

付着藻類の一次生産および 種間競争に関する数値解析

NUMERICAL SIMULATION ON PRIMARY PRODUCTION AND INTERSPECIFIC COMPETITION OF STREAM PERIPHYTON

戸田祐嗣¹・西村明²・池田駿介³

Yuji TODA, Akira NISHIMURA and Syunsuke IKEDA

¹正会員 博(工) 名古屋大学講師 大学院工学研究科 (〒464-8603 名古屋市千種区不老町)

²正会員 修(工) 水資源機構 (〒369-1872 埼玉県秩父市大字上影森130-1)

³フェロー会員 工博 東京工業大学教授 大学院理工学研究科 (〒152-8552 目黒区大岡山2-12-1)

A numerical simulation model is presented to describe primary production and species transition of stream periphyton communities, in which the net growth rate of periphyton biomass is estimated by the balance of primary production, immigration, respiration and detachment of the periphyton biofilm. The interspecific competition of filamentous periphyton and non-filamentous periphyton is included in the model via the differences of the algal densities and the immigration patterns to the substrate. The solar radiation inside the periphyton biofilm is estimated by the Lambert-Beer's equation, and the nutrient distribution inside the biofilm is calculated from the diffusion equations of nutrients. The physiological parameters used in the present computations are evaluated from the laboratory data on periphyton growth. The results of the computation show that the model can predict the temporal variation of periphyton biomass and the species transition from the non-filamentous periphyton to filamentous periphyton well.

Key Words : *Periphyton, primary production, interspecific competition, nutrient uptake, filamentous and non-filamentous algae*

1. はじめに

河床まで日射が到達する浅い礫床河川では、河床礫の表面に付着藻類の繁茂が観察される。付着藻類は、その光合成活動を通じて河川水域に有機物と酸素を供給しており、河川生態系の中でのエネルギー源の一つとなっている。このように、河床付着藻類の一次生産活動は礫床河川の生態系の環境基盤を構成するものであり、その特性を把握することは重要な課題である。

付着藻類の増殖過程については、古くから多くの研究が行われている。例えば、実河川における藻類群落において増殖の進行とともに非糸状藻を中心とした群落から糸状藻を中心とした群落へと種が遷移していくこと¹⁾、付着藻類群集の種組成が一次生産力に影響を与えること²⁾、といった増殖・種組成の定性的特徴が報告されている。また、戸田ら³⁾は藻類の増殖と種間競争過程を定量的に捉えるために、藻類種を糸状藻と非糸状藻の2種類に大別して実験水路内で培養し、種毎の生理特性と増殖

過程を計測している。近年では藻類の増殖に関する数値解析モデルの開発も精力的に行われており(浅枝ら⁴⁾、Duongら⁵⁾、戸田ら⁶⁾)、藻類増殖過程の詳細な機構について検討が行われている。これらの研究の成果より河床付着藻類の一次生産特性を把握するためには、種の遷移(種間競争)を考慮して増殖過程を解明して行く必要があることが示されている。

このように、付着藻類に関する研究は現地観測、室内実験、数値解析といったそれぞれの方法から進展しつつある。しかしながら、実験や現地観測で得られた定量的知見に基づいた数値解析は十分には行われておらず、計算上の数多くの未知パラメータに対して仮定された値が用いられてきた。今後の数値モデルの発展のためには、出来るだけ実測可能なパラメータを用いてモデルを構成し、実測より同定可能なパラメータについては同定した上で数値解析を行う必要がある。以上の目的を達するため、本論文では、実測データに基づいて既存の数値解析モデル⁶⁾を再構築したモデルを提案し、モデルの再現性について検証を行うこととする。なお、本モデルの構築

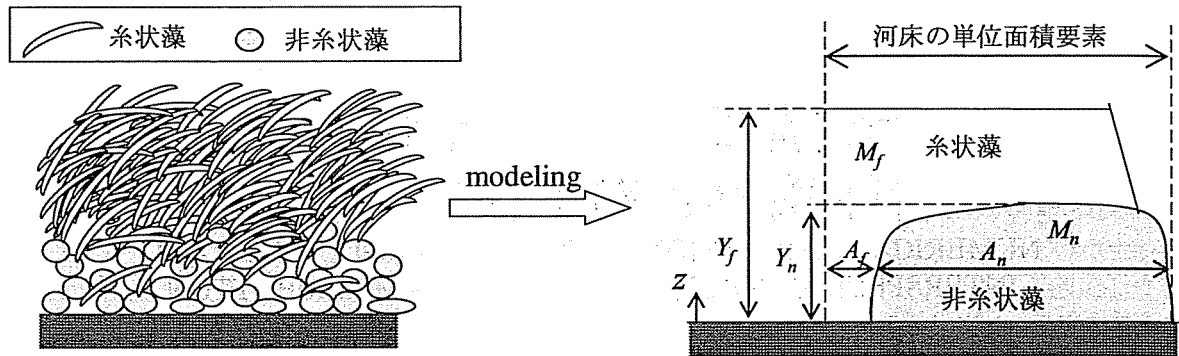


図-1 藻類膜のモデル化と記法の定義

と解析の条件は水温20℃における室内水路での藻類増殖実験³⁾に基づくものであり、糸状藻として緑藻アオサ藻綱ヒビミドロ目 *Ulothrix*、非糸状藻として珪藻綱羽状目 *Achananthes*、*Navicula*が主に出現していた実験である。

2. 数値解析モデル

(1) 藻類量の増減⁶⁾

藻類量の時間変化については、戸田ら⁶⁾と同様に、藻類群落を糸状藻、非糸状藻の2種類に大別し、各藻類の一次生産、移入、代謝、剥離の差し引きより予測することとする。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。

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

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 ($=f, n$) は糸状型藻類 (f) および非糸状藻類 (n) 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。

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

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膜の密度である。以上を用いて、藻類量の時間変化は以下の式で記述される。

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

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

(2) 生産項、代謝項

単位面積当たりの生産量 P_i および代謝量 R_i については藻類膜内の各高さにおける一次生産速度 p_i および代謝速度 r_i を河床面からそれぞれの藻類膜の頂部まで積分することにより

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

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

と表される。ここに、 p_i : 藻類膜内部での藻類一次生産速度、 r_i : 藻類代謝速度である。

(3) 移入項

移入量 C_i は以下の式で表すこととする。

$$C_i = A_{ci} c_i \quad (6)$$

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 A_{ci} とは、河川水中から供給される移入可能な藻類細胞のうち実際に定着出来る藻類細胞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。また移入速度 c_i は、河床面近傍での藻類細胞の沈降フラックス (河床面への種の供給量) を表すもので、水中に含まれている藻類細胞の濃度、細胞の大きさ、形状、比重によるものとする。

(4) 剥離項

剥離量は以下の式で算定することとする。

$$D_i = A_{di} d_i M_i \quad (7)$$

ここに、 A_{di} : 剥離係数、 d_i : 剥離速度である。剥離係数 A_{di} は付着藻類細胞の寿命や生理活性の変化などによる生物学的な影響を表すパラメータとし、剥離速度 d_i は流れによる摩擦といった機械的な作用による剥離特性の変化を表すものとする。

(5) 日射・栄養塩環境

藻類膜内での日射の減衰過程はRambert-Beerの法則

$$\frac{dI}{dz} = -\lambda z \quad (8)$$

に従うものとする。ここに、 I : 藻類膜内部での日射量、 λ : 吸光係数であり、次式で与えることとする。

$$\lambda = \alpha \sum_{i=f,n} \rho_i + \beta \quad (9)$$

ここに α 、 β : 係数である。式(8)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。

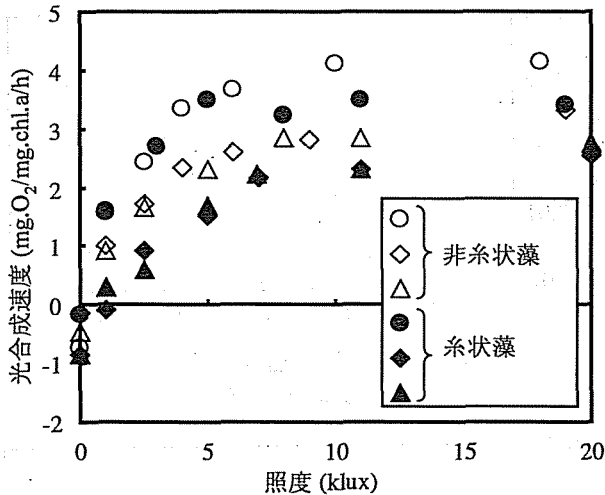


図-2 糸状藻・非糸状藻の光-光合成曲線³⁾

$$I = I_0 \quad \text{at } z = \max(Y_i) \quad (10)$$

藻類膜内での栄養塩、溶存酸素の吸収・拡散は次式で表される。

$$\frac{d}{dz} \left(\varepsilon_N \frac{dN}{dz} \right) = \sum_{i=f,n} \alpha_{Ni} p_i - \sum_{i=f,n} \alpha_{Ni} r_i \quad (11)$$

$$\frac{d}{dz} \left(\varepsilon_{DO} \frac{dDO}{dz} \right) = - \sum_{i=f,n} \alpha_{DOi} p_i + \sum_{i=f,n} \alpha_{DOi} r_i \quad (12)$$

ここに、 N 、 DO ：藻類膜内部での栄養塩濃度および溶存酸素濃度、 ε_N 、 ε_{DO} ：栄養塩、溶存酸素の拡散係数、 α_N 、 α_{DO} ：光合成、代謝に伴う栄養塩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。

$$N = N_0 \quad \text{at } z = \max(Y_i); \quad \frac{dN}{dz} = 0 \quad \text{at } z = 0 \quad (13)$$

$$DO = DO_0 \quad \text{at } z = \max(Y_i); \quad \frac{dDO}{dz} = 0 \quad \text{at } z = 0 \quad (14)$$

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_i 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⁷⁾が提案されている。

$$\nu_i = \nu \quad : z \leq \delta_s \quad (15)$$

$$\nu_i = \frac{\nu}{2} \left[\sqrt{1 + 4 \left(\frac{U_* \kappa (z - \delta_s)^2}{\nu} \right)^2} + 1 \right] \quad : z \geq \delta_s \quad (16)$$

ここに ν ：動粘性係数、 U_* ：摩擦速度、 δ_s ：粘性底層厚さ、 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。

$$\varepsilon_N = \gamma_N \nu_i; \quad \varepsilon_{DO} = \gamma_{DO} \nu_i \quad (17)$$

ここに、 γ_N 、 γ_{DO} ：拡散係数に関する定数である。

(6) 藻類生態のモデル化と未知パラメータの同定

a) 生産速度、代謝速度

生産速度 p_i 、代謝速度 r_i の関数形については、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。

$$p_i = \mu_{i1} \frac{I}{I_{ci} + I} \frac{N}{N_{ci} + N} \rho_i \quad (18)$$

$$r_i = \mu_{i2} \frac{DO}{DO_{ci} + DO} \rho_i \quad (19)$$

ここに、 μ_{i1} ：最大生産速度、 μ_{i2} ：最大代謝速度、 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。

生産、代謝に関するパラメータは以下のとおりに決定した。図-2に20℃の水温下で明瓶・暗瓶法によって実験室内で計測された光-光合成曲線³⁾を示す。図中の白抜きシンボルは非糸状藻の光合成速度であり、黒塗りのシンボルは糸状藻の光合成速度を示している。図より、光合成速度は、ばらつきが大きいものの両種間に系統的な違いがないことが分かる。また、最大光合成速度（光飽和状態に達したときの光合成速度）は3.5mg.O₂/mg.chl.a/h程度で、呼吸速度（照度0kluxでの酸素使用量）の0.5mg.O₂/mg.chl.a/h程度と比較すると大よそ7倍程の値をとることが分かる。図中の光合成速度は単位クロロフィルa当りの酸素生産速度であり、この値のままではバイオマスの生産、代謝速度として用いることは出来ないため、藻類増殖に関する既往の実験で得られたバイオマス換算の増殖速度⁸⁾を、糸状藻、非糸状藻ともに用い（ $\mu_{1f} = \mu_{1n} = 1.3 \text{ (day}^{-1}\text{)}$ ）、最大代謝速度についてはその1/7の値である $\mu_{2f} = \mu_{2n} = 0.19 \text{ (day}^{-1}\text{)}$ ）を用いることとする。なお一般に生産速度、代謝速度は水温の影響を受けるが、本研究においては、水温を20℃に一定に保たれた条件の下での光合成速度の計測結果や藻類増殖実験を対象とした数値計算を行うため、それらの水温依存性は考慮していない。

日射に関する半飽和定数 I_{ci} については以下のように決定した。図-2の最大光合成速度がおおよそ半分になる照度は、糸状藻で1~4klux、非糸状藻で2~3kluxの範囲で変化している。しかし、系統的な違いとして抽出できるほどデータ量が十分ではないため、現段階においては両種ともに I_{ci} が約2kluxで等しいものとし、この照度を日射計で計測した日射量に変換し日射に関する半飽和定数（ $I_{ci} = I_{ci} = 100 \text{ (W/m}^2\text{)}$ ）として用いた。栄養塩濃度（本解析の場合、リン濃度）および溶存酸素濃度に関する半飽和定数についても、種によって異なることが予測されるが、現段階では既存の珪藻に関する半飽和定数の報告⁹⁾に基づき、 $N_{ci} = N_{ci} = 0.02 \text{ (mg/l)}$ 、 $DO_{ci} = DO_{ci} = 5.0 \text{ (mg/l)}$ とした。

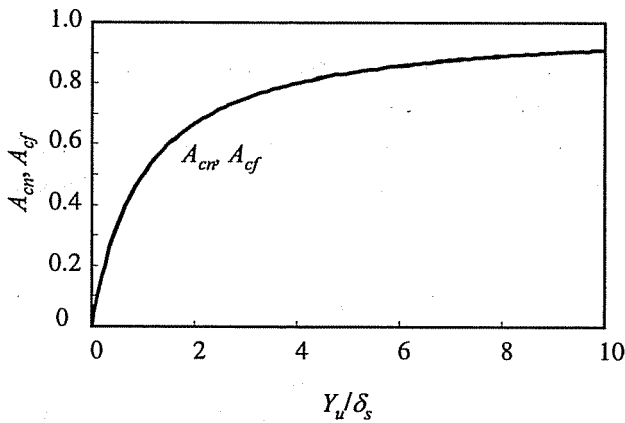


図-3 移入率の関数形

b) 移入率・移入速度

まず、移入率 A_{cr} の関数形について検討する。河床表面での付着藻類膜の発達過程について、初期段階で細菌被膜が形成された後、自らが付着力を有する非糸状藻が被膜の上に進入し、平面的な繁茂が生じる。その後、生成された藻類膜の間隙や群落の上面に絡みつくように糸状藻が進入し繁茂する^{1), 10)}。さらに藻類膜が厚くなれば河床面の粘度と粗度が増加することになり、両種ともに移入には好都合な条件になると考えられる。以上のことから、移入率は藻類の進入が生じる高さ（以下、定着面と称す）が上昇するとともに増加し、増殖の初期段階においては、糸状藻より非糸状藻が進入しやすいような関数形を取ることが推察される。本研究では、定着面の位置を非糸状藻生物膜の高さ Y_n と定義し、それを粘性底層厚さ δ_s で除した Y_n/δ_s をパラメータとして、移入率を以下の式で表すこととする。

$$A_{cm} = \frac{a_n + Y_n/\delta_s}{1 + Y_n/\delta_s} \quad (20)$$

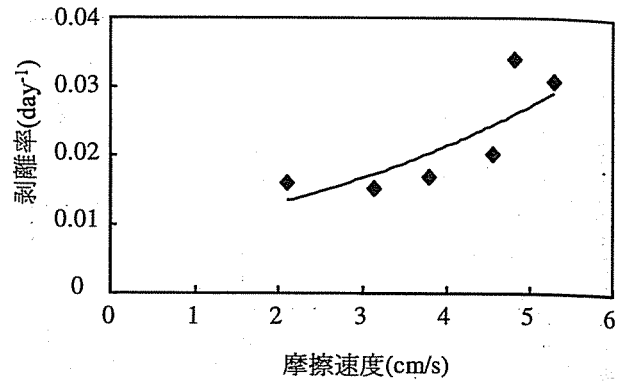
$$A_{cf} = \frac{Y_n/\delta_s}{1 + Y_n/\delta_s} \quad (21)$$

ここに、 a_n ：初期段階における非糸状藻の定着しやすさを表す係数である。 a_n の値については、直接計測することが困難であるため、移入過程が重要となる増殖の初期段階における藻類量の解析結果が実験結果と適合するようと試行錯誤的に $a_n=1.0 \times 10^{-3}$ とした。 $a_n=1.0 \times 10^{-3}$ を用いた場合の式(20)および式(21)の関数形を図-3に示す。関数の性質より、 $a_n \ll Y_n/\delta_s$ において、両種共にほぼ同じ移入率となるが、増殖のごく初期の段階 ($Y_n/\delta_s=0$) においてのみ、 $A_{cm}=a_n(Y_n/\delta_s)$ 、 $A_{cf}=0$ の違いを生じる関数である。

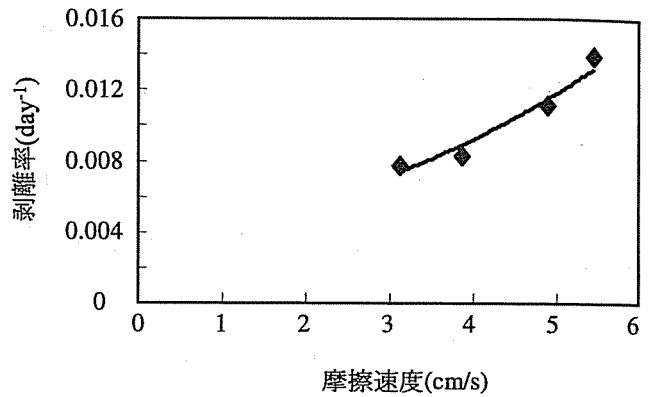
移入速度に関しては、実際に計測することが困難な値であるため、様々な値で計算を試み、最終的に本計算においては両種共に $c_f=c_n=4.5 \times 10^{-2}$ (g/cm²/day) を用いた。

c) 剥離率・剥離係数

既往の実験より、付着藻類の剥離について、摩擦速度



(a) 非糸状藻



(b) 糸状藻

図-4 摩擦速度と剥離率の関係（図中の記号は実験結果、実線は式(22)をカーブ・フィッティングした結果を示している）

の増加と共に剥離率（式(7)中の A_{cd} ）が大きくなること³⁾、増殖の進行に伴って藻類膜が厚くなると藻類膜底部の細胞の活性の低下や寿命により剥離率が増加すること²⁾が報告されている。摩擦速度による剥離率の変化については剥離速度 d_i の変化として考慮することとし、本解析においては摩擦速度を用いた以下の指数関数により表すこととする。

$$d_i = \sigma_{1i} \exp(\sigma_{2i} U_*) \quad (22)$$

ここに、 σ_{1i} 、 σ_{2i} ：藻類種ごとに決まる係数、 U_* ：摩擦速度である。 σ_{1i} 、 σ_{2i} の値については、室内実験による剥離率の計測結果に式(22)を最小二乗法でカーブ・フィッティングして求めた（図-4）。

藻類の活性低下や寿命による剥離率の上昇については、剥離係数 A_{cd} の変化として考慮することとする。藻類膜の生理活性について、増殖の初期段階では藻類膜が薄いため、膜内の全体にわたって十分に日射、基質が供給される。一方で藻類膜が厚くなると膜深部にある生物の生理活性が低下してくる。すなわち、藻類膜の厚さがある一定のレベルに達する以前では剥離係数はあまり変化せず、それよりも藻類膜が厚くなってくると剥離係数は増加するものと判断される。このような特性を表現できる関数として、藻類膜の厚さと粘性底層厚さの比 Y/δ_s をパラ

表-1 計算に用いたパラメータの一覧

項目	記号	単位	値	備考
藻類の湿潤密度	ρ_m, ρ_f	g/cm ³	1.0, 0.2	仮定
最大生産速度	μ_{1r}, μ_{1f}	day ⁻¹	1.32	3)
最大代謝速度	μ_{2r}, μ_{2f}	day ⁻¹	0.19	3)
日射量の半飽和定数	I_{cn}, I_{cf}	W/m ²	100	3)
栄養塩の半飽和定数	N_{cn}, N_{cf}	mg/l	0.002	9)
溶存酸素濃度の半飽和定数	DO_{cn}, DO_{cf}	mg/l	5.0	9)
移入速度	c_u, c_f	g/cm ² /day	0.045	仮定
剥離速度における定数	α_m, α_f	day ⁻¹	0.0081, 0.0034	3)
剥離速度における定数	α_{2r}, α_{2f}	s/cm	0.25	3)
吸光係数における係数	α, β	cm ⁻¹	30, 0	実測
栄養塩使用率	α_N	—	0.013	11)
溶存酸素使用率	α_{DO}	—	1.975	11)
拡散係数に掛かる定数	γ_N, γ_{DO}	—	0.0019, 0.0025	12)

メータとした以下の式によって剥離係数 A_{di} を表現することとする。

$$A_{di} = 1 \quad : Y_i \leq \delta_s \quad (23)$$

$$A_{di} = Y_i / \delta_s \quad : Y_i > \delta_s \quad (24)$$

d) 藻類膜の密度, 吸光係数

単一種で生息した場合の藻類膜の密度 (ρ_m, ρ_f) については以下のように取り扱うこととする。藻類細胞はその殆どが水で構成されているため、一つ一つの細胞の湿潤密度はほぼ水と等しいものと考えられる。したがって、細胞が密接した群落構造を作る非糸状藻については、藻類膜の密度についてもほぼ水と等しい値をとるものと推察されたため $\rho_m=1.0$ (g/cm³) とした。一方、基部のみが底面付近に付着し上部は水中で揺動する糸状藻は、細胞間の空隙が疎であり単位空間当りの細胞の数密度が小さく、その結果として糸状藻群落の密度は1より小さい値をとるものと判断される。現段階では正確な値は計測していないため、1より小さい値として $\rho_f=0.2$ (g/cm³) と仮定して用いた。

藻類膜内部での吸光係数については、さまざまなバイオマスの藻類膜が付着したアクリルプレートを作成し、その片側からレフランプによって光を照射し、プレートを通過する光量を計測することによって、 $\alpha=30.0$ (cm⁻¹)、 $\beta=0$ と同定した。

以上をまとめて本解析で用いた数値パラメータの一覧を表-1に示す。解析に用いたパラメータのうち、仮定に基づき使用したものは、糸状層の密度 ρ_m 、移入速度 c_p 、 c_n および非糸状藻の定着に関する数値パラメータ a_n であり、他の値については直接計測されたものあるいは実測データから推定されたものである。

(7) 計算条件

モデルの検証を行うため、20°Cの水温下での藻類増殖実験³⁾における水理、水質条件 ($U_*=3.99$ (cm/s)、 $I_0=400$ (W/m²)、 $N_0=0.005$ (mg/l、リン濃度)、 $DO_0=8.0$

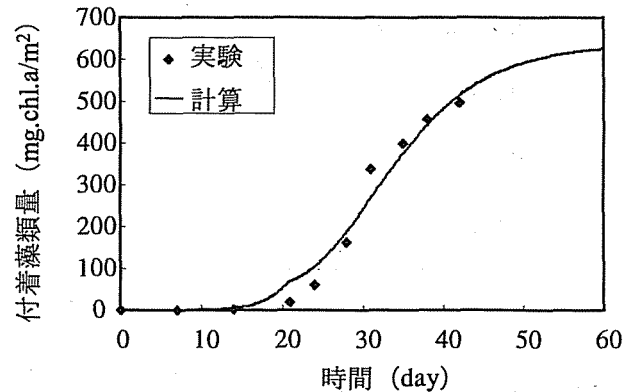


図-5 付着藻類量の変化に関する実験と計算の比較

(mg/l) で計算を実施した。制限因子となる栄養塩について、計算対象とする実験水路においては窒素/リン重量比は約400であり、一般的な微生物体内での窒素/リン比を表すRedfield比(=7.2)¹³⁾と比較すると、栄養塩の制約条件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。計算の時間刻みは $\Delta t=2.4$ (hour) とし、計算期間は60日間とした。

3. 計算結果

図-5に付着藻類量の変化に関する計算結果と実験結果を示す。付着藻類膜の増殖について、増殖初期の移入を中心として緩やかに藻類量が増加する増殖誘導期(本ケースでは最初の14日程度)を経て、指数的な増殖(対数増殖期、本ケースでは14日以降から35日程度まで)を示し、その後、藻類量の増加により日射や栄養塩が制限されて一次生産量が飽和し、同時に代謝量が増加することによって正味の増殖量が低下していく。本数値計算モデルでは、実験で見られたこのような藻類の増殖過程が定量的に再現されていることが分かる。

図-6に実験で得られた糸状藻の優占率と数値解析により得られた糸状藻の優占率の時間変化を示す。実験で得られた優占率は、各藻類の細胞数に基づいて算出されたものであり、数値解析による優占率は各藻類の重量比であるため、値そのものを比較することは出来ないものの、増殖の進行に伴って糸状藻の優占率が上昇していく様子が再現されていることが分かる。

本計算モデルにおいては、生産、代謝、移入、剥離の各生物プロセスとそれに関わるパラメータの中で、移入過程、剥離過程のモデル化および藻類密度の値が両種間で異なっている。そのうち剥離過程については、増殖の終期段階で影響が現れるものであり、計算開始から30日程度までの増殖初期から中期段階においてはその影響が小さい。そのため本解析で見られた種遷移は、基本的に

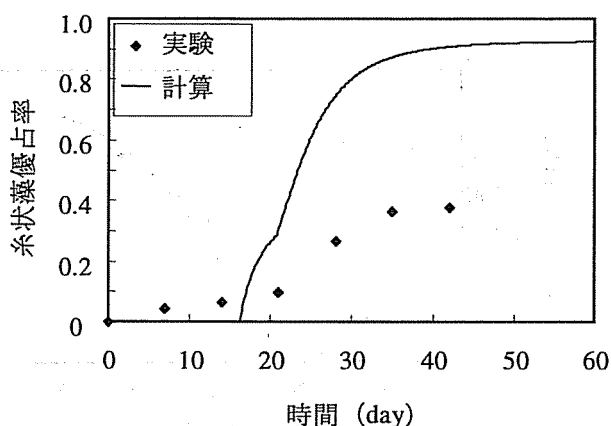


図-6 糸状藻優占率の時間変化 (実験は細胞数に基づく優占率であり, 計算は重量比による優占率)

藻類密度と移入率関数の違いによって引き起こされているものであり, 増殖のごく初期の段階において, 移入率の高い非糸状藻が優占する. その後両種の移入率が等しくなる程度に藻類膜の厚さが達すると, 藻類密度の違いにより, 同じ生産量当たりでより上方に成長できる糸状藻が日射の獲得で有利になり, 糸状層の圧倒的な優占状態へと遷移していく. 実験では増殖の初期段階から徐々に糸状藻優占率が上昇するのに対して, 解析では計算開始から16日後付近から急速に糸状藻の繁茂が生じている. このことは, 本モデルにおいて, 糸状藻の生物膜高さが非糸状藻よりも高くなり, 移入による増殖に加えて生産による増殖を糸状藻が活発に行える条件になった時点で, 糸状藻にとっての対数増殖期に入り, 増殖が一気に進行するためと考えられる. 実際の藻類群落では, 糸状藻, 非糸状藻の中にも多種の藻類種が存在するが, 本モデルでは, 現象を単純化するために2種の種間競争を取り扱っている. そのため, 種間競争にとって有利・不利の条件が, 単調に入れ替わるため, このような不連続的な増加を引き起こしたものと考えられる.

この種間競争過程の違いについては, 移入率のモデル化によるものが大きく, 基本的には式(20), (21)の関数形と係数 a_0 の値に依存している. 藻類の移入過程は直接的に計測することが困難であるため, 本モデルにおいては, 定性的考察から関数形を定め, モデル中の係数については仮定された値を用いている. このことが, 図-6で見られるような実験と数値解析での優占率の変化の違いを引き起こしており, 今後のモデルの改良のためには, パラメータの感度分析に加えて移入過程を直接かつ定量的に計測する必要がある.

4. 結論

本研究では, 付着藻類の一次生産と種間競争に関する数値解析モデルを構築した. モデルでは, 生産, 代謝, 移入, 剥離といった藻類動態の各プロセスを, 出来るだけ

け実測に基づいて定式化し, 数値的なパラメータについても計測できる範囲では出来るだけ実測結果から算出・推定した. 本数値計算モデルによって, 付着藻類量の時間変化を定量的に再現することが出来た. また, 藻類種組成の変化について, 時間とともに非糸状藻優占の群落から糸状藻優占の群落へと遷移する過程が定性的に再現された. 藻類の種組成について, さらにモデルの精度を向上していくためには, 移入過程の定量的な計測とそれに基づいた移入過程のモデル化が必要であることが示された.

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.

参考文献

- 1) 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.
- 2) 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.
- 3) 戸田祐嗣, 西村明, 池田駿介: 糸状藻・非糸状藻の増殖・剥離・種間競争に関する室内実験, 河川技術論文集, 第10巻, pp.483-488, 2004.
- 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) 戸田祐嗣, 赤松良久, 池田駿介: 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, 河川技術論文集, 第9巻, pp.481-486, 2003.
- 7) Rotta, J.: Das in Wandnahe gultige Beschwindigkeitsgesetz turbulenter Stromungen, *Ingenieur Arch*, 18 Band, 1950.
- 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) Home, A. J. and C. R. Goldman (手塚泰彦訳): 陸水学, 京都大学学術出版会, 1999.
- 10) 田中正明: 日本淡水産動物植物プランクトン図鑑, 名古屋大学出版会, 2002.
- 11) 戸田祐嗣, 池田駿介: 礫床河川の物質循環シミュレーション, 土木学会論文集, No.635, pp.67-83, 1999.
- 12) 日本化学会編: 化学便覧, 丸善, 1995.
- 13) 楠田哲也編著: 自然の浄化機構の強化と制御, 技報堂出版, 1994.

(2004. 9. 30 受付)