

在来プランクトン食魚の餌資源評価に関する研究

永田貴丸・池田将平・一瀬 諭・伴 修平¹⁾・藤原直樹²⁾・古田世子・木村道徳

要約

本研究では、琵琶湖の北湖沖帯におけるアユやホンモロコなどのプランクトン食魚（成魚）と餌の甲殻類動物プランクトンとの関係に着目し、在来プランクトン食魚への餌の影響評価に向け、水質や動植物プランクトンの長期データを整理した。また、そのデータを用い、水質－植物プランクトン－動物プランクトンの関係性を解析した。解析の結果から、窒素や風速の増加で小型（細胞サイズ 40 μm 以下）の植物プランクトンが増え、その小型植物プランクトンの増加に伴って甲殻類動物プランクトンが増えると考えられた。また、甲殻類動物プランクトンの現存量や再生産量には 2007 年までは減少傾向はみられなかった（再生産量は近年でも減少していない）。このことから、甲殻類プランクトンの量だけで考えると、2007 年までは在来プランクトン食魚の餌量はほとんど変化していないようにみえた。しかし、動植物プランクトンの生産性に関わるデータが不足しているなどの課題が残されており、今後、それらのデータを蓄積するとともに、更なる解析によって在来魚と甲殻類動物プランクトンとの関係性を評価する必要があるだろう。

1. はじめに

琵琶湖では、1990 年代後半からホンモロコなどの在来魚の漁獲量が大きく減少している。この漁獲量の減少は、外来魚の捕食、人為的な水位操作、湖岸の改変などの様々な要因が在来魚に悪影響を及ぼし、在来魚の資源魚量が減少したためと考えられている（藤岡 2013）。在来魚のにぎわい回復に向け、外来魚駆除やヨシ帯の造成などの様々な事業が実施されているが、在来魚の著しい回復はみられていない。

近年、漁業関係者から、魚類の資源量に影響する要因の一つとして、餌不足の可能性が指摘され始めた。琵琶湖漁業の主要魚種とされるアユやホンモロコは、動物プランクトンを捕食するプランクトン食魚と考えられている（中村 1949; Kawabata et al. 2002）。プランクトン食魚への餌の影響を評価するためには、動物プランクトンの量（現存量や生産量）や質（種組成）を調べる必要がある。

一方、動物プランクトンの量や質も餌に影響される。動物プランクトンの多くの種は、主に植物プランクトンを摂食し、植物プランクトンの量が多くなると増加する傾向にある（e.g. Hsieh et al. 2010）。ところが、動物プランクトンはどんな種の植物プランクトンでも餌に利用できる訳ではなく、摂食可能なサイズ範囲があるため、サイズ範囲の上限を超える植物プランクトンは摂食できない（Burns 1968）。また、小さな細胞を持つ植物プランクトンであっても、複数細胞が集まって大きな群体（コロニー）を形成

する種は摂食できない。この様に、動物プランクトンの変動を把握するためにも、餌（主に植物プランクトン）の量や質を評価することが重要である。

さらに植物プランクトンの量や質は、水質条件に影響される。特に近年の琵琶湖では、栄養塩濃度の低下に伴って植物プランクトンの総現存量が減少しつつあり、種組成でも総現存量あたりの藍藻類の割合が増加するなどの変化がみられている（Kishimoto et al. 2013）。この植物プランクトンの現存量や種組成の変化には、近年の温暖化に伴う水温上昇などの気象条件も影響していると考えられている（Hsieh et al. 2010）。

在来プランクトン食魚の餌である動物プランクトンの量や質は、下位の栄養段階となる植物プランクトンや水質などの影響を受ける。従って、動物プランクトンだけでなく、水質－植物プランクトン－動物プランクトンの様に、動物プランクトンを取り巻く食物連鎖を俯瞰する研究により、動物プランクトンの量や質の現況を捉えるとともに、その変動にかかわる要因を調べる必要がある。しかし、餌のつながりからみた在来魚への影響評価は進んでおらず、情報の集積が必要とされている。そこで、本研究では、琵琶湖北湖沖帯におけるアユやホンモロコなどのプランクトン食魚（成魚）と餌の動物プランクトンとの関係に着目し、在来プランクトン食魚への餌の影響評価に向け、水質や動植物プランクトンの長期データを整理するとともに、水質－植物プランクトン－動物プランクトンの関係性を

1) 滋賀県立大学環境科学部環境生態学科 2) 現・滋賀県循環社会推進課

解析した。

2. 動物プランクトンの餌の観点からみた植物プランクトンの量と質の変化とその変動要因について

2.1. はじめに

琵琶湖では、富栄養化防止条例の制定以降、流入負荷削減対策により流入負荷量が減少し、全窒素および全りんなどの栄養塩類濃度は減少傾向を示している。これにより、富栄養化の進行は抑制された。対照的に、湖内の栄養塩濃度の低下で、プランクトン相にも変化がみられ始めた。Kishimoto et al. (2013) によると、植物プランクトンの総現存量は減少傾向にあり、平均細胞サイズも小型化しつつある。

琵琶湖の主な動物プランクトン種は、植物プランクトンを餌に利用しており、その量や種組成の変化に影響される (Hsieh et al. 2011)。特に、近年の植物プランクトンの平均細胞サイズの小型化は、動物プランクトンに影響を与えた可能性がある。本研究では、動物プランクトンの餌としての植物プランクトンの量や質の評価に向け、植物プランクトンの現況を把握するとともに、植物プランクトンと水質条件、気象条件との関係解析により、植物プランクトンの変化に関与する要因の特定を試みた。

2.2. 方法

2.2.1. 植物プランクトンの調査について

調査は、北湖の今津沖中央 (北緯35°23'41", 東経135°07'57") で実施し、水深0.5mにおいて月2回の頻度で採水した。本調査は、1978年から継続的に実施している。採水した湖水は実験室に持ち帰り、光学顕微鏡下で植物プランクトンの同定・計数した。また、植物プランクトンは、一瀬ら (1995, 2007) に従って体積換算するとともに、Strathmann (1967) の式を用いて炭素量に換算した。

2.2.2. 水質データについて

植物プランクトンとの関係解析には、滋賀県の水質測定計画に基づいて測定された北湖今津沖中央の水質の実測値を用いた (滋賀県, 2014)。

2.2.3. 気象データについて

植物プランクトンとの関係解析に用いた気象データは、国土交通省気象庁の公式ホームページの値を使用した。
(<http://www.jma.go.jp/jma/menu/menureport.html>)

2.2.4. 種類別植物プランクトンの解析について

種類別植物プランクトンの変動を解析するために、植物プランクトンを藍藻類、黄金藻類、珪藻類、渦鞭毛藻類、クリプト藻類、緑藻類に分類し、炭素量を求めた。植物プランクトンの炭素量は対数変換して統計解析に用いた。水質3項目および気象3項目に対して相関行列に基づく主成分分析を、ユークリッド平方距離を用いた Ward 法によるクラスター分析で解析した (統計解析ソフト R, R Development Core Team)。

2.2.5. サイズ別植物プランクトンの解析について

琵琶湖では、ほとんど動物プランクトンは2mm以下であるため (捕食性動物プランクトンのノロを除く)、Burns (1968) を基に体サイズ2mmが摂食可能な餌サイズを40 μ mと仮定した。本研究では、ミジンコ類などの甲殻類の動物プランクトンが餌資源として利用できる植物プランクトンを40 μ m以下とし、40 μ m未満の植物プランクトンを可食サイズ植物プランクトン、40 μ m以上の植物プランクトンを不可食サイズ植物プランクトンに分類した。また、細胞サイズが40 μ m未満であっても群体を形成することで40 μ m以上になる種類は、不可食サイズ植物プランクトンに分類し、細胞体積を計算した。

1980年から2015年までのサイズで分類した植物プランクトンの細胞体積のデータを状態空間モデル (dlm: Dynamic Linear Model) に当てはめ、経年的な増減傾向を調べた。解析には、統計 R version 3.2.4 のパッケージ dlm の dlmModPoly と dlmModSeas 関数を用いた。ここで、dlmModPoly はローカル線形トレンドモデルの関数を示し、dlmModSeas は季節成分の関数を示す。1年における季節性は、1月ごとの12カ月とした。モデルのパラメータは、Nelder-Mead法とSANN法による多段階最適化法によって推定した。推定したパラメータによるモデルは、観測値からカルマンフィルターとスムージングによって補正した。

また、植物プランクトンの細胞体積は対数変換した後、水質3項目および気象3項目に対して相関行列に基づく主成分分析を行い、植物プランクトンと水質や気象との関係を調べた。解析は、統計 R version 3.2.4 で行った。

2.3. 結果

2.3.1. 気象および水質に対する種類別の植物プランクトンの関係解析について

種類別の植物プランクトンの長期変動を図1に示した。1980年代は減少し、1990年代にやや増加し、2000年代は低く推移していた。さらに、植物プランクトンの種類別の年平均値を用いてクラスター分析を行った結果を図2に示した。植物プランクトンの種類は1986年以前と1987年以降に大きくグループ分けがなされた。主成分分析の結果と合わせると、1987年以前は緑藻類が主体であった種

組成が、1987年以降は珪藻類や藍藻類が増加していることが明らかとなった。

植物プランクトンの種組成および水質、気象などの環境因子から主成分を抽出するために主成分分析を行った結果を図3に示した。第一主成分の寄与率は33.3%であり、植物プランクトンは負の側に藍藻類、珪藻類および渦鞭毛藻類が、正の側に緑藻および黄金藻が位置し、環境要因と

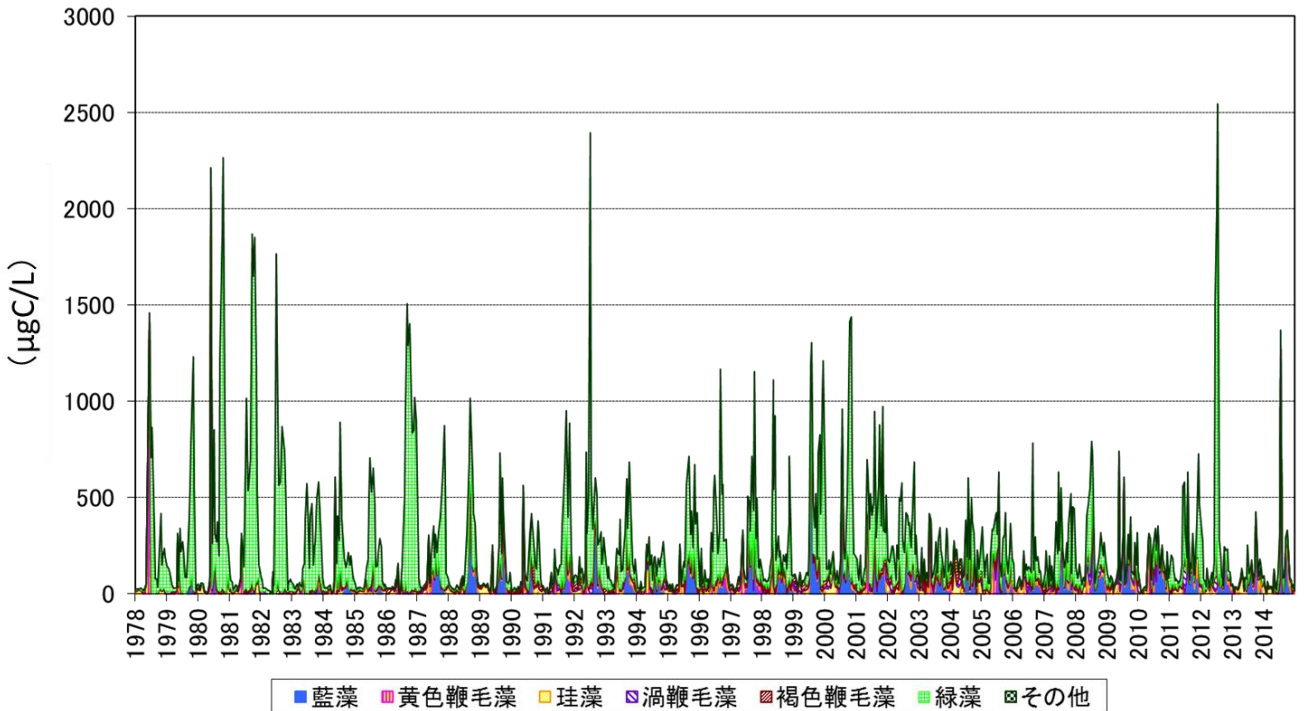


図1 種類別植物プランクトンの長期変動

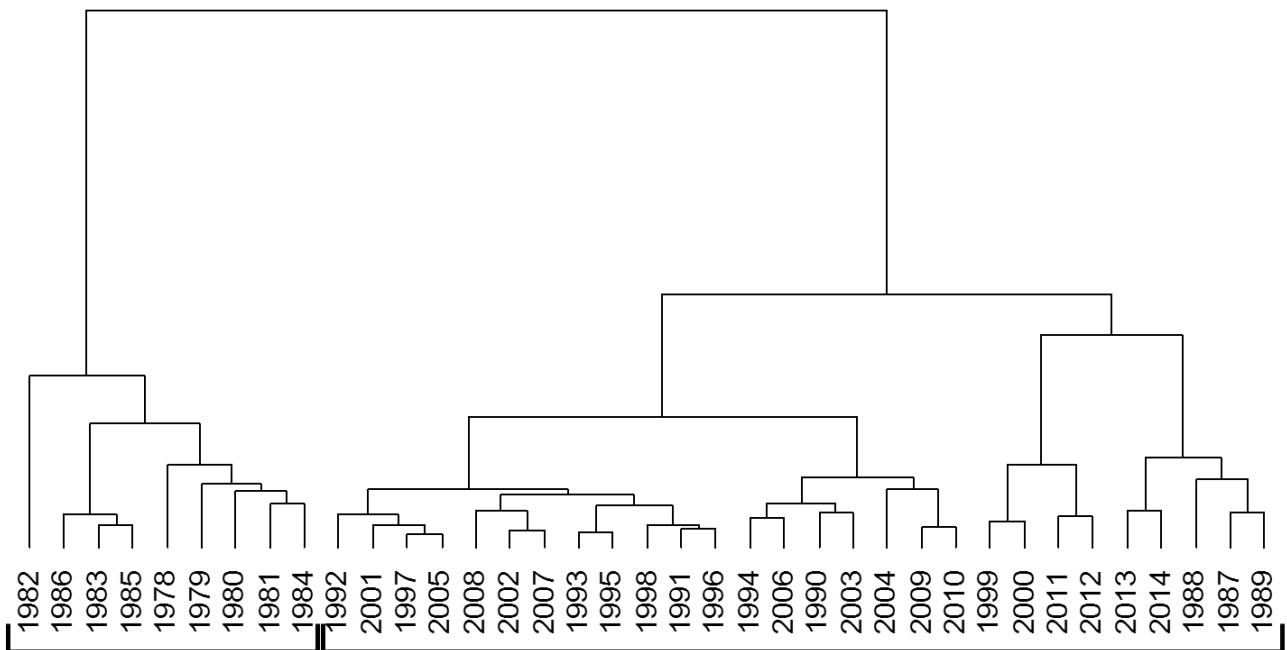


図2 種類別植物プランクトンの年平均値を用いたクラスター分析結果

しては負の側に水温および風速が、正の側に全りんが位置した。第二主成分の寄与率は18.9%で、植物プランクトンは正の側にクリプト藻類が位置し、環境要因としては負の側に全天日射量が、正の側に全窒素および降水量が位置した。また、相関係数を表1に示した。藍藻類は水温と風速との間に有意な正の相関が、全りんとの間には有意な負の

相関があった。黄金藻類は全りんとの間には有意な正の相関があった。珪藻類は風速との間に有意な正の相関があった。渦鞭毛藻類は水温と風速との間に有意な正の相関があった。クリプト藻類は全窒素との間に有意な正の相関があった。緑藻類は風速との間に有意な負の相関があった。

表1 気象、水質に対する種類別植物プランクトンの相関係数

	水温	降水量	全天日射量	風速	全窒素	全りん
藍藻	0.407 *	0.096	0.130	0.617 **	0.160	-0.532 **
黄金藻	-0.122	-0.013	-0.182	-0.293	-0.003	0.454 *
珪藻	0.296	0.192	0.247	0.612 **	0.122	-0.312
渦鞭毛藻	0.429 *	0.001	0.030	0.476 *	0.232	-0.189
クリプト藻	0.114	0.159	-0.250	0.187	0.619 **	-0.188
緑藻	-0.362	0.011	-0.307	-0.540 **	0.082	0.258

*: p<0.05, **: p<0.001

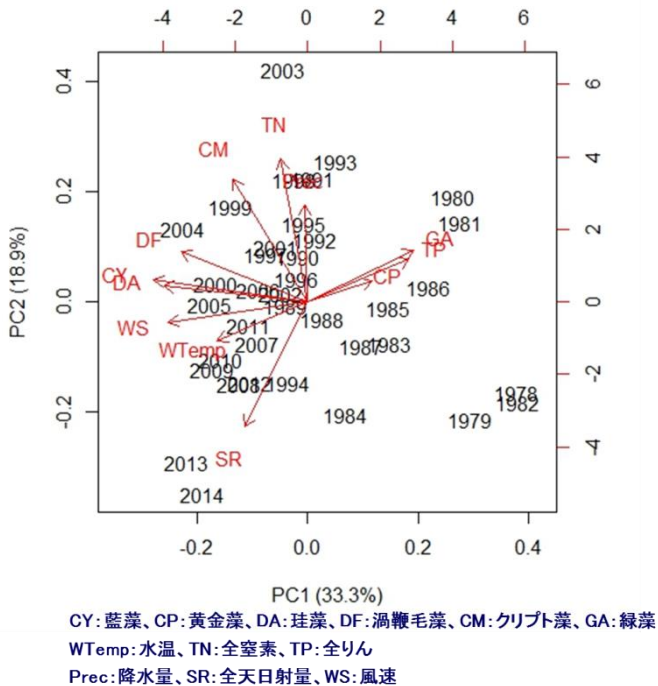


図3 気象、水質および種類別植物プランクトンの主成分分析

2.3.2. 気象および水質に対する動物プランクトンが摂食可能なサイズの植物プランクトンの関係解析について

ミジンコ類などの甲殻類動物プランクトンが摂食可能なサイズを基準に分類した植物プランクトンの長期変動を図4に示した。総植物プランクトンおよび不可食サイズの植物プランクトンは経年的な減少傾向であったのに対し、可食サイズのもの、2005年までは増加傾向であり、それ以降は減少しつつあることが分かった。

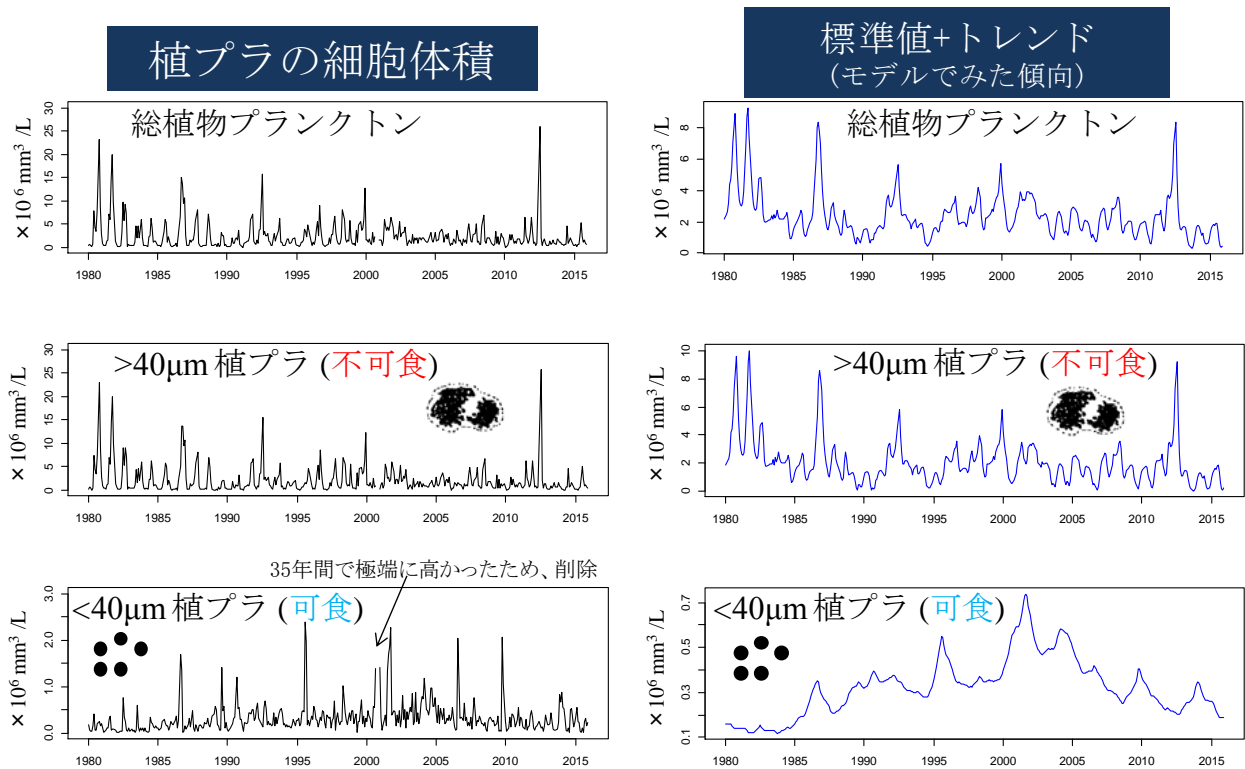
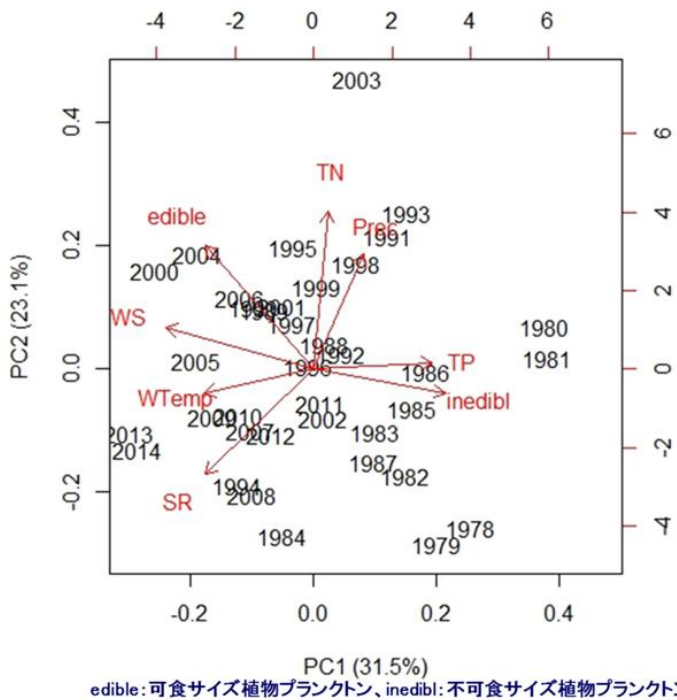


図4 サイズごとで分類した植物プランクトンの体積の長期変動 (左列)、および状態空間モデルで推定したトレンド (右列)。



edible: 可食サイズ植物プランクトン、inedibl: 不可食サイズ植物プランクトン
 WTemp: 水温、TN: 全窒素、TP: 全リン
 Prec: 降水量、SR: 全日射量、WS: 風速

図5 気象、水質および可食・不可食サイズ植物プランクトンの主成分分析

サイズ別植物プランクトンおよび水質、気象などの環境因子から主成分を抽出するために主成分分析を行った結果を図5に示した。第一主成分の寄与率は31.5%であり、植物プランクトンについては、負の側に可食サイズ植物プランクトンが、正の側に不可食サイズ植物プランクトンが位置し、環境要因については負の側に水温および風速が、正の側に全リンが位置した。第二主成分の寄与率は23.1%で、環境要因については負の側に全日射量が、正の側に全窒素および降水量が位置した。また、相関係数を表2に示した。可食サイズ植物プランクトンは風速と全窒素との間に有意な正の相関があった。不可食サイズ植物プランクトンは風速との間に有意な負の相関があった。

表2 気象、水質に対する可食・不可食サイズ植物プランクトンの相関係数

	水温	降水量	全日射量	風速	全窒素	全リン
可食	0.2495	0.076	-0.056	0.501**	0.437*	-0.295
不可食	-0.359	0.049	-0.175	-0.451*	0.034	0.305

*: p<0.05、**: p<0.001

2.4. 考察

2.4.1. 気象および水質に対する種類別植物プランクトンの関係解析について

藍藻類は、気象要因と水質要因の両方に関係性が示され、気象要因としては水温および風速との相関関係が示唆

された。アオコを形成する藍藻類は水温の高い夏季に増殖する（渡辺ら 1994）こと、藍藻類は水温の上昇とともに優占率が大きくなる（藤本ら 1995）ことが指摘されており、水温との正の相関関係が示されたと考えられる。また、琵琶湖北湖沖帯においては還流の影響により沿岸帯で発生した藍藻類が沖帯に運ばれる（Ishikawa et al. 2002）ことから、風速の増加により湖水のかく乱が増加し、風速との正の相関関係が示されたと考えられる。また、水質要因として全リンとの負の相関が示されたが、一般に藍藻類に代表されるアオコは湖沼の富栄養化の象徴とされているように、本研究により示された全リンとの負の相関性については一般的な考え方と相違する結果となった。これは、琵琶湖北湖沖帯における藍藻類は *Aphanothece clathrata* や *Gomphosphaeria lacustris* のような種類の現存量が多く、アオコ形成種の藍藻類のみではないためと考えられる。藍藻類の *Aphanothece* 属の一種は比較的きれいな湖沼で見られる（荒牧ら 2003）などアオコ形成種でない藍藻類の中には栄養塩類が少ない清澄な水域で見られる種類も存在するため、全リンとの負の相関が示されたと考えられる。

黄金藻類は水質要因として全リンとの関係性が示された。琵琶湖で多く確認される黄金藻類の *Uroglena americana* はリン濃度の上昇により増加する（門田 1987）ことから、全リンと正の相関関係が示されたと考えられる。現に 1977 年の淡水赤潮の発生を受け、滋賀県では窒素・リンを規制する条例（滋賀県琵琶湖の富栄養化の防止に関する条例）が制定され、現在までに黄金藻類の *Uroglena americana* による淡水赤潮は著しい減少傾向を示した。

珪藻類は気象要因として風速との関係性が示された。珪藻類は細胞壁に多くの珪酸を含むため、他の植物プランクトンよりも密度が大きく、沈降しやすいため、鉛直混合によって生産層に回帰する（原島 2008）ことや、珪藻類の中には珪酸の厚い細胞壁をもった重い種類もあり、それらは強力な混合なしにプランクトンとして湖水中に留まることができない（アレキサンダーら 1999）ことから、風速が増加することで湖水がかく乱され、珪藻に優位な条件となり、風速と正の相関が示されたと考えられる。

渦鞭毛藻類は気象要因として水質および風速との関係性が示された。渦鞭毛藻の栄養細胞の最適温度は約 20℃と報告されており（Bruno et al. 1977）、比較的高温を好むことから水温との正の相関が示されたと考えられる。また、ダム湖では風に伴う流れなどの水の流動によって渦鞭毛藻類が優占する可能性が報告されている（井上ら 2000）ことから、風速と正の相関が示されたと考えられる。

クリプト藻類は水質要因として全窒素との関係性が示された。この種類は海水、汽水、淡水中に広く分布し、世界では 200 種類以上が記載されているが、報告例が少なく、

種やそれらの生理生態についてはほとんど解明されていない。琵琶湖の赤野井湾で行われた実験によると台風や大雨のイベントによって窒素が流入し、*Cryptomonas* 属や *Microcystis* 属が増殖した事例があるなど、窒素との関係についての報告もある（早川ら 2000）ことから、全窒素と正の相関が示されたと考えられる。

緑藻類は気象要因として風速との関係性が示された。琵琶湖において緑藻類は群体を形成するもの、鞭毛をもつもの、あるいは大型のものなど多くの種類が存在するため、形状における水界への留まりやすさによって風速と負の相関関係を論じることはできなかった。例えば琵琶湖における緑藻類の多くが *Staurastrum dorsidentiferum* である。この種は大型であり、浮上のために風による湖水のかく乱が優位に働くと考えられるが、風速と負の相関となった。したがって、今回の解析結果からは緑藻類の優占は風速より他の要因により支配されたと考えられる。

2.4.2. 気象および水質に対する動物プランクトンが摂食可能なサイズの植物プランクトンの関係解析について

可食サイズ植物プランクトンは気象要因と水質要因の両方に関係性が示され、気象要因としては風速との関係性が示唆された。可食サイズ植物プランクトンは細胞が小さく、不可食サイズ植物プランクトンと比較して、一般的に細胞内に貯蔵できる栄養塩類が少ないと考えられるため、風による攪拌によって、栄養塩類の回帰が増加することは可食サイズ植物プランクトンに優位にはたらし、風速と正の相関が示されたと考えられる。また、水質要因として全窒素との関係性が示された。可食サイズ植物プランクトンと全窒素の関係性は不明であったが、種類の多くが可食サイズ植物プランクトンに分類されたクリプト藻類が全窒素と正の相関が示されたため、その影響を受けていると考えられる。

不可食サイズの植物プランクトンは気象要因として風速との関係性が示された。不可食サイズ植物プランクトンはサイズが大きいため、サイズの小さい植物プランクトンよりも重く、沈降しやすい。したがって、風による湖水のかく乱は沈降速度を低下させ、生産層に留まりやすくなるため、正の相関がある可能性が高いと考えられるが、解析の結果は負の相関であった。なお、不可食サイズの植物プランクトンには大型の植物プランクトンだけでなく、群体を形成する植物プランクトンが含まれている。群体を形成する藍藻類のアオコ種では風速による混合によってアオコパッチが維持されなくなるとの報告（George and Edwards 1976）や、淡水赤潮の原因種で群体を形成する *Uroglena americana* についても風のおだやかな晴天の日が

続くと発生するケースが多く、荒天になると消滅するケースが多いとの報告（門田 1987）があり、群体を形成する不可食サイズ植物プランクトンの影響により風速と負の相関が示されたと考えられる。

2.5. 結論

今回の相関関係の解析から、種類別のプランクトンならびにサイズ別プランクトンと水質および気象の関係を整理して図6に示した。全窒素や全リンといった水質要因と比較的強い相関を示した藻類は黄金藻、クリプト藻で、水温や降水量、風速といった気象要因と比較的強い相関を示した藻類は渦鞭毛藻、珪藻、緑藻、不可食サイズ植物プランクトンであった。また、水質と気象の両方に比較的強い相関を示したのは藍藻および可食サイズ植物プランクトンであった。

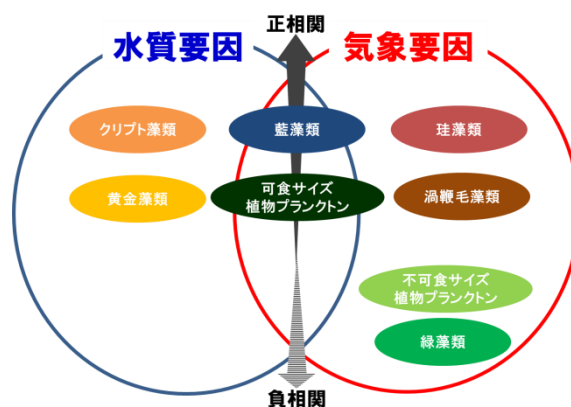


図6 水質・気象と植物プランクトンの関係

本研究では主成分分析によって各環境要因と種類別およびサイズ別植物プランクトンの関係性を調べた。湖沼における植物プランクトンの遷移は気象水質などの要因が複雑に絡み合った結果として表れている（Sommer 1986）とされており、今後は複合的な影響因子も考慮にいれながら検討を進めていく必要があると考えられる。

3. 在来プランクトン食魚の餌の観点からみた動物プランクトンの量と質の変化とその変動要因について

3.1. はじめに

琵琶湖の動物プランクトンは、昔から多くの研究者によって現存量や種組成の変化が調べられている（e.g. Yoshida et al. 2001）。Hsieh et al. (2011) は、1962年から2005年までの長期データで、動物プランクトンの長期変動に影響する要因を統計解析で抽出した。彼らの研究によると、動物プランクトンの現存量は、1960年代から70年代にかけての植物プランクトン量の増加に伴って増え（富栄養化の影

響)、1990年代以降は温暖化による水温上昇の影響を受けて変化している。しかし、この研究では、動物プランクトンの長期的な増減傾向や季節性など、未だ明らかになっていない部分も多い。また、2005年以降の近年における動物プランクトンの現存量や種組成の変動を報告した研究はない。

本研究では、アユやホンモロコなどの在来プランクトン食魚の餌資源の評価に向け、主に餌になっているミジンコ類などの甲殻類の動物プランクトンに着目し(Kawabata et al. 2002; 永田未発表)、1963年から2015年にかけての量(現存量や再生産量)や質(種組成)の長期変化を調べた。また、甲殻類動物プランクトンと餌となる植物プランクトンや水温との関係を解析し、変動要因の特定を試みた。

3.2. 方法

3.2.1. 甲殻類動物プランクトンの調査について

調査は、2014年4月から2015年12月まで、北湖の今津沖中央(北緯 35°23'41", 東経 135°07'57")で月1回程度の頻度で実施した。甲殻類動物プランクトンは、メッシュサイズが100 μ mのプランクトンネットを0~20m層で鉛直引きすることで採取した。採取した甲殻類動物プランクトンは、ホルマリンの最終濃度が4%のシュガーホルマリンで固定し(Haney and Hall 1973)、光学顕微鏡下で同定・計数した。また、100個体までの各種の動物プランクトンの体長を計測し(低密度時は全個体測定)、それぞれの種ごとにある体長と乾燥重量の関係式から乾燥重量を求めた(Dumont et al. 1975; Bottrell et al. 1976; Kawabata and Urabe 1998)。Daphnia pulicaria については、D. pulex の式を代用した。求めた乾燥重量は、Urabe and Watanabe (1990)による炭素量と乾燥重量の比(0.45)から炭素量へと変換した。

3.2.2. 甲殻類動物プランクトンの種組成の解析について

琵琶湖の北湖沖帯における動物プランクトンのデータは、滋賀県立大学(伴教授、滋賀県水産試験場の試料を分析)と当センターが有している。しかし、2つの機関では、調査の地点と方法が異なる(当センター:今津沖、水を採水して含まれているプランクトンを観察; 県立大学:彦根沖、プランクトンネットでプランクトンを濾し集めて観察)。2つの機関の調査データを用いて甲殻類動物プランクトンの質(種組成)を経年的に比較するため、1980年から2016年までの2機関のデータを在/不在データに加工し、統合した。さらに、その在/不在データから算出される各年間の類似性指数(Jaccard 指数)を用い、非計量多

次元尺度法(NMDS)によって動物プランクトンの種組成を経年的に比較した。また、MNDSによって種組成が変化したと思われる年が見つかった場合、その変化年の前後で種組成が違うのかをPERMANOVAで解析した。すべての解析は、統計ソフトR version 3.2.4を用いて行った(R Development Core Team)。

3.2.3. 甲殻類動物プランクトンの現存量の解析について

1963年から2010年および2014年から2015年までの北湖沖帯0~20m層の甲殻類動物プランクトンの現存量データを状態空間モデル(dlm: Dynamic Linear Model)に当てはめ、経年的な増減傾向を調べた。1963年から2010年までのデータは滋賀県立大学のデータで、2014年から2015年のデータは当センターのデータである。解析には、統計Rversion 3.2.4のパッケージdlmのdlmModPolyとdlmModSeas関数を用いた。ここで、dlmModPolyはローカル線形トレンドモデルの関数を示し、dlmModSeasは季節成分の関数を示す。1年における季節性は、1月ごとの12カ月とした。モデルのパラメータは、Nelder-Mead法とSANN法による多段階最適化法によって推定した。推定したパラメータによるモデルは、観測値からカルマンフィルターとスムージングによって補正した。

3.2.4. 優占種ヤマトヒゲナガケンミジンコの再生産量の算出について

採取した動物プランクトンの試料で、優占種ヤマトヒゲナガケンミジンコが抱える卵の数を数えた。その卵の数から、下記の式を用いて再生産量(仔虫を生む量)を求めた。

$$P_T = (E_{T-1} \times I / D_T \times W_T) / I \dots \dots \dots (1)$$

$$D_T = 1249 \times \{ \text{Tem}_{T-1} - (-2.004) \}^{-2.05} \dots \dots (2)$$

ここで、Pは再生産量、 E_{T-1} は調査日(T-1)の卵の数、 W_T は仔虫の最小乾燥重量、Iは調査日T-1とT間の日数間隔、 D_T は卵が孵化するまでの日数、Temは水温をそれぞれ示す。(1)式は、Adalsteinnsson (1979)を一部改編し、(2)式はBělehrádek (1935)で、係数はLiu et al. (2014)を用いた。

3.2.5. 甲殻類動物プランクトンと餌となる植物プランクトンおよび水温との関係解析について

一般的にプランクトンは、水温の影響を強く受ける。本研究では、植物プランクトン-甲殻類動物プランクトンの関係性を捉えるため、1980年から2015年までのデータを季節ごとで整理し、甲殻類動物プランクトンと餌となる植物プランクトンおよび水温との関係性を冗長性分析(RDA)で解析した。それぞれの季節は、冬を1~3月、

春を4~6月、夏を7~9月、秋を10~12月とした。解析に用いたデータは、植物プランクトンは2章に記載した分類群およびサイズ別の細胞体積、動物プランクトンは現存量と優占種ヤマトヒゲナガケンミジンコの卵数である。解析は統計ソフト R version 3.2.4 を用いて行った (R Development Core Team)。

3.3. 結果

3.3.1. 甲殻類動物プランクトンの種組成の変化について

NMDS の結果から、琵琶湖の北湖沖帯における甲殻類動物プランクトンの種組成は、1988年、1996年、1999年

を境に変化している可能性が示された (図7)。そこで、1980~1987年、1988~1995年、1996~1998年、1999~2016年の4つの期間で種組成を統計的に比較した結果、差異に有意性が認められ (PERMANOVA, $p < 0.001$)、1988年、1996年、1999年を境に甲殻類動物プランクトンの種組成が変化したと考えられた。それぞれ4つの期間の甲殻類動物プランクトンの在/不在データをみると、1988年からはノロが消え、1996年からはノロが再びみられるようになり、マルミジンコが新たに出現していた (表3)。また、1999年からは、ニセゾウミジンコやプリカリアが新たに琵琶湖の北湖沖帯に出現したことが分かった。

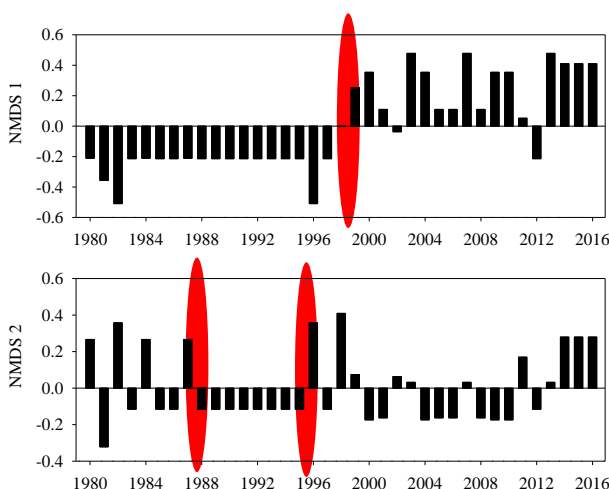


図7 NMDSによる甲殻類動物プランクトンの種組成の経年比較 (北湖沖帯)。赤丸は種組成が変化した可能性がある年を示す。

表3 琵琶湖の北湖沖帯における甲殻類動物プランクトンの在/不在データ。表中の1=在、0=不在。

year	<i>Chydorus</i> マルミジンコ	<i>Bosmina longirostris</i> ゾウミジンコ	<i>B. fatalis</i> ニセゾウミジンコ	<i>Bosminopsis</i> ゾウミジンコモドキ	<i>Diaphanosoma</i> オオメオナガミジンコ	<i>Daphnia galeata</i> カプトミジンコ	<i>D. pulicaria</i> プリカリア	<i>Leptodora</i> ノロ	<i>Eodiaptomus</i> ヤマトヒゲナガケンミジンコ	<i>Cyclopoida</i> ケンミジンコ
1980	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1
1981	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1
1982	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1
1983	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
1984	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1
1985	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
1986	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
1987	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1
1988	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
1989	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
1990	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
1991	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
1992	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
1993	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
1994	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
1995	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
1996	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1
1997	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
1998	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1
1999	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1
2000	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1
2001	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1
2002	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
2003	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1
2004	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1
2005	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1
2006	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1
2007	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1
2008	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1
2009	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1
2010	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1
2011	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1
2012	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
2013	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1
2014	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
2015	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
2016	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1

3.3.2. 甲殻類動物プランクトンの現存量および再生産量の長期変化と、その変化に影響を及ぼす要因について

総甲殻類動物プランクトン、優占種ヤマトヒゲナガケンミジンコ、ミジンコ類の現存量は、1963年から近年に向かって増えているようにみえた(図8)。これらの現存量のデータを状態空間モデルに当てはめ、経年的な増減傾向をみると、2006年までは増加傾向にあり、2007年以降は減少しつつあることが分かった。優占種ヤマトヒゲナガケ

ンミジンコのみ、減少が比較的緩やかだった。

優占種ヤマトヒゲナガケンミジンコの卵数は、経年的に激しく増減していた(図9)。この卵数のデータを状態空間モデルに当てはめ、経年的な増減傾向をみると、1980年代後半と1990年代前半に、それぞれ急激な減少がみられたものの、近年の卵数には減少傾向はみられず、比較的多いことが分かった。この卵数から、再生産量(仔虫を生む量)を求めた結果、ヤマトヒゲナガケンミジンコは近年でも比較的高い再生産量があることが分かった(図10)。

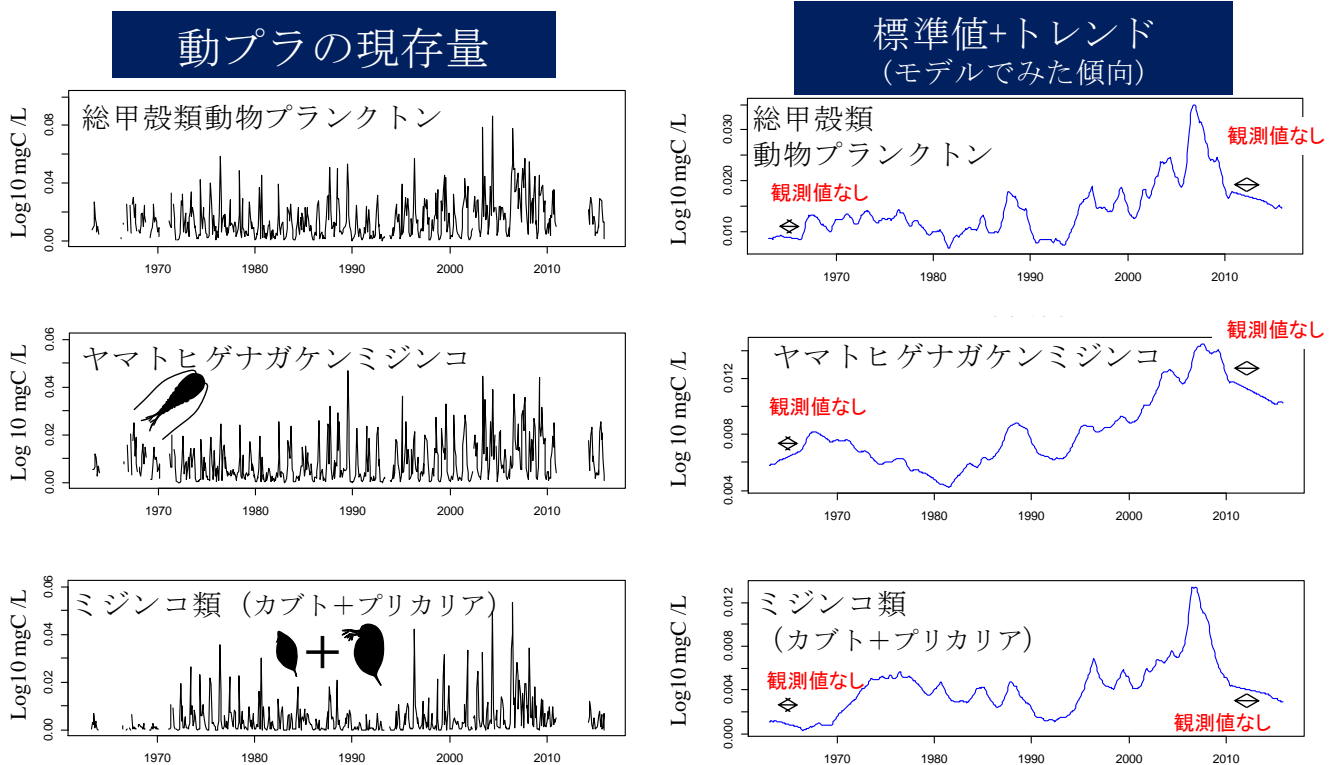


図8 甲殻類動物プランクトンの現存量(左列)、および状態空間モデルで推定したトレンド(右列)。
データ: 1963-2010年は県大・伴教授, 2014-2015年は琵琶湖センター。

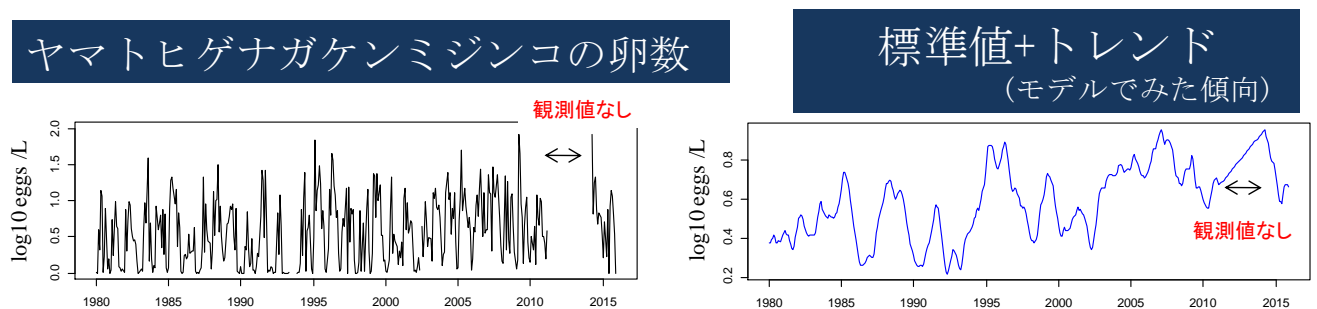


図9 ヤマトヒゲナガケンミジンコの卵数(左列)、および状態空間モデルで推定したトレンド(右列)。
データ: 1963-2010年は県大・伴教授, 2014-2015年は琵琶湖センター。

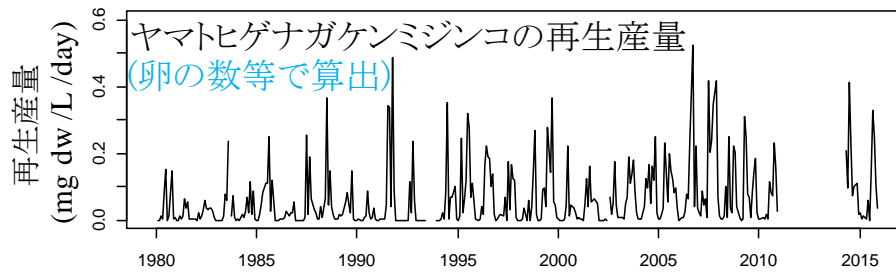


図 10 優占種ヤマトヒゲナガケンミジンコの再生産量の長期変化。
35 年間で極端に高かったため、1983 年 9 月のデータを削除。

1980 年から 2015 年までのデータを季節ごとで整理し、甲殻類動物プランクトンのパラメータ（現存量およびヤマトヒゲナガケンミジンコの卵数）と、植物プランクトンの量や水温との関係を解析した結果、冬では動物プランクトンのパラメータは、植物プランクトン全般や水温と正の関係があった（図 11）。春や夏では、40 μ m 以下の植物プランクトン（ミジンコ類などの可食サイズ）や珪藻類や渦鞭毛藻類、あるいは黄色鞭毛藻類と正の関係が認められた。これに対し、ミジンコ類などが利用できないような 40 μ m

以上の植物プランクトンとは、負の関係があった。一方、秋では、甲殻類動物プランクトンのパラメータは、水温や渦鞭毛藻類と正の関係があり、40 μ m 以上の植物プランクトンとは負の関係が示された。

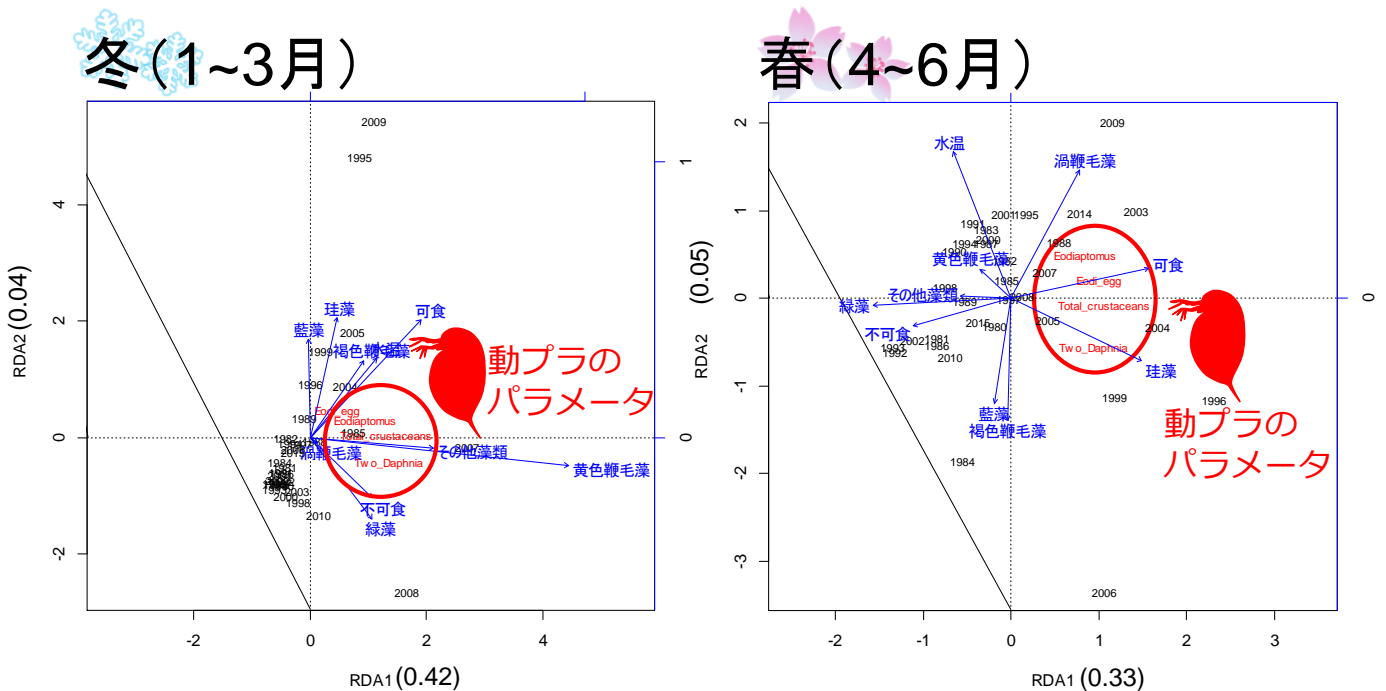
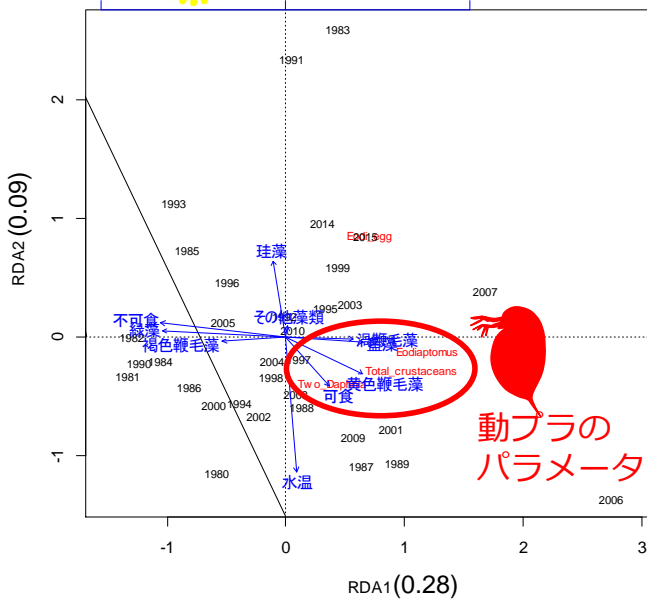


図 11 季節ごとの甲殻類動物プランクトンの現存量、ヤマトヒゲナガケンミジンコの卵数と、植物プランクトンおよび水温との関係。

夏(7~9月)



秋(10~12月)

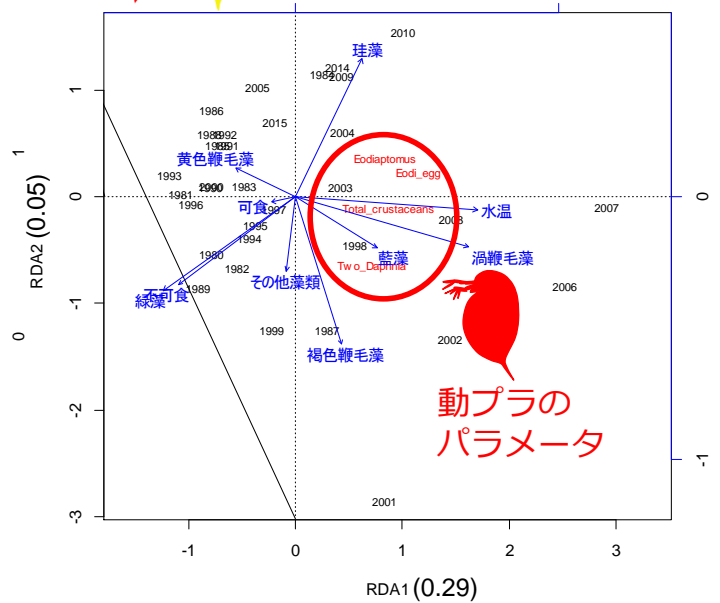


図 11 季節ごとの甲殻類動物プランクトンの現存量、ヤマトヒゲナガケンミジンコの卵数と、植物プランクトンおよび水温との関係。 続き。

3.4. 考察

3.4.1. 甲殻類動物プランクトンの種組成の変化について

本研究の解析結果から、琵琶湖北湖沖帯におけるミジンコ類などの甲殻類動物プランクトンの種組成は、1988年、1996年、1999年を境に変化している可能性が示された。特に1999年頃からは、マルミジンコ（1998年から観測）、ニセゾウミジンコ（2000年から観測）やプリカリア（1999年から観測）が北湖沖帯でもみられるようになった。マルミジンコとニセゾウミジンコに関しては、琵琶湖の沿岸帯や内湖などで昔から観測されていた種である（Tanaka 2012）。一方、プリカリアについては、1999年から琵琶湖北湖で突然みられはじめた種であり、遺伝子の解析結果などから、北米からの移入種である可能性が指摘されている（Urabe et al. 2003）。

本研究は、種組成の変化を引き起こした要因の特定には至らなかった。マルミジンコやニセゾウミジンコは、沿岸帯や内湖でみられていた種であることから、沿岸帯や内湖の生息環境が何かしら変化し、その変化の影響で分布が変わったかもしれない。甲殻類動物プランクトンは、湖沼生態系の物質循環において、植物プランクトンと魚類のつなぎ役を担う。そのため、甲殻類動物プランクトンの種組成の変化は、魚類の餌の趣向性を左右するだけでなく、琵琶湖の物質循環全体の変化へとつながる可能性がある。今後、甲殻類動物プランクトンの種構成の変化が、物質循環へど

のような変化をもたらすのかをモニタリングで注視する必要があるだろう。

3.4.2. 甲殻類動物プランクトンの現存量および再生産量の長期変化と、その変化に影響を及ぼす要因について

状態空間モデルでの経年的な長期変化の解析から、総甲殻類動物プランクトンの現存量は、2006年までは増加傾向であったが、2007年以降は減少しつつあることが分かった。同様の傾向は、優占種ヤマトヒゲナガケンミジンコとミジンコ類（カブトミジンコ+プリカリア）の現存量でもみられた。また、ヤマトヒゲナガケンミジンコの卵数や再生産量は、1980年代と近年を比べても、ほとんど低下していなかった。一般的に、甲殻類動物プランクトンの現存量や再生産量は、餌の量や質、および捕食者の捕食の複合影響によって変化すると考えられている（e.g. Zaret 1980; Chang and Hanazato 2005）。本研究では、甲殻類動物プランクトンへの餌の量や質の影響を評価するため、植物プランクトンを分類群やサイズごとにグループ分けし、季節ごとに関係性を解析した。その結果では、水温が高まり、プランクトンが活発化する春と夏には、40 μ m以下の小型の植物プランクトンが多いと、甲殻類動物プランクトンも増える傾向が示された。この40 μ m以下の植物プランクトンの量は、2005年までは経年的な増加傾向にあったこと

から（前項 2.3.2.）、2005 年までの甲殻類動物プランクトンの現存量の増加には、餌の量の増加が寄与していたと考えられる。また、2006 年まで継続した甲殻類動物プランクトンの増加も、減少傾向にあるものの 40 μ m 以下の植物プランクトンが比較的高密度を維持していたためかもしれない。

本研究では評価しなかったが、捕食者の捕食圧の変化も甲殻類動物プランクトンの増加に影響したと考えられる。特に、プランクトン食性の魚種は、甲殻類動物プランクトンに強い捕食圧をかけ、その群集構造（各種の現存量や種組成など）を変える（Chang et al. 2004; Nagata et al. 2005）。琵琶湖では、アユやホンモロコなどがプランクトン食魚と考えられるが、彼らもミジンコ類などの甲殻類動物プランクトンに対して選択的な捕食影響を与えると考えられている（中村 1949; Kawabata et al. 2002）。一方、田中（2015）は、琵琶湖のプランクトン食魚の大部分を占めるアユの現存量を推定し、1982 年から 1990 年代前半は増加傾向にあったものの、1990 年代後半からは減少しつつあると報告している。このことから、1990 年代後半以降は、甲殻類動物プランクトンにかかるプランクトン食魚の捕食圧が低下した可能性が高く、この捕食圧の低下も甲殻類動物プランクトンの増加の一助になったと考えられる。しかし、琵琶湖においては、実際の野外のプランクトン食魚と動物プランクトンとの現存量や密度同士の関係性を解析した研究はなく、唯一、酒井ら（2012）がアユの成長速度と動物プランクトンの密度との関係性を報告しているのみである。今後、プランクトン食魚と餌となる甲殻類動物プランクトンとの量的な関係性の解析が必要となるだろう。

3.5. 結論

本研究により、琵琶湖の北湖沖帯における甲殻類動物プランクトンの種組成、現存量の長期変化が把握できた。種組成については、特に 1999 年頃からマルミジンコやプリカリアなどの種が新たにみられはじめ、現存量については 2006 年までには増加傾向にあり、2007 年以降は減少しつつあることが分かった。また、本研究では、甲殻類動物プランクトンの生産性の指標の一つとして、優占種ヤマトヒゲナガケンミジンコの卵数や再生産量の長期変化を調べた。その結果、近年の卵数や再生産量は、1980 年代や 1990 年代の過去に比べても低くなっていなかった。

一方、甲殻類動物プランクトンと植物プランクトン、水温との関係を解析した結果、甲殻類動物プランクトンの増加には、40 μ m 以下の小型の植物プランクトンの量が大きく影響している可能性が示された。これに対し、本研究では、甲殻類動物プランクトンの動態にとって重要な要素である捕食者の捕食の影響は評価しておらず、甲殻類動物プ

ランクトンとプランクトン食魚などの捕食者との関係性の解析が望まれる。

4. 総合結論

琵琶湖では、1990 年代後半からホンモロコなどの在来魚の漁獲量が大きく減少している。本研究では、北湖沖帯におけるアユやホンモロコなどのプランクトン食魚（成魚）と餌の甲殻類動物プランクトンとの関係に着目し、在来プランクトン食魚への餌の影響評価に向け、水質や動植物プランクトンの長期データを整理するとともに、水質-植物プランクトン-動物プランクトンの関係性を解析した。その結果から、次の①～⑥のことが明らかになった。

①甲殻類動物プランクトンの可食サイズの植物プランクトンは、風速および全窒素量の増加に伴って増える可能性が示された。

②植物プランクトンの種組成は、1987 年頃を境に、緑藻類主体の種組成から、珪藻類や藍藻類等が主体となる種組成へと変化していた。

③甲殻類動物プランクトンが摂食できないと考えられる不可食サイズ（40 μ m 以上）は経年的な減少傾向にあり、可食サイズ（40 μ m 以下）の植物プランクトンは、経年的な増加傾向の後、近年（2005 年以降）は減少しつつあった。

④甲殻類動物プランクトンの種組成は変化しており、特に 1999 年頃からプリカリア等のミジンコ類が新たに見られはじめた。

⑤甲殻類動物プランクトンの現存量は、経年的な増加傾向にあったが、近年（2007 年以降）は減少しつつあった。

⑥優占種（ヤマトヒゲナガケンミジンコ）の再生産量（仔虫を生む量）に、経年的な減少は見られなかった。

以上のことから、窒素や風速の増加で小型（細胞サイズ 40 μ m 以下）の植物プランクトンが増え、それに伴って甲殻類動物プランクトンが増えると考えられた。また、甲殻類動物プランクトンの現存量や再生産量には 2007 年までは減少傾向はみられなかった（再生産量は近年でも減少していない）。このことから、甲殻類プランクトンの量だけで考えると、2007 年までは在来プランクトン食魚の餌量はほとんど変化していないように見える。これに対し、本研究のデータを用いて水産試験場が Ecopath model で在来

魚を取り巻く食物網構造の変化を解析した結果、1960年代や1980年代に比べて2000年代は、在来魚と動物プランクトンとの餌資源のつながりに制限がかかっている可能性が示された。しかし、このmodel解析には、動植物プランクトンの生産性のデータが十分に揃っていないなどの課題が残されており、今後、それらのデータを蓄積する必要がある。その上で、再解析するとともに在来魚の減少に甲殻類動物プランクトンがどの程度寄与しているのかの更なる検証が必要だろう。

5. 謝辞

本研究は、滋賀県琵琶湖環境研究推進機構の研究の一つとして位置付けられ、滋賀県水産試験場および滋賀県立大学と連携して実施した。

6. 引用文献

- Adalsteinsson, S. (1979) The independent effects of liveweight and body condition on fecundity and productivity of Icelandic ewes. *Animal Production*, 28: 13-23.
- 荒牧昭二郎, 金子好雄, 市川勉, 岡本智伸, 梶田聖孝 (2003) 熊本市上江津湖の地下水環境に関する研究-国指定天然記念物スイゼンジノリの自生環境保護を対象として-。応用地質, 44: 104-111.
- アレキサンダー・J・ホーン, チャールス・R・ゴールドマン (1999) 陸水学。京都大学学術出版会, 京都。
- Bělehrádek, J. (1935) *Temperature and Living Matter. Protoplasma Monograph 8*. Borntraeger, Berlin.
- Bottrell, H. H., A. Duncan, Z. M. Gliwicz, E. Grygierek, A. Herzig, A. Hillbricht-Ilkowska, H. Kurasawa, P. Larsson and T. Weglenska (1976) A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology*, 24: 419-456.
- Bruno, S. F. and J. J. A. McLaughlin (1977) The nutrition of the freshwater dinoflagellate *Ceratium hirundinella*. *The Journal of Protozoology*, 24: 548-553.
- Burns, C.W. (1968) The relationship between body size of filter-feeding Cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnology and Oceanography*, 13: 675-678.
- Chang, K. H., T. Nagata and T. Hanazato (2004) Direct and indirect impacts of predation by fish on the zooplankton community: an experimental analysis using tanks. *Limnology*, 5: 121-124.
- Chang, K. H. and T. Hanazato (2005) Impact of selective predation by *Mesocyclops pehpeiensis* on a zooplankton community: experimental analysis using mesocosms. *Ecological Research*, 20: 726-732.
- Dumont, H. J., I. Vandeveldel and S. Dumont (1975) The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda, and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 19: 75-97.
- George, D. G. and R. W. Edwards (1976) The effect of wind on the distribution of chlorophyll a and crustacean plankton in a shallow eutrophic reservoir. *The Journal of Applied Ecology*, 13: 667-690.
- Haney, J. F. and D. J. Hall (1973) Sugar-coated *Daphnia*: a preservation technique for Cladocera. *Limnology and Oceanography*, 18: 331-333.
- 原島省 (2008) 海洋生態系におけるケイ藻とシリカの役割。環境バイオテクノロジー学会誌, 8: 9-16.
- 早川和秀, 中野伸一, Jean-Jacques Frenette, Antonio Quesada, 熊谷道夫, 焦春萌, 中島拓男 (2000) 気象攪乱の植物プランクトンへの影響に対する生理的指標による評価。滋賀県琵琶湖研究所研究報告書アオコ発生機構に関連した隔離水塊実験, 112-122.
- 藤岡康弘 (2013) 琵琶湖固有(亜)種ホンモロコおよびニゴロブナ・ゲンゴロウブナ激減の現状と回復への課題。魚類学雑誌, 60: 57-63.
- 藤本尚志, 福島武彦, 稲森悠平, 須藤隆一 (1995) 全国湖沼データの解析による藍藻類の優占化と環境因子との関係。水環境学会誌, 18: 901-908.
- Hsieh, C. H., K. Ishikawa, Y. Sakai, T. Ishikawa, S. Ichise, Y. Yamamoto, T. C. Kuo, H. D. Park, N. Yamamura and M. Kumagai (2010) Phytoplankton community reorganization driven by eutrophication and warming in Lake Biwa. *Aquatic Sciences*, 72: 467-483.
- Hsieh, C. H., Y. Sakai, S. Ban, K. Ishikawa, T. Ishikawa, S. Ichise, N. Yamamura and M. Kumagai (2011) Eutrophication and warming effects on long-term variation of zooplankton in Lake Biwa. *Biogeosciences Discussions*, 8: 593-629.
- 一瀬諭, 若林徹哉, 松岡泰倫, 山中直, 藤原直樹, 田中勝美 (1995) 琵琶湖の植物プランクトンの形態に基づく生物量の簡易推定について。滋賀県立衛生環境センター所報, 30: 27-35.
- 一瀬諭, 若林徹哉, 古田世子, 吉田美紀, 岡本高弘, 原良平, 青木茂 (2007) 琵琶湖北湖における植物プランクトン総細胞容積量の長期変遷と近年の特徴について-2001年度から2005年度を中心に-。滋賀県琵琶湖環境科学研究センター試験研究報告書, 2: 97-108.
- 井上徹教, 井芹寧, 長谷部崇, 西元誠, 小松利光 (2000) 渦鞭毛藻 *Peridiniumbipes* の鉛直移動が栄養塩循環に及ぼす影響。環境工学研究論文集, 37: 445-454.
- Ishikawa, K., M. Kumagai, W. F. Vincent, S. Tsujimura and H.

- Nakahara (2002) Transport and accumulation of bloom-forming cyanobacteria in a large, mid-latitude lake: the gyre-*Microcystis* hypothesis. *Limnology*, 3: 87-96.
- 門田元 (1987) 淡水赤潮. 恒星社厚生閣, 東京.
- Kawabata, K. and J. Urabe (1998) Length-weight relationships of eight freshwater planktonic crustacean species in Japan. *Freshwater Biology*, 39: 199-206.
- Kawabata, K., T. Narita, M. Nagoshi and M. Nishino (2002) Stomach contents of the landlocked dwarf ayu in Lake Biwa, Japan. *Limnology*, 3: 135-142.
- 気象庁: 過去の気象データ
(<http://www.jma.go.jp/jma/menu/menureport.html>)
- Liu, X., D. Beyrend-Dur, G. Dur and S. Ban (2014) Effects of temperature on life history traits of *Eodiaptomus japonicus* (Copepoda: Calanoida) from Lake Biwa (Japan). *Limnology*, 15: 85-97.
- Nagata, T., J. Y. Ha and T. Hanazato (2005) The predation impact of larval *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae) on zooplankton: a mesocosm experiment. *Journal of Freshwater Ecology*, 20: 757-763.
- 中村守純 (1949) 琵琶湖産ホンモロコシの生活史. *日本水産学会誌*, 15: 88-96.
- 酒井明久, 矢田崇, 井口恵一朗 (2012) 琵琶湖におけるアユ仔稚魚の成長速度の変動と環境要因. *日本水産学会誌*, 78: 885-894.
- 滋賀県琵琶湖環境科学研究センター (2016) 平成 26 年度琵琶湖水質調査報告書.
- Sommer, U., Z. M. Gliwicz, W. Lampert and A. Duncan (1986) The PEG model of a seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archiv fur Hydrobiologie*, 106: 433-71.
- Strathmann, R. R. (1967) Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnology and Oceanography*, 12: 411-418.
- 田中秀具 (2015) 琵琶湖産アユの現存量とその動態の推定. 平成 27 年度滋賀県水産試験場事業報告.
- 田中茂穂 (2006) 魚のゆりかご水田プロジェクト. *環境技術*, 35: 775-780.
- Tanaka, S. (2012) A list of Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) in Lake Biwa and its adjacent waters. In: Kawanabe, H., M. Nishino, M. Maehata, eds. *Lake Biwa: Interactions between Nature and People*. Springer, New York, pp 622-624.
- Urabe, J. and Y. Watanabe (1990) Influence of food density on respiration rate of two crustacean plankters, *Daphnia galeata* and *Bosmina longirostris*. *Oecologia*, 82: 362-368.
- Urabe, J., S. Ishida, M. Nishimoto and L. J. Weider (2003) *Daphnia pulicaria*, a zooplankton species that suddenly appeared in 1999 in the offshore zone of Lake Biwa. *Limnology*, 4: 35-41.
- 渡辺真利代, 原田健一, 藤木博太 (1994) アオコ-その出現と毒素-. 東京大学出版会, 東京.
- Yoshida, T., M. Kagami, T. B. Gurung and J. Urabe (2001) Seasonal succession of zooplankton in the north basin of Lake Biwa. *Aquatic Ecology*, 35: 19-29.
- Zaret, T. M. (1980) *Predation and Freshwater Communities*. Yale University Press, New Haven and London.