〈調査報告〉

保全された抽水植物群落を伴う水辺空間が 動物プランクトン群集に与える影響

田 中 明 広* 浅 枝 隆*

The Influence of Preserved Emergent Macrophyte Zone on the Zooplankton Community Structure

Akihiro TANAKA*, Takashi ASaeda*

* Graduate School of Science and Engineering, Saitama University, 225, Shimoookubo, Urawa 338 Japan

Abstract

The preserved or vegetated aquatic plant community offers refugia for large-bodied zooplankters from their visual predators. A field investigation was carried out to examine the horizontal distribution of zooplankton in an artificial pond with a preserved emergent macrophyte community (*Typha angustifolia*) zone and an artificial embankment. The results reveal that density of large bodied-crustaceans were higher in the vegetation area. However, this phenomena was changed by various factors, e.g. species character and annual transience of emergent macrophytes. Large-bodied and limnetic species cladocera were favoured when macrophytes were well emerged. Littoral species cladocera could inhabit constantly in the vegetation, and distribution of cyclopoida differed with the developmental stage. Copepodid stages preferred to inhabit the vegetated area than open water and nauplius stages distributed with no relation to the vegetation during their high biomass season. These phenomena may be related to size selective and visual predation by planktivorous fishes. Overall to our study, the ponds with preserved emergent macrophyte communities could stock higher density of large-bodied crustaceans than plain ones. It is suggested that these zooplankters graze phytoplankton intensively and improve the water quality.

Key words: zooplankton, emergent macrophyte, horizontal distribution, biomanipulation

1. はじめに

近年、池沼において沿岸帯や浅瀬帯の水生植物による緑化または水生植物群落の保全が試みられている。このような池沼環境改善の目的の一つは、富栄養化に伴って植物プランクトンが優占した状態から水生植物群落の発達した状態への移行であり、最終的に透明度の高い水質を創り出すことにある。この際、水生植物群落は特に大型の甲殻類を中心とした動物プランクトンにとってプランクトン食魚からの隠れ家 (refugia) となると考えられており、パイオマニピュレーションではこれらの動物プランクトンによる植物プランクトンの制御効果に注目が集まっている¹⁾。この見地にたてば、水環境改善のための水生植物群落の保全または緑化は、その結果構成される動物プランクトン群集の種構成や優占度についても評価されなければならないと考えられる。

動物プランクトンは一般に、鉛直方向にも水平方向に

も空間的に不均一に分布していることはよく知られている。この不均一性は、捕食者、競合関係、索餌等の生物的要因と、風、湖流等の非生物的要因によって決定され、動物プランクトンのような小さく、遊泳力の弱い生物にとっては数センチメートルから数メートルといった範囲^{2,15)}での空間の違いがその生態に重大な影響を与える。

従来、動物プランクトンの生息場所の空間的不均一性については、主として魚類の捕食圧に関連づけて述べられている。古くから知られている、深い湖での日周期の鉛直移動はプランクトン食魚による捕食を避けるために、日中、無光層に生息し、夜間、植物プランクトンを摂餌するために真光層へ上昇すると考えられており⁸⁾、さらに動物プランクトンの体長とプランクトン食魚の優占度、活性によって鉛直移動の振幅が変化することも報告されている^{6,13)}。また、水平分布に関しては、Lauridsen & Lodge (1996) はブルーギルの移入とともに、*Daphnia magna* が水草帯に集まる、という実験結果を得ており、

* 埼玉大学理工学研究科 〒338 埼玉県浦和市下大久保255

浅い湖において鉛直移動に変わるものとして評価している。野外調査では Davis (1985) により *Daphnia hyalina lacustris* が捕食を避けるために沿岸の水草 (*Scheuchzeria palustris*) 帯に生息し、夜間、種内の競合を避けるために開水域に移動するという結果を得ている。

水環境改善を目的とした水生植物群落の保全、または緑化はその特性から部分的に行われることが多いため、空間的に極度に不均一性を持った環境を造り出す。そのため動物プランクトンは水平的に不均一に分布していることが予想され、このような場における動物プランクトンの水平分布を調べることは、水界生態系の構造を解明する上で重要な情報を提供する⁹⁾とともに、緑化、または保全による環境改善についての効果を評価する上で必要なことである。

本研究ではこうした背景のもとに沿岸帯の一部分と池心部において抽水植物のヒメガマ (*Typha angustifolia*) やヨシ (*Phragmites communis*) 群落の保全された極めて浅い人工池で動物プランクトンの水平分布の変化を調べ、水生植物群落の保全がもたらす水界生態系への影響について評価した。

2. 方 法

2.1 調査現場の概要

この調査はある都市公園内に位置する人工池 A で行った。この池の概略図を Fig. 1 に示す。この池は以前、放棄水田中心の湿地帯 (谷津) であったものを、公園の造成と共に止水して造られた。水表面積は 0.05 km² で、水深は湖岸を除き一様に約 70 cm から 80 cm である。底面は全域にわたって平坦な形状になっており、主水源は地下水で 1,000 m³・day⁻¹ の割合で供給されている。したがって、この池は湿地帯と池沼の中間に位置づけられると考えられる。

他と比較してこの池の際立った特徴は、人工的な護岸と保全された水生植物群落が共存していることである (Fig. 1)。池の南岸はコンクリートで湖底から階段状に造られ、西岸と東岸は積み上げられた自然石で造られて

Fig. 1 Study site, Pond A

いる。これらの沿岸域は湖底に向かって急速に深くなっている。反対に、池の北側と北東側は底面勾配が緩やかであり、部分的に抽水植物の群落 (ヒメガマ、ヨシ) が発達しており、池の中心部もまたヒメガマ群落が高密度に発達している。ヒメガマの生息密度は 25-35 本/m² で、均一に分布している。Fig. 2 にヒメガマ葉茎の池底からの高さや葉数の推移を示す。図中の値はそれぞれ 10 本以上を無作為に選び測定した平均値である。

2.2 分析方法

2.2.1 動物プランクトン

動物プランクトンのサンプリングは 1996 年の 4 月 23 日から 1997 年の 3 月 21 日までほぼ一か月毎に行った。

対象とした動物プランクトンは、生食物連鎖で植物プランクトンと魚類の間に位置づけられる甲殻類と輪虫類を対象とした。採集地点は池の地勢の特徴に合わせて約 30 地点選定し、池心部ではボート上から、沿岸部では岸から水表面より水深 30 cm の範囲で採集した。またヒメガマ群落においてはすべて群落の周縁部から 5 m 以上ボートで入り込んで採集した。プランクトンネットは甲殻類と輪虫類の大部分を捕集できる NXX-17 (オープンニング 72 μm) を用いて、池水を 30 l 採水し沅過した。また数地点において水深 30 cm から池底までの範囲にわたって毎回採集したが明瞭な違いは見られなかったため、鉛直方向にはほぼ一様であると考えられる。採集後はグルタルアルデヒド溶液で固定 (最終濃度 2 % v/v) し、後の同定、計数に備えた。プランクトンの採集は 10 a. m. から 3 p. m. までに終えた。

動物プランクトンは枠付スライドガラスに 1 ml 取

Fig. 2 Changes in the total length and number of leaves, *Typhaceae angustifolia*

り、ステレオ式の顕微鏡下で計数した。検鏡に当たっては100個体以上確認するようにし、数の少ない種についてはその後、数回にわたって繰り返し検鏡し定量した。すべての個体数は採水濾過した池水について1リットル当たりの値に換算して示す。

水生植物群落が動物プランクトンの水平分布に及ぼす影響について評価するために、調査地点を開水域と植生域とわけて、動物プランクトンの生物量を等分散を仮定しないt検定を用いて整理した。

2.2.2 水質諸量

水質は池心の開水域と植生域の2地点について、リン酸態リン、硝酸態窒素、アンモニア態窒素、クロロフィルaについて測定した。分析方法は、リン酸態リンはモリブデン青法、硝酸態窒素はカドミウム-銅カラム法、アンモニア態窒素はインドフェノール法、そしてクロロフィルaはWhatman 濾紙のGF/C (粒子保持能1.2 μm) で濾過捕集したものをユネスコ法で分析した。

3. 調査結果

3.1 調査池の水質概要

Fig. 3 に正午における水温と、栄養塩類、クロロフィルaの経月変化を植生域と開水域に分けて示す。

クロロフィルaは7月に121mg/m³と最大値を示し、年間平均は22mg/m³である。この値はこの池が富栄養水域であることを示している。その原因はこの池が以前放棄水田中心の湿地帯であったこと、水深が浅いため風や魚類による底泥の舞上げが大きいこと等が考えられる。ちなみに植物プランクトン相はクロロフィルaが最も高い7月は緑藻の *Closterium gracile* が大量発生し、その他の月は単体または小さな群体の珪藻 (*Cyclotella*, *Navicula*, *Melosira distans*) と、褐色鞭毛藻の *Cryptomonas* が年間を通じて優占した。

栄養塩類やクロロフィルaに関して、植生域と開水域の間で明確な差は見られないことから (Fig. 3), この池では植生域と開水域の間で池水の交換が常に行われているものと推測される。

3.2 動物プランクトンの空間分布特性

この池には甲殻類、輪虫類共に多くの種が出現した。

枝角類では、沖性の種 (limnetic species) では *Daphnia* (主に, *Daphnia pulex*, *Daphnia galeata*), *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina longirostris* が優占し、沿岸性の種 (littoral species) では *Simocephalus vetulus*, *Sida crystallina*, *Scapholeberis mucronata*, Chydorid (主に, *Chydorus gibbus*, *Alona quadrangularis*) が優占した。またカイアシ類では *Cyclops vicinus*, *Thermocyclops hyalinus*, *Eucyclops serrulatus*, *Paracyclops fimbriatus* が出現した。

輪虫類では輪虫類では特に長期間にわたって優占したものは *Keratella cochlearis*, *Polyarthra vulgaris*, *Brachionus caudatus*, *Brachionus angularis*, *Brachionus dimidiatus*, *Pompholyx complanata*, *Testudinella patina* であった。

3.2.1 枝角類の分布

沖性枝角類の *Daphnia* と *Bosmina* の分布を Fig. 4, *Daphnia* の個体数経月変化を Fig. 5 に示す。Fig. 5 の値は植生域と開水域におけるそれぞれの平均値である。

Daphnia の分布は出現し始める1月と増加途上にある3月は、個体数に関して植生域と開水域の間で有意差は見られず、また同じく増加途上にある4月は開水域で多く生息していた ($P < 0.05$)。しかし、出現したその他の月については植生域のほうが、開水域よりも個体数が多い (5月; $P < 0.05$, 9月; $P < 0.01$, 2月; $P < 0.01$)、もしくは植生域でのみ生息していた (6月, 7月)。

Fig. 3 Monthly variation of water quality

—□— Central open water
 ----△---- Central vegetation area

小型種の *Bosmina longirostris* は年間を通じて出現し、7月がピークであった。*Bosmina longirostris* の分布は植生域と開水域との間に有意差は見られず、多く出現した4月から10月までの間は、コンクリート護岸や石積み護岸付近において所々群れをなして生息していた (Fig. 4)。

沿岸性枝角類の *Simocephalus vetulus* と Chydorid の分布を Fig. 6 に示す。

Simocephalus vetulus はこの池では大型の枝角類の中で最も多く出現し、その消長は *Daphnia* と同じ傾向を示した。分布状況は増加し始める2月、3月、4月は植生域で多く生息しているが (2月; 植生域でのみ出現, 3月; $P < 0.001$, 4月; $P < 0.01$), ピーク時の5月から減少し始める9月までの間は植生域で生息すると共に、中央の群落に近い西側の石積み護岸付近で群れて生息しているのが確認された。また、全体的に個体数が少なかった10月と11月については有意差が見られなかった。

小型種の Chydorid は1月を除いて毎月出現し、ピーク時の7月と最も個体数が少ない12月は、植生域と開水域との間で有意差は見られないが、その他の月では植生

Fig. 4 Horizontal distribution of limnetic cladocerans ($d = \text{ind.} \cdot l^{-1}$)

Fig. 5 Changes in the number of *Daphnia*

—□— Open water
- - -○- - - Vegetation area

域で常に多いという結果が得られた ($P < 0.05 \sim 0.01$).

3.2.2 カイアシ類の分布

カイアシ類 (Cyclopoida) は幼体期の違いによって分布に違いが見られた。Fig. 7 に nauplius 期と copepodid 期の分布を示す。これらは毎月出現した。copepodid 期の個体は個体数の多い6月、9月と、最も個体数の少ない1月を除いて、植生域の方で多く生息していた ($P < 0.05 \sim 0.0001$)。一方 nauplius 期の個体は個体数の多い3月から9月にかけて、3月のみ植生内で多く ($P < 0.001$)、他の月は有意差はなかった。また個体数の少ない10月から2月までは1月を除き植生域で多く生息していた ($P < 0.05 \sim 0.01$)。

3.2.3 輪虫類の分布

輪虫類については、一般的に最も多く出現する時期の7月と8月は主に、*Brachionus caudatus*, *Brachionus*

Fig. 6 Horizontal distribution of littoral cladocerans ($d = \text{ind.} \cdot l^{-1}$)

Fig. 7 Horizontal distribution of cyclopoids nauplii and copepod ($d = \text{ind.} \cdot l^{-1}$)

Fig. 8 Horizontal distribution of Rotifera ($d = \text{ind.} \cdot \text{l}^{-1}$)

angularis, *Brachionus dimidiatus* が優占し、その他の月は *Polyarthra vulgaris* と、1月と2月を除き *Keratella cochlearis* が優占した。Fig. 8に輪虫類の分布を示す。輪虫類については多くの場合、植生域と開水域との間に個体数に関する有意差はみられなかったが、3月と4月そして9月は *Polyarthra vulgaris*, *Keratella cochlearis* 共に、開水域の方で多く生息していた ($P < 0.001 \sim 0.05$)。また、*Testudinella patina* は2月から3月に優占し、この種は植生内の方が多くなっていた ($P < 0.05$, $P < 0.001$)。

4. 考察

結果より大型の沖性枝角類やカイアシ類の copepodid 期以上はヒメガマ群落を中心に分布し、*Bosmina* やカイアシ類の nauplius 期、輪虫類のような小型のものは植生と無関係に分布する傾向にあった。

このような分布形態の違いは、この池が水質や栄養状態に空間的な違いが見られないことから (Fig. 3)、捕食者である魚類が関係しているものと考えられる。この池の魚相は、ギンブナ (*Carassius gibelio langsdorfi*)、コイ (*Cyprinus carpio*)、モツゴ (*Pseudorasbora parva*)、カダヤシ (*Gambusia affinis affinis*)、オオクチバス (*Micropterus salmoides*)、ブルーギル (*Lepomis macrochilus*) が報告されており、この中でプランクトン食魚に相当するものはモツゴ、カダヤシ、さらに幼魚期のブルーギルとオオクチバスである。これらプランクトン食魚は大きなサイズの動物プランクトンを選択的に捕食する^{9,18)}。

Daphnia は出現個体数が極めて少なく (Fig. 5)、また体長に関しても全体の約80%が1.0mm未満 (殻刺を除く) であったことから、プランクトン食魚の捕食を強く受けていると考えられる。したがって、*Daphnia* については植生域の方が魚類の捕食圧が低いことを示している。

また3月および4月には *Daphnia* が植生の有無に関係なく分布していることについて、この時期は植生域は枯死した前年の植物体が水面下に倒壊し、わずかに新しい葉茎が水面上に現れているという状態であったこと、魚類の活性が低いこと等が考えられる。

沿岸性の枝角類は一時期を除いて植生を中心に分布しているが、これは水生植物などの基体に付着したり離れたりするという生活形態を持つために、大部分の古い葉茎が水面下にのみある状態であっても定常的に生息できるものと思われる。また *Simocephalus* が個体数が多い時期に石積み護岸付近においても集中的に生息していた

Fig. 9 Different types and numbers of zooplankton at central open water and central vegetation area on May 16

ことについては (Fig. 6)、凹凸に富み糸状藻が多量に付着している自然石を付着基体にすると共に、群れをつくることによって捕食を回避しているものと考えられる。

水生植物群落とプランクトン食魚の捕食効率の関係は、現在までに幾つかの実験的研究がされており、主要因として光の制限と構造的な効果 (structural complexity) が指摘されている^{4,21)}。また一方で、一般的にいわれるように水生植物群落はプランクトン食魚のより高次の捕食者からの隠れ家 (refugia) にもなり¹⁹⁾、本池においてもヒメガマ群落で1~2cmのブルーギルやオオクチバスの稚魚が動物プランクトンと一緒にしばしば捕獲された。これらは *Daphnia* や *Simocephalus*などを捕食していると考えられる¹⁾。

そこで *Daphnia* などが植生域で多く生息する現象が、日周期鉛直移動のような捕食者から逃れるための適応的行動の結果であるとするならば、これらの水平分布は、肉食魚-プランクトン食魚-大型甲殻類の量的関係と、植生域における相互間の捕食効率によって決定されることが示唆される。

5. おわりに

植生が植物プランクトンの増殖を促進させる要因として、枯死した植物体からの栄養塩の回帰が考えられるが、これは一般的に回帰時期が冬であること、含有栄養塩のすべてが溶出するわけではないこと等から翌年の春夏期のブルームには直接繋がらないといわれている^{21,22)}。したがって、今回の観測結果からむしろ大規模に植生を保全することは大型甲殻類の生息を促し、これらの摂食効果によって¹⁷⁾植物プランクトンの増殖を抑えるものと考え

えられる。**Fig. 9**に5月の池心部の開水域と植生域における甲殻類と輪虫類の総個体数を示す。

しかしながら、長期的には流入栄養塩量の増加や、植生域に生息するプランクトン食魚の増加により、結果的に植物プランクトン量が増大する可能性がある。そこで今後透明度の高い水質を確保するためには、動物プランクトンの摂食効果を維持、昂進する必要がある¹⁶⁾、植生の保全と併せて魚類の操作等も行わなければならないと考える。

謝 辞

本研究を進めるにあたって、特に平成8年度卒業研究生の新津武史君、清水直樹君、村方陽太君、中安智洋君には現地調査および分析において協力していただいた。ここに記して謝意を表します。

(原稿受付 1997年6月18日)

(原稿受理 1997年9月22日)

参 考 文 献

- 1) Crowder, L. B. and Cooper, W. E. (1982) Habitat structural complexity and the interaction between Bluegills and their prey, *Ecology* **63**, 1802-1813.
- 2) Cryer, M. and Townsend, C. R. (1988) Spatial distribution of zooplankton in a shallow eutrophic lake, with a discussion of its relation to fish predation, *J. Plankton Res.* **10**, 487-501.
- 3) Davis, J. (1985) Evidence for a diurnal horizontal migration in *Daphnia hyalina lacustris* Sars, *Hydrobiologia* **120**, 103-105.
- 4) Diehl, S. (1988) Foraging efficiency of three freshwater fishies, effect of structural complexity and light, *OIKOS* **53**, 207-214.
- 5) Fairchild, G. W. (1981) Movement and microdistribution of *Sida crystallina* and other littoral microcrustacea, *Ecology* **62**, 207-214.
- 6) Gliwicz, Z. M. (1986) Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton, *Nature* **320**, 746-748.
- 7) Gliwicz, Z. M. and Rykowska, A. (1992) 'Shore avoidance' in zooplankton, a predator-induced behavior or predator-induced mortality?, *J. Plankton Res.* **14**, 1331-1342.
- 8) Horne, A. J. and Goldman, C. R. (1994) *Limnology*, 2nd edition, McGraw-Hill International Editions, 265-298 pp.
- 9) Irvine, K., Moss, B. and Balls, H. (1989) The loss of submerged plants with eutrophication II. Relationships between fish and zooplankton in a set of experimental ponds, and conclusions, *Freshwat. Biol.* **22**, 89-107.
- 10) Irvine, K., Moss, B. and Stansfield, J. (1990) The potential of artificial refugia for maintaining a community of large-bodied cladocera against fish predation in a shallow eutrophic lake, *Hydrobiologia* **200/201**, 379-389.
- 11) Jacobsen, P. J. and Johnsen, G. H. (1987) The influence of predation on horizontal distribution of zooplankton species, *Freshwat. Biol.* **17**, 501-507.
- 12) Kvam, O. V. and Kleiven, O. T. (1995) Diel horizontal migration and swarm formation in *Daphnia* in response to *Chaoborus*, *Hydrobiologia* **307**, 177-184.
- 13) Lampert, W. (1989) The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton, *Functional Ecology* **3**, 21-27.
- 14) Lauridsen, T. L. and Lodge, D. M. (1996) Avoidance by *Daphnia magna* of fish and macrophytes, Chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat, *Limnol. Oceanogr.* **41**, 794-798.
- 15) Meester, L. D., Maas, S., Dierckens, K. and Dumont, H. J. (1993) Habitat selection and patchiness in *Scapholeberis*, horizontal distribution and migration of *S. mucronata* in a small pond, *J. Plankton Res.* **15**, 1129-1139.
- 16) Moss, B., 1990. Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components, *Hydrobiologia* **200/201**, 367-377.
- 17) Porter, K. G. (1977) The Plant-Animal Interface in Freshwater Ecosystems, *American Scientist* **65**, 159-170.
- 18) Spencer, C. N., Darrell, L. K. (1984) Role of fish in regulation of plant and Animal communities in eutrophic ponds, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **41**, 1851-1855.
- 19) Savino, J. F. (1982) Predator-prey interaction between Largemouth Bass and Bluegills as influenced by simulated, submersed vegetation, *Transactions of the American Fisheries Society* **111**, 255-266.
- 20) Whiteside, M. C. (1988) 0+ fish as major factors affecting abundance patterns of littoral zooplankton, *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **23**, 1710-1714.
- 21) Winfield, I. J. (1986) The influence of simulated aquatic macrophytes on the zooplankton consumption rate of juvenile roach, *Rutilus rutilus*, rudd, *Scardinius erythrophthalmus*, and perch, *Perca fluviatilis*, *J. Fish Biol.* **29**, 37-48.
- 22) 岩熊敏夫, 土谷岳令 (1986) 生育期のヒシによる湖水からの栄養塩除去の実験的研究, 国立公害研究所研究報告, 第96号, 101-125.
- 23) 細川恭史, 三好英一 (1991) 枯れヨシからの栄養塩再溶出速度の測定, 土木学会環境システム研究, **19**, 106-111.