

奥多摩湖における浮遊微生物群集の 動態と物質循環に果たす役割

1997年

占部 城太郎

京大大学生態学研究センター 助教授

「奥多摩湖における浮遊微生物群集の動態と物質循環に果たす役割」

研究期間 1993年10月～1995年3月

調査期間 1993年10月～1994年8月

研究代表者	占部城太郎	東京都立大学理学部 助手 現 京都大学生態学研究センター助教授
共同研究者	渡辺泰徳 永田 俊	東京都立大学理学部 教授 名古屋大学大気水圏研究所 助手 現 東京大学海洋研究所 助教授
協力研究者	清水研助 中里亮治 片野俊也	東京都立大学理学研究科 大学院生 現 慶応幼稚舎 東京都立大学理学研究科 大学院生 現 山形大学理学部 助手 東京都立大学理学研究科 大学院生

占部城太郎 京都大学生態学研究センター
〒520-01 大津市下坂本 4-1-23
Tel 0775-78-0580 Fax 0775-798457
E-mail urabe@ecology.kyoto-u.ac.jp

1997年9月31日

目次

第1章	緒言	1
第2章	浮遊性微生物の時空間変動と生物量	3
2-I	方法	3
2-I-1	試料の採集と固定	3
2-I-2	プランクトンの係数・生物量の算出	4
2-II	結果	10
2-II-1	水平分布	10
2-II-2	理化学的環境の季節変化	12
2-II-3	独立栄養微生物（植物プランクトン）の季節遷移	14
2-II-4	従属栄養微生物の季節遷移	18
2-II-5	浮遊性微生物の生物量	21
2-II-6	動物プランクトン組成の季節変動	23
2-III	考察	25
2-III-1	水温の影響	25
2-III-2	栄養状態の影響	26
2-III-3	動物プランクトンの影響	26
第3章	現場実験による捕食影響の検討	30
3-I	方法	30
3-I-1	プランクトンのサイズ分画実験（実験A）	30
3-I-2	甲殻類動物プランクトンの密度勾配実験（実験B）	32
3-II	結果	33
3-II-1	実験時のプランクトン密度	33
3-II-2	プランクトンのサイズ分画実験（実験A）	34
3-II-3	甲殻類動物プランクトンの密度勾配実験（実験B）	37
3-III	考察	41
3-III-1	浮遊性微生物の捕食者組成	41
3-III-2	大型動物プランクトンの捕食圧	43
第4章	まとめ	45
引用文献		49

第1章 緒言

炭素、窒素、リンなどの生元素は、捕食—被食などの生物群集諸過程をつうじて転移し、生態系内を循環している。このため、湖沼における水質の評価や水質保全の方策を考える際、生物群集の構造決定機構と各生物の生産過程及び物質循環における役割を把握することが不可欠となる。これまで湖沼生態系においては、植物プランクトン—動物プランクトン—魚類へと至る食物連鎖（生食連鎖）が高次生産を支える主要な物質流路であり、その図式のなかで細菌は栄養塩を回帰する分解者としてとらえられてきた。しかし1970年代後半以降、蛍光顕微鏡の導入など急速な観察技術の発展により、細菌以外にも多様な微生物が湖沼や海洋で浮遊生活していることが明らかにされている。すなわち、2 μm 以下の超微細藻類（ピコ藻類）、細菌食の鞭毛虫類、さらにこれらを捕食する繊毛虫などである。近年、これらの微生物によって形成される食物連鎖（微生物ループ）は、生物量のみならず、摂食速度や栄養塩回帰の面からも、湖沼の物質循環系や生物生産において無視出来ない生物過程であると指摘されている（Azam et al. 1983, Nagata 1988, Stockner and Porter 1988, Carric et al. 1991, Jack and Gilbert 1993）。

多摩川上流に位置し、1957年に湛水した奥多摩湖（小河内貯水池）は、多摩川水系にある唯一の止水域生態系であり、その生物群集の生態的特徴や物質循環過程の把握は多摩川を理解する上で必須である。奥多摩湖の水質や植物プランクトンに関しては、湛水直後から東京都水道局によりモニタリングがつけられており、乙幡（1967）は湛水初期の動植物プランクトンの変遷を報告している。さらに1980年代には、占部らが動物プランクトンを対象に研究をおこなっており、（1）奥多摩湖の魚類は動物プランクトン特にカブトミジンコなどの大型種を選択的に捕食すること（Urabe and Maruyama 1986）、（2）動物プランクトンの群集構造は季節的よりもむしろ空間（水平）的に大きく変動すること（Urabe and Murano 1986, Urabe 1989）、さらに（3）この空間

的変動は湖流や理化学的環境ではなく、魚の分布パターンや動物プランクトン種間での餌をめぐる競争に起因すること (Urabe 1990)、などを明らかにした。しかし、物質循環や生物生産に重要な役割を担っていると指摘されている細菌やピコ藻類及び鞭毛虫類などの浮遊性“微生物”に関する知見は、著しく乏しいのが現状である。

本研究は、奥多摩湖生態系の現況評価と水質保全のための一助として、(1) 浮遊性微生物群集の時空間的変動と生物量を把握し、(2) 動物プランクトンとの関わりを明らかにすることによって、(3) 奥多摩湖の物質循環や生物生産における浮遊性微生物の役割を解明することを目的として行った。この目的を達成するために、本研究では2つのアプローチ、すなわち野外の調査観察と現場での培養実験を合わせて行った。本報告書ではまず第2章において奥多摩湖における浮遊性微生物の時空間変動と生物量から動物プランクトンとの相互関係を推定する。第3章では推定された相互関係を現場培養実験により検証する。これらの結果にもとづき、第4章において奥多摩湖の物質循環と生物生産における浮遊性微生物の役割について考察する。

本研究を行うにあたり、東京都立大学生物学教室微生物生態学研究室の学生・院生諸氏には野外調査や分析・データ解析な多大な協力をして頂いた。また、田口幸夫氏をはじめとする東京都水源管理事務所の方々には、奥多摩湖でのあらゆる作業に関して御協力して頂くと共に現場の資料も提供して頂いた。なお、本研究はとうきゅう環境浄化財団による「多摩川およびその流域の環境浄化に関する調査・試験研究」の助成(第1993-34号)により行われたものである。以上の方々に対して深く感謝の意を表す。

第2章 浮遊性微生物の時空間変動と生物量

2-1 方法

2-1-1 試料の採集と固定

現場調査は1993年11月から1994年8月までの10ヶ月間、月1回の頻度で計9回実施した。観測・採集はダムサイトから上流域の留浦までの7地点で行った(図1)。このうち、Sta. 1及びSta. 5は集中観測点と位置づけ、詳細な観察・解析を行った。なお、水温及び透明度は都水道局による観測値を利用した。

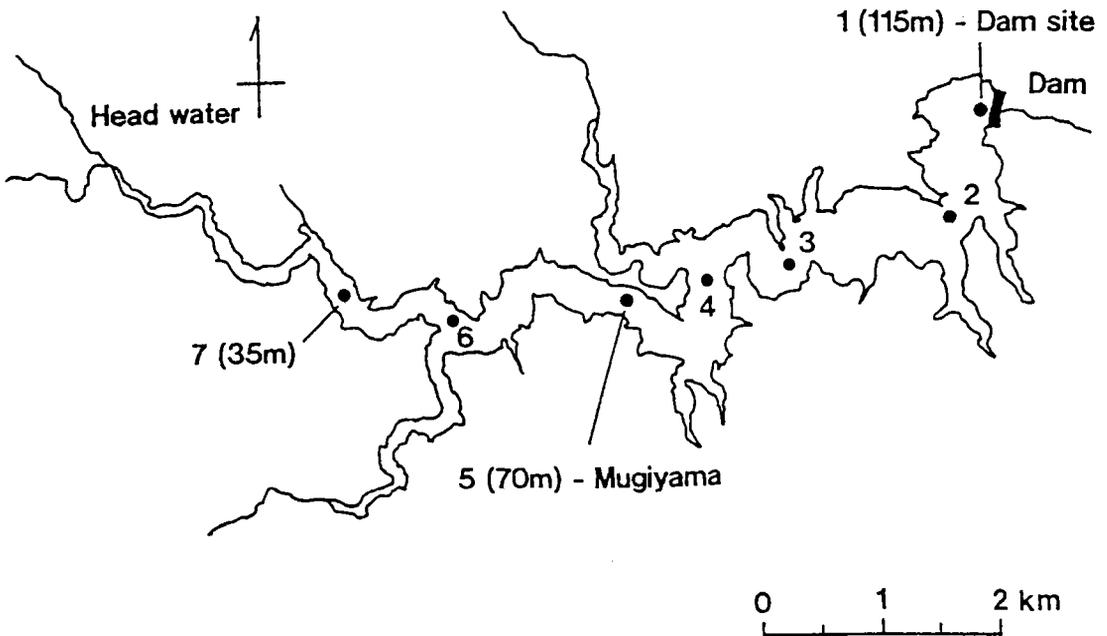


図1 奥多摩湖と調査地点

浮遊性微生物の採集には1L簡易採水器を用い、水深0、5、10、15mの4層から湖水を採水し、各層の湖水を等量ずつ混合することにより各プランクトン群

集の密度を有光層における平均値としてとして求めた。採水した湖水のうち、50mlは直ちにグルタルアルデヒド（終濃度1%）にて固定し、細菌、ピコ藻類、鞭毛虫、鞭毛藻、並びに繊毛虫の計数に供した。植物プランクトンの試料は湖水100mlをルゴール溶液（終濃度1-2%）にて固定した。

甲殻類動物プランクトン、ワムシ類並びに砂粒質の殻を有す繊毛虫（Tintinnids）の採集には6Lバンドーン採水器を用い、同様に水深0、5、10、15mから湖水を採水し、各層4Lずつ計16Lを網目30 μ mのハンドネットで濃縮した後、ルゴール溶液（終濃度1-2%）にて固定した。全ての試料は計数あるいは計数用プレパラートの作製時まで暗所、5 $^{\circ}$ Cにて保存した。

なお、植物プランクトンについては、Sieburth and Davis (1982) にしたがって、サイズ群に分けて解析した。すなわち、

ピコ藻類：細胞サイズ < 2 μ m

ナノ藻類：細胞サイズ 2 ~ 20 μ m

マイクロ藻類：細胞サイズ > 20 μ m

である。

なお、本研究では藻類をふくむ浮遊生活をする単細胞生物（5界説ではMONERA界とPROTOCTISTA界に相当）を浮遊性微生物と定義し、ワムシやミジンコ類などの後生生物は動物プランクトンとして扱った。

2-1-2 プランクトンの計数・生物量の算出

1) 細菌： 採取しグルタルアルデヒドで固定した湖水0.5~1.0mlを、0.2 μ m Nuclepore Filter BL でろ過した後、試料をDAPI（4'-6-diamino-2-phenylindole）で染色し（終濃度0.5mg/l）てプレパラートを作成し、落射蛍光顕微鏡のU-励起下（x1560倍）で計数した（Porter and Feig 1980）。

細菌の生物量の算出には、Lee and Fuhrman (1987) の浮遊性細菌1細胞当たりの炭素含量（0.02pgC/cell）を用いた（表1）。なお、炭素量の算出に用いられる方法としては、細菌の顕微鏡写真をカラーリバーサルフィルムに撮影し、

表1 細胞又は細胞容積から炭素重量への変換係数

PCB : ピコ藻類、HNF : 鞭毛虫、ANF : 鞭毛藻

Taxon	Conversion factors	Correlation factors	References
Bacteria	0.02pgC / cell	-	Lee and Furhman (1987)
PCB	0.12pgC / μm^3	-	Nagata and Watanabe (1990)
HNF, Ciliates	0.071pgC / μm^3	2 for fixed cell	Fenchel and Finley (1983) Choi and Stoecker (1989)
ANF, Phytoplankton	0.109pgC / μm^3	1.33 for fixed cell	Montagnes et al. (1994)

スクリーンに拡大投影された細胞長を計測する、あるいは画像解析装置を用いる (Sieracki et al. 1985) 等によって細菌の平均細胞容積を計算し、その値と既存の炭素：細胞容積の変換係数から炭素量を求める手法等がある。しかしこれらの変換係数は Acridine Orange (AO) 染色の細胞容積に基づき求められており (Lee and Fuhrman 1987, Nagata and Watanabe 1990)、今回使用した DAPI染色は AO染色と比較して細胞容積が小さめに評価される (Suzuki et al. 1993, Bratbak 1993) という理由から、本研究では細胞容積の測定は行わずに上記の値を使用した。

2) ピコ藻類：ピコ藻類は細菌のプレパラートと同様のものを用い、落射蛍光顕微鏡のG-励起下 (x 625倍) で観察されるオレンジ色の自家蛍光を計数した。従って、これはピコ藻類のうちの (0.2-2 μm) シアノバクテリアを計数した事になる。

ピコ藻類の炭素量はその細胞容積と Nagata and Watanabe (1990) による細胞容積当たりの炭素変換係数 (0.12 pgC / μm^3) から算出した。細胞容積は11月、1月を除く各月St.1の試料で写真を3-10枚撮影し (Kodak Ectachrome ISO 100)、約 23000 倍に拡大投影した細胞の長径と短径をノギスで試料毎に58-112細胞計測し、細胞の形が球体、あるいは半球状の両端を持つ円柱と仮定して求めた。

同様の条件下で直径2.17 μm の蛍光ビーズの計測も行い、細胞本体と背景との境界に浮かぶハレーションの補正を行った。表2 に各月の平均細胞容積を示す。なお、11月並びに1月の細胞容積には12月の値を使用した。

表2 各種プランクトンの平均細胞容積 ESD=平均細胞径

Taxon	sh	n	Mean volume* (μm^3)	S.E.	ESD* (μm)	
PCB	Dec.	Sphere or	86	0.63	0.06	1.07
	Mar.	or Cylindrical	80	0.58	0.06	1.03
	Apr.		70	0.25	0.03	0.78
	May		112	0.39	0.03	0.91
	Jun.		58	0.52	0.11	1.00
	Jul.		84	0.31	0.03	0.84
	Aug.		67	0.34	0.03	0.87
HNF	<2 μm	Sphere	120	5.6	0.27	2.20
	2-5 μm	or Ellipsoid	118	27.7	1.8	3.75
	>5 μm		121	186	11	7.09
Ciliates	Ellipsoidal form	Ellipsoid				
	<15 μm		6	1099	70	12.8
	15-20 μm		33	2424	77	16.7
	20-30 μm		32	3330	260	18.5
	30-40 μm		1	11226	-	27.8
	40-50 μm		2	48768	-	45.3
	Spherical form	Sphere				
	<10 μm		87	986	36	12.4
	10-20 μm		258	2744	65	17.4
	20-30 μm		61	10896	300	27.5
	30-40 μm		15	31136	1800	39.0
	40-50 μm		2	101510	1900	57.9
	Large Oligotrichs (40-50 μm)	Cone	33	83988	4200	54.3
	Tintinnids	Ellipsoid	5	86472	18000	54.9

表2 つづき

Taxon		sh	n	Mean volume* (μm^3)	S.E.	ESD* (μm)
ANF	<i>Chrysochromulina</i>	Sphere	104	35.2	1.40	4.06
	<i>Uroglena</i>	Sphere	104	77.2	4.0	5.28
	<i>Dinobryon</i>	Ellipsoid	40	392	28	9.08
	<i>Chroomonas</i>	Cone	100	116	4.8	6.05
	<i>Cryptomonas</i>	Ellipsoid	182	1907	130	15.4
Nano-	Small diatom	Sphere	122	7.1	0.45	2.38
Phyto planktton (2-20 μm)	<i>Cyclotella</i>	Discus	46	1338	52	13.7
	<i>Scenedesmus</i>	Ellipsoid	25	106	9.6	5.87
	<i>Elakatothrix</i>	Two cones	40	73	3.7	5.18
Micro- Phyto planktton (>20 μm)	<i>Pandorina</i>	Sphere	25	333	52	8.60
	<i>Fragilaria</i>	Rod	116	816	26	11.6
	<i>Asterionella</i>	Rod	111	616	31	10.6
	<i>Closterium</i>	Rod	93	2825	170	17.5
	<i>Staurastrum</i>	irregular	57	13534	880	29.6
	<i>Peridinium</i>	irregular	60	63420	2000	49.5

3) 鞭毛虫・鞭毛藻・繊毛虫： 93年11月から翌年5月までは試料10-20mlを0.8 μm Nuclepore Filter BL でろ過し、primulin (濃度63mg/ml) で染色して落射蛍光顕微鏡のB-励起下で検鏡した (Bloem et al. 1986)。またデトライタスが増大した6月以降は、試料1-10mlをDAPIとprimulinによって二重染色し (Martinussen and Thingstad 1991)、鞭毛虫と繊毛虫はU-励起下で、鞭毛藻はB-励起下で検鏡した。計数用プレパラートの作製は採水後遅くとも1週間以内、通常翌日に行つ。鞭毛虫は<2 μm 、2-5 μm 、>5 μm の3サイズに分けて倍率1560倍で、また鞭毛藻は倍率625倍で計数した。なお、鞭毛藻の計数は調査期間を通じて常に多く存在した<20 μm の微小な種を対象とし、*Peridinium* や *Ceratium* などの大型の鞭毛藻は植物プランクトンとして別に計数した。

繊毛虫については倍率312.5倍でフィルター的全ろ過面積を検鏡し、観察された個体全てをその形状及びサイズ (10 μm 単位) ごとに分け、試料毎に38-460細

胞、通常100-200細胞を計数した。なお繊毛虫の計数は堅い殻を有さない個体を対象とし、St.1とSt.15に限って行った。なお、砂粒質上の殻を有す繊毛虫 (Tintinnids) の計数については5) で述べる。

各生物群の炭素含量は、調査期間の平均細胞容積と、 Fenchel and Finley (1983) の値 ($0.071\text{pgC}/\mu\text{m}^3$; 鞭毛虫、繊毛虫) 及び Montagnes ら (1994) の値 ($0.109\text{pgC}/\mu\text{m}^3$; 鞭毛藻) から算出した (表1)。細胞容積は、鞭毛虫・鞭毛藻については大きさ、属、種ごとにそれぞれ20細胞以上、繊毛虫は出現した全個体について隔月ごとに接眼マイクロメーターで長径、短径を計測し、その形状を Willen (1976) にしたがって近幾何学立体にあてはめて算出した (表2)。なお、炭素含量推定の際に誤差要因となる固定液による細胞収縮の影響は、鞭毛虫・繊毛虫については Choi and Stoecker (1989)、また鞭毛藻は Montagnes ら (1994) による研究例を参考に補正した (表1)。

4) ナノ・マイクロ藻類： ルゴール固定した試料50-100mlをメスシリンダーで静沈し、上静をサイホンで静かに捨て、残った濃縮試料 (約20ml) をよく攪拌しながらさらに10mlのウツタモールチャンバーに注入し、1日間暗所で静沈した後に倒立型光学顕微鏡で検鏡した (x150-300倍)。

炭素量は細胞容積から Montagnes ら (1994) の値 ($0.109\text{pgC}/\mu\text{m}^3$) を用いて算出した。細胞容積は属ごとに試料毎に20細胞以上を接眼マイクロメーターを用いて各部を600倍で計測し、Willen (1976) に従い形態を近幾何学立体にあてはめて算出した (Table 2-1)。求めた値の固定による収縮の補正は鞭毛藻同様に行った。なお、細胞容積は鞭毛虫・鞭毛藻と同じく隔月ごとに求め、それらの値を平均して炭素量計算に供した。

5) 甲殻類プランクトン・ワムシ類・Tintinnids： 各月の試料を約10mlに静沈濃縮し、よく攪拌した後に1mlを丸形シャーレに注入し、甲殻類動物プランクトンは25倍、ワムシ類・Tintinnidsは100倍で倒立型光学顕微鏡下で検鏡した。枝角類のうち、多く観察された Daphnia galeata 及び Bosmina longirostris は観察

された個体全てにおいて、それぞれ Urabe (1988)、Kerfoot (1974) に基づき0.05 mmの単位で甲殻長を計測した。橈脚類については3つの発生段階に分け、観察された個体全てを計数した。またワムシ類は属ごとに、Tintinnidsは種・属一括して計数した。以上の操作は試料毎に2回ずつ行い、2回の計数の平均値から1L当たりの個体群密度並びに生物量を求めた。

表3 動物プランクトンの乾燥重量及び体長(BL)－体重(DW)曲線

Taxon		Reference
Rotifers	$\mu\text{g/ ind.}$	Urabe (1992)
<i>Polyarthra</i>	0.023	
<i>Conochiloides</i>	0.018	
<i>Trichocerca</i>	0.03	
<i>Ploesoma</i>	0.07	
<i>Synchaeta</i>	0.07	
<i>Asplanchna</i>	0.705	
<i>Notomata</i>	0.03	
Others	0.03	
Copepods	$\text{DW} = 7.83 \times \text{BL}^{2.25}$	Macaulay (1984)
	$\mu\text{g/ ind.}$	BL (mm)
Nauplii	0.228	0.25
Copepodid I-III	1.33	0.5
Copepodid IV-VI	3.15	0.7
Cladocera		
<i>Daphnia galeata</i>	$\text{DW} = 9.85 \times \text{CL}^{2.71} (\mu\text{g / ind.})$	Urabe and Watanabe (1990)
<i>Bosmina longirostris</i>	$\text{DW} = 34.2 \times \text{CL}^{2.6} (\mu\text{g / ind.})$	Urabe and Watanabe (1990)

生物量は、甲殻類動物プランクトン及びワムシ類はすべての定点で乾燥重量として求め、Tintinnidsは各月のSt.1と5のみで算出した。*D. galeata* 及び *B. longirostris* は Urabe and Watanabe (1990) による乾燥重量と甲殻長の関係式を用い、橈脚類については各発生段階ごとに Macaulay (1984) の関係式を用いて算出した(表3)。またワムシ類は Urabe (1992) により種別に算出された1個体当たりの乾燥重量を用いて計算した。Tintinnidsは細胞容積から鞭毛虫・繊毛

虫と同様の手法により炭素量を求めた。すなわち、Tintinnidsの長径・短径の計測は隔月ごとに鞭毛虫の計数に用いたプレパラートで行い（x625倍）、落射蛍光顕微鏡のB-励起下で砂粒状の殻内の細胞本体が明瞭に観察された個体について、接眼マイクロメーターを用い実施した。

2-II 結果

2-II-1 水平分布

湖沼の栄養状態を示す指標となる透明度、リン酸態リン（SRP）及びクロロフィル-a濃度の各定点における調査期間平均値を表4に示す。いずれの月も透明度は下流域のSt.1から上流域のSt.7へ向かうに従い次第に低下し、一方SRP濃度及びクロロフィル-a濃度は逆に増加してゆく傾向が認められた。また平均値に対する変動係数をみると、いずれも上流にむかって高くなる傾向がみられた。これらの結果は、奥多摩湖では下流域から上流域にかけて次第に富栄養的となる環境勾配が形成される一方、上流域に行くほど環境状態が不安定になることを示している。

細菌、ピコ藻類、鞭毛虫、鞭毛藻、及び微小な珪藻類の水平分布についても上流域ほど密度が高く、かつ変動幅が大きい傾向が認められた。これは、上流域では流入河川の影響により富栄養的な傾向にあり、かつ変動の大きい不安定な環境であることに対応したものと考えられる。

ワムシ（Rotifers）や甲殻類などの後生動物の動物プランクトンについてみると（表5）、水温の低い11月から3月にかけては、いずれも下流から上流にむかって密度が増加する傾向がみられた。また水温が上昇する4月から7月にかけては、ワムシやケンミジンコ類（Copepods）は、低水温期のように下流から上流にむかって密度が増加したが、ミジンコ類の Daphnia galeata は他と異なって上流に向かって密度は減少し、Bosmina longirostrisでは水平分布に明瞭な傾向はみられなかった。Urabe and Murano（1986）は、動物プランクトンの密度

表4 リン酸態リン(SRP)、透明度、クロロフィルa量及び各浮遊性微生物の水平分布

値は調査期間の平均値。カッコ内は標準偏差。

		Station						
		1	2	3	4	5	6	7
SRP	($\mu\text{g} / \text{l}$)	3.7 (2.0)	4.5 (2.2)	3.9 (2.5)	4.7 (2.2)	4.3 (2.0)	5.1 (2.7)	5.1 (3.8)
Transparency	(m)	7.5 (1.6)	7.4 (1.8)	6.7 (1.9)	5.9 (2.1)	5.0 (2.2)	4.4 (2.4)	4.0 (2.4)
Chlorophyll-a	($\mu\text{g} / \text{l}$)	2.2 (1.2)	2.4 (1.4)	2.9 (1.2)	3.6 (2.0)	4.2 (2.0)	5.6 (2.4)	8.1 (3.3)
Bacteria	($\times 10^6$ cells / ml)	2.0 (0.34)	2.3 (0.41)	2.4 (0.41)	2.5 (0.27)	2.6 (0.64)	3.3 (0.61)	3.2 (0.80)
PCB	($\times 10^4$ cells / ml)	4.6 (6.9)	6.4 (13)	6.3 (11)	7.4 (14)	7.4 (11)	8.9 (14)	13 (20)
HNF	($\times 10^3$ cells / ml)	2.9 (1.4)	2.9 (2.1)	3.0 (1.7)	2.8 (1.3)	3.1 (1.7)	3.6 (2.9)	3.7 (2.9)
ANF	($\times 10^3$ cells / ml)	1.3 (0.68)	1.1 (0.64)	1.1 (0.76)	1.4 (0.84)	1.3 (0.80)	1.8 (1.2)	1.8 (1.1)
Small diatom	($\times 10^2$ cells / ml)	3.7 (4.5)	5.1 (7.0)	5.5 (5.8)	7.5 (8.5)	12 (18)	13 (21)	15 (24)

は低水温期には種にかかわらず上流ほど多く、一方高水温期には魚に捕食されやすい *Daphnia galeata* (Urabe and Maruyama 1986) は他種と異なって下流ほど密度増加すると報告しており、今回の結果はこれと一致する。

なお、調査期間中を通じて量的に多く出現したワムシは、*Polyarthra* spp., *Conochilides dossuarius*, *Trichoceria pusira* などであり、高水温期にはこれ以外に *Ploesoma truncatum*, *Synchaeta* sp. *Hexarthra mira* など多くみられた。ケンミジンコとしては、*Cyclops vicinus* が量的に多くみられた。ミジンコ類では *Daphnia galeata* と *Bosmina longirostris* が卓越しており、他のミジンコ類は高水温期に *Bosminopsis deitersi* や *Diaphanosoma brachyurum* が稀にみられる程度であった。

表5 動物プランクトンの水平分布

値は各期間の平均密度(1リッター当たり個体数)。

Zooplankton	Station						
	1	2	3	4	5	6	7
Nov - Mar.							
Rotifers	39.4 (1.0)	52.4 (0.9)	88.6 (1.1)	75.1 (1.0)	81.1 (1.0)	203.9 (0.9)	172.1 (1.2)
Copepods	1.8 (1.2)	0.7 (0.8)	1.9 (1.1)	1.1 (0.9)	3.6 (0.5)	3.7 (0.5)	6.8 (0.8)
<i>Daphnia</i>	2.9 (0.9)	2.2 (0.8)	13.4 (1.6)	2.2 (0.7)	4.7 (1.4)	11.9 (0.6)	12.7 (0.8)
<i>Bosmina</i>	5.3 (1.0)	1.8 (0.7)	4.1 (1.2)	2.5 (0.6)	3.6 (0.5)	10.6 (0.7)	17.9 (0.7)
May-July							
Rotifers	168.6 (0.6)	205.6 (0.7)	147.0 (0.6)	168.1 (0.7)	282.3 (0.8)	300.9 (0.8)	407.6 (0.7)
Copepods	1.8 (1.0)	3.7 (1.6)	4.5 (1.0)	2.7 (0.9)	4.7 (1.5)	3.0 (0.9)	4.7 (0.8)
<i>Daphnia</i>	17.0 (1.1)	18.7 (0.7)	13.8 (0.5)	7.3 (0.6)	8.5 (1.5)	6.2 (1.3)	5.6 (1.5)
<i>Bosmina</i>	8.0 (0.8)	3.7 (1.0)	2.8 (1.2)	2.1 (0.7)	4.4 (1.0)	3.4 (0.7)	3.2 (0.4)

2-II-2 理化学的環境の季節変化

1) 水温: 水温の鉛直分布は地点によってさほど大きな差は見られないので (Urabe and Murano 1986)、ここでは例として水深が最も深いSt.1の水温鉛直分布の季節変化を示す (図2)。すなわち、1993年11月から12月の間は次第に成層が解消されてゆき、94年1月から3月は水温は表層から95m層までほぼ約6℃と一定となり循環期となった。4月になると0-5m層で水温が11-12℃に上昇し、成層が形成された。0-5m層の水温はその後も時間の経過と共に上昇を続け、8月には0m層で26.1℃、5m層で23.4℃に達した。成層期では各月ともに5-10m層で水温が急激に低下しており、この層で水温躍層の存在が確認された。

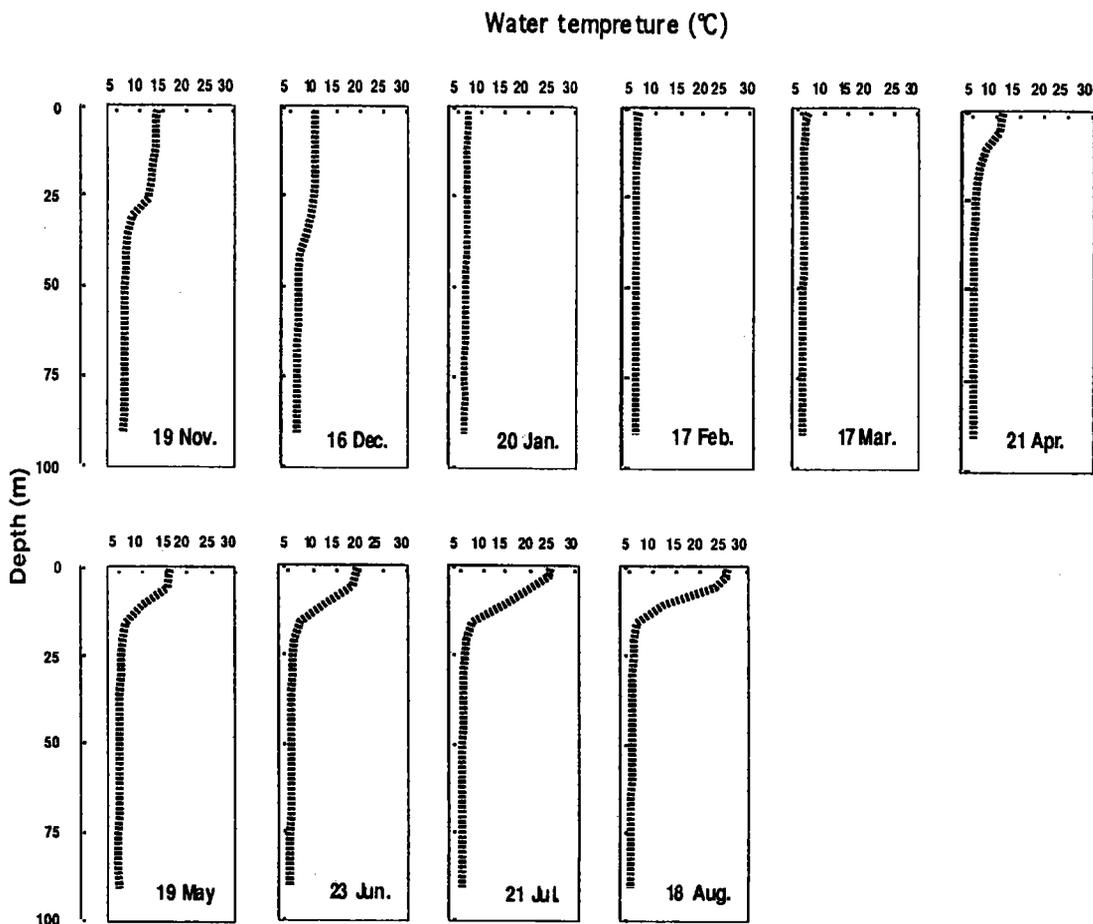


図2 水温の鉛直プロファイル

2) リン酸態リン濃度： St.1及び5における溶存態無機リン (SRP) 濃度の季節変化を図3示す。濃度は0、5、10、15m層の平均値として求めた。94年6月以降はSt.5の方が濃度が高かったものの全般的には2つの定点間で明瞭な違いは確認されず、時間の経過に伴い共にほぼ同様の経過をたどった。93年11月から翌1月にかけては濃度は比較的低く保たれていたが、循環期半ばの2月に急激な増加がみられ、St.1で12.1 $\mu\text{g/l}$ 、St.5で10.7 $\mu\text{g/l}$ に達した。しかし1カ月後には低下しそれ以降はしばらく安定した値を保っていたものの6月に再び急減した。6月以降は一転して上昇し、調査終了時の8月にはSt.1で4.1 $\mu\text{g/l}$ 、St.5で6.0 $\mu\text{g/l}$ となった。

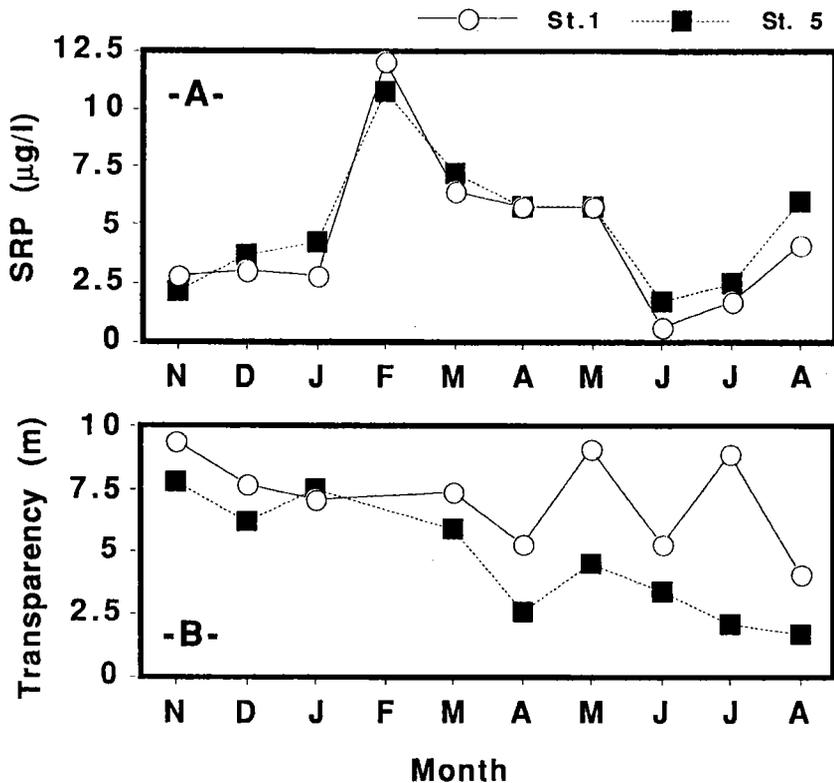


図3 リン酸態リン(SRP)と透明度の季節変化

○ : St. 1, ■ : St. 5

3) 透明度：調査期間におけるSt.1及び5の透明度の季節変化を図3に示す。11月から3月は共に7.5m前後と高い値を示したが、水温が上昇し成層が形成され始めた4月から、St.1では大きな変動を伴いつつ、またSt.5では5月に一時回復するも共に次第に低下していった。7月から8月にかけては濁水による放流量の増加のため、河川流入部における砂利採取、並びに伏流水による土砂の洗屈（小河内貯水池水質概況・水源管理事務所）の影響を受け透明度が著しく低下し、8月の値はSt.1で4.1m、St.5においては1.7mとなった。

2-II-3 独立栄養微生物（植物プランクトン）の季節遷移

1) クロロフィルa量： St.1及び5におけるクロロフィルa量の季節変化を図4に示す。St.1ではクロロフィルa量は12月から3月にかけて低く1~2 µg/l

の範囲にあったが、4月に急激の増加し $5 \mu\text{g} / \text{l}$ に達した。5月以後のクロロフィルa量は $2 \mu\text{g} / \text{l}$ であった。St. 5では、8月をのぞいて常にクロロフィルa量はSt. 1より高く、その季節変化は1月をのぞいてほぼ同じようなパターンを示した。なお、1月におけるSt. 5のクロロフィルa量はSt.1の5倍に達した。

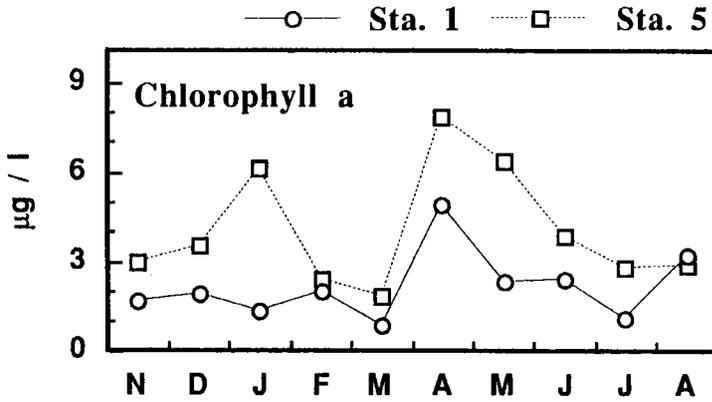


図4 クロロフィルa量の季節変化

○ : St. 1, □ : St. 5

2) ピコ藻類： 奥多摩湖でみられるピコ藻類のほとんどは、群体を形成しない単細胞のラン藻類である。これらの藻類はSt. 1及び5ともに、密度は12月から3月にかけて低く $1 \times 10^4 \text{ cells} / \text{ml}$ 以下であった (図5)。4月にはいると両地点ともピコ藻類は増加したが、5月には再び低密度となった。しかし、

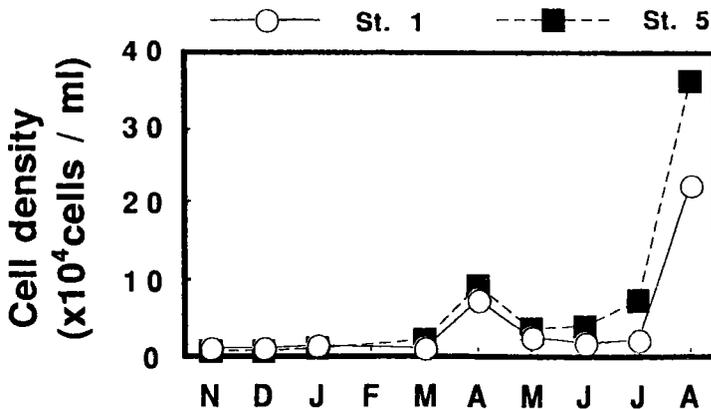


図5 ピコ藻類の密度の季節変化

○ : St. 1, ■ : St. 5

と両地点ともピコ藻類は増加したが、5月には再び低密度となった。しかし、8月には急激に増加しSt. 1では 2×10^4 cells / ml、St. 5では 3×10^5 cells / ml と、高密度になった。

3) ナノ藻類： 調査期間を通じ、Chrysochromulina や Uroglena 等の黄色藻類、及び Chroomonas や Cryptomonas 等のクリプト藻類など、鞭毛をもつ藻類、すなわち鞭毛藻がナノ藻類のほとんどを占めた (図 6)。これらの鞭

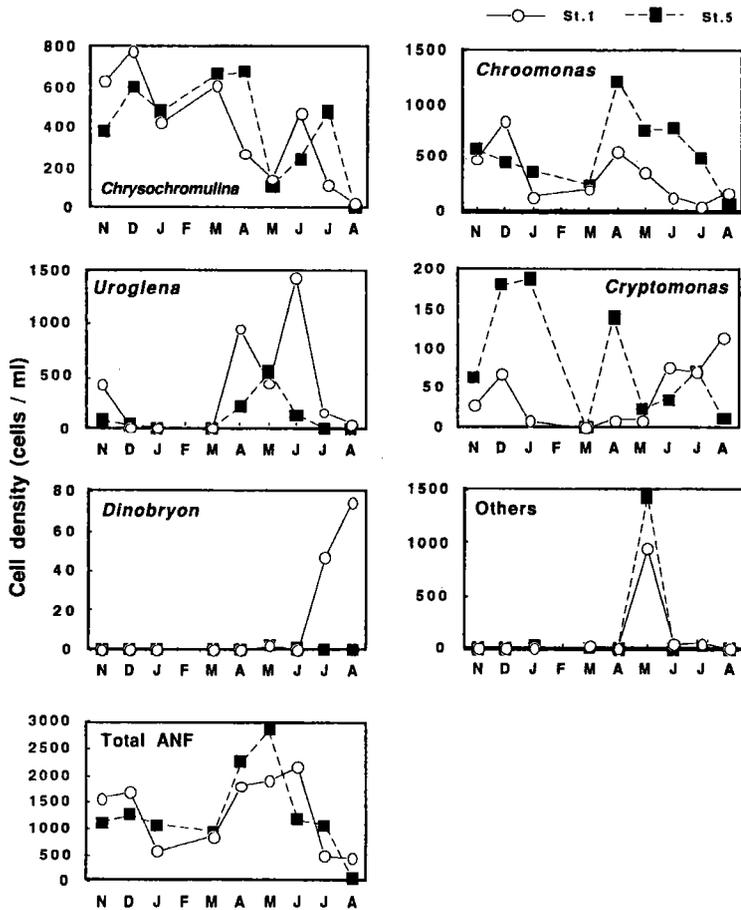


図 6 鞭毛藻類の密度の季節変化

○ : St. 1, ■ : St. 5

毛藻類はサイズは全体として後述する鞭毛虫よりも若干大きめで、Chrysochromulinaは 2-5 μ mの鞭毛虫とほぼ同じ大きさだったが、Uroglen、

Chroomonas は $>5\mu\text{m}$ の鞭毛虫とほぼ同じ、Cryptomonas は約 $10\text{-}25\mu\text{m}$ と鞭毛虫よりかなり大型のサイズだった(表2)。これらはいずれも異なる季節変動を示し、ChrysochromulinaはSt.1・5共に冬期に多く春から夏にかけて減少すした。またUroglenaは春に、Chroomonasは春から夏にかけて多くみられた。なお黄金色藻類のDinobryonは6月までほとんど確認されなかったものの、7月から8月にかけてSt.1で密度を急増させた。

鞭毛をもたないナノ藻類としては珪藻がみられ、特に4-5月にかけて小型珪藻類がきわめて高い密度で出現した(図7)。しかし、それ以外の時期には、鞭毛をもたないナノ藻類の密度は概して低かった。

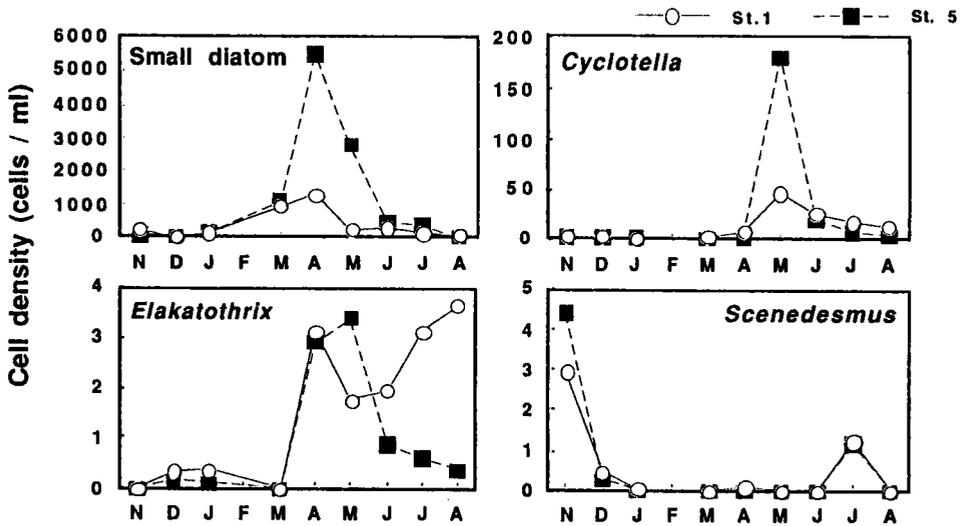


図7 鞭毛を有さない主な中型植物プランクトン(ナノ藻類)の密度の季節変化

○ : St. 1, ■ : St. 5

4) マイクロ藻類: $20\mu\text{m}$ 以上の植物プランクトン(マイクロ藻類)として Fragilaria や Asterionella、Closterium 等が出現した。出現パターンは種によって異なっており、例えばAsterionellaは1月と5月に、ClosteriumはSt. 5で7月に、Pandorinaは4-6月にかけて量的の多くみられた(図8)。なお、マイクロ藻類は出現細胞数としては低いものの、大型であるため、バイオマスとしては量的に多く出現した。

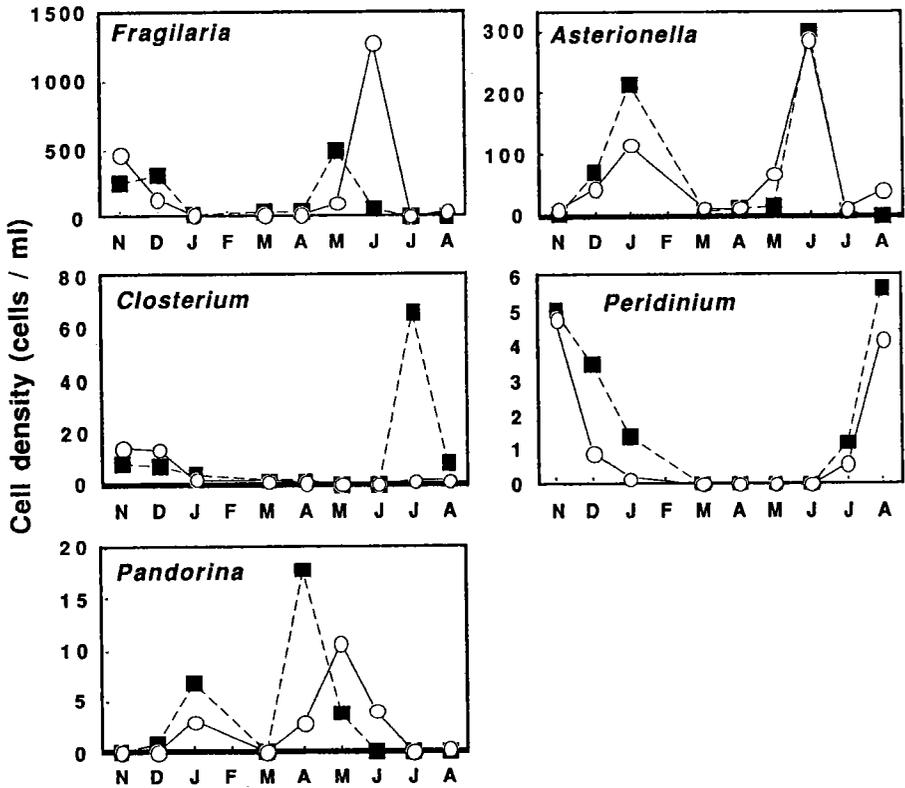


図8 主な大型植物プランクトン(マイクロ藻類)の密度の季節変化

○ : St. 1, ■ : St. 5

2-II-4 従属栄養微生物の季節遷移

1) 細菌: 細菌の密度は $1.5 \sim 3.5 \times 10^6$ cells / mlの範囲を変動し、常にSt. 1に比べてSt. 5で高かった(図9)。両地点とも出現密度は水温の低い11月から3月にかけて低く、春から夏にかけて増加した。

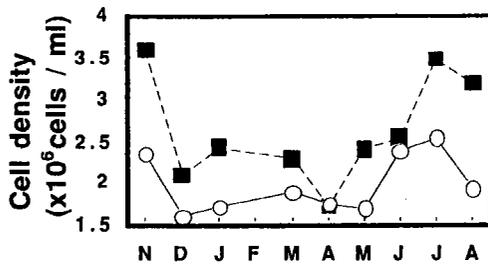


図9 細菌の密度の季節変化

○ : St. 1, ■ : St. 5

2) 鞭毛虫： 鞭毛虫は $<2\ \mu\text{m}$ 、 $2\text{-}5\ \mu\text{m}$ 、及び $>5\ \mu\text{m}$ の3サイズでそれぞれ異なる季節遷移を示した(図10)。 $<2\ \mu\text{m}$ の鞭毛虫は11月に最も高い密度で観察されたが12月に急減し、翌年3月まで低密度で安定した後、4月に上昇、5月に低下、6月に再上昇し、次いで8月まで減少を続けた。 $2\text{-}5\ \mu\text{m}$ の鞭毛虫は $<2\ \mu\text{m}$ と若干似た変動をみせたがその細胞密度のピークは6月にみられた。一方 $>5\ \mu\text{m}$ の鞭毛虫は4月をピークとする山型の変動パターンをみせ、前二者が低密度に保たれていた冬期にも比較的多く観察された。

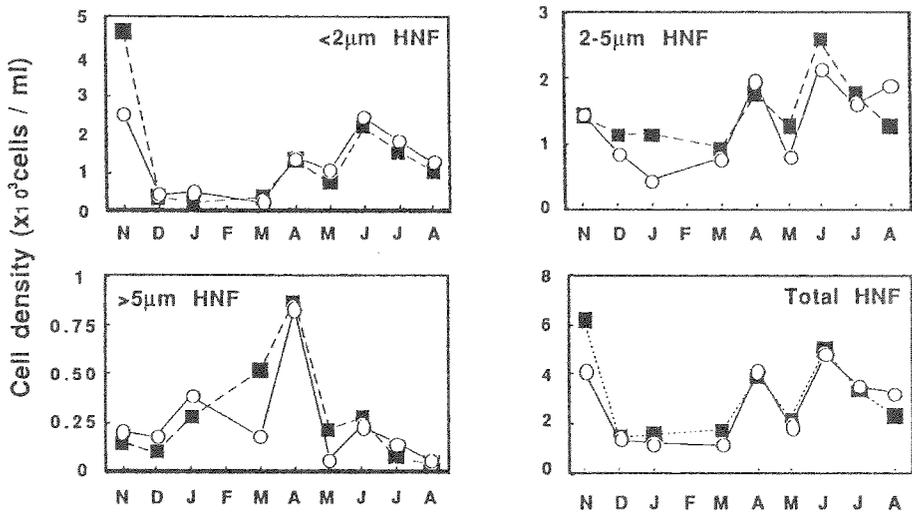


図10 鞭毛虫の密度の季節変化

○ : St. 1, ■ : St. 5

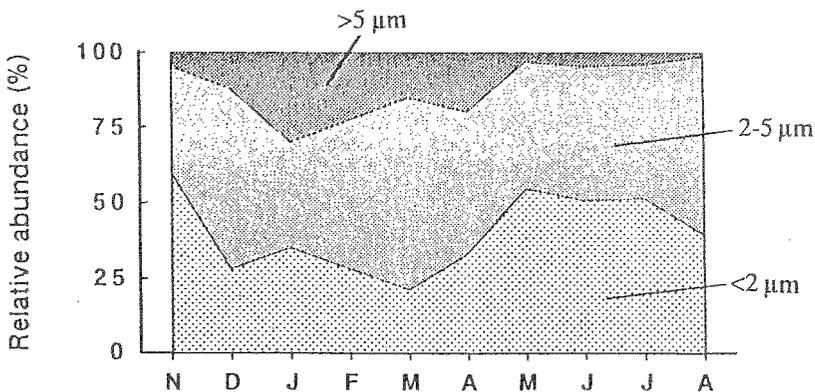


図11 St. 1における鞭毛虫全体の密度(細胞数)に占める各サイズの鞭毛虫の割合

図11にSt.1におけるこれら3者の細胞密度の割合について示す。調査期間を通じ $<2\ \mu\text{m}$ と $2\text{-}5\ \mu\text{m}$ の両者により全体の70%以上が占められた。 $>5\ \mu\text{m}$ の鞭毛虫が占める割合には明瞭な季節変化が確認され、冬期に高く夏期に低い傾向を示した。なお、表##にみられるように、固定による収縮を補正した鞭毛虫の平均直径は $<2\ \mu\text{m}$ で $2.2\ \mu\text{m}$ 、 $2\text{-}5\ \mu\text{m}$ で $3.8\ \mu\text{m}$ 、また $>5\ \mu\text{m}$ の鞭毛虫で $7.1\ \mu\text{m}$ となった。

3) 繊毛虫：本研究では試料10-20ml中の全細胞数を計数した(方法参照)。このため湖水中に極めて低密度で存在する大型($50\ \mu\text{m}$ 以上)の繊毛虫については、その密度を評価するには十分な細胞数を計数できないと判断し、繊毛虫の細胞密度の算出は $50\ \mu\text{m}$ 以下の個体を対象として行った。なお、 $50\ \mu\text{m}$ 以上の大型の個体数が全繊毛虫サンプルに占める割合は最高でも7.9%であった。以後、繊毛虫は $50\ \mu\text{m}$ 以下の個体について述べる(図12)。

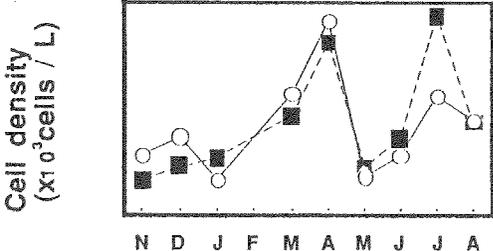


図12 繊毛虫の密度の季節変化
○ : St. 1, ■ : St. 5

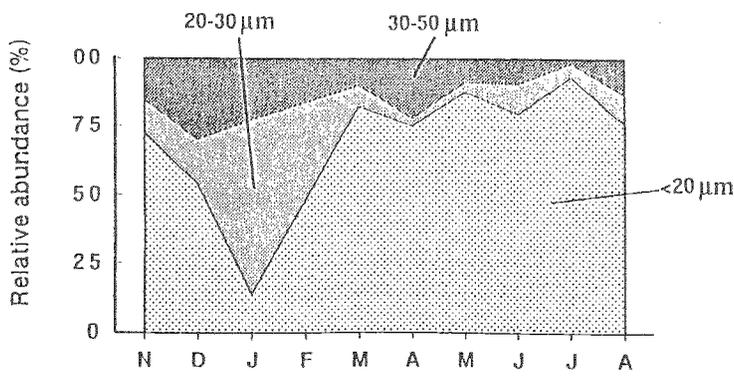


図13 St.1における繊毛虫全体の密度(細胞数)に占める各サイズの繊毛虫の割合

繊毛虫は調査期間を通じ、20 μm以下の小毛類（Oligotrichs）の Halteria, Strombidium, Strobilidium が優占しており（図13）、その密度は冬期の12月及び1月を除き、常に72%以上と高い割合を占めた。また落射蛍光顕微鏡のB-励起下で赤色の自家蛍光を発する共生藻を細胞内に有すものも多く観察された。

2-II-5 浮遊性微生物の生物量

St.1及び5における、動物プランクトンを除いた全プランクトン（浮遊性微生物）の炭素量に占める細菌、ピコ藻類、鞭毛虫、繊毛虫、Tintinnids、鞭毛藻並びに植物プランクトンの割合の季節変動について図14に示す。

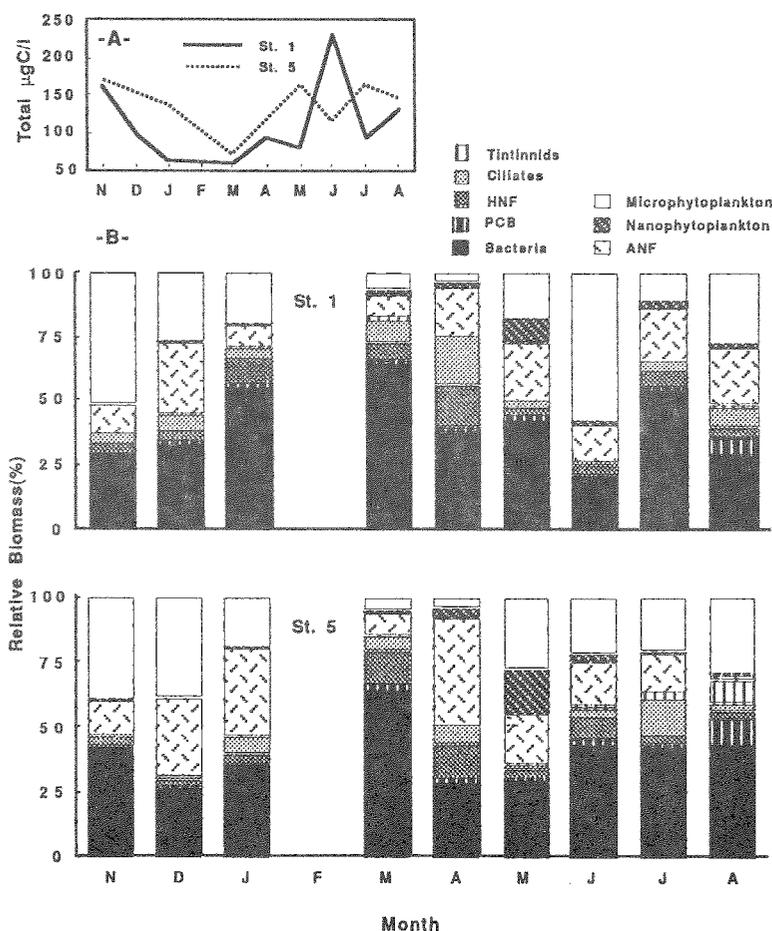


図14 浮遊性微生物の生物量(A)と生物量に占める各微生物群の割合(B)

両定点共に細菌の占める割合が高く、St.1では観測当初の11月から次第に上昇し、翌年3月には65%と最も高い値に達した。以降大きな変動を伴いつつ減少に転じた。St.5でも同様に3月に65%を記録したが、それ以外はほぼ20-40%の間を変動した。

また20 μm 以上の大型の植物プランクトン（マイクロ藻類）も卓越しており、細菌と合わせた生物量はナノプランクトン（2-20 μm ）群集が増大した4月を除き、両定点共に全プランクトン群集の50%以上を占めた。

鞭毛虫は4月の割合が最も高く、St.1で17%、またSt.5で13%となった。他の時期においてはSt.5で3月に13%と高い割合を示した以外は10%以下の値で推移した。

繊毛虫はその低い細胞密度の一方で、生物量に関しては両定点とも鞭毛虫とほぼ同程度、あるいはそれ以上の割合で確認された。特に4月のSt.1、及び7月のSt.5においては全体のそれぞれ19%、14%に達した。

全プランクトン群集に占める鞭毛虫と繊毛虫の炭素量の割合はSt.1で平均13%、最大36%に達し、またSt.5においても平均11%、最大20%となった。また鞭毛虫と20 μm 以下の繊毛虫が1-20 μm の分画に占める割合を算出すると、St.1、5の両定点でそれぞれ平均29%、23%を占め、最大49%、及び56%に達した（図15）。

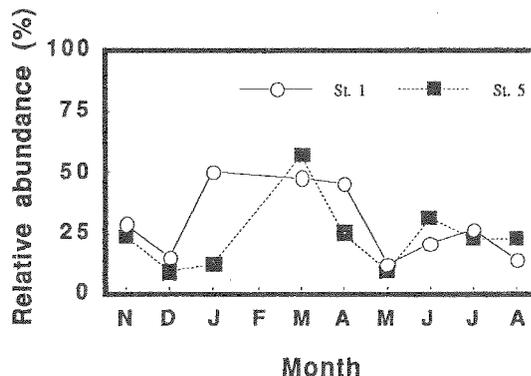


図15 1-20 μm の浮遊性微生物の生物量に占める鞭毛虫と繊毛虫の割合

○ : St. 1, ■ : St. 5

なお、調査期間を通じて原生動物と鞭毛藻はナノプランクトンの生物量のほとんどを占められており、鞭毛を持たない20 μm 以下の植物プランクトンは、5月

のCyclotella等の珪藻類のブルーム以外は、多くとも4%、通常1-2%と非常に低い割合であった。

2-II-6 動物プランクトン組成の季節変動

動物プランクトンについては、ワムシ類は冬期から4月まで低い現存量で安定した状態が続いた後、5月から変動を伴いつつ上昇に転じ、St.1では8月に17.7 $\mu\text{g DW/l}$ に達した (図16)。甲殻類動物プランクトンは冬期から4月にかけてはワムシ類同様低い現存量で安定した推移をみせた後、5月に急激に上昇し、St.1で142 $\mu\text{gDW/l}$ 、St.5で118 $\mu\text{gDW/l}$ とそれぞれ前月の約4倍、及び10倍の値を示した。6月には一転して急減し、それ以降8月まで小幅な振幅を伴いつつ再び低い現存量となった。

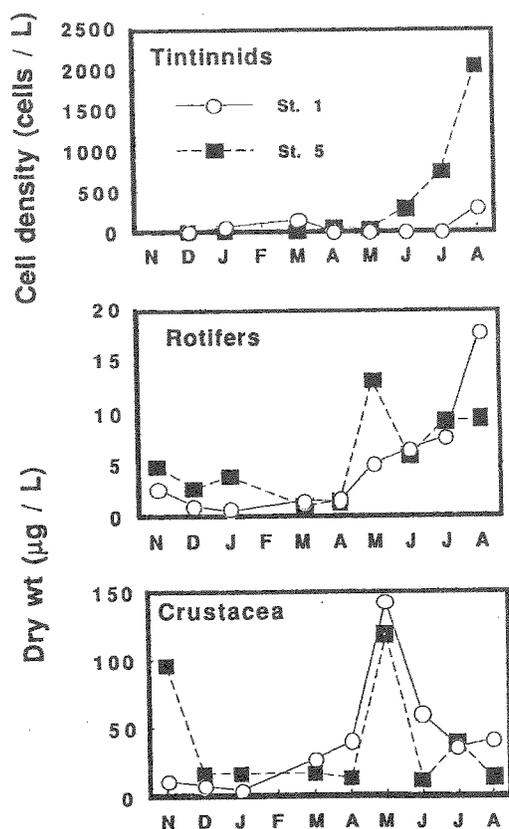


図16 動物プランクトン、甲殻類(Crustacea)とワムシ類(Rotifers)の生物量及び大型繊毛虫(Tintinnids)の密度の季節変化

生物量に占める組成についてみると（図17）、St.1では3月から5月を境に動物プランクトン構成に劇的な変化がみられ、冬から春にかけては *Bosmina longirostris* が、また5月以降は *Daphnia galeata* が極めて大きく優占した。一方St.5ではSt.1のような顕著な優占種の交代はみられず、ほぼ調査期間を通じて

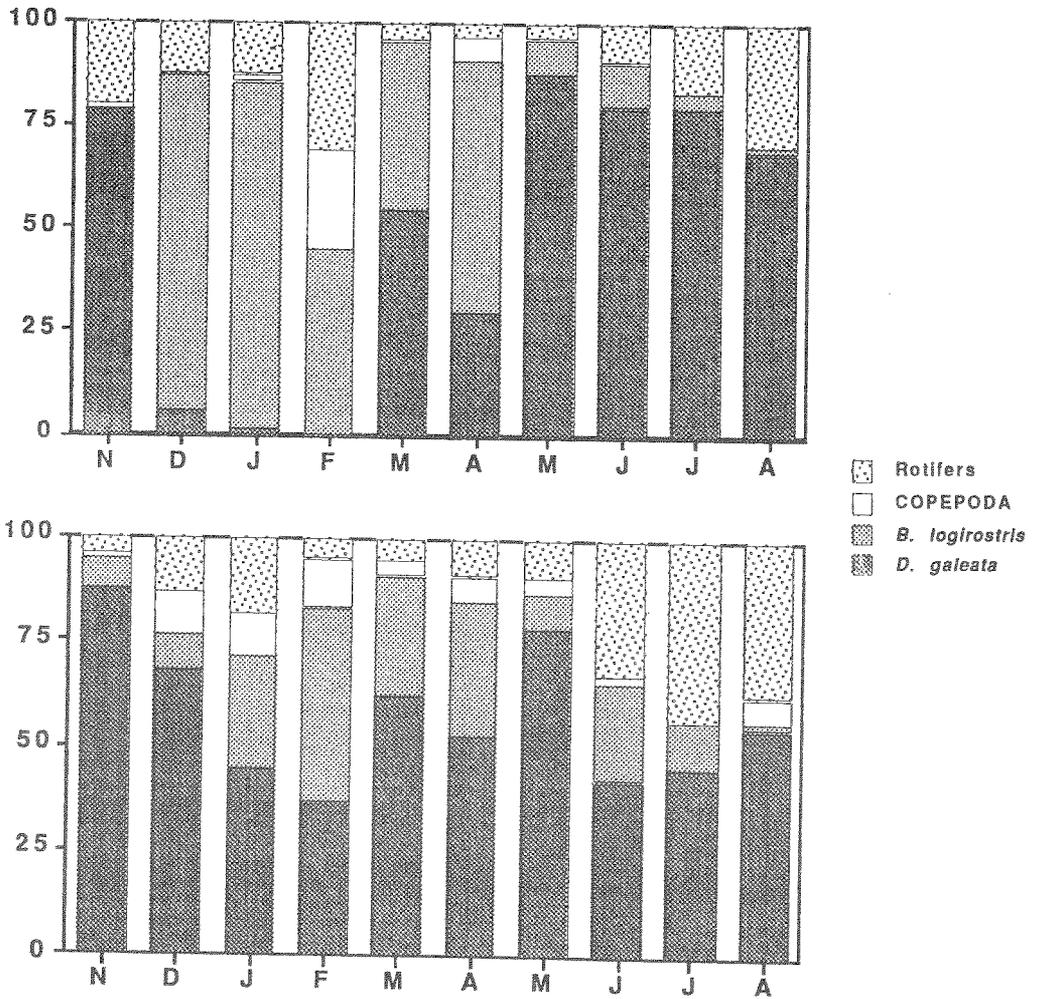


図17 St. 1(上図)及びSt. 5(下図)における動物プランクトン生物量に占める各種の割合

D. galeata が優占する傾向が認められた。しかし全体に占める割合は11月及び5月を除いてSt.1における優占時ほど高くはなく、約40-70%の間を大きく変動し

た。なお5月の甲殻類動物プランクトンの突出した増大はD. *galeata*の急激な増加によるものであった(図16)。B. *longirostris*はSt.1でみられたほど大きく優占はしなかったものの、やはり冬から春にかけてその生物量に占める割合を大きくする傾向を示した。

ワムシ類は調査期間を通じて *Polyarthra*が優占的に出現した。ワムシ類の動物プランクトン生物量における割合は概して低かったが、夏期に高くなる傾向がみられ、6-8月にSt.1で10-30%、St.5においては33-43%に達した。橈脚類は両地点共に少なく、St.1では2月の24%を筆頭に通常6%以下、またSt.5においても12-0%と低い値を示した。

2-III 考察

2-III-1 水温の影響

細菌やピコ藻類等のピコプランクトン群集については、その密度を支配する要因の1つとして水温が指摘されている(Caron et al. 1985, Scavia and Laird 1987)。一方鞭毛虫、繊毛虫についても水温の上昇に従いその細胞密度を増加させる傾向が報告されている(Carrick and Fahnenstiel 1989, Nielsen and Kirboe 1994)。奥多摩湖でも同様に、調査期間を通じて細菌、ピコ藻類、鞭毛虫、繊毛虫並びに一部の鞭毛藻で水温との間に有意な正の相関が確認された($P < 0.05$)。鞭毛虫については、水温の上昇がその増殖速度の増加をもたらすことが指摘されている(Caron et al. 1986)。湖沼においては、餌条件や捕食者の存在、また光条件などプランクトン群集の現存量を調節する要因が複雑に共役しており、一概に水温の影響についてのみ強調することは出来ない。しかし、細菌、ピコ藻類、鞭毛虫、繊毛虫と水温との相関は、水温がこれら浮遊微生物の密度を調節する重要な因子の1つとなっていることを示唆している。

2-III-2 栄養状態の影響

プランクトンの生物量は、湖沼の栄養状態に大きく依存し、例えば植物プランクトンや細菌の現存量は富栄養湖沼ほど大きくなる (Aizaki 1981)。調査期間を通じて奥多摩湖の浮遊微生物群集の生物量は、ダムサイトのSt. 1よりもSt. 5のほうが大きかった。透明度やリン酸態リン濃度の水平分布から明らかなように、奥多摩湖では栄養塩が流入する上流に向かって富栄養状態となっている。したがって、浮遊微生物の生物量がSt. 1に比べて上流のSt. 5で高いことは、湖水の栄養状態 (栄養塩負荷量) を反映したものと考えられる。

ただし、後述するように浮遊微生物の生物量は、その捕食者となる動物プランクトンにも影響される。動物プランクトンの生物量はSt. 1のほうがむしろ高い。したがって、St. 1で浮遊性微生物の生物量が低いのは、動物プランクトンによる捕食圧の影響とも考えられる。しかし、動物プランクトンの捕食の影響を受けにくい細菌や大型の藻類は、上流のSt. 5のほうが高いことから、浮遊微生物の生物量の地点間の差は、主に湖水の栄養状態によるものと考えられる。

2-III-3 動物プランクトンの影響

鞭毛虫、繊毛虫、及び一部の鞭毛藻と微細な (2~5 μm) 珪藻類等のナノプランクトン、及びピコ藻類については、5月にその細胞密度を急減させる共通した変動パターンを示し、同時期に急激な上昇をみせた甲殻類動物プランクトンの生物量との間に明瞭な負の対応関係が確認された。水温に関しては成層が形成され始めた4月から調査終了時の8月まで、一貫した上昇傾向が認められているため (図2)、低水温によりプランクトン群集の現存量が5月に急減したことは考えられない。また細菌の密度は4月とほぼ同等かそれ以上なので、原生動物の餌源が急減した可能性も無い。

そこで4月から6月にかけて、これらのプランクトンと甲殻類動物プランクトン両者の関係を調べると、ピコ藻類・鞭毛虫並びに鞭毛藻の優占種である Chrysochromulina、Cryptomonas の細胞密度と、甲殻類動物プランクトンの生物

量との間に有意な負の相関が得られた (図 18)。また繊毛虫、及び微細な珪藻類の細胞密度も、有意性は認められなかったものの、共に甲殻類動物プランクトンの生物量と明瞭な負の相関を示した (それぞれ $r = -0.66$, $r = -0.41$)。5月の甲殻類動物プランクトンの急増は *D. galeata* によるものであることから (図 17)、*D. galeata* による摂食が、奥多摩湖の春から夏にかけてピコ藻類、鞭毛虫、繊毛虫と、20 μm 以下の植物プランクトンの現存量を制御する重要な因子となっていたことが考えられる。

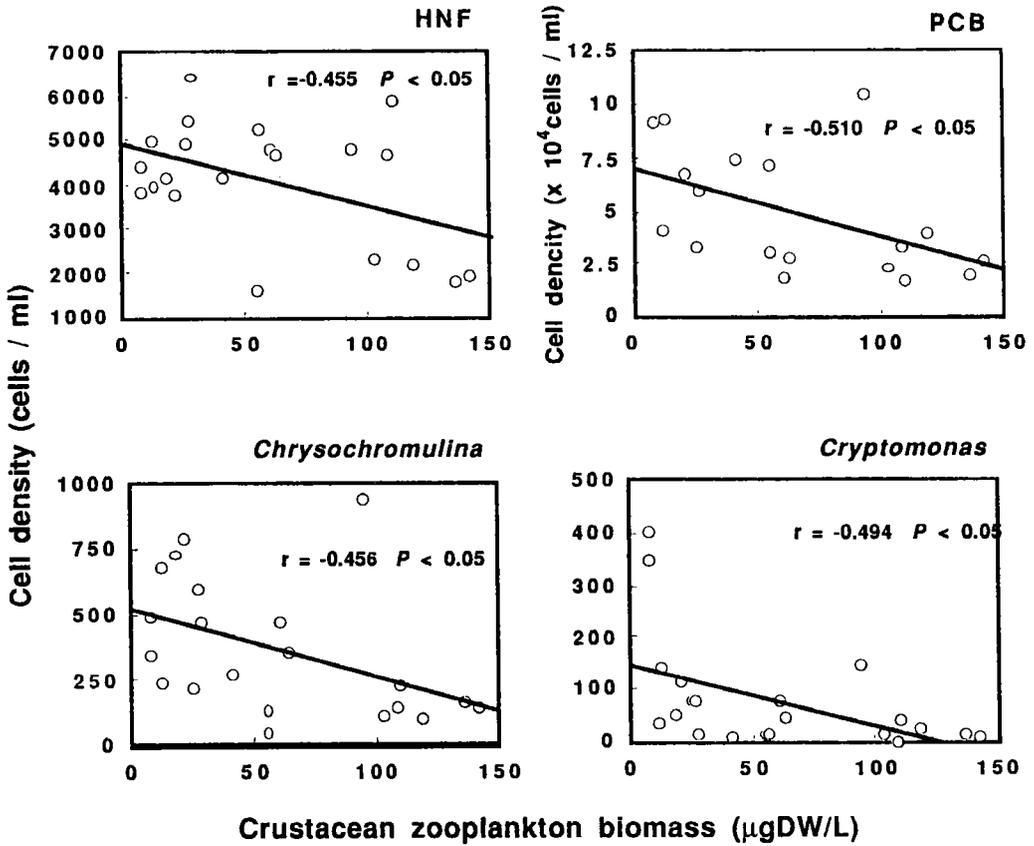


図18 4～6月における甲殻類プランクトンの生物量と各浮遊性微生物の密度の関係

PCB : ピコ藻類、HNF : 鞭毛虫類

動物プランクトンは餌の大きさによって摂食速度が異なり、摂食可能な餌にはサイズの上限がある。そこで、浮遊性微生物の大きさにより動物プランクトンの影響が異なるか否かを調べるため、異なるサイズの鞭毛虫と動物プランクトンとの関係をしらべた。その結果、サイズが大きい鞭毛虫ほど動物プランクトンの生物量とより明瞭な負の相関を示し、特に $>5\ \mu\text{m}$ の大型の鞭毛虫と動物プランクトンとの間には $r = 0.71$ 、 $P = 0.0003$ と強い負の相関関係が認められた。St.1における $>5\ \mu\text{m}$ の鞭毛虫は、1月から4月にかけて鞭毛虫群集内において比較的高い割合で観察されたが、5月に急減させ、それ以降調査終了時の8月まで低い値のまま推移し、再び出現頻度が上昇することは無かった(図11)。これは *D.galeata* が冬期は低密度で、5月から急激に優占しだす傾向(図17)ときれいに対応する。以上により、鞭毛虫のなかでも特に $>5\ \mu\text{m}$ の大型の個体は、*D.galeata* からの捕食を他のサイズの鞭毛虫以上に受けやすい可能性が示唆された。

しかし、サイズが大きいほど動物プランクトンに食べられやすいと言うわけではない。実際、 $20\ \mu\text{m}$ 以上の植物プランクトン、すなわちマイクロ藻類は種にかかわらず動物プランクトンとの間に明瞭な相関関係を認めることはできなかった。今回 $20\ \mu\text{m}$ 以上のサイズに分類した植物プランクトンにおいては、*Fragilaria*、*Asterionella*、*Closterium*、*Staurastrum* など細胞自体が大きいもの、また *Pandorina* など細胞は大きくなくとも、形成するコロニーが大きいものが大部分を占めた。*D.galeata* は $20\ \mu\text{m}$ 以上の餌に対しては著しく摂食効率が低下することが知られており(Burns 1968、Urabe et. al. 1996)、ここで得られた結果は*D.galeata*の摂食生態についての知見と一致する。

一方、動物プランクトンが利用できる餌のサイズには下限もある。浮遊微生物のなかでサイズのもっとも小さい生物群は細菌であるが、図9と図16の比較から明らかなように、細菌も動物プランクトンとの間に明瞭な相互関係は認められなかった。細菌と甲殻類動物プランクトン、特に*Daphnia* との被-捕食関係については様々な指摘があり、*Daphnia* は細菌の捕食者としては重要ではな

い、という説 (Sanders et al. 1989、Hart and Jarvis 1993) と、逆に主要な捕食者の一員である、という説 (Pace et al. 1990、Wylie and Currie 1991) の双方が主張されている。Urabe and Watanabe (1991)は奥多摩湖のD. galeataを用いて摂食実験を行っている。それによれば、細菌に対する摂食効率は小型の植物プランクトン (ナノ藻類) にくらべて著しく低い。また、琵琶湖においても D. galeataの細菌に対する摂食速度はナノ藻類に比べて低い。したがって、細菌と動物プランクトンとの間に明瞭な相互関係は認められなかったことは、卓越して出現したD. galeataの細菌に対する低い摂食効率を反映したものと考えられる。

以上をまとめると、浮遊微生物の生物量の地点間の差は種に湖水の栄養状態 (栄養塩負荷量) に、またその季節変動は水温と動物プランクトンによる捕食圧の影響を強く受けたものであることが示唆された。動物プランクトンによる捕食圧については、特に1~20 μm のサイズ範囲にあるピコ藻類や鞭毛藻を主とするナノ藻類、鞭毛虫や繊毛虫に対して高く、一方細菌や大型のマイクロ藻類についてはさほど高くないことが示唆された。

第3章 現場実験による捕食影響の検討

3-1 方法

前章で示唆された浮遊性微生物に及ぼす動物プランクトンの影響を検証するために、現場において鞭毛虫の主要捕食者及び各浮遊性微生物に対する動物プランクトンの摂餌選択性を明らかにする実験を行った。現場実験は、94年5月24と25日にそれぞれSt.1及びSt.15で、また同年8月9日はSt.1のみで、計3回行った。8月9日は渇水による水位の低下のため沿岸から多量の土砂が流入、懸濁しており、特にSt.5でその傾向が顕著であったため、これらの土砂が培養に及ぼす影響並びに計数効率等を考慮し、St.5では実験を実施しなかった。

現場実験にあたっては、鞭毛虫の主要捕食者を明らかにするためのプランクトンのサイズ分画実験（実験A）と動物プランクトンの摂餌選択性を明らかにするための動物プランクトンの密度勾配実験（実験B）の2つを同時に行なった。

3-1-1 プランクトンのサイズ分画実験（実験A）

1) 現場の作業・試料の採取： 湖水の採水は水深5m層から7Lバンドーン採水器を用いて行った。試料は網目10 μm 及び100 μm のメッシュを用いて<10 μm 、<100 μm 並びにろ過を行わない原水の計3分画に分け、それぞれの分画を1Lポリカーボネイトボトルに3本ずつ、計9本に分注した。全てのボトルには下記濃度となるようにグルコース、栄養塩を添加し、動物プランクトンの排泄物により鞭毛虫の餌となる細菌数の増加がもたらされ、結果として真の捕食速度が過小評価となることを防いだ。

C; 5 μM C ...glucose

N; 15 μM N ...(NH₄)₂SO₄

P; 1.5 μM P ...KH₂PO₄

栄養塩添加の後、全てのボトルをSt.1では定点近くの棧橋に、またSt.5では同じく浮橋に採水深度で懸架し、1日間培養した。なお、5月25日のSt.1のみ、100 μm メッシュのかわりに70 μm メッシュを使用した。

実験にあたっては、サブサンプルを培養開始時及び終了時の2回とり、100mlをグルタルアルデヒド（終濃度1%）、250mlをルゴール溶液（終濃度1-2%）で固定し、前述した手法に従い細菌、ピコ藻類、鞭毛虫、並びに植物プランクトンの計数を行った。

甲殻類動物プランクトンは、培養開始時に7Lバンドーン採水器で2回採水した湖水を100 μm のハンドネットで濃縮し、ルゴール溶液（終濃度1-2%）で固定後、前述の手法に従い計数及び生物量算出を行った。

2) 増加速度の算出：細菌・ピコ藻類・鞭毛虫・鞭毛藻並びに植物プランクトンの優占種については、培養中の細胞の密度変化が指数関数的であったと仮定して、以下の式に従いそれぞれの増加速度（ r ）を求めた。

$$r = [\ln(N_f) - \ln(N_i)] / t \quad \text{式-1}$$

ここで、 r は増加速度、 t は培養時間（1日）、 N_i は培養開始時の細胞密度、 N_f は培養終了時の密度を示す。

また、 $<10 \mu\text{m}$ 、 $<100 (70) \mu\text{m}$ 、及び原水における各プランクトンの増加速度をそれぞれ r_c 、 r_{micr} 、 r_{meso} 、とすると、 $10-100 (70) \mu\text{m}$ の中・小型動物プランクトンによる捕食速度 d_{micr} 、及び $100 (70) \mu\text{m}$ 以上の大型動物プランクトンによる捕食速度 d_{meso} はそれぞれ以下のように表せる。

$$d_{\text{micr}} = r_c - r_{\text{micr}} \quad \text{式-2}$$

$$d_{\text{meso}} = r_{\text{micr}} - r_{\text{meso}} \quad \text{式-3}$$

以上のようにして鞭毛虫及びその他のプランクトンに対する、小型動物プランクトン、及び大型動物プランクトンの増加速度を求め、2つの値から両者の捕食者としての相対的な重要性について検討した。なお、このサイズ分画では、小型動物プランクトンにはワムシ類やケンミジンコのノープリウス幼生、Tintinnidsなどの繊毛虫が含まれ、大型動物プランクトンにはD. galeataなどのミジンコ類やケンミジンコ類が含まれる。

3) データ解析： 鞭毛虫などの各浮遊性微生物の増加速度は、動物プランクトンの存在によって変化しないという帰無仮説を設定し、これを分散分析によって棄却検定することで、動物プランクトンの捕食影響について評価した。次いで分画間の増加速度の差に有意性が認められたものに対し、FisherのPLSD法によるポスト・ホックテストを行い、いずれの分画の増加速度が他の分画のそれと異なったのか評価した。

3-1-2 甲殻類動物プランクトンの密度勾配実験（実験B）

1) 現場の作業・試料の採取： 本実験においても、水深5m層から実験Aと同様に湖水を採水した。全ての湖水は100 µmのメッシュ（5月25日のSt.1のみ70µmメッシュを使用）でろ過して大型動物プランクトンを除去した後、1Lポリカーボネイトボトルに分注した。ボトルの本数は5月は6本、8月は7本とした。これとは別に、濃縮・添加用の大型動物プランクトンは100µmのプランクトンネットによる0-15m層の鉛直引きで採取した。採集した大型動物プランクトンは、濾過湖水で洗浄後、上記の各ボトルに駒込ピペットを用いて次第に動物プランクトン密度が高くなるようにして添加した。各ボトルは栈橋ないし浮橋から懸架し1日間現場で培養した。

実験Aと同様に、培養開始時及び終了時にサブサンプルを取り、細菌・ピコ藻類・鞭毛虫・鞭毛藻・繊毛虫・植物プランクトンの計数に供した。繊毛虫は50 µm以下のサイズの個体を一括して計数し、5月25日のSt.5のみ植物プランク

トン同様の手法で計数を行い、その他の実験では前述した手法に従った。

なお、培養終了時に各ボトルから添加した大型動物プランクトンを網目100 μm のメッシュで回収し、未固定のまま冷蔵して実験室へ持ち帰り、あらかじめ重量を測定しておいたグラスファイバーフィルター（Whatman GF/C、diam. 25mm）でろ過捕集後、50°Cで2日間以上乾燥させ、ボトルごとの大型動物プランクトンの乾燥重量を直接測定した。

各プランクトンの培養前後の密度変化の差から、鞭毛虫、繊毛虫並びに細菌、ピコ藻類、鞭毛藻、及び優占植物プランクトンの増加速度を式-1により算出した。

2) データの解析：細菌・ピコ藻類・鞭毛虫・鞭毛藻・繊毛虫並びに植物プランクトンの優占種についてボトルごとに式-1より増加速度を求め、それらの値を添加した大型動物プランクトンの乾燥重量に対してプロットした。得られた直線の傾きを大型動物プランクトンの単位乾燥重量当たりのろ水速度とみなし、直線間で共分散分析を行って各浮遊微生物群に対するろ水速度の違い、即ち摂餌選択性について検討した。

ろ水速度とは、ある餌に対する単位時間当たりの捕食速度を、その餌を除去するためにろ過した水の量として表したものである。例えばろ水速度が0.5ml/ind./hという場合は、1個体の捕食者が1時間当たりに0.5mlの中に存在する餌を捕食したことになる。当然食われやすい餌ほどろ水速度の値は高くなる。

3-II 結果

3-II-1 実験時のプランクトン密度

実験開始時の鞭毛虫、繊毛虫、細菌、ピコ藻類、鞭毛藻は、いずれの場合も同時期の観測とほぼ同等の密度であった（表6）。植物プランクトンについて

は3回の実験を通じて毎回観察された種は無く、微細な珪藻類は8月の実験、また *Cyclotella* は5月のSt.1の実験でそれぞれその存在が認められなかった。

表 6 実験開始時の各浮遊性微生物の細胞密度

Exp.	Size fraction (μm)	Bacteria (x10 ⁶)	PCB (x10 ⁴)	HNF	Ciliates	ANF	Small diatom	<i>Cyclotella</i>
May-St.1	<10	1.96	2.26	1380	-	2800	680	N.P.
	<70	1.53	2.04	1160	1.49	2620	460	N.P.
	LW	1.82	2.22	1040	-	1380	650	N.P.
May-St.5	<10	2.53	6.24	2810	-	1140	8610	410
	<100	2.52	6.52	2910	1.59	970	6010	340
	LW	2.41	7.06	2580	-	1140	6370	340
Aug.-St.1	<10	2.31	10.3	6280	-	411	N.P.	N.P.
	<100	2.03	10.8	6330	5.98	410	N.P.	17.5
	LW	2.24	11.4	5370	-	423	N.P.	17.4

大型動物プランクトンについては、全ての実験を通じ *D. galeata* が卓越した存在であったため（表7）、生物量としては *D. galeata* のみを考慮し、Urabe and Watanabe (1990) による乾燥重量と甲殻長の関係式を用いて培養開始時の生物量を算出した。その結果5月のSt.1で160 μgDW/l、St.5で210 μg DW/l、また8月のSt.1では40 μg DW/lと、定期観測の結果と同じく5月の生物量が極めて高い値を示した。

なお小型動物プランクトンの計数は行わなかったが、同時期の定期観測の結果によれば、そのほとんどがワムシ類であり、生物量としては大型動物プランクトンに比べて少なかった。

3-II-2 プランクトンのサイズ分画実験（実験A）

各分画における各浮遊微生物の増加速度を図19に示す。実験毎の増加速度は、鞭毛虫については5月のSt.1でいずれの分画の増加速度も正の値を示し、3回の実験中最も高い値を示したが、St.5ではほぼ0に近い値、また8月の実験においては全ての分画で顕著に低い増加速度を示した。

表7 実験時の動物プランクトンの密度と生物量

Exp.	Density (inds./l)			Biomass
	<i>D. galeata</i>	<i>B. longirostris</i>	Copepodid	($\mu\text{gDW/l}$)
				<i>D. galeata</i>
May -St.1	86	3.6	0.4	155
May - St.5	53.1	10.4	1.6	211
Aug.-St. 1	17.5	N.P.	N.P.	40

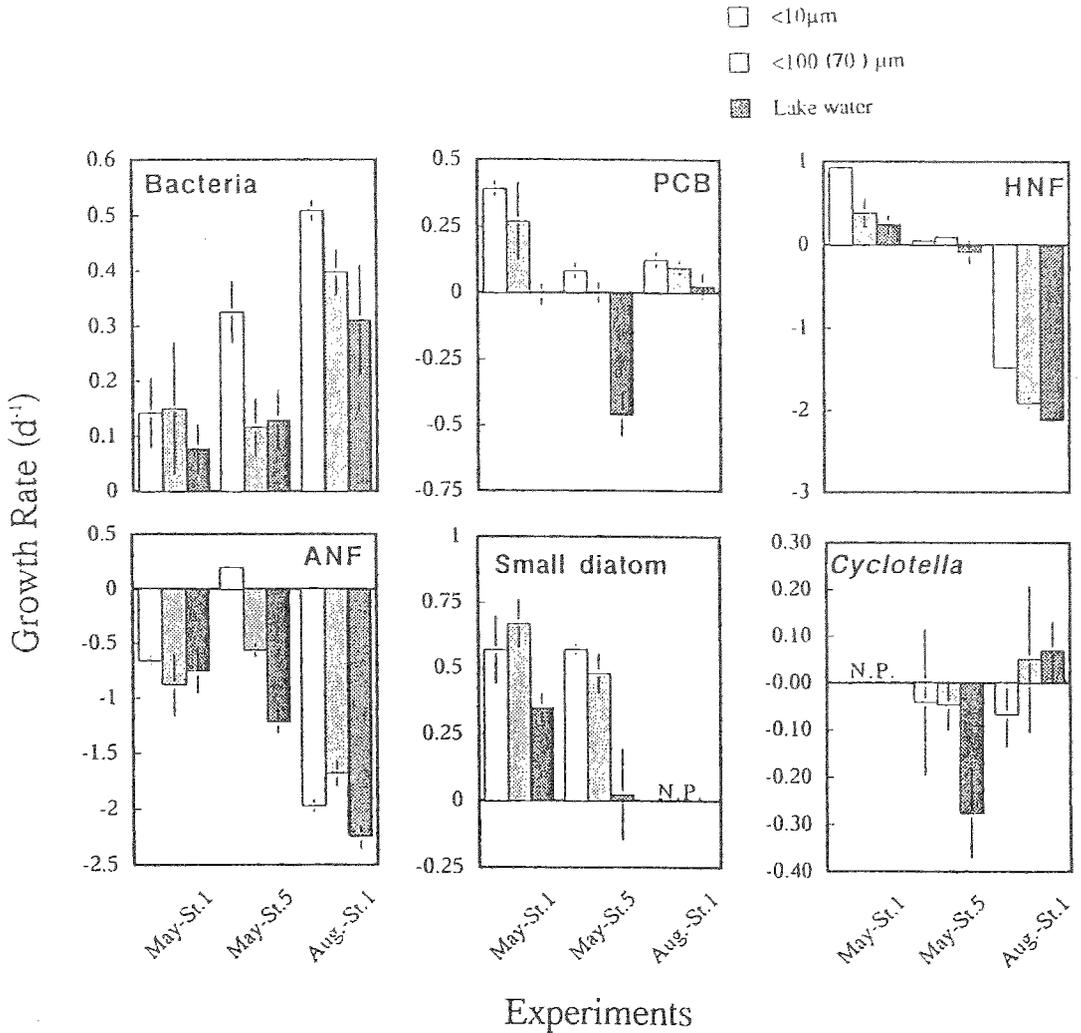


図19 実験Aにおける培養期間中の各浮遊微生物の増加速度

PCB : ピコ藻類、 HNF : 鞭毛虫、 ANF : 鞭毛藻類

分散分析の結果、湖水のサイズ分画によりその増加速度を有意に変化させた浮遊微生物は実験毎に表10のようになった。この結果は、動物プランクトンの捕食による損失がこれら浮遊微生物の現存量を調節する重要な要因となっていることを示している。なお、小型動物プランクトンと大型動物プランクトン両者の捕食速度の大小については、定点間ないし季節による明瞭な傾向を認めることは出来なかった(表11)。ただしピコ藻類についてのみ例外が認められ、全ての実験において大型動物プランクトンによる捕食速度がより大きな値を示した。

表10 異なるサイズ分画間での各微生物の増加速度の有意検定

検定は分散分析(ANCOVA)により行い、有意な差が検出された場合は、さらにFisher PLSD法によりサイズ分画毎の有意検定を行った。

Experiments	Taxon	ANOVA			Fisher's PLSD test		
		df	F	P			
May-St. 1	Bacteria	2, 6	0.24	NS			
	PCB	2, 6	5.35	<0.05	<10	<70	LW
	HNF	2, 6	9.15	<0.05	<10	<70	LW
	ANF	2, 6	0.32	NS			
	Small diatom	2, 6	2.99	NS			
May-St. 5	Bacteria	2, 6	4.74	NS			
	PCB	2, 6	28.78	<0.001	<10	<100	LW
	HNF	2, 6	1.23	NS			
	ANF	2, 6	114.42	<0.0001	<10	<100	LW
	Small diatom	2, 6	7.31	<0.05	<10	<100	LW
	<i>Cyclotella</i>	2, 6	1.49	NS			
Aug.-St. 1	Bacteria	2, 6	2.66	NS			
	PCB	2, 6	1.90	NS			
	HNF	2, 6	49.34	<0.001	<10	<100	LW
	ANF	2, 6	8.37	<0.05	<10	<100	LW
	<i>Cyclotella</i>	2, 6	1.49	NS			

表11 大型及び小型動物プランクトンの各浮遊性微生物に対するグレージング速度
 有意検定により両者間で有意な差($p < 0.05$)がある場合は*で示した。

Exp.	Taxon	Grazing rate (d)	
		Microzooplankton 10-100 (70) μm	Mesozooplankton >100 (70) μm
May-St.1	Bacteria	-0.009	0.073
	PCB	0.121	0.276
	HNF	0.542*	0.138
	ANF	0.226	-0.125
	Small diatom	-0.101	0.320
May-St.5	Bacteria	0.209	-0.012
	PCB	0.082	0.461*
	HNF	-0.051	0.187
	ANF	0.760*	0.650*
	Small diatom	0.091	0.458*
	<i>Cyclotella</i>	0.006	0.230
Aug.-St. 5	Bacteria	0.111	0.086*
	PCB	0.030	0.069
	HNF	0.434*	0.197*
	ANF	-0.295	0.568*
	<i>Cyclotella</i>	-0.118	-0.018

3-II-3 甲殻類動物プランクトンの密度勾配実験 (実験 B)

全ての実験で、鞭毛虫、繊毛虫、ピコ藻類と鞭毛藻の増加速度は、大型動物プランクトンの生物量と明瞭な負の相関関係を示した (図 20、21、22)。また微小な珪藻類についても、その存在が数的に多く認められた5月の実験時には、両定点共に同様の傾向を示した。一方細菌の増加速度については、3回の実験共に大型動物プランクトンの生物量と何ら関係を見いだすことはできなかった ($P > 0.3$)。以上のようにこれらのプランクトンと甲殻類動物プランクトンとの間には、サイズ分画実験とは異なり3回の実験を通じて一貫した同様の傾向が認められた。なお $<2 \mu\text{m}$ 、 $2-5\mu\text{m}$ 、 $>5\mu\text{m}$ の鞭毛虫の間には、そのろ水速度に細胞のサイズに依存した明瞭な傾向は認められず、定期観測の結果から提示された、 $>5\mu\text{m}$ の鞭毛虫がより摂食を受けやすいという仮説は、支持されなかった。

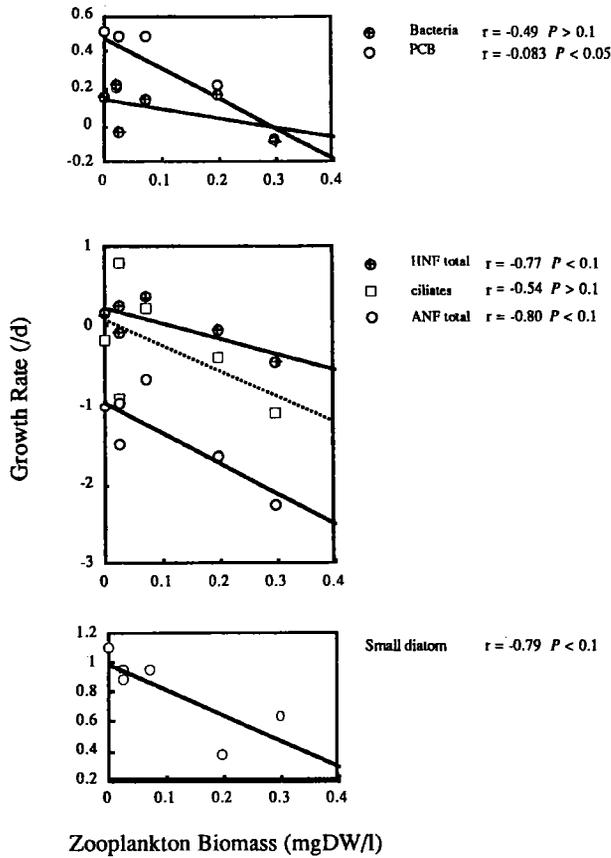


図20 動物プランクトンの生物量と各微生物の増加速度の関係

5月にSt.1で行われた実験Bの結果。

Cyclotella の増加速度は、5月のSt.5における実験で甲殻類動物プランクトンの生物量と有意な負の相関を示したが ($r = -0.89$, $P < 0.05$)、8月には明瞭な関係は見いだされなかった ($r = -0.17$, $P = 0.72$)。その他の植物プランクトンについては、種によっては大型動物プランクトンの生物量と明瞭な正の相関を示すものが認められた。図22にみられるように、8月の実験では Scenedesmus の増加速度が甲殻類動物プランクトンの生物量と有意な正の相関を示し ($r = 0.90$, $P < 0.01$)、また Elakatothrix にも有意性はみられなかったものの同様に正の相関が認められた ($r = 0.71$, $P = 0.075$)。なお5月のSt.1においても、Fragilaria、Asterionella の増加率と大型動物プランクトンの生物量との間に正の相関が認められた (それぞれ $r = 0.74$, $P < 0.1$ 、 $r = 0.75$, $P < 0.1$)。しかし両者の

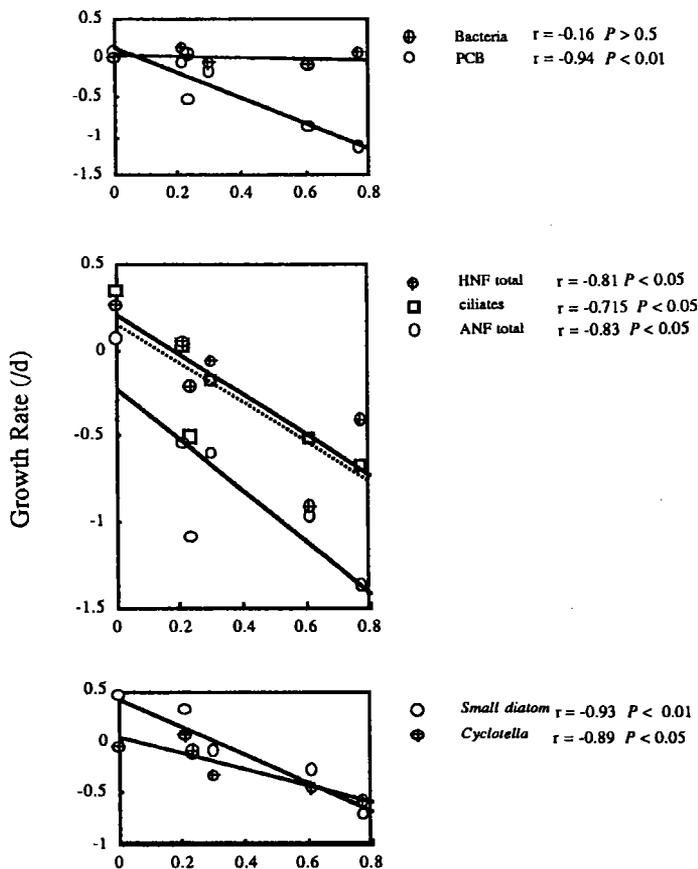


図21 図20と同じ

ただし5月にSt. 5で行った実験Bの結果。

細胞長は共に約100 μm 前後と非常に大きく、また巨大なコロニーを形成することから、大型動物プランクトンの捕集時に共に採集され、ほぼ同じ割合で各培養ボトルに添加された可能性が極めて高い。従って両者については全ての実験で結果の解析から除外することとした。なお、このような大型の植物プランクトンについては、大型動物プランクトンによる捕食の可能性はほとんど考えなくて良いと思われる。実際、Fragilaria、Asterionellaらと共に奥多摩湖の代表的な大型植物プランクトンであった Closterium は、8月の実験で大型動物プランクトンとの間に何ら関係が認められなかった (図22)。

得られた直線の傾きから、大型動物プランクトンの乾燥重量当たりのろ水速度を Peters (1984) に従い算出した (表12)。その結果、細菌のろ水速度の

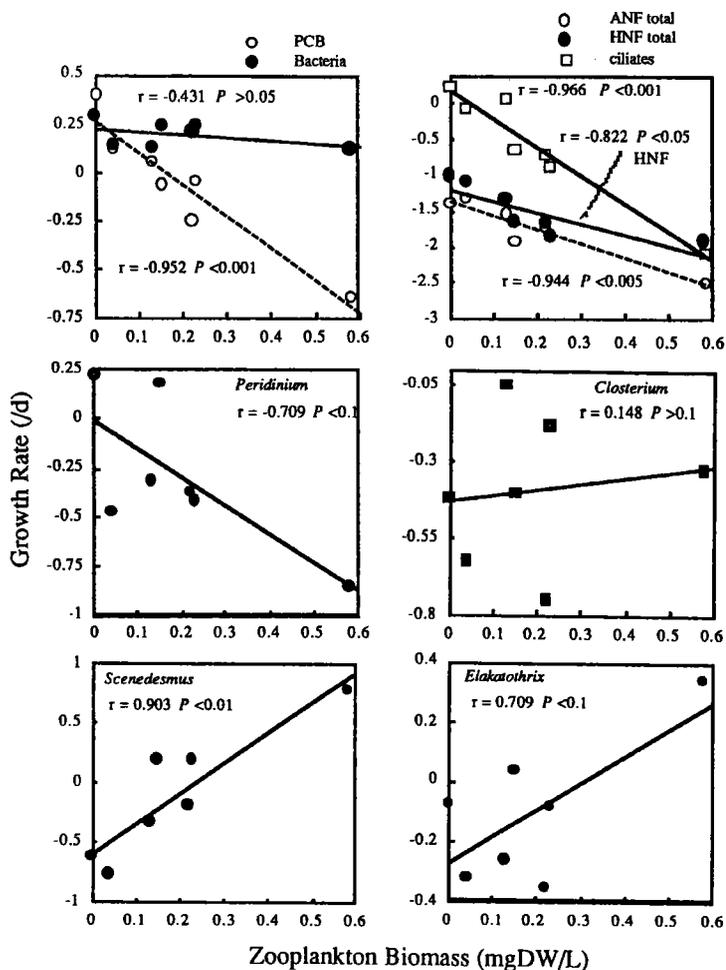


図22 図20に同じ

ただし、8月にSt. 1で行った実験Bの結果。

み顕著に低く、他のプランクトンについては互いにはほぼ等しい値となる傾向が3回の実験共に認められた。

さらに大型動物プランクトンに対する回帰直線が有意かつ負の相関が認められた種群において、そのろ水速度に差は無いという帰無仮説のもと、実験毎に共分散分析を行った。

その結果、5月はSt.1でピコ藻類、鞭毛虫、鞭毛藻、微小な珪藻類の間で、またSt. 5ではこれらに加えて繊毛虫との間で有意なるろ水速度の差は認められず (St.1 ; $P = 0.69$ 、St.5 ; $P = 0.91$)、いずれも等しい速度で大型動物プランクト

ンにより捕食されていることが確認された。一方8月は5月と異なりプランクトン間のろ水速度の違いに有意性が認められた ($P = 0.002$)。しかし直線の傾きが顕著に大きく、高いろ水速度を示した繊毛虫を解析から除くと、ピコ藻類、鞭毛虫、鞭毛藻並びに *Peridinium*の間では5月の結果同様にそのろ水速度に有意な差は認められなかった ($P = 0.81$)。

表12 実験Bより得られた各微生物に対する動物プランクトンの単位体重あたり濾過速度

Taxon	Clearance rate (ml / μ gDW / d)			
	May		Aug.	mean
	st.1	st.5	st.1	
Bacteria	0.59	0.05	0.18	0.27
PCB	1.95	1.89	1.94	1.93
HNF	2.25	1.41	1.91	1.85
Ciliates	3.87	1.39	4.76	3.34
ANF	4.59	1.78	2.42	2.93
<i>Cyclotella</i>		0.95	0.26	0.61
small diatom	2.10	1.66		1.88
<i>Peridinium</i>			1.72	-
	-	-		

3-III 考察

3-III-1 浮遊性微生物の捕食者組成

本研究では、浮遊性微生物の捕食者として小型動物プランクトン (10-100 μ m) と大型動物プランクトン (>100 μ m) に分けて検討した。その結果、各生

物群全体は捕食圧、すなわちグレージング速度には実験間で一貫した結果はみられなかったものの、両者ともに浮遊性微生物の捕食者としては無視出来ないものであることが明らかになった。なお、ピコ藻類については、いづれの実験でも大型動物プランクトンのグレージング速度が高かった。これは、ピコ藻類の損失（死亡）要因として大型動物プランクトンのほうが重要であることを示している。

鞭毛虫の捕食者としてはこれまで様々な報告例が認められている。Dolan and Gallegos (1991) は、現場観測と実験的な解析より、鞭毛虫に対する捕食者として、河口域ではワムシ類が重要であると指摘した。また Weiss ら (1990) はコンスタンツ湖の現場観測から、鞭毛虫の捕食による損失要因の多くは繊毛虫によりもたらされるとした。その一方で Pace and Vaque (1994) は、栄養段階の異なる3つの湖沼いずれにおいても、小型動物プランクトンはさして重要ではなく、鞭毛虫の捕食者は150 μ m以上の大型甲殻類動物プランクトンである、と結論している。

奥多摩湖の場合、鞭毛虫に対する捕食速度は、5月のSt.1、及び8月のSt.1では小型動物プランクトンによる値の方が高かったが、5月のSt.5では統計的な差は認められなかったものの、大型動物プランクトンの方がより高かった。5月のSt.1、5両定点のプランクトン組成、動物プランクトン組成、並びに大型動物プランクトンの優占種であった *D. galeata* の体長組成には明瞭な違いはみられず、なぜこのような違いが生じたかについては不明である。いずれにせよ、鞭毛虫や繊毛虫はピコ藻類や鞭毛藻類と共に動物プランクトンの摂食を受けており、動物プランクトンの餌として重要な構成要素である可能性が認められた。

一方、小型・大型動物プランクトンともに細菌に対するグレージング速度は低かった。このことは、小型・大型動物プランクトンともに細菌を餌として直接効率よく利用していないことを示している。なお、細菌については、鞭毛虫が主要な捕食者であることが知られている (Nagata 1988, Rassoulzadegen et al. 1988, Sanders et al. 1989)。

3-III-2 大型動物プランクトンの捕食圧

Carrick ら (1991) は、D. galeata が優占する時期は、大型動物プランクトン分画の鞭毛虫に対するろ水速度が高くなることを指摘した。また Gasol and Vaqu 枝 (1993) はこれまでの湖沼、及び海洋における研究例をまとめた結果、Daphnia が卓越している湖沼ではそうでない場合と比較して、相対的に鞭毛虫の現存量が低く抑えられる傾向を見いだしている。奥多摩湖における大型動物プランクトンの密度勾配実験 (実験-B) から、原生動物の現存量を調節する要因として D. galeata による捕食が認められた。したがって、Daphnia は鞭毛虫に対する重要な捕食者と位置づけることが出来る。

一方、大型動物プランクトンの繊毛虫にたいする影響については、実験によって一貫した結果は得られなかった。例えば、8月の実験では、繊毛虫に対する大型動物プランクトンのろ水速度は他の微生物群に比べ有意に高かった。当時の現場観測のデータからは、5月と8月の繊毛虫のサイズ組成や D. galeata の体長組成に明瞭な相違はみられなかった。しかし、繊毛虫の種組成には5月と8月で明瞭な相違が認められた。すなわち、紡錘形で体全域に繊毛が認められた、Cyclidium を主とするグループは、5月にはSt.1、及び5でそれぞれ1.8%、及び6.1%と少なかったが、8月にはそれぞれ16%、及び15%を占めた。調査期間を通じて繊毛虫として卓越した存在であった Oligotrichs は、突発的な直線運動により ("jumping behavior", "escape response")、動物プランクトンの摂食から逃避する性質を有すことで知られており、またこの行動様式が繊毛虫群集の中で Daphnia に対する種特異的な損失率の相違をもたらすことも、実験から推測されている (Jack and Gilbert 1993、Pace and Vaqu枝 1994)。

8月に量的に多く出現した紡錘形の繊毛虫は、このような行動様式を有す Oligotrichs 類に比べてより摂食を受けやすかった、あるいは Daphnia の触角によってより物理的に損傷されやすかった (Gilbert 1989, Wickham and Gilbert 1993) のかもしれない。

奥多摩湖の定期観測では D. galeata が急増した5月をはさんだ3カ月間、ピコ藻類、原生動物、鞭毛藻、及び微小な鞭毛藻の現存量は甲殻類動物プランクトンの生物量と負の相関関係を示した。同様に現場実験においても、その増加速度と D. galeata の生物量との間に負の相関が認められたのは、これらの微生物群であり、現場の観測から予想された D. galeata との被-捕食関係をきれいに裏付ける形となった。

D. galeata が効率的に捕食できる餌のサイズは、前章では1-20 μ m前後と示唆された。これは、現場実験で顕著な被食が認められたプランクトンのサイズとほぼ一致している。さらにこの範囲のプランクトン群に対する D. galeata のろ水速度は、8月の繊毛虫、及び Scenedesmus, Elakatothrix など特殊な例を除いて有意な差は認められなかった。これらの結果は、奥多摩湖では1-20 μ mの範囲にある浮遊性微生物は大型動物プランクトンの捕食圧の影響をほぼ等しく受けていることを示している。

第4章 まとめ

本研究から、奥多摩湖の大型動物プランクトンが効率的に摂食できる餌のサイズは1-20 μm 付近であることが明らかとなった。現場実験から、ピコ藻類と同様に鞭毛藻類は *D. galeata* によって積極的に捕食されており、また植物プランクトン全体の生物量として量的に大きな位置を占めていた。他に20 μm 以下の植物プランクトンとして多く観察されたものは、微細な珪藻類や *Cyclotella* があるが、共に発生時期が4月から5月にかけてと限られていたこと、またさして多くなかったことから、大型動物プランクトンに餌として利用される植物プランクトンとしては、鞭毛藻が量的に最も重要だったと考えられる。

奥多摩湖では1-20 μm の分画中には原生動物（鞭毛虫・繊毛虫）が含まれており、その生物量はSt.1でこの1-20 μm の浮遊性微生物全体の29%、最大49%に達した。またSt.5でもそれぞれ23%、及び56%に達した。今回の観測では全7定点のうち2定点でのみ繊毛虫の計数を行ったが、繊毛虫の現存量はその利用できる餌量に依存することが広く知られているため（Pace 1982、Carlough and Meyer 1989、Nielsen and Ki'lbore 1994）、上流域へ向かって富栄養的な勾配を示す奥多摩湖では（表3）、繊毛虫も鞭毛虫や細菌、クロロフィル-a 濃度と同様、他の観測定点でも両定点とほぼ同程度かあるいはそれ以上の現存量が期待できるものと思われる。よって奥多摩湖では、鞭毛虫や繊毛虫は動物プランクトンの餌として重要な位置を占めていると考えられる。

細菌は浮遊性微生物の生物量全体の21-66%を占めていたが、その季節変動には動物プランクトンと相関がなく、また現場実験から小型・大型動物プランクトン共に細菌を効率よく摂食していないことが明らかとなった。鞭毛虫は細菌やピコ藻類を餌としている（Sieburth and Davis 1982、Nagata 1988）。また繊毛虫についても、奥多摩湖で卓越した存在であった20 μm 以下の小型のものについては、細菌の捕食者としての重要性が同様に指摘されている（Sherr, E. B. et al. 1986、Rassoulzedegen et al. 1988）。したがって鞭毛虫や繊毛虫などの原生動物は、小型・大型動物プランクトンが直接利用出来ない細菌により生産される有

機物を高次消費者へ伝達する仲介者として、重要な役割を担っているといえる。

奥多摩湖では20 μ mより大きいマイクロ藻類は微生物群集の生物量の10~60%を占めていたが、現場実験から大型動物プランクトンには殆ど摂食されていないことが示唆された。これは、マイクロ藻類の光合成により生産される有機物は直接高次の栄養段階へと流れていないことを意味している。これらマイクロ藻類は、細胞外代謝産物や死骸をつうじて細菌の基質を提供し、間接的に高次生産を支えているのかもしれない。しかし、すでに述べたように、細菌によって生産された有機物は鞭毛虫を通じて間接的に動物プランクトンへと至る。したがって、マイクロ藻類—代謝有機物 (DOM)—細菌—鞭毛虫—動物プランクトンへと至るルートは、各栄養段階での呼吸のロスなどにより、物質転換効率は低いものと考えられる。

なお、Stoecker and Capuzzo (1990) は、原生動物は植物プランクトン以上に脂肪酸やステロールを細胞内に有し、動物プランクトンにとって有効な餌であるとしている。また Sanders and Porter (1990) は鞭毛虫は質的に植物プランクトンと同等の価値を持っていることを実験的に確認した。その一方で繊毛虫だけでは *Daphnia* の再生産を維持できない、という報告例もある (DeBiase et al. 1990)。よって原生動物の餌としての質的な重要性については現在まだよく分かってはいない。しかし動物プランクトンにとっての良い餌とは、必ずしも細胞の化学組成だけでないはずであり、例えば摂食しやすく、かつ同化されやすい形態がむしろ良い餌の指標として重要かもしれない。鞭毛虫や繊毛虫などの原生動物は多くの植物プランクトンとは異なり刺や堅い殻を持たないものが大部分であり、また本研究では砂粒質状の殻を有す Tintinnids は繊毛虫に含めて計数していない。ゆえに形態的な面からみれば、今回対象とした原生動物は、動物プランクトンの餌としての欠点は少ないものと思われる。

以上をまとめると、奥多摩湖における微生物群集を含めた食物網と物質流は図 2 3 に示す図式が浮かびあがる。

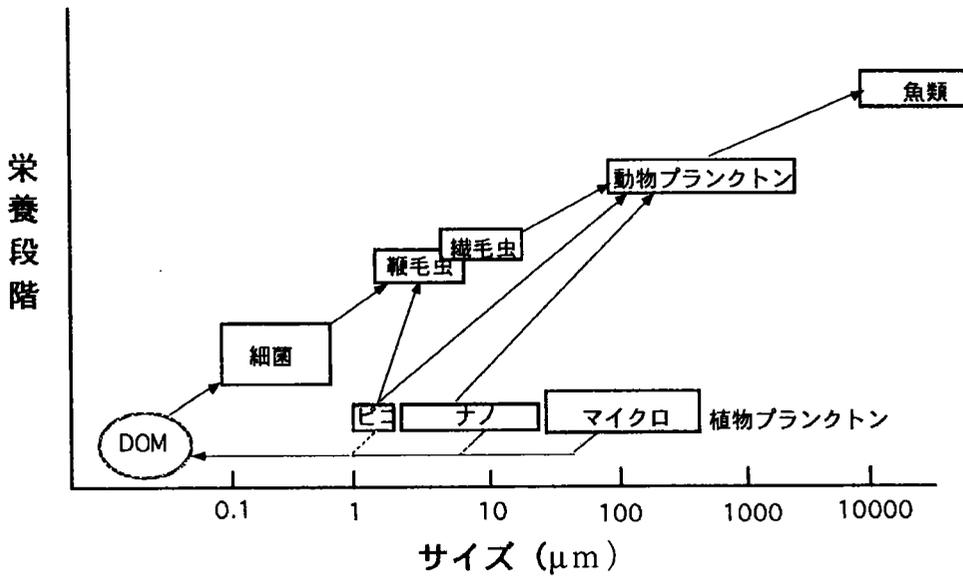


図23 微生物を含めた奥多摩湖における沖帯域の食物網

奥多摩湖では、魚類は落下性の昆虫に加え動物プランクトンを主な餌としている (Urabe and Maruyama 1986)。栄養塩負荷量の増大は、植物プランクトンの生産を増大させると考えられるが、それがマイクロ藻類の生産を促すものとなれば、直接動物プランクトンに利用されないため、魚類生産には効果的に結び着かないだろう。むしろマイクロ藻類の増加は、捕食者がいないため、藻類現存量を増大させ、透明度を低下させるなどの水質の悪化を招くだろう。

本研究では、藻類とならんで細菌などを餌としている原生動物が高次生産を支える重要な位置を占めていることが示唆された。したがって、鞭毛虫や繊毛虫などの生産速度の変化は高次生産にも大きな影響を及ぼすかもしれない。鞭毛虫や繊毛虫などの生産を律速する要因については今回の研究では検討出来なかった。しかし、それが細菌の生産と密接に係わっていることは、他の研究 (Sieburth and Davis 1982, Nagata 1988, Sherr, E. B. et al. 1986, Rassoulzedegan et al. 1988) などからほぼ間違いない。近年、湖沼の細菌の生産は、内部生産 (植物プランクトン) と共に、外部起源 (陸上) の有機物が重要な役割をになっていることが指摘されている (del Giorgio and Peters 1994)。したがって、

奥多摩湖の水質保全のためには外部起源（陸上）の有機物が細菌の生産を通じて食物網にどのような影響を及ぼすかを、具体的に検討して行く必要があるだろう。

引用文献

- Azam, F., T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray, L. A. Meyer-Reil and F. T. Thingstad. 1983. The ecological role of water column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10; 257-263.
- Bloem, J., M. B. B較-Gilissen, and T. E. Cappenberg. 1986. Fixation, counting, and manipulation of heterotrophic nanoflagellates. *Appl. Environ. Microb.* 52; 1266-1272.
- Bratbak, G. 1993. Microscope methods for measuring bacterial biovolume: epifluorescence microscopy, scanning electron microscopy, and transmission electron microscopy, p. 309-317. In P. F. Kemp et al. (eds.), *Handbook of method in aquatic microbial ecology*. Lewis.
- Burns, C. W. 1968. The relationship between body size of filter-feeding cladocera and maximum size of particle ingested. *Limnol. Oceanogr.* 13; 675-678.
- Carlough, L. A. and J. L. Meyer. 1989. Protozoans in two southeastern blackwater rivers and their importance to trophic transfer. *Limnol. Oceanogr.* 34; 163-177.
- Caron, D. A., F. R. Pick, and D. R. S. Lean. 1985. Chroococcoid cyanobacteria in Lake Ontario: vertical and seasonal distributions during 1982. *J. Phycol.* 21; 171-175.
- Caron, D. A., J. C. Goldman, and M. R. Bennet. 1986. Effect of temperature on growth, respiration, and nutrient regeneration by an omnivorous microflagellate. *Appl. Environ. Microb.* 52; 1340-1347.
- Carrick, H. J. and G. L. Fahnenstiel. 1989. Biomass, size structure, and composition of phototrophic and heterotrophic nanoflagellate communities in lakes Huron and Michigan. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46; 1922-1928.
- Carrick, H. J., G. L. Fahnenstiel, E. F. Stoermer, and R. G. Wetzel. 1991. The importance of zooplankton-protozoan trophic couplings in Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.* 36; 1335-1345.
- Choi, J. W. and D. K. Stoecker. 1989. Effect of fixation on cell volume of marine planktonic protozoa. *Appl. Environ. Microb.* 55; 1761-1765.
- DeBiase, A. E., R. W. Sanders, and K. G. Porter. 1990. Relative nutritional value of ciliate protozoa and algae as food for *Daphnia*. *Microb. Ecol.* 19; 199-210.
- del Giorgio, P. A. and R. H. Peters. (1994) Patterns in planktonic P;R ratios in lakes: influence of lake trophic and dissolved organic carbon. *Limnol. Oceanogr.*, 39: 772-787.
- Demott, W. R. 1989. Optimal foraging theory as a predictor of chemically mediated food selection by suspension-feeding copepods. *Limnol. Oceanogr.* 34; 140-154.
- Dolan, J. R. and C. L. Gallegos. 1991. Trophic coupling of rotifers, microflagellates, and bacteria during fall months in the Rhode River estuary. *Mar. Ecol. Plog. Ser.* 77; 147-156.

- Fenchel, T. and B. J. Finlay. 1983. Respiration rates in heterotrophic, free-living protozoa. *Microb. Ecol.* 9; 99-122.
- Gasol, J. M. and D. Vaquero. 1993. Lack of coupling between heterotrophic nanoflagellates and bacteria: A general phenomenon across aquatic systems? *Limnol. Oceanogr.* 38; 657-665.
- Gates, M. A. 1984. Quantitative importance of ciliates in the planktonic biomass of lake ecosystems. *Hydrobiologia.* 108; 223-238.
- Gebre-Mariam, Z. and W. D. Taylor. 1990. Heterotrophic bacterioplankton and grazing mortality rates in an Ethiopian rift-valley lake (Awassa). *Freshwater Biol.* 22; 369-381.
- Geller, W and H. Møller. 1981. The filtration apparatus of cladocera: Filter mesh-size and their implications on food selectivity. *Oecologia.* 49; 316-321.
- Gilbert, J. J. 1989. The effect of *Daphnia* interference on a natural rotifer and ciliate community : Short-term bottle experiments. *Limnol. Oceanogr.* 34; 606-617.
- Goldman, J. G., D. A. Caron, and M. R. Dennet. 1987. Nutrient cycling in a microflagellate food chain: IV. Phytoplankton-microflagellate interactions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 38; 75-87.
- Hart, R. C., and A. C. Javis. 1993. In situ determinations of bacterial selectivity and filtration rates by five cladoceran zooplankters in a hypertrophic subtropical reservoir. *J. Plankton Res.* 15; 295-315.
- Hagström, U., U. Larsson, P. Hstedt, and S. Normark. 1979. Frequency of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments. *Appl. Environ. Microb.* 37; 805-812.
- Hessen, D. O. and E. V. Donk. 1993. Morphological changes in *Scenedesmus* induced by substances released from *Daphnia*. *Arch. Hydrobiol.* 127; 129-140.
- Jack, J. D. and J. J. Gilbert. 1993. Susceptibilities of different-sized ciliates to direct suppression by small and large cladocerans. 1993. *Freshwater Biology*; 29; 19-29.
- Kerfoot, W. C. 1974. Egg-size cycle of a cladoceran. *Ecology.* 55; 1259-1270.
- Lampert, W., K. O. Rothhaupt, and E. von Elert. 1994. Chemical induction of colony formation in a green alga (*Scenedesmus acutus*) by grazers (*Daphnia*). *Limnol. Oceanogr.* 39; 1543-1550.
- Lee, S. and J. A. Fuhrman. 1987. Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Appl. Environ. Microb.* 53; 1298-1303.
- Martinussen, I. and T. F. Thingstad. 1991. A simple double staining technique for simultaneous quantification of auto- and heterotrophic nano- and picoplankton. *Mar. Microb. Food Webs.* 5; 5-11.
- McCauly E. 1984. The estimation of the abundance and biomass of zooplankton in samples, p. 228-265. In J. A. Downing and F. R. Rigler (eds.), *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters.* Blackwell.

- Montagnes, D. J. S., J. A. Berges, P. J. Harrison, and F. J. R. Taylor. 1994. Estimating carbon, nitrogen, protein, and chlorophyll a from volume in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 39;1044-1060.
- Nagata, T. 1988. The microflagellate-picoplankton food linkage in the water column of Lake Biwa. *Limnol. Oceanogr.* 33; 504-517.
- Nagata, T. and Y. Watanabe. 1990. Carbon-and nitrogen-to-volume ratios of bacterioplankton grown under different nutritional conditions. *Appl. Environ. Microb.* 56; 1303-1309.
- Nakano, S. 1994. Carbon: nitrogen: phosphorus ratios and nutrient regeneration of a heterotrophic flagellate fed on bacteria with different elemental ratios. *Arch. Hydrobiol.* 129; 2557-271.
- Nielsen, T.G. and T. Kirboe. 1994. Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. 2. Ciliates. *Limnol. Oceanogr.* 39; 508-519.
- Norland, S. 1993. The relationship between biomass and volume of bacteria, p. 303-307. In P. F. Kemp et al. (eds.), *Handbook of method in aquatic microbial ecology*. Lewis.
- Pace, M. L. 1982. Planktonic ciliates: Their distribution, abundance, and relationship to microbial resources in a monomictic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39; 1106-1116.
- Pace, M. L. and D. Vaqu枝. 1994. The importance of *Daphnia* in determining mortality rates of protozoans and rotifers in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 39; 985-996.
- Pace, M. L. and E. Funke. 1991. Regulation of planktonic microbial communities by nutrients and herbivores. *Ecology.* 72; 904-914.
- Pace, M. L. and J. D. Orcutt, Jr. 1981. The relative importance of protozoans, rotifers, and crustaceans in a freshwater zooplankton community. *Limnol. Oceanogr.* 26; 822-830.
- Pace, M. L., G. B. McMauns, and S. E. G. Findlay. 1990. Planktonic community structure determines the fate of bacterial production in a temperate lake. *Limnol. Oceanogr.* 35; 795-808
- Peters, R. H. 1984. Methods for the study of feeding, filtering and assimilation by zooplankton, p. 336-412. In J. A. Downing and F. R. Rigler (eds.), *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters*. Blackwell.
- Porter, K. G. and Y. S. Feig. 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* 25; 943-948.
- Porter, K. G., M. L. Pace, and J. F. Battey. 1979. Ciliate protozoans as links in freshwater planktonic food chains. *Nature.* 277; 563-565.
- Porter, K. G. 1977. The plant-animal interface in freshwater ecosystems. *Anu. Scientist.* 65; 159-170.
- Rassoulzadegan, F., M. Larval-Peuto and R. W. Sheldon. 1988. Partitioning of the food ration of marine ciliates between pico-and nanoplankton. *Hydrobiologia.* 159; 75-88.

- Sanders, R. W. and K. G. Porter. 1988. Phagotrophic phytoflagellates, p. 167-192. In K. C. Marshall (eds.), *Advances in microbial ecology*. Plenum.
- Sanders, R. W. and K. G. Porter. 1990. Bacterivorous flagellates as food resources for the freshwater crustacean zooplankton *Daphnia ambigua*. *Limnol. Oceanogr.* 35; 188-191.
- Sanders, R. W., K. G. Porter, S. J. Bennet, and A. E. DeBise. 1989. Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community. *Limnol. Oceanogr.* 34; 673-687.
- Scavia, D. and G. A. Laird. 1987. Bacterioplankton in lake Michigan: Dynamics, controls, and significance to carbon flux. *Limnol. Oceanogr.* 32; 1017-1033.
- Scavia, D. and G. L. Fahnenstiel 1988. From picoplankton to fish: Complex interactions in the Great Lakes, p. 85-97. In S. R. Carpenter (eds). *Complex interactions in lake ecosystems*. Springer.
- Sherr, E. B., B. F. Sherr, R. D. Fallon, and Steven Y. Newell. 1986. Small, aloricate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 31; 177-183.
- Sieburth, J. M. and P. G. Davis. 1982. The role of heterotrophic nanoplankton in the grazing and nurturing of planktonic bacteria in the Sargasso and Caribbean Seas. *Ann. Inst. Oceanogr.* 58; 285-296.
- Sieracki, M. E., P. W. Johnson, and J. M. Sieburth. 1985. Detection, enumeration and sizing of planktonic bacteria by image-analyzed epifluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microb.* 49; 799-810.
- Stockner, J. G. and K. G. Porter. 1988. Microbial food webs in freshwater planktonic ecosystems, p. 69-83. In S. R. Carpenter (eds). *Complex interactions in lake ecosystems*. Springer.
- Stoecker, D. K. and D. A. Egloff. 1987. Predation by *Acartia tonsa* Dana on planktonic ciliates and rotifers. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 110; 53-68.
- Stoecker, D. K. and J. M. Capuzzo. 1990. Predation on protozoa: its importance to zooplankton. *J. Plankton Res.* 12; 891-908.
- Suzuki, M. T., E. B. Sherr, and B. F. Sherr. 1993. DAPI direct counting underestimates bacterial abundances and average cell size compared to AO direct counting. *Limnol. Oceanogr.* 38; 1566-1570.
- Urabe, J. and T. Maruyama (1986) Prey selectivity of two cyprinid fishes in Ogochi Reservoir. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 52: 2045-2054.
- Urabe, J. and M. Murano. (1986) Seasonal and horizontal variations in the zooplankton community of Ogochi Reservoir, Tokyo. *Bull. Plankton Soc. Jpn.*, 33: 101-112.
- Urabe, J. 1988. Effect of food conditions on the net production of *Daphnia galeata* : separate assessment of growth and reproduction. *Bull. Plankton. Soc. Jpn.* 35; 159-174.

- Urabe, J. 1989. Relative importance of temporal and spatial heterogeneity in the zooplankton community of an artificial reservoir. *Hydrobiologia* 184: 1-6.
- Urabe, J. 1990. Stable horizontal variation in the zooplankton community structure of a reservoir maintained by predation and competition. *Limnol. Oceanogr.* 35; 1703-1717.
- Urabe, J. 1992. Midsummer succession of rotifer plankton in a shallow eutrophic pond. *J. Plankton Res.* 14; 851-866.
- Urabe, J. 1993a. N and P cycling coupled by grazers' activities: food quality and nutrient release by zooplankton. *Ecology.* 74; 2337-2350.
- Urabe, J. 1993b. Seston stoichiometry and nutrient deficiency in a shallow eutrophic pond. *Arch. Hydrobiol.* 126; 417-428.
- Urabe, J. and Y. Watanabe. 1990. Influence of food density on respiration rate of two crustacean plankters, *Daphnia galeata* and *Bosmina longirostris*. *Oecologia.* 82; 362-368.
- Vanderploeg, H. A. and G. A. Paffenhöfen. 1985. Modes of algal capture by freshwater copepod *Diaptomus sicilis* and their relation to food-size selection. *Limnol. Oceanogr.* 30; 871-885.
- Vaque, D. and M. L. Pace. 1992. Grazing on bacteria by flagellates and cladocerans in lakes of contrasting food-web structure. *J. Plankton Res.* 14; 307-321.
- Weisse, T., and others. 1990. Response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large prealpine lake. *Limnol. Oceanogr.* 35; 781-794.
- Wickham, S. A. and J. J. Gilbert. 1991. Relative vulnerabilities of natural rotifer and ciliate communities to cladocerans: laboratory and field experiments. *Freshwater Biol.* 26; 77-86.
- Wickham, S. A. and J. J. Gilbert. 1993. The comparative importance of competition and predation by *Daphnia* on ciliated protists. *Arch. Hydrobiol.* 126; 289-313.
- Willen, E. 1976. A simplified method of phytoplankton counting. *Br. Phycol.* 11; 265-278.
- Wylie, J. L. and D. J. Currie. 1991. The relative importance of bacteria and algae as food sources for crustacean zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 36; 708-728.

おくだまこ ふゆうびせいぶつぐんしゅう どうたい ぶつしつじゆんかん
「奥多摩湖における浮遊微生物群集の動態と物質循環に
はやくわり
果たす役割」 (研究助成・A類 NO. 186)

著者 占部 城太郎
発行日 1998年3月31日
発行 財団法人 とうきゅう環境浄化財団
〒150-0002 渋谷区渋谷1-16-14
(渋谷地下鉄ビル内)
TEL (03)3400-9142
FAX (03)3400-9141
