

環境変動に起因する水圏生物群集構造の変化を予測する  
手法の開発

筑波大学大学院  
生命環境科学研究科

博士（農学）学位論文

酢谷 大輔



**Photograph 1.** Tenjinhama sampling station at Lake Inawashiro (Sampling was conducted on 31 May 2012).



**Photograph 2.** Filtering water after sampling AMD on 31 May 2012.

## 論文概要

水圏では、水の華や水道異臭味被害の発生、水産資源の減少といった生物が関与する水利用上の問題が多く発生しており、近年は気候変動による生物群集への影響も懸念されている。これらの問題を解決するため、環境因子の変化により生物群集構造がどのように変化するのかを予め把握し、制御可能な環境因子を適切にコントロールしていくことが求められているが、そのような予測手法は開発されていない。そこで本研究では、水圏の過去の観測データから生物群集構造を決定している制御因子と種のニッチを多変量解析により明らかにして生物種をグループ化し、グループによってなぜニッチが異なるのかを生理学的特性の違いから解釈し、その重要な生理学的特性を数値シミュレーションに反映させて生物群集構造の変化を定量的に予測する一連の手法を開発することを目的とした。その際、安達太良山から湧出する酸性水の流入により酸栄養となっているものの、近年急激な pH 上昇とマイクロサイズ ( $>20\ \mu\text{m}$ ) の植物プランクトン群集構造に変化が認められている猪苗代湖を研究対象に選定した。

本研究では、最初に猪苗代湖の湖水 pH 変動の原因について検討を行った。その結果、安達太良山の硫酸酸性水は主に二酸化硫黄ガス ( $\text{SO}_2$ ) の不均化反応、硫黄鉱床形成時の硫化水素ガス ( $\text{H}_2\text{S}$ ) の非生物学的な酸化反応により生成されており、安達太良山の火山活動の活発化によって硫酸酸性水の硫酸イオン濃度が低下していること、硫酸イオン濃度が低下したことによって湖水 pH が上昇していることが明らかとなった。

次に、猪苗代湖を対象として植物プランクトン群集構造の変化予測手法の開発を行った。まず、pH を含めた環境因子の中から猪苗代湖および上流に位置する桧原湖、小野川湖、秋元湖のマイクロサイズ ( $>20\ \mu\text{m}$ ) の植物プランクトン群集組成の違いを決定している環境因子を CCA により抽出し、抽出された環境因子に対する種のニッチを OMI 分析により評価して種のグループ化を行った。4 湖沼で出現頻度の高い 77 種を対象として環境因子との関係を CCA により解析



したところ、4湖沼における植物プランクトン群集組成の違いは、酸とアルミニウムの阻害レベル (CCA1) と栄養成分の多寡 (CCA2) によって説明できることが明らかとなった。また、種ごとのニッチから 48 種の植物プランクトンは広範囲に出現する広範囲分布種 (Type a) , 好酸性種 (Type b) , 中性中栄養種 (Type c) , 中性貧中栄養種 (Type d) の 4 つにグループ化できた。将来猪苗代湖で富栄養化が進行した場合には、これまで猪苗代湖にあまり出現していない中性中栄養種 (Type c) が出現することが OMI プロット図から予測された。

次に、既往の生態系モデルでは影響が考慮されていない pH の生物に対する影響を考慮した生態系モデルを新たに構築し、別途実施した水槽実験に適用してその有効性を検証した。その結果、本研究で新たに構築したモデルは異なる pH レベルにおける植物プランクトンの総一次生産、生物群集呼吸、水大気境界面を通じたガス輸送を適切に計算できることが示された。

最後に、なぜグループ (Types a-d およびナノプランクトン) によってニッチが異なるのかを生理学的特性の違いから解釈し、その重要な生理学的特性を新たに構築した生態系モデル (第 4 章) のパラメータ値に反映させ、流域の人為活動や安達太良山の火山活動が変化した場合の猪苗代湖の植物プランクトン群集構造の変化を予測した。既往研究成果を収集して生理学的特性を比較した結果、グループによってニッチが異なっているのは酸とアルミニウムに対する耐性、りんごの最小セルクオタ、栄養塩摂取におけるりんご親和性、の 3 つの生理学的特性が異なるためと考えられた。Types a-d の植物プランクトンおよびナノプランクトンのモデルパラメータ値にこの重要な生理学的特性を反映させて変化予測を行ったところ、安達太良山の硫酸酸性水中の硫酸イオン濃度が現状と同じであって流域からの栄養塩負荷量が現状よりも増加するケースでは、Type a と Type d のバイオマスが現状よりも増加するとともに、これまであまり出現していなかった Type c のバイオマスが急増する結果となった。この予測結果は OMI プロット図から予測された結果と一致しており、これまでの観測データからも支持された。

以上の結果より，環境変動に起因する水圏生物群集構造の変化を予測する一連の手法が開発され，その有効性が示された．

# 目次

第1章 緒論 .....	1
1.1 水圏における生物群集構造の問題 .....	1
1.2 生物群集構造の変化予測に関する既往研究の課題 .....	2
1.2.1 観測や実験による制御因子に関する研究の課題 .....	2
1.2.2 数値シミュレーションによる変化予測に関する研究の課題 .....	4
1.3 本研究の目的 .....	5
1.4 研究対象水域とその概要 .....	5
1.4.1 研究対象水域 .....	5
1.4.2 猪苗代湖および流域の概要 .....	6
1.5 本論文の構成 .....	8
 第2章 湖水 pH の変動原因に関する検討 .....	16
2.1 はじめに .....	16
2.2 材料と方法 .....	16
2.2.1 試料サンプリング .....	16
2.2.2 溶存物質濃度、硫黄同位体比の測定と真正細菌群集構造の解析 .....	17
2.2.3 中性河川水に酸性河川水を混合した場合の pH の計算 .....	19
2.3 結果と考察 .....	23
2.3.1 硫酸酸性水の生成経路 .....	23
2.3.2 硫酸イオン濃度の変動原因 .....	29
2.3.3 硫酸酸性水の溶存成分濃度の変化が湖水 pH に及ぼす影響 .....	30
2.4 まとめ .....	32
 第3章 植物プランクトン群集組成を決定する環境因子の抽出とニッチ評価 ...	45
3.1 はじめに .....	45

3.2 材料と方法 .....	46
3.2.1 データの収集 .....	46
3.2.2 CCA と OMI 分析 .....	48
3.3 結果と考察 .....	49
3.3.1 植物プランクトン群集の動態 .....	49
3.3.2 植物プランクトン群集組成を決定する環境因子 .....	50
3.3.3 植物プランクトンのニッチと変化予測 .....	52
3.4 まとめ .....	54
 第 4 章 生物群集に対する pH の影響を考慮した生態系モデルの構築 .....	65
4.1 はじめに .....	65
4.2 材料と方法 .....	66
4.2.1 pH の影響を考慮した生態系モデルの構築 .....	66
4.2.2 モデル有効性検証のための水槽実験 .....	69
4.3 結果と考察 .....	71
4.3.1 モデルの有効性 .....	71
4.3.2 モデルの実湖沼への適用可能性 .....	74
4.4 まとめ .....	75
 第 5 章 生物群集構造の変化予測手法の有効性検討 .....	96
5.1 はじめに .....	96
5.2 材料と方法 .....	97
5.2.1 生理学的特性の比較 .....	97
5.2.2 本研究で構築した生態系モデルの猪苗代湖への適用 .....	99
5.2.3 予測手法の有効性検討 .....	102
5.3 結果と考察 .....	103
5.3.1 グループによってニッチが異なる理由と重要な生理学的特性 .....	103

5.3.2 予測手法の有効性 .....	105
5.4 まとめ .....	109
第6章 総括と展望 .....	130
6.1 各章の総括 .....	130
6.2 水圏の生物群集構造に関する問題の解決に向けて .....	131
参考文献 .....	135
謝辞 .....	157
Appendix 順序づけ法 .....	159

## 略語 (Abbreviation)

AMD	酸性鉱山廃水 (Acid Mine Drainage)
CA	対応分析 (Correspondence Analysis)
CCA	正準対応分析 (Canonical Correspondence Analysis)
Chl. <i>a</i>	クロロフィル <i>a</i> (Chlorophyll <i>a</i> )
DOC	溶存態有機炭素 (Dissolved Organic Carbon)
DOM	溶存態有機物 (Dissolved Organic Matter)
D-TP	溶存態全りん (Dissolved Total Phosphorus)
LDOM	易分解性溶存態有機物 (Labile Dissolved Organic Matter)
OMI	Outlying Mean Index
PAR	光合成有効放射 (Photosynthetically Active Radiation)
PCA	主成分分析 (Principal Component Analysis)
PFD	光量子束密度 (Photon Flux Density)
POC	懸濁態有機炭素 (Particulate Organic Carbon)
PON	懸濁態有機窒素 (Particulate Organic Nitrogen)
RDA	冗長性解析 (Redundancy Analysis)
RDOM	難分解性溶存態有機物 (Refractory Dissolved Organic Matter)
SS	浮遊物質 (Suspended Solid)
TOC	全有機炭素 (Total Organic Carbon)
T-RFLP	末端制限断片長多型 (Terminal Restriction Fragment Length Polymorphism)
T-N	全窒素 (Total Nitrogen)
T-P	全りん (Total Phosphorus)

# 第1章 緒論

## 1.1 水圏における生物群集構造の問題

水圏では、生物群集を構成する特定の生物の個体群密度が著しく増加あるいは減少することによる水利用上の問題が多く発生しており、その解決が強く求められている。淡水湖沼では、特定の植物プランクトンが大増殖して水の華 (Water bloom) を形成し、景観の悪化、悪臭の障害を引き起こしている。水の華を形成する藍藻の中には毒素を産生する種も存在し、これを含む水を家畜や野生動物が飲んで死亡するという事故も発生している (Kuiper-Goodman *et al.*, 1999)。一部の植物プランクトンは臭気物質を産生し、水道異臭味障害の原因になっている ((社) 日本水道協会, 2006)。海域では、赤潮の発生やノリの色落ち (Yamamoto, 2003; 小林 他, 2009)、干潟環境の悪化が一因と考えられるアサリ資源の減少 (藤井 他, 2011) などの漁業問題が発生しており、水産資源の保全、管理は非常に重要な課題となっている。

また、近年は気候変動による水圏生物群集への影響も懸念されている。海洋では、大気中の二酸化炭素濃度の上昇に伴って酸性化が進み炭酸カルシウムが析出しにくい状況となりつつあり、プランクトンやサンゴといった炭酸カルシウムにより骨格を形成する海の生物に影響を及ぼすことが懸念されている (Orr *et al.*, 2005; Doney *et al.*, 2009)。また、Tahoe 湖では温暖化の進行に伴って水柱の成層強度が高まり、比較的サイズの小さい珪藻 (*Cyclotella*) が優占するようになった (Winder *et al.*, 2009)。この変化はサイズに依存する種間の相互作用を通じてプランクトン群集構造を恐らく変化させると考えられている (Winder *et al.*, 2009)。

このような水圏生物群集構造の問題 (生物群集を構成する特定の生物の個体群密度が著しく増加あるいは減少することによって生じている水利用上の問題、あるいは今後生じることが懸念されている生物群集構造の変化の問題) を解決するため、環境因子の変化によって生物群集構造がどう変化するかを予め把握



し、制御可能な環境因子を適切にコントロールしていくことが求められている。

## 1.2 生物群集構造の変化予測に関する既往研究の課題

### 1.2.1 観測や実験による制御因子に関する研究の課題

水の華などの水圏生物群集構造の問題を解決するため、観測や実験を主とする研究がこれまでに多くなされてきた。これらの研究により水圏においてなぜ特定の個体群が優占するのか、あるいは出現しなくなるのかが徐々に明らかとなってきた。以下にその事例を示す。

ダム貯水池の水を人工的に循環させる湖水人工循環法は異臭味障害の原因となる藍藻の発生を抑制可能な対策の1つであり、我が国で急速に普及した(小島, 1988)。しかし、白石貯水池に初めて導入された1972年当時、湖水を循環させると優占種が藍藻から緑藻や珪藻に変わるメカニズムの詳細はわかっていなかった(小島, 1988)。底層の無酸素水を表層に上げ、表層の水と入れ替える目的で空気揚水筒を提案した小島は、「ダム下層に溜まっていた栄養分が表層に出ると光が当たるため、爆発的な藻類増殖が起これと予想していたが、導入してみると予想に反し藻類が減少した。」ことを著書の中で述べている(小島, 1997)。この現象について、小島は「手賀沼表層の藻類を遮光下に保存すると、ふたたび強い光に当たっても光合成能が回復しない」、「光合成能の劣化の程度は遮光の度合いが大きい(暗い)ほど、また遮光時間が長いほど大きい」という市村の研究結果(Ichimura, 1960)により説明できるとした(小島, 1988; 小島, 1997; 小島 他, 2000)。その後、水の華を形成する藍藻は光が当たると炭水化物を蓄積し浮力が増加すること、光が当たり始めてから浮力が増加するまでに反応時間があることが把握され(Kromkamp and Mur, 1984; Thomas and Walsby, 1985; Wallace and Hamilton, 1999)、さらに、藍藻が持つ浮揚性が湖水を人工的に循環させたときの藍藻と珪藻の光をめぐる競争に影響していることも明らかとなった(Wallace and Hamilton, 2000; Huisman *et al.*, 2004)。このようにして、湖水人工循環法による藍藻抑制メカニズムが徐々に判明してきている。

日本の富栄養湖である霞ヶ浦の生物群集構造の変化のメカニズムも徐々に解明されてきた。霞ヶ浦では 1986 年まで毎年夏に *Microcystis* 属による水の華が発生していたが、1987 年に出現しなくなり、その後糸状性藍藻の *Planktothrix* 属が優占するようになった (地球環境研究センター, 2013) 。さらに、2001 年以降は *Planktothrix* 属もあまり出現しなくなり珪藻が増加した (地球環境研究センター, 2013) 。淡水湖沼では窒素とリンの重量比 (N/P 比) が 29 以下のときに藍藻が優占しやすいことが指摘されている (Smith, 1983; 藤本 他, 1995) 。高村らは霞ヶ浦での *Microcystis* 属から *Planktothrix* 属への変化が N/P 比の変化によるものではないかと 1992 年に提案した (Takamura *et al.*, 1992) 。しかし、1993 年以降、N/P 比が再び 10 未満に低下したにもかかわらず *Microcystis* 属は増加しなかった。その後、永井らは *Microcystis* 属と *Planktothrix* 属の競争には鉄が重要な因子であること、2001 年以降に *Planktothrix* 属が出現しなくなったのは鉄制限により説明できるが、1987 年以降に *Microcystis* 属が出現しなくなった理由は鉄制限だけでは説明できないことを培養実験の結果から指摘した (Nagai *et al.*, 2007) 。その後、富岡らは 1999 年から 2007 年の夏の日平均 PAR が 1983 年から 1986 年の夏の値の 77% となっており、表水層における PAR の低下が 1999 年以降の *Microcystis* 属の出現を制御している最も重要な因子であることを指摘した (Tomioka *et al.*, 2011) 。

このように、「水圏の生物群集構造がなぜ変化したのか」は徐々に明らかとなってきたものの、環境因子と生物群集構造の関係は単純ではないため、これらの研究結果を用いて環境因子が変化した場合の生物群集構造の変化を予測した研究例はほとんどない。これは、制御因子について仮説を立て、実験により検証するというこれまでの手法では複数の環境因子の生物群集構造に対する影響を評価することが難しいためと考えられる。近年の研究では、環境因子と生物群集構造の関係を解析する手法として多変量解析の 1 つである RDA, CCA, OMI 分析が用いられている (Penczak *et al.*, 2002; Birks, 2010; Niu *et al.*, 2011; Schleicher *et al.*, 2011; Lu *et al.*, 2013; **Appendix**) 。これらの方法では複数の環境因

子と生物群集構造の関係を解析することが可能であるため、今後はこれらの方法を活用した生物群集構造の変化予測手法を開発することが必要である。

### 1.2.2 数値シミュレーションによる変化予測に関する研究の課題

数値シミュレーションは、環境因子をどのようにコントロールすればよいかを検討するための有効な方法の 1 つである。数値シミュレーションにより生物群集構造の変化予測を行う研究はこれまでに数多くなされてきた (Reynolds *et al.*, 2001; Huisman *et al.*, 2004; Irwin *et al.*, 2006; Elliott *et al.*, 2010; Elliott, 2012) 。 Huisman らは藍藻類の浮揚性を考慮したモデルを用いて鉛直方向の混合強度が強いと珪素類が優占し、弱いと藍藻類が優占するという予測結果を示した (Huisman *et al.*, 2004) 。 Elliott らは、プランクトンの形態や温度依存特性を考慮したモデルを用いて、地球温暖化によって藍藻類の優占度が高まるだろうと予測した (Reynolds *et al.*, 2001; Elliott *et al.*, 2010; Elliott, 2012) 。 Irwin らは、植物プランクトンの成長速度や栄養成分の要求性といった生理学的パラメータが種のサイズに依存することを利用したモデルによって、栄養塩が豊富な海の湧昇域では成長速度の遅い *Prochlorococcus* spp. は出現せず大きい珪藻が相対的に優占する状況を表現できることを示した (Irwin *et al.*, 2006) 。 このように、用いられるモデルによって考慮されている生物の生理学的特性は異なっている。

数値シミュレーションを用いて生物群集構造の変化予測を行う場合、取り扱う生物種ごとに異なるパラメータ値を与え、生物種の動態を予測する手法が採られる。しかし、解析対象とする水圏の生物群集構造がモデルで考慮されている生物の生理学的特性によって決定されているとは限らない。生物群集構造の変化予測を精度よく行っていくためには、観測や実験により把握された水圏生物群集構造の制御因子やこれに関係する重要な生理学的特性を数値シミュレーションに反映させる方法を開発することが必要である。また、数値シミュレーションによる変化予測に関しては、生物群集構造の変化予測結果の妥当性を検証する手段がないことも課題であり、予測結果がこれまでの観測結果からも支

持されるかどうかを確認する方法の開発も必要となっている。

### 1.3 本研究の目的

既往研究には水圏生物群集構造の変化予測に関する 3 つの課題，すなわち 1. 観測や実験の結果から生物群集構造の変化を予測した研究例がほとんどない，2. 生物群集構造の制御因子やこれに関係する重要な生理学的特性を数値シミュレーションに反映させる方法が確立されていない，3. 数値シミュレーションによる変化予測結果の妥当性を検証する手段がない，がある．このため，水の華などの水圏生物群集構造に関する問題の解決のために環境因子をどのようにコントロールすればよいか，が未だによく分かっていない．そこで本研究では，過去の観測データから生物群集構造の制御因子と種のニッチを多変量解析により明らかにして生物種をグループ化し，環境因子の変化による生物群集構造の変化推定を可能にすると同時に，なぜグループによってニッチが異なるのかを生理学的特性の違いから解釈し，その重要な生理学的特性を数値シミュレーションに反映させて生物群集構造の変化を定量的に予測する一連の変化予測手法 (Figure 1-1) を開発することを目的とした．

### 1.4 研究対象水域とその概要

#### 1.4.1 研究対象水域

我が国には火山活動に起因する火山性の酸栄養湖が数多く存在している (佐竹, 1980; Figure 1-2)．欧米では人為活動由来の酸性大気降下物 ( $\text{SO}_x$ ,  $\text{NO}_x$ ) によって酸性化した湖沼の事例が数多くあるが，我が国には酸性大気降下物によって酸性化した湖沼はほとんど存在しない．火山性の酸栄養湖は火山の火口に形成される火口湖と，火山活動に伴って生成された酸性水が流入することによって酸性を呈する湖沼に分けることができる．火口湖には，鳴子火山群の湯沼 (pH2.0)，蔵王山の御釜 (pH2.9)，磐梯山の赤泥沼 (pH3.0)，草津白根山の湯釜 (pH1.0)，霧島の不動池 (pH3.8) などがある (佐竹, 1980)．火口湖の湖水はい

ずれも強い酸性を呈しており、地球化学的な研究が多くなされてきた (Ohsawa *et al.*, 1993; 小坂 他, 1997; Kusakabe *et al.*, 2000; Varekamp *et al.*, 2000) . 一方、火山活動に伴って生成した酸性水が流入することにより酸性を呈する酸栄養湖には、屈斜路湖 (pH4.0–4.4) , 洞爺湖 (pH5.0–7.0) , 宇曽利山湖 (pH3.4–3.6) , 田沢湖 (pH5.5) , 猪苗代湖 (pH4.6–5.0) , 五色沼湖沼群の赤沼 (pH3.8) , 大沼池 (pH4.3) がある (佐竹, 1980) . これらの酸栄養湖のうち、洞爺湖と田沢湖は流域外から酸性水を導水したために酸性化した湖沼である (吉村, 1942; 川村, 1969) . これらの酸栄養湖では概して生物生産が制限されているものの、生物群集は流域からの酸や栄養塩の負荷などの環境の変動の影響を受けて変化しやすい (川村, 1969; 益子 and 渡辺, 1973; 佐竹, 1980; 今田 他, 1988) .

酸栄養湖に分類される猪苗代湖の湖心表面水の pH は、1974 年–1995 年は 5 程度であったがその後徐々に上昇し、2011 年には 6.8 に達した (福島県生活環境部, 1974–2011; **Figure 1–3**) . 猪苗代湖ではサイズが 2–20  $\mu\text{m}$  のナノプランクトンが植物プランクトンの 70%以上を占めていたが、急激な pH 上昇とともにこれまで出現していなかった *Ceratium hirundinella* や *Dinobryon divergens* などが出現するようになり、マイクロサイズ (>20  $\mu\text{m}$ ) の植物プランクトンの細胞数密度も増加した (菊地 and 佐藤, 2010; **Figure 1–3**) . そこで、本研究では pH の急激な上昇と生物群集構造の変化が観測されている猪苗代湖 (37°28'N, 140°06'E) およびその流域を研究対象水域として選定し、植物プランクトン群集構造の変化予測手法 (**Figure 1–1**) の開発を行うこととした.

#### 1.4.2 猪苗代湖および流域の概要

猪苗代湖は陥没運動によって猪苗代盆地が形成され、その後に磐梯山の噴火によって生じた泥流が川を塞ぎ止めたことにより形成された (ILEC and UNEP, 1987; 鈴木, 1988) . その後、浸食による水位低下が生じて約 3 万年前に現在の猪苗代湖が形成された (ILEC and UNEP, 1987; 鈴木, 1988) . 湖面積は 104.8  $\text{km}^2$ , 最大水深は 94.6 m と深く (Horie, 1962) , 温暖一回循環の湖沼である (ILEC and

UNEP, 1987; **Table 1-1**) . 温度成層期の水温躍層の位置は 13-20 m である (吉村, 1932; **Table 1-1**) . 安達太良山から湧出する 2 つの酸性水, 沼尻温泉水と AMD, が長瀬川を通じて流入しているため, 猪苗代湖は酸栄養となっている (小山, 1981; 福島県保健環境部公害規制課, 1984) . 猪苗代湖には多くの流入河川があるが, その中では長瀬川が最も大きい (**Figure 1-4**) . 流出箇所は, 猪苗代湖北西部の日橋川と北東部の安積疏水の 2 箇所である (**Figure 1-4**) . 湖面降雨量も含めた 1975-2005 年の猪苗代湖の全流入水量平均値は  $36.18 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  であり (福島県 and (株) 日水コン, 2007) , 湖容量を  $5.392 \text{ km}^3$  (吉村, 1944) とすると平均滞留時間は約 4.7 年である.

猪苗代湖の上流には裏磐梯湖沼群が形成されている. 桧原湖, 小野川湖, 秋元湖は 1888 年の磐梯山の噴火によって生じた泥流が川をせき止めて形成した湖である (中村 and グリッケン, 1988) . 湖面積は  $1.4-10.83 \text{ km}^2$ , 最大水深は 21-33.2 m と猪苗代湖と比べて浅い (Horie, 1962; Satoh *et al.*, 1995) . これらの湖沼は結氷する 2 回循環の湖沼である (Satoh *et al.*, 1993; Satoh *et al.*, 1996; Satoh and Sagisaka, 1997; **Table 1-1**) . 桧原湖, 小野川湖, 秋元湖における温度成層期の水温躍層の位置はそれぞれ 9-15 m, 9-14 m, 13-20 m (吉村, 1932; **Table 1-1**) , 湖沼型は調和型の貧栄養ないし中栄養である (Satoh *et al.*, 1993; Satoh *et al.*, 1996; Satoh and Sagisaka, 1997) . 桧原湖, 小野川湖, 秋元湖の水は大部分が発電用水として利用され, 間欠的に沼の倉発電所を経て長瀬川に放流される (**Figure 1-4**) . これら 3 湖沼の平均滞留日数はそれぞれ 300 日, 30 日, 27 日である (福島県 and (株) 日水コン, 2007) .

酸栄養湖である猪苗代湖では, 特殊な水質形成メカニズムが働いている (鈴木, 1991; 藤田 and 中村, 2007a; 藤田 and 中村, 2007b) . 沼尻温泉水のほとんどはパイプで温泉街まで導水された後に酸川に流出し, AMD は硫黄川となって流出する (**Figure 1-4**) . 沼尻温泉水および AMD, 長瀬川の河川水中には鉄, アルミニウムが多く含まれており (**Table 1-2**) , 中性河川水との混合等により酸性水の pH が上昇すると溶存態鉄, 溶存態アルミニウムが凝集してフロックを形成す

る．このブロックは湖水中のりんを吸着して猪苗代湖の湖底に沈澱する（鈴木，1991；藤田 and 中村，2007a；藤田 and 中村，2007b）．長瀬川を除いた流入河川水のpH4.8を終点とするアルカリ度 (*Alk*4.8) の平均値は0.580 mmol L<sup>-1</sup>であり (Table 1-2)，猪苗代湖に流入する中性河川水の酸に対する緩衝作用は通常地表水と同程度である．

## 1.5 本論文の構成

第 1 章では本研究の背景と目的について述べ、研究対象水域として猪苗代湖を選定したことを述べた．第 2 章では研究対象水域の環境変動の原因，すなわち猪苗代湖の湖水 pH 変動の原因について検討を行った．そして、第 3-5 章において猪苗代湖を対象として植物プランクトン群集構造の変化予測手法の開発を行った．第 3 章では、猪苗代湖および裏磐梯湖沼の過去の観測データを用いて CCA を行い、pH を含めた環境因子の中から猪苗代湖および裏磐梯湖沼における植物プランクトンの制御因子を抽出した．さらに CCA により抽出された制御因子に対する種のニッチを OMI 分析により評価して植物プランクトン種のグループ化を行い、環境因子の変化による植物プランクトン群集構造の定性的な変化予測を行った．第 4 章では、pH の影響を考慮した新たな生態系モデルの構築と検証を行った．第 5 章では、グループによってなぜニッチが異なるのかを生理学的特性の違いから解釈した上で、その重要な生理学的特性を本研究で新たに構築した生態系モデル (第 4 章) のパラメータ値に反映させ、流域の人為活動や安達太良山の火山活動が変化した場合の猪苗代湖の植物プランクトン群集構造の変化を予測した．そして、植物プランクトンの動態の再現計算結果や変化予測結果より本研究が提案する予測手法の有効性について検討を行った．以上をまとめ、第 6 章では本研究の総括と展望について述べた (Figure 1-5) ．



**Table 1–1** Morphometric features and types of stratification of the four lakes.

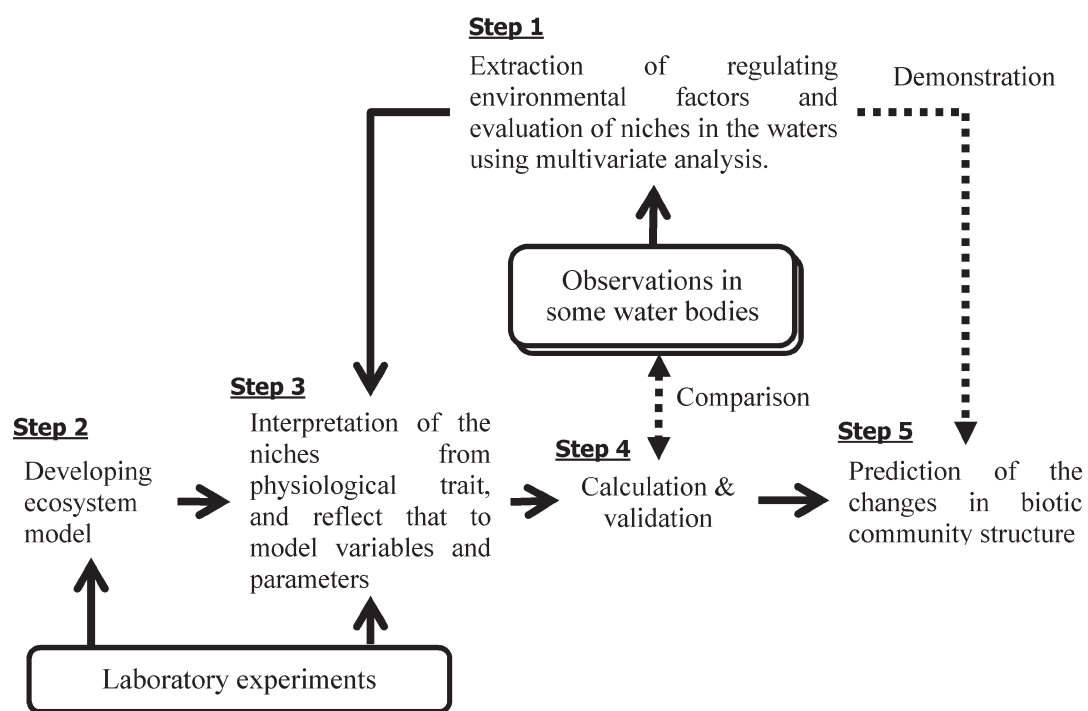
	Inawashiro	Hibara	Onogawa	Akimoto	Reference
Altitude (m)	514	819	794	725	Horie, 1962
Surface area (km <sup>2</sup> )	104.8	10.83	1.4	3.9	Horie, 1962
Water volume (km <sup>3</sup> )	5.4	0.13	0.014	0.05	Horie, 1962; Satoh <i>et al.</i> , 1995
Maximum depth (m)	94.6	31.0	21.0	33.2	Horie, 1962
Mean depth (m)	51.5	12.0	10.0	12.8	Horie, 1962; Satoh <i>et al.</i> , 1995
Fetch (km)	14.2	10.5	4.0	4.6	Horie, 1962
Circulation type	Monomictic	Dimictic	Dimictic	Dimictic	ILEC and UNEP, 1987; Satoh <i>et al.</i> , 1993; Satoh <i>et al.</i> , 1996; Satoh and Sagisaka, 1997
Primary metalimnion layer (m)	13–20	9–15	9–14	13–20	Yoshimura, 1932
Secondary metalimnion layer (m)	5–8	4–8	3–8	3–6	Yoshimura, 1932

**Table 1–2** Chemical composition of river waters.

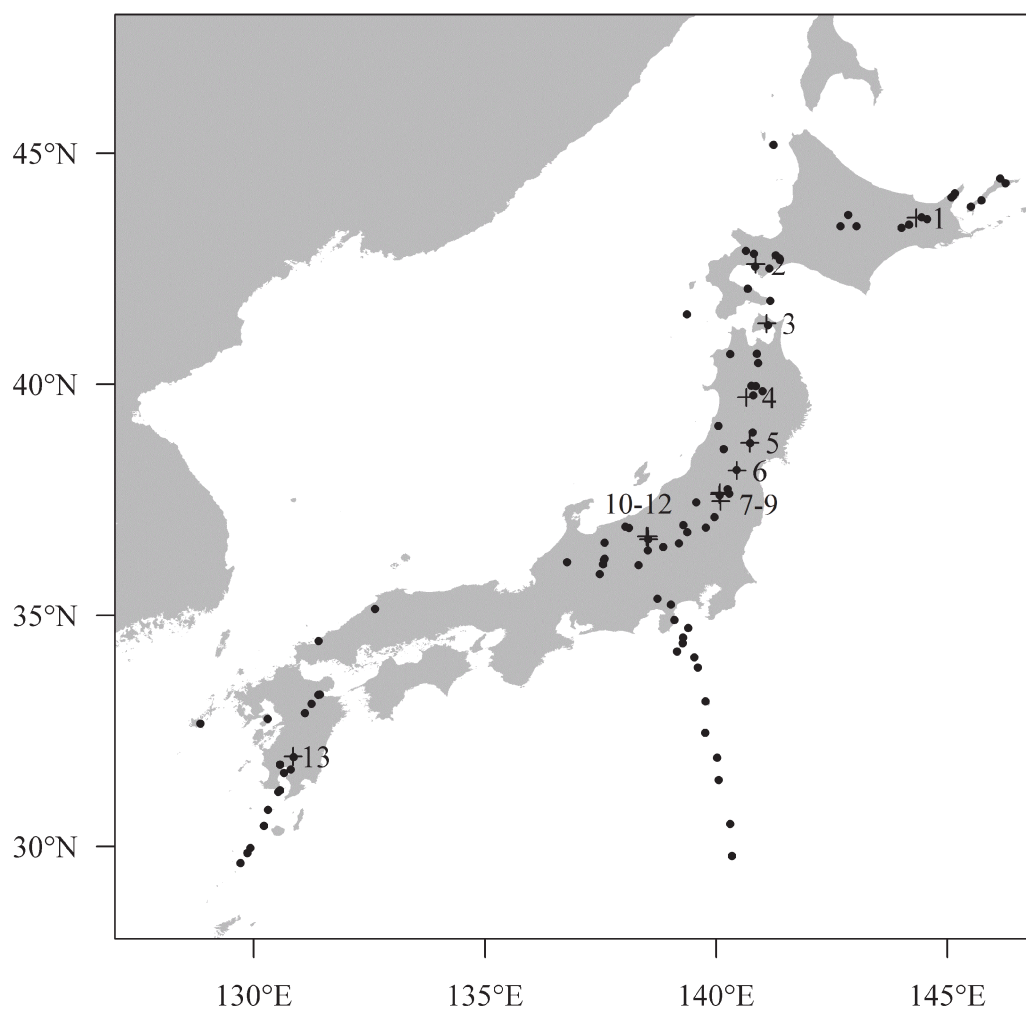
	$q$ m <sup>3</sup> s <sup>-1</sup>	pH	mmol L <sup>-1</sup>					mg L <sup>-1</sup>							
			<i>Alk</i> 4.8	<i>Ax</i> 4.8	<i>S<sub>T</sub></i>	Fe <sup>2+</sup> +Fe <sup>3+</sup>	Al <sup>3+</sup>	SiO <sub>2</sub>	T-N	I-N	T-P	D-TP			
■ Nagase river															
Koganebashi	8.66	3.74	N.D.	0.430	0.91	0.0152	0.156	0.42	0.33	0.31	0.013	0.004			
Sukano	4.37	3.05	N.D.	2.128	1.85	0.170	0.419	0.56	0.61	0.33	0.035	0.03			
•Numajiri thermal water	0.14	1.95	N.D.	20.24	13.6	0.137	2.72	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.			
•Iwo river (AMD)	0.38	2.21	N.D.	17.90	11.5	1.50	2.84	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.			
Kaminagasebashi	2.73	7.4	0.312	N.D.	0.67	0.0004	0.0011	0.38	0.10	0.09	0.010	0.006			
Numanokura E.P.S.	10.53	7.2	0.246	N.D.	0.08	0.0005	0.0007	0.24	0.21	0.15	0.008	0.005			
■ Northern area															
r1 Shindenhorori river	0.20	7.1	0.600	N.D.	0.45	0.0118	0.0011	0.42	0.37	0.35	0.036	0.018			
r2 Koguro river	1.34	7.3	0.756	N.D.	0.34	0.0059	0.0011	0.57	0.75	0.60	0.120	0.063			
r3 Ebosi	0.14	7.4	0.776	N.D.	0.24	0.0056	0.0011	0.50	0.51	0.36	0.053	0.027			
r4 Yongasonbori	0.14	7.5	0.514	N.D.	0.36	0.0039	0.0007	0.51	0.31	0.20	0.037	0.019			
r5 Takahashi river	0.97	7.4	0.704	N.D.	0.27	0.0023	0.0007	0.54	0.62	0.60	0.028	0.016			
■ Other area															
r6 Akai river	0.15	7.4	0.670	N.D.	0.09	0.0086	0.0022	0.35	1.08	0.86	0.088	0.023			
r7 Hara river	0.66	7.3	0.342	N.D.	0.02	0.0041	0.0015	0.46	0.37	0.33	0.015	0.008			
r8 Tokonatsu river	0.51	7.2	0.476	N.D.	0.02	0.0059	0.0015	0.51	0.54	0.42	0.025	0.012			
r9 Funatsu river	0.96	7.4	0.410	N.D.	0.07	0.0007	0.0004	0.27	0.47	0.48	0.013	0.008			
r10 Hishinuma river	0.22	6.9	0.484	N.D.	0.08	0.0039	0.0004	0.23	0.92	0.79	0.036	0.013			
■ Weighted average of neutral waters															
Northern area (r1–r5)	2.79		0.716	N.D.	0.32	0.0050	0.0010	0.54	0.64	0.55	0.074	0.039			
Other area (r6–r10)	2.50		0.428	N.D.	0.05	0.0034	0.0010	0.37	0.53	0.48	0.023	0.010			
Rivers (r1–r10)	5.29		0.580	N.D.	0.19	0.0042	0.0010	0.46	0.59	0.52	0.050	0.026			

N.D., Not determined. Data were from the previous study (Fukushima prefectural institute of environmental research, 2006–2010).

Location of rivers (r1–r10) and other stations in Nagase river are shown in **Figure 1–4**.

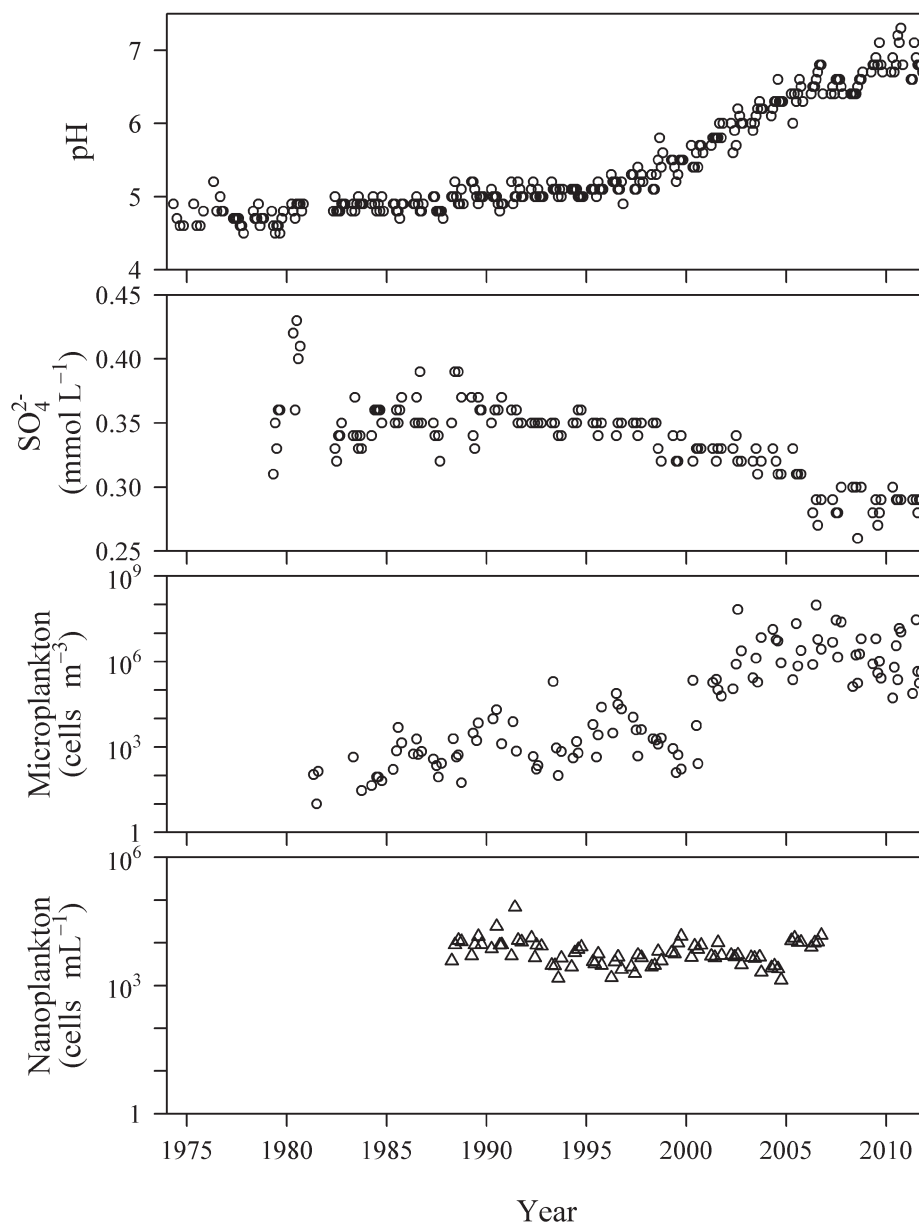


**Figure 1–1** Proposed approach for predicting the changes in biotic community structure in water.



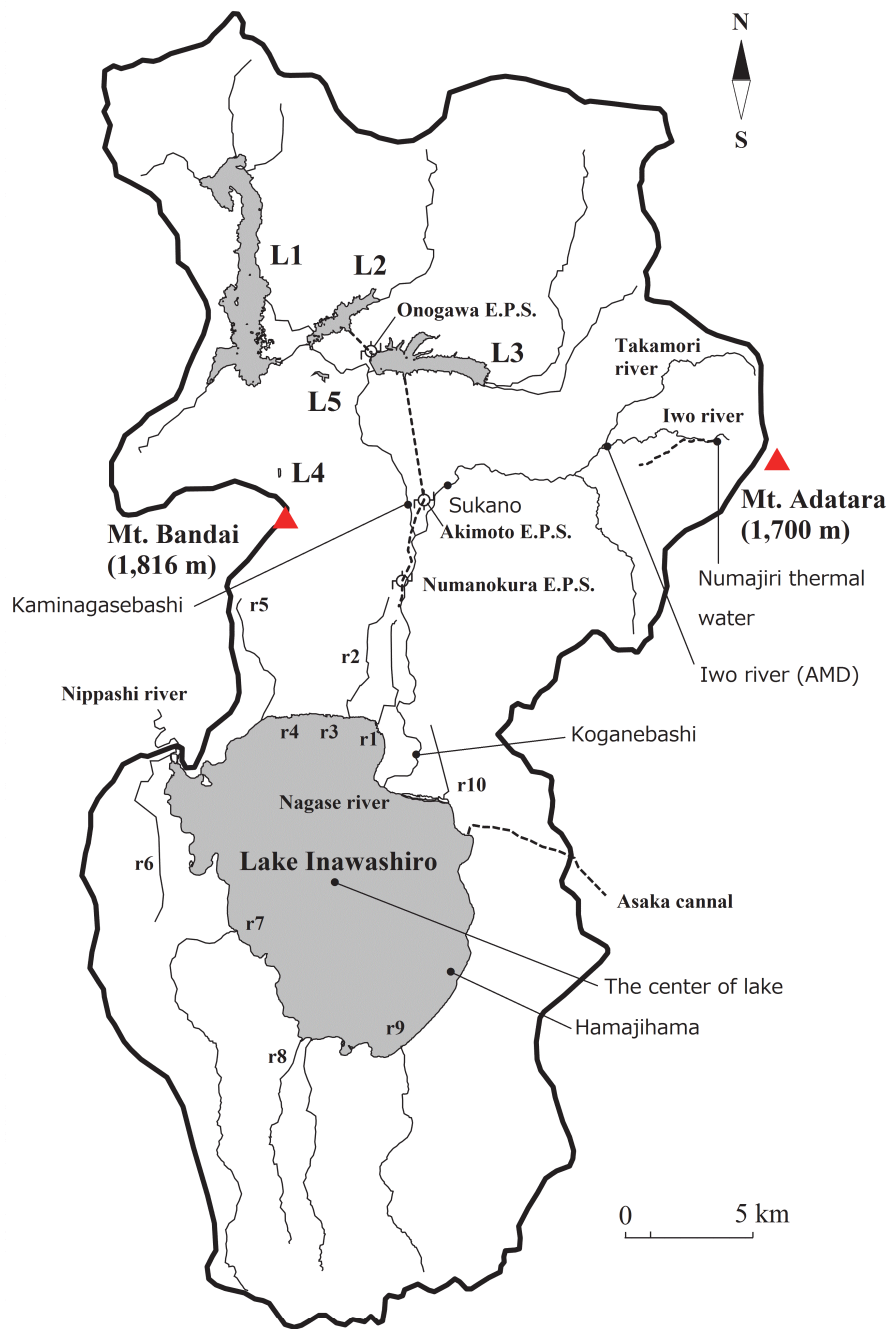
**Figure 1–2** Distribution of volcanic acidotrophic lakes in Japan.

•, The 110 active volcanoes (Japan Meteorological Agency, 2013); +, Volcanic acidotrophic lakes (Satake, 1890). Number in the map indicates following lake. 1, Lake Kusssyaro (pH 4.0–4.4); 2, Lake Toya (pH 5.0–7.0); 3, Lake Usorizan (pH 3.4–3.6); 4, Lake Tazawa (pH 5.5); 5, Lake Katanuma (pH 2.0); 6, Lake Okama (pH 2.9); 7, Lake Akanuma (pH 3.8) and Goshikinuma lake group; 8, Lake Akadoronuma (pH 3.0); 9, Lake Inawashiro (pH 4.6–5.0); 10, Lake Onumaike (pH 4.3); 11, Lake Misumaike (pH 4.4); 12, Lake Yugama (pH 1.0); 13, Lake Fudoike (pH 3.8).



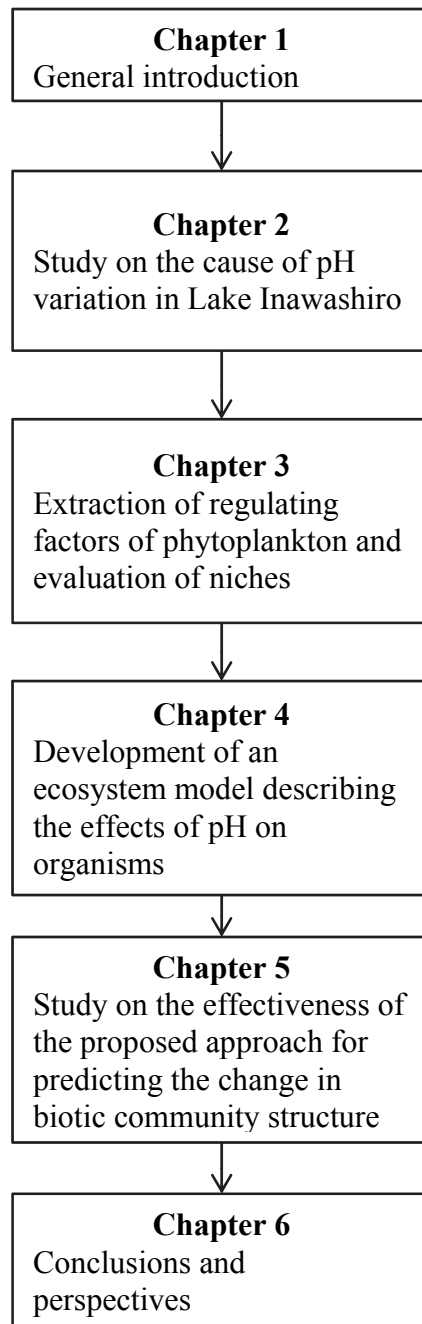
**Figure 1-3** Temporal changes of pH, sulfate ion concentration, and phytoplankton cell density in the surface water at Lake Inawashiro (Fukushima prefectural government, 1974–2011).

○, The center of Lake Inawashiro; △, Hamajihama. Microplankton cell density was measured since 1981, and nanoplankton (*Nannochloris* sp. and *Chlorella* sp.) cell density was measured at 3 stations including Hamajihama between 1989 and 2006. Data with the density of zero was omitted in the plot. The pH, sulfate ion concentration, and microplankton cell density at Hamajihama are omitted in this figure.



**Figure 1–4** The watershed of Lake Inawashiro.

———, Major rivers; - - - - -, Canal for electric power generation or irrigation, or pipe to transport thermal water to town. L1, Lake Hibara; L2, Lake Onogawa; L3, Lake Akimoto; L4, Lake Akadoronuma (Akanuma); L5, Bisamonnuma and Goshikinuma lake group; r1, Shindenhori river; r2, Koguro river; r3, Eboshi canal; r4, Yonkasonbori; r5, Takahashi river; r6, Akai river; r7, Hara river; r8, Tokonatsu river; r9, Funatsu river; r10, Hishinuma river.



**Figure 1–5** The structure of the present paper.



## 第2章 湖水 pH の変動原因に関する検討

### 2.1 はじめに

猪苗代湖の湖心表面水の pH は 1974 年–1995 年は 5 程度であったがその後徐々に上昇し、2011 年には 6.8 に達した (福島県生活環境部, 1974–2011; **Figure 1–3**) . 猪苗代湖には安達太良山から湧出する 2 つの酸性水が長瀬川を通じて流入している (小山, 1981; 福島県保健環境部公害規制課, 1984) ため、この湖水 pH の上昇は酸性水の溶存成分濃度の変化によって生じている可能性が考えられる. しかし、溶存成分濃度の変動が湖水 pH に及ぼす影響についてはこれまで検討がなされていない. さらに、安達太良山から湧出する沼尻温泉水と AMD の生成経路も明らかになっておらず (小山, 1982; Kiyosu and Kurahashi, 1983; 小山, 1984) , 火山地帯から湧出する硫酸酸性水の溶存成分濃度の変動メカニズムも明らかになっていない (Ohsawa *et al.*, 1993; 小坂 他, 1997; Yoshiike, 2003; 吉池, 2006) .

そこで、第 2 章では、硫酸酸性水の溶存成分濃度と硫黄同位体比の測定、真正細菌群集構造の解析、既往研究データの収集と解析によって硫酸酸性水の生成経路、硫酸イオン濃度の変動原因について検討を行い、さらに pH 滴定曲線の計算手法を用いて安達太良山から湧出する硫酸酸性水の溶存成分濃度の変動が猪苗代湖の湖水 pH に及ぼす影響について評価を行った.

### 2.2 材料と方法

#### 2.2.1 試料サンプリング

2011 年 7 月 10 日に St. A, St. D, St. E の 3 箇所、2012 年 5 月 31 日に St. B, St. C の 2 箇所において表面付近の水をポリビンに直接採水した (**Figure 2–1**) . St. A は沼尻温泉源泉が地表に湧出する地点であり、St. C は AMD が地表に湧出する地点である (**Figure 2–1**) . St. B, St. D は AMD が集まった酸性河川水であり、St. E は酸性水が流入しない中性河川水である (**Figure 2–1**) . また、St. A の南東側斜面の岩の割れ目には変質鉱物である重晶石 ( $\text{BaSO}_4$ ) が発見されており

(松原, 1997) , これを 2012 年 5 月 31 日に採取し, 同位体比測定用試料とした.

## 2.2.2 溶存物質濃度, 硫黄同位体比の測定と真正細菌群集構造の解析

### 溶存物質濃度および硫黄同位体比の測定方法

現地において水温, pH, DO を測定した. 水温測定にはアルコール温度計, pH 測定にはハンディー pH 計 (HM-21P/GST2729C TOWA DKK) , DO 測定にはハンディー DO 計 (DO-24P/OE270AA TOWA DKK) を用いた. 陽イオン ( $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Fe^{2+}$ ,  $Fe^{3+}$ ,  $Al^{3+}$ ,  $Zn^{2+}$ ) , 陰イオン ( $F^-$ ,  $Cl^-$ ,  $SO_4^{2-}$ ) の分析のため, 現地でガラス繊維ろ紙 (Whatman GF/C) を用いて試水をろ過し, ろ液をポリビンに採取して保冷状態で実験室に持ち帰った.  $Fe^{2+}$ イオンについては, 現地で 100 mL のメスフラスコにろ過試料を  $Fe^{2+}$ として 20–500  $\mu g$  を含む量 (St. A では 5 mL, St. B では 20 mL, St. C では 50 mL) だけ取り, 1,10-フェナントロリン溶液 ( $1\text{ g L}^{-1}$ ) を 5 mL 加えて発色させた後, 酢酸アンモニウム溶液 ( $500\text{ g L}^{-1}$ ) を数 mL 加えて pH を 5 に調整し, あらかじめ実験室で調整した無酸素水を加えて容量を 100 mL にしてから実験室に持ち帰った. 全鉄イオン ( $Fe^{2+}$ と  $Fe^{3+}$ の合計) は持ち帰ったろ液 100 mL に塩酸 (6 M) を 4 mL を加えて液量が約 2/3 になるまで煮沸し, その後蒸留水を加えて 70 mL とし, 塩化ヒドロキシルアンモニウム溶液 ( $100\text{ g L}^{-1}$ ) を 1 mL を加え, 鉄イオンを全て  $Fe^{2+}$ へと還元し, その後  $Fe^{2+}$ と同様の方法で発色させた.  $Fe^{2+}$ イオン, 全鉄イオン濃度は上記の前処理を行った後, 分光光度計 Hitachi high-technologies U-2900 (Hitachi high-technologies corporation) で測定した. 陰イオン ( $F^-$ ,  $Cl^-$ ,  $SO_4^{2-}$ ) 濃度はイオンクロマトグラフイーDionex DX-500 (Dionex Corporation) で測定した. その他のイオンは原子吸光光度計 Hitachi high-technologies Z-2010 (Hitachi high-technologies corporation) , 誘導結合プラズマ質量分析計 (ICP-MS) Agilent 7500cx (Agilent technologies) または誘導結合プラズマ発光分光分析装置 (ICP-AES) Varian 720-ES (Varian, Inc) で測定した.

水試料の硫酸イオンの  $\delta^{34}S$  の測定は Yanagisawa と Sakai の方法 (Yanagisawa

and Sakai, 1983) , Ueda と Krouse の方法 (Ueda and Krouse, 1986) によった.  $\delta^{34}\text{S}$  の測定精度は $\pm 0.2\text{‰}$ であった. 採取した重晶石はメノウ乳鉢で粉碎し, これを水試料分析の際に沈澱させた  $\text{BaSO}_4$  と同様にガス化, 精製, 捕集を行い, 質量分析計に導入して同位体比を測定した. 同位体比は安定同位体質量分析計 OPTIMA (micromass) で測定した. 標準物質として NBS-127 (National Bureau of Standards) でラベリングした硫酸バリウム (KANTO CHEMICAL CO., INC) を用いた. 硫黄同位体比は $\delta$ 表記法 (式 (2.1)) で表され, 単位は $\text{‰}$ である. 式(2.1)中の  $(^{34}\text{S}/^{32}\text{S})_{\text{standard}}$  は Canyon Diablo Troilite (CDT) の値を用いた.

$$\delta^{34}\text{S} = \left[ \frac{(^{34}\text{S}/^{32}\text{S})_{\text{sample}}}{(^{34}\text{S}/^{32}\text{S})_{\text{standard}}} - 1 \right] \times 1000 \quad (2.1)$$

#### 真正細菌群集構造の解析方法

酸性水中の真正細菌群集構造を把握するため, 2012年5月に採水した St. B, St. C の2試料についてクローン解析と T-RFLP 解析を行った. まず試料から Extrap soil DNA kit plus ver.2 (NIPPON STEAL & SUMIKIN Eco-Tech Corporation) を用いて DNA を抽出, 精製した. 精製した DNA を鋳型としてプライマー 8F (5'-AGAGTTTGATCMTGGCTCAG-3') と 1392R (5'-ACGGGCGGTGTGTAC-3'; Ritalahti *et al.*, 2006) を用いて真正細菌の 16S rRNA 遺伝子を PCR 増幅した. この PCR 産物をクローニングし, 試料毎に 48 クローンのシーケンス解析を実施した. シーケンス反応用プライマーとして 800R (5'-TACCAGGGTATCTAATCC-3') を使用した. 得られた各塩基配列について NCBI のデータベース (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucore>) を用いて BLAST 検索を行い, クローン毎に近縁な細菌種を推定した. さらに, 精製 DNA を鋳型として 5' 末端に C を付加して蛍光標識した 8F-QP (Marchesi *et al.*, 1998) と 1392R (Ritalahti *et al.*, 2006) を用いて真正細菌の 16S rRNA 遺伝子を PCR 増幅し (Kurata *et al.*, 2001), PCR 産物に対して制限酵素 (*HhaI*) を用いて制限酵素処理を行った. その後, DNA シーケン

サーABI Prism 3100 Genetic Analyzer (Applied Biosystems) を用いてフラグメント解析 (T-RFLP) を実施した。

### 2.2.3 中性河川水に酸性河川水を混合した場合の pH の計算

#### DOE の pH 計算方法

全アルカリ度  $TA$  ( $\text{mol kg}^{-1}$ ) は「水中  $1\text{kg}$  中の水素受容体 ( $25^\circ\text{C}$ , イオン強度 0 の条件で  $pK > 4.5$  の塩基) の水素供与体 ( $pK < 4.5$  の酸) に対する超過分に等しい水素イオンのモル数」と定義される (式 (2.2); Dickson, 1981) .

$$TA = [\text{HCO}_3^-] + 2[\text{CO}_3^{2-}] + [\text{B(OH)}_3^-] + [\text{OH}^-] + [\text{HPO}_4^{2-}] + 2[\text{PO}_4^{3-}] + [\text{SiO(OH)}_3^-] + [\text{HS}^-] + 2[\text{S}^{2-}] + [\text{NH}_3] - [\text{H}^+]_F - [\text{HSO}_4^-] - [\text{HF}] - [\text{H}_3\text{PO}_4] \quad (2.2)$$

本研究で対象とする酸性河川水の場合には, 式 (2.2) 中のホウ酸  $[\text{B(OH)}_3^-]$ , 硫化水素  $[\text{HS}^-]$ , フッ化水素  $[\text{HF}]$  の全アルカリ度  $TA$  に対する寄与が小さいため, これらの物質は無視した. Dickson の全アルカリ度の定義では,  $TA=0$  となる点が滴定の終点であり, Gran の方法 (Gran, 1952) によって測定することができる. 猪苗代湖に関する既往研究では,  $\text{pH}=4.8$  を終点とするアルカリ度  $Alk_{4.8}$  ( $\text{mmol kg}^{-1}$ ),  $\text{pH}=4.8$  を終点とする酸度  $Ax_{4.8}$  ( $\text{mmol kg}^{-1}$ ),  $\text{pH}=8.3$  を終点とする総酸度  $Ax_{8.3}$  ( $\text{mmol kg}^{-1}$ ) の測定が行われている (福島県保険環境部公害規制課, 1984; 福島県環境センター, 2006-2010) . 本研究では, 全アルカリ度  $TA$  と  $Alk_{4.8}$  の値に大きな差はないものと仮定して検討を進めた. 式 (2.2) は水素イオン濃度  $[\text{H}^+]$  ( $\text{mol kg}^{-1}$ ),  $DIC$  ( $\text{mol kg}^{-1}$ ),  $P_T$  ( $\text{mol kg}^{-1}$ ),  $Si_T$  ( $\text{mol kg}^{-1}$ ),  $NH_{3T}$  ( $\text{mol kg}^{-1}$ ),  $S_T$  ( $\text{mol kg}^{-1}$ ) および解離定数  $K$  の関数で表される (DOE, 1994; 式 (2.3)) .

$$\begin{aligned}
TA = & \frac{(K_1[H^+] + 2K_1K_2)DIC}{[H^+]^2 + K_1[H^+] + K_1K_2} + \frac{K_w}{[H^+]} + \frac{K_{1P}K_{2P}[H^+] + 2K_{1P}K_{2P}K_{3P} - [H^+]^3}{[H^+]^3 + K_{1P}[H^+]^2 + K_{1P}K_{2P}[H^+] + K_{1P}K_{2P}K_{3P}} P_T \\
& + \frac{Si_T}{1 + [H^+]/K_{Si}} + \frac{NH_{3T}}{1 + [H^+]/K_{NH3}} - \frac{[H^+]}{1 + S_T/K_S} - \frac{S_T}{1 + (S_T + K_S)/[H^+]} \quad (2.3)
\end{aligned}$$

ここに,  $DIC = [CO_2^*] + [HCO_3^-] + [CO_3^{2-}]$ ,  $P_T = [H_3PO_4] + [H_2PO_4^-] + [HPO_4^{2-}] + [PO_4^{3-}]$ ,  $Si_T = [Si(OH)_4] + [SiO(OH)_3^-]$ ,  $NH_{3T} = [NH_3] + [NH_4^+]$ ,  $S_T = [SO_4^{2-}] + [HSO_4^-]$ である.  $[CO_2^*]$  は二酸化炭素  $[CO_2]$  と水和した炭酸  $[H_2CO_3]$  の和である. 式 (2.3) より, 2つの水を混合したときの全アルカリ度  $TA$  と  $DIC$ ,  $P_T$ ,  $Si_T$ ,  $NH_{3T}$ ,  $S_T$ , およびすべての解離定数  $K$  が既知であれば, 式 (2.3) は  $[H^+]$  のみを未知数とする式となるため, 混合後の水素イオン濃度  $[H^+]$  を Newton-Raphson 法により求めることができる. 化学量論的な解離定数  $K$  は熱力学的な解離定数  $K^*$  とイオンの活量係数  $\gamma$  を用いて求めることができる (Cole and Wells, 2011). 本研究では, 熱力学的な解離定数  $K^*$  は温度の関数で与え (Bates and Pinching, 1949; Millero, 1979; Yao and Millero, 1995), 活量係数  $\gamma$  は既往研究の値 (Kielland, 1937) を当てはめた.

#### 酸性水と中性河川水を混合した時の pH の計算方法

容量  $V_A$  (mL), 初期の pH が 4.8 以上 ( $pH_0 > 4.8$ ) の中性河川水 A に酸性水 B ( $pH < 4.8$ ) を  $V_B$  (mL) 加えた場合の pH を以下の方法で計算した. まず, 混合後の  $TA$ ,  $DIC$ ,  $P_T$ ,  $Si_T$ ,  $NH_{3T}$ ,  $S_T$  を混合前の各物質濃度と混合比率 ( $V_A:V_B$ ) から求めた.  $pH < 4.8$  の酸性水については全アルカリ度  $TA$  の測定が行われていないが,  $pH < 4.8$  の条件では  $DIC$ ,  $Si_T$ ,  $NH_{3T}$  の全アルカリ度  $TA$  への寄与は無視でき, 通常の河川水であれば  $P_T$  の濃度も十分低く  $TA$  への寄与は無視できるため, 本研究では式 (2.3) に  $pH$ ,  $S_T$  の値を代入して推定した.  $P_T$ ,  $Si_T$ ,  $NH_{3T}$ ,  $S_T$  については混合前後で保存則が成り立つが,  $DIC$  については大気中の二酸化炭素とのガス交換が生じるため, 実際には混合前後で保存則は成り立たない. このため, 保存則が成り立つと仮定する「ガス交換なし」の場合に加えて, 水中の二酸化炭素濃度  $[CO_2^*]$  ( $\text{mol kg}^{-1}$ ) がガス交換によって大気中の二酸化炭素濃度  $pCO_2$

(=390 ppmv) と平衡状態に達した場合、混合の間に生じるガス交換の量を近似的に与えた場合の 3 通りについて計算した。大気中の二酸化炭素濃度と平衡状態に達したときの  $DIC_{eq}$  は、Weiss の式(式 (2.4) ; Weiss and Price, 1980) と式 (2.5) により与えた。

$$[\text{CO}_2^*]_{eq} = \text{Exp} \left\{ -162.8301 + 218.2968 \left( \frac{100}{273.15 + T} \right) + 90.9241 \log \left( \frac{273.15 + T}{100} \right) - 1.47696 \left( \frac{273.15 + T}{100} \right)^2 \right\} p\text{CO}_{2,a} \quad (2.4)$$

$$DIC_{eq} = \left( 1 + \frac{K_1}{[H^+]} + \frac{K_1 K_2}{[H^+]^2} \right) [\text{CO}_2^*]_{eq} \quad (2.5)$$

また、混合の間に生じるガス交換の影響については、中性河川水 A、酸性水 B の pH が変化したときの溶存態無機炭素濃度  $DIC_A$ ,  $DIC_B$  を式 (2.6) , 式 (2.7) で近似的に与え、水溶液 A, B の混合比率から混合後の溶存態無機炭素濃度  $DIC_{mix}$  を与えた( 式 (2.8) ) 。

$$DIC_A = [\text{CO}_2^*]_{eq} + 0.001 \times \max \left( 0, \frac{Alk_{4.8}}{pH_0 - 4.8} (-\log[H^+] - 4.8) \right) \quad (2.6)$$

$$DIC_B = [\text{CO}_2^*]_{eq} + 0.001 \times \max \left( 0, \frac{Ax_{8.3} - Ax_{4.8}}{3.5} (-\log[H^+] - 4.8) \right) \quad (2.7)$$

$$DIC_{mix} = \frac{DIC_A V_A + DIC_B V_B}{V_A + V_B} \quad (2.8)$$

全アルカリ度  $TA$  は基本的に混合前後で保存則が成り立つ。電氣的な保存則により、水中に溶解しているイオンの電荷のモル数の合計値はゼロとなる。これを利用すると、全アルカリ度  $TA$  は、酸、塩基以外の陽イオン、陰イオンを用い

て式 (2.9) のように表すことができる (Wolf-Gladrow *et al.*, 2007) .

$$\begin{aligned}
 TA &= [\text{HCO}_3^-] + 2[\text{CO}_3^{2-}] + [\text{OH}^-] + [\text{HPO}_4^{2-}] + 2[\text{PO}_4^{3-}] + [\text{SiO}(\text{OH})_3^-] + [\text{NH}_3] - [\text{H}^+]_f \\
 &\quad - [\text{HSO}_4^-] - [\text{H}_3\text{PO}_4] \\
 &= [\text{K}^+] + [\text{Na}^+] + 2[\text{Ca}^{2+}] + 2[\text{Mg}^{2+}] + 2[\text{Fe}^{2+}] + 3[\text{Fe}^{3+}] + 3[\text{Al}^{3+}] + 2[\text{Mn}^{2+}] \\
 &\quad + 2[\text{Zn}^{2+}] + 2[\text{Cd}^{2+}] + \cdots - [\text{Cl}^-] - [\text{NO}_3^-] - \cdots - P_T - 2S_T + \text{NH}_{3T} \\
 &= TA_{eq}
 \end{aligned} \tag{2.9}$$

$TA_{eq}$  は電氣的な保存則に基づく全アルカリ度  $TA$  の陽形式表現 (explicit conservative expression) と呼ばれている (Wolf-Gladrow *et al.*, 2007) . 式 (2.9) より 2 つの水溶液を混合した場合, 酸, 塩基以外のカチオンおよびアニオンの濃度 ( $[\text{K}^+]$ ,  $[\text{Na}^+]$ ,  $\cdots$ ,  $P_T$ ,  $S_T$ ,  $[\text{NH}_{3T}]$ ) に変化が生じない場合には全アルカリ度に保存則が成り立つ. しかし, 混合時の反応によりこれらの物質濃度が変化した場合にはその変化量に応じて全アルカリ度が変化する. 例えば, 1 mmol の水酸化物  $\text{Fe}(\text{OH})_3$  が生じた場合には  $\text{Fe}^{3+}$  が 1 mmol 減少するので, 全アルカリ度は 3 mmol 減少する. 1 mmol のアンモニア態窒素が硝化されて硝酸態窒素となった場合には, アンモニア態窒素濃度が 1 mmol 減少し硝酸態窒素濃度が 1 mmol 増加するため, 全アルカリ度は 2 mmol 減少する (Brewer and Goldman, 1976; Goldman and Brewer, 1980) . ここでは, 混合後の溶存態鉄, 溶存態アルミニウムの濃度 ( $\text{mol kg}^{-1}$ ) を混合前の濃度と混合比率 ( $V_A:V_B$ ) から求め, 凝集量  $\Delta[\text{Fe}^{3+}]$ ,  $\Delta[\text{Al}^{3+}]$  に応じて, 2 つの水の混合比率から計算された全アルカリ度  $TA_{\text{mix}}$  を補正し, 混合後の全アルカリ度  $TA$  を与えた (式 (2.10)) .

$$TA = TA_{\text{mix}} + 3\Delta[\text{Fe}^{3+}] + 3\Delta[\text{Al}^{3+}] \tag{2.10}$$

$\Delta[\text{Fe}^{3+}]$ ,  $\Delta[\text{Al}^{3+}]$  は, 溶存態の鉄またはアルミニウムと水酸イオンの積が溶解度積  $K_{sp}$  を超えたとき (すなわち, 飽和度  $\Omega > 1$  のとき) だけ負の値となる (式



(2.11) , (2.12) ) . よって, 混合後の全アルカリ度  $TA$  も水素イオン濃度  $[H^+]$  の関数となる.

$$\Delta[X] = \begin{cases} -\frac{(\Omega-1)K_{SP,X}}{[OH^-]^3} & (\Omega > 1) \\ 0 & (\Omega < 1) \end{cases} \quad (2.11)$$

$$\Omega = \frac{[X][OH^-]^3}{K_{SP,X}} \quad (X = Fe^{3+} \text{ or } Al^{3+}) \quad (2.12)$$

以上より, 式 (2.3) は  $[H^+]$  のみを未知数とする式となる. 本研究では中性河川水に酸川野地点の酸性河川水を滴下していった時の水素イオン濃度  $[H^+]$  の変化を Newton-Raphson 法で計算し, 福島県環境センターが実施した滴定実験の結果 (福島県環境センター, 2004) と比較した. さらに, 上記の計算方法を用いて安達太良山からの硫酸酸性水の溶存成分濃度の変動が猪苗代湖の pH に与える影響について定量的に評価を行った.

## 2.3 結果と考察

### 2.3.1 硫酸酸性水の生成経路

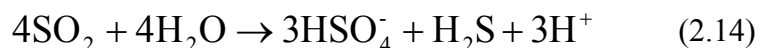
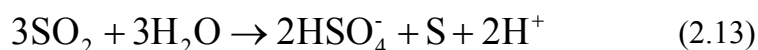
#### 溶存成分濃度

St. A の水温は 64.0–67.0°C, pH 2.05–2.10, 硫酸イオン濃度 12.70 mmol L<sup>-1</sup>, 鉄イオン濃度 0.12 mmol L<sup>-1</sup>, 塩化物イオン濃度 13.43 mmol L<sup>-1</sup>であった (Table 2–1) . DO 濃度は 1.8 mg L<sup>-1</sup> と低く, 鉄イオンのほとんどは 2 価鉄として存在していた (Table 2–1) . St. B および St. C の水温は, 11.0–13.0°C, pH 2.64–3.08, 硫酸イオン濃度 3.64–4.58 mmol L<sup>-1</sup>, 鉄イオン濃度 0.016–0.59 mmol L<sup>-1</sup>, 塩化物イオン濃度 0.034–0.051 mmol L<sup>-1</sup>であった (Table 2–1) . DO 濃度は 7.9–9.3mg L<sup>-1</sup> と飽和状態であり, 鉄イオンは 2 価鉄, 3 価鉄として存在していた (Table 2–1) . St. D では, 2011 年 7 月 10 日の水温は 20.1°C, pH 2.67, 硫酸イオン濃度 3.79 mmol

L<sup>-1</sup>, 鉄イオン濃度 0.39 mmol L<sup>-1</sup>, 塩化物イオン濃度 0.93 mmol L<sup>-1</sup> であった (Table 2-1) . DO 濃度は 8.4 mg L<sup>-1</sup> であり, 鉄イオンのほとんどが 3 価鉄として存在していた (Table 2-1) . 安達太良山の硫酸酸性水が含まれない St. E の硫酸イオン濃度は 0.076 mmol L<sup>-1</sup> と他の地点と比べて低かった (Table 2-1) .

#### 沼尻温泉水の生成経路

硫黄は 4 つの安定同位体 (<sup>32</sup>S, <sup>33</sup>S, <sup>34</sup>S, <sup>36</sup>S) を持ち (Macnamara and Thode, 1950) , 硫黄化合物の硫黄同位体比 <sup>34</sup>S/<sup>32</sup>S は関与する反応によって変化する (Table 2-2) . このことを利用し, 安定同位体比を用いた硫酸酸性水の起源に関する研究が多くなされてきた (Oana and Ishikawa, 1966; Schoen and Rye, 1970; Kiyosu and Kurahashi, 1983; Kiyosu and Kurahashi, 1984; Ohsawa *et al.*, 1993; Takano *et al.*, 1997; 山本 他, 1997; 鈴木 and 田瀬, 2010) . 温泉水の硫酸イオンと溶存硫化水素の硫黄同位体比の測定結果より, 那須, 沼尻温泉水を除く東北地方火山地帯の酸性温泉水が同位体分別効果の大きい二酸化硫黄ガスの不均化反応に由来すると推定されている (Kiyosu and Kurahashi, 1983; Figure 2-2) . 二酸化硫黄ガスの不均化反応とは, 火山体内部においてマグマから供給される二酸化硫黄ガスが凝縮水 (液相) と高温の条件 (200–350°C) で反応し,  $\delta^{34}\text{S}$  の高い硫酸イオンと  $\delta^{34}\text{S}$  の低い硫化水素ガス (H<sub>2</sub>S) または硫黄を生じる反応である (Oana and Ishikawa, 1966; Ohmoto and Lasaga, 1982; Kusakabe *et al.*, 2000; 反応式 (2.13) , (2.14) ) .



このとき, マグマから供給される塩化水素ガスも水に溶解するため, 温泉水中の塩化物イオン濃度も高くなる (Kiyosu and Kurahashi 1983; Kiyosu and Kurahashi, 1984) . 硫酸イオンの  $\delta^{34}\text{S}$  と硫化水素ガス (H<sub>2</sub>S) または硫黄の  $\delta^{34}\text{S}$  の差  $\Delta$  は不均化反応が生じるときの温度の関数で表され, 200–350°C の条件では

+17–+30‰である (Oana and Ishikawa, 1966; Ohmoto and Lasaga, 1982; Kusakabe *et al.*, 2000) . 火山爆発直後の火山ガスの硫黄主成分は二酸化硫黄 ( $\text{SO}_2$ ) であり, 火山ガスの  $\delta^{34}\text{S}$  は日本の火山岩の  $\delta^{34}\text{S}$  の値 (+3–+8‰) に近い. 火山噴火の勢いが収まると温度低下に伴って二酸化硫黄ガス ( $\text{SO}_2$ ) の不均化反応 (反応式 (2.13) , (2.14) ) が生じるため, 火山ガスの硫黄主成分は硫化水素へと変化し, 火山ガスの  $\delta^{34}\text{S}$  は負の値で安定する (酒井 and 松久, 1996) .

重晶石 ( $\text{BaSO}_4$ ) は二酸化硫黄ガス ( $\text{SO}_2$ ) の不均化反応により生じた強酸性流体が岩石と反応したときに最初に生じる沈殿物の 1 つである (Reed, 1997) . St. A 付近で採取した重晶石 ( $\text{BaSO}_4$ ) の  $\delta^{34}\text{S}$  と St. A の溶存硫化水素の  $\delta^{34}\text{S}$  の値 (-7.7‰; Kiyosu and Kurahashi, 1983) の差をとると 24.4‰であった (**Figure 2-2**) . この差は不均化反応が生じたときの硫酸イオンと硫化水素の同位体分別効果  $\Delta$  の範囲内 (Oana and Ishikawa, 1966; Ohmoto and Lasaga, 1982; Kusakabe *et al.*, 2000) であり, 火山体内部で二酸化硫黄ガス ( $\text{SO}_2$ ) の不均化反応が生じていることを示す. St. A の硫酸イオンの  $\delta^{34}\text{S}$  が St. B, St. C の硫酸イオンの  $\delta^{34}\text{S}$  よりも高い (**Figure 2-2**) のは, Kiyosu と Kurahashi が指摘したように, 地表付近で  $\delta^{34}\text{S}$  の低い硫化水素ガス ( $\text{H}_2\text{S}$ ) から生成された St. B, St. C の硫酸酸性水と, さらに深い場所で生じた二酸化硫黄ガス ( $\text{SO}_2$ ) の不均化反応由来の  $\delta^{34}\text{S}$  の高い硫酸酸性水が混合しているため (Kiyosu and Kurahashi, 1983) と考えられる. 二酸化硫黄ガス ( $\text{SO}_2$ ) の不均化反応により生じた硫酸酸性水はマグマから供給される塩化物イオンを含む (Kiyosu and Kurahashi, 1983, Kiyosu and Kurahashi, 1984) . 安達太良山の硫酸酸性水のうち St. A だけ塩化物イオン濃度が高いことも, 二酸化硫黄ガス ( $\text{SO}_2$ ) の不均化反応由来の硫酸酸性水が St. A に混合していることを支持する.

### AMD の生成経路

St. B, St. C の AMD は塩化物イオンをほとんど含んでいない (**Table 2-1**) から, 不均化反応を経た  $\delta^{34}\text{S}$  の低い硫化水素ガス ( $\text{H}_2\text{S}$ ) を起源としていると考えられる. これまで,  $\delta^{34}\text{S}$  値が低く硫化水素の  $\delta^{34}\text{S}$  との差  $\Delta$  も小さい硫酸酸性

水は、硫黄単体の生物学的な酸化反応によって生成されていると解釈されてきた (Schoen and Rye, 1970; Kusakabe *et al.*, 2000) . 安達太良山の AMD から単離、培養された硫黄酸化細菌は、硫黄単体を酸化して硫酸を生成する (小山, 1982; 小山, 1984) ため、安達太良山の硫酸酸性水も生物学的な酸化反応により生成されている可能性がある. しかし、反応式 (2.15)–(2.17) で示される火山体内部における硫黄鉱床の形成過程でも、硫化水素の  $\delta^{34}\text{S}$  との差  $\Delta$  が小さい低い硫酸酸性水が生成される (早瀬, 1948; 鈴木, 1962; Ohmoto and Goldhaber, 1997; Usher *et al.*, 2004; Schoonen *et al.*, 2010) .



安達太良山には山頂付近に昇華鉱床が、山頂から少し離れた所に鉱染鉱床が存在しているため (五十嵐, 1951; 鈴木, 1962; **Figure 2-1**) , 安達太良山の硫酸酸性水の生成経路として、生物学的な反応と非生物学的な反応の 2 つの可能性がある.

硫化水素が好気性の化学合成独立栄養細菌によって生物学的に酸化される場合には硫酸イオンの  $\delta^{34}\text{S}$  は硫化水素の  $\delta^{34}\text{S}$  よりも 10.5–18‰, チオ硫酸が酸化される場合にはチオ硫酸の  $\delta^{34}\text{S}$  よりも 2.8‰ 低くなる (Kaplan and Rittenberg, 1964; Kelly, 2008b; **Table 2-2**) . しかし、St. B, St. C の  $\delta^{34}\text{S}$  は Kiyosu と Kurahashi が測定した溶存硫化水素の  $\delta^{34}\text{S}$  の値 (–7.7‰; Kiyosu and Kurahashi, 1983) よりも高かった (**Figure 2-2**) . 従って、St. B と St. C の硫酸酸性水は硫化水素やチオ硫酸が生物学的に酸化されて生成したものではないと考えられた. 硫化水素ガス ( $\text{H}_2\text{S}$ ) から昇華した硫黄単体が好気性の化学合成独立栄養細菌によって生物学的に酸化される場合には、硫酸イオンの  $\delta^{34}\text{S}$  は硫化水素の  $\delta^{34}\text{S}$  よりも 3‰ 程度高くなる (Jones and Starkey, 1957; Kaplan and Rafter, 1958; **Table 2-2**) ため、この経路で

AMDが生成している可能性がある。

St. B, St. C の試水から得られた真正細菌の 16S rRNA 遺伝子配列を用いて BLAST 検索を行い近縁種を推定したところ, St. B の真正細菌は *Ferrovum* 属, *Thiomonas* 属, *Acidiphilium* 属に近縁な種が比較的多く, その相同率はほとんどが 96%以上であった (Table 2-3) . 一方, St. C の真正細菌は *Alkanindiges* 属に近縁な種が多く, その相同率は 92%と低かった (Table 2-3) . St. B, St. C の試水から作成したクローンの 16S rRNA 遺伝子配列に対して制限酵素 (*HhaI*) を用いて T-RFLP 解析を行った場合は, St. B では 208 bp と 145 bp, St. C では 562 bp に強いピークが出現することが予想され (Table 2-3) , 精製 DNA に対する T-RFLP 解析結果でもその断片長近傍に高いピークが認められた (Figure 2-3) . St. B, St. C の試水から得られた真正細菌に近縁であって硫黄化合物を酸化する能力のある *Thiomonas* 属の 5 種, *Thiobacillus* 属の 5 種, *Acidiphilium* 属の 1 種 (*Acidiphilium acidophilum*) , さらに小山が AMD から単離培養した硫黄酸化細菌の種と考えられている *Acidithiobacillus* 属の 4 種 (小山, 1982; 小山, 1984) , 硫黄化合物を酸化する能力はない *Acidiphilium* 属の 4 種と *Ferrovum myxofaciens*, *Alkanindiges illinoisensis* の 16S rRNA 遺伝子の塩基配列を用いて ClustalW ver2.1 (<http://www.ddbj.nig.ac.jp/index-j.html>) により系統樹を作成した (Figure 2-4) . その結果, 硫黄単体を酸化できる種に近縁であったのは 3 つのクローン (C-B2, C-B6, C-C3) だけであった (Figure 2-4) . T-RFLP 解析における 3 つのクローン (C-B2, C-B6, C-C3) の断片長ピークは比較的小さく (Figure 2-3) , 硫黄単体を酸化できる種は細菌群集の中で比較的存在量が少ないと推察された。

AMD の硫酸酸性水が主に好気性の化学合成独立栄養細菌の関与により生成されている場合, 地表付近に硫黄鉱床が十分に存在している (五十嵐, 1951) . ことから, 硫黄化合物の供給速度が硫酸酸性水の生成において律速となるとは考えにくい. アマ沢上流 (St. F の上流) から採取, 培養された硫黄酸化細菌は 30°C 付近で最も硫酸を生成し, 10°Cではほとんど硫酸を生成しない (小山, 1982; 小山, 1984) . 3 つのクローン (C-B2, C-B6, C-C3) に近縁な 2 種 (*Thiomonas*

*cuprina strain NBRC 102145, Acidiphilium acidophilum strain MS silver*) の増殖最適温度も 30–36°C, 25–30°C と中温域である (Kelly and Wood, 2005; Hiraishi and Imhoff, 2005) . 鉄酸化細菌が関与して硫化鉄から硫酸イオンを溶出する場合も, 溶出量は気温の高い 6-9 月に多くなる (梅津, 1991) . よって, 硫酸イオンが主に気温の影響を受ける地表付近で細菌の関与によって生成されているならば, 硫酸イオン濃度は季節的に変動することが予想される. また, 気温の高い時期は流量も多くなるため, 流量が増加するほど硫酸イオン濃度が高くなることも予想される. 一方, 硫黄鉱床の形成過程で主に硫酸酸性水が生成されているのであれば, 地中において溶存酸素を含んだ水と硫黄鉱床の形成位置で混合することによって硫酸酸性水が生成することから, 季節や流量によらず硫酸イオン濃度はほぼ一定となることが予想される.

AMDであるSt. F, St. G, St. Dを対象として水温 $T$ , 流量 $Q$ との関係および相関係数を調べたところ, St. F, St. G, St. Dでは硫酸イオン濃度と水温との間に有意な正の相関が認められず ( $p>0.05$ , **Figure 2-5**) , St. Gでは1995年以前, 2006年以降ともに硫酸イオン濃度は季節によらずほぼ一定となる傾向が認められた. また, St. F, St. Gでは硫酸イオン濃度と流量の間に有意な正の相関は認められず ( $p>0.05$ , **Figure 2-5**) , St. Gでは1995年以前, 2006年以降ともに硫酸イオン濃度が流量によらずほぼ一定となる傾向が認められた. 中性河川水と混合した後のSt. Dでは, 流量が増加するほど濃度が希釈により低下する傾向が認められた ( $p<0.05$ ) が, これはSt. EとSt. Gの流量比が一定でないためと考えられる.

St. B, St. Cでは硫黄単体を酸化できる細菌は真正細菌群集の中でも比較的存在量が少ない種であると考えられること (**Figure 2-3; Figure 2-4**) , St. F, St. Gでは硫酸イオン濃度に季節変動が認められず濃度がほぼ一定となっていたこと (**Figure 2-5**) から, AMDの硫酸酸性水は主に硫黄鉱床形成過程における硫化水素ガス ( $H_2S$ ) の酸化反応 (反応式 (2.15) – (2.17) ) により生成されていると考えられた.

### 2.3.2 硫酸イオン濃度の変動原因

安達太良山から湧出する硫酸酸性水が流入する猪苗代湖では、1995年頃を境に湖心表面水のpHが急激に上昇しており（菊地 and 佐藤，2010），硫酸イオン濃度も1995年頃から徐々に低下している（福島県生活環境部，1974–2011; **Figure 1–3**）．そこで、沼尻温泉水，AMDそれぞれの硫酸酸性水の硫酸イオン濃度について、1995年以前の測定値と本研究における測定データ（**Table 2–1**）を含めた1996年以降の測定値を比較した．

St. Aの硫酸イオン濃度の平均値は1995年以前が $18.60 \text{ mmol L}^{-1}$  ( $n=12$ ) であり、1996–2005年の間は測定データが無く、2006年以降は $13.57 \text{ mmol L}^{-1}$  ( $n=9$ ) であった（**Figure 2–6**）．t検定の結果、St. Aでは1995年以前と2006年以降の硫酸イオン濃度の平均値に有意な差が認められた（ $p<0.01$ ）．安達太良山では1996–2002年にかけて沼ノ平火口において泥水噴出、地表面温度の上昇といった火山活動の活発化が観測されており（山本 他，2008;仙台管区気象台火山監視・情報センター，2010），St. Aの2000年以降の水温は1995年以前と比べ $14\text{--}20^{\circ}\text{C}$ 上昇していた（**Figure 2–6**）．沼ノ平火口の地表面温度は2002年以降は低下している（仙台管区気象台火山監視・情報センター，2010）ものの、2011年7月、2012年5月のSt. Aの水温は1980–1985年の測定値と比較すると依然として高い（**Figure 2–6**）．AMDのSt. B，St. C，St. Fでは、1995年以前と1996年以降の濃度差を比較するためのデータがないため、AMDの全量が集まったSt. D，St. Gの2地点のデータを用いて比較を行った．St. Dの硫酸イオン濃度の平均値は1995年以前は $5.13 \text{ mmol L}^{-1}$  ( $n=10$ )，2006年以降は $4.79 \text{ mmol L}^{-1}$  ( $n=30$ ) であり、t検定では1995年以前と2006年以降の硫酸イオン濃度の平均値に有意な差は認められなかった（ $p>0.05$ ）．しかし、中性河川水が合流する手前のSt. Gでは、硫酸イオン濃度の平均値は1995年以前が $13.69 \text{ mmol L}^{-1}$  ( $n=9$ )，2006年以降が $11.48 \text{ mmol L}^{-1}$  ( $n=27$ ) であり、t検定で1995年以前と2006年以降の平均値に有意な差が認められた（ $p<0.01$ ）．以上より、2006年以降のSt. A，St. Gの硫酸イオン濃度は1995年以前の濃度と比較して低下しており、特にSt. Aにおいて濃度低下が顕著であること

が分かった．また，硫酸イオン濃度の低下には1996–2002年の火山活動の活発化が関係している可能性が考えられた．

沼尻温泉水およびAMDの推定された硫酸酸性水の生成経路（反応式 (2.13) – (2.17)）を踏まえると，硫酸イオン濃度の低下は火山活動の活発化により安達太良山内部の温度が上昇し，液相状態の地下水が減少したために生じていると考えられた．1996年から沼ノ平火口で活発化した泥水噴出，地表面温度の上昇はマグマによって熱された熱水が地下浅部に上昇して引き起こされた（山本 他，2008）と報告されており，温度上昇により地下水が蒸発して液相から気相へと変化したとする本研究の仮説を支持する．マグマから供給される二酸化硫黄ガス（ $\text{SO}_2$ ）の量が将来も変わらないという前提条件で考えた場合，安達太良山の内部の温度が以前と同じぐらいまで低下すれば硫酸イオン濃度が再び上昇する可能性があると考えられた．

### 2.3.3 硫酸酸性水の溶存成分濃度の変化が湖水 pH に及ぼす影響

いくつかの中性河川水  $V_A=200$  mL に酸川野地点の酸性河川水を  $V_B$  (mL) 滴定した場合の pH 滴定曲線を計算した (Figure 2-7)．水-大気間の二酸化炭素交換量を近似的に与えた場合には，pH 計算値は実験による観測値（福島県環境センター，2004）とよく一致し，水中の二酸化炭素濃度  $[\text{CO}_2^*]$  が大気中の二酸化炭素分圧  $p\text{CO}_2$  と平衡状態になったと仮定した場合には，中性河川水中の二酸化炭素が水中から大気中へと放出されるために pH の計算値は実験による観測値よりも高くなった (Figure 2-7)．この結果より，2.2.3 節で述べた計算手法により酸性河川水と中性河川水が混合した時の pH を計算可能であることが示された．

続いて，酸川野地点および小金橋地点の酸性水に，その他の流入河川水や湖面降雨が実際の混合比率で混合した場合の pH を計算し，火山活動による溶存成分濃度の変動が猪苗代湖の湖水 pH に及ぼす影響を評価した (Figure 2-8)．その際，酸性河川水とその他の水の混合比率の計算条件は次のとおり設定した．酸川野地点の河川水 ( $4.37 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) に対しては，上長瀬橋地点の河川水 ( $2.73 \text{ m}^3$



$\text{s}^{-1}$ ) , 長瀬川残流域からの流入河川水 ( $3.82 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) , 沼の倉発電所 ( $10.53 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) , 猪苗代湖への流入河川 r1-r10 ( $10.67 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) , 湖面降雨 ( $4.06 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) が混合して酸川野地点の河川水は 8.3 倍に希釈されるとした (Table 2-4) . 同様に, 小金橋地点の河川水 ( $10.92 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) に対しては, 沼の倉発電所 ( $10.53 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) , 猪苗代湖への流入河川 r1-r10 ( $10.67 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) , 湖面降雨 ( $4.06 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) が混合して小金橋地点の河川水は 3.3 倍に希釈されるとした (Table 2-4) .

続いて, 酸性河川水とその他の水の溶存成分濃度の条件を次のとおり設定した. 2006-2010 年の酸川野, 小金橋地点の pH, 硫酸イオン  $S_T$ , 溶存態鉄, 溶存態アルミニウムの濃度は観測データより設定し, 全アルカリ度  $TA$  は式 (2.3) に pH と  $S_T$  を代入して設定した (Table 2-4) . 2006-2010 年の安達太良山からの 2 つの酸性水の硫酸イオン  $S_T$ , 溶存態鉄, 溶存態アルミニウムの濃度は 1980-1982 年の濃度と比較してそれぞれ 16%, 27%, 10% 減少していることから, この減少率を用いて 1980-1981 年の酸川野地点の硫酸イオン  $S_T$ , 溶存態鉄, 溶存態アルミニウムの濃度を設定した (Table 2-4) . 1980-1981 年の酸川野地点の pH は観測データ (福島県環境センター, 2006-2010) から得られた pH と  $S_T$  の関係式 ( $\text{pH}=3.29 \times S_T^{-0.157}$ ,  $r^2=0.965$ ,  $n=52$ ) から設定し, 全アルカリ度  $TA$  は式 (2.3) に pH と  $S_T$  を代入して設定した (Table 2-4) . 1980-1981 年の小金橋地点の硫酸イオン  $S_T$ , 全アルカリ度  $TA$ , 溶存態鉄, 溶存態アルミニウムの濃度は酸川野地点の河川水 ( $4.37 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) に上長瀬橋地点の河川水 ( $2.73 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) , 長瀬川残流域からの流入河川水 ( $3.82 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) が混合したとして, それぞれの濃度を流量で重み付け平均して設定した. なお, 長瀬川残流域からの流入河川水は酸性水を含まないため, 硫酸イオン  $S_T$ , 溶存態鉄, 溶存態アルミニウムの濃度はゼロとし, 全アルカリ度  $TA$  は上長瀬橋地点と同じ  $0.312 \text{ mmol L}^{-1}$  とした. 小金橋地点では 2006-2011 年と同様に溶存態鉄の 3 分の 2 が凝集したとして溶存態鉄の濃度を設定し, 小金橋地点の pH は式 (2.3) に  $TA$  と  $S_T$  を代入して設定した (Table 2-4) . また, 酸川野地点, 小金橋地点の酸性河川水を希釈するその他の水の全アルカリ度  $TA$  の加重平均値を Table 2-4 の値から計算すると, それぞれ  $0.339 \text{ mmol L}^{-1}$ ,

0.346 mmol L<sup>-1</sup> となるため、酸川野、小金橋地点の酸性河川水に混合するその他の水の全アルカリ度濃度  $TA$  は 0.32–0.36 mmol L<sup>-1</sup> の範囲とした (Figure 2–8) .

小金橋地点の酸性水にその他の流入河川水等を混合した場合の 2006–2010 年の pH は、二酸化炭素ガス交換量を近似的に与えた場合は 5.8、炭酸平衡となった場合は 6.7、1980–1981 年の pH は 4.9 となった (Figure 2–8) . 計算結果は猪苗代湖の 1974 年以降の湖心表面水の pH 観測値 (福島県生活環境部, 1974–2011) と整合しており、安達太良山からの硫酸酸性水の溶存成分 (硫酸イオン, 溶存態鉄, 溶存態アルミニウム) の濃度変化によって猪苗代湖の湖水 pH が上昇したことを示している. また、酸川野地点の酸性水にその他の流入河川水等 (0.34 mmol L<sup>-1</sup>) を混合した場合の 2006–2011 年の pH 計算値は 5.1, 1980–1981 年の pH 計算値は 4.4 であり、湖心表面水の pH 観測値よりも低かった (Figure 2–8) . この結果は酸性水が猪苗代湖に流入するまでの過程で中和反応が生じており、これが湖水の pH に影響していることを示している. これらの計算結果より、安達太良山の火山活動によって硫酸酸性水の硫酸イオン、溶存態鉄、溶存態アルミニウムの濃度が変動すれば、それに応じて猪苗代湖の pH は 5–7 の間を変動すると考えられた.

## 2.4 まとめ

硫黄同位体比、真正細菌群集の測定データ、および硫酸イオン濃度の季節変動状況より、安達太良山から湧出する硫酸酸性水は主に二酸化硫黄ガス (SO<sub>2</sub>) の不均化反応、および硫黄鉱床形成時の硫化水素ガス (H<sub>2</sub>S) の非生物学的な酸化反応により生成されていると推定された. 硫酸イオン濃度の低下は火山活動の活発化により安達太良山内部の温度が上昇して液相状態の地下水が減少したために生じており、将来安達太良山内部の温度が低下すれば硫酸酸性水の硫酸イオン濃度は再び上昇する可能性があると考えられた. また、猪苗代湖の pH は安達太良山から湧出する硫酸酸性水の硫酸イオン、溶存態鉄、溶存態アルミニウムの濃度の変動に応じて 5–7 の間を変動すると考えられた.

**Table 2-1** Chemical composition of Numajiri thermal water (St. A), groundwater of AMD (St. C), river water including AMD (St. B, St. D), and neutral river water (St. E).

Date	W.T.	pH	DO	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Fe <sup>2+</sup>	Fe <sup>2+</sup> +Fe <sup>3+</sup>	Al <sup>3+</sup>	Zn <sup>2+</sup>	F <sup>-</sup>	Cl <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	
															°C
St. A	2011/7/10	64.0	2.05	N.D.	4.26	0.99	4.74	2.87	0.12	0.12	4.15	0.0034	1.03	13.43	12.70
	2012/5/31	67.0	2.10	1.8	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.
St. B	2012/5/31	13.0	2.64	7.9	0.28	0.046	0.60	0.20	0.20	0.59	1.19	0.0012	0.028	0.034	4.58
St. C	2012/5/31	11.0	3.08	9.3	0.42	0.064	0.72	0.23	0.0064	0.016	1.26	0.0008	0.038	0.051	3.64
St. D	2011/7/10	20.1	2.67	8.4	0.52	0.11	0.53	0.30	0.035	0.39	1.87	0.0012	0.083	0.93	3.79
St. E	2011/7/10	19.2	7.47	8.5	0.25	0.033	0.13	0.042	0.0005	0.0005	0.0093	0.0005	0.004	0.071	0.076

N.D., Not determined.

**Table 2–2** Isotopic fraction of sulfur compounds by biotic and abiotic reaction.

Reaction, organisms, and conditions	Reactant A	Product B C		Isotopic fraction $\Delta$ (‰)		References
<b>Assimilatory and dissimilatory sulfate reduction</b>						
<i>Escherichia coli</i> , <i>Ankistrodesmus</i> sp. <i>Saccharomyces cerevisiae</i>	$\text{SO}_4^{2-}$	Org S	–	$\Delta_{\text{B-A}}$	-0.9 – -2.8	Kaplan and Rittenberg, 1964
<i>Desulfovibrio desulfuricans</i>		$\text{H}_2\text{S}$	–	$\Delta_{\text{B-A}}$	-3 – -46	Canfield, 2001
<b>Disproportionation reaction</b>						
Sulfur-disproportionating bacteria	$\text{S}^0$	$\text{H}_2\text{S}$	$\text{SO}_4^{2-}$	$\Delta_{\text{B-A}}$ $\Delta_{\text{C-A}}$	-6.1 +18.3	Canfield <i>et al.</i> , 1998; Canfield, 2001
<b>Anaerobic oxidation by photosynthetic autotrophic bacteria</b>						
<i>Chromatium</i> , <i>Chrorobium</i> , <i>Chlorobaculum</i>	$\text{H}_2\text{S(aq)}$	$\text{S}^0$	–	$\Delta_{\text{B-A}}$	+1.7 – +2.4	Fry <i>et al.</i> , 1984; Fry <i>et al.</i> , 1988a; Kelly, 2008a
<i>Chromatium</i>	$\text{S}^0$	$\text{SO}_4^{2-}$	–	$\Delta_{\text{B-A}}$	+0	Fry <i>et al.</i> , 1984
<b>Aerobic oxidation by chemolithoautotrophic bacteria</b>						
<i>Paracoccus versutus</i>	$\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$	$\text{SO}_4^{2-}$	–	$\Delta_{\text{B-A}}$	+0	Fry <i>et al.</i> , 1986
<i>Acidithiobacillus Thiooxidans</i>	$\text{S}^0$	$\text{SO}_4^{2-}$	–	$\Delta_{\text{B-A}}$	-0.5 – +1.6	Jones and Starkey, 1957; Kaplan and Rafter, 1958
<i>Acidithiobacillus Thiooxidans</i>		$\text{S}^0$	$\Delta_{\text{B-A}}$	-2.5 – +1.2	Kaplan and	
$\text{H}_2\text{S(aq)}$		$\text{SO}_4^{2-}$	–	$\Delta_{\text{B-A}}$	-18.0 – -10.5	Rittenberg, 1964
<i>Halothiobacillus neapolitanus</i>	$\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$	$\text{S}_n\text{O}_6^{2-}$		$\Delta_{\text{B-A}}$	+0.6 – +19.0	
		$\text{SO}_4^{2-}$		$\Delta_{\text{B-A}}$	-2.8	Kelly, 2008b
		$\text{S}_3\text{O}_6^{2-}$	–	$\Delta_{\text{B-A}}$	-3.8	
		$\text{S}_4\text{O}_6^{2-}$		$\Delta_{\text{B-A}}$	+3.8	
<b>Abiotic reaction</b>						
Disproportionation reaction (200–330°C)	$\text{SO}_2(\text{g})$	$\text{SO}_4^{2-}$	$\text{S}^0, \text{H}_2\text{S}$	$\Delta_{\text{B-C}}$	+17 – +30	Kusakabe <i>et al.</i> , 2000
Sulfur hydrolysis (200–320°C)	$\text{S}^0$	$\text{SO}_4^{2-}$	$\text{H}_2\text{S}$	$\Delta_{\text{B-C}}$	+20.9 – +29.3	Robinson, 1973
Oxidation in forming sulfur ore deposit	$\text{H}_2\text{S(g)}$	$\text{SO}_4^{2-}$	–	$\Delta_{\text{B-A}}$	~0	Ohmoto and Goldhaber, 1997
Chemical Oxidation (23°C)	$\text{H}_2\text{S(g)}$	$\text{S}^0$	–	$\Delta_{\text{B-A}}$	+3	Kaplan and Rafter, 1958
Chemical Oxidation (22–25°C, pH10)	$\text{H}_2\text{S(aq)}$	$\text{S}^0$ , $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ , $\text{SO}_4^{2-}$	–	$\Delta_{\text{B-A}}$	-4 – -5	Fry <i>et al.</i> , 1988b

The symbol  $\Delta_{\text{B-A}}$  indicates the fraction of sulfur isotopic ratio ( $\delta^{34}\text{S}_{\text{B}} - \delta^{34}\text{S}_{\text{A}}$ ) by the reaction.

**Table 2–3** Bacterial community structure in river water including AMD (St. B) and groundwater of AMD (St. C).

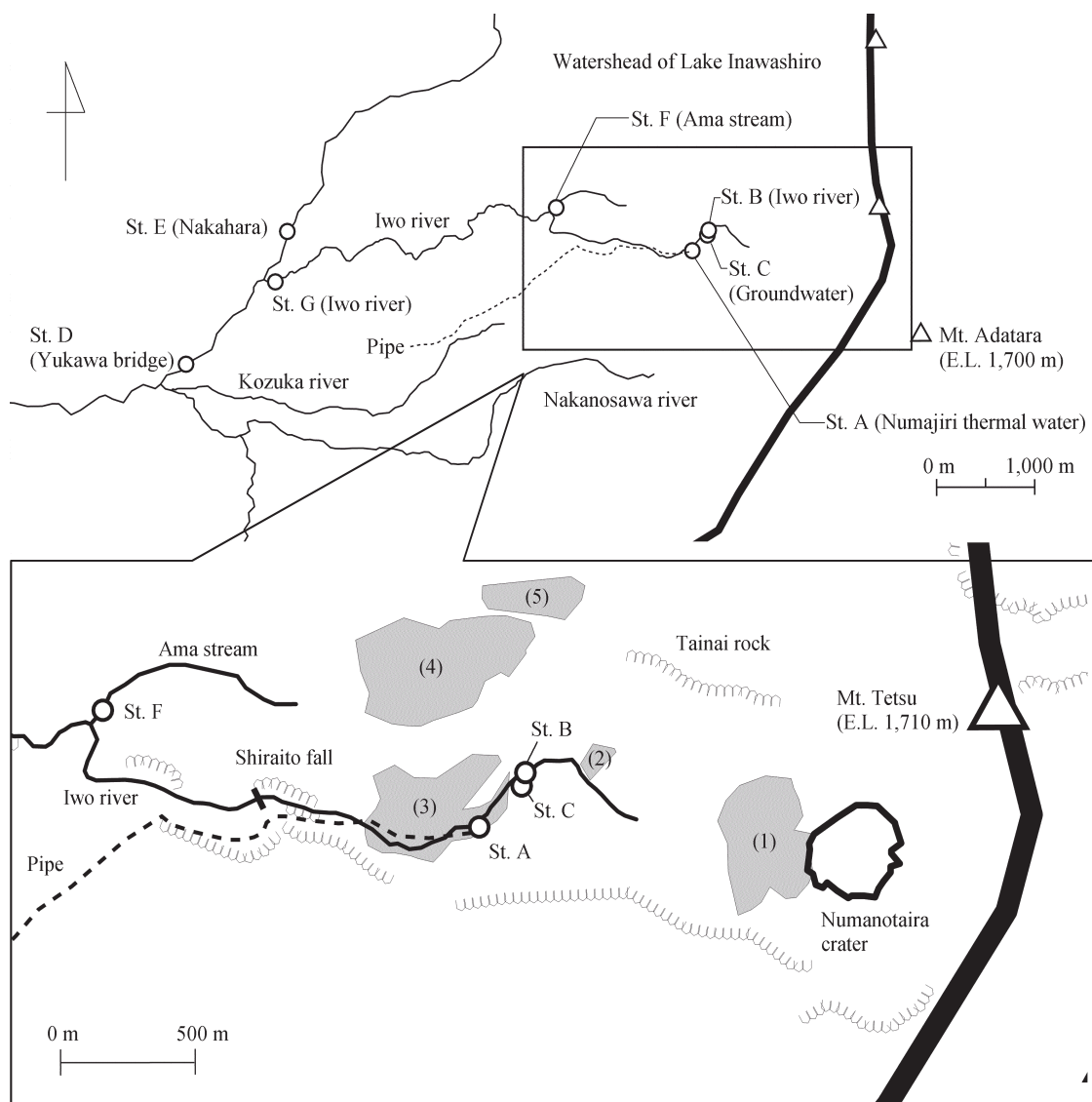
Clone	Most related species (ACCESSION No.)	<i>x</i> / <i>y</i>	Identities (%)	Predicted fragment size (bp) <sup>a</sup>	Detection in T-RFLP <sup>b</sup>
St. B					
C–B1	<i>Ferroplasma myxofaciens</i> (HM044161)	18 / 41	95.4–98.6	208	++
C–B2	<i>Thiomonas</i> sp. NO115 (AY455807)	8 / 41	98.4–98.9	145	++
C–B3	<i>Thiobacillus</i> sp. ML2–16 (DQ145970)	2 / 41	97.5–97.6	112	+
C–B4	<i>Thiobacillus</i> sp. ML2–40 (DQ145974)	1 / 41	94.1	256	Not detected
C–B5	<i>Acidiphilium</i> sp. NO–17 (AF376026)	4 / 41	99.6–99.7	350	++
C–B6	<i>Acidiphilium</i> sp. DBS4–1 (EU003879)	1 / 41	99.0	526	+
C–B7	<i>Acidocella</i> sp. NO–12 (AF376021)	3 / 41	98.3–98.5	175	++
C–B8	<i>Acidisphaera</i> sp. MS–Y2 (AB669479)	1 / 41	95.5	181	+
C–B9	<i>Granulicella pectinivorans</i> (AM887757)	1 / 41	97.8	94	+
C–B10	<i>Granulicella paludicola</i> (FR716684)	1 / 41	97.6	94	+
C–B11	<i>Granulicella mallensis</i> (CP003130)	1 / 41	87.4	156	+
St. C					
C–C1	<i>Alkanindiges illinoisensis</i> (NR_025254)	41 / 47	92.1–92.5	562	++
C–C2	<i>Acidocella</i> sp. NO–12 (AF376021)	2 / 47	98.2–98.5	175	++
C–C3	<i>Acidiphilium acidophilum</i> (NR_036837)	1 / 47	99.1	526	+
C–C4	<i>Herminiimonas glaciei</i> (AB681896)	2 / 47	94.9–95.2	154	+
C–C5	<i>Granulicella rosea</i> (AM887759)	1 / 47	96.3	94	+

*x*, The number of clones whose sequence was the most related to that of the species in the left column; *y*, The number of clones whose sequence was determined. <sup>a</sup>, Fragment length which would be obtained when an in silico T-RFLP digestion of the determined 16S rRNA sequences of clones was performed using the restriction enzyme (*HhaI*). <sup>b</sup>, Detection status of the fragment, that are shown in the left column, in T-RFLP analysis (**Figure 2–3**). ++, Relative fluorescence intensity is 5% or more. +, Relative fluorescence intensity is less than 5%.

**Table 2-4** Average value of flow rate and dissolved composition in acid waters and other inflow waters.

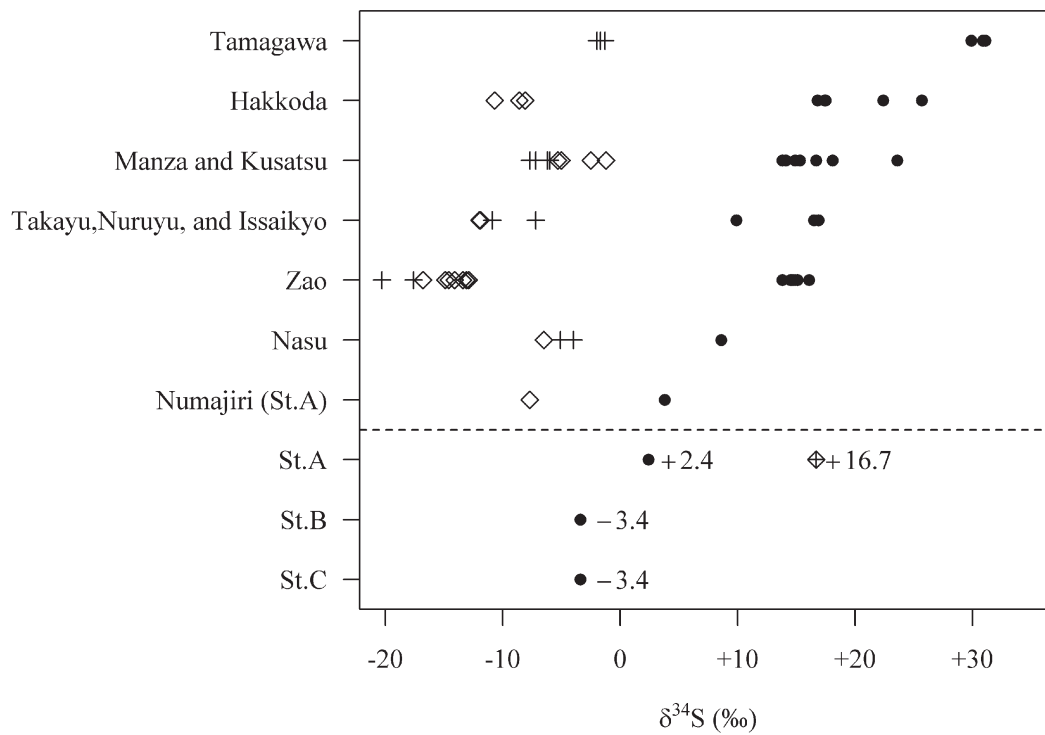
	Two acid waters				Nagase river				Other rivers (r1-r10)		Precipitation on Lake
	Numajiri thermal water	AMD	W.A.	Sukano	Kaminagasebashi	W.A.	Koganebashi	Numanokura E.P.S.			
	8 (11)	29 (6)		30	30	30	30	10	14-21	18	
$q$	$\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$	0.13 (0.11)	0.37 (0.32)	0.50 (0.43)	4.37	2.73	7.10	10.92	10.53	10.67**	4.06
pH		1.95 (1.75)	2.21 (2.16)	2.13* (2.03*)	3.05 [2.90]	7.38	3.38* [3.19*]	3.78 [3.51*]	7.21	7.31	4.96
$S_T$	$\text{mmol L}^{-1}$	13.68 (16.53)	11.48 (13.69)	12.05 (14.41)	1.85 [2.22]	0.67	1.40 [1.62]	0.91 [1.05]	0.08	0.19	0.019
$TA$	$\text{mmol L}^{-1}$	-9.14 (-13.34)	-5.43 (-6.01)	-6.39 (-7.89)	-0.882 [-1.23]	0.312	-0.423 [-0.638]	-0.166 [-0.305]	0.246	0.580	-0.011
$\text{Fe}^{2+}+\text{Fe}^{3+}$	$\text{mmol L}^{-1}$	0.137 (0.669)	1.50 (1.90)	1.15 (1.59)	0.169 [0.235]	0.0004	0.10 [0.14]	0.02 [0.03]	0.001	0.004	-
$\text{Al}^{3+}$	$\text{mmol L}^{-1}$	2.72 (3.28)	2.84 (3.05)	2.81 (3.11)	0.420 [0.467]	0.001	0.26 [0.29]	0.16 [0.19]	0.001	0.001	-

Values in parentheses (i.e., ( ) and [ ]) are for 1980–1982, and other values are for 2006–2010. Number of data is shown in the third row. W.A. indicates weighted average of two waters shown in left two columns. The values in parentheses [ ] are estimated using reduction rate of concentration in two acid waters (see text). Negative  $TA$  value except for W.A. was calculated by substituting pH and  $S_T$  into the equation (2.3). \*, pH value was calculated by substituting  $S_T$  and  $TA$  into the equation (2.3). \*\*, Flow rate is given by subtracting Nagase river inflow and precipitation on lake surface from total inflow rate ( $36.18 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ). Data except for precipitation are from the previous studies (Fukushima prefectural government, 1984; Fukushima prefectural institute of environmental research, 2006–2010), and data for precipitation is from research report of acid rain at Aizuwakamatsu (Fukushima prefectural government, 2013).



**Figure 2-1** The five stations (St. A, B, C, D, E) where water samples and barite ( $\text{BaSO}_4$ ) were collected in this study.

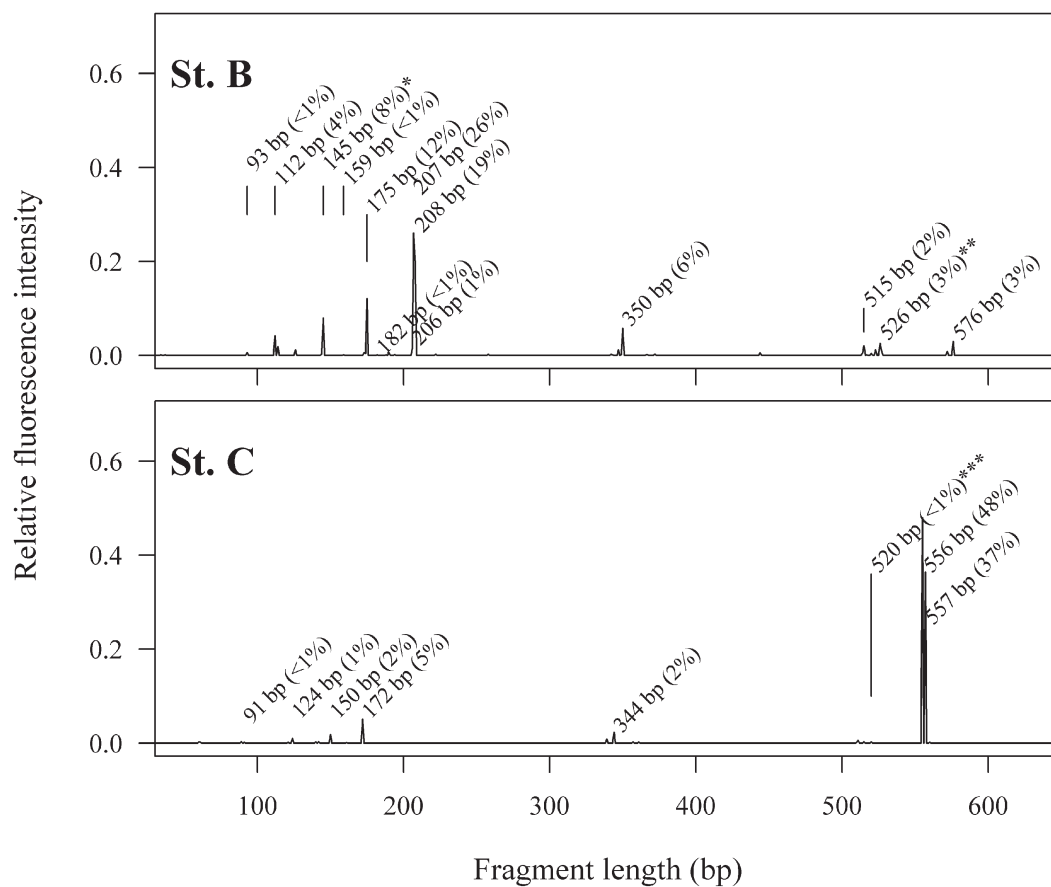
St. F and St. G indicate the stations where water samples were collected in previous studies (Fukushima prefectural government, 1984; Fukushima prefectural institute of environmental research, 2006–2010). Numajiri thermal water springs up at St. A, and AMD springs up here and there (e.g., St. C) around sulfur ore deposits. St. B, D, F, and G are acid river water including AMD and the river water at St. E does not include any acid waters. The hatched area of (1) – (5) is the location of sulfur ore deposits; (1) and (2) are elemental sulfur, and (3) – (5) are either pyrite or marcasite (Hayase, 1948; Igarashi, 1951). Dashed line in the figure indicates the pipe that transports thermal water to town in the middle of Mt. Adatara.



**Figure 2-2** Isotopic compositions of barite ( $\text{BaSO}_4$ ) collected near St. A, and hydrogen sulfide, and sulfate in acid thermal waters and AMD (St. B and St. C).

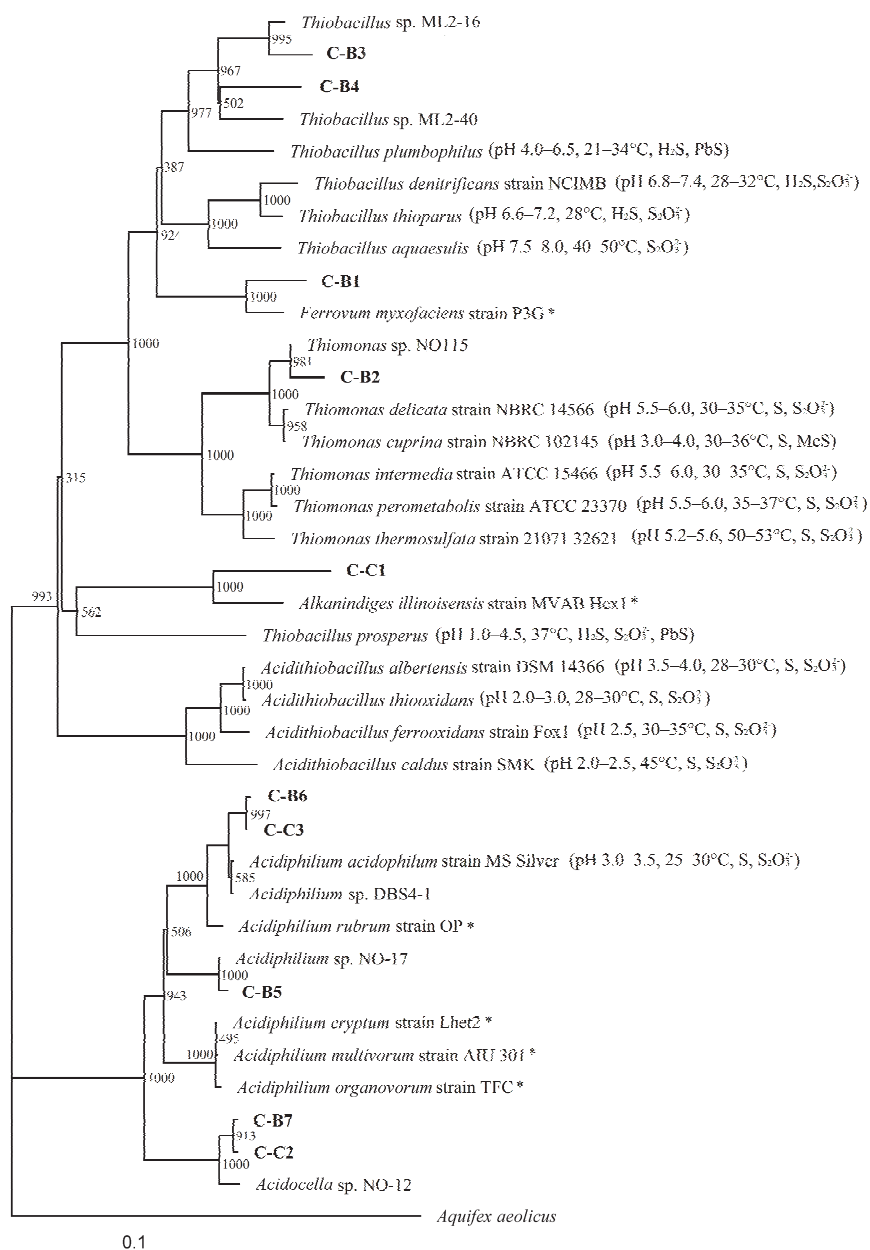
●, Sulfate in thermal waters or AMD; ◇, Dissolved hydrogen sulfide in thermal waters; +, Hydrogen sulfide in fumarolic gas; ⊕ Barite ( $\text{BaSO}_4$ ). Data above dotted line were from the previous study (Kiyosu and Kurahashi, 1983).





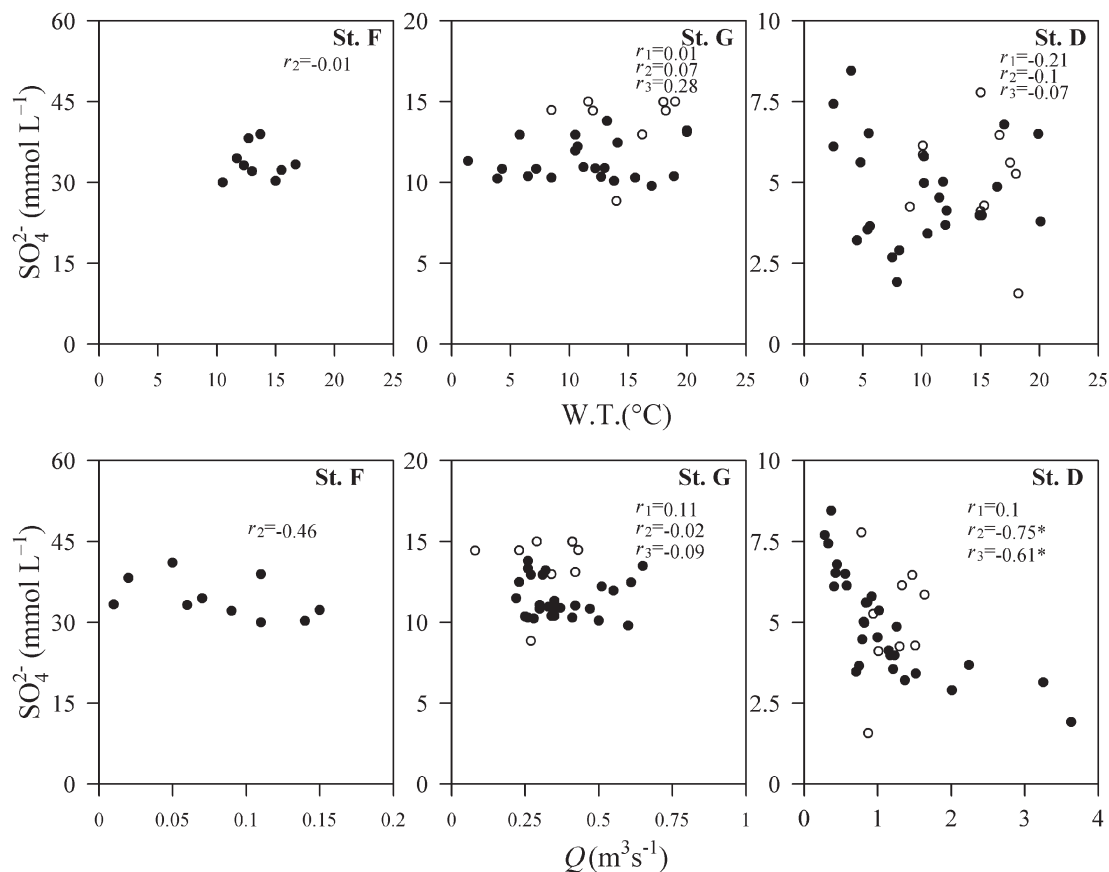
**Figure 2–3** Microbial community in AMD (St. B and St. C) obtained by T–RFLP analysis.

\*, Fragment length of clone C–B2; \*\*, Fragment length of clone C–B6; \*\*\*, Fragment length of clone C–C3.



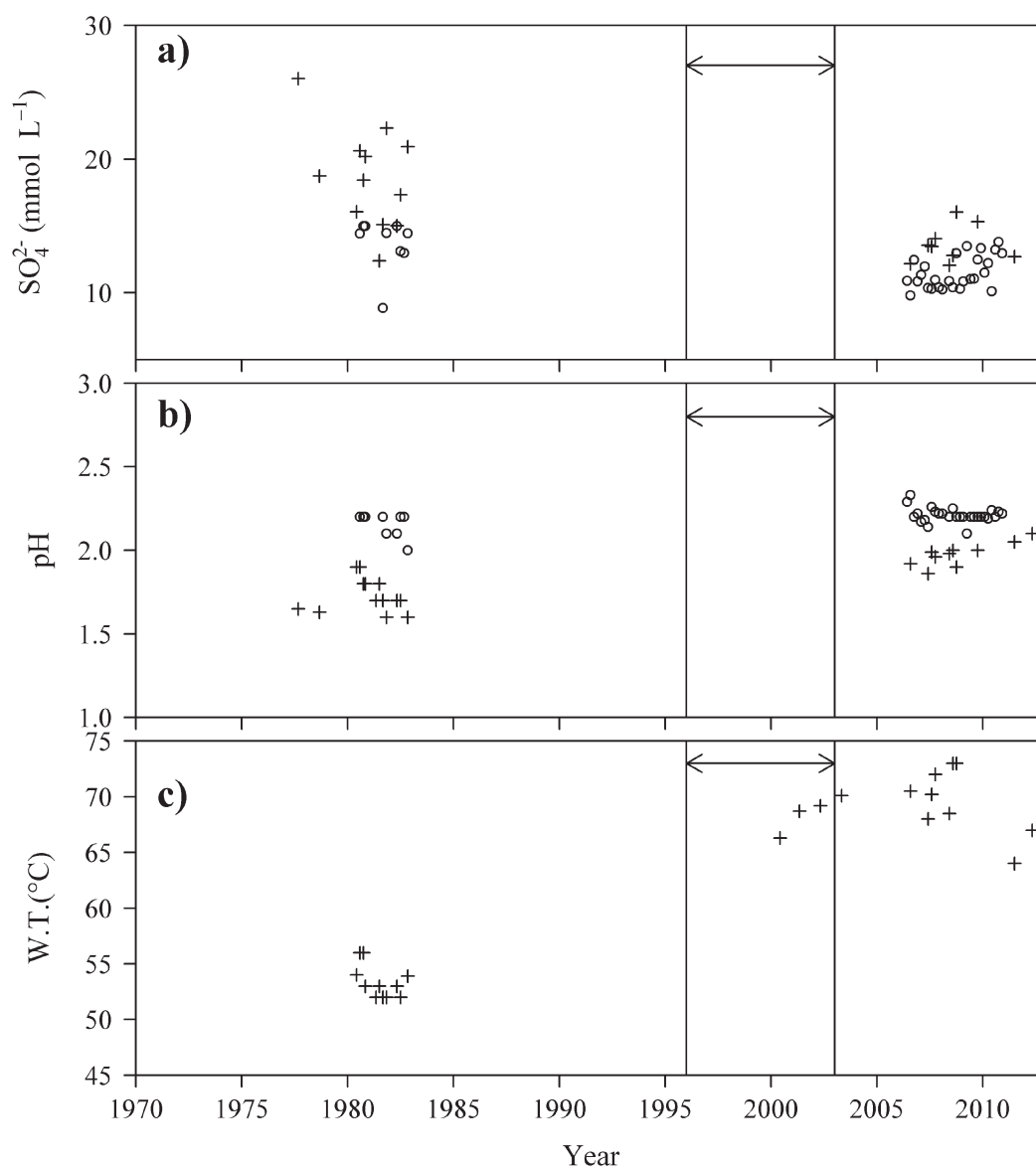
**Figure 2–4** Phylogenetic tree build from partial 16S rRNA gene sequences of clone and sulfur oxidizing bacteria.

\* indicates that the species could not oxidize sulfur compounds. Tree was built on neighbor joining method (Saitou and Nei, 1987). *Aquifex aeolicus* is out group. The values on nodes indicate bootstrap values. Optimal pH, optimal temperature, and sulfur compounds utilized as energy source are shown in the parenthesis from the literatures (Hallberg and Lindström, 1994; Moreira and Amils, 1997; Hiraishi *et al.*, 1998; Kelly and Wood, 2000; Kelly *et al.*, 2005; Kelly and Wood, 2005; Garrity *et al.*, 2005; Hiraishi and Imhoff, 2005).



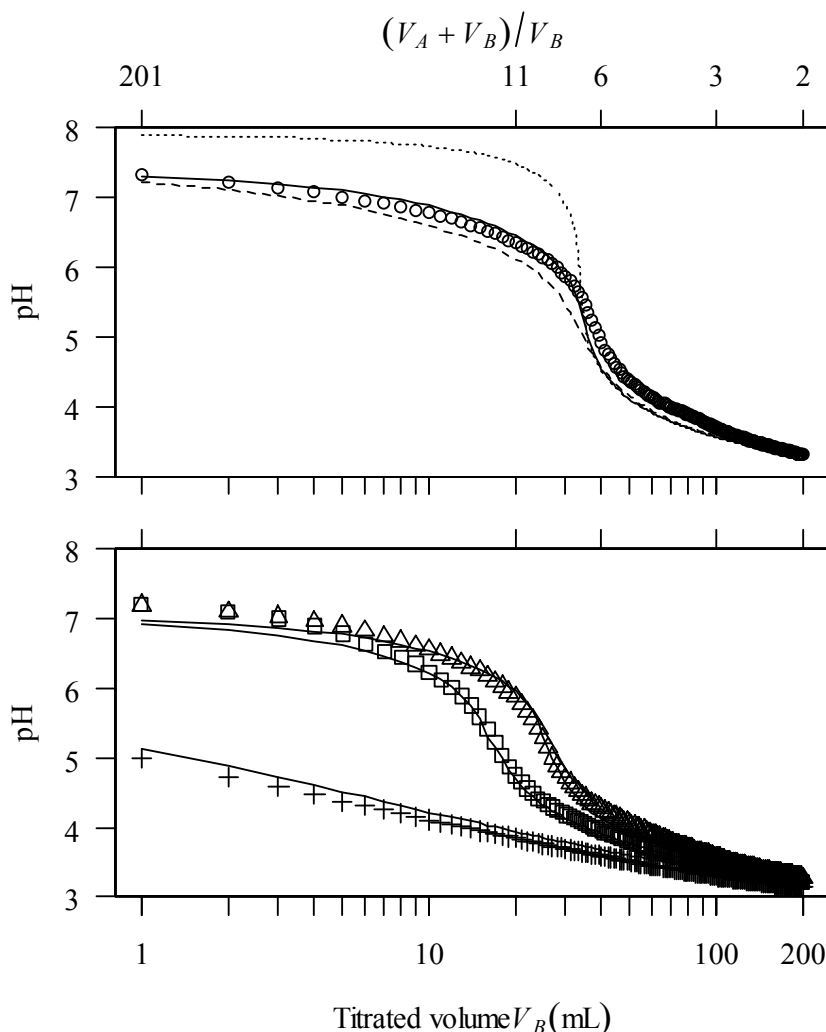
**Figure 2-5** Sulfate ion concentration against water temperature (W.T.) and discharge ( $Q$ ) in AMD.

○, Sulfate ion concentration before 1995 (Takakoshi 1979; Takakoshi and Suzuki; 1979; Fukushima prefectural government, 1984); ●, Sulfate ion concentration after 2006 observed in this study and previous studies (Fukushima prefectural institute of environmental research, 2006–2010).  $Q$  is river discharge for the other stations (St. F, G, and D). The correlation coefficients ( $r_1$ ,  $r_2$ , and  $r_3$ ) between sulfate ion concentration and W.T. (or  $Q$ ) are shown in the figure.  $r_1$ ,  $r_2$ , and  $r_3$  were derived from data before 1995, data after 2006, and all data, respectively.



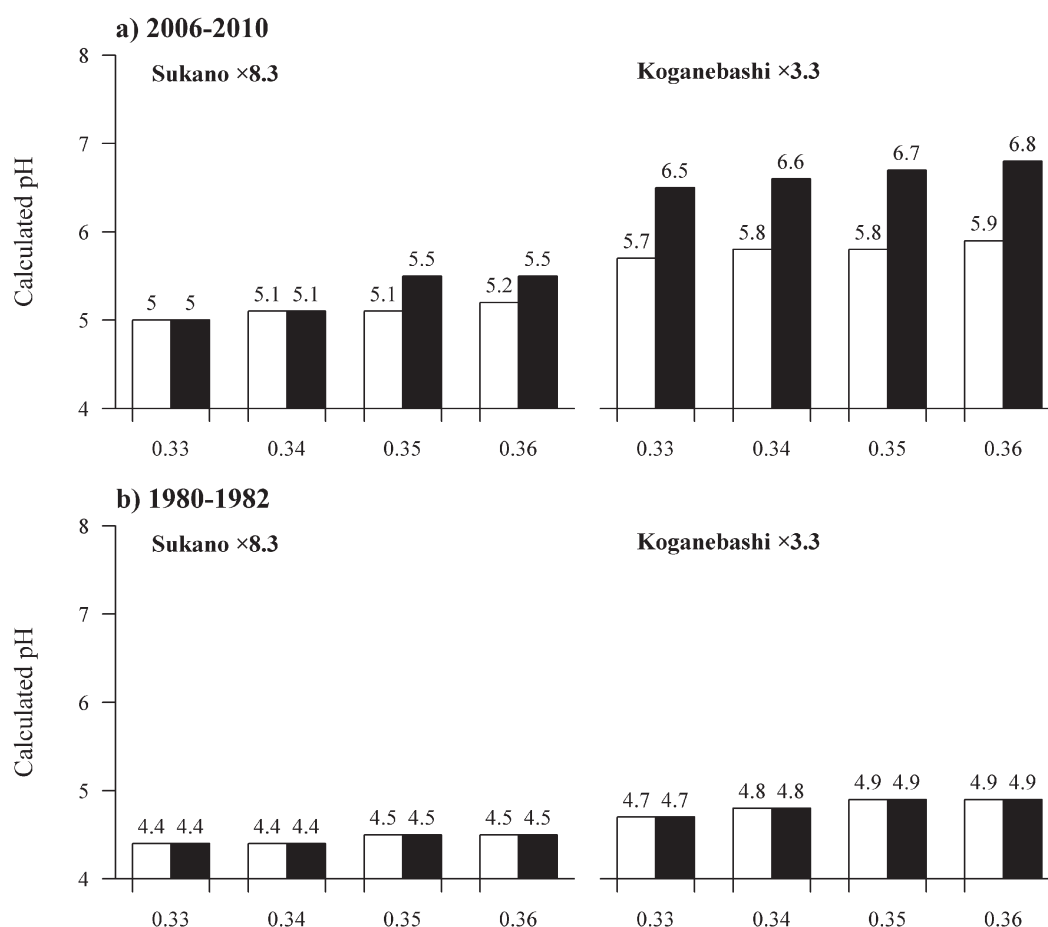
**Figure 2-6** Temporal changing of **a)** sulfate ion concentration, **b)** pH, and **c)** water temperature in St. A (Numajiri thermal water) and St. G (AMD).

+, St. A; o, St. G. The period from January 1996 to December 2002 drawn in the figure indicates the time that temperature rising at the Numanotaira crater was observed.



**Figure 2-7** Observed and calculated titration curves, which were obtained by titrating acidic river water  $V_B$  (mL) against some neutral waters of 200 mL.

**a)**  $\circ$ , Observed titration curve against river water sampled at Shinbashi (pH=7.3,  $TA=0.59 \text{ mmol L}^{-1}$ ); —, Calculated titration curve when exchange of carbon dioxide through air-water interface was given by approximation; ..... , Calculated titration curve assuming that carbon dioxide in water  $[\text{CO}_2^*]$  was equilibrium to that in the air ( $p\text{CO}_2$ ); -----, Calculated titration curve when no exchange of carbon dioxide through air-water interface occurred. **b)**  $\triangle$ , Observed titration curve against river water sampled at Umenohashi (pH=7.1,  $TA=0.436 \text{ mmol L}^{-1}$ );  $\square$ , Observed titration curve against river water sampled at Kaminagasebashi (pH=7.1,  $TA=0.276 \text{ mmol L}^{-1}$ ); +, Observed titration curve against distilled water (pH=5.79,  $TA=-0.002 \text{ mmol L}^{-1}$ ); —, Calculated titration curve against each water when exchange of carbon dioxide through air-water interface was given by approximation. Observed titration curves were from the previous study (Fukushima prefectural institute of environmental research, 2004)



Total alkalinity ( $TA$ ) of inflow water that are mixed with acid water above ( $\text{mmol L}^{-1}$ )

**Figure 2–8** Calculated pH of Lake Inawashiro when acid river water mixed with other inflow waters.

**a)** Calculated pH of Lake Inawashiro from the observations during 2006–2010 (Fukushima prefectural institute of environmental research, 2006–2010). **b)** Calculated pH of Lake Inawashiro from the observations during 1980–1982 (Fukushima prefectural government, 1984).

□, Calculated pH when exchange of carbon dioxide through air-water interface was given by approximation; ■, Calculated pH when carbon dioxide in water [ $\text{CO}_2^*$ ] was equilibrium to partial pressure of carbon dioxide  $p\text{CO}_2$  (See materials and method). Dilution rate of acid water by other inflow waters was assumed as 8.3 times for Sukano, and 3.3 times for Koganebashi, respectively.

## 第3章 植物プランクトン群集組成を決定する環境因子の抽出とニッチ評価

### 3.1 はじめに

第2章では、安達太良山の火山活動が活発化すると硫酸酸性水の硫酸イオン濃度が低下して猪苗代湖のpHが7程度まで上昇することを明らかにした。人為活動と火山活動の変動による猪苗代湖の植物プランクトン群集構造の変化予測を行っていくためには、pHを含めた環境因子の中から植物プランクトン群集組成（植物プランクトン群集を構成する種）を決定している因子を抽出し、これらの因子に対する種のニッチを明らかにすることが必要である。

近年の研究では、環境因子と植物プランクトン群集組成の関係を解析する手法としてRDAやCCAが用いられている (Penczak *et al.*, 2002; Niu *et al.*, 2011; Lu *et al.*, 2013)。RDAはPCAと重回帰分析、CCAはCAと重回帰分析を組み合わせた方法であり、絶対的/相対的な種のバイオマスデータから、生物群集構造の違いを最大化する軸を抽出するとともに、これらの軸と環境因子の相関を明らかにする方法である (Legendre and Legendre, 2012; Rao, 1964; Ter Braak, 1986; Ter Braak and Prentice, 1988; Ter Braak and Verdonschot, 1995; **Appendix**)。RDAやCCAでは、解析に供された環境因子の中から生物群集構造を決定する因子、すなわち制御因子を抽出することができるが、種のニッチまでは明らかとならない (**Appendix**)。一方、OMI分析は、解析者が用意した環境因子上で種のニッチの違いを最大化する軸を抽出し、種のニッチの重心とニッチ幅を明らかにする方法である (Doledec and Chessel, 1994; Doledec *et al.*, 2000; Dray *et al.*, 2003; Schleicher *et al.*, 2011; **Appendix**)。OMI分析では定められた因子上での種のニッチを明らかにすることができるが、複数の環境因子の中から生物群集構造の制御因子を抽出することはできない (**Appendix**)。

そこで、第3章ではRDAおよびCCAとOMI分析の特徴を考慮して、猪苗代湖および上流の桧原湖、小野川湖、秋元湖の4湖沼に関するこれまでに公開さ

れている各種測定データを用いて、始めに比較的大きいサイズ ( $> 20 \mu\text{m}$ ) の植物プランクトン群集組成、すなわち種の相対的な出現頻度、を決定している因子を CCA により抽出し、続いてこれらの因子に対する種のニッチを OMI 分析により評価した。さらに、OMI 分析によって得られた植物プランクトンのニッチの情報を元に種のグループ化を行い、環境因子の変化による生物群集構造の定性的な変化予測を行った。

## 3.2 材料と方法

### 3.2.1 データの収集

猪苗代湖、桧原湖、小野川湖、秋元湖の 5 地点 (**Figure 3-1**) の表層水中のプランクトン密度と表面水の物理化学的パラメータを水質年報 (福島県生活環境部, 1974–2011) より収集し、解析に用いた。4 湖沼の湖心 (St. Kos, St. Hib, St. Ono, St. Aki) は各湖沼の代表地点として選定し、St. Ten は湖北部の T-P 濃度や pH が湖心よりも高いことから選定した (福島県生活環境部, 1974–2011)。水位の変動によって水深は変化するが、5 地点の水深はそれぞれ約 90 m, 20 m, 13 m, 25 m, 2 m である。解析に用いるために収集した物理化学的パラメータは、水温、pH、透明度、SS、T-N、T-P 濃度である。1984–2011 年の間のプランクトンについては、St. Ten と St. Kos では 5 月、7 月、8 月、10 月の年 4 回採取され、St. Hib, St. Ono, St. Aki では 8 月と 10 月の年 2 回採取されている (福島県生活環境部, 1974–2011)。なお、プランクトン密度を測定したのは全地点、全年を通じて同じ機関である。プランクトンはプランクトンネット NXXX25 ( $41 \mu\text{m}$ ) または NXX25 ( $63 \mu\text{m}$ ) を表水層上部のある深さから表面まで垂直方向に引き上げることによって採取された。プランクトンの採取水深は、水面下  $2.1 \pm 1.4 \text{ m}$  (St. Ten),  $4.6 \pm 1.6 \text{ m}$  (St. Kos),  $3.0 \pm 1.7 \text{ m}$  (St. Hib),  $2.6 \pm 1.5 \text{ m}$  (St. Ono),  $2.7 \pm 1.5 \text{ m}$  (St. Aki) であった (福島県生活環境部, 1974–2011)。

表水層の月平均 PAR ( $\text{PAR}_M$ ) を計算するため、猪苗代湖から約 60 km 離れた福島地方気象台 (福島市,  $37^{\circ}46'\text{N}$ ,  $140^{\circ}28'\text{E}$ ; 気象庁 (<http://www.jma.go.jp/>))



jma/index.html) ) における全天日射量  $G$  ( $\text{MJ m}^{-2}$ ) の観測値を収集した．水面直下の日平均 PAR である  $I_{0,D}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) は，全天日射量に占める PAR の割合を 42.9% (Thimijan and Heins, 1983) ，水面反射率 6.5% (Wetzel, 2001) ，単位の換算係数を  $4.57$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} (\text{W m}^{-2})^{-1}$ ) (Thimijan and Heins, 1983) として式 (3.1) より計算で求めた．

$$I_{0,D} = G \times \frac{10^6}{86400} \times 0.429 \times 0.935 \times 4.57 \quad (3.1)$$

$\text{PAR}_M$  は式 (3.2) (Ferrero *et al.*, 2006) を用いて計算した．その際，水面直下の月平均 PAR を表す  $I_{0,M}$  は，サンプリング前 30 日間の  $I_{0,D}$  の平均値を与えた．消散係数  $k_z$  ( $\text{m}^{-1}$ ) は式 (3.3) (Idso and Gilbert, 1974) に観測された透明度  $Trans$  (m) を代入して求めた．表水層の厚さ  $z_e$  (m) は，第二水温躍層の位置に基づき，St. Ten では 2 m，St. Kos では 5 m，その他の地点では 3 m とした (Table 1-1) ．

$$\text{PAR}_M = \frac{I_{0,M} [1 - \exp(-k_z z_e)]}{k_z z_e} \quad (3.2)$$

$$k_z = \frac{1.7}{Trans} \quad (3.3)$$

透明度が St. Ten の水深より大きい場合 (例えば， $Trans > 2$  m) ，式 (3.3) 中の  $Trans$  は次のように設定した．SS が  $1 \text{ mg L}^{-1}$  未満の場合には  $Trans$  は St. Kos と同じ値とし，SS が  $1 \text{ mg L}^{-1}$  以上の場合には猪苗代湖のデータ (福島県生活環境部，1974–2011) から得られた回帰式 ( $Trans = 5 \times \text{SS}^{-0.828}$ ， $r^2 = 0.68$ ) を用いて  $Trans$  を設定した．

### 3.2.2 CCA と OMI 分析

1984-2011 年の過去 28 年間に全部で 10 回以上出現した種について、存在を 1、不在を 0 とするデータテーブルを植物プランクトンの細胞数密度データから作成し、始めに CCA を実行した。既往研究 (Hoogenhout and Amesz, 1965; Moss, 1973; Richardson *et al.*, 1983; Rhee and Gotham 1981a; Rhee and Gotham 1981b; Fujimoto *et al.*, 1997; Smith 1983; Havens *et al.*, 2003; Sawatzky *et al.*, 2006; Longhi and Beisner, 2009) を踏まえ、水温、光、pH、栄養塩濃度、捕食圧に関係する 7 つの環境因子 (水温、 $PAR_M$ , pH, T-N, T-P, N/P 比, 動物プランクトン個体数密度 ZOO ( $\text{ind m}^{-3}$ ) の常用対数値) を CCA の解析に供した。定量下限値未満の測定値と定量下限値に等しい測定値を区別するため、定量下限値 (すなわち、T-N では  $0.05 \text{ mg L}^{-1}$ , T-P では  $0.003 \text{ mg L}^{-1}$ ) 未満の測定値は、T-N では  $0.04 \text{ mg L}^{-1}$ , T-P では  $0.002 \text{ mg L}^{-1}$  として CCA に供した。また、ZOO がゼロのときは  $1 \text{ ind m}^{-3}$  として CCA に供した。CCA では環境因子のデータテーブルを説明変数、種の相対的な出現頻度を表すデータテーブルを被説明変数として重回帰分析を行うため、環境因子の相関行列を用いた PCA によって得られた固有値がゼロに近い場合に正準係数 (重回帰分析における偏回帰係数) が不安定となって多重共線性の問題が生じる (Ter Braak, 1986)。そこで、本研究ではまず始めに環境因子の相関行列を用いて PCA を行い、正準係数が安定するかどうかを調べてから、有意 ( $p < 0.01$ ) な環境因子を変数増加法 (Blanchet *et al.*, 2008) により選択した。

次に、CCA によって抽出された重要な環境因子のデータと存在を 1、不在を 0 とする種の出現状況のデータを用いて OMI 分析を実施した。OMI 分析では、種ごとに outlying mean index (omi), tolerance (tol), residual tolerance (rtol) が計算される (Doledec *et al.*, 2000)。omi 値が大きいということは、種のニッチが原点から離れていることを示し、tol 値が大きいということはニッチ幅が広いことを示している (Doledec *et al.*, 2000)。OMI 分析によってニッチを分けることができた植物プランクトン種については、(1) ニッチの重心、(2) omi 値、(3) tol 値を用いて階層的クラスター分析を行ってグループ化を行った。

すべての分析は R version 2.15.1 (R Core Team, 2012) , パッケージ Vegan version 2.0-4 (Oksanen *et al.*, 2012) 並びに ADE4 version 1.5-2 (Dray and Dufour, 2007) を用いて行った.

### 3.3 結果と考察

#### 3.3.1 植物プランクトン群集の動態

植物プランクトンの細胞数密度の相対的な豊富さは, 植物プランクトン群集構造の長期的な動態を把握するのに役立つ (**Figure 3-2**) . 細胞数密度による相対的な豊富さは, バイオマスによる相対的な豊富さとは異なるが, St. Hib, St. Ono, St. Aki における植物プランクトンの動態は非常に類似しており (**Figure 3-2**) , 植物プランクトンの優占種から 28 年間は期間 (i) – (iv) に分割可能であった. 期間 (i) , (ii) , (iii) , (iv) の優占種はそれぞれ *Peridinium* sp., *Zygnema* sp., *Fragilaria* sp., *Chroococcus* sp. であった. St. Ten と St. Kos の植物プランクトンの動態も非常に類似しており (**Figure 3-2**) , St. Hib, St. Ono, St. Aki と同様に 4 つの期間 (I) – (IV) が定義できた. 優占種は *Navicula* sp., *Hormidium subtile* (期間 I) ; *Zygnema* sp., *Asterionella* sp., *Oscillatoria* sp. (期間 II) ; *Fragilaria* sp., *Aulacoseira* sp. (期間 III) ; *Dinobryon divergens*, *Dinobryon* sp. (期間 IV) であった. 各地点における植物プランクトンの優占種の季節的な変化は明確ではなく (**Figure 3-2**) , 28 年間で延べ 10 回以上出現した種は 77 種であった (**Table 3-1**) .

CCA に供した 7 つの環境因子の経年変化は次のとおりであった. St. Ten と St. Kos では, 期間 (I) , (II) の間は pH は約 5 であったが, 期間 (III) , (IV) の間に上昇した (**Figure 3-3**) . ZOO は期間 (I) – (III) は  $1-10^2$  ind  $m^{-3}$  であったが, 期間 (IV) には  $10^5-10^6$  ind  $m^{-3}$  となった (**Figure 3-3**) . T-P 濃度は, 猪苗代湖ではりんがブロック (鉄やアルミニウムの水酸化物) と一緒に速い速度で沈降するため (藤田 and 中村, 2007a; 藤田 and 中村, 2007b) , St. Kos ではほとんど定量下限値未満 ( $<0.003$  mg  $\cdot$  L $^{-1}$ ) であった (**Figure 3-3**) . St. Kos での N/P 比は, T-N 濃度が高く T-P 濃度が低いために, 他の地点の値と比べて非常に高かった

(Figure 3-3) . St. Ten と St. Kos の透明度の値と  $PAR_M$  の値は他の地点よりも高かった (Figure 3-3) . St. Ten と St. Kos の透明度は期間 (IV) に高くなり,  $PAR_M$  も高くなった (Figure 3-3) . St. Hib, St. Ono, St. Aki では 1984 年から 2001 年にかけて N/P 比が高くなり, その後再び低下した (Figure 3-3) .

### 3.3.2 植物プランクトン群集組成を決定する環境因子

7 つの環境因子の相関行列を用いた PCA によって得られた最も小さい固有値は 0.16 と十分に大きく, CCA において多重共線性は問題とならないことが確認された. そこで 7 つの環境因子を説明変数の候補として変数増加法 (Blanchet *et al.*, 2008) により説明変数の選択を行ったところ, T-P を除いた 6 つの環境因子 ( $p < 0.01$ ) が選択された. 6 つの環境因子を用いて CCA を行った結果, 種スコアの分散の 73% が CCA により抽出された 2 軸上で説明され, 2 つの軸は有意 ( $p < 0.01$ ) であった (Figure 3-4) . Species-environment correlation と呼ばれる重回帰式の決定係数  $r^2$  (Ter Braak, 1986) は, 第 1 軸が 0.81, 第 2 軸が 0.59 であった. 矢印の長さは, 有意な環境因子と抽出された軸との相関を表しており, 4 湖沼の植物プランクトン群集組成の違いは pH,  $\log_{10}(ZOO)$ , T-N,  $PAR_M$ , N/P 比に強く影響を受けていることが判明した (Figure 3-4) . 水温は有意 ( $p < 0.01$ ) ではあるが, 抽出された軸との相関は小さかった (Figure 3-4) . 環境因子に沿った種のランキングは, 矢印に下した垂線の位置から得ることができる. 原点は各変数の全データの平均値 (Table 3-2) に対応する. 従って, *Frustulia* sp., *Surirella* sp. , *Hormidium subtile*, *Hormidium* sp., *Ulothrix* sp. は pH が相対的に低い環境で多く出現しており, *Hormidium subtile* と *Hormidium* sp. は相対的に  $PAR_M$ , T-N 濃度, N/P 比が高い環境で多く出現していることがわかる (Table 3-2; Figure 3-4). また, *Microcystis* sp. は N/P 比が相対的に低い環境で出現し, *Phormidium* sp. は N/P 比が相対的に高い環境で出現する傾向がある (Figure 3-4) が, この結果は, *Microcystis* sp. は N/P 比が 44 未満のときに優占し, *Phormidium* sp. は N/P 比が 44 以上の時に優占したという研究結果 (Fujimoto *et al.*, 1997) と一致している.

CCA トリプロットにおいて地点スコアが異なるということは、植物プランクトン群集組成が異なることを意味する。そこで、5 地点の 1984–2011 年の地点スコア平均値に有意な差があるかを t 検定により検定した。その際、St. Hib, St. Ono, St. Aki の 3 地点については 8 月と 10 月のデータのみが CCA に供されていることを考慮し、St. Ten と St. Kos についても 8 月と 10 月の地点スコアのみを抽出して平均値を求めて比較を行った。St. Ten と St. Kos の地点スコアの違い、St. Hib, St. Ono, St. Aki の地点スコアの違いは有意ではなく ( $p>0.05$ )、猪苗代湖 (St. Ten と St. Kos) と他の 3 湖沼の間にのみ有意 ( $p<0.01$ ) な差が認められた。このため、猪苗代湖および他の 3 湖沼の地点スコアの年平均値を計算し図示した (Figure 3–4)。3 湖沼の地点スコアは期間 (i) から (iv) にかけて少し変化していた (Figure 3–4)。猪苗代湖の地点スコアは 1984–2000 年まで T–N, N/P 比,  $PAR_M$  の矢印と並行に変化し、2000 年から 2003 年にかけてこれらの矢印に垂直に大きく変化した (Figure 3–4)。この変化は、植物プランクトン群集組成が急激に変化し、その変化が pH の上昇によって説明されることを示している。この期間には pH は既に上昇を開始していたが 6.8 には到達しておらず、2000–2003 年の St. Kos と St. Ten の年平均 pH はそれぞれ 5.5–6.1, 5.9–6.3 であった (Figure 3–3; 福島県生活環境部, 1974–2011)。2000–2003 年は湖心表面水中の全アルミニウム濃度が著しく減少した時期であり、アルミニウムの年最小値は 2000 年にはおよそ  $0.1 \text{ mg L}^{-1}$  であったが、2003 年には  $0.05 \text{ mg L}^{-1}$  となった (菊地 and 佐藤, 2010)。これは、pH 上昇に伴い溶存態アルミニウムの凝集、沈殿が生じたためと考えられる。アルミニウムの無影響濃度 (NOEC) は、pH5 のときに *Monoraphidium dybowskii* の場合は  $0.02 \text{ mg L}^{-1}$  であり、*Stichococcus* sp. の場合は  $0.11\text{--}0.23 \text{ mg L}^{-1}$  である (Claesson and Törnqvist, 1988)。*Chlamydomonas gigantea* は中性の時、アルミニウム濃度が  $0.05 \text{ mg L}^{-1}$  で成長が阻害される (Quiroz-Vazquez *et al.*, 2010)。これらの研究成果より、猪苗代湖の植物プランクトン群集組成の急激な変化は、酸やアルミニウムに耐性のない種に対する酸とアルミニウムの阻害効果が低下することによって生じたと考えられ、CCA1 軸は

酸とアルミニウムの阻害効果を表していると解釈することができる。

猪苗代湖の期間 (IV) の地点スコアは、3 湖沼のスコアと有意 ( $p < 0.01$ ) な差があり、地点スコアの違いは、 $PAR_M$ 、T-N 濃度、N/P 比の違いによって説明できる (Figure 3-4) 。 St. Ten と St. Kos の T-N 濃度が他の地点よりも高い理由はおそらく次のとおりである。猪苗代湖ではりんが粒子態の水酸化物に吸着され、より速い速度で沈降する (藤田 and 中村, 2007a) 。 りんの不足が表水層における植物プランクトンの成長を阻害し、窒素は少ししか利用されないため表層に無機態窒素として多く残存する。従って、もし将来アルミニウムの量が減少するか、りんの負荷量が増加した場合、Chl. *a* 濃度は上昇し、T-N 濃度と N/P 比、 $PAR_M$  と透明度も低下すると考えられる。従って CCA2 軸は栄養成分の多寡を表しており、4 湖沼の中での相対的な栄養成分の量は CCA2 軸に沿って上昇すると解釈することができる。これらの結果より、4 湖沼における植物プランクトン群集組成の違いは、酸とアルミニウムの阻害レベル (CCA1) と栄養成分の多寡 (CCA2) によって説明が可能であることが明らかとなった。

### 3.3.3 植物プランクトンのニッチと変化予測

OMI 分析によって抽出された軸は有意 ( $p < 0.01$ ) であり、77 種のうち 48 種についてはニッチを決定することができた ( $p < 0.01$ ) 。 29 種のニッチは解析に供した 6 つの環境因子上でニッチを決定することができなかった ( $p > 0.01$ ) 。 48 種の植物プランクトンは、(1) ニッチの重心、(2) *omi* 値、(3) *tol* 値に基づき階層的クラスター分析によって 4 つのグループ (types a-d) に分類された (Figure 3-5) 。

Type a は収集したデータの中では光や水温、pH、栄養塩といった環境因子に依存せずに出現する広範囲分布種 (Figure 3-5) であり、*Peridinium* sp., *Asterionella* sp., *Fragilaria* sp., *Navicula* sp., *Surirella* sp., *Synedra ulna* の 6 種が含まれる。Type b は重心の OMI1 軸の値が正で *omi* 値が大きい好酸性種であり、*Hormidium* sp., *Hormidium subtile*, *Ulothrix* sp., *Frustulia* sp. が含まれる (Figure 3-

5) . Type c は中性を好み、相対的に T-N 濃度, N/P 比,  $PAR_M$  が低い環境, CCA2 軸上の栄養成分の量が多い環境, を好む種である (Figure 3-4; Figure 3-5) . 本研究では, Type c を中性の中栄養種と呼ぶ. Type c は 12 種を含んでおり, 優占種ではないがしばしば 4 湖沼で出現する *Microcystis* sp., *Dictyosphaerium pulchellum*, *Dictyosphaerium* sp., *Spondylosium planum*.などが含まれる. Type d は中性付近を好み, T-N 濃度や N/P 比,  $PAR_M$  に依存しない種, CCA2 軸上の栄養成分の量に依存しない種, が含まれる (Figure 3-4; Figure 3-5) . 本研究では Type d を中性の貧-中栄養種と呼ぶ. Type d には *Chroococcus* sp., *Dinobryon divergens*, *Dinobryon* sp., さらに, 優占種ではないがしばしば 4 湖沼で出現する *Ceratium hirundinella*, *Aulacoseira italica*, *Cyclotella* sp., *Staurostrum* sp.など 26 種が含まれる.

6 つの環境因子上では 48 種 (Types a-d) のニッチは有意であったことから, 環境因子の変動によってサンプルスコアがこれらの種のニッチの外側から内側,あるいは内側から外側へと移動した場合には, そのタイプの種の出現や消失は 6 つの環境因子の変動によって生じたということができる. ただし, 同じタイプの種のニッチは重なっている (Figure 3-5) , 同じタイプ内での群集組成の変化を 6 つの環境因子で説明することは難しい. 同じタイプ内での群集組成の変化を説明するためには, 同一タイプの種のニッチを分ける他の要因を見つけなくてはならない. St. Hib, St. Ono, St. Aki では優占種だけではなく群集組成も期間毎に明確に変化している (Table 3-1; Figure 3-2) . しかし, 期間 (i) から (iv) にかけてのサンプルスコアの変化は非常に小さかった (Figure 3-5) ことから, St. Hib, St. Ono, St. Aki の期間 (i) から (iv) にかけての群集組成の変化は他の要因によって生じていると考えられる. St. Kos と St. Ten のサンプルスコアの変化は大きく, Type d のニッチの外側から内側へと移動する変化がみられており (Figure 3-5) , pH 上昇に伴って Type d の種が出現したことを示している.

pH 上昇による Type d の出現は猪苗代湖の底質においても観測されている (三木 and 福島, 1996) . 猪苗代湖の北西部で 1995 年 6 月に水深 5 m の地点で採取

した長さ 24 cm の底質コアサンプル中の珪藻群集は、2 cm ごとの層すべてにおいて *Navicula* sp. (Type a) と *Achnanthes* sp. が約半分を占めていた (三木 and 福島, 1996) . しかし, *Cyclotella* sp. (Type d) の相対的な割合が, pH3-5 の酸性湖沼に特有の Anteiso 化合物 (依田 他, 2001) が検出されない層において上昇していた (三木 and 福島, 1996) . この結果は, 過去においても pH が上昇したときには *Navicula* sp. (Type a) に加えて *Cyclotella* sp. (Type d) が出現したことを示している. *Achnanthes* sp. は底質コアサンプルでは主要な種であった (三木 and 福島, 1996) にもかかわらず表水層上部では主要な種ではなかった (Table 3-1) 理由は, *Achnanthes* sp. が付着性の種であり, 透明度の高い猪苗代湖では水深 5 m の湖底で生育できるためと考えられる.

OMI プロット図では St. Ten と St. Kos のサンプルスコアは 1984 年から 2011 年にかけて左上の方向にシフトした (Figure 3-5) . もし将来, 猪苗代湖で T-P 濃度と Chl. *a* 濃度が増加し, T-N 濃度, N/P 比, PAR<sub>M</sub> と透明度が減少した場合, サンプルスコアは Figure 3-5 の左下の方向にシフトすると考えられる. その場合には, *Navicula* sp. や *Fragilaria* sp. などの Type a の種, *Dinobryon divergens* などの Type d の種は出現し続け, さらに *Microcystis* sp. などの 2011 年まであまり出現していなかった Type c の種が出現すると OMI プロット図より予測された.

### 3.4 まとめ

猪苗代湖, 桧原湖, 小野川湖, 秋元湖の植物プランクトン群集組成の違いは, 酸とアルミニウムの阻害レベル (CCA1) と栄養成分の多寡 (CCA2) によって説明が可能であることが明らかとなった. OMI 分析によるニッチ評価結果より, 植物プランクトンは広範囲分布種 (Type a) , 好酸性種 (Type b) , 中性中栄養種 (Type c) , 中性貧中栄養種 (Type d) の 4 つに分類できた. また, 将来猪苗代湖で富栄養化が進行した場合, *Microcystis* sp. などの中性中栄養種 (Type c) が出現し, 植物プランクトン群集組成は他の 3 湖沼の組成に近づくと考えられた. CCA に続いて OMI 分析を行うことにより, 環境因子の変化に伴う植物プランクトン



群集組成の変化を予測することが可能となることが示された.

**Table 3–1** The list of 77 phytoplankton species, occurrence of species in each station, and summary of the canonical analysis.

Species	Occurrence																CCA		Three components			OMI		Gravity of species	Type						
	St. Ten				St. Kos				St. Aki				St. Ono				St. Hib				Species score	Inertia				p-value					
	(I) (II)		(III) (IV)		(I) (II)		(III) (IV)		(i) (ii)		(iii) (iv)		(i) (ii)		(iii) (iv)		CCA1	CCA2	oni	tol		rot									
	31	20	20	40	30	20	20	40	16	10	18	12	16	10	18	12															
<b>Cyanophyceae</b>																															
<i>Aphanocapsa</i> sp.									0.08	0.13	0.17	0.25	0.19	0.17	0.17	0.13	0.11	0.17	1.07	1.72	4.5	2.4	0.5	1.6	0.01	-1.51	-0.23	c			
<i>Chroococcus</i> sp.	0.15	0.20							0.20	0.13	0.56	0.67	0.19	0.22	0.50	0.19	0.44	0.75	1.03	0.53	4.5	1.6	0.9	2.0	0.01	-1.25	-0.07	d			
<i>Lyngbya</i> sp.	0.15	0.10							0.03		0.22			0.33		0.06	0.28	0.31	1.67	5.1	1.6	0.9	2.6	0.01	-1.10	-0.14	d				
<i>Microcystis</i> sp.	0.10							0.05	0.44	0.10	0.61	0.08	0.31	0.10	0.56	0.25	0.25	0.20	0.56	0.33	0.87	2.35	4.8	2.3	0.6	1.9	0.01	-1.46	-0.45	c	
<i>Oscillatoria</i> sp.	0.26	0.55	0.55	0.25	0.03				0.08	0.06	0.10	0.11	0.17	0.13	0.06	0.08	0.06	0.25	-1.45	0.14	6.6	0.2	1.4	5.0	0.06	0.22	0.27	-			
<i>Phormidium</i> sp.	0.05	0.15							0.05		0.08				0.08		0.08		0.43	-0.97	4.2	0.6	0.5	3.1	0.28	-0.59	0.35	-			
<b>Dinophyceae</b>																															
<i>Ceratium hirundinella</i>	0.05	0.65	0.07						0.73	0.56	0.60	0.56	0.75	0.56	0.70	0.56	0.50	0.44	0.70	0.50	0.67	0.87	-0.32	5.1	1.0	1.2	3.0	0.01	-0.96	0.14	d
<i>Ceratium</i> sp.	0.05	0.13							0.15		0.06	0.08			0.06	0.25	0.06	0.08	0.09	-1.73	4.1	0.5	0.7	3.0	0.11	-0.25	0.40	-			
<i>Peridinium</i> sp.	0.23	0.20	0.30	0.83	0.03	0.30	0.45	0.85	0.81	1.00	0.67	0.67	0.81	1.00	0.89	0.58	0.88	0.80	0.78	0.50	0.12	0.18	5.0	0.3	1.9	2.9	0.01	-0.57	0.05	a	
<i>Tetradinium</i> sp.					0.03				0.05		0.17	0.17			0.17	0.33	0.22	0.33	1.28	0.74	4.7	2.2	0.8	1.7	0.01	-1.45	-0.15	c			
<b>Chrysophyceae</b>																															
<i>Dinobryon bavaricum</i>									0.05		0.17	0.17			0.22	0.08	0.17	0.17	1.17	2.39	3.8	2.8	0.2	0.7	0.01	-1.51	-0.35	c			
<i>Dinobryon divergens</i>	0.10	0.05	0.15	0.55	0.03				0.10	0.30	0.19		0.39	0.42	0.19	0.50	0.25	0.20	0.33	0.33	0.18	-0.43	5.2	0.4	1.0	3.7	0.01	-0.56	0.26	d	
<i>Dinobryon sertularia</i>									0.05	0.38	0.06	0.08	0.38		0.17		0.38		0.41	0.27	6.3	1.0	0.9	4.4	0.01	-0.91	0.20	d			
<i>Dinobryon</i> sp.	0.05	0.15	0.25			0.10	0.10	0.58	0.06	0.70	0.39		0.19	0.40	0.28	0.50	0.06	0.30	0.33	0.17	0.32	-0.80	4.5	0.3	1.0	3.2	0.01	-0.44	0.20	d	
<i>Mallomonas</i> sp.	0.20								0.05	0.06	0.17	0.33			0.17	0.25	0.06	0.06	0.25	0.82	0.06	4.9	1.5	0.7	2.7	0.01	-1.04	0.23	d		
<b>Bacillariophyceae</b>																															
<i>Acanthoceras zachariasii</i>	0.10								0.08		0.17	0.08	0.13		0.22	0.08	0.06	0.28	0.17	1.11	1.17	4.5	1.8	0.6	2.0	0.01	-1.31	-0.11	c		
<i>Asterionella formosa</i>	0.43								0.33	0.06	0.20	0.33	0.58	0.19	0.33	0.67	0.06	0.28	0.42	0.76	-0.54	4.9	0.8	1.0	3.2	0.01	-0.84	0.24	d		
<i>Asterionella</i> sp.	0.29	0.70	0.55	0.35	0.13	0.40	0.40	0.33	0.75	0.80	0.67	0.25	0.81	1.00	0.61	0.17	0.69	1.00	0.50	0.17	-0.39	0.80	5.5	0.2	2.0	3.4	0.01	-0.35	-0.06	a	
<i>Aulacoseira ambigua</i>	0.10								0.05		0.33				0.33		0.33	1.60	-0.44	5.3	2.2	0.7	2.4	0.01	-1.36	0.21	c				
<i>Aulacoseira distans</i>	0.28								0.15			0.08			0.08		0.06	0.08	0.01	-1.43	4.9	0.5	0.7	3.7	0.10	-0.15	0.51	-			
<i>Aulacoseira granulata</i>	0.15	0.50				0.05	0.30	0.06		0.11	0.08			0.22	0.08		0.17	0.07	-2.05	4.8	0.4	0.4	4.0	0.02	-0.16	0.60	-				
<i>Aulacoseira granulata</i> var. <i>angustissima</i>	0.05	0.18							0.10		0.06				0.06		0.06		0.10	-2.61	4.3	1.1	0.8	2.4	0.04	-0.22	0.66	-			
<i>Aulacoseira granulata</i> var. <i>angustissima</i> f. <i>spiralis</i>	0.15								0.10		0.28	0.17			0.50	0.17	0.56	0.25	0.81	0.51	4.3	1.2	1.0	2.1	0.01	-1.06	0.02	d			
<i>Aulacoseira italica</i>	0.10	0.68							0.58		0.44	0.50	0.13		0.50	0.50	0.50	0.50	0.23	-0.78	4.4	0.3	0.6	3.6	0.01	-0.43	0.28	d			
<i>Aulacoseira</i> sp.	0.61	0.15	0.80	0.13	0.43				0.55	0.13	0.56		0.69		0.50	0.25	0.69	0.39	0.08	-1.19	0.93	6.34	0.02	0.68	5.63	0.59	0.06	-0.07	-		
<i>Cocconeis</i> sp.	0.10	0.28									0.06	0.08			0.08		0.06	-0.25	-1.22	5.6	1.4	1.4	2.8	0.03	-0.32	0.66	-				
<i>Cyclotella</i> sp.	0.10	0.45							0.10	0.43		0.50	0.75		0.56	0.75	0.50	0.67	0.75	-0.76	4.3	0.6	0.9	2.7	0.01	-0.75	0.21	d			
<i>Cymbella</i> sp.	0.10	0.15	0.10	0.23	0.03				0.05	0.18		0.30	0.25	0.10	0.06	0.25	0.20	0.06	0.08	-0.19	-0.61	5.1	0.2	0.7	4.3	0.22	-0.23	0.28	-		
<i>Cymbella ventricosa</i>	0.23								0.08		0.11				0.06		0.11	-0.22	-1.90	6.2	0.8	1.3	4.1	0.05	-0.18	0.76	-				
<i>Fragilaria construens</i>	0.16								0.05							0.17		-1.54	-1.09	5.2	0.7	1.0	3.4	0.14	0.48	0.57	-				
<i>Fragilaria crotonensis</i>	0.03	0.05							0.48	0.06	0.70	0.50	0.25	0.60	0.56	0.50	0.06	0.50	0.39	0.25	0.51	-1.06	5.5	0.5	0.5	0.5	0.01	-0.54	0.37	d	

Table 3–1 (Continued)

Species	Occurrence																CCA			Three components			OMI		Type							
	St. Ten				St. Kos				St. Aki				St. Ono				St. Hib		Species score	Inertia	of inertia		p-value	Gravity of species								
	(I)	(II)	(III)	(IV)	(I)	(II)	(III)	(IV)	(i)	(ii)	(iii)	(iv)	(i)	(ii)	(iii)	(iv)	om1	tol			rot	OMI1		OMI2								
<i>Fragilaria</i> sp.	0.30	0.55	0.68		0.15	0.50	0.43		0.63	0.10	0.50	0.08	0.50	0.20	0.50	0.08	0.56	0.20	0.61	0.33	-0.35	0.29	5.4	0.1	1.9	3.4	0.01	-0.33	0.06	a		
<i>Frustulia</i> sp.	0.03	0.35	0.05		0.05				0.10								0.10				-2.93	0.76	7.0	1.8	2.3	2.9	0.01	1.01	0.36	b		
<i>Gomphonema</i> sp.	0.05	0.05	0.08		0.05	0.03			0.11				0.06				0.30	0.17	0.60	0.27	5.2	0.9	0.4	3.9	0.10	-0.65	0.11	-				
<i>Gyrodigma</i> sp.	0.10	0.10	0.10	0.10		0.05	0.03		0.06	0.20			0.19	0.20	0.11	0.17	0.06	0.20	0.11	0.08	-0.02	1.73	6.1	1.1	1.8	3.3	0.01	-0.81	-0.13	d		
<i>Melosira varians</i>	0.45	0.10	0.40		0.13	0.35	0.38		0.38	0.17	0.08	0.38	0.06	0.08	0.25		0.17	0.25	-0.81	-0.65	7.0	0.2	2.2	4.6	0.02	0.18	0.32	-				
<i>Navicula</i> sp.	0.81	0.50	0.55	0.40	0.67	0.10	0.30	0.30	0.31	0.10	0.11	0.33	0.38	0.06	0.33	0.25	0.17	0.42	-1.80	-0.16	7.1	0.4	2.7	3.9	0.01	0.57	0.23	a				
<i>Nitzschia</i> sp.	0.05	0.25	0.20		0.25	0.08			0.11	0.25			0.17	0.08			0.08		-0.64	-0.38	4.7	0.1	0.7	3.9	0.78	-0.02	0.27	-				
<i>Pinnularia</i> sp.	0.03	0.30	0.05	0.13	0.10	0.03			0.10	0.08		0.06	0.20	0.06	0.17		0.20	0.11	0.08	-0.64	0.53	5.6	0.3	1.3	4.0	0.18	-0.33	0.11	-			
<i>Surirella robusta</i> var. <i>splendida</i>		0.18				0.05			0.06				0.11				0.11		0.02	-0.85	5.2	1.0	1.0	3.3	0.06	-0.38	0.50	-				
<i>Surirella</i> sp.	0.61	0.95	1.00	0.35	0.27	0.60	0.40	0.05	0.06	0.11	0.08	0.38	0.50	0.17	0.08		0.13	0.10	0.39	0.17	-2.14	0.55	6.8	0.5	2.3	3.9	0.01	0.65	0.15	a		
<i>Synedra acus</i>	0.03	0.10	0.45		0.18				0.11	0.17			0.11	0.25			0.06	0.33	0.16	-1.41	5.0	0.4	0.5	4.1	0.05	-0.39	0.46	-				
<i>Synedra</i> sp.	0.26	0.55	0.75	0.35	0.07	0.25	0.50	0.30	0.20	0.28	0.67	0.06	0.50	0.56	0.75		0.13	0.10	0.44	0.83	-0.64	0.07	5.6	0.0	0.9	4.7	0.17	-0.11	0.12	-		
<i>Synedra ulna</i>	0.35	0.25	0.05	0.53	0.10	0.10			0.13	0.11	0.08	0.06	0.10	0.11	0.17	0.06			-1.39	-1.06	7.4	0.7	2.3	4.4	0.01	0.54	0.52	a				
<i>Tabellaria fenestrata</i>		0.10			0.08				0.06				0.17	0.08	0.19		0.22	0.08	1.12	0.17	5.5	1.5	0.7	3.2	0.01	-1.21	0.14	d				
<i>Tabellaria fenestrata</i> var. <i>intermedia</i>		0.10			0.10				0.11	0.08			0.22	0.33	0.06		0.06	0.08	0.27	0.36	4.5	0.6	1.2	2.7	0.05	-0.68	0.06	-				
<i>Tabellaria flocculosa</i>		0.18			0.05				0.06				0.11				0.11		0.02	-0.85	5.2	1.0	1.0	3.3	0.06	-0.38	0.50	-				
<i>Tabellaria</i> sp.	0.13	0.50	0.25	0.15	0.10	0.10	0.15	0.08	0.25	0.50	0.06	0.08	0.06	0.50	0.28	0.17	0.50	0.50	0.22	0.17	-0.58	1.01	5.5	0.2	1.1	4.2	0.05	-0.27	-0.04	-		
<b>Cryptophyceae</b>																																
<i>Cryptomonas</i> sp.	0.05	0.45			0.48				0.33	0.42			0.39	0.33			0.33	0.50	0.53	-1.36	4.5	0.5	0.5	3.4	0.01	-0.56	0.38	d				
<b>Euglenophyceae</b>																																
<i>Trachelomonas</i> sp.	0.05	0.08			0.10	0.13	0.06		0.28	0.33			0.17	0.25			0.28	0.17	0.56	-0.70	4.1	0.5	0.8	2.8	0.02	-0.65	0.18	-				
<b>Chlorophyceae</b>																																
<i>Chlamydomonas</i> sp.	0.05	0.18			0.03				0.08										0.12	-2.94	6.3	1.5	0.9	3.9	0.09	-0.21	0.99	-				
<i>Closterium</i> sp.	0.03	0.10	0.20	0.13	0.03								0.06				0.10	0.06	-0.38	-1.13	4.5	0.7	0.7	3.1	0.12	-0.18	0.63	-				
<i>Dicystosphaerium pulchellum</i>					0.13				0.38	0.33	0.33	0.38	0.39	0.50	0.38		0.28	0.33	1.18	1.55	4.6	2.5	0.3	1.7	0.01	-1.56	-0.23	c				
<i>Dicystosphaerium</i> sp.	0.05								0.60	0.33	0.08	0.19	0.70	0.39	0.08		0.19	0.70	0.33	0.08	1.31	2.28	4.9	3.1	0.2	1.6	0.01	-1.70	-0.41	c		
<i>Eudorina elegans</i>		0.23			0.10				0.06	0.17			0.11	0.17			0.06	0.17	1.08	-2.22	4.9	1.5	0.8	2.5	0.01	-0.84	0.51	d				
<i>Eudorina</i> sp.	0.05	0.13			0.05	0.06			0.28	0.17			0.10	0.11	0.08	0.06	0.06	0.08	0.87	-1.10	4.7	1.0	0.7	3.0	0.02	-0.92	0.34	-				
<i>Gloeocystis gigas</i>		0.10			0.05				0.22				0.22				0.17		0.71	-0.81	3.9	1.3	0.7	1.9	0.02	-0.97	0.26	-				
<i>Gloeocystis</i> sp.	0.08				0.03				0.50	0.17	0.17		0.30	0.22	0.08		0.10	0.22	1.20	-0.17	4.1	1.3	0.4	2.4	0.01	-1.14	0.09	d				
<i>Gonatozygon</i> sp.		0.15			0.05					0.17			0.08				0.11	0.17	1.08	-0.94	4.7	1.5	0.8	2.5	0.03	-1.11	0.29	-				
<i>Horridium</i> sp.	0.29	0.25	0.20		0.07	0.20	0.08										0.06		-2.72	-0.73	6.7	1.6	1.2	3.8	0.01	1.22	0.37	b				
<i>Horridium subtile</i>	0.42				0.30				0.06				0.13						-3.65	-0.80	12.3	3.6	3.3	5.3	0.01	1.80	0.35	b				
<i>Mougeotia</i> sp.	0.05	0.48			0.05	0.25			0.06	0.25			0.06				0.06	0.17	0.08	-2.10	4.4	0.5	0.4	3.6	0.01	-0.22	0.62	d				

**Table 3–1 (Continued)**

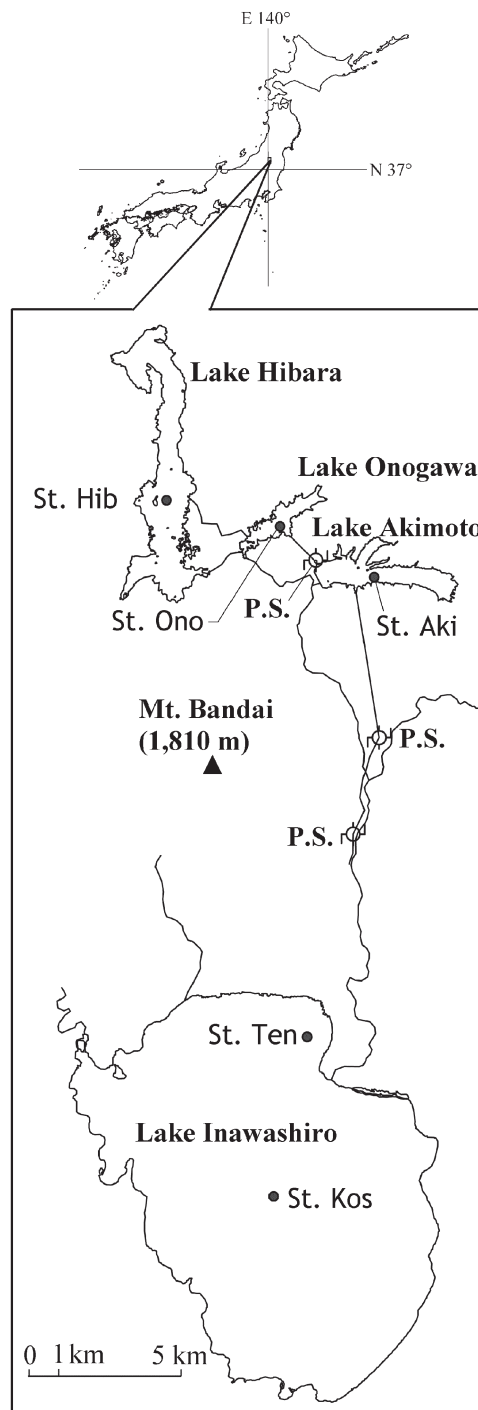
Species	Occurrence																CCA		Three components				OMI		Type					
	St. Ten				St. Kos				St. Aki				St. Ono				Species score	CCA1	CCA2	Inertia		p-value								
	(I)		(II)		(III)		(IV)		(i)		(ii)		(iii)		(iv)					omi	tol	rtol	OMI1	OMI2						
	31	20	40	30	20	20	40	16	10	18	12	16	10	18	12	16										10	18	12		
<i>Pandorina</i> sp.			0.10						0.11	0.17					0.06	0.17	1.45	-2.27	4.9	2.6	0.4	1.9	0.01	-1.20	0.48	c				
<i>Pediastrum araneosum</i>	0.03		0.10				0.03	0.31	0.28	0.38					0.22	0.31	0.75	1.55	5.5	1.6	1.7	2.2	0.01	-1.24	-0.23	d				
<i>Pediastrum boryanum</i>			0.13				0.08		0.28	0.08					0.28		1.02	0.10	4.3	1.4	0.6	2.3	0.01	-1.14	0.13	d				
<i>Pediastrum duplex</i>			0.35				0.18		0.22	0.50	0.13	0.17	0.33	0.13	0.11	0.25	0.77	-1.07	4.5	1.0	0.8	2.6	0.01	-0.90	0.33	d				
<i>Pediastrum</i> sp.	0.03	0.30	0.25	0.15				0.05	0.10	0.10	0.13	1.00	0.50	0.17	0.19	1.00	0.67	0.17	0.65	0.86	4.5	1.2	1.1	2.2	0.01	-1.09	-0.10	d		
<i>Planktosphaeria gelatinosa</i>			0.13				0.13		0.25						0.17		1.62	-2.67	5.3	2.5	0.7	2.1	0.01	-1.05	0.59	c				
<i>Scenedesmus</i> sp.	0.03	0.05	0.05	0.18				0.10	0.10	0.13		0.28	0.17	0.19	0.22	0.33	0.13	0.20	0.44	0.33	0.60	0.62	4.6	1.1	0.9	2.6	0.01	-1.01	-0.07	d
<i>Sphaerocystis schroeteri</i>			0.10				0.10		0.10	0.11				0.10	0.11		0.61	-2.36	4.9	1.2	1.1	2.6	0.01	-0.53	0.53	d				
<i>Sphaerocystis</i> sp.			0.10				0.20		0.40	0.22	0.50			0.30	0.17	0.33	0.40	0.11	0.33	1.15	-0.54	3.9	1.2	0.7	2.0	0.01	-1.03	0.08	d	
<i>Spirogyra</i> sp.	0.16	0.15	0.15	0.15				0.05	0.03	0.19				0.13	0.06		0.25	0.08	-0.45	-0.15	5.7	0.4	1.1	4.2	0.06	-0.42	0.32	-		
<i>Spondylosium planum</i>			0.05	0.05			0.03		0.70	0.56		0.70	0.39	0.08	0.06	0.60	0.56	0.08	1.35	0.80	4.3	2.1	0.3	1.9	0.01	-1.44	-0.13	c		
<i>Spondylosium</i> sp.			0.10	0.08			0.08	0.31	0.30	0.17	0.50	0.25	0.10	0.28	0.58	0.31	0.20	0.22	0.42	1.18	1.20	4.9	2.1	0.8	2.0	0.01	-1.43	-0.22	c	
<i>Staurastrum</i> sp.			0.20	0.70			0.05	0.60	0.38	0.50	0.50	0.33	0.25	0.60	0.22	0.50	0.63	0.90	0.39	0.58	0.41	0.12	4.8	0.5	1.3	3.0	0.01	-0.69	0.07	d
<i>Ulothrix</i> sp.			0.30	0.03	0.03			0.40	0.03			0.06					0.06		-2.70	0.24	5.8	1.2	0.9	3.7	0.01	0.97	0.13	b		
<i>Zygnema</i> sp.			0.80	0.10			0.55		1.00	0.08				1.00			1.00		-1.04	1.38	5.6	0.1	0.6	4.8	0.21	-0.14	-0.10	-		

(I) – (IV) and (i) – (iv) refer to the different periods defined in **Figure 3–2**. The total plankton survey time corresponding to each period is shown below the period (I) – (IV) and (i) – (iv). Occurrence in this table indicates the ratio of occurrence time to survey time. Data of occurrence time were from previous study (Fukushima prefectural government, 1974–2011).

**Table 3–2** The minimum, maximum, and average values of the eight physicochemical parameters across all stations from 1984 to 2011 (Fukushima prefectural government, 1974–2011).

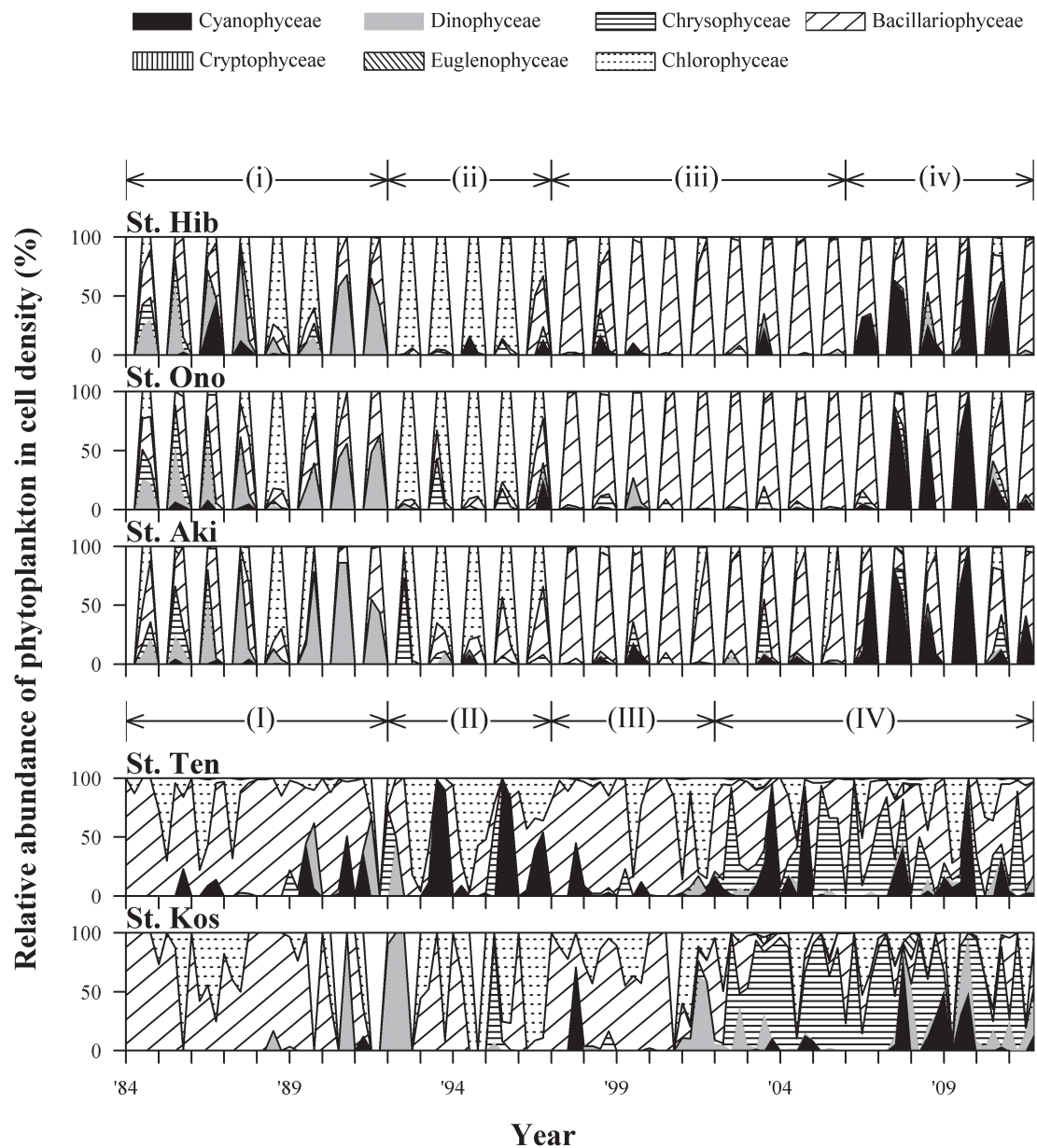
Parameter	Unit	Min.	Max.	Ave.
W.T.	°C	5.0	29.0	19.1
pH	–	3.9	8.8	6.4
T–N	mg L <sup>-1</sup>	<0.05*	0.74	0.21
T–P	mg L <sup>-1</sup>	<0.003*	0.053	0.006
N/P	–	6	370	67
ZOO	ind m <sup>-3</sup>	0*	1.0 × 10 <sup>6</sup>	3.1 × 10 <sup>3</sup>
Transparency	m	0.6	18.5	6.1
PAR <sub>M</sub>	μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	36	366	189

\*Treatment of these values in the analysis is mentioned in the text.



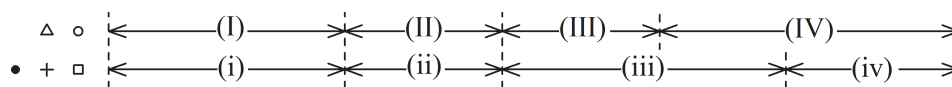
**Figure 3–1** Location of the five stations where data on the chemical composition of the lake surface water and phytoplankton cell densities (cells  $\text{m}^{-3}$ ) in the epilimnetic water column were collected.

P.S.: electric power station.

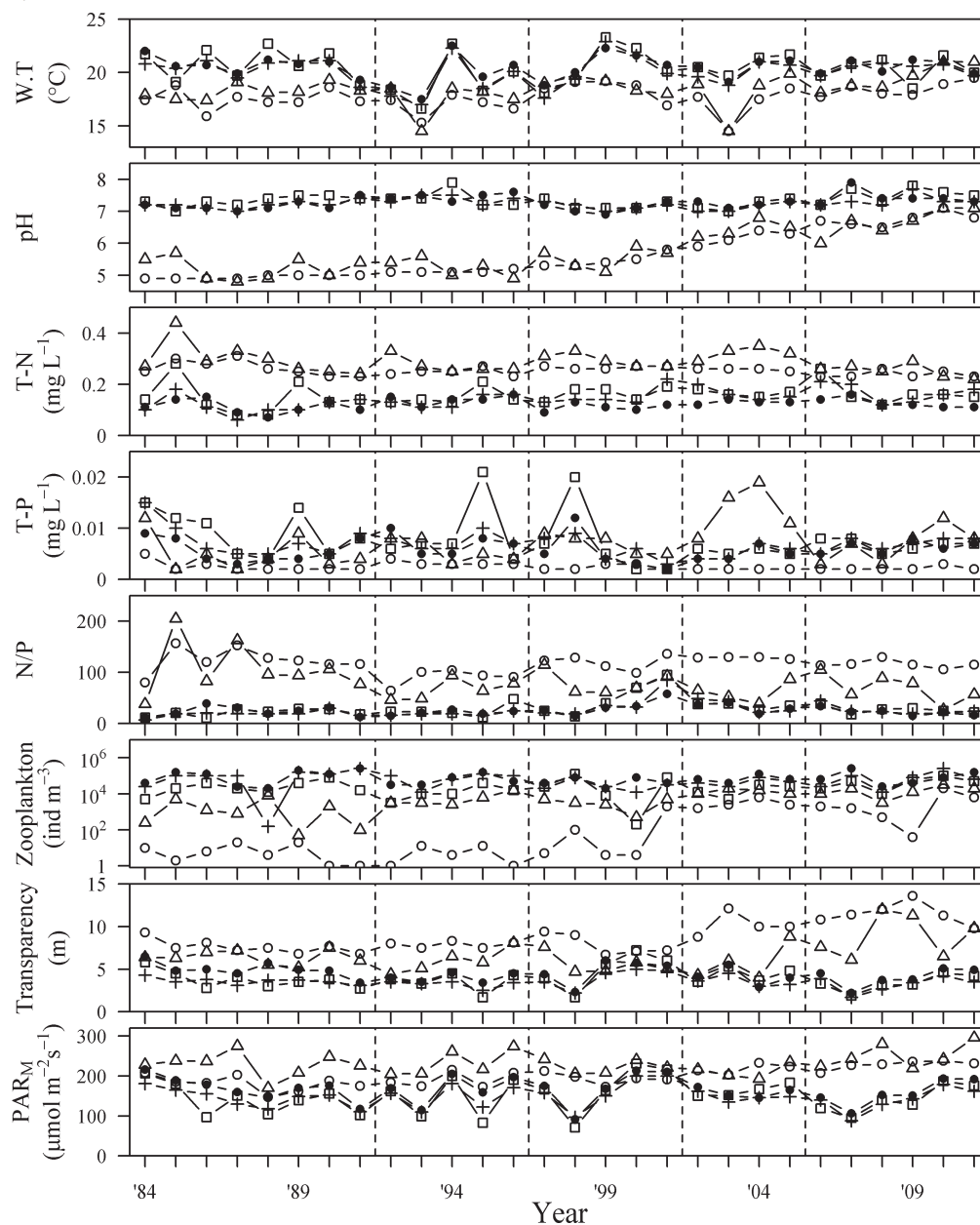


**Figure 3-2** Temporal change in the relative abundance in cell density of phytoplankton. Data were from previous study (Fukushima prefectural government, 1974–2011). Data for May, July, August, and October are shown. Phytoplankton did not occur in August 1989, August 1990, August 1991, October 1991, October 1992, October 1994, and October 2000 at St. Kos. In addition, phytoplankton did not occur in October 1991 at St. Ten.

A) Period



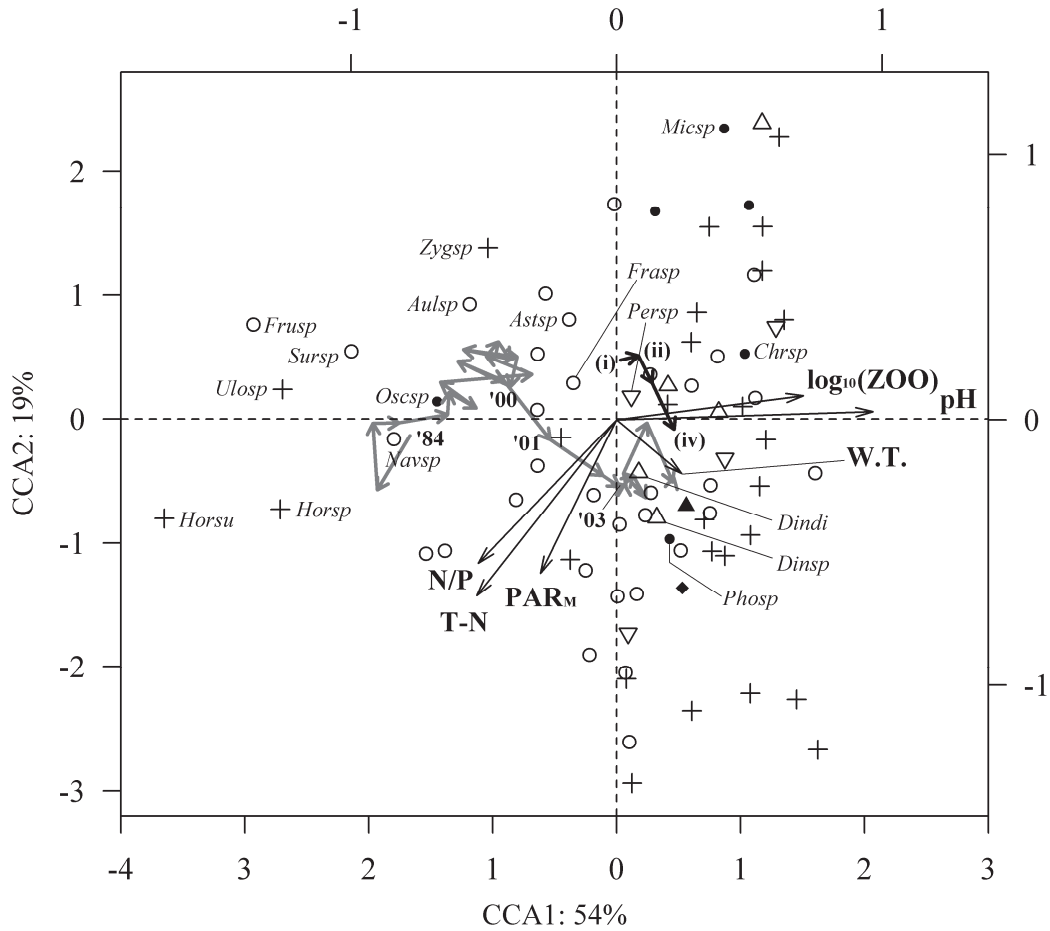
B) Environmental factors



**Figure 3–3** Temporal changes in the average yearly values of eight environmental factors from 1984 to 2011.

△, St. Ten; ○, St. Kos; ●, St. Hib; +, St. Ono; □, St. Aki. Data were from previous study (Fukushima prefectural government, 1974–2011).

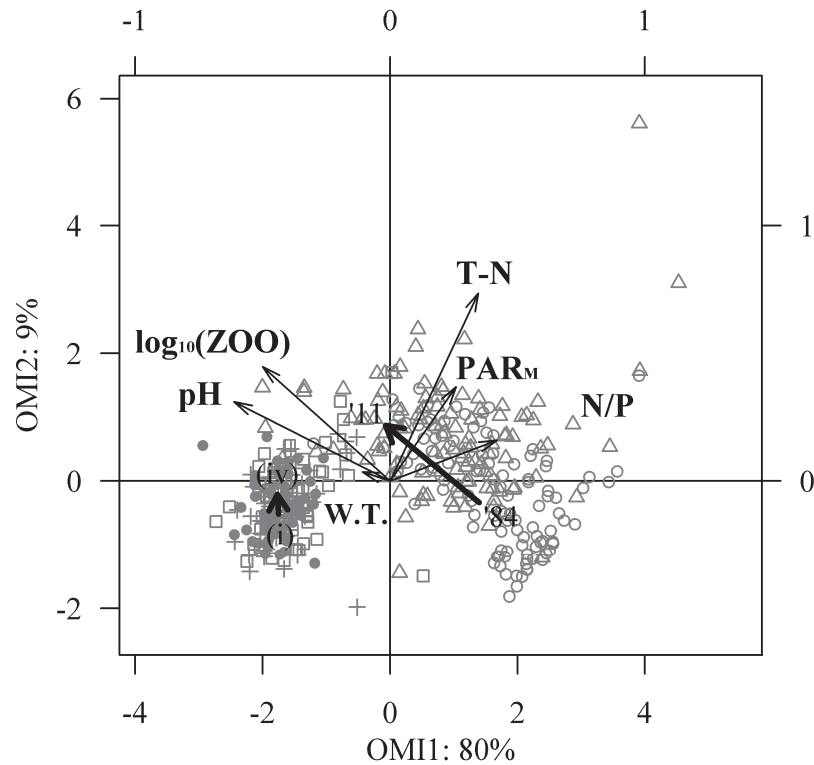




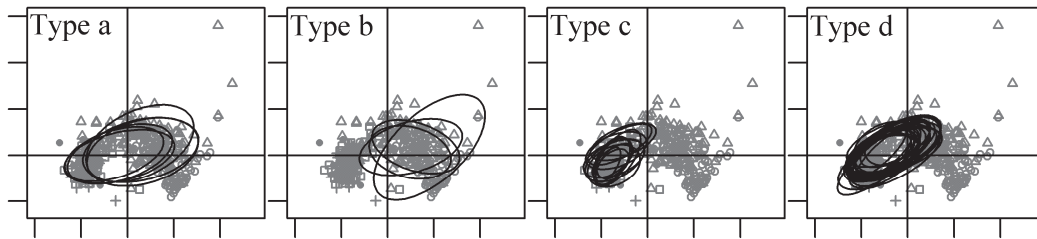
**Figure 3–4** CCA ordination triplot.

The triplot shows the six significant ( $p < 0.01$ ) environmental variables (thin arrows connected to the origin), species score for 77 species (●, Cyanophyceae; ▽, Dinophyceae; △, Chrysophyceae; ○, Bacillariophyceae; ◆, Cryptophyceae; ▲, Euglenophyceae; +, Chlorophyceae; values are shown in the **Table 3–1**), temporal changes in the average site scores of Lake Inawashiro (St. Ten and St. Kos) from 1984 to 2011 (gray arrows) and the other three lakes from periods (i) to (iv) (black arrows). Species and site scores are shown in the left and bottom scaling, and the arrows for the environmental variables are shown in the top and right scaling. CCA1 and CCA2 are the first two principal axes in reduced space. An explanation of the CCA triplot is provided in the appendix (**Appendix**). Acronyms for species are as follows: *Astsp*, *Asterionella* sp.; *Aulsp*, *Aulacoseira* sp.; *Chrsp*, *Chroococcus* sp.; *Dindi*, *Dinobryon divergens*; *Dinsp*, *Dinobryon* sp.; *Frasp*, *Fragilaria* sp.; *Frusp*, *Frustulia* sp.; *Horsp*, *Hormidium* sp.; *Horsu*, *Hormidium subtile*; *Micsp*, *Microcystis* sp.; *Navsp*, *Navicula* sp.; *Oscsp*, *Oscillatoria* sp.; *Persp*, *Peridinium* sp.; *Phosp*, *Phormidium* sp.; *Sursp*, *Surirella* sp.; *Ulosp*, *Ulothrix* sp.; and *Zyvsp*, *Zygnema* sp.

a)



b)



**Figure 3–5** OMI ordination plot **a)** showing the sample scores and the six environmental factors (thin arrows connected to the origin), and **b)** showing the sample scores and the niche of 48 species (types a–d).

The sample score and niche of each species are shown in the left and bottom scaling, and the arrows for the environmental variables are shown in the top and right scaling. Symbols for the sample scores are as follows:  $\triangle$  indicates St. Ten,  $\circ$  indicates St. Kos,  $\bullet$  indicates St. Hib,  $+$  indicates St. Ono, and  $\square$  indicates St. Aki. Temporal change in the average sample scores from 1984 to 2011 for St. Ten and St. Kos, and that from (i) to (iv) for the other stations are indicated by thick black arrows. The niche of each species is expressed as an ellipse on the sample score, and the center of the ellipse expresses the center gravity of the sample scores where each species occurs; the weighted average of sample scores was derived using the occurrence (0 or 1) of species.

## 第4章 生物群集に対する pH の影響を考慮した生態系モデルの構築

### 4.1 はじめに

第2章では、安達太良山の火山活動の変化によって猪苗代湖の pH が 5–7 の間を変動することを明らかにし、第3章では猪苗代湖、桧原湖、小野川湖、秋元湖の植物プランクトン組成の違いは、酸とアルミニウムの阻害レベル (CCA1) と栄養成分の多寡 (CCA2) によって説明されることを示した。これらの結果より、数値シミュレーションにより猪苗代湖の植物プランクトン群集構造の変化予測を行っていく場合には、pH の生物に対する影響を考慮した生態系モデルが必要であることが明らかとなった。

多くの生態系モデルでは、植物プランクトンの増殖速度は温度、光、栄養塩の関数、細菌の増殖速度は温度や基質の量の関数で与えられており、pH の影響は考慮されていない (Fasham *et al.*, 1990; Geider *et al.*, 1998; Cole and Wells, 2011) 。しかし、数多くの生物学的なプロセスは細胞内 pH の変動に非常に敏感である (Bevensee and Boron, 2007) 。pH が植物プランクトンの最適値から外れると、炭素同化、酸素生成、呼吸の速度が遅くなる (Moss, 1973; Coleman and Colman, 1981; Nalewajko *et al.*, 1997) 。従属栄養性細菌や原生動物の捕食速度と増殖速度も pH が最適なレベルでない場合は低下する (Sugiura *et al.*, 1991; Rosso *et al.*, 1995; Weisse and Stadler, 2006) 。動物プランクトンでは、pH が 6 以下、9 以上となると捕食速度、成長速度、再生産率、ふ化率、呼吸速度が低下する (Locke, 1991; Yin and Niu, 2008) 。pH の変動はそれぞれの生物の生物学的な反応過程だけではなく、pH の直接的、間接的な影響によって生物群集の優占種も変化させる (Berzins and Pejler, 1987; Whitmore 1989; Fischer and Frost, 1997) 。このように、pH は生物にとって重要な因子の 1 つである。

そこで、第4章では、生物群集の生物学的な反応過程に対する pH の影響を考慮した生態系モデルを構築し、別途実施した水槽実験の観測結果と比較するこ

とにより、モデルの有効性について検証を行った。

## 4.2 材料と方法

### 4.2.1 pH の影響を考慮した生態系モデルの構築

#### モデルの概念

既存の 3 つのモデルを用いることによって、淡水湖沼の微生物の生物学的な反応に対する pH の影響を考慮した生態系モデルを構築した (**Figure 4-1**)。3 つのモデルは、(A) 生態系モデル (Fasham *et al.*, 1990; Geider *et al.*, 1998), (B) 水溶液中での熱力学的な解離反応に基づいた pH シミュレーションモデル (DOE, 1994), (C) 基本的な温度 pH モデル (Cardinal Temperature and PH Model (CTPM; Rosso *et al.*, 1995)) である (**Figure 4-1**)。CTPM は温度と pH の比増殖速度に対する複合影響をモデル化したものである (Rosso *et al.*, 1995)。温度と pH の複合影響を表すモデルにはいくつかの種類があるが、その中から最も式形が単純な Rosso のモデルを用いた。

pH 変動に対する生物群集の総一次生産速度や呼吸速度を適切に計算するため、モデルでは植物プランクトンを pH 依存特性から 3 つのグループに分けた。グループ I は最適 pH が 6.5–7.5 の中性種 ( $i=1$ )、グループ II は最適 pH が 7.5–8.5 の好アルカリ性種 ( $i=2$ )、グループ III は最適 pH が 5.5–6.5 の好酸性種 ( $i=3$ ) である (**Figure 4-1**)。また、動物プランクトンは原生動物、ワムシ類、甲殻類で捕食速度、呼吸速度が大きく異なることを考慮し、種の耐酸性、耐アルカリ性で分類するのではなく、原生動物 ( $j=2$ )、ワムシ類 ( $j=3$ )、甲殻類 ( $j=4$ ) に分けた (**Figure 4-1**)。生物体あるいは非生物体の有機物の状態変数は、その炭素、窒素、りん成分および Chl. *a* である; 植物プランクトン ( $chl_i, AC_i, AN_i, AP_i$  ( $i = 1, 2, 3$ )), 従属栄養性細菌および動物プランクトン ( $HC_j, HN_j, HP_j$  ( $j = 1, 2, 3, 4$ ))), デトリタス ( $DETC, DETN, DETP$ )、LDOM ( $LDOC, LDON, LDOP$ )、RDOM ( $RDOC, RDON, RDOP$ )。これらの変数の単位は  $\text{g m}^{-3}$  である。構築した生態系モデルでは、地上 10 m の風速,  $U_{10}$  ( $\text{m s}^{-1}$ ); 水中 PAR の PFD,  $E_0$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ); 水

温,  $T(^{\circ}\text{C})$  は観測結果から与えた (Table 4-1; Figure 4-1) .

底泥による溶存酸素の消費, 無機物質の溶出, 粒子態物質の沈降は湖沼の化学成分や pH に影響を及ぼす重要な要因であるが, これらの現象は第 4 章で行う実験の中では無視できることから, 概念図には示さなかった (Figure 4-1) .

### 生物学的, 物理化学的な反応過程の定式化

pH シミュレーションには 2.2.3 節に示した DOE の方法を用いた (Table 4-2; 式 (4.1)–(4.29)) . 2.2.3 節では二酸化炭素の水–大気境界面を通じた交換量を近似的に与えていたが, 構築した生態系モデルを湖沼に適用するために, 本章では水–大気境界面における交換量を Wanninkhof の式 (Wanninkhof, 1992) を用いて計算した (Table 4-2; 式 (4.66)–(4.72)) .

植物プランクトンの動態計算には, 光, 栄養塩, 温度に対する順化を表現した Geider のモデル (Geider *et al.*, 1998) を修正して用いた (Table 4-2; 式 (4.33)–(4.48)) . これは, 植物プランクトンの炭素, 窒素, リン, クロロフィル a 量比が常に一定となるような balanced-growth 型のモデルでは, 光, 栄養塩, 温度といった因子が制限となった場合の植物プランクトンの動態を再現ができない (Geider *et al.*, 1998) ためである. 新たに構築するモデルでは pH の生物に対する影響を考慮できるようにするため, 比増殖速度や栄養塩の摂取速度の式で用いられていたアレニウスの温度関数を CTPM の  $\alpha(T)\alpha(pH)$  で置き換え, 温度と pH の複合的影響を計算できるようにした (Table 4-2; 式 (4.30) , (4.35) , (4.44)–(4.46)) . Geider のモデル (Geider *et al.*, 1998) では植物プランクトンの光合成において溶存無機炭素の不足は考慮されていない. これは海洋の植物プランクトンは海水中に豊富に存在する重炭酸イオンを利用するためと考えられる. 多くの淡水の植物プランクトンは C3 代謝を示し, 炭素源として二酸化炭素を用いる (Wetzel, 2001) . 重炭酸イオンの濃度が二酸化炭素の濃度の 10 倍を超えたとき (すなわち, pH が 7.4 を超えたとき), 植物プランクトンはカーボニックアンヒドラーゼ (Carbonic anhydrase) を駆動させて重炭酸イオンを利用する (Wetzel,

2001)．そこで、新たに構築する生態系モデルでは、総一次生産は利用可能な炭素量 ( $\text{pH} < 7.5$  の時は  $[\text{CO}_2^*]$ ,  $\text{pH} > 7.5$  の時は  $[\text{CO}_2^*] + [\text{HCO}_3^-]$ ) を超えないよう制限した．

動物プランクトン、従属栄養性細菌、デトリタス、DOM、アンモニア態窒素、硝酸態窒素の相互作用と動態については Fasham のモデル (Fasham *et al.*, 1990) を修正して用いた (Table 4-2; 式 (4.49) – (4.60))．Fasham のモデル (Fasham *et al.*, 1990) では捕食速度の算定に利用可能な基質量のみが考慮されている．本研究ではこの式を修正し、基質量とバイオマスを考慮したコントラーの式 (Contois, 1959) と CTPM (Rosso *et al.*, 1995) の  $\alpha(T)\pi(\text{pH})$  を組み合わせた式で表現し、温度と pH の複合的影響を計算できるようにした (Table 4-2; 式 (4.50))．従属栄養性細菌 ( $j=1$ )、動物プランクトン ( $j=2,3,4$ ) に対する基質量  $F_j$  は重み係数  $\varepsilon_{jk}$  と有機物濃度  $C_k$  の積和である (Table 4-2; 式 (4.40) – (4.41))．添字の  $k$  ( $k=1-9$ ) は有機物の種類を表す (Table 4-2; 式 (4.41))．また、Fasham のモデルでは窒素成分のみがモデル変数となっているが、本研究では炭素成分、りん成分についても窒素と同様に定式化した．さらに、基質の質によって動物プランクトンの成長率が異なること (Rothhaupt, 1995) を踏まえ、基質の C:N:P 比によらず捕食者は一定の C:N:P 比で基質を同化し、両者の差は体外に排出されたとした Sterner の考え方 (Sterner, 1989) も取り入れた (Table 4-2; 式 (4.49), (4.52))．呼吸速度  $R_{Hj}$  は捕食速度  $I_{\max,j}$  と総成長有効率  $GGE$  (Gross growth efficiency) から与えた (Table 4-2; 式 (4.53), (4.54))．

溶存酸素濃度  $O_2$ 、溶存無機炭素濃度  $\text{DIC}$  は総一次生産量と生物群集呼吸量、水大気境界面のガス輸送量の収支により計算した (Table 4-2; 式 (4.63), (4.66))．光合成の際の炭素固定量に対する酸素放出量の比は photosynthetic quotient (PQ) と呼ばれる．本研究では窒素源によって変化する理論的な PQ 値 (Williams and Robertson, 1991) を適用した．ガス輸送係数の  $k_{O_2}$  と  $k_{CO_2}$  は観測された風速  $U_{10}$  と水温  $T$  を Wanninkhof の式 (Wanninkhof, 1992) に代入することによって求めた．水–大気境界面における二酸化炭素ガス輸送の Enhancement factor

EF は Hoover の式 (Hoover and Berkshire, 1969) を用いた. DO の飽和濃度は関数式 ( $O_2^{sat}=14.159-0.394T+0.0077T^2-0.00006T^3$ ) で与え, 二酸化炭素の溶解度  $L$  は Weiss の式 (Weiss and Price, 1980) で与えた. 水密度  $\rho$  ( $\text{kg m}^{-3}$ ) は水温  $T$  の関数式 ( $\rho=999.8+0.06T-0.000008T^2+0.00005T^3$ ) で与えた. 大気中の二酸化炭素分圧  $p\text{CO}_2$  は 370 ppmv で一定であると仮定した. すべてのモデル式と式中的変数は **Table 4-2** と **Table 4-3** に示し, 使用したモデルパラメータ値は **Table 4-4** に示した. CTPM の生物種ごとの  $\alpha(T)\pi(pH)$  の値は **Figure 4-2** に示した.

#### 4.2.2 モデル有効性検証のための水槽実験

##### 実験装置

2012 年 5 月 31 日に福島県猪苗代湖の天神浜で中性付近の湖水を容器で直接採取し, 20-L の樹脂製容器に詰めた. また, 同日に酸川の酸川野地点で酸性河川水を容器で直接採取し 20-L の樹脂製容器に詰めた. 採取した水は日光が当たらない状態で東京都日野市まで運搬した. 2012 年 6 月 1 日に中性付近の湖水と酸性河川水を混合し, 実験で使用する pH6.5, 5.5, 4.5 の試水を調整した. それぞれの pH に調整するための混合比 (45 L:0.5 L, 45 L:2 L, 45 L:4 L) は滴定曲線により決定した. 20-L のアクリル製水槽 (W 300 mm × L 300 mm × H 275 mm) に各 pH の試水を満たし, 2012 年 6 月 3 日から日の当たる場所に 24 日間置いた (**Figure 4-3**). 試水の過剰な温度上昇を防ぐため, アクリル製水槽の外側に水温調整槽を設置し, 冷水を流した (**Figure 4-3**). 雨の流入を防ぐため, 透明の薄いアクリル製の屋根 (W 420 mm × L 420 mm) をアクリル製水槽の上に 4 本の棒を立てて (L 100 mm) 設置した (**Figure 4-3**). 粒子態物質が沈降しないよう, マグネットスターラーで試水をゆっくりと攪拌した (**Figure 4-3**). 水槽内の水温はサーモクロン G (KN Laboratories) で 30 分ごとに記録し, pH と DO 濃度は, pH 計 (HM21P, TOWA DKK) と DO 計 (DO24P, TOWA DKK) をデータロガー (GL900, GRAPHTEC) に接続して 1 分ごとに記録した. また, 光量子計 (COMPACT-LW, JFE Advantech) を pH5.5 の試水を満たした水槽につりさげ,

PAR の PFD ( $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) を記録した。風速は風速計で 1 分ごとに記録した。水中の化学成分測定のため、100–500 mL の水を一定の期間ごとに水槽からサイホンホースで採取した。水槽の水深はサンプリングと蒸発によって減少するため、毎日記録した。

### 化学成分およびバイオマスの測定方法

湖水、酸性河川水、実験用試水、各水槽から実験中に 3 回採取した試水、そして実験開始から 24 日経過した後の水槽の水の化学成分を分析した。分析項目は全アルカリ度、アンモニア態窒素、硝酸態窒素、亜硝酸態窒素、D-TP、溶存態鉄、溶存態アルミニウム、DOC である。湖水、酸性河川水、実験用試水、24 日経過後の水では T-N、T-P、Chl. *a*、POC、PON も測定した。湖水、酸性河川水、実験開始から 24 日経過した後の水槽の水については植物プランクトン細胞数密度 ( $\text{cells mL}^{-1}$ )、動物プランクトン個体数密度 ( $\text{ind mL}^{-1}$ )、全細菌数 ( $\text{cells mL}^{-1}$ ) も測定した。出現したプランクトンの長径と短径は種ごとに最大 10 回測定した。

全アルカリ度の測定は Gran の方法によった (Gran, 1952)。D-TP と DOC を測定する前にはガラス繊維ろ紙 GF/F (Whatman) を用いてろ過を行い、溶存態鉄、溶存態アルミニウムの測定前にはガラス繊維 GF/C (Whatman) を用いてろ過を行った。POC と PON はろ紙上の懸濁物に 1 M か 6 M の塩酸を添加して炭酸塩を除いたのち、MT-5 (ヤナコ) で測定した。POC、PON 測定用の懸濁物質は試水 50–700 mL をガラス繊維ろ紙 GF/F (Whatman) でろ過して集めた。プランクトン定量用試水には中性ホルマリンを濃度が 3% となるように添加し、重力濃縮を行った後にプランクトンの細胞数、個体数を計数した。また、全細菌数測定用試水にはグルタルアルデヒドを濃度が 1% となるように添加し、DAPI 染色法 (Porter and Feig, 1980) により計数した。

植物プランクトンのバイオマスは細胞数密度 ( $\text{cells mL}^{-1}$ ) と各細胞の炭素含有量 ( $\text{pg C cells}^{-1}$ ) を乗じることにより計算した。炭素含有量は Strathmann の式 (Strathmann, 1967) に測定されたプランクトン細胞の長径、短径から算定した細



胞体積 ( $\mu\text{m}^3 \text{ cells}^{-1}$ ) を代入することによって求めた．動物プランクトンのバイオマスは測定されたサイズから算定した個体の体積 ( $\mu\text{m}^3 \text{ ind}^{-1}$ ) と，密度 1 ( $\text{pg } \mu\text{m}^{-3}$ )，乾燥重量割合 0.1 ( $\text{pg DW pg}^{-1}$ )，炭素含有比率 45% (Andersen and Hessen, 1991) を用いて算定した．細菌のバイオマスは全細菌数 ( $\text{cells mL}^{-1}$ ) に細胞の炭素含有量  $20 \text{ fg C cell}^{-1}$  (Lee and Fuhrman, 1987) を乗じることによって算定した．

## 4.3 結果と考察

### 4.3.1 モデルの有効性

材料と方法に示した水槽実験のケースについてシミュレーションを行い，水槽実験における観測値と比較することによって構築したモデルの有効性を検証した．モデル状態変数の初期値は実験用試水または湖水と酸性河川水の分析結果より以下のように与えた．

湖水では *Fragilaria construens* ( $2.03 \text{ mg C L}^{-1}$ )，*Melosira varians* ( $0.08 \text{ mg C L}^{-1}$ )，そして Chlamydomonadaceae ( $0.02 \text{ mg C L}^{-1}$ ) が植物プランクトンの全バイオマス ( $2.18 \text{ mg C L}^{-1}$ ) の 98% を占めていた．他に出現した植物プランクトン種は，*Peridinium* sp. ( $0.01 \text{ mg C L}^{-1}$ )，*Fragilaria* sp. ( $0.01 \text{ mg C L}^{-1}$ )，*Synedra ulna* ( $0.01 \text{ mg C L}^{-1}$ )，*Cymbella minuta* ( $0.01 \text{ mg C L}^{-1}$ )，*Euglena* sp. ( $0.01 \text{ mg C L}^{-1}$ ) であった．酸性河川水では *Synedra inaequalis*，*Navicula* spp.，*Cymbella minuta* がみられたが全バイオマスは  $0.01 \text{ mg C L}^{-1}$  未満であった．*Melosira varians* は好アルカリ性種 (pH 7.5–8.5) であり，*Fragilaria construens* は中性種 (6.5–7.5) または好アルカリ性種 (7.5–8.5) である (Whitmore, 1989)．*Chlamydomonas reinhardtii* は pH3 以上で成長し，最適 pH は 5.5–8.5 である (Moss, 1973; Messerli *et al.*, 2005)．*Euglena gracilis* は pH3.65 から 9.38 の広い範囲で成長することができ (Moss, 1973)，*Peridinium inconspicuum* は pH5 程度の酸性湖沼の代表的な種とされている (Yan, 1979; Havens and DeCosta, 1987)．そこで，本研究では *Melosira varians* のバイオマスをグループ II の植物プランクトン濃度  $AC_2$  の初期値として与え，*Peridinium* sp. のバイオマスをグループ III の植物プランクトン濃度  $AC_3$  の初期

値として与え、他の植物プランクトンのバイオマスをグループ I の植物プランクトン濃度  $AC_1$  の初期値として与えた。また、湖水では Copepoda ( $0.02 \text{ mg C L}^{-1}$ ) , *Polyarthra trigla vulgaris* ( $0.02 \text{ mg C L}^{-1}$ ) , *Synchaeta* sp. ( $0.01 \text{ mg C L}^{-1}$ ) が動物プランクトンの全バイオマス ( $0.06 \text{ mg C L}^{-1}$ ) の 83%を占めていた。酸性河川水では Amoebida ( $< 0.01 \text{ mg C L}^{-1}$ ) だけが出現した。細菌のバイオマスは湖水、酸性河川水でそれぞれ  $0.05 \text{ mg C L}^{-1}$  と  $0.01 \text{ mg C L}^{-1}$  であった。従属栄養性バクテリア、原生動物、ワムシ類、甲殻類の初期バイオマス  $HC_j$  はこれらの観測値から与えた。モデルにおいて境界条件となる水温、PAR の PFD、風速の観測結果は、水温が  $15.0\text{--}31.5^\circ\text{C}$ 、PAR の時間平均 PFD が  $152\text{--}898 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、時間平均の風速が  $0.0\text{--}3.9 \text{ m s}^{-1}$  であった。

水槽実験では pH と DO 濃度の日周変動が観測された (Figure 4-4) 。光合成は酸素を放出する明反応と二酸化炭素を還元する暗反応から構成されるため、pH と DO 濃度の日周変動は水中で光合成が行われていることを示す。pH6.5 と pH5.5 の系では pH と DO 濃度の両方に日周変動が認められるため、この変動は光合成によって生じているといえる。しかし、pH4.5 の系における pH の日周変動は DO の日周変動を伴っていないため (Figure 4-4) , 光合成以外の反応によって生じたと考えられる。また、モデルによる pH と DO 濃度の 1 時間ごとの計算値は観測値とよく一致していた (Figure 4-4) 。 pH と DO 濃度の計算値が観測値と一致したことは、異なる pH レベルにおける 1 時間毎の総一次生産量と群集呼吸量、水大気境界面を通じたガス輸送量を適切に計算できたことを示している。モデルによる計算結果 (Figure 4-4) より総一次生産速度、群集呼吸速度、ガス輸送速度を求めたところ、実験期間平均の総一次生産速度は  $38\text{--}1188 \mu\text{g C L}^{-1} \text{ day}^{-1}$  であり、群集呼吸速度は  $217\text{--}964 \mu\text{g C L}^{-1} \text{ day}^{-1}$  であった (Table 4-5) 。細菌呼吸速度は  $157\text{--}456 \mu\text{g C L}^{-1} \text{ day}^{-1}$  であり、二酸化炭素の大気から水へのガス輸送速度は  $-488\text{--}+185 \mu\text{g C L}^{-1} \text{ day}^{-1}$  であった (Table 4-5) 。呼吸速度に対する一次生産速度の割合 (P/R 比) は pH6.5 の系のみ 1 を超え、他のタンクは 1 より小さかった (Table 4-5) 。これは、pH5.5 と pH4.5 の系において観測された DO 濃度が飽和

DO 濃度 (Figure 4-4 の破線) よりも低くなっているためである。また、pH4.5 の系における総一次生産速度は pH6.5 の系の約 30 分の 1 であった。この値は中性付近の湖水で見つかった植物プランクトン群集の総一次生産が pH4.5 の条件で厳しく制限されたことを示している。

実験開始から 24 日後の水中の植物プランクトンのバイオマスは次のとおりであった。pH6.5 の水槽では, *Fragilaria construens* ( $1.83 \text{ mg C L}^{-1}$ ), *Melosira varians* ( $0.31 \text{ mg C L}^{-1}$ ), *Tetraspora lacustris* ( $0.10 \text{ mg C L}^{-1}$ ), *Oedogonium* sp. ( $0.04 \text{ mg C L}^{-1}$ ), *Anabaena* sp. ( $0.03 \text{ mg C L}^{-1}$ ), *Nitzschia* spp. ( $0.03 \text{ mg C L}^{-1}$ ), *Geminella* sp. ( $0.03 \text{ mg C L}^{-1}$ ) が全植物プランクトンバイオマス ( $2.44 \text{ mg C L}^{-1}$ ) の 97%を占めた。pH5.5 の水槽では *Fragilaria construens* ( $1.40 \text{ mg C L}^{-1}$ ), *Oedogonium* sp. ( $0.50 \text{ mg C L}^{-1}$ ), *Nitzschia* spp. ( $0.02 \text{ mg C L}^{-1}$ ), *Gonatozygon* sp. ( $0.02 \text{ mg C L}^{-1}$ ), *Scenedesmus* spp. ( $0.02 \text{ mg C L}^{-1}$ ) が植物プランクトンの全バイオマス ( $1.99 \text{ mg C L}^{-1}$ ) の 98%を占めた。pH4.5 の水槽では *Fragilaria construens* ( $0.54 \text{ mg C L}^{-1}$ ), *Gloeocystis gigas* ( $0.37 \text{ mg C L}^{-1}$ ), *Oedogonium* sp. ( $0.17 \text{ mg C L}^{-1}$ ), *Tabellaria fenestrata* ( $0.02 \text{ mg C L}^{-1}$ ) が植物プランクトンの全バイオマス ( $1.12 \text{ mg C L}^{-1}$ ) の 98%を占めた。いくつかの種は湖水に出現しなかった種であった。*Anabaena* sp. は好アルカリ性種であり, *Tabellaria fenestrata* は好酸性種である (Whitmore, 1989; 青山 他, 1990)。 *Gloeocystis gigas* は pH5.2–7.4 の池に広く分布し (今津, 1979), *Oedogonium* sp. は pH5 で鉛を最もよく吸収する (Gupta and Rastogi, 2008)。そこで, 本研究では *Anabaena* sp. をグループ II, *Tabellaria fenestrata*, *Gloeocystis gigas*, *Oedogonium* sp. をグループ III として植物プランクトンのバイオマスを合計し, 計算値と比較した (Figure 4-5)。実験開始から 24 日後の植物プランクトンの全バイオマスは観測値とよく一致していた (Figure 4-5)。グループ I のバイオマスは pH が低くなるにつれて少なくなり, グループ II のバイオマスは pH6.5 の系だけ増加した。グループ III のバイオマスは pH4.5, 5.5 の系で増加した。各グループの 24 日後のバイオマスの計算値は観測値に近かった (Figure 4-5)。実験期間の途中では植物プランクトンのバイオマス計算値と観測

値の比較がなされておらず、モデルの検証は十分とはいえないが、少なくとも各グループ (I,II,III) の 24 日間の総一次生産量とバイオマスの損失量 (群集呼吸量と捕食量) は適切に計算されたといえる (Figure 4-5) . 実験開始から 24 日後に pH6.5, 5.5, 4.5 の水槽で優占していた動物プランクトンはそれぞれ、原生動物の *Centropyxis aculeata* ( $0.02 \text{ mg C L}^{-1}$ ) , 甲殻類の *Eucyclops serrulatus* ( $0.27 \text{ mg C L}^{-1}$ ) , ワムシ類の *Monostyla lunaris* ( $0.11 \text{ mg C L}^{-1}$ ) であった. また、実験開始から 24 日後の従属栄養性細菌は  $0.04\text{--}0.08 \text{ mg C L}^{-1}$  であった. ワムシ類の pH 6.5 と pH 5.5 の系における計算結果は観測値よりも高く、pH 5.5 の系における甲殻類の計算結果は観測値よりも少なかった (Figure 4-5) . 動物プランクトンの動態計算には水温や pH, 餌の量以外にも生態系モデルにおいて考慮すべき要因があると考えられる.

pH と DO の 1 時間毎の計算結果 (Figure 4-4) と 24 日後の植物プランクトンのバイオマス計算結果 (Figure 4-5) より、構築した生態系モデルは、異なる pH レベルにおける植物プランクトンの総一次生産量、生物群集の呼吸量、水大気境界面を通じたガス輸送量を適切に計算できることが示された.

#### 4.3.2 モデルの実湖沼への適用可能性

pH が連続的に変化する湖沼へのモデル適用の可能性を検討するため、連続的にアルカリ度が変化した場合のモデル応答について、Table 4-4 のモデルパラメータを用いて調べた. 検討ケースは 20-L のアクリル製の水槽に湖水を満たした仮想的な 50 日間の実験である. 初期 pH は 5.0, 全アルカリ度は  $0 \text{ mmol kg}^{-1}$  とした. 初期の栄養塩濃度は植物プランクトンの成長に十分な量がある (アンモニア態窒素,  $0.2 \text{ mg N L}^{-1}$ ; 硝酸態窒素,  $0.6 \text{ mg N L}^{-1}$ ; リン酸態りん,  $0.1 \text{ mg P L}^{-1}$ ) とした. 水温は 1-40 日は  $25^{\circ}\text{C}$ , 41-50 日は  $30^{\circ}\text{C}$  とした. PAR の PFD の日周変動 ( $0\text{--}900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) は実験期間 (1-50 日) を通じて同じとした. 全アルカリ度は 11, 21, 31 日に  $0.03 \text{ mmol kg}^{-1}$  だけ上昇するとした.

計算結果は、グループ III の植物プランクトンは 1-20 日に優占しており、グ

グループ I の植物プランクトンは 21–40 日に優占し、グループ II は水温上昇後の 41–50 日に優占した (**Figure 4–6**) . 植物プランクトンの全バイオマスは pH 上昇につれて上昇した;  $1.01 \text{ mg C L}^{-1} \text{ (day 20)} < 2.40 \text{ mg C L}^{-1} \text{ (day 30)} < 2.91 \text{ mg C L}^{-1} \text{ (day 40)} < 3.07 \text{ mg C L}^{-1} \text{ (day 50)}$ . DO の日周変動も pH 上昇につれて大きくなった. 各グループの植物プランクトンのモデルパラメータは CTPM のパラメータ以外は同じである. pH が上昇するにつれて植物プランクトンの全バイオマスが増加したのは、pH 上昇によって利用可能な溶存態無機炭素量が増えるためと考えられる. 段階的にアルカリ度が変化した場合のモデルの応答 (**Figure 4–6**) より、構築した生態系モデルは酸性化やアルカリ化が進行する湖沼に適用可能であるといえる.

#### 4.4 まとめ

新たに構築した生態系モデルは、3 つの異なる pH レベル (pH6.5, 5.5, 4.5) における総一次生産、生物群集呼吸、水大気境界面を通じたガス輸送を適切に計算できることが示された. また、基本的なモデル応答を調べた結果、新たな生態系モデルは pH の酸性化やアルカリ化が観測されている湖沼に適用可能であることが示された.

**Table 4–1** Model state variables and boundary condition ( $T$ ,  $E_0$ , and  $U_{10}$ ) given from observation.

Variable	Definition	Unit
$pH$	Water pH	
$TA$	Total alkalinity	$\text{mol (kg-soln)}^{-1}$
$Fe^{3+}$	Dissolved iron	$\text{g Fe m}^{-3}$
$Al^{3+}$	Dissolved aluminum	$\text{g Al m}^{-3}$
$DIC$	Dissolved inorganic carbon	$\text{g C m}^{-3}$
$P_T$	Total phosphate	$\text{g P m}^{-3}$
$Si_T$	Total silicate	$\text{g Si m}^{-3}$
$NH_{3T}$	Ammonia	$\text{g N m}^{-3}$
$S_T$	Total sulfate	$\text{g S m}^{-3}$
$NO_3$	Nitrate	$\text{g N m}^{-3}$
$Hy$	Hydroxide of iron and aluminum	$\text{mol (kg-soln)}^{-1}$
$P_{AD}$	Adsorbed phosphate on hydroxide	$\text{mol (kg-soln)}^{-1}$
$O_2$	Dissolved oxygen	$\text{g O}_2 \text{ m}^{-3}$
$AC_i$	Carbon content of phytoplankton of $i$	$\text{g C m}^{-3}$
$AN_i$	Nitrogen content of phytoplankton of $i$	$\text{g N m}^{-3}$
$AP_i$	Phosphorus content of phytoplankton of $i$	$\text{g P m}^{-3}$
$chl_i$	Chlorophyll $a$ of phytoplankton of $i$	$\text{g Chl. } a \text{ m}^{-3}$
$HC_j$	Carbon content of heterotrophic organism of $j$	$\text{g C m}^{-3}$
$HN_j$	Nitrogen content of heterotrophic organism of $j$	$\text{g N m}^{-3}$
$HP_j$	Phosphorus content of heterotrophic organism of $j$	$\text{g P m}^{-3}$
$DETC$	Carbon content of detritus	$\text{g C m}^{-3}$
$DETN$	Nitrogen content of detritus	$\text{g N m}^{-3}$
$DETP$	Phosphorus content of detritus	$\text{g P m}^{-3}$
$LDOC$	Carbon content of labile DOM	$\text{g C m}^{-3}$
$LDON$	Nitrogen content of labile DOM	$\text{g N m}^{-3}$
$LDOP$	Phosphorus content of labile DOM	$\text{g P m}^{-3}$
$RDOC$	Carbon content of refractory DOM	$\text{g C m}^{-3}$
$RDON$	Nitrogen content of refractory DOM	$\text{g N m}^{-3}$
$RDOP$	Phosphorus content of refractory DOM	$\text{g P m}^{-3}$
$T$	Water temperature	$^{\circ}\text{C}$
$E_0$	Photon Flux density (photosynthetic activated radiation)	$\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
$U_{10}$	Wind velocity at 10 m above the ground	$\text{m s}^{-1}$

**Table 4–2** Model Equations.

Formulation	
■ pH simulation model	
<b>a) Dissociation reaction of acid and base</b> (DOE, 1994; Cole and Wells, 2011)	
$  \begin{aligned}  TA &= [\text{HCO}_3^-] + 2[\text{CO}_3^{2-}] + [\text{OH}^-] + [\text{HPO}_4^{2-}] + 2[\text{PO}_4^{3-}] + [\text{SiO}(\text{OH})_3^-] + [\text{NH}_3] \\  &\quad - [\text{H}^+]_{\text{F}} - [\text{HSO}_4^{2-}] - [\text{H}_3\text{PO}_4] \\  &= f([\text{H}^+], DIC, NH_{3T}, P_T, Si_T, S_T, K)  \end{aligned}  $	(4.1)
$  [\text{HCO}_3^-] + 2[\text{CO}_3^{2-}] = \frac{K_1[\text{H}^+] + 2K_1K_2}{[\text{H}^+]^2 + K_1[\text{H}^+] + K_1K_2} \cdot [DIC]  $	(4.2)
$  [\text{OH}^-] = K_w / [\text{H}^+]  $	(4.3)
$  \begin{aligned}  [\text{HPO}_4^{2-}] + 2[\text{PO}_4^{3-}] - [\text{H}_3\text{PO}_4] &= \\  &\quad \frac{K_{1P}K_{2P}[\text{H}^+] + 2K_{1P}K_{2P}K_{3P} - [\text{H}^+]^3}{[\text{H}^+]^3 + K_{1P}[\text{H}^+]^2 + K_{1P}K_{2P}[\text{H}^+] + K_{1P}K_{2P}K_{3P}} [P_T]  \end{aligned}  $	(4.4)
$  [\text{NH}_3] = \frac{1}{1 + [\text{H}^+]/K_{\text{NH}_3}} [\text{NH}_{3T}]  $	(4.5)
$  [\text{SiO}(\text{OH})_3^-] = \frac{1}{1 + [\text{H}^+]/K_{\text{Si}}} [Si_T]  $	(4.6)
$  [\text{H}^+]_{\text{F}} = \frac{[\text{H}^+]}{1 + [S_T]/K_S}  $	(4.7)
$  [\text{HSO}_4^{2-}] = \frac{1}{1 + K_S/[\text{H}^+]_{\text{F}}} [S_T]  $	(4.8)
$  K_1 = [\text{H}^+] \cdot [\text{HCO}_3^-] / [\text{CO}_2^*] = K_1^* \gamma_{\text{CO}_2^*} / \gamma_{\text{H}^+} \gamma_{\text{HCO}_3^-}  $	(4.9)
$  K_2 = [\text{H}^+] \cdot [\text{CO}_3^{2-}] / [\text{HCO}_3^-] = K_2^* \gamma_{\text{HCO}_3^-} / \gamma_{\text{H}^+} \gamma_{\text{CO}_3^{2-}}  $	(4.10)
$  K_w = [\text{H}^+] \cdot [\text{OH}^-] = K_w^* / \gamma_{\text{H}^+} \gamma_{\text{OH}^-}  $	(4.11)
$  K_{1P} = [\text{H}^+] \cdot [\text{H}_2\text{PO}_4^-] / [\text{H}_3\text{PO}_4] = K_{1P}^* \gamma_{\text{H}_3\text{PO}_4} / \gamma_{\text{H}^+} \gamma_{\text{H}_2\text{PO}_4^-}  $	(4.12)
$  K_{2P} = [\text{H}^+] \cdot [\text{HPO}_4^{2-}] / [\text{H}_2\text{PO}_4^-] = K_{2P}^* \gamma_{\text{H}_2\text{PO}_4^-} / \gamma_{\text{H}^+} \gamma_{\text{HPO}_4^{2-}}  $	(4.13)
$  K_{3P} = [\text{H}^+] \cdot [\text{PO}_4^{3-}] / [\text{HPO}_4^{2-}] = K_{3P}^* \gamma_{\text{HPO}_4^{2-}} / \gamma_{\text{H}^+} \gamma_{\text{PO}_4^{3-}}  $	(4.14)
$  K_{\text{NH}_3} = [\text{H}^+] \cdot [\text{NH}_3] / [\text{NH}_4^+] = K_{\text{NH}_3}^* \gamma_{\text{NH}_4^+} / \gamma_{\text{H}^+} \gamma_{\text{NH}_3}  $	(4.15)

**Table 4–2 (Continue)**

Formulation	
$K_{Si} = [H^+] \cdot [SiO(OH)_3^-] / [Si(OH)_4]$	(4.16)
$K_S = [H^+]_F \cdot [SO_4^{2-}] / [HSO_4^-] = K_S^* \gamma_{HSO_4^-} / \gamma_{H_F^+} \gamma_{SO_4^{2-}}$	(4.17)
<b>b) Thermodynamic dissociation constants</b> (Bates and Pinching, 1949; Millero, 1979; Yao and Millero, 1995)	
$\ln K_1^* = 290.9097 - 14554.21 / (273.15 + T) - 45.0575 \ln(273.15 + T)$	(4.18)
$\ln K_2^* = 207.6548 - 11843.79 / (273.15 + T) - 33.6485 \ln(273.15 + T)$	(4.19)
$\ln K_W^* = 148.9802 - 13847.26 / (273.15 + T) - 23.6521 \ln(273.15 + T)$	(4.20)
$\ln K_{IP}^* = 115.54 - 4576.752 / (273.15 + T) - 18.453 \ln(273.15 + T)$	(4.21)
$\ln K_{2P}^* = 172.1033 - 8814.715 / (273.15 + T) - 27.927 \ln(273.15 + T)$	(4.22)
$\ln K_{3P}^* = -18.126 - 3070.75 / (273.15 + T)$	(4.23)
$\ln K_{Si} = 117.4 - 8904.2 / (273.15 + T) - 19.334 \ln(273.15 + T)$ $+ (3.5913 - 458.79 / (273.15 + T)) IONS^{0.5}$ $+ (-1.5998 - 188.74 / (273.15 + T)) IONS$ $+ (0.07871 - 12.1652 / (273.15 + T)) IONS^2$	(4.24)
$\ln K_S^* = 141.328 - 4276.1 / (273.15 + T) - 23.093 \ln(273.15 + T)$	(4.25)
$\log K_{NH_3}^* = 6.1848 - 1743.57 / (273.15 + T) - 0.017060(273.15 + T)$	(4.26)
<b>c) Total alkalinity</b> (Wolf-Gladrow <i>et al.</i> , 2007)	
$\frac{dT_A}{dt} = 3 \left( \frac{d[Fe^{3+}]}{dt} + \frac{d[Al^{3+}]}{dt} \right) + \left( \frac{d[NH_{3T}]}{dt} - \frac{d[NO_3]}{dt} - \frac{d[P_T]}{dt} \right)$	(4.27)
$\frac{d[X]}{dt} = \begin{cases} -k_t \frac{(\Omega - 1) K_{SP,X}}{[OH^-]^3} & (\Omega > 1) \\ 0 & (\Omega < 1) \end{cases}$	(4.28)
$\Omega = \frac{[X][OH^-]^3}{K_{SP,X}} \quad (X = Fe^{3+} \text{ or } Al^{3+})$	(4.29)
<b>■ Cardinal temperature and pH model</b> (CTPM; Rosso <i>et al.</i> , 1995)	
$\mu = \mu_{opt} \tau(T) \pi(pH)$	(4.30)



**Table 4–2 (Continue)**

Formulation

$$\tau(T) = \frac{(T - T_{\max})(T - T_{\min})^2}{(T_{\text{opt}} - T_{\min})[(T_{\text{opt}} - T_{\min})(T - T_{\text{opt}}) - (T_{\text{opt}} - T_{\max})(T_{\text{opt}} + T_{\min} - 2T)]} \quad (4.31)$$

$$\pi(pH) = \frac{(pH - pH_{\min})(pH - pH_{\max})}{(pH - pH_{\min})(pH - pH_{\max}) - (pH - pH_{\text{opt}})^2} \quad (4.32)$$

■ Phytoplankton dynamics (Modified Geider's model (Geider *et al.*, 1998))

**a) Carbon content**

$$\frac{1}{AC_i} \frac{dAC_i}{dt} = P_i^C (1 - PER) - R_{A,i} - M_{A,i} - \frac{G_i}{AC_i} \quad (4.33)$$

$$P_i^C = P_{\max,j}^C \left[ 1 - \exp \left( \frac{-\alpha^{chl}(chl_i/AC_i)E_0}{P_{\max,j}^C/3600} \right) \right] \quad (4.34)$$

$$P_{\max,i}^C = P_{\text{ref},i}^C \sigma_i \tau_i(T) \pi_i(pH) \quad (4.35)$$

$$R_{A,i} = RA_{\min} + RA_{\text{ref}} \frac{QN_i - QN_{\min}}{QN_{\max} - QN_{\min}} \quad (4.36)$$

$$\sigma_i = \min \left( \frac{QN_i - QN_{\min}}{QN_{\max} - QN_{\min}}, \frac{QP_i - QP_{\min}}{QP_{\max} - QP_{\min}} \right) \quad (4.37)$$

$$M_{A,i} = \begin{cases} M_{A,\min} & (AC_i < AC_L) \\ M_{A,\min} + \tau_i(T) \pi_i(pH) M_{A,\text{ref}} & (AC_L < AC_i < AC_U) \\ M_{A,\min} + M_{A,\text{ref}} & (AC_U < AC_i) \end{cases} \quad (4.38)$$

$$G_k = \sum_{j=1}^4 I_{\max,j} \tau_{3+j}(T) \pi_{3+j}(pH) \frac{\varepsilon_{jk} C_k}{K_j HC_j + F_j} HC_j \quad (k=1-9) \quad (4.39)$$

$$\mathbf{F} = \begin{pmatrix} F_1 \\ \vdots \\ F_4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \varepsilon_{11} & \cdots & \varepsilon_{19} \\ \vdots & \varepsilon_{jk} & \vdots \\ \varepsilon_{41} & \cdots & \varepsilon_{49} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} C_1 \\ \vdots \\ C_9 \end{pmatrix} = \mathbf{\varepsilon} \mathbf{C} \quad (4.40)$$

$$\mathbf{C}^T = (AC_1 \quad AC_2 \quad AC_3 \quad HC_1 \quad HC_2 \quad HC_3 \quad HC_4 \quad DETC \quad LDOC) \quad (4.41)$$

**Table 4–2 (Continue)**

**Formulation**

**b) Nitrogen and phosphorus content (X=N or P)**

$$\frac{1}{AX_i} \frac{dAX_i}{dt} = \frac{V_{X,i}}{QX_i} - P_i^C \cdot PER - RA_{\min} - M_{A,i} - \frac{G_i}{AC_i} \quad (4.42)$$

$$V_{N,i} = V_{NH3,i} + V_{NO3,i} \quad (4.43)$$

$$V_{NH3,i} = UN_{\max} \frac{NH_{3T}}{K_{NH3} + NH_{3T}} \left( \frac{QN_{\max} - QN_i}{QN_{\max} - QN_{\min}} \right)^n \tau_i(T) \pi_i(PH) \quad (4.44)$$

$$V_{NO3,i} = UN_{\max} \frac{NO_3 \exp(-\phi \cdot \rho[NH_{3T}])}{K_{NO3} + NO_3} \left( \frac{QN_{\max} - QN_i}{QN_{\max} - QN_{\min}} \right)^n \tau_i(T) \pi_i(PH) \quad (4.45)$$

$$V_{P,i} = UP_{\max} \frac{P_T}{K_{PO4} + P_T} \left( \frac{QP_{\max} - QP_i}{QP_{\max} - QP_{\min}} \right)^n \tau_i(T) \pi_i(PH) \quad (4.46)$$

**c) Chlorophyll *a***

$$\frac{1}{Chl_i} \frac{dChl_i}{dt} = \frac{1}{Chl_i} \rho_{Chl} \frac{V_{N,i}}{QN_i} AN_i \cdot V - RA_{\min} - M_{A,i} - \frac{G_i}{AC_i} \quad (4.47)$$

$$\rho_{Chl} = \theta_{\max}^N \left( \frac{P_i^C / 3600}{\alpha^{chl} (chl_i / AC_i) E_0} \right) \quad (4.48)$$

■ Zooplankton, heterotrophic bacteria, detritus, DOM, ammonia, and nitrite dynamics (Modified Fasham's model (Fasham *et al.*, 1990))

**a) Heterotrophic bacteria and zoo plankton (X=C or N or P)**

$$\frac{1}{HX_j} \frac{dHX_j}{dt} = \frac{1}{HX_j} (I_j^X + B_j^X) AE_{X,j} - R_{H,j} - M_{H,j} - \frac{G_{3+j}}{HC_j} \quad (4.49)$$

$$I_j^C = \sum_{k=1}^9 \left[ I_{\max,j} \tau_j(T) \pi_j(pH) \frac{\varepsilon_{jk} C_k}{K_j HC_j + F_j} HC_j \right] \quad (4.50)$$

$$B_1^X = (I_1^C XCR_4 - I_1^X) \quad (4.51)$$

$$\begin{cases} AE_{Y,j} = 1 \\ AE_{X,j} = \frac{(I_j^Y + B_j^Y) XCR_{3+j}}{(I_j^X + B_j^X) YCR_{3+j}} \end{cases} \quad (4.52)$$

*Y*, limiting element from a view of food composition (C:N:P) and body composition (C:N:P).

**Table 4-2 (Continue)**

Formulation

$$R_{H,j} = I_{\max,j} \times \max(\tau\pi_{\min}, \tau_j(T)\pi_j(pH))(1 - GGE) - M_{H,j} \quad (4.53)$$

$$GGE = GGE_{\min} + (GGE_{\max} - GGE_{\min}) \times \min\left(1, \frac{1.0 - \tau_j(T)\pi_j(pH)}{1.0 - \tau\pi_{\min}}\right) \quad (4.54)$$

**b) Detritus (X=C or N or P)**

$$\begin{aligned} \frac{1}{DETX} \frac{dDETX}{dt} = \\ \frac{1}{DETX} \left[ \sum_i M_{A,i} AX_i + \sum_j \{M_{H,j} HX_j + (1 - AE_{X,j}) I_j^X\} - G_8 XCR_8 \right] \end{aligned} \quad (4.55)$$

**c) Dissolve organic matter (X=C or N or P)**

$$\frac{1}{LDOX} \frac{dLDOX}{dt} = \frac{1}{LDOX} \left[ \sum_i P_i^C AX_i \cdot PER - G_9 XCR_9 \right] \quad (4.56)$$

$$\frac{1}{RDOX} \frac{dRDOX}{dt} = \frac{1}{RDOX} \left[ \sum_j R_{H,j} HC_j \beta \cdot XCR_{10} \right] \quad (4.57)$$

**d) Inorganic matter**

$$\begin{aligned} \frac{dNH_{3T}}{dt} = \sum_i \left( -\frac{V_{NH3,i}}{QN_i} AN_i \right) + \sum_j \left[ R_{H,j} HN_j \left( 1 - \frac{\beta \cdot NCR_{10}}{NCR_{3+j}} \right) \right] \\ - g_{Nit} \frac{NH_{3T}}{K_{Nit} + NH_{3T}} \tau_8(T) \pi_8(PH) B_{Nit} \lambda_N - B_1^N \end{aligned} \quad (4.58)$$

$$\frac{dNO_3}{dt} = \sum_i \left( -\frac{V_{NO3,i}}{QN_i} AN_i + R_{A,\min} AN_i \right) + g_{Nit} \frac{NH_4}{K_{Nit} + NH_4} \tau_8(T) \pi_8(PH) B_{Nit} \lambda_N \quad (4.59)$$

$$\begin{aligned} \frac{dP_T}{dt} = \sum_i \left( -\frac{V_{P,i}}{QP_i} AP_i + R_{A,\min} AP_i \right) + \sum_j \left[ R_{H,j} HP_j \left( 1 - \frac{\beta \cdot PCR_{10}}{PCR_{3+j}} \right) \right] - B_1^P \\ - k_i \max(0, ADS \cdot Hy - P_{AD}) \rho \times 30.97 \end{aligned} \quad (4.60)$$

$$\frac{dP_{AD}}{dt} = k_i \max(0, ADS \cdot Hy - P_{AD}) \quad (4.61)$$

$$\frac{dHy}{dt} = -\frac{d[Fe^{3+}]}{dt} - \frac{d[Al^{3+}]}{dt} \quad (4.62)$$

**Table 4–2 (Continue)**

Formulation

**e) Dissolved oxygen and dissolved inorganic carbon** (Williams and Robertson, 1991; Wanninkhof 1992; Hoover and Berkshire, 1969; Weiss and Price, 1980; Smith, 1985)

$$\begin{aligned} \frac{dO_2}{dt} = \sum_i \frac{32}{12} \left[ P_i^C AC_i PQ - \frac{R_{A,i} AC_i}{RQ} \right] - \sum_j \frac{32}{12} \left[ \frac{R_{H,j} HC_j}{RQ} \right] \\ + 0.01 \cdot \frac{A}{V} k_{O_2} (O_2^{sat} - O_2) \end{aligned} \quad (4.63)$$

$$PQ = 1.08 + 2 \left( \frac{1}{14} \sum_i \frac{V_{NO3,i}}{QN_i} AN_j \right) / \left( \frac{1}{12} \sum_i P_i^C AC_i \right) \quad (4.64)$$

$$k_{O_2} = \max \left( \frac{D_{O_2}}{\delta_{max}}, 0.45 \times u_{10}^{1.64} \left( \frac{1800.6 - 120.10T + 3.7818T^2 - 0.047608T^3}{600} \right)^{-0.5} \right) \times 3600 \quad (4.65)$$

$$\begin{aligned} \frac{dDIC}{dt} = \sum_i (-P_i^C + R_{A,j}) AC_i + \sum_j R_{H,j} HC_j (1 - \beta) \\ + 12 \times 0.01 \cdot \frac{A}{V} k_{CO_2} EF \rho (L \cdot pCO_2 - [CO_2^*]) \end{aligned} \quad (4.66)$$

$$k_{CO_2} = \max \left( \frac{D_{CO_2}}{\delta_{max}}, 0.45 \times u_{10}^{1.64} \left( \frac{1911.1 - 118.11T + 3.4527T^2 - 0.041320T^3}{600} \right)^{-0.5} \right) \times 3600 \quad (4.67)$$

$$EF = \tau_{CO_2} / \left\{ \tau_{CO_2} - 1 + \tanh \left[ \left( \frac{r\tau}{D_{CO_2}} \right)^{0.5} \delta \right] / \left( \frac{r\tau}{D_{CO_2}} \right)^{0.5} \delta \right\} \quad (4.68)$$

$$\tau_{CO_2} - 1 = \frac{[H^+]^2}{K_1 K_2 + K_1 [H^+]} \quad (4.69)$$

$$r = 0.037 + 8.5 \rho K_w / [H^+] \quad (4.70)$$

$$\delta = D_{CO_2} / (k_{CO_2} / 3600) \quad (4.71)$$

$$\begin{aligned} \ln L = -160.7333 + 215.4152 \times 100 / (273.15 + T) \\ + 89.892 \ln((273.15 + T) / 100) \\ - 1.47759((273.15 + T) / 100)^2 \end{aligned} \quad (4.72)$$

**Table 4–3** Symbol in model equations.

Symbol	Definition	Unit
$AE_{Xj}$	Assimilation efficiency of component $X$ for heterotrophic organism $j$ .	-
$B_I^N$	Ammonia uptake by heterotrophic bacteria	$\text{g N m}^{-3} \text{h}^{-1}$
$B_I^P$	Phosphate uptake by heterotrophic bacteria	$\text{g P m}^{-3} \text{h}^{-1}$
$\mathbf{C}$	Matrix of $C_k$	$\text{g C m}^{-3}$
$C_k$	Concentration of biotic and abiotic organic carbon	$\text{g C m}^{-3}$
$\delta$	Stagnant film thickness at air water interface	cm
$EF$	Enhanced factor for carbon dioxide gas transfer	
$\mathbf{F}$	Matrix of $F_j$	$\text{g C m}^{-3}$
$F_j$	Concentration of food for heterotrophic organism $j$	$\text{g C m}^{-3}$
$G_k$	Grazed biomass of species $k$	$\text{g C m}^{-3} \text{h}^{-1}$
$GGE$	Gross growth efficiency	
$I_j^X$	Mass of grazed food by heterotrophic organisms $j$ ( $X=C$ or $N$ or $P$ )	$\text{g X m}^{-3} \text{h}^{-1}$
$K$ or $K_X$	Stoichiometric dissociation constant	$(\text{mol (kg-soln)}^{-1})^x$
$K_X^*$	Thermodynamic dissociation constant	$(\text{mol (kg-soln)}^{-1})^x$
$k_{CO_2}$	Gas transfer constant for carbon dioxide	$\text{cm h}^{-1}$
$k_{O_2}$	Gas transfer constant for oxygen	$\text{cm h}^{-1}$
$L$	Carbon dioxide gas solubility in water	$\text{mol (kg-soln)}^{-1}$ $\text{ppmv}^{-1}$
$M_{A,i}$	Mortality rate of phytoplankton of $i$	$\text{h}^{-1}$
$\mu$	Specific growth rate	$\text{h}^{-1}$
$\mu_{opt}$	Maximum value of $\mu$	$\text{h}^{-1}$
$NCR_8$	Weight N:C ratio of labile DOM	$\text{g N (g C)}^{-1}$
$NCR_9$	Weight N:C ratio of refractory DOM	$\text{g N (g C)}^{-1}$
$O_2^{sat}$	Concentration of saturated dissolved oxygen	$\text{g O m}^{-3}$
$P_i^C$	Carbon specific photosynthesis rate	$\text{h}^{-1}$
$P_{max,i}^C$	Maximum value of $P_i^C$ at given temperature and pH	$\text{h}^{-1}$
$PCR_8$	Weight P:C ratio of labile DOM	$\text{g P (g C)}^{-1}$
$PCR_9$	Weight P:C ratio of refractory DOM	$\text{g P (g C)}^{-1}$
$PQ$	Photosynthetic quotient	$\text{mol O}_2 (\text{mol C})^{-1}$
$\pi(pH)$	pH response function	
$QN_i$	N:C ratio by weight in phytoplankton species of $i$	$\text{g N (g C)}^{-1}$
$QP_i$	P:C ratio by weight in phytoplankton of $i$	$\text{g P (g C)}^{-1}$
$r$	Hydration rate of the $\text{CO}_2$ dissolving reactions (i.e., $\text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2 \rightarrow \text{H}_2\text{CO}_3$ , and $\text{OH}^- + \text{CO}_2 \rightarrow \text{HCO}_3^-$ )	$\text{s}^{-1}$

**Table 4–3 (Continue)**

Symbol	Definition	Unit
$R_{A,i}$	Respiration rate by phytoplankton of $i$	$\text{h}^{-1}$
$R_{H,j}$	Respiration rate by heterotrophic organism of $j$	$\text{h}^{-1}$
$\rho_{chl}$	Chl. $a$ synthesis regulation term	$\text{g Chl. } a (\text{g N})^{-1}$
$\sigma_i$	Nutrient limitation function	
$\tau(T)$	Temperature function	
$\tau_{CO2}$	The term in Hoover equation	
$V$	Water volume	$\text{m}^3$
$V_{N,i}$	Nitrogen uptake rate by phytoplankton of $i$	$\text{g N (g C)}^{-1} \text{h}^{-1}$
$V_{NH3,i}$	Ammonia uptake rate by phytoplankton of $i$	$\text{g N (g C)}^{-1} \text{h}^{-1}$
$V_{NO3,i}$	Nitrate and nitrite uptake rate by phytoplankton of $i$	$\text{g N (g C)}^{-1} \text{h}^{-1}$
$V_{P,i}$	Phosphorus uptake rate by phytoplankton of $i$	$\text{g P (g C)}^{-1} \text{h}^{-1}$
$\Omega$	Degree of saturation of dissolved iron (or aluminum)	
$[X]$	Concentration of component X	$\text{mol (kg-soln)}^{-1}$

**Table 4–4** Value of model parameters.

Parameter	Definition	Unit	value	Reference
$A$	Area of air-water interface	$m^2$	0.0841	
$AC_L$	Lower value of phytoplankton biomass	$g\ C\ m^{-3}$	0.2	Calibrated
$AC_U$	Upper value of phytoplankton biomass	$g\ C\ m^{-3}$	2.0	Calibrated
$\alpha^{chl}$	Chl-specific light absorption coefficient	$g\ C\ m^2\ (g\ Chl.\ a\ \mu mol\ photons)^{-1}$	$1.0 \times 10^{-5}$	Geider <i>et al.</i> , 1998
$ADS$	Adsorption coefficient of phosphate	$mol\ P\ (mol\ hydroxide)^{-1}$	0.02	Fujita and Nakamura, 2007a; Fukusima prefectural institute of environmental research, 2006–2010
$B_{nit}$	Biomass of nitrifying bacteria	$g\ C\ m^{-3}$	0.01 (Const)	Assumed
$\beta$	Conversion ratio of lost $HC_j$ to $RDOC$	-	0.10	Calibrated
$D_{CO_2}$	Molecular diffusivity of carbon dioxide ( $CO_2$ )	$cm^2\ s^{-1}$	$1.64 \times 10^{-5}$	
$D_{O_2}$	Molecular diffusivity of oxygen ( $O_2$ )	$cm^2\ s^{-1}$	$2.06 \times 10^{-5}$	
$\delta_{max}$	Maximum stagnant film thickness	cm	0.072	Smith, 1985
$\epsilon$	Matrix of weighted coefficient $\epsilon_{ij}$		See below the table	Calibrated
$g^{Nit}$	Maximum growth rate of nitrifying bacteria	$h^{-1}$	0.058	Antoniou <i>et al.</i> , 1990
$GGE_{max}$	Maximum value for $GGE$		0.7 ( $j=1$ ), 0.6 ( $j=2,3,4$ )	Verity, 1985; Servais <i>et al.</i> , 1985
$GGE_{min}$	Minimum value for $GGE$		0.4 ( $j=1,2,3,4$ )	Verity, 1985; Servais <i>et al.</i> , 1985
$\gamma$	activity coefficient		$H^+$ , 0.947; $HCO_3^-$ , 0.943; $CO_3^{2-}$ , 0.792, $OH^-$ , 0.943; $H_2PO_4^-$ , 0.943; $HPO_4^{2-}$ , 0.790; $PO_4^{3-}$ , 0.588; $NH_4^+$ , 0.942; $HSO_4^-$ , 0.943; $H_2O$ , 1.000; $H_3PO_4$ , 1.000; $CO_2$ , 1.001.	Helgeson, 1969; Kielland, 1937

**Table 4-4 (Continue)**

Parameter	Definition	Unit	Value	Reference
$I_{\max,j}$	Maximum grazing rate by heterotrophic organism $j$	$\text{h}^{-1}$	2.5( $j=1$ ), 0.24( $j=2$ ) 0.092( $j=3$ ), 0.013( $j=4$ )	Rosso <i>et al.</i> , 1995; Verity, 1985; Rothhaupt, 1995; Schulz and Sterner, 1999
$IONS$	Ionic strength of water	$\text{mol (kg-H}_2\text{O)}^{-1}$	0.002	Assumed
$\phi$	Ammonia effect on nitrate uptake	$\text{mM}^{-1}$	0.0015	Wroblewski, 1977
$K_j$	Half-saturation constant for carbon ingestion	-	0.25 ( $j=1$ ) , 1 ( $j=2,3,4$ )	Calibrated
$K_{Nit}$	Half-saturation constant for nitrification	$\text{g N m}^{-3}$	1.00	Fujii and Matsuzawa, 2002
$K_{NH3}$	Half-saturation constant for ammonia uptake	$\text{g N m}^{-3}$	0.014	Lehman <i>et al.</i> , 1975
$K_{NO3}$	Half-saturation constant for nitrate uptake	$\text{g N m}^{-3}$	0.014	Lehman <i>et al.</i> , 1975
$K_{PO4}$	Half-saturation constant for phosphorus uptake	$\text{g P m}^{-3}$	0.030	Lehman <i>et al.</i> , 1975
$K_{SP,Fe}$	Solubility product of $\text{Fe(OH)}_3$	$\text{M}^4$	$3.16 \times 10^{-38}$	
$K_{SP,Al}$	Solubility product of $\text{Al(OH)}_3$	$\text{M}^4$	$1.92 \times 10^{-32}$	
$k_t$	reaction rate coefficient of precipitation	$\text{h}^{-1}$	1.0	
$\lambda_N$	Ratio of ammonia nitrification to carbon assimilation by nitrifying bacteria.	$\text{g N (g C)}^{-1}$	11.4	Parameter value was given from the reaction. $(\text{NH}_4^+ + 1.86 \text{ O}_2 + 1.98 \text{ HCO}_3^- \rightarrow 0.0205 \text{ C}_5\text{H}_7\text{NO}_2 + 1.04 \text{ H}_2\text{O} + 0.98 \text{ NO}_3^- + 1.88 \text{ H}_2\text{CO}_3)$
$M_{A,\min}$	Minimum mortality rate	$\text{h}^{-1}$	0.0017	Calibrated
$M_{A,\text{ref}}$	mortality rate	$\text{h}^{-1}$	0.0125	Calibrated
$M_{H,j}$	Mortality rate of heterotrophic organism	$\text{h}^{-1}$	0 ( $j=1$ ), 0.0003 ( $j=2,3,4$ )	Davis, 1987
$n$	Shape factor		0.05	Geider <i>et al.</i> , 1998



**Table 4–4 (Continue)**

Parameter	Definition	Unit	Value	Reference
$NCR_{3+j}$	The weight N:C ratio	$\text{g N (g C)}^{-1}$	0.18 ( $j=1$ ), 0.20 ( $j=2-4$ )	Fagerbakke <i>et al.</i> , 1996; Rothhaupt, 1995; Andersen and Hessen, 1991; Elser <i>et al.</i> , 2000
$NCR_{10}$	The weight N:C ratio of RDOM	$\text{g N (g C)}^{-1}$	0.05	
$p\text{CO}_2$	Partial pressure of carbon dioxide in air	ppmv	370	Assumed
$P_{ref}^C$	Maximum photosynthesis rate		0.125	Geider <i>et al.</i> , 1998
$PCR_{3+j}$	The weight P:C ratio	$\text{g P (g C)}^{-1}$	0.052 ( $j=1$ ), 0.023 ( $j=2-4$ )	Fagerbakke <i>et al.</i> , 1996; Rothhaupt, 1995; Andersen and Hessen, 1991; Elser <i>et al.</i> , 2000
$PCR_{10}$	The weight P:C ratio of RDOM	$\text{g P (g C)}^{-1}$	0.00	
$PER$	Extracellular release rate of organic carbon		0.10	Malinsky-Rushansky and Legrand, 1996
<b>PH</b>	Minimum, optimal, and minimum PH for microorganisms of $k$ . $\text{pH}=(PH_{\min} PH_{\text{opt}} PH_{\max})$		$l=1, (5 \ 7 \ 10)$ ; $l=2, (6 \ 8 \ 10)$ ; $l=3, (4 \ 6 \ 8)$ ; $l=4, (4 \ 7 \ 11)$ ; $l=5-7, (4 \ 7 \ 10)$ ; $l=8, (5.5 \ 7.8 \ 10)$ .	Antonioni <i>et al.</i> , 1990; Allison and Prosser, 1993; Watanuki <i>et al.</i> , 1988; Baldia <i>et al.</i> , 1991; Sugiura <i>et al.</i> , 1991; Yin and Niu, 2008; Locke, 1991
$QN_{\max}$	Maximum N:C ratio		0.20	Geider <i>et al.</i> , 1998; Rothhaupt, 1995
$QN_{\min}$	Minimum N:C ratio		0.05	Geider <i>et al.</i> , 1998; Rothhaupt, 1995
$QP_{\max}$	Maximum P:C ratio		0.025	Rothhaupt, 1995
$QP_{\min}$	Minimum P:C ratio		0.002	Rothhaupt, 1995
$RA_{\min}$	Minimum value of $R_{A,i}$	$\text{h}^{-1}$	0.0004	Calibrated
$RA_{ref}$	Phytoplankton respiration rate	$\text{h}^{-1}$	0.0142	Calibrated
$RQ$	Respiratory quotient	$\text{mol C (mol O}_2\text{)}^{-1}$	0.85	Wetzel, 2001

**Table 4–4 (Continue)**

Parameter	Definition	Unit	Value	Reference
$\theta_{max}^N$	Maximum Chl. <i>a</i> :N ratio	g Chl. <i>a</i> (g N) <sup>-1</sup>	0.3	Geider <i>et al.</i> , 1998
$\rho$	Water density	kg-soln m <sup>-3</sup>	See text	
<b>T</b>	Minimum, optimal, and minimum temperature for microorganisms of <i>k</i> <b>T</b> =( <i>T</i> <sub>min</sub> <i>T</i> <sub>opt</sub> <i>T</i> <sub>max</sub> )	°C	<i>l</i> =1, (5 25 31);	Antoniou <i>et al.</i> , 1990;
			<i>l</i> =2, (10 30 35);	Allison and Prosser,
			<i>l</i> =3, (5 25 31);	1993; Watanuki <i>et al.</i> ,
			<i>l</i> =4, (5 30 35);	1988; Baldia <i>et al.</i> ,
			<i>l</i> =5–7, (5 28 33);	1991; Sugiura <i>et al.</i> ,
			<i>l</i> =8, (10 30 35).	1991; Yin and Niu,
				2008; Locke, 1991
$\tau\pi_{min}$	Threshold value of $\tau\pi$ for respiration		0.3	Calibrated
$UN_{max}$	Maximum uptake rate of nitrogen		0.017	Geider <i>et al.</i> , 1998; Lehman <i>et al.</i> , 1975
$UP_{max}$	Maximum uptake rate of phosphorus		0.006	Lehman <i>et al.</i> , 1975

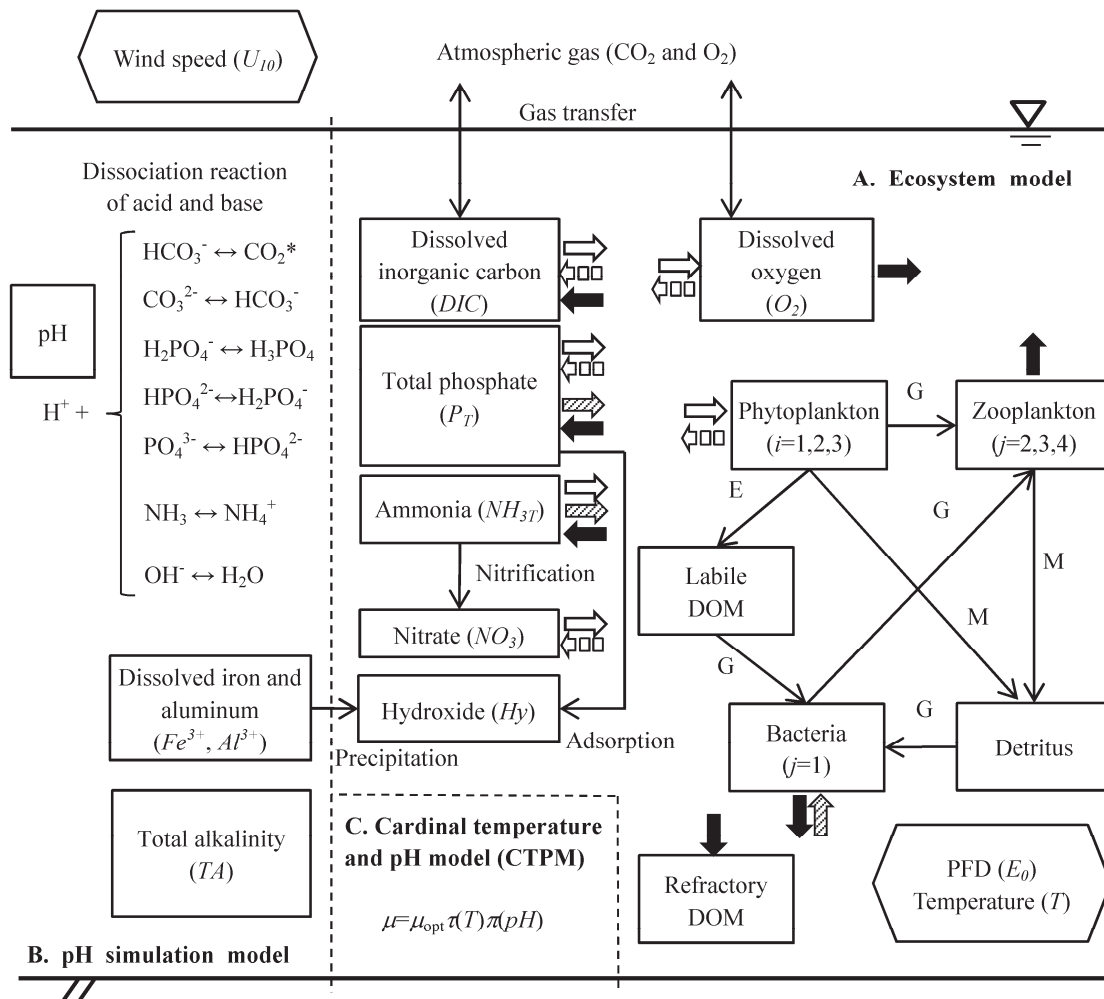
$l=1-4$ , phytoplankton ( $i=1-3$ );  $l=5-7$ , heterotrophic bacteria and zooplankton ( $j=1-4$ );  $l=8$  nitrifying bacteria. The matrix  $\mathbf{\epsilon}$  was given as follows.

$$\mathbf{\varepsilon} = \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.0005 & 1 \\ 0.05 & 0.05 & 0.05 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.05 & 0.05 & 0.05 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.05 & 0.05 & 0.05 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

**Table 4–5** Average rate of gross primary production (GPP: carbon assimilation and O<sub>2</sub> evolution) and community respiration (CR: carbon mineralization and oxygen consumption) during the experimental period.

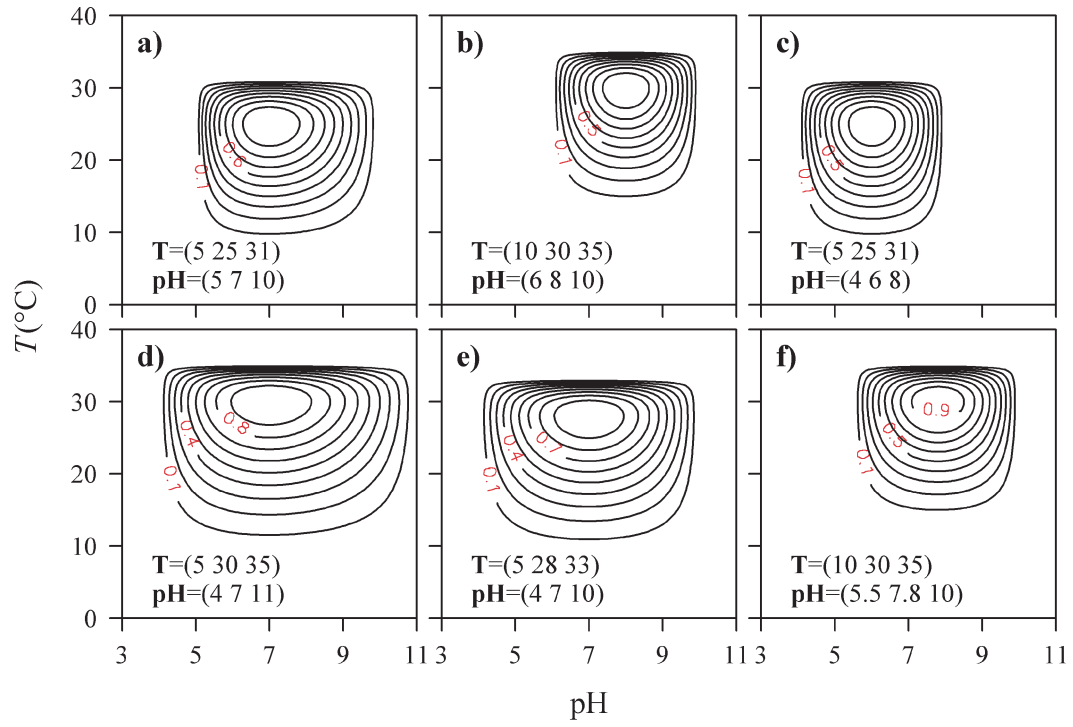
		Carbon ( $\mu\text{g C L}^{-1} \text{ day}^{-1}$ )			Oxygen ( $\mu\text{g O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ day}^{-1}$ )		
		pH6.5	pH5.5	pH4.5	pH6.5	pH5.5	pH4.5
Phytoplankton	GPP	1,188	881	38	3,448	2,563	109
	Respiration	343	364	28	1,079	1,144	87
Zooplankton	Respiration	101	144	32	317	454	100
Heterotrophic bacteria	Respiration	440	456	157	1,381	1,431	493
	CR	884	964	217	2,777	3,029	680
	Gas transfer (air to water)	185	-237	-488	-641	388	458
P/R (=GPP/CR)		1.34	0.91	0.18	1.24	0.85	0.16

Values were summarized from calculated results in **Figure 4–4**.



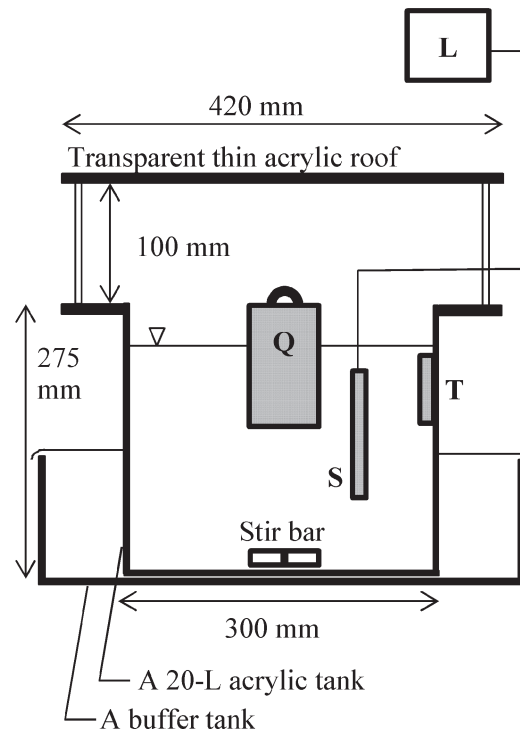
**Figure 4–1** Concept of the new ecosystem model for freshwater lakes by combining elements of three models: A., B., and C.

Content in boxes describes model state variables and content in hexagons describes boundary condition in the new ecosystem model. The unit of state variables is  $g\ m^{-3}$  except for pH, total alkalinity ( $mol\ (kg\text{-}soln)^{-1}$ ) and hydroxide ( $mol\ (kg\text{-}soln)^{-1}$ ). Arrows indicate biological and physicochemical reactions. ( $\rightleftharpoons$  Assimilation and  $O_2$  evolution by photosynthesis;  $\square\square\rightarrow$  Respiration by phytoplankton;  $\rightarrow$  Respiration (excretion) by zooplankton and heterotrophic bacteria;  $\rightleftharpoons$  Nutrient uptake by bacteria;  $\rightarrow$  other reactions) Character “G,” “M,” and “E” express grazing, mortality, and extracellular release, respectively.



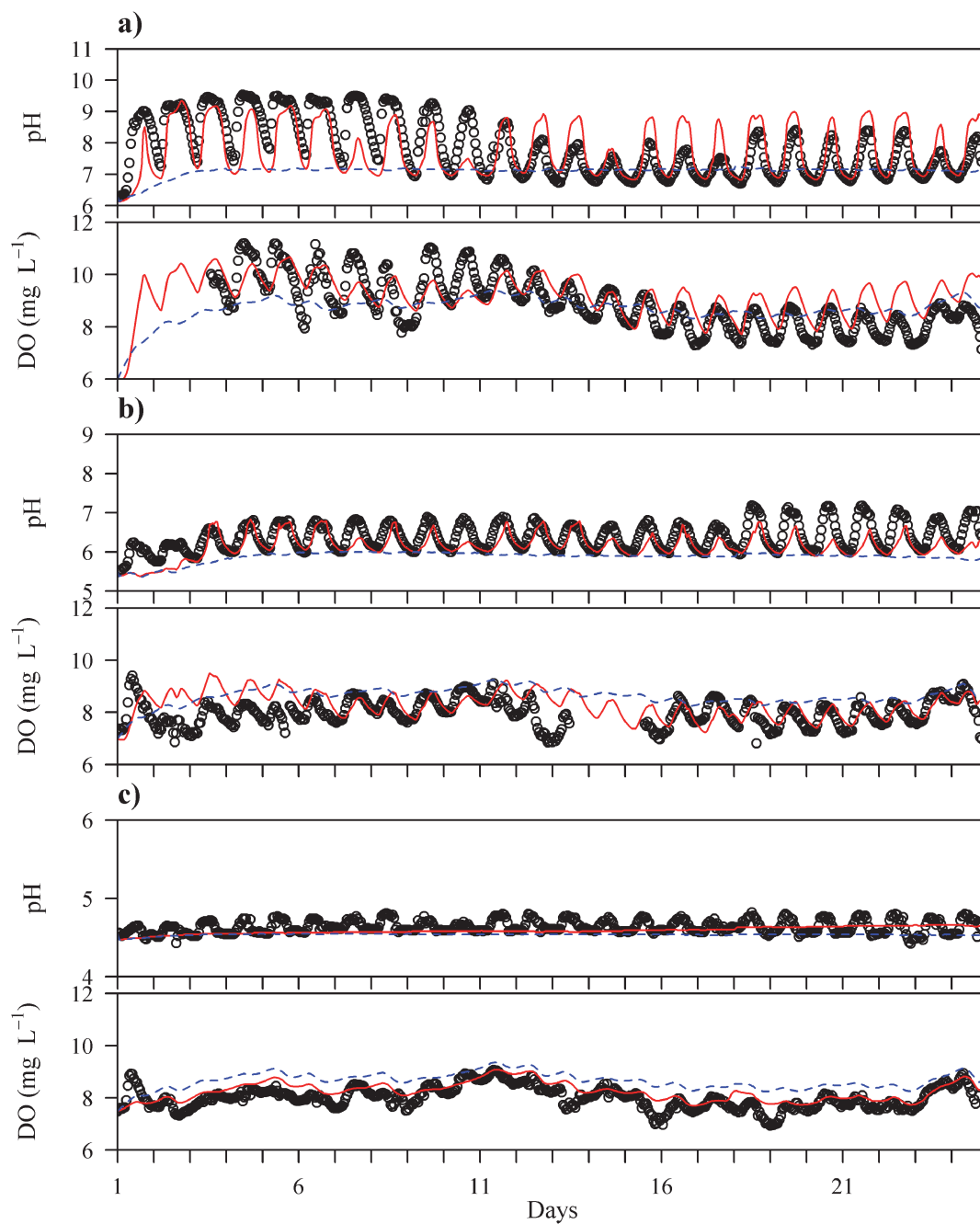
**Figure 4–2** Value of  $\pi(T)\pi(pH)$  in CPTM for phytoplankton, bacteria, and zooplankton against water temperature and pH.

**a)** Group I of phytoplankton (circumneutral). **b)** Group II of phytoplankton (alkaliphilous). **c)** Group III of phytoplankton (acidophilous). **d)** Heterotrophic bacteria. **e)** Protozoans, rotifers, and crustaceans. **f)** Nitrifying bacteria. Value of matrix  $T$  and  $pH$  present  $T_{\min}$ ,  $T_{\text{opt}}$ ,  $T_{\max}$  and  $pH_{\min}$ ,  $pH_{\text{opt}}$ ,  $pH_{\max}$ , respectively.



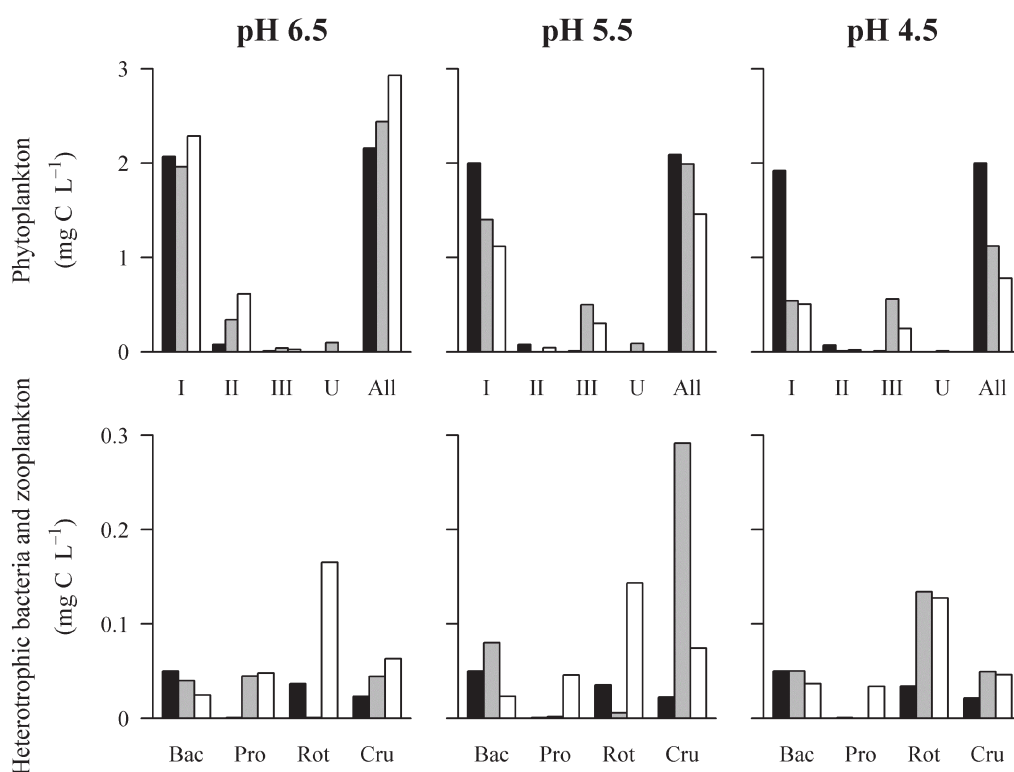
**Figure 4-3** The experimental equipment.

Q – Quantum meter, S – pH meter and DO meter, T – temperature logger, L – Data logger for pH and DO.



**Figure 4-4** Comparison of hourly observed values with calculated values.

**a)** Initial pH of 6.5. **b)** Initial pH of 5.5. **c)** Initial pH of 4.5. All graphs start from 6/3 0:00 am. ○, Observed value; —, Calculated value using the developed ecosystem model; - - - -, Calculated values under the condition that only gas transfer is calculated.

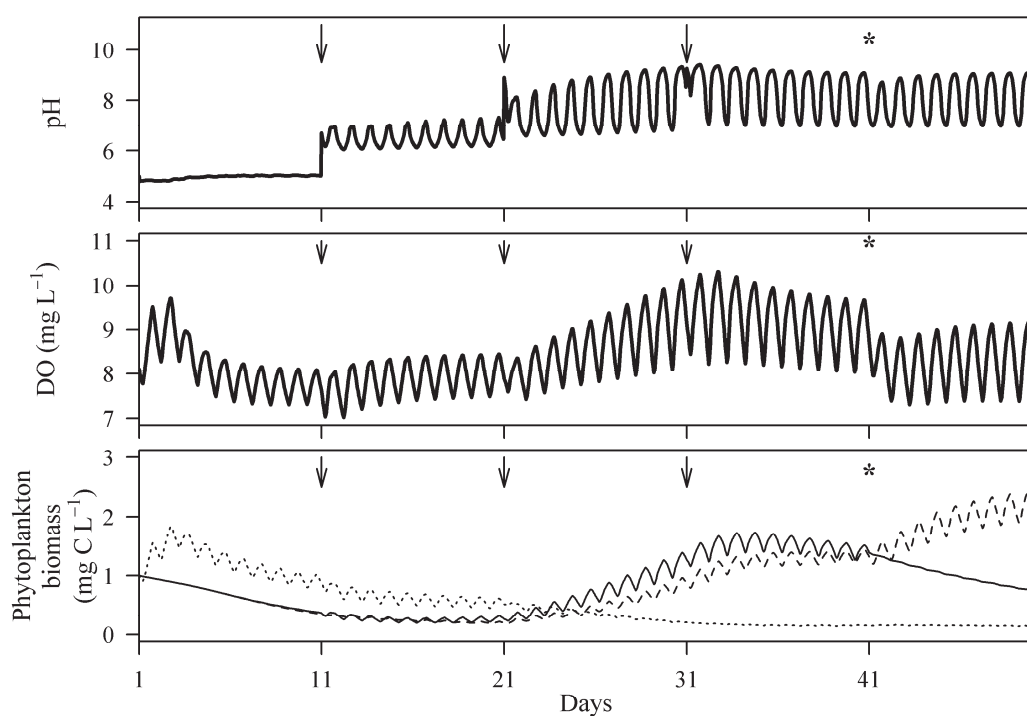


**Figure 4-5** Comparison of observed biomass (phytoplankton of groups I–III, heterotrophic bacteria and zooplankton) with calculation results.

■, Initial biomass of the experiment; ■, Observed biomass after 24 days; □, Calculated biomass after 24 days.

I, Circumneutral species (*Cymbella minuta*, *Fragilaria construens*, *Fragilaria* sp., *Synedra ulna*, *Nitzschia* spp., Chlamydomonadaceae, *Euglena* sp.); II, Alkaliphilous species (*Melosira varians*, *Anabaena* sp.); III, Acidophilous species (*Peridinium* sp., *Tabellaria fenestrata*, *Oedogonium* sp. *Gloeocystis gigas*); U, Unclassified species (*Fragilaria capucina*, *Synedra acus*, *Navicula* spp., *Nitzschia linearis*, *Tetraspora lacustris*, *Geminella* sp., *Gonatozygon* sp., *Scenedesmus* spp., etc.); All, All species; Bac, Heterotrophic bacteria; Pro, Protozoans; Rot, Rotifers; Cru, Crustaceans.





**Figure 4-6** Hourly calculated values of three model variables (pH, DO, and phytoplankton biomass) corresponding to total alkalinity and temperature variation.

——, Calculated pH and DO; ———, Phytoplankton biomass of group I; -----, Phytoplankton biomass of group II; ..... , Phytoplankton biomass of Group III; → , The time when  $TA$  increases by  $0.03 \text{ mmol (kg-soln)}^{-1}$ ; \*, The time when water temperature increases to  $30^{\circ}\text{C}$  from  $25^{\circ}\text{C}$ .

## 第5章 生物群集構造の変化予測手法の有効性検討

### 5.1 はじめに

第3章では、猪苗代湖、桧原湖、小野川湖、秋元湖のマイクロサイズ ( $> 20 \mu\text{m}$ ) の植物プランクトン群集組成の違いは、酸とアルミニウムの阻害レベル (CCA1) と栄養成分の多寡 (CCA2) によって説明され、植物プランクトン種はそのニッチから広範囲分布種 (Type a) , 好酸性種 (Type b) , 中性中栄養種 (Type c) , 中性貧中栄養種 (Type d) の4つにグループ化できたことを示した。第4章では、生物に対する pH の影響を考慮した生態系モデルを構築し、その有効性を示した。

猪苗代湖の場合には、流域の人為活動と火山活動の変化によって湖水 pH とアルミニウム濃度、栄養成分の濃度が変化する。このため、環境変動に起因する猪苗代湖の植物プランクトン群集構造の変化予測を数値シミュレーションにより行っていく場合には、マイクロサイズ ( $>20 \mu\text{m}$ ) の植物プランクトン群集を上述した4グループに分けて変化予測を行っていくことが適当である。しかし、4グループのニッチが異なる理由は OMI プロット図 (Figure 3-5) からは明らかになっていない。酸やアルミニウムに対する耐性 (CCA1) , 栄養成分の要求性 (CCA2) に関する生理学的特性の違いからニッチの違いを解釈することができれば、その重要な生理学的特性を数値シミュレーションに反映させることによって、人為活動や火山活動の変動による猪苗代湖の植物プランクトン群集構造の変化を精度よく予測することが可能になると考えられる。

そこで、第5章では Types a–d のマイクロプランクトン、および猪苗代湖の植物プランクトンバイオマスの 70% を占めるナノプランクトン (菊地 and 佐藤, 2010) の酸やアルミニウムに対する耐性 (CCA1) , 栄養成分の要求性 (CCA2) に関する生理学的特性について既往研究のデータを収集して比較を行い、ニッチが異なる理由について検討を行った。そして植物プランクトン群集構造を決定している重要な生理学的特性を踏まえて第4章で構築した生態系モデルの植物プランクトンに関するパラメータ値を設定し、猪苗代湖に適用して植物プラ

ンクトン群集構造の長期動態の再現計算と、人為活動や火山活動の変動による植物プランクトン群集構造の変化の予測を行った。そして、これらの一連の結果から、本研究が提案する生物群集構造の変化予測手法の有効性について検討を行った。

## 5.2 材料と方法

### 5.2.1 生理学的特性の比較

広範囲分布種 (Type a) , 好酸性種 (Type b) , 中性中栄養種 (Type c) , 中性貧中栄養種 (Type d) の 4 グループのニッチが異なる理由を科学的に解釈するため、酸やアルミニウムに対する耐性 (CCA1) , 栄養成分の要求性 (CCA2) に関する生理学的特性についてこれまでの研究報告を収集した。

生物の耐酸性に関係する生理学的特性として、細胞内の pH を一定に保つ役割を果たすプロトンポンプの働きがある (Bevensee and Boron, 2007) 。海の pH は 8.2 で安定しておりナトリウム濃度が高いのに対し、淡水域では pH の変動範囲が広くナトリウム濃度は低い (Taylor *et al.*, 2012) 。海洋植物プランクトンは細胞外部と内部のナトリウム濃度勾配を利用して、ナトリウムと硝酸態窒素などの栄養塩を細胞内に輸送するのに対し、淡水植物プランクトンは細胞外部と内部の  $H^+$  濃度勾配を利用して  $H^+$  と栄養塩を細胞内に輸送している (Taylor *et al.*, 2012) 。同時に、エネルギーを消費してプロトンポンプを駆動させて  $H^+$  を細胞外や液胞内に移動させることにより、細胞内 pH と細胞外部との  $H^+$  濃度勾配を保っている (Taylor *et al.*, 2012) 。*Chlorella saccharophila* は外部 pH が 5-7.5 の範囲では細胞内 pH を 7.3 に保つが、pH が 5 を下回ると細胞内 pH が低下し、外部 pH が 3.0 のときには細胞内 pH を 6.4 に保つ (Gehl and Colman, 1985) 。耐酸性の植物プランクトン種は、酸性条件では細胞内 pH を少し下げてプロトンポンプの駆動にかかるエネルギーを温存することによって、酸性条件下でも成長できると考えられている (Lane and Burris, 1981; Gehl and Colman, 1985) 。しかし、プロトンポンプの働きに関する適切なパラメータがなく、また種ごとのプロトンポン

ンプの働きに関する情報も乏しいことから、本研究では種ごとの pH 応答性に関する既往文献を収集した。

また、生物のアルミニウム耐性に関する特性として珪藻のシリカ含有量 (QSi) に関する既往文献も収集した。アルミニウムは pH<6.0, pH>9.0 の条件でよく溶解、細胞内に取り込まれると中性付近で水酸化物となっており、強く結合して細胞内でのリンの利用を妨げる (Quiroz-Vazquez *et al.*, 2010) が、シリカはアルミニウムと結合して生物に利用されない毒性の少ないヒドロキシルアルミノシリケート (Hydroxyaluminosilicate (HAS)) を作り、重金属の毒性を改善する (Exley *et al.*, 2002) ためである。

栄養成分の要求性に関する生理学的特性については光応答特性、細胞内の栄養素貯留量、栄養塩摂取に関する 8 つのパラメータ ( $\alpha^{chl}$ ,  $P_{ref}^{chl}$  ( $=P_{ref}^C/C_{pig}$ ),  $QN_{min}$ ,  $QN_{max}$ ,  $QP_{min}$ ,  $QP_{max}$ ,  $UP_{max}$ ,  $K_P$ ) を収集した。光応答特性に関するパラメータも収集したのは、一般に湖水中の栄養成分の量が多いほど透明度が低下して水中の光量が減少するため、光応答特性の違いによって中性中栄養種 (Type c) と中性貧中栄養種 (Type d) のニッチが異なっている可能性も考えられたためである。光制限の条件下では P-I 曲線の初期の傾きを表す  $\alpha^{chl}$  が大きい種ほど競争に有利となり、光制限でない場合には光合成速度  $P_{ref}^{chl}$  が大きい種ほど競争に有利となる (Reynolds, 2006; Kirk, 2011; **Figure 5-1**)。栄養塩制限の条件下では、細胞内に貯留された栄養素を成長に有効に使うことができる種、すなわち最小セルクオタ  $QN_{min}$ ,  $QP_{min}$  が小さい種、ほど競争に有利となる (Tilman and Kilham, 1976; Grover, 1989)。また、栄養塩制限の条件下では栄養塩摂取速度と半飽和定数の比 ( $UP_{max}/K_P$ ) で表される栄養塩との親和性が大きい種ほど、競争に有利となる (Healey, 1980; **Figure 5-1**)。

このようにして収集した生理学的特性についてグループ (Types a-d, ナノプランクトン) 間で比較を行い、グループによってニッチに違いが生じる理由、重要な生理学的特性について検討を行った。

### 5.2.2 本研究で構築した生態系モデルの猪苗代湖への適用

#### モデルの適用方法

猪苗代湖を鉛直方向に 13 層に分割し (Figure 5-2) , 鉛直一次元モデル (森北 and 三浦, 1985) を適用して湖水の流動を計算した. モデルの計算時間間隔  $\Delta t$  は 30 min, 猪苗代湖の水位は常に一定とした. 各層における物理化学的, 生物学的な反応量は, 本研究で新たに構築した生態系モデル (第4章) を用いて計算した. 4章では, 水温を実験における観測データより与えていたが, ここでは気象条件 (全天日射量  $G$ , 気温  $T_a$ , 風速  $U_{10}$ , 平均雲量  $C$ , 相対湿度  $\phi$ ) より熱収支計算を行って水塊が受け取る熱量 ( $\text{J m}^{-3}$ ) を求めた. 水塊が受け取る熱量は水の密度  $\rho$  ( $\text{kg m}^{-3}$ ) と水の比熱  $C_p$  ( $\text{J kg}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$ ) で除して水温に換算した.

$$\phi = \phi_a - \phi_b - \phi_c - \phi_d \quad (5.1)$$

$$\phi_a = G(1 - \text{ref})\beta \quad (5.2)$$

$$\phi_b = 0.97\sigma(T_s^4 - 9.37 \times 10^{-6} T_a^6 (1 + 0.17C^2)) \quad (5.3)$$

$$\phi_c = B \times 6.77U_2 \times (T_s - T_a) \quad (5.4)$$

$$\phi_d = 6.77U_2 \times (q_s - q_a\phi) \quad (5.5)$$

$$\phi_z = G(1 - \text{ref})(1 - \beta)\exp(-0.1z) \quad (5.6)$$

ここに,  $\phi$ , 水面における熱吸収量 ( $\text{W m}^{-2}$ );  $\phi_z$ , 水深  $z$  に到達する熱量 ( $\text{W m}^{-2}$ );  $\text{ref}$ , 水面反射率 ( $=0.06-0.12$ );  $\beta$ , 水面吸収率 ( $=0.4$ );  $\phi_b$ , 水面からの長波放射量と雲から水面に向かう輻射熱の差 ( $\text{W m}^{-2}$ );  $\phi_c$ , 顕熱輸送量 ( $\text{W m}^{-2}$ );  $\phi_d$ , 潜熱輸送量 ( $\text{W m}^{-2}$ );  $\sigma$ , ステファンボルツマン定数 ( $5.67 \times 10^{-8} \text{ W m}^{-2} \text{ K}^{-4}$ );  $B$ , 乾湿計定数 ( $0.627 \text{ hPa K}^{-1}$ );  $U_2$ , 地上 2m における風速 ( $\text{m s}^{-1}$ ) ( $=0.83 \times U_{10}$ );  $T_s$ , 水大気境界面の水温 ( $^\circ\text{C}$ );  $T_a$ , 気温 ( $^\circ\text{C}$ );  $q_s$ , 温度  $T_s$  に対する飽和比湿 ( $\text{kg kg}^{-1}$ );  $q_a$ , 気温  $T_a$  に対する飽和比湿 ( $\text{kg kg}^{-1}$ ) である.  $\phi_b$  の計算には Swinbank の式 (式 (5.3); Swinbank, 1963) , 顕熱輸送量  $\phi_c$ , 潜熱輸送量  $\phi_d$  の計算には Lake hefner の式 (Cole and Wells, 2011) を用いた. また, 任意の水深  $z$  (m)における水中の PAR を表す

$PAR(z)$  ( $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) は式 (5.7) により求めた。その際、光の消散係数  $k_z$  は Chl. *a* 濃度  $chl$ , 濁度  $Tu$ , 鉄とアルミニウムの水酸化物濃度  $HyFeAl$  ( $\text{mg L}^{-1}$ ) の関数 (式 (5.8)) で与え、水面直下の PAR を表す  $I_0$  は式 (3.1) と同じ方法で全天日射量  $G$  から与えた。透明度は式 (5.8) で計算される  $k_z$  の表水層平均値を求め、式 (3.3) に代入して計算した。

$$PAR(z) = I_0 \exp(-k_z z) \quad (5.7)$$

$$k_z = 0.15 + 0.04 chl + 0.07 (Tu + HyFeAl) \quad (5.8)$$

### モデル境界条件の設定方法

鉛直一次元モデルおよび生態系モデルの境界条件 (**Figure 5-2**) , すなわち気象条件, 猪苗代湖への流入水量と流入水質, 底泥条件は次のように設定した。

日平均気温  $T_a$  ( $^{\circ}\text{C}$ ) は猪苗代におけるアメダス観測値, 湖上平均風速  $U_{10}$  ( $\text{m s}^{-1}$ ) は猪苗代における風速観測値  $W$  ( $\text{m s}^{-1}$ ) を補正した値 ( $U_{10}=1.17W$ ) を用いた。平均相対湿度  $\phi$ , 平均雲量  $C$  は若松測候所における観測値を用いた。全天日射量  $G$  ( $\text{W m}^{-2}$ ) は福島地方気象台における観測値を用いた。大気中の二酸化炭素分圧  $p\text{CO}_2$  (ppmv) は, 綾里(岩手県)における気象庁観測データ([http://ds.data.jma.go.jp/ghg/kanshi/obs/co2\\_monthave\\_ryo.html](http://ds.data.jma.go.jp/ghg/kanshi/obs/co2_monthave_ryo.html))を用いて, 年々上昇する大気中の二酸化炭素濃度を考慮した (**Figure 5-3**) 。

猪苗代湖に流入する河川の日平均流量は, Temperature index 法による積雪融雪モデル (甲山 他, 2009) を組み込んだ分布型土地利用別タンクモデルによる計算値を与えた (**Figure 5-3**) 。1984–2011 年の平均流入水量は長瀬川が  $23.4 \text{ m}^3 \text{s}^{-1}$ , 北岸水域の流入河川 (r1-r5) が  $1.7 \text{ m}^3 \text{s}^{-1}$ , その他河川水 (r6-r10) が  $8.9 \text{ m}^3 \text{s}^{-1}$  である。湖面降雨の  $4.1 \text{ m}^3 \text{s}^{-1}$  を含めると全流入水量は  $38.1 \text{ m}^3 \text{s}^{-1}$  となった。猪苗代湖に流入する河川水の水温  $T_{in}$  は, 1984 年–2011 年の観測データ (福島県生活環境部, 1974–2011) から得られた猪苗代の日平均気温  $T_a$  と流入水温  $T_{in}$  の関係式 (北岸水域の流入河川,  $T_{in}=0.79T_a+5.1$  ( $r^2=0.95$ ,  $n=96$ ) ; 長瀬川,  $T_{in}=0.72T_a+4.3$

( $r^2=0.92$ ,  $n=142$ ) ; その他河川,  $T_{in}=0.75T_a+3.7$  ( $r^2=0.90$   $n=140$ ) ) で与えた. 溶存酸素濃度は飽和度 100 % として水温  $T_{in}$  から計算した値 ( $DO_{in}=14.159-0.394T_{in}+0.0077T_{in}^2-0.00006T_{in}^3$ ) とした. 濁度  $Tu_{in}$  は観測データ (福島県生活環境部, 1974–2011) より作成した LQ 式で求められる負荷量を流量で除して与えた (北岸水域の流入河川,  $Tu_{in}=11q_{in}^{0.22}$  ( $r^2=0.50$ ,  $n=83$ ) ; 長瀬川,  $Tu_{in}=0.34q_{in}^{0.99}$  ( $r^2=0.87$ ,  $n=12$ ) ; その他河川,  $Tu_{in}=6.7q_{in}^{0.48}$  ( $r^2=0.59$ ,  $n=131$ ) ) .

流入河川水の有機物の濃度, 栄養塩濃度は猪苗代湖流域からの排出汚濁負荷量 ( (株) 日水コン, 2010; **Table 5-1**) を日平均流量で除して設定した. 有機物濃度は COD の排出汚濁負荷量を 1.5 で除して TOC に換算したのちに, デトリタス, RDOM, LDOM に一定比率 (0.7:0.05:0.25) で分配した. 窒素の排出汚濁負荷量は観測データより一定の割合 (長瀬川は 94%, 北岸水域の流入河川は 85%, その他河川は 90%; **Table 1-2**) が硝酸態窒素であるとし, 残りをデトリタス, RDOM, LDOM に TOC と同じ比率で分配した. 同様に, りんの排出汚濁負荷量は観測データより一定の割合 (長瀬川は 86%, 北岸水域の流入河川は 53%, その他河川は 45%; **Table 1-2**) がりん酸態りんであるとし, 残りをデトリタス, RDOM, LDOM に TOC と同じ比率で分配した.

pH 計算に関係する pH と全アルカリ度, 溶存態無機炭素, 溶存態鉄, 溶存態アルミニウムの濃度は次のように設定した. 北岸水域に流入する河川水 (r1–r5) とその他河川水 (r6–r10) は観測データ (福島県環境センター, 2006–2010; **Table 1-2**) より一定の値を与えた (**Figure 5-3**) . 溶存態無機炭素濃度  $DIC$  は pH と全アルカリ度  $TA$  を式 (2.3) に代入し,  $P_T$ ,  $Si_T$ ,  $NH_{3T}$ ,  $S_T$  の  $TA$  への寄与は無視して求めた値を与えた. 長瀬川については 1995 年以前と 2003 年以降の沼尻温泉水, AMD の全アルカリ度, 溶存態鉄, 溶存態アルミニウムの濃度を **Table 2-4** に示した値とし, タンクモデルの計算結果から把握される沼尻温泉水, AMD, その他河川水の混合比率から長瀬川の全アルカリ度, 溶存態鉄, 溶存態アルミニウムの濃度を算定した (**Figure 5-3**) . その際, 酸性水が流下する過程で酸性水が岩石と中和反応を生じて鉄やアルミニウムを溶出させることから (藤田

and 中村, 2007a) , 溶出量を含めた鉄, アルミニウムの猪苗代湖への平均流入負荷量がそれぞれ  $4.3 \text{ t day}^{-1}$  と  $5.1 \text{ t day}^{-1}$  (1984–1994 年; 福島県 and 日水コン, 2007) ,  $3.8 \text{ t day}^{-1}$  と  $4.1 \text{ t day}^{-1}$  (1995–2011 年; 福島県 and 日水コン, 2007) となるよう補正した.

猪苗代湖に直接流入する湖面降雨の水温  $T_{in}$  は気温  $T_a$  と同じとし, 会津若松における酸性雨の調査結果 (福島県, 2013; **Table 2–4**) より, pH5.0, 全アルカリ度  $0 \text{ mmol kg}^{-1}$ , 硝酸態窒素  $0.3 \text{ mg N L}^{-1}$ , アンモニア態窒素  $0.3 \text{ mg L}^{-1}$  とした. リン酸態りんは  $0.02 \text{ mg P L}^{-1}$  とした. 底泥呼吸については, 底泥の有機物分解に伴う二酸化炭素供給速度を  $3.7 \text{ mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ , アンモニア態窒素の溶出速度を  $0.48 \text{ mg N m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ , 酸素消費速度を  $11.6 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$  とした. 底泥呼吸による有機物分解に伴って生じた無機態りんは沈殿している鉄, アルミニウムの水酸化物に吸着されるため (鈴木, 1991) , 溶出速度は  $0 \text{ mg P m}^{-2} \text{ day}^{-1}$  とした.

### 5.2.3 予測手法の有効性検討

第 4 章で構築した生態系モデルを 5.2.2 節に示した方法で猪苗代湖に適用し, 1984–2011 年の植物プランクトン群集の動態計算を行った. 生態系モデルにおける植物プランクトン状態変数は, Types a–d およびナノプランクトンの 5 種類とした. 第 4 章と同じように, 従属栄養性細菌と動物プランクトン (原生動物, ワムシ類, 甲殻類の 3 種類) も状態変数とした (**Figure 4–1**) . その際, グループ (Types a–d およびナノプランクトン) によってニッチが異なる理由, 重要な生理学的特性の検討結果を踏まえて, 植物プランクトン各グループのモデルパラメータ値を設定した. そして, プランクトンバイオマスの計算値と観測値を比較し, 再現計算の検証を行った. プランクトンバイオマス ( $\text{g C m}^{-3}$ ) の観測値は, 湖心表層水中の植物プランクトンの細胞数密度 ( $\text{cells m}^{-3}$ ) および動物プランクトン個体数密度 ( $\text{ind m}^{-3}$ ) の観測結果, 並びに浜路浜における表面水中のナノプランクトンの細胞数密度 ( $\text{cells mL}^{-1}$ ) の観測結果より推定した, 植物プランクトンのバイオマス推定には, 細胞体積  $V^{\text{cell}} (\mu\text{m}^3 \text{ cell}^{-1})$  と炭素量  $C^{\text{cell}} (\text{pg C } \mu\text{m}^{-3})$  の



関係式 (Menden-Deuer and Lessard, 2000) を用いた。動物プランクトンのバイオマスは観測された個体群密度 ( $\text{ind m}^{-3}$ ) に種ごとの体積 ( $\mu\text{m}^3 \text{ ind}^{-1}$ ) と、密度 1 ( $\text{pg } \mu\text{m}^{-3}$ )、乾燥重量割合 0.1 ( $\text{pg DW pg}^{-1}$ )、炭素含有比率 45% (Andersen and Hessen, 1991) を乗じて推定した。

続いて、猪苗代湖流域の人為活動によって流域からの負荷量が変化した場合 (5 ケース)、火山活動の変化によって安達太良山からの酸供給量が変化した場合 (2 ケース) の計 10 ( $=5 \times 2$ ) ケースについて、環境変動に起因する猪苗代湖の植物プランクトン群集構造の変化予測を行った (Table 5-2)。猪苗代湖への流入水量等、他の境界条件の変動による影響も考慮するため、1 ケースに対して 1984–2011 年の 28 年分の境界条件設定値を用いて群集構造の変化予測を行った。ただし、大気中の二酸化炭素分圧については、28 年間を通じて 2011 年の値 (Figure 5-3) を与えた。予測結果は、1 ケースに対して表水層 (0–10 m) における植物プランクトンバイオマス等の成層期 (4 月–10 月) 平均値を 28 年分整理し、比較を行った。また、数値シミュレーションによる予測結果について OMI プロット図より予測される結果と比較を行い、数値シミュレーションによる予測結果が過去の観測データからも支持されるかを確認した。さらに、既往研究における生物群集構造の変化予測手法との比較を行い、提案する手法の有効性を検討した。

## 5.3 結果と考察

### 5.3.1 グループによってニッチが異なる理由と重要な生理学的特性

OMI 分析によるニッチ評価の結果、酸およびアルミニウムに対する耐性があるのは Type a の 6 種 (渦鞭毛藻の *Peridinium* sp. と珪藻 5 種) と Type b の 4 種 (珪藻の *Frustulia* sp. と糸状性緑藻 3 種) であった。種ごとのプロトンポンプによる細胞内 pH の調整機能、およびアルミニウム等の重金属毒性を弱める機能の詳細については不明であるが、*Peridinium inconspicuum* は pH 5 程度の酸性湖沼の代表的な種である (Yan, 1979; Havens and DeCosta, 1987) ことから、Type a の *Peridinium* sp. も酸、アルミニウムに対する耐性を有していると考えられる。Type

b の *Horminidum* 属は AMD が流入する河川の河床に付着して生息し、酸、重金属に対して耐性を有する (Valente and Gomes, 2007) . Type b の *Ulothrix* 属はアルミニウムに対しては耐性がないが、酸や亜鉛に対しては耐性を有し、湖岸付近に付着して生息する (Tate *et al.*, 1995; Niyogi *et al.*, 1999) . Type b の *Frustulia* sp. は酸性域によく出現し (DeNicola, 2000) , ナノプランクトンの *Nannochloris* sp. や *Chlorella saccharophila* は酸性条件でも増殖する (Gehl and Colman, 1985; Mayo, 1997) . また、珪藻の 1 細胞あたりのシリカ含有量  $QSi$  (pmol cell<sup>-1</sup>) , に着目すると、Type a の *Synedra ulna* は、Type d の *Asterionella formosa* や *Fragilaria crotonensis* の 10 倍以上となっている (Conley and Kilham, 1989; Table 5-2) . これらの結果より、Type a, b のニッチが酸性域を含んでおり (Figure 3-5) , ナノプランクトンが酸性域においても出現していた (Figure 1-3) のはこれらの種が酸、アルミニウムに対する耐性を有しているためと解釈された.

次に、光応答特性について比較を行った. Types a-d およびナノプランクトンの最大光合成速度  $P_{ref}^{Chl}$  は 1.54–8.00 mg C mg Chl. a<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> の範囲にあり、グループ間には明確な差は認められなかった (Figure 5-4) . また、P-I 曲線の傾き  $\alpha^{chl}$  も 4.3–15.0 (10<sup>-6</sup> mg C mg Chl. a<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> (μmol photon m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)<sup>-1</sup>) の範囲にあり、グループ間には明確な差は認められなかった (Figure 5-4) . この結果はグループによってニッチが異なることについては、光応答特性はあまり関係がないことを示している.

続いて、光合成における栄養成分の要求性、栄養塩摂取における親和性について比較を行った. リンの最小セルクオタ  $QP_{min}$  は Type c の *Microcystis* sp. は 0.0038–0.0131 mol P mol C<sup>-1</sup> であったのに対し、Type a と Type d では 0.00002–0.0014 mol P mol C<sup>-1</sup> と低かった (Figure 5-4) . また、 $UP_{max}/K_P$  で表される栄養塩摂取におけるりん親和性 (Healey, 1980) は Type c が 0.008–0.096 L μmol C<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> であるのに対し、Type d は 0.0001–0.060 L μmol C<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> と低かった (Figure 5-4) . この結果はりん摂取の面では Type c が競争に有利であるが、強いりん制限条件においては最小セルクオタの低い Type d が競争に有利であることを示している.

通常の栄養塩濃度の条件では植物プランクトンの窒素，リンの摂取速度は十分速く，セルクオタ  $QN$ ， $QP$  は短時間で満たされるため，栄養成分の要求性は種間の競争に影響しない (Reynolds, 2006)．しかし，猪苗代湖は強いリン制限 ( $<0.003 \text{ mg L}^{-1}$ ) であるために植物プランクトンのリンセルクオタ  $QP$  が十分満たされず，細胞内のリンを成長に有効に利用することができる，すなわちリンの最小セルクオタ  $QP_{\min}$  が小さい，Type d が有利となったと考えられた．一方，桧原湖，小野川湖，秋元湖ではリン濃度が比較的高い ( $0.003\text{--}0.006 \text{ mg L}^{-1}$ ) ために植物プランクトンのリンセルクオタ  $QP$  が十分満たされ，栄養塩摂取で有利となる Type c が出現したと解釈された．また，猪苗代湖においてナノプランクトンが植物プランクトンバイオマスの 70%を占めていた (菊地 and 佐藤, 2010) 理由は以下のように解釈できる．植物プランクトンはセルサイズが小さいほど栄養塩摂取の半飽和定数は小さく，炭素比の栄養塩摂取速度は大きくなる (Finkel *et al.*, 2010)．このため， $UP_{\max}/K_P$  で表されるナノプランクトンの栄養塩摂取におけるリン親和性はマイクロプランクトンの値よりも大きくなり，強いリン制限となっている猪苗代湖において競争に有利となっていると考えられる．

以上の生理学特性の比較の結果より，グループ (Types a-d) によってニッチが異なっているのは，酸とアルミニウムに対する耐性，リンの最小セルクオタ ( $QP_{\min}$ )，栄養塩摂取におけるリン親和性 ( $UP_{\max}/K_P$ ) の 3 つが異なるためと考えられた．そこで，これらの特性の違いを本研究で構築した生態系モデル (第 4 章) のパラメータ ( $pH_{\min}$ ,  $pH_{\text{opt}}$ ,  $pH_{\max}$ ,  $QP_{\min}$ ,  $UP_{\max}$ ,  $K_P$ ) に反映させた (Table 5-4)．従属栄養性細菌，動物プランクトンに関するパラメータ値は第 4 章と同じ値 (Table 4-4) を用いた．

### 5.3.2 予測手法の有効性

#### 植物プランクトンの動態計算

鉛直一次元モデルによる水温の計算結果 (Figure 5-5) は，4 月上旬から水温躍層が形成され始め，9 月から 11 月にかけて水温躍層の位置が深くなり，その

後全層循環が生じるという観測結果と一致していた。Chl. *a* 濃度の鉛直分布の観測データは無いため計算結果の検証ができないが、計算結果では水深 10 m 付近に Chl. *a* の極大を生じており、貧栄養、中栄養の湖沼での鉛直分布と同じ傾向を示した (Figure 5-5)。また、1984-2011 年の表面水の pH、T-N 濃度の計算値は観測値と良く一致していた (Figure 5-6)。T-P 濃度については観測値、計算値ともにほとんどが定量下限値未満 ( $<0.003 \text{ mg L}^{-1}$ ) であり、再現性の検証はできなかった。透明度の計算値と観測値には 2003 年以降は差が認められるものの、概ね再現できたと考える (Figure 5-6)。また、1984-2011 年の表水層 (0-10 m) 中の植物プランクトンバイオマスは、 $10^{-9}$ - $10^{-2} \text{ g C m}^{-3}$  の間で大きく変動していた (Figure 5-7)。ナノプランクトンバイオマスの計算結果は 28 年間を通じて  $10^{-3}$ - $10^{-1} \text{ g C m}^{-3}$  の範囲であり、5 グループの中で最も多かった (Figure 5-7)。Type a, Type d のバイオマスは 2002 年以降に増加し、Type c のバイオマスは 2011 年に増加しているが、計算結果も同様の傾向を示した (Figure 5-7)。甲殻類は 1984 年以降毎年出現しているが、原生動物は 1997 年以降出現しており、計算結果も同様の傾向を示した (Figure 5-8)。これらの結果より、重要な生理学的特性を数値シミュレーションに反映させることによって、pH 上昇に起因するプランクトン群集の動態を適切に計算できることが示された。

物質収支の面から計算結果の妥当性を検証するため、数値シミュレーションにおける湖底への鉄、アルミニウム、有機炭素、窒素、リンの年間沈降量を整理し、既往研究における猪苗代湖の湖底堆積物の調査結果 (福島県環境センター, 2006-2010; Table 5-5) と比較した。猪苗代湖の沿岸 (五万堂山沖と小黒川沖) では底質のりん含有量は  $0.951\text{--}1.34 \text{ mg P g DW}^{-1}$  であり (福島県環境センター, 2006-2010; Table 5-5)、猪苗代湖中央部も含めた 17 地点の底質のりん含有量は  $0.77\text{--}1.18 \text{ mg P g DW}^{-1}$  であった (鈴木, 1991)。一度フロックとなり堆積した鉄成分は再溶出せず安定的と考えられることから、堆積物成分の鉄 1 mg 当たりの物質の質量 ( $\text{mg mg Fe}^{-1}$ ) を計算すると Al/Fe は 1.08, C/Fe は 0.62, N/Fe は 0.059, P/Fe は 0.020 であった (福島県環境センター, 2006-2010; Table 5-5)。1984-2011

年のシミュレーションにおける湖底への年間沈降量はそれぞれ  $8.4\text{--}18.6 \text{ g Fe m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ ,  $10.8\text{--}19.2 \text{ g Al m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ ,  $7.9\text{--}13.3 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ ,  $0.1\text{--}3.0 \text{ g N m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ ,  $0.18\text{--}0.32 \text{ g P m}^{-2} \text{ y}^{-1}$  であった。これらの計算値から底泥呼吸による有機炭素の無機化量、窒素の溶出量を差し引いて、鉄 1 mg 当たりの物質の質量 ( $\text{mg mg Fe}^{-1}$ ) を計算すると、湖底堆積物の調査結果と概ね一致していた (**Figure 5-9**)。数値シミュレーション上では、りん沈降量のほとんどは鉄、アルミニウムのフロックに吸着されたりん酸態りんであり、この結果は観測結果 (鈴木, 1991) ととも一致していた。湖水の T-N 濃度やプランクトンバイオマスの計算値が観測値と一致していること、湖底への鉄、アルミニウム、炭素、窒素、りんの計算沈降量の質量比が湖底堆積物の物質質量比と一致していることから、猪苗代湖における鉄、アルミニウム、炭素、窒素、りんの物質収支を適切に計算できていると考えられた。

#### 植物プランクトン群集構造の変化予測

各ケースについて、表水層 (0–10 m) における成層期間中 (4–10 月) の pH, 透明度, Chl. *a* 濃度, りん酸態りん濃度の平均値を 28 年分算出し、その分布を整理した (**Figure 5-10**)。安達太良山からの酸供給量が多いケース (A0–A4) では、湖水の pH は概ね 5 程度となったが、流域からの負荷が現状の 2 倍となる A4 ケースでは pH が上昇し、気象条件による pH の変動幅も大きくなった。また、流域からの負荷が増加するに従って Chl. *a* 濃度が増加し、透明度が低下した。りん酸態りん濃度はほとんどの場合で  $0.003 \text{ mg P L}^{-1}$  未満であるが、流域からの負荷が増加するに従って濃度が高くなった (**Figure 5-10**)。これらの結果は、猪苗代湖が酸性条件下であっても富栄養化が進行すれば pH, Chl. *a* 濃度が上昇し、透明度が低下する可能性があることを示している。また、安達太良山からの酸供給量が減少したケース (N0–N4) では、湖水の pH は 6.2 程度となった。ケース A0–A4 と同様に、流域からの負荷が増加するに従って pH, Chl. *a* 濃度は増加し、透明度は低下した (**Figure 5-10**)。

続いて、28 年分の計算結果から植物プランクトンの群集構造の変化を整理した (**Figure 5-11**)。まず、安達太良山からの酸供給量が多いケース (A0–A4) の

予測結果について述べる．流域からの負荷量が比較的少ないケース (A0–A2) では，ナノプランクトンが植物プランクトンバイオマスのほとんどを占めていた (Figure 5–11)．流域からの負荷量が増加した A3 のケースでは Type a のバイオマスが増加し，さらに負荷量が増加した A4 のケースでは Type c, Type d のバイオマスも気象条件によっては増加する結果となった (Figure 5–11)．次に，安達太良山からの酸供給量が減少したケース (N0–N4) の予測結果を述べる．人為活動がない N0 のケースではナノプランクトンがバイオマスのほとんどを占めているが，流域からの負荷量が増加する N1, N2 のケースでは，Type a, Type d のバイオマスが増加するようになった．現状よりも流域からの負荷量がさらに増加する N3, N4 のケースでは，Type a, Type d のバイオマスがさらに増加するとともに，これまであまり出現していなかった Type c のバイオマスも増加する結果となった (Figure 5–11)．生態系モデルによる予測結果は OMI プロット図 (Figure 3–5) から予測された結果と一致しており，これまでの観測データからも支持された．

#### 開発した予測手法の有効性

猪苗代湖の植物プランクトン群集構造について変化予測を行う際，猪苗代湖や裏磐梯湖沼に出現している植物プランクトン種の生理学的特性を既往研究成果より収集し，その値から種のグループ化を行っていく方法も考えられる．しかし，すべての種，すべての生理学的特性について実験により把握されているわけではないこと (Table 5–3)，水圏でどのような環境因子が生物群集構造の制御因子として働いているかが不明な状況では，どのような特性に着目して種をグループ化していくべきかが分からないことから，室内実験により得られた生理学的特性の情報のみから水圏の生物群集構造の変化を予測していくことは極めて困難と考えられる．

近年の研究では，サイズや形状の関数で生理学的特性を表すパラメータ値を与える場合が多い (Reynolds *et al.*, 2001; Irwin *et al.*, 2006; Elliott *et al.*, 2010; Elliott, 2012)．しかし，仮にサイズや形状によってモデルで考慮している生理学

的特性を表すパラメータ値を与えることができたとしても、モデルで考慮している生理学特性（例えば沈降性や浮揚性、光応答特性など）が対象水圏の生物群集構造を決定している重要な特性となっているとは限らない。さらに、従来の手法ではこれまで水圏に出現していない種を含めて予測が行われることはほとんどないため、「生物群集構造が大きく変化する」という予測結果はそもそも得られない。以上の理由から、複数の水圏の観測データから生物群集構造の制御因子と種のニッチを明らかにし、ニッチの違いを生理学的特性から解釈して数値シミュレーションに反映させる本研究の方法は、合理的かつ極めて有効な方法であるといえる。ただし、本研究が提案する手法で予測ができるのは CCA1 軸と CCA2 軸で表される環境因子の変動に起因する生物群集の変化のみであり、その他の環境因子の変動に起因する変化は予測できないことに注意が必要である。猪苗代湖の検討ケースでは、酸やアルミニウムの阻害レベルと栄養成分量の変動に起因する生物群集構造の変化予測は可能であった。しかし、猪苗代湖および裏磐梯湖沼を対象とした CCA や OMI 分析の結果はシリカが不足する湖沼で出現した生物種も含めてニッチ評価を行った結果ではないため、シリカが不足する水圏での生物群集構造の変化を予測することはできない。仮にシリカが不足する場合の生物群集構造の変化を予測したいのであれば、シリカが不足する湖沼の観測データも含めて CCA と OMI 分析を行っていく必要がある。その場合には植物プランクトンのグループ化の結果も本研究の結果とは変わってくる事が予想される。

## 5.4 まとめ

Types a-d の植物プランクトンおよびナノプランクトンでは、酸、アルミニウムに対する耐性、りん最小セルクオタ、栄養塩摂取におけるりん親和性の 3 つの生理学的特性が異なっていると考えられた。この特性の違いをモデルパラメータ値に反映させて猪苗代湖の 1984-2011 年の植物プランクトンの動態の再現計算を行ったところ、pH や透明度、植物プランクトンの長期的動態を再現す

ることができた．また，環境変動に起因する植物プランクトン群集構造の変化予測を行った結果，安達太良山からの酸供給量が現状と同じ条件で流域からの栄養塩負荷量が現状の 2 倍となった場合には，Type a, Type d のバイオマスが増加するとともに，これまであまり出現していなかった Type c のバイオマスが急増する結果が得られた．この予測結果は OMI プロット図から予測された結果と一致しており，数値シミュレーションによる予測結果はこれまでの観測データからも支持された．CCA と OMI 分析により得られた制御因子と種のニッチを生理学的特性から解釈して数値シミュレーションに反映させる方法は，植物プランクトン群集構造の変化予測を行う上で極めて有効であることが示された．



**Table 5-1** The amount of COD, nitrogen, phosphorus loadings (kg day<sup>-1</sup>) from the watershed of Lake Inawashiro (Nissuicon, 2010).

	COD				T-N				T-P			
	1989	1999	2007	Ave.	1989	1999	2007	Ave.	1989	1999	2007	Ave.
River basin												
Nagase river	3,117	3,104	3,038	3,086	373	394	367	378	29.7	44.8	34.1	36.2
Rivers to north area (r1-r5)	721	639	578	646	151	150	131	144	14.5	14.1	12.7	13.8
Other rivers(r6-r10)	1,913	1,914	1,830	1,886	249	276	244	256	18.5	19.3	15.2	17.7
(a) Total	5,751	5,657	5,446	5,618	773	820	742	779	62.7	78.2	62.0	67.6
(b) Loadings by human activities**	1,672	1,620	1,406	1,566	519	569	490	526	45.4	61.1	44.8	50.4
Ratio (b)/(a)	29%	29%	26%	28%	67%	69%	66%	68%	72%	78%	72%	75%

The rivers (r1-r10) are shown in **Figure 1-4**. The loading of precipitation to the surface of Lake Inawashiro is not included.  
\*Rivers located between nippashi river and nagase river. \*\*All loadings except for loadings of the forest.

**Table 5–2** The scenario of human activity and volcanic activity (A0–A5, and N0–N5) for predicting the changes in plankton community structure of Lake Inawashiro.

Scenario	Volcanic activity of Mt. Adatara		Human activity level in the watershed				
	Ordinary	Active	0	1	2	3	4
A0	+		+				
A1	+			+			
A2	+				+		
A3	+					+	
A4	+						+
N0		+	+				
N1		+		+			
N2		+			+		
N3		+				+	
N4		+					+

Human activity levels are defined as follows. 0, No human activities (4,605 kg COD day<sup>-1</sup>, 287 kg N day<sup>-1</sup>, 19.6 kg P day<sup>-1</sup>); 1, Loadings to lake is 0.8 times than that in present (4,789 kg COD day<sup>-1</sup>, 622 kg N day<sup>-1</sup>, 54.1 kg P day<sup>-1</sup>); 2, Loadings to lake is equal to that in present (5,618 kg COD day<sup>-1</sup>, 779 kg N day<sup>-1</sup>, 67.6 kg P day<sup>-1</sup>); 3, Loadings to lake is 1.2 times than that in present (6,742 kg COD day<sup>-1</sup>, 935 kg N day<sup>-1</sup>, 81.1 kg P day<sup>-1</sup>); 4, Loadings to lake is 2 times than that in present (11,236 kg COD day<sup>-1</sup>, 1,557 kg N day<sup>-1</sup>, 135.3 kg P day<sup>-1</sup>).

**Table 5–3** The value of trait parameter in the literature.

P-I curve		Cell quota				Nutrient uptake				
$P_{ref}^{chl}$	$\alpha^{chl}$	$Q_{Si}$	$Q_{N_{min}}$	$Q_{N_{max}}$	$Q_{P_{min}}$	$Q_{P_{max}}$	$UP_{max}$	$K_P$	$UP_{max}/K_P$	
$10^{-6}$ mg C mg	$Chl. a^{-1} s^{-1}$	pmol cell <sup>-1</sup>	mol N mol C <sup>-1</sup>	mol N mol C <sup>-1</sup>	mol P mol C <sup>-1</sup>	mol P mol C <sup>-1</sup>	mol P mol C <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>	μM	L mmol C <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>	
mg C mg	$Chl. a^{-1} h^{-1}$									
$Chl. a^{-1} h^{-1}$	(μmol photon m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ) <sup>-1</sup>									
■ Type a										
<i>Peridinium</i> sp.		35					0.0005	6.3	0.0001	Lehman, 1976
<i>Synedra ulna</i>				0.0014			0.0008	0.04	0.0203	Conley and Kilham, 1989
										18°C Smith and Kalff, 1982
■ Type b										
<i>(Frustulia vulgaris)</i>	3.14	4.4	0.028	0.212	0.0029	0.0191				20°C Oh and Rhee, 1991
■ Type c										
<i>Microcystis</i> sp.	8.00									18–21°C Gallegos, 1992
					0.0131		0.0419	1.61	0.0260	Gotham and Rhee, 1981a
<i>(Microcystis aeruginosa)</i>	6.17	11.5	0.040	0.288	0.0038	0.0304				20°C Oh and Rhee, 1991
							0.0094	1.23	0.0077	Holm and Armstrong, 1981
<i>Dinobryon bavaricum</i>							0.0010	0.01	0.0956	20°C Smith and Kalff, 1982

Table 5-3 (Continue)

P-I curve			Cell quota			Nutrient uptake			
$P_{ref}^{chl}$	$\alpha^{chl}$	$QSi$	$QN_{min}$	$QN_{max}$	$QP_{min}$	$QP_{max}$	$UP_{max}$	$K_P$	$UP_{max}/K_P$
mg C mg <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>	10 <sup>-6</sup> mg C mg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup>	pmol cell <sup>-1</sup>	mol N mol C <sup>-1</sup>		mol P mol C <sup>-1</sup>	mol P mol C <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>		μM	L mmol C <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>
Chl. $a^{-1}$ h <sup>-1</sup>	Chl. $a^{-1}$ s <sup>-1</sup>								Condition
	(μmol photon m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ) <sup>-1</sup>								References
<b>■ Type d</b>									
<i>Mallomonas</i> sp.					0.0008				12°C Grover, 1989
<i>Asterionella formosa</i>	0.73–5.17								Conley and Kilham, 1989
					0.00002		0.0002	1.9	Tilman and Kilham, 1976
			0.024				0.0068	0.6	Gotham and Rhee, 1981a,b
					0.0012		0.0036	0.06	18.5°C Smith and Kalf, 1982
							0.0034	0.7	Holm and Armstrong, 1981
<i>Aulacoseira italica</i>	3.22–5.33								Conley and Kilham, 1989
( <i>Cyclotella meneghiniana</i> )					0.0004		0.0002	0.8	Tilman and Kilham, 1976
( <i>Cyclotella glomerata</i> )	6.7								18–21°C Gallegos, 1992

Table 5-3 (Continue)

P-I curve			Cell quota			Nutrient uptake		
$P_{ref}^{chl}$	$\alpha^{chl}$		$QN_{min}$	$QN_{max}$	$QP_{min}$	$QP_{max}$	$UP_{max}$	$UP_{max}/K_P$
mg C mg Chl. $a^{-1} h^{-1}$	$10^{-6}$ mg C mg Chl. $a^{-1} s^{-1}$		mol N mol C <sup>-1</sup>		mol P mol C <sup>-1</sup>		mol P mol C <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>	L mmol C <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> $\mu$ M
		pmol cell <sup>-1</sup>						Condition References
<i>Fragilaria crotonensis</i>			2.20–4.33					Conley and Kilham, 1989
				0.0005			0.0004	0.03 0.0143 18.5°C Smith and Kalf, 1982
			0.012		0.0008		0.0007	1.06 0.0007 20°C Gotham and Rhee, 1981a,b
<i>Tabellaria fenestrata</i>								Conley and Kilham, 1989
<i>Cryptomonas</i> sp.			4.68					18–21°C Gallegos, 1992
<i>Eudorina elegans</i>								12°C Grover, 1989
<i>Scenedesmus</i> sp.								Reynolds, 2006
<i>(Scenedesmus quadricauda)</i>			3.53	4.3			0.0012	0.53 0.0023 19, 20°C Gotham and Rhee, 1981a,b
<i>Sphaerocystis Schroeteri</i>			6.1–6.9	12.8–15.0				20°C Oh and Rhee, 1991
								12°C Grover, 1989
								Litchman <i>et al.</i> , 2003
								12°C Grover 1989

Table 5–3 (Continue)

	P-I curve		Cell quota				Nutrient uptake			
	$P_{ref}^{chl}$	$\alpha^{chl}$	$Q_{Si}$	$Q_{N_{min}}$	$Q_{N_{max}}$	$Q_{P_{min}}$	$Q_{P_{max}}$	$UP_{max}$	$K_P$	$UP_{max}/K_P$
	mg C mg <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>	10 <sup>-6</sup> mg C mg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup>	pmol cell <sup>-1</sup>	mol N mol C <sup>-1</sup>		mol P mol C <sup>-1</sup>		mol P mol C <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>	μM	L mmol C <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>
■ Nanoplankton										
<i>Chlorella</i> sp.	2.95	5.7		0.017	0.074	0.0008	0.0064			Oh and Rhee, 20°C 1991
						0.0025				12°C Grover, 1989
<i>Nannochloris</i> sp.	6.00	5.7								Raateoja and Seppala, 2001

**Table 5–4** The value of physiological trait parameters for phytoplankton (Types a–d, and nanoplankton).

P–I curve		Cell quota				Nutrient uptake			Settling velocity	Optimal pH and temperature**	
$P_{ref}^C$	$\alpha^{\text{chl}}$	$\underline{Q}N_{\text{min}}$	$\underline{Q}N_{\text{max}}$	$\underline{Q}P_{\text{min}}$	$\underline{Q}P_{\text{max}}$	$UN_{\text{max}}$	$K_N$	$UP_{\text{max}}$	$K_P$	$S_A$	$pH_{\text{min}}, T_{\text{min}}, T_{\text{max}},$ $pH_{\text{max}}, T_{\text{opt}}$
Species	mg C mg Chl. $a^{-1}$ $\text{h}^{-1} \text{ s}^{-1} (\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$	$\mu\text{mol N } \mu\text{mol C}^{-1}$		$\mu\text{mol P } \mu\text{mol C}^{-1}$		$\mu\text{molN } \mu\text{molC}^{-1} \text{ h}^{-1}$	$\mu\text{M}$	$\mu\text{molP } \mu\text{molC}^{-1} \text{ h}^{-1}$	$\mu\text{M}$	$\text{m d}^{-1}$	$^{\circ}\text{C}$
Type a	0.28 $6.0 \times 10^{-6}$	0.02	0.29	0.0005	0.030	0.4	1	0.0008	0.17	0.5	2.0–10.0 (7.0) 5.0–30.0 (25.0)
Type b	0.15 $4.0 \times 10^{-6}$	0.02	0.29	0.008	0.063	0.4	1	0.0020	0.17	0.5	3.0–9.0 (7.0) 5.0–30.0 (25.0)
Type c	0.28 $10.0 \times 10^{-6}$	0.02	0.29	0.025	0.063	0.4	1	0.0170	0.5	0.3	5.5–10.0 (7.0) 5.0–30.0 (25.0)
Type d	0.28 $8.0 \times 10^{-6}$	0.02	0.29	0.0005	0.030	0.4	1	0.0020	0.17	0.5	5.5–10.0 (7.0) 5.0–30.0 (25.0)
Nano-plankton	0.20 $4.0 \times 10^{-6}$	0.02	0.19	0.002	0.028	0.4	0.05	0.0160	0.003	0.1	3.9–99.0 (5.0) -5.0–40.0 (30.0)

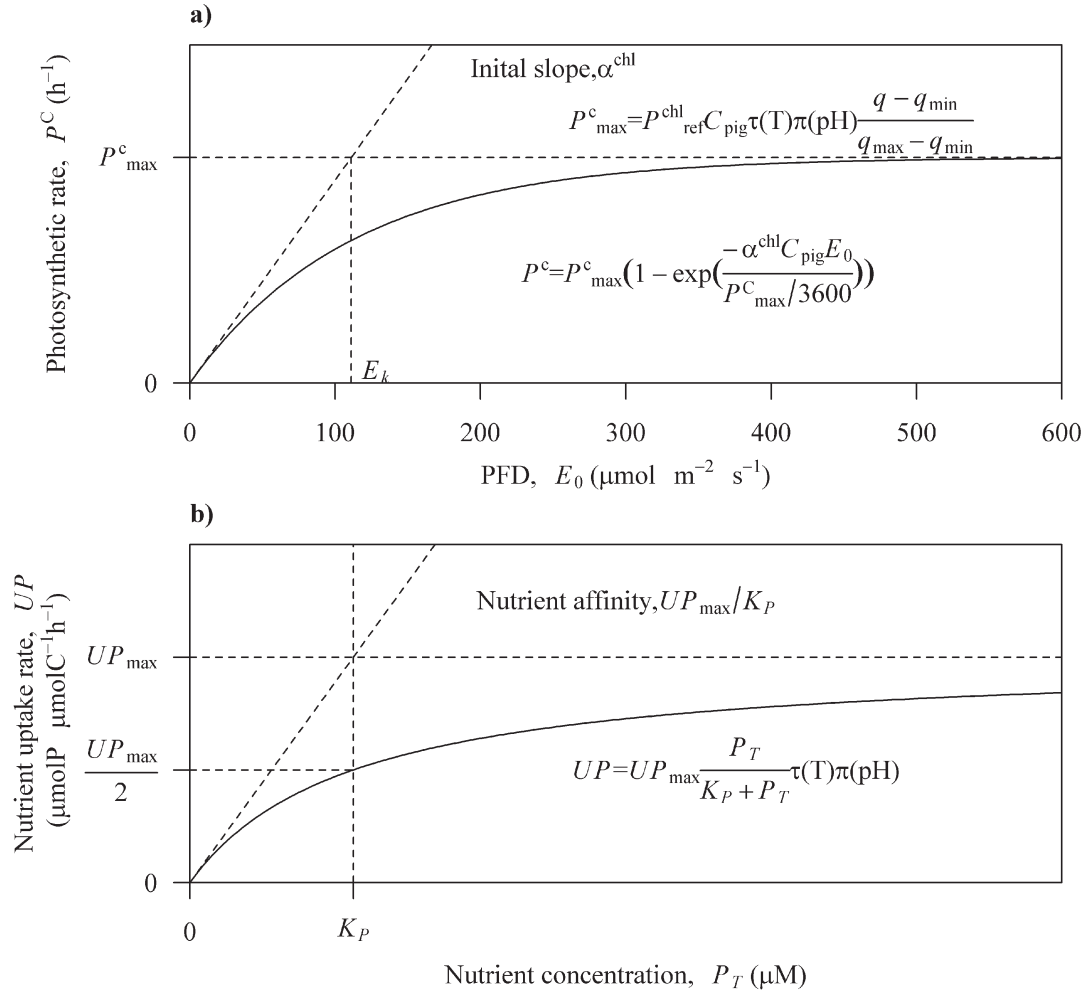
\* The value was given by  $P_{ref}^{Chl}/C_{pig}$ , and pigment concentration  $C_{pig}$  is assumed as 0.04 (mg Chl.  $a$  mg  $C^{-1}$ ). \*\*Optimal pH and temperature are written in the parentheses. The value of parameters  $QN_{min}$ ,  $QN_{max}$ ,  $UN_{max}$ , and  $K_N$  was given from previous study (Reynolds, 2006). The value of parameters  $K_N$ ,  $K_P$ , and  $S_A$  for nano-plankton was given by taking into the account of size dependence of parameter (Finkel *et al.*, 2010).

**Table 5-5** Chemical composition of lake sediment (Fukushima prefectural institute of environmental research, 2006-2010).

		2006/6/20 am		2006/6/20 pm		2006/8/3		Ave.
		Gomandouya ma oki	Gomandouya ma oki	Gomandouya ma oki	Gomandouya ma oki	Gomandouya ma oki	Kogurogawa oki	
Drying Loss	%	61.25	68.13	77.77	75.10	70.56		
Fe	mg Fe g DW <sup>-1</sup>	54.23	57.03	62.00	62.77	59.01		
Al	mg Al g DW <sup>-1</sup>	55.65	59.89	71.61	66.69	63.46		
Mn	mg Mn g DW <sup>-1</sup>	0.67	1.00	1.64	0.75	1.02		
Zn	mg Zn g DW <sup>-1</sup>	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01		
Cd	mg Cd g DW <sup>-1</sup>	0	0	0	0	0.00		
Σ	mg g DW <sup>-1</sup>	110.56	117.93	135.26	130.22	123.49		
T-P	mg P g DW <sup>-1</sup>	0.951	1.066	1.34	1.279	1.16		
Ca-P*	mg P g DW <sup>-1</sup>	0.004	0.007	0.009	0.011	0.01		
Al-P*	mg P g DW <sup>-1</sup>	0.070	0.087	0.138	0.135	0.11		
Fe-P*	mg P g DW <sup>-1</sup>	0.232	0.231	0.157	0.202	0.21		
N	mg N g DW <sup>-1</sup>	1.95	3.02	5.08	3.84	3.47		
C	mg C g DW <sup>-1</sup>	21.03	31.34	52.12	41.2	36.42		

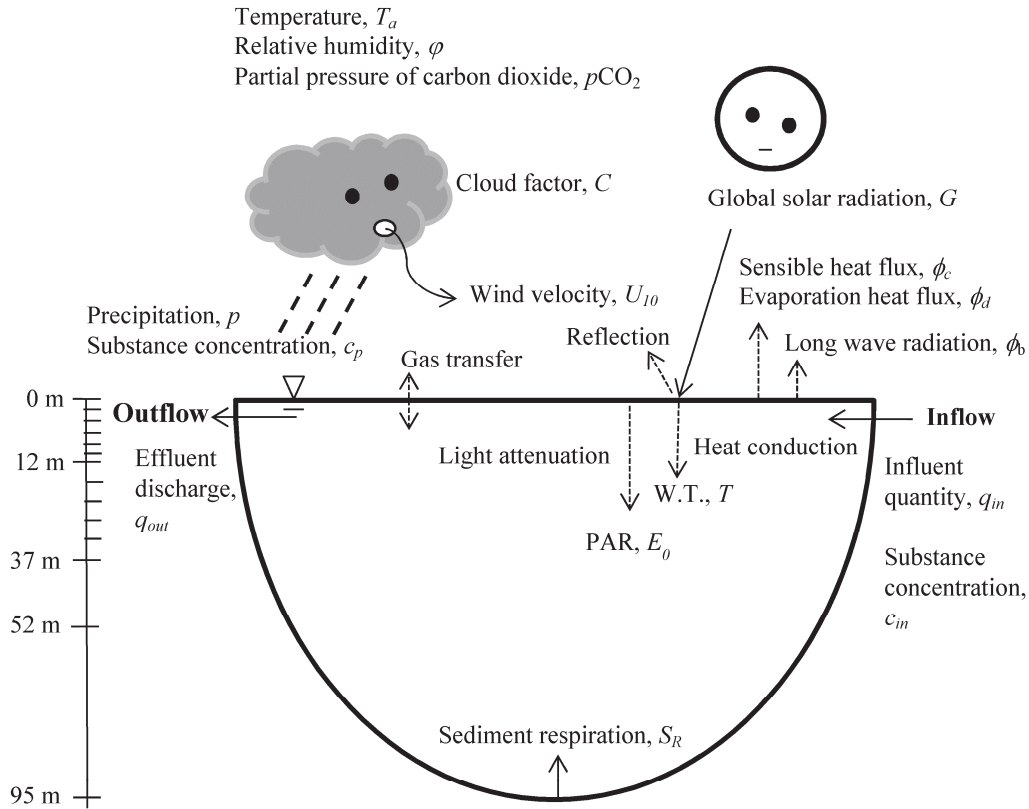
\*Three types of bound form of I-P to flocc (sediment) were measured.





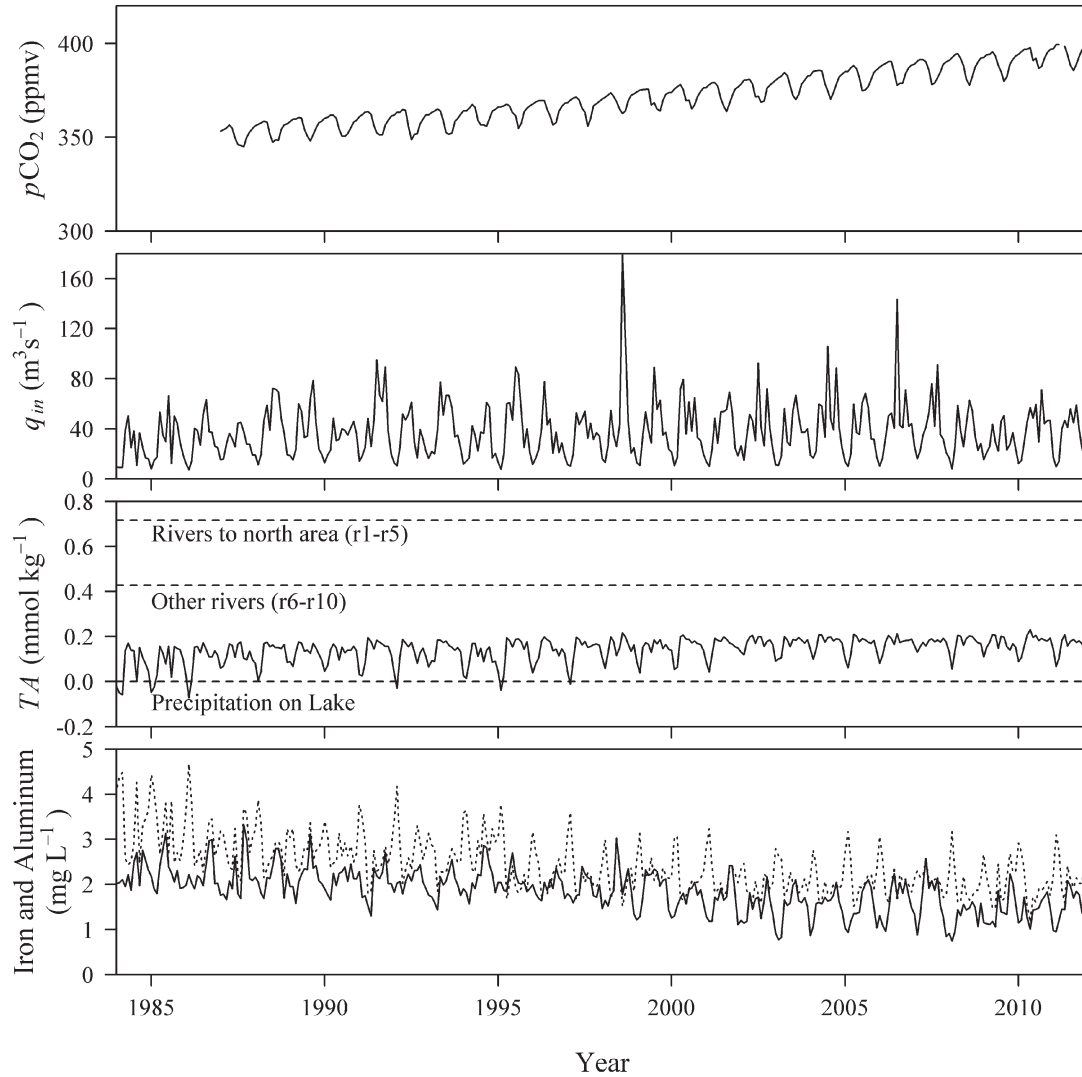
**Figure 5–1** The illustration of physiological traits parameter of phytoplankton.

**a)** P–I (Photosynthesis–Irradiance) curve. **b)** Nutrient uptake rate given as michaelis-menten equation.  $C_{\text{pig}}$ , pigment concentration in phytoplankton biomass (mg Chl.  $a$   $\text{mg C}^{-1}$ );  $q$ , cell quota of nutrient (mg nutrient  $\text{mg C}^{-1}$ );  $q_{\text{min}}$ , minimum cell quota (mg nutrient  $\text{mg C}^{-1}$ );  $q_{\text{max}}$ , maximum cell quota (mg nutrient  $\text{mg C}^{-1}$ ).



**Figure 5–2** Boundary condition (i.e., condition of inflow/outflow, air-water interface, and sediment-water interface) and 13 vertical layers for simulating phytoplankton dynamics in Lake Inawashiro.

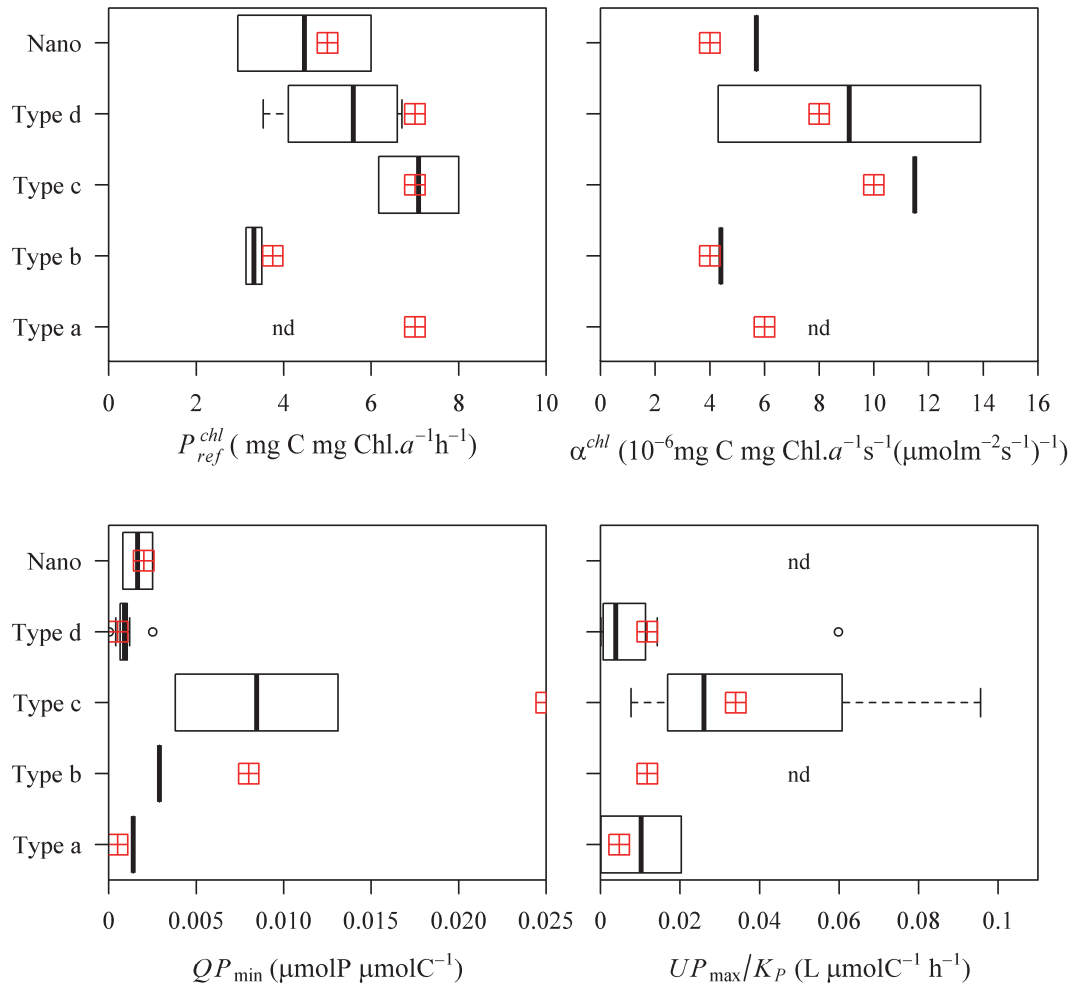
Variables ( $q_{in}$ ,  $c_{in}$ ,  $q_{out}$ ,  $T_a$ ,  $\varphi$ ,  $p\text{CO}_2$ ,  $C$ ,  $p$ ,  $c_p$ ,  $G$ ,  $U_{10}$ , and  $S_R$ ) are given as boundary condition.  $\rightarrow$ , given flux/velocity as boundary condition;  $\rightarrow$ , calculated flux/variables ( $T$  and  $E_0$ ) from boundary condition. Thirteen vertical layers are set by slicing Lake Inawashiro at the depth presented in left bar.



**Figure 5–3** Boundary conditions for simulating phytoplankton dynamics in Lake

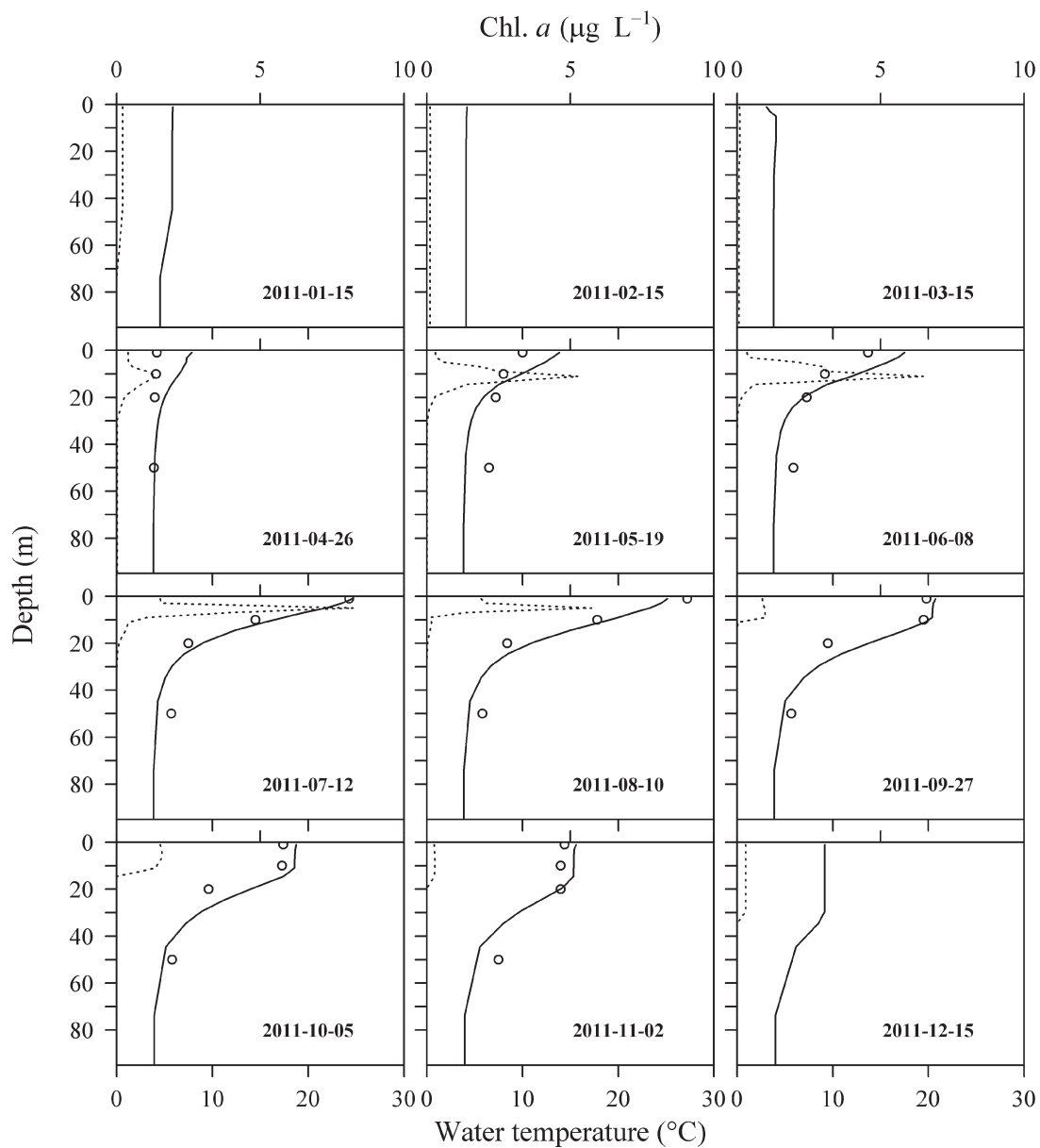
Inawashiro during 1984–2011.

Partial pressure of carbon dioxide in the air  $p\text{CO}_2$  was from observations at Ayasato, Iwate prefecture (Japan Meteorological Agency ([http://ds.data.jma.go.jp/ghg/kanshi/obs/co2\\_monthave\\_ryo.html](http://ds.data.jma.go.jp/ghg/kanshi/obs/co2_monthave_ryo.html))). Total alkalinity in Nagase River was expressed as solid line (—), and those in the other waters were expressed as dashed-line (-----). Iron and aluminium concentration in Nagase river was expressed as solid line (—) and dotted line (.....), respectively. Methodology to determine  $q_{in}$ ,  $TA$ , iron, and aluminium concentration was written in text.



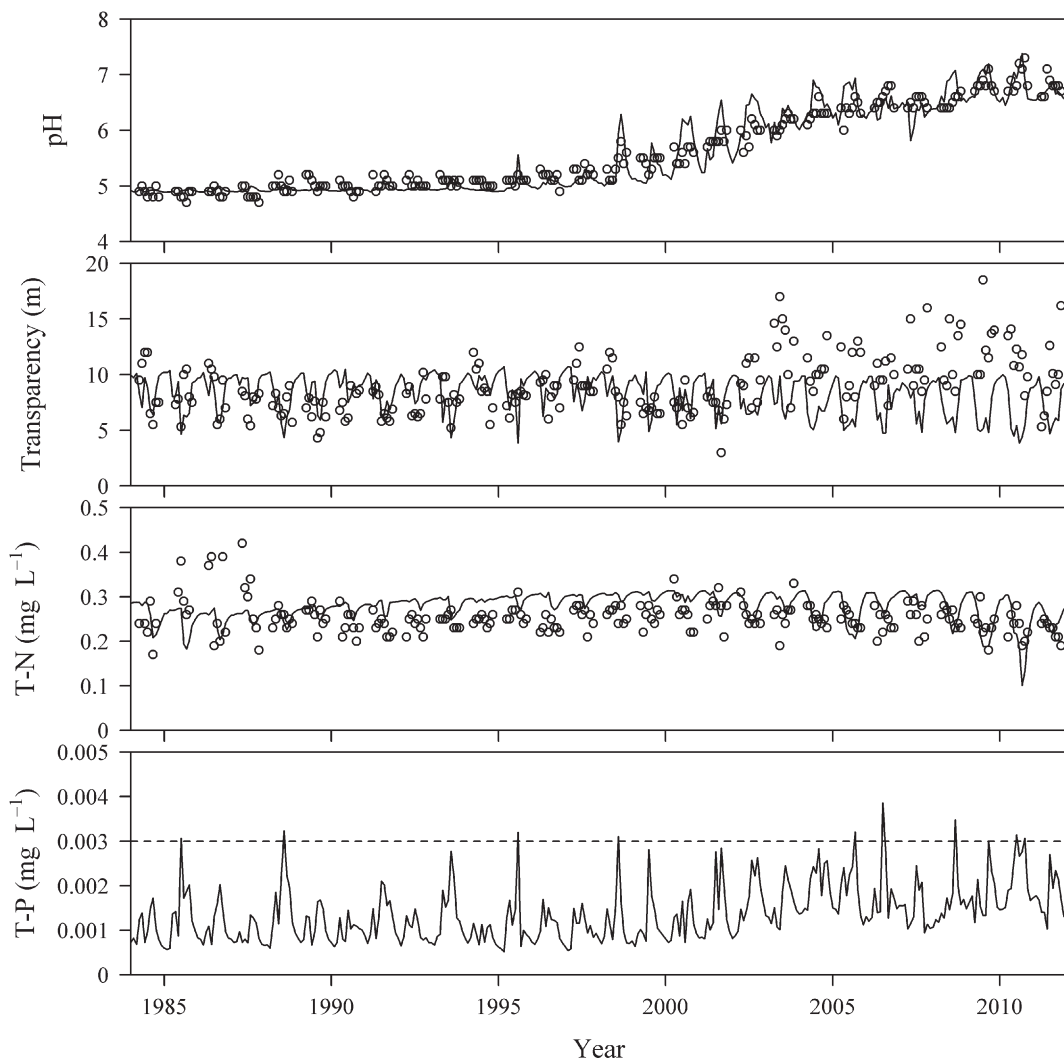
**Figure 5-4** Comparison of observed physiological trait parameter values for each group (types a–d, and nanoplankton), and given values for calculation.

Data for boxplot are from **Table 5-3**. ▣, Given parameter value for calculation (see **Table 5-4**).



**Figure 5–5** Seasonal changes in vertical profiles of water temperature and Chl. *a* in 2011.

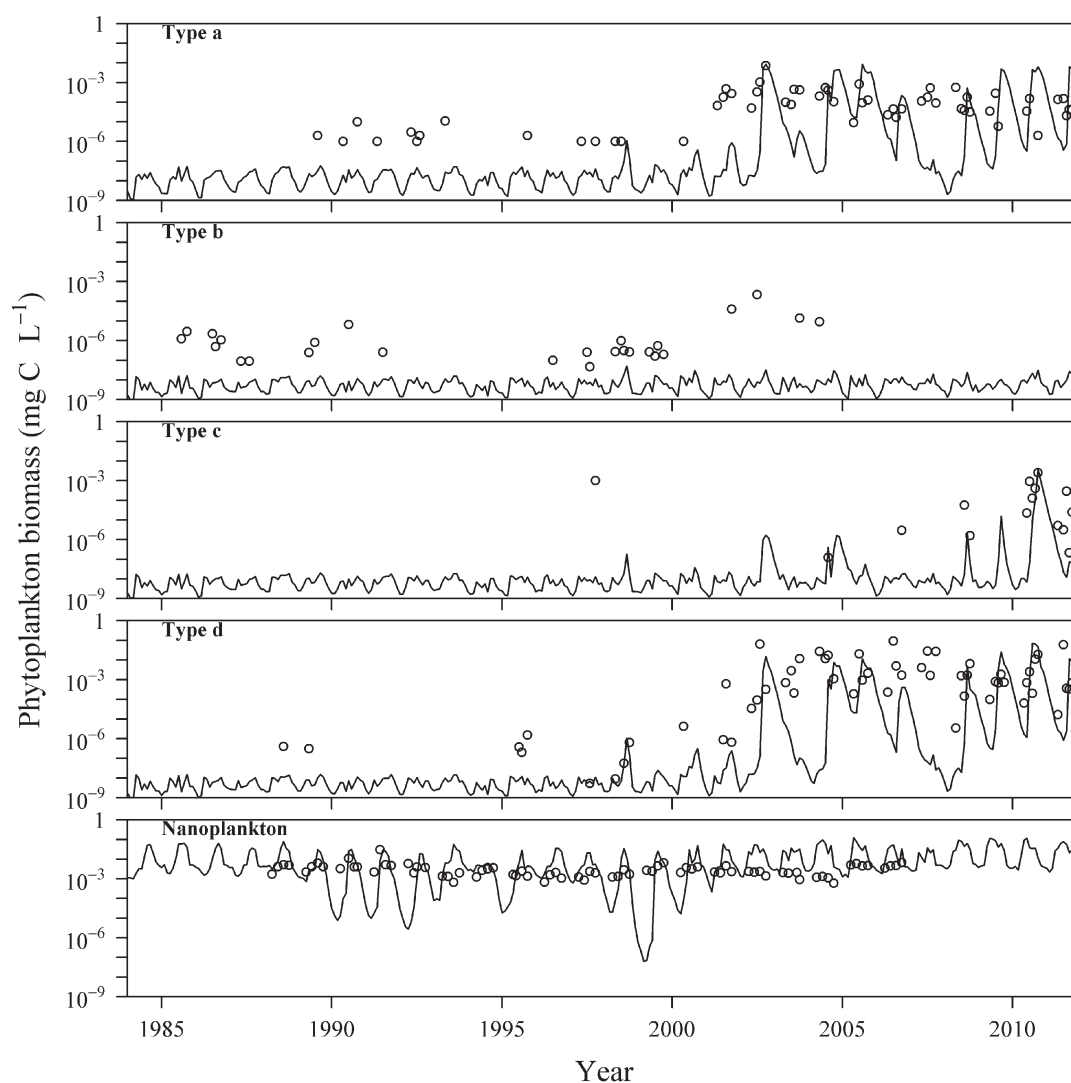
——, Calculated water temperature; ○, observed water temperature; ·····, Calculated Chl. *a* concentration. The calculated values at 12:00 pm are shown in this figure.



**Figure 5–6** Comparison between observed value of four parameters (pH, Transparency,

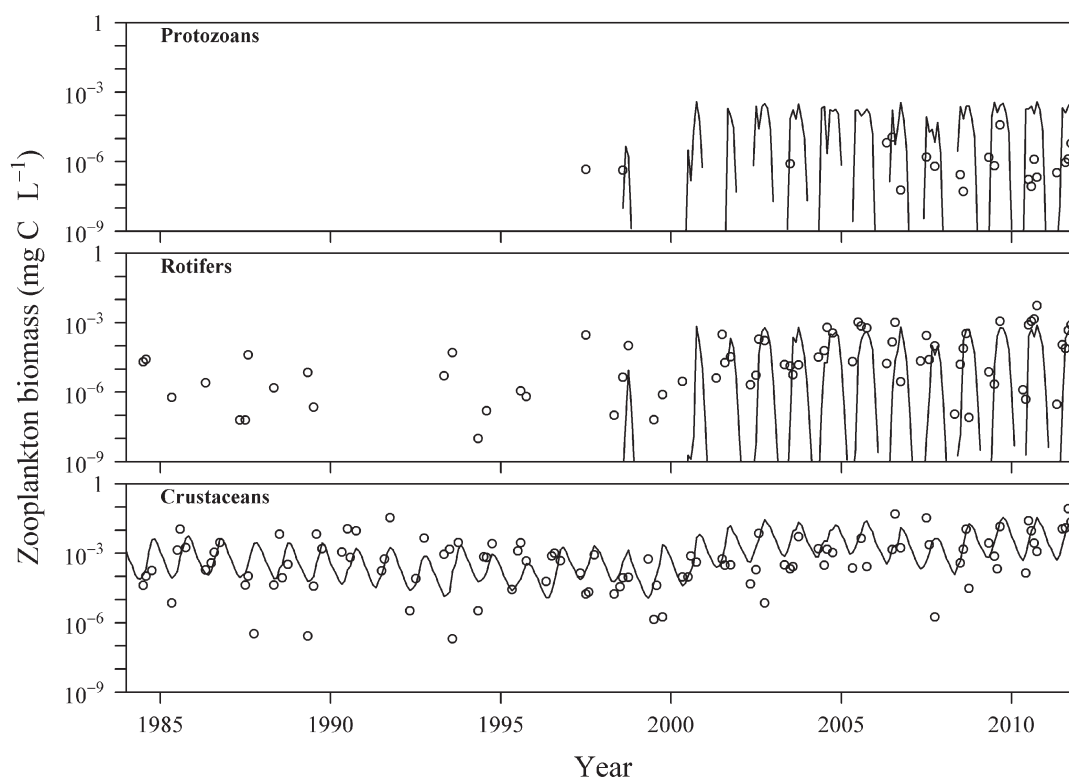
T-N, and T-P concentration) at surface water and calculated result.

——, Calculated result; ○, Observations; ----, Detection limit of phosphorus (0.003 mg L<sup>-1</sup>). Observed T–P concentrations were not plotted in the figure because those were almost below the detection limit.



**Figure 5–7** Comparison between observed phytoplankton biomass in the epilimnetic water (0–10 m) and calculated result.

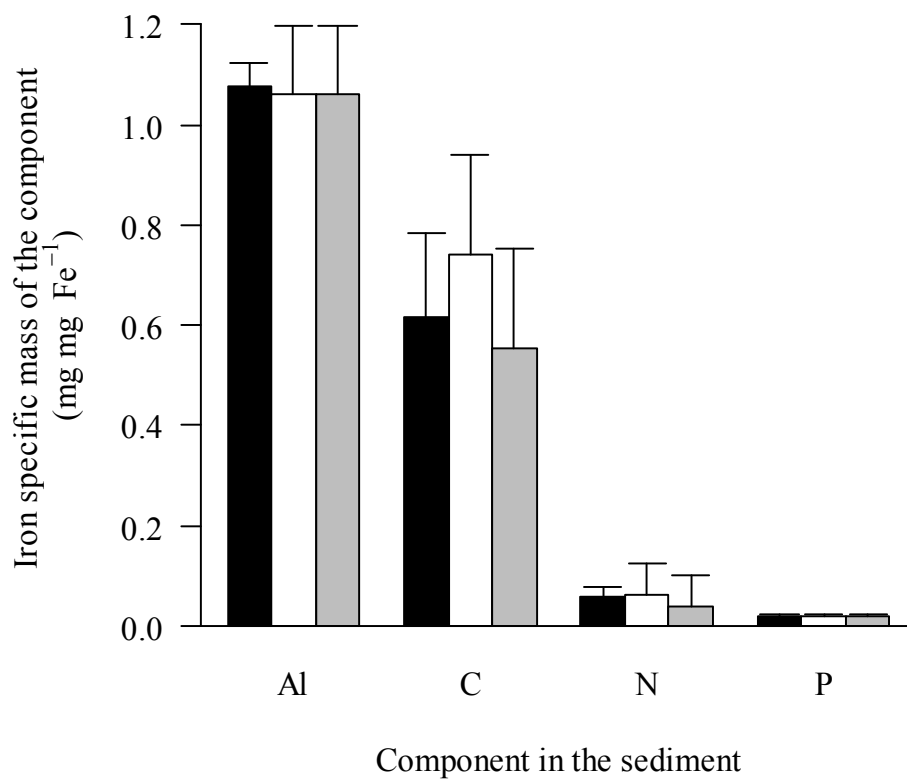
——, Calculated result; ○, Observations. Calculated phytoplankton biomass of Types a–d were compared to those observed at the center of Lake Inawashiro during 1984–2011, and calculated nano-plankton biomass was compared to that observed at Hamajihama during 1988–2006. The value of zero was omitted in this plot.



**Figure 5–8** Comparison between observed zooplankton biomass in the epilimnetic water (0–10 m) and calculated result.

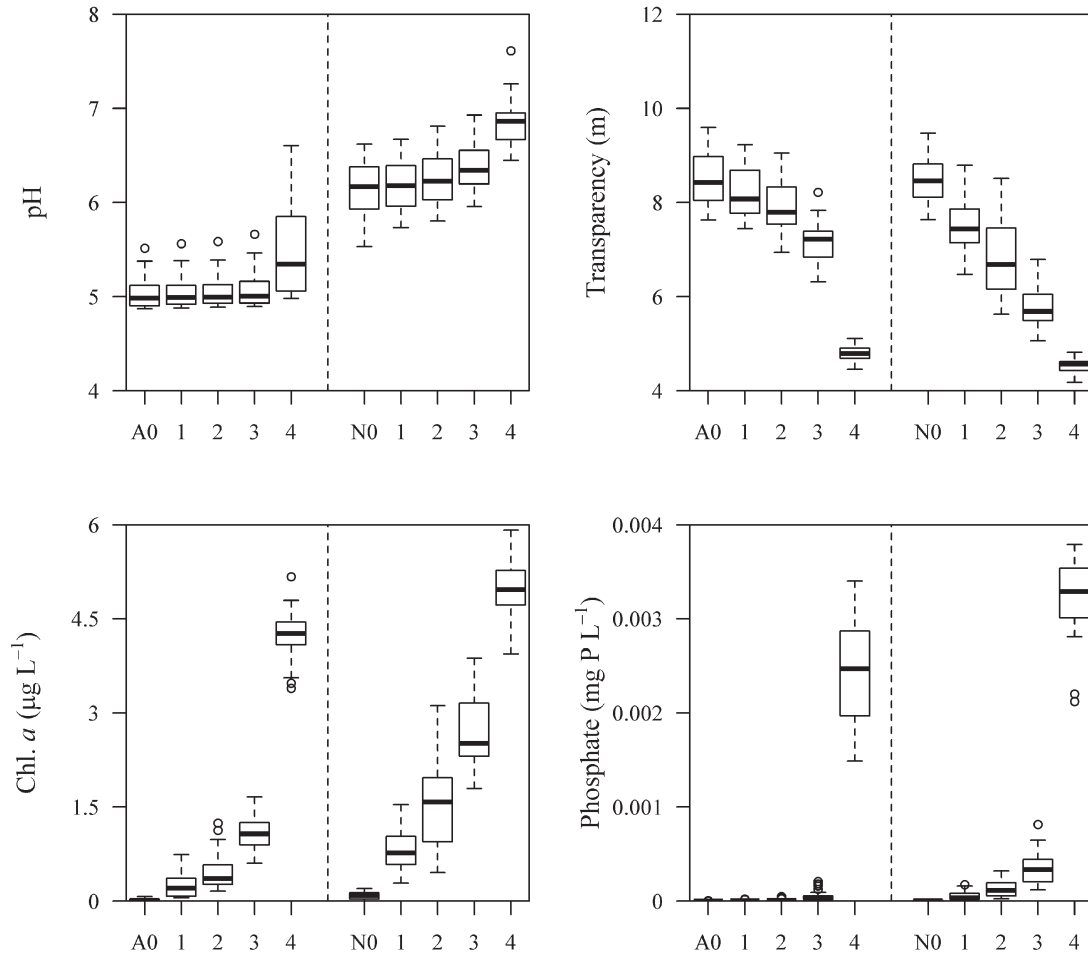
——, Calculated result; ○, Observations. Calculated zooplankton biomass of protozoans, rotifers, and crustaceans were compared to those observed at the center of Lake Inawashiro during 1984–2011. The value of zero was omitted in this plot.





**Figure 5–9** The components in the sediment of Lake Inawashiro.

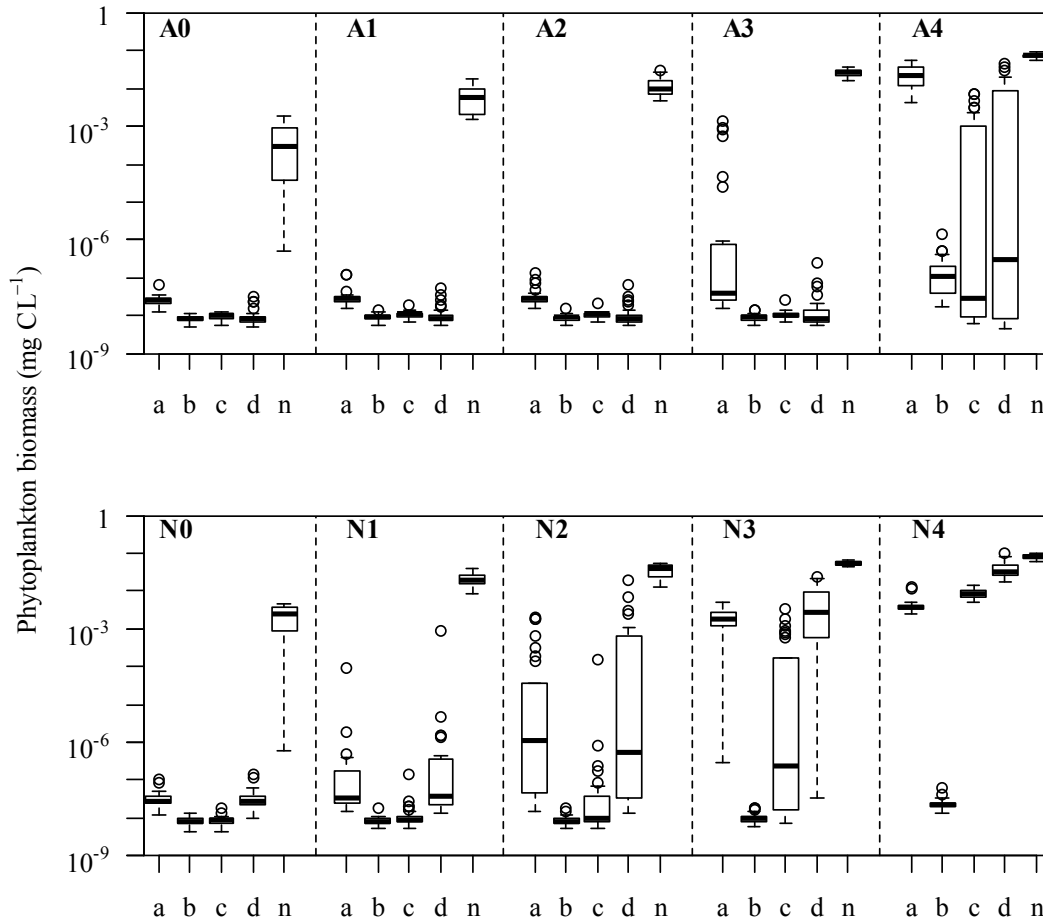
■, observations in the previous study (Fukushima prefectural institute of environmental research, 2006–2010); □, calculated iron-specific mass of sedimentation; ▒, calculated net mass of sedimentation by subtracting sediment respiration. Error bar indicate standard deviation.



The senario of human activity and volcanic activity

**Figure 5–10** The predicted mean values of pH, transparency, Chl. *a*, and phosphate concentration in epilimnetic water during stratification period.

Mean values during stratification period (from April to October) for 29 years were shown in boxplot. 1<sup>st</sup> quarter and 3<sup>rd</sup> quarter were expressed as box, and median was expressed as solid line. The range between 1<sup>st</sup> quarter – 1.5x(3<sup>rd</sup> quarter – 1<sup>st</sup> quarter) and 3<sup>rd</sup> quarter + 1.5x(3<sup>rd</sup> quarter – 1<sup>st</sup> quarter) was expressed as bar. Open circle expresses outliers from that range. A0–A5, and N0–N5 indicates each scenario (**Table 5–2**).



**Figure 5–11** The predicted biomass of phytoplankton (types a–d, and nanoplankton) in epilimnetic water during stratification period.

Mean values during stratification period (from April to October) for 29 years were shown in boxplot. The explanation about box, solid line, bar, and open circle are the same as that in **Figure 5–10**. The character ‘a’, ‘b’, ‘c’, ‘d’, and ‘n’ indicates the group of phytoplankton; type a, type b, type c, type d, nanoplankton. A0–A5, and N0–N5 indicates each scenario (**Table 5–2**).

## 第6章 総括と展望

### 6.1 各章の総括

水圏では、水の華や水道異臭味被害の発生、水産資源の減少といった生物が関与する水利用上の問題が多く発生しており、近年は気候変動による生物群集への影響も懸念されている。これらの問題を解決するため、環境因子の変化により生物群集構造がどのように変化するのかを予め把握し、制御可能な環境因子を適切にコントロールしていくことが求められているが、そのような予測手法は開発されていない。そこで、本研究では、環境変動に起因する生物群集構造の変化を予測する手法の開発を行った。

第2章では、研究対象水域の環境変動、すなわち pH 変動、の原因について検討を行った。硫黄同位体比、真正細菌群集の測定データ、および硫酸イオン濃度の季節変動状況より、安達太良山から湧出する硫酸酸性水は主に二酸化硫黄ガス( $\text{SO}_2$ )の不均化反応、硫黄鉱床形成時の硫化水素ガス( $\text{H}_2\text{S}$ )の非生物学的な酸化反応により生成されており、安達太良山の火山活動が活発化すると硫酸酸性水の硫酸イオン濃度が低下し、これに応じて猪苗代湖の湖水 pH が上昇していることが明らかとなった。

第3章では、pH を含めた環境因子の中から猪苗代湖、桧原湖、小野川湖、秋元湖のマイクロサイズ ( $>20 \mu\text{m}$ ) の植物プランクトン群集組成を決定している因子を CCA により抽出し、続いて抽出された因子に対する種のニッチを OMI 分析により評価した。4湖の植物プランクトン群集組成の違いは、酸とアルミニウムの阻害レベル (CCA1) と栄養成分の多寡 (CCA2) により説明された。水温を含む6つの重要な因子に対する種のニッチを OMI 分析により評価した結果、プランクトン群集は広範囲分布種 (Type a)、好酸性種 (Type b)、中性中栄養種 (Type c)、中性貧中栄養種 (Type d) の4つに分類できた。また、もし将来猪苗代湖で富栄養化が生じた場合、*Microcystis* sp.などの中性中栄養種 (Type c) が出現し、植物プランクトン群集組成は他の3湖沼の組成に近づくと考えられた。

第4章では、生物への pH を考慮した生態系モデルを構築し、その有効性を検証した。構築したモデルの妥当性を検証するため、pH を3段階に調整した水槽実験を行い、pH、DO の連続測定を行った。1時間毎の pH、DO の計算値は観測結果と良く一致しており、構築したモデルが異なる pH レベルにおける植物プランクトンの総一次生産、群集呼吸、水大気境界面を通じたガス輸送を適切に計算できていることが示された。

第5章では、なぜグループ (Types a-d およびナノプランクトン) によってニッチが異なるのかを生理学的特性の違いから解釈し、その重要な生理学的特性を新たに構築した生態系モデル (第4章) のパラメータ値に反映させ、流域の人為活動や安達太良山の火山活動が変化した場合の猪苗代湖の植物プランクトン群集構造の変化を予測した。既往研究成果を収集して生理学的特性を比較したところ、グループのニッチが異なっているのは、酸とアルミニウムに対する耐性、りんごの最小セルクオタ、栄養塩摂取におけるりんご親和性の3つの生理学的特性が異なるためと解釈された。そこで、Types a-d の植物プランクトンおよびナノプランクトンのモデルパラメータ値にこの特性を反映させて猪苗代湖の植物プランクトン群集構造の変化予測を行ったところ、安達太良山の硫酸酸性水中の硫酸イオン濃度が現状と同じであって流域からの栄養塩負荷量が現状よりも増加するケースでは、Type a と Type d のバイオマスが現状よりも増加するとともに、これまであまり出現していなかった Type c のバイオマスが急増する結果となった。この予測結果は OMI プロット図から予測された結果と一致しており、過去の観測データからも支持された。これら一連の結果から CCA と OMI 分析により得られた制御因子と種のニッチを生理学的特性から解釈して数値シミュレーションに反映させる方法は、植物プランクトン群集構造の変化予測を行う上で極めて有効であることが示された。

## 6.2 水圏の生物群集構造に関する問題の解決に向けて

本研究により開発された環境変動に起因する水圏生物群集構造の変化を予測

する手法 (**Figure 6-1**) は、水圏の生物群集構造に関する問題の解決に大きく貢献できると考える。

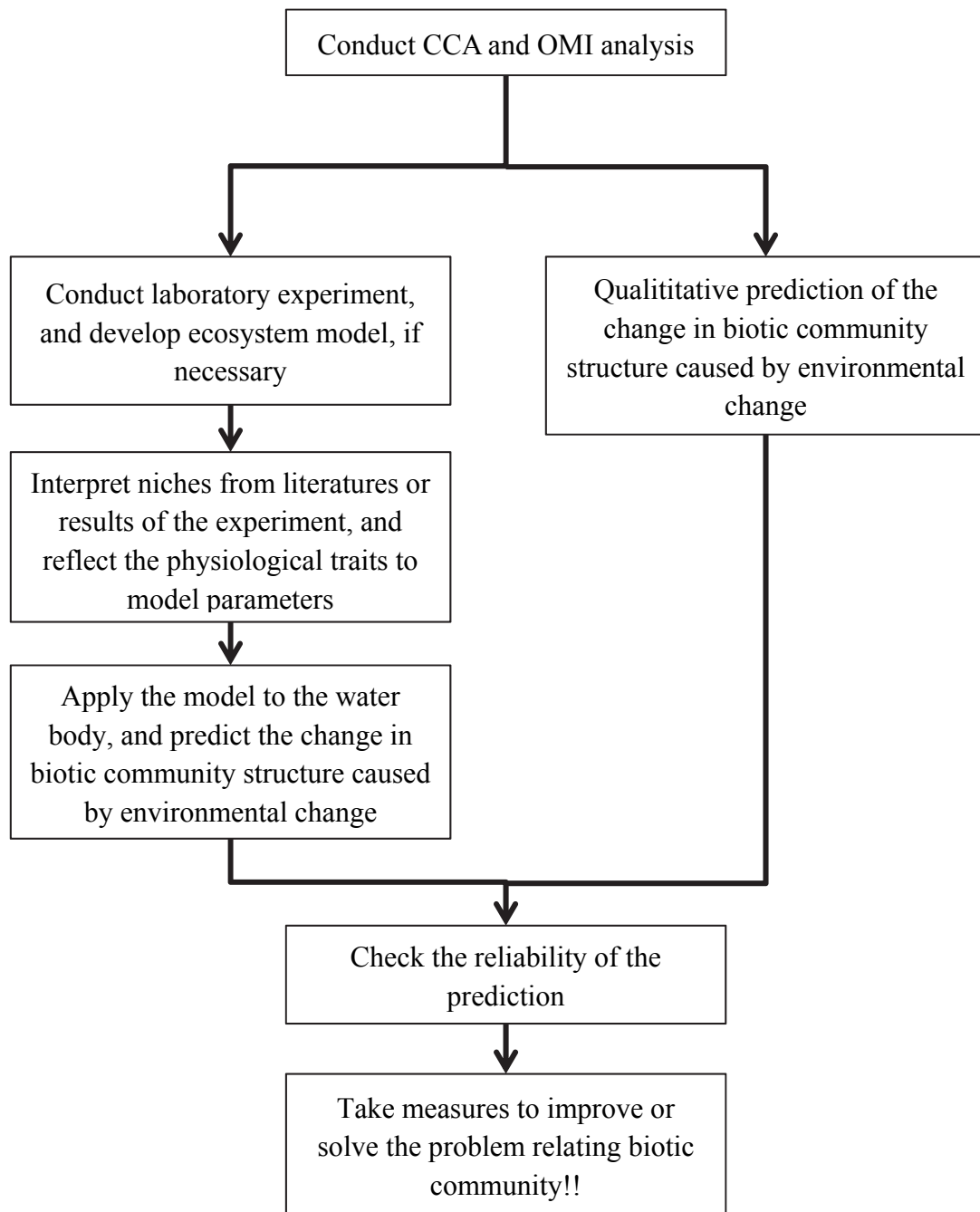
例えば、霞ヶ浦の植物プランクトン群集構造の経年的な変化には、N/P 比や鉄、水中の光環境が影響している可能性がこれまでに指摘されている (Takamura *et al.*, 1992; Nagai *et al.*, 2007; Tomioka *et al.*, 2011) 。これらの環境因子と植物プランクトン群集に関する時系列データが揃っていれば、CCA と OMI 分析によって、植物プランクトン群集組成を決定している制御因子、これらの因子上における種のニッチを統計的に明らかにすることができる。霞ヶ浦の場合は、*Microcystis* 属と *Planktothrix* 属では鉄の要求量が異なる (Nagai *et al.*, 2007) ， N/P 比が低いときには *Microcystis* 属が優占し、N/P 比が高いときに *Phormidium* 属が優占する (Fujimoto *et al.*, 1997) ，といった室内実験結果により種のニッチの違いが科学的に解釈されると予想される。その結果を踏まえて、鉄の摂取についても考慮した植物プランクトンの成長モデル (Nagai *et al.*, 2007) を利用すれば、霞ヶ浦における環境変動による植物プランクトン群集構造の変化予測が可能になると期待される。

瀬戸内海におけるノリの色落ち現象については、栄養塩である窒素が不足していることが影響している可能性が指摘されている。環境因子と生物群集に関する時系列データが揃っていれば、CCA と OMI 分析によって冬季の生物群集を決定している制御因子と種のニッチが明らかになるはずである。ニッチの違いがどのような生理学的特性に依存するのかを室内実験結果より科学的に解釈し、考慮すべき生理学的特性を数値シミュレーションに反映させれば、同様に、流域からの栄養塩流入等の環境変動による生物群集構造の変化を定量的に予測できると考えられる。

このように本研究で開発した手法の適用範囲は広いと期待される。ただし、本研究の手法で予測できるのは、CCA1 軸と CCA2 軸で表される環境因子の変動に起因する生物群集の変化のみであり、その他の環境因子の変動に起因する変化は予測できないことに注意が必要である。猪苗代湖の検討ケースでは、酸や

アルミニウムの阻害レベルと栄養成分量の変動に起因する生物群集構造の変化予測は可能であった。しかし、本研究における CCA や OMI 分析の結果はシリカが不足する湖沼で出現した生物種も含めてニッチ評価を行った結果ではないため、シリカが不足する水圏での生物群集構造の変化を予測することはできない。仮にシリカが不足する場合の生物群集構造の変化を予測したいのであれば、シリカが不足する湖沼の観測データも含めて CCA と OMI 分析を行っていく必要がある。その場合には植物プランクトンのグループ化の結果も本研究の結果とは変わってくることが予想される。

本研究で開発した「環境変動に起因する生物群集構造の変化を予測する手法」は、過去の観測データを最大限に活用して生物群集構造の変化予測を行っていく手法である。幸いにも、水圏では長期にわたる観測データが蓄積されてきている。本研究の成果が、我が国並びに世界各国の水圏の生物群集構造に関する問題の解決に寄与することを願って本研究の結びとしたい。



**Figure 6–1** A proposed approach for predicting the change in biotic community structure in water body, and for taking measures.



## 参考文献

- Allison, S. M., and Prosser, J. I. 1993. Ammonia oxidation at low pH by attached populations of nitrifying bacteria. *Soil Biol. Biochem.*, **25**: 935–941.
- Andersen, T., and Hessen, D. O. 1991. Carbon, nitrogen and phosphorous content of freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **36**: 807–814.
- Antoniou, P., Hamilton, J., Koopman, B., Jain, R., Holloway, B., Lyberatos, G., and Svoronos, S. A. 1990. Effect of temperature and pH on the effective maximum specific growth rate of nitrifying bacteria. *Water Res.*, **24**: 97–101.
- Baldia, S. F., Nishijima, T., and Hata, Y. 1991. Effects of physico-chemical factors and nutrients on the growth of *Spirulina platensis* isolated from Lake Kojima, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**: 481–490.
- Bates, R. G., and Pinching, G. D. 1949. Acidic dissociation constant of ammonium ion at 0°C to 50°C, and the base strength of ammonia. *J. Res. Natl. Bur. Stand.*, **42**: 419–430.
- Berzins, B., and Pejler, B. 1987. Rotifer occurrence in relation to pH. *Hydrobiol.*, **147**: 107–116.
- Bevensee, M. O., and Boron, W. F. 2007. Control of intracellular pH. In *Seldin and Giebisch's The Kidney: Physiology & Pathophysiology, Fourth Edition, Vol. 2*. R. J. Alpern and S. C. Hebert (Eds.), ISBN: 978-0-12-0884889, pp.1429–1480, Academic Press, Burlington, MA.
- Birks, H. J. B. 2010. Numerical methods for the analysis of diatom assemblage data. In *The diatoms: Applications for the environmental and earth sciences, second edition*. J. P. Smol, and E. F. Stoermer (eds.), ISBN:978-0-521-50996-1, pp.23–54, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Blanchet, F. G., Legendre, P., and Borcard, D. 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, **89**: 2623–2632.

- Brewer, P. G., and Goldman, J. C. 1976. Alkalinity changes generated by phytoplankton growth. *Limnol. Oceanogr.*, **21**: 108–117.
- Canfield, D. E., Thamdrup, B., and Fleischer, S. 1998. Isotope fractionation and sulfur metabolism by pure and enrichment cultures of elemental sulfur-disproportionating bacteria. *Limnol. Oceanogr.*, **43**: 253–264.
- Canfield, D. E. 2001. Biogeochemistry of sulfur isotopes. *Rev. Mineral. Geochem.*, **43**: 607–636.
- Claesson, A., and Törnqvist, L. 1988. The toxicity of aluminium to two acido-tolerant green algae. *Water Res.*, **22**: 977–983.
- Cole, T. M., and Wells, S. A. 2011. *CE-QUAL-W2: A two-dimensional, laterally averaged, hydrodynamic and water quality model, version 3.71 user manual*. Department of Civil and Environmental Engineering, Portland State University, Portland, OR. 134pp.
- Coleman, J. R., and Colman, B. 1981. Inorganic carbon accumulation and photosynthesis in a blue-green alga as a function of external pH. *Plant Physiol.*, **67**: 917–921.
- Conley, D. J., and Kilham, S. S. 1989. Differences in silica content between marine and freshwater diatoms. *Limnol. Oceanogr.*, **34**: 205–213.
- Contois, D. E. 1959. Kinetics of bacterial growth: Relationship between population density and specific growth rate of continuous cultures. *J. Gen. Microbiol.*, **21**: 40–50.
- Davis, C. S. 1987. Components of the zooplankton production cycle in the temperate ocean. *J. Mar. Res.*, **45**: 947–983.
- DeNicola, D. M. 2000. A review of diatoms found in highly acidic environments. *Hydrobiol.*, **433**: 111–122.
- Dickson, A. G. 1981. An exact definition of total alkalinity and a procedure for the estimation of alkalinity and total inorganic carbon from titration data. *Deep-Sea*

*Res. Part A*, **28**: 609–623.

- DOE. 1994. *Handbook of methods for the analysis of the various parameters of the carbon dioxide system in sea water, version 2*. A. G. Dickson and C. Goyet (Eds.), ORNL/CDIAC–74. 185pp.
- Doledec, S., and Chessel, D. 1994. Co-inertia analysis: An alternative method for studying species-environment relationship. *Freshw. Biol.*, **31**: 277–294.
- Doledec, S., Chessel, D., and Gimaret-Carpentier, C. 2000. Niche separation in community analysis: A new method. *Ecology*, **81**: 2914–2927.
- Doney, S. C., Fabry, V. J., Feely, R. A., and Kleypas, J. A. 2009. Ocean acidification: The other CO<sub>2</sub> problem. *Annu. Rev. Mar. Sci.*, **1**: 169–192.
- Dray, S., Chessel, D., and Thioulouse, J. 2003. Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology*, **84**: 3078–3089.
- Dray, S., and Dufour, A. B. 2007. The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *J. Stat. Softw.*, **22**: 1–20.
- Elliott, J. A., Irish, A. E., and Reynolds, C. S. 2010. Modelling phytoplankton dynamics in fresh waters: Affirmation of the PROTECH approach to simulation. *Freshwater Rev.*, **3**: 75–96.
- Elliott, J. A. 2012. Predicting the impact of changing nutrient load and temperature on the phytoplankton of England’s largest lake, Windermere. *Freshwater Biol.*, **57**: 400–413.
- Elser, J. J., Fagan, W. F., Denno, R. F., Dobberfuhl, D. R., Folarin, A., Huberty, A., Interlandi, S., Kilham, S. S., McCauley, E., Schulz, K. L., Siemann, E. H., and Sterner, R. W. 2000. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, **408**: 578–580.
- Exley, C., Schneider, C., and Doucet, F. C. 2002. The reaction of aluminium with silicic acid in acidic solution: An important mechanism in controlling the biological availability of aluminium? *Coord. Chem. Rev.*, **228**: 127135.

- Fagerbakke, K. M., Heldal, M., and Norland, S. 1996. Content of carbon, nitrogen, oxygen, sulfur and phosphorus in native aquatic and cultured bacteria. *Aquat. Microb. Ecol.*, **10**: 15–27.
- Fasham, M. J. R., Ducklow, H. W., and McKelvie, S. M. 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *J. Mar. Res.*, **48**: 591–639.
- Ferrero, E., Eory, M., Ferreyra, G., Schloss, I., Zagarese, H., Vernet, M., and Momo, F. 2006. Vertical mixing and ecological effects of ultraviolet radiation in planktonic communities. *Photochem. Photobiol.*, **82**: 898–902.
- Fischer, J. M., and Frost, T. M. 1997. Indirect effects of lake acidification on *Chaoborus* population dynamics: The role of food limitation and predation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **54**: 637–646.
- Finkel, Z. V., Beardall, J., Flynn, K. J., Quigg, A., Rees, T. A. V., and Raven, J. A. 2010. Phytoplankton in a changing world: Cell size and elemental stoichiometry. *J. Plankton Res.*, **65**: 119–137.
- Fry, B., Gest, H., and Hayes, J. M. 1984. Isotope effects associated with the anaerobic oxidation of sulfide by the purple photosynthetic bacterium, *Chromatium vinosum*. *FEMS Microbiol. Lett.*, **22**: 283–287.
- Fry, B., Cox, J., Gest, H., and Hayes, J. M. 1986. Discrimination between  $^{34}\text{S}$  and  $^{32}\text{S}$  during bacterial metabolism of inorganic sulfur compounds. *J. Bacteriol.*, **165**: 328–330.
- Fry, B., Gest, H., and Hayes, J. M. 1988a.  $^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$  fractionation in sulfur cycles catalyzed by anaerobic bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.*, **54**: 250–256.
- Fry, B., Ruf, W., Gest, H., and Hayes, J. M. 1988b. Sulfur isotope effects associated with oxidation of sulfide by  $\text{O}_2$  in aqueous solution. *Chem. Geol. (Isot. Geosci. Sect.)*, **73**: 205–210.
- Fujimoto, N., Sudo, R., Sugiura, N., and Inamori, Y. 1997. Nutrient-limited growth of *Microcystis aeruginosa* and *Phormidium tenue* and competition under various

- N:P supply ratios and temperatures. *Limnol. Oceanogr.*, **42**: 250–256.
- Garrrity G. M., Bell J. A., and Lilburn T. 2005. Order II *Acidithiobacillales* ord. nov. In *Bergey's Manual® of Systematic Bacteriology 2nd ed, Vol. 2, Part B*. D. J. Brenner, N. R. Krieg, and J. T. Staley (eds.), pp.60–63, Springer, New York.
- Gallegos, C. L. 1992. Phytoplankton photosynthesis, productivity, and species composition in a eutrophic estuary: Comparison of bloom and non-bloom assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **81**: 257–267.
- Geider, R. J., MacIntyre, H. L., and Kana, T. M. 1998. A dynamic regulatory model of phytoplanktonic acclimation to light, nutrients, and temperature. *Limnol. Oceanogr.*, **43**: 679–694.
- Gehl, K. A., and Colman, B. 1985. Effect of external pH on the internal pH of *Chlorella saccharophila*. *Plant Physiol.*, **77**: 917–921.
- Goldman, J. C., and Brewer, P. G. 1980. Effect of nitrogen source and growth rate on phytoplankton-mediated changes in alkalinity. *Limnol. Oceanogr.*, **25**: 352–357.
- Gotham, I. J., and Rhee, G. Y. 1981a. Comparative kinetic studies of phosphate-limited growth and phosphate uptake in phytoplankton in continuous culture. *J. Phycol.*, **17**: 257–265.
- Gotham, I. J., and Rhee, G. Y. 1981b. Comparative kinetic studies of nitrate-limited growth and nitrate uptake in phytoplankton in continuous culture. *J. Phycol.*, **17**: 309–314.
- Gran, G. 1952. Determination of the equivalence point in potentiometric titrations part II. *Analyst*, **77**: 661–671.
- Grover, J. P. 1989. Phosphorus-dependent growth kinetics of 11 species of freshwater algae. *Limnol. Oceanogr.*, **34**: 341–348.
- Gupta, V. K., and Rastogi, A. 2008. Biosorption of lead(II) from aqueous solutions by non-living algal biomass *Oedogonium* sp. and *Nostoc* sp.: A comparative study.

- Colloids Surf. B: Biointerfaces*, **64**: 170–178.
- Hallberg, K. B., and Lindström, E. B. 1994. Characterization of *Thiobacillus caldus* sp. nov., a moderately thermophilic acidophile. *Microbiology*, **140**: 3451–3456.
- Havens, K. E., and DeCosta, J. 1987. The role of aluminium contamination in determining phytoplankton and zooplankton responses to acidification. *Water Air Soil Pollut.*, **33**: 277–293.
- Havens, K. E., James, R. T., East, T. L., and Smith, V. H. 2003. N:P ratios, light limitation, and cyanobacterial dominance in a subtropical lake impacted by non-point source nutrient pollution. *Environ. Pollut.*, **122**: 379–390.
- Healey, F. P. 1980. Slope of the monod equation as an indicator of advantage in nutrient competition. *Microb. Ecol.*, **5**: 281–286.
- Helgeson, H. C. 1969. Thermodynamics of hydrothermal systems at elevated temperatures and pressures. *Am. J. Sci.*, **267**: 729–804.
- Hiraishi, A., Nagashima, K. V. P., Matsuura, K., Shimada, K., Takaichi, S., Wakao, N., and Katayama, Y. 1998. Phylogeny and photosynthetic features of *Thiobacillus acidophilus* and related acidophilic bacteria: Its transfer to the genus *Acidiphilium* as *Acidiphilium acidophilum* comb. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, **48**: 1389–1398.
- Hiraishi A., and Imhoff J. F. 2005. Genus II. *Acidiphilium*. In *Bergey's Manual® of Systematic Bacteriology 2nd ed, Vol. 2, Part C*. D. J. Brenner, N. R. Krieg, and J. T. Staley (eds.), pp.54–62, Springer, New York.
- Holm, N. P., and Armstrong, D. E. 1981. Role of nutrient limitation and competition in controlling the populations of *Asterionella formosa* and *Microcystis aeruginosa* in semicontinuous culture. *Limnol. Oceanogr.*, **26**: 622–634.
- Hoogenhout, H., and Ames, J. 1965. Growth rates of photosynthetic microorganisms in laboratory cultures. *Arch. Mikrobiol.*, **50**: 10–25.
- Hoover, T. E., and Berkshire, D. C. 1969. Effects of hydration on carbon dioxide

- exchange across an air–water interface. *J. Geophys. Res.*, **74**: 456–464.
- Horie, S. 1962. Morphometric features and the classification of all the lakes in Japan. *Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto Ser. B*, **29**: 191–262.
- Huisman, J., Sharples, J., Stroom, J. M., Visser, P. M., Kardinaal, W. E. A., Verspagen, J. M. H., and Sommeijer, B. 2004. Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species. *Ecology*, **85**: 2960–2970.
- Ichimura, S. 1960. Photosynthesis pattern of natural phytoplankton relating to light intensity. *Bot. Mag. Tokyo*, **73**: 458–467.
- Idso, S. B., and Gilbert, R. G. 1974. On the universality of the Poole and Atkins secchi disk-light extinction equation. *J. Appl. Ecol.*, **11**: 399–401.
- Irwin, A. J., Finkel, Z. V., Schofield, O. M. E., and Falkowski, P. G. 2006. Scaling-up from nutrient physiology to the size-structure of phytoplankton communities. *J. Plankton Res.*, **28**: 459–471.
- ILEC and UNEP. 1987. *Data book of world lake environments: A survey of the state of world lakes part I*. Lake Biwa Research Institute and International Lake Environment Committee (eds.), pp ASI–14.
- Jones, G. E., and Starkey, R. L. 1957. Fractionation of stable isotopes of sulfur by microorganisms and their role in deposition of native sulfur. *Appl. Microbiol.*, **5**: 111–118.
- Kaplan, I. R., and Rafter, T. A. 1958. Fractionation of stable isotopes of sulfur by thiobacilli. *Science*, **127**: 517–518.
- Kaplan, I. R., and Rittenberg, S. C. 1964. Microbiological fractionation of sulphur isotopes. *J. Gen. Microbiol.*, **34**: 195–212.
- Kelly, D. P. 2008a. Stable sulfur isotope fractionation by the green bacterium *Chlorobaculum parvum* during photolithoautotrophic growth on sulfide. *Pol. J. Microbiol.*, **57**: 275–279.
- Kelly, D. P. 2008b. Stable sulfur isotope fractionation and discrimination between the

- sulfur atoms of thiosulfate during oxidation by *Halothiobacillus neapolitanus*. *FEMS Microbiol. Lett.*, **282**: 299–306.
- Kelly, D. P., and Wood, A. P. 2000. Reclassification of some species of *Thiobacillus* to the newly designated genera *Acidithiobacillus* gen. nov., *Halothiobacillus* gen. nov. and *Thermithiobacillus* gen. nov. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **50**: 511–516.
- Kelly, D. P., and Wood, A. P. 2005. Genus incertae sedis XVIII. *Thiomonas*. In *Bergey's Manual® of Systematic Bacteriology 2nd ed, Vol. 2, Part C*. D. J. Brenner, N. R. Krieg, and J. T. Staley (eds.), pp.757–759, Springer, New York.
- Kelly, D. P., Wood, A. P., and Stackebrandt, E. 2005. Genus II. *Thiobacillus*. In *Bergey's Manual® of Systematic Bacteriology 2nd ed, Vol. 2, Part C*. D. J. Brenner, N. R. Krieg, and J. T. Staley (eds.), pp.764–769, Springer, New York.
- Kielland, J. 1937. Individual activity coefficient of ions in aqueous solutions. *Activity Coeff. Ions Aqueous Solut.*, **59**: 1675–1678.
- Kirk, J. T. O. 2011. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems third edition*. ISBN: 978-0-521-15175-7, Cambridge university press, Cambridge, UK. 649pp.
- Kiyosu, Y., and Kurahashi, M. 1983. Origin of sulfur species in acid sulfate-chloride thermal waters, northeastern Japan. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **47**: 1237–1245.
- Kiyosu, Y., and Kurahashi, M. 1984. Isotopic geochemistry of acid thermal waters and volcanic gases from Zaō volcano in Japan. *J. Volcanol. Geotherm. Res.*, **21**: 313–331.
- Kromkamp, J., and Mur, L. R. 1984. Buoyant density changes in the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* due to changes in the cellular carbohydrate content. *FEMS Microbiol. Lett.*, **25**: 105–109.
- Kuiper-Goodman, T., Falconer, I., and Fitzgerald, J. 1999. Chapter 4. Human health aspects. In *Toxic cyanobacteria in water: A guide to their public health*



- consequences, monitoring and management*. I. Chorus, and J. Bartram (eds.), ISBN: 0-419-23930-8, E & FN spon on behalf of UNESCO, WHO and UNEP, London. 36pp.
- Kurata, S., Kanagawa, T., Yamada, K., Torimura, M., Yokomaku, T., Kamagata, Y., and Kurane, R. 2001. Fluorescent quenching-based quantitative detection of specific DNA/RNA using a BODIPY® FL-labeled probe or primer. *Nucleic Acids Res.*, **29**: e34.
- Kusakabe, M., Komoda, Y., Takano, B., and Abiko, T. 2000. Sulfur isotopic effects in the disproportionation reaction of sulfur dioxide in hydrothermal fluids: Implications for the  $\delta^{34}\text{S}$  variations of dissolved bisulfate and elemental sulfur from active crater lakes. *J. Volcano. Geotherm. Res.*, **97**: 287–307.
- Lane, A. E., and Burris, J. E. 1981. Effects of environmental pH on the internal pH of *Chlorella pyrenoidosa*, *Scenedesmus quadricauda*, and *Euglena mutabilis*. *Plant Physiol.*, **68**: 439–442.
- Lee, S., and Fuhrman, J. A. 1987. Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Appl. Environ. Microbiol.*, **53**: 1298–1303.
- Legendre, P. and Legendre, L. 2012. *Numerical ecology, third english edition*. ISBN: 978-0-444-53868-0, Elsevier, Amsterdam. 990pp.
- Lehman, J. T., Botkin, D. B., and Likens, G. E. 1975. The assumption and rationales of a computer model of phytoplankton population dynamics. *Limnol. Oceanogr.*, **20**: 343–364.
- Lehman, J. T. 1976. Ecological and nutritional studies on *Dinobryon Ehrenb.*: Seasonal periodicity and the phosphate toxicity problem. *Limnol. Oceanogr.*, **21**: 646–658.
- Litchman, E., Steiner, D., and Bossard, P. 2003. Photosynthetic and growth responses of three freshwater algae to phosphorus limitation and daylength. *Freshw. Biol.*,

**48:** 2141–2148.

- Locke, A. 1991. Zooplankton responses to acidification: A review of laboratory bioassays. *Water Air Soil Pollut.*, **60**: 135–148.
- Longhi, M. L., and Beisner, B. E. 2009. Environmental factors controlling the vertical distribution of phytoplankton in lakes. *J. Plankton Res.*, **31**: 1195–1207.
- Lu, X., Tian, C., Pei, H., Hu, W., and Xie, J. 2013. Environmental factors influencing cyanobacteria community Dongping Lake, China. *J. Environ. Sci.*, **25**: 2196–2206.
- Macnamara, J., and Thode, H. G. 1950. Comparison of the isotopic constitution of terrestrial and meteoritic sulfur. *Phys. Rev.*, **78**: 307–308.
- Malinsky-Rushansky, N. Z., and Legrand, C. 1996. Excretion of dissolved organic carbon by phytoplankton of different sizes and subsequent bacterial uptake. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **132**: 249–255.
- Marchesi, J. R., Sato, T., Weightman, A. J., Martin, T. A., Fry, J. C., Hiom, S. J., and Wade, W. G. 1998. Design and evaluation of useful bacterium-specific PCR primers that amplify genes coding for bacterial 16S rRNA. *Appl. Environ. Microbiol.*, **64**: 795–799.
- Mayo, A. W. 1997. Effects of temperature and pH on the kinetic growth of unialga *Chlorella vulgaris* cultures containing bacteria. *Water Environ. Res.*, **69**: 64–72.
- Menden-Deuer, S., and Lessard, E. J. 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnol. Oceanogr.*, **45**: 569–579.
- Messerli, M. A., Amaral-Zettler, L. A., Zettler, E., Jung, S. K., Smith, P. J. S., and Sogin, M. L. 2005. Life at acidic pH imposes an increased energetic cost for a eukaryotic acidophile. *J. Exper. Biol.*, **208**: 2569–2579.
- Millero, F. J. 1979. The thermodynamics of the carbonate system in seawater. *Geochim.*

- Cosmochim. Acta*, **43**: 1651–1661.
- Moreira, D., and Amils, R. 1997. Phylogeny of *Thiobacillus cuprinus* and other mixotrophic thiobacilli: Proposal for *Thiomonas* gen. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, **47**: 522–528.
- Moss, B. 1973. The influence of environmental factors on the distribution of freshwater algae: An experimental study: II. The role of pH and the carbon dioxide-bicarbonate system. *J. Ecol.*, **61**: 157–177.
- Nagai, T., Imai, A., Matsushige, K., and Fukushima, T. 2007. Growth characteristics and growth modeling of *Microcystis aeruginosa* and *Planktothrix agardhii* under iron limitation. *Limnology*, **8**: 261–270.
- Nalewajko, C., Colman, B., and Olaveson, M. 1997. Effects of pH on growth, photosynthesis, respiration, and copper tolerance of three *Scenedesmus* strains. *Environ. Exp. Bot.*, **37**: 153–160.
- Niu, Y., Shen, H., Chen, J., Xie, P., Yang, X., Tao, M., Ma, Z., and Qi, M. 2011. Phytoplankton community succession shaping bacterioplankton community composition in Lake Taihu, China. *Water Res.*, **45**: 4169–4182.
- Niyogi, D. K., McKnight, D. M., and Lewis, W. M. Jr. 1999. Influences of water and substrate quality for periphyton in a montane stream affected by acid mine drainage. *Limnol. Oceanogr.*, **44**: 804–809.
- Oana, S., and Ishikawa, H. 1966. Sulfur isotopic fractionation between sulfur and sulfuric acid in the hydrothermal solution of sulfur dioxide. *Geochem. J.*, **1**: 45–50.
- Oh, H. M., and Rhee, G. Y. 1991. A comparative study of microalgae isolated from flooded rice paddies: Light-limited growth, C fixation, growth efficiency and relative N and P requirement. *J. Appl. Phycol.*, **3**: 211–220.
- Ohmoto, H., and Goldhaber, M. B. 1997. Sulfur and carbon isotopes. In *Geochemistry of hydrothermal ore deposits, third edition*. H. L. Barnes (ed.), ISBN: 978–

- 0471571445, pp.517–611, John Wiley & Sons, New York.
- Ohmoto, H., and Lasaga, A. C. 1982. Kinetics of reactions between aqueous sulfates and sulfides in hydrothermal systems. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **46**: 1727–1745.
- Ohsawa, S., Takano, B., Kusakabe, M., and Watanuki, K. 1993. Variation in volcanic activity of Kusatsu-Shirane volcano as inferred from  $\delta^{34}\text{S}$  in sulfate from the Yugama crater lake. *Bull. Volcanol. Soc. Jpn.*, **38**: 95–99.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., and Wagner, H. 2012. Vegan: Community ecology package. R package version 2.0–4. URL <http://CRAN.R-project.org/package=vegan/>.
- Orr, J. C., Fabry, V. J., Aumont, O., Bopp, L., Doney, S. C., Feely, R. A., Gnanadesikan, A., Gruber, N., Ishida, A., Joos, F., Key, R. M., Lindsay, K., Maier-Reimer, E., Matear, R., Monfray, P., Mouchet, A., Najjar, R. G., Plattner, G. K., Rodgers, K. B., Sabine, C. L., Sarmiento, J. L., Schlitzer, R., Slater, R. D., Totterdell, I. J., Weirig, M. F., Yamanaka, Y., and Yool, A. 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, **437**: 681–686.
- Porter, K. G., and Feig, Y. S. 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.*, **25**: 943–948.
- Penczak, T., Godinho, F., and Agostinho, A. A. 2002. Verification of the dualism ordering method by the canonical correspondence analysis: Fish community samples. *Limnologica*, **32**: 14–20.
- Quiroz-Vazquez, P., Sigee, D. C., and White, K. N. 2010. Bioavailability and toxicity of aluminium in a model planktonic food chain (*Chlamydomonas*–*Daphnia*) at neutral pH. *Limnologica*, **40**: 269–277.
- R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R

- Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3–900051–07–0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rao, C. R. 1964. The use and interpretation of principal component analysis in applied research. *Sankhya The Indian J. Stat. Ser. A*, **26**: 329–358.
- Raateoja, M. P., and Seppala, J. 2001. Light utilization and photosynthetic efficiency of *Nannochloris* sp. (Chlorophyceae) approached by spectral absorption characteristics and fast repetition rate fluorometry (FRRF). *Boreal Environ. Res.*, **6**: 205–220.
- Reed, M. H. 1997. Hydrothermal alteration and its relationship to ore fluid composition. In *Geochemistry of hydrothermal ore deposits, third edition*. H. L. Barnes (ed.), ISBN: 978–0471571445, pp.303–365, John Wiley & Sons, New York.
- Reynolds, C. S., Irish, A. E., and Elliott, J. A. 2001. The ecological basis for simulating phytoplankton responses to environmental change (PROTECH). *Ecol. Model.*, **140**: 271–291.
- Reynolds, C. S. 2006. *Ecology of phytoplankton*. ISBN: 978-0-511-19094-0, Cambridge university press, Cambridge, UK. 507pp.
- Rhee, G. Y., and Gotham, I. J. 1981a. The effect of environmental factors on phytoplankton growth: Temperature and the interactions of temperature with nutrient limitation. *Limnol. Oceanogr.*, **26**: 635–648.
- Rhee, G. Y., and Gotham, I. J. 1981b. The effect of environmental factors on phytoplankton growth: Light and the interactions of light with nitrate limitation. *Limnol. Oceanogr.*, **26**: 649–659.
- Richardson, K., Beardall, J., and Raven, J. A. 1983. Adaptation of unicellular algae to irradiance: An analysis of strategies. *New Phytol.*, **93**: 157–191.
- Ritalahti, K. M., Amos, B. K., Sung, Y., Wu, Q., Koenigsberg, S. S., and Löffler, F. E. 2006. Quantitative PCR targeting 16S rRNA and reductive dehalogenase genes simultaneously monitors multiple *Dehalococcoides* strains. *Appl. Environ.*

*Microbiol.*, **72**: 2765–2774.

- Robinson B. W. 1973. Sulphur isotope equilibrium during sulphur hydrolysis at high temperatures. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **18**: 443–450.
- Rosso, L., Lobry, J. R., Bajard, S., and Flandrois, J. P. 1995. Convenient model to describe the combined effects of temperature and pH on microbial growth. *Appl. Environ. Microbiol.*, **61**: 610–616.
- Rothhaupt, K. O. 1995. Algal nutrient limitation affects rotifer growth rate but not ingestion rate. *Limnol. Oceanogr.*, **40**: 1201–1208.
- Saitou, N., and Nei, M. 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.*, **4**: 406–425.
- Satoh, Y., Koide, N., Oasa, S., Suzuki, I., and Suzuki, T. 1993. Trophic state and hypolimnetic nitrogen metabolism of Lake Hibara. *Jpn. J. Limnol.*, **54**: 49–58.
- Satoh, Y., Nakamura, S., and Ochai, M. 1995. Submerged grove in lake Onogawa. *Jpn. J. Limnol.*, **56**: 45–48.
- Satoh, Y., Nakamura, S., Katoh, K., and Sagisaka, H. 1996. Distribution of some physicochemical parameters and trophic status of Lake Onogawa. *Jpn. J. Limnol.*, **57**: 145–152.
- Satoh, Y., and Sagisaka, H. 1997. Trophic status of Lake Akimoto and physicochemical comparison with two sister lakes of the same age. *Jpn. J. Limnol.*, **58**: 359–372.
- Sawatzky, C. L., Wurtsbaugh, W. A., and Luecke, C. 2006. The spatial and temporal dynamics of deep chlorophyll layers in high-mountain lakes: Effects of nutrients, grazing and herbivore nutrient recycling as growth determinants. *J. Plankton Res.*, **28**: 65–86.
- Schleicher, A., Peppler-Lisbach, C., and Kleyer, M. 2011. Functional traits during succession: Is plant community assembly trait-driven? *Preslia*, **83**: 347–370.
- Schoen, R., and Rye, R. O. 1970. Sulfur isotope distribution in solfataras, yellowstone national park. *Science*, **170**: 1082–1084.

- Schoonen, M. A. A., Harrington, A. D., Laffers, R., and Strongin, D. R. 2010. Role of hydrogen peroxide and hydroxyl radical in pyrite oxidation by molecular oxygen. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **74**: 4971–4987.
- Schulz, K. L., and Sterner, R. W. 1999. Phytoplankton phosphorous limitation and food quality for *Bosmina*. *Limnol. Oceanogr.*, **44**: 1549–1556.
- Servais, P., Billen, G., and Rego, J. V. 1985. Rate of bacterial mortality in aquatic environments. *Appl. Environ. Microbiol.*, **49**: 1448–1454.
- Smith R. E. H., and Kalff, J. 1982. Size-dependent phosphorus uptake kinetics and cell quota in phytoplankton. *J. Phycol.*, **18**: 275–284.
- Smith, V. H. 1983. Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. *Science*, **221**: 669–671.
- Smith S. V. 1985. Physical, chemical and biological characteristics of CO<sub>2</sub> gas flux across the air-water interface. *Plant, Cell Environ.*, **8**: 387–398.
- Sterner, R. W. 1989. The role of grayzers in phytoplankton succession. In *plankton ecology: Succession in plankton communities*. U. Sommer (ed.), ISBN: 978-3-642-74892-9, pp.107–170, Springer–Verlag, Berlin.
- Strathmann, R. R. 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.*, **12**: 411–418.
- Sugiura, N., Inamori, Y., Sudo, R., and Miyoshi, Y. 1991. Effects of physicochemical factors on graze and decomposition of blue-green alga, *Microcystis aeruginosa* by mastigophora, *Monas guttula*. *Jpn. J. Water Treat. Biol.*, **27**: 111–116.
- Swinbank, W. C. 1963. Long-wave radiation from clear skies. *Quarterly J. R. Meteorol. Soc.*, **89**: 339–348.
- Takamura, N., Otsuki, A., Aizaki, M., and Nojiri, Y. 1992. Phytoplankton species shift accompanied by transition from nitrogen dependence to phosphorus dependence of primary production in Lake Kasumigaura, Japan. *Arch. Hydrobiol.*, **124**: 129–148.

- Takano, B., Koshida, M., Fujiwara, Y., Sugimori, K., and Takayanagi, S. 1997. Influence of sulfur-oxidizing bacteria on the budget of sulfate in Yugama crater lake, Kusatsu-Shirane volcano, Japan. *Biogeochem.*, **38**: 227–253.
- Taylor, A. R., Brownlee, C., and Wheeler, G. L. 2012. Proton channels in algae: Reasons to be excited. *Trends Plant Sci.*, **17**: 675–684.
- Tate, C. M., Broshears, R. E., and Mcknight, D. M. 1995. Phosphate dynamics in an acidic mountain stream: Interactions involving algal uptake, sorption by iron oxide, and photoreduction. *Limnol. Oceanogr.*, **40**: 938–946.
- Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecol.*, **67**: 1167–1179.
- Ter Braak, C. J. F., and Prentice, I. C. 1988. A theory of gradient analysis. *Adv. Ecol. Res.*, **34**: 236–282.
- Ter Braak, C. J. F., and Verdonschot, P. F. M. 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquat. Sci.*, **57**: 255–289.
- Thimijan, R. W., and Heins, R. D. 1983. Photometric, radiometric, and quantum light units of measure: A review of procedures for interconversion. *HortScience*, **18**: 818–822.
- Thomas, R. H., and Walsby, A. E. 1985. Buoyancy regulation in a strain of *Microcystis*. *J. Gen. Microbiol.*, **131**: 799–809.
- Tilman, D., and Kilham, S. S. 1976. Phosphate and silicate growth and uptake kinetics of the diatoms *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiniana* in batch and semicontinuous culture. *J. Phycol.*, **12**: 375–383.
- Tomioka, N., Imai, A., and Komatsu, K. 2011. Effect of light availability on *Microcystis aeruginosa* blooms in shallow hypereutrophic Lake Kasumigaura. *J. Plankton Res.*, **33**: 1263–1273.
- Ueda, A., and Krouse, H. R. 1986. Direct conversion of sulphide and sulphate minerals to SO<sub>2</sub> for isotope analyses. *Geochem. J.*, **20**: 209–212.



- Usher, C. R., Cleveland, C. A. Jr., Strongin, D. R., and Schoonen, M. A. 2004. Origin of oxygen in sulfate during pyrite oxidation with water and dissolved oxygen: An in situ horizontal attenuated total reflectance infrared spectroscopy isotope study. *Environ. Sci. Technol.*, **38**: 5604–5606.
- Varekamp, J. C., Pasternack, G. B., and Rowe, G. L. Jr. 2000. Volcanic lake systematics II. Chemical constraints. *J. Volcanol. Geotherm. Res.*, **97**: 161–179.
- Valente, T. M., and Gomes, C. L. 2007. The role of two acidophilic algae as ecological indicators of acid mine drainage sites. *J. Iber. Geol.*, **33**: 283–294.
- Verity, P. G. 1985. Grazing, respiration, excretion, and growth rates of tintinnids. *Limnol. Oceanogr.*, **30**: 1268–1282.
- Wallace, B. B., and Hamilton, D. P. 1999. The effect of variations in irradiance on buoyancy regulation in *Microcystis aeruginosa*. *Limnol. Oceanogr.*, **44**: 273–281.
- Wallace, B. B., and Hamilton, D. P. 2000. Simulation of water-bloom formation in the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *J. Plankton Res.*, **22**: 1127–1138.
- Wanninkhof, R. 1992. Relationship between wind speed and gas exchange over the ocean, *J. Geophys. Res.*, **97**: 7373–7382.
- Weiss, R. F., and Price, B. A. 1980. Nitrous oxide solubility in water and seawater. *Mar. Chem.*, **8**: 347–359.
- Weisse, T., and Stadler, P. 2006. Effect of pH on growth, cell volume, and production of freshwater ciliates, and implications for their distribution. *Limnol. Oceanogr.*, **51**: 1708–1715.
- Wetzel, R. G. 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems, Third Edition*. ISBN: 978–0–12–744760–5, Academic press, San Diego. 1006pp.
- Whitmore, T. J. 1989. Florida diatom assemblages as indicators of trophic state and pH. *Limnol. Oceanogr.*, **34**: 882–895.
- Williams, P. J. leB., and Robertson, J. E. 1991. Overall planktonic oxygen and carbon

- dioxide metabolisms: The problem of reconciling observations and calculations of photosynthetic quotients. *J. Plankton Res.*, **13**: 153–169.
- Winder, M., Reuter, J. E., and Schladow, S. G. 2009. Lake warming favours small-sized planktonic diatom species. *Proc. R. Soc. B*, **276**: 427–435.
- Wolf-Gladrow, D. A., Zeebe, R. E., Klass, C., Körtzinger, A., and Dickson, A. G. 2007. Total alkalinity: The explicit conservative expression and its application to biogeochemical processes. *Mar. Chem.*, **106**: 287–300.
- Wroblewski, J. 1977. A model of phytoplankton plume formation during variable Oregon upwelling. *J. Mar. Res.*, **35**: 357–394.
- Yao, W., and Millero, F. J. 1995. The chemistry of the anoxic waters in the Framvaren Fjord, Norway. *Aqua. Geochem.*, **1**: 53–88.
- Yamamoto, T. 2003. The seto inland sea – eutrophic or oligotrophic? *Mar. Pollut. Bull.*, **47**: 37–42.
- Yan, N. 1979. Phytoplankton community of an acidified, heavy metal-contaminated lake near Sudbury, Ontario: 1973–1977. *Water Air Soil Pollut.*, **11**: 43–55.
- Yin, X. W., and Niu, C. J. 2008. Effect of pH on survival, reproduction, egg viability and growth rate of five closely related rotifer species. *Aquat. Ecol.*, **42**: 607–616.
- Yanagisawa, F., and Sakai, H. 1983. Thermal decomposition of barium sulfate-vanadium pentaoxide-silica glass mixtures for preparation of sulfur dioxide in sulfur isotope ratio measurements. *Anal. Chem.*, **55**: 985–987.
- Yoshiike, Y. 2003. Variation in the chemical composition of obuki spring, Tamagawa hot springs (1951–2000). *Geochem. J.*, **37**: 649–662.
- 青山幹, 富田伴一, 茶谷邦男. 1990. *Anabaena macrospora* の増殖特性とジオスミン産生について. 衛生化学, **36**: 21–27.
- 五十嵐善之丞. 1951. 沼尻硫黄鉱山の地質構造と鉱床に就て. 日本鉱業会誌, **67**: 197–202.

- 今田和史, 伊藤富子, 伊沢敏穂. 1988. 洞爺湖の酸性化と中性化過程の環境変化. 北海道水産孵化場研報, **43**: 65–75.
- 今津達夫. 1979. 兵庫県神崎郡の池沼に産する植物プランクトン. 陸水学雑誌, **40**: 93–101.
- 梅津芳生. 1991. 硫化鉄鉱の酸化分解にともなう酸性水の中和. 石膏と石灰, **234**: 315–321.
- 川村輝良. 1969. 最近の洞爺湖の酸性化と生物に対する影響. 陸水学雑誌, **30**: 87–97.
- 菊地宗光, 佐藤政寿. 2010. 猪苗代湖における水質の中性化について. 全国環境研究会誌, **35**: 33–38.
- 気象庁. 2013. 日本活火山総覧 (第4版) I 北海道・東北編. 557pp.
- 甲山治, 佐原将史, 寶馨. 2009. 分布型流出モデルを用いた融雪洪水の再現計算. 京都大学防災研究所年報, **52B**: 67–75.
- 小坂丈予, 小坂知子, 平林順一, 大井隆夫, 大場武, 野上健治, 木川田喜一, 山野真由美, 油井瑞明, 福原英城. 1997. 群馬県草津白根山火口湖“湯釜”の水質変化と火山活動. 地球科学, **31**: 119–128.
- 小島貞男. 1988. 富栄養化対策としての湖水人工循環法—その原理と実績—. 日本水処理生物学会誌, **24**: 9–23.
- 小島貞男. 1997. 水質は水道の生命線ですね. ISBN: 4-930941-14-8-X, 日本水道新聞社, 東京. 206pp.
- 小島貞男, 飯田耕作, 滑川明夫. 2000. 局部遮光による藍藻(アオコ)制御の実証的研究. 用水と廃水, **42**: 389–396.
- 小林志保, 藤原建紀, 原島省. 2009. 瀬戸内海における溶存無機態リン・ケイ素の季節・経年変動. 沿岸海洋研究, **47**: 77–83.
- 小山侃. 1981. 長瀬川における酸性水の供給経路とその起源および成因. 福島大学特定研究[猪苗代湖の自然]研究報告, **2**: 91–97.
- 小山侃. 1982. 沼尻鉱山廃坑地下水中のバクテリアの硫酸生成に及ぼす外的条件

- の影響. 福島大学特定研究[猪苗代湖の自然]研究報告, **3**: 159–166.
- 小山侃. 1984. 長瀬川酸性水の起源及び成因. 学報 (野口英世記念館), **6(3)**: 5–8.
- 酒井均, 松久幸敬. 1996. 安定同位体地球化学. ISBN: 978–4130607131, 東京大学出版, 東京, 403pp.
- 佐竹研一. 1980. 日本の無機酸性湖研究. 陸水学雑誌, **41**: 41–50.
- 鈴木敏明. 1962. 本邦硫黄鉱床の成因 特に硫黄および硫化鉄鉱化作用について (II). 岩石鉱物鉱床学会誌, **48**: 129–138.
- 鈴木敬治. 1988. 猪苗代湖盆の形成史. 地学雑誌, **97**: 271–278.
- 鈴木美恵子. 1991. 猪苗代湖のリン沈降過程に関する考察. 用水と廃水, **33**: 371–376.
- 鈴木秀和, 田瀬則雄. 2010. 浅間火山の湧水の水質形成における火山ガスの影響と地下水流動特性—硫黄同位体比を用いた検討—. 日本水文科学会誌, **40**: 149–162.
- 仙台管区气象台火山監視・情報センター. 2010. 安達太良山の火山活動解説資料 (平成 22 年 6 月). 気象庁, URL ([http://www.data.jma.go.jp/svd/vois/data/tokyo/STOCK/monthly\\_v-act\\_doc/monthly\\_vact\\_214.html](http://www.data.jma.go.jp/svd/vois/data/tokyo/STOCK/monthly_v-act_doc/monthly_vact_214.html)).
- 高越哲男. 1979. 長瀬川水系の水質—I. 福島県内水面水産試験場研究報告, **3**: 111–116.
- 高越哲男, 鈴木馨. 1979. 長瀬川水系の水質—II. 福島県内水面水産試験場研究報告, **3**: 117–123.
- 地球環境研究センター. 2013. 霞ヶ浦データベース. 国立環境研究所地球環境研究センター, URL (<http://www-cger2.nies.go.jp/moni-e/gems/database/kasumi/index.html>).
- 中村洋一, ハリーグリッケン. 1988. 磐梯火山 1888 年噴火のブラストとデブリ・アバラシェ堆積物. 地学雑誌, **97**: 309–316.
- (株) 日水コン. 2010. 平成 22 年度猪苗代湖水質改善対策事業水質予測業務委託

- 報告書. 161pp.
- (社) 日本水道協会. 2006. 生物障害を起こさないための浄水処理の手引き.  
ISBN: 4-930939-90-9, 株式会社同文社, 東京. 184pp.
- 早瀬喜太郎. 1948. 沼尻・小串硫黄鉱床に就て. 日本鉱業会誌, **64**: 309-314.
- 福島県, (株) 日水コン. 2007. 猪苗代湖水環境保全対策調査報告書. 209pp.
- 福島県. 2013. 平成 24 年度酸性雨モニタリング調査結果. 3pp.
- 福島県生活環境部. 1974-2011. 水質年報.
- 福島県保健環境部公害規制課. 1984. 猪苗代湖水質調査結果. 98pp.
- 福島県環境センター. 2004. 猪苗代湖調査研究事業等報告書.
- 福島県環境センター. 2006-2010. 猪苗代湖調査研究事業等報告書.
- 藤井暁彦, 関根雅彦, 尾添紗由美, 荻原淳子, 角野浩二. 2011. 山口湾の自然再生事業におけるアサリ保全策の効果検証と管理モデルによる資源回復策の検討. 水環境学会誌, **34**: 143-152.
- 藤井滋穂, 松澤正貴. 2002. 窒素酸化の BOD 測定に及ぼす影響の文献・モデルによる検討. 環境衛生工学研究, **16**: 143-148.
- 藤田豊, 中村玄正. 2007a. 猪苗代湖の水質保全に寄与する酸性河川長瀬川の凝集塊によるリン除去効果. 水環境学会誌, **30**: 197-203.
- 藤田豊, 中村玄正. 2007b. 猪苗代湖のリン除去に寄与する酸性河川長瀬川の凝集塊生成機構. 水環境学会誌, **30**: 205-212.
- 藤本尚志, 福島武彦, 稲森悠平, 須藤隆一. 1995. 全国湖沼データの解析による藍藻類の優占化と環境因子との関係. 水環境学会誌, **18**: 901-908.
- 益子帰来也, 渡辺仁治. 1973. 無機酸性湖の富栄養化. 陸水富栄養化の基礎的研究, **3**: 23-24.
- 松原聰. 1997. フィールド版続鉱物図鑑. ISBN: 978-4621044025, 丸善株式会社, 東京, 134pp.
- 三木誠道, 福島和夫. 1996. 本邦酸性湖堆積物—猪苗代湖—における有機地球化学的研究. *Res. Org. Geochem.*, **11**: 55-60.

- 森北佳昭, 三浦進. 1985. ダム貯水池における水質シミュレーション. 土木技術資料, **27**: 537–542.
- 山本哲也, 高木朗充, 福井敬一, 大和田毅. 2008. 安達太良山の火山活動の総合的観測と推定される熱水活動. 気象研究所研究報告, **59**: 39–64.
- 山本雅弘, 小池孝治, 榊井文人, 塩田敦士, 釣田英利, 大塚晃弘, 野上健治, 小坂丈予. 1997. 草津白根山東麓の温泉の同位体地球化学. 温泉科学, **47**: 68–75.
- 依田新, 香山正幸, 三木誠道, 福島和夫. 2001. 無機酸性湖沼で検出される anteiso 化合物の起源について. *Res. Org. Geochem.*, **16**: 27–37.
- 吉池雄蔵. 2006. 秋田県玉川温泉の化学成分の経年変化. 温泉工学会誌, **30**: 54–63.
- 吉村信吉. 1932. 磐梯火山四周の火山湖の地方湖沼学的予察研究(1). 地理学評論, **8**: 782–802.
- 吉村信吉. 1942. 玉川毒水の田沢湖に於ける流入状態. 陸水学雑誌, **11**: 151–156.
- 吉村信吉. 1944. 猪苗代湖の湖沼学的研究. 資源科学研究所報告, **1**: 145–165.
- 綿貫知彦, 坂本照正, 中村澄夫. 1988. 相模湖で大発生した *Dictyosphaerium pulchellum* v. *minutum* の増殖特性—pH と水温の影響—. 日本水処理生物学会誌, **24**: 25–29.

## 謝辞

本研究を遂行するに当たっては、筑波大学生命環境科学研究科の内海真生准教授より、科学技術論文を書く上での最低限のマナーから実験や解析の結果から新規性や有用性を明らかにして論文を先鋭化させていくまでの一連の研究過程において非常に有用なご助言、ご指導を賜りました。ここに深い謝意を表します。また、中村幸治教授、中島敏明教授、楊英男准教授より本研究の取りまとめに際し終始懇切なご指導を賜りました。心より感謝申し上げます。

本研究は、職場の元先輩である加藤善盛氏とともに 2010 年 12 月に筑波大学の杉浦則夫教授を訪ねたときから始まりました。それまで論文というものをほとんど書いたことがなかった私に学位取得を勧め、杉浦教授を推薦してくださった加藤善盛氏、研究室の卒業生でもない私を受け入れてくださった杉浦教授に心から謝意を表します。杉浦教授からは一貫して「熱意、情熱をもって研究を続けることの重要性」、「研究の厳しさ」を教えていただきました。

本研究では実験や分析を行う際に多くの方々のご協力、ご支援を賜りました。中田章雅氏、渡邊（旧姓：澤田）恵枝氏をはじめとする元アクア 21 分析センター（現在は株式会社イオ）の皆様には、業務ご多忙の中、現地調査や実験に必要な機材や試薬を準備して頂き、実験のための場所も貸していただきました。松田俊氏、吉本英幸氏には、福島県安達太良山並びに猪苗代湖での現地調査、実験装置の設置や実験の実施で大変お世話になりました。また、硫黄酸化細菌の培養試験はヤクルト研究所、硫黄同位体比の分析は三菱マテリアルテクノ株式会社、真正細菌群集構造の解析は日鉄環境エンジニアリング（現在は新日鉄住金）、水質分析の一部は日本化学環境センター、プランクトンの定量同定、全細菌数測定は日本海洋生物研究所のご協力をいただきました。実験や分析にご協力、ご支援頂きました皆様に心より感謝申し上げます。また研究論文の執筆中は多くの方々からコメントを頂き、内容のブラッシュアップをすることができました。中央研究所の渡辺晴彦氏、西野二郎氏、川口智也氏、西口和宏氏、天

野猛氏に感謝申し上げます。

最後に、家庭で私を支え、研究をやり遂げるまで応援してくれた妻と 2 人の子供たちに感謝いたします。



## Appendix 順序づけ法

### 順序づけ法(Ordination method)

多次元空間を持つデータからデータの違いを最もよく表す軸を順に抽出し、より低次元空間でデータを表現する方法は順序づけ法(Ordination method)と呼ばれる。これらの方法には PCA, CA, RDA, CCA, 正準相関分析(CCA), OMI 分析, CoIA など多くの方法がある(Legendre and Legendre, 2012).

行列  $\mathbf{X}$  を  $n$  行  $m$  列からなるデータテーブル,  $\mathbf{D}(n \times n)$ ,  $\mathbf{Q}(m \times m)$  を正の対称行列としたとき, 順序づけ法の一般解は 3 つの行列( $\mathbf{X}$ ,  $\mathbf{Q}$ ,  $\mathbf{D}$ )の積で表される正方行列  $\mathbf{X}'\mathbf{D}\mathbf{X}\mathbf{Q}$  ( $m \times m$ ) または  $\mathbf{X}\mathbf{Q}\mathbf{X}'\mathbf{D}$  ( $n \times n$ ) を対角化することによって得られる(Dray and Dufour, 2007). 行列  $\mathbf{D}$  と  $\mathbf{Q}$  は対称行列であることから,  $\mathbf{D} = \mathbf{B}'\mathbf{B}$ ,  $\mathbf{Q} = \mathbf{E}'\mathbf{E}$  と表すことができ, 行列  $\mathbf{\Omega} = \mathbf{B}\mathbf{X}\mathbf{E}'$  と定義して  $\mathbf{\Omega}$  の特異値分解(singular value decomposition)により得られる正規直交行列を  $\mathbf{U}$  ( $m \times m$ ),  $\hat{\mathbf{U}}$  ( $n \times m$ ) とすると,

$$\mathbf{\Omega} = \mathbf{B}\mathbf{X}\mathbf{E}' = \hat{\mathbf{U}}\mathbf{\Lambda}^{1/2}\mathbf{U}' \quad (\text{A.1})$$

$$\mathbf{\Lambda} = \text{Diag}(\lambda_1 \quad \cdots \quad \lambda_k \quad \cdots \quad \lambda_m) \quad (\lambda_1 \geq \cdots \geq \lambda_m \geq 0) \quad (\text{A.2})$$

$$\hat{\mathbf{U}}'\hat{\mathbf{U}} = \mathbf{U}'\mathbf{U} = \mathbf{I} \quad (\text{A.3})$$

である(Dray and Dufour, 2007). 式(A.1)–(A.3)の関係をを用いると, 正方行列  $\mathbf{X}'\mathbf{D}\mathbf{X}\mathbf{Q}$  ( $m \times m$ ) と  $\mathbf{X}\mathbf{Q}\mathbf{X}'\mathbf{D}$  ( $n \times n$ ) は, それぞれ行列  $\mathbf{U}$ ,  $\hat{\mathbf{U}}$  とその転置行列を含む行列を右側と左側からかけることによって, 固有値  $\lambda_k$  を要素とする対角行列  $\mathbf{\Lambda}$  にすることができる(Dray and Dufour, 2007; Figure A–1).

$$\begin{aligned}
\mathbf{X}'\mathbf{D}\mathbf{X}\mathbf{Q} &= \mathbf{X}'\mathbf{B}'\mathbf{B}\mathbf{X}\mathbf{E}'\mathbf{E} \\
&= \mathbf{E}^{-1}(\mathbf{B}\mathbf{X}\mathbf{E}')'(\mathbf{B}\mathbf{X}\mathbf{E}')\mathbf{E} \\
&= \mathbf{E}^{-1}\mathbf{U}\mathbf{\Lambda}\mathbf{U}'\mathbf{E} \\
\mathbf{U}'\mathbf{E}(\mathbf{X}'\mathbf{D}\mathbf{X}\mathbf{Q})(\mathbf{E}^{-1}\mathbf{U}) &= \mathbf{\Lambda} \\
(\mathbf{E}'\mathbf{U})' \mathbf{X}'\mathbf{D}\mathbf{X}(\mathbf{E}'\mathbf{U}) &= \mathbf{\Lambda}
\end{aligned} \tag{A.4}$$

正方向行列  $\mathbf{X}\mathbf{Q}\mathbf{X}'\mathbf{D}$  についても同様にして,

$$(\mathbf{B}'\hat{\mathbf{U}})' \mathbf{X}\mathbf{Q}\mathbf{X}'(\mathbf{B}'\hat{\mathbf{U}}) = \mathbf{\Lambda} \tag{A.5}$$

が導かれる．行列の対角成分の和は Total inertia と呼ばれ,  $Trace(\mathbf{A}\mathbf{B})=Trace(\mathbf{B}\mathbf{A})$  であるから,

$$Trace(\mathbf{X}'\mathbf{D}\mathbf{X}\mathbf{Q}) = Trace(\mathbf{X}\mathbf{Q}\mathbf{X}'\mathbf{D}) = Trace(\mathbf{\Lambda}) \tag{A.6}$$

であり, いずれも固有値  $\lambda_k$  の総和に等しい(**Figure A-1**). 固有値は  $\lambda_1 \geq \dots \geq \lambda_m \geq 0$  であるから,  $(l+1)$ 番目以降の固有値が十分小さいときには,  $m$  行  $\times$   $m$  列の正方向行列  $\mathbf{\Lambda}$  から,  $l$  行  $\times$   $l$  列の部分だけ取り出した正方向行列  $\mathbf{\Lambda}_{(l)}$  を使って, 式(A.7)のように集約できる(**Figure A-1**).

$$Trace(\mathbf{\Lambda}) \cong Trace(\mathbf{\Lambda}_{(l)}) \tag{A.7}$$

第  $l$  軸までの固有値の和の割合  $(\lambda_1 + \dots + \lambda_l)/(\lambda_1 + \dots + \lambda_m)$  が大きいほど,  $m$  次元のデータ構造を  $l$  次元( $l < m < n$ )の空間によく集約できていることを示す．また, 行列  $\mathbf{U}$ ,  $\hat{\mathbf{U}}$  の  $k$  列目の列ベクトルをそれぞれ  $\mathbf{u}_k$ ,  $\hat{\mathbf{u}}_k$  とし式(A.4), (A.5)は,

$$\|\mathbf{X}\mathbf{E}'\mathbf{u}_k\|_{\mathbf{D}}^2 = \|\mathbf{X}'\mathbf{B}'\hat{\mathbf{u}}_k\|_{\mathbf{Q}}^2 = \lambda_k \tag{A.8}$$

とかける．従って，順序づけ手法は，データ  $\mathbf{X}$  の行ベクトル，列ベクトルを投影したときの原点からの距離の 2 乗和  $\|\mathbf{X}\mathbf{E}'\mathbf{u}_k\|_D^2$ ,  $\|\mathbf{X}'\mathbf{B}'\hat{\mathbf{u}}_k\|_Q^2$  を最大化する軸  $\mathbf{E}'\mathbf{u}_k$ ,  $\mathbf{B}'\hat{\mathbf{u}}_k$  を順次抽出し ( $k=1,2,\dots,m$ )，より低次元空間でデータの違いを表現する方法であるといえる (Dray and Dufour, 2007; **Figure A-1**)．なお，順序づけ法の種類によって使用する 3 つの行列 ( $\mathbf{X}$ ,  $\mathbf{D}$ ,  $\mathbf{Q}$ )， $\text{Trace}(\mathbf{\Lambda})$  が表す統計値は異なる (**Table A-1**)．

1 つのデータテーブルを用いる順序づけ法には，PCA や CA などがある (**Table A-1**)．PCA や CA では，1 つのデータテーブルより抽出された軸と他のデータテーブルとの関係は後で推定されることから，間接的順序づけ法と呼ばれる (Legendre and Legendre, 2012)．これに対し，要因を表すもう 1 つのデータテーブルを含めて順序づけ法を行う方法は直接的順序づけ法と呼ばれる (Legendre and Legendre, 2012)．直接的順序づけ法には，大別して非対称な方法と対称な方法の 2 つがあり，前者には RDA や CCA，後者には CCorA, OMI 分析, CoIA などがある (Legendre and Legendre, 2012; **Table A-1**)．

非対称な方法では，1 つのデータテーブルは他方のデータテーブルの影響を受けているという前提条件を置く (Legendre and Legendre, 2012)．例えば，生物群集データは環境因子を説明変数とする線形回帰式で表すことができるという前提条件である．非対称な手法では，得られた回帰式による予測値を表す行列に対して PCA や CA を行うことによって，2 つのデータテーブルの間の関係が解析される．一方，対称な手法では 2 つのデータテーブル間に「線形回帰式で近似できる」という前提条件を置かない (Legendre and Legendre, 2012)．対称な手法では，行列  $\mathbf{X}$  を 2 つのデータテーブルの積と置く ( $\mathbf{X} = \mathbf{A}'\mathbf{B}$ ) ことにより，2 つのデータテーブル ( $\mathbf{A}$  と  $\mathbf{B}$ ) の関係 (共分散や相関の 2 乗) を最大化する軸を抽出する (**Table A-1**)．

## CCA

CCA は，重回帰分析と CA を組み合わせた方法である．CA では相対的なバイ

オマスあるいは相対的な生物の出現頻度を表す行列  $\mathbf{P}$  を用いる.  $p_{ij}$  は  $i$  番目のデータにおける生物種  $j$  の全観測データにおける相対的なバイオマス(relative abundance), あるいは相対的な出現頻度(relative occurrence)を表す非負の値である.

$$\mathbf{P} = \begin{pmatrix} p_{11} & \cdots & p_{1m} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{n1} & \cdots & p_{nm} \end{pmatrix} \quad (\text{A.9})$$

$$\sum_{i,j} p_{ij} = 1 \quad (\text{A.10})$$

行列  $\mathbf{P}$  の行ごとの和  $p_{i+} = \sum_j p_{ij}$ , 列ごとの和  $p_{+j} = \sum_i p_{ij}$  を用いて, 行列  $\mathbf{P}$  を中心化する.

$$\begin{aligned} \begin{pmatrix} p_{11} - p_{1+}p_{+1} & \cdots & p_{1m} - p_{1+}p_{+m} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{n1} - p_{n+}p_{+1} & \cdots & p_{nm} - p_{n+}p_{+m} \end{pmatrix} &= \begin{pmatrix} p_{11} & \cdots & p_{1m} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{n1} & \cdots & p_{nm} \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} p_{1+} \\ \vdots \\ p_{n+} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} p_{+1} & \cdots & p_{+m} \end{pmatrix} \\ &= \mathbf{P} - \mathbf{rc}' \\ &= \mathbf{P} - \text{Diag}(p_{i+}) \mathbf{1}_{nm} \text{Diag}(p_{+j}) \end{aligned} \quad (\text{A.11})$$

行列  $\mathbf{P} - \mathbf{rc}'$  は行方向, 列方向の平均値はすべてゼロとなる. ここで,  $\mathbf{X} = \mathbf{P} - \mathbf{rc}'$ ,  $\tilde{\mathbf{P}} = \text{Diag}(p_{i+})^{-1/2} \mathbf{X} \text{Diag}(p_{+j})^{-1/2}$  とおき, 行列  $\tilde{\mathbf{P}}$  を特異値分解した場合  $\tilde{\mathbf{P}} = \hat{\mathbf{U}} \mathbf{\Lambda}^{1/2} \mathbf{U}'$  を考えると,

$$\tilde{\mathbf{P}}' \tilde{\mathbf{P}} = \text{Diag}(p_{+j})^{-1/2} \mathbf{X}' \text{Diag}(p_{i+})^{-1} \mathbf{X} \text{Diag}(p_{+j})^{-1/2} = \mathbf{U} \mathbf{\Lambda} \mathbf{U}' \quad (\text{A.12})$$

$$\tilde{\mathbf{P}} \tilde{\mathbf{P}}' = \text{Diag}(p_{i+})^{-1/2} \mathbf{X} \text{Diag}(p_{+j})^{-1} \mathbf{X}' \text{Diag}(p_{i+})^{-1/2} = \hat{\mathbf{U}} \mathbf{\Lambda} \hat{\mathbf{U}}' \quad (\text{A.13})$$

である. さらに,  $\mathbf{Q} = \text{Diag}(p_{+j})^{-1}$ ,  $\mathbf{D} = \text{Diag}(p_{i+})^{-1}$  とおくと,

$$\mathbf{U}' \text{Diag}(p_{+j})^{-1/2} \mathbf{X}' \mathbf{D} \mathbf{X} \text{Diag}(p_{+j})^{-1/2} \mathbf{U} = \mathbf{\Lambda} \quad (\text{A.14})$$

$$\hat{\mathbf{U}}' \text{Diag}(p_{i+})^{-1/2} \mathbf{X} \mathbf{Q} \mathbf{X}' \text{Diag}(p_{i+})^{-1/2} \hat{\mathbf{U}} = \mathbf{\Lambda} \quad (\text{A.15})$$

と式(A.4), (A.5)の形で表すことができる. 従って, CA は行列  $\mathbf{X}$  の行ベクトル, 列ベクトルを投影したときの原点からの距離の 2 乗和を最大化する軸  $\text{Diag}(p_{+j})^{-1/2} \mathbf{u}_k$ ,  $\text{Diag}(p_{i+})^{-1/2} \hat{\mathbf{u}}_k$  を順次抽出し( $k=1,2,\dots,m$ ), より低次元空間で生物種の相対的な出現状況を表す行列  $\mathbf{X}$  を表現する方法であるといえる(**Figure A-1**).

列ベクトル  $\text{Diag}(p_{+j})^{-1/2} \mathbf{u}_k$  の要素は種スコア, 列ベクトル  $\text{Diag}(p_{i+})^{-1/2} \hat{\mathbf{u}}_k$  の要素は地点スコアと呼ばれる.  $\tilde{\mathbf{P}} = \hat{\mathbf{U}} \mathbf{\Lambda}^{1/2} \mathbf{U}'$  であることから, 種スコアと地点スコアには以下の関係がある.

$$\lambda_k^{1/2} \text{Diag}(p_{i+})^{-1/2} \hat{\mathbf{u}}_k = \text{Diag}(p_{i+})^{-1} \mathbf{X} \text{Diag}(p_{+j})^{-1/2} \mathbf{u}_k \quad (\text{A.16})$$

$$\lambda_k^{1/2} \text{Diag}(p_{+j})^{-1/2} \mathbf{u}_k = \text{Diag}(p_{+j})^{-1} \mathbf{X}' \text{Diag}(p_{i+})^{-1/2} \hat{\mathbf{u}}_k \quad (\text{A.17})$$

上の式は, 種スコアを行列  $\mathbf{X}$  の行ベクトルで重みづけ平均したもの(行列  $\mathbf{X}$  の行ベクトルを軸  $\text{Diag}(p_{+j})^{-1/2} \mathbf{u}_k$  に投影したもの)が地点スコアであり, 地点スコアを行列  $\mathbf{X}$  の列ベクトルで重みづけ平均したもの(行列  $\mathbf{X}$  の列ベクトルを軸  $\text{Diag}(p_{i+})^{-1/2} \hat{\mathbf{u}}_k$  に投影したもの)が種スコアであることを示している. 行列  $\mathbf{X}$  の行ベクトル, 列ベクトルは全て同じ単位を持つため種スコアと地点スコアは同一のスケール上にプロットでき, このような図はバイプロットと呼ばれる. CCA では, 行列  $\tilde{\mathbf{P}}$  を被説明変数, 標準化した(平均値をゼロ, 分散を 1)とした環境因子行列  $\mathbf{Zs}$  を説明変数とした重回帰分析が最初に行われ, 続いて回帰式による  $\tilde{\mathbf{P}}$  の予測値  $\hat{\mathbf{P}}$  に対して, CA と同じ操作が行われる. CCA では種スコア, 地点スコアのほかに環境因子行列  $\mathbf{Zs}$  と地点スコアの相関も平面上に矢印としてプロットされ, このような図はトリプロットと呼ばれる(**Figure A-2**).

CCA では重回帰分析の過程で変数増加法等により説明変数の選択が行えること, 抽出されたそれぞれの軸がどのような環境因子の影響を受けているかが分

かることから、複数の環境因子の中から生物群集構造に影響を及ぼしている因子を抽出する場合に適した方法であると考えられる。CA や CCA では種スコア (種の最適値) は明らかとなるが種のニッチまでは明らかとならない。

### OMI 分析

OMI 分析では、標準化された環境因子行列  $\mathbf{Zs}$  に対して PCA を行った結果  $\mathbf{Z}_{\text{PCA}}$  と生物群集のバイオマスあるいは出現頻度を表す行列  $\mathbf{P}$  を用いる。行列  $\mathbf{Z}_{\text{PCA}}$  の行ベクトルを  $\mathbf{r}_i$  とする。

$$\mathbf{Z}_{\text{PCA}} = \begin{pmatrix} z_{11} & \cdots & z_{1q} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ z_{n1} & \cdots & z_{nq} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{r}_1 \\ \vdots \\ \mathbf{r}_n \end{pmatrix} \quad (\text{A.18})$$

$\mathbf{Z}_{\text{PCA}}$  の行ベクトルについて、原点からの距離の 2 乗を種  $j$  の出現状況  $p_{ij}$  で重み付けして合計した値を  $I_T(j)$  と定義すると、

$$I_T(j) = \frac{1}{p_{+j}} \text{Trace}(\text{Diag}(p_{ij}) \mathbf{Z}_{\text{PCA}} \mathbf{Z}'_{\text{PCA}}) = \frac{1}{p_{+j}} \sum_{i=1}^n p_{ij} \|\mathbf{r}_i\|_I^2 \quad (\text{A.19})$$

である。次に、種  $j$  の重心  $\mathbf{G}_j$  を考える。 $\mathbf{G}_j$  は主成分スコアを種  $j$  の出現状況  $p_{ij}$  を用いて加重平均することによって求められる。

$$\mathbf{G}_j = \frac{1}{p_{+j}} \mathbf{Z}'_{\text{PCA}} \mathbf{p}_j \quad (\text{A.20})$$

原点から種  $j$  の重心  $\mathbf{G}_j$  までの距離の 2 乗を  $m_a(j)$  とすると、

$$m_a(j) = \mathbf{G}_j' \mathbf{G}_j = \frac{1}{p_{+j}} \mathbf{p}_j' \mathbf{Z}_{\text{PCA}} \mathbf{Z}_{\text{PCA}}' \mathbf{p}_j \quad (\text{A.21})$$

と表すことができる． $I_T(j)$ を  $m_a(j)$ ，原点と重心  $\mathbf{G}_j$  を通る軸に各点を投影したときの座標の重心  $\mathbf{G}_j$  からの距離  $l_i$ ，-1 または 1 となる係数  $e_i$ ，残渣  $res_i$  で表すと，

$$\begin{aligned} I_T(j) &= \frac{1}{p_{+j}} \sum_{i=1}^n p_{ij} \|\mathbf{r}_i\|_I^2 \\ &= \frac{1}{p_{+j}} \sum_{i=1}^n p_{ij} \left\{ \left( \sqrt{m_a(j)} + e_i \sqrt{l_i} \right)^2 + \sqrt{res_i}^2 \right\} \\ &= \frac{1}{p_{+j}} \sum_{i=1}^n p_{ij} m_a(j) + \frac{1}{p_{+j}} \sum_{i=1}^n p_{ij} l_i + \frac{2\sqrt{m_a(j)}}{p_{+j}} \sum_{i=1}^n p_{ij} e_i \sqrt{l_i} + \frac{1}{p_{+j}} \sum_{i=1}^n p_{ij} res_i \quad (\text{A.22}) \end{aligned}$$

右辺第 3 項は重心の定義からゼロとなるため，

$$I_T(j) = m_a(j) + T_m(j) + T_r(j) \quad (\text{A.23})$$

である． $m_a(j)$ は種の重心  $\mathbf{G}_j$  が原点からどれだけ遠くにあるかを示し， $T_m(j)$ は原点と  $\mathbf{G}_j$  を通る軸上にスコアを投影した場合，重心  $\mathbf{G}_j$  からの距離がどれだけばらついているか，すなわちニッチ幅(Niche breadth)，を示している． $T_r(j)$ は原点と  $\mathbf{G}_j$  を通る軸上のスコアだけでは表しきれないニッチ幅の残渣を示している．OMI 分析では種ごとの  $m_a(j)$ ， $T_m(j)$ ， $T_r(j)$ が omi 値，tol 値，rtol 値として返される．次に， $m_a(j)$ に重み  $p_{+j}$  を乗じた値の和を考える．

$$\begin{aligned} \sum_{j=1}^m p_{+j} m_a(j) &= \text{Trace} \left( \text{Diag}(p_{+j}) \left( \mathbf{Z}_{\text{PCA}}' \mathbf{P} \text{Diag}(p_{+j})^{-1} \right)' \left( \mathbf{Z}_{\text{PCA}}' \mathbf{P} \text{Diag}(p_{+j})^{-1} \right) \right) \\ &= \text{Trace} \left( \left( \mathbf{Z}_{\text{PCA}}' \mathbf{P} \text{Diag}(p_{+j})^{-1} \right)' \left( \mathbf{Z}_{\text{PCA}}' \mathbf{P} \text{Diag}(p_{+j})^{-1} \right) \text{Diag}(p_{+j}) \right) \quad (\text{A.24}) \end{aligned}$$

ここで、 $\mathbf{X} = \mathbf{Z}'_{\text{PCA}} \mathbf{P} \text{Diag}(p_{+j})^{-1}$ ,  $\mathbf{Q} = \text{Diag}(p_{+j})$ ,  $\mathbf{D} = \mathbf{I}$ とおくと、式(A.6), (A.8)より,

$$\sum_{j=1}^m p_{+j} m_a(j) = \text{Trace}(\mathbf{X}' \mathbf{D} \mathbf{X} \mathbf{Q}) = \sum_k \lambda_k = \sum_k \|\mathbf{X} \text{Diag}(p_{+j})^{1/2} \mathbf{u}_k\|_1^2 = \sum_k \|\mathbf{X}' \hat{\mathbf{u}}_k\|_Q^2 \quad (\text{A.25})$$

とかける．従って、OMI 分析は主成分スコアを種の出現状況  $p_{ij}$  を使って重み付け平均した重心  $\mathbf{G}_j$  までの距離の2乗の分散を最大化する軸  $\text{Diag}(p_{+j})^{1/2} \mathbf{u}_k$  を順次抽出し( $k=1,2,\dots,m$ ), より低次元空間で生物種の重心  $\mathbf{G}_j$  を表す行列  $\mathbf{X}$  を表現する方法であるといえる(**Figure A-1**).

OMI 分析では、最初に環境因子行列に対して PCA を行い、主成分行列と種の出現状況を表す行列からニッチを分離する軸が抽出される．OMI 分析の過程では CCA のように環境因子の抽出は行われないため、OMI 分析は複数の環境因子の中から重要な環境因子を抽出する目的には適していない．OMI 分析は、解析者が用意した環境因子上で種のニッチを明らかにする場合に適した方法であるといえる．

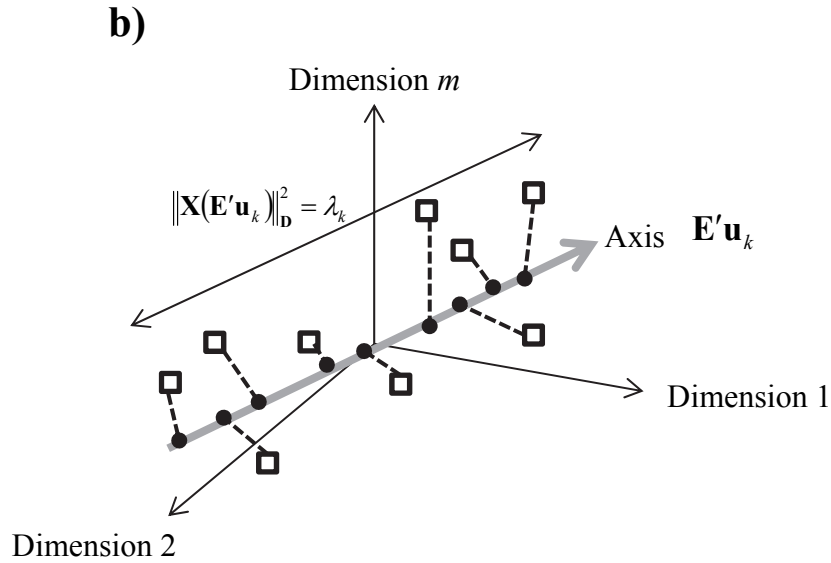
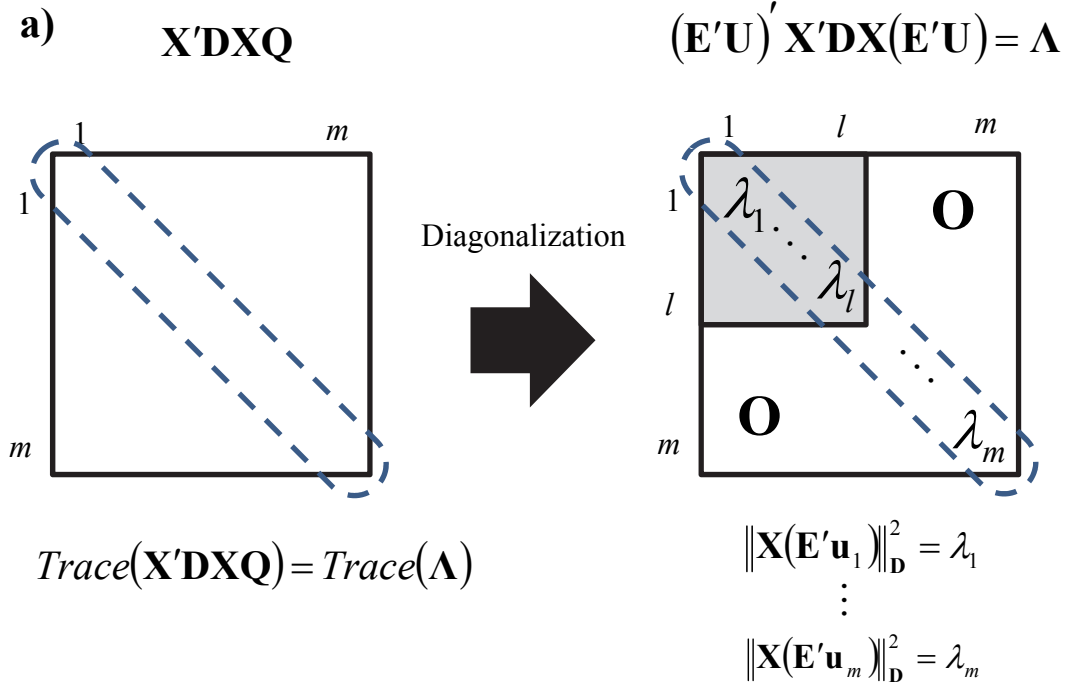


**Table A–1** The various inputs for  $(\mathbf{X}, \mathbf{Q}, \mathbf{D})$  statistical triplets used in ordination methods.

Method	$\mathbf{X} \ (n \times m) \text{ or } (q \times m)$	$\mathbf{Q} \ (m \times m)$	$\mathbf{D} \ (n \times n) \text{ or } (q \times q)$	$Trace(\mathbf{X}'\mathbf{D}\mathbf{X}\mathbf{Q}) \ (m \times m)$
<b>1. Indirect method. (One-table technique)</b>				
PCA on covariance	$\mathbf{Y}_0$	$\mathbf{I}$	$1/n \mathbf{I}$	Sum of variance
PCA on correlation	$\mathbf{Y}_s$	$\mathbf{I}$	$1/n \mathbf{I}$	Sum of correlation
CA	$\mathbf{P} - \text{Diag}(p_{i+})\mathbf{1}_{nm} \text{Diag}(p_{+j})$	$\text{Diag}(p_{+j})^{-1}$	$\text{Diag}(p_{i+})^{-1}$	Sum of chi square statistic
<b>2. Direct method in asymmetric forms. (i.e., Response data set is regressed by explanatory data set.)</b>				
RDA	$1/n \mathbf{Z}'_s \mathbf{Y}_0$	$\mathbf{I}$	$1/n (\mathbf{Z}'_s \mathbf{Z}_s)^{-1}$	Sum of variance
CCA	$\mathbf{Z}'_s (\mathbf{P} - \text{Diag}(p_{i+})\mathbf{1}_{nm} \text{Diag}(p_{+j}))$	$\text{Diag}(p_{+j})^{-1}$	$(\mathbf{Z}'_s \text{Diag}(p_{i+})\mathbf{Z}_s)^{-1}$	Sum of chi square statistic
<b>3. Direct method in symmetric forms. (i.e., Two data set play same role in analysis.)</b>				
CCorA	$1/n \mathbf{Y}'_{s1} \mathbf{Y}_{s2}$	$1/n (\mathbf{Y}'_{s2} \mathbf{Y}_{s2})^{-1}$	$1/n (\mathbf{Y}'_{s1} \mathbf{Y}_{s1})^{-1}$	Sum of squared correlation
OMI analysis	$\mathbf{Z}'_{\text{PCA}} \mathbf{P} \text{Diag}(p_{+j})^{-1}$	$\text{Diag}(p_{+j})$	$\mathbf{I}$	Sum of weighted variance
CoIA	$\mathbf{Y}'_{01} \mathbf{Y}_{02}$	$\mathbf{I}$	$\mathbf{I}$	Sum of squared covariance

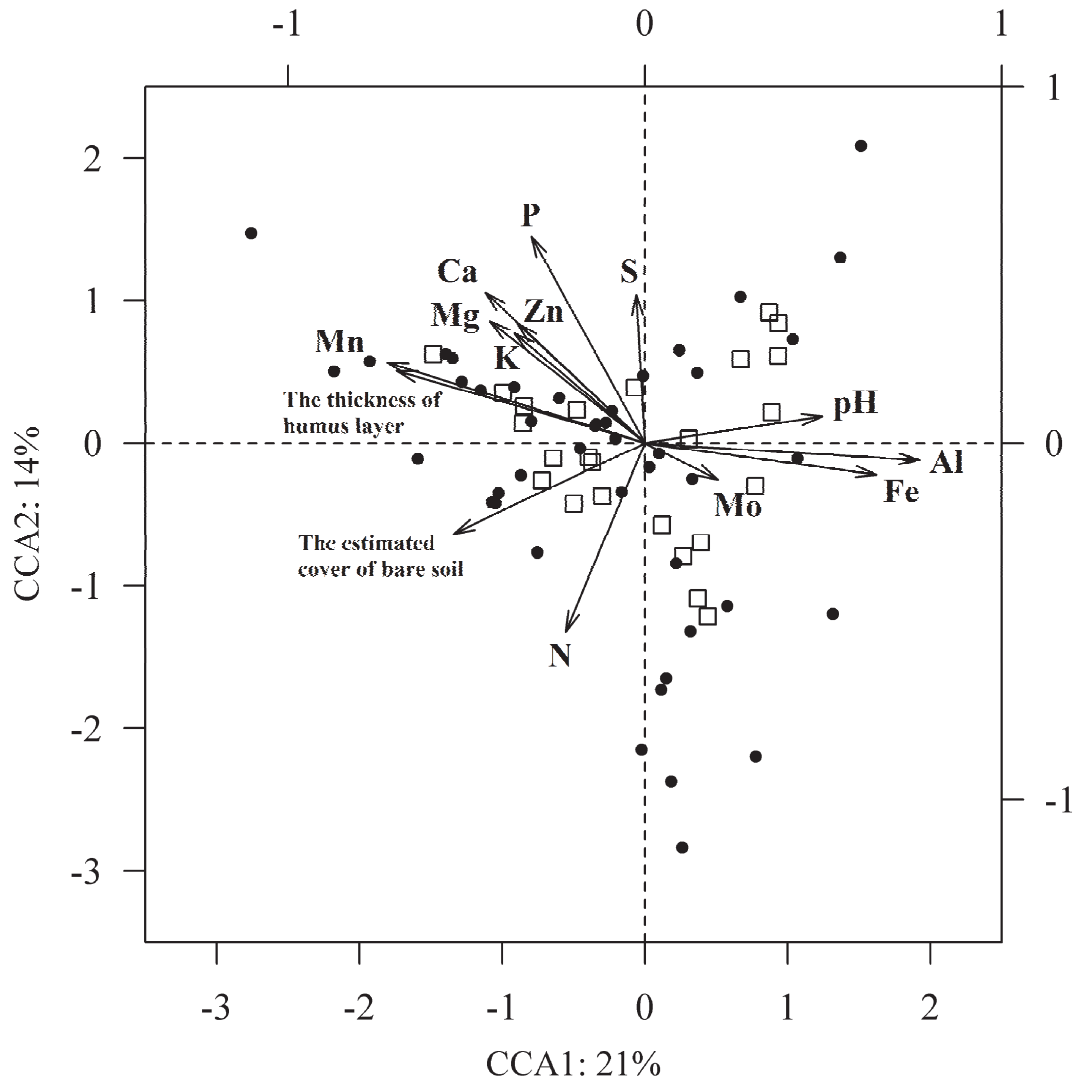
$$\mathbf{Y}_0 = [y'_{ij} - \bar{y}_j] , \quad \mathbf{Y}_s = [(y'_{ij} - \bar{y}_j) / \sqrt{\text{var } y_j}] , \quad \mathbf{P} = [p_{ij} = y_{ij} / y_{++}] , \quad y_{++} = \sum_{i,j} y_{ij} , \quad p_{i+} = \sum_j p_{ij} , \quad p_{+j} = \sum_i p_{ij} .$$

Table in the previous study (Doledec *et al.*, 2000) was revised. Data tables  $(\mathbf{Y}_0, \mathbf{Y}_s, \mathbf{P}, \mathbf{1}_{nm})$  has  $n$  rows and  $m$  columns, and standardized data table  $\mathbf{Z}_s$  has  $n$  rows and  $q$  columns.  $\mathbf{Z}_{\text{PCA}}$  is the matrix obtained by analyzing  $\mathbf{Z}_s$  by PCA. Data tables  $\mathbf{Y}_0, \mathbf{P}, \mathbf{Y}_{01}, \mathbf{Y}_{02}$  and  $\mathbf{Z}_{\text{PCA}}$  have same unit in all columns (i.e., row data can be summed up.). If data table has different unit in column, PCA on correlation or CCorA can be used for analysis.



**Figure A–1** Illustrated explanation of ordination method.

**a)** Diagonalization of the matrix  $\mathbf{X}'\mathbf{D}\mathbf{X}\mathbf{Q}$  ( $m \times m$ ) using matrix  $\mathbf{U}$  ( $m \times m$ ). **b)** Projection of data  $\mathbf{X}$  with dimension  $m$  on the  $k^{\text{th}}$  axis  $\mathbf{E}'\mathbf{u}_k$  which maximize the value of  $\|\mathbf{X}(\mathbf{E}'\mathbf{u}_k)\|_{\mathbf{D}}^2$ . Thin arrows indicate each dimension of data table  $\mathbf{X}$ , and thick arrow indicates the  $k^{\text{th}}$  axis  $\mathbf{E}'\mathbf{u}_k$ . Closed circle indicates projected point of data  $\mathbf{X}$  on the axis  $\mathbf{E}'\mathbf{u}_k$ . The axis  $\mathbf{E}'\mathbf{u}_k$  is orthogonal to the axes  $\mathbf{E}'\mathbf{u}_1, \dots, \mathbf{E}'\mathbf{u}_{k-1}$ . Projection of data  $\mathbf{X}'$  with dimension  $n$  on the  $k^{\text{th}}$  axis  $\mathbf{B}'\hat{\mathbf{u}}_k$  simultaneously maximize the value of  $\|\mathbf{X}'(\mathbf{B}'\hat{\mathbf{u}}_k)\|_{\mathbf{D}}^2$ .



**Figure A–2** The example of CCA triplot obtained by analyzing data of vegetation and soil chemicals in lichen pastures.

Data of vegetation (24 sites and 44 species) and soil chemicals (24 sites and 14 environmental variables) were from vegan version 2.0–4 (Oksanen *et al.*, 2012). •, Species score given as  $\text{Diag}(p_{+j})^{-1/2} \mathbf{U}$  in Eq. (A.16); □, Site score given as  $\text{Diag}(p_{i+})^{-1/2} \hat{\mathbf{U}} \mathbf{\Lambda}^{1/2}$  in Eq. (A.16). The Arrows connected to the origin indicate the correlation between environmental variables and CCA axes. Species score and site score are positioned using left and bottom scales, and end points of arrow are positioned using top and right scales. Sum of percentages shown on the two axes represents how close the projected data is to original data.