アンテナ色素の吸光特性に基づく藍藻類の光学的および水理学的発生条件に関する現地データを用いた考察 —アンテナ色素・浮力周波数仮説—

古 里 栄 一* 浅 枝 隆** 須 藤 隆 一***

Considerations of Optical and Hydraulic Conditions of Cyanobacterial Growth Based on Absorption Characteristics of Antenna Pigments Using Field Observations —Antenna Pigments Buoyancy Frequency Hypothesis—

Eiichi FURUSATO*, Takashi ASAEDA** and Ryuichi SUDO***

* Environmental Hydraulic Institute Ltd., 5-9-7 Negishi, Saitama-shi, Saitama 336-0024, Japan

** Department of Environmental Science & Human Engineering, Saitama University, 255 Shimo-okubo, Saitama-shi, Saitama 338-0825, Japan

*** Center for Environmental Science in Saitama, 914 Kamitanadare, Kisai-tyou, Kita-saitama-gun, Saitama 347-0115, Japan

Abstract

We investigated the optical and hydraulic conditions of cyanobacteria growth using the field observation data for two reservoirs in Japan. When the buoyancy frequency (N^2) is greater than $O(10^{-4})$ (s^{-2}) $\sim O(10^{-3})$ (s^{-2}), the populations of PC type *Phormidium* and *Microcystis* increase, however, for N^2 values less than that, the population of PE type *Phormidium* increases. From a theoretical analysis using the Wedderburn number (W), it is considered that the above level of N^2 is estimated as the critical condition for vertical mixing of density stratification. Therefore, it is assumed that two antenna pigments types, that is PC and PE, of *Phormidium* have different suitable hydraulic conditions. Furthermore the hydraulic stability requirement for large-colony cyanobacteria that form water bloom can be estimated based on N^2 .

Key words : cyanobacteria, antenna pigments, stratification, artificial destratification, water bloom

1. はじめに

in situ における植物プランクトンの動態は、様々な要因に影響を受ける。とりわけ、エネルギー源となる光は独立栄養生物である植物プランクトンにとって重要な要素である。光合成の作用機序においては、まずはじめにチラコイド膜上のアンテナ色素群において光量子のエネルギーが捕集されることから、この過程が一次生産量を規定することになる。従って、生態学的な物質循環を考える上でもアンテナ色素に着目する必要がある。アンテナ色素は系統分類上の綱レベルの分類群により異なった種類があり、それぞれ吸光波長が異なっている。藍藻類は主に赤色光を吸収するフィコシアニン (PC) と主に緑色光を吸収するフィコエリスリン (PE) のいずれかを主要なアンテナ色素として有する。一柳ら¹⁾は、日本のいくつかの貯水池における富栄養化の程度に応じた藍藻ピコプランクトンの PC を多く含有するタイプ (PC type)

と PE を多く含有するタイプ (PE type) の発生実態について報告している。水域の富栄養化は、物理、化学そして生物学的な多くの過程に影響を及ぼすだけでなく、水中の光学的環境にも影響を与える。一般に、富栄養度が高まり透明度が低下するにつれて、赤色光等の長波長光の透過割合が増加する傾向がある²⁾。

植物プランクトンの優占種がアンテナ色素の吸光波長と水域の卓越透過波長との関係に規定されることについては、藍藻ピコプランクトンの PC type と PE type^{3,4)}、および藍藻ピコプランクトンと真核植物プランクトン⁵⁾を対象にした報告例が既に存在する。しかしながら、水中光の卓越波長とアンテナ色素の吸光波長特性を通じた植物プランクトンの動態を考える上では、混合水深も考慮すべきである。古里ら⁶⁾は、吸光波長が異なるこれら両タイプの競合条件に加えて、水の華の原因となる大群体性の PC type 藍藻類の発生条件に関して、水中光のスペクトル特性と混合水深とに着目した解析を行っている。

* 有限会社環境水理研究所 〒336-0024 埼玉県さいたま市根岸 5-9-7

** 埼玉大学理工学研究科 〒338-0825 埼玉県さいたま市下大久保255

*** 埼玉県環境科学国際センター 〒347-0115 埼玉県北埼玉郡騎西町上種足914

沿岸あるいは陸水域のようなある程度富栄養化した水域においては、光学的環境に関する競合において混合水深が浅いと PC type が、深いと PE type が優位に立ちうることができ、この境界となる混合水深は有光層と同じスケールであることが理論的な解析により指摘されている⁶⁾。しかしながら、現地における水理条件と優占藍藻類のアンテナ色素タイプとの関係に関する報告例はない。

本論文は、鉛直混合の指標として浮力周波数⁷⁾を用いて優占藍藻類のアンテナ色素タイプと水理条件との関係を現地データにもとづき検討するとともに、理論的な解析結果⁶⁾も勘案して植物プランクトンの動態に関するアンテナ色素・浮力周波数仮説を提案するものである。更に、この仮説について関連する既往知見を勘案した考察を行うとともに、曝気循環対策による藍藻類の抑制手法に関する検討を行った。

2. 貯水池における優占藍藻類のアンテナ色素タイプと成層状況との関係

2.1 対象ダムの概要

Fig. 1 に釜房ダム貯水池及び土師ダム貯水池の平面図を示す。釜房ダムは東北地方の多目的ダムで、流域面積195.25km²、湛水面積3.9km²、ダム高45.5mである。流域人口はおおよそ9,000人であることに加え畜舎も点在する。Table 1 に貯水池表層水質の概要を示す。高い栄養塩濃度、および藻類増殖に影響を受けた有機物濃度や pH, Chl-a 濃度の変動の大きさなどが顕著である。当ダムでは、湛水後より *Phormidium* の産成した 2 MIB により異種味障害が頻発していたため、1984年より間欠式揚水筒方式の曝気装置が導入され、*Phormidium* の増殖や異臭味現象の発生が抑制されていた⁸⁾。しかし近年 *Phormidium* が再び増殖するようになっている⁹⁾。

土師ダム¹⁰⁾は中国地方に築造された、流域面積307.5 km²、湛水面積2.8km²、ダム堤高50mの多目的ダムである。流域人口はおおよそ15,000人であることに加え畜舎も点在する。Table 1 に示すように、釜房ダムと同様に栄養塩濃度はやや富栄養レベルであり、Chl-a や COD, pH にも藻類増殖の水質への影響が反映されている。特に、Chl-a の標準偏差が平均値よりも大きいことから、内部生産による Chl-a の変動の大きさが伺える。土師ダムではダム築造後より、主に *Microcystis aeruginosa* による水の華が頻発しており、2000年の秋より1基あたりの空気量が3.7Nm³・min⁻¹の多段式散気方式の曝気循環装置が4基導入された。しかし水の華を抑制できなかったことから、翌年更に同規模の施設が4基増設された。その後は水の華が発生していない¹⁰⁾。

2.2 指標の説明

植物プランクトン現存量は、各ダムにおける定期水質調査および水質問題発生時調査結果におけるダムサイト部表層の値を用いた。これらはダム水質調査要領¹¹⁾に従って、現地で採取したサンプルをホルマリン固定し、室内にて光学顕微鏡で目視計測されたものである。なお釜房ダムにおいては落射蛍光顕微鏡により *Phormidium* 属は PC type と PE type とに分けて計測されている。

浮力周波数 (N^2) は式(1)により、植物プランクトンサンプル採取日の水温鉛直分布より算出した。

Fig. 1 Map of Kamafusa Dam reservoir and Haji Dam reservoir. ○, aerators; ●, water quality monitoring sites.

Table 1 Water quality of Haji Dam and Kamafusa Dam reservoirs

Reservoir	Date(Unit)	Mean(S.D.)	N
Kamafusa Dam	T-N(mg·l ⁻¹)	0.53 (0.15)	437
	T-P(mg·l ⁻¹)	0.021 (0.018)	461
	COD(mg·l ⁻¹)	2.6 (1.4)	343
	Chl-a(μg·l ⁻¹)	10.0 (12.6)	468
	pH(-)	7.4 (0.5)	634
Haji Dam	T-N(mg·l ⁻¹)	0.53 (0.27)	156
	T-P(mg·l ⁻¹)	0.024 (0.013)	158
	COD(mg·l ⁻¹)	3.1 (2.0)	154
	Chl-a(μg·l ⁻¹)	14.8 (17.4)	158
	pH(-)	8.0 (1.0)	154

S.D.:Standard Deviation

$$N^2 = \frac{g}{\rho_0} \cdot \frac{d\rho}{dz} \quad (1)$$

ここで、 N^2 : 浮力周波数、 g : 重力加速度、 ρ_0 : 基準密度、 $d\rho$: 密度差 ($d\rho = \rho_z - \rho_s$ ただし、 ρ_s : 表層密度、 ρ_z : 水深 z の密度)、 z : 水深である。浮力周波数は鉛直密度勾配のパラメーターであり、値が大きいくほど成層が強く安定していることを表す。

式(1)よりわかるように、浮力周波数は任意の2水深の密度勾配を線形近似するために、あらかじめ算出水深を定める必要がある。本論文では、解析対象とした藍藻類の生息環境の観点に加えて、異なったタイプの曝気循環装置が両ダムに導入されていることを考慮して浮力周波数の算出水深を定めた。アンテナ色素の吸光特性と波長毎の水中光の減衰特性を考慮すると、有光層と同スケールの混合水深がPC typeとPE typeの競合における閾値であるとともに、大群体性の藍藻類の生息限界水深である⁹⁾。したがって、藍藻類の生育環境の観点からは、有光層数倍程度を浮力周波数の算出水深とすることが好ましい。

釜房ダムに導入されている間欠式揚水筒¹²⁾は全層循環的な流動を生じる¹³⁾ために、本ダム貯水池における浮力周波数は全層をカバーする必要がある。一方土師ダムに導入されている散気方式の曝気装置⁸⁾は圧縮空気の吐出水深付近に強い水温躍層を形成する¹⁴⁾ために、表層部の混合状態の評価においては吐出水深上部の浮力周波数を用いるのが好ましい。また、土師ダムの曝気循環装置は多段式⁸⁾を採用しており、貯水池の水位変動と合わせると曝気水深は5 mから20 m以上に変化する。

以上を考慮して、釜房ダムでは表層と底層(概ね15~20 m程度)、土師ダムでは水深0.5 mと5 mの水温データを用いて浮力周波数を算出した。なお、土師ダムの透明度は約1 mであるために有光層を透明度の2.5倍程度とすれば、水深5 mは有光層の約2倍にあたる。また、同様に推測すれば、釜房ダムの透明度は2 m程度であるために有光層の4倍弱の浮力周波数をFig. 2では示している。

2.3 藍藻類の現存量と浮力周波数との関係

Fig. 2(a)に釜房ダム、Fig. 2(b)に土師ダムにおける、藍藻類の群体数と浮力周波数との関係を示す。Fig. 2(a)は間欠式揚水筒方式の曝気装置の稼動後における*Phormidium*のPC typeとPE typeの群体数であり、Fig. 2(b)は散気方式の曝気装置導入前後における*Microcystis*を主体とする藍藻類の群体数である。なお、両ダムともに、特に季節や条件を特定せずに通年のデータを示している。

釜房ダム貯水池(Fig. 2(a))においては、*Phormidium*のPC typeは $O(10^{-4})$ (s^{-2})以上の浮力周波数において現存量が 10^2 colony $\cdot$ ml $^{-1}$ を超えるのに対して、PE typeは逆にこれ以下の浮力周波数においてこの現存量レベルを超過している。両タイプ共に、 10^2 colony $\cdot$ ml $^{-1}$ を下回る現存量は浮力周波数条件に関わらず確認されるが、顕著な増加は浮力周波数との関係が強いと考えられる。

次に土師ダム(Fig. 2(b))についてみると、*Microcystis*の群体数と浮力周波数は、正の関係がある。特に 10^2 colony $\cdot$ ml $^{-1}$ 以上の群体数は 10^{-3} (s^{-2})以上の浮力周波数条件に集中している。逆に、浮力周波数が 10^{-3} (s^{-2})以下では 10^2 colony $\cdot$ ml $^{-1}$ を超えることは無い。なお、この傾向は曝気循環装置の導入後であっても同様である。

*Microcystis*は、主要なアンテナ色素がPCである¹⁵⁾ことからPC typeの藍藻類に分類できる。したがって、アンテナ色素タイプの観点に立てば、これらの観測値からはPC typeは安定した成層状態で現存量が増加することが両貯水池に共通した傾向として指摘できる。また、

Fig. 2 The relationship between buoyancy frequency and cyanobacteria abundance. (a) *Phormidium* sp. in Kamafusa Dam reservoir. ○, PC type; ×, PE type. Buoyancy frequency was calculated as total layer (15~20m) depth. (b) large-colony cyanobacteria (mainly *Microcystis*) in Haji Dam reservoir. ○, before artificial circulation; ●, after artificial circulation. Buoyancy frequency was calculated as 5m depth.

土師ダム貯水池においてはPE typeの藍藻類は出現していないために釜房ダム貯水池のみの傾向であるが、PE typeは逆に混合状態において増殖しやすいと考えられる。

3. 限界浮力周波数 (N_{cr}^2)

浮力周波数は密度成層の強さを表す指標であるために、浮力周波数の値から定性的に混合のしやすさを推測することは可能である。しかしながら、現地における鉛直混合は、この現象を駆動する外力の大きさに依存しているために、浮力周波数の数値を混合状態の定量的な指標として用いることはできない。停滞性水域においては、様々な駆動要因による混合現象が生じ、これらの持つ時空間スケールも多様である⁷⁾。ただし、本研究は植物プランクトンの動態に着目していることから、表層混合層における広域的な混合に議論を絞ることが可能であろう。さらに植物プランクトンを含む低次陸水生生態系の環境応答の時間スケールは一般に数日以上であるために、短期的な出水の流入や水位操作にともなう放流による混合は無視できる。以上を勘案して、浮力周波数の水理学的意義を検討するために、混合現象の駆動外力を風であると考える、浮力周波数と混合条件との関係を次元解析により近似的に検討する。

風を考慮した密度成層の安定性は、下式の Wedderburn 数で評価が可能である⁷⁾。

$$W = \frac{g'H}{U_*^2} \frac{H}{L} \quad (2)$$

ここで、 W ：Wedderburn 数、 $g' = ((\rho_z - \rho_s)/\rho)g$ 、 ρ_z ：水深 z の密度、 ρ_s ：表層密度、 H ：水深、 U_* ：風応力の摩擦速度 ($= (\rho_a \cdot C_D \cdot U_{10}^2 / \rho_w)^{1/2}$)、 ρ_a ：空気密度、 ρ_w ：水の密度、 C_D ：抵抗係数、 U_{10} ：水面上 (10m) の風速、 L ：風が作用する方向の水域長さである。

浮力周波数における z を H として、Wedderburn 数を表すと下式のとおりである。

$$W = \frac{N^2 H^2}{\rho_a / \rho_w \cdot C_D \cdot U_{10}^2} \frac{H}{L} \quad (3)$$

$W < 1$ において、密度勾配に対して、風による混合のための十分な入力エネルギーが与えられ、下層の高密度水が湧昇する⁷⁾ことから、 $W = 1$ に相当する浮力周波数を鉛直混合における限界浮力周波数 (N_{cr}^2) として定義すると、下式の様に密度勾配に加えて貯水池形状や風速の関数としてこれを表すことが可能である。

$$N_{cr}^2 = \rho_a / \rho_w \cdot C_D \cdot L \cdot U_{10} \cdot H^{-3} \quad (4)$$

ここで、 N_{cr}^2 は、鉛直混合における限界浮力周波数である。Fig. 3 に式(4)に基づいた N_{cr}^2 の浮力周波数と水面上風速との関係を示す。なお、一般的なダム貯水池のスケールを考慮し、貯水池長は 10^3 m、水深は浮力周波数との関係を考慮し 5, 10, 20m の三種類のケースにおける N_{cr}^2 を図示した。 C_D は、Hicks¹⁰⁾より、 1×10^{-2} を用いた。

式(4)から、 N_{cr}^2 に関する一般的な傾向として以下の数点が指摘できる。まず、 N_{cr}^2 と U_{10} とは比例関係にある。これは、風速が強いほど、強い水温成層状態であっても混合する傾向があることを意味している。逆に、風速が弱ければ水温成層が弱くても混合は生じない。さらに、対象とする水深が大きければ N^2 が同じ値であっても鉛直混合のためにはより強い風速が必要になる。これは、密度勾配が一定の線形成層であっても、より深い水深まで混合するためには多くのエネルギーを必要とするためである。

Fig. 2 における各色素タイプの出現境界浮力周波数の意義を検討するために、Fig. 3 には高頻度で生じると思われる数 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ の風速と、水深 10m における限界浮力周波数を例として示した。図中に示したように、この条件においては、約 $O(10^{-4}) (\text{s}^{-2})$ の浮力周波数を上限として混合状態になる。この値は、Fig. 2 に示した境界となる浮力周波数とほぼ等しい。したがって、両貯水池において PC type と PE type の出現境界となっている浮力周波数は、高頻度で生じる風速における混合に関する境界成層状態を示していると考えられる。

ところで Fig. 2 に示した両貯水池において、大群体性の PC type 藍藻類の出現境界となる浮力周波数はやや異なっている。釜房ダム (Fig. 2(a)) では $O(10^{-4}) (\text{s}^{-2})$ 、土師ダム (Fig. 2(b)) では $O(10^{-3}) (\text{s}^{-2})$ 以上の N^2 条件で *Phormidium* の PC type および *Microcystis* の現存量が増加しており、これらの値は約 10 倍の差がある。もちろん N_{cr}^2 に影響を与える形状特性等は両貯水池の間で異なっているであろうが、浮力周波数の算出水深の違いからも両貯水池における N^2 条件の差を説明すること

Fig. 3 The relationship between stability (Buoyancy frequency N^2) and wind velocity in corresponding to $W = 1$ solid thin line, $zm = 5\text{m}$; dashed thick line, $zm = 10\text{m}$; solid thick line, $zm = 20\text{m}$. Each line represent critical values of mixing or sustaining stratification correspond to each different mixed depth. In this figure, the range of N_{cr}^2 at $z = 10\text{m}$ in accordance with ordinary wind speed is indicated.

ができる。式(4)よりわかるように、理論的には N_{cr}^2 は水深の -3 乗に比例する。先述したように釜房ダムの N_{cr}^2 の算出水深は土師ダムよりも $3 \sim 4$ 倍深いことから、式(4)における他の条件が大きく変わらなければ釜房ダムの N_{cr}^2 は理論的には土師ダムの 1 割以下になる。したがって、両ダムにおける藍藻類の出現浮力周波数の違いは算出水深の違いにより生じた可能性がある。

4. 考察

4.1 アンテナ色素・浮力周波数仮説

Fig. 2 に示したように、*Phormidium* の PC type と *Microcystis* の現存量は、成層条件で増加する傾向があった。水の華の原因となる *Microcystis* 等の、浮遊性の強い藍藻類が安定した成層状態を必要とすることは既に数多くの研究によって指摘されており¹⁷⁾、Fig. 2(b)の傾向はこれらと一致するものである。

しかしながら、Fig. 2(a)に示した *Phormidium* の PC type は、水面に浮遊集積するわけではない。従って、水面浮遊に伴う競合戦略に基づいて高浮力周波数状態における *Phormidium* の PC type の増加傾向を説明することは難しい。さらに同一水域において成層状態で PC type が、混合状態で PE type が増加する傾向については、水中光の卓越波長に着目した従来の PC type と PE type との競合に関する知見^{3,4)}では説明できない。

古里ら⁹⁾は、沿岸や陸水域のようなある程度富栄養化した水域の光学的条件においては、混合水深が PC type と PE type との競合に影響を与えることを理論的な解析より指摘している。釜房ダム貯水池の光学的条件がこれに当てはまるかどうかは不明であるが、Fig. 2(a)の出現傾向より判断すれば、釜房ダムは古里ら⁹⁾が指摘した光学的条件であった可能性がある。これを仮定すれば、アンテナ色素タイプに応じた *Phormidium* の発生傾向について以下の説明が可能である。PE type の現存量が

増加していた低浮力周波数条件は、先に述べた鉛直混合に関する限界浮力周波数 (N^2_{cr}) を下回っている。このことから PE type が増加していた時期の混合水深は、浮力周波数の算出水深である15~20m まで達していたと推測される。理論的な解析⁹⁾においては、緑色光は赤色光よりも深部まで到達するために、緑色光に関する PE type の補償深度は PC type よりも深く、大群体性の PC type 藍藻類の臨界水深は波長を特定しない一般的な有光層水深と同スケールである結果が得られている。先述したように釜房ダムにおける浮力周波数の算出水深は、一般的な有光層の3倍から4倍であることから、15m 以上の混合水深は PC type の臨界水深を超えていた可能性もある。この場合、表層混合層における PC type の増殖は不可能である。これらの理由により、低浮力周波数状態において PE type の現存量が多くなったと考えられる。逆に浮力周波数が高い状況においては混合水深が浅くなるために、赤色光を利用する PC type が競合で優位に立つことが可能である。

以上の考察を勘案して、本論文はアンテナ色素・浮力周波数仮説を提案する。これは、浮力周波数を用いて指標できる水理状態が、アンテナ色素の吸光特性と水域の光学的特性を通じて、異なったアンテナ色素を持つ植物プランクトン個体群間の競合に与える影響に関する仮説である。ただしこの仮説が成立する条件は、理論的な解析⁹⁾で前提とした、光合成速度の違いが競合における優劣を定めうる状況に限られると考えられる。植物プランクトンの現存量が多ければ、光合成速度以外の競合戦略である、K 戦略等の低資源状態における環境適応能力が競合において重要な役割を果たすだろう。我々の提案する仮説は、植物プランクトンにとって重要な資源である光が水中に豊富に存在し、光合成速度が競合関係に影響することを前提としている。たとえば、貧栄養状態のため植物プランクトン現存量が少ない水域や、環境変化によって一時的に植物プランクトンが減少する条件である。Fig. 2 に示したデータは富栄養化した貯水池で得られたものであるが、気象あるいは水理状態の変化等によって、光合成速度が競合に影響を与える条件が生じて本仮説で提案する過程が作用した結果、Fig. 2 に示した藍藻類の現存量と浮力周波数との関係が生じたと考えられる。

4.2 *Phormidium* の PC type と *Microcystis* の浮力周波数に対する応答性の違い

先に指摘したように、*Microcystis* と *Phormidium* の PC type は主なアンテナ色素が PC であるという点が共通しているが、それぞれの現存量と浮力周波数との関係は異なる部分もある (Fig. 2)。両藍藻類の浮力周波数に対する応答性の違いは、本仮説で仮定した光学的要因のみでは説明できないと考えられる。

Fig. 2 を詳細に見れば、*Phormidium* の PC type のほうが、*Microcystis* に比べて低浮力周波数条件における現存量が多いことと、*Phormidium* の PC type の現存量は、 10^{-3} (s^{-2}) を超える浮力周波数において若干減少する傾向があることがわかる。この傾向の違いは、両藍藻類の成層要求性の違いに起因すると考えられる。

Phormidium は、水の華のように水面に浮遊集積することを前提とした、浅い成層に依存した生態戦略をとっていない。さらに、PC タイプは赤色光以外でも効率は悪いが光合成は可能である¹⁵⁾。従って、低浮力周波数状態でも *Phormidium* の PC type は *Microcystis* よりも多い 10^2 colony $\cdot$ ml⁻¹ に現存量が達することが可能であると考えられる。また、 10^{-3} (s^{-2}) を上回る浮力周波数においては、浅い安定成層条件が強光阻害等の抑制作用を与え、*Phormidium* の PC type が減少することが推測される。

一方、*Microcystis* は、光学的要素以外の安定成層要求性あるいは依存性が強い¹⁸⁾。このために、Fig. 2(b) に示したように、低浮力周波数状態において *Phormidium* の PC type よりも現存量が少ないと考えられる。主要なアンテナ色素が PC である *Microcystis* は、赤色光以外の波長光でも効率は悪いものの光合成は可能である¹⁵⁾。従って光学的要因が低浮力周波数状態において現存量がきわめて少ないことの原因とは考えにくい。*Microcystis* は安定成層を前提とした多くの競合戦略^{19,20,21)}により水の華のような極度の優占状態に至ることができる。この戦略の多くは大きな群体サイズによって有効となるが、アロメトリーの関係により大群体化は光合成速度の低下をもたらす¹⁸⁾。したがって、*Microcystis* 個体群の増加のためには、これらの戦略によって低い増殖速度を補う条件、すなわち安定成層が必要である。つまり、*Microcystis* は成層依存性あるいは成層要求性がきわめて強い¹⁸⁾ために、混合状態においては低い光合成速度を補うための戦略が有効にならず、低浮力周波数環境において現存量が少ないと考えられる。

以上より、Fig. 2(a), (b) における *Phormidium* の PC type と *Microcystis* の浮力周波数に対する応答性の違いは、アンテナ色素・浮力周波数仮説の過程に加えて、両藻類の安定成層要求性¹⁸⁾の違いによって生じたと結論される。

4.3 植物プランクトンの生育環境指標としての浮力周波数の意義

Table 2 に、Fig. 2 より推察された *Phormidium* の PC type と *Microcystis* の出現最低浮力周波数 (N^2_{min}) を、S-type 生態戦略¹⁹⁾の植物プランクトンと比較して示す。表より明らかなように、S-type 植物プランクトンの N^2_{min} は両藍藻類の値の範囲内である。

S-type は Reynolds¹⁸⁾によって提案された生態戦略に基づく植物プランクトンのカテゴリーのひとつであり、

Table 2 Comparison of N^2_{min} (Minimum buoyancy frequency)

Fields	N^2_{min} (s^{-2})	Algae
Haji reservoir	10^{-3}	Mainly <i>Microcystis</i> sp.
Kamafusa reservoir	10^{-4}	<i>Phormidium</i> sp. (PC type)
Many lakes and reservoirs	5×10^{-4} *1	S-type *1 phytoplankton *2

*1: Reynolds²³⁾

*2: e.g. *M. aeruginosa*, *Volvox*, *Peridinium* are characterized by bigger size, and slower growth rate¹⁸⁾.

r-K 戦略²²⁾における K 種に相当するストレス耐性戦略を特徴とする。浮力あるいは遊泳による鉛直移動能を有して安定成層を要求する生態学的タイプであり、藍藻類以外の植物プランクトンも含まれている¹⁸⁾。これらは大型の生活形と低い増殖速度という点が共通しているが、分類群が綱レベルで異なるだけでなく、浮力制御機構や栄養要求性等に一致しない点も多い。しかしながら、S-type に共通する安定成層要求性という戦略特性を考慮すれば、Reynolds の経験値は植物プランクトンの安定成層要求性が発現可能な水理状態であると評価できる。

なお、S-type 植物プランクトンの N_{min}^2 は、現地実験結果より経験的に²⁴⁾得られたものであり、水理学的な意義については明らかではなく、算出水深や水域の吹送距離も不明である。しかし、一般に陸水域における植物プランクトンの動態に関連する水深は $O(10^0)$ (m) から $O(10^1)$ (m) のオーダーであることを考慮すれば、S-type の N_{min}^2 は、日常的に生じる風速レベルにおける混合の限界状態 (式(4))、すなわち N_{cr}^2 に相当すると考えられる。したがって、浮力周波数は水の華を形成する藍藻類に限らず、安定成層を要求する植物プランクトンの生息環境の指標であると判断できる。

4.4 相補的色素適応

いくつかの藍藻類が、照射光波長に応じて主なアンテナ色素を変える能力を持つことは、相補的色素適応現象として既に前世紀初頭から知られている^{25,26)}。したがって PC type と PE type について考察する上ではこれを考慮する必要がある。Gaidukov²⁵⁾は *Oscillatoria rubescens* を緑色光で培養すると赤色に、赤色光では藍色になることを報告し、Engelman²⁶⁾により、この現象は同一個体が照射光の卓越波長に応じて色素を変える相補的色素適応の 1 例であるとされている。ただし全ての藍藻類が相補的色素適応をするわけではない。Tandeau de Marsac²⁷⁾は相補的補色適応能力の有無の観点から藍藻類は 3 つのタイプにグルーピングでき、これは系統分類とは一致しないことを報告している。なお、この研究においては Fig. 2(a)で示した *Phormidium* 属を対象にしておらず、*Phormidium* 属がどのタイプであるかは不明である。

近年、及川ら²⁸⁾は、16S-rRNA 塩基配列の比較から、釜房ダムにおける PC type と PE type とは同一系統が色素適応したものではなく、別系統である可能性を指摘している。この事からは *Phormidium* 属は色素適応能力を持たないタイプであると推測される。ただし及川ら²⁸⁾の研究は採取されたいくつかの系統を対象としているため、Fig. 2(a)に示した *Phormidium* の全てが相補的色素適応能力を持たない系統であるとは判断できない。

しかしながら相補的色素適応能を勘案しても、アンテナ色素・浮力周波数仮説は成立すると考えられる。釜房ダムの観測値においては、それぞれのタイプの *Phormidium* が数週間かけて 10^2 colony $\cdot$ ml⁻¹ を上回る現存量に達しており、水理状態の変化に応じた短期的な色素タイプの変化は観測されていない⁹⁾。したがって、Fig. 2(a)に示した両色素タイプと浮力周波数との関係は、色素適応ではなく環境に適応した色素タイプの個体群の増加によって生じたものであり、たとえ相補的色素適応能が発現していたとしても増殖過程の初期であったと考えられる。

ただし、色素の生成分解速度が水理あるいは光学的な変化による細胞の増加・枯死速度を上回る場合には、色素適応によって優占藍藻類のアンテナ色素タイプの藍藻類が変化する可能性もある。しかしこの場合においても、水域の光学的特性と水理環境に適応したアンテナ色素タイプが増加することになり、本論文で提案する仮説は成立する。

いずれにせよ成層強度に対する PC type と PE type の応答性が、同一系統の相補的色素適応の結果であるのか、あるいは PC 系統株と PE 系統株の増減の結果であるのかは、本論文の趣旨においては本質的な問題ではないと考えられる。なぜならば、水中での藍藻類の代謝を大局的に見れば、細胞内では周囲の光条件に応じたフィコビリ色素の合成に関与する遺伝情報群が発現することには変わりはないからである。すなわち、色素の生成に関する遺伝情報の発現が、同一個体内で代謝状態の制御により生じるのか、あるいは細胞分裂に伴い生じるのかの違いにすぎない。これは、細胞生理学的には興味深い相違であろうが、本論文が対象とするのは生態学的な領域に属する事象、すなわち成層条件が水中光の波長特性を通じて、PC type と PE type の存在を規定している可能性があるという点である。

4.5 水の華発生機序との関係

水の華の原因となる藍藻類、例えば *Microcystis* や *Anabaena* の競合戦略については既に多くの研究例がある(例えば Oliver & Ganf のレビュー¹⁷⁾に詳しい)。本論文で提案する仮説は、これら浮遊性の強い PC type の藍藻類が光学的にも安定成層を要求することを提案するものである。さらに本仮説が成立する自然条件を勘案すると、以下に述べるように、従来の研究では説明の難しい増殖初期における水の華の発生機構として仮説を位置づけることが可能である。

群体形成による生活形サイズの大規模化は、アロメトリにより増殖速度の低下を植物プランクトンにもたらす¹⁸⁾。大群体性の植物プランクトンが、水の華等の極度の優占状態を達成・維持するためには、この低い増殖速度を補う様々な競合戦略が必要である。たとえば、ガス胞¹⁹⁾や細胞内炭水化物密度の変化²⁹⁾で浮力制御を行い効率よく水面に集積することによる他種への光制限の強化²⁰⁾や、リンの細胞内過剰蓄積能による他種への栄養塩制限の強化³⁰⁾等の他種の個体群に対する積極的な排除性に加え、大群体化による捕食圧からの回避²¹⁾、更に高 pH 状態における無機炭素競合に関する藍藻類の優位性³¹⁾等、多くの競合戦略を水の華を形成する藍藻類が持つことが指摘されている。Margalef の rK 選択理論²²⁾における K 戦略に相当する¹⁸⁾、こういった水の華形成種の競合戦略の多くは、水理環境が安定していることを必要とする。

さらに安定成層状態においては浮力制御能力を持たない他の植物プランクトンが沈降により減少すること¹⁸⁾も大群体性の藍藻類の優位性を補完する。こういった水理条件に加えて、富栄養水域における過剰な栄養塩は、K 戦略タイプの現存量を増加させ、他種への排除性を高める上では必要条件となろう。

逆に混合状態においては、光強度の短期的な変動に対する順化能力が藍藻類は小さいこと³²⁾や耐暗性が弱いこと³³⁾、更に乱流渦流速スケールが浮上速度に比べて十分

に大きいと水面局在分布が維持できない³⁴⁾こと等により水の華が消滅するとの指摘は、水理的安定条件の必要性を更に補強するものである。もちろん、混合条件では浮力制御能を持たない他種の優位性も増す。

このように、大群体性の PC type 藍藻類の極度の優占状態に関する維持及び環境変化による消滅機構に関しては、十分な説明に足る研究事例が既に存在すると思われる^{*1}。しかしながら、現存量が少なく他種への排除力が弱い春から夏にかけての水の華状態に至る競合過程については、上記戦略の全てが有効とはならないだろう。

Shapiro³¹⁾は、水の華の発生および維持・継続機構の仮説として、pH 説を提案した。一般的に春から夏にかけて植物プランクトンが増殖するのに伴い、水中の二酸化炭素が減少し pH がアルカリ化してゆく。緑藻類や珪藻類等の真核藻類に比べて、藍藻類は高 pH 状態における無機炭素取り込み能が高い³¹⁾。つまり、たとえ藍藻類以外の植物プランクトンが増殖したとしても、藍藻類に優位な pH 環境が形成されることになる。もちろん、はじめから藍藻類が増殖している場合は、光合成によって自らに適した pH 環境を形成することによって、競合における藍藻類の優位性はますます高まることになる。このような正のフィードバックによって、水の華のような極度の優占状態が維持・継続される³¹⁾。

この説は、水の華の発生初期から継続・維持までの過程をよく説明できることから、水の華の動態に関する最も有効な仮説の一つであった¹⁷⁾。しかしながら、その後現地実験により、水の華の発生初期における pH の影響に関しては、Shapiro 自身により否定されている³⁵⁾。したがって、水の華の動態に関する研究においては、水の華の発生初期の機構に関して更なる議論が必要とされる¹⁷⁾状況である。

先述したように、本仮説は遮光粒子としての植物プランクトンの影響が小さい条件に適用可能な Jerlov の光学的水型³⁶⁾と、光制限のみを前提とした解析⁶⁾に基づくものである。この前提条件においては現存量が少ないほうが仮説は成立しやすい。したがって、アンテナ色素・浮力周波数仮説は、従来の知見において課題の残る、水の華の発生初期過程を説明可能な仮説であると位置づけられる。

4.6 水質保全の実務における浮力周波数の有効性

4.6.1 異臭味現象抑制の指標

貯水池の富栄養化にかかる水質管理においては、*Phormidium* が生産する 2 MIB による異臭味現象は、水の華と並んで重要な問題の一つである。この発生抑制においても、浮力周波数は有用な指標になる可能性がある。

及川ら²⁸⁾は釜房ダム産だけでなく愛知県および琵琶湖産の *Phormidium tennue* を用いて 16S-rRNA 塩基配列の比較を行った結果より、2 MIB 産生能をもつのはいずれも PC type であり、これらはみな遺伝系統的に近縁であることを述べている。逆に PE type はいずれも 2 MIB 産生能を持たず互いに近縁であることを報告して

いる。つまり、2 MIB 産生能とアンテナ色素タイプが対応している可能性がある。この場合、浮力周波数を指標とすれば、曝気循環装置による効率的な 2 MIB 抑制が可能である。

ただし、この傾向が *Phormidium* 属に一般的な特性として共通するのかどうかについては、それぞれの表現型を支配する遺伝子の特定と、この遺伝情報の発現機序を明らかにするためのさらなる研究が必要である。

4.6.2 曝気循環装置の設計運用指標

曝気循環対策は、水の華などの富栄養化現象に対する有効な対策技術の一つであり¹⁸⁾、適用例も多い³⁷⁾。効率的な曝気循環対策の実施にあたっては、富栄養化現象の作用機序を反映した指標が必要である。しかしながら、本装置によって誘起される現象は、水理学から生態学にまでわたる広範で複雑な過程を含む³⁷⁾ために、作用気序の定量が困難である。このため、水理、あるいは植物プランクトンの生態学的過程を踏まえた適用指針は明らかになっていないと考えられる。

曝気循環装置の適正施設規模については、欧米の 38 のダム貯水池の水温鉛直分布データに基づいた $9.2\text{m}^3 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{km}^{-2}$ 以上³⁷⁾、日本の幾つかのダム貯水池における混合層の形成を目安にした $3.7 \sim 7.4\text{m}^3 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{km}^{-2}$ ³⁸⁾等が提案されている。また、非定常な密度勾配と曝気空気量との関係については、機械的な成層破壊のエネルギー効率を表すブルーム数¹⁴⁾や、下層 DO 改善の指標としての Lake Number³⁹⁾等の指標がある。しかしながら、いずれも水の華の発生機構に関する生態学的な作用機序との関係は明らかではない。

Lorenzen & Mitchell⁴⁰⁾は、曝気循環による植物プランクトンへの影響を評価するために、栄養塩制限と光制限に関する最小律に基づいた、植物プランクトン現存量が混合水深に応じて変化する定常モデルを提案している。だが、このモデルは種間競合を考慮していないことから、曝気循環による水の華の抑制効果の説明には限界がある³⁷⁾。Reynolds ら⁴¹⁾は、乱流渦流速が浮力浮上スピードの 15 倍を超えると水面浮遊状態を維持できない³⁴⁾ために水の華が発生しないことを報告しているが、曝気循環流と乱流渦流速との関係は明らかではない。このように、曝気循環の影響に関する多くの研究例が存在するが、曝気循環による藍藻類の増殖抑制の作用機序を勘案した設計あるいは運用における指標や基準に関しては課題が残る。

本論文で鉛直混合状態の指標として提案する浮力周波数は、曝気循環装置の設計や管理運用における藍藻類の発生環境の指標として、実用上きわめて有効であると考えられる。アンテナ色素・浮力周波数仮説に関しては更なる現地観測や詳細な解析が必要である。しかし、浮力周波数を成層安定度の指標として用いることは、複数ダムでの観測値 (Fig. 2) や理論値 (Fig. 3, 式(4))、経験値 (Table 2) が類似した値であることから、実用上は可能であると考えられる。

浮力周波数を用いれば、Fig. 2 に示した二つのダム貯水池の水質管理に関して以下の提案が可能である。釜房ダムにおいては既設の間欠式揚水筒方式から散気方式の曝気循環装置に施設タイプを更新して、*Phormidium* の PC type、ならびに 2 MIB を抑制することが望まれる。

*1 多くの現地観測により高水温と水の華の発生が同時期に生じることからこれらの因果関係は古くから指摘されているが、高水温は浅い水温成層の形成や炭水化物消費速度の増加等に影響を与える間接的な要因であり、水の華発生に係る生理生態学的プロセスにおいて高水温が直接作用する機構はほぼ無いとされている¹⁷⁾。

Fig. 2よりわかるように、釜房ダムにおいては揚水筒方式の曝気循環装置が稼動しているが、浮力周波数がPC typeに適する安定成層状態まで上昇することが多い。したがって循環能力を強化することが必要となる。先述したように散気方式の曝気循環装置は揚水筒方式よりも循環効率が高いことから、近年適用例の多い散気方式の適用が考えられる。施設規模については N^2_{min} より浮力周波数を低く維持できる条件を、現地実験や数値解析によって検討すべきである。なお、散気方式の曝気装置については濁水問題への対応や取水放流施設との統合運用の観点から近年適用例の多い⁴²⁾多段式が好ましい。ただし、施設タイプを変更する場合には深層部の嫌気化に留意する必要がある。揚水筒方式は、空気吐出水深より下部の揚水能力を有している¹³⁾が、散気方式にはこの能力は無いために、嫌気層が生じる可能性がある。したがって、施設タイプ変更にあたっては深層曝気装置の導入等も考慮する必要がある。

土師ダムにおいては、散気方式の曝気循環装置を8基に増加後は水の華の発生は抑制されており¹⁰⁾、Fig. 2(b)の傾向からも浮力周波数を N^2_{min} より低く制御することが可能な規模の施設が導入されていると考えられる。ただし、より効率的な施設運用のためには、管理運用体制の充実が望まれる。

浮力周波数と曝気規模の一般的な関係は明らかではないが、土師ダムにおける湛水面積あたりの8基の総空気量は約 $10\text{m}^3 \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{km}^{-2}$ を超えている。これは先述した経験的な湛水面積あたりの吐出空気量^{37,38)}よりも大きいことから、季節や気象状況によって受熱量が少ない場合には過剰な曝気空気量である可能性もあろう。費用対効果の観点からは、目標となる浮力周波数を下回ることができる最小限の空気量による曝気循環が好ましい。一般的に曝気循環時の成層状態は、気泡噴流による鉛直混合と日射等による表層密度低下との相互作用で定まる⁷⁾。このため、適切な曝気空気量は短期的に変動する可能性がある。したがって、運用にあたっては浮力周波数をモニタリングしつつ、必要な浮力周波数を維持できるように稼動する曝気循環装置の基数を調整することが必要である。さらに、出水時の流入濁水の巻き上げ防止等を考慮することにより、藍藻類の増殖抑制に加えて濁水長期化を防止し、総合的な水質保全の達成が可能であると考えられる。ただし、こういった管理を多目的ダム本来の目的である治水あるいは利水・発電運用に加えて、浮力周波数や気象、流況状況を考慮しつつ曝気循環装置の最適状態を日々判断して、ダム管理者自らが施設を操作するのは困難であると考えられる。既に約10年前に提唱されている概念であるが、こういったきめ細かな対応を目的としたシステムである、水質自動観測装置と曝気循環装置の運用を連携させた総合管理運用システム⁴³⁾の開発・導入が望まれる。

これら二つのダムの例で述べたように、曝気循環対策における物理環境の目標値あるいは指標としての浮力周波数はきわめて有効である。さらに浮力周波数は水温のみから評価が可能であるために、貯水池水温予測モデル^{7,44,45)}で解析すれば、ダム建設前の段階においても浮力周波数を指標とした曝気循環装置の基本設計が可能である。貯水池の水温解析モデルは古くから多くのものが開

発されており、わが国において標準的な技術手法としての適用実績も多い⁴⁶⁾ことから、十分な精度で予測解析が可能である。

したがって、施設導入前の計画段階から導入後の管理運用段階までにわたって、藍藻類の安定成層要求性という生態学的知見を踏まえた水理学的な指標として、浮力周波数は機能すると評価できる。

5. 課題

アンテナ色素・浮力周波数仮説は、多くの近似条件における理論的な解析に基づいていることに加えて、仮説を支持するデータが少ない。また、pHや沈降等ほかの生態学的要素との定量的な関係も不明である。したがって、光学以外の環境要素を含めたさらなる現地観測や解析を実施してゆく必要がある。

工学的問題としての実際の停滞性水域における水質管理においては、限界浮力周波数を効率的に達成しうる曝気装置の規模および管理運用方法を、曝気循環による流動^{14,38)}や他の貯水池水理過程を考慮した水理モデル⁷⁾を用いて標準化する必要がある。

6. まとめ

現地における藍藻類の水理学的発生条件について、二つの貯水池の現地観測データを用いて検討した。*Phormidium*のPC typeおよび*Microcystis*は $O(10^{-4}) \sim O(10^{-3}) (\text{s}^{-2})$ 以上の浮力周波数条件で現存量が増加し、逆に*Phormidium*のPE typeは $O(10^{-4}) (\text{s}^{-2})$ 以下の浮力周波数条件で現存量が増加する傾向が見られた。ウェッダーバーン数を考慮した解析より、これらの浮力周波数は鉛直混合に関する密度成層の安定限界値を意味していると考えられた。この結果に基づき、浮力周波数で指標される水理状態が、アンテナ色素の吸光特性を通じて植物プランクトンの動態に影響を与える過程に関する仮説である、アンテナ色素・浮力周波数仮説を提案した。さらに、浮力周波数は、多くの研究により指摘されている大群体性の藍藻類の発生条件に関しても有効な指標であることを考察した上で、測定しやすい水温鉛直分布から算出できる浮力周波数を、曝気循環装置の設計や管理における指標として用いることを提案した。

7. 謝辞

本研究の実施にあたり、現地データの使用に関して土師ダム管理所中江所長および釜房ダム管理所佐藤所長に貸与許可を頂いた。また、中国地方整備局河川計画係長(現国土交通省河川局河川環境課流水管理室ダム管理係長)の後藤誠志氏に現地データの貸与にあたり便宜を図っていただいたことに加え、浮力周波数の意義について有益な助言を頂いた。なお、本研究は埼玉県プレ・インキュベータ設置事業費補助事業および埼玉大学21世紀総合研究機構短期的プロジェクトの一環として実施されたものである。ここに記して謝意を示します。

(原稿受付 2002年9月17日)

(原稿受理 2003年2月18日)

参考文献

- 1) 一柳淳一, 千葉信男, 後藤光亀, 須藤隆一(1997) 水源貯水池

- における植物ピコプランクトンの出現実態, 水環境学会誌, **20**, 29-35.
- 2) Kirk, J.T.O. (1983) Light and photosynthesis in aquatic ecosystems, 401pp., Cambridge University Press, London, New York.
 - 3) Pick, F.R. (1991) The abundance and composition of freshwater cyanobacteria in relation to light penetration, *Limnol. Oceanogr.*, **36**, 1457-1462.
 - 4) Vörös, L., Callieri, C., Berton K.V. and Berton, R. (1998) Freshwater picocyanobacteria along trophic gradient and light quality range, *Hydrobiologia*, **369/370**, 117-125.
 - 5) Glover, H.E., Keller, M.D. and Guillard, R.R.L. (1986) Light quality and oceanic ultraphytoplankton, *Nature*, **319**, 142-143.
 - 6) 古里栄一, 浅枝隆, 須藤隆一 (2003) アンテナ色素の吸光特性に基づく藍藻類の光学的および水理学的発生条件に関する理論的考察—減衰スペクトル特性と混合水深—, 水環境学会誌, **26**, 277-284.
 - 7) Imberger, J. and Patterson, J.C. (1990) Physical limnology, *Advances in Applied Mechanics*, **27**, 303-475.
 - 8) 廣瀬敏雄, 丹羽薫, 久納誠, 山下芳裕 (1995) 流動制御と糸状藻類を活用したダム湖水環境創造システム, 大ダム, **153**, 72-82.
 - 9) 会津茂光, 佐藤徳男, 清水川斉 (2001) 釜房ダムにおける水質保全対策について, 第9回世界湖沼会議発表文集, 第3分科会, 429-432.
 - 10) 中江兼二, 奥井誠, 渡辺誠 (2002) 土師ダムの水質保全対策について—特に散気式曝気循環装置の効果—, ダム技術, No. **193**, 88-94.
 - 11) 財団法人ダム水源地環境整備センター (1996) ダム貯水池水質調査要領, 150pp., 財団法人ダム水源地環境整備センター, 東京.
 - 12) 小島貞男 (1988) 富栄養化対策としての湖水人工循環法—その原理と実績—, 日本水処理生物学会誌, **24**, 9-23.
 - 13) 浅枝隆, 中井正則 (1989) 気泡を用いた高密度の深層水揚水施設の解析, 土木学会論文集, **411**, 91-98.
 - 14) Asaeda, T. and Imberger, J. (1993) Structure of bubble plumes in linearly stratified environments, *Journal of Fluid Mechanics*, **249**, 35-57.
 - 15) Wyman, M. and Fay, P. (1986) Underwater light climate and the growth and pigmentation of planktonic blue-green algae (Cyanobacteria) II. The influence of light quality, *Proc. R. Soc. Lond.*, **227**, 381-393.
 - 16) Hicks, B.B. (1972) Some evaluations of drag and bulk transfer coefficients over water bodies of different size, *Boundary-Layer Meteorol.*, **3**, 201-213.
 - 17) Oliver, R.L. and Ganf, G.G. (2000) Freshwater Blooms, in "The Ecology of Cyanobacteria" (Ed. Whitton, B.A. and Potts, M.), pp.149-194, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
 - 18) Reynolds, C.S. (1997) Vegetation processes in the pelagic: A model for ecosystem theory, 329pp., Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany.
 - 19) Walsby, A.E. (1994) Gas vesicles, *Microbiol. Rev.*, **58**, 94-144.
 - 20) Ganf, C.G., Oliver, R.L. and Walsby, A.E. (1989) Optical properties of gas-vacuolate cells and colonies of *Microcystis* in relation to light attenuation in a turbid, stratified reservoir (Mount Bold Reservoir, South Australia), *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **40**, 595-611.
 - 21) Reynolds, C.S. (1994) The ecological basis for the successful biomanipulation of aquatic communities, *Arc. Hydrobiol.*, **130**, 1-33.
 - 22) Margalef, R. (1958) Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton, in "Perspectives in marine biology" (Ed. Buzzati-Traverso A.A.), pp.323-349, University of California Press, Berkeley.
 - 23) Reynolds, C.S. (1993) Swings and roundabouts: engineering the environment of algal growth, in "Urban waterside regeneration, problems and prospects" (Ed. K. H. White, E.G. Bellinger, A.J. Saul, M. Symes and K. Hengry), pp.330-349, Ellis Horwood, Chichester.
 - 24) Reynolds, C.S. (2002) 私信.
 - 25) Gaidukov, N. (1903) Weitere Untersuchungen über den Einfluss farbigen Lichtes auf die Färbung der Oscillarien, *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, **21**, 484-492.
 - 26) Engelmann, T.W. (1902) Ueber experimentelle Erzeugung zweckmässiger Aenderungen der Färbung pflanzlicher Chromophylle durch farbiges Licht, *Arch. Anat. Physiol. Lpz. : Physiol. Abt.*, 333-335.
 - 27) Tandeau de Marsac, N. (1977) Occurrence and nature of chromatic adaptation in cyanobacteria, *J. Bacterio.*, **130**, 82-91.
 - 28) 及川栄作, 石橋良信, 阿部隆弘, 梅津洋 (2001) かび臭および毒素産生藍藻類の系統発生的分類, 環境工学論文集, **37**, 183-191.
 - 29) Ibellings, B.W., Mur, L.R., Kinsman, R. and Walsby, A.E. (1991) *Microcystis aeruginosa* changes its buoyancy in response to the average irradiance in the surface mixed layer, *Arch. Hydrobiol.*, **120**, 385-401.
 - 30) Sommer, U. (1985) Comparison between steady state and nonsteady state competition: experiments with natural phytoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, **30**, 335-346.
 - 31) Shapiro, J. (1990) Current beliefs regarding dominance by blue-greens: the case for the importance of CO₂ and pH, *Verh. Int. Verein. (theor. angew.) Limnol.*, **24**, 38-54.
 - 32) Ibellings, B.W. (1992) Cyanobacterial waterblooms: the role of buoyancy in water columns of varying stability. Ph.D thesis Laboratory of Microbiology, University of Amsterdam, pp.1-171.
 - 33) 古里栄一, 浅枝隆, 福渡隆 (2001) 淡水植物プランクトンの耐暗性について, 水環境学会誌, **24**, 27-34.
 - 34) Humphries, S.E. and Imberger, J. (1982) The influence of the internal structure and the dynamics of Burrinjuck Reservoir on phytoplankton blooms, 89pp., Center for Water Research University of Western Australia, Environmental Dynamics Report No ED-82-023.
 - 35) Shapiro, J. (1997) The role of carbon dioxide in the initiation and maintenance of blue-green dominance in lakes, *Freshwater biology*, **37**, 307-323.
 - 36) Jerlov, N.G. (1976) Marine Optics, 231pp., Elsevier, Amsterdam.
 - 37) Pastorok, R.A., Lorenzen, M.W. and Ginn, T.C. (1982) Environmental aspect of artificial aeration and oxygenation of reservoirs: A review of theory, techniques, and experiences, 192pp., NTIS Technical Report, E-82-3.
 - 38) 丹羽薫, 久納誠, 古里栄一 (1995) 流動制御によるダム水質保全対策におけるシミュレーション手法の検討, 環境システム研究, **23**, 157-168.
 - 39) Robertson, D.M. and Imberger, J. (1994) Lake number, a quantitative indicator of mixing used to estimate changes in dissolved oxygen, *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **79**, 159-176.
 - 40) Lorenzen, M.W. and Mitchell, R. (1975) An evaluation of artificial destratification for control of algal blooms, *J. Amer. Water Works Assoc.*, **67**, 373-376.
 - 41) Reynolds, C.S., Oliver, R.L. and Walsby, A.E. (1987) Cyanobacterial dominance: the role of buoyancy regulation in dynamic lake environments, *NZ J. Mar. Freshwater Res.*, **21**, 379-390.
 - 42) 寺川陽, 福渡隆 (1998) ダム湖の富栄養化対策の動向, ダム技術, **136**, 31-39.
 - 43) 丹羽薫, 久納誠, 森本浩之 (1994) ダム湖における流動制御による水質管理, 土木技術資料, **36(1)**, 11-16.
 - 44) 岩佐義朗, 松尾直規 (1981) 貯水池水理の解析モデルとその水温予測への適用, 土木学会論文報告集, **308**, 59-68.
 - 45) 高田利彦 (1990) 貯水池水質シミュレーションのための水塊モデルの原理, ダム技術, **68**, 13-20.
 - 46) 森北佳昭, 畑孝治, 三浦進 (1987) 貯水池の冷濁水ならびに富栄養化現象の数値解析モデル(その1), 256pp., 土木研究所資料第2443号.