

琵琶湖における生態系レジームシフトに関する先導的研究

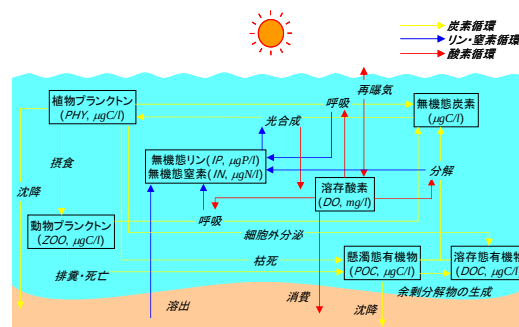
要約

1. はじめに

琵琶湖では、すでに地球温暖化の影響が顕在化しているといわれている。その一つが琵琶湖の水温の上昇である（遠藤ら, 1999; 速水ら, 1999）。琵琶湖の水温が上昇すると、冬に十分湖水が冷やされず、表面の水と底の水が十分混ざらなくなる可能性が考えられる。このこと

本報告では、平成18年度開始のプロジェクトの一年目の成果を紹介する。

2.1 はじめに



地球温暖化が琵琶湖に与える影響を解析するために、これまでに琵琶湖の3次元の流動場サブモデルと生態系のサブモデルを結合した数値モデルを構築し、数十年に

滋賀県琵琶湖環境科学研究所センター試験研究報告書第3号

わたるシミュレーションを実施し水質の季節変動を概ね再現できるようになった（北澤, 2005）。ただし、それぞれのサブモデルにおいてはパラメータの評価法が不十分であること、生態系サブモデルでは生態系の要素が十分組み入れられていないことなどいくつかの課題が残されていた。そこで、琵琶湖の水質変動を包括的に明らかにし、予測できるようにするために、サブモデルをさらに高度化し、互いのサブモデルをより緊密に結合させていくこととした。

2.2 数値シミュレーションモデルの概要

流動場サブモデルは、3次元モデルにおける基礎方程式あるいは鉛直1次元モデルに、Mellor-Yamada レベル2.5モデル (Burchard and Petersen, 1999) による乱流モデルを組み合わせたものとし、陸地との境界での境界条件などを考慮して構築してある。

一方、生態系サブモデルでは、物質循環、あるいは食物連鎖を簡略化したものを想定したモデルを構築した（図2-1；細田・細見, 2002；北澤, 2004）。四角で囲まれている変数は湖沼生態系の構成要素として取り扱う変数（状態変数と呼ぶ）であり、本モデルでは、植物プランクトン、動物プランクトン、懸濁態有機物、溶存態有機物、無機態リン、無機態窒素、溶存酸素を状態変数としている。本報では、動植物プランクトンの種構成を考慮することが大きな目的であるため、植物プランクトン、動物プランクトンは複数の状態変数に分割することが可能となっている。それぞれの状態変数の現存量は、単位体積あたりの炭素、リン、窒素、酸素の諸量に換算された値で表されることとする。有機物としては、モデルで考慮されている状態変数の他に、バクテリアや高次の生物である魚類などを考慮すべきであるが、本モデルでは定式化やパラメータ値に関する知見が不十分なため、状態変数とはしていない。ただし、バクテリアの呼吸活動に伴う栄養塩放出、酸素消費の機構は有機物の分解過程に含められ、魚類による動植物プランクトンの捕食効果は、動植物プランクトンの死亡速度に含められている。また、無機物としては、植物プランクトンの光合成を制限しやすい元素を選択すべきであり、本研究では無機態リンと無機態窒素を考慮することとした。水中に豊富に存在すると思われる無機態炭素と、珪藻の光合成に用いられる珪酸態珪素、及び必須微量元素金属類は状態変数としていない。

2.3 数値シミュレーションの実施結果

20年間の長期数値シミュレーションを実施した結果、水質の経年変動について計算値が得られた。これと実際

の観測値とを比較、検証したところ、以下のとおりであった。

- (1) 数値シミュレーション結果では、温暖化により鉛直混合が弱くなると、年最低溶存酸素濃度が低下する傾向が見られた。これは、湖面冷却が弱いことによって湖水の鉛直混合が遅れ、表層から底層への酸素供給が遅れることが原因であると考えられる。
- (2) 数値シミュレーション結果では、鉛直混合が弱くなると、湖内の有機物、栄養塩の濃度が上昇し、富栄養化する傾向にあることが分かった。これは、冬季の鉛直混合が弱い場合は、底層にたまった有機炭素や栄養塩類がなかなか表層まで輸送されず、底層に滞留する時間が長いためであると考えられる。
- (3) 底層の溶存酸素濃度については、冬季が温暖な場合は溶存酸素濃度が低くなる傾向にあることは観測値と計算値とで概ね対応していたが、年最低溶存酸素濃度については、観測値において必ずしも温暖化と低酸素化が対応していない場合も見られた。これは、単に湖水の物理的な鉛直混合による影響のほかに、生物種の変遷などによる影響が現れたものと考えることができる。底層の溶存酸素濃度は、有機物の沈降速度と分解速度に支配されるが、特に有機物の沈降速度は、その生成原因となった植物プランクトンの種類によっても異なるため、より詳細な検討が必要である。

次に鉛直一次元の流動場－生態系結合数値モデルを用いて、植物プランクトン群集を2種類に分割した場合の数値シミュレーションを実施した。数値シミュレーションは、2種類の植物プランクトンが全く同じ場合、栄養塩濃度に対する応答が異なる場合、光合成に対する最適光量が異なる場合、沈降速度が異なる場合の4通りの条件で行われた。その結果は以下の通りである。

- (1) 栄養塩濃度に対する応答を変化させた場合は、栄養塩摂取の半飽和定数が小さい大型植物プランクトンが優占した。ただし、これは北湖沖合部を対象とした鉛直一次元数値シミュレーションであるため、栄養塩濃度が高い沿岸部においてはこの限りではない。半飽和定数が大きい小型植物プランクトンが増殖することも十分に考えられる。次に、光合成に対する最適光量を変化させた場合は、最適光量が小さい小型の植物プランクトンが優占する結果となった。また、植物プランクトンの濃度のピークは、湖面下15m近傍であり、表層では強光阻害を受けている可能性もある。ただし、小型の植物プランクトン濃度はかなり高

いため、大型の植物プランクトンに対する光の遮蔽効果、すなわち光合成の阻害効果が働いているものと考えられる。最後に、沈降速度を変更させた場合は、沈降しないものと仮定した小型の植物プランクトンが優占する結果となり、また植物プランクトンの濃度のピークは表層に見られた。さらに、比較的温暖であった1993年、1998年、2002年付近で小型の植物プランクトンの濃度が高くなっており、沈降速度を持つ大型の植物プランクトンは、乱流混合が弱いために表層近傍に留まれず、不利な状況にあったものと思われる。

- (2) 溶存酸素濃度の鉛直分布の経年変化を比較してみると、大型の植物プランクトンが優占した場合と、沈降速度を持たない小型の植物プランクトンが優占した場合は、底層の溶存酸素濃度が相対的に高めである様子が見られた。前者の場合は、湖内全体の一次生産力が低くなっており、後者については優占していた小型の植物プランクトンが沈降速度を持たないため、湖底への有機物フラックスが減少する結果となった。

3. プランクトンに焦点をあてた生態系レジームシフトの解析

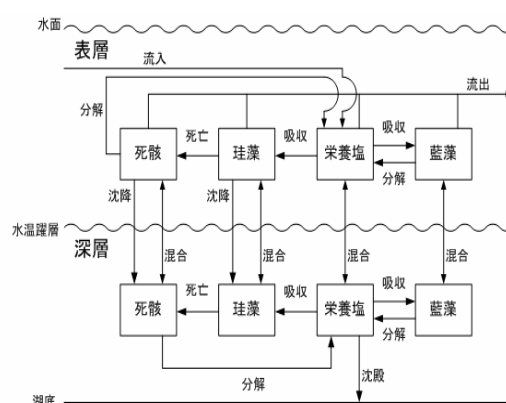
3.1 背景

生態系の状態の変化には、環境要因の緩やかな変化にもかかわらず、不連続かつ非可逆的な、いわゆるカスτροφフィックな遷移が起こるケースがあることが、近年次々と報告されている。このことから、生態系管理において従来の認識に加えて新たな視点の導入が必要であると指摘されてきている。このカスτροφフィックな遷移は、レジームシフトとも呼ばれる。このような遷移では、現時点で生態系が健全な状態であったとしても、環境のわずかな変化によって、近い将来に好ましくない状態へと急速に変化してしまう可能性がある。さらに、変化の非可逆性により履歴現象が起こり、好ましくない状態に変化したとき、環境要因が元の値に戻っても、生態系の状態は前の好ましい状態へは戻らず、好ましくない状態にとどまったままとなってしまう。このように、生態系レジームシフトは、従来の生態系の変化の理解の枠を超えた現象であると同時に、生態系の管理の点からも十分理解しておく必要がある。しかし、このようなレジームシフトの現象は頻繁に起こる現象ではないので、実際のデータの蓄積が少ないことや、操作実験などを行うことが困難なため予測が非常に困難であることなどが、生態系の管理上で大きな問題となっている。そこで、琵琶湖を念頭においた数理生態モデルを構築し、その解

析からレジームシフトの可能性を探ることとした。

3.2 数理生態モデルの概要

湖沼におけるレジームシフトに関する研究は、主に浅い湖の事例が取り上げられてきた。例えば、Schefferら(2003)は、浅い湖において基礎生産者である水草と植物プランクトンの交替がカタストロフィックな遷移をおこすレジームシフトについて述べている。琵琶湖においても、水深の浅い南湖については既存のレジームシフトの例を当てはめて解析していくことができると思われるが、水深の深い北湖にあてはまるような研究例はほとんどない。しかし、栄養塩の動態によっては琵琶湖において植物プランクトンの動態が急激に変化することが報告されている(Yoshiyama & Nakajima, 2002)。さらに、琵琶湖北湖では、近年冬季の鉛直混合の弱まりを示唆する観測結果が得られている(例えば深層での栄養塩の増加など)。その影響を解析するため、ここでは、鉛直混合の弱まりによる栄養塩回帰の変化が、表層の植物プランクトン群集に与える影響を解析するための数理生態モデルを構築した。



数理生態モデルでは、藻類二種(珪藻と藍藻)が鉛直二層に分布し、生長・死亡・沈降を行い、光の十分ある表層で栄養塩を吸収し、光の届かない深層では分解が卓越すると設定した。また、表層と深層の混合率を、季節変化を持たせて与えることによって、冬季循環の強さを表現した。

3.3 解析結果

平成18年度に構築した数理生態モデルでは、藍藻と珪藻といった単純な2種生物系においても、水界の鉛直構造を考慮することと、栄養塩と光といった2種類の資源を考慮することによって、優先種の交替が不連続に起こることの再現に成功した。

大まかにいうと2種藻類の密度は次のようになった。

- (1) 栄養塩負荷量が多く鉛直混合率が小さいと、藍藻が優勢となり珪藻は極端に低密度となる（あるいは絶滅する）。
- (2) 栄養塩負荷量が少なく鉛直混合率が小さいと、珪藻が優勢となり藍藻は極端に低密度となる（あるいは絶滅する）。
- (3) 栄養塩負荷量が多く鉛直混合率が大きいと、藍藻と珪藻は共存する。
- (4) 栄養塩負荷量が少なく鉛直混合率が大きいと、珪藻が優位となる（その挙動については、今後詳しく調べる必要がある）。

パラメーターを変化させた場合の安定解の不連続な変化は上の(1)と(2)の間で変化させた場合、(1)と(3)の間で変化させた場合でみられた。

4. 琵琶湖の長期観測データの解析

4.1 はじめに

琵琶湖の長期観測データを解析すると、1980年代半ばを前後して湖の中のいろいろな観測項目が大きく様相を変えていることが浮かび上がってくる。例えば、琵琶湖深底部に生息するアナンデルヨコエビの生息密度はこの時期を境に急激に7倍前後増加している。このような変化は従来の線形モデルによる統計解析では扱うことが難しく、レジームシフト的な現象ととらえて非線形モデルによる解析を行うほうが当てはまりがよい (Ishikawa & Urabe, 2004)。琵琶湖の長期観測データにおいて十分解析できていない事象は少なくないが、レジームシフトに代表される非線形な現象と捉えて解析していくことは、琵琶湖の理解の発展につながるものと考えられる。そこで、琵琶湖の長期観測データを収集、最新の研究事例について情報を集めるとともに、非線形モデルによる解析を予備的に実施し、琵琶湖においてレジームシフトのような急激な変化が起こった時期、変化が起こった項目について推定し、そのメカニズムに解明のための基礎資料とすることとした。

4.2 長期データの非線形解析の結果

滋賀県水産試験場ならびに滋賀県立衛生環境センターにおいて実施されている、毎月の観測のデータを元に解析を行っている。長期的なデータの解析においては、項目によっては観測されていない時期が存在するために、その部分を類推する解析が必要となる。その一例を紹介する。図4-1上段は透明度の逆数の経年変化であるが、これは1980年代から測定されたクロロフィル濃度とよい相

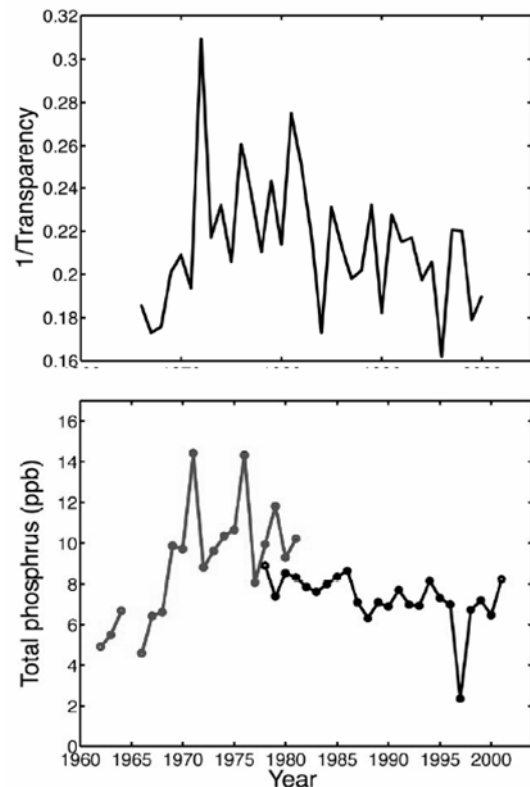


図4-1 透明度の逆数（上段）と全リン濃度（下段）の経年変化

関を示す。また、水中のクロロフィル濃度と相関が高いと考えられる全リン濃度は、県の機関では1970年代後半から測定されているが、それ以前に測定された京都大学化学教室（藤永・堀, 1982）による値（図4-1下段薄線）と並べると、よく一致する。これをクロロフィル濃度の代替パラメーターとして透明度の逆数と比較すると、その経年変化パターンがよく一致することがわかる。このようにして、観測されていない項目についてどのように類推するかを検討しながら、琵琶湖生態系の変化を記述していくことが、解析の糸口となる。

図4-2は、動物プランクトンの試料のうち、植物食のプランクトンについて、各種類の経年変化を主成分分析によって解析した結果である。この解析は、植物食のプランクトンの種構成についての変化と考えてよい。主成分分析の第一成分 (PCA1) は、1970年代半ばに突如大きな値を示し、1980年代半ばに減少し、負の値で推移して現在に至っている。このパターンについては、1970年代半ばの変化は全リンや透明度の変化がピークを迎えた時期であり、富栄養化の影響である可能性が考えられた。このほか、植物プランクトンの経年変化や、水質についてのデータについて解析を進めているところである。

5. 琵琶湖の立体的な観測

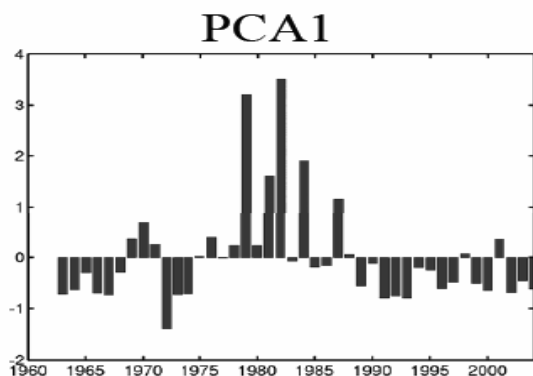


図4-2 植食性動物プランクトンの種構成の主成分分析.
縦軸は解析によって得られた主成分(PCA1)

5.1 はじめに

実験調査船「はっけん号」による琵琶湖の観測では、これまでに高精度鉛直プロファイラー (F-Probe) や自律型潜水ロボット「淡探」など、最新の技術を取り入れてきた。

本プロジェクトでは、ドップラー流向流速計 (ADCP, RD Instruments) による湖流の測定、計量魚群探知機 (KFC-3000, カイジョーソニック) による生物資源量の測定および多波長蛍光光度計 (Fluoro-Probe, BBE) による植物プランクトンの現存量測定を実施するために定期観測を行った。また、自律型潜水ロボットによる観測を実施することによって、従来の点的観測に加え、線的あるいは面的な形で水質・生物分布の観測を行った。

5.2 観測の概要

平成18年度は、定期観測の結果の集積に努めた。定期観測では、東西測線を5ライン設置し、ドップラー流向流速計による4層の流向流速の観測、計量魚群探知機によるエコー強度の測定、多波長蛍光光度計による表層水のクロロフィル種別の濃度測定を行った。また、安曇川沖測線 (Line7) 上の5点で、深さ方向の観測を行い、紫外線放射プロファイラーと多波長蛍光光度計、およびF-Probeを用いて、光の減衰、クロロフィル種別の鉛直分布、水温、溶存酸素濃度などの鉛直分布について測定を行った。定期観測での観測例を図5-1に示す。観測時には、プランクトンの採集も行った。プランクトンの試料は現在計数、解析を行っており、得られた結果と、多波長蛍光光度計によるクロロフィルの測定や計量魚群探知機によるエコー強度の測定と比較し、これらの観測手法をプランクトンの現存量推定として実用化するための検討を進めていく。

5.3 暖冬による全循環の異変

2007年初頭は、記録的な暖冬であり、湖水の鉛直混合の

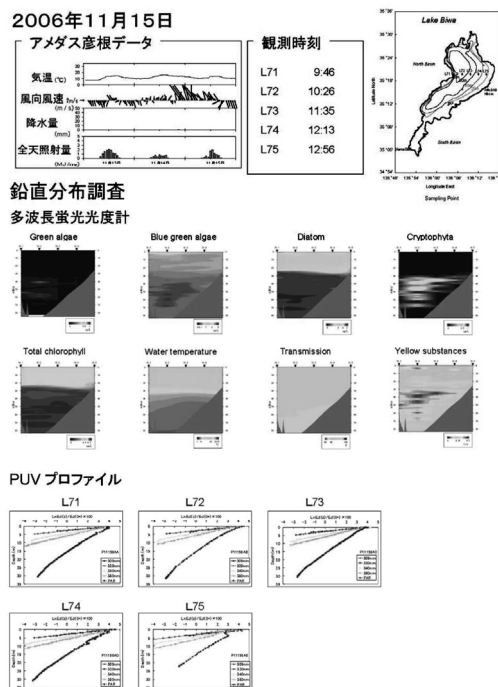


図5-1 琵琶湖定期観測での観測例

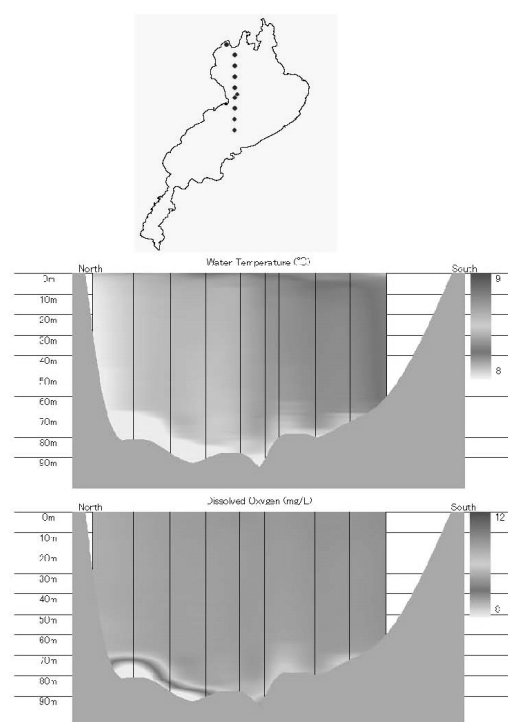


図5-2 溶存酸素濃度低水塊

様相を詳細に記録するために、定期観測で予定していた地点に加えて、北湖第一個盆を中心とした観測を加えた。

これらの観測の結果、3月中旬まで深層に溶存酸素濃度が低い水塊の存在が認められた (図5-2)。3月中旬に

うってかわって寒波が押し寄せ、鉛直混合が進んだ結果と思われるが、第一个盆の溶存酸素濃度は相当回復した。しかし、水温と溶存酸素濃度の鉛直分布を見ると、深い層では湖底近傍に表層とは若干性質の異なる水塊の存在が浮かび上がってきた。平成19年度は引き続きこの水塊に着目し、琵琶湖の観測を実施している諸機関と情報交換を行いながら状況の把握に努めている。

6. まとめ

本プロジェクトの初年度の結果をまとめると次のとおりである。

1. 鉛直混合の遅れが溶存酸素濃度の低下を促進するなど、水温上昇が沖帯生態系に与える影響についての長期シミュレーションによる解析結果が得られた。
2. 数理生態モデルを構築し、鉛直混合が弱まることにより、プランクトンの競争関係が変化し、優占種の交替がおこる可能性を示せた。
3. 琵琶湖の長期変化のデータを収集し、解析を行った。非線形解析の有効性を確認した。
4. 琵琶湖の立体的な観測を定期的に行い、解析に必要なパラメータの実測値を集積した。さらに、2007年初頭の暖冬の影響で鉛直混合が遅れたことを実測した。

謝辞

琵琶湖のデータの解析には、滋賀県水産試験場のデータ、琵琶湖環境科学研究センター、京都大学化学教室の長期観測データを用いました。長期観測を実施してきた関係者のみなさま、観測員の尽力で高度な調査ができました。ここに記して感謝いたします。

引用文献

- Burchard, H. and O. Petersen (1999) : Models of turbulence in the marine environment - a comparative study of two-equation turbulence models, *Journal of Marine Systems*, Vol. 21 : 29-53.
- 遠藤修一・山下修平・川上委子・奥村康昭 (1999) : びわ湖における近年の水温上昇について. *陸水学雑誌* 60: 223-228.
- 藤永太郎・堀智孝 (1982) : 琵琶湖の環境化学. 日本学術振興会.
- 細田尚・細見和彦 (2002) : 琵琶湖北湖の水質鉛直分布の季節変化に関する簡易モデルと温暖化の影響への適用. *河川技術論文集*, 第48巻 : 495-500.
- 速水祐一・藤原建紀 (1999) : 琵琶湖深層水の温暖化 海の研究8: 197-202.
- Ishikawa, T, T. Narita, & J. Urabe (2004): Long-term changes

in the abundance of *Jesogammarus annandalei* (TATTERSALL) in Lake Biwa. *Limnology & Oceanography* 49: 1840-1847.

北澤大輔 (2004) : 3次元生態系モデルによる溶存酸素分布の数値計算. 平成15年度琵琶湖研究所委託研究報告書. 琵琶湖全循環モデル : 21-61.

Scheffer, M. and S.R. Carpenter (2003): Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 648-656.

Yoshiyama, K. and H. Nakajima (2002): Catastrophic Transition in Vertical Distributions of Phytoplankton: Alternative Equilibria in a Water Column. *Journal of theoretical Biology*, 216: 397-408.