

博士学位論文

流域負荷特性に応じた細菌動態が湖沼水質に  
およぼす影響に関する数値的研究  
— 今後の湖沼流入負荷管理に向けて —

2015 年 7 月

加藤 伸悟

鳥取大学大学院工学研究科社会基盤工学専攻



# 本文目次

第1章 序論	1
1.1. 背景	1
1.2. 研究目的	6
第2章 微生物食物連鎖を含む概念的食物網モデルの構築	9
2.1. はじめに	9
2.2. 研究方法	10
2.2.1. 食物網モデルの構築	10
2.2.2. 食物網モデルの検証	10
2.3. 食物網モデルの構築	12
2.3.1. 他研究の食物網モデル	12
2.3.2. モデルに考慮すべき生物機能と生物間の相互関係	17
2.3.3. モデル構築	23
2.4. 食物網モデルの検証	37
2.4.1. バイオマスとその構成比の検証	37
2.4.2. 植物プランクトンの1次生産速度の検証	43
2.4.3. エネルギーフローの検証	44
2.4.4. リン再生の検証	45
2.5. まとめ	46
第3章 細菌が食物網動態におよぼす影響についての考察	55
3.1. はじめに	55
3.2. 研究方法	56
3.2.1. 細菌が食物網動態におよぼす影響の考察方法	56
3.2.2. 生食連鎖モデルの構造	56
3.2.3. 細菌が食物網動態におよぼす影響の評価	57
3.3. 細菌が食物網動態におよぼす影響	58
3.3.1. トータルバイオマスにおよぼす影響	58
3.3.2. 植物プランクトン優占種におよぼす影響	61
3.4. まとめ	66
第4章 鳥取県湖山池における微生物食物連鎖の役割に関する考察	69
4.1. はじめに	69
4.2. 研究方法	70
4.2.1. モデル式	70
4.2.2. 計算条件	72
4.2.3. 微生物食物連鎖の役割に関する考察方法	74
4.3. 微生物食物連鎖の役割に関する考察	75
4.3.1. バイオマスの年間変化	75
4.3.2. エネルギーフロー	78
4.3.3. 栄養塩再生	80

4.4. まとめ	81
第5章 流域汚濁負荷量と湖水中有機物量に関する考察	83
5.1. はじめに	83
5.2. 研究方法	84
5.2.1. 食物網モデル	84
5.2.2. 負荷特性と有機物収支の解析方法	86
5.3. 負荷特性と湖水中有機物収支	89
5.3.1. 負荷特性と生物的炭素収支の関係	89
5.3.2. 食物網モデルから考察する炭素収支メカニズム	91
5.3.3. 生物的炭素収支を介した系外負荷と湖水中 TOC の関係	95
5.3.4. 貧栄養湖と富栄養湖における流入水質変化と湖水中 TOC 変化	98
5.3.5. 実湖沼にみる負荷量変化と炭素収支の関係	101
5.4. まとめ	105
第6章 負荷特性と水界生物生産性	108
6.1. はじめに	108
6.2. 研究方法	109
6.2.1. 食物網モデル	109
6.2.2. 負荷特性と水界生物生産の解析方法	110
6.3. 流入負荷変化と生物生産性の関係	111
6.4. 流入リンの形態と生物生産性の関係	122
6.5. まとめ	126
第7章 結論	129
概要	134
謝辞	136

## 目 次

図 1-1	湖沼法指定湖沼の水質状況の推移	2
図 1-2	従来食物連鎖 (classical food chain) と細菌およびピコ植物プランクトンから原生動物を介して甲殻類動物プランクトンに至る微生物ループ (microbial loop) を含む食物網モデル	3
図 2-1	系外負荷のリンと炭素の関係	11
図 2-2	Nakata & Doi (2006) の微生物食物網を踏まえた海域生態系モデル	14
図 2-3	José & Jörgen (2008)の概念的食食物網モデル	14
図 2-4	小山ほか (2010) の浮遊細菌群を含む生態系モデル	15
図 2-5	田中ほか (2011) の浮遊生態系モデル	15
図 2-6	Chen et al. (2004a) の貧栄養水域を対象とした食物網モデル	16
図 2-7	基質をめぐる生物間関係	18
図 2-8	基質～低次捕食者が絡む被捕食関係	20
図 2-9	基質～高次捕食者の被捕食関係	21
図 2-10	構築した概念的食食物網モデル	24
図 2-11	水中 C:P 比と細菌成長効率の関係	32
図 2-12	栄養塩段階ごとの計算と観測のトータルバイオマスの比較	37
図 2-13	栄養塩段階ごとのバイオマス構成割合	39
図 2-14	栄養塩段階ごとの各バイオマスの比較	40
図 2-15	食物網モデルの植物プランクトン構成割合と基礎生産者に占めるナノ・ピコ植物プランクトン構成割合	42
図 2-16	食物網モデルの生物サイズ別バイオマス構成割合	42
図 2-17	栄養塩段階ごとの食物網モデルと観測の1次生産速度の関係	43
図 2-18	食物網モデルの生食・微生物食物連鎖の炭素・リンフロー	44
図 2-19	バイオマスあたりのリン排出再生速度	45
図 2-20	呼吸によるリン排出再生の構成割合	45
図 3-1	生食連鎖モデル	57
図 3-2	栄養塩段階に応じたトータルバイオマスの変化	59
図 3-3	栄養塩段階に応じた有機物分解速度の変化	59
図 3-4	栄養塩段階に応じたリン再生速度の変化	59
図 3-5	各栄養塩段階のリン再生速度	60
図 3-6	トータルバイオマスに対する植物プランクトン構成比	61
図 3-7	メソ動物プランクトンの捕食者構成割合と捕食対象バイオマス	62
図 3-8	食物網モデルの消費に係る炭素フロー (富栄養段階)	63
図 3-9	原生生物を加えた生食連鎖モデルのバイオマス	64
図 3-10	原生生物を加えた生食連鎖モデルの消費に係る炭素フロー	65
図 4-1	藻類大量発生時の水温分布	69
図 4-2	湖山池位置図	72
図 4-3	気象条件	73

図 4-4	湖山池流入水量と負荷	74
図 4-5	湖山池流入負荷の C:P 比	74
図 4-6	バイオマスの年間変化	76
図 4-7	バイオマス構成割合の年間変化	77
図 4-8	6月初旬出水を除いた場合の植物プランクトンバイオマス	77
図 4-9	生食連鎖と微生物食物連鎖の炭素・リンフロー	78
図 4-10	時期別の上位捕食者へのエネルギーフロー構成割合	79
図 4-11	マイクロ植物プランクトン優占時期の炭素フロー	79
図 4-12	リン再生・摂取量と流入負荷量	80
図 5-1	本研究で用いた概念的食網モデル	84
図 5-2	細菌の基質 C:P 比と非同化効率	85
図 5-3	各解析の流入炭素およびリン濃度範囲	88
図 5-4	1次生産と生物呼吸の収支	89
図 5-5	流入炭素またはリン濃度変化による炭素収支	90
図 5-6	1次生産速度および生物呼吸速度の関係	90
図 5-7	生物的炭素収支とバイオマスの関係	92
図 5-8	バイオマスあたりの呼吸速度と1次生産速度の変化率	93
図 5-9	細菌基質の C:P 比	94
図 5-10	炭素およびリン流入濃度と T-P の関係	96
図 5-11	炭素およびリン流入濃度と TOC の関係	96
図 5-12	TOC 濃度と流入炭素濃度の比 (流入濃度比 TOC)	97
図 5-13	流入濃度変化率と TOC 比の関係	99
図 5-14	細菌摂取と系外炭素負荷の関係	99
図 5-15	琵琶湖流入濃度の推移とモデルの炭素解析結果の関係	102
図 5-16	2010 年琵琶湖に相当する流入条件の食網モデル炭素フロー	104
図 5-17	1985 年琵琶湖に相当する流入条件の食網モデル炭素フロー	104
図 6-1	本研究で用いた概念的食網モデル	109
図 6-2	流入濃度と生物生産性の流入条件範囲	110
図 6-3	炭素およびリン流入濃度と生物生産量の関係	111
図 6-4	流入濃度変化率と生物生産量比の関係	111
図 6-5	リン流入濃度と生物生産量の構成	112
図 6-6	炭素流入濃度と生物生産量の構成	114
図 6-7	炭素とリンフロー (流入リン $0.01\text{gP m}^{-3}$ , 流入炭素変化 $\pm 0\%$ )	115
図 6-8	炭素とリンフロー (流入リン $0.01\text{gP m}^{-3}$ , 流入炭素変化 $-70\%$ )	115
図 6-9	炭素とリンフロー (流入リン $0.01\text{gP m}^{-3}$ , 流入炭素変化 $+70\%$ )	116
図 6-10	炭素流入濃度と生物生産量の構成	117
図 6-11	炭素とリンのフロー (流入リン $0.015\text{gP m}^{-3}$ , 流入炭素変化 $\pm 0\%$ )	118
図 6-12	炭素とリンのフロー (流入リン $0.015\text{gP m}^{-3}$ , 流入炭素変化 $-70\%$ )	118
図 6-13	炭素とリンのフロー (流入リン $0.015\text{gP m}^{-3}$ , 流入炭素変化 $+70\%$ )	119
図 6-14	ナノ・ピコ植物プランクトンまたは細菌から原生生物への炭素・リンフローに占め	

る細菌の割合 .....	121
図 6-15 流入リンの無機態比率と生物生産量比の関係 .....	122
図 6-16 炭素とリンのフロー (IP 比率 0.8) .....	124
図 6-17 炭素とリンのフロー (IP 比率 0.2) .....	124
図 6-18 流入リン無機態比率の違いによる生物生産量比の変化 .....	125

## 表 目 次

表 2-1	栄養塩段階 .....	11
表 2-2	生物体の C:P 比と C:N 比 .....	34
表 2-3	食物網モデルのパラメータ .....	35
表 4-1	湖山池の諸元 .....	72
表 4-2	気象データの出典 .....	73



## 第1章 序論

### 1.1. 背景

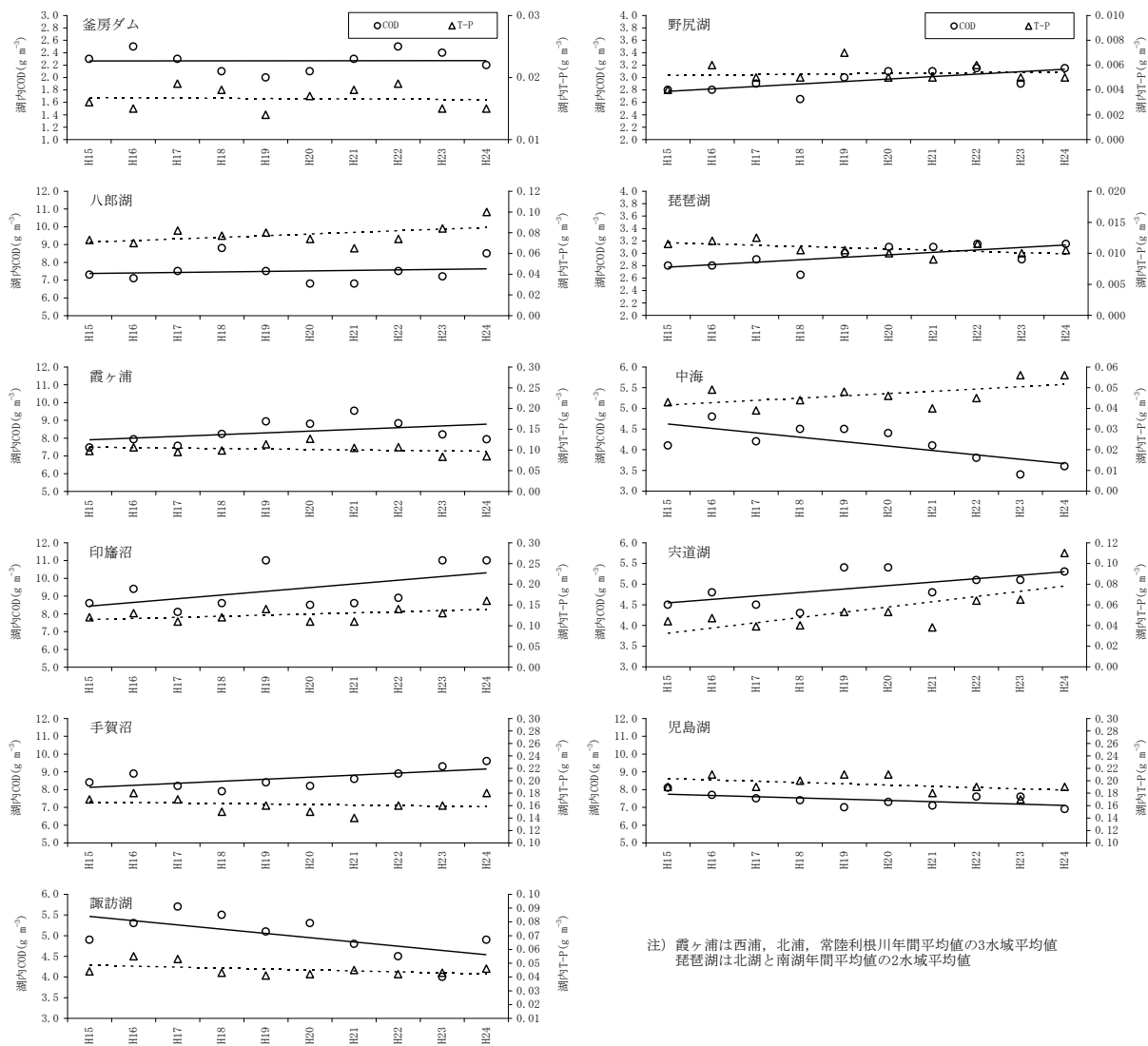
水域の富栄養化とは、過剰な窒素・リンが流れ込み、そのリンと窒素を吸収して植物プランクトンが大量に発生する現象をいう（高村，2009）。我が国では1960年代の高度成長期より富栄養化が顕在化し、淡水域におけるアオコや海域における赤潮などの水質障害が発生、水資源の質的価値を低下させた。特に、水の交換性が低い閉鎖性水域においては大きな社会問題となっていた。陸水の閉鎖性水域である湖沼は、流入した汚濁負荷が蓄積しやすく、水質汚濁が進行しやすい上に、一度水質が汚濁されると改善が容易でないという特性を有している。アオコや赤潮に代表される“水の華”は、藍藻類（*Microcystis* や *Anabaena* など）、渦鞭毛藻類（*Peridinium* など）や珪藻類（*Asterionella* など）等が異常増殖して水が着色する現象である。その結果として、浄水操作でのろ過障害、景観障害、透明度の低下、レクリエーション障害、溶存酸素の枯渇、生活環境の悪化、魚介類の斃死、水道水の異臭味障害などの利水障害が生じる（宗宮 & 津野，1997）。

このような高度成長期において富栄養化した湖沼に対しては、水質汚濁防止法や湖沼水質保全特別措置法（以下、湖沼法と呼ぶ）による有機物や栄養塩類に係る排水規制が実施され、流域から湖沼に流入する汚濁負荷量は経年的に削減されてきている。その結果、水域の水質は改善またはある程度のレベルを維持するに至っているが、依然としてアオコが発生している水域（霞ヶ浦など）やアオコは減少したが水中のCODや全リン等の水質指標項目が改善停滞もしくは悪化している水域（琵琶湖など）もあり、それら水域は流域からの汚濁負荷量の削減傾向と水質改善傾向が乖離した状況にある。

また、水質項目によっても改善傾向が異なる。環境省（2013）によると、水質汚濁防止法に基づき環境基準が設定されている類型指定湖沼のうち、CODに関する基準達成率は55.3%であり、近年はほぼ横ばいで推移している。また、湖沼法において水質環境基準が確保されておらず水質の保全に関する施策を総合的に講ずる必要があるとされた11の指定湖沼では、CODに関する環境基準はいずれの湖沼でも達成されておらず、COD年間平均値は経年的に変化が見られないか、もしくは、琵琶湖、霞ヶ浦、印旛沼、手賀沼、野尻湖、宍道湖のように増加する湖沼も見られる（図1-1）。一方で、CODが増加しているそれら湖沼の全リンは、宍道湖を除いて、経年変化が見られないかもしくは減少傾向にある（図1-1）。

多くの湖沼では、湖内有機物生産に係る植物プランクトンの光合成（1次生産）はリンによって制限されており、湖内リン濃度の減少は有機物生産の抑制につながり、流域からの有機物負荷削減と相まって湖内有機物量は減少するものと考えられ、流域から湖沼への有機物およびリン負荷が経年的に削減されて、それによる湖内有機物量の減少が期待されているなかで、琵琶湖等の水質変化は負荷削減対策に期待される水質改善効果とは逆行する関係となっていることを意味する。つまり、流入負荷と湖内水質が、従来考えられてきた一義的な「流入負荷削減 → 1次生産抑制 → 湖内水質改善」の関係になく、水質変化が“複雑化”してきていると考えられる。琵琶湖では、流域からのCOD負荷推定量が負荷削減対策により着実に減少しているが、湖水のCOD濃度は1985年から1998年まで増加し、その後減少しな

い状況にあり、クロロフィル a で示される植物プランクトン現存量は減少していることから、湖水 COD が減少しない原因を湖内有機物生産の増加に求めることは難しいとされている（佐藤ほか，2013）。



注) 霞ヶ浦は西浦，北浦，常陸利根川年間平均値の3水域平均値  
琵琶湖は北湖と南湖年間平均値の2水域平均値

図 1-1 湖沼法指定湖沼の水質状況の推移（環境省（2013）を図化）

水域の水質には、流域から流入する負荷量のほかに、湖内生物も関与している。アオコや赤潮などの植物プランクトンが異常に増殖する現象は、水界に存在する様々な生物のうち特定の生物にエネルギーが集中し、極端に優占することで生じるものである。水界生物は植物プランクトンのほかに、動物プランクトンや原生動物、細菌などが存在し、それら生物は「食う－食われる」の関係によって結ばれた食物連鎖を形成している。この中で、細菌の役割については、Azam et al. (1983) により微生物食物連鎖（微生物ループ）の概念（図 1-2）が示される以前は、水界の細菌の役割は有機物を分解するが、細菌自体は連鎖に取り込まれない存在として考えられてきた。しかし、Azam et al. (1983) は、溶存態有機物を細菌群集が利用して増殖することを出発点とする微生物食物連鎖の存在を示し、その後の関連研究によ

って、溶存有機物→細菌→原生動物という物質循環が食物連鎖の上位に位置する消費者（動物プランクトンなどの高次栄養生物）にリンクしていることが明らかにされた。細菌生産には植物プランクトンが排出する溶存有機物（DOC）に加えて陸域から供給されるDOCが利用され、とりわけ貧栄養～中栄養湖沼では陸域由来がかなりの部分を占める（高村，2009）。そして、細菌によって固定されたエネルギーは、細菌を捕食する原生生物（従属栄養性微鞭毛虫や繊毛虫）の存在により高次栄養段階生物へとリンクする（Sherr et al., 1986）。さらに高次に位置する枝角類やカイアシ類などの動物プランクトンは、原生生物のほかに珪藻類（Kleppel, 1991）や藍藻類（天野ほか，2012）などの植物プランクトンも捕食する。つまり、植物プランクトンを出発点として動物プランクトンへと繋がる生食連鎖と、細菌を出発点として動物プランクトンに繋がる微生物食物連鎖は、被捕食関係によって結びついており、互いに関係しあうものである。

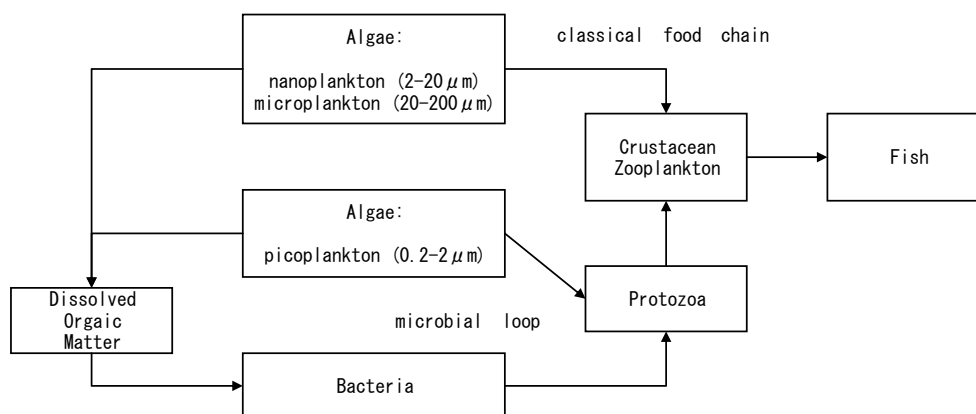


図 1-2 従来食物連鎖 (classical food chain) と細菌およびピコ植物プランクトンから原生動物を介して甲殻類動物プランクトンに至る微生物ループ (microbial loop) を含む食物網モデル (Azam et al. (1983) を改変)

生食連鎖と微生物食物連鎖の関係性については、微生物食物連鎖の出発点となる細菌の生産速度は植物プランクトンの光合成生産の20～30%（平均）に相当し（Cole et al., 1988）、水の華が発現するような富栄養化湖においても、水中の細菌が植物プランクトンから放出される溶存有機炭素を体内へと移行させることが、安定した細菌の現存量を制御するメカニズムであること（Kato et al., 1992）、霞ヶ浦の動物プランクトンの生産量は藍藻類の植物プランクトンである *Microcystis* が水の華をつくる夏に最も高くなり、*Microcystis* の生産した有機物が分解された後に動物プランクトンに利用されており、1次生産者から動物プランクトンへのエネルギーの流れは微生物食物連鎖が中心となっていること（Hanazato & Yasuno, 1985）が示されている。また、生食連鎖と微生物食物連鎖には栄養塩類をめぐる競合関係があることも確認されている。貧栄養な水域に溶存態有機物を供給すると、それを利用して細菌がリンを早く獲得するため、植物プランクトンの生産量は下がるのが実験で確かめられている（Blomqvist et al., 2001）。

以上のように、有機物から細菌を介して動物プランクトンに至る微生物食物連鎖と植物プ

ランクトンを出発点として動物プランクトンに至る生食連鎖は被捕食関係および栄養塩類獲得の点で相互に関係し合っており、微生物食物連鎖は水界のエネルギーフローの中で一定の役割を果たしていることがわかっている。

ここで、これまでの湖沼水質の変遷にもどると、高度成長期の過剰な栄養塩負荷量の流入により富栄養化した湖沼は、至近年までの負荷削減対策によって一定の水質を維持するまで至っており、アオコ等の水質障害の発現も大きく減じられてきた。このなかで、水域の水質保全を考える際に、施策の方向性を定量的に定めるため用いられてきた方法が数値シミュレーションである。水域内の流動と流域からの負荷流入を受けた水質変化を定式化し、コンピュータに入力して演算を行うことで対策による水質変化が出力され、その出力結果を整理して対策の方向性や規模等が決定されてきた。水域の水質シミュレーションには、従来、植物プランクトン、動物プランクトン、栄養塩、デトリタスを状態変数とする生態系モデル（生食連鎖モデル）が用いられてきた。我が国の生態系モデルの研究は世界的に見てもほぼ同時期で 1978 年頃から始まっている（中田，1998）。それ以降、様々な水域に対して生態系モデルを用いた検討がなされ、特に水中有機物量の指標である化学的酸素要求量（COD）については、水質汚濁防止法で環境基準項目として採用されていることもあり、その濃度の低下改善に大きな関心が寄せられてきたが、栄養塩と植物プランクトンを中心とした生食連鎖モデルは、流域からの有機物負荷量の減少、また栄養塩類負荷量の減少による植物プランクトン 1 次生産低下が湖内有機物量の減少に直結すると考えられ、先に示した実湖沼におけるリン濃度と COD 濃度の乖離のような複雑化している水質変化への対応は困難であると考えられる。佐藤ほか（2013）は、今後も、負荷削減が湖沼水質改善につながる水域があるであろうことを述べたうえで、琵琶湖については、流入負荷量の削減では環境基準達成の見通しが立たず、湖沼水質保全のあり方が転機を迎えていることを指摘している。これに対して佐藤ほか（2013）では湖内 COD の増加要因として微生物では分解されにくい難分解有機物の増加に着目したモデル研究を行っているが、貧栄養～中栄養湖沼において細菌が摂取する有機物は陸域由来がかなりの部分を占めるとされていること（高村，2009）、貧栄養では細菌生産が炭素によって制限されていること（Blomqvist et al., 2001）から、特に、流域負荷削減が進むことで一定の水質改善が進んだ湖沼については、湖水中の炭素量変化とそれによる細菌の機能変化にも注目すべきと考えられる。細菌は水中有機物の分解者であると同時に食物網の基礎生産を担う存在である。特に琵琶湖については、これまでの水質改善によって中栄養から貧栄養段階に移行しつつあり（T-P 濃度から OECD（1982）の栄養塩段階ランク分けにより判断）、細菌の機能変化を含めた水質変化の考察が必要になると考えられる。

近年までの流入負荷削減対策によって、高度成長期において汚濁された水域の水質は一定レベルまで改善してきた。水質の改善は、アオコや赤潮などの水質障害の発生抑制または解消として現れてきたが、その一方で、それら問題の原因である植物プランクトンは水界の食物連鎖の基礎生産者であり、その過剰な増殖抑制は、食物連鎖におけるエネルギーの流れの障害し、連鎖上位に位置する魚類等の漁業資源を減少させることにもつながると考えられる。

山本 & 花里 (2015) では栄養塩負荷削減により水域が貧栄養化し漁業生産が低下しているとした、諏訪湖、琵琶湖、瀬戸内海、北海での調査研究成果をまとめているが、そこでまとめられている研究は、水域への栄養塩流入量とそれともなう水環境状況（貧酸素水塊の発生）、そして漁獲量変化に関する膨大な観測データから状況証拠を長期的に整理した結果が主である。貧栄養化が漁業資源の減少に関係しているであろうことは筆者も疑いの余地はないが、漁獲量の減少は様々な要因が絡み合う中での事象であり、両者を結び付けるメカニズムを踏まえた証拠を積み重ねる必要があると考えられる。ここで先に述べた微生物食物連鎖は、植物プランクトンから始まる生食連鎖と並んで水界の食物連鎖を形成するものであり、微生物食物連鎖のエネルギー（炭素、栄養塩）のフローは、連鎖上位捕食者につながり、そして漁業資源にも関係するものと考えられる。また、両連鎖の基礎生産者である植物プランクトンと細菌は互い関係し合っていることから、負荷削減による水域の栄養塩環境変化は、それら生物の関係性、ひいては漁業資源にも影響を与えるものと考えられる。

## 1.2. 研究目的

以上のような背景に基づくと、従来から用いられてきた生食連鎖モデルに細菌の機能変化を含めた微生物食物連鎖の概念を踏まえることの意義の把握、そしてそれにより見えてくる“水質保全”と“漁業資源につながる生物生産性”に関係する今後の流域負荷管理の方向性を整理する必要があると考えられる。

本研究では、細菌を含む微生物食物連鎖と生食連鎖を踏まえた食物網モデルを構築し、モデルにおける細菌の存在が食物網動態におよぼす影響および微生物食物連鎖のはたす役割を把握すること、また、流域汚濁負荷変化と湖水中有機物量および水域の生物生産性の関係を考察することを目的とした。

本章以降の構成は次のようになる。

2 章では、生食連鎖と微生物食物連鎖に属する生物個々の主な機能に着目した概念的な食物網モデルを作成し、様々な栄養塩段階における観測事象とモデル計算結果の比較により本食物網モデルの検証を行った。

3 章では、検証を行った食物網モデルの計算結果から、生食連鎖に加えて微生物食物連鎖をモデルに考慮すること、および、細菌が食物網動態におよぼすインパクトを見いだすことを目的として、生食連鎖モデルと本研究で構築した食物網モデルの結果の違いについて考察し、細菌が食物網全体におよぼすインパクトを把握した。

4 章では、食物網における微生物食物連鎖の役割を考察することを目的として、鳥取県 湖山池に対して食物網モデルを適用し、バイオマス、エネルギーフロー、リン再生に関する微生物食物連鎖の役割を示した。

5 章では、流域汚濁負荷変化と湖水中有機物量の関係を考察することを目的として、水中炭素量の蓄積されやすさと系外からのリン負荷の関係を考察、細菌による分解機能変化が関与していることを示した。また、琵琶湖流域負荷量の経年推移とモデル結果の関係を対照させることで、湖内全有機炭素量（TOC）の改善停滞傾向に関する要因について考察を行った。

6 章では、流入水質と水域の生物生産性（魚類等の高次栄養段階生物の資源量）の関係について、貧栄養段階を対象とした食物網モデルを用いて考察を行った。

7 章では、2 章～6 章までに示された内容をまとめるとともに、最後に、今後の湖沼水質保全に用いる水質シミュレーションモデルの展望について示した。

## 参考文献

- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A., & Thingstad, F. (1983) The ecological role of water column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, **10**(3), pp.257-263.
- Blomqvist, P., Jansson, M., Drakare, S., Bergström, A.-K., Brydsten, L. (2001) Effects of Additions of DOC on Pelagic Biota in a Clearwater System: Results from a Whole Lake Experiment in Northern Sweden, *Microbial Ecology*, **42**, pp.383-394.
- Cole, J. J., Findlay, S., & Pace, M. L. (1988) Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems ; A cross-system overview, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **43**, pp.1-10.
- Hanazato, T., & Yasuno, M. (1985) Population dynamics and production of cladoceran zooplankton in the highly eutrophic Lake Kasumigaura, *Hydrobiologia*, **124**, pp.13-22.
- Kato, K., Oh, S. W., Yamamoto, H., Hanazato, T., Yasuda, I., Otuki, A., & Takahashi, M. (1992) Enclosure experiment on the control mechanism of planktonic bacterial standing stock. *Ecological Research*, **7**(3), pp.267-276.
- Kleppel, G. S. (1991) Tropic interactions between copepods and microplankton; A question about the role of diatoms, *Limnol. Oceanogr.*, **36**, pp.172-178.
- OECD (1982) Eutrophication of Water Monitoring, Assessment and Control.
- Sherr, E. B., Rassoulzadgan, F., Sherr, B. F. (1989) Bacterivory by pelagic choreotrichous ciliates in coastal waters of the N. W. Mediterranean Sea , *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **55** , pp.235-240.
- 天野一葉, 大林夏湖, 奥田昇, 片岡剛文, 小林由紀, 近藤竜二, 高尾祥丈, 田辺雄彦, 廣石伸互, 程木義邦, 本間隆満, 渡邊信 (編集), 中野伸一, 田中拓弥 (監修) (2012) 「アオコってなに?- ラン藻の大発生についてもっと知るために-」, 京都大学生態学研究センター.
- 環境省 (2013) 平成 24 年度公共用水域水質測定結果 平成 25 年 12 月, <http://www.env.go.jp/water/suiiki/h24/full.pdf> (2015 年 4 月時点).
- 佐藤祐一, 大久保卓也, & 岡本高弘. (2013). 琵琶湖流域を対象とした水物質循環モデルの構築と行政施策への活用 (流域の環境負荷低減のための物質動態モデルの開発と活用). *土・水研究会資料*, **30**, pp.9-17.
- 宗宮功, 津野洋 (1997) 「水環境基礎科学」(宗宮功, 津野洋共著), pp.149-153, コロナ社, 東京.
- 高村典子 (2009) 第 1 章 湖沼という環境, 「生態系再生の新しい視点-湖沼からの提案」(高村典子編著), pp.3-45, 共立出版, 東京.

中田喜三郎（1998）水質と沿岸海洋生態系のモデル，*水工学に関する夏期研修会講義集*，  
B. 8. 1-B. 8. 19.

山本民次，花里孝幸（2015）「海と湖の貧栄養化問題 水清ければ魚棲まず」，地人書館，東京.



## 第2章 微生物食物連鎖を含む概念的食網モデルの構築

### 2.1. はじめに

水界食物連鎖は、Azam et al. (1983) により微生物食物連鎖という概念が示される以前は、生食連鎖が物質循環を形成しており、動物プランクトンなどの高次栄養生物はもっぱら植物プランクトンを栄養源として生活していると考えられてきた (木暮, 1999)。その際、細菌の役割は有機物分解のみと考えられてきたが、Azam et al. (1983) は水界には生食連鎖のほかに溶存態有機物を細菌群集が利用して増殖することを出発点とする微生物食物連鎖の存在を示し、その後の関連研究によって、溶存有機物→細菌→原生動物という物質循環が食物連鎖の上位に位置する消費者 (動物プランクトンなどの高次栄養生物) にリンクしていることが明らかとなった。

実験および観測において微生物食物連鎖の存在および重要性が現象レベルで確認されている一方で、微生物の動態を数式で表したシミュレーション解析により、微生物食物連鎖のメカニズムおよび物質循環過程を解明しようとするモデル研究が行われてきた。DeAngelis et al. (1989) は、植物プランクトンと植食動物の捕食・被捕食関係、デトリタス、制限栄養物質に加えて、バクテリア、底生生物、藻食・雑食性魚類等を考慮した非定常条件での生食・微生物食物連鎖による詳細な食網モデルを構築し、栄養物質の変化影響および各要素量を減じることによる連鎖網攪乱からの回復力と、両連鎖の関連性を解析した。José & Jörgen (2008) は、生食連鎖と微生物食物連鎖の相互影響に着目した定常状態でのモデル検討を行い、生食連鎖と微生物食物連鎖は、広食性動物、栄養物質収支とデトリタス生産を通して動的に結びついており、微生物食物連鎖が生食連鎖に影響をおよぼしうることを示した。これらは、微生物食物連鎖を考慮したモデルを用いて食網の動態解析を行った研究の一例であるが、DeAngelis et al. (1989) や José & Jörgen (2008) のような概念的モデルは、モデルに適用される様々なパラメータを他研究から引用しており、モデル計算結果の妥当性検証がなされていない。

Chen et al. (1983) は、水理水質モデルに微生物食物連鎖をカップリングした3次元モデルを構築し、ミシガン湖を対象にモデル検証を行ったうえで、底質再浮遊によるデトリタスフラックスの影響を評価した。小山ほか (2010) は、生食連鎖を基本に従属栄養細菌および硝化細菌を組み込んだ生態系モデルを構築し、硝化や脱窒に関わる細菌群の反応を表現したことにより窒素の再現性向上を図ることができたと報告している。Chen et al. (2004a) や小山ほか (2010) のような実水域を対象にモデルを適用した研究では、特定の栄養塩段階の水域を対象としており、栄養度の違いにより異なる形態をとると考えられる食網動態についての検証と考察が必要と思われる。

そこで本研究では、生食連鎖と微生物食物連鎖に属する生物個々の主な機能に着目した概念的食網モデルを作成し、様々な栄養塩段階におけるバイオマスとその構成割合、そして栄養塩再生について、観測事象との比較により検証を行い、栄養塩段階によって異なる形態の食網動態を表現しうるモデルを構築した。

## 2.2. 研究方法

本研究方法として、構築した食物網モデルの内容、モデルの検証方法を以下に示す。

### 2.2.1. 食物網モデルの構築

微生物食物連鎖を含む食物網モデルを構築するにあたり、他研究で用いられている食物網モデルの構造、微生物食物連鎖を構成する細菌が摂取する基質、細菌を含む生物間の被捕食関係、各生物体からの栄養塩排出について既往知見をまとめ、それを元に、水界生物のサイズと機能に着目した概念的な食物網を表現するモデルを構築した。

### 2.2.2. 食物網モデルの検証

構築した食物網モデルを用いて系外からのリン負荷量変化に対する食物網動態を解析し、様々な栄養塩段階の実湖沼でのバイオマス観測結果との比較を行うことで、モデルの検証を行った。

リンは、窒素などと同じく生体に必須の元素であるが、多くの淡水域における植物プランクトン増殖はリンによって制限されている。リンは、淡水域の食物網の動態変化を支配する要因として重要と考え、リンを指標とした栄養度に着目した。

#### (1) 解析条件

本食物網モデルでは、植物プランクトンと細菌が摂取するリンと炭素の系外負荷を設定している。リン負荷量は実湖沼の流入レベルを含む負荷量範囲として  $0.0\text{gP day}^{-1}$  ~  $0.01\text{gP day}^{-1}$  を設定した。炭素負荷量については、実流域を想定した場合、リン負荷と同様に流域土地利用等に応じて増減するものと考えられることから、森林流域流出水（ラヒムほか、1998；高村ほか、2007）、污水处理排水（矢橋ほか、2000）、雨水（宇土ほか、2000）、水田排水（宇土ほか、2000）、農地排水（高村ほか、2007）の観測結果を用いて、流出水のリン濃度と炭素濃度を関係を整理した。それら測定水の C:P モル比は、森林流域で 300 程度、処理排水および農地排水で 20 程度であり、栄養度が高い流出水ほど C:P 比が低い（リンに対する炭素が小さい）傾向が見られる。この測定値をもとに、リン濃度と炭素濃度の関係式（図 2-1）を作成して食物網モデルの炭素流入負荷を設定した。

単位容量ボックスを模した水界に対して、炭素およびリン負荷を定常条件として与えた。また、系外への流出は、モデル全要素について基本流出率、サイズが比較的大きいメソおよびマイクロ動物プランクトン、マイクロ植物プランクトン、原生生物については魚類等高次生物による捕食流出率を考慮した。

また、以降に示す第 2 章、第 3 章、第 5 章および第 6 章における本研究のモデル解析では、一定流入条件での定常計算を行っている。初期値に左右されない定常解が得られる長期計算を行ったうえで、計算結果を抽出整理した。

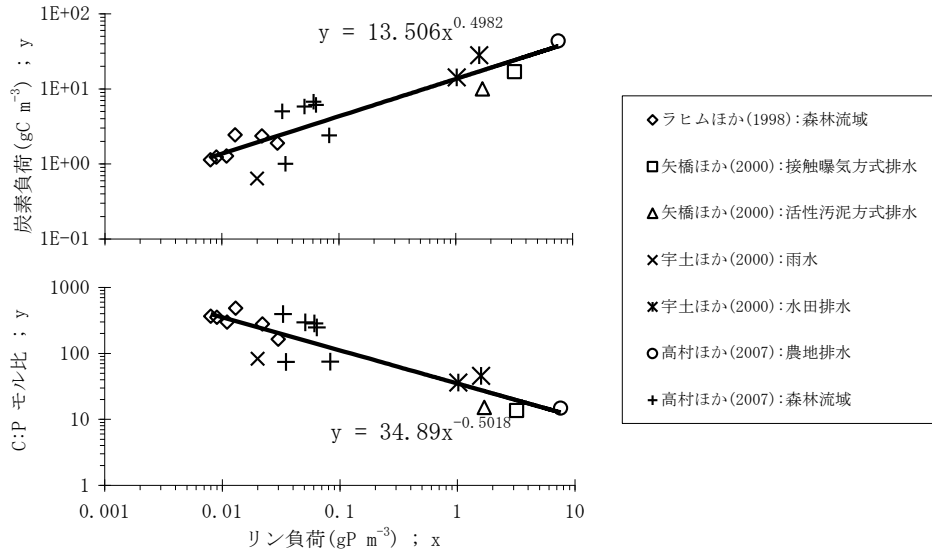


図 2-1 系外負荷のリンと炭素の関係

(2) 食物網モデルと観測事象の比較

本食物網モデル計算結果と実湖沼観測結果の比較においては、水域ごとの富栄養度を考慮して比較するため、表 2-1に示す栄養塩段階を設定し、計算結果の T-P 濃度から各栄養塩段階に相当する計算結果バイオマス平均値と観測結果を比較することとした。なお、本モデル解析は、栄養塩段階の変化とそれに応じた基礎的な生物相互作用の関係から、細菌が食物網におよぼす影響を把握することを目的としており、水温や日射変化等の環境因子の影響を踏まえない概念的なモデル解析である。計算結果との比較に用いる観測結果についても、年間にわたり複数回計測された値の平均値を用いることで、環境因子の影響を可能な限り排除したものとした。

本食物網モデルの検証では、バイオマスとその構成割合、植物プランクトンおよび捕食者の優占関係、エネルギーフロー、植物プランクトン1次生産速度、リン再生について、栄養塩段階ごとにモデル計算結果と観測事象を比較した。

表 2-1 栄養塩段階

栄養塩段階	T-P濃度
極貧栄養	0.004 mg L <sup>-1</sup> 以下
貧栄養	0.004 ~ 0.010 mg L <sup>-1</sup>
中栄養	0.010 ~ 0.035 mg L <sup>-1</sup>
富栄養	0.035 ~ 0.1 mg L <sup>-1</sup>
過栄養	0.1 ~ 10 mg L <sup>-1</sup>

※極貧栄養～富栄養まではOECD(1982)にもとづきランク分け、過栄養は後述する実水域の過栄養湖T-P濃度を参考に10mg L<sup>-1</sup>までとした。

## 2.3. 食物網モデルの構築

### 2.3.1. 他研究の食物網モデル

Azam et al. (1983) により微生物食物連鎖の概念が示された後、水界のモデリングに構成要素としての細菌が取り入れられてきた。

DeAngelis et al., 1989) は、食物網の復元力 (レジリエンス) に対する栄養塩再生と食物連鎖長の影響を考察することを目的として、栄養塩、植物プランクトン、動物プランクトン、細菌、デトリタス、魚類からなるモデルを用いた。このモデルでは、細菌は食物連鎖の一部として組み込まれているが、その増殖はデトリタスによってのみ制限される。

Nakata & Doi (2006) は、栄養塩 (窒素, リン酸, ケイ酸), 有機物 (デトリタス, 溶存態), 植物プランクトン, 動物プランクトン, 細菌からなる生態系モデル (図 2-2) を用いて、全球レベルでの海洋炭素収支を解析した。各生物はサイズに基づく被捕食関係により結ばれており、なかでも微生物食物連鎖を構成する代表的なコンパートメントである細菌とその他生物の相互関係については、細菌はサイズ  $2\sim 5\mu\text{m}$  の従属栄養性鞭毛虫のみに捕食されることで食物連鎖に取り込まれる。また、細菌は有機物 (Detritus, Dissolved Organic Matter) を摂取して増殖することとしており、無機態栄養塩は植物プランクトンのみが摂取することとしている。

José & Jürgen (2008) は、制限栄養塩 (Nutrient), デトリタス, 植物プランクトン (Autotroph), 植食動物 (Herbivore), 肉食動物 (Carnivore), デトリタス食者 (Detritivore) を構成要素とする生食連鎖と腐食連鎖 (微生物食物連鎖と同義) からなる概念的な食物網モデル (図 2-3) を用いて、栄養塩負荷増加が食物網の変遷におよぼす影響を考察している。このモデルは、生物サイズを簡略化した水界食物網の最小限の機能を表現したものであり、細菌に相当するデトリタス食者はモデルにおける連鎖最上位の肉食動物によって捕食されることとしている。また、Nakata & Doi (2006) と同様に、細菌は有機物に相当するデトリタスを摂取して増殖し、無機態栄養塩は植物プランクトンのみによって摂取されることとしている。

小山ほか (2010) は、栄養塩 (硝酸性窒素およびアンモニア性窒素), 有機物 (難分解性, 懸濁態, 溶存態), 植物プランクトン (珪藻, 藍藻, 緑藻), 動物プランクトン, 細菌 (従属栄養性細菌, 硝化細菌) からなる生態系モデル (図 2-4) を用いて、汽水湖の年間を通した窒素挙動把握と、細菌群をモデルに組み込むことの有用性を検討した。このモデルは、植物プランクトンと動物プランクトンを中心とした従来型のモデルに細菌をコンパートメントとして追加しているが、細菌の機能は無機態栄養塩摂取 (硝酸態窒素), 有機物摂取, 硝化のみであり、食物連鎖からは独立した存在として捉えている。

田中ほか (2011) は、非静水圧流動モデルをベースとして、栄養塩 (窒素, リン酸, ケイ酸), 有機物 (懸濁態, 溶存態, 同化性溶存有機炭素: ADOC), 植物プランクトン, 動物プランクトン, 細菌からなる浮遊生態系モデル (図 2-5) を構築し、伊勢湾を対象とした現地適用性の確認と微生物ループのはたす役割について考察を行った。このモデルは、生食連鎖と微生物食物連鎖の各生物間の複雑な捕食-被食関係を表現しており、細菌は原生動物 (動物プランクトンに捕食されるため小型サイズの動物と考えられる), および動物プランクトンに

捕食される。また、細菌は植物プランクトンと同様に溶存態無機栄養塩を摂取することとしており、細菌と植物プランクトンは栄養塩をめぐる競争関係として表現されている。

Chen et al. (2004a) は貧栄養湖の食物網解析のため、生物サイズに基づく細菌、動物プランクトン、植物プランクトンの被捕食関係をモデル化している (図 2-6)。細菌は小型動物プランクトンに捕食され、デトリタスとリン酸塩を摂取することとしている。また、細菌が関係する栄養塩フローにおいて、上記に示した他のモデルと異なる点として、細菌が栄養塩 (リン酸塩) を直接的に排出しないことが挙げられる。

以上のように、微生物食物連鎖を代表する生物である細菌については、他生物との被捕食関係、および直接的に摂取利用する物質を何とするか、また栄養塩の直接排出の有無、についての表現方法が様々ある。食物網の個体群動態は直接・間接の種間相互作用の影響を受けるが捕食・被食関係を通じた相互作用の生じ方は食物網の構造に依存するもの (近藤, 2005) であることから、本研究で構築する食物網モデルは、生物の機能と生物間の相互関係に代表的な基本的概念を導入すべきと考える。

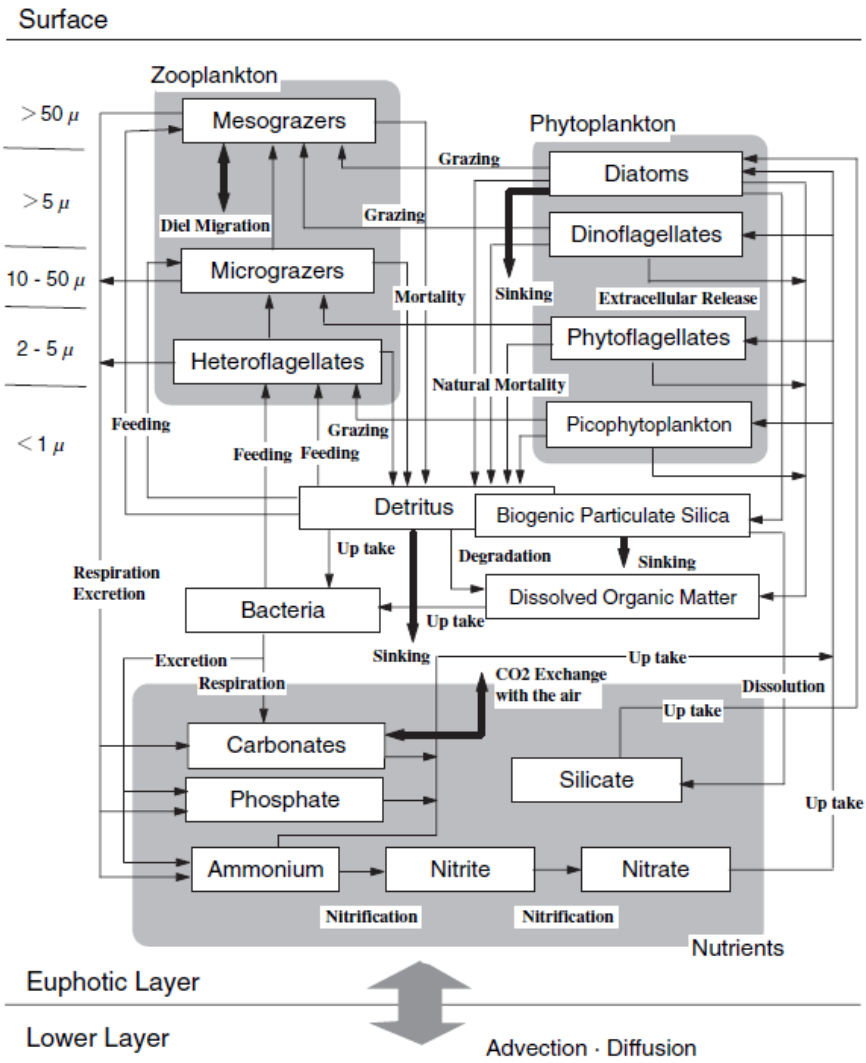


図 2-2 Nakata & Doi (2006) の微生物食物網を踏まえた海域生態系モデル

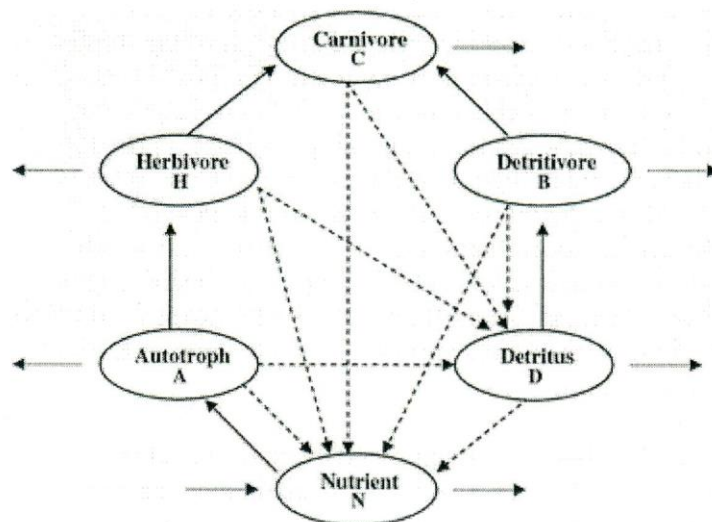
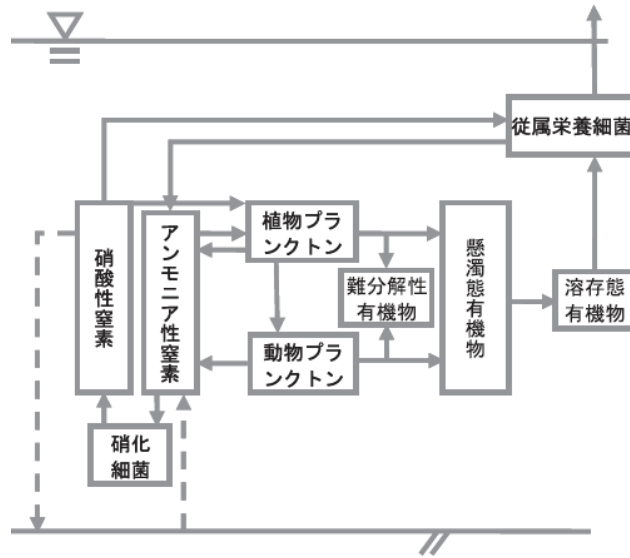


図 2-3 José & Jørgen (2008) の概念的食網モデル



※破線プロセスは最下層のみ発生

図 2-4 小山ほか (2010) の浮遊細菌群を含む生態系モデル

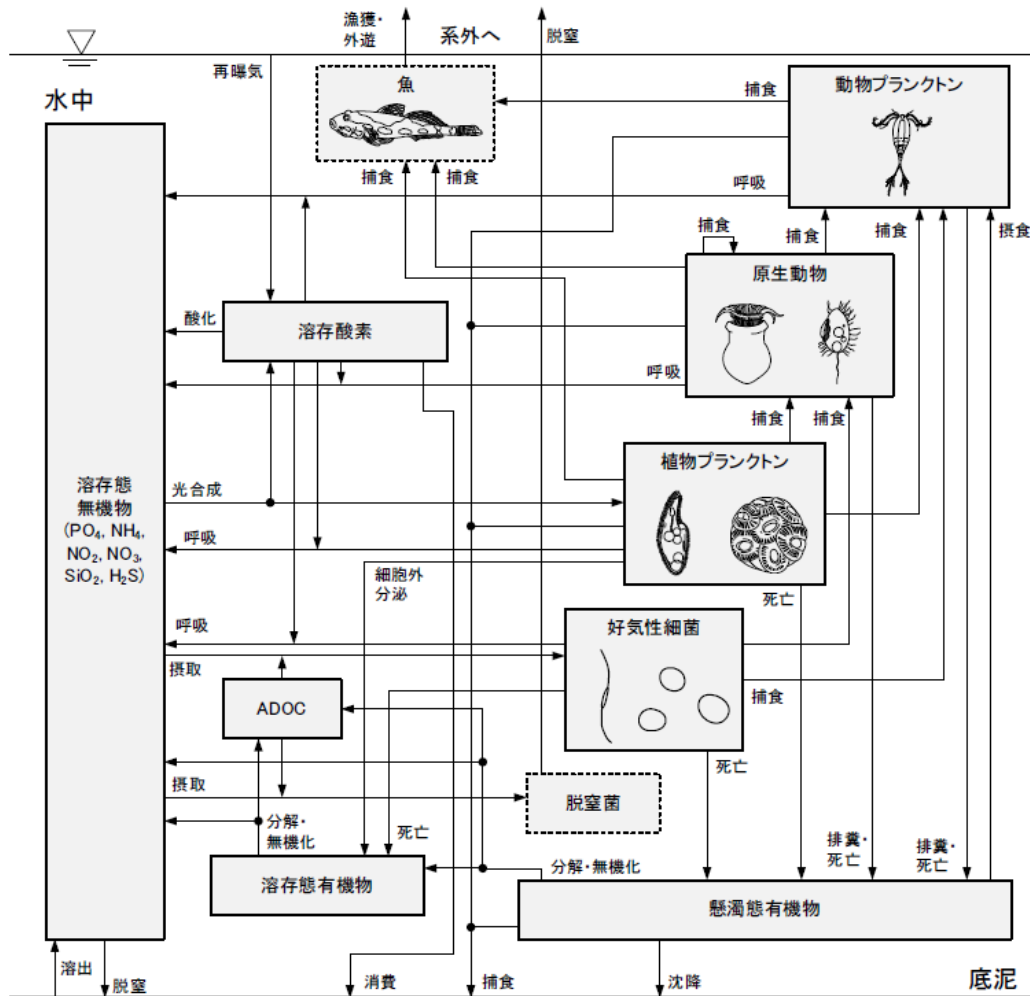


図 2-5 田中ほか (2011) の浮遊生態系モデル

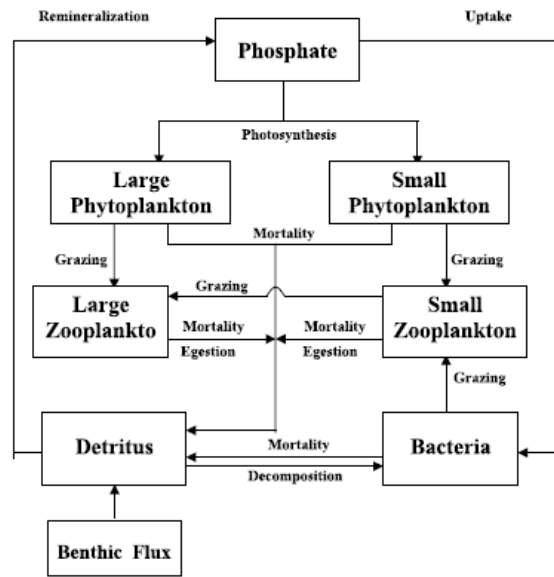


図 2-6 Chen et al. (2004a) の貧栄養水域を対象とした食物網モデル



## 2.3.2. モデルに考慮すべき生物機能と生物間の相互関係

微生物食物連鎖を含む食物網モデルを構築するにあたり、考慮すべき生物機能と生物間の相互関係をまとめた。

### (1) 細菌が利用する基質

水界中の細菌は、炭素源またエネルギー源として有機態炭素を利用し、取り込んだ有機物の一部を体成分に変える（木暮, 1999）。細菌細胞内への有機物の取り込みは、細胞膜を通じた能動的輸送系の摂取（関, 1992）であり、分子量が最大でも 600 程度の低分子溶存有機物を取り込むことができるとされている（永田, 2000）。河川や湖水中に含まれる溶存有機物は多種多様な有機物から構成されており（亀田ほか, 1999）、それには、植物プランクトンが光合成で生産した有機物の一部を細胞外に放出する低分子化合物（永田, 1993）や生物の排出物や遺骸等に代表される高分子化合物がある。細菌が高分子溶存有機物を利用する際には、細胞外酵素を用いて高分子基質（ポリマー）を加水分解したのち低分子化した基質（モノマー）を取り込むというステップを踏むのが普通（永田, 1993）とされている。

また、細菌増殖については、有機態炭素の他にリンや窒素といった栄養塩類もその制限物質となる（Pinhassi et al., 2006）。細菌のリン利用性について、室内実験（Posch et al., 2007）やメソコズム実験（Tanaka, 2009）では、リン（ $K_2HPO_4$ ）を添加することによって細菌生産が活性化し、バイオマスが増加することが確認されている。

細菌が栄養塩類を摂取することは、同様に栄養塩類を摂取する植物プランクトンとの関係において競合性が生じる。Jansson (1988) は、大腸菌と藻類の無機態リンの利用について調査し、細菌が低濃度のリンを効率的に利用すること、水中の無機態リンは大腸菌と藻類に共有されることを示した。Wheeler & Kirchman (1986) は無機態窒素、Currie and Kalf (1984) はリンの同化に関して、細菌は植物プランクトンに対する優れた競争者であることを報告した。実証研究（Zohary & Robarts, 1998）では、細菌がオルトリン酸態リンの摂取を支配し、その結果、低濃度環境においてはリン摂取に関する藻類への優れた競争相手であるとの結論を示している。

以上より、細菌は炭素ほかに窒素やリンに代表される栄養塩類を基質として利用しており、そのことで植物プランクトンと競合関係にある。本モデルでは、多くの淡水域において植物プランクトンの制限因子と考えられているリンに着目し、リンおよび炭素（有機物と称する）をめぐる生物間の関係の概念を図 2-7 のように考えた。

ここで、本モデルの有機物には各生物の遺骸と排泄物、植物プランクトンの細胞外排出物などが含まれており（後述）、先に述べた低分子と高分子有機化合物を総じたモデル要素となっている。田中ほか（2011）の浮遊生態系モデルでは、生物遺骸や排糞を含む懸濁態有機物が細菌の出す酵素によって生物利用可能な形態（同化性有機態炭素；AOC）に分解されたのち細菌に摂取されるという詳細な定式化を行っているが、分解に係る速度パラメータはチューニングされた値を用いており、酵素分解を含めたモデル化は不確

実性が大きいと考えられる。本モデルの細菌は低分子有機物（植物プランクトンの細胞外排出物）と高分子有機化合物（生物遺骸や排糞）を含む有機物を直接的に摂取することとした。なおこのことは、高分子有機化合物が容易に加水分解されると仮定することに等しい。

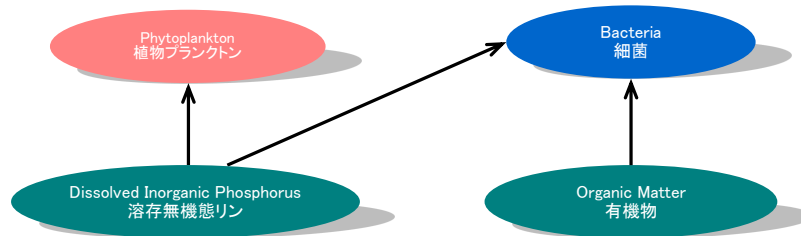


図 2-7 基質をめぐる生物間関係（矢印：消費関係）

## (2) 被食と捕食の関係

### 1) 細菌が絡む被捕食関係

湖沼沖帯の水中に存在する細菌の大きさは、琵琶湖で  $0.56 \mu\text{m} \sim 0.72 \mu\text{m}$ 、Constance 湖（ドイツ）で  $0.38 \mu\text{m} \sim 0.58 \mu\text{m}$ 、Michigan 湖（アメリカ）で  $0.30 \mu\text{m} \sim 0.52 \mu\text{m}$  と微小である（中野，2000）。

細菌捕食は、“従属栄養鞭毛虫類”と“繊毛虫類”が主としてこの地位を占めているものと考えられている（原，1990）。従属栄養鞭毛虫による細菌の捕食は、数々の現地観測において、その被食-捕食関係が確認されている。例えば Fukami et al. (1996) は高知県浦ノ内湾において細菌と従属栄養鞭毛虫の分布と季節変動を観察し、鞭毛虫は細菌が極大を示したあと約 1 週間遅れてピークを示すことが多く、しかも両者の変動は 1 ないし 2 週間のズレを保ちつつほぼ同様の季節変動を示したことを報告、両者の被食者-捕食者の関係を示した。木暮 (1999) によると、鞭毛虫が細菌を捕食している主な根拠は、サイズが細菌の数倍から一桁程度上で細菌を捕食しやすい範囲にあること、細菌との分布に相関があることとしている（淡水および海洋の有光層のデータをまとめると両者の細胞量はほぼ 1:1000 の関係にある）。

繊毛虫の中にも細菌食を行う種が多く存在し、細菌にとって繊毛虫による被食は鞭毛虫によるそれに匹敵するかあるいは上回ることが中栄養～過栄養水域において報告されており、湖沼が富栄養化するにしたがって細菌食の繊毛虫が全繊毛虫に占める割合が高くなると報告されている（中野，2000）。これに対し、貧・中栄養水域では、繊毛虫の現存量は鞭毛虫に比較して低いことが多く、鞭毛虫に比べると細菌捕食者としての重要性は低いとされている。

鞭毛虫や繊毛虫は細菌を捕食することに加えて、体長  $0.2 \mu\text{m} \sim 2 \mu\text{m}$  のピコ植物プランクトンも捕食する（中野，2003）。また繊毛虫は鞭毛虫も捕食する。Jürgens et al. (1996)

は室内実験において、繊毛虫 3 種、ワムシ 2 種、カイアシ類 6 種、枝角類 6 種に対して鞭毛虫を餌として与え、捕食速度を調べた結果、繊毛虫 > ワムシ、枝角類の順で捕食速度が比較的高いことを示した（カイアシは低い）。湖沼における鞭毛虫の主な捕食者は繊毛虫であるとの報告は多い（中野，2003）。

枝角類も細菌を捕食する生物として認識されている。Hart et al. (2000) は食物連鎖に関する多くの既存研究を整理し食物網モデル（数値シミュレーションモデルではなく生物間フローを整理したモデル）を作成したうえで Kinneret 湖（イスラエル）の炭素フラックスを算出、枝角類は鞭毛虫・繊毛虫と同じく細菌を摂食、春季と夏季の細菌生産炭素の 1/3 を消費していることを示した。さらに枝角類は鞭毛虫や繊毛虫を捕食する。高村（2009）は枝角類が多いと細菌を多く摂食するが、鞭毛虫・繊毛虫も減らすことで細菌量への影響は帳消しになってしまうことを指摘しており、細菌量に影響を与える捕食関係は、鞭毛虫・繊毛虫によって補償される関係にあると考えている。

また、ワムシ類も細菌捕食者となりえると考えられている。Kato (1992) は富栄養化が進行した諏訪湖においてエンクロージャー実験を行い、細菌捕食者である原生生物が低い現存量であったにもかかわらずワムシ類 *Keratella cochlearis* が高い現存であったことから、ワムシ類による細菌の直接消費を指摘している。

また、生物サイズと捕食形態からは、細菌捕食は以下のように考えられている。

原生生物（鞭毛虫および繊毛虫）による細菌の捕食はサイズ選択的であり、比較的大型の細菌が多く捕食され、原生生物のなかでも、特に 20  $\mu\text{m}$  以下のサイズの従属栄養性ナノ鞭毛虫は、微生物食物連鎖において細菌摂食者としてもっとも役割が大きい（中野，2003）。鞭毛虫が細菌を摂食する方法は、濾過摂食 (filter feeding)、捕獲摂食 (raptorial feeding) および拡散摂食 (diffusion feeding) であるが、濾過摂食と捕獲摂食が一般的であり、サイズ選択的な摂食を行う（濾過摂食者は 1  $\mu\text{m}$  以下の小型の細菌を選択的に摂食、捕獲接触者は 1  $\mu\text{m}$  以上の大型の細菌を摂食する傾向がある）（中野，2006）。

繊毛虫も鞭毛虫と同じくサイズ選択的な細菌捕食を行い（比較的大型の細菌が多く摂食される）、細菌にとって繊毛虫による被食は鞭毛虫によるそれに匹敵するかあるいは上回ることも、中栄養～過栄養水域において報告されている（中野，2000）。Beaver & risman (1982) はアメリカの 20 湖沼において繊毛虫の現存量と属レベルでの組成を調べた結果、湖沼が富栄養化するにしたがって細菌食の繊毛虫が全繊毛虫に占める割合が高くなると報告している。

以上の細菌が絡む被捕食関係をまとめると、ナノサイズ (2  $\mu\text{m}$ ～20  $\mu\text{m}$ ) の原生生物（従属栄養性鞭毛虫類と繊毛虫）は濾過食者でありサイズ選択的な摂食を行うことから、よりサイズの小さな細菌とナノ・ピコ植物プランクトンを捕食する。また、マイクロサイズ (20  $\mu\text{m}$ ～200  $\mu\text{m}$ ) の枝角類は濾過食者であり、細菌に加えてナノ・ピコ植物プランクトンを捕食する。以上より、基質～低次捕食者が絡む被捕食関係の概念は図 2-8 のように考えた。

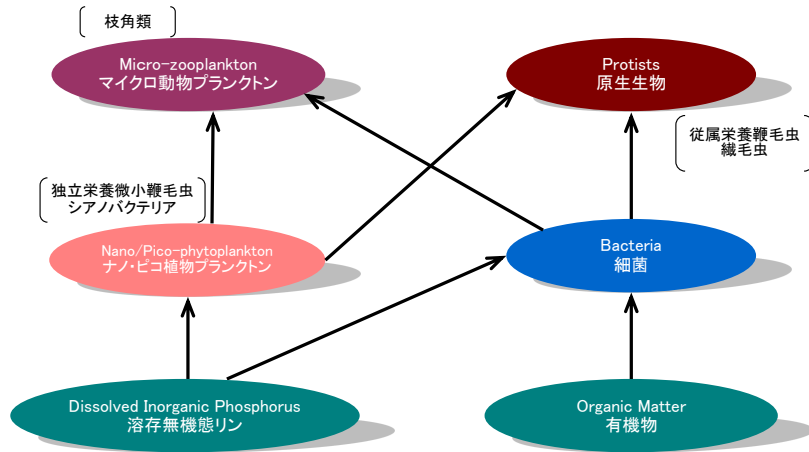


図 2-8 基質～低次捕食者が絡む被捕食関係（矢印：消費関係）

## 2) 原生生物より高次の捕食者

ナノサイズ ( $2\mu\text{m}$ ～ $20\mu\text{m}$ ) の原生生物（鞭毛虫や繊毛虫など）は、マイクロサイズ ( $20\mu\text{m}$ ～ $200\mu\text{m}$ ) の原生動物に被食される（例えば, Sherr et al., 1989）. さらに大型のカイアシ類は珪藻などの比較的大型の植物プランクトンばかりではなく原生動物を多く摂食する（例えば, Kleppel, 1991）.

枝角類やカイアシ類は植食性メソ動物プランクトンを代表する分類群で、餌である植物プランクトンバイオマスや微生物食物網に大きな影響を与える (Sommer et al., 2002). メソ動物プランクトンとは Dussart (1965) により定義された大きさ  $0.2\text{mm}$ ～ $2\text{mm}$  の動物プランクトンである.

枝角類は餌サイズにのみ依存する非選択的濾過捕食者で、多くの湖沼で優占するためよく研究されている分類群である (Sommer et al., 2002).

カイアシ類は、小さなサイズレンジ ( $0.2\mu\text{m}$ ～ $200\mu\text{m}$ ) では分かれていた生食物連鎖および微生物食物連鎖を結合させる中・大型動物プランクトンであり、この動物プランクトン群集の平均約 7～8 割をカイアシ類 (Copepoda) が占めることから、カイアシ類は海洋食物連鎖の中核的な生物群である (上, 2010). カイアシ類の摂食様式 (濾過摂食, filter feeding) では、彼らの刺毛で捕捉することのできない微小粒子の摂食効率が極端に低く、バクテリアを直接捕食することができず、*Acartia clausi* の成体は  $7\mu\text{m}$  以下の粒子をほとんど摂食できないことが実験室で確かめられている (越川, 1999).

Hart (2000) は多くの既存研究から生物間の捕・被食関係を整理した結果から、カイアシ類が枝角類を捕食する関係性を用いている. また、高村 (2009) の水界中のエネルギーフロー概念図では、カイアシ類は枝角類より高次にあると考えている.

サイズ選択捕食機能を有するカイアシ類と枝角類の捕・被食関係は複雑であると考えられるが、一般的にカイアシ類が枝角類より高次の栄養段階にあると考えられる.

以上の生物間の被捕食関係をまとめると、ナノサイズの原生生物（鞭毛虫や繊毛虫）はマイクロサイズ（20 μm～200 μm）の原生動物（枝角類に代表される）に被食される。さらにマクロサイズの原生動物はより大型のカイアシ類に被食される。

メソサイズ（0.2mm～2mm）のカイアシ類は珪藻類に代表される比較的大型の植物プランクトンも捕食するため、植物プランクトンを出発点とする生食食物連鎖と、細菌を出発点とする微生物食物連鎖を結合する存在であり、水界食物連鎖の中核的な生物群と考えることができる。

基質～高次捕食者の被捕食関係の概念は図 2-9のように考えた。

なお、植物プランクトンについては、比較的小型の捕食者連鎖にとりこまれるナノ・ピコサイズ植物プランクトンと、大型の捕食者連鎖にとりこまれるマイクロサイズ植物プランクトンの2種類を設定した。

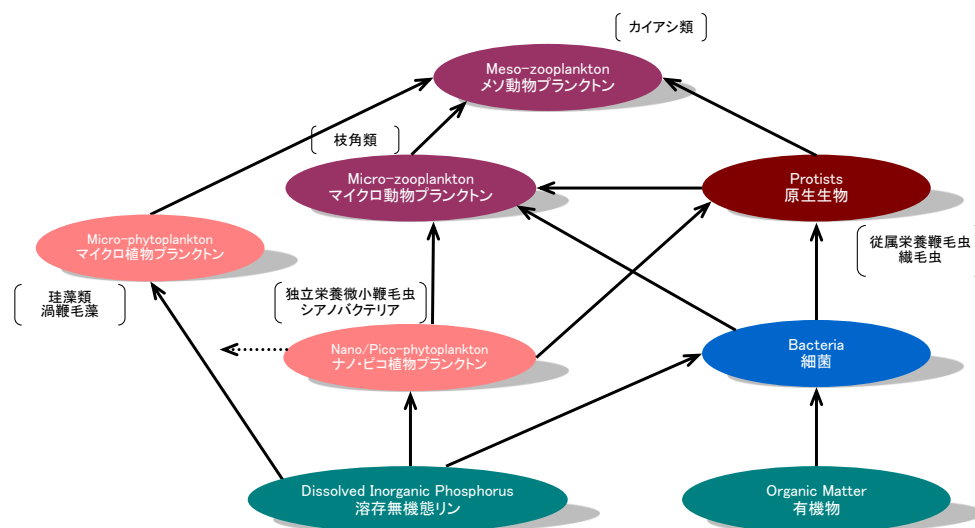


図 2-9 基質～高次捕食者の被捕食関係（矢印：消費関係）

### (3) 生物による排出

各生物体からの栄養塩排出は、栄養塩類の水中への回帰の面で重要であり、様々な研究が行われてきた。

#### a. 植物プランクトン

水域表層の1次生産者である植物プランクトンは、光合成で生産した有機物の一部を溶存有機物として細胞外に放出すること (Fogg, 1983) が知られており、易分解性の低分子化合物を多く含むこれら細胞外光合成産物は、微生物ループの基盤である細菌生産を支える基質の一つとして重要である (永田, 1993)。

なお、細菌に利用される溶存有機物の定義については、一定サイズ以下の有機物を“溶存”としている。海洋学では孔径  $0.7\mu\text{m}$  前後のグラスファイバー・フィルター濾過されたものを溶存有機物として定義されていることが多い (永田, 2002)。

#### b. 細菌

水界中の細菌は、エネルギー源として有機態炭素を利用し、取り込んだ有機物の一部を体成分に変え、残りの部分をエネルギーとして使って通常最終的に炭酸ガスとして捨てる (木暮, 1999)。この体成分となる部分の割合は同化効率と呼ばれ、エネルギーとして使用され炭酸ガスとして捨てられる部分が、“有機物分解”に相当する。

また、Jansson (1988) は大腸菌を使った実験を行い、大腸菌がリンを取り込むだけでなく、かなりの速度でそれを排出するとしている。

#### c. 鞭毛虫と動物プランクトン

Nakano (1994a) は琵琶湖から単離した従属栄養鞭毛虫 (*Spumella* sp.) を用いて、異なる元素比 (C:N:P 比) の細菌を餌として与えたときの、鞭毛虫によるアンモニアおよび溶存態リンの排出速度と排出の元素比を検討した。鞭毛虫は低い CP 比や低い NP 比の細菌を摂取した場合、鞭毛虫は過剰なリンを溶存有機物の形態で放出し、逆に両比率が高い (CP 比 70 以上) 細菌の場合は、リン放出速度が著しく低下すること報告しており、鞭毛虫によって排出される栄養塩の NP 比率は餌となる細菌の栄養塩比率のわずかな変化に敏感であることを示した。また、摂食された窒素とリンとでは、リンよりも窒素の方がより多く排出されるようであったと報告している。

また、栄養段階で上位にある動物プランクトンをはじめとする生物群は、一般的に恒常性 (ホメオスタシス) によって、ほぼ一定の元素組成比を維持する (原島ほか, 2007)。

### 2.3.3. モデル構築

#### (1) モデルの基本構造

以上のようにまとめられた水界生物の被捕食関係と各生物機能をもとに、本研究で用いる食物網モデルを構築した。

##### 1) 消費関係

食物網における生物は被捕食関係を通して相互に関係しあっており、食物網のモデル化に際しては、それら関係を適切に考慮することが必要となる。

本研究では、水界食物網の代表的な役割を担う基礎生産生物、捕食生物、分解生物、および生産者基質に注目して、生食連鎖および微生物食物連鎖によって構成される図 2-10 に示す概念的な食物網モデルを構築した。両連鎖構成生物のサイズに基づく被捕食関係と、それら連鎖の基質として有機物とリンを考慮した概念的な食物網モデルである。

生食連鎖として、生物利用可能な溶存無機態リン(DIP)を摂取して1次生産を行うマイクロサイズ植物プランクトンとナノ・ピコサイズ植物プランクトン、それら植物プランクトンをサイズにより捕食対象とするメソサイズ動物プランクトンとマイクロサイズ動物プランクトンを配置した。

微生物食物連鎖では、細菌が有機物および DIP を摂取して増殖する。細菌を捕食する生物は従属栄養鞭毛虫類(HNF)と繊毛虫類が主としてこの地位を占めており、また鞭毛虫や繊毛虫は細菌を捕食することに加えて、 $0.2\mu\text{m}$ ~ $2\mu\text{m}$ のピコ植物プランクトンも捕食する。本モデルでは、細菌とナノ・ピコ植物プランクトンの捕食者として、原生生物(HNFと繊毛虫)を配置した。ナノサイズ( $2\mu\text{m}$ ~ $20\mu\text{m}$ )の原生生物(鞭毛虫や繊毛虫)は、マイクロサイズ( $20\mu\text{m}$ ~ $200\mu\text{m}$ )の原生動物に捕食される。マイクロサイズの原生動物である枝角類は餌サイズにのみ依存する非選択的ろ過捕食であり、直接的な細菌食者でもある。本モデルでは、マイクロ動物プランクトンは、ナノ・ピコ植物プランクトンと原生生物、さらに細菌を捕食することとした。さらに大型のカイアシ類は、珪藻などの比較的大型の植物プランクトンばかりではなく原生動物を多く摂食する。本モデルでは、両連鎖の最上位捕食者としてメソサイズ( $0.2\text{mm}$ ~ $2\text{mm}$ )の動物プランクトンを配置し、マイクロ植物プランクトン、原生生物、マイクロ動物プランクトンを捕食することとした。

## 2) リン循環のモデル化

リンは、植物プランクトンおよび細菌増殖の必須元素であり、増殖のためのリン摂取をめぐる両者は競合関係にある。

リンは、生産者による水中から細胞内への取り込み、捕食活動にともなう呼吸、排泄・死滅による水中回帰、摂取・捕食による生物間輸送により食物網を循環するが、それら循環過程は各生物の炭素：リン比（C:P比）と捕食物のC:P比によって変化する（中野，2000）。生物態のC:P比は各生物によって様々な値をとることが知られており、中野（2000）によると細菌のC:P比は植物プランクトンと比べて低く、植物プランクトンの中でも珪藻類はシアノバクテリアと比較して高いとされている。生体に必須のある元素が他の元素に比べて欠乏した餌を与えられた捕食者は、この欠乏した元素を主に自身の体を作るために利用するため、その元素の排出は小さく抑えられる（Sterner, 1990）。したがって、被捕食物によって捕食者のリン回帰量や高次生物へのリン輸送量が異なることとなる。また水中の栄養塩段階の違いによってもリン循環における各生物の果たす役割が異なるとされている（中野，2000）。

以上のようなリン循環過程を表現するため、本食物網モデルでは、文献値を参考に各生物に対して異なるC:P比を設定し、原生物および動物プランクトンは摂取物から得られるリン量と自身のC:P比に応じて、排泄および呼吸によるリン排出量を調整することとした。基質のC:P比に応じて自身のC:P比が変化する細菌に対して、原生物および動物プランクトンは可能な限り一定のC:P比を保持することとなる。植物プランクトンのC:P比は一定値としている。系外流入とデトリタスによって構成される有機物は、各生物のC:P比、系外からの炭素負荷によりC:P比が変化する。

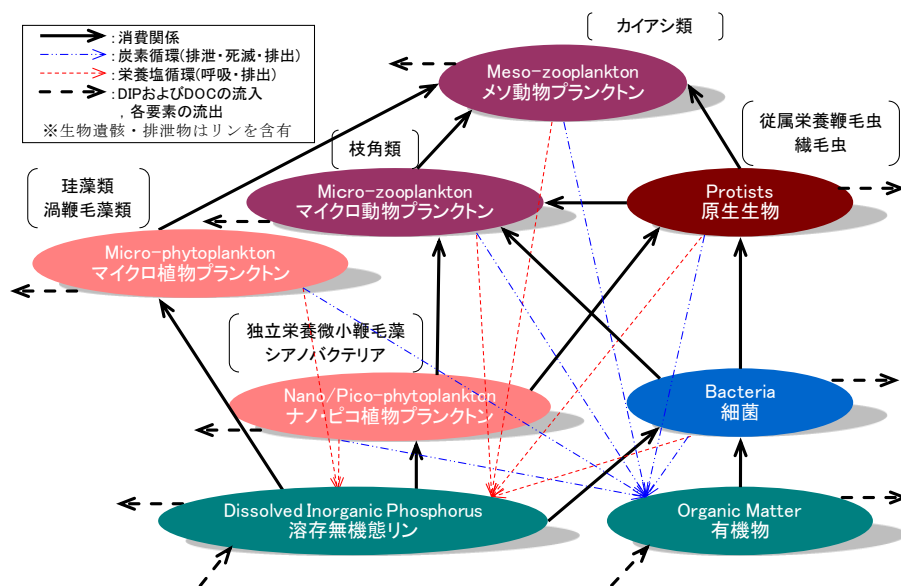


図 2-10 構築した概念的な食物網モデル



### 3) 細菌のリン摂取

細菌は水中に溶存している無機態リン (DIP) を摂取する。また、2.3.2 (1) において示したとおり、細菌はもともと水中に存在している低分子有機化合物や細胞外酵素によって分解された低分子有機化合物を細胞膜を通して摂取する。加水分解される高分子有機化合物は生物遺骸や排糞などによって構成されており、それらにはリンが含まれる。その含有リンは分解の過程で水中に溶存化され、細菌が摂取することのできる DIP になると考えられる。

DIP を摂取する生物には、細菌のほかに植物プランクトンがあり、それら生物は DIP をめぐって競合する関係であり、どちらの生物が DIP を多く利用するかが、それら生物の優占状況を支配するものと考えられる。本食物網モデルでは、細菌は有機物を摂取することで有機物に含有されるリンも直接的に摂取することとしている。このことは先述の有機物加水分解により生成された DIP を細菌が独占的に摂取することを仮定するに等しいが、栄養塩の取り込みは細胞の表面を通して行われるので表面積/体積比が大きい小型の細胞の方が効率よく栄養塩を取り込むことができること (Hein et al., 1995; Rees, 2007)、また、リン濃度の低い環境に対して添加された溶存無機態リンは植物プランクトンよりも細菌に優占摂取されること (Zohary & Robarts, 1998) からも、細菌の DIP を摂取する基本的な能力 (細菌増殖が炭素等の他要因で律速されている場合除く) は、植物プランクトンよりも勝っていると考えられることから、その仮定は妥当であると考えられる。

他方、水中に有機物が多く存在すると考えられる富栄養環境では、植物プランクトンと細菌のリンをめぐる基本的な競合関係で細菌が優位であるとの研究は筆者が検索した範囲では見当たらない。このことは有機物が水中に豊富に存在する場合、細菌は有機物から DIP を効率的に摂取しているためと考えられる。

そこで本食物網モデルにおける細菌は、増殖に必要とするリン量に対して有機物から摂取できる量の残りを DIP から摂取することとした。つまり、細菌が増殖に必要なリン量のすべてを有機物から得られる場合、植物プランクトンが DIP (もともと水中に存在) を独占して利用することとなる。他方、有機物のリン含有率が低い場合は、細菌は DIP に依存することとなり、植物プランクトンの競合者となる。

Tezuka (1990) では C:N:P 比の異なる基質 (400:40:1, 800:40:1, 1200:40:1) を与えて細菌培養試験を行った際の細菌 C:P 比はそれぞれ 176:1, 434:1, 464:1 であったことを示している。このことは、細菌は利用できる基質に応じて自身の C:P 比を大きく変化させることを意味しており、それにともないリン摂取量 (単位炭素量あたり) も変化するものと考えられる。

そこで本食物網モデルにおける細菌は、基質 C:P 比により変化する自身の C:P 比に応じたリン量 (単位炭素量あたり) を摂取とすることとした。つまり、低い C:P 比状態の細菌は、炭素摂取量あたりにより多くのリンを摂取することとなる。

## (2) モデル基礎式

本研究で構築した食物網モデルの基礎式を以下に示す。

### (a) マイクロ植物プランクトンおよびナノ・ピコ植物プランクトン

植物プランクトン現存量および植物プランクトン態リンは、式 (1) によって表わされる。植物プランクトンの増殖速度は、リン濃度  $DIP$  とともに増加するが、十分な濃度に達すると次第に飽和するモノー (Monod) 型とする。  $K_A$  は半飽和濃度で、この値が小さいほど、植物プランクトンが栄養塩 (リン) を取り込む効率がが高く、貧栄養な環境にも耐えられることを意味している (高村, 2009)。減少速度は、動物プランクトンによる捕食、呼吸、細胞外排出および流出とした。高次捕食者による捕食は、選択関数  $\delta_A$  によって制御されることとした。マイクロ植物プランクトンはマイクロ動物プランクトンに、ナノ・ピコ植物プランクトンは原生生物に捕食されることとし、例えばマイクロ動物プランクトンについては、  $\delta_A=1$  の場合 ( $\delta_p=0$ )、マイクロ動物プランクトンはマイクロ植物プランクトンのみを捕食することとした。  $\delta_A=0$  の場合、原生生物のみを捕食することとした。

#### ■ マイクロ植物プランクトン $C_{A1}$ , ナノ・ピコ植物プランクトン $C_{A2}$ ( $gC\ m^{-3}$ )

$$\frac{dC_{Ai}}{dt} = B_1 - \sum_{i=2}^5 B_i - \text{流出} \quad (\text{式1a})$$

$$\text{摂取} \quad B_1 = G_{Ai} \cdot \frac{DIP}{K_{Ai} + DIP} \cdot C_{Ai}$$

$$\text{呼吸排出} \quad B_2 = r_{Ai} \cdot C_{Ai}$$

$$\text{細胞外排出} \quad B_3 = e_{Ai} \cdot B_1$$

$$\text{被食} \quad B_4 = \delta_{Ai} \cdot \frac{G_{Zi} \cdot C_{Ai}}{K_{Zi} + C_{Ai}} \cdot C_{Zi} + \delta_{Ai} \cdot \frac{G_P \cdot C_{Ai}}{K_P + C_{Ai}} \cdot C_P$$

$$\text{死滅} \quad B_5 = m_{Ai} \cdot C_{Ai}^2$$

#### ■ 植物プランクトン態リン $N_{Ai}$ ( $gP\ m^{-3}$ )

$$\frac{dN_{Ai}}{dt} = P_1 - \sum_{i=2}^5 P_i - \text{流出} \quad (\text{式1b})$$

$$\text{摂取} \quad P_1 = B_1 \cdot \gamma_{Ai}$$

$$\text{呼吸排出} \quad P_2 = B_2 \cdot \gamma_{Ai}$$

$$\text{細胞外排出} \quad P_3 = B_3 \cdot \gamma_{Ai}$$

$$\text{被食} \quad P_4 = B_4 \cdot \gamma_{Ai}$$

$$\text{死滅} \quad P_5 = B_5 \cdot \gamma_{Ai}$$

ここで、  $G_A$  : 植物プランクトンの増殖速度 ( $\text{day}^{-1}$ )、  $N$  : リン濃度 ( $\text{g}\ \text{m}^{-3}$ )、  $K_A$  : 増殖半飽和濃度 ( $\text{g}\ \text{m}^{-3}$ )、  $r_A$  : 捕食活動に対する活動呼吸の割合 (0-1)、  $e$  : 細胞外排出率 (0-1)、  $G_Z$  : 高次捕食者の捕食速度 ( $\text{day}^{-1}$ )、  $\delta_A$  : 高次捕食者の選択捕食率、  $\lambda$  : 係数、  $m_A$  : 死滅速度 ( $\text{m}^3\ \text{g}^{-1}\ \text{day}^{-1}$ )、  $\gamma_{Ai}$  : 植物プランクトンのリン組成比、  $i$  : 1~2 であり 1 がマイクロ植物プランクトン、 2 がナノ・ピコ植物プランクトンを意味する。

(b) メゾ動物プランクトンおよびマイクロ動物プランクトン

動物プランクトン現存量および動物プランクトン態リンは、式 (2) によって表わされる。動物プランクトンの増殖速度は、植物プランクトン量  $C_A$  および原生生物  $P$  ともに増加するモノー型とした。減少項は、有機物の排泄，呼吸，死滅，および流出とした。なお，メゾ動物プランクトンはマイクロ動物プランクトンおよびマイクロ植物プランクトンと原生生物，マイクロ動物プランクトンはナノ・ピコ植物プランクトンおよび細菌を捕食する。

「2.3.2 (3) c」において示したように，動物プランクトンをはじめとする高次捕食者は，ホメオスタシスによって，ほぼ一定の元素組成比を維持することが知られており，餌と自身の元素組成比の違いに応じて，栄養塩排出量に変化する。本モデルの動物プランクトンは摂取物から得られるリン量と自身の C:P 比に応じて，排泄および呼吸によるリン排出量を調整することとした。

■メゾ動物プランクトン  $C_{Z1}$ , マイクロ動物プランクトン  $C_{Z2}$  ( $gC\ m^{-3}$ )

$$\frac{dC_{Zi}}{dt} = B_4 - \sum_{i=6}^9 B_i - \text{流出} \quad (\text{式2a})$$

捕食	$B_4 = \delta_{Ai} \cdot \frac{G_{Zi} \cdot C_{Ai}}{K_{Zi} + C_{Ai}} \cdot C_{Zi} + \delta_{Pi} \cdot \frac{G_{Zi} \cdot C_P}{K_{Zi} + C_P} \cdot C_{Zi}$ $+ \delta_{Z1} \cdot \frac{G_{Z1} \cdot C_{Z2}}{K_{Z1} + C_{Z2}} \cdot C_{Z1} \quad (:\text{メゾ動物のみ})$ $+ \delta_{ZB} \cdot \frac{G_{Z2} \cdot C_B}{K_{Z2} + C_B} \cdot C_{Z2} \quad (:\text{マイクロ動物のみ})$
被食	$B_6 = \delta_{Z1} \cdot \frac{G_{Z1} \cdot C_{Z2}}{K_{Z1} + C_{Z2}} \cdot C_{Z1} \quad (:\text{マイクロ動物のみ})$
排泄	$B_7 = (1 - \varepsilon_{Zi}) \cdot B_4$
呼吸排出	$B_8 = r_{Zi} \cdot B_4$
死滅	$B_9 = m_{Zi} \cdot C_{Zi}^2$

■動物プランクトン態リン $N_{Zi}$  ( $gP\ m^{-3}$ )

$$\frac{dN_{Ai}}{dt} = P_4 - \sum_{i=6}^9 P_i - \text{流出} \quad (\text{式2b})$$

捕食 
$$P_4 = \delta_{Ai} \cdot \frac{G_{Zi} \cdot C_{Ai}}{K_{Zi} + C_{Ai}} \cdot C_{Zi} \cdot \gamma_{Ai} + \delta_P \cdot \frac{G_{Zi} \cdot C_P}{K_{Zi} + C_P} \cdot C_{Zi} \cdot N_P / C_P$$

$$+ \delta_{Z1} \cdot \frac{G_{Z1} \cdot C_{Z2}}{K_{Z1} + C_{Z2}} \cdot C_{Z1} \cdot N_{Z2} / C_{Z2} \quad (\text{:メソ動物のみ})$$

$$+ \delta_{ZB} \cdot \frac{G_{Z2} \cdot C_B}{K_{Z2} + C_B} \cdot C_{Z2} \cdot N_B / C_B \quad (\text{:マイクロ動物のみ})$$

被食 
$$P_6 = B_6 \cdot N_{Z2} / C_{Z2} \quad (\text{:マイクロ動物のみ})$$

排泄 
$$N_{Zi} / C_{Zi} \geq \gamma_{Zi} \text{ の場合 } P_7 = B_7 \cdot \gamma \quad (\gamma: \text{捕食物のリン含有率})$$

$$N_{Zi} / C_{Zi} < \gamma_{Zi} \text{ の場合 } P_7 = 0 \quad (\gamma_{Zi}: \text{動物プランクトンのリン含有率理想値})$$

呼吸排出 
$$N_{Zi} / C_{Zi} > \gamma_{Zi} \text{ の場合 } P_8 = N_{Zi} - C_{Zi} \cdot \gamma_{Zi}$$

$$N_{Zi} / C_{Zi} < \gamma_{Zi} \text{ の場合 } P_8 = 0$$

$$N_{Zi} / C_{Zi} = \gamma_{Zi} \text{ の場合 } P_8 = B_8 \cdot \gamma_{Zi}$$

死滅 
$$P_9 = B_9 \cdot N_{Zi} / C_{Zi}$$

■選択捕食

メソ動物プランクトンの選択捕食

$$\delta_{A1} = \frac{\pi_{A1} \cdot C_{A1}}{\pi_{A1} \cdot C_{A1} + \pi_{P1} \cdot C_P + \pi_{Z1} \cdot C_{Z2}} \quad (\text{式2c})$$

$$\delta_{P1} = \frac{\pi_{P1} \cdot C_P}{\pi_{A1} \cdot C_{A1} + \pi_{P1} \cdot C_P + \pi_{Z1} \cdot C_{Z2}} \quad (\text{式2d})$$

$$\delta_{Z1} = 1 - \delta_{A1} - \delta_{P1} \quad (\text{式2e})$$

マイクロ動物プランクトンの選択捕食

$$\delta_{A2} = \frac{\pi_{A2} \cdot C_{A2}}{\pi_{A2} \cdot C_{A2} + \pi_{P2} \cdot C_P + \pi_{ZB} \cdot C_B} \quad (\text{式2f})$$

$$\delta_{P2} = \frac{\pi_{P2} \cdot C_P}{\pi_{A2} \cdot C_{A2} + \pi_{P2} \cdot C_P + \pi_{ZB} \cdot C_B} \quad (\text{式2g})$$

$$\delta_{ZB} = 1 - \delta_{A2} - \delta_{P2} \quad (\text{式2h})$$

ここで、 $\delta$  : 動物プランクトンの植物プランクトン(A)・原生生物(P)・動物プランクトン(Z)選択捕食率,  $\epsilon_Z$  : 同化率(0-1),  $r_Z$  : 呼吸速度 ( $\text{day}^{-1}$ ),  $m_Z$  : 死滅速度 ( $\text{m}^3\ \text{g}^{-1}\ \text{day}^{-1}$ ),  $\pi$  : 選択捕食係数,  $i$  : 1~2 であり 1 がメソ動物プランクトン, 2 がマイクロ動物プランクトンを意味する。

(c) 原生生物（従属栄養性鞭毛虫および繊毛虫）

原生生物現存量および原生生物態リンは、式(3)によって表わされる。原生生物の増殖速度は、細菌量  $C_B$  とナノ・ピコ植物プランクトン量  $C_{A2}$  とともに増加するモノ一型とした。動物プランクトンによる捕食は、選択関数  $\delta_P$  によって制御されることとし、 $\delta_P=1$  の場合 ( $\delta_A=0$ )、動物プランクトンは原生生物のみを捕食することとした。減少項は、動物プランクトンによる捕食、有機物の排泄、呼吸、死滅、および流出とした。

原生生物は動物プランクトンと同様に、摂取物から得られるリン量と自身の C:P 比に応じて、排泄および呼吸によるリン排出量を調整することとした。

■原生生物  $C_P$  ( $gC\ m^{-3}$ )

$$\frac{dC_P}{dt} = B_{10} - B_4 - \sum_{i=11}^{13} B_i - \text{流出} \quad (\text{式3a})$$

$$\text{捕食} \quad B_{10} = \delta_B \cdot \frac{G_P \cdot C_B}{K_P + C_B} \cdot C_P + \delta_A \cdot \frac{G_P \cdot C_{A2}}{K_P + C_{A2}} \cdot C_P$$

$$\text{被食} \quad B_4 = \delta_P \cdot \frac{G_{Z1} \cdot C_P}{K_{Z1} + C_P} \cdot C_{Z1} + \delta_P \cdot \frac{G_{Z2} \cdot C_P}{K_{Z2} + C_P} \cdot C_{Z2}$$

$$\text{排泄} \quad B_{11} = (1 - \varepsilon_P) \cdot B_{10}$$

$$\text{呼吸排出} \quad B_{12} = r_P \cdot B_{10}$$

$$\text{死滅} \quad B_{13} = m_P \cdot C_P^2$$

■原生生物態リン  $N_P$  ( $gP\ m^{-3}$ )

$$\frac{dN_P}{dt} = P_{10} - P_4 - \sum_{i=11}^{13} P_i - \text{流出} \quad (\text{式3b})$$

$$\text{捕食} \quad P_{10} = \delta_B \cdot \frac{G_P \cdot C_B}{K_P + C_B} \cdot C_P \cdot N_B / C_B + \delta_A \cdot \frac{G_P \cdot C_{A2}}{K_P + C_{A2}} \cdot C_P \cdot \gamma_{A2}$$

$$\text{排泄} \quad N_P / C_P \geq \gamma_P \text{ の場合 } P_{11} = B_{11} \cdot \gamma \quad (\gamma: \text{捕食物のリン含有率})$$

$$N_P / C_P < \gamma_P \text{ の場合 } P_{11} = 0 \quad (\gamma_P: \text{原生生物のリン含有率理想値})$$

$$\text{呼吸排出} \quad N_P / C_P > \gamma_P \text{ の場合 } P_{12} = N_P - C_P \cdot \gamma_P$$

$$N_P / C_P < \gamma_P \text{ の場合 } P_{12} = 0$$

$$N_P / C_P = \gamma_P \text{ の場合 } P_{12} = B_{12} \cdot \gamma_P$$

$$\text{死滅} \quad P_{13} = B_{13} \cdot N_P / C_P$$

■選択捕食

原生生物の選択捕食

$$\delta_B = \frac{\pi_{PB} \cdot C_B}{\pi_{PB} \cdot C_B + \pi_{PA} \cdot C_{A2}} \quad (\text{式3c})$$

$$\delta_A = 1 - \delta_B \quad (\text{式3d})$$

ここで、 $G_P$  : 原生生物の捕食速度 ( $\text{day}^{-1}$ )、 $\varepsilon_P$  : 同化率、 $r_P$  : 呼吸速度 ( $\text{day}^{-1}$ )、 $m_P$  : 死滅速度 ( $\text{m}^3\ \text{g}^{-1}\ \text{day}^{-1}$ )、 $\pi$  : 選択捕食係数、 $\delta_B$  : 原生生物の細菌選択捕食率、 $\delta_A$  : 原生生物のナノ・ピコ植物プランクトン選択捕食率を意味する。

(d) 細菌（従属栄養性細菌）

細菌現存量および細菌態リンは、式（4）によって表わされる．細菌の増殖速度は、有機物量  $OM$  およびリン量（ $DIP$  と有機態リンの合計）により増加するモノー型の組み合わせとする．原生生物による捕食，細胞外排出，死滅，流出により減少することとした．

また，先に示したように，細菌は摂取物の C:P 比に応じて，自身の C:P が変化することとした．

■従属栄養細菌  $C_B$  ( $gC\ m^{-3}$ )

$$\frac{dC_B}{dt} = B_{14} - B_4 - B_{10} - \sum_{i=15}^{16} B_i - \text{流出} \quad (\text{式4a})$$

$$\text{摂取} \quad B_{14} = G_B \cdot \frac{OM}{K_C + OM} \cdot \frac{N'}{K_N + N'} \cdot C_B$$

$$N' = DIP + N_{OM}$$

$$\text{排出} \quad B_{15} = (1 - \varepsilon_B) \cdot B_{14}$$

$$\text{死滅} \quad B_{16} = m_B \cdot C_B^2$$

■細菌態リン  $N_B$  ( $gP\ m^{-3}$ )

$$\frac{dN_B}{dt} = P_{14} - P_4 - P_{10} - \sum_{i=15}^{16} P_i - \text{流出} \quad (\text{式4b})$$

$$\text{摂取} \quad P_{14} = B_{14} \cdot (N_{OM}/OM) + \max(B_{14} \cdot N_B/C_B - B_{14} \cdot (N_{OM}/OM), 0)$$

$$\text{排出} \quad P_{15} = B_{15} \cdot N_B/C_B$$

$$\text{死滅} \quad P_{16} = B_{16} \cdot N_B/C_B$$

ここで， $G_B$ ：細菌の増殖速度 ( $\text{day}^{-1}$ )， $K_C$ ：細菌増殖の有機物量に関する半飽和濃度 ( $gC\ m^{-3}$ )， $K_N$ ：細菌増殖のリンに関する半飽和濃度 ( $g\ m^{-3}$ )， $\varepsilon_B$ ：同化率(0-1)， $m_B$ ：死滅速度 ( $m^3\ g^{-1}\ \text{day}^{-1}$ ) を意味する．

### (e) 有機物

有機物現存量および有機物態リンは、式 (5) によって表わされる。流入、植物プランクトン、細菌、原生生物、動物プランクトンの各生体生物の排出により増加し、細菌による摂取と流出により減少することとした。

なお、生物体から排出される有機物は、その分解特性が様々であるが、本モデルでは排出物はすべて細菌によって摂取される形態（易分解性）とした。

#### ■有機物OM ( $gC m^{-3}$ )

$$\frac{dOM}{dt} = \text{生物遺骸} + \text{排泄物} + B_3 - B_{14} - \text{流出} + \text{炭素流入} \quad (\text{式5a})$$

$$\text{生物遺骸} \quad B_5 + B_9 + B_{13} + B_{16}$$

$$\text{排泄物} \quad B_7 + B_{11}$$

#### ■有機態リン $N_{OM}$ ( $gP m^{-3}$ )

$$\frac{dN_{OM}}{dt} = \text{生物遺骸} + \text{排泄物} - P_{14} - \text{流出} + \text{リン流入} \times (1 - R) \quad (\text{式5b})$$

$$\text{生物遺骸} \quad P_5 + P_9 + P_{13} + P_{16}$$

$$\text{排泄物} \quad P_7 + P_{11}$$

$$\text{細菌摂取} \quad P_{14} = B_{14} \times (N_{OM}/OM)$$

ここで、 $R$ ：流入リンの無機態比率（0-1）を意味する。

### (f) 溶存無機態リン（ $DIP$ ）と全リン（ $T - P$ ）

溶存無機態リン現存量は式 (6) によって表わされる。流出、植物プランクトンおよび細菌による摂取で減少し、流入および各生物呼吸、植物プランクトンの細胞外排出により増加することとした。捕食者は、植物プランクトンに利用される程度の異なるいくつかの形態で栄養塩を放出することができるが、単純化のために、栄養塩はすぐに利用可能な形態で放出されると仮定した。これは、捕食者によって排出または排泄物を通して排出される栄養塩が非常に速い速度で分解すると仮定することに等しい (José et al., 2008)。

全リンは、各生物態リン、有機態リン、溶存無機態リンの合計とした。

#### ■溶存無機態リン $DIP$ ( $gP m^{-3}$ )

$$\frac{dDIP}{dt} = P_2 + P_3 + P_8 + P_{12} + P_{15} - P_1 - P_{14} - \text{流出} + \text{リン流入} \times R \quad (\text{式6})$$

$$\text{細菌摂取} \quad P_{14} = \max(B_{14} \cdot N_B / C_B - B_{14} \cdot (N_{OM}/OM), 0)$$

#### ■全リン $T - P$ ( $gP m^{-3}$ )

$$T - P = N_{Ai} + N_{Zi} + N_P + N_B + N_{OM} + DIP \quad (\text{式7})$$

### (3) 細菌の同化効率

細菌は DIP と有機物を摂取して増殖し、排出と死滅により減少するが、排出に関する細菌成長効率(同化率)については、実験および観測結果において時空間的に大きなばらつきがあり、特定の値を当てはめるのには問題がある(木暮, 1999). 過去の研究において、溶存有機態炭素濃度(DOC)との正相関(Middelboe & Søndergaard, 1993), C:N比(炭素:窒素比)との負相関(Kroer, 1993)が示されている. また, Smith & Prairie (2004) はカナダ ケベック州の栄養塩段階の異なる 20 の湖沼の水質と細菌成長効率を調査している. 調査結果の水中 C:P 比(溶存有機態炭素:溶存全リン)と細菌成長効率の関係を図 2-11に示す. 成長効率は 10~50%程度をとり, C:P 比との負相関性が見られる. 本食物網モデルでは, Smith & Prairie (2004) の調査結果を用いて, 細菌が利用できる基質の C:P 比と成長効率の関係を定式化した. なお, 細菌成長効率の関係を組み込むことの影響を確認することを主眼として, 簡単のために細菌以外の他従属栄養生物の成長効率は一定値とした.

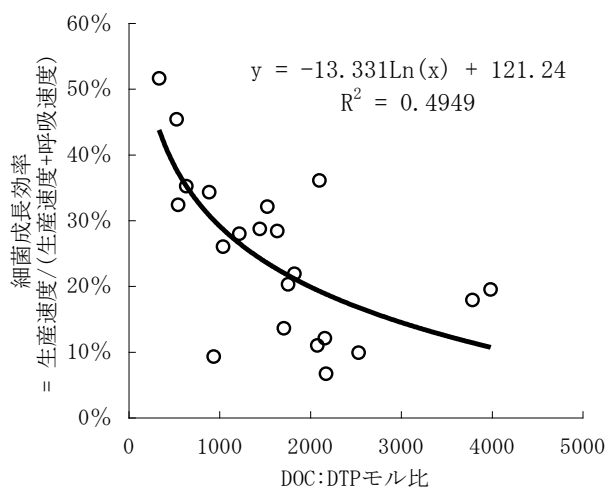


図 2-11 水中 C:P 比と細菌成長効率の関係 (観測プロット: Smith & Prairie (2004))



#### (4) モデルパラメータ

本食物網モデルのパラメータは、実験から求められた値や、多様な既存モデル研究での設定値を検索したうえで設定した。

実水域や培養試験結果の生物 C:P 比および C:N 比（モル比）を表 2-2に示す。これによると、C:P 比は各生物間で大きく値が異なり、また個々生物で見た場合でも値の変動が大きいことがわかる。一方で C:N 比は各生物間および個々生物の値の違いが C:P 比と比べて小さいことがわかる。「2.3.2 (3)」で述べたように従属栄養生物の栄養塩排出量が生物自身の栄養元素比と餌となる生物の元素比の違いに左右されることから、食物網内での栄養塩の循環においては、各生物間で元素比が大きく異なる C:P 比に注目することが重要と考えられる。

C:P 比について見ると、細菌、従属栄養鞭毛虫、繊毛虫、植物プランクトンのうち、細菌が最も小さく、単位炭素量あたりで多くのリンを含む。植物プランクトンは細菌や原生生物と比べて高く、マイクロ植物プランクトンはナノ・ピコ植物プランクトンと比較して高い。つまり、細菌、HNF、動物プランクトン、ナノ・ピコ植物プランクトン、マイクロ植物プランクトンの順でリンに富んだ生物であることがわかる。

本モデルでは、構成要素の各生物のうち、植物プランクトン C:P 比は固定、捕食者は捕・摂食物の C:P 比と各生物の理想 C:P 比の関係からリン排出量を調整することとしており、各生物 C:P 比は様々な文献値を元に、その平均値を設定した。

設定された各モデルパラメータの一覧を表 2-3に示す。なお細菌の同化効率は、基質 C:P 比に応じて変化することとしている。また、表 2-3には「2.4. 食物網モデルの検証」において計算された同化率の変化範囲を示している。

動物プランクトンおよび原生生物の捕食は選択性（メソ動物プランクトンがマイクロ動物プランクトン、マイクロ動物プランクトン、原生生物のうちどの生物を好んで捕食するのか）を持たないことを想定し、餌となる生物の現存量比に応じて捕食することとした。

食物網モデルへのリン系外負荷は、溶存無機態リン (DIP) と有機物に含有されるリン（有機態リン）の2つの形態で流入させることとしている。「2.3.3 (1) 3)」に示したように、リンは形態ごとに植物プランクトンと細菌の摂取方法が異なり、流入リン形態別比率は食物網動態に影響を与えるものと考えられる。本食物網モデルでは、森林流域流出水（ラヒムほか、1998；高村ほか、2007）、汚水処理排水（矢橋ほか、2000）、農地排水（高村ほか、2007）の観測結果を用いて、それら観測結果の無機態比率の平均値（無機態比率 0.4）を設定した。

基本流出率は、本モデル水界の回転率に関係する係数であり、各モデル要素現存量に流出率を乗じた量が系外へと流出する。湖沼法指定の11湖沼の回転率（環境省、2002）は  $0.0005 \text{ day}^{-1}$ （滞留時間 5.5 年；琵琶湖）～ $0.083 \text{ day}^{-1}$ （12 日；児島湖）まで様々である。本モデルでは基本流出率  $0.01 \text{ day}^{-1}$ （滞留時間 100 日）を設定した。

表 2-2 生物体の C:P 比と C:N 比

生 物		モ ル 比		出 典
		C:P	C:N	
Bacteria		40 ~ 50		1)
		50.0	6.3	2)
		46.0	6.6	3)
		55.0	5.5	4)
Nano-Phyto plankton	Cyanobacteria	<i>Prochlorococcus sp.</i>	6.2	5)
		121.0 ~ 215.0	5.7 ~ 9.9	6)
		<i>Synechococcus sp.</i>	5.8	5)
		113.0 ~ 165.0	5.0 ~ 10.0	7)
	Nitrogen-fixing cyanobacteria	Natural	5.8 ~ 8.2	8)
		<i>Cyanothece sp.</i>	8.6	9)
			5.9 ~ 11.4	9)
		<i>Trichodesmium sp.</i>	5.5	10)
Micro-Phyto plankton	Green algae	<i>Chlorophytes</i>	8.5	11)
		28.0 ~ 50.0	5.1 ~ 7.4	12)
		<i>Dunaliella tertiolecta</i>	7.8 ~ 16.5	13)
	Diatoms	56.0	8.4	11)
		35.0 ~ 110.0	5.1 ~ 9.0	12)
			6.2 ~ 13.3	14)
		Natural	10.4 ~ 11.9	8)
		<i>phaeodactylum tricornutum</i>	6.8 ~ 11.5	13)
	Dinoflagellates	130.0	8.1	11)
HNF		<i>Paraphysomonas imperforata</i>	5.4 ~ 7.4	13)
		An isokated flagellate ( <i>Spumella sp.</i> )	2.5 ~ 5.3	15)
		<i>Paraphysomonas imperforata</i>	70.0	16)
		<i>Bodo designis</i>	15.0	16)
		<i>Stephamoeca diplocostata</i>	116.0	16)
		<i>Jakoba libera</i>	183.0	16)
Zoo plankton		<i>Daphnia longispina</i>	5.7 ~ 6.1	17)
		<i>Mesocyclops leuckarti</i>	164.0 ~ 231.0	17)
		<i>Daphnia galeata</i>	95.0 ~ 99.0	8)
		<i>Leptodora kindtii</i>	96.0 ~ 112.0	8)
	Mixed assemblage	78.0 ~ 121.0	4.8 ~ 6.5	17)

1)Goldman et al.(1987a), 2)Chrzanowskil et al.(1996), 3)Reiners(1986), 4)Fagerbakke et al.(1996), 5)Fu et al.(2007), 6)Bertilsson et al.(2003), 7)Bertilsson et al.(2003), 8)Watanabe(1990), 9)Berman-Frank et al.(2007), 10)White et al.(2006), 11)Quigg et al.(2003), 12)Leonardos & Geider(2004),13)Goldman et al.(1987b), 14)Brzezinski (1985), 15)Nakano (1994b), 16)Eccleston-Parry et al.(1995), 17)Hessen & Lyche (1991), 17)Urabe(1993)

表 2-3(1) 食物網モデルのパラメータ

パラメータ	単位	説明	設定値	参照	
$G_{A1}$	day <sup>-1</sup>	最大増殖速度	2.2	堀口ら(1998), Chen et al. (2004b), Nakata et al. (2006), 田中ら(2011)の平均値	
ブ マ ラ イ ン ク ク ロ 植 ン 物	$K_{A1}$	gP m <sup>-3</sup>	リン半飽和濃度	0.010	Nakata et al. (2006)をもとに調整
	$e_{A1}$	day <sup>-1</sup>	細胞外排出率	0.050	永田(2006)
	$r_{A1}$	day <sup>-1</sup>	呼吸速度	0.152	Deborah et al. (2000), Nakata et al. (2006), 田中ら(2011)の平均値
	$m_{A1}$	m <sup>3</sup> gC <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup>	死滅速度	0.18	田中ら(2011)をもとに調整
$G_{A2}$	day <sup>-1</sup>	最大増殖速度	6.4	堀口ら(1998), Chen et al. (2004b), Nakata et al. (2006), 田中ら(2011)の平均値	
ナ ノ ・ ピ コ 植 物	$K_{A2}$	gP m <sup>-3</sup>	リン半飽和濃度	0.010	Nakata et al. (2006)をもとに調整
	$e_{A2}$	day <sup>-1</sup>	細胞外排出率	0.050	永田(2006)
	$r_{A2}$	day <sup>-1</sup>	呼吸速度	0.168	Deborah et al. (2000), Nakata et al. (2006), 田中ら(2011)の平均値
	$m_{A2}$	m <sup>3</sup> gC <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup>	死滅速度	0.36	田中ら(2011)をもとに調整
$G_P$	day <sup>-1</sup>	最大摂食速度	2.4	Hadas et al. (1990)	
$\varepsilon_P$	0-1	同化効率	0.59	Hansen et al. (1997), 堀口ら(1998), Deborah et al. (2000), Chen et al. (2004b), Nakata et al. (2006), 田中ら(2011)の平均値	
原 生 生 物	$K_P$	gC m <sup>-3</sup>	捕食に関する半飽和濃度	0.142	Anderson et al. (2011)
	$r_P$	0-1	捕食活動に対する活動呼吸の割合	0.25	永田(2006)
	$m_P$	m <sup>3</sup> gC <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup>	死滅速度	2.17	田中ら(2011)をもとに調整
$\pi_{PB \cdot PA}$	0-1	捕食選択性 (細菌orナノ・ピコ植物)	0.5		
$G_{Z1}$	day <sup>-1</sup>	最大摂食速度	0.30	田中ら(2011)をもとに調整	
$\varepsilon_{Z1}$	0-1	同化効率	0.68	Urabe et al. (1990)	
ブ ラ メ ン ク 動 ト 物 ン	$K_{Z1}$	gC m <sup>-3</sup>	捕食に関する半飽和濃度	0.0645	堀口ら(1998)
	$r_{Z1}$	0-1	捕食活動に対する活動呼吸の割合	0.25	永田(2006)をもとに調整
	$m_{Z1}$	m <sup>3</sup> gC <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup>	死滅速度(20°C)	0.59	田中ら(2011)
$\pi_{P1 \cdot Z1 \cdot A1}$	0-1	捕食選択性 (原生生物orマイクロ動物orマイクロ植物)	1/3		

表 2-3(2) 食物網モデルのパラメータ

パラメータ	単 位	説 明	設定値	参 照	
プ マ ラ イ ン ク ク ロ ト 動 ン 物	$G_{Z2}$	day <sup>-1</sup>	最大摂食速度	0.30 田中ら(2011)をもとに調整	
	$\varepsilon_{Z2}$	0-1	同化効率	0.68 Urabe et al.(1990)	
	$K_{Z2}$	gC m <sup>-3</sup>	捕食に関する半飽和濃度	0.0645 堀口ら(1998)	
	$r_{Z2}$	0-1	捕食活動に対する活動呼吸の割合	0.25 永田(2006)をもとに調整	
	$m_{Z2}$	m <sup>3</sup> gC <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup>	死滅速度(20°C)	0.59 田中ら(2011)	
	$\pi_{A2 \cdot P2 \cdot B}$	0-1	捕食選択性 (ナノ・ピコ植物or原生生物or細菌)	1/3	
細 菌	$G_B$	day <sup>-1</sup>	最大摂取速度	2.80 Nakata et al.(2006), 田中ら(2011)の平均値	
	$\varepsilon_B$	0-1	同化効率	0.123~0.642 基質C:P比で変化 <sup>※</sup>	
	$K_C$	gC m <sup>-3</sup>	炭素半飽和濃度	0.130 Nakata et al.(2006)	
	$K_N$	gP m <sup>-3</sup>	リン半飽和濃度	0.010 田中ら(2011)	
	$m_B$	m <sup>3</sup> gC <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup>	死滅速度	7.96 田中ら(2011)をもとに調整	
組 成	$\gamma_{A1}$		マイクロ植物プランクトン	0.0159(162.6)	
	$\gamma_{A2}$		ナノ・ピコ植物プランクトン	0.0164(157.7)	
	$\gamma_P$	gP gC <sup>-1</sup> (molC molP <sup>-1</sup> )	原生生物	0.0256(100.8)	表 2-2 をもとに各生物の平均値を設定 (従属栄養生物は捕食対象物の組成に応じて変化)
	$\gamma_{Zi}$		メソ, マイクロ動物プランクトン	0.0225(115.0)	
	$\gamma_B$		細菌	0.0527(49.0)	
そ の 他		0-1	流入リンの無機態(DIP)比率	0.4 ラヒムほか(1998), 高村ほか(2007), 矢橋ほか(2000)の平均値	
		day <sup>-1</sup>	魚類等高次生物による捕食率 (メソ動物・マイクロ動物・ マイクロ植物・原生生物)	0.01 Gophen et al.(1989), 山本ら(2009)をもとに調整	
		day <sup>-1</sup>	基本流出率	0.01	

※ 細菌同化効率  $\varepsilon_B = (-13.331 \cdot \ln(\text{基質C:Pモル比}) + 121.24) \div 100$  , 基質C:Pモル比 =  $OM \div (N_{OM} + DIP)$

## 2.4. 食物網モデルの検証

### 2.4.1. バイオマスとその構成比の検証

#### (1) 栄養塩段階に応じたバイオマスの変化

極貧栄養～過栄養塩段階の食物網モデル計算結果と観測結果のトータルバイオマスの比較を図 2-12に示す。なお、計算値のバーは各栄養塩段階結果の最大と最小値を示している。

Auer et al. (2004) はドイツ東北部に位置する中栄養～過栄養状態の 55 の湖沼 (TP は  $0.02\sim 5.79\text{gC m}^{-3}$ , Chl. -a は  $1\sim 354\text{mg m}^{-3}$  の範囲) において、湖水中のバイオマスを調査した。調査は 1996 年と 1997 年に 4 季 (3 月/4 月: 春, 6 月: 初夏, 8 月: 夏, 10 月: 秋), 各季 1 回湖内最深地点表層において実施し、栄養段階基準 (Chl. -a と T-P と透明度から判断) ごとにバイオマスを集計した結果、トータルバイオマスは中栄養から過栄養になるに従い  $0.2\sim 2.4\text{gC m}^{-3}$  に増加していることを示した。Eyto and Irvine (2005) はアイルランドの 6 つの浅い湖沼におけるプランクトン食物網の詳細な季節変動を調査し (2003 年 4 月, 6 月, 8 月), トータルバイオマスは  $0.1\text{gC m}^{-3}$  程度  $\sim 1.5\text{gC m}^{-3}$  程度の範囲であり、栄養塩段階の上昇とともに増加していることを示した。また実証実験研究として、Özen et al. (2013) が実施した流水型メソコズムへの栄養塩添加実験 (メソコズム T-P :  $0.0118\text{gP m}^{-3} \rightarrow 0.0733\text{gP m}^{-3}$ ) においても、栄養塩段階とトータルバイオマスは正の関係にあったことを示している。他研究 (Gaedku & Straile, 1994; Sommaruga, 1995; Blomqvist et al., 2001; Havens et al., 2007) で示されてるトータルバイオマス観測結果からも、栄養塩段階との正の関係が見られる。

食物網モデルのトータルバイオマスは、貧栄養段階で  $0.1\text{gC m}^{-3}$ , 中栄養  $0.31\text{gC m}^{-3}$  (段階内の平均値), 富栄養  $0.95\text{gC m}^{-3}$ , 過栄養は  $2.5\text{gC m}^{-3}$  であり、栄養塩段階の上昇ともに増加している。またそれら計算バイオマスは、観測結果と同程度であることがわかる。

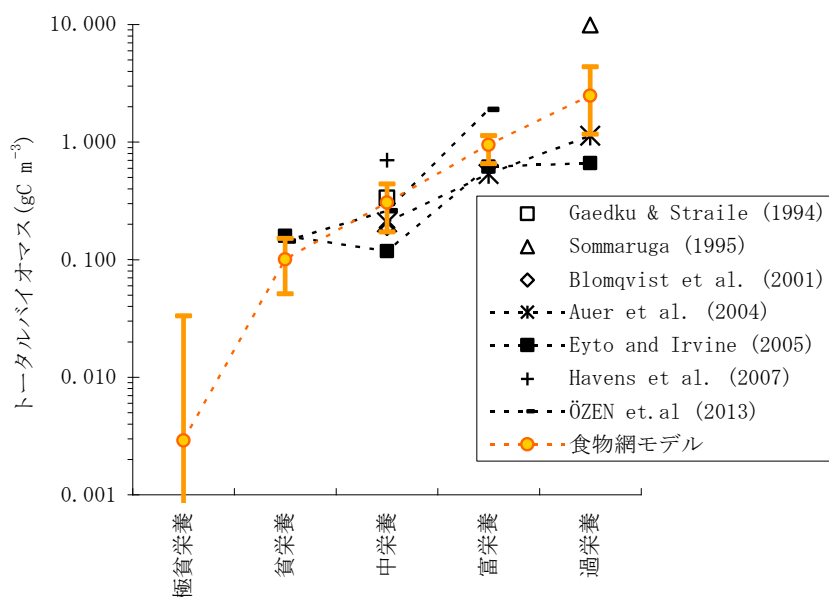


図 2-12 栄養塩段階ごとの計算と観測のトータルバイオマスの比較

動物プランクトン，植物プランクトン，原生生物，細菌のトータルバイオマスに占める各生物構成割合を図 2-13，各バイオマスを図 2-14を示す．なお，図 2-14の計算値のバーは各栄養塩段階結果の最大と最小値を示している．

トータルバイオマスに占める各生物構成について，Auer et al. (2004) では各栄養塩段階において植物プランクトンが最も大きな率を占めており，中栄養 44%～過栄養 76%と栄養塩段階とともに増加，続いて動物プランクトン(カイアシ類と枝角類含む)が 32%～13%と栄養塩段階が上がるにつれて減少，細菌は 13%～3%と減少，原生生物(従属栄養鞭毛虫と繊毛虫)は 11%～8%と減少している．Eyto and Irvine (2005) の観測結果においても，貧栄養段階では動物プランクトンが最も大きな割合を占めて，次いで植物プランクトン，細菌，原生生物の順であるが，栄養塩段階の上昇とともに植物プランクトン優占に変化し，他生物は減少する傾向が見られる．Özen et al. (2013) のメソコズム実験での構成割合変化も同様の傾向が見られ，他研究も含めて，栄養塩段階の上昇とともに植物プランクトン構成割合が増加，他生物が減少する傾向が確認できる．

本食物網モデルにおける各生物の構成割合は，栄養塩段階の上昇とともに，植物プランクトンは増加(貧栄養 30%から過栄養 75%)，動物プランクトン(貧栄養 30%から過栄養 8%)，細菌(貧栄養 23%から過栄養 8%)，原生生物(貧栄養 17%から過栄養 9%)は減少しており，植物プランクトン優占へと変化している．また，貧栄養塩段階での構成割合は，動物プランクトンと植物プランクトンが最も高く，細菌，原生生物の順で小さい．Eyto and Irvine (2005) による貧栄養湖におけるバイオマス構成割合観測結果と概ね一致している．

以上より，栄養塩段階の変化にともなうトータルバイオマス変化は，実湖沼における観測結果と本食物網モデル計算結果で同様の傾向であることが確認された．また，トータルバイオマスに占める，捕食生物としての動物プランクトンと原生生物，基礎生産生物としての植物プランクトン，分解生物としての細菌の構成割合についても観測とモデル計算結果は同様の傾向であることが確認された．

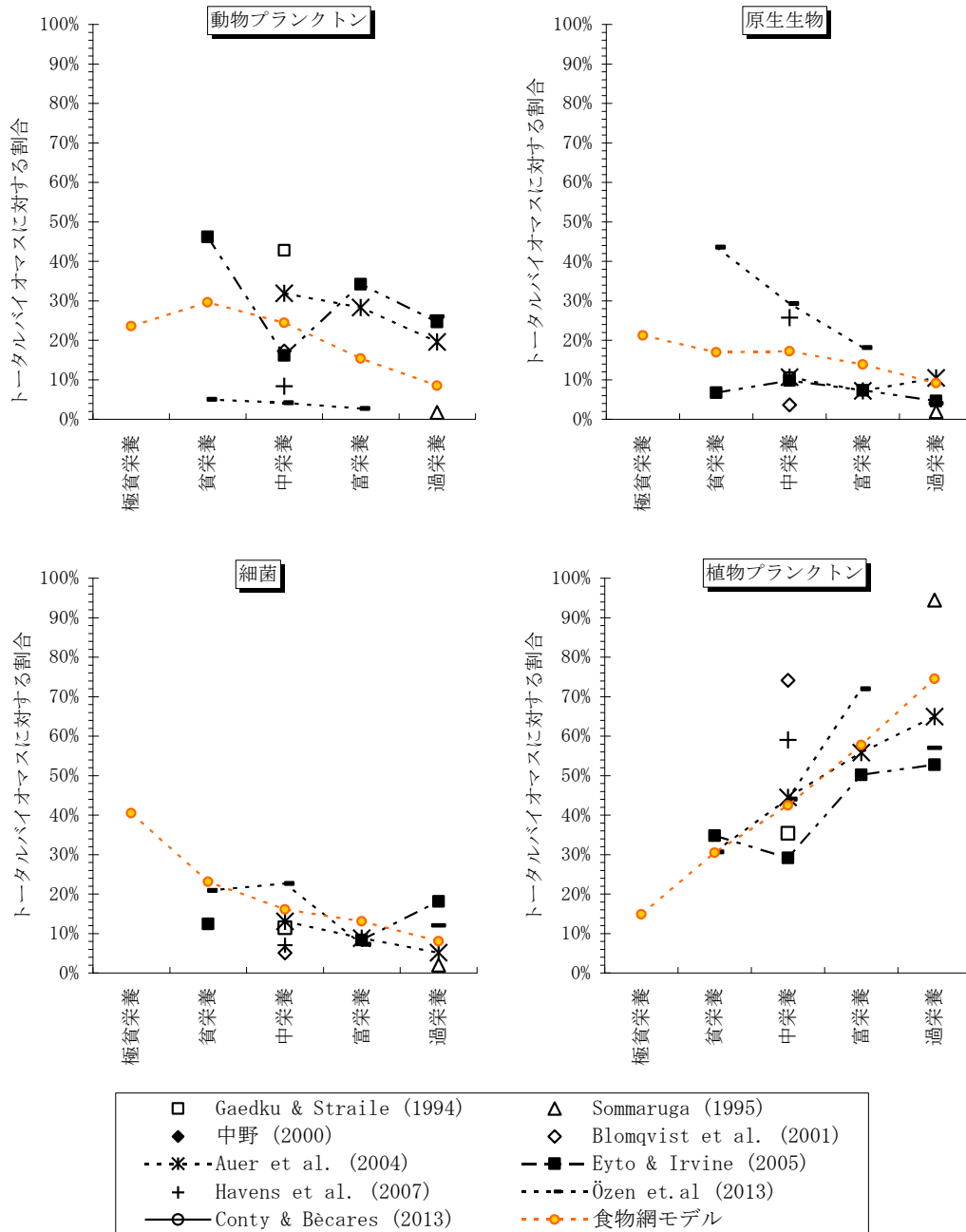


図 2-13 栄養塩段階ごとのバイオマス構成割合

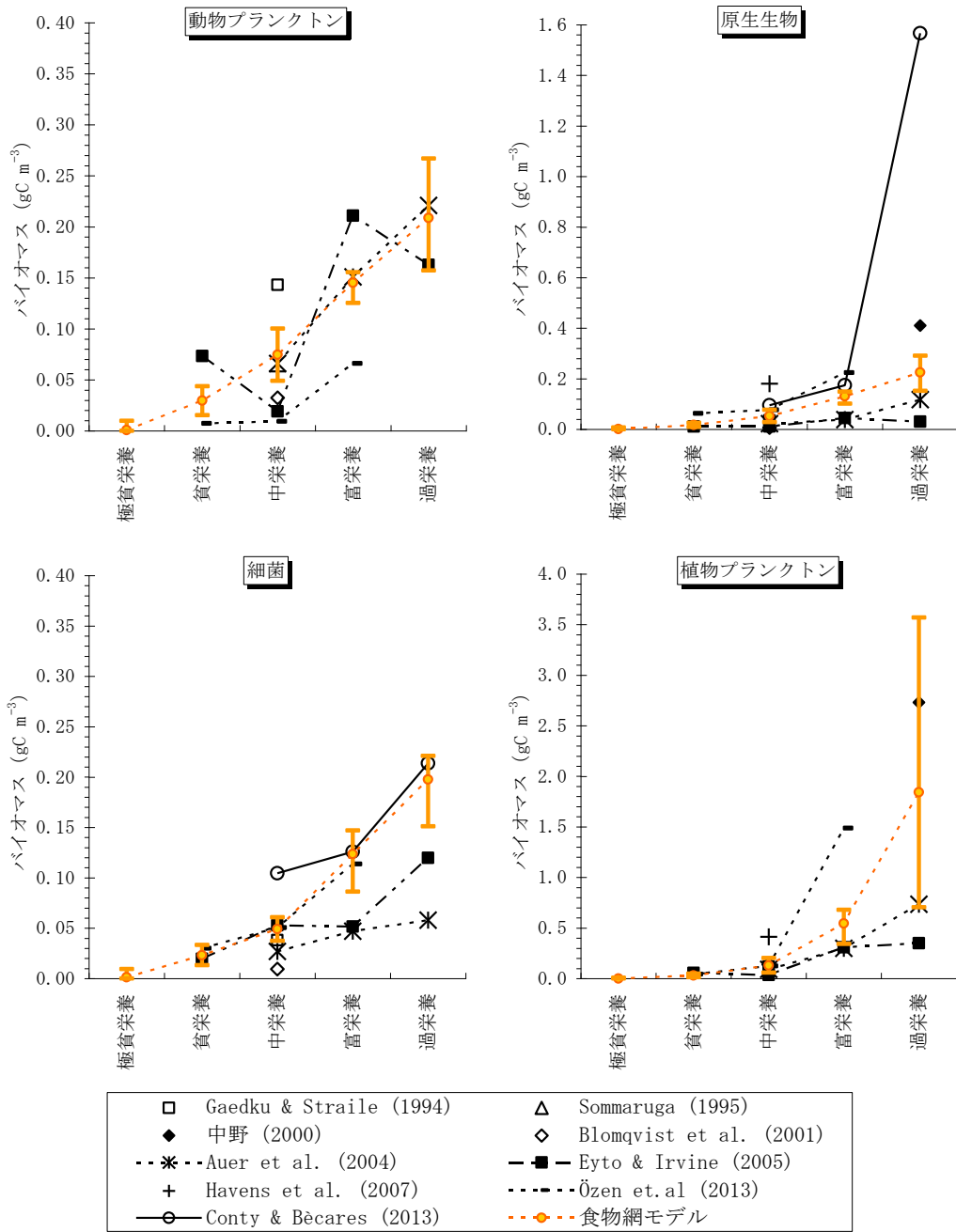


図 2-14 栄養塩段階ごとの各バイオマスの比較



## (2) 生産者および捕食者の優占関係

### 1) 生産者の優占関係

貧栄養段階に相当する実水域では、ピコ植物プランクトンが全植物プランクトンのバイオマス (Chl. -a) と生産を支配する (Caron et al., 1985 ; Weisse, 1993). Jeppesen et al. (2002) は、中栄養段階以上のデンマークの浅い湖沼における湖水中 T-P 濃度減少とバイオマス変化の関係を調査し、11年間で各年夏季平均 T-P が  $0.3\text{ g m}^{-3}$  程度から  $0.16\text{ g m}^{-3}$  程度に単調減少するなかで、植物プランクトンの構成割合は、異質細胞を持たないシアノバクテリアが顕著に減少 (約 36%→約 16%), 異質細胞性シアノバクテリアおよび渦鞭毛藻は増加, 緑藻と珪藻はほぼ変化がなかったことを示している. Auer et al.

(2004) の貧栄養から過栄養に相当する 55 の湖沼の 2 ヶ年四季調査においても、植物プランクトンのうち、シアノバクテリアは栄養塩段階の上昇とともに顕著に増加して過栄養湖では植物プランクトンバイオマスの 50%にも達するが、過栄養以下ではサイズが比較的大きなクリプト藻や珪藻が優占していることを示している. これら観測結果からは、比較的高い栄養塩段階において、微小植物プランクトンから比較的大型な植物プランクトンへの優占種変化が起きていることがわかる.

また、水界の基礎生産を担うシアノバクテリアと細菌の関係については、Auer et al. (2004) は、栄養塩段階の上昇にともなってシアノバクテリアの割合が増加 (中栄養 75% から過栄養 90%程度) することを示している.

食物網モデルの植物プランクトン構成割合と基礎生産者 (ナノ・ピコ植物プランクトンと細菌) に占めるナノ・ピコ植物プランクトンの割合を図 2-15に示す.

植物プランクトン構成割合は、中栄養以下はナノ・ピコ植物プランクトン、富栄養ではマイクロ植物プランクトン、過栄養では再びナノ・ピコ植物プランクトンが優占している. 栄養塩段階と植物プランクトン優占関係は、観測結果と同様の傾向が示されている.

基礎生産者に占めるナノ・ピコ植物プランクトンバイオマスの割合は、中栄養から過栄養にかけて増加している (貧栄養 57%, 過栄養 84%).

以上より、水界の基礎生産を担うサイズの異なる植物プランクトン、そしてナノ・ピコ植物プランクトンと細菌について、栄養塩段階とともに変化するそれら生物の関係性の変化は、観測結果と食物網モデル計算結果で一致していることが確認された.

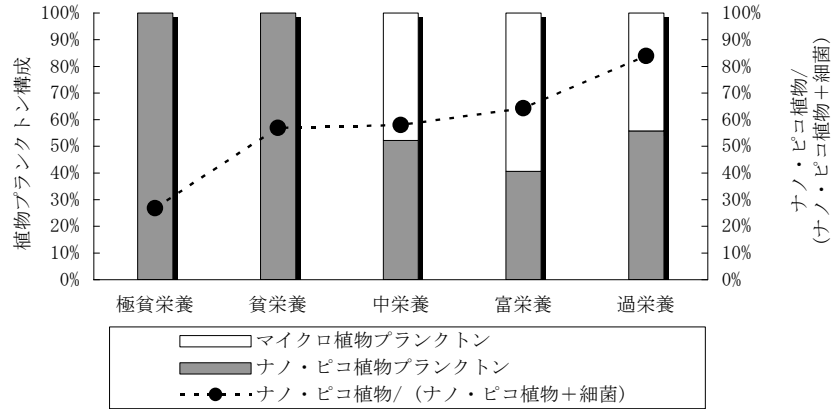
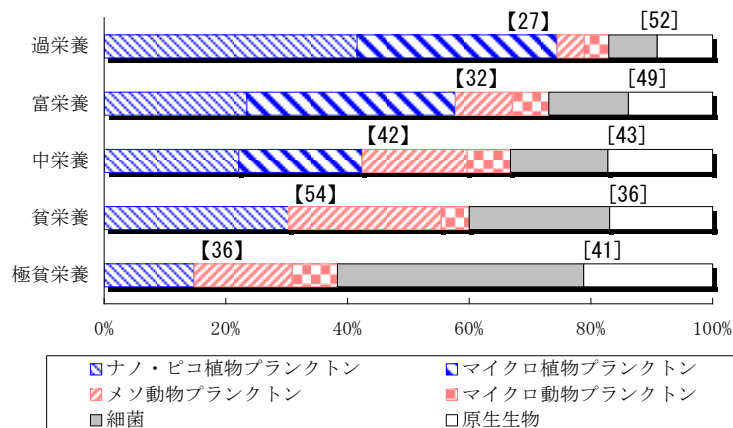


図 2-15 食物網モデルの植物プランクトン構成割合と基礎生産者に占めるナノ・ピコ植物プランクトン構成割合

## 2) 捕食者の構成割合

栄養塩段階ごとの捕食者の優占関係について、Auer et al. (2004) では捕食者（動物プランクトンと原生生物）に占める原生生物の割合は中栄養湖から過栄養湖で 24%から 42%に増加している。また、Özen et al. (2013) のメソコズム実験ではリン濃度と動物プランクトンバイオマスが正の関係、一方でカイアシ類バイオマスが負の関係を示しており（枝角類もしくはワムシが増加）、栄養塩段階の上昇とともに大型動物プランクトンの組成割合が減少して小型動物プランクトンが増加、動物プランクトンは小型種優占に変化している。食物網モデルの生物サイズ別バイオマス構成割合を図 2-16 に示す。なお、図中 [ ] 数値は捕食者に占める原生生物割合、【 】数値は捕食者に占めるメソ動物割合を意味する。捕食者（両動物プランクトンと原生生物）に占めるメソ動物プランクトン（カイアシ類に相当）の割合は栄養塩段階の上昇とともに減少（貧栄養 54%から過栄養 25%）、一方で原生生物の割合は増加している（貧栄養 36%から過栄養 52%）。本食物網モデルの捕食者バイオマスは、観測結果と同様に、栄養塩段階の上昇とともに小型動物プランクトンの優占傾向が示されている。



図中 [ ] 数値は捕食者に占める原生生物割合、【 】数値は捕食者に占めるメソ動物割合。

図 2-16 食物網モデルの生物サイズ別バイオマス構成割合。

## 2.4.2. 植物プランクトンの1次生産速度の検証

極貧栄養～過栄養段階の植物プランクトン1次生産速度の比較を図2-17に示す。なお、計算値のバーは各栄養塩段階の結果の最大と最小値を示している。

1次生産速度の観測値は、栄養塩段階が上昇するにつれて大きく増加している。食物網モデルについても、栄養塩段階と速度の関係は同様であり、また、観測値の範囲内に収まっている。

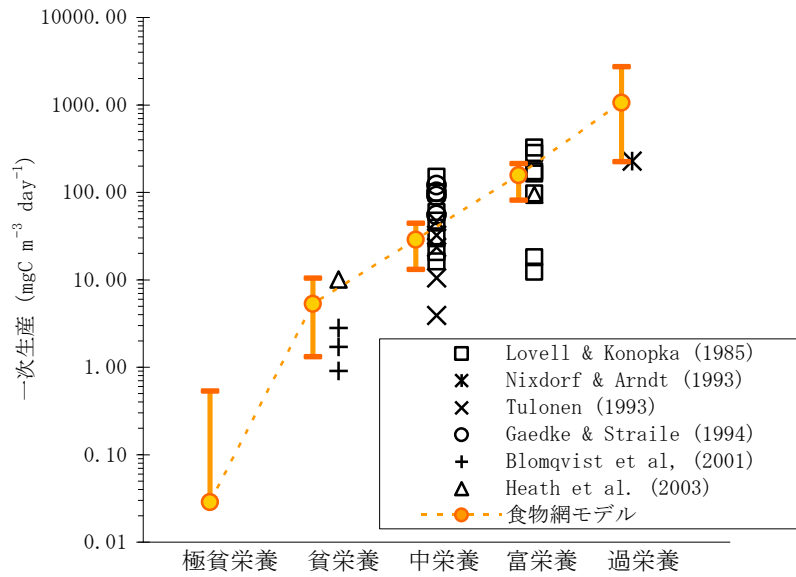


図 2-17 栄養塩段階ごとの食物網モデルと観測の1次生産速度の関係

### 2.4.3. エネルギーフローの検証

Heath et al. (2003) はエリー湖の富栄養な沿岸域では生食連鎖，貧栄養な沖合域では微生物食物連鎖が高次生物への炭素循環に大きな役割を担っていることを示している（それぞれ炭素フローの93%と86%）。

食物網モデルにおける高次生物（動物プランクトン）への物質フローを図2-18に示す。なお，生食連鎖はマイクロ植物プランクトン→メソ動物プランクトン，ナノピコ植物プランクトン→マイクロ動物プランクトンへの経由を，微生物食物連鎖は原生生物→メソ動物プランクトン，原生生物および細菌→マイクロ動物プランクトンへ経由する物質フローを集計している。

貧栄養段階以下では両連鎖合計に占める微生物食物連鎖の割合が90%程度，富栄養段階以上では生食連鎖が80%程度を占めており，栄養塩段階によって高次生物のエネルギー依存が大きく異なり，割合と傾向ともに実水域観測値と一致している。

リンフローについては，中栄養段階以下で微生物食物連鎖，富栄養段階以上で生食連鎖が支配的であるが，富栄養でも33%程度が微生物食物連鎖を経由している。富栄養段階においても，高次生物が比較的多くのリンを微生物食物連鎖から得ていることは，微生物食物連鎖のインパクトをはかるうえで重要と考えられる。

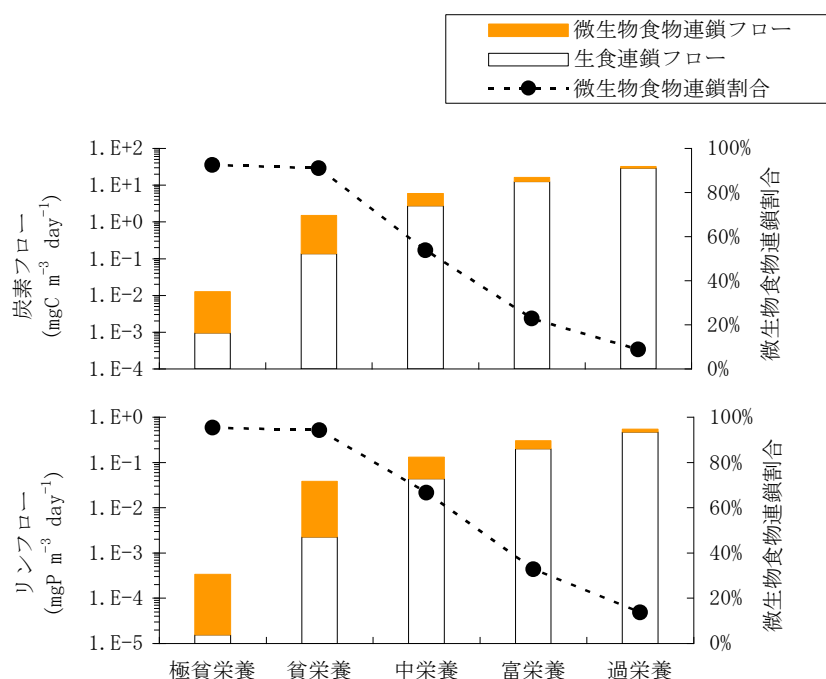


図 2-18 食物網モデルの生食・微生物食物連鎖の炭素・リンフロー

## 2.4.4. リン再生の検証

各生物に摂取されたリンは、呼吸、排泄、死滅により水中に回帰する。特に呼吸によって排出される無機態リン（リン再生）は、基礎生産者に速やかに取り込まれることから、水中の基礎生産を支持する重要な要素と考えられる。

食物網モデルにおける従属栄養生物のバイオマスあたりのリン再生速度を図 2-19に示す。食物網モデルの各生物排出速度は、栄養の乏しい状況下においては排出速度が低い。系外負荷の C:P 比が高く炭素に対してリンが不十分であることから、リンを保持しようとする機能が働いている。

既存調査研究においては、富栄養湖では細菌のリン含量が高いため捕食者である鞭毛虫からのリン排出が多く (Vadstein et al., 1993), 一方で貧栄養湖では細菌の C:P 比が高いために鞭毛虫リン排出が低く抑えられる (Nakano, 1994c) とされている。

栄養塩段階とともに変化する各生物のリン排出速度の変化は食物網モデルと既存調査で同様の傾向を示している。

また、食物網モデルのリン排出再生の構成割合 (図 2-20) からは、各栄養塩段階で 60%程度が細菌による呼吸排出、30%程度が植物プランクトンによる排出によって再生されている。細菌は水界のリン再生機能において主要な役割を担っていることがわかる。

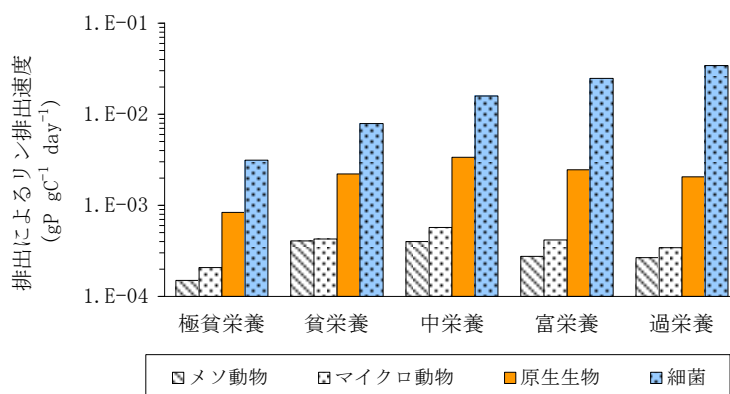


図 2-19 バイオマスあたりのリン排出再生速度

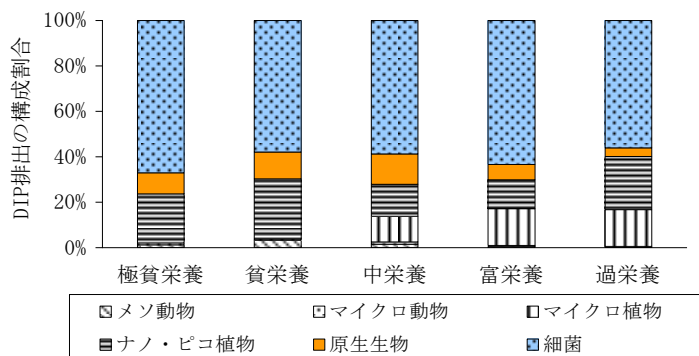


図 2-20 呼吸によるリン排出再生の構成割合

## 2.5. まとめ

本研究では、生食連鎖と微生物食物連鎖に属する生物個々の主な機能に着目した概念的食  
物網モデルを構築し、様々な栄養塩段階における観測事象との比較により検証を行った。

構築した食物網モデルは、バイオマスとその構成比の栄養塩段階に応じた変化、植物プラ  
ンクトン1次生産、両連鎖のエネルギーフロー、従属栄養生物のリン再生速度について、実  
水域における観測事象の特徴を捉えている。本研究で構築した食物網モデルは、水温等の環  
境因子による影響を排除した条件下において、栄養塩段階ごとに異なる食物網動態を表現し  
うるものと判断される。

## 参考文献

- Anderson, R. Kjelleberg, S., McDougald, D., & Jürgens, K. (2011) Species-specific patterns in the vulnerability of carbon-starved bacteria to protist grazing, *Aquatic Microbial Ecology*, **64**(2), p.105.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A., & Thingstad, F. (1983) The ecological role of water column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, **10**(3), pp.257-263.
- Beaver, J. R., & Crisman, T. L. (1982) The trophic response of ciliated protozoans in freshwater lakes1. *Limnology and Oceanography*, **27**(2), pp.246-253.
- Berman-Frank, I., Quigg, A., Finkel, Z. V., Irwin, A. J., & Haramaty, L. (2007) Nitrogen-fixation strategies and Fe requirements in cyanobacteria, *Limnol. Oceanogr.*, **52**, pp.2260-2269.
- Bertilsson, S., Berglund, O., Karl, D. M., & Chisholm, S. W. (2003) Elemental composition of marine Prochlorococcus and Synechococcus: Implications for the ecological stoichiometry of the sea, *Limnology and Oceanography*, **48**(5), pp.1721-1731.
- Brzezinski, M. A. (1985) The Si:C:N ratio of marine diatoms: Interspecific variability and the effect of some environmental variables, *J. Phycol.*, **21**, pp.347-357.
- Caron, D. A., Goldman, J. C., Andersen, O. K., & Dennett, M. R. (1985) Nutrient cycling in a microflagellate food chain. 2. Population dynamics and carbon cycling, *Marine ecology progress series.*, **24**(3), pp.243-254.
- Chen, C., Wang, L., Qi, J., Liu, H., Budd, J. W., Schwab, D. J., ... & Lavrentyev, P. J. (2004a) A modeling study of benthic detritus flux's impacts on heterotrophic processes in Lake Michigan, *Journal of Geophysical Research: Oceans (1978-2012)*, **109**(C10).
- Chen, C., Wang, L., Ji, R., Budd, J. W., Schwab, D. J., Beletsky, D., ... & Cotner, J. (2004b) Impacts of suspended sediment on the ecosystem in Lake Michigan: A comparison between the 1998 and 1999 plume events, *J. Geophys. Res.*, **109**, pp.1-18.
- Chrzanowski, T. H., Kyle, M., Elser, J. J., & Sterner, R. W. (1996) Element ratios and growth dynamics of bacteria in an oligotrophic Canadian shield lake, *Aquat. Microb. Ecol.*, **11**, pp.119-125.
- Conty, A., Bècares, E. (2013) Unimodal patterns of microbial communities with eutrophication in Mediterranean shallow lakes, *Hydrobiologia*, **700**(1), pp.257-265.

- Currie, D. J., & Kalff, J. (1984) A comparison of the abilities of freshwater algae and bacteria to acquire and retain phosphorus, *Limnology and Oceanography*, **29**(2), pp.298-310.
- DeAngelis, D. L., Bartell, S. M., & Brenkert, A. L. (1989) Effects of nutrient recycling and food-chain length on resilience, *The American Naturalist*, **134**, pp.778-805.
- Dussart, B. H. (1965) Les différentes catégories de plankton, *Hydrobiologia*, **26**(1), pp.72-74.
- Eccoeston-Parry, J. D., & Leadbeater, B. (1995) Regeneration of phosphorus and nitrogen by four species of heterotrophic nanoflagellates feeding on three nutritional states of a single bacteria strain, *Applied and Environmental Microbiology*, **61**, pp.1033-1038.
- Fagerbakke, K. M., Heldal, M., Norland, S. (1996) Content of carbon, nitrogen, oxygen, sulfur and phosphorus in native aquatic and cultured bacteria, *Aquat. Microb. Ecol.*, **10**(1), pp.15-27.
- Fogg, G. E. (1983) The ecological significance of extracellular products of phytoplankton photosynthesis, *Bot. Mar.*, **26**(1), pp.3-14.
- Fu, F. X., Warner, M. E., Zhang, Y., Feng, Y., & Hutchins, D. A. (2007) Effects of increased temperature and CO<sub>2</sub> on photosynthesis, growth, and elemental ratios in marine *Synechococcus* and *Prochlorococcus* (Cyanobacteria), *Journal of Phycology*, **43**(3), pp.485-496.
- Fukami, K., Murata, N., Morino, Y., & Nishijima, T. (1996) Distribution of heterotrophic nanoflagellates and their importance as the bacterial consumer in a eutrophic coastal seawater, *J. Oceanogr.*, **52**(4), pp.399-407.
- Goldman, J. C., Caron, D. A., & Denner, M. R. (1987a) Nutrient cycling in a microflagellate food chain:IV. Phytoplankton-microflagellate interactions, *Marine Ecology progress Series*, **38**, pp.75-87.
- Goldman, J. C., Caron, D. A., & Denner, M. R. (1987b) Regulation of gross growth efficiency and ammonium regeneration in bacteria by C:N ratio, *Limnol. Oceanogr.*, **32**(6), pp.1239-1252.
- Gophen, M., & Threlkeld, S. (1989) An experimental study of zooplankton consumption by the Lake Kinneret sardine, *Arch. Hydrobiol.*, **115**(1), pp.91-95.



- Hadas, O., Pinkas, R., Albert, C., Bloem, J., Cappenberg, T., & Berman T. (1990) The effect of detrital addition on the development of nanoflagellates and bacteria in Lake Kinneret, *Journal of Plankton Research*, **12**(1), pp.185-199.
- Hansen, P. J., & Bjømsen, P.K. (1997) Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 2-2,000- $\mu\text{m}$  body size range, *Limnol. Oceanogr.*, **42**(4), pp.687-704.
- Hart, D. R., & Stone, L. (2000) Seasonal dynamics of the Lake Kinneret food web: The importance of the microbial loop, *Limnol. Oceanogr.*, **45**(2), pp.350-361.
- Heath, R. T., Hwang, S. J., & Munawar, M. (2003) A hypothesis for the assessment of the importance of microbial food web linkages in nearshore and offshore habitats of the Laurentian Great Lakes, *Aquatic Ecosystem Health & Management*, **6**(3), pp.231-239.
- Hein, M., Pedersen, M. F., & Sand-Jensen, K. (1995) Size-dependent nitrogen uptake in micro- and macroalgae, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **118**(1), pp.247-253.
- Hessen, D. O., & Lyche, A. (1991) Inter- and intraspecific variations in zooplankton element composition, *Srchiv fur Hydrobiokigie*, **121**(3), pp.343-353.
- Jansson, M. (1988) Phosphate uptake and utilization by bacteria and algae, *Hydrobiologia*, **170**, pp.177-189.
- Jeppesen, E., Jensen, J. P., & Søndergaard, M. (2002) Response of phytoplankton, zooplankton, and fish to re-oligotrophication: an 11 year study of 23 Danish lakes, *Aquatic Ecosystem Health & Management*, **5**(1), pp.31-43.
- José, L. A., & Jörgen, R. (2008) The Coupling Between Grazing and Detritus Food Chains and the Strength of Trophic Cascades Across a Gradient of Nutrient Enrichment, *Ecosystems*, **11**(6), pp.980-990.
- Jürgens, K., Wickham, S. A., Rothhaupt K. O., & Santer, B. (1996) Feeding rates of macro- and microzooplankton on heterotrophic nanoflagellates, *Limnol. Oceanogr.*, **41**(8), pp.1833-1839.
- Kato, K., Oh, S. W., Yamamoto, H., Hanazato, T., Yasuda, I., Otuki, A., & Takahashi, M. (1992) Enclosure experiment on the control mechanism of planktonic bacterial standing stock. *Ecological Research*, **7**(3), pp.267-276.
- Kleppel, G. S. (1991) Trophic interactions between copepods and microplankton: A question about the role of diatoms, *Limnol. Oceanogr.*, **36**(1), pp.172-178.
- Kroer, N. (1993) Bacterial growth efficiency on natural dissolved organic matter, *Limnol. Oceanogr.*, **38**(6), pp.1282-1290.

- Leonardos, N., & Geider, R. J. (2004) Effects of nitrate:phosphate supply ratio and irradiance on the C:N:P stoichiometry of *Chaetoceros muelleri*, *Eur. J. Phycol.*, **39**(2), pp.173-180.
- Lovell, C. R., & Konopka, A. (1985) Primary and bacterial production in two dimictic Indiana lakes, *Applied and environmental microbiology*, **49**(3), pp.485-491.
- Middelboe, M., & Søndergaard, M. (1993) Bacterioplankton Growth Yield: Seasonal Variations and Coupling to Substrate Lability and  $\beta$ -Glucosidase Activity, *Applied and environmental microbiology*, **59**(11), pp.3916-3921.
- Nakano, S. (1994a) Rates and Ratios of Nitrogen and Phosphorus Released by a Bacterivorous Flagellate, *陸水学雑誌*, **55**(2), pp.115-123.
- Nakano, S. (1994b) Carbon: nitrogen: phosphorus ratios and nutrient regeneration of a heterotrophic flagellate fed on bacteria with different elemental ratios. *Archiv für Hydrobiologie*, **129**(3), pp.257-271.
- Nakano, S. (1994c) Estimation of phosphorus release rate by bacterivorous flagellates in Lake Biwa, *陸水学雑誌*, **55**(3), pp.201-211.
- Nakata, K., & Doi, T. (2006) Estimation of primary production in the ocean using a physical-biological coupled ocean carbon cycle model, *Environmental Modelling & Software*, **21**(2), pp.204-228.
- Nixdorf, B., & Arndt, H. (1993) Seasonal Changes in the Plankton Dynamics of a Eutrophic Lake Including the Microbial Web, *Int.Revue ges. Hydrobiol.*, **78**(3), pp.403-410.
- OECD (1982) Eutrophication of Water Monitoring, Assessment and Control.
- Pinhassi, J., Gómez-Consarnau, L., Alonso-Sáez, L., Sala, M. M., Vidal, M., Pedrós-Alió, C., & Gasol, J. M. (2006) Seasonal changes in bacterioplankton nutrient limitation and their effects on bacterial community composition in the NW Mediterranean Sea, *Aquatic Microbial Ecology*, **45**(3), pp.241-252.
- Posch, T., Mindl, B., Hornáček, K., Jezbera, J., Salcher, M. M., Sattler, B., ... & Simek, K. (2007) Biomass reallocation within freshwater bacterioplankton induced by manipulating phosphorus availability and grazing, *Aquatic microbial ecology*, **49**(3), p.223.
- Quigg, A., Finkel, Z. V., Irwin, A. J., Rosenthal, Y., Ho, T. Y., Reinfelder, J. R., ... & Falkowski, P. G. (2003) The evolutionary inheritance of elemental stoichiometry in marine phytoplankton, *Nature*, **425**(6955), pp.291-294.

- Rees, T. A. (2007) Metabolic and ecological constraints imposed by similar rates of ammonium and nitrate uptake per unit surface area at low substrate concentrations in marine phytoplankton and macroalgae, *J. Phycol.*, **43**(2), pp.197-207.
- Reiners, W. A. (1986) Complementary models for ecosystems, *American Naturalist*, pp.59-73.
- Sherr, E. B., Rassoulzadgan, F., Sherr, B. F. (1989) Bacterivory by pelagic choreotrichous ciliates in coastal waters of the N. W. Mediterranean Sea, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **55**, pp.235-240.
- Smith, E. M., & Prairie, Y. T. (2004) Bacterial metabolism and growth efficiency in lakes: The importance of phosphorus availability, *Limnol. Oceanogr.*, **49**(1), pp.137-147.
- Sommer, U., & Stibor, H. (2002) Copepoda–Cladocera–Tunicata: the role of three major mesozooplankton groups in pelagic food webs, *Ecological Research*, **17**(2), pp.161-174.
- Sterner, R. W. (1990) The ratio of nitrogen to phosphorus resupplied by herbivores zooplankton and the algal competitive arena, *American Naturalist*, **136**, pp.209-229.
- Tanaka, T. (2009) Determining the availability of phosphate and glucose for bacteria in P-limited mesocosms of NW Mediterranean surface waters, *Aquat Microb Ecol*, **56**(1), pp.81-91.
- Tezuka, Y. (1990) Bacterial regeneration of ammonium and phosphate as affected by the carbon : nitrogen : phosphorus ratio of organic substrates, *Microbial Ecology*, **19**, pp.227-238.
- Tulonen, T. (1993) Bacterial Production in a Mesohumic Lake Estimated from [<sup>14</sup>C]Leucine Incorporation Rate, *Microbial ecology*, **26**(3), pp.201-217.
- Urabe, J., & Watanabe, Y. (1990) Difference in the Bacterial Utilization Ability of Four Cladoceran Plankton (Crustacea:Cladocera), *Nat. Hist. Res.*, **1**, pp.85-92.
- Urabe, J. (1993) N and P cycling coupled by grazer's activities : food quality and nutrient release by zooplankton, *Ecology*, **74**, pp.2337-2350.
- Vadstein, O., Olsen, Y., Reinertsen, H., & Jensen, A. (1993) The role of planktonic bacteria in phosphorus cycling in lakes - Sink and link, *Limnology and Oceanography*, **38**(7), pp.1539-1544.
- Watanabe, Y. (1990) C:N:P ratios of size-fractionated seston and planktonic organisms in various trophic levels, *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.*, **24**(1), pp.195-199.

- Weisse, T. (1993) Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwater ecosystems, *In Advances in microbial ecology*, Springer US, pp.327-370.
- Wheeler, P. A., & Kirchman, D. L. (1986) Utilization of inorganic and organic nitrogen by bacteria in marine systems<sup>1</sup>, *Limnology and Oceanography*, **31**(5), pp.998-1009.
- White, A. E., Spitz, Y., Karl, D., & Letelier, R. M. (2006) Flexible elemental stoichiometry in *Trichodesmium* spp. and its ecological implications, *Limnol. Oceanogr.*, **51**, pp.1777-1790.
- Zohary, T., & Robarts, R. D. (1998) Experimental study of microbial P limitation in the eastern Mediterranean, *Limnology and oceanography*, **43**(3), pp.387-395.
- 上真一 (2010) 沿岸海洋生態系における動物プランクトンの機能的役割に関する研究, *海の研究*, **19**(6), pp.283-299.
- 宇土顕彦, 竺文彦, 大久保卓也 (2000) 灌漑期の水田における水量収支と栄養塩収支, *水環境学会誌*, **23**(5), pp.298-304.
- 環境省 (2002) 富栄養化対策マニュアル 3. 我国における湖床等の富栄養化の現状と対策, [http://www.env.go.jp/earth/coop/coop/document/mle2\\_j/003.pdf](http://www.env.go.jp/earth/coop/coop/document/mle2_j/003.pdf) (2015年1月時点).
- 木暮一啓 (1999) 微生物ループと生食食物連鎖—その歴史的背景と近年の研究の展開について—, *日本プランクトン学会報*, **46**(1), pp.22-33.
- 越川海, 原田茂樹, 渡辺正孝 (1999) 溶存有機物の微生物食物連鎖を経由する高次栄養塩段階への伝達, *日本プランクトン学会報*, **46**(1), pp.78-87.
- 小山由美子, 藤田昌史, 信岡尚道, 三村信男 (2010) 浮遊細菌群の動態を考慮した汽水域生態系モデルの構築, *土木学会論文集*, **66**(1), pp.1141-1145.
- 亀田豊, 橘治国, 清水達雄 (1999) 三次元励起・蛍光スペクトルを用いた溶存有機物のキャラクターゼーション, *環境工学研究論文集*, **36**, pp.209-215.
- 近藤倫生 (2005) 食物網の複雑性と柔軟性, 個体群の安定性について, *日本生態学会誌*, **55**(2), pp.249-261.
- 関文威 (1992) 海洋の物質循環と微生物, *海の研究*, **1**(2), pp.1-8.
- 高村典子, 中川恵, 若菜勇 (2007) 達古武沼の水質特性および水質分布に影響する要因について, *陸水学会誌*, **68**, pp.81-95.
- 高村典子 (2009) 第1章 湖沼という環境, 「生態系再生の新しい視点—湖沼からの提案」(高村典子編著), pp.18, 共立出版, 東京.

- 田中陽二, 中村由行, 鈴木高二朗 (2011) 微生物ループを考慮した浮遊生態系モデルの構築, *港湾空港技術研究所報告*, **50**(2).
- 永田俊 (1993) 微生物ループと水圏物質循環—溶存有意物の生成と分解をめぐって—, *日本微生物生態学会報*, **8**(2), pp. 149-155.
- 永田俊 (2002) 海洋における「溶存有機物—微生物連鎖系」研究の新しい展開, *日本プランクトン学会報*, **49**(1), pp. 15-20.
- 永田俊 (2006) 第4章 微生物ループの基本概念, 「海洋の生物の連鎖—生命は海でどう連鎖しているか—」(木暮一啓編著), p. 88, 東海大学出版会, 東京.
- 中野伸一 (2000) 湖沼有機物動態における微生物ループでの原生動物の役割, *日本生態学会誌*, **50**(1), pp. 41-54.
- 中野伸一 (2003) 湖沼・海洋の微生物食物網における摂食者・被食者としての鞭毛虫(総特集 海洋微生物(2) 基礎, 応用研究とその利用)—(2章 生態研究). *海洋号外*, **35**, pp. 83-93.
- 中野伸一 (2006) 第6章 細菌の被食過程, 「海洋の生物の連鎖—生命は海でどう連鎖しているか—」(木暮一啓編著), p. 130, 東海大学出版会, 東京.
- 原成光 (1990) 従属栄養鞭毛虫類, *月刊海洋*, **22**(1).
- 原島省, 井関和夫, & 樽谷賢治 (2007) 流入栄養塩比の変化による内湾・大陸棚域の生態系変質の可能性, *海と空*, **82**(3), pp. 61-71.
- 堀口文男, 中田喜三郎, 西田壽夫 (1998) サイズベース生態系モデルの開発と東京湾への適用, *J. Adv. Mar. Sci. Tech. Soci.*, **4**(1), pp. 95-122.
- 矢橋毅, 古川溶介, 渡辺 孝雄 (2000) 生活排水の水質特性の解析と処理水における水質変化, *水環境学会誌*, **23**(9), pp. 584-589.
- 山本讓司, 鋤崎俊二, 堀口文男 (2009) サイズベース生態系モデルを用いた動物プランクトンの季節変動解析について, *海洋理工学会 平成 21 年度秋季大会 講演論文集*, pp. 99-102.
- ラヒム イリシャット, 浮田正夫, 関根雅彦, & 今井剛 (1998) 森林流域における TN, TP および COD の流出機構のモデル化に関する研究, *土木学会論文集*, **(601)**, pp. 73-84.



## 第3章 細菌が食物網動態におよぼす影響についての考察

### 3.1. はじめに

本研究では、細菌を出発点とする微生物食物連鎖および植物プランクトンを出発点とする生食連鎖を含む食物網モデルを構築した。

一方で、従来から水質シミュレーションに用いられてきたモデルは、植物プランクトン（モデルによっては動物プランクトンも含む）を中心とした概念が用いられてきた。例えば、湖沼技術研究会（2007）では我が国の代表的な湖沼（網走湖，小川原湖，霞ヶ浦，琵琶湖，中海・宍道湖）における水理・水質現象に関する調査研究成果がとりまとめられており，それら湖沼の水質シミュレーションには植物プランクトンおよび動物プランクトンを中心とした，細菌をモデル要素として含まないモデルが用いられている。それらモデルにおける細菌が関係する機能は有機物分解のみであり，細菌は食物連鎖には含まれない存在として取り扱われている。水界の食物網は，生態系における「食う－食われる」関係（食物連鎖）を描いたネットワークである。このことから想像するに，細菌を出発点とする微生物食物連鎖をモデル化する有用性は，食物網全体の「食う－食われる」の関係性，および栄養塩類をめぐる植物プランクトンとの競合関係にあらわれ，それは湖沼内水質にも波及するものと考えられる。

また，湖沼技術研究会（2007）で示されている各湖沼の水質シミュレーションでは，有機物が分解されることで栄養塩類が水中回帰するが，その分解能は，一定速度が水温のみによって変化するものとして表現されている。細菌は，微生物食物連鎖の基礎生産者として機能する一方で，その重要な役割に「栄養塩再生機能」があり，摂取した有機化合物を無機化合物へ酸化して生命活動に必要なエネルギーを獲得する際に無機態栄養塩を排出する。つまりは，有機物分解による栄養塩再生は，水温のみでなく，細菌の活性状態によって変化するものと考えられる。

そこで本研究では，食物連鎖の一端を担う，また栄養塩再生者としての細菌の存在が食物網動態におよぼす影響を見いだすことを目的として，従来から水質シミュレーションに用いられてきた生食連鎖モデル（植物プランクトンと動物プランクトンにより構成されたモデル）と本食物網モデルの結果の違いについて考察し，細菌を出発点とする微生物食物連鎖をモデル化することの有用性を示した。

### 3.2. 研究方法

本研究方法として、細菌が食物網動態におよぼす影響の考察方法を以下に示す。

#### 3.2.1. 細菌が食物網動態におよぼす影響の考察方法

食物網の個体群動態は直接・間接の種間相互作用の影響を受けるが捕食・被食関係を通じた相互作用の生じ方は食物網の構造に依存するものである（近藤，2005）。

本食物網モデルの解析より、バイオマスや種間相互関係は栄養塩段階ごとに異なる形態をとり、また細菌は分解者として水中の栄養塩再生に大きな役割を果たし、また、細菌由来のエネルギーが上位生物を支持する存在であると仮定すると、リン再生者、そして、低次生産者としての細菌によるインパクトは食物網全体にまでおよぶものと考えられる。

ここでは、植物プランクトンと動物プランクトンを中心とする「生食連鎖モデル」を構築し、本研究で構築した食物網モデルの解析結果を対照させることで、細菌が食物網動態に与える影響を考察した。

#### 3.2.2. 生食連鎖モデルの構造

本研究における生食連鎖モデルの位置づけは、微生物食物連鎖を考慮し、また細菌の存在によって栄養塩再生およびエネルギーフローが変化する食物網モデルとは対照的に、動物プランクトンと植物プランクトンのみにより構成され「食う－食われる」の関係性を単純化すること、また細菌を考慮しないために一定速度で栄養塩が再生されること、および基礎生産を植物プランクトンのみが担うことを想定するものである。生食連鎖モデルと食物網モデル解析結果の比較からは、微生物食物連鎖による食物網全体への影響を把握できるものと考えられる。

本研究で用いた生食連鎖モデルを図 3-1に示す。生食連鎖モデルは、基礎生産者としてマイクロ植物プランクトンおよびナノ・ピコ植物プランクトン、消費者としてメソ動物プランクトンおよびマイクロ動物プランクトンを配置し、リンを含有する有機物（外部負荷、生物遺骸、排泄物により構成）が一定速度で分解されてリンが水中回帰することとした。

有機物分解速度は、前章において示した食物網モデル解析結果の「細菌による有機物摂取速度÷有機物現存量」の平均値「 $0.038 \text{ day}^{-1}$ 」とした。他のモデルパラメータおよび系外負荷条件は食物網モデルと同値とした。



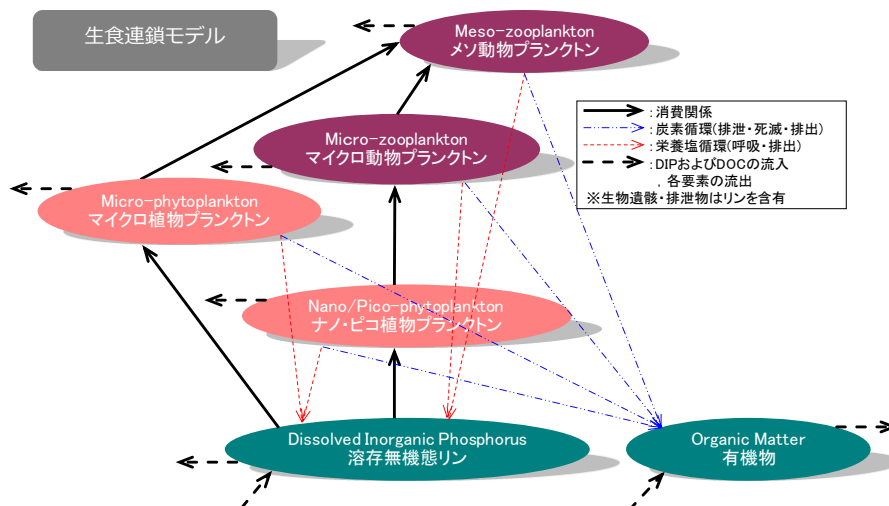


図 3-1 生食連鎖モデル

### 3.2.3. 細菌が食物網動態におよぼす影響の評価

細菌が食物網動態におよぼす影響は、各栄養塩段階における両モデル結果（各段階の平均値）から、段階ごとのバイオマスとその構成の変化、動物プランクトンおよび植物プランクトンの種間優占関係についての結果の違いに着目し、細菌がどのように関与しているかを考察した。

### 3.3. 細菌が食物網動態におよぼす影響

#### 3.3.1. トータルバイオマスにおよぼす影響

食物網モデルと生食連鎖モデルのトータルバイオマスを図 3-2に示す。トータルバイオマスは栄養塩段階とともに上昇し観測値 (Gaedku & Straile, 1994; Sommaruga, 1995; Blomqvist et al., 2001; Auer et al., 2004; Eyto and Irvine, 2005; Havens et al., 2007; Özen et al., 2013) の範囲内に収まっているが、極貧～中栄養塩段階で生食連鎖モデル、富栄養段階で食物網モデルが上回り、過栄養段階では生食連鎖モデルが上回る関係となっている。

食物網モデルと生食連鎖モデルの大きな違いの一つに細菌による有機物分解能の変化があり、分解能変化は含有されるリン再生速度の違いとして現れ、それは生物生産につながるものと考えられる。

両モデルの有機物分解速度（無機化速度）を図 3-3に示す。食物網モデルの細菌による有機物分解速度（＝細菌排出速度÷有機物濃度）は、有機物を摂取する細菌の現存量（自身の活性状態、他生物との相互関係によって変化）と非同化率（1－同化率）によって変化し、極貧栄養から中栄養段階にかけて上昇、富栄養段階以上で減少に転じており、栄養塩段階の違いによりオーダーが異なる。一方で、生食連鎖モデルの有機物分解速度は、当然のことながら各栄養塩段階で一定である。両モデルの分解速度の関係性は栄養塩段階によって異なるが、トータルバイオマスのそれとは一致していない。

両モデルのリン再生速度を図 3-4および図 3-5に示す。なお、図 3-4の [ ] 数値は食物網モデルの細菌再生割合、【 】数値は生食モデルの有機物分解再生割合を意味する。また、生食連鎖モデルの有機物分解によるリン再生は、有機物が一定速度で分解され含有リンが水中回帰することとしている。

両モデルのリン再生速度は、極貧～中栄養および過栄養段階で生食連鎖モデル、富栄養段階で食物網モデルが優位となっており、トータルバイオマスと同じ関係性であることがわかる。また、食物網モデルのリン再生速度は、その 6 割程度を細菌が占めており、リン再生にもっとも貢献している。

なお、リン再生速度の優位関係は有機物分解速度のそれとは異なっている。食物網モデルでは、従属栄養生物の呼吸（有機物の無機化分解）にともない放出されるリン排出率（バイオマスあたりのリン排出量）が、ともに変化する生物 C:P 比と餌資源 C:P 比の関係によって増減することによるものと考えられる。

以上より、食物網モデルにおける細菌の存在は、栄養塩段階に応じたリン再生速度の変化として現れ、それは水界のトータルバイオマスに影響をおよぼすものと考えられる。

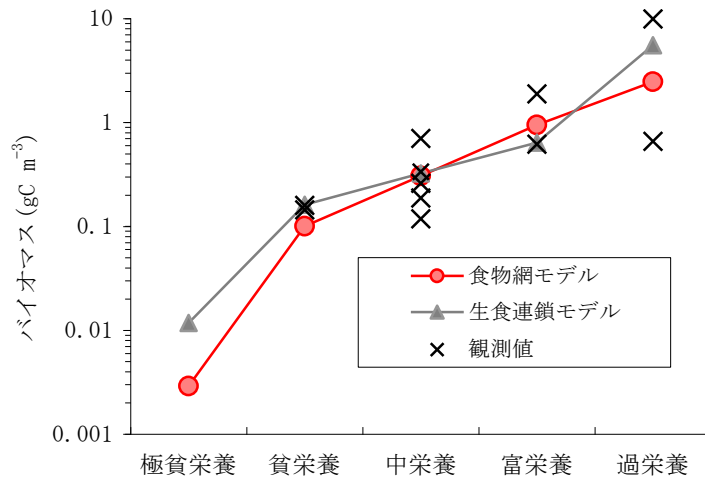


図 3-2 栄養塩段階に応じたトータルバイオマスの変化

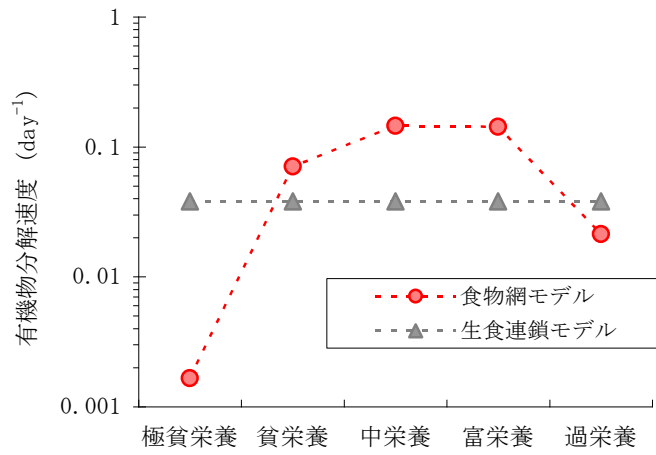


図 3-3 栄養塩段階に応じた有機物分解速度の変化

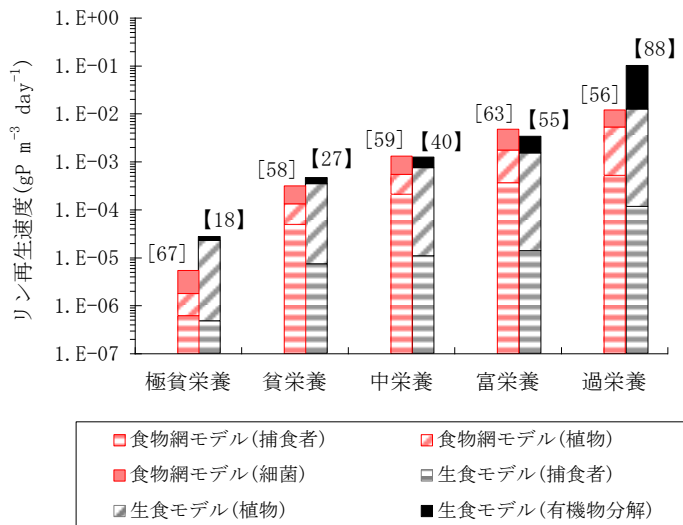


図 3-4 栄養塩段階に応じたリン再生速度の変化. [ ] 数値は食物網モデルの細菌再生割合, 【 】数値は生食モデルの有機物分解再生割合.

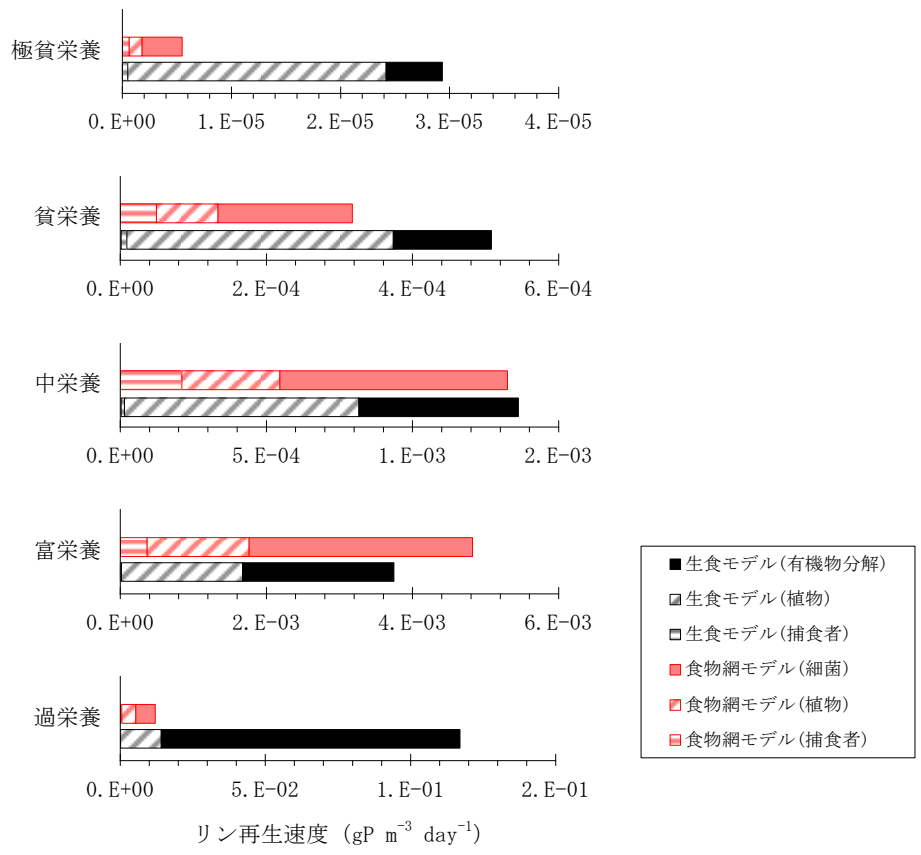


図 3-5 各栄養塩段階のリン再生速度

### 3.3.2. 植物プランクトン優占種におよぼす影響

両モデル結果の最も大きな違いの一つに植物プランクトン出現状況がある。両モデルのトータルバイオマスに占める植物プランクトンの割合を図 3-6に示す。

トータルバイオマスに占める植物プランクトンの割合は、食物網モデルでは栄養塩段階とともに上昇しており、中栄養以上でマイクロ植物プランクトンとナノ・ピコ植物プランクトンが共存している。一方、生食連鎖モデルでは、各栄養塩段階で植物プランクトンが 7 割以上を占め、栄養塩段階とともにその割合は微増している。出現する植物プランクトンはナノ・ピコ植物プランクトンが支配的であり、マイクロ植物プランクトンは過栄養塩段階のみで現存する結果となっている。

サイズの異なる植物プランクトンは増殖や死滅等に関するパラメータも異なるが、上位生物からの捕食関係が大きく異なる。マイクロ植物プランクトンは連鎖最上位に位置するメソ動物プランクトンから、ナノ・ピコ植物プランクトンは中位に位置するマイクロ動物プランクトンもしくは原生生物からの捕食圧を受ける。Auer et al. (2004) および Özen et al.

(2013) では、栄養塩段階の上昇にともない小型の動物プランクトンが優占していくとの観測結果が示されている。両モデルの捕食者（食物網モデル：メソ・マイクロ動物および原生生物、生食連鎖モデル：メソ・マイクロ動物）に占めるメソ動物プランクトンの構成割合（図 3-7）は、食物網モデルが貧栄養から過栄養まで低下傾向であり観測事象と一致しているのに対して、生食連鎖モデルは過栄養を除きメソ動物プランクトンが優占し、その構成割合は富栄養まで上昇している。つまりは、食物網モデルは中栄養以上でメソ動物プランクトン以外の捕食者が、生食連鎖モデルはメソ動物プランクトンが優占する状況にある。また、メソ動物プランクトン自身とその捕食対象バイオマスは、中栄養および富栄養において食物網モデルが生食連鎖モデルを大きく上回っている。食物網モデルでは、メソ動物プランクトンの捕食速度を上回る被食生物生産が成立しており、他捕食者の現存増加により優位性が高まっているものと考えられる。一方、生食連鎖モデルでは、メソ動物プランクトンの捕食対象となる生物生産が低く、メソ動物プランクトンの捕食圧が連鎖を支配する状況にあり、マイクロ植物プランクトンはその影響を直接的に受けるために現存できていないと考えられる。

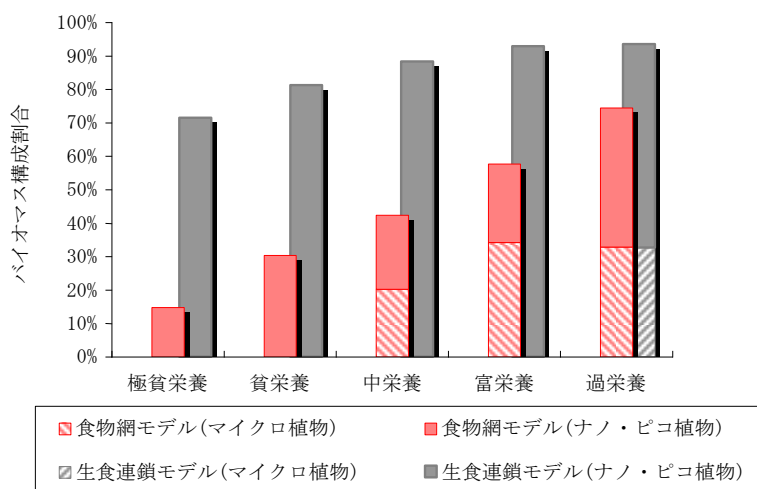


図 3-6 トータルバイオマスに対する植物プランクトン構成比

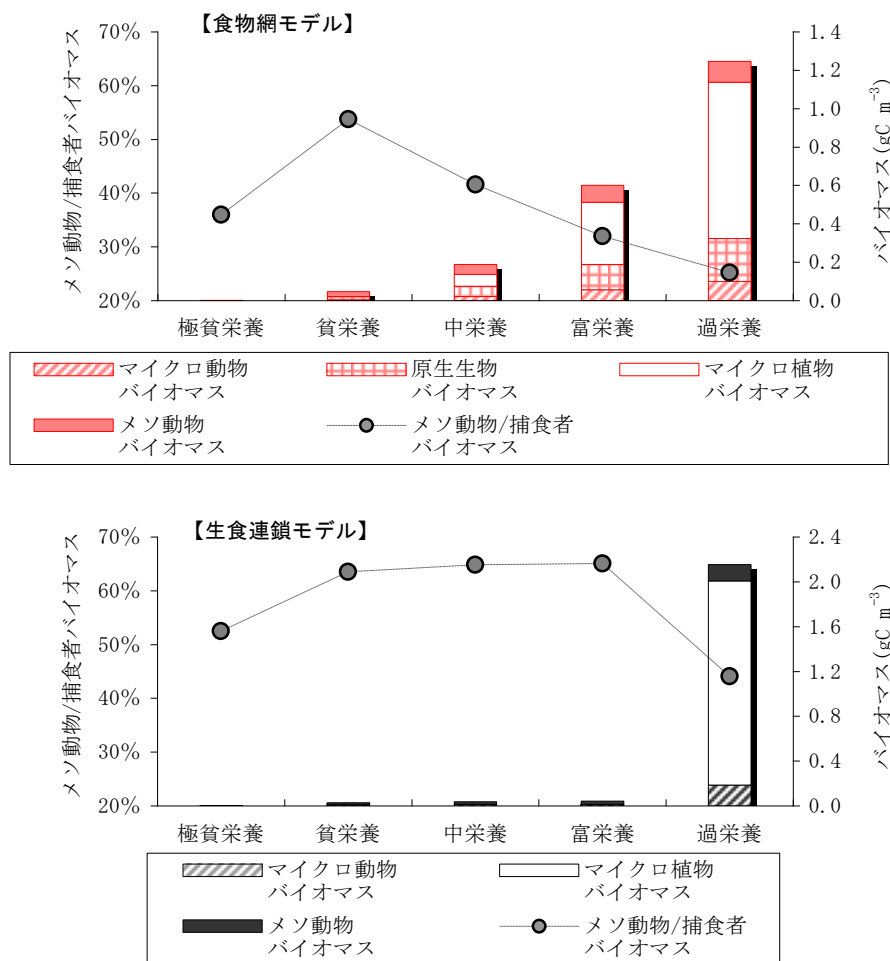


図 3-7 メゾ動物プランクトンの捕食者構成割合と捕食対象バイオマス

ここで、同じ栄養塩段階において、各モデルで被捕食に関するバイオマスがなぜ大きく異なり、極端な優占状態となるのかを考察する。

食物網モデルの消費に係る炭素フロー（富栄養段階）を図 3-8に示す。マイクロ植物プランクトンとナノ・ピコ植物プランクトンはトータルバイオマスの約 3 割と約 2 割を占めており共存する状態にある。ナノ・ピコ植物プランクトンへは原生生物から高い捕食圧がかかっており、マイクロ動物プランクトンのそれを大きく上回っている。モデル研究や観測値をもとに設定された摂食速度は、マイクロ動物プランクトンよりも原生生物が大きい。ナノ・ピコ植物プランクトンをマイクロ動物プランクトンのみが捕食する生食連鎖モデルに対して、食物網モデルでは原生生物からナノ・ピコ植物プランクトンへの高い捕食圧が加わり、ナノ・ピコ植物プランクトンのバイオマス増加に歯止めをかけているものと考えられる。

また、ナノ・ピコ植物プランクトンから原生生物またはマイクロ動物プランクトンを経由して栄養段階最上位に位置するメゾ動物プランクトンへの炭素フローは、原生生物経由が上回っており、メゾ動物プランクトンへの重要なエネルギーパスとなっている。このことは、メゾ動物プランクトンがマイクロ植物プランクトン以外のエネルギー源をマイクロ動物プランクトンのみに依存する生食連鎖モデルと比べて、食物網モデルではマイクロ植物プランク

トンへの捕食圧の軽減に役立つものと考えられる。つまり、食物網モデルでは、栄養段階下位から上位へのエネルギー輸送において原生生物が重要な役割を担うことで、極端なバイオマスの偏りが生じにくくなっている。

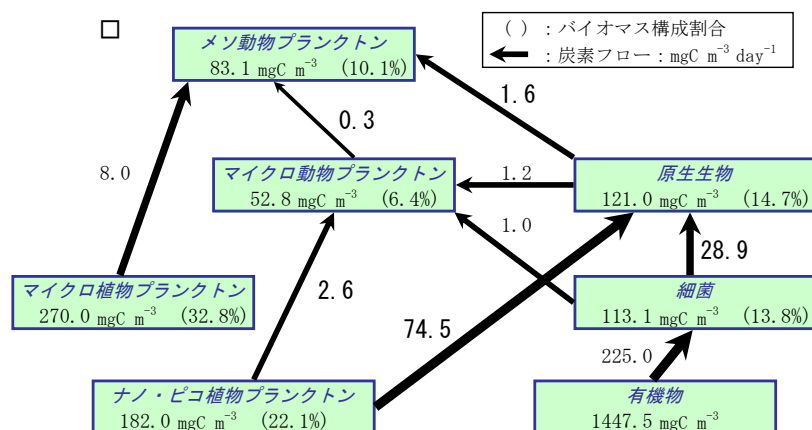


図 3-8 食物網モデルの消費に係る炭素フロー (富栄養段階)

食物網モデルでは、原生生物が栄養段階下位と上位をつなげる存在として機能することに加えて、細菌も大きな役割を担っている。生食連鎖モデルに原生生物を加えたモデル (食物網モデルから細菌を除外したモデル) のバイオマスを図 3-9, 消費に係る炭素フローを図 3-10 に示す。なお、図 3-9 の【 】 数値は植物プランクトンに占めるナノ・ピコ植物の割合, [ ] 数値は捕食者に占める原生生物の割合を意味する。

ナノ・ピコ植物プランクトンは原生生物からの捕食圧によりバイオマスが小さく、貧栄養以上ではマイクロ植物プランクトンが優占する。原生生物は、栄養塩段階の進行に応じたバイオマス増加が鈍く、捕食者に占める割合は栄養塩段階の進行とともに減少している。食物網モデルの炭素フローに見られるメソおよびマイクロ動物プランクトンの原生生物捕食、そして原生生物のナノ・ピコ植物プランクトン捕食の関係から判断すると、原生生物に対しては栄養段階上位生物からのトップダウンが支配的ではないと考えられる。したがって、生食連鎖モデルに原生生物を加えたモデルの原生生物は、エサ (ナノ・ピコ植物プランクトン) の不足によりバイオマス増加が鈍いものと考えられる。

食物網モデルにおける細菌は、原生生物の捕食対象であり、原生生物のバイオマスを支持し、かつナノ・ピコ植物プランクトンへの捕食圧を軽減しうる存在である。

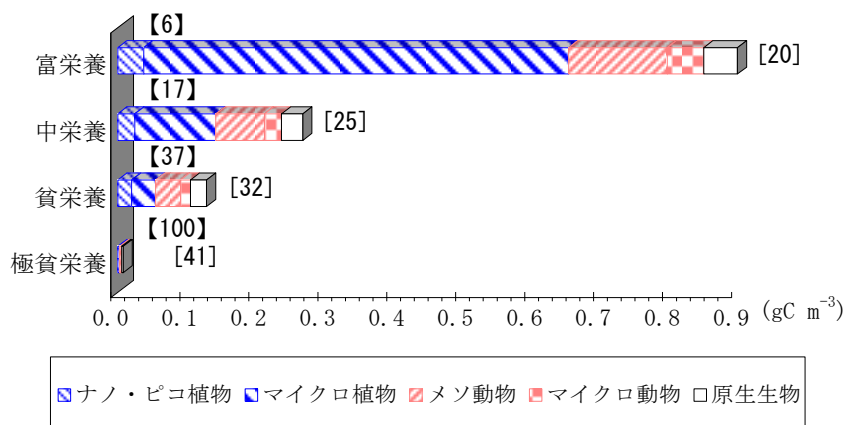


図 3-9 原生生物を加えた生食連鎖モデルのバイオマス. 【】数値は植物プランクトンに占めるナノ・ピコ植物の割合, [ ] 数値は捕食者に占める原生生物の割合

以上より、原生生物はナノ・ピコ植物プランクトンへの効果的な捕食圧をおよぼしつつ最上位捕食者であるメソ動物プランクトンへのエネルギー伝達において重要な役割を担う。また、原生生物からメソ動物プランクトンへのエネルギー伝達は、メソ動物プランクトンからマイクロ植物プランクトンへの捕食圧を軽減させるものであり、生食連鎖モデルに見られる植物プランクトンの極端な優占状態解消に役立っている。それらの原生生物により駆動されるエネルギーフローには、原生生物のエネルギー源としての細菌の存在が根底にあるものと考えられる。



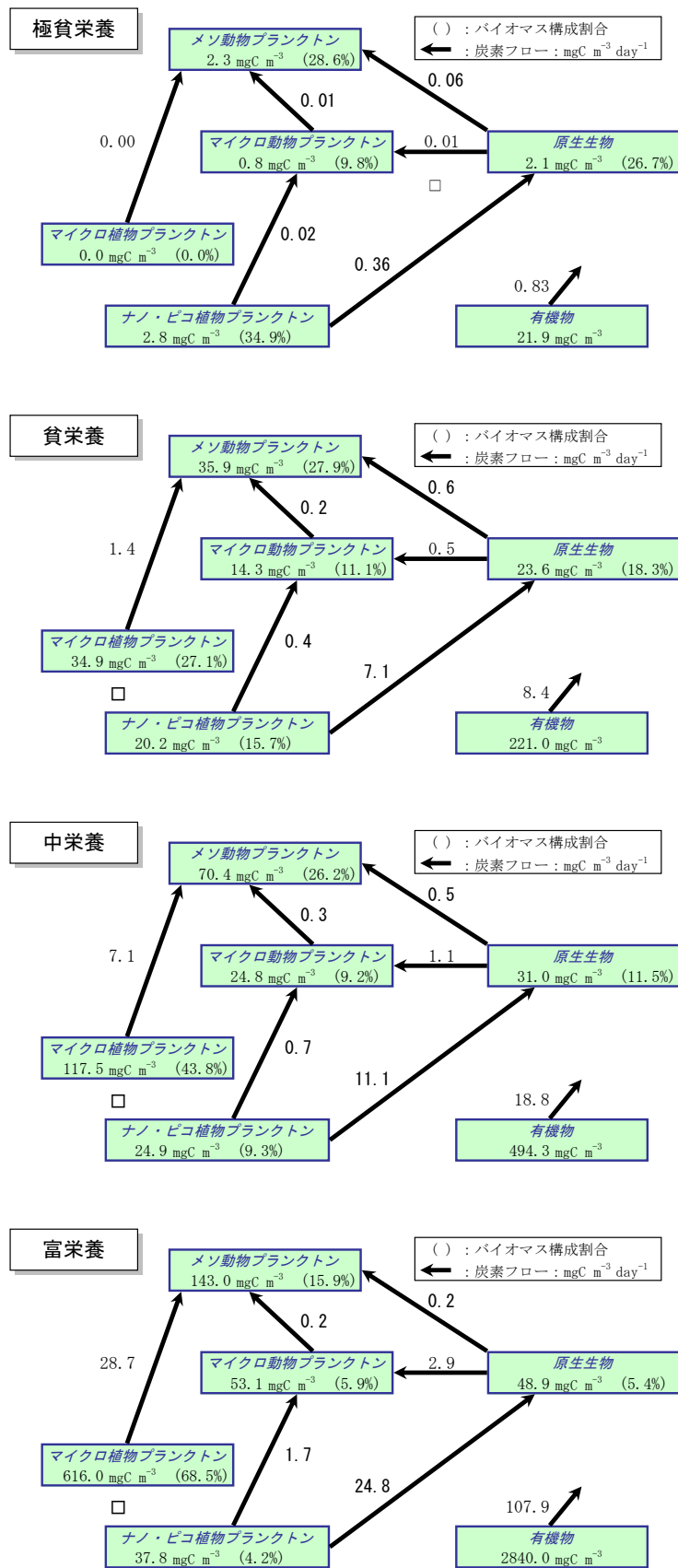


図 3-10 原生生物を加えた生食連鎖モデルの消費に係る炭素フロー

### 3.4. まとめ

微生物食物連鎖をモデルに考慮すること、および、細菌が食物網動態におよぼすインパクトを見いだすことを目的として、生食連鎖モデルと本研究で構築した食物網モデルの結果の違いについて考察した。

食物網モデルと生食連鎖モデルの解析結果を比較した結果、栄養塩段階ごとのバイオマスとその変化、種間優占関係に大きな違いが生じた。

細菌の存在は、栄養塩段階に応じたリン再生速度の変化として現れ、それは水界のトータルバイオマスに影響をおよぼすものであると考えられる。また、細菌を出発点とする微生物食物連鎖は、ナノ・ピコ植物プランクトンへの捕食圧、上位捕食者であるメゾ動物プランクトンへのエネルギー伝達の面で重要な役割を果たしており、観測事象に見られる栄養塩段階とともに変化する食物網動態の適切なモデル化に寄与しているものと考えられる。

本研究では、限定された環境下を想定した概念的モデルを用いて、細菌が食物網全体におよぼすインパクトを把握できたものと考えられる。

## 参考文献

- Auer, B., Elzer U., & Arndt, H. (2004) Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation, *Journal of Plankton Research*, **26**(6), pp.697-709.
- Blomqvist, P., Jansson, M., Drakare, S., Bergström, A.-K., Brydsten, L. (2001) Effects of Additions of DOC on Pelagic Biota in a Clearwater System: Results from a Whole Lake Experiment in Northern Sweden, *Microbial Ecology*, **42**(3), pp.383-394.
- de Eyto, E., & Irvine, K. (2005) Variation in the biomass of functional groups comprising the open-water plankton of shallow lakes in Ireland. In *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* (pp. 53-58). Royal Irish Academy.
- Gaedke, U., & Straile, D. (1994) Seasonal changes of the quantitative importance of protozoans in a large lake: an ecosystem approach using mass-balanced carbon flow diagrams, *Marine Microbial Food Webs*, **8**, pp.163-188.
- Havens, K. E., Beaver, J. R., & East, T. L. (2007) Plankton biomass partitioning in a eutrophic subtropical lake: comparison with results from temperate lake ecosystems, *Journal of Plankton Research*, **29**(12), pp.1087-1097.
- Özen, A., ŠORF, M., Trochine, C., Liboriussen, L., Beklioglu, M., Søndergaard, M., ... & Jeppesen, E. (2013) Long-term effects of warming and nutrients on microbes and other plankton in mesocosms, *Freshwater Biology*, **58**(3), pp.483-493.
- Sommaruga, R. (1995) Microbial and classical food webs: A visit to a hypertrophic lake, *FEMS microbiology ecology*, **17**(4), pp.257-270.
- 湖沼技術研究会 (2007) 第 6 章 代表的な湖沼の水理・水質特性の実態, 「湖沼における水理・水質管理の技術」, 国土交通省.
- 近藤倫生 (2005) 食物網の複雑性と柔軟性, 個体群の安定性について, *日本生態学会誌*, **55**, pp.249-261.



## 第4章 鳥取県湖山池における微生物食物連鎖の役割に関する考察

### 4.1. はじめに

3章での考察において、細菌は微生物食物連鎖の基礎生産者として、また栄養塩再生者として、食物連鎖における重要な役割を果たしていることが示された。また原生生物は、細菌食者であると同時にピコサイズの植物プランクトンも捕食し、それによる上位栄養段階生物へエネルギー伝達は、食物網全体のバランスを保つことに貢献していることが示された。それらから細菌および原生生物を含む微生物食物連鎖をモデル化することの有用性が示された。

しかし考察に用いた食物網モデルは、水温変化等の外的要因の変化を踏まえない概念的なモデルであり、生物活動が水温によって変化する実水域におけるそれら役割を把握することは、水界食物網動態を理解するうえで重要と考えられる。また、植物プランクトンは種により増殖適水温が違い、季節ごとに基本的な生産能が異なる。例えば天野ほか(2000)は既存の多目的ダム貯水池(96箇所)において、いくつかの代表的な植物性プランクトン種について出現時の水温を整理した結果、藍藻類が17°C~28°C程度であるのに対して、珪藻類は5°C~24°C程度であったことを示している(図4-1)。このことは、食物網を形成する各生物が相互に関係しあうものであるとすると、他生物にも波及するものと考えられる。

本研究では、実水域における微生物食物連鎖の役割を考察することを目的に、ケーススタディーとして鳥取県湖山池に対して生食連鎖と微生物食物連鎖から成る食物網モデルを適用し、解析を行った。

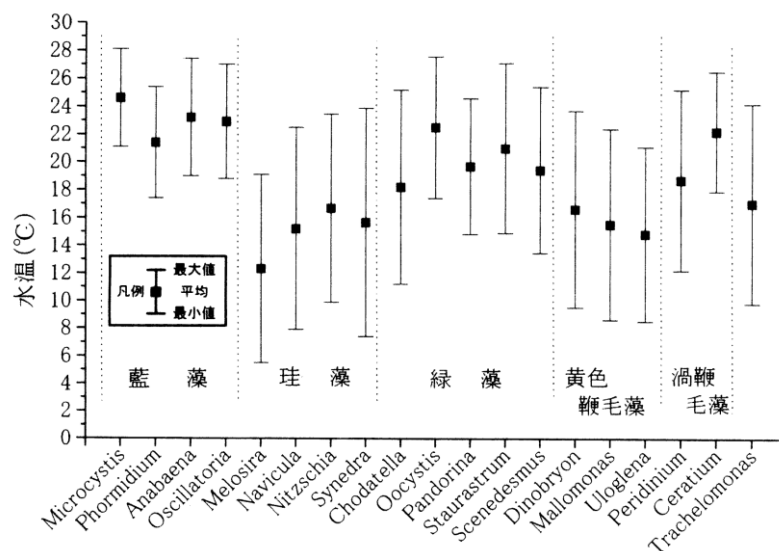


図 4-1 藻類大量発生時の水温分布 (天野ほか, 2000)

## 4.2. 研究方法

### 4.2.1. モデル式

本研究では、年間の水温変化に応じた食物網動態変化を解析した。水温計算に関する熱収支モデルおよび水温項を考慮した食物網モデルについて以下に示す。

#### (1) 熱収支モデル

本モデルの水温計算は、気象条件による水面を通じた熱収支を考慮して計算した。

気象条件により生じる水面での熱収支 $\phi$ は、日射により受ける熱量(全天日射量 $\phi_s$ , kcal m<sup>2</sup> day<sup>-1</sup>)、長波放射 $\phi_L$ 、潜熱 $\phi_e$ 、顕熱 $\phi_c$ について式(8)のようにモデル化した。

$$\phi = (1 - a_r)(1 - \beta)\phi_s \exp(-\eta y) - \phi_L - \phi_e - \phi_c \quad (\text{式 8})$$

ここで、

$a_r$  : 水面反射率 0.06

$\beta$  : 水面吸収率 0.5

$\eta$  : 減衰係数 1.0

$\phi_L$  : 長波放射(kcal m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>) Swinbank の式より

$\phi_e \cdot \phi_c$  : 潜熱・顕熱(kcal m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>) Rohwer の式などの経験式 (岩佐, 1995)

#### ・Rohwer の式

$$\phi_e + \phi_c = (0.000308 + 0.000185W)\rho(e_s - \psi e_a) \times \left[ L_v + C_w T_s + \frac{269.1(T_s - T_a)}{(e_s - \psi e_a)} \right]$$

#### ・Swinbank の式

$$\phi_L = 0.97k \left[ T_w^4 - 0.937 \times 10^{-5} T_A^6 (1.0 + 0.17C^2) \right]$$

ここで、

$W$  : 風速 (m s<sup>-1</sup>)

$T_s$  : 表面水温 (°C)

$T_a$  : 気温 (°C)

$e_s$  : 表面水温での飽和水蒸気圧 (mmHg) = 4.58 × exp(0.0633 $T_s$ )

$e_a$  : 気温での飽和水蒸気圧 (mmHg) = 4.58 × exp(0.0633 $T_a$ )

$\psi$  : 相対湿度 (0~1)

$L_v$  : 蒸発潜熱 (kcal kg<sup>-1</sup>)

$C_w$  : 水の比熱 (kcal kg<sup>-1</sup> K<sup>-1</sup>)

$T_w$  : 表面水温 (K)

$T_A$  : 気温 (K)

$C$  : 雲量 (0~1)

## (2) 温度項を考慮した食物網モデル

水温変化に応じた食物網動態の年間変動を表現するため、摂取、死滅、呼吸排出の各生物活動に対して水温項「 $\theta^{(水温-20)}$ 」,  $\theta=1.05$ 」を乗じた。また、植物プランクトン増殖速度  $G$  については、増殖最適水温（珪藻類を主体としたマイクロ植物プランクトン：10°C、藍藻類を主体としたナノ・ピコ植物プランクトン：25°C）を考慮し、水温変化に応じた増殖特性を考慮した（式9）。

$$G = G_{Ai} \cdot \frac{DIP}{K_{Ai} + DIP} \cdot F_t \cdot C_{Ai} \quad (\text{式 9})$$

$$F_t = \left[ \frac{T}{T_{Ai}} e^{-\phi \left( \frac{T}{T_{Ai}} \right)} \right]^3$$

ここで、

$G$  : 植物プランクトンの増殖速度 (day<sup>-1</sup>)

$G_{Ai}$  : 植物プランクトンの最大増殖速度 (day<sup>-1</sup>)

$i=1$  はマイクロ植物プランクトン,  $i=2$  はナノ・ピコ植物プランクトン.

$DIP$  : リン濃度 (gP m<sup>-3</sup>)

$K_{Ai}$  : リン半飽和濃度 (gP m<sup>-3</sup>)

$C_{Ai}$  : 植物プランクトンバイオマス (gC m<sup>-3</sup>)

$F_t$  : 水温に関する増殖制限項

$T$  : 水温 (°C)

$T_{Ai}$  : 増殖最適水温 (°C),  $T_{A1}=10^\circ\text{C}$ ,  $T_{A2}=25^\circ\text{C}$ .

#### 4.2.2. 計算条件

##### (1) 湖山池の諸元とモデル地形

解析対象とした湖山池は平均水深 3m 程度の浅い富栄養汽水湖であり、数本の河川が流入し、流出河川を通じて日本海と結ばれている。湖内水質は、流域からの汚濁負荷流入により、近年の塩分導入試験以前はアオコ発生等の環境悪化が顕在化していた。

本研究では、過去、顕著なアオコ発生が見られた年（平成 15 年）を解析対象期間とした。湖内を 1 ボックスとしてモデル化した。流出河川では、湖内水位と海域潮位の関係および水門開閉状態によって湖水流出と海水遡上が時々刻々と変化するが、本研究では単純化のために水門操作と海水遡上は考慮せず、流入量と等しい湖水が流出することとした。

湖山池の諸元を表 4-1、位置図を図 4-2に示す。

表 4-1 湖山池の諸元

湖面積	6.8 km <sup>2</sup>
平均水深	2.8 m
栄養塩段階	富栄養 (T-P:0.045mg L <sup>-1</sup> 注)

注)池中央部表層H15年平均値

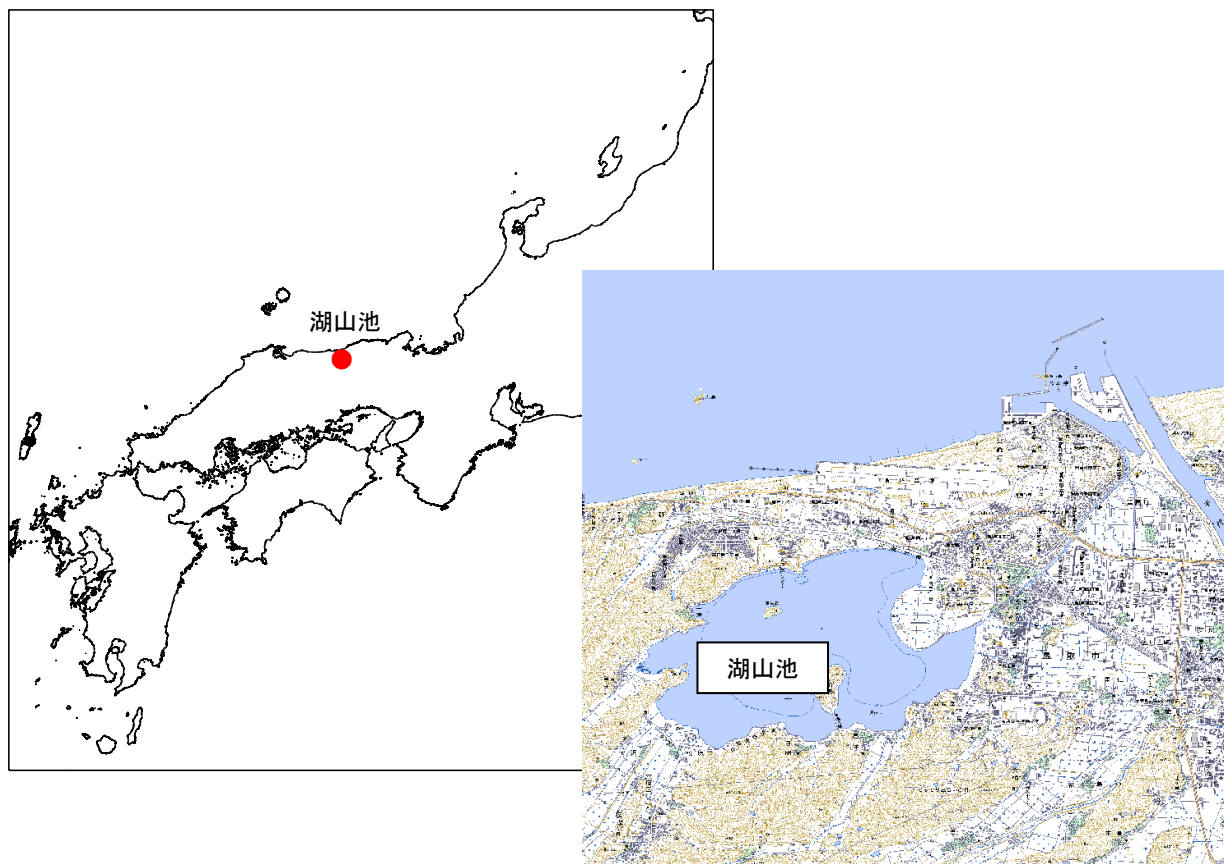


図 4-2 湖山池位置図



## (2) 気象条件

モデルの水溫計算に関する気象条件は、湖山池近傍の観測データとして、湖山アメダス、米子測候所、鳥取地方気象台の観測データ（気象庁）を設定した。

設定した気象条件の出典を表 4-2、設定された気象条件を図 4-3に示す。

表 4-2 気象データの出典

項目	データ出典
気温 (°C)	湖山アメダス
全天日射量 (cal m <sup>-2</sup> day <sup>-1</sup> )	米子測候所
相対湿度 (%)	鳥取地方気象台
風速 (m s <sup>-1</sup> )	湖山アメダス
雲量 (0-1)	鳥取地方気象台

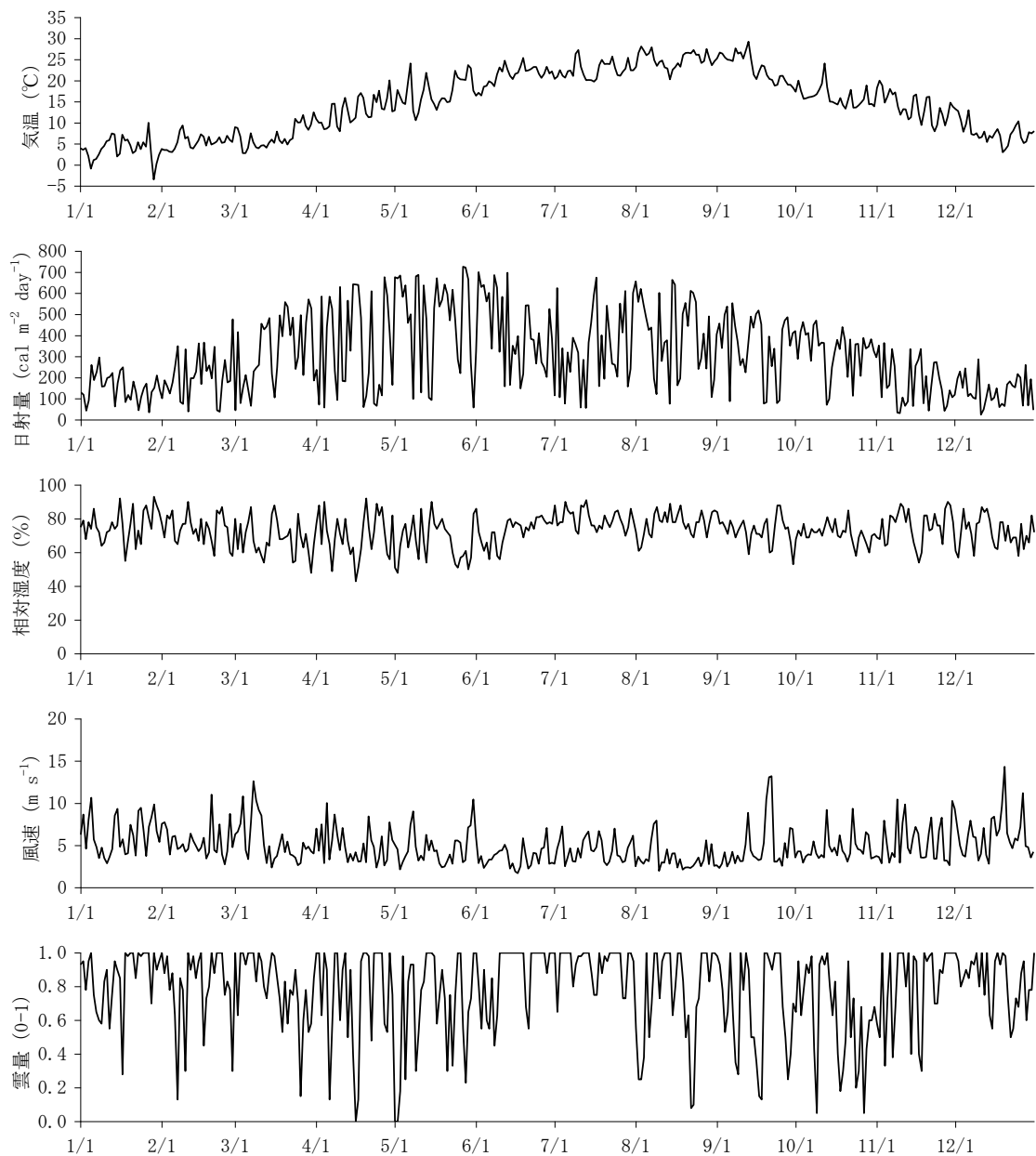


図 4-3 気象条件

### (3) 流入条件

湖山池への流入水量および負荷量は、鳥取大学（2009）で設定されたタンクモデルにより算出された湖内総流入量および流量－負荷量関係式（L-Q式）により算出されたDIP・DOC負荷を設定した（図4-4、図4-5）。なお、本モデルで設定された流入水量および負荷量は、鳥取大学（2009）における各流入河川および流域設定値の合計としている。

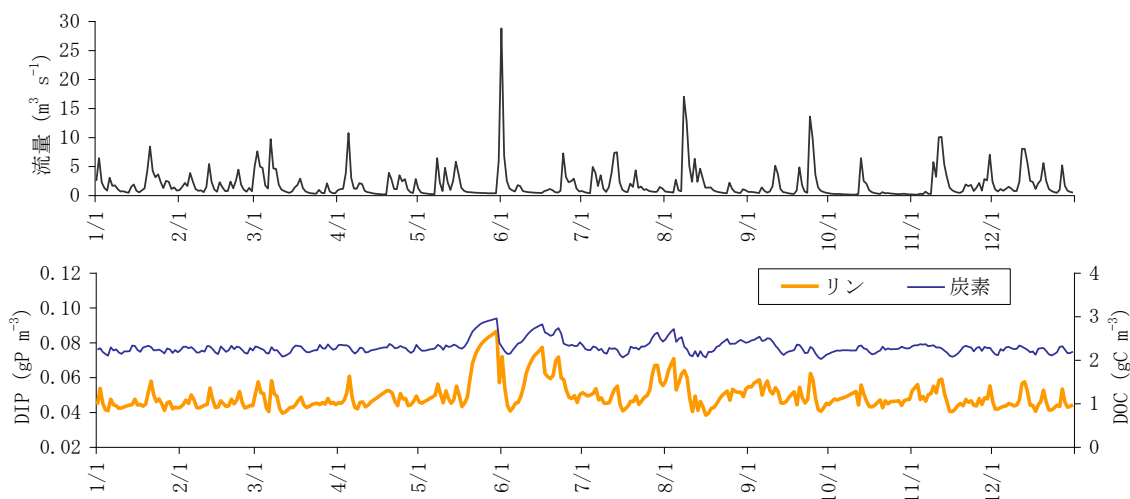


図 4-4 湖山池流入水量と負荷

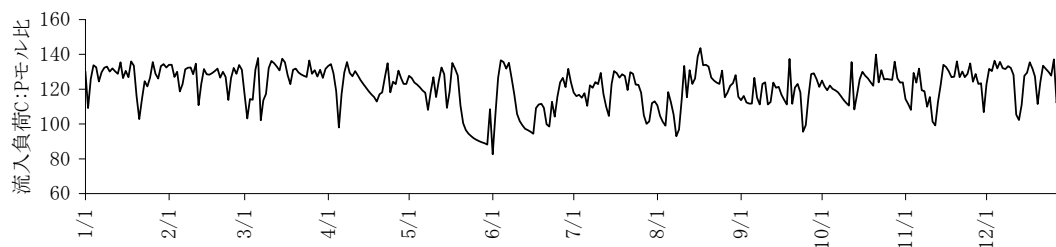


図 4-5 湖山池流入負荷のC:P比

#### 4.2.3. 微生物食物連鎖の役割に関する考察方法

微生物食物連鎖の役割に関する考察では、各モデル化要素のバイオマスとその構成割合、上位栄養段階生物（本研究では動物プランクトン）へのエネルギーフロー、栄養塩再生から、生食連鎖との対比も含めて、微生物食物連鎖が果たす役割について考察した。

### 4.3. 微生物食物連鎖の役割に関する考察

#### 4.3.1. バイオマスの年間変化

湖山池を対象とした食物網モデル計算の水温とバイオマスを図 4-6, バイオマス構成割合を図 4-7に示す.

水温が 1°C~29°C程度で年間変化するなかで, トータルバイオマスは年間を通して大きな変動は見られないが, 植物プランクトン優占種や各生物の現存状態は明瞭に変化する.

1月~5月および12月はマイクロ植物プランクトンが優占し, トータルバイオマスの5割~7割程度を占める. マイクロ植物プランクトン増加は, それを直接的に捕食するメソ動物プランクトンへと連鎖している. 細菌と原生生物はともに1割以下となっている.

一方で6月~11月はナノ・ピコ植物プランクトンが優占し, トータルバイオマスの2割~6割程度を占める. マイクロ植物プランクトンとナノ・ピコ植物プランクトンの増殖は高水温となるほどナノ・ピコ植物プランクトンが優位となるが, モデル計算結果からは6月初旬の出水時にナノ・ピコ植物が加速度的に増加し, 優占種となっている. 6月初旬出水を除いた場合の植物プランクトンバイオマス(図 4-8)からは, 同時期のナノ・ピコ植物プランクトンにそのような増加傾向が見られないことから, 出水による負荷流入により, ナノ・ピコ植物プランクトンの増殖が一気に高まったものと考えられる.

ナノ・ピコ植物プランクトン優占期間は, それに呼応するかたちで原生生物および細菌バイオマスがともに2割程度に増加している. メソ動物プランクトンは, 生産者を直接的に捕食できず, 1割以下に減少している.

微生物食物連鎖を形成する細菌および原生生物は, 年間の水温変化と生物相互関係の中でその現存状態が変化し, トータルバイオマスに占める割合は, マイクロ植物プランクトン優占期間で2割程度, ナノ・ピコ植物プランクトン優占期間で4割程度であり, ナノ・ピコ植物プランクトンが優占する夏季を中心に微生物食物連鎖を形成する生物の構成割合が高いことが示されている.

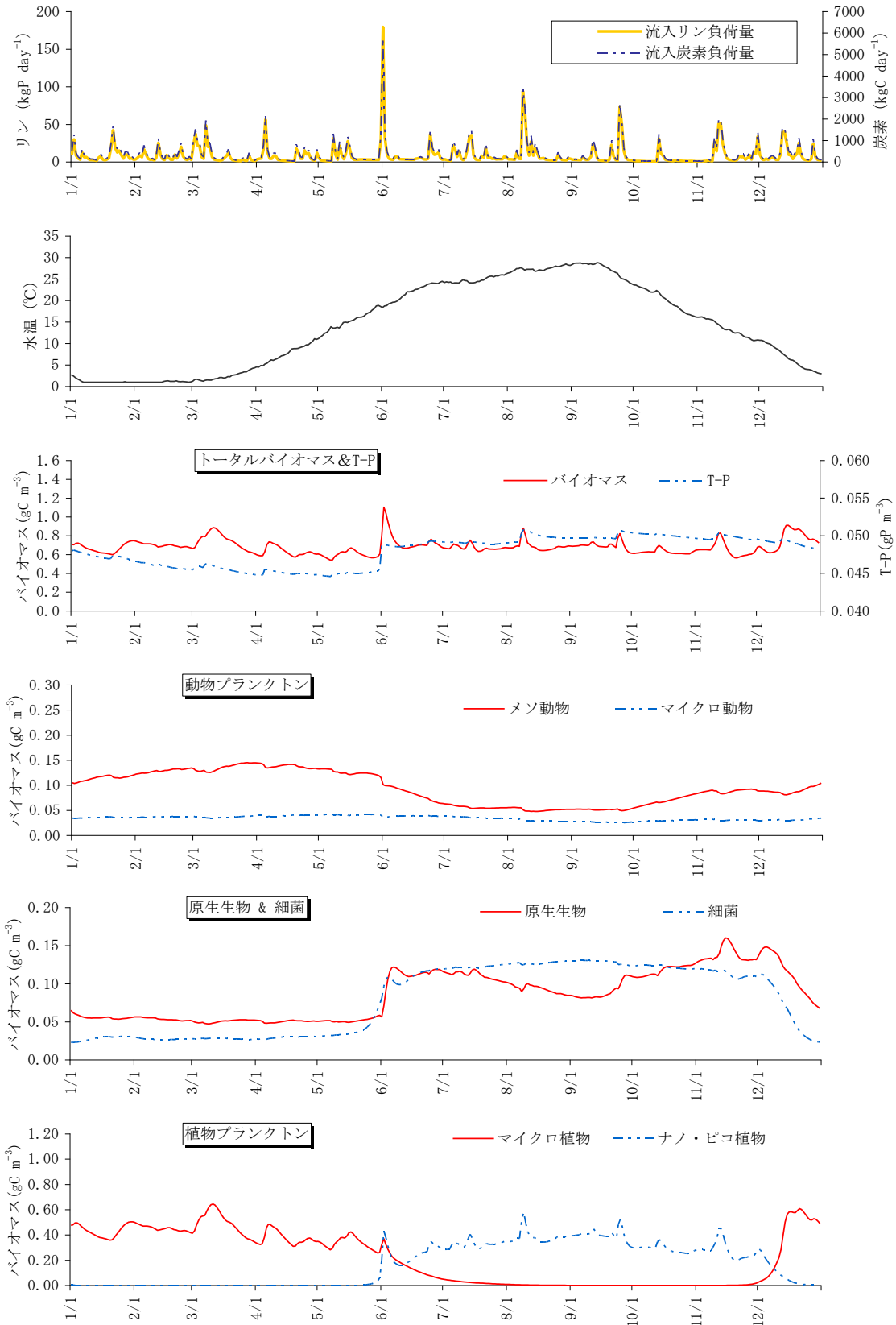


図 4-6 バイオマスの年間変化

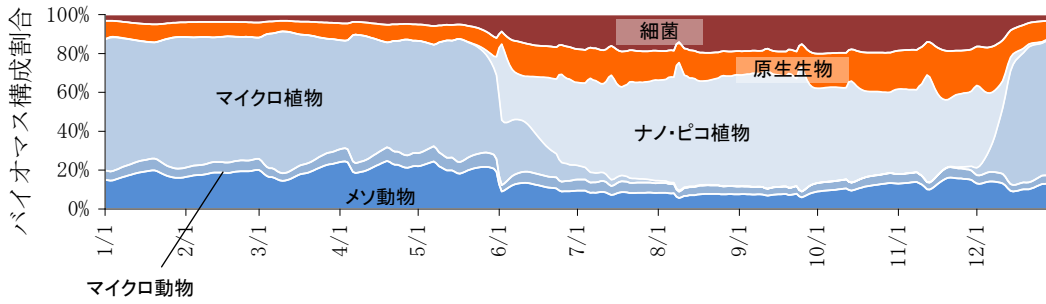


図 4-7 バイオマス構成割合の年間変化

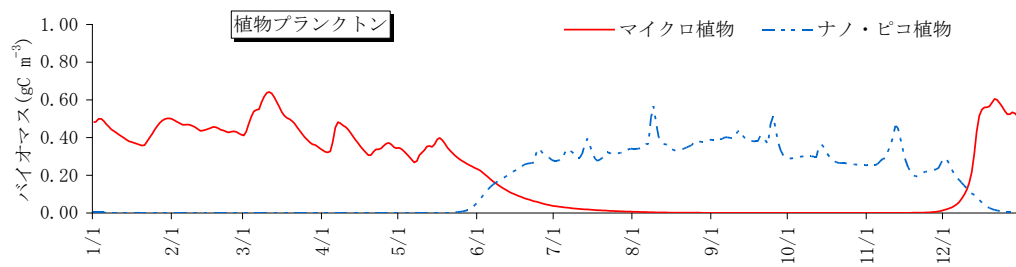


図 4-8 6月初旬出水を除いた場合の植物プランクトンバイオマス

#### 4.3.2. エネルギーフロー

生食連鎖と微生物食物連鎖の炭素・リンフローの経時変化を図 4-9, マイクロ植物プランクトンとナノ・ピコ植物プランクトン優占期間の連鎖上位生物への炭素・リンフロー構成割合を図 4-10に示す. なお, 生食連鎖は「マイクロ植物→メソ動物」と「ナノ・ピコ植物→マイクロ動物」へのエネルギー経路, 微生物食物連鎖は「原生生物→メソ動物」と「原生生物または細菌→マイクロ動物」への経路としている. また, マイクロ植物プランクトン優占期間は 12 月～5 月, ナノ・ピコ植物プランクトン優占期間は 6 月～11 月とした.

高次生物である動物プランクトンは, マイクロ植物プランクトンが優占する期間は摂取する炭素量 (期間合計) の 8 割程度, リン量の 7 割程度を生食連鎖に依存する一方で, ナノ・ピコ植物プランクトンが優占する期間は微生物食物連鎖に依存している. 微生物食物連鎖への依存は炭素量で 6 割程度, リン量で 7 割程度であり, 炭素と比べてリンに関する依存度が高いことがわかる. 鞭毛虫や繊毛虫 (本モデルではあわせて原生生物としている) そして細菌は植物プランクトンと比べてリンの豊富な生物であること (中野, 2000) から, リンフローにおけるそれら生物が果たす役割はより大きいものである.

また, マイクロ植物プランクトン優占期間とナノ・ピコ植物プランクトン優占期間の生産消費に係る炭素フローを図 4-11に示す. マイクロ植物プランクトン優占期間は, マイクロ植物プランクトンによって固定された炭素が高次生物へと伝達されている一方で, ナノ・ピコ植物プランクトン優占期間は, ナノ・ピコ植物プランクトンによって固定された炭素が原生生物を経由して高次生物へ伝達されている. 従属栄養性鞭毛虫の生態的地位の一つは細菌等小さな生物群と大形の動物群とを食物連鎖でつなぐ役割 (原, 1990) とされており, 湖山池を対象としたモデル解析においてもその役割が明確に現れている.

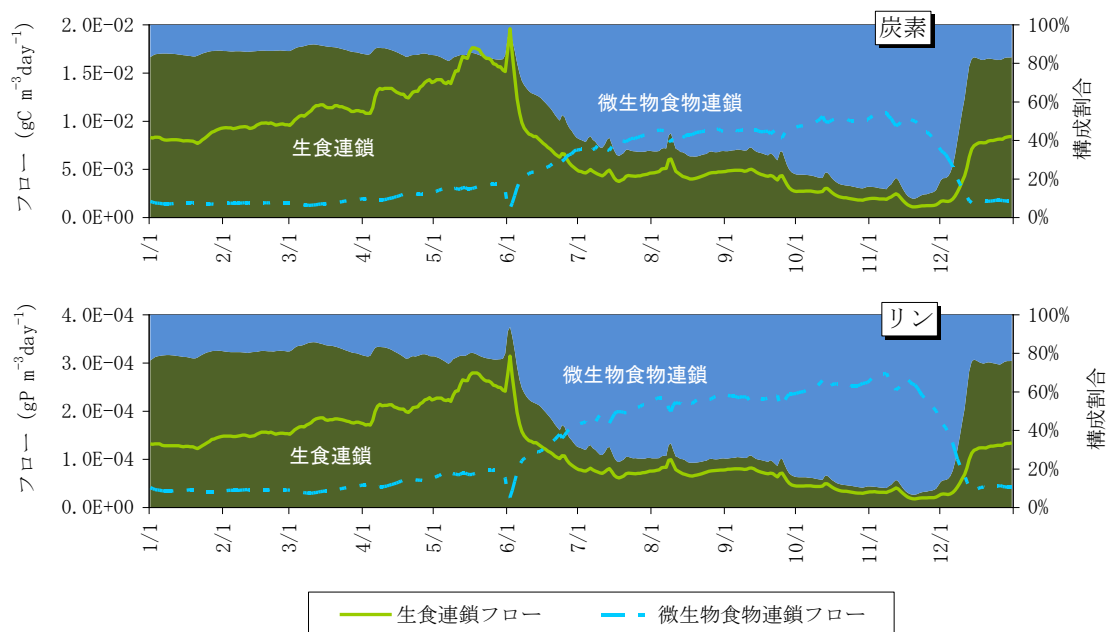


図 4-9 生食連鎖と微生物食物連鎖の炭素・リンフロー

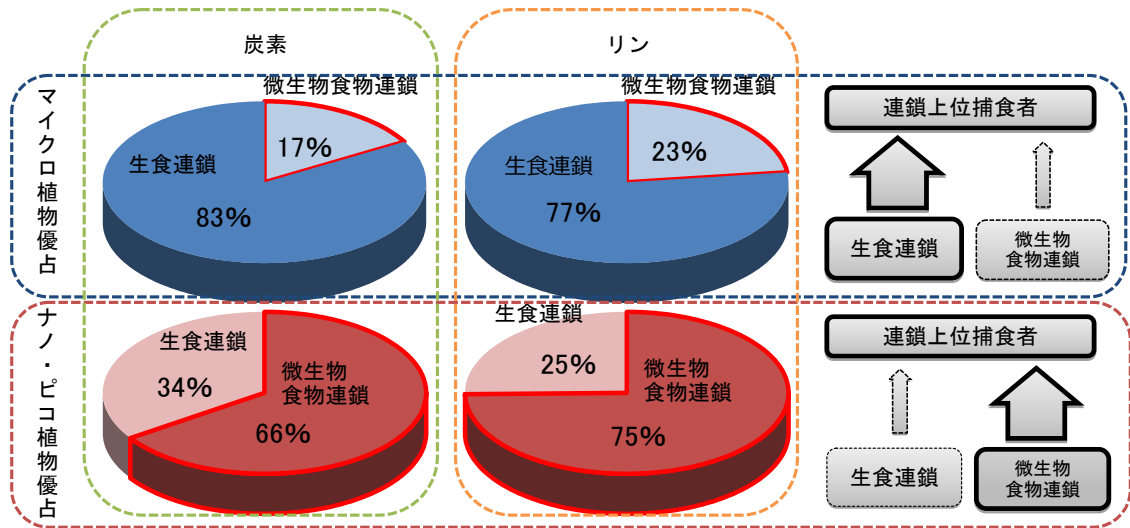


図 4-10 時期別の上位捕食者へのエネルギーフロー構成割合。マイクロ植物優占期間は12月～5月、ナノ・ピコ植物優占期間は6月～11月。

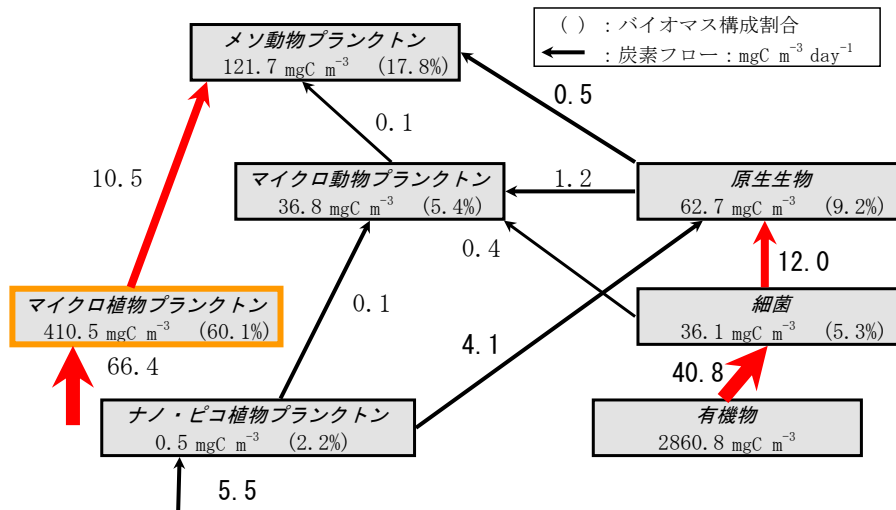


図 4-11(1) マイクロ植物プランクトン優占時期の炭素フロー (12月～5月平均)

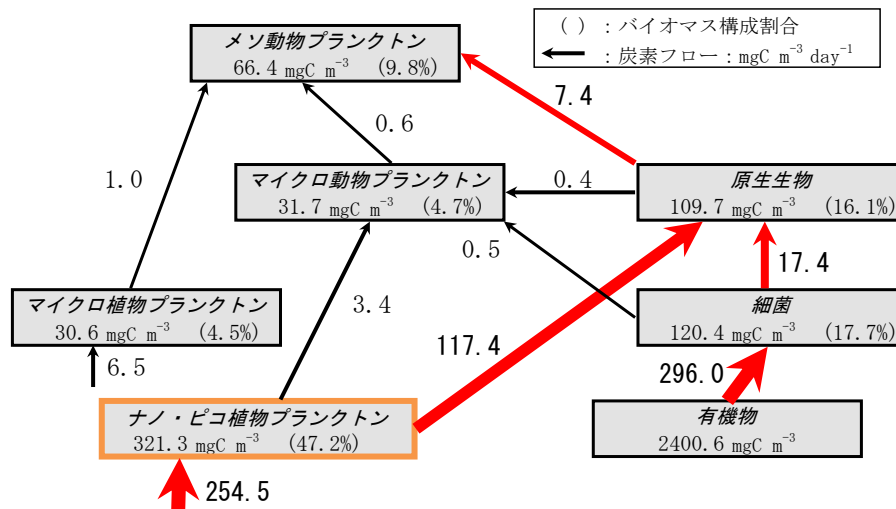


図 4-11(2) ナノ・ピコ植物プランクトン優占時期の生産消費に係る炭素フロー (6月～11月平均)

### 4.3.3. 栄養塩再生

各生物リン再生量（呼吸，植物プランクトン細胞外排出）と植物プランクトンのリン摂取量を図 4-12に示す。

主に細菌と原生生物そして植物プランクトンがリン再生を担っている。再生されたリンは、出水により多くのリンが流入した場合（例えば 6/1）を除き、植物プランクトン生産に必要なリンのほぼ全量に相当しており、特にナノ・ピコ植物プランクトン優占期間については、細菌が大きく貢献している。ここで、細菌がリン再生において重要な役割を果たす一方で、原生生物による再生が比較的小さい。富栄養湖では細菌リン含有量が高いために捕食者である鞭毛虫からのリン排出が大きく (Vadstein, 1995)、貧栄養湖では細菌 C:P 比が高いために鞭毛虫リン排出が低く抑えられる (中野, 2000) とされている。解析結果から、湖山池は富栄養状態にあるが、L-Q 式により設定された流入負荷 C:P 比が高く (年平均 120 程度)、また、有機物は C:P 比が比較的高い植物プランクトン由来のものが多くを占める。原生生物が捕食対象とする生物 C:P 比が高いために (細菌, ナノ・ピコ植物ともに 160 程度)、リン排出を抑える機能が働いているものと考えられる。

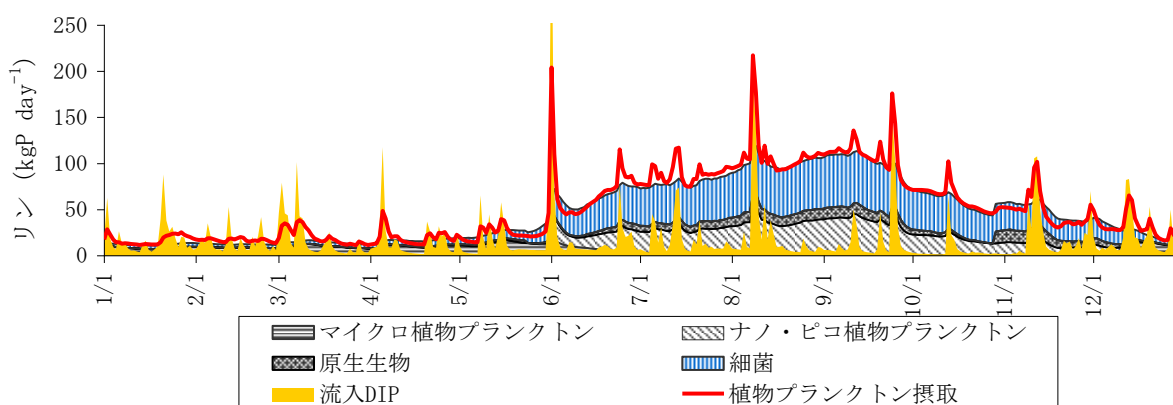


図 4-12 リン再生・摂取量と流入負荷量



#### 4.4. まとめ

本研究では、食物網における微生物食物連鎖の役割を考察することを目的として、鳥取県湖山池に対して食物網モデルを適用し、解析を行った。

年間での水温変化に応じて、特に植物プランクトンの優占状態が変化、それにより上位栄養段階生物の現存が変化した。微生物食物連鎖を形成する原生生物と細菌バイオマスは、マイクロ植物プランクトン優占期間でトータルバイオマスの2割程度、ナノ・ピコ植物プランクトン優占期間で4割程度を占めた。

上位栄養段階生物へのエネルギーフローは、植物プランクトンの優占状態によって生食連鎖と微生物食物連鎖の優位性が変化し、ナノ・ピコ植物プランクトン優占期間は微生物食物連鎖からのフローが大きくなり、特にリンについてはその重要性が増している。またそのフローにおいては下位栄養段階からのエネルギーを上位に効率的に伝達する原生生物の存在が重要である。

各生物によるリン再生量は、1次生産に必要となるリンのほぼ全量に相当し、その中でも、細菌による再生量が大きい。解析結果にみる湖山池の特徴として、細菌等のC:P比が高いため、原生生物からのリン排出が比較的少ない。

以上のように、湖山池におけるバイオマス、エネルギーフロー、リン再生に関する微生物食物連鎖の役割を示すことができた。

## 参考文献

- Vadstein, O., Olsen, Y., Reinertsen, H., & Jensen, A. (1993) The role of planktonic bacteria in phosphorus cycling in lakes - Sink and link, *Limnology and Oceanography*, **38**(7), pp. 1539-1544.
- 天野邦彦, 安田佳哉, & 鈴木宏幸 (2000) 多目的ダム貯水池の水質と流入河川・貯水池特性との関連について, *ダム工学*, **10**(2), pp. 128-137.
- 岩佐義朗 (1995) 数値水理学, 丸善, pp. 214.
- 気象庁 <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php> (2015年3月時点)
- 鳥取大学 (2009) 新たな水質浄化施策による湖山池の負荷削減効果に関する研究 8章 湖内湖施設による負荷削減効果・堆積泥量・水質浄化効果の検討 ～詳細検討～, pp. 23-113.
- 中野伸一 (2000) 湖沼有機物動態における微生物ループでの原生動物の役割, *日本生態学会誌*, **50**, pp. 41-54.
- 原成光 (1990) 従属栄養鞭毛虫類, *月刊 海洋*, **22**(1).

## 第5章 流域汚濁負荷量と湖水中有機物量の関係に関する考察

### 5.1. はじめに

湖水中有機物量指標である COD の改善のため、流域から流入する有機物負荷削減施策が進められてきた。また、湖内での有機物生成としての植物プランクトンの1次生産に対しても、生産に利用される栄養塩類負荷を削減する施策が講じられてきた。それら負荷削減により湖内 COD は改善が進んできたが、昨今の改善は停滞状況にある。

湖水中 COD 改善の停滞については、流域負荷や湖内生成との関連から様々な研究がなされている。佐藤ほか（2013）は琵琶湖流域 TOC 発生負荷量と湖内 TOC の関係を整理し、水質は負荷量の傾向とは対応しておらず湖内有機物濃度には内部生産由来のものが大きく関与している可能性が示唆されると述べている。岡本ほか（2012）は有機物の湖内生成について着目し、琵琶湖においては植物プランクトンが小型化しラン藻類の優占度が増しているという特徴が認められ種組成変化に伴う生産構造の質的・量的変化の可能性を指摘している。そして植物プランクトンによる純生産量は琵琶湖への流入負荷の6~16倍に相当していると評価し、琵琶湖の有機性汚濁における内部生産の重要性を指摘している。

湖水中の有機物量は、主に流域負荷流入と植物プランクトンの1次生産により増加し、沈降と生分解そして流出により減少する。流域負荷削減施策は、湖水中でのそれら有機物収支のうち増加を制御しようとするものであるが、改善が停滞状況にあることを踏まえると、有機物収支のうち「減少」に関する議論も重要であると考えられる。例えば、岡本ほか（2012）は湖内有機汚濁メカニズムの解明のためには植物プランクトン種由来有機物の分解特性を明らかにすることも重要であるとしている。湖水中有機物の減少要因としては、主に沈降作用と生分解無機化作用があるが、生分解無機化作用については、主要な分解者として従属栄養細菌が機能しており、その機能如何によっては減少量も変化するものと考えられる。従属栄養細菌は、エネルギー源として炭素を摂取し、その活動過程で有機物を無機化する。したがって分解無機化は従属栄養細菌の炭素摂取に左右される。また、炭素のほかに栄養塩類も必要とすることから、湖水中の炭素および栄養塩類の量的および質的な現存状態、元をたどればそれを形成する主要要素としての流域負荷の特性に影響を受けるものと考えられる。

また、将来の気候変動は湖沼への溶存有機炭素（DOC）負荷を増加させると予測されている（Karlsson et al., 2005）。そのことは炭素を基質としている従属栄養細菌にインパクトを与えるものと考えられる。そして細菌へのインパクトは食物網全体へも連鎖することが示されている（加藤 & 増田, 2014）。

以上のことから、湖水中有機物量の増減を議論する際には、流域汚濁負荷量の変化に加えて、従属栄養細菌による分解無機化作用の特性と、負荷の量的・質的变化に応じたその作用変化を踏まえる必要があると考えられる。

そこで本研究では、従属栄養細菌を含む水界食物連鎖を表現した食物網モデルを用いて、湖水中有機物量に対する流域汚濁負荷変化の影響を考察することを目的とした。

## 5.2. 研究方法

### 5.2.1. 食物網モデル

本研究では、水界食物網の代表的な役割を担う基礎生産者（マイクロ植物プランクトン、ナノ・ピコ植物プランクトン）、捕食者（メソ動物プランクトン、マイクロ動物プランクトン、原生生物）、分解者（細菌）、および生産者基質（炭素、リン）をモデル要素として、生食連鎖および微生物食物連鎖によって構成される図 5-1に示す概念的な食物網モデルを用いた。本モデルは、両連鎖構成生物のサイズに基づく被捕食関係を考慮した概念的な食物網モデルであり、水界バイオマスと各生物構成割合、エネルギーフロー、栄養塩再生について、様々な栄養塩段階における観測事象との比較により検証を行い、被捕食関係に基づく生物種間相互関係を表現しうることを示されたモデルである（加藤 & 増田, 2014）。

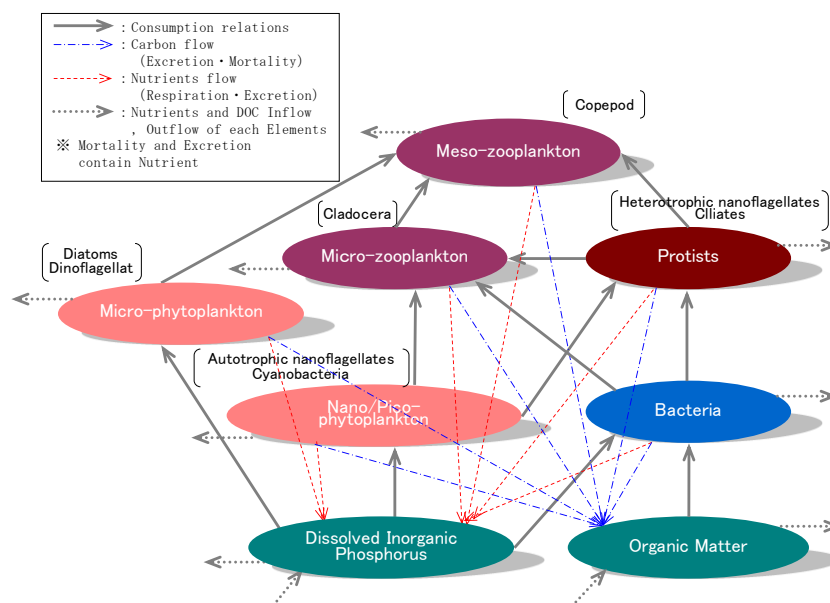


図 5-1 本研究で用いた概念的な食物網モデル

水中有機物の生分解無機化作用については、主要な分解者として細菌が機能していることから、モデルでは細菌の有機物摂取量に非同化効率「1-同化効率」を乗じた量が無機化されることとした。細菌の非同化効率については、Smith and Prairie (2004) の調査結果では C:P 比との正相関性が見られる。本モデルでも、細菌が摂取する基質（炭素とリン）の C:P 比に応じて非同化効率に変化することとした。Smith and Prairie の調査結果をもとに設定した本モデルの細菌の基質 C:P 比と非同化効率の関係を図 5-2 に示す。また、本研究は生物利用可能な炭素とリンの循環をもとにした概念的な考察であるため、本モデルには、沈降により水中から除かれることで生物利用によって食物網内を循環しにくいと考えられる炭素とリンは含まないこととした。つまり、モデルの各生物および有機物の沈降は考慮しないこととした。

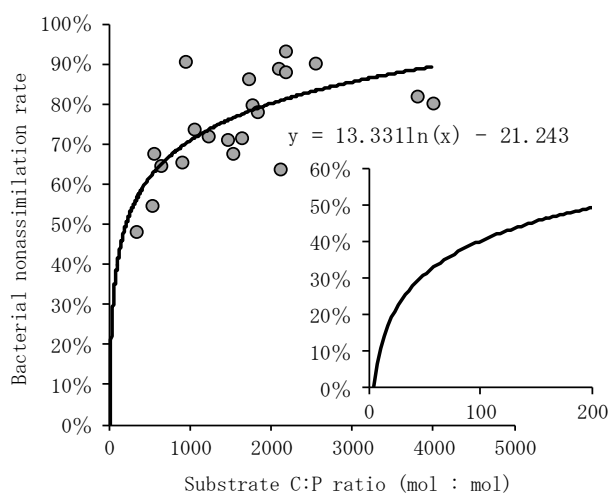


図 5-2 細菌の基質 C:P 比と非同化効率

(プロットは観測値(Smith and Prairie, 2004), 実線は本モデル設定関数)

## 5.2.2. 負荷特性と有機物収支の解析方法

### (1) 負荷特性と有機物収支の関係についての考察内容

本研究では、完全混合の単位容量水界を模した概念的食糧網モデルに対して、様々な濃度のリンおよび炭素を流入させた定常解析を行い、リンと炭素流入濃度およびその構成変化と有機物を含む各モデル要素の現存量変化の関連性を考察した。具体的な考察項目は、1) 負荷特性と生物的炭素収支の関係、2) 系外負荷と湖水中全炭素量 (TOC) の関係、3) 実湖沼にみる負荷量変化と生物的炭素収支および TOC の関係について、である。それら3つの考察の目的は、1) は系外からのリンおよび炭素負荷に応じた細菌の活性状態の変化が水界の生物的な炭素収支に与える影響を考察すること、2) は生物的炭素収支を介した系外炭素負荷と湖水中 TOC の関係を考察すること、そして3) では琵琶湖流域発生負荷量を例として負荷特性が生物的炭素収支および湖水中 TOC に与える影響を示したうえで湖水中炭素量の増減要因を推察すること、とした。なお、リンおよび炭素は生物利用可能な形態 (生物利用可能リン BAP: bioavailable phosphorus, 同化性有機炭素 AOC: assimilable organic carbon) を想定した。また、以降の本モデルに関する TOC やリンには、AOC 以外の形態の炭素と BAP 以外の形態のリンが含まれていないことに注意されたい。

本研究では「1次生産速度－生物呼吸速度」を“生物的炭素収支”として定義し、それと流入濃度の関連性を示した。ここでの生物呼吸は、動物プランクトン、植物プランクトン、原生生物、細菌の活動呼吸を合計したものである。

### (2) 負荷特性と生物的炭素収支の関係

水界の主な炭素収支は、系外からの流入および植物プランクトンの1次生産によって増加し、沈降と系外流出、そして生物呼吸 (無機化) により減少する。流出と沈降を除く1次生産と生物呼吸は生物的な反応であり、その収支は生物間の相互関係によって変化すると考えられる。

そこでここでは、系外からのリンおよび炭素流入が細菌の活性状態を変化させるとの仮定のもと、それを出発点とする反応が水界の炭素収支に与える影響を考察するため、本食糧網モデルに対してリン  $1 \times 10^{-5} \sim 1 \times 10^{-2} \text{gP day}^{-1}$  (濃度に換算すると  $0.001 \sim 1.0 \text{gP m}^{-3}$ )、炭素  $0.0001 \sim 1.0 \text{gC day}^{-1}$  (同じく  $0.01 \sim 100 \text{gC m}^{-3}$ ) の範囲の系外負荷を組み合わせた流入条件を設定し (リン 28 段階、炭素 37 段階、その組み合わせ計 1036 パターン)、各流入条件での定常解析を行った。ここで、リンおよび炭素負荷量はモデルの容量と滞留時間 ( $1 \text{m}^3$ , 100 日) により流入濃度へ変換して結果図に示している。図 5-3 に本解析の流入炭素およびリン濃度範囲を示した。この図の範囲全体が本解析の流入条件の範囲を示している。

### (3) 系外負荷と湖水中炭素量 (TOC) の関係

#### 1) 生物的炭素収支を介した系外負荷と湖水中 TOC の関係

生物的炭素収支が系外負荷特性に応じた各生物の活性状態によって変化するとした場合、生物的炭素収支と系外炭素負荷の関係によって、TOC に変化が現れるものと考えられる。そこでここでは、前項で示した定常解析の結果を用いて湖水中の生物態炭素と非生物態炭素（モデル要素では有機物としている）の合計を TOC とし、前項と同一の炭素およびリン流入条件範囲における炭素およびリン流入濃度と湖水中 TOC の関係を考察することとした（よって、本項の解析の範囲は図 5-3の図範囲全体となる）。なお、本食物網モデルは生物利用可能な形態の炭素の循環を想定しており、生物が利用しにくい難分解性の有機物は含まないこととしている。よって、ここで計算される TOC（生物態炭素と非生物態炭素の合計）は易分解性 TOC に相当する。

#### 2) 貧栄養湖と富栄養湖における流入水質変化と湖水中 TOC 変化

湖水中 TOC に対する系外負荷の影響は、湖沼水質管理を考えるうえで重要な要素と考えられる。ここでは、具体的な栄養度として貧栄養および富栄養段階湖沼を想定した代表的な炭素およびリン流入条件を設定し、その代表的な流入条件（流入濃度を変化させる前の初期条件）からリンと炭素流入濃度を変化させることによる湖水中 TOC の変化比を考察した。

貧栄養の代表的なリン流入条件として  $0.01\text{gP m}^{-3}$ 、富栄養として  $0.1\text{gP m}^{-3}$ 、様々な土地利用の流出水観測結果から導かれた流入リンと炭素濃度の関係式（図 2-1）を参考にした代表的な炭素流入濃度（貧栄養： $1.4\text{gC m}^{-3}$ 、富栄養： $4.3\text{gC m}^{-3}$ ）を設定した。そして、両栄養塩段階の代表流入条件のリンおよび炭素流入濃度を 80%減少から 80%増加まで変化したパターン解析により、各流入パターンの TOC と代表的流入条件の TOC の比をもって流入濃度変化と TOC の関係を考察した。図 5-3の実線枠が本項の解析範囲であり、2つの印が貧栄養および富栄養段階湖沼を想定した代表的流入条件、点線は観測結果から導かれた流入リンと炭素濃度の関係式である。

また考察にあたっては、本食物網モデルと生食連鎖モデルの TOC 計算結果の違いに着目した。生食連鎖モデルは本食物網モデルから細菌および原生生物を除いたものであり、両モデル結果を対照比較することで、流入水質変化に応じて生じると考えられる細菌由来の湖水中炭素収支変化を抽出できるものと考えられる。

#### (4) 実湖沼にみる負荷量変化と生物的炭素収支および TOC の関係

生物的炭素収支が水中炭素量を決定する一因であるとした場合、水中炭素量が生物利用可能な負荷の変化に応じてどのように変化するかを把握することは、湖水中 TOC の支配要因を判断する際の一つの材料になるものと考えられる。

ここでは、上記仮説のケーススタディーとして、琵琶湖流域発生負荷を例にあげ、負荷量レベルやその特性、負荷変化パターンが生物的炭素収支および湖水中 TOC に与える影響を示し、生物的炭素収支と TOC の経年変化傾向の関係から湖水中炭素量の増減要因を推察することとした。具体的には、本食物網モデルに対して琵琶湖への流入負荷量レベルを含む範囲としてリン  $5 \times 10^{-6} \sim 1 \times 10^{-4} \text{gP day}^{-1}$  ( $0.01 \sim 0.2 \text{gP m}^{-3}$ )、炭素  $5 \times 10^{-5} \sim 5 \times 10^{-3} \text{gC day}^{-1}$  ( $0.1 \sim 10 \text{gC m}^{-3}$ ) の組み合わせ負荷を与えて得られた生物的炭素収支と TOC の計算結果の図上に琵琶湖流入濃度の経年推移を重ねて示すことで、計算結果と琵琶湖流入条件の経年推移の関係から湖水中炭素量の増減要因を考察した。本項のモデル計算の流入水質範囲は図 5-3 に示す破線枠の範囲である。

なお、本食物網モデルでは、リンおよび炭素負荷は生物利用可能な形態を想定していることから、琵琶湖流域発生負荷についても、炭素負荷量は易分解性有機炭素 (LTOC) 負荷量 (滋賀県, 2011) を用いた。また、琵琶湖北湖と南湖は流域負荷量や滞留時間が大きく異なるが、負荷量データが流域全体のものであること、また本研究は流域負荷量と湖水中炭素収支に関するマクロな視点での解析を目的としているため、北湖と南湖をひとくくりとし、各年の T-P および LTOC 負荷量を琵琶湖の容量と滞留時間 (27.5 km<sup>3</sup>, 5.5 年) (環境省, 2002) は一定として湖沼流入濃度に換算し図上にプロットすることにした。

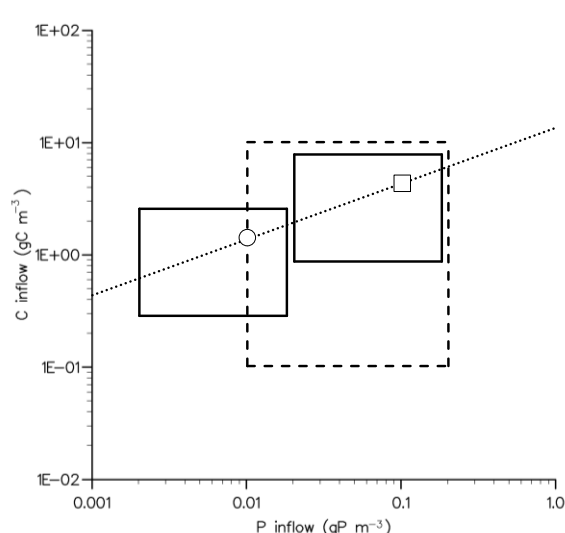


図 5-3 各解析の流入炭素およびリン濃度範囲

(図範囲全体は「5.2.2. (1) 負荷特性と生物的炭素収支の関係」「(2) 負荷特性と生物的炭素収支の関係」および「(3) 1) 生物的炭素収支を介した系外負荷と湖水中 TOC の関係」の流入条件範囲、実線枠・○印・□印・点線は「(3) 2) 貧栄養湖と富栄養湖における流入水質変化と湖水中 TOC 変化」の流入条件範囲・貧栄養代表流入条件・富栄養代表流入条件・観測結果のリンと炭素濃度の関係式、破線枠は「(4) 実湖沼にみる負荷量変化と生物的炭素収支および TOC の関係」の流入条件範囲)



### 5.3. 負荷特性と湖水中有機物収支

#### 5.3.1. 負荷特性と生物的炭素収支の関係

食物網モデルの生物的炭素収支「1次生産速度－生物呼吸速度」を図5-4に示す。図5-4下部のリン流入濃度に対する炭素流入濃度が小さい領域では、1次生産が生物呼吸を上回り、生物的な炭素蓄積が生じている。一方で、図5-4上部のリン流入濃度に対する炭素流入濃度が大きい領域では、生物呼吸が1次生産を上回り、炭素収支が負となっている。1次生産と生物呼吸が釣り合う状況（収支0）は、栄養塩段階が上がるにつれて、高い炭素流入濃度へと移行している。

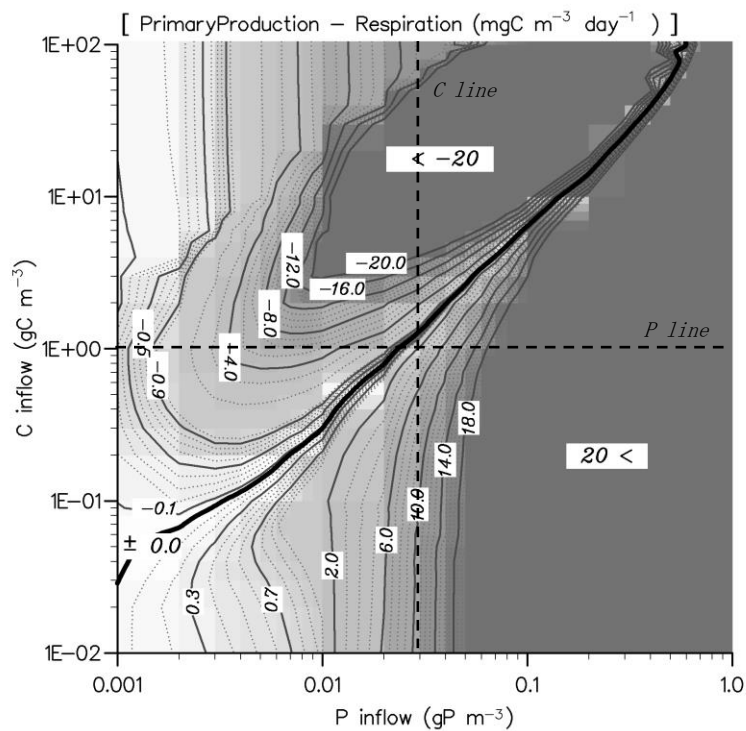


図 5-4 1次生産と生物呼吸の収支

(太線は収支0の等値線, 各等値線はスプライン補間)

ここで、炭素またはリン流入濃度を一定としたもとの炭素収支の一例を図5-5に示す。図5-5では、流入炭素を  $1.0 \text{ gC m}^{-3}$  として流入リンを変化させた場合 (*P line*)、 $0.02 \text{ gP m}^{-3}$  以下では生物呼吸が1次生産を、 $0.03 \text{ gP m}^{-3}$  以上では1次生産が生物呼吸を上回り、それらの関係は栄養塩段階が高くなるにつれて1次生産優位へと移行している。一方で、リン濃度を  $0.03 \text{ gP m}^{-3}$  として炭素濃度を变化させた場合 (*C line*)、 $1.0 \text{ gC m}^{-3}$  以下では1次生産が生物呼吸を、 $2.0 \text{ gC m}^{-3}$  以上では生物呼吸が1次生産を上回り、一時的に生物呼吸が大きく優位となる。また、図5-6に *P line* および *C line* の1次生産速度と生物呼吸速度の関係を示す。流入リン濃度が増加した場合には1次生産と生物呼吸がともに上昇する一方で、流入炭素濃度が増加した場合については、 $1.0 \text{ gC m}^{-3}$  以下では生産優位で両速度に大きな変化は見られないが  $2.0 \text{ gC m}^{-3}$  以上では両速度がともに低下している。また流入炭素濃度を増加させていく場合、生物呼吸速度と比べて生産速度の方がより低い流入炭素濃度で低下に転じている。

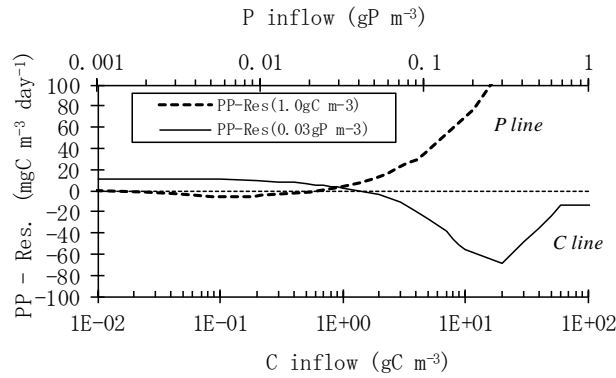


図 5-5 流入炭素またはリン濃度変化による炭素収支 (PP : 1次生産, Res. : 生物呼吸)

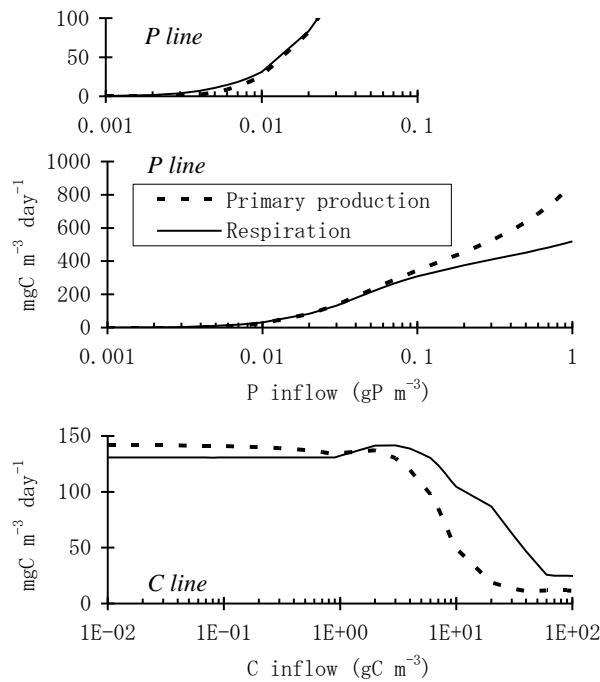


図 5-6 1次生産速度および生物呼吸速度の関係 (上 : P line, 下 : C line)

以上のように、本食物網モデルからは、系外から流入する炭素とリン濃度の影響により生物的炭素収支が大きく異なり、リン流入濃度の変化は炭素収支に比較的単調な変化をもたらす一方で、炭素流入濃度と水界の生物的炭素収支の関係は単調ではないことが示された。

本モデルの生物的な炭素収支は、植物プランクトンの1次生産により増加し、細菌等の生物呼吸により減少するが、系外から流入する炭素を利用できるのは細菌のみであり、任意の等しいリン流入濃度条件下での炭素流入変化による水中炭素収支変化は、細菌由来の変化と捉えることができる。食物網モデルの細菌は、呼吸により有機物を無機化するため、その活性状態は炭素収支に影響を与える。任意の一定リン流入条件下においては、一定量の炭素流入濃度を条件として細菌をはじめとする生物呼吸による有機物無機化が活性化し、それが1次生産を上回る結果、水中の炭素が蓄積されにくくなる。一定量に満たない流入炭素濃度の場合、栄養塩段階の上昇とともに1次生産が生物呼吸を大きく上回ることとなり、生物的な炭素蓄積が生じることとなる。

### 5.3.2. 食物網モデルから考察する炭素収支メカニズム

食物網モデルの生物的炭素収支は、炭素およびリン流入濃度、とりわけ炭素の変化に対して複雑な関係を取り、それにより生物的炭素収支と炭素流入濃度は一定の関係でないことが示された。

本食物網モデルの生物的炭素収支は、バイオマスに比例する植物プランクトン呼吸、炭素同化率と捕食速度に比例する捕食者呼吸、同化率と摂取速度に比例する細菌呼吸、そして1次生産速度によって変化する。したがって生物的炭素収支は、各生物のバイオマスと活動効率（バイオマスあたりの生産速度および呼吸速度）の変化に左右される。そこで本節では、各生物のバイオマス、および、その活動効率の変化と生物的炭素収支の関係について考察を加えた。

食物網モデルの代表的なリン流入条件（貧栄養として  $0.01\text{gP m}^{-3}$ 、中栄養  $0.03\text{gP m}^{-3}$ 、富栄養  $0.1\text{gP m}^{-3}$  を仮定）における炭素流入濃度変化に対する生物的炭素収支およびバイオマスの関係を図 5-7に示す。図 5-7では一定リン流入濃度のもとで炭素濃度変化に応じた生物的炭素収支と植物プランクトン、捕食者（動物プランクトンと原生生物）、細菌のバイオマス変化を示している。

貧栄養（図 5-7 a）では、1次生産による炭素固定が小さいために細菌の炭素律速に対する流入炭素の寄与が大きく、炭素流入濃度とともに細菌バイオマスが変化する。細菌はリン再生者として、また上位栄養段階生物のエネルギー源として機能し、直・間接的に他バイオマス変化につながる（加藤 & 増田, 2014）と考えられており、細菌バイオマスの変化が他生物にも波及している。細菌バイオマスは炭素流入  $0.01\text{gC m}^{-3}$  から  $1\text{gC m}^{-3}$  の間で2.5倍程度に増加、 $1\text{gC m}^{-3}$  から  $10\text{gC m}^{-3}$  の間で1/10程度に減少している。捕食者も炭素濃度に応じて同様の変化を示している。植物プランクトンバイオマスは流入炭素  $0.01\text{gC m}^{-3}$  から  $1\text{gC m}^{-3}$  の間で3倍程度に増加、 $1\text{gC m}^{-3}$  以上で大きく減少している。中栄養以上では、1次生産によって固定される炭素が細菌基質として支配的になりえるため、中栄養（図 5-7 b）では流入炭素  $5\text{gC m}^{-3}$  以下、富栄養（図 5-7 c）では  $10\text{gC m}^{-3}$  以下で各バイオマスにほぼ変化がなく、それら濃度以上でバイオマスが大きく減少している。このような炭素流入に応じたバイオマス変化が貧栄養水域で現れやすく富栄養水域で現れにくい現象は、炭素と栄養塩を添加する室内実験（Stets & Cotner, 2008）においても確認されている。

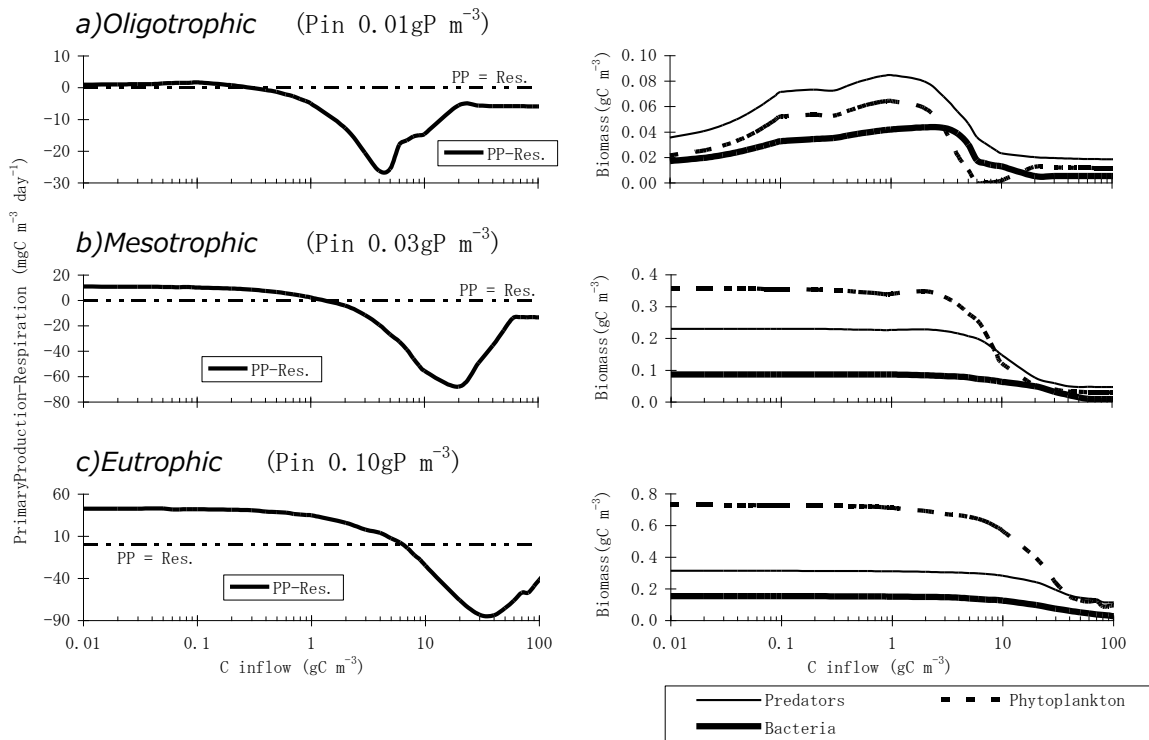


図 5-7 生物的炭素収支とバイオマスの関係

各生物の活動効率として、図 5-8にバイオマスあたりの呼吸速度および1次生産速度の変化（炭素流入  $0.01\text{gC m}^{-3}$  の場合の呼吸速度および1次生産速度との比）を示す。貧栄養では捕食者呼吸速度および1次生産速度が流入炭素  $0.01\text{gC m}^{-3}$  から  $1\text{gC m}^{-3}$  の間で増加し、それ以上で減少に転じている中で、細菌呼吸速度は流入炭素とともに大きく増加している。中栄養では  $5\text{gC m}^{-3}$  以下、富栄養では  $10\text{gC m}^{-3}$  以下で捕食者呼吸速度および1次生産速度に目立った変化は見られず、それ以上ではともにやや減少しているが、細菌呼吸速度はそれら濃度以上で増加している。

図 5-7に示した炭素流入変化に応じた生物的炭素収支の変化メカニズムは、図 5-7右側に示したバイオマス変化と図 5-8に示したバイオマスあたりの呼吸速度および1次生産速度の変化から考察できる。

貧栄養では、一定量までの炭素流入増加は細菌のバイオマスと呼吸速度を高め呼吸量を増加させている。細菌呼吸増加によるリン再生の活性化は、植物プランクトンのバイオマス増加および生産速度の高まりによる1次生産量を増加させるものと考えられる。細菌から上位栄養段階生物のエネルギー伝達は連鎖上位生物バイオマスを増加させ、それらの呼吸量を増加させている。また、バイオマスが増加した連鎖上位生物は植物プランクトンへの捕食圧のかたちで1次生産を抑制するものと考えられる。これら食物網動態が炭素収支に関与しているものと考えられる。一方、一定量以上の炭素流入では、捕食者と植物プランクトンのバイオマスと活動効率が低下、特に植物プランクトンのバイオマス減少は大きく、生物的炭素収支を生物呼吸優位へと変化させている。

中栄養および富栄養について、一定量以下の炭素流入条件では、貧栄養に見られる細菌を出発点とする食物網動態によるバイオマス変化が見られず、呼吸に比べ1次生産優位であることがわかる。一定量以上の炭素流入では、捕食者呼吸速度および1次生産速度が低下する一方で細菌呼吸速度は上昇しており、細菌呼吸優位へと変化している。炭素流入濃度が  $0.01 \text{ gC m}^{-3}$  から  $10 \text{ gC m}^{-3}$  に増加するなかで生物呼吸のうち細菌が占める割合は、貧栄養で 16%から 95%，中栄養で 40%から 70%，富栄養で 48%から 55%に変化しているように、生物呼吸の多くを占めており、それは炭素流入濃度とともに増加している。

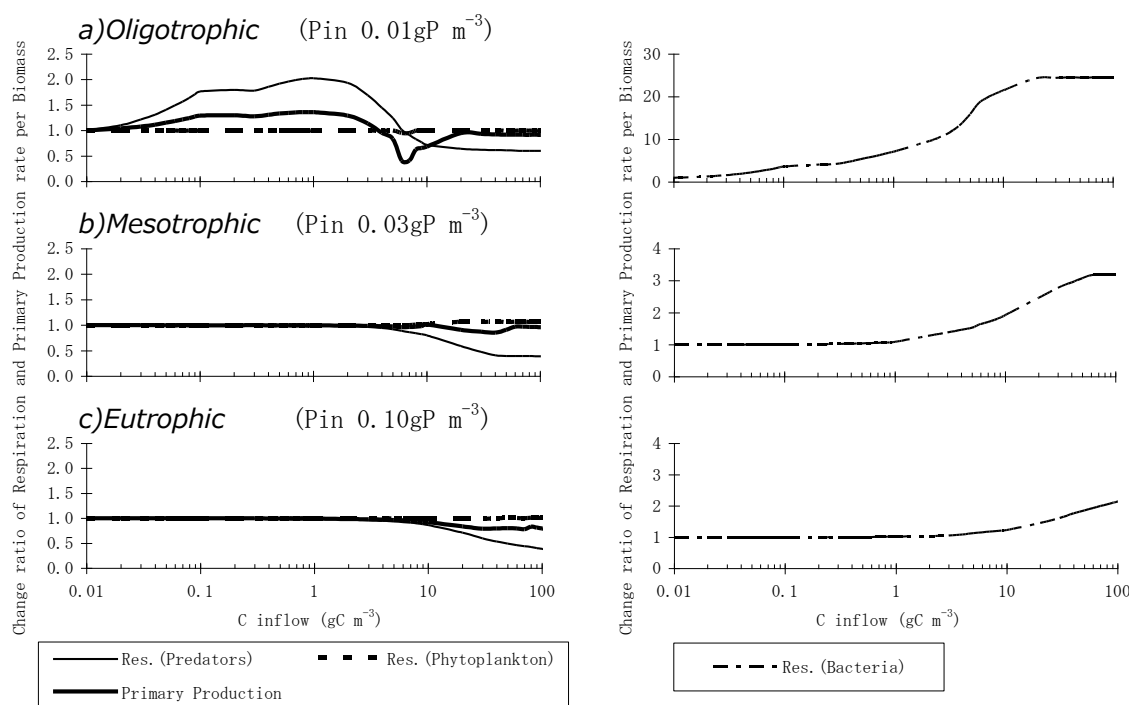


図 5-8 バイオマスあたりの呼吸速度と1次生産速度の変化率（流入炭素  $0.01 \text{ gC m}^{-3}$  の速度との比）

ところで、細菌の呼吸速度の高まりは、細菌バイオマスあたりの呼吸量が増加していることを意味する。細菌の呼吸量は摂取した炭素量の非同化分として定式化され（加藤 & 増田, 2014; Nakata et al., 2006; 田中ほか, 2011), 炭素摂取量と非同化効率によって変化する。すなわち、非同化効率が高い場合、細菌に摂取された炭素は、バイオマスとして固定されることなく増加した活動呼吸をとおして無機化されることを意味する。細菌の非同化効率については、メソコズム実験 (Smith and Prairie, 2004) において水中 C:P 比（溶存有機態炭素：溶存全リン）との正相関が認められ、図 5-2 で既に示したように本食物網モデルでも細菌の基質 C:P 比と細菌の非同化率は正相関であるとして定式化している。ここで図 5-9 に本モデルの炭素およびリン流入濃度と細菌基質 C:P（非生物態の有機物に含まれる炭素：非生物態有機物含有リンおよび DIP）の関係を示す。この図からわかるようにリンの流入濃度が一定の条件で炭素流入濃度が増加すると細菌基質の C:P 比が上昇することとなり、それにより細菌の非同化効率（呼吸速度）が高まり、呼吸を増加させる。ただし呼吸速度の上昇は、同時

に同化効率の低下をともなうことから、大きな基質 C:P 比のもとでは、細菌は摂取した炭素を固定できず、図 5-7 の右側に示すような細菌バイオマスの減少につながったと考えられる。また、細菌バイオマスの減少はリン再生機能の低下につながり、食物網全体のリン循環が停滞することにより、図 5-6 と図 5-7 に示したような 1 次生産速度の低下や他生物のバイオマスの減少にもつながったと考えられる。

これらのことから、図 5-4 や図 5-7 で示した生物的炭素収支には、1 次生産と生物呼吸の基本的な優位関係に加えて、細菌バイオマスと呼吸速度の変化と、それを発端とする食物網動態の変化が関与していると考えられる。そして、その細菌由来の変化には炭素流入の増減によって変化する細菌基質 C:P 比が関わり得ることが示された。

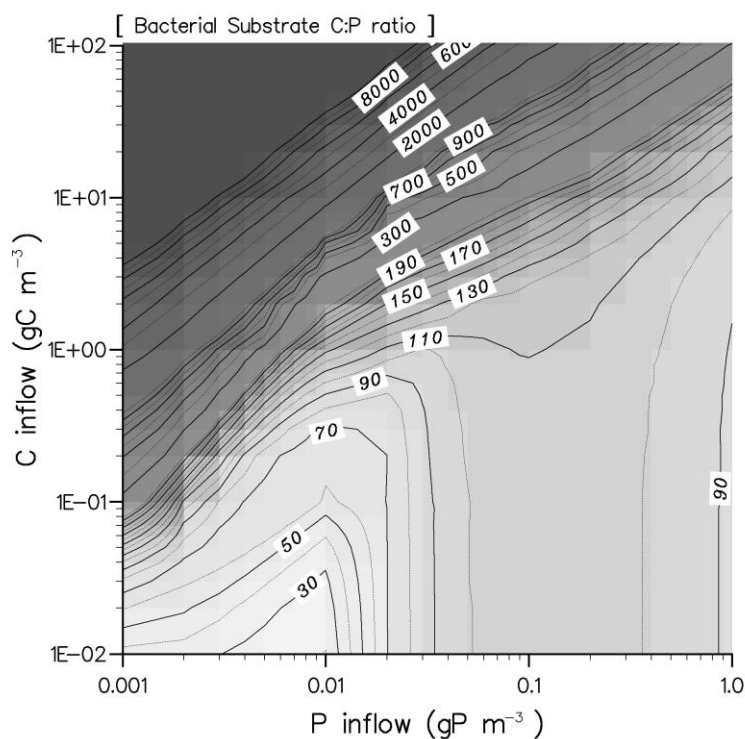


図 5-9 細菌基質の C:P 比

### 5.3.3. 生物的炭素収支を介した系外負荷と湖水中 TOC の関係

食物網モデルの炭素およびリン流入濃度と T-P 濃度の関係を図 5-10, 流入濃度と水中 TOC 濃度の関係を図 5-11に示す. T-P は, 流入リン濃度に比例して変化していることがわかる. 他方, TOC は, 例えば図 5-11右下のような流入リン濃度が高い領域では流入リン濃度と比例関係が見られるが炭素濃度との関係は小さく, 一方で図 5-11左上の流入炭素濃度が高い領域では流入炭素濃度と比例関係であるがリン濃度との関係は小さい傾向が見られ, 生物的炭素収支と同様に, 水中 TOC と流入炭素およびリン濃度の関係も単純ではないことがわかる. 本モデルは単位容量を模した解析であり, また沈降や底泥負荷を考慮していないことから, 図 5-11に見られる TOC 変化傾向は系外からの流入とそれによる生物的炭素収支の変化により生じたものと考えられる.

そこで, 図 5-4の生物的炭素収支と照らし合わせながら, 図 5-11に見られる TOC 変化に作用している要因を考察できるように, 図 5-12に示す水中 TOC 濃度と流入炭素濃度との比 (以下, 流入濃度比 TOC と呼ぶ) を整理した. 流入濃度比 TOC は, 水中 TOC に対する流入炭素の寄与度を意味するものであり, 生物的炭素収支の図と並べて見ることで, 流入および 1 次生産により増加し, 主に生物呼吸により減少する本モデルの水中 TOC を支配している要因を把握できる. 両図の左上の領域, すなわち, リン流入に対する炭素流入が大きい領域では, 図 5-4に示されるように生物的炭素収支は生物呼吸が優位であるが, その収支を大きく上回る炭素が流入することで, 図 5-12の同領域では流入濃度比 TOC が 1 に近似している. このことから同領域の TOC 濃度の支配要因は系外からの炭素流入であると言える.

そして, その領域の下部に, 流入濃度比 TOC が 1 未満となる領域が分布している. 本モデルでは, 1 次生産や生物呼吸の生物活動由来の炭素収支変化がないとすると, 流入濃度比 TOC はほぼ 1 となるはずである. 流入濃度比 TOC が 1 未満となる領域の生物炭素収支を図 5-4で確認すると, 系外からの炭素流入によって差はあるものの, 生物呼吸が 1 次生産を上回っている. このことから, 流入濃度比 TOC が 1 未満となる領域では, 炭素流入により刺激された細菌由来の変化によって水中炭素が効率的に無機化され, 流入および 1 次生産された炭素が蓄積されにくい状況となっていると考えられる.

他方, 図 5-12の右下の領域, すなわち, リン流入に対する炭素流入が小さい領域では流入濃度比 TOC が 1 以上となっている. 図 5-4に示すように, 同領域の生物的炭素収支は 1 次生産が生物呼吸を大きく上回っており, リン流入増加が 1 次生産に結びつくことで炭素蓄積が生じている. 一方で, 同領域の TOC 濃度を図 5-11の右下の領域で確認すると, TOC 濃度に対する流入炭素濃度の影響が小さいことが示されている. 高い栄養度では生物活動が活発なために, 系外から流入した炭素は細菌をはじめとする生物呼吸によってその多くが消費され, TOC に対する流入炭素の影響が見られなくなっているものと考えられる. これらのことから, 同領域では, 流入炭素の増減は TOC 変化に対してほぼ無関係であり, TOC 濃度の支配要因は 1 次生産であると言える.

以上のように, 系外から流入するリンと炭素濃度に応じて変化する生物的炭素収支により, 流入炭素の水中残存程度と水中 TOC を支配構成する要因が変化することが示された.

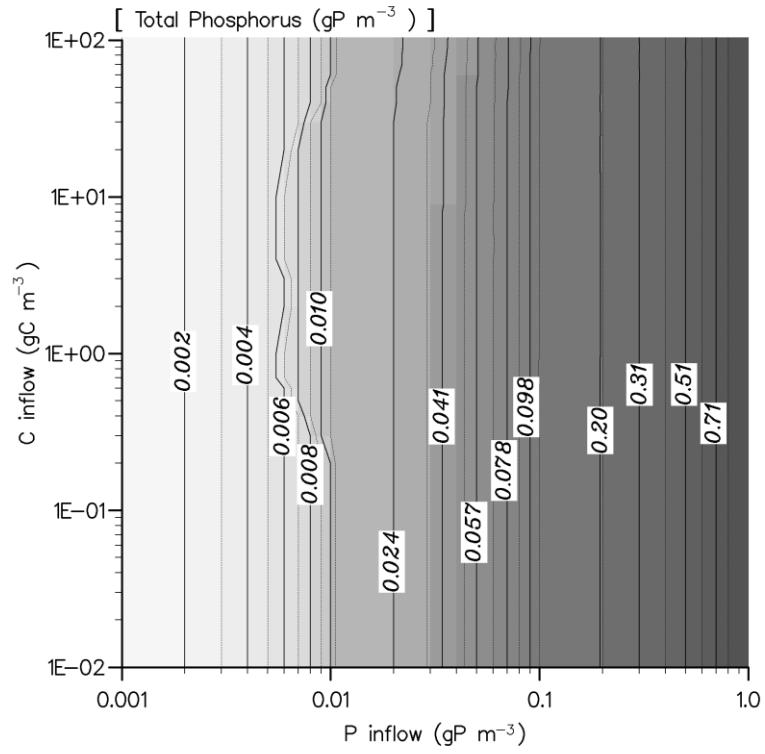


図 5-10 炭素およびリン流入濃度と T-P の関係

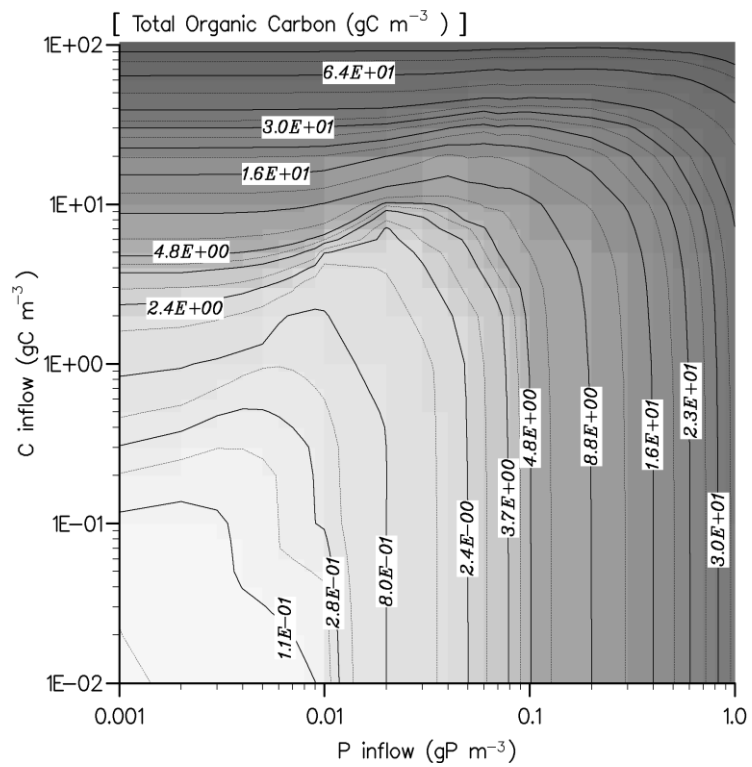


図 5-11 炭素およびリン流入濃度と TOC の関係



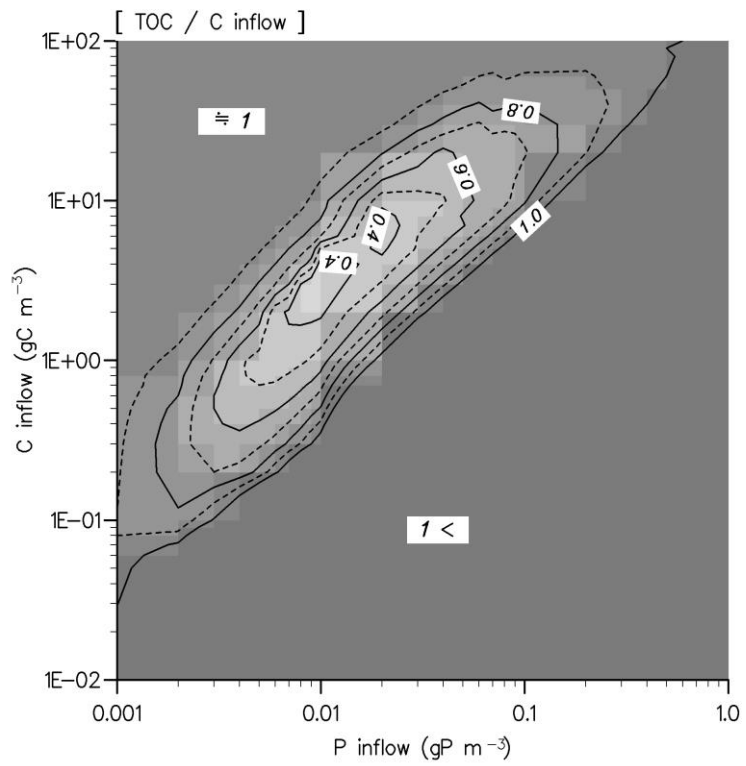


図 5-12 TOC 濃度と流入炭素濃度の比 (流入濃度比 TOC)

#### 5.3.4. 貧栄養湖と富栄養湖における流入水質変化と湖水中 TOC 変化

貧栄養、富栄養段階における代表的なリンおよび炭素流入条件からの流入濃度変化に応じた TOC 比を図 5-13 に示す。なお図 5-13 左 (A と C) には食物網モデル、図 5-13 右 (B と D) には生食連鎖モデルの貧栄養および富栄養 TOC 比を示している。

貧栄養段階 (図 5-13 A) では、系外からの流入範囲  $0.002\sim 0.018\text{gP m}^{-3}$ ,  $0.28\sim 2.52\text{gC m}^{-3}$  に対して、代表流入条件 (流入炭素およびリン濃度変化 0%) での TOC 濃度  $0.64\text{gC m}^{-3}$  を 1 とした場合、流入濃度変化 (濃度変化  $-80\%\sim +80\%$ ) を想定した各条件での TOC 比は  $0.28\sim 3.8$  の範囲 (TOC 濃度  $0.18\sim 2.43\text{gC m}^{-3}$  の範囲) で変化することが示された。流入する炭素とリン濃度変化の両方に対して水中 TOC の反応が見られる。この図から、代表流入条件から炭素濃度が変化せずリン濃度が削減されていく場合、リン濃度  $-30\%$  までは TOC が減少するが、それ以上の削減では TOC が増加に転じることが読み取れる。ところで、吉田ら (2004) は無機態リン濃度が低い琵琶湖北湖最深部の湖底直上水に添加されたグルコースは、無機態窒素と無機態リンが添加されることで大きく減少したことから、琵琶湖水のバクテリアによる DOC 分解は栄養塩濃度によって制限されていることを示している。また、KISHIMOTO & UENO (2011) は琵琶湖北湖の水深 60m 層より採取した湖水を用いた生分解性試験を行い、湖水中のリン濃度低下とともに微生物分解活性の低下が湖内  $\text{COD}_{\text{Mn}}$  増加にある程度寄与する可能性を示している。図 5-14 に示すとおり、本食物網モデルにおいても、貧栄養段階における細菌増殖はリンによって制限される状態にあり、流入リンの削減とともに制限がより強化され、生分解につながる細菌炭素摂取速度を系外負荷速度が上回る関係となった。生食連鎖モデル (図 5-13 B) においてそのような TOC 変化形態が見られないことは、流入濃度変化に応じた細菌を出発点とする変化が踏まえられていないことに起因する。細菌は貧栄養水域における上位栄養段階生物の重要なエネルギー源 (Heath et al., 2003) であり、また、主要な有機物分解者でも考えられている (加藤 & 増田, 2014)。リン制限による細菌活性の低下影響は、それら機能の面で食物網全体に波及し、食物網全体の活性が低下することで流入炭素の蓄積につながっているものと考えられる。

富栄養段階 (図 5-13 C) では、代表流入条件における TOC 濃度は  $5.79\text{gC m}^{-3}$  であり、流入範囲  $0.02\sim 0.18\text{gP m}^{-3}$ ,  $0.86\sim 7.74\text{gC m}^{-3}$  に変化させた場合、TOC 比は  $0.17\sim 1.9$  の範囲 (TOC 濃度  $1.01\sim 10.72\text{gC m}^{-3}$  の範囲) で変化する。富栄養では、生物的炭素収支において 1 次生産が支配的である。また流入炭素とリン濃度変化に対する TOC 変化の形態が生食連鎖モデル (図 5-13 D) と類似していることから、細菌を主とした生物呼吸が水中炭素収支におよぼす影響が小さいことがわかる。また、一定のリン流入濃度のもと流入炭素変化に対する TOC 変化が小さい。例えば、図 5-13 C の C' に示されるように、リン流入濃度一定のもとで富栄養の代表流入条件下から TOC を  $10\%$  増加または減少させるためには流入炭素濃度変化  $30\%$  程度が必要である。このことは流入した炭素が生物呼吸によって速やかに消費されることを示している。一方で、呼吸を上回る活発な 1 次生産により生物的な炭素蓄積が生じ、それは流入リン濃度の変化に対して良く反応していることがわかる。

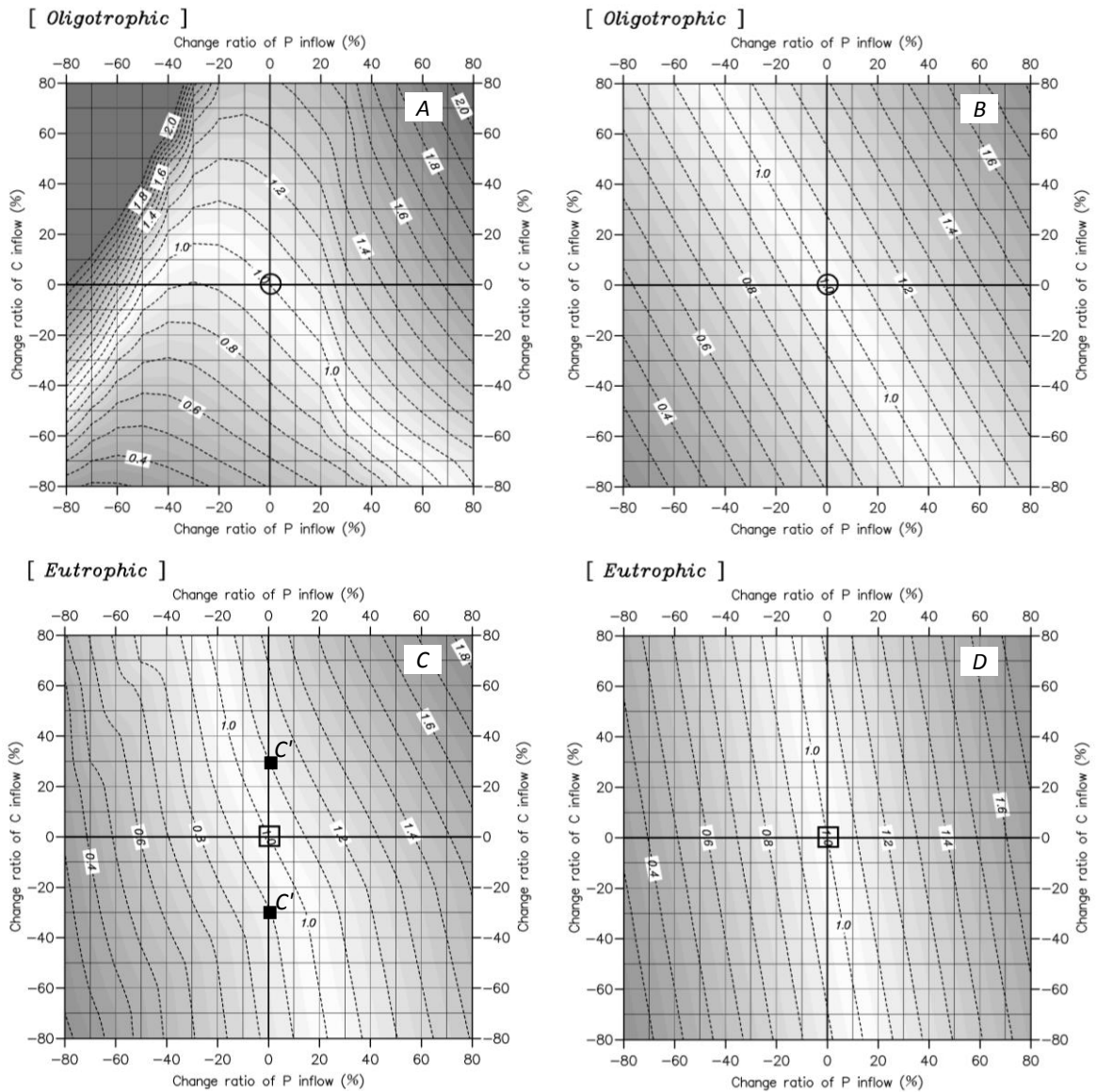


図 5-13 流入濃度変化率と TOC 比の関係  
(A および C: 食物網モデル, B および D: 生食連鎖モデル)

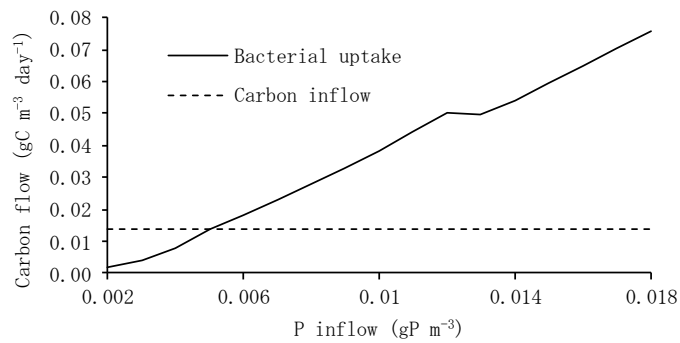


図 5-14 細菌摂取と系外炭素負荷の関係 (貧栄養, 流入炭素 1.4gC m<sup>-3</sup>)

以上のモデル解析より，水中 TOC は，水界生物の生産と呼吸分解の関係とそれらの活性状態から，流入濃度変化に対して複雑な変化形態となることが示された．貧栄養段階における流入リン削減は，食物網全体の不活性化による流入炭素の水中蓄積を引き起こし，それが水中 TOC 濃度の増加につながる可能性があることが示された．KISHIMOTO & UENO (2011) 琵琶湖においてリン制限により有機物の分解が抑制されている可能性を示している．本研究の計算は，琵琶湖を想定した条件ではないものの，細菌による有機物分解速度が栄養塩濃度低下の影響を受けて減少することを支持するものであると考えられる．また，富栄養段階では水中 TOC の減少に対する流入炭素削減の効果は比較的小さく，流入リンの削減が肝要であると言える．

また，富栄養段階と比較して貧栄養段階において流入炭素濃度の変化に対する水中 TOC 濃度変化が現れやすいことは，将来の気候変動による湖沼への溶存有機炭素 (DOC) 負荷量増加 (Karlsson et al., 2005) を考えた場合，貧栄養水域においてその影響が顕著に現れるものと考えられる．

### 5.3.5. 実湖沼にみる負荷量変化と炭素収支の関係

図 5-15 に食物網モデルから得られた生物的炭素収支および TOC の計算結果の図上に琵琶湖の炭素およびリン流入濃度の経年推移をプロットしたものを示す。なお本モデルの TOC 計算結果は易分解性 TOC である。

図 5-15a から、各年の琵琶湖流入条件が位置する生物的炭素収支は、生物呼吸に対して 1 次生産がわずかに  $1\text{mgC m}^{-3}\text{ day}^{-1}$  優位な程度であり、経年的な変化はほぼ見られない。図 5-15b の湖水中 TOC (ここでは易分解性の全有機炭素) は  $3.3\text{gC m}^{-3}$  程度から経年的に減少しており、2010 年には  $1.5\text{gC m}^{-3}$  程度まで減少している。2010 年琵琶湖環境基準点の易分解性 TOC (岡本ら, 2012) は北湖および南湖を含めた地点別、季節別に様々な濃度が観測されているが  $0.3\text{gC m}^{-3}$  程度～ $1.7\text{gC m}^{-3}$  程度である。モデル結果の TOC (図 5-15b) は、リン流入濃度とともに変化するが流入炭素との関係はほぼ見られず、流入炭素濃度の変化が湖内 TOC 変化に影響を与えないことを示している。琵琶湖流入濃度は 1985 年以降でリンと炭素ともに削減されてきているが、モデル結果と照らし合わせると、流入炭素削減は湖水中 TOC の減少に直接的な関係がなく、リン削減が関与してきたものと考えられる。2010 年琵琶湖に相当する炭素およびリン流入条件での食物網モデルの炭素フロー (図 5-16) からは、炭素流入を大きく上回る速度のデトリタス供給と細菌摂取によって水中有機物がバランスしており、有機物現存量に対する流入の寄与度が小さいことがわかる。

琵琶湖を想定したモデル結果からは、経年的な流入リンの削減が湖水中 TOC (易分解性 TOC) の一貫した減少傾向につながることを示された。しかし、1997 年以降の琵琶湖の観測結果 (岡本ら, 2012) からは湖水中 TOC (易分解性 TOC+難分解性 TOC) には経年的な変化が見られない。このことから、琵琶湖においては生物態および生物利用可能態の炭素収支を打消し、かつ湖水中 TOC を増加させる要因 (流入炭素の残存、難分解物の流入 (小川ほか, 2005) や湖内生成 (国立環境研究所, 2001)) による炭素蓄積が進んできたものと考えられる。

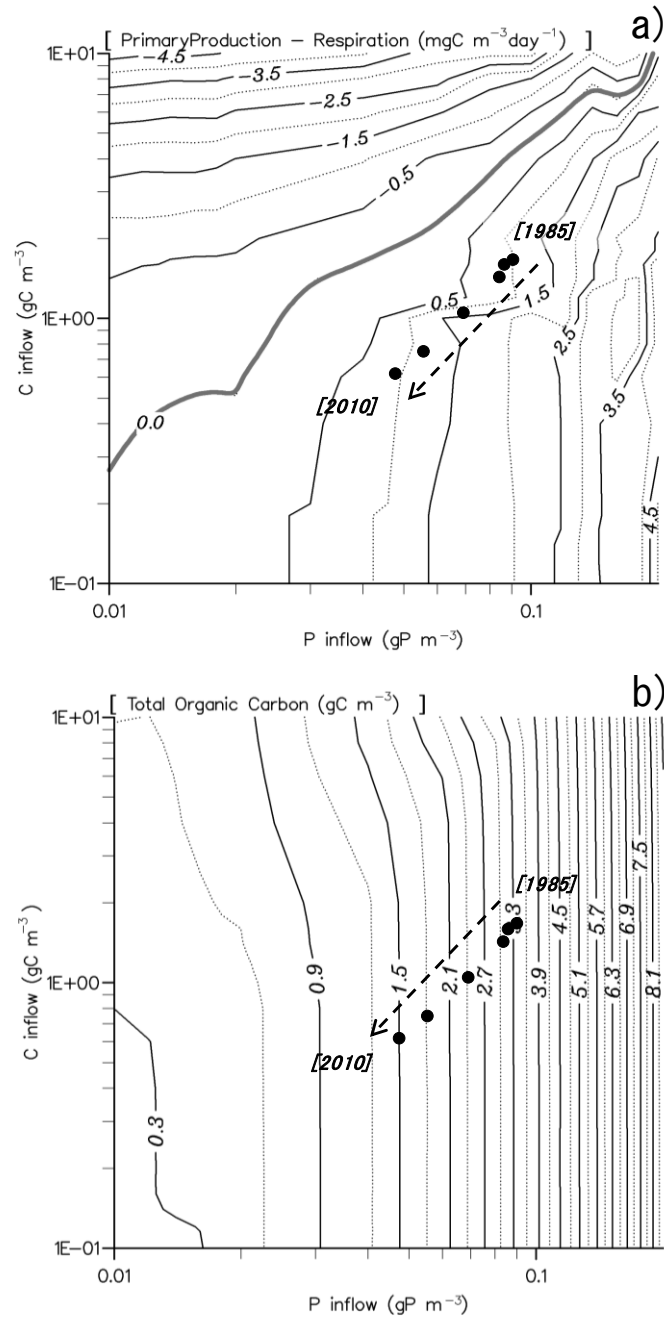


図 5-15 琵琶湖流入濃度の推移とモデルの炭素解析結果の関係

(a : 生物的炭素収支, b: TOC, ●: 琵琶湖流入濃度, 破線矢印は流入濃度の経年推移を表す)

5.3.4節に記述した通り、琵琶湖水を用いた生分解試験からは、バクテリアによるDOC分解は栄養塩濃度により制限されていることが吉田ら(2004)によって、またリン濃度低下にともなう微生物活性低下が有機物(COD<sub>mn</sub>)増加に寄与する可能性があることがKISHIMOTO & UENO(2011)によって報告されている。本モデルの1985年琵琶湖に相当する炭素およびリン流入条件の炭素フロー(図5-17)と2010年相当の炭素フロー(図5-16)からは、流入リンが削減されることでバイオマスおよび各フローの低下が見られ、有機物生分解の多くを占める細菌呼吸についてもフローとその速度(バイオマスあたりのフロー)が低下していることがわかる。式4a(p.30)に示しているように、本モデルの細菌呼吸は炭素摂取速度に非同化効率を乗じることで算出され、炭素摂取速度は水中リン濃度の低下により制限を受けるかたちとしている。Michaelis-Menten型関数で表しているリン制限項は、0.63(1985年)から0.41(2010年)に変化しており、それにより摂取速度が低下し、呼吸速度も低下しているものと考えられる。つまり、2つの年の本モデル結果からも、リン制限が強まることで細菌活性が低下し、有機物分解が減少してきたことが示されている。一方、本モデルで計算した易分解性TOCはこの2つの年の間で大きく減少しており、KISHIMOTO & UENOによる報告とは相反した結果となっている。本モデル炭素フロー(図5-16, 図5-17)では、2つの年で流入リン濃度が低下するなかで、細菌呼吸による有機物分解速度の低下(1985年; 135mgC m<sup>-3</sup> day<sup>-1</sup> → 2010年; 42.2mgC m<sup>-3</sup> day<sup>-1</sup>)が水中炭素量の増加に寄与する一方で、1次生産速度の低下(1985年; 269mgC m<sup>-3</sup> day<sup>-1</sup> → 2010年; 104.4mgC m<sup>-3</sup> day<sup>-1</sup>)が炭素量の減少に寄与しており、本モデルにおいてTOCが減少したのは1次生産低下による炭素量の減少が勝っていることで説明がつく。一方、KISHIMOTO & UENOにより示されている炭素収支に関する考察は暗所培養試験によって得られた結果であり、1次生産の変化を加味したものではない。これらの本モデル結果と暗所培養試験によって得られた結果の違いは、実水域での現象に例えると次のように考えられる。本モデルの植物プランクトン増殖には日射制限項を設けていないことから、植物プランクトンは日射を受けて1次生産を行うことができる環境におかれていると考えることができる。このことにより、本モデルの結果は、1次生産と生分解が主となり炭素収支が決定される状況と捉えることができる。一方でKISHIMOTO & UENOにより示されている結果は生分解が主となり炭素収支が決定される状況と捉えることができる。両者の違いは1次生産が行われる状況であるか否かであることから、本モデルの結果は有光層での炭素収支であり、KISHIMOTO & UENOによる結果は無光層での炭素収支と捉えることができる。なお本モデルにおいても、図5-13Aに示したように1次生産が小さい貧栄養段階においては細菌の分解能低下による炭素蓄積が示されていることから、本研究とこれらの実験研究との間に不整合なところはないと思われる。

以上のように、琵琶湖を対象とした本モデルのTOC計算結果と実測TOCの経年変化傾向の相違から得られた湖水中炭素増加要因と、生分解試験により示されている有機物増加メカニズムから、琵琶湖においては、水深別に、有光層では難分解性炭素の流入や湖内生成、無光層では細菌の不活性化という異なるメカニズムが炭素収支に寄与している可能性が示唆された。

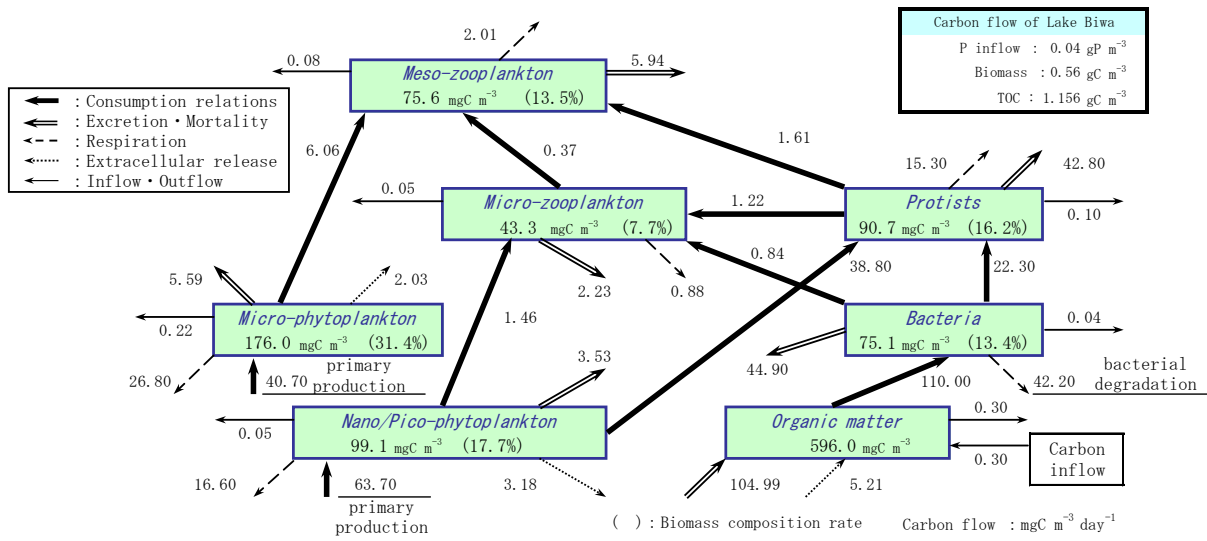


図 5-16 2010 年琵琶湖に相当する流入条件の食物網モデル炭素フロー  
(流入リン 0.04gP m<sup>-3</sup>, 流入炭素 0.6gC m<sup>-3</sup>)

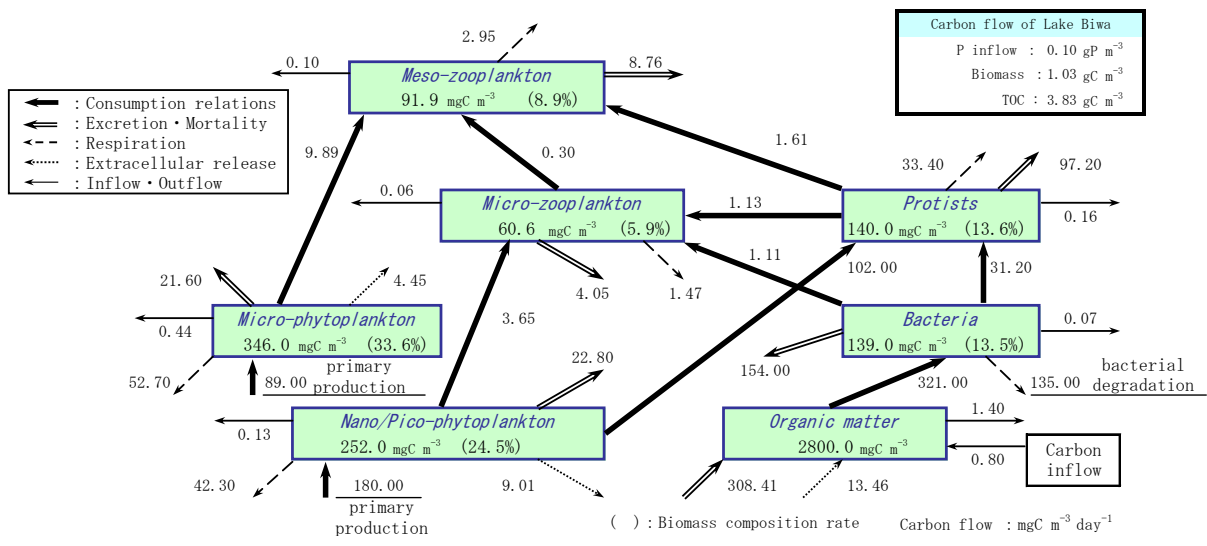


図 5-17 1985 年琵琶湖に相当する流入条件の食物網モデル炭素フロー  
(流入リン 0.10gP m<sup>-3</sup>, 流入炭素 1.6gC m<sup>-3</sup>)



#### 5.4. まとめ

本研究では、従属栄養細菌を含む水界食物連鎖を表現した概念的な食物網モデルを用いて、湖水中の有機物量を決定する一因である生物学的な有機物収支（1次生産と生分解無機化）に対する流域汚濁負荷量の影響を考察した。

食物網モデルの生物学的炭素収支「1次生産－生物呼吸」は系外からのリン流入濃度の増減に対して比較的単調な関係にあるが、炭素流入濃度の増減は炭素収支を複雑に変化させ、それにより易分解性炭素の蓄積されやすさが異なることが示された。このことには、炭素流入濃度変化による細菌の基質 C:P 比の変化が根源にあり、基質 C:P 比とともに細菌の呼吸速度とバイオマスが変化し、それにより細菌を含めた生物呼吸による有機物分解機能が変化、分解と1次生産の優位関係が変化すると考えられた。また、生物学的炭素収支の変化により、流入炭素の水中残存程度と水中 TOC を支配構成する要因が変化することが示された。

湖水中 TOC は水界生物の生産と呼吸分解の関係とそれらの活性状態から、流入濃度変化に対して複雑な変化形態をとり、貧栄養段階における流入リン削減は食物網全体の不活性化から流入炭素の水中蓄積による TOC 増加につながる可能性があり、富栄養段階では水中 TOC の減少に対する流入炭素削減の効果は比較的小さく、流入リンの削減が肝要であることが示された。つまり、流域汚濁負荷と湖水中 TOC の関係は一義的ではないと考えられる。また、将来の気候変動による湖沼への炭素負荷量増加は、貧栄養水域においてその影響が顕著に現れるものと考えられた。

琵琶湖流域の易分解性有機炭素およびリン発生負荷量の経年推移とモデル結果の関係を考察した結果、モデル結果の琵琶湖の生物学的炭素蓄積量は小さく、炭素およびリン流入濃度変化による影響がほぼ見られないことが示された。また、流入する汚濁物質の経年的な削減により湖水中の易分解性 TOC は一貫した減少傾向にあると考えられたが、その減少はリンによるものであり、流入炭素の変化は易分解性 TOC に影響を与えていないことが示された。モデルにみる易分解性 TOC の減少傾向と、観測により得られている TOC の変化停滞傾向から、琵琶湖においては、易分解性炭素の流入を起源とする湖水中炭素収支の変化を打消し、かつ湖水中 TOC を増加させる要因（難分解性炭素の流入や湖内生成）による炭素蓄積が進んできたものと考えられた。また、生分解試験結果（吉田ら，2004；KISHIMOTO & UENO, 2011）と本モデル結果を踏まえると、琵琶湖の有光層では難分解性炭素の流入や湖内生成、無光層では細菌の不活性化という異なるメカニズムが炭素収支に寄与している可能性が示唆された。

以上より、生物学的炭素収支は湖水の栄養度と流域負荷特性によって異なる変化形態をとり、湖水中有機物量の削減をはかるうえでは、そのことを重要視すべきと考える。湖水中有機物の改善が停滞している湖沼においては、そのような収支変化を踏まえた水質保全計画の立案が必要になってくるものと考えられる。

## 参考文献

- Heath, R. T., Hwang, S. J., & Munawar, M. (2003) A hypothesis for the assessment of the importance of microbial food web linkages in nearshore and offshore habitats of the Laurentian Great Lakes, *Aquatic Ecosystem Health & Management*, **6**(3), 231-239.
- Karlsson, J., Jonsson, A., & Jansson, M. (2005) Productivity of high-latitude lakes: climate effect inferred from altitude gradient, *Global Change Biol.*, **11**, pp.710-715.
- KISHIMOTO, N., & UENO, K. (2011) Influence of phosphorus concentration on the biodegradation of dissolved organic matter in Lake Biwa, Japan, *Journal of Water and Environment Technology*, **9**(2), pp.215-223.
- Nakata, K., Doi, T. (2006) Estimation of primary production in the ocean using a physical-biological coupled ocean carbon cycle model, *Environmental Modelling & Software*, **21**(2), pp.204-228.
- Smith, E. M., & Prairie, Y. T. (2004) Bacterial metabolism and growth efficiency in lakes: The importance of phosphorus availability, *Limnol. Oceanogr.*, **49**(1), pp.137-147.
- Stets, E. G., & Cotner, J. B. (2008) The influence of dissolved organic carbon on bacterial phosphorus uptake and bacteria-phytoplankton dynamics in two Minnesota lakes, *Limnol. Oceanogr.*, **53**(1), pp.137-147.
- 岡本高弘, 佐藤祐一, 早川和秀, 一瀬諭 (2012) 政策課題研究 3 水質汚濁メカニズムの解明に関する政策課題研究—難分解性を考慮した琵琶湖における有機物の現状と課題—, *滋賀県琵琶湖環境科学研究センター試験研究報告書*, **7**, pp.87-102.
- 小川美緒, 南條吉之, 永美敏正, 若林健二, 山本浩康, 奥田益算, 初田亜希子 (2005) 湖山池の湖水中に含まれる難分解性有機物量に関する研究, *鳥取県衛生環境研究所報*, **45**, pp.23-27.
- 加藤伸悟, 増田貴則 (2014) 微生物食物連鎖を含む概念的食網モデルの構築と細菌が食網動態におよぼす影響, *土木学会論文集 G(環境)*, **70**(7), pp.389-401.
- 環境省 (2002) 富栄養化対策マニュアル 3. 我国における湖床等の富栄養化の現状と対策, [http://www.env.go.jp/earth/coop/coop/document/mle2\\_j/003.pdf](http://www.env.go.jp/earth/coop/coop/document/mle2_j/003.pdf) (2015年1月時点).
- 国立環境研究所 (2001) 湖沼において増大する難分解性有機物の発生原因と影響評価に関する研究, *国立環境研究所特別研究報告 SR-36-2001*.
- 佐藤祐一, 大久保卓也, & 岡本高弘. (2013). 琵琶湖流域を対象とした水物質循環モデルの構築と行政施策への活用 (流域の環境負荷低減のための物質動態モデルの開発と活用). *土・水研究会資料*, **30**, pp.9-17.

滋賀県 (2012) 琵琶湖に係る湖沼水質保全計画 第6期 ～私たちの誇り琵琶湖とともに～,  
[http://www.pref.shiga.lg.jp/biwako/kosyou/files/no\\_6kosyoukeikaku.pdf](http://www.pref.shiga.lg.jp/biwako/kosyou/files/no_6kosyoukeikaku.pdf) (2015年8月時点).

田中陽二, 中村由行, 鈴木高二朗, 井上徹教, 西村洋子 (2011) 微生物ループを考慮した浮遊生態系モデルの構築, *港湾空港技術研究所報告*, **50**(2), pp. 3-68.

吉田春子, 後藤直成, 三田村緒佐武 (2004) 琵琶湖の溶存有機物の分解における制限因子としての栄養塩, *日本陸水学会第69回大会講演要旨集*, p. 185.

## 第6章 負荷特性と水界生物生産性

### 6.1. はじめに

従来から閉鎖性水域の水質保全策として有機物や栄養塩類に係る排水規制が強化されてきた結果、閉鎖性水域の水質は改善またはある程度のレベルを維持するに至っている。湖沼法に基づく11の指定湖沼においては、昨今の水質保全計画策定において事業場排水や生活排水対策の促進がうたわれており、水域への流入負荷は今後さらに削減されていくものと考えられる。

水域への流入負荷の削減は、植物プランクトンの1次生産を抑制することにより、水域における水環境の価値を再生・創造するものであるが、一方で、1次生産の低下は水域の生物生産性の観点からは“負”の作用をもたらす可能性が考えられる。水界の生物生産性は食物連鎖による物質循環やエネルギー流により支えられている。食物連鎖は基本的には独立栄養生物が固定した物質やエネルギーを従属栄養生物が互いに「食う－食われる」の関係によってつぎつぎとリレーしていく自然界における能動的な物質輸送やエネルギー輸送のしくみ（加賀田，2008）であることから、水界の生産量は食物連鎖の基礎生産者の生産性に支配される。このことから、負荷削減は食物連鎖による物質循環の縮小化を引き起こし、水域の生物生産量（魚類等の高次栄養段階生物の資源量）の低下につながる可能性が考えられる。この流入負荷削減による作用の二面性については、水質改善が水域のほとんど全ての生物の生産量を低下させる（花里，2009）と指摘されており、また、山本（2007）ではダム建設による海域への栄養塩類供給の減少は増殖速度の遅い植物プランクトン種の優占化を招き海域の漁業生産の低下につながることを示されている。

ここで、これまでの本研究の考察から、植物プランクトンの1次生産を出発点として高次栄養段階生物につながる生食連鎖と、細菌生産を出発点として高次生物につながる微生物食物連鎖は互いに作用しあっており、それらの関係性は系外からの炭素およびリン流入特性に応じて、水域栄養度ごとに複雑に変化することが示された。このことが高次栄養段階生物（大型のプランクトン）のバイオマス変化にも作用するとした場合、魚類等の水産資源量につながる水界の生物生産性に変化を与えることが考えられる。

また、水域への流入負荷の削減は、負荷の質的な特性も変化させることがある。山本ほか（2002）は広島県太田川の長期にわたる溶存無機態リンと全リンの経年変動を整理した結果、TPの減少のほとんどが溶存無機態リンの減少であることを示している。このような負荷の質的变化は、量的変化に加えて、水域の食物網に変化を与える可能性が考えられる。なぜなら、植物プランクトンが溶存無機態リンのみを利用できるのに対して、「2.3.3 (1) 3)」に示したように細菌は酵素により有機物を分解できるために有機物に含まれるリンも利用できると考えられるからである。このことから、負荷の質的变化が細菌と植物プランクトンのリン摂取関係を変化させるものと考えられる。

本研究では、系外負荷の量的および質的な特性変化に応じた食物網動態と水界の生物生産性の関係について考察することを目的とした。

## 6.2. 研究方法

### 6.2.1. 食物網モデル

本研究では、第2章において構築された生食連鎖と微生物食物連鎖に属する生物のサイズと機能に着目した概念的な食物網モデルを用いた。

生食連鎖では系外流入および各生物から排出されたリンを摂取して植物プランクトンが増殖する。微生物食物連鎖では系外流入および各生物から排出されたリンおよび有機物を摂取して細菌が増殖する。両連鎖の基礎生産者により生物固定された炭素およびリンは動物プランクトンおよび原生生物による捕食により上位栄養段階へと循環する。

本研究では、系外負荷特性に応じて変化する両連鎖と水界の生物生産性の関係について考察することを目的としている。魚類等のプランクトン食生物の餌資源となりえるサイズが比較的大きな生物として、メゾ動物プランクトン、マイクロ動物プランクトン、マイクロ植物プランクトンのバイオマスの合計を生物生産量とした。それ以外の生物（細菌、ナノ・ピコ植物プランクトン、原生生物）はサイズが  $20\mu\text{m}$  以下とされていることから（中野, 2000）、魚類等の高次生物の直接的な餌資源にはなりにくいと考えられる。

本研究で用いた概念的な食物網モデルを図6-1に示す。

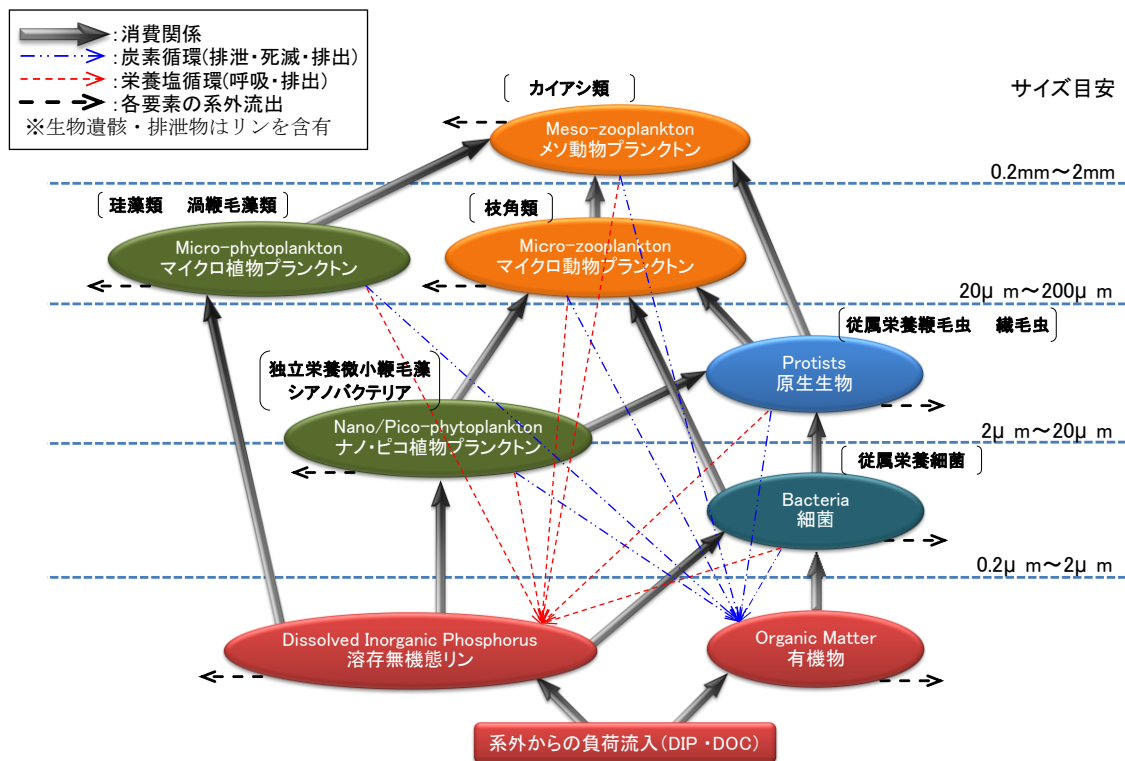


図 6-1 本研究で用いた概念的な食物網モデル

(メゾ動物プランクトン、マイクロ動物プランクトン、マイクロ植物プランクトンのバイオマス合計値を生物生産量として定義)

## 6.2.2. 負荷特性と水界生物生産の解析方法

### (1) 流入負荷変化と生物生産性の関係の考察方法

本研究の炭素およびリン流入条件は「5.2.2 (3) 2)」で示した内容のうち、貧栄養段階の設定範囲と同様とした。貧栄養の代表的なリン流入条件として  $0.01\text{gP m}^{-3}$ 、様々な土地利用の流出水観測結果から導かれた流入リンと炭素濃度の関係式を参考にした代表的な炭素流入濃度 ( $1.4\text{gC m}^{-3}$ ) を設定した。そして、代表流入条件のリンおよび炭素流入濃度を80%減少から80%増加まで変化させたパターン解析により、各流入パターンの生物生産量と代表的流入条件の生物生産量の比をもって流入濃度変化と生物生産性の関係を考察した。

図 6-2の実線枠が本項の解析範囲であり、丸印が貧栄養段階湖沼を想定した代表的流入条件、点線は観測結果から導かれた流入リンと炭素濃度の関係式である。

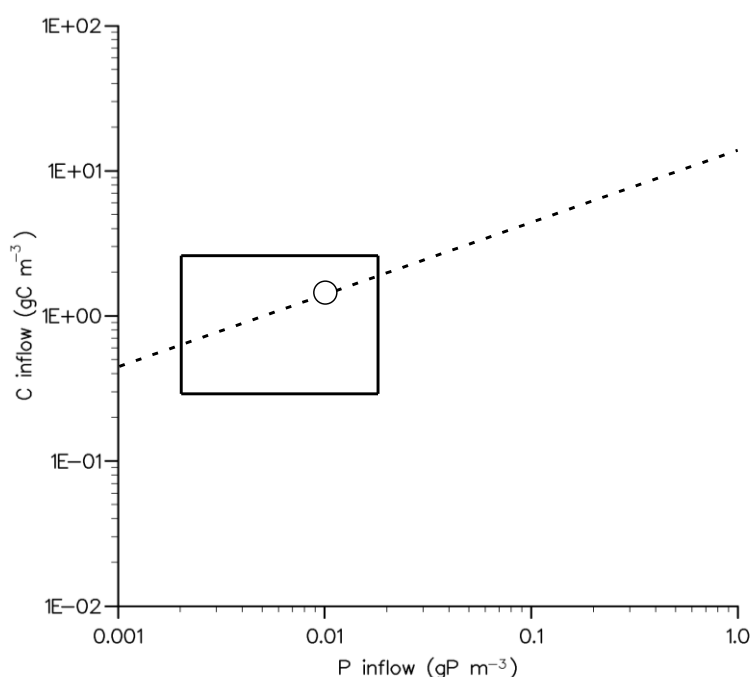


図 6-2 流入濃度と生物生産性の流入条件範囲

(実線枠・○印・点線は流入条件範囲・貧栄養代表流入条件・観測結果のリンと炭素濃度の関係式)

### (2) 流入リンの形態と生物生産性の関係の考察方法

流入炭素を貧栄養段階の代表的な濃度 ( $1.4\text{gC m}^{-3}$ ) で固定し、図 6-2に示された範囲の流入リンについてその無機態比率を0.0~1.0まで変化させたパターン解析を行い、各流入パターンの生物生産量と代表的流入条件 (流入リン  $0.010\text{gP m}^{-3}$ 、無機態比率0.4) の生物生産量の比をもって流入リン無機態比率と生物生産性の関係を考察した。

また、リン負荷削減とその無機態比率変化に応じた生物生産性の変化に関する考察では、貧栄養段階の代表的流入条件 (流入リン  $0.010\text{gP m}^{-3}$ 、炭素  $1.4\text{gC m}^{-3}$ ) から流入リンを-20%削減 ( $0.008\text{gP m}^{-3}$ まで) することを想定し、削減する過程での流入リン無機態比率を減少させるパターン1 (4割 → 0割)、増加させるパターン2 (4割 → 8割)、変化させないパターン3 (4割一定) の生物生産性の変化傾向の違いを考察した。

### 6.3. 流入負荷変化と生物生産性の関係

貧栄養段階における炭素およびリン流入濃度と生物生産量の関係を図 6-3, 図 6-3の各流入条件での生物生産量と貧栄養段階の代表的なリンおよび炭素流入条件での生物生産量(図 6-3中の丸印)の比を図 6-4に示す. リン流入濃度変化に対して生産量が大きく変化していることが読み取れる. 特に流入リン  $0.012\text{gP m}^{-3}$  (代表的流入条件から変化率+20%) 程度を境に生産量が大きく増減している. 他方, 炭素流入濃度の変化はリン流入と比較して生産量の変化が緩やかではあるが, 代表的流入条件に対して濃度が大きく増減する場合においては生産量が低下していることが読み取れる.

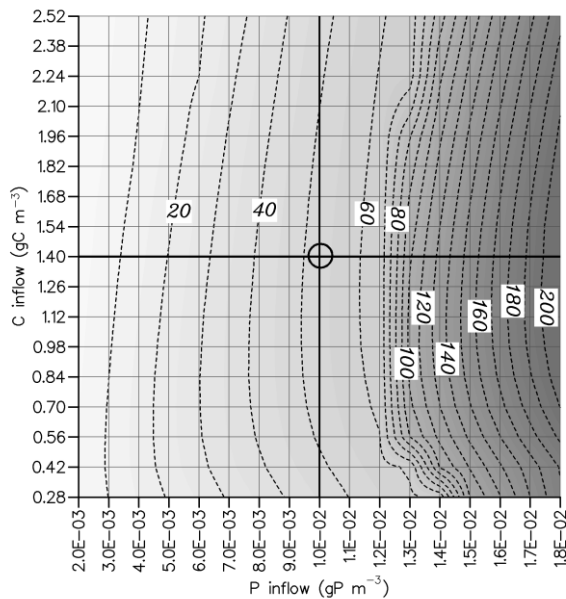


図 6-3 炭素およびリン流入濃度と生物生産量の関係 (貧栄養)

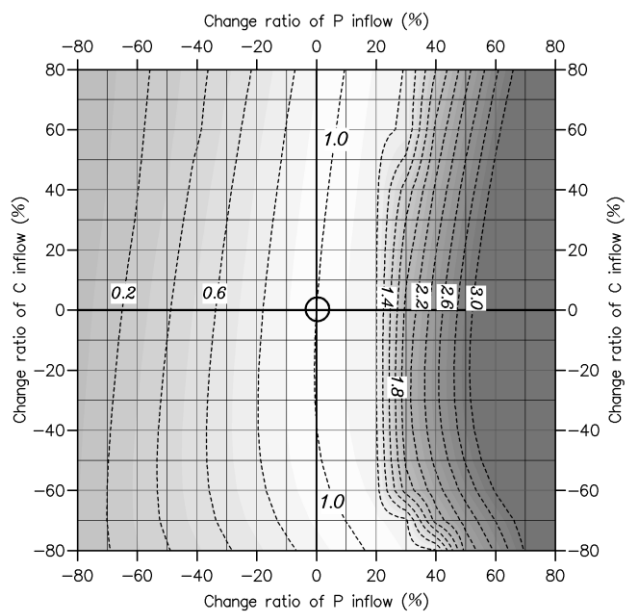


図 6-4 流入濃度変化率と生物生産量比の関係 (貧栄養)

流入炭素濃度を固定（代表流入条件からの変化率 0%）して流入リン濃度を变化させた場合の生物生産量の構成を図 6-5 に示す。生物生産量比が大きく変化するリン濃度+20%以下ではマイクロ植物プランクトンが現存しておらず（ナノ・ピコ植物プランクトンが優占）、動物プランクトンが生物生産を支持する結果が示されている。それら従属栄養生物のうち優占している生物は食物連鎖最上位に位置するメソ動物プランクトンであり、マイクロ植物プランクトンはメソ動物プランクトンの捕食圧によって現存できていないと考えられる。リン濃度+20%以上では栄養度が比較的高いことで基礎生産が大きいため、先に見られたようなメソ動物プランクトン捕食圧による連鎖支配が弱まり、マイクロ植物プランクトンの増加が生物生産量を増加させている。これらから言えることは、貧栄養段階では流入リン濃度に応じた水域栄養度の変化により生じる植物プランクトン優占状況が、水域の生物生産性を大きく変化させる可能性があり、また流入負荷が削減されていく場合に生物生産性の高い状況から低い状況への変化はある栄養度を境に不連続にシフトする可能性があるという事である。優占する植物プランクトン種と生物生産性の関係については、山本（2007）においてダム建設による海域への栄養塩類供給の減少は増殖速度の遅い植物プランクトン種の優占化（珪藻類→渦鞭毛藻）を招き海域の漁業生産の低下につながる可能性が示されている。山本（2007）による報告では1次生産速度の変化による生産性の低下を指摘しているが、本研究の結果からは、魚類等の捕食に適した生物サイズの面でも、栄養塩段階が変わることによる植物プランクトン相の変化が生物生産性を決める要因となることを示唆するものである。

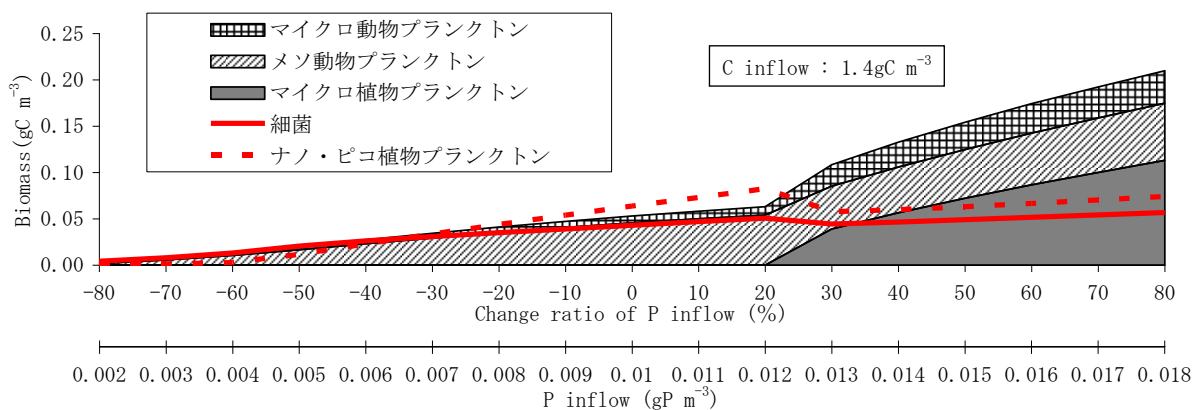


図 6-5 リン流入濃度と生物生産量の構成（貧栄養，流入炭素変化 0%）



流入リン濃度を固定（代表流入条件からの変化率 0%）して流入炭素濃度を変化させた場合の生物生産量の構成を図 6-6に示す。なお、同栄養度では、植物プランクトンはナノ・ピコサイズのものが優占する状態となっている。

貧栄養～中栄養湖沼では陸域由来の溶存有機物が細菌生産に使われる炭素のかなりの部分を占める（高村，2009）。本モデルによる計算においても、貧栄養段階では1次生産による炭素固定が小さく、細菌が利用する炭素に対する流入炭素の寄与が大きいため、流入炭素濃度の変化は、それを利用できる細菌を出発点として食物連鎖に影響をおよぼすと考えられる。

代表流入条件に対して炭素が大きく減少した場合は、細菌が利用できる炭素量の減少によりその増殖能が低下することで細菌を出発点とする微生物食物連鎖におけるエネルギー伝達が弱まり、生物生産につながる連鎖上位生物のバイオマスが低下すると考えられる。流入炭素変化率 0%と変化率-70%の炭素フロー図 6-7 a と図 6-8 a からは、流入炭素が減少することで細菌が摂取する有機物濃度と細菌が大きく低下しており、微生物食物連鎖の炭素フローが減少していることがわかる。また、両図からは流入炭素減少によりナノ・ピコ植物プランクトンを出発点として原生生物から動物プランクトンへつながる炭素フローも減少している。これについてはリンをめぐる細菌とナノ・ピコ植物プランクトンの競合関係から説明できる。流入炭素変化率 0%と変化率-70%のリンフロー図 6-7 b と図 6-8 b からは、流入炭素が減少することで細菌のリン摂取量が増加しナノ・ピコ植物プランクトンのリン摂取量が減少している。流入炭素の減少は図 5-9に示したとおり細菌基質 C:P 比の低下につながる。

「2.3.3 (1) 3)」で示したように、本食物網モデルにおける細菌は、基質 C:P 比に応じて自身の C:P 比が変化し、そして自身の C:P 比に応じたリン量（単位炭素量あたり）を摂取とすることとしており、低い C:P 比を基質とする細菌は C:P 比が低下することでより多くのリンを摂取することとなる。ここで細菌とナノ・ピコ植物プランクトンは溶存無機態リン（DIP）の摂取をめぐる競合関係にあり、細菌のリン摂取増加はナノ・ピコ植物プランクトンのリン摂取低下につながる。植物プランクトンのリン摂取低下により基礎生産が抑制され、連鎖上位生物への炭素フローを低下させていると考えられる。つまり、流入炭素の減少により細菌が摂取できる炭素量が減少する場合は、細菌の炭素制限の強化、およびリンをめぐる細菌と植物プランクトンの競合による1次生産低下を発端として生物生産性が低下することを示唆している。

また、変化率 0%と変化率-70%のリンフロー（図 6-7 b と 図 6-8 b）を比較すると、流入炭素が減少することで細菌のリン摂取、細菌と原生生物の呼吸、死滅および排泄によるリン排出が増加している。植物プランクトンのリン摂取が減少していることを踏まえると、流入炭素の減少により、食物網内のリンが微生物食物連鎖を中心に循環する傾向が強まっていることを意味している。

他方、流入炭素の増加は、1次生産による炭素固定が小さい貧栄養段階においては、細菌増殖の炭素制限を緩和させるものと考えられる。流入炭素変化率 0%と変化率+70%の炭素フロー図 6-7 a と図 6-9 a からは、流入炭素増加により細菌の炭素摂取量、細菌バイオマスが増加しており、原生生物へとつながる微生物食物連鎖の炭素フローが若干ではあるが増加し

ていることがわかる(流入炭素変化率±0%:5.21mgC m<sup>-3</sup> day<sup>-1</sup>, 変化率+70%:5.44mgC m<sup>-3</sup> day<sup>-1</sup>). 一方で, 両図からは流入炭素増加によりナノ・ピコ植物プランクトンから原生生物への炭素フローが, 微生物食物連鎖フローの増加を上回る程度に減少している(流入炭素変化率±0%:11.4mgC m<sup>-3</sup> day<sup>-1</sup>, 変化率+70%:8.31mgC m<sup>-3</sup> day<sup>-1</sup>). このことが流入炭素増加による生物生産性の低下につながっていると考えられるが, この点についてもリンをめぐる細菌とナノ・ピコ植物プランクトンの競合関係から説明できる. 流入炭素変化率0%と変化率+70%のリンフロー(図 6-7 b と図 6-9 b) と両変化率の炭素フロー図からは, 流入炭素増加により有機物の C:P 比が上昇している(流入炭素変化率±0%:181, 変化率+70%:255). このことは有機物のリン含有率(単位炭素量あたりのリン量)が低いことを意味している。「2.3.3(1)3)」で示したように, 本食物網モデルにおける細菌は, 必要とするリン量に対して有機物から摂取できる量の残りを DIP から摂取することとしており, 有機物のリン含有率が低い場合, 細菌は DIP に依存することとなる. 図 6-7 b と図 6-9 b を比較すると, 流入炭素増加により細菌が有機物から摂取するリン量が減少している(流入炭素変化率±0%:0.55mgP m<sup>-3</sup> day<sup>-1</sup>, 変化率+70%:0.443mgP m<sup>-3</sup> day<sup>-1</sup>)のに対して, DIP 摂取は増加している(変化率±0%:0.224mgP m<sup>-3</sup> day<sup>-1</sup>, 変化率+70%:0.272mgP m<sup>-3</sup> day<sup>-1</sup>). 細菌が DIP に対する依存を強めたことで植物プランクトンのリン摂取が低下し, 基礎生産が抑制され, 連鎖上位生物への炭素フローを低下させていると考えられる. つまり, 流入炭素の増加により有機物の C:P 比が上昇する場合は, DIP をめぐる細菌と植物プランクトンの競合による 1 次生産低下を発端として生物生産性が低下することを示唆している.

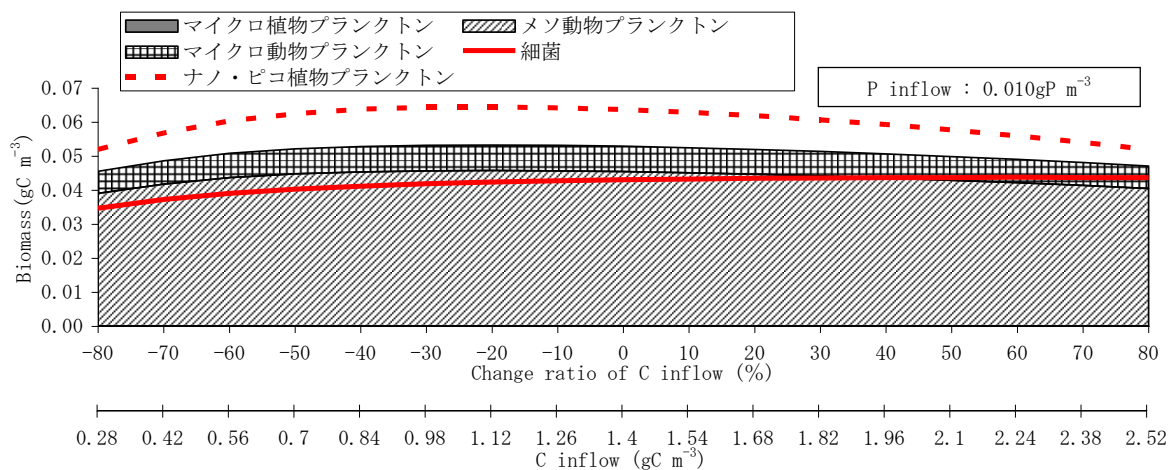


図 6-6 炭素流入濃度と生物生産量の構成 (貧栄養, 流入リン変化±0%)

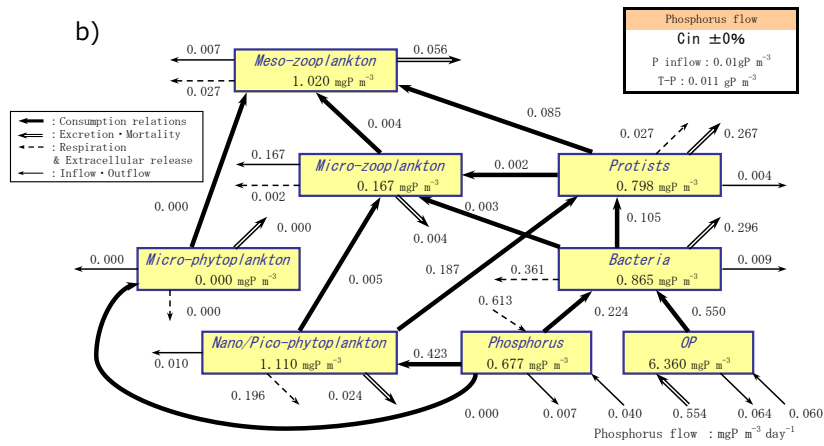
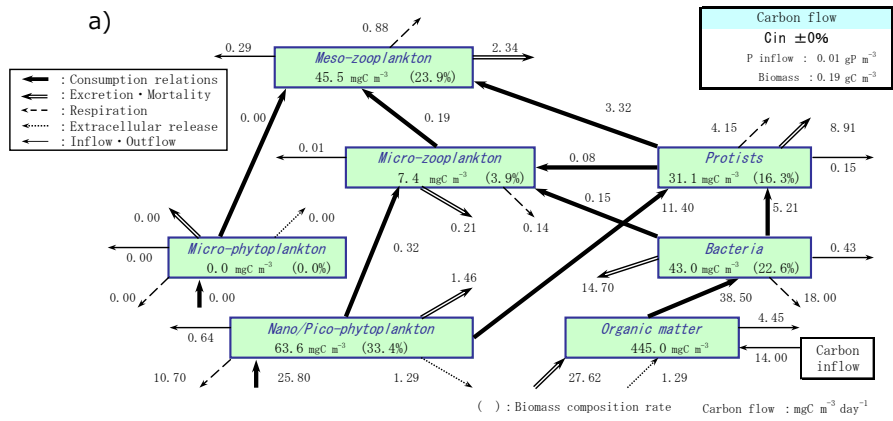


図 6-7 炭素とリンフロー（流入リン 0.01gP m<sup>-3</sup>， 流入炭素変化±0%）

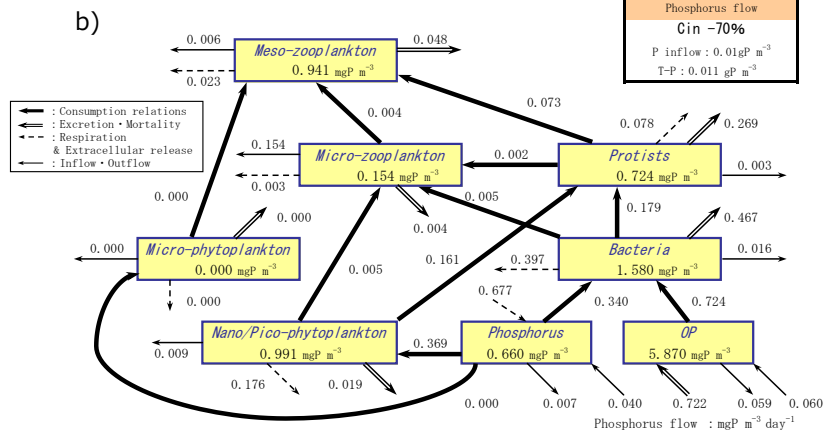
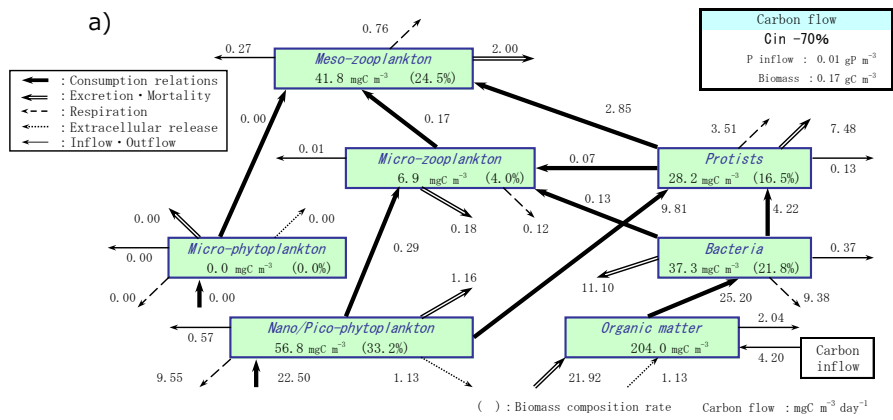


図 6-8 炭素とリンフロー（流入リン 0.01gP m<sup>-3</sup>， 流入炭素変化-70%）

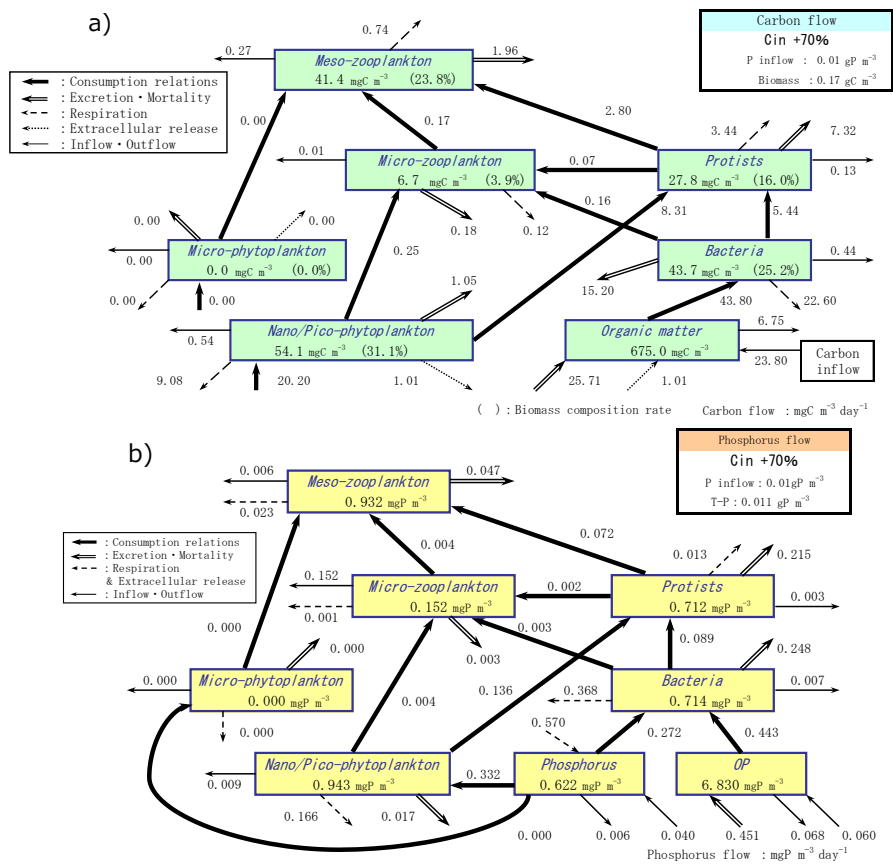


図 6-9 炭素とリンフロー（流入リン 0.01gP m<sup>-3</sup>, 流入炭素変化+70%）

次に、貧栄養段階においてマイクロ植物プランクトンとナノ・ピコ植物プランクトンが共存する栄養度での流入炭素に応じた生物生産性の変化を考察した。流入リン  $0.015\text{gP m}^{-3}$  での流入炭素変化と生物生産量の関係を図 6-10に示す。なお、流入リン  $0.015\text{gP m}^{-3}$  は代表流入条件からのリン変化率+50%に相当する。ナノ・ピコ植物プランクトンが優占する状況（図 6-6）と同様に、代表流入条件に対して炭素が大きく減少または増加した場合に生物生産につながる連鎖上位生物のバイオマスが低下している。

流入炭素変化率 0%と変化率-70%の炭素フロー（図 6-11a と図 6-12a）からは、ナノ・ピコ植物プランクトン優占状況と同様に、細菌の炭素制限が強化されることで微生物食物連鎖の炭素フローが低下している。また両変化率のリンフロー（図 6-11b と図 6-12b）についても、流入炭素の減少により食物網内のリンが微生物食物連鎖を中心に循環する傾向が強まっている。流入炭素の減少により 1 次生産および細菌生産によって生物固定されたエネルギーが上位栄養段階生物に連鎖しにくくなっていることが、生物生産性の低下のつながっていると考えられる。

他方、流入炭素変化率 0%と変化率+70%の炭素フロー図 6-11a と図 6-13a からは、流入炭素の増加により細菌の炭素制限が緩和されて微生物食物連鎖の炭素フローが増加している。一方でリンフロー（図 6-11b と図 6-13b）からは細菌基質 C:P 比の上昇によりリン再生循環量の低下している。それにより植物プランクトンのうち特にマイクロ植物プランクトンの 1 次生産が低下することで、生物生産性の低下のつながっていると考えられる。

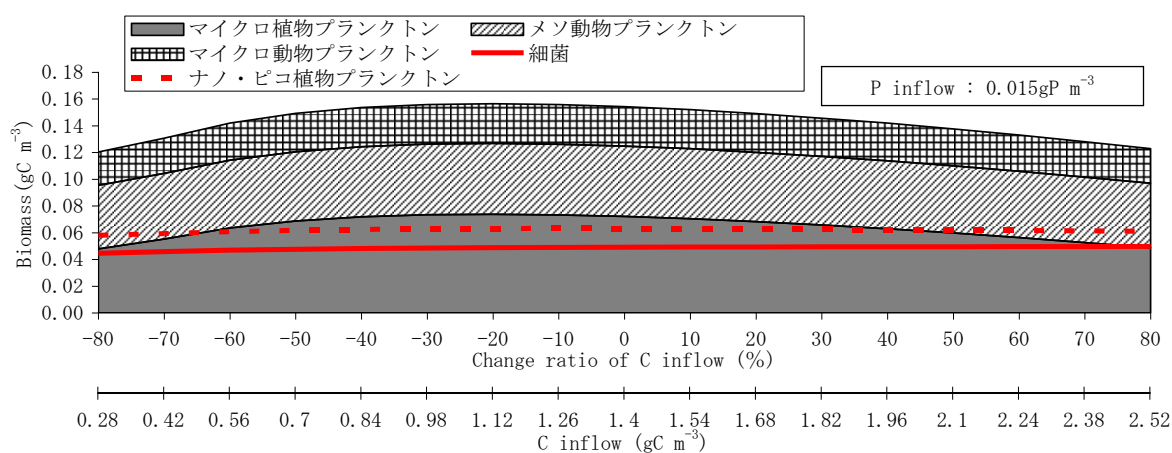


図 6-10 炭素流入濃度と生物生産量の構成（貧栄養，流入リン変化+50%）

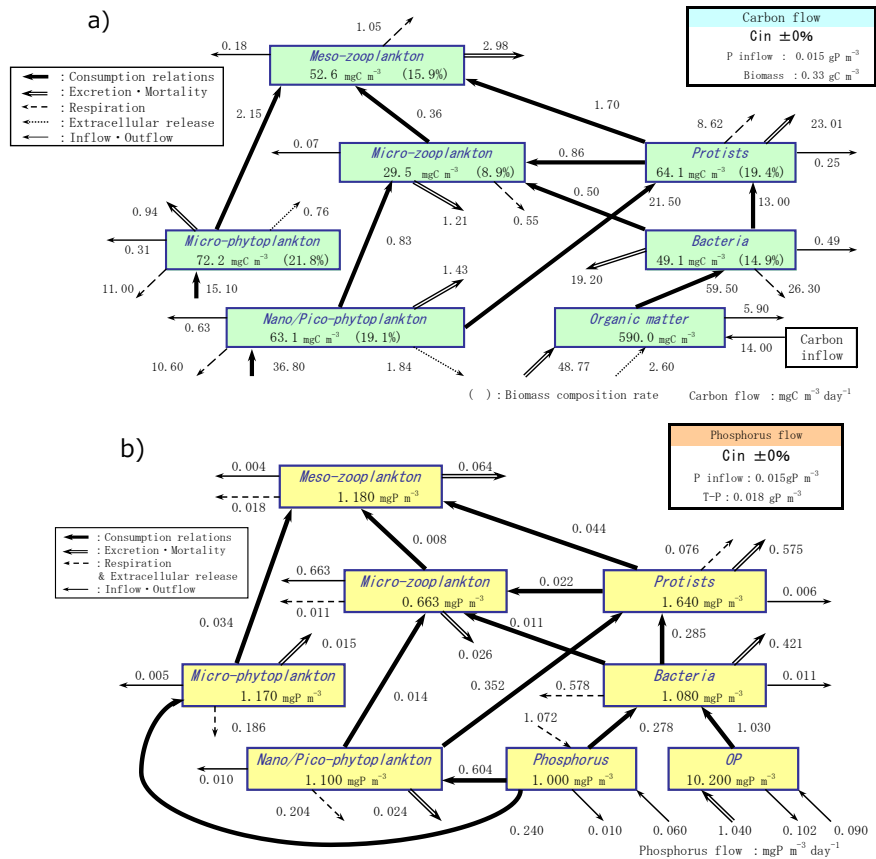


図 6-11 炭素とリンのフロー（流入リン 0.015gP m<sup>-3</sup>， 流入炭素変化 ±0%）

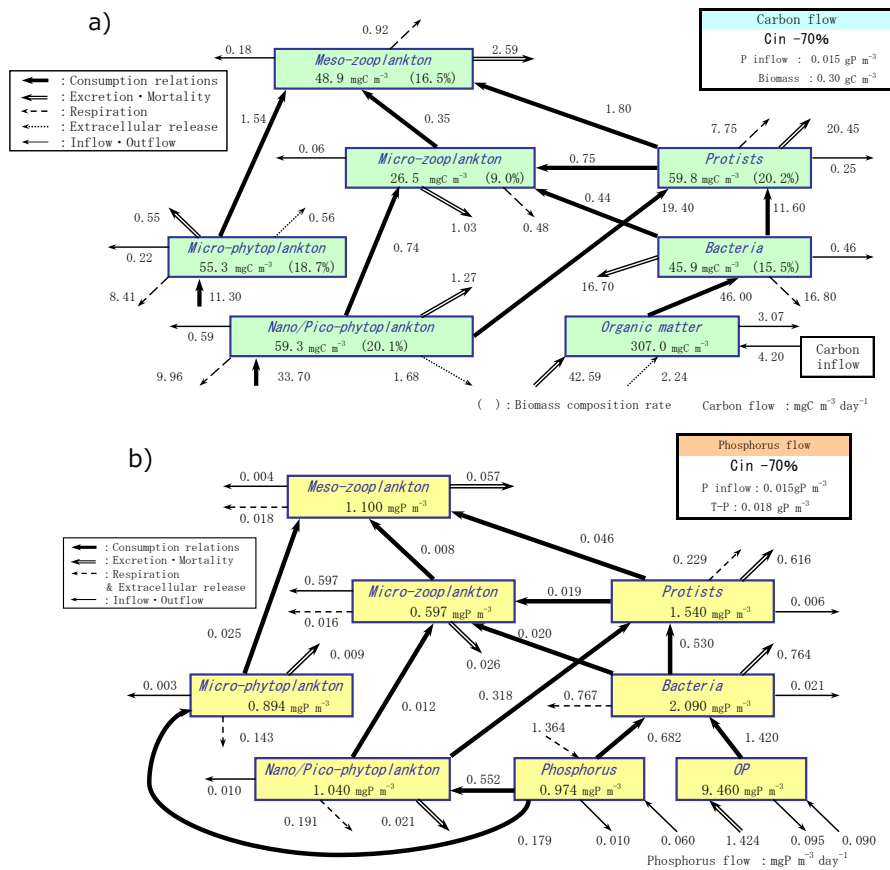


図 6-12 炭素とリンのフロー（流入リン 0.015gP m<sup>-3</sup>， 流入炭素変化 -70%）

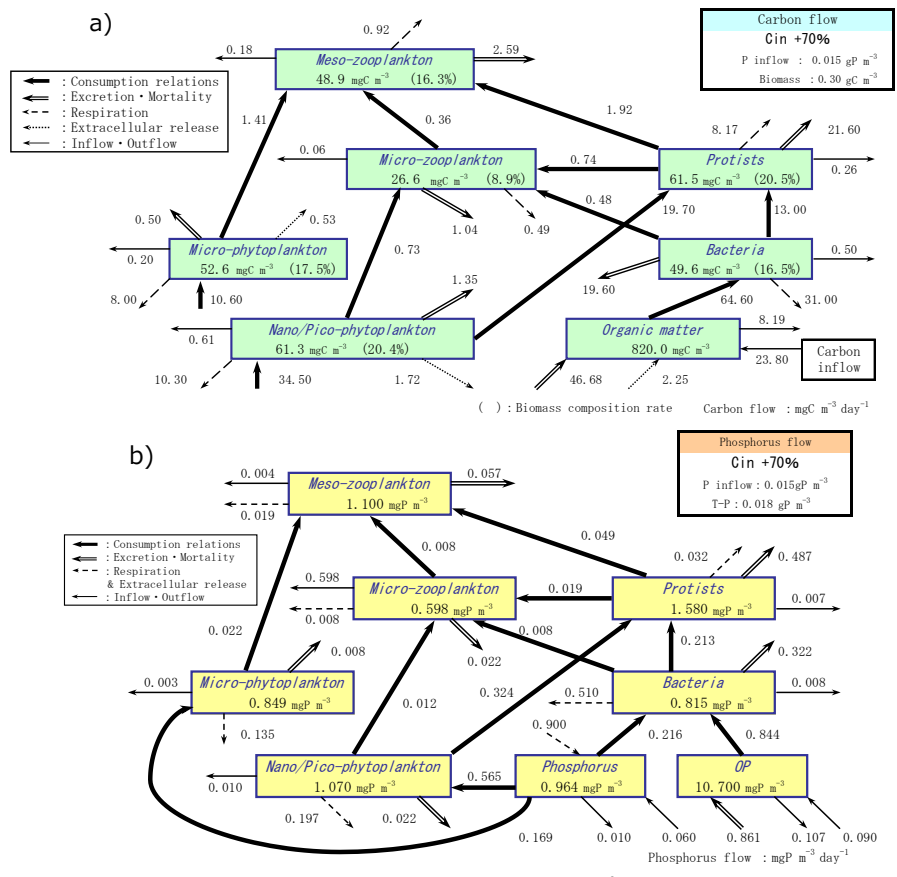


図 6-13 炭素とリンのフロー（流入リン 0.015gP m<sup>-3</sup>，流入炭素変化+70%）

これまでのように、流入炭素濃度の変化は、それを利用する細菌を出発点として生じる微生物食物連鎖の変化として現れ、それが生物生産性にも波及することが示された。ここでは、流入水質の変化にともなう微生物食物連鎖内のエネルギーフローの変化について考察した。

微生物食物連鎖の炭素およびリンフローの基礎となるナノ・ピコ植物プランクトンまたは細菌から原生生物へのフローに占める細菌由来の割合を図 6-14 に示す。原生生物へのエネルギーフローに占める細菌の割合は炭素と比べてリンが大きく、リンフローにおいて細菌がより重要な役割を果たしていることがわかる。細菌はリンの豊富な生物であり（中野, 2003），表 2-2からは植物プランクトンと比べて C:P 比が低いことから、細菌の割合が高くなっていると考えられる。

また、生物生産性が不連続に変化する流入リン濃度（代表的流入条件+20%）以下では、流入リン濃度が大きく減少する場合を除き、リンフローに占める細菌の割合が流入炭素濃度の減少とともに大きく増加していることがわかる。そして、生物生産性が不連続に変化する流入リン濃度以上では、流入水質の変化に対して、原生生物への炭素フローにおける細菌の割合が大きく変化せず、一方でリンフローにおける細菌の割合は、流入リン濃度の変化に対する感度は小さく、流入炭素濃度の変化に対して大きく変化している。先に述べたように流入炭素濃度の減少は細菌基質 C:P 比を低下させ、その結果、細菌はより多くのリンを摂取することとなる。流入炭素の減少は、リンフローにおける細菌の役割をより重要なものにするこ

とを示している。

以上のように、微生物食物連鎖を形成する細菌またはナノ・ピコ植物プランクトンから原生生物へのエネルギーフローは、流入水質の変化（とりわけ流入炭素濃度）にともない、特にリンフローにおける細菌の役割が大きく変化することが示された。

原生生物は、細菌およびナノ・ピコ植物プランクトンから得たリンを上位捕食者であり生物生産性につながる動物プランクトンへつなげる役割を果たすが、図 6-11b と図 6-12b からは流入炭素濃度の変化に応じた原生生物から動物プランクトンへのリンフローの変化は小さいことがわかる。このことには、基礎生産者を直接的に捕食する原生生物のリン排出機能が関係している。栄養段階で上位にある動物プランクトンをはじめとする生物群は一般的に恒常性（ホメオスタシス）によってほぼ一定の元素組成比を維持する（原島ほか，2007）ことから、餌である基礎生産者から得られたリン量が自身にとって過剰である場合は、排出によって水中に放出すると考えられる。他方、餌から得られるリン量が自身にとって不足している場合はリン排出を抑えることも知られている（中野，2000）。

これらのことから、生物生産性につながる上位栄養段階生物へのエネルギーフローは、炭素フローについては、基本的には動物プランクトン自身のバイオマスと餌生物のバイオマスによって決まるものと考えられるが、上位栄養段階へのリンフローについては、捕食者が餌となる生物から得られるリン量（炭素量あたり）に応じて食物連鎖内で絶えず調整がなされており、それには捕食者と餌生物の C:P 比の違いが大きく作用していると考えられた。



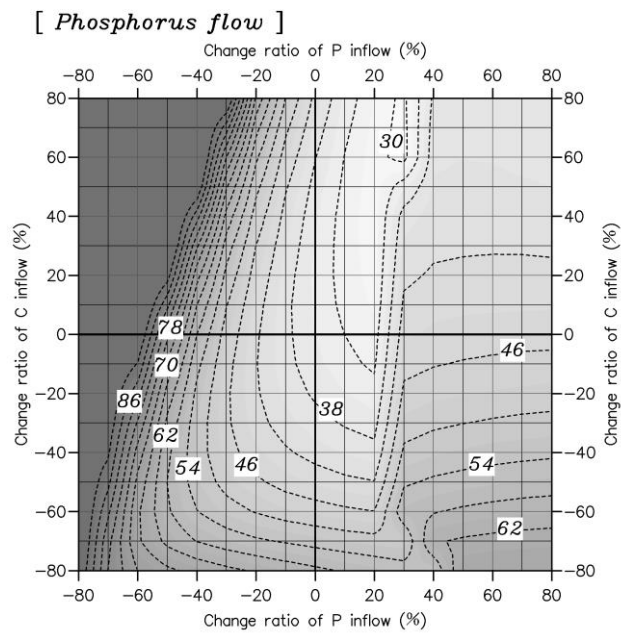
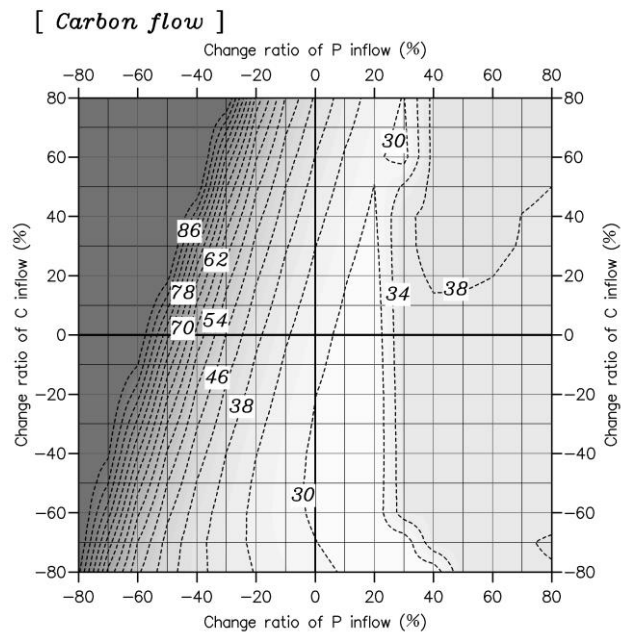


図 6-14 ナノ・ピコ植物プランクトンまたは細菌から原生生物への炭素・リンフローに占める細菌の割合

#### 6.4. 流入リンの形態と生物生産性の関係

流入リン濃度およびその無機態比率と生物生産量比の関係を図 6-15 に示す。なお、図 6-15 は一定の流入炭素濃度  $1.4\text{gC m}^{-3}$  (貧栄養段階での代表的流入条件) のもとで流入リン濃度およびその無機態比率を変化させた場合生物生産量と代表流入条件の生物生産量の比を示したものであり、代表流入条件のリン無機態比率は「2.3.3 (4)」に示したように実フィールド流出水観測結果をもとに 0.4 としている。

図 6-15 からは、流入リン濃度に比例して生物生産量が変化しているが、等しいリン流入濃度の場合においては、流入リン無機態比率が高いほど生物生産量が小さく、無機態比率が低い (有機態比率が高い) ほど生物生産量が大きいことがわかる。

無機態比率が高い場合 (DIP が主に増加), 流入したリンを植物プランクトンと細菌がともに利用する。一方で、無機態比率が低い場合 (有機物に含まれる有機態リンが主に増加), 流入したリンは有機物摂取により細菌に取り込まれる割合が高くなる。そのような異なるリンフローは炭素フローの違いとなって現れるものと考えられる。

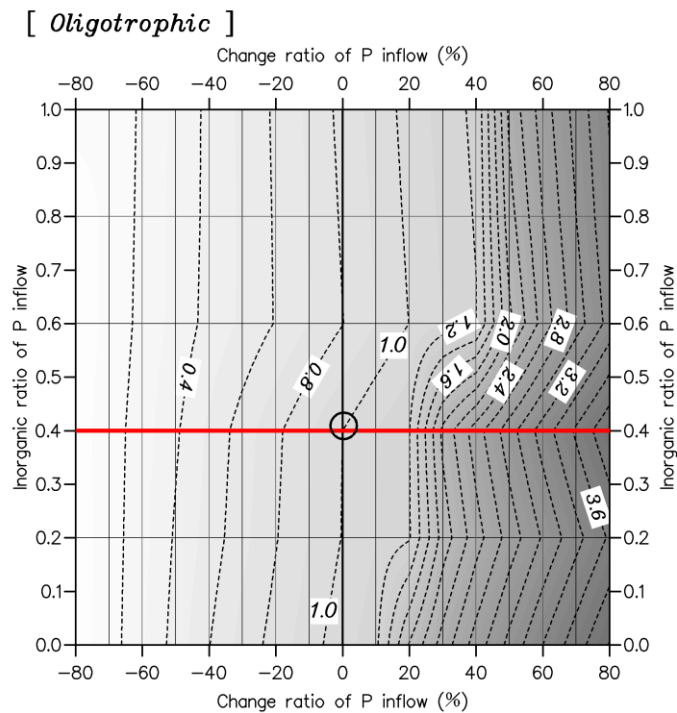


図 6-15 流入リンの無機態比率と生物生産量比の関係 (貧栄養, 流入炭素  $1.4\text{gC m}^{-3}$ )

リン流入  $0.01\text{gP m}^{-3}$  と炭素流入  $1.4\text{ gP m}^{-3}$  における異なる無機態比率での炭素とリンフローを図 6-16, 図 6-17 に示す. 両図の比較から, 上位栄養段階生物への炭素フローにおいて最も大きな違いが見られるのは, ナノ・ピコ植物プランクトンから原生生物へのフローであり, 原生生物から動物プランクトンに繋がるフローの変化が生物生産を左右しているものと考えられ, このことに対する流入リン形態比率の作用は次のように考えられる.

無機態比率 0.8 の場合 (図 6-16), 有機物として流入するリンが少ないために流入有機物の C:P 比が高い (C:P モル比 1808). 有機物を摂取する細菌は必要とするリン量を有機物から十分に摂取できないため, DIP を積極的に摂取することとなる. それにより細菌と植物プランクトンのリン摂取の競合関係が強まり, リン摂取において細菌が優位に立っている. このような貧栄養環境に対して添加された無機態リンは植物プランクトンよりも細菌によって優占摂取されることは Zohary & Robarts (1998) によっても確認されている. リンを十分に摂取できないことで植物プランクトンバイオマスが低下し, それを捕食する原生生物から動物プランクトンへのフローが低下していると考えられる.

無機態比率 0.2 の場合 (図 6-17), 流入リンの多くは有機物に含有されることになるが, 貧栄養環境における流入有機物 C:P 比 (C:P モル比 452) は, 無機態比率 0.8 の場合と比較して低いものの, 細菌にとって十分なリン量ではなく, 細菌は DIP に依存することとなる. しかし本ケースの場合, 流入リンの多くが有機態であるため, DIP から摂取できるリンも少なく, その結果として, 細菌 C:P はモル比 135 (初期値 49) まで上昇している (無機態比率 0.8 の場合は 70). 先述のとおり細菌は自身 C:P 比に応じたリン量を摂取するため, 増殖に必要なリン量も小さくなる. それに対して植物プランクトンは, 細菌等によって再生されたリンの多くを摂取できるためにバイオマスが増加し, 原生生物の豊富な餌資源になっていると考えられる.

以上から, 流入リンの無機態比率は, 細菌のリン摂取過程に影響をおよぼすことで, それを発端とする植物プランクトンから原生生物を経て動物プランクトンに至る炭素フローを変化させる要因であると考えられる. このことが, 図 6-15 に示した流入リンの無機態比率と生物生産性の関係を変化させる要因であると考えられる.

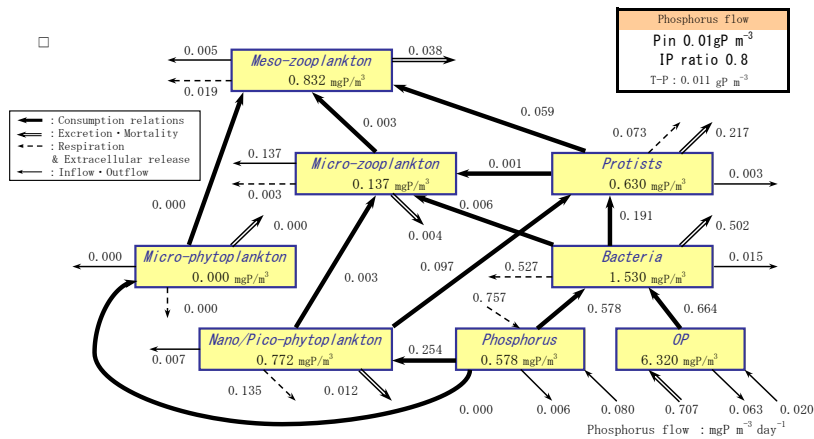
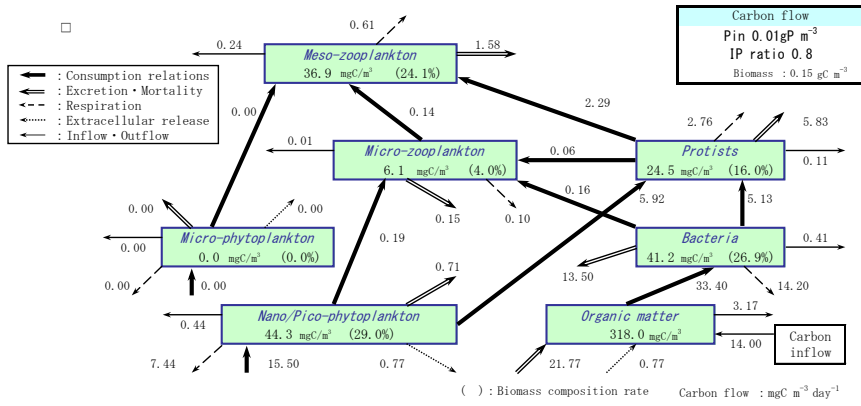


図 6-16 炭素とリンのフロー (IP 比率 0.8)

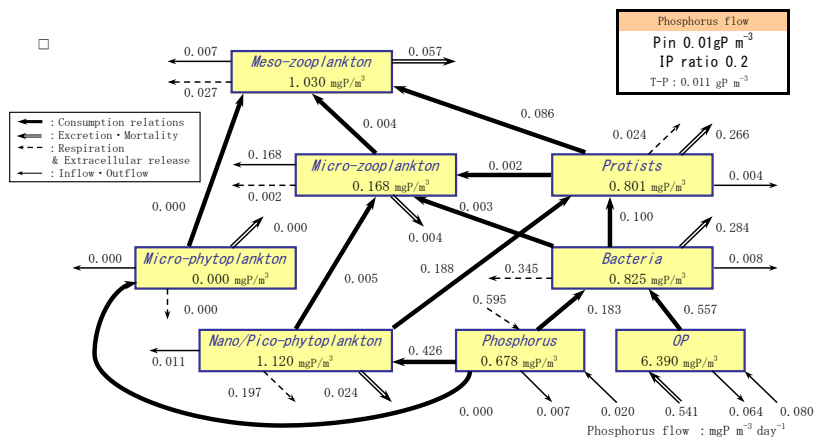
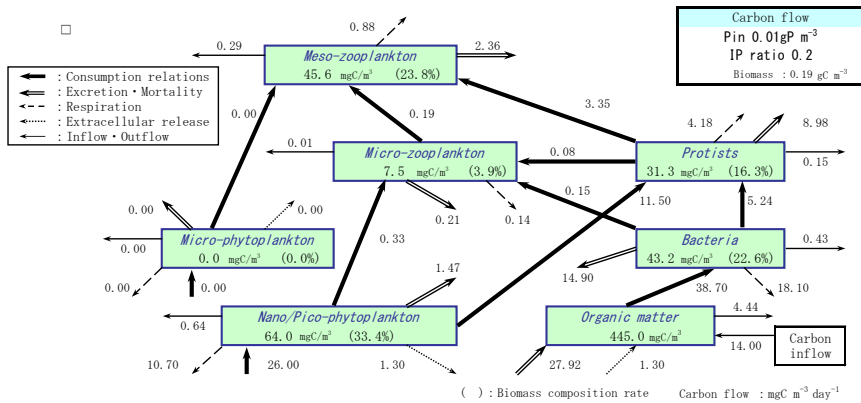


図 6-17 炭素とリンのフロー (IP 比率 0.2)

次に、リン負荷削減とその無機態比率変化に応じた生物生産性の変化について考察した。流入リン無機態比率の違いによる生物生産量比の変化を図 6-18に示す。

流入リンの無機態と有機態の比（I:P 比）が 4 : 6 で一定としたパターン 1 では流入リンが削減されるに従い生物生産は低下している。流入リンの削減にあわせて I:P 比が変化する場合はパターン 1 と同様に生物生産が低下しているが、I:P 比が次第に上昇するパターン 2（流入リンのうち無機態の割合が上昇する）では流入リン削減による生物生産性の低下がパターン 1 と比べて大きく、一方で I:P 比が次第に低下する（流入リンのうち無機態の割合が低下する）パターン 3 では流入リン削減による生物生産性の低下がパターン 1 と比べて小さいことがわかる。各パターンとも、流入リンが削減されることで基礎生産者が不活性化し、それにより高次栄養段階の生物生産性が低下するが、リン削減過程での無機態比率の変化は、先述した細菌のリン摂取過程を変化させ、生物生産性の低下を大きくも小さくもすることが示された。

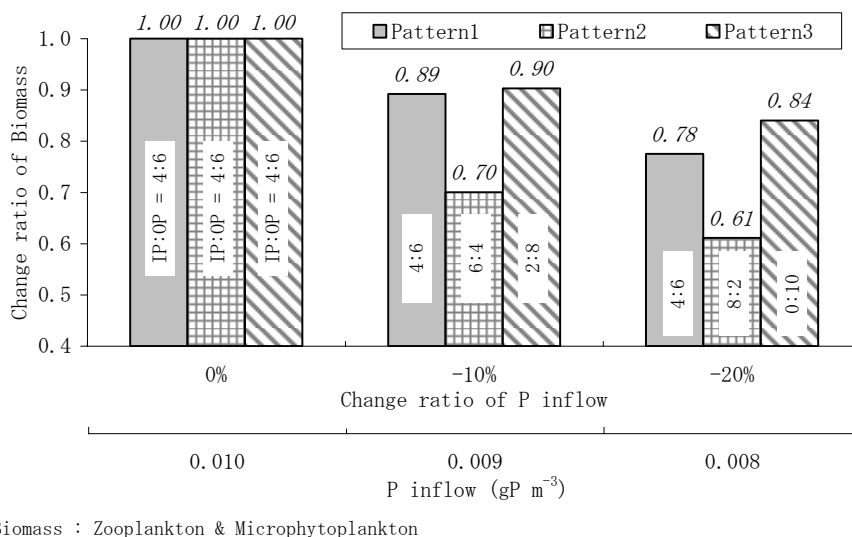


図 6-18 流入リン無機態比率の違いによる生物生産量比の変化（流入炭素 1.4gC m<sup>-3</sup>）

## 6.5. まとめ

従来からの流入負荷削減対策によって湖沼水質は改善されてきているが、その一方で流入負荷削減は水域の基礎生産を低下させることで水域の漁業生産を低下させるとの指摘に対して、本研究では、貧栄養段階の湖沼における流入水質の量的および質的变化と生物生産性（魚類等の高次栄養段階生物の資源量）の変化の関係性について、食物網モデルを用いた考察を行った。なお、本考察においては、生物サイズが比較的大きなプランクトンである動物プランクトン、原生生物、マイクロ植物プランクトンのバイオマスを魚類等の資源量につながる生物生産量として定義した。

貧栄養段階における流入リンの変化は、生物生産量を変化させることが示された。また、生物生産性はマイクロ植物プランクトンの現存状態に大きく支配され、生物生産性の高い状況から低い状況への変化はある栄養度を境に不連続にシフトする可能性があることが示された。このことは流入リン量の変化による植物プランクトン相の変化が生物生産性を決める要因となることを示唆している。

貧栄養段階における流入炭素の変化は、生物生産性を変化させることが示された。流入炭素の減少は、細菌の炭素制限の強化、およびリンをめぐる細菌と植物プランクトンの競合関係を変化させ、植物プランクトンによる1次生産低下を発端とした生物生産性の低下につながる可能性が示された。また流入炭素の減少は、食物網内のリンが微生物食物連鎖を中心に循環する傾向を強めることになると考えられた。流入炭素の増加は、溶存無機態リンをめぐる細菌と植物プランクトンの競合関係を変化させ、これもまた、1次生産低下を発端とした生物生産性の低下につながる可能性が示された。リンをめぐるそれら生物間の競合関係には、細菌が摂取する基質（溶存無機態リンと有機物）のC:P比が大きく関与しており、基質C:P比の変化が生物生産性にも連鎖することを示唆するものである。また、生物生産性につながる上位栄養段階生物へのエネルギーフローは、炭素フローについては、基本的には動物プランクトン自身のバイオマスと餌生物のバイオマスによって決まるものと考えられるが、上位栄養段階へのリンフローについては、捕食者が餌となる生物から得られるリン量に応じて食物連鎖内で絶えず調整がなされており、それには捕食者と餌生物のC:P比の違いが大きく作用していると考えられた。

流入リンの無機態比率は、細菌のリン摂取過程に影響をおよぼすことで、それを発端とする植物プランクトンから動物プランクトンに至る炭素フローを変化させることが示された。流入リン削減は、水域の生物生産性を低下させるが、リン削減過程における無機態比率の上昇は削減にともなう生物生産性の低下を助長するものであり、無機態比率を小さくすること（有機態リンのかたちで流入させる）で生物生産性の低下を抑えられることが示唆された。

## 参考文献

- Zohary, T., & Robarts, R. D. (1998) Experimental study of microbial P limitation in the eastern Mediterranean, *Limnology and oceanography*, **43**(3), pp. 387-395.
- 加賀田秀樹 (2008) 第 1 章 元素で読み解く食物連鎖, 「シリーズ 群集生態学 4: 生態系と群集をむすぶ」(大串隆之・近藤倫生・仲岡雅裕編), p. 2, 京都大学学術出版会, 京都.
- 高村典子 (2009) 第 1 章 湖沼という環境, 「生態系再生の新しい視点—湖沼からの提案」(高村典子編著), pp. 3-45, 共立出版, 東京.
- 中野伸一 (2000) 湖沼有機物動態における微生物ループでの原生動物の役割, *日本生態学会誌*, **50**, pp. 41-54.
- 中野伸一 (2003) 湖沼・海洋の微生物食物網における摂食者・被食者としての鞭毛虫 (総特集 海洋微生物 (2) 基礎, 応用研究とその利用)—(2 章 生態研究), *海洋号外*, (**35**), pp. 83-93.
- 花里孝幸 (2009) 生物群集構造と水質の相互関係—諏訪湖と霞ヶ浦から学んだこと—, *第 12 回日本水環境学会シンポジウム*.
- 原島省, 井関和夫, & 樽谷賢治 (2007) 流入栄養塩比の変化による内湾・大陸棚域の生態系変質の可能性. *海と空*, **82**(3), pp. 61-71.
- 山本民次 (2007) ダム建設によるエスチュアリーへの貧栄養化と植物プランクトン相の変化, *日本水産学会誌*, **73**(1), pp. 80-84.
- 山本民次, 石田愛美, & 清木徹 (2002) 太田川河川水中のリンおよび窒素濃度の長期変動—植物プランクトン種の変化を引き起こす主要因として, *水産海洋研究*, **66**(2), pp. 102-109.
- 山本民次, 和西昭仁 (2010) 周防灘の水質・底質の変化と水産業 (特集 瀬戸内海の新たな課題と取り組み—周防灘), *瀬戸内海*, (**60**), pp. 7-14.





## 第7章 結論

本研究では、細菌を含む微生物食物連鎖と生食連鎖を踏まえた食物網モデルを構築し、モデルにおける細菌の存在が食物網動態におよぼす影響および微生物食物連鎖のはたす役割を把握すること、また、流域汚濁負荷変化と湖水中有機物量の関係性を考察することを目的とした。

1 章では、水界食物網の代表的な役割を担う基礎生産者（マイクロ植物プランクトン、ナノ・ピコ植物プランクトン）、捕食者（メソ動物プランクトン、マイクロ動物プランクトン、原生生物）、分解者（細菌）、および生産者基質（炭素、リン）をモデル要素として、生食連鎖および微生物食物連鎖によって構成される食物網モデルを構築した。本モデルは、細菌が利用する基質、細菌が絡む被捕食関係、高次従属栄養生物間の被捕食関係、生物による排出等に関する既存研究を整理したうえで、各生物の主な機能と各生物サイズに基づく関係性を考慮した概念的な食物網モデルである。

2 章では、構築された食物網モデルに対して、様々な濃度の系外リン負荷および炭素負荷を流入させ、その計算結果と様々な栄養塩段階における観測事象との比較によりモデルの検証を行った。T-P 濃度によりランク分けされる各栄養塩段階ごとに平均集計された本モデル計算結果は、バイオマスとその構成比の栄養塩段階に応じた変化、植物プランクトン 1 次生産、生食連鎖と微生物食物連鎖のエネルギーフローの関係、従属栄養生物のリン再生速度について、実水域における観測事象の特徴を捉えられており、本食物網モデルが、水温等の環境因子による影響を排除した条件下において、栄養塩段階ごとに異なる食物網動態を表現しているものであることが示された。

3 章では、生食連鎖に加えて微生物食物連鎖をモデルに考慮すること、および、細菌が食物網動態におよぼすインパクトを見いだすことを目的として、生食連鎖モデルと本食物網モデルの結果の違いについて考察した結果、栄養塩段階ごとのバイオマスとその変化、種間優占関係に大きな違いが生じ、観測事象に見られる栄養塩段階とともに変化する食物網動態の適切なモデル化には細菌の存在が不可欠であることが示された。具体には、モデルにおける細菌の存在は栄養塩段階に応じたリン再生速度の変化として現れ、それがトータルバイオマスに影響をおよぼす、また、細菌を出発点とするエネルギーの流れは、水界食物網内の適切なバイオマス構成に寄与していることが示された。このことで、細菌が食物網全体におよぼすインパクトを概念的に把握できたと考えられる。

4 章では、実水域における微生物食物連鎖の役割を把握することを目的として、富栄養湖である鳥取県湖山池に対して本食物網モデルを適用した結果、年間の水温変化のなかで、微生物食物連鎖を形成する原生生物と細菌バイオマスは、優占する植物プランクトン種の変化に応じてトータルバイオマスの 2 割～4 割程度を占めた。上位栄養段階生物へのエネルギーフローは、植物プランクトンの優占状態によって生食連鎖と微生物食物連鎖の優位性が変化

し、ナノ・ピコ植物プランクトン優占期間は微生物食物連鎖からのフローが大きく、特にリンについてはその重要性が増している、またそのフローにおいては下位栄養段階からのエネルギーを上位に効率的に伝達する原生生物の存在が重要であることが示された。また、解析結果にみる湖山池の特徴として、細菌等の C:P 比が高いために、原生生物からのリン排出が比較的少ないことがわかった。

5 章では、実水域に見られる流域汚濁負荷量の削減傾向と湖内水質改善傾向の乖離状況を念頭に、流域負荷量と湖水中有機物量の関係性について考察を行った。

食物網モデルの生物的炭素収支「1次生産－呼吸による生分解」は、系外からのリン負荷の増減に対して比較的単調な関係にあるが、炭素負荷の増減は細菌の基質 C:P 比の変化につながり、水中炭素収支を複雑に変化させ、それにより水中 TOC の蓄積されやすさ（1次生産と生分解の収支関係）が異なることが示された。

湖水中 TOC は水界生物の生産と呼吸分解の関係性とそれらの活性状態から、系外負荷に対して複雑な変化形態をとり、貧栄養段階におけるリン負荷削減は食物網全体の不活性化から系外炭素負荷の水中蓄積による TOC 増加につながる可能性があり、富栄養段階では水中 TOC の減少に対する系外炭素負荷削減の効果は比較的小さく、リン負荷削減が肝要であることが示された。このことから、流域汚濁負荷量変化と湖水中 TOC 変化の関係は一義的ではないと考えられる。また、将来の気候変動による湖沼への炭素負荷量増加は、貧栄養水域においてその影響が顕著に現れるものと考えられた。

琵琶湖流域の易分解性有機炭素負荷およびリン負荷の経年推移とモデル結果の関係を考察した。モデルから、経年的な流域負荷削減により湖水中の易分解性 TOC は一貫した減少傾向にあるとの結果が得られたが、その減少はリン負荷削減によるものであり、炭素負荷変化は湖水中 TOC に影響を与えていないことが示された。モデルにみる易分解性 TOC の減少傾向と、観測により得られている TOC の変化停滞傾向は、琵琶湖においては難分解性炭素の湖内蓄積が進んできたことを示唆するものである。また、琵琶湖の有光層と無光層とは異なるメカニズムが炭素収支に寄与していることが示唆された。

6 章では、流入負荷削減対策がもつ“水質改善”と“水域の生物資源量の低下”という二面性について、貧栄養段階の湖沼における流入水質の変化と生物生産性の変化の関係性を考察した。貧栄養段階における流入水質の変化は生物生産性の変化に強く結びついていることが示された。流入リンの変化は優占する植物プランクトン相の変化をさかいにして、生物生産性に不連続な変化をもたらす可能性が示された。流入炭素の変化は、細菌の活性状態を変化させることで微生物食物連鎖のエネルギーフローを変化させた。また、流入炭素変化は水中の有機物および溶存無機態リンを含めた細菌の基質 C:P 比をさせ、それにより食物網内のリン循環の形態と細菌と植物プランクトンの競合関係が変化した。それら変化は生物生産性の変化にも連鎖することが示された。また、流入リンの無機態比率は、細菌のリン摂取過程に影響をおよぼすことで、それを発端とする植物プランクトンから動物プランクトンに至る炭素フローを変化させることが示された。流入リン削減は、水域の生物生産性を低下させ

るが、リン削減過程における無機態比率の上昇は削減にともなう生物生産性の低下を助長するものであり、無機態比率を小さくすること（有機態リンのかたちで流入させる）で生物生産性の低下を抑えられることが示唆された。

本研究の5章では湖沼流入水質と湖水水質の代表的指標である有機物量（COD や TOC として計測される）の関係を考察しており、特に貧栄養段階湖沼においては、リン負荷削減が食物網全体の不活性化による有機物量増加につながる可能性が示されている。また流入炭素の変化による湖水中有機物量の変化は、貧栄養段階において顕著に現れる可能性が示されている。それら貧栄養段階湖沼における流入水質と湖水中有機物量の関係と6章における結論を踏まえると、従来からの流入負荷削減によって水質が貧栄養段階程度にまで改善されつつある湖沼については、湖内水質および水域の生物生産性の面で、今後の流入負荷管理方策は転機を迎えていると考えられる。つまり、流入負荷の削減一辺倒ではなく、水域ごとの目指すべき姿に応じた適切な流入負荷の量的および質的な管理が必要になってくると考えられる。

以上の本研究から得られた結果は、水質シミュレーションモデルにおいて細菌の機能変化を踏まえることの重要性を示すものと考えられる。特に植物プランクトンの優占度が比較的低い貧栄養段階から中栄養段階においては、上位栄養段階生物へのエネルギーフローや栄養塩再生機能、呼吸による有機物生分解機能、水域の生物生産性における細菌の重要性が高まっており、そしてそれら機能は、栄養状態によって変化することがわかった。

高度成長期の流入負荷によって汚濁された湖沼は、水質汚濁防止法や湖沼法等による負荷削減施策により水質改善が進み、近年では貧栄養段階から中栄養段階にまで栄養度が低下してきた湖沼も見られる。それら湖沼のより一層の水質改善や今後の水質保全計画を考えるうえでは、栄養塩段階の低下によりその存在感が増す細菌のはたす役割に注目すべきと考えられる。そして、それら計画の意思決定ツールである水質シミュレーションモデルに対しても細菌そして微生物食物連鎖の概念を取り入れることで、「今後の湖沼水質保全を考える際のツール」としての充実が図られるものとする。

しかし現時点では、我が国の水域における従属栄養性細菌に関するデータの集積はほとんどないと言えるレベルにある。シミュレーションモデルは生物動態も含めた水質変化を表現する際に多種多様なパラメータを必要とするが、モデルを実水域に適用する場合、実際に計測して求められるパラメータ以外は、パラメータフィッティングを行って同定するのが一般的であり、そのためには対象水域における観測結果が必要となる。これは本食物網モデルで考えた場合、リンや TOC といった水質項目のみならず、生物についても同様である。細菌等に関するデータ蓄積が皆無である現状では、より複雑な概念のモデルを構築したにとどまり、実水域への適用は困難である。中田（1998）には、植物プランクトンを踏まえた生態系モデルの適用が増えてきた背景には、関心を寄せられていた環境基準項目である COD に対して植物プランクトンによる内部生産が密接に関係していることが判明したことがあり、それによりクロロフィルの分析が行われるようになった、とある。

このことに倣うと、近年、栄養塩段階が下がってきた水域の水質変化（特に有機物量）に

対しては細菌がより密接に関係することが本研究によって示唆された。これにより，細菌に関するデータ蓄積が今後進んでいくことを期待する。

## 参考文献

- 中田喜三郎（1998）水質と沿岸海洋生態系のモデル，*水工学に関する夏期研修会講義集*，  
B. 8. 1-B. 8. 19.

## 概要

本研究では、細菌を含む微生物食物連鎖と生食連鎖を踏まえた食物網モデルを構築し、モデルにおける細菌の存在が食物網動態におよぼす影響および微生物食物連鎖のはたす役割を把握すること、また、流域汚濁負荷変化と湖水中有機物量の関係性、負荷の量的および質的变化と水域生物生産の関係性を考察することを目的とした。

本研究では、水界食物網の代表的な役割を担う基礎生産者（マイクロ植物プランクトン、ナノ・ピコ植物プランクトン）、捕食者（メソ動物プランクトン、マイクロ動物プランクトン、原生生物）、分解者（細菌）、および生産者基質（炭素、リン）をモデル要素として、生食連鎖および微生物食物連鎖によって構成される食物網モデルを構築した。本モデルは、細菌が利用する基質、細菌が絡む被捕食関係、高次従属生物間の被捕食関係、生物による排出等に関する既存研究を整理したうえで、各生物の主な機能と各生物サイズに基づく関係性を考慮した概念的な食物網モデルである。

構築された食物網モデルに対して、様々な濃度の系外リン負荷および炭素負荷を流入させ、その計算結果と様々な栄養塩段階における観測事象との比較によりモデルの検証を行った。T-P 濃度によりランク分けされる各栄養塩段階ごとに平均集計された本モデル計算結果は、バイオマスとその構成比の栄養塩段階に応じた変化、植物プランクトン1次生産、生食連鎖と微生物食物連鎖のエネルギーフローの関係、従属栄養生物のリン再生速度について、実水域における観測事象の特徴を捉えられており、本食物網モデルが、水温等の環境因子による影響を排除した条件下において、栄養塩段階ごとに異なる食物網動態を表現しうるものであることが示された。

生食連鎖に加えて微生物食物連鎖をモデルに考慮すること、および、細菌が食物網動態におよぼすインパクトを見いだすことを目的として、生食連鎖モデルと本食物網モデルの結果の違いについて考察した結果、栄養塩段階ごとのバイオマスとその変化、種間優占関係に大きな違いが生じ、その根底には細菌の存在が不可欠であることが示された。具体には、モデルにおける細菌の存在は栄養塩段階に応じたリン再生速度の変化として現れ、それがトータルバイオマスに影響をおよぼす、また、細菌を出発点とするエネルギーの流れは、水界食物網内の適切なバイオマス構成に寄与していることが示された。このことで、細菌が食物網全体におよぼすインパクトを概念的に把握できたと考えられる。

実水域における微生物食物連鎖の役割を把握することを目的として、富栄養湖である鳥取県湖山池に対して本食物網モデルを適用した結果、年間の水温変化のなかで、微生物食物連鎖を形成する原生生物と細菌バイオマスは、優占する植物プランクトン種の変化に応じてトータルバイオマスの2割～4割程度を占めた。上位栄養段階生物へのエネルギーフローは、植物プランクトンの優占状態によって生食連鎖と微生物食物連鎖の優位性が変化し、ナノ・ピコ植物プランクトン優占期間は微生物食物連鎖からのフローが大きく、特にリンについて

はその重要性が増している、またそのフローにおいては下位栄養段階からのエネルギーを上位に効率的に伝達する原生生物の存在が重要であることが示された。また、解析結果にみる湖山池の特徴として、細菌等の C:P 比が高いために、原生生物からのリン排出が比較的少ないことがわかった。

実水域に見られる流域汚濁負荷量の削減傾向と湖内水質改善傾向の乖離状況を念頭に、流域負荷量と湖水中有機物量の関係性について考察を行った。

食物網モデルの生物的炭素収支「1次生産－呼吸による生分解」は系外からのリン負荷の増減に対して比較的単調な関係にあるが、炭素負荷の増減は細菌の基質 C:P 比を変化につながり、水中炭素収支を複雑に変化させ、それにより水中 TOC の蓄積されやすさ（1次生産と生分解の収支関係）が異なることが示された。

湖水中 TOC は水界生物の生産と呼吸分解の関係性とそれらの活性状態から、系外負荷に対して複雑な変化形態をとり、貧栄養段階におけるリン負荷削減は食物網全体の不活性化から系外炭素負荷の水中蓄積による TOC 増加につながる可能性があり、富栄養段階では水中 TOC の減少に対する系外炭素負荷削減の効果は比較的小さく、リン負荷削減が肝要であることが示された。このことから、流域汚濁負荷量変化と湖水中 TOC 変化の関係は一義的ではないと考えられる。また、将来の気候変動による湖沼への炭素負荷量増加は、貧栄養水域においてその影響が顕著に現れるものと考えられた。

琵琶湖流域の易分解性有機炭素負荷およびリン負荷の経年推移とモデル結果の関係を考察した。モデルから、経年的な流域負荷削減により湖水中の易分解性 TOC は一貫した減少傾向にあるとの結果が得られたが、その減少はリン負荷削減によるものであり、炭素負荷変化は湖水中 TOC に影響を与えていないことが示された。モデルにみる易分解性 TOC の減少傾向と、観測により得られている TOC の変化停滞傾向は、琵琶湖においては難分解性炭素の湖内蓄積が進んできたことを示唆するものである。また、琵琶湖の有光層と無光層とでは異なるメカニズムが炭素収支に寄与していることが示唆された。

貧栄養段階の湖沼における流入水質の変化と生物生産性の変化の関係性について考察を行った。貧栄養段階における流入水質の変化は生物生産性の変化に強く結びついていることが示された。流入リンの変化は優占する植物プランクトン相の変化をさかいにして、生物生産性に不連続な変化をもたらす可能性が示された。流入炭素の変化は、細菌の活性状態を変化させることで微生物食物連鎖のエネルギーフローを変化させた。また、流入炭素変化は水中の有機物および溶存無機態リンを含めた細菌の基質 C:P 比をさせ、それにより食物網内でのリン循環の形態と細菌と植物プランクトンの競合関係が変化した。それら変化は生物生産性の変化にも連鎖することが示された。

従来からの流入負荷削減によって水質が貧栄養段階程度にまで改善されつつある湖沼については、湖内水質および水域の生物生産性の面で、今後の流入負荷管理方策は転機を迎えており、流入負荷の削減一辺倒ではなく、水域ごとの目指すべき姿に応じた適切な流入負荷量の管理が必要になってくると考えられた。

## 謝辞

本研究は、筆者が鳥取大学大学院工学研究科博士後期課程社会基盤工学専攻在学中に、同大学大学院工学研究科 増田貴則准教授のご指導のもとに行ったものである。

増田准教授には、本研究を進めるにあたり終始丁寧なご指導を賜り、言葉では表しきれないほど深く感謝しております。6年半ほど前、特に具体的な研究テーマが無く、水環境に関するモデル研究を行いたいという漠然とした動機であったにも関わらず博士後期課程への入学をお受け頂き、テーマを決定するところから論文執筆まで終始適切なお指導を頂きました。未だ至らない面も多いこととは存じますが、ご指導頂いた知識や経験は自身の今後の人生に大きく役立つものと確信しております。心より感謝致しております。

学位論文審査においては、ご多忙な中で論文を査読頂き、審査会において貴重なご指導とご助言を頂きました鳥取大学理事・副学長 細井由彦教授、鳥取大学大学院工学研究科 栢見吉晴教授、同研究科 星川淑子教授に深く感謝申し上げます。

修士課程から博士学位取得、現在の仕事内容も含めて、それらに至る自身が水環境への興味を持つきっかけを下さった、修士課程においてご指導頂いた史 承煥博士、細井由彦教授、増田貴則准教授に心より感謝申し上げます。

研究を進めるにあたり多数の参考文献の収集にご協力頂いた鳥取大学環境計画研究室の研究室補佐員の方々に感謝申し上げます。

博士後期課程入学を許可頂き、社会人大学院生として研究することに対して暖かく見守り、仕事と研究の両立に際し多大なるご支援とご理解を頂きました応用技術株式会社の皆様に心より感謝申し上げます。

また、研究を進めるにあたり、ご支援、ご協力を頂きながら、ここにお名前を記すことができなかった方々に心より感謝申し上げます。

最後に、三十路を過ぎてからの博士課程入学を快諾し、入学してから学位取得まで6年半という長い時間がかかってしまったにも関わらず私のわがまを許してくれた妻に心から感謝します。

今後も、課程で学んだ様々な知識と経験を活かし、技術者として水環境保全に取り組んでいきたいと思っております。

2015年9月 加藤 伸悟