

総説

ラン藻による水の華, 特に *Microcystis* 属の生態学的研究の現状

高村典子

国立公害研究所生物環境部 (305 つくば市小野川16-2)

TAKAMURA, N. 1988. Ecology of water-blooms of blue-green algae, with special reference to *Microcystis*. Jpn. J. Phycol. 36 : 65-79.

Key Index Words : blue-green algae—water-blooms—*Microcystis*—eutrophication.

Noriko Takamura, Division of Biology, National Institute for Environmental Studies, Tsukuba, 305 Japan

1. はじめに

近年の急激な湖沼の富栄養化に伴い, 世界各地の湖で水の華と呼ばれるラン藻の大量発生が観察されるようになった。この水の華の構成種は10属にまたがり (REYNOLDS and WALSBY 1975), 種数は数十を越えるが, この中で最も頻繁に出現するのが *Microcystis* 属 (以下 *Microcystis* と示す) である。この *Microcystis* は Trummen 湖 (スウェーデン 57°N), Vombsjön 湖 (スウェーデン 55°N), Balaton 湖 (ハンガリー 47°N), Mendota 湖 (ウィスコンシン 43°N) など夏の水温が24°C以下と比較的低い湖では *Anabaena* や *Aphanizomenon* と混在するが, 霞ヶ浦 (36°N), George 湖 (ウガンダ 0°N), Hartbeespoort Dam (南アフリカ 25°S) など水温が30°Cを越す湖では, それのみで水の華を形成する傾向がある。これまでの報告から *Microcystis* が優占する湖に共通する特徴をまとめると, 1) 調和型湖沼である, 2) 透明度が低い, 3) 水深が 13 m 以下と浅い, 4) 湖水の全リン量が 80 mg m⁻³ 以上, 全窒素量が 500 mg m⁻³ 以上と高い, 5) 一次生産量が 300 g C m⁻² y⁻¹ 以上と高い, 6) *Microcystis* が水の華を形成している間, 湖水中にはオルソリン酸が増加し亜硝酸態と硝酸態窒素がなくなる, などがあげられる (TAKAMURA *et al.* 1988)。OECD (1982) の報告では, 湖水の全リンの年平均濃度が 100 mg m⁻³ 以

上, 有光層のクロロフィル *a* 量の年平均濃度が 25 mg m⁻³ 以上, クロロフィル *a* 量の最大値が 75 mg m⁻³ 以上, 透明度の年平均値が 1.5 m 以下, そして一年の透明度の最小値が 0.7 m 以下を過栄養湖としている。過栄養湖の夏の優占種が常に *Microcystis* であるとはかぎらないが, *Microcystis* は多くの過栄養湖で最も高頻度に優占する藻であると言える (TAKAMURA *et al.* 1988)。

Microcystis を含む浮遊性ラン藻については1970年代以降多くの研究がなされ, 浮沈のメカニズムや毒性に関する研究も多い。ここでは, 主に1980年から1984年にかけて霞ヶ浦高浜入りで行った研究を中心に *Microcystis* の生態学的研究の現状について述べてみたい。

研究方法など詳細は文末に掲げた原論文を参照されたい。

2. 霞ヶ浦における *Microcystis* の出現状況と一次生産量の変化

霞ヶ浦ではすでに1910年にラン藻の *Anabaena* や *Microcystis* が出現したという記録がある (茨城県水産試験場 1912)。1950年から1960年にいたる茨城県の調査 (たとえば 丹下ら 1957) から判断すると, 夏の優占種は1957年以降 *Melosira* から *Microcystis* にかわっている。しかし, 当時のブルームの程度は今日ほどではなかった。表1に霞ヶ浦湖心におけるクロロフィル *a* 量と一次生産量の年変動を示す。この表に

表1 湖心におけるクロロフィル濃度と総生産量の年変動

Table 1 Annual changes in the chlorophyll *a* concentrations and primary productivity (高村ら1984を改変, 引用文献は高村ら1984を参照)

Year	Chl(y) (mg m ⁻³)	Chl(s)	G.P. (gC m ⁻² y ⁻¹) (gC m ⁻² d ⁻¹)	N.P.	Method	Period	References
1956-57		54	(170)	120 0.7	O ₂ /IS	ly	SAKAMOTO (1966 a, b)
1972-73	34	63	630 2.5		O ₂ /IS	ly	TEZUKA <i>et al.</i> (1973)
1974-75		54					TONOOKA & HAMADA (1975)
1974-75	31		910 3.8		O ₂ /CHL	ly	TEZUKA <i>et al.</i> (1975)
1975		30					TONOOKA (1976)
1976	37	31					TONOOKA & IZUKA (1977)
1976-77			380 2.4	(260)	O ₂ /IS	Jul.-Jun.	AIZAKI (1977)
1977	35	23	470 2.5	(330)	O ₂ /IS	Jan.-Dec.	AIZAKI (1977) IWAKUMA & AIZAKI (1979)
1978	35	47	570 3.2	(400)	O ₂ /IS	Jan.-Dec.	AIZAKI <i>et al.</i> (1981) IWAKUMA & AIZAKI (1979)
1979	74	76	990 5.6	(690)	O ₂ /SIS	Jan.-Dec.	IWAKUMA & YASUNO (1981)
1980	64	59					TAKAMURA <i>et al.</i> (1988)
1981	55	61					"
1981-82			920 4.1	(440)	¹³ C/CHL	Aug.-Jul.	"
1982	81	101	740 5.8	(520)	¹³ C/CHL	Jan.-Dec.	"
1983	67	63	662		"	"	"
1984	38	44	585		"	"	"
1985	50	64	483		"	"	"
1986	35	64			"	"	"

G.P. : gross production

N.P. : net production

Chl(y) : annual means of Chl.*a*Chl(s) : means of Chl.*a* during June to September

() : estimated values

IS : *in situ* methodSIS : simulated *in situ* method

CHL : chlorophyll method

示す通り1956-57年の一次生産量は1970年以降のその1/6から1/7であった。*Microcystis* をプランクトンネットで集め濾過湖水中で測定された *Microcystis* の最大光合成速度 (P_{max}) も $7-8 \text{ gO}_2 \text{ chl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ と1981-82年に測定した値(後述)の半分以下であり(ICHIMURA 1958, ICHIMURA and ARUGA 1958), このことは当時の湖水の栄養塩レベルが今日ほどでなかったことを示していると思われる。残念ながら霞ヶ浦では1960年代に研究が行われていないので, 富栄養化が進行した過程

は明らかでない。表1に示すようにクロロフィル *a* 量および一次生産量は1970年初頭から今日に至るまで大きな変化はなく, *Microcystis* の大量発生は1970年代初頭から続いていると言える。

図1は1978-1985年の霞ヶ浦高浜入りでの *Microcystis* の現存量(炭素量)の季節変化を示す。幾分年変動があるが, 毎年6月後半から増え始め8月もしくは9月上旬に現存量は最大になり, その後急速に減少11月にはほとんど認められなくなる。霞ヶ浦には *M. aer-*

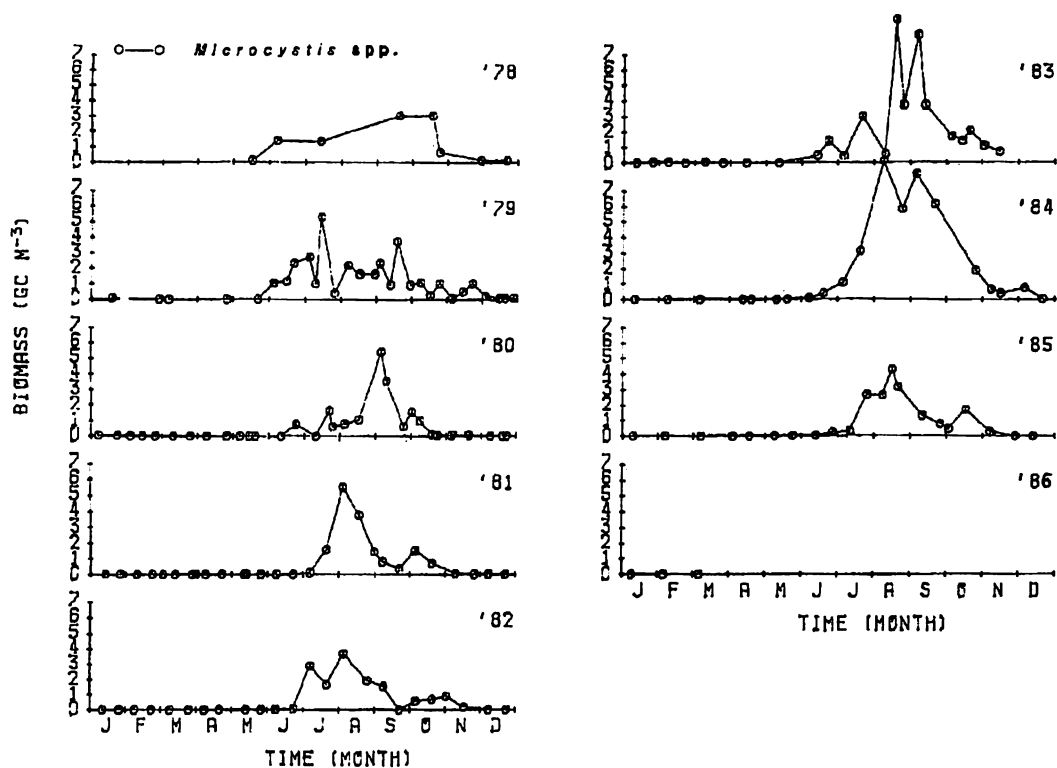


Fig. 1 Seasonal changes in the biomass of *Microcystis* spp. from 1978 to 1985 at the center of Takahamairi Bay (TAKAMURA *et al.* 1988).

uginosa, *M. viridis* および *M. wesenbergii* の3種が混在して出現している。優占種は地点間に差はないが、年によって大きく変わる。この種の優占性がどのような要因で決まるかは解っていない (TAKAMURA and WATANABE 1988)。

3. 光合成

霞ヶ浦における *Microcystis* の光一光合成曲線は光飽和型を示し、強光による阻害は認められなかった (TAKAMURA *et al.* 1985)。PAERL ら (1985) も野外から採取した *M. aeruginosa* について同様の結果を得ている。ただし培養株は強光による阻害があり、培養株の生理的な性質を野外の個体群に適用する難しさを指摘している。図2に *Microcystis* の最大光合成速度 (P_{max} : $gO_2chl. a^{-1}h^{-1}$) と光一光合成曲線の初期勾配 (ϕ : $(gO_2chl. a^{-1}h^{-1})(\mu E. m^{-2}s^{-1})^{-1}$) の季節変化を示す。最大光合成速度は以下の式に示すとおり水温 (WT: $^{\circ}C$) の関数として表すことができ、 $11^{\circ}C$ に不連続点があった。

$$P_{max} = 3.2 e^{0.08WT} \quad (11^{\circ}C \leq WT) \quad \dots\dots(1)$$

$$P_{max} = 0.77 e^{0.13WT} \quad (4^{\circ}C \leq WT < 11^{\circ}C) \quad \dots\dots(2)$$

$$P_{max} = 0 \quad (WT < 4^{\circ}C) \quad \dots\dots(3)$$

光一光合成曲線の初期勾配で表される量子収率は、 $11^{\circ}C$ 以下では $0.097 (gO_2gchl. a^{-1}h^{-1})(\mu E. m^{-2}s^{-1})^{-1}$ と温度により変化しなかったが、それ以下になると低くなった。従って *Microcystis* は $11^{\circ}C$ 以下の低水温では急速に光合成活性が落ちると考えられる。ROBERTS (1984) は *M. aeruginosa* が優占する南アフリカの Hartbeespoort Dams で $12^{\circ}C$ から $29^{\circ}C$ の範囲で(1)式に極めて近い値を得ている。後述するように冬の越冬細胞は光合成は全く行っていないが、水温を上げるとすぐ光合成を開始する。*Microcystis* の成長に水温が重要な環境要因となっていることはまちがいない。

PARSONS ら (1984) はいくつかの培養藻及び自然の植物プランクトン群集の最大光合成速度 (P_{max}) と初期勾配 (ϕ) の比較を行った。 $25-30^{\circ}C$ での *Microcystis* の P_{max} 値 ($21.2-31.1 gO_2gchl. a^{-1}h^{-1}$) と ϕ 値 ($0.097 (gO_2gchl. a^{-1}h^{-1})(\mu E. m^{-2}s^{-1})^{-1}$) をこれらの数値と比較すると双方とも最も高い値をもつ部類に属する。

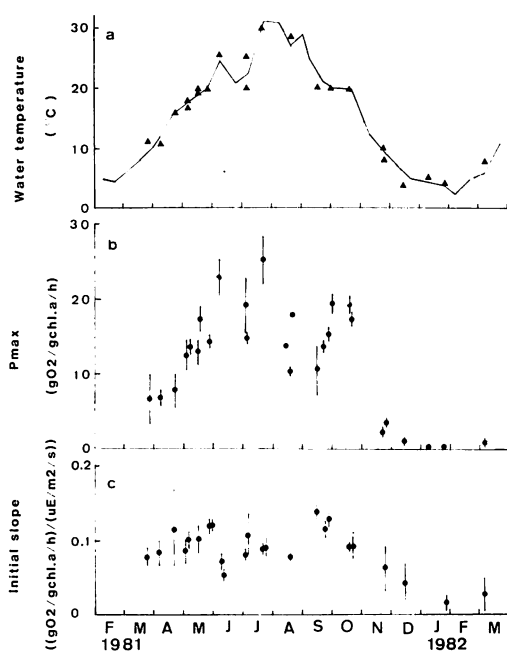


Fig. 2 (a) Seasonal changes in water temperature. The solid lines shows the temperature of lake water. Solid triangles indicate water temperature at the time of the photosynthesis measurement. (b) Seasonal changes in maximum photosynthetic rate (P_{max}) of *Microcystis*. Bars indicate 95% confidence intervals (c) Seasonal changes in initial slopes of photosynthesis-light curves of *Microcystis*. Bars indicate S.D. (TAKAMURA *et al.* 1985)

つまり、水温の高い時期での *Microcystis* の光合成速度は、他の藻と比較しても全光量域で大変高いと言える。また、後述するように、*Microcystis* は細胞内にガス胞 (gas vesicles の集合体) を持ち水表面に集積する性質がある。集積した *Microcystis* は、光エネルギーを利用しやすいが反面、強光、過酸素、炭酸塩不足といった生物にとって好ましくない環境にもさらされていることになる。PAERL ら (1985) は野外から採取した *Microcystis* の光合成速度は、ガラス瓶で測定するより紫外線を通す石英の瓶で測定した方が高いことを見つけた。同じ所から採取した真核の藻はすべて反対の結果、つまり石英の瓶で測定した方が低くなった。野外の表層から採取した *Microcystis* や、石英のフラスコで培養した *Microcystis* は、クロロフィル *a* に対するカロチノイドの割合が著しく増える。カロチノイドは紫外域または近紫外域に吸収帯があり、光エネルギーを吸収してクロロフィルに渡しているため、光合成の効率が上がると考えられる。一方、カロチノイド

の合成を diphenylamine で阻害すると光酸化をおこすので、カロチノイドは光から藻を保護する役目も果している (PAERL ら 1983, PAERL 1984)。同様に水の華を形成する藻の *Anabaena oscillarioides* では大気中の CO_2 をよく利用できるという報告がある (PAERL and USTACH 1982) ので、*Microcystis* にもそのような性質がある可能性は高い。こういった生理的な性質が植物プランクトン群集内での *Microcystis* の優位性に関係していると思われる。

4. 垂直分布と光合成速度の日変化

風のない穏やかな日の霞ヶ浦では *Microcystis* は明け方は水表面に日中は水深 1.2-1.8 m 付近に多く分布している (TAKAMURA and YASUNO 1984)。他の温帯域の湖では、OKINO (1973) や REYNOLDS (1973) が夜から明け方は表層に集積し、日中は均一になると報告している。赤道直下の George 湖では夜から明け方は均一になるが日中は下層部に多くなる (GANF 1974)。このように、*Microcystis* は強光下では下へ、弱光または暗条件下では上へとほぼ一日周期で垂直移動している。よく知られている様に水の華を形成するラン藻は細胞内に gas vesicle を持つ。日中光合成を行うと光合成産物が細胞内にたまり (GRANT and WALSBY 1977) また、光によりカリウムの吸収が促進され (ALLISON and WALSBY 1981)、細胞内の膨圧が増加し耐圧性の低い gas vesicle が壊れ沈む。反対に暗所にいると光合成が進まず、光合成産物が消費され細胞内の膨圧が減少し gas vesicle ができ、浮いてくると説明されてきた。しかし、こういったメカニズムで説明できるのは gas vesicle の耐圧性が弱い *Anabaena flos-aquae* (OLIVER and WALSBY 1984) など一部の種類に限られる。*Microcystis aeruginosa* の場合は、gas vesicle の耐圧性が強く膨圧では壊れず、細胞内の炭水化物の含量の変化で浮沈の調節を行っているらしい。つまり明期に炭水化物が細胞内に蓄積し、細胞密度が上がり沈み、暗期にこれらは消費され軽くなり浮いてくる (KROMKAMP and MUR 1984, THOMAS and WALSBY 1985)。こういった浮沈のメカニズムの研究は幾つかの培養株 (群体を形成せず実際の野外の形態と異なる) を用いて解明されてきたが、野外の *Microcystis* についてはまだ明らかでない。

霞ヶ浦に隔離水界を設置して、安定同位体の ^{13}C (sodium carbonate) と ^{15}N (nitrate) を早朝に投入しどのサイズの生物に炭素と窒素が移行していくかを調

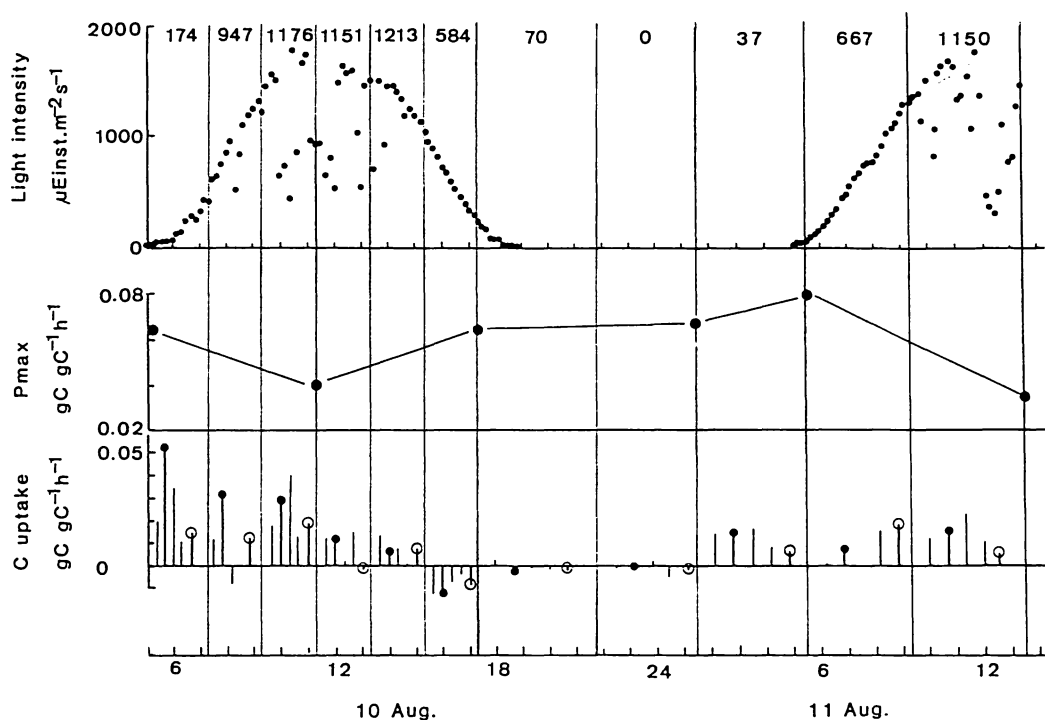


Fig. 3 Diurnal changes in the light intensity, photosynthetic capacity measured by BOD bottles, and photosynthesis of each size class of phytoplankton measured in 8 m^{-3} bag from early morning of 10 August to noon of 11 August, 1982. The 5 bars indicate carbon uptake rates of $>94 \mu\text{m}$, $40\text{--}94 \mu\text{m}$ (closed circle), $20\text{--}40 \mu\text{m}$, $10\text{--}20 \mu\text{m}$, $0.6\text{--}10 \mu\text{m}$ (open circle) size class of phytoplankton. The biomass of the $40\text{--}94 \mu\text{m}$ (closed circle) and the $0.6\text{--}10 \mu\text{m}$ (open circle) size classes was larger than the other size classes. (modified from OTSUKI *et al.* 1985).

べた研究 (OTSUKI *et al.* 1985) で, *Microcystis* の光合成速度の日変化が明らかになった。図3は1982年8月10-11日の隔離水界内での上から光量, 植物プランクトン (90%以上が *Microcystis*) の潜在光合成速度, サイズ別植物プランクトンの現場での光合成速度を示す。潜在光合成速度は早朝, 夕方, 真夜中に比べ, 日中は低かった。原因としては, 日中に細胞内のクロロフィル含量が減る, 光呼吸による, などが考えられるがよく解っていない。一方, 現場での炭素の取り込みは早朝が最も高く徐々に低くなり, 日没前の3-4時間はほとんどゼロになった。従って, 一日の生産のほとんどは午前中に行われると言える。George湖においても *Microcystis* の一日の生産量の78%が午前中に行われたという報告がある (GANF and HORNE 1975)。このことは藻自身の潜在光合成能が日中に下がることと, *Microcystis* が早朝は表層に日中は下層に分布するためであると考えられる。言い換えると *Microcystis* は潜在光合成能の高い早朝に水表面に分布することで効率良く光合成を行っていると言える。穏やかな日の霞

ケ浦では, 無機態窒素やオルソリン酸は下層部に多く分布しており (TAKAMURA 1987) こういった垂直移動は栄養塩吸収の面からみても有利である。夏の霞ケ浦では真夜中から午前中は, 風速 2 m s^{-1} 以下と静かで午後に風速が $4\text{--}5 \text{ m s}^{-1}$ となる日が多い。こういった日の *Microcystis* の垂直分布は朝方は表層に, 午後は均一になる。つまり潜在光合成能の高い朝方は表層で効率よく光合成を行い, 午後は風による攪乱作用のため, 栄養塩が供給されやすい。霞ケ浦のこういった気象環境も *Microcystis* の高い生産性の維持に役だっていると言える。

5. 栄養塩

一般に湖の一次生産量を規定する栄養塩でまず考えるのは, リン, 次に窒素である。リンについてはいずれも *Microcystis aeruginosa* の培養株で次のことが明らかになっている。リンの吸収速度が細胞内のリンの濃度と細胞外のリンの濃度, 成長速度が細胞内のリンの

濃度の関数で表せること (OKADA *et al.* 1982), 余剰なリンは細胞内に polyphosphate bodies として蓄積されること (JACOBSON and HALMANN 1982) である。しかし、すでに述べたように、*Microcystis* が優占するような湖では、*Microcystis* の増加とともに湖水中のオルソリン酸が増加し、硝酸塩と亜硝酸塩が湖水中から無くなる傾向がある。同様のことは霞ヶ浦でも確認されている (大槻ら 1981)。従って、夏の霞ヶ浦でリンが *Microcystis* の成長を制限しているとは考えられない。

窒素についてはどうか。 *Microcystis* は窒素をアンモニア態、硝酸態、尿素の形で吸収する (TAKAMURA *et al.* 1987)。明条件下での取り込み速度は、暗条件下のそれよりも高いが、光量により大きな差はなく、強光による阻害も認められなかった。暗条件下での取り込み速度は明条件の取り込み速度を 100 とすると、アンモニア態窒素で 60-90、硝酸態窒素で 18-

27、尿素で 71 であった。取り込み速度と各態窒素の濃度の関係は、hyperbolic な関数で表され、最大取り込み速度 (V_{max} : h^{-1}) はアンモニア態で 0.15-0.17 h^{-1} 、硝酸態で 0.025-0.046 h^{-1} 、尿素で 0.040 h^{-1} と他の植物プランクトンと比較して極めて高い値であった (TAKAMURA *et al.* 1987)。図 4 は霞ヶ浦での *Microcystis* の発生初期、中期、及び後期における、アンモニア態窒素の取り込み速度とその濃度の関係を示す。発生初期の細胞内の窒素含量は、中期と後期に比べ多かった。取り込み速度はこの細胞内の窒素含量に対応して変化し、窒素含量の多い時は初期勾配 (V_{max}/K_s value) は低く、少なくなる後半に高くなった。つまり細胞内の窒素含量が減ると低濃度での取り込み速度を上げ、効率良くアンモニアを吸収する。硝酸態窒素の取り込み速度についても同様であった。

霞ヶ浦高浜入りでは *Microcystis* が増え始めると硝

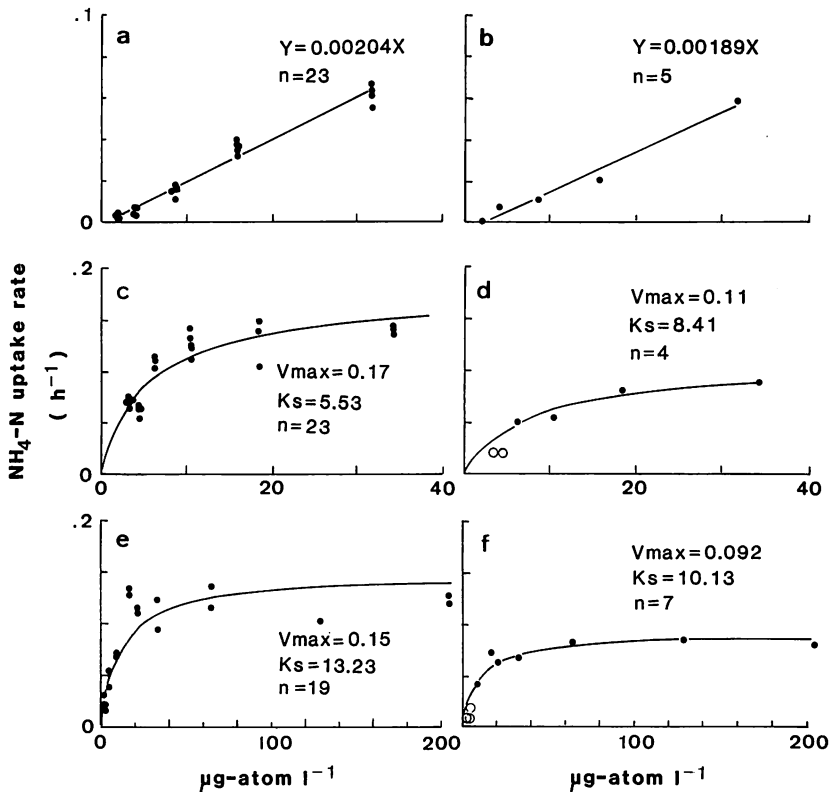


Fig. 4 Uptake rate of ammonium per weight of particulate nitrogen in relation to ammonium concentration: (a) measured on 18 July in the light; (b) 18 July in the dark; (c) 8 August in the light; (d) 8 August in the dark; (e) 30 August in the light; (f) 30 August in the dark. The curves of nitrogen uptake rate versus the ambient nutrient concentration fitted Michaelis-Menten kinetics ($V = V_{max}S/(K_s + S)$), where V_{max} is the maximum uptake rate and K_s is the half-saturated constant). (TAKAMURA *et al.* 1987).

酸態窒素はなくなってしまう。一方、アンモニア態窒素の水中の現存量は小さく、年間を通してあまり変化しない。因みに、1982-1985年の4年間の夏期のアンモニアの濃度の平均値は 1.86 ± 1.43 (S. D.) $\mu\text{g-atom l}^{-1}$ (大槻ら 1984)である。霞ヶ浦の植物プランクトンの C/N 比や光合成速度の測定値から判断するかぎり、*Microcystis* が厳しい窒素不足の状態にあるとは考えにくい。従って、霞ヶ浦の *Microcystis* はこの少ないアンモニアを効率良く利用しているのであろう。アンモニアの turn-over time はおよそ0.7-2.6時間となり、霞ヶ浦では動物プランクトンの排出や *Microcystis* 自身の分解により、このアンモニアは夏の間極めて速い速度で供給されていると言える。

6. 動物プランクトンによる摂食圧

植物プランクトンの現存量変動を解析する場合、動物プランクトンによる摂食圧及び次章に述べる沈降は現存量を減少させる重要な外的要因と考えられる。植物プランクトンは、食われにくいように大型の群体を作ったり、沈みにくいようにさまざまな付属物をつけたり、そのための防御機構をもつように進化してきたとも言える。動物プランクトンの摂食については枝角類についての研究が多い。霞ヶ浦でも夏はこのグループが優占する (HANAZATO and YASUNO 1985)。枝角類は枝で水流をおこし餌となる藻類を濾過して集めるため filter feeder と呼ばれている。水の華を形成するラン藻は 1)糸状や群体を形成するため *Daphnia* など大型の枝角類の濾過器を詰まらせる、また、小型の枝角類にはサイズが大きく物理的に食えない、2)餌としての栄養価に乏しく摂食しても成長や産仔が阻害される、3)毒素をもつ、などの理由から餌として不適當であるという研究例が多い (例えば ARNOLD 1971, LAMPERT 1981)。*Microcystis* についても培養株を用い実験室内で幾つかの研究がなされている。NIZAN *et al.* (1986) は *Microcystis aeruginosa* の無菌株 (群体を形成しない) 12株を *Daphnia magna* に食わせた。そして、どの strain も *Scenedesmus* より摂食速度は低いが、strain により摂食速度がかなり異なること、摂食の拒絶と株の毒性との間には必ずしも相関がないことを示した。一方、LAMPERT (1982) は *Microcystis aeruginosa* の単藻株 (群体を形成しない) を13種の枝角類に食わせ、動物プランクトンの種類によって毒に対する感受性が異なり、大型の *Daphnia* 類は感受性が高く小型の *Bosmina* や *Ceriodaphnia* では低かったと報告してい

る。FULTON and PAERL (1987 b) は体のサイズに関係なく多くの枝角類にとって、*Microcystis aeruginosa* は有毒で栄養価に乏しく、かつ同時に存在する栄養価の高い餌の摂食を阻害すると結論した。さらに、コペポダの仲間は *Microcystis* の摂食を避けるメカニズムを持ち、輪虫類の *Brachionus calyciflorus* は *Microcystis* の毒素に抵抗性を持ち、小型の枝角類のいくつかは群体をつくる *Microcystis* を食べることができないなど、*Microcystis aeruginosa* に対する動物プランクトンの対応は種によりかなり異なることを示した。このように、*Microcystis* は動物プランクトン (特に枝角類) には良い餌とはならないというのが共通の結論となっている。実際の湖での *Microcystis* と動物プランクトンとの関係は、もっと複雑に違いない。

実際の野外でラン藻による水の華が発生すると、動物プランクトンの種構成は変化し大型の枝角類や輪虫類が増えるという報告が幾つかある (例えば GLIWITZ 1977)。霞ヶ浦においても *Microcystis* が大量発生している間、*Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina fatalis*, *B. longirostris* など小型の枝角類の生産量が 3-5 g dry wt. m^{-3} と一年中で最も高くなる (HANAZATO and YASUNO 1985)。このことについて、これは 1)糸状性又は群体を作るラン藻が大型の枝角類の枝を詰まらせるため、同時に存在する他の栄養物の摂取が阻害され、かつ、そのため呼吸量が上がってしまう、2)大型の枝角類は糸状性又は群体を作るラン藻を摂取できるため、藻が持っている毒の影響を受けやすい、との仮説がある。しかし、群体を作る *Microcystis* の場合、実験からこれらの仮説は検証できていない (FULTON and PAERL 1987 a)。これらの小型の枝角類は 20 μm 以下の小さなサイズの餌しか食えない (MORGAN 1980)。そこで夏の霞ヶ浦の動植物間関係を解く一つの手がかりとして植物プランクトンのサイズ別現存量、光合成活性、呼吸量及び生産量を求めた (TAKAMURA *et al.* 1986)。*Microcystis* が増え始めると 40 μm 以上の植物プランクトンの量が増えるため、相対的に 20 μm 以下の植物プランクトンの現存量は少なくなるが、それでもクロロフィル *a* 量にして 10-40 mg m^{-3} 程度存在する。霞ヶ浦の場合6月中は 20 μm 以下の植物プランクトンでは珪藻の占める割合が多いが *Microcystis* が増え始めると段々と *Microcystis* の小さいコロニーが多くなり、20 μm 以下の植物プランクトンの優占種となる。図5に夏の植物プランクトンのサイズ別光合成速度の変化を示す。一般に、小さなサイズの植物プランクトンの成長速度や光合成速度は大きなサイズの植

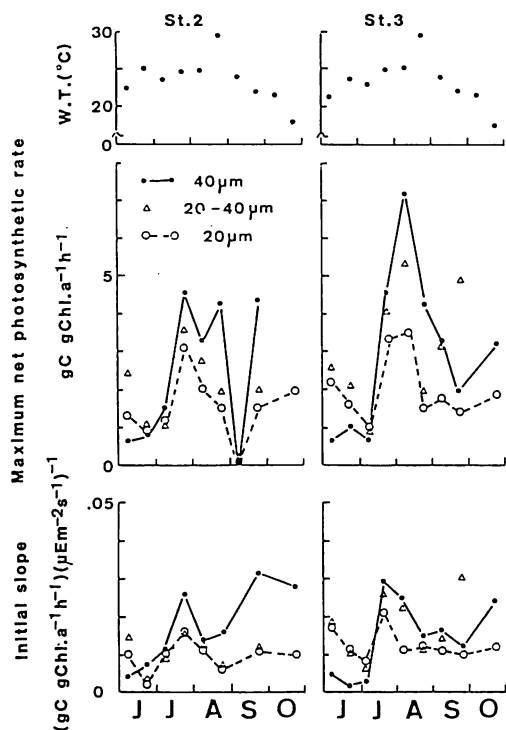


Fig. 5 Seasonal changes in the water temperature, the maximum photosynthetic rate and the initial slope of photosynthesis-light curve of each size class at two stations (in Takahamiri Bay in 1982 (TAKAMURA *et al.* 1986).

物プランクトンより大きい。この事実は培養藻でも、多くの淡水域、海域の自然群集でも確かめられている (MALONE 1980)。しかし、霞ヶ浦では7月に *Microcystis* が優占すると $20\ \mu\text{m}$ 以下の小さなサイズの植物プランクトンの光合成速度は $40\ \mu\text{m}$ 以上の大きなサイズの植物プランクトンのそれより小さくなる。さらに、この小さなサイズの植物プランクトンは現存量が小さいのに呼吸量が非常に大きい (TAKAMURA and YASUNO 1988)。先にも述べた様にサイズが違ってても優占種は *Microcystis* であるので、小さなサイズの呼吸量が高いのは付着細菌の活性が高いためと考えられる。以上の事実から、霞ヶ浦の夏の $20\ \mu\text{m}$ 以下の植物プランクトンは分解を受けて崩れた *Microcystis* で構成されていると考えた。また、 $20\ \mu\text{m}$ 以下の植物プランクトンの生産量だけでは霞ヶ浦の枝角類の生産量を説明できず (TAKAMURA *et al.* 1986)、もし、霞ヶ浦の枝角類が $20\ \mu\text{m}$ 以下の分画の餌を食べていると仮定すれば、大きなコロニーから小さいサイズ分画への植物プランクトンの移行がかなりあると考えざるをえない。

先に述べた (第4章) 隔離水界を用いた実験で、植物プランクトンの $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ と $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ の比は安定同位体 ^{13}C , ^{15}N 投入後すぐ上がるが、動物プランクトンの $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ と $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ の比は約8-10時間後から上がり始める (OTSUKI *et al.* 1985)。この事実はこのとき優占していた *Bosmina fatalis* が、小さなサイズの *Microcystis* があってもこれを直接食べていないことを意味する。HANAZATO and YASUNO (1987) は *Moina micrura* が霞ヶ浦から採取した *Microcystis* の群体をバラバラにしたものは食わないのに、*Microcystis* を分解させるとよく食べることを示した。*Bosmina fatalis*, *B. longirostris* も分解した *Microcystis* を利用できるらしい (HANAZATO 1987)。BERN (1987) はスウェーデンの Norrviken 湖で *Diaphanosoma brachyurum* が *Microcystis wesenbergii* に付着した細菌は摂取せず、free-living の細菌を好んで食べることを示した。*Microcystis* を含むラン藻が大量発生する Mendota 湖では細菌の年間生産量は $100\text{--}200\ \text{gC m}^{-2}$ と大変大きく、動物プランクトンに食われるのはその内せいぜい1割程度であるとの報告がある (BROCK 1985)。このように富栄養湖で生産性の高い細菌がこれらの枝角類の餌となっていると考えられるが、霞ヶ浦でどうかは今後の検討課題である。以上のことから、霞ヶ浦において *Microcystis* の大量発生時に、小型の枝角類が優占するが、これらは *Microcystis* を直接摂食してその現存量を減少させる要因とはなっていないと言える。

7. 沈降と分解

植物プランクトンの沈降速度は藻類の種、大きさや形、また生理条件により変わる。藻類のグループ別では一般に珪藻の沈降速度は大きい、水の華を形成する *Anabaena* や *Aphanizomenon* の沈降速度は小さい (FALLON and BROCK 1980, SOMMER 1984)。 *Microcystis* については比較的大きいほうではないと言われていた (例えば LIVINGSTONE and REYNOLDS 1981)。特に成層期、循環期が明確なイギリスの Blelham Tarn に設置された大型の隔離水界である Lund Tube では、秋に湖水が循環し始めると同時に、*Microcystis* の現存量が減り、*Microcystis* の沈降量が大きくなる。従って沈降が *Microcystis* の現存量の減少の重要な要因と考えられている (OLIVER *et al.* 1985)。Mendota 湖では、*Microcystis* の沈降量が秋に急に増えるということはないが、やはり、沈降が現存量の減少の重要な要因と結論している (FALLON and BROCK 1980)。上記の

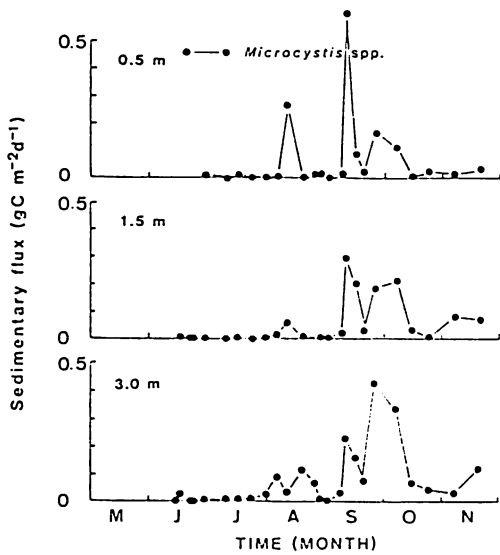


Fig. 6 Changes in the sedimentary flux of *Microcystis* spp. at depths of 0.5, 1.5, and 3.0 m in 1983 (TAKAMURA and YASUNO 1988).

湖と異なり、夏の水温が30℃を越え、明確な成層期、循環期の区別がない霞ヶ浦ではどうであろうか。

霞ヶ浦高浜入りの水深 3.5 m の地点の水面から 0.5 m, 1.5 m 及び 3.0 m の位置にセディメントトラップを設置し、おのおのの植物プランクトン種別に藻類態（クロロプラストがある生きた）炭素と POC（懸濁態炭素）の沈降量を測定した (TAKAMURA and YASUNO 1988)。図 6 は藻類態での *Microcystis* の沈降量を示す。この図で明らかのように *Microcystis* は 7-8 月の発生初期から中期にかけてはほとんど沈まず、発生後期に多く沈む。*Microcystis* の沈降速度は 6-8 月, 9 月, 10 月での平均値がそれぞれ $0.0045 \text{ m day}^{-1}$, 0.020 m day^{-1} , 0.24 m day^{-1} と後半になるほど高い値になったが、6 月に出現した珪藻の *Synedra* の $0.2-1.0 \text{ m day}^{-1}$ 6-7 月と 10 月に出現した *Melosira* の $0.2-1.7 \text{ m day}^{-1}$ などと比較するといずれも極めて小さかった。上記のヨーロッパやアメリカの湖の例と比べると、霞ヶ浦の *Microcystis* は沈降による個体群の損失が極めて少ない。特に、発生初期はほとんど沈降しない。こうした違いは、やはり霞ヶ浦の夏の水温が高いこと、明確な成層期、循環期がないことによるのではないかと今のところは考えている。実際 Mendota 湖の夏の植物プランクトンの光合成速度は霞ヶ浦のその約半分 (KONOPKA and BROCK 1978)、霞ヶ浦の *Microcystis* の活性は上記の湖に比べかなり高いと言える。しかし発生後期になると、霞ヶ浦でもやはり他の

湖と同様により多くの *Microcystis* が湖底泥に沈降し、一部はそこで越冬する。こうした沈降はどういったメカニズムで起こるのだろうか。

一般に自然界の植物プランクトンの沈降速度は、指数増殖期よりも静止期や衰退期に増える (SOMMER 1984)、また、培養実験では栄養塩が枯渇すると沈降速度が増えることが示されている (SMAYDA 1970, TITAN and KILHAM 1976)。実際、水の華を形成するラン藻である *Aphanizomenon flos-aquae* の培養株をリン制限にすると gas vesicle の体積はあまり変わらないのに、細胞内の polysaccharide の含量が増え藻体は沈む (KONOPKA et al. 1987) という報告がある。具体的に細胞内の成分と構造がどのように変わるのか解らないが、霞ヶ浦での *Microcystis* の秋の沈降速度の増加の一つの要因としてこれと同じような機構が考えられるかもしれない。しかし、OLIVER ら (1985) は、Blelham Tarn の Lund Tube でセディメントトラップや湖底泥中に沈んだ *Microcystis* を取り出し、細胞の主要成分の重量と gas vesicle の体積との測定から細胞密度を計算した結果、すべてのサンプルで gas vesicle の体積が大きく主要成分の重量では細胞が沈むのに不十分であり、また gas vesicle の耐圧性も強く、膨圧に湖底泥までの水圧を加えても gas vesicle は壊れないことを示した。沈んでいる *Microcystis* を湖水で洗うと約半分は浮いてくるため、これらは鉄分の多い有機または無機のコロイド (このコロイドは無酸素の深水層で溶けていた鉄が循環期に酸化され形成されたと考えている) が付着して沈んだのであろうと結論した。成層期と循環期の区別が明確でない霞ヶ浦ではこのような説は適用できず、*Microcystis* の浮沈をめぐる問題はまだまだ謎の部分が多い。

図 7 は *Microcystis* 及び霞ヶ浦に優占する他の植物プランクトンの炭素量としての分解速度と水温の関係を示す (相崎・高村 1986, TAKAMURA 1987)。このような分解速度は藻類種によりかなり違い、ラン藻の *Anabaena flos-aquae* や黄色べん毛藻ではかなり速いが、珪藻の *Synedra* では遅かった。*Microcystis* の分解速度は水温の関数として表すことができ、単位水温当りの分解速度の傾きが大きい。つまり 30℃では極めて速く 20℃では遅くというように分解速度に水温が大きな要因となった。そして、10℃付近での分解はほとんど起こらないと考えられた。先の Lund Tube の場合、*Microcystis* の沈降は 10 月にピークに達する。この時期は水温が 11-12℃であるため、この時沈んだ *Microcystis* は分解をあまり受けず、湖底泥で越冬するであ

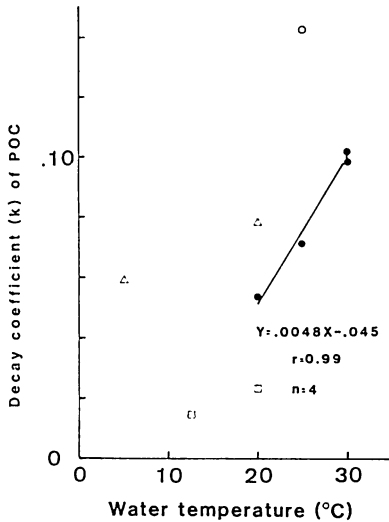


Fig. 7 Relationship between water temperature and decay coefficient ($C_B = C_{Ae^{-kt}}$, C_B : concentration after t days, C_A : initial concentration, k (d^{-1}): decay coefficient). *Microcystis*, closed circle; *Anabaena flos-aquae*, open circle; *Synedra rumpens*, open square; and chrysophyceae, open triangle. (TAKAMURA 1987).

う。しかし、霞ヶ浦の場合、沈降量の多い9月後半から10月前半の水温はまだ20°C前後で、この時期に沈んだ *Microcystis* は湖底泥上で分解されてしまうと考えられる。9章でも述べるが越冬個体群の現存量は藻類態で沈降する *Microcystis* の総量のたかだか1%にすぎず、99%は湖底泥中で分解されてしまう。霞ヶ浦で越冬する *Microcystis* は、もっと水温が下がる11月以降に沈む個体群に違いない。

図8は霞ヶ浦高浜入りの各水深での藻類態の炭素量および POC の量で表した沈降量の季節変化を示す。水中に珪藻はまだ多い6月から7月前半は両者の間に差がない、つまりこの期間の沈降量のほとんどは生きた状態の珪藻であるが、*Microcystis* が増え始めると POC と藻類態の差、つまりデトライタスの炭素量が多くなる。勿論、この POC の沈降量の中には生きている細菌や動物プランクトンの死骸なども含まれるが、細菌の現存量は小さいし、動物プランクトンの生産量は POC の沈降量のせいぜい10%にすぎない。従って、これらデトライタスはほとんど *Microcystis* 起源であり、霞ヶ浦では *Microcystis* は水中で分解を受けデトライタス化した後に湖底泥に沈降し、そこでさらに分解を受けると考えられる。分解が始まるとアンモニアの溶出がすぐ始まる(相崎・高村 1986, TATAMURA 1987)が、先にも述べた様に、このアンモ

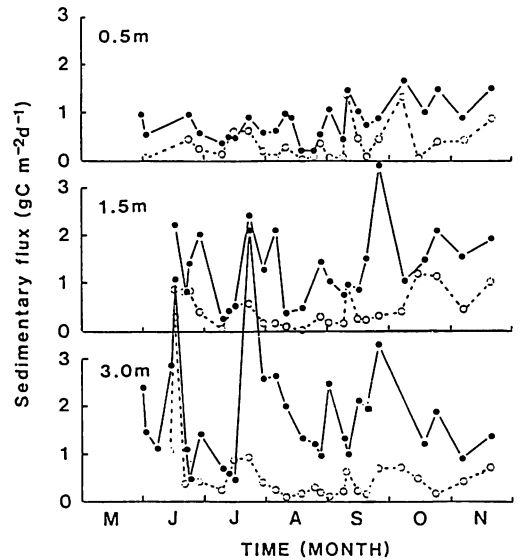


Fig. 8 Changes in the sedimentary flux of total algal carbon (○) and of POC (●) at depths of 0.5, 1.5 and 3.0 m in 1983. (TAKAMURA and YASUNO 1988).

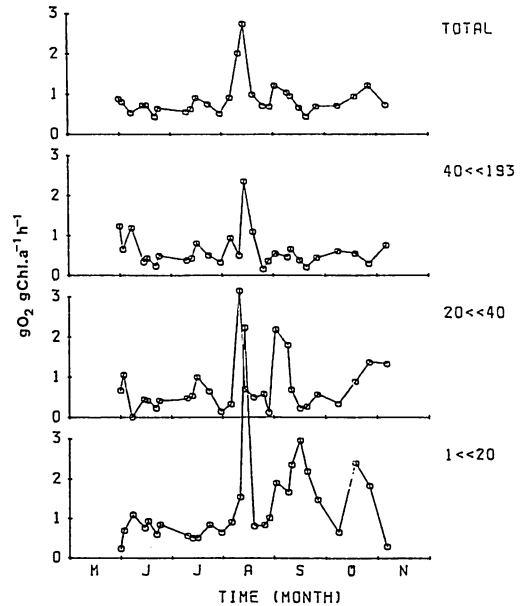


Fig. 9 Changes in the respiration rate per unit chlorophyll a of each size class of phytoplankton in 1983. (TAKAMURA and YASUNO 1988)

ニアは *Microcystis* の窒素源として次の生産を支えている。図9は植物プランクトンのサイズ別呼吸速度の季節変化を示す。第6章で示したようにどのサイズの植物プランクトンも *Microcystis* が優占している。

1-20 μm の呼吸速度は他のサイズのものより大きく、しかもその量が9月に著しく上がる。これは *Microcystis* の分解がこの時期とくに活発になることを示している。炭素の収支計算からも同様の結果が得られた (TAKAMURA and YASUNO 1988)。

山本 (1986) がまとめているように、藻食性アメーバが、水の華を形成している *Anabaena* の消滅を引き起こすという例は幾つかの湖で観察されており、日本でも近年木崎湖で報告されている。しかし、*Microcystis* でこの様な例の報告はまだない。*Microcystis* を溶解する微生物には、ウィルス、細菌、放線菌、カビそしてアメーバなどが知られている (山本 1986)。繊毛虫が *Microcystis* を摂食している例もある (TAKAMURA and YASUNO 1983)。では、霞ヶ浦で *Microcystis* の分解にいかなる微生物が関与し、どのくらいの速度で *Microcystis* を分解しているのか。残念ながらこうした問題も今後の研究課題である。霞ヶ浦でも *Microcystis* の現存量が最高になった後、ラン藻の *Anacystis nidulans* や *Anabaena cylindrica* を宿主とする溶解微生物の細菌、カビ、アメーバなどが増加する (YAMAMOTO 1981) との報告がある。また、KONDA (1985) は *Microcystis* が優占する東京の碑文谷池で、10-11月の *Microcystis* の分解期に 1-35 μm の小さなサイズの懸濁態に付着する細菌の属組成が複雑になると報告しており、こうしたさまざまな微生物が *Microcystis* の分解に重要な役割を果していることは確かである。

8. 越 冬

Microcystis が冬に栄養細胞の状態では湖底泥にいることはすでに何人かの研究者によって観察されていた。霞ヶ浦では湖底泥の表層部 2 cm までのところに多くの *Microcystis* のコロニーが存在していた。水中のコロニーが初夏に増え秋から冬にかけて減るのに比べ、底泥中には8月の終わりから9月の始めにかけて増え始め冬の間その現存量を維持し春から夏にかけて減少する。冬の湖底泥中に存在する *Microcystis* の現存量は同時期の水中のその100-1000倍にのぼり (図10)、ほとんどの *Microcystis* は湖底泥中で越冬すると考えられる。湖底泥中から採取した越冬個体群の光-光合成曲線は20°Cでの測定では強光による阻害は認められず、光飽和型の光-光合成曲線を示した。最大光合成速度 (P_{max} : $\text{gO}_2\text{chl. a}^{-1}\text{h}^{-1}$) は、10-15 $\text{gO}_2\text{chl. a}^{-1}\text{h}^{-1}$ と夏に水中で発生している *Microcystis* の P_{max} (18-21 $\text{gO}_2\text{chl. a}^{-1}\text{h}^{-1}$) より低いものの冬に水中から採取したコロニーの P_{max} (5-10 $\text{gO}_2\text{chl. a}^{-1}\text{h}^{-1}$) に比べると有意に高かった。一方、湖底泥中から採取した *Microcystis* の越冬個体群の光-光合成曲線の初期勾配 (Φ : $(\text{gO}_2\text{chl. a}^{-1}\text{h}^{-1})(\mu\text{E. m}^{-2}\text{s}^{-1})^{-1}$) も夏の水中の個体群と同じか、もしくは高い値であった。従って、湖底泥中の栄養細胞は冬の低温下では光合成を行っていないが、温度をあげ光照射を行うとすぐに光合成を開始できることが明らかになった (TAKAMURA et al. 1984)。湖底泥中の細胞と夏の水中に存在する細胞の生理的な違いの研究はないが、湖底泥中の細胞

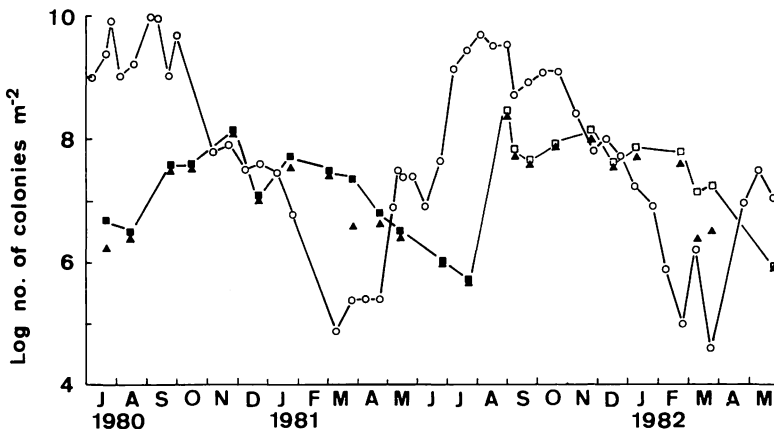


Fig. 10 Seasonal variation in the standing crop of *Microcystis*. ○ colonies m^{-2} in the sei sediment; △ colonies m^{-2} in the upper 2 cm layer of sediment; □ colonies m^{-2} in the sediment estimated from the examination of the upper 2 cm layer of sediment (TAKAMURA et al. 1984)

が細胞内に炭水化物をためこんでいるらしいことは十分想像される。

THOMAS and WALSBY (1986) は *Microcystis* の浮沈と水温の関係を調べ、一旦強光により沈んだ *Microcystis* を暗条件にすると20℃では再び浮いてくるのに8℃では、細胞内の炭水化物が使われずガス胞の形成もおこらず浮いてこない事を示した。霞ヶ浦では春、水温が15℃前後になると湖底泥中の *Microcystis* のコロニーが減少し水中でのコロニーが増加する。これは湖底泥に沈んでいた *Microcystis* が代謝活性をとりもどし、細胞内の炭水化物を消費し水中に浮いてくるからと考えたと説明がつく。浮いてきた *Microcystis* は光合成を開始し、次期のブルームへとつながっていくと考えられる。

9. *Microcystis* が優占する湖の生態系の特徴

湖が富栄養化してくると生態系の炭素の循環はどのように変化するか。勿論、細菌、植物プランクトン、動物プランクトン、魚といった生態系の構成要素の現存量は増え、おのおのの循環速度も大きくなる。が、そのバランスがどう変化するか。まず、植物プランクトンの現存量の増え方が他の構成要素より著しくなる。それに伴い、植物プランクトンの沈降量が増える。一方、植物プランクトンから動物プランクトンへの炭素の流れの割合は小さくなり、逆に植物プランクトンから細菌への流れが増える。この場合の細菌は、植物プランクトンの光合成による体外代謝産物を利用する割合が増えるのではなく（この割合はむしろ減少する）、植物プランクトンの cell lysis から出る有機炭素を利用する細菌への流れが増えると RIEMANN ら (1986) は述べている。こうして植物プランクトンから細菌へと流れた炭素のより多くが動物プランクトンへと移行する。また、富栄養化が進行すると藻食魚が増え植物プランクトンから魚への流れも増えると考えられている。*Microcystis* が大量発生するような過栄養湖の炭素の循環もこのような傾向の延長と考えてよいと思う。以下に具体的に述べるが、*Microcystis* が大量発生している間は、植物プランクトンから動物プランクトンへの流れがほとんどなくなってしまうと考えられる。一方、植物プランクトンから細菌を通り湖底泥へ沈降していく経路が大きくなる。

図11に *Microcystis* を中心とした霞ヶ浦高浜入りの炭素の循環速度を1983年の実測値をもとに示した。*Microcystis* の年間総生産量は 418 gC m^{-2} で、この内

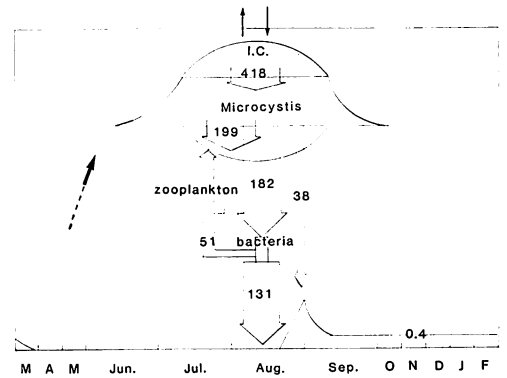


Fig. 11 Carbon flow (gC m^{-2}) of *Microcystis* in Takahamairi Bay of Lake Kasumigaura.

199 gC m^{-2} は呼吸で無機化される。 38 gC m^{-2} は藻類態のまま湖底泥に沈み99%はそこで分解されデトリタスとなり 0.4 gC m^{-2} が湖底泥で越冬し、次期のブルームの種となる。残りの 182 gC m^{-2} は湖水中で分解を受け、 131 gC m^{-2} はデトリタスの炭素として沈み湖底泥中でさらなる分解を受けると考えられる。この差の 51 gC m^{-2} は *Microcystis* を湖水中で分解する細菌の呼吸となり、動物プランクトンは *Microcystis* を直接食べずこうした細菌を食べていると考えられる。実測値がないので光合成により *Microcystis* が排出する DOC (溶存有機炭素) から細菌への炭素の流れが抜けているなどまだ不完全で今後の修正が必要である。*Anabaena*, *Aphanizomenon* と *Microcystis* が大量発生する Mendota 湖では藻類態のまま沈む植物プランクトンの量が、デトリタスとして沈降する量と同じくらいに考えられ、また、植物プランクトンから動物プランクトンへの経路も細菌から動物プランクトンへの経路よりは大きいとしている (BROCK 1985) など、湖による違いもあるかもしれない。

謝 辞

霞ヶ浦での研究は引用文献で示した通り、国立公害研究所生物環境部水生生物生態研究室 安野正之室長、花里孝幸研究員、生物環境管理研究室 岩熊敏夫室長、計測技術部 大槻 晃室長、及び臨湖実験施設相崎守弘主任研究官との共同研究の成果である。また野外調査では、水質土壌環境部 海老瀬潜一室長、福島武彦・大坪國順両主任研究員、計測技術部 河合崇欣主任研究員、生物環境部 春日清一主任研究員にも御助力いただいた。以上の方々に深謝します。また、原稿の校閲は国立公害研究所生物環境部 近藤矩朗室長および水質土壌環境部 渡辺 信主任研究員にしていただいた。記して感謝します。

引用文献

- 相崎守弘・高村典子 1986. 植物プランクトンの分解による栄養塩の回帰. 国立公害研究所研究報告, **96**: 29-44.
- ALLISON, E.M. and WALSBY, A.E. 1981. The role of potassium in the control of turgor pressure in a gas-vacuolate blue-green alga. *J. Exp. Bot.*, **32**: 241-249.
- ARNOLD, D.E. 1971. Ingestion, assimilation, survival, and reproduction by *Daphnia pulex* fed seven species of blue-green algae. *Limnol. Oceanogr.*, **16**: 906-920.
- BERN, L. 1987. Zooplankton grazing on [methyl-³H]thymidine-labelled natural particle assemblages: determination of filtering rates and food selectivity. *Fresh. Biol.*, **17**: 151-159.
- BROCK, T.D. 1985. A eutrophic lake-Lake Mendota, Wisconsin. Springer-Verlag, New York.
- FALLON, R.D. and BROCK, T.D. 1980. Planktonic blue-green algae: production, sedimentation, and decomposition in Lake Mendota, Wisconsin. *Limnol. Oceanogr.*, **25**: 72-88.
- FULTON III, R.S. and PAERL, H.W. 1987a. Effects of colonial morphology on zooplankton utilization of algal resources during blue-green algal (*Microcystis aeruginosa*) blooms. *Limnol. Oceanogr.*, **32**: 634-644.
- FULTON III, R.S. and PAERL, H.W. 1987b. Toxic and inhibitory effects of the blue-green alga *Microcystis aeruginosa* on herbivorous zooplankton. *J. Plankton Res.* **9**: 837-855.
- GANF, G.G. 1974. Diurnal mixing and the vertical distribution of phytoplankton in a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). *J. Ecol.* **62**: 611-629.
- GANF, G.G. and HORNE, A.J. 1975. Diurnal stratification, photosynthesis and nitrogen-fixation in a shallow, equatorial Lake (Lake George, Uganda). *Fresh. Biol.*, **5**: 13-39.
- GLIWICZ, Z.M. 1977. Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in a eutrophic lake. *Ekol. Pol.*, **25**: 179-225.
- GRANT, N.G. and WALSBY, A.E. 1977. The contribution of photosynthate to turgor pressure rise in the planktonic blue-green alga *Anabaena flos-aquae*. *J. Exp. Bot.*, **28**: 409-415.
- HANAZATO, T. and YASUNO, M. 1985. Population dynamics and production of cladoceran zooplankton in the highly eutrophic Lake Kasumigaura. *Hydrobiologia*, **124**: 13-22.
- HANAZATO, T. 1987. Ecological studies on zooplankton in a eutrophic lake in the blooming season of blue-green algae. Sc. D. Thesis. Tokyo Metropolitan Univ., Tokyo.
- HANAZATO, T. and YASUNO, M. 1987. Evaluation of *Microcystis* as food for zooplankton in a eutrophic lake. *Hydrobiologia*, **144**: 251-259.
- 茨城県水産試験場 1912. 茨城県霞ヶ浦北浦漁業基本調査報告 茨城県
- ICHIMURA, S. 1958. On the photosynthesis of natural phytoplankton under field conditions. *Bot. Mag. Tokyo*, **71**: 110-116.
- ICHIMURA, S. and ARUGA, Y. 1958. Some characteristics of photosynthesis of fresh water phytoplankton. *Bot. Mag. Tokyo*, **71**: 261-269.
- JACOBSON, L. and HALMANN, M. 1982. Polyphosphate metabolism in the blue-green alga *Microcystis aeruginosa*. *J. Plankton Res.*, **4**: 481-488.
- KONDA, T. 1985. Differences in bacterial floras among different size fractions of suspended particles in a hypertrophic pond. *Jpn. J. Limnol.* **46**: 247-255.
- KONOPKA, A. and BROCK, T.D. 1978. Changes in photosynthetic rate and pigment content of blue-green algae in Lake Mendota. *Appl. Environ. Microbiol.*, **35**: 527-532.
- KONOPKA, A., KROMKAMP, J. and MUR, L.R. 1987. Regulation of gas vesicle content and buoyancy in light- or phosphate-limited cultures of *Aphanizomenon flos-aquae* (Cyanophyta). *J. Phycol.*, **23**: 70-78.
- KROMKAMP, J.C. and MUR, L.R. 1984. Buoyant density changes in the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* due to changes in the cellular carbohydrate content. *FEMS Microbiology Letters* **25**: 105-109.
- LAMPERT, W. 1981. Inhibitory and toxic effects of blue-green algae on *Daphnia*. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **66**: 285-298.
- LAMPERT, W. 1982. Further studies on the inhibitory effect of the toxic blue-green *Microcystis aeruginosa* on the filtering rate of zooplankton. *Arch. Hydrobiol.*, **95**: 207-220.
- LIVINGSTONE, D. and REYNOLDS, C.S. 1981. Algal sedimentation in relation to phytoplankton periodicity in Rosterne Mere. *Br. Phycol. J.*, **16**: 195-206.
- MALONE, T.C. 1980. Algal size. p. 433-463. In I. MORRIS (ed.), *The physiological ecology of phytoplankton*. Blackwell Sci. Pub., Univ. California Press.
- MORGAN, N.C. 1980. Secondary production, p. 247-340. In E.D. LECREN and R.H. LOWE-MCCONNELL (eds.), *The functioning of freshwater ecosystems*. Cambridge Univ. Press.
- NIZAN, S., DIMENTMAN, C. and SHILO, M. 1986. Acute toxic effects of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* on *Daphnia magna*. *Limnol. Oceanogr.*, **31**: 497-502.
- OECD 1982. Eutrophication of waters. OECD,

- Paris.
- OKADA, M., SUDO, R. and AIBA, S. 1982. Phosphorus uptake and growth of blue-green algae, *Microcystis aeruginosa*, Biotechnology and Bioengineering, **14**: 143-152.
- OKINO, T. 1973. Studies on the blooming of *Microcystis aeruginosa*. Jap. J. Bot., **20**: 381-402.
- OLIVER, R.L. and WALSBY, A.E. 1984. Direct evidence for the role of light-mediated gas vesicle collapse in the buoyancy regulation of *Anabaena flos-aquae* (Cyanobacteria). Limnol. Oceanogr., **29**: 879-886.
- OLIVER, R.L., THOMAS, R.H., REYNOLDS, C.S. and WALSBY, A.E. 1985. The sedimentation of buoyant *Microcystis* colonies caused by precipitation with an iron-containing colloid. Proc. R. Soc. Lond. **B223**: 511-528.
- 大槻 晃・河合崇欣・相崎守弘 1981. 霞ヶ浦高浜入りにおけるリンおよび溶存無機態窒素の動態。国立公害研究所研究報告, **22**: 3-21.
- 大槻 晃・岩熊敏夫・河合崇欣・相崎守弘 1984. 霞ヶ浦における富栄養化現象の傾向。国立公害研究所研究報告, **51**: 1-10.
- OTSUKI, A., AIZAKI, M., IWAKUMA, T., TAKAMURA, N., HANAZATO, T., KAWAI, T. and YASUNO, M. 1985. Coupled transformation of inorganic stable carbon-13 and nitrogen-15 isotopes into higher trophic levels in a eutrophic shallow lake. Limnol. Oceanogr. **30**: 820-825.
- PAERL, H.W. and USTACH, J.F. 1982. Blue-green algal scums: An explanation for their occurrence during freshwater blooms. Limnol. Oceanogr., **27**: 212-217.
- PAERL, H.W., TUCKER, J. and BLAND, P.T. 1983. Carotenoid enhancement and its role in maintaining blue-green algal (*Microcystis aeruginosa*) surface blooms. Limnol. Oceanogr., **28**: 847-857.
- PAERL, H.W. 1984. Cyanobacterial carotenoids: their roles in maintaining optimal photosynthetic production among aquatic bloom forming genera. Oecologia (Berlin), **61**: 143-149.
- PAERL, H.W., BLAND, P.T., BOWLES, N.D. and HAIBACH, M.E. 1985. Adaptation to high-intensity, low-wavelength light among surface blooms of the cyanolacterium *Microcystis aeruginosa*. Appl. Environ. Microbiol. **49**: 1046-1052.
- PARSONS, T.R., TAKAHASHI, M. and HARGRAVE, B. 1984. Biological Oceanographic Processes, Pergamon Press, pp. 330.
- REYNOLDS, C.S. 1973. Growth and buoyancy of *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenkin in a shallow eutrophic lake. Proc. R. Soc. Lond. **B. 184**: 29-50.
- REYNOLDS, C.S. and WALSBY, A.E. 1975. Waterblooms. Biol. Rev. **50**: 437-481.
- RIEMANN, B.M., PERSSON, L. and JOHANSSON, L. 1986. Carbon metabolism and community regulation in eutrophic, temperate lakes. p. 267-279. In B. RIEMANN and M. SØNDERGAARD (eds.) Carbon dynamics in eutrophic, temperate lakes. Elsevier, NY.
- ROEART, R.D. 1984. Factors controlling primary production in a hypertrophic lake (Hartbeespoort Dam, South Africa). J. Plankton Res., **6**: 91-105.
- SOMMER, U. 1984. Sedimentation of principal phytoplankton species in Lake Constance. J. Plankton Res., **6**: 1-14.
- SMAYDA, T.J. 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev., **6**: 1-14.
- TAKAMURA, N. 1987. Ecological studies on *Microcystis* in hypertrophic Lake Kasumigaura. Ph. D. Thesis, Nara Women's University, Nara.
- TAKAMURA, N. and YASUNO, M. 1983. Food selection of the ciliated protozoa, *Condylostoma vorticella* (Ehrenberg) in Lake Kasumigaura. Jpn. J. Limnol., **44**: 184-189.
- 高村典子・岩熊敏夫・安野正之 1984. 霞ヶ浦の植物プランクトンの現存量と一次生産 (1981-1983) 及びラン藻類の生産特性。国立公害研究所研究報告, **51**: 11-56.
- TAKAMURA, N. and YASUNO, M. 1984. Diurnal changes in the vertical distribution of phytoplankton in hypertrophic Lake Kasumigaura, Japan. Hydrobiologia **112**: 53-60.
- TAKAMURA, N., YASUNO, M. and SUGAHARA, K. 1984. Overwintering of *Microcystis aeruginosa* Kütz. in a shallow lake. J. Plankton Res. **6**: 1019-1029.
- TAKAMURA, N., IWAKUMA, T. and YASUNO, M. 1985. Photosynthesis and primary production of *Microcystis aeruginosa* Kütz. in Lake Kasumigaura. J. Plankton Res. **7**: 303-312.
- TAKAMURA, N., IWAKUMA, T. and YASUNO, M. 1986. Photosynthesis of size-fractionated phytoplankton population in hypertrophic Lake Kasumigaura, Japan. Arch. Hydrobiol. **108**: 235-257.
- TAKAMURA, N., IWAKUMA, T. and YASUNO, M. 1987. Uptake of ¹³C and ¹⁵N (ammonium, nitrate and urea) by *Microcystis* in Lake Kasumigaura. J. Plankton Res. **9**: 151-165.
- TAKAMURA, N., IWAKUMA, T. and YASUNO, M. 1988. Primary production in Lake Kasumigaura, 1981-1985. Jpn. J. Limnol. (suppl.) (in press).
- TAKAMURA, N. and WATANABE, M.M. 1988. Seasonal changes in the biomass of four *Microcystis* species in Lake Kasumigaura. Jpn. J. Limnol. (suppl.) (in press).
- TAKAMURA, N. and YASUNO, M. 1988. Sedimentation of phytoplankton populations dominated by *Microcystis* in a shallow lake. J. Plankton Res. **10**

- (in press).
- 丹下 孚・加瀬林成夫・小出悟郎・林 忠彦 1957. 昭和25年度霞ヶ浦湖沼観測報告。茨城県水産振興場研究報告。2: 1-10.
- THOMAS, R.H. and WALSBY, A.E. 1985. Buoyancy regulation in a strain of *Microcystis*. J. General Microbiol., **131**: 799-809.
- THOMAS, R.H. and WALSBY, A.E. 1986. The effect of temperature on recovery of bouyancy by *Microcystis*. J. General Microbiol., **132**: 1665-1672.
- TITMAN, D. and KILHAM, P. 1976. Sinking in freshwater phytoplankton: Some ecological implications of cell nutrient status and physical mixing processes. Limnol. Oceanogr., **21**: 409-417.
- YAMAMOTO, Y. 1981. Observation on the occurrence of microbial agents which cause lysis of blue-green algae in Lake Kasumigaura. Jpn. J. Limnol., **42**: 20-27.
- 山本鎔子 1986. 藻のパソジーン。p.439-504. 秋山・有賀・坂本・横浜編, 藻類の生態。内田老鶴圃, 東京。