

河床のペリファイトンの遷移過程の解析

MODELLING THE TRANSITION PROCESS OF LOTIC PERIPHYTON COMMUNITY

浅枝 隆¹・ズン ソンホン²・藤野 毅³
Takashi ASAEDA, Duong Hong Son and Takeshi FUJINO

¹正会員 工博 埼玉大学教授 大学院理工学研究科 (〒338-8570 浦和市下大久保255)

²学生会員 工修 埼玉大学大学院生 大学院理工学研究科 (〒338-8570 浦和市下大久保255)

³正会員 学博 埼玉大学助手 大学院理工学研究科 (〒338-8570 浦和市下大久保255)

A modeling approach was used to evaluate interactions between the vital resources for algal growth and a periphyton community under impacts of water velocity. A periphyton growth model was constructed, reflecting structural differences in filamentous and diatom communities, low diffusion inside the viscous sublayer of the substratum surface and the drag force on the algal assemblage, together with light and nutrient dynamics.

First, the model was applied to flume experiments using different velocities by comparing the biomass of the three species, *Spirogyra*, *Achnanthes minutissima*, and *Synedra* spp. Second, an experiment using different nutrient conditions was made to verify the suitability of the parameters. Frequent peaks of biomass followed by dislodgement observed in the experiment were well simulated, implying that dislodgment of the communities occurred when the external forces exceeded the strength of the bottom cells, which were mainly weakened by light limitation and the shortage of nutrients. Being exerted by a high drag force and a low immigration rate, the biomass of the periphyton community was low in a high current. After spreading along the water surface, *Spirogyra* filaments produced markedly light-limited environment for the algal community below, and, consequently, nutrient condition recovered with decreasing algal biomass near the bottom.

Key Words : algal competition, nutrient uptake, periphyton, numerical simulation

1. はじめに

河床のペリファイトンは河道内の炭素、栄養塩のサイクルに大きな役割を果たしている。ペリファイトンは大きく珪藻等の非糸状のものと緑藻に見られるような糸状のものに分けられ、これらが常に遷移を繰り返している。この遷移過程の特性は主として流れ、光、および栄養塩などの要素で支配されているが、その機構の把握は十分でない。

本研究では、こうした河床のペリファイトンの遷移過程に関して、光、栄養塩量を考慮したペリファイトンの生長、河床近傍の境界層の特性、および流れに対する抵抗から生ずる剥離等を総合的に評価するモデルを提案する。さらに、本モデルでは種間競争の一般的特性を表現するため、非糸状藻として珪藻と糸状藻として緑藻を取り上げ、実験で見られた珪藻から緑藻への遷移、珪藻と

緑藻の剥離過程の再現を試みた。また、ペリファイトンが発達することによる流速分布の変化や光および細胞内の栄養塩の充足度についても考察を行った。

2. ペリファイトンの遷移・剥離過程予測モデル

(1) ペリファイトンの定着過程

まず、河床に定着するペリファイトンの細胞数の割合は流れの中に存在する生細胞の密度と関係がある。ペリファイトンの細胞が持つ粘液の粘着性によって、ペリファイトンマット上では流体中の生細胞が取り込まれる。これには流速の他に細胞の形および比重も影響する。ペリファイトン群集の構造は層状になっており、モデルはその概念に従って流動をいくつかの層に分割して扱う(図-1参照)。ペリファイトンマット上において k 層に取り込まれる藻類の細胞数は、流体中の細胞密度のほかに

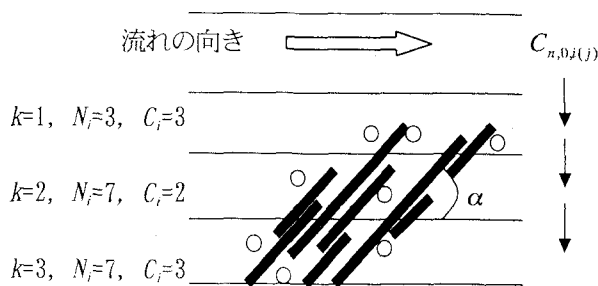


図-1 モデルにおけるペリファイトン群集の模式図 (kは層数, NおよびCは各層に存在する糸状藻, 非糸状藻の数, α は糸状藻の傾き角度, $C_{n,0,i(j)}$ は流れ中に存在する細胞数を示す.)

ペリファイトンマットの構造に依存し, そこに定着している細胞数に比例すると仮定した (表-1, 式(1)参照).

(2) ペリファイトンの生長

まず, ペリファイトンの生長にとって必要不可欠なのは栄養塩と光であり, どちらか一方が不足すると生長が阻害される. また, 栄養塩には様々なものが挙げられるが, どれか1つでも不足するとそれが制限要因となる (式(2)参照).

次に, 糸状藻の長さは栄養塩や光の取り込みほかに温度に依存する (式(3)参照). なお, その数は枯死および剥離によって減少する (式(4)参照). 一方, 珪藻のような非糸状藻は, 基底および糸状藻に定着し, 各層において増殖, 枯死, および剥離が生ずる (式(5)参照).

(3) ペリファイトンの剥離

ペリファイトンが剥離を起こす過程は, 周囲の流れや浮力による効果だけではなく, 光や栄養塩の基底への到達度が付着力を左右することが知られている. 従って, まず, 糸状藻の剥離は流れが及ぼす力に対してこれらの到達度 (栄養塩供給の限界値) に依存した付着力を越えた場合に生ずるとした (式(7)参照). 但し, 定着したばかりの糸状藻は付着力が弱いためにこれを区別して扱い, さらに光到達度よりも生物量に依存するとした (式(8)参照). 次に, 非糸状藻においては, 剥離は流れの抵抗力を考慮した飽和型関数で表した (式(9)参照). なお, 個々の種類が発達し, 群集になって存在する場合には流れは群集全体に影響を及ぼす. その場合の剥離の条件は式(7)の条件ではなく式(10)に示すように全体の生物量に依存した形を適用した.

3. 光・栄養塩の取り込み・流れの表現

まず, 水中の光はピーア・ランバートの法則に従うものとし, 光の減衰は水分子と細胞自身の吸収によって生

ずる (表-2, 式(11)参照).

次に, 各種栄養塩の取り込みの機構はそれぞれ同じ形で表現され, 細胞周辺の栄養塩濃度, 細胞内部の栄養塩濃度あるいは備蓄量, および最大摂取速度の関数で表される. さらに, 生長に伴う損失や呼吸を考慮すると, 細胞の栄養塩収支は式(12)のように表される. 一方, 細胞周囲の流体中の栄養塩は生細胞による取り込みに加えてデトリタスの分解によって供給される. これは, 流体中の物質の保存式にシンク項としての生細胞による取り込み, およびソース項としての供給が加わった形となる (式(12)参照).

次に, ペリファイトンは流れの粘性低層から乱流域に渡って存在し, その間には局所的にレイノルズ数が大きく変動する. これを考慮するとペリファイトンマットを含んだ流れのせん断力を評価するための摩擦係数はColebrook-Whiteの法則を適用した (表-3, 式(13)参照). 定常状態を仮定した流れ場においては, 各層の流速は水平方向の圧力勾配と運動量の拡散およびペリファイトン群衆の抵抗とが釣り合い, 式(14)のように表される. ここで, 拡散係数は粘性低層内では一定とし, 乱流域においては混合距離理論より与えた. 水平方向の圧力勾配は底面摩擦および抵抗力によって見積もった (式(15)参照).

最後に, 糸状藻を初めとするペリファイトン群集の傾きは, 流れによる抵抗力に対する浮力の割合で決まるとした. この角度を求めることによってペリファイトンマットの厚さが見積もられる (式(16)参照).

4. 観測値のシミュレーション

本解析システムを, Stevenson & Peterson(1991)が屋外に設置した水路において33日間にわたって行った詳細な実験に適用し, 妥当性を確かめた. 実験では, 流速が12cm/sと29cm/sの2通りを同時に行い, それぞれ温度と流入栄養塩濃度を一定にしている. 従って, 屋外の気象条件は日々異なるものの相対的な流速差が遷移に及ぼす影響を抽出できる. ここで得られた優占種は糸状藻としては*Spirogyra*, 非糸状藻としては珪藻の*Achnanthes minutissima*と*Synedra* spp.である. また, 枯死した*A. minutissima*の変化も得られている. ここで, 各方程式中に用いられるこれらの種に対するパラメータは IN_{max} を除いて他の実験等による実測値が得られており, 本解析においてもこれらの値を使用した. IN_{max} の値は IN_{min} を参考にそれぞれ7倍の値とした. それぞれのパラメータの値については紙面の関係で省く. 計算において, 河床に最も近い層では10 μ mとし, 水面に行くほど層厚を大きくして全12層に分割した. 計算の安定条件を満たすために計算の時間ステップは10秒未満とした.

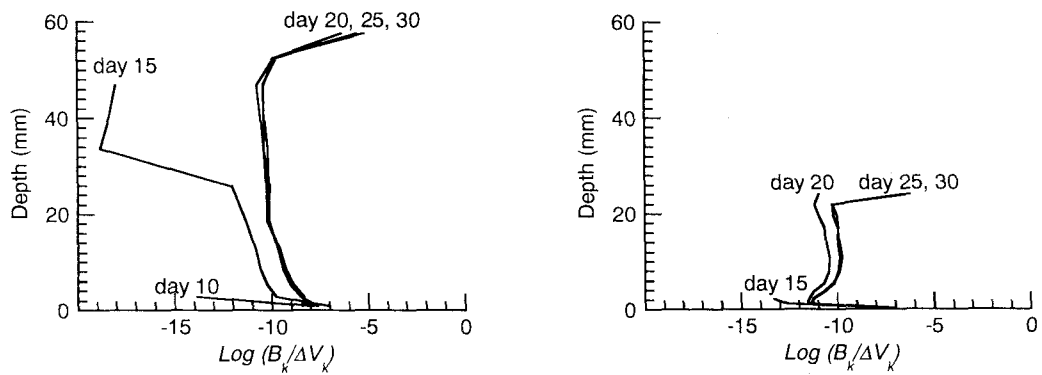


図-2 生物量の鉛直分布の変化(左：流速12cm/s；右：流速29cm/s)

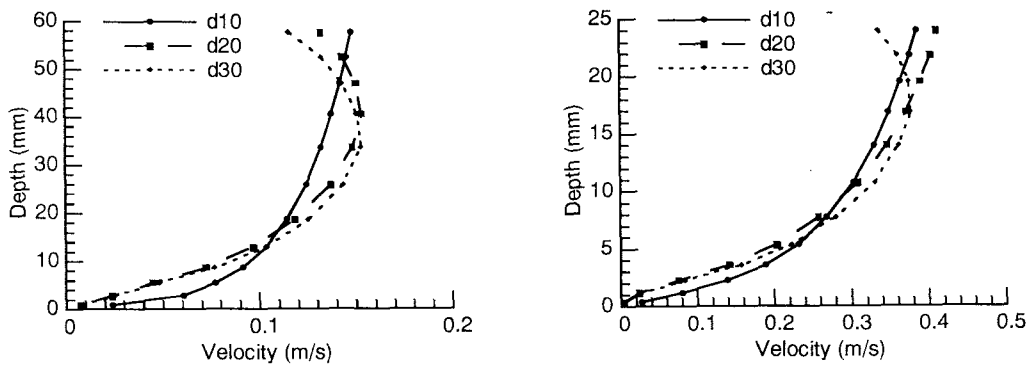


図-3 流れの鉛直分布の変化(左：流速12cm/s；右：流速29cm/s)

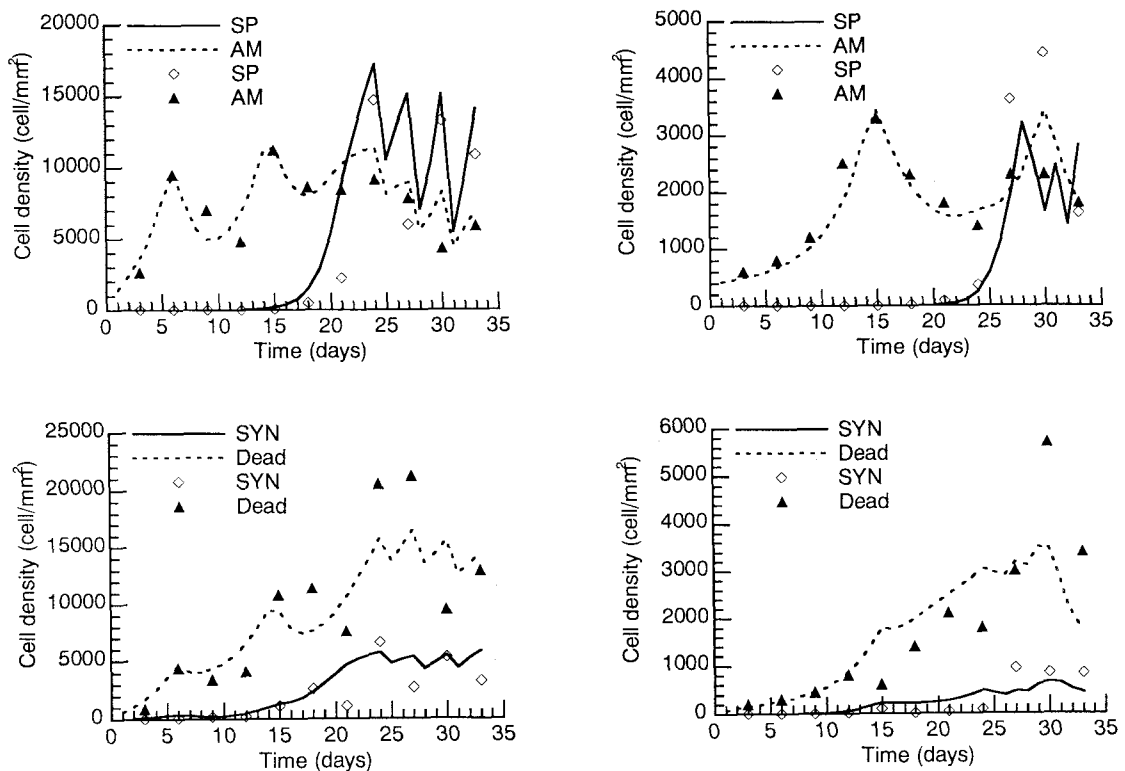


図-4 *Spirogyra*(SP), *A. minutissima*(AM), *Synedra* spp. (SYN)およびデトリタス(Dead)の細胞数の変化
(ドット：観測値；線：計算値；左：流速12cm/s；右：流速29cm/s)

表-1 ペリファイトンの遷移に関する方程式一覧

・ ペリファイトンの定着過程に関する方程式

$$C_{n,k,i(j)} = \left(C_{n,0,i(j)} - \sum_{kk=1}^{k-1} C_{n,kk,i(j)} \right) \frac{B_k}{\Delta V_k} S_{nor} \Delta z \quad (1)$$

$C_{n,k,i(j)}$ は k 層に定着する細胞数($\text{cell} \cdot \text{day}^{-1} \cdot \text{layer}^{-1}$), 添え字 n, k, i , および j は日数, 層, 糸状藻の種類, 非糸状藻の種類を表す. $C_{n,0,i(j)}$ は単位面積 ΔS あたりの流動中の細胞数($\text{cell} \cdot \text{day}^{-1} \cdot \text{mm}^2$), 積分項は k 層より上層において取り込まれる総細胞数, $B_k/\Delta V_k$ は k 層における空間体積 ΔV_k に占めるバイオボリューム B_k の割合($\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$), S_{nor} は補正定数(m^2), Δz は層厚さをそれぞれ示す.

・ ペリファイトンの生長速度, 糸状藻の長さ, 本数, 非糸状藻の細胞数, バイオマスに関する方程式

$$R_{n,k,i(j)} = \min \left[\frac{IN_{n,k,i(j)} - IN_{\min i(j)}}{IN_{n,k,i(j)}}, \frac{I_k}{I_{\text{sat} i(j)}} \exp \left(1 - \frac{I_k}{I_{\text{sat} i(j)}} \right) \right] \quad (2)$$

$$\frac{\partial L_{n,k,i}}{\partial t} = L_{n,k,i} q^{T-20} G_{\text{div} i} R_{n,k,i} \quad (3)$$

$$\frac{\partial N_{n,k,i}}{\partial t} = -G_{\text{mortal} i} N_{n,k,i} - N_{\text{detach}} \quad (4)$$

$$\frac{\partial C_{n,k,j}}{\partial t} = C_{n,k,j} \left[q^{T-20} G_{\text{div} j} R_{n,k,j} - G_{\text{mortal} j} - G_{\text{detach} j} \right] \quad (5)$$

$$B = \sum_k B_k = \sum_k \left[\sum_i \left(\sum_i L_{n,k,i} N_{n,k,i} V_i + \sum_j C_{n,k,j} V_j \right) \right] \quad (6)$$

$R_{n,k,i(j)}$ は増加率, IN および $IN_{\min}$ は細胞内の栄養塩濃度($\mu\text{g} \cdot \text{cell}^{-1}$)および生長に必要な限界値, I および I_{sat} は照度($\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)および飽和値, $L_{n,k,i}$ は糸状藻の細胞長さ($\text{cell} \cdot \text{filament}^{-1}$), G_{div} は増加率(day^{-1}), G_{mortal} は枯死率(day^{-1}), G_{detach} および N_{detach} はそれぞれ非糸状藻および糸状藻の剥離が生ずる割合(day^{-1}), q は温度定数, T は水温($^{\circ}\text{C}$), t は時間, B は全体のバイオマスを示す.

・ 糸状藻の剥離, 付着したばかりの糸状藻の剥離, 非糸状藻の剥離に関する方程式, およびペリファイトン群集全体にかかる抵抗力

$$N_{\text{detach}} = \begin{cases} N_{n,k,i} & \text{if } \rho C_d \bar{U}^2 S_i L_{n,i} \geq RF_{cr} \\ 0 & < RF_{cr} \end{cases} \quad (7)$$

$$N_{\text{detach}} = \begin{cases} N_{n,k,i} & \text{if } \rho C_d \bar{U}^2 S_i L_{n,i} \geq BF_{cr} / \Delta V \\ 0 & < BF_{cr} / \Delta V \end{cases} \quad (8)$$

$$G_{\text{detach} j} = \frac{F_{\text{detach}}}{F_0 + F_{\text{detach}}} \quad \text{ここで, } F_{\text{detach}} = \frac{\rho C_d \bar{U}^2 S_j}{B / \Delta V} \quad (9)$$

$$F = \rho C_d \bar{U}^2 (B \cdot \Delta S)^{2/3} \quad (10)$$

R は栄養塩供給臨界値, F_{cr} は付着力を示す.

表-2 光条件・栄養塩の収支に関する方程式一覧

・光減衰係数

$$\eta_k = \eta_w + \eta_c \frac{B_k}{\Delta V_k} \quad (11)$$

・細胞内の栄養塩濃度の収支式

$$\begin{aligned} \frac{\partial IN_{n,k,i(j)}}{\partial t} = & UN_{\max i(j)} q^{T-20} \frac{IN_{\max i(j)} - IN_{n,k,i(j)}}{IN_{\max i(j)} - IN_{\min i(j)}} \frac{EN_k}{K_{N i(j)} + EN_k} \\ & - \frac{IN_{n,k,i(j)} q^{T-20} G_{div i(j)} R_{n,k,i(j)}}{1 + q^{T-20} G_{div i(j)} R_{n,k,i(j)} \Delta t} - G_{res} IN_{n,k,i(j)} q^{T-20} \end{aligned} \quad (12)$$

・流れ中の栄養塩濃度の保存式および境界条件

$$\begin{aligned} \frac{\partial EN_k}{\partial t} + U \frac{\partial EN_k}{\partial x} = & K_{diff} \frac{\partial^2 EN_k}{\partial z^2} + \frac{10^{-3}}{\Delta V} q^{T-20} G_{decomp} \sum_{i(j)} DC_{n,k,i(j)} IN_{n,k,i(j)} - \\ & \frac{10^{-3}}{\Delta V} \sum_n \sum_{i(j)} UN_{\max i(j)} q^{T-20} \frac{IN_{\max i(j)} - IN_{n,k,i(j)}}{IN_{\max i(j)} - IN_{\min i(j)}} \frac{EN_k}{K_{N i(j)} + EN_k} C_{n,k,i(j)} \\ \left. \frac{\partial EN}{\partial z} \right|_{\text{surface}} = & 0 \quad \text{および} \quad \left. \frac{\partial EN}{\partial z} \right|_{\text{bottom}} = 0 \end{aligned} \quad (13)$$

η_k は光の総減衰係数(m^{-1}), η_w は周辺部の光減衰係数(m^{-1}), η_c は細胞による光減衰係数の最大値(m^{-1}), EN は周辺部の栄養塩濃度($\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$), K_N は栄養塩摂取に関する半飽和定数($\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$), $UN_{\max}$ は栄養塩最大摂取率($\mu\text{g} \cdot \text{cell}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$), G_{res} は呼吸速度(day^{-1})を示す。

表-3 ペリファイトンの遷移・剥離過程予測モデルに関する方程式一覧

・摩擦損失係数

$$\frac{1}{\sqrt{f}} = 3.48 - 1.74 \ln \left(\frac{z_0}{H} + \frac{9.3}{Re \sqrt{f}} \right) \quad (14)$$

・流れの運動方程式および圧力勾配

$$0 = -\frac{1}{\rho} \frac{\partial P}{\partial x} + K_{vis} \frac{\partial^2 U}{\partial z^2} - C_d U^2 \frac{B^{2/3}}{\Delta V}, \quad \frac{1}{\rho} \frac{\partial P}{\partial x} = \frac{\tau_{\text{bottom}}}{\rho} - \int_0^H C_d U^2 \frac{B^{2/3}}{\Delta V} dz \quad (15)$$

・境界層(乱流域)における拡散係数

$$K_{vis} = K_{diff} = l_m^2 \left| \frac{\partial U}{\partial z} \right| l_m = Kz \left(1 - \frac{z}{H} \right)^{1/2} \quad (16)$$

・糸状藻の角度

$$\tan \alpha \approx \frac{\text{Buoyancy}}{\text{Drag}} = \frac{(\rho - \rho_a) g V_i}{\rho C_d U_k^2 V_i^{2/3}} = \frac{K_p V_i^{1/3}}{C_d U_k^2} K_p = \frac{(\rho - \rho_a) g}{\rho} \quad (17)$$

z_0 は粗度長さ, H は水深, f 摩擦係数, $Re (=UH/\nu)$ はレイノルズ数, τ_{bottom} は剪断応力($=\rho f U^2/H$), C_d は抵抗係数, g は重力加速度($\text{m} \cdot \text{s}^{-2}$), U は流速($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$), V_i 糸状藻のバイオボリューム(m^3), ρ は水の密度($\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$), ρ_a は藻類の密度($\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$).

図-2は、生物量(各層の体積に対するバイオボリュームの割合)の垂直分布を対数で示したものである。糸状藻は、遅い流れのほうが16日目には水面に達したが、速い流れでは水塊から受ける流れの抵抗の影響により水深が遅い流れの場合よりも半分程度であるにもかかわらず20日目に到達した。

図-3は、それぞれ10日間ごとの流速分布を示す。糸状藻が水面にまで達することによって、水面での流速が減少し流れが中層に集中する過程が再現されている。

図-4はそれぞれの条件における優占種の細胞数の時間変化を示す。これより、どちらの流れにおいても観測で見られたように珪藻から糸状藻への遷移、珪藻と糸状藻の剥離の過程をよく再現していることがわかる。

一般に、速い流れにさらされるほど生理作用に関しては増加率が極めて小さくなり、バイオマス量のピーク値も小さくなる。これには初期のバイオマス量が少なく、かつ速い流れでは剥離の割合が高くなることも要因である。遅れて発達した*Spirogyra*が水面に達した後は、光競合において優位になるため急速に増加するが、ピークに達した後は不安定な状態になる。遅い流れではピークの約15000 (cell/mm²)に達する23日日目以降取り除かれる。一方、速い流れではピーク値は約3400 (cell/mm²)に止まり、それは遅い流れよりも5日程度遅れる。この不安定になる要因としては、糸状藻が水表面で十分に発達するとペリファイトンマットでの光および栄養塩の吸収条件が悪くなり、これが剥離を起こさせやすくする要因になる。剥離後、再び藻類の定着が生じ、バイオマスは回復するものの付着したばかりのものはより剥離が生じやすく、回復-剥離の変動を繰り返すようになる。

このように、本解析は実験で生じた現象を再現し、その機構を明らかにしたといえる。

5. まとめ

本解析は、河川に生える付着藻類の遷移過程について光競合、流れ、および栄養塩の影響を解析したものであり、そのメカニズムを明らかにした。これより、現実にある様々な条件下においてもこうした過程の一般的な特性を見出すことが可能である。

謝辞：本研究を行うにあたり、文部省科学研究費(No. 10450179)および前田記念工学基金(前田記念工学振興財団)の補助を受けた。記して謝意を表す。

参考文献

1) Hootsmans, M.J.M.: A growth analysis model for *Potamogeton pectinatus* L. In: W.V. Vierssen, M.J.M. Hootsmans, J. Vermaat (Editors), Lake Veluwe, A Macrophyte-dominated System under Eutrophication Stress. Kluwer Academic Publishers, pp. 250-286,

1994.

- 2) Biggs, B.J.F. 1996. Patterns in benthic algae of stream. In *Algal Ecology - Freshwater Benthic Ecosystems*. Edited by R.J. Stevenson, M.L. Bothwell, and R.L. Lowe. Academic Press, New York, pp. 31-57.
- 3) Borchardt, M.A. 1996. Nutrients. In *Algal Ecology - Freshwater Benthic Ecosystems*. Edited by R.J. Stevenson, M.L. Bothwell, and R.L. Lowe. Academic Press, New York, pp. 183-227.
- 4) Borchardt, M.A., Hoffmann, J.P., and Cook, P.W. 1994. Phosphorus uptake kinetics of *Spirogyra fluviatilis* (Charophyceae) in flowing water. *J. Phycol.*, **30**: 403-417.
- 5) EPA, 1985. Rates, Constants, and Kinetics Formulations in Surface Water Quality Modeling, Second Edition, EPA/600/3-85/040.
- 6) Hamilton, D.P., and Schaldow, S.G. 1997. Prediction of water quality in lakes and reservoirs. Part I - Model description. *Ecol. Modell.* **96**: 91-110.
- 7) Haney, J.D., and Jackson, G.A., 1996. Modeling phytoplankton growth rates. *J. Plankton Res.* **18**: 63-85.
- 8) Hill, W.R. 1996. Effects of Light. In *Algal Ecology - Freshwater Benthic Ecosystems*. Edited by R.J. Stevenson, M.L. Bothwell, and R.L. Lowe. Academic Press, New York, pp. 122-148.
- 9) Horner, R.R., Welch, E.B., Seeley, M.R., and Jacoby, J.M. 1990. Response of periphyton to changes in current velocity, suspended sediment and phosphorus concentration. *Freshwat. Biol.* **24**: 215-232.
- 10) Kim, B.K.A., Jackman, A.P., and Triska, F.J. 1992. Modeling biotic uptake by periphyton and transient hyporheic storage of nitrate in a natural stream. *Wat. Resour. Res.* **28**: 2743-2752.
- 11) Lamb, M.A., and Lowe, R.L. 1987. Effects of current velocity on the physical structuring of diatom (Bacillariophyceae) communities. *Ohio J. Sci.* **87**: 72-78.
- 12) Mulholland, P.J., 1996. Role in nutrient cycling in streams. In *Algal Ecology - Freshwater Benthic Ecosystems*. Edited by R.J. Stevenson, M.L. Bothwell, and R.L. Lowe. Academic Press, New York, pp. 609-639.
- 13) Peterson, C.G., and Stevenson, R.J. 1990. Post-spate development of epilithic algal communities in different current environments. *Can. J. Bot.* **68**: 2092-2102.
- 14) Peterson, C.G., and Stevenson, R.J. 1992. Resistance and resilience of lotic algal communities: Importance of disturbance timing and current. *Ecology*, **73**: 1445-1461.
- 15) Steinman, A.D., Mulholland, P.J., and Hill, W.R. 1992. Functional responses associated with growth form in stream algae. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **11**: 229-243.
- 16) Stevenson, R.J., Peterson, S.G., Kirschtel, D.B., King, C.C., and Tuchman, N.C. 1991. Density-dependent growth, ecological strategies, and effects of nutrients and shading on benthic diatom succession in streams. *J. Phycol.* **27**: 59-69.

(2000. 4. 17受付)