	α	K_{fI} [day ⁻¹]	K_{fPo} [day ⁻¹]	K_g^* [day ⁻¹]	D [cm ² ·sec ⁻¹]
HAc	500		0.26	20							
HPr	250		0.19	20		0.05	0.04	0.3	0.001	0.001	0.01
n-HBu	250		0.25	0.60	90						
Hydrogen	0		1.2	0.0016							

* : The value of 0.01 day⁻¹ only used when the substrate concentration was below 5mg-COD·l⁻¹

4. 生物膜モデルによる各菌体量の膜内分布の推定

計算時の定常値、初期条件として流動床の有効容積、流量、各基質の流入濃度には実験値を、動力学定数には本流動床を用いて推定した値⁹⁾を用いた。計算に用いた各パラメータをTable 4にまとめて示す。各菌体量の初期値は、いずれの層においても等しいと仮定した。シミュレーションにおける定常膜厚は、前述の推定値を用いて170 μmとした。

Fig.7に計算結果である生物膜内の比活性の膜厚方向分布を示す。この図の左端が担体表面であり、右端が生物膜表層である。比較のために併記した剥離部位別および残留生物膜の比活性の実測値は、剥離させたそれぞれの膜厚における比活性の平均値である。このシミュレーション結果は、生物膜が定常状態に達したと考えられる約1000時間経過後のものである。この図から活性菌体および休眠状態の菌体の比活性は生物膜表層から約50 μmまで急激に減少し、約50 μmから生物膜深層部にかけて緩やかに減少していることがわかる。実測値と比較すると、生物膜表層付近において計算値は実測値よりもかなり大きくなっている。これは表層付近の生物膜を一括して剥離させて活性を測定したことから、その部位における比活性の平均値としてしか扱えず、概略的な比較しか行なえなかつことによるものと考えられる。生物膜をさらに細かく剥離させてその活性を測定することができれば、より正確な比較が可能となると考えられるが、生物膜内における比活性は実験結果からも表層付近が最も高くなる傾向を示していることから、ほぼ実測値の傾向を表現できていると考えられる。一方、生物膜深層部において計算値は実測値よりも小さくなっていることがわかる。これも生物膜をさらに細分化して活性を測定すれば、より正確な比較が可能となると考えら

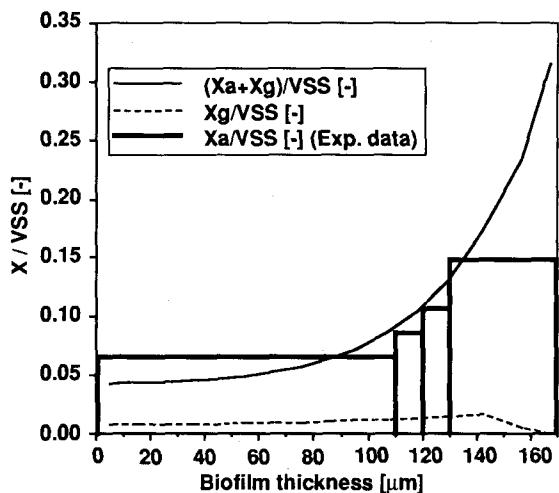


Fig.7 Comparison of simulation results with experimental data of active and dormant biomasses in a biofilm

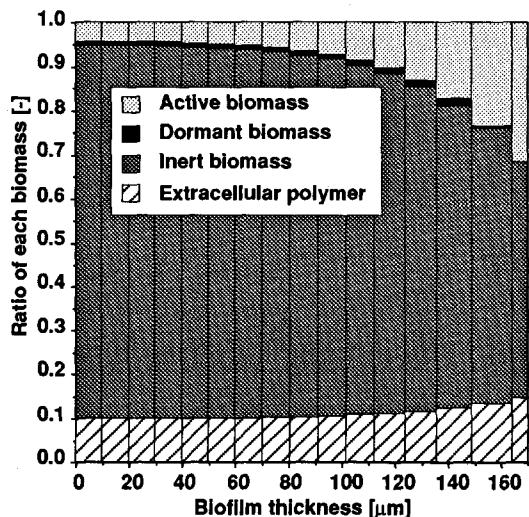


Fig.8 A simulation result of each biomass distribution in a biofilm

れるが、生物膜深層ほどその比活性は低下する傾向がみられることから、ほぼ実測値の傾向を表現できていると推察される。

Fig.8に計算結果である活性菌体量、休眠状態菌の菌体量、死滅菌体量、細胞外ポリマー量の構成比の膜厚方向分布を示した。この図から、休眠状態菌は生物膜表層付近にはほとんど存在せず、生物膜内層において蓄積の傾向がみられることがわかる。またその生物膜内における全存在量は活性菌体の全存在量の約1割であることから、実験結果である休眠状態菌の推定量の活性菌体量に対する割合（1～2割）とおおよそ一致する。よって休眠係数として仮定した 0.01day^{-1} はほぼ妥当であるともいえるが、より精度の高い議論をするためには、さらに検討を行なう必要があると考えられる。

以上の計算結果と実測値の比較から、本生物膜モデルによって活性菌および休眠状態菌の比活性の生物膜内分布がほぼ表現できたと考えられ、本生物膜モデルの妥当性が示された。

また、本来ならば実験データとの比較検討を行ない、本モデルの適用例を示すべきであるが、今回は比較のためのデータがないため本モデルの適用例についてのみ述べる。本モデルを用いることによって生物膜内における各菌体量分布の推定を行なうことが可能であることから、様々な剥離条件下における生物膜内の各菌体量分布等を予測することができると思われる。例えば、あるショックロードにより、大規模の生物膜剥離が生じた場合の生物膜の回復に要する時間およびその際の生物膜内における各菌体量分布の推移等の予測をすることが可能となる。よって、本モデルは工学的な有用性をもつものと考えられる。

5. 結論

本研究の結論は以下に示す通りである。

- (1) 嫌気性流動床内の担体付着生物膜を段階的に剥離させてその基質消費活性を測定し、その実験結果から膜内における“休眠状態菌”的存在に関する検討を行なった結果、休眠状態菌が生物膜内に存在することが実験的に示された。
- (2) 休眠状態菌の菌体量は生物膜内の活性菌体量の1～2割に相当すると推測された。
- (3) 休眠状態菌の存在を新たに導入した生物膜モデルを構築し、実験結果と比較することによりその妥当性の検討を行なった結果、本モデルにより活性菌および休眠状態菌の膜厚方向分布をほぼ表現でき、本モデルの妥当性が示された。
- (4) 本モデルにより、様々な剥離条件下における生物膜内の各菌体量分布、基質濃度分布等を予測することができるであり、本モデルは工学的な有用性を持つ。

[記号]

D : 拡散係数 [$\text{cm}^2 \cdot \text{sec}^{-1}$]	t : 時間 [day]
K_d : 死滅係数 [day $^{-1}$]	X_a : 活性菌体濃度 [$\text{mg-COD} \cdot \text{l}^{-1}$]
K'_d : 休眠状態菌の死滅係数 [day $^{-1}$]	X_g : 休眠状態菌の菌体濃度 [$\text{mg-COD} \cdot \text{l}^{-1}$]
K_e : 剥離係数 [day $^{-1}$]	X_I : 死滅菌体濃度 [$\text{mg-COD} \cdot \text{l}^{-1}$]
K_f : 不活性固形有機物の分解係数 [day $^{-1}$]	Y : 増殖収率 [$\text{mg-COD}_{\text{cell}} \cdot \text{mg-COD}^{-1}$]
K_g : 休眠係数 [day $^{-1}$]	z : 膜厚方向の厚さ [μm]
K_s : 飽和定数 [$\text{mg-COD} \cdot \text{l}^{-1}$]	α : 細胞外ポリマー生成率 [$\text{mg-COD}_{\text{Poly}} \cdot \text{mg-COD}_{\text{cell}}^{-1}$]
P : 細胞外ポリマー濃度 [$\text{mg-COD}_{\text{Poly}} \cdot \text{l}^{-1}$]	μ_m : 最大比増殖速度 [day $^{-1}$]
S : 基質濃度 [$\text{mg-COD} \cdot \text{l}^{-1}$]	

上付き添字 : 0(流入)

下付き添字 : A(HAc), P(HPr), B(n-HBu), H(H₂), I(死滅), Po(細胞外ポリマー)

[参考文献]

- 1) 井上雄三, 神山桂一 (1985) 改良型二槽嫌気性消化法による下水処理に関する基礎的研究, 下水道協会誌, 22 (255), 33-43.
- 2) 依田元之, 服部美和子, 宮地有正, 松井三郎 (1986) 嫌気性流動床による下水処理(2)-有機物除去の速度論的解析, 下水道協会誌, 23, No. 269, 37-43.
- 3) 植原豊, 湯沢恩, 黒田正和 (1986) メタン菌固着生物膜槽における酢酸除去速度の解析, 土木学会論文集, 375/II-6, 311-318.
- 4) 古米弘明, 松本明人, 松本順一郎 (1987) 嫌気性膨張床におけるメタン生成に及ぼす流入負荷の影響, 下水道協会誌, 24, No. 280, 25-34.
- 5) 稲森悠平, 松重一夫, 岡田光正, 砂原広志, 須藤隆一 (1988) 嫌気性ろ床法の負荷変動下における浄化特性に関する研究, 下水道協会誌, 25, No. 293, 69-80.
- 6) 原田秀樹, 桃井清至, 石浜英司, 種市尚仁 (1988) 嫌気性細菌の自己造粒化機構を利用したメタン発酵リアクターの高速処理特性, 衛生工学研究論文集, 24, 241-251.
- 7) 松本明人, 野池達也 (1990) 嫌気性流動床におけるメタン生成に及ぼす流入基質濃度および流入負荷の影響, 水質汚濁研究, 13, 54-62.
- 8) Arvin, E. and Harremoes, P. (1990) Concepts and models for biofilm reactor performance, *Wat. Sci. Tech.*, 22(1/2), 171-192.
- 9) Furumai, H., Kuba, T., Imai, T., and Kusuda, T. (1991) Transient Response of Wastewater Treatment and Biomass Development in a Methanogenic Fluidised Bed, *Wat. Sci. Tech.*, 23, Kyoto, 1327-1336.
- 10) 古米弘明, 今井 剛, 楠田哲也 (1992) 嫌気性流動床における付着生物膜内不活性有機固体物の蓄積過程のモデル化, 水環境学会誌, 15, No.11, 828-838.
- 11) 古米弘明, 今井 剛, 楠田哲也 (1992) メタン生成流動床の処理特性と付着生物膜の成長過程の非定常解析, 水環境学会誌, 15, No.11, 839-849.
- 12) 今井 剛, 楠田哲也 (1992) 嫌気性流動床における生物膜の最適制御に関する研究, 土木学会年次学術講演会講演概要集, II-385, 820-821.
- 13) 久場隆広, 古米弘明, 楠田哲也 (1990) バイアル実験によるメタン生成活性の測定手法に関する検討, 水質汚濁研究, 13, 121-125.
- 14) 古米弘明, 久場隆広, 楠田哲也 (1990) 嫌気性混合培養系における酢酸利用メタン生成菌の活性菌体量推定法とその応用, 衛生工学研究論文集, 26, 9-18.
- 15) 荒木信夫, 原田秀樹, 桃井清至 (1992) 嫌気性流動床内生物膜の形成過程における微生物集積効果, 衛生工学研究論文集, 28, 1-9.
- 16) 荒木信夫, 原田秀樹, 桃井清至 (1993) 嫌気性流動床内の生物膜の物理性状に及ぼす上昇線流速の影響, 水環境学会誌, 16, No.3, 209-218.
- 17) 今井 剛, 古米弘明, 楠田哲也 (1992) 嫌気性流動床における剥離速度と付着生物活性に関する研究, 衛生工学研究論文集, 28, 11-20.
- 18) Lawrence, A. W., and McCarty, P. L. (1969) Kinetics of methane fermentation in anaerobic treatment, *Journal of WPCF*, 41, R1-R7.
- 19) 今井 剛, 古米弘明, 楠田哲也 (1992) メタン生成相における嫌気性菌の死滅係数推定に関する検討, 水環境学会誌, 15, No.3, 179-186.
- 20) 服部 勉 (1978) 微生物生態入門, 東京大学出版会.
- 21) 長谷川武治編著 (1975) 微生物の分類と同定, 学会出版センター.
- 22) 今井 剛, 河村幸雄, 楠田哲也 (1993) 嫌気性流動床における生物膜の動力学的解析, 土木学会西部支部研究発表会講演概要集, II-110, 348-349.