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 (6)安定同位体比を用いた生態系変動評価と予測に関する研究

京都大学生態学研究センター

### 陀安一郎・奥田昇・由水千景

〈研究協力者〉 京都大学大学院理学研究科 酒井陽一郎

平成20~22年度累計予算額 18,264千円(うち、平成22年度予算額:6,304千円) 上記の予算額は、間接経費を含む。

[要旨]地球温暖化に伴う湖沼生態系の変化は多岐に渡ると考えられるが、本研究では安定同位 体比を用いた溶存酸素の消費過程の推定、安定同位体比を用いた堆積物-湖水境界層における窒 素動態解析、底層の貧酸素化が深刻化しつつある琵琶湖沖合生態系のキーストン種であるイサザ の長期個体群変動メカニズムの解明、および、気候変動による固有種イサザの個体群絶滅リスク の評価の4点について着目し、研究を行った。

(1)溶存酸素の同位体分別係数を実験的に求め、琵琶湖の溶存酸素動態を解析したところ、水柱における酸素消費が約40%、湖底堆積物による酸素消費が約60%を占めるという結果になった。これは、琵琶湖において湖底堆積物による酸素消費が、琵琶湖深水層の溶存酸素消費の大きな部分を占めることを示唆する。(2)琵琶湖の堆積物は、脱窒により硝酸イオンを除去するシステムとして機能しているが、貧酸素・無酸素化がおこると、アンモニウムイオンが活発に溶出する上、堆積物-湖水境界層での硝化脱窒系がうまく機能しなくなることにより窒素除去効率が低下するため、窒素の内部負荷が加速することが示唆された。(3)表2において提示した6つの仮説のうちで、湖沼生物の温暖化影響は単純な水温上昇の効果ではなく、湖沼物理プロセスによってもたらされる湖底酸素濃度の低下(仮説1)、および、卵成熟開始タイミングのシグナルとなる秋季の沖帯表層水温の低下時期の遅延(仮説3)、さらに、繁殖資源をめぐる水温特異的な競争による近縁種からの繁殖干渉(仮説4)などの生理・生態的影響により本種の個体群減少が引き起こされることが示唆された。(4)(3)の解析結果を踏まえつつ、サブテーマ1の湖沼物理構造の将来予測、および、サブテーマ4の湖沼生物の生理的影響評価の成果を統合することにより、各種温暖化シナリオの下でイサザ個体群の絶滅リスクを評価する基礎モデルを構築した。また、局所適応策としての栄養塩負荷削減シナリオを用いて、絶滅リスクの軽減効果を評価した。

[キーワード]安定同位体比、窒素除去効率、底層貧酸素化、繁殖フェノロジー、水温特異的種 間競争

1. はじめに

琵琶湖北湖では、近年深水層における年最低溶存酸素濃度の低下傾向が懸念されている。年1 回循環湖である琵琶湖においては、冬季におこる全循環により大気から酸素が供給され、湖底深 部まで酸素が供給されている。しかし、春先において水温躍層が形成されはじめると、水柱は表 水層と深水層に分断され、その後の成層期を通じて表水層から深水層への溶存酸素の輸送がほと んどない。一方、地球温暖化が湖沼の物理過程に及ぼす影響として表面水温の上昇が想定され、 それに伴って鉛直混合が弱くなることが予測されている。現に2007年のはじめには、北湖深水層 で低酸素水塊が例年より長く残存した可能性が指摘されている<sup>1)</sup>。低酸素状態が持続することは、 湖底の生態系に影響を与えるとともに湖底堆積物の酸化還元状態も変化させ、栄養塩の挙動に大 きな影響を及ぼす可能性がある。そのため、溶存酸素の消費過程を研究することは、今後の琵琶 湖深水層の溶存酸素動態を予測する上で重要な情報を提供すると考えられる。

溶存酸素の安定同位体比\*は、大気との交換により供給/放出される酸素、光合成により生産される酸素、呼吸により消費される酸素の割合により決定される。大気平衡条件ではδ<sup>180</sup><sub>HLA</sub>=約

0.7‰の値を示す。光合成により 生成される溶存酸素は、光合成 における同位体分別係数 $\alpha_p$ が 1.000であるため、水の酸素安定 同位体比(琵琶湖では $\delta^{18}0_{HLA} =$ 約-30‰)を反映する。従って光 合成由来の溶存酸素が混合する と、溶存酸素の $\delta^{18}0_{HLA}$ 値は低く なる。一方呼吸においては、溶 存酸素の消費に伴う同位体分別 のため、残った溶存酸素同位体

比は上昇する(同位体分別係数 $\alpha_r$ )。



### 図1 溶存酸素同位体比(δ<sup>18</sup>O<sub>HLA</sub>)の季節変動

この呼吸における分別係数は、水柱における酸素消費であるか、湖底堆積物中における酸素消費 であるかで異なる。水柱での酸素消費は酵素律速と考えられており、いくつかの湖沼において測 定されている分別係数  $\alpha_{r[xt]}$ は0.977~0.982と報告されている<sup>2)</sup>が、琵琶湖においては測定されて いない。一方、湖底堆積物中における酸素消費は、酸素の供給律速により分別が小さいという研 究があり、同位体分別係数  $\alpha_{r[堆積物]}$ として0.997という報告がある。これも、琵琶湖においては測 定されていない。

琵琶湖北湖近江今津沖定点(Ie: 北緯 35°12.97'、東経135°59.96'、水深約75 m)において、 2003年12月から2007年4月にかけての3年間あまりにわたる月例調査により、溶存酸素濃度および 溶存酸素同位体比の時系列変化が示されている(図1)。このデータの中から、水温躍層が形成さ れて以降、次の循環期に至るまでの深水層における見かけの酸素消費に伴う分別係数αを、水温 躍層を通した酸素の移流・拡散がないと仮定し求めたところ、0.986~0.992となった(表1)。

琵琶湖における溶存酸素の消費過程は、大きく分けて2つの要因に分けられる。すなわち、水柱 (湖水)における消費と湖底堆積物による消費である。水柱における消費は、その年に生産され た粒状有機物や溶存有機物を基質として用いられるため、琵琶湖の生産性に大きく依存するとと

<sup>\*</sup>安定同位体比は、ある物質の同位体存在比に関して、標準物質の同位体存在比からのずれの千分率で表す。 すなわち &<sup>m</sup>X <sub>standard</sub>=([<sup>m</sup>X/<sup>n</sup>X] <sub>sample</sub> / [<sup>m</sup>X/<sup>n</sup>X] <sub>standard</sub> - 1) × 1000 (‰),ここで X(m, n) = C(13, 12), N(15, 14), 0(18, 16)を指し、それぞれの標準物質(standard)は、VPDB、空中窒素(Air)、空中酸素(HLA)である。

もに、河川からの流入物にも影響を受ける。一方、湖底堆積物による消費はすでに堆積している 有機物を基質とするため年変動よりも長期的な影響を受けると考えられる。それゆえ、湖底近傍 の低酸素化という事実に対してどのような適応策が可能かを考える上では、琵琶湖においてどの ような比率で酸素消費が行われているか検討することが重要である。また、湖底で低酸素化・無 酸素化が起こった際、堆積物—湖水境界層における栄養塩の挙動がどのようになるのかを明らか にすることは、低酸素化が湖沼の水質や生態系に及ぼす影響を評価する上で重要である。

表1 琵琶湖北湖近江舞子沖定点(水深約75m)における、年変化より計算した見かけの同位体分別係数α

深度	2004 年度		2005	年度	2006 年度	
40m			0.986	(4-11月)	0.990	(3-12月)
50m	0.991	(5-1月)	0.987	(4-11 月)	0.989	(3-12月)
60m	0.990	(7-1 月)	0.990	(4-11 月)	0.991	(3-12月)
(b−1)=約 72m	0.990	(5-3月)	0.990	(4-11 月)	0.992	(3-1 月)

一方、温暖化に伴う冬季鉛直混合の 弱体化と底層貧酸素化は、底生動物の 大量斃死を引き起こす原因となりうる ことが懸念されている。近年、温暖化 に伴う水辺環境の劣化が生物の絶滅リ スクを増加させる可能性は多くの生態 学者によって指摘されているが、湖沼 の生物多様性および生態系機能に温暖 化が及ぼす影響については不明な点が 多い。

琵琶湖は2800種の陸生・水生生物を 擁し、60種の固有生物が生息する世界 有数の古代湖である。本研究の対象と



図2 炭素・窒素安定同位体分析による琵琶湖の沖合食物網と 沿岸食物網の概略図。イサザと捕食・被食・競争関係にある主 な生物の栄養位置とともに示す。

する琵琶湖固有魚イサザは、沖合表層と湖底を日周鉛直移動しながら主に動物プランクトンやベ ントスを捕食するユニークな習性をもつ。この鉛直回遊行動によって、本魚は沖合生態系の表層 食物網と底層食物網をつなぐキーストン捕食者として物質循環の主要な生物プロセスを担う。さ らに、繁殖シーズンに沖合から沿岸へ水平的な産卵回遊を行うことによって、沖合生態系と沿岸 生態系をつなぐ役割も担っている。炭素・窒素安定同位体比を用いた食物網解析により、本種が 低次の表層生産物を高次の捕食者や沿岸食物網に運搬する栄養位置にいることが明らかとなった (図2)。また、水産重要種であるイサザは、豊凶の激しい魚として知られ、その個体群変動と温

(図2)。また、小産重要種であるイザザね、壹凶の激しい魚として知られ、その個体群変 暖化の関連性が指摘されている(図3)。

以降、本研究では湖底近傍の低酸素化に関連する、(1)溶存酸素の動態解析、(2)堆積物— 湖水境界層における窒素動態解析、(3)温暖化の生物影響評価、および、(4)温暖化による湖沼 生物の絶滅リスク評価の4つの項目について詳細に検討し、温暖化が琵琶湖生態系に及ぼす影響評 価の精度向上を計ることを目的とする。



図3 過去100年間の彦根気象台年平均気温平年差とイサザの年間漁獲量の推移

2. 研究目的

(1) 溶存酸素の動態解析

本研究は、琵琶湖湖水および湖底堆積物を培養することにより、水柱の酸素消費における同位 体分別係数 α<sub>r[\*柱]</sub>および堆積物の酸素消費における同位体分別係数 α<sub>r[堆積物]</sub>を実測する。これら のパラメータを用いて、琵琶湖における溶存酸素の消失機構について検討することを目的とする。

(2) 堆積物—湖水境界層における窒素動態解析

本研究では、サブテーマ3と協力して、琵琶湖の堆積物一湖水境界層における窒素動態について、 堆積物の培養と安定同位体比を組み合わせて解析することにより、温暖化が水質に及ぼす影響評 価に必要な、生態系・水質モデルのパラメータ設定の改善に貢献することを目的とする。

(3) 温暖化の生物影響評価

本研究は、温暖化に伴う琵琶湖の湖沼物理構造の変化が生物の生理・生態に及ぼす影響を評価 することを目的とする。特に、沖合生態系のキーストン種として物質循環の主要な生物プロセス を担い、深底層という貧酸素化の影響を最も受けやすい環境に生息する固有種イサザの温暖化影 響に焦点を当てる。

(4) 温暖化による湖沼生物の絶滅リスク評価

本研究は、上記研究成果およびサブテーマ1と4の成果を統合して、温暖化によるイサザ個体群 の絶滅リスクを評価する基礎モデルを構築することを目的とする。また、本モデルを用いて、局 所適応策としての流域の栄養塩負荷削減の効果も評価する。

3. 研究方法

(1) 溶存酸素の動態解析

水柱培養用試水は、琵琶湖北湖近江舞子沖の定点(Ie:水深約75 m)で、2008年1月28日、2008 年6月24日、2008年7月9日、および2008年10月17日に採取した。試水は実験室に持ち帰った後、タ ンクを用いてよく混合し、300 mL容ウィンクラー瓶に分注した。培養温度は現場温度とほぼ同様 とし、暗条件下で培養を行い、経時的にサブサンプリングに供した。 堆積物培養実験は、2009年1月、2月、3月に、サブテーマ3の有酸素条件下でのリン溶出実験と 同じコアで行った。培養期間は、ある程度の溶存酸素の減衰量を確保するように設定し、各コア につき初期値および最終値のサンプルを採取した。また、堆積物培養用コアの酸素透過性による データの信頼性を確認するために、2010年7月5日に追加実験を行った。琵琶湖北湖定点N3.5にお いて、上記実験と同様に堆積物を採取し、堆積物直上水を、0.2 μmでろ過した湖水に置換した後、 これを透明ガスバリア袋(エスカル<sup>\*</sup>)に封じて、8℃、暗条件下で培養した。実験期間中のサンプ ル採取は、ある程度の溶存酸素の減衰量を確保するように、経時的に複数回に分けて行った。

溶存酸素濃度は、湖水培養実験では高精度ウィンクラー法<sup>3)</sup> により、堆積物培養実験ではウィ ンクラー法により測定した。溶存酸素安定同位体比測定用試水は、あらかじめ真空にした300 mL 容のサンプリング瓶で採集した。溶存酸素同位体比は、ガスクロマトグラフを、サーモクエスト Conflo IIIをインターフェイスにして質量分析計Delta plus XPに接続した分析装置によって測定 した。

(2) 堆積物—湖水境界層における窒素動態解析

試料の採取は、サブテーマ3のリン溶出実験と同様の方法により、年最低溶存酸素濃度が最も低くなる琵琶湖北湖第一湖盆の90 m以深の定点(N3.5、水深約90 m)において、2009年3月25日、10月30日、2010年1月25日、4月28日、8月23日、12月10日に行った。

2009年3月の実験は、サブテーマ3の有酸素条件下でのリン溶出実験と同じコアで行った。2009年 10月の実験は、堆積物直上水を、0.2µmでろ過し、窒素通気を行ってほぼ無酸素状態にした湖水に 置換して行った。この実験では、培養中は湖水の攪拌を行わなかった(サンプリング直前にパイプ 内の湖水を均質にするために、スターラーを用いて1分間攪拌を行った)。2010年1月、4月、8月、 12月の実験は、サブテーマ3の無酸素条件下でのリン溶出実験と同じコアで行った。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、アンモニウムイオン濃度は0PA 法<sup>4)</sup>により、亜硝酸ならびに硝酸イオン濃度はオートアナライザー(AACS-II, Bran+Luebbe)を用 いて測定した。溶存全窒素濃度は、湿式酸化の後、硝酸イオン濃度として測定した。溶存有機窒素 は、溶存全窒素と溶存無機窒素(アンモニウム+亜硝酸+硝酸)との差として求めた。鉄(II)イオ ン濃度は、1,10-フェナントロリン法<sup>5)</sup>により測定した。硝酸イオンの窒素・酸素安定同位体比は 脱窒菌法により測定した<sup>6)7)</sup>。

(3) 温暖化の生物影響評価

温暖化によってイサザ個体群が減少する要因ならびに温暖化とは無関係に引き起こされる要因 として、以下の6つの仮説を提示する(表2)。なお、他の要因として、1980年代以降に顕在化し た外来魚による食害の可能性も指摘されているが、1960年代以前にも大規模な個体群崩壊が起き ていること(図3)、イサザの生息地が外来魚と重複しないことなどから、個体群変動をもたらす 主要因とはならないと判断し、解析から除外した。

上記の仮説を検証するために、漁獲量や湖沼物理構造に関するアーカイブ資料および長期所蔵 標本を解析に使用した。イサザの卵成熟、摂食量、栄養状態の長期変化を調べるために、1962年 から現在まで京都大学理学部附属大津臨湖実験所および京都大学生態学研究センターで収集・保 管されているイサザの液浸標本の分析を行った。琵琶湖の物理環境として、滋賀県水産試験場が 毎月実施している定期観測調査データ(沖合から沿岸にかけて設置されたトランセクト5地点I-V における深度別の水温および溶存酸素濃度)を利用した。全地点・全深度の月例水温データに基づ いて、成層強度(BVFの5地点平均の日最大値を年平均化)を計算した。また、湖沼水温レジーム (沖合表層水温と沿岸水温の季節変化)を日スケールで推定するために彦根気象台の日平均気温 データを沖合表層および沿岸水温の日変化に換算する回帰モデルを作成した。

上記の仮説(表2)に従い、各要因がイサザ豊度(CPUE:動力船あたり漁獲量)に与える影響を ー次スクリーニングした。有意な効果が検出された要因について、イサザ豊度を従属変数とした ステップワイズ重回帰分析をおこなった。独立変数間に高い相関が認められた場合、多重共線性 を排除するため一方の変数に対する他方の変数の回帰直線の残差を取ってモデルに導入した。

表2 イサザの個体群変動に影響する生理・生態的要因に関する仮説

仮説およびその出展	温暖化効果	プロセス	検証方法
1)底層貧酸素化 <sup>8)</sup>	0	温暖化による冬季鉛直混合の弱体化 が沖合底層を貧酸素化させ、底生魚イ サザの生息環境を悪化させる。	冬季底層溶存酸素濃度がイサザ豊度 に与える影響を解析する。
2)生産性低下 <sup>9)</sup>	0	温暖化による成層強化が表層への栄 養塩供給を妨げ、イサザの餌となるプ ランクトン生産を低下させる。	春季から夏季の成層構造(表層一底 層水温差)とイサザの摂食量および栄 養状態の関係を解析する。
3)繁殖フェノロジー撹乱 <sup>10,11)</sup>	0	温暖化による秋季表層水温低下の遅 れがイサザの卵黄形成開始の遅延と 再生産の低下を引き起こす。	秋季表層水温(17℃)の下降時期がイ サザの卵成熟と豊度に与える影響を解 析する。
4)水温特異的種間競争 <sup>12,13)</sup>	0	温暖化による沿岸水温上昇の早期化 が繁殖資源競争種による繁殖妨害を 促進する。	競争種トウヨシノボリの繁殖開始水温 (20℃)の上昇時期がイサザ豊度に与 える影響を解析する。
5)水温非依存的種間競争 <sup>14)</sup>	×	餌資源競争者の存在がイサザの増殖 率を低下させる。	沖合プランクトン食者であるアユの豊度 がイサザ豊度に与える影響を解析す る。
6)水温非依存的種間捕食 (本研究による)	×	捕食者の存在がイサザの死亡率を増 加させる。	沖合魚食者であるビワマスの豊度がイ サザ豊度に与える影響を解析する。

(4) 温暖化による湖沼生物の絶滅リスク評価

サブテーマ1による流動場-生態系モデルを用いて予測された琵琶湖の物理環境構造に関する 変数を、イサザの過去の個体群動態を説明する重回帰モデルに組み込んで温暖化によるイサザ個 体群の長期変動予測を試みた。また、流域の栄養塩負荷削減策を施行した場合の絶滅リスクの改 善効果も併せて評価した。

イサザの個体群変動要因の候補として、流動場-生態系モデルから予測可能な3つの物理環境変 数、すなわち、底層の貧酸素水塊発生規模(底層に発生する貧酸素水塊の面積の累積日数)、秋 季沖合表層水温レジーム(水温が17℃を下回る日にち)、春季沿岸水温レジーム(水温が20℃を 上回る日にち)を用いた。モデルの空間解像度は、2 km×2 km格子とし、底層貧酸素水塊と秋季 沖合表層水温レジームはイサザの生息が確認されている北湖の水深10 m以深の沖合全域における 表層または湖底上1.25 mの格子の平均値を用いた。沿岸水温レジームは、イサザが繁殖活動を行 う北湖の沿岸1 m 以浅全域の平均値とした。

イサザは湖底直上で底生生活を送るが、本解析で用いる流動場-生態系モデルでは湖底上1.25 m までの溶存酸素濃度しか推定することができない。近底層には高濁度境界層が発達し、境界層内 で急速に溶存酸素濃度が低下することが知られている(サブテーマ3)。したがって、流動場-生 態系モデルの推定値を用いて、イサザが実際に生息する湖底直上の環境を再現することは技術的 に困難である。イサザの適応度を減少させる溶存酸素濃度の限界閾値(Pc)は1.76 mg 0<sub>2</sub> L<sup>-1</sup>であ ることが報告されている(サブテーマ4)。そこで、本研究では、イサザの生息する湖底直上のPc を湖底上1.25 mの溶存酸素濃度推定値で補間するために段階的に2、3、4、5 mg 0<sub>2</sub> L<sup>-1</sup>の閾値を設 定した。北湖10 m以深の全ての格子において湖底上1.25 mの溶存酸素濃度が上記の閾値を下回る 格子数の累積日数を底層貧酸素水塊発生規模の指標とした。続いて、過去のイサザ個体群変動を 最もよく説明する溶存酸素濃度閾値をモデル選択した。採択された変数群を用いて重回帰モデル を作成し、2100年までのイサザの長期個体群変動を推定した。

これらの物理環境変数の将来予測にはIPCC第4次報告書に準ずる3つの温暖化シナリオ(シナリ オ1:現状維持、シナリオ2:100年後に2.5℃上昇、シナリオ3:100年後に5.0℃上昇)を使用した なお、IPCCは100年後に1.8-4.0℃の上昇を推定したが、琵琶湖周辺の気温上昇はこれよりも約1℃ 高いと試算されているため、最悪の温暖化シナリオを5.0℃上昇と想定した。また、シナリオ3に 関して、局所適応策の効果を検討した。ローカルな環境施策として、琵琶湖流域の栄養塩負荷削 減に関する3つのシナリオ(シナリオ3a:50%負荷削減、シナリオ3b:25%負荷削減、シナリオ3c: 負荷削減なし)を設定し、イサザ個体群の絶滅リスクの改善効果を評価した。

結果・考察

(1) 溶存酸素の動態解析

水柱における溶存酸素濃度と溶存酸素同位体比の関係について、レーリー蒸留の仮定に基づき 回帰式を計算すると、呼吸における分別係数 $\alpha_{r[xte]}$ が表3のように計算された。これは水中におけ る呼吸に伴う分別係数 $\alpha_{r[xte]}$ に関する既存の文献値<sup>2)</sup>ともよく一致しており、琵琶湖においても他 の湖沼と同様の分別係数 $\alpha_{r[xte]}$ を用いることができることを示す。また循環期である2008年1月の データは、その後水温躍層が形成されて以降の深水層での酸素消費における分別係数 $\alpha_{r[xte]}$ と考 えられる一方、6、7、10月のデータは表水層および深水層の分別係数 $\alpha_{r[xte]}$ を示すと考えられる が、これらについても多少の差はあるが、ほぼ同じ分別係数と考えてよいことが示された。

表3 琵琶湖北湖近江舞子沖定点(水深約 75m)における、溶存酸素諸費に伴う水柱の同位体分別係数α<sub>(水柱)</sub>

日付	2008.1.28	2008.6.24	2008.6.24	2008.7.9	2008.10.17	2008.10.17
採水深度(m)	10	10	50	7.4	10	71
培養温度(℃)	7.8	20	7.8	25	20	7.8
実験期間(日)	106	29	128	14	26	110
最終的な酸素 消費量(mg/L)	0.99	1.79	0.38	1.59	1.38	0.56
α <sub>r[水柱]</sub>	0.981	0.981	0.983	0.982	0.978	0.984
<b>紘計</b> 値	r²=0.983,	r²=0.996,	r²=0.987,	r²=0.996,	r²=0.999,	r²=0.992,
ᆘᄮᇚᆝᇉ	p<0.01	p<0.005	p<0.01	p<0.005	p<0.001	p<0.005

一方、湖底堆積物における溶存酸素濃度と溶存酸素同位体比の関係について、レーリー蒸留の 仮定に基づき回帰式を計算すると、呼吸における分別係数  $\alpha_{r[#積物]}$ が表4のように計算された。  $\alpha_{r[xt]}$ に比べて1に近い値になっているが、これは堆積物の中に溶存酸素が供給される過程が律 速になっているためであると考えられる。2010年7月5日の実験では、酸素不透過性の透明ガスバ リア袋 (エスカル<sup>\*</sup>)を用いて実験を行ったが、その他の実験結果と大きく違いが見られなかった。 これらの結果は、分別係数 α<sub>r[堆積物]</sub>に関する既存の文献値ともよく一致しており、琵琶湖において も同様の分別係数 α<sub>r[堆積物]</sub>を用いることができることを示す。

				「吐虫恨物」
日付	2009.1.16	2009.2.12	2009.3.25	2010.7.5
深度(m)	90	90	90	90
培養温度(℃)	7.8	7.8	7.8	7.8
実験期間(日)	4	4	12	6
実験期間中の時系列解析の回数	3	3	5	5
最終的な酸素消費量(mg/L)	3.96	4.78	9.41	5.86
<b>α</b> <sub>r[堆積物]</sub>	0.997	0.996	0.997	0.998
な 計 店	r <sup>2</sup> =0.948,	r <sup>2</sup> =0.966,	r²=0.903,	r <sup>2</sup> =0.586,
初に 百一10旦	p<0.0005	p<0.0001	p<0.0001	p<0.001

表4 琵琶湖北湖定点(水深約 90m)における、溶存酸素諸費に伴う堆積物の同位体分別係数α<sub>「堆積物]</sub>

2004年度より3年間の、琵琶湖北湖深水層における溶存酸素濃度と同位体比から、見かけの酸素 消費における分別係数αを求めると、年によっての違いはほとんど見られず、範囲としてα=0.986 ~0.992、ほとんどの深度でα=0.990~0.991の値を示した(表1)。本実験で求めた分別係数α<sub>r[\*</sub> <sub>住]</sub>の平均値0.982、およびα<sub>r[堆積物]</sub>の平均値0.997を用いて琵琶湖深水層の酸素消費過程を推定す ると、水柱における酸素消費が約40%、湖底堆積物による酸素消費が約60%と計算された。この 結果は、琵琶湖において湖底堆積物の酸素消費が、琵琶湖全体の溶存酸素消費の大きな部分を示 すことを示唆する。

(2) 堆積物—湖水境界層における窒素動態解析

本実験で用いたシステムでは培養装置のフタとしてシリコン栓を用いているが、このシリコン 栓には酸素透過性があることが知られている。そこで、本培養システムを用いて、実験開始時に 酸素が豊富にある系・無酸素の系で、それぞれスターラーによる攪拌のあり・なしで11日間の堆 積物培養予備テストを行ったところ、攪拌を行ったものについては、いずれも培養終了時の溶存 酸素濃度は1 mg L<sup>-1</sup>程度であったが、攪拌を行わなかったものについては、いずれも約5 mg L<sup>-1</sup>程 度に上昇していた。このことは、本システムではフタからの酸素の侵入があること、攪拌をしな い状態では、堆積物の酸素吸収フラックスの低下が起こることを示している。

1)酸素透過環境下における窒素動態

2009年は、シリコン栓等からの酸素透過が起こる環境下で培養実験を行った。3月の培養実験で は、堆積物培養湖水中の溶存酸素濃度は10.7 mg L<sup>-1</sup>から1.3 mg L<sup>-1</sup>に単調減少した。一方、2009 年10月の実験では、堆積物培養湖水中の溶存酸素濃度は、培養期間中に約1 mg L<sup>-1</sup>から約4 mg L<sup>-1</sup> まで増加した(ただし6日目以降は横ばい状態であった:図4a)。溶存無機窒素(アンモニウム+ 亜硝酸+硝酸)ならびに溶存全窒素濃度は、3月実験では4日目以降に溶存無機窒素、溶存全窒素 ともに大きく減少したが、10月実験ではいずれも単調増加傾向を示した(図4b)。溶存無機窒素 を化学形態別に見てみると、3月実験では実験開始時より、硝酸イオン濃度は単調減少傾向、亜硝 酸イオンはほとんど検出されないのに対して、アンモニウムイオン濃度は7日目より後に濃度上昇 が見られた(図4c)。10月実験では、亜硝酸並びに硝酸イオン濃度は3月実験と同様の傾向で、ア ンモニウムイオン濃度は実験開始時より単調増加であった(図4c)。硝酸イオンの濃度変化は、3 月の実験に比べて10月の実験では減少傾向が緩やかで、3月実験では11日後にはほぼ枯渇してい たのに対し、10月実験では27日後でも3.7 µM残っていた。3月実験7日目までの溶存全窒素も減少 は硝酸イオン濃度の減少によるものであり、10月実験の溶存全窒素の単調増加は、主としてアン モニウムイオン濃度の増加によるものであった。鉄(II)濃度(10月実験のみ測定)は、6日目まで は変化は見られなかったが、以降増加した(図4d)。



図 4 酸素透過環境下での堆積物培養実験における堆積物直上水中の(a)溶存酸素、(b)溶存全窒素(TDN; ●)ならびに溶存無機窒素(DIN;O)、(c)アンモニウム(NH4;□)、亜硝酸(N02;×)ならびに硝酸イ オン(N03;●)、(d)鉄(II)イオンの濃度の経時的変化。破線は2009年3月、実線は10月の実験結果を示す。

これらの実験結果をもとに推定した窒素の溶出フラックスを表5に示す。アンモニウムイオンは、 湖水流動のない10月実験(28日間平均:181 µmole m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>)の方が3月実験(11日間平均:55.2 µmole m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>)に比べて3倍以上溶出フラックスが大きかった。硝酸イオンは、いずれも減少していた が、10月実験では途中から減少傾向が緩やかになったため、フラックスは小さくなった。溶存全 窒素としては、3月実験では硝酸イオンの減少の影響により減少し、11日間平均で-89.5 µmole m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>であったが、10月実験では硝酸イオンの減少よりもアンモニウムイオンの溶出の影響が大き く、培養期間(28日間)平均で126 µmole m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>の溶出となった。

表5 酸素透過環境下での堆積物培養実験における窒素フラックス。NH<sub>4</sub>+;アンモニウムイオン、NO<sub>2</sub>-;亜硝酸イオン、NO<sub>3</sub>-;硝酸イオン、DIN;溶存無機窒素、DON;溶存有機窒素、TDN;溶存全窒素。

実験開始月	培養期間	$NH_4^+$	$NO_2^-$	$NO_3^-$	DIN	DON	TDN
	日			µmole m	<sup>−2</sup> day <sup>−1</sup>		
2009 年 3 月	0-11	55.2	-1.3	-215	-161	71.2	-89.5
2009 年 10 月	0-27	181	1.4	-89.5	93.1	33.0	126
	(0-14)	232	4.9	-152	85.2	38.3	124

3月実験、10月実験ともに、実験開始から硝酸イオンの減少が見られたが、これは湖水- 堆積物 境界層における脱窒によるものであると考えられる。堆積物中で脱窒が起こっていたことは、安 定同位体比のデータからも裏付けられる。硝酸イオンの残存率の対数と、硝酸イオンの窒素・酸 素安定同位体比との関係を図5a、bに示す。3月実験においては、窒素の濃縮係数は7.6%、酸素の 濃縮係数は5.0%で、レーリーの蒸留モデルと整合的であり、脱窒が起こっていることが示唆され た。10月実験では、窒素の濃縮係数は1.8%、酸素の濃縮係数は3.5%で、同位体分別は3月実験に 比べて小さかった。また、窒素同位体比が上昇すると共に酸素同位体比も上昇したが(図5c)、 その上昇比率は3月と10月とでは異なっていた。一般に、堆積物における脱窒では同位体分別は小 さいと考えられており<sup>15)</sup>、10月実験の窒素はこれと同様の結果を示したが、3月実験ではより大き な同位体分別が認められた。また、脱窒での窒素と酸素の同位体の上昇比(δ<sup>15</sup>N:δ<sup>18</sup>0)は、1:1 ~2:1と報告されているが<sup>15)</sup>、10月の実験の値はこれから少々ずれている。このメカニズムについ ては、今後の検討が必要である。





酸素透過環境下で実験を行った結果、培養湖水の流動がない場合、上方からの酸素供給フラッ クスにより培養湖水上方では酸素を多く含むが、堆積物直上付近は活発な酸素消費により無酸素 状態になっていたことが示唆された。これは、培養湖水を均質化して測定した溶存酸素濃度が高 いにもかかわらず、鉄(II)の溶出(嫌気的反応)が認められたことからも強く支持される。湖水 が流動している状態の実験(3月実験)では、溶存酸素濃度の減少と共に、少なくとも一時的には、 脱窒による堆積物-湖水境界層での窒素除去が起こったが(溶存全窒素濃度の減少)、湖水の流 動のない状態の実験(10月実験)では、脱窒は起こっていたものの、効果的な窒素除去には結び つかず、堆積物-湖水境界層での窒素除去効率の低下が認められた。これは、堆積物-湖水境界 層に安定な無酸素層が生じ、脱窒の起こる堆積物面への硝酸イオン供給効率が落ちたためと考え られる。湖底近傍の貧酸素化が、堆積物-湖水境界層での窒素動態に与える影響を精度良く予測 するためには、湖水の流動も重要な要因となるだろう。

2) 無酸素環境下における窒素動態

2010年の実験では、脱酸素剤入りガスバリア袋に封じることで、コアを酸素供給のない実験環 境下に置いた。実験は1月、4月、8月、12月の計4回行ったが、培養期間中の溶存酸素濃度はいず れの実験でも1 mg L<sup>-1</sup>以下であった(溶存酸素計による測定)。アンモニウムイオンはいずれも実 験開始時より単調増加し、一方硝酸イオンは実験開始から7日でほぼ枯渇した(図6a、b)。溶存 無機窒素としては、いずれの実験においても実験開始後7日間では減少したが、その後は増加に転 じた(図6c)。溶存全窒素としては、0-7日目は、各態窒素の寄与率により減少する場合(1、12 月)と増加する場合(4、8月)とがあったが、以降は単調増加した(図6d)。



図 6 無酸素環境下での堆積物培養実験における堆積物直上水中の(a)アンモニウムイオン、(b)硝酸イ オン、(c)溶存無機窒素、(d)溶存全窒素の濃度の経時的変化。●は2010年1月、〇は4月、△は8月、■ は12月の実験結果を示す。

これらの実験結果をもとに推定した窒素の溶出フラックスを表6に示す。無酸素環境下実験では いずれも実験開始7日間で硝酸イオンはほぼ枯渇したため、0-7日目と7-35日目に分けた溶出フラ ックスの推定も行った。アンモニウムイオンは培養35日間の平均で354~448 µmole m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>の溶 出が認められ、そのフラックスは0-7日目(180~326 µmole m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>)よりも7-35日目(390~507 µmole m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>)の方が大きかった。また、これらの値は有酸素環境であった2009年3月実験のア ンモニウム溶出フラックス(11日間平均:55.2 µmole m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>)の3倍以上であった。これらのこ とは、還元状態が強まるとアンモニウムイオンの溶出がより活発になることを示唆している。硝 酸イオンは実験開始7日間でほぼ枯渇しており、そのフラックスは実験開始時の濃度に依存し、 -268~-395 µmole m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup> (0-7日の平均) であった。溶存有機窒素は0-7日目に溶出フラックス が大きい傾向にあるが、培養35日間の平均では12.2~31.1 µmole m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>となり、溶存全窒素の4 ~9%であった。溶存全窒素としては、培養35日間の平均で285~394 µmole m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>の溶出が認め られ、そのフラックスは0-7日目 (-36.1~96.9 µmole m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>) よりも7-35日目 (347~503 µmole m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>) の方が大きかった。以上より、無酸素環境になると、アンモニウムの活発な溶出が起こ る一方で、硝化- 脱窒系が効率良く機能しなくなるため、堆積物による窒素除去能は極めて低下 し、結果、窒素の内部負荷を加速することが示唆された。

表6 無酸素環境下での堆積物培養実験における窒素フラックス。NH<sub>4</sub>+;アンモニウムイオン、NO<sub>2</sub>-;亜硝酸 イオン、NO<sub>2</sub>-:硝酸イオン、DIN:溶存無機窒素、DON:溶存有機窒素、TDN:溶存全窒素。

実験開始月	培養期間	$NH_4^+$	$NO_2^-$	$NO_3^-$	DIN	DON	TDN
	B	·	-	µmole m	<sup>−2</sup> day <sup>−1</sup>		
2010年1月	0-35	448	0.2	-69.3	379	15.5	394
	(0-7)	217	1.7	-343	-124	88.3	-36.1
	(7-35)	507	-0.2	-0.3	506	-2.9	503
2010 年 4 月	0-35	399	0.4	-63.6	335	22.5	358
	(0-7)	180	13.9	-268	-74.5	171	96.9
	(7-35)	453	-2.9	-13.2	436	-14.3	422
2010年8月	0-35	354	0.2	-81.3	273	12.2	285
	(0-7)	215	9.7	-354	-130	173	42.6
	(7-35)	390	-2.3	-11.9	375	-28.4	347
2010 年 12 月	0-35	408	0.1	-86.8	321	31.1	353
	(0-7)	326	11.4	-395	-58.5	53.0	-5.6
	(7-35)	429	-2.8	-7.9	418	25.5	444

(3) 温暖化の生物影響評価

表2の仮説群に基づいて、湖沼物理構造や種間相互作用がイサザ豊度に与える影響を単回帰分析 によって検討したところ、全ての変数においてイサザ豊度の変動を有意に説明することができた

(表7)。しかし、表2における仮説2で提示されたように、成層強度が高くなるとイサザの摂餌量 が増加する有意な傾向は認められなかった。成層強度は水温の鉛直構造に基づいて算出され、水 温レジームに関連した変数と強い相関を示したことから、単回帰により得られた結果はみかけの 相関であると判断された。したがって、成層強度は以後のステップワイズ重回帰分析の独立変数 から除外した。なお、残り5変数間の相関を調べたところ、イサザの競争者であるアユの豊度、潜 在的捕食者であるビワマスの豊度は冬季底層溶存酸素濃度と有意な正の相関を示し、多重共線性 が認められた。したがって、アユおよびビワマスの豊度は冬季底層溶存酸素濃度に対する回帰直 線の残差を独立変数として用いた。

ステップワイズ重回帰分析のモデル選択の結果、温暖化に関連した3つの物理的環境要因が採択 され、アユ・ビワマス豊度という生物的環境要因はイサザの個体群変動に直接的な影響を及ぼさ ないと結論された(表7)。 表7 イサザ豊度に影響する要因の単回帰分析およびステップワイズ重回帰分析

	ステップワイズ重回帰分析			
独立変数	β	Τ	Р	
冬季の沖合底層溶存酸素濃度	0.46	3.89	0.001	
沖合表層水温が17℃を下回る時期	-0.27	-2.30	0.03	
沿岸水温が20℃を上回る時期	0.40	3.38	0.03	
餌資源競争者アユの豊度(冬季底層溶存酸素濃度に対する残差)	_	_	_	
捕食者ビワマスの豊度(冬季底層溶存酸素濃度に対する残差)	—	—	—	
	自由度調整済み <i>R</i> =0.44			
	F=11.6. P=0.0001			

表7に示されるように、イサザの個体群変動に影響する要因間で、冬季の底層貧酸素化は大きな インパクトを及ぼすことが明らかとなった。これまで、温暖化に伴う底層貧酸素化が底生動物に 負の影響をもたらすことは多くの研究者によって指摘されてきた。本研究は、50年以上に亘る長 期観測データを用いて、湖沼生物が底層の貧酸素化で個体群を減少させる直接的な証拠を提示す ることに成功した。

また、イサザに特有な温暖化影響として、秋季の沖合表層水温レジームが本魚の繁殖フェノロジーを撹乱する生理的メカニズムについてさらなる検討をおこなった。水温が周年安定した湖底に生息するイサザは日周鉛直回遊を行うことによって表層水温を毎夜経験し、その水温変化から季節を読み取るユニークな生理的メカニズムを持つことが実験的に示されている<sup>10)11)</sup>。Takahashiの野外観察および飼育実験<sup>10),11)</sup>によると、イサザが卵黄形成を開始する表層水温の閾値は17℃前後である。この仮説が正しいならば、秋季表層水温の低下時期が遅くなると卵成熟の開始が遅れるため、春季の産卵シーズンの生殖腺の発達が不十分となることが予測される。この仮説を検証するために、秋季表層水温が17℃を下回る時期と翌春のイサザ成熟雌の卵サイズの関係を調べた。解析の結果、秋季の水温低下が遅れると産卵直前の雌の生殖腺内卵サイズが低下することが明らかとなった(ステップワイズ重回帰分析、 $\beta$ =-0.23、t=-5.69、P=0.001)。さらに、産卵量の指標となる生殖腺指数も秋季の沖合水温低下が遅れると有意に減少した(ステップワイズ重回帰分析、 $\beta$ =-0.32、t=-8.19、P=0.001)。また、生殖腺指数が低下すると当年のイサザ豊度が減少する有意な傾向が認められたことから(r=0.53, P=0.001)、秋季表層水温の低下はイサザの卵黄形成開始の遅延を介して、再生産を減少させると結論された。したがって、仮説3は強く支持された。

3つ目の要因として、春季の沿岸水温上昇の早期化もイサザの個体群変動に影響した。Hidaka & Takahashiは、繁殖資源である湖岸礫をめぐって競争関係にある近縁種トウヨシノボリの繁殖が20℃で開始され、トウヨシノボリによる繁殖干渉がイサザ雄による卵保護活動を阻害することを報告した<sup>12)</sup>。本研究は種間競争に関する直接的な行動観察データをもたないが、先行研究による状況証拠から判断して仮説4は尤もらしい要因と考えられる。

以上、回帰モデルに採択された3つの変数は全て温暖化に関連した物理要因であり、今後の温暖 化の進行に伴って、イサザの個体群を減少させる原因となる恐れが危惧された。本研究の特筆す べき成果は、イサザへの温暖化影響が貧酸素に対する単純な呼吸生理学的応答のみならず、繁殖 フェノロジーの生理的メカニズムや温度媒介型競争による生態的メカニズムなどが絡んだ複雑な プロセスによってイサザの個体群を減少させることを明らかにしたことである。今回の解析では、 イサザの競争者や捕食者の効果は直接要因として取り込まれなかったが、これらの沖合種もまた 冬季底層貧酸素化の影響を受ける可能性が示唆された。溶存酸素濃度を介した種間相互作用は、 琵琶湖に生息する在来魚ニゴロブナと外来魚オオクチバスで報告されている<sup>16)</sup>。ビワマスと琵琶 湖産アユも固有種あるいは準固有種であり、これらの種についても温暖化影響に関する詳細な調 査が急務である。

(4) 温暖化による湖沼生物の絶滅リスク評価

研究項目(3)による解析結果に基づいて、温暖化に対するイサザ個体群の絶滅リスク評価を 実施した。物理環境の将来予測に先立ち、現在から1950年まで遡った過去の環境変動をサブテー マ1の流動場-生態系モデルを用いてどの程度再現可能か検証した。バリデーションの結果、過去 60年間における秋季の沖合表層水温の低下時期および春季の沿岸水温上昇時期の再現性は極めて 高いことが確認された。また、流動場-生態系モデルにより推定された底層貧酸素水塊発生規模

(溶存酸素濃度各種閾値以下の格子の累積日数)を用いてイサザの個体群変動の説明力を比較したところ、湖底上1.25 mの溶存酸素濃度閾値を4 mg 0<sub>2</sub> L<sup>-1</sup>に設定したとき有意にイサザの個体群変動を説明することができた(*r*=0.29, *P*=0.04)。

これら3つの物理環境変数を用いて、個体群変動を推定する重回帰モデルを以下のように構築 した(式1;調整済み*R*<sup>2</sup>=0.38, *F*=9.54, *P*=0.001)。

イサザ豊度=-0.44\*[4 mg 0<sub>2</sub> L<sup>-1</sup>以下の累積格子数をlog<sub>10</sub>(5+a)変換] -0.32\*[秋季沖合表層水温低下時期]+0.18\*[春季沿岸水温上昇時期] (式1)



図7 3つの温暖化シナリオ下で予測されたイサザ個体群変動および過去の実測値(-O-線)。

本モデルを用いて、3つの温暖化シナリオ下で2100年までのイサザの個体群変動を予測した(図 7)。シナリオ1(現状維持)では、2018年にイサザ豊度が0を下回り、以後、0近傍で周期的な変動 を繰り返した。この周期変動は、太平洋10年規模振動(PD0)として知られる気候レジームシフト をモデルに組み込んだことによるものである。本モデルは線形回帰によってイサザ豊度を推定し ているため、条件によってはマイナスの値を取りうるが、実際の個体群密度は0近くに収束すると 考えられる。本モデルは従属変数に個体群密度を用いていないため、明示的にイサザ個体群の絶 滅を定義することができない。しかし、個体群密度が低レベルで長期間推移すると確率的な絶滅 リスクが増加する。したがって、たとえ現状の温暖化レベルが維持されたとしても、イサザ豊度 が0を下回る年が何年間か続くと気候レジームシフトの温暖期に絶滅リスクが増加する恐れがあ る。一方、シナリオ2(2.5℃上昇)とシナリオ3(5.0℃上昇)では、それぞれ2057年と2037年以降、 イサザ豊度が0以下から全く回復しなかった。本結果は、最悪から中庸の温暖化シナリオにおいて、 早くとも今世紀中にイサザ個体群が絶滅する蓋然性がきわめて高いことを示唆する。

続いて、シナリオ3(5.0℃上昇)の下で、流域の栄養塩負荷削減がイサザ個体群の絶滅リスク を緩和する効果を検討した(図8)。栄養塩の負荷削減を高めると、イサザ豊度が相対的に上昇す る傾向が認められた。しかし、依然としてイサザ豊度が0を下回る年が多く、最悪の温暖化シナリ オの下では、栄養塩負荷削減の効果はあまり期待できそうになかった。対照的に、現状維持や中 庸な温暖化シナリオの下では、ある程度、絶滅リスクを緩和する効果が期待できるかもしれない。



# 図8 温暖化シナリオ3の下で流域の栄養塩を0、25、50%削減した場合に予測されるイサザの個体群変動と 実測値(-O-線)

前述のように、本モデルは個体群動態を明示的に扱ったモデルではないので、温暖化によるイ サザの絶滅確率を厳密に推定することができない。したがって、本研究による基礎モデルを改良 して個体群存続可能性解析 (PVA) に基づく予測モデルを構築し、イサザの絶滅リスクを量的に評 価することが今後の課題となるだろう。

## 5. 本研究により得られた成果

(1)科学的意義

溶存酸素動態研究により、琵琶湖深水層における酸素消費について、湖底堆積物によるものが 大きな割合を示すことが示唆された。これは、霞ヶ浦のように浅い湖においては不思議ではない が、琵琶湖のような深い湖では驚くべき現象である。我々の用いた研究手法は他にエリー湖にお いて行われた例があるが、わずかなデータを元にした推定であるため、本研究が世界で初めて綿 密な検討をした結果となった。今後検討を重ねて研究手法を確立することにより、他の湖にも応 用できる手法を提示することができる。

大型淡水湖沼(琵琶湖)の堆積物-湖水境界層の窒素除去機能についての評価を試みた。琵琶 湖では、堆積物は脱窒により硝酸イオンを除去するシステムとして機能していることが示唆され た。しかし、湖底近傍が無酸素化すると、堆積物-湖水境界層における硝化-脱窒系がうまく機 能しなくなり窒素除去効率が低下する上、アンモニウムイオンの溶出も活発になることから、窒 素の内部負荷が加速することが示唆された。本研究で得られた成果は、大型湖沼の生態系・水質 モデルのパラメータ設定において有益な情報を提供する。

また、イサザの温暖化影響評価は、従来の湖沼生物の温暖化影響に関する研究に不足していた 過去資料に基づく実証データを提供した点が特筆すべき成果である。従来の研究の主流は気候変 動と個体群変動の相関を現象論的に記述するものや、温度ニッチ概念に基づく外挿法によって将 来の生息分布域を予測するものであった。長期野外データに基づいて湖沼生物の個体群変動メカ ニズムを解明した本研究は、大型湖沼における生物の温暖化影響が水温上昇・貧酸素化に関連し た生理的プロセスだけでなく、湖沼物理構造の変化を介した生態的プロセスとの複合効果によっ てもたらされることを実証した初めての報告事例として意義深い。

(2) 地球環境政策への貢献

琵琶湖において溶存酸素の消費の多くが堆積物中で行われているということが本当であれば、 通常湖沼環境の改善方法として採用される栄養塩の負荷削減といった手法では、酸素消費の大き な部分を占めている堆積物中の酸素消費を直接的には削減出来ないことになる。すなわち、堆積 物への有機物供給を削減することで堆積物の酸素消費を減らすという間接的な対策が必要になり、 短期的な対処法は難しいということになる。地球温暖化という徐々に進行する現象を受けて長期 的な展望をもった政策の必要性が問われる。

琵琶湖北湖の堆積物-湖水境界層における窒素除去機能に関して、本研究により得られた成果 は、サブテーマ1において構築を進めた生態系・水質モデルの精度向上に寄与した。

また、各種温暖化シナリオ下でイサザの個体群変動を推定するモデルを構築することによって、 湖沼生物の絶滅リスクを評価する基礎モデルを構築することができた。さらに、社会適応策とし て、流域の負荷削減を実施した場合の費用対効果をシナリオ間で比較する際の客観的判断材料を 提示することができた。このモデルを応用することによって、固有種イサザのみならず、湖沼生 物の多様性保全に資する温暖化適応施策と順応的生態系管理への提言が可能となるだろう。

### 6. 引用文献

- 1) Yoshimizu, C., Yoshiyama, K., Tayasu, I., Koitabashi, T. and Nagata, T. Vulnerability of a large monomictic lake (Lake Biwa) to warm winter event. Limnology. 11: 233-239.
- 2) Quay, P.D., Wilbur, D.O., Richey, J.E., Devol, A.H., Benner, R. and Forsberg, B.R.

(1995) The <sup>18</sup>0:<sup>16</sup>0 of dissolved oxygen in Amazon Basin: Determining the ratio photosynthesis rates in freshwaters. Limnolology and Oceanography. 40: 718-729.

- Carignan, R., Blais, A.-M. and Vis, C. (1998) Measurement of primary production and community respiration in oligotrophic lakes using the Winkler method. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 55: 1078-1084.
- 4) Holmes, R. M., Aminot, A., Kérouel, R., Hooker, B. A. and Peterson, B. J. (1999) A simple and precise method for measuring ammonium in marine and freshwater ecosystems. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 56: 1801-1808.
- 5) 西条八束・三田村緒佐武(1995)「新編湖沼調査法」講談社サイエンティフィク
- 6) Sigman, D. M., Casciotti, K. L., Andreani, M., Barford, C., Galanter, M. and Böhlke, J. K. (2001) A bacterial method for the nitrogen isotopic analysis of nitrate in seawater and freshwater. Analytical Chemistry. 73: 4145-4153.
- Casciotti, K.L., Sigman, D.M., Galanter Hastings, M., Böhlke, J.K. and Hilkert, A. (2002) Measurement of the oxygen isotopic composition of nitrate in seawater and freshwater using the denitrifier method. Analytical Chemistry. 74: 4905-4912.
- 8) Ficke, A. D., Myrick, C. A. and Hansen, L. J. (2007) Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 17, 581-613.
- 9) O'Reilly, C. M., Alln, S. R., Plisnier, P.-D., Cohen, A. S. and McKee, B. A. (2003) Climate change decreases aquatic ecosystem productivity of Lake Tanganyika, Africa. Nature. 424: 766-768.
- Takahashi, S. (1981) Sexual matiruty of the Isaza, *Chaenogobius isaza* III. Effects of water temperature on vitellogenesis. Zoological Magazine. 90: 265-270.
- Takahashi, S. (1982) Sexual maturity of the Isaza, *Chaenogobius isaza* IV: vitellogenesis and the subjective diel thermoperiod caused by vertical migration. Zoological Magazine. 91: 29-38.
- Hidaka, T. and Takahashi, S. (1987a) Effects of temperature and daylength on gonadal development of a goby, *Rhinogobius brunneus* (orange type). Japanese Journal of Ichthyology. 34: 361-367.
- Hidaka, T. and Takahashi, S. (1987b) Reproductive strategy and interspecific competition in the lake-living gobiid fish Isaza, *Chaenogobius isaza*. Journal of Ethology. 5: 185-196.
- Miura, T. (1966) Competitive influence of Isaza, *Chaenogobius isaza*, on Ayu, *Plecoglossus altivelis*, in Lake Biwa. Research in Population Ecology. 8: 37-50.
- 15) 永田俊・宮島利宏(編) (2008) 「流域環境評価と安定同位体」京都大学学術出版会
- 16) Yamanaka, H., Kohmatsu, Y., and Yuma, M. (2007) Difference in the hypoxia tolerance of the round crucian carp and largemouth bass: implications for physiological refugia in the macrophyte zone. Ichthyological Research. 54: 308-312.
- 7. 国際共同研究等の状況

特に記載すべき事項は無い。

- 8. 研究成果の発表状況
- (1)誌上発表
- <論文(査読有)>
- 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.
- Maki, K., Kim, C., Yoshimizu, C., Tayasu, I., Miyajima, T. and Nagata, T. (2010) Autochthonous origin of semi-labile dissolved organic carbon in a large monomictic lake: Carbon stable isotopic evidence. Limnology. 11: 143-153.
- <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)>
  - 1) 奥田昇、野鳥、73、11、30-31(2008) 「失われゆく琵琶湖の生物多様性」
- (2) 口頭発表(学会)
- 1) 陀安一郎、由水千景、永田俊:日本陸水学会第73回大会(2008)「琵琶湖北湖沖合における溶 存酸素の消費過程:酸素消費に伴う酸素同位体分別係数測定実験より」
- Tayasu, T., Yoshimizu, C., Kim, C., Maki, K., Nishimura, Y., Goto, N. and Nagata, T.: The 4th International Symposium on Isotopomers (2008) "Estimation of oxygen consumption in Lake Biwa using oxygen isotope ratio (δ<sup>18</sup>0) of dissolved oxygen."
- 3) Tayasu, T., Yoshimizu, C., Kim, C., Maki, K., Nishimura, Y., Goto, N. and Nagata, T.: ASLO Aquatic Sciences Meeting (2009)"Estimation of oxygen consumption in lake Biwa, the largest lake in Japan, using oxygen isotope ratio of dissolved oxygen."
- 4) Okuda, N., Sakai, Y. and Kumagai, M.: Lake Biwa Symposium (2009) "Impacts of global warming on an endemic fish in Lake Biwa"
- 5) 陀安一郎・由水千景・永田俊:日本陸水学会第74回大会(2009)「琵琶湖北湖深水層におけ る酸素消費に対する堆積物の寄与」
- 6)奥田昇・酒井陽一郎・熊谷道夫:第42回日本魚類学会年会(2009)「温暖化に翻弄される琵 琶湖固有種イサザ」
- 7) 由水千景, 陀安一郎, 永田俊:日本陸水学会第75回大会(2010)「湖底近傍における無酸素 化が堆積物-湖水境界層におけるリン動態に及ぼす影響」
- (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) シンポジウム「迫り来る温暖化から魚類を救え! 魚類学者たちの挑戦-」第42回日本魚類 学会、2009年10月、東京海洋大学
- (5) マスコミ等への公表・報道等
- 第42回日本魚類学会における温暖化に関するシンポジウムの主催に関連して「月刊ダイバー」の取材があり、「エコ・リポート」としてシンポジウムの内容が紹介された(月刊ダイバー、2010年1月号、343号:164-165)。
- (6) その他

特に記載すべき事項は無い。