

# 霞ヶ浦臨湖実験施設研究発表会 講演報告集—11—

Proceedings of the Conference on Limnological Studies  
at the Kasumigaura Water Research Station, NIES. Part 11

松重 一夫 編

Edited by Kazuo Matsushige

NATIONAL INSTITUTE FOR ENVIRONMENTAL STUDIES

環境庁

国立環境研究所

## 序

霞ヶ浦臨湖実験施設は1984年3月に完成し、本年は13年目に当たる。この間、ほぼ毎年研究発表会を開催し、湖沼研究の最新の成果を発表すると同時に、全国湖沼が抱える問題点の討議を行ってきた。現在、地球環境問題が脚光を浴びているが、身近な環境の保全、良好な環境の創出が環境問題の原点である。そのことを肝に銘じ、湖沼研究の発表を期待したい。

本報告書は1996年11月25日に行った第12回の発表会の講演要旨をまとめたものである。今回の発表では13件の一般発表が行われたが、湖沼のバイオマニピュレーション、藻類による毒性物質の発生と処理、溶存態有機物の動態、地理情報システムを用いた流域管理手法、といったテーマを中心に、多様な研究発表が行われ、活発な論議が行われた。シンポジウム「湖沼の新しい管理方法をめぐって」では、3名の新進気鋭の研究者をお招きして、それぞれ流域管理、湖沼モニター、貴重種の保全に関する話題をご紹介頂くとともに、熱心な議論を行った。こうした研究、議論が湖沼環境の向上に役立つことを希望してやまない。

発表会には総勢40名以上の方にご参加頂いた。遠路から参加され、討論に加わって頂いた所外、所内の方々に深く感謝いたします。

1997年3月

国立環境研究所副所長

大井 玄

# 目次

## I. 研究発表

1. ハクレンはアオコを制御できるか？ 高村典子・福島路生・孫麗偉・中川恵・Otto Albinger・松重一夫	1
2. 直列多槽式溶出測定装置による霞ヶ浦隔離水界実験における底泥からの栄養塩溶出測定 木幡邦男・福島路生・高村典子・松重一夫・今井章雄・竹下俊二・田中秀之 ・中川恵	17
3. 富栄養化湖沼で発生するアオコ由来有毒物質Microcystinの現存量の実態調査 稲森悠平・染谷敬幸・杉浦則夫・松村正利	22
4. 微生物担体によるカビ臭物質2-MIBの生分解特性 李保瑛・稲森悠平・杉浦則夫・須藤隆一	26
5. 生物膜法による藻類由来トリハロメタン前駆物質の除去特性 近山憲幸・稲森悠平・杉浦則夫・松村正利	30
6. 東京湾浅海域での生物による水質浄化機能 I. 底生生物の分布と生息環境 樋渡武彦・木幡邦男・竹下俊二・田中秀之	34
7. 霞ヶ浦のベヘレイ定着とその将来 春日清一・小高聡・山根爽一	42
8. 霞ヶ浦における溶存態有機物の挙動 朴濟哲・相崎守弘・福島武彦・大槻晃	47
9. 琵琶湖湖水中の溶存有機物特性 今井章雄・福島武彦・朴濟哲・松重一夫	53
10. 湖沼の有機汚濁指標 福島武彦・相崎守弘・松重一夫・今井章雄	56
11. 霞ヶ浦におけるメタン酸化 -5年間の調査でわかったこと- 内海真生・野尻幸宏・中村岳史・野沢岳史	60
12. GISを用いた阿見町水質管理システムの開発 松重一夫・相崎守弘・三浦真吾・伊藤春樹・工藤祐治	63
II. シンポジウム「湖沼の新しい管理方法をめぐって」	
1. 流域発生負荷対策 -滋賀県での事例を中心として- 大久保卓也	67
2. 湖沼モニターの利用について 天野耕二	73
3. 魚から見た水環境：ハリヨの視点から 森誠一	76
III. 資料	
1. 霞ヶ浦臨湖実験施設取水塔水質モニター	83
2. 第12回霞ヶ浦臨湖実験施設研究発表会参加者名簿	88
3. 平成8年度施設利用計画	89
4. 施設を利用した研究成果の一覧	90

# I . 臨湖実験施設研究発表

# ハクレンはアオコを制御できるか？

高村典子<sup>1</sup>・福島路生<sup>1</sup>・孫麗偉<sup>2</sup>・中川 恵<sup>3</sup>・Otto Albinger<sup>1</sup>・松重一夫<sup>1</sup>

(1地域環境研究グループ, 2東京水産大学, 3(株)環境研究センター)

## 1. はじめに

湖沼に出現する植物プランクトンの現存量は、リン量の一次回帰式として表すことが可能である (Sakamoto 1966, Dillon & Rigler 1975)。しかし、予測値の変動の幅は2桁にもおよぶため、リン量以外に、窒素量 (Smith 1982) や大型の *Daphnia* 種の出現の有無 (Mazumder 1994) を説明変数に加えることで、より正確な植物プランクトンの現存量が予測可能であろうと言われている。Schindler (1978) は、リン制限型の湖沼についても、リンの負荷量で説明がつくのは、一次生産量の変動の50%未満でしかなく、他は捕食者による影響が、この変動の幾分かを説明できるのではないかと推測している。従って、湖沼の水質予測には、プランクトン群集内またはプランクトン群集とそれらを食する魚や甲殻類 (例えばフサカやイサザアミ) との相互関係を明らかにした上で、栄養塩以外に有効な説明変数を特定し、新たな予測モデルをつくるが必要とされている。

一方、かなり以前から、捕食者が介在するような変化がプランクトンの群集構造に大きな影響を及ぼすことが明らかにされている (Brooks & Dodson 1965)。例えば、プランクトン食性魚の摂食圧が高いと、動物プランクトンのサイズが小型化する、*Daphnia* 等の大型の枝角類から小型の種類に置き換わる、などが報告されている。湖沼における植物プランクトンの現存量が、栄養塩、特にリン量に依存するという従来からのbottom-up的な考え方に対して、Carpenter et al. (1985, 1987) は、食物連鎖の上位のもの (具体的には魚食魚) が、食物連鎖の關係を通して段階的に作用し、最終的に植物プランクトンの現存量に大きく影響を及ぼすとした。これは、trophic cascade (theory) と呼ばれ、植物プランクトンの現存量の変化には、bottom-upの効果に加えtop-downの効果が、より重要であるとする主張である。バイオマニピュレーション (Biomaniipulation) という言葉は、もともとは、生物的な手法を用いて富栄養化した湖沼の水質を回復させる方法 (Shapiro et al. 1975) であったが、最近では狭義に、食物連鎖の操作で行う手法を意味して

いるようである (Shapiro & Wright 1984, Shapiro 1990)。具体的に言えば、北米では、魚食魚を増やすことで、プランクトン食魚を減らし、その結果大型の枝角類を増やし、最終的に植物プランクトンの量を減らす、というもので、trophic cascade (theory) を応用したひとつの有効な湖沼水質管理手法と考えられている。しかし、食物連鎖の下位のレベルの間では、期待される結果が得られない研究事例の方が多いとして、その有効性について疑問視する議論もある (DeMelo et al. 1992)。こうした、top predator (魚) のプランクトン群集に対する影響の出方は、当然ながら、魚種の生態や魚の密度の違いにより大きく異なるであろう。また、植物プランクトンへの影響は、魚の操作の結果として現れる動物プランクトン種の違いによっても変わってくるであろうし、植物プランクトンの量の変化としてでなく、質の変化として表れる場合も考えられる。さらに、従来の研究では、微生物食物連鎖 (microbial food web) を構成する細菌、ピコ植物プランクトン、鞭毛虫、繊毛虫等の生態系要素への影響は考慮されてきておらず、こうした要素を含むプランクトン群集が、魚によりどのような影響を受けるかについても、研究が必要とされている。

ハクレン (*Hypophthalmichthys molitrix*) はコイ科・レンギョ亜科・ハクレン属の魚で、長江や黒竜江流域に広く天然分布している。ハクレンは、ソウギョ、アオウオ、コクレンと並んで、中国では重要な水産資源として位置づけられており、種苗は養魚池や湖沼に広く放流されている。日本には1943年に移入され、現在は利根川水系などで自然繁殖しており、霞ヶ浦 (西浦) でも、多いときには年間約1000 tの漁獲量が報告されている。ハクレンは濾食性フィーダーの魚で、富栄養湖沼に出現するアオコをはじめ、かなり細かいサイズの動植物プランクトンを食べるとされている。そのため、生活排水の処理技術が十分でない中国の都市近郊の湖で大発生するアオコを制御するのに、ハクレンの放養が有効ではないかと考えられている。Shei & Liu (1990) は、すでにハクレンを導入するとアオコが制御できることを、中国東湖に

構築した隔離水界を用いた実験で示している。

本研究では、霞ヶ浦に構築した隔離水界6基に、異なる密度でハクレンを導入し、プランクトン群集を構成するそれぞれの生態系要素の変動要因を解析した。なお、実験に利用したハクレンの一部は、茨城県内水面水産試験場の浜田篤信場長に手配して頂いた。動物プランクトンの同定は、中国科学院水生生物研究所の謝平教授にして頂いた。記して、謝辞を表す。

## 2. 方法

### 2.1 隔離水界の設置

実験に利用した隔離水界は、霞ヶ浦臨湖実験施設専用ドックのすぐ外側に6基設置した。各水界のサイズは縦5m×横5mで、深さは湖面の水位によって常時変動したがおよそ2.2 - 2.5mである。隔離水界に利用したシート（ポリエステル・ターポリンシート、白色）は、湖面が増水して上昇しても外界の湖水が侵入しないように裾のを十分に長くとり、底辺をアンカーで固定した。シートを下ろし水界を隔離する際に、魚や他の小動物が水界内に混入するのを防ぐために、5 mmメッシュの網をシートの底面に貼りつけ、袋状にしたシートと網を同時に湖に落とした。一方、湖面からの魚の侵入を防ぐために、水界の上面（水面上約50 cm）にもメッシュサイズ1 cmの網をかぶせた。この網による水界内への日照の減衰率は平均78%であった。さらに、水界内に導入されたハクレンを効率よく回収して魚体を測定するために、水界のシートのすぐ内側に水界のサイズとほぼ同じサイズの袋状のナイロンの網を入れ、その中にハクレンを導入した。

### 2.2 実験のデザイン

実験は1996年7月15日に開始し、9月24日に台風によって水界が一部破壊され、水界内の水が混合したために終了した。ただし、実験途中の8月15日も台風があり、その時点で実験を一時中断し、8月27日に再度初期状態に戻して実験を再開している。従って、本実験は前期（7月16日～8月16日）と後期（8月28日～9月24日）の2部に分かれて行われたことになる。後期の実験を開始するに当たって、前期の実験中に付着した藻類をシートから除去し、開始の約10日前からシートを湖底に沈め、水界設置場所の湖水を均一にした。

ハクレンの導入は水界1を除く水界2から6に次のような密度で行った。前期の実験では、7月16日に水界

表1 前期・後期の実験でそれぞれ6基の隔離水界に導入されたハクレンの数と密度。

Encl.	No. fish	Density (g/m <sup>3</sup> )
前期 (1996, 7/16 - 8/16)		
1	0	0
2	67	9.9
3	133	22.3
4	200	28.2
5	267	40.9
6	333	54.1
後期 (1996, 8/28 - 9/24)		
1	0	0
2	10	3.1
3	19	5.8
4	29	9.1
5	39	12.9
6	48	15.0

6の魚の密度が最大（湿重で50g/m<sup>3</sup>以上）になるように、水界2から6に段階的な密度でハクレンを導入した。一方、後期の実験では、魚の導入数を減らし8月28日に水界6における最高密度が15g/m<sup>3</sup>となるように他の水界の密度を調整してハクレンを導入した（表1）。ハクレンの体長（尾又長）と体重は前期と後期、それぞれ実験開始時、約2週間後、実験終了時の3回ずつ計測した。隔離水界の底面から霞ヶ浦の魚が侵入するのを防ぐために5 mmメッシュの網を張ったことは前述したが、それにも拘わらず、前期の実験ではブルーギル稚魚（体重0.1 - 0.15 g）およびウキゴリ稚魚（体重0.6 - 1g）が期せずして大量に水界内に入り込んでしまった（図1）。これらの稚魚は、縦3 m×横5 m×奥行4 mのすくい網で7月30日にすべての水界から取り除いた。後期の実験で水界内に侵入した魚類は、8月27日に水界を再構築した際、直ちに同じすくい網で除去した。

### 2.3 物理環境の測定

各隔離水界の中心部で水深0 m（水面直下）、1 m、および2 mの水温、溶存酸素量、pHを携帯用データロガー YSI - 610 (YSI Inc.) を用いて週に2回の頻度で測定した。日射量は、霞ヶ浦臨湖実験施設の屋上に設置した小笠原計器製作所（株）のネオ日射計（MS - 42型）で10分間隔の日射量を測定し、その24時間の総和を求めた。透明度の計測はSecchi Diskを使用した。

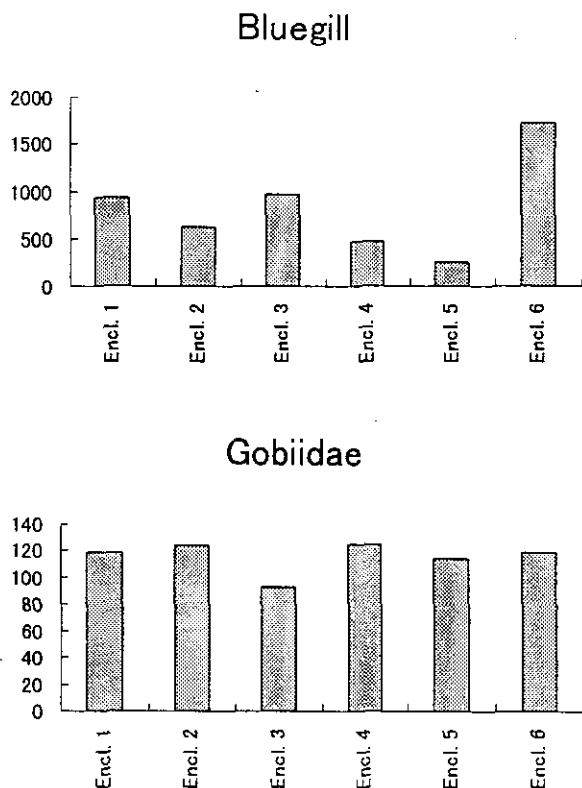


図1 前期の実験で6基の水界から7月30日に回収されたブルーギルとウキゴリの稚魚の数。それぞれの魚体サイズは本文中に記した。

#### 2.4 採水とプランクトン採集

水中の栄養塩分析用の採水、およびプランクトンのサンプル採集には、内径5 cm・長さ218 cmのカラム採水器を使用し、物理環境のデータと同じく週に2回の頻度でサンプリングした。採水はハクレンを隔離水界に導入する前日（前期の実験では7月15日、後期では8月27日）から開始され、前期に10回、後期に9回行った。栄養塩の分析は湖沼環境調査指針（1982）によった。細菌、ピコシアノバクテリア、従属栄養性鞭毛虫（HNF）、独立栄養性鞭毛藻（ANF）の計数、および植物プランクトンのサイズ分画は基本的に高村ら（1996）に従った。ただし、40 $\mu$ mのネットはNitexのナイロンメッシュを使用した。植物プランクトンは40 $\mu$ m以上、10 - 40 $\mu$ m、2 - 10 $\mu$ m、そして2 $\mu$ m以下に分画し、それぞれのクロロフィルa量を液体クロマトグラフィー（HPLC）を用いて測定した（高村ら1996参照）。動物プランクトンのサンプルは、各水界の3地点（中心1点、隅2点）から上記のカラム採水器で採集し\*1、NXXX25（94 $\mu$ m）で濾過し

た後、シュガーホルマリンで固定した。その後、サンプル原液の約1/20から1/50を実体顕微鏡下で検鏡し、種別に動物プランクトンを計数した。枝角類とカイアシ類の各個体についてはBottrell et al.（1976）に基づいて体長を計測し、換算式から乾燥重量を求めた。

植物プランクトンの計数はUtermöhl（1958）のチャンバーを用いて、種ごとに倒立顕微鏡下にて行った。各植物プランクトン種の優占度はその種が占める体積から見積もった。

（\*1 1996年12月現在、輪虫類と繊毛虫のカウントのデータは出ておらず、この報告書ではこれらを省いて解析を行った。同様な理由で枝角類、カイアシ類のカウントも各水界3地点のうち、1地点のデータだけを解析に用いた。）

#### 2.5 統計解析

図2に本実験で利用した隔離水界において想定される食物連鎖を模式的に示した。各構成要素の現存量もしくは密度の変動を説明するために、ステップワイズ回帰を用いて反応変数（Y）の変動を有意に説明する重回帰モデルを見つけた。説明変数の候補にはYに対する捕食者と被捕食者の現存量あるいは密度、サンプリングの行われた時の水温、そして実験番号（前期に1、後期に2というダミーの変数）だけを採用し、捕食-被捕食者間の関係以外のもの（競合など）を一切無視した（図3）。ダミーの説明変数を与えることで、前期・後期で異なる環境要因（水温以外の要因、例えば前期の実験ではブルーギルによる動物プランクトンの捕食があったが、後期の実験ではそれが無いことなど）の影響を相殺した。モデル選択、つまり説明変数の選択はEfroymson法（Draper & Smith 1981）に従って自動的に行ったが、捕食者・被捕食者の関係が道理に合わないモデルが選択されたときには、そのモデルを捨ててフィットは悪くても前のステップのモデルを選んだ。そのような誤ったモデル選択がされる理由については後で再び考察する。

実験番号以外のすべての変数は平均が0、分散値が1となるように線形変換し、重回帰式中の各説明変数の係数がそのままその説明変数の反応変数（Y）に対する影響力の強さを反映するようにした。また、反応変数は必要に応じて対数変換し、分散値のバラツキを小さくした。

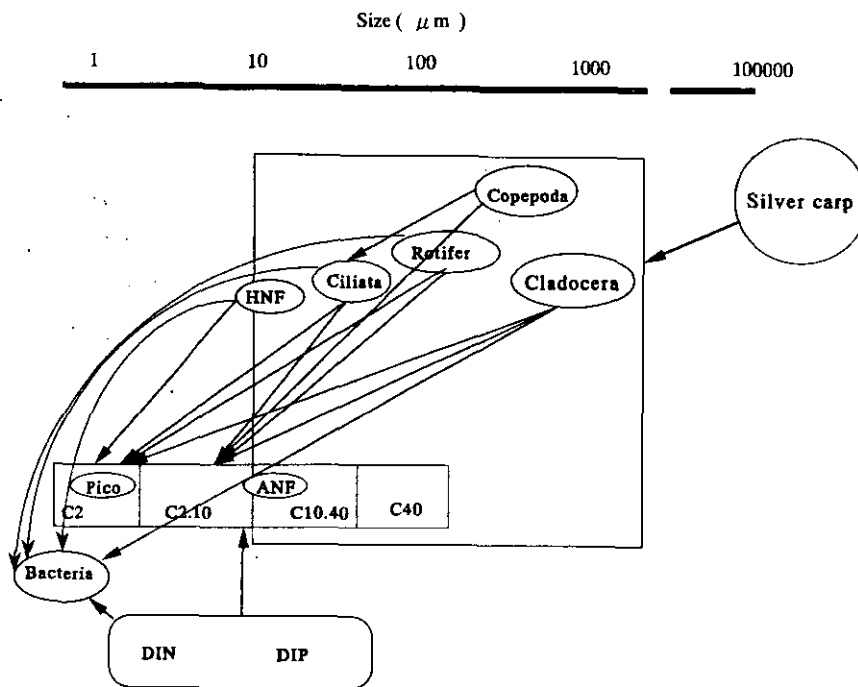


図2 本隔離水界実験で想定した食物網。

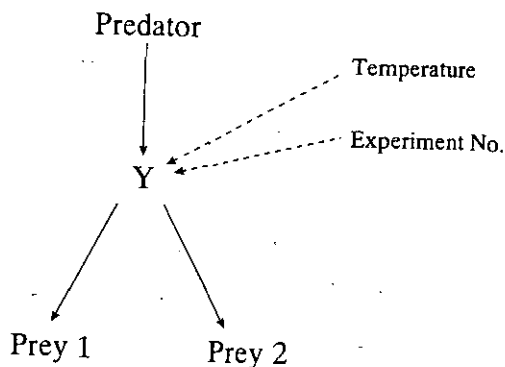


図3 Yを回帰分析の反応変数としたときの説明変数の候補。Yに対する捕食者、被捕食者、水温、および実験番号がステップワイス回帰式に入れられた。

### 3. 結果と考察

#### 3.1 物理環境の時系列

図4から7に実験期間中の水温、日射量、透明度、溶存酸素量、そしてpHの変化を示した。前期の実験中、水温はほぼ25°C以上あったが、後期の実験では25°C以下で変化した(図4a)。表面水温と水深2mの水温は、

7月15日に5°C近い違いが見られたが、その後は2°C以内の温度差しか生じていない。水温の変化はだまかに日射量の変化を反映しているように見受けられる(図4b)。透明度は0.25mから1.85mまでの間で変動したが、0.25mという値は台風直後で水界の水が攪乱されていた時に取られたものである(図5)。

溶存酸素量とpHの変動はほぼ同一のパターンを示した。これは植物プランクトンの光合成や呼吸によりCO<sub>2</sub>が消費・放出され、その結果、水中の全炭酸量が変動しpHに反映されるためである(図6, 7)。前期の実験で水界1だけが他の水界より高いpHを示したが、ちょうどこの時期に*Anabaena flos-aquae*を主体とするアオコが水界1で大発生している。

#### 3.2 各食物連鎖構成要素の時系列変化

5基の水界に入れられたハクレンの成長は、最も導入密度が低かった水界2の後期でいちばん速く、日付を説明変数とした時の回帰式の傾きが最も大きかった(図8)。この傾きは、前期と後期の実験を通じてハクレンの導入密度にほぼ逆比例しており、成長速度が密度依存的であったことが伺われる。

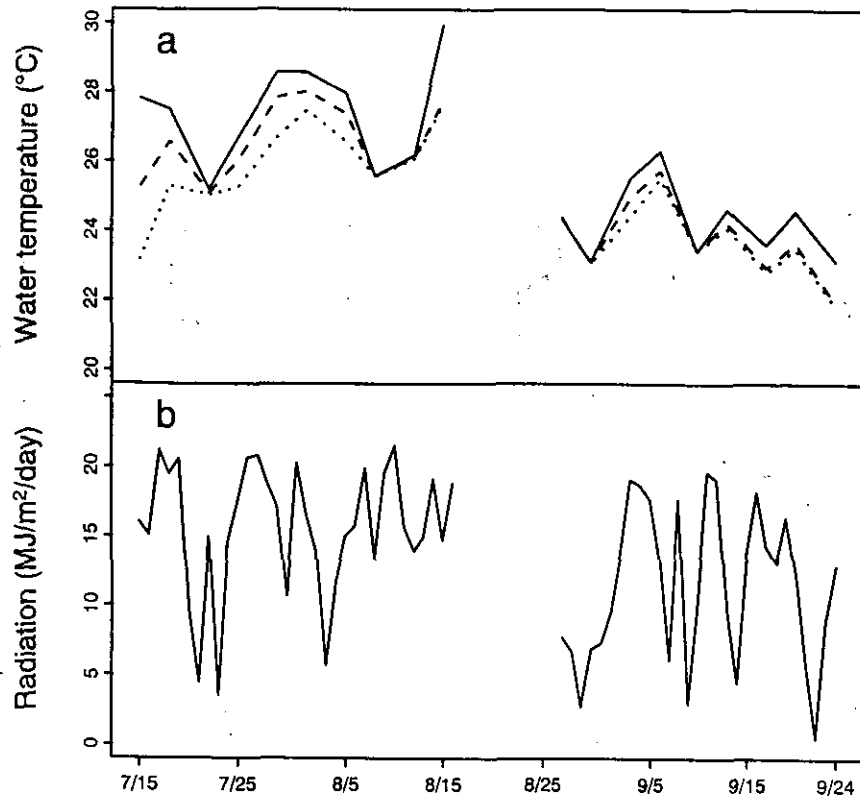


図4 実験期間中の水界内の水温変化(a)と霞ヶ浦臨湖実験施設で観測された日射量変化(b)。水温は6基の水界の水深0m(実線), 1m(破線), および2m(点線)の平均値であり, 日射量は10分間隔に取られた日射量の1日あたりの積分値。

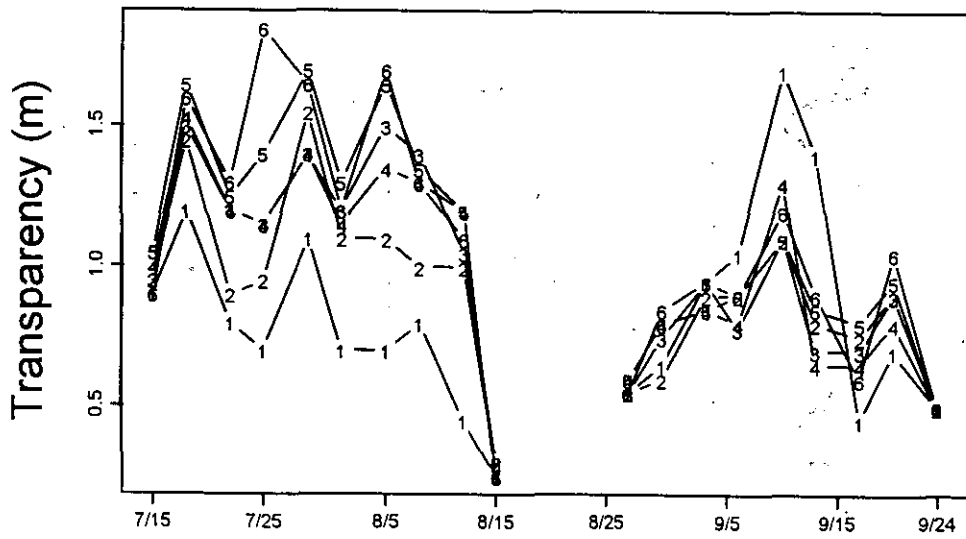


図5 実験期間中の透明度変化。水界の番号は各観測点に1から6の数字で示した。

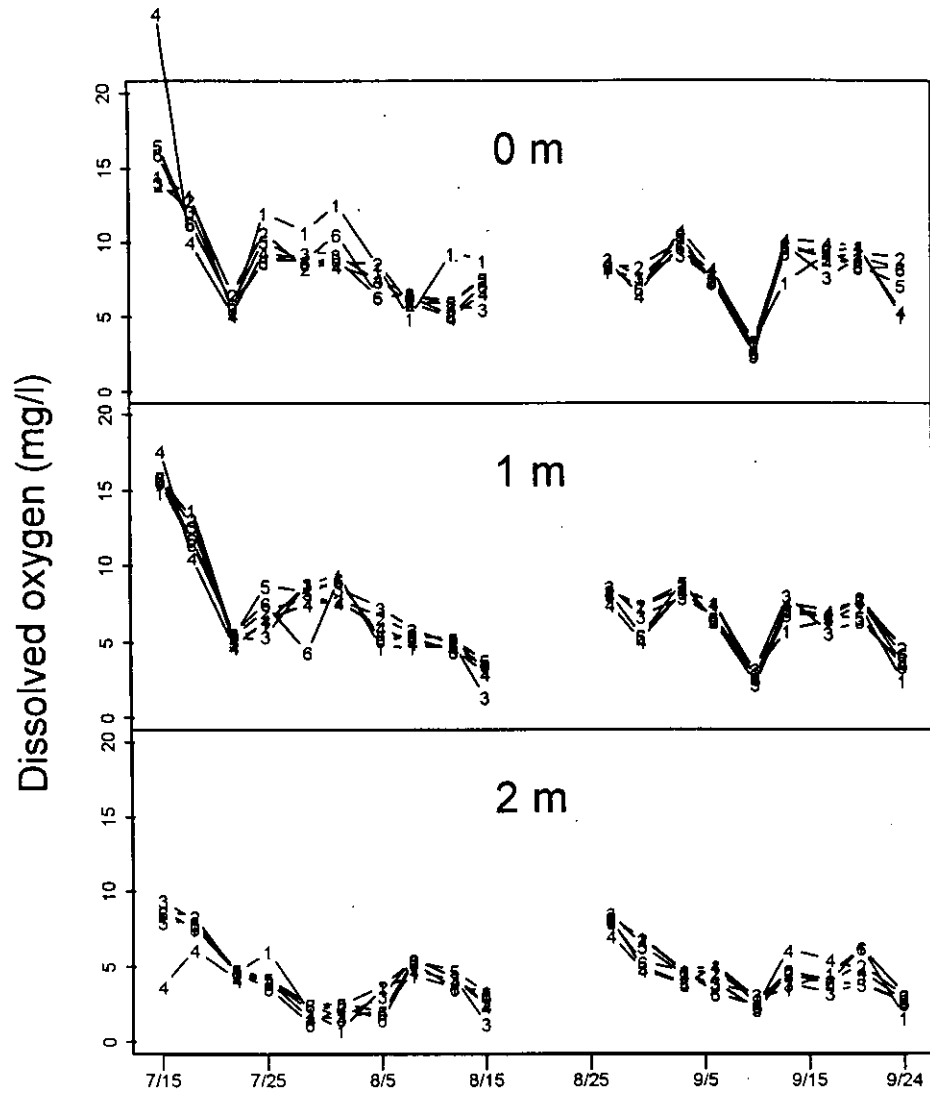


図6 実験期間中の水深0 m, 1 m, 2 mにおける溶存酸素量変化。  
水界の番号は各観測点に1から6の数字で示した。

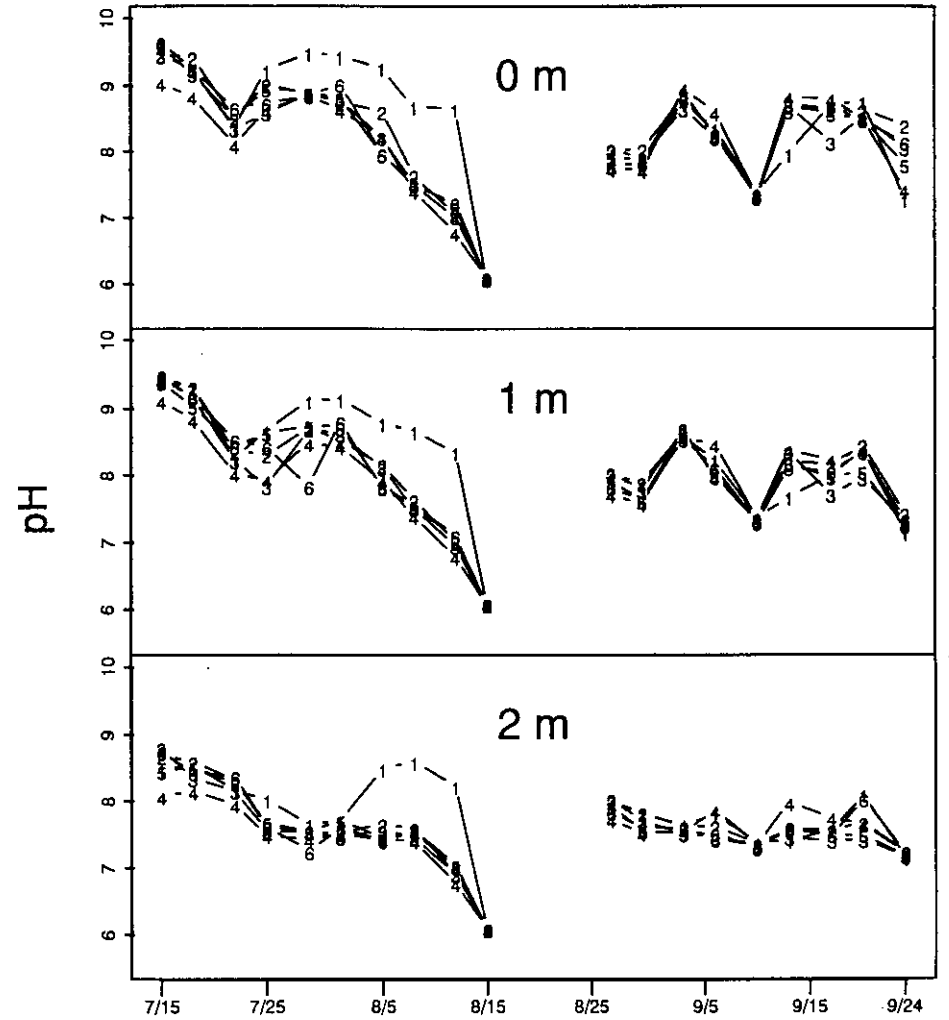


図7 実験期間中の水深0 m, 1 m, 2 mにおけるpH変化。  
水界の番号は各観測点に1から6の数字で示した。

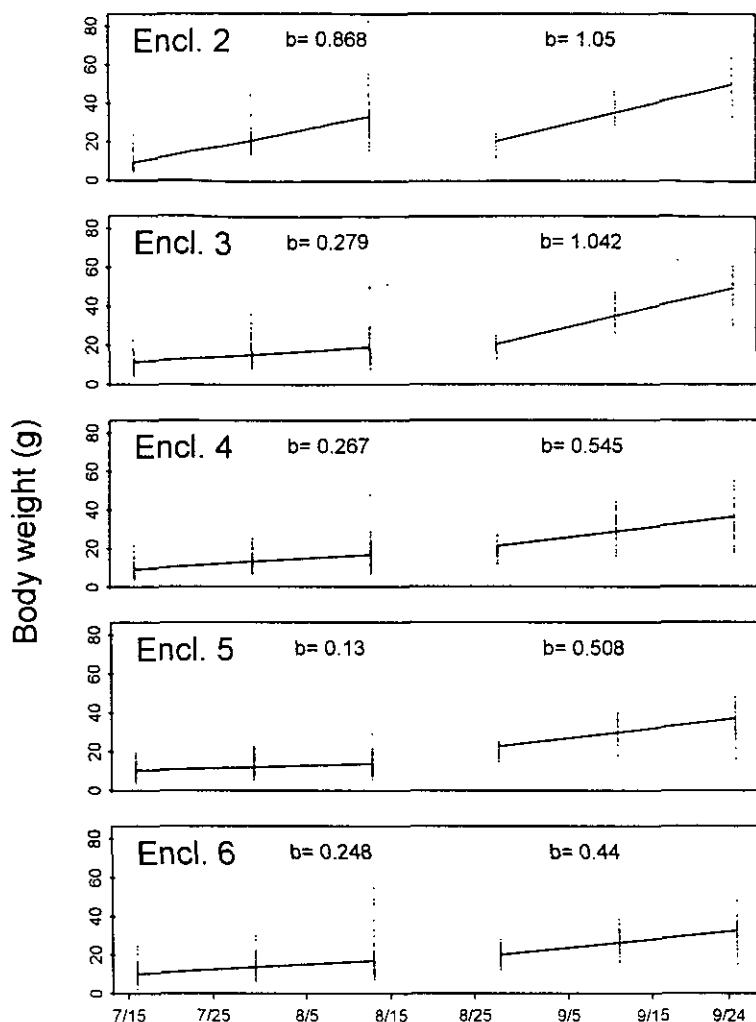


図8 ハクレンの実験期間中の成長。体重の実測値に直線回帰を重ねた。回帰式の傾き (b 値) はすべて、 $P < 0.001$  で有意に 0 より大きかった。

輪虫類以外の動物プランクトンは、おもに枝角類の *Bosmina longirostris* および *Diaphanosoma brachyurum* , そしてカイアシ類の *Mesocyclops leuckarti* が優占的に出現した (図9)。このうち現存量が最も高かったのは *Diaphanosoma brachyurum* で、特に後期の実験中、水界 1 で優占的に出現した。この時の最大密度はおよそ 400 ind./l であり、他の水界ではほぼ 200 ind./l 以下とはるかに少ない。ちなみにカイアシ類の幼生 (nauplii) は現存量こそ少ないが、その密度は *Diaphanosoma brachyurum* とほぼ同程度であり、特に密度が高かったのが水界 1 よりも水界 5 と 6 であったことが興味深い。

前期の実験中、大型の動物プランクトンがほとんど観察されなかったのは、水界に侵入していたブルーギル稚魚による捕食の影響だと考えられる (図1)。このため、前期実験中のプランクトン群集の食物網 (食物連鎖) は、

図2の中で枝角類やカイアシ類が欠如した、より単純化された食物網であったと考えてよいだろう。

枝角類・カイアシ類の動物プランクトンとは対照的に、HNFおよびANFは前期・後期ともに同じような密度で出現した (図10)。しかし、観察された密度はHNF・ANF共にほぼ 100 cells/ml 以下で、同じ栄養レベルの湖沼から報告されている値 (Mathes & Arndt 1994) と比べると決して高くはない。HNFの密度は前期の実験中、ハクレンのいない水界 1 で比較的高かったが、ANFは著しく低かった。一方、後期に入ると、HNFとANFはどちらも水界 1 で密度が低いことが注目される。

細菌は実験期間中、 $10^7$  cells/ml 前後の密度で推移した (図11)。HNFおよびANFとは異なり、細菌の密度は同じ栄養レベルの湖沼で観察されている値とほぼ同じであった (高村ら1996)。細菌は大部分が体積  $0.254 \mu\text{m}^3$

Biomass in dry weight ( $\mu\text{g/l}$ )

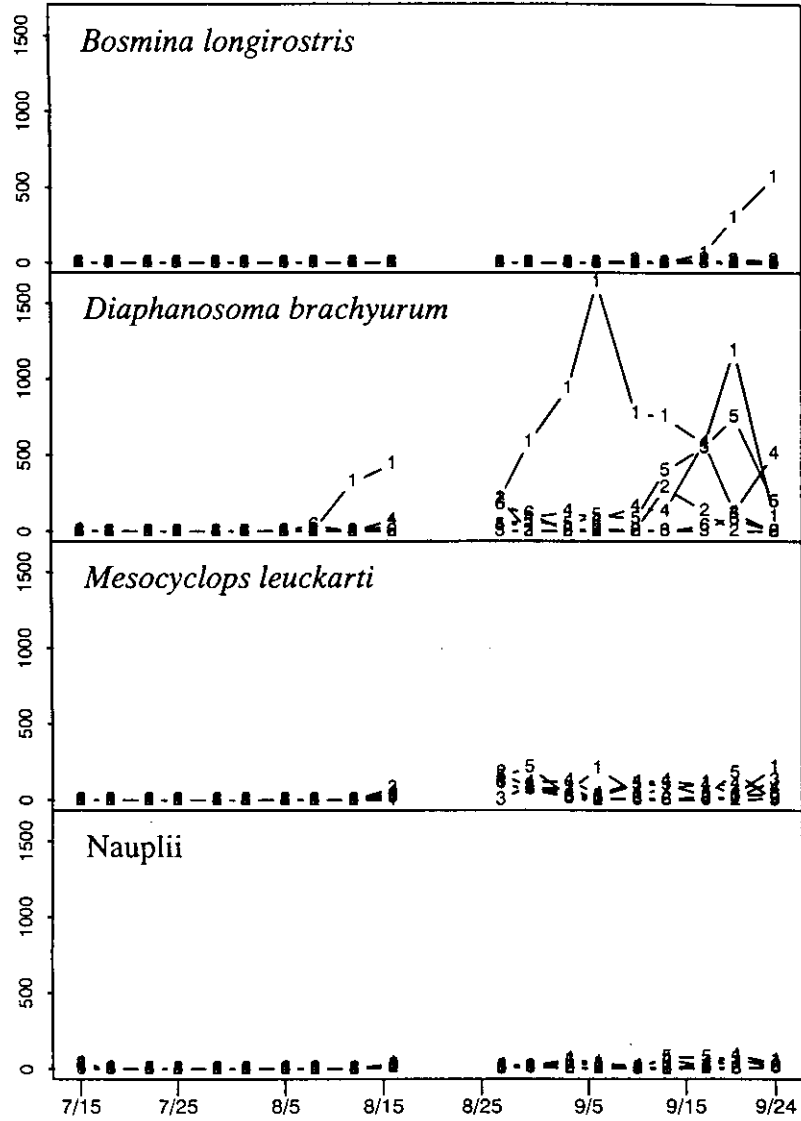


図9 動物プランクトン（枝角類，カイアシ類）の現存量変動。  
水界の番号は1から6の数字で示した。

Density (cells/ml)

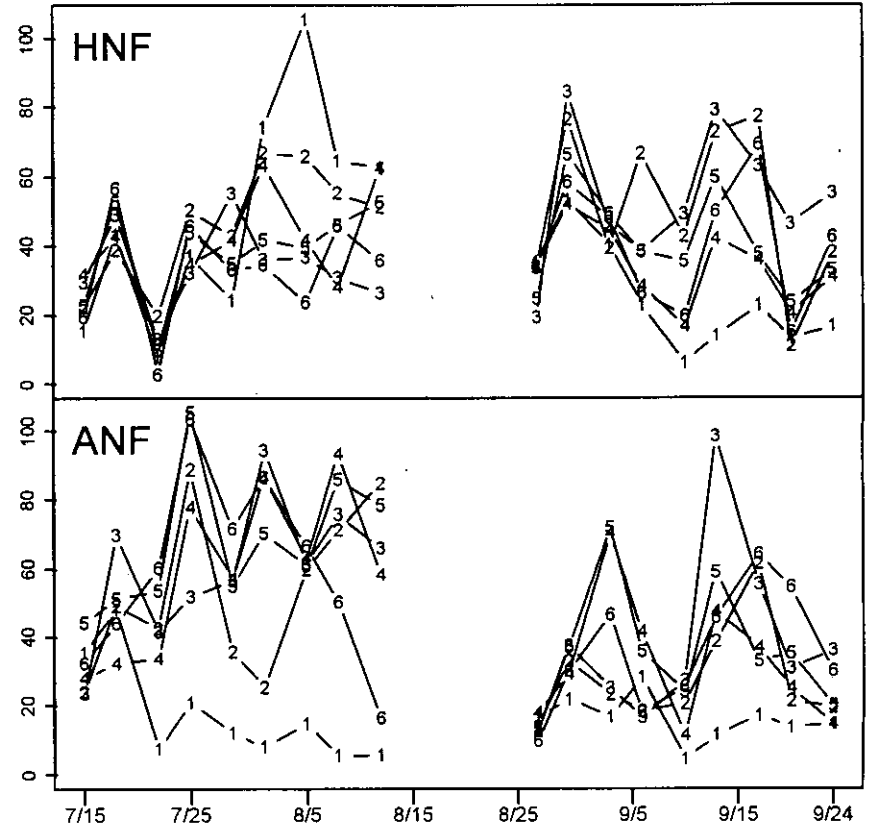


図10 HNFとANFの密度変化。水界の番号は1から6の数字で示した。

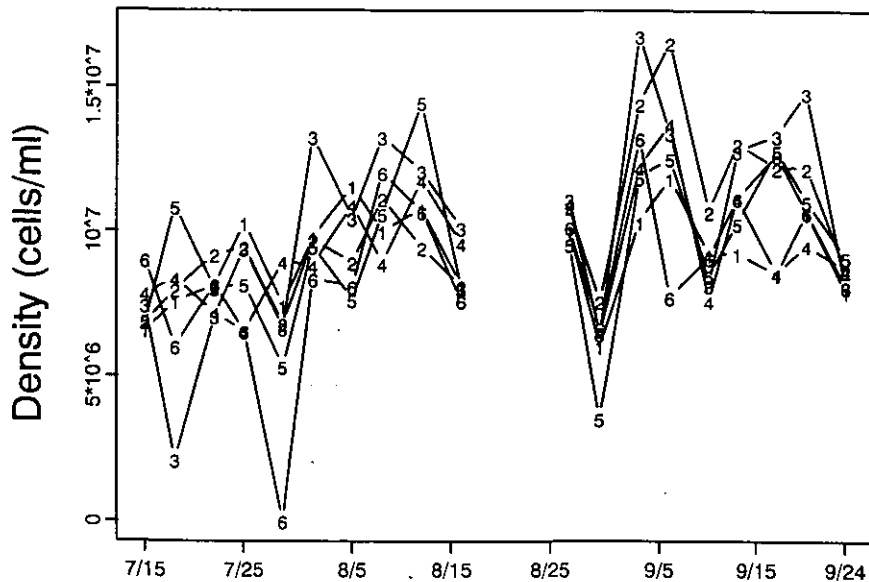


図 1 1 細菌類の密度変化。水界の番号は 1 から 6 の数字で示した。

(s.d. = 0.152,  $n = 81$ ) ほどの球状であったが、約 1 %前後の繊維状細菌( $2.958\mu\text{m}^3$ , s.d. = 2.072,  $n = 15$ ) も含まれていた。

40 $\mu\text{m}$ 以上と10 - 40 $\mu\text{m}$ の植物プランクトンのクロロフィル a 量は、前期の実験で、8月に入ってアオコの発生した水界 1 で常に高かったが、ハクレンが導入された残りの 5 基の水界では、ほぼ10 $\mu\text{g/l}$ 以下の低いレベルで推移した(図 1 2)。霞ヶ浦では、40 $\mu\text{m}$ 以上のクロロフィル a 量はアオコを形成する藍藻の現存量の指標になる。水界 1 のアオコの発生と同時期に、この水界で透明度が低下し(図 5)、pH が上昇している(図 7)。10 - 40 $\mu\text{m}$ と 2 - 10 $\mu\text{m}$ のクロロフィル a 量の変動は、後期に入って前期とは一転して水界 1 の値が他の水界よりも低くなった。2 $\mu\text{m}$ 以下のクロロフィル a 量は、実験期間を通じて他の分画に比べ低く、水界間でのバラツキも小さかった。

8月12日(前期)に測られた植物プランクトンの現存量は、やはり水界 1 が最も高かった(図 1 3)。網の組成でみると、どの水界でも藍藻(Cyanophyceae)が圧倒的な割合を占めていた。しかし、9月20日(後期)に、水界 1 の植物プランクトン現存量が最も低くなったのは、2 - 40 $\mu\text{m}$ のクロロフィル a 量の変動とつじつまが合う(図 1 2)。後期の網組成も前期と同様、藍藻が優占していたが、珪藻(Bacillariophyceae)の割合がわずかに増加している。また、原因は不明だが、水界 3 で

緑藻(Chlorophyceae)が目立つ。

藍藻を構成する属組成には水界によって違いがみられた(図 1 4)。前期に最も現存量の高かった水界 1 では、90.3%の藍藻が *Anabaena* (主に *Anabaena flos-aquae*) であったのに対して、他の水界では *Anabaena* は全くみられず、代わりに *Chroococcus* や *Aphanocapsa* が多く出現している。ただし、これらの属については、細胞の体積を直接計測することが困難であったので、群体を構成する寒天質の体積を求めた。そのため、これら 2 属の体積(現存量)は明らかに過大評価されている。後期(9月20日)の水界 1 では依然として *Anabaena* が優占したが、他の水界では *Chroococcus* の現存量が増大した。

単細胞もしくは 4 細胞以下の群体で存在するピコシアノバクテリアの密度は、前期に水界 1 で他の水界に比べ際だって数が少ない(図 1 5)。これは、アオコと栄養塩などをめぐる競合、あるいはアオコによる水界内への日射量の減衰(図 5)が、水界 1 でピコシアノバクテリアの増殖を抑制したためかもしれない。

溶存無機窒素(DIN)の組成は平均で約60%がアンモニアであった。台風があった8月15日に底泥が攪拌され、アンモニアが溶出しDIN値が上昇した(図 1 6)。溶存無機リン(DIP)は水界設置後、底泥からの溶出によって、一定して増加の傾向を示した。8月15日にDIPが一斉に低下したのは、台風で底泥の堆積物が浮遊し、それらの粒子にリン酸塩が吸着したためと考えられる。

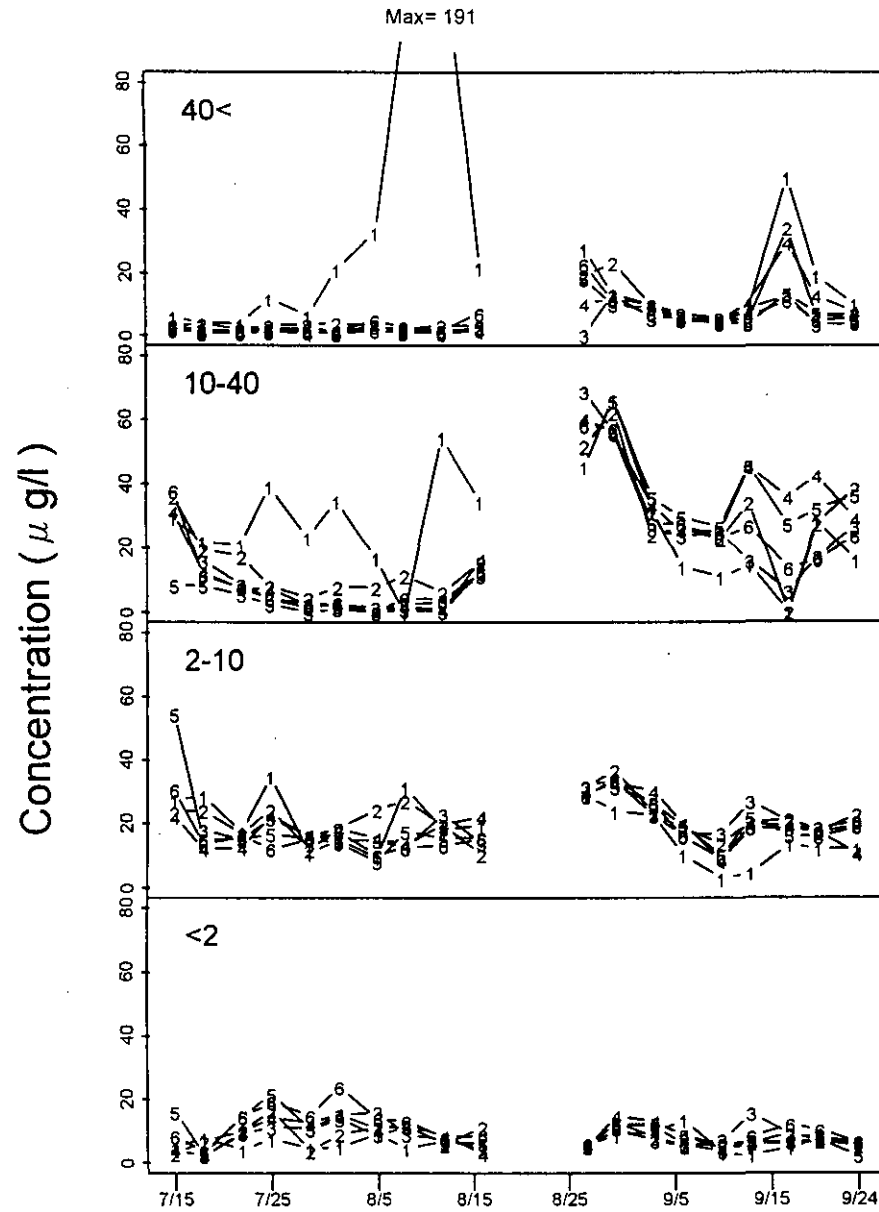


図12 サイズ分画ごとのクロロフィルa量の変化。  
水界の番号は1から6の数字で示した。

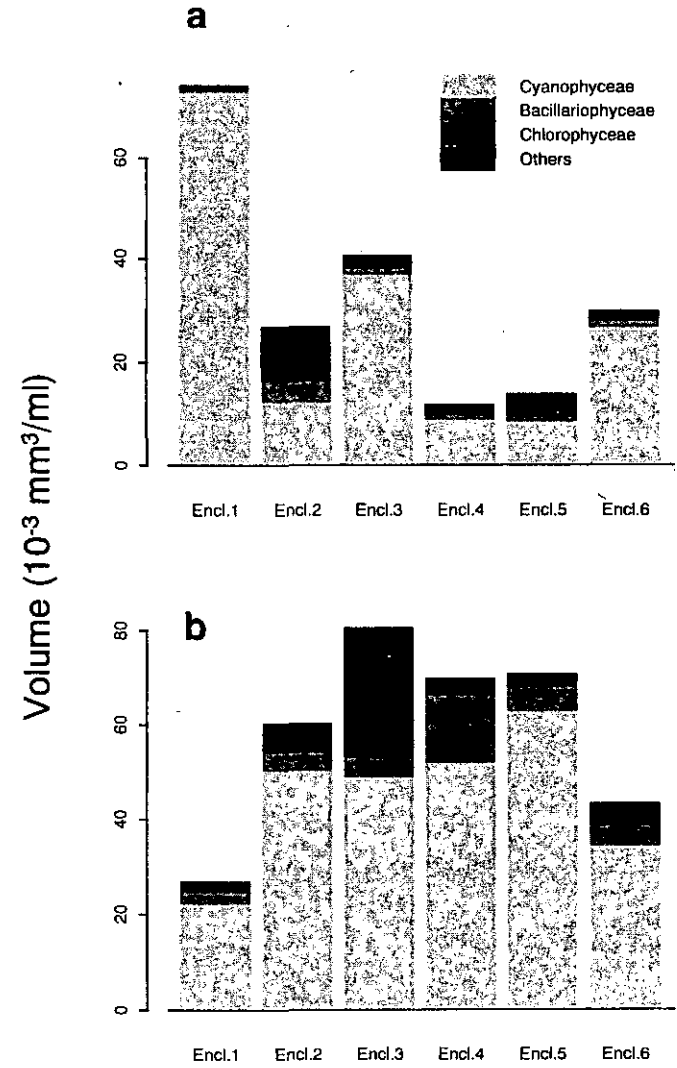


図13 各隔離水界において優占した、植物プランクトン網の現存量分布。  
前期の実験中、8月12日のサンプル(a), と後期の実験中、  
9月20日のサンプル(b)。

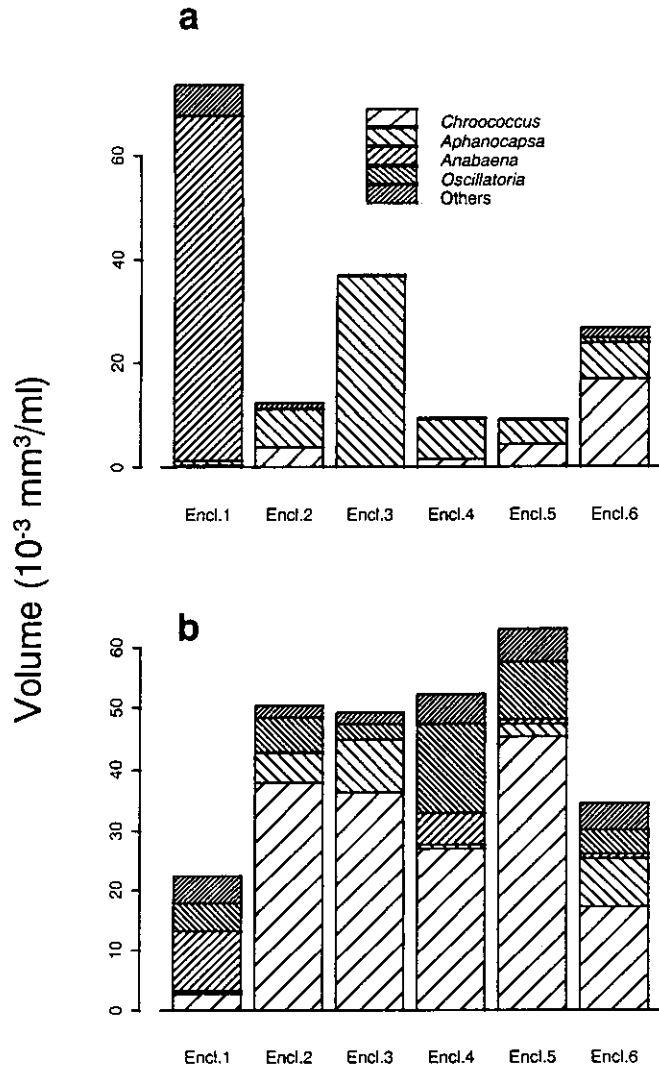


図14 各隔離水界において優占した、藍藻 (Cyanophyceae) の属の現存量分布。前期の実験中、8月12日のサンプル(a), と後期の実験中、9月20日のサンプル(b)。

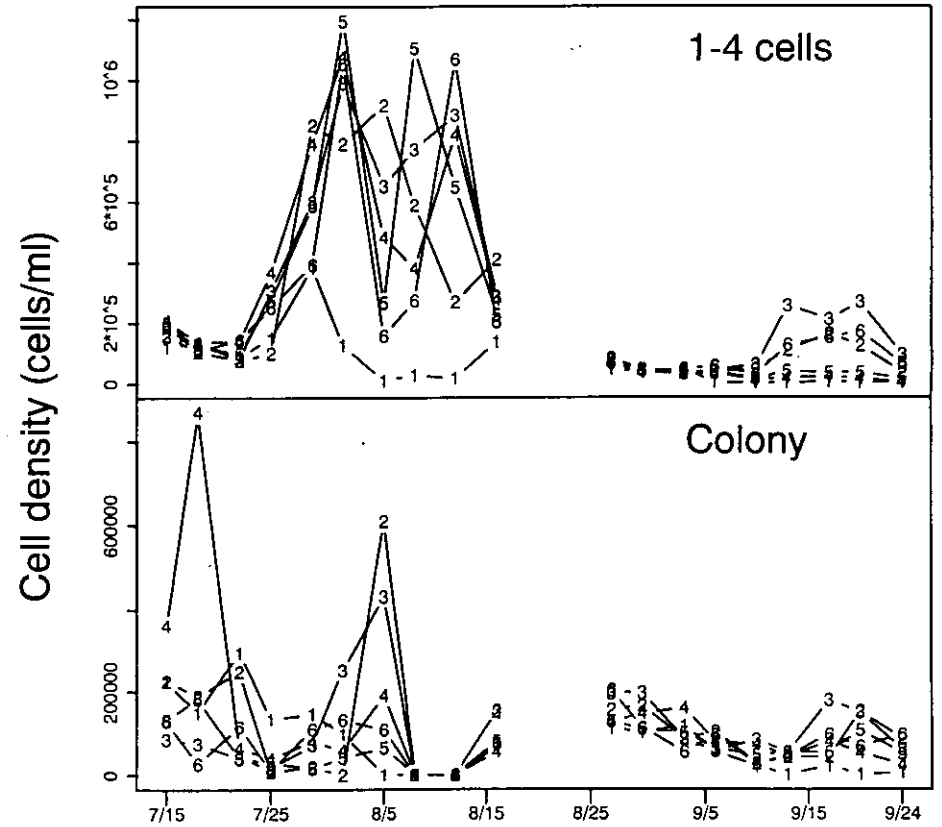


図15 ピコシアノバクテリアの細胞密度変化。単細胞もしくは4細胞以下の群体で存在する数(上)と、それ以上の細胞が集まった群体として存在する数(下)。

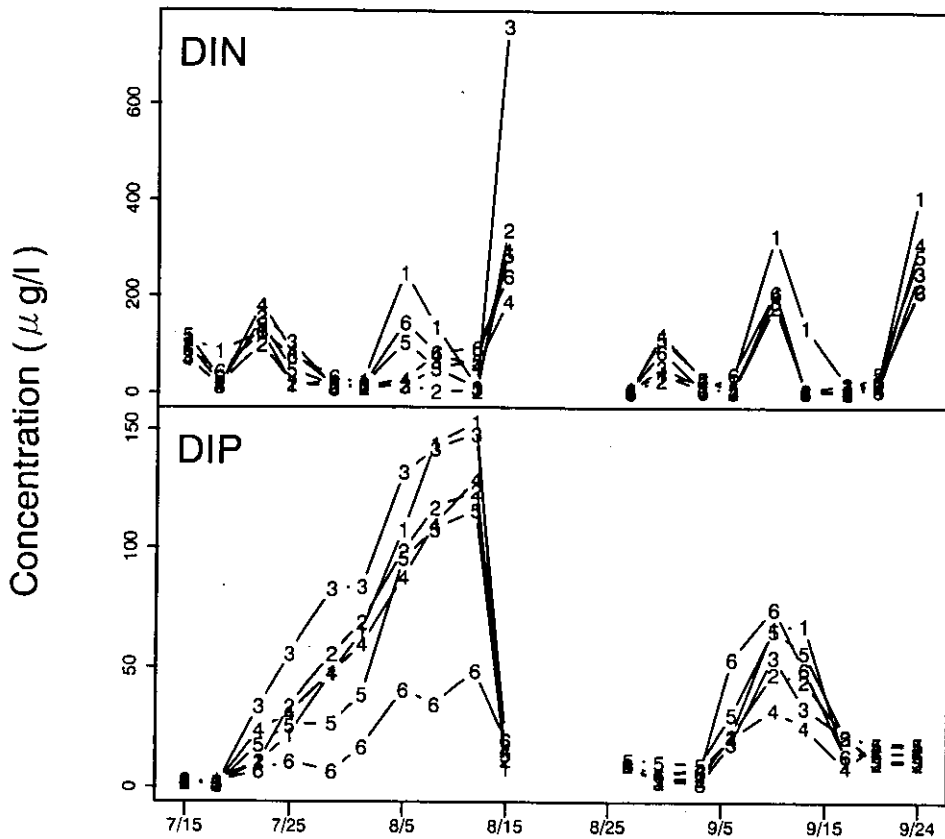


図 16 溶存無機窒素 (DIN) と溶存無機リン (DIP) の濃度変化。

### 3. 3 隔離水界食物網の捕食・被捕食関係

Y にとっての捕食者、被捕食者は Y の変動に対する説明変数として取り扱うと上で述べたが (図 3), 現実には捕食者も被捕食者も独立に変動しているわけではなく Y に依存して, つまりお互いに従属して変動している。本来, 捕食者の増加は Y の減少をもたらす, 被捕食者の増加は Y の増加をもたらす方向に作用する。よって, Y の変動を説明する回帰モデルの中では, 捕食者の係数は負の値, 被捕食者の係数は正の値に推定されるはずである。ところが, もし捕食者あるいは被捕食者の変動が Y に強く依存して (制限されて) いたとすると, Y の増加が捕食者の増加, あるいは被捕食者の減少を招くことも同等にあり得る。この場合, 回帰モデルの中で捕食者の係数は正の値に, 被捕食者の係数は負の値に推定されてしまう。しかし, 回帰モデルは, あくまでも Y の制限要因を説明変数とすることが前提である。従ってステップワイズ回帰分析で, たまたま因果関係が逆さまになってしまうような (係数の正負が逆になるような) モデルが選択された場合, そのモデルは除外して 1 つ前, あるい

は 2 つ前のステップのモデルを選んだ (表 2)。

まず, 枝角類の現存量変動を最もよく説明するモデルは, ハクレンの密度だけを説明変数とする 1 次回帰式であった (注: このモデルには前期のデータは含まれていない)。一般に, どちらかという植物プランクトン食であると考えられているハクレンの摂食圧の影響が, 枝角類の動物プランクトンにも強く及んでいたことがわかる。一方, カイアシ類はそもそも現存量が少なかったためか, その変動はハクレンをはじめ他のどの要素でも説明されなかった。

HNF の変動は, 1) 捕食者である枝角類と 2) 餌となる細菌の変動という top-down と bottom-up の効果によって有意に説明されたが, 説明される変動の割合はわずかに 9% 足らずであった。HNF の現存量が *Daphnia* などの枝角類に大きく制限されたり (Jürgens 1994, Köthe & Benndorf 1994), 細菌の密度に依存すること (Berninger et al. 1991) はよく知られている。HNF はまた, ピコシアノバクテリアを摂食することも知られているが, 本実験ではピコシアノバクテリアは有意な説明

表2 現存量と密度変化の重回帰分析の結果。推定された係数を互いに比較できるように、各変数は平均が0、分散が1になるように線形的に変換されてある。各重回帰式はステップワイス回帰によって選ばれた。変数の略号は脚注に説明した。推定された係数とF値の有意性は、\*0.01 < P < 0.05, \*\* P < 0.01で示した。

	反応変数 (Y)	説明変数	係数 (SE)	F値 (df1,df2)	R <sup>2</sup>
動物プランクトン	Clad	Fish	-1.317 (0.497)*	7.025* (1,52)	0.119
	HNF	Clad Bact	-0.241 (0.092)* 0.1841 (0.092)*	5.068** (2,105)	0.088
細菌	Bact	DIP	0.382 (0.088)**	12.89** (3,110)	0.260
		Tmp	0.355 (0.142)*		
		Exp	1.468 (0.282)**		
植物プランクトン	C40	Fish	-0.483 (0.102)**	33.9** (2,111)	0.379
		Exp	0.655 (0.203)**		
	C10.40	Fish	-0.389 (0.085)**	41.35** (2,109)	0.431
		Exp	0.720 (0.170)**		
	C2.10	Fish	-0.487 (0.087)**	18.96** (2,109)	0.258
		Clad	-0.370 (0.087)**		
	C2	Tmp	0.207 (0.093)*	4.975* (1,110)	0.043
	Pico	DIP	0.368 (0.073)**	43.42** (2,111)	0.439
		Tmp	0.472 (0.073)**		

Fish: ハクレンの現存量  
 Clad: *Bosmina longirostris*と*Diaphanosoma brachyurum*をあわせた現存量  
 HNF: 従属栄養性鞭毛藻の密度  
 Bact: 細菌の密度  
 Pico: 細胞数が1個から4個までのピコシアノバクテリアの密度  
 C40: 40μm以上の植物プランクトンのクロロフィル a 量  
 C10.40: 10μmから40μmの "  
 C10: 10μm以下の "  
 C2.10: 2μmから10μmの "  
 C2: 2μm以下の "  
 DIN: 溶存無機窒素量  
 DIP: 溶存無機リン量  
 Tmp: 水温  
 Exp: 実験番号 (前期の実験は1、後期の実験は2)

変数には選ばれなかった。ANFの変動はハクレンの密度とDINによって共に有意に説明された。しかし、係数の符号がそれぞれプラスとマイナスで、どちらも食物連鎖から予想される符号とは逆であったために、表2に取り上げなかった。ハクレンとANFの正の関係は、間接的な因果関係に基づいているのかもしれない。興味深いことに、Kajak et al. (1975) やShei & Liu (1990) もハクレンの導入後、ANFの渦鞭毛藻 (dinoflagellate) が相対的に増加したことを、隔離水界を用いた実験で突き止めているが、その原因については触れていない。

細菌の密度は水温と溶存リン量が高いほど多いという

傾向を示した。しかし、実験番号のダミーの変数が有意であったことは、後期の実験の方が前期よりも水温・溶存リン量以外の何らかの要因によって、そもそも密度が高かったことを意味している。今回の実験では、細菌はbottom-up効果を受けた現存量変動のパターンを示したが、*Daphnia* (Jürgens 1994) や HNF (Burns & Schallenberg 1996) 等の捕食者が細菌の現存量を強く支配するという報告もある。本実験中、どの水界にも *Daphnia* が出現していないこと、そして HNFの密度が低かったことが、細菌がtop-down効果をあまり受けなかった理由と考えられる。

40 $\mu\text{m}$ 以上の植物プランクトンの現存量は、前期・後期の実験を通してハクレンの摂食圧によってよく説明されたが、細菌の変動と同様に前期・後期の環境条件の違いも影響していた。ハクレンによる摂食圧の影響は、さらに10 - 40 $\mu\text{m}$ や2 - 10 $\mu\text{m}$ のサイズの植物プランクトンの現存量にも及んでいた。2 - 10 $\mu\text{m}$ の植物プランクトンの現存量変動には、ハクレンの摂食圧に加えて枝角類の摂食圧も関係していた。後期に入って10 - 40 $\mu\text{m}$ や2 - 10 $\mu\text{m}$ のクロロフィルa量が水界1で低くなっているが、これはハクレンのいないこの水界で大発生した *Diaphanosoma brachyurum* による植物プランクトンの摂食の影響と考えて間違いないだろう (図9, 12)。このように2 $\mu\text{m}$ 以上の植物プランクトンの現存量変動は、もっぱらハクレンや枝角類による摂食というtop-down効果によって説明された。

2 $\mu\text{m}$ 以下の植物プランクトンのクロロフィルa量の変動は、水温の季節変動によって、わずかに4%足らずが説明されたにすぎない。しかし一方、ピコシアノバクテリアの密度変化は水温とDIPの濃度によって44%も説明されている (表2)。

ハクレンをはじめプランクトン食性の魚類は、餌とな

るプランクトンを鰓耙という鰓の内側に櫛のように突起した骨で濾しとって摂食する。実験に利用したサイズのハクレン (前期101 $\pm$ 15 mm, 後期126 $\pm$ 14 mm, 平均尾叉長 $\pm$ 標準偏差) は鰓耙の間隔がおそらく15 - 20 $\mu\text{m}$ の間であろうと考えられる (岩田 1976)。本実験では、鰓耙の間隔よりも小さいはずの2 - 10 $\mu\text{m}$ の植物プランクトンから、ハクレンの摂食圧がかかり始めているような結果がでた。その理由としては、1) 実際は鰓耙の間隔より小さいプランクトンもハクレンにかなり摂食されている可能性、あるいは2) 植物プランクトンの分画の際に、群体あるいは細胞が破壊されてフィルターを通過すれば、隣接したサイズ分画 (例えば2 - 10 $\mu\text{m}$ と10 - 40 $\mu\text{m}$ のクロロフィルa量など) が互いに相関した値になる可能性、などが考えられる。

ハクレンの密度と水界の透明度の間には強い正の相関が見られた ( $r = 0.663$ ,  $n = 102$ ,  $P < 0.0001$ )。ただし、透明度の向上する傾向は、ハクレンの密度が50  $\text{g}/\text{m}^3$ を越えるとあまり明瞭でなくなる (図17)。明らかにハクレンはアオコや大型の植物プランクトンを摂食し、その結果、水界内の湖水の透明度向上に役立った。

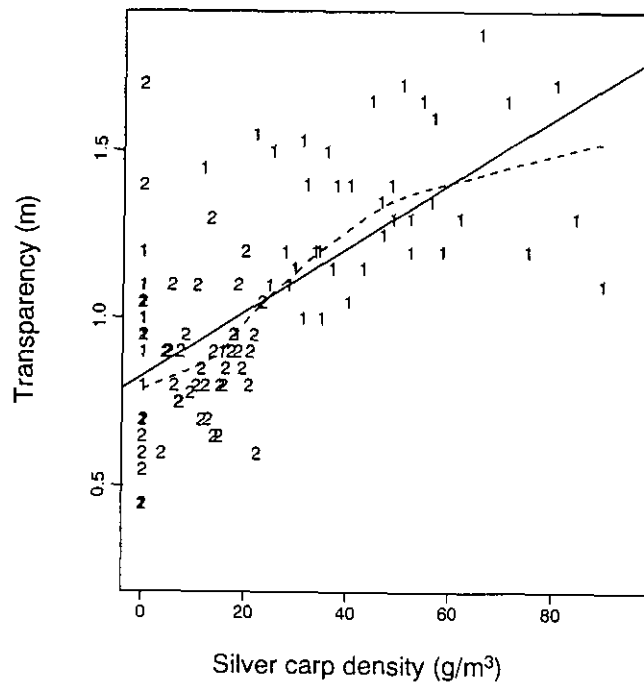


図17 ハクレンの密度と水界の透明度の関係。観測点は1 (前期の実験) あるいは2 (後期の実験) で表示した。直線回帰式は、透明度 (m) =  $0.826 + 9.60 \times 10^{-3} \cdot$  ハクレン密度 ( $\text{g}/\text{m}^3$ ),  $F = 78.51$  ( $df1 = 1$ ,  $df2 = 100$ ,  $P < 0.0001$ ),  $R^2 = 0.440$ 。破線は  $f = 2/3$  のLOWESS曲線 (Cleveland 1979)。図中および回帰式に台風直後 (8月16日と9月24日) の12個のデータは含まれていない。ハクレンの密度は水界ごと、前期・後期ごとの成長の回帰式 (図8) から推定した値を用いた。

Shei & Liu (1991) はハクレンとコクレンを導入した隔離水界で、10-20日という短い期間でアオコが完全に消失し、それと同時に植物プランクトンの優占種が、30 $\mu$ m以下の小型のものに置き換わったことを観察している。本実験でも、水界2から6で、一次生産を支える植物プランクトンが小型化し、ピコシアノバクテリアが増加した。ハクレンの導入は一方で、動物プランクトンの減少を招き、このことが、摂食圧から解放された小型(10 $\mu$ m以下)の植物プランクトンやANFの増殖をさらに助長することになったと考えられる。本研究では、植物プランクトン食魚をtop predatorとした系でのtrophic cascadeの一面を明らかにし、植物プランクトン食魚を、富栄養化の進んだ湖沼に人為的に放流することが、水質の浄化に役立つ可能性のあることを実証することができた。

### 参考文献

- Beminger, U. -G., B. J. Finlay, & P. Kuuppo-Leinikki. 1991. Protozoan control of bacterial abundances in freshwater. *Limnol. Oceanogr.* 36: 139-147.
- Bottrell, H. H., A. Duncan, Z. M. Gliwicz, E. Grygierek, A. Herzig, A. Hillbricht-Ilkowska, H. Kurasawa, P. Larsson & T. Weglenska. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.* 24: 419-456.
- Brooks, J. L., & S. I. Dodson. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- Burns, C. W., & M. Schallenberg. 1996. Relative impacts of copepods, cladocerans and nutrients on the microbial food web of a mesotrophic lake. *Journal of Plankton Research* 18: 683-714.
- Carpenter, S. R., J. F. Kitchell, & J. R. Hodgson. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35: 634-639.
- Carpenter, S. R., J. F. Kitchell, J. R. Hodgson, P. A. Cochran, J. J. Elser, M. M. Elser, D. M. Lodge, D. Kretchmer, X. He, & C. N. von Ende. 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology* 68: 1863-1876.
- Cleveland, W. S. 1979. Robust locally-weighted regression and smoothing scatter-plots. *J. Am. Stat. Assoc.* 74: 829-836.
- DeMelo, R., R. France, & D. J. McQueen. 1992. Biomani-  
pulation: Hit or myth? *Limnol. Oceanogr.* 37: 192-207.
- Dillon, P. J. & F. H. Rigler. 1975. A simple method for predicting the capacity of a lake for development based on lake trophic status. *J. Fish. Res. Board Can.* 32: 1519-1531.
- Draper, N. R., & H. Smith. 1981. *Applied Regression Analysis*. John Wiley & Sons, 709 p.
- 岩田勝哉 1976. 藻類食性コイ科魚類の形態学的、生理学的研究( I )—カワチブナとハクレンおよびニゴロブナの摂餌器官の発達と摂餌率の変化—。 *陸水学雑誌* 37 : 135-147.
- Jürgens, K. 1994. Impact of Daphnia on planktonic microbial food webs - A review. *Marine Microbial Food Webs* 8: 295-324.
- Kajak, Z., J. Rybak, I. Spodniewska & W. A. Gadadlewski. 1975. Influence of the planktivorous fish, *Hypophthalmichthys molitrix*, on the plankton and benthos of the eutrophic lake. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 22: 301-310.
- 湖沼環境調査指針 1982. 社団法人 日本水質汚濁研究協会編. 公害対策技術同友会発行 257 p.
- Köthe, A. & J. Benndorf. 1994. Top-down impact of *Daphnia galeata* on pelagic heterotrophic flagellates in a whole-lake biomanipulation experiment. *Marine Microbial Food Webs* 8: 325-335.
- Mathes, J., & H. Arndt. 1994. Biomass and composition of protozooplankton in relation to lake trophy in north German lakes. *Marine Microbial Food Web* 8: 357-375.
- Mazumder, A. 1994. Phosphorus-chlorophyll relationships under contrasting herbivory and thermal stratification: predictions and patterns. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 390-400.
- Sakamoto, M. 1966. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth. *Arch. Hydrobiol.* 62: 1-28.
- Schindler, D. W. 1978. Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's lakes. *Limnol. Oceanogr.* 23: 478-486.
- Shapiro, J. 1990. Biomanipulation: The next phase - making it stable. In Gulati RD, Lammens EHRR, Meijer M.-L., van Donk E eds. *Biomanipulation - Tool for water management*, Kluwer Academic Publishers, Belgium, pp 13-27.

- Shapiro, J., V. Lamarra, & M. Lynch. 1975. Biomanipulation: An ecosystem approach to lake restoration. In Brezonik P.L. & J.L. Fox eds. Proceedings of a symposium on water quality management through biological control, University of Florida, Gainesville, Florida.
- Shapiro, J. & D. I. Wright. 1984. Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota the first two years. *Freshwat. Biol.* 14: 371-383.
- Shei, P. & J. Liu. 1990. Studies on the influence of planktivorous fishes (silver carp and bighead carp) on the phytoplankton community in a shallow, eutrophic Chinese lake (Donghu Lake) using enclosure method. In Liu, J.K. et al., eds. Annual Report of State Key Laboratory for Freshwater Ecology and Biotechnology of China (FEBL), 1990. (1991). pp 15-24. International Academic Publishers, Beijing.
- Shei, P. & J. Liu. 1991. Studies on the influences of planktivorous fishes (silver carp and bighead carp) on the "water bloom" in a shallow, eutrophic Chinese lake (Lake Donghu) using enclosure method. In Liu, J. K. et al., eds. Annual Report of State Key Laboratory for Freshwater Ecology and Biotechnology of China (FEBL), 1991. (1992). pp 21-24. International Academic Publishers, Beijing.
- Smith, V. H. 1982. The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: An empirical and theoretical analysis. *Limnol. Oceanogr.* 27: 1101-1112.
- 高村典子・石川 靖・三上英敏・三上 一・藤田幸生・樋口澄男・村瀬秀也・山中 直・南條吉之・猪狩忠光・福島武彦 1996. 日本の湖沼34水域の栄養塩レベルと細菌, ピコ植物プランクトン, 鞭毛藻(虫)および繊毛虫の密度の関係. *陸水学雑誌* 57: 245-259.
- Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommung der quantitativen phytoplankton - Methodik, *Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 9: 1-38.