

水位操作による湖沼生態系レジーム管理にむけた研究 (所内公募型提案研究)

Water level operation for ecosystem regime management of lakes

令和2～令和4年度
FY2020～2022

NIES



国立研究開発法人 国立環境研究所

NATIONAL INSTITUTE FOR ENVIRONMENTAL STUDIES

<https://www.nies.go.jp/>

水位操作による湖沼生態系レジーム管理にむけた研究 (所内公募型提案研究)

Water level operation for ecosystem regime management of lakes

令和2～令和4年度
FY2020～2022

所内公募型提案研究「水位操作による湖沼生態系レジーム管理にむけた研究」

(期間：令和2～4年度)

課題代表者：角谷拓

執筆者：角谷拓、今藤夏子、松崎慎一郎、福森香代子、林岳彦、横溝裕行、中西康介、
高津文人、霜鳥孝一、土屋健司、西廣淳、山口晴代、中田聡史、篠原隆一郎

編者：角谷拓

序

本報告書は、令和2～4年度の3年間にわたって実施した所内公募型提案研究「水位操作による湖沼生態系レジーム管理にむけた研究」の研究成果をとりまとめたものです。

湖沼には、治水・利水の重要性から、水門や堤防など、水位操作のための高度なインフラが整備されている場合が多く、主に湛水量（水資源量）と水害リスクの管理を目的とした水位操作が実施されています。一方で、水位の変化は、湖底の貧酸素化と内部負荷、湖底土壌の流出、栄養塩の希釈効果、水草の発芽・生育環境などを変化させることで、湖沼の生態系や水質に複合的な影響を及ぼすことも知られています。したがって、水位操作の規模やタイミングと生態系の応答との関係を明らかにすることができれば、水位操作を、湛水量・水害リスクの管理のみならず、湖沼生態系の管理手法として活用できる可能性があります。

本研究は、水位操作による生態系の変化、とりわけ植物プランクトンが優先する状態から透明度が高い状態へのレジームの変化が、水草の発芽や動物プランクトンの発生の促進（生物的応答）、風による攪乱効果の増加による貧酸素化の解消と内部負荷の抑制（化学的応答）、また、大きな負荷をもたらす湖底堆積物の流出の促進（物理的応答）というプロセスを通じてどのように生じているのかを検証することを目的としました。異なる専門性をもつ多様な研究メンバーの参画の下、野外観測とデータ解析、国立環境研究所の臨湖実験施設を活用した大規模野外実験、理論解析など複数のアプローチを用いた研究を重ねることで、水位低下が実際に湖沼の透明度上昇を引き起こすこと、また、浅水域においては小規模の水位低下でも、水温や光条件を駆動する物理・化学的なプロセスを通じて水質の改善が期待できることなどが明らかになりました。3年間という研究期間の制約もあり、実際の湖沼における水位操作の効果の検証や管理手法としての有効性の検討は端緒にすぎませんが、今後、水位、水質や生物動態の稠密なモニタリングがなされている湖沼を皮切りに、自然湖沼をはじめ様々な系を対象とした研究の展開が期待されます。

最後に、本研究を進めるにあたり、研究所内外の多くの方々にご協力とご支援を頂きました。ここに深く感謝いたします。

令和6年3月

国立研究開発法人 国立環境研究所

理事長 木本昌秀

目 次

1 研究の概要	1
1.1 研究全体の目的、目標、構成等	1
1.2 研究の概要	2
2 研究の成果	3
2.1 サブテーマ1 水位操作による湖沼生態系レジーム管理のための理論構築	3
2.1.1 琵琶湖の透明度上昇に対する大濁水の因果効果の推定	3
2.1.1.1 目的と経緯	3
2.1.1.2 方法	3
2.1.1.3 結果と考察	5
2.1.2 湖沼生態系管理における水位操作の効果に関する数理的研究	11
2.1.2.1 目的と経緯	11
2.1.2.2 方法	11
2.1.2.3 結果と考察	15
2.2 サブテーマ2 水位操作実験による生態系応答機構の解明	21
2.2.1 水位操作実験	21
2.2.1.1 目的と経緯	21
2.2.1.2 方法	22
2.2.1.3 結果と考察	25
2.2.2 DNA・RNAを用いた水位操作に対する生物応答分析	41
2.2.2.1 目的と経緯	41
2.2.2.2 方法	41
2.2.2.3 結果と考察	42
2.2.3 水位変化に伴う底層溶存酸素変動解析	46
2.2.3.1 目的と経緯	46
2.2.3.2 方法	47
2.2.3.3 結果と考察	47
2.2.4 発芽実験	48
2.2.4.1 目的と経緯	48
2.2.4.2 方法	48
2.2.4.3 結果と考察	49
2.3 まとめと今後の課題	54
[資 料]	
1 研究の組織と研究課題の構成	57
1.1 研究の組織	57
1.2 研究課題と担当者	57
2 研究成果発表一覧	58
2.1 誌上発表	58
2.2 口頭発表	58

1 研究の概要

1.1 研究全体の目的、目標、構成等

浅水域をもつ湖沼生態系には、大型水生植物（いわゆる水草）が生育し透明度が高い状態（水草レジーム）と、植物プランクトンが優占し濁った状態（植プラレジーム）の二つのレジーム（安定系）が存在することが知られている（Scheffer et al., 2001）。水草レジームでは、水産資源となる魚類を含め生物多様性が高く、水も清浄に保たれやすいのに対し、植プラレジームでは、生物多様性と水利用の両面で問題が生じやすい。

水草レジームから植プラレジームへの変化は、流域からの栄養塩流入（流域負荷）と湖底からの栄養塩溶出（内部負荷）の増大を主要因としつつ、水温の上昇（内部負荷を大きくする）、動物プランクトン食魚の増加（植プラを増やす）、懸濁体の増加（透明度が低下し水草を減らす）等も原因となるとされている（Scheffer 1997）。したがって、植プラレジームに移行した湖沼生態系を水草レジームに復帰させるためには、これらの影響を低減させる必要があるものの、水温や負荷量を始めとして、いずれも湖沼あるいは流域単位での制御・管理が難しいのが実情である。

湖沼は、治水・利水上の重要性から、水門や堤防など、水位操作のための高度なインフラが整備されている場合が多い。湖沼における水位操作は、主に湛水量（水資源量）と水害リスクの管理として実施される。一方で、水位の変化は、湖底の貧酸素化と内部負荷、湖底土壌の流出、栄養塩の希釈効果、水草の発芽・生育環境などを変化させることで、湖沼の生態系・水質に複合的な影響を及ぼす（e.g., 西廣 2011）。したがって、水位操作の規模やタイミングと生態系への効果との関係を明らかにすることができれば、水位操作を単に湛水量・水害リスクの管理のみならず、湖沼生態系のレジーム管理手法として活用できる可能性がある。

実際に水位変化（ここでは水位低下）により植プラレジームから水草レジームへの変化が起きた事例も報告されている。例えば、本研究の調査対象候補である東京都井の頭池では、永く植物プランクトンが優占する状態が続いてきたが、2015年以来、数回に渡り池を干しあげる「かいぼり」を実施した結果、水草が繁茂し透明度が高くなる劇的な変化が起きた。また、琵琶湖・南湖では1994年の渇水で夏季に1.1m以上の水位低下が起きた後、水草量が著しく増大した（Hamabata and Kobayashi, 2002）。その一方で、水位操作による植物プランクトン量の変化を調べた13の研究事例をまとめたところ、水位操作によって逆に植プラが増加したケースが10/13件（上昇操作：3/5件、低下操作：7/8件）であったとの報告もある（Bakker and Hilt, 2016）。これらの結果は、水位操作が湖沼生態系レジームの強力な管理手段となる可能性を示す一方で、生態系の応答に強い条件依存性があることも示唆している。

本研究では、既存研究および事前観測から、水位操作による植プラレジームから水草レジームへの移行には、水草の発芽や動物プランクトンの発生の促進（生物的応答）、風による攪乱効果の増加に伴う貧酸素化の解消と内部負荷の抑制（化学的応答）、また、大きな負荷をもたらす湖底堆積物の流出の促進（物理的応答）という、いずれも水位低下によって促進される3つのプロセスの重要性が高いという仮説をもっている。これらのプロセスは複合的に相互作用すること、また、その作用は水温や負荷レベルなどの外部環境要因や初期状態にも影響を受けることから、水位操作の有効性やその規模とタイミングを明らかにするためには、実験、観測、理論構築を組み合わせ、上記の生物、化学、物理プロセス間の相互作用を解きほぐし、外部環境への依存性を明らかにする必要がある。

そこで本研究では、既存研究および事前観測にもとづいた、水位操作による植プラレジームから水草レジームへの移行には、水草の発芽や動物プランクトンの発生の促進（生物的応答）、風による攪乱効果の増加による貧酸素化の解消と内部負荷の抑制（化学的応答）、また、大きな負荷をもたらす湖底堆積物の流出の促進（物理的応答）という、いずれも水位低下によって促進される3つのプロセスの重要性が高いという仮説の下、理論および実験アプローチから、湖沼生態系の植物プランクトンレジームから水草レジームへの変化を引き起こす水位操作の作用機構、および湖沼の水温や栄養塩負荷レベル、湖底土壌環境等の条件依存性を明らかにすることを目的とした。

上記の目的を達成するため、本研究は、理論の構築を主体とするサブテーマ1と、観測・実験を主体とするサブテーマ2の体制を組み、各サブテーマでの研究を相乗的に進めることで、水位操作の湖沼生態系の状態に対する作用メカニズムを明らかにすることとした。

1.2 研究の概要

研究プロジェクトの初期段階（フェーズ1）では、水位操作の作用メカニズムおよび支配的なプロセスの探求に注力し、理論の構築を主体とするサブテーマ1においては、霞ヶ浦・琵琶湖等で蓄積された湖沼の水質・生物についての長期観測データを用いて因果関係分析を実施し、湖沼生態系の構成要素間の動態の因果関係を定量化した。さらに、湖沼生態系の栄養塩、植物プランクトン、水草量などの主要な要素の動態と水位操作の関係を記述する汎用な理論モデルの構築を行った。また、観測・実験を主体とするサブテーマ2においては、国立環境研究所臨湖実験施設が有する2つの大型水界に霞ヶ浦の湖泥および除濁湖水を導入し、そのうちの1つは水位操作を行わない対照区、もう一つを水位操作を行う処理区とし、栄養塩、遺伝子情報による植物・動物プランクトン群集、底泥流出量、底泥からの栄養塩溶出量の観測を行い、水位操作の作用メカニズムの探求を実施した。

研究プロジェクト後半（フェーズ2）においては、フェーズ1で水位低下による貧酸素解消・底泥からの栄養塩溶出という物理・化学プロセスが野外実験系で支配的なプロセスであることが示されたことにもとづいて、霞ヶ浦高浜入りに観測ブイを設置し、実験と同様の高頻度観測を行うとともに底層DOの予測モデルを構築し、水位低下による底層DOへの影響評価を実施するなど、得られた知見の野外における検証・応用可能性の検討にも取り組みを進めた。

引用文献

- 1) Bakker, E.S., Elisabeth, S. and Hilt, S. (2016) Impact of water-level fluctuations on cyanobacterial blooms: options for management." *Aquatic ecology*, 50, 485-498.
- 2) Hamabata, E. and Kobayashi, Y. (2002) Present status of submerged macrophyte growth in Lake Biwa: recent recovery following a summer decline in the water level. *Lakes & Reservoirs: Research & Management* 7, 331-338.
- 3) 西廣淳 (2011) 湖の水位操作が湖岸の植物の更新に及ぼす影響. *保全生態学研究*, 16, 139-148.
- 4) Scheffer, M (1997) *Ecology of shallow lakes*. Springer Science & Business Media Vol. 22.
- 5) Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C. and Walker, B. (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591-596.

2 研究の成果

2.1 サブテーマ1 水位操作による湖沼生態系レジーム管理のための理論構築

2.1.1 琵琶湖の透明度上昇に対する大渇水の因果効果の推定

2.1.1.1 目的と経緯

日本最大の湖である琵琶湖では、水理・水質に関するモニタリングデータが100年以上にわたって蓄積されている。この間、琵琶湖では主に夏季の降雨不足による大規模な渇水が何度も生じている（図1a）。1994年に記録上最大規模の渇水（琵琶湖基準水位から最大123 cmの水位低下）が生じた。この渇水直後、特に南湖において沈水植物が急激に繁茂し、その後、透明度に上昇傾向がみられた（図1b）。このことから、琵琶湖では渇水を契機にレジームシフトが起きた可能性が指摘されている。しかし、渇水と透明度上昇が単なる偶然のタイミングの一致であったのか、渇水が透明度上昇を引き起こしたのか解明されていない。そこで本研究では、計量経済学分野で発展した調査観察時系列データに適用するための因果推論手法の一種である、合成コントロール法（Synthetic control methods）を用いて、琵琶湖の透明度上昇に対する大渇水の因果効果の推定を試みた。本研究では、琵琶湖基準水位より90 cm以上の水位低下を「大渇水」と定義し、1994年の過去最大の大渇水のほか、1939年（最低水位-103 cm）と1984年（最低水位-94 cm）に生じた大渇水について解析した。

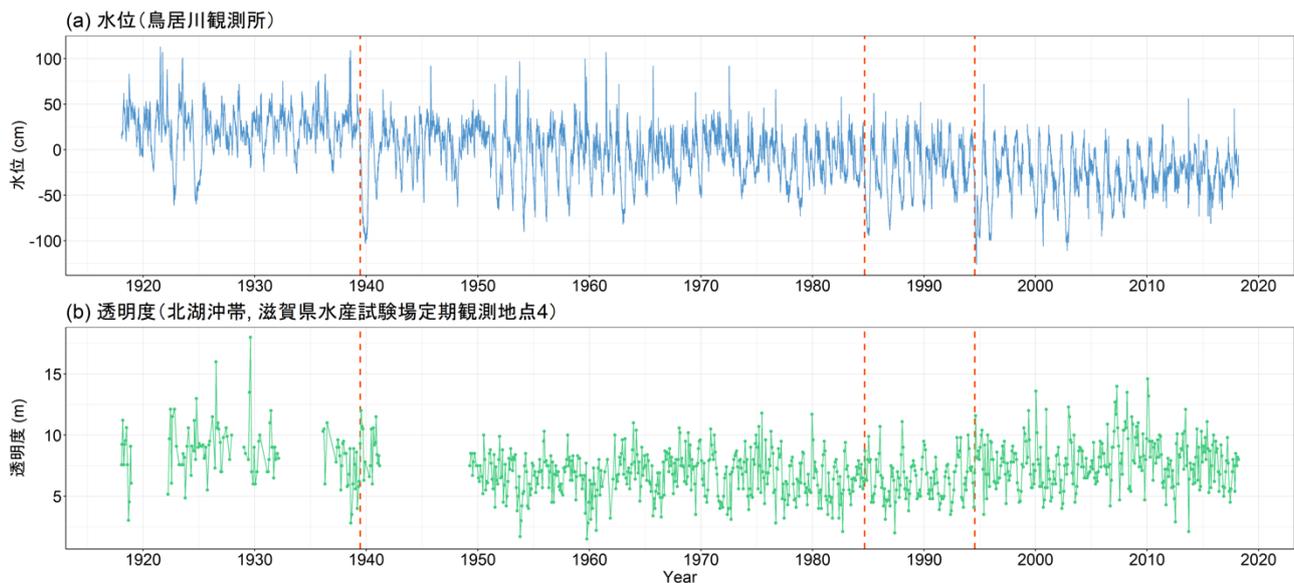


図1 琵琶湖の水位と透明度の長期変動。赤色の縦破線は1939年、1984年、1994年にそれぞれ生じた大渇水の開始時点を示す。Nakanishi et al. (2022) を改変。

2.1.1.2 方法

調査地

琵琶湖は表面積670 km²、集水域は3,174 km²の日本最大の湖であり、対照的な特徴を持つ北湖と南湖に分けられている（図2）。北湖は深く中栄養であるのに対し（表面積：614 km²、平均水深：44 m）、南湖は浅く富栄養である（表面積：56 km²、平均水深：3.5 m）。また、南湖流域は北湖流域よりも都市化が進み、人口密度が高い。琵琶湖には117の河川が流入しているが、自然流出河川は南端の瀬田川のみである。

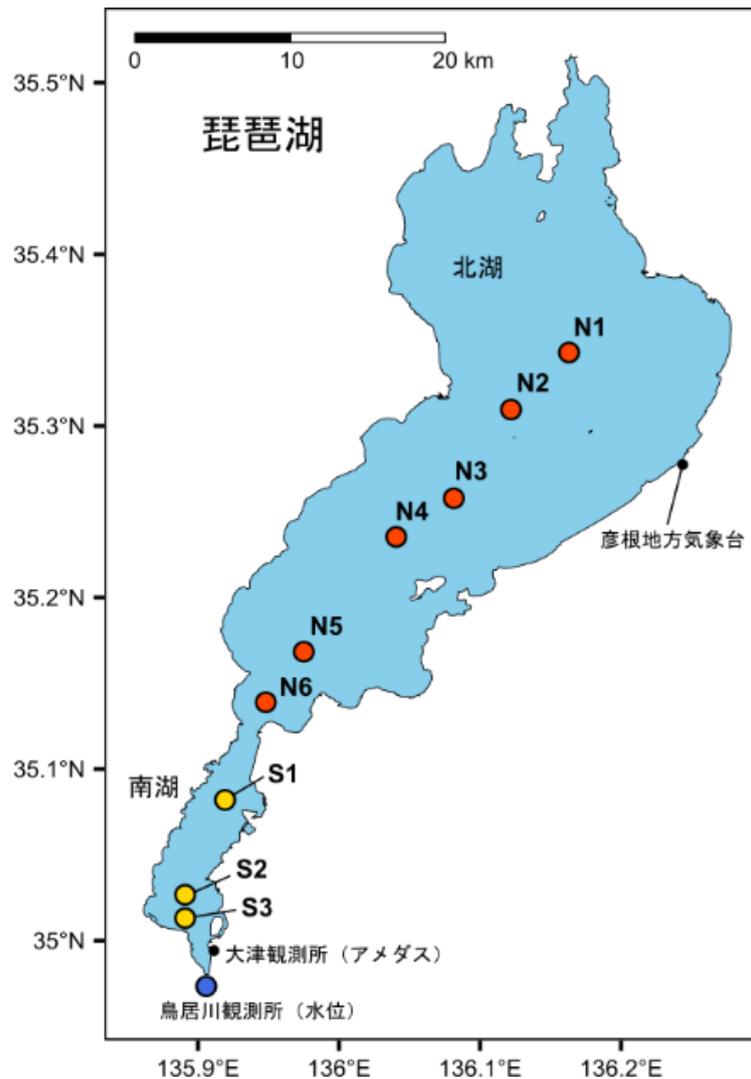


図2 琵琶湖の観測地点の位置。Nakanishi et al. (2022) を改変。

データセット

水位：琵琶湖の南端付近の鳥居川観測所で1874年2月4日から2020年7月31日まで毎日6:00に記録された水位の観測データを利用した(図1a)。1990年以前のデータは国土交通省近畿地方整備局琵琶湖工事事務所(当時)から、1991年以降は国土交通省水文水質データベース(Water Information System: WIS) (<http://www.1.river.go.jp/>、2020年11月30日アクセス)より入手した。

透明度：滋賀県水産試験場が観測した1918年1月から2018年3月までの北湖の月別透明度(セッキ深度)データのうち、最深部付近(地点4)のデータを使用した(図2:N2)。また、1994年の大渇水の影響を地点間で比較するために、WISから入手可能な月別透明度データも使用した。琵琶湖中央部の8地点の観測地点(北湖5地点、南湖3地点)(図2:N1、N3-6、S1-3)における1979年4月から2019年12月までのデータを入手した。なお、WISのデータには1984年の大渇水時の透明度データも含まれているが、欠測が多かったため、1984年の大渇水の地点間比較は実施しなかった。

気象要因：Causal impact analysis(後述)の共変量として、気温と降水量のデータを使用した。解析期間中の日平均気温(°C)と日降水量(mm)のデータを、気象庁のウェブサイト上のデータベース(<https://www.data.jma.go.jp/gmd/risk/obsdl/index.php>、2021年2月15日アクセス)から入手した。北湖の観測地点に対しては彦根地方気象台、南湖の観測地点に対しては大津観測所のデータを使用した。

解析方法

大渇水が琵琶湖の透明度に与える因果効果を評価するため、ベイズ構造時系列モデル (Bayesian structural time-series model) を用いた Causal impact analysis (CIA) を適用した (Brodersen et al. 2015)。CIA は、コントロール群が得られない場合でも、調査観測時系列データを利用して、特定のインパクト (介入) の因果効果の推論を行うことができる合成コントロール法の一つである。この方法は、計量経済学の分野で開発されたものであり、経済的・政治的事象の因果効果を推論する際などに用いられている。最近では、大規模な観測データを用いて、生態系に対するインパクトの因果効果を評価するためにも、CIA が利用され始めている (Fick et al. 2021)。本研究では、以下の手順で CIA を実施した (図 3)。まず、大渇水開始前の期間において、共変量 (気温[過去 10 日間の日平均気温の累積値]、降水量[過去 10 日間の日降水量の累積値]) を用いて、季節成分 (12 か月) を含め、透明度の時系列を予測するモデルを作成した。そして、大渇水開始後の透明度の実測値とモデルで予測した反実仮想 (合成コントロール) の予測値との差分をとることで、大渇水の因果効果を推定した。以上の解析は、統計解析ソフトウェア R (v.4.9.2) 上で *CausalImpact* パッケージを使用して実行した。

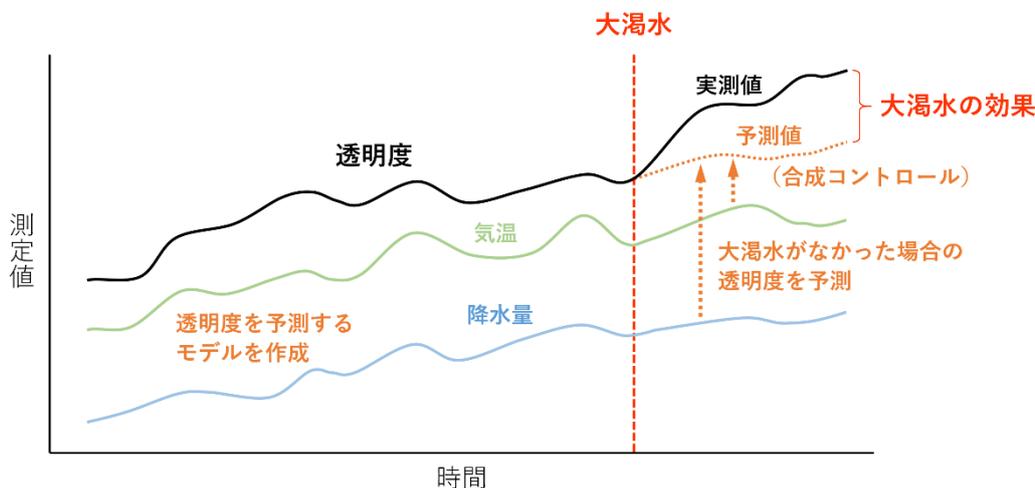


図 3 合成コントロール法概念図。大渇水がなかった場合の透明度の推移を予測するモデルを大渇水発生前のデータセットから作成する。大渇水後の透明度の実測値と予測値 (合成コントロール) との乖離から大渇水の効果を推定することができる。Nakanishi et al. (2022) を改変。

本研究では、水位が前年の最低水位を下回った時点をも、大渇水開始と定義した。1994 年、1984 年、1939 年の大渇水は、それぞれ 7 月 23 日、9 月 3 日、6 月 20 日に開始された。対象となる大渇水の開始から、直近の大規模な渇水 (水位が -70 cm 以下になった年) の翌年まで遡った年数を大渇水前期間 (モデルの学習期間) と定義した。また、次の大渇水が始まるまでの期間を大渇水後期間 (大渇水の効果の分析期間) とした。1994 年の大渇水の時系列は 1987 年 7 月 23 日から 1995 年 8 月 25 日まで、1984 年の大渇水の時系列は 1979 年 9 月 3 日から 1985 年 9 月 1 日まで、1939 年の大渇水の時系列は 1937 年 4 月 4 日から 1940 年 6 月 16 日までとなった。1939 年の大渇水については、透明度のデータの欠測のため、定義より短い期間しか解析できなかった。

2.1.1.3 結果と考察

1994 年の大渇水の効果

CIA による解析の結果、1994 年に生じた過去最大の渇水は北湖 (N2 地点) の透明度に正の因果効果を与えたことが示された (図 4)。その効果は、平均 1.7 m (95% CI: 1.2 – 2.3 m) の透明度の増加であった。このことから、大渇水後

に観測された透明度上昇は統計的に有意であり、ランダムな変動によるものである可能性は低いことが示唆された。同様の結果は、N2地点の近くに位置するN1地点のデータの解析でも得られた。この効果は、大湖水開始直後から顕著であり、1年後でも有意に正の値を維持していた。また、透明度と同様な解析により、北湖の表層（N1地点）のクロロフィルa濃度に、大湖水が有意な負の効果を与えていることも示された。このことから、透明度の上昇は、主に植物プランクトンの現存量の減少に起因していることが示唆された。大湖水後、数か月間の透明度の上昇には、いくつかのメカニズムが考えられる。まず、大湖水中に河川流入量が減少した結果、栄養塩濃度が低下し、表層の植物プランクトンの現存量が大幅に減少した可能性がある。大湖水開始から1か月程経過した1994年9月には、水深15–20mの水温躍層にクロロフィル極大層（CML）が観測され、ピコプランクトン（2 μm 以下）の現存量が卓越していたことが報告されている（Nakanishi et al. 1999）。一方、平年は表層でCMLが観測され、より大きな（20 μm 以上）植物プランクトンが優占していた。表層への栄養塩の供給が減少したことが、このような植物プランクトン相の変化を引き起こし、透明度の上昇をもたらしたと考えられる。また、沿岸域の大規模な乾燥により、堆積物からの栄養塩の溶出が減少し、水位回復後の植物プランクトン生産性が低下した可能性がある。湖沼堆積物の乾燥と再冠水は、リンの放出を増加させることがあるが、同じサイクルで脱窒を促進し、窒素が除去され得る。

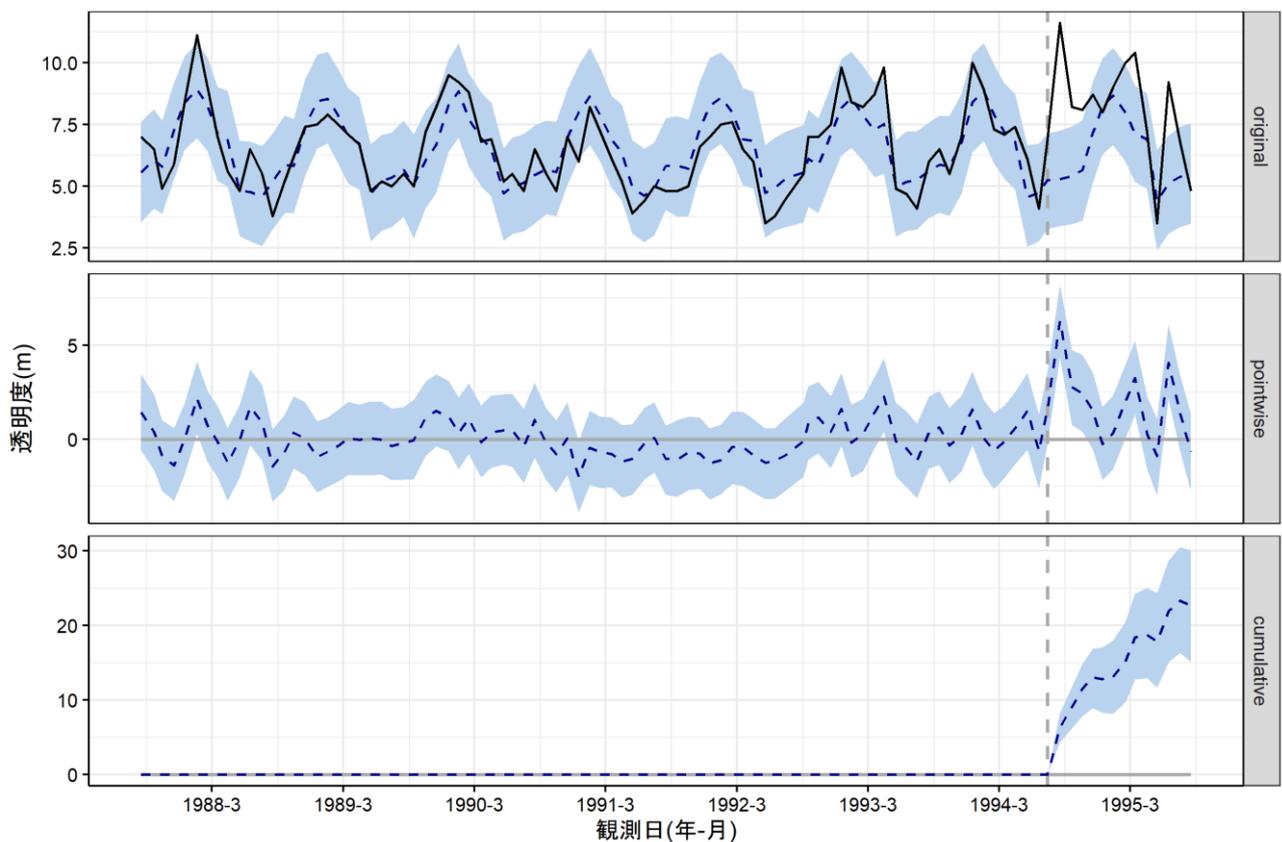


図4 1994年の大湖水を対象とした、琵琶湖北湖の観測地点N2の透明度データに適用したCausal impact analysisの結果。original: 透明度の実測値（実線）と予測値（破線）。pointwise: 実測値と予測値との乖離。cumulative: 大湖水開始以降のpointwiseの累積。縦の破線は大湖水の開始（1994年7月23日）、水色の網掛け部分は95%信用区間を示す。Nakanishi et al. (2022)を改変。

一方、地点間で大湖水の効果を比較すると、北湖の6地点のうち5地点（N1-4, 6）で、1994年の大湖水が透明度に正の効果を与えていることがわかった（図5）。正の効果の大きさは、北から南へ向かって減少傾向にあった。南湖では、3地点中1地点（S1）で大湖水が透明度に負の効果を与えており、正の効果はみられなかった。南湖で大湖水開始直後に透明度が低下した理由は、北湖に比べて水深が浅いため、栄養塩や懸濁態が増加したためと考えられる。大湖

水後、南湖では栄養塩（特に全リン）の濃度が著しく上昇した。この理由としては、次の3つが考えられる。まず、1994年の大渇水時には、水資源管理のために瀬田川堰（湖南端）の放流量が減少し、北湖からの栄養塩濃度の低い水の流入量が減少したことである。南湖の河川は北湖に比べて栄養塩濃度が高いため、北湖からの流入量が減少した際に、希釈効果が弱まり、一時的に水質が悪化した可能性がある。また、水位が低下すると、風による湖底堆積物の再浮遊が頻繁に起こり、懸濁態濃度が上昇して透明度が直接低下するだけでなく、堆積物からのリンの放出が促進された可能性がある。さらに、南湖の水位が極端に低下したため、湖底の水温が大幅に上昇したと考えられる。湖底の水温の上昇は、堆積物からのリンの流出を促進する可能性がある。これまでの観測や数値モデルに基づくレジームシフトの報告では、湖を一つの系とみなし、湖の平均水深にのみ着目していた。しかし、本研究の結果は、極端な水位低下が琵琶湖内の異なる場所で異なる効果を与えることを示すものであった。この発見は、より現実的なレジームシフトモデルの開発に寄与することが期待される。

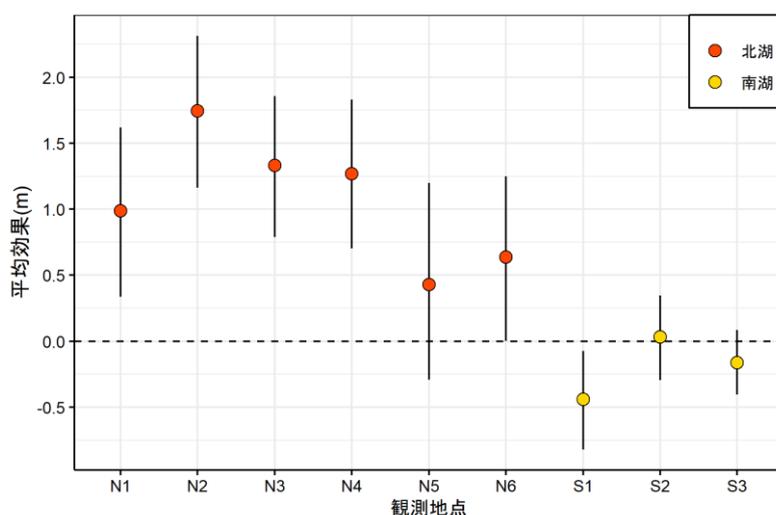


図5 琵琶湖の各観測地点の透明度データに対する1994年の大渇水の因果効果のCausal impact analysisによる推定結果。丸印は大渇水後期間の平均効果、エラーバーは95%信用区間を示す。Nakanishi et al. (2022) を改変。

1939年と1984年大渇水の効果

1939年の大渇水後、N2地点の透明度に対しても大渇水による正の効果が確認された。大渇水後の平均効果は、透明度が2.4 m (95% CI: 1.0-3.6) 増加となった(図6)。1939年の大渇水の解析におけるモデルの学習期間は短かったが、CIAの結果、1939年の大渇水が1994年の大渇水と同規模に透明度に正の効果を与えることを示した。1994年の大渇水後に透明度が上昇したのと同じプロセスが1939年にも起こっていた可能性がある。一方、1984年の大渇水の直後には、一時的に透明度が上昇したが、大渇水後の平均効果は0.36 m (95% CI: -0.29, 0.98) 増加となり、大渇水の透明度に対する効果は有意でなかった(図7)。この違いは、大渇水の発生時期や規模の違いによるものと思われる。1984年の大渇水は、他の2回の大渇水よりも開始時期が遅く(9月)、水位低下が小さかったため、湖底堆積物からの栄養塩除去率が低く、河川からの栄養塩負荷の低減が他の大渇水に比べ小さかった可能性がある。1984年の大渇水による正の効果が検出されなかったのは、植物プランクトン生産性の著しい低下が生じなかったからかもしれない。大渇水のタイミングによって効果の大きさが異なるものの、大渇水によって透明度が上昇する現象が繰り返し検出されたことから、この現象の背後にあるメカニズムの一般性が示唆される。

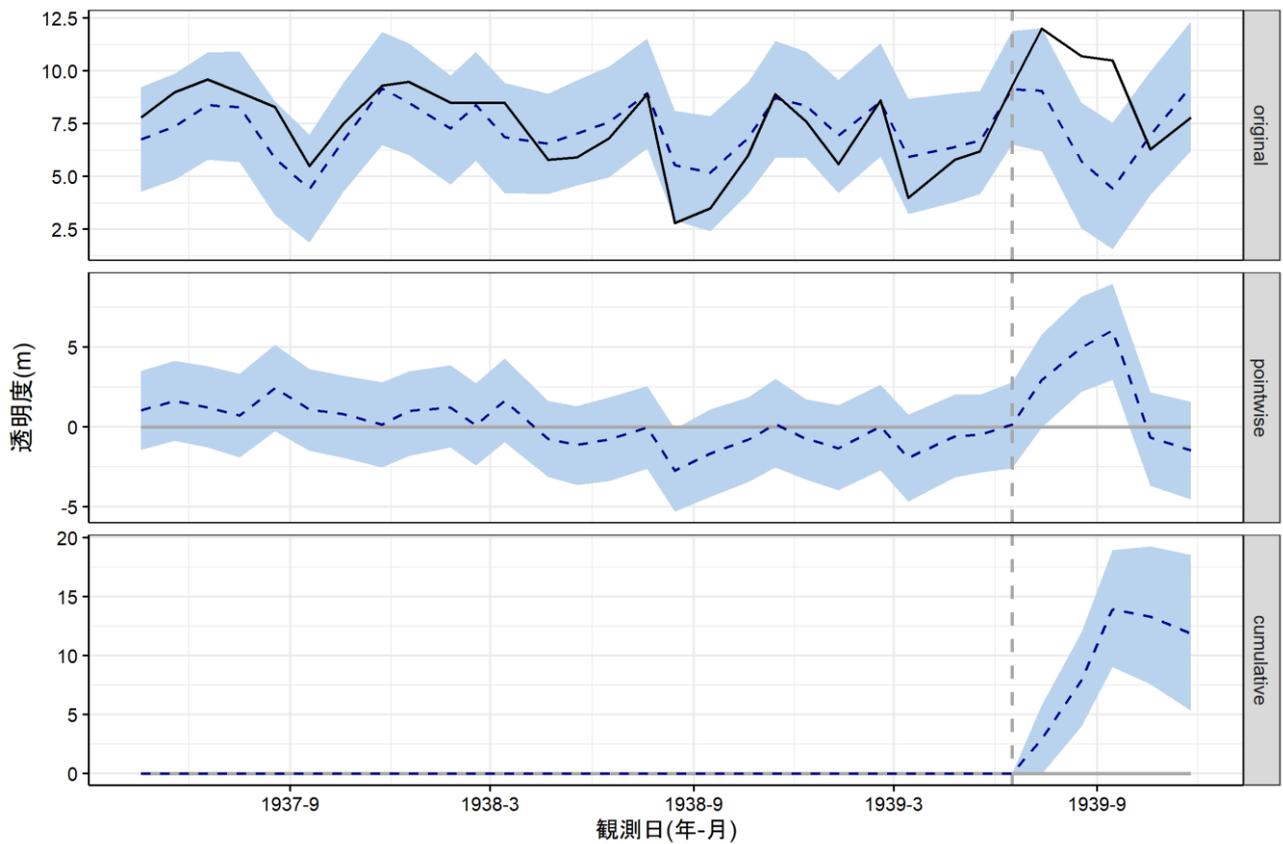


図 6 1939 年の大渇水を対象とした、琵琶湖北湖の観測地点 N2 の透明度データに適用した Causal impact analysis の結果。original: 透明度の実測値（実線）と予測値（破線）。pointwise: 実測値と予測値との乖離。cumulative: 大渇水開始以降の pointwise の累積。縦の破線は大渇水の開始（1939 年 6 月 20 日）、水色の網掛け部分は 95% 信用区間を示す。Nakanishi et al. (2022) を改変。

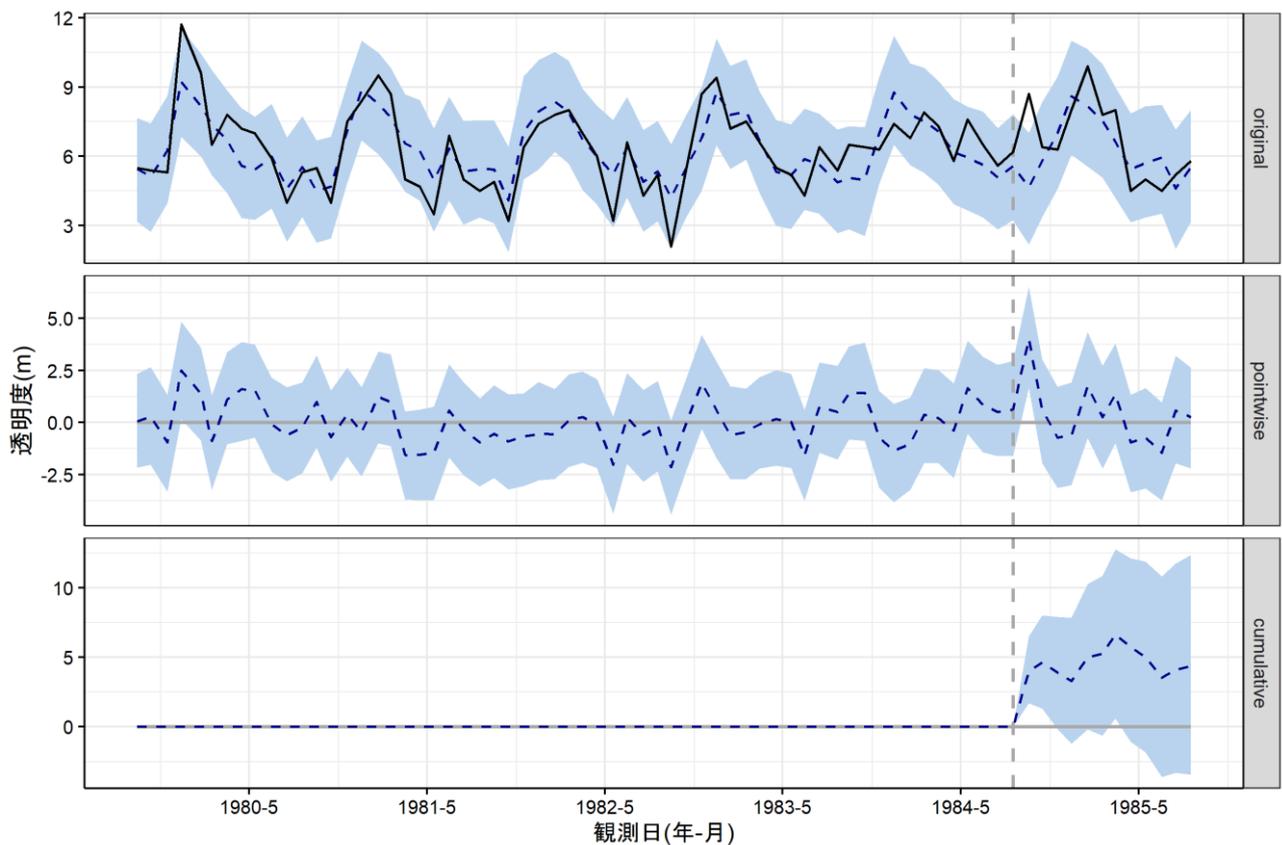


図7 1984年の大渇水を対象とした、琵琶湖北湖の観測地点 N2 の透明度データに適用した Causal impact analysis の結果。original: 透明度の実測値（実線）と予測値（破線）。pointwise: 実測値と予測値との乖離。cumulative: 大渇水開始以降の pointwise の累積。縦の破線は大渇水の開始（1984年9月3日）、水色の網掛け部分は95%信用区間を示す。Nakanishi et al. (2022) を改変。

1994年大渇水の長期的な効果

河川からの栄養塩の負荷は1990年代以降、ほとんど変化していないが、1994年以降の20年間に、琵琶湖の透明度は北湖・南湖ともに上昇した。1994年以降にも大渇水が発生していたため、1994年の大渇水の単独の因果効果とはいえないが、大渇水後期間を2019年までとしたCIAを実行した結果、1994年の大渇水が北湖と南湖の透明度に有意な正の効果を与えたことが示された（図8、9）。南湖では、大渇水後に沈水植物の被度が大きく増加し、1994年と比較して1995年に1.5倍、1997年に3.9倍、2007年に7.0倍増加した（Haga 2012）。南湖では、大渇水直後に透明度が低下したが、水位低下により沈水植物の光利用率が向上し、沿岸域での生育が促進された可能性がある。また、沿岸域の沈水植物の埋土種子の発芽は、干出と温度上昇によって促進されるため、大渇水が翌年の沈水植物の被度を拡大させた可能性がある。また、沈水植物が繁茂することで、水流速の抑制による懸濁体の減少や、沈水植物による栄養塩の吸収を介した植物プランクトン現存量の減少といった、沈水植物に関連するいくつかのメカニズムが正のフィードバック効果をもたらし、長期的に透明度を増加させた可能性がある。透明度の長期的な変動に対する大渇水の効果のメカニズムは、その場所の環境条件に依存し得るが、大渇水は北湖と南湖において、長期的に透明度の上昇を誘引した可能性がある。一方、短期的な効果は北湖と南湖で逆であり、水深との相互作用があることが示唆された。したがって、長期的なレジームシフトが管理の目的である場合でも、水質管理手法を実施する際には、大渇水の短期的な効果とその環境条件への依存性を考慮することが重要である。

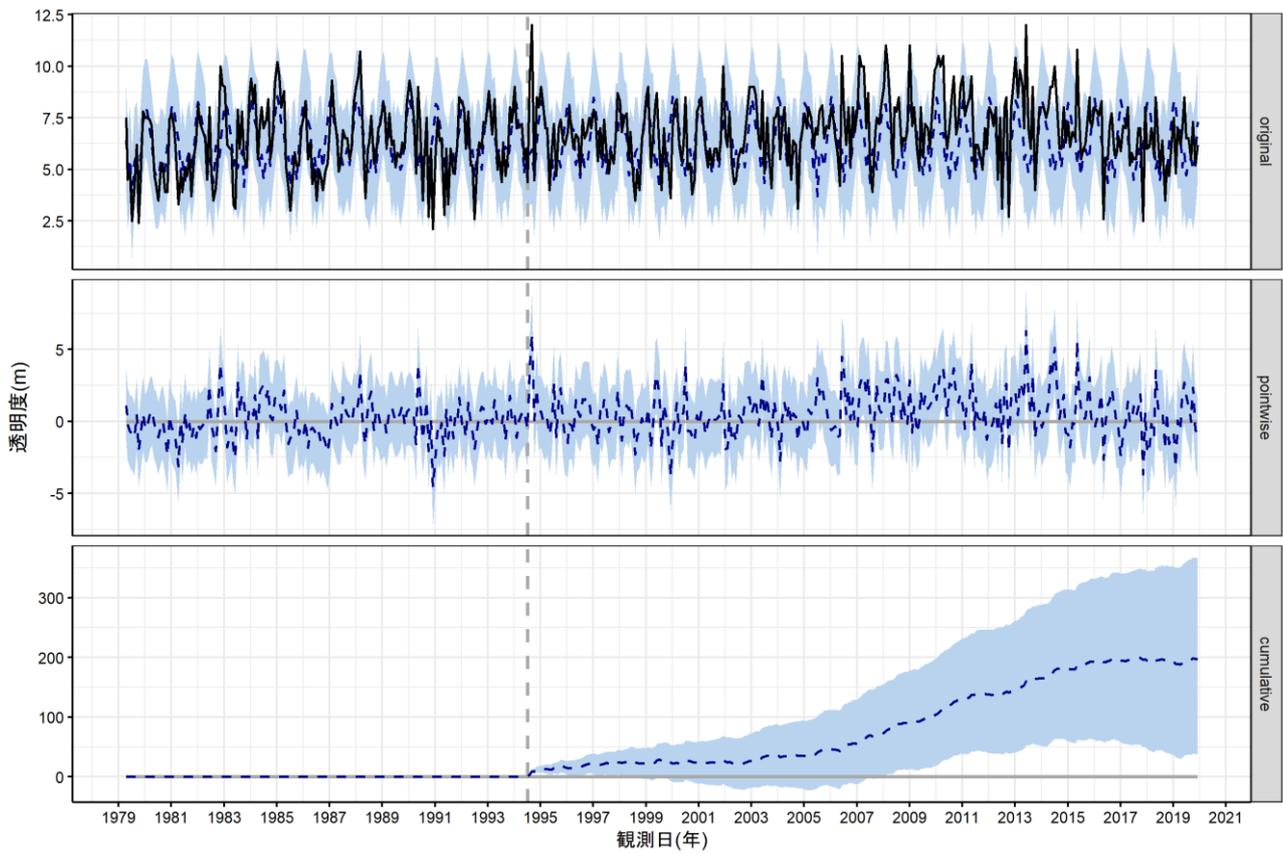


図 8 1994 年の大渇水を対象とした、琵琶湖北湖の観測地点 N1 の透明度データに適用した Causal impact analysis の結果。大渇水後期間を 2019 年 12 月までとして解析した。original: 透明度の実測値（実線）と予測値（破線）。pointwise: 実測値と予測値との乖離。cumulative: 大渇水開始以降の pointwise の累積。縦の破線は大渇水の開始（1994 年 7 月 23 日）、水色の網掛け部分は 95%信用区間を示す。Nakanishi et al. (2022) を改変。

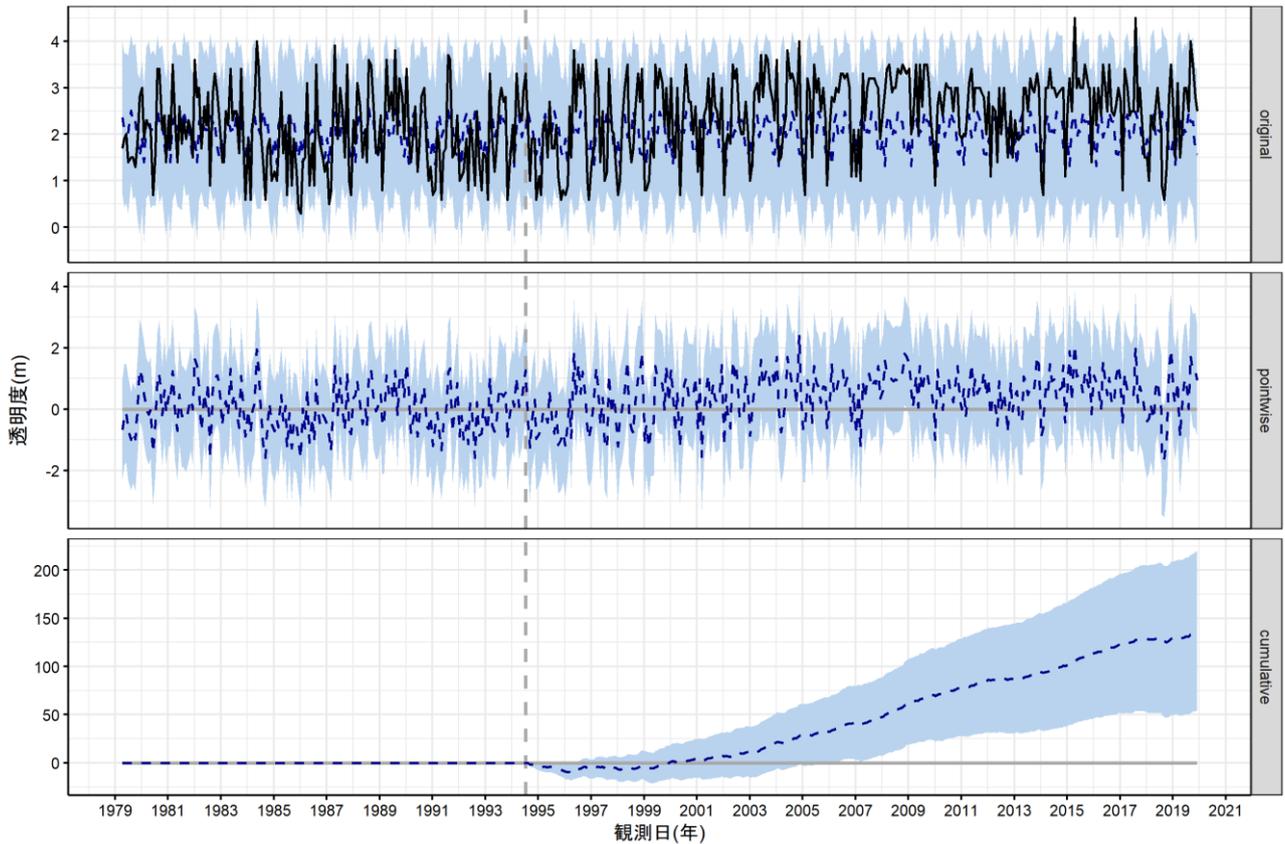


図9 1994年の大濁水を対象とした、琵琶湖北湖の観測地点 S1 の透明度データに適用した Causal impact analysis の結果。大濁水後期間を 2019 年 12 月までとして解析した。original: 透明度の実測値（実線）と予測値（破線）。pointwise: 実測値と予測値との乖離。cumulative: 大濁水開始以降の pointwise の累積。縦の破線は大濁水の開始（1994 年 7 月 23 日）、水色の網掛け部分は 95%信用区間を示す。Nakanishi et al. (2022) を改変。

2.1.2 湖沼生態系管理における水位操作の効果に関する数理的的研究

2.1.2.1 目的と経緯

湖沼の生態系において、大型の水生植物が大部分を占めて水の透明度が高い状態と、植物プランクトンが優占し濁度が高い状態の2つの状態（レジーム）が存在することが知られている。水位操作は生物学的および化学的プロセス等に影響を与えることにより、これらの状態間の移行に影響を及ぼすと考えられている。これらのプロセスは複雑に相互作用し、水位操作の効果は外部環境要因（水温や栄養塩の負荷など）の影響を受けるために、水位操作の効果を明らかにするためには、野外実験に加えて、生物および化学的プロセスを組み込んだ数理モデルによる解析が有用である。本研究は、栄養塩と藻類密度の動態を記述する理論モデルに水位操作の効果を組み込むことで、水深や形状、水温、栄養塩負荷などの湖沼特性が水位操作の効果に与える影響を解析した。

2.1.2.2 方法

水位操作が藻類密度に及ぼす影響を解析するために、藻類密度とリン濃度の動態を記述するモデル（Genkai-Kato and Carpenter 2005）に、湖沼の水位操作の効果を組み込んだ数理モデルを構築した。図 10 はモデルの概要を表している。

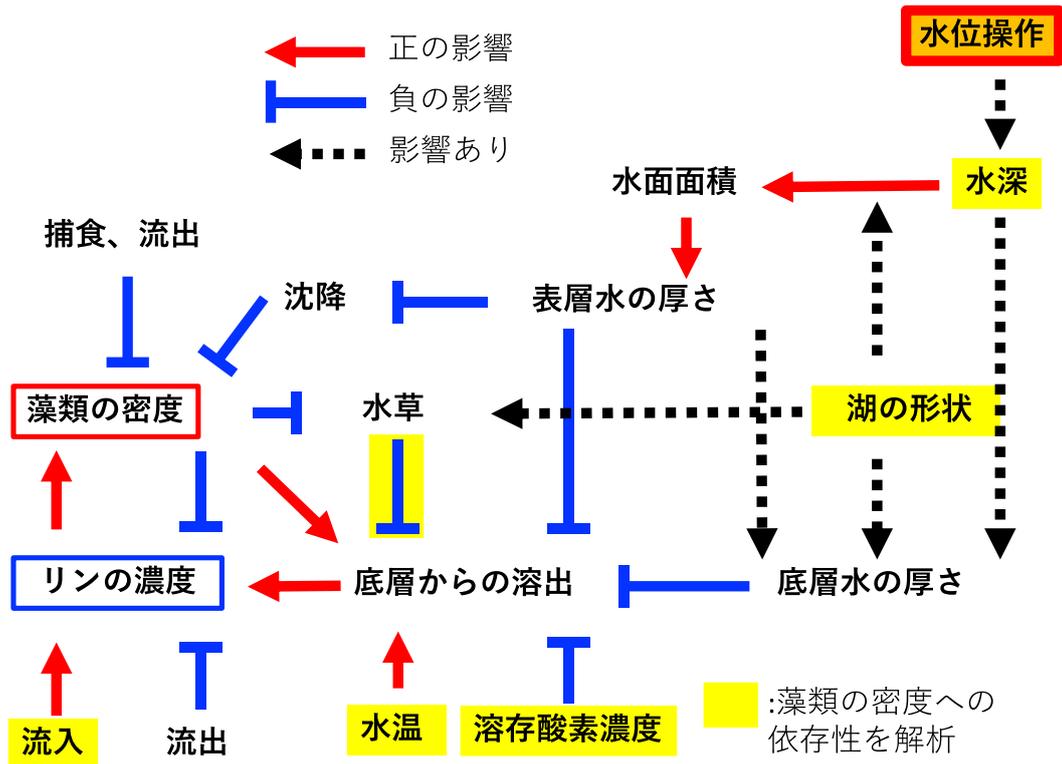


図 10 モデルの概要: 水位操作によって湖沼の水深が変化することにより、生物および化学的プロセスを経て、藻類密度とリン濃度に影響を与える。

表層水中の藻類密度 (X) とリン濃度 (P)

基本モデルとして、表層水中の藻類密度 (X) とリン濃度 (P) を次の式で表した。

$$\frac{dX}{dt} = bPX - \left(g + \frac{s}{z_c} + h\right)X \quad (1)$$

$$\frac{dP}{dt} = l + r + egX - bXP - hP \quad (2)$$

b は単位リン濃度当たりの藻類の増加率、 g は動物プランクトンの摂食による死亡率、 s は藻類の沈降速度、 z_c は表層水の厚さ、 h は外部環境への藻類の流出率、 l は外部環境からのリンの流入率、 r は湖底からのリンの溶出によるリン濃度の増加率、 e は動物プランクトンによるリンの排出率を表す。藻類はリンを用いて成長 (bP) し、動物プランクトンによる摂食 (g)、沈降 (s/z_c)、流出 (h) によって密度が減少する。

表層水の厚さ

表層水の厚さは、経験的に知られている湖沼面積-表層水の厚さの関係 (Hanna 2003) を用いた。

$$z_c = 6.95(A_0)^{0.185} \quad (3)$$

A_0 は湖沼面積(km^2)である。この式は面積が $0.02\text{-}1050\text{km}^2$ の範囲の 167 の湖沼のデータから求められた回帰式である。式 (3) を図示すると図 11 となる。

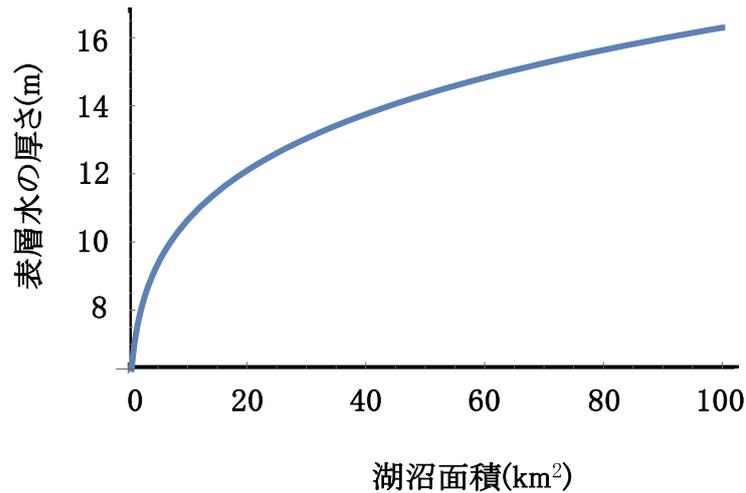


図 11 湖沼面積と表層水の厚さの関係: 湖沼の面積が大きくなるに従って、表層水が厚くなる関係が経験的に知られている (Hanna 1990)。この関係式では、湖沼面積が小さい場合に、湖沼面積の変化による表層水の厚さの変化が大きくなる。

リン溶出速度

湖底からのリンの溶出速度は、次の式で表した (Genkai-Kato and Carpenter 2005, Charlton 1980)。

$$R = \frac{14}{150} \times \left[150 - \frac{DO \times (50 + z_h)}{3.8 \times f(X) \times k(T) + 0.12} \right] \quad (4)$$

DO は溶存酸素濃度であり、湖底の温度 T に対する最大濃度とした。 z_h は底層水の厚さ (式 8)、 $f(X) = 1.14 * X^{1.33} / (9 + 1.15 * X^{1.33})$ 、 $k(T) = 2^{(T-4)}$ である。湖底の堆積物からのリン溶出は、底層水が酸化的な状態では起こらないと仮定している。

水草の分布

水草は湖底を安定させることで湖底からのリンの溶出を抑制する (Scheffer 1998)。水草の分布を決定する主な要因は、光の利用可能性である。水草の分布可能な深さ z^* (湖水表面からの距離) は、藻類密度が高くなると浅くなり (図 12)、次の式で表せる。

$$z^* = 1.9 + 4.85X^{-0.68} \quad (5)$$

この等式は、 z^* -セッキ深度 (Duarte and Kalff 1990) とセッキ深度-クロロフィル (Carlson 深度-クロロフィル (Carlson 1977)) の関係に基づく (Genkai-Kato and Carpenter 2005)。本研究では、水草は表層水域 ($z^* \leq z_e$) でのみ根を張ることができ、水草が根を張る湖底部分からリンは溶出しないと仮定した。

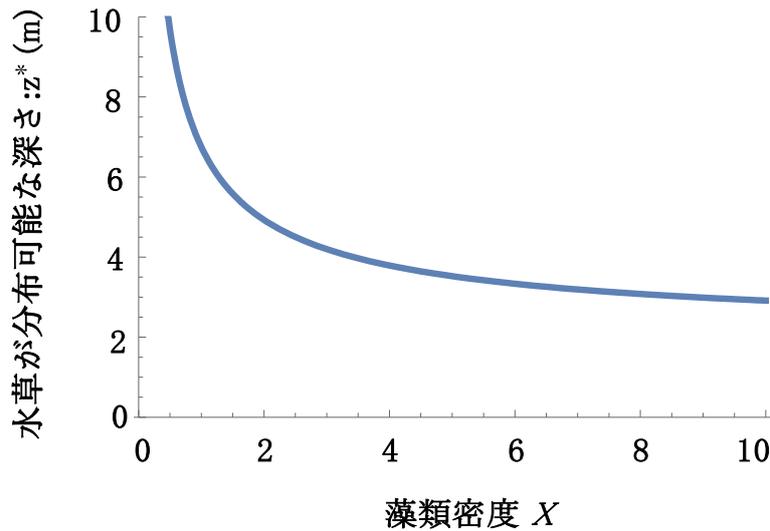


図 12 藻類密度に対する水草の分布可能な水面からの距離 z^* との関係: 藻類密度が高くなると、光が届きにくくなるために、浅い部分にしか生息できなくなる。

湖沼の形状

湖沼の形状が水位操作の効果に与える影響を解析する。湖沼の形状は、平均水深(\bar{z})と最大水深(z_m)のみを含む以下の2式で表した (Carpenter 1983、図 13)。

$$A(z) = 3 \times \left(2 \times \frac{\bar{z}}{z_m} - 1\right) \times \left(\frac{z}{z_m}\right)^2 - 2 \times \left(3 \times \frac{\bar{z}}{z_m} - 2\right) \times \frac{z}{z_m} \quad (6)$$

$$V(z) = \left[\frac{z}{z_m} + \left(3 \times \frac{\bar{z}}{z_m} - 2\right) \times \left(\frac{z}{z_m}\right)^2 - 2 \times \left(\frac{\bar{z}}{z_m} - 1\right) \times \left(\frac{z}{z_m}\right)^3\right] / \left(\frac{\bar{z}}{z_m}\right) \quad (7)$$

表層水の厚さ z_c が湖の最大深度を超えることも理論的にはあり得る。この場合、底層は存在せず、 $z_c = z_m$ となる。 \bar{z}/z_m を depth ratio と定義し、湖の特徴を表す。depth ratio が小さい場合は、最大水深と比較して、平均水深が浅く、湖岸から浅い部分の面積が広い。depth ratio が大きい場合は、湖岸近くから深くなる。同じ平均水深で比較すると depth ratio が小さい方が、最大水深が大きくなるために、深型の湖であるといえる。

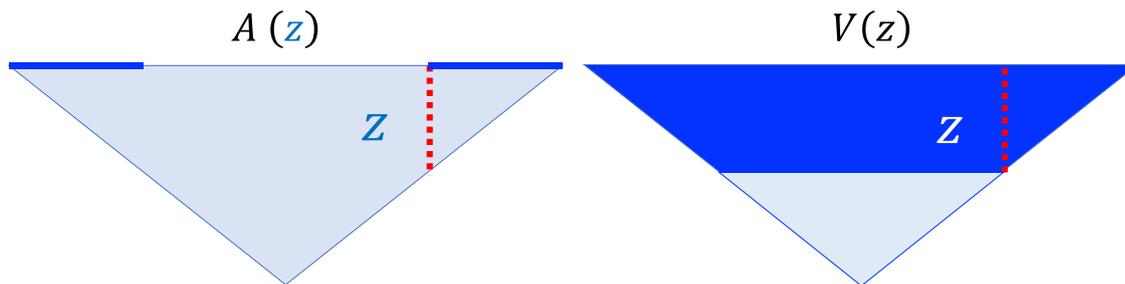


図 13 式 (6) と式 (7) における $A(z)$ と $V(z)$: 青い部分がそれぞれ $A(z)$ と $V(z)$ となり、0から1の値をとる。

底層水の厚さ

底層水の厚さ z_h は次式で与えられる (Genkai-Kato and Carpenter 2005)。

$$z_h = \frac{1-V(z_c)}{A(z_c)} \times \bar{z} \quad (8)$$

底層水が厚くなるほど、湖底からのリンの溶出が抑えられる (式 4)。

水草が占める湖底の面積割合

水草が占める湖底の面積割合は $A(z^*)$ となるために、水草のないリンの溶出が起こる湖底の割合 A_p は次の式によって与えられる。式(5)で得られる水草が分布する最大深度 (z^*) が湖の最大水深より深い湖では、その湖は完全に水草に覆われると仮定した

$$A_p = 1 - A(z^*) \quad (9)$$

湖底からの溶出によるリン濃度の増加率

湖底からの溶出によるリン濃度の増加率 r は次式で表される (Genkai-Kato and Carpenter 2005)。

$$r = A_p \times R / z_c \quad (10)$$

表層水が厚い場合は、湖底からの溶出による表層水のリン濃度の増加率は低くなる。

水位操作

水位操作により水位を下げた場合、図 10 に示すように湖の形状に応じて湖沼面積 (A_0) と表層水と底層水の厚さが変化する。それに伴い底層からのリンの溶出速度、藻類の沈降速度、水草の生息可能な深さが変化することにより、リン濃度や藻類密度に影響を与える。以下の解析では、式 (6) - (7) の $z=0$ から水位を下げた場合のリン濃度や藻類密度に与える影響を解析した。しかし、水位を下げる場合だけではなく、 $z=x(m)$ から水位を上げた場合についても同様に計算が可能である。

2.1.2.3 結果と考察

以下、藻類密度はクロロフィル濃度として示す。藻類密度とリン濃度の複数の初期状態から求めた平衡状態に着目して水位操作の効果を考察した。平衡状態 (レジーム) は1つまたは2つ存在する。図 14 は初期状態のクロロフィル濃度以外は同じパラメータセットで数値計算を行い、クロロフィル濃度の時間変化を示している。クロロフィル濃度の初期濃度が高い方は、平衡状態でクロロフィルが高くなるが、初期濃度が低い方はクロロフィル濃度が減少して平衡状態に達する。このように初期状態の差がわずかでも、全く異なる状態になる場合がある。初期状態におけるクロロフィル濃度が高い場合は、水草が生息できる水深が浅くなることで、リンの湖底からの溶出速度が大きくなり、クロロフィル濃度がさらに高まるという正のフィードバック効果が働く。一方で、初期状態においてクロロフィル濃度が低い場合は、水草が生息できる水深が深くなることにより、水草によるリンの湖底からの溶出速度が抑えられ、クロロフィル濃度が低い状態に保たれる。

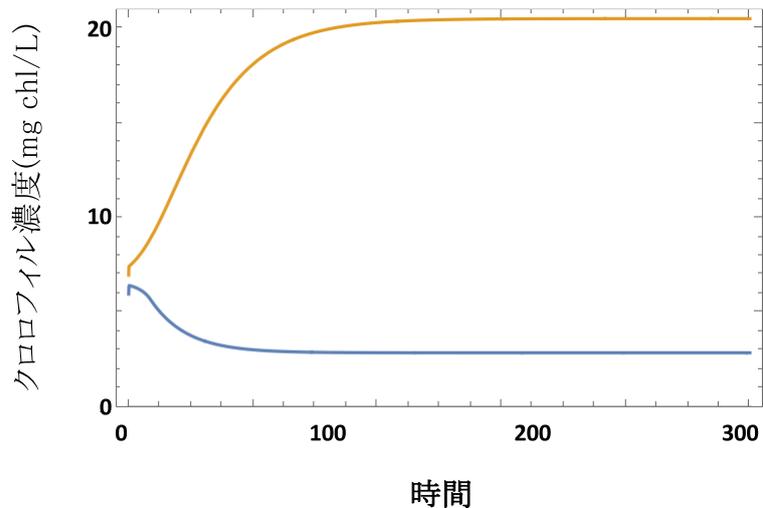


図 14 クロロフィル濃度の時間変化の例：初期状態のクロロフィル濃度が 6mg chl/L（青）と 7mg chl/L（オレンジ）の場合におけるクロロフィル濃度の時間変化を表す。

リンの負荷濃度とクロロフィル濃度の関係

図 15 は外部からのリンの負荷濃度 l に対するクロロフィル濃度を表している。リンの負荷濃度が小さい場合は、レジームが 2 つ存在する。この場合、初期状態におけるクロロフィル濃度が低い場合は、平衡状態においてもクロロフィル濃度が低く保たれる。しかし、外部からのリンの負荷濃度が高まると、平衡状態のクロロフィル濃度は高くなる（図 15 の赤矢印）。一度クロロフィル濃度が高い状態になると、外部からのリンの負荷濃度を下げても、クロロフィル濃度は低い状態に戻らない（図 15 の青矢印）。水質管理において、この履歴効果を考慮することは重要である。

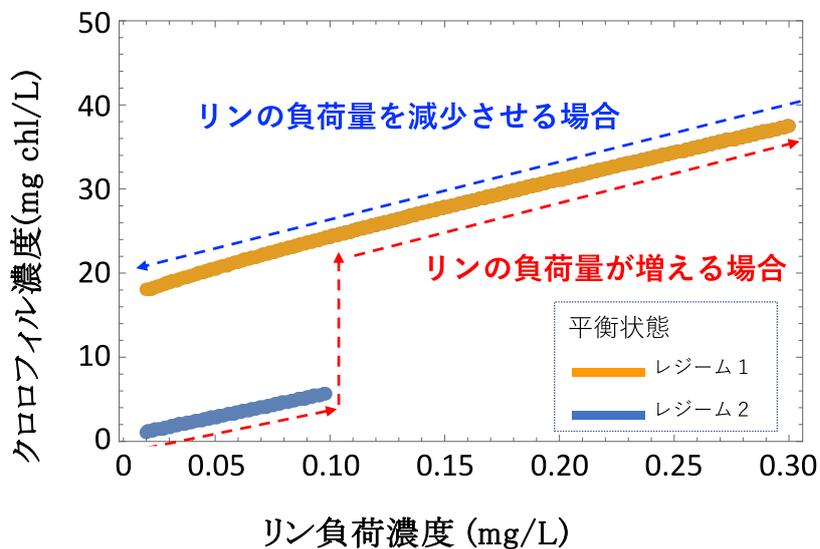


図 15 リンの負荷濃度 l とクロロフィル濃度 X : 式(1)の平衡状態を示している。それぞれどの平衡状態になるのかは、クロロフィル濃度とリン濃度の初期条件によって決まる。

リンの負荷濃度と水位操作の効果

水位操作により水位を低下させると水質は改善される（図16）。リンの負荷濃度が低い場合、ある程度の水位を低下させると水質は大きく改善する。水質が改善されれば、水位を元に戻した場合でも水質は改善した状態で保たれる。一方で、リンの負荷濃度が高い場合は、水位を低下させることによる水質の改善は限定的である。水質の改善のためには、水位操作に加えて、外部からのリンの負荷濃度を下げる対策が必要であることを示している。

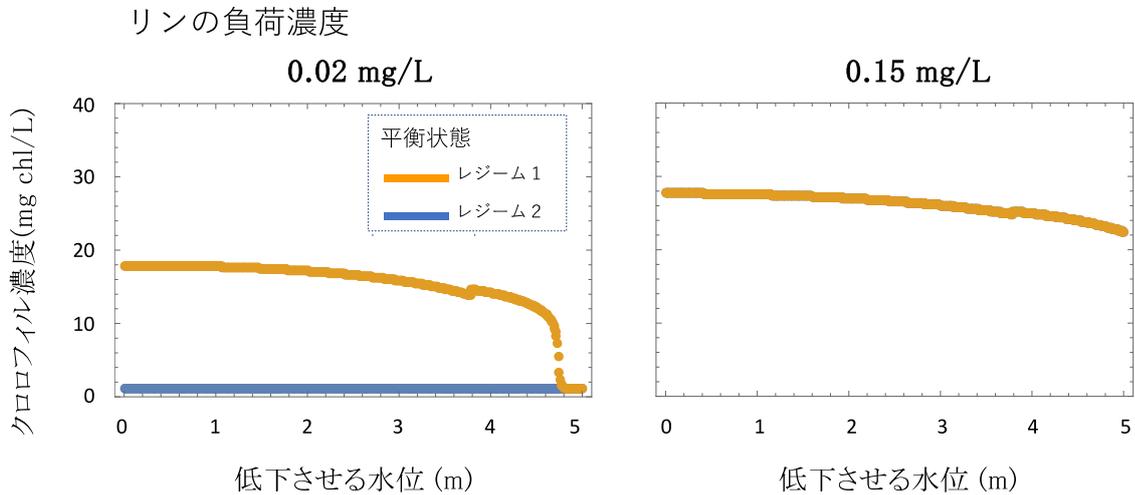


図16 リンの負荷濃度と水位操作の効果

湖底の水温と水位操作の効果

湖底の水温が低い場合は、水位操作の有無によらず、クロロフィル濃度は低い状態で抑えられる。湖底からのリンの溶出が起りにくいからである。水温が高くなるにつれて、クロロフィル濃度が増加するが、水位操作により水位を低下させると水質は改善される（図17）。水温が高くなると水質が悪化し、水位操作によって水質が十分に改善されない場合がある。温度が上がるに従って、水質を改善させるためには水位を大幅に下げることがあることがわかる。

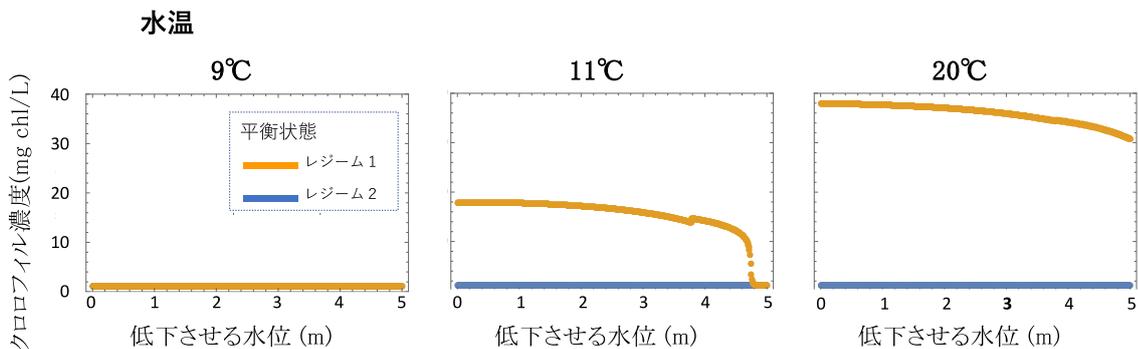


図17 湖底の水温と水位操作の効果

湖沼の形状と水位操作の効果

湖沼の形状と水位操作の効果の関係を解析した（図18）。湖沼の形状により、平衡状態におけるクロロフィル濃度が異なる。浅型の湖沼では、水草が生息できる面積の割合が小さいために、湖底からリンの溶出が起きやすくなり、クロロフィル濃度が高くなった。水質を改善するためには、湖沼の形状に応じて低下させる水位を決定することが重要であることを示している。

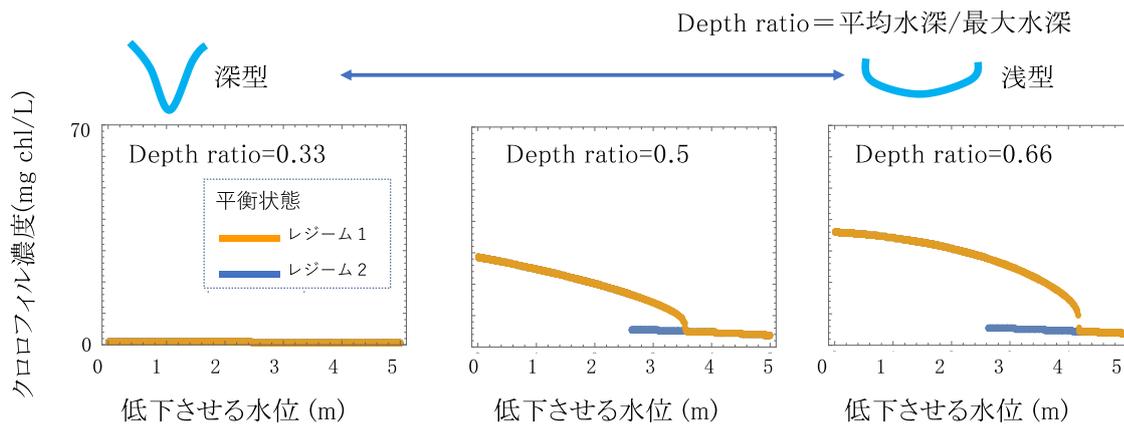


図 18 湖沼の形状と水位操作の効果

湖沼の水深と水位操作の効果

湖沼の形状だけではなく、湖沼の水深も水位操作の効果に影響を与えることが明らかになった（図 19）。水位操作前の水質が同程度であれば、浅い湖沼では水位操作の影響が大きくあらわれやすい。深い湖沼では水質を改善するために、より水位を下げる必要がある。

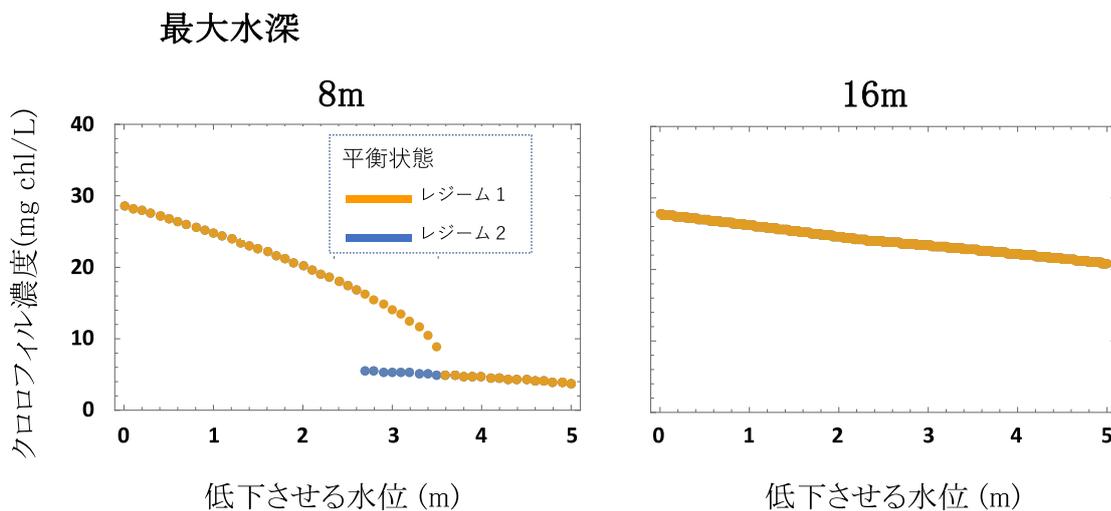


図 19 湖沼の最大水深と水位操作の効果

DOと水位操作の効果

以上の解析では、DOが湖底の温度に対する飽和濃度であると仮定して解析を行った。DO濃度が下がるにつれて、リンの溶出が起きやすくなる（式4）。DOが低い場合の水位操作の効果について解析を行った。DO濃度が低くなるほど、クロロフィル濃度が高くなり、水質を改善するためには水位をより低下させる必要があることがわかった（図 20）。

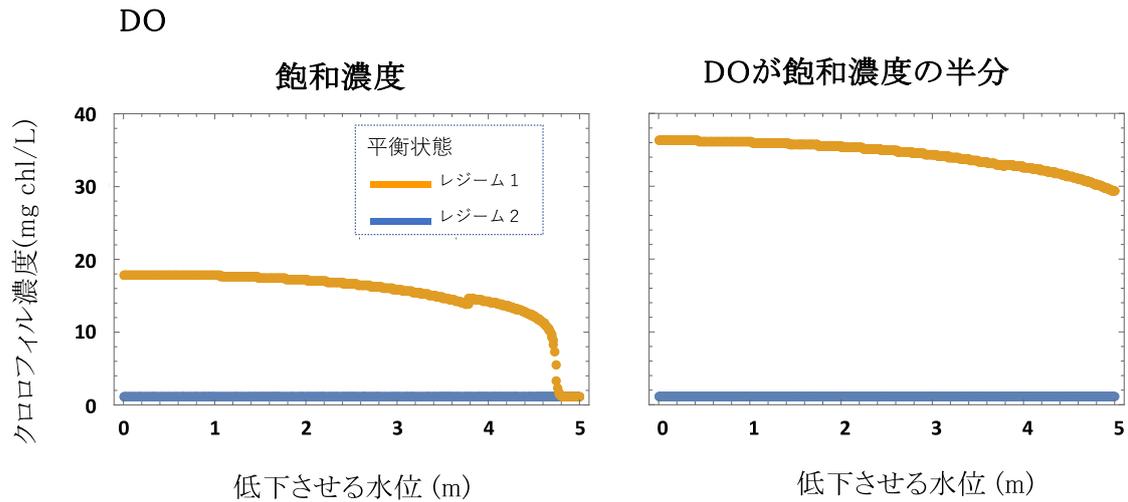


図 20 DO 濃度と水位操作の効果

水草によるリンの溶出抑制効果と水位操作の効果

水草が生息可能な水深では水草が生息して、水草に覆われた湖底からはリンが溶出しないと仮定して計算を行なってきた。この仮定についての感度分析として、水草が生息可能な水深の湖底からも、水草が生息できない水深の湖底と比べて 50%のリンが溶出すると仮定して、水位操作の効果を解析した。これは水草のリン溶出抑制効果が低い場合や、水草が生息可能な水深において何らかの要因で水草が生息していない状況に対応する。水草が生息可能な水深からも 50%のリンが溶出する場合は水位操作の効果が現れないことを示している (図 21)。水位操作の効果を得るためには、水草によるリンの溶出抑制効果を把握することや、水草が生息できる環境であることも重要であることを意味している。透明度以外に水草の生息を阻害する要因がある場合は、水位操作の効果が得られない可能性がある。

水草のリン溶出の抑制効果

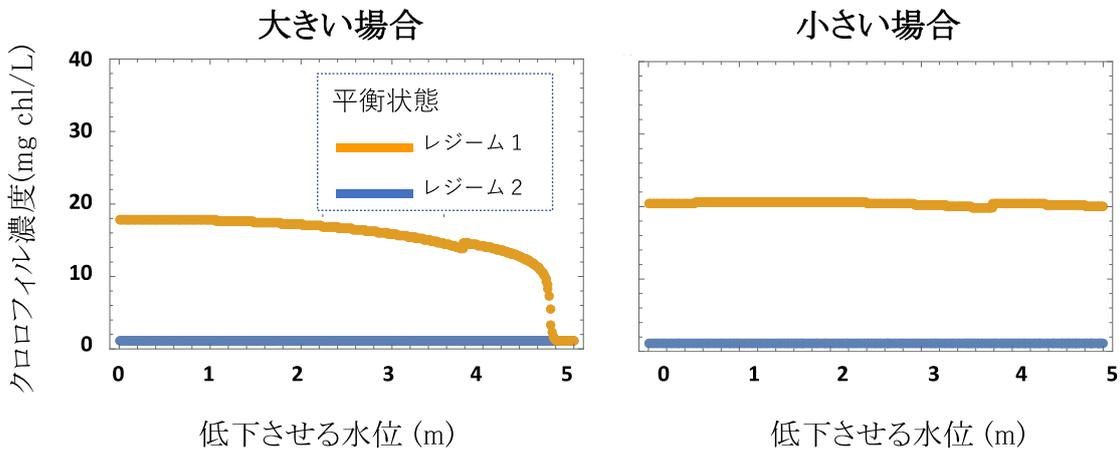


図 21 水草によるリンの溶出抑制効果と水位操作の効果：水草によるリンの溶出抑制効果が大きい場合（左）は、水草が覆う湖底からリンの溶出が起こらないと仮定している。水草によるリンの溶出抑制効果が小さい場合（右）は、水草がない場合と比べて、水草が湖底を覆うことでリンの溶出が 20%抑えられると仮定している。

水位操作により水質が悪化する場合

これまでの結果では、様々な条件下で水位を低下させることにより水質の改善がみられた。しかし、限られた条件下において、水位を下げることにより水質が悪化する場合がみられた (図 22)。図 22 は、湖沼面積が小さい場合における、水位操作の効果の一例を示している。湖沼の面積が小さい場合は、図 11 の湖沼面積-表層水の厚さの関係で示され

るように、水位低下による表層水の厚さの変化が大きくなる。表層水が薄くなることで、式 (10) で示されているようにリンの溶出速度が大きくなることの影響が、式 (1) における藻類の沈降速度の上昇の影響と比べて、大きくなることが原因として考えられる。

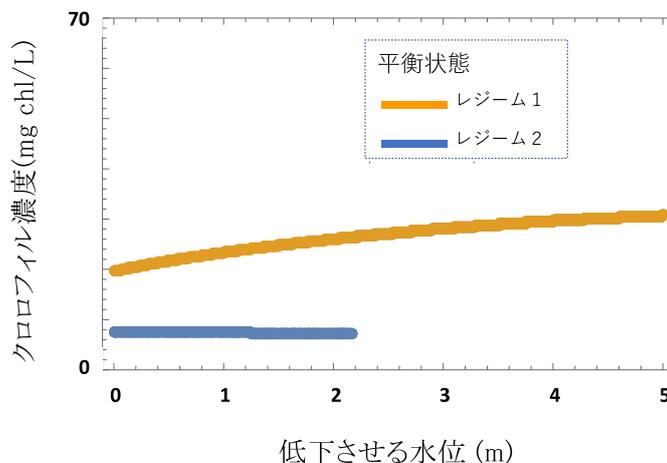


図 22 水位操作により水質が悪化する場合の例

水位操作による湖沼生態系管理効果

外部からの栄養塩負荷量をはじめ水深、湖沼の形状や水温などの湖沼特性を変化させながら、水位操作が藻類密度に及ぼす影響について明らかにするために解析を行なった。その結果、ある程度の水位を下げると藻類の密度が著しく減少することが明らかになった。さらに、水位操作は、幅広い条件下で効果がみられた。一方で、小規模の湖沼では水位操作によって水質が悪化したケースがあり、十分に水位を下げるできない場合は、水位操作を行わない方が良い場合がある。以上の結果は、湖沼の生態系管理における水位操作の有効性と、それぞれの湖沼ごとに水位操作の効果に違いがあることを示している。本モデルでは、流域の栄養塩の管理と水位操作を有効性の比較にも応用できる。水位操作の規模と生態系への影響の関係を明らかにできれば、水位操作は治水・利水のためだけでなく、湖沼生態系のレジーム管理手法としても活用が可能である。本研究で開発した理論モデルは、水利利用と湖沼生態系管理を考慮した最適な水位操作を検討するための基礎にもなるだろう。

引用文献

- 1) Brodersen, K. H., Gallusser, F., Koehler, J., Remy, N., Scott, S. L. (2015) Inferring causal impact using Bayesian structural time-series models. *The Annals of Applied Statistics*, 9, 247–274.
- 2) Carlson, R. E. (1977) A trophic state index for lakes. *Limnology and Oceanography*, 22, 361–369.
- 3) Carpenter, S. R. (1983) Lake geometry: implications for production and sediment accretion rates. *Journal of Theoretical Biology*, 105, 273–286.
- 4) Charlton, M. N. (1980) Hypolimnion oxygen consumption in lakes: discussion of productivity and morphometry effects. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37, 1531–1539.
- 5) Duarte, C. M. and Kalff, J. (1990) Patterns in the submerged macrophyte biomass of lakes and the importance of the scale of analysis in the interpretation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47, 357–363.
- 6) Fick, S. E., Nauman, T. W., Brungard, C. C., Duniway, M. C. (2021) Evaluating natural experiments in ecology: using synthetic controls in assessments of remotely sensed land treatments. *Ecological Applications*, 31, e02264.

- 7) Genkai-Kato, M. and Carpenter, S. R. (2005) Eutrophication due to phosphorus recycling in relation to lake morphometry, temperature, and macrophytes. *Ecology*, 86, 210-219.
- 8) Haga, H. (2012) Long-term changes of submerged macrophytes in the south basin of Lake Biwa. In Kawanabe, H., Nishino, M., Maehata, M. (eds.), *Lake Biwa: Interactions Between Nature and People*, Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 175-178.
- 9) Hanna, M. (1990) Evaluation of models predicting mixing depth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47, 940-947.
- 10) Kalff, J. (2002) *Limnology*. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA.
- 11) Nakanishi, M., Sekino, T., Kimoto, T., Tsuda, R. and Kumagai, M. (1999) A hypothesis on formation of the subsurface chlorophyll maximum observed in lake Biwa in September of 1994. *Japanese Journal of Limnology* 60, 125-137.
- 12) Scheffer, M. (1998) *Ecology of shallow lakes*. Chapman and Hall, New York, New York, USA.

2.2 サブテーマ2 水位操作実験による生態系応答機構の解明

2.2.1 水位操作実験

2.2.1.1 目的と経緯

流域の末端に位置する浅い湖沼では、農地や市街地等から窒素やリン等の栄養塩が過剰に流入し、水質の悪化を引き起こす。このような浅い富栄養湖・過栄養湖では、夏季に、底層水の溶存酸素濃度が低下する貧酸素化や、藍藻類（シアノバクテリア）のブルーム（異常発生）が原因で湖面が青緑色に染まるアオコと呼ばれる現象が起きる。貧酸素状態になると、魚類や底生動物の生息に影響を与えるだけでなく、底泥に蓄積した栄養塩が再溶出し、水質の悪化を促進する。またアオコの発生は、肝臓毒等による健康被害、浄化費用の増大、異臭や景観悪化によるレクリエーション機能の低下等を引き起こす。

気候変動は、こういった富栄養化による症状をさらに悪化させる。降水量や極端豪雨が増加すれば、流域から湖沼に流出する栄養塩が増大する（Moss et al. 2011; Carpenter et al. 2018）。また夏季に水温が上昇すれば、成層が強くなり、表水層から深水層への酸素供給が極端に減り、貧酸素の頻度が増加する。また、高温・成層環境を好む藍藻類が増加し、アオコ発生のリスクを増大させる。したがって、気候変動を踏まえた湖沼の富栄養化対策が急務となっている。

富栄養化を改善するために、流域負荷の削減が長年行われてきている。しかしながら、これらの対策は、効果が得られるまでに非常に長い時間を要し、ノンポイントソースであることから栄養塩の流出量を大幅に減少させることは困難である（Jeppesen et al. 2015）。これらの流域対策に対し、湖沼の水位管理（水位の低下操作）が水質を改善するための管理オプションの一つとして提案されている（Scheffer et al. 1993; Noges and Noges 1999; Coops and Hosper 2002; Baldwin et al. 2008）。水位の低下は、社会経済的な水需要とコンフリクトが生じるが、介入に要する時間が比較的短いこと、短期間で繰り返し実施できることが、大きな利点と言える。先行研究では、水位を下げることで、光が底まで届くようになり、沈水植物などの水草が増加し、透明度が上昇したことが示されている。また、水位低下後、成層強度が弱まり底層の溶存酸素量が回復した例、付着藻類や動物プランクトンが増加した例なども報告されている。つまり、一時的に水位を低下させることで、物理的な要因（光、成層・混合レジーム）、生物的要因（水草、付着藻類や動物プランクトン）によって水質が改善される可能性が考えられる。

しかし、水位低下が反対の結果つまり水質を悪化させる可能性も指摘されている（Jeppesen et al. 2015）。水位の低下によって、風の影響が大きくなり、底泥から栄養塩溶出が増加し藍藻類が増加したことが報告されている。また、水位と底層溶存酸素濃度を調べた研究では、水位が最も高い状態と最も低い状態で、底層溶存酸素濃度が低かったことから、非線形的な応答を指摘している。したがって、水位低下に係るプロセスが複雑であり、水質が浄化の可否については結果が混在している現状である。そのため、どの程度の水位低下によって、あるいは水位を低下するにしたがって、どのようなプロセスが働き、どのようなメカニズムによって、水質が変化するかを詳細に明らかにする必要がある。

以上のような背景のもと、本サブテーマでは、水位低下操作によって貧酸素状態とアオコを同時に改善できるか、またどのような物理的あるいは生物学的プロセスが関与しているかを特定することを目的として、野外操作実験を行った。本野外操作実験では、30m×10m×深さ3mの大型実験プールを用いて行った。繰り返しをとることは困難であるが、大型

タンクやメソコスムを用いた小規模実験と異なり、成層や混合等の物理プロセスを模倣できる大きな利点がある。また、実験中の観測については、センサーやデータロガーを導入し、5分あるいは10分間隔という高頻度で、物理環境や水質を観測した。成層構造や底層溶存酸素濃度は、時間単位で大きく変化することから、これまでの一日1回程度の低頻度観測では、プロセスやメカニズムを把握することが困難である。

本野外操作実験では、下記の2つの仮説（図23）を立てて、その検証を行った。

- (1) 水位低下にともない、光環境が改善される他、成層強度が弱まるなど物理化学的な環境要因が変化し、表層のアオコが減少し、底層の貧酸素状態が解消される。
- (2) 水位低下にともない、底層の付着藻類、動物プランクトンが増加し、表層の藍藻類が減少し、底層の貧酸素状態が解消される。

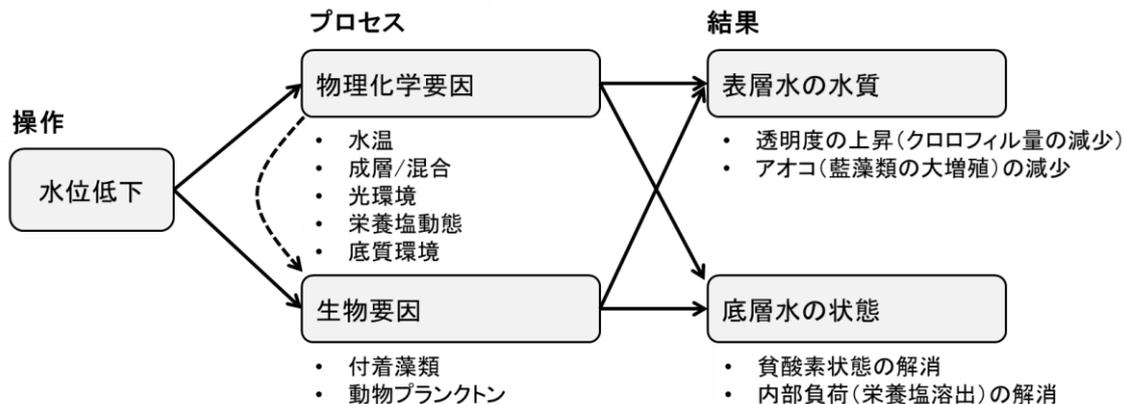


図23 水位低下操作にともなう水質改善プロセスの仮説

2.2.1.2 方法

実験場所と設備

国立環境研究所霞ヶ浦臨湖実験施設（茨城県稲敷郡美浦村）にある2つの大型コンクリート製プール（30m×10m×深さ3m、図24）を用いて野外操作実験を行った。プールの一つは水位を低下させる「水位操作区」、もう一つは水位を操作しない「対照区」として、実験を行った。

2020年夏には、操作区のみで予備実験を行い、2021年夏には、操作区と対照区の2つを用いた本実験を行った。2020年の予備実験では、プール内の水や泥の入れ替えや追加は行わず、長年放置されてきた状態のまま実験を行った。それに対し、2021年の本実験前には、プールから水を排出後、霞ヶ浦の高浜入りから採集した湖泥を投入し（各プールに約1.5t）、薄くまんべんなく広げた。その後、霞ヶ浦の除濁湖水を水深が約2.5mになるまで注入した。満水後、プランクトンの孵化・増殖を促すため、水中ポンプを用いて、底泥を表層に散布した。その後、対照区と水位操作区の湖水を交換し、可能な限り初期状態を同じにした。

本プールに、魚類および水草は生息していないが、複数の水生無脊椎動物が生息していることが確認されている。



図 24 水位操作実験を行った実験プール

実験デザイン

2020年の予備実験、2021年の本試験ともに、同様のデザインで実験を行った（図 25）。実験は2つのステージからなり、第1ステージでは、平日毎朝、商業用液体肥料（ハイポネックス）、硝酸アンモニウム、リン酸水素二カリウムを少量ずつ添加し、プールを富栄養化させた。窒素・リンの投入量は、図 25 に示した通りである。栄養塩投入開始から約1カ月後には、表層では植物プランクトンや藍藻類が増加し、底層では溶存酸素濃度の低下が確認された。

第2ステージでは、栄養塩の添加を止め、水位操作区の水位のみを約50cmずつ計4回、段階的に水位を低下させた（図 25）。水位の低下は、水中ポンプ（毎分150L程度）を用いて速やかに行い、12時間以内に完了させた。水位低下後、1週間から10日ほど水位を維持した。

		第1ステージ 栄養塩添加(富栄養化)	第2ステージ 水位低下操作
2020年予備実験	6/8	栄養塩添加 $122 \text{ mgN/m}^2/\text{day}$ $26.7 \text{ mgP/m}^2/\text{day}$	8/11
	水位低下区		8/11 8/18 8/25 9/1 9/15 → -50cm → -50cm → -50cm → -50cm
2021年本試験	5/28	対照区	7/20
	7/20		7/27 8/5 8/17 8/30
	水位低下区	→ -50cm → -50cm → -50cm → -50cm	
	栄養塩添加	窒素 ($\text{mgN/m}^2/\text{day}$)	リン ($\text{mgP/m}^2/\text{day}$)
	5/28-6/24	187.6	26.7
6/10	1910	267	
6/25		593	
6/26-7/20	21.9	32.6	

図 25 実験デザインと操作手順

高頻度観測

野外操作実験中、表層（水深約40cm）と底層（湖底から約30cm）の水位・水温・クロロフィル量・溶存酸素濃度・照度などを測定するため、上部と下部にセンサー・ロガー類を装着したブイを作成し、プール中央に設置してある橋桁に設置した（図26）。上部には、クロロフィル濁度計（chlorophyll-turbidity sensor, JFE Advantech）、溶存酸素ロガー（HOBO U-26; Onset Computer Corporation）、水位・水温ロガー（HOBO U-20; Onset Computers）、下部には、溶存酸素ロガー、水位・水温ロガー、照度ロガー（HOBO UA-002-64, Onset Computer Corporation）を装着した。予備実験では5分間隔で、本実験では10分間隔で測定を行った。

また、平日毎朝、藍藻類の現存量の指標となるフィコシアニン色素量を多目的水質計（ProDSS, YSI, Inc.）で表層（水深50cm）を測定した。

センサー類のキャリブレーション、清掃およびメンテナンスは、マニュアルに従って実施した。

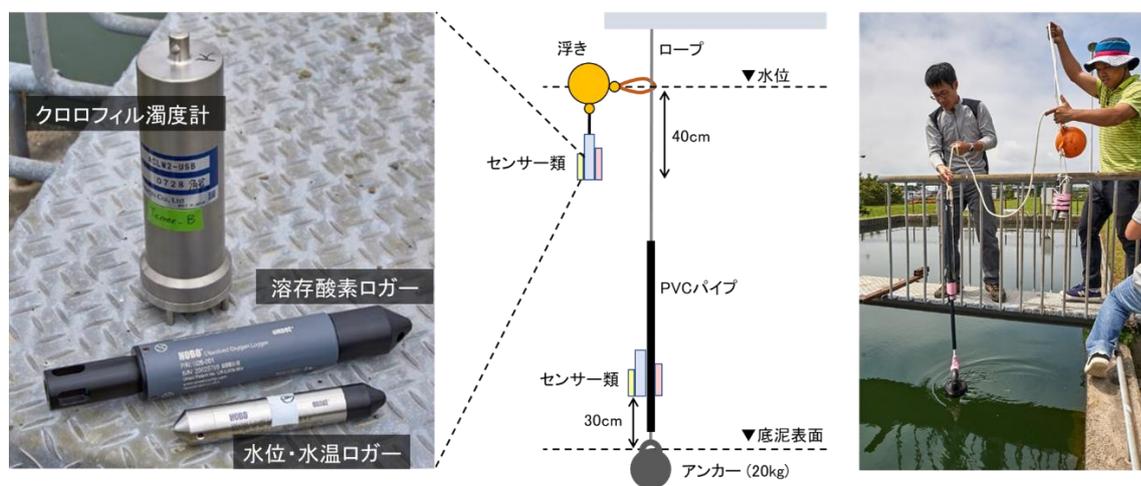


図26 表層と底層にセンサー・ロガー類を搭載したブイシステム

栄養塩、動物プランクトン、付着藻類のサンプリング

本実験では、栄養塩濃度を測定するため、週2回の頻度で採水を行った。カラムサンプラー（直径50mm×長さ2m）を用いて、表層から水深の約2/3までの水を2回採水した。溶存態については、GF/Fフィルターでろ過後、ろ液を分析に供した。全窒素（TN）、硝酸・亜硝酸態窒素（ $\text{NO}_x\text{-N}$ ）、硝酸態窒素（ $\text{NO}_3\text{-N}$ ）、アンモニア態窒素（ $\text{NH}_4\text{-N}$ ）、全リン（TP: Total Phosphorus）、リン酸態リン（ $\text{PO}_4\text{-P}$ ）について、オートアナライザー（TRAACS-800; Bran-Luebbe, Inc.）で測定した。それぞれの分析方法は銅-カドミカム還元法（ $\text{NO}_3\text{-N}$ ）、スルファニルアミド・ナフチルジアミン発色法（ $\text{NO}_2\text{-N}$ ）、インドフェノール・ブルー法（ $\text{NH}_4\text{-N}$ ）、モリブデン・ブルー法（ $\text{PO}_4\text{-P}$ ）である。検出限界は、TPで1.5 $\mu\text{g/L}$ 、TNで2.3 $\mu\text{g/L}$ 、 $\text{PO}_4\text{-P}$ で0.8 $\mu\text{g/L}$ 、 $\text{NO}_3\text{-N}$ で2.3 $\mu\text{g/L}$ 、 $\text{NO}_2\text{-N}$ で0.4 $\mu\text{g/L}$ 、 $\text{NH}_4\text{-N}$ で2.0 $\mu\text{g/L}$ であった。

また、週2回の頻度で、鉛直プランクトンネット（目合: 40 μm ）を底泥30cmから表層まで曳き、動物プランクトンを採集し、シュガーホルマリンで固定した。倒立顕微鏡下で同定・計数を行い、5つの機能群（大型枝角類 (>1mm)、小型枝角類 (<1mm)、ワムシ類、ヒゲナガケンミジンコ類、ケンミジンコ類）に分けて、個体数密度を算出した。

さらに、約2週間に1回、底性付着藻類の現存量を測定した。各プールに、2枚のセラミックタイル（10cm×10cm）をカゴに入れ、底泥から50cmの位置に設置した。回収後、ブラシでタイル表面を擦り付着藻類を洗い流した。サブサンプルをGF/Fフィルターにろ過し、60°Cで48時間乾燥後、計量した。

底泥コアおよび底生動物のサンプリング

本実験では、水位操作前（7/19）と水位操作後（8/31）に、両プールから底泥柱状コアを採集した。採集したコア（直径4cm）の上部18cmを切り出し、遠心分離（3500rpm、10分）によって間隙水を採取した。間隙水中のアモニア態窒素（NH₄-N）、リン酸態リン（PO₄-P）を前述のオートアナライザーで測定した。

水位低下操作による生物群集への負の影響として、底生動物への影響が考えられる。そこで、水位低下前に1回、水位低下後に2回、底生動物の調査を行った。エックマンバージ採泥器を用いて、3回の採泥を行った。試料ごとに、実体顕微鏡下でユスリカ幼虫および貧毛類を拾い出し、個体数密度を算出した。3試料の平均値を解析に使用した。

統計解析

本実験は、対照区と処理区を設け、処理の事前・事後のデータを取得する、BACI（before-after and control-impact）デザインである。BACIデザインであれば、繰り返しが無い場合でも、Welchの*t*検定によって処理の効果を検定することが可能である（Stewart-Oaten et al. 1986; Stewart-Oaten et al. 1992）。各変数について、対照区と水位操作区の差を算出し、水位低下前と水位低下後の差をWelchの*t*検定で検定した。センサー・ロガー類のデータについては、自己相関の影響を小さくするため、一日の平均値を算出して、それらを統計解析に使用した。全ての解析は、R version 4.0.2を用いて解析を行った。

栄養塩添加実験と水位回復操作

2021年度の本実験では、植物プランクトンの成長を制限している栄養塩を明らかにするために、栄養塩添加実験を行った。また、8月30日までの水位低下実験の後、対照区から処理区へと約半分の水を移し、両区ともに最終的に水深が1.25mになるように調整して実験を継続した（水位回復操作期間）。水位低下によって底泥からの栄養塩復帰や植物プランクトンの制限栄養塩にどのような影響をもたらすのか、そしてその効果が水位回復後にどの程度継続するのかを明らかにすることを目的とした。栄養塩添加実験は水位低下前に1回（6月）、水位低下期間に4回（8月）、水位回復期間に10回（9月～10月）実施した。試水を96ウェルプレートに200μLずつ分注し、リン酸添加処理区（終濃度10μM）、硝酸添加処理区（終濃度100μM）、無添加区（コントロール）を作成した。反復はn=6とした。プレートはマイクロプレートリーダー（SpectroMax® M2）によってクロロフィル*a* 蛍光（励起波長435nm、蛍光波長680nm）を測定し、植物プランクトンの現存量の変動を定量した。実験開始から3日または4日目の値を用いて、各添加処理区と無添加区（コントロール）の比を求めた。また、水位回復操作後も、表層・底層の水温と底層の溶存酸素濃度は継続して観測した。

2.2.1.3 結果と考察

2020年予備実験の結果

第1ステージの富栄養化操作によって、植物プランクトンが増殖し、徐々に水質が悪化するのが確認された。ただし、藍藻類のブルームは発生しなかった。表層水温が上昇するにつれて、成層強度（表層水温と底層水温の差）が強まり、底層溶存酸素濃度は著しく低下した（図27）。

第2ステージで、水位を50cm低下させた後、水温は上昇し続けたのに対し、成層強度は弱まり、底層溶存酸素濃度も徐々に回復した。その後も段階的な水位操作を行ったが、最初の50cmの水位低下操作以降、底層が再び貧酸素になることはなかった。これは、水位の低下によって、より混合が起きやすい水深となり、表層の溶存酸素が底層に供給されたと考えられた。

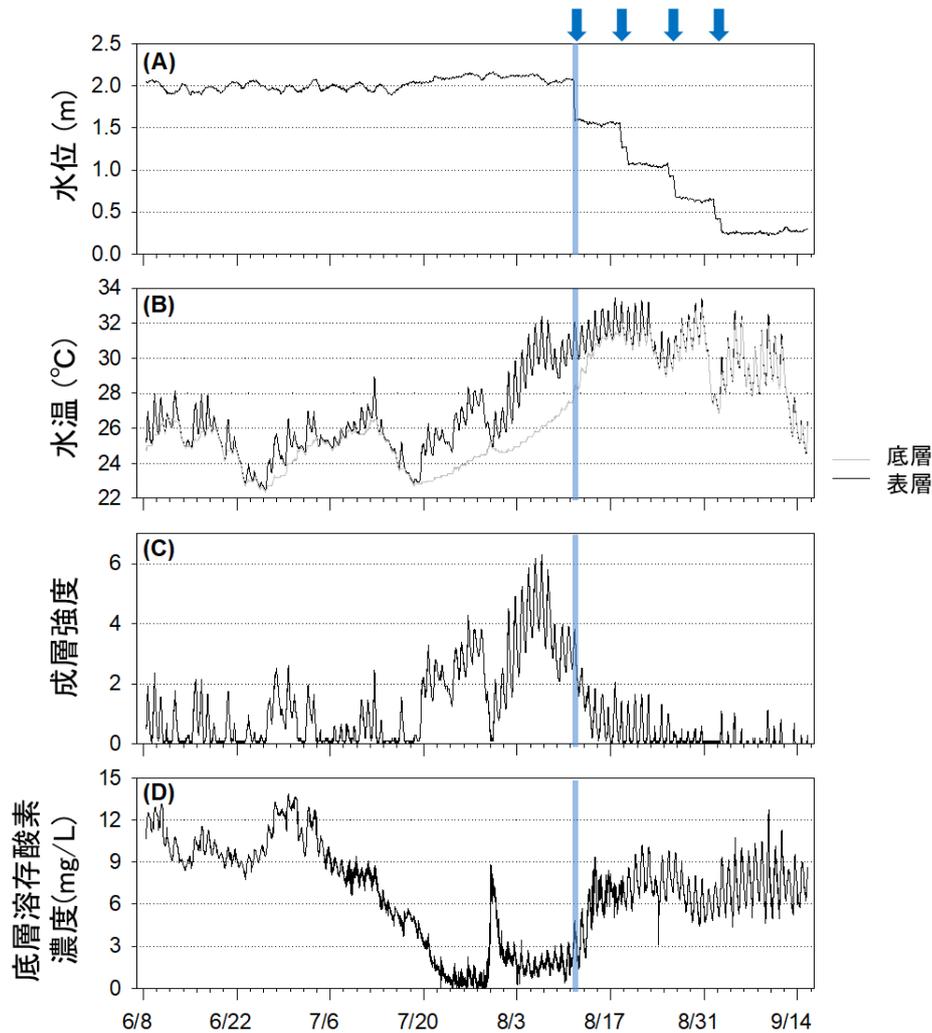


図 27 予備実験における水位操作区の水位、水温、成層強度（表層水温－底層水温）、底層溶存酸素濃度の変化。青いバーが水位低下操作開始を示しており、それより前が第 1 ステージ（富栄養化）、後が第 2 ステージ（段階的な水位操作、青い矢印は水位低下（50cm 低下）を実施した時を示す）。

2021 年本実験の結果

第 1 ステージでは、対照区、水位操作区ともに、ほぼ同様の反応を示した。水温が上昇するにつれ、成層強度が強くなった（図 28）。また、底層の照度も低くなり（図 28）、底層の溶存酸素濃度も著しく低下し貧酸素状態となった（図 29）。クロロフィル量は変動がやや大きかったが、増加傾向であった。それに対し、フィコシアニン量は時間が経つにつれ増加した（図 29）。

第 2 ステージでは、水位低下操作後、対照区と水位操作区で異なる反応を示した。底層水温および成層強度では、有意な水位低下の効果が認められ、対照区に比べて水位操作区では、底層水温が高く、成層強度も弱くなった（図 28、表 1）。一方、表層水温では、水位低下の効果は認められなかった（表 1）。また、底層照度においても、水位低下の有意な効果が検出され、水位操作区では底層照度が大きく増加した。

底層溶存酸素濃度、フィコシアニン量について、水位低下操作の有意な効果が認められた（図 29、表 1）。水位低下後、特に 2 回目の水位低下（-100cm）以降、底層溶存酸素濃度が上昇し、貧酸素が解消された。それに対し、対照区では、貧酸素状態が実験終了時まで継続した。対照区では、8 月はじめからフィコシアニン量が増加し、水面をアオコが覆った（図 29, 30）、水位操作区ではアオコが減少しフィコシアニン量が低くなった（図 29, 30）。クロロ

フィルム量については、有意な効果は検出されなかったが、水位操作区で減少する傾向が認められた（表 1、 $P=0.065$ ）。

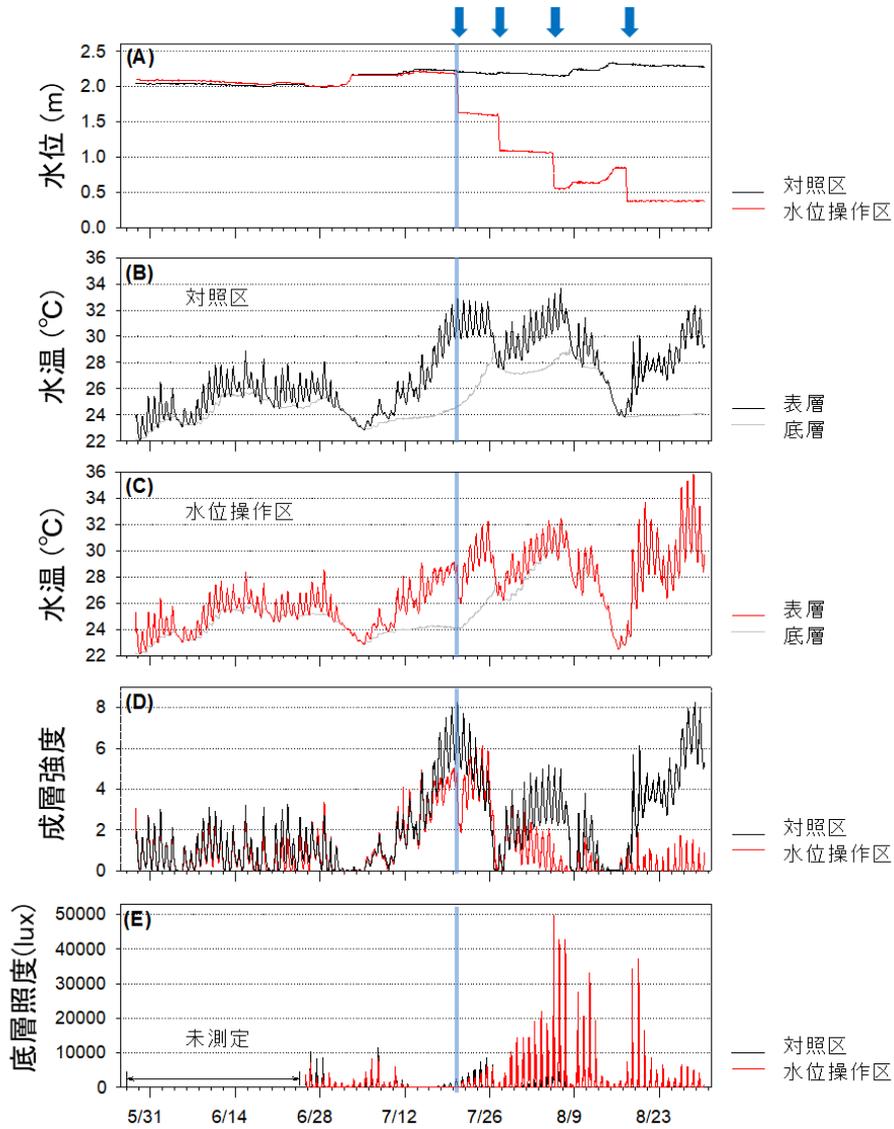


図 28 本実験における対照区および水位操作区の水位、水温、成層強度（表層水温—底層水温）、底層照度の変化。青いバーが水位低下操作開始を示しており、それより前が第 1 ステージ（富栄養化）、後が第 2 ステージ（段階的な水位操作、青い矢印は水位低下（50cm 低下）を実施した時を示す）。

表 1 Welch の t 検定を用いた水位低下操作の効果検定結果

変数(単位)	観測頻度	平均値の差 ($X_{\text{水位低下区}} - X_{\text{対照区}}$)		観測数		t 値	自由度	P 値
		水位低下前	水位低下後	水位低下前	水位低下後			
表層水温 (°C)	10分*	-0.16	-0.25	54	41	-0.47	54.4	0.638
底層水温 (°C)	10分*	0.10	1.76	54	41	3.63	40.3	<0.001
成層強度	10分*	-0.26	-2.02	54	41	-5.43	44.1	<0.001
底層照度 (lux)	10分*	-52.6	1564.8	26	41	5.58	43.7	<0.001
底層溶存酸素濃度 (mg/L)	10分*	0.11	4.68	54	41	7.36	49.6	<0.001
クロロフィル量 (RF)	10分*	2.06	-1.73	54	41	-1.87	63.1	0.065
フィコシアニン量 (RF)	毎日(平日)	0.30	-1.74	37	29	-2.96	38.5	0.005
全リン濃度 (mg/L)	週2回	-0.012	-0.030	16	11	-0.90	24.8	0.378
リン酸態リン濃度 (mg/L)	週2回	-0.015	-0.037	16	11	-1.26	12.8	0.229
全窒素濃度 (mg/L)	週2回	0.45	-0.53	16	11	-3.06	14.5	0.008
硝酸態窒素濃度 (mg/L)	週2回	-0.049	-0.005	16	11	1.63	15.3	0.124
アンモニア態窒素濃度 (mg/L)	週2回	0.34	-0.23	16	11	-3.69	14.5	0.002
大型枝角類密度 (匹/L)	週2回	0.16	0.01	16	11	-0.5	16.4	0.595
小型枝角類密度 (匹/L)	週2回	-0.40	-2.71	16	11	-1.2	10.1	0.246
ワムシ類密度 (匹/L)	週2回	-62.3	1631.3	16	11	1.4	10.0	0.181
ヒゲナガケンミジンコ類密度 (匹/L)	週2回	-0.09	9.17	16	11	2.2	10.1	0.056
ケンミジンコ類密度 (匹/L)	週2回	-8.39	8.63	16	11	2.5	18.6	0.022
付着藻類乾燥重量 (g/m ² /day)	2週間	0.12	0.11	4	4	-0.02	5.8	0.982

*統計解析では、日平均値を用いた

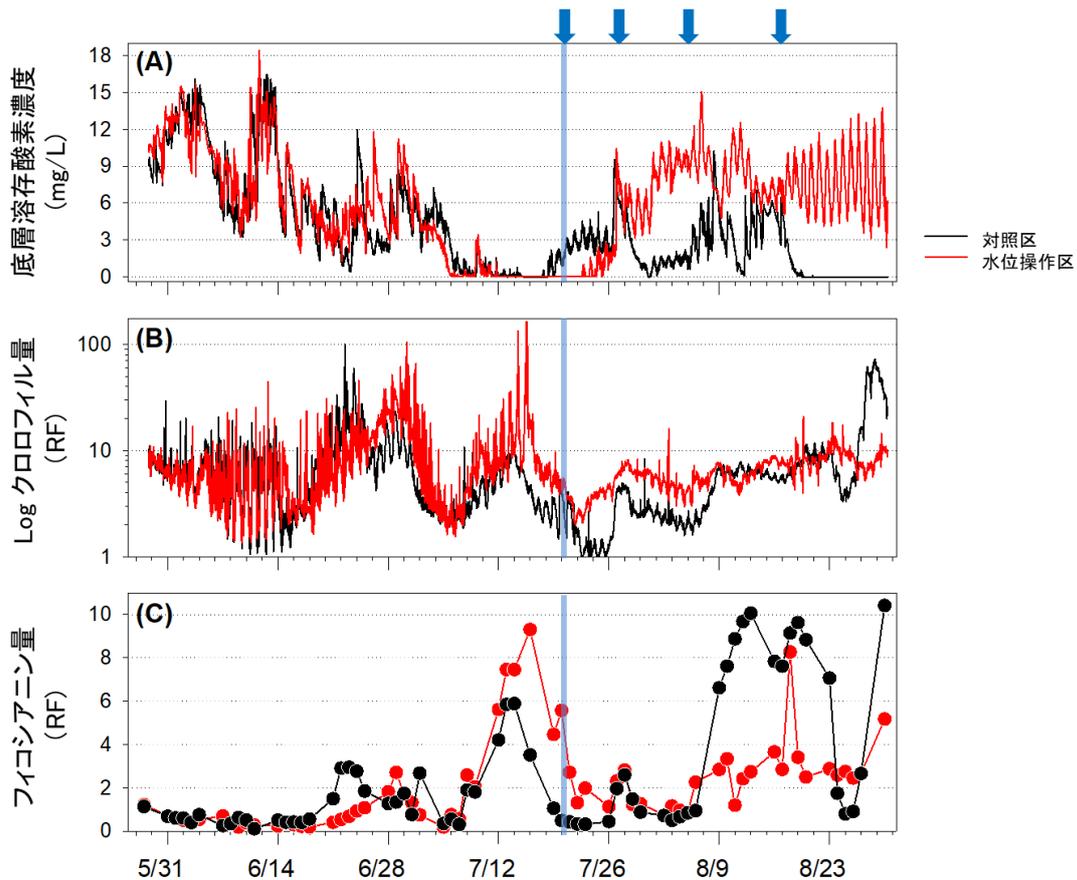


図 29 本実験における対照区および水位操作区の底層溶存酸素濃度、クロロフィル量、フィコシアニン量の変化。青いバーが水位低下操作開始を示しており、それより前が第 1 ステージ (富栄養化)、後が第 2 ステージ (段階的な水位操作、青い矢印は水位低下 (50cm 低下) を実施した時を示す)。

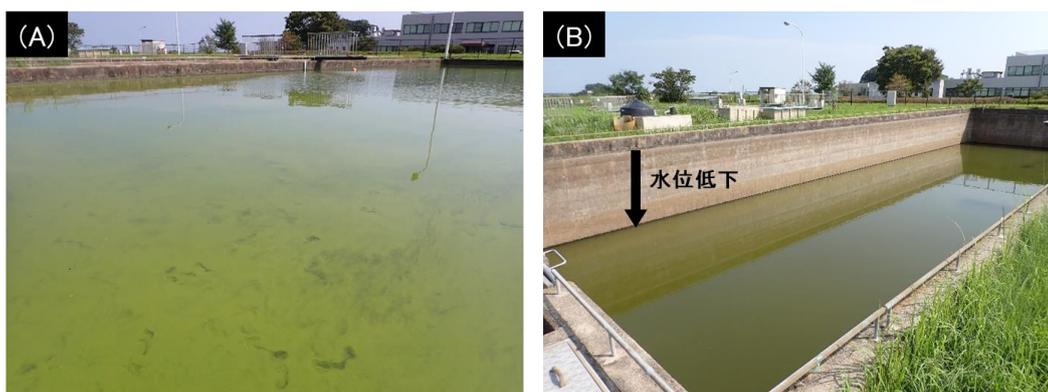


図 30 (A) 水位操作前に両プールで発生したアオコ。(B) 水位を低下させた水位操作区の様子。水の色は緑であるが、写真 A のような水面を覆うアオコは少ないことがわかる。

水位低下操作は、栄養塩動態にも影響を与えた。第 1 ステージでは、全リン、全窒素、硝酸態窒素の濃度は、両区とも、同じようなトレンドを示した (図 31)。リン酸態リンは対照区でやや高く、アンモニア態窒素濃度については水位操作区でやや高かった。

水位低下操作の効果は、全窒素濃度とアンモニア態窒素濃度のみで有意であった (表 1)。第 2 ステージでは、対照区では全窒素濃度が増加したのに対し、水位操作区では変化しなかった (図 31)。またアンモニア態窒素濃度についても、対照区では 8 月後半に急増したが、水位操作区では増加が観察されなかった。底泥の間隙水中のアンモニア態窒素濃度も、水位操作区は対照区に比べて低くなった (図 32)。

リン酸態リンについては、水位低下の有意な効果は認められなかった。しかし、対照区では 8 月中旬に高い濃度が検出され、フィコシアニン量の増加と対応している。それに対し、水位操作区ではリン酸態リン濃度が増加することはなかった。実験終了後、対照区の表層泥は黒く還元的な状態のままだったのに対し、水位操作区の表層泥は黄土色から茶色になっており酸化していた (図 32)。このことから、対照区では、底泥からの窒素とリンの溶出が起っていたことが示唆され、水位低下操作によって底泥から栄養塩溶出が抑えられた可能性が示唆された。

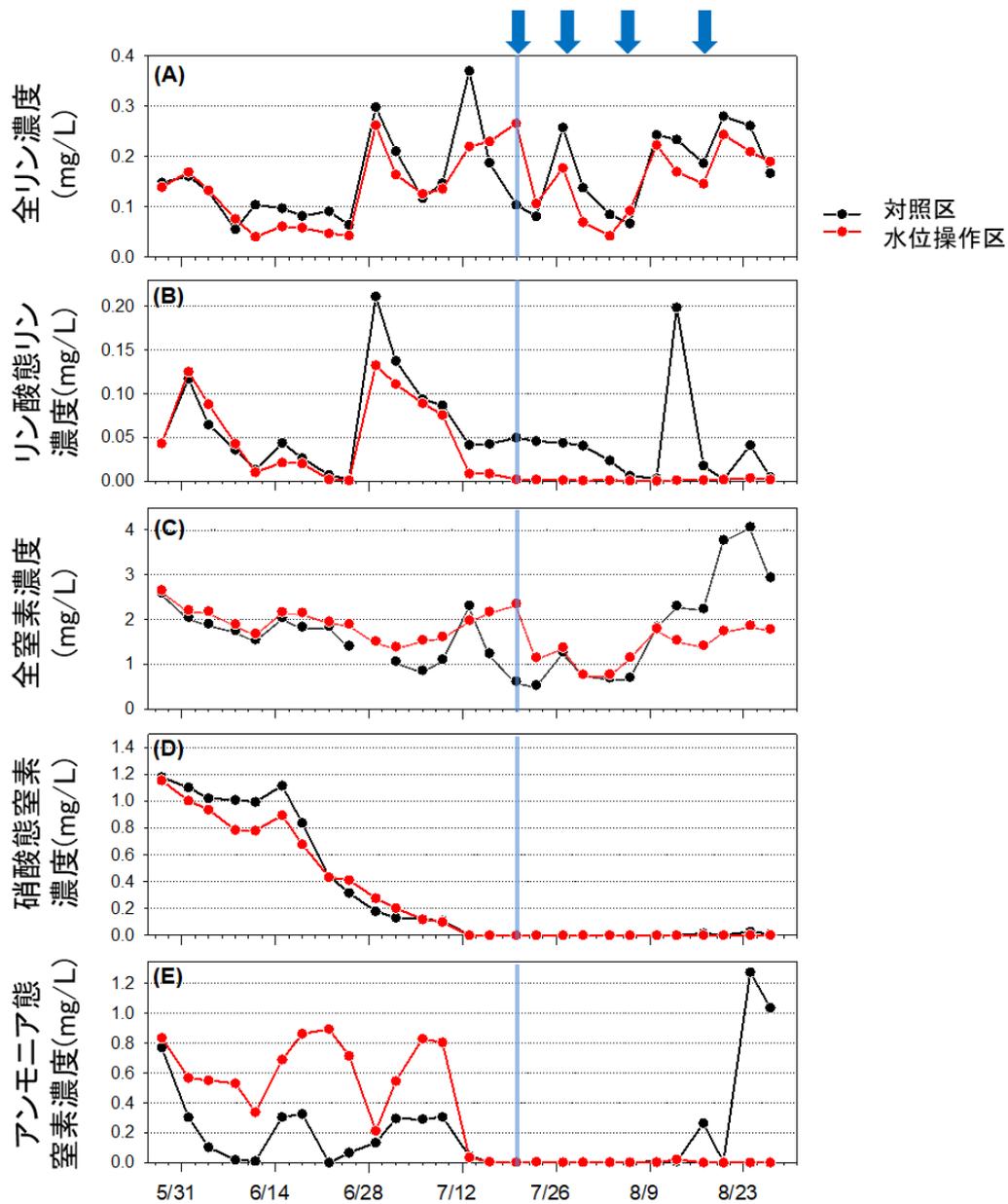


図 31 本実験における対照区および水位操作区の栄養塩濃度の変化。青いバーが水位低下操作開始を示しており、それより前が第 1 ステージ（富栄養化）、後が第 2 ステージ（段階的な水位操作、青い矢印は水位低下（50cm 低下）を実施した時を示す）。

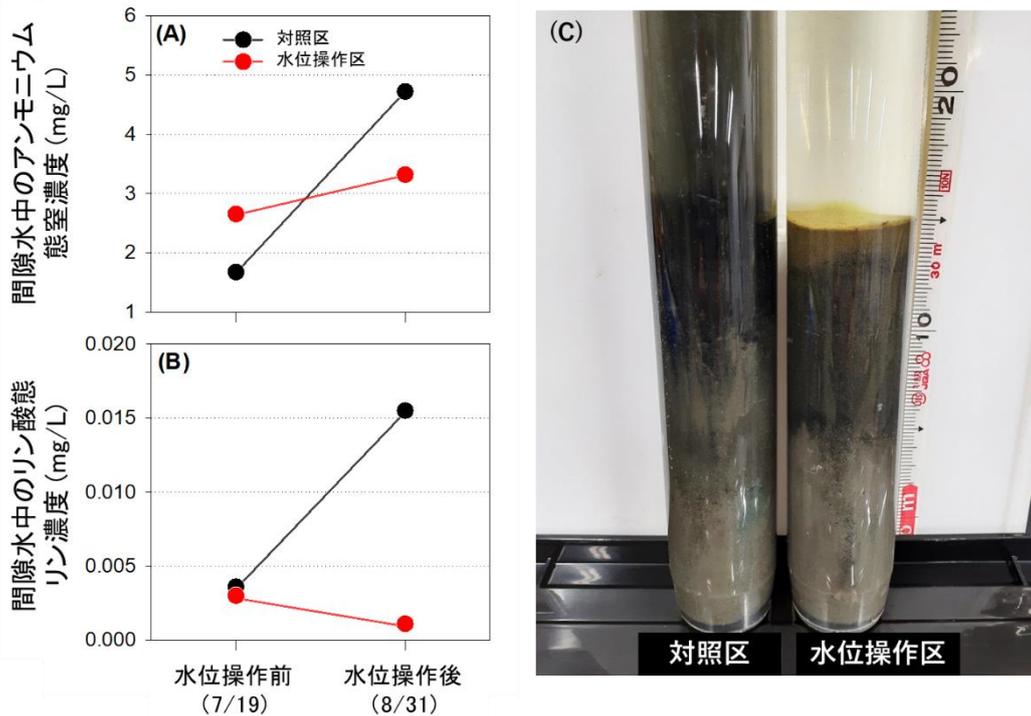


図 32 本実験における対照区および水位操作区の底泥柱状コアの様子と水位操作前後の間隙水柱の栄養塩濃度変化。

付着藻類については、水位低下の効果は検出されなかった（表 1）。水位低下操作後、対照区に比べて水位操作区で付着藻類が増加したが、その差は、水位操作前と変わらなかった（図 33）。水位低下後、底層照度が回復したが、付着藻類が、水位低下前の現存量よりも増加することはなかった。しかし、段階的な水位低下に対して、付着藻類量が増加した傾向があったことから、さらなる水位低下あるいは水位が低下した状態が長期間維持された場合、増加量が大きくなる可能性が考えられた。

動物プランクトンについては、水位低下の効果は、機能群によって異なった（表 1）。水質浄化に寄与する大型枝角類について、水位低下の効果は検出されなかった（図 34）。小型枝角類、ワムシ類についても、効果は検出されなかった。それに対し、ケンミジンコ類では水位操作の効果認められ、3段階目の水位低下 (-150cm) 後に個体数密度が増加した。また、ヒゲナガケンミジンコ類についても同様の傾向が認められた ($P=0.056$)。一部のケンミジンコ類およびヒゲナガケンミジンコ類は、藍藻類を摂食することが知られている。これらの動物プランクトンの増加が、藍藻類の減少に部分的・間接的に貢献した可能性もある。

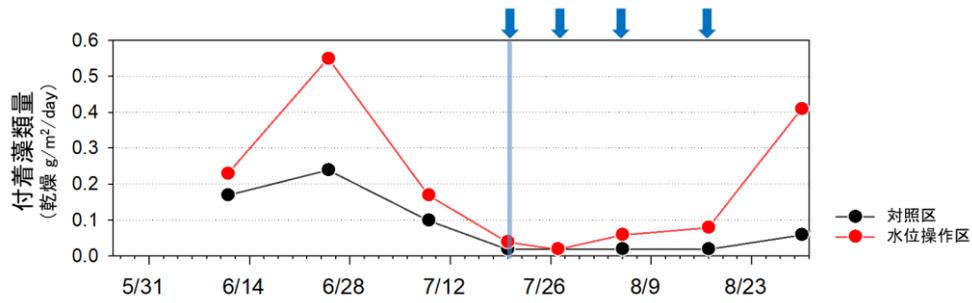


図 33 本実験における対照区および水位操作区の附着藻類現存量の変化。青いバーが水位低下操作開始を示しており、それより前が第 1 ステージ（富栄養化）、後が第 2 ステージ（段階的な水位操作、青い矢印は水位低下（50cm 低下）を実施した時を示す）。

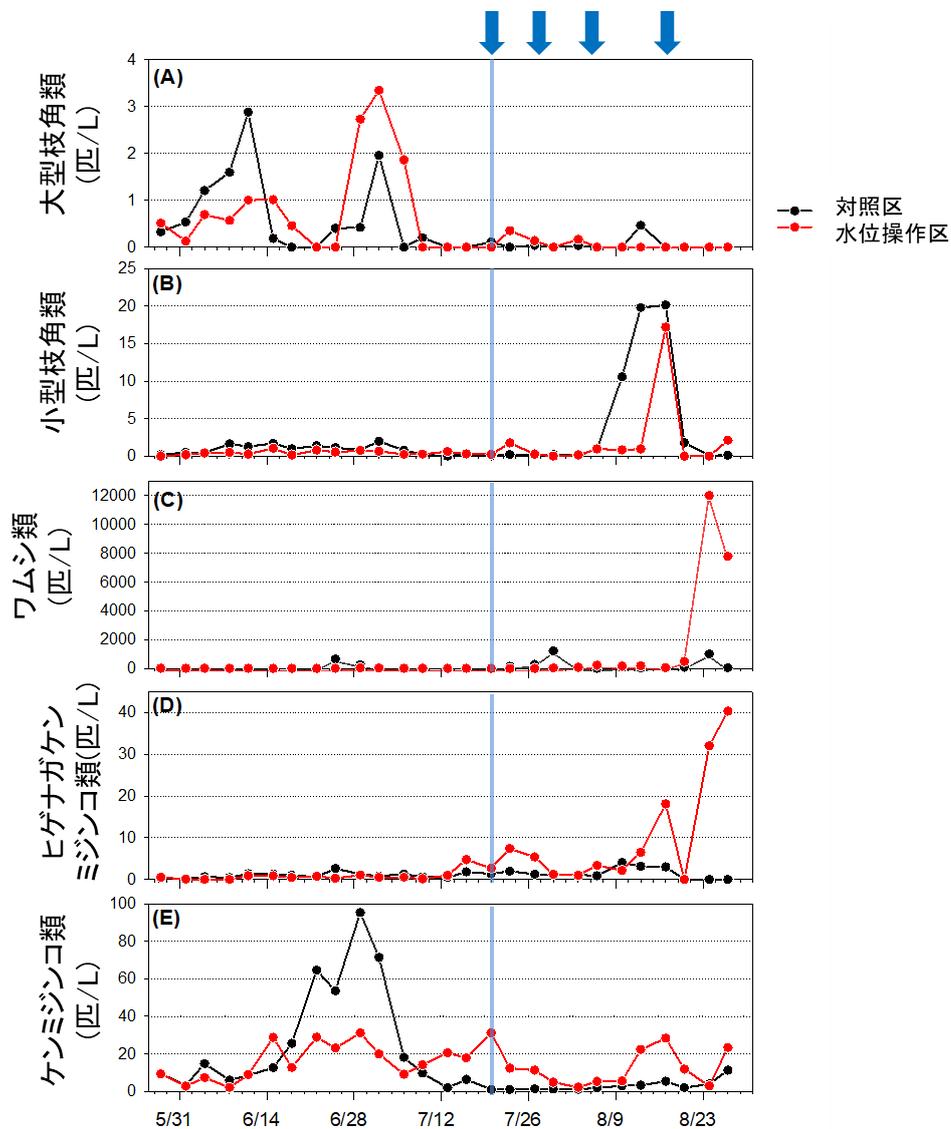


図 34 本実験における対照区および水位操作区の動物プランクトンの変化。青いバーが水位低下操作開始を示しており、それより前が第 1 ステージ（富栄養化）、後が第 2 ステージ（段階的な水位操作、青い矢印は水位低下（50cm 低下）を実施した時を示す）。

最後に、水位低下が底生動物に及ぼす影響について、事前事後のサンプリング回数が少なかったため、Welchの t 検定を行うことができなかった。しかし、ユスリカ類の幼虫および貧毛類の個体数は、対照区と水位操作区で同じような変化を示した（図35）。少なくとも本実験においては、水位低下による環境変化が底生動物へ及ぼす影響は小さかったと考えられた。

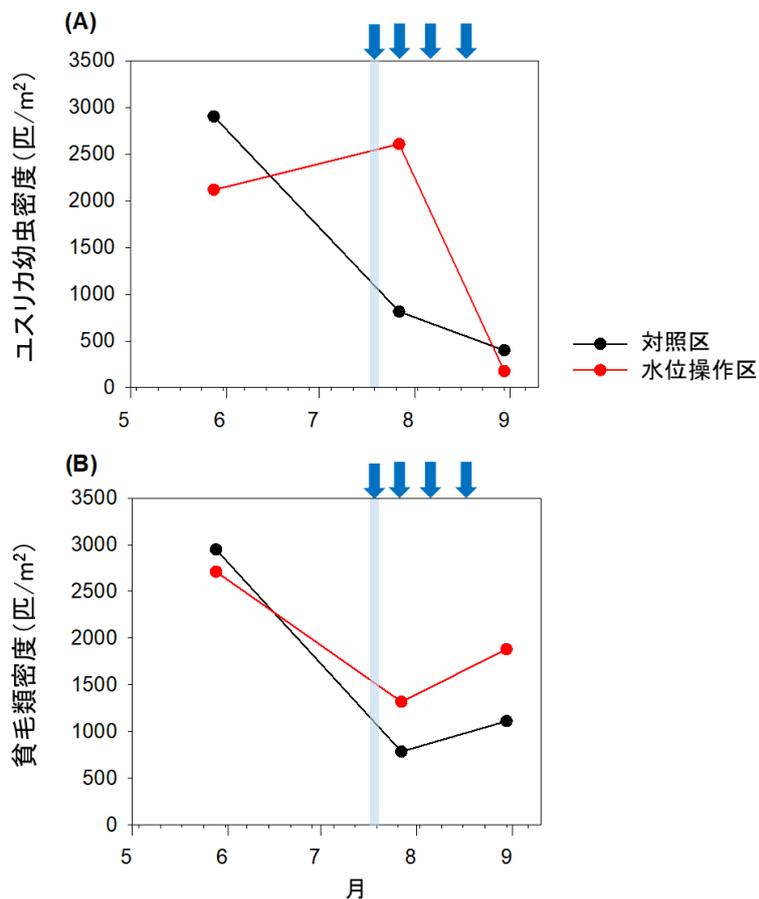


図35 本実験における対照区および水位操作区の底生動物の変化。青いバーが水位低下操作開始を示しており、それより前が第1ステージ（富栄養化）、後が第2ステージ（段階的な水位操作、青い矢印は水位低下（50cm低下）を実施した時を示す）。

栄養塩添加実験と水位回復操作

栄養塩添加実験では、水位操作前には水位操作区、対照区ともにリン酸添加処理にのみ強い反応を示し、リン制限であったことが示唆された（図36）。水位低下期間は、両処理区ともにリン制限から窒素制限へと変化した。また、硝酸添加処理は水位操作区の方が対照区と比較して高い値を示し、窒素制限の度合いが強かった可能性が示された。

水位回復操作後は、対照区では、水位操作区に比べて、表層と底層の水温差が大きかった（図37）。また、対照区では、たびたび底層の溶存酸素濃度が3mg/Lを下回ったのに対し、水位操作区では、溶存酸素濃度が5mg/Lを下回ることにはなかった（図37）。この水位回復操作期間のうち、最初の2週間はいずれの栄養塩添加処理においても両処理区間に差は見られなかった。その後、硝酸添加処理に対して、水位操作区の方が対照区と比較して高い値を示したことから、水位操作区においては、水位回復後も、底質変化によって窒素の栄養塩回帰が抑えられていた可能性が示唆された。以上のことから、水位を回復しても、底層で貧酸素は起こりにくい状態、栄養塩回帰が抑制されている状態が続いたことから、水位低下操作のレガシー効果とも言える効果がしばらく維持されたと考えられた。

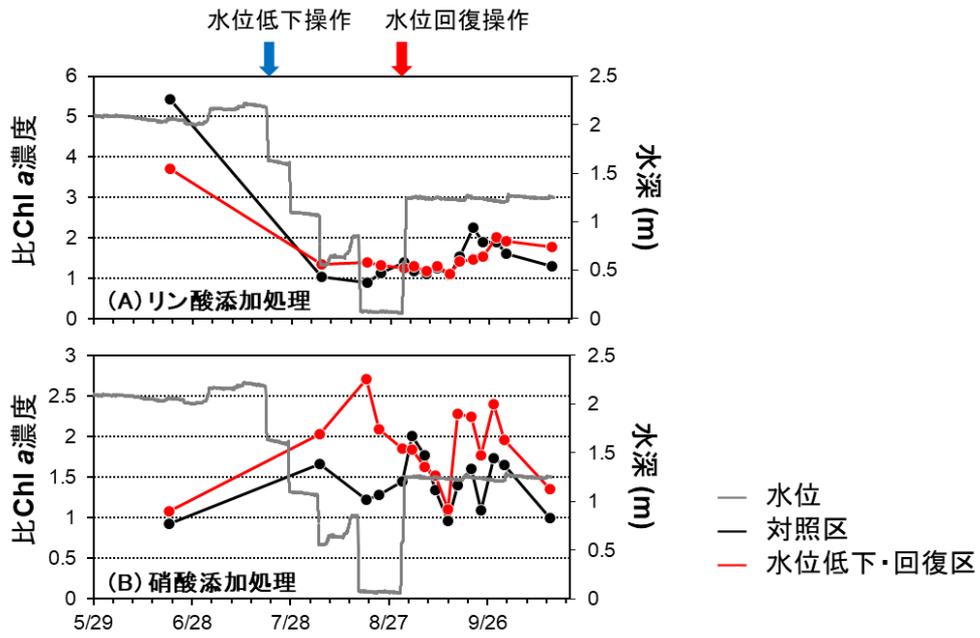


図 36 本実験における対照区および水位操作区の栄養塩添加実験結果。比クロロフィル (Chl) a 濃度は、各添加区と無添加区 (コントロール) の値の比を示している。水位操作区の水深の変化によって水位操作のタイミングを表している。

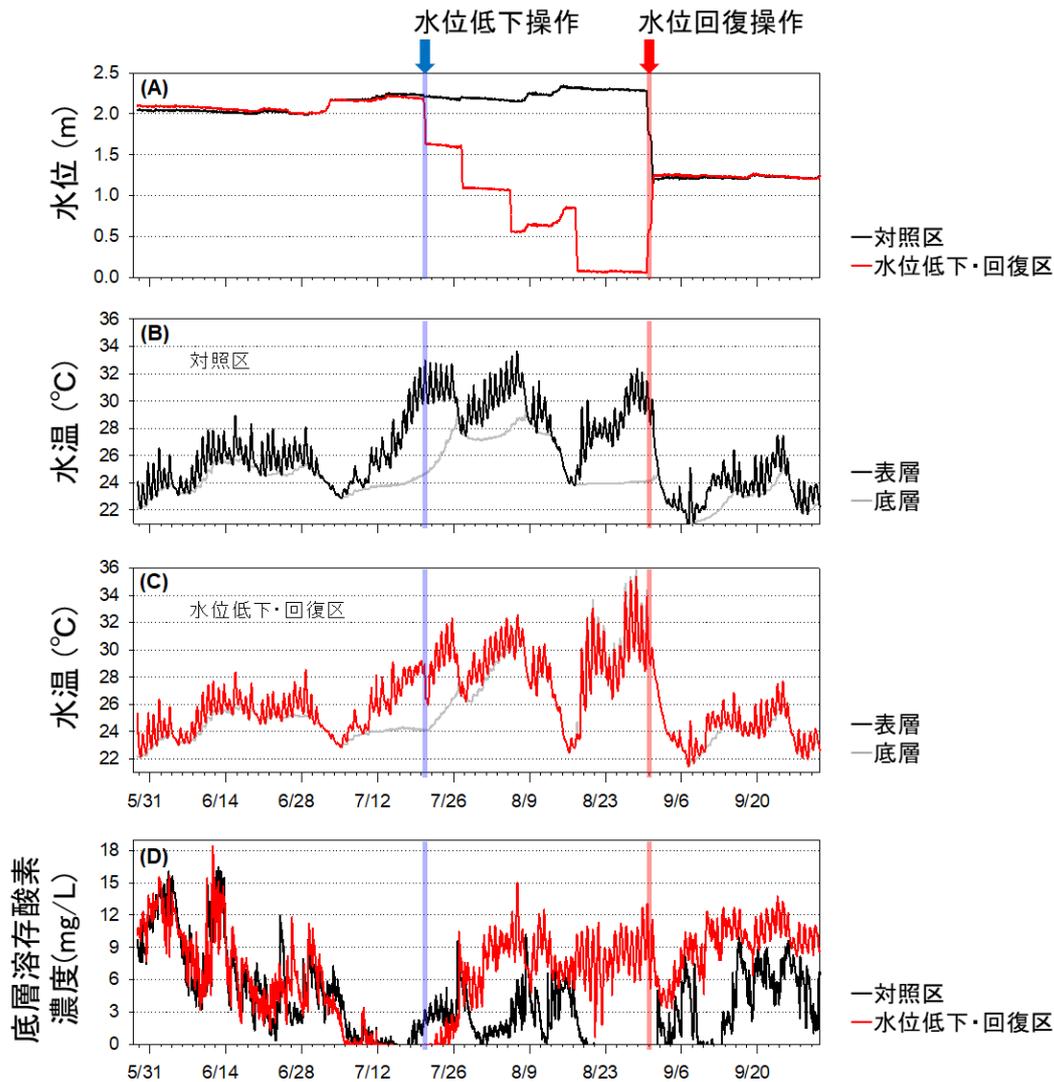


図 37 本実験における水位回復操作後の対照区および水位操作区の水位、表層と底層の水温、底層の溶存酸素濃度の変化。赤い矢印が、水位回復操作開始のタイミングであり、それより前のデータについては、図 28 と図 29 と同じである。

水温・電気伝導度・溶存酸素濃度の高頻度観測による水深別時系列変化

水温については7月中旬までの水温上昇期には、表層と底層との差異は小さく、晴天時に全層が上昇し、曇天時に低下するようなパターンを繰り返しつつ水温が上昇した。一方、7月中旬から9月初めまでの高水温時期においては表層がまず高水温となり、10日近くかけて、底層水温もそれに追いつくように徐々に上昇した。その結果、対照区では水深2m強であったにもかかわらず、7月中旬から下旬にかけてと8月下旬に水温躍層の形成が見られ、上下混合が弱まっていたと考えられた(図38)。この成層強度が強まった2つの期間の間(8月中旬)には上下混合が強まった時期が見られ、電気伝導度が全層で低下した時期と一致することから(図39)、降水によるものと考えられた。成層強度が強まった7月中旬～下旬と8月下旬は表層の溶存酸素濃度は酸素飽和度が200%以上の過飽和の期間が見られる一方で、底層は貧酸素状態となっていた(図40)。底層の貧酸素化の原因としては、成層強度が強まり、上下混合が阻害されたことと、日中光合成で生産された植物プランクトンに由来する易分解性有機物が底層に供給され酸素消費速度が上昇したことの2つの要因が考えられた。成層強度が強まった2つの期間ともに、表層で電気

伝導度が高まる現象が見られることから（図 39）、両期間は日照条件が良く、プール表面からの水の蒸発により塩類濃度が上昇したものと考えられた。これらの現象は先述した底層の貧酸素化の2つの要因とも整合的であった。

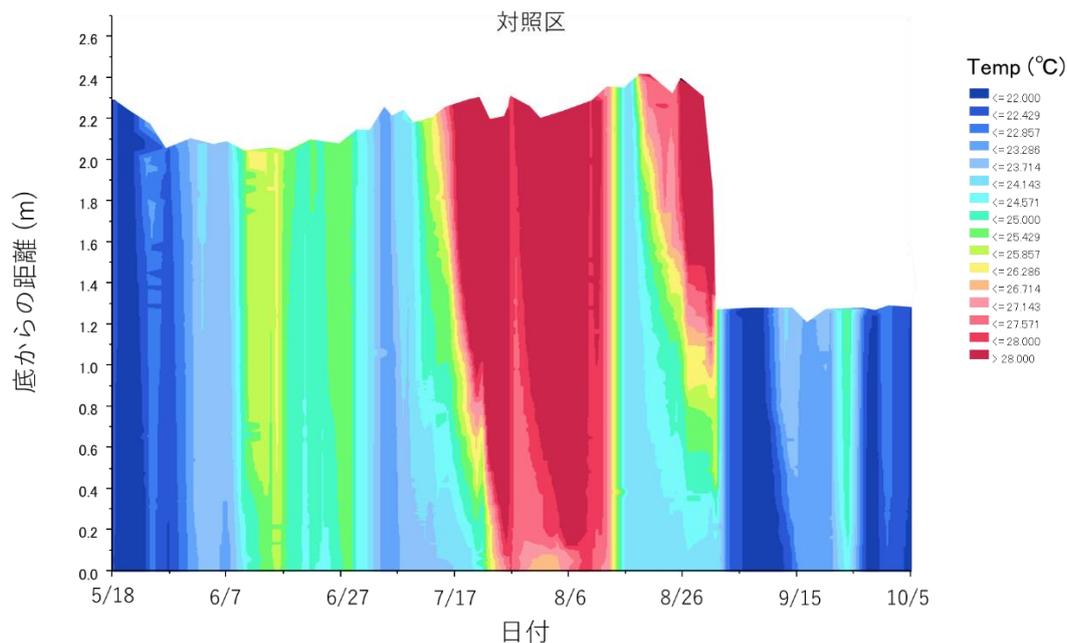


図 38 対照区の水温の鉛直プロファイルの時系列変化

水位操作区においても、主たる挙動は先述した対照区での挙動と似通っていたが、成層強度が強まる7月中旬～下旬が丁度水位低下の前半に相当しており、水位低下により底層まで高水温となり、成層強度が対照区より弱まっていることが分かる（図 41）。特に2回目の水位低下後の8月上旬と8月下旬にそうした傾向が顕著となっていた。電気伝導度の表層と底層の違いからも成層強度の弱まりはみてとれる。成層強度が強まった7月中旬～下旬と8月下旬の2つのうち、前半の期間は対照区より顕著に表層で電気伝導の高まりがみられた一方で、水位が十分に低下した後半の期間では、そうした傾向は一切見られなかった（図 42）。こうした成層強度の弱まりを反映して、対照区で8月中旬から9月上旬まで続いた貧酸素状態は水位操作区では見られなかった（図 43）。

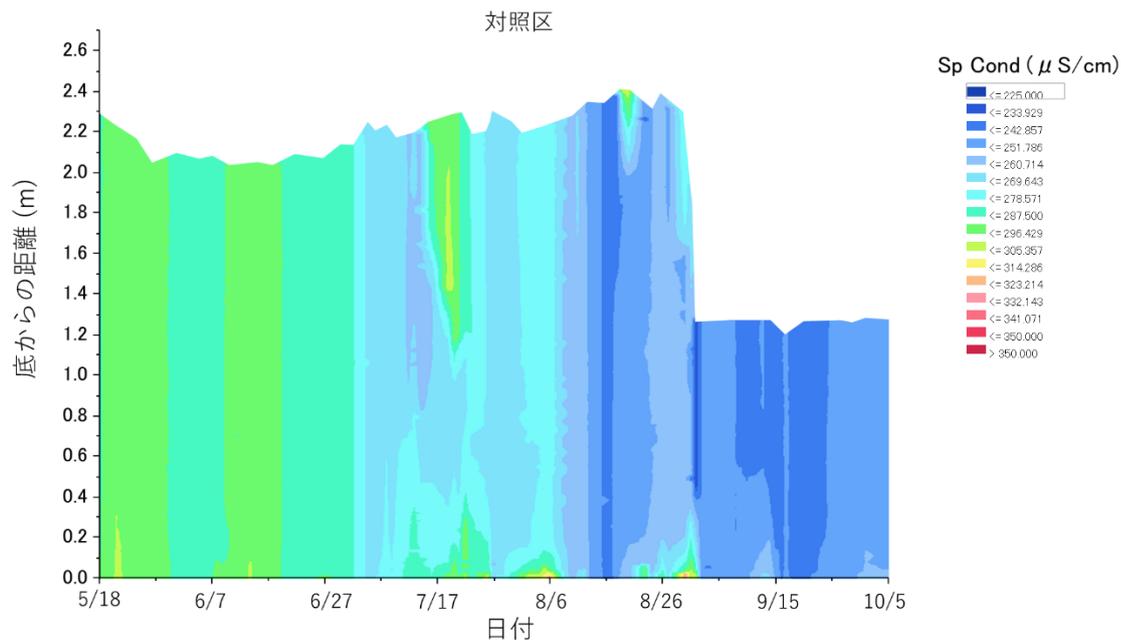


図 39 対照区の電気伝導度の鉛直プロファイルの時系列変化

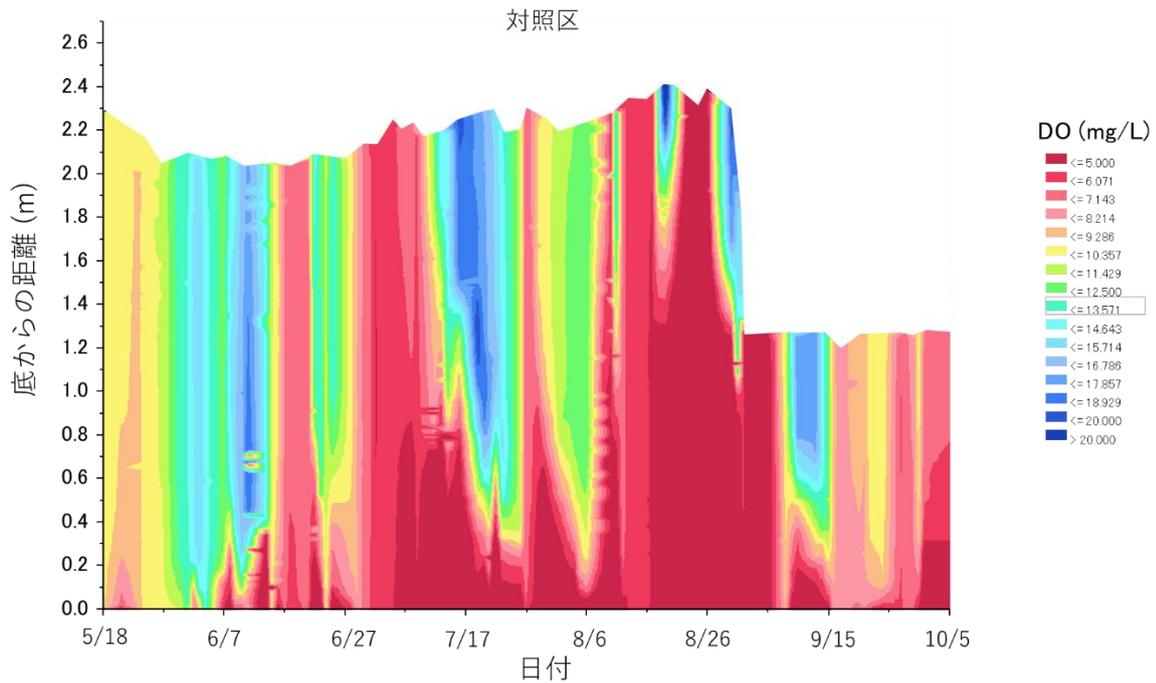


図 40 対照区の溶存酸素濃度の鉛直プロファイルの時系列変化

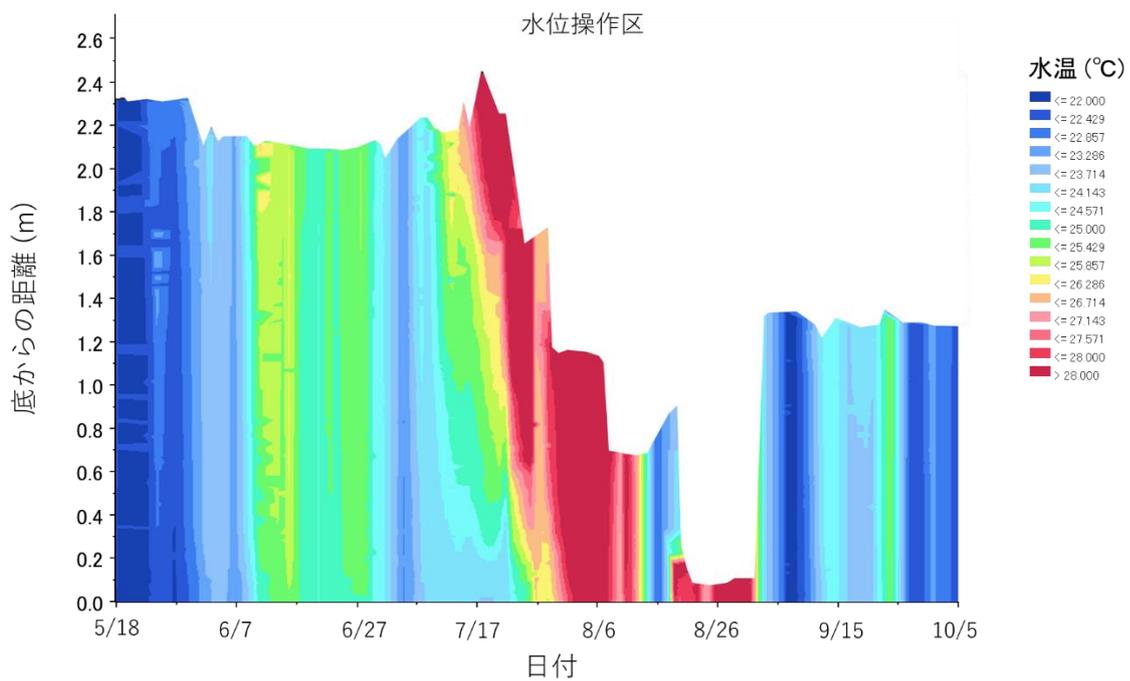


図 41 水位操作区の水温の鉛直プロファイルの時系列変化

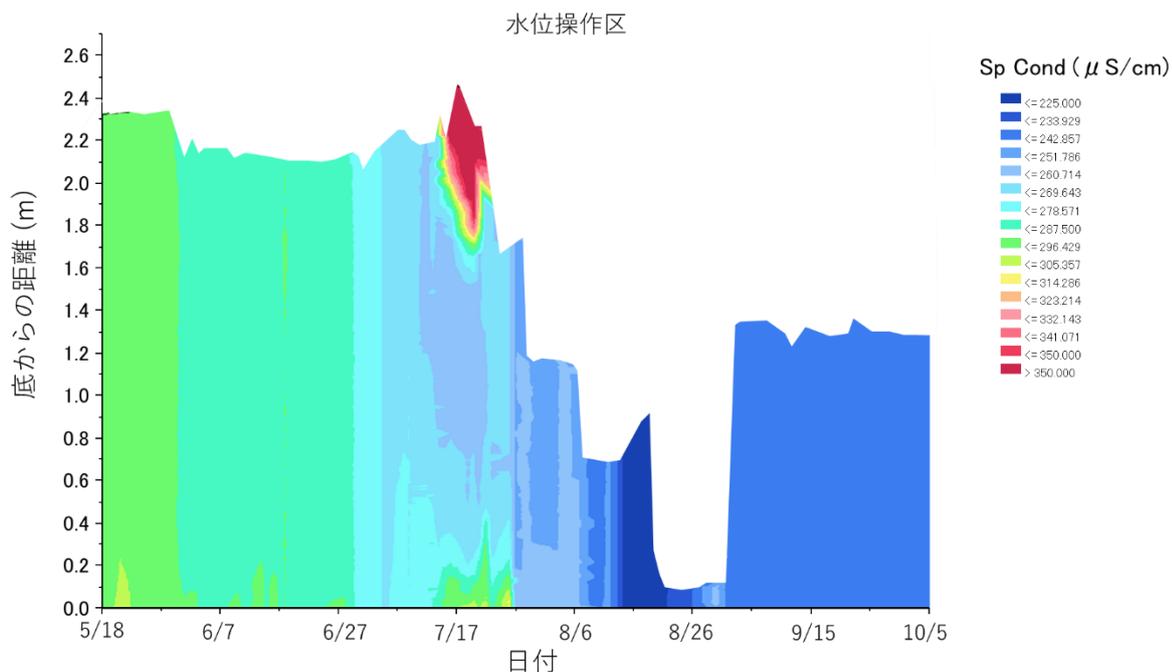


図 42 水位操作区の電気伝導度の鉛直プロファイルの時系列変化

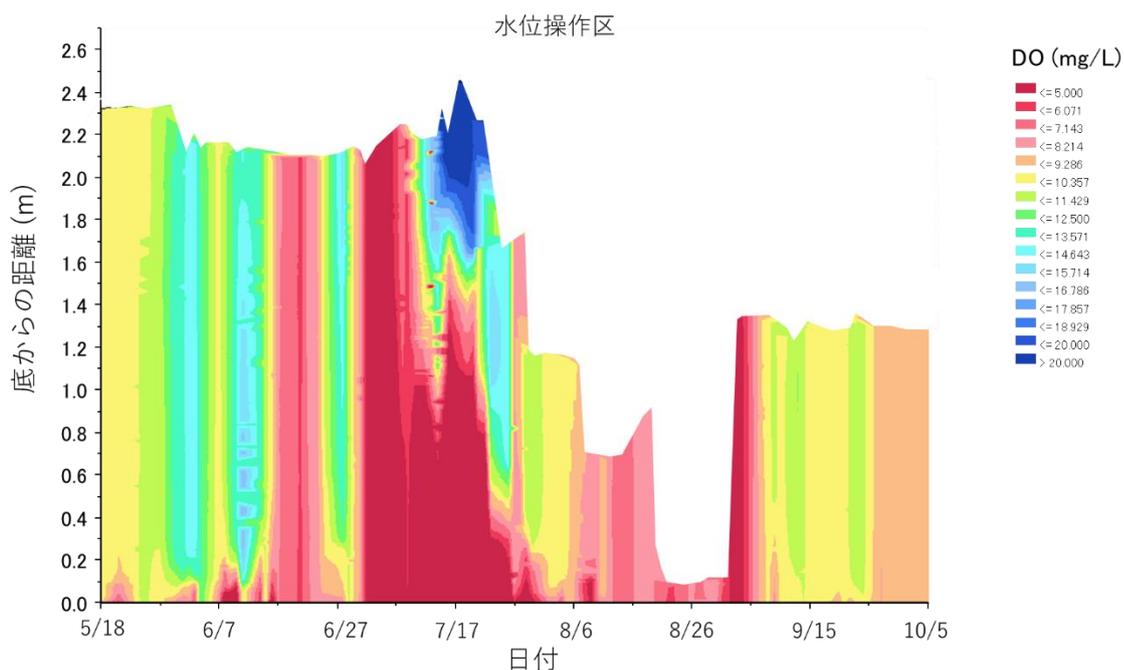


図 43 水位操作区の溶存酸素濃度の鉛直プロファイルの時系列変化

考察と展望

大型プールを用いた野外操作実験およびセンサー・ロガーを用いた高頻度観測から、水位を一時的に低下させることで、底層の貧酸素と表層のアオコが緩和される可能性が示唆された。

予備実験では最初の水位操作 (-50 cm) から、本実験では最初~2回目の水位低下操作 (-50~100 cm) から、底層の水温、成層強度、底層照度など物理化学的要因が速やかに変化した。一方、水質浄化効果が期待される付着藻類や大型枝角類については水位低下の効果は検出されなかった。水位低下後に、ケンミジンコ類やヒゲナガケンミジンコ

類の増加が見られたが、3回目の水位低下操作以降が顕著であった。以上のことから、実験で観察された底層の貧酸素と表層のアオコの緩和は、主に、水位低下に伴う物理化学的なプロセスの変化によるものであると考えられた。

水位低下による底層溶存酸素濃度の回復について、主に、2つのメカニズムが考えられた。1つ目は、水位が低下したことによる光の透過量（短波放射）の増加である（Xenopoulos and Schindler 2001）。底層がより温められたことにより、表層水と底層水の水温の差が縮小し、成層強度が弱くなったと考えられる。2つ目は、対流混合（convective mixing）である（Imberger 1985; Andersen et al. 2017a; Andersen et al. 2017b; Martinsen et al. 2019）。浅い湖沼では、夜間、表層水が冷却されることで、水柱の鉛直混合がおきることが知られている。水位低下期間中、夜間から早朝にかけて、気温が表層や底層の水温よりも低いことが観察されたことから、対照区と水位操作区いずれのプールでも、対流混合がおこっていたと考えられる。しかし、水位操作区では、水深が浅くなったことにより、より完全かつ頻繁な対流混合が起りやすかったと考えられる。

次に、表層のアオコが減少したメカニズムについて考察したい。藍藻類は、安定した連続成層または日周成層を好むことから、水位低下による成層破壊は一つのプロセスだった可能性がある（Nakano et al. 2001）。もう一つは、貧酸素による底泥からの栄養塩溶出である。栄養塩溶出によって、水柱の栄養塩濃度を増加させ、藍藻類の増殖が続いた可能性がある。水柱・間隙水の栄養塩の濃度変化から見ても、底泥からの窒素の供給が大きかったと考えられ、リンの溶出についても突発的に大きくなったと考えられた。ミクロスティス属のような窒素固定をしない藍藻類は、比較的高いN:P比を好むことが知られている（Takamura et al. 1992）。水位操作区のN:P比は7~10だったのに対し、対照区では12~18と高かった。また、前述のとおり、水位低下処理の後半で増加したケンミジンコ類・ヒゲナガケンミジンコ類が藍藻類を摂食した可能性もあるが、最初~2回目の水位低下ですでに底層の貧酸素状態が解消されたことから、成層強度の減少と内部負荷の減少がアオコ減少の主要な要因だったと考えられた。

予備実験と本実験を比較した際、底層の貧酸素が解消される水位の下げ幅が異なった。予備実験では最初の50cm（水深の20%）、本実験では100cm（水深の40%）の水位低下後に、底層の溶存酸素量が大きく増加した。実験間の透明度の違いが、水位引き下げの効果の違いに関与した可能性がある。透明度の指標として、光量子量の鉛直方向の減衰過程から光消衰係数（ K_d ）を算出したところ、アオコが発生した本実験では、アオコの発生しなかった予備実験よりも約3倍も大きかった（図44）。透明度が低い場合、水柱下部への光の透過が減少し、表層が温まりやすく、成層が強くなる。実際、水位操作前の成層強度は、本実験の方が強かった。この結果は、水位低下の幅が、透明度とも関係している可能性を示唆している。

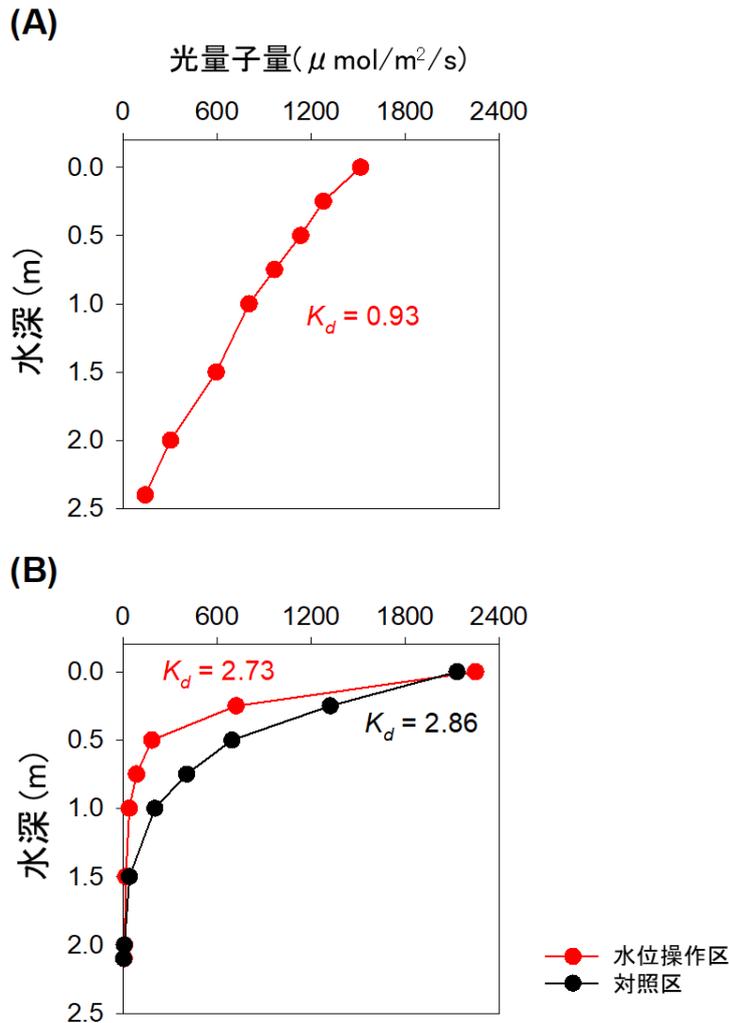


図 44 予備実験の 2020 年 8 月 11 日 (A)、本実験の 2021 年 7 月 16 日 (B) の光量子量の鉛直分布と光消衰係数 (K_d)。いずれも水位低下操作を開始する直前に測定。

本研究から、水位を一時的に水深の 20%~40%に低下させることで、表層・底層の水質環境が改善された。本研究では、湖沼を単純化した実験プールで実施しており、風や希釈の影響などの物理的プロセス、水草や魚類などを含むより複雑な相互作用は扱っていないことに留意する必要がある。また、水位低下によるメタンの発生や魚類へ生息場所・産卵場所への影響等を行っていない。そのため、本実験の結果を実際の湖沼管理に適用することは難しいが、成層強度を弱め混合が促進される水位まで下げることが、浅い富栄養湖では有効な水質改善手法の一つとなる可能性を示唆していると言えるだろう。

湖沼の水位は、水門等の操作によって比較的容易に短時間で変えられるが、利水等の観点から水質改善のみの目的で水位を大幅に下げることが困難である。しかし、文献によれば、水深が異なる湖沼や貯水池ではあるが、様々な目的で 20~53%の水位低下操作を実際に行っている (James et al. 2001; Turner et al. 2005; Satou and Amano 2007; Yang et al. 2016; Harrison et al. 2017; Akita Prefecture 2020)。洪水対策のように、事前に湖沼の水位を下げる管理と統合することで、複数の目的を達成する湖沼管理が可能になるかもしれない。

今後、気候変動に伴い、降水量や洪水頻度が増加する場合、流域からの栄養塩の流入量はこれまで以上に増大する可能性が指摘されている。また、水温の上昇に伴い成層がより強くなることで、湖沼の富栄養化症状が顕著となり、また長期化することも考えられる。水位操作を、気候変動適応策の一つとして積極的に検討していく必要があるだろう。

2.2.2 DNA・RNAを用いた水位操作に対する生物応答分析

2.2.2.1 目的と経緯

水位操作は、実験プール内の物理化学的プロセスと生物学的プロセスを通して貧酸素解消や水質浄化に影響を与えることが予想される。前節 2.2.1 において、水質浄化や貧酸素解消への物理化学的なプロセスの貢献が示された一方で、生物学的なプロセスが与える影響はあまり大きくないことが示唆された。しかし、生態系は複雑で、同じ機能であっても、その構成種は異なることがあり得る。本研究が明らかにした水位操作の影響を生物プロセス面からより一般的に捉えるためには、実験プール内に生息する生物の種類やその動態を把握することは重要である。そこで我々は、実験プールにおける植物プランクトン、動物プランクトン、水生昆虫について、DNA・RNAのメタバーコーディング解析により生物分類名を網羅的に調べた。塩基配列を生物同定に用いることで労力を軽減し、形態では困難な種の判別を可能にすることが期待され、本研究のように長期間の生物相の変化を調べる研究に適した手法であると考えた。

植物プランクトンについて、水位操作前と比較すると、水位操作後の表層クロロフィル量は水位操作区でも対照区でも減少していたが、ほぼ同量観測された（前節 2.2.1）。一方で、クロロフィルとフィコシアニンの比からは、水位低下後には、水位操作区でフィコシアニンの量が減少していた。フィコシアニンは、シアノバクテリアが持つ光合成色素であり、このことから相対的に水位操作区において、シアノバクテリアの割合が減少していることが予測された。即ち、このことから水位操作により、植物プランクトンの総量は変わらないが、種組成の変化があったものと思われる。

また前節 2.2.1 では、水位操作による植物プランクトンレジームから水草レジームへの移行において、植物プランクトンの組成は処理区間で変化していたが、その捕食者となる動物プランクトンのバイオマスに明瞭な違いは見られなかった。これより、上記レジームの移行には動物プランクトン発生のような生物的応答ではなく、底泥からの栄養塩溶出のようなボトムアップ的なプロセスが卓越する可能性が示唆された。動物プランクトンの顕微鏡による形態計測は、専門的な知識と経験が必要であり、専門家でも判別が困難な種もある。本研究のような長期モニタリングでは労力がかかる。本研究では、水位操作によって動物プランクトン群集の組成がどのように応答するかを環境 DNA を用いた方法により明らかにし、得られた組成と形態計測の結果を比較することを目的とした。

2.2.2.2 方法

植物プランクトンの検出については、2021 年の本実験の水位操作区および対照区にて、2 m のカラム採水器を用いて、2021 年 7 月 20 日、8 月 5 日、8 月 30 日に採水を行った。採集した水から 100 ml を採集し、ステリベクス（ポアサイズ 0.45 μm 、MERCK）でろ過した後、2 ml の RNAProtect Tissue Reagent (QIAGEN) を入れ、冷蔵にて実験室に持ち帰った。その後、ChargeSwitch Total RNA Cell Kit (ThermoFisher Scientific) を用いて、RNA を抽出し、PrimeScriptII 1st strand cDNA Synthesis Kit (TaKaRa) を用いて cDNA 合成を行った。2-step tailedPCR 法を用いてライブラリーを作成し、配列解読は MiSeq システムと MiSeq Reagent Kit v3 (Illumina) を用いて、2x300 bp の条件で行った。

16S rRNA のデータ解析は、FASTX-Toolkit (ver.0.0.14, Hannon 2010) を用いて、得られたリード配列の読み始めが使用したプライマー配列と完全に一致するリード配列のみを抽出し、さらにプライマー配列を削除した。sickle (ver.1.33, Joshi and Fass 2011) を用いて品質値が 20 未満の配列と 130 塩基以下の配列を破棄した。FLASH (ver.1.2.11, Magoc and Salzberg 2011) でペアエンドに結合し、Qiime2 (ver.2022.2, Bolyen et al. 2019) の dada2 プラグインでキメラ配列とノイズ配列を除去した後、feature-classifier プラグインを用いて、取得した代表配列と Greengene (ver.13_8, DeSantis et al. 2006) の 97% OTU を比較し系統推定した。18S rRNA のデータ解析は、取得した代表配列と SILVA (ver.138, Quast et al. 2013) の 99% OTU を比較し系統推定した。それ以外は 16S rRNA のデータ解析法と同様に実施した。

動物プランクトンの採集は、2020 年の実験期間中に週 1 回、また 2021 年の実験期間中に月 1 回行った。目合い 40 μm のプランクトンネットを用いて池の底近くから表層まで鉛直引きを行い、1 地点あたり 3 繰返しの動物プランクトン試料を得た。試料はエタノールで固定して冷凍庫で保存した。DNeasy Blood and Tissue Kit (QIAGEN) を用いて DNA を抽出した後、COI 領域のユニバーサルプライマー (Leray et al. 2013, Geller et al. 2013) を用いて植物プランクトン同様に Reagent Kit v2 500 cycles を用いて MiSeq でメタバーコーディングを行った。Cutadapt (Martin et al. 2011) によりプライマ

一配列を除去した後、Claident2 (Tanabe and Toju 2013) およびプラグインのDADA2を用いてキメラ配列とノイズ配列を除去し、97%でクラスタリングしたのち Blastにより 97%を基準に生物分類群の同定を行った。

昆虫調査のための環境 DNA 用採水は、各実験プールにつき 2 地点において 2020 年 5 回 (6 月 3 日、7 月 7 日、8 月 4 日、8 月 28 日、10 月 2 日)、2021 年 6 回 (5 月 28 日、6 月 25 日、7 月 9 日、7 月 20 日、8 月 30 日、10 月 1 日) の合計 11 回行った。地下水サンプラー (長さ 1 m、採水量 1 L) を用いて、底泥表層上 10 cm 程度から水面までを網羅するように採水した。採水した水は混合し、うち 1 L をステリベクス (0.45 μ m、MERCK) 2~4 本で濾過した後、RNAlater (Invitrogen) を添加し、冷蔵にて実験室に持ち帰り、-28°C で保存した。環境 DNA は DNeasy Blood and Tissue Kit (QIAGEN) を用いて抽出し、昆虫にユニバーサルなプライマー MfInsects-16S_F & R (Takenaka et al. 2023) とトンボユニバーサルなプライマー (今藤ら、未発表) を用いて、植物プランクトンと同様に MiSeq および MiSeq Reagent Kit v2 300 cycles により 16S rRNA の塩基配列解析を行った。配列データについては、動物プランクトンと同様にトリミングやフィルタリング、生物同定を行った。NMDS および統計検定と作図には R v.4.2.2 (R Core Team 2022) とパッケージ vegan (Oksanen et al. 2012)、ggplot2 (Wickham 2016) を用いた。

2.2.2.3 結果と考察

植物プランクトンについて、16S rRNA 解析の結果、門レベルで見るとすべてのサンプルでシアノバクテリアが一定の割合で検出されたが、特に 8 月 5 日の水位操作区でシアノバクテリアの割合が減少していることがわかった (図 45)。属レベルで見ると 7 月 20 日のアオコ期では、水位操作区でも対照区でも *Microcystis* 属がアオコの原因であることがわかった (図 46)。8 月 5 日になると対照区ではアオコを形成する主体が *Microcystis* 属から *Cylindrospermopsis* 属と *Pseudanabaena* 属に変化していることがわかった。一方、水位操作区ではアオコを形成する種の割合は低くなり、ピコプランクトンである *Synechococcus* 属の割合が増加していることがわかった。8 月 30 日になると、対照区における *Cylindrospermopsis* 属の割合は増加し、割合としては対照区ほど顕著ではないが水位操作区でも *Cylindrospermopsis* 属が検出されるようになった。18S rRNA 解析の結果、水位操作区でも対照区でもメインとなって存在する真核植物プランクトンは緑色植物と不等毛植物であることがわかった (図 47)。

水位操作区と対照区において、表層クロロフィルの値から植物プランクトンの総量は変わらないが、クロロフィルとフィコシアニンの値の比から水位操作区では相対的にシアノバクテリアの割合が減少することがわかっている。その結果と本 16S rRNA 解析から、対照区においてアオコを形成する種が変化しているが、確かにアオコが発生し続けている一方で、水位操作区において、一時的にアオコを形成している種が極端に減少していたことから、水位操作によって植物プランクトンの種組成が変化したことが示唆された。これは水位操作によってアオコが増殖しづらい環境になったため他の植物プランクトンが増殖したものと考えられる。今後、水位操作による環境変化 (例えば光など) とアオコ形成種 (特に *Microcystis* 属、*Cylindrospermopsis* 属および *Pseudanabaena* 属) の増殖との関係を室内実験を通して考察する必要がある。

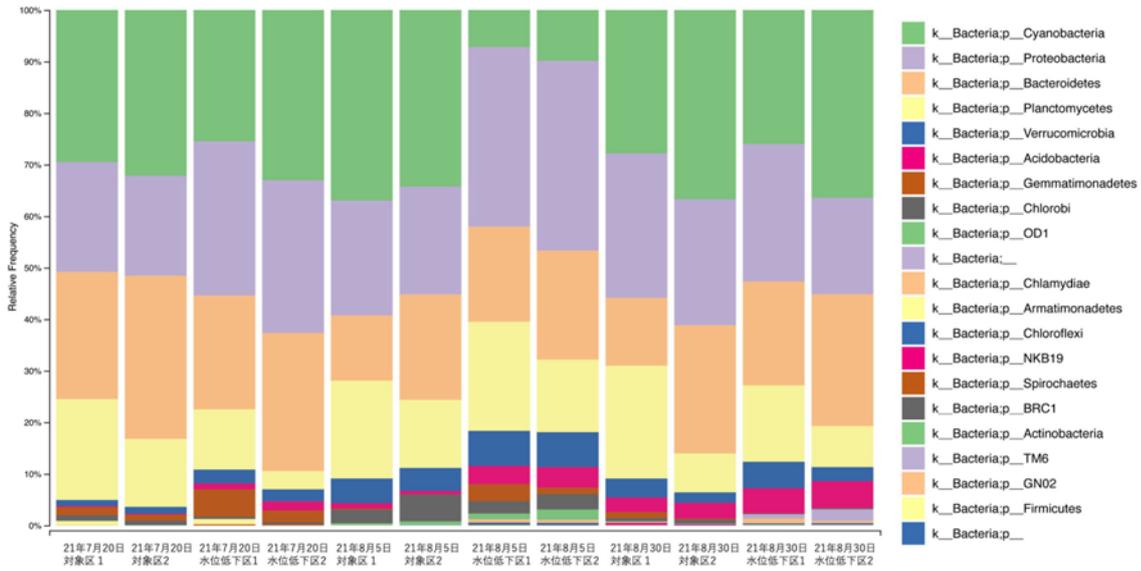


図 45 門レベルでの 16S rRNA 解析に基づく細菌の組成

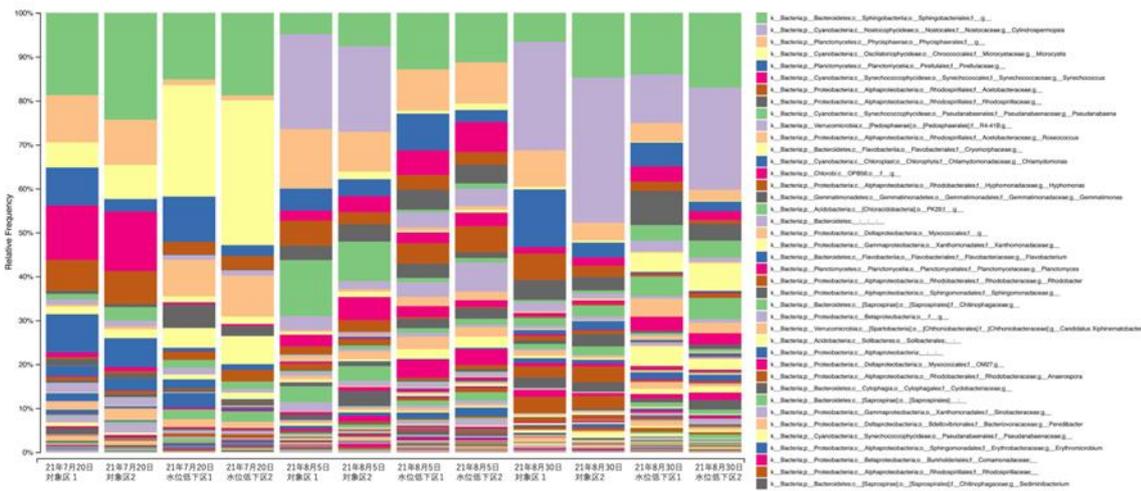


図 46 属レベルでの 16S rRNA 解析に基づく細菌の組成。凡例はリード数の多い上位 40 OTUs のみ示す。

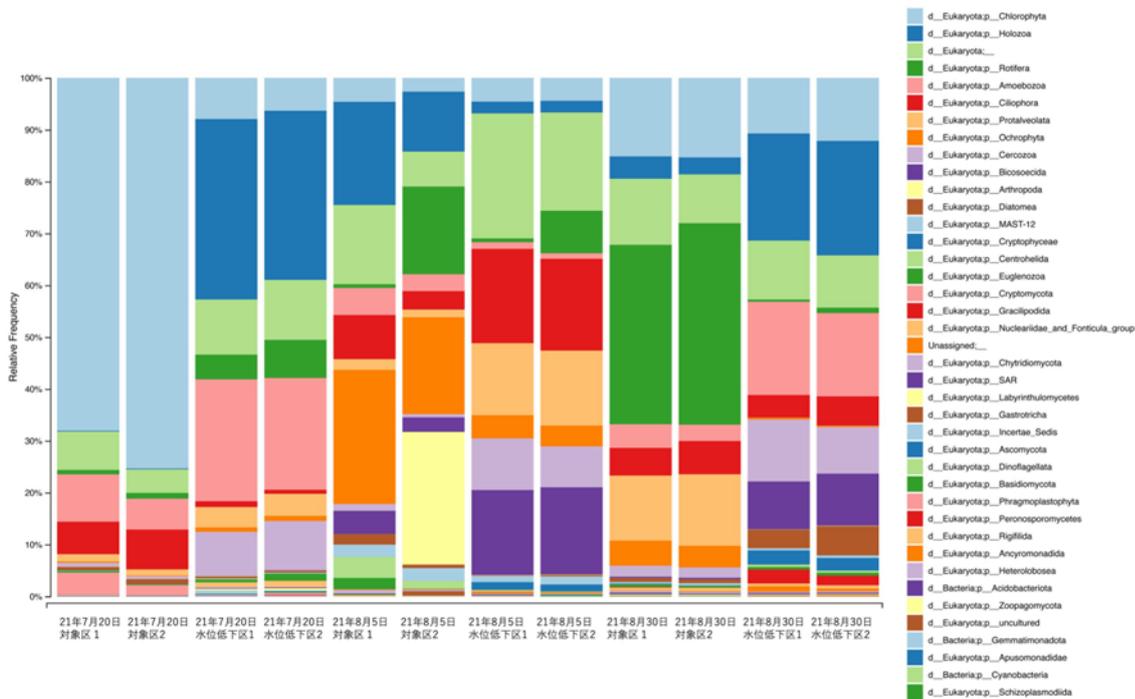


図 47 門レベルでの 18S rRNA 解析に基づく真核生物の組成

動物プランクトンについて、メタバーコーディングの結果、2020年の水位操作区ではワムシ類やケンミジンコ類が優占していた（図 48）。水位低下前にはアサガオケンミジンコ属カイアシ類やウシロツノツボワムシの占める割合が多かったが、水位低下後にはウシロツノツボワムシの占める割合が激減し、テルモキクロプス属カイアシ類やワムシ類の割合が増加していた（図 48）。ツボワムシ類は富栄養化した淡水域に多く生息するため、水位低下後にプールの富栄養化が解消されたことにより個体数が減少したのかもしれない。また、前節で用いた検鏡法と、今回のメタバーコーディング法で検出された動物プランクトン群集の組成を比較したところ、概ね一致していた。塩基配列のリファレンスデータが不足しているワムシ類は、メタバーコーディング法よりも検鏡法で種判別ができていた傾向にあった。これに対し、カイアシ類のノープリウス幼生は検鏡による種判別が難しいため、検鏡法よりもメタバーコーディング法で種判別ができていた傾向にあった。遺伝子情報を用いた解析の利点を生かすために、今後のさらなるリファレンスデータの拡充が望まれる。

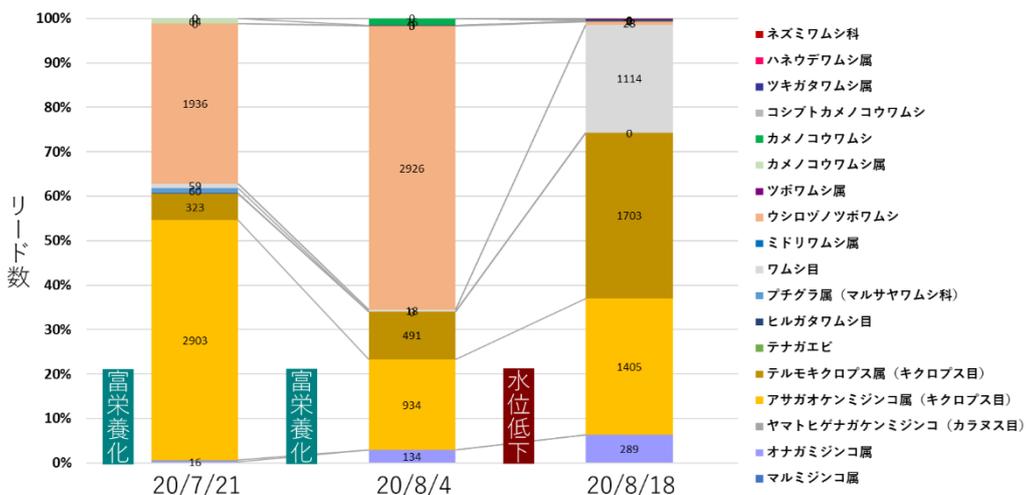


図 48 水位操作区における動物プランクトンのリード数割合。数字はリード数を示す。

環境 DNA のメタバーコーディングにより、水生昆虫は 34 タクサ（種もしくはその上位分類群）が検出された（表 2, 図 49）。また、昆虫全般用ではなく、トンボ用のプライマーを用いることでトンボ 3 種が追加検出され、両プールで全期間を通じ、少なくとも 37 タクサの昆虫が生息していたと考えられた。また、陸生昆虫もバッタ目やハチ目など 8 目から 91 タクサが検出された。実験プール周辺の陸地からの飛び込みや、それら昆虫を捕食した鳥類の糞がプールに落ちるなどして DNA が検出されたと考えられた。水生昆虫全 34 タクサのうち、検出配列数が優占していたのは数種であり、特にハイロゲンゴロウとフタバカゲロウ属 sp.1 の 2 種で全体の 59% を占めていた。優占種のうち、主に藻類食と考えられるのはフタバカゲロウ属 sp.1、コムズムシ、ミズムシ科 sp.1 であり、動物プランクトンや他昆虫類の捕食者と考えられるのはハイロゲンゴロウ、ショウジョウトンボ、ヒメアメンボ属 sp. であった。食物網において様々な機能を持つ多様な昆虫がプールに生息していたことが明らかとなった。上記の優占種以外の多くの種について、その出現は期間を通じて離散的であった。

表 2 実験プール水の環境 DNA により検出された水生昆虫。*はトンボ用のプライマーでのみ検出された種。

目	種 (タクサ)	目	種 (タクサ)	
コウチュウ目	Galerucella属ハムシの一種	カゲロウ目	フタバカゲロウ属の一種 1	
	セスジゲンゴロウ属の一種		フタバカゲロウ属の一種 2	
	ハイロゲンゴロウ		フタバカゲロウ属の一種 3	
	ハエ目	ヒラタガムシ属の一種	カメムシ目	コムズムシ
		コガムシ		ミズムシ科の一種 1
		ゴマフガムシ属の一種		ミズムシ科の一種 2
		ガムシ科の一種	トンボ目	エサキコムズムシ
ケヨソイカ科の一種		ヒメアメンボ属の一種		
ハラダロセスジユスリカ		アメンボ		
ヤモンユスリカ		コマツモムシ属の一種		
フチグロユスリカ		(クロスジ) ギンヤンマ		
クロバヌマユスリカ	アオモンイトトンボ			
ウスイロユスリカ	アジアイトトンボ			
ツヤユスリカ属の一種	ショウジョウトンボ			
ヒトスジシマカ	コシアキトンボ			
イエカ属の一種	シオカラトンボ			
ガガンボ科の一種	クロイトトンボ*			
ブユ科の一種	オオヤマトンボ*			
		コノシメトンボ*		

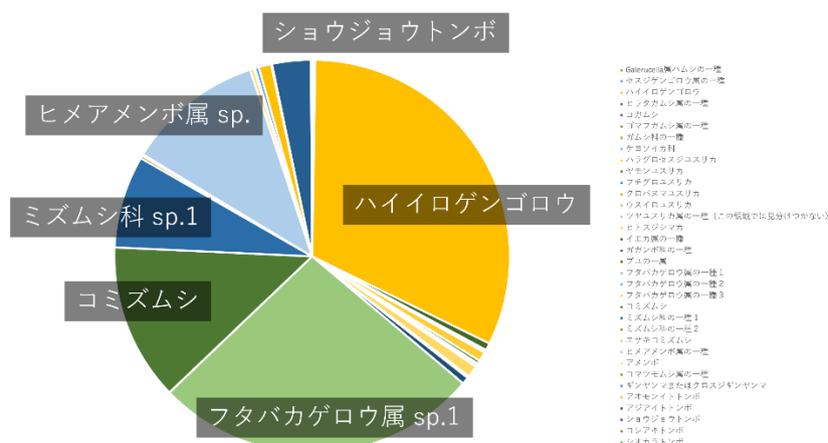


図 49 全期間を通じて実験プール水の環境 DNA から検出された水生昆虫の検出配列数の割合

水生昆虫の多様性を対照・操作実験プールと、採集月日ごとに NMDS（非計量多次元尺度法）を用いてプロットしたのが図 50 である。検出された水生昆虫の多様性に対し、実験操作の違い、採集年、採集月、採集日が与える影響は

有意ではなかった ($P>0.05$)。また、水位操作の実験デザインやタイミングは採集年で異なっていたことから、採集年ごとに同様に操作の違いと採集月・日の影響を調べた。その結果、2020年のみ採集月が有意な影響を与えていることが示唆された ($P=0.007$)。以上の結果より、水生昆虫の多様性は、実験プールの違い、すなわち水位操作の違いではなく、生活史を反映した季節的な変化の影響が大きいと考えられた。水生昆虫は動物プランクトンよりも上位の捕食者であり、実験プール内の環境変化の影響がでるまでにより時間がかかるのかもしれない。また、本研究の実験プールは野外開放系であり、成虫は飛翔して移動できること、表層や水面に生息するアメンボやミズムシなどはプールの貧酸素状態にも耐性があると考えられること、陸上から豊富な餌資源が供給されることなどもその理由として考察された。本結果は水位操作がもたらす実験プールの環境に対して生物学的なトップダウンの影響が小さいことを示唆しており、水質浄化の生物学的なプロセスへの貢献は小さいという前節 2.2.1 の結果とも一致するものである。

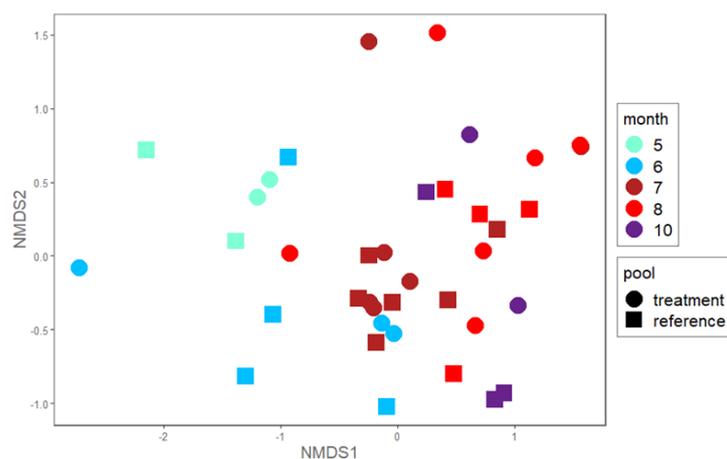


図 50 検出された昆虫多様性の NMDS (非計量多次元尺度法、距離計算は Chao1) によるプロット。2020 年 2021 年のデータの区別はしていない。

DNA・RNA 塩基配列の解析による生物調査は、形態同定の専門性や労力を軽減できるため、本研究のように長期モニタリングや幅広い生物分類群を網羅する研究において特に有用である。ただし、多細胞性の生物については得られた塩基配列数がバイオマスを必ずしも反映しない可能性がある。本研究で動物プランクトンについて形態計測による個体数と塩基配列数による組成が概ね同じ傾向を示したことは、今後の塩基配列を利用した生物調査の活用に向けた重要な知見となったと考えられる。

2.2.3 水位変化に伴う底層溶存酸素変動解析

2.2.3.1 目的と経緯

成層現象を考慮する際、水深は重要な要素である。水深が深い湖、例えば琵琶湖のような湖だと、夜間の冷却によって水面の水温が底層水温よりも低くならず、季節的な成層が発生する。霞ヶ浦のような比較的浅い湖沼の場合、日中には成層が発生し、昼～夕方における海陸風の影響によって表層と底層が混合する。一方で、夜間における水面冷却によって対流が発生し、大抵の場合には、水柱が対流によって一日単位で混合することになる。

水位を人為的に減少させることは、表層における混合層をより底泥付近へと押し下げることになるため、底層貧酸素の発生を抑制できる可能性がある。本プロジェクトにおける水位低下が実湖沼にどの程度影響を与えるかを解析するため、水温と溶存酸素を再現可能な鉛直一次元モデルを作成し、数値計算によるシナリオ解析を行った。

2.2.3.2 方法

モデルの概要

湖水柱の成層状態を表現するモデルを使用するため、水面における熱収支を考慮した鉛直一次元モデルを構築した。モデルの基礎式については以下の通りである（佐々木ら, 1998）：

$$\frac{\partial T}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K_z \frac{\partial T}{\partial z} \right) + \frac{\partial}{\partial z} \left(\frac{Q}{\rho_w c_p} \right), \quad (1)$$

ここで T は水温（°C）、 t は時間（s）、 z は深さ（z）、 K_z は鉛直渦拡散係数（ $\text{m}^2 \text{s}^{-1}$ ）、 ρ_w は水の密度（ kg m^{-3} ）、 c_p は水の比熱（ $\text{J Kg}^{-1} \text{K}^{-1}$ ）、 Q は熱収支（ W m^{-2} ）である。ここで鉛直渦拡散係数 K_z は Munk and Anderson（1948）を用いて以下のように示した：

$$K_z = \kappa z w_{s*} \exp(-k_* z) \frac{1.0}{(1.0 + \alpha R_i)^\beta} \quad (2)$$

ここで κ はカルマン係数、 z は水深、 w_{s*} は水面における摩擦速度、 k は摩擦速度の鉛直方向の減衰係数、 R_i はリチャードソン数、 a （ $=10/3$ ）および b （ $=3/2$ ）は係数である。水面における摩擦速度は以下のように定義される：

$$w_{s*} = \sqrt{\frac{\rho_a}{\rho_w} C_D U^2} \quad (3)$$

ここで ρ_a は大気密度（ kg m^{-3} ）、 ρ_w は水の密度（ kg m^{-3} ）、 C_D は抗力係数、 U は風速（ m s^{-1} ）である。リチャードソン数（ R_i ）は以下のように計算される：

$$R_i = \frac{1}{20} \left[-1 + \left\{ 1 + \frac{40N^2 \kappa^2 z^2}{w_{s*}^2 \exp(-2k_* z)} \right\} \right] \quad (4)$$

ここで N は浮力周波数である。水面熱収支については以下のように表現される：

$$Q = R_{sw} + R_l + R_{sn} + R_{la} \quad (5)$$

ここで R_{sw} は短波放射（ W m^{-2} ）、 R_l は正味の長波放射（ W m^{-2} ）、 R_{sn} は顕熱輸送フラックス（ W m^{-2} ）、 R_{la} は潜熱輸送フラックス（ W m^{-2} ）である。

溶存酸素モデルの基礎方程式は以下の通りである：

$$\frac{\partial C_{DO}}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left(K_{DO} \frac{\partial C_{DO}}{\partial z} \right) + \sum R \quad (6)$$

ここで C_{DO} は溶存酸素濃度（ g m^{-3} ）、 K_{DO} は溶存酸素の鉛直渦拡散係数（ $\text{m}^2 \text{s}^{-1}$ ）、 R は溶存酸素の収支である。また、右辺第二項の酸素収支に関しては、以下のように計算した：

$$R = P_{DO} - R_{DO} - BOD \quad (7)$$

ここで P_{DO} は植物プランクトンの光合成による溶存酸素供給、 R_{DO} は呼吸による溶存酸素の消費量、 BOD は生物学的酸素要求量である。また、溶存酸素モデルの境界条件として、水面では大気と水との酸素の交換速度を入力し、底面においては底質による酸素消費速度を入力した。水位低下のシナリオとして、水深以外のパラメーターを固定し、水深についてはデフォルト、 -50cm 、 -100cm 、 -150cm 、 -200cm の水深シナリオを設定し、計算を行った。

2.2.3.3 結果と考察

図 51 に計算結果を示す。水位を低下させたときに 6 月の中旬に観測された弱い底層貧酸素においては解消されるが、6 月末～7 月頭に発生した熱波に伴う強烈的な貧酸素に関しては貧酸素が解消していない。これは、水温が上昇した際において、底泥による酸素消費速度が非常に速かったために、水位の低下によって増加する水面からの供給速度よりも、底泥による酸素消費速度が速かったためであると考えられる。水位の低下によって、表層の混合層が底層に近くな

り、特に日中の海陸風によって酸素が底層に供給される量も増加する一方、水温の上昇も促す可能性があるため、それらを考慮する必要がある。

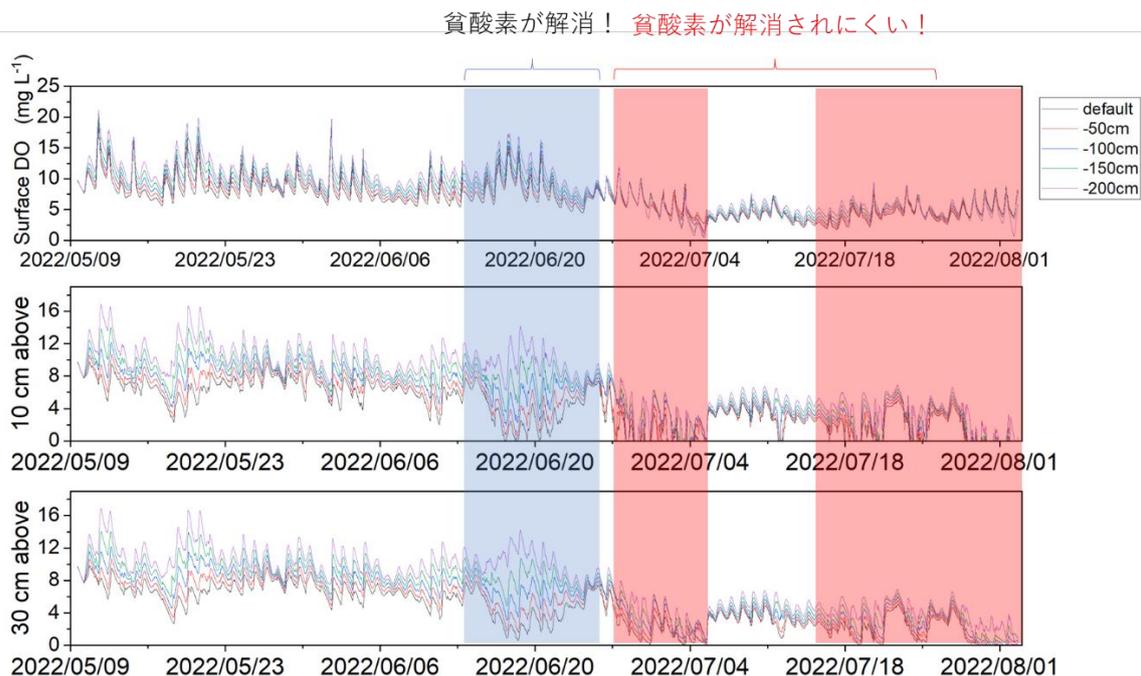


図 51 水位を低下させたシナリオの計算結果

2.2.4 発芽実験

2.2.4.1 目的と経緯

水位低下により湖沼の透明度が回復するメカニズムとして、沈水植物の出現・繁茂することによる底質の巻き上げの抑制や底質からの栄養塩の溶出の抑制の影響が指摘されている。しかし水位低下がどのようなメカニズムで沈水植物の出現をもたらすかについては不明な点が多い。沈水植物がいったん消失した湖沼では、種子や孢子などの散布体の発芽が、植物出現にとって不可欠のプロセスとなる。湖沼の底質に存在する植物の散布体にとって、水位低下は、光量の増加や利用できる酸素の増加など、複数の環境変化を同時にもたらす (Brock 2003)。水位低下と植物の発芽の関係を明らかにするためには、これらの要素を分離して評価することが重要である。

本研究では湖沼の透明度・水質の改善に特に重要な役割を果たす可能性が指摘されている (山室 2019) 車軸藻類の中でも、特に分布箇所の多い種であるシャジクモ (*Chara braunii*) を対象に、室内での制御環境下における発芽条件の検討を行った。

2.2.4.2 方法

2020年7月2日に、新潟県上越市内に位置する朝日池にて卵孢子のついたシャジクモを採集し、その後野外に静置し、2020年8月28日まで容器の底に落ちた卵孢子を採集した。後述する「前処理」を行うまで、光を遮るような措置は行わなかった。

発芽実験は、ガラス瓶 (容量 50 mL) に厚さ 1 cm 程度になるよう培地 (硅砂 5 号 (JFE ミネラル株式会社)、黒土 (株式会社牧野) を 3 : 2 の割合で混ぜたもの) を敷いた後、オートクレーブでの滅菌 (121°C、40 分) を 2 回行った。その後、イオン交換水でガラス瓶をみたし、その培地表層に卵孢子 50 個をピペットで播種した。この瓶を 1 つの処理につき、4 セット用意し、反復とした。

1) 発芽に適した温度の検討

予備実験から、20~30°C付近の温度で発芽することが分かった。その温度領域で最も発芽に適した温度を明らかにするため、15°C、20°C、23°C、27°C、30°C、35°C、39°C（全て一定温度）の7条件を設定し、発芽率を求めた。全て明条件で行い、80日間の低温処理が施された卵胞子を用いた。

2) 光の効果の検討

透明なガラス瓶の中の培地上に播種する明条件と、ガラス瓶をアルミフイルドで二重に覆う案条件を設け、20°Cの一定温度条件下で発芽率を比較した。この実験では、80日間の低温処理が施された卵胞子を用いた。

3) 溶存酸素の影響の検討

水位の低下に伴う浮泥の乾燥化が、底層の溶存酸素にもたらす効果を測定するとともに、シャジクモの発芽との関係を明らかにする実験を行った。国立環境研究所内の池の底質（表層5 cm）から浮泥を採集した。上記の実験と同じ方法で卵胞子を撒いた処理（浮泥なし条件）と、卵胞子を撒いた培地の上に、オートクレーブ済みの浮泥を5~10 mm被せる処理（浮泥あり条件）の2条件を設定した。前処理として、5°C下で乾燥させる冷乾処理、5°Cで常に湛水させておく冷湿処理をそれぞれの実験処理について設けた。この時、前処理の期間は2週間とした。卵胞子を回収してから前処理まで80日間5°C下に置いていたため、前処理の期間と合わせて合計94日間の低温処理を行った卵胞子を用いた。実験処理では、全て20°C一定の明条件下に置き、発芽率の計測期間を20日とした。

浮泥の有無と底質中の溶存酸素濃度の関係を知るため、空中、水中（20 mm、10 mm、5 mm）、培地との境界面（0 mm）、土壌中（-2.5 mm、-5 mm、-7.5 mm、-10 mm）の計9つの深度で溶存酸素濃度を測定した。溶存酸素濃度の計測はOpto UniAmp Single Channel（アンプ、Unisense社）とO2 MicroOptode（センサー、Unisense社）を使用して行った。

2.2.4.3 結果と考察

1) 発芽に適した温度

温度による発芽率の相違は統計的に有意であり（ $F_{6,21}=19.17$ 、 $p<0.01$ ）、調べた温度域の中では、20°C、23°C、27°Cで高い発芽率が確認された（図52）。低温処理の後に水温が20°Cを超えると発芽するという特性は、日本の多くの地域では初夏~盛夏に発芽する性質と解釈できる。

2) 光の効果の検討

新たな発芽が認められなくなった時点での発芽率（最終発芽率）は、明条件と暗条件の間に、有意な差は認められなかった（ $t=-2.14$ 、 $p=0.08$ ）。水位低下にもなって生じる環境変化のうち、光環境の改善は、シャジクモの発芽の直接的な要因にはならない可能性が示唆された。

3) 溶存酸素の影響の検討

培地中の溶存酸素濃度の分布を図53に示した。溶存酸素濃度に対し、乾燥の有無による有意な効果は認められなかったが（ $F_{1,107}=0.28$ 、 $p=0.60$ ）、浮泥の有無には有意な効果が認められた（ $F_{1,107}=13.40$ 、 $p<0.01$ ）。浮泥を被せた条件では、被せない条件に比べて全体的に低い溶存酸素濃度を示したことから、浮泥が溶存酸素濃度の低下に影響することがわかった。浮泥を被せない処理で、表層部分（深さ0 mm）は5~7 mg/Lの値を示し、測定深度が深くなるごとに徐々に低下し、深さ10 mmでは、最小0 mg/Lとなった。

発芽実験を開始してから20日後の発芽率について乾燥と浮泥被覆の効果を調べたところ、乾燥による効果は認められなかったものの（ $F_{1,15}=0.54$ 、 $p=0.48$; 図54）、浮泥を被せたことによる効果が認められた（ $F_{1,15}=23.06$ 、 $p<0.01$ ）。浮泥を被せた条件の方が、被せなかった条件に比べ、低い発芽率を示していたことから、浮泥による底質の被覆が発芽を抑制する可能性が示唆された。

以上のことから、水位低下がシャジクモの発芽に影響するプロセスには、底質の変化が介在している可能性が示唆された。水位低下により底質中の有機物の分解や風などによる物理的な除去が進むことは、沈水植物の発芽を促進す

る可能性がある。ただし発芽特性は植物種によって異なるため、本研究の一般性については今後の検証が必要である。

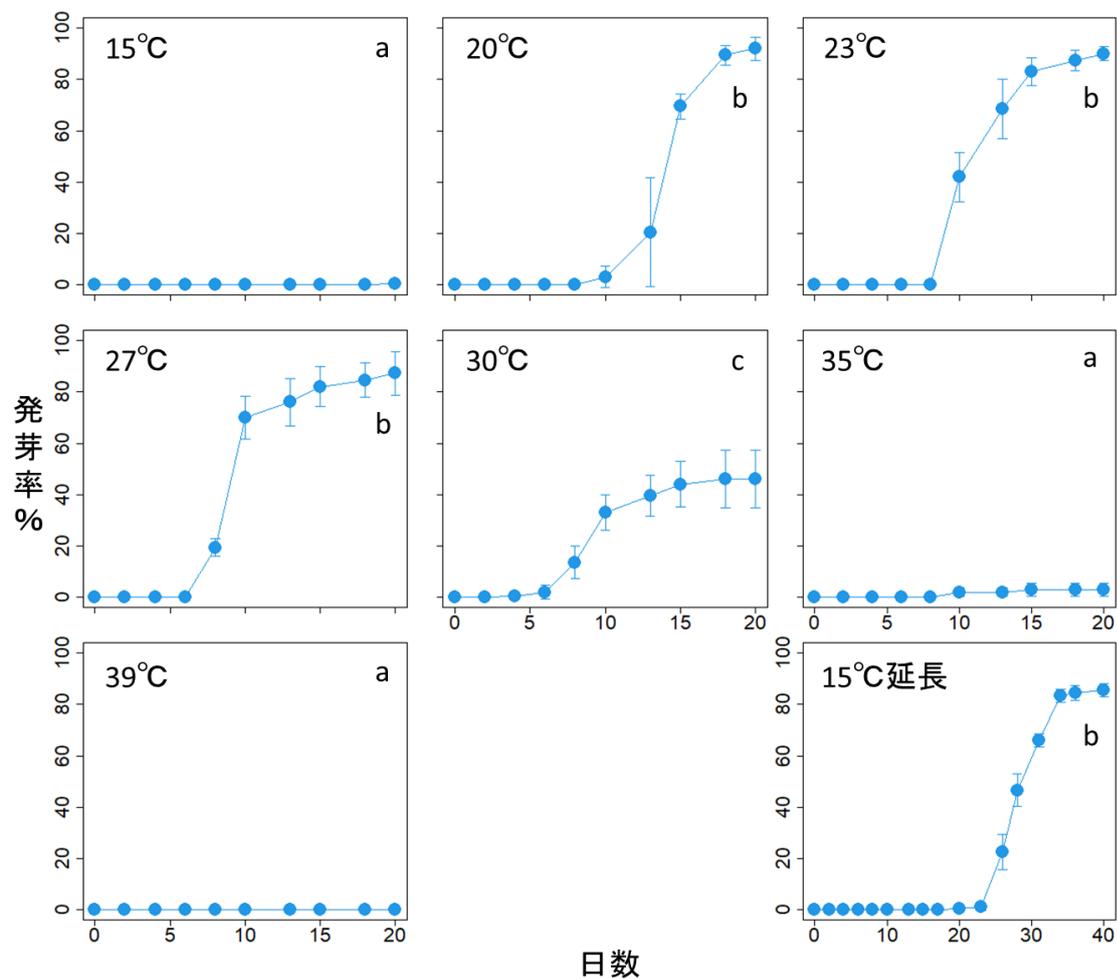


図 52 発芽タイムコース。各グラフの左上に行った実験処理を示した。20日で平均発芽率の計測を行っているが、15°Cのみ40日まで計測を行い、その推移を示した（右下）。エラーバーは95%信頼区間を示している。最終発芽率に対して、処理間に有意な差がある場合 ($p < 0.01$) に a、b、c の異なるアルファベットを表示した (Tukey-Kramer の検定)。

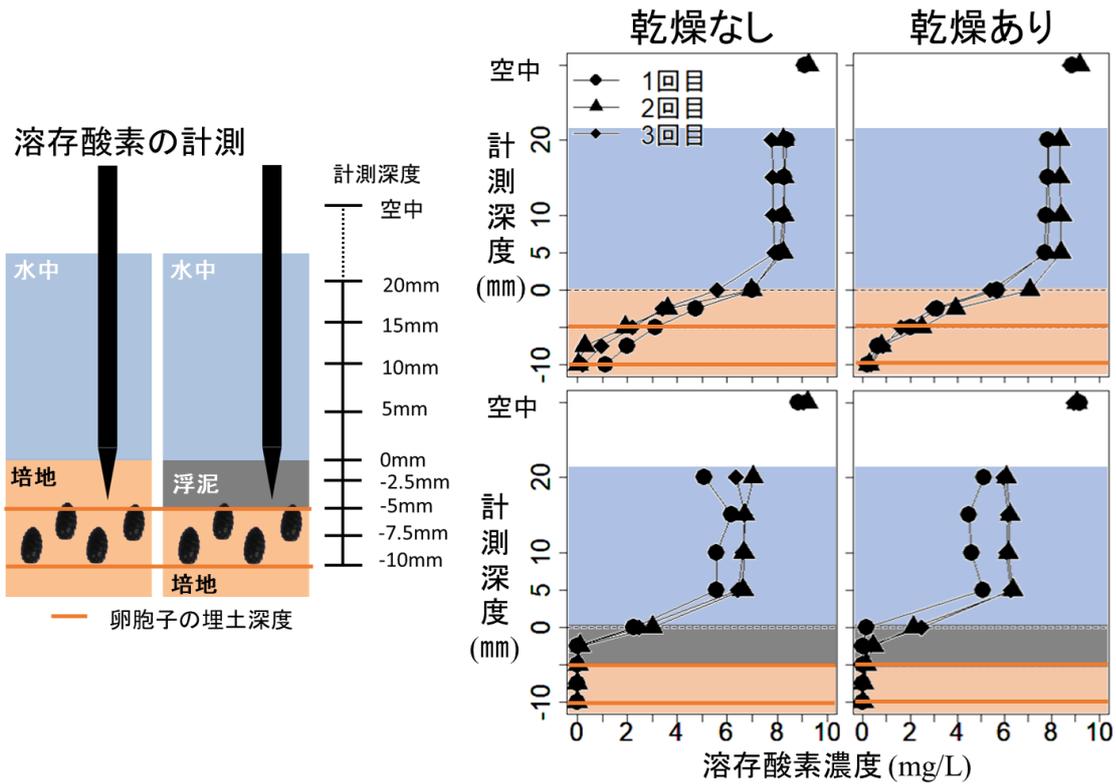


図 53 各処理における計測深度ごとの溶存酸素濃度。左図は計測深度と土壌プロファイル、右図は実測値を示す。丸 (●) のプロットである 1 回目の計測は実験開始 3、6 日後に行った。三角 (▲) のプロットである 2 回目の計測は 9、11、13 日後に行った。ひし形 (◆) のプロットである 3 回目の計測は 17、20 日後に行った。

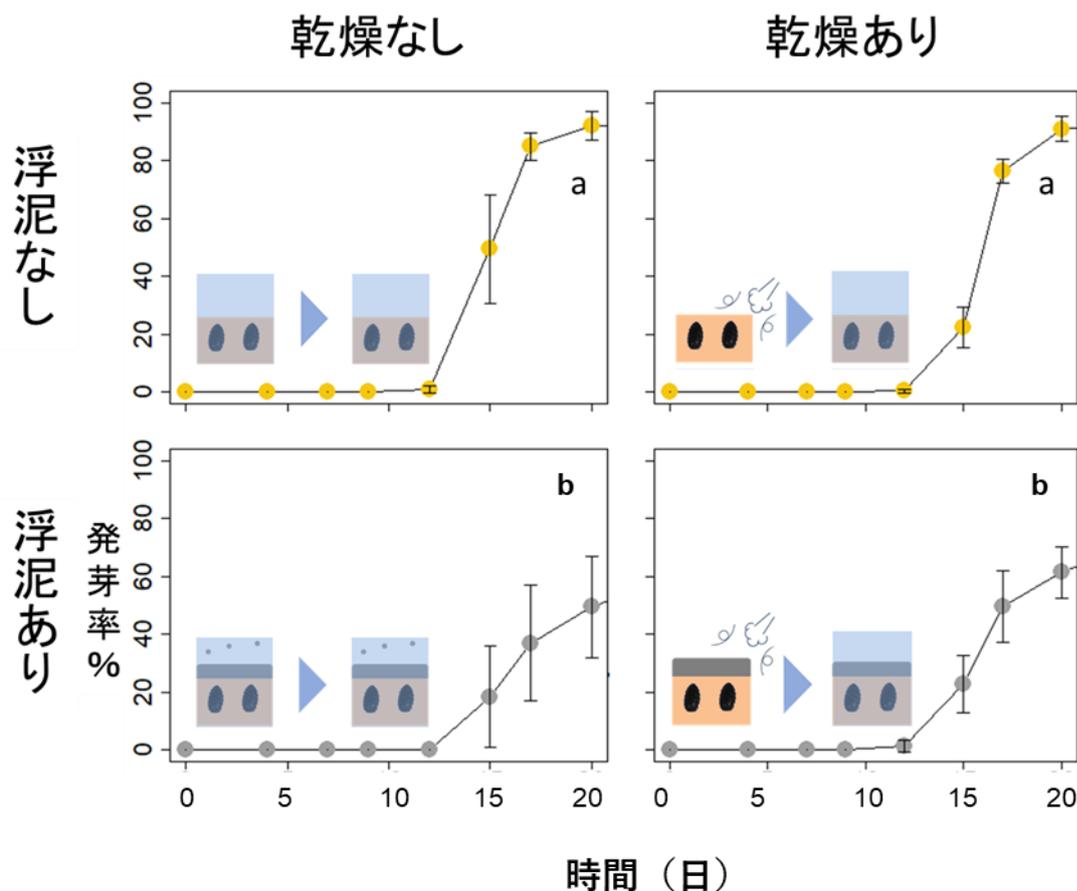


図 54 浮泥の有無および乾燥処理の有無による発芽への影響. 左側が湛水处理(乾燥なし)、右側を乾燥処理(乾燥あり)とした。上の段から、浮泥を被せない処理(浮泥なし)、浮泥を被せた処理(浮泥あり)。エラーバーは95%信頼区間を示している。最終発芽率に対して、処理間に有意な差がある場合 ($p < 0.05$) に異なるアルファベットを表示した (Tukey-Kramer の検定)。

引用文献

- 1) Akita Prefecture. (2020) The third-phase water quality conservation plan of Lake Hachiro (in Japanese). 1-26.
- 2) Andersen, M.R., Kragh T., and Sand-Jensen, K. (2017) Extreme diel dissolved oxygen and carbon cycles in shallow vegetated lakes. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 284.
- 3) Andersen, M.R., Sand-Jensen, K., Woolway, R.I., Jones ID. (2017) Profound daily vertical stratification and mixing in a small, shallow, wind-exposed lake with submerged macrophytes. *Aquatic Sciences* 79, 395-406.
- 4) Baldwin, D.S., Gigney, H., Wilson, J.S., Watson, G., Boulding, A.N. (2008) Drivers of water quality in a large water storage reservoir during a period of extreme drawdown. *Water Research* 42, 4711-4724.
- 5) Bolyen, E., Rideout, J.R., Dillon, M.R., Bokulich, N.A., Abnet, C.C., Al-Ghalith, G.A., et al. (2019) Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2. *Nature Biotechnology*, 37, 852-857. <https://doi.org/10.1038/s41587-019-0209-9>
- 6) Brock, M.A., Nielsen, D.L., Shiel, R.J., Green, J.D., Langley, J.D. (2003) Drought and aquatic community resilience: the role of eggs and seeds in sediments of temporary wetlands. *Freshwater Biology*, 48, 1207-1218.

- 7) Carpenter, S.R., Booth, E.G., and Kucharik, C.J. (2018) Extreme precipitation and phosphorus loads from two agricultural watersheds. *Limnology and Oceanography*, 63, 1221-1233.
- 8) Coops, H., and Hosper, S.H. (2002) Water-level management as a tool for the restoration of shallow lakes in the Netherlands. *Lake and Reservoir Management*, 18, 293-298.
- 9) Harrison, J.A., Deemer, B.R., Birchfield, M.K., and O'Malley, M.T. (2017) Reservoir Water-Level Drawdowns Accelerate and Amplify Methane Emission. *Environmental Science & Technology*, 51, 1267-1277.
- 10) DeSantis, T.Z., Hugenholtz, P., Larsen, N., Rojas, M., et al. (2006) Greengenes, a chimera-checked 16S rRNA gene database and workbench compatible with ARB. *Appl Environ Microbio*, 72, 5069-72.
- 11) Geller, J., Meyer, C., Parker, M. and Hawl, H. (2013) Redesign of PCR primers for mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I for marine invertebrates and application in all-taxa biotic surveys. *Molecular Ecology Resources* 13: 851-861.
- 12) Hannon, G.J. (2010) FASTX-Toolkit. http://hannonlab.cshl.edu/fastx_toolkit.
- 13) Imberger J. (1985) The diurnal mixed layer. *Limnology and Oceanography*, 30, 737-770.
- 14) James, W.F., Barko, J.W., Eakin ,H.L., and Helsel, D.R. (2001) Changes in sediment characteristics following drawdown of Big Muskego Lake, Wisconsin. *Archiv Fur Hydrobiologie* 151, 459-474.
- 15) Jeppesen, E., Bruce, S., Naselli-Flores, L., Papastergiadou, E., Stefanidis, K., Nøges Tmolpp, Nøges P, Attayde JL, Zohary T, Coppens J, Bucak, T., Menezes, R.F., Freitas, F.R.S., Keran. M., Sondergaard, M. and Beklioglu M. (2015) Ecological impacts of global warming and water abstraction on lakes and reservoirs due to changes in water level and related changes in salinity. *Hydrobiologia* 750: 201-227.
- 16) Joshi, N.A., Fass, J.N. (2011) Sickle: A sliding-window, adaptive, quality-based trimming tool for FastQ files (Version 1.21) [Software]. Available at <https://github.com/najoshi/sickle>.
- 17) Leray, M. et al. (2013) A new versatile primer set targeting a short fragment of the mitochondrial COI region for metabarcoding metazoan diversity: application for characterizing coral reef fish gut contents. *Frontiers in Zoology*, 10, 34.
- 18) agoc, T. and Salzberg, S. (2011) FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies *Bioinformatics* 27, 21, 2957-63.
- 19) Martin, M. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. *EMBnet.journal*, [S.I.], 17:10-12.
- 20) Martinsen, K.T., Andersen, M.R., Sand-Jensen, K. (2019) Water temperature dynamics and the prevalence of daytime stratification in small temperate shallow lakes. *Hydrobiologia*, 826, 247-262.
- 21) Moss, B., Kosten S, Meerhoff M, Battarbee RW, Jeppesen E, Mazzeo N, Havens K, Lacerot G, Liu ZW, De Meester L, Paerl H, Scheffer, M. (2011) Allied attack: climate change and eutrophication. *Inland Waters*,
- 22) 1: 101-105.
- 23) Munk, W., and Anderson, E. (1948) Notes on the formation of the thermocline. *Journal of Marine Research* 7: 276-295.
- 24) Nakano, S., Hayakawa, K., Frenette, J.J., Nakajima, T., Jiao, C.M., Tsujimura, S., Kumagai, M. (2001) Cyanobacterial blooms in a shallow lake: a large-scale enclosure assay to test the importance of diurnal stratification. *Archiv Fur Hydrobiologie*, 150, 491-509.
- 25) Nøges, T., and Nøges, P. (1999) The effect of extreme water level decrease on hydrochemistry and phytoplankton in a shallow eutrophic lake. *Hydrobiologia*, 408, 277-283.
- 26) 佐々木 淳, 磯部 雅彦, 渡辺 晃, 五明 美智男. (1993) 東京湾における貧酸素化現象および水温・溶存酸素の季節変動モデル. *海岸工学論文集*, 40, 1051-1055.
- 27) Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., et al. (2022) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.6-4, <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>.
- 28) Quast, C., Pruesse, E., Yilmaz, P., Gerken, J., Schweer, T., Yarza, P., Peplies, J., Glöckner, F.O. (2013) The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. *Nucleic Acids Research*, 41, D590-D596.

- 29) R Core Team (2022) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- 30) Satou, H., Amano, M. (2007) Influences of water level drawdown and bed-drying in a shallow reservoir on production of 2-methylisoborneol -A pioneering investigation in the Watarase Reservoir. *Ecology and Civil Engineering*, 10, 141-154.
- 31) Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.L., Moss, B., Jeppesen, E. (1993) Alternative Equilibria In Shallow Lakes. *Trends in Ecology & Evolution*, 8, 275-279.
- 32) Stewart-Oaten, A., Bence, J.R. and Osenberg, C.W. (1992) Assessing effects of unreplicated perturbations: no simple solutions. *Ecology*, 73, 1396-1404.
- 33) Stewart-Oaten, A., Murdoch, W.W., Parker, K.R. (1986) Environmental impact assessment: "Pseudoreplication" in time? *Ecology*, 67, 929-940.
- 34) Takamura, N., Otsuki, A., Aizaki, M. and Nojiri, Y. (1992) Phytoplankton species shift accompanied by transition from nitrogen dependence to phosphorus dependence of primary production in Lake Kasumigaura, Japan. *Archiv Fur Hydrobiologie*, 124, 129-148.
- 35) Takenaka, M., Yano, K., Suzuki, T. et al. (2023) Development of novel PCR primer sets for DNA barcoding of aquatic insects, and the discovery of some cryptic species. *Limnology*, 24, 121-136. <https://doi.org/10.1007/s10201-022-00710-5>
- 36) Tanabe, A.S. and Toju, H. (2013) Two new computational methods for universal DNA barcoding: a benchmark using barcode sequences of bacteria, archaea, animals, fungi, and land plants. *PLoS ONE*, 8 (10).
- 37) Turner, M.A., Huebert, D.B., Findlay, D.L., Hendzel, L.L., Jansen, W.A., Bodaly, R.A., Armstrong, L.M., Kasian, S.E.M. (2005) Divergent impacts of experimental lake-level drawdown on planktonic and benthic plant communities in a boreal forest lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62, 991-1003.
- 38) Xenopoulos, M.A. and Schindler, D.W. (2001) The environmental control of near-surface thermoclines in boreal lakes. *Ecosystems*, 4, 699-707.
- 39) 山室真澄 (2019) 湖沼における大型植物の異常繁茂に関する国内外の状況. *応用生態工学*, 22, 51-60.
- 40) Yang, J., Lv, H., Yang, J., Liu, L.M., Yu, X.Q. and Chen, H.H. (2016) Decline in water level boosts cyanobacteria dominance in subtropical reservoirs. *Science of the Total Environment*, 557, 445-452.
- 41) Wickham, H. (2016) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>

2.3 まとめと今後の課題

二つのサブテーマ構成でスタートした本研究プロジェクトは2つのフェーズに分けられる。研究プロジェクトの初期段階（フェーズ1）では、当初の計画に沿ってサブテーマごとに水位操作の作用メカニズムおよび支配的なプロセスの探求に注力した。すなわち、理論の構築を主体とするサブテーマ1においては、構築した理論モデルの解析により、水位操作による水質改善やレジームシフトは、幅広いモデル条件下で生じること、また、水位低下による直接的な底泥からの栄養塩溶出抑制効果、水草生育による間接的な栄養塩溶出抑制効果、底泥の排出率などがいずれもレジームシフトに影響をすることを示した。また、琵琶湖の水位および透明度の長期観測データを対象に、因果関係分析（Causal Impact Analysis）を実施することで、1994年の大渇水による水位低下が、琵琶湖の透明度上昇を引き起こしたという因果関係の存在を実証した。また、時系列因果関係分析手法を湖沼観測データに適用することで、理論の前提とするメカニズムや要素間の因果関係を実証的に検証するための方法を確立できた。また、観測・実験を主体とする、サブテーマ2においては、臨湖実験施設における野外実験の結果、富栄養化処理によりアオコブルームを実験的に発生させることに成功した。小規模（50cm～1m程度）の水位低下でも、水温や光を駆動する物理・化学的なプロセスを通じて水質の改善が期待できること、また、水位操作による影響プロセスとして支配的であることを示した。この知見は、特に浅い湖沼においては、「わずかな」水位操作により、底層の貧酸素化の改善、栄養塩溶出の抑制による水質改善ができる可能性を示している。今後、治水・利水等と調整しつつ、生態系や水質管理を目的とした水位操作手法を検討するために重要な成果といえる。

研究プロジェクトは当初計画以上に順調な進展を見せ、後半（フェーズ2）においては、フェーズ1で水位低下による貧酸素解消・底泥からの栄養塩溶出という物理・化学プロセスが野外実験系で支配的なプロセスであることが示されたことにもとづいて、霞ヶ浦高浜入りに観測ブイを設置し、実験と同様の高頻度観測を行うとともに底層 DO の予測モデルを構築し、水位低下による底層 DO への影響評価を実施するなど、得られた知見の野外における検証・応用可能性の検討にも取り組みを進めることができた。具体的には、霞ヶ浦高浜入りに関する水温、DO 等の高頻度観測の結果、臨湖実験で検出されたプロセスが湖沼でも繰り返し生じていること、また、底層 DO の予測モデルにより、水位低下の効果は成層が強くなる季節には低下することが示された。この成果は、利水（水位維持）・治水（水位を下げる）等を目的とした水位管理との季節的なすみわけ・シナジーを検討する際のキギとなる知見となることが期待されるものである。

一方で、3年間というプロジェクト期間の制約もあり、野外における検証・応用可能性の検討は端緒にすぎたばかりである。自然湖沼やダム湖を含む水位、水質や生物動態の稠密なモニタリングがなされている多数の湖沼を対象とした野外システムにおける検証や、琵琶湖をはじめとした水流動を記述する精緻な湖沼モデルが利用可能なシステムにおける季節、期間、タイミング、頻度などを明示的に考慮する水位操作と湖沼システムの応答との関係の分析など、研究プロジェクト名として掲げた「水位操作による湖沼生態系レジーム管理にむけた研究」を社会実装につなげるために、今後取り組むべき課題も多く明らかになっている。

[資 料]

1 研究の組織と研究課題の構成

1.1 研究の組織

[A 研究担当者]

生物多様性領域	角谷拓 今藤夏子 松崎慎一郎 福森香代子
社会システム領域	林岳彦
環境リスク・健康領域	横溝裕行 中西康介
地域環境保全領域	高津文人 霜鳥孝一 土屋健司
気候変動適応センター	西廣淳

(注) 所属・役職は年度終了時点のもの。

[B 協力研究者]

山口晴代	(生物多様性領域)	(令和2～4年度)
中田聡史	(地域環境保全領域)	(令和3～4年度)
篠原隆一郎	(地域環境保全領域)	(令和2～4年度)

1.2 研究課題と担当者

サブテーマ1 水位操作による湖沼生態系レジーム管理のための理論構築

角谷拓、横溝裕行、林岳彦、中西康介

サブテーマ2 水位操作実験による生態系応答機構の解明

松崎慎一郎、今藤夏子、福森香代子、高津文人、霜鳥孝一、土屋健司、西廣淳、山口晴代*、篠原隆一郎*、中田聡史*

(注) *協力研究者

2 研究成果発表一覧

2.1 誌上发表

<雑誌>

発表者・(刊年)・題目・掲載誌・巻(号)・頁

Doubek JP, Anneville O, Dur G, Lewandowska AM, Patil VP, Rusak JA, Salmaso N, Seltmann CT, Straile D, Urrutia-Cordero P, Venail P, Adrian R, Alfonso MB, DeGasperi CL, de Eyto E, Feuchtmayr H, Gaiser EE, Girdner SF, Graham JL, Grossart HP, Hejzlar J, Jacquet S, Kirillin G, Llamas ME, Matsuzaki SS, Nodine ER, Piccolo CM, Pierson DC, Rimmer A, Rudstam LG, Sadro S, Swain HM, Thackeray SJ, Thiery W, Verburg P, Zohary T, Stockwell JD (2021) The extent and variability of storm-induced temperature changes in lakes measured with long-term and high-frequency data. *Limnology and Oceanography* 66:1979-1992.

Nakanishi K, Yokomizo H, Fukaya K, Kadoya T, Matsuzaki SS, Nishihiro J, Kohzu A, Hayashi TI. (2022) Inferring causal impacts of extreme water-level drawdowns on lake water clarity using long-term monitoring data. *Science of The Total Environment* 838: 156088. doi: 10.1016/j.scitotenv.2022.156088.

Matsuzaki SS, Kohzu A, Tsuchiya K, Shinohara R, Nakagawa M, Fukumori K, Yamaguchi H, Kondo NI, Kadoya T. (2022) Water-level drawdowns can improve surface water quality and alleviate bottom hypoxia in shallow, eutrophic water bodies. *Freshwater Biology*, DOI:10.1111/fwb.14020

Suzuki K, Matsuzaki SS, & Masuya H (2022) Decomposing predictability to identify dominant causal drivers in complex ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119:e2204405119.

Shinohara R, Matsuzaki SS, Nakagawa M, Tsuchiya K, Kohzu A (2022) Does increased springtime solar radiation also increase primary production? *Journal of Plankton Research*. 44:496-506.

Shinohara R, Matsuzaki SS, Watanabe M, Nakagawa M, Yoshida H, Kohzu A (2023) Heat waves can cause hypoxia in shallow lakes. *Geophysical Research Letters* 50: e2023GL102967.

Kohzu A, Matsuzaki SS, Komuro S, Komatsu K, Takamura N, Nakagawa M, Imai A, and Fukushima T (2023) Identifying the true drivers of abrupt changes in ecosystem state with a focus on time lags: Extreme precipitation can determine water quality in shallow lakes. *Science of The Total Environment* 881: 163097.

2.2 口頭発表

発表者・(暦年)・題目・学会等名称・予稿集名・頁

松崎慎一郎、高津文人、土屋健司、篠原隆一郎、中川恵、福森香代子、山口晴代、今藤夏子、角谷拓 (2021) 栄養塩添加・水位低下による底層酸素環境の変化：大型実験プールを用いた操作実験 日本陸水学会大会講演要旨集

横溝裕行、角谷拓 (2021) 水位操作による湖沼生態系管理効果の数理的解析 第 69 回個体群生態学会, 同講演要旨集

片寄涼介、角谷拓、高津文人、松崎慎一郎、赤坂宗光 (2021) 気象観測値によるダム湖の冬季全循環発生確率の推定. 日本陸水学会年会

Yokomizo H., T. Kadoya (2021) Inferring the potential of water-level operations for ecosystem management in lakes: a theoretical approach. *Joint International Symposium: To the New Stage of Collaboration*, 要旨集なし

中西康介, 横溝裕行, 深谷肇一, 角谷拓, 松崎慎一郎, 西廣淳, 高津文人, 林岳彦 (2022) 琵琶湖の透明度上昇に対する大湖水の因果効果の推定. 第 69 回日本生態学会大会, 同講演要旨集

角谷拓 (2022) 長期観測の必要性：生物多様性の評価・予測の視点から, シンポジウム S22 自然環境と社会情勢の変動の中で長期生態系観測をどう進め活用するのか? 日本生態学会第 69 回全国大会

横溝裕行, 角谷拓 (2023) 水位操作は湖沼生態系管理に有効か? : 数理モデルによる解析. 第 70 回生態学会大会, 同講演要旨集

その他

角谷拓 (2022) 滋賀県との意見交換会 令和 4 年度 霞ヶ浦における底層溶存酸素量類型指定検討会

国立環境研究所研究プロジェクト報告 第146号
NIES Research Project Report, No.146

(SR-146-2024)

水位操作による湖沼生態系レジーム管理にむけた研究
(所内公募型提案研究)
令和2～令和4年度

Water level operation for ecosystem regime management of lakes
FY2020～2022

令和6年3月発行

編集 国立環境研究所 編集分科会
発行 国立研究開発法人 国立環境研究所
〒305-8506 茨城県つくば市小野川16番2
E-mail : pub@nies.go.jp

Published by the National Institute for Environmental Studies
16-2 Onogawa, Tsukuba, Ibaraki 305-8506 Japan
March 2024

無断転載を禁じます

国立環境研究所の刊行物は以下のURLからご覧いただけます。

<https://www.nies.go.jp/kanko/index.html>