

特集：諏訪湖の生物群集の研究

## 総説

# 諏訪湖の動物プランクトン群集：群集構造と生態系における役割

花里孝幸・荒河 尚・佐久間昌孝・張 光玟・沖野外輝夫

## 摘 要

これまでなされた研究成果を基に、諏訪湖の動物プランクトンの群集構造と生態系における役割についてまとめた。諏訪湖の動物プランクトン群集では、春にはワムシ類が優占し、夏から秋にかけては優占種が小型枝角類に変わった。優占種とそれらの季節変化は1960年代から1990年代に至るまで大きな変化はなかったようにみられる。諏訪湖では2種の *Bosmina*, *B. longirostris* と *B. fatalis* の遷移に季節的に明瞭な交互性が見られる。すなわち、*B. longirostris* が春と秋に優占し、*B. fatalis* が夏に優占する。*B. fatalis* の夏の優占度と夏の平均水温やクロロフィル量との間に正の相関が見られたことから、その優占にはアオコの発生が何らかの関わりを持っていることが示唆された。湖沼生態系のしくみを理解するため、大型の隔離水界を諏訪湖に設置して実験的な解析が行われた。それにより、諏訪湖における動物プランクトンに係わる食う—食われる関係や競争関係などの生物間相互作用が明らかにされた。また、沖帯だけでなく沿岸域の水草帯の動物プランクトン群集も調査され、水草帯が複雑な環境を作ること、それが動物プランクトン群集組成に影響を与えることが示された。これらの結果から、諏訪湖の動物プランクトン群集には高い魚の捕食圧がかかっていること、夏の食物連鎖では腐植食物連鎖が卓越していることが指摘された。

キーワード：諏訪湖、動物プランクトン、群集構造、生物間相互作用

## はじめに

動物プランクトンは湖沼生態系における主要な二次生産者で、一次生産者（藻類）が固定したエネルギーを魚などの高次の生産者へ受け渡す重要な役割を担っている。したがって、動物プランクトンは湖沼生態系の重要な構成員であり、湖沼生態系を理解するためには動物プランクトン群集の理解は欠かせない。

諏訪湖は1960年代に富栄養化が急速に進み、夏にラン藻（シアノバクテリア）の *Microcystis* の大増殖による水の華（アオコ）が発生するようになった（Park and Watanabe, 1996）。今やこのアオコの発生は諏訪湖の生態系の特色といえる。*Microcystis* をはじめとするラン藻類は、群体を形成したり毒素を生産することにより、物理的または化学的に動物プランクトンの摂食を阻害し、動物プランクトン群集に複雑な影響を与える（花里, 1989）。したがって、諏訪湖における *Microcystis* の大発生はそこでの動物プランクトン群集を特徴づけているだろう。

諏訪湖の動物プランクトンの記録は田中（1918）によって1907年夏と1909年秋のサンプルについて記載されたのがはじめであろう。最初の精力的な研究は Kurasawa et al. (1952a, b) によって行われた。彼らは1947～1949年の2年間にわたり、動物プランクトンの鉛直分布と個体群密度の季節変動を調べ、動物プランクトン群集の生物量（Biomass）の推定も行った。また、1969～1972年にも JIBP（日本国際生物学計画）のプロジェクトで倉沢らによって動物プランクトン群集の種組成、動物プランクトン個体群の密度と生物量の推定がなされた（Sakamoto et al., 1975）。その後もいくつかのプロジェクトで研究がなされ（倉沢ら, 1978-1983）、また信州大学理学部附属諏訪臨湖実験所が毎年モニタリングをつづけている（沖野・花里, 1997）。

1985～1987年には文部省特定研究『メソコスムによる水域生物相互作用系の実験的解析（EXATIM）』のプロジェクトにより容量100トンの大型隔離水界が諏訪湖に設置され、それを用いて諏訪湖生態系の食物網における生物間相互作用が実験的に解析された（西條・坂本,

1993)。この研究では動物プランクトン群集内および動物プランクトンと他の生物間での相互作用についても解析された。

このように諏訪湖の動物プランクトンについては多くの研究がなされている。本論文ではこれらの研究成果を基に諏訪湖の動物プランクトンの群集構造と季節変化について整理し、それに影響を与えている要因と諏訪湖生態系における動物プランクトン群集の役割について考察する。

### 動物プランクトンの群集構造と季節変化

先にも述べたが、諏訪湖の動物プランクトンについては田中（1918）が始めに記載し、群集の季節変動については Kurasawa et al. (1952a) の1947～1949年の調査に加え、1969年に始められた JIBP プロジェクト以後頻繁に調査され報告されている。しかし、それら多くの研究では、動物プランクトンはメッシュサイズ72～100  $\mu$  m のプランクトンネットで鉛直曳きして採集されており、これは一定量の湖水を採水器で取ってそれを船上でメッシュサイズ40  $\mu$  m のネットで濾したサンプルに比べかなり採集効率が低く、またそれが種によって大きく異なるため（荒河, 1993）、現存量の推定値として用いるには問題があると考えられる。そこで主な報告から記載種のみをまとめた（Table 1）。記載された種数は、ワムシ類57種（属名のみ記載も含む）、枝角類15種（属名のみ記載も含む）、カイアシ類7種（属名のみ記載も含む）であった。報告により種数が異なったが、この主な理由は分類の程度の差異であり、すなわち報告によって細かく種名まで決めているものと属レベルまでの記載にとどめているものがあるためである。

はじめて諏訪湖の動物プランクトンを記載した田中（1918）はワムシ類2種、枝角類8種、カイアシ類1種の生息を報告している。その中で注目に値することは *Daphnia* sp. を記載していることである。*Daphnia* は Kurasawa et al. (1952a, b) 以後の報告には現れていないことから、1940年代までには諏訪湖から姿を消したと言えよう。後述するが、ワカサギをはじめプランクトン食魚は湖の動物プランクトン群集に大きな影響を与え、しばしば大型枝角類の *Daphnia* 個体群を絶滅に追いやるのが知られている（Brooks and Dodson, 1965; Langeland, 1982）。田中（1918）には1914年に霞ヶ浦からのワカサギが諏訪湖に初めて放流されたことが記されている。1907年と1909年の調査の後に諏訪湖で

*Daphnia* が姿を消したことに、このワカサギの放流が関わっていた可能性があるのではなかろうか。

また、枝角類の *Sida* が田中（1918）と Kurasawa et al. (1952a, b) で記載されているが、その後の報告では見られない。*Sida* は水草帯に生息する種であり（Fairchild, 1981）、諏訪湖は1940年代までは水草が湖面積の20%以上を覆うほど水草の多い湖であったことから（沖野, 1998）、この種の出現は水草の存在と関係があったのであろう。諏訪湖の水草は1960年代以後、湖の富栄養化の進行とともに大きく分布面積を減らした（沖野, 1998）。Kurasawa et al. (1952a, b) での記載を最後にこの種が姿を消したのは、諏訪湖の水草帯の衰退が原因であったと考えられる。

1969年から1996年までのおよそ30年間は、全体として諏訪湖での出現種には大きな変化がなかったように見られる。ただし、*Bosmina* 属については、1971～1977年に *B. coregoni* が、1977年以後には *B. fatalis* が、そして1982年以後には *B. fatalis* に加え *B. longirostris* が記載されている。この中で *B. coregoni* は、河口湖や霞ヶ浦と同様に、*B. fatalis* が間違えて記載されたものであろう（田中, 1975）。また、1982年の *B. longirostris* の登場は、霞ヶ浦（Hanazato et al., 1984）同様、詳細な解析から二種の共存が確認されたためのものと考えられる。したがって、*Bosmina* 属については、少なくとも1960年代から *B. fatalis* と *B. longirostris* の2種が諏訪湖に生息していたと考えるのが妥当であろう。ただし、田中（1918）の記載には *B. longirostris* と *Bosmina* sp. が書かれており、すでに1900年代初頭からこれら2種の *Bosmina* 属枝角類がいた可能性もある。

1969年以後の報告から、諏訪湖の動物プランクトン群集の季節変動の特徴として、春のワムシ類（*Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata*, *Brachionus calyciflorus*, *Brachionus angularis*, *Filinia longiseta*）の大発生と、初夏から秋にかけての小型枝角類（*Bosmina longirostris*, *Bosmina fatalis*, *Bosminopsis deitersi*, *Diaphanosoma brachyurum*）の優占、そして初夏の捕食性枝角類、*Leptodora kindtii* の発生を挙げることができる。

それまでのプランクトンネットの鉛直曳きより正確な動物プランクトンの現存量推定法である、採水器（カラムサンプラー）を用いて表層から湖底近くまでの湖水を水柱状に採って40  $\mu$  m メッシュのネットで濾し集めるという方法は、1985～1987年に EXATIM のプロジェクトで採用され（Hanazato et al., 1989）、また信州大学

Table 1. Zooplankton species in pelagic zones of Lake Suwa reported in literature (circles).

Year	1907-09, 1947-49	1969,	1970,	1971-72	1977,	1978,	1979,	1982-85	1986,	1987,	1992,	1993,	1994,	1996,
References*	1)	2)	3)	4)	5)	6)	7)	8)	9)	9)	8)	8)	8)	10)
<b>Rotifera</b>														
<i>Anuraeopsis fissa</i>					○	○								
<i>Anuraeopsis</i> sp.				○										
<i>Asplanchna priodonta</i>	○					○	○				○	○	○	
<i>Asplanchna</i> sp.			○	○		○	○	○	○	○				
<i>Brachionus calyciflorus</i>			○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Brachionus budapestinensis</i>					○									
<i>Brachionus angularis</i>			○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Brachionus forficula</i>				○	○	○	○			○				
<i>Brachionus diversicornis</i>				○	○		○			○				
<i>Brachionus quadridentatus</i>						○	○							
<i>Brachionus rubens</i>				○			○							
<i>Brachionus urceolaris</i>								○		○	○	○	○	○
<i>Brachionus</i> spp.	○	○												
<i>Collotheca cornuta</i>					○	○								
<i>Collotheca</i> sp.				○							○	○	○	
<i>Colurella obtusa</i>						○								
<i>Colurella</i> sp.						○	○	○				○	○	
<i>Conochiloides coenobass</i>							○	○						
<i>Conochiloides</i> sp.					○	○					○	○	○	
<i>Conochilus unicornis</i>					○		○		○	○				
<i>Conochilus</i> sp.			○	○		○	○				○	○	○	○
<i>Dissotrocha aculeata</i>					○									
<i>Diurella stylata</i>	○													
<i>Euchlanis dilatata</i>						○	○		○	○	○	○	○	○
<i>Filinia longiseta</i>					○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Filinia terminalis</i>	○					○	○	○						
<i>Filinia</i> sp.			○	○										
<i>Hexarthra (Pedalia) mira</i>	○			○	○	○	○		○	○	○	○	○	
<i>Keratella (Anurea) cochlearis</i>	○	○			○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Keratella valga</i>					○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Keratella quadrata</i>						○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Keratella</i> sp.			○	○								○	○	
<i>Lacinularia</i> sp.				○					○	○				
<i>Lecane</i> spp.				○										
<i>Lepadella oblonga</i>					○									
<i>Lepadella serrata</i>					○									
<i>Lepadella benjamini</i>						○								
<i>Lepadella</i> spp.				○			○							○
<i>Monostyla hamata</i>					○	○	○	○						
<i>Monostyla closterocerca</i>					○									
<i>Monostyla bulla</i>							○							
<i>Monostyla crenata</i>						○								
<i>Monostyla pygmaea</i>						○								
<i>Monostyla</i> spp.						○			○	○	○	○	○	○
<i>Mytilina ventralis</i>						○								
<i>Notholca labis</i>	○				○	○	○		○		○	○	○	
<i>Notholca</i> sp.									○	○				
<i>Philodina roseola</i>					○	○								○
<i>Ploesoma truncatum</i>	○				○	○	○	○						
<i>Ploesoma</i> sp.			○	○								○	○	
<i>Pompholyx complanata</i>					○	○	○			○	○		○	○
<i>Polyarthra platyptera</i>	○	○												
<i>Polyarthra vulgaris</i>					○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Polyarthra</i> sp.			○	○										○
<i>Rotaria rotatoria</i>														
<i>Rotaria neptunia</i>							○							
<i>Rotaria</i> sp.							○							
<i>Rotatoria</i> spp.							○							
<i>Synchaeta stylata</i>					○						○	○	○	
<i>Synchaeta oblonga</i>							○							

Table 1. Continued.

Year	1907-09,	1947-49	1969,	1970,	1971-72	1977,	1978,	1979,	1982-85	1986,	1987,	1992,	1993,	1994,	1996,
References*	1)	2)	3)	4)	5)	6)	7)	7)	8)	9)	9)	8)	8)	8)	10)
<i>Synchaeta</i> sp.			○	○		○	○		○	○	○				○
<i>Testudinella patina</i>						○									
<i>Testudinella</i> sp.				○											○
<i>Trichocerca capucina</i>					○	○		○		○					○
<i>Trichocerca cylindrica</i>					○	○	○								
<i>Trichocerca elongata</i>							○	○							
<i>Trichocerca dixon-nuttalli</i>					○										
<i>Trichocerca scipio</i>					○										
<i>Trichocerca iernis</i>					○	○	○	○							
<i>Trichocerca stylata</i>					○	○									○
<i>Trichocerca porcellus</i>					○										
<i>Trichocerca birostris</i>					○	○	○	○		○	○				
<i>Trichocerca tigris</i>					○	○									
<i>Trichocerca</i> spp.			○	○		○			○	○	○	○	○	○	○
<i>Trichotria tetractis</i>							○								
<b>Cladocera</b>															
<i>Alona guttata</i>						○		○							
<i>Alona rectangula</i>							○								
<i>Alona</i> spp.				○						○	○	○	○	○	○
<i>Bosmina coregoni</i>					○	○									
<i>Bosmina fatalis</i>						○		○		○	○	○	○	○	○
<i>Bosmina longirostris</i>	○	○							○	○	○	○	○	○	○
<i>Bosmina</i> sp.	○		○	○											
<i>Bosminopsis deitersi</i>		○	○	○		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Bosminopsis</i> sp.	○														
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>								○							
<i>Ceriodaphnia megops</i>						○									
<i>Ceriodaphnia</i> sp.										○	○				
<i>Chydorus sphaericus</i>					○	○				○					
<i>Daphnia</i> sp.	○														
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>				○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
<i>Sida crystallina</i>	○		○												
<i>Simocephalus</i> sp.	○														
<i>Leptodora kindtii</i>	○		○	○	○	○	○		○	○		○	○	○	○
<i>Leptodora</i> sp.		○													
<i>Lynceus</i> sp.	○														
<b>Copepoda</b>															
<i>Eodiaptomus japonicus</i>			○	○	○	○	○	○							
<i>Heliodiaptomus kikuchii</i>							○								
<i>Heliodiaptomus nipponicus</i>						○									
<i>Limnocalanus</i> sp.				○			○	○							
<i>Calanoid copepoda</i>									○	○	○			○	○
<i>Cyclops strenuus</i>		○													
<i>Cyclops</i> sp.	○					○	○	○							
<i>Mesocyclops leuckarti</i>			○	○		○									
<i>Mesocyclops</i> spp.							○	○							○
<i>Thermocyclops hyalinus</i>					○	○									
<i>Cyclopoid copepoda</i>									○		○			○	○
<i>Nauplius</i>	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○

\*1) 田中 (1918); 2) Kurasawa et al. (1952a, b); 3) 倉沢ら (1979); 4) 倉沢ら (1971), 倉沢 (1972); 5) 青山ら (1973); 6) 青山 (1978), 磯部 (1980); 7) 磯部 (1983); 8) 荒河 (1993); 9) 花里 未発表; 10) 張 未発表

諏訪臨湖実験所で行われている諏訪湖定期調査（沖野・花里, 1997）で1996年以後採用されている。そこで、ここでは諏訪湖の動物プランクトン群集の変動について Hanazato et al. (1989) が調べた1986年のものと、諏訪湖定期調査で採られた1996年のものを比較し、季節変

動について検討する。

1986年、ワムシ類は4月下旬に現存量が高くなり、その後一時減少した後6月に最大値を達成した（Fig. 1）。春の全ワムシ類の現存量はほとんど2,000～10,000 個体 L<sup>-1</sup> の範囲内にあり、優占種は *K. cochlearis*,

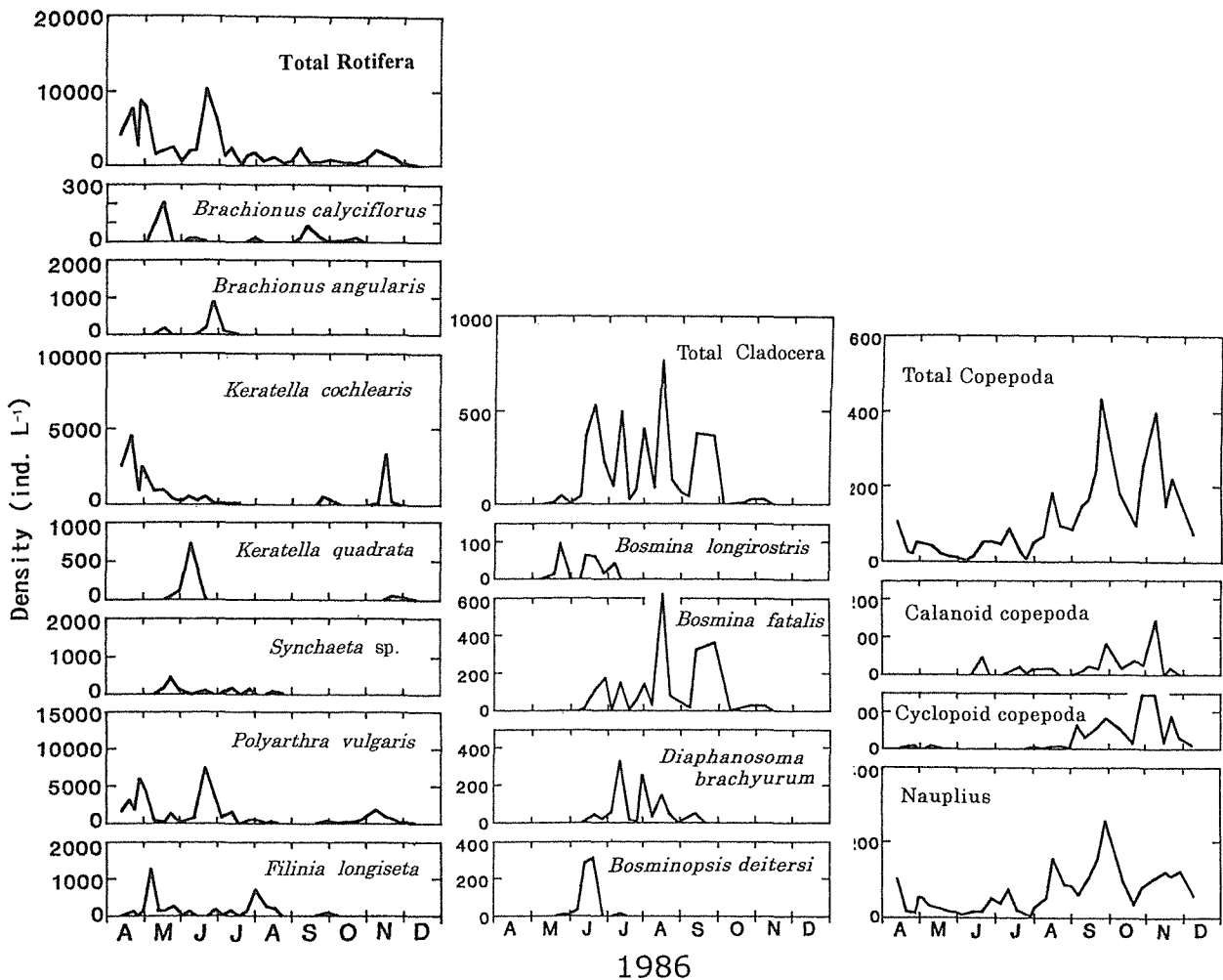


Fig. 1. Seasonal changes in density of zooplankton in Lake Suwa in 1986 (redrawn from Hanazato et al. (1989)).

*Polyarthra vulgaris*, *F. longiseta*, *Synchaeta* sp., *B. calyciflorus*, *K. quadrata*, *B. angularis* の順に遷移した。夏になるとワムシ類の現存量はずっと少なくなり、たいてい500個体  $L^{-1}$  以下であった。秋には2種のワムシ、*K. cochlearis* と *P. vulgaris* が春に続いて現存量のピークを作った。しかし、秋のピークは春のそれよりも小さかった。

ワムシ類の現存量が低かった夏から秋にかけては小型の枝角類が多く出現し、その現存量は100～500個体  $L^{-1}$  の範囲で変動した (Fig. 1)。 *B. longirostris* が5月に初めて現れ、その後 *B. deitersi* が増え、7月以後は *B. fatalis* と *D. brachyurum* の優占が続いた。

カイアシ類では、ノープリウス幼生が年間を通じて見られた (Fig. 1)。その現存量は夏から秋にかけて高かったが、200個体  $L^{-1}$  を越えることはあまりなかった。コペポデイド幼生と成体はやはり夏から秋に多く見られたがその現存量は100個体  $L^{-1}$  以下であった。カラヌス類

の優占種は *Eodiaptomus japonicus* で、キクロプス類は *Mesocyclops leuckarti* と *Thermocyclops hyalina* であった。

動物プランクトン群集の種組成や季節変動は10年後の1996年もおよそ同じであった (Fig. 2)。すなわち、春に *K. cochlearis*, *Polyarthra*, *F. longiseta*, *B. calyciflorus*, *K. quadrata*, *B. angularis* が優占し、全ワムシ類の最大現存量が6月に見られた。枝角類では晩春～初夏に *B. longirostris* が高い現存量で出現し、夏に *B. fatalis* と *D. brachyurum* の優占に代わった。ただし、1986年には *B. deitersi* が多く出現したが、1996年にはわずかに見られたに過ぎなかった。しかしこの種は1996年以後も晩春～初夏にしばしば優占していることから (張, 未発表データ), 近年になって姿を消したわけではない。カイアシ類ではやはり年間を通してノープリウス幼生が多く、*E. japonicus*, *M. leuckarti*, *T. hyalina* が優占していた。

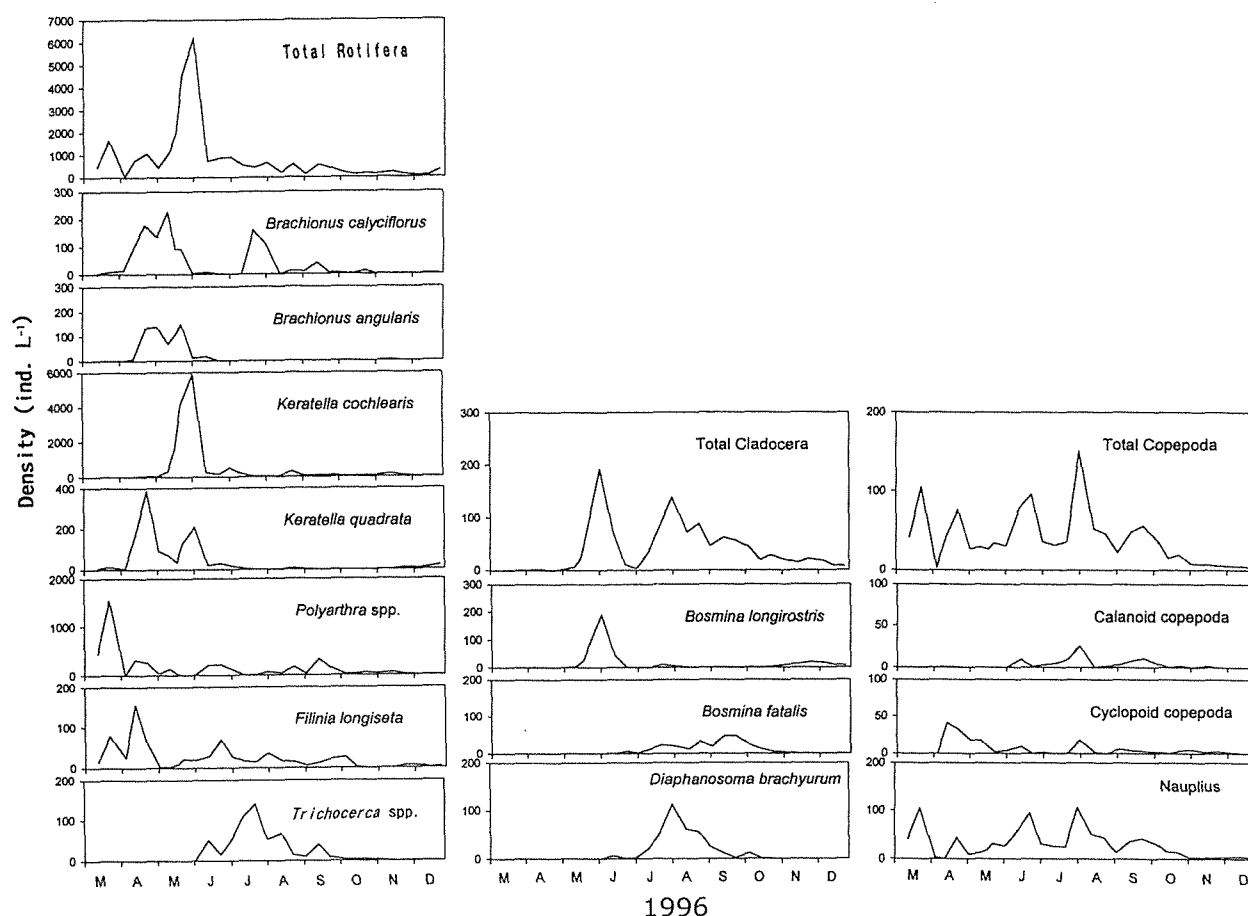


Fig. 2. Seasonal changes in density of zooplankton in Lake Suwa in 1996 (data obtained by K.-H. Chang).

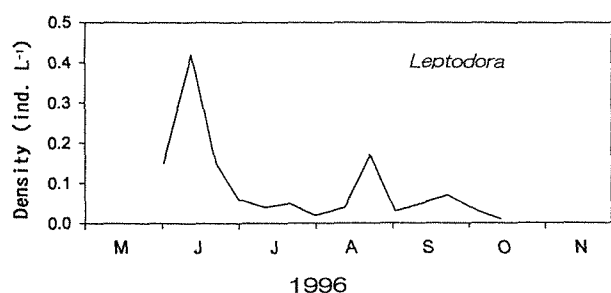


Fig. 3. Seasonal changes in density of *Leptodora kindtii* in Lake Suwa in 1996 (data obtained by K.-H. Chang).

1960年代の動物プランクトン群集を解析した倉沢ら(1970)も同様の種組成と季節変動を報告している。このことは、少なくとも富栄養化が大きな問題となった1960年代以後は動物プランクトン群集はあまり大きな変化がなかったと言えよう。

諏訪湖には大型捕食性枝角類 *Leptodora kindtii* が6月頃に多く出現する。1996年にはそのピーク密度が0.4個体  $L^{-1}$  を越えた (Fig. 3)。*L. kindtii* は体長が1 cm

に達する捕食者で、個体群密度は通常で0.1個体  $L^{-1}$  以下で、高くても1個体  $L^{-1}$  程度である湖が多い。したがって、諏訪湖で得られた0.4個体  $L^{-1}$  は比較的高い現存量と言える。*L. kindtii* は個体群密度が他の動物プランクトンよりも低いので、1996年の採集は200  $\mu m$  の粗いメッシュサイズを持ったプランクトンネットの鉛直曳きで行われた。諏訪湖ではこの年、*L. kindtii* は5月から10月まで見られたが、比較的高い現存量で出現していたのは6月頃の1ヶ月未満の短い期間であった。ここでは1996年の変動しか示していないが、1977年に調査した磯部ら(1982)も同様の個体群動態を報告している。彼らの報告でも最高密度(2.7個体  $L^{-1}$ )が6月に観察された。6月頃の短い期間に個体群密度のピークを作るといふこの *Leptodora* の個体群動態のパターンはほぼ毎年繰り返されている(張, 未発表データ)。これも諏訪湖の動物プランクトン群集の特徴の一つと言えよう。

枝角類での2種の *Bosmina* (*B. longirostris*, *B. fatalis*) と *D. brachyurum* の優占、カイアシ類での *E. japonicus* と *T. hyalina* の優占、またワムシ類での

*Polyarthra* spp., *F. longiseta*, *Keratella* spp. の優占は富栄養湖霞ヶ浦の動物プランクトン群集とよく似ている (Hanazato and Yasuno, 1988)。また、小型枝角類の *Bosmina*, *Diaphanosoma*, *Ceriodaphnia* やワムシ類の優占は、日本だけでなく国外の多くの富栄養湖でも動物プランクトン群集の特徴として知られている (Gliwicz, 1969, 1977; Geller and Muller, 1981; Richman and Dodson, 1983; Orcutt and Pace, 1984)。したがって、諏訪湖の動物プランクトン群集は富栄養湖の典型的な群集であると思われる。

### *Bosmina longirostris* と *Bosmina fatalis* の出現

諏訪湖の動物プランクトン群集の特徴の一つはゾウミジンコ (*Bosmina*) 属の二種、*B. longirostris* と *B. fatalis* が出現することである。*B. longirostris* はコスモポリタンの種であり、世界中の湖沼から生息が報告されている。一方、*B. fatalis* は東および東南アジアに分布が限られている (堵・水野, 1982; Lieder, 1983)。諏訪湖での2種のゾウミジンコの出現には季節的に明瞭な交互性が見られる。すなわち、*B. longirostris* は春に優占するが、夏には *B. fatalis* にとって代わられる。と

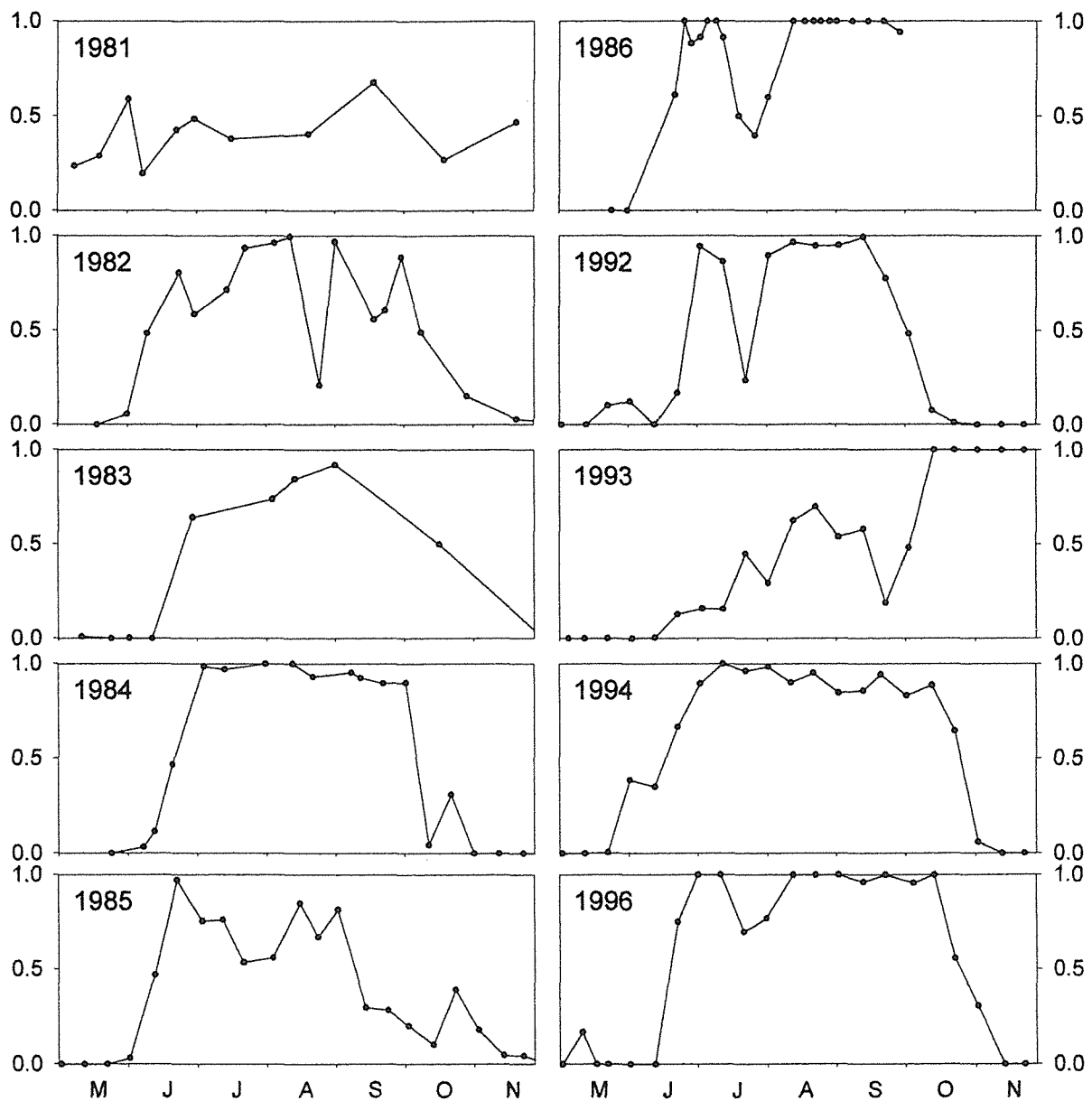


Fig. 4. Seasonal changes in the ratio of *Bosmina fatalis* density to total bosminid density (Bf/T-Bos) in Lake Suwa over ten years (data from Arakawa (1993) and obtained by K.-H. Chang).

ころが、秋になると *B. fatalis* が減り再び *B. longirostris* が優占するようになる。このことは全ゾウミジンコ個体群密度 (T-Bos) に対する *B. fatalis* の密度 (Bf) の割合 (Bf/T-Bos) をとることで示される (Fig. 4) : この値は6月に急速に上昇し、夏の間高い値が維持され、秋になって低下する。しかしこの夏の値は年によって異なる。7～9月の間の値は1984, 1986, 1992, 1994年には0.9を上回っていたが、1981年と1993年は0.5に達しないことがほとんどであった。

何が諏訪湖のゾウミジンコ2種の優占度を決めているのであろうか。

夏の Bf/T-Bos 比が低かった1981年と1993年は夏の水温が低くまた植物プランクトン量も少なかった (Hanazato and Okino, 1998)。夏 (7月～9月) の Bf/T-Bos 比を同じ時期の水温に対してプロットすると、正の相関が見られた (Fig. 5)。したがって、水温が低いと *B. longirostris* が優占し、高くなると *B. fatalis* の優占に変わることになる。しかし、水温が直接これらの種の優占度を決めているとは考えにくい。なぜなら、異なった温度条件下でのゾウミジンコの室内飼育実験で、2種のゾウミジンコの温度適応に差が見いだせなかったからである (Hanazato and Yasuno, 1985a)。

夏の Bf/T-Bos 比と同時期のクロロフィル a 濃度の間にも正の相関が見られた (Fig. 5)。これは夏の *B.*

*fatalis* の優占度がその時の植物プランクトン量と関係のあることを示している。諏訪湖の夏は藍藻の *Microcystis* が大発生している (いわゆるアオコが発生している) 時期であり、夏のクロロフィル a 量の変動は *Microcystis* の量の変動に大きく左右される。したがって、夏の *B. fatalis* の優占度は *Microcystis* の量と関係があるように思われる。

Hanazato et al. (1984) と Hanazato et al. (1991) は霞ヶ浦に設置した容量55 m<sup>3</sup>の隔離水界を用いて二つの実験を行い、*B. fatalis* の優占度と *Microcystis* の現存量の間に関係のあることを示唆する結果を得ている。その実験では、何の処理もしなかった隔離水界では、湖と同様に7～10月に *Microcystis* が優占し、また2種のゾウミジンコが現れ、これも湖で観察されるのと同じ遷移を示した。この隔離水界を使った第1の実験では水中のリン酸塩濃度を下げるために隔離水界に硫酸アルミニウムを投与し、第2の実験ではホテアオイを移入した。これらの処理は隔離水界の中での *Microcystis* の現存量を減らし、また *Microcystis* が優占する期間を顕著に短縮させた。それに伴い *B. longirostris* が優占する期間が延び、その分 *B. fatalis* の優占期間が短くなった。おもしろいことに、隔離水界の中での *B. fatalis* の優占時期が *Microcystis* の優占時期とおよそ一致していたのである。このことは、*Microcystis* の増加が *B. fatalis* の

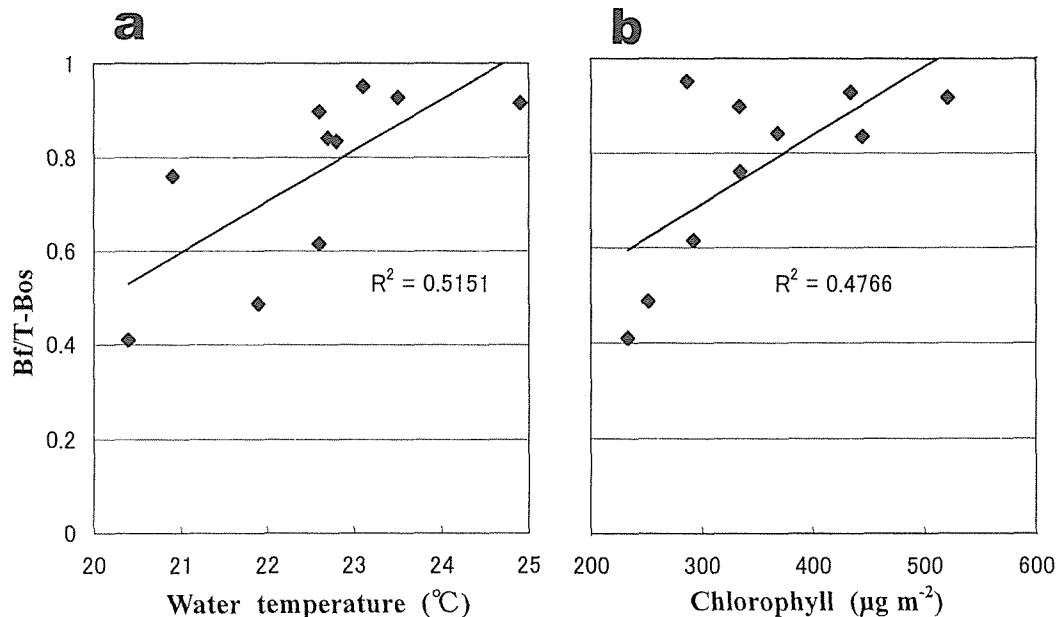


Fig. 5. Relationships between the ratio of *Bosmina fatalis* density to total bosminid density (Bf/T-Bos) and surface water temperature (a), and between the ratio of Bf/T-Bos and chlorophyll a concentration in a water column ( $\mu\text{g m}^{-2}$ ) (b) in Lake Suwa. Each diamond represents a mean value in summer (July to September) in each of the ten years shown in Fig. 4. Data on water temperature and chlorophyll a concentration from Okino and Hanazato (1997).



優占を誘導していたことを示唆している。

Hanazato and Yasuno (1987a) は実験室内で2種のゾウミジンコを *Microcystis* を餌として飼育してみたところ、どちらのゾウミジンコもよい成長を示さなかった。このことは *Microcystis* は特に *B. fatalis* の個体群増殖を支える役割を果たしているわけではないことを示している。すなわち、霞ヶ浦や諏訪湖の夏には、*Microcystis* そのものが餌として *B. fatalis* の優占を支えているわけではないことになる。

Hanazato and Yasuno (1987a, b) は室内実験で、餌密度が高いと *B. fatalis* が *B. longirostris* よりも高い個体群増殖速度を達成し競争に勝つこと、また *Microcystis* はそのままではゾウミジンコのよい餌とはならないが分解が進むと利用可能な餌資源となることを示した。その結果、Hanazato and Yasuno (1987a) は、*Microcystis* が優占すると *B. fatalis* の優占度が上がるのは、大量に発生した *Microcystis* の分解が進みゾウミジンコにとっての餌量が増加したのがその理由であると考えた。

この考えは諏訪湖での *B. fatalis* の優占度の変化を説明できるのではないだろうか。諏訪湖で相対的に *B. fatalis* の夏の優占度 (Bf/T-Bos) が低下した年は例年より水温が低く植物プランクトン量が少なかった年である。すると、低温は *Microcystis* の生産力を下げて諏訪湖での優占度を低下させる。それがゾウミジンコへの餌の供給量を下げ、夏の *B. fatalis* の優占度を下げたものと理解できよう。

### 動物プランクトン群集における 生物間相互作用：実験的解析

競争や食う—食われる関係などの生物間相互作用は生物群集、ひいては生態系を維持するために重要な役割を担っている。諏訪湖の生態系における生物間相互作用については、文部省特定研究『メソコスムによる水域生物相互作用系の実験的解析 (EXATIM)』のプロジェクトにより容量100トンの大型隔離水界を用いて実験的に解析された (西條・坂本, 1993)。

Hanazato et al. (1990) は、秋に設置された隔離水界にプランクトン食魚のシナノユキマス (*Coregonus lavaretus maraena*) を  $1.81\text{--}1.90$  個体  $\text{m}^{-3}$  の密度で放流したときの動物プランクトン群集の変動を解析した。実験では、甲殻類動物プランクトンの現存量が低かったとき (cyclopoid copepodids が  $10$  個体  $\text{L}^{-1}$  以下, *Bosmina*

が  $30$  個体  $\text{L}^{-1}$  以下) には魚の影響は見られなかった。しかし、それらの現存量が  $50$  個体  $\text{L}^{-1}$  を超えたときには魚の影響がはっきり見られた。逆に、魚の放流はワムシ類 (特に *P. vulgaris* と *K. cochlearis*) の現存量を上昇させた。

実際に湖や隔離水界で行った魚の導入はそこでの動物プランクトン群集に大きな影響を与えた (Brooks and Dodson, 1965; Lynch, 1979; Hanazato and Yasuno, 1989)。しかし、そのような影響を受ける動物プランクトン群集は大型枝角類の *Daphnia* が優占しているところが多い。諏訪湖には *Daphnia* は生息しない。おそらく魚が多いためであろう。そのため動物プランクトン群集はすでに魚に食われにくい小型の枝角類やカイアシ類が優占するものになっている。それがこの隔離水界実験で魚の放流の影響が見えにくかった理由だろう。しかし、小型枝角類やカイアシ類でも現存量が高くなると魚による捕食影響が強くなることをこの実験は示した。

この実験でワムシ類が増えたのは、カイアシ類のキクロプス (cyclopoid copepoda) が減りワムシ類がキクロプスの捕食圧から解放されたためであろう。キクロプス類のコペポデイド幼生や成体はワムシ類を好んで食べることが知られており (Gophen, 1977; Brandl and Fernando, 1978), その捕食がワムシ個体群に大きな影響を与えることが報告されている (Stemberger and Evans, 1984)。

この実験の結果はキクロプスがワムシ類に対し重要な捕食影響を与えていることを示唆したが、諏訪湖の沖帯にはもう一つの無脊椎捕食者が出現する。それは捕食性枝角類の *Leptodora kindtii* である。*L. kindtii* は初夏の短期間に高い現存量を達成する。多くの湖で *L. kindtii* の捕食作用が湖の枝角類個体群に大きな影響を与えることが報告されている (Hall, 1964; Lunte and Luecke, 1990; Branstrator and Lehman, 1991)。Yoshioka et al. (1994) は諏訪湖の食物網を様々な生物種の炭素と窒素の安定同位体を測定することで解析し、*L. kindtii* は枝角類とワムシ類を食べている可能性を示した。しかし、諏訪湖におけるこの捕食者の動物プランクトン群集に及ぼす影響についてはまだ明らかにされていない。

諏訪湖に多く生息する魚はワカサギ (*Hypomesus transpacificus*) である。この魚は諏訪湖の漁業魚種として最も重要で、漁業協同組合によって毎年放流されている。プランクトン食魚が湖沼の動物プランクトン群集に大きな影響を与えることはよく知られており

(Brooks and Dodson, 1965; Langeland, 1982), ワカサギも例外ではないだろう。しかし、ワカサギは日本の多くの湖で放流されているにもかかわらず、この魚のプランクトン群集に及ぼす影響はほとんど調べられていない。ワカサギは網などで捕獲されると容易に傷が付き死んでしまうことから、実験的な解析が困難であることが一つの理由であろう。林ら (1993) はワカサギの発眼卵を隔離水界に投入することで隔離水界内のワカサギの現存量を制御することに成功し、諏訪湖の動物プランクトン群集に及ぼすワカサギの影響を評価することができた。実験では4月初旬に発眼卵を投入した。その結果、5～7月には数種のワムシ類 (*Brachionus calyciflorus*, *B. angularis*, *Keratella quadrata*, *Asplanchna* sp., *Synchaeta* sp.) と小型枝角類 (*Bosmina longirostris*), そしてキクロプス類の現存量がワカサギを投入した隔離水界でそうでない水界よりも顕著に低くなった。5～7月は投入されたワカサギは仔稚魚の時期で、胃内容物の解析からこのときのワカサギはワムシ類と小型甲殻類プランクトンを食べていたことが示された。竹内・沖野 (1982) も諏訪湖のワカサギの胃内容物の解析から、当歳魚のワカサギは6月初旬まではワムシや *Bosmina*, *Nauplius* などの小型甲殻類を食べ、その後は8月まで *Bosmina* が主要な餌として食べられていることを報告している。この結果は、この時期には動物プランクトン群集に及ぼすワカサギの捕食影響が大きいことを示唆している。

もう一つの隔離水界実験では、水界を寒冷紗で覆い水界に射し込む光のエネルギーを1～20%まで減少させた (高橋ら, 1993)。驚いたことに、光のエネルギーを10%まで減少させても (90%カットしても)、隔離水界内の動物プランクトン群集には顕著な影響が現れなかった。これは遮光された環境下で、動物プランクトンが餌として植物プランクトンよりもバクテリアへの依存度を上げた結果と考えられた (Kato et al., 1992)。これは富栄養湖である諏訪湖での一次生産者から動物プランクトンへのエネルギーの流れで、腐植食物連鎖が主要な経路として機能していることを示唆している。花里 (1989) も *Microcystis* によるアオコが発生する霞ヶ浦で腐植食物連鎖の重要性を指摘している。

諏訪湖での植物プランクトン群集への動物プランクトンの捕食影響を評価するために、隔離水界にドライアイス投入して動物プランクトンを減らして植物プランクトン群集の変化を観察した (安野ら, 1993)。この処理では枝角類 (*D. brachyurum*, *B. fatalis*) だけが現存

量を減らし、ワムシ類やカイアシ類には影響が見られなかった。この処理は動物プランクトンの現存量を制御するものであったが、植物プランクトン群集組成にも直接影響が及び、緑藻の *Ankistrodesmus falcatus* や *Scenedesmus ecornis* や珪藻の *Cyclotella* spp. の優占を導いた。これらの小型藻類は動物プランクトンに摂食されやすい種類であることが知られており、実際、この実験で諏訪湖に生息する小型枝角類はこれらの藻類の現存量の増加を抑える効果のあることが示された。小型枝角類は大型枝角類の *Daphnia* よりも摂食効率が低いことが知られているが (Hall et al., 1976; Threlkeld, 1976; Gilbert, 1988), 小型枝角類も小型藻類群集に対してなら大きな影響を与えることがあると言えよう。

また、諏訪湖で優占する *B. fatalis* が小型藻類を食べていることが安定同位体の<sup>13</sup>Cや<sup>15</sup>Nでラベルされた珪藻の *Cyclotella* spp. や *Diatoma elongatum* を使った隔離水界内での摂食実験で確かめられた (大槻ら, 1993)。

## 水草帯の動物プランクトン

湖沼の多くの沿岸域には水草帯が発達するが、水草帯は沖帯とは異なった環境を作ることが知られている (例えば、沖帯より低い水温, pH, 溶存酸素濃度; Fordge et al., 1990; Rose and Crumpton, 1996)。

諏訪湖の水草帯の環境については Sakuma and Hanazato (2000) が季節変動を調べている。それによると、溶存酸素濃度は抽水植物帯、浮葉植物帯、沈水植物帯の間で大きく異なり、特に抽水植物帯では6月以後はその濃度が2 mg O<sub>2</sub> L<sup>-1</sup>を下回る貧酸素状態にあった。この現象は以下のように説明された。

6月は抽水植物帯ではヨシが生い茂り、葉を展開することで太陽の光を遮り、水中の植物プランクトンによる光合成を抑制して酸素の生産を抑えた。この月は沖帯では *Microcystis* による水の華が発生し始める季節で、水面に集積した *Microcystis* が風により水草帯に吹き寄せられそこでの有機物量を増加させた。その有機物は光が遮られた抽水植物帯で分解され大量の酸素を消費する結果を導いた。

したがって、水草は遮光により水中の植物プランクトンの光合成を抑制して酸素の生産を妨げ、有機物の分解による酸素の消費を卓越させることによってそこでの溶存酸素濃度を下げると考えられる。

溶存酸素濃度は異なる水草帯の間で異なるだけでなく、日周期的に、さらには季節的にも大きく変動する (Fig. 6;

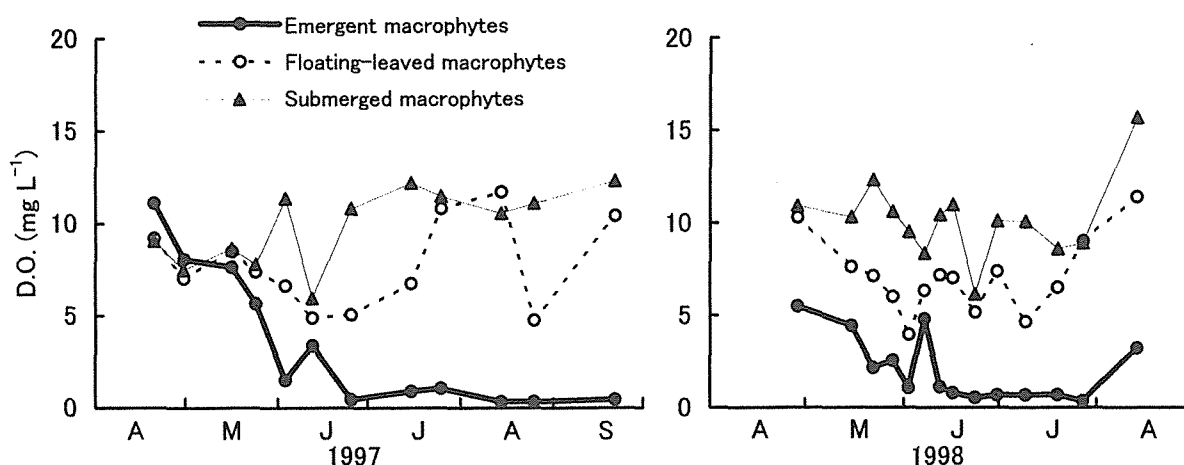


Fig. 6. Seasonal changes in dissolved oxygen concentration (D.O.) in surface water in the zones of emergent macrophytes, floating-leaved macrophytes, and submerged macrophytes (redrawn from Sakuma and Hanazato (2000)).

Sakuma and Hanazato, 1999, 2000)。このように水草帯では環境が空間的・時間的に極めて不均一で、これが様々な種の共存を許し、水草帯の生物多様性を高める要因の一つとなっていると考えられる。Sakuma and Hanazato (2000) は水草帯に生息していた *Diaphanosoma brachyurum* と Nauplius 幼生が溶存酸素濃度に応じて異なった分布を示すことを観察した。前者は水草帯全体で溶存酸素濃度の高かった4～5月には最奥部の抽水植物帯に多く生息していたが、抽水植物帯の溶存酸素濃度が低下した7～9月にはそこを避けてより沖帯の浮葉植物帯や沈水植物帯に分布を移動させた。一方、Nauplius 幼生は溶存酸素濃度の変化に関わらず常に抽水植物帯に高い現存量が見られた。これは、水草が作る不均一な環境が、異なる種の共存に寄与する一つの例と考えられる。

1997年と1998年の2年間に諏訪湖の水草帯（抽水植物帯、浮葉植物帯、沈水植物帯）と沖帯（湖心）で採集された動物プランクトン（ワムシ類、枝角類、カイアシ類）の種のリストを Table 2 に示す。それによると、水草帯で採集された種数は49～56で、湖心の37種を大きく上回っている。水草帯に特有に見られる種には、水草に付着することが知られている種がいる。水草の存在はそこでの高い種多様性（species richness）の維持に寄与している。

## 考 察

諏訪湖の動物プランクトン群集の特徴はワムシ類、小型枝角類、そしてカイアシ類の現存量が多く、大型枝角

類の *Daphnia* が生息しないことである。これは富栄養湖の典型的な動物プランクトン群集である（Geller and Muller, 1981; Richman and Dodson, 1983; Orcutt and Pace, 1984）。富栄養湖は魚が多く、魚の多くは *Daphnia* などの大型枝角類を選択的に捕食することから、富栄養湖の動物プランクトン群集の種組成を決める要因として魚の捕食が重視されている（Shapiro and Wright, 1984; Benndorf, 1995）。これは諏訪湖でも同じであろう。諏訪湖ではワカサギが放流されており、その漁獲量は諏訪湖の年間の漁獲量の50%近くを占めている（倉沢, 1984）。ワカサギはプランクトン食魚であることから、諏訪湖の動物プランクトン群集に大きな影響を与えていると考えられる。

諏訪湖の動物プランクトン群集はすでに高い魚の捕食圧にさらされているので、魚の捕食に対して強い群集構造ができている。そのため、動物プランクトン群集は新たな魚の投入には顕著な反応を示さないだろう。これが、隔離水界にシナノユキマスやワカサギを投入した実験で、動物プランクトンの現存量がかなり高かったとき（>50 個体  $L^{-1}$ ；シナノユキマス投入実験）や魚が仔稚魚のとき（ワカサギ投入実験）を除き、魚の影響が顕著に見られなかった理由と考えられる。

諏訪湖の動物プランクトン群集は霞ヶ浦のそれに似ている。霞ヶ浦では動物プランクトンの生産量が *Microcystis* が水の華をつくる夏に最も高くなり、*Microcystis* の生産した有機物が分解した後、動物プランクトンに利用されていると考えられている（Hanazato and Yasuno, 1985b; Hanazato, 1991）。すなわち、霞ヶ浦の夏には一次生産者から動物プランクト

Table 2. Zooplankton species (circles) found in three different macrophyte zones and a pelagic zone (lake center) of Lake Suwa in 1997 and 1998 (data obtained by M. Sakuma and K.-H Chang).

	Emergent macrophyte	Floating-leaved macrophyte	Submerged macrophyte	Pelagic
<b>Rotifera</b>				
1 BDELLOIDA	○	○		
2 <i>Brachionus angularis</i>	○	○	○	○
3 <i>Brachionus calyciflorus</i>	○	○	○	○
4 <i>Brachionus budapestinensis</i>				○
5 <i>Brachionus urceolaris</i>	○		○	○
6 <i>Brachionus quadridentatus</i>	○	○	○	
7 <i>Schizocerca diversicornis</i>			○	
8 <i>Mytilina ventralis</i>	○	○		
9 <i>Mytilina trigona</i>	○			
10 <i>Euchlanis</i> sp.	○	○	○	○
11 <i>Dipleuchlanis propatula</i>	○			
12 <i>Anuraeopsis fissa</i>	○	○		○
13 <i>Keratella cochlearis</i>	○	○	○	○
14 <i>Keratella quadrata</i>		○	○	○
15 <i>Keratella valga</i>	○		○	○
16 <i>Notholca labis</i>				○
17 <i>Trichotria tetractis</i>	○	○	○	○
18 <i>Colurella</i> sp.	○	○	○	○
19 <i>Lepadella acuminata</i>	○	○	○	○
20 <i>Lepadella</i> sp.	○	○	○	
21 <i>Lecane luna</i>	○	○		
22 <i>Lecane ohioensis</i>		○		
23 <i>Lecane flexilis</i>	○	○	○	
24 <i>Monostyla pyriformis</i>			○	
25 <i>Monostyla closterocerca</i>	○	○	○	○
26 <i>Monostyla hamata</i>	○	○	○	
27 <i>Monostyla bulla</i>	○			○
28 <i>Monostyla lunaris</i>	○	○		
29 <i>Monostyla stenroosi</i>	○	○	○	
30 <i>Monostyla quadridentata</i>		○		
31 <i>Monostyla furcata</i>	○	○	○	
32 <i>Monostyla</i> sp.		○	○	
33 <i>Asplanchna</i> sp.	○	○	○	○
34 <i>Cephalodella</i> sp.	○			○
35 <i>Scaridium longicaudum</i>	○	○	○	
36 <i>Diurella dixon-nattalli</i>	○	○	○	○
37 <i>Diurella stylata</i>	○	○	○	○
38 <i>Diurella porcellus</i>	○	○		
39 <i>Trichocerca cylindrica</i>	○	○	○	○
40 <i>Trichocerca capucina</i>	○	○	○	○
41 <i>Trichocerca</i> sp.	○	○	○	○
42 <i>Polyarthra vulgaris</i>	○	○	○	○
43 <i>Synchaeta</i> sp.	○	○	○	○
44 <i>Ploesoma</i> sp.			○	
45 <i>Testudinella patina</i>		○		
46 <i>Pompholyx complanata</i>		○	○	○
47 <i>Hexarthra mira</i>		○	○	
48 <i>Filinia longiseta</i>	○	○	○	○
49 <i>Filinia terminalis</i>	○	○	○	
50 <i>Conochilus</i> sp.				○
51 <i>Collotheca</i> sp.	○	○	○	○
<b>Crustacea</b>				
52 CALANOIDA		○	○	○
53 CYCLOPOIDA	○	○	○	○
54 HARPACTICOIDA			○	
nauplius	○	○	○	○
55 <i>Diaphanosoma brachyurum</i>	○	○	○	○
56 <i>Scapholeberis kingi</i>			○	
57 <i>Ceriodaphnia</i> sp.	○	○	○	
58 <i>Bosmina longirostris</i>	○	○	○	○
59 <i>Bosmina fatalis</i>		○	○	○
60 <i>Bosminopsis deitersi</i>	○	○	○	○
61 <i>Iliocryptus sordidus</i>			○	
62 <i>Monospilus dispar</i>			○	
63 <i>Alona</i> sp.	○	○	○	○
64 <i>Rhynchotalona rostrata</i>	○	○	○	
65 <i>Chydorus sphaericus</i>	○	○		
66 <i>Leptodora kindtii</i>			○	○
<b>No. of species</b>				
Rotifera	42	39	41	29
Crustacea	8	10	15	8
Total	50	49	56	37

ンへのエネルギーの流れには腐植食物連鎖が中心になっているとみられる。このことは諏訪湖の生態系にも当てはめられるだろう。ただし、Yoshioka et al. (1994) は諏訪湖のプランクトン生物中の安定同位体を測定し、諏訪湖で優占するカラヌス類の *Eodiaptomus japonicus* が *Microcystis* を直接摂食しているとした。*Microcystis* の有機物が生食食物連鎖を介して動物プランクトンへ流れるという経路もあるのかもしれない。

これまでの結果から諏訪湖の春から夏食物連鎖を描いてみた (Fig. 7)。動物プランクトン群集は小型枝角類とワムシ類によって優占されている。それらは緑藻や珪藻を食べるが、その藻類は夏の植物プランクトン群集では主要な構成員ではない。最も優占している藻類は動物プランクトンには食われにくい *Microcystis* である。その *Microcystis* によって生産された有機物は腐植食物連鎖を通して動物プランクトンに利用される。この食物連鎖は夏の諏訪湖での主要なものと考えられる。ワムシはカイアシ類のキクロプスに捕食され、小型枝角類は春にワカサギの仔稚魚に食べられている。また、初夏 (6月) に現存量が高くなる *Leptodora* は、このときに *Bosmina* やワムシ類など小型動物プランクトンの個体群に捕食影響を及ぼしているものと考えられる。

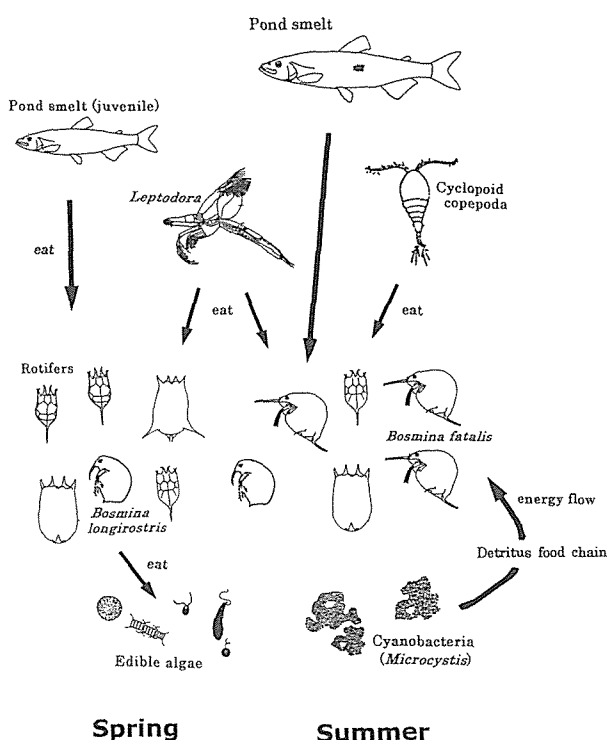


Fig. 7. Schematic diagram of the food chain related to zooplankton in Lake Suwa during spring - summer.

この沖帯の食物連鎖は水草のある沿岸帯のそれとは異なっているだろう。水草帯の環境は沖帯よりもはるかに不均一で、これが高い生物多様性を維持する要因の一つになっていると考えられる。さらに、枝角類 *Alona* の様にあるときは水草に付着し、別なときはプランクトンとして浮遊しているというような複雑な行動をとるものがおり (佐久間, 1999), これが食物連鎖をより複雑にしている。しかし、水草帯の微小動物群集の構造と機能についてはまだよくわかっていない。

諏訪湖における水草の分布面積は1911年には3.8 km<sup>2</sup> あったが、1976年には0.6 km<sup>2</sup> にまで減少した (アーバンボタ編集室, 1997; 沖野, 1998)。これは沿岸帯の浚渫や埋め立て、さらに湖の富栄養化の進行に伴う透明度の低下が原因である。しかし、近年の諏訪湖では、下水道の普及による水質浄化対策の他に湖岸の再自然化の試みがなされており (沖野, 1998), 水草の分布面積は増加の方向にある。したがって、諏訪湖の生態系全体を考える上で水草帯の生物群集の役割は大きくなっており、それゆえ水草帯生態系の解析は重要な課題である。

## 文 献

- 青山莞爾 (1973): 諏訪湖小坂沖定点における基礎生産、二次生産、分解、栄養塩量の季節変化に関する研究Ⅲ報。植物プランクトン、動物プランクトンの現存量の季節変化。JIBP-PF 諏訪湖生物群集の生産力に関する研究経過報告, 5: 44-49.
- 青山莞爾 (1978): 諏訪湖における植物プランクトンと動物プランクトンの季節変化 (1977 ~ 1978)。文部省「環境科学」特別研究 研究報告集 B22-R12-2 諏訪湖集水域生態系研究経過報告, 2: 62-180.
- アーバンボタ編集室 (1997): アーバンボタ No.36 1997年9月。株式会社クボタ, 65pp.
- 荒河 尚 (1993): 諏訪湖における動物プランクトンの動態。信州大学大学院理学研究科1994年度修士学位論文, 73pp.
- Benndorf, J. (1995): Possibility and limits for controlling eutrophication by biomanipulation. International Review of Hydrobiology, 80: 519-534.
- Brandl, Z. and C.H. Fernando (1978): Prey selection by the cyclopoid copepods *Mesocyclops edax* and *Cyclops vicinus*. Verhandlungen International Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, 20: 2505-2510.
- Branstrator, D.K. and J.T. Lehman (1991): Invertebrate predation in Lake Michigan: Regulation of *Bosmina longirostris* by *Leptodora kindtii*. Limnology and Oceanography, 36: 483-495.

- Brooks, J.L. and S.I. Dodson (1965): Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 150: 28-35.
- 堵南山・水野寿彦 (1982): 中国日本淡水産枝角類総説. たち書房, 米子.
- Fairchild, G.W. (1981): Movement and microdistribution of *Sida crystallina* and other littoral microcrustacea. *Ecology*, 62: 1341-1352.
- Fodge, J.D., G.L. Thomas and G.B. Pauley (1990): Effects of canopy formation by floating and submerged aquatic macrophytes on the water quality of two shallow Pacific Northwest lakes. *Aquatic Botany*, 38: 231-248.
- Geller, W. and H. Muller (1981): The filtration apparatus of Cladocera: filter mesh-sizes and their implications on food selectivity. *Oecologia*, 49: 316-321.
- Gilbert, J.J. (1988): Suppression of rotifer populations by *Daphnia*: A review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. *Limnology and Oceanography*, 33: 1286-1303.
- Gliwicz, M.Z. (1969): Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophy. *Ekologia Polska*, 17: 663-708.
- Gliwicz, M.Z. (1977): Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in an eutrophic lake. *Ekologia Polska*, 25: 179-225.
- Gophen, M. (1977): Food and feeding habits of *Mesocyclops leuckarti* (Claus) in Lake Kinneret (Israel). *Freshwater Biology*, 7: 513-518.
- Hall, D.J. (1964): An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*. *Ecology*, 45: 94-112.
- Hall, D.J., S.T. Threlkeld, C.W. Burns and P.H. Crowley (1976): The size-efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 7: 177-208.
- 花里孝幸 (1989): 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: 53-67.
- Hanazato, T. (1991): Interrelations between *Microcystis* and Cladocera in the highly eutrophic Lake Kasumigaura, Japan. *Internationale Revue gesamten Hydrobiologie*, 76: 21-36.
- Hanazato, T. and T. Okino (1998): Long-term monitoring of water quality after the start of sewage treatment in Lake Suwa, a shallow eutrophic lake in a mountain area. In *Proceedings of the 2nd East Asia-Pacific Regional Conference on Long-Term Ecological Research*, T. Iwakuma (ed.): 166-173. National Institute for Environmental Studies, Tsukuba.
- Hanazato, T. and M. Yasuno (1985a): Effect of temperature in the laboratory studies on growth, egg development and first parturition of five species of Cladocera. *Japanese Journal of Limnology*, 46: 185-191.
- Hanazato, T. and M. Yasuno (1985b): Population dynamics and production of cladoceran zooplankton in the highly eutrophic Lake Kasumigaura. *Hydrobiologia*, 124: 13-22.
- Hanazato, T. and M. Yasuno (1987a): Evaluation of *Microcystis* as food for zooplankton in a eutrophic lake. *Hydrobiologia*, 144: 251-259.
- Hanazato, T. and M. Yasuno (1987b): Experimental studies on competition between *Bosmina longirostris* and *Bosmina fatalis*. *Hydrobiologia*, 154: 189-199.
- Hanazato, T. and M. Yasuno (1988): Impact of predation of *Neomysis intermedia* on a zooplankton community in Lake Kasumigaura. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 23: 2092-2098.
- Hanazato, T. and M. Yasuno (1989): Zooplankton community structure driven by vertebrate and invertebrate predators. *Oecologia*, 81: 450-458.
- Hanazato, T., M. Yasuno, T. Iwakuma and N. Takamura (1984): Seasonal changes in the occurrence of *Bosmina longirostris* and *Bosmina fatalis* in relation to *Microcystis* bloom in Lake Kasumigaura. *Japanese Journal of Limnology*, 45: 153-157.
- Hanazato, T., H. Hayashi, T. Ichikawa and Y. Watanabe (1989): Dynamics of zooplankton community in enclosures of different types in a shallow eutrophic lake. *Japanese Journal of Limnology*, 50: 25-37.
- Hanazato, T., T. Iwakuma and H. Hayashi (1990): Impact of whitefish on an enclosure ecosystem in a shallow eutrophic lake: selective feeding of fish and predation effects on the zooplankton communities. *Hydrobiologia*, 200/201: 129-140.
- Hanazato, T., N. Takamura and M. Yasuno (1991): Occurrence of *Bosmina longirostris* and *Bosmina fatalis* in enclosures in relation to phytoplankton biomass. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 38: 177-182.
- 林秀剛・吉岡崇仁・和田英太郎・花里孝幸・安田郁子・山本鎔子・平林公男・森正幸・市川忠史・高橋和志・小野知樹・松原尚人・菅野徳彦 (1993): ワカサギ投入の生物群集への影響. *メソコスモ: 湖沼生態系の解析*, 西條八東・坂本充 (編): 237-256. 名古屋大学出版会, 名古屋.
- 磯部吉章 (1980): 諏訪湖における動物プランクトンの季節変化. 文部省「環境科学」特別研究報告集 R47-R12 諏訪湖集水域生態系研究経過報告, 4: 51-68.
- 磯部吉章 (1983): 諏訪湖における動物プランクトンの季節変化. 文部省「環境科学」特別研究 研究報告集

- B168-R12-8 諏訪湖集水域生態系研究経過報告, 9: 99-121.
- 磯部吉章・四宮浩子・沖野外輝夫 (1982): 諏訪湖におけるノロ (*Leptodora kindtii*) の現存量. 信州大学理学部附属諏訪臨湖実験所報告, 4: 9-14.
- Kato, K., S-W. Oh, H. Yamamoto, T. Hanazato, I. Yasuda, A. Otsuki and M. Takahashi (1992): Enclosure experiment on the control mechanisms of planktonic bacterial standing stock. *Ecological Research*, 7: 267-276.
- 倉沢秀夫 (1972): 諏訪湖のプランクトンの季節変化. Ⅲ. プランクトンの垂直分布. JIBP-PF 諏訪湖生物群集の生産力に関する研究経過報告, 4: 75-89.
- 倉沢秀夫 (編) (1978-1983): 文部省「環境科学」特別研究研究報告集 B10-R10-1, B22-R12-2, B20-R12-2, B47-R12, B48-R12, B82-R12, B83-R12, B147-R12-7, B168-R12-8 諏訪湖集水域生態系研究経過報告, 1 ~ 9.
- 倉沢秀夫 (1984): 諏訪湖の漁獲量およびその出荷金額の経年季節変化 (1932 ~ 1940年間, 1950 ~ 1980年間) — 諏訪湖漁業協同組合および其の他の資料による —. 信州大学理学部附属諏訪臨湖実験所報告, 5: 1-105.
- Kurasawa H., Y. Kitazawa and Y. Shiraishi (1952a): Studies on the biological production of Lake Suwa IV. The stratification, the seasonal succession and the standing crop of zooplankton (1). *Miscellaneous Reports of the Research Institute for Natural Resources*, 27: 29-39.
- Kurasawa, H., Y. Kitazawa and Y. Shiraishi (1952b): Studies on the biological production of Lake Suwa IV. The stratification, the seasonal succession and the standing crop of zooplankton (2). *Miscellaneous Reports of the Research Institute for Natural Resources*, 28: 98-106.
- 倉沢秀夫・青山莞爾・山岸宏・磯部吉章 (1970): 諏訪湖におけるプランクトンの季節変化と水平分布. JIBP-PF 諏訪湖生物群集の生産力に関する研究経過報告, 2: 41-64.
- 倉沢秀夫・山岸宏・吉川正武・為政園野 (1971): 諏訪湖のプランクトンの季節変化 (1970年). I. プランクトンの数と量との優占種の比較. JIBP-PF 諏訪湖生物群集の生産力に関する研究経過報告, 3: 41-53.
- Langeland, A. (1982): Interactions between zooplankton and fish in a fertilized lake. *Holarctic Ecology*, 5: 273-310.
- Lieder, U. (1983): Revision of the genus *Bosmina* Baird, 1845 (Crustacea, Cladocera). *International Revue gesamten Hydrobiologie*, 68: 121-139.
- Lunte, C.C. and C. Luecke (1990): Trophic interaction of *Leptodora* in Lake Mendota. *Limnology and Oceanography*, 35: 1091-1100.
- Lynch, M. (1979): Predation, competition, and zooplankton community structure: An experimental study. *Limnology and Oceanography*, 24: 253-272.
- 沖野外輝夫 (1998): 諏訪湖の水質浄化と湖岸の再自然化. 河川, 湖沼の水質浄化技術の開発と汚染対策: 225-252. 工業技術会.
- 沖野外輝夫・花里孝幸 (1997): 諏訪湖定期調査: 20年間の結果. 信州大学理学部附属諏訪臨湖実験所報告, 10: 7-249.
- Orcutt, J.D. and M.L. Pace (1984): Seasonal dynamics of rotifer and crustacean zooplankton populations in a eutrophic, monomictic lake with a note on rotifer sampling techniques. *Hydrobiologia*, 119: 73-80.
- 大槻晃・坂本充・安野正之・岩熊敏夫・花里孝幸・青山莞爾 (1993): 同位体をトレーサーとした摂食実験. メソコスモ: 湖沼生態系の解析, 西條八東・坂本充 (編): 287-296. 名古屋大学出版会, 名古屋.
- Park, H-D. and M.F. Watanabe (1996): Toxic *Microcystis* in eutrophic lakes. M.F. Watanabe, K. Harada, W.W. Carmichael and H. Fujiki (eds.), *Toxic Microcystis*, CRC Press, p.57-77.
- Richman, S. and S.I. Dodson (1983): The effect of food quality on feeding and respiration by *Daphnia* and *Diaptomus*. *Limnology and Oceanography*, 28: 948-956.
- Rose, C. and W.G. Crumpton (1996): Effects of emergent macrophytes on dissolved oxygen dynamics in a prairie pothole wetland. *Wetlands*, 16: 495-502.
- 西條八東・坂本充 (編) (1993): 湖沼生態系の解析. 名古屋大学出版会, 名古屋.
- Sakamoto, M., H. Kurasawa and T. Okino (1975): Productivity and nutrient metabolism of communities in Lake Suwa. In JIBP Synthesis vol.10, Productivity of communities in Japanese inland waters, S. Mori and G. Yamamoto (eds.): 107-147.
- 佐久間昌孝 (1999): 諏訪湖水草帯における微小動物の分布と環境の不均一性, 及び匍匐微小動物の個体群動態の解析. 信州大学大学院理学研究科1998年度修士学位論文, 64pp.
- Sakuma, M. and T. Hanazato (1999): Temporal and spacial distribution of dissolved oxygen concentration in vegetation area of lakes. *Japanese Journal of Limnology*, 60: 405-407.
- Sakuma, M. and T. Hanazato (2000): Heterogeneous distribution of environmental factors and zooplankton in a vegetation area of a eutrophic lake. *Verhandlungen International Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, (in press).
- Shapiro, J. and D.I. Wright (1984): Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years. *Freshwater Biology*, 14: 371-383.
- Stemberger, R.S. and M.S. Evans (1984): Rotifer seasonal succession and copepod predation in Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research*, 10:

417-428.

- 高橋正征・加藤憲二・渡辺泰徳・安田郁子・花里孝幸・大槻晃・林秀剛・岸野元彰 (1993): 遮光による生態系の変化. メソコスム: 湖沼生態系の解析, 西條八東・坂本充 (編): 99-124, 名古屋大学出版会, 名古屋.
- 竹内勝巳・沖野外輝夫 (1982): 諏訪湖におけるワカサギ (*Hypomesus transpacificus* f. *nipponensis*) の成長と食性. 環境科学の諸断面—三井教授還暦記念論文集—, 17-22, 土木工学社.
- 田中阿歌麿 (1918): 諏訪湖の研究. 岩波書店, pp.1682.
- 田中正明 (1975): 日本産 *Bosmina* 属の研究 I, *Bosmina fatalis* Burckhardt の地理分布について. 日本生物地理学会会報, 30: 35-42.
- Threlkeld, S.T. (1976): Starvation and the size structure of zooplankton communities. *Freshwater Biology*, 6: 489-496.
- 安野正之・花里孝幸・岩熊敏夫・林秀剛・安田郁子・山本鎔子・坂本充 (1993): ドライアイスによる動物プランクトン制御の影響. メソコスム: 湖沼生態系の解析, 西條八東・坂本充 (編): 161-185, 名古屋大学出版会, 名古屋.
- Yoshioka, T., E. Wada and H. Hayashi (1994): A stable isotope study on seasonal food web dynamics in a eutrophic lake. *Ecology*, 75: 835-846.

---

花里孝幸・佐久間昌孝・張 光玟: 〒392-0027 諏訪市湖岸通り5-2-4, 信州大学山地水環境教育研究センター  
荒河 尚: 〒385-0022 佐久市岩村田951, 佐久長聖高等学校  
沖野外輝夫: 〒390-8621 松本市旭3-1-1, 信州大学理学部

---

(受付: 2001年1月15日; 受理: 2001年4月30日)