生態系モデルによる沈水植物アレロパシーの 微細藻類量・群集構造に及ぼす影響解析

武田文彦^{*,†} 中野和典^{*} 相川良雄^{**}
西村修^{**} 島多義彦^{***} 袋昭太^{***}
仲沢武志[†] 田中仁志^{††} 林紀男^{†††}
稲森悠平[‡]

Analysis of Impact of Allelopathy by Submerged Macrophytes Simulated by Ecosystem Model on Microalgal Biomass and Community

Fumihiko TAKEDA^{*,†}, Kazunori NAKANO^{*}, Yoshio AIKAWA^{**},
Osamu NISHIMURA^{**}, Yoshihiko SHIMADA^{***}, Shota FUKURO^{***},
Takeshi NAKAZAWA[†], Hitoshi TANAKA^{††}, Norio HAYASHI^{†††}
and Yuhei INAMORI[‡]

* College of Engineering, Nihon University, 1 Nakagawara, Tokusada, Tamuramachi, Koriyama, Fukushima 963-8642, Japan

** Graduate School of Engineering, Tohoku University, 6-6-06 Aoba, Aramaki, Aoba-ku, Sendai, Miyagi 980-8579, Japan

*** Construction Division, Fujita Corporation, 4-25-2 Sendagaya, Shibuya, Tokyo 151-8570, Japan

† Technology Development Division, Fujita Corporation, 2025-1 Ono, Atsugi, Kanagawa 243-0125, Japan

†† Center for Environmental Science in Saitama, 914 Kamitanadare, Kazo, Saitama 347-0115, Japan

††† Natural History Museum and Institute, Chiba, 955-2 Aoba-cho, Chuo-ku, Chiba 260-8682, Japan

‡ Faculty of Symbiotic Systems Science, Fukushima University, 1 Kanetanigawa, Fukushima 960-1296, Japan

Abstract

It has been unclear which functions of submerged macrophytes contribute to the change in chlorophyll *a* (Chl.*a*) and the microalgal community. In this study, we used a submerged macrophyte, *Potamogeton pusillus*, and modeled four kinds of functions of the macrophyte on the basis of the surveys in mesocosms and laboratory examinations. An ecosystem model taking into consideration the functions of a submerged macrophyte was developed. The model could simulate the change in several indexes of water quality in mesocosms. Results of simulation using the developed model indicated that allelopathy had little effect in decreasing the level of Chl.*a*, but caused a decrease in the biomass of cyanobacteria and an increase in that of diatoms. The combination of two functions, allelopathy and the increase in the number of individual of cladoceran by the submerged macrophyte, suggested enhanced predation of microalgae by the cladoceran owing to the decrease in the biomass of cyanobacteria and the relative increase in the biomasses of diatoms and chlorophytes by allelopathy, promoting the decrease in the level of Chl.*a*. The allelopathy of submerged macrophytes might have direct and indirect effects on microbial communities.

Keywords: Allelopathy; *Potamogeton pusillus*; Ecosystem model; Microalgal community; Cladoceran

1. はじめに

湖沼のような閉鎖性水域では富栄養化に伴いアオコのような微細藻類の異常増殖が起り、湖沼生態系に悪影響を及ぼしている。工場の排水規制や下水処理や浄化槽の普及により環境中に放出される有機物、窒素、リン等

の汚濁物質は削減されてきているものの、現在なお微細藻類の異常発生が数多くの湖沼で確認されており、水質改善や微細藻類量抑制に向けた更なる検討は喫緊の課題となっている。

既往の研究から沈水植物は水質を顕著に改善する能力があることが報告され¹⁻³⁾、近年では沈水植物群落を閉

* 日本大学工学部 〒963-8642 郡山市田村町徳定字中河原 1

** 東北大学大学院工学研究科 〒980-8579 仙台市青葉区荒巻字青葉 6-6-06

*** 株式会社フジタ建設本部 〒151-8570 東京都渋谷区千駄ヶ谷 4-25-2

† 株式会社フジタ技術センター 〒243-0125 厚木市小野 2025-1

†† 埼玉県環境科学国際センター 〒347-0115 埼玉県加須市上種足 914

††† 千葉県立中央博物館 〒260-8682 千葉市中央区青葉町 955-2

‡ 福島大学共生システム理工学類 〒960-1296 福島市金谷川 1

†† 連絡先: justake20050907@hotmail.co.jp

鎖性水域の水質改善手段として応用することが検討されている⁴⁻⁷⁾。水質浄化に寄与する沈水植物の機能として、主に窒素・リン除去⁵⁾、動物プランクトンの個体数増加⁸⁾などが着目されてきたが、近年ではアレロパシーが着目されてきている。アレロパシーとはある植物が生産する化学物質の環境への流出を通じた、植物（微生物を含む）による何らかの作用のことをいう⁹⁾。大型水生植物の培養液を用いた試験から、様々な大型水生植物がアオコを形成する藻類の生長を阻害するアレロパシー物質を放出することが示されている¹⁰⁻¹³⁾。また、アレロパシーは藻類種によって生長阻害効果の大きさが異なるという種特異性があることが示唆され、例えば藍藻類は緑藻類や珪藻類に比べてアレロパシーによる生長阻害を受けやすいことが報告されている^{10, 14)}。これまでの主たるアオコ抑制手法である窒素・リン除去はアオコ形成藻のみならず他藻類種の量も低下させてしまうが、前述の報告はアレロパシーはアオコ形成藻等の有害藻類の選択的な低下を可能とすることを示唆し、アレロパシーを新しいアオコ抑制手法として活用できる可能性が考えられる。しかしながら、Mulderij ら¹⁵⁾が指摘するように実湖沼において大型水生植物の微細藻類に対するアレロパシーがどの程度生長に影響しているのかよく分かっていない。よって実湖沼においてアレロパシーが様々な藻類種の生長や種組成、微細藻類量に及ぼす影響を評価する必要がある。

沈水植物の窒素・リン除去等による水質浄化機能の影響評価は、生態系モデルを活用した解析により行われることが多い¹⁵⁻¹⁸⁾。アレロパシーの場合も同様に、アレロパシーを組み込んだ生態系モデルに基づく解析を行うことがアレロパシーの影響を評価する一手段であると考えられる。しかしながら大型水生植物のアレロパシーを組み込んだ生態系モデルを構築した研究例は Mulderij ら¹⁵⁾しか見られず、そのモデルではアレロパシーの藻類の種に対する特異性は考慮していない。また、そのモデルは実環境の水質変動を再現できるか否かを評価していないため、アレロパシーやその他の沈水植物機能を正しく評価できているか不明である。よって淡水系の主要な藻類種の増殖および沈水植物の各種機能を組み込み、実湖沼の水質変化を再現可能な生態系モデルを構築する必要がある。そして構築したモデルによりアレロパシーが微細藻類量・種組成に及ぼす影響を解析・評価できると考えられる。

そこで本研究では実湖沼に設置した隔離水界での調査および室内実験から沈水植物が有する各種機能を定量評価して生態系モデルを開発した。微細藻類量や栄養塩等の動態について隔離水界で得た長期実測データと開発した生態系モデル計算結果と比較した。開発したモデルにより、実湖沼においてアレロパシーやその他の沈水植物機能が微細藻類量・藻類種組成に及ぼす影響を解析することを目的とした。

2 実験方法

2.1 実湖沼における水質・動植物プランクトン構造、イトモ現存量の調査

本研究では埼玉県さいたま市に位置する別所沼を実湖沼の水質調査地とした。別所沼内に単管パイプと遮水シートからなる隔離水界（10 m×10 m=100 m²、平均水

図1 別所沼内に設置した隔離水界の平面的概要

深1 m)を設置し、滞留時間が15日となるようポンプにより半連続的に隔離水界外から別所沼の湖沼水を供給した（図1）。別所沼の在来種である沈水植物イトモ *Potamogeton pusillus* が繁茂する隔離水界を植栽区、大型水生植物がない隔離水界を無植栽区（対照系に相当）とした。

水質は水温、懸濁物質（SS）、化学的酸素要求量（COD_{Mn}）、全有機炭素量（TOC）、アンモニア態窒素（NH₄-N）、亜硝酸態窒素（NO₂-N）、硝酸態窒素（NO₃-N）、リン酸態リン（PO₄-P）、全窒素（T-N）、全リン（T-P）、クロロフィル *a*（Chl.*a*）、フェオフィチン及び藍藻類、緑藻類、珪藻類等の各種微細藻類の細胞濃度を測定した。PO₄-Pの測定下限値は0.005 mg・L⁻¹であり、測定値が下限値以下だった場合は0.005 mg・L⁻¹とした。植栽区と対照区それぞれ9地点より柱状採水器にて水面から水深90 cmまでを採取し、混合した試料を分析に供した。また、隔離水界外から各区へ湖沼水を供給するポンプ付近および隔離水界の外へ排水する流出口付近のそれぞれ1地点においても同様に採水した。

既往の研究^{19, 20)}から実湖沼において小型のワムシや枝角類に比べてミジンコ属 *Daphnia* の植物プランクトン捕食作用により水中の植物プランクトン濃度が大きく低下することが示唆されている。そこで本研究では植物プランクトン捕食者としてミジンコ類に着目し、植栽区と無植栽区において3箇所プランクトンネット（目合0.1 mm）を用いて捕集した。また、ポンプ周辺1点で隔離水界外の水を同様の方法で採取した。

イトモの現存量（g・DW・m⁻³）は、水面付近にまで達した葉の分布を10 cmメッシュに区切った平面図に目視にて記録し、その群落面積と別途刈取調査で得られた単位面積質量より、乾燥質量に換算して評価した。

2.2 沈水植物の機能を組み込んだ生態系モデルの開発

沈水植物の機能として、本研究ではアレロパシー効果（藻類生長阻害効果）、ミジンコ類個体数増加、遮光、窒素・リン吸収に着目してモデル化を行った。以下に評価方法を示す。

2.2.1 アレロパシー効果の定量的評価

アレロパシー物質を同定した研究例は限られており、イトモについては明らかになっていない。一方、中井ら¹⁴⁾は沈水植物ホザキノフサモのアレロパシー物質として同定されている4種のポリフェノールについて、それらのポリフェノールの共存による相乗効果によってアレロパシー効果が大きく強化することを示した。この結果はある特定のアレロパシー物質濃度の測定のみではアレロパシー効果を把握できないことを示唆している。このため

本研究のモデルでは特定のアレロパシー物質濃度ではなく藻類生長阻害試験で得られたアレロパシー効果をモデルに組み込んで評価することとした。

本研究ではアレロパシー効果を評価するため、供試藻類として藍藻類 *Microcystis aeruginosa* (NIES-87) 及び緑藻類 *Pseudokirchneriella subcapitata* (NIES-35) を用いた。これらの藻類は国立環境研究所より分譲された株を使用した。

(1) *Microcystis aeruginosa* に対するアレロパシー効果

2009年5月、6月、8月、10月に植栽区、無植栽区、隔離水界外で採水を行った。これらの環境水は0.22 µm メンブレンフィルター (Millipore 社) でろ過滅菌後、以下に示す藻類生長阻害試験に用いるまで -30℃ で冷凍保存した。

本研究グループでは藻類の生長が水中の栄養塩条件に依存しない藻類試験システムを開発した^{21, 22)}。本システムで示される生長阻害効果は栄養塩欠乏では生じず、アレロパシー物質のような生長阻害物質のみに起因する。

既報²³⁾において本システムに基づいた試験からイトモ植栽区において *M. aeruginosa* に対するアレロパシー効果が作用することを示した。これらの既報で得た結果を本研究のモデル構築に活用した。一方、*M. aeruginosa* 細胞濃度とアレロパシー効果の関係を評価するため、8月に得た植栽区の環境水に対しては、加熱滅菌蒸留水 (対照系) とともに Bicine を 500 mg・L⁻¹ となるよう加え、pH 9.0 としたものを試験水とした。初期細胞濃度を 1.0×10^5 , 2.5×10^5 および 5.0×10^5 cells・mL⁻¹ (Chl. *a* としてそれぞれ 21.8, 54.5 および 109 µgChl.*a*・L⁻¹) として開発した藻類試験システム²²⁾に基づき、光強度 65 µmol・m⁻²・s⁻¹, 25℃, 90 rpm 回転振とうで人工気象機内で培養した。開始から12時間後に直接検鏡で細胞濃度 (cells・mL⁻¹) を測定し、各系の比増殖速度 (d⁻¹) を算出した。

本研究の藻類試験システムにおいて評価されるアレロパシー効果 k (d⁻¹) は比増殖速度低下効果として以下の式(1)により評価される。

$$k = \mu_C - \mu_T \dots\dots\dots(1)$$

ここに、 μ_C : 対照系の比増殖速度 (d⁻¹, 開発した藻類試験方法では常に最大比増殖速度 μ_{max} と同等), μ_T : 試験水系での比増殖速度 (d⁻¹)

μ_C と μ_T の比較には t 検定 (有意水準 $\alpha = 0.05$) を用いて有意差の有無を評価し、有意差が見られない場合は $k = 0$ とした。

(2) *Pseudokirchneriella subcapitata* に対するアレロパシー効果

M. aeruginosa と異なる藻類種に対するアレロパシー効果の影響を評価するため、緑藻類 *Pseudokirchneriella subcapitata* (NIES-35) を比較に用いた。本研究グループは *M. aeruginosa* 同様、*P. subcapitata* も生長が試験水中の栄養塩条件に依存せず生長阻害効果のみを評価可能な藻類試験システムを開発した²⁴⁾。*P. subcapitata* の前培養条件は 25℃, 90 rpm 回転振とう, 195 µmol・m⁻²・s⁻¹ 明暗 12 時間周期とし、C 培地を用いて培養した。本条件で定常期にある細胞は試験水に Tris (トリスヒドロキ

シメチルアミノメタン) を 500 mg・L⁻¹ となるよう加え、pH 7.5 とした試験水について、初期細胞濃度 2.0×10^5 cells・mL⁻¹, 195 µmol・m⁻²・s⁻¹, 25℃, 90 rpm 回転振とうで培養すると、試験水中に生長阻害物質がなければ4時間は栄養塩条件に関係なく $\mu_{max} = 2.22 \pm 0.266$ d⁻¹ ($n = 3$) を示すことを確認している。

2009年5月、6月、8月、10月に植栽区、無植栽区、隔離水界外で得た環境水を0.22 µm メンブレンフィルター (Millipore 社) でろ過滅菌後、藻類試験に用いるまで -30℃ で冷凍保存した。これら環境水と加熱滅菌蒸留水 (対照系) に Tris を 500 mg・L⁻¹ となるよう加え、pH 7.5 としたものを試験水とし、上記の条件で生長阻害試験を行った。*P. subcapitata* に対するアレロパシー効果の評価は式(1)に基づいて行った。

2.2.2 ミジンコ類個体数増加機能の定量的評価

イトモのミジンコ類個体数 (個体・L⁻¹) の増加機能を定量化するために、2.1 で得られたミジンコ類個体数とイトモ現存量 W (g-DW・m⁻³) の関係をモデル化した。

2.2.3 遮光機能の定量的評価

光量子計測システム (LI-1400 データロガー, メイワフォーシス社) を用いて、大気中の光強度と並行して隔離水界中の鉛直方向の光強度を計測した。大気中の光強度に対する水面直下の光強度を 100% とし、水中での減衰を相対光強度として解析し、式(2)よりイトモの有無に基づく消散係数を求め、遮光機能を評価した。

$$I_z = I_0 e^{-k_0 Z} \dots\dots\dots(2)$$

ここに、 I_z : 水深 Z における光強度 (µmol・m⁻²・s⁻¹), I_0 : 水面直下の光強度 (µmol・m⁻²・s⁻¹), k_0 : 消散係数 (m⁻¹), Z : 水深 (m)

2.2.4 窒素・リン吸収機能の定量的評価

沈水植物による窒素・リン吸収については、溶存性の窒素やリンが水中に高濃度で存在しない限り根からの吸収が卓越するとされている²⁵⁾。特に溶存性のリンは環境水中では微量であり、湖沼においては根からの取り込みが 100% 近くに達し、河川でも 70% 近くが根からの吸収であると示唆されている²⁵⁾。別所沼では窒素・リンの存在形態は大部分が植物プランクトン等の懸濁態として存在しており、溶存態は冬期以外ほとんど検出されないため、沈水植物の生長に必要な窒素およびリンは全て根から吸収されると仮定した。

沈水植物を刈り取りせずに放置すると、堆積層に窒素およびリンが蓄積し、それらが水層に溶出することが予想され、見かけ上窒素・リンが吸収されないと考えられる。よって沈水植物による窒素・リンの吸収量は沈水植物の刈り取り量に依存するとし、イトモによる窒素・リン吸収量はイトモ刈取量とイトモ体内の窒素・リン含有量に基づいて評価した。

2.3 沈水植物の機能を組み込んだ生態系モデルの構築

2.3.1 開発モデルの概要

本研究の生態系モデルは、既報の生態系モデル^{18, 26, 27)}を参考にしつつ 2.2 で得られた沈水植物各機能モデルを組み込むことにより開発を行うこととした。開発したモデルの概要を図2に示す。本モデルでは同じコントロールボリューム V (= 100 m³) をもつ水層・堆積層の2

図2 沈水植物機能を組み込んだ生態系モデルの概要

層で構成される。隔離水界外からの水の流入と隔離水界内からの流出を反映し、図2に示すような物質循環、相互作用を考慮している。

2.3.2 水質シミュレーションによる生態系モデルの検証

2007年9月～12月に得られた植栽区および無植栽区の水質と動植物プランクトンのデータについて、構築した生態系モデルによる各種水質の計算値と実測値の比較を行った。本モデルにおいてデトリタス P_D ($\mu\text{gChl. a} \cdot \text{L}^{-1}$) はすべて微細藻類由来であると仮定し、計算で得られた P_D 値はフェオフィチン実測値と比較した。また、本モデルでは藍藻類、緑藻類、珪藻類の量は Chl. a で示し (P_{CB} , P_{CP} , P_{DA} , $\mu\text{gChl. a} \cdot \text{L}^{-1}$)、藻類種ごとに Chl. a 増減を計算するが、本研究では Chl. a や各藻類種の細胞濃度は測定しているものの Chl. a に占める各藻類の割合は不明である。本研究の藻類調査において、藍藻類は *Raphidiopsis* 属、珪藻類は *Nitzschia* 属、緑藻類 *Scenedesmus* 属が主に検出されたが、一瀬ら²⁸⁾は細胞1個当たりの炭素量はそれぞれ 18.23, 29.29, 17.41 $\text{pgC} \cdot \text{cell}^{-1}$ と報告している。また、Janse and Aldenberg²⁷⁾は浅い湖沼生態系内の窒素・リン循環を表現した生態系モデルである PCLake の計算において藍藻類、珪藻類、緑藻類の炭素量当たりの Chl. a 量はそれぞれ 0.045, 0.025, 0.050 $\text{mgChl. a} \cdot \text{mgC}^{-1}$ として計算している。これらの知見から、藍藻類、珪藻類、緑藻類の細胞1個当たりの Chl. a 量は 8.20, 7.32, $8.70 \times 10^{-7} \mu\text{gChl. a} \cdot \text{cell}^{-1}$ と求められ、各藻類の細胞1個当たりの Chl. a 量はほぼ同等であると考えた。そこで各藻類の Chl. a に占める割合は、その水中に含まれる各藻類細胞濃度の比と同一であると仮定して各藻類の Chl. a 値を決定した (Chl. a 換算値と定義)。隔離水界外からの湖沼水の流入による希釈率 α は 0.0667 d^{-1} (滞留時間 15 日) であり、藍藻類、緑藻類、珪藻類 (いずれも Chl. a 換算値に基づく)、デトリタス (P_D , $\mu\text{gChl. a} \cdot \text{L}^{-1}$, フェオフィチンとして)、溶解態窒素濃度 (C_{DIN} , $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$) リン酸態リン (C_{PO4-P} , $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$) の流入出を考慮して計算を行い、実測値と比較してモデルによる水質挙動の再現性を評価した。

2.3.3 沈水植物のアレロパシー及び他機能の影響解析

2007年9月～12月の植栽区について、イトモが有する各機能による微細藻類量への影響を評価するため、開発した生態系モデルによりミジンコ類個体数増加機能のみ、アレロパシー機能のみ、堆積層窒素・リン吸収機能

図3 09年8月に植栽区で得た試験水の *Microcystis aeruginosa* に対するアレロパシー効果 k と *M. aeruginosa* 初期 Chl. a 濃度 P の関係

のみ、遮光機能のみを働かせた場合の Chl. a を算出した。同様にアレロパシーとミジンコ類個体数増加機能のみが作用する場合の解析も行った。影響解析は全 Chl. a 値 (P_{CB} , P_{CP} , P_{DA} 合計値) に基づいて行った。

3. 結果

3.1 沈水植物機能の評価

3.1.1 アレロパシー効果の定量的評価

(1) *Microcystis aeruginosa* に対するアレロパシー効果

2009年5, 6, 8, 10月に隔離水界外、植栽区、無植栽区から得た水について、隔離水界外および無植栽区から得た試験水では *M. aeruginosa* の比増殖速度は対照系と同等になり ($p > 0.05$), 生長阻害効果を示さなかった。この結果は隔離水界外および無植栽区の水中にはアレロパシー物質などの生長阻害物質が含まれていないことを示している。一方、植栽区から得た試験水では比増殖速度が対照系より有意に低下し ($p < 0.05$), 生長阻害効果が確認された。しかしイトモが失われるとその効果は失われた。このようにイトモの存在と *M. aeruginosa* に対する生長阻害効果の有無には関連があることから、植栽区で見られた生長阻害効果はイトモのアレロパシーによると考えられる。詳細は既報¹⁶⁾にまとめた。

5, 6, 8, 10月に植栽区で得た試験水について、既報²³⁾で示したように各月のアレロパシー効果 k (d^{-1}) とイトモ現存量 W ($\text{g-DW} \cdot \text{m}^{-3}$) の関係を Monod 式で近似することにより、以下の式(3)を得た。

$$k = 0.477 \times \frac{W}{W + 4.32} \dots\dots\dots(3)$$

2009年8月に植栽区から得た試験水について、*M. aeruginosa* 初期 Chl. a 濃度を変えて試験した結果を図3に示す。初期 Chl. a 濃度が低下するに伴いアレロパシー効果が大きくなる傾向が示された。この原因として、同一のアレロパシー物質濃度 (量) に対し、相対的に微細藻類細胞濃度 (量) が増えることで細胞1個あたりのアレロパシー物質量が低下するため、アレロパシー効果が低下するのではないかと推定された。よってアレロパシー効果を考慮する上ではモデル式上に藍藻類、緑藻類、緑藻類の Chl. a (それぞれ P_{CB} , P_{CP} , P_{DA}) の全体の濃度、すなわち全 Chl. a 濃度 ($P_{CB} + P_{CP} + P_{DA}$) をパラメータとして組み込む必要があると考えられた。

既往の研究ではアレロパシー効果による生長阻害メカ

ニズムとして光合成阻害を挙げる研究例が多く見られる²⁹⁻³¹⁾。イトモのアレロパシー効果のメカニズムは明らかになっていないが、前述の研究例を参考に本研究でも *M. aeruginosa* に対する阻害メカニズムは光合成阻害であると仮定した。この仮定により本研究で定義するアレロパシー効果 k は負の値にならない（負の値は生長促進効果になる）ことになる。一方、Franklin ら³²⁾は *P. subcapitata* と *Chlorella* sp. の初期細胞濃度が増加すると Cu の毒性が減少することを明らかにした。これは本研究の図3で見られた傾向と一致しており、阻害効果は藻類細胞濃度に依存することを示している。これらを鑑み、アレロパシー効果と藻類細胞濃度の関係について生物反応に一般的に適用される一次反応で表現できると仮定した。

そこで k と全 Chl. a 濃度 ($P_{CB}+P_{CP}+P_{DA}$) の関係を指数関数で近似し、式(4)を得た。

$$k = 0.787e^{-7.75 \times 10^{-3} \times (P_{CB}+P_{CP}+P_{DA})} \dots \dots \dots (4)$$

式(3)、(4)からアレロパシー効果は W と全 Chl. a の関数として示される。よって両式を統合したものを生態系モデルに組み込むアレロパシー効果 K_A (d^{-1}) と定義して以下のように示す。

$$K_A = i \times 0.477 \times \frac{W}{W+4.32} \times 0.787e^{-7.75 \times 10^{-3} \times (P_{CB}+P_{CP}+P_{DA})} \dots \dots \dots (5)$$

ここに、 i ：補正係数。前述のバイオアッセイ結果を基に表1に示すように i を求め、その平均値をとり $i = 2.22$ を得る。上記の i 値を式(5)に代入し

$$K_A = 0.833 \times \frac{W}{W+4.32} \times e^{-7.75 \times 10^{-3} \times (P_{CB}+P_{CP}+P_{DA})} \dots (6)$$

を得た。この式は後述の式(15)に用いられる。

表1 補正係数 i の算出

環境水	<i>M. aeruginosa</i> 初期Chl. a 濃度 ($\mu g Chl. a \cdot L^{-1}$)	イトモ現存量 W ($g \cdot DW \cdot m^{-3}$)	アレロパシー効果 k (d^{-1})	補正係数 i
5月	109	4.33	0.204	1.99
6月	109	17.3	0.368	2.24
	21.8		0.746	2.55
8月	54.5	11.5	0.429	1.89
	109		0.363	2.44
10月	109	37.7	0.409	2.22

図4 09年8月に別所沼隔離水界外、無植栽区、植栽区から得た水が緑藻類 *Pseudokirchneriella subcapitata* の生長に及ぼす影響

(2) *Pseudokirchneriella subcapitata* に対するアレロパシー効果

8月に得た隔離水界外、植栽区および無植栽区の試験水が *P. subcapitata* の生長に及ぼす影響を図4に示す。いずれの試験水も対照系と同等の比増殖速度 ($p>0.05$) を示し、生長阻害作用は見られなかった。10月に得た各試験水においても同様の結果が得られた。よって緑藻類に対してはアレロパシーによる生長阻害は生じないと考えた。さらに珪藻については既報^{10, 14)}から藍藻類に比べ緑藻類、珪藻類はアレロパシーによる生長阻害を受けにくいと示唆されていることから珪藻類の生長にも影響がないと仮定し、式(6)で示した K_A はモデル計算の際には緑藻類や珪藻類に対して常に $K_A = 0$ とした。

イトモ繁茂時には植栽区の水は *M. aeruginosa* に対して生長阻害効果があることから、イトモがアレロパシー物質を水中に放出していると考えられる。その一方で *P. subcapitata* には生長阻害効果がなかったことから、イトモのアレロパシー効果は *M. aeruginosa* には阻害効果があり *P. subcapitata* には阻害効果がないという藻類の種に対する特異性があると考えられた。

3.1.2 ミジンコ類個体数増加機能の定量的評価

植栽区と無植栽区においてプランクトンネットで捕集したミジンコ類個体数密度の解析結果を図5に示す。植栽区で優占したのはマルミジンコ *Alona* sp. とシカクミジンコ *Chydorus* sp. であったため、本研究ではこれらをミジンコ類とした。無植栽区ではミジンコ類は0～1個体・ L^{-1} であったのに対し、植栽区ではミジンコ類が最大で40個体・ L^{-1} まで増加した。イトモの現存量は季節的に大きく増減したが、イトモ単位質量あたりのミジンコ類個体数は約1000～2000個体・ $kg \cdot DW^{-1}$ となった。現地調査からイトモが一面に繁茂した場合の現存量は150 $g \cdot DW \cdot m^{-3}$ に達すると推定された。沈水植物単位質量あたりの個体数を1500個体・ $kg \cdot DW^{-1}$ とすると、ミジンコ類の個体数密度は最大で225個体・ L^{-1} になると考えられる。これを踏まえて、ミジンコ類個体数に関する生態系モデルのパラメータとして、 $W = 0$ ではミジンコ類個体数 = 1個体・ L^{-1} 、 $W = 150$ ではミジンコ類個体数 = 225個体・ L^{-1} 、ミジンコ類個体数が W に比例すると仮定して、イトモの現存によるミジンコ類個体数増加 k_z (個体・ $L^{-1} \cdot [g \cdot DW \cdot m^{-3}]^{-1}$) として以下を得た。

図5 植栽区と無植栽区のミジンコ類個体数の季節変化

図6 イトモ群落内における光強度と水深の関係

$$k_z = (225 - 1) \div 150 = 1.49 \quad \dots\dots\dots(7)$$

さらに、ミジンコ類個体数は餌となる微細藻類量によっても変化すると考えられる。そこでミジンコ類個体数(個体 $\cdot$ L $^{-1}$)とChl.aの間に一次的に相関があると仮定すると

$$(\text{ミジンコ類個体数}) = 1 + k_z \times W \times k_{zm} \times (P_{CB} + P_{CP} + P_{DA}) \quad \dots\dots\dots(8)$$

ここに、 k_{zm} : 微細藻類バイオマスに伴うミジンコ類個体数変動 [個体数 $\cdot$ μ gChl.a $^{-1}$]

07年8月に得た、ミジンコ類個体数 = 16 個体 $\cdot$ L $^{-1}$, $W = 9.81$ g-DW $\cdot$ m $^{-3}$, Chl.a (= $P_{CB} + P_{CP} + P_{DA}$) = 138.3 μ gChl.a $\cdot$ L $^{-1}$ を代入し、 $k_{zm} = 0.00786$ (個体数 $\cdot$ μ gChl.a $^{-1}$)を得た。

3.1.3 遮光機能の定量的評価

イトモ現存量が 100 g-DW $\cdot$ m $^{-3}$ の際、水面光強度を100%としたときの深さ方向と相対光強度(%)の関係を図6に示す。その際の光の減衰係数は 11.1 m $^{-1}$ であった。そこで本モデルでは光の減衰が W に一次的に比例すると仮定し、以下の式により沈水植物による光の減衰定数 θ_{MP} [(g-DW $\cdot$ m $^{-3}$) $^{-1}$ m $^{-1}$]を得た。

$$\theta_{MP} = 11.1 \div W = 11.1 \div 100 = 0.111 \quad \dots\dots\dots(9)$$

3.1.4 窒素・リン吸収機能の定量的評価

現地調査により、イトモの年間刈り取り量は 320 g-DW $\cdot$ m $^{-3}$ $\cdot$ year $^{-1}$ と試算された。またイトモの窒素・リン含有量はそれぞれ 1.45% および 0.117% であった。よってイトモによる窒素・リン吸収量は

$$\begin{aligned} \text{窒素吸収量} &= 320(\text{g-DW} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{year}^{-1}) \times 0.0145(\text{gN} \cdot \text{g-DW}^{-1}) \\ &= 4.64(\text{gN} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{year}^{-1}) \quad \dots\dots\dots(10) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{リン吸収量} &= 320(\text{g-DW} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{year}^{-1}) \times 0.00117(\text{gP} \cdot \text{g-DW}^{-1}) \\ &= 0.374(\text{gP} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{year}^{-1}) \quad \dots\dots\dots(11) \end{aligned}$$

沈水植物の生長が高く窒素・リン吸収を行う期間は繁茂期である5月～10月の半年であることを踏まえて、モデルに組み込むイトモによる堆積層窒素・リン吸収速度 k_{RN} [gN $\cdot$ m $^{-3}$ $\cdot$ (g-DW $\cdot$ m $^{-2}$) $^{-1}$ $\cdot$ d $^{-1}$], k_{RP} [gP $\cdot$ m $^{-3}$ $\cdot$ (g-DW $\cdot$ m $^{-2}$) $^{-1}$ $\cdot$ d $^{-1}$] は以下のように求められる。

$$\begin{aligned} k_{RN} &= 4.64 (\text{gN} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{year}^{-1}) \div \\ &\quad \{320 (\text{g-DW} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{year}^{-1}) \times 365 (\text{d}) \div 2\} \\ &= 7.94 \times 10^{-5} [\text{gN} \cdot \text{m}^{-3} \cdot (\text{g-DW} \cdot \text{m}^{-2})^{-1} \cdot \text{d}^{-1}] \quad \dots\dots(12) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} k_{RP} &= 0.374 (\text{gP} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{year}^{-1}) \div \\ &\quad \{320 (\text{g-DW} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{year}^{-1}) \times 365 (\text{d}) \div 2\} \\ &= 6.40 \times 10^{-6} [\text{gP} \cdot \text{m}^{-3} \cdot (\text{g-DW} \cdot \text{m}^{-2})^{-1} \cdot \text{d}^{-1}] \quad \dots\dots(13) \end{aligned}$$

3.2 藻類生長モデルおよび水質モデルの概要

本研究で構築した生態系モデルの各パラメータの記号と名称および値は3.1の実験から得られた値や文献値^{26, 33~45)}を参考にして決定した。表2に各パラメータとその値を示す。

3.2.1 微細藻類量 P_{CB} , P_{CP} , P_{DA} (μ gChl.a $\cdot$ L $^{-1}$)

式の形は3種藻類共通であるが、表2に示したように最大比増殖速度 $\mu_{\max}$ や $\text{PO}_4\text{-P}$ の半飽和定数 K_P 、水温係数 f_T など一部のパラメータ値は藻類種ごとに異なる。

$$\frac{\partial P}{\partial t} = (G_P - D_P)P + \alpha(P_{IN} - P) - \gamma P \quad \dots\dots\dots(14)$$

$$\begin{aligned} G_P &= \mu_{\max} \times f_L \times \frac{C_{DIN}}{K_N + C_{DIN}} \times \frac{C_{PO4-P}}{K_P + C_{PO4-P}} \\ &\quad \times \frac{L_{AVG}}{K_L + L_{AVG}} \times f_T - K_A \quad \dots\dots\dots(15) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} D_P &= R_{CP} + C_g \times Z_C \times \\ &\quad (1 + k_z W \times k_{zm} \times [P_{CB} + P_{CP} + P_{DA}]) \quad \dots\dots\dots(16) \end{aligned}$$

ここに、 G_P : 微細藻類比増殖速度 (d $^{-1}$), $\mu_{\max}$: 微細藻類最大比増殖速度 (d $^{-1}$), f_L : 光係数 (無次元), K_N , K_P : DIN, $\text{PO}_4\text{-P}$ の半飽和定数 (mg $\cdot$ L $^{-1}$), K_L : 光強度の半飽和定数 (μ mol $\cdot$ m $^{-2}$ $\cdot$ s $^{-1}$), f_T : 水温係数 (無次元), D_P : 微細藻類死滅速度 (d $^{-1}$), R_{CP} : 微細藻類自然死滅速度 (d $^{-1}$), C_g : ミジンコ類の微細藻類ろ過速度 ([mgC $\cdot$ L $^{-1}$] $^{-1}$ $\cdot$ d $^{-1}$), Z_C : ミジンコ類1個当たり炭素量 (mgC $\cdot$ 個体数 $^{-1}$), γ : 微細藻類沈降速度 (d $^{-1}$)

3.2.2 水温係数 f_T

水温 T (°C) について、藍藻類、緑藻類、珪藻類、デトリタス無機化、堆積層窒素・リンの無機化に対し以下のように定めた。

$$\begin{aligned} \text{(1) 藍藻類 } f_{TCB} \\ f_{TCB} &= 0.00667T \quad (0 \leq T < 15) \quad \dots\dots\dots(17) \end{aligned}$$

$$f_{TCB} = 0.1 + 0.09 \times (T - 15) \quad (15 \leq T < 25) \quad \dots\dots(18)$$

$$f_{TCB} = 1 \quad (25 \leq T) \quad \dots\dots\dots(19)$$

$$\begin{aligned} \text{(2) 緑藻類 } f_{TCP} \\ f_{TCP} &= 0.0184T \quad (0 \leq T < 15) \quad \dots\dots\dots(20) \end{aligned}$$

$$f_{TCP} = 0.278 + 0.0948 \times (T - 15) \quad (15 \leq T < 21) \quad \dots\dots(21)$$

$$f_T = 0.845 + 0.0258 \times (T - 21) \quad (21 \leq T < 27) \quad \dots\dots(22)$$

$$f_{TCP} = 1 - 0.121 \times (T - 27) \quad (27 \leq T < 33) \quad \dots\dots\dots(23)$$

表2 生態系モデル計算に用いたパラメータの記号と名称, パラメータ値

パラメータと単位		記号	藻類種	値	参考文献・備考
微細藻類濃度	$\mu\text{gChl}a \cdot \text{L}^{-1}$	P	共通	変数	
隔離水界への流入水中に含まれる微細藻類濃度	$\mu\text{gChl}a \cdot \text{L}^{-1}$	P_{OUT}	共通	変数	
微細藻類増殖速度	d^{-1}	G_P	共通	変数	
微細藻類死滅速度	d^{-1}	D_P	共通	変数	
イトモ現存量	$\text{g-DW} \cdot \text{m}^{-3}$	W		変数	
光係数 (無次元)		f_L	共通	明条件: 1 暗条件: 0	
溶存態窒素 (DIN) 濃度	$\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$	C_{DIN}		変数	
隔離水界への流入水中に含まれるDIN濃度	$\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$	C_{DININ}		変数	
リン酸態リン ($\text{PO}_4\text{-P}$) 濃度	$\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$	$C_{\text{PO}_4\text{-P}}$		変数	
隔離水界への流入水中に含まれる $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度	$\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$	$C_{\text{PO}_4\text{-P}IN}$		変数	
アレロパシー効果	d^{-1}	K_A	藍藻のみ	変数	
堆積層窒素量	$\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$	M_{SN}		変数	
堆積層リン量	$\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$	M_{SP}		変数	
別所沼水面の日中平均光強度	$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	L_0	共通	500	
深さ方向の水中平均光強度	$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	L_{AVG}	共通	変数	
別所沼の平均深さ	m	D_{PT}		1	
希釈率	d^{-1}	α		0.0667	
水温係数 (無次元)		f_T		変数	
デトリタス濃度	$\mu\text{gChl}a \cdot \text{L}^{-1}$	P_D		変数	
隔離水界への流入水中に含まれるデトリタス濃度	$\mu\text{gChl}a \cdot \text{L}^{-1}$	P_{DIN}		変数	
沈水植物による堆積層窒素吸収速度	$\text{gN} \cdot \text{m}^{-3} \cdot (\text{g-DW} \cdot \text{m}^{-3})^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$	k_{RN}		7.94×10^{-5}	実験値
沈水植物による堆積層リン吸収速度	$\text{gP} \cdot \text{m}^{-3} \cdot (\text{g-DW} \cdot \text{m}^{-3})^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$	k_{RP}		6.40×10^{-6}	実験値
沈水植物によるミジンコ類個体数増加	$\text{個体数} \cdot \text{L}^{-1} (\text{g-DW} \cdot \text{m}^{-3})^{-1}$	k_Z		1.49	実験値
沈水植物による光の減衰定数	$(\text{g-DW} \cdot \text{m}^{-3})^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$	θ_{MP}		0.111	実験値
堆積層窒素無機化速度	d^{-1}	V_N		0.02	33)
堆積層リン無機化速度	d^{-1}	V_P		0.03	33)
微細藻類沈降速度	d^{-1}	γ	共通	0.05	注1
デトリタス沈降速度	d^{-1}	γ_D		0.025	34),注2
微細藻類最大比増殖速度	d^{-1}	μ_{max}	藍藻	1.1	35)
			緑藻	1.4	35)
			珪藻	0.86	36)
DINの半飽和定数	$\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$	K_N	藍藻	0.025	37)
			緑藻	0.025	注3
			珪藻	0.025	38)
$\text{PO}_4\text{-P}$ の半飽和定数	$\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$	K_P	藍藻	0.003	39)
			緑藻	0.005	40)
			珪藻	0.004	38)
光強度の半飽和定数	$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	K_L	藍藻	2	41)
			緑藻	8	40)
			珪藻	2	36)
微細藻類の窒素/Chl <i>a</i> 比	$\text{mg} \cdot \mu\text{gChl}a^{-1}$	$\beta_{N\text{ CB}}$	藍藻	0.0576	注4
		$\beta_{N\text{ CP}}$	緑藻	0.064	注4
		$\beta_{N\text{ DA}}$	珪藻	0.032	注4
微細藻類のリン/Chl <i>a</i> 比	$\text{mg} \cdot \mu\text{gChl}a^{-1}$	$\beta_{P\text{ CB}}$	藍藻	0.0036	27)
		$\beta_{P\text{ CP}}$	緑藻	0.004	27)
		$\beta_{P\text{ DA}}$	珪藻	0.002	27)
微細藻類自然死滅速度	d^{-1}	R_{CP}	共通	0.01	26)
デトリタスの窒素/Chl <i>a</i> 比	$\text{mg} \cdot \mu\text{gChl}a^{-1}$	$\beta_{N\text{ D}}$	共通	0.01	26)
デトリタスのリン/Chl <i>a</i> 比	$\text{mg} \cdot \mu\text{gChl}a^{-1}$	$\beta_{P\text{ D}}$	共通	0.001	26)
デトリタス無機化速度	d^{-1}	V_D		0.001	42)
ミジンコ類1個当たり炭素量	$\text{mgC} \cdot \text{個体数}^{-1}$	Z_C		5.2×10^{-4}	43),44),注5
ミジンコ類の微細藻類ろ過速度	$(\text{mgC} \cdot \text{L}^{-1})^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$	C_g	藍藻	5.00	45),注6
			緑藻	11.6	45),注6
			珪藻	16.3	45),注6
微細藻類による光の減衰定数	$(\mu\text{gChl}a \cdot \text{L}^{-1})^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$	θ	藍藻	0.0485	実験値
			緑藻	0.0321	実験値
			珪藻	0.0801	実験値
微細藻類量に基づくミジンコ類個体数変動	$\text{個体数} \cdot \mu\text{gChl}a^{-1}$	k_{ZM}		0.00786	実験値

注1: 開発したモデルにおいて, 2007年9~12月の無植栽区の各種水質実測値の変動と類似した傾向を示すようにフィッティングして決定

注2: 文献34)を参考に, 生細胞の沈降速度 γ の半分とした

注3: 藍藻や珪藻と同一の値とした

注4: β_P について文献27)が用いた藍藻, 緑藻, 珪藻の単位炭素量当たりのChl*a*量と, 流入水中の藻類の単位炭素量当たりのChl*a*量(3種藻類いずれも共通値)に基づき, 藍藻, 緑藻, 珪藻の β_P はそれぞれ0.0036, 0.004, 0.002 $\text{mg} \cdot \mu\text{gChl}a^{-1}$ と定義した。また β_N についてはレッドフィールド比($N:P=16:1$)を参考に $\beta_N=16\beta_P$ として藻類種ごとに値を決定した。注5: 植栽区で優占したマルミジンコおよびシカクミジンコについて, 文献43)からミジンコの大きさを参照し, 文献44)から Z_C を求めた

注6: 文献38)を参照し, 開発したモデルにおいて2007年9~12月の植栽区の各種水質実測値の変動と類似した傾向を示すようにフィッティングして決定

(3) 珪藻類 f_{TDA}

$$f_{TDA} = 0.0667T \quad (0 \leq T < 15) \dots\dots\dots(24)$$

$$f_{TDA} = 1 \quad (15 \leq T < 20) \dots\dots\dots(25)$$

$$f_{TDA} = 1 - 0.0667 \times (T - 20) \quad (20 \leq T < 35) \dots\dots\dots(26)$$

(4) デトリタス無機化, 堆積層窒素・リン無機化 (共通) f_{TDC}

$$f_{TDC} = 0.05T \quad (0 \leq T < 20) \dots\dots\dots(27)$$

$$f_{TDC} = 1 \quad (20 \leq T) \dots\dots\dots(28)$$

藍藻類および緑藻類については既報³⁵⁾を参照して数式化した。珪藻類については、既報において別所沼にも生息する *Cyclotella* 属の通常の培養温度が 15℃⁴⁶⁾とされ、一方では珪藻類の最適温度が 20℃とされている³⁸⁾ことから 15～20℃で最適温度 ($f_{TDA} = 1$) とした。また死亡温度が 35℃³⁸⁾と報告されていることから 20～35℃で一次的に f_{TDA} が減少することとし、同様に 0～15℃で一次的に f_{TDA} が増加することとした。

3.2.3 深さ方向の水中平均光強度 L_{AVG} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

水中では微細藻類、沈水植物の遮光により深さ方向において光強度が変化することから、本モデルでは数学的解析により深さ方向における水中平均光強度を算出することとした。一般に水中では指数関数的に光強度が減少するとされる⁴⁷⁾。ここで

$$\begin{aligned} & (\text{ある深さでの} \Delta D [\text{深さ方向の距離}] \text{間における光強度を水面から堆積層まで積分した値}) \\ & = (\Delta D \text{間の水中平均光強度}) \times (\text{深さ}) \end{aligned}$$

が成り立つ。そこで光の減衰変数 k_L (m^{-1}) について

$$k_L = \theta_{CB} \times P_{CB} + \theta_{CP} \times P_{CP} + \theta_{DA} \times P_{DA} + \theta_{MP} \times W \dots\dots\dots(29)$$

ここに、 θ_{CB} , θ_{CP} , θ_{DA} : 藍藻類, 緑藻類, 珪藻類による光の減衰定数 ($[\mu\text{gChl}.a \cdot \text{L}^{-1}]^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$), θ_{MP} : 沈水植物による光の減衰定数 ($[\text{g-DW} \cdot \text{m}^{-3}]^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$)

別所沼水面の日中平均光強度 $L_0 (= 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$, 別所沼の平均深さ $D_{PT} (= 1 \text{ m})$ とすると

$$\begin{aligned} L_{AVG} &= \frac{\int_0^{D_{PT}} L_0 e^{-k_L D} dD}{D_{PT}} \\ &= \frac{L_0}{D_{PT}} \left[\frac{1}{-k_L} e^{-k_L D} \right]_0^{D_{PT}} \\ &= \frac{L_0}{-k_L} [e^{-k_L D_{PT}} - 1] \\ \therefore L_{AVG} &= \frac{L_0}{-k_L D_{PT}} [e^{-k_L D_{PT}} - 1] \dots\dots\dots(30) \end{aligned}$$

なお、夜間の呼吸については参考にした既往の生態系モデル^{18, 26, 27)}において考慮されていないことから、本モデルでも考慮しないこととした。

3.2.4 デトリタス濃度 P_D ($\mu\text{gChl}.a \cdot \text{L}^{-1}$)

PCLake では微細藻類と沈水植物がデトリタス源として計算されている^{17, 18, 27)}。本研究では 2.2.4 で示したように植栽区のイトモの刈り取りを行っているため、イトモはデトリタスにならないと仮定した。そのため本モデルではデトリタス源は微細藻類のみであると考えて計算した。

$$\begin{aligned} \frac{\partial P_D}{\partial t} &= D_P \times (P_{CB} + P_{CP} + P_{DA}) - \\ & \gamma_D P_D - \nu_D P_D \times f_{TDC} + \alpha (P_{DIN} - P_D) \dots\dots\dots(31) \end{aligned}$$

ここに、 γ_D : デトリタス沈降速度 (d^{-1}), ν_D : デトリタス無機化速度 (d^{-1}), P_{DIN} : 隔離水界への流入水中に含まれるデトリタス濃度 ($\mu\text{gChl}.a \cdot \text{L}^{-1}$)

3.2.5 溶存態窒素濃度 C_{DIN} , リン酸態リン濃度 C_{PO4-P} ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)

$$\begin{aligned} \frac{\partial C_{DIN}}{\partial t} &= \beta_{NCB} G_{PCB} P_{CB} - \\ & \beta_{NCP} G_{PCP} P_{CP} - \beta_{NDA} G_{PDA} P_{DA} + \nu_N M_{SN} \times \\ & f_{TDC} + \nu_D \beta_{ND} P_D \times f_{TDC} + \alpha (C_{DININ} - C_{DIN}) \dots\dots\dots(32) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial C_{PO4-P}}{\partial t} &= -\beta_{PCB} G_{PCB} P_{CB} - \\ & \beta_{PCP} G_{PCP} P_{CP} - \beta_{PDA} G_{PDA} P_{DA} + \nu_P M_{SP} \times \\ & f_{TDC} + \nu_D \beta_{PD} P_D \times f_{TDC} + \alpha (C_{PO4-PIN} - C_{PO4-P}) \dots\dots\dots(33) \end{aligned}$$

ここに、 β_{NCB} , β_{NCP} , β_{NDA} : 藍藻類, 緑藻類, 珪藻類の窒素/Chl.a 比 ($\text{mg} \cdot \mu\text{gChl}.a^{-1}$), β_{PCB} , β_{PCP} , β_{PDA} : 藍藻類, 緑藻類, 珪藻類のリン/Chl.a 比 ($\text{mg} \cdot \mu\text{gChl}.a^{-1}$), β_{ND} , β_{PD} : デトリタスの窒素及びリン/Chl.a 比 ($\text{mg} \cdot \mu\text{gChl}.a^{-1}$), G_{PCB} , G_{PCP} , G_{PDA} : 藍藻類, 緑藻類, 珪藻類の比増殖速度 (d^{-1}), M_{SN} , M_{SP} : 堆積層窒素及びリン濃度 ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$), ν_N , ν_P : 堆積層窒素及びリン無機化速度 (d^{-1}), C_{DININ} , $C_{PO4-PIN}$: 隔離水界への流入水中に含まれる溶存態窒素及びリン酸態リン濃度 ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)

3.2.6 堆積層窒素濃度 M_{SN} , 堆積層リン濃度 M_{SP} ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)

$$\begin{aligned} \frac{\partial M_{SN}}{\partial t} &= \nu_N M_{SN} \times f_{TDC} + \gamma (\beta_{NCB} P_{CB} + \\ & \beta_{NCP} P_{CP} + \beta_{NDA} P_{DA}) + \beta_{ND} \gamma_D P_D - k_{RN} W \dots\dots\dots(34) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial M_{SP}}{\partial t} &= \nu_P M_{SN} \times f_{TDC} + \gamma (\beta_{PCB} P_{CB} + \\ & \beta_{PCP} P_{CP} + \beta_{PDA} P_{DA}) + \beta_{PD} \gamma_D P_D - k_{RP} W \dots\dots\dots(35) \end{aligned}$$

3.3 生態系モデルの検証

3.1 と 3.2 で示したモデルに基づき、沈水植物機能を組み込んだ生態系モデルを構築した。そこで本節では構築したモデルにより無植栽区、植栽区の水質シミュレーションを行い、実測値と比較することにより両区の水質挙動の再現性について評価した。

図7 無植栽区における実測値とモデル計算値の比較 (a)微細藻類濃度 $P [P_{CB}+P_{CP}+P_{DA}]$, (b)溶存態珪素濃度, (c)リン酸態リン濃度, (d)デトリタス濃度, (e)各藻類の微細藻類濃度 P

3.3.1 無植栽区

各種水質実測値と生態系モデル計算値の比較の結果を図7に示す。 P_D については実測値より計算値の方が大きい傾向にあるものの、全Chl.a、各藻類のChl.a計算値、 C_{DIN} 、 C_{PO4-P} は各実測値、換算値と類似することが分かった。よって開発した生態系モデルは沈水植物がない条件での各種水質挙動と類似した計算結果を示せることが明らかになった。

3.3.2 植栽区

各種水質実測値と生態系モデル計算値の比較の結果を図8に示す。全Chl.aに関しては、沈水植物群落機能がないと仮定して計算した場合の結果も示した(図8(a))。沈水植物機能がないと仮定した場合、モデルにより算出されるChl.a値は実測Chl.aより高い値のまま推移するのに対し、沈水植物機能を考慮して計算した場合は実測Chl.a値と類似した挙動を示すことが分かった。また、各藻類のChl.a計算値、 C_{DIN} 、 C_{PO4-P} も各換算値、実測値と類似することが分かった。よって開発した生態系モデルは、沈水植物がある条件でも各種水質挙動と類似した計算結果を示せることが明らかになった。

10月初旬にデトリタス濃度がスパイク的に増加しているが(図8(d))、そのように増加しているサンプル数が1点であること、および植栽区、無植栽区、隔離水界外でこのような高い値を示したデータはその点以外に一度もないことから、スパイク的增加の原因はサンプルが特異的だったのではないかと推察した。

3.4 生態系モデルによる沈水植物群落機能評価

図9、10、11および12にそれぞれ堆積層窒素・リン吸収機能のみ、遮光機能のみ、アレロパシー機能のみ、

図8 植栽区における実測値とモデル計算値の比較 (a)微細藻類濃度 $P [P_{CB}+P_{CP}+P_{DA}]$, (b)溶存態珪素濃度, (c)リン酸態リン濃度, (d)デトリタス濃度, (e)各藻類の微細藻類濃度 P

図9 堆積層窒素・リン吸収機能のみを考慮した場合の植栽区Chl.a計算結果 (a)微細藻類濃度 $P [P_{CB}+P_{CP}+P_{DA}]$, (b)藍藻類, (c)緑藻類, (d)珪藻類

図10 遮光機能のみを考慮した場合の植栽区Chl.a計算結果 (a)微細藻類濃度 P [$P_{CB}+P_{CP}+P_{DA}$], (b)藍藻類, (c)緑藻類, (d)珪藻類

及びミジンコ類個体数増加機能のみを考慮して計算を行った結果を示す。ここでは計算結果は全Chl.aおよび P_{CB} , P_{CP} , P_{DA} のみ示す。また比較のために沈水植物群落機能がないと仮定して計算した場合の結果も示した。

堆積層窒素・リン吸収機能のみを考慮した場合、全Chl.a, P_{CB} , P_{CP} , P_{DA} いずれも沈水植物機能がないとした場合とほぼ同一の挙動を示した(図9)。また、遮光機能のみを考慮した場合も同様の結果が得られ(図10)、これらの機能はChl.aや微細藻類種組成にほとんど影響しないことが分かった。

アレロパシー機能のみを考慮した場合、全Chl.aは沈水植物機能がない場合とほぼ同じであった(図11)。しかし沈水植物機能がない場合に比べ P_{CB} が大きく減少する一方 P_{DA} が増加するなど、微細藻類種組成が変化することが明らかになった。

ミジンコ類個体数増加機能のみを考慮した場合、沈水植物機能がない場合より P_{CB} , P_{DA} が大きく低下し、その結果全Chl.aが大きく低下することが示された(図12)。そこでミジンコ類個体数増加機能とアレロパシー機能が働く場合の全Chl.a計算結果を図13に示す。沈水植物機能をすべて考慮した場合とほぼ同一の挙動を示したことから、ミジンコ類個体数増加機能とアレロパシー機能が全Chl.a減少に大きな影響を与えていることが明らかとなった。

本モデル計算では表2に示すようにミジンコ類が藍藻を捕食する(藍藻に対する C_g がゼロでない)と仮定

図11 アレロパシー機能のみを考慮した場合の植栽区の微細藻類濃度の計算結果 (a)微細藻類濃度 P [$P_{CB}+P_{CP}+P_{DA}$], (b)藍藻類, (c)緑藻類, (d)珪藻類

している。一方、既往の研究からミジンコは糸状藍藻類の捕食が困難である⁴⁸⁾こと、*M. aeruginosa*を捕食するとミジンコの生長・生存率が悪化し、*M. aeruginosa*の捕食を敬遠する⁴⁹⁾ことが報告されている。そこで藍藻類についてミジンコ類が捕食しない・できない種が多く出現する湖沼を想定し、藍藻に対する C_g をゼロとした場合でのミジンコ類個体数増加機能のみ、ミジンコ類個体数増加+アレロパシー機能を考慮した場合のモデル計算を行った結果を図14に示す。ミジンコ類個体数増加機能のみが働く場合、全Chl.aは低下するものの、藍藻類捕食を考慮した図12(a)に比べればあまり低下しなかった。アレロパシー機能のみが働く場合はすでに示したように全Chl.aはほぼ変化しなかった(図11(a))。しかしミジンコ類個体数増加+アレロパシー機能を考慮した場合にはミジンコ類個体数増加機能のみが働く場合に比べさらに全Chl.aが低下することが示された。この結果はアレロパシー機能により藍藻類が減る一方、ミジンコ類が捕食可能な珪藻類が増え、そしてミジンコ類に捕食されることで全Chl.aが低下したためであると考えられた。

4. 考察

4.1 湖沼生態系における沈水植物アレロパシーの重要性

構築したモデル計算から、イトモのアレロパシー効果は藍藻類を減らし珪藻類が増加するように作用すること

が示された。3.4で述べたように藍藻類はミジンコの餌としてはあまり適していない場合があることを考慮すると、アレロパシー機能は藍藻類の生長を阻害してアオコの発生を抑え得るのみならず、藍藻類量を減らし珪藻類などの藻類種量を増やすというミジンコ類の餌環境の改善につなげ得ると考えられる。餌環境の改善に伴いミジンコ類の個体数が増加し、それによって微細藻類への捕食圧が向上し、Chl. *a* の更なる低下を促すという作用も発揮する可能性が考えられた。既往の研究では湖沼生態系における沈水植物のアレロパシーの重要性や役割は不明であったが、本研究から沈水植物のアレロパシーは微細藻類やミジンコ類など生態系ピラミッドの底辺に当たり食物連鎖に重要な役割をもつ微生物群集に直接的・間接的に大きな影響を与えることが示唆された。

4.2 沈水植物機能を考慮した生態モデル研究の課題と展望

本研究では植栽区、無植栽区内に魚類がいることを確認しているが、その個体数を把握することが困難なことから魚類による死滅効果を定量的に評価できていない。そのため本モデルにおいてミジンコ類成長モデルを組み込むことは困難であると考えた。そこで藻類量の増減とともに動物プランクトンも増減するという知見¹⁸⁾を参考にして3.1.2のようなモデル化に至った。しかしミジンコ類の成長と死亡を考慮したモデル開発は更に優れたモデル構築のために必要不可欠であると考えられるため、その調査・評価方法について今後検討する予定である。

図12 ミジンコ類個体数増加機能のみを考慮した場合の植栽区の微細藻類濃度の計算結果 (a)微細藻類濃度 P [$P_{CB}+P_{CP}+P_{DA}$], (b)藍藻類, (c)緑藻類, (d)珪藻類

また、本モデルではイトモのアレロパシー物質が同定されていないためにアレロパシー効果を組み込んだ。しかしこの手法ではアレロパシー物質の生産、分解、拡散等といった水環境中でのアレロパシー物質の動態を評価することができないという点でアレロパシーの影響を正しく理解できない恐れがある。よって更に優れたモデル構築に向け、イトモのアレロパシー物質の同定および同定した物質に基づく水環境中での動態の評価は今後の重要課題である。

沈水植物の機能をモデル化した既往の研究は、一つの機能に着目して評価¹⁶⁻¹⁸⁾したものがほとんどであり、数ある機能のうちどの機能が水質改善や生態系修復にどの程度重要であるのかよく分かっていなかった。4つの機能を組み込んで評価した本研究の生態系モデルは、水質やプランクトン構造に対する影響の大きさを沈水植物の機能ごとに比較することを可能とし、各機能の影響力や重要性について基礎的ながら有用で新規性のある知見を提示できたと考えられる。

本研究ではモデル沈水植物としてイトモを用いたが、イトモ以外にも数多くの沈水植物種があり、Chl. *a* 減少に寄与する主要な機能がイトモとは異なる沈水植物が存在することは容易に考えられる。例えば、ホザキノフサモにおいては *M. aeruginosa* の生長を阻害するアレロパシー物質を放出することが知られているが⁵⁰⁾、一方ではミジンコ休眠卵の孵化を抑制し、孵化後のミジンコ増殖を阻害することが報告され⁵¹⁾、ミジンコ類個体数増加機

図13 ミジンコ類個体数増加機能とアレロパシー機能を考慮した場合の植栽区的全Chl. *a* 計算結果

図14 ミジンコ類が藍藻類を捕食しない条件下での全Chl. *a* に及ぼすミジンコ個体数増加、アレロパシー機能の影響

能は小さいか、むしろ減少させる可能性も推定される。また前述の通り、アレロパシーについても沈水植物種により生長阻害効果の大きさと生長阻害メカニズムは異なると考えられる。よって今後も日本あるいは世界で多く確認される沈水植物種を中心に、各種機能についての評価およびモデル化が求められる。

今後はますます沈水植物等の大型水生植物を活用した環境修復が検討・実施されると考えられる。しかし現状では、改善したい湖沼における目標水質に対し、どのくらいの大型水生植物があればよいのか、その予測が困難となっている。沈水植物に関しては、沈水植物の湖沼に対する容積百分率である PVI (percent volume infested) で 15 ~ 20%⁵²⁾あるいは 30% 以上^{53, 54)}で微細藻類が顕著に減少することが報告されており、これらの値がひとつの目安になる。しかし各種水質や水流、湖沼での滞留時間によっても必要となる PVI は異なると考えられる。また、本研究のモデルや大型水生植物機能を考慮した既往のモデルの PCLake^{17, 18, 27)}は水層と堆積層に分けているものの、基本的には完全混合を仮定したワンボックスモデルであり、ある程度大きい湖沼になればワンボックスでは対応できなくなると推察される。以上の点を踏まえ、今後は湖沼を細分化して 2 次元あるいは 3 次元化し、湖内流動を考慮した生態系モデル構築が課題になる。このようなモデルが構築されれば、沈水植物群落の配置の仕方（汚濁流入地点から近いところ、遠いところに配置するか、群落を集中あるいは分散して配置するか）について、ワンボックスでは検討できない観点からも PVI の決定に有効に活用でき、沈水植物群落を活用した環境修復事業の推進にも貢献できると考えられる。

沈水植物群落は浅い湖沼の栄養循環に大きく貢献^{4, 55)}し、水生動物の多様性や分布に大きく影響する^{56, 57)}など、湖沼生態系の維持や高い生物多様性の環境形成に重要な役割を果たしている。しかしながら近年では水質の悪化や沿岸域の開発等を原因に沈水植物群落の喪失が進んでいるのが現状である。そのため失われた沈水植物の再生とその機能を活用した環境修復および保全は、水質浄化の省エネルギー化や自然との共生を可能とし、持続可能な社会の形成に大きく貢献できると考えられ、今後は沈水植物を活用した環境修復技術開発の更なる発展が望まれる。

5. まとめ

本研究では沈水植物イトモ *Potamogeton pusillus* をモデル沈水植物とし、沈水植物が有する各アレロパシー、ミジンコ類個体数増加、遮光、堆積層窒素・リン吸収が微細藻類量 (Chl.a) 等の水質に及ぼす影響の評価を試みた。実湖沼に設置した隔離水界の水質変動と比較しながら各機能をモデル化し、生態系モデルを開発した。開発したモデルにより、各沈水植物機能が Chl.a や藻類種組成に及ぼす影響を解析した。以下に主な結論を示す。

① イトモ植栽区から得た水は藍藻類 *Microcystis aeruginosa* の生長阻害効果を有していたが、緑藻類 *Pseudokirchneriella subcapitata* には阻害効果を示さないことから、アレロパシーによる生長阻害効果には藻類の種に対する特異性があることが明らかになった。

② 沈水植物機能を組み込んだ生態系モデルは、実湖沼

に設置された隔離水界内における各種水質の季節変動についてイトモ群落あり・なしのいずれの場合でも再現することができた。

③ 開発したモデルによるシミュレーションから、遮光、堆積層窒素・リン吸収は水質にほとんど影響しなかった。アレロパシーのみが作用する場合は全 Chl.a はほとんど変化しなかったが、藍藻類量が低下し珪藻類が増加するという種組成の変化が見られた。全 Chl.a 低下に大きく寄与していたのはミジンコ類個体数増加であった。

④ アレロパシーによって、ミジンコ類が捕食しにくい藍藻類量を低下させて他藻類種量が増加するため、ミジンコ類による藻類捕食が促進される。このため、アレロパシーはアオコ形成の抑制、ミジンコ類の餌環境改善と捕食圧向上を介した Chl.a 低下に貢献すると考えられた。

謝 辞

本研究は、環境省の環境研究総合推進費（水-01）の支援により実施された。ここに感謝の意を表す。

（原稿受付 2013 年 5 月 21 日）

（原稿受理 2013 年 11 月 22 日）

参 考 文 献

- 1) Bole, J. B. and Allan, J. R. (1988) Uptake of phosphorus from sediment by aquatic plants, *Myriophyllum spicatum* and *Hydrilla verticillata*, *Water Research*, **12**, 353-358.
- 2) Phillips, G. L., Eminson, D. and Moss, B. (1978) A mechanism to account or macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters, *Aquatic Botany*, **4**, 2103-2126.
- 3) Blindow, I., Hargeby, A. and Andersson, G. (2002) Seasonal changes of mechanisms maintaining clear water in a shallow lake with abundant Chara vegetation, *Aquatic Botany*, **72**, 315-334.
- 4) Qiu, D., Wu, Z., Liu, B., Deng, J., Fu, G. and He, F. (2001) The restoration of aquatic macrophytes for improving water quality in a hypertrophic shallow lake in Hubei Province, China, *Ecological Engineering*, **18**, 147-156.
- 5) Wang, S., Jin, X., Zhao, H. and Wu, F. (2008) Phosphate biosorption characteristics of a submerged macrophyte *Hydrilla verticillata*, *Aquatic Botany*, **89**, 23-26.
- 6) Horppila, J. and Nurminen, L. (2003) Effects of submerged macrophytes on sediment resuspension and internal phosphorus loading in Lake Hiidenvesi (southern Finland), *Water Research*, **37**, 4468-4474.
- 7) Chen, K., Bao, C. and Zhou, W. (2009) Ecological restoration in eutrophic Lake Wuli: A large enclosure experiment, *Ecological Engineering*, **35**, 1646-1655.
- 8) Lau, S. S. S. and Lane, S. N. (2002) Nutrient and grazing factors in relation to phytoplankton level in a eutrophic shallow lake: the effect of low macrophyte abundance, *Water Research*, **36**, 3593-3601.
- 9) 沼田真編 (1999) 生態学辞典増補改訂版, 93pp., 築地書館, 東京.
- 10) Körner, S. and Nicklisch, A. (2002) Allelopathic growth inhibition of selected phytoplankton species by submerged macrophytes, *Journal of Phycology*, **38**, 862-871.
- 11) Kulshreshtha, M. and Gopal, B. (1983) Allelopathic influence of *Hydrilla verticillata* (L. F.) Royle on the distribution of *Ceratophyllum* species, *Aquatic Botany*, **16** (2), 207-209.
- 12) Mulderij, G., Van Donk, E. and Roelofs, J. G. M. (2003) Differential sensitivity of green algae to allelopathic substances from *Chara*, *Hydrobiologia*, **491**, 261-271.
- 13) Nakai, S., Yutaka, I., Hosomi, M. and Murakami, A. (1999) Growth inhibition of blue-green algae by allelopathic effects of macrophytes, *Water Science & Technology*, **39** (8), 47-53.
- 14) 中井智司, 山根小雪, 細見正明 (2000) ホザキノフサモが放出した 4 種のアレロパシー物質 (ポリフェノール) の藻類に対する増殖抑制効果, 水環境学会誌, **23** (11), 726-730.

- 15) Mulderij, G., Van Nes, E. H. and Van Donk, E. (2007) Macrophyte-phytoplankton interactions: The relative importance of allelopathy versus other factors, *Ecological Modelling*, **204**, 85-92.
- 16) Li, J., Huang, P. and Zhang, R. (2010) Modeling the refuge effect of submerged macrophytes in ecological dynamics of shallow lakes: A new model of fish functional response, *Ecological Modelling*, **221**, 2076-2085.
- 17) Aldenberg, T., Janse, J. H. and Kramer, P. R. G. (1995) Fitting the dynamic model *PCLake* to a multi-lake survey through Bayesian Statistics, *Ecological Modelling*, **78**, 83-99.
- 18) Janse, J. H., Van Donk, E. and Gulati, R. D. (1995) Modelling nutrient cycles in relation to food web structure in a biomanipulated shallow lake, *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, **29** (1), 67-79.
- 19) DeMott, W. R. and Kerfoot, W. C. (1982) Competition among cladocerans : nature of the interaction between *Bosmina* and *Daphnia*, *Ecology*, **63**, 1949-1966.
- 20) Vanni, M. J. (1986) Competition in zooplankton communities: suppression of small species by *Daphnia pulex*, *Limnology & Oceanography*, **31**, 1039-1056.
- 21) 武田文彦, 塩入万莉子, 野村宗弘, 中野和典, 西村修 (2008) 藻類を用いた生態影響評価試験における新バイオアッセイ手法と既往手法の比較, *環境工学研究論文集*, **45**, 163-168.
- 22) 塩入万莉子, 武田文彦, 千葉信男, 野村宗弘, 中野和典, 西村修 (2008) ポリフェノールの *Microcystis aeruginosa* に対するアレロパシー効果の新たなバイオアッセイ手法による評価, *環境工学研究論文集*, **45**, 157-162.
- 23) Takeda, F., Nakano, K., Nishimura, O., Shimada, Y., Fukuro, S., Tanaka, H., Hayashi, N. and Inamori, Y. (2011) Allelopathic potential of *Potamogeton pusillus* community against *Microcystis aeruginosa*, *Journal of Water and Environment Technology*, **9** (1), 21-28.
- 24) 那花美奈 (2013) 藻類生長阻害試験における栄養塩条件に着目した新手法の開発, 東北大学大学院工学研究科修士論文.
- 25) Barko, J. W., Gunnison, D. and Carpenter, S. (1991) Sediment interactions with submerged macrophyte growth and community dynamics, *Aquatic Botany*, **41**, 41-65.
- 26) 細田尚, 細見知彦 (2002) 琵琶湖北湖の水質鉛直分布の季節変化に関する簡易モデルと温暖化の影響への適用, *河川技術論文集*, **8**, 495-500.
- 27) Janse, J. H. and Aldenberg, T. (1990) Modelling phosphorus fluxes in the hypertrophic Loosdrecht Lakes, *Hydrobiological Bulletin*, **24** (1), 69-89.
- 28) 一瀬諭, 若林徹哉, 松岡泰倫, 山中直, 藤原直樹, 田中勝美 (1995) 琵琶湖の植物プランクトンの形態に基づく生物量の簡易推定について, 滋賀県立衛生環境センター所報, **30**, 27-35.
- 29) Skenik, A., Eshkol, R., Livne, A., Hadas, O., Rom, M., Tchernov, D., Vardi, A. and Kplan, A. (2002) Inhibition of growth and photosynthesis of the dinoflagellate *Pridinium gatunense* by *Microcystis* sp. (cyanobacteria) : a novel allelopathic mechanism, *Limnology and Oceanography*, **47**, 1656-1663.
- 30) Hernández-Terrones, M. G., Aguilar, M. I., King-Diaz, B. and Lotina-Hennsen, B. (2003) Inhibition of photosynthesis II in spinach chloroplasts by trachyloban-19-oic acid, *Pesticide Biochemistry and Physiology*, **77**, 12-17.
- 31) Dziga, D., Suda, M., Bialczyk, J., Czaja-Prokop, U. and Lechowski, Z. (2007) The alteration of *Microcystis aeruginosa* biomass and dissolved microcystin-LR concentration following exposure to plant-producing phenols, *Environmental Toxicology*, **22**, 341-346.
- 32) Franklin, N. M., Stauber, J. L., Apte, S. C. and Lim, R. P. (2002) Effect of initial cell density on the bioavailability and toxicity of copper in microalgal bioassays, *Environmental Toxicology and Chemistry*, **21** (4), 742-751.
- 33) Grenney, W. J., Bella, D. A. and Curl, H. C. Jr. (1974) Effect of intracellular nutrient pools on growth dynamics of phytoplankton, *Water Pollution Control Federation*, **46** (7), 1751-1760.
- 34) 湖沼技術研究会 (国土交通省) (2007) 湖沼における水理・水質管理の技術, 6.6 中海・宍道湖の水理・水質特性, 6-312, http://www.mlit.go.jp/river/shishin_guideline/kankyokankyou/kosyo/tec/ (2013年11月時点).
- 35) Novak, J. T. and Brune, D. E. (1985) Inorganic carbon limited growth kinetics of some freshwater algae, *Water Research*, **19** (2), 215-225.
- 36) Bonnet, M. P. and Poulin, M. (2002) Numerical modelling of the planktonic succession in a nutrient-rich reservoir: environmental and physiological factors leading to *Microcystis aeruginosa* dominance, *Ecological Modelling*, **156**, 93-112.
- 37) 萩原富司, 高村義親, 矢木修身 (1986) アオコの増殖及び分解に関する研究Ⅱ *Microcystis* の無菌株と単藻株の増殖特性, 国立公害研究所研究報告, **92**, 19-32.
- 38) Scavia, D. (1980) An ecological model of lake Ontario, *Ecological Modelling*, **8**, 49-78.
- 39) Thebault, J. M. and Qotbi, A. (1999) A model of phytoplankton development in the Lot River (France) simulations of scenarios, *Water Research*, **33** (4), 1065-1079.
- 40) Toerien D. F. and Huang C. H. (1973) Algal growth prediction using growth kinetic constants, *Water Research*, **7**, 1673-1681.
- 41) 矢木修身, 岡田光正, 須藤隆一, 萩原富司, 高村義親 (1981) *Microcystis* の増殖特性, 国立公害研究所研究報告, **25**, 47-58.
- 42) 田中哲次郎, 沖野外輝夫 (1978) 諏訪湖における物質循環のモデル化, 諏訪湖集水域生態系研究, **1**, 73-90.
- 43) 一瀬諭, 若林徹哉 (2005) やさしい日本の淡水プランクトン図解ハンドブック, pp.123-124, 合同出版, 東京.
- 44) Andersen, T. and Hessen, D. O. (1991) Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton, *Limnology & Oceanography*, **36** (4), 807-814.
- 45) Jurgens, K., Wickham, S. A., Rothhaupt, K. O. and Santer, B. (1996) Feeding rates of macro- and microzooplankton on heterotrophic nanoflagellates, *Limnology & Oceanography*, **41** (8), 1833-1839.
- 46) Kasai, F. and Hatakeyama, S. (1996) Changes in herbicide susceptibility of algae in a river running through an agricultural region, *Ecol. Chem.*, **5**, 292-296.
- 47) 西沢一俊, 千原光雄 (1979) 藻類研究法, pp.436-446, 共立出版, 東京.
- 48) Dionisio Pires, L. M., Babette, M., Samchyshyna, L., Jong, J., Van Donk, E. and Ibe Lings, B. W. (2007) Grazing on microcystin-producing and microcystin-free phytoplankters by different filter-feeders : implications for lake restoration, *Aquatic Science*, **69** (4), 534-543.
- 49) 花里孝幸 (1989) 富栄養湖におけるラン藻と動物プランクトンの相互関係, 陸水学会誌, **50**, 53-67.
- 50) Nakai, S., Inoue, Y., Hosomi, M. and Murakami, A. (2000) *Myriophyllum spicatum*-released allelopathic polyphenols inhibiting growth of blue-green algae *Microcystis aeruginosa*, *Water Research*, **34** (11), 3026-3032.
- 51) 林紀男, 稲森隆平, 尾崎保夫 (2009) ミジンコ個体群動態に及ぼす水生植物代謝産物の影響, 日本水処理生物学会誌, **45** (1), 57-62.
- 52) Schriver, P., Bøgestrand, J., Jeppensen, E. and Søndergaard, M. (1995) Impact of submerged macrophytes on the interactions between fish, zooplankton and phytoplankton: large-scale enclosure experiments in a shallow lake, *Freshwater Biology*, **33**, 255-270.
- 53) Canfield, D. E. Jr., Shireman, J. V., Colle, D. E., Haller, W. T., Watkins, H. C. E. and Meceina, M. J. (1984) Prediction of chlorophyll a concentrations in Florida lakes: importance of aquatic macrophytes, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **41**, 497-501.
- 54) Jeppensen, E., Jensen, J. P., Kristensen, P., Søndergaard, M., Mortensen, E., Sortkær, O. and Olrik, K. (1990) Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes 2: Threshold levels, long-term stability and conclusions, *Hydrobiologia*, **200/201**, 219-227.
- 55) Chambers, P. A. and Kalff, J. (1985) The influence of sediment composition and irradiance on the growth and morphology of *Myriophyllum spicatum* L., *Aquatic Botany*, **22**, 253-263.
- 56) Williams, D. D. (1980) Some relationships between stream benthos and substrate heterogeneity, *Limnology & Oceanography*, **25**, 161-172.
- 57) Wilzbach, M. A. (1985) Relative roles of food abundance and cover in determining the habitat distribution of stream-dwelling cutthroat trout (*Salmo clarki*), *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **42**, 1668-1672.

[論 文 要 旨]

沈水植物のどの機能が微細藻類量 (Chl a) や微細藻類群集の変化に影響するか不明である。本研究では沈水植物イトモをモデル沈水植物とし、隔離水界での調査、室内実験結果に基づきアレロパシー等の4機能をモデル化し、沈水植物機能を考慮した生態系モデルを開発した。開発したモデルは隔離水界内の各種水質挙動を再現できた。モデル解析からアレロパシーはChl a 低下作用は小さいが藍藻類量を減少、珪藻類を増加させるという藻類群集構造変化を引き起こすことが示された。アレロパシーとミジンコ類個体数増加機能を組み合わせた場合、ミジンコ類の餌として不適な藍藻類の量がアレロパシーにより低下し、相対的に珪藻・緑藻類の量が増加することでミジンコ類の藻類捕食が向上し、Chl a 低下効果が強化されることが示唆された。沈水植物のアレロパシーは微細藻類やミジンコ類などの微生物群集に直接的・間接的に大きな影響を与えると考えられた。

キーワード：アレロパシー；イトモ；生態系モデル；藻類群集；ミジンコ類