

大型植物によるプランクトン食性魚の捕食圧減少に伴う 透明度改善機構の解明と評価

1. はじめに
2. 魚の動物プランクトンの選択的捕食の解析
3. 動物プランクトンに対する魚の捕食行動についての検討
4. 生活史を考慮したアシ *Phragmites australis* の生長の予測解析
5. 大型植物によるプランクトン食性魚の捕食圧減少機構に関する現地調査

埼玉大学大学院理工学研究科 浅枝 隆

1. はじめに

湖沼や河川の富栄養化、藻類の発生は、単に、景観上だけでなく、水域の生態系において極めて大きな問題を引き起こすため早急な対策が望まれている。こうした中で、近年特に注目を浴びているのが、生態系を改善することによって、富栄養化、藻類の発生を抑えようとする方法である。この中には、浮島、バイオマニアピュレーション、アシ原など様々な形態が存在し、それらの浄化機構も多種多様である。しかし、その中で、特に重要と考えられるものに、動物プランクトンによる植物プランクトンの摂食効果がある。これは、植物による栄養塩の吸収量に限度があることを考えれば、動物プランクトン量の多い湖沼や河川の滞留域においては最も期待され得る効果である。この動物プランクトンの摂食効果は、特に大型の動物プランクトンにおいて効果が大きいことが知られている。ところが、一方では、大型の動物プランクトンはプランクトン食性魚に捕食されやすく、このプランクトン食性魚の捕食量と動物プランクトンの植物プランクトンの濾過摂食量との関係で全体の浄化能力が定まると考えられる。すなわち、動物プランクトンが捕食されにくい環境の創造がされれば、水質改善効果が高められると考えられる。実際には、大型植物等の導入による環境改善が考えられるが、現在までのところ、これによる効果、その機構、また、導入に必要な量等についての十分な情報があるわけではない。

本調査研究では、特に大型植物等により、プランクトン食性魚の動物プランクトンに対する捕食圧を減少させ、水質改善を図ることを対象とし、まず、その中で重要な個々の機構の解明、評価することを目的とした。

2. 魚の動物プランクトンの選択的捕食の解析

大型の動物プランクトンは植物プランクトンの濾過摂食によって水の透明度の増加に大きく寄与することが知られている。しかしながら、一方では、大型の動物プランクトンは動物プランクトン食魚の大型のものから選択的に捕食されるという選択的捕食によって減少しやすい。そのため、大型の動物プランクトンによる植物プランクトンの濾過摂食の効果を有効に機能させるためには、この選択的捕食から動物プランクトンを保護することを考える必要がある。ここでは、まず、こうした選択的捕食の機構の把握のために、選択的捕食の過程を反映した解析を行った。

2.1 選択的捕食モデルの理論

魚の獲物の捕獲形態

魚が餌を探す形態は待ち伏せ型、巡航型、遊泳静止を繰り返しながら餌を探す型の大きく3種類に分けられる。ここでは、湖沼の魚にみられる遊泳静止を繰り返し餌を探す型の魚を対象とする。こうした索餌行動を行う魚の視野は、魚の目の位置に扇型の頂辺の中央の点を置く扇型柱の形をしていることが知られている。そのため、餌を探せる範囲の体積（索餌体積）は、

$$\text{索餌体積} = R^2 L \theta \quad (2.1)$$

で表される。ここで、 R は餌に対する反応距離で餌を認識できる距離にあたる。また、 L は扇型の高さ、 θ は扇型の頂角である。さて、遭遇する餌の数 λ は餌の密度と索餌体積の積で表される。

$$\lambda = \text{餌の密度} \times \text{索餌体積} \quad (2.2)$$

最適捕食

魚は遭遇する餌すべてを攻撃するわけではなく、摂取できるエネルギーが最大になるような餌を選択する。捕食する餌は、捕食に成功する餌を攻撃する時間 T_a と餌を取り込むのに要する時間 T_h の合計時間 T_i 対し、餌に含まれるエネルギー量 e_i が大きくなる順で選択される。すなわち、

$$\frac{e_i}{T_i} = \frac{e_i}{(T_a / S_{cap}) + T_h}_i \quad (2.3)$$

が大きい順に選択される。ただし、 S_{cap} は捕食成功率を示す。

捕食により摂取できる純エネルギー E_i は、餌に含まれるエネルギー量 e_i に同化割合 A を掛けたものから、捕食に要するエネルギーを差し引いたものになる。すなわち、

$$E_i = Ae_i - \left(\frac{C_a T_a}{S_{cap}} + C_h T_h \right) \quad (2.4)$$

である。ただし、 C_a および C_h は餌 i を攻撃および体内に取り込むのに要するエネルギー量である。遭遇する餌の数 λ_i のうち、捕食に成功する数 ψ_i は、

$$\psi_i = (S_{cap})_i \cdot \lambda_i \quad (2.5)$$

で表される。従って、餌の搜索に要するエネルギーを C_{search} とし、その時間を T_s とすると、得られる全エネルギー E_{total} は、

$$E_{total} = \left(\sum_i \psi_i E_i \right) - C_{search} T_s \quad (2.6)$$

となる。ここで、餌の検索に要する時間 T_s とは獲物の検索時の静止時間と遊泳時間との合計であり、ブルーギルおよびホワイトクラッピーにおけるこれらのパラメータを表 2・1 に示す。

また、これに要する時間 C_{total} は、

$$C_{total} = \sum_i \psi_i \cdot \left(T_h + \frac{T_a}{S_{cap}} \right)_i + T_s \quad (2.7)$$

である。従って、単位時間あたりのエネルギー摂取量は、

$$B/C = \frac{E_{total}}{C_{total}} \quad (2.8)$$

で与えられる。

表 2・1 ブルーギルおよびホワイトクラッピーについての獲物検索時の特性

	ブルーギル	ホワイトクラッピー
視野の頂角	75~113	60~122
獲物の検索時の静止時間(s)	0.4~1.6	0.42~1.5
獲物の追跡速度(cm/s)	7.0~17.3	6.3~14.3
解析に用いた体長(cm)	5.2~9.8	6.8
解析に用いた遊泳速度(cm/s)	3.0	1.0~3.0

※遊泳時間は体長と遊泳速度から求められる。

Reactive distance(反応距離)

遭遇する獲物の数は魚が獲物を認識し行動を起こす限界距離、reactive distance(反応距離) R 内 X に存在する獲物の数である(図 2・1 参照)。従って、この reactive distance R が長いとより多くの餌と遭遇できることになる。この reactive distance R は、魚の網膜上で、背景の中から餌を認識できる距離にあたる。

Aksnes & Giske(1993)によると、reactive distance R の距離にいる獲物の網膜上のコントラスト C_X は、

$$C_X = |C_0| \exp(-CR) \quad (2.9)$$

で表される。また、網膜上の背景の光の強度 I は、

$$I = k \rho I_0 \exp(-KZ) \quad (2.10)$$

で表される。また、網膜上の獲物の像の大きさ a_{image} は、

$$a_{image} = af^2/R^2 \quad (2.11)$$

で表せる。ただし、 C_0 は獲物固有のコントラスト、 C は獲物周囲の光の減衰係数、 I_0 は水面での光の強度、 Z は獲物を捕獲する水深、 K は水面からの光の消散係数、 k は魚眼のレンズと網膜での光量の比、 ρ は水面を透過する光量の割合、 a は獲物の面積、 f は魚眼の焦点距離を表す。

魚は網膜上の獲物の像の大きさ a_{image} 、コントラスト C_X 、背景からの光量 I の積が、獲物を認識できる光強度の限界値 S_c を超えた場合、すなわち、

$$C_X I a_{image} \geq S_t \quad (2.12)$$

が満たされた場合に獲物を認識する。

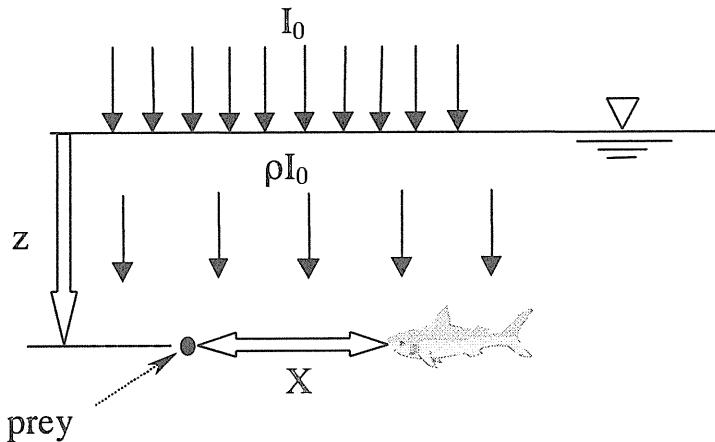


図 2・1 魚が獲物を捕食する概略図

2.2 パラメータの評価

魚のエネルギー消費量

魚の遊泳時のエネルギー消費量 C は魚の体重、遊泳速度、水温などに依存する。例えば、Wohschlag & Juliano(1959)によると、水温 T の水中を速度 U で泳ぐ体重 W のブルーギルの場合には、

$$\log(C) = -0.9242 + 0.8494 \log(W) + 0.0142U + 0.0198T \quad (2.13)$$

で表される。

なお、体長と体重の関係は、

$$\log(W) = 3.043 \log(L) - 4.585, \text{ ブルーギルに対して (Mittelbach, 1981)} \quad (2.14a)$$

$$\log(W) = 3.332 \log(L) - 5.642, \text{ ホワイトクラッピーに対して (Neuman & Murphy, 1991)} \quad (2.14b)$$

がある。

獲物の取り込みに要する時間 (handling time)

獲物を捕獲後体内に取り込むのに要する時間 T_h は、魚の体長 L と獲物の大きさ l との関係に依存する。Mittelbach(1981)によると、

$$T_h = 0.53 \exp\{18.488(l/L)\} \quad (\text{秒}) \quad l/L < 0.034 \quad (2.15a)$$

$$T_h = 1.02 \quad (\text{秒}) \quad l/L > 0.034 \quad (2.15b)$$

獲物の発見後攻撃に要する時間 (attack time)

複数の獲物を発見した後攻撃に要する時間 T_a は、獲物相互の距離を攻撃時の速度で割った値として求まる。なお、獲物相互の平均距離は、

$$\text{獲物相互の平均距離} = \sqrt[3]{\frac{\text{検索した体積}}{\text{獲物の密度}}} \quad (2.16)$$

で与えられる。

獲物の保有するエネルギー

獲物である動物プランクトンの個体の保有するエネルギーは、この乾燥重量とそれに基づいたエネルギー量への換算という二つの過程より見積もることができる。個体の乾燥重量は、アロメトリーより体長のべき乗で評価できる。すなわち、

$$\text{乾燥重量} = a \text{ 体長}^b \quad (2.17)$$

である。表 2・2 に、動物プランクトン各種のエネルギー保有量とアロメトリーパラメータを示す。

捕食成功率

魚が獲物を捕らえる成功率は獲物の種類によって異なる。動きの遅い *Daphnia* や *Bosmina*、*Ceriodaphnia* は高くなるが、速い動きをする *Cyclopoids* や *Diaptomids* は低くなる。また、体長が大きくなると低くなる。表 2・2 にみられるように、概略、体長 $l(\text{mm})$ に対して、前者で $S_{cap}=1.0-0.1l$ 、後者で $S_{cap}=0.5-0.1l$ で表される。

表 2・2 種々の個体におけるエネルギー保有量とアロメトリーパラメータ

種	エネルギー保有量 ¹ (kcal/g dry wt)	a ²	b ³	捕獲成功率 S_{cap}
<i>Daphnia</i>	20.87	7.50	1.56	0.8~1.0
<i>Bosmina</i>	27.07	17.40	2.23	0.8~1.0
<i>Ceriodaphnia</i>	19.62	4.02	1.98	0.8~1.0
<i>Cyclopoida</i>	23.01	5.67	1.94	0.3~0.5
<i>Diaptomids</i>	22.66	6.19	1.96	0.3~0.5
<i>Diaphanosoma</i>	22.59	5.07	1.05	0.8

出典：¹ Stewart & Binkowski(1982), ² Jorgensen et al.(1992), ³ Culver et al.(1982)

魚の眼の特性

魚の眼の焦点距離 $f(\text{mm})$ は Easter et al.(1977) に従い眼のレンズの直径 $D(\text{mm})$ の関数として求められる。すなわち、

$$f = 1.18D \quad (2.18)$$

ここで、眼のレンズの直径 D は体長 $L(\text{mm})$ と以下のようないくつかの情報のもとに得られた値は、

$$D = 1.358 \ln(L) - 2.971 \quad (2.19)$$

魚が獲物を認識できる光強度の限界値 S_t は、体長 120~150mm の金魚で $0.9 \sim 1.3 \times 10^{-13}(\mu\text{E}/\text{s})$ であることが報告されている。しかし、この値が得られている種は僅かであり、また背景の光の強度に依存するものもある。従って、キャリブレーションなどで決定する必要がある。いくつかの情報のもとに得られた値は、

$$S_t = (30E_0 + 1) \times 10^{-13}, \text{ ブルーギルの場合} \quad (2.20 \text{ a})$$

$$S_t = (30E_0 + 1) \times 10^{-13}, \text{ ホワイトクラッピーの場合} \quad (2.20 \text{ b})$$

である。ここで、 E_0 は背景の光の強度($\mu\text{E}/\text{s}$)である。

魚の網膜上における獲物のコントラスト C_x は水中濁度(単位は NTU)に依存する。Eiane et al.(1977)により、

$$C_x = 0.4 \times (\text{水中濁度})^{1/2} \quad (2.21)$$

で与えられる。

最後に、水面からの光の消散係数 K と獲物周囲の光の減衰係数 C も濁度 $Turb$ (但し、単位は JTU)の関数として与えられる。すなわち、

$$K = 0.0616 \times Turb + 1.08 \quad (1/\text{m}) \quad (2.22 \text{ a})$$

$$C = 0.313 \times Turb + 1.26 \quad (1/\text{m}) \quad (2.22 \text{ b})$$

2.3 解析の過程

解析のフローを図 2・2 に示す。また、それぞれ解析の過程は以下のようである。

まず、捕食魚と獲物の性質のもとで、光と濁度の条件に対する、種々のサイズの獲物に対する reactive distance R を求める。

次に、検索範囲において遭遇する獲物の数 λ を決定する。検索する範囲に獲物が存在する期待値は Gerritesen & Strickler(1977)により Poisson 分布に従うものとされ、 λ もこの分布に従う。

次に、遭遇した獲物が複数ある場合には、選択的捕食に従って、摂取できるエネルギー e が大きいものから選択されるとする。捕食魚は絶え間無く捕食を繰り返すと仮定する。また、遭遇した獲物をすべて捕獲した後に新しく検索を開始するものと仮定する。ただし、ある時間に遭遇した獲物を捕獲するために移動している間に位置を変化させるために、発見できる獲物が変化する。この変化はその都度考慮するものとした。

なお、魚が餌を捕獲する際には、水を口蓋内に取り込む。ところがその際に他の餌も取り込んでしまう(O'Brien, 1987)。この数は獲物の密度が高い場合には大きくなり、無視し得ない数となる。この数は、

口蓋内に取り込む水とともに取り込む餌の数 = $V_{buc} \times (\text{餌の密度}) \times (\text{餌が逃れられない確率})$ (2.23)
で表される。ここで、 V_{buc} は口蓋内に取り込まれる水量を示す。この値は体長とともに大きくなる(Wright & O'Brien, 1984)。すなわち、

$$\text{Log}_{10}(V_{buc}) = 0.133L - 1.18 \quad (2.24)$$

ただし、 L は cm で表した魚の体長である。

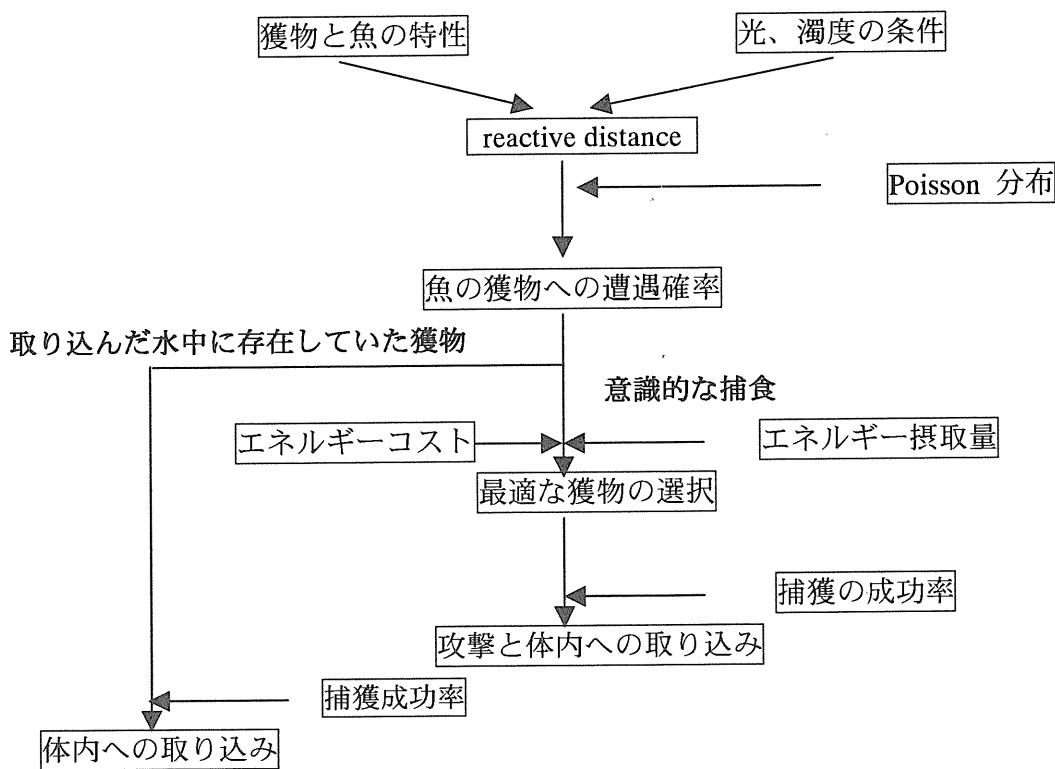


図 2・2 解析のフロー

2.4 解析結果

まず、図 2・3 および図 2・4 に異なる光および濁度の条件で種々の獲物のサイズに対するブルーギルの reactive distance を示す。Vinyard & O'Brien(1976)の実験結果をよく再現していることがわかる。

同様に、図 2・5 から図 2・7 にホワイトクラピーに対する結果を示す。これについても、Wright et al.(1980)の実験結果をよく再現している。以上の結果より、reactive distance については十分な精度で解析可能なことがわかる。

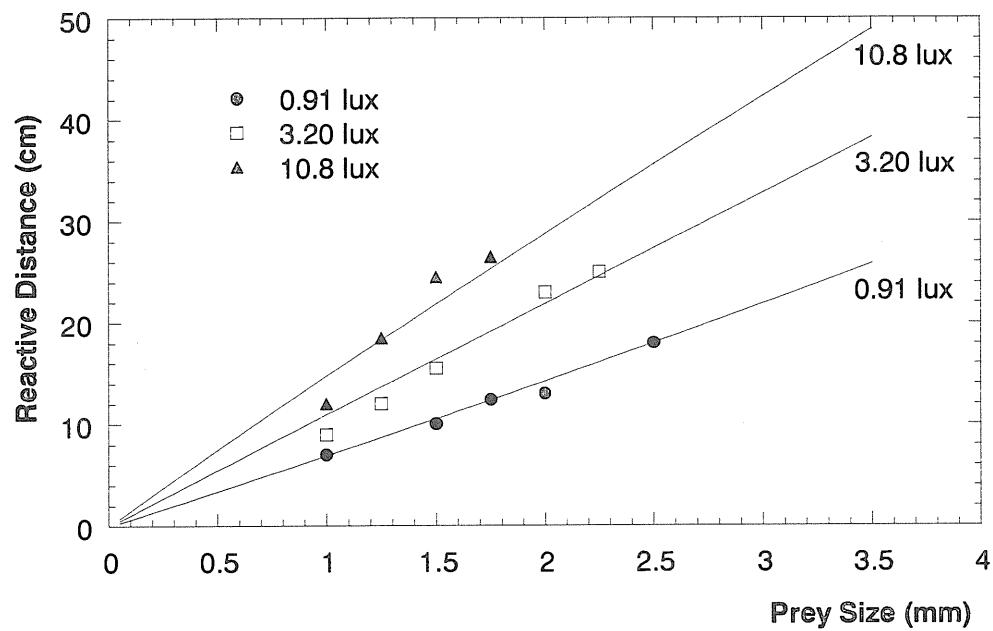


図 2·3 異なる光強度、獲物のサイズに対するブルーギルの reactive distance

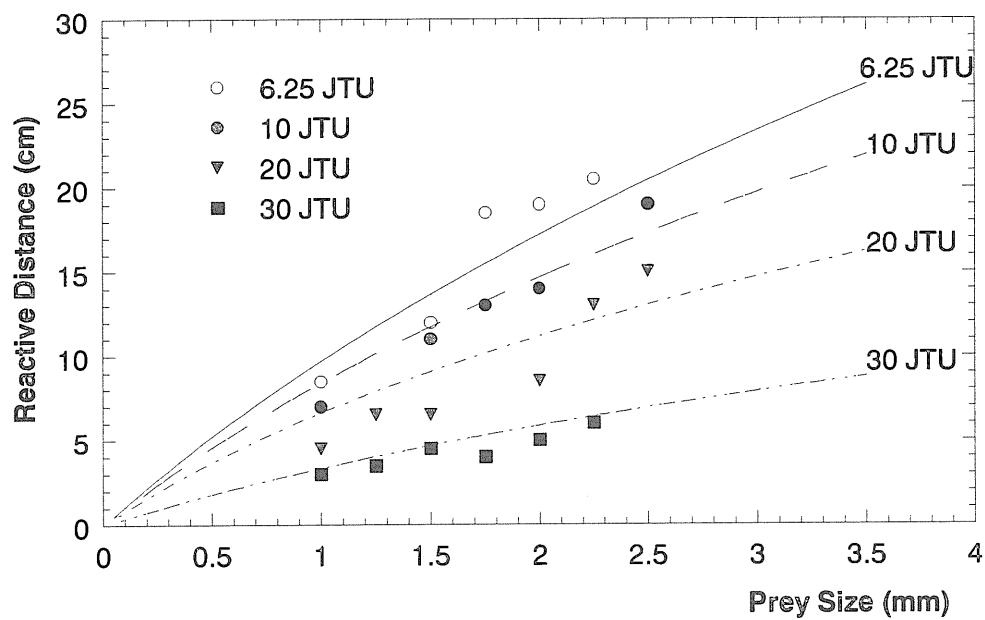


図 2·4 異なる濁度、獲物のサイズに対するブルーギルの reactive distance

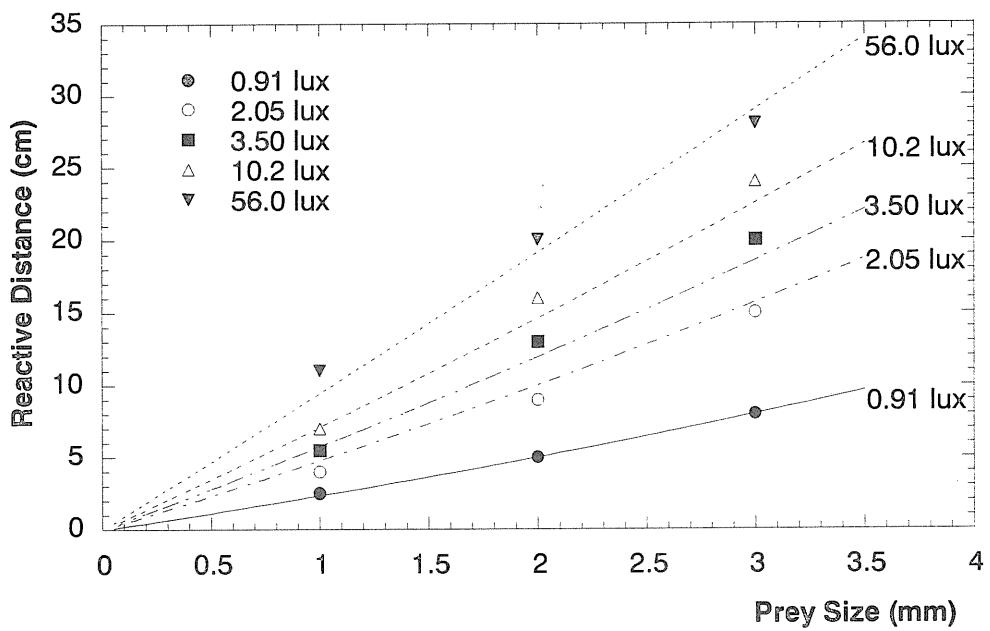


図 2・5 異なる光強度、獲物のサイズに対するホワイトクラッピーの reactive distance

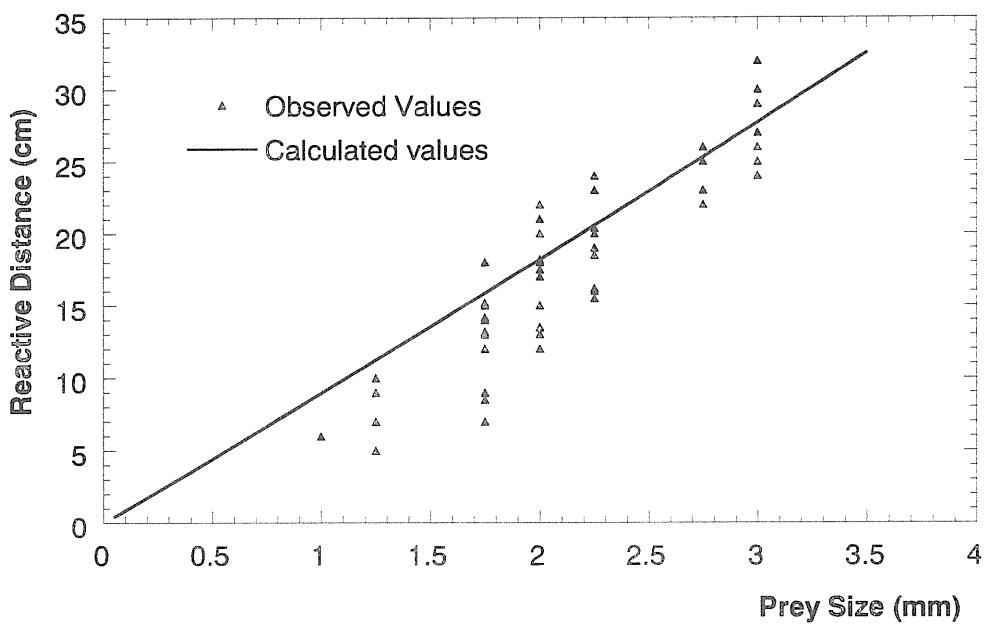


図 2・6 光強度 50lx、濁度 1NTU において *Daphnia magna* に対する全長 160mm のホワイトクラッピーの reactive distance

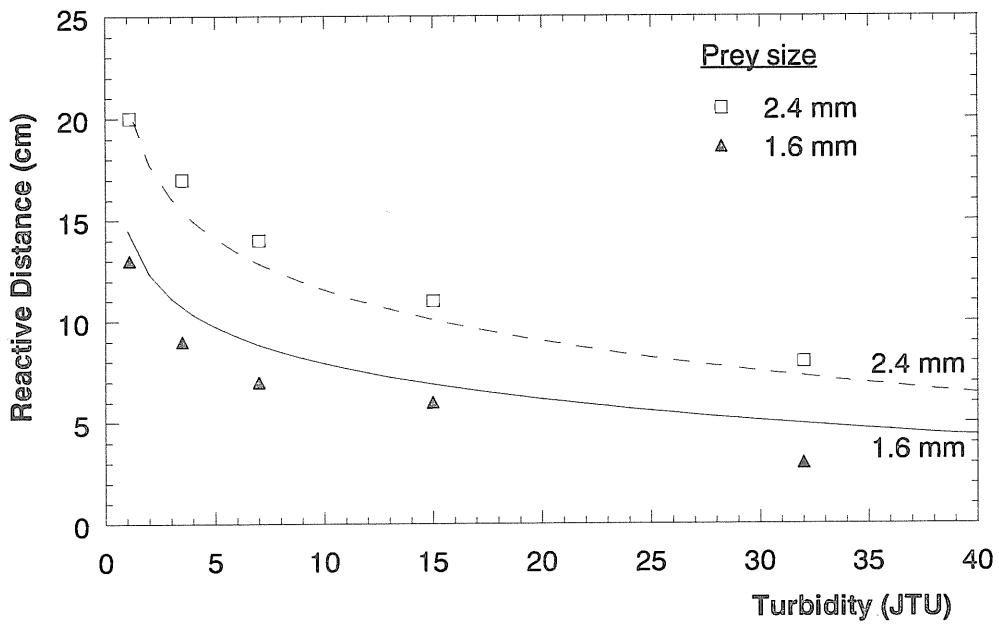


図2・7 光強度 50lxにおいて *Daphnia magna*に対するホワイトクラッピーの reactive distance における濁度の影響

図2・8は、ホワイトクラッピーについて、周囲の種々の動物プランクトンのサイズ分布に対し、魚に捕食されたプランクトンのサイズ分布を示す。観測値と比較しているが解析値は観測値をよく再現している。5月には周囲には大型の *Daphnia* が卓越しているために、主として *Daphnia* が捕食されている。この *Daphnia* についても、0.84～1.04mm の大型のものに偏って捕食されている。*Cyclops* や *Diaptomids* のカイアシ類も周囲には多く生息しているが、*Daphnia* 類ほど捕食されていない。この理由は、捕食から逃れる能力の低い *Daphnia* は大型のものが容易に捕獲されるのに比べ、遊泳速度の速いカイアシ類は *Daphnia* に捕食され難いことがわかる。7月には大型の *Daphnia* が減少したために、*Ceriodaphnia* の捕食が増加している。この *Ceriodaphnia* についても、捕食されるのはより大型のものに偏っている。*Cyclops* も周囲には多く分布しているが、捕食されるものは *Daphnia* や *Ceriodaphnia* ほどではない。また、これについても捕食されるものは大型のものに偏っていることがわかる。11月には、周囲には再び大型の *Daphnia* が増加している。そのため、*Daphnia* の捕食が増加している。また、ここでも大型のものがより多く捕食されている。

図2・9は、ブルーギルについて、周囲の動物プランクトンのサイズ分布と捕食されたもののサイズ分布を示している。7月19日、8月3日いずれについても解析値と観測値はよく一致している。いずれの日においても、周囲のサイズ分布と比較して捕食されたものは極めて大型のものに偏っている。

以上のように、ホワイトクラッピーとブルーギルについてではあるが、選択的捕食を極めてよく再現できることがわかる。同様な解析は必要なパラメータを測定することにより、他の種にも適用可能である。

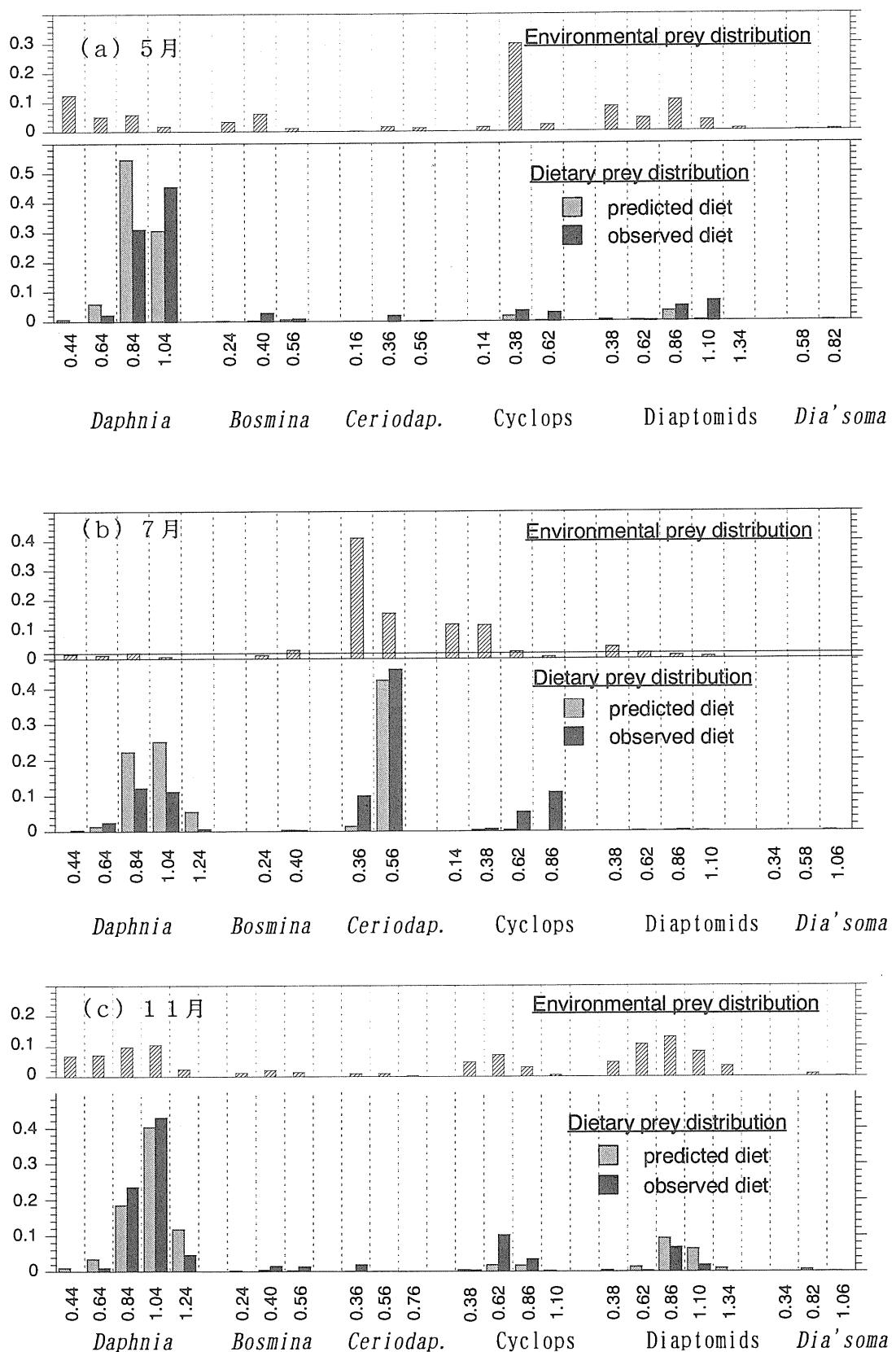


図 2-8 周囲の動物プランクトンの分布（上段）とホワイトクラッパーに捕食された動物プランクトンの種、サイズ分布（下段）（縦軸は捕食の割合、横軸は獲物の長さ（mm））

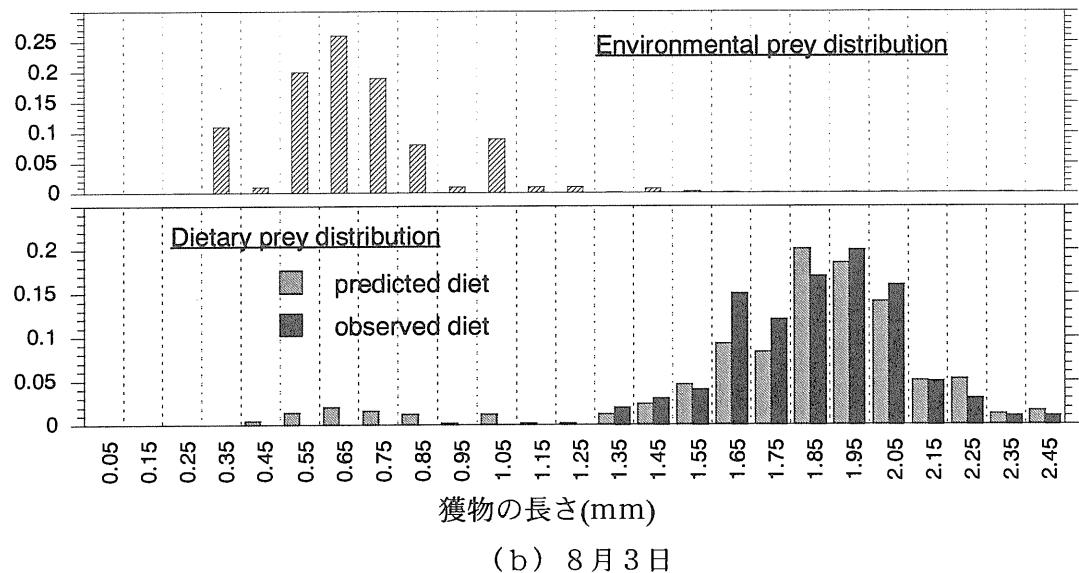
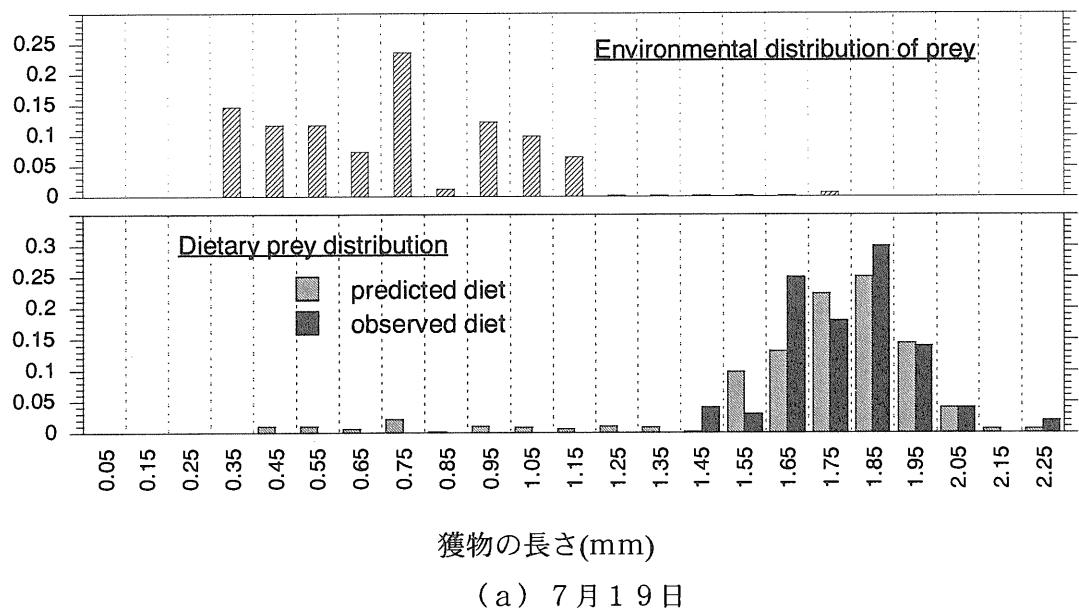


図 2・9 周囲の動物プランクトンの分布とブルーギルに捕食された動物プランクトンのサイズ分布

2.5 2章の参考文献

- Aksnes, D.L. & J. Giske, 1993. A theoretical model of aquatic visual feeding. *Ecol. Modelling* 67: 233-250.
- Beamish, F.W.H., 1978. Swimming Capacity. In Hoar, W.S. & D.J. Randall (eds), *Fish Physiology*, vol.7, Academic Press, New York: 102-187.
- Breck, J.E. & M.I. Gitter, 1983. Effect of fish size on the reactive distance of bluegill (*Lepomis macrochirus*) sunfish. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 40: 162-167.
- Breck, J.E., 1993. Foraging theory and piscivorous fish. *Trans. am. Fish. Soc.* 122: 902-911.
- Browman, H.I. & W.J. O'Brien, 1992a. The ontogeny of search behaviour in the white crappie, *Pomoxis annularis*. *Envir. Biol. Fishes* 34: 181-195.
- Browman, H.I. & W.J. O'Brien, 1992b. Foraging and prey search behaviour of golden shiner (*Notemigonus crysoleucas*) larvae. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 49: 813-819.
- Charnov, E.L., 1976. Optimal foraging: The marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.
- Confer, J.L. & P.I. Blades, 1975. Omnivorous zooplankton and planktivorous fish. *Limnol. Oceanogr.* 20(4): 571-579.
- Culver, D.A., M.M. Boucherle, D.J. Bean & J.W. Fletcher, 1985. Biomass of freshwater crustacean zooplankton from length-weight regressions. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 42: 1380-1390.
- Douglas, R.H. & C.W. Hawryshyn, 1990. Behavioural studies of fish vision: an analysis of visual capabilities. In Douglas, R.H. & M. Djamgoz (eds), *The visual system of fish*, Chapman & Hall, London: 373-418.
- Drenner, R.W., J.R. Strickler & W.J. O'Brien, 1978. Capture probability: The role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish. *J. Fish. Res. Bd Can.* 35: 1370-1373.
- Drenner, R.W. & S.R. McCommas, 1980. The role of zooplankton escape and fish size selectivity in the selective feeding and impact of planktivorous fish. In W.C. Kerfoot (ed.), *Evolution and ecology of zooplankton communities*, The University Press of New England, Hanover, New Hampshire: 587-593.
- Easter, S.S., JR., P.R. Johns & L.R. Baumann, 1977. Growth of the adult goldfish eye - I. Optics. *Vision Res.* 17: 469-477.
- Eggers, D.M., 1977. The nature of prey selection by planktivorous fish. *Ecology* 58: 46-59.
- Ehlinger, T.J., 1989. Learning and individual variation in bluegill foraging: habitat specific techniques. *Anim. Behav.* 38: 643-658.
- Ehlinger, T.J. & D.S. Wilson, 1988. Complex foraging polymorphism in bluegill sunfish. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.* 85: 1878-1882.
- Eiane, K., D.L. Aksnes & J. Giske, 1997. The significance of optical properties in competition among visual and tactile planktivores: a theoretical study. *Ecol. Modelling* 99: 123-136.
- Elliot, J.M., 1976. The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (*Salmo trutta*) in relation to body weight, water temperature and ration size. *J. anim. Ecol.* 45: 923-948.
- Evans, B.I. & W.J. O'Brien, 1988. A re-analysis of the search cycle of a planktivorous salmonoid. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 45: 187-192.

- Graham, D.M. & W.G. Sprules, 1992. Size and species selection of zooplankton by larval and juvenile walleye (*stizostedion vitreum vitreum*) in Oneida Lake, New York. Can. J. Zool. 70: 2059-2067.
- Gerritsen, J. & J.R. Strickler, 1977. Encounter probabilities and community structure in zooplankton. J. Fish. Res. Bd Can. 34: 73-82.
- Gliwicz, Z.M. & J. Pijanowska, 1989. The role of predation in zooplankton succession. In U. Sommer (ed.), Plankton Ecology: Succession in planktonic community. Springer, Berlin: 253-296.
- Holling, C.S., 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. Mem. Entomol. Soc. Can. 48: 1-86.
- Hughes, N.F. & J.M. Kelly, 1996. A hydrodynamic model for estimating the energetic cost of swimming maneuvers from a description of their geometry and dynamics. Can. J. Fish. aquat. Sci. 53: 2484-93.
- Janssen, J., 1982. Comparison of searching behaviour for zooplankton in an obligate planktivore, blueback herring (*Alosa aestivalis*) and a facultative planktivore, bluegill (*Lepomis macrochirus*). Can. J. Fish. aquat. Sci. 39(12): 1649-1654.
- Jørgensen, S.E., S.N. Nielsen & L.A. Jørgensen, 1992. Handbook of ecological parameters and ecotoxicology. Elsevier, 265-267 pp.
- Lazzaro, X., 1987. A review of planktivorous fishes: Their evolution, feeding behaviours, selectivities, and impacts. Hydrobiologia 146: 97-167.
- Letcher, B.H., J.A. Rice, L.B. Crowder & K.A. Rose, 1996. Variability in survival of larval fish: disentangling components with an individual based model. Can. J. Fish. aquat. Sci. 53: 787-801.
- Li, K.T, J.K. Wetterer & N.G. Hairston, JR., 1985. Fish size, visual resolution, and prey selectivity. Ecology 66(6): 1729-1735.
- Manatunge J. & Asaeda, T., 1999. Optimal foraging as the criteria of prey selection by two centrarchid fishes. Hydrobiologia 391: 223-240.
- Mills, E.L., J.L. Confer & R.C. Ready, 1984. Prey selectivity by young yellow perch: the influence of capture success, visual acuity, and prey choice. Trans. am. Fish Soc. 113: 579-587.
- Mills, E.L., J.L. Confer & D.W. Kretchmer, 1986. Zooplankton selection by Young yellow perch: The influence of light, prey density, and predator size. Trans. am. Fish. Soc. 115: 716-725.
- Mittelbach, G.G., 1981. Foraging efficiency and body size: A study of optimal diet and habitat use by bluegills. Ecology 62(5): 1370-1386.
- Neumann, R.M. & B.R. Murphy, 1991. Evaluation of the relative weight (Wr) index of white crappie and black crappie populations. North American Journal of Fisheries Management 11: 543-555.
- O'Brien, W.J., 1987. Planktivory by Freshwater Fish: Thrust and Parry in the Pelagia. In W.C. Kerfoot & A. Sih (eds), Predation, Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities. The University Press of New England, Hanover, New Hampshire: 3-16.
- O'Brien, W.J., & B.I. Evans, 1991. Saltatory search behaviour in five species of planktivorous fish. Verh. int. Ver. Limnol. 24: 2371-2376.
- O'Brien, W.J., & B.I. Evans, 1992. Simulation model of the planktivorous feeding of arctic grayling: laboratory

- and field verification. *Hydrobiologia* 240: 235-245.
- O'Brien, W.J., N.A. Slade & G.L. Vinyard, 1976. Apparent size as the determinant of prey selection by bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 57: 1304-1310.
- O'Brien, W.J., B.I. Evans & H.I. Brownman, 1989. Flexible search tactics and efficient foraging in planktivorous fish. *Oecologia* 80: 100-110.
- O'Brien, W.J., H.I. Brownman & B.I. Evans, 1990. Search strategies in foraging animals. *Am. Sci.* 78: 152-160.
- Peterson, J.H. & D.L. DeAngelis, 1992. Functional response and capture timing in an individual-based model: predation by northern squawfish (*Ptychocheilus oregonensis*) on juvenile salmonoids in the Columbia River. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 49: 2551-2565.
- Powers, M.R. & S.S. Easter, 1978. Absolute visual sensitivity of the goldfish. *Vision Res.* 18: 1137-1147.
- Powers, M.K., C.J. Bassi, A.R. Lisa & P.A. Raymond, 1988. Visual detection by the rod system in goldfish of different sizes. *Vision Res.* 28(2): 211-222.
- Stewart, D.J. & F.P. Binkowski, 1986. Dynamics of consumption and food conversion by Lake Michigan alewives: An energetics-modeling synthesis. *Trans. am. Fish. Soc.* 115: 643-661.
- Swift, M.C. & A.Y. Fedorenko, 1975. Some aspects of prey capture by Chaoborus larvae. *Limnol. Oceanogr.* 20: 418-425.
- Townsend, C.R. & I.J. Winfield, 1985. The application of optical foraging theory to feeding behaviour in fish. In P. Tyler & P. Calow (eds), *Fish energetics: New perspectives*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland: 67-98.
- Vinyard, G.L. & W.J. O'Brien, 1976. Effects of light and turbidity on the reactive distance of bluegill sunfish (*Lepomis machrochirus*). *J. Fish. Res. Bd Can.* 33: 2845-2849.
- Walton, W.E., N.G. Hairston, JR. & J.K. Wetterer, 1992. Growth-related constraints on diet selection by sunfish. *Ecology* 73(2): 429-437.
- Walton, W.E., S.S. Easter, C. Malinowski & N.G. Hairston, JR., 1994. Size-related change in the visual resolution of sunfish (*Lepomis spp.*). *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 51: 2017-2026.
- Ware, D.M., 1973. Risk of epibenthic prey to predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Bd Can.* 30: 787-797.
- Werner, E.E & D.J. Hall, 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 55: 1042-1052.
- Werner, E.E., G.G. Mittelbach & D.J. Hall, 1981. The role of foraging profitability and experience in habitat use by bluegill sunfish. *Ecology* 62(1): 116-125.
- Witherspoon, N., M. Strand, J. Holloway, B. Price, D. Brown, R. Miller & L. Estep, 1988. Experimentally measured MTFs associated with imaging through turbid water. *Ocean Optics* 9: 363-368.
- Wohlschlag, D.E. & R.O. Juliano, 1959. Seasonal changes in bluegill metabolism. *Limnol. Oceanogr.* 4: 195-209.
- Wright, D.I. and W.J. O'Brien, 1984. The development and field test of a tactical model of the planktivorous feeding of white crappie (*Pomoxis annularis*). *Ecol. Monogr.* 54: 65-98.
- Wright, D., W.J. O'Brien & G.L. Vinyard, 1980. Adaptive value of vertical migration: A simulation model for the

- predation hypothesis. In W.C. Kerfoot (ed.), *Evolution and ecology of zooplankton communities*, University Press of New England, Hanover, New Hampshire: 138-147.
- Zaneveld, J.R., R.W. Spinrad & R. Bartz, 1979. Optical properties of turbidity standards. *Ocean Optics* 7: 157-168.

3. 動物プランクトンに対する魚の捕食行動についての検討

魚の捕食行動は様々な要素に依存している。空腹度(Ishiwata, 1968)、餌の密度(Ware, 1972)ハピタートの複雑性(Glass, 1971; Ware, 1973; Vice et al., 1976; Stein, 1977; Savino and Stein, 1982, 1989a, 1989b; Anderson, 1984)などである。魚の捕食は他の動物と同様に餌の密度に依存する(Ivlev, 1961)。

3.1 実験

大きな水槽内に $0.56\text{m} \times 0.46\text{m} \times 0.49\text{m}$ のアクリル水槽を設置し、実験はこの水槽内で行った。水槽内には塩素を取り除き、酸素を飽和させた水道水を満たした。また、水槽の壁および底には格子状の目盛を記入しビデオ画像から解析する際の補助とした。このタンクには排水口が敷設されており、それぞれの実験の後、残った餌をすべて排出した。水槽を上方に昼光色の蛍光灯を設置し、水面で 3500lux になるように照射した。植物による障害物が捕食に与える影響を求める実験では木綿糸によって模擬した。70cm 離れたタンクの上方と底に針金で所定の同様な間隔でメッシュをつくり、これに直径 2mm の木綿糸を結びつけ、鉛直に張った。ただし、魚が衝突しても傷つかないよう多少の余裕をもたせた。表 3・1 に、実験に用いた木綿糸の密度と間隔（代表距離）、魚の体長に対する比を示す。

表 3・1 実験に用いた木綿糸の条件

木綿糸の密度 (本/ m^2)	2800	2100	1400	700	350	0
代表距離 (cm)	1.96	2.26	2.76	3.92	5.53	—
魚の体長に対する比 D	0.34	0.40	0.49	0.69	0.97	—

動物プランクトンおよび動物プランクトン食魚

餌となる動物プランクトンとしては、0.8~1.0mm の体長の *Daphnia pulex*(ミジンコ)を使用し、動物プランクトン食魚としては、*Pseudorasbora parva*(モツゴ)を用いた。

・モツゴ(*Pseudorasbora parva*)

森林公园および秋ヶ瀬公園の池で捕獲した体長 55~60mm のモツゴを実験に用いた。すべてのモツゴは実験に用いる前に 6 ヶ月以上、塩素を除き実験に用いる水温に調節した十分な溶存酸素を含む水を満たした水槽内で飼育した。ただし、この時は自然の明暗条件とした。この間の餌は市販の乾燥ミジンコもしくは生きた *Daphnia* を与えて *Daphnia* の餌に馴れさせた。また、実験に用いる前には、実験に用いる水槽内で 8 時間以上順応させた。

・ミジンコ (*Daphnia pulex*)

ミジンコは 25°C に保った水槽において、主として緑藻の *Scenedesmus* のカルチャーによって増殖させた。実験には 0.8~1.0mm のメッシュの籠で選択した *Daphnia pulex*(ミジンコ)を用いた。表 3・2 に実験に用いた *Daphnia pulex* の条件を示す。

表 3・2 実験に用いた *Daphnia pulex* の条件

<i>Daphnia pulex</i> の密度 (匹/liter)	0.5	1.0	2.0	5.0	10.0	25.0
餌間の代表距離 (cm)	13.0	10.3	8.2	6.0	4.7	3.5

実験では、予め、1度に2尾のモツゴを入れて、24時間以上絶食、馴致し、所定の個体数の *Daphnia* を入れた 10ml 程度の水を水槽内に、*Daphnia* が均等に分布するように静かに導入した。2台のビデオカメラ (SONY Digital Video) を設置し、そのうちの1台を水槽の上方に設置し魚の位置を記録し、他の1台で横から魚を追跡し捕食の瞬間を記録した。*Daphnia* の捕食数はビデオカメラの記録および目視によって求めた。こうした記録は、後で、パーソナルコンピュータ上で解析した。実験期間中に、捕食に伴って *Daphnia* の密度が減少するのを防ぐために、定期的に捕食された数と同数の *Daphnia* を新たに補充した。これには、本実験の前に同じ条件での実験を2度行い、その時の *Daphnia* 捕食速度から、補充すべき *Daphnia* 数を時間ごとに決定し、実験開始前に予めそのサンプルを用意しておき、実験期間中はこれを所定の時間に補充した。ただし、実験時間が長くなるためには、サンプル内での *Daphnia* の死亡数が多くなるので、実験途中で新たにサンプルを作成した。なお、実験はそれぞれの条件で3度繰り返しその平均値を用いた。3度の実験におけるそれぞれの時間における捕食数は十分近いもので、標準偏差は、絶対値の 10% 程度以内であった。それぞれの実験の後には、水槽内の水は完全に排水し、水槽壁、底、障害物の木綿糸はスプリンクラーにより十分洗浄し残った *Daphnia* を取り除いた。

3.2 魚の遊泳速度および *Daphnia* を攻撃する場合の行動の解析

2台の SONY デジタルビデオカメラを用いて、*Daphnia* を水槽に投入後、45分にわたり3次元的にモツゴの位置と捕食の瞬間を記録した。記録されたテープは後で、SONY DVBK-W2400 ソフトによりコンピューター上で解析した。モツゴの瞬間的な3次元的な位置は2台のカメラの画像より割り出した。なお、カメラの時間解像度は 1/30 秒であり、これによる誤差がほとんど無視できる。また、二つの時間の画像での位置の違いと時間差からその間の遊泳速度を計算した。捕食回数は初めの3分は1分ごと、それ以後は3分間ごとに記録した。ただし、データのばらつきを少なくするために、初めの3分間も3分間での平均値を採用した。

抱腹度および空腹度

モツゴは、それぞれの実験前には 24 時間以上絶食状態にあり、概ね空腹状態にあると考えられる。図 3・1 は、この状態で *Daphnia* を投入し、時間ごとの捕食回数を示したものである。多少の差はあるもののほぼ同様な捕食回数の変化を示しており、個体差は比較的小さいことがわかる。捕食頻度は時間の経過とともに飽和曲線を描く。十分時間が経過した後には 1 匹のモツゴに対し平均 425 匹の *Daphnia* が捕食された時点でほぼ飽和状態になる。このため、これを空腹時からの最大捕食量 V_{max} と定義した。また、この最大捕食量から Ware(1972) に従い、時間 t における抱腹度 S を、

$$S = V_t / V_{max} \quad (3.1)$$

と定義した。なお、ここで、 V_t はその時間までに捕食した合計頻度である。同様に空腹度を、

$$1 - S = (V_{max} - V_t) / V_{max} \quad (3.2)$$

で定義する。

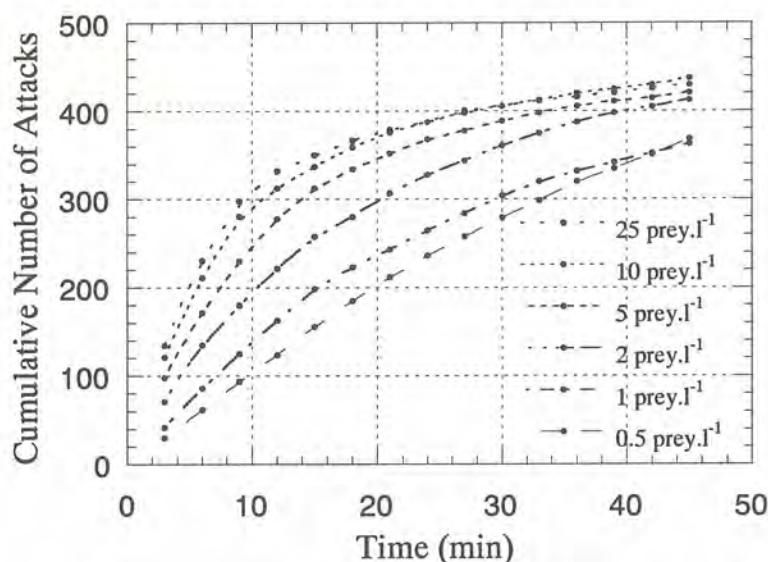


図 3・1 様々な餌密度下での積算捕食頻度

(縦軸：積算捕食数、横軸：時間(分)、単位：prey. l⁻¹ は匹/liter)

平均餌間隔

モツゴが餌を次々捕食していく場合には餌相互の距離が重要になる。平均的な餌間隔 P は、

$$\text{平均餌間隔 } P = \sqrt[3]{\frac{\text{単位体積}}{\text{餌密度}}} \quad (3.3)$$

で与えられる。

木綿糸の存在しない場合の遊泳速度

図 3・2 は、木綿糸の存在しない場合のモツゴの 3 分間における捕食頻度の変化である。それに伴う飽食度の変化も同時に示してある。特に、餌密度が高いと初期に盛んに捕食し、飽食度が増すとともに急

激に捕食頻度が低下していることがわかる。

図3・3は、モツゴの遊泳速度の変化を示している。一般に、餌の密度が高いほど、初期の遊泳速度は小さい。また、いずれの場合にも時間とともに減少していく。これは以下の理由による。餌である *Daphnia* の逃げる速度はモツゴの速度と比較すると極めて遅く、ほぼ同じ場所にいると考えてよい。そのため、餌の密度が高ければより近い場所でより多くの *Daphnia* が捕食できる。しかし、捕食に0.4秒程度の時間を要するために、ある場所で捕獲し得る餌を捕獲し尽くすまでにある時間を要する。しかし、モツゴは餌を取るために長距離移動する必要がなく、またその場合の遊泳速度も遅くてよい。その結果、平均遊泳速度が小さくなる。また、時間とともに遊泳速度が下がるのは、抱腹度が高まり、速い速度で泳ぐ動機が失われるためである。次に、図3・3には、抱腹度の変化も同時に示している。抱腹度の増加とともに平均遊泳速度が減少することが明瞭に示されている。

図3・4は、捕食頻度を遊泳速度を平均餌間隔で除したパラメータに対して示す。横軸のパラメータは、モツゴが餌間を移動する時間の逆数に相当し、餌の取り扱いに時間を無視した場合のモツゴが単位時間に餌に遭遇する回数にあたる。非常に餌密度が高い場合を除き、餌密度にかかわらず同一の関係が得られる。この理由は、餌密度がそれほど高くない場合には、捕食頻度はモツゴが餌に遭遇する頻度で定まることを示している。餌密度が非常に高くなると、餌に遭遇するまでの時間に比較し、餌を飲み込むまでの時間が無視できなくなるためである。

平均遊泳速度 M の抱腹度に対する変化は最大空腹時における捕食頻度で正規化することによって、

$$\text{平均遊泳速度 } M = 1.46 F_{\text{prey}} e^{-0.63S} \quad (\text{体長/s}) \quad (3.4)$$

と得られる。ただし、 M は体長で正規化した平均遊泳速度、 F_{prey} は最大空腹時での捕食頻度、 S は抱腹度である。図中の実線はこの結果を示す。遊泳行動が主として捕食のために行われていることから、遊泳速度が減少することによって捕食頻度も同様に減少する。従って、捕食頻度も抱腹度に対して整理できると考えられる。解析の結果、Monod式によく適合し、

$$\text{捕食頻度 } F = R_{\text{prey}} \left(\frac{K_1^n}{K_1^n + S^n} \right) + C \quad (\text{回/s}) \quad (3.5)$$

と求められる。ただし、 R_{prey} は餌の密度に依存する最大捕食頻度、 S は抱腹度、 $K_1 (=0.4)$ は半飽和係数、 $n (=2)$ は定数、 $C (=0.05 \text{ 回/s})$ である。

初期の3分間の捕食頻度は最大空腹時における捕食頻度 R_{prey} にあたる。これを平均餌間隔を体長で無次元化した量に対して示したものが図3・5である。餌間隔が体長の2倍程度になると餌間隔が非常に小さい場合の20%程度にまで減少することがわかる。この間隔を進む時間は非常に短いために、この低下はこの距離離れると餌を発見するのに時間を要するものと考えられる。reactive distance(反応距離)はこの程度と考えられる。この関係はほぼ Monod式

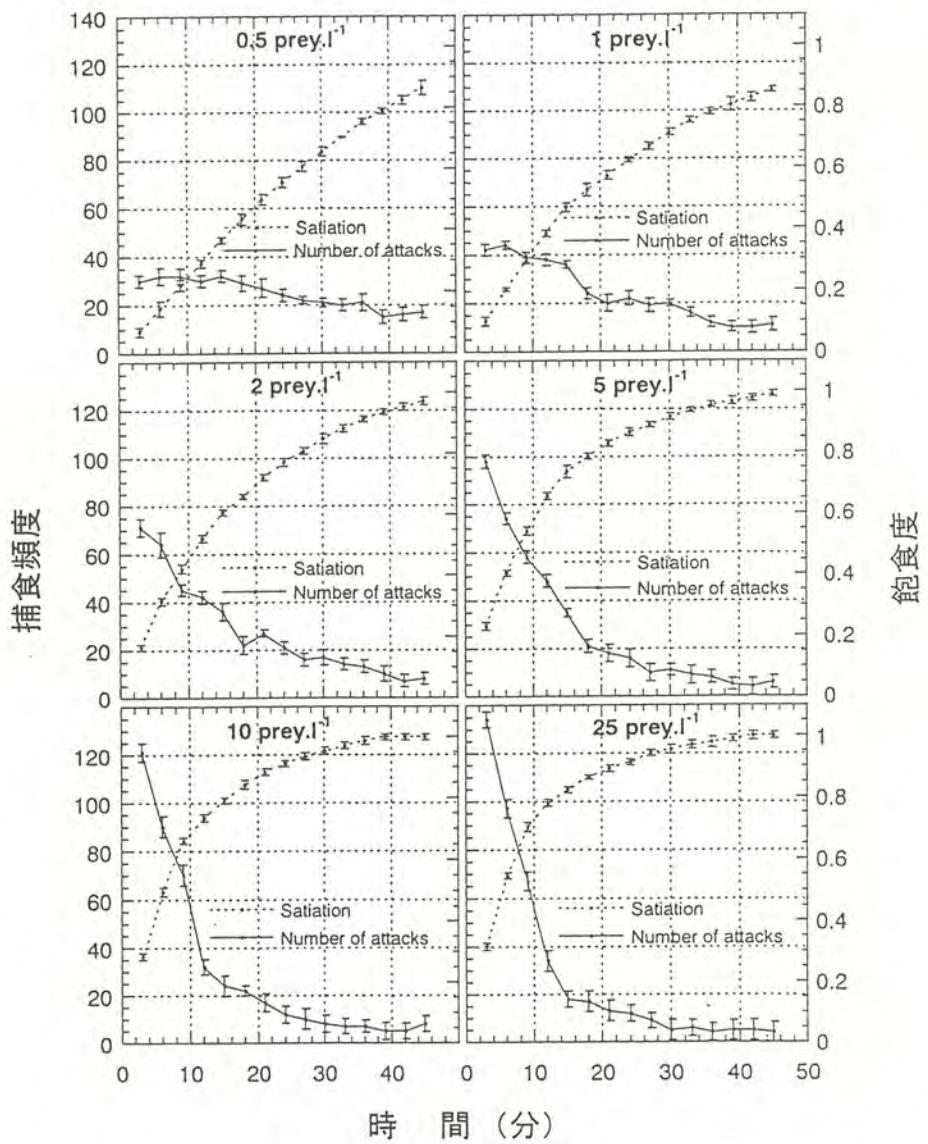


図 3・2 餌密度ごとの 3 分間あたりの捕食頻度

(実線：飽食度；破線：捕食頻度；単位：prey.l⁻¹は匹/liter)

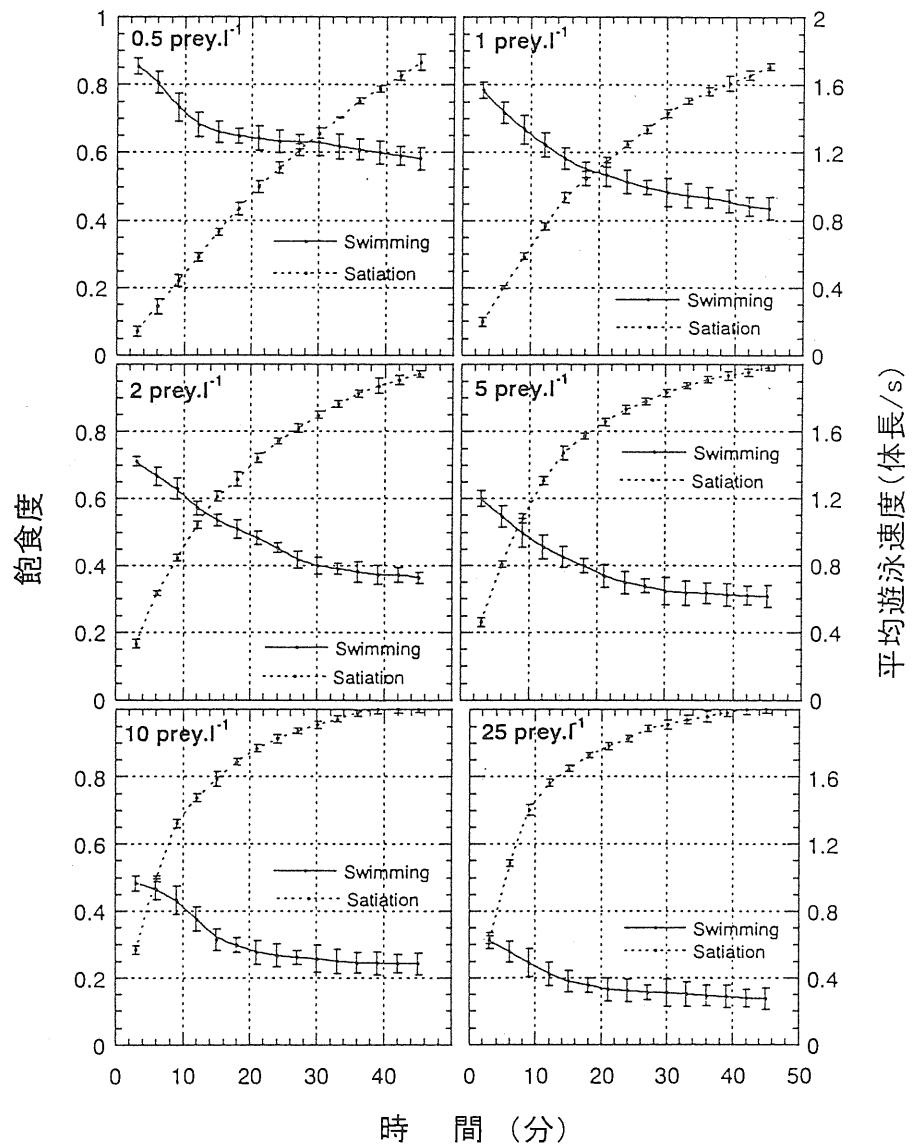


図 3・3 平均遊泳速度の時間変化

(実線：平均遊泳速度；破線：飽食度；単位：prey. l⁻¹は匹/liter)

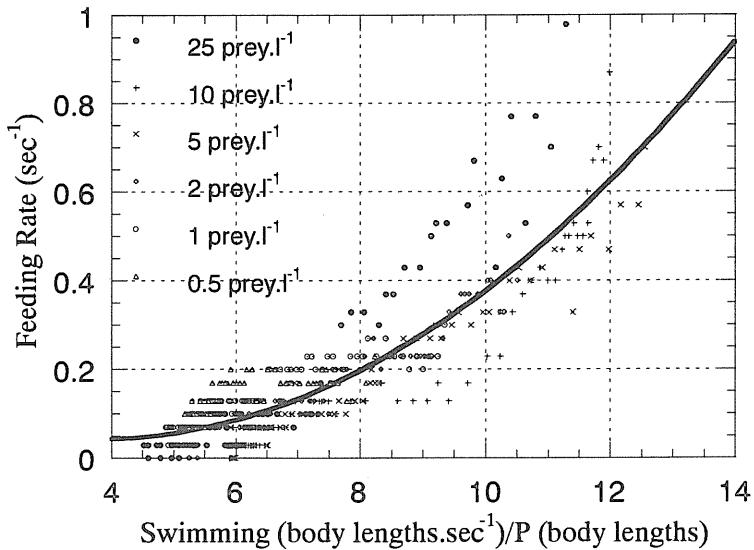


図 3・4 捕食頻度と餌に遭遇する頻度との関係

(縦軸：捕食頻度(1/s)，横軸：遊泳速度(体長/ s)/ P (cm)，単位：prey. l⁻¹ は匹/liter)

$$R_{prey} = \frac{K_2^m}{K_2^m + P^m} \quad (3.6)$$

で表される。ただし、 $m (=3)$ 、 $K_2 (=1.4)$ は定数であり、再現性は Z-test で、 $p < 0.001$ 、 $R^2 = 0.883$ である。

3.3 障害物の影響

相対平均障害物間隔

モツゴは障害物である木綿糸の存在のために遊泳を阻害される。一般に、魚は魚のサイズにほぼ相似な遊泳行動をとる。このことは、木綿糸の間隔はモツゴの体長に対する相対的な距離として考えられなければならないことを示している。さて、木綿糸は鉛直に張り巡らされており、その間隔は2次元的に考えることができる。すなわち、平均的な間隔 D は、

$$\text{平均木綿糸間隔 } D = \sqrt{\frac{\text{単位面積}}{\text{木綿糸の平面密度}}} \quad (3.7)$$

で表わすことができる。従って、モツゴの体長に対する相対間隔は、

$$\text{相対平均木綿糸間隔 } D = \frac{1}{\text{体長}} \sqrt{\frac{\text{単位面積}}{\text{木綿の平均平面密度}}} \quad (3.8)$$

となる。

平均遊泳速度

初期の3分間は最大空腹の状態にありモツゴは最大限に餌を取ろうとするために、平均遊泳速度は餌の密度や障害物の密度にのみに依存すると考えられる。図3・5は平均遊泳速度の時間変化を示しているが、初期においては、木綿糸が無い場合と同様、餌の密度が高いほど平均遊泳速度は小さく、また、木綿糸が遊泳の障害となることから、木綿糸密度が高くなるほど遊泳速度が下がることがわかる。特に、木綿糸密度の影響は大きく、木綿糸密度が0から2800本/m²と増加すると、餌密度が0.5匹/literの場合に70%、25匹/literの場合に対し、25%減少している。ここで、餌密度が低い場合に減少率が高いのは、餌密度が低いと元々早い速度で遊泳、捕食しているために、障害物の存在がより顕著に影響するためである。時間経過に対しては、時間経過と共に空腹度が下がり、徐々に遊泳速度も低下する。これは、抱腹度に対しても図3・6に示されるように同様な傾向が得られる。木綿糸が存在しなかった場合と同様に、経験的な関係を導くことを試みる。木綿糸が存在しなかった場合に得られた、平均遊泳速度に対する餌密度と空腹度の関係が、木綿糸密度が増した時にそのまま相似的に適用できると仮定する。すなわち、

$$\text{平均遊泳速度 } M = F_{stem} \left(1.46 F_{prey} e^{-0.63S} \right) \quad (\text{体長/s}) \quad (3.9)$$

とおく。ここで、 F_{stem} は、木綿糸の影響を示すもので相対木綿糸間隔のみの関数として表わす。図3・7は、相対木綿糸間隔 D に対して F_{stem} を示す。相対木綿糸間隔の増加とともに F_{stem} の値は増加し、間隔が体長程度になると木綿糸がない場合の約90%に達する値となる。モツゴの挙動の観察から、木綿糸間隔が体長より小さくなるとモツゴが木綿糸に衝突する頻度が高くなり遊泳が阻害されていることがわかった。ここで、様々な魚について1回の尾ヒレの動きで進む距離は、種によって多少の差はあるものの、概ね体長の0.6~0.7倍の距離で進む。この距離は今回の実験でモツゴが木綿糸に衝突する頻度が増加する木綿糸間隔とほぼ一致している。このことより、木綿糸間隔が体長に等しくなるあたりで遊泳速度が低下したのは、モツゴが1回の動きで進む突進距離が木綿糸間隔を超えるために木綿糸に衝突しやすくなつたことが原因と考えられる。

図3・7より、 F_{stem} と相対木綿間隔 D との間の関係はほぼ次のようなMonod式で表される。

$$F_{stem} = \frac{D^m}{D^m + K_2^m} \quad (3.10)$$

ただし、 $m (=3)$ および $K_2 (=0.5)$ は定数である。再現性はt-testで、 $p < 0.001$ 、 $r^2 = 0.784$ である。

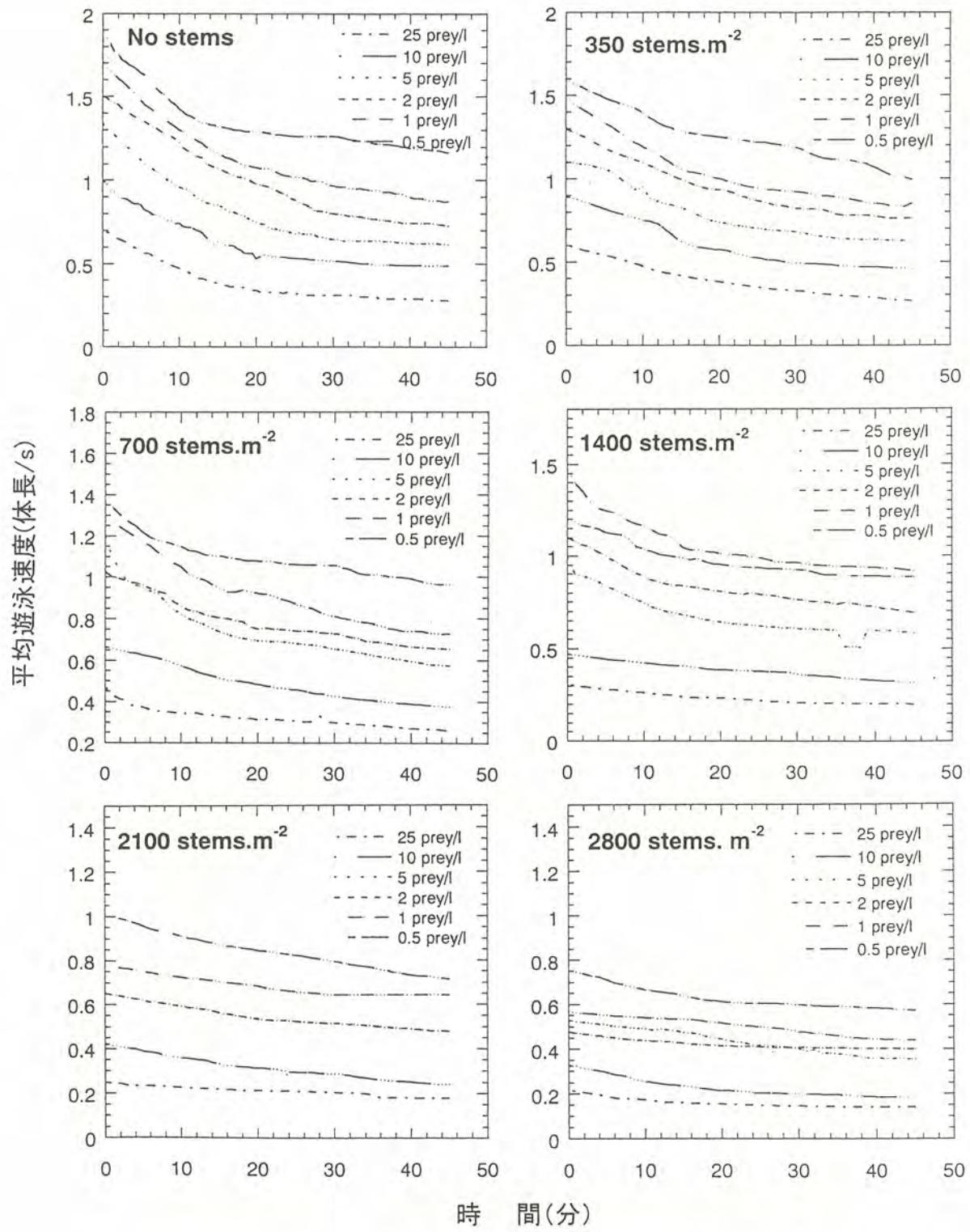


図 3・5 餌密度および木綿糸密度による遊泳速度の変化

(単位 : prey/l' は匹/liter, stems.m⁻² は本/m²)

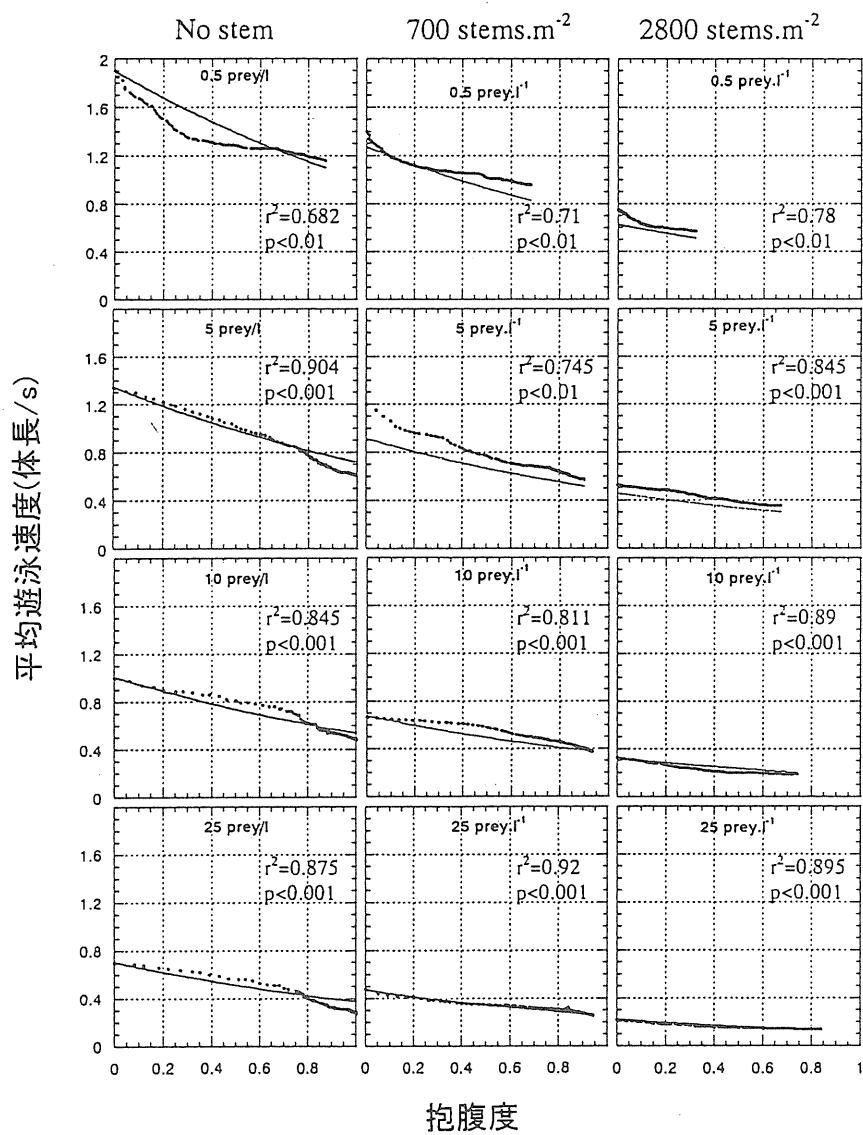


図 3・6 餌密度および木綿糸密度別の抱腹度に対する遊泳速度の変化

(単位 : prey/l は匹/liter, stems.m⁻² は本/m²)

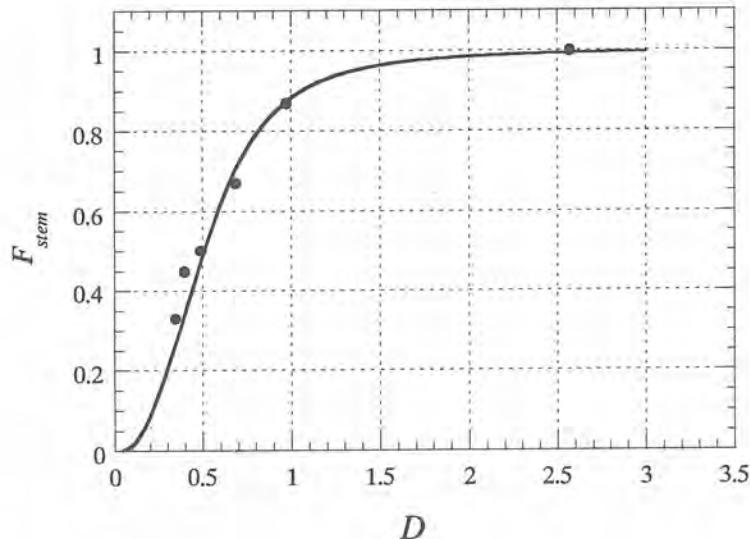


図 3・7 木綿糸密度が遊泳速度に与える影響を示す関数

捕食頻度

図 3・8、図 3・9 は捕食頻度の変化を時間および抱腹度に対して示している。木綿糸が存在しなかった場合と同様に、捕食頻度は、餌の密度の増加、空腹度の減少によって減少する。また、木綿糸が存在する場合には糸の間隔の減少とともに減少する。これは、木綿糸によって遮られる視野の割合は全体と比較すると極めて小さく、木綿糸の存在による影響は主として遊泳速度が低下するために生ずるものと考えられる。そのため、木綿糸が存在しなかった場合にならって、捕食頻度を次のようにおく。

$$\text{捕食頻度} \quad F = R_{\text{stem}} R_{\text{prey}} \left(\frac{K_1^n}{K_1^n + S^n} \right) + C \quad (\text{匹/s}) \quad (3.11)$$

ここで、 R_{stem} は木綿糸による影響を示す関数であり、木綿糸間隔のみの関数と考える。図 3・8 の破線は、 R_{stem} を次のような Monod 式においていた時の結果である。

$$R_{\text{stem}} = \frac{D^u}{D^u + K_3^u} \quad (3.12)$$

ここで、 $u (=2.5)$ 、 $K_3 (=0.5)$ は定数である。破線で示される評価はほぼ実験値を表しており、木綿糸による影響を経験的にこうした Monod 式で表し得ることを示している。なお、再現性は t-test で、 $p < 0.001$ 、 $r^2 = 0.897$ である。

図 3・10 は相対平均木綿糸間隔に対して、 R_{stem} を示したものである。遊泳速度でみられたものとほぼ同様な傾向が得られる。すなわち、相対平均木綿糸間隔がモツゴの体長と同程度になると最大値の 90% 程度の値に達する。また、 R_{stem} は遊泳速度において木綿糸の影響を評価した関数とほぼ同様な傾向を示していることは、木綿糸の影響が遊泳速度の低下ということを通して捕食頻度に影響を及ぼしていることを示している。

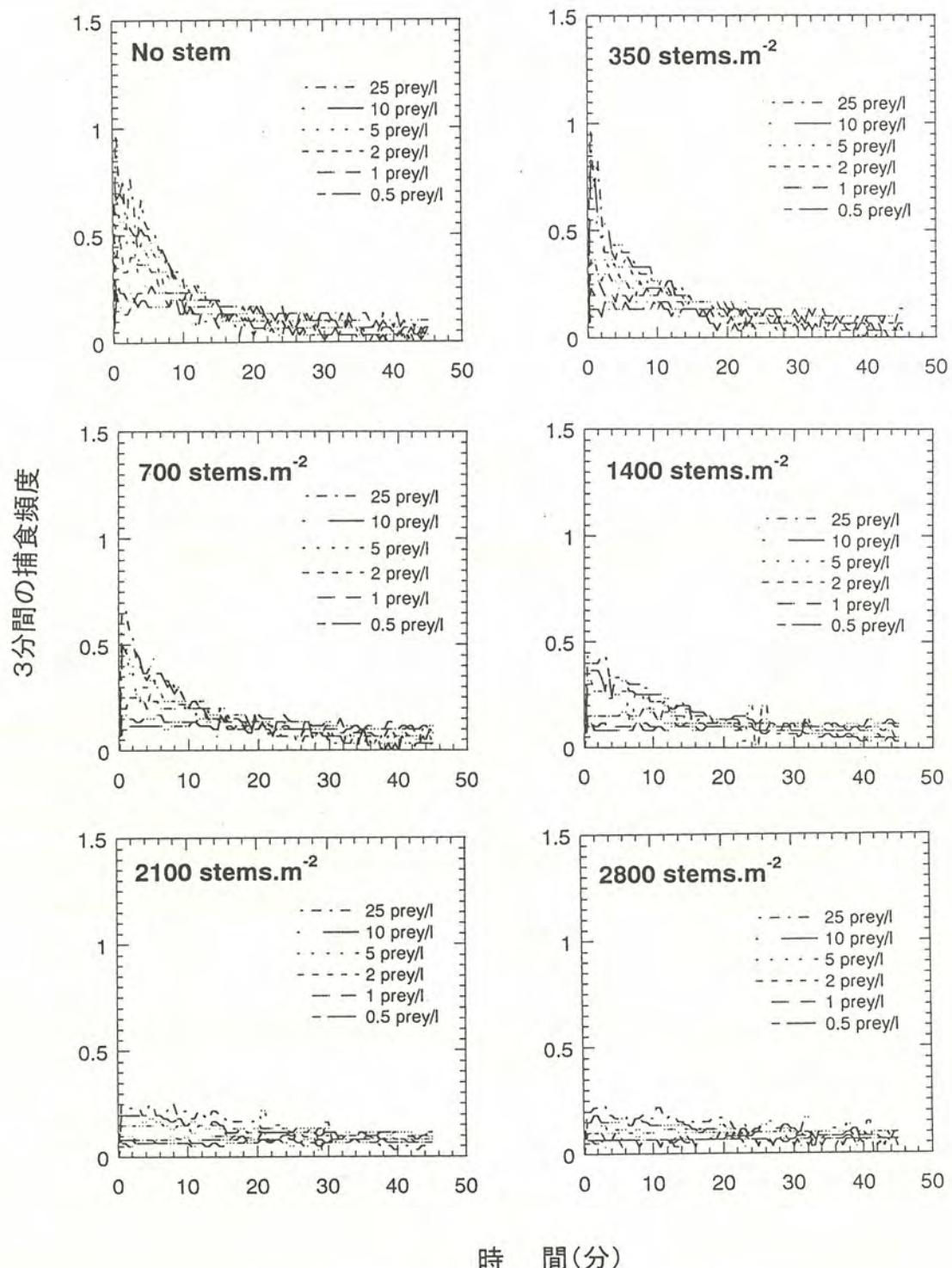


図 3・8 木綿糸密度別に示した餌密度による遊泳速度の時間変化

(単位 : prey/l は匹/liter, stems.m⁻² は本/m²)

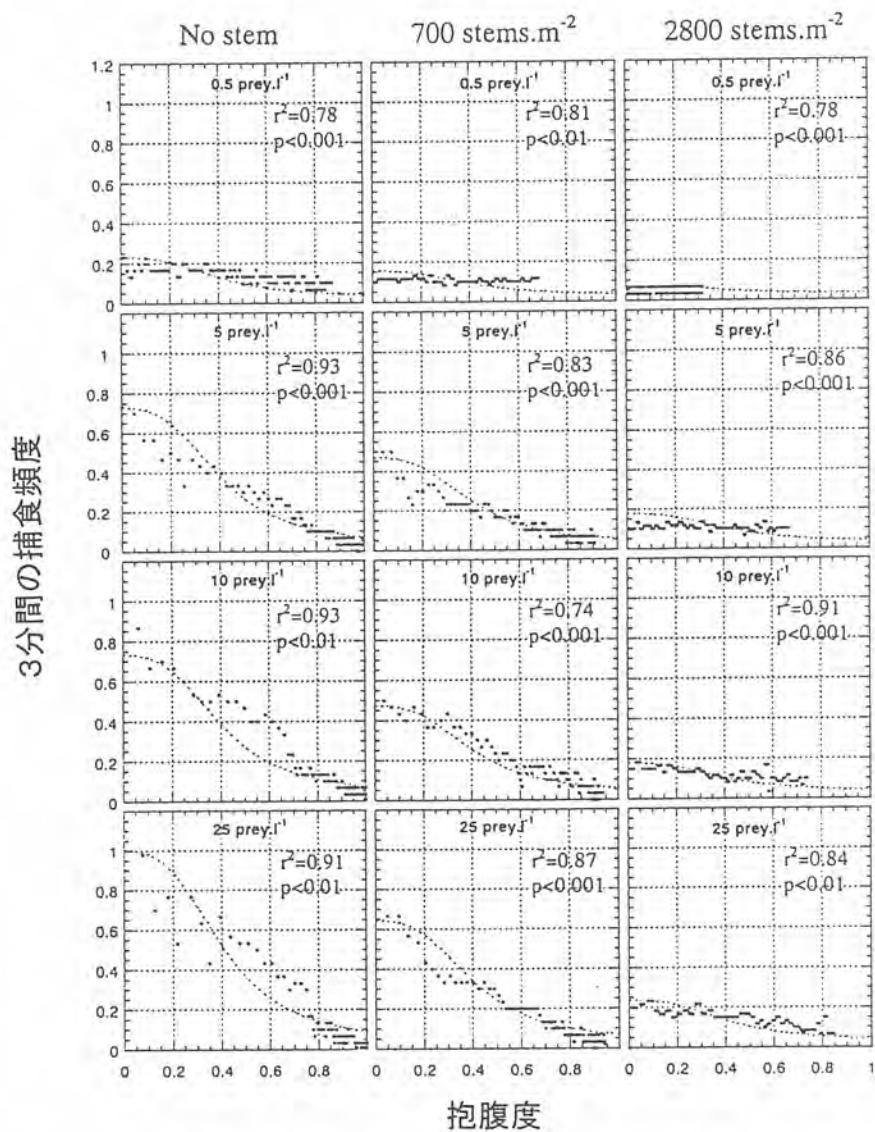


図 3・9 餌密度および木綿糸密度別に示した抱腹度に対する捕食頻度の飽食度に対する変化

(単位 : prey. l⁻¹ は匹/liter, stems.m⁻² は本/m²)

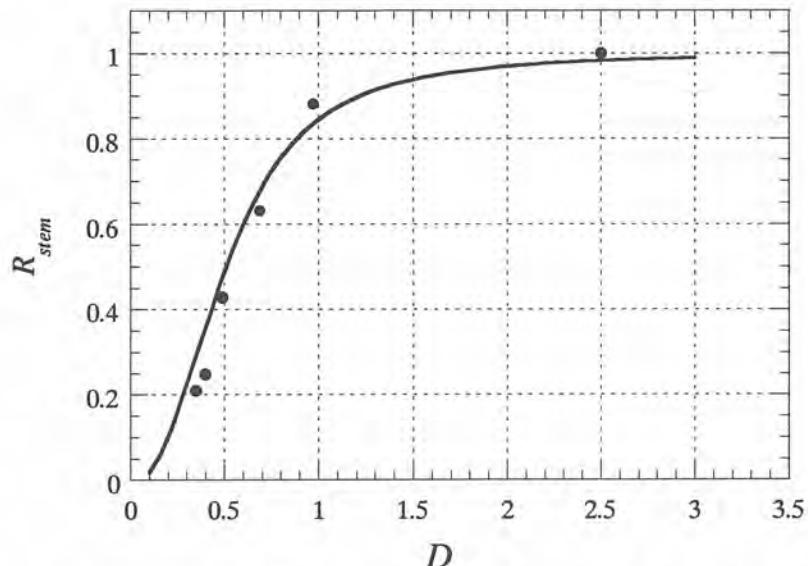


図 3・10 捕食頻度に対する木綿糸密度の影響を表す関数

3.4 考 察

本実験では、主として餌の密度が動物プランクトン食魚の捕食頻度に与える影響、機械的な障害物が捕食頻度に与える影響を求めている。Holling(1966)は、餌の密度による捕食頻度は Holling のタイプ II 型の式に従って捕食頻度が減少することを報告しており、同様な結果は Miller et al. (1992) によって得られている。物理的な複雑性については、ハビタートの複雑性のために餌が尽きることがなく捕食魚の生息による影響を与えていていることが報告されている(Glass, 1971; Cooper and Crowder, 1979)。これらは、ハビタートの複雑性と餌の量との間に正の相関があることに起因することも示されている(Saiki and Tash, 1979; Savino et al., 1992)。しかし、一方では、ハビタートの複雑性と捕食量との間に負の相関があることも示されている(Huffaker, 1958; Glass, 1971; Crowder and Cooper, 1979; Saiki and Tash, 1979)。モツゴは巡航中に捕食する魚であり、餌の密度とその時の空腹度が遊泳速度を決定すると考えられる(Ishiwata, 1968; Munk and Kiroboe, 1985)。また、障害物は遊泳速度を低下させ、その結果、遊泳速度を低下させ、その結果、遊泳の阻害の程度に従って、捕食頻度が減少すると考えられる。障害物の間隔の影響を示す関数である、 F_{stem} および R_{stem} は相対平均木綿糸間隔がモツゴの体長と同程度の大きさになるとほぼ飽和に達する。こうした傾向は他にもみられる。Crowder and Cooper (1982) は平均体長 8.6cm のブルーギル (*Lepomis macrochirus*) が、ハビタートが適度に複雑なきに捕食量が最大となることを示し、適度に複雑な場合に適度な餌があり、かつ、適度な捕食頻度にあるためとしている。Savino and Stein (1982; 1989a; 1989b) は、ブルーギルを餌とする体長 33-37cm のオオクチバス (*Micropterus salmoides*) について、人工植生の密度が 50 本/ m^2 から捕食率が減少し始め、250~1000 本/ m^2 ($D=0.138$) になると餌の捕獲の成功率がゼロになることを示している。Anderson (1984) は、200 本/ m^2 と 670 本/ m^2 の密度のコカナダモ *Eloidea* 群落内で体長 7.4~7.8cm のオオクチバスの捕食行動を観察

し、捕食にかかる時間や餌の搜索遊泳速度、餌に遭遇する確立がコカナダモ群落内で低下することを示している。また、密な群落では捕食頻度は低下するものの餌が安定に供給されることを示している。Winfield(1986)は、ローチ(*Rutilus rutilus*)、ラッド(*Scardinius erythrophthalmus*) パーチ(*Perca fluviatilis*)について人工植生の中での捕食と遊泳速度についての実験を別々に行った。植生密度は100、200、300、600 本/m²、餌としては体長 1.85mm の *Daphnia magna* を用いた。すべての魚は体長 70 ~80mm であった。ローチとラッドは植生密度が 200 本/m²から 300 本/m²(D=0.865)から遊泳速度が低下することが示されている。パーチには特別な変化は見られなかった。これらの結果と本実験の結果をまとめると、モツゴに限らず多くの魚について、捕食は障害物間隔と体長との関係で決まると考えられ、体長と同じ程度かやや小さくなると捕食率が急激に低下するものと考えられる。動物プランクトン食性魚による動物プランクトンの捕食量が減れば動物プランクトンの量が増加する。以上の結果より、自然もしくは人工の植生により動物プランクトンを増加せるには、植生の間隔は対象となる魚の体長より小さい必要がある。

3.5 3章の参考文献

- Aksnes, D. L. & J. Giske, 1993. A theoretical model of aquatic visual feeding. *Ecol. Modelling* 67: 233-250.
- Anderson, O. 1984. Optimal foraging by largemouth bass in structured environments. *Ecology*, 65, 851-861.
- Andersen, N. G., 1998. The effect of meal size on gastric evacuation in whiting. *J. Fish Biol* 52: 743-755.
- Beamish, F. W. H., 1978. Swimming Capacity. In W. S. Hoar & D. J. Randall (eds.) *Fish Physiology*, Vol. 7: Academic Press, New York. pp. 101-187.
- Beukema, J. J., 1968. Predation by the three spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.): the influence of hunger and experience. *Behaviour* 31: 1-126.
- Breck, J. E., 1993. Foraging theory and piscivorous fish: Are forage fish just big zooplankton? *Trans. am. Fish. Soc.* 122: 902-911.
- Brett, J. R., 1971. Satiation time, appetite and maximum food intake of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Fish Res. Bd Can.* 28: 409-415.
- Brett, J. R., 1979. Environmental factors and growth. In W. S. Hoar, D. J. Randall & D. J. Brett (eds.), *Fish physiology*, Vol. 8. Academic Press, New York: pp. 599-675.
- Chambers, P. A. & J. Kalff 1987. Lights and nutrients in the control of aquatic plant community structure I. *In situ* experiments. *J. Ecol.* 75: 611-620.
- Chambers, P. A. 1987. Lights and nutrients in the control of aquatic plant community structure II. *In situ* observations. *J. Ecol.* 75: 621-628.
- Colgan, P. W., 1973. Motivational analysis of fish feeding. *Behaviour* 45: 38-66.
- Confer, J. L. & P. I. Blades, 1975. Omnivorous zooplankton and planktivorous fish. *Limnol. Oceanogr.*

- 20 (4): 571-579.
- Confer, J. L., Howick, G. L., Corzette, M. H., Kramer, S. L., Fitzgibbon, S. & Landesberg, R., 1978. Visual predation by planktivores. *Oikos* 31: 27-37.
- Cooper, W. E. & L. E. Crowder, 1979. Patterns of predation in simple and complex environments. In: R. H. Stroud & H. Clepper (Eds), *Predator-prey systems in fisheries management*. Sport Fishing Institute, Washington, District of Columbia, 257-267.
- Crowder, L. B., 1985. Optimal foraging mode shifts in fishes. *Envir. Biol. Fishes* 12: 57-62.
- Crowder, L. B. & W. E. Cooper, 1979. Structural complexity and fish-prey interactions in ponds: a point of view. In: D. L. Johnson & R. A. Stein (Eds), *Response of fish to habitat structure in standing water*, Special publication number 6, North Central Division, American Fisheries Society, Bethesda, Maryland: 2-10.
- Crowder, L. B. & W. E. Cooper, 1982. Habitat structural complexity and the interaction between blugill and their prey. *Ecology* 63: 1802-1813.
- Croy, M. I. & R. N. Hughes, 1991a. Effects of food supply, hunger danger and competition on choice of foraging location by the fifteen-spined stickleback, *Spinachia spinachia* L. *Anim. Behav.* 42: 131-139.
- Croy, M. I. & R. N. Hughes, 1991b. The influence of hunger on feeding behaviour and on the acquisition of learned foraging skills by the fifteen-spined stickleback, *Spinachia spinachia* L. *Anim. Behav.* 41: 161-170.
- Croy, M. I. & R. N. Hughes, 1991c. The role of learning and memory in the feeding behaviour of the fifteen-spined stickleback, *Spinachia spinachia* L. *Anim. Behav.* 41: 149-159.
- DiCostanzo, C. J. (1957). Growth of blugill, *Lepomis macrochirus*, and pumpkinseed, *L. gibbosus*, of Clear Lake, Iowa. *Iowa State College Journal of Science* 32: 19-34.
- Ernsting, G., 1977. Effects of food deprivation and type of prey on Predation by *Notiophilus biguttatus* F (Carabidae) on spring tails (Collembola). *Oecologia* 31: 13-20.
- Folt, C. L. & P. C. Shultz, 1993. Spatial patchiness, individual performance and predator impacts. *Oikos* 68: 560-566.
- Gill, A. B. & P. J. B. Hart, 1994. Feeding behaviour and prey choice of the three-spine stickleback: interacting effects of prey size, fish size and stomach fullness. *Anim. Behav.* 47: 921-923.
- Gill, A. B. & P. J. B. Hart, 1996a. How feeding performance and energy intake change with a small increase in body size of the three-spined stickleback. *J. Fish Biol.* 47: 921-932.
- Gill, A. B. & P. J. B. Hart, 1996b. Unequal competition between three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., encountering sequential prey. *Anim. Behav.* 51: 689-698.
- Gill, A. B. & P. J. B. Hart, 1998. Stomach capacity as a directing factor in prey size selection of three-spined stickleback. *J. Fish Biol.* 53: 897-900.
- Glass, N. R. 1971. Computer analysis of predation energetics in the largemouth bass. In: *System analysis and simulation ecology*. Vol. I (Ed by B. C. Patten) pp 325-363. New York Academic

Press.

- Gotceitas, V. & P. Colgan 1987. Selection between densities of artificial vegetation by young bluegills avoiding predation. *Transactions of the American Fisheries Society* 116: 40-49.
- Hart, P. J. B. & A. B. Gill, 1992. Constraints on prey selection by the three-spined stickleback: energy requirement and the capacity and fullness of the gut. *J. Fish Biol* 40: 205-218.
- Hart, P. J. B. & S. Ison, 1991. The influence of prey size and abundance, and individual phenotype on prey choice by the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *J. Fish Biol* 38: 359-372.
- Holling, C. S. 1959. The components of Predation as revealed by a study of small mammal of the European pine sawfly. *Can. Entomol.* 91, 293-320.
- Holling, C. S. 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memories of the Entomological Society of Canada* 48, 1-86.
- Houde, E. D. & R. C. Schekter 1980. Feeding by marine fish larvae: developmental and functional responses. *Environ. Biol. Fish.* 5: 315-334.
- Huffaker, C. B. 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27: 343-383.
- Hughes, R. N. & M. I. Croy, 1993. An experimental analysis of frequency-dependent predation (switching) in the 15-spined stickleback *Spinachia spinachia*. *J. Anim. Ecol.* 62: 341-352.
- Hunter, J. R. & Thomas, G. L. 1974. Effect of prey distribution and density on searching and feeding behaviour of larval anchovy *Engrauli mordax* Girard. In *The Early History of Fish* (Blaxter, J. H. S. ed.), pp. 559-574. Berlin: Springer.
- Hutchinson, G. E. 1975. *A Treatise on limnology*. Vol. 3. Limnological botany. John Wiley, New York, NY 660.p.
- Ishiwata, N., 1968. Ecological studies on the feeding of fishes -III. Degree of hunger and satiation amount. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 34, No. 7: 604-607.
- Ivlev, V. W. (1961). *Experimental ecology of the feeding of fishes*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- Jakobsen, P. J. & G. H. Johnsen, 1987. The influence of predation on horizontal distribution of zooplankton species. *Freshwat. Biol.* 17: 501-507.
- Kislalioglu, M. & R. N. Gibson, 1976. Prey 'handling time' and its importance in food selection by the fifteen-spined stickleback, *Spinachia spinachia*. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 25: 151-158.
- Letcher, B. H. & J. A. Rice, 1997. Prey patchiness and larval fish growth and survival: influences from an individual-based model. *Ecol. Modelling* 95: 29-43.
- Laurence, C. G. 1977. A bioenergetic model for the analysis of feeding and survival potential of winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*, larvae during the period from hatching to metamorphosis. *Fish. Bull. U. S.* 74: 529-546.

- Masuda, H., K. Amaoka, C. Araga, T. Uyeno & T. Yoshino, 1988. The fishes of the Japanese Archipelago (In Japanese). Tokai University Press, Tokyo, pp 56.
- Metcalf, N. D., 1993. Behavioural causes and consequences of life history variation in fish. In F. A. Huntingford & P. Torricelli (eds.) Behavioural Ecology of Fishes. Harwood Academic, Reading, U.K: pp. 205-217.
- Miller, T. J., L. B. Crowder, J. A. Rice & F. P. Binkowski, 1992. Body size and the ontogeny of the functional response in fishes. Can. J. Fish. aquat. Sci. 49: 805-812.
- Millinski, M. & R. Heller, 1978. Influence of predators on the optimal foraging behaviour of sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). Nature 275: 642-644.
- Morgan, W. I. & D. A. Ritz, 1984. Effect of prey density and hunger state on capture of krill, *Nyctiphanes australis* Sars, by Australian salmon, *Arripis trutta* (Bloch & Schneider). J. Fish Biol 24: 139-156.
- Munk, P. & T. Kiørboe, 1985. Feeding behaviour and swimming activity of larval herring (*Clupea harengus*) in relation to density of copepod nauplii. Mar. Ecol. Prog. Ser. 24: 15-21.
- O'Brien, W. J. & B. I. Evans, 1991. Saltatory search behavior in five species of planktivorous fish. Internationale Vereinigung fur Theoretische und Angewandte Limnologie. Verhandlungen 24: 2371-2376.
- O'Brien, W. J., 1979. The predator-prey interaction of planktivorous fish and zooplankton. Am. Sci. 7: 572-581.
- O'Brien, W. J., H. I. Brownman & B. I. Evans, 1990. Search strategies in foraging animals. Am. Sci. 78: 152-160.
- Okada, Y., 1966. Fishes of Japan. Uno Shoten Co. Ltd. Tokyo, Japan. 81 pp.
- Okuda, S., Shibata, T., Shimatani, Y., Mizuno, N., Yajima, M. & Yamagishi, T. (1996). Cyclopedia of River Biota. Prepared for Japanese River Front Planning and Management Center. Tokyo: Sankaido Publishers (In Japanese). 346 pp.
- Pyke, G. H., H. R. Pulliam & E. L. Charnov, 1977. Optimal foraging theory: a selective review of theory ad tests. Quart. Rev. Biol. 52: 137-154.
- Robinson, C. J. & T. J. Pitcher, 1989. The influence of hunger and ration level on shoal density, polarization and swimming speed of herring, *Clupea harengus* L. J. Fish Biol 34: 631-633.
- Rosenthal, H. & G. Hempel, 1970. Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae (*Clupea harengus*). Mar. Biol. 3: 208-221.
- Salvanes, A. V. & P. J. B. Hart, 1998. Individual variability in state-dependent feeding behaviour in three-spined sticklebacks. Anim. Behav. 55: 1349-1359.
- Saiki, M. K. & J. C. Tash 1979. Use of cover and dispersal by crayfish to reduce predation by largemouth bass. In: D. L. Johnson & R. A. Stein (Eds.). Responses of fish to habitat structure in standing water. North Central Division, American Fisheries Society, Special Publication 6, Bethesda, Maryland, USA. pp 44-48.

- SAS institute 1998. StatView Version 5 User's guide for statistical analysis. Cary, North Carolina: SAS institute Inc.
- Sand-Jensen, K., & M. Søndergaard 1979. Distribution and quantitative development of aquatic macrophytes in relation to sediment characteristics in oligotrophic Lake Kalgaard, Denmark. *Freshwater Biol.* 9: 1-11.
- Savino, J. F. & Stein, R. A. 1982. Predator-prey interaction between largemouth bass and bluegills as influenced by simulated, submerged vegetation. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 111, 255-266.
- Savino, J. F. & Stein, R. A. 1989a. Behavioural interaction between fish predators and their prey: effects of plant density. *Anim. Behav.*, 37, 311-321.
- Savino, J. F. & Stein, R. A. 1989b. Behavior of fish predators and their prey: habitat choice between open water and dense vegetation. *Environmental Biology of Fishes*, 24(4): 287-293.
- Savino, J. F., Marschall, E. A. & Stein, R. A. 1992. Bluegill growth as modified by plant density: an exploration of underlying mechanisms. *Oecologia*, 89: 153-160.
- Scott, A., 1987. Prey selection by juvenile cyprinids from running water. *Freshwat. Biol.* 17: 129-142.
- Stein, R. A. 1977. Selective predation optimal foraging, and the predator-prey interaction between fish crayfish. *Ecology*, 58, 1237-1253.
- Steingrund, P. & A. Fernö, 1997. Feeding behaviour of reared and wild cod and the effect of learning: two strategies of feeding on the two-spotted goby. *J. Fish Biol* 51: 334-348.
- Stephens, D. W. & J. R. Krebs, 1986. Foraging Theory. Princeton, Princeton University Press, New Jersey: pp. 247.
- Stoner, W. A. 1982. The influence of benthic macrophytes on the foraging behavior of pinfish, *Lagodon rhomboides* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 58: 271-284.
- Videler, J. J. 1993. Fish swimming. Chapman & Hall, London.
- Vince, S., Valiela, I., Backus, N., & Teal, J. M. 1976. Predation by the salt marsh killifish *Fundulus heteroclitus* (L.) in relation to prey size and habitat structure: consequences for prey distribution and abundances. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 23, 255-266.
- Wankowski, J. W. J., 1979. Morphological implications, prey size selectivity and growth responses of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., on particular drifting prey. *Anim. Behav.* 29: 557-571.
- Ware, D. M., 1972. Predation by Rainbow Trout (*Salmo gairdneri*): the influence of hunger, prey density, and prey size. *J. Fish Res. Bd Can.* 29: 1193-1201.
- Ware, D. M. 1973. Risk of epibenthic prey to predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Bd Can.* 30, 787-797.
- Werner, E. E., 1974. The fish size, prey size, handling time relation in several sunfishes and

- some implications. J. Fish Res. Bd Can. 31: 1531-1536
- Werner, E. E., D. J. Hall, D. R. Laughlin, D. J. Wagner, L. A. Wilsmann & F. C. Funk 1977. Habitat partitioning in a freshwater fish community. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 34: 360-370.
- Winfield, I. J. 1986. The influence of simulated aquatic macrophytes on the zooplankton consumption rate of juvenile roach, *Rutilus rutilus*, rudd, *Scardinius erythrophthalmus*, and perch, *Perca fluviatilis*. Journal of Fish Biology, 29: 37-48.

4. 生活史を考慮したアシ *Phragmites australis* の生長の予測解析

アシ *Phragmites* は、湿地、湖沼、河岸に群落をつくって生育し、汚染物質の吸収、発達する地下茎による河岸の保護など様々な用途に利用されている。ところが、その利用にあたってはその効果の評価は経験に頼らなければならず、導入にあたって多くの問題を抱えている。

従来より、植物の生活史の定量的な解析としてはバイオマスをそれを支配する量による多変量解析によって統計的に表現する方法と、植物体の中で性質の異なる機能を有したいくつかの部分に分け、それぞれについての生産量、消費量、相互の部分の交換を評価してバイオマスの変化を決定論的に予測する方法の大きく二つの方法が存在している。従来は、データの不足等のために統計的予測が主流であったがそれには因果関係が十分に把握できないなどの問題が常につきまとってきた。ところが、近年、観測データの充実とともに、理想的な条件においては、生活史を取り込んだ決定論的な予測も次第に可能な状況になってきた。ここでは、より応用範囲の広く内部機構の理解にも役立つ後者の方法の構築を考える。

さて、決定論的な予測を行おうとする場合、最も問題となることは、様々な係数の値と生活史のサイクルの決定である。こうした値の決定は、通常、適用する場所に応じてキャリブレーションによって行われている。しかし、各現場への適用を考えた場合、こうしたキャリブレーションを行える程のデータが揃っている場合は希で、また外国に適用する場合にはキャリブレーションはほとんどの場合不可能であるといつてい。こうしたことを鑑みここではできるだけキャリブレーションフリーなアシの生活史や栄養塩吸収量を定量的に評価解析するモデルの作成を行った。

4.1 アシの年間の概略生活史と予測モデル

アシはイネ科の多年生植物であり、その生活史の概略は次のようなものである。温帯では冬には通常地上部は枯れ地下茎によって越冬し、春になると発芽し葉茎に生長する。成長初期には地下茎に蓄えられた物質を利用するが、成長とともに光合成が主たる生産手段となり、それとともに成長速度も速まる。穂の形成に伴い光合成生産物および葉茎を形成する物質の一部は穂の形成に利用され葉茎の成長は停止する。また、穂が形成する少し前から光合成生産物が、また、その後の老化の進行とともに葉茎を構成する物質が地下に輸送され、既存の地下茎に貯蔵され、また新しい地下茎の形成に利用される。

本研究では、アシのバイオマスをそれぞれの機能と性質に応じて、地下茎、新しくその年に形成した地下茎、根、葉茎、穂に分けてそれぞれの部分のバイオマスの変化を解析する。植物の生活史は多くの場合積算温度で整理されることが多い。しかし気候特性の異なる各国のアシの生活サイクルを積算温度で整理してみても必ずしも一致した傾向は見られなかった。この理由としては、長年その気候の元で進化していくうち、生理特性自体が変化していったことが考えられる。しかし、工学的応用を考えた場合には、これをできるだけ画一した整理が望ましい。そこで、アシの年間の生長過程をユリウス日によって表すことを検討する。まず、生長開始日を t_b とし、これについては観測データを用いることにした。次に、アシの初期生长期間を t_b から t_e までと定義する。この期間はほとんどの栄養を地下茎に頼っている。観測データを整理した結果、 $t_e = 0.0285(t_f - t_b)^{1.61}$ とした。ここで、 t_f は穂が形成される時期である。

り、夏至から2～6週間後と報告されている。モデルでは、 t_f を夏至の4週間後とした。この後は、葉茎の発達は光合成による。次に、老化の開始日を t_s と定義する。観測データより、老化の開始も穂の形成と関連し、 $t_s = t_f + 0.000765(t_f - t_b)^{2.22}$ とした。最後に、穂の形成の4週間前より、光合成生産物は地下茎に運ばれ、老化の開始後も、葉茎から地下茎に物質輸送が生ずるとする。なお、この物質輸送の開始日を t_p と定義する。

以下に、それぞれの部分のバイオマスの変化について示す。なお、利用を考えてここでは単位面積当たりのバイオマス量で表現するものとし、株ごとの差は考えず平均的な株に対する取り扱いとする。

地下茎

地下茎のバイオマスは次のように表されることになる。

$$\frac{\partial B_{rhi}}{\partial t} = -R_{rhi} - D_{rhi} - Rhif \cdot f_{rhi} + y \cdot \sum_{i=1}^{i=600} \varepsilon_{sht} \cdot b_{sht}(i) \cdot f_{sht} + y \cdot \sum_{i=1}^{i=600} \varepsilon_{ph} \cdot Ph_{sht}(i) \cdot f_{ph} \quad (4.1)$$

ここで、 B_{rhi} は地下茎のバイオマス、 R_{rhi} は地下茎の呼吸量、 D_{rhi} は地下茎の枯死量、 C は枯死に伴つて周囲に再分配される物質量の割合、 R_{hif} は初期の葉茎や根の生長に対して地下茎から輸送される物質量、 ε_{sht} は葉茎から地下茎に輸送される割合、 y はそのうち元々の地下茎に輸送される割合、 ε_{ph} は光合成によって形成される物質が輸送される割合である。地下茎の呼吸量および枯死量は、通常のアレニウスの式を用いて地下茎のバイオマス量に比例すると考え、

$$R_{rhi} = \beta_{mrhi} \theta^{(T-a)} B_{rhi}, \quad (4.2a)$$

$$D_{rhi} = \gamma_{mrhi} \theta^{(T-a)} B_{rhi} \quad (4.2b)$$

とおいた。ここで、 β_{mrhi} および γ_{mrhi} は、それぞれ呼吸量および枯死量の最大値、 T は気温の日平均値、 θ および a は定数を示す。また、 $t_b < t < t_e$ のとき $f_{rhi}=1$ 、それ以外は0。 $t_p < t < t_s$ のとき $f_{ph}=1$ 、それ以外は0。 $t_s < t$ のとき $f_{sht}=1$ 、それ以外は0である。

根

根の構造は大きく栄養塩や水分の吸収に寄与する根毛と植物体を支える部分とに分けられる。しかし、ここでは全体をまとめて扱うことにする。根の生長は葉茎の生長開始の21日後(このユリウス日を t_r とする)とする。すなわち、

$$\frac{\partial B_n}{\partial t} = G_n \cdot f_n - R_n - D_n + x \cdot Rhif \cdot f_{rhi} \quad (4.3)$$

で表す。ここで、 G_n は根の成長率、 nR_{hif} は新しい地下茎に利用される物質量、 x は葉茎から根に輸送される物質量の割合を示す。また、 $t_r < t < t_p$ のとき $f_{rt}=1$ 、それ以外は0である。呼吸および枯死については、

$$R_{rt} = \beta_{mrt} \theta^{(T-a)} B_{rt}, \quad (4.4a)$$

$$D_{rt} = \gamma_{mrt} \theta^{(T-a)} B_{rt} \quad (4.4b)$$

で表す。また、新しく地下茎を形成する場合に利用される物質量の一部は根から供給され、これは、

$$nR_{hif} = \gamma_n B_{rt} \quad (4.4c)$$

で表される。

新しい地下茎

光合成生産物の地下への貯蔵の開始とともにその年にも新しく地下茎が形成される。その物質量の変化は地下茎と同様に、

$$\frac{\partial B_n}{\partial t} = -R_n - D_n + (1-y) \cdot \sum_{i=1}^{i=600} \varepsilon_{sh} b_{sh}(i) \cdot f_{sh} + (1-y) \cdot \sum_{i=1}^{i=600} \varepsilon_{ph} \cdot Ph_{sh}(i) \cdot f_{ph} \quad (4.5)$$

で表される。呼吸量および枯死量は、

$$R_n = \beta_{mn} \theta^{(T-a)} B_n, \quad (4.6a)$$

$$D_n = \gamma_{mn} \theta^{(T-a)} B_n \quad (4.6b)$$

で与える。

葉茎のバイオマス

葉茎の生長は、光合成、呼吸、枯死、枯れた部分から周囲への物質の再配分、生長初期の地下茎からの輸送、老齢期の葉茎から地下茎への輸送、光合成生成物の地下茎への配分、新しい地下茎および芽、あるいは穂の形成、根の形成時における利用の結果として生ずる。

$$\begin{aligned} \frac{\partial b_{sh}(i)}{\partial t} = & Ph_{sh}(i) \cdot R_{sh}(i) - D_{sh}(i) + (1-x) \cdot Rh \cdot f_{rhi} \cdot (b_{sh}(i)/B_{sh}) - \varepsilon_{sh} \cdot b_{sh}(i) \cdot f_{sh} \\ & - \varepsilon_{ph} \cdot Ph_{sh}(i) \cdot f_{ph} - (b_{sh}(i) \cdot \varepsilon_p - Ph_{sh}(i) \cdot k) \cdot ff - G_{rt} \cdot f_{rt} \end{aligned} \quad (4.7)$$

ここで、 $t > t_f$ のとき $ff = 1$ 、それ以外は 0 である。 b_{sh} は層別のバイオマスを表わし、 i は層を示す。

初期の芽の密度は地下茎のバイオマスに関係することが報告されており、ここでは、芽の密度を 0.183 (地下茎のバイオマス)^{0.753} とおいた。生長速度が鈍化した時点で葉茎の頂部で穂の形成が始まる。この穂の形成にはその時点での光合成生産物の一部と、それまで葉茎に蓄積された物質が用いられる。その割合をそれぞれ k と ε_p とおく。光合成交量は、光合成に有効な日射量と栄養塩量に伴って増加し、老化とともに減少する。すなわち、

$$Ph_{sh}(i) = P_m k_{co} \theta^{(T-a)} \cdot \frac{I_{PAR}(i)}{K_{PAR} + I_{PAR}(i)} \cdot \frac{K_{age}}{K_{age} + Age_{sh}} b_{sh}(i) \quad (4.8)$$

ここで、 Ph_m は最大光合率、 $I_{PAR}(i)$ はその高さにおける有効日射量、 Age_{sh} は光合成開始日からの日齢、 N と P は、それぞれ地中の窒素およびリン酸濃度である。ここでは、全バイオマスに係数を掛けて代用している。 K_i はそれぞれの半飽和係数である。呼吸量および枯死量はそれぞれ、

$$R_{sh}(i) = \beta_{msh} \theta^{(T-a)} B_{sh}, \quad (4.9a)$$

$$D_{sh}(i) = \gamma_{msh} \theta^{(T-a)} B_{sh} \quad (4.9b)$$

で与える。

葉茎の伸び速度は、生長開始より穂形成までの期間は上昇し続ける。しかし、穂の形成開始後は低下し、その後の伸びは僅かである。伸び率は層(i)ごとに考え、そこでのバイオマスの増加量と関係させ、

$$dBdT(i) \times q / (dBdT(i) - dBdT(i) \times q) \cdot 層厚さ \quad (4.10)$$

で求める。ここで、 $dBdT(i)$ は i 層におけるバイオマスの増加率であり、定数 q はバイオマスの増加のうち伸びに利用される割合を示す。

穂のバイオマス

解析ではどの株も一様に穂をつけるものとする。穂の形成には葉茎に蓄積されている物質および光合成生産物が用いられる。すなわち、

$$\frac{\partial B_p}{\partial t} = \sum_{i=1}^{i=600} Ph_{sh}(i) \cdot k \cdot ff + \sum_{i=1}^{i=600} \varepsilon_p b_{sh}(i) \cdot ff \quad (4.11)$$

である。光合成に利用される日射量 I_{TPAR} は、全日射量の 40%~45% にあたる。また、ある高さでの有効日射量は、Lambert-Beer の法則を用い、植物頂からその高さまでの葉面積密度の積分値(LAI)の関数 F ($I_{PAR}(i) = I_{TPAR}e^{-kF}$)として表される。ここで、Kvet et al.(1969)は南 Moravia の Nesyt Pondにおいて、アシの葉茎のバイオマスと LAI との関係を $LAI = 0.013552 \times [葉のバイオマス(i)]^{1.1079}$ と示しておりあり、ここではこの関係を用いる。

解析法

解析では初期条件として地下茎のバイオマスを与え、積算温度が満たされた段階で発芽、葉茎の生長、穂の形成、地下への物質輸送などの物質収支をそれぞれ求めた。空間的には水平な層を考え、それぞれの層におけるアシのそれぞれの部分のバイオマスの変化を求めた。また、葉茎のバイオマスについては伸びた量分上向きにシフトさせていった。なお、それぞれの係数値やユリウス日ユリウス日については、Czech での実験結果に対してキャリブレーションにより決定し、その後は、生長開始ユリウス日と穂の形成開始ユリウス日以外はすべて固定した。

各パラメータについての感度解析の結果によると、最大生長率の寄与が最も大きく、40%の変化に対し、バイオマスにおいて最大 130%の変化が見られた。しかし、他のパラメータについてはほとんど変化は見られず、最大成長率の決定は細心の注意を払って行った。

4.2 野外観測への適用

アシの生長については、いくつかの観測結果が報告されているが、ここでは、比較的よくまとまった結果に対してモデルの適用を試みた。ここでは、Kvet(1971)によって 1966~1971 年に行われた Czech の南 Moravia の Nesyt fishpond における観測結果に対し適用した例を示す。気象データについては、対象年のものを、日射については対象年のものが利用できないため、1984~1991 年の日平均気温の年間変化を用いた。穂の形成する割合は、葉茎が十分発達していること、陰が少ないとこと、晴天日が多いこと、土壤が肥えていることなどに応じて上昇し、しかも、大型の株には大きな穂が小型のものには小さな穂が形成する。基本的にはどの株も穂をつける可能性を秘めており、解析では一様に穂をつけるものとする。穂の形成には葉茎に蓄積されている物質および光合成生産物が用いられる。すなわち、図 4・1 は、Nesyt fishpond における、アシの葉茎（葉および茎）、穂および LAI についての計算結果と観測値を比較したものである。計算結果は観測値をほぼ再現しており、特に、生長初期には成長速度が遅いが、その後加速し、穂の形成と共に葉茎の生長が停止し、バイオマスが減少していく傾向がよく表現されている。次に、図 4・2 は地下のバイオマスについて地下茎、根、新しく形成した地下茎の計算結果を示す。葉茎の生長初期には、地下茎から葉茎が生長するための物質の輸送が行われるために地下茎のバイオマスが減少するが、その後、老化に伴って葉茎での生成物質が蓄積されるために地下茎のバイオマスが増加する。図 4・3 は、アシの高さの年間変化についての計算結果であるが、穂の形成と共に伸びが止まり観測される傾向を再現している。図 4・4(a)~(e) は、それぞれの層におけるバイオマスの鉛直分布を示す。これは LAI の鉛直分布に関連している。6 月 15 日から 8 月 24 日において、中下層部で誤差が大きくなっているが、観測値を実用上十分な程度には再現している。ここで、10 月の終わりにも多少のバイオマ

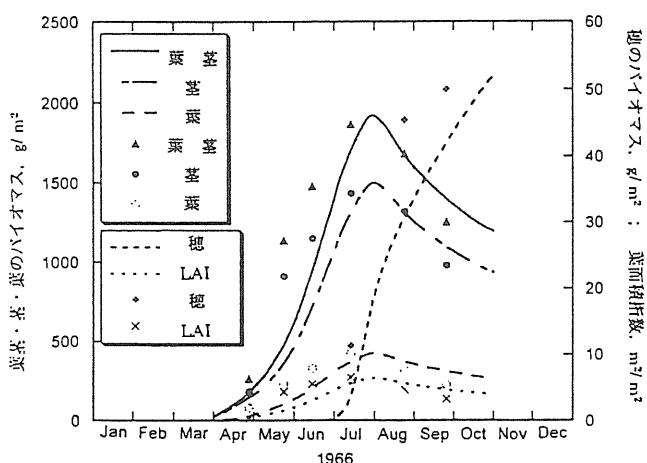


図 4・1 *Phragmites*(地上部)のバイオマスの年変化

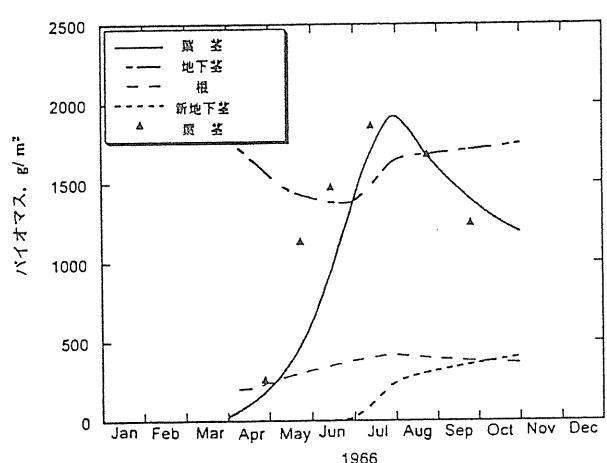


図 4・2 *Phragmites*(地下部)のバイオマスの年変化

(ドット：観測値；線：計算値)

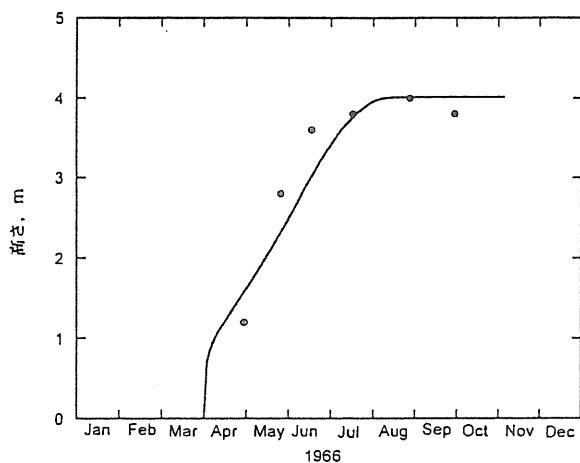


図 4・3 *Phragmites* の高さの年変化
(ドット : 観測値 ; 線 : 計算値)

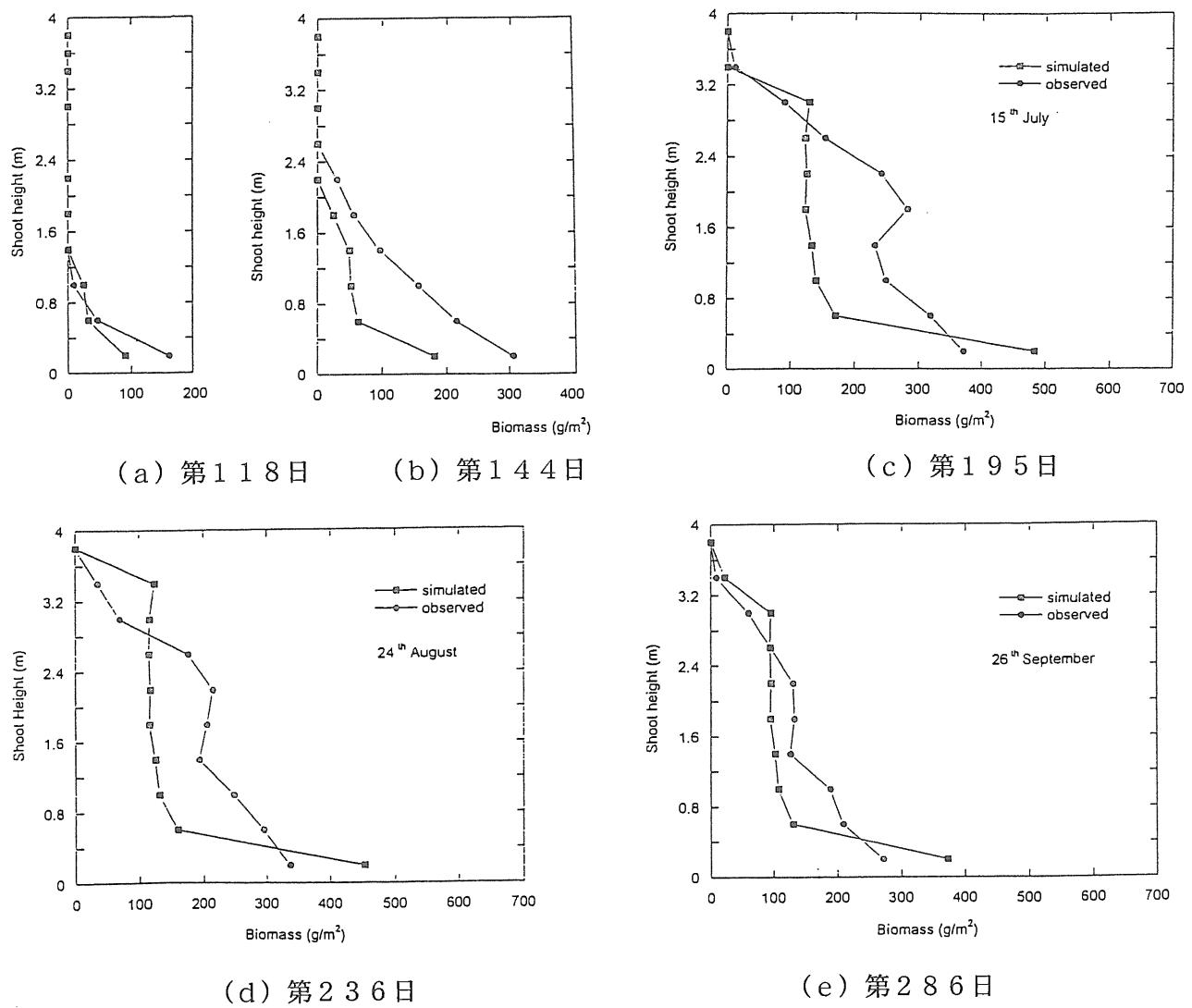


図 4・4 葉茎のバイオマスの鉛直分布 (● : 観測値 ; □ : 計算値)

スが残っているが、地上のバイオマスの寒冷期に枯れる原因が明確ではないために、十分な表現が成し得ないためである。

図4・5(a), (b)は、それぞれオーストラリアのNew South Wales州 Mirool Creekでの観測⁶⁾についての計算結果と観測値との比較である。また、図4・6(a), (b)は、霞ヶ浦で観測された結果⁷⁾の再現をそれぞれ示す。これらについても、十分実用可能な結果が得られているといえる。これらの地域は、Moraviaに比べて一般に暖かく、年平均気温でみると、New South Walesで5.7度、霞ヶ浦(アメダス土浦)で3.3度それぞれより高く、積算気温で見積もると New South Walesで求めた値は Moravia では発芽しないという条件になってしまう。しかし、生活史のサイクルの中に経験的な知見を盛り込むことによって、こうした矛盾の解消が可能となり、モデルによる生長予測の実用化への道が開けることが示されたといえよう。

アシ *Phragmites* は様々な形で利用されているが、これまで十分な生長予測は困難であった。本研究では、利用に際してより便利なように植物体を機能別に分け、それぞれの部分での物質生産量、消費量および相互の交換量を定量評価するモデルを作成し、そのモデルを用いて気候条件の異なる国々での観測値の再現計算を行った。結果は非常に条件の異なる気候条件下でも実用十分な程度に表現できることが確認された。実際の利用に際しては、地下茎と周辺の土壤の強度との関係、栄養塩の吸収量との関係など応用に促した解析が必要であろう。本解析の結果は、こうした解析を行う際に必要となる量的な境界条件を与えるものである。

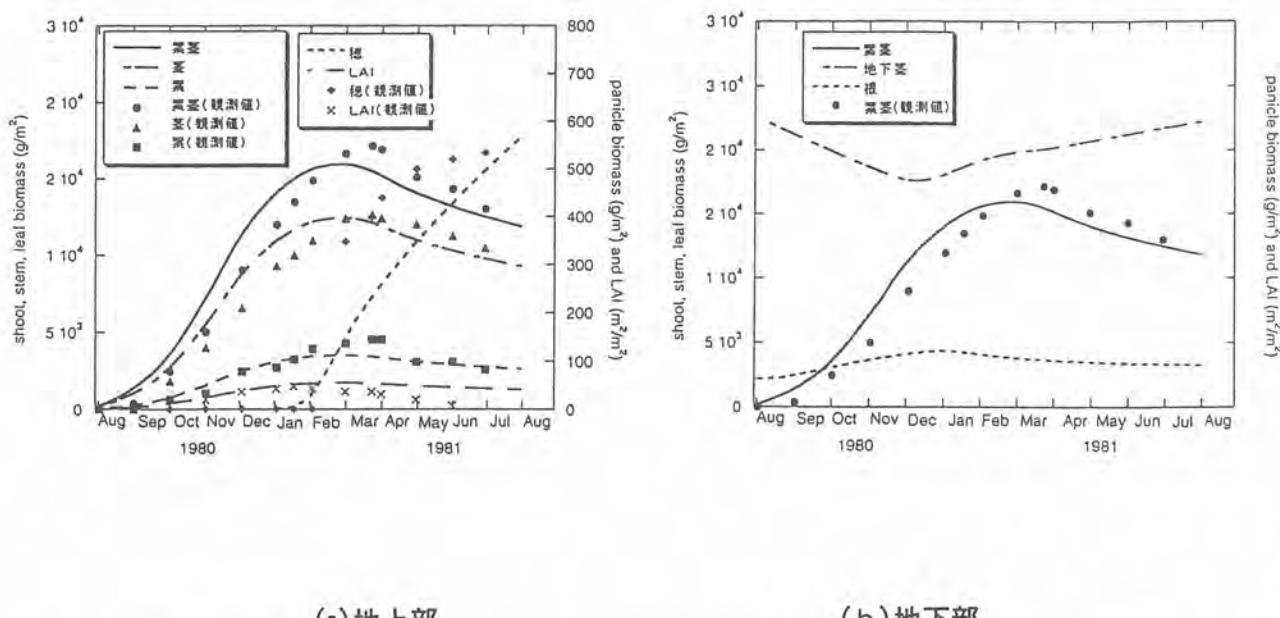


図4・5 *Phragmites* の各要素別バイオマスの年変化 (New South Wales, Australia)

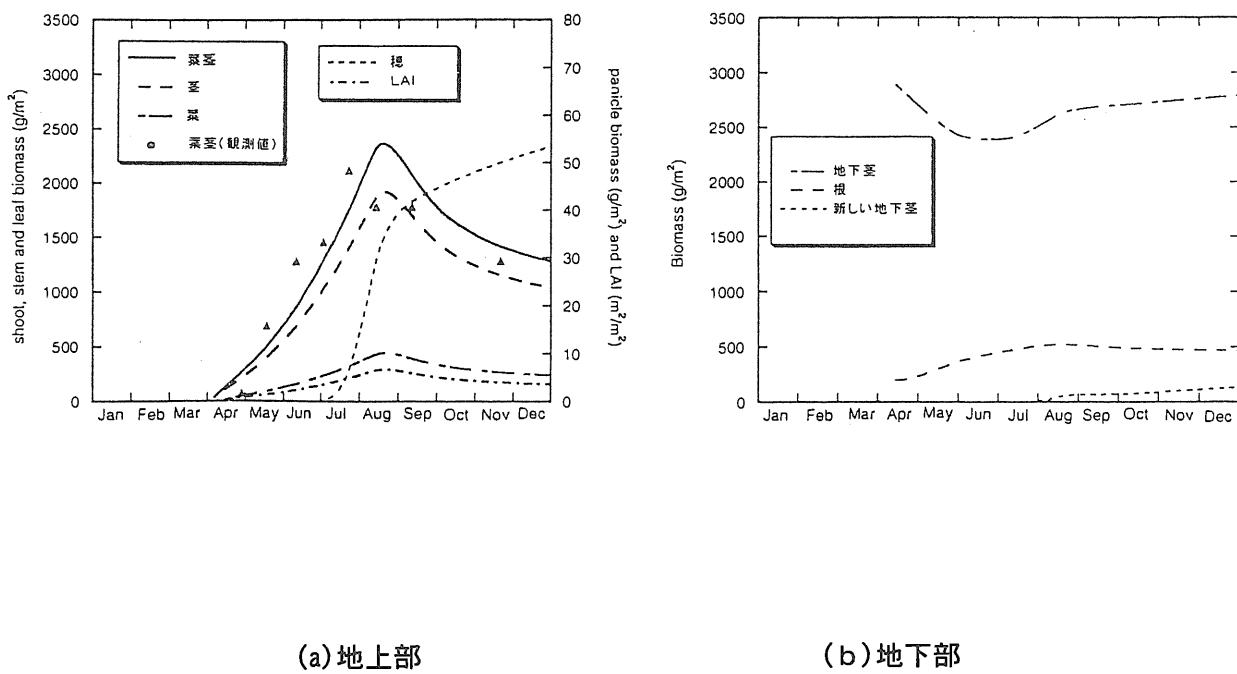


図 4・6 *Phragmites* の各要素別バイオマスの年変化 (霞ヶ浦, 日本)

4.3 4章の参考文献

- Allirand, J.M. and Gosse, G. 1995. An above ground biomass production model for a common reed (*Phragmites communis* Trin.) stand. Biomass and Bioenergy 9 (6), 441-448.
- Asaeda, T. and Bon, T.V. 1997. Modeling the effect of macrophytes on algal blooming in eutrophic shallow lakes. Ecol. Modeling 104, 261-287.
- Boyd, C. E. 1970. Amino acid, protein and caloric content of vascular aquatic macrophytes. Ecology 51, 902-6.
- Cyclopedia 1996, Technology Research Center for River Front Development, Sankaido press pp 90-91
- Dykyjová, D., Ondok, J. P. and Pribáň, K 1970. Seasonal changes in productivity and vertical structure of reed-stands (*Phragmites communis* Trin.). Photosynthetica 4 (4), 280-287.
- Dykyjová, D. 1971. Production, vertical structure and light profiles in littoral stands of reed-bed species. Hydrobiologia 12, 361-376.
- Dykyjová, D. and Pribil, S. 1975. Energy content in the biomass of emergent macrophytes and their ecological efficiency. Arch. Hydrobiologia 75 (1), 90-108.
- Fiala, K. (1976) Underground organs of *Phragmites communis*, their growth, biomass and net production. Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, Praha 11, 225-59.
- Forsythe, W. C., Jr. Rykiel, E. J., Stahl, R. S., Wu, H. and Schoolfieles, R. M. 1995. A model comparison for day length as a function of latitude and day of year. Ecol. Modeling 80,

87-95.

- Granelí, W., Sytsma, M. D. and Weisner, S. 1983. Changes in biomass, non-structural carbohydrates, nitrogen and phosphorous content of rhizomes and shoots of *Phragmites australis* during spring growth. Proceedings of the International Symposium of Aquatic Macrophytes, September 1983, Nijmegen, the Netherlands. pp. 18-23.
- Granelí, W. 1983. Reed *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex steudel as an energy source in Sweeden. *Biomass* 4, 183-208.
- Hara, T., Toorn van der, J., and Mook, J. H. 1993. Growth dynamics and size structure of shoots of *Phragmites australis*, a clonal plant. *J. Ecol.* 81, 47-60.
- Haslam, S. M. 1969a. The development of shoots in *Phragmites communis* Trin. *Ann. Bot.* 33, 695-709.
- Haslam, S. M. 1969b. The development of buds in *Phragmites communis* Trin. *Ann. Bot.* 33, 289-301.
- Haslam, S. M. 1970. The development of the annual population in *Phragmites communis* Trin. *Ann. Bot.* 34, 571-91.
- Haslam, S. M. 1971a. The development and establishment of young plants of *Phragmites communis* Trin. *Ann. Bot.* 35, 1059-1072.
- Haslam, S. M. 1971b. Community regulation in *Phragmites communis* Trin I. Monodominant stands. *Journal of Ecology*. 59, 65-74.
- Haslam, S. M. 1972. Biological flora of the British Isles: *P. australis communis* Trin. (*Arundo Phragmites* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel). *Journal of Ecology*. 60, 585-610.
- Haslam, S. M. 1973. Some aspects of life history and autecology of *Phragmites communis* Trin. a review. *Pol. Arch. Hydobiol.* 20 (1), 79-100.
- Hocking, P.J., Finlayson, C.M., and Chick, A. J. 1983. The biology of Australian weeds. 12. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Stuedel. *J. the Australian Institute of Agricultural Science*. 40, 123-32.
- Hocking, P.J. 1989a. Seasonal dynamics of production, and nutrient accumulation and cycling by *Phragmites australis* (Cav) Trin. ex Stuedel in a nutrient-enriched swamp in inland Australia. I. Individual shoots. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 40, 421-44.
- Hocking, P.J. 1989b. Seasonal dynamics of production, and nutrient accumulation and cycling by *Phragmites australis* (Cav) Trin. ex Stuedel in a nutrient-enriched swamp in inland Australia. II. Whole plants *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 40, 445-64.
- Ho, Y. B. 1979. Shoot development and production studies of *Phragmites australis* (cav.) Trin. ex Steudel in Scottish lochs. *Hydrobiologia* 64 (3), 215-222.
- Ho, Y. B. 1981. Mineral composition of *Phragmites australis* in Scottish lochs as related to eutrophication. I. Seasonal changes in organs. *Hydrobiologia* 85, 227-237.
- Hootsmans, M. J. M. 1994. A growth analysis model for *Potamageton pectinatus* L. In: W. V. Vierssen, M. J. M. Hootsmans, J Vermaat (Editors), *Lake Veluwe, A Macrophyte-dominated System under*

- Eutrophication Stress. Kluwer Academic Publishers. pp. 250-286
- Jörgensen, S. E. 1994. Fundamentals of Ecological Modelling, Elsevier Amsterdam. p. 628.
- Kaul, V., Trisal, G. L. and Kaul, S. 1980. Mineral removal potential of some macrophytes in two lakes of Kashmir. J. Indian Bot. Soc. 59, 108-118.
- Kaul, V. and Vass, K. K. 1972. Production studies of some macrophytes of Sri-nagar lakes. In: Kajak, Z. and Hilbricht-Ilkowska, A. (Eds) : Productivity problems of freshwaters, Warszawa-Kraków. Proceedings of the IBP-UNESCO symposium on productivity problems of fresh waters, Kazimierz Dolny, Poland pp. 6-12
- Kadono 1994. Aquatic Plants of Japan, Bun-ichi Sogo Shuppan p.178.
- Květ, J., Svoboda, J. and Fiala, K. 1969. Canopy development in stands of *Typha latifolia* L. and *Phragmites communis* Trin. in South Moravia. Hydrobiologia 10, 63-75.
- Květ, J. 1971. Growth analysis approach to the production ecology of reedswamp plant communities. Hydrobiologia 12, 15-40.
- Monsi, M. and Saeki, T. 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jap. J. Bot. 14, 22-52.
- Mook, J. H. and Toorn, van. der 1982. The influence of environmental factors and management of stands of *Phragmites australis*. II. Effects on yield and its relationships with shoot density. J. App. Ecol. 19, 501-517.
- Ondok, J. P. 1973. Photosynthetically active radiation in a stand of *Phragmites communis* Trin. II. Model of light extinction in the stand. Photosynthetica 7 (1), 50-57.
- Scheffer, M., Bakema, A. H. and Worteboer, F. G. 1993. MEGAPLANT: A simulation model of the dynamics of submerged plants. Aquat. Bot. 45, 341-356.
- Sculthrope, C. D. 1967. The Biology of Aquatic Vascular Plants. Edward Arnold, London. p. 610.
- Sieghardt, H. 1973. Utilization of solar energy and energy and energy content of different organs of *Phragmites communis* Trin. Pol. Arch. Hydrobiol. 20 (1), 151-156.
- Suzuki, T., Wathugala, A. G. and Kurihara, Y. 1985. Preliminary studies on making use of *Phragmites australis* for the removal of Nitrogen, Phosphorous and COD from the waste-water. Research related to the UNESCO's Man and Biosphere Programme in Japan. Coordinating committee on MAB programme. pp. 95-99.
- Tchobanoglous, G. 1987 Aquatic plant systems for wastewater treatment: engineering considerations, Aquatic Plants for Water Treatment, pp. 27-48.
- Úlehlová, B., Husák, S. and Dvorak, J. 1973. Mineral cycles in reed stands of Nesyt fishpond in Southern Moravia. Pol. Arch. Hydrobiol. 20 (1), 121-129.
- Westlake, D. F. 1963. Comparisons of plant productivity. Biol. Rev. 38, 385-425
- Westlake, D. F. 1965. Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes. Proceedings of IBP Symposium on primary productivity in aquatic environments. Pallanzano Italy. April 1965. Memorie Ist ital. Idrobiol., suppl. 18, 229-248.

5. 大型植物によるプランクトン食性魚の捕食圧減少機構に関する現地調査

5.1 調査の概要

対象とした調査地点は、千葉県松戸市の総合公園「21世紀の森と広場」内にある、『千駄堀池』である。水表面積は、 0.05km^2 であり、水深 70~80cm、最大水深 100cm、池水量 32,500m³で、1,000m³/day の割合で流入している。池底は全域にわたって平坦な形状になっている。この池より北部は、自然のままの湿地帯となっており、そこを流れる小川から点在する小規模な池を経て、千駄堀池に流入する水が主水源となっている。図 5・1 に池の平面図および断面図を示す。図中の英字で示されているところが、今回の調査でプランクトンを採取した地点である。

この池は、以前、放棄水田中心の湿地帯であったものを、公園の造成にともない、止水域を設けて造られたものである。現在は、公園の親水空間としての機能を果たしており、休日は、家族連れで賑わっている。池の中心部および、北東から北岸にかけては、大規模に水生植物群落が保全されており、ここで見られる水生植物は、ヒメガマ (*Typha angustifolia*) である。また、北岸の一部にヨシ (*Phragmites australis*) の群落も見られる。図 5・2 に、この池の写真を示す。北岸は、広い範囲で水深が 30cm 以下と、浅くなっている。一方、池の東岸、西岸、南岸は、護岸整備がされており、東岸は石積み護岸、西岸は自然石を用いた石張り護岸、南岸はコンクリートで池底から階段状に造られている。これらの護岸が施されているところは、池底に向かって比較的急勾配に造られている。

調査は 1999 年 2 月 20 日から同 8 月 21 日までの半年間、2 週間に 1 回行い、水質諸量、植物プランクトン、動物プランクトン、魚類の調査を行なった。それぞれの詳細は以下のようである。

水質

水生植物群落のない地点（沖域）、水生植物群落の内部（植生域）、護岸の形態が緩勾配となっている地点（岸）でサンプルを採取した。表 5・1 に測定項目ならびに水質分析方法を示す。

植物プランクトン

植物プランクトンは、植生内、沖域の 2 点でサンプリングした。サンプリングは、水深 30cm 付近の池水、80ml を採水し、その後、直ちにグルタールアルデヒド溶液（最終濃度 2% v/v）にて固定した。分析については、採取後、実験室に持ち帰り検鏡した。使用した顕微鏡は、ステレオ式顕微鏡（オリンパス社製 BX-40）であり、倍率 400 倍で計測した。検鏡にあたっては、罫線入りスライドガラスを用い、40 μl 中の植物プランクトンを計数した。

表 5・1 測定項目・水質分析方法

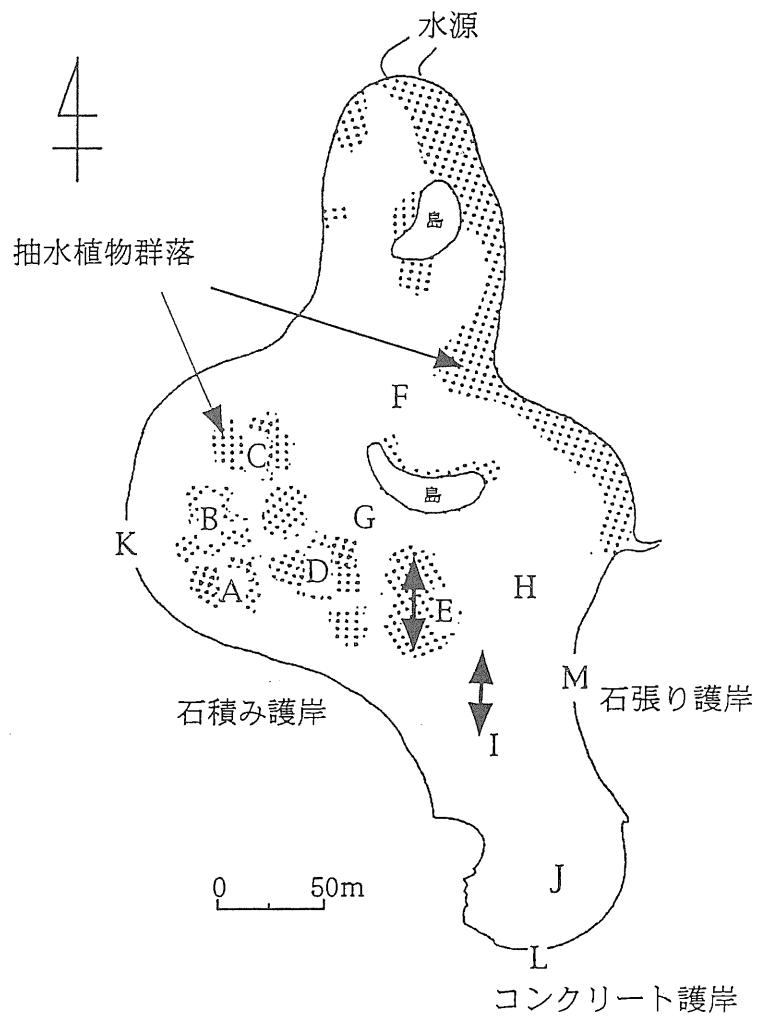
測定項目		分析方法
全窒素	T-N	ペルオキソ二硫酸カリウムによる湿式酸化法
アンモニア態窒素	NH ₄ -N	インドフェノール法
亜硝酸態窒素	NO ₂ -N	GR 法
硝酸態窒素	NO ₃ -N	カドミウム-銅カラム法
全リン	T-P	ペルオキソ二硫酸カリウムによる湿式酸化法
リン酸態リン	PO ₄ -P	モリブデン青法
クロロフィル a	Chl. a	UNESCO-SCOR 法
水温		サーミスタ法
溶存酸素	DO	隔膜電極法
PH		ガラス電極法
電気伝導率		交流 4 電極法
透明度		セッキ板による計測(直径 30cm)
水中照度		水中照度計による計測

動物プランクトン

動物プランクトンは、図 5・1 の英字で示してある地点においてサンプリングし、水平分布を求めた。サンプリングは、水深 30cm 付近の池水、30 l を採水し、NX17 (メッシュ目 72 μm) のプランクトンネットを用い、約 100ml に濾過濃縮して採取し、その後、直ちにグルタールアルデヒド溶液（最終濃度 2% v/v）を用いて固定した。採取した時刻は、毎回 10 時から 13 時の間である。なお、この池における過去の調査で、動物プランクトンの鉛直分布は、水深 30cm 付近の池水で代表できることが明らかにされている。池上を移動する際は、ボートを使用した。分析については、採取後、実験室に持ち帰り検鏡した。使用した顕微鏡は、ステレオ式顕微鏡（オリンパス社製 BX-40）であり、倍率 100 倍で計測した。検鏡にあたっては、各種類の動物プランクトンを 100 個体以上計数することとし、種の同定、体長、および抱卵数を測定した。

魚類

魚類は、図 5・1 の矢印で示してある植生内、沖域の 2 地点で捕獲した。捕獲に際しては、刺し網を用いた。設置した時刻は 10 時から 16 時の 6 時間であり、毎回、決まった場所、時間帯で行っている。刺し網は、長さ 15m、高さ 1m、網目 7mm のものを使用した。捕獲した魚は、グルタールアルデヒドでの固定はせず、直ちに冷凍保存した。これは、グルタールアルデヒドで固定しようとした場合、魚が異常反応を示し、捕食した物を嘔吐してしまう事が確認されたため、これを避けるべく取った措置である。分析については、捕獲したのち実験室に持ち帰り、魚種の同定、重量、体長の計測を行なった。さらに魚の腹を割き、胃の内容物を検鏡し、その中の動物プランクトンの種の同定、体長を測定した。



平面図

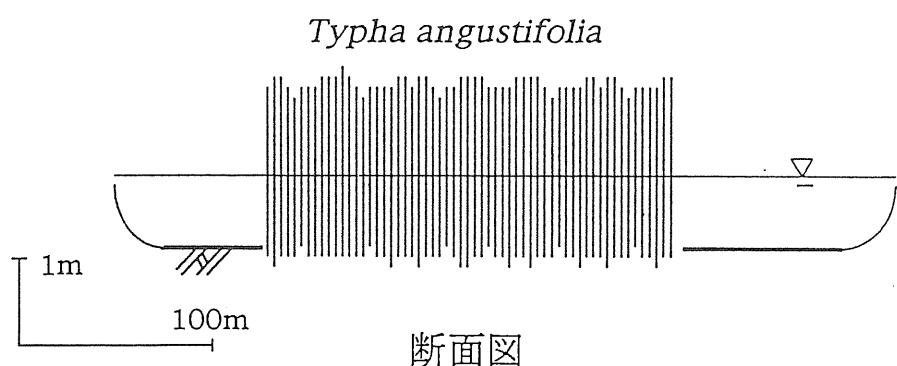
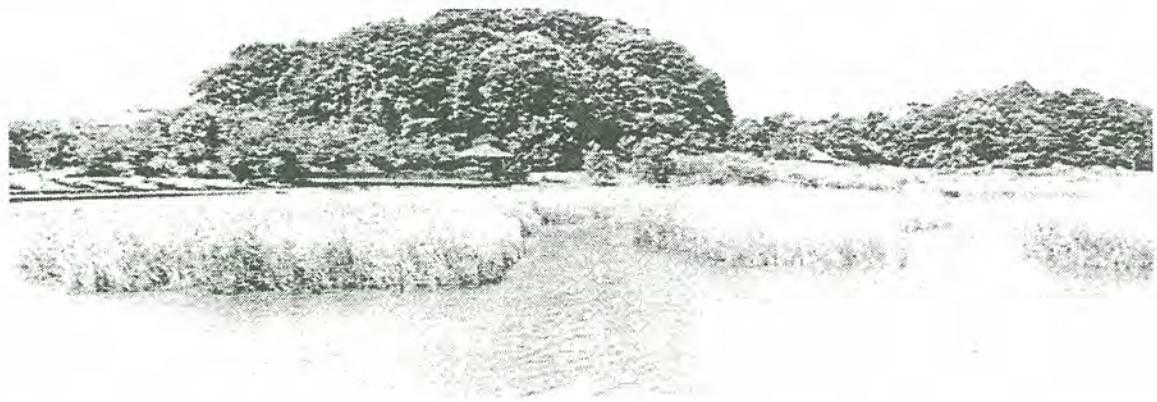


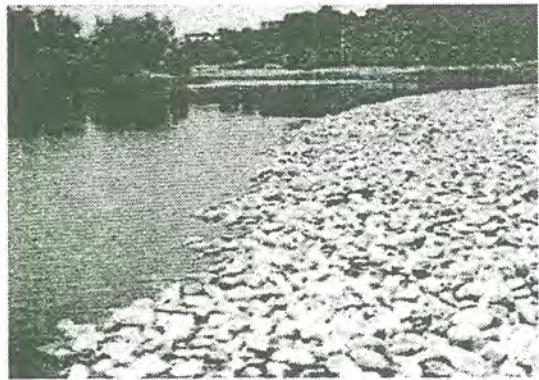
図 5・1 調査池の概略図



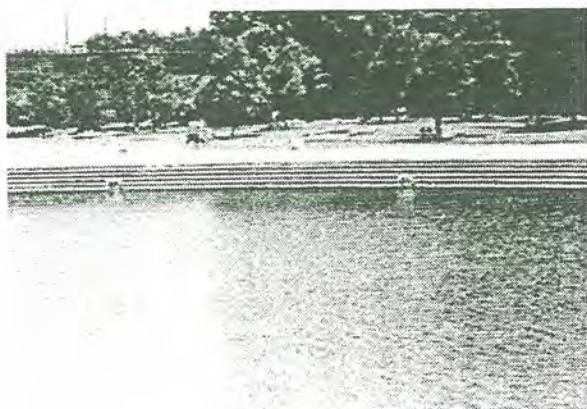
(a)ヒメガマ群落



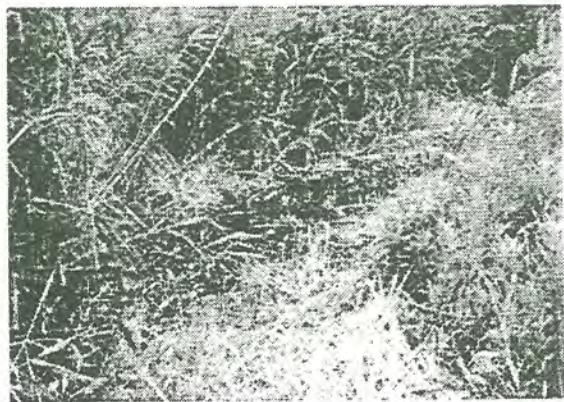
(b)ヒメガマ群落内部



(c)東岸:石張り護岸



(d)南側:コンクリート護岸



(e)水源

図 5・2 現地の写真

5.2 調査結果

水質諸量

図 5・3 (a) から (i) に、千駄堀池の沖域と植生域の水質の月経変化を示す。沖域、植生域とも年平均全リンでは富栄養に、クロロフィル a では過栄養に属していた。透明度を見ると 4 月から 6 月まではほぼ池底まで見えていた。しかし、7 月以降は植物プランクトン量の指標である chlorophyll-a の増加とともに透明度は下がった。栄養塩濃度を全体的に見てみると、沖域と植生域には水の流れを遮る強い要素がないために、大きな差は見られない。しかし、水源と比較してみると沖域・植生域の方が低くなっている。これは、池に流入してきた水が水生植物の栄養塩吸収の作用により浄化されたものと考えられる。また、8 月 7 日における池沿岸部の水が滞留していた場所の $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{NH}_4\text{-N}$ 、 $\text{PO}_4\text{-P}$ の値と池水のそれらの結果を比較すると、池水の栄養塩濃度に比べ $\text{NO}_3\text{-N}$ では 48%、 $\text{NH}_4\text{-N}$ では 70%、 $\text{PO}_4\text{-P}$ では 13% 滞留部の栄養塩濃度が低かった。 $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{NH}_4\text{-N}$ 、 $\text{PO}_4\text{-P}$ は、いずれも植物プランクトンに利用されやすい栄養塩であるので、滞留部の石に付着していた付着藻類によって吸収されたものと考えられる。付着藻類は、沿岸部の石に生育しているだけでなく、植生域の水生植物の茎部にも多く見られ、上記の池水の栄養塩濃度が水源よりも低くなっているのは、水生植物による吸収だけでなく、水生植物の茎部に付着している付着藻類の効果も十分あると考えられる。

植物プランクトン

今回の調査では 67 種の植物プランクトンが確認された。図 5・4 に植物プランクトン種の構成割合の月経変化を示す。また、表 5・2 に日毎の優占していた種を示す。これによると、植生域において珪藻類の構成比が若干高くなっているが、これは、水生植物の茎部に付着していたものが剥がれ落ちたことによるものと思われる。また、2 月から 4 月までは、個体数が少なく優占している種は珪藻類であり調査池の透明度は底まで見える程良好であった。5 月から 6 月は、珪藻類、緑藻類、藍藻類が入り交じって出現しており、個体数の増加はあまりなかった。7 月から 8 月にかけては、個体数が増加しており、この時期に藍藻類である *Microcystis*、*Aphanizomenon* の優占順位が上がっていた。これらの藍藻類は、水の華を形成することが知られており、今回の調査では、水の華を形成するまでには至らなかつたが、1mm 程度の群体を形成していたことが確認されている。それに伴う透明度の低下が見られた。緑藻類である *Pediastrum* は、この時期に優占順位を上げており、この種に関しても透明度の低下に関与していたものと考えられる。

動物プランクトン

今回の調査では、42 種の動物プランクトンが確認された。動物プランクトンの枝角類には、生活形態の違いによって大きく 2 つに分けることができる (Gliwicz and Rykowska, 1992; Birge, 1918)。1 つは、主として沖の植生が無い所に生息しているもので、limnetic species または、free swimming species と呼ばれるもので、*Daphnia* 属 *Diaphanosoma* 属 *Bosmina* 属がこれに当たる種である。ここでは、以後、沖性種と呼ぶことにする。2 つめは、沿岸帶や植生域を主な生活の場としているものであり、littoral species plant associated species と呼ばれるものである。*Sida* 属 *Simocephalus* 属 *Scapholeberis*

属 *Chydorus* 属などがこれに当たる。以後、植生種と呼ぶこととする。

図 5・5 は、体長 $200\text{ }\mu\text{m}$ ~ $500\text{ }\mu\text{m}$ の小型の動物プランクトンの月経変化を表している。*Bosmina* は、本来、沖性種であるにもかかわらず、植生内において多く見られる日があった（8月7日；t検定で $P < 0.05$ ）。また、*Chydorus Alona* は、植生種であり、沖域では、ほとんど見られず植生内に多く見られた。

（*Chydorus* は6月5日、7月17日、8月7日、8月21日を除くすべての日で、 $P < 0.05$ 、*Alona* は、2月20日、8月7日を除くすべての日で、 $P < 0.05$ ）

図 5・6 は、体長 $300\text{ }\mu\text{m}$ ~ $700\text{ }\mu\text{m}$ の中型の動物プランクトンの月経変化を表している。*Scapholeberis* と *Sida* は、植生種でありその個体のほとんどは、植生域に多く見られた。*Scapholeberis* では、5月、6月で $P < 0.05$ 。*Sida* では、5月15日を除く日には、沖域で個体は観測されなかった。*Diaphanosoma* は、沖性種であり、沖域に多く見られた。

図 5・7 は、体長 $500\text{ }\mu\text{m}$ ~ $2000\text{ }\mu\text{m}$ の大型の動物プランクトンの月経変化を表している。*Simocephalus* は、植生種であって、植生域において個体数が多く確認された。3月20日、4月3日、4月21日、5月15日において、 $P < 0.05$ 。*Daphnia* は、沖性種であり沖域に多く見られた。4月3日、4月21日、5月1日において、 $P < 0.05$ 。*Daphnia* は、枝角類の中で最も大きな種の1つであり、プランクトン食魚にとって恰好の餌となっている。したがって、5月15日以降、個体が見られなくなるのは、魚の捕食圧の増加が原因の1つと考えられる。また、高い水温では生息することが困難になり（花里、1989）これも個体数減少の1つと考えられる。

図 5・8 は、*Cyclopoida* の個体数月経変化を表している。*Cyclopoida* は成長段階によって、nauplius 期 metanauplius 期 copepodid 期にわけられ、脱皮により体型を徐々に変化させ、大きくなってゆく。ここでは、nauplius 期、metanauplius 期を *nauplius of cyclopoida*、copepodid 期の最終段階を *Adult stage of cyclopoida*、この中間を *copepod of cyclopoida* として扱った。*nauplius of cyclopoida* では、植生域と沖域の違いによる個体数の偏りは見られず、*copepod of cyclopoida* から *Adult stage of cyclopoida* と成長するにつれて、植生域において多く見られるようになった。*nauplius* 期を過ぎた個体では、7月17日を除くすべての日において、 $P < 0.05$ であった。

図 5・9 は、ワムシ類の中で、優占種であった、*Brachionus*、*Keratella*、*Polytyra* の個体数月経変化を表している。ワムシ類は、 $50\text{ }\mu\text{m}$ から大きくて $300\text{ }\mu\text{m}$ の小さな動物プランクトンである。ワムシ類は、沖域に多い傾向が見られた。これは、ワムシ類は枝角類や *Cyclopoida* に比べ、十分に小さく魚の捕食の影響を受けなかったことと、枝角類や *Cyclopoida* が植生域に多いことから、その餌の競合関係から植生域では、生息できなかつたことが考えられた。また、動物プランクトンの全体的な生息域を計るために、全体の乾燥重量を算出した。

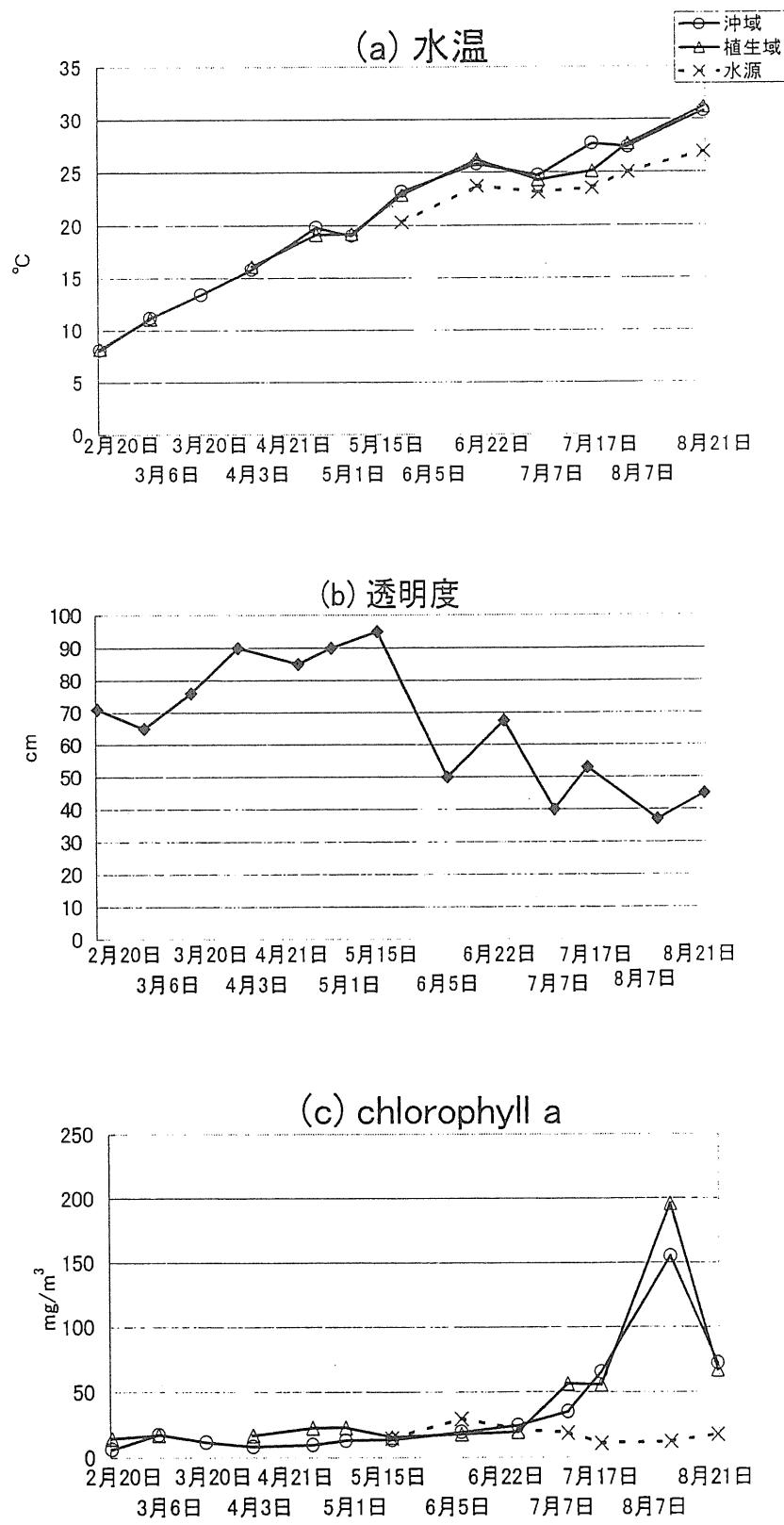


図 5・3 千駄堀池の沖域と植生域の水質

(d) TN

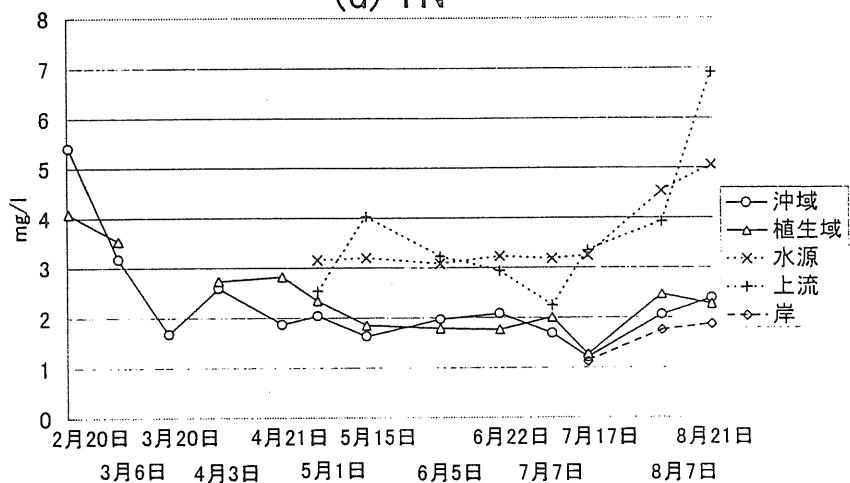
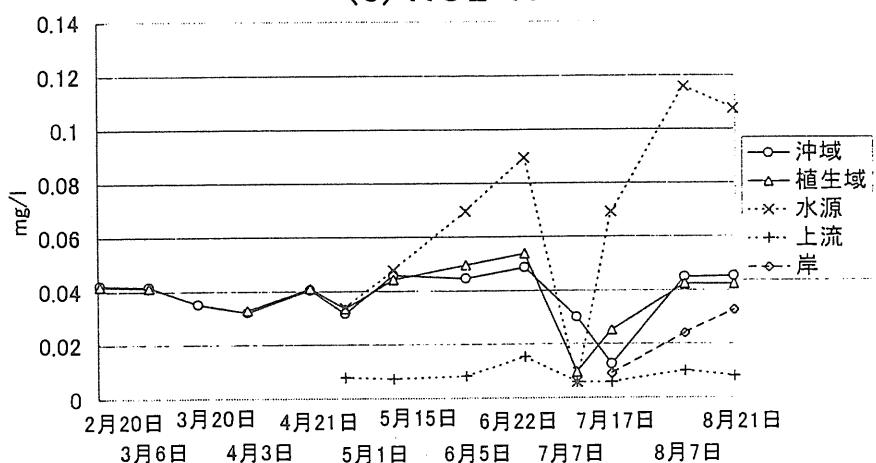
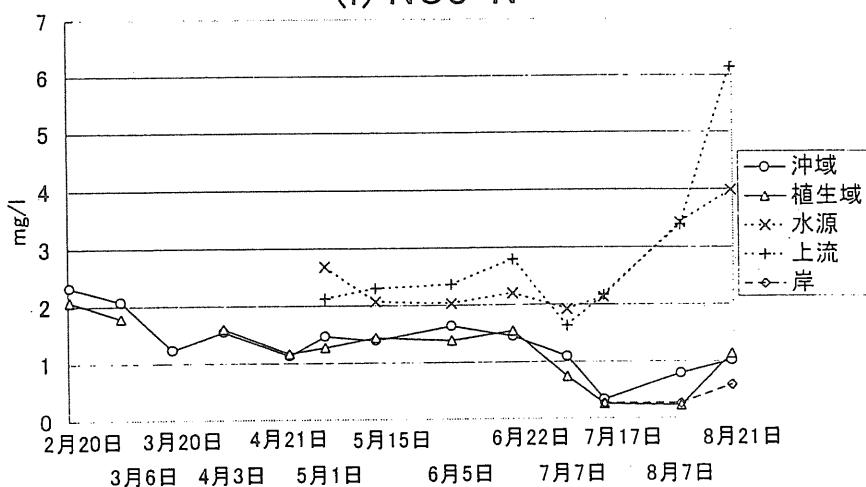
(e) NO₂-N(f) NO₃-N

図 5・3 続き

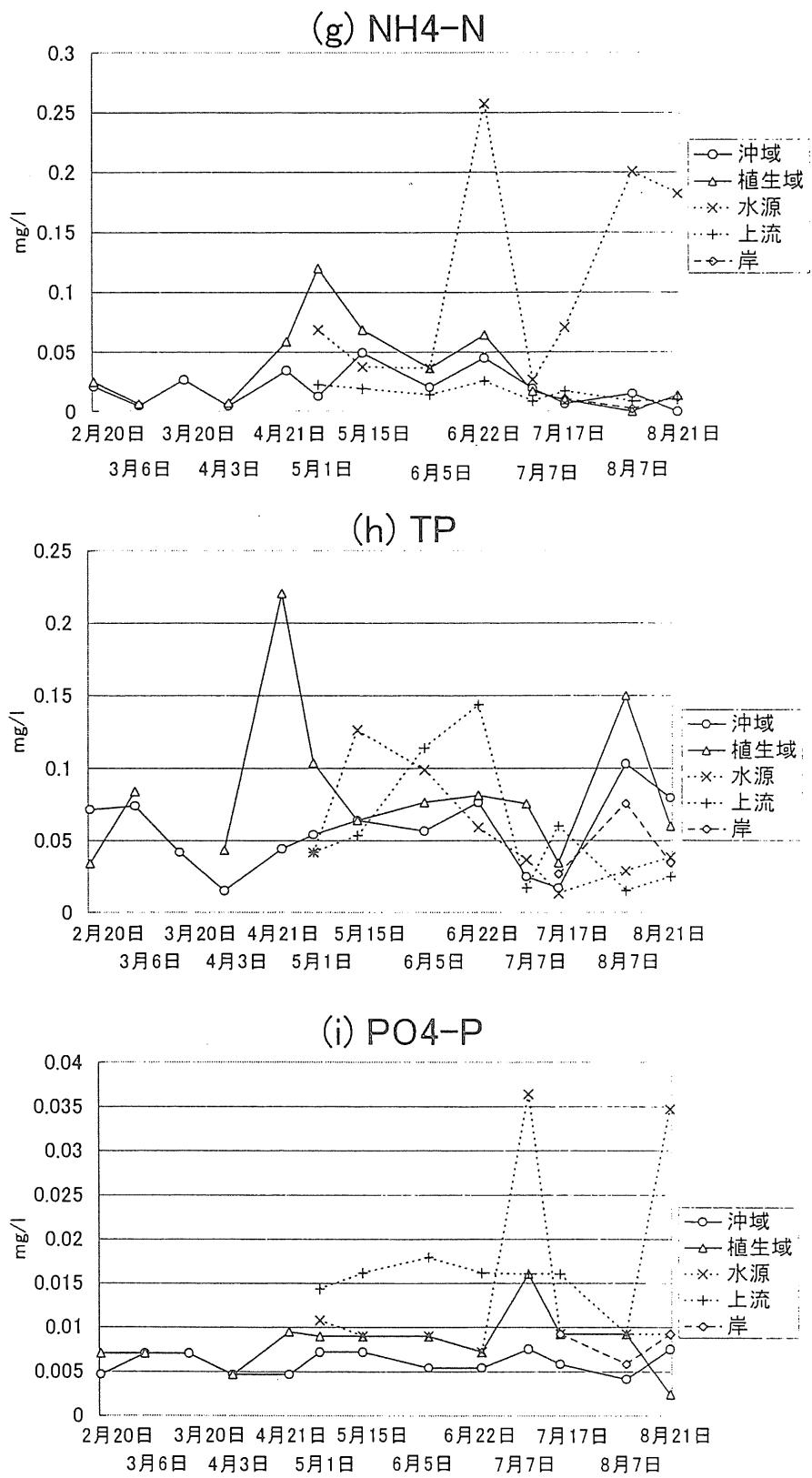


図 5・3 続き

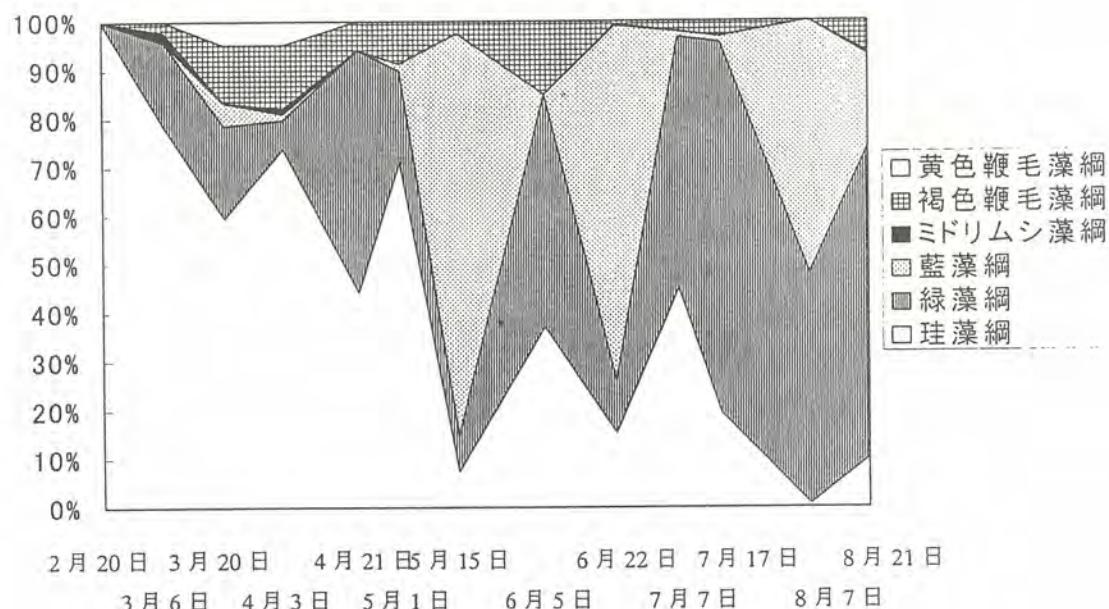
表 5・2 優占していた種

2月20日	3月6日	3月20日	4月3日	4月21日
<i>Synedra acus</i> 珪藻	<i>Melosira distans</i> 珪藻	<i>Synedra acus</i> 珪藻	<i>Cyclotella kutzningina</i> 珪藻	<i>Navicula spp.</i> 珪藻
<i>Melosira distans</i> 珪藻	<i>Cyclotella kutzningina</i> 珪藻	<i>Cyclotella kutzningina</i> 珪藻	<i>Melosira distans</i> 珪藻	<i>Cyclotella kutzningina</i> 珪藻
<i>Pediastrum simplex</i> 緑藻	<i>Navicula spp.</i> 珪藻	<i>Navicula spp.</i> 珪藻	<i>Navicula spp.</i> 珪藻	<i>Pediastrum duplex</i> 緑藻

5月1日	5月15日	6月5日	6月22日	7月7日
<i>Aphanocapsa spp.</i> 藍藻	<i>Aphanocapsa spp.</i> 藍藻	<i>Cyclotella kutzningina</i> 珪藻	<i>Aphanocapsa spp.</i> 藍藻	<i>Navicula spp.</i> 珪藻
<i>Melosira distans</i> 珪藻	<i>Melosira distans</i> 珪藻	<i>Pediastrum biwae</i> 緑藻	<i>Microcystis aeruginosa</i> 藍藻	<i>Pediastrum duplex</i> 緑藻
<i>Cyclotella kutzningina</i> 珪藻	<i>Navicula spp.</i> 珪藻	<i>Melosira distans</i> 珪藻	<i>Pediastrum biwae</i> 緑藻	<i>Cyclotella kutzningina</i> 珪藻

7月17日	8月7日	8月21日
<i>Pediastrum duplex</i> 緑藻	<i>Pediastrum biwae</i> 緑藻	<i>Pediastrum biwae</i> 緑藻
<i>Melosira distans</i> 珪藻	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> 藍藻	<i>Microcystis aeruginosa</i> 藍藻
<i>Cyclotella kutzningina</i> 珪藻	<i>Aphanocapsa spp.</i> 藍藻	<i>Cryptomonas spp.</i> 褐色鞭毛藻

植物プランクトン個体数構成 沖域



植物プランクトン個体数構成 植生域

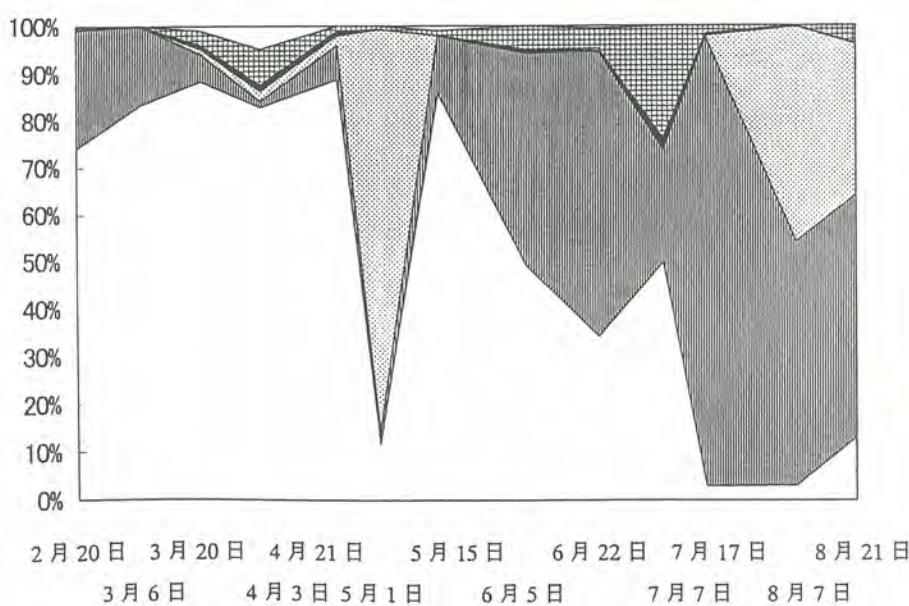
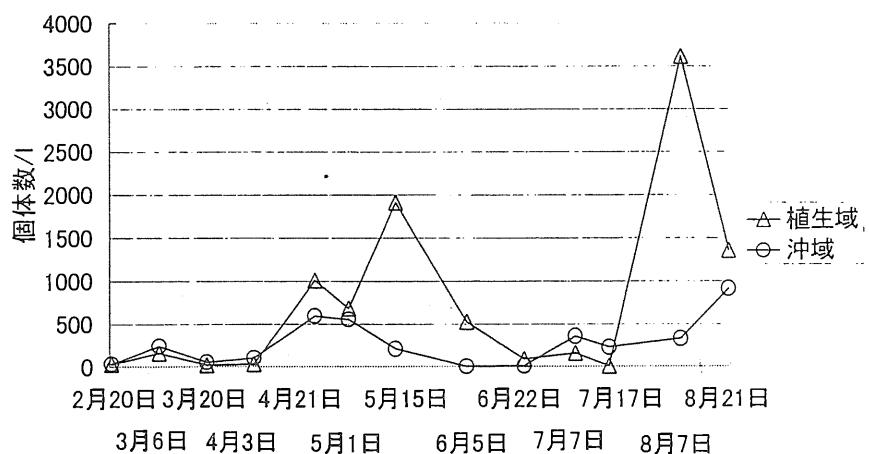
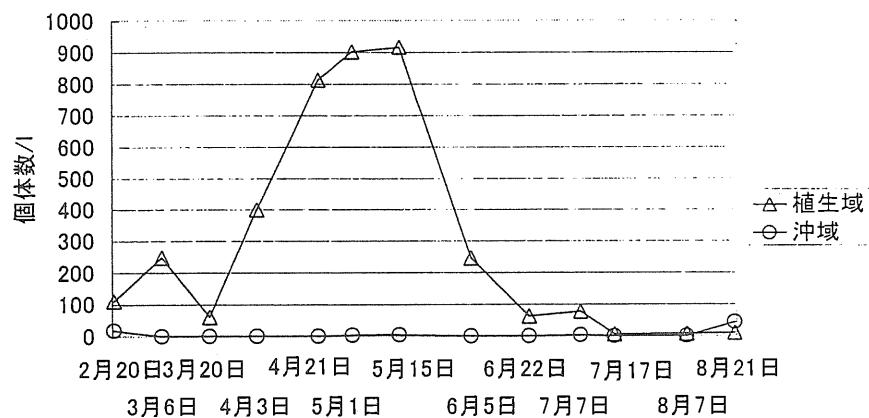


図 5・4 植物プランクトン種の構成割合

Bosmina longirostris



Chydorus sphaericus



Alona quadrangularis

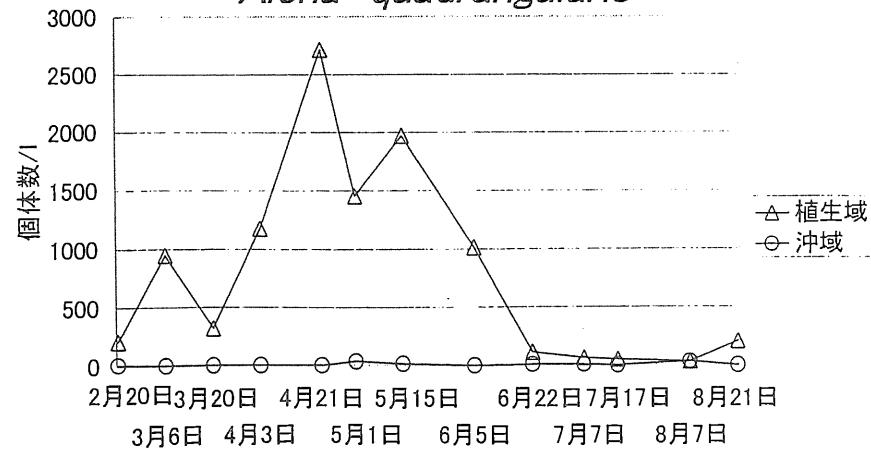


図 5・5 体長 200 μm ～500 μm の小型の動物プランクトンの月経変化

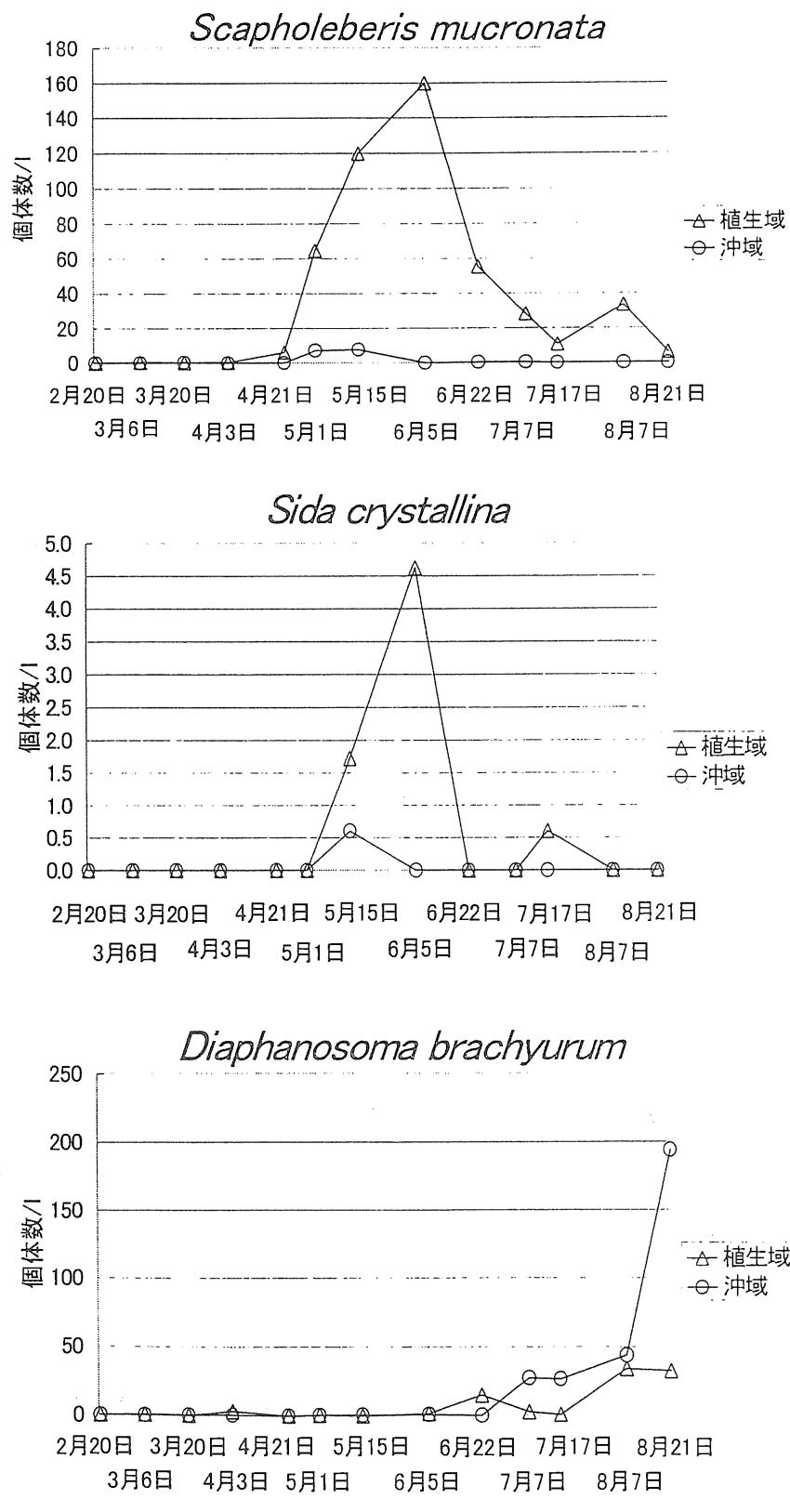
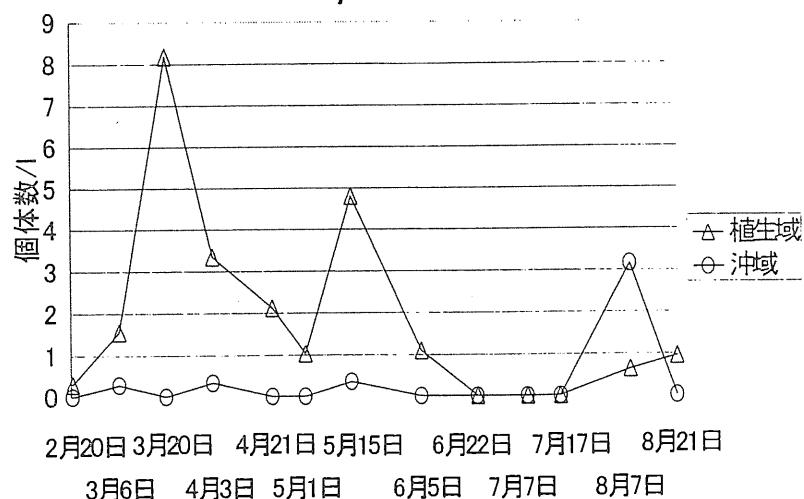


図 5・6 体長 300 μm～700 μm の中型の動物プランクトンの月経変化

Simocephalus vetulus



Daphnia spp.

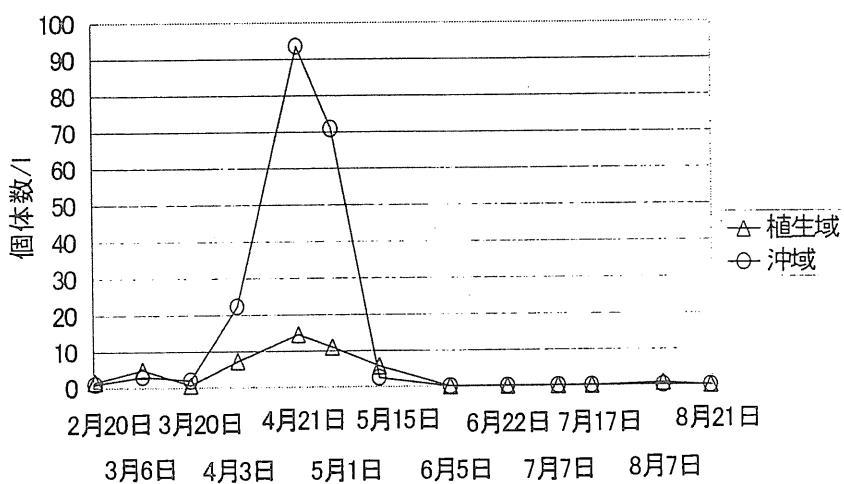
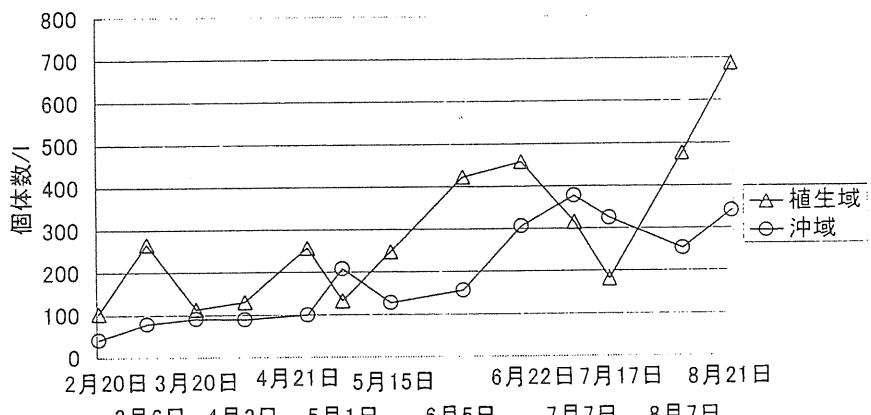
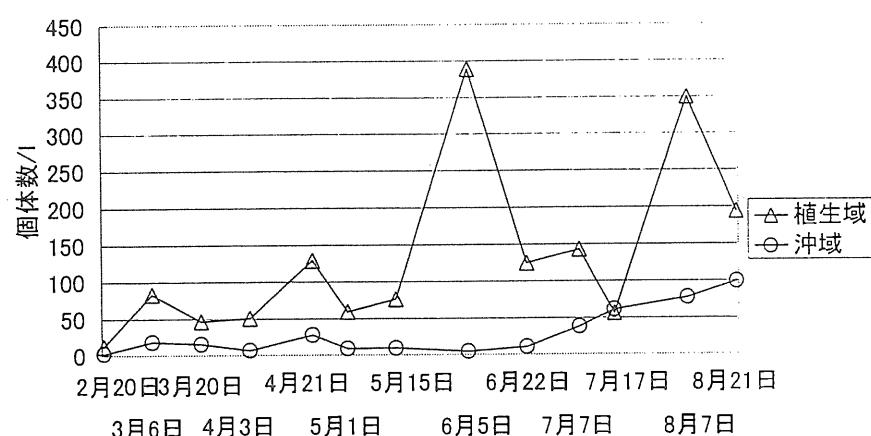


図 5・7 体長 500 μm ~2000 μm の大型の動物プランクトンの月経変化

Nauplius of Cyclopoida



Copepodid of Cyclopoida



Adult stage of Cyclopoida

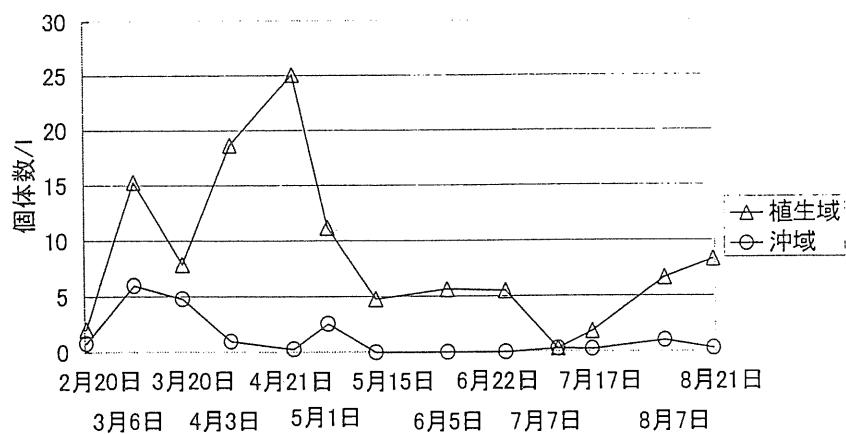
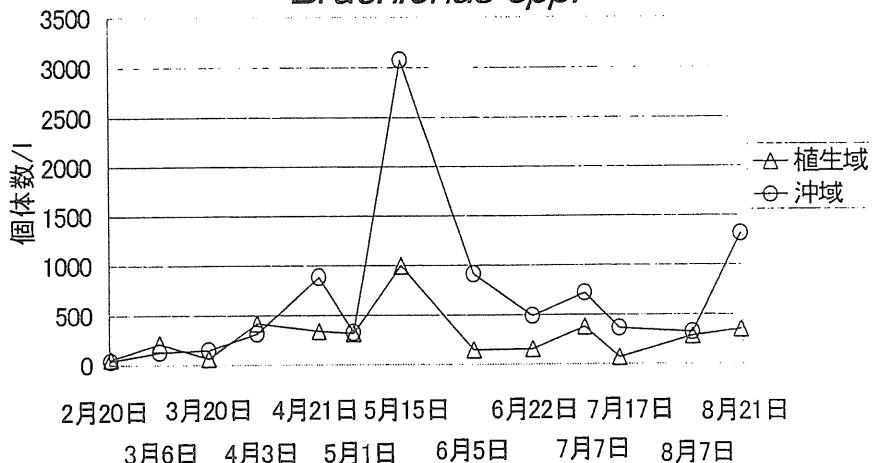
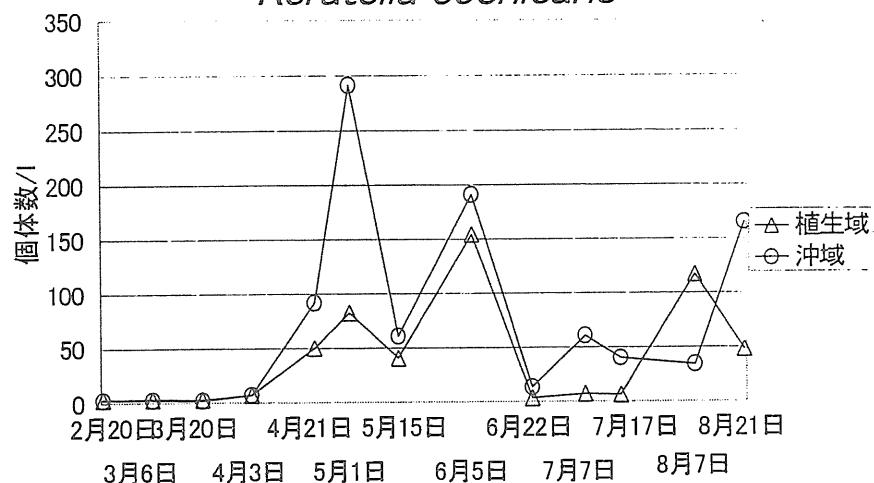


図 5・8 *Cyclopoida* の個体数の月経変化

Brachionus spp.



Keratella cochlearis



Polyarthra vulgaris

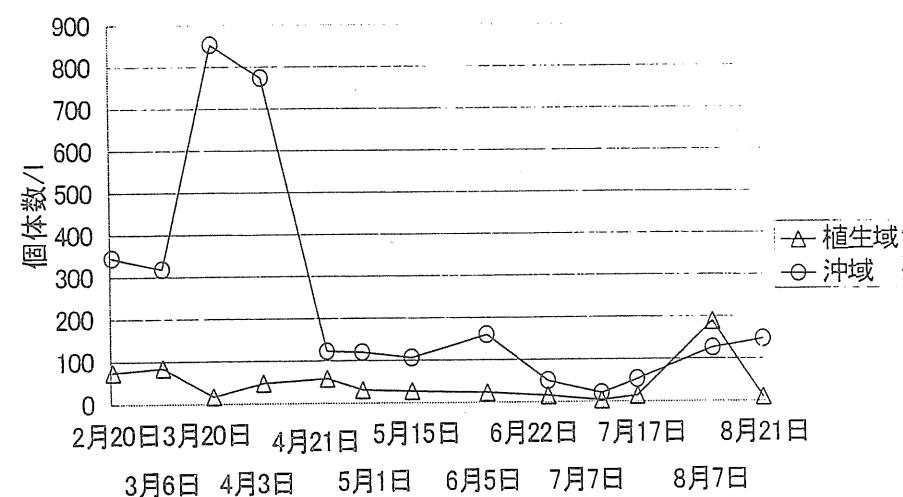


図 5・9 ワムシ類の優占種の個体数月経変化

乾燥重量

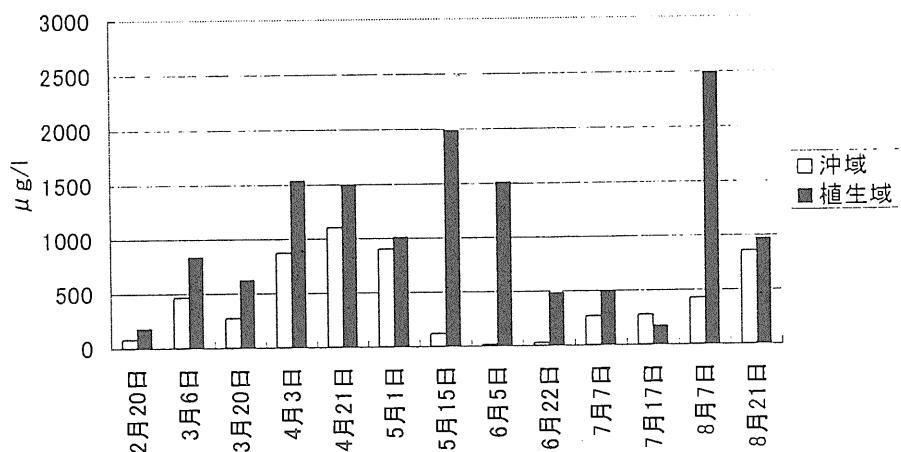


図 5・10 動物プランクトンの総乾燥重量の月経変化

図 5・10 に動物プランクトンの総重量の月経変化を表す。動物プランクトンの乾燥重量は、H. J. Dumont et al. (1975) に従い、以下の式により算出した。

Species	Length mm Dry weight μm	Length μm Dry weight μm
<i>Daphnia galeata</i>		$W=9.5 \times 10^{-8} L^{2.56}$
<i>Daphnia pulex</i>		$W=2.4 \times 10^{-8} L^{2.77}$
<i>Simocephalus vetulus</i>	$W=7.43 \times L^{3.28}$	
<i>Scapholeberis mucronata</i>		$W=8.9 \times 10^{-8} L^{2.70}$
<i>Moina micrura</i>	$W=6.61 \times L^{2.57}$	
<i>Bosmina longirostris</i>	$W=26.6 \times L^{3.13}$	
<i>Chydorus sphaericus</i>	$W=89.43 \times L^{3.93}$	

これ以外の種については、Peters and Downing(1984)に従い次の式により算出した。

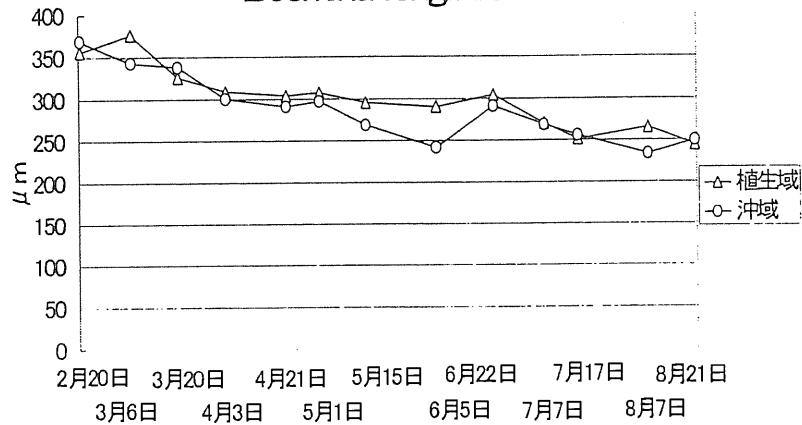
$$W=9.86 \times L^{2.1}$$

総乾燥重量の結果によると、動物プランクトン全体では、植生域に多く生息していることがわかる ($P < 0.01$)。

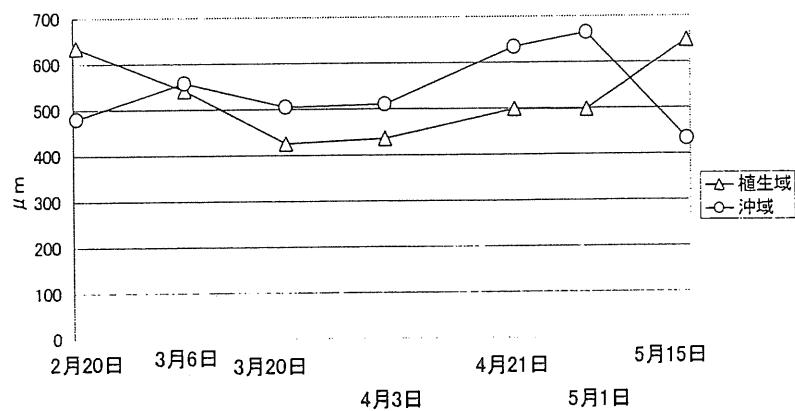
以上の結果をまとめると、動物プランクトンは、植生種のものは植生内に高い現存量があり、沖性種では沖域に多かったが、日によっては植生内に高い現存量があり、その差が有意である日も存在した。

つぎに、動物プランクトンの個体サイズによる、分布の違いを見る。動物プランクトンは、種類によって大きさの幅が異なるために、種別の大きさの分布を表した。図 5・11 に動物プランクトンの種別の平均体長の月経変化を示す。ただし、グラフ中の数値がゼロになっているポイントは、個体が見られなかった場合を示している。それぞれの特性は以下のようである。

Bosmina longirostris



Daphnia galeata



Cyclopoid copepod

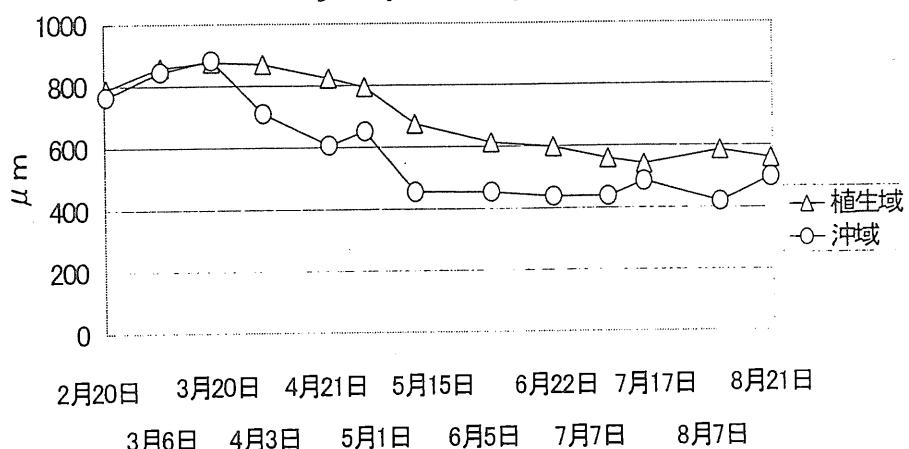
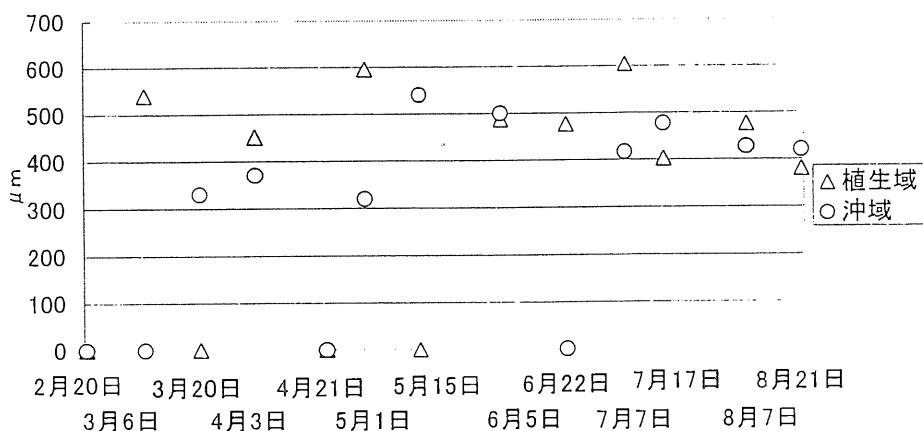
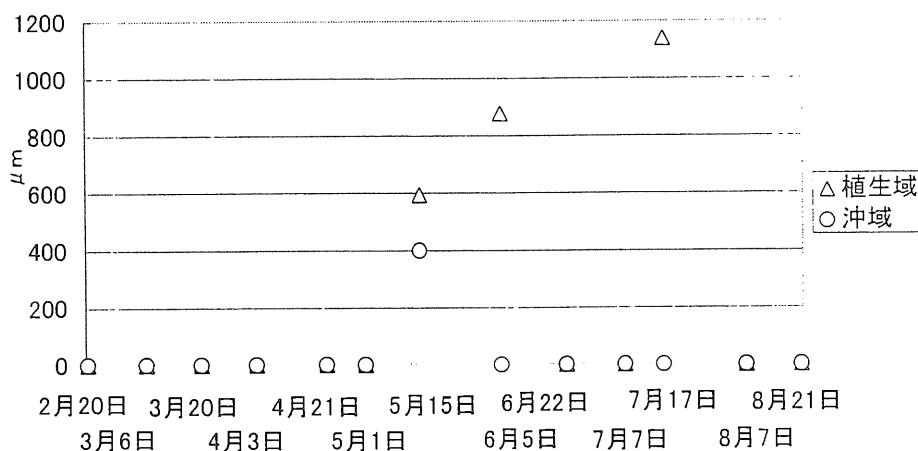


図 5・11 動物プランクトンの種別の平均体長の月経変化

Diaphanosoma brrachyurum



Sida crystallina



Simocephalus vetulus

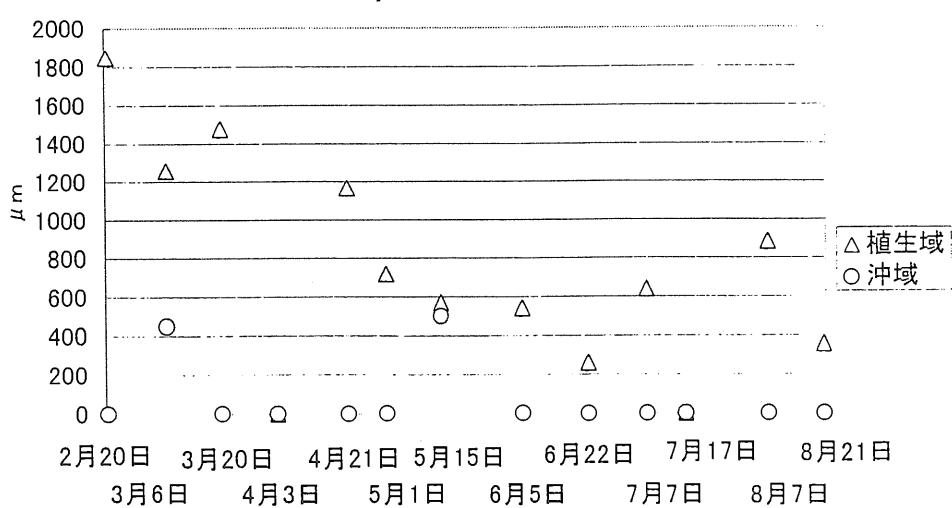


図 5・11 続き

- ・*Bosmina*は、沖性種であるが3月6日、5月15日、6月5日、8月7日で植生域において大きくなっている ($P<0.05$)。これらの日は、*Bosmina*が植生域に多く分布した日とほぼ重なる。
- ・*Daphnia galeata*は、沖性種であり、観測開始から沖域の個体が大きい傾向にあり、有意な差であった ($P<0.05$)。しかし、5月15日には、大きさが逆転し、植生の方が大きくなり、有意な差であった。この原因は、魚の捕食による可能性が考えられる。
- ・*Cyclopoid copepod*は、2月20日、3月6日、3月20日を除くすべての日において、植生域で大きく有意な差であった ($P<0.05$)。
- ・*Diaphanosoma*は、沖性種であるが大きさの分布はばらついていた。7月17日に植生で大きく有意な差であった。
- ・*Sida*と*Simocephalus*は、植生種であり、沖域にはほとんど個体が見られなかつたが、沖域に個体が存在していた時でも、植生域の個体の方が大きく、その差は歴然としていた。

以上の結果をまとめると、植生種の動物プランクトンは、植生域において大きな個体が分布しており、沖性種の動物プランクトンでも、日によって植生域で大きな個体が優位に存在していた。Roy Knoechel (1986) の実験結果によると、体長の大きな動物プランクトンの方ほどより多くの水を濾過する。したがって、大きな動物プランクトンが多く存在し、個体数的にも現存量が高い植生域においては、より多くの水が動物プランクトンによって濾過されより多くの植物プランクトンが摂食されていることがうかがえる。

魚類

この池で見られたプランクトン食魚は、*Pseudorasbora parva* (モツゴ)、*Lepomis macrochirus* (ブルーギル) の稚魚、*Micropterus salmoides* (ブラックバス) の稚魚であった。*Lepomis macrochirus*、*Micropterus salmoides* は、成長段階により餌となるものが変化し、プランクトン食であるかどうか判断が難しい。ここでは、消化器官内容物に動物プランクトンが確認されたものを、プランクトン食魚として扱った。

プランクトン食魚の分布を図 5・12 に示す。ここでの湿潤重量は、15m×1m の刺し網を 6 時間設置した時に捕獲されたプランクトン食魚を表している。これによると、プランクトン食魚は植生域において多く存在していることがうかがえる。この理由は、肉食魚の高い捕食圧によると思われる。

Savino (1982) が行なった水生植物が肉食魚の捕食に与える影響の実験結果では、ポリプロピレン製の紐 (直径 4mm、長さ 0.5m) を疑似水生植物とし、その密度を 1~1,000 本/m² の範囲で変化させ、肉食魚として用いたのは、*Micropterus salmoides* (オオクチバス) で、その餌として用いられたのは、*Lepomis macrochirus* (ブルーギル) である。この実験によると、*Micropterus salmoides* が Follow (獲物を発見し狙う) から、Attack (獲物に襲いかかる) の行動に移行できた確率は、紐密度が 250 本/m² 以上の密度になると急激に低下した。この実験からわかるることは、水生植物のような構造物が水中に存在することで、肉食魚は餌となる小魚 (プランクトン食魚) を発見できても取り逃がし易くなることである。本調査の対象となった池のヒメガマ群落の 1m² 当たりに対する体積は、この実験で用いられた紐の 1,250 本/m² に相当し、プランクトン食魚に対する肉食魚の捕食圧を下げるのに十分に密生していると考えられる。

また、この池で見られた肉食魚は、*Micropterus salmoides* であったが、捕獲された場所は常に沖域であった。ヒメガマの茎間は、30cm 程度であり、肉食魚は、体長約 20cm 以上と大型であり、ヒメガマ群落内での行動は、物理的に制約されると考えられる。従って、プランクトン食魚は、肉食魚から逃れるためにヒメガマ群落を隠れ場として利用した結果、植生域において多くなつたものと考えられる。

プランクトン食魚

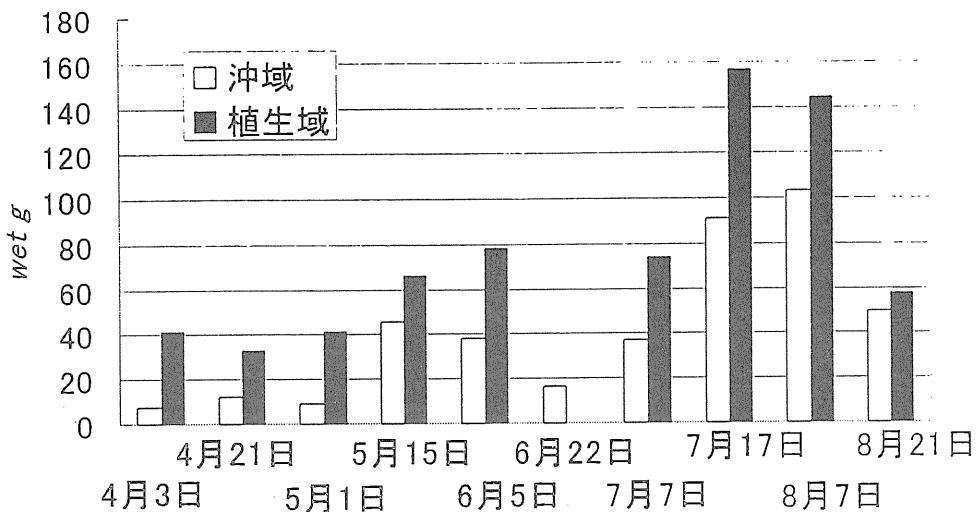


図 5・12 プランクトン食魚量の比較

5.3 動物プランクトンと魚の関係

大きな動物プランクトンがより多くの水を濾過する事に関して、プランクトン食魚に捕食されている、動物プランクトンの大きさは重要である。図 5・13 にプランクトン食魚に捕食されていた、動物プランクトンの体長と、プランクトン食魚が捕獲された水域（沖域、植生域）に見られた動物プランクトンの体長のグラフを表す。これらの結果により、プランクトン食魚は、水中に存在する動物プランクトンの中でも、より大きな個体を選択的に捕食していることがわかる ($P<0.05$)。大きな動物プランクトンを捕食している理由として、魚の選択的捕食によるものが考えられる。選択的捕食とは、魚が餌を探索する際に捕食に費やすエネルギーコストに対して得られるエネルギーが最も大きいなどの理由より、より大きなものを見つけて捕食する性質である。このことは、植生域は大型の動物プランクトンにとって、捕食圧が高い水域であることを意味している。それでは、なぜ大きな個体の動物プランクトンが植生内に多く存在しているのか疑問がわく。この理由として考えられることは、植生域には大型の動物プランクトンをプランクトン食魚の捕食から守る何らかの機能が備わっているからであると考えられる。その機能として考えられることは、第 1 に、水生植物群落内では、水面より上に飛び出している葉によって影が作られ、暗く、物を見るには困難な水域となっていること、第 2 に、水生植物が水中に造り出す構造物的な効果である。これは第 3 章に示した通りである。

このように、大型の動物プランクトンにとって水生植物群落は、葉が影を作り光強度を低下されるこ

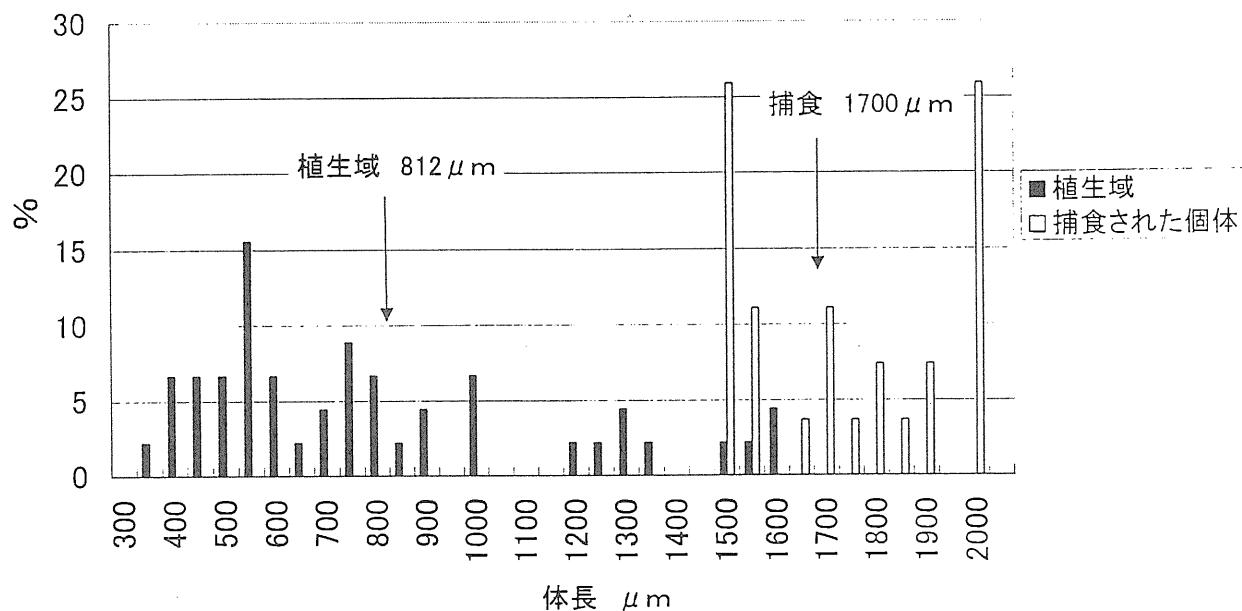
とと、その構造的な障害によって、プランクトン食魚からの捕食圧を下げるレフュージ（避難場所）であると考えられる。動物プランクトンと魚の観測の結果をまとめると、以下のようなになる。

- ・水生植物群落は、プランクトン食魚にとって、肉食魚からの捕食の隠れ場となっていることが考えられた。
- ・プランクトン食魚は、植生域に多く生息し大きな個体を捕食していた。
- ・動物プランクトンは、植生域に多く生息していて、かつ植生域に大きな個体が生息していた。
- ・抽水植物群落は、動物プランクトンにとって、プランクトン食魚の捕食から保護していることが考えられた。
- ・魚の捕食効率よりも、水生植物群落の大型動物プランクトンの隠れ家としての効果が大きいものであると考えられた。
- ・プランクトン食魚は、植生域に多く生息し大きな個体を捕食していた。それにもかかわらず、動物プランクトンは、植生域に多く生息し、かつ植生域に大きな個体が生息していた。この結果は、水生植物群落は魚の捕食の増加よりも大型動物プランクトンの隠れ家としての効果の方が大きいものであると考えることができる。

以上により、水生植物を保全することは、動物プランクトンを増やし、その摂食量を増やすことにより、植物プランクトンの増加を抑制するという「トップダウン効果」と、付着生物の現存量を増やすことにより、水中の栄養塩濃度を下げ、植物プランクトンの利用可能な栄養塩を減らす「ボトムアップ効果」の両方をもたらすと言える。しかし、栄養塩濃度を下げるということに関して、水中の栄養塩濃度を下げると言うことであって、湖沼全体の栄養塩量を下げるということではない。湖沼全体の栄養塩量を下げるためには、水生植物や付着生物、魚等によって取込まれた栄養塩を、湖沼の系外に排出しなければ、いずれの日にか水中に回帰してしまうことに注意しなければならない。現在、海外で行われているバイオマニピュレーションの手法のほとんどは、プランクトン食魚除去によって動物プランクトンを増やす方法である。プランクトン食魚を除去する際は、殺魚剤であるロテノンを用いたり、電気ショックで捕獲している場合がほとんどであり、これを現在の日本で実行するには、社会的に受け入れられることは、非常に困難であるように思われる。しかし、本研究によって、水生植物群落を保全することによって、動物プランクトンの魚からの捕食圧を下げ、また、水生植物群落に付着する付着生物が透明度向上に関与していることが明らかとなった。このことは、水生植物群落を保全することによってのバイオマニピュレーションと同様な結果を得る可能性を示唆することが考えられる。

Cyclopoida 体長分布

4月3日 植生域で捕獲された
Lepomis macrochirus



Bosmina longirostris の体長分布

5月15日 沖域で捕獲された
Micropterus salmoides

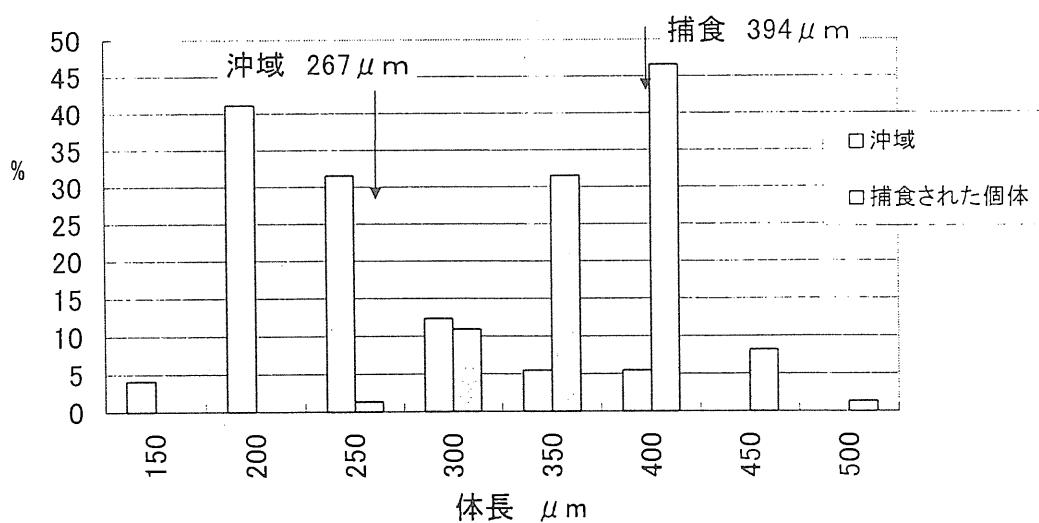
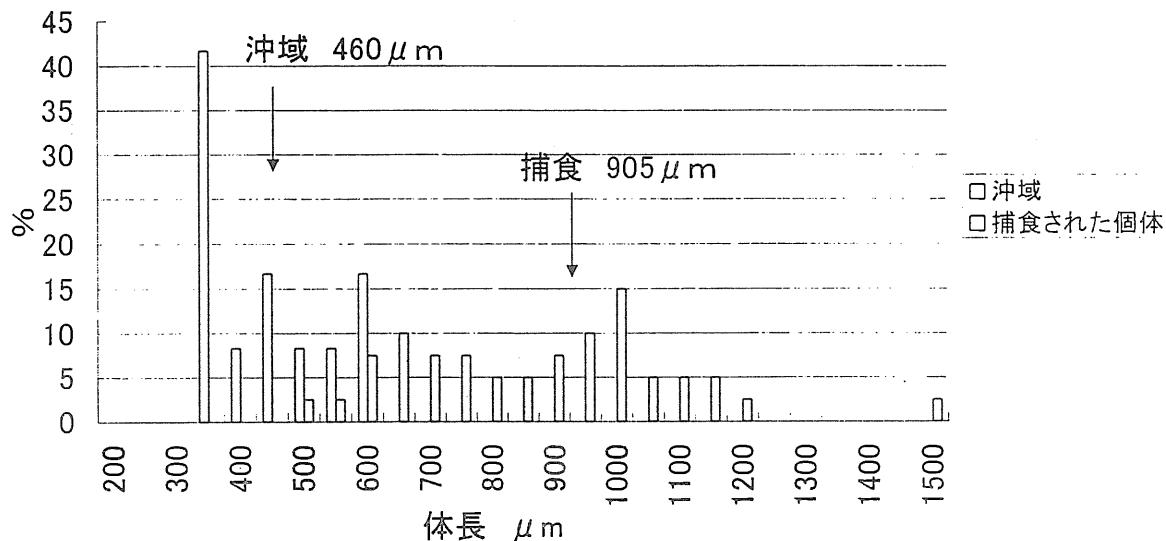


図 5・14 捕食された動物プランクトンと水域にいる動物プランクトンの体長関係

Cyclopoida 体長分布

5月15日 植生域で捕獲された
Micropterus salmoides



Daphnia galeata の体長分布

5月15日 沖域で捕獲された
Micropterus salmoides

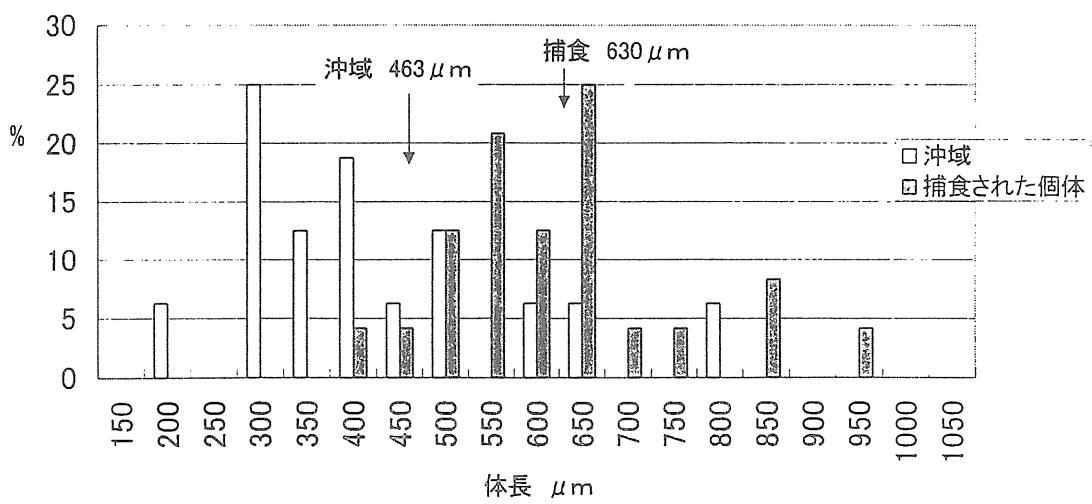
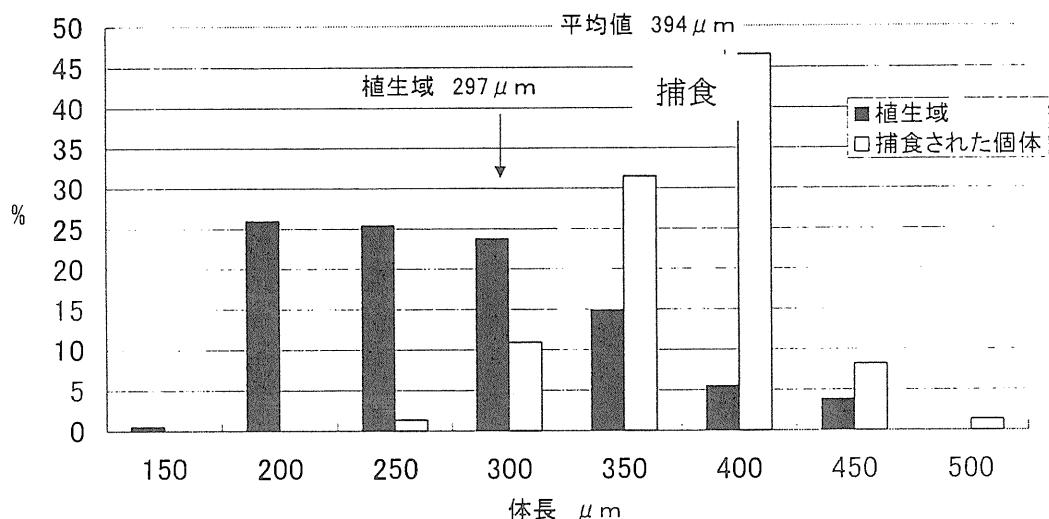


図 5・14 続き

Bosmina longirostris 体長分布

5月15日 植生域で捕獲された
Lepomis macrochirus



Cyclopoida 体長分布

6月5日 沖域で捕獲された
Micropterus salmoides

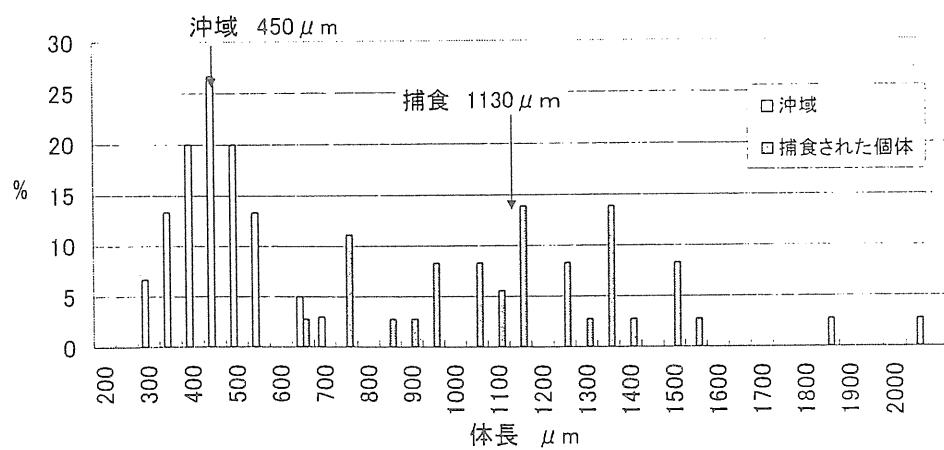
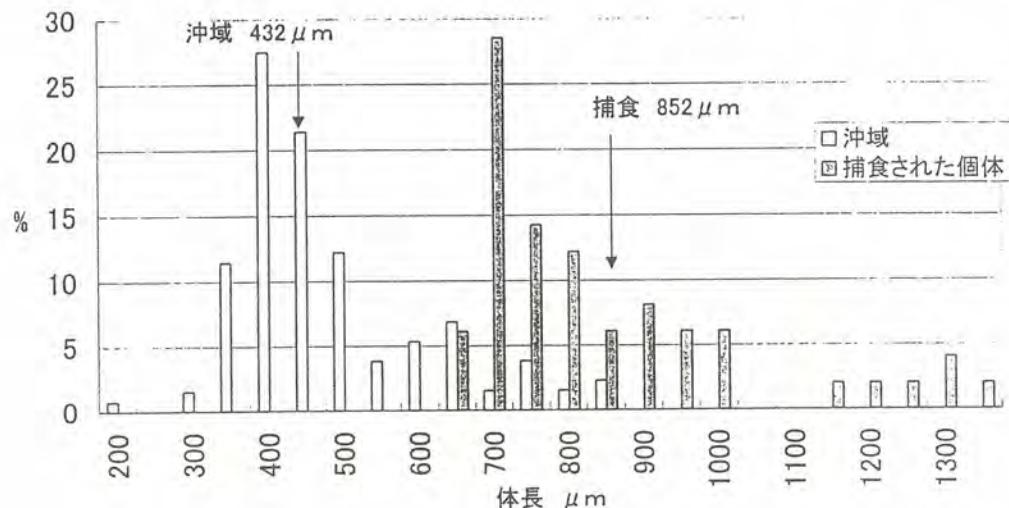


図 5・14 続き

Cyclopoida 体長分布

8月21日 沖域で捕獲された
Lepomis macrochirus



Bosmina longirostris の体長分布

6月5日 沖域で捕獲された
Micropterus salmoides

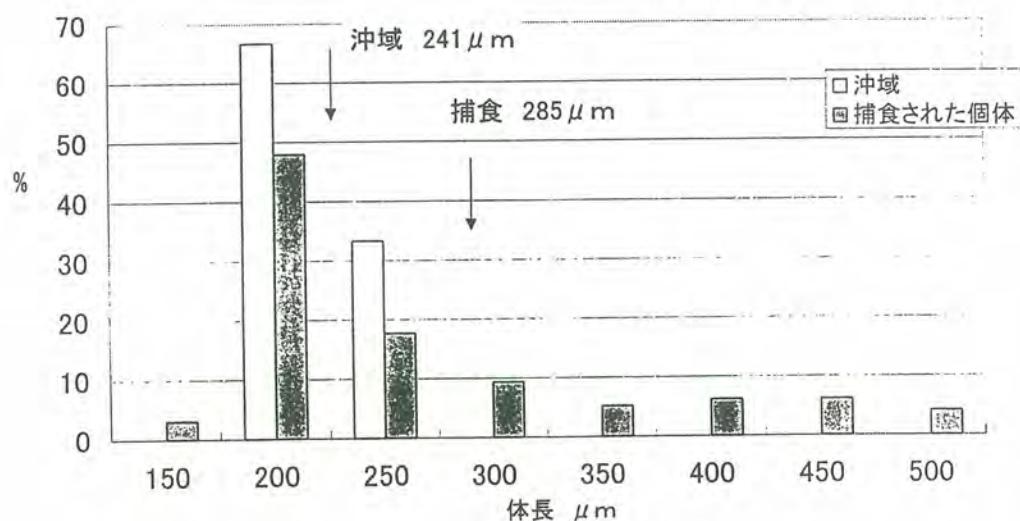
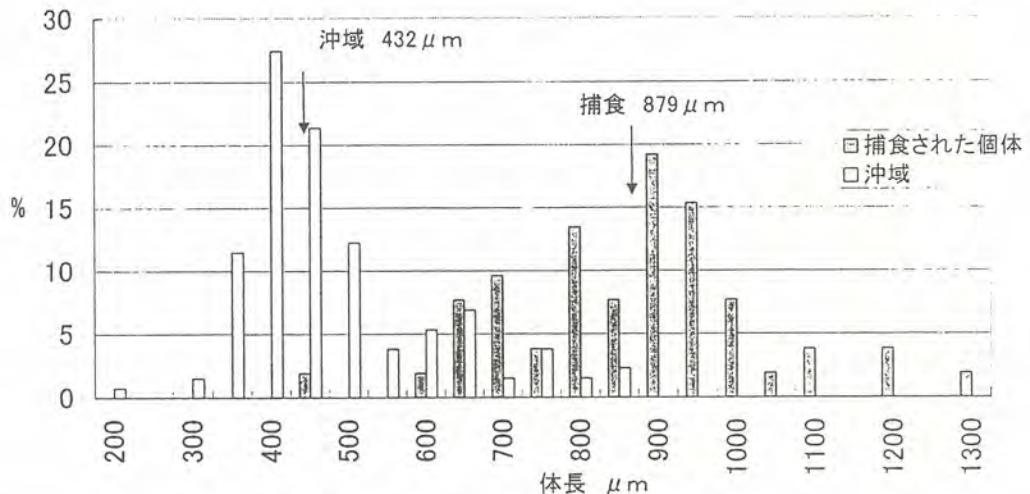


図 5・14 続き

Cyclopoida 体長分布

8月21日 沖域で捕獲された
Lepomis macrochirus



Bosmina longirostris の体長分布

8月21日 植生域で捕獲された
Lepomis macrochirus

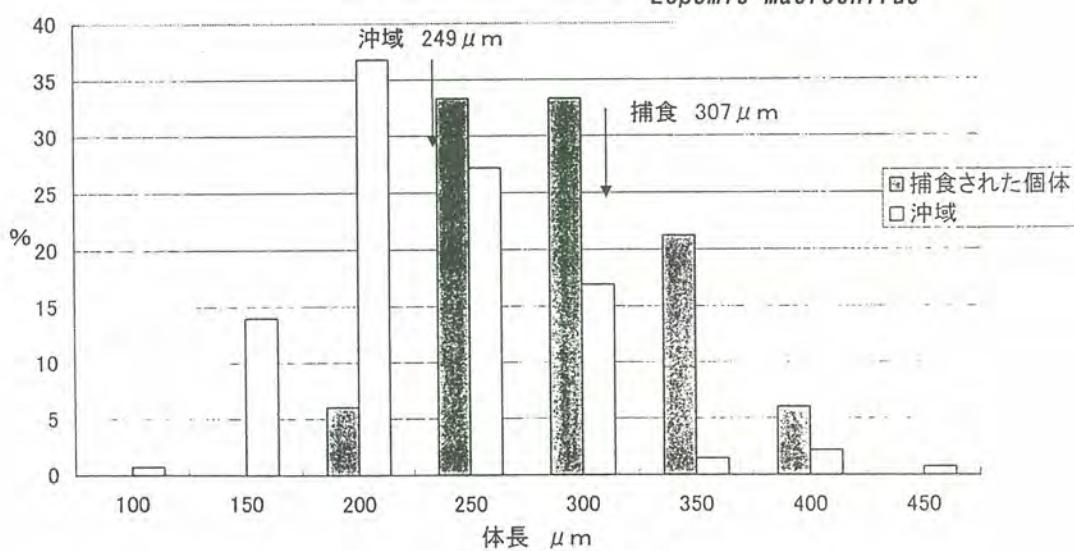


図 5・14 続き

5.4 5章の参考文献

- 浅枝隆(1998) 動物プランクトンを助けて湖をきれいに—バイオマニピュレーションによる水質浄化の試みー, 土木学会誌, 83, 2, pp.15-17.
- 安全工学協会(1982) 水質汚濁・土壤汚染, 海文堂出版株式会社.
- 岩熊敏夫(1994) 湖を読む, 岩波書店.
- ダム水源地環境整備センター(1994) 水辺の環境調査, 技報堂出版株式会社.
- 花里孝幸(1998) ミジンコーその生態と湖沼環境問題, 名古屋大学出版会.
- 水野寿彦, 高橋永治編(1991) 日本淡水動物プランクトン検索図鑑, 東海大学出版会.
- 森下雅子(1991) 川と水の博物館 1 植物プランクトン, 山海堂.
- 森下雅子(1996) 川と水の博物館 2 動物プランクトン, 山海堂.
- 山岸宏, 古田能久ら(1976) 水界生物生態研究法 I -淡水の魚類とベントス-, 共立出版株式会社.
- 大森信, 池田勉(1976) 動物プランクトン生態研究法, 共立出版株式会社.
- 西条八束, 坂本充(1993) メソコスム 湖沼生態系の解析, 名古屋大学出版会.
- 西条八束, 三田村緒佐武(1995) 湖沼調査法, 講談社サイエンティフィック.
- 秋山優, 坂本充ら(1986) 藻類の生態, 内田老鶴図.
- 相崎守弘, 大槻晃ら(1981) 霞ヶ浦高浜入りにおける栄養塩収支. 国立環境研究所研究報告, 22, PP. 281-307.
- 一ノ瀬論, 若林徹哉ら(1995) 琵琶湖の植物プランクトン形態に基づく生物量の簡易推定について. 濱賀衛環セ所報, 30 pp. 27-35
- 細見正明, 須藤隆一(1979) 湖沼底泥からのリン溶出に関する研究. 水質汚濁研究, 2, 3 pp. 157-162.
- 徐開欽, 加藤智博ら(1999) 浚渫ヘドロ上に創出した人工ヨシ湿地の水質浄化機能の評価. 用水と廃水, 41, 6 pp. 26-34.
- 福島武彦, 松重一夫ら(1995) 魚の水質, 物質循環に及ぼす影響に関する実験的研究. 水環境学会誌, 18, 11 pp. 883-893.
- 相崎守弘, 中里広幸(1995) 植物水耕栽培系における根圈生物の変化と栄養塩の除去. 水環境学会誌, 18, 8 pp. 22-25.
- 花里孝幸(1966) メソコスムを用いた生態系影響評価. 水環境学会誌, 19, 8 pp. 19-24.
- Horne, Alexander J. and Goldman, Charles R. (1983) Limnology, McGraw-Hill, Inc.
- Robert Henry Peters and John A. Downing (1984) Empirical analysis of zooplankton and feeding rates. *Limnol.*, 29, 4 pp. 763-784.
- Haney, J. F. (1973) An *in situ* examination of the grazing activities of natural zooplankton communities. *Arch. Hydrobiol.*, 72 pp. 87-132.
- Hanazato, T. and M. Aizaki (1991) Changes in species composition of cladoceran community in Lake Kasumigaura during 1986-1989: Occurrence of *Daphnia galeata* and its effect on algal biomass. *Jpn. J. Limnol.*, 52 pp. 45-55.
- Shapiro, J. and D. I. Wright (1984) Lake restoration by biomanipulation: Round lake, Minnesota, the

- first two years. *Freshwat. Biol.*, 14 pp. 371-383.
- Brian Moss (1990) Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components. *Hydrobiologia*, 200/201 pp. 367-377
- H. J. Dumont et al (1975) The Dry Weight Estimate of Biomass in a Selection of Cladocera. Copepoda and Rotifera from the Plankton, Periphyton and Benthos of Continental Waters. *Oecologia*, 19 pp. 75-97
- Jotaro Urabe and Yasuyuki Watanabe (1992) Possibility of N or P limitation for planktonic cladocerans : An experimental test. *Limnol. Oceanogr*, 37, 2 pp. 244-251.
- Roy Knoechel and L. Blair Holtby (1986) Cladoceran filtering rate:body length relationships for bacterial and large algal particles. *Limnol. Oceanogr*, 31, 1 pp. 195-200.
- Savino F. J. (1982) Predator-prey interaction between Large mouth Bass and Bluegills as influenced by simulated, submerged vegetation, *Transaction of the American Fisheries Society*, 111 pp. 255-266.
- Birge, E. A. (1918) The water fleas (Cladocera). In Ward, H. B. And Whipple, G. C. (Eds). *Freshwater Biology*, Wiley & Sons, New York, Chapman & Hall, London, pp. 676-740.
- Gliwicz, Z. M. and A. Rykowska (1992) 'Shore aviodance' in zooplankton: a predator-induced behavior or predator-induced mortality? *J. Plankton Res.*, 14, pp. 1331-1342.
- Winfeld, J. I. (1986) The influence of simulated aquatic macrophytes on the zooplankton consumption rate of juvenile roach, *Rutilus rutilus*, rudd, *Scardinius erythrophthalmus*, and perch, *Perca fluviatilis*. *J. Fish. Biol.*, 29, pp. 37-48.
- O'Brien, W. J. (1979) The predator-prey interaction of planktivorous fish and zooplankton. *American Scientist*, 67, pp. 572-581