

霞ヶ浦における藻類の異常発生に関する考察

浜田 篤 信 ・ 外岡 健 夫 ・ 岩 崎 順

熊 丸 敦 郎 ・ 佐々木 克 典(茨城県公害防止協会)

目 次

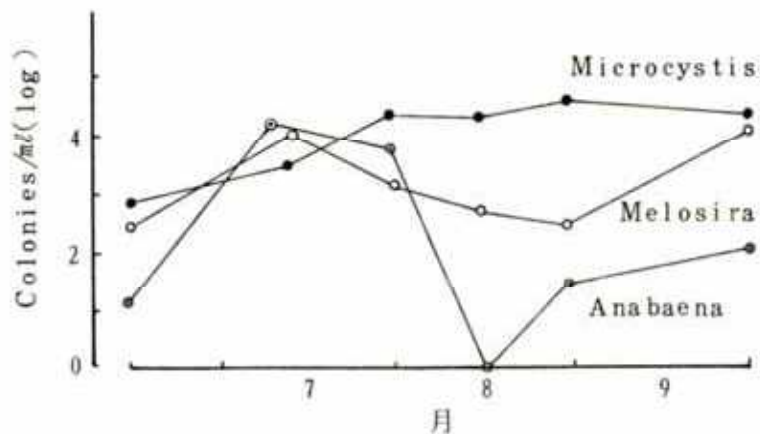
1. アオコの異常発生に至る過程	2
2. 1978年夏季の透明度，酸素および窒素の挙動	3
3. 酸素欠乏の発生	10
4. 藻類異常発生年の栄養物質の挙動	13
5. アオコの培養による底泥の評価	17
6. 藻類異常発生とワカサギ	22
7. チチブによる detritus の利用	32
8. 魚類の生産構造とそれによる富栄養化の評価	34
9. 要 約	39

藻類異常発生とは何か、まず問題となるが、それは、この問題が解明すべき課題の一つでもある。したがって、調査に先だて、こゝでは藻類異常発生を1973年のような状態としておく。1973年には、アオコ（ここでは、*Microcystis* をいう）が湖岸に打ち寄せ、アオコ特有の臭気で湖岸住民を悩ませ景観をそこね高浜入のいくつかの船付場ではアオコの集積によって船を動かすことが不能となった。集積したアオコは風向が変わると、それによって移動し張網に入って漁業の操業を不可能にした。このようなアオコの発生は勿論、観測史上初めてのできごとであったが、同時に湖全体が酸素欠乏に陥り、魚介類のへい死が発生した。又、アオコの発生が著しくなる以前の1~7月の間にも生物相に特異な動きが見られていた。アオコの発生は湖に流入した栄養物質がいくつかの過程を経てたどりつく最終的な結果である。そして、そのアオコが、利水上の障害となっているのであるから、そのアオコが研究の対象としてとりあげられるのは当然であり必要欠くべからざることであろう。しかし、それは物質環境の一応の終点であるから、そこに至る過程を解明することが同時に重要で、アオコやアオコが発生する夏季の環境も、こうした一連の過程の中でとりあつかわれることによって、より有効なものとなろう。このように考えると、1973年に発生したいくつかの特異現象は夫々、独立しているのではなく、互に関連し合っていると考える方が自然である。このような観点から、本調査は1973年の特異現象の解析、1973年とこゝ数年間の観測結果の比較検討から、異常発生の構造を導びき、これをいくつかの実験によって吟味した。又、1978年度は質的に見て6月頃から植物プランクトンを始めとする環境変動が1973年と同じ傾向を示し始めたので現場の調査も併用し考察を加えた。

1 アオコの異常発生に至る過程

1973年1月には、すでに *Closterium aciculare* が優占し、水の華が形成されていた。これは、6月下旬まで続き、6月下旬に見られなくなっている。このことは透明度の変化に現われており、湖心で1月に1.3 mであったものが *C.aciculare* の増殖とともに低下し6月中旬には0.6 mに低下したが、7月13日には急上昇し1.6 mとなった。6月上旬になると、田伏付近でオオタニシやドブガイが水面に浮上しているのがみられ、底層の酸素が3.5 ml/lに低下していた。この頃には、又出島漁業協同組合から、「ドロがわいてドロが曳網に入って操業ができないから調査してほしい」との要請があった。又、エビが死んでいるのが、漁業者によって確認されていた。ワカサギは6月上旬にやせた状態のものが玉造町井上付近で見られたあと7月上旬には、桜川、花園川、清明川、新利根川、一の瀬川に遡上しているのが投網や視察によって観察され、6月の2回にわたる試験操業も皆無に近かった。又、水中灯をつけて動物プランクトンを採集していたところ、6月下旬になると、それ以前の数百倍もの量が採集された。7月10日頃になると

湖全体で酸素量の低下が認められるようになり、7月16日以降になると網生養殖ゴイのへい死が発生し、これが9月13日まで続いたが、その様子はすでに赤野ほか(1975)によって述べられてい

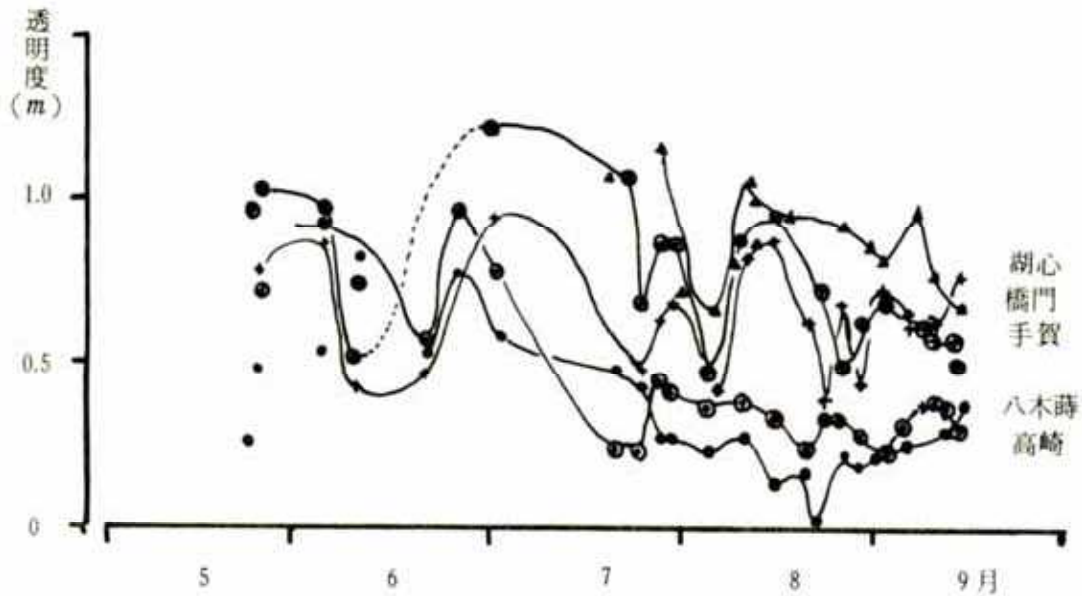


第1図 1978年夏季のプランクトン

るとおりである。¹⁾ここで注意しておきたい点は、1973年以降、程度の差こそあれ、酸素欠乏は発生しゴイのへい死も発生しているが、麻生・橋巾・湖心ではそれ以後は顕著でなく1978年に入って始めておこっている点である。又アオコ大量発生年の8月上旬まで、例年は Gomphosphaeria や Aphanothece が出現するのに対し、Anabaena が優占していることである。1975年を例にとれば、7月下旬までのらん藻類は殆んど Aphanothece と Gomphosphaeria で占められていた²⁾。これに対し、1978年には、第1図に示したように Anabaena が多く、全体の中で Anabaena の占める割合が、群体数で8月2日に田余 87.8, 下玉里 70.6, 八木蒔 60.0, 内水試内で 84.0 多であった。1973年、1978年の7月下旬に Anabaena が優占し、しかも両者とも養殖ゴイや張網中の漁獲物のへい死が著しかったことは、異常発生と Anabaena との間に関係のつながりがあるものと考えられる。

2 1978年夏季の透明度、酸素および窒素の挙動

透明度は6月下旬に一時上昇しているが、その後、高浜入奥部の高崎では、8月20日頃までは 1 cm/日の割合で低下し20日には 5 cm となっている(第2図)。その後、上昇し、9月中旬には約 40 cm になっている。一方、湖心付近では8月上旬に一時 45 cm に低下したあと8月15日頃まで、透明度が上昇し、それ以後高崎とは逆に低下している。こゝで問題となるのは、高浜入奥部のアオコは、そこで発生したものなのか、それとも別の水域で発生したものが持ち込まれるのかという問題である。1973年にも、水の草の状態のアオコや Anabaena が、南風によって高浜入奥部へ運ばれるのが観察されている¹⁾、その移動速度は風速の 1/50 程度であることも観測されている³⁾。又、1978年の5~9月の週2回の観測時の風向を見ると8月18日までは風向は



第2図 1978年夏季の透明度

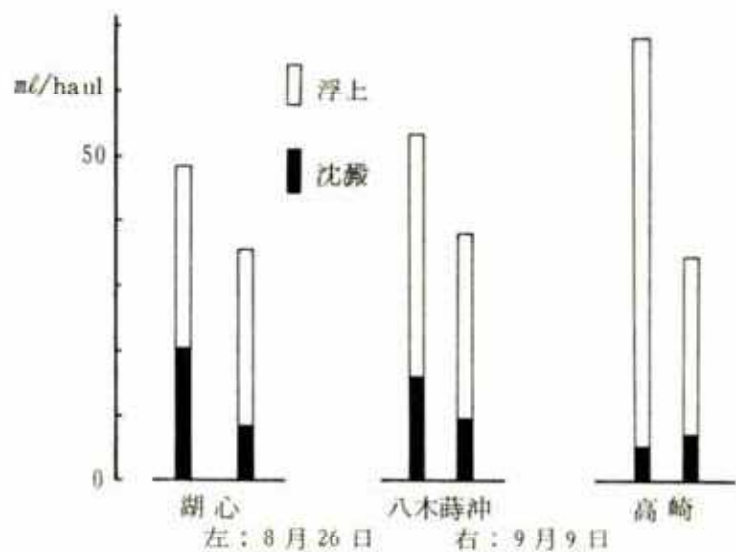
S～SEであるが8月18日になってNが記録されている。9月4日までは、不安定であるが、それ以後は北よりの風に変っている⁴⁾。とすると、水の華は、8月20日頃までは、風下に当る高浜入奥部へおし込まれる可能性が強く、9月に入ると風がvari一度高浜入奥部へ集積したアオコが湖心方向へ移動するものと考えられる。

この点をたしかめるために、いくつかの実験を行った。

まず、8月26日と9月9日に湖心、八木蒔および高浜でネットでプランクトンを採集し30cmの高さのシリンダーに水を適量満し、プランクトンを加へ24時間静置後の浮上、沈殿するプランクトン量を測定した。(第3図)

8月26日に採集したプランクトンは、浮上したものが、湖心の約2倍の60mlであったのに対し、風向が光に変わったあとの9月9日のものでは逆に湖心の方が、わずかに多い値を示した。

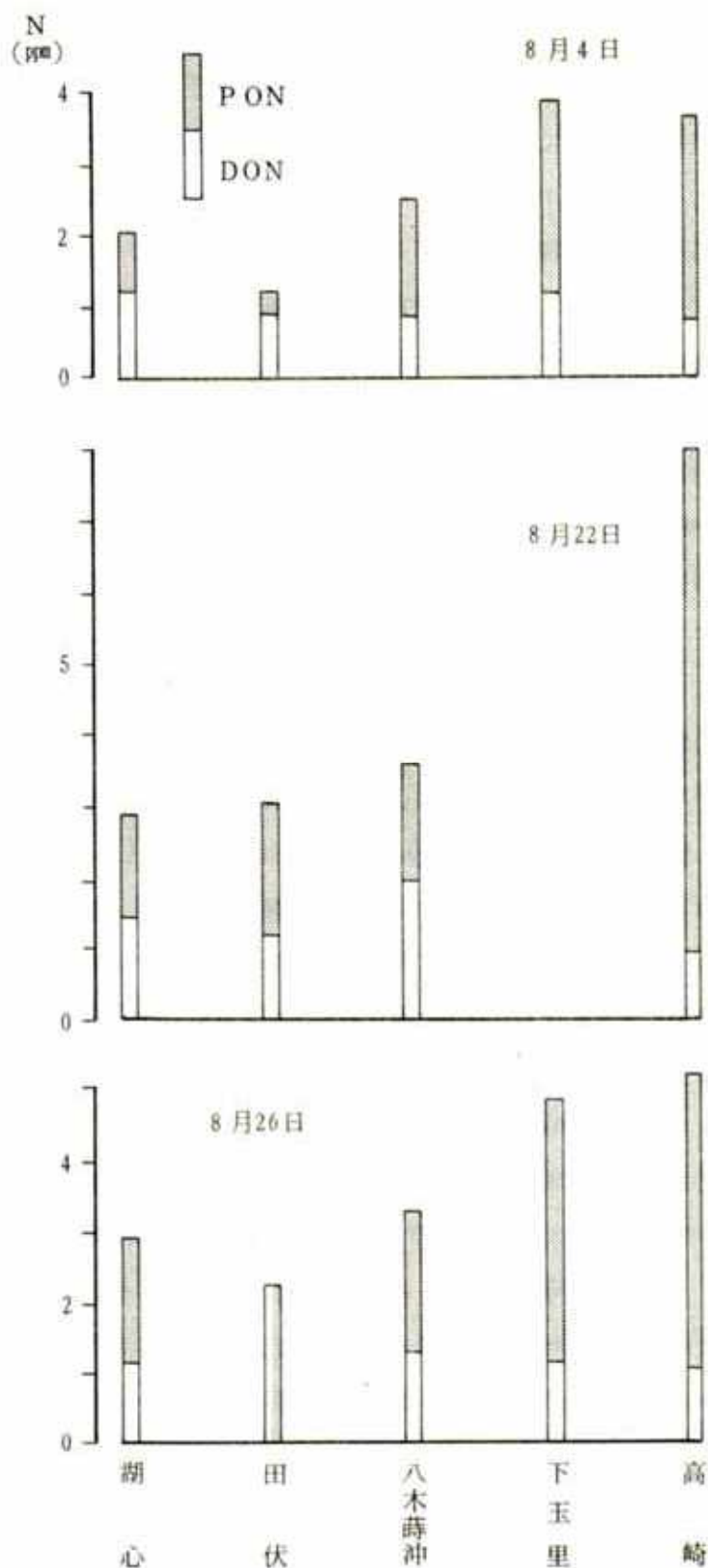
次に、水中の窒素について考えて見ると、アオコに代表されるPONは透明度と逆の分布を示すはずであるが、DONは水に溶け



第3図 ネットプランクトンの沈殿量・浮上量

ているから、PON
とはちがった勾配で
分布し、霞ヶ浦のい
くつかの水城毎の交
流が大きければ大き
い程、均一に近づく
ことになる。第4図
は高浜入の高崎から
湖心方向へ4地点を
もうけて、PONおよ
びDONのを規定し
た結果を示すもの
である。8月4日に
は、湖心ではPON
が0.8であるの対
し奥部ではすでに3
倍に近い値を示して
いる。8月22日にな
ると、その値が5倍
にも達し7 μM となっ
ているが、8月26日
には、逆に奥部で減
少し、湖心部で増加
している。これに対
し、DONははゞ一
定で特定の傾向はみ
られない。

これらのことは、
又空からのヘリコプ
ターによる視察から
もたしかめられてい



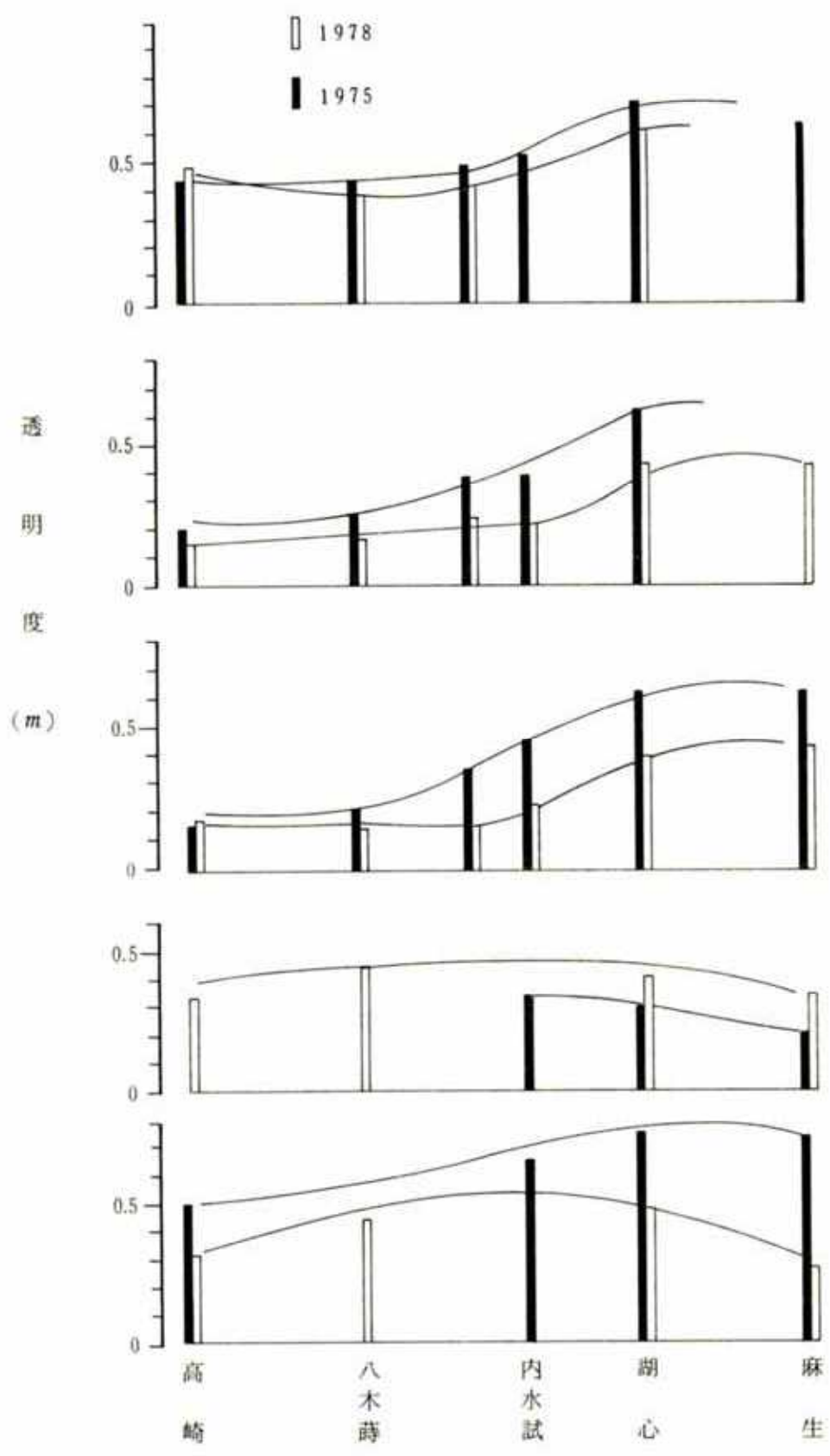
第4図 1978年8月のNの水平分布

る。8月15日の視察では、水の華は高崎、羽生～八木蔦、志戸崎～田伏、牛渡房中、神宿の各地先に見られ湖心より湖尻、とくに五町田、橋巾、麻生沖は茶色であった。ところが、9月26日には、高浜入でも南側（出島側）に多く、出島村小津、柏崎、田伏にそって、湖心方向へ動く気配が見られた。特にアオコの多い水域は稲敷郡美浦大山地方から湖心を経て志戸崎へ到る水域でクロフィルaは $120 \mu\text{g}/\text{L}$ であった。又8月15日には見られなかった湖尻にもアオコが見られ、特に浮島沖に集積されているのが見られている⁵⁾。

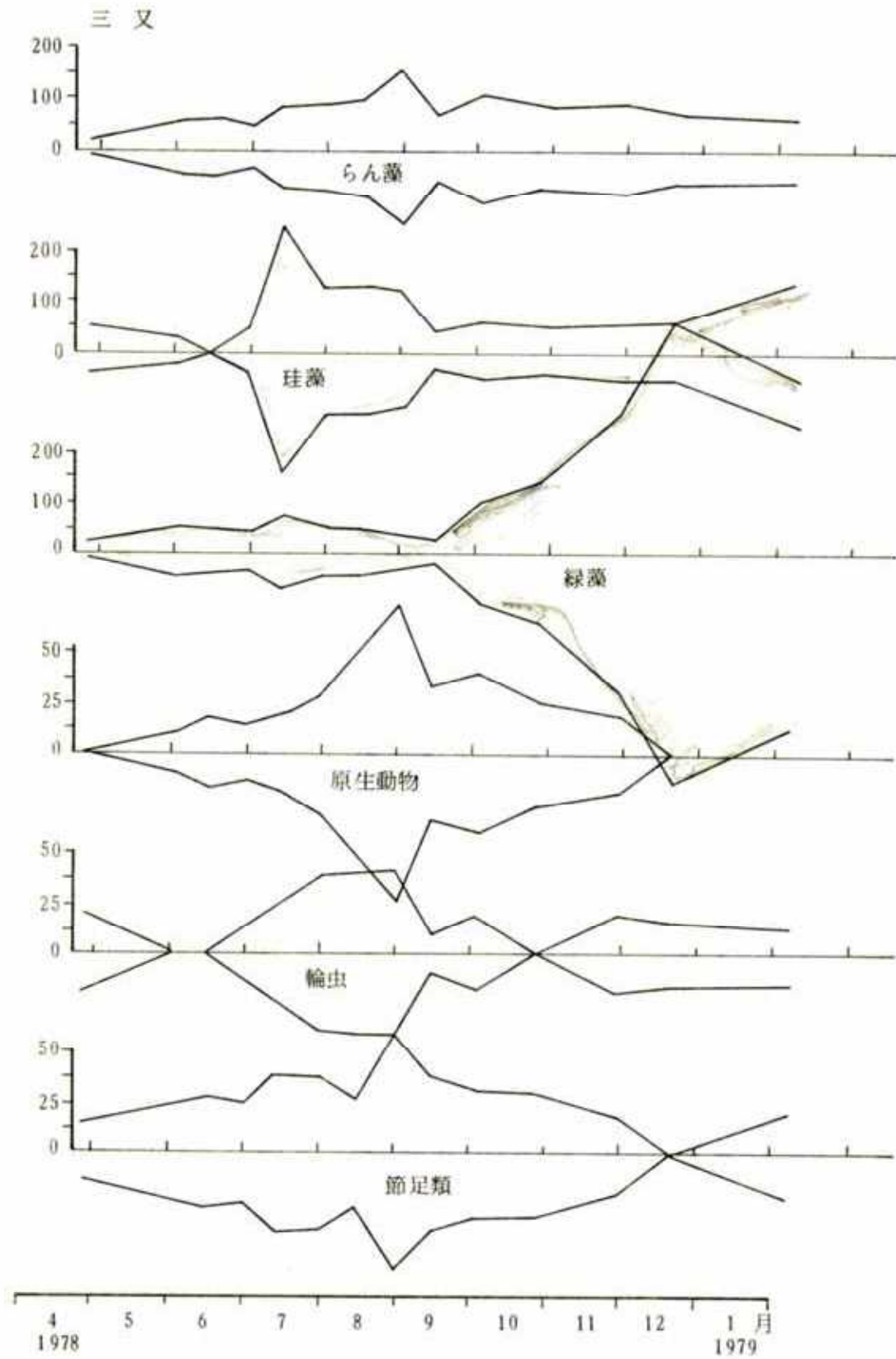
以上の結果から、アオコ異常発生年の高浜入のアオコの高濃度の分布は風による集積と推定されたが、もし、そうだとすれば、北風が卓越する冬季に水の華が形成されれば、その分布は、逆になって、湖尻で高く高浜入で低い分布を示すはずである。霞ヶ浦では、1978年10月頃から、緑藻の*Closterium aciculare*が増え、1～3月には透明度が冬季としては、めずらしいぐらいに低下し、CODが高値を示した。*C. aciculare*はアオコ程ではないにしても、無風時には水面に浮上し、水の華を形成するから、この期間の透明度の分布は、そうした分布とならなければならない。第5図は1978年の各季節の透明度を示すもので、同時に1975年の値も示しておいた。6月30日にはまだ、水の華は見られないが、この期には1975年、1978年ともに高浜入と湖心部で差が認められ、その差は透明度で30%ぐらいである。8月1日には、透明度は全体に低下しているが、1978年には田伏が、高浜入と湖心部を分ける点となっており、ここで歴然とした差が認められる。その差は8月1日には1/2、8月29日には1/3となる。一方、1975年には、両水域で差は認められるが、異常発生年とちがってなだらかな勾配を示しながら変化している。11月になると、らん藻類は減少し緑藻が多くなるが、各地点とも殆んど差が認められなくなる。1月になると完全に夏と逆の分布となり、湖心、八木蔦が1mであるのに対し、湖尻の麻生沖では60cm、図示されていないが、北利根川を経た外浪逆浦でも*C. aciculare*が優先し、透明度は最低の42cmであった。

さて、以上は透明度であるが、その内容を見るために植物プランクトンをらん類、珪藻、緑藻に分けて図示したのが第6図である。湖心と高浜入八木蔦沖を両水域の代表地点として選んでいる。6月中旬以降になると、らん類は湖心では 10^2 であるのに対し、八木蔦では $10^4 \sim 10^5/\text{ml}$ の値を示しているが珪藻、緑藻では微妙な差は見られはするものの、マクロに見れば大差はない。

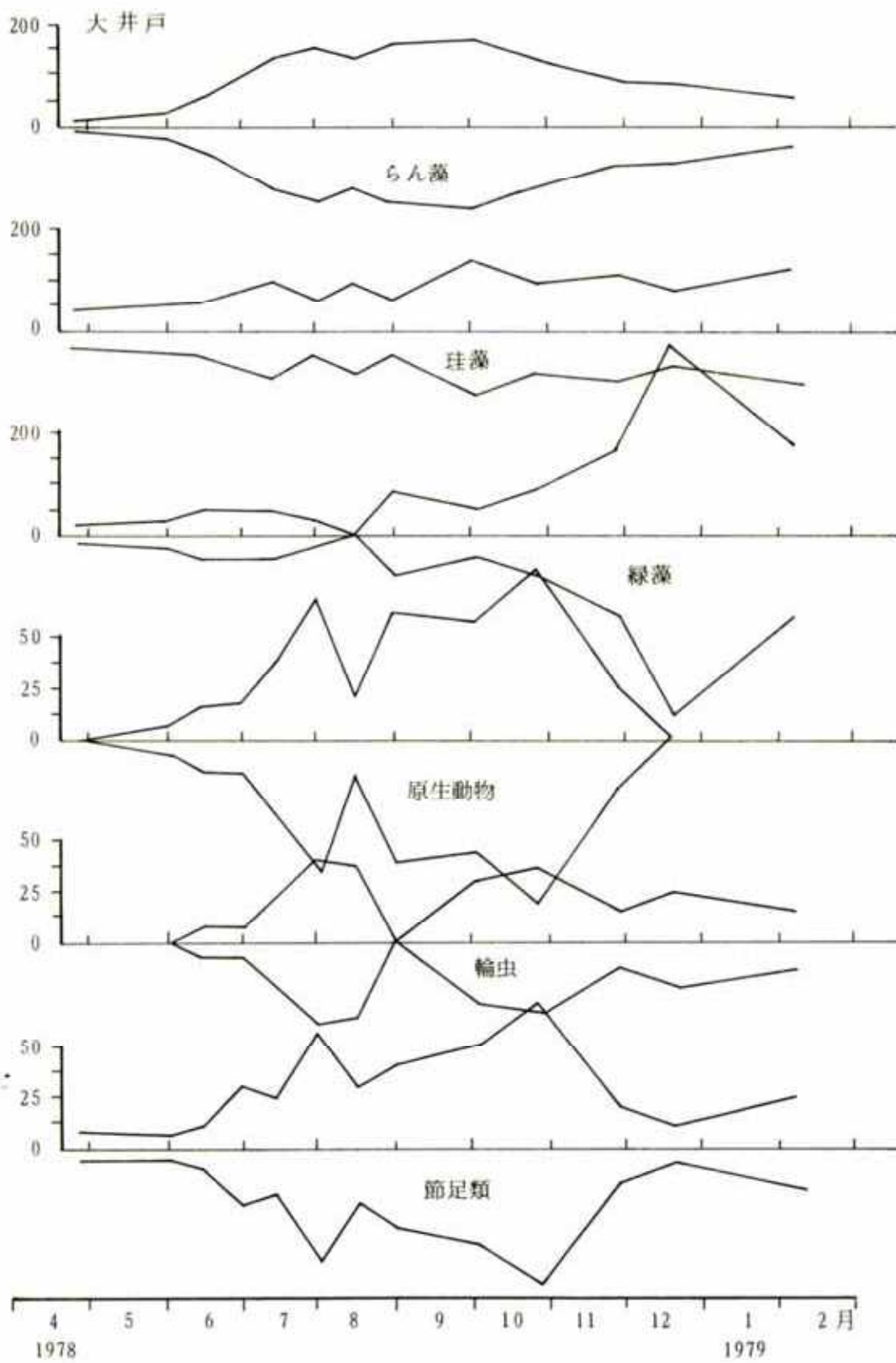
以上、霞ヶ浦の植物プランクトンの分布のかたよりの発生する原因について考察を加えて来た。流入負荷は奥部に多く、その影響も、こゝではふれなかったが、いくつかの図中に示されていたようである。しかし、ガス胞を形成するらん藻類や*C. aciculare*についていえば、一方向に吹きつづく風の影響が大きいといえよう。このことは、霞ヶ浦の地形を考えると、いくつかの点で重要な問題を含んでいると考えられる。まず、水の華を形成するらん藻類が優占すると、風が南



第 5 図 透明度の分布



第6図 1978年のプランクトン(a)



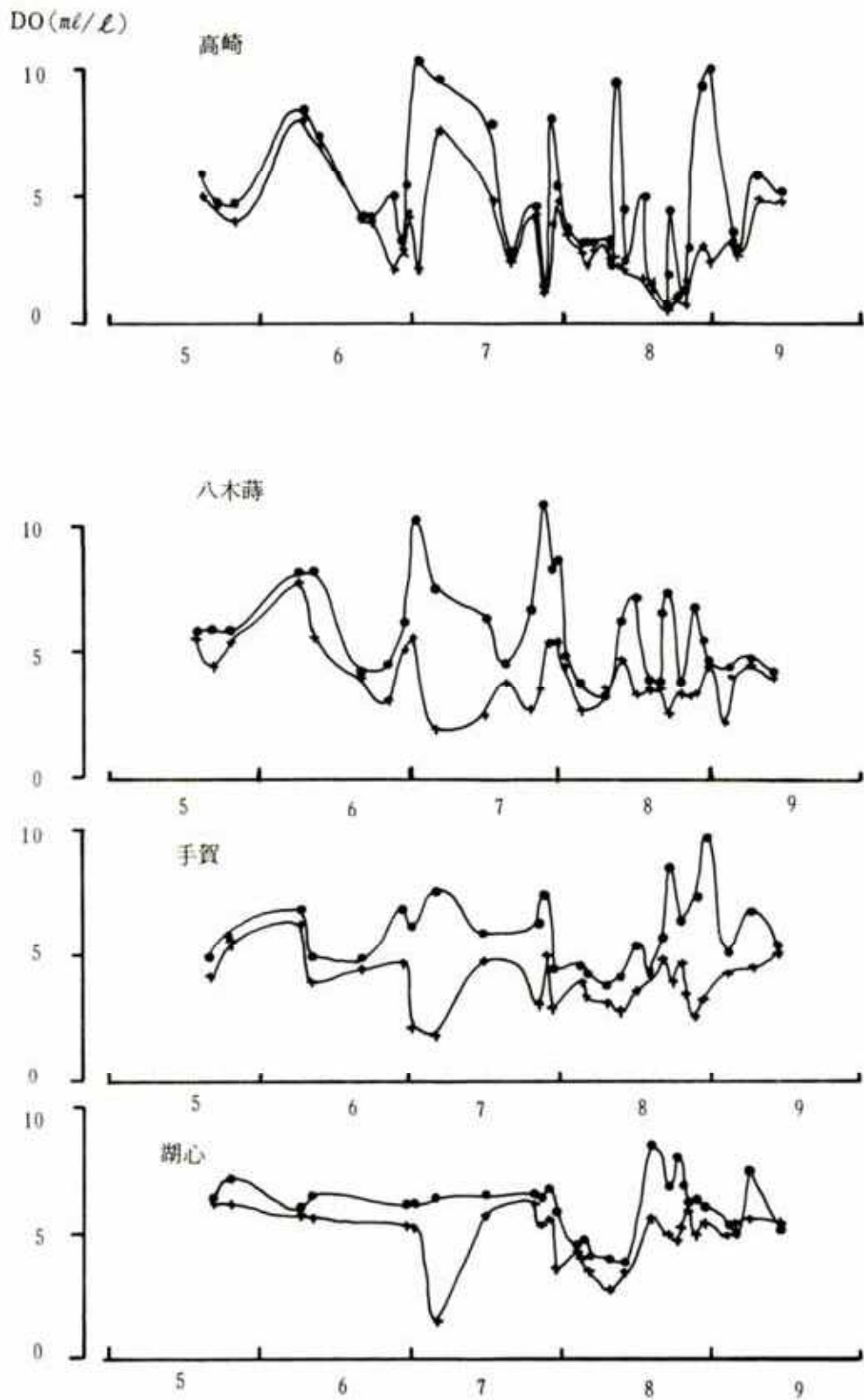
第6図 1978年のプランクトン(b)

よりである8月末までは、有機物が広い水域の湖心部から除去され、そうでない場合よりも、有機物の少ない状態に保たれていることになる。一つは光の透過に関係する。高浜入にアオコを集積し、この部分を犠牲にしながら、全体としては、アオコが運びさらされる水域を拡げ、光エネルギー透過量を増加させ、アオコの発生量に関係していると考えられる。次に湖心部の透明度を高めることは、それに適したプランクトンを優占させる結果となる。風によるらん藻の除去と合まって珪藻の増殖を、ある程度持続させているものと思われるが、この点については別項で検討する。このことは、さらに動物プランクトンとも関係し、生態系全体とかわるることになるなど重要な問題となっていると考えられる。

3 酸素欠乏の発生

以上のように、アオコのかたよりが出来れば、アオコを送り込まれる高浜入にあっては透明度が著しく低下し、光の透過を妨げ生産量をおさえ呼吸量を増加せしめ酸素欠乏を発生させる。この点については、その限界が透明度で40 cmとされている¹⁾。1978年の酸素量の変動は第7図に示すように、高浜入高崎にあっては7月以降、透明度の低下とともに減少し8月20日前後には1 ml/l以下の最低値を示したあと、透明度の上昇とともに回復に向っている。この点は、赤野ほかによる酸素欠乏発生機構に準じていると思われる。これに対し、6月下旬と8月上旬の2回の酸素欠乏は湖心や手賀沖で発生したもので光以外の要因も関係しているものと思われる。まず、6月下旬から7月上旬の酸素欠乏は手賀、湖心の値で明らかのように表層では飽和に近いのに対し、底層で欠乏している。このことは、水の停滞と底層における呼吸量の増加を物語っている。停滞についていえば、無風状態ということもあるが、それ以上に南よりの風が維持される影響が大きいと考えられる。水温より高い気温の南風は表層水を温め、躍層を形成し、1978年6月の場合には風力4~5でも躍層は破壊されないことが観察されている。一方、呼吸量の増加については、赤野ほかの指摘のように水温等の季節変化による植物プランクトンの交代にともなう、植物プランクトンの急激な枯死があげられよう。しかし、1973、78年の両年だけがなぜ深刻な酸素欠乏に見舞われたのかという疑問が残る。おそらく、呼吸量、したがって枯死するプランクトンの量の多少が関係しているものと思われる。1973年を例にとれば、例年は冬季のプランクトンは少いのに対し、*Closterium aciculare*の優占によってCODやSSが高値を示していた。このこと自体の解明も必要であり後述するが、これが6月下旬にAnabaena代って行く過程で枯死し、大量の酸素を消費したのと考えられる。

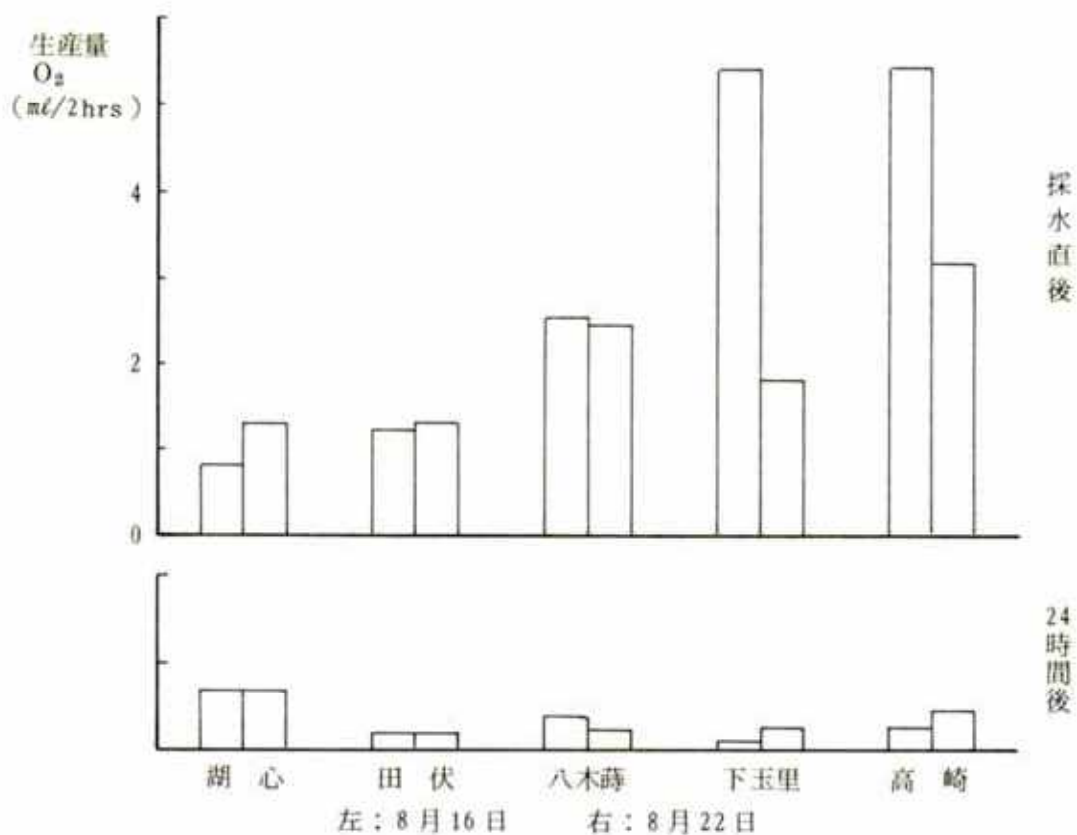
次に8月上旬の酸素欠乏についてであるが、この場合には上層、下層とも低下が見られ、しかも、湖心部に面する手賀、西蓮寺沖で120トンの養殖ゴイがへい死している⁵⁾。又、さらに湖尻



第 7 図 1978 年の DO の変動

に近い五町田、麻生付近の漁場でもコイのハナアゲが発生していた。このような全域にわたる酸素欠乏は1973年以来、初めてのことであったが、その原因は、これまでに述べた二つのものちがう。たしかに透明度は一時0.5~0.7 mまで低下したあと、上昇しているが、高浜入の対照的な透明度の低下と、前項で考察した風によるアオコの移動を考えると、酸素供給者であるアオコがその水域から移動したために酸素供給と消費のバランスがくずれ酸素欠乏が発生するのではないかと考えられる。そこで、この点を実験で吟味してみた。

もし、酸素供給者であるアオコが水の華を形成し移動することで酸素収支のバランスがくずれるとすると、湖で採水した水のガス胞をもち風で移動することのできるアオコを含んだ状態とガス胞をもつアオコをとり除いた状態で酸素収支を検討すればよい。そこで風上(湖尻)から風下(高崎)に向って5点を選び、まず採水直後の3000 luxにおける2時間当りの酸素生産量、および24時間メスシリンダー中に静置して浮上したアオコを取り去った24時間後の測定値を比較したのが第8図である。8月16日、22日に測定したものであるが、酸素生産量は8月16日に湖心および田伏では0.5 ml/L/hrであるが高崎や下玉里ではその5倍の2.6 mlである。24時静置して浮上したアオコを取り去ったあとの生産量は逆に湖心で最も大きく、0.3 mlで、下玉里や田伏では殆んど0である。又、8月22日の測定でも湖心で0.6 mlが0.2 mlの1/3に、高崎や下玉里でも、



第8図 採水直後と24時間後の3000 luxにおける酸素生産量

8月16日程ではないが、それでも、わずか10%の生産を示すにすぎない。このことは、ガス胞をもつらん藻が優占した場合には、ガス胞を形成し浮上する条件が満たされ、しかも優占の割合が大きくなると、酸素供給者の大部分がその水域から移動することによって酸素欠乏をまねくことを示している。ガス胞を形成し、一気に浮上する時期は1973年の例では、風上の五町田・荒宿で養殖ゴイがへい死した7月19日と8月13日の2回又は1回と考えられ、そうしたたび発生するものではなく、ある種類の成長の特定の過程が関係するものと思われる。

次にガス胞をもつアオコあるいはAnabaenaの優占の割合である。もし、珪藻が混在する割合が大きければ、水の華の移動によるかたよりも小さいが、水の華のもち去られたあとに酸素供給する植物プランクトンが存在するから酸素欠乏になりにくい。1973年の高浜入のアオコの集積量は1978年よりも多く、養殖ゴイのへい死やハナアゲ状態も大きかった。このことは、アオコやAnabaenaの優占の割合が大きく、したがって水平分布のかたよりが大きかったことを示すものと考えられる。1973年の7月13日、8月23日、9月20日の透明度は高崎で0.1、0.3、0.2 mであるのに対し、湖心では1.2、0.7、1.2 mで、湖心の透明度が1978年に比較して高く、このことが裏づけられている。

次の問題は、1973年や1978年の夏季にアオコやAnabaenaの優占の割合が大きく、珪藻の混在が少なかったのはなぜかという点である。この両年は、ともにワカサギが少なく、1973年には6月下旬には動物プランクトンが、一時異常に増大している。このことは、動物プランによる珪藻の捕食がらん藻優占度を促進させる要因となる可能性を示している。養鰻池ではアオコ以外の植物プランクトンはワムシによって捕食されることが多いことが指摘されており、幅又は長さのどちらかが10 μ 以下のものは動物プランクトンによって捕食されやすいといわれている^{6), 7)}。この点については、又、別項で検討する。

4 藻類異常発生年の栄養物質の挙動

前項では、植物プランクトンが水の華を形成する種類で占められると、風による集積作用を受けて風下に集められ、異常発生を観を与えることになることを見た。こゝで問題となるのは、異常発生は、たゞ全体の中でのアオコの占める割合が大きく、水平分布に片寄りを生じるだけで植物プランクトンの絶対量は平年と大差ないのではないかという疑問である。第5図には、1975年と1978年の透明度の分布を示したが1978年の方が全体としても低かった。このことは何かの要因によって、水中の栄養物質の量が異常発生年には多くなっているものと考えられる。こゝで栄養物質の量を検討しなければならないが、栄養物質のうちの何を指標とするかという点が問題である。これまでも、いくつかの検討がなされている。湖水へNやPを添加してアオコの増

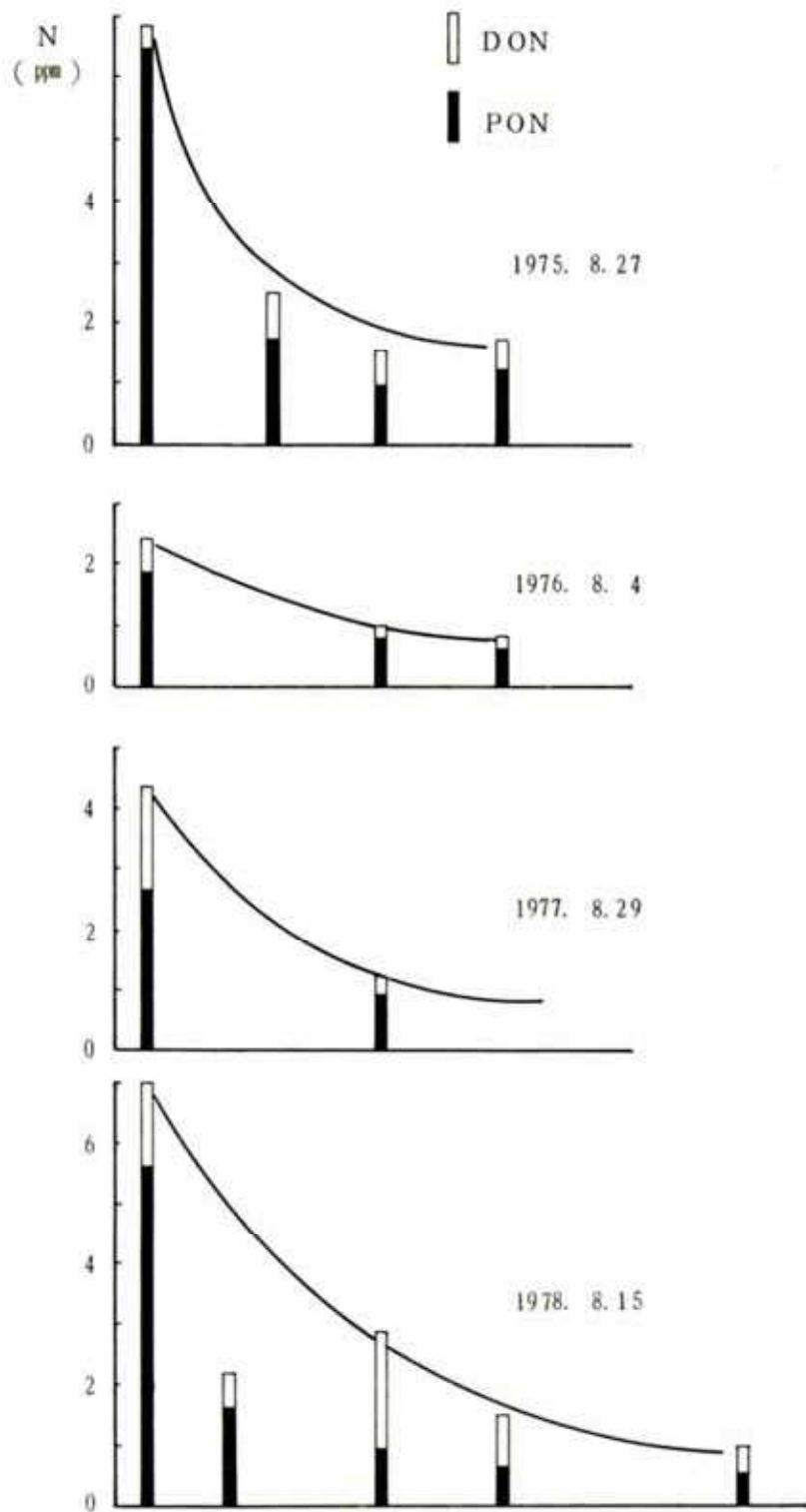
殖速度をみた実験 や現場の栄養塩の測定値をみると、Nがより重要であるように思われるが、嫌氣的条件下におけるPの底泥からの溶出が異常発生と関係するのではないかという見方もあり、いずれともいゝがたいようである。ここでは、1978年8月4日に高崎から湖心に向って5点をもうけ、NH₄-NとPの測定を行った。結果は第1表のとうりである。NH₄-Nは高崎と下玉里では0.1～0.3 ppmを示すが、八木蒔より湖心方向では検出されないが可溶性リンは湖心を除き0.1 ppm以上認められる。勿論、PとNのアオコ増殖に果す役割については、アオコの生理化学的研究によって明らかにされていく問題でこゝでは結論は出せないが、以上の結果等からNを指標として考えてみる。

まず、1975～78年の8月のtotal-Nの値を、高崎から湖心までの4地点について示した(第9図)。total-Nは年によって異り、1975年や1978年は高く1976年は少い。高崎から麻生までの各地点を曲線で結ぶ。1977年については2点しかないが図に示したように線で結び、高崎から麻生までの面積を求め、1978年を1として、他の年の比率を求めると1975、1976、1977年は夫々、0.76、0.40、0.56となり1978年が最大である。又、流入負荷量は、異常発生年の1973年は4.7 N/day⁹⁾で、こゝ5年間のうちで最低値を示している。これらのことは、異常発生年はアオコが優占しその分布に片寄りを生ずるだけでなく、水中の栄養物質の量もふえており、それは、その年の流入負荷量によってもたらされるのではなく、別の要因が関係していることを示している。この点をたしかめる目的で、水のtotal-Nを測定したものが第10図である。6月下旬まで1 ppmぐらいであったものが、7月中旬から急激に増え始め、8月中旬には2.8 ppmに達し、以後、減少に向い10月に入ると再び約1 ppmにもどっている。1 ppmから2.8 ppmへの上昇は1ヶ月間の間におこっている。このことは、流入負荷量の増加では説明できないところで、底泥からの

溶出やN₂固定を考慮する以外はない。底泥からの回帰については、一つは嫌氣的条件下での底泥からの溶出と

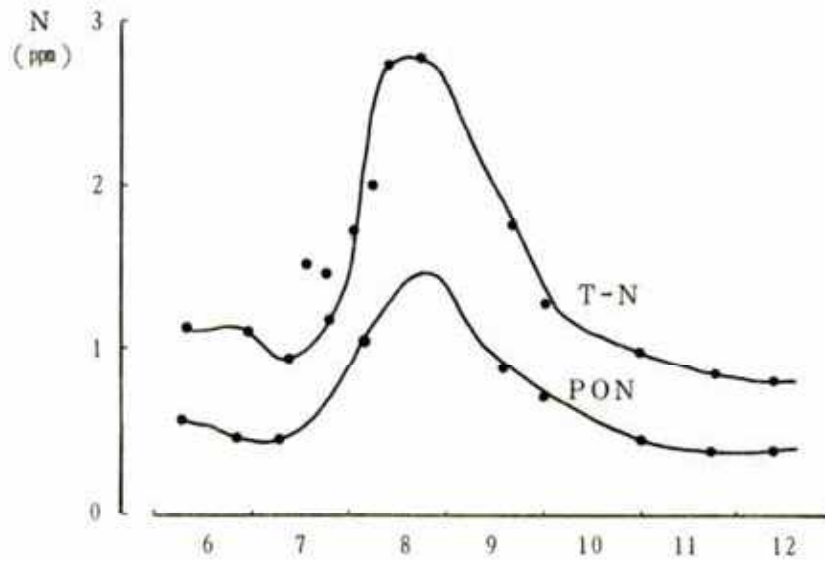
第1表 1978年8月4日のN、Pの分布

項目 地点	T-N	DON	NH ₄ -N	PO ₄ -P
高 崎	3.55	0.83	0.25	0.104
下 玉 里	3.80	1.16	0.12	0.151
八 木 蒔	2.58	0.78	0	0.104
内 水 試 前	1.01	0.93	0	0.112
湖 心	1.94	1.29	0	0



第 9 図 夏季の N の水平分布

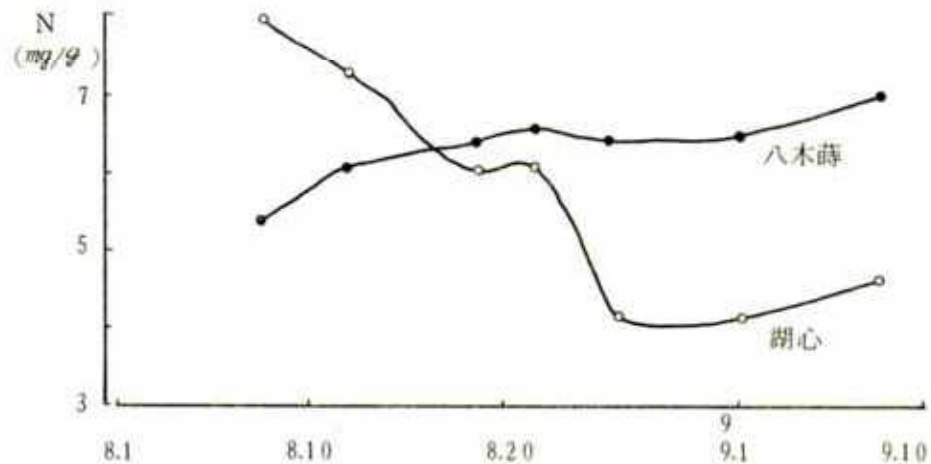
detritus feeder による分解とが考えられる。しかし、ごく短期間に急激な増加を示すことと過去5年間のNの挙動が detritus feeder が多いのに特異性が認められないことを考えると、



第10図 1978年湖水中のN含有量

嫌気的状態の出現が関係するのではないかとみられる。total-Nの増加は7月上旬に始まっているが、これは、湖心部で最初に酸素量が低下した時期と一致している。したがって、ガス胞を形成するらん藻類が優占すると風によって分布に片寄りが生じ嫌気的状態が準備され、底泥からの栄養塩の溶出がおり、さらにアオコの増殖を促すことになる。もし、そうであれば、水中へ栄養を供給する底泥の側にも微妙な変化が現われていることが予想される。そこで湖心と八木蒔沖でエワマンバージュで採泥し、その表面1cmぐらいの層を取り試料とし、Nの変動を吟味してみた(第11図)。湖心では8月8日に10.6 mg/gであったものが、以後急激に減少し8月26日には5 mg/gに低下している。これに対し八木蒔沖では8月8日に7 mg/gであったものが、除々に増

加し9月5日には9 mg/gに達した。この結果から、栄養物質は底泥中に蓄えられているが、嫌気的状態の出現等によって水中へ移行し、水の栄養物質の濃



第11図 底泥中のN含有量の変動

度を高め、アオコの絶対量も多くなるものと考えられる。

以上のように、底泥表面近くの泥は湖水とたえざる物質交換を行っているとみられるが底泥への栄養物質の供給は、どうであろうか。この点をたしかめる目的で、直径50cmの金属性ロートを用いて、無風時における沈澱量を測定した。結果は第2表

第2表 沈澱量 ($g/m^2/day$)

月 日	湖 心	内水試前	八 木 蒔
8. 2	1.04	1.20	1.42
8. 6	1.04	1.16	1.20
8. 12	3.04	2.36	2.05
8. 20	2.65	1.13	1.95
8. 23	3.33	4.27	2.31
8. 30	3.85	2.23	4.90

のとうりである。8月12日の測定では2~3 g/m^2 の沈澱量を示したが、8月下旬にはやゝ増加しており5 g/m^2 の値が見られる。この期の浮遊物量は20~30 μm であるから、その2~3%に相当する。おそらく、底泥中の有機物の量は、この沈澱とその後の移動によってもたらされるのであろう。

5 アオコの培養による底泥の評価

以上のように底泥からの栄養の溶出がアオコの増殖に大きな影響を与えているものと考えられる。そこで180 cm^2 の面積の容器にドロを3cmの深さに敷いて室内に20日間放置し、その上澄液を培養液として培養を行った。一つは密閉し完了時の酸素量が0.48 μm (B)、一つは開放のまゝで完了時の酸素量が3.5 μm (C)、他は開放した容器中にチチブを入れたが、この魚は死んだためにそのまゝ放置した^(A)。対照(D)は赤野(1978)が市村・渡辺(1976)の方法を改変した培養液をもちい、培養の方法もこれにしたがった。^{10), 11)} アオコの増殖速度は、閉鎖系では、アオコの現存量と、栄養塩濃度に関係するものと考えられる。アオコの現存量をAとすると、栄養塩濃度は $K_2(A_M - A)$ で近似的に表わすことができる。A_Mは最大増殖量、K₂はアオコの、たとえばN含有量である。したがって、アオコの現存量(dA/dt)は次式で与えられる。

$$\frac{dA}{dt} = K_1 \cdot K_2 \cdot (A_M - A) \cdot A \quad (1)$$

ここでK₁は吸収された栄養塩のアオコ生産への転換効率であり、光エネルギーの吸収に始まる一連のエネルギー代謝と関係するものと考えられる。しかし、こゝでは、簡単に、 $K_1 \cdot K_2 = K$ として、(1)式を解いて、

$$A = \frac{A_M}{1 - A_{Oe}^{-KA t}} \quad (2)$$

第3表 各種条件下で培養したアオコの増殖

	SS							吸 収					増 殖 速 度				栄 養 塩 類					
	0	1	2	3	4	5	6日 増殖 量	N	P	△SS	N/△SS	P/△SS ($\times 10^{-3}$)	N/P	AM	K		A ₀	初 め 終 り				
															$\times 10^{-3}$	$\times 10^{-3}$		N	P	N	P	初めの N/P
A	12	19	33	58	86	123	139	13.6	0.61	127	0.107	4.8	22.2	158	4.3	4.0	12.2	13.34	0.61	-	0.09	2.2
B	17	31	41	48	54	58	59	0.95	0.22	42	0.023	5.2	4.3	57	17.0	76.9	2.3	0.95	0.22	0	0	4.3
C	17	21	30	36	39	41	42	0.91	0.08	25	0.036	3.2	11.4	43	13.3	36.9	1.5	1.01	0.14	0.01	0.06	7.2
D	48	107	268	322	-	-	-	(33)	(12)	(50.5)	(0.109)	(1.4)		351	3.8	3.5	6.3	33	12	-	-	2.8

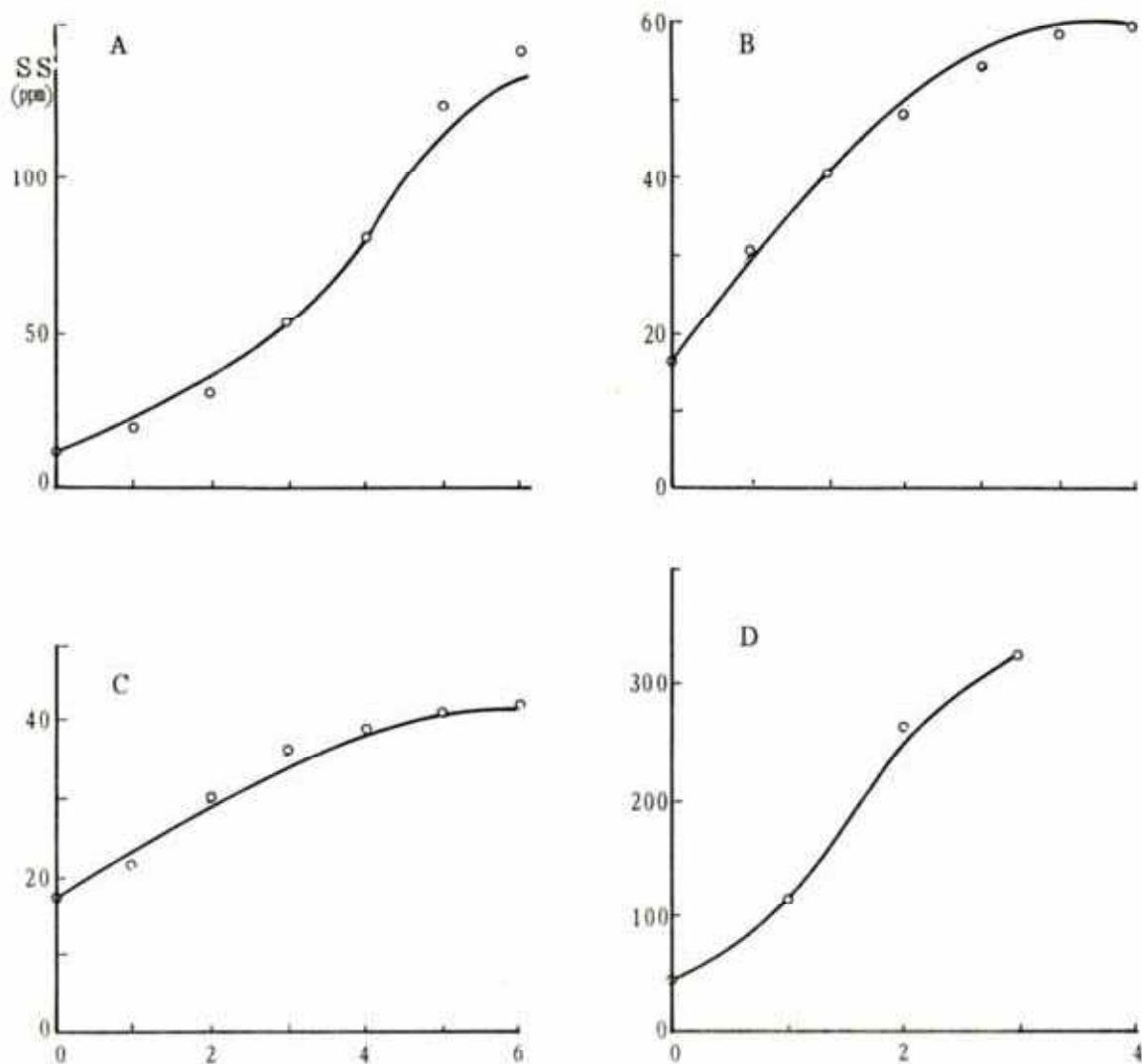
A : フロ+湖水+チチブ(死体)
C : フロ+湖水(好気)

B : フロ+湖水(嫌気)
D : 培養液(赤野)

を利用して実験結果を整理してみる。

実験に使用した栄養塩濃度やアオコ濃度は第3表のとうりである。アオコ濃度は吸光度を測定し間接的に求めたものである。こゝで(A)と(D)はN濃度が14および33 ppmで相当に高く、(B)、(C)は霞ヶ浦のN濃度に近い1 ppmであった。Pについて見ると、(A)、(B)、(C)、(D)で0.7、0.22、0.14および12 ppmでN/Pは22、4.3、7.2および2.8であった。実験に使用したアオコは、前記の培養液で培養し植えついだアオコを使用した。まず、(D)の培養液での増殖は、48 mg/ℓから出発して3日後に7倍の322 mgに達した(第12図)。この間の増殖速度は(1)式に近く、実験値から $AM = 351$ 、 $K = 3.8 \times 10^{-3}$ を得る。次に容器中に泥を敷いてチチブを入れたものでは、2日目に魚が死んだが、そのまま放置したものを上澄を用いて培養したものである(A)。この場合の成長も、培養液の場合と同様で、S字の増殖曲線を示し、 $AM = 158$ 、 $K = 4.3 \times 10^{-3}$ となった。Kは、両者ともほぼ一致しているが、Amは(D)が2.3倍の値を示した。初めのN濃度が2.5倍であるから、この差は培養液のN含有量の差に比例したといえよう。

次に底泥からの溶出を嫌気(B)および好氣的条件下(C)で促した試料である。両試料のN含有量は約1 ppmで差はないが、Pについては嫌氣的条件下の(B)が0.22 ppmで(C)の2倍である。又終了時には(C)で0.06の残存が認められ吸収量としては3倍となっているのが大きな差といえよう。増殖は第12図に示すとうり、6日後に(B)では60 mgに(C)では40 mgに達した。(B)では、 $AM = 57$ 、 $K = 17 \times 10^{-3}$ で0~3日間は(1)式にしたがうが、以後実測値との間に差がみられる。(C)は、S字となり $AM = 43$ 、 $K = 13.3 \times 10^{-3}$ であるが計算値との間には、わずかなずれが認められた。(B)と(C)では同じN含有量の培養液でN吸収量は0.95と0.91 mgで殆んど同量であるが、それによる増殖量は42 mgと25 mgで大差が認められる。このことは、N 1 mgから合成されるアオコの量が(C)よりも(B)の方が大きいことを示しており、このことが、又Kに関係しているものと思われる。このことはCO₂の固定による糖類の合成に係る代謝とNを含有する構成成分の合成に関する代謝の



第12図 培養によるアオコの増殖

A : チチブ死体 B : 嫌氣的に放置した試水
 C : 好氣的に放置した試水 D : 培 養 液
 実線に計算値

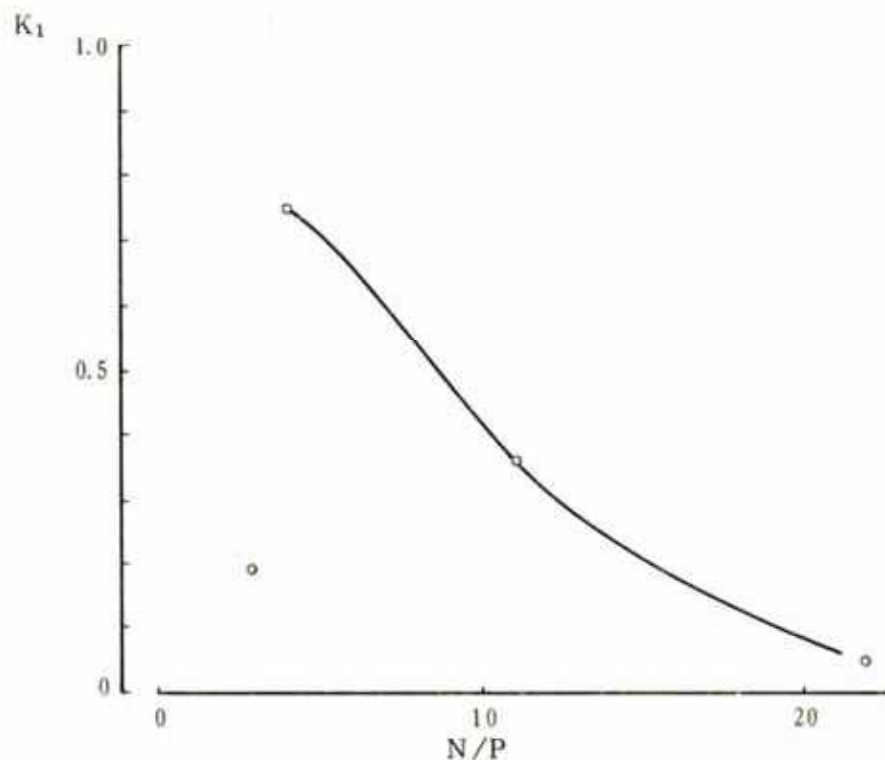
相対的な関係によって生じて来るものと考えられる。(B)に比較して(C)で、N 1mg当りのSSの増加($\Delta SS/N$)が小さいのは、N含有構成成分の生合成に比較して CO_2 固定から糖類の生合成が相対的に小さかったからであろう。吸収されたNと増加したSSの比率をみると(B)では2.3%であるのに対し(C)では3.6%となっているが、Kがこれらの $1/3 \sim 1/4$ の(A)、(D)にあっては $N/\Delta SS$ が11%で3~4倍となっている。このように、こゝにあげた4組の実験ではN含有量にちがひがあり、したがって、(1)においても K_0 の値も変化し、厳密には、岡田・須藤(1978)も指

摘しているように(1)式は成り立たない。そして、そのことは第12図に示したように、計算値と実測値の差となって表われているが、そうした点を考慮すれば、一応(1)式で示すことができ、計算値からのずれは、アオコの代謝の特異性を意味することになる。たとえば、(A)、(B)は比較的良好に(1)式にしたがうが、(B)では培養後4～5日目に計算値と+10%の差を示しており、(C)では差は小さいが微妙な変動がみられる。

ここで、4組の実験の差を見るとKが大きくなりつつある点に気がつく。この差が何によるものか明らかでないが、1つはN含有量が著しく大きく、(B)、(C)は1/10以下の1ppmで霞ヶ浦の状態に近い。しかし、(1)式で増殖量の変化を栄養塩濃度と現存量に比例するとして導いた計算値と実測値が(A)および(D)でよく一致しているところから、その影響はこの実験ではないと判断した。

次に考えられる点は、特に嫌気および好氣的条件下で溶出させた(B)、(C)の差に着目するとN/Pの比率である。6日間に吸収したN/P値を大きい順番に並べると、A(22)、B(7.3)、C(4.3)となり、Kの順番と逆になる。 $K = K_1 \cdot K_2$ であるから、 K_2 を $N/\Delta SS$ として K_1 を求め第3表中に示した。いま、N/P値と K_1 の関係を図示すると第13図が得られる。図示には(D)の培養液中のN/Pも示した。 K_1 はN/P値が4.3で最大で0.73で、N/Pが大きくなる程、小さくなる傾向を示し、N/Pが22になると0.04となる。又(D)については、吸収量のN/Pではないが、N/Pが2.8で、 $K = 0.038$ で最小となっている。以上の結果から、N 1mgの吸収によ

って生産されるアオコの量はPがある限度までは多くなる程大きくなるといえよう。嫌気的狀態の出現によって底泥からのPの溶出がおこり、これがアオコの増殖に関するのではないかという見方は、



第13図 培養中のN/Pと増殖速度

細見・須藤(1978)によって実験的検討が加えられ、嫌氣的条件下でのAGPが好氣的条件下の10倍におよびそれがPと関係していることが示されている¹³⁾。この結果は、こゝでの実験結果と一致しているが、はたして霞ヶ浦でそうした現象が認められるであろうか。霞ヶ浦における1973年の湖水のtotal-Nやtotal-Pの変動を見ると^{14), 15)}、こうした傾向がうかがえるがたしかなことはいえない。

P濃度がアオコの増殖のどの部分に一番きいて来るのかという点について、BとCを比較して、培養液中のN含有量が同じで、それが殆んど利用されてしまい、生産されたアオコの量がBの方が2倍近くも多かった。このことについて、N構成成分に関与する代謝とCO₂固定から糖類を生成する代謝の関係がBではCに比較して、後者が活発で、その結果、糖類の蓄積が大きく、N含有率が小さい値をとるのではないかと考えられる。そしてPがこゝで関係して来るのではないかと考えられる。もし、そうだとすれば、霞ヶ浦で酸素欠乏が生じ、Pの溶出が発生したと見られる7月下旬から、アオコのN含有量を測定していけば、N含有量は初め小さく、その後Pの供給量の減少にともなって、N含有量が大きくなるはずである。

1978年8月8日、8月16日、9月4日の3回にわたって植物プランクトンをネットで採集しメスシリンダー中に静置し浮上したものと沈殿したアオコに分けてN含有量を測定したが、その結果は第4表のとうりである。N含有量は8月4日のアオコで最小で9月4日のアオコで最大となり初めの予想と一致した。

以上の結果から、霞ヶ浦で6～7月に湖全域で発生する酸素欠乏がPやNの溶出をもたらす水中のPやNの濃度を高める。特にPは光合成反応を促進しアオコ細胞中の糖類の蓄積量を高め、水中の有機物の絶対量を高める。又、こうした異常発生年にあつては、水の華を形成するAnabaenaやアオコの優占の割合が大きく、一定方向からの風によって湖心部から高浜入へ運び込まれ、前述したように湖心部では、1973年には、例年よりも透明度が高くなったと見られる。湖心部と高浜入の面積は、土浦入を除けば5:1程度であるから総量では異常発生年の1973年の方が例年よりも光エネルギーの湖への吸収量が大きくなるものと考えられ、この点が又1973年の異常天候、日射量の大きいことと関係して来るものと考えられる。

以上、アオコの培養によって底泥の役割を評価して来たが、それは定性的であり、又仮設の域を出るものではない。しかし、又、異常発生機構を解明し対策をたてていく上で非常に重要な点でもある。したがって

第4表 アオコのN含有率(1978)

月・日	浮上	沈殿
	%	%
8. 8	5.8	4.9
8. 16	5.9	5.5
9. 4	8.0	6.7

今後、さらに研究がすすめられなければならないが、その主な点は次のとおりであろう。

まず、霞ヶ浦でアオコの発生により重要な役割を果たしているのがNであるかPであるかという問題である。Nの代謝が基本的と考えられるが、こゝでみたようにPが関与する糖類の代謝の影響も大きいものと考えられる。その間には相互作用が働いているものと考えられるが、それをも含めて、アオコの代謝に関する研究が、こうした観点から必要であろう。これと関連した問題として光の吸収量がある。これまでに殆んど検討されていないようであるが、アオコの片寄や移動を考慮した検討が必要であろう。

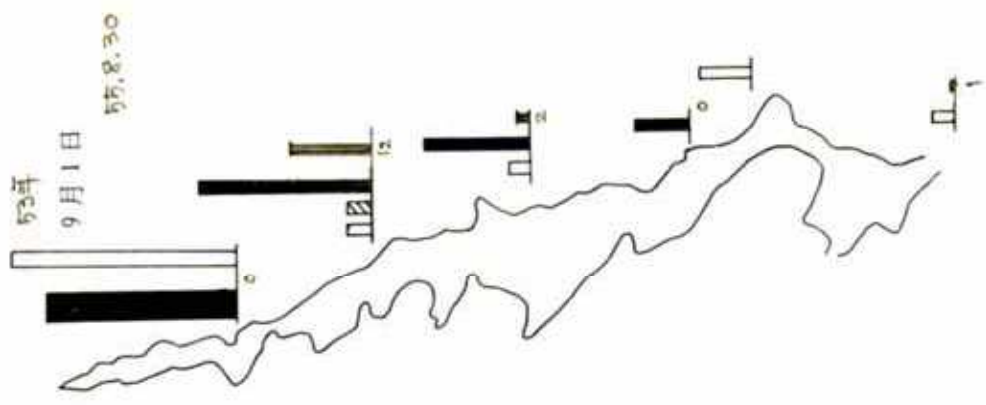
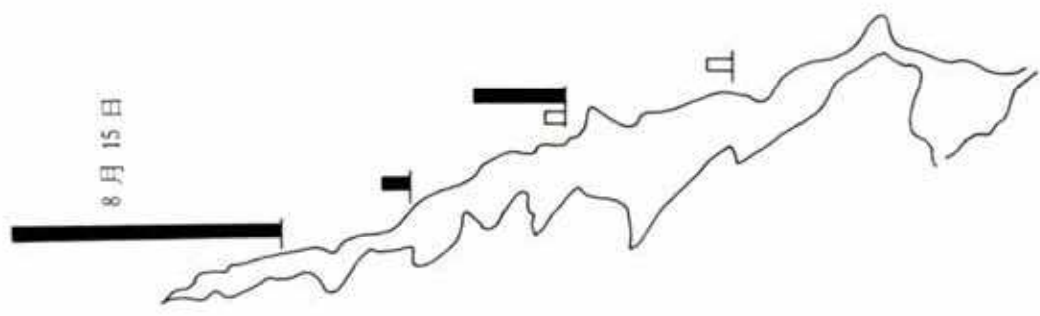
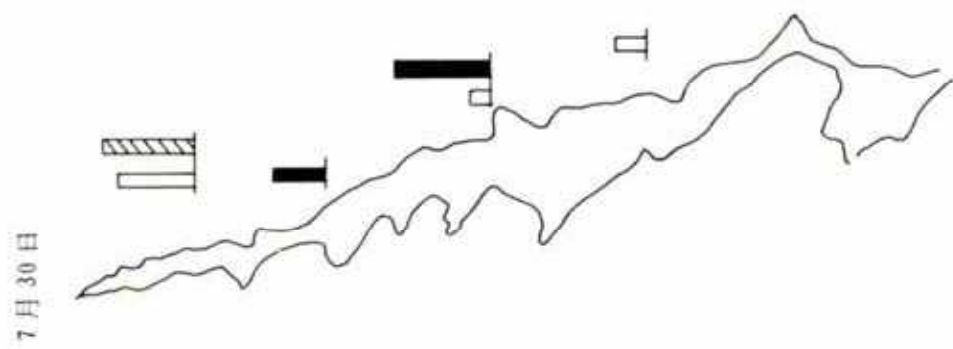
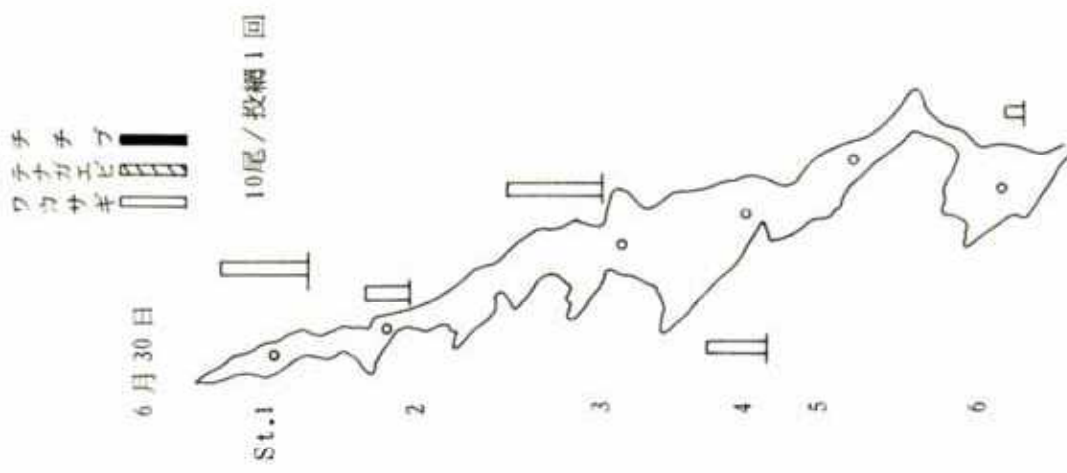
6 藻類異常発生とワカサギ

1973年の6月にワカサギの行動や成長に異常が認められたことについては先にのべたところである。このことが、そのあとのワカサギの不漁や一時的な動物プランクトンの大発生やAnabaenaの優占、あるいはそれに先立って発生しているClosterium aciculareと何らかの関係があるのではないかと考えられる。この問題を解明する目的で、ワカサギが多く、しかも水質の水平分布に大きな差が見られる北浦についてワカサギの行動を追跡した。

1) 北浦におけるワカサギの分布

北浦の上流の高田から下流へ6地点をもうけ、半径1.5mの投網で魚の採集を行った(第14図)。6月30日には高田から水原神の間で全地点ともワカサギが採集され1回で10尾程度のワカサギがみられた。st.6の外浪逆浦だけは、ワカサギは見られずチチブが捕獲された。7月30日になると、上流では、アオコの発生がみられるようになり、透明度で25~30cmを示すようになって来ている。ワカサギは高田で依然として12尾/1回と多量にとられたが、テナガエビが同時に採集された。st.2の三和ではチチブだけとなり、白浜や水原でも、6月30日にくらべ少なかった。8月15日にはst.1~st.2付近ではアオコが多く透明度は40cm以下となる。st.3以下の地点では、90cm程度の透明度が維持されていた。この頃になると上流はチチブだけとなり白浜、水原でワカサギが数尾/回、採集された。9月1日にはst.1の高田ではエビとチチブが大量にとられ、三和や白浜、水原でもチチブが多かったが、神宮橋ではワカサギだけが、又6月30日は全くみられなかった外浪逆に出現した。又、三和では3尾/回のワカサギが採集されたみ、そのうち1尾は極端にやせており、いわゆるpin head状で、1973年6月に見られた症状を示した。それ以降になると資源量が漁獲によって減少したためか投網では採集できなくなった。高田の漁業者の話では11月に再び姿が見られるようになったという。

この調査で、問題はなぜワカサギが上流から下流へ移動したかという点である。こうした忌避現象は1973年の6月以降にも見られたところであり、その原因が検討されていたがよくわ



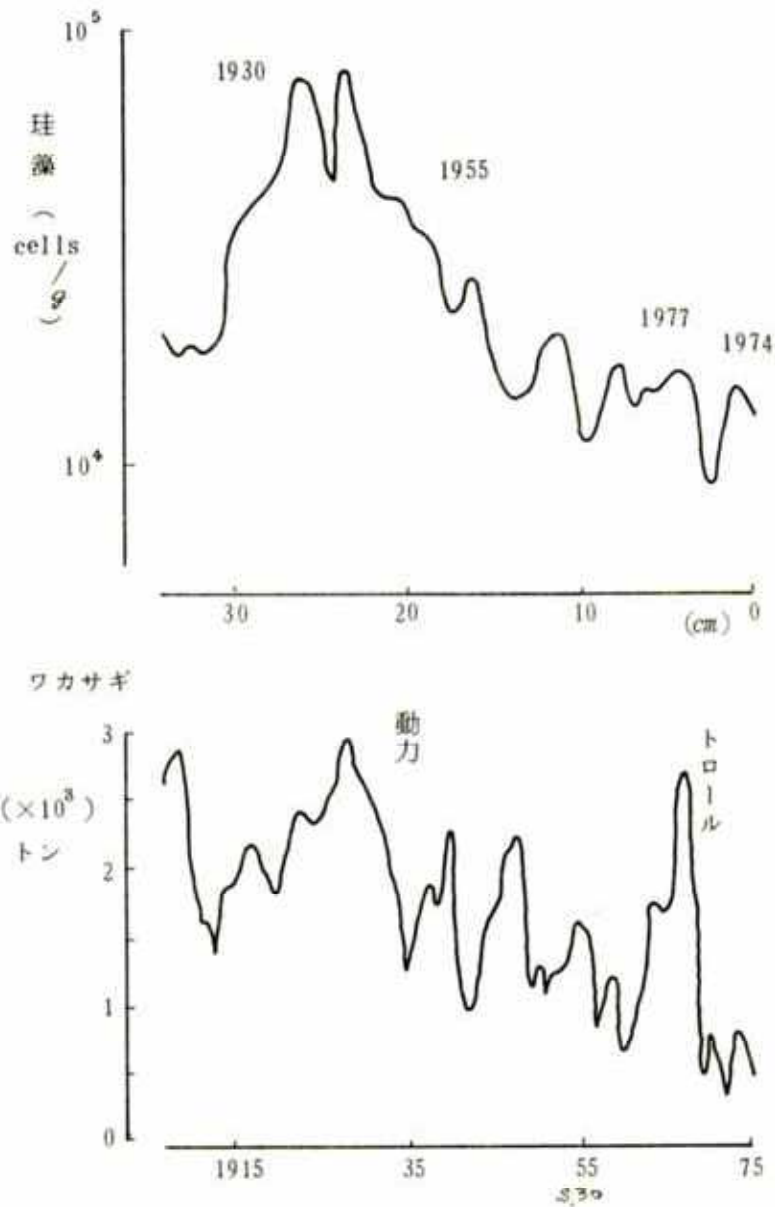
第14図 北浦におけるワカサギの分布

かっている。しかし、1973年や1978年のような水質になれば、ワカサギが、そうした環境を嫌って忌避しようとするものとみることができよう。この場合、そうした環境の何がワカサギにとって不適であるのかは明らかではない。しかし、アオコが発生している時期にやせたワカサギが見られるところから、餌の生産や摂餌に不適な環境がその原因の一つとして考えられる。一方、霞ヶ浦北浦のワカサギの漁獲量を1912年頃からみると増減はみられるもののマクロにみると確実に減少の一途をたどっていて減少は30トン/年ぐらいの割合である。1955～1965年の10年という比較的短い時間をとれば、この減少はそう大きくきいて来ない。そのために資源解析を行うとその年の資源尾数や残存した親魚、したがって産卵量が漁獲量に一番大きな影響を及ぼすことになったものと考えられる。こうした変動は1912年以降約70年間の30トン/年の割合で減少するbase line上に小刻な変動として繰返し現われるもので、両者は区別してその原因を究明すべきものと考えられる。小刻な変動はその年の残存親魚の量とされているが^{10), 11)} 30トン/年の減少については、検討された例がない。しかし、一般に水質の悪化ではないかという見方がある。しかし、これは、それ程そうした現象が見られていなかった大正期間は適用できないように思われる。とすると富栄養化の進行にともなう餌料生物の減少が関係するのではないかと考えるのが、最も自然で、又、このことは、北浦におけるワカサギの移動や1973, 78年のやせたワカサギの出現とも関係して来るところである。

2) 珪藻微化石の量とワカサギの漁獲量の関係

富栄養化の進行状態を知るには、プランクトンや栄養物質の分析値などが手懸となるが、これらは、せいぜい20年さかのぼるのがやっとなである。これに対し堆積物中の珪藻微化石は泥深70cm付近まで計測してあって、もし年代が決定されれば、それを時間の変化としてとらえることができる。外岡ほか(1976)のこうした資料¹⁸⁾から横軸を時間、縦軸を珪藻微化石の乾泥1g中の細胞数をとり、これとワカサギの漁獲量を対応するように図示したものが第15図である。ワカサギの漁獲量の変動は1935年の動力の導入、1966年の帆曳から機械曳への漁法の転換の箇所で大きなピークが出現しているが、その点を除けば全体の傾向は珪藻微化石の変動とよく一致している。しかも、珪藻が1910年頃には $10^5/g$ であったものが、最近では1/10の $10^4/g$ に減少しているのに対し、ワカサギも3,000トンから1/10の300トンに減少している。このようにワカサギの生産量と珪藻の間にみられる相関関係は、ワカサギが珪藻を餌としているわけではないから、間接的關係で、両者の間に動物プランクトンを考慮することによって説明できる。すなわち珪藻の減少は、動物プランクトンの減少をもたらすという考えである。第5表は湖沼観測結果表¹⁹⁾から植物プランクトン全体の中で珪藻の占める割合を算出したものである。1950年には62%であったものが²⁰⁾、1968年以降30%以下に低下することが多く、

1971年はわずかに1多であった。珪藻微化石は、泥深40cm、1870年頃と推定されている点から減少しはじめている。この頃から、珪藻に代って緑藻やらん藻が出現し始めたのではないかと見られる。一般に動物プランクトンは植物プランクトンを捕食して生産されると考えられるが、その場合に捕食されやすい大きさは10~15 μ といわれている。珪藻に比較すると一般にらん藻は群体を形成し、この点から見ると動物プランクトンに利用されにくいと推定される。又、後述するように緑藻でも、そうした傾向が強いようである。したがって、富栄養化の進行がワカサギに影響を及ぼす具体的な内容としては、珪藻の減



第15図 堆積物中の珪藻とワカサギの漁獲量

第5表 全藻類中の珪藻の比率

年	1950	1968	1969	1970	1971	1974	1975	1976
珪藻%	62	16.4	19.8	15.2	0.9	5.8	9.0	33.3

少による動物プランクトン生産量の減少を考えなくてはならない。

3) 動物プランクトン

動物プランクトンの現存量や生産量の経年変化を示す資料は非常に少ない。こゝでは、ワカサギの成長から間接的に動物プランクトンの現存量を推定した。

動物プランクトンを魚が摂取する場合、その濃度と摂餌量(r)との間には、

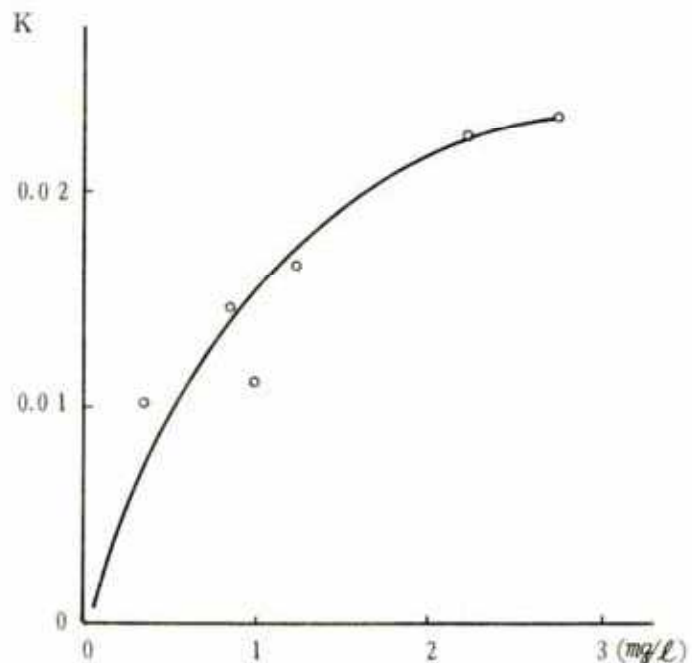
$$r = R(1 - e^{-\epsilon P}) \quad (4)$$

の関係がなりたつことは、イブレフによって示されているところである²¹⁾。イブレフは実験的検討を行っているが、こうした関係が霞ヶ浦でも成り立っていれば、ワカサギの成長から(4)式を利用して動物プランクトン濃度Pを計算することができる。1968～1971年の動物プランクトンとワカサギの成長の記録(未発表資料)からまず、ワカサギの成長を

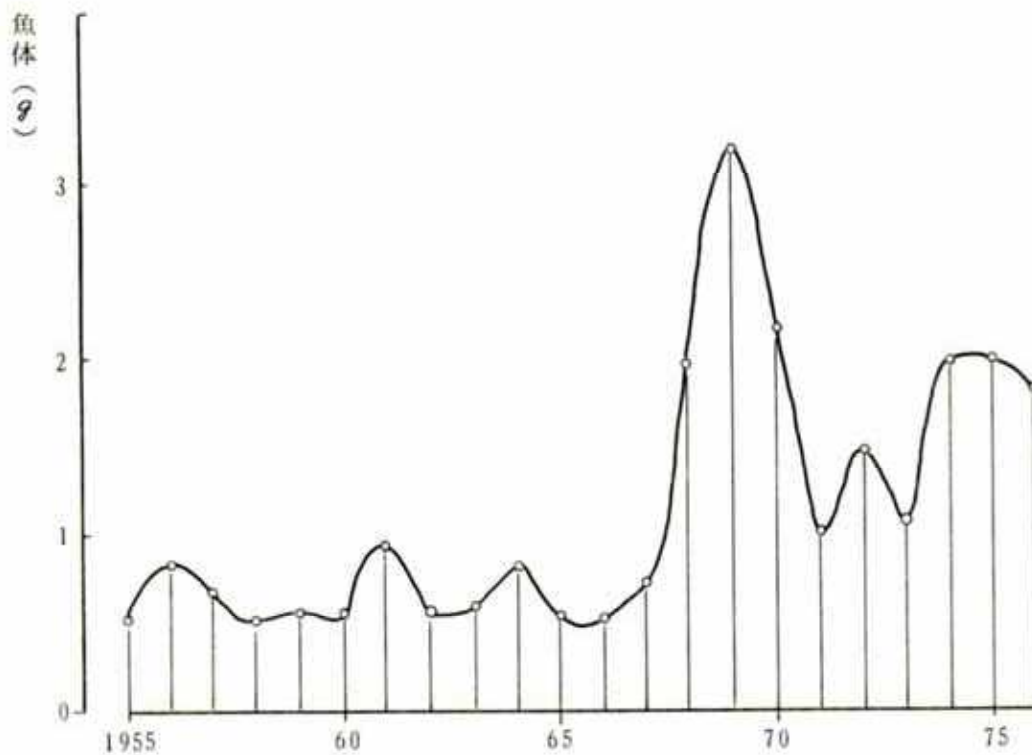
$$W = W_0 e^{kt} \quad (5)$$

としてk(単位は日)を求め、kとその時の動物プランクトンの垂直叢による採集乾重との関係を図示したのが第16図である。動物プランクトン現存量は変動しやすいので、ここでは、比較的安定していた。1968年8～11月、1969年8～11月、1970年7～9月、1971年8～10月に限定してある。K

と動物プランクトン現存量は、動物プランクトン現存量が増加すると極限に近づく傾向を示し、霞ヶ浦の中でも(5)式が成り立っていることがわかる。したがって7月21日の解禁日の魚体重は、ふ化してから約4ヶ月間の動物プランクトンの現存量の平均を相対的に示しているものと見ることができる。第17図は1955年以降の7月21日の魚体重を示すものである。1955～



第16図 プランクトン濃度とワカサギの成長速度



第 17 図 ワカサギの解禁日魚体重

1968年の間では0.5～1.0gであるが、この間の体重を0.5gとしてみる。又、この期間の5月中旬の体重は0.2g程度であるから、この2点を結ぶと $K=0.014$ を得る。(4)式のRをKにおきかえて、Kおよび ϵ を第17図から求めると $K=0.030$ 、 $\epsilon=0.516$ となる。実際には、摂餌量と成長量との間には差があるが、近似的には(6)式

$$K = 0.0345 (1 - e^{-0.516 P}) \quad (6)$$

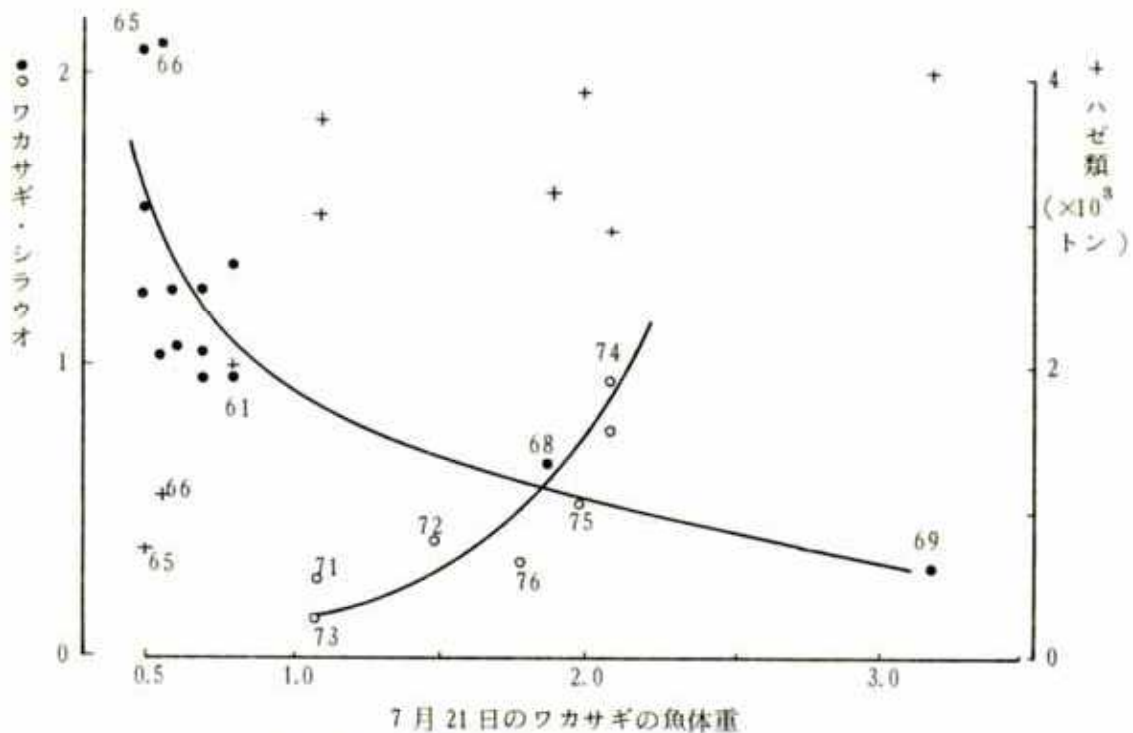
が成り立つ。ここで、 $K=0.014$ としてPを求めると1.0となる。1968年以降の現存量の実測値は(こゝでの目的にそって採用した値は)0.4～3ppmであるが、比較のために(6)式から算出してみる。最近の7月21日の魚体重を2.0g、先の1955～65年の成長曲線と4月初めに同体重の0.1gとしてKを求めると0.027を得る。(6)式に代入すると、 $P=3.0$ となるから、1965年以前に比較して以後は動物プランクトン現存量が3倍になったことになる。現存量の増加は、植物プランクトンの捕食を活発にし、捕食可能な大きさの珪藻を摂取し、湖水中から珪藻がとりのぞかれ、らん藻が優占するのに有利な条件がつくり出されるものとみられる。ワカサギの少なかった1973年には6月に動物プランクトンの大発生が観察されており(佐々木

談), このことがそのあとの *Anabaena* の優占へ都合のよい条件をつくり出したのではないかと考えられるが, その仕組みは不明である。

次に, 現存量の増加は生産量の増加を意味するかという問題がある。現存量の変化は, 増殖速度と被捕食速度の差と考えられるから(7)式によって与えられる。

$$\frac{dp}{dt} = KP - \sum_{i=1}^n \cdot N_i \cdot R_i (1 - e^{-\epsilon_i \cdot P}) \quad (7)$$

ここで, R_i , ϵ_i は霞ヶ浦の魚類の(4)式における最大摂餌率および定数であり, N_i は資源尾数である。又, 増殖速度を現存量に比例するとおいているが, 動物プランの餌料によって決まって来るものと考えられる。ワカサギの7月21日の魚体重とワカサギ・シラウオの年漁獲量の関係は第18図のとうりである。1969年までは魚体重が小さい程, したがって動物プランクトン濃度が低い程漁獲量が大きい。又, 漁獲量が大きい年は資源尾数が多い。このことは, 当時の動物プランクトン濃度は, ワカサギ・シラウオのプランクトン・フィーダーによって支配されていたことを示している。(7)式で増殖の項よりも捕食の項がきいていたとみられる。ところが, 1970年以降になると逆に魚体重が大きくなる程, したがって動物プラン濃度が高い程, 漁獲量が大きくなっている。このことは, ワカサギが動物プランクトン濃度に影響を与える程の状態ではないといえる。又, 動物プランクトンを摂取している他の魚種の中で最も多いハゼ



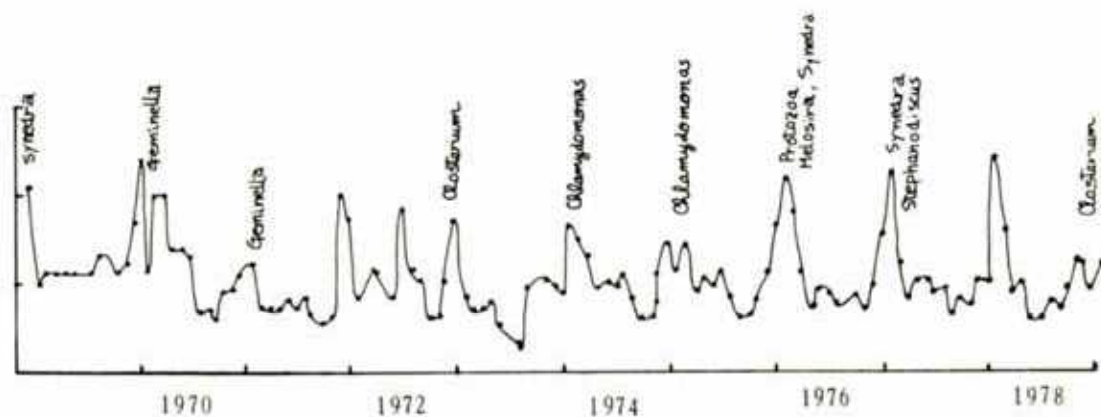
第18図 ワカサギの解禁日魚体重と漁獲量

類について第18図にワカサギの解禁日魚体重に対してハゼ類の漁獲量を図示した。両者の間には相関は認められないようである。霞ヶ浦では、1965年以前と最近では魚類の現存量は増加しているが動物プランクトンの現存量は捕食の項の影響はむしろ小さく生産量は増加しているとはいえない。このことは、ハゼ類の(4)式における ϵ の値が小さいことを示しているものと考えられるが、こゝでは10gのコイがMoinaを摂取する場合のRおよび ϵ をあげておく。コイでは $R = 154 \text{ mg/hr}$, $\epsilon = 0.012$ ($K = 0.028$)、イブレイフでは $K = 2.30\epsilon$ として、Kが与えられているが、プランクトン・フィーダーのウクレヤのKは0.192であり、雑食性のコイのKの7倍の値で大きな差が認められる。チチブは勿論動物プランクトンを摂取しているが、イトミミズでも十分成長するし後述するような理由からコイ同様の雑食性魚類と考えられる。

以上、ワカサギと珪藻微化石との関係と動物プランクトンの現存量の検討から動物プランクトンの現存量は増えているが、それは、(7)で魚類の捕食の項が小さくなったことによるもので、生産量はむしろ減少しているのではないかと考えられる。

4) ワカサギの仔魚の餌料生物の減少とワカサギの歩留の低下

1973年にはワカサギが著しく少なかったがその原因の一つと考えられるものは、1955～1965年の主な資源変動要因の産卵量があげられる。しかし、漁期末のCPUE(Catch per Unit effort)が最近是比较的一定であるのに対し、解禁日のCPUEは変動が大きい。このことは歩留が年毎に変動していることを意味する。そしてその原因は仔魚の餌料が不足しているためではないかと考えられる。第19図は最近10ヶ年の透明度の変化と冬期の植物プランクトンの優占種を示すものである。最近のワカサギの豊漁年は1974、77年では $\times 1.000$ トンであり不漁年は1971～73年であった。豊漁年の1974年の冬季の優占種はChlamydomonasであり1977年は、珪藻のStephanodiscusおよびSynedraである。これに対し不漁年は



第19図 透明度の変化と冬期のプランクトン優占種

GeminellaとClosteriumの緑藻で、しかも冬季としては非常に低い透明度で0.7 m ぐらいまでさがっている。動物プランクトンの項で述べたようにワムシ等の仔魚の餌料にとっても、珪藻が好ましいのではないかと考えられる。この点をたしかめる目的でClosterium aciculareが優占している1979年2月のプランクトン組成を見たのが第6表である。こゝでは、霞ヶ浦の代表地点として湖心が北浦では白浜が選んである。植物プランクトンとしては、北浦では垂直曳当りClosterium 28,000, Mougeotia 22,500で珪藻のStephanodiscusが10,000 Synedraが7,500混在している。動物プランクトンは、ワムシ類が8,000, 原生動物2,500, 甲殻類が6,500見られる。これに対し霞ヶ浦の中心部では、Closteriumが43,050,000で最も多く、これに216,000のMicrocystisがつづき両者が植物全体の80%を占めている。動物プランクトンでは少く、原生動物が4,000個見られるにすぎない。

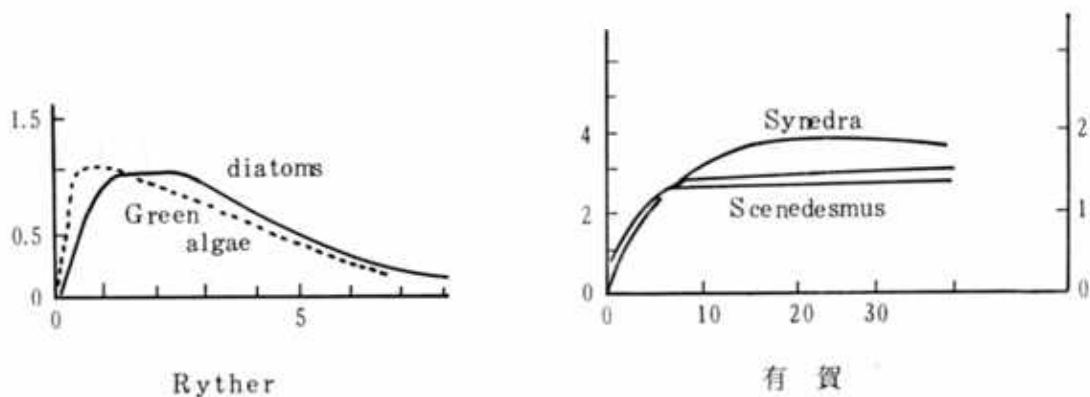
以上のように、緑藻と珪藻が混在して北浦では、動物プランクトンが多く見られるのに対し、ClosteriumとMicrocystisの混在する霞ヶ浦中心部ではワカサギの餌料となる動物が非常に少い。この原因の第一はすでにのべたように動物プランクトンの捕食可能な大きさの10~15 μ をはるかに越えることであろう。冬季に緑藻が透明度で1 mを下まわるような濃度で出現するようになったのはそう古いことではなく、1970年頃からである。それ以前は、冬季には、珪藻が、したがって動物プランクトンが安定的に生産され、その生産量に見合ったワカサギの仔魚が生き残った。こゝでは、産卵量が資源を決定する最大の要因となるが、最近では、それに加えて仔魚期の餌料が十分であるかどうかというもう一つの要因が関与するようになるワカサギの生残率を抑制する傾向にあるといえよう。

第6表 1979年2月のプランクトン

地 点	霞ヶ浦 湖 心	北 浦 白 浜
Polyarthra		8
Keratella		1
Sinocalanus		4
Naup.of cope		3
Cryptoglena		2
Citiata	2	1
Microcystis	216	7
Anabaena	12	5
Gomphosphaeria	18	
Melosira	138	3
Stephanodiscus		10
Synedra		8
Gyrosigma		
Pediastrum	6	
Westella	12	1
Tetradron	1	2
Oocystis	48	
Scenedesmus	36	1
Mougeotia	42	23
Closterium	43,050	28
Staurastrum	60	
Dactylococcopsis		1

さて、ここで、餌料生物の生産と関係するとみられる珪藻から緑藻への遷移について若干考察を加えておきたい。特に *Closterium aciculare* は1973, 79年の2年に出現し優占種となったわけであり、こゝに何らかの手懸があるように思われる。異常発生年の珪藻と緑藻の交代は、又長い時間の流れの中で珪藻の減少とそれに代る緑藻・らん藻の増加と同じ原因によるものと考えなくてはならない。1973年6月下旬までの *C.aciculare* の優占した原因については、淡水化や栄養の増加等があげられていた。1979年の場合には、*C.aciculare* の出現が始まるのが第6図からみて1978年10月頃とみられる。この頃には、total-Nも1.2 ppmに低下している。このうち、SSとして0.8 ppm, 溶存態が0.4 ppmである。透明度も0.8 mに回復したが、水色は茶褐色で一見珪藻の色にみえたが、第6図で明らかなように珪藻は少く、溶存有機物ではないかとみられた。1973, 78年にだけ共通の現象であることから、*C.aciculare* の出現を水温の高いためという見方もある。しかし、この説明では、長い時間の流れの中の珪藻の減少と緑藻・らん藻の増加は十分でない。二つの現象を同時に説明しうる要因としては、富栄養化の進行しか考えられない。すなわち、栄養物質の増加とそれともなう光エネルギー吸収量の減小で、溶存有機物の増加は視外部の光と関係して来る場合もあろう。勿論、流入負荷量の増加が基本的であるが、それが直接・間接に光の透過を妨げるために緑藻が出現しやすくなるのではないかと考えられる。それを裏づける資料としては、緑藻と珪藻の光合成光曲線がある。第20図は有賀(1965)およびRyther(1956)によるものであるが、いずれも照度が低い方で緑藻の光合成活動が活発であり²⁶⁾、照度の重要なことがわかる。

ここで、*C.aciculare* について、もう一つの問題点にふれておきたい。*C.aciculare* の発生した1973年には冬季のCODが高く、又1978年から1979年にも、この緑藻が発生しCODが異常に高い。この藻類は1973年には6月下旬まで優占し、その後、急激に枯死する過程で



第20図 珪藻・緑藻の光合成—光曲線(有賀より引用)

酸素を消費し、アオコの異常発生のみきがねとなる酸素欠乏を準備したものと見られている。この場合、水中のN含有量は平均と大差なく1.0～1.5 ppmであるのにCODが高いのは、アオコの項でみたように、N含有量は同じであっても、Cの固定量が多ければ、有機物量は多く、したがってCODも高くなるのではないかと考えられる。ここでは、簡単に1979年2月のC. aciculareのN含有率を測定したが3%が得られた。この値は、アオコの最低値に近くこのことを裏づけている。又CODが高いことは、6月下旬に枯死する時に多量の酸素を消費することを意味している。したがって、C. aciculareの発生がアオコの異常発生につながっていくのは偶然ではなく、こうした因果関係によるものといえよう。

7 チチブによる detritus の利用

チチブは葦ヶ浦のハゼ類の中で最も多い種類である。このチチブはワカサギの減産とともに1968年頃から増加しはじめたものである。6-1の項で見たように1978年の6～9月の北浦におけるワカサギの分布の変動を投網で調査した結果を見ても、ワカサギが優占する間は全く見られないが、ワカサギがその水域から姿を消すとともに出現する。こうした現象は、鈴木・位田(1977)のワカサギによるチチブの多量の捕食の資料とともに、1968年以降のチチブの増加が主としてワカサギの捕食によるものであるとする仮説²³⁾を支持するものである。ワカサギが姿を消した水域では、チチブが中～表層に見られる。このことについて、ワカサギの niche がその消失とともにチチブで占められるようになったという見方が出て来るのは当然のことであり、部分的には正しいといえよう。というのは、チチブは9月下旬になると投網では採集できなくなるからである。第7表は湖心における1978年6月30日～10月2日までの投網1回当たりの採集尾数と平均体重を示すものである。9月上旬まで尾程度採集されていたチチブは10月以降は、この方法では全く採集できなくなる。このことは、チチブの生活に変化が生じたこと、ある期間にわたって生活空間を同じくしていたものに変化が生じたことを示している。又、食性について見てもこの6～9月にはチチブは動物プランクトンを中心に摂餌しているが稚エビやアオコも含まれている。そして、ワカサギとチチブの最も大きな差異は、ワカサギが底泥上の餌を全く利用しないのに対し、チチブは、

たとえばイトミミズで非常に速い成長を示す(浜田、未発表資料)。

以上の結果からワ

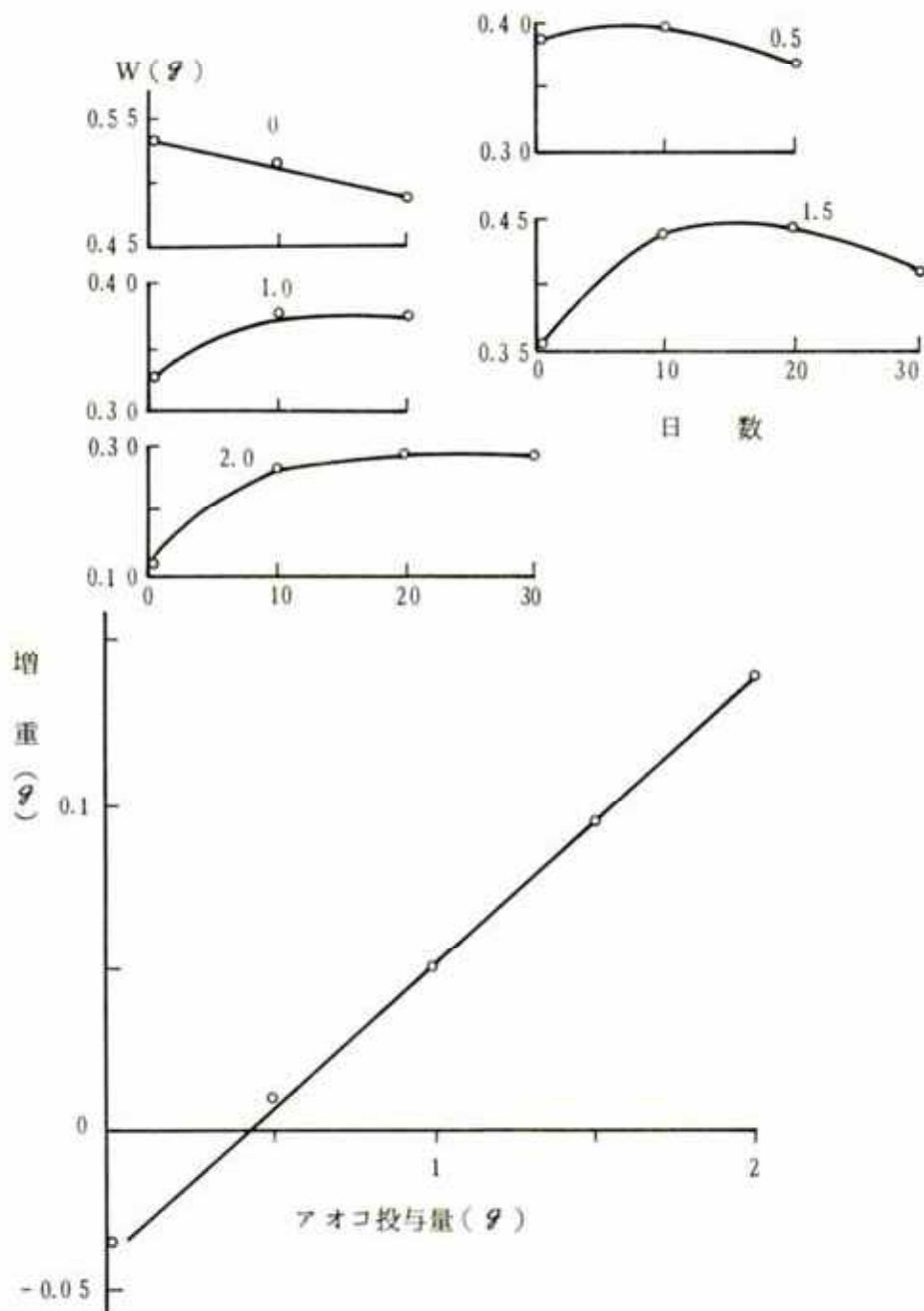
第7表 チチブの採捕尾数の変化

月 日	6. 30	7. 21	7. 31	8. 15	9. 2	9. 18	10. 2
採捕尾数/回	21	20	41	2	6	67	0
平均体重 mg	52	70	82	115	227	165	-

カサギとチチブではある範囲では niche を同じくするが、チチブは、あくまでも雑食性魚類であり、ワカサギ・シラウオとは区別されなければならない。この点を、もう少し立ち入って検討してみることにしたい。

湖底泥を約 2 cm の厚さに敷いた 30 × 45 cm の水槽に 5 cm の深さに地下水を満し、霞ヶ浦で採集したアオコ

を 0.5 ~ 2.0 g (乾重) とって入れておく。アオコは初めは水面にういているが 2 週間ぐらいたつと沈殿する。この状態で 0.1 ~ 0.3 g のチチブを水槽へ収容し、10 日毎に体重測定を行った。(第 21 図)。この時の水温は 22 ~ 25 °C であった。対照の泥だけの飼育では 0.53 g のチチブが 10 日後には



第 21 図 チチブによるアオコの利用

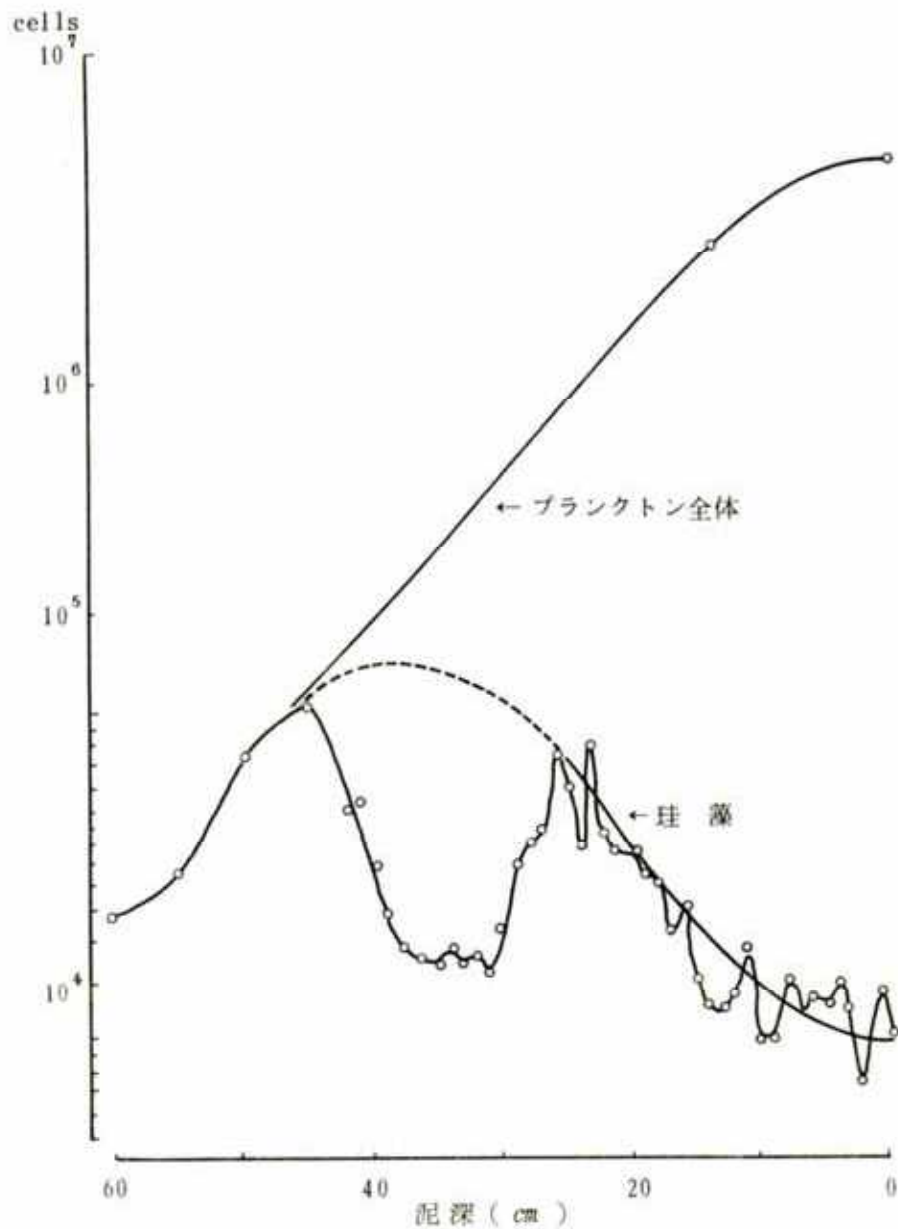
0.51 gに、20日後には0.49 gにやせていく。これに対し、アオコを加えたものでは、いずれも成長が認められた。始めの10日間で最も成長が早く、次の10日間の成長は常に初めの10日間より小さい。そして、やがて、逆に体重が減少する点が現われる。このことは、アオコがチチブの餌として有効であることを意味しており、初めはアオコの濃度（底面上の）が高く、餌が多いが捕食されるにしたがって、それが減少し、ついにはなくなるものと考えられる。いま、実験期間中の最大の体重と出発点との差を増重として、アオコ投与量との関係を図示すると、 $増重 = 0.085 \times 投与量 - 0.04$ という関係が得られる。このことは、0.1～0.5 gのチチブでは0.04 gのアオコが体重維持量として必要で、アオコのチチブへの転換効率は、8.5%となることを示している。こゝで用いたアオコは水の華の状態から約2週間を経て大部分は沈殿した状態のもので、いわゆる detritus であると考えられる。それには、Dileptus, Halteria, Vorticella, Paramecium等の原生動物が4,260/ml程付着していたが、それらがチチブによって利用されると同時に、それらによって attack されて細胞膜が脆弱となりアオコ自身も利用されやすくなっているものと考えられる。こゝでのチチブを1例にあげて実験を行ったが、雑食性魚類の多くは同様の機能をもっていることが予想される。8月に測定した無風の沈殿量は3g/dayであったから転換効率を0.085とすれば、 $250 \text{ mg/m}^2 \cdot \text{day}$ が detritus による生産量の上限值ということになる。

8 魚類の生産構造とそれによる富栄養化の評価

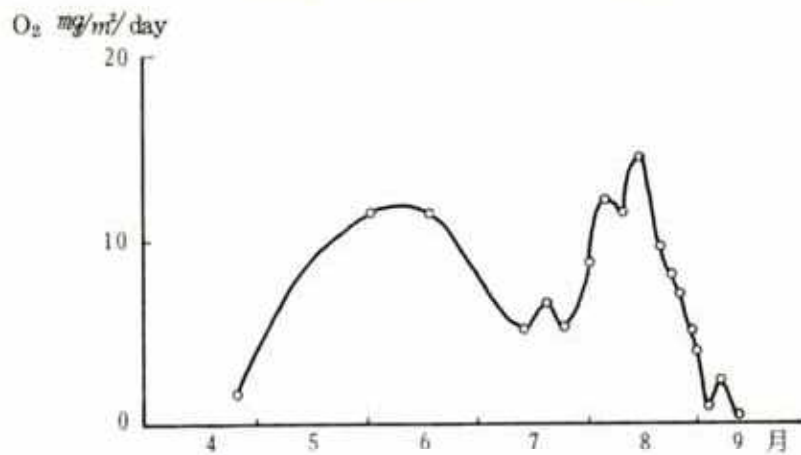
一次生産にはじまる有機物生産の流れは以上述べたように、霞ヶ浦では、その時の諸条件によって、一部は珪藻を経て、主として動物プランクトンへ、他は緑藻・らん藻類を経て、主として detritus へ至るものと考えられる。そして、これらは夫々プランクトン・フィーダーと雑食性魚によって利用され、一部は同化され魚類の成長へ、他は代謝産物として水中へ回帰し再び植物へ供給される。この二大経路の実測値は次の二つの方法によって吟味することができる。一つは珪藻と緑藻・らん類の比率を求めることであり他は魚類生産を動物プランクトンによる生産と detritus による生産とをわけることである。

まず、前者については、6～2項で珪藻の微化石を示したが、これを泥深80cmまでさかのぼってみると第22図が得られる。泥深30～45cmの個所で、一時、珪藻が少なくなっているが、こゝは、1880～1930年と推定され¹⁸⁾、おそらく、霞ヶ浦と利根川との関係で、富栄養化の進行に変化がもたらされた期間と考えられる。そこで、この間を同じ条件が維持されていれば、46cmおよび26cmのピークを結ぶ線がその連続した姿と考えてみる。この珪藻量は、一次生産のうちの珪藻の生産量の変化を示していると考えられるが前述したように、珪藻の減少とともに緑藻・らん藻

が増加し
 て来てい
 て、両者
 の比率に
 差が生じ
 ている。
 そこで両
 者の比率
 がわかれ
 ば、珪藻
 微化石の
 変化にも
 ついて
 植物プラ
 ンクトン
 全体の変
 化を知る
 ことがで
 きる。
 1955年
 および現
 在の珪藻
 の割合を
 50%およ
 び10%、
 らん藻・
 緑藻の1
 群体の平
 均的な細
 胞数を50
 個と仮定



第22図 植物プランクトンの遷移



第23図 1978年のGross Production

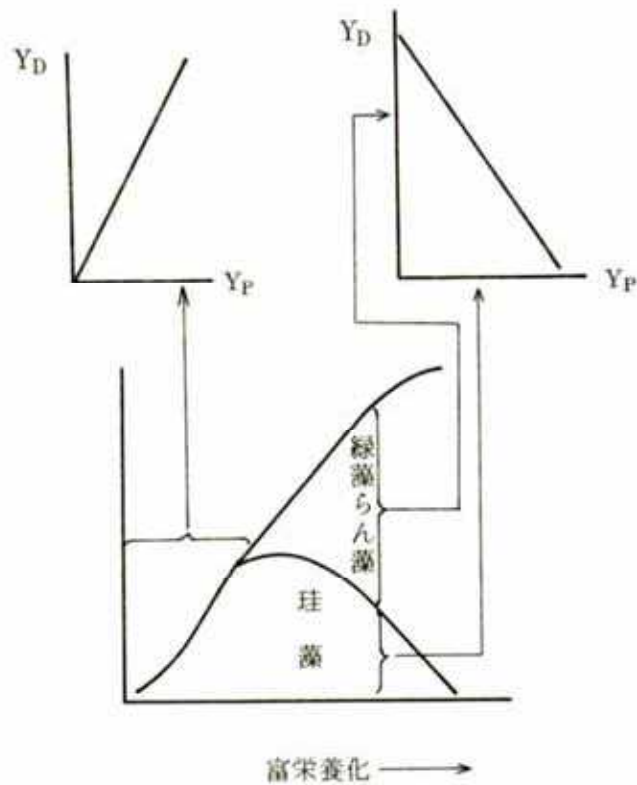
して、その間の植物プランクトン全体の動きを、おまかに推定し、さらに泥深45cmの頂点では植物プランクトンの全部が珪藻として、この頂点を考慮すると、相対的な動きは第22図のとうりとなる。この値は、珪藻微化石から推定したものであったから、これを、生産量へ変換すれば、その値に、珪藻 - 動物プランクトン - ワカサギシラウオの転換効率を乗じて、又 detritus の場合にも、detritus - detritus feeder の効率を乗じて魚類生産量が算出される。1978年4月から9月の間のGross Productionの平均は $8 \text{ g O}_2/\text{m}^2/\text{day}$ であるが(第23図) net をその70%とすると $5.6 \text{ g O}_2/\text{m}^2/\text{day}$ が得られる。 O_2 : SS を plankton equivalents から求めると1:12であるから、 $6.7 \text{ SS}/\text{m}^2/\text{day}$ となる。このうち、10%を珪藻とすると、その生産量は、 $0.67 \text{ g}/\text{m}^2/\text{day}$ 、珪藻:動物プランクトン:魚(乾)を1:10:20(100)ると $0.034 \text{ g}/\text{m}^2/\text{day} = 12.2 \text{ g}/\text{m}^2/\text{year}$ がプランクトン・フィーダーの生産量となる。又、 5.0 g を緑藻・らん藻の生産量とすると8.5%が転換効率であったから、 $1.55 \text{ g}/\text{m}^2/\text{year}$ が、雑食性魚類の生産量となる。実際には、水温の低い12~3月は生産が低下するのでこの値の60%、すなわち 7 g および $90 \text{ g}/\text{m}^2/\text{year}$ となる。

次に魚類の生産から考えてみる。霞ヶ浦北浦の魚類の中でプランクトンしか利用できない魚種は、ワカサギ・シラウオである。他は、勿論、一部は動物プランクトンも利用するが底生生物あるいは、detritus を利用する雑食性魚類と考えられる。そこで横軸に m^2 当りのワカサギ・シラウオ (Y_p)、縦軸に m^2 当りの総漁獲量からワカサギ・シラウオの漁獲量を差し引いた値 (Y_D) を図示した。こゝで Y_p と Y_D の関係は、

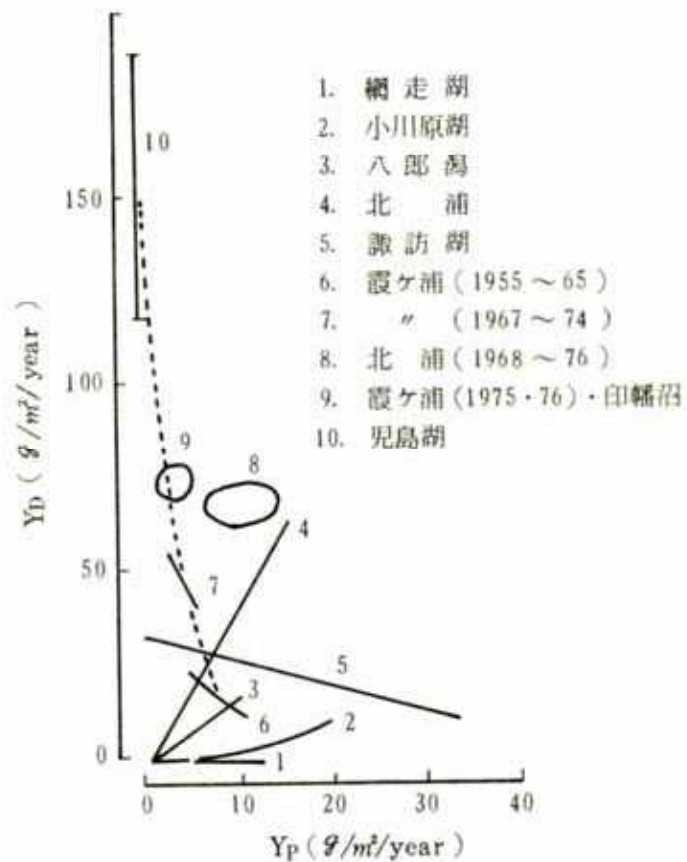
$$\frac{Y_D}{A} + \frac{Y_p}{B} = 1 \quad (8)$$

となる。こゝでAはプランクトン・フィーダーが0となったときの、したがって雑食性魚類の生産量の上限であり、Bは雑食性魚類の0となったとき、したがってプランクトン・フィーダーの生産量の上限で1966年以降の値では、夫々60および20で比較的近い値を示している。このように考えると、植物プランクトンの生産量と魚類生産の間には、当然のことながら、密接な関係があり、第23図の植物プランクトンの遷移とその魚類生産へ至る二つの経路を考えると、その構造を第24図のように模式的に表わすことができる。珪藻がまだ頂点に達していない間、富栄養化の進行とともに珪藻が増加して行く間は、動物プランクトンも、detritus も共に珪藻に由来するから、プランクトン・フィーダー (Y_p) と雑食性魚類 (Y_D) は、富栄養化の進行とともにいずれも増加し、 $Y_p = C Y_D$ となる。ところが、富栄養化の進行が珪藻の減少と緑藻・らん藻の増加をもたらす段階に至ると、富栄養化の進行は、 Y_p の減少と Y_D の増加をもたらすことになるものと考えられる。もし、この考え方が正しければ、富栄養化の進行の状態がちがう湖沼群中、

ある湖では、 $Y_P = C \cdot Y_D$ の関係を示すが、他は(8)式の関係を示すことになるはずであり、A、B、Cは富栄養化の進行状況を示す指標となる。そこで、わが国の中栄養～富栄養湖の漁獲量を農林統計表等から求め、 Y_P と Y_D とに分けて図示したのが第25図である。予想したように $Y_P = C \cdot Y_D$ の関係を示すものがCの小さい順から網走湖、小河原湖、八郎潟および北浦で(8)式にしたがうものが諏訪湖、霞ヶ浦(1955～65)、1966～70、および1976、77の霞ヶ浦・印幡沼で、児島湖では、すべてが Y_D となっている。こゝにあげた8ヶの湖のうち網走湖は雑食性魚類が全く見られない湖で最も富栄養化が進行していない湖と見られる。北浦は珪藻の生産が頂点に達した湖で最近の10年間は Y_P の増加がそれ以前のように伸びていない。諏訪湖は(8)式にはしたがうが霞ヶ浦に比較するとA/Bが小さく、したがって珪藻の割合が大きいと考えられる。このことは倉沢・沖野の報告からも何うこと



第24図 魚類の生産構造



第25図 富栄養湖の魚類生産

ができる。霞ヶ浦は1966年以前に比較すると以後でA/Bが大きくなっており、1975・76はさらに上昇し印幡沼と同じ位置に移行し、富栄養化の状態がさらに進んだものとみられる。そして、富栄養化が極限に達した姿として、全くプランクトン・フィーダーが見られない児島湖をあげることができる。霞ヶ浦は、1955～1966年は諏訪湖よりもむしろ下方に位置するが、それ以後は第24図中、点線で示したように、徐々に上方に移行し児島湖へ向う気配を示している。

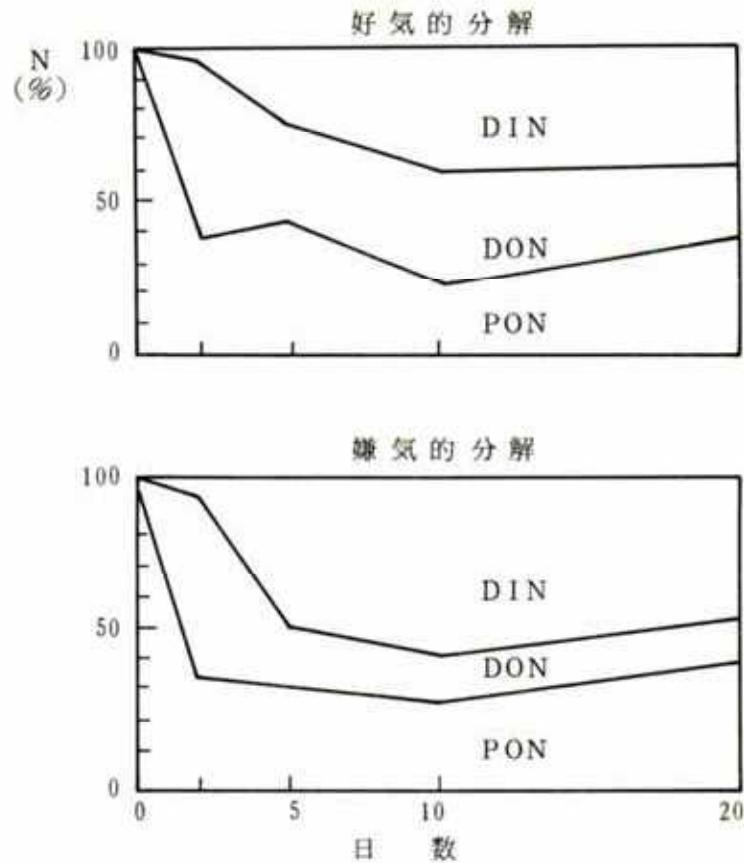
以上、一次生産から魚類への二つの主要な経路を考察し、そこから富栄養化の進行状況を判定する方法を導びいた。魚類生産は、一見不規則であるが、このように整理してみると、富栄養化機構と一体となっていて、そこからいくつかの重要な結論をひき出すことができる。まず、諏訪湖と霞ヶ浦を比較して諏訪湖の方が富栄養化が進行しているとして、なぜそこでは霞ヶ浦よりもワカサギの生産量が多いのかという点が問題となっていたが、こゝでは明らかにしたように諏訪湖の方が富栄養化が進行していないと考えれば、不思議ではない。

次に富栄養化の進行にともないある場合にはワカサギは増え、又ある場合には減少する。その原因については、水口が指摘するように富栄養化の初期の段階ではワカサギが増え、末期では減少することになるが²⁵⁾、その実態はこゝで述べたとうりであり、ごく当然のことと受けとることができる。

第三に諏訪湖は、すでに富栄養化の進行とともに珪藻が減少し緑藻・らん藻が増加する段階に入っているが、それにもかかわらずワカサギが増加している点である。諏訪湖の Y_D と Y_P の関係は、 $Y_D = 3.0 - 0.65 Y_P$ となっており、外部条件が安定していればこの関係が維持されるものと考えられる。諏訪湖では、投網という漁獲手段で資源を維持し、増殖事業を継続しながらワカサギを増やして来たものと見ることができよう。それは、前述したように、霞ヶ浦では、ワカサギを増やすことのできる幾らかの余地を残しながら経済的な強制による漁獲強度の増加によってワカサギの潜在的な生産力を十分生かし切れないでいるのと対照的である。又、このことが、いくつかの点で植物プランクトンの異常発生と関係することは、一部のべたところであるが、次にdetritusの分解とそうした魚種組成との関係について述べてみる。

ワカサギの減少が、富栄養化の進行の中では必然的であることはすでに述べた。それは珪藻の減少によるものであるから、霞ヶ浦ではそれは緑藻・らん藻の増加によるdetritusの供給量の増加を意味するが、同時にワカサギの減少による雑食性魚類への捕食圧の低下をもたらす、供給されたdetritusの利用者を準備することにもなる。detritusは勿論、雑食性魚類が利用しない場合でも微生物によって分解されるが、それと魚類の利用による分解との間に差が生ずれば、同じようにdetritusが供給されたとしても、回帰速度に差が生じ、植物プランクトンの増殖速度にも影響が現われることになる。そこで、こゝでは、まず、*Microcystis* sp. をN

で約100 ppmの濃度、25℃で好気および嫌気的条件下で振とうしながら分解させた。結果は第26図(a)のとうりである。好気的条件下でアオコを分解させた場合、10日後には、20%が形をとどめるにすぎないが、このうち無機能のものは40%で残りの40%は溶存有機態である。そして20日を経ても、この状態は大きくは変わっていない。このことは、好気的条件下では、溶存有機物までは比較的容易に分解が進みが、それ以後



第26図 アオコの分解速度

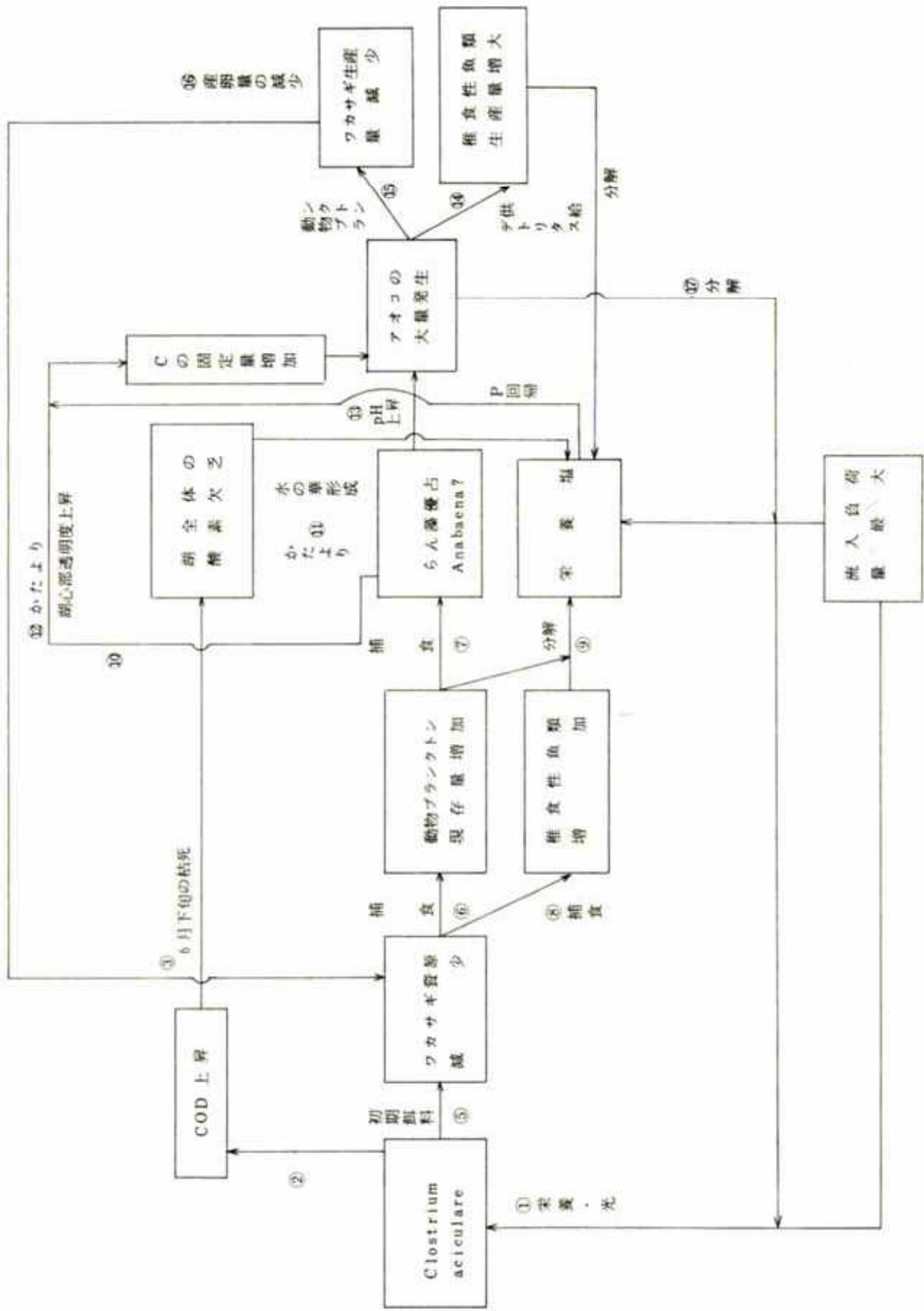
の無機化には時間を必要とするものと考えられる。一方、嫌気的条件下では、これよりも分解速度が速く、10日後には60%が無機化されて植物に利用されやすい形になっているのがわかる。これに対し、魚類が関与する場合、摂餌から消化・吸収とその後の代謝は25℃で15時間で完了するものとみられ(浜田, 未発表資料), 魚類の種類や大きさによっても異なるが, N1♀の魚類の成長は0.53♀のNの排泄をもたらし, その70%は $\text{NH}_4\text{-N}$ である⁹⁾。このことは, detritusが魚類によって利用される場合には, そうでない場合に比較して相当速い回帰がおこることを示しており, ワカサギの減少は, こうした点でも植物プランクトンの発生を促進する要因となっているものと思われる。

9 要 約

霞ヶ浦における藻類の異常発生のからくりを, 異常発生の結果もたらされたと思われる養殖ゴイのへい死の原因, 酸素欠乏発生の原因を解き明すことから出発して, さかのぼって来た。そのからくりは多くの要因が相互にかみ合っており, 複雑ではあったが, それらの各要因には, 常に規則性が認められ, しかも各要因が必然的關係を維持しているようであった。本調査では, 勿

論、異常発生機構がすべて解明されたわけでもなく、多くの未解決の問題も残されている。しかし、本調査を通じて、それまでは独立していた藻類異常発生年の諸現象を統一的に説明できる仮説が得られた点は前進であったといえよう。未解決のまゝ残されている点は、今後この仮説を出発点として調査研究をすすめなくてはならないが、こゝでは、本報告できかのほって説明して来たものを、逆に出発点の *Closterium aciculare* から順に説明し要約とする(第27図)。

- 1) 流入負荷量の増加にともない栄養物質の濃度が上昇し、懸濁物質や溶存有機物が光エネルギーの供給をさまたげ珪藻から緑藻への遷移がおこる。
- 2) *Closterium* の増殖は、CODの増加をもたらす。
- 3) 6月下旬の *C. aciculare* の枯死は、CODが高いこととあいまって湖全体の酸素欠乏、したがって 4) 栄養塩の回帰を促す。
- 5) *Closterium aciculare* の増殖は、ワカサギの初期餌料の減少をもたらす、ワカサギ資源の減少をもたらす。
- 6) ワカサギの減少は、動物プランクトンの現存量の増加をもたらすが、それは捕食によって珪藻の減少・らん藻の優占を促し 7) *Anabaena* の出現につながるものと見られる。しかし、その機構は不明である。
- 8) ワカサギ資源の減少は、エビをも含めて雑食性魚類の資源の増加をもたらす 9) *detritus* の分解と栄養塩の回帰を促す。
- 10) ガス胞をもつらん藻 *Anabaena* の優占は、水の華を形成し、この期間、吹きつづく南風で *Anabaena* は高浜入奥部に押し込められる。
- 11) そのため、高浜入は透明度の極度の低下によって、湖心部は酸素供給者である植物プランクトンの流失によって湖全体の酸素欠乏になる。
- 12) 光エネルギーの供給からみる高浜入を犠牲にしながら、全体としては供給量を高め、リン酸塩の供給量とあいまってCの固定量を増大させる。
- 13) pHの上昇にともない、アオコに適した環境が準備される。
- 14) *detritus* の供給量の増大は雑食性魚類の生産量と栄養塩の回帰を促す。
- 15) アオコの優占の度合の進行によって、珪藻の生産量が低下する。このことは、動物プランクトン生産量を、したがってワカサギ・シラウオの生産量を減少させる。
- 16) ワカサギ・シラウオの生産量の減少は産卵量の、したがって初期資源量の減少をもたらす。
- 17) アオコの分解産物が光の透過や栄養状態に影響を与え、秋季～春季のプランクトンを珪藻から緑藻へ変える。



第27図 藻類異常発生機構

お わ り に

本報告書は、茨城県環境局水質保全課の同名の事業の依頼を受けて行った調査をとりまとめたものである。本調査では、はじめにも述べたように、藻類異常発生に至る過程を重視し、異常発生に先だつ、いくつかの現象の相互関係の検討と環境と生物の相互作用を中心に調査をすゝめた。そのため、一つ一つの要因の解析には、いく多の不備もある。不十分な資料から導びかれた仮説もある。それらの仮説は、漁業の調査をとうして得られた観察や漁業者との雑談の中から得られた知識等に負うところが多い。異常発生の構造に関する仮説が導びかれているが、定性的な部分が多く、今後現場で検証しあるいは修正を加えていく必要がある。本報告書は、そういう意味では新たな出発点でもある。特に、アオコの分解や動物プランクトンの項では仕事の進行状況と紙数の関係上、十分論じることができなかつたが、別報で述べる予定でいる。

本稿をおえるに当たり、アオコの培養について御指導いただいた東京大学応用微生物研究所市村輝宣先生、国立公害研渡辺先生、湖沼の魚類生産について種々の資料と有益な御助言を丁戴した長野県水産指導所諏訪支所深津鎮夫氏、青森県増殖センター佐藤敦氏、岡山県水産試験場三宅与志雄氏に深謝したい。

文 献

- 1) 赤野誠之ほか：茨城県内水試報告，12，25～48（1975）
- 2) 外岡健夫：同誌13，67～101（1976）
- 3) 位田俊臣：同誌15，17～26（1978）
- 4) 茨城県内水面水産試験場：1978年酸素観測野帳（1978）
- 5) 茨城県内水面水産試験場：1978年富栄養化漁場環境対策調査報告書（コピー）
- 6) 伊藤隆：Rep. Fac. Fish., Mie Univ. 2（3）（1957）
- 7) 高野秀昭：東海区水研報告，52，1～12（1967）
- 8) 佐々木道也：茨城県内水試報告，12，17～24（1975）
- 9) 茨城県水質保全課：霞ヶ浦水質対策研究者会議資料（1978）
- 10) 市村輝宣・渡辺：昭和51年度藻類発生機構解明調査報告書（茨城県）
- 11) 赤野誠之：茨城県内水試報告，15，43～59（1978）
- 12) 岡田光正・須藤隆一：陸水域の富栄養化に関する総合研究（II），293～302（1978）
- 13) 細見正明・須藤隆一：同誌，115～121，（1978）
- 14) 外岡健夫・浜田篤信：茨城県内水試報告，12，65～140（1975）
- 15) 山本哲也：霞ヶ浦水質保全総合対策解析調査報告書茨城県水質保全課（1979）

- 16) 津田勉ほか : 茨城県内水試報告 9, (1967)
- 17) 加瀬林成夫・浜田篤信 : 同誌 11, 1~22 (1973)
- 18) 外岡健夫ほか : 同誌 13, 1~18 (1976)
- 19) 茨城県内水面水産試験場 : 霞ヶ浦・北浦湖沼観測結果表, 昭和 36~46 年 (1973)
- 20) 丹下学・加瀬林成夫 : 昭和 25 年霞ヶ浦北浦湖沼観測結果, 茨城県水産振興場報告 (1955)
- 21) イブレフ : 魚類の栄養生態学, 12~13, 児玉・吉原訳, 新科学文献刊行会 (1965)
- 22) 鈴木健二・位田俊臣 : 茨城県内水試報告 14, 1~10, (1977)
- 23) 浜田篤信・津田勉 : 同誌 13, 29~44 (1976)
- 24) 倉沢秀夫・沖野外郎夫 : 諏訪臨湖実験所報告 1, 14 (1976)
- 25) 水口憲哉 : 増殖技術の基礎と理論, 7~19, 日本水産学会, 恒星社原生閣
- 26) 有賀祐勝 : 水界植物群落の物質生産 II, 共立出版生態学講座 8, 41・50 (1973)