魚の水質、物質循環に及ぼす影響に関する実験的研究

福 島 武 彦* 松 重 一 夫* 相 崎 守 弘*
 朴 濟 哲** Rokaya H. Goma** 孔 東 壽***

Effect of Fish on Water Quality and Nutrients Cycle from an Outdoor Pond Experiment

Takehiko FUKUSHIMA*, Kazuo MATSUSHIGE*, Morihiro AIZAKI*,
 Je-Chul PARK**, Rokaya H. GOMA** and Dog-Soo KONG***

* Natl. Inst. Environ. Stud., 16-2, Onogawa, Tsukuba, Ibaraki 305 Japan

** Tokyo Univ. of Fisheries, 4-5-7, Konan, Minato-ku, Tokyo 108 Japan

*** Korea Natl. Inst. Environ. Res., 280-17 Pulgwang-Dong, Eunpyung-gu, Seoul 122-040 Korea

Abstract

The influences of fish (goldfish) on water quality and nutrients cycle (carbon, nitrogen, phosphorus) were investigated during 39 days in the summer of 1993, using six outdoor experimental ponds (36 m³) with the same water residence times and nutrient inputs. Blue-green algae dominated the ponds with fish. Compared with ponds without fish, the ponds with high densities of fish had standing stocks of zooplankton and macrozoobenthos nearly one order of magnitude lower, about twice the concentrations of chlorophyll *a* and twice the rate of primary production. Settling rates of particulate substances in the high density ponds were nearly half those observed in ponds with no fish. The processes of sedimentation and exchange with air played important roles in the nutrient budgets as well as the in- and outflows and the changes in nutrient standing stocks. The high concentrations of chlorophyll *a* in the fish ponds were attributed in part to the lower zooplankton grazing pressure and in part to the higher nutrient concentrations due to lower settling rates and rapid nutrient recycling between biomass and dissolved components.

Key words: lake ecosystem, biomanipulation, nutrient cycle, sedimentation, top-down and bottom-up effect

1. はじめに

湖沼のような水域においては、プランクトン食性の魚の多少が、動物プランクトンの種、サイズ、構造¹⁾、栄養塩の循環特性²⁾、動物ならびに植物プランクトン現存量の振動現象³⁾などに大きな影響を与えていることが知られている。こうした特性を利用して、生態系の一部分を制御することから、植物プランクトンの現

存量、ひいては有機汚濁を減少させようとする「バイオオマニピュレーション (Biomanipulation)」が、生態系管理技術、経済的な技術として注目されている^{4)~6)}。

しかし、生態系操作に関する実験、観測は多々あるものの^{7)~9)}、植物、動物プランクトン種、量、栄養塩濃度などの情報に限られている場合がほとんどで、機構の解明に手がかりを与えるものはあまり多くない。現在の所、魚の生態系に及ぼす影響の原因としては、(1)

* 国立環境研究所 〒305 茨城県つくば市小野川16-2

** 東京水産大学 〒108 東京都港区港南 4-5-7

*** 韓国国立環境研究院 韓国ソウル市思平区佛光洞280-17

動物プランクトンを捕食すること, (2)水中の栄養塩量を変化させること, が考えられている。すなわち, (1)はトップダウン (top-down) 効果, (2)はボトムアップ (bottom-up) 効果である。また, (1)の機構としては, (1-a)動物プランクトンの量の変化によって¹⁰⁾, (1-b)動物プランクトンの種構造の変化によって¹¹⁾, 植物プランクトンへの摂食圧を変化させると考えられている。また(2)の機構としては, (2-a)動物プランクトンの糞の沈殿により¹¹⁾, (2-b)動物プランクトンの鉛直移動によって⁵⁾, 下方への物質輸送フラックスを変化させる, (2-c)底泥を魚が食べることから^{2), 12)}, (2-d)底泥のpH状態を変化させることから¹³⁾, 底泥からの栄養塩の回帰量を変える, などが提案されている。Shapiro & WrightはRound Lake⁵⁾, Reinertsen et al.はLake Haugatjern¹³⁾の全湖実験から, (1)以外に(2)の機構が存在することを示したが, その評価, 定量性に関しては依然不明な点が多い。

このため本研究では, 魚の水質, 物質循環に及ぼす影響, 機構を定量的に明らかにすることを目標に, 6つの屋外実験池を使い魚密度を変化させ, その時の1)生物量と生態系構造, 2)栄養塩, 有機物濃度, 3)光合成, 呼吸等の代謝速度, 沈降フラックス, 分解速度, 魚の排出速度などの物質循環速度を測定した。次に, その結果を用いて, 生態系構造と水質変動, 物質循環との関係を解析した。

2. 実験方法

国立環境研究所臨湖実験施設(茨城県稲敷郡美浦村)にある小型屋外実験池(一辺3mの正六角形, 水深1.55m, 容積約36m³; 6個)にビニールシート(ナイロン製)をはり, 砂汙過後の霞ヶ浦湖水をため, 窒素として2mg・l⁻¹, リンとして0.2mg・l⁻¹濃度が增加するようにNaNO₃, KH₂PO₄を添加した。さらに, 滞留時間が20日となるよう, 初期濃度と同じ栄養塩を添加した砂汙過後の湖水(流入水)を連続的に池に注入し, また池の下層(底面上約50cm)にサイホンの一端を置

き, 常に一定水位となるよう水を流出させた。なお, こうした栄養塩濃度, 窒素/リン(N/P)比, 滞留時間は, *Microcystis* sp.を発生させやすい条件であることが過去の実験からわかっている¹⁴⁾。

こうした池へ自然の溜池で大量発生した *Microcystis* sp.をクロロフィル *a* 濃度として約10μg・l⁻¹となるよう加えた(1993, 8, 2)。1日後, それぞれの池でTable 1の初期密度となるよう金魚(Goldfish; *Carassius auratus*)を入れた。魚として金魚を選んだ理由としては, 1個体あたりの重量が小さく, 密度の小さい池にも多くの個体数を入れることが可能であること, 予備を手に入れやすいこと, 雑食性であるので高密度に入れても餓死の危険性が少ないことである。しかし, 各池で毎日1~10匹程度の死亡があったので, 毎日その数を記録するとともに, 常に池中の魚数が同じとなるよう予備のものを補給した。なお, 魚密度の影響の評価が確実となるよう, 実験は魚密度に関して二連で行った。その程度は, 低密度で霞ヶ浦の状態に近く(ハゼ, フナ・コイ, イサザアミ, エビなどで20~60g湿重・m⁻², すなわち1gC・m⁻³程度¹⁵⁾), 高密度はその10倍として魚の影響を強調したものとした。以降, 魚のいないPond 1,4をNP(No fish pond), 低密度のPond 3,6をLP(Pond of low density fish), Pond 2,5をHP(Pond of high density fish)と略す。

水サンプルの採取はPond 1~3では毎日, Pond 4~6ならびに流入水では週3回(月, 水, 金曜), 午前10時に行った。すなわち, 池水サンプルは池の中央から1mの柱状採水器を用いて採取した。同時に, 柱状採水器4杯の水(10l)を開口部100μmのプランクトンネットを通過させ, 捕捉されたものを動物プランクトン資料とした。サンプル水は実験室に持ち帰り, 植物プランクトン用のサンプル等を分取した後, GF/Fフィルター(ワットマン社)で汙過を行った。植物・動物プランクトンサンプルはホルマリンで固定後, 沈降濃縮したものを検鏡した。乾燥重量(DW)は汙過後のGF/Fフィルターを80°C 4時間乾燥後に再秤量す

Table 1 Mean wet weights and densities of goldfish at the beginning and the end of the experiment period

	Initial (1993, 8, 3)		End (1993, 9, 10)	
	mean wet weight g	density gC m ⁻³	mean wet weight g	density gC m ⁻³
Pond 1 & 4 (NP)	0	0	0	0
Pond 2 (HP)	2.86	14.0	3.65	17.9
Pond 3 (LP)	2.86	1.61	5.53	3.11
Pond 5 (HP)	2.86	14.0	3.51	14.5
Pond 6 (LP)	2.86	1.63	7.18	4.16

ることから、懸濁態炭素濃度 (POC)、懸濁態窒素濃度 (PON) は CHN コーダー (柳本 MT-5) で測定した。クロロフィル *a* 濃度は Marker et al. の方法¹⁶⁾で、フィコシアニン濃度は Otsuki et al. の方法¹⁷⁾で測定した。NO₃-N, NO₂-N, NH₄-N, PO₄-P の分析はオートアナライザー (テクニコン社 Traacs-800) で行った¹⁸⁾。また、溶存態窒素 (DTN)、溶存態リン (DTP) は汙液に、全リン (TP) は原液にそれぞれペルオキシ二硫化カリウムを加えて、加圧分解後に同様な方式で測定した。溶存有機態窒素 (DON) は DTN から NO₃-N, NO₂-N, NH₄-N の和を差し引いて求めた。また、溶存有機炭素 (DOC) は乾式酸化法 (島津 TOC-5000) により求めた。汙液のタンパク質、炭水化物は凍結乾燥により5倍程度濃縮してからローリーフォリン法、アンソロン法¹⁹⁾により測定した。こうしたサンプリングは1993、9、10までの39日間にわたり連続して行った。なお、流入水の供給はその後約1年ほど継続して行い、1994年の夏期には以上とほぼ同様の実験を行ったが、その解析と本実験との比較は別報で行うこととする。このため、本論文は生態系操作後の初期変化を解析したものになっている。

以上のような、水質変動の追跡とあわせて、実験開始、終了時の金魚量の測定、実験期間中数回の全菌数 (0.2μm のニュークレオプフィルターで汙過し、アクリジンオレンジで染色後蛍光顕微鏡で計数)、実験後半期での底生生物の測定 (Pond 1,2 のみ) を行った。また、沈殿ビン²⁰⁾を池下層 (底面上30cm) に設置し、2～3日間隔で溜ったものを取り上げ、沈殿物(A)とした。

また、20l の円柱型バケツを実験期間中池の底に置き、そこに溜まったものを実験終了時に引き上げることから沈殿物(B)を得た。これらのサンプルについては、量を測定後、その一部の乾燥重量、クロロフィル *a* を測定するとともに、残りを凍結乾燥し、炭素、窒素、リン含量を水の懸濁態成分と同様な方法で測定した。さらに、Pond 1,2 には上層 (0.5m)、下層 (1.0m) に水温、DO、pH センサーを設置し、5分に一度の測定値を連続記録することから湖内での生産量、呼吸量の推定を行った (フリーウォーター法)²¹⁾。また、ポリカーボネートの容器、プランクトンネットで覆った容器 (それぞれ約10l) に金魚を閉じこめ、その中の水、糞を採取することから、金魚からの有機物、栄養塩の排泄速度を測定した²²⁾。

3. 結 果

3.1 生物種と量

実験期間中の平均値として各池での卓越植物プランクトン種を上位3番目まで示した Table 2 から、魚のいない NP では緑藻類が卓越し、魚のいる LP、HP ではラン藻類が多いものの、Pond 2 では珪藻類、鞭毛藻類、Pond 6 では鞭毛藻類もかなり存在することがわかる。これはラン藻類に特有な色素といわれるフィコシアニンの濃度 (後述; Table 4) からも明らかである。実験に先立ちすべての実験池の防水シートを洗浄したが、Pond 2 のみ新しいものに変えた。Pond 2,5 池水の汙過水を用いた *Microcystis aeruginosa* の室内培養試験から、Pond 2 の水では増殖が見られず、溶存成分

Table 2 Dominant species of phytoplankton in each pond

	1st	2nd	3rd
Pond 1 (NP)	<i>Scenedesmus max.</i> G; 97	<i>Oocystis parva</i> G; 88	<i>Coelastrum cam.</i> G; 82
Pond 2 (HP)	<i>Nitzschia holsatica</i> D; 88	<i>Cryptomonas sp.</i> F; 70	<i>Oscillatoria sp.</i> B; 65
Pond 3 (LP)	<i>Merismopedia ten.</i> B; 119	<i>Oscillatoria sp.</i> B; 98	<i>Microcystis sp.</i> B; 81
Pond 4 (NP)	<i>Coelastrum cam.</i> G; 155	<i>Oscillatoria sp.</i> B; 67	<i>Oocystis parva</i> G; 54
Pond 5 (HP)	<i>Microcystis sp.</i> B; 497	<i>Oscillatoria sp.</i> B; 155	<i>Dictyosphaerium pul.</i> G; 64
Pond 6 (LP)	<i>Eudorina elegans</i> F; 154	<i>Oscillatoria sp.</i> B; 74	<i>Pandorina morum</i> F; 41

F; Chromonadea, B; Cyanophyceae, D; Bacillariophyceae, G; Chlorophyceae, number: x100 cells ml⁻¹

Table 3 Dominant species of zooplankton and macrozoobenthos

	Pond 1	Pond 2	
Zooplankton	372	25	μgC l ⁻¹
1st	<i>Bosmina sp.</i>	<i>Bosmina sp.</i>	
2nd	<i>Brachionus sp.</i>	<i>Brachionus sp.</i>	
Macrozoobenthos	3.4	0.15	gC m ⁻²
1st	<i>Chironomus sp.</i>	<i>Pentaneura sp.</i>	
2nd	<i>Pentaneura sp.</i>	<i>Chironomus sp.</i>	

Table 4 Summary of the water quality variations

		Pond 1	Pond 4	Pond 3	Pond 6	Pond 2	Pond 5	Inflow
Average ± Standard dev.	Chlorophyll a ($\mu\text{g l}^{-1}$)	65±40	82±52	74±29	74±30	144±72	142±63	2±1
	Phycocyanin ($\mu\text{g l}^{-1}$)	10±17	4±7	70±56	27±27	1±2	326±257	2±2
	DOC (mg l^{-1})	3.3±0.3	3.2±0.4	3.4±0.3	3.8±0.8	4.4±0.7	3.6±0.5	2.7±0.1
	C-Carbohydrate(mg l^{-1})	0.50±0.10	0.44±0.14	0.57±0.16	0.62±0.28	0.89±0.30	0.65±0.22	0.26±0.03
	C-Protein (mg l^{-1})	0.93±0.13	0.85±0.15	0.87±0.03	0.83±0.15	1.09±0.16	0.90±0.19	0.68±0.07
	POC (mg l^{-1})	4.1±2.0	4.5±2.5	3.5±1.3	3.2±1.2	4.5±1.8	6.4±3.2	0.3±0.1
	NH ₄ -N (mg l^{-1})	0.019±0.016	0.010±0.007	0.014±0.019	0.014±0.013	0.021±0.031	0.015±0.023	0.006±0.002
	NO ₂ -N (mg l^{-1})	0.014±0.004	0.008±0.004	0.013±0.008	0.016±0.008	0.058±0.017	0.028±0.026	0.003±0.003
	NO ₃ -N (mg l^{-1})	0.96±0.59	0.60±0.67	0.26±0.23	0.83±0.69	0.85±0.67	0.85±0.78	0.56±0.11
	DON (mg l^{-1})	0.48±0.09	0.40±0.08	0.42±0.08	0.47±0.09	0.64±0.17	0.56±0.14	0.30±0.06
	N-Protein (mg l^{-1})	0.29±0.04	0.26±0.04	0.27±0.01	0.26±0.05	0.34±0.05	0.28±0.06	0.21±0.02
	PON (mg l^{-1})	0.65±0.26	0.68±0.33	0.59±0.20	0.55±0.17	0.77±0.28	1.21±0.58	0.04±0.02
	TN (mg l^{-1})	2.12±0.31	1.70±0.43	1.60±0.38	1.87±0.52	2.34±0.51	2.66±0.28	0.91±0.11
	PO ₄ -P (mg l^{-1})	0.066±0.040	0.038±0.051	0.006±0.011	0.040±0.062	0.019±0.036	0.038±0.062	0.035±0.009
	TP (mg l^{-1})	0.19±0.02	0.15±0.04	0.12±0.04	0.13±0.70	0.15±0.05	0.21±0.34	0.05±0.01
Maximum	NH ₄ -N (mg l^{-1})	0.062	0.035	0.096	0.048	0.117	0.087	0.013
Coef. of var.*1	Chlorophyll-a	0.56	0.44	0.29	0.32	0.47	0.19	
Ratio (av. / av.)	Chlorophyll-a/DW	4.40	4.59	5.37	5.57	8.34	6.64	
	POC/PON	6.24	6.67	5.89	5.81	5.91	5.31	

*1; calculated for the latter 24 days

に何らかの阻害物質が含まれていたものと考えている(北村 私信)。魚がいなくなるとラン藻類のブルームが減る現象は、富栄養の Lake. Trummen での隔離水界実験²⁾、Lake. Haugtjern での全湖実験¹³⁾でも観察されているが、その傾向が見られない場合もある⁸⁾。魚が少なくなり動物プランクトンの摂食圧が高まると、その摂食圧に対抗できる能力を持つ植物プランクトングループ(増殖速度、大きさ、毒性等)が卓越するという機構⁸⁾が想定されるが、その詳細は不明である。

次に、動物プランクトン、底生生物に関しては種類の差はほとんどないものの、HP では NP と比べ 1 オーダー以上少ない密度となっている (Table 3)。ここで、動物プランクトンの場合には検鏡から得られた各種類の個体数密度に、種ごとの体積(花里 私信)を乗じ、さらに炭素含量を 46.4% (数サンプルの実測値)として炭素濃度に換算した。また、他の池の平均動物プランクトン量は、Pond 3; 64, Pond 4; 312, Pond 5; 56, Pond 6; 63 それぞれ $\mu\text{gC} \cdot \text{l}^{-1}$ と、傾向は Table 3 と同じである。以上から、魚がいると捕食圧がかかり、動物プランクトン、底生生物は減少することが明らかである。なお、バクテリア数はどの池も $(1-5.1) \times 10^6 \text{no} \cdot \text{ml}^{-1}$ の範囲に入り、その炭素量は $0.2 \text{mgC} \cdot \text{l}^{-1}$ を下回り^{23),24)}、他の構成要素と比べて無視しうる。また、壁面に付着した微生物量は浮遊性のものと比べ少なく無視した。

以上の結果をまとめて、炭素量を指標として各構成要素の現存量を比較したものが Fig. 1 である。NP では植物プランクトンに対して動物プランクトンは 1/10

Fig. 1 Structure of ecosystem in each pond ($\text{mgC} \cdot \text{l}^{-1}$). P; Phytoplankton, Z; Zooplankton, B; Macrozoobenthos, F; Fish

程度、底生動物は約 2 / 3 倍存在した(底生動物の炭素含量は乾重の 48% として計算²⁵⁾)。HP ではこれらの比はそれぞれ 0.6%, 2 % 程度と小さいが、魚は植物プランクトンに対し 3 ~ 4 倍存在した。なお、植物プランクトンの現存量は水中の懸濁態炭素量(後述 Table 4)から動物プランクトンとデトリタスの炭素量を差し引いて求めた。ここで、デトリタスの炭素量は流入水の懸濁態炭素量の平均値 ($0.3 \text{mgC} \cdot \text{l}^{-1}$) とした。

3.2 水質特性

水質変化の特徴を整理すると、以下のようになる。

(1) NP, LP, HP の順にクロロフィル a 濃度が高くなった (Table 4)。また、POC, PON は主として植物プランクトン量を表現していると考えられるが、LP, NP, HP の順に増加した。後者で LP と NP の間の逆

転が見られるものの、魚がいると植物プランクトン量が増えるという傾向は従来の報告の多くと同じであり、その原因については4.で考察する。またNPでは、動物プランクトンが増加すると植物プランクトンが減少する関係が明白に見られ、摂食圧が極めて高いことがうかがわれる (Fig. 2 また、後述の Fig. 8)。

(2)実験池中のDOC, DON は流入水と比べ平均値でそれぞれ $0.5 \sim 1.5 \text{ mgC} \cdot \text{l}^{-1}$, $0.1 \sim 0.34 \text{ mgN} \cdot \text{l}^{-1}$ 高く、その程度は魚が多いほど高い傾向にあった (Table 4)。これらは実験開始後、特に植物プランクトンの減衰時に増加した。また、DOC, DON と動物プランクトン密度とは密接な関係が存在していたので(朴, Goma 未発表データ), こうした有機物は生態系各要素の変化に対応して変動しているものと推測される。なお、例えば Pond 2 では流入と比べてDOCで $1.7 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$, DONで $0.34 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ 高くなっている。Table 4 中の Carbohydrate-C, Protein-C, N (標準物質の含量を用いて、

それぞれ炭水化物の40%, タンパク質の49%, 15%として計算)の増加量は炭素で $1.04 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$, 窒素で $0.13 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ となっていて、従来から言われているように池中で生産された有機物の主体は炭水化物, タンパク質であると考えられる²⁶⁾。

(3) NP と LP で若干の逆転が見られるものの、一般的な傾向として魚の多い池ほどTNとTPは高かった。このことは(1)とあわせて4.で考察する。

(4) Pond 1 を除く池では実験開始後10日以降に $\text{PO}_4\text{-P}$ が、またすべての池で30日以降に $\text{NO}_3\text{-N}$ が枯渇した状態になった (Fig. 3 と 4)。このため、初期の10日間は栄養塩の制限はなく、中期(10~30日間)にはリン制限、後期(30日以降)はリン、窒素両方が制限因子となっていたと考えられる。

(5) $\text{NH}_4\text{-N}$ はクロロフィル *a* 低下時に高い値を示したが、そのピーク値は魚が多い池ほど高かった (Table 4, Fig. 3)。すなわち、 $\text{NH}_4\text{-N}$ は動物プランクトン、魚から排出²²⁾されるとともに植物プランクトンに取り込まれているが、植物プランクトンの減少時には、NPでは動物プランクトンの増加に伴い供給量が増加するとともに消費速度が減少することから、LP, HPでは消費速度が減ることから残余量が増えたものと考えられる。また、 $\text{NO}_2\text{-N}$ は実験中期に最大を示すと共に魚が多い池で高い傾向を明白に示した。その変化は $\text{NH}_4\text{-N}$ のそれとは異なりゆっくりとしたものとなっている。魚からの排出速度は極めて小さいので²²⁾, 水中の $\text{NH}_4\text{-N}$ が酸化されたか、底泥、生物体中で $\text{NO}_3\text{-N}$ が還元されたかとか考えられないが、その変化の機構は不明である。

(6)魚が多い池ほどクロロフィル *a* の変動が一般的に少なかった (Table 4, Fig. 2 と 5)。動物プランクトンの摂食による植物プランクトン量の変化が魚のいない池ほど大きいためと考えられ、既報の予測とも一致する³⁾。

(7)魚の多い池ではクロロフィル *a*/DW 比が高く、懸濁物のC/N比が低かった (Table 4)。植物プランクトン種の違いに加えて、動物プランクトンの影響などが原因と考えられる。この他、クロロフィルの分解産物であるフェオフィチンのクロロフィルに対する比が池によって大きく異なっていた²⁷⁾。こうした水質、その比は、生態系の特徴を反映している場合もあり、そのことが証明されれば、水質から生態系の特性の類推が可能である。

3.3 物質循環

DO, pH の連続観測結果から得られる光合成速度は、この期間中 Pond 1 では平均 $2,088 (108 \sim 3,833) \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$, Pond 2 では $3,813 (122 \sim 7,811) \text{ mgC} \cdot$

Fig. 2 Changes in chlorophyll *a* concentration and number of zooplankton
(1) Pond 1, (2) Pond 2

Fig. 3 Changes in concentrations of nitrogenous components
 (1) Pond 1; PON , DON , $\text{NO}_3\text{-N}$, (2) Pond 1; $\text{NH}_4\text{-N}$, $\text{NO}_2\text{-N}$,
 (3) Pond 2; PON , DON , $\text{NO}_3\text{-N}$, (4) Pond 2; $\text{NH}_4\text{-N}$, $\text{NO}_2\text{-N}$

$\text{m}^{-3}\text{d}^{-1}$ 程度であった²⁸⁾。また、夜間の溶存酸素濃度の減少、無機炭素の増加速度をもとに、それを昼間にもあてはめ推定した呼吸速度は、平均値として Pond 1 と 2 それぞれで 1,529 (463~2,604), 3,190 (1,119~6,032) $\text{mgC m}^{-3}\text{d}^{-1}$ となった。クロロフィル *a* 濃度が約 2 倍の Pond 2 で Pond 1 と比べ、光合成、呼吸速度ともほぼ 2 倍となっている。Pond 2 では魚に食べられたが未消化の藻体も多く見られたが、単位クロロフィル *a* 当りの光合成速度は Pond 1 とほぼ等しいので、消化管通過の影響はあまり大きくないといえる。

次に、2 または 3 日ごとに採集した沈殿物(A)とその時の水中懸濁態物質濃度から計算される沈降速度は、実験前期より後期で高く (Fig. 6), 各池の平均値、標準偏差は Pond 1, 2, 3 それぞれ 0.60 ± 0.30 , 0.20 ± 0.15 , $0.53 \pm 0.44 \text{m} \cdot \text{d}^{-1}$ ($n=16$) となり、NP で大きく、HP で小さくなった。この傾向は隔離水界で動物プランクトンを取り除いた系、そのままにした系で炭素、リンの沈降速度を測定した結果と同じであり¹⁷⁾、動物プランクトンの糞が懸濁態物質の鉛直輸送に大きく寄与しているものと想定される。また、観測全期間にた

まった沈殿物(B)から計算される沈降速度は、Pond 1: $0.065 \text{m} \cdot \text{d}^{-1}$, Pond 2: $0.032 \text{m} \cdot \text{d}^{-1}$ となり、やはり Pond 1 の方が大きい、先に示した短期間隔の測定から得られた沈降速度と比べ 1 オーダーも小さい。すなわち、生成された底質での有機物の分解、魚、底生生物による消化、などにより水中への物質の回帰が生じていることを意味している。採集した沈殿物を池水とともにボトルにつめ水中の濃度増加から計算した分解速度 (沈殿物の一次分解速度定数として NP で 0.01d^{-1} 程度、HP で 0.03d^{-1} 程度) と、沈殿物(A)と沈殿物(B)の差から予想される分解速度はよく一致した²²⁾。

この他、動物プランクトン、魚の排泄速度も測定したが、その結果は Kong et al.²²⁾等を参照されたい。

3.4 物質収支

実験池水の炭素、窒素、リンについてそれぞれ溶存無機態、溶存有機態、懸濁態、全体 (Sum) に分け、実験全期間での収支を計算した (Table 5(1), (2), (3))。まず、流入 (Input) としては除濁湖水、雨の流入、大気との交換 (炭素のみ検討²¹⁾)、流出 (Output) としては水位を一定に保っているため除濁湖水、雨の流入に

Fig. 4 Changes in concentrations of phosphorous components
(1) TP, (2) $\text{PO}_4\text{-P}$

伴う池水の流出、沈殿（先の沈殿物 B から計算されるもの）を考えた。両者の差を Table 5 では (In-Out) の欄に示す。また、池水中の現存量変化は、水と魚の実験終了時と開始時の差から求めた。

この結果、以上の過程のみで物質循環が説明されるならば、Sum に関して (In-Out) は現存量変化 (dC/dt) の全量 (total) と同じにならなくてはならない。炭素では Pond 1 でそれぞれ -38.6 、 $-18.8 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$ 、Pond 2 で 48.5 、 $112.1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$ となり、現存量変化の方が大きい。この差は池水の流入、流出に伴う物質の流入、流出や大気との交換速度、沈降量と比べるとかなり小さい。例えばこの差と（沈降量＋魚の変化）の比 ($|(\text{In-Out}) - \text{dC}/\text{dt}_{\text{total}}| / (|\text{Sedimentation}| + |\text{dC}/\text{dt}_{\text{fish}}|)$ ；以下誤差比と呼ぶ) は Pond 1, 2 でそれぞれ 12, 34% となる。すなわち、この差の多くは大気との交換、沈降量、魚の現存量変化などの推定誤差による可能性が高い。

これと比較して窒素では両者の差はかなり大きく、誤差比は Pond 1, 2 でそれぞれ 73, 35% となる。(In-Out) と比べ dC/dt が小さいことから、池水から失われる脱窒過程などを無視したことが原因であろう。ま

Fig. 5 Changes in chlorophyll *a* concentrations in Pond 3, 4, 5, 6 and inflow water

Fig. 6 Change in settling rates of particulate substances

た、リンでは両者はよく一致し、誤差比は Pond 1, 2 でそれぞれ 0.4, 15% と小さい。リンの場合ガス化しないことがこのようなよい一致をもたらしたと考えられる。

さて Table 5 から、流入流出、水中の現存量変化に加えて、沈降量や炭素の場合には大気との交換などの過程が物質循環の中で主要なものであることがわかる。また、Pond 1, 2 を比較すると、沈降量の差が池水中の現存量変化をもたらしていることがわかる。

4. 考 察

ここでは、魚がいるとなぜ植物プランクトン量が多くなるかを議論する。1. に述べたようにその原因としては、魚を入れた場合、1) 大型の動物プランクトンが捕食された結果、植物プランクトンへの摂食圧が減少すること、2) 水中の栄養塩量が増加すること、3) 栄養塩濃度は増加しないがその循環が早くなり増

Table 5(1) Budget of carbon ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{d}^{-1}$)

		Pond 1				Pond 2			
		DIC	DOC	POC	Sum	DIC	DOC	POC	Sum
Input	Inflow	727.7	133.0	12.5	873.2	727.7	133.0	12.5	873.2
	Rain (in)	0.0	0.4	0.0	0.4	0.0	0.4	0.0	0.4
	Air-water (net)*	232.8	0.0	0.0	232.8	258.0	0.0	0.0	258.0
Output	Outflow	526.8	167.0	202.6	896.4	475.2	220.0	226.7	921.9
	Rain (out)	47.6	14.2	15.0	76.8	43.5	17.7	14.7	75.9
	Sedimentation	0.0	0.0	171.8	171.8	0.0	0.0	85.5	85.5
In - Out		386.1	-47.8	-376.9	-38.6	467.0	-104.3	-314.4	48.3
dC/dt	Water	-171.6	16.8	136.0	-18.8	-154.8	60.3	105.3	10.8
	Fish	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	101.3	101.3
	Total	-171.6	16.8	136.0	-18.8	-154.8	60.3	206.6	112.1

*; net influx into pond water through an air-water interface

(2) Budget of nitrogen ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{d}^{-1}$)

		Pond 1				Pond 2			
		DIN	DON	PON	Sum	DIN	DON	PON	Sum
Input	Inflow	128.5	14.8	2.0	145.3	128.5	14.8	2.0	145.3
	Rain (in)	0.5	0.3	0.0	0.8	0.5	0.3	0.0	0.8
	Air-water (net)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Output	Outflow	49.7	23.9	32.5	106.1	46.4	32.0	38.3	116.7
	Rain (out)	3.9	2.0	2.5	8.4	3.0	2.4	2.7	8.1
	Sedimentation	0.0	0.0	47.7	27.3	0.0	0.0	12.1	12.1
In - Out		75.4	-10.8	-80.7	4.3	79.6	-19.3	-51.1	9.2
dC/dt	Water	-53.3	7.3	15.7	-30.3	-61.8	15.9	18.1	-27.8
	Fish	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	24.4	24.4
	Total	-53.3	7.3	15.7	-30.3	-61.8	15.9	42.5	-3.4

(3) Budget of phosphorus ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{d}^{-1}$)

		Pond 1				Pond 2			
		DIP	DOP	PP	Sum	DIP	DOP	PP	Sum
Input	Inflow	11.73	0.41	0.30	12.44	11.73	0.41	0.30	12.44
	Rain (in)	0.01	0.01	0.00	0.02	0.01	0.01	0.00	0.02
	Air-water (net)	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Output	Outflow	3.28	1.84	4.62	9.74	0.97	0.83	4.83	6.63
	Rain (out)	0.29	0.14	0.34	0.77	0.08	0.10	0.34	0.52
	Sedimentation	0.00	0.00	4.69	4.69	0.00	0.00	2.68	2.68
In - Out		8.17	-1.56	-9.35	-2.74	10.69	-0.51	-7.55	2.63
dC/dt	Water	-4.26	0.37	1.13	-2.76	-4.63	0.87	1.18	-2.58
	Fish	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	6.57	6.57
	Total	-4.26	0.37	1.13	-2.76	-4.63	0.87	7.75	3.99

殖速度が増すこと、4) 植物プランクトン種が変化すること、等が推測されている。

まず、1), 2), 3) に関して検討を行う前に何を植物プランクトン量の指標として取り扱うかの議論を行う。すなわち、3.2(1)にも記したようにクロロフィル *a* と POC 等で見たとき、魚の影響が若干異なって見えた。このことには各池ごとの植物プランクトンの種、主要構成元素、色素組成の変化が影響していると考えられるので、それらが互いにどのような関係を有しているか調べる。Fig. 7 にはクロロフィル *a* 濃度と植物プランクトン態の炭素、窒素、リン濃度との関係を、Table 6 にはそれらの相関係数を示すが、それらは正

の相関関係にあり、Pond 6 でのリンとの関係を除き他は危険率0.01で有意と判定された。ここで、植物プランクトン態の濃度は、POC, PON, PP (TP-DTP) から動物プランクトン中の濃度 (乾燥重量当り炭素 46.4%, 窒素10.9%, リン1.36%; 数サンプルの実測値), デトリタス濃度 (流入水中の POC, PON, PP 濃度) を差し引いて求めた。当然、動物プランクトンの各含量やデトリタス濃度の変動も予想されるが、動物プランクトン、デトリタスの濃度自身があまり大きくないので無視した (一番影響の大きい NP でも、例えば POC の内動物プランクトンの寄与は平均で 9%, デトリタスのそれは 7%)。また、Table 6 には炭素、

Fig. 7 Relationship between chlorophyll *a* concentration and nutrients concentration originated from phytoplankton

(1) Carbon, (2) Nitrogen, (3) Phosphorus

窒素、リンのクロロフィル *a* 濃度に対する比を示すが、一般的には Pond 1,4 で大きく、Pond 2 で小さく、卓越する植物プランクトン種の違いが影響していると考えられる。例えば、Pond 2 の結果で、*Cryptomonas* sp. の卓越した後半の15日間のデータを除くと、それぞれの比は $\text{POC}/\text{Chla} : 35 \pm 7$, $\text{PON}/\text{Chla} : 6.4 \pm 1.3$, $\text{PP}/\text{Chla} : 0.92 \pm 0.56$ と他の池の数値に近づく。3.3に示したように光合成速度はクロロフィル *a* 濃度とほぼ比例関係にあること、Pond 1,2 を除くと他では組成差はわずかであることを考慮して、以下には植物プランクトン量の指標としてクロロフィル *a* 濃度を用いることにするが、この問題は冒頭に記した4) 植物プランクトン種構成の変化に対応しており、生態系変化の影響評価の難しさを示している。また、逆の見方をすれば、指標をクロロフィル *a* 濃度とすると、卓越植物プランクトン種の違いに関わらず魚の影響がほぼ同じに出ているともいえよう。

最初に、1) 摂食圧の効果に関する議論を行う。動物プランクトン量とクロロフィル *a* 濃度との反比例関係 (植物、動物プランクトンが共に少ない実験初期を除く30日間のデータ; Fig. 8) からその影響は明らかである。また後述するように、池による栄養塩濃度の違いと比較してクロロフィル *a* 濃度の違いが大きいことから、植物プランクトン量には摂食圧の影響が極めて大きいといえ、Shapiro & Wright⁵⁾の結果と一致する。しかし、もう一度 Fig. 8 を眺めてみると、回帰式の *y* 軸切片、すなわち魚がいない池で動物プランクトンがゼロとなった時のクロロフィル *a* 濃度は Pond 1,4 それぞれで 107.6 , $104.2 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ となるのに対して、魚のいる Pond 2,3,5,6 での動物プランクトンが少ない時 ($\text{Zooplankton DW} < 0.15 \text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$) のクロロフィル *a* 濃度はそれぞれ 144.6 ± 65.4 ($n=28$), 107.0 ± 20.9 (17), 148.3 ± 7.7 (4), 93.5 ± 23.2 (3) $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ となり、Pond 6 を除くと大きい。特に HP で高いことがわかるが、この高さは動物プランクトンの摂食効果では説明できない。Pond 1,4 での平均のクロロフィル *a* 濃度が 65 , $82 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ であるので、Pond 2,5 でのクロロフィル *a* 濃度の増加の半分程度 ($(106-73)/(146-$

Table 6 Squares of correlation coefficient (r^2) and averaged ratios

		Pond 1	Pond 2	Pond 3	Pond 4	Pond 5	Pond 6
r^2	Chla - C	0.875*	0.743*	0.533*	0.682*	0.749*	0.657*
	Chla - N	0.903*	0.809*	0.606*	0.716*	0.794*	0.646*
	Chla - P	0.586*	0.237*	0.212*	0.479*	0.731*	0.082
Ratios	C / Chla	53 ± 11	31 ± 7	43 ± 12	47 ± 16	43 ± 10	40 ± 11
	N / Chla	12.1 ± 5.1	5.9 ± 1.4	8.4 ± 2.0	9.4 ± 2.7	9.0 ± 2.1	8.2 ± 2.4
	P / Chla	1.40 ± 0.68	0.73 ± 0.50	0.99 ± 0.56	1.01 ± 0.53	1.10 ± 0.47	1.04 ± 0.54

* indicates significance at $P < 0.01$.

Fig. 8 Relationship between dry weight of zooplankton and chlorophyll *a* concentration

73)=0.45:106は動物プランクトンがない時のNPでの濃度、73はNPの平均値、146はHPの平均値)が摂食効果によっていると考えられる。

次に2)については、Table 4に示したように全窒素、全リンともHPでNP、LPより高く、この原因は沈降量の差ではないかと考えられる。先に3.3で懸濁態物質に関して沈降速度を求めたように、Table 5から懸濁態窒素、リンの沈降速度を計算すると、窒素でPond 1:11.4, Pond 2:2.4cm・d⁻¹、リンでPond 1:7.9, Pond 2:4.3cm・d⁻¹となる。すなわち、動物プランクトンの糞はかなり沈降性がよく、こうした栄養塩を水中から除去する働きがあるといえる。こうした現象は、ロテノンを入れた Lake Haugatjern (Norway, 富栄養湖)での魚の除去実験でも観察されていて、沈降速度の増加、底質からの溶出の減少によって水中の全リン濃度が30%も減ったとされる¹³⁾。しかし、HPとNPでの水中の全リン濃度の比1.06 (Pond 2,5の平均/Pond 1,4の平均)はクロロフィル *a* 濃度の比約2倍ほどではない。また、先ほどの動物プランクトンがない時のクロロフィル *a* 濃度の比1.38 ((144.6+148.3)/(107.6+104.2))と比べても小さい。また全リンでは、LPはNPとHPと比べて小さい。以上をまとめれば、水中の栄養塩量はHPでNPより大きいものの、その影響はあまり大きくないといえよう。

最後に3)を検討してみよう。3.3に示したように光合成、呼吸速度ともHPでNPのほぼ2倍あった。光合成産物の炭素に対する窒素、リン比をそれぞれ0.165, 0.011 (Pond 1,2での懸濁物中のそれらの比の平均値)として、光合成速度から窒素、リンの取り込み速度を求めると、窒素でPond 1:345, Pond 2:629 mg・m⁻³・d⁻¹、リンでPond 1:23.0, Pond 2:41.9mg・m⁻³・d⁻¹となり、こうした速度は流入流出量などと比較してもかなり大きく (Table 5)、池中の栄養塩は外部

からの供給より内部での再利用が多いことを示す。また、溶存態成分の現存量 (DIN, PO₄-P がほぼ枯渇した後半10日間の平均値)をこれで除すことから、池中の利用可能態窒素、リンの回転時間を計算すると、窒素でPond 1:2.3, Pond 2:1.6d、リンでPond 1:2.3, Pond 2:1.2dとなり、HPではNPと比べかなり小さい。すなわち、HPではNPと比べ、窒素、リンとも植物プランクトンへの取り込み量が多いとともに、栄養塩が利用可能態と植物プランクトンの間を早く行き来していることがわかる。現象としては魚の尿などがこの早い物質循環を支えているものと考えられる²²⁾。ここで、懸濁態リンと溶存態リンの比を実験後半10日間で計算してみると、NP:2.9, HP:4.8, LP:3.5となり、魚がいると懸濁態の比率が高くなることがわかる。すなわち、同量の栄養塩が存在したとき、物質循環が早いため、より多くのものが植物プランクトンとして存在しうる可能性を示している。

以上をまとめてみると、魚の存在により植物プランクトン量が増加したが、その内大まかに半分程度が摂食圧の変化、残りは沈降速度の違いによる池水中の栄養塩濃度の変化と魚からの排泄など栄養塩の内部循環速度の違いによる懸濁態:溶存態栄養塩比の変化が原因と考えられる。また、以上の議論はクロロフィル *a* 濃度を指標とした場合の結果であり、植物プランクトン種が変化する場合に他のものを指標にすると、若干異なる結果が得られるケースがあることがわかった。

5. おわりに

比較実験が可能な6つの屋外実験池を用いて、魚の密度だけを変化させ、生態系、有機物、植物色素、栄養塩といった水質、物質循環、物質収支の観点からその影響を評価した。また、魚が存在すると植物プランクトン量が増すという結果に対し、過去に提案された仮説のいくつかをあてはめ、説明可能かどうかを検討し、議論した。

以上の結果から、生態系は池の物質循環構造を変化させることから、有機物、植物プランクトン量などの水質に極めて大きな影響を及ぼしていることが明らかになった。特に、沈降量や排泄過程での栄養塩循環速度の違いが、光合成や呼吸など池内での一次生産過程を大きく支配していることが明らかになった。ここで得られた各種の速度定数などを生態系モデルにあてはめれば、こうした現象を再現することが今後可能であろう。

しかし、ここで示した実験結果は、池に生じた極めて短期の反応であり、底泥も少なく、生物も限られた系のものであった。また、水量に対する壁面の比も実

際の湖沼と比べて極めて大きい。また、今回は魚として雑食性の金魚を用いたが、食性の差により物質循環構造の変化が予想される。すなわち、今回得られた結果は、魚の存在を強調した人工生態系でのものであり、すぐに自然生態系に応用することは難しい。今後、より自然の湖沼に近い系での実験やそうした結果との比較が必要である。また、生態系モデルを作成することから、より自然に近い系での物質循環の再現が望まれる。

謝 辞

本実験の実施に当たっては千葉工業大学富田誠二、石川慎二両氏の、植物プランクトンの分析は東邦大学青山莞爾氏の、データ整理は東京農工大学松永千会さんの協力を得た。また、動物プランクトンに関しては国立環境研究所花里孝幸氏にいろいろな情報をいただいた。記して謝します。

(原稿受付 1995年2月10日)

(原稿受理 1995年7月17日)

参 考 文 献

- 1) Brooks, J.L. and Dodson, S.I. (1965) Predation, body size and composition of plankton, *Science*, **150**, 28-35.
- 2) Andersson, G. *et al.* (1978) Effects of planktivorous and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes, *Hydrobiologia*, **59**, 9-15.
- 3) Sheffer, M. (1991) Fish and nutrients interplay determines algal biomass: a minimal model, *OIKOS*, **62**, 271-282.
- 4) Hurlburt, S.H. *et al.* (1972) Ecosystem alternation by mosquitofish, *Science*, **175**, 639-641.
- 5) Shapiro, J. and Wright, D.I. (1984) Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years, *Freshwater Biology*, **14**, 371-383.
- 6) Gophen, M. (1990) Biomanipulation: retrospective and future development, *Hydrobiologia*, **200/201**, 1-11.
- 7) Shapiro, J. (1990) Biomanipulation: the next phase-making it stable, *Hydrobiologia*, **200/201**, 13-27.
- 8) Benndorf, J. (1990) Conditions for effective biomanipulations; conclusions derived from whole-lake experiments in Europe, *Hydrobiologia*, **200/201**, 187-203.
- 9) Iwakuma, T. *et al.* (1990) Impact of whitefish on an enclosure ecosystem in a shallow eutrophic lake: changes in nutrient concentrations, phytoplankton and zoobenthos, *Hydrobiologia*, **200/201**, 141-152.
- 10) McQueen, D.J. *et al.* (1986) Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystem, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 1571-1581.
- 11) Bloesch, J. and Buerge, H. (1989) Changes in phytoplankton and zooplankton biomass and composition reflected by sedimentation, *Limnol. Oceanogr.*, **34**, 1048-1061.
- 12) Lamarra, V.A. (1975) Digestive activities of carp as a major contributor to the nutrient loadings of lakes, *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **19**, 2461-2468.
- 13) Reinertsen, H. *et al.* (1990) Effects of fish removal on the limnetic ecosystem of a eutrophic lake, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**, 166-173.
- 14) 相崎守弘, 青山莞爾 (1995) 屋外実験池を用いたアオコ発生実験における植物プランクトン組成の変化, 国立環境研究所資料, F-72-'95/NIES, 105-114.
- 15) 松岡譲 (1984) 霞ヶ浦の富栄養化モデル, 国立公害研究所研究報告, **54**, 53-242.
- 16) Marker, A.F. *et al.* (1980) The measurement of photosynthetic pigments in freshwaters and standardization of methods: Conclusion and recommendations, *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **14**, 91-106.
- 17) Otsuki, A. *et al.* (1994) HPLC fluorometric determination of natural phytoplankton phycocyanin and its usefulness as Cyanobacterial biomass in highly eutrophic shallow lake, *Water Air Soil Pollution*, **76**, 383-396.
- 18) 大槻晃他 (1981) 霞ヶ浦における富栄養化現象の傾向, 国立環境研究所研究報告, **51**, 1-10.
- 19) 小山忠四郎他 (1972) 湖水・海水の分析, 294pp, 講談社, 東京.
- 20) Fukushima, T. *et al.* (1987) Characteristics of autochthonous deposition and resuspension of sediments in the Takahamairi Bay of Lake Kasumigaura, *Jpn. J. Limnol.*, **48**, S107-S117.
- 21) 福島武彦, 松重一夫, Weisburd, R.S.J. (1995) DO, pHの連続測定による気液ガス交換, 光合成, 呼吸速度の推定方法について, 水環境学会誌, **18**, 279-289.
- 22) Kong, D.S. *et al.* (1990) Effects of aquatic animals on settling and decomposition of particulate materials, 国立環境研究所資料, F-63-'94/NIES, 39-45.
- 23) Wetzel, R.G. (1983) *Limnology*, 2nd ed., 762pp, Saunders, Orlando.
- 24) Nagata, T. (1986) Carbon and nitrogen content of natural planktonic bacteria, *App. Environ. Microbiol.*, **52**, 28-32.
- 25) 岩熊敏夫, 安野正之, 菅谷芳雄 (1984) 霞ヶ浦における底生動物の分布と二次生産及びユスリカの湖内物質移動における役割について, 国立公害研究所研究報告, **51**, 103-140.
- 26) Hama, T. and Handa, N. (1983) The seasonal variation of organic constituents in a eutrophic lake, Lake Suwa, Japan, Part 2. Dissolved organic matter, *Arch. Hydrobiol.*, **98**, 443-462.
- 27) 中島淳他 (1994) grazers 構成が異なる実験池でみられたフェオ色素組成の特徴, 第59回日本陸水学会講演要旨集, 69.
- 28) 福島武彦他 (1995) DO, pHの連続測定結果をもとにした実験池の物質循環, 生物代謝特性の評価, 水環境学会誌, **18**, 755-765.