

陸水学におけるプランクトン研究の動向と今後の問題点

(総 説)

富 川 哲 夫

目 次

1. はじめに	159
2. 陸水域に生めるプランクトンの位置	159
3. 陸水域におけるプランクトン相互の関係	160
4. プランクトンによる湖の分類	161
5. 陸水プランクトン研究の重要性	162
6. 陸水プランクトン研究の今後の問題点	162

1. はじめに

地球上の生物は生態上二つの大きな群に区別することができ、その一つは陸生生物で、他の一つは水生生物である。前者は大気中の必要ガス（酸素、二酸化炭素）を利用して生活し、後者は水中に溶けている物質を利用して生命を維持している。水生生物の大部分は海洋に生活するが、一方内陸部にある水域もまた生物に富み、いわゆる海洋生物に対して陸水生物とよんでいる。また内陸部の水域は必ずしも淡水のみとは限らないので広い意味をもった陸水という方が適当であり、現在では一般にこの用語が用いられている。しかし陸水の大部分は淡水であるので淡水生物が大部分を占めることになる。

陸水の物理、化学的性状と、それらの環境に生息する生物を対象に、その因果関係を研究する学問がすなわち陸水学であり、陸水に生息する動植物を対象に生物学的研究を主体として発達した学問が陸水生物学と解釈されよう。

これらの学問の発達是比较的新らしく、19世紀の終り頃からしだいに盛んになって現在に至っているが、現在では学問体系の整った自然科学として発展している。以上のごとく陸水学の発展にともない陸水中における個々の生物の分類、生態などがつぎつぎと研究され、さらに陸水域の生物全体すなわち生物群集が研究され、最近では群集の生産量の研究が急速に発展してきている。このように陸水学または陸水生物学は生態の科学としてその本領を発揮するようになった。

陸水学の父フォーレル（1841～1912）は limnology（陸水学、湖沼学）本来の目的は「生物とその生活環境となる陸水域との相互関係を追及する生態学的研究でなければならない」という考えであったが当時の人々は必ずしも正しく理解されなかった。その後その考えの重要性

を指摘したのはドイツのティーネマンで陸水生物学の中心的課題はこれだと主張している。以上のごとく陸水学ならびに陸水生物学の研究対象はいうまでもなく陸水に生息する生物と、それをとりまく環境との相互関係を追及する学問といえるであろう。

ある区域の生物群集は、その区域の生活環境に依存して生命を維持しているばかりでなく、その区域の生活環境にはたらきかけて、その性状を変えてしまう例がしばしばみられる。つまり生活環境と生物群集との間には複雑な相互作用がはたらいており、湖でも同様であって生物が激しく増殖して、その結果湖中に多量の有機物がたまってくると、その湖はしだいに富栄養化の方向に進む。

すなわち生物群集の活動によって環境の状態が変化した例である。したがって生物群集とそれをとりまく生活環境をあわせて研究することによって、その間の原因結果に関する循環すなわち循環因果関係を理解する手がかりが得られることになる。

このように生物群集と生活環境との間は密接不可分の関係からなりたっており、ティーネマンはこの点に基づいて湖とそれに生息する生物全体とを含めて一大有機体と考えている。この自然に存在する循環因果系を普通生態系とって陸水生物学のみならず生態学上の基本的な概念となっている。以上のことから陸水に生息する生物を対象とした陸水生物学の研究対象は陸水に生産される動植物個々の分類、生態、分布は勿論のこと、それらが群集（プランクトン、ネクトン）としての生活状態、活動の状況と生活環境となる陸水域との関係を含め、さらに湖沼や河川の生態系の構造や活動なども研究内容に含まれるものと思われる。

2. 陸水域に生めるプランクトンの位置

一般に内陸にある陸水域は海洋などと比較して面積は

著しく小さいが、しかし生物の生活環境としてはすこぶる変化に富み、むしろその変化の多様性からいえば海洋は遠く及ばない。

すなわち大は湖より河川、湧泉、溜池、溜り水など、われわれの周囲には無数といってよい程陸水域をみる事が可能である。それらの多種多様な生活環境の特徴に応じて種々の動植物が生活しており、より多く変化に富んでいる。生物の生活と密接な関係にある水の物理的または化学的性質を測定することが海洋よりも比較的容易であるので、生態学的見地からする陸水自身の研究も現在ではかなり進んでいる。

陸水域はその状態によって湖沼とか池のような静水と、溪流や河川のような流水とに大別することが行われているが、しかしその生活環境が静水と流水とを問わず広く陸水中に生息する生物を生態学的に大別するとつぎの四つに分けることができる。

- 1 ベントス
- 2 ネクトン
- 3 プランクトン
- 4 ネウストン

であるが、これらの生物が湖または池という生態系の中で共存して生活しているので同一の環境の中では当然生物相互の複雑な対立関係が成立する。すなわち同種間または異種間相互の競争と生物相互の食物連鎖の関係がそれである。したがって陸水中におけるプランクトンの位置関係は単独で存在するものではなく湖沼の生態系の中で主要な一環をしめていることが理解される。陸水におけるプランクトン研究で、とくに留意しなければならない点は湖沼の生態系の中で、他の生物との相互関係をよく理解し、またプランクトンのしめる生態的位置関係も十分に認識把握されていなければならない。

3. 陸水域におけるプランクトン相互の関係

自然水域において植物プランクトン群集と動物プランクトン群集は食う一食われるの関係を軸として密接に結びついている。この点については古くから多くの研究が行われているが、それにもかかわらず両者の関係は明確になっているとはいえない。このことについて従来の研究の多くは、両者の食う一食われるのつながりに重点を置きながら両者それぞれの、または一方だけの生産を明らかにしようとする立場がとられていた。しかし最近ではさらにもう一つの流れ、すなわち水中の物質循環の立場からみて、動物のはたらきが植物の生産にどのように影響しているかを明らかにしようとする研究が生じた。動物プランクトンはその摂取、同化、排出活動を通じて餌を同化し、その一部を体外に排出してゆくが、その排

出物はほとんど無機態で構成されているので、物質の分解者としてきわめて重要な役割を果していることが理解される。動物プランクトンのこのような面については古くから Redfield, et al. (1937) によって指摘され、その後 Cushing (1959) や Steele (1959) などによってもその重要性が認められてきたが、仕事そのものは余りなされていなかった。Harris (1959) は動物プランクトンの窒素代謝に関して、海水中の各態窒素化合物、植物プランクトンと動物プランクトン量の季節変化、動物プランクトンの排出、植物プランクトンの増殖の実験などによって、その収支を計算しているが、その結果プランクトンが生産で用いる窒素のうち43~66%は動物プランクトンの摂取、排出活動を通じて回帰してきたもの、9~12%は底生動物の排出したもの、残りの25~45%はバクテリアのはたらきなどで回帰したものであることを明らかにしている。その後 Barlow & Bishop (1966) や坂本(未発表)がリンの代謝について同様な仕事をしており、いずれも動物プランクトンの排出作用によって供給される栄養塩が植物プランクトンの基礎生産にきわめて重要な意味をもっていることを示している。

日本の普通の湖では植物プランクトンの基礎生産は浅い富栄養湖では大きく、深い貧栄養湖では小さい傾向が認められる。このような生産量の差には湖の深さや水温の差も大きく影響しているが、湖による生産者への栄養塩供給の差、とくに回帰による供給速度の差が最も支配的な要素とされている。このことは Harris (1959) の研究によってもある程度示されているが坂本(未発表)らの琵琶湖での調査によって最も明瞭に示されている。しかし実際に湖水中での植物プランクトンの増減を¹⁴C法で現場で測定したところが藻体有機炭素の量は、はるかに小さいことが判明した。このことは

- (1) 生産層より深水層へ沈降するか
- (2) 動物プランクトンによって捕食されるか
- (3) 食われずに死亡するか
- (4) 湖外へ流出するか

のいずれかによって消失していることを示すものである。

植物プランクトンの生産と動物プランクトンの関係は、植物生産の制限要因による窒素やリンの循環に対してどのようにはたらくかという面からも解析してゆくことが重要であり、これは今までの生態学の立場から二次生産の研究に欠けていた面でもある。勿論摂取量の正確な把握と同化、呼吸などの測定に基づいての研究もあわせて行わなければならない。

プランクトンの現存量の季節的消長と分布に関して植

物プランクトンと動物プランクトンの間には巨視的には正の相関が存在することは事実である。しかしある場合には動物プランクトンの少ないときは植物プランクトンが豊富であり、逆に植物プランクトンの少ないときに動物プランクトンが量的に多いという逆相関の実例が多く報告されている (Diffenbach & Sachse, 1912 : Pennington, 1941 : Anderson, et al., 1955 : Sladeczek, 1958 : 伊藤, 1955 a, 1955 b, 1957)。この植物プランクトンと動物プランクトンとの逆相関の生成機構は、普通には動物排除説 (animal exclusion theory) と捕食説 (grazing theory) の二つによって説明されている。

動物排除説の要因としては、植物プランクトンの高密度群が動物プランクトンに対して不適当な化学的環境を作ること (Hardy, et al., 1935 : 伊藤・岩井, 1965) や、動物プランクトンに対する植物プランクトンの antibiotic substance の生成 (Ryther, 1954) などがあげられる。

捕食説は大量の動物プランクトンの捕食によって植物プランクトンの現存量が、ほぼ完全に取り除かれ、そのため植物プランクトンの増殖は動物プランクトンの増殖の休止期のみ発達するとするものである (Harvey, et al., 1935)。養鱈池における“水変わり”現象はこの典型であり、また湖沼における植物プランクトンと動物プランクトンとの逆相関は、ほとんどすべてがこの捕食説によって説明されている。しかし前述の湖沼プランクトンにおける逆相関が、必ずしも認められない場合も報告されている。Pennak (1946) は植物プランクトンの現存量に対して動物プランクトンの捕食が重要な影響をあたえているという証拠はほとんどみられないと述べている。以上のごとき報告例をみると湖沼の生態系における植物プランクトンと動物プランクトンの逆相関の生成はかなり限定された条件においてのみ可能であり、これらの inverse correlation は動物プランクトンによる植物プランクトンの捕食作用が主因であり、その一部は実験的にも証明されている。

4. プランクトンによる湖の分類

湖沼をその産する動物、とくにプランクトンの指標種をもって分類しようとする試みはすでに半世紀を経過している。底生動物の指標種による分類もそれに劣らず多くの研究が発表され、その結果ある程度まで分類の妥当性が認められている。しかし湖沼の合理的な分類は湖中における全生物の生産と、それに基づく物質循環を基礎とすべきことは近年欧米における湖沼研究者が等しく主張し、研究の焦点をそれに合わそうと努めているところである。

しかしこの種の研究は未だその基本的原理を明らかに

しつつある段階であって直ちにこれをすべての湖沼に応用して、その分類を合理化するまでにはなっていない。したがって従来湖沼研究者が常用してきた動物ならびにそれに関係深い諸要素に基づく湖沼の分類は、なお十分に吟味されなければならない。

湖沼の分類には通常ベントス、ネクトンまたはプランクトンによる方法があるが、紙面の都合上主題と関係のあるプランクトンによる湖沼分類上の価値ならびに湖沼型の問題について若干述べてみたい。湖をそのプランクトンの種類の相違および量の相違によって分類しようとする試みは古くから行われている。富栄養ないし貧栄養湖沼を比較するのにプランクトン量を用いるのが便利である。貧栄養→富栄養になるにしたがって量的に大となるのは一般的現象で、水の華の出現もおおよそこの系列にしたがっている。一般に貧栄養湖沼ではプランクトンをなす動植物の種類は多いが、しかし個体数は少ない。ところが富栄養湖沼では種類はあまり多くはないが個体数が多いのが常である。しかしそれらは湖の分類には直ちに用い難く、そのうちで個体数の優越しているものを指標種としている。これは一般には植物プランクトンに求めているのが普通である。

a. 植物プランクトンの指標種と植物プランクトン係数

湖沼栄養度の指標種として植物プランクトンを用いる試みは一般にラン藻中の数種が多量に出現することをもって富栄養とし、緑藻中のツヅミモ類をもって貧栄養の特徴としている。このような生態学的に有意義な藻類の分類学上の群を指標者として用い得ることをThunmark (1945) が提案している。とくに生態学的に有意義な多数種を含む群としてはツヅミモ、Desmidiaceae と緑藻の Chlorococcales を選んでいる。その割合を“Chlorococcal-Desmidial-Quotienten”と命名している。そしてこれら両群に属する藻類はその生活環境の判定に役立つことを主張している。この両者の種類から得た係数($\frac{C}{D}$)が >1 であれば富栄養で、 <1 であれば貧栄養を示すとされているが、しかしわが国ではあまり利用されているとはいえない。

b. 珪藻とくに *Melosira* 属

Melosira 属の諸種が湖の分類に適用できるだろうということを Hustedt (1945~50) が提案している。それによると *Melosira granulata* が全くないか、または極めて少ない発生湖では *Tanytarsus* 型から中栄養の *Bathophilus* 型である。この *Tanytarsus*-*Bathophilus* 湖の指標珪藻は *Melosira islandica* subsp. *helvetica* である。貧→中の段階によって極く少数の *M. granulata*

がともに出現する。富栄養化が進み富栄養 Plumesus 型となるまでに *M. granulata* が多量に発生する。わが国で *M. italica* の出現が確かめられているのは野尻湖、青木湖、木崎湖、河口湖、芦の湖、尾瀬沼および池田湖、摩周湖、鳥取県の多鯰ガ池であり、いずれも貧栄養→中栄養と考えられる湖である。外国ではこの種の研究が進み、ある程度実用化されているようであるが、わが国においても種と環境との関連についての研究が望まれる。

c. 動物プランクトンの指標種

動物プランクトンの中では枝角類のゾウミジンコが Thunmark (1945) によりスウェーデンの湖沼での貧栄養の指標種とし、Järefelt (1952) はフィンランド湖沼では富栄養に限るとしている。輪虫類のコシブトカメノコウムシおよびフクロウムシはヨーロッパの湖沼では富栄養のところに見られるとされているが Rawson (1956) はカナダの貧栄養湖 Great Slave Lake には普通種としている。これでは一般的な指標とはなり得ない。わが国における関東以西での平地性富栄養橈脚類の指標種としては *Eodiaptomus japonicus* があげられ、また高地性貧栄養→中栄養の火山性湖沼の指標種としては *Acanthodiaptomus pacificus* があげられる。本種は小久保 (1941)、小久保・川村 (1951)、伊藤 (1953)、元田 (1953) によって詳しく報告され、いずれも貧→中栄養の諸湖および腐植性褐色湖に広く分布しているが、一般的には貧栄養性の湖沼に多い。実際には湖の分類に役立つ明確な指標種は現在のところ十分に研究されているとはいえず、プランクトンの指標種による湖の合理的な分類法の確立には、未だかなりの時間を要するものと思われる。

5. 陸水プランクトン研究の重要性

湖沼におけるプランクトンの年間消長を観察すると季節の消長ともなって種類または量が違い決して同一の状態ということはなく、正の相関または逆相関がみられる。しかもこれらの季節の消長は年々同様な傾向がみられる。このようにプランクトンの季節の消長がみられるのはプランクトンを形成している個々のプランクトン動物の発育の速度、世代の長短などによっておこることは勿論であるが、その主なものは湖水の温度、水中の光度、栄養分の種類と量、成長の促進または阻止物質のあるなしによって左右される。動物プランクトンではその食物となる植物プランクトンの消長によって影響されることが多く、植物プランクトンの増減は湖全体の有機物量によって決定され、動物プランクトンの生活は食物の種類と量の多少によって左右される。

これらの関係については Birge & Juday (1922) に

よって詳しく報告されているが、枝角類、橈脚類、輪虫類などでは比較的良好に調べられている。そのほか湖中におけるバクテリアの存在も湖中の栄養循環にはたす役割は大きい。

大型の動物プランクトンの激増した直後には植物プランクは激減し、前者が衰えると後者が再び増加することについては前述したごとくであるが、一般には植物プランクトンは湖中において光合成によって体内に有機物を合成するから、湖全体の栄養度に関して極めて大きな意義をもっている。微細な植物プランクトンはすべて湖水中に溶存している無機物をとって体内に有機物を合成するが、これらは動物プランクトンの栄養となる。植物プランクトンの有機物量はタンパク質、脂肪、炭水化物に富み、非常に栄養価の高いものであることは衆知のごとくである。

このように植物プランクトンと動物プランクトンの相互関係は、生産者と一次消費者との関係が成立し、また動物プランクトンを直接餌とするネクトンとの相互関係を明確に把握することは湖の栄養循環の上から、また湖の生態系の解明の上からも重要な問題点であり、陸水学におけるプランクトン研究の重要性が理解される。

6. 陸水プランクトン研究の今後の問題点

プランクトンの研究は野外観察から始まり、自然をよく観察することによってつぎつぎと新しい問題を提示してくれる。野外調査によって得られた結果は無数の要因の複合的な結果が多く、事実を説明するだけのことが多い。どの要因が支配的なのか相互の関係を解析するためには実験によって確かめねばならない。

そのためにはどうしても実験室で実際にプランクトンを飼育培養して観察せねばならない。しかし実際には実験室でプランクトンを飼育することは非常に困難な仕事であり、これに成功することが先決である。ここにプランクトンの室内飼育の困難さがあり、また実験上の隘路がある。今後プランクトン飼育を早急に研究開発することによって陸水生物の生産量の決定に欠くことのできない生活史の解明にも寄与できるものと思われる。さらに今後の研究課題として外部および内部形態に関する研究、体の組織学的研究、栄養生理に関する研究、体組成の生物化学的研究なども重要と思われる。また従来のプランクトン研究では動物プランクトンの生活史ならびに成長量、呼吸量、摂餌量などを詳しく調べたものは極めて少ない。水中の生産力を追及する場合に動物プランクトンの生活史を無視しては成り立たないことはいまでもないことであり、個々の動物プランクトンの生活史の解明も今後に残された重要な課題と思われる。

引用文献

- 1) Andersson, G., C. M. Comita & V. Engstrom-Heg, (1955) : Anot on the phytoplankton-zoo plankton relationship in two lakes in Washington Ecol., 36, 757-759.
- 2) Barlow, J. P. & J. W. Bishop (1966) : Phosphate regeneration by zooplankton in Cayuga Lake. Limnol. Oceanogr., 10 (Suppl), 15-24.
- 3) Birge & Judy (1922) : Limnological role of plankton. Limno. Plank., 257-259.
- 4) Cushing, D. H., (1959) : On the nature of production in the sea. Min. Agr. Fish. Invest. Lond., Ser. II, 6, 1-40.
- 5) Dieffenbach, H. & R. Sachse, (1912) : Biologische Untersuchungen an Rödertieren in Teichgewässern. Int. Rev. Hydrol. Hydrobia. Biol. Suppl., 3, 1-94.
- 6) Hardy, A. C. & R. R. Günther. (1935) : The plankton of the South Georgia whaling ground and adjacent waters. 1926-1927. Discovery Report, 11 : 1-456.
- 7) Harris, E., (1959) : The nitrogen cycle in Long Island Sound. Bull. Bingham. Oceanogr. Coll. 17 : 31-64.
- 8) Harvey, H. W. L., H. N. Cooper, M. V. Lebour & F. S. Russel, (1935) : Plankton production and its control. J. Mar. Biol. Ass., 20 : 407-422.
- 9) Hustedt, F., (1947) : Die Diatomeenflora norddeutscher Seen mit besonderer Beriicksichtigung des holsteinischen Seengebiets. Arch. f. Hydrobiol., 41 : 392-414.
- 10) —, (1950) : Diatomeenflora norddeutscher Seen mit besonderer Berücksichtigung des holsteinischen Seengebiets. Arch. f. Hydrobiol., 43 : 329-458.
- 11) 伊藤隆, (1953) : 陸水産橈脚類の自然集団に於ける変異に関する研究, 三重県大産紀要, 1 : 273-400.
- 12) —, (1955 a) : 養鰻池の水変りに関する研究, I 三重県大産紀要, 2 : 162-167.
- 13) —, (1955 b) : 養鰻池の水変りに関する研究, II 三重県大産紀要, 2 : 168-177.
- 14) —, (1957) : 養鰻池の水変りに関する研究, VII 三重県大産紀要, 2 : 509-516.
- 15) —, (1965) : アユ種苗の人工生産に関する研究 VI 木曾三川河口資源調査報告, 2 : 761-808.
- 16) Järnefelt, H., (1952) : Plankton als Indikator der Trophiegruppen der Seen. Ann. Acad. Sci. Fennicae. Ser. A, IV, Biol. 18 : 1-30.
- 17) 黒萩尚, 吉住喜好, 甲斐哲夫, (1955) : 摩周湖の湖沼学的研究, 孵化場試験報告, 10 : 1-2, 217-230.
- 18) 小久保清治, 川村輝良, (1940) 津軽十二湖のプランクトンに就て植物, 動物, 8, 12 : 6-18.
- 19) 小久保清治, (1941) : 津軽十二湖のプランクトンと其の季節的变化, 水産学雑誌, 49 : 17-43.
- 20) 小久保清治, 川村輝良, (1951) : 十和湖の湖沼学的研究, 青森県水産資源調査報告 : 1-26.
- 21) 水野寿彦, (1969) : 淡水プランクトンの研究, 遺伝23, 9. 10.
- 22) Motoda, S., (1953) : Observation on diurnal migration of plankton Crustaceans in lake Shikotsu, Hokkaido, and Tsugarujuni, Aomori, and some experiments on photo and geotropism. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Uni. 1, 1 : 1-56.
- 23) Pennak, R. W., (1946) : The dynamic of freshwater planktons. Ecol. Monogr., 16 : 341-355.
- 24) Pennington, W., (1941) : The control of the numbers of freshwater phytoplankton by small invertebrate animals. J. Ecol., 29 : 204-211.
- 25) Rawson, D. S., (1956) : Algae indicators of trophic lake types. Limnol. Oceanogr., 1 : 18-25.
- 26) 陸水生物生産測定方法論研究会, (1969) : 陸水生物生産研究法 : 1-505.
- 27) Redfield, H. T. Smith & B. H. Ketchum, (1937) : The cycle of organic phosphorus in the Gulf of Main. Biol. Bull., 37 : 421-443.
- 28) Ryther, J. H., (1954) : Inhalitory effects phytoplankton upon the feeding of *Daphnia magna* with reference to growth, reproduction and survival. Ecol., 35 : 522-533.
- 29) Sladleck, V., (1958) : A note on the phytoplankton-zooplankton relationship. *ibid.*, 39 : 547-549.
- 30) Steele, J. A., (1959) : The quantitave ecology of marine phytoplankton. Biol. Rev., 34 : 129-158.
- 31) Thunmark, S., (1945) : Zur Soziologie des süßwasserplanktons. Eine methodologisch-ökologische Studil. Folia Limno. Scand., Lund, No. 3 : 1-66.
- 32) 富川哲夫, (1962) : 鳥取県多鯨ガ池の陸水学的観察, 水産増殖, 10, 4 : 251-255.
- 33) 上野益三, (1958) : 下水内の湖沼, 1-219.
- 34) —, (1962) : 淡水生物学, 1-162.