

第12回 国立環境研究所琵琶湖分室セミナー

「湖沼の新生産と栄養補償」

日時：2018年4月24日（火）11：00-12：00

セミナー講師：占部 城太郎（東北大学大学院生命科学研究科）

生態系は純独立栄養生態系(net autotrophic ecosystem)と純従属栄養生態系(net heterotrophic ecosystem)に分けられる。前者は生態系内部だけの生産（再生生産: recycle production）により食物網が支えられ、後者は外部からの物質流入による生産（新生産: new production）も食物網を支えている生態系である。湖沼や河川など、多くの水圏生態系は自律的に成立しているのではなく、少なくともその食物網の一部は隣接する生態系（集水域）からの栄養補償（subsidy）により涵養されている。よって、純従属栄養生態系である。この事実は、再生生産と新生産の割合が、当該湖沼の生態系保全を考えるうえで極めて重要な鍵となることを示唆している。しかし、実際にはその割合は良くわかっていない。さらに、流入するどのような「物質」が栄養補償となるのかも良くわかっていない。本講演では、生態化学量論(ecological stoichiometry)を手がかりに、演者による琵琶湖での研究や隔離水塊実験での結果を例にしながら、湖沼の再生生産：新生産比や栄養補償の実態について議論する。

湖沼の新生産と栄養補償



東北大学大学院生命科学研究所
水圏生態分野
占部城太郎
urabe@m.tohoku.ac.jp

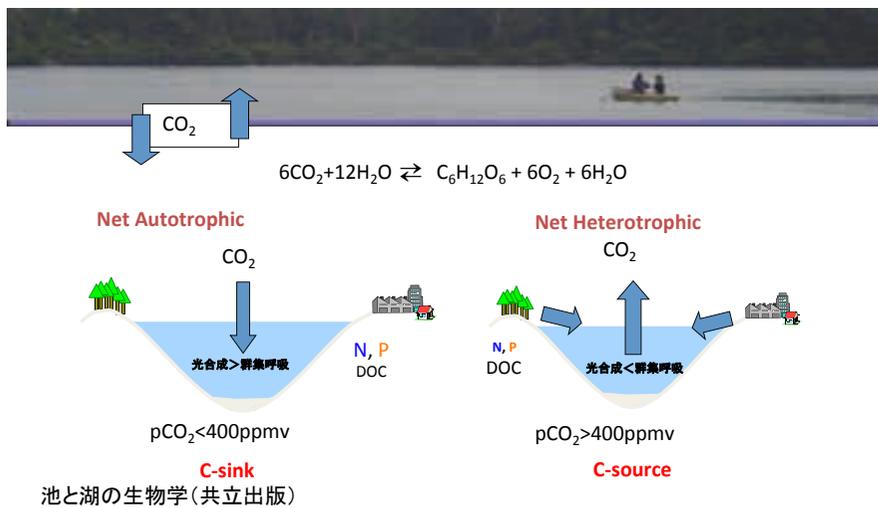
○ 湖沼の生態系型を決める要因
純独立栄養生態系 vs. 純従属栄養生態系

○ 琵琶湖の炭素収支

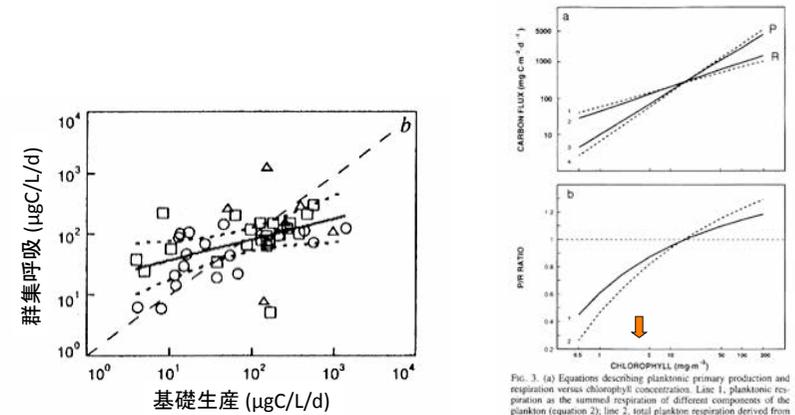
A [○ 琵琶湖の近過去変遷]

B [生食連鎖と腐食連鎖の相対的重要性]

C-balance and Ecosystem Property



湖沼生態系は純従属栄養？

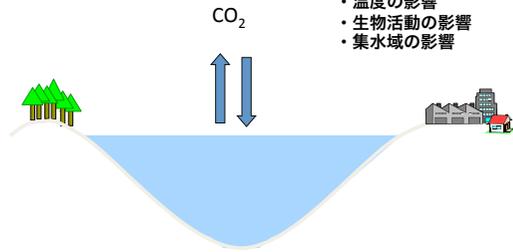


Del Giorgio et al. (1997) Nature 385:148-

Fig. 3. (a) Equations describing planktonic primary production and respiration versus chlorophyll concentration. Line 1, planktonic respiration as the summed respiration of different components of the plankton (equation 2); line 2, total plankton respiration derived from literature data (equation 1); line 3, phytoplankton production derived from literature data (equation 3); line 4, phytoplankton production proposed by Smith (1979). (b) P/R ratios of the plankton estimated from (1) phytoplankton production (equation 3) and plankton respiration (equation 1) derived from literature data and (2) primary production taken from Smith (1979) and plankton respiration calculated from biomass (equation 2).

湖のCO₂濃度?

Mid-summer C balance

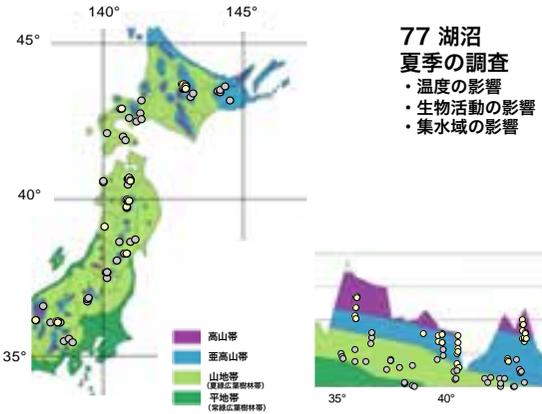


夏季の調査
 ・温度の影響
 ・生物活動の影響
 ・集水域の影響

湖沼の二酸化炭素濃度が語ること



湖のCO₂濃度?

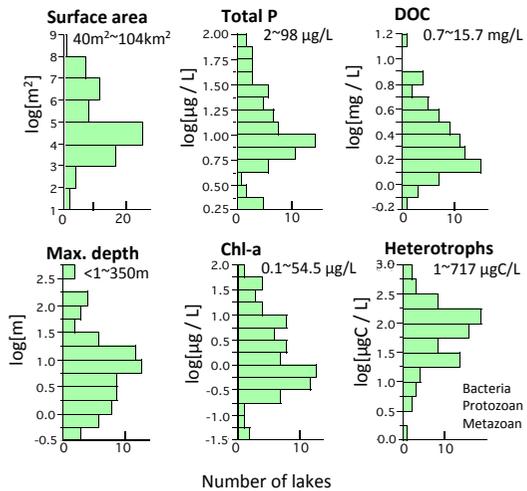


Urabe et al (2011) Limnol . Oceanogr.

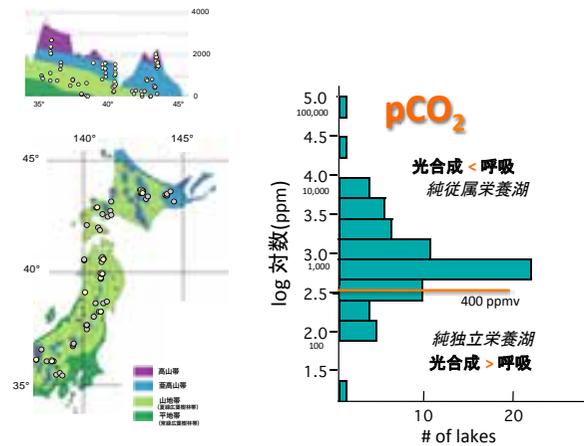
湖沼の二酸化炭素濃度が語ること



調べた湖沼の性状



水面直下のCO₂濃度



湖沼の二酸化炭素濃度が語ること

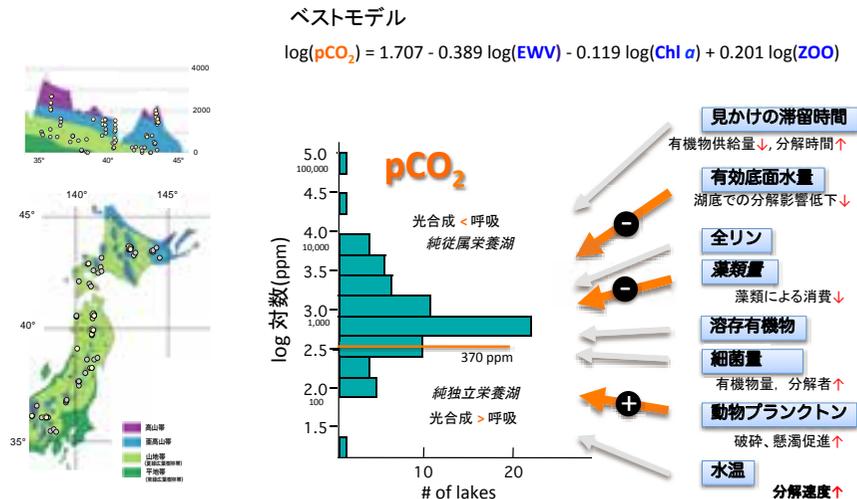
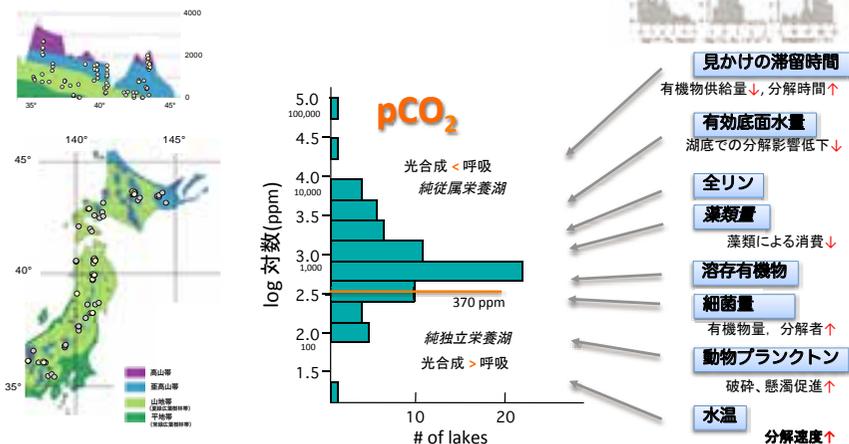
調査した湖沼の73%は、
二酸化炭素過飽和

外部からの有機物流入

生物群集を維持するエネルギーの多くを集水域に依存

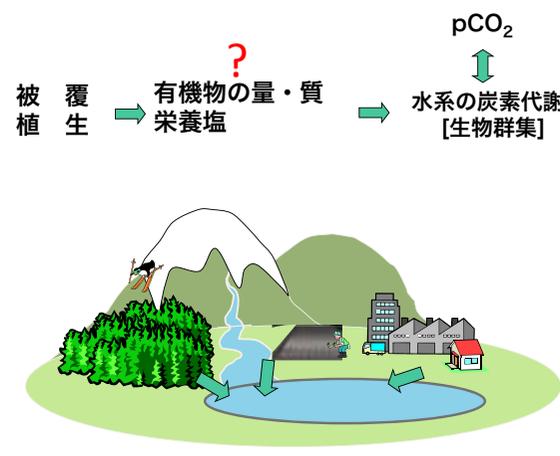
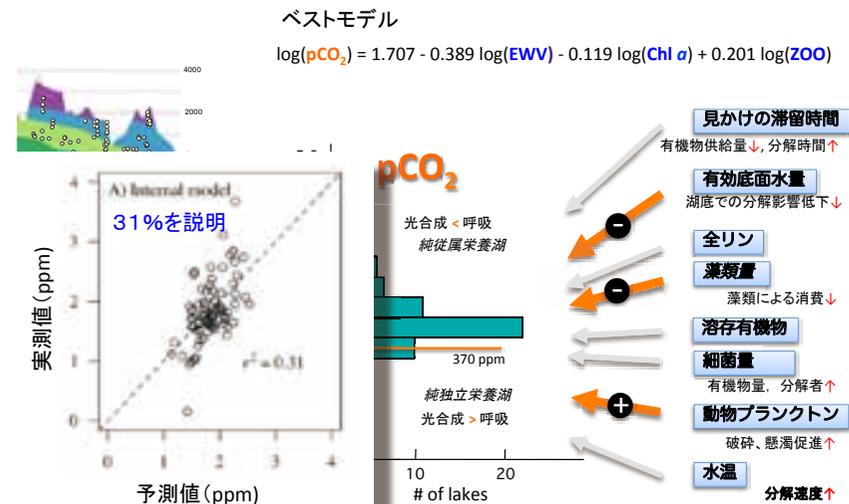
CO₂濃度の決定要因

CO₂濃度の決定要因



CO₂濃度の決定要因

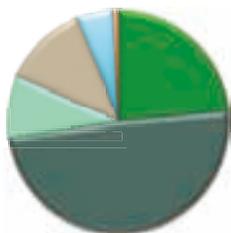
集水域の影響は？



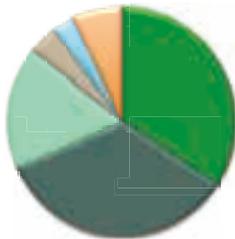
集水域の被覆・土地利用



全集水域に占める割合



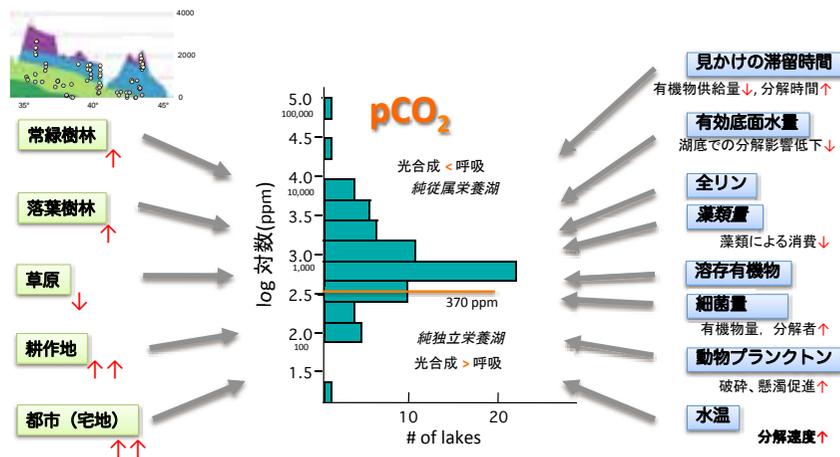
各集水域の平均



- 常緑樹林
- 落葉樹林
- 草原
- 耕作地
- 宅地・都市
- その他

CO₂濃度の決定要因 (仮説その2)

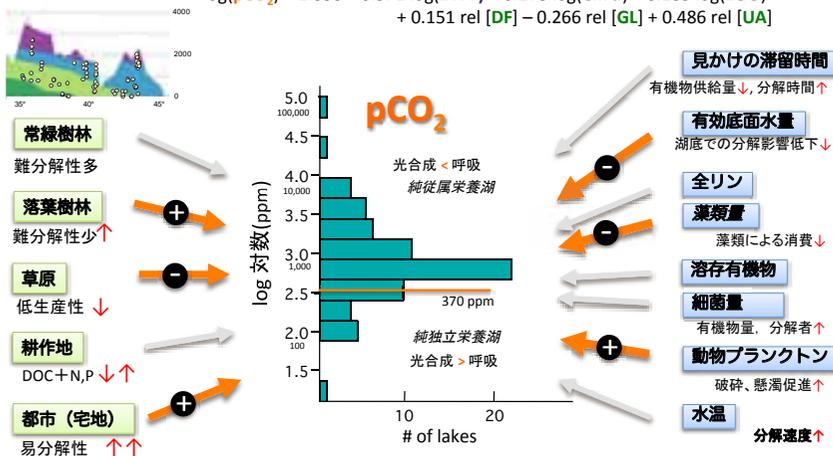
ベストモデル



CO₂濃度の決定要因 (結果)

ベストモデル

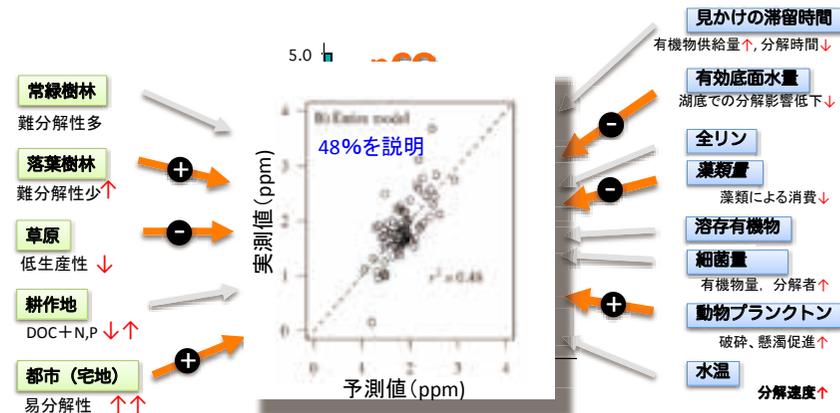
$$\log(pCO_2) = 2.830 - 0.571 \log(EWV) - 0.278 \log(Chl\ a) + 0.185 \log(ZOO) + 0.151 \text{ rel [DF]} - 0.266 \text{ rel [GL]} + 0.486 \text{ rel [UA]}$$



CO₂濃度の決定要因 (結果)

ベストモデル

$$\log(pCO_2) = 2.830 - 0.571 \log(EWV) - 0.278 \log(Chl\ a) + 0.185 \log(ZOO) + 0.151 \text{ rel [DF]} - 0.266 \text{ rel [GL]} + 0.486 \text{ rel [UA]}$$

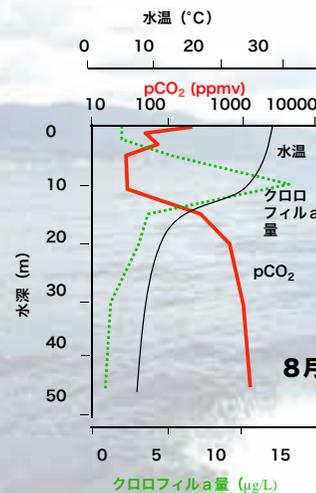


まとめ

湖沼の二酸化炭素濃度が語ること

- 殆どの湖は純従属栄養生態系
- 有機物の無機化は主に湖底で（浅い湖）
- 群集構造を反映
- 被覆・土地利用を反映
- 常緑（針葉）樹林よりも落葉（広葉）樹林
- 富栄養化は独立栄養生態系へ

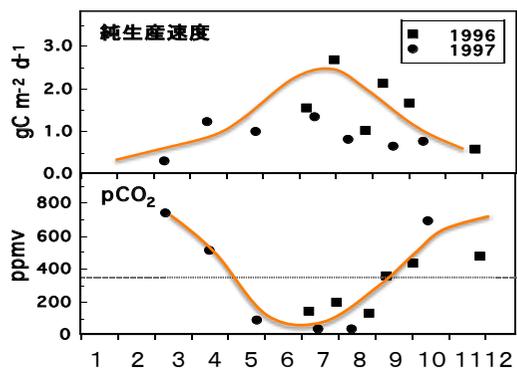
pCO₂: Vertical profile at L. Biwa



占部・吉岡(2006)地球環境と生態系 共立出版

pCO₂の季節変化

琵琶湖の一次生産と水面下CO₂濃度の季節変化



Urabe et al. (2005) Eco Res

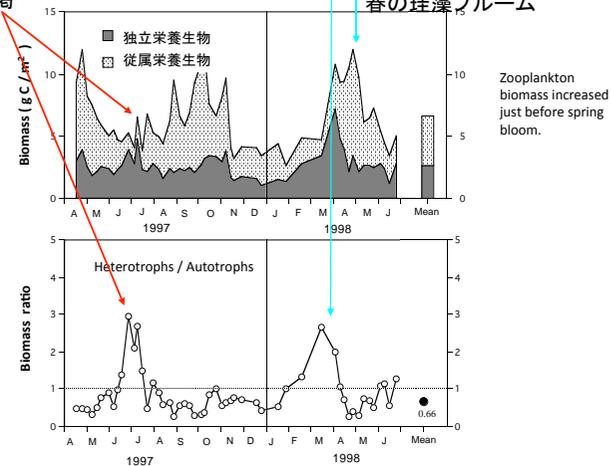


琵琶湖の生物量比

高いグレージング圧
栄養塩枯渇

動物プランクトン

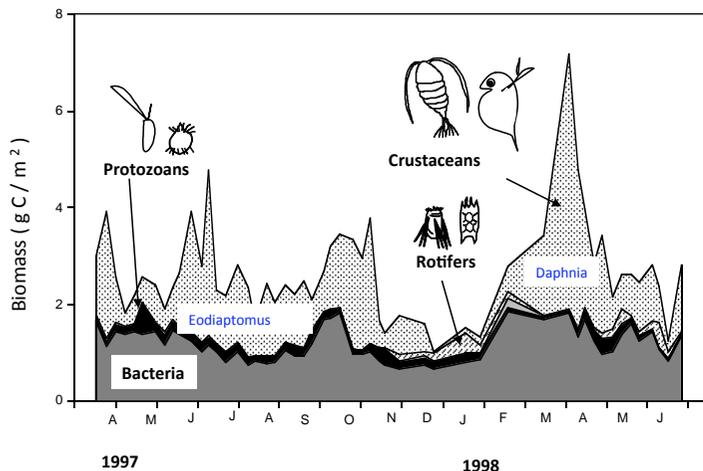
春の珪藻ブルーム



Urabe et al. (2005) Eco Res

琵琶湖

従属栄養生物の季節変化



Urabe et al. (2005) Eco Res

琵琶湖

従属栄養生物の群集呼吸の季節変化

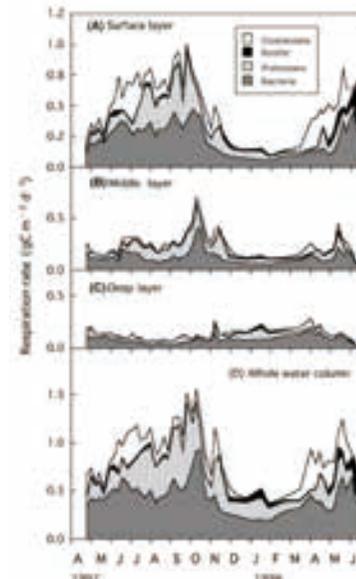


Fig. 14-D Seasonal changes in the areal respiration rate of heterotrophic plankton in A the surface, B middle and C deep layers and D the whole water column in the north basin of Lake Biwa.

Estimation of Respiration

Crustaceans & Rotifers:

- Body weigh, temperature Lampert (1984), Urabe & Watanabe (1991) others

Protozoans:

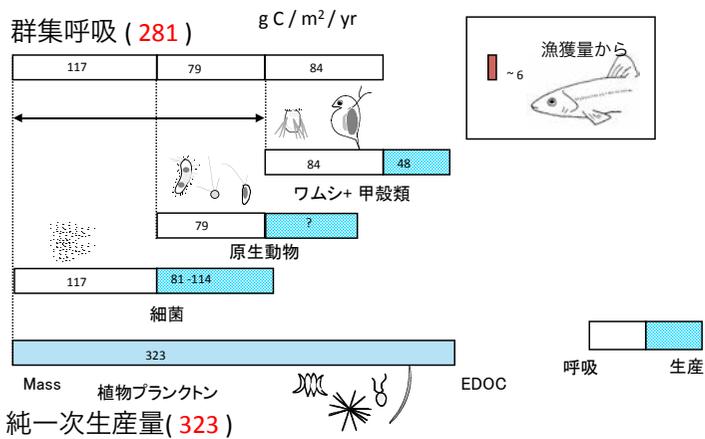
- Biovolume, temperature Fenchel (1987) Caron et al. (1990)

Bacteria

- Production, growth efficiency Gurung et al. (2000) del Giorgio & Cole (1998)

琵琶湖

群集呼吸と純生産

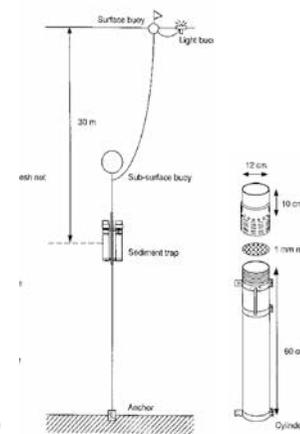
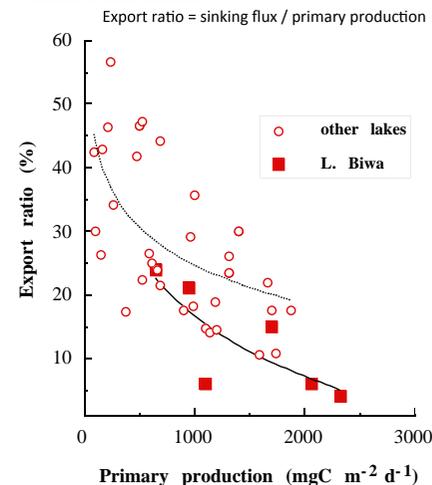


一次生産 > 群集呼吸

有機物を無機化する消費者は細菌だけではない

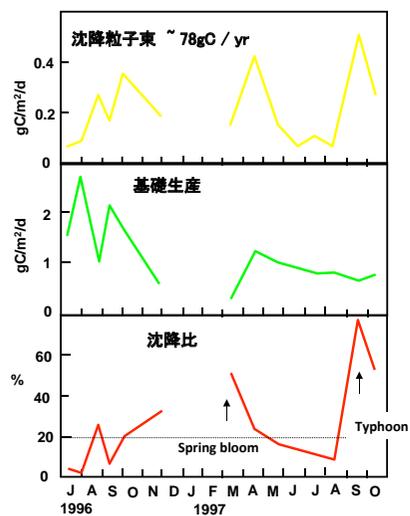
琵琶湖

一次生産と沈降速度



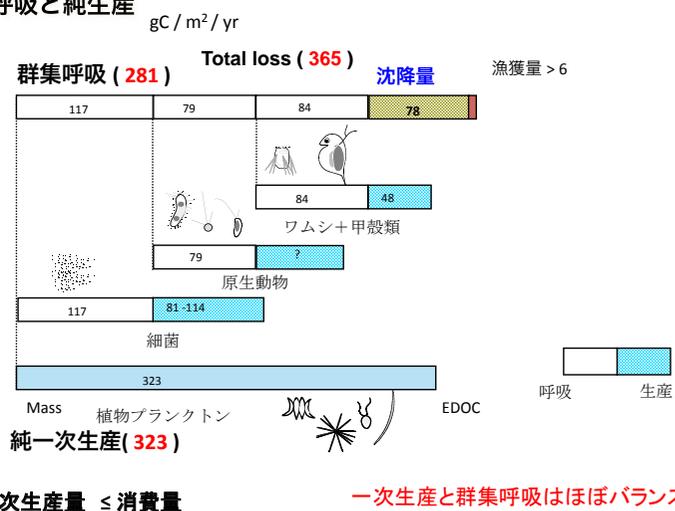
琵琶湖

一次生産と沈降速度



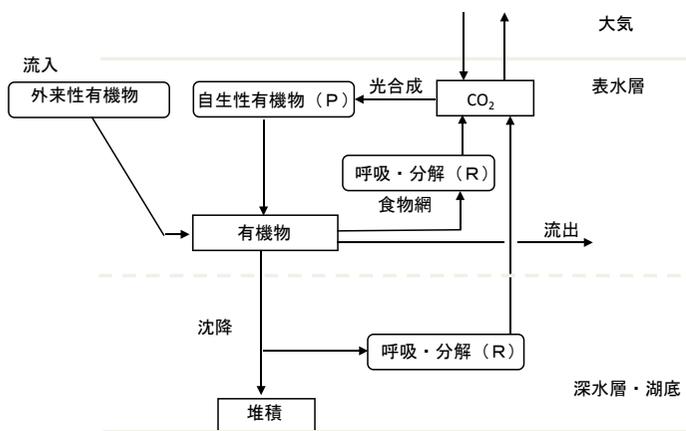
琵琶湖

群集呼吸と純生産



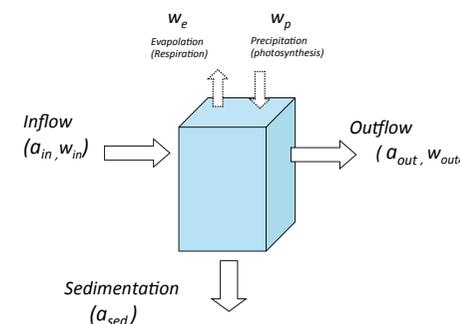
琵琶湖

炭素バランス



琵琶湖

バランスモデル C and P budget



Budget of a biologically inactive element (a)

$$a_{in} = a_{sed} + a_{out}$$

$$w_{in} A_{in} = a_{sed} + w_{out} A_{lake}$$

Water budget

$$w_{out} = w_{in} - w_e + w_p = (1 - r) w_{in}$$

$$r = (w_e - w_p) / w_{in}$$

$$w_{in} = a_{sed} / [A_{in} - (1 - r) A_{lake}]$$

In- and outflow of biogenic element (x)

$$x_{in} = w_{in} X_{in}$$

$$x_{out} = (1 - r) w_{in} X_{lake}$$

a, x	g / m ² / yr	in	inflow water
A, X	g / m ³	out	outflow water
w	m ³ / m ² / yr	sed	sedimentation
		lake	lake water
		e	evaporation
		d	direct precipitation

Inactive element
Aluminum
Biogenic element
C, P

琵琶湖 Basic data

1996 - 1997 (monthly)

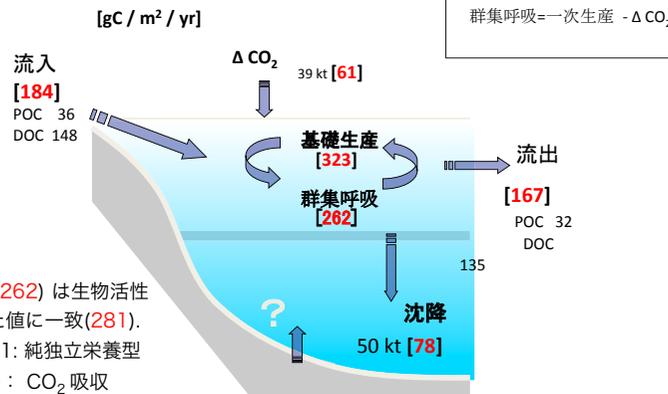


Table 1. Summary of lake and river water chemistry, sedimentation rate and primary production. Al: Particulate aluminum; PC: Particulate carbon; DOC: Dissolved organic carbon; PP: Particulate phosphorus; SRP: soluble reactive phosphorus.

	River water concentration		Lake water concentration		Sedimentation rate		Primary production rate	
	Mean	Range	Mean	Range	Mean	Range	Mean	Range
	(mg / m ³)		(mg / m ³)		(mg / m ² /d)		(mg / m ² /d)	
Al	453.0	71.8 - 1661.4	40.3	10.3 - 133.9	105	12 - 443		
PC	378	179 - 1011	282	88 - 1608	214	64 - 542	885	250 - 2201
DOC	1570	1010 - 2680	1220	890 - 1670				
PP	4.96	2.17 - 10.23	2.89	0.29 - 8.03	2.29	0.67 - 5.44	6.43	2.88 - 34.88
SRP	8.99	0.00 - 16.74	0.24	0.00 - 2.29				

琵琶湖の炭素収支

水柱あたりの炭素収支



- 1) 群集呼吸 (262) は生物活性から求めた値に一致(281).
- 2) P/R比 > 1: 純独立栄養型
- 3) $\Delta CO_2 > 0$: CO_2 吸収
- 4) 負荷炭素 (外来 + 内部生産) の32%をトラップ (沈降)
- 5) 湖水の有機物の36%は外来性
- 6) 流出量 = ほぼ流入量

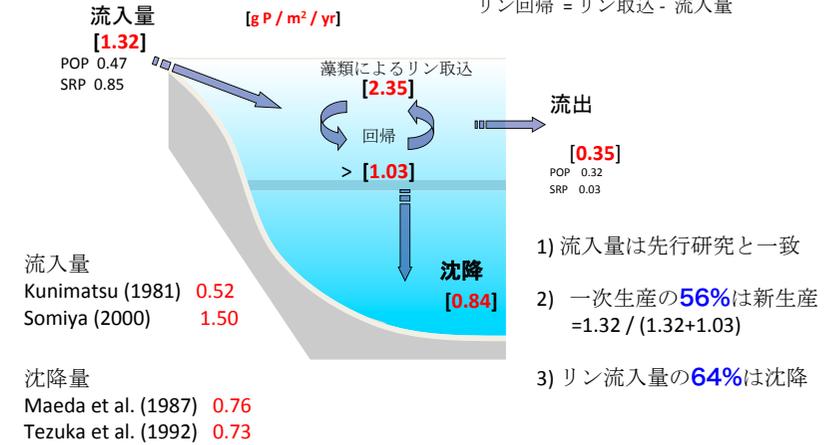
Yoshimizu et al. (2002)
Verh Internat Verein Limnol

琵琶湖の新生産と再生産

水柱あたりのリン収支から

リン取込 = 基礎生産 x セストン P:C比

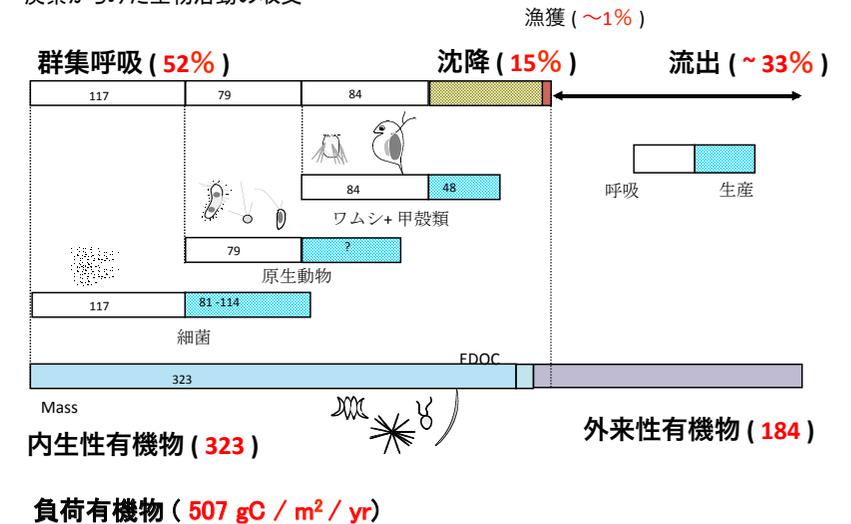
リン回帰 = リン取込 - 流入量



Yoshimizu et al. (2002)
Verh Internat Verein Limnol

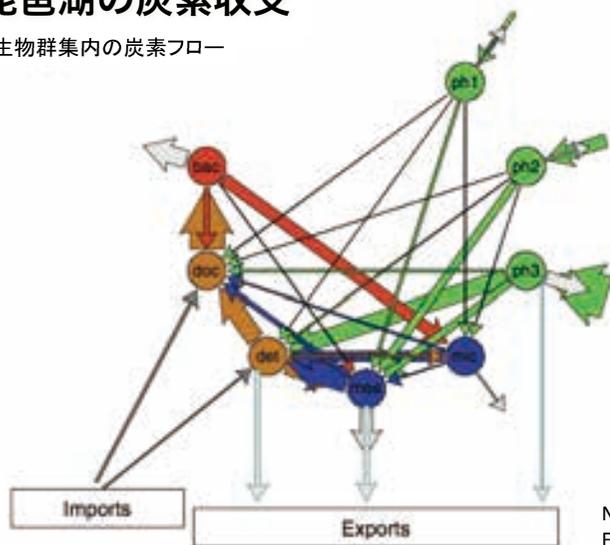
琵琶湖の炭素収支

炭素からみた生物活動の収支



琵琶湖の炭素収支

生物群集内の炭素フロー

Niquil et al. (2006)
Freshwat Biol

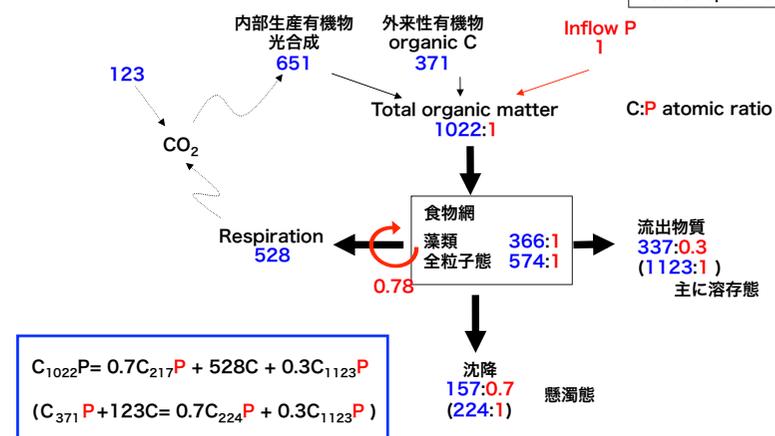
琵琶湖の炭素収支

まとめ

- 琵琶湖の一次生産 1日約 1 gC/m²
- リン収支から新生産は56%、再生生産は44%
- 外来性有機物は懸濁物の36%
- 負荷有機物の52%は呼吸で消費、15%は沈降、33%は流出
- 炭素を無機化する消費者として、原生生物や動物プランクトンも重要
- 生物活動からみると、純独立栄養生態系 (P>R)
- 炭素収支からみると 炭素シンク
(流入炭素の32%をシンク)

琵琶湖のC:Pストイキオメトリー

リン1モルあたりの炭素の挙動(モル)



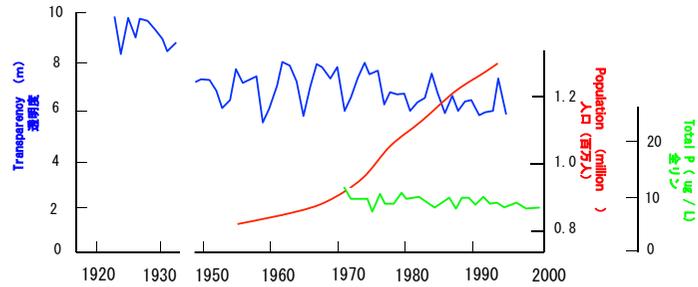
Yoshimizu et al. (2002) を改変

滋賀県琵琶湖生態系研究会 (平成14年3月11日)

琵琶湖の変化を過去から俯瞰し
現状を評価する

- 過去の研究から
- 堆積物調査から
- 動物プランクトンの季節性変化
- ヨコエビの変動
- まとめ

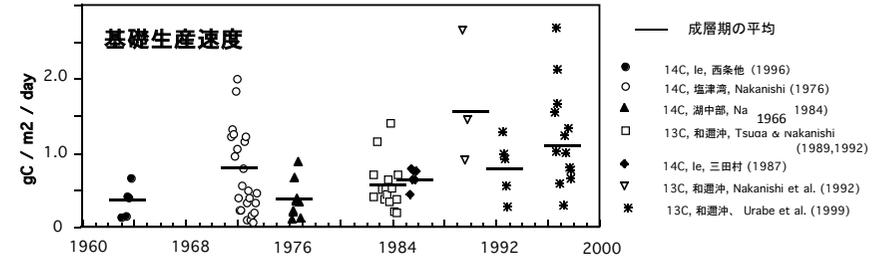
琵琶湖の透明度・全リンの経年変化



- 赤潮 Bloom of red-tide algae
- ピコ藻類異常繁殖 Bloom of pico-plankton
- アユの大量斃死 Mass mortality of Ayu fish
- アオコの発生 Bloom of *Mycrocystis*
- 大型ミジンコの出現 Occurrence of large *Daphnia*

滋賀県資料を改変

基礎生産の経年変化



占部まとめ

Urabe et al. (1999) Eco Res

琵琶湖の一次生産

光とリン 制限

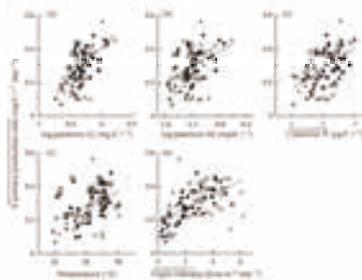


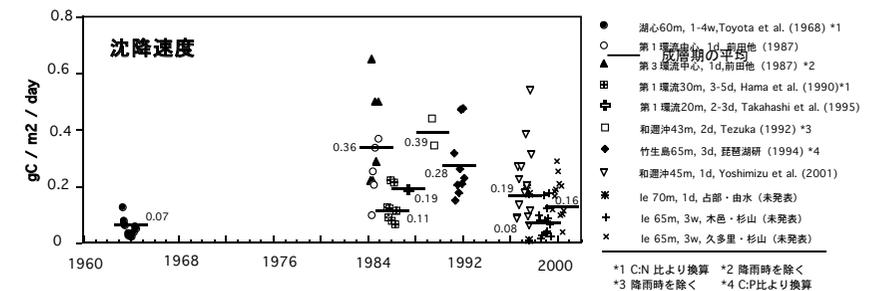
Table 2 The last step of stepwise analysis for the square root of the areal primary production rate and areal P:B ratio

	d.f.	R ²	F	Variable	b1	SEb1	Partial F
Areal primary production rate	4,11	0.829	13.37***	Intercept	-1.663	0.303	
				\sqrt{L}	0.329	0.089	13.31***
				log(N)	-1.901	0.370	13.33***
				log(C)	1.842	0.067	7.53**
				\sqrt{P}	0.056	0.027	4.11*
Areal P:B ratio	2,13	0.692	14.61***	Intercept	0.620	0.121	
				log(N:P)	-0.374	0.080	21.96***
				\sqrt{L}	0.107	0.037	8.47*

N:P is atomic N to P ratio. See Table 1 for other abbreviations.
*Significant at 5% level; **Significant at 1% level; ***Significant at 0.1% level.

Urabe et al. (1999) Eco Res

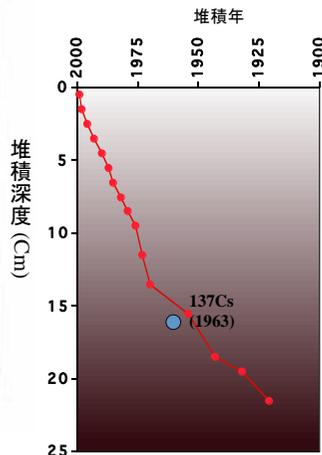
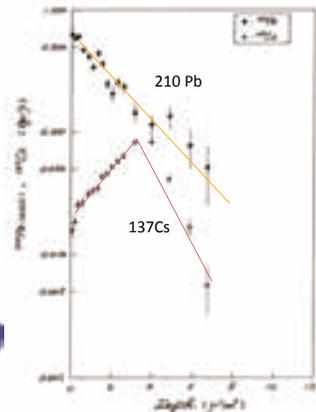
沈降速度の経年変化



占部まとめ

*1 C:N 比より換算 *2 降雨時を除く
*3 降雨時を除く *4 C:P比より換算

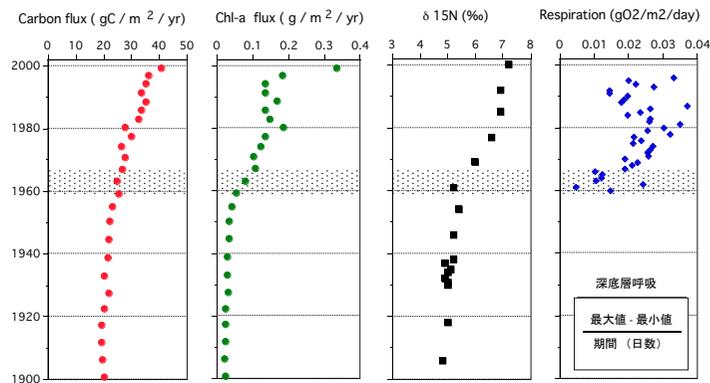
湖底堆積物調査



調査地点の堆積速度は他地点より速い
時間解像度の高い分析が可能

加・小田・占部(未発表)

堆積速度と環境変化

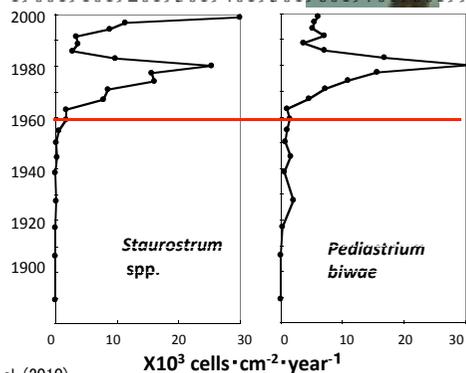


Tsugeki et al. (2003)

西川・和田(未発表データ)

湖底直上(滋賀県水試データ)

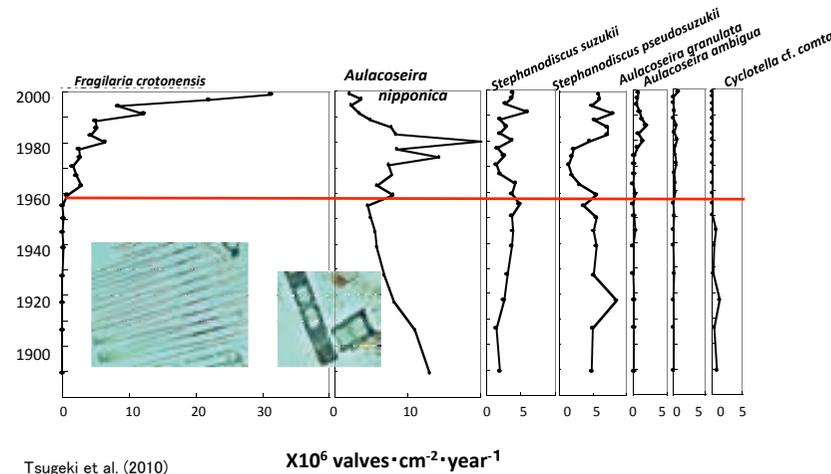
植物プランクトン:緑藻類



Negoro (1956)のプランクトン
カレンダーではPediastrum biwae
の記載はあるがStaurastrumに関し
ては、1965年以降Staurastrumの
増加(優占)が指摘されている
(Nakanishi 1984).

Tsugeki et al. (2010)

植物プランクトン:珪藻類



Tsugeki et al. (2010)
Tsugeki et al. (2010)

珪藻と緑藻の堆積比

琵琶湖の近過去変遷

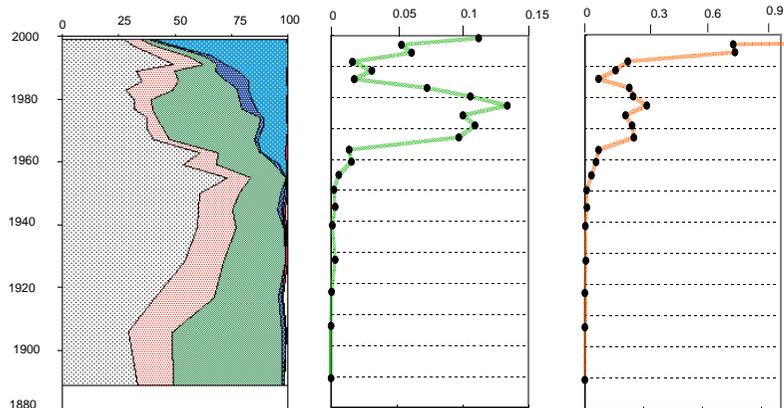
S. Suzuki

- S. pseudosuzuki*
- F. crotonensis*
- A. nipponica*
- A. formosa*
- A. granulata*
- C. atomus*

Mass ratio

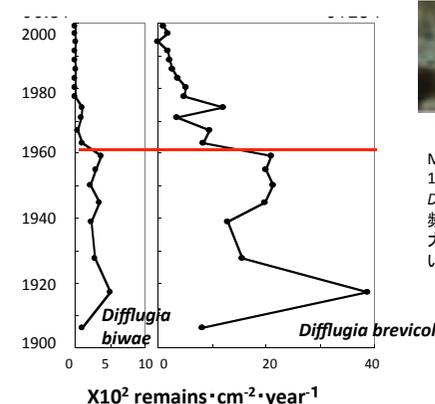
緑藻 / 珪藻 比

Staurastrum / Aulacoseira 比



琵琶湖の近過去変遷

動物プランクトン:根足虫類

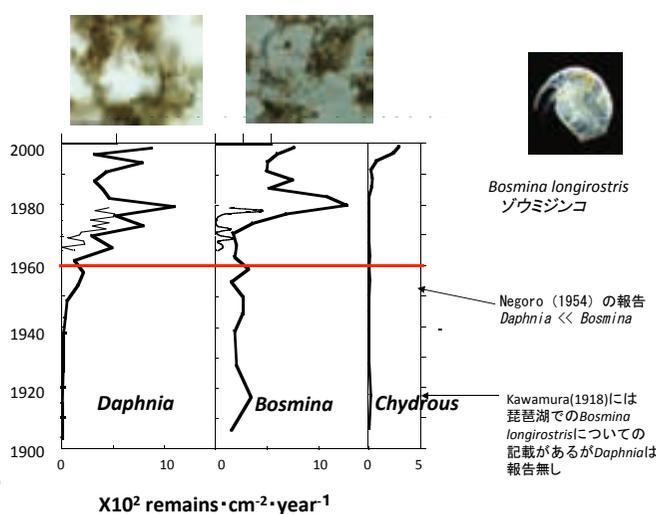


Miura and Cai (1990)の1965-1979の調査結果では *Difflugia* sp. が1960年代は頻繁に出現したが1970年代は大変少なくなった、と報告している

Tsugeki et al. (2003)

琵琶湖の近過去変遷

動物プランクトン:枝角類

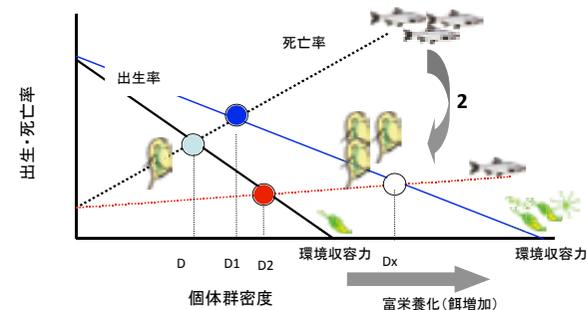


Tsugeki et al. (2003)

琵琶湖の近過去変遷

なぜDaphniaが増えたのか？

1. 富栄養化による餌の増加
2. 魚類資源の変化、或いは減少



Tsugeki et al. (2003)

なぜDaphniaが増えたのか？

富栄養化による餌の増加だけでは説明出来ない。

理由1. 餌要求の高いBosminaが1960以前にも

生息していた

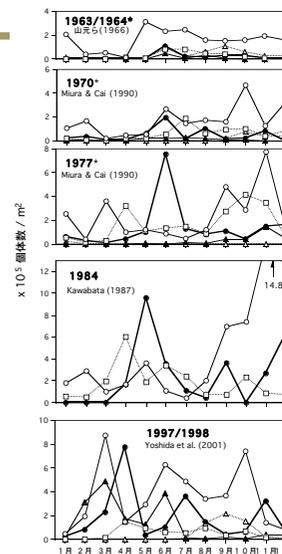
理由2. 出現パターン (季節性) が大きく変化

魚類資源の変化、或いは減少に伴う捕食圧の緩和による。

動物プランクトンの季節性変化



○ Diaptomus
□ Cyclopidae
● Daphnia
▲ Bosmina
▲ Diaphanosoma

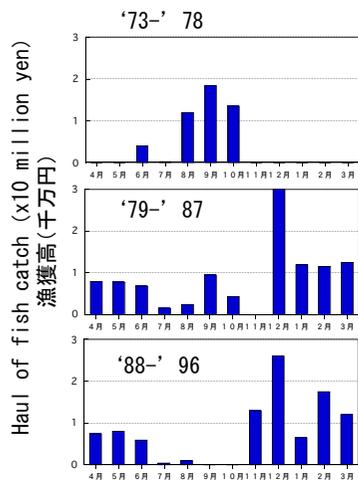


1963-1979の計16回の通年調査でDaphniaのピークが6月に見られたのは11回、他は7-9月

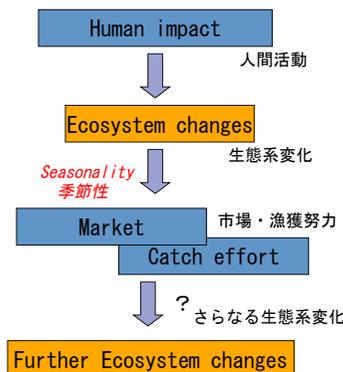
1984年以後計6回の通年調査でDaphniaのピークは4月にみられたのは3回、5月に1回、8-9月は2回

占部まとめ

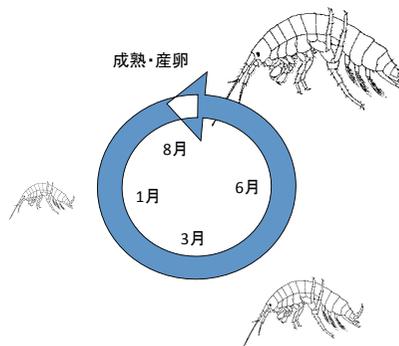
Changes in seasonality of fish catch
漁獲量の季節性変化



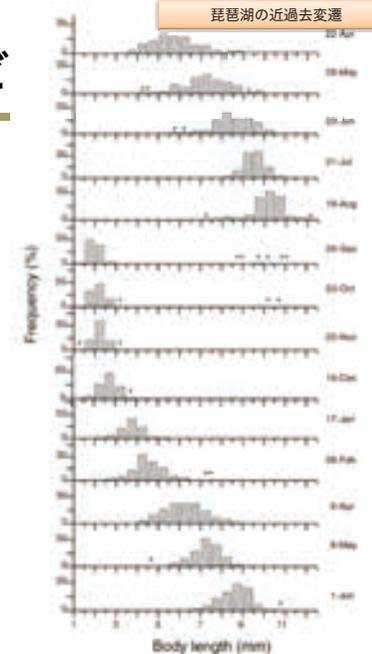
滋賀県志賀町：(野間 : 中西プロジェクトFS)



アナンデルヨコエビ

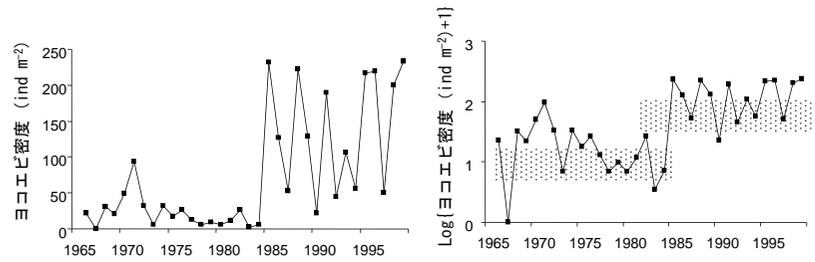


Ishikawa & Urabe (2002) Feshwat Biol



アナンデルヨコエビの密度変化

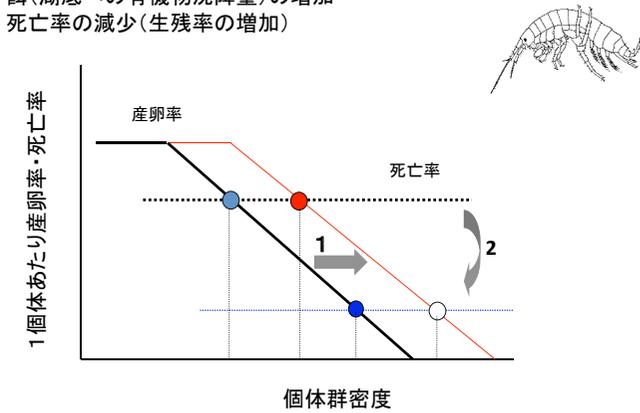
1965-1999



Ishikawa, Narita, Urabe (2004) Limnol. Oceanogr

ヨコエビの増加要因

- 1 餌(湖底への有機物沈降量)の増加
- 2 死亡率の減少(生残率の増加)



ヨコエビのメス一匹あたり卵数

1964 vs 1997

成熟個体の体長
 Aug 1964 11.0 mm
 Aug 1997 10.1 mm

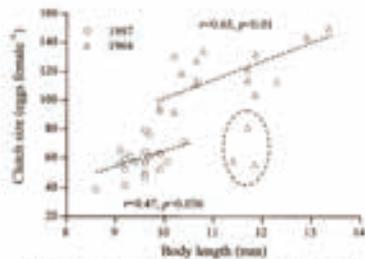


Fig. 3. Clutch size of *A. yamamotoi*, plotted against the body length of maternal individuals in 1964 and 1997. The regression line between the clutch size and maternal size is inserted. Note that data enclosed by a dashed circle are not included in the regression line of 1964. See text for explanation.

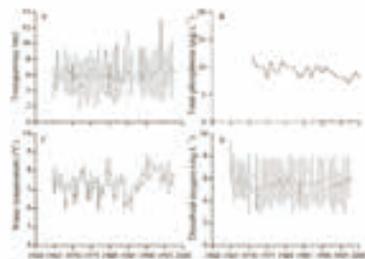


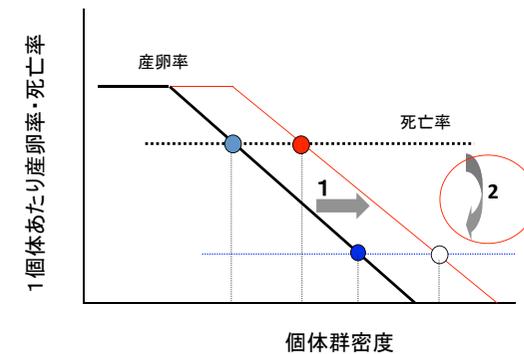
Fig. 4. Long-term changes in annual mean of (A) water transparency, (B) total phosphorus in the surface lake water, (C) water temperature, and (D) dissolved oxygen concentration in water at 1 m above the lake bottom. In panels A, C, and D, vertical bars indicate annual range of the observed values.

新生個体の体長に差なし

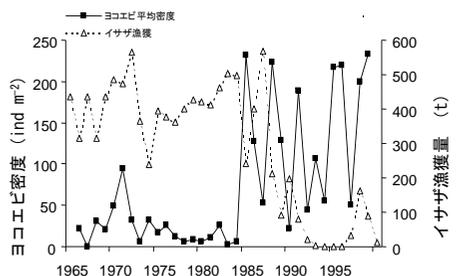
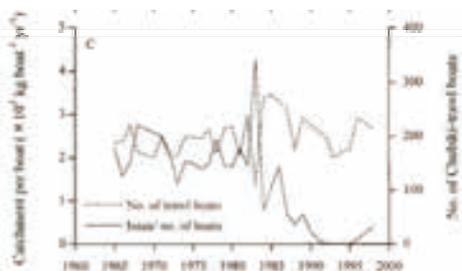
Ishikawa, Narita, Urabe (2004) Limnol. Oceanogr

ヨコエビの増加は、死亡率の減少による

- 理由1. 1985年以後に有機物沈降量の顕著な増加はみられない
 理由2. 1個体あたりの産卵数の減少



イサザ資源量の変化とヨコエビ



Ishikawa, Narita, Urabe (2004) Limnol. Oceanogr

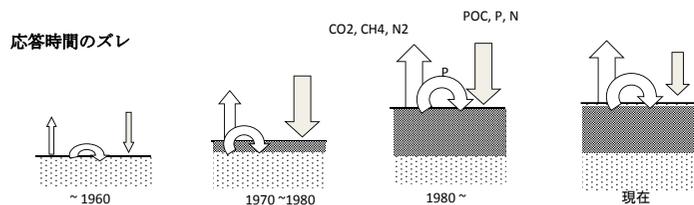
湖底環境

2002年当時

- 1960年代中頃に湖底の貧酸素化進行。
- 深底層の酸素消費と沈降量は1980年以後は横這い傾向。
- 1985年以後、ヨコエビ増加、他の生物相（例えばミミズ類）も変化。
- この湖底生物相の変化は、リン流入の減少傾向（滋賀県）や基礎生産・沈降量・深底層の酸素消費量の横這い傾向と一致しない。
 - イサザの減少とは符合

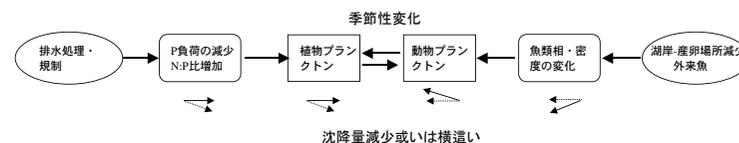
近年の底生物相の変化原因

湖底への有機物負荷は必要条件、魚類資源量の変化は十分条件。
水質は改善されても、深底層の酸素消費はしばらく続く可能性がある



水柱環境

- 1900-1960 貧栄養、魚類資源は相対的に豊富
 - 堆積速度小、*Daphnia*の不在
- 1960年前半に富栄養化が進行 (^{15}N 、堆積速度の変化)
 - 生物相大きく変化（大型緑藻や*Daphnia*の増加、海綿などの減少）
- 1980年以後、一次生産は微増、沈降量はやや減少。
- 1980年以後、プランクトンの季節性が変化
 - 動物プランクトンの季節性変化：*Daphnia*春にピーク。
 - 植物プランクトンの季節性変化（衛環センター調べ）。



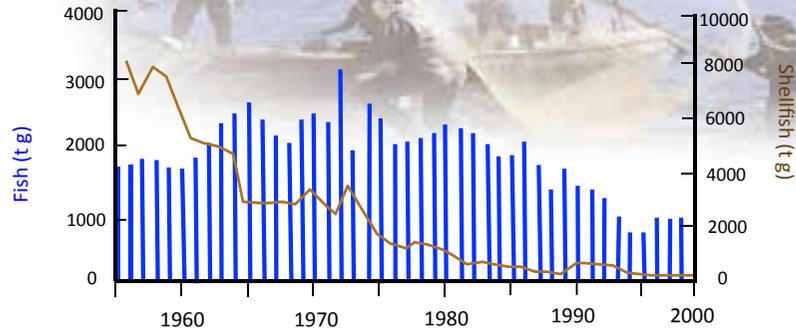
- 近年のプランクトン相の変化は、**栄養塩負荷と魚類資源・魚類相の変化を強く示唆**

まとめ

いわゆる水質について

- リン規制条例等により、富栄養化は近年くい止められているが、1960年以前に比べて栄養塩負荷量は依然高い。
- 栄養塩負荷のみならず、魚類資源の変化が種間相互作用を通じて、動植物プランクトンの季節性を変化させている可能性がある。
- 植物プランクトンの増加に伴う湖底への有機物負荷は、魚類資源減少に伴う動物プランクトンの増加により緩和されている。
- 産卵場所（湖岸・内湖）の整備とともに、さらなる排水対策が必要。
- ただし、魚が増えれば、湖底への有機物負荷も増える可能性

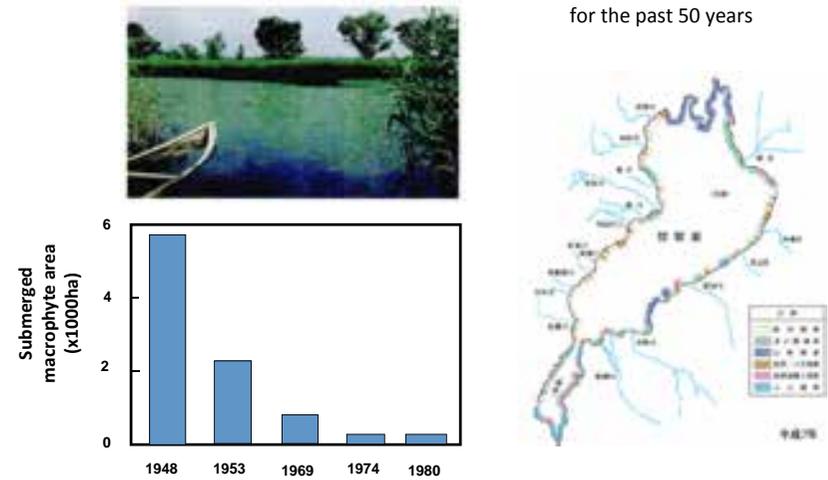
Fish harvest



Data: Shiga Prefecture

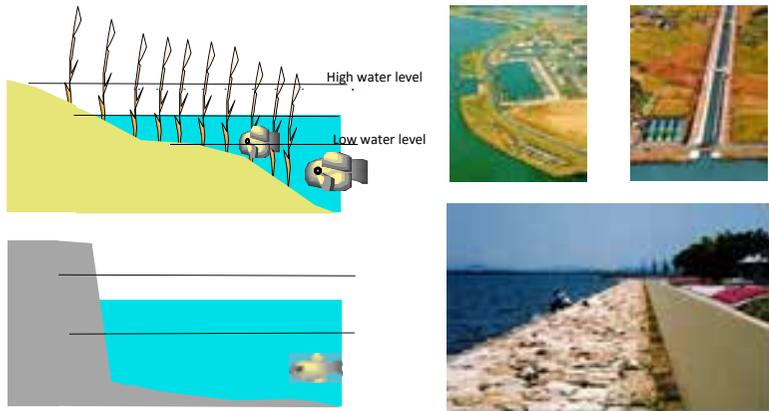
Loss of submerged macrophyte zone

for the past 50 years

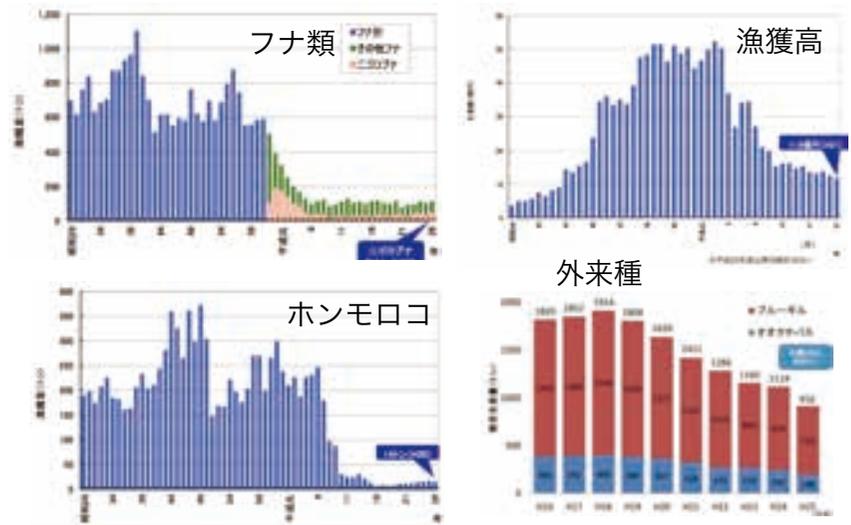


Suzuki (1988)

Modification of the shoreline



その後の漁獲量



まとめ

生物群集について

琵琶湖の近過去 Take home message

- 富栄養化だけでなく、トップダウンforceが過去60年で大きく変化
- その効果の認識が必要
- 水質・群集には、内湖・流入河川の健全性が鍵

謝辞



和田英太郎、中西正巳
Tek Bahadur Gurung, 吉田丈人
鏡味麻衣子、吉水千景、石川俊之
槻木(加)玲美、岩田智也
加藤恵理子、八神通介
鈴木孝男