

# 諏訪湖における植物プランクトンの増殖と栄養塩制限

輿石庸行<sup>1</sup>, 宮原裕一<sup>1</sup>

<sup>1</sup>信州大学理学部

Phytoplankton proliferation and nutrient limitation in Lake Suwa

Y. Koshiishi<sup>1</sup> & Y. Miyabara<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Faculty of Science, Shinshu University

キーワード：植物プランクトン，栄養塩，共制限，水生植物，諏訪湖

Keywords: Phytoplankton, Nutrients, co-Limitation, Aquatic plants, Lake Suwa

## 1. はじめに

湖沼における主要な一次生産者は植物プランクトンであり（鏡味，2021），動物プランクトン（花里，1989），魚類（Matsuzaki et al., 2018; Kankaala et al., 2018）をはじめとする湖沼生態系を支える重要な役割を担っている。植物プランクトンの増殖は，水温（Yang et al., 2020）や光（Urabe et al., 1999），栄養塩といった様々な環境要因に制限を受けている。一般的に，湖沼における植物プランクトンの増殖はリンと窒素により強く制限されているため（Hecky・Kilgam, 1988; Elser et al., 1990），植物プランクトンの増減を理解するためには，湖沼における栄養塩の物質循環を把握することが重要である。

諏訪湖は，長野県中部，標高 759m に位置する断層湖であり，面積 13.3km<sup>2</sup>，最大水深 6.4m，平均水深 4.3m の浅い湖で，湖面積の約 40 倍の集水域（531.2km<sup>2</sup>）を持つ。その集水域は約 20 万人（総務省統計局，2021）の生活の場となっており，諏訪湖は人間活動の影響を受けやすい湖である。過去，諏訪湖は産業排水や生活排水の流入増加により富栄養化が進み，アオコの大量発生が生じた。その対策として，1979 年から下水道施設の供用が開始されたことや，1995 年に終末処理場で窒素・リンの高度処理が開始されたことにより，湖水中の窒素・リン濃度は低下し透明度が改善した。しかし，近年の諏訪湖では，浄化が進んだことにより，ヒシの大量繁茂，ワカサギの漁獲量減少といった生態系の変化が生じ，従来行われてきた富栄養化対策を主とした湖沼管理を，生物多様性の保全を考慮した管理へと転換していくことが求められている（長野県，2023）。そのためにも，諏訪湖の植物プランクトンをはじめとする湖沼生態系のしくみを理解することが重要である。

なかでも，諏訪湖における植物プランクトン増殖に関わる栄養塩の物質循環や，どの栄養塩により植物プランクトンの増殖が制限されているのかを明らかにする必要がある。そのうち，植物プランクトンの栄養塩制限を解明する方法として，栄養塩添加実験（e.g., Kagami et al., 2013; Paerl et al., 2011）が知られている。

本研究では，生物多様性の保全に考慮した諏訪湖の湖沼管理に寄与することを目指し，現在の諏訪湖において植物プランクトン増殖がどのような環境要因により制御されているのかを明らかにすることを目的とし，栄養塩添加実験を用いて植物プランクトンの増殖における栄養塩制限の季節変動を調査し，諏訪湖の植物プランクトンの制御要因の解明を試みた。

## 2. 方法

### 2-1 栄養塩添加実験

#### 2-1-1 試料採取

2023 年 7 月から 12 月にかけて，諏訪湖湖心（36° 02′ 48.0″ N, 138° 05′ 00.6″ E; 図 1）において月 1-2 回の頻度で計 8 回，全層水の採取を行った。カラムサンプラー（内径：5cm，長さ：2m）を用いて，水深 0m から 5.5m の湖水を 3 回に分けて採水し混合し全層水を得た。この全層水を栄養塩添加実験に供した。また，採水時に溶存酸素計（HACH 社製 HQ30D）を用いて水深別の水温を測定した。

#### 2-1-2 実験

栄養塩添加実験は Kagami et al. (2013) を参考に行った。採水した全層水をステンレス製フィルター（孔径 75 μm）でろ過し，湖水中の大型のプランクトンを除去した。別途，全層水をオムニポアメンブ



図 1. 試料採取地点

(国土地理院基盤地図情報より作成)

レンフィルター (Merck Millipore 社製 : 孔径  $0.45 \mu\text{m}$ ) でろ過し, 微生物を除去したろ液を作成し, 前者と 1:1 で混合した. この処理を施した湖水を 5 つに分け, 栄養塩を添加しない無添加区, 栄養塩を添加したリン添加区, 窒素添加区, ケイ素添加区, 混合処理区を作成した. 栄養塩を添加することでリン添加区では  $100 \mu\text{g-P/L}$ , 窒素添加区ではアンモニア態窒素・硝酸態窒素各  $0.5\text{mg-N/L}$ , ケイ素添加区では  $10\text{mg-SiO}_2\text{/L}$ , それぞれ栄養塩の濃度を上昇させた. 混合添加区では, リン, 窒素, ケイ素すべてを各添加区と同量添加した. その後, 各添加区に塩酸を添加し, pH が 6.5 から 7.5 の間に納まるよう調整した.

作成・調整した各添加区をガラス製三角フラスコに  $100\text{ml}$  注ぎ (繰り返し 3), ガラス栓で蓋をしてインキュベーター (東京理化学器械製 FLI-160) で 5 日間 (7/12 と 8/22 の実験は 3 日間) 培養した. 培養温度は採水時の水温とした. また, 12h ごとに明期, 暗期を切り替え,  $210 \mu\text{mol/m}^2/\text{s}$  の光を照射した. 培養中, 植物プランクトンが沈殿しフラスコ内で栄養塩に偏りが発生し, 植物プランクトンの増殖を妨げることを防ぐため, 1 日 2 回, 手作業でフラスコの攪拌を行った. 培養終了後は, ただちに分析のためのろ過処理を行った.

### 2-1-3 分析

培養前後の植物プランクトン量, 栄養塩濃度の変化と, 培養液中の植物プランクトン種組成は以下に示した方法で分析・観察した.

#### 2-1-3-1 植物プランクトン量

培養液中の植物プランクトン量の指標としてクロロフィル a 濃度を用いた. 培養前後の培養液  $100\text{ml}$

をガラス繊維ろ紙 (Cytiva 社製 GF/C) で吸引ろ過し, エタノールで 2-3 日間抽出した. 抽出液を遠心分離し上澄み液の吸光度からユネスコ法 (Unesco, 1966) でクロロフィル濃度を算出した. また, 本研究では, 植物プランクトンは指数関数的に増殖すると仮定し, 植物プランクトンの増殖速度を式 (1) から算出した.

$$\mu = (\ln N_t - \ln N_0) / t \quad \dots \text{式 (1)}$$

式 (1) における  $\mu$  は植物プランクトン増殖速度 ( $\text{day}^{-1}$ ),  $N_0$  は培養前のクロロフィル a 濃度 ( $\mu\text{g/L}$ ),  $N_t$  は培養後のクロロフィル a 濃度 ( $\mu\text{g/L}$ ),  $t$  は培養日数 (day) である. なお, 培養前のクロロフィル a 濃度は, 各添加区の培養前のクロロフィル a 濃度の平均値 ( $n=3$ ) とした. 添加区間の植物プランクトン増殖速度は, 統計ソフト R (version 4.3.2) を用いて, 一元配置分散分析 (one-way ANOVA) と多重比較検定 (Bonferroni) にて有意差の検定を行った.

#### 2-1-3-2 栄養塩濃度

培養液をガラス繊維ろ紙 (Cytiva 社製 GF/C) で吸引ろ過し, 得られたろ液中の栄養塩濃度を測定した. リン酸態リンはモリブデン青アスコルビン酸還元法で分析した. 硝酸態窒素, アンモニア態窒素はろ液をさらにメンブレンフィルター (孔径  $0.2 \mu\text{m}$ ) でろ過したのち, イオンクロマトグラフ (DIONEX 社製 ICS-1500) を用いて測定した. 溶存態ケイ素はモリブデン黄法で分析した.

#### 2-1-3-3 植物プランクトン種組成

栄養塩制限の変化と植物プランクトンの種組成との関係を調べるため, 7/12, 8/22, 9/26, 10/18, 10/31 の実験で, 培養に用いた植物プランクトンの種組成を顕微鏡観察した. 植物プランクトンの同定は一瀬・若林(2005)を参考に行った.

## 2-2 諏訪湖の環境要因

諏訪湖の窒素 (全窒素 (TN), 懸濁態窒素 (PN), 溶存態全窒素 (DTN)), リン (全リン (TP), 懸濁態リン (PP), 溶存態全リン (DTP)), 植物プランクトン量, 水温は, 信州大学理学部附属湖沼高地教育研究センター諏訪臨湖実験所の定期観測のデータを利用した. 諏訪の降水量として, 諏訪特別地域気象観測所の観測値 (気象庁, HP) を利用した. 諏訪湖の流出水量 (放流量) は長野県諏訪建設事務所から提供していただいたものを利用した.

### 3. 結果

#### 3-1 栄養塩添加実験

栄養塩添加実験における処理区ごとの植物プランクトン増殖速度を図2に示した。7/12の湖水ではリン添加区と混合添加区において他の添加区に比べ有意に高い増殖速度が認められ、8/22から10/18の湖水では混合添加区のみ他の添加区に比べ有意に高い増殖速度が認められた。10/31から12/12の湖水では、リン添加区と混合添加区において他の添加区に比べ有意に高い増殖速度が認められた。なお、10/31以降の湖水では、多くの添加区で増殖速度が負の値となった。

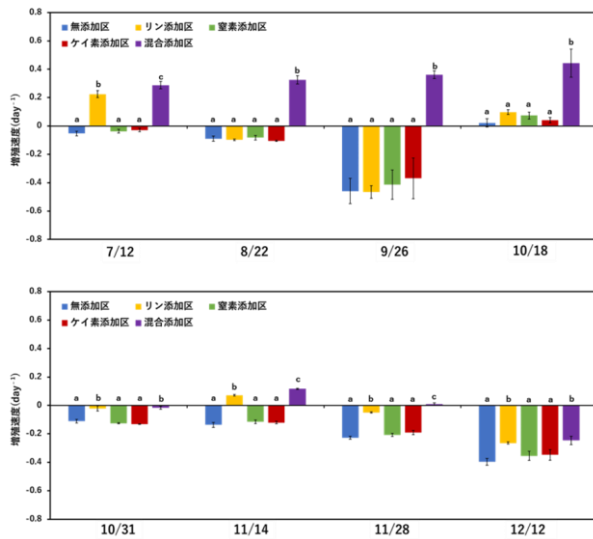


図2. 全層水培養時における各添加区の植物プランクトン増殖速度

a, b, c はそれぞれ異なるアルファベットを持つ添加区の間において、有意差 ( $p < 0.05$ ) があることを示している。(n=3 平均±SD)

栄養塩添加実験における各添加区の培養前後の栄養塩濃度を図3に示した。なお、リンを添加すると、培養前の窒素濃度が想定される値より低くなったため、リン添加区の培養前窒素濃度は、無添加区、ケイ素添加区の培養前窒素濃度を、混合添加区の培養前窒素濃度は、窒素添加区の培養前窒素濃度を参照する必要がある。混合添加区では、全ての試水においてリン濃度が  $30 \mu\text{g-P/L}$  以上減少した。また、窒素についても、12/12以外の試水においてアンモニア態窒素が  $0.16\text{mg-N/L}$  以上減少し、9/26と10/18の試水では硝酸態窒素も  $0.16\text{mg-N/L}$  以上減少した。

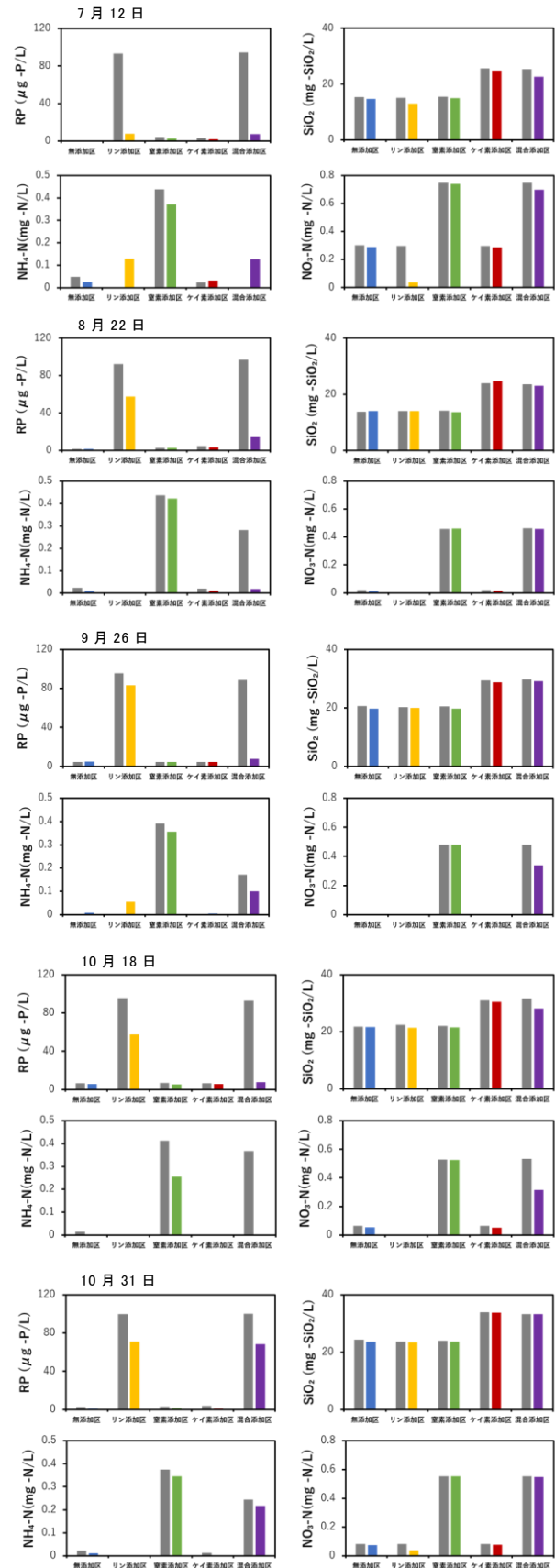


図3. 全層水培養時における各添加区の培養前後の栄養塩濃度

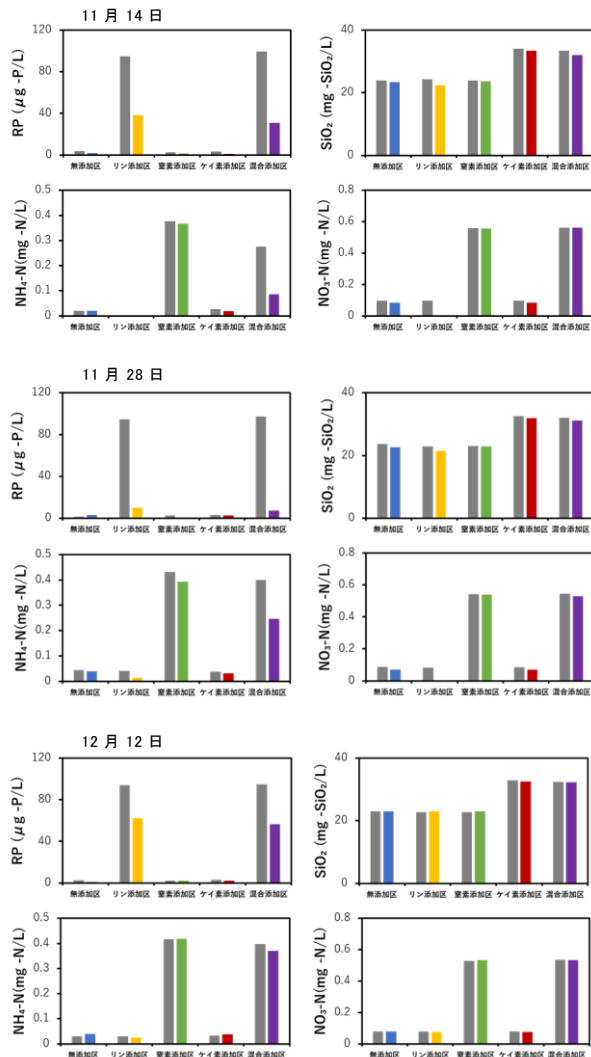


図 3 (続き). 全層水培養時における各添加区の培養前後の栄養塩濃度

顕微鏡で観察された植物プランクトン種を表 1 に示した. 7/12 と 8/22 の湖水では珪藻 *Synedra* 属が多く観察され, 9/26, 10/18, 10/31 の湖水では緑藻 *Mougeotia* 属が多く観察された. また, 8/22 の湖水ではラン藻 *Dolichospermum* 属が観察された.

表 1. 顕微鏡観察された植物プランクトン

実験日	7/12	8/22	9/26	10/18	10/31
珪藻	<i>Asterionella</i>	<i>Asterionella</i>	<i>Asterionella</i>	<i>Asterionella</i>	<i>Aulacoseira</i>
	<i>Aulacoseira</i>	<i>Aulacoseira</i>	<i>Aulacoseira</i>	<i>Fragilaria</i>	<i>Fragilaria</i>
	<i>Synedra</i>	<i>Synedra</i>	<i>Synedra</i>	<i>Synedra</i>	<i>Synedra</i>
ラン藻	<i>Aphanocapsa</i>	<i>Dolichospermum</i>	<i>Aphanocapsa</i>	<i>Microcystis</i>	
	<i>Microcystis</i>		<i>Microcystis</i>		
緑藻		<i>Sekenastrum</i>	<i>Mougeotia</i>	<i>Mougeotia</i>	<i>Mougeotia</i>
			<i>Staurastrum</i>		

### 3-2 諏訪湖の環境要因

諏訪湖における全層水中のクロロフィル濃度の変化を図 4 に示した. クロロフィル a 濃度は 5 月から 7 月まで  $10 \mu\text{g/L}$  から  $20 \mu\text{g/L}$  の増減を繰り返しながら徐々に増加していたが, 8 月の月上旬から 10 月にかけて大きく増加し, 11 月上旬に大きく低下した. 一方, クロロフィル b 濃度は 10 月に, クロロフィル c 濃度は 4 月と 11 月に極大を示し, それぞれ, 緑藻類, 珪藻類の優占が示唆された.

諏訪湖全層水中の無機栄養塩濃度(リン酸態リン, アンモニア態窒素, 硝酸態窒素, 溶存態ケイ素)を図 5 に示した. リン酸態リンは全期間を通じ  $10 \mu\text{g-P/L}$  以下であった. アンモニア態窒素は硝酸態窒素と比較して濃度が低く,  $0.1\text{mg-N/L}$  以下で推移していた. 硝酸態窒素は 5 月から 7 月に  $0.3\text{mg-N/L}$  以上と比較的高い濃度であったが, 7 月下旬に急激に濃度が低下し  $0.03\text{mg-N/L}$  以下となった. 10 月中旬以降は若干濃度が上昇し  $0.06$  から  $0.10\text{mg-N/L}$  となった. 溶存態ケイ素は 4 月から 9 月の間は約  $10\text{mg-SiO}_2/\text{L}$  前後で大きな変化はなく, 春先と秋以降の濃度が高かった.

5 月から 12 月における諏訪湖の形態別のリン: 全リン(TP), 懸濁態リン(PP), 溶存態全リン(DTP)および形態別の窒素: 全窒素(TN), 懸濁態窒素(PN), 溶存態全窒素(DTN)の濃度を図 6 に示した. 全リン, 懸濁態リンは 7 月から 10 月の間でそれぞれ  $22 \mu\text{g-P/L}$ ,  $26 \mu\text{g-P/L}$  濃度が上昇し, その後 12 月に濃度が低下しており, 溶存態全リンは  $16 \mu\text{g-P/L}$  以下の濃度で推移していた. 全窒素, 溶存態全窒素は 7 月に低下, 全窒素はその後 12 月までに  $0.2\text{mg-N/L}$  濃度が上昇し, 溶存態全窒素は 10 月まで  $0.15\text{mg-N/L}$  ほど濃度が低下し, そこから 12 月にかけて  $0.15\text{mg-N/L}$  ほど濃度が上昇した. 懸濁態窒素は 8 月から 10 月の間に  $0.29\text{mg-N/L}$  濃度が上昇した.

諏訪湖全層水中の栄養塩濃度とクロロフィル a 濃度との相関を図 7 に示した. 全リンとクロロフィル a との間には有意な正の相関 ( $R=0.593$ ,  $p=0.003$ ) がみられたが, 全窒素とクロロフィル a との間には有意な相関は認められず ( $R=-0.394$ ,  $p=0.063$ ), 諏訪湖の植物プランクトン量は期間を通じてリン濃度に依存していることが示唆された.

2023 年の諏訪湖の水温(水深 0m, 3m, 5m)の変化を図 8 に示した. 諏訪湖の水温は 5 月から 8 月まで徐々に上昇し, その後 9 月の後半から水溫が低下し始め, 12 月には  $5^\circ\text{C}$  近くまで低下した. また, 6/13

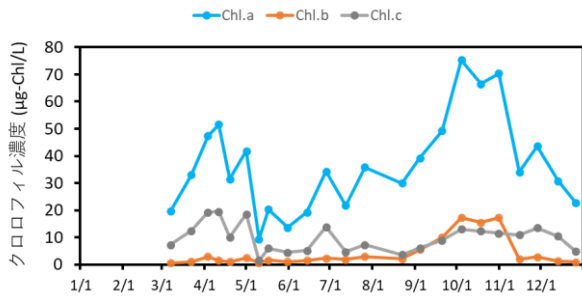


図 4. 諏訪湖全層水中のクロロフィル濃度の季節変動 (2023 年)

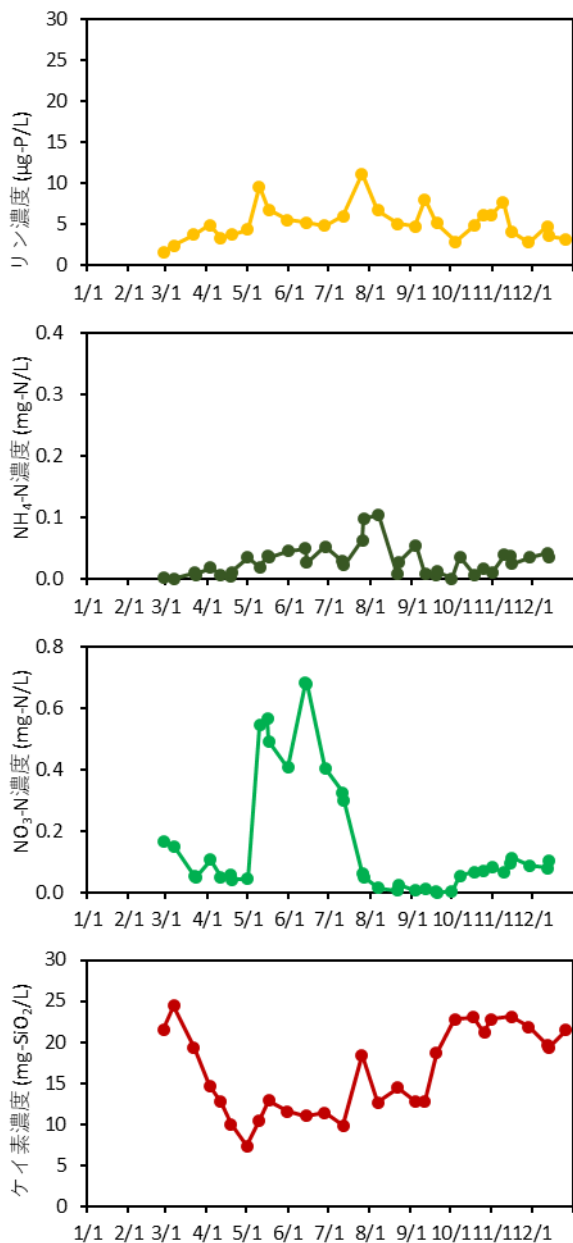


図 5. 諏訪湖全層水中の無機栄養塩類（リン酸態リン，アンモニア態窒素，硝酸態窒素，溶存態ケイ素）の季節変動 (2023 年)

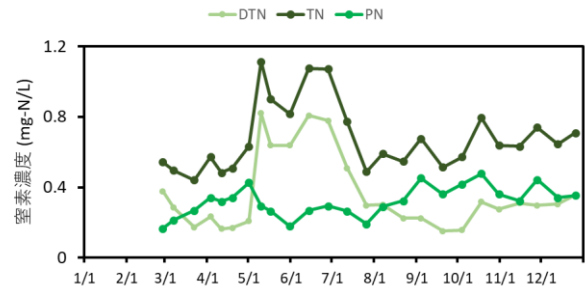
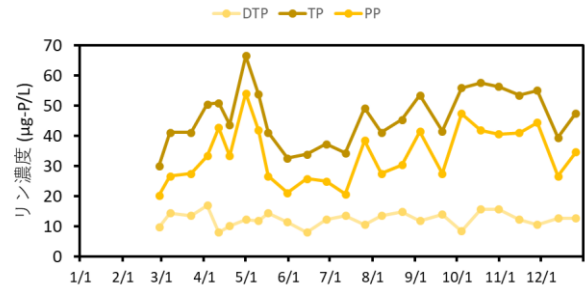


図 6. 諏訪湖全層水中の形態別リン (DTP・TP・PP) および形態別窒素 (DTN・TN・PN) 濃度の季節変動 (2023 年)

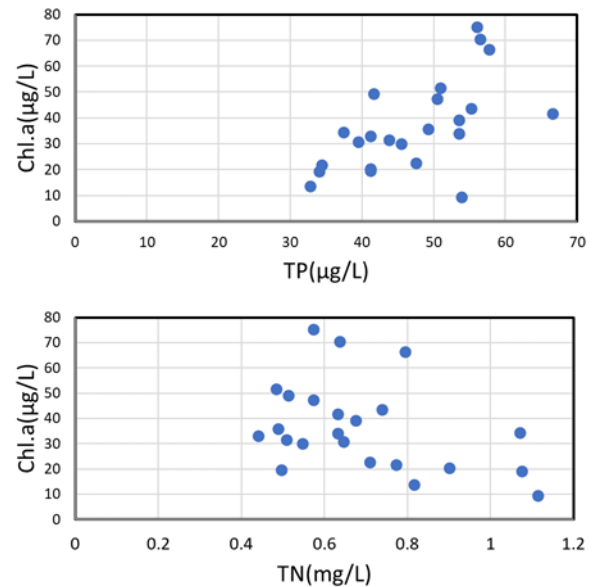


図 7. 諏訪湖全層水中の栄養塩（全リン:TP および全窒素:TN）類とクロロフィル a 濃度の相関 (2023 年)

から 9/20 の間、水深 5m の水温が水深 0m, 3m, と比較して 2-5°C 程度低い状態が続いていた。

諏訪湖特別地域気象観測所における、2022 年と 2023 年の月別の降水量(気象庁 HP)を図 9 に示した。2023 年は 7 月までと比較し、8 月と 9 月の降水量が少なかった。また、2022 年と比較しても 8 月以降の降水量が少なかった。



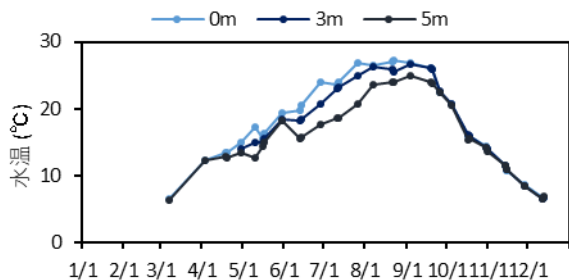


図 8. 諏訪湖湖心における水深別水温の季節変動 (2023 年)

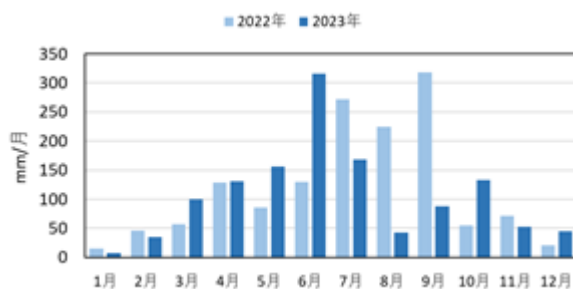


図 9. 諏訪特別地域気象観測所における月別降水量

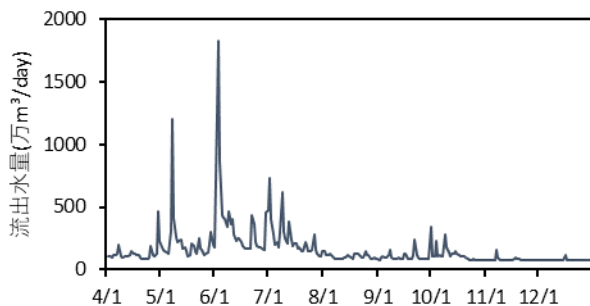


図 10. 諏訪湖釜口水門からの湖水放流量 (2023 年)

2023 年 5 月から 12 月における、諏訪湖からの流出水量 (釜口水門での放流量) を図 10 に示した。諏訪湖からの流出水量は、7 月から 8 月にかけて減少し、その後は 10 月の前半以外、大きな変動はみられなかった。

#### 4. 考察

##### 4-1. 諏訪湖における植物プランクトン増殖の栄養塩制限

7/12 の実験において、リン添加区と混合添加区で

他の添加区と比べ有意に高い増殖速度が見られたこと (図 2) から、この時、諏訪湖の植物プランクトンは、リン制限であったと考えられる。また、混合添加区がリン添加区に比べ、有意に増殖速度が高く、混合添加区において培養後にアンモニア態窒素が大きく減少していたこと (図 3) から、7 月は窒素も潜在的な制限要素であったと考えられる。8/22, 9/26, 10/18 の実験において、混合添加区が増殖速度が他の添加区に比べ有意に高かったこと (図 2) から、8 月から 10 月中旬の諏訪湖の植物プランクトンは、複数の栄養塩による共制限であったと考えられる。それぞれの実験で混合添加区の培養前後での栄養塩濃度をみると、リン酸態リンに加えて、アンモニア態窒素と硝酸態窒素 (図 3) が大きく減少していた。さらに、植物プランクトンの顕微鏡観察において、8/22 に窒素固定を行う *Dolichospermum* 属の植物プランクトン (Bone, 1971) が確認された (表 1)。以上から、8 月から 10 月の中旬はリンと窒素による共制限であったと考えられる。10/31, 11/14, 11/30, 12/12 の実験において、リン添加区と混合添加区で他の添加区に比べ有意に高い増殖速度がみられたこと (図 2) から、10 月末から 12 月はリン制限であったと考えられる。また、11/14, 11/30 の実験において、混合添加区がリン添加区に比べ、有意に増殖速度が高く (図 2)、混合添加区において培養後にアンモニア態窒素が大きく減少していること (図 3) から、11 月は窒素が潜在的な制限要素であったと考えられる。しかし、10/31 から 12/12 の実験でみられた増殖速度はそれ以前と比べると低く (図 2)、11/14 のリン添加区と混合添加区、11/30 の混合添加区以外は負の値であった。この結果から、10 月の終わりから 12 月にかけては栄養塩以外にも、植物プランクトン増殖に大きな影響を与える制限要因があったと推測される。

植物プランクトンの増殖は、栄養塩に加えて水温による制限 (e.g. Robarts and Zohary, 1987) も受けている。7/12 から 12/12 の実験における混合添加区の植物プランクトンの増殖速度をみると、10/31 の実験を境に増殖速度が大きく低下した。諏訪湖では、水温が 15°C 未満の場合、植物プランクトンの増殖が制限されることが示唆されている (横内, 2019 修士論文)。10/31 以降、諏訪湖の水温は 15°C 未満であり (図 8)、10/31 以降の諏訪湖では水温による植物プランクトン増殖の制限が、栄養塩と同等かそれ以上に寄与していたと推測される。

#### 4-2. 諏訪湖における栄養塩供給（外部負荷・内部負荷）

5月から7月と、11月から12月にリン制限が確認されたということは、この期間の諏訪湖では、供給された栄養塩のうち、植物プランクトンが吸収しきったものはリンのみであり、他の栄養塩（窒素、ケイ素）は余剰であったと考えられる。つまり、この期間は植物プランクトンの需要に対し、リンが相対的に少なく供給されていたと推測される。一方、8月から10月にかけてリン、窒素による共制限が確認されたということは、この期間の諏訪湖では、植物プランクトンが供給されたリン、窒素の両方を吸収しきっていたと考えられる。つまり、この期間は植物プランクトンの需要に対し、リンと窒素がバランスよく供給されていたと考えられ、諏訪湖では8月から10月に栄養塩供給に変化が生じていたと推測される。

諏訪湖の栄養塩供給は主に外部負荷によるものである（沖野, 1990）。外部負荷の栄養塩は、主に河川を介し諏訪湖に流入しており、集水域の土地利用や人間活動、気象イベント等により、供給される栄養塩の量、バランスが変化する。諏訪湖の主要な流入4河川の溶存無機態窒素（DIN）、リン酸リン（RP）の濃度（宮原・笠原, 2023）から、河川ごとのN:P比を求めると表7のようになる。この値はいずれもレッドフィールド比のN:P比（16:1）よりも高く、諏訪湖の外部負荷による栄養塩供給は、植物プランクトンの需要（レッドフィールド比）に対してリンが相対的に少ないと言える。

表 2. 諏訪湖の主要な流入河川の溶存態栄養塩のN:P比

	N : P
横河川	<b>84 : 1</b>
砥川	<b>175 : 1</b>
宮川	<b>181 : 1</b>
上川	<b>70 : 1</b>

栄養塩の外部負荷量は河川流量に依存する部分が多い。2023年における諏訪の降水量（図9）を見ると、前後と比較し8月と9月は少なかった。さらに、2023年の8月と9月の降水量は2022年と比べても少なかった。また、諏訪湖の流出水量（図10）は、降水量と同様に変動しており、2023年の8月か

ら9月の諏訪湖は、降水量の減少により外部負荷による栄養塩供給量が少なかったと言える。

一方、諏訪湖における栄養塩の内部負荷として、底泥からの栄養塩の回帰と、水生植物の枯死にともなう栄養塩の溶出が挙げられる。このうち、枯死したヒシから諏訪湖に供給される栄養塩のN:P比は、諏訪湖のヒシのリン・窒素含有量（武居, 2010）と、その溶脱率（渡辺ら, 2010）から算出することができる。そのようにして、枯死したヒシから溶脱する栄養塩のN:P比を求めたところ、10:1となった。この値はレッドフィールド比のN:P比（16:1）と比較すると窒素が相対的に少ない。

また、諏訪湖に自生するヒシの推定現存量（武居, 2010）から、諏訪湖全体でヒシが持つ栄養塩量を試算すると、リンが2180kg、窒素が15,016kgとなる。この値に溶脱率を乗じると、ヒシが枯死する際、リンが1,831kg、窒素が8,109kg、諏訪湖に供給されることとなる。さらに、このリン・窒素量を諏訪湖の貯水量（62987千m<sup>3</sup>）（長野県, 2023）で除すと、諏訪湖ではヒシの枯死によって、湖水のリンと窒素濃度がそれぞれ29μg-P/L、0.13mg-N/L上昇すると推算される。また、2023年の諏訪湖では、ヒシの枯死は8月中旬から始まり10月にヒシはほぼ消滅したことから（図11）、8月から10月にかけて、枯死したヒシからの栄養塩供給が増大したと考えられる。

#### 4-3. 栄養塩制限と栄養塩濃度の関係

諏訪湖の栄養塩制限を、湖水中の溶存態無機栄養塩濃度（図5）と比較すると、常に制限要因であったリンは常に湖水中濃度が低く、8/22から10/18まで制限要因とされた窒素も、8/22から濃度が低下していた。このことから、植物プランクトン増殖における栄養塩制限は、湖水中の栄養塩濃度から大まかに把握できる。しかし、10/31以降も溶存態窒素濃度は窒素制限の10/18と同程度であった（図5）が、10/31以降、窒素制限は認められなかった（図2）ため、必ずしも湖水中の栄養塩濃度が栄養塩制限と一致するわけではない。

また、一般的に、懸濁態全リン濃度、懸濁態全窒素濃度は植物プランクトンがもつ栄養塩量の指標として使われており、植物プランクトンが栄養塩制限を受けていると、制限となっている栄養塩の濃度が相対的に低下するので、懸濁態物質のN:P比をレッドフィールド比と比較することで栄養塩制限を判別するということがしばしば行われる（Healey and

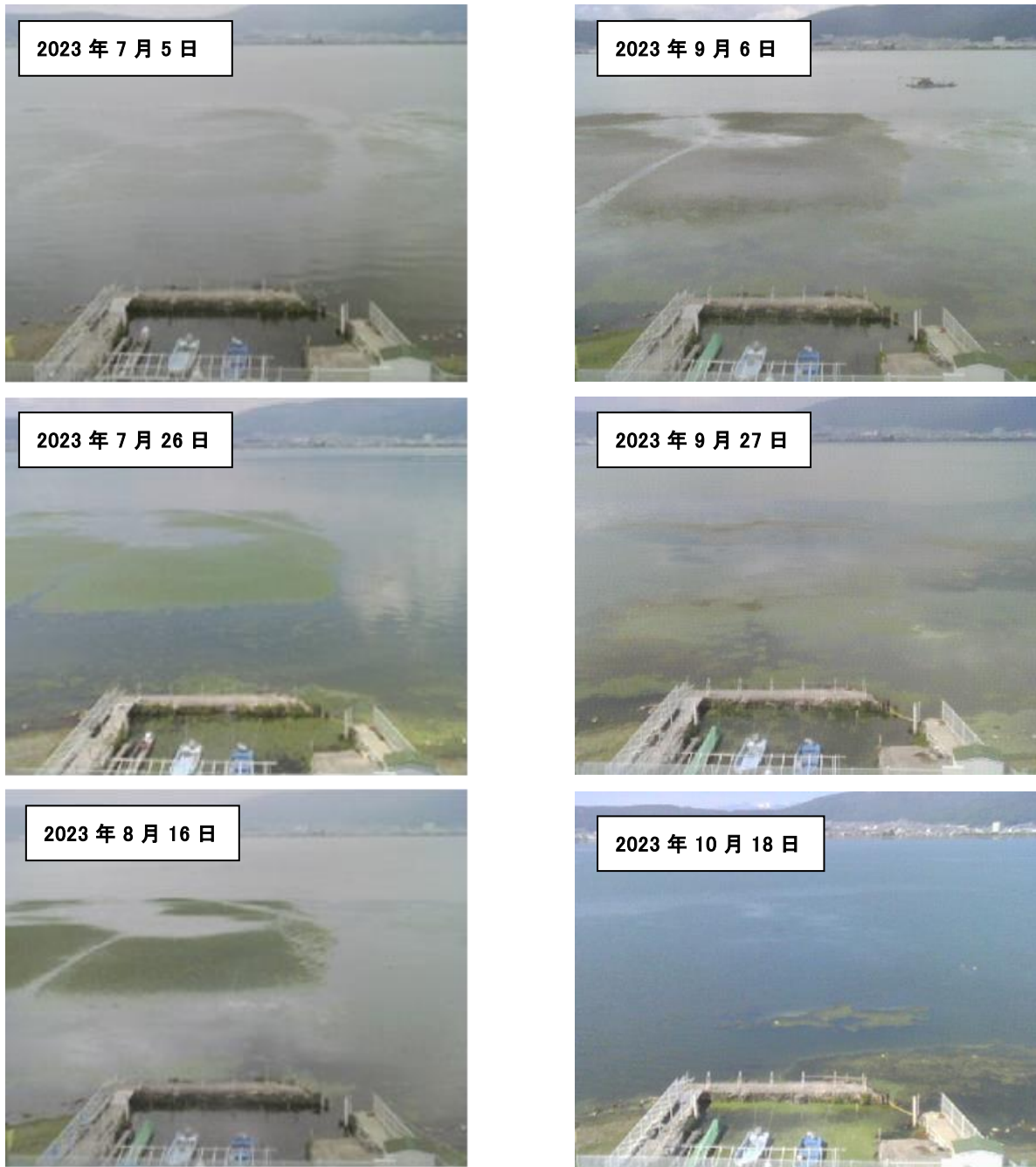


図 11. 諏訪でのヒシの増殖と枯死 (2023 年)  
 諏訪湖水質観測プロジェクト HP より

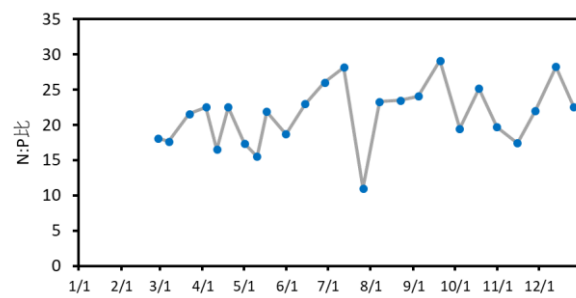


図 12. 諏訪湖水中懸濁物質の N:P 比 (2023 年)



Hendzel, 1979, 1980). そこで、諏訪湖の懸濁態物質の N:P 比 (図 12) をレッドフィールド比と比較すると、懸濁態の N:P 比は 5/10 と 7/26 以外レッドフィールド比の 16 より高く、諏訪湖の植物プランクトンは常にリン制限であったと考えられる。これは、本研究を行った 2023 年の諏訪湖が常にリン制限であったという結果と矛盾しない。しかし、リンと窒素の共制限が発生し、N:P 比が 16 に近づくと想定できる 8 月から 10 月では、N:P 比が 29 から 20 ほどで推移しており、懸濁態の N:P 比から栄養塩制限を確認することはできなかった。これは、湖水中の懸濁物質には、植物プランクトン以外の有機物や、巻き上げられた底質、などが含まれていることが原因であると考えられる。同様の栄養塩制限と懸濁態物質の N:P 比が一致しないという事例は他の水域でも報告されており (Holmboe et al., 1999; 芳村・工藤, 2001), 諏訪湖では、湖水中の懸濁物質の N:P 比から、栄養塩制限を把握することは難しい。

## 5. まとめ

2023 年 5 月から 7 月および、11 月から 12 月の期間において、諏訪湖はリン制限の状態であった。これは、諏訪湖の主な栄養塩供給が外部負荷によるものであり、その N:P 比が高いため、植物プランクトンの需要 (レッドフィールド比) に対し、リンが相対的に少ないためと考えられた。

また、2023 年 8 月から 10 月の期間、リン制限に窒素制限が加わり、リンと窒素による共制限となった。これは、8 月から 9 月に降水量が少なかったことと、8 月から 10 月にヒシの枯死によりヒシ帯が徐々に消滅したことが原因であると考えられた。8 月から 9 月の間、降水量が少なかったことにより諏訪湖の外部負荷が減少した。同時期に、ヒシ帯の消滅が進んだことで、枯死したヒシからリンを相対的に多く含んだ栄養塩が諏訪湖に供給され、湖水へ供給されたリンと窒素が植物プランクトンの需要に近い比率となり、リンと窒素の共制限が発生したと推測された。

このように、諏訪湖の植物プランクトンは、主に河川流入による栄養塩供給 (外部負荷) と、ヒシの枯死といった内部負荷とのバランスによって制御されていることが明らかとなった。

## 引用文献

Bone, D. H. (1971). Nitrogenase activity and nitrogen

assimilation in *Anabaena flos-aquae* growing in continuous culture. *Archives of Microbiology*, 80, 234-241

Elser, J. J., E. R. Marzolf, C. R. Goldman (1990). Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton growth in the freshwaters of North America: a review and critique of experimental enrichments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 477 (7), 1468-1477

花里孝幸 (1989). 総説 富栄養湖におけるラン藻と動物プランクトンの相互関係. *陸水学雑誌*, 50 (1), 23-67

Healey, F. P., L. L. Hendzel (1979). Indicators of Phosphorus and Nitrogen Deficiency in Five Algae in Culture. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 36 (11), 1364-1369

Healey, F. P., L. L. Hendzel (1980). Physiological Indicators of Nutrient Deficiency in Lake Phytoplankton. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 37 (3), 442-453

Hecky, R. E., P. Kilham (1988). Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnology and Oceanography*, 33 (4), 796-822

Holmboe, N., H. S. Jensen, F. Ø. Andersen (1999). Nutrient addition bioassays as indicators of nutrient limitation of phytoplankton in an eutrophic estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 186, 95-104

一瀬論, 若林徹哉 (2005). やさしい 日本の淡水プランクトン 図解ハンドブック. 合同出版株式会社

Kagami, M., Y. Hirose, H. Ogura (2013). Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton growth in eutrophic Lake Inba, Japan. *Limnology*, 14, 51-58

鏡味麻衣子 (2021). 生態学フィールド調査法シリーズ 11 植物プランクトン研究法. 共立出版

Kankaala, P., L. Arvola, M. Hiltunen, J. Huotari, R. I. Jones, H. Nykänen, A. Ojala, M. Olin, E. Peltomaa, S. Peura, M. Rask, T. Tulonen, S. Vesala (2018). Ecosystem responses to increased organic carbon concentration: comparing results based on long-term monitoring and whole-lake experimentation. *Inland Waters*, 9 (4), 489-502

気象庁, 過去の気象データ検索. <https://www.data.jma.go.jp/stats/etrn/index.php>, (2024 年 1 月 4 日に閲覧)

- Matsuzaki, S., K. Suzuki, T. Kadoya, M. Nakagawa, N. Takamura (2018). Bottom-up linkages between primary production, zooplankton, and fish in a shallow, hypereutrophic lake. *Ecology*, 99 (9), 2025-2036
- 宮原裕一, 笠原里恵 (2023). 信州大学理学部附属湖沼高地教育研究センター諏訪臨湖実験所研究報告第 2 号.
- 長野県 (2023). 諏訪湖に係る第 8 期湖沼水質保全計画.
- 沖野外輝夫 (1990). 諏訪湖 ミクロコスモスの生物. 八坂書房
- Paerl, H. W., H. Xu, M. J. McCarthy, G. Zhu, B. Qin, Y. Li, W. S. Gardner (2011). Controlling harmful cyanobacterial blooms in a hyper-eutrophic lake (Lake Taihu, China): The need for a dual nutrient (N & P) management strategy. *Water Research*, 45 (5), 1973-1983
- Robarts, R. D., T. Zohary (1987). Temperature effects on photosynthetic capacity, respiration, and growth rates of bloom-forming cyanobacteria. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 21 (3), 391-399
- 諏訪湖水質観測プロジェクト, ライブカメラ, <https://sss50.harmonia-cloud.com/>, (2024 年 2 月 22 日に利用)
- 総務省統計局 (2021). 令和 2 年国勢調査結果. <https://www.stat.go.jp/data/kokusei/2020/kekka.html>, (2024 年 2 月 22 日に利用)
- 武居薫 (2010). 水草, ヒシ除去の試験施工が湖沼沿岸生態系および水質に及ぼす影響 報告書, 3-9
- UNESCO (1966). Determination of photosynthetic pigments in sea-water. *Monographs on oceanographic methodology* 1
- Urabe, J., T. Sekino, K. Nozaki, A. Tsuji, C. Yoshimizu, M. Kagami, T. Koitabashi, T. Miyazaki, M. Nakanishi (1999). Light, nutrients and primary productivity in Lake Biwa: An evaluation of the current ecosystem situation. *Ecological Research*, 14, 233-242
- 渡辺正弘, 小山孝昭, 佐々木久雄 (2010). 伊豆沼のヒシの栄養塩吸収・溶脱特性を利用した栄養塩濃度制御方法の提案. *水環境学会誌*, 33 (5), 57-61
- Yang, Z., M. Zhang, Y. Yu, X. Shi (2020). Temperature triggers the annual cycle of *Microcystis*, comparable results from the laboratory and a large shallow lake. *Chemosphere*, 260, 127543
- 横内雅大 (2019). 諏訪湖における植物プランクトン組成に対する栄養塩組成の影響. 平成 30 年度信州
- 大学総合理工学研究科修士論文
- 芳村毅, 工藤勲 (2001). 渡島大沼における栄養塩濃度の季節変化と植物プランクトンの生長制限要因. *陸水学雑誌*, 62, 205-217
- (原稿受付 2024.3.8)