

単細胞・群体型付着藻類と糸状型付着藻類の 増殖競争モデルの開発

MODELING OF INTERSPECIFIC COMPETITION OF UNICELLULAR OR CLUSTER TYPE PERIPHYTON AND FILAMENT TYPE PERIPHYTON ON STREAM BED

戸田祐嗣¹・赤松良久²・池田駿介³

Yuji TODA, Yoshihisa AKAMATSU and Syunsuke IKEDA

¹正会員 博士(工) 東京工業大学・大学院理工学研究科 助手

²正会員 博士(工) 日本学術振興会特別研究員(東京工業大学・大学院総合理工学研究科)

³フェロー会員 工博 東京工業大学・大学院理工学研究科 教授

A numerical simulation model is presented to describe the primary productivity and the species transition of the periphyton on the surface of channel bed, in which the temporal difference of periphyton biomass is estimated by the balance of primary production, immigration, respiration and detachment. The interspecific competition of unicellular or cluster type periphyton and filament type periphyton is included in the model via the differences of the algal densities and the immigration patterns to the substrate.

The model can predict the species transition from the unicellular or cluster type periphyton to filament type periphyton well. The results of the computation indicate that the net primary production of periphyton biofilm increase with the frictional velocity.

Key Words: *Periphyton, interspecific competition, unicellular or cluster type, filament type, numerical modeling*

1. はじめに

礫床河川の河床礫表面に生息する付着藻類は、光合成活動によって有機物を生産し、魚類、昆虫類の餌となることによって、水域内生態系の根幹を支えている。これら付着藻類には、大きく分類して、単細胞・群体と呼ばれる礫表面に平面的に繁茂して生育するものと、礫表面や生物膜表面に基部を付着させ、糸状の体のつくりを有している糸状型藻類がいることが知られている。河川水中に生育し藻類を捕食する魚類や昆虫類は、単細胞・群体型藻類や糸状型藻類といった種のうち自身の食性に適したものを選好して捕食することが知られており、それを考慮して生態系の構造を把握するためには、単細胞・群体型藻類と糸状型藻類の混在する環境下において種間競争を考慮に入れた藻類の増殖過程を明らかにする必要がある。

藻類の増殖に関する数値予測について、単位面積あた

りのバイオマスの増減を生産、代謝、剥離の収支から予測するモデルがいくつか提案されており(Deangelis et al.¹⁾, Momo²⁾, Saravia et al.³⁾), 適切な生物生理パラメータの選定によってバイオマスの大局的な変化が予測可能となりつつある。しかし、これらのモデルでは藻類膜が単一種で構成されており、各種藻類の優占率や種間競争が一次生産に与える影響などを検討することが出来ない。一方、浅枝ら⁴⁾, Duong ら⁵⁾は付着藻類膜の典型的な構成として糸状藻と非糸状藻の組み合わせを考え、それぞれの種の生物生理・物理過程を詳細に記述する増殖モデルを構築している。そのモデルを用いた数値計算結果から、日射や栄養塩濃度などの外的環境の変化に対する藻類増殖の応答について検討が行われている。

本研究においても浅枝ら⁴⁾, Duong ら⁵⁾と同様に単細胞・群体型藻類(非糸状藻)と糸状型藻類の組み合わせを考慮した種間競争モデルを開発することを目的とする。但し、本研究では、単細胞・群体型藻類と糸状型藻類の違いを、各生物生理プロセスの全てについて詳細に記述

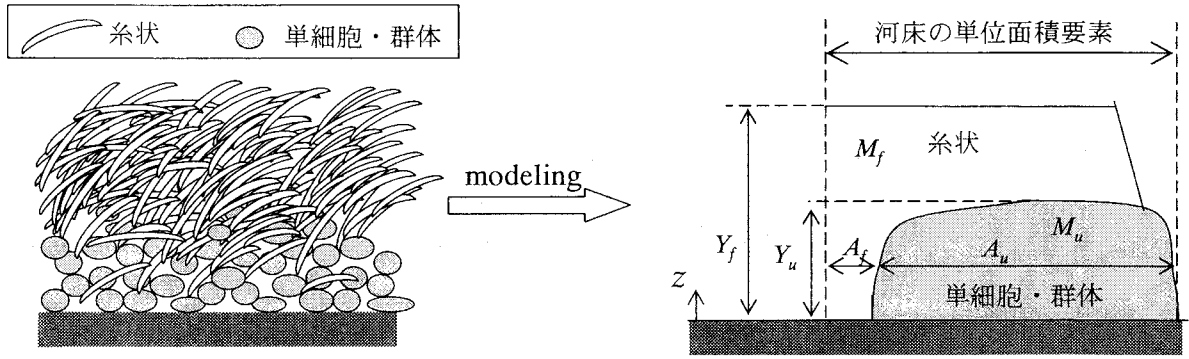


図-1 藻類膜のモデル化と記法の定義

するのではなく、2種間の大きな違いである藻類群落の密度と移入の特性の違いのみに着目して取り入れ、それによって従来報告されている藻類群落の生産特性、種間競争特性を再現することを試みるものである。

2. 数値解析モデル

(1) バイオマスの増減

図-1に付着藻類膜の模式図と記法の定義を記す。単位面積あたりの藻類のバイオマス M_i を以下の式で定義する。

$$M_i(t) = \int_0^{Y_i} \rho_i dz \quad (1)$$

ここに、 M_i : 単位面積あたりのバイオマス、 ρ_i : 藻類膜内部での各高さでの藻類密度、 Y_i : 各藻類膜の高さであり、添え字の i ($=f, u$) は糸状型藻類 (f) および単細胞・群体型藻類 (u) の別を表す指標である。藻類膜内部における藻類密度 ρ_i は以下の式で表されるものとする。

$$\rho_i(z, t) = A_i(z, t) \rho_{i0} \quad (2)$$

ここに、 A_i : 藻類膜内部における各藻類の占有面積率、 ρ_{i0} : 単一種で生育した場合の藻類密度である。藻類量の時間変化は一次生産、移入、代謝、剥離。

$$\frac{dM_i}{dt} = P_i + C_i - R_i - D_i \quad (3)$$

ここに、単位時間・単位面積あたりの P_i : 総生産量、 C_i : 移入量、 R_i : 代謝量、 D_i : 剥離量である。

(2) 生産、代謝のモデル化

生産量 P_i および代謝量 R_i については各高さの藻類の一次生産速度 p_i および代謝速度 r_i を積分することにより

$$P_i(t) = \int_0^{Y_i} p_i(z, t) dz \quad (4)$$

$$R_i(t) = \int_0^{Y_i} r_i(z, t) dz \quad (5)$$

と表される。ここに、 p_i : 各高さの藻類一次生産速度、 r_i : 各高さの藻類代謝速度である。 p_i , r_i の関数形につい

ては藻類種によって異なるものと推察されるが、本研究においては、両種ともに日射、栄養塩、溶存酸素を制約因子とした Monod 型関数で与えることとする。

$$p_i = \mu_{1i} \frac{I}{I_{ci} + I} \frac{N}{N_{ci} + N} \rho_i \quad (6)$$

$$r_i = \mu_{2i} \frac{DO}{DO_{ci} + DO} \rho_i \quad (7)$$

ここに、 μ_{1i} : 最大生産速度、 μ_{2i} : 最大代謝速度、 I : 日射量、 N : 栄養塩濃度、 DO : 溶存酸素濃度、 I_{ci} : 日射に関する半飽和定数、 N_{ci} : 栄養塩濃度に関する半飽和定数、 DO_{ci} : 溶存酸素濃度に関する半飽和定数である。

(3) 移入のモデル化

移入量 C_i は以下の式で表すこととする。

$$C_i(t) = A_{ci} c_i \quad (8)$$

ここに、 A_{ci} : 移入率、 c_i : 移入速度である。ここで定義する移入率とは、移入可能な藻類のうち実際に定着出来る藻類の割合を表すものであり、河床面や流れの状態によって0~1の間の値を取る関数とする。

河床表面での生物膜の発達過程については以下のような定性的な観察結果^{6), 7)}が知られている。初期に河床表面にバクテリアの被膜が形成された後、自らが付着力を有する単細胞・群体型藻類が直接河床面へと進入しそれが優占する状態へと遷移する。その後、その生物膜の間隙や群落の上面にからみつくように糸状型藻類が進入する。このことから、自らが付着力を有する単細胞・群体型の藻類にとっては、流水の乱れ的作用は河床表面への定着への抵抗となることが推察され、一方、糸状型藻類にとっては乱れ的作用によって生物膜間隙等に貫入が促進されるものと考えられる。従って、移入率 A_{ci} は乱れの程度を表す指標の関数であるものと推察され、ここではその指標として定着面(単細胞・群体型藻類群落上面と仮定)である単細胞・群体型藻類高さと粘性底層の比($=Y_u/\delta_s$)を用いることとする。

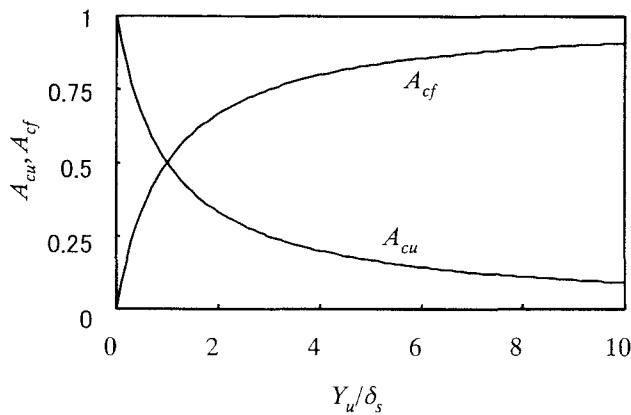


図-2 移入率の関数形

$$A_{ci} = A_{ci}(Y_u / \delta_s) \quad (9)$$

ここに、 δ_s ：粘性底層厚さである。 A_{ci} の関数形について筆者の知る限りにおいては、現段階で詳細な知見はないが、次の性質を満たす関数であることが期待される。

$$A_{cu} = 1 : \text{at } Y_u / \delta_s = 0; \quad A_{cu} = 0 : \text{at } Y_u / \delta_s \rightarrow \infty \quad (10)$$

$$A_{cf} = 0 : \text{at } Y_u / \delta_s = 0; \quad A_{cu} = 1 : \text{at } Y_u / \delta_s \rightarrow \infty \quad (11)$$

上記の性質を満たす関数として、本研究では次に示す Y_u/δ_s に関する Monod 型関数(図-2)を用いることとする。

$$A_{cu} = \frac{1}{1 + Y_u / \delta_s} \quad (12)$$

$$A_{cf} = \frac{Y_u / \delta_s}{1 + Y_u / \delta_s} \quad (13)$$

(4) 剥離のモデル化

付着藻類の剥離特性について、川島・鈴木⁹⁾は流量の変化が無い場合においても、藻類の寿命や付着力の低下に伴う剥離が定常的に生じていることを報告している。また、戸田ら⁹⁾の実験においても、藻類の増殖の進行とともに剥離量が増加していることが報告されている。これらの報告から、一定の水理条件下での付着藻類の生育過程においても藻類の剥離は生じていることが明らかになっている。しかし、既往の研究⁷⁾で報告されている藻類の剥離率(単位時間あたりの剥離量をその時点での現存量で除したもの)は、 $0.004 \sim 0.01$ (day⁻¹) 程度の範囲であり、最大生産速度や代謝速度 ($10^{-1} \sim 10^0$ (day⁻¹) のオーダー)と比較すると2オーダーほど小さな値である。このことより、定常的な付着藻類の剥離は増殖初期の大局的な特性には大きな影響を与えないものと推察され、生産が低下した増殖後期に影響を与えるものと思われる。しかし現時点ではその詳細は明らかではないため、本研究では一定の剥離率に藻類量を乗じて剥離量を算定することとする。

$$D_i(t) = d_i M_i(t) \quad (14)$$

ここに、 d_i ：藻類の剥離率である。

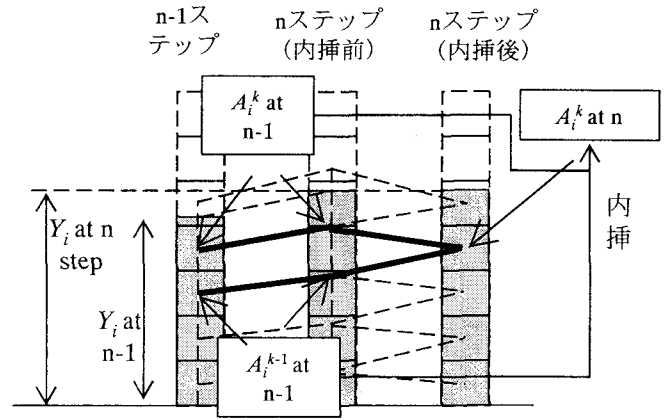


図-3 増殖に伴う変数の内挿

(5) 増殖に伴う藻類種密度の変化

単細胞・群体型藻類および糸状型藻類の占有面積率の変化については以下の通りに取り扱うこととする。糸状型藻類は基盤に付着したのちは、糸状につながりながら増殖し平面的には生息域を拡大しないため、その占有面積の拡大は移入によるもののみと考えられる。一方、単細胞・群体型藻類は、移入に加えて生産により生息域を平面的に拡大していく。以上をふまえて、藻類膜内部での各藻類の占有面積率 A_i は、藻類膜頂部における空隙面積 $A_n (=1 - A_u(z=\max(Y_i)) - A_f(z=\max(Y_i)))$ を、糸状藻に対しては移入速度 c_f に、単細胞・群体型藻類に対しては移入速度 c_u と生産速度 p_u の和に比例させて配分した。また、図-3に示すように、生物膜の厚さの時間的な変化に対応させて、数値計算上の格子点へ占有面積率の再配分を行った。

(6) 日射の減衰

生物膜内での日射の減衰過程は Lambert-Beer の法則

$$\frac{dI}{dz} = -\lambda z \quad (15)$$

に従うものとする。ここに、 λ ：吸光係数であり、次式で与えることとする。

$$\lambda(z) = \alpha \sum_{i=f,n} \rho_i + \beta \quad (16)$$

ここに α , β ：係数である。式(15)の境界条件として、藻類膜上端において一定の日射量 I_0 を与えることとする。

$$I = I_0 \quad \text{at } z = \max(Y_i) \quad (17)$$

(7) 栄養塩・溶存酸素の拡散

生物膜内での栄養塩、溶存酸素の吸収・拡散は次式で表される。

$$\frac{d}{dz} \left\{ \epsilon_N \frac{dN}{dz} \right\} = \sum_{i=f,n} \alpha_{Ni} P_i - \sum_{i=f,n} \alpha_{Ni} r_i \quad (18)$$

表-1 計算に用いたパラメータ

パラメータ	値
μ_{1u}, μ_{1f}	2.0, 4.0 (day ⁻¹)
μ_{2u}, μ_{2f}	ともに1.0(day ⁻¹)
c_u, c_f	ともに0.01(g/cm ² /day)
d_u, d_f	ともに0.01(day ⁻¹)
ρ_u, ρ_f	1.0, 0.2 (g/cm ³)
N_{cu}, N_{cf}	ともに0.13(mg/l)
I_{cu}, I_{cf}	ともに200(W/m ²)
DO_{cu}, DO_{cf}	ともに5.0(mg/l)
α_{Nu}, α_{Nf}	ともに0.013
$\alpha_{DOu}, \alpha_{DOf}$	ともに1.975
α, β	20.0(cm ⁻¹), 0
γ_{DO}, γ_N	ともに1.0

$$\frac{d}{dz} \left\{ \varepsilon_{DO} \frac{dDO}{dz} \right\} = - \sum_{i=f,n} \alpha_{DOi} p_i + \sum_{i=f,n} \alpha_{DOi} r_i \quad (19)$$

ここに、 $\varepsilon_N, \varepsilon_{DO}$: 栄養塩、溶存酸素の拡散係数、 α_N, α_{DO} : 光合成、代謝に伴う窒素使用率および酸素使用率である。上式の境界条件は、藻類膜上端で水中の物質濃度に等しいことおよび水路床表面にてフラックスがゼロとなることより、それぞれ以下の通りに与えられる。

$$N = N_0 \text{ at } z = \max(Y_i); \frac{dN}{dz} = 0 \text{ at } z = 0 \quad (20)$$

$$DO = DO_0 \text{ at } z = \max(Y_i); \frac{dDO}{dz} = 0 \text{ at } z = 0 \quad (21)$$

また、各物質の拡散係数は以下の様に決定した。水路床を滑面とした場合、河床面近傍の運動量拡散係数 ν_t に関しては、粘性底層内で分子拡散、その外部では乱流拡散を考慮した Rotta の式¹⁰⁾が提案されている。

$$\nu_t = \nu \quad : z \leq \delta_s \quad (22)$$

$$\nu_t = \frac{\nu}{2} \left\{ \sqrt{1 + 4 \left(\frac{U_* \kappa (z - \delta_s)^2}{\nu} \right)} + 1 \right\} \quad : z \geq \delta_s \quad (23)$$

ここに ν : 動粘性係数、 U_* : 摩擦速度、 κ : Karman 定数である。各物質の拡散係数は運動量の拡散係数に定数を乗じ、以下の式で表すこととした。

$$\varepsilon_N = \gamma_N \nu_t; \quad \varepsilon_{DO} = \gamma_{DO} \nu_t \quad (24)$$

ここに、 γ_N, γ_{DO} : 定数である。

3. 解析条件

モデルの検証を行うため平坦水路床での藻類生育実験⁹⁾の水理条件、水質条件 ($U_* = 4.64$ (cm/s), $I_0 = 200$ (W/m²),

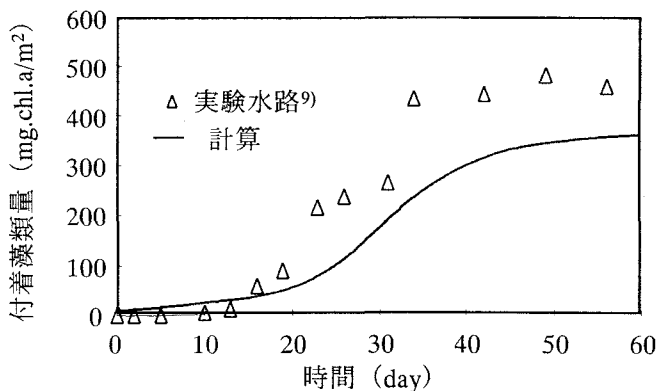


図-4 附着藻類の増殖過程

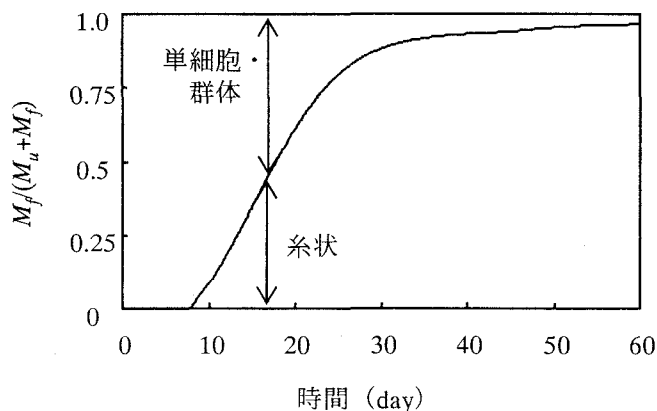
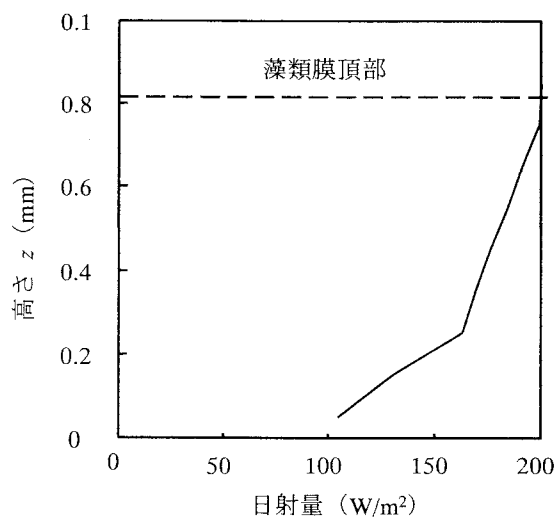


図-5 藻類種の遷移

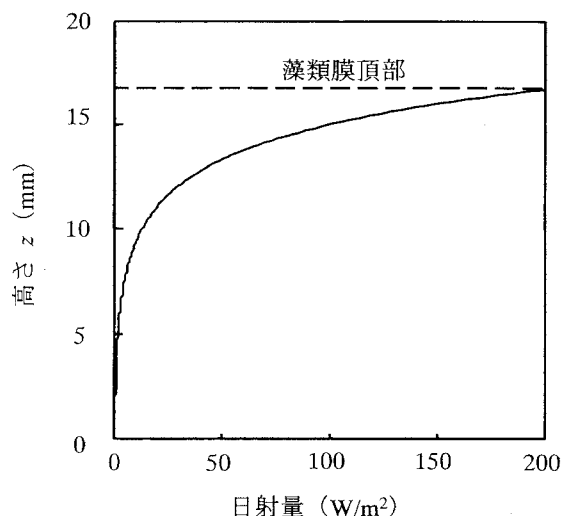
$N_0 = 0.1$ (mg/l) での数値計算を実施した。栄養塩について、対象とする実験⁹⁾での窒素／リン重量比は約 20 であり、一般的な微生物体内の窒素／リン比を表す Redfield 比 (=7.2)¹¹⁾と比較すると、栄養塩の制約状況としてはリン制約である可能性が高い。そのため、栄養塩輸送についてはリンのみを取り扱っている。

数値計算用の格子として、増殖初期の細胞スケール ($10^1 \sim 10^2 \mu\text{m}$ のオーダー) から増殖終期の 1cm 程度まで増殖する生物膜を解像することができるように、水路床表面から 2cm までの区間を 200 メッシュ ($\Delta z = 100 \mu\text{m}$) に等間隔で区切り計算を実施した。計算期間は 60 日間とし、時間刻みは 2.4 時間間隔とした。

計算に使用した生物パラメータの一覧を表-1 に示す。本モデルでは単細胞・群体型藻類、糸状型藻類のそれぞれに対して、最大生産速度、最大代謝速度等の生物生理に関するパラメータの値が必要となるが、各藻類種毎の生物生理パラメータの特性は現段階では十分に把握されていない。そこで、本解析においては、既往の報告¹²⁾を参考にして、最大生産速度のみ糸状型が大きな値を取るものとし、他のパラメータについては単細胞・群体型藻類、糸状型藻類ともに全く同一に与えて計算を行い、種間競争の特性が再現できるかどうかを検討することとする。



(a) 計算開始より 10 日後



(b) 計算開始より 40 日後

図-6 藻類膜内部での日射の減衰

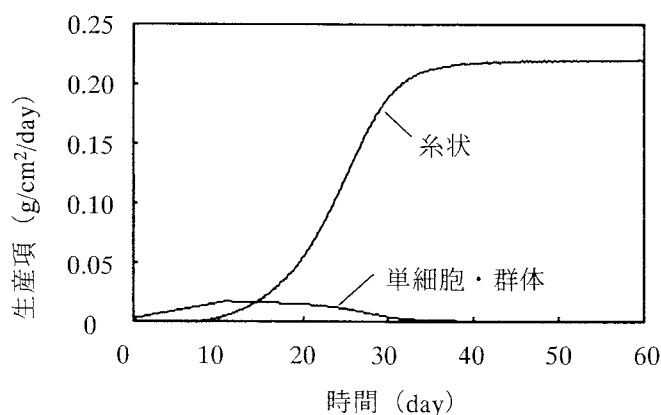


図-7 各藻類の生産力の変化

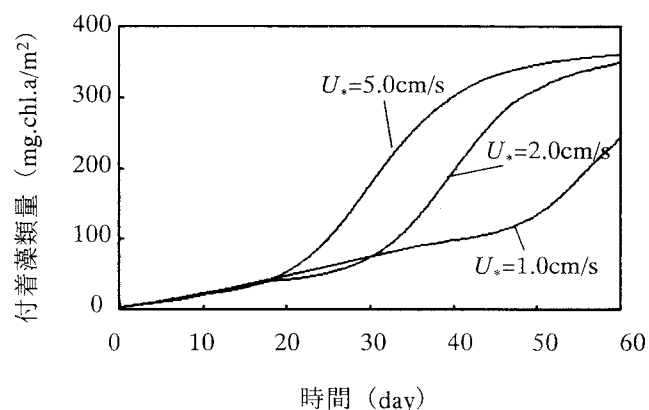


図-8 流れによる増殖特性の変化

4. 解析結果

図-4 に計算で得られた藻類量の時間変化および戸田らの実験結果⁷⁾を示す。数値計算結果と実験結果は、最終的な藻類量や急激に増殖する期間（20～40 日後程度）での曲線の勾配などに有意な差が見られる。本解析においては、生物生理のパラメータに既往の報告の概略値を入力しているのみであり、これらの違いは基本的にはパラメータ値に起因するものと推察される。しかし、20 日後付近から急速な増殖が生じ、40～50 日後にほぼ一定の値に達するなどの増殖の大局的な特性が再現されていることが分かる。

図-5 に糸状型藻類量と全藻類量の重量比の時系列変化を示す。図より増殖の進行に伴って糸状型藻類の優占率が上昇していることが分かる。計算の対象とした実験⁷⁾において、藻類の細胞数に基づいて各藻類の割合を計測されており、その値は、実験開始より 5 日後に 47%、34 日後に 95%の割合を糸状型藻類が占めている。計算結

果は現存重量比であり、実験は細胞数比であるため、値を直接比較することは出来ないものの、本計算によって増殖の進行に伴う糸状型藻類の優占率の上昇が定性的に再現されている。

図-6 に計算開始より 10 日後および 40 日後の藻類膜内部での日射の減衰過程を示す。図に示されたとおり、増殖の初期段階においては、藻類膜の全層にわたり日射が供給されているが、増殖の進行にともなって藻類膜が厚くなり、日射の大部分が上層に生育する藻類のみによって使用され、下層へは日射の供給が行われなくなることが分かる。

図-7 に単細胞・群体型藻類および糸状型藻類の生産項 P_i の時間変化を示す。増殖の初期段階においては、移入力の大きな単細胞・群体型藻類が優占し、その群落の全層に日射が供給される。また、乱れ的作用の小さな粘性底層内では活発に移入することの出来ない糸状型の藻類はその現存量が小さい。その結果として、増殖の初期段階においては、糸状型藻類より単細胞・群体型藻類の一次生産力が大きくなる。その後、藻類膜の厚さが増加し、それと同時に糸状型藻類の移入量も増加してくる。糸状

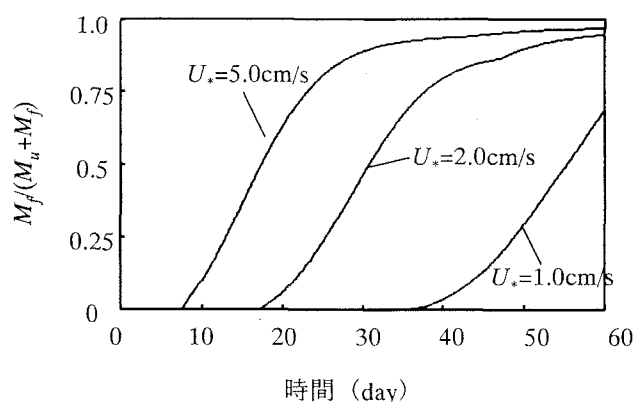


図-9 流れによる種の遷移の変化

型藻類は密度が小さく、上方へと成長していくため、日射の獲得に有利であり、その結果として糸状型藻類の生産力が上昇する。さらに糸状型藻類の繁茂が進行していくと、図-6 (b) で示されたとおり、日射の殆どが上層の糸状層に使用され、単細胞・群体型の生産力が低下していく。

次に、藻類の増殖や種間競争と水理特性との関係について検討を行う。図-8 に異なる摩擦速度での藻類増殖過程の数値計算結果を示す。また、図-9 には各水理条件での糸状型藻類量と全藻類量の重量比の時間変化を示す。図-8 より摩擦速度が大きいほど 60 日後の最終的な藻類量が大きくなるのが分かる。これは、摩擦速度の大きなケースほど、急激な藻類の増殖が生じる時期が早くなっており、その結果として最終的な現存量に違いが生じているものである。図-9 と比較すると、この急激な藻類量の増加時期は糸状型藻類の優占率の上昇時期と対応している。このことから、種遷移が早くすすむ場合ほど、増殖終期のある時点での藻類量は大きくなり、群落としての純一次生産量（一定期間中の藻類群落の増加量）は増加することが分かる。しかし、最終的な増殖量は、ほぼ同程度の値に収束しており、種遷移の速度の違いは、藻類群落バイオマスに対する環境容量には影響を与えないことが分かる。

5. 結論

本研究では、単細胞・群体型藻類と糸状型藻類について、2 種の密度、移入過程の違いを考慮した増殖競争モデルの開発を行った。本論文の主要な結論は以下の通りである。

- 1) 本モデルによって、実験で見られる藻類の増殖過程、種の遷移過程を定性的に再現することが出来る。
- 2) 本モデルの計算の範囲においては、摩擦速度が大きくなるほど、糸状型藻類への種遷移が早く進み、群落としての純一次生産量は増加する。
- 3) 摩擦速度の違いは、藻類群落バイオマスに対する環境

容量には影響を与えない

但し、本計算モデルには、多く生物生理パラメータを含み、その多くは現時点では詳細には把握されていない。従って、モデルの感度分析を行うことや各生物種の生理パラメータを計測する必要があり、今後の課題である。

謝辞： 本研究は日本学術振興会科学研究費補助金基盤研究(A)(2)（課題番号：14205070、代表：池田駿介）および同補助金若手研究(B)（課題番号：15760376、代表：戸田祐嗣）の補助を受けたものである。記して謝意を表する。

参考文献

- 1) DeAngelis, D. L., M. Loreau, D. Neergaard, P. J. Mulholland and E. R. Marzolf: Modelling nutrient-periphyton dynamics in streams: the importance of transient storage zones, *Ecological Modelling*, 80, pp.149-160, 1995.
- 2) Momo, F. R.: A new model for periphyton growth in running water, *Hydrobiologia*, 299, pp.215-218, 1995.
- 3) Saravia, L. A., F. R. Momo and L. D. B. Lissin: Modelling periphyton dynamics in running water, *Ecological Modelling*, 114, pp.35-47, 1998.
- 4) 浅枝隆, ズン・ソンホン, 藤野毅: 河床のペリファイトンの遷移過程の解析, 河川技術に関する論文集, 第6巻, pp.119-124, 2000.
- 5) Duong, H. S., 浅枝隆, 田中規夫, 谷本勝利: 種間の競争を考慮した付着藻類群集の変動解析, 土木学会論文集, No.677, pp.151-161, 2001.
- 6) Hoagland, K. D., S. E. Roemer and J. R. Rosowski: Colonization and community structure of two periphyton assemblages, with emphasis on the Diatoms (Bacillariophyceae), *American Journal of Botany*, 69, pp.188-213, 1982.
- 7) 加藤和弘 (私信)
- 8) 川島博之, 鈴木基之: 河床付着性藻類の増殖と剥離, 化学工学論文集, 第9巻, 第3号, pp.324-329, 1983.
- 9) 戸田祐嗣, 赤松良久, 池田駿介: 水理特性が付着藻類の一次生産特性に与える影響に関する研究, 土木学会論文集, No.705, pp.161-174, 2002.
- 10) Rotta, J.: Das in Wandnahe gultige Beschwindigkeitsgesetz turbulenter Stromungen, *Ingenieur Arch*, 18 Band, 1950.
- 11) 楠田哲也編著: 自然の浄化機構の強化と制御 (第1章), 技報堂出版, 1994.
- 12) 水野信彦, 御勢久右衛門: 河川の生態学, 築地書店, 1972.

(2003. 4. 11 受付)