

<地域汚染>

広島湾における水中懸濁物の分解特性*

清木 徹**・井澤博文**・伊達悦二**

1. 緒 言

近年、湖沼や内湾等において富栄養化による環境問題が表面化しさまざまな観点からの調査研究も多くみられ、防止対策や規制措置も徐々に講じられつつある。しかし、富栄養化による環境汚染は機構が複雑で未解明の部分が多い。

水域の富栄養化により栄養塩を取り込んで植物プランクトンが増殖するが、やがて対数増殖期から減衰期へと移行し、内呼吸や微生物の代謝分解等により無機化された栄養塩類が再び水中へ回帰される。このような栄養塩のリサイクルプロセスにおける物質取扱を把握することは、富栄養化の将来予測や防止対策を行う上において重要なことである。

広島湾における有機汚染は一次生産量調査¹⁾から全体の9割以上が一次生産起源のものであることが報告されており、富栄養化による有機汚染が湾内の水質環境に与える影響は非常に大きい。そこで、ここでは一次生産起源の懸濁態有機物(POM)に着目し、それらの水中での挙動、すなわち沈降過程における分解特性を把握することを目的として湾内で捕集したPOMの分解実験を行い、採取深度や温度の違いによる分解性の比較や分解に伴って水中へ回帰される栄養塩類の挙動について検討を行った。

2. 調査方法

2・1 実験方法

広島湾の北部海域において網目90 μm のプランクトンネット(NX13)で表層水を水平引きして水中懸濁物を採取し冷蔵保存して実験室に持帰った。一昼夜低温室内に放置し懸濁物を沈降させて溶存物質を分離した後、

懸濁物をネット上に移し、さらに清澄な海水で数回洗浄したものを分解試料として用いた。分離した懸濁物は5lのガラス瓶に移し海水で任意の濃度に希釈し、光を遮断して一定の温度条件(温度による分解性の違いを調べた実験以外はすべて20℃)でゆっくり攪拌しながら分解を行った。

2・2 実験期間

広島湾でのトラップによる水中懸濁物の捕集調査²⁾から懸濁物の沈降速度は海水の成層時期で平均0.3 m/day程度と見積られる。湾内の平均水深が約20mであるから懸濁物が底泥表層に到達するまでに約2~3ヶ月の期間を要する。そこで実験期間をその程度のタイムスケールに設定して分解実験を行った。なお、時期によりプランクトンの種類が変化し、したがって採取した懸濁物組成も変化するため、分解特性が異なる可能性がある。これらの点を考慮し信頼性のある数値を求めるために、同様の分解実験を時期を変えて繰返し(計12回)行ったので、識別できるように図表の中に実験開始時期を明記した。

2・3 分析方法

分解瓶から適当な間隔で採取した試料をグラスファイバーフィルター(Whatman GF/C)でろ過し、懸濁態と溶存態と分離してそれぞれ分析を行った。

- (1) 懸濁態：有機炭素(POC)、有機窒素(PON)は柳本製CHNコーダー(MT-2)で、有機リン(POP)は環境庁告示の方法³⁾で測定し、Chl.a, Phaeo色素はそれぞれ西条⁴⁾およびLorenzen⁵⁾の方法により比色定量した。
- (2) 溶存態：無機窒素(DIN: NH₄⁺, NO₂⁻, NO₃⁻-N), 無機リン(DIP)はテクニコン社製オートアナライザ

* Decomposition Characteristics of Suspended Particulate Matter in Hiroshima Bay.

** Thoru Seiki, Hirofumi Izawa, Etsuji Date(広島県環境センター) Hiroshima Prefectural Research Center for Environmental Science

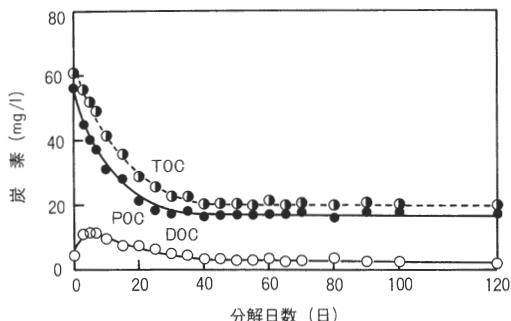


図1 POCの分解に伴う有機炭素の経時変化
(1985, 3)

ーⅡで測定し、有機窒素(DON)は柳本製全窒素分析装置(TN-7)で溶存態全窒素(DTN)を、また有機リン(DOP)は環境庁告示の方法³⁾で溶存態全リン(DTP)を求めた後で、それぞれDIN、DIPを差し引いて求めた。

- (3) 有機炭素(DOC)は日本分光製TOC分析装置(524型)で測定した。
(4) ATP:試料を0.45 μmのメンブランフィルターでろ過し、ろ紙をトリス緩衝液で熱処理したものとSAIテクノロジー社製ATPホトメーター(モデル2000)で測定した。

3. 結果および考察

3・1・1 POMの分解特性

内湾の富栄養化により増殖した植物プランクトンやそれらを捕食する動物プランクトン起源のPOMは水中で微生物の分解を受けながら沈降していき、底泥表層に堆積するが、その間に有機物濃度や形態の変化が生じる。また、POMの各組成により分解速度や経時変化の特性等が異なっていることが予想されるので、POC、PON、POPの組成別に分解特性の検討を行った。

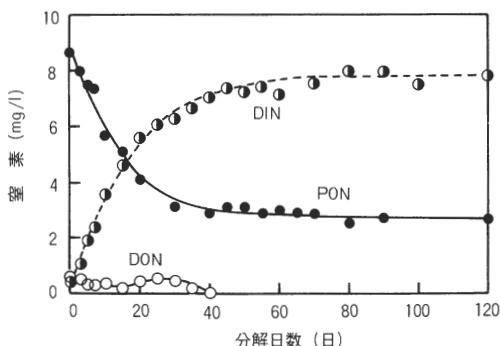


図2-1 PONの分解に伴う形態別窒素濃度の経時変化
図2 PONの分解過程 (1985, 3)

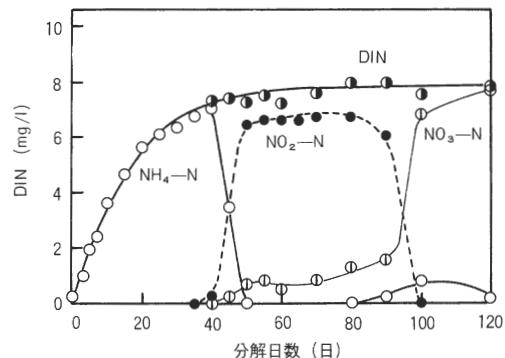


図2-2 DIN 3態の経時変化

3・1・1 POC、PON、POPの経時変化

図1～3にPOMを分解した時のPOC、PON、POP濃度の経時変化を示す。

図1ではTOC中に占めるPOCの割合は分解初日で92%を示し、有機物のはほとんどが懸濁態の状態であった。DOCは分解初期においてPOCの分解に伴い生成するため一時増加が認められるが、その後すぐに減少している。POCは指数的な減衰曲線で表わされ40日目まで減少がみられるが、それ以降は一定値となった。この一定値は難分解性物質の濃度を表わし、全体の濃度からその値を引いたものが一次反応式に従って減少している。初期濃度に対する難分解性物質濃度の比率は約30%であった。今までに行ったすべての分解実験からそれらの比率を推定すると16～34%（標準偏差6.2%）の範囲で平均値が26%であった。

このようにプランクトン起源のPOM中に存在している易分解性物質は比較的短期間のうちに分解が完了することから、現場ではそれらが底泥に到達するまでに水中で易分解性物質の全量（全有機物量の70～80%）が分解され、残りの難分解性物質（20～30%）のみが底泥に堆積

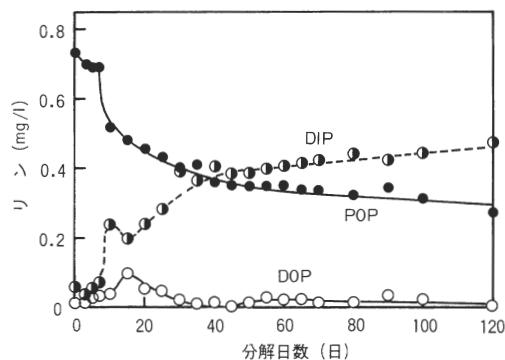


図3 POPの分解に伴う形態別リン濃度の経時変化 (1985, 3)

するものと考えられる。この底泥に堆積する割合は広島湾における一次生産量とトラップによる POM の捕集量との関係から求めた割合²⁾と一致している。次に窒素の変化をみると、DON は最初から低い値で推移し、PON の分解に伴う増加もほとんどみられない。PON は POC と同様な減少を示し、初期濃度に対する難分解性物質の占める割合も POC とほぼ同じである。一方、DIN は PON の減少に対応して増加が認められる。DIN 3 慣の内訳を示したものが図2-2で、まず NH₄-N が増加し、40 日頃から硝化反応が生じて NH₄-N から NO₂-N が生成し、次いで NO₃-N へと変化している様子が伺える。DIN は途中から一定値を示すが、その値は NH₄-N の最大生成濃度とはほぼ等しい。このことは NH₄-N の最大濃度から易分解性物質の量を推定することが可能であることを示唆している。また、図2-1と2-2の関係から、PON の分解が完了するのと硝化反応が生じる時期が一致していることからもこのことがわかる。

また、分解の後半（90～100 日）に再び NH₄-N の生成がみられるが、これは第 2 段階（難分解性の PON）の分解と考えられる。

最後にリンについてみると、DOP は DON 同様低い値で推移し、POP の減少分がほぼすべて DIP の增加分となって表われている。POP は 7 日目までそれ程変化せず、それ以降急に減少している。Grill⁶⁾ らのプランクトンの分解実験でも同様の傾向がみられ途中から減少が始まっている。このように POP は他の組成と異なり、分解初期においてなめらかな減少を示さず特異的な変化を示すことが指摘される。また別の時期に行った実験でスタート時に DIP が多量に存在していた場合には、POP が逆に増加する現象も認められた（図4）。この時の増加は POP のみにみられ、POC や Chl.a の変化等から藻類の増殖によるものではないことが確認されてい

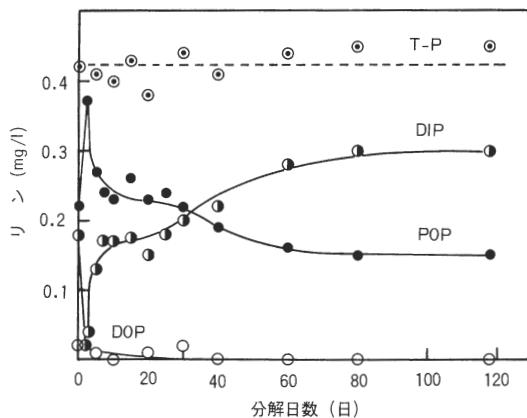


図4 POP の分解における形態変化 (1983, 9)

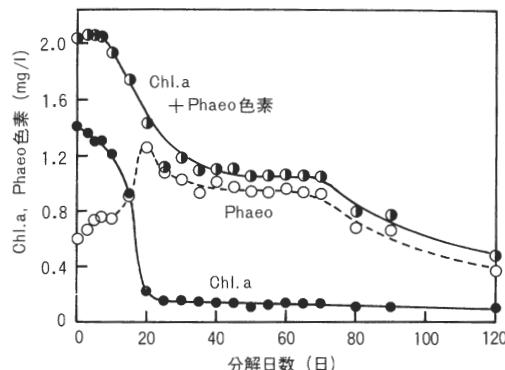


図5 植物色素の分解による経時変化 (1985, 3)

る。このような分解初期における一連の POP の不規則な挙動は、DIP が POM に物理化学的な吸着を受けるためか、増殖した微生物が POM に付着して DIP のみを特異的に取り込むためと考えられるが、薄い塩酸溶液で洗浄しても濃度が変化しなかったことや、この現象が分解初期の微生物増殖時に認められることなどから後者が支配的な要因と考えられる。

3・1・2 色素成分の経時変化

植物プランクトン起源の色素の分解速度を調べるために、Chl.a と Phaeo 色素の経時変化を図5に示した。

スタート時には、Chl.a が Phaeo 色素の 2 倍以上存在し、採取したプランクトンの大部分が採取時点まで活性の高いものであった様子が伺える。

Chl.a と Phaeo 色素の分解速度を比較すると、Chl.a の方が大きく短期間の内に急速に低下する。Phaeo 色素は Chl.a が分解して生成するため、一時増加した後に減少し始める。

Chl.a と Phaeo 色素の総量で経時変化をみると、速度の異なる二成分の分解が合成された二段階の減少パターンとなっている。

3・1・3 POM の組成比の経時変化

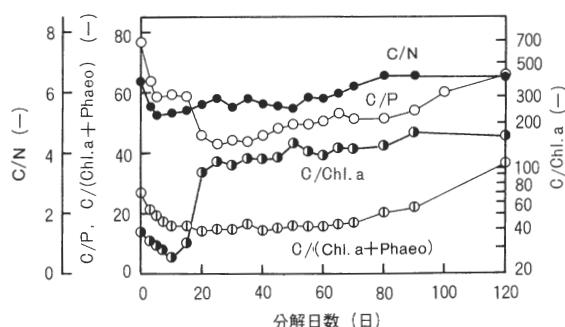


図6 POM の分解に伴う各組成比の経時変化 (1985, 3)

POM 中の各組成の分解性を比較するため POC を基準にして組成比を求め、その経時変化の傾向を調べたものが図 6 である。C/Chl.a は変化が大きいため縦軸を対数目盛で表示した。

各組成比とも初め低下し後半で増加する傾向がみられる。分解期間を通じて特に変化が著しいのは C/Chl.a 比で、C/N 比が最も小さい。C/P 比は初めかなり低下するが実験終了時には初期の組成比近くまで増加している。

植物プランクトンの色素成分は分解速度が大きいことが指摘されているが⁷⁻⁸⁾、Chl.a と Phaeo 色素の和で比較すると図 6 でみられるように 100 日前後までは POC の分解速度と大差がない。これは POM が現場の環境水中に存在しているのとほぼ同程度の期間であり、このことから湾内に存在している POM に対して、C/(Chl.a+Phaeo) の比率から植物プランクトン起源の POC 量を求めることが可能となる。また分解速度の大きい Chl.a との比率でも 10 日目までは減少がみられ、プランクトン起源の POC 中にかなり分解速度の大きな成分が含まれていることが推察される。

3・2 POM と DOM との分解性の比較

一次生産起源の POM の代謝や分解により溶存態有機物 (DOM) が一部生成する。そこで両者の分解性を比較するため 2・1 の前処理で分離した POM と DOM (上澄液を $0.45 \mu\text{m}$ のメンブランフィルターでろ過した溶液) の初期濃度をほぼ同じに調整しそれぞれ分解実験を行った。

これらの有機物は分解過程において共に形態が変化するのが認められた。すなわち POM の分解では 3・1・1 で述べたように一部 DOM が生じ、一方 DOM は分解初期に微生物の増殖によるフロックが形成されて白濁状態となる。白濁は 20°C では 2 日後に最大に達し、DOC の初期濃度の約 5 割が POC に移行するのが観察された。

このように分解過程で形態の変化が生じるため懸濁態または溶存態の有機物濃度だけで分解速度を比較することは問題があるため、それぞれ全量 (TOC) で分解性の比較を行い、その結果を図 7 に示した。また ATP を測定し、微生物による分解性の違いについても比較を行った。ATP は微生物の活性以外にプランクトン自身の活性も含まれるが、分解初日での ATP 値が 0 に近いことからここでの ATP 変化はすべて微生物活性を表わしているものと考えられる。

TOC は共に指数的に減少し最終的に一定値となるが、減少速度は POM より DOM の方が大きい。ATP の比較ではその差が TOC よりさらに顕著で分解初期には約

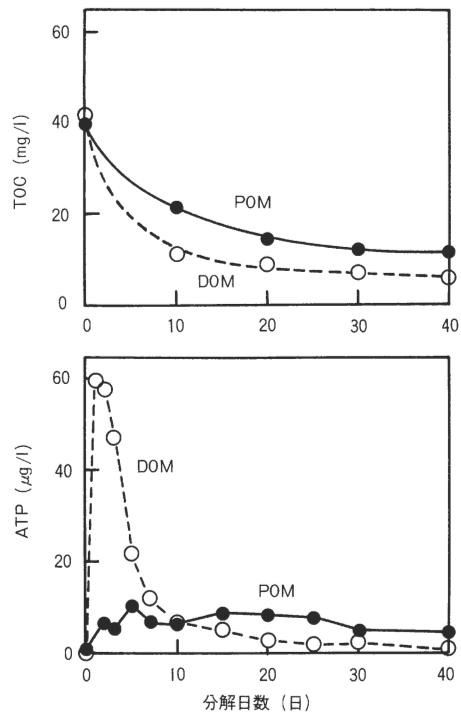


図 7 形態別の分解性の比較 (1983, 9)

1 オーダーの違いが認められる。しかし、DOM の分解は途中で大半が POM に変化し、それ以後 POM の分解に律速されて分解速度が低下するため ATP もそれに対応して低下する。分解初期の状態が純粋な形態に近いものであることを考慮すると、ATP 活性の違いから DOM の方が POM より微生物による分解をはるかに受けやすいことがわかるが、分解過程で共に形態変化が生じるため一義的に形態別の比較を行うことは困難である。

ただ、現場の環境水中においてはどちらも分解が進行した後に難分解性の成分が残るが、懸濁態は沈降により水中から除去されるのに対し、溶存態にはその作用がな

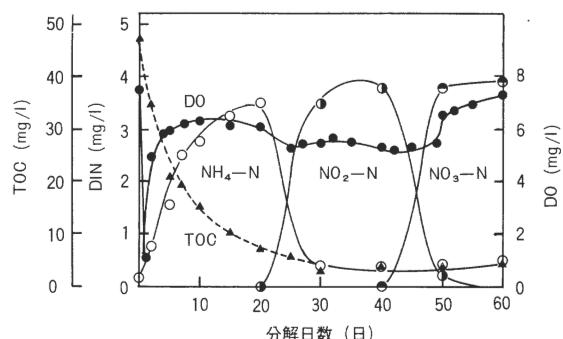


図 8 POM の分解実験における DO の経時変化 (1982, 9)

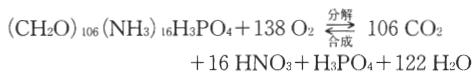
く濃度の低下は水の交換希釈以外にあまり期待できない。したがって、最終的には難分解性のDOMのみが長期間環境水中に残存し、有機物中に占めるこれらの比率が増大することが予測される。このことを考慮すると、今後はタイムスケールをもっと大きくして、その分解性についても検討を行う必要があると思われる。

3・3 POMの分解に伴う酸素消費

POMの分解により水中の溶存酸素(DO)が消費される。図8はPOMの分解過程におけるDOの変化傾向を調べたものである。

微生物分解が活発な初日と硝化作用が始まる時期(20~25日)にDOの減少がみられる。一方、分解初期とDINがすべてNO₃-Nに移行する時期(50日目)にDOの回復がみられる。

一般的にプランクトンの合成および代謝分解は次式で表わされる^{9~10)}。



Redfieldら⁹はプランクトン起源のPOMが分解する時のDO消費量に対する有機炭素の減少量やその時生成する栄養塩量との関係を外洋水のA.O.U.(Apparent Oxygen Utilization)を用いて検討している。プランクトン起源の有機炭素が完全に酸化分解されてCO₂になる時に消費されるDO量は上式から元素数比で $\Delta O/\Delta C = 276/106 = 2.60$ となり、重量比に換算すると3.47である。ただし、この値は硝化反応による酸素消費も含んだ値で、含まない場合は2.66(重量比)である。

広島湾で採取したPOMの分解過程におけるこれらの関係を検討するため、Oceanography製E-BOD装置を用いてDO消費量の積算値とTOCの減少量との関係を求め図9に示した。この実験では18日目以降に第二段階のDO消費がみられこの時期に硝化反応が生じ、30日目にはTOCおよびDO消費量とも安定状態に達している。

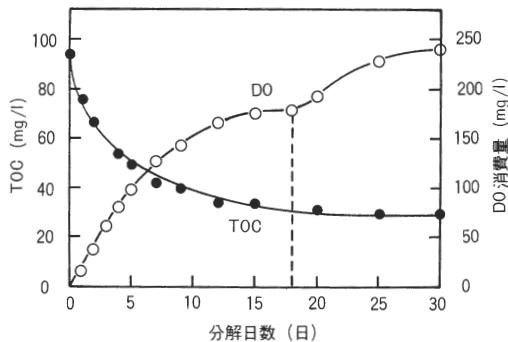


図9 TOCの経時変化とDO消費量との関係
(1984, 5)

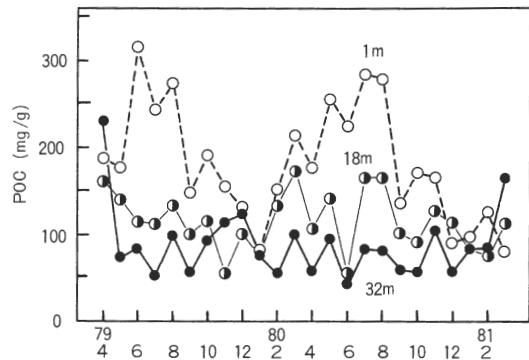


図10 POMの深度別のPOC濃度の変化

る。そこで18日目と30日目の値から硝化反応前後の $\Delta O/\Delta C$ を求めると、重量比でそれぞれ2.91, 3.75となり理論値とほぼ同じであった。外洋の難分解性のDOM等では分解に要するDO消費量は理論値の約3倍程度の量が必要であると指摘されているが¹⁰⁾、プランクトン起源の短期間の分解に関してはほぼ理論通りに酸化分解が生じていることが確認された。

3・4 深度の違いによるPOMの分解性

POMは水中で分解を受けながら沈降し、その間に有機物濃度や粒径がかなり変化する²⁾。

図10は広島湾における深度別のPOC濃度の変化を示したものであるが、表層と下層とでかなり差がみられ海

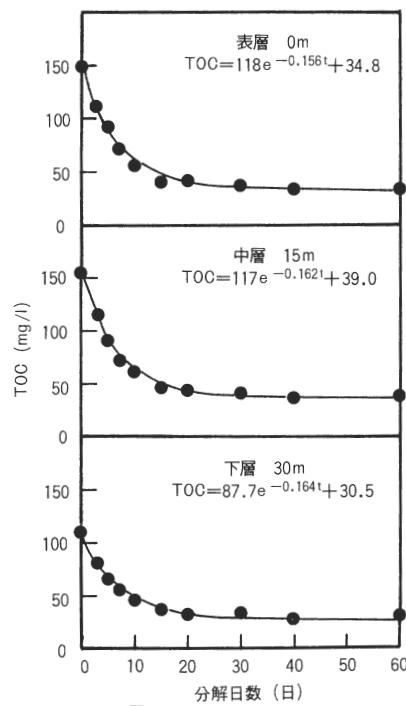


図11 深度別のPOMの分解性の比較(1984, 9)

表1 各温度におけるPOMの分解速度式
(1982, 9)
TOC = a exp(-kt) + b

温 度	定 数		
(℃)	k (日 ⁻¹)	a	b
5	0.044	20.5	11.2
10	0.061	23.7	8.2
15	0.105	23.4	7.5
20	0.118	23.6	6.7
25	0.177	23.4	6.5
30	0.232	23.9	6.0

水の成層時期（夏期）にその傾向が顕著である。

このようにPOMは沈降過程で分解を受け、表層で主として易分解性のものが分解されるため深度と共に難分解性物質の比率が増大し分解性が変化することが考えられる。そこでMTD水平閉鎖ネット¹¹⁾を用いて3層（0, 15, 30 m）を同時に水平引きしてPOMを採取し、深度別のPOMの分解性を比較した。

TOCの経時変化から非線型の最小二乗法（Gauss-Newton法）を用いて回帰式を求め図11に示した。右辺第二項の定数は3・1・1で述べた難分解性物質のTOC濃度を表わす。分解速度定数（k）は有効数字を二桁にするとすべて0.16日⁻¹となり、表層から下層まで一定であった。

深海等では難分解性の比率が増えたり圧力の影響等で微生物活性が制限されるため分解速度は低下するが¹⁰⁾、広島湾のように水深の浅い内海においては底泥に到達するまでの期間が短いため、沈降過程における速度定数の変化は認められなかった。

3・5 温度の違いによるPOMの分解性

有機物の分解は温度によって支配されるので、水温を5~30℃の範囲で5℃づつ変化させて分解性の違いを検討した。水温範囲は現場で生じる水温を考慮し、それに

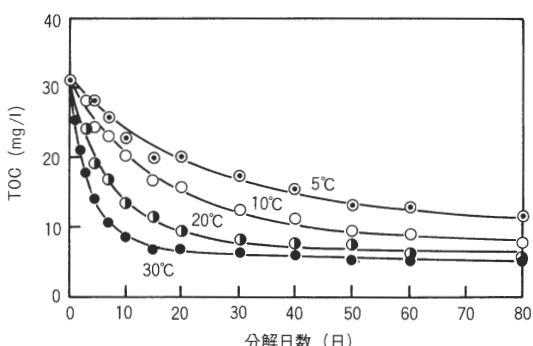


図12 温度の違いによるPOMの分解性の比較
(1982, 9)

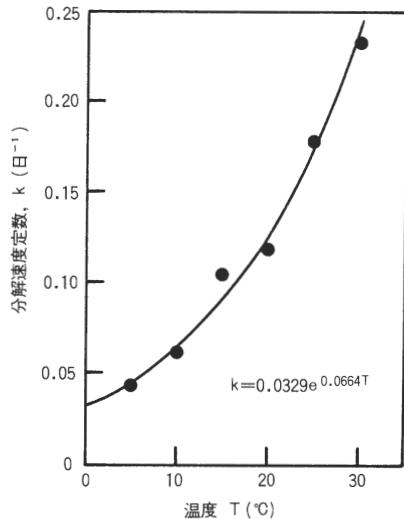


図13 POMの分解速度定数と温度との関係 (1982, 9)

少し幅を持たせて設定したものである。

各温度におけるTOCの分解速度式を3・4と同様にして求めたものを表1に示し、その経時変化を図12に示す。図の実線部分は表1から計算で求めた推定値であるが、温度によって分解速度に差がみられる。

この実験から求めた温度と速度定数との関係を図13に示すが、速度定数は温度に対して指数的に変化し、求めた回帰式より $Q_{10} = 1.94$, 20℃での $k = 0.124\text{日}^{-1}$ が得られた。速度定数は文献^{12~15)}によりかなり異っているが、霞ヶ浦の富栄養化シミュレーションで松岡が用いている擬似現場の値¹⁵⁾ ($Q_{10} = 1.611$, 20℃での $k = 0.1711\text{日}^{-1}$) とは似かよった値である。速度定数と温度との関係は一般的には直線関係の式が用いられている¹⁴⁾が、図13から k を直線関係の式で推定してもそれほど影響はないものと思われる。

3・6 プランクトン起源のPOMの分解に伴う栄養塩類の再生速度

水中の栄養塩濃度とプランクトンの生物量との関連性は大きく、それらの関係は3・3で述べた式で表わされる。動物プランクトンおよび植物プランクトンで少し組成比が異なるが、平均すれば標準的な細胞で C : N : P (元素数比) = 106 : 16 : 1 でこれを重量比に換算すると C/N 比 = 5.7, C/P 比 = 41 となる。

今回12回行った分解実験におけるPOMの実験開始時の組成比は、C/N 比 = 4.2~7.3, C/P 比 = 37~94 の範囲になり採取時でかなり違が存在しているが、これは Redfield ら⁹⁾が指摘しているように環境水中の栄養塩濃度の違いに起因するものと考えられる。このことからプランクトンの合成および代謝分解が理論通りには生じて

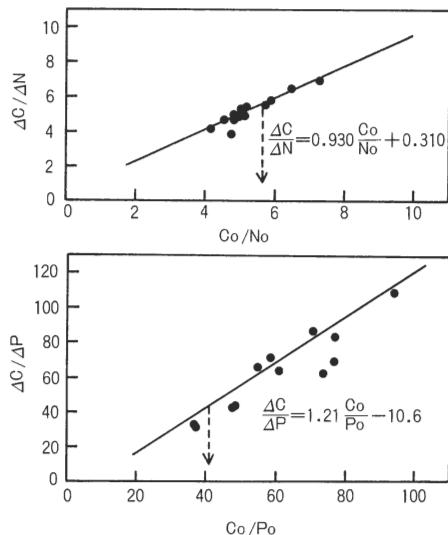


図14 POMの初期の組成比と分解期間中の分解量の比率との関係

いないうことが伺われる。したがってプランクトン起源のPOMの分解に伴って水中に回帰される栄養塩の量を理論式から推定することは不可能である。しかし、図6の組成比の経時変化をみると分解初期にはかなり変化がみられるが、実験の後半では初期の組成比に近づいている。そこで、分解実験を行ったPOMの最初の組成比(C_0/No , C_0/Po)と分解期間中の分解量の比率との関係を調べてみた(図14)。

図中の矢印の示す位置は3・3の示成式から求めたプランクトンの理論的な組成比である。C/N比は理論値を中心に分布しているが、C/P比は理論値よりも大きい方にシフトしており広島湾でのプランクトンの増殖が主としてリンによって制御されている様子が伺われる。POC, PON, POPの分解量をそれぞれ ΔC , ΔN , ΔP で表わすと、POCの分解量とPON, POPの分解量との比率($\Delta C/\Delta N$, $\Delta C/\Delta P$)はPOMの初期の組成比に比例し、しかも窒素、リンとともに勾配が約1の直線関係が得られた。3・1・1で分解初期においてPOPの分解特性がPOC, PONとは異っていることを指摘したが、深度による速度定数の変化がないことから、海水表層に存在する水中懸濁物が底泥に到達するまでのタイムスケールで、マクロ的にPON, POPの分解量を考えるならば、上のような関係から ΔN , ΔP は ΔC を用いて、次式から求めることができる。

$$\Delta N \approx \Delta C \times \frac{N_0}{C_0}$$

$$\Delta P \approx \Delta C \times \frac{P_0}{C_0}$$

ここでPOCの分解速度は3.5で求めた速度定数を用いて計算できる。

また、3・1・1の結果からPOMの分解により最初DOMが一部生成するが、その分解速度が大きいためPON, POPの減少量はすべてがDIN, DIPの増加となって表われることが確認されている。

これらの結果を総合すると、湾内の表層部で生産されたプランクトン起源のPOMの沈降過程での分解により、水中に回帰されてくる栄養塩の量は、POCの分解速度と現場における組成(C/N, C/P比)から推定できるものと考えられる。

4. まとめ

広島湾でのプランクトンネットを用いて懸濁態有機物(POM)を捕集し分解実験を行い、それらの分解特性を検討した結果次のことが明らかとなった。

(1) プランクトン起源のPOMは易分解性と難分解性の成分を含み、前者が7~8割を占めている。分解実験から易分解性のものは1~2ヶ月の間に分解が完了することからPOMが沈降し底泥に到達するまでにはほぼその全量が分解され、残りの2~3割(難分解性物質)が底泥表層に堆積する。

(2) POMの各組成の経時変化から分解性を比較するとChl.aの分解速度が最も大きいことが確認されたが、Chl.aとPhaeo色素の総量でみると100日程度まではPOCの分解性と大差がなかった。またPOPはPOC, PONに比べて分解初期に特異な挙動を示すが、これは微生物の増殖によるDIPの過剰摂取によるものと考えられる。

(3) 形態の違い(POMとDOM)による分解性を比較した結果、POMに比べDOMの方がはるかに分解速度が大きいことが認められたが、途中で共に形態が変化し最終的には難分解性のDOMのみが長期間環境水中に残存することになる。

(4) プランクトン起源のPOMの分解に伴うDO消費量は有機炭素の減少量から理論的に求まる値とほぼ一致しており、 $\Delta O/\Delta C$ (重量比)は硝化反応前後でそれぞれ2.91, 3.75となった。

(5) 各深度におけるPOMの分解性を比較した結果、速度定数は表層から下層まで一定であり沈降に伴う分解性の変化は認められなかった。

(6) 分解速度定数(k)は温度によって指数的に変化し、 $Q_{10}=1.94$ 、 20°C での $k=0.124\text{日}^{-1}$ が得られた。

(7) POC, PON, POPの分解はPOMが水中を沈降

し底泥表層に到達するまでのタイムスケールで比較すると、それぞれ初期濃度に対応して一定の割合で生じており、POCの分解速度を求めればPOMの初期の組成比(C/N, C/P比)から分解に伴って水中に回帰される栄養塩(DIN, DIP)の量を指定することが可能である。

—引用文献—

- 1) 伊達悦二, 星野 韶: 広島湾の物質循環機構の解明に関する研究(4)——一次生産量の季節変化と環境因子について一, 広島県環境センター研究報告, 6, 13-21, 1984.
- 2) 清木 徹, 伊達悦二, 井澤博文: 広島湾におけるセディメント・トラップ捕集物から推定した水中懸濁物の沈降フラックス, 水質汚濁研究, 8, 304-313, 1985.
- 3) 環境庁告示第140号, 1982.
- 4) 西条入東: クロロフィルの測定法, Jap. J. Limnol., 36, 103-109, 1975.
- 5) Lorenzen, C. J.: Determination of chlorophyll and phaeopigments —Spectrophotometric equations—, Limnol. Oceanogr., 12, 343-346, 1967.
- 6) Grill, E. V. and F. A. Richard: Nutrient regeneration from phytoplankton decomposing in seawater, J. Mar. Res., 22, 51-69, 1964.
- 7) 小山忠四郎「海洋生物学」(服部明彦編) pp. 39-166, 東海大学出版局, 東京, 1979.
- 8) 杉村行勇: 本邦湖底堆積物クロロフィル分解物含量, 日化誌, 81, 1827-1830, 1960.
- 9) Redfield, A. C., B. H. Ketchum and F. A. Richards "The Sea, Vol. 2" (Hill, M. N. ed.) pp. 26-77, Wiley, New York, 1963.
- 10) 角皆静男「海洋生物学」(服部明彦編) pp. 141-173, 東京大学出版会, 東京, 1973.
- 11) 元田 茂「海洋プランクトン」(丸茂隆三編) pp. 208-210, 東京大学出版会, 東京, 1974.
- 12) K. M. ハイロフ, 都留信也訳「海洋の生態代謝」p. 228, 築地書館, 東京, 1973.
- 13) Lung, W. S., P. P. Canale and P. L. Freedman: Phosphorus models for eutrophic lakes, Water Res. 10, 1104-1114, 1976.
- 14) Di Toro, D. M., D. J. O'connor and R. V. Thomann "System analysis and simulation in ecology Vol.3" (Patton, B. C. ed.) pp. 423-474, Academic Press, New York, 1975.
- 15) 松岡 讓: 霞ヶ浦の富栄養化モデル, 国立公害研究所研究報告, 54, 53-243, 1984.