

D-0804 温暖化が大型淡水湖の循環と生態系に及ぼす影響評価に関する研究

(3) 温暖化が物質循環と水質に及ぼす影響評価に関する研究

東京大学大気海洋研究所

海洋化学部門 生元素動態分野

永田俊・宮島利宏・吉山浩平

平成20～22年度累計予算額：62,688千円（うち、平成22年度予算額：19,528千円）

予算額は、間接経費を含む。

[要旨] 温暖化が大型湖沼の水質に及ぼす影響を評価し、その影響メカニズムを理解することは、適応策や緩和策の立案のうえで重要な課題である。本サブテーマでは、温暖化に伴う大型淡水湖の水質変動を予測するうえで鍵になるプロセスでありながら、不明の点が多く残されている、深水層における酸素の消費と、湖底堆積物からの栄養塩類の溶出という二つのプロセスに着目した。特に、嫌気的な堆積物からのリンの溶出フラックスの実験的な解析を行うことで、深水層の低酸素化が、内部負荷をどの程度増大させるかについての評価を行った。また、温暖化が水質に及ぼす影響を評価するうえでの概念枠組みの検討を進め、深水層の溶存酸素濃度の変動予測のための汎用モデルを提案した。更に、本研究プロジェクトの総括班として各サブテーマの研究成果のとりまとめを行い、得られた成果の統合的な発信を進めた。主な成果は以下のとおりである。(1) 不攪乱堆積物コアを用いた琵琶湖堆積物の培養実験の結果から、直上水が嫌気的な条件下における、堆積物からのリンの溶出フラックスを明らかにした。このデータから、温暖化に伴う深水層の低酸素化が、リンの内部負荷をどの程度増大させるのかを評価した。以上の結果は、サブテーマ(1)が開発を進めた3次元流れ場—生態系結合数値モデルのパラメータ設定に反映させ、予測精度の向上を達成した。(2) 深水層における酸素消費過程を記述する汎用性の高い鉛直1次元モデルの開発と適用を進め、木崎湖における長期データを用いた解析から、水中における酸素消費と、湖底堆積物の酸素消費の年々変動の支配要因が大きく異なることを明らかにした。(3) 本プロジェクトの成果を発信するために、温暖化が湖沼の物理過程と生態系に及ぼす影響に関する新たな知見と、それをふまえた湖沼管理の在り方についての提言を「温暖化の湖沼学」と題した成書にまとめた（京都大学学術出版会より出版予定）。

[キーワード] 湖底堆積層、物質循環、栄養塩回帰、貧酸素化、湖沼汎用モデル

1. はじめに

温暖化が大型湖沼の水質に及ぼす影響を正確に評価することは、適応策や緩和策の立案のうえで最も重要な課題のひとつである。仮に水質が悪化することが予測された場合、負荷削減の強化等による水質の改善のための措置を講ずることが政策的な選択肢になりうるが、その場合、緊急度の判定や、費用対効果の評価のうえで、科学的な判断材料の提示が不可欠である。本研究が主要な対象とする琵琶湖の場合、流域からの栄養塩類の負荷状況については、かなりの知見が蓄積

されてきており、詳細な流域負荷モデルも構築されている。しかし、温暖化によって琵琶湖の循環の仕組みが変化した場合に、水質がどのように変化するかを予測するためには、流域からの負荷の現状を把握するだけでは不十分である。湖内での栄養塩類の循環とそのメカニズムを踏まえた、高精度の生態系・水質モデルを構築し、琵琶湖生態系の応答と水質変化の可能性を評価することが不可欠になる。本サブテーマでは、大型淡水湖の水質変動を予測するうえで鍵になる湖内循環プロセスである、湖底堆積物からの栄養塩類の溶出と、深水層における酸素の消費過程に着目して研究を進めた。

水温躍層が発達する湖沼においては、湖外からの栄養塩類の負荷（外部負荷）の増大による富栄養化が、深水層における酸素消費の活発化と堆積物の酸化還元電位の低下を引き起こし、それが堆積物からのリンの溶出（内部負荷）を加速するというメカニズム（リン循環のフィードバック）が存在することが示唆されている¹⁾。1980年代以降、我が国や欧米の多くの湖沼では、富栄養化を抑止する対策がとられたこともあり、全リン・全窒素濃度やクロロフィルa濃度を指標とした場合に、富栄養化から貧栄養化へと、その長期トレンドが逆転した湖沼も多い。その一方で、気候変動に伴う夏季の成層強化や冬季鉛直混合の弱体化が、湖底への酸素供給フラックスを低下させ、そのことが、深水層の無酸素化と内部負荷の加速へとつながる可能性が新たな問題として浮かびあがっている。大型一回循環湖である琵琶湖では、現状においては、深水層は概ね有酸素環境（平均溶存酸素濃度 $> 6 \text{ mg L}^{-1}$ ）に保たれている。しかし、2007年の暖冬イベントに際して、冬季鉛直混合の開始が遅れ、湖底近傍の溶存酸素濃度の回復が例年よりも1カ月も遅延するという現象が観測されている。このような事実を踏まえ、今後の気候変動予測シナリオの基で、同湖の湖底酸素環境の急激な悪化の可能性やそれに伴う内部負荷の変化やリン循環のフィードバックを評価することが焦眉の課題となっている。

既往研究において、リンの溶出は、「堆積物の酸化還元電位の低下に伴い、水酸化鉄に結合したリンが脱着する」というメカニズムで引き起こされることが示唆されている¹⁾。しかし、堆積物中の微生物群集がリン溶出フラックスを複雑に制御することや、酸化還元状態とは無関係にリンの溶出が制御されるメカニズムが存在することなども指摘されており、水酸化鉄とリン酸イオンの脱着モデルの一般的な適用可能性については、まだ検討の余地が残されている^{2,3)}。特に注意すべきなのは、これまで、堆積物と直上水の間でのリンのフラックスの研究は、主に沿岸海域や小・中規模の湖沼においてなされてきたということである。琵琶湖をはじめとする大型淡水湖沼の深底部におけるリンの溶出に関する研究例は極めて乏しく、既存データに基づくリンの内部負荷過程のパラメータ設定が、琵琶湖の水質モデルにそのまま適用できるかどうかは明らかでない。そこで、本サブテーマでは、琵琶湖北湖の堆積物を用いた培養実験を実施することで、湖底の無酸素化に伴う内部負荷の促進の程度とメカニズムを解明することを目指した。平成20年度には、直上水中に溶存酸素が十分に含まれる条件下で実験を行い、現状の琵琶湖湖底からのリン溶出が実験的に再現できるかどうかの検討を行うとともに、実験条件や分析方法の妥当性を検証した。平成21～22年度には、直上水が嫌氣的な条件下での溶出過程の解析を進めた。これらの成果を総合し、湖底が無酸素化したときのリン内部負荷の上昇が、外部負荷に比べてどの程度の規模になるのかを評価した。

本サブテーマでは、琵琶湖以外の湖沼も考慮しつつ、汎用的に適用可能な水質予測モデルの構築を進めることも視野にいれて研究を進めた。サブテーマ（1）が開発した3次元の流れ場・生態

系数値モデルは、琵琶湖の将来予測にとっては極めて有効であるが、このような高精度のモデルを各地の湖沼のそれぞれについて構築することは現実的には難しい。富栄養化対策においては、湖沼の形状、滞留時間、リンの外部負荷といった限られたパラメータから構成されたシンプルなモデル（ボーレンバイダー・モデル）が有効に活用されているが、温暖化対策においても汎用性の高いシンプルな水質予測モデルの開発が必要である。本研究では、LivingstoneとImboden⁴⁾の鉛直1次元湖沼酸素消費モデルを汎用的な水質予測ツールとして用いることを検討し、これを琵琶湖の温暖化シナリオに適用した。また、木崎湖で得られている長期データにこのモデルを適用することで、深水層の酸素消費過程に対する富栄養化と水温変化の影響を解析した。

なお、本サブテーマは本推進費研究の総括班として、成果の統合と発信に関わる活動を進めた。本研究プロジェクトは、物理、化学、生物、モデリングを含む極めて学際的なチームによって推進されているため、メンバーの相互理解を促進することが重要な課題であると考えた。そこで研究期間中に合計14回の全体会議を開催して密接な情報交換を行うとともに、その際、各サブテーマの研究者が、研究内容に関する講義を行い、勉強会を開催することとした。この講義録等をもとに、それを大幅に加筆することにより「温暖化の湖沼学」と題する書物の共同執筆を進め、平成23年度科学研究費補助金成果公開促進費（学術図書）に応募をした。幸い、申請が採択されたため、本書を平成24年2月に京都大学学術出版会より出版する予定で準備を進めている。本書には、本推進費研究の主要な成果が盛り込まれており、今後の研究や施策検討の基礎資料として活用されることが期待される。

2. 研究目的

(1) 琵琶湖堆積物コアを用いた培養実験を行い、堆積物から直上水へのリン及びその他の各種栄養塩類の溶出フラックスを測定する。実験は、直上水が有酸素の条件下（現在の琵琶湖の状態を模す）と無酸素の条件下（温暖化が進行した状態を模す）で行う。有酸素条件の実験で得られた結果を、成層期の琵琶湖深水層におけるリン蓄積速度と比較し、現場でのリンの溶出が実験的に再現されているかどうかの検証を行う。無酸素条件下におけるリン溶出フラックスのデータを用い、琵琶湖が無酸素化した場合に、内部負荷が外部負荷に対してどの程度の寄与になるのかを定量的に評価する。また、得られたデータをサブテーマ（1）が開発する3次元流れ場・生態系結合数値モデルのパラメータ設定に反映させ、モデルの高精度化に貢献する。なお、堆積物の培養実験は、サブテーマ（6）との連携で実施をし、リン及びそれに関連する項目の解析を本サブテーマが担当し、窒素に関連する項目と安定同位体の解析はサブテーマ（6）が担当する。

(2) 深水層溶存酸素の消費過程に関する鉛直1次元モデルであるリビングストン・インボデン・モデルを温暖化影響評価のツールとして用いる方法論を検討する。また、この汎用モデルを実際の観測データにあてはめ、その有効性を検証する。具体的には、木崎湖の長期データを用いて、深水層水温、平均クロロフィル a 量、水塊の安定性の指標であるシュミット指数と、水中および湖底酸素消費との関連を調べ、温暖化と富栄養化が深水層酸素消費に与える影響を明らかにする。得られた関係式から、深水層溶存酸素動態に関する汎用モデルの構築を試みる。

(3) 総括班として、サブテーマ間の連携を促進するための全体会議の企画と運営を行うとともに

に、成果の統合化を行う。本研究の成果を書物としてまとめ出版するための編集作業を行う。滋賀県総合保全学術委員会における「新マザーレーク 2 1 計画」の策定のための議論において、温暖化影響の可能性を踏まえた琵琶湖の水質・生態系監視の強化の必要性を提言する。

3. 研究方法

(1) 堆積物コアを用いたリンの溶出実験

1) 直上水が有酸素条件下での溶出

堆積物培養試料の採集を、北湖第一湖盆定点N4（北緯 35 度 22.749 分・東経 136 度 05.707 分、水深約90 m）において、2009年1月16日、2009年2月12日に、北湖第一湖盆定点N3.5（水深約90m、サブテーマ（5）の係留定点）において、2009年3月25日の計3回実施した。内径11 cm、高さ50 cm のアクリルパイプを装着した不攪乱柱状採泥器を用い、堆積物コアを採取した。同時に、ニスキ ン採水器を用いて、湖底直上付近の水を30 L採取した。作業および培養は8℃の恒温室で行った。まず、コアの赤ゴム栓をとり、押し出し器で押し上げて、堆積物の高さをそろえた（①～② 図1 参照）。つぎに、押し出し器をはずし、塩ビ板の下にスペーサーを入れて赤ゴム栓をした。その後、パイプ内の湖水をサイホンで静かに抜いた（③）。アクリルパイプ内壁にフロート攪拌子を取りつけ、継手パイプを載せ、継ぎ目をテフロンシールで巻いた後、上からビニールテープで巻いて固定した。続いて、採水した湖底直上付近水のろ過水（孔径0.2 μmのスーポアカプセルフィルターを用いて微生物を除去したろ過水）を静かに注ぎ入れた。この状態で、実験開始時のサンプル水を採取した（④）。継ぎ手をとりはずし、気泡がはいらないように静かにシリコン栓をし、スターラーによる攪拌を開始した（培養開始）。サンプル水の採取に際しては、上部の蓋を、⑥に示したようなサンプリング用のシリコン栓に交換し、アルゴンバッグを押して水を押しした。

溶存酸素濃度はウィンクラー法により分析した。培養水の一部は、熱処理済み（450℃、2時間）のガラス繊維フィルター（GF/F）でろ過し、分析に供した。可溶反応性リン濃度（SRP）は自動栄養塩分析装置（AACS-II, Bran+Luebbe）を用いて分析した。溶存全リン（TP）濃度は、ペルオキシ分解後SRP濃度として求めた。

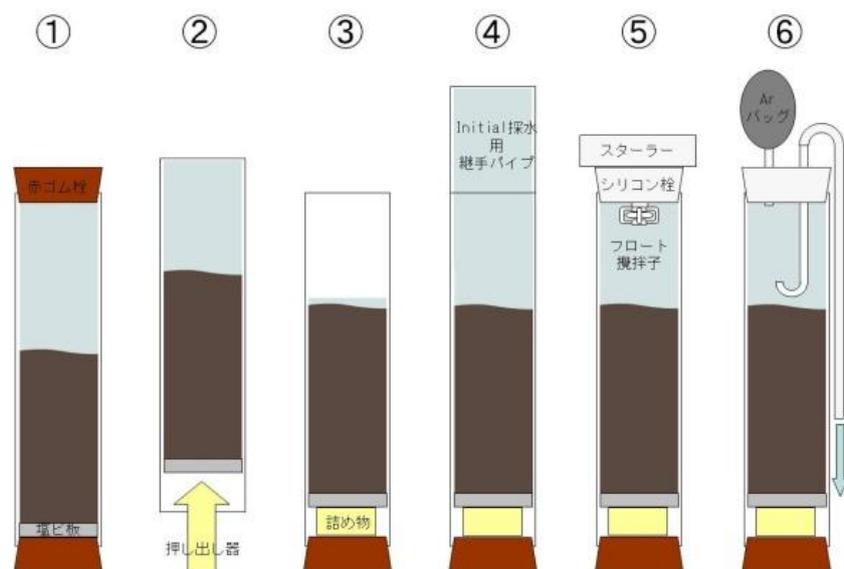


図1 堆積物培養実験の手順

2) 堆積物コアを用いたリンの溶出実験（直上水が無酸素条件下での測定）

試料の採取は、琵琶湖北湖第一湖盆の90m以深の定点（N3.5、水深約90 m）において、2010年1月25日、4月28日、8月23日、12月10日に行った。堆積物コアは、内径11 cm、外径12 cm、高さ50 cmの亚克力パイプを不攪乱柱状採泥器に装着して12本採取した。同時に、亚克力採水器を用いて、湖底直上付近の湖水を60 L採取した。サンプルを実験室に持ち帰った後、採取したコアの堆積物表面の高さを、培養湖水の高さが15 cmになるように揃え、パイプ内の湖水をサイホンで静かに抜いた。ここに、窒素通気を行ってほぼ無酸素状態にした培養用湖水（湖底直上水を0.2 μmでろ過したもの）を静かに注ぎ入れ、回転子付きのシリコン栓で密栓した。各コアサンプルは、脱酸素剤をいれた透明ガスバリア袋（エスカル®）に封じた後、現場環境に近い8°C、暗条件下で培養を行った。培養中はスターラーを用いて湖水の攪拌を行った（毎分約60回転）。実験開始時および一定時間の培養後に、各3本のコアをサブサンプリングに供した。溶存酸素濃度は溶存酸素計（Model 5100, YSI）あるいはウィンクラー法により、可溶性二価鉄イオンは1,10-フェナントロリン法により測定した（吸光度測定直前にろ過）。鉄を除く溶存物質の濃度測定用サンプルは、採取後なるべく空気に触れないよう、静かに0.8 μmのセルロースアセテートディスクポザブルフィルターでろ過をした。ろ液中の可溶反応性リン濃度（SRP）は自動栄養塩分析装置（AACS-II, Bran+Luebbe）を用いて分析した。溶存全リン（TP）濃度は、ペルオキシ分解後のSRP濃度として求めた。可溶性二価マンガンはホルムアルドキシム法により、可溶性ケイ酸イオンは自動栄養塩分析装置（AACS-II, Bran+Luebbe）を用いて分析した。

2010年1月25日の実験においては、サブサンプルの採取後に、それぞれのコアの酸化還元電位の鉛直プロファイルを測定した。測定には、Unisense社のマイクロプロファイリングシステムを用いた。酸化還元電位測定電極にはRD10を、比較電極にはREF-RM（Ag/AgCl電極）を用いた。

（2）汎用モデルを用いた深水層酸素消費過程の解析

1) 琵琶湖・木崎湖におけるデータ解析

琵琶湖・木崎湖における深水層酸素量の季節変化を、リビングストン・インボデン・モデルを用いて解析した。モデルは以下の仮定をおく：（i）水中および湖底における酸素消費速度は季節を通じて一定で、場所によらない、（ii）深水層における光合成生産は無視できる、（iii）深水層中での鉛直拡散による酸素の輸送は無視できる、（iv）溶存酸素濃度は水平方向に均一である。これらの仮定をもとに、深水層の各深度 z (m)における単位体積あたりの酸素消費速度は $J(z)$ [$\text{g O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$]は以下のように表される。

$$J(z) = J_v + a(z) J_A \quad (1)$$

ここで J_v [$\text{g O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$]は水中における単位体積あたりの酸素消費速度、 J_A [$\text{g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$]は湖底単位面積あたりの酸素消費速度、 $a(z)$ [m^{-1}]は各層における相対的な湖底面積で、各深度 z における湖面積 $A(z)$ から以下の式により計算できる。

$$a(z) = (1/A(z)) dA(z)/dz \quad (2)$$

上記の仮定が成り立つ場合、 $J(z)$ と $a(z)$ は直線関係を示し、その傾きが J_A 、 y 軸切片が J_v となる。

解析には、琵琶湖北湖第一湖盆B4（水深約93 m；2003年、2007年）および北湖第二湖盆Ie（水深約73 m；2005年、2006年）において酸素プロファイラー（SBE13Y、Sea-Bird Electronics）により得られたデータと、山本ら⁵⁾による木崎湖定期観測データ（木崎湖湖心、深度29 m；1982年

～2002年)を用いた。各深度における酸素消費速度 $J(z)$ は、成層期深水層における測定値から線形回帰により推定した(ただし酸素濃度が 1 mg L^{-1} 以下の点はこのぞく)。琵琶湖での各深度における湖面積は、深度データから計算した。木崎湖での各深度における湖面積は、湖沼図をデジタル化して計測した。

湖における生産性、深水層水温、および水塊の安定性が深水層における酸素消費に与える影響を調べるために、木崎湖において得られた J_V および J_A と、クロロフィル a 量、深水層水温、シュミット指数の年変動との関連を調べた。クロロフィル a 量として、4月から10月の間の各層における値を体積で重み付けをした平均を用いた。深水層水温も4月から10月の間の同様の平均値を用いた。水塊の安定性の指標であるシュミット指数は Id_{50} ⁶⁾の手法により求めた。

2) 汎用モデルを用いた将来予測

地球温暖化に伴う水温上昇と成層強化は、深水層における溶存酸素消費に以下の三つの直接的影響を与えられられる。

a. 成層期開始時における深水層溶存酸素濃度

水温の上昇に伴う酸素溶解度の減少と冬季湖沼循環の弱体化に伴う深水層への酸素供給の減少の二つの効果で成層開始時点での深水層溶存酸素濃度は減少すると考えられる。たとえば深水層水温が 7°C から 10°C に上昇した場合、酸素溶解度は 12.2 mg L^{-1} から 11.3 mg L^{-1} へ 1 mg L^{-1} 減少する。この違いは成層期の終わりでの溶存酸素濃度に直接反映されると考えられる。

b. 深水層における溶存酸素消費速度

水温上昇とともに生物活性は上がり、呼吸による酸素消費速度は上昇する。MatthewsとEffler⁷⁾の用いた式によると、深水層水温が 3°C 上昇すると、酸素消費速度は1.23倍となり、その効果は非常に大きいと予想される。

c. 成層期間の延長

表水層と深水層の水温差が一定であれば、水温が高いほど水塊の安定性が高くなる。それは、水温差が同じ場合、水温が高いほど密度差が増加するためである(ただし、水温が 4°C 以上の場合)。そのため、仮に温暖化とともに表水層と深水層の水温が同じだけ増加した場合、水塊がより安定化し成層期間が延長することが予想される。また、多くの湖では、近年の水温上昇率は深水層より表水層で高くなる傾向がある⁸⁾。その場合、さらに水塊が安定化し、成層期間が延長することが予想される。

以上の温暖化影響を評価するために、琵琶湖にリビングストン・インボデン・モデル(鉛直1次元)を適用した。計算は深水層水温 7.5°C を現時点とし、 2.5°C の上昇、 5°C の上昇というそれぞれのシナリオについて、成層期間終了時における貧酸素水塊(溶存酸素濃度 $<2 \text{ mg L}^{-1}$)の面積を用いて評価した。成層開始時における溶存酸素濃度は各水温における飽和濃度を仮定した。深水層酸素消費速度は、データ解析により得られた値の平均値を用い、水温依存性はMatthewsとEffler⁷⁾と同様の式を当てはめた。成層期間に関しては210日(成層期間が4月から10月まで)から240日(同4月から11月まで)の範囲を考慮した。

4. 結果・考察

(1) 堆積物コアを用いたリンの溶出実験(直上水が有酸素条件下での測定)

培養終了時における堆積物直上水中の溶存酸素濃度は、1月で 5.5 mg L^{-1} 、2月で 6.0 mg L^{-1} 、3月で 4.8 mg L^{-1} であり、いずれの実験においても直上水が有酸素状態に保たれていたことが確認された。すべての実験において、培養期間中に直上水中の可溶全リン濃度は上昇し、この上昇の大部分は溶存反応性リン(SRP)の上昇で説明できた。培養期間中におけるSRPの溶出フラックスは、 $22.0 - 58.5 \text{ } \mu\text{mole m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ と見積もられ、3回の実験の平均値は $40.5 \text{ } \mu\text{mole m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ (標準偏差、18.3)であった (表1)。

本実験で得られたリンの溶出フラックスの妥当性を検証するために、琵琶湖の深水層中において夏期の成層期に蓄積するSRP量を現場観測データから算出した。先行研究によれば、琵琶湖第一湖盆の水深80mの定点の深水層 (ここでは水深30mから湖底までの水柱と定義する) におけるSRP量は、2001年6月25日に $3963 \text{ } \mu\text{mole m}^{-2}$ であったのが、同年の10月15日には $8968 \text{ } \mu\text{mole m}^{-2}$ に増大していた⁹⁾。これらのデータから、夏期成層期の見かけのSRPの溶出フラックスは、 $47 \text{ } \mu\text{mole m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ と見積もられた。以上から、堆積物の培養実験から得られたリンの溶出フラックスが、現場におけるリン濃度の季節変動と整合的であることが明らかになった。

表1 堆積物コアの培養実験から求めた有酸素条件下での溶存反応性リン (SRP) の溶出フラックス

	培養期間 (日)	溶存酸素濃度 mg L^{-1}	SRPの溶出フラックス $\mu\text{mole m}^{-2} \text{ day}^{-1}$
実験1	1.5	6.7 - 8.8	22.0
実験2	1.8	7.6 - 10.6	58.5
実験3	4.4	4.8 - 10.7	40.9
			40.5 ± 18.3 (平均 \pm 標準偏差)

2) 堆積物コアを用いたリンの溶出実験 (直上水が無酸素条件下での測定)

表2に示すように、培養終了時の直上水中の溶存酸素濃度は、7日目以降は 0.51 mg L^{-1} 以下であった。1月の実験における測定の結果、堆積物中の酸化還元電位は、培養開始後7日目までは表面付近で550 mVと高い値を示したが、培養開始後14日および35日目には表面から3 mmまでの深さで、概ね200 mV以下の値を示した。なお、湖の堆積物からのリン酸イオンおよび二価鉄の溶出が起こる臨界Ehが約200 mVであるとの報告がある¹⁾。以上の結果から、本研究で開発した実験システムを用い、7日間以上の培養をすることで、堆積物を十分に還元的な状態にすることができたと判断した。

表2 培養終了時の直上水中の溶存酸素濃度 (n = 3)。ここでは、1月の実験の例を示す。

培養期間	溶存酸素濃度 (mg L^{-1} , 平均値 \pm 標準誤差)
2日	2.60 ± 0.46
7日	0.51 ± 0.07
14日	0.41 ± 0.04
35日	検出限界以下

直上水中における可溶性二価鉄イオン、可溶性二価マンガン、可溶性ケイ酸イオン、SRPの濃度

の時間変化を調べた結果、いずれの成分も、時間とともに濃度が顕著に増加した（図2～5）。このことから、還元的な状態の堆積物から、各種の栄養塩類が活発に溶出することが示唆された。ここでは、琵琶湖の一次生産の制限要因として重要な役割を果たすリンの挙動を中心に考察を加える（窒素化合物については、サブテーマ6により結果の解析がなされたので、そちらを参照されたい）。

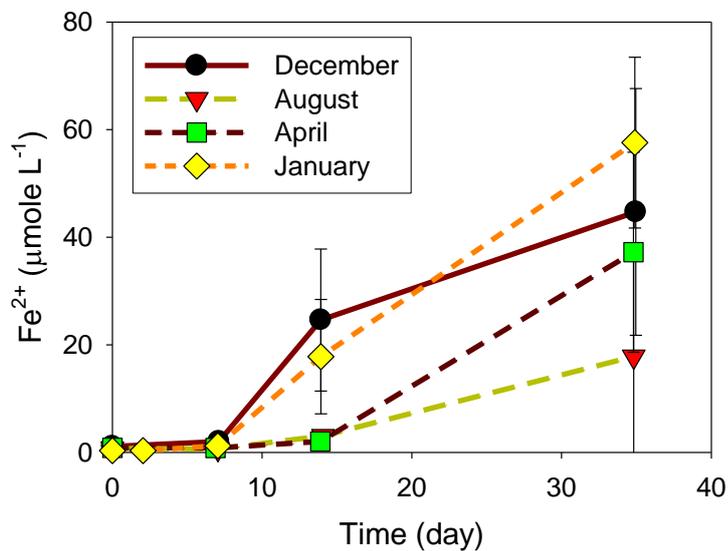


図2 堆積物コアの直上水中の可溶性二価鉄イオン濃度の時間変化。培養7日目以降に溶出フラックスが増加した。誤差棒は標準偏差を表す（n=3）。異なるシンボルは実験を行った月を表す。

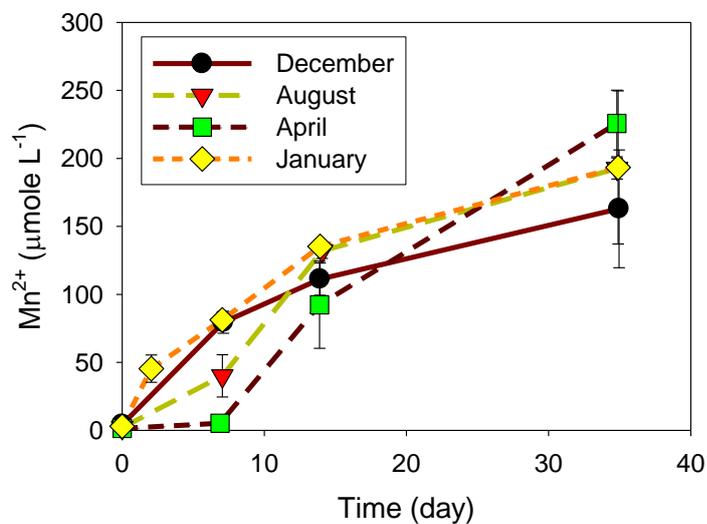


図3 堆積物コアの直上水中の可溶性二価マンガンイオン濃度の時間変化。誤差棒は標準誤差（n=3）を表す。異なるシンボルは実験を行った月を表す。

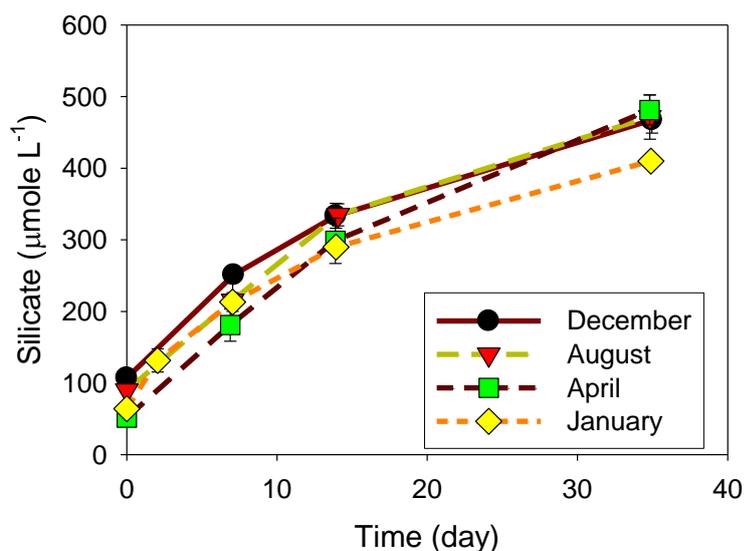


図4 堆積物コアの直上水中の可溶性ケイ酸イオン濃度の時間変化。誤差棒は標準誤差 (n=3) を表す。異なるシンボルは実験を行った月を表す。

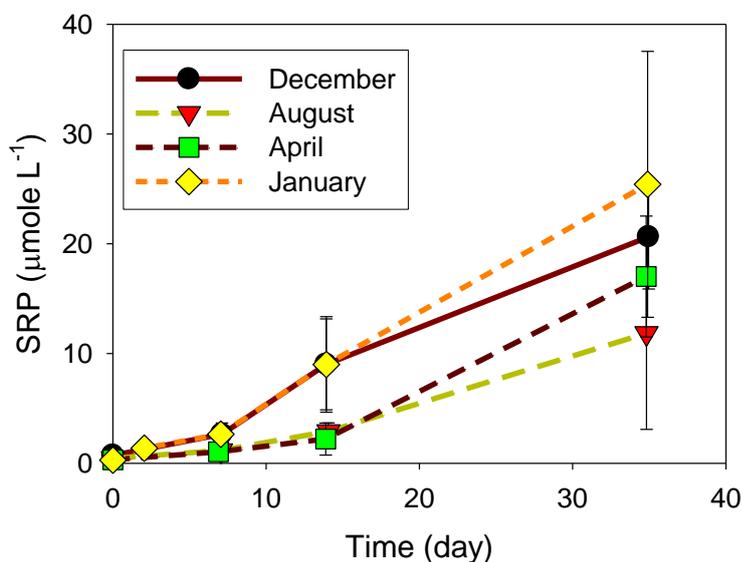


図5 堆積物コアの直上水中の可溶性反応性リン (SRP) 濃度の時間変化。誤差棒は標準誤差 (n=3) を表す。異なるシンボルは実験を行った月を表す。

35日間の培養後に得られた値を用い、各種可溶成分の溶出フラックスを算出した結果を表3にまとめる。ここで得られた値は、有酸素実験の場合（培養期間2～4日間）とは異なり、比較的長期の培養（35日間）で得られたデータである。したがって、培養期間に湖底面に供給される新生堆積物の無機化に伴う栄養塩の溶出の寄与は含まれず、溶出量は全体に過小評価になっている可能性もあるので注意が必要である。

SRPの溶出フラックスは $49\sim 108\ \mu\text{mole m}^{-2}\ \text{day}^{-1}$ の範囲で変動し、4回の実験の平均値は $79\ \mu\text{mole m}^{-2}\ \text{day}^{-1}$ であった。この値は、有酸素条件下で得られた値（表1）の約2倍であったことから、深水域の無酸素化に伴いリンの内部負荷は約2倍に上昇するものと判定した。なお、鉄とリンの溶出フラックスのモル比 (Fe:P比) が約2であったことから、リン酸イオンの溶出と鉄の溶出が密接に共役している可能性が示唆された。このことは、鉄に吸着したリン酸イオンの脱着が進行する結果、堆積物からのリン酸イオンの溶出が生ずるという解釈¹⁾と整合的であった。

表3 可溶性二価鉄、可溶性二価マンガン、可溶性ケイ酸イオン、SRPの溶出フラックス（単位はすべて $\mu\text{mole m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ ）、および、可溶性二価鉄とSRPの溶出比（Fe:P比）。

	可溶性二価鉄	可溶性二価マンガン	可溶性ケイ酸イオン	SRP	Fe:P比
1月	246	819	1490	108	2.3
4月	157	967	1850	72.0	2.2
8月	73.7	821	1640	49.1	1.5
12月	187	681	1550	85.4	2.2
平均	166	822	1633	79	2.0
標準偏差	72	117	158	25	0.4

深水層の無酸素化に伴うリンの内部負荷の強化の影響を評価するために、深層が無酸素化したと仮定した場合に、リンの溶出フラックスがどの程度上昇するのかを試算した。なお、試算は無酸素化が1か月続いた場合と12か月間続いた場合の二つのシナリオで行った。また、現状でのリンの外部負荷量として、年間458トンという値を用い¹⁰⁾、これに対する百分率も算出した。この試算によれば、琵琶湖の深層（90 m以深から50 m以深の範囲）が、1か月にわたって無酸素化した場合のリンの溶出量は1.1～10.9トン、一方、12か月にわたって無酸素化した場合には、この値は3.1～29トンと見積もられた（表4）。また、無酸素化が12か月間続いた場合のリンの内部負荷量は、外部負荷量の3.1～29%に相当した（ただし、溶出したリン酸イオンの一部は酸化鉄への吸着により再沈殿し、有光層にまで到達しない可能性もあるが、この試算では、その効果は含めていない）。以上のことから、温暖化に伴う深層の無酸素化が、リンの内部負荷を有意に加速し、このことが、富栄養化を促進するという可能性が示唆された。なお、以上の結果は、サブテーマ（1）の生態系モデルのパラメータ設定に反映させ、モデルの高精度化を図った。また、「温暖化に伴うリン内部負荷の増大の影響を緩和するためには、どの程度の外部負荷削減が必要であるのか」という問題については、数値実験によって詳細な検討結果が得られているので、それに関しては、サブテーマ（1）の成果報告を参照されたい。

表4 1か月又は12か月の期間無酸素化が続いた場合のリンの内部負荷の上昇量の試算値。期間あたりに負荷されるリンの重量（トン）として表す。「12か月の無酸素化」シナリオに関しては、現状の外部負荷に対する百分率も示す。

	1か月の無酸素化	12か月の無酸素化	外部負荷に対する%
90 m 以深	1.1	14	3.1
80 m 以深	3.1	37	8.1
70 m 以深	5.9	71	16
60 m 以深	8.5	102	22
50 m 以深	10.9	131	29

(2) 汎用モデルを用いた深水層酸素消費過程の解析

1) 琵琶湖・木崎湖におけるデータ解析

式(2)から、琵琶湖における J_V と J_A が得られた(表5)。琵琶湖での、水中での酸素消費速度はB4、Ie両観測地点において、各年ともに近い値を示し(0.0239-0.0259 $\text{g O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ 、表5)、実験により得られた酸素消費速度¹¹⁾と合致した。一方、湖底における酸素消費は、地点、年ごとに大きく変動した(0.0067-0.0918 $\text{g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 、表2)。

表5：琵琶湖において推定された水中(J_V)および湖底(J_A)における酸素消費速度。地点B4は北湖第一湖盆(深度93 m)、Ieは北湖第二湖盆(深度73 m)に位置する。

地点	年	J_V [$\text{g O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$]	J_A [$\text{g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$]
B4	2003	0.0259 (± 0.0027 , $p < 0.001$)	0.0142 (± 0.0041 , $p = 0.013$)
	2007	0.0247 (± 0.0006 , $p < 0.001$)	0.0918 (± 0.0173 , $p = 0.002$)
Ie	2005	0.0239 (± 0.0006 , $p < 0.001$)	0.0239 (± 0.0047 , $p = 0.007$)
	2006	0.0259 (± 0.0002 , $p < 0.001$)	0.0067 (± 0.0016 , $p = 0.013$)

一方、木崎湖では、1982年から2002年にかけて、 J_V は0.028-0.054 [$\text{g O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ d}^{-1}$]、 J_A は0.061-0.280 [$\text{g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$]の幅でそれぞれ変動した(図6)。また、得られた J_V と J_A から、木崎湖深水層(深度14 m以深と定義)における酸素消費のうち、湖底の寄与は12%から47%と大きく変動することが明らかとなった。統計解析の結果、 J_V は深水層水温(相関係数0.67)と平均クロロフィル量(相関係数0.44)と有意な相関を示した。一方、 J_A は深水層水温、平均クロロフィル量およびシュミット指数のいずれとも有意な相関を示さなかった。

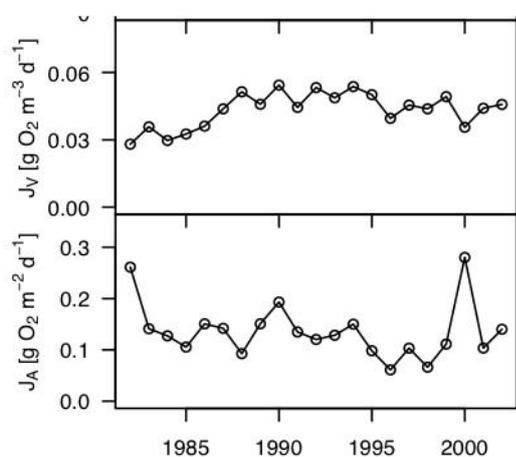


図6：木崎湖における水中(J_V)および湖底(J_A)における酸素消費速度の経年変動(1982年から2002年まで)

J_V 及び J_A の変動を説明する回帰モデルを変数選択により求めたところ以下のようなモデルが得られた。

$$J_V = -0.0262 + 0.00967 T + 0.000762 \text{ CHL}$$

ここで T ($^{\circ}\text{C}$)は深水層平均水温、CHLは平均クロロフィル a 量である。上記のモデルは、 J_V の経年変動の54%を説明した。また、 J_A に関しては、有効なモデルは得られなかった。また、Arrheniusの式で水温依存を表し、PaceとPrairieの式¹²⁾でクロロフィル a 量依存性を表した場合、以下の式が得られた。

$$J_v = 1.14 \times 10^{27} \times e^{-1.58/[k(273+T)]} \text{CHL}^{0.124}$$

ここで、 k はボルツマン定数である。木崎湖のデータから推定されたActivation Energyは1.58 eVで、生物の代謝に一般的に見られる値(0.7 eV)¹³⁾よりも高く、例えば7℃から10℃へ水温が上昇した場合、 J_v は2倍になると推定された。この値は、既存の報告よりも非常に高い値である⁷⁾。

以上の琵琶湖と木崎湖における深水層溶存酸素データ解析の結果から、水中と湖底における酸素消費は、それぞれ異なる要因に支配され変動する可能性が示唆された。水中における酸素消費は、深水層の水温と湖の生産性と強く関連することが木崎湖における長期データにより確認された。一方、湖底における酸素消費は、環境条件により大きく変動する可能性が示唆された。特に琵琶湖では年により推定値が大きく異なった。また、これらのデータから深水層酸素消費に対する水中と湖底の寄与は年ごとに大きく変動することが明らかとなった。しかし、本研究では湖底における酸素消費がどのような要因により変動するかは明らかにすることは出来なかった。

2) 汎用モデルを用いた将来予測

琵琶湖へリビングストーン・インボデン・モデルを適用にするにあたり、 J_v に関しては本データ解析で得られた値(表2)を平均し、 $J_v=0.0251$ とした。 J_A に関しては整合性のある値が得られなかったため、四つの値から中間の二つの値を平均して $J_A=0.019$ とした。

数値計算の結果、深水層水温が現状で保たれた場合、成層期間が210日～240日の範囲では、貧酸素水塊は湖面積の1.5%以下となると推定された(図7)。また、水温が2.5℃上昇した場合、貧酸素水塊は湖面積の2.5～4%となると推定された。一方、水温が5℃上昇した場合、成層期間の長さにより貧酸素水塊は湖面積の25%以上を占める可能性が示唆された。このように、琵琶湖において深水層の水温が上昇すると、貧酸素水塊の占める割合が大きく増加する可能性が示唆された。

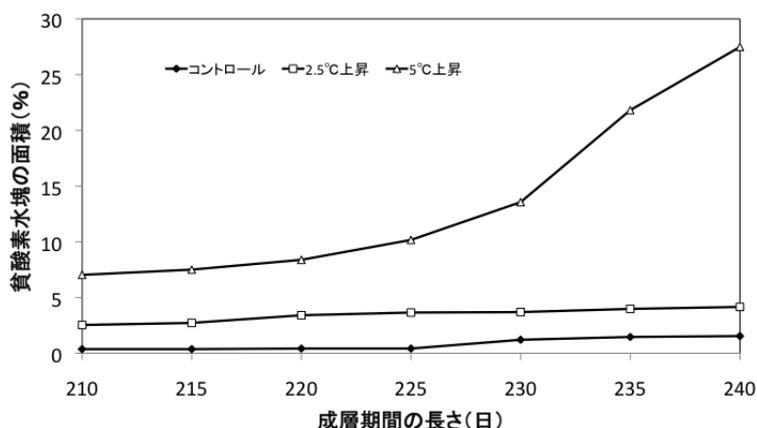


図7: LivingstoneとImbodenにより提案された深水層溶存酸素動態に関する汎用モデルを琵琶湖に適用し、貧酸素水塊の占める割合と成層期間の長さの関係を調べた。コントロール条件では、深水層水温は7.5℃とし、2.5℃および5℃上昇シナリオに基づき計算を行った。

本研究により、水温上昇が深水層貧酸素化に与える影響を見積もる上で、鉛直1次元からなる汎用モデルが有効であることが示された。モデルを計算する上で、成層期間の長さをパラメータとして与える必要がある。このパラメータ化に際し、詳細な野外データ、または流動場モデルの出力を用いる必要がある。また、富栄養化と温暖化の相乗効果を見積もるには、水中および湖底における酸素消費と生産性(クロロフィル a 量、あるいは全リン量)との関連を見出す必要がある。水中での酸素消費に関しては、本研究と既存研究¹²⁾で示されているように、水温と生産性によりうまく説明することができる。しかし一方で、湖底における酸素消費速度についてはいまだに有

効かつシンプルなモデルは得られていない。今後地球温暖化に対する深水層環境の応答を明らかにするには、観測、実験および理論により湖底酸素消費プロセスに関して実用的なモデルを構築する必要があると考えられる。

5. 本研究により得られた成果

(1) 科学的意義

湖沼の堆積物からのリンの溶出（内部負荷）に関しては、1940年代から研究が進められており、鉄の水酸化物へのリン酸イオンの吸・脱着が、酸化還元電位依存的に制御されることにより、リンの溶出フラックスがコントロールされるという「古典モデル」が提唱されてきた。しかし、近年、古典モデルでは十分に説明できない現象が欧米の湖沼で見いだされ、鉄の酸化還元反応に依存しないリンの固定・溶出メカニズムに関する議論が活発化している。これらの議論を要約すると、リンの溶出フラックスは、酸化還元電位によって一義的に決まるものではなく、有機物、鉄、硫黄の負荷量および堆積物に含まれる鉱物の組成に依存して大きく変動する。本研究では、琵琶湖北湖盆の不攪乱堆積物コアを用い、これまで研究例の乏しい、大型中栄養湖の堆積物からのリンの溶出パターンを実測し、湖沼の生態系・水質モデルのパラメータ設定において有益な情報を得たという点で科学的な意義がある。特に、湖底直上水を無酸素状態にすると、約1週間程度で堆積物の酸化還元電位が200 mVを下回り、それとともに、可溶性溶存リンと可溶性二価鉄の活発な溶出が起こることを実験的に示した点は重要である。一方、深水層酸素消費に対する水中と湖底の寄与を見積もることは、低酸素化及び深水層物質循環を解明する上で大きな鍵となる。本サブテーマの成果は、同一の湖において長期間にわたって、水中・湖底における酸素消費速度を見積もった初めての研究例である。その結果、水中と湖底における酸素消費がそれぞれ独立に、異なる要因で変動する可能性が示唆された。これは、気候変動の長期的なトレンドに対して、湖沼がどのような応答を示すのかを明らかにするうえで重要な知見である。また、この知見をふまえ、湖底における酸素消費プロセスに関する既存の理論モデルの改良を進め、温暖化影響評価のツールとしての汎用モデルの有用性を示すことができたという点で、本研究の成果は科学的な意義があると考えられる。また、本研究では、湖沼における溶存酸素、有機物、及び生物群集の動態に関する観測的および理論的な解析を進め、国際専門誌にその成果を5編の原著論文として発表した。これらの成果は、温暖化を踏まえた湖沼管理の為の効果的な施策を検討するうえで欠かすことのできない生態系・水質モデルの高精度化に貢献するものである。

(2) 環境政策への貢献

本推進費研究の総括班として、全体の成果の統合化を促進するための全体会議（14回開催）の企画と運営を行い、本研究の成果を書物としてまとめ出版するための編集作業を行った。全体会議の際に開催した勉強会の議事録などを大幅に加筆修正することで、1) 世界および我が国の湖沼における温暖化影響の現状、2) 湖沼物理過程の変動メカニズム、3) 湖沼生態系と物質循環システムの応答メカニズム、4) 数値モデルによる将来予測と湖沼管理の課題、という四つのテーマに即して、研究の現状、課題、将来展望をまとめた。その原稿を「温暖化の湖沼学」と題して綴じ、平成23年度科学研究費補助金成果公開促進費「学術図書」に応募した。審査の結果、申請が採択され、補助金が得られることとなったため、京都大学学術出版会より平成24年2月に出

版する為に最終的な調整を進めている段階である。本書は、湖沼に対する温暖化影響の可能性を物理的、化学的、生物学的な根拠に基づいて総合的に議論した初めての成書であり、今後の、環境政策の検討や研究の推進のための基礎的な資料として広く活用されることが期待される。また、本サブテーマの代表者は、滋賀県総合保全学術委員会の委員として、滋賀県の「新マザーレーク21計画」の策定のための議論において、温暖化影響の可能性を踏まえた琵琶湖の水質・生態系監視の強化の必要性を提言し、計画の作成に貢献した。また日本陸水学会や日本魚類学会の公開シンポジウムにおいて本研究の成果を発表し、一般国民への普及に努めた。

6. 引用文献

- 1) Wetzel, R.G. (2001) *Limnology*, Academic Press.
- 2) Gächter, R. and Müller, B. (2003) Why the phosphorus retention of lakes does not necessarily depend on the oxygen supply to their sediment surface. *Limnology and Oceanography* 48: 929-933.
- 3) Katsev, S., Tsandev, I., L'Heureux, I. and Rancourt, D.G. (2006) Factors controlling long-term phosphorus efflux from lake sediments: Exploratory reactive-transport modeling. *Chemical Geology* 234: 127-147.
- 4) Livingstone, D. M. and Imboden, D. M. (1996) The prediction of hypolimnetic oxygen profiles: a plea for a deductive approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53(4): 924-932.
- 5) 山本雅道、戸田任重、林秀剛 (2004) 木崎湖の定期観測 (1981- 2001) の結果1. 信州大学山地水環境教育研究センター研究報告3:85-121
- 6) Idso, S. B. (1973) On the concept of lake stability. *Limnology and Oceanography*. 18:681-683.
- 7) Matthews, D. A. and Effler, S. W. (2006) Long-term changes in the areal hypolimnetic oxygen deficit (AHOD) of Onondaga Lake: evidence of sediment feedback. *Limnology and Oceanography*. 51:702-714.
- 8) Livingstone, D. M. (2008) A change of climate provokes a change of paradigm: taking leave of two tacit assumptions about physical lake forcing. *International Review of Hydrobiology*. 93:404-414.
- 9) Kim, C., Nishimura, Y. and Nagata, T. (2006) Role of dissolved organic matter in hypolimnetic mineralization of carbon and nitrogen in a large, monomictic lake. *Limnology and Oceanography*. 51: 70-78.
- 10) 国松孝男 (1995) 琵琶湖の物質収支- 琵琶湖から流出する物質量を測定する-. 滋賀県琵琶湖研究所所報. 12, 68-73.
- 11) 永田俊 (2004) 琵琶湖深水層生態系調査に関する研究. 平成15年度琵琶湖研究所委託報告書
- 12) Pace, M. L. and Prairie, Y. T. (2005) Respiration in lakes, p. 103-121. In del Giorgio, P. A. and le B Williams, P. J. [eds.], *Respiration in Aquatic Ecosystems*. Oxford University Press.

13) Brown, J. H. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*. 85:1771-1789.

7. 国際共同研究等の状況

(1) 湖沼における鉛直混合が有害藍藻類の発生に与える影響の評価に関する研究、Elena Litchman・ミシガン州立大学・アメリカ、2008年より共同研究を行い継続中。

8. 研究成果の発表状況

(1) 誌上発表

<論文(査読あり)>

- 1) Maki, K., Kim, C., Yoshimizu, C., Tayasu, I., Miyajima, T. and Nagata, T. (2009) Autochthonous origin of semi-labile dissolved organic carbon in a large monomictic lake (Lake Biwa): carbon stable isotopic evidence. *Limnology*. 11: 143-153
- 2) Yoshiyama, K., Mellard, J.P., Litchman, E. and Klausmeier, C.A. (2009) Phytoplankton competition for nutrients and light in a stratified water column. *American Naturalist*. 174: 190-203
- 3) Pradeep Ram, A.S., Nishimura, Y., Tomaru, Y., Nagasaki, K. and Nagata, T. (2010) Seasonal variation in viral-induced mortality of bacterioplankton in the water column of a large mesotrophic lake (Lake Biwa, Japan). *Aquatic Microbial Ecology*. 58: 249-259
- 4) Yoshimizu, C., Yoshiyama, K., Tayasu, I., Koitabashi, T. and Nagata, T. (2010) Vulnerability of a large monomictic lake (Lake Biwa) to warm winter event. *Limnology*, 11: 233-239
- 5) Mellard, J.P., Yoshiyama, K., Klausmeier, C.A., and Litchman, E. (2011) The vertical distribution of phytoplankton in stratified water columns. *Journal of Theoretical Biology*. 269:16-30

<査読付論文に準ずる成果発表>

該当せず

<その他誌上発表(査読なし)>

特に記載すべき事項は無い

(2) 口頭発表(学会等)

- 1) T. Nagata: The International Conference on Sustainable Agriculture for Food, Energy and Industry, Sapporo, Japan (2008) "Warming threatens the ecosystems of large lakes."
- 2) 榎 洸、Kim Chulgoo、由水千景、陀安一郎、宮島利宏、永田俊：日本陸水学会第73回大会、札幌(2008)「琵琶湖における細菌粒径画分有機物の窒素安定同位体比の季節的・鉛直的な変動」
- 3) T. Nagata: The 4th International Symposium on Isotopomers, Tokyo, Japan (2008) "Integrated assessment of watershed environments by the use of multiple stable

isotopes”

- 4) I. Tayasu, C. Yoshimizu, C. Kim, K. Maki, Y. Nishimura, N. Goto and T. Nagata: The 4th International Symposium on Isotopomers, Tokyo, Japan (2008) “Estimation of oxygen consumption in Lake Biwa using oxygen isotope ratio ($\delta^{18}O$) of dissolved oxygen”
- 5) I. Tayasu, C. Yoshimizu, C. Kim, K. Maki, Y. Nishimura, N. Goto and T. Nagata: ASLO Aauatic Sciences Meeting, Nice, France (2009) “Estimation of oxygen consumption in Lake Biwa, the largest lake in Japan, using oxygen isotope ratio of dissolved oxygen.”
- 6) K. Yoshiyama: 19th JABIRP Symposium, Shizuoka, Japan (2009) “What size should phytoplankton be? Optimal cell size in resource competition” (招待講演)
- 7) K. Yoshiyama: International Phycological Congress, Tokyo, Japan (2009) “Optimal cell size for resource uptake in fluids: a new facet of resource competition.” (招待講演)
- 8) J.P. Mellard, K. Yoshiyama, E. Litchman, & C.A. Klausmeier; ESA Meeting (Ecological Society of America), Albuquerque, New Mexico, USA (2009) “The games algae play: Competition for nutrients and light in poorly-mixed water columns.”
- 9) 吉山浩平, 永田俊: 日本陸水学会第74回大会、大分 (2009) “温暖化に対する大型淡水湖の脆弱性: 深水層溶存酸素に注目して.”
- 10) 永田俊; 日本陸水学会第74回大会, 大分 (2009) “大型湖に対する温暖化影響評価について” (公開シンポジウム・招待講演)
- 11) K. Yoshiyama: International Symposium on Quantitative Ecology Taipei, Taiwan (2009) “What size should phytoplankton be? Optimal cell size in resource competition.” (招待講演)
- 12) 永田俊: 第42回日本魚類学会年会, 東京 (2009) “温暖化影響研究の一事例: 琵琶湖の循環と生態系” (公開シンポジウム・コメーター)
- 13) 吉山浩平: 第六回生物数学の理論とその応用, 京都 (2009) “細胞サイズは多くを語る-栄養塩を巡るトレードオフとプランクトン群集構造の創出” (招待講演)
- 14) 永田俊: 日本陸水学会第74回大会, 弘前 (2010) “琵琶湖水中の溶存有機物の分解性と起源—炭素安定同位体比による束縛” (課題講演)
- 15) 吉山浩平: 日本数理生物学会, 札幌 (2010) “機能的形質間のトレードオフと植物プランクトン群集構造の創出” (招待講演)
- 16) 吉山浩平: 日本陸水学会, 弘前. (2010) “細胞サイズに基づく微生物動態理論の構築: 細菌による資源取り込みを例に” (招待講演)
- 17) 吉山浩平: 日本生態学会, 札幌 (2011) “植物プランクトン細胞サイズの進化適応動態” (招待講演)
- 18) 吉山浩平: 日本生態学会. 札幌 (2011). “植物プランクトン群集における鉛直分布構造” (招待講演)

(3) 出願特許

特に記載すべき事項は無い。

(4) シンポジウム、セミナーの開催（主催のもの）

- 1) 日本陸水学会課題講演「陸水生態系に対する温暖化影響評価の課題」（2009年9月15日、大分大学旦野原キャンパス、観客70名）

(5) マスコミ等への公表・報道等

特に記載すべき事項はない。

(6) その他

特に記載すべき事項はない。