〈論文〉

屋外実験池を用いたラン藻類優占に及ぼす魚の影響に関する研究

福島 武彦*
松 永 千 会†相崎 守 弘**
細 見 正 明†松 重 一 夫***
青 山 莞 爾††

Influence of Fish on Dominance of Blue-green Algae: an Experimental Study Using Large Outdoor Continuous Flow-through Ponds

Takehiko FUKUSHIMA*, Morihiko AIZAKI**, Kazuo MATSUSHIGE***,
Chie MATSUNAGA†, Masaaki HOSOMI†, Kanji AOYAMA††

* Faculty of Eng., Hiroshima Univ., 1-4-1, Kagamiyama, Higashihiroshima, Hiroshima 824-8527 Japan

** Faculty of Life and Environ. Sci., Shimane Univ., 1060, Nishikawazu-cho, Matsue 690-0823 Japan

*** Natl. Inst. Environ. Stud., 16-2, Onogawa, Tsukuba, Ibaraki 305-0053 Japan

† Faculty of Eng., Tokyo Univ. of Agri. and Eng., 2-24-16, Nakamachi, Koganei, Tokyo 184-0012 Japan

†† Faculty of Sci., Toho Univ., 2-2-1, Miyama, Funabashi, Chiba 274-0072 Japan

Abstract

Experiments using six outdoor experimental ponds equipped with a continuous flow-through system of the same influx nitrogen and phosphorus concentrations and with different fish (goldfish) densities were conducted from Aug., 1993 to Sep., 1994 to investigate the factors influencing the dominance of blue-green algae in summer. In general, blue-green algae predominated in fish ponds, in contrast to green algae in fishless ponds. Blue-green algae started to flourish after the latter half of August, when the $\text{PO}_4\text{-P}$ concentrations decreased to less than $10 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. The difference in dominated phytoplankton between fish and fishless ponds could be explained by the reduction of total phosphorus and subsequently the depletion of $\text{PO}_4\text{-P}$ in pond water due to the feces of fish and their growth, the condition of which is advantageous for blue-green algae than others.

Key words: dominance of blue-green algae, fish density, outdoor experimental ponds, $\text{PO}_4\text{-P}$

1. はじめに

ラン藻類の一部は、毒性を有する¹⁾、水面に浮き、腐敗臭を放ち、景観を損ねる²⁾、浄水処理の弊害となる³⁾、ことがあるので、水環境管理上、その発生は好ましくないものとされている。

さて、湖沼における優占藻類種の決定因子、機構、特にラン藻類優占の要因に関しては、a) 多くの湖沼におけるデータと環境因子の統計解析^{4,5)}、b) 実験室における藻類培養実験^{6,7)}、c) 隔離水界や全湖における環境因子の操作^{8,9)}といった多くの調査、研究がなされていて、1) 窒素、リン濃度の増加、2) 水温の上昇、3) 水深の減少によってその優占度が高まる傾向にあることが報告されているものの^{5,10)}、依然として不明な点が多い。Shapiro (1990) はラン藻類の優占機構として、1) 高水

温適応仮説、2) 低照度適応仮説、3) 窒素/リン(N/P)比仮説、4) 浮力仮説、5) 動物プランクトン捕食仮説、6) 炭酸仮説、を挙げているが¹¹⁾、現状ではどの仮説が正しいのか確定されてはいない。しかし、仮説の選択によって、ラン藻対策が大きく変わってしまう可能性がある。例えば、N/P 仮説によれば窒素は処理しないで、逆に添加した方がラン藻抑制となる。また、バイオマニピュレーションの藻類組成に及ぼす影響として、N/P 比の変化による bottom-up 効果、動物プランクトン、魚の摂食による top-down 効果を考えなければならない¹²⁾。さらに、曝気法の適否は、どの仮説が成立しているかに依存している。

本論文では、近年における湖沼生態系の変化、あるいは湖沼水質管理策として注目されているバイオマニピュレーションを念頭に置き、優占藻類種に及ぼす魚の影響

* 広島大学工学部 〒824-8527 東広島市鏡山1-4-1

** 島根大学生物資源科学部 〒690-0823 松江市西川津町1060

*** 国立環境研究所 〒305-0053 つくば市小野川16-2

† 東京農工大学工学部 〒184-0012 小金井市中町2-24-16

†† 東邦大学理学部 〒274-0072 船橋市三山2-2-1

を調べることにした。すなわち、6つの屋外実験池を用いて、13カ月の間、流入栄養塩濃度は一定にして、その生態系の最上位である魚の密度を変化させることから、その優占藻類種に及ぼす影響を調べた結果を報告する。

2. 実験方法

国立環境研究所臨湖実験施設にある6つの小型屋外実験池（一辺3mの正六角形、水深1.55m、容積36m³；以降池をPond 1-6と呼ぶ）にナイロン製のビニールシートを張り、砂汙過後の霞ヶ浦湖水をため、窒素として2 mg・l⁻¹、リンとして0.2mg・l⁻¹濃度増加するように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を連続的に池に注入し、また、池の下層に設置したサイホンから水を流出させ、水位を一定に保った。この条件を、1993年8月2日から1994年9月10日の約13カ月間継続させた。

相崎・青山はこの屋外実験池を用いて、ラン藻類の増殖に及ぼす鉄、特殊な有機物、栄養塩濃度、N/P比、滞留時間、等の影響を1988-1992年の夏期に調べた¹³⁾。その結果、鉄、特殊な有機物として米糠抽出液を供給しないと、*Microcystis* sp. の増殖は起こらなかったため、ここではクエン酸鉄を3 mg・l⁻¹、米糠抽出液（20gの米糠を1 lの純水で、120°C、15分間熱抽出後、布製ネットで濾過した液）を1 ml・l⁻¹となるよう加えた。

1993年8月2日に、自然のため池に大量発生した *Microcystis* sp. 中心のラン藻類をクロロフィル *a* 濃度約10μg・

l⁻¹となるよう添加し、その一日後に金魚（Goldfish; *Carrasius auratus*；雑食性）をPond 2, 3, 5, 6でそれぞれ14.0, 1.61, 14.0, 1.63gC・m⁻³となるよう入れた（Pond 1, 4は魚なし）。Pond 3, 6の密度は霞ヶ浦のそれと同程度、Pond 2, 5はこれの10倍程度と魚の影響を強調したものになっている¹⁴⁾。なお、1993年夏期実験期間中（1993年9月10日まで）は魚の密度があまり変化しないよう、死んだ魚の数だけ補充を行ったが、その後は補充を止めたため、金魚の成長、繁殖、死亡により徐々に密度が変化し、1994年夏には魚がいる池間での密度差はほとんどなくなった（Table 1）。

1993, 1994年の夏期（8月2日-9月10日）、それぞれ約40日間の間、毎日あるいは週3回の頻度で柱状サンプラーによって水サンプルを採取し、栄養塩、植物色素、植物、動物プランクトン密度などを測定した（分析項目、方法は福島他¹⁴⁾を参照）。植物プランクトンはホルマリンで固定後、沈降濃縮したものを検鏡した。

なお、気象は1993年は冷夏で雨が多く（平均気温22.7°C, 平均日射量10.2MJ・m⁻²・h⁻¹, 期間降水量235mm）、気温および日射量の変動が大きかったのに対し、1994年は猛暑で8月中旬にあった一度の大雨による変動の他は安定した天気が続いた（平均気温26.7°C, 平均日射量21.1MJ・m⁻²・h⁻¹, 期間降水量67.4mm）。

3. 結果

3.1 水質と生態系構造

1993年には魚密度の高いPond 2, 5で懸濁態有機炭

Table 1 Summary of water quality variations in the summers of 1993 and 1994. average±standard deviation D; dissolved, P; particulate, T; total, O; organic, I; inorganic, C; carbon, N; nitrogen, P; phosphorus

	Pond 1	Pond 4	Pond 3	Pond 6	Pond 2	Pond 5	Inflow
1993 Fish density (gC/m ³)	0	0	2.4	2.9	15.5	14.2	0
mean fish wet weight (g)	-	-	4.2	5	3.3	3.2	-
Number of fish in pond	0	0	261	263	2169	2035	0
SS (mg/l)	14.7±5.8	16.9±9.5	13.7±4.2	13.2±6.3	17.2±6.1	23.9±25.8	1.3±0.3
DOC (mg/l)	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
POC (mg/l)	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
DIN (mg/l)	0.99±0.58	0.62±0.97	0.60±0.50	0.86±0.68	0.93±0.67	0.89±0.79	0.57±0.11
DIN for last 10 days	0.232±0.083	0.091±0.056	0.110±0.058	0.169±0.086	0.202±0.119	0.031±0.029	0.634±0.044
DON (mg/l)	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
PON (mg/l)	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)	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
PO4-P (mg/l)	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
PO4-P for last 10 days	0.022±0.003	0.009±0.004	0.003±0.005	0.002±0.001	0.010±0.001	0.002±0.001	0.046±0.002
TP (mg/l)	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
1994 Fish density (gC/m ³)	0	0	4.5	6.7	8.2	6.3	0
mean fish wet weight (g)	-	-	16.2	13.2	7.5	10.6	-
Number of fish in pond	0	0	126	231	498	271	0
SS (mg/l)	22.3±4.0	16.9±3.1	31.3±6.3	26.0±9.7	16.4±3.6	25.8±5.8	1.7±1.0
DOC (mg/l)	5.0±0.2	4.6±0.2	5.8±0.7	4.1±0.3	4.1±0.3	4.0±0.4	3.1±0.2
POC (mg/l)	9.0±1.7	6.6±1.3	11.0±2.1	9.7±3.9	6.1±1.4	9.5±2.2	0.3±0.0
DIN (mg/l)	0.025±0.022	0.015±0.009	0.014±0.008	0.012±0.006	0.019±0.016	0.012±0.005	0.502±0.082
DON (mg/l)	0.65±0.07	0.58±0.07	0.51±0.08	0.21±0.23	0.46±0.09	0.46±0.11	0.29±0.11
PON (mg/l)	1.29±0.27	0.78±0.16	1.27±0.38	1.04±0.42	0.73±0.23	0.97±0.17	0.04±0.01
TN (mg/l)	1.97±0.28	1.38±0.20	1.80±0.39	1.50±0.39	1.22±0.26	1.44±0.21	0.83±0.14
PO4-P (mg/l)	0.066±0.023	0.007±0.003	0.004±0.003	0.003±0.002	0.003±0.002	0.003±0.002	0.067±0.013
TP (mg/l)	0.14±0.01	0.08±0.02	0.09±0.01	0.07±0.03	0.05±0.01	0.07±0.01	0.05±0.02

Table 2 Summary of phytoplankton in the summers of 1993 and 1994. average $\pm$ standard deviation

		Pond 1	Pond 4	Pond 3	Pond 6	Pond 2	Pond 5	Inflow
1993	Chlorophyll a ($\mu\text{g/l}$)	65 $\pm$ 40	82 $\pm$ 52	74 $\pm$ 29	74 $\pm$ 30	144 $\pm$ 72	142 $\pm$ 63	2 $\pm$ 1
	Phycocyanin ($\mu\text{g/l}$)	10 $\pm$ 17	4 $\pm$ 7	70 $\pm$ 56	27 $\pm$ 27	1 $\pm$ 2	326 $\pm$ 257	2 $\pm$ 2
	Blue-green algae (%)	14.2	17.7	58.8	18.9	11.9	58.5	
	Diatoms (%)	5.8	3.7	5.9	8.6	24.8	12.7	
	Green algae (%)	75.3	75.6	22.0	30.2	45.2	25.1	
	Others (%)	4.7	3.0	13.3	42.4	18.1	3.8	
	Shannon's DI	0.77	0.80	1.31	1.28	1.47	1.28	
1994	Most dominant	Scen (G)	Coel (G)	Meri (B)	Eu (O)	Nitz (D)	Micro (B)	
	Second dominant	Oocy (G)	Osci (B)	Osci (B)	Osci (B)	Crpt (O)	Osci (B)	
1994	Chlorophyll a ($\mu\text{g/l}$)	79 $\pm$ 35	58 $\pm$ 22	128 $\pm$ 46	115 $\pm$ 59	60 $\pm$ 25	90 $\pm$ 31	1 $\pm$ 1
	Phycocyanin ($\mu\text{g/l}$)	0 $\pm$ 1	20 $\pm$ 42	154 $\pm$ 174	89 $\pm$ 193	54 $\pm$ 72	61 $\pm$ 62	0 $\pm$ 1
	Blue-green algae (%)	0.8	17.0	77.7	55.6	65.1	66.6	
	Diatoms (%)	0.2	1.3	0.1	0.0	0.2	0.0	
	Green algae (%)	97.8	81.1	22.0	42.9	32.8	33.0	
	Others (%)	1.2	0.6	0.3	1.4	2.0	0.3	
	Shannon's DI	0.16	0.54	0.73	0.80	0.76	0.74	
1994	Most dominant	Scen (G)	Ped (G)	Osci (B)	Gol (G)	Osci (B)	Osci (B)	
	Second dominant	Ped (G)	Phor (B)	Micro (B)	Osci (B)	Gol (G)	Micro (B)	

Shannon's DI: Shannon's diversity index (Margalef, 1958), Scen; *Scenedesmus longispina*, Oocy; *Oocystis parva*, Coel; *Coelastrum sphaerisum*, Osci; *Oscillatoria* sp., Meri; *Merismopedia tennussima*, Eu; *Eudorina elegans*, Nitz; *Nitzschia holsatica*, Crpt; *Cryptomonas* sp., Micro; *Microcystis* sp., Ped; *Pediastrum* sp., Phor; *Phormidium* sp., Gol; *Golenkinia radiata*, B; Blue-green algae, D; Diatoms, G; Green algae, O; Others

Fig. 1 Standing stocks of organic carbon in five components.

素 (POC), クロロフィル *a* が一般に高い (Table 1, 2)。これは、動物プランクトン密度が低く (例えば平均現存量は Pond 1 ; 0.4, Pond 2 ; 0.03, Pond 3 ; 0.07 $\text{mgC} \cdot \text{l}^{-1}$; Fig. 1), 植物プランクトンへの捕食圧が小さいこと, 沈降速度が小さいこと, 光合成, 呼吸速度が大きく栄養塩の利用特性が高まった, といったことが原因と考えられた¹⁴⁾。1994年になると, 前述したように魚のいる池では魚の密度差はほとんどなくなり (Table 2, Fig. 1), クロロフィル *a* 濃度は Pond 3, 5, 6 で魚のいない Pond 1, 4 より高いが, Pond 2 では低かった。

1993年の実験開始時には底にはまったく沈殿物がなかったが, 1994年にはかなりの沈殿物が底にたまっていた。その量は実験終了時に計測したところ, Pond 1-6 でそれぞれ187, 270, 395, 249, 281, 290 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ (炭素量ではそれぞれ68, 104, 123, 108, 93, 97 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2}$) であった。すなわち, 1994年にはこうした沈殿物が混合用のポ

ンプや風により舞い上がり, POC 濃度を高めた。1993年では POC から動物プランクトンの有機炭素, 流入水中の有機炭素 ($0.3 \text{mgC} \cdot \text{l}^{-1}$) を差し引いたものとクロロフィル *a* が原点を通る高い相関を示すので, デトリタス態有機炭素は流入水中のそれ程度と見積もることが出来る¹⁴⁾。1994年はそうした関係が原点を通らないため, 優占藻類種が同じとなる池での1993年の有機炭素: クロロフィル *a* 比 (緑藻の卓越する Pond 1, 4 では50, ラン藻の卓越する Pond 2, 3, 5, 6 では43を用いた) に1994年のクロロフィル *a* 濃度を乗じて植物プランクトン態有機炭素を推測し, デトリタス態有機炭素は (POC-植物プランクトン態有機炭素-動物プランクトン態有機炭素) から求めた (Fig. 1)。魚のいない池では動物プランクトン態有機炭素の比率が高いことが明らかである。

クロロフィル *a* 濃度は1993年度は池ごとに時間的変化の様子が異なるが, 1994年はどの池も似た時間的変動

Fig. 2, (1) Chlorophyll *a*, 1993

Fig. 2, (3) Phycocyanin, 1993

Fig. 2, (2) Chlorophyll *a*, 1994

Fig. 2, (4) Phycocyanin, 1994

Fig. 2 Daily changes in chlorophyll *a* and phycocyanin concentrations.(1) Chlorophyll *a*, 1993, (2) Chlorophyll *a*, 1994, (3) Phycocyanin, 1993,

(4) Phycocyanin, 1994

をしている (Fig. 2)。1993年は動物プランクトンの捕食の影響が、1994年は8月中下旬の気温低下、降水の影響が大きいことを想像させる。なお、夏期実験期間での平均水温は1993年度25.0°C、1994年度29.7°Cと1994年の方がかなり高いが、クロロフィル *a* 濃度は池ごとに大小関係が異なる。

溶存態無機窒素(DIN)、特に実験池に供給された $\text{NO}_3\text{-N}$ や $\text{PO}_4\text{-P}$ は1993年の実験開始時に高いが、その後急激に減少した。Table 1 にはそうした栄養塩濃度が安定した後半部分 (for last 10 days; 1993年9月1-10日) での平均値もあわせて示すが、その値は1994年のそれと近づいているものの、比較すれば高い。魚のいる池では $\text{PO}_4\text{-P}$ が低い (溶存態無機リン DIP も)。

3.2 優占藻類種

全体としては、ラン藻では *Oscillatoria* sp., *Microcystis*

sp., 緑藻では *Scenedesmus* sp., *Coelastrum* sp., *Golenkinia* sp., 等が優占することが多かった。1993年には鞭毛藻 (*Eudorina elegans*, *Cryptomonas* sp.), 珪藻 (*Nitzschia holsatica*) が優占する池もあったが、1994年はラン藻と緑藻だけが卓越している。ラン藻、珪藻、緑藻、その他の藻類の4種類に分けて、Shannonの多様性指数¹⁵⁾を計算した結果を Table 2 に示すが、やはり1993年と比べ1994年には小さな値になっている。水温が高温である (1993年25.0°C, 1994年29.7°C)、デトリタス濃度が高く、透明度が低いなどの理由で (Table 1), 珪藻、鞭毛藻が優占しにくい状態にあったのではないかと推測される。しかし、4.1で議論するように、こうした条件のもとでは必ずラン藻類が優占するという意味ではない。

細胞数割合では1993年には Pond 3, 5, 1994年には Pond 2, 3, 5, 6 の魚のいる池でラン藻類割合が高い

Fig. 3, (3) 1993, Pond 3

Fig. 3, (6) 1993, Pond 6

Fig. 3, (2) 1993, Pond 2

Fig. 3, (5) 1993, Pond 5

Fig. 3, (1) 1993, Pond 1

Fig. 3, (4) 1993, Pond 4

Fig. 3 Changes in numbers of phytoplankton classified into four groups.
(1) 1993, Pond 1, (2) 1993, Pond 2, (3) 1993, Pond 3, (4) 1993, Pond 4, (5) 1993, Pond 5, (6) 1993, Pond 6, (7) 1994, Pond 1, (8) 1994, Pond 2, (9) 1994, Pond 3, (10) 1994, Pond 4, (11) 1994, Pond 5, (12) 1994, Pond 6

Fig. 3, (7) 1994, Pond 1

Fig. 3, (8) 1994, Pond 2

Fig. 3, (9) 1994, Pond 3

Fig. 3, (10) 1994, Pond 4

Fig. 3, (11) 1994, Pond 5

Fig. 3, (12) 1994, Pond 6

(Table 2)。フィコシアニン濃度からも同様なことがいえる (Table 2)。なお、各測定日での細胞数によるラン藻割合とフィコシアニンとクロロフィル *a* の比は相関関係にあり、ラン藻が完全に優占する場合のその比は2から4程度の値となる ($r=0.66$, 1994年データ)。時間的には、8月後半、9月になってラン藻類割合が増加している (Fig. 2, 3)。このため、全期間で計算した多様性指数は、緑藻がずっと優占した魚のいない池の方が優占種が変化した魚のいる池より高くなった (Table 2)。

なお、1993年魚が高密度にいた Pond 2 ではラン藻は優占せず、珪藻、鞭毛藻が卓越した。これは、*Microcystis aeruginosa* を用いた AGP 試験より、この池にのみ張った新シートからの浸出成分がこうした藻類の増殖を阻害したものと考えている¹⁴⁾。以降、1993年の Pond 2 の結果は考察に加えない。以上から、今回の実験結果は、魚がいるとラン藻が優占し、魚がいないと緑藻が優占する、とまとめられる。

3.3 動物プランクトンと物質循環速度

どの池でも1993年に比べ1994年に動物プランクトン現存量が1.2–4倍程度増大した。輪虫類はあまり変化しなかったが、橈脚類、枝角類が増加した。底泥、デトリタスが増え、魚からの隠れ場所、産卵場所の確保が原因と推測される。

1993年は Pond 1, 2 で、1994年は Pond 1, 2, 3 で DO, pH, 水温を5分間隔で測定することから、フリーウォーター法¹⁶⁾により生産速度、呼吸速度を連続測定した¹⁷⁾ (1994年データは未発表)。この結果、魚のいる池でいない池より生産速度が高いという結果が得られている¹⁷⁾。その生産速度に懸濁態有機窒素：懸濁態有機炭素、懸濁態リン：懸濁態有機炭素比を乗じて推測される窒素、リンの藻類への取り込み速度を、それぞれ DIN, PO_4 -P 濃度で除して、それらの回転速度を計算すると、魚のいる池といない池では窒素では差がないものの、リンでは魚がいると極めて早くなることがわかった (Table 3; Turnover time の逆数)。魚がいる池では、生産速度が高く、 PO_4 -P 濃度が低いことが原因である。

4. 考 察

4.1 従来の仮説の妥当性

まず、3.2で示した池ごとの優占藻類種の違い、すなわち魚がいる池ではラン藻が優占し、魚がいない池では緑藻が優占することが、Shapiro のまとめた6つのラン藻優占仮説¹¹⁾によって説明されるか検討する。まず、1) 高水温適応仮説、2) 低照度適応仮説によれば、3.1に記したように1993年より1994年の方が高水温であり、懸濁物濃度も高いので、ラン藻増殖に有利な条件となっているはずである。Pond 3, 6 ではフィコシアニン濃度が1993年より1994年で高く、この仮説に合致しているように見えるが、Pond 5 では逆に1993年の方が高くなっている。また、ラン藻が優占する池ほど懸濁物濃度が高く、低照度となる (透明度と SS 濃度は有意に負の相関；相崎未発表データ)、といった傾向は観察されない (低照度適応仮説；Table 1)。さらに、魚のいない池ではラン藻の発生量は1994年でも極めて少なく、水温、照度がラン藻優占度決定の主要因でないことは明らかである。なお、ラン藻の優占が8月後半、9月に始まることから、高水温が長期に続くことがラン藻優占の条件のようである。

3) 窒素/リン (N/P) 比仮説は多くの研究者によって検討されてきたが、その内容は以下の通りである。Smith は世界17湖沼のデータから全窒素 (TN) と全リン (TP) の比 (以下 TN/TP 比を N/P 比とする) が29 (重量) 以上ではラン藻の割合が10%以下であるのに、その比が29以下となると優占種に明白な傾向が見られないと報告した⁴⁾。さらに、世界22湖沼でのデータを再度統計解析し、透明度が低いほど、N/P 比が低いほどラン藻割合が高まることを示した¹⁸⁾。こうした結果はカナダの実験湖沼群での N/P 比操作実験でも一部支持されたが^{8,9)}、その後、ラン藻類割合の増加は TP のみで説明できるのではない¹⁹⁾、あるいは一つの湖での長期的な観測結果からはこの比の上昇によってラン藻割合が増える²⁰⁾、Florida の200以上の湖沼では N/P 比が増えてもラン藻割合の低下は認められない²¹⁾、室内培養実験でも反対の傾向を示すものがある⁷⁾、といったことが報告され、疑問視された。この後、Smith はオランダの15湖沼のデータから、

Table 3 Averaged primary productivity estimated by free-water method and turnover time of N and P

	1993		1994			
	Pond 1	Pond 2	Pond 1	Pond 2	Pond 3	
Primary productivity	2.1	3.8	2.5	2.8	4.2	$gC\ m^{-3}\ d^{-1}$
Turnovertime	N	0.71	0.60	0.08	0.07	d
	P	0.47	0.20	6.08	0.29	d
Turnover time for N = DIN / Primary productivity / (PON/POC)						
Turnover time for P = PO_4 -P / Primary productivity / (PP/POC)						

Table 4 N/P ratio (mean divided by mean; weight ratio)

	Pond 1	Pond 4	Pond 3	Pond 6	Pond 2	Pond 5
1993 TN/TP	11.2	11.3	13.3	14.4	15.6	12.7
DIN/ PO_4 -P	15.0	16.3	21.4	21.3	48.1	23.2
DIN/ PO_4 -P for last 10 days	10.5	20.2	40.6	105.9	19.6	19.4
1994 TN/TP	14.3	16.6	20.9	22.6	24.0	21.8
DIN/ PO_4 -P	0.4	2.2	4.1	4.1	5.8	4.5

ラン藻割合は N/P 比より、TP と高い相関を有することを報告している²²⁾。すなわち、富栄養化すると N/P 比が低下する傾向にあるので²³⁾、見かけの関係として N/P 比が大きくなるとラン藻が優占しなくなるという関係が得られたものと推測される。なお、日本の富栄養化した75湖沼のデータでは N/P 比が15以上となると、それ以下よりラン藻類の優占率が高くなる傾向がある⁵⁾。また、1992年夏期、同じ屋外実験池を用いて、流入 TP 濃度は同じに、流入 TN 濃度を3段階変化させて藻類の遷移を調べた結果、流入 TN 濃度が高いほどクロロフィル *a* 当たりのフィコシアニンが高く、ラン藻類が優占した（未発表データ）。この理由としては、*Microcystis* などラン藻はタンパク質を多量に含み、藻体中の N/P 比が13以上²⁴⁾と他の藻類より高い傾向にあり（Redfield 比7.2²⁵⁾）、窒素固定ができる *Anabaena* sp., *Aphanizomenon* sp. 等以外は窒素要求性が高いからと考えられる。

さて、今回の実験では N/P 比は魚がいる池でいない池と比べ若干高い（Table 4）。すなわち、Smith のいう意味での N/P 比仮説⁴⁾は成立せず、日本湖沼、1992年屋外実験池で観察されたのと同じく、N/P 比が高いほどラン藻優占傾向にあった。しかし、1993年の魚がいる池と1994年の魚がいない池では N/P 比が同程度（TN/TP 比で15前後）であり、それが優占藻類種を決定したとは考えにくい。さて、利用可能な栄養塩という意味で DIN と $\text{PO}_4\text{-P}$ の比、すなわち溶解態 N/P 比を算定すると、やはり魚がいる池でいない池より高い（Table 4）。しかし、1993年と比べ1994年では極めて小さく、やはり溶解態 N/P 比が優占藻類種を決定したとは考えられない。

4) 浮力仮説とは、ラン藻は体内にあるガス胞を調節し、昼間は光のある表層、夜間は栄養塩に富む下層に垂直移動することから、他の藻類より有利という仮説である。今回の実験ではどの池でもポンプでゆっくりと攪拌しているので、その仮説は検証できない。逆に言えば、浮力仮説で本実験結果の傾向を説明することはできない。

5) 動物プランクトン捕食仮説とは、ラン藻は大型のコロニーを形成し、動物プランクトンに捕食されにくいので優占するというものである。ラン藻が優占した池の中で、*Microcystis* の割合が多い池では、40 μm 以上のメッシュで捕捉されるクロロフィル *a* 比率が高く、大型のコロニーを形成していた（相崎未発表データ）。しかし、Fig. 1 から明らかなように動物プランクトンは魚のいない池で多く、そうした池ではラン藻は優占していない。輪虫類、橈脚類、枝角類と分けても、いずれも魚のいない池で多いので、この仮説では Table 2 の結果を説明できない。逆に、魚のいない池ではラン藻が動物プランクトンに食べられ、緑藻が優占したとの仮説も考えられるが、従来の報告²⁶⁾や後述するようにラン藻類の増殖が $\text{PO}_4\text{-P}$ の減少と時期を同じくしている、等の理由から、支持することは難しい。

最後に、6) 炭酸仮説とは、炭素源として重炭酸を利用する効率がラン藻で高く、pH が高くなると優占するというものである。しかし、どの池とも、全期間中 pH は9を超え、また差も少なかった¹⁷⁾。すなわち、この仮説でも本実験結果の傾向を説明できない。

以上をまとめると、Shapiro の挙げた6つの仮説¹¹⁾は、

屋外実験池におけるラン藻優占の必要条件となっている可能性はあるものの、今回の実験結果を説明する十分条件とはなっていない、といえる。

4.2 その他の機構の検討

3.1で、ラン藻優占 Pond では $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度が他と比べ低いことを示した。Fig. 4 は1993、1994年夏期をおのの前半、後半約20日間ごとと合計4期間に分け、それぞれの期間での $\text{PO}_4\text{-P}$ 平均濃度とフィコシアニン、クロロフィル *a* の期間平均値の比の関係を見たものである。後者の比はラン藻割合を表すものと考えている。この図より、 $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度が低いとき、ラン藻割合が高いことが明らかである。しかし、どちらが原因で、どちらが結果であるかはわからない。また、期間を10日程度にすると、 $\text{PO}_4\text{-P}$ が増加するのに、ラン藻割合はさらに高くなるような場合もあり、両者が1対1の対応にはなっていない可能性を示す。

そこで、Fig. 5 にはラン藻が優占したものについて、 $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度とラン藻割合の時間的変化を示した。共に、 $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度が下がるとそれをきっかけにフィコシアニン：クロロフィル *a* 比が増加する傾向が見られる。Fig. 5, (1) (1993年 Pond 3 の例) では $\text{PO}_4\text{-P}$ が低濃度に維持された状態でも、その比が下がる時も観察されるが、一般には Fig. 5(2) (1994年 Pond 2 の例) のように、その後 $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度が若干増加してもラン藻割合は低下しないことが多かった。すなわち、経時的に、 $\text{PO}_4\text{-P}$ が消費され、低濃度となり、ラン藻類に遷移するが、一旦遷移すると、 $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度が増加しても他の藻類に遷移しにくい状態になったのではないかと考えられる。藤本はラン藻 *Microcystis aeruginosa* と緑藻 *Scenedesmus acuminatus* の混合培養下での種間競争を既報告の増殖、リン取り込みパラメータを用いて数値シミュレーションし、最初は後者の方が速やかに増殖するが、数週間の後前者が優占することを示した²⁷⁾。この理由を、後者の方が最大増殖速度は大きいものの、リンの最大摂取速度が小さいためであろうと推測している。また、低温ではリンの吸収力が高いのは珪藻であるが、高温になるとラン藻

Fig. 4 $\text{PO}_4\text{-P}$ concentration vs. ratio of phycocyanin to chlorophyll *a* for each 20 days period of 1993 and 1994.

Fig. 5, (1)

Fig. 5, (2)

Fig. 5 Daily changes in phycocyanin: chlorophyll *a* ratio and PO₄-P concentration.
(1) Pond 3, 1993, (2) Pond 2, 1994

のそれが上回る、といわれている⁶⁾。

では、PO₄-Pの低濃度化と魚の存在の間にはなにか関係はないのであろうか。魚数匹を5 lのポリカーボネートのポリビンにつめ、池に吊し、水中の栄養塩濃度の経時変化を調べた結果から、魚の摂食量の内、窒素では58%が尿(その内81%が無機態)、31%が糞、11%が体の成長に、リンでは28%が尿(その内87%が無機態)、49%が糞、24%が体となった(Kong 私信)。このことから、魚がいると、窒素と比ベリンでは、藻体などに含まれる水中栄養塩が糞や魚の体に移行しやすく、その濃度低下が激しいことが予測される。このため、水中無機態濃度も減少しやすいのではないかと推測される。すなわち、魚がいると、PO₄-Pが低濃度化することにより、ラン藻が優占する状態を生み出しているのではないかと考えられる。なお、林らは諏訪湖でのメソコズム実験から、ワカサギを投入した水界では、しない水界と比べ藻類量が多く、特に夏期にはラン藻類(*Anabaena*, *Microcystis*)が多いことを報告している²⁸⁾。しかし、リン濃度は投入水界、非投入水界で有意な差はないとしている。

また、Reinertsenらは貧栄養湖でのメソコズム実験から、魚が多いと*Anabaena flos-aquae*が、少ないと緑藻の*Staurastrum luetkemulleri*が優占する理由として、*Anabaena flos-aquae*が体内にリンを貯蔵できる能力、すなわち魚が排泄する局所的に高濃度な領域ですみやかにPO₄-Pを取り込み、体に蓄える能力があると推測している²⁹⁾。本実験で優占した*Microcystis*, *Oscillatoria*がリン貯蔵能力を有したことを実験により確かめてはいないが、魚がいるとラン藻、いないと緑藻という結果は、本実験の結果とも符合する。

その他の説明としては、ラン藻が金魚の腸内を通過し、活性が高まり、一次生産速度が増加し、優占する²⁹⁾、という仮説がある。本実験では、腸管通過前と後の光合成活性を測定していないので、断言はできないが、魚がいて

も全期間でラン藻が優占するわけではないので、この仮説は若干弱いと考えられる。

以上から、魚がいる、いないは優占藻類種に大きな影響を及ぼしていることが明らかとなった。すなわち、魚制御により藻類種を管理できる可能性が示唆された。しかし、今回の実験は雑食性の金魚に対する結果であること、また実際の湖沼よりかなり高密度な状態であることから、今後、魚の種類、密度を変えた実験が必要である。

5. 最後 に

6つの屋外実験池を用いて、約13カ月間、栄養塩その他の条件は同じに、魚の密度のみを変化させた実験を行った。夏期での藻類組成を調べることから、ラン藻類の優占機構を考察した。この結果、以下のことがわかった。

1) 一般に、魚のいない池では緑藻が、いる池ではラン藻が優占した。ラン藻が優占するのは8月半ば以降であった。

2) ラン藻が優占する期間には、PO₄-Pが数 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ と、低濃度になった。しかし、再度PO₄-Pが増加しても、他の藻類種に変わることは少なかった。

3) Shapiroがまとめた6つの仮説は、この屋外実験池でのラン藻優占の必要条件となっている可能性があるものの、優占状態の違いを説明する十分条件ではなかった。

4) 魚が藻体を摂取し、糞、体を作ることから水中のリン濃度が全体的に減少し、さらに水中のPO₄-P濃度が減少したのではないかと考えられた。

5) こうしてPO₄-P濃度が減少した結果、リン摂取能力、蓄積能力が高いと推測されるラン藻が有利になり、優占したと考えられた。

湖沼における藻類種遷移の機構に関する研究は数10年の歴史を持つが、いまだ不明な点が多い。今後、こうし

た研究の進展には、1) 統計モデルの精緻化, すなわち環境条件を詳細にまとめるとともに遷移パターンを知識ベース化し解析する方法, 2) フラスコ, マイクロコズム, 屋外実験池, メソコズム, 実湖沼の相互の差を明らかにし, それらをつなぐモデルの確立, が必要であろう。

(原稿受付 1997年10月6日)

(原稿受理 1998年5月19日)

参 考 文 献

- 1) 渡辺真利代, 原田健三, 藤木博太(1994)アオコの出現と毒素, 東京大学出版会, 257pp.
- 2) 福島武彦・相崎守弘編(1995)アオコの計量と発生状況, 発生機構, 国立環境研究所資料, F-72-95/NIES, 165pp.
- 3) 佐藤敦久, 真柄泰基(1996)上水道における藻類障害, 技報堂出版, 155pp.
- 4) Smith, V. H. (1983) Low N/P ratios favor dominance by BG algae in lake phytoplankton, *Science*, **221**, 669-671.
- 5) 藤本尚志, 福島武彦, 稲森悠平, 須藤隆一(1995)全国湖沼データの解析による藍藻類の優占化と環境因子との関係, 水環境学会誌, **18**, 901-908.
- 6) Tilman, D., Kiesling, R., Sterner, R., Kilham, S. S. and Johnson, F. A. (1986) Green, blue-green and diatom algae. *Arch. Hydrobiol.* **106**, 473-485.
- 7) Suttle, C. A. and Harrison, P. J. (1988) Ammonium and phosphorus uptake rates, N:P supply ratio, and evidence for N and P limitation in some oligotrophic lakes. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 186-202.
- 8) Schindler, D. W. (1977) Evolution of phosphorus limitation in lakes, *Science*, **195**, 260-262.
- 9) Barica, J., Kling, H. and Gibson, J. (1980) Experimental manipulation of algal bloom composition by nitrogen addition, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **37**, 1175-1183.
- 10) 高村典子(1988)藍藻類による水の華, 藻類, **36**, 65-79.
- 11) Shapiro, J. (1990) Current beliefs regarding dominance by Blue-greens, *Vehr. Internat. Verein. Limnol.*, **24**, 38-54.
- 12) 岩熊敏夫(1993)コレゴヌス投入のプランクトン群集に及ぼす影響, 西条八束, 坂本充編「メソコズム湖沼生態系の解析」, 名古屋大学出版会, 207-236.
- 13) 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.
- 14) 福島武彦他(1995)魚の水質, 物質循環に及ぼす影響に関する実験的研究, 水環境学会誌, **11**, 883-893.
- 15) Margalef, R. (1958) Temporal succession and spacial heterogeneity in natural phytoplankton, In: Perspective in Marine Biology, University of California Press, Berkeley, CA, 323-349.
- 16) 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.
- 17) 福島武彦, 松重一夫, Weisburd, R. S. J., 秦三和子, 細見正明(1995) DO, pH 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.
- 18) Smith, V. H. (1986) Light and nutrient effects on the relative biomass of BG algae in lake phytoplankton, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 148-153.
- 19) Trimbee, A. M. and Prepas, E. E. (1987) Evaluation of TP as a predictor of the relative biomass of BG algae with emphasis on Alberta lakes, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44**, 1337-1342.
- 20) McQueen, D. J. and Lean, D. R. (1987) Influence of water temperature and N/P ratios on the dominance of BG algae in Lake St. George, Ontario, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44**, 598-604.
- 21) Canfield, D. E., Philips, E. and Duarte, C. M. (1989) Factors influencing the abundance of BG algae in Florida lakes, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **46**, 1232-1237.
- 22) Smith, V. H. (1990) Nitrogen, phosphorus, and nitrogen fixation in lacustrine and estuarine ecosystems. *Limnol. Oceanogr.*, **35**, 1852-1859.
- 23) Downing, J. A. and MaCauley (1992) The nitrogen: phosphorus relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, **37**, 936-945.
- 24) 高村義親, 野村和輝, 萩原富司, 平松昭, 矢木修身(1981)霞ヶ浦に発生するアオコと *Microcystis aeruginosa* の化学的組成, 国立公害研究所研究報告, **25**, 31-46.
- 25) Redfield, A. C., Ketchum B. H. and Richards, F. A. (1963) The influence of organisms on the composition of seawater. In M. N. Hill (ed.), *The Sea*, 2, Interscience Publishers, NY, 26-77.
- 26) Reinertsen, H. A., Jensen, A., Langeland, A. and Olsen, Y. (1986) Algal competition for phosphorus: the influence of zooplankton and fish, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 1135-1141.
- 27) 藤本尚志(1996)湖沼における藍藻類の優占化に関する研究, 東北大学大学院博士論文, 113pp.
- 28) 林秀剛, 吉岡崇仁(1993)ワカサギ投入の生物群集への影響, 西条八束, 坂本充編「メソコズム湖沼生態系の解析」, 名古屋大学出版会, 237-256.
- 29) Miura, T. and Wang, J. (1985) Chlorophyll *a* found in feces of phytoplanktivorous cyprinids and its photosynthetic activity, *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **22**, 2636-2642.