

第3節

マクロ視点より

琵琶湖におけるレジームシフトの可能性

加藤元海

愛媛大学沿岸環境科学研究センター

1. はじめに

近年、さまざまな生態系において、ある状態から全く異なった別の状態へ突然変化することがありうるようになってきた¹⁾。この突然の不連続な系状態の変化はレジームシフトと呼ばれ、琵琶湖を含む湖沼生態系も例外ではない。湖沼においては、水の澄んだ状態から植物プランクトンの大発生による濁った状態へのレジームシフトに関して盛んに研究が行われている。レジームシフトを引き起こす要因として、人為的負荷の増大にともなう湖沼への過剰な栄養塩（リン）の供給が挙げられる。湖沼におけるレジームシフトは多くの場合、比較的水深の浅い湖で見られる現象であるが²⁾、深い湖でも起こることが示唆されている³⁾。

レジームシフトは湖沼生態系を管理するにあたり、次に挙げる二つの点で非常に重大な問題となる。一つ目は、系の変化は徐々に進行するのではなく、突然不連続的に変化し、この予測は困難であり、さらに変化後は以前とは全く異なった状態になっていること。もう一つの点は、レジームシフトが起こった後、富栄養化の引き金となった湖沼へのリン供給量を抑制することで以前の澄んだ状態を回復するにあたり、たとえリン供給量を不連続変化が起こったレベルまで引き下げても、系は以前の状態に回復しないことが挙げられる。水質を以前の澄んだ状態まで回復させるためには、さらなるリン供給量の規制を必要とし、それまでに湖底でリンが蓄積されていることから時間的にも遅れをとらなうため、レジームシフト後の湖沼生態系の回復管理は非常に困難となる。なお、このように富栄養化の要因であるリン供給量の変化する方向（増加／減少）により系の反応が異なることは、履歴現象（ヒステリシス）と呼ばれている。また、リン供給量の増加により、履歴現象をとらなうレジームシフトが全ての湖沼において起こるわけではない。Carpenter et al.⁴⁾によると、リン供給量を規制・減少させることに対する湖沼生態系の回復の反応には、[i] 履歴現象をとらな

わずに回復が可能（栄養塩供給量の減少に直ちに反応して回復）、[ii] 回復は可能であるが履歴現象（ヒステリシス）をとらなう、[iii] 回復不可能、の3つに分類される（図1）。

これら3つの場合のうち、[ii]と[iii]はレジームシフトが起こる。湖沼に流れ込む栄養塩量には、工場や農業からの廃水を規制しても、人為的な管理では制御できない供給がある。これらは、地域的な要因で決まっており、土壌の化学組成や降水などが例として挙げられる。したがって、栄養塩規制のみでは回復不可能な湖沼においては、その他の方法も組み合わせて回復を試みる必要があるかもしれない。

2. 不連続的富栄養化の起こる要因

湖沼において、リン供給量の連続的増加が、不連続な水質の変化を引き起こす要因にはいくつか考えられている。その中で主なものとしては、次の二つが挙げられる。一つは、深水層における無酸素化によるリンの湖底からの遊離。もう一つは、沿岸帯植物の影響。深水層の無酸素化に関しては、無酸素化により湖底において鉄と結合していたリンが解離・浮上し植物プランクトンの分布する表水層へリンの回帰が起こる。深水層の無酸素化は、表水層で発生した植物プランクトンが沈降する際にバクテリアによる分解活動によって引き起こされる。貧栄養状態では、表水層での植物プランクトンの発生は小さく、ほとんどが動物プランクトンなどに消費され、沈降する量は少ない。そのため、深水層では十分酸素がある状態が保たれ、リンの湖底からの回帰も起こりにくい。一方、富栄養状態では、大発生した植物プランクトンは表水層にて十分消費されず、大部分が沈降する。この沈降が、深水層で分解され無酸素化を引き起こしてリンの浮上をまねき、表水層における植物プランクトンのさらなる発生に拍車をかける。このように、貧栄養と富栄養それぞれの状態を安定化させるフィードバックがそれぞれ存在する。

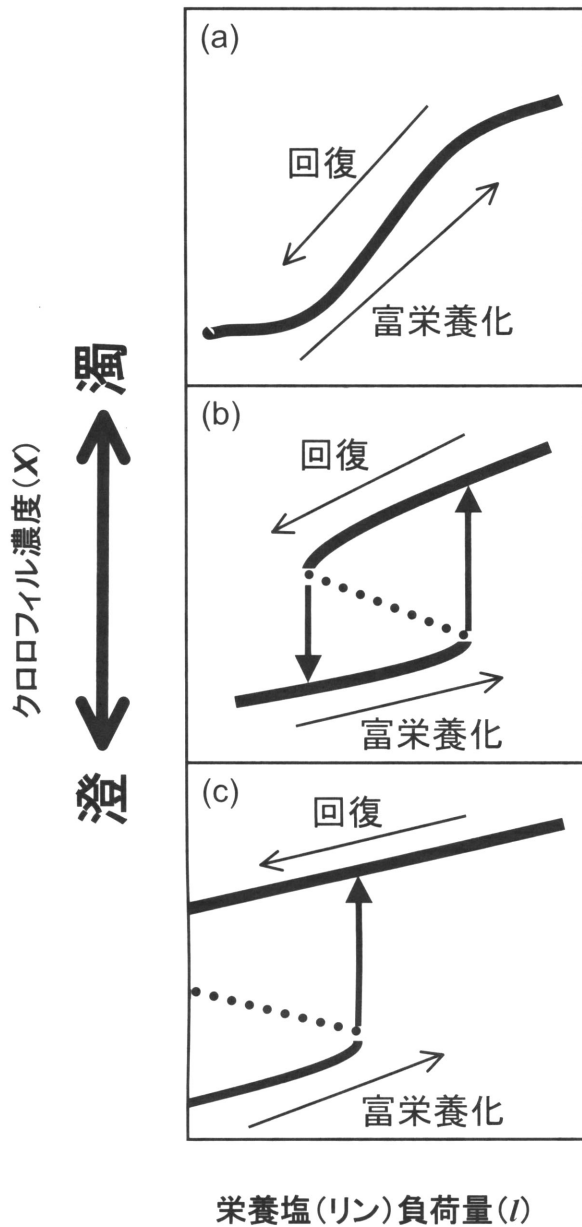


図1 3つの水質回復の可能性

(a) 富栄養化は連続的に起こり、リン負荷量の減少とともに水質も回復する。(b) レジームシフトが起こり、水質の回復は可能であるが、ヒステリシスをともなうために回復にはかなり厳しいリン負荷量の抑制を必要とする。(c) レジームシフトが起こり、富栄養化後はリン抑制のみでは水質の回復は不可能。

沿岸帯植物の影響に関しても、貧栄養と富栄養それぞれの状態を安定化させるフィードバックが存在する。これは、沿岸帯の湖底に生える植物(macrophytes)よりも水中に浮遊する植物プランクトンの方が光をめぐる競争において、有利であることからくる。貧栄養状態の時には、光をさえぎる植物プランクトンが少ないため、沿岸帯植物は比較的深いところまで分布することができ

る。この沿岸帯植物は、湖底に根を生やすため湖底を安定化させリンの浮上を抑えるほか、植物プランクトンを捕食する動物プランクトンにとって魚からの捕食から逃れる隠れ家としての働きがある。したがって、貧栄養状態の時には湖底からのリンの回帰が少なく、かつ、動物プランクトンによる捕食圧も高いため、植物プランクトン密度は低く抑えられる。一方富栄養状態では、豊富な植物プランクトンの存在により、沿岸帯植物は比較的浅いところまでその分布が抑えられ、その結果、湖底からのリンの回帰が起こり、動物プランクトン密度も低い場合、植物プランクトン密度は高いまま保たれる。

3. 琵琶湖におけるレジームシフトの可能性

レジームシフトなどの人為的攪乱に対する生態系の反応に関する研究は、研究費や時間的・空間的なサンプリング頻度などの制限から、実験系や比較的小規模な生態系を用いた操作実験に限られている。しかし、実際にはさまざまな規模の生態系があり、生態系を保全する上では規模に関らず研究が行われるべきである。この一つの方法として、実験や小規模生態系から得られた知見を基に数理モデルを用いて予測を行う理論的研究が挙げられる。

Carpenter et al.⁴⁾ は、レジームシフトが起こるかそうでないかは、水深に強く依存することを示唆している。深いほど深水層の体積も大きく、栄養塩の希釈効果が高く、深水層における無酸化化が起こりにくいと考えられる。また沿岸帯植物の影響に関しても、それらの分布は沿岸帯のみに限られるため、湖の大きさや形状に依存すると考えられる。Genkai-Kato and Carpenter⁵⁾ は数理モデルを用いて、レジームシフトの可能性を湖沼の形状、沿岸帯植物の優占度、水温と関連付けて調べている。それによると、レジームシフトは平均水深が浅く、水温が高い湖沼ほど起こる可能性が高く、面積は大きな影響を与えない(図2)。

また、沿岸帯植物の効果は浅い湖沼で特に顕著に見られ、レジームシフトを防ぐ。そのため、面白いことに水深に関しては、中程度の平均水深を持った湖沼においてレジームシフトが最も起こりやすく、湖沼を管理するにあたっては沿岸帯植物に守られた浅い湖沼や希釈効果の高い深い湖よりもむしろ、中程度の水深を持った湖沼に対して最も注意を払うべきであると示唆している。

Genkai-Kato and Carpenter⁵⁾ のモデルを琵琶湖に適用することも可能である。琵琶湖北湖の面積613km²、平均水深43m、深層水温7度とし、琵琶湖南湖の面積57km²、平均水深4m、深層水温20度と仮定してモデルに代入した⁶⁾。その結果、リンの供給量の変化(0.02~0.5 μg P・L⁻¹・d⁻¹の範囲)にともなってレジームシフトが起こる可能性は、北湖が回復可能で南湖が回復不可能と予測された(図2)。北湖においては栄養塩を希釈する十分な深層水があるが、南湖では栄養塩を希釈するほどの湖盆体積はなく、しかも沿岸帯植物による効果も働かない規模の湖であることがわかる。

北湖は現状ではレジームシフトの可能性はないと予測されたが、仮に深水層水温が上昇するとレジームシフトが起こる可能性も出てくる(図3)。14度以下ではリン負荷量の抑制による水質回復は可能であるが、それ以上ではレジームシフトが起

こる。16.5度以上の場合、湖への栄養塩負荷の制限を行ってもレジームシフト後の水質の回復は不可能と予測される。

Genkai-Kato and Carpenter⁵⁾ のモデルは、湖沼の面積と平均水深が与えられれば、レジームシフトが起こる可能性に加え、リン負荷量と植物プランクトン密度(クロロフィルa量)の関係も予測することができる。琵琶湖では、あらゆる形で湖全体に流入する厳密なリンの負荷量は推定されていないが、このモデルを用いると北湖における植物プランクトン密度9.1μg chl a・L⁻¹から⁷⁾、北湖への平均リン負荷量に関する予測値を0.135μg P・L⁻¹・d⁻¹と逆算して推定される。

4. おわりに

レジームシフト後に、リン供給量の規制のみによって水質の回復が不可能な場合、それに加え付

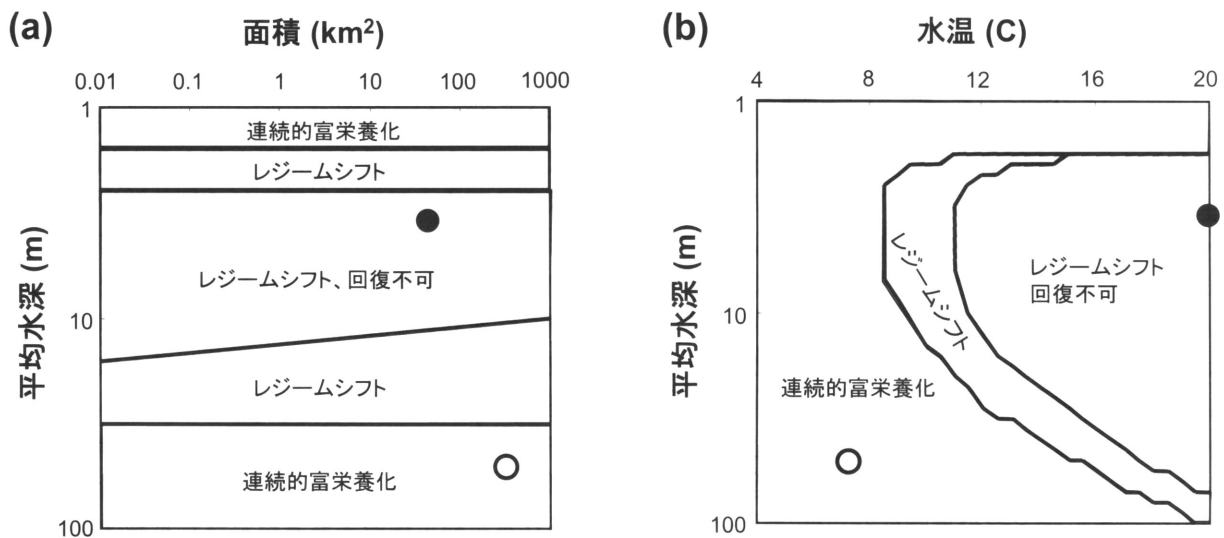


図2 Genkai-Kato and Carpenter⁵⁾ のモデルの予測結果
 (a) 面積と平均水深の影響。(b) 水温と平均水深の影響。○琵琶湖北湖、●琵琶湖南湖。

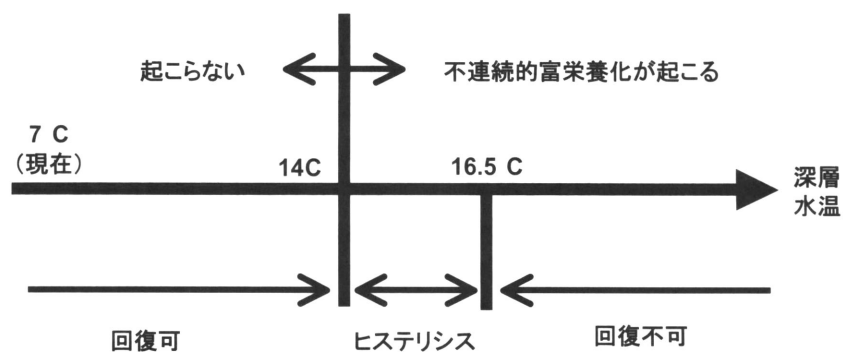


図3 琵琶湖北湖における、深層水温とレジームシフトとの関係予測

随的な対策を取る必要があるかもしれない。その例としては、カスケード効果を期待した魚などの導入による食物網の操作、深水層への人工的な酸素供給、硫酸アルミニウムの添加によるリン遊離の防止、湖底のしゅんせつなどが挙げられる。しかし、これらの併用を施せば必ず回復するという保証はなく、他の2次的な問題も生じる可能性がある。また、琵琶湖のような大きな湖では莫大な費用がかかるであろう。魚食魚（特に、外来種）など導入するという大規模な生態系操作には、それが思いもよらない副次的効果をもたらす危険性がある。深水層への酸素供給によりリンの回帰を防ぐ方法においても、成層が破壊され、水温成層を利用して生活している生き物や物質循環系に多大な影響を及ぼすことも考えられる。これら副次的に生ずる問題から、当座しのぎのテクノロジー的解決は将来の世代に負の遺産を残す可能性が高いため、とにかく流域管理を徹底して栄養塩負荷の抑制と沿岸帯の保全による富栄養化の阻止が重要である。

Genkai-Kato and Carpenter⁵⁾では、不連続的富栄養化の要因となるものとして深水層の無酸素化による湖底リンの再浮上に注目している。しかし上述のように、沿岸帯植物の効果は湖底の安定化だけではなく、植物プランクトンを捕食する動物プランクトンの魚に対する隠れ場所を提供するという効果も考えられ、この効果はさらには湖の大きさなどの形状に依存すると考えられる。したがって今後は、沿岸帯植物が湖底からのリン回帰抑制効果と動物プランクトン群集に与える効果の間の相対的重要性を、湖の形状を考慮して研究を発展させる必要がある。

Carpenter³⁾によると、最良の管理対策が行われるためには、新しい解決法の模索とそれを実行できる柔軟な対応のできる機関の存在が必要であると訴えている。そこでは、ある問題に対して、

まずは現状を正しく評価し、それに対して対処を行う。さらに、その対処に反応して変化した生態系の状態を再評価し、それに基づいて、前に行った対処の効果を再検討し、より良い対策法を模索し適用していくという、フィードバック型解決法を行う。そして、このような解決法には、総合地球環境学研究所のような生態学とともに政治学や経済学などの社会科学とを連携させた学問が要求される。

引用文献

- 1) Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C. and Walker, B., Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*. 413 (2001) 591-596
- 2) Scheffer, M., *Ecology of shallow lakes*. (1998) pp. 357, Chapman and Hall.
- 3) Carpenter, S.R., *Regime shifts in Lake Ecosystems: pattern and variation*. Volume 15 in the Excellence in Ecology Series. (2003) pp.199, Ecology Institute.
- 4) Carpenter, S.R., Ludwig, D. and Brock, W.A., Management of eutrophication for lakes subject to potentially irreversible change. *Ecological Applications*. 9 (1999) 751-771
- 5) Genkai-Kato, M. and Carpenter, S.R., Eutrophication due to phosphorus recycling in relation to lake morphometry, temperature, and macrophytes. *Ecology*. 86 (2005) 210-219
- 6) 加藤元海 「生態系における突発的で不連続な系状態の変化—湖沼を例に—」『日本生態学会誌』第55巻, 199-206 (2005)
- 7) Tezuka, Y., Seasonal variations of dominant phytoplankton, chlorophyll a and nutrient levels in the pelagic regions of Lake Biwa. *Japanese Journal of Limnology*. 45 (1984) 26-37