

特集：釧路湿原達古武沼の自然再生に向けて

原著 [Original article]

達古武沼における植物プランクトンの季節変化と水平分布

中川 恵¹⁾・高村典子¹⁾・金 白虎²⁾・辻 ねむ³⁾・五十嵐聖貴¹⁾⁴⁾・若菜 勇³⁾

Seasonal changes and horizontal distribution of phytoplankton in Lake Takkobu, Kushiro Wetland

Megumi NAKAGAWA¹⁾, Noriko TAKAMURA¹⁾, Baik-Ho KIM²⁾, Nemu TSUJI³⁾, Seiki IGARASHI¹⁾⁴⁾ and Isamu WAKANA³⁾

Abstract

We investigated the seasonal changes and horizontal distribution of phytoplankton taxa in Lake Takkobu, Hokkaido. A clear seasonal succession appeared in this lake, with the unicellular alga of Chrysophyceae dominant in April, *Anabaena smithii* in early summer, *Pandorina morum* in late August, and *Cyclotella* spp. in autumn. Such a species transition seemed to be caused by changes in the amounts of soluble reactive nitrogen or in water perturbation due to heavy rain. Several species of cyanobacteria were distributed in the northern area, while some flagellates of Chrysophyceae and Chlorophyceae were distributed in the south. Canonical correspondence analysis (CCA) showed that pH and the abundance of chlorophyll *a*, alkalinity, and dissolved iron and Mg²⁺ accounted for a statistically significant amount of the variation in the assemblage composition of phytoplankton. It was suggested that the species-specific availability of HCO₃⁻ would correspond to the occurrence of phytoplankton species in Lake Takkobu.

Key words : phytoplankton, eutrophication, CCA, HCO₃⁻, water quality

摘要

2003年4～11月に達古武沼の沖域で植物プランクトンの種組成と水質の季節変化を調査した。また、同年7月に沼内25地点で行った植物プランクトンの種の分布特性と環境因子との関連を、正準対応分析(CCA)により検討した。

季節変化については、4月下旬に単細胞性の黄金色藻の一種、6月下旬～7月上旬にかけてシアノバクテリア *Anabaena smithii*、8月下旬に緑藻 *Pandorina morum*、9月上旬に珪藻 *Cyclotella* spp. が順に優占するという明瞭な遷移がみられた。優占種の入替わりは、可給態窒素の量の変化や、降雨に起因する水柱の攪乱が関係していると考えられた。水平分布については、沼の南北で出現種に明確な違いがみられ、沼北ではシアノバクテリア、沼南では鞭毛を有する黄金色藻や緑藻が分布した。CCAにより、種の分布

¹⁾ (独) 国立環境研究所 〒305-8506 つくば市小野川 16-2 National Institute for Environmental Studies, 16-2 Onogawa, Tsukuba 305-8506, Japan (連絡先 中川恵 E-mail : nakagawa.megumi@nies.go.jp)

²⁾ 韓国漢陽大学教自然科学大學生命科学科 Department of Life Science, Hanyang University, Seoul 133-791, Republic of Korea

³⁾ 阿寒湖畔エコミュージアムセンター 〒085-0467 北海道釧路市阿寒町阿寒湖温泉 1-1-1 Marimo Laboratory, Lake Akan Eco-museum Center, Akanko-onsen 1-1-1, Akan-cho, Kushiro, Hokkaido 085-0467, Japan

⁴⁾ 現住所 北海道環境科学研究センター 〒060-0819 札幌市北区北 19 条西 12 丁目 Hokkaido Institute of Environmental Sciences, N19-W12 Kita-ku, Sapporo, Hokkaido 060-0819, Japan

特性と環境因子との関連を検討した結果、pH とクロロフィル *a* 濃度は沼北、アルカリ度、溶存態鉄濃度およびマグネシウムイオン濃度は沼南で高かった。本沼の夏季の植物プランクトン種の水平分布は、植物プランクトン種の炭素の利用形態の違いと対応することが示唆された。

キーワード：植物プランクトン、富栄養化、正準対応分析、炭酸水素イオン、水質

(2005 年 12 月 21 日受付；2006 年 6 月 17 日受理)

はじめに

植物プランクトンは、湖沼生態系における主たる一次生産者であり、それを基盤として生態系の食物網構造が成り立っている (Horne and Goldman, 1994)。そのため、植物プランクトン群集の季節変化や水平分布は、湖沼生態系の構造と機能を理解する上で基本的な情報を提供する。

達古武沼は、釧路湿原東部に位置し、沼面積 1.33 km²、最大水深 1.8 m、平均水深 1.0 m、標高 3.8 m、塩素イオン濃度 45.0 mg L⁻¹ を有する海跡湖である (北海道環境科学研究センター, 2005)。北西側と南東側の陸域には、合わせて 2.32 km² の湿原草地があり、その周辺をミズナラ二次林やカラマツ植林が取り囲む。最大の流入河川である達古武川の上流には、畜産を中心とした 1.80 km² の農地が広がり、市街地はわずか (0.17 km²) である (環境省自然環境局・特定非営利活動法人トラス トサルン釧路, 2004)。

本沼の植物プランクトンについては、1987 年 10 月にプランクトンネットによる採集で *Tabellaria fenestrata*, *Diatoma elongatum*, *Melosira varians* などが記録された (田中, 1992)。また、1991 年 8 月には、沼中央部で主に *Melosira italica*, *Coelastrum* sp., *Synedra ulna*, *Eudorina* sp., *Phormidium* sp. が出現した (五十嵐ら, 1996)。ところが、2000 年 8 月には、中央部から北西側で *Anabaena circinalis* からなるアオコが認められた (Takamura et al., 2003)。これに対応するように、クロロフィル *a* 濃度も、1987 年および 1991 年 (それぞれ 7.25 μg L⁻¹, 1.79 μg L⁻¹) と比較して、2000 年には一桁高い値 (88.3 μg L⁻¹) を示した。これらのことから、本沼はこの 9 年間に急激に富栄養化したと考えられる (Takamura et al., 2003; 北海道環境科学研究センター, 2005)。さらに、1992 年までは、本沼には沈水植物群落が一面に繁茂していたと考えられる (国土地理院, 1992; 角野, 私信)。ところが、2004 年には沼南の一部で出現が認められる程度まで減少していた (高村ら, 2007)。沈水植物の出現種数も、1991 年には 12 種

が認められた (角野ら, 1992) が、2000 年には 9 種にまで減少した (Takamura et al., 2001)。これらのことから、近年の本沼で認められた急激な植物プランクトンの優占種や量の変化は、富栄養化と、沈水植物群落の消失に起因した現象の一つであると考えられる。

一般に、温帯域の湖沼では、植物プランクトンの優占は、水中の光量、水温、栄養素の可給性、水柱の物理的安定性などの物理化学的要因や、植物プランクトン種間あるいは水生植物種との資源の競合、従属栄養生物による摂食や寄生に起因する生物間相互作用などの影響を受けると言われている (Reynolds, 1984; Horne and Goldman, 1994)。Takamura et al. (2003) は、夏季の釧路湿原東部 3 湖沼 (シラルトロ湖、塘路湖および達古武沼) における植物プランクトンの種構成および現存量を調べ、優占種の分布が沈水植物の有無、窒素濃度および pH で説明される環境傾度によって規定されていることを示した。

本研究では、達古武沼沖域における植物プランクトンの種構成および現存量の季節変化を調査するとともに、夏季には水平分布の特性を調査し、季節変化や水平分布と環境要因との関連を考察した。

方法

調査地点

植物プランクトンの種構成および環境要因の季節変化に関する調査は、2003 年 4 月 11 日～11 月 18 日の間、隔週、地点 1 (Fig. 1) で実施した。地点 1 は北岸より約 180 m 沖に位置し、水深は 1.7 m で、植生はない。

水平分布の調査は、2003 年 7 月 23～24 日に地点 1 を含む 25 地点 (Fig. 1) で実施した。沼中央の地点 2 は水深 1.5 m で、植生はない。一方、沼南の地点 3 は水深 1.0 m で、沈水植物群落内に位置する (高村ら, 2007)。他の 22 地点は沿岸帯に設けた。そのうち、地点 7, 9, 12～18, 21, 22 および 24 はヒシ群落の中であった。これら調査地点の位置は、全地球測位システム (GPS) (TSC1, Trimble, CA) で計測した。

達古武沼における植物プランクトンの季節変化と水平分布

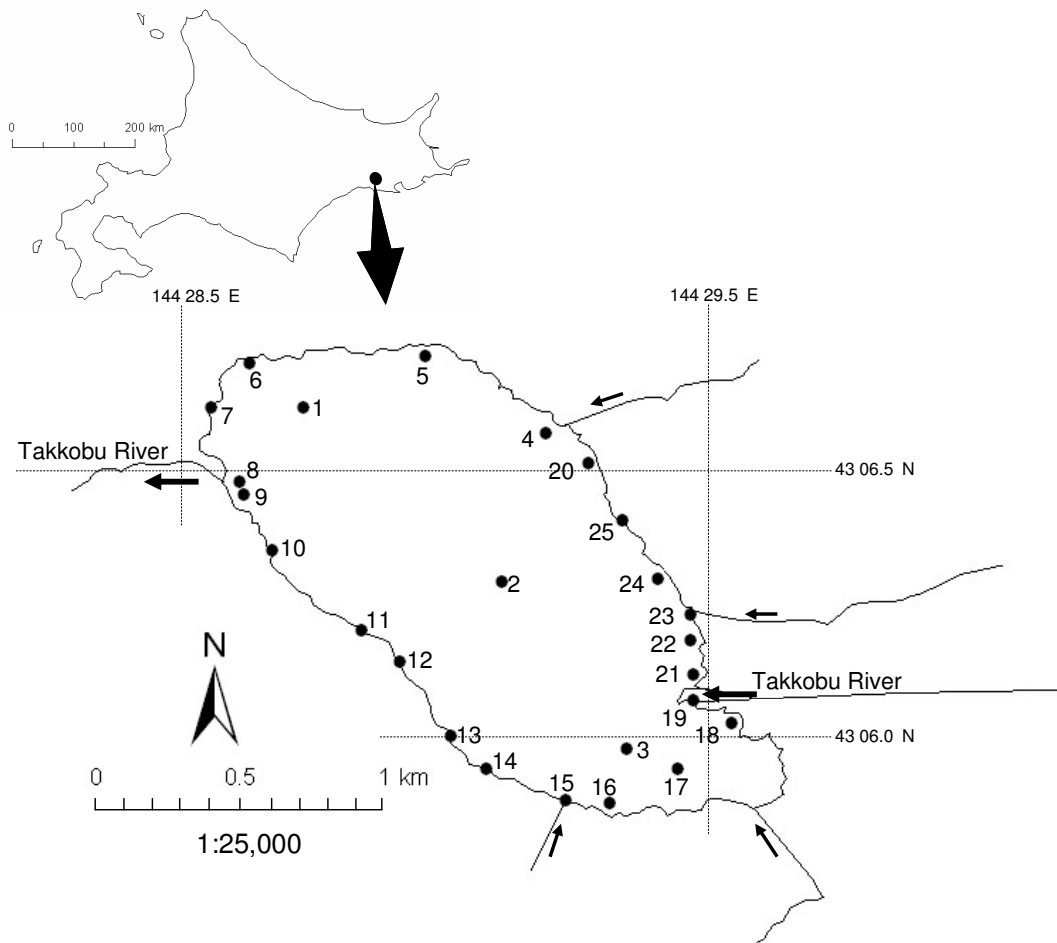


Fig. 1. Map of Lake Takkobu and sampling stations. Arrows indicate direction of water flows.
 図 1. 達古武沼の地図と調査地点. 矢印は、水の流れの方向を示す.

現場調査方法

水深は、錘を備えたメジャーで測定した。水温 (WT) と pH の季節変化は pH メーター (HM-12P, TOA, Tokyo) を用い、それぞれ深度 0.5 m で測定した。ただし、pH は 7 月 8 日より計測を開始した。夏季の水平分布調査では、WT は DO メーター (Model 58, YSI, Ohio), pH は pH メーター (HM-20P, TOA-DKK, Tokyo) をそれぞれ用い、深度 0.2 m で測定した。

試水は、直径 50 mm, 長さ 1 m のカラム採水器で鉛直採取し、水質分析用に 2 L, プランクトン計数用に 250 mL を取り分けた。水質分析用の試水は冷蔵保存した。鞭毛藻計数用の試料は、グルタルアルデヒド液で最終濃度が 1% になるように固定し、冷蔵保存した。その他の植物プランクトン種計数用の試料は、ルゴール液で固定し、室温で保存した。

日降水量と最大積雪深は、標茶アメダス (北緯 43° 18.4', 東経 144° 35.9', 釧路地方気象台) を用いた。

計数方法

鞭毛藻の計数は採取後 2 週間以内に行った。鞭毛藻 (黄金色藻 *Chromulina pyrenoidosa*, クリプト藻 *Chroomonas* spp., *Cryptomonas* spp., ハプト藻 *Chrysochromulina parva*, プラシノ藻 *Nephroselmis olivacea*) は、試水の適量を予めズダンブラック B で染色した 1.0 μm 孔径のヌクレオポアフィルター (Nuclepore Track-Etch membrane, Whatman, Middlesex, UK) 上に試料が均一になるように濾して集め、FITC 液で染色した (高村ら, 1996)。このフィルターをリン酸緩衝液でよく洗浄した後、エマルジョンオイルで包埋してプレパラートを作成し、蛍光装置 (BH2-RFL-T3, Olympus, Tokyo) を備えた正立顕微鏡 (BX50, Olympus, Tokyo) に BV- 励起フィルターを使用して葉緑体が確認された細胞を計数した。計数範囲は視野全体で、1 試料当たり 100 細胞以上になるまで視野数を増やして細胞数を計数し、1 mL 当たりの細胞数に換算した。

その他の植物プランクトンは、Utermöhl (1958) のチャンバーに適宜希釈した試水を入れて 24 時間沈降させ、上水を取り除いてから対物レンズ 40 倍を備えた倒立顕微鏡 (TMS, Nikon, Tokyo) 下で種ごとにユニット数を計数した。計数は総ユニット数が 400 以上になるまで行い、ユニット数を種おのおのの現存量 ($B: \mu\text{m}^3 \text{mL}^{-1}$) に換算した。計数するユニットは、単細胞性のものは 1 細胞、*Aphanocapsa* spp. など塊状の群体は 1 群体、*Planktothrix agardhii* などの糸状藻は長さ 25 μm の円筒体とした。体積への換算は、基本としたユニットを球体、垂体、方体、円筒などに近似させて基本となる長さを計測し (Wetzel and Likens, 1991) 計算した。長さは、顕微鏡画像 (DMRD, Leica, Wetzlar, Germany) をカメラ (HQ-130C, Nikon, Tokyo) によりコンピュータ (8500/150, Macintosh) 上に取り込み、計測ソフト (Mac Scope) を用いて計測した。

水質分析方法

クロロフィル *a* 濃度 (Chl. *a*) は、水中懸濁物をグラスファイバーろ紙 (GF/F, Whatman plc., Brentford, Middlesex, UK) 上に集めたものを、冷暗下にて 99.9 % メタノールで 1 昼夜抽出し、その抽出液の 665 nm における吸光度を分光光度計で測定した (Marker et al., 1980)。

アンモニア態窒素濃度 ($\text{NH}_4^+\text{-N}$)、亜硝酸態窒素濃度 ($\text{NO}_2^-\text{-N}$) および硝酸態窒素濃度 ($\text{NO}_3^-\text{-N}$) の測定にはグラスファイバーろ紙で濾したろ液 (以下、ろ液と記す) を用いた。 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ はインドフェノール法 (APHA, 1998), $\text{NO}_2^-\text{-N}$ はナフチルエチレンジアミン法 (APHA, 1998), $\text{NO}_3^-\text{-N}$ はカドミウムカラムで還元して $\text{NO}_2^-\text{-N}$ に変換したのちナフチルエチレンジアミン法 (APHA, 1998) で、オートアナライザー (AACS II, Bran+Luebbe K. K., Norderstedt, Germany) を用いてそれぞれ測定した。全窒素濃度 (TN) は、試水にアルカリ性下のペルオキシ二硫酸カリウムを加えて加熱分解し、 $\text{NO}_2^-\text{-N}$ に変換して測定した。溶存反応性リン濃度 (SRP) は、ろ液をモリブデン青法 (APHA, 1998) によりオートアナライザーを用いて測定した。全リン濃度 (TP) は、試水に酸性下のペルオキシ二硫酸カリウムを加えて加熱分解し、SRP に変換して測定した。

pH 4.8 アルカリ度 (Alkalinity) は試水をそのまま用い、硫酸滴定法 (JIS, 2003) で求めた。溶存態珪素濃度 (DSi) と溶存態鉄濃度 (DFe) は、ろ液に最終濃度が 1 % になるように塩酸を加えたものを、プラズマ発光分析装置

(ICAP-61E-Trace, Thermo Jarrell Ash, MA) で測定した。マグネシウムイオン濃度 (Mg_2^+) は、20 μL ループカラム (PCI-311S, TOA-DKK, Tokyo), ガードカラム (PCI-311SG, TOA-DKK, Tokyo) およびオートサンプラー (IS-200AS, TOA-DKK, Tokyo) を備えたイオン分析計 (IA-200, TOA-DKK, Tokyo) を使用してろ液を測定した。

解析

季節変化では、最大現存量が $1 \times 10^6 \mu\text{m}^3 \text{mL}^{-1}$ を超えた種について、現存量 (B) と植物プランクトンの生育に関する環境要因との相関係数を求めた。

水平分布では、正準対応分析 (CCA) を行った。CCA は、種データに環境データを組み込んで序列化を行う直接傾度分析法である。多くの多変量解析が線形回帰モデルであるのに対し、CCA は一山型であるデータセットを解析する上で、優れた長所を持つ (ter Braak and van Dam, 1989)。

解析に際しては、全 25 地点のうち出現地点数が 5 地点未満の種は、予め除外した。さらに、種おのおのの相対現存量 ($\text{TRAi} (\%)$, Larson et al., 1998) が 0.1 % 未満の種も除いた。結果として、130 出現種のうち 61 種が 5 地点以上で出現し、そのうち 36 種の相対現存量が 0.1 % 以上を示した。

$$\text{TRAi} (\%) = \left\{ \frac{\sum_{j=1} (\text{Bij} / \sum_{j=1} \text{Bij}) \right\} / 25 \times 100$$

Bij: 地点 j における種 i の現存量

36 種の現存量は対数変換 ($\text{Ln} (B+1)$) 後、除歪対応分析 (DCA) を行った。次に、Table 1 に示した 13 要因の中から、DCA 座標上の種の並びを最も説明する第一軸の地点スコアと有意に ($P < 0.05$) 相関の高い環境変数を抽出した。その結果、pH, Chl. *a*, Alkalinity, DFe および Mg^{2+} が抽出され、それらを CCA に用いる環境変数とした。最終的に、対数変換した 36 種の現存量と、平均 0, 分散 1 となるように標準化した 5 環境変数を用いて CCA を行った。Monte Carlo test を 999 回行うことで、種の並びおよび環境傾度からそれぞれ得られた地点の CCA 座標上の位置の間の相関係数が統計学的に有意であるかを検定した。

解析には PC-ORD version 4.25 (MJM Software Design, Oregon) を用い、pH は水酸化物イオン濃度に変換した値を用いた。

結果

植物プランクトン群集の季節変化

達古武沼では、優占植物プランクトン種に明瞭な季節変化が認められた。最優占種だけをみると、4月上旬には黄金色藻 *Dinobryon sertularia*、下旬には単細胞性の黄金色藻の一種が優占した (Fig. 2a)。6月上旬からシアノバクテリア *Anabaena smithii* が増加し始めて6月下旬～7月上旬まで優占し、下旬には同じく *Aphanocapsa* spp. へ交代した (Fig. 2b)。8月下旬には緑藻 *Pandorina morum* (Fig. 2c)、9月上旬と10月下旬には珪藻 *Cyclotella* spp.、10月中旬には珪藻 *Aulacoseira italica* がそれぞれ優占した (Fig. 2d)。

上記に挙げた優占種以外では、単細胞性の黄金色藻の一種のピーク時に *Cyclotella* spp. (Fig. 2d)、6月上

旬には珪藻 *Aulacoseira distans* と *Aulacoseira granulata* (Fig. 2d)、*A. smithii* の優占時にはシアノバクテリア *Anabaena viguieri* と *P. agardhii* (Fig. 2b)、*Aphanocapsa* spp. のピーク時には緑藻 *Chlamydomonas* spp. (Fig. 2c) が出現した。その後、8月上旬からシアノバクテリア *Anabaena spiroides* (Fig. 2b)、緑藻 *Pteromonas angulosa* と *Tetraedron longispinum* (Fig. 2c)、珪藻 *Cyclotella* spp.、*Rhizosolenia longiseta* ならびに *Acanthoceras zachartii* (Fig. 2d) が増加を開始した。その後、*P. morum* のピーク時には、*A. smithii* の優占時に一旦現存量を低下させた *A. distans* と共に、*A. spiroides*、*P. angulosa*、*T. longispinum* が最大値を示した。9月上旬の *Cyclotella* spp. のピーク時には、*R. longiseta* と *A. zachartii* が最大値を示した。

Table 1. Maximum, minimum, median and average of 25 stations in terms of 13 environmental variables during summer 2003.

表 1. 2003 年夏に測定した 25 地点における水質.

	Maximum	Minimum	Median	Average	
water depth	m	1.9	0.4	0.9	0.9
WT	°C	19.2	10.6	17.0	16.7
pH		8.3	6.7	7.4	7.5
Chl.a	µg L ⁻¹	130.9	1.3	60.2	59.8
TN	mg L ⁻¹	2.135	0.303	1.254	1.22
NH ₄ ⁺ -N	mg L ⁻¹	0.335	<0.002	0.131	0.146
NO ₂ ⁻ -N+NO ₃ ⁻ -N	mg L ⁻¹	0.072	<0.001	0.03	0.031
TP	mg L ⁻¹	0.29	0.066	0.156	0.159
SRP	mg L ⁻¹	0.02	0.006	0.009	0.01
Alkalinity	meq L ⁻¹	0.73	0.48	0.59	0.6
DSi	mg L ⁻¹	19.7	7.5	11.7	12.0
DFe	mg L ⁻¹	1.7	0.46	0.72	0.82
Mg ²⁺	mg L ⁻¹	2.8	1.7	1.9	2.0

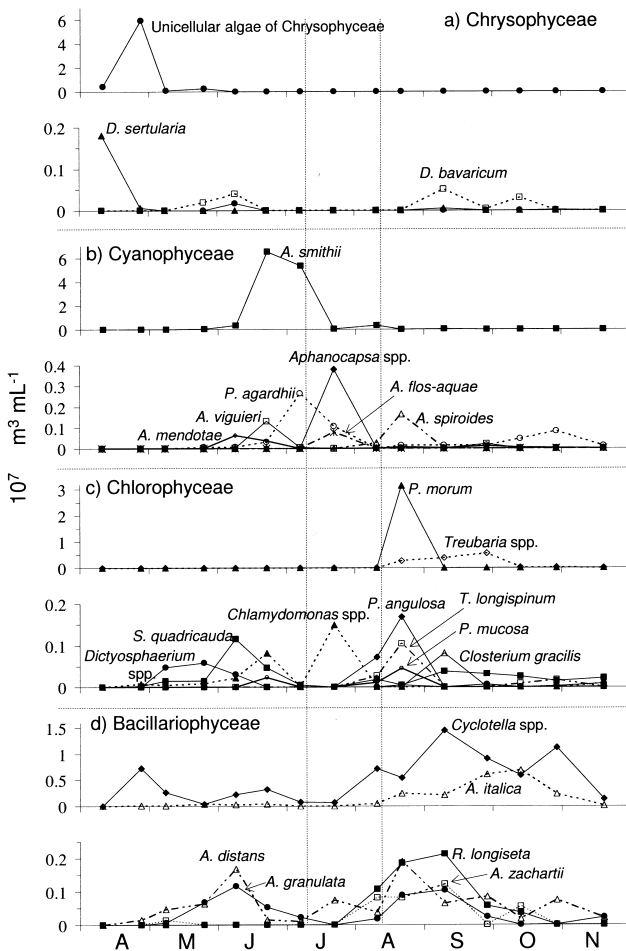


Fig. 2. Seasonal changes in main phytoplankton species. a) Chrysophyceae, b) Cyanophyceae, c) Chlorophyceae, and d) Bacillariophyceae. Dashed lines denote heavy rainfall.

図 2. 主要な種別現存量の季節変化。a) 黄金色藻, b) シアノバクテリア, c) 緑藻, d) 珪藻。点線は大雨を示す。

水質の季節変化

調査期間中、地点 1 の水深が 1.3 ~ 2.2 m の間で変化した (Fig. 3a)、4 月、7 月下旬および 8 月下旬に深くなった。4 月については、最大積雪深が 3 月下旬から 4 月上旬にかけて急激に減少した (Fig. 3b) ことから、融雪に起因すると考えられた。一方、7 月 11 日 (日降水量 106 mm) と 8 月 9 日 (139 mm) はそれぞれ記録的な大雨であった (Fig. 3b) ことから、降雨による増水に起因すると考えられた。WT (Fig. 3c) は解氷直後より上昇し、8 月上旬に最大値 (23.1 °C) に達した。pH (Fig. 3d) は 4 ~ 6 月のデータが無いが、7 月上旬に 9.1 を示し、その

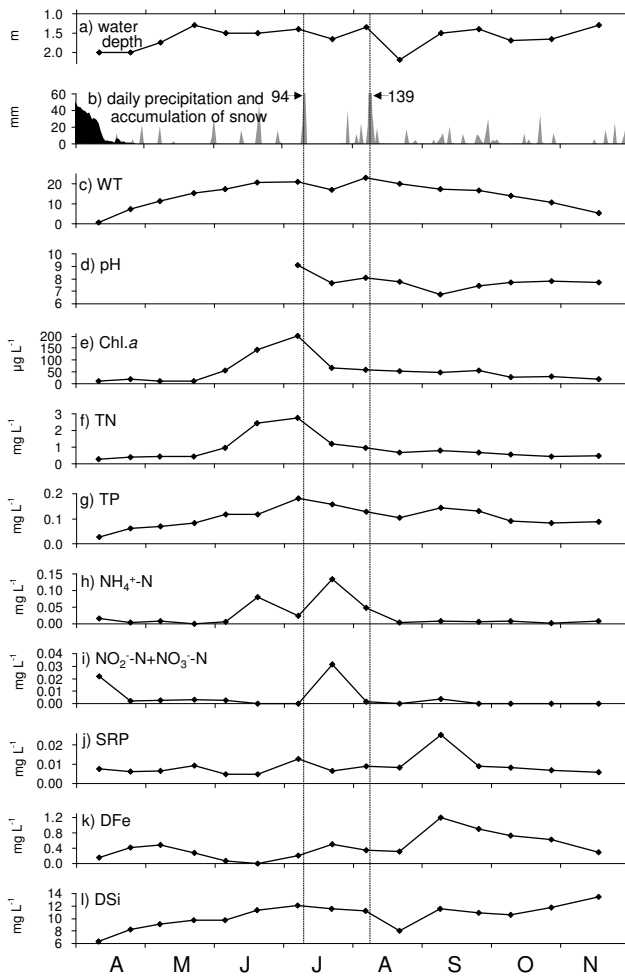


Fig. 3. Seasonal changes in a) water depth, b) daily precipitation (grey) and accumulation of snow (black), c) water temperature (WT), d) pH, and in concentrations of e) chlorophyll *a* (Chl.*a*), f) total nitrogen (TN), g) total phosphorus (TP), h) ammonium ($\text{NH}_4^+\text{-N}$), i) nitrite+nitrate ($\text{NO}_2^-\text{-N} + \text{NO}_3^-\text{-N}$), j) soluble reactive phosphorus (SRP), k) dissolved total iron (DFe), and l) soluble reactive silicon (DSi). Dashed lines indicate heavy rainfall.

図3. 環境因子の季節変化. a) 水深, b) 日降水量 (灰色) と最大積雪深 (黒色), c) 水温, d) pH, e) クロロフィル *a*, f) 全窒素, g) 全リン, h) アンモニア態窒素, i) 亜硝酸態窒素 + 硝酸態窒素, j) 溶存反応性リン, k) 溶存態鉄, l) 溶存態珪素. 点線は大雨を示す.

後は7.5 ~ 8.1の間で変動した。

調査期間中, Chl.*a* は11.9 ~ 202.6 $\mu\text{g L}^{-1}$ (Fig. 3e), TNは0.291 ~ 2.753 mg L^{-1} (Fig. 3f), TPは0.028 ~ 0.182 mg L^{-1} (Fig. 3g)の間で変化し, いずれも7月上旬に最大値を示した(下旬には低下)。これら3因子の7月におけるピークは *A. smithii* の増加に起因する (Fig. 2b) と考えられた。 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ は6月下旬と7月下旬にピークが観測され, 最大値は0.134 mg L^{-1} であった (Fig. 3h)。

一方, $\text{NO}_2^-\text{-N} + \text{NO}_3^-\text{-N}$ は < 0.001 ~ 0.032 mg L^{-1} と通年低濃度であったが, 解氷直後と7月下旬 (Fig. 3i) に若干濃度の上昇が観測された。SRP (Fig. 3j) は0.005 ~ 0.025 mg L^{-1} , DFe (Fig. 3k) は < 0.01 ~ 1.20 mg L^{-1} の間で, 共に良く似た季節変化を示し, 9月上旬に最大値を示した。DFeは6月中は低濃度であった。DSi (Fig. 3l) は6.3 ~ 13.4 mg L^{-1} の間で変化し, 通年枯渇することなく, 春季から秋季にかけて緩やかな上昇傾向を示した。

各植物プランクトン種の現存量と環境要因との関係

各植物プランクトン種の現存量と Fig. 3 に示した12の環境因子との相関のうち, 有意に高かったものを Table 2 に示す。黄金色藻 *D. sertularia* の現存量は, WT ($r=-0.61, P<0.05$) および TP ($r=-0.55, P<0.05$) と弱い負の相関を示した。シアノバクテリア *A. smithii* の現存量は Chl.*a* および TN と強い正の相関 (順に $r=0.89, r=0.93$, 共に $P<0.001$) を, *A. viguieri* は TN と弱い正の相関 ($r=0.60, P<0.05$) を, *P. agardhii* は Chl.*a* と強く TN および TP と弱い正の相関 (順に $r=0.76, P<0.001$; $r=0.70, P<0.01$; $r=0.62, P<0.05$) を示した。一方, シアノバクテリア *Aphanocapsa* spp. の現存量は $\text{NH}_4^+\text{-N}$ および $\text{NO}_2^-\text{-N} + \text{NO}_3^-\text{-N}$ と強い正の相関 (順に $r=0.82, r=0.81$, 共に $P<0.001$) を, 緑藻 *Chlamydomonas* spp. は $\text{NH}_4^+\text{-N}$ と強く $\text{NO}_2^-\text{-N} + \text{NO}_3^-\text{-N}$ と弱い正の相関 (順に $r=0.93, P<0.001$; $r=0.66, P<0.01$) を示した。シアノバクテリア *A. spiroides*, 緑藻 *T. longispinum* ならびに *P. morum* の現存量は水深と弱い正の相関 (順に $r=0.54, r=0.53, r=0.59$, いずれも $P<0.05$) を示した。緑藻 *Treubaria* spp. の現存量は DFe と弱い正の相関 ($r=0.67, P<0.01$) を, 珪藻 *R. longiseta* は SRP および DFe と弱い正の相関 (順に $r=0.69, P<0.01$; $r=0.52, P<0.05$) を, *Cyclotella* spp. は SRP と弱く DFe と強い正の相関 (順に $r=0.56, P<0.05$; $r=0.77, P<0.001$) を, *A. zacharti* は SRP, *A. italica* は DFe と弱い正の相関 (順に $r=0.68, P<0.01$; $r=0.62, P<0.05$) を示した。

夏季における植物プランクトン群集と水質の水平分布

夏季の沼内25地点における植物プランクトン種が, どのような環境傾度に基づいて分布しているのかをCCAを用いて表した (Fig. 4)。CCA第一軸の固有ベクトル値は0.149を示し, 36植物プランクトン種の分布に関する全変動0.821の18.2%を説明した。また, 第二軸の固有ベクトル値は0.051を示し, 全変動の6.2%を説明した。

達古武沼における植物プランクトンの季節変化と水平分布

Table 2. Correlation coefficients between biomass of dominant phytoplankton species and environmental variables (-: $P>0.05$; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$).

表 2. 優占した植物プランクトン種の現存量と環境因子との相関係数 (-: $P>0.05$; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$) .

	dominant day or period	maximum biomass ($\mu\text{m}^3 \text{mL}^{-1}$)	WT	water depth	Chl.a	TN	TP	$\text{NH}_4^+\text{-N}$	$\text{NO}_2^-\text{-N}+$ $\text{NO}_3^-\text{-N}$	SRP	DFe
Chrysophyceae											
<i>Dinobryon sertularia</i>	11-Apr	1.8×10^6	-0.61*	-	-	-	-0.55*	-	-	-	-
Cyanophyceae											
<i>Anabaena smithii</i>	20-Jun ~ 8-Jul	6.5×10^7	-	-	0.89***	0.93***	-	-	-	-	-
<i>Anabaena viguieri</i>	20-Jun	1.3×10^6	-	-	-	0.60*	-	-	-	-	-
<i>Planktothrix agardhii</i>	8-Jul	2.6×10^6	-	-	0.76***	0.70**	0.62*	-	-	-	-
<i>Aphanocapsa</i> spp.	23-Jul	3.8×10^6	-	-	-	-	-	0.82***	0.81***	-	-
<i>Anabaena spiroides</i>	22-Aug	1.6×10^6	-	0.54*	-	-	-	-	-	-	-
Chlorophyceae											
<i>Chlamydomonas</i> spp.	23-Jul	1.5×10^6	-	-	-	-	-	0.93***	0.66**	-	-
<i>Tetraedron longispinum</i>	22-Aug	1.1×10^6	-	0.53*	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pandorina morum</i>	22-Aug	3.2×10^7	-	0.59*	-	-	-	-	-	-	-
<i>Treubaria</i> spp.	26-Sep	5.6×10^6	-	-	-	-	-	-	-	-	0.67**
Bacillariophyceae											
<i>Rhizosolenia longiseta</i>	9-Sep	2.1×10^6	-	-	-	-	-	-	-	0.69**	0.52*
<i>Cyclotella</i> spp.	9-Sep	1.5×10^7	-	-	-	-	-	-	-	0.56*	0.77***
<i>Acanthoceras zachartii</i>	9-Sep	1.2×10^6	-	-	-	-	-	-	-	0.68**	-
<i>Aulacoseira italica</i>	10-Oct	6.9×10^6	-	-	-	-	-	-	-	-	0.62*

CCA 第一軸の正の側から順に現存量の多い種だけを記述すると、ミドリムシ藻 *Trachelomonas volvocina*, 黄金色藻 *Synura* spp., 緑藻 *Chlamydomonas* spp., シアノバクテリア *Aphanizomenon flos-aquae*, 黄金色藻 *D. sertularia*, 珪藻 *Nitzschia holsatica* の順に並んだ (Fig. 4a)。同様に、CCA 第一軸の負の側から、ミドリムシ藻 *Trachelomonas* spp. (*T. volvocina* を除く), シアノバクテリア *Aphanocapsa* spp., 珪藻 *A. italica*, ハプト藻 *C. parva*, クリプト藻 *Chroomonas* spp., シアノバクテリア *P. agardhii*, 珪藻 *A. distans*, *Nitzschia* spp. (*N. holsatica* と *Nitzschia subacicularis* を除く), *Cyclotella* spp., クリプト藻 *Cryptomonas* spp., シアノバクテリア *A. smithii* と並んだ。

25 地点における分布 (Fig. 4b) をみると、CCA 第一軸の正の側には沼南の 9 地点 (地点 3, 15 ~ 19, 21, 22, 23), 負の側には沼北の 16 地点 (地点 1, 2, 4 ~ 14, 20, 24, 25) がそれぞれ位置した。このことから、鞭毛を有する黄金色藻や緑藻の現存量は沼南で、数種のシアノバクテリアの現存量は沼北で大きいことが示された。

環境要因をみると、Alkalinity, DFe および Mg^{2+} は CCA 第一軸に沿って正, pH と Chl.a は負の方向をそれぞれ示した (Fig. 4c)。CCA 第一軸上の 36 植物プランクトン種の並びおよび 5 環境要因の傾度からそれぞれ得られた地点の位置の間の相関係数は 0.824 を示し、観察された CCA 座標上の地点の位置に有意性が認められた (Monte Carlo test, $P<0.05$)。一方、CCA 第二軸上での相関係数は 0.793 を示したが、観察された CCA 座標上の地点の位置に有意性は認められなかった (Monte Carlo test, $P>0.05$)。

考 察

季節変化

達古武沼における植物プランクトンの種構成は、解氷直後の春季に黄金色藻, 初夏にアオコを形成するシアノバクテリア, 晩夏に緑藻, 秋季に珪藻が優占する季節変化を示した。これと同じような植物プランクトン種の季節遷移は、無氷期間中の最高水温が 20 ~ 25 °C で、夏季に明瞭な水温成層がないカナダ (Agbeti et al., 1997) の

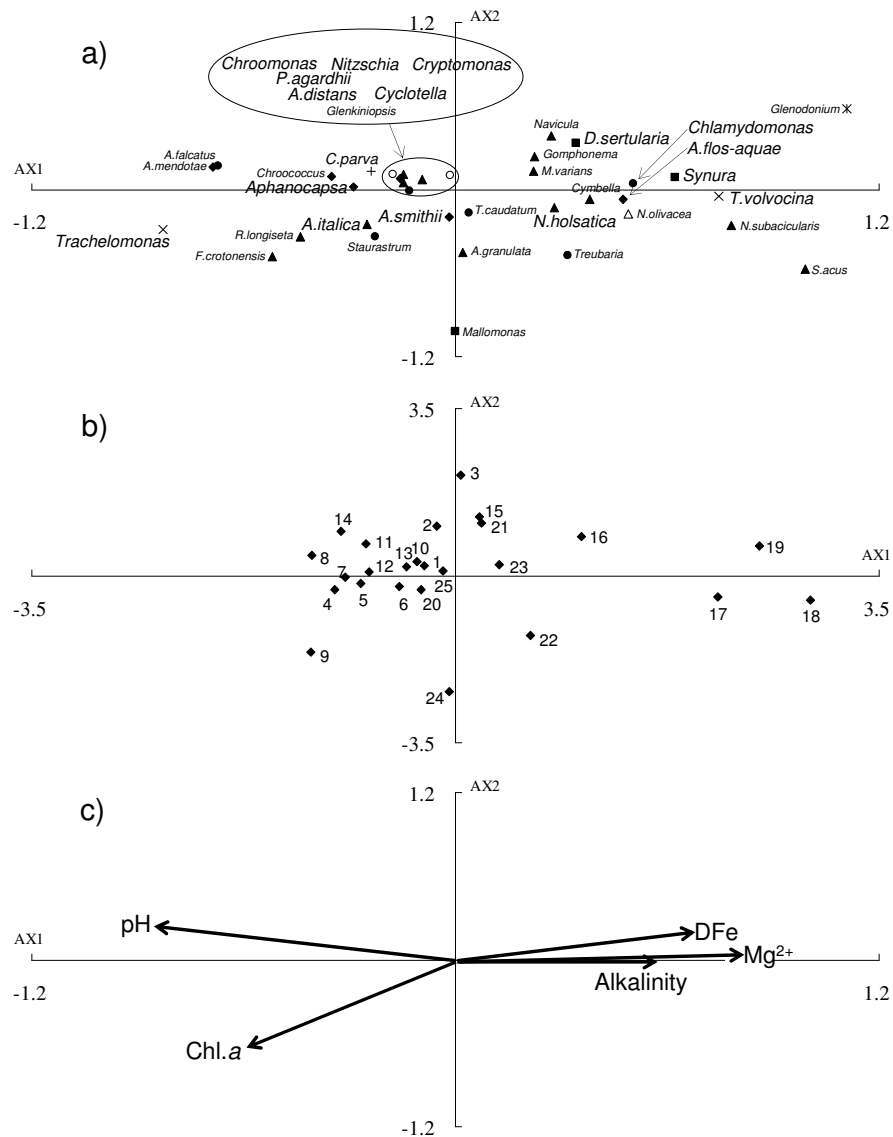


Fig. 4. CCA ordination biplot showing a) 36 phytoplankton species, b) 25 stations, and c) 5 environmental variables represented by arrows. Large letters in a) show the species that appeared >10⁵ μm³ mL⁻¹. ◆ : Cyanophyceae, ■ : Chrysophyceae, ▲ : Bacillariophyceae, ○ : Cryptophyceae, * : Dinophyceae, × : Euglenophyceae, + : Haptophyceae, △ : Prasinophyceae and ● : Chlorophyceae. Names with genus only include all appropriate species.

図4. CCAの結果. a) 36植物プランクトン種の位置, b) 25地点の位置, c) 5環境因子の方向. a)では, 10⁵ μm³ mL⁻¹以上出現した種を大文字で示した. 図a)中, ◆はシアノバクテリア, ■は黄金色藻, ▲は珪藻, ○はクリプト藻, *は渦鞭毛藻, ×はミドリムシ藻, +はハプト藻, △はプラシノ藻, ●は緑藻を示す. 図中, 属名のみ表記は複数種が含まれる.

浅い湖沼でも観察されている。

本沼では, 解氷直後に黄金色藻 *D. sertularia* が優勢したが, 解氷直後に黄金色藻が出現する現象は, フィンランドの54池群 (Arvola, 1986) や南極沿岸の湖沼 (Izaguirre et al., 1993; Allende and Izaguirre, 2003) など高緯度地方での観察例はあるが, 温帯域では知られていない。温帯域では, 解氷直後には珪藻が優勢するという報告の方が

多い (Hutchinson, 1967; Agbeti et al., 1997; Sushchik et al., 2004)。これは, 結氷中に底層に沈んでいた珪藻が解氷直後に表層に輸送されて増殖したためと考えられている。Arvola (1986) は, フィンランドの湖沼群で解氷直後に黄金色藻が優勢するのは, 解氷後でも明瞭な水温躍層を形成しているために混合が弱く, 珪藻が浅層に浮遊することが難しいためと考察している。しかし, Agbeti

et al. (1997) は、年によっては解氷直後であっても、よく混合した水柱には黄金色藻 *Dinobryon* 属と *Synura* 属が優占したと報告している。

本沼では、*D. sertularia* の後に同じ黄金色藻で殻を持たない単細胞性の黄金色藻の一種が優占した。有殻黄金色藻 (*Dinobryon* 属と *Synura* 属) の後に無殻黄金色藻 (*Ochromonas* 属と *Uroglena* 属) が優占する現象は、カナダの湖沼でも観察されている (Agbeti and Smol, 1995; Agbeti et al., 1997)。有殻黄金色藻は、可給態窒素への指向性が高いとされている (Pithart, 1997)。一方、無殻黄金色藻の中には、可給態窒素あるいは SRP の制限を受けると細菌食や溶存態有機物の利用を行うことが知られている (Nicholls, 1995; Rothhaupt, 1997; Orlil, 1998)。Agbeti and Smol (1995) は、この種の交代が可給態窒素の枯渇に起因するとしている。本沼でも、*D. sertularia* が出現していた時には溶存態無機窒素はわずかに存在していたが、単細胞性の黄金色藻の一種が優占していた時にはそれらは定量限界まで低下していた。

本沼で優占した *A. smithii* は、北海道や東北地方の湖沼に広く分布する (Watanabe, 1992)。夏季の水温が 25℃ 以上になることが少ない北海道の湖沼では、*Microcystis* 属よりも *Anabaena* 属の方が多く発生するとされる (日野, 1995)。カナダの 2 湖沼 (Agbeti et al., 1997) やシベリアの Bugach 湖 (Sushchik et al., 2004) でも、夏季には *Anabaena* 属が優占する。*Anabaena* 属は、可給態窒素が枯渇すると窒素固定を行うが、可給態窒素が存在する場合にはニトロゲナーゼの活性が抑制され、可給態窒素を優先的に利用する (Billaud, 1968) と言われている。これは、窒素固定が可給態窒素の同化よりもエネルギーを多く消費するためである (Shanmugan et al., 1978)。本沼では、*A. smithii* の発生初期には可給態窒素は枯渇していたが、その後、*A. smithii* 現存量の増加と同調して $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 濃度が増加した。このように、窒素固定能を有する種の現存量が增加する期間中に $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 濃度が増加する現象は、ペンシルバニア州の Sanctuary 湖で *Anabaena* sp. (Dugdale and Dugdale, 1962) が増加している時にも観察されている。水中の $\text{NH}_4^+\text{-N}$ の増加の原因は、*A. smithii* からの放出や底泥からの溶出が考えられる。前者については、可給態窒素を欠いた培地で窒素固定能を有するシアノバクテリア *Scytonema* sp. を培養すると、周囲の pH 環境と細胞内の $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 濃度を好適にするために $\text{NH}_4^+\text{-N}$ を細胞外へ放出するため、培地中の $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 濃度が増加する観察例がある (Jeanfils and Tack, 1992)。後者については、有機物に富み、間隙水中の $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 濃

度が高い浅い湖沼で、春～夏季に水中の $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 濃度の増加が観察されている (Olsen and Andersen, 1994)。

本沼では、6 月上旬から下旬にかけて、DFe が著しく低下した (Fig. 3k)。シアノバクテリアが窒素固定を活発に行うためには多量の DFe が必要とされる (Horne and Goldma, 1994)。このことから、本沼では、*A. smithii* が窒素固定中に水中からそれを吸収したと考えられる。

本沼では、*A. smithii* のピークの後半に *P. agardhii* の出現が認められた。*Anabaena* 数種のピークの後に *P. agardhii* が増加する現象は、カナダの 2 湖沼 (Agbeti et al., 1997) やシベリアの Bugach 湖 (Sushchik et al., 2004) でも観察されている。窒素固定能を持たない *P. agardhii* は、窒素固定能を有する *A. flos-aquae* と比較して低い光量に適應する (Zevenboom and Mur, 1980)。また、Fig. 2b に示すように、本種は *A. smithii* に遅れて出現し、*A. smithii* と共に増殖していることから、*P. agardhii* は *A. smithii* の優占によって適度に遮光された環境下で出現した可能性が考えられた。

Aphanocapsa spp. と *Chlamydomonas* spp. の現存量は、7 月下旬にピークを示し (Fig. 2bc), $\text{NH}_4^+\text{-N}$ ならびに $\text{NO}_2^-\text{-N} + \text{NO}_3^-\text{-N}$ と強い正の相関を示した (Table 2)。Reynolds (1984) は、*Aphanocapsa* 属は高い濃度の栄養塩が供給される環境下で、*Chlamydomonas* 属は水柱の攪乱が大きい環境下でそれぞれ出現すると述べている。釧路地方気象台によると、7 月上旬の調査後に台風並みの風雨がかった (Fig. 3b)。そのため、7 月上旬の調査後、水柱は激しい攪乱を受けて、*A. smithii* のブルームが急激に崩壊したと考えられた。湖水中の $\text{NH}_4^+\text{-N}$ は、植物プランクトンのブルームの崩壊後に一時的に増加することが知られている (Reynolds, 1984)。これは、主に細菌が有機物を分解することによると説明されている。本沼でも、7 月下旬には $\text{NH}_4^+\text{-N}$ と、微量ではあるが $\text{NO}_2^-\text{-N} + \text{NO}_3^-\text{-N}$ のピークが観察されている。従って、*Aphanocapsa* spp. と *Chlamydomonas* spp. が 7 月下旬の本沼に出現したのは、大雨に起因する水柱の攪乱と、*A. smithii* のブルームの崩壊に起因して $\text{NH}_4^+\text{-N}$ と $\text{NO}_2^-\text{-N} + \text{NO}_3^-\text{-N}$ が急に供給されたことと関連している可能性が考えられた。

ボルボックス科が出現する環境を記述した報告はほとんどない。Fabbro and Duivenvoorden (2000) は、オーストラリアの Fitzroy 川中流域 (低緯度) に設けられた堰の上で、水質と植物プランクトンの種構成の変化を観察した。その結果、*Pandorina* 属は、水温が低く (約 20℃)、水柱の混合が弱い冬季 (乾季) に優占する。一方で、

同属は、pH、DO および水温（約 30℃）が高く、可給態窒素濃度が低く、水の放出量が多く（雨季）、深層まで水柱の混合がよく起こる初夏に、*Anabaena* 数種と共に出現する現象も観察されている。本沼では、*P. morum* の増減が水深と弱い正の相関を示したことから、後者の環境と似ていた可能性が考えられた。シアノバクテリア *A. spiroides* や緑藻 *T. longispinum* も水深と弱い正の相関を示したことから、*P. morum* と同様の環境下で出現する可能性が考えられた。

秋季に優占した珪藻 *A. zacharti* は SRP、*R. longiseta* と *Cyclotella* spp. は SRP および DFe、*A. italica* と緑藻 *Treubaria* spp. は DFe とそれぞれ有意な正の相関を示した。一般に、光や栄養塩が制限されていない環境下における植物プランクトンの P/C 比（重量比）は 0.024、N/C 比（重量比）は 0.176 とされている（レッドフィールド比、Goldman et al., 1979）。同様に、達古武沼のセストンについて検討すると、P/C 比はおおむね高く、リンが欠乏状態にあるとは考えられなかった。一方、N/C 比は、シアノバクテリアが優占していた 6 月上旬～7 月下旬を除いてレッドフィールド比より低く、窒素の制限を受けた状態にあったと考えられた。これらのことから、秋季に珪藻が優占するとともに SRP が水中に増えた原因の一つとして、SRP が余ったことが考えられた。

動物プランクトンによる摂食も、植物プランクトンの優占種の遷移に影響する（Reynolds, 1984; Sterner, 1989）とされる。しかし、本沼の動物プランクトン群集は通年ほとんどがワムシで占められた（五十嵐ら, 2007）ため、その摂食圧は低かったと考えられた。ワムシの濾食速度（0.007～0.11 mL d⁻¹）は、橈脚類（0.5～21.6 mL d⁻¹）や枝角類（0.5～62.6 mL d⁻¹）より遅いことが知られている（Reynolds, 1984）。

夏季の分布特性

夏季には、沼の南北で植物プランクトンの出現種に明確な違いがみられ、沼北では数種のシアノバクテリアが、沼南では鞭毛を持つ黄金色藻や緑藻が分布した。これに対応する環境要因として、沼北では pH と Chl. *a* が高く、反対に、沼南では Alkalinity、DFe および Mg²⁺ が高かった。

沼北で pH と Chl. *a* が高かったのは、沼北でのシアノバクテリアの発生と対応していると考えられる。沼北では pH が 7.2～8.3 であったため、溶存態無機炭素（DIC）は主に炭酸水素イオン（HCO₃⁻）の形態で存在する（Wetzel and Likens, 1991）。シアノバクテリア *Anabaena cylindrica* や *Microcystis aeruginosa* は HCO₃⁻ への親和性が非常に

高く（Talling, 1976; Allen and Spence, 1981; Maberly and Spence, 1983）、HCO₃⁻ を活発に利用することができる。従って、沼北で Alkalinity が低かったのは、本沼で Alkalinity の主成分と考えられる HCO₃⁻（西條・三田村, 1995）がシアノバクテリアによって消費されたためと考えられた。この Alkalinity の分布と対応して、DIC 濃度が沼北で低くなる状況は 2004 年夏にも観察されている（高村ら, 2007）。一方、沼南の pH は低かった（6.7～7.3）。この pH の分布と対応して、CO₂ は沼南でのみ存在したことが観察されている（高村ら, 2007, Fig. 7d）。黄金色藻は HCO₃⁻ 利用能を持たないとされ（Sandgren, 1988）、その生育が CO₂ に直接制限される種（*Synura petersenii*）も報告されている（Saxby-Rouen et al., 1998）。また、緑藻 *Chlamydomonas reinhardtii* は HCO₃⁻ を利用できるものの、それへの親和性は *Anabaena cylindrica* の 13～60 倍も低い（Maberly and Spence, 1983）。これらのことから、沼南に出現した種は、光合成の炭素源として CO₂ 依存性の高い種と考えられた。

光合成の炭素源に係わる要因以外では、DFe と Mg²⁺ が沼南で高かった。このうち DFe は、土壌の pH と酸化還元電位の低下によってその安定形態を変え（Garrels and Christ, 1965; Sadiq and Lindsay, 1979）、pH 6.5 以下で還元状態となった場合に可給態として水柱へ溶出されることがある。本沼では、沼底直上の pH が 6.5 以下を示した地点は沼南の 4 地点で認められている。鉄は多くの酵素過程に必要な構成成分で、炭素や窒素、リンなど生物体を構成する元素の次に多く必要とされる（Horne and Goldman, 1994）。しかし、夏季の本沼では、DFe は 0.46～1.7 mg L⁻¹ と高く（Table 1）、本沼の植物プランクトンにとって DFe は充分存在したと考えられた。Mg²⁺ は、pH の低下（山県・水野, 1980）もしくはイオン交換（青峰, 1974）によって土壌より溶出する。Mg²⁺ はクロロフィルの反応中心金属であるが、Mg²⁺ が植物プランクトンの制限要因になるという報告はこれまでにない。従って、DFe と Mg²⁺ は、本沼でみられた南北での植物プランクトン種の分布の違いと直接関係していたとは考えられない。むしろ、沼南での高い DFe や Mg²⁺ は、低い pH 環境を反映させたものと考えられた。

謝 辞

本研究は、国立環境研究所奨励研究（代表 高村典子）にて、環境省釧路湿原自然再生事業のための調査研究と協働して行われた。環境省自然環境局東北北海道地区自然

保護事務所の方々には研究の遂行上、さまざまな便宜を図っていただいた。水質項目の解釈については国立環境研究所宇田川弘勝博士に貴重なコメントをいただいた。記してここに感謝いたします。

文 献

- Agbeti, M. D. and J. P. Smol (1995): Chrysophyte population and encystment patterns in 2 canadian lakes. *Journal of Phycology*, 31: 70-78.
- Agbeti, M. D., J. C. Kingston, J. P. Smol and C. Watters (1997): Comparison of phytoplankton succession in two lakes of different mixing regimes. *Archiv für Hydrobiologie*, 140: 37-69.
- Allen, E. D. and D. H. N. Spence (1981): The differential ability of aquatic plants to utilize the inorganic carbon supply in fresh waters. *New Phytologist*, 87: 269-283.
- Allende, L. and I. Izaguirre (2003): The role of physical stability on the establishment of steady states in the phytoplankton community of two Maritime Antarctic lakes. *Hydrobiologia*, 502: 211-224.
- 青峰重範 (1974): 土壌の化学性. 土壌学, 川口桂三郎・熊田恭一・青峰重範・古坂澄石・岡島秀夫・佐々木清一・高井康雄・山根一郎・船引真吾 (著): 102-107. 朝倉書店, 東京.
- APHA (1998): Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater, 20th edn. American Public Health Association, Washington.
- Arvola, L. (1986): Spring phytoplankton of 54 small lakes in southern Finland. *Hydrobiologia*, 137: 125-134.
- Billaud, V. A. (1968): Nitrogen fixation and the utilization of other inorganic nitrogen sources in a sub-arctic lake. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 25: 2101-2110.
- Dugdale, V. A. and R. C. Dugdale (1962): Nitrogen metabolism in lakes. II. Role of nitrogen fixation in Sanctuary Lake, Pennsylvania. *Limnology and Oceanography*, 7: 170-177.
- Fabbro, L. D. and L. J. Duivenvoorden (2000): A two-part model linking multidimensional environmental gradients and seasonal succession of phytoplankton assemblages. *Hydrobiologia*, 438: 13-24.
- Garrels, R. M. and C. L. Christ (1965): Appendix 2. In *Solutions, minerals, and equilibria*, R. M. Garrels and C. L. Christ. (eds.): 403-428. Harper and Row, NY.
- Goldman, J. C., J. J. McCarthy and D. G. Peavey (1979): Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic waters. *Nature*, 279: 210-215.
- 日野修次 (1995): 北海道における水の華の発生状況. 国立環境研究所資料, F-72-'94: 62-67.
- 北海道環境科学研究センター (2005): 北海道の湖沼. 北海道環境科学研究センター, 札幌.
- Horne, A. and C. R. Goldman (1994): *Limnology*, 2nd ed. McGraw-Hill, Inc., YN.
- Hutchinson, G. E. (1967): A treatise in limnology, volume II, introduction to lake biology and the limnoplankton. John Wiley and Sons, Inc., NY.
- 五十嵐聖貴・三上英敏・日野修次・坂田康一・有末二郎 (1996): 北海道内 52 湖沼におけるプランクトン優占種について. 北海道環境科学研究センター所報, 23: 35-47.
- 五十嵐聖貴・高村典子・中川 恵・辻 ねむ・若菜 勇 (2007): 釧路湿原達古武沼における動物プランクトンの季節変化と水辺分布. 陸水学雑誌, 68: 123-129.
- Izaguirre, I., A. Vinocur, G. Mataloni and M. Pose (1998): Phytoplankton communities in relation to trophic status in lakes from Hope Bay (Antarctic Peninsula). *Hydrobiologia*, 369/370: 73-87.
- Jeanfils, J. and J. P. Tack (1992): Identification and study of growth and nitrogenase activity of nitrogen fixing cyanobacteria from tropical soil. *Vegetatio*, 103: 59-66.
- JIS (2003): K0101. JIS ハンドブック, 53 環境測定 II, 日本規格協会 (編): 381-382. 日本規格協会, 東京.
- 角野康郎・中村俊之・渡辺恭子・植田邦彦 (1992): 釧路湿原 3 湖沼の水生生物の現状. 植物地理・分類研究, 40: 41-46.
- 環境省自然環境局・特定非営利活動法人トラストサルン 釧路 (2004): 平成 15 年度自然再生事業釧路湿原達古武地域自然再生基本計画業務報告書.
- 国土地理院 (1992): 湖沼図.
- 釧路地方气象台: <http://www.sapporo-jma.go.jp/kr/kushiro/web/kus-top.htm>
- Larson, G. L., C. D. McIntire, R. E. Truitt, W. J. Liss, R. Hoffman, E. Deimling and G. Lomnichy (1998): Phytoplankton assemblages in high-elevation lakes in the northern Cascade Mountains, Washington State USA. *Archiv für Hydrobiologie*, 142: 71-93.
- Maberly, S. C. and D. H. N. Spence (1983): Photosynthetic inorganic carbon use by freshwater plants. *Journal of*

- Ecology, 71: 705-724.
- Marker, A. F. H., E. A. Nusch, H. Rai and B. Riemann (1980): The measurement of photosynthetic pigments in freshwaters and standardization of methods: conclusions and recommendations. *Archiv für Hydrobiologie. Beiheft. Ergebnisse der Limnologie*, 14: 91-106.
- Nicholls, K. H. (1995): Chrysophyte blooms in the plankton and neuston of marine and freshwater systems. In *Chrysophyte Algae*, C. D. Sandgren, J. P. Smol and J. Kristiansen (eds.): 181-213. Cambridge University Press, Cambridge.
- Olrik, K. (1998): Ecology of mixotrophic flagellates with special reference to Chrysophyceae in Danish lakes. *Hydrobiologia*, 369/370: 329-338.
- Olsen, K. R. and F. Ø. Andersen (1994): Nutrient cycling in shallow, oligotrophic Lake Kvie, Denmark. I: Effects of isoetids on the exchange of nitrogen between sediment and water. *Hydrobiologia*, 275/276: 255-265.
- Pithart, D. (1997): Diurnal vertical migration study during a winter bloom of Cryptophyceae in a floodplain pool. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, 82: 33-46.
- Reynolds, C. S. (1984): *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rothhaupt, K. O. (1997): Nutrient turnover by freshwater bacterivorous flagellates: differences between a heterotrophic and a mixotrophic chrysophyte. *Aquatic Microbial Ecology*, 12: 65-70.
- Sadiq, M. and W. L. Lindsay (1979): Selected standard free energies of formation for use in soil science. In *Chemical equilibria in soils*, W. L. Lindsay (ed.): 386-412. Wiley-Interscience Publication, NY.
- 西條八東・三田村緒佐武 (1995): 新編湖沼調査法. 講談社サイエンティフィク, 東京.
- Sandgren, C. D. (1988): The ecology of Chrysophyte flagellates: their growth and perennation strategies as freshwater phytoplankton. In *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton*, C. D. Sandgren (ed.): 9-104. Cambridge University Press, Cambridge.
- Saxby-Rouen, K. J., B. S. C. Leadbeater and C. S. Reynolds (1998): The relationship between the growth of *Synura petersenii* (Synurophyceae) and components of the dissolved inorganic carbon system. *Phycologia*, 37: 467-477.
- Shanmugan, K. T., F. O'Gara, K. Andersen and R. C. Valentine (1978): Biological nitrogen fixation. *Annual Review of Plant Physiology*, 29: 263-276.
- Sterner, R. W. (1989): The role of grazers in phytoplankton succession. In *Plankton Ecology*, U. Sommer (ed.): 107-170. Springer-Verlag, New York.
- Sushchik, N. N., M. I. Gladyshev, O. N. Makhutova, G. S. Kalachova, E. S. Kravchuk and E. A. Ivanova (2004): Associating particulate essential fatty acids of the ω 3 family with phytoplankton species composition in a Siberian reservoir. *Freshwater Biology*, 49: 1206-1219.
- 高村典子・石川 靖・三上英敏・三上 一・藤田幸生・樋口澄男・村瀬秀也・山中 直・南條吉之・猪狩忠光・福島武彦 (1996): 日本の湖沼 34 水域の栄養塩レベルと細菌, ピコ植物プランクトン, 鞭毛藻(虫)および繊毛虫の密度の関係. *陸水学雑誌*, 57: 245-259.
- Takamura, N., Y. Kadono, M. Fukushima, M. Nakagawa and B.-H. Kim (2001): The role of submerged macrophytes and their critical condition of three lakes in Kushiro Moor. *The 9th International Conference on the Conservation and Management of lakes. Conference Proceedings, session 4*: 163-166.
- Takamura, N., Y. Kadono, M. Fukushima, M. Nakagawa and B.-H. Kim (2003): Effects of aquatic macrophytes on water quality and phytoplankton communities in shallow lakes. *Ecological Research*, 18: 381-395.
- 高村典子・中川 恵・若菜 勇・五十嵐聖貴・辻 ねむ (2007): 達古武沼の水質特性および水質分布に影響する要因について. *陸水学雑誌*, 68: 81-95.
- Talling, J. F. (1976): The depletion of carbon dioxide from lake water by phytoplankton. *Journal of Ecology*, 64: 79-121.
- 田中正明 (1992): 達古武沼. *日本湖沼史*: 153-155. 名古屋大学出版会, 名古屋.
- ter Braak, C. J. F. and H. van Dam (1989): Inferring pH from diatoms - a comparison of old and new calibration methods. *Hydrobiologia*, 178: 209-223.
- Utermöhl, H. (1958): Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie, Mitteilungen*, 9: 1-38.
- Watanabe, M. (1992): Studies on the planktonic blue-green algae 4. some *Anabaena* species with straight trichomes in Japan. *Bulletin of the National Science Museum Series B*

(Botany), 18: 123-137.

Wetzel, R. G. and G. E. Likens (1991): *Limnological Analyses*. Springer-Verlag, NY.

山県 登・水野直治 (1980): 溶解度積と物質の溶解. フィールドの化学: 55-74. 産業図書, 東京.

Zevenboom, W. and L. R. Mur (1980): N₂-fixing cyanobacteria; why they do not become dominant in Dutch, hypertrophic lakes. In *Hypertrophic Ecosystems*, J. Barica and L. R. Mur. (eds.): 123-130. Dr. W. Junk, The Hague, Netherland.