

<特集：RECCA-Kochi>

湖水中の生き物の世界と、それに影響を与える地球温暖化

花里孝幸*, 永田貴丸*

Impact of global warming on the organic communities in lakes

Takayuki HANAZATO* and Takamaru NAGATA*

* Institute of Mountain Science, Shinshu University, 5-2-4 Kogandori, Suwa, 392-0027, Japan

1. はじめに

地球温暖化は、現在、グローバルな環境問題の中で最も注目を集めているものである。そのグローバルな温暖化は、ローカルな生態系に複雑な影響を与えると考えられる。そのため、様々な生態系に及ぼす温暖化影響の評価研究が行われている。それは、湖でも同じだ。湖は漁業活動だけでなく、水道水源地として、また、釣り、ヨット遊びや湖水浴、そして憩いの場などとして様々な人々に利用されている。そのため、湖沼生態系への温暖化の影響は、人間生活に複雑な影響を与えるだろう。そこで、湖の環境や生態系に及ぼす温暖化影響について考える。

2. 湖の物理的・化学的環境への影響

湖は季節的な水温変化によって、湖内の物理的・化学的環境が大きく変わる。冬に氷が張る湖では、水温が0℃の氷が水面を覆い、最も重い4℃の水が湖底に降りる (Fig.1)。そのため、湖水は表水層と深水層に分かれる。季節が春になると、表層の水温が上昇して深水層の水温と等しくなる。すると、風によって容易に湖水全体が動くようになり、循環期が訪れる。ところが、夏には表層の水温がさらに高くなって水が軽くなるので、こんどは暖かい表水層と冷たい深水層に分かれ成層期となる。そして秋になると、表水層の水温が下がり、春と同様に循環期となる。

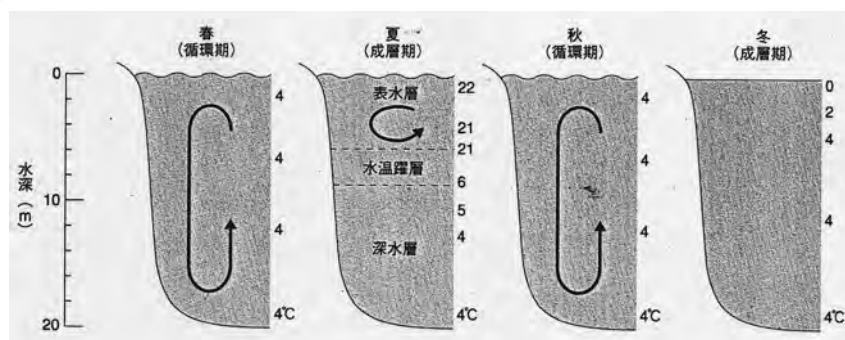


Fig. 1 ある温帯湖における水温の鉛直分布と水の動きの季節変化 (Welch,1952¹⁾ より改変)

このような湖で、温暖化によって一年を通して水温が高くなると、湖水中の環境が大きく変わるようになることが予想される。

まず、春の水温上昇が早まる。すると、それだけ早く表層と深水層の水温差が大きくなり、夏の成層期が例年より早く形成される (Fig.2)。夏も、表水層の水温がそれまでよりも高くなる。すると、表水層と深水層の水温の差がより大きくなるので、強い風が吹いても崩れない強固な成層構造が作られる。秋になると、次第に表水層の水温が低下するが、水温低下はそれまでの年よりも遅くなるため、秋の循環期の訪れは例年より遅くなる。その結果、夏の成層期間が例年よりも長くなる。これは、湖底環境に大きな影響を与える。なぜなら、成層期は上下の湖水が混合しないので、深水層には表水層から酸素が運ばれず、深水層の酸素濃度が時間の経過とともに低下し、貧酸素層が形成されるからである。温暖化により成層期が長くなると、それだけ深水層に酸素が供給されない期間が長くなるので、深水層の中でより大きな貧酸

*信州大学山岳科学総合研究所 〒392-0027 長野県諏訪市湖岸通り 5-2-4

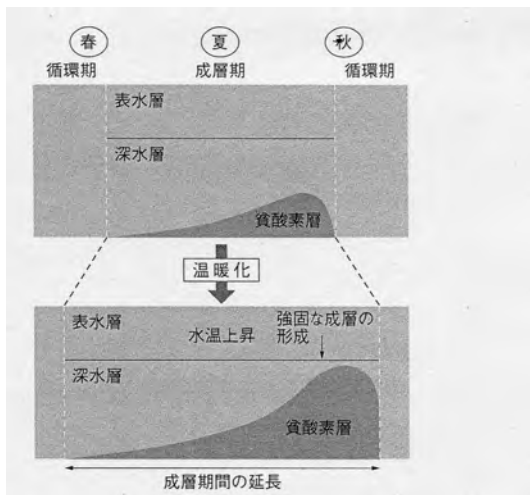


Fig. 2 温暖化によって変化すると考えられる貧酸素層の分布

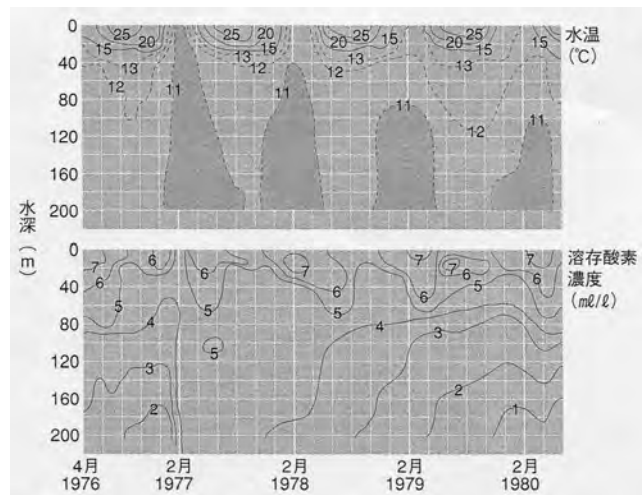


Fig. 3 池田湖における 1976～1980 年の水温と溶存酸素濃度 (mL/L) の水深と時間に応じた変化. Sato³⁾ を改変

素層が発達する。その貧酸素層が解消するのは秋の循環期の訪れを待たなければならない。すると、最も大きな貧酸素層の発達には、盛夏ではなく、秋の循環期の始まりの直前となる。これは、湖水中の生物に大きな影響を与えることになる。その生物グループの一つは貝だろ。魚も貧酸素環境を嫌い、多くの魚は溶存酸素濃度が $3 \text{ mgO}_2/\text{L}$ を下回ると生きていけないといわれている²⁾。しかし、魚は遊泳力に優れているので、容易に貧酸素層から逃げ出せるので大きな影響は及ばないと考えられる。

温暖化は、冬の湖の環境も大きく変える可能性がある。冬に氷が張ると、表層の水温がおよそ 0°C で、深水層の水温が約 4°C になって成層する。ところが、温暖な地域にある湖では、冬の気象によって冷やされた年間の最低水温が 4°C 以上の場合、その最低水温の水が湖の中で最も重い水になるので、それが湖底に沈むことになる。すると、表層の水温が湖底の水の温度と等しくなる循環期は冬になる。ところが、その後の温暖化によって、冬の最低水温が以前よりも高くなると、深水層の水よりも温度が高く軽い水が冬でも表層にとどまることになる。そうすると、湖水は一年を通して循環しなくなり、酸素を多く含んだ表層の水が底層に運ばれなくなる。その結果、湖底に安定的な貧酸素層が生まれることになるのである。

例えば、鹿児島県池田湖では、年間の最低水温が 11°C であり、それ故、深水層の水温は一年を通して 11°C であった³⁾。ところが、1977 以後は暖冬になったため、冬の最低水温が 12°C までにしか下がらなくなった。すると、一年を通して循環期がなくなり、底層の溶存酸素が年を越えて次第に低下し、貧酸素層が生まれることになった (Fig.3)。

ところが、その貧酸素層をうまく利用する生物がいる。大型ミジンコの *Daphnia* の仲間は、水中の酸素濃度が $3 \text{ mgO}_2/\text{L}$ を下回ると摂食速度が顕著に低下する⁴⁾。しかし、そうすると *Daphnia* は血中のヘモグロビン濃度を高め、水中からの酸素取り込み効率を上げて活性を回復させ、貧酸素層内で生存することを可能にする⁴⁾。その場所は魚が生息できないところなので、ミジンコ個体群は死亡率を大きく低下することができると考えられる。実際、湯の湖に棲む *Daphnia longispina* は春と秋の循環期には魚の捕食によって個体群密度が低くなるが、夏になって湖底近くに貧酸素層がつくられると、ヘモグロビンをつくった個体はその層に集まり、個体群全体の密度が循環期よりも高くなることが報告されている⁵⁾。この場合、大型ミジンコが生息しにくい、浅くて魚の多い湖で、貧酸素層がミジンコに対して魚からの避難場所を作り、両者が共存できる環境をつくったといえる。

3. 生物間相互作用への影響

湖水中にはプランクトンを中心に、様々な生物が棲んでいる。その生物たちは、食う—食われる関係や競争関係などの生物間相互作用を持ちながら、群集を作り、それを維持している。近年になってプランクトン群集における生物間相互作用は、生物の体長に強く依存していることが明らかにされてきた。例えば、プランクトン食魚は、より大型のミジンコを選択的に食べ、それによって動物プランクトン群集を、大型種が優占するものから、小型種優占のものに替える⁶⁾。一方、魚に捕食されにくい小型の動物プランクトンは、フサカやケンミジンコなどの、捕食性の動物プランクトンの餌食となる⁶⁾。植食性ミジンコが摂食

することができる最大の植物プランクトンのサイズは、大きなミジンコの方が小型ミジンコよりも大きい⁷⁾。一方、個体群を維持できる最低餌密度は、大型ミジンコの方が小型のミジンコより低い⁸⁾。これは、大型のミジンコの個体群の方が、小型ミジンコのものよりも飢餓耐性が高いことを示している。そして、この種間の体長の違いに依る捕食者や餌生物との関係は、同種の個体間でもほぼ同じことがいえる。すなわち、同種のミジンコの成体と幼体を比べると、成体は魚に選択的に食べられ⁹⁾、幼体は無脊椎捕食者の餌になる¹⁰⁾。また成体の方が幼体よりも飢餓耐性が高い。すると、湖水中の動物プランクトンの体長が変化すると、生物間相互作用に大きな影響が及ぶことになる。ここで重要なことは、その体長に水温の変化が影響を与えるということだ。Hanazato and Yasuno¹¹⁾は、実験室内で、3種のミジンコ、(*Daphnia*

Table 1. 異なった水温で飼育した3種のミジンコ成熟サイズ(mm；平均値±標準偏差)カッコ内はくりかえし数 (Hanazato and Yasuno¹¹⁾)

ミジンコ種	10°C	12°C	15°C	20°C	25°C
<i>Daphnia longispina</i>	1.77(2)	1.48±0.05(10)	1.51±0.06(9)	1.37±0.07(8)	1.12±0.06(5)
<i>Moina micrura</i>		0.78±0.07(10)	0.77±0.03(9)	0.78±0.03(11)	0.70±0.05(10)
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>		0.80±0.01(5)	0.71±0.02(4)	0.74±0.02(8)	0.70±0.04(9)

longispina, *Moina micrura*, *Diaphanosoma brachyurum*) を異なった水温で飼育し、そのミジンコの体成長を調べた。その結果、どのミジンコ種も、水温の上昇に伴って、成熟サイズが小さくなることが示された (Table 1)。特に大型の *Daphnia longispina* では、15°Cから25°Cまで、水温が10°C上昇すると、成熟サイズが26%も低下した。

Nagata (in prep.)は、異なる水温環境下でつくられる動物プランクトン群集の構造を実験的に解析し、比較した。その実験では、20°C、24°C、28°C、それぞれの温度環境下で、20リットルのタンクに水と諏訪湖の底泥を入れた。これによって、底泥に含まれていた動物プランクトン種の休眠卵から、多くの個体が孵化して動物プランクトン群集をつくった。

その群集ではワムシが優占し、20°Cと24°Cのタンクでは、どちらも比較的大型の *Hexarthra* が多く、他に *Filinia* と *Keratella* が姿を現せた。一方、28°Cのタンクでは小型のワムシ、*Lepadella* が圧倒的に優占した。各タンクで優占したワムシの平均体長を測定した結果、20°Cと24°Cのタンクの平均体長はそれぞれ132.35 μmと136.55 μmで、両者の間に統計的な有意差はなかったが、28°Cタンクの平均体長は76.91 μmで、その値は他のタンクのものより、統計的に有意に小さかった。この結果は、水温の上昇は、動物プランクトン群集の種組成を変え、より小型種の優占を誘導することを示している。

したがって、水温が上昇すると、動物プランクトン群集が小型種優占となる。また、たとえ種組成が変わらなくても、ミジンコで見られたように、それぞれの種の個体が小型化するという事である。すなわち、水温上昇は、動物プランクトン群集を、小型の個体が優占するものに変えるといえるだろう。

4. 生物群集の構造と生態系の機能への影響

水温の変化が湖水中のプランクトンの体長を変えるならば、それは、生物間相互作用に影響を及ぼすに違いない。なぜなら、湖沼生態系における食う-食われる関係や競争関係は、生物の体長に強く依存しているからである。すると、水温上昇は、食物連鎖を変え、生態系の機能にも影響を与えられられる。湖沼生態系内の主要な食物連鎖は、植物プランクトンから始まり、動物プランクトンを経由して魚に至るものである。つまり、動物プランクトンは食物連鎖の中間に位置する。すると、動物プランクトン群集が水温の上昇に伴って変化すると、それは食物連鎖を変えることになるだろう。

ここで、大型ミジンコの *Daphnia* が優占している生態系の食物連鎖を考えてみる。*Daphnia* は、比較的広いサイズ範囲の植物プランクトンを食べ、自らは魚の餌となる (Fig.4)。一方、*Bosmina* に代表される小型ミジンコやワムシなどの小型動物プランクトンが優占すると、それらは魚にはあまり捕食されず、むしろフサカ幼虫やケンミジンコなどの無脊椎捕食者に食べられる。この場合、無脊椎捕食者は大型の動物プランクトンなので、魚に食べられることになる。この二つの食物連鎖を比較すると、前者では、植物プランクトンから魚までの栄養段階数は3となる。一方、小型動物プランクトンが優占する生態系の食物連鎖は、植物プランクトン→植食性動物プランクトン→無脊椎捕食者→魚となり、栄養段階数は4となる。

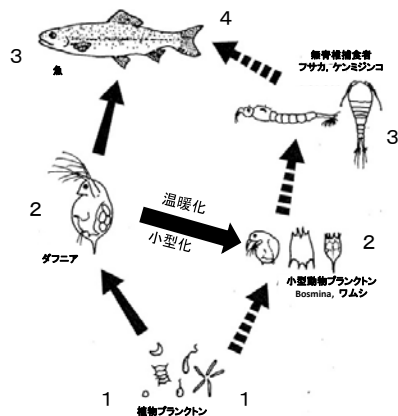


Fig.4 湖内の主要な食物連鎖。左の実線の矢印は、大型ミジンコが優占している生態系でのエネルギーと物質の流れ。破線の矢印は、小型動物プランクトンが優占している生態系のもの。図中の番号は、栄養段階を表す。左の食物連鎖では、魚の栄養段階は3になるが、右の場合、食物連鎖が長くなり、魚の栄養段階は4になる。また、温暖化によってダフニアが小型化すると、ダフニアを介する食物連鎖は、右のものに近づく（太い矢印）。

一般に、栄養段階がひとつ上がると、運ばれるエネルギー量はおよそ1/10になるとされている。すると、栄養段階数が少ない方が、植物プランクトンから魚までのエネルギー転換効率が高くなる。すなわち、大型種優占の生態系の方が、小型種優占の生態系よりエネルギー転換効率が高いといえる。

先に、水温上昇は、小型動物プランクトンが優占する群集をつくるとした。そうすると、温暖化は、湖水中の生態系におけるエネルギー転換効率を低下させると考えられる。また、たとえ大型種の優占が維持されても、水温の上昇はミジンコの体サイズを低下させる。これを機能的に見ると、小型種優占の生態系と同じことになる (Fig. 4)。したがって、湖沼生態系が温暖化の影響を受けると、動物プランクトンが全体的に小型化し、エネルギー転換効率が低下することになるといえるだろう。おもしろいことに、この生態系の変化は温暖化だけではなく、殺虫剤汚染や酸性化といった環境ストレスを受けた生態系と共通するものである¹²⁾。これは、Odum¹³⁾による、生態系は様々な環境ストレスに対して同様の反応を示す、という考えを支持している。

(原稿受理 2011年4月24日)

引用文献

- 1) Welch, P.S. (1952): *Limnology* (2nd ed.) McGraw-Hill Book Company, New York, pp50.
- 2) Wright, D., and Shapiro, J. (1990): Refuge availability: a key to understanding the summer disappearance of *Daphnia*. *Freshwat. Biol.*, 24:43-62.
- 3) Sato, Y. (1986): A study on thermal regime of Lake Ikeda. *Sc. Rep. Inst. Geosc, Univ. Tsukuba*, 7:55-93.
- 4) Kring, R.L. and O'Brien, W.J. (1976): Effect of varying oxygen concentration on the filtering rate of *Daphnia pulex*. *Ecology*, 57: 808-814.
- 5) Hanazato, T., Yasuno, M. and Hosomi, M. (1989): Significance of a low oxygen layer for a *Daphnia* population in Lake Yunoko, Japan. *Hydrobiologia*, 185: 19-27.
- 6) Hanazato, T. and Yasuno, M. (1989): Zooplankton community structure driven by vertebrate and invertebrate predators. *Oecologia*, 81:450-458.
- 7) Burns, C.W. (1968): The relationship between body size of filterfeeding Cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnol. Oceanogr.*, 13:675-678.
- 8) Gliwicz, Z.M. (1990): Food threshold and body size in cladocerans. *Nature*, 343:638-640.
- 9) Wells, L. (1970): Effects of alewife predation on zooplankton populations in Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.*, 15:556-565.
- 10) Gliwicz, Z.M. and Umana, G. (1994): Cladoceran body size and vulnerability to copepod predation. *Limnol. Oceanogr.*, 39:419-424.
- 11) Hanazato, T. and Yasuno, M. (1985): Effect of temperature in the laboratory studies on growth, egg development and first parturition of five species of Cladocera. *Jap. J. Limnol.*, 46: 185-191.
- 12) Havens, K.E. and Hanazato, T. (1993): Zooplankton community responses to chemical stressors: a comparison of results from acidification and pesticide contamination research. *Environmental Pollut.*, 82:277-288.
- 13) Odum, E.P. (1985): Trends expected in stressed ecosystems. *BioSci.* 35: 419-422.