

## 渡島大沼における富栄養化とアオコの発生、 および環境に優しいアオコ対策の可能性

今井一郎<sup>1\*</sup>・宮下洋平<sup>2</sup>・小林淳希<sup>1</sup>・大洞裕貴<sup>1</sup>

### Eutrophication and occurrences of nuisance cyanobacterial blooms in Lake Onuma, and possible environment-friendly control strategies of blooms using cyanobactericidal bacteria on water plants

Ichiro IMAI<sup>1\*</sup>, Yohei MIYASHITA<sup>2</sup>, Junki KOBAYASHI<sup>1</sup> and Hiroki DAIDO<sup>1</sup>

#### Abstract

Lake Onuma, Hokkaido, has a history of eutrophication accompanied by the developments of agriculture and cattle breeding in the catchment area. Non-point source loadings of nutrients caused the eutrophication and resultantly frequent occurrences of nuisance cyanobacterial blooms there. The existence of cyanobactericidal bacteria and growth-inhibiting bacteria against the toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* was newly discovered on the water plants such as the reed *Phragmites australis* and floating plant *Trapa japonica* in Lake Onuma. These effective bacteria were found with densities of the order of  $10^5$ - $10^7$  CFU (colony-forming units)  $g^{-1}$  wet weight, and  $10^3$ - $10^4$  CFU  $mL^{-1}$  in the adjacent waters. The absence and/or lower densities of *M. aeruginosa* was closely related to the abundant presence of these effective bacteria detected from the water and biofilms of water plants. These facts provide new insights into the ecology of cyanobactericidal bacteria and growth-inhibiting bacteria, and suggest that the water plants provide an environment that reduces the abundance of cyanobacterial blooms in freshwater ecosystems. The Sato-Umi concept was proposed to maintain good conditions of Lake Onuma with decreased incidents of nuisance cyanobacterial blooms under the adequate control managements of biomass and diversity (species composition) of water plants.

**Key words:** *Eutrophication, cyanobacterial blooms, water plants, reed belts, cyanoobactericidal bacteria*

キーワード：富栄養化, アオコ, 水生植物, ヨシ帯, 殺藍藻細菌

---

2018年8月17日受付, 2018年10月13日受理

<sup>1</sup> 北海道大学大学院水産科学院プランクトン教室 (〒041-8611 北海道函館市港町3-1-1)

<sup>1</sup> Plankton Laboratory, Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, 3-1-1 Minatocho, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan

<sup>2</sup> 岡山大学資源植物科学研究所 (〒710-0046 岡山県倉敷市中央2-20-1)

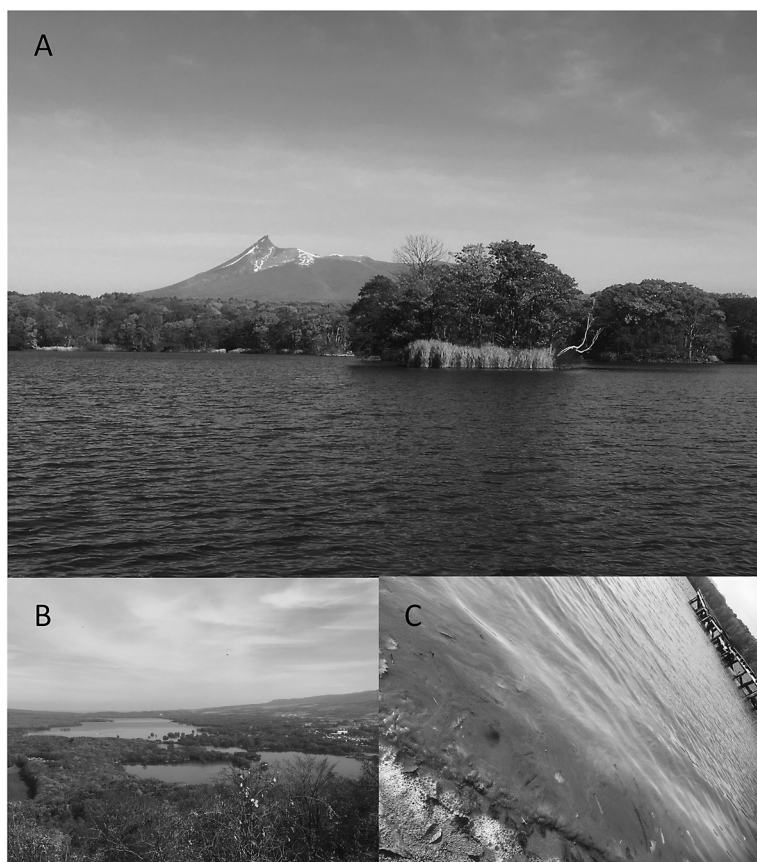
<sup>2</sup> Institute of Plant Science and Resources, Okayama University, 2-20-1 Chuo, Kurashiki, Okayama 710-0046, Japan

\* 現在, 滋賀県立琵琶湖博物館・北海道大学名誉教授 (〒525-0001 滋賀県草津市下物町1091)

\* Present: Lake Biwa Museum, Professor emeritus, Hokkaido University, 1091 Oroshimo, Kusatsu, Shiga 525-0001, Japan

## 1. はじめに

渡島大沼\*は北海道南西部の渡島半島東側に位置し、駒ヶ岳の噴火により形成された堰き止め湖である。大沼（面積  $5.31 \text{ km}^2$ ，最大水深  $11.6 \text{ m}$ ）と小沼（面積  $3.81 \text{ km}^2$ ，最大水深  $4.4 \text{ m}$ ）の2つの湖沼から構成され、両湖はセバットと呼ばれる幅  $20 \text{ m}$  ほどの水路で繋がっている (Fig. 1)。大沼の湖沼群は美しい景観と豊かな自然環境を有することから、1958年には北海道初の国立公園になった。その後2012年には、特に水鳥の生息地として国際的に重要な湿地に関する条約であるラムサール条約登録湿地に指定され、年間300万もの人々が訪れる重要な観光地となっている (Yoshimura et al., 2000)。大沼湖沼群は同時に、ワカサギ、コイ、ヘラブナといった水産有用生物の生息地であり、内水面漁業も盛ん



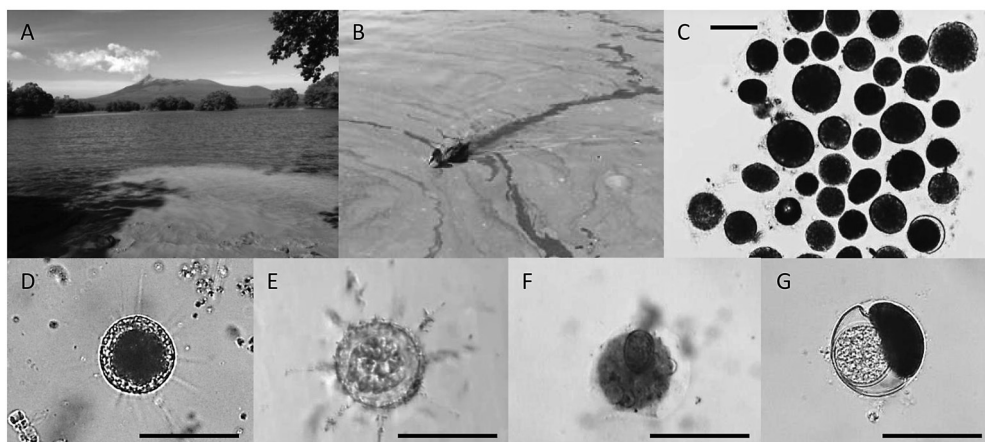
**Fig. 1.** Lake Onuma, viewing Nagareyama and Mt. Komagatake (A), superb view from Mt. Higurashi-yama (B) and accumulated cyanobacterial bloom by the wind at the coast of camping site (C) on October 27, 2017.

**図1** 大沼国立公園の写真 (2017年10月27日)。(A) 駒ヶ岳と流山を望む大沼の風景、(B) 日暮山の展望台から観た大沼と小沼の絶景、(C) 大沼キャンプ場の湖岸に集積されたアオコ。

である。

しかしながら大沼湖沼群の周辺域における農業や畜産業の発展により，湖沼の水質は近年富栄養化が進み，藍藻類が大量増殖した結果であるアオコが頻繁に発生するようになっている（高野ほか，1998）（Fig. 1）。アオコは景観の悪化や悪臭の発生を通じて観光業に悪影響を与えるだけでなく，水産有用種に対して酸欠による斃死などの被害を与える可能性が生ずる。有毒な *Microcystis aeruginosa* によるアオコの場合，藍藻毒である microcystin によって水が毒化して飲料水が湖から得られなくなり（2014年夏季の米国エリー湖における飲料水供給停止の事件が有名），深刻な社会問題となることがある（Steffen et al., 2017）。また水鳥の斃死を引き起こす可能性も示唆されており（中村ほか，2013），渡島大沼にとってアオコは重大な脅威となりうる。藍藻類にはその他にも多くの有毒種や水の悪臭を起こす有害種が知られており，アオコは生物への悪影響だけでなく，人の利水においても大きな障害となっている（Codd, 2000）。また，アオコよりも頻度は低いが，大量に増殖した藍藻類を補食してある種のアメーバ類（リザリア類）が大量増殖し乳白色の着色を湖水に引き起こす事象も起こり，景観の悪化と不快な臭気が問題となっている（小林ほか，2018）。今年 2018 年には諏訪湖で大きな問題となり，これは大沼でも発生している（Fig. 2）。

このような背景から，有害有毒なアオコの発生に対する実効性のある防除策が必要であ



**Fig. 2.** Milky white bloom and the alga-lysing protist *Asterocaelum* sp., observed in Lake Onuma on September 17, 2015 (Kobayashi et al., 2018, modified). The discolored surface water of the lake during the bloom (A, B). Particles observed in the water sample (C). A cyst of *Asterocaelum* sp. (D). A cyst of *Asterocaelum* sp. after acetolysis treatment (E). A cyst containing an akinate (F). A resting cyst of *Asterocaelum* sp. (G). Scale bars, 50  $\mu$ m.

**図 2** 大沼において 2015 年 9 月 17 日に観察された，溶藻性の原生生物 *Asterocaelum* sp. による乳白色の「シロコ」（小林ほか，2018，改変）。（A，B）乳白色に着色した湖面，（C）顕微鏡下で観察されたシロコの粒子，（D）観察された *Asterocaelum* sp. のシスト，（E）アセトリシス処理後の *Asterocaelum* sp. のシスト，（F）藍藻のアキネートを含有するシスト，（G）*Asterocaelum* sp. の休眠シスト。

り、しかも環境保全の観点から環境に優しい方策が望まれている。アオコ発生の根本的な解決のためには、水域への栄養塩の流入を制限し、富栄養化を抑制することが根本策である。しかし、山林、農地、市街地といった面源（非特定汚染源、non point source）からの汚濁負荷が大きく、湖沼への流出機構はよく分かっていない（武田，1993）。したがって現時点では、富栄養物質である栄養塩の湖沼への流入を有効に規制することは困難と考えられる。以上から、アオコの防除対策技術の開発が緊急の大課題である。現在アオコの防除を目指して、粘土散布や硫酸銅などの化学薬品による防除が国外では実施され、コストや生態系への影響が懸念されている（Liu et al., 2010; Jančula and Maršálek, 2011）。そのため、経済的で生態学的リスクの小さいアオコ防除法の確立が望まれている。

沿岸海域における赤潮防除対策に関する研究例に着目すると、赤潮原因藻類種に対する殺藻細菌が生態学的リスクの少ない赤潮対策として有効性が提唱されている（Imai and Yamaguchi, 2012）。殺藻細菌とは植物プランクトンを攻撃・殺滅し、その有機物を利用して増殖する細菌のことである（今井，2011）。特筆すべき点として、沿岸の浅海域に生息する海藻やアマモの藻体や草体に、有害有毒な赤潮生物種を殺滅する殺藻細菌が大量に生息している事である（Imai, 2015）。すなわち、海藻アオサや海草アマモの表面に形成されるバイオフィーム（微生物の集合体）には莫大な量の殺藻細菌が生息していることが見出され、殺藻細菌の供給源としての藻場やアマモ場の重要な機能が指摘されている（Imai, 2015; Inaba et al., 2017; Sakami et al., 2017）。

湖沼生態系においても *M. aeruginosa* に対する殺藻細菌が水中から多く検出され、アオコの発生防除への応用が期待されている（Li et al., 2014; Yi et al., 2015）。さらに上述の海におけるアオサやアマモの場合と同様に、抽水植物、浮葉植物、沈水植物等の水生植物の表面に形成されているバイオフィームから *M. aeruginosa* に対する殺藻細菌が高密度に検出された（今井，2010；Imai et al., 2013; 小島ほか，2016；Miyashita et al., 2018; 大洞ほか，2018）。したがって水草に付着する殺藻細菌は、水中に供給されてアオコの発生抑制に貢献していると想定され、具体的なアオコの防除策として将来的に有望と考えられる（今井，2010；Imai et al., 2013）。

以上から、本稿においては渡島大沼におけるアオコの発生抑制を視野に入れ、水生植物のバイオフィームと湖水中に生息するアオコの殺藻細菌の生態を紹介し、水生植物の有効活用を通じたアオコの発生しない湖沼管理について考察を加える。

\*大沼のアルファベット表記は Onuma であるが（国土地理院）、これまでには論文等で Ohnuma と表記されている場合もあり、必ずしも統一した表記が使われていないが、本稿では Onuma の表記を用いる。また、面積や水深は国土地理院の調査結果（1983）に基づいている。

## 2. ヨシ帯における殺藻細菌の存在

まずヨシ帯の湖水に、代表的なアオコ原因種の *Microcystis aeruginosa* を制御する能力

が有るのかについて検討を加えた。秋季に現場で発生している *M. aeruginosa* のアオコ試料を採取し，ヨシ帯（大沼キャンプ場と蓴菜沼）から得た湖水を希釈して添加すると，1/100 あるいは 1/1000 に希釈した試料でも 2~3 週間で *M. aeruginosa* の約 78~98% が殺滅された（Table 1）（Imai et al., 2014）。

大沼国定公園域において 2013 年 5~10 月に毎月 1 回下旬にヨシ試料と湖水の採取を行った（小島ほか，2016）。試料の採取は，観光船の船着き場で水草の植生が無く例年アオコの発生する地点（OP），大沼と水路で繋がる内湖で湧水が流入する山水温泉前の地点（SS），有害なアオコの発生事例のない蓴菜沼（JL），ならびに七飯町の「大沼湖沼自然浄化活用事業」の一環で 2011 年から大沼北東部に流入する苅間川の一部を引水し，人工的

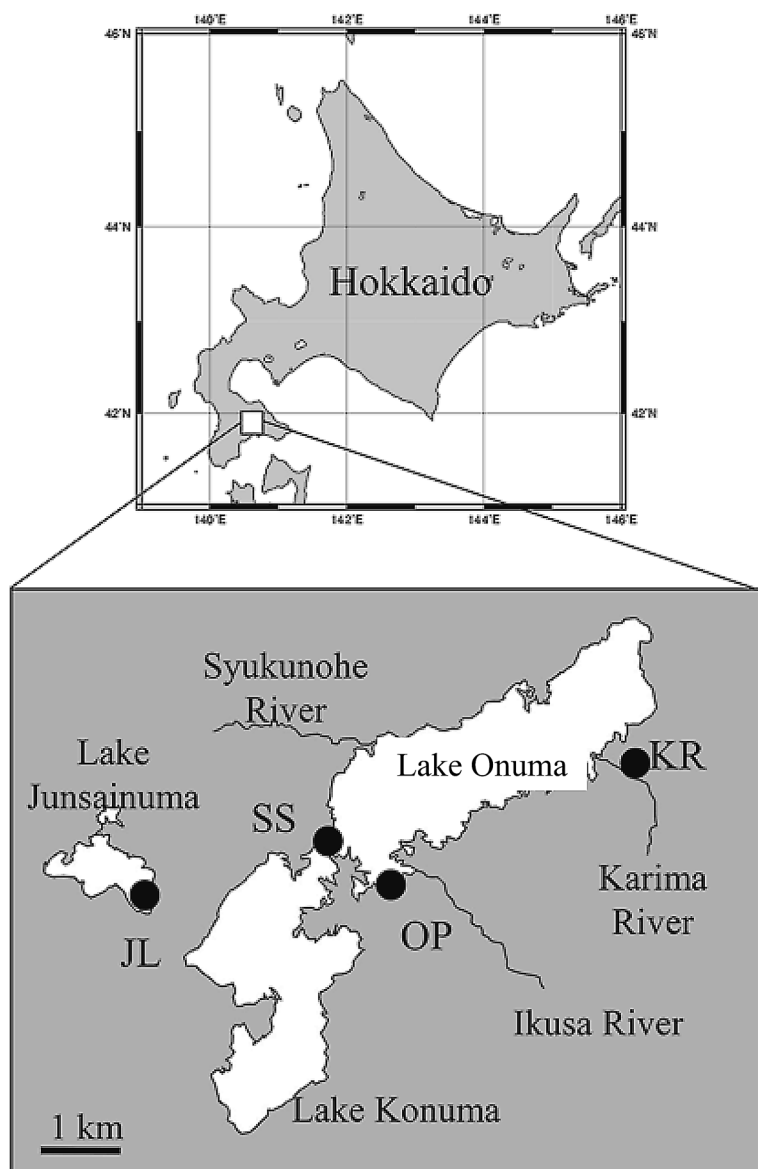
**Table 1.** Decreased percentage of *Microcystis aeruginosa* cell density in the mixed incubation experiments with lake waters collected at the reed belt at the site OC (Onuma camping site) and at the site JL (Junsainuma-Lake) (Imai et al., 2014). Bloom materials were collected at Onuma Port and washed twice in sterilized water by leaving 15 minutes utilizing the buoyancy of *M. aeruginosa*. Experimental water was decimally diluted and added to the bloom water at the concentration of 1/10 (WOC10, WJL10), 1/100 (WOC100, WJL100) and 1/1000 (WOC1000, WJL1000). NWOC100 means the density of WOC100 and no-washing of the bloom material. Percentage values were estimated by the difference between the final week data (*M. aeruginosa* cell densities) and the initial data. Controls (W = washed, NW = no washed) mean no addition of lake water from reed belts.

**表 1** 大沼キャンプ場の湖岸（OC）及び蓴菜沼湖岸（JL）のヨシ帯から採取した湖水を，大沼遊船の港の棧橋で発生していた *Microcystis aeruginosa* 主体のアオコに添加して行った培養実験において観察された *M. aeruginosa* の減少（実験開始時より 3 週間後までに減少した細胞数の%）。アオコ試料は滅菌蒸留水に懸濁して 15 分間放置する浮遊性を活用した自己洗浄を 2 回行った。JL と OC から得たヨシ帯の湖水は，1/10（WOC10, WJL10），1/100（WOC100, WJL100），1/1000（WOC1000, WJL1000）に希釈した。1/100 希釈の添加の実験では，滅菌蒸留水による洗浄をしない実験区を設けた（NWOC100, NWJL100）。ヨシ帯からの湖水を添加しない実験区は Control（W Control 洗浄，NW Control 未洗浄）とした。

Experiments	Decreasing ratio (%)
WOC10	97.8
WOC100	94.0
WOC1000	78.1
NWOC100	98.1
WJL10	89.0
WJL100	96.2
WJL1000	94.8
NWJL100	93.8
W Control	-17.8
NW Control	29.9

W: Washing of *M. aeruginosa* bloom materials with sterilized water.  
NW: No washing.

にヨシ帯を造成した遊水池 (KR) にて行った (Fig. 3). 定点 OP では湖水のみ, 他では湖水とヨシの試料を採取した. ヨシ茎のバイオフィルムを滅菌した歯ブラシと滅菌蒸留水で剥離させてバイオフィルム試料を得た. 適宜希釈し, 寒天培地上に従属栄養細菌のコロ



**Fig. 3.** Location of the sampling sites of Lake Onuma, Konuma, and Junsainuma in Hokkaido Japan (Kojima et al., 2016). OP, Onuma port; SS, Sansui pond; JL, Junsainuma Lake; KR, Karima River site.

**図 3** 北海道の大沼湖沼群 (大沼, 小沼, 蓴菜沼) における試料採集地点 (小島ほか, 2016). OP 大沼港, SS 山水温泉の内湖, JL 蓴菜沼, KR 荻間川

ニーを形成させ，生菌数を数えた．また少量のコロニーを有毒藍藻 *Microcystis aeruginosa* の無菌培養に添加して二者培養を行い，殺藻細菌や増殖阻害細菌の計数を行った．

ヨシのバイオフィームから検出された *M. aeruginosa* に対する殺藻細菌および増殖阻害細菌の密度を Fig. 4 に示した．地点 SS では殺藻細菌が 8 月に，増殖阻害細菌が調査期間の全体を通じて検出された．地点 JL では殺藻細菌が 5，6 月，増殖阻害細菌が 7～9 月に検出された．人工的にヨシ帯が造成された地点 KR においては，殺藻細菌は 6 月，増殖阻

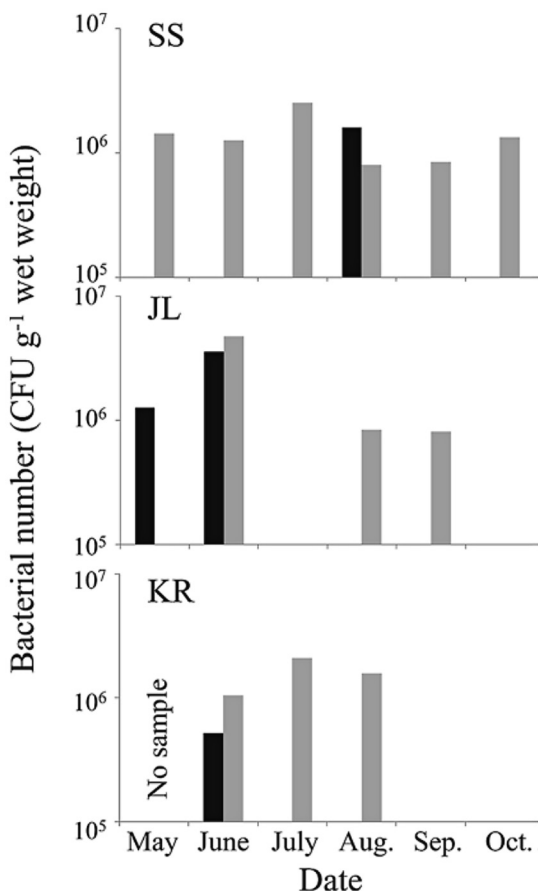


Fig. 4. Fluctuations of numbers of cyanobactericidal bacteria (black bars) and growth-inhibiting bacteria (gray bars) against *Microcystis aeruginosa* detected from the biofilm of reed stems collected at SS, JL and KR (Kojima et al., 2016). CFU, colony forming units.

図4 大沼国定公園のSS, JL, KRから採集したヨシ茎の表面のバイオフィームから検出された，有毒藍藻 *Microcystis aeruginosa* に対する殺藻細菌（黒のバー）と増殖阻害細菌（灰色のバー）の変動（小島ほか，2016）．CFU，コロニー形成単位．

害細菌は6~8月に検出された。これらの細菌は調査期間の全体に亘って検出され、特定のパターンは認められなかった。検出された殺藻細菌や増殖阻害細菌の密度は、ヨシ茎の湿重1g当たり $5.2 \times 10^5 \sim 4.8 \times 10^6$  CFU (colony forming units: コロニー形成単位)であった。

湖水試料中の *M. aeruginosa* に対する殺藻細菌および増殖阻害細菌の密度の変動を Fig. 5 に示した。湖水試料については、孔径  $3 \mu\text{m}$  のフィルター (Nuclepore filter) を通過したものを「浮遊細菌 (Free-living bacteria: FLB)」, フィルター上に残りコロニーを形成したものを「粒子附着細菌 (Particle-associated bacteria: PAB) とした。地点 OP の PAB と FLB から夏季7, 8月に殺藻細菌と増殖阻害細菌がそれぞれ検出された。地点 SS ではこれらの活性を有する細菌が5, 7, 9月に検出され、地点 JL においては5, 8, 10月に検出された。また人工造成されたヨシ帯の地点 KR では7, 8月に殺藻細菌と増殖阻害細菌が検出された。これらの細菌密度の得られた値は、湖水1mL当たり $0 \sim 2.4 \times 10^3$  CFUであり、PAB と FLB は同程度の値を示した。

有毒藍藻 *M. aeruginosa* との二者培養試験によって殺藻細菌と増殖阻害細菌を検出した

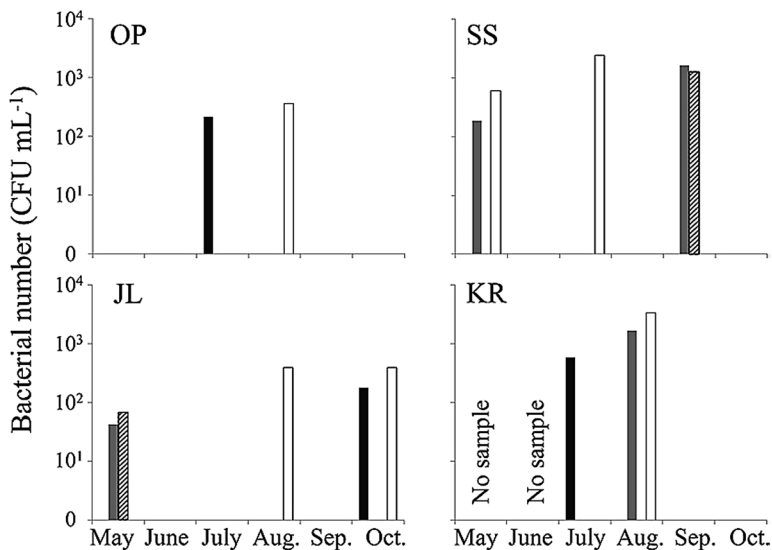


Fig. 5. Fluctuations of numbers of cyanobactericidal bacteria (PAB = black bars, FLB = shaded bars) and growth-inhibiting bacteria (PAB = gray bars, FLB = white bars) against *Microcystis aeruginosa* detected from the water samples collected at the sites of OP, SS, JL and KR (Kojima et al., 2016). CFU, colony forming units. PAB: particle associated bacteria, FLB: free-living bacteria.

図5 大沼国定公園のヨシ帯 SS, JL, KR 及び大沼港 OP から採取した湖水から検出された、有毒藍藻 *Microcystis aeruginosa* に対する殺藻細菌 (PAB, 黒のバー; FLB, 斜線のバー) と増殖阻害細菌 (PAB, 灰色のバー; FLB, 白のバー) の変動 (小島ほか, 2016). CFU, コロニー形成単位. PAB, 粒子附着細菌 ( $> 3 \mu\text{m}$ ); FLB, 浮遊細菌 ( $< 3 \mu\text{m}$ ).

結果，ヨシ茎のバイオフィーム中にはこれらの有用細菌が高密度に生息している事が判明した。そして，人工造成したヨシ帯のヨシ茎からも同程度検出された。また水試料からも殺藻細菌や増殖阻害細菌は検出され，その密度はヨシ帯の殆ど認められない地点 OP で値が低い傾向があった。PAB と FLB では，殺藻細菌や増殖阻害細菌の値は同程度に検出された。瀬戸内海の沖合域では，殺藻細菌は PAB 画分に大多数が検出されたと報じられている (Park et al., 2010)。浮遊状態の時間が長くなると細菌食性の原生動物によって捕食され，あるいは栄養の不足により活性が落ちて行くものと想定される。ヨシ帯付近では，茎からバイオフィームが剥離された時，細菌がバイオフィーム粒子のデトライタスから剥離し，しばらくは殺藻の活性を保持したまま浮遊細菌になり，実際に *M. aeruginosa* 等を制御していると考えられる。ヨシ帯は水鳥や魚に産卵や棲息の場を提供し，ヨシ帯自身も栄養塩の吸収を通じて環境浄化に貢献している。ヨシ帯はアオコの発生防止にも貢献しており，その造成は様々な意味で大変有用であると思われる。

### 3. 水草帯における殺藻細菌の存在

湖沼の沿岸や内湖の様な浅い水域では，抽水植物のヨシだけでなく，浮葉植物のヒシや睡蓮が繁茂し，透明度等の条件が良ければ沈水植物も繁茂する。一般に水草が繁茂すると植物プランクトンが減少し，水が清澄になる事が経験的に知られている (Scheffer and Jeppesen, 2007)。そこで水草の表面のバイオフィームや水草帯の湖水中に，有毒なアオコ原因生物の *Microcystis aeruginosa* に対する殺藍藻細菌がどの程度棲息しているのか検討を行った (Miyashita et al., 2018)。

大沼国定公園域 (Fig. 3) において 2012 年 6~11 月に毎月 1 回水草試料と湖水の採取を行った (Miyashita et al., 2018)。試料の採取は，観光船乗降場の地点 (OP)，内湖で山水温泉前の地点 (SS)，および蓴菜沼 (JL) で行った。定点 OP では湖水のみ，他では湖水と水草ヒシの試料を採取した。水草は滅菌蒸留水の入った瓶に入れ，600 回強振して剥離させてバイオフィーム試料を得た。殺藻細菌や増殖阻害細菌の計数は，ヨシ茎の場合と同様にして行った (小島ほか，2016)。

ヒシの葉と水中根のバイオフィームから検出された *M. aeruginosa* に対する殺藍藻細菌，増殖阻害細菌および培養可能な従属栄養細菌の密度の変動を Fig. 6 に示した。山水の地点 SS において殺藻細菌と増殖阻害細菌の合計は 2012 年 6 月にヒシの葉から  $3.7 \times 10^5$  CFU g<sup>-1</sup> (湿重) で検出され，その後増加して 9 月に最大値  $1.1 \times 10^7$  CFU g<sup>-1</sup> (湿重) を示した。地点 SS のヒシの水中根については，6 月に  $3.7 \times 10^5$  CFU g<sup>-1</sup> (湿重) であったのが 8 月には  $1.4 \times 10^8$  CFU g<sup>-1</sup> (湿重) の最大値を示すまで約 400 倍にまで増加した。蓴菜沼 JL においては，ヒシの葉から殺藍藻細菌は 9 月に最大  $3.2 \times 10^6$  CFU g<sup>-1</sup> (湿重)，増殖阻害細菌が最大  $6.3 \times 10^6$  CFU g<sup>-1</sup> (湿重) の密度で検出された。合計は  $9.5 \times 10^6$  CFU g<sup>-1</sup> (湿重) である。地点 JL のヒシの水中根においては，殺藍藻細菌および増殖阻害細菌は共に

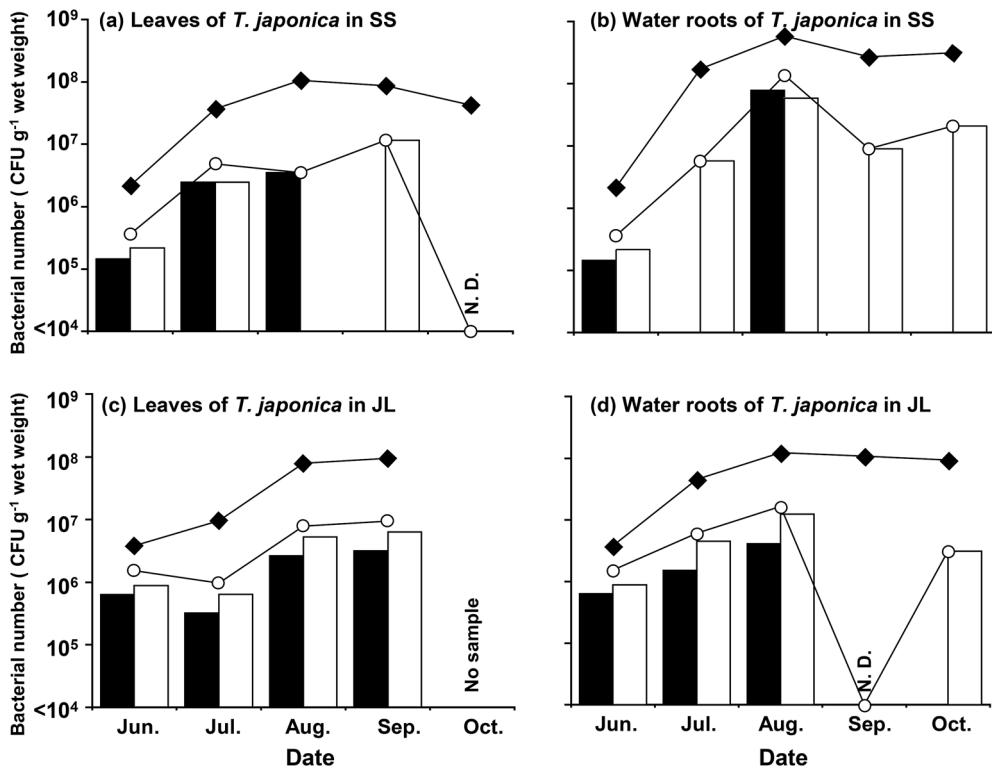


Fig. 6. Changes in the numbers of cyanobactericidal bacteria (black bars), growth-inhibiting bacteria (white bars), sums of those bacteria (open circles) and viable bacteria (filled diamonds) detected from floating leaves of *Trapa japonica* in Sansui (SS) (a), water roots of *T. japonica* in SS (b), floating leaves of *T. japonica* in Junsainuma Lake (JL) (c) and water roots of *T. japonica* in JL (d) (Miyashita et al., 2018). ND, not detected. CFU, colony forming units.

図6 大沼国定公園のSSとJLから採集した水草ヒシの浮葉 (a, SS; c, JL) と水中根 (b, SS; d, JL) の表面のバイオフィームから検出された、有毒藍藻 *Microcystis aeruginosa* に対する殺藍藻細菌 (黒のバー)、増殖阻害細菌 (白色のバー)、殺藍藻細菌と増殖阻害細菌の和 (白丸)、及び生菌数 (黒菱) の密度の変動 (Miyashita et al., 2018). ND, 非検出. CFU, コロニー形成単位.

8月に最大値が検出され、前者が  $4.1 \times 10^6$  CFU  $g^{-1}$  (湿重)、後者が  $1.7 \times 10^7$  CFU  $g^{-1}$  (湿重) であり、合計値は  $1.7 \times 10^7$  CFU  $g^{-1}$  (湿重) であった。これらの細菌は調査期間の間ほぼ検出され、特に高水温期に高密度である傾向が認められた。

山水SS、蓴菜沼JL、および大沼港OPにおける湖水試料中の *M. aeruginosa* に対する殺藻細菌および増殖阻害細菌の密度の変動を Fig. 7 に示した。山水SSの粒子付着細菌においては、10月まではほぼ毎月殺藻細菌か増殖阻害細菌が検出され、6~9月に  $10^4$  CFU  $mL^{-1}$  を超える高い値が認められた (合計の最大値  $4.4 \times 10^4$  CFU  $mL^{-1}$ )。浮遊細菌においては、9、10月に殺藻細菌や増殖阻害細菌が検出されたが、その合計値は  $4.5 \times 10^3$  CFU  $mL^{-1}$ 、 $1.8 \times 10^3$  CFU  $mL^{-1}$  であった。地点JLにおいては殺藻細菌と増殖阻害細菌が6月に比較的高い密度 ( $6.4 \times 10^3$  CFU  $mL^{-1}$ ) で検出されたが、その後は  $1 \times 10^3$  CFU  $mL^{-1}$  以

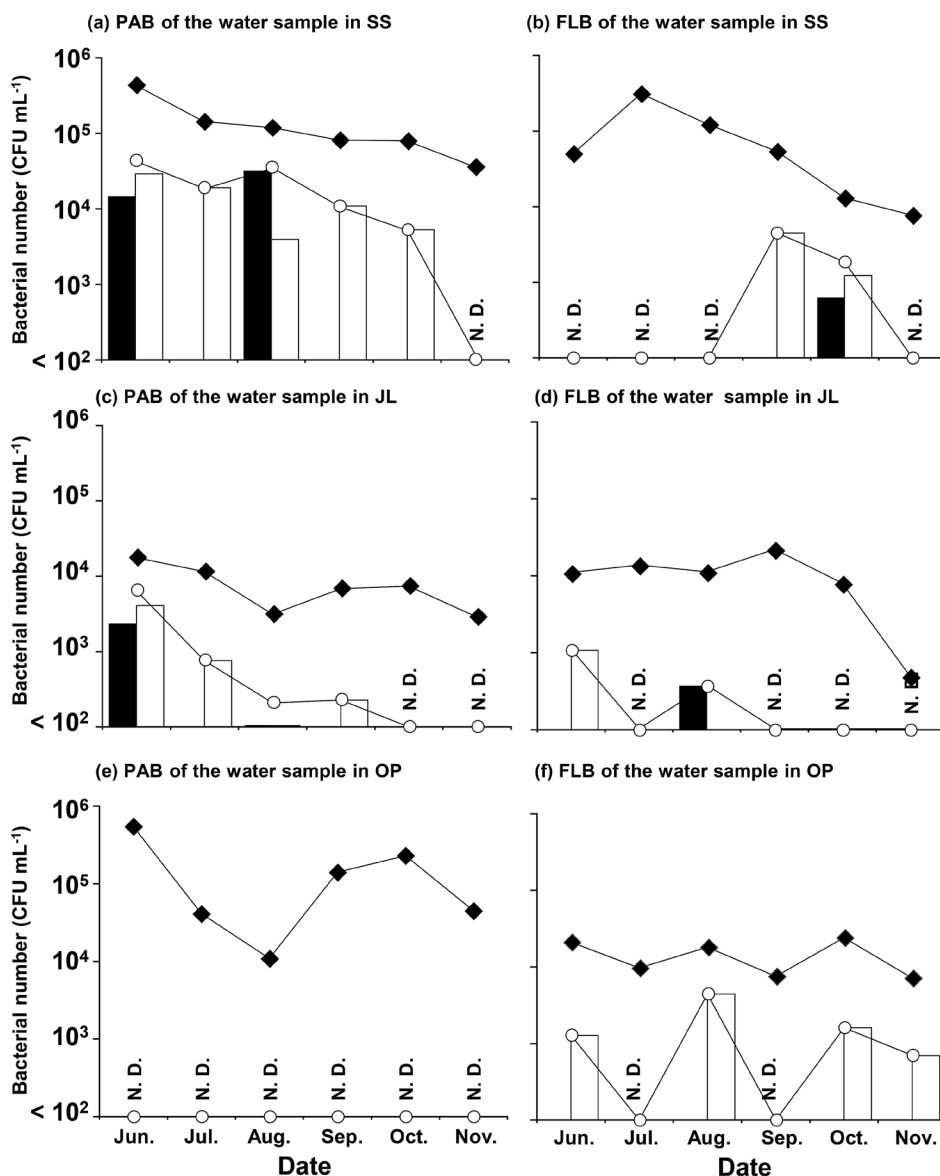


Fig. 7. Changes in the numbers of cyanobactericidal bacteria (black bars), growth-inhibiting bacteria (white bars), sums of those bacteria (open circles) and viable bacteria (filled diamonds) detected from the water in Sansui (SS) (a, b), Junsainuma Lake (JL) (c, d) and Onuma Port (OP) (e, f) (Miyashita et al., 2018). Bacteria in water samples were fractionated into particle-associated bacteria (PAB > 3  $\mu\text{m}$ ) and free-living bacteria (FLB < 3  $\mu\text{m}$ ). ND, not detected. CFU, colony forming units.

図7 大沼国定公園のヒシの水草帯 SS (a, b) と JL (c, d), 及び大沼港 OP (e, f) より採取した湖水から検出された, 有毒藍藻 *Microcystis aeruginosa* に対する殺藍藻細菌 (黒のバー, PAB: a, c, e; FLB: b, d, f) と増殖阻害細菌 (白のバー, PAB: a, c, e; FLB: b, d, f), 殺藍藻細菌と増殖阻害細菌の和 (白丸), 及び生菌数 (黒菱) の密度の変動 (Miyashita et al., 2018). ND, 非検出. CFU, コロニー形成単位. PAB, 粒子付着細菌 (> 3  $\mu\text{m}$ ); FLB, 浮遊細菌 (< 3  $\mu\text{m}$ ).

下で推移した。地点 JL の浮遊細菌の阻害細菌は 6 月に  $1 \times 10^4$  CFU mL<sup>-1</sup> を記録したがその後は低い値で推移した。船着き場の OP では、粒子付着画分 (PAB) から殺藍藻細菌や増殖阻害細菌が検出されなかった。浮遊細菌の画分からは、湖水 1 mL 当たり約  $10^3 \sim 10^4$  CFU の値で検出された。

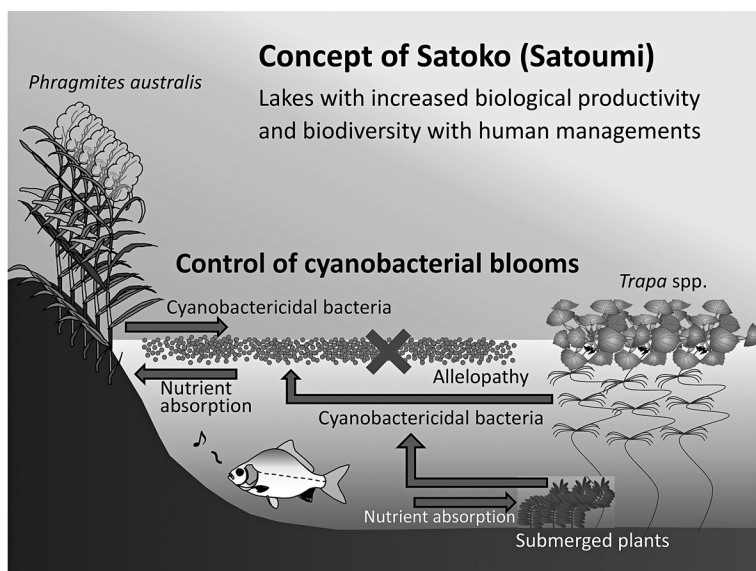
現場における *M. aeruginosa* の分布密度と殺藍藻細菌や増殖阻害細菌の密度の間には、負の相関関係が統計解析によって示された (Miyashita et al., 2018)。このことから、これらの細菌によって *M. aeruginosa* の個体群はコントロールされている事が強く示唆された。

#### 4. 将来展望

湖沼における水草と植物プランクトンの量の間には、拮抗的關係が古くから知られている (宝月ほか, 1960)。またスウェーデン南部の湖沼における長期観測データから、以下の事例が報告されている (Blindow et al., 1998)。栄養塩負荷量の小さい時期に湖は透明で植物プランクトンの生物量は小さく、可能な範囲で沈水植物が広く繁茂し、魚食魚が豊富であった。一方で栄養塩負荷が増大し富栄養化が進行すると植物プランクトンの生物量が急激に増加し、特に藍藻類の卓越によって湖水は濁りその結果沈水植物は消失し、プランクトン食魚類が優先したという。このように湖沼においては一般的に「透明な状態」と「濁った状態」という 2 つの安定状態が存在している (例えば Scheffer et al., 2001; Scheffer and Jeppesen, 2007; Schallenberg and Sorrel, 2009)。しかしながら一方で、濁った状態の湖で水草の繁茂している場所では部分的に「透明な状態」が観察される事もある (Scheffer et al., 1994)。このような拮抗關係の機構として、水生植物によるアレロパシーが提唱されている (宝月ほか, 1960; Nakai et al., 2000)。

水草、特に浮葉植物ヒシと抽水植物ヨシに注目して、表面のバイオフィーム中に生息する殺藍藻細菌や増殖阻害細菌の存在について、今回紹介を行った。殺藍藻細菌は活発に有毒藍藻 *Microcystis aeruginosa* や有害な悪臭藍藻 *Dolichospermum crassum* 等を殺滅する事が、二者培養実験によって実証されている (小島ほか, 2016; Shimizu et al., 2017; Miyashita et al., 2018)。そしてヨシ帯の水を 1/100、あるいは 1/1000 に希釈して天然のアオコ (*M. aeruginosa* 主体) に添加すると、アオコが著しく減少する事も確認されている (Table 1, Imai et al., 2014)。またアレロパシーによってアオコを抑制する為には、相当に多い水草の存在が必要である (宮下, 2018)。以上から、水生植物と植物プランクトンの量的な拮抗關係を起こしている機構として、水草の表面のバイオフィーム中に生息する膨大な密度の殺藍藻細菌や増殖阻害細菌の作用が新たに提唱出来る。今後、更なる事例研究を重ね、データを蓄積してアレロパシーと比較しつつ実証して行く事が望まれる。

我が国の沿岸海域において望ましい管理の考え方として「里海」の構想が提案されている (柳, 2006)。これは沿岸の環境に人手を加える事により、生物多様性や生物生産を高くするものである。そして、藻場やアマモ場には殺藻細菌が膨大に生息しそれらの供給源



**Fig. 8.** Concept of “Sato-Umi” initiatives in Lake System such as Lake Onuma. The management of water plants is proposed to be a key process in Sato-Umi.

**図 8** 湖沼生態系における“里湖”の概念. 水草の活用と管理を里湖の中の重要なプロセスとして提案する.

となっている事から，有害有毒な赤潮を減らし，過剰な基礎生産に起因する貧酸素水塊の抑制を目指し，里海構想の一環として藻場やアマモ場の造成を積極的に進めて行く事が提案されている (Imai, 2015; Imai et al., 2017). 湖沼の生態系においても，アオコの発生を抑制し，生物多様性を高くし魚介類の生産性を向上させる事を目標として，人手を入れる「里湖」の考え方を導入する事を提案したい (Fig. 8). ヨシ帯の保全や修復，水生植物の適正な管理は，有害有毒なアオコの発生を予防して生物多様性を維持し，ワカサギ，フナ，モロコ等の有用生物の生産性を上げるだけでなく，前述した様な湖水の毒化に対してその防止が期待出来ることから，水資源の確保にも貢献すると思われる. このようなメリットを考慮するならば，一定の予算措置を伴う湖沼管理でも，それに見合う価値を湖沼は人に与えていると考えられる. 適切に人間が自然と関わり，手を加えて管理する事を通じて，後世に健全な湖沼を残していく事は大切な務めと言えよう.

#### 引用文献

- Blindow, I., Hargeby, A. and Anderson, G. (1998) Alternative stable states in shallow lakes – what causes a shift?: In: Jeppesen, E., Sondergaard, M. and Christoffersen, K. (eds.) The structuring role of submerged macrophytes in lakes, Springer, Berlin, 353–368.
- Codd, G. A. (2000) Cyanobacterial toxins, the perception of water quality, and the prioritisation of eutrophication control: *Ecological Engineering*, **16**, 51–60.
- 大洞裕貴・宮下洋平・小林淳希・織田さやか・田中邦明・山口 篤・今井一郎 (2018) アオコ原因

- 種 *Microcystis aeruginosa* と水中および水草ヒシの殺藻・増殖阻害細菌の季節変動：藻類, **66**, 111-117.
- 宝月欣二・岡西良治・菅原久枝 (1960) 植物プランクトンと大型水生植物との拮抗関係について：陸水学雑誌, **21**, 124-130.
- 今井一郎 (2010) ヨシ帯に由来するアオコ抑制微生物の生理生態学的研究：IFO Research Communication, **24**, 201-212.
- 今井一郎 (2011) 有害有毒赤潮の生物学 (15) 殺藻細菌による赤潮プランクトンの殺藻機構-1：海洋と生物, **33**, 254-259.
- Imai, I. (2015) Interactions between harmful algae and algicidal and growth-inhibiting bacteria associated with seaweeds and seagrasses. In: Ohtsuka, S., Suzaki, T., Horiguchi, T., Suzuki, N. and Not, F. (eds.) *Marine Protists: Diversity and Dynamics*, Springer, Tokyo, 597-619.
- Imai, I. and Yamaguchi, M. (2012) Life cycle, physiology, ecology and red tide occurrences of the fish-killing raphidophyte *Chattonella*: *Harmful Algae*, **14**, 46-70.
- Imai, I., Kido, T., Yoshinaga, I., Ohgi, K. and Nagai, S. (2013) Isolation of *Microcystis*-killer bacterium *Agrobacterium vitis* from the biofilm on the surface of the water plant *Egeria densa*. In: Pagou, P. and Hallegraeff, G. (eds.) *Proceedings of the 14th International Conference on Harmful Algae ISSHA and IOC-UNESCO*, 150-152.
- Imai, I., Ohgi, K., Mizuhara, S., Yamaguchi, A. and Kaeriyama, M. (2014) Control of *Microcystis aeruginosa* bloom by waters from reed community and water plant bed. In Kim, H.G., Reguera, B., Hallegraeff, G.M., Lee, C.K., Han, M.S. and Choi, J.K. (eds.) *Proceedings of the 15th International Conference on Harmful Algae*. ISSHA, 184-187.
- Imai, I., Inaba, N. and sakami, T. (2017) Environmentally friendly strategies for the prevention of harmful algal blooms using algicidal bacteria associated with seagrass beds. In: Proenca, L.A.O. and Hallegraeff, G.M. (eds.) *Marine and Fresh-water Harmful Algae. Proceedings of the 17th International Conference on Harmful Algae*. ISSHA, 160-165.
- Inaba, N., Trainer, V. L., Onishi, Y., Ishii, K.I., Wyllie-Echeverria, S. and Imai, I. (2017) Algicidal and growth-inhibiting bacteria associated with seagrass and macroalgae beds in Puget Sound, WA, USA: *Harmful Algae*, **62**, 136-147.
- Jančula, D. and Maršálek, B. (2011) Critical review of actually available chemical compounds for prevention and management of cyanobacterial blooms: *Chemosphere*, **85**, 1415-1422.
- 小林淳希・仲村康秀・宮下洋平・大洞裕貴・今井一郎 (2018) 渡島大沼において発生した溶藻性原生生物 *Asterocaelum* sp. の乳白色ブルーム：陸水学雑誌, **79**, 109-117.
- 小島千里・宮下洋平・萩原 匠・山口 篤・今井一郎 (2016) 北海道大沼国定公園内の湖沼群におけるヨシ由来の細菌によるアオコ発生制御の可能性：北海道大学水産科学研究彙報, **66**, 19-28.
- Li, Z., Lin, S., Liu, X., Tan, J., Pan, J. and Yang, H. (2014) A freshwater bacterial strain, *Shewanella* sp. Lzh-2, isolated from Lake Taihu and its two algicidal active substances, hexahydropyrrolo [1, 2-a] pyrazine-1, 4-dione and 2, 3-indolinedione: *Applied Microbiology and Biotechnology*, **98**, 4737-4748.
- Liu, G., Fan, C., Zhong, J., Zhang, L., Ding, S., Yan, S. and Han, S. (2010) Using hexadecyl trimethyl ammonium bromide (CTAB) modified clays to clean the *Microcystis aeruginosa* blooms in Lake Taihu, China: *Harmful Algae*, **9**, 413-418.
- 宮下洋平 (2018) 浮葉植物 *Trapa japonica* を活用したアオコ防除に関する研究：北海道大学博士学位論文, 北海道大学.
- Miyashita, Y., Hagiwara, T. and Imai, I. (2018) The existence of cyanobactericidal bacteria and growth-inhibiting bacteria on water plants in Lake Ohnuma, Japan: *Limnology*, <https://doi.org/10.1007/s10201-018-0542-6>
- Nakai, S., Inoue, Y., Hosomi, M. and Murakami, A. (2000) Growth inhibition of blue-green algae (*Microcystis aeruginosa*) by *Miriophyllum specatum*-releasing four polyphenols: *Water Research*, **34**, 3026-3032.
- 中村剛也・渡邊琴文・石川可奈子・熊谷道夫・宮原裕一・犬塚良平・横田憲治・小熊恵二・朴 虎東 (2013) 琵琶湖磯漁港のアイガモ斃死試料中の藍藻毒素 microcystin-LR の蓄積：日本鳥学会誌,

- 62, 153-165.
- Park, J.H., Yoshinaga, I., Nishikawa, T. and Imai, I. (2010) Algicidal bacteria in particle-associated form and in free-living form during a diatom bloom in the Seto Inland Sea, Japan: *Aquatic Microbial Ecology*, **60**, 151-161.
- Sakami, T., Sakamoto, S., Takagi, S., Inaba, N. and Imai, I. (2017) Distribution of three algicidal *Alteromonas* sp. strains in seagrass beds and surrounding areas in the Seto Inland Sea, Japan: *Fisheries Science*, **83**, 113-121.
- Schallenberg, M. and Sorrel, B. (2009) Regime shifts between clear and turbid water in New Zealand lakes: environmental correlates and implications for management and restoration: *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **43**, 701-712.
- Scheffer, M. and Jeppesen, E. (2007) Regime shifts in shallow lakes: *Ecosystems*, **10**, 1-3.
- Scheffer, M., van den Berg, M., Breukelaar, A., Breukers, C., Coops, H., Coops, H. and Meijer, M.L. (1994) Vegetated areas with clear water in turbid shallow lakes: *Aquatic Botany*, **49**, 193-196.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C. and Walker, B. (2001) Catastrophic shifts in ecosystems: *Nature*, **413**, 591-596.
- Shimizu, T., Oda, T., Ito H. and Imai, I. (2017) Isolation and characterization of algicidal bacteria and its effect on a musty odor-producing cyanobacterium *Dolichospermum crassum* in a reservoir: *Water Science & Technology: Water Supply*, **17**, 792-798.
- Steffen, M.M., Davis, T.W., McKay, R.M.L., Bullerjahn, G.S., Krausfeldt, L.E., Stough, J.M.A., Neitzey, M.L., Gilbert, N.E., Boyer, G.L., Johengen, T.H., Gossiaux, D.C., Burtner, A.M., Palladino, D., Rowe, M.D., Dick, G.J., Meyer, K.A., Levy, S., Boone, B.E., Stumpf, R.P., Wynne, T.T., Zimba, P.V., Gutierrez, D. and Wilhelm, S.W. (2017) Ecophysiological examination of the Lake Erie *Microcystis* bloom in 2014: Linkages between biology and the water supply shutdown of Toledo, OH: *Environmental Science & Technology*, **51**, 6745-6755.
- 高野敬志・石川 靖・三上英敏・伴 修平・今田和史・安富亮平・竹内勝巳 (1998) 渡島大沼, 小沼, 蓴菜沼の底泥表面から抽出されたリン濃度と植物プランクトン現存量: 北海道衛生研究所所報, **48**, 55-60.
- 武田育郎 (1993) 水質環境解析 (その3) - 非定常汚濁負荷量の推定 - : 農業土木学会誌, **61**, 1153-1158.
- Yi, Y. L., Yu, X. B., Zhang, C. and Wang, G. X. (2015) Growth inhibition and microcystin degradation effects of *Acinetobacter guillouiae* A2 on *Microcystis aeruginosa*: *Research in Microbiology*, **166**, 93-101.
- 柳 哲雄 (2006) 里海論: 恒星社厚生閣, 東京, 104p.
- Yoshimura, T., Kudo, I., Yamada, M. and Matsunaga, K. (2000) Change in the water quality in lake Ohmuna, Hokkaido, Japan: a composition of 1977 and 1996: *Limnology*, **1**, 63-68.