栄養塩負荷の増減が琵琶湖の高次生態系に与える影響： モンテカルロ法を用いた食物連鎖モデルによる解析

佐藤 祐一^{1),*} 早川 和秀¹⁾

Effect of Nutrient Loads on Upper Trophic Level Species in Lake Biwa: Analysis Using Food Chain Model by Monte Carlo Method

Yuichi SATO^{1),*} and Kazuhide HAYAKAWA¹⁾

¹⁾ Lake Biwa Environmental Research Institute, 5-34 Yanagasaki, Otsu, Shiga 520-0022, Japan

Abstract

It has been pointed out that some waterbodies face “oligotrophication” owing to a decrease in nutrient loads. In this study, we predicted the effect of a change in future nutrient loads on variables such as the biomass of upper-trophic-level species, using the food chain model. The target area is Lake Biwa, where fish catches have fallen in recent years concurrent with a decrease in nutrient loads. Three models with different structures were developed and 100 patterns of parameter sets were selected for each model by the Monte Carlo method. As a result, the change in the biomass of phytoplankton, regardless of the model structure, tended to be roughly proportional to the change in nutrient loads in general. On the other hand, for the fish, differences in model structures and their prey strongly affected the biomass, and although inflow load increased, the biomass decreased in some cases. Considering the uncertainty of the prediction, we suggested that the addition of nutrients with the aim of increasing the fish populations would cause undesirable results in Lake Biwa such as a combination of deteriorating water quality and no increase in the fish populations.

Keywords: Oligotrophication; Food chain model; Ecological stoichiometry; Monte Carlo method; Lake Biwa

1. はじめに

閉鎖性水域の水質改善のため、これまで数多くの国や地域で窒素やリンを中心とする栄養塩の流入負荷の削減対策が実施されてきている¹⁾。日本でも主に1970年代以降、湖沼や閉鎖性海域等において栄養塩流入量の増加にともなって植物プランクトンの生産量が増加し、赤潮やアオコ等の問題が顕在化した。そのため、全窒素・全リンに係る環境基準の設定や、水質総量規制制度、湖沼水質保全特別措置法の制定などにより、全国で下水道整備や排水規制等の富栄養化対策が急速に進められ、湖沼や海域の全窒素・全リンの環境基準達成率は増加してきている²⁾。

このように一定の水質改善の成果が見られた一方で、生物多様性が低下し、水産資源が回復しないといった新たな問題を抱える水域もある。一因として、栄養塩の流入負荷の減少により植物プランクトンの生産量が減少し、それを餌とする高次の生態系にも影響が生じるという「貧栄養化」の問題が指摘されている³⁻⁶⁾。こうした背景も踏まえて、例えば日本では2014年に瀬戸内海環境基本計画が、2015年には瀬戸内海環境保全特別措置法が改正さ

れ、瀬戸内海を生物多様性や生物生産性が確保された「豊かな海」とする目標が加えられた⁷⁾。一部の水域では、栄養塩の流入負荷の削減を緩和する対策が検討されており、例えば下水処理場において季節別管理運転を実施するなど栄養塩を適度に供給することで豊かな水域にしていく試みが行われている⁸⁾。

栄養塩負荷の増減が水域の生態系、とくに栄養段階が上位の生物に与える影響については、多数の理論的、実証的研究が行われてきている。栄養段階の数や食物網構造との関係について、Fretwell⁹⁾とOksanen *et al.*¹⁰⁾は、潜在的な一次生産力（その要因となる栄養塩負荷量）が増加するほど栄養段階の数は増加し、またその数に応じて一次生産力の増減に伴う各栄養段階の生物のバイオマスは変化すると予測した（生態系消費仮説（Ecosystem exploitation hypothesis））。この仮説によれば、例えば植物プランクトン、動物プランクトンの2段階からなる食物連鎖であれば、一次生産力の増加に従い動物プランクトンのバイオマスが増加（植物プランクトンは不変）し、魚類を含む3段階からなる食物連鎖であれば植物プランクトンと魚類のバイオマスが増加（動物プランクトンは不変）する（Fig. 1）。山本ら¹¹⁾は栄養塩負荷を含む3段

1) 滋賀県琵琶湖環境科学研究センター 〒520-0022 滋賀県大津市柳が崎 5-34

* 連絡先：sato-y@lberi.jp

Fig. 1 The relationship between the trophic level biomass and the environmental productivity in “ecosystem exploitation hypothesis” (Fretwell⁹) and Oksanen *et al.*¹⁰). The change in the biomass of each organism depends on the number of trophic levels.

階の食物連鎖モデルを用いた解析から同様の結論を得ているが、栄養塩負荷量が増加あるいは減少しても環境中の栄養塩濃度は変化しないとしている点が興味深い。Power¹²⁾ は一次生産力と各栄養段階のバイオマスについて、仮定や前提条件が異なることで予測結果が大きく異なることを指摘した。Hansson¹³⁾ による南極などの湖における調査からは、栄養段階が2段階でも3段階でも、栄養塩濃度が増加するに従って植物プランクトンバイオマスが増加する傾向がみられた。Kemp *et al.*¹⁴⁾ は様々な食物網構造を仮定したモデルを構築し、栄養塩負荷を一定以上増加させると、動物プランクトンの捕食圧が飽和することにより、いずれのモデルでも植物プランクトンから動物プランクトンへの転換効率が著しく減少する閾値が存在することを示した。

生態系の安定性への影響については、Rosenzweig¹⁵⁾ が指摘した「肥沃化のパラドクス (Paradox of enrichment)」が有名である。1種類の捕食者と1種類の餌生物を考えた2次元のLotka-Volterra系のモデルを用いて、栄養塩の添加が系の不安定化を引き起こし、双方の種が絶滅する可能性を指摘した。しかし、これまでのところRosenzweigが指摘したような不安定化は実際の環境ではめったに生じず、個別に異なるメカニズムにより安定的な状態が得られることが多いと考えられている¹⁶⁾。

一次生産の増減等による食物連鎖の下位から上位への効果 (ボトムアップ) だけでなく、捕食圧による上位から下位への効果 (トップダウン) も統合的に把握したものとして、例えばMcQueen *et al.*¹⁷⁾ がある。湖沼における観測結果から、栄養段階が下位の生物ほどボトムアップに影響されやすく、上位の生物ほどトップダウンに影響されやすいことを明らかにした。Downing *et al.*¹⁸⁾ は世界の湖沼のメタ解析から、魚類生産はリン濃度や一次生産量と強い相関があることを示した。Power¹²⁾ はトップダウンとボトムアップの影響に関する文献のレビューから、一次生産力が上位の生態系にも最も根本的な影響力を持つことを指摘した。Jeppesen *et al.*¹⁹⁾ は世界35湖沼の長期データから、栄養塩負荷の削減の影響として、リン濃度や植物プランクトンバイオマス、魚類資源量が

減少した一方で、漁獲物中の魚食性魚の割合が増加した湖沼が多いことを報告した。Hulot *et al.*²⁰⁾ は31湖沼のメソコズム実験をメタ解析した結果から、栄養塩の増加が植物プランクトンや動物プランクトンのバイオマスに正の影響を与えること、プランクトン食性魚の存在が動物プランクトンには負の、植物プランクトンには正の影響を与えること、また影響の多寡は同じ栄養段階でも体長や食性によって異なることを示した。以上のように、各生物のバイオマスにボトムアップとトップダウンのどちらがより影響するかについては様々な議論があるが、Lampert *et al.*²¹⁾ は一般的な傾向として、栄養塩濃度が大きく異なる多数の湖沼を対象としてメタ解析するなど巨視的にみた場合にはボトムアップの効果が、同一湖沼の複数年度で影響を比較するなど栄養塩濃度が類似した環境で微視的にみた場合にはトップダウンの効果が現れやすいとした。

以上から、栄養塩負荷の増減が栄養段階や生態系の安定性、各生物のバイオマス等に与える影響は、一般的な傾向はあるものの水域により様々であり、特定水域における効果を予測するには大きな不確実性を伴うことが分かる。一方で貧栄養化の問題への対応として、対象とする水域で栄養塩負荷の増減が生態系にどのような影響を与えるのか、またその不確実性がどの程度なのかを予測した上で対策を検討することが求められる。琵琶湖も貧栄養化による水産資源への影響が懸念されている水域の一つである。大久保²²⁾ は、漁獲量と水質等の環境因子との統計解析の結果から、栄養塩負荷量の減少が透明度の増加など水質改善をもたらす一方で、漁獲量の減少を招いている可能性を指摘している。琵琶湖におけるリン (TP) の流入負荷量と漁獲量の経年変化をFig. 2に示すが、TP負荷量と漁獲量の間には瀬戸内海と類似したヒステリシス⁴⁾ が見られる。

本研究は琵琶湖を対象として、今後の栄養塩負荷の増減が魚類をはじめとする高次生態系のバイオマス等に与える影響を食物連鎖モデルにより予測することを目的とする。類似の解析を行った研究は前述のように複数あるが、これらはいずれもモデル構造もしくはパラメータが

Fig. 2 Relationship between fish catches and TP loads in Lake Biwa^{23~25)}. Numbers in the figure indicate fiscal year. The estimation method of TP loads differs from 1965 for other years.

一意に定められているため、予測の不確実性については考慮できない。また生物の捕食－被食関係のみに着目したものが多く、栄養塩の循環利用やその多寡による植物プランクトンの生態化学量論 (Ecological stoichiometry) に基づく戦略などは通常考慮されない。群集を構成する各生物の栄養バランスは生物種によって大きく異なることが知られており、これが生態系内の物質循環に影響する可能性がある²⁶⁾。本研究の解析手法が既往の研究と異なる点として大きく以下の3つが挙げられる。すなわち、1) 琵琶湖では栄養塩、とりわけリンが速い速度で再利用される²⁷⁾ ことから、栄養塩の循環についても考慮すること、2) 各栄養段階の生物が要求する炭素：栄養比の違いを考慮すること、3) モデル構造やパラメータに結果が依存することから、それらの組み合わせで多数のモデルを構築し、結果の分布をみることである。

2. 方法

2.1 食物連鎖モデルの構造

琵琶湖は一回循環湖であり、夏季の水温成層と冬季の全層循環を繰り返すほか、北湖と南湖、沿岸部と沖帯などで水質・生態系形成機構が異なる。それらを明示的に考慮した生態系モデルも多数提案されているが、今後の栄養塩負荷の増減が高次生態系のバイオマス等に与える影響を予測するという本研究の目的を鑑みれば、必ずしも各種要素を詳細に記述する必要はない。また後述するように、本研究で構築するモデルは多数回の繰り返し計算を行うことが必要であるため、構造をできるだけシンプルにし、迅速に計算結果を得る必要がある。以上より、琵琶湖全体を1ボックスの完全混合槽と仮定し、Fig. 3に示す3種類の食物連鎖モデルを構築した。「NPZ モデル」は、栄養塩、植物プランクトン、動物プランクトン

よりなる最も単純な構造のモデルである。「NPZF モデル」は、さらに動物プランクトンを捕食する魚類（プランクトン食性魚）を考慮したモデルである。「NPZFF モデル」は、さらにプランクトン食性魚を捕食する魚類（肉食性魚）を考慮したモデルである。

モデル式を Table 1 に示す。植物プランクトンは、光合成によりバイオマスが増加し、動物プランクトンによる捕食、細胞外排出、呼吸・死亡、沈降、流出により減少する。植物プランクトンは栄養塩が豊富なときにそれを体内に蓄積するため、湖沼などでは生元素比が短期間に大きく変動することが知られている²⁶⁾。こういった現象を反映させるため、「栄養塩の取り込み」と「増殖」を分けて考え、細胞内栄養塩量を考慮し、前者については Michaelis-Menten 式、後者については Droop 式を用いた^{28, 29)}。動物プランクトンおよび魚類は、それぞれ捕食により増加し、栄養段階が上位の生物による被食、排泄、呼吸・死亡、流出によりバイオマスが減少する。これらの生物は植物プランクトンと異なり環境条件による生元素比の変化が小さいことから一定値とし、余分な炭素または栄養塩を排出するものとした。なお、NPZF モデルならびに NPZ モデルについては、それぞれ魚食性魚、プランクトン食性魚と魚食性魚のバイオマスをゼロとすることで Table 1 と同じモデル式を用いた計算が可能となる。栄養塩濃度は、陸域からの流入、生物の分解による放出により増加し、植物プランクトンの吸収および流出により減少する。栄養塩としては琵琶湖の一次生産の主な律速因子であるリンを考慮し、中でも生物利用可能性の高い溶存態リン (DP) を対象とした。したがって生物中の生元素比は P:C 比で表現した。

本モデルでは各バイオマス等は時間の経過に伴いダイナミックに変化するが、入力条件について季節変化は考

Fig. 3 Structure of three types of food chain model. N: Nutrients (DP), P: Phytoplankton, Z: Zooplankton, F: Fish (Planktivorous and Piscivorous).

Table 1 Functions of food chain model.

Phytoplankton Biomass:	
$\frac{dM_p}{dt} = G_p - P_p - E_p - R_p - D_p - O_p$	
$G_p = g_p \cdot \left(1 - \frac{\gamma_{\min,p}}{\gamma_p}\right) \cdot \exp(-\beta_p \cdot M_p) \cdot \frac{H_p}{H} \cdot M_p$	$P_p = g_z \cdot \frac{M_p}{k_z + M_p} \cdot M_z$
$O_p = \frac{V_{out}}{V} \cdot M_p$	$E_p = e_p \cdot M_p \quad R_p = (r_p + \varepsilon_p) \cdot M_p \quad D_p = \frac{d_p}{H} \cdot M_p$
Phytoplankton Nutrients:	
$\frac{dC_p}{dt} = \rho_p \cdot \frac{C_N}{k_p + C_N} \cdot \left(1 - \frac{\gamma_p}{\gamma_{\max,p}}\right) \cdot M_p - (P_p + E_p + R_p + D_p + O_p) \cdot \gamma_p$	$\gamma_p = \frac{C_p}{M_p}$
Zooplankton Biomass:	
$\frac{dM_z}{dt} = G_z - P_z - E_z - R_z - O_z$	
$G_z = P_p \cdot \delta_z \quad P_z = g_{f_1} \cdot \frac{M_z}{k_{f_1} + M_z} \cdot M_{f_1}$	$E_z = \begin{cases} G_z \cdot (1 - \gamma_p / \gamma_z) & \text{if } \gamma_z \geq \gamma_p \\ 0 & \text{if } \gamma_z < \gamma_p \end{cases} \quad R_z = (r_z + \varepsilon_z) \cdot M_z \quad O_z = \frac{V_{out}}{V} \cdot M_z$
Zooplankton Nutrients:	
$\frac{dC_z}{dt} = \begin{cases} G_z \cdot \gamma_p - (P_z + R_z + O_z) \cdot \gamma_z & \text{if } \gamma_z \geq \gamma_p \\ G_z \cdot \gamma_p - G_z \cdot (\gamma_p - \gamma_z) - (P_z + R_z + O_z) \cdot \gamma_z & \text{if } \gamma_z < \gamma_p \end{cases}$	$\gamma_z = \frac{C_z}{M_z}$
Planktivorous Fish Biomass:	
$\frac{dM_{f_1}}{dt} = G_{f_1} - P_{f_1} - E_{f_1} - R_{f_1}$	
$G_{f_1} = P_z \cdot \delta_{f_1} \quad P_{f_1} = g_{f_2} \cdot \frac{M_{f_1}}{k_{f_2} + M_{f_1}} \cdot M_{f_2}$	$E_{f_1} = \begin{cases} G_{f_1} \cdot (1 - \gamma_z / \gamma_{f_1}) & \text{if } \gamma_{f_1} \geq \gamma_z \\ 0 & \text{if } \gamma_{f_1} < \gamma_z \end{cases} \quad R_{f_1} = (r_{f_1} + \varepsilon_{f_1}) \cdot M_{f_1}$
Planktivorous Fish Nutrients:	
$\frac{dC_{f_1}}{dt} = \begin{cases} G_{f_1} \cdot \gamma_z - (P_{f_1} + R_{f_1}) \cdot \gamma_{f_1} & \text{if } \gamma_{f_1} \geq \gamma_z \\ G_{f_1} \cdot \gamma_z - G_{f_1} \cdot (\gamma_z - \gamma_{f_1}) - (P_{f_1} + R_{f_1}) \cdot \gamma_{f_1} & \text{if } \gamma_{f_1} < \gamma_z \end{cases}$	$\gamma_{f_1} = \frac{C_{f_1}}{M_{f_1}}$
Piscivorous Fish Biomass:	
$\frac{dM_{f_2}}{dt} = G_{f_2} - E_{f_2} - R_{f_2}$	
$G_{f_2} = P_{f_1} \cdot \delta_{f_2} \quad E_{f_2} = \begin{cases} G_{f_2} \cdot (1 - \gamma_{f_1} / \gamma_{f_2}) & \text{if } \gamma_{f_2} \geq \gamma_{f_1} \\ 0 & \text{if } \gamma_{f_2} < \gamma_{f_1} \end{cases} \quad R_{f_2} = (r_{f_2} + \varepsilon_{f_2}) \cdot M_{f_2}$	
Piscivorous Fish Nutrients:	
$\frac{dC_{f_2}}{dt} = \begin{cases} G_{f_2} \cdot \gamma_{f_1} - R_{f_2} \cdot \gamma_{f_2} & \text{if } \gamma_{f_2} \geq \gamma_{f_1} \\ G_{f_2} \cdot \gamma_{f_1} - G_{f_2} \cdot (\gamma_{f_1} - \gamma_{f_2}) - R_{f_2} \cdot \gamma_{f_2} & \text{if } \gamma_{f_2} < \gamma_{f_1} \end{cases}$	$\gamma_{f_2} = \frac{C_{f_2}}{M_{f_2}}$
Nutrients:	
$\frac{dC_N}{dt} = L_N - O_N + DP_N + DZ_N + DF1_N + DF2_N - I_N$	
$L_N = \frac{L_{in}}{V} \quad O_N = \frac{V_{out}}{V} \cdot C_N \quad DP_N = \{E_p + (P_p - G_z) + R_p\} \cdot \gamma_p$	$DZ_N = \begin{cases} \{(P_z - G_{f_1}) + R_z\} \cdot \gamma_z & \text{if } \gamma_z \geq \gamma_p \\ G_z \cdot (\gamma_p - \gamma_z) + \{(P_z - G_{f_1}) + R_z\} \cdot \gamma_z & \text{if } \gamma_z < \gamma_p \end{cases}$
$DF1_N = \begin{cases} \{(P_{f_1} - G_{f_2}) + R_{f_1}\} \cdot \gamma_{f_1} & \text{if } \gamma_{f_1} \geq \gamma_z \\ G_{f_1} \cdot (\gamma_z - \gamma_{f_1}) + \{(P_{f_1} - G_{f_2}) + R_{f_1}\} \cdot \gamma_{f_1} & \text{if } \gamma_{f_1} < \gamma_z \end{cases}$	$DF2_N = \begin{cases} R_{f_2} \cdot \gamma_{f_2} & \text{if } \gamma_{f_2} \geq \gamma_{f_1} \\ G_{f_2} \cdot (\gamma_{f_1} - \gamma_{f_2}) + R_{f_2} \cdot \gamma_{f_2} & \text{if } \gamma_{f_2} < \gamma_{f_1} \end{cases}$
$I_N = \rho_p \cdot \frac{C_N}{k_p + C_N} \cdot \left(1 - \frac{\gamma_p}{\gamma_{\max,p}}\right) \cdot M_p$	
Symbols:	
<p>M_i: biomass (gC m⁻³); G_i: growth (gC m⁻³ day⁻¹); P_i: predation (gC m⁻³ day⁻¹); E_i: elimination (gC m⁻³ day⁻¹); R_i: respiration and mortality (gC m⁻³ day⁻¹); D_i: deposition (gC m⁻³ day⁻¹); O_i: outflow (gC m⁻³ day⁻¹ OR gP m⁻³ day⁻¹); V: water volume (m³); H: water depth (m); H_p: compensation depth (m); V_{out}: outflow of water (m³ day⁻¹); g_i: maximum growth rate (day⁻¹); β_i: congestion effect constant (m³ gC⁻¹); k_i: half saturation constant (gC m⁻³ OR gP m⁻³); e_p: exocytosis rate (day⁻¹); r_i: respiration rate (day⁻¹); ε_i: mortality rate (day⁻¹); d_i: deposition rate (m day⁻¹); δ_i: assimilation rate (-); C_i: concentration of nutrients (gP m⁻³); ρ_p: maximum nutrients uptake rate (gP gC⁻¹ day⁻¹); L_{in}: inflow of nutrients (gP day⁻¹); DX_N: X (P: phytoplankton, Z: zooplankton, $F1$: planktivorous fish, $F2$: piscivorous fish) derived nutrients (gP m⁻³ day⁻¹); I_N: intake of phytoplankton (gP m⁻³ day⁻¹); γ_i: P:C ratio (-); $\gamma_{\max(\min),i}$: maximum (minimum) P:C ratio of phytoplankton (-); t: time (day); i: target subscripts (p: phytoplankton, z: zooplankton, f_1: planktivorous fish, f_2: piscivorous fish, N: nutrients)</p>	

慮せず、年間の平均的な状況を再現できるようにした。計算のタイムステップは、計算速度と精度を総合的に考慮して1日とした。

2.2 計算手順

モデルパラメータは、以下の手順に基づくモンテカルロ法を用いたシミュレーションにより設定した。計算手

順の概略を Fig. 4 に示す。

STEP1：文献等から設定した各パラメータの幅の範囲内でランダムに値を設定し、あらかじめ設定した初期値から 10 年間（3,650 日）の現況再現計算を行う。

STEP2：以下 2 つの条件を満たす場合にそのモデルを採用する。採用されなかった場合は STEP1 に戻る。① 10 年目（3,285～3,650 日）の栄養塩濃度および各バイオマスの平均値が、近年（およそ 2010 年代）の琵琶湖における観測値等から設定

Fig. 4 Conceptual diagram of calculation procedure. The above procedure is repeated until 100 patterns of results are obtained for each model.

した一定範囲内にあること。② 10 年目の栄養塩濃度および各バイオマスの変動係数（＝標準偏差／平均値）が 0.2 以下であること。

STEP3：計算初期値を STEP2 で計算した 10 年目の平均値に置き換え、DP の流入負荷量を 0.5～2.0 倍（10 段階）にしてさらに 10 年間の計算を行い、最終年次（20 年目）における栄養塩濃度および各バイオマスを計算する。

STEP4：3 種のモデルについて各 100 パターンの結果が得られるまで STEP1～3 の計算を繰り返す。

計算期間である 10 年間は、琵琶湖の平均滞留時間が約 5 年であること、また本モデルによる計算結果が一定程度平衡状態に落ち着くまでに必要となる期間を鑑みて決定した。STEP2 はキャリブレーションによってパラメータセットの採否を決定する段階であるが、①の現況再現性に加えて、実際の環境中ではバイオマスが大きく振動するなど極度に不安定な状況はほとんど生じないことを踏まえ、②の計算結果の安定性も考慮した。変動係数が 0.2 以下というのは、推移が概ね安定しているということの判断に使われる慣用上の数値であり、本研究における前提条件である。採用されたモデルについては、STEP3 で富栄養化・貧栄養化シナリオの解析を行ったのち、栄養塩濃度および各バイオマスの現況再現値と比較したときの変化率の分布をみた。

本研究で設定した各パラメータの幅を Table 2、モデル入力データを Table 3、現況再現の計算初期値および

Table 2 Model parameters and value range.

Category	Name	Variable	Unit	Min	Max	Reference
Phytoplankton	maximum growth rate	G_p	day ⁻¹	1	5	0.32 - 3.9 ³⁰⁾ , 1.19 - 1.4 ³¹⁾ , 0.29 - 1.55 ³²⁾
	elimination rate	e_p	-	0.01	0.1	0.034 - 0.414 ³³⁾
	maximum nutrients uptake rate	ρ_p	gP gC ⁻¹ day ⁻¹	0.01	0.1	this study
	half saturation constant	k_p	gP m ⁻³	0.0005	0.01	this study
	congestion effect constant	β_p	m ³ gC ⁻¹	0.1	1	this study
	respiration rate	r_p	day ⁻¹	0.01	0.2	0.024 - 0.17 ³⁴⁾ , 0.018 - 0.77 ³⁵⁾
	mortality rate	ε_p	day ⁻¹	0.01	0.1	0.015 - 0.22 ³⁰⁾
	deposition rate	d_p	m day ⁻¹	0.05	0.4	0.01 - 3.08 ³⁰⁾ , 0.01 - 1.2 ³⁶⁾
	maximum P:C ratio	$\gamma_{max,p}$	-	0.02	0.03	0.005 - 0.077 ²⁶⁾
	minimum P:C ratio	$\gamma_{min,p}$	-	0.005	0.01	0.005 - 0.077 ²⁶⁾
Zooplankton	maximum predation rate	G_z	day ⁻¹	0.15	0.35	0.013 - 0.55 ³⁴⁾
	assimilation rate	δ_z	-	0.4	0.9	0.4 - 0.85 ³⁰⁾ , 0.017 - 0.748 ³⁷⁾
	half saturation constant	k_z	gC m ⁻³	0.05	0.2	this study
	respiration rate	r_z	day ⁻¹	0.005	0.05	0.001 - 0.3 ³⁸⁾
	mortality rate	ε_z	day ⁻¹	0.005	0.05	this study
	P:C ratio	γ_z	-	0.015	0.035	0.007 - 0.039 ²⁶⁾
Planktivorous Fish	maximum predation rate	G_{f1}	day ⁻¹	0.1	0.3	this study
	assimilation rate	δ_{f1}	-	0.4	0.9	this study
	half saturation constant	k_{f1}	gC m ⁻³	0.05	0.15	this study
	respiration rate	r_{f1}	day ⁻¹	0.002	0.015	0.005 - 0.015 ³⁹⁾
	mortality rate	ε_{f1}	day ⁻¹	0.002	0.01	this study
Piscivorous Fish	P:C ratio	γ_{f1}	-	0.04	0.06	0.034 - 0.091 ⁴⁰⁾
	maximum predation rate	G_{f2}	day ⁻¹	0.1	0.3	this study
	assimilation rate	δ_{f2}	-	0.4	0.9	this study
	half saturation constant	k_{f2}	gC m ⁻³	0.02	0.1	this study
	respiration rate	r_{f2}	day ⁻¹	0.002	0.015	0.005 - 0.015 ³⁹⁾
	mortality rate	ε_{f2}	day ⁻¹	0.001	0.005	this study
	P:C ratio	γ_{f2}	-	0.04	0.06	0.034 - 0.091 ⁴⁰⁾

*converted by authors

Table 3 Model input data.

Name	Variable	Unit	Value	Reference
Volume	V	m^3	27,500,000,000	approximate value
Average Depth	H	m	40	approximate value
Production Layer Depth	H_p	m	10	approximate value
Amount of Outflow Water	V_{out}	$\text{m}^3 \text{ day}^{-1}$	13,700,000	approximate value
Inflow Load of DP	L_{in}	$\text{gP m}^{-3} \text{ day}^{-1}$	404,000	Calculated ⁽⁴¹⁾

Table 4 Initial value and verification value range of NPZFF model for calibration. In the NPZF model, the biomass of piscivorous fish is equal to zero. In the NPZ model, the biomass of piscivorous and planktivorous fish is equal to zero.

Name	Variable	Unit	Initial	Min	Max	Reference
Phytoplankton	M_p	gC m^{-3}	0.2	0.1	0.5	藤原ら ⁽⁴²⁾
Zooplankton	M_z	gC m^{-3}	0.05	0.02	0.15	藤原ら ⁽⁴²⁾
Planktivorous Fish	M_{f1}	gC m^{-3}	0.01	0.001	0.05	this study
Piscivorous Fish	M_{f2}	gC m^{-3}	0.005	0.001	0.05	this study
Nutrients (DP)	C_N	gP m^{-3}	0.004	0.001	0.008	琵琶湖環境科学研究センター(non-public data)

検証範囲を **Table 4** に示す。DP の流入負荷量は、「琵琶湖流域水物質循環モデル」^(24, 41) を用いて 2015 年度を対象として計算した（なお以下で「流入負荷（量）」というときには、とくに断りのない限り DP の負荷量を指すこととする）。

3. 結果

2.2 の STEP2 で示した 2 つの条件を満たす結果が 100 パターン得られるまでに、NPZ モデルでは 6,443 回、NPZF モデルでは 5,842 回、NPZFF モデルでは 135,482 回の現況再現計算が必要であった。採用されなかったモデルは計算結果が安定しない、特定の生物種のバイオマスがほぼゼロになるなどの理由によるものであり、NPZFF モデルではとくに魚食性魚のバイオマスを安定的に維持するのが難しい傾向がみられた。

現況再現で採用された各モデル 100 パターンの結果について、DP 濃度、各栄養段階のバイオマスおよび生産量の平均値を **Fig. 5** (NPZFF モデル) および **Fig. S1** (NPZ および NPZF モデル) に示す。一次生産量については、琵琶湖北湖沖帯で $0.077 \sim 2.2 \text{ gC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ （単位体積あたりに換算すれば $1.9 \times 10^{-3} \sim 5.5 \times 10^{-2} \text{ gC m}^{-3} \text{ day}^{-1}$ ）程度の値が報告されており⁽⁴³⁾、本研究の $4.2 \times 10^{-2} \sim 4.6 \times 10^{-2} \text{ gC m}^{-3} \text{ day}^{-1}$ という値はこの範囲内にあった。転換効率（＝捕食者の生産量／餌生物の生産量）は 5～15% 程度といわれており^(44, 45)、7.4～15.9% という本研究の値と整合的であった。DP 濃度とバイオマスについては観測値等の範囲内にあるモデルのみを選定しているが、生産量や転換効率についてはそのような要件を課していないため、これらが既往文献と整合的であることはモデルの結果が一定信頼できることを意味している。

流入負荷量増減時に各モデルで予測された各バイオマスおよび DP 濃度の変化を **Fig. 6** に示す。植物プランクトンについては、いずれのモデルにおいても流入負荷の増減に概ね比例するようにバイオマスが変化する傾向がみられた。動物プランクトンについては、モデルによる

Fig. 5 Material flow and stock calculated in the NPZFF model. Values represent the average of 100 patterns calibrated. PP: primary production, SP: secondary production, TP: tertiary production, QP: quaternary production, TE: trophic transfer efficiency. Production means a 'gross' (including respiration, mortality etc.) value.

差はあるものの、流入負荷の増加時にはバイオマスが変化せず、減少時にはバイオマスが減少する傾向がみられた。プランクトン食性魚についてはモデル間の差が大きく、NPZF モデルでは流入負荷の増減傾向に一致する形で顕著に反応し、NPZFF モデルでは流入負荷の増加時にはバイオマスが変化せず、減少時にはバイオマスが減少する傾向がみられた。魚食性魚は NPZFF モデルでしか考慮されないが、流入負荷が 1.2 倍となるときはややバイオマスが増加するものの、それ以上の倍率ではむしろ減少する傾向がみられた。流入負荷の減少時にはバイオマスが顕著に減少する傾向がみられ、0.7 倍より減少す

Fig. 6 Variation of each biomass and DP concentration at inflow loads fluctuation. The box-plot diagram shows the distributions of the ratio when comparing the results of 100 patterns of each model with the calibrated values. The horizontal line, the top and the bottom of the box represent the median, the 75th and the 25th percentiles respectively. The vertical lines, the top and the bottom of the line represent the 95th and the 5th percentiles respectively.

るとほぼゼロとなった。DP 濃度についてはモデルによる差が大きく、NPZ モデルや NPZFF モデルでは流入負荷の増減傾向に一致する形で反応したが、NPZF モデルでは濃度変化が小さくなる傾向がみられた。バイオマスの予測結果の幅についてみると、NPZ モデルでは動物プランクトン、NPZF モデルではプランクトン食性魚、NPZFF モデルでは魚食性魚の不確実性が比較的高く、各モデルにおいて栄養段階が上位の生物ほど予測の不確実性が高くなる傾向がみられた。

4. 考察

4.1 予測結果の特徴とその要因

Fretwell⁹⁾ と Oksanen *et al.*¹⁰⁾ の生態系消費仮説によれば、栄養段階の数が偶数であるか奇数であるかによって栄養塩負荷量の増加に伴うバイオマスへの影響は変化

する (Fig. 1)。本研究で琵琶湖を対象とした予測からは必ずしもそのような傾向はみられず、栄養段階の数 (食物連鎖長) や栄養塩負荷の増減の程度によっても異なるというように複雑な変化をもたらすと考えられた。とくに NPZ モデルや NPZFF モデルで生態系消費仮説とは異なる予測結果となり、植物プランクトンが流入負荷の増減に対応する、動物プランクトンや魚食魚は流入負荷が増加しても変化しないなどの傾向がみられた。NPZF モデルは生態系消費仮説に近い結果となったが、魚類については予測の不確実性が大きかった。これらの違いは、本研究で構築したモデルが湖内における栄養塩の循環利用を考慮していることや、生物中の P:C 比とその変化を考慮していることなどに起因すると考えられた。

NPZFF モデルでは、流入負荷が増加するにもかかわらず魚食性魚が減少する傾向がみられた。この要因とし

て、流入負荷の変化に伴いシステムとしての安定性が変化する中で、下位の生物の生産を上位の生物が効果的に利用できていないことが考えられる。NPZFF モデルの現況再現で得られた 100 パターンの結果について、一次生産量と魚食性魚バイオマスの関係を整理した結果を Fig. S2 に示す。両者に有意な相関はなく、一次生産量が多いときでも食物連鎖の課程でその影響が相殺され、魚食性魚バイオマスが多くはならなかった。すなわち、本研究で構築したモデルでは、一次生産量が過度に増えると栄養段階が上位の生物がそれに比して少ない状態でシステムとして安定的な状態になると考えられた。

生態化学量論に基づく生物ごとの戦略の違いが結果にもたらす影響を確認するため、植物プランクトンの増殖にかかる式を Droop 式から、簡易な生態系モデルでよく用いられる Monod 式に変えて同様の計算を行った。Table 1 から変更した数式は以下の通りである。

$$\text{増殖: } G_p = g_p \cdot \frac{C_N}{k_p + C_N} \cdot \exp(-\beta_p \cdot M_p) \cdot \frac{H_p}{H} \cdot M_p \quad (1)$$

$$\text{栄養塩濃度: } \frac{dC_p}{dt} = (G_p - P_p - E_p - R_p - D_p - O_p) \cdot \gamma_p \quad (2)$$

$$\text{栄養塩の吸収: } I_N = G_p \cdot \gamma_p \quad (3)$$

結果を Fig. S3 に示す。流入負荷増減時の DP 濃度とバイオマスの変化傾向は Droop 式で計算した Fig. 6 と類似するが、反応の程度が異なっていた。流入負荷量が増加すると、Droop 式では細胞内リンの増加にしたがって取り込みを制限し、増殖にもブレーキがかかるが、Monod 式では水中リン濃度が高くなるに従って増殖量が増加する。そのため、Monod 式で計算した場合は Droop 式に比べて植物プランクトンのバイオマスが増加しやすくなり、ボトムアップ効果により動物プランクトンや魚類のバイオマスも増加しやすくなったと考えられる。一方で流入負荷量が減少すると、Droop 式では最初は細胞内に蓄積したリンを使って増殖を行いつつ、細胞内リンが減少すると積極的にこれを取り込もうとする。Monod 式では水中リン濃度に依存して増殖量が減少するので、よりダイレクトに各バイオマスの減少につながった。このように、Droop 式では流入負荷の増減に植物プランクトンが適応し、各バイオマスの増加減少量を緩和する働きを持つ一方、Monod 式ではそれが過大、あるいは過小に評価される傾向のあることが分かった。

モデルパラメータの特性と得られる結果の対応関係について把握するため、例として現況再現で採用された NPZFF モデルの 100 パターンの結果について、パラメータとバイオマスの関係を整理した。琵琶湖における主たる漁獲対象はアユやホンモロコなど主に動物プランクトンを捕食する魚類であり、魚食性魚の多くを占めると考えられるオオクチバスは行政の駆除対象となっている。政策的には「水質を改善する（植物プランクトンを減らす）」あるいは「魚類を増加させる」ことが重要であるため、植物プランクトンとプランクトン食性魚のバイオマスが多いとき（上位 25 パターン分）と少ないとき（下位 25 パターン分）を比較して、それぞれで採用されたパラメータの間に有意な差があるかを調べた。結果を Table 5 に示す。植物プランクトンバイオマスの多寡と有意な相関があり、かつ 20% 以上の差がみられたパラメータは、

植物プランクトンの「沈降速度」のみであった。植物プランクトンの形態や物理的な影響がそのバイオマスに強い影響を与える一方で、植物プランクトンの増殖速度や動物プランクトンの捕食圧などのパラメータは抽出されなかった。プランクトン食性魚バイオマスの多寡と有意な相関があり、かつ 20% 以上の差がみられたパラメータは、植物プランクトンの「最大栄養取り込み速度」、プランクトン食性魚の「最大比摂食速度」、魚食性魚の「最大比摂食速度」「呼吸速度」「死亡速度」であった。魚食性魚についてはその捕食圧が減るほどプランクトン食性魚バイオマスが増加するという内容で解釈が容易であるが、その他は単純な機構ではなく、パラメータの値が非線形システムを通じて複雑に影響することが示唆された。

4.2 流入負荷制御による水質保全・魚類生産対策への示唆

流入負荷増減による植物プランクトンバイオマスへの影響が、モデル構造によらず概ね流入負荷に対応していたことは、流入負荷削減対策による植物プランクトンの抑制が効果的であることを示している。一方で、DP 濃度は NPZF モデルでは変化が乏しかったことを考えると、対象とする水域の生態系構造によっては、栄養塩濃度で対策効果を測ることが適切でない場合のあることが示唆される。湖沼では TN（全窒素）や TP（全リン）が生活環境の保全に関する環境基準として設定されているが、流入負荷削減の本来の目的は水中の栄養塩濃度の削減ではなく植物プランクトンの生産抑制であることを再認識し、環境の状態把握や対策の検討を進める必要がある。

魚類への影響はモデル構造による違いが大きいが、NPZFF モデルでは、流入負荷を増やしても魚類が増加しないか、あるいは魚食性魚のみが増加する可能性が示唆された。魚類を増やすことを目的とした安易な栄養塩の添加は、水質は悪化するが魚類は増えないか、あるいは漁獲対象ではない魚種が増えるなど、望まない結果をもたらす可能性があることに留意する必要がある。

モデル構造やパラメータが変われば予測結果が変わるというのは当然の帰結であるが、湖沼の水質・生態系分野ではそれらを一意に定めて確定的な予測を行うことがほとんどである。一方で、予測の不確実性を明示的に扱う試みも広く行われており、中でもモンテカルロ法を用いたアプローチはシステムの応答を確率論的に得られるという利点がある⁴⁶⁾。NPZFF モデルを例として、流入負荷増減時の各バイオマス変化比率（Fig. 6）の標準偏差を Fig. 7 に示す。流入負荷が減少するときの予測値の不確実性は小さく、増加するときの不確実性は大きくなる傾向があり、とりわけ魚食性魚と DP 濃度で顕著であった。このように予測の不確実性を定量的に把握することが可能となり、政策判断の上で重要な情報になると考えられる。

さらに、湖沼生態系モデルの多くは水質予測を目的としているため、栄養段階が上位の生物として動物プランクトンのみを考慮するモデルが多い。本研究では、魚類というコンパートメントを加えることで栄養塩濃度や植物プランクトンバイオマスの予測結果がトップダウン効果により大きく変わる可能性などが示唆された。複数のモデル構造を考慮した上で予測を行うなど、予測の不確実性を考慮に入れて対策を検討することが必要である。

Table 5 Relationship between the parameters and the biomass adopted in the calibration procedure (results of 100 patterns of the NPZFF model). The average values of the parameters were shown for the upper 25 and the lower 25 patterns of the biomass of phytoplankton and planktivorous fish.

Category	Name	Variable	Unit	Phytoplankton				Planktivorous Fish			
				upper 25 (a)	lower 25 (b)	(a-b)/b	t-test	upper 25 (a)	lower 25 (b)	(a-b)/b	t-test
Phytoplankton	maximum growth rate	G_p	day ⁻¹	2.470	2.404	2.7%		2.621	2.388	9.8%	
	elimination rate	e_p	-	0.058	0.060	-3.4%		0.063	0.060	4.8%	
	maximum nutrients uptake rate	ρ_p	gP gC ⁻¹ day ⁻¹	0.044	0.045	-1.7%		0.037	0.050	-26.3%	*
	half saturation constant	k_p	gP m ⁻³	0.006	0.006	-12.4%		0.006	0.006	-1.5%	
	congestion effect constant	β_p	m ³ gC ⁻¹	0.644	0.550	17.2%		0.617	0.569	8.3%	
	respiration rate	r_p	day ⁻¹	0.113	0.115	-1.3%		0.133	0.110	20.6%	
	mortality rate	ε_p	day ⁻¹	0.068	0.055	23.6%		0.063	0.064	-2.0%	
	deposition rate	d_p	m day ⁻¹	0.096	0.255	-62.5%	**	0.161	0.170	-5.2%	
	maximum P:C ratio	$\gamma_{max,p}$	-	0.024	0.025	-3.4%		0.026	0.023	10.0%	**
	minimum P:C ratio	$\gamma_{min,p}$	-	0.008	0.008	-4.3%		0.008	0.008	-3.8%	
Zooplankton	maximum predation rate	G_z	day ⁻¹	0.255	0.262	-2.4%		0.279	0.260	7.4%	
	assimilation rate	δ_z	-	0.622	0.735	-15.4%	**	0.661	0.672	-1.6%	
	half saturation constant	k_z	gC m ⁻³	0.157	0.144	8.4%		0.146	0.144	1.8%	
	respiration rate	r_z	day ⁻¹	0.029	0.024	16.9%		0.025	0.025	-0.6%	
	mortality rate	ε_z	day ⁻¹	0.028	0.022	25.7%		0.026	0.026	-0.8%	
	P:C ratio	γ_z	-	0.023	0.024	-2.8%		0.023	0.027	-12.1%	*
Planktivorous Fish	maximum predation rate	G_{f1}	day ⁻¹	0.238	0.226	5.1%		0.187	0.239	-22.0%	**
	assimilation rate	δ_{f1}	-	0.633	0.714	-11.5%	*	0.662	0.678	-2.4%	
	half saturation constant	k_{f1}	gC m ⁻³	0.103	0.102	0.6%		0.098	0.092	6.0%	
	respiration rate	r_{f1}	day ⁻¹	0.009	0.008	13.2%		0.007	0.010	-26.7%	*
	mortality rate	ε_{f1}	day ⁻¹	0.005	0.006	-5.8%		0.005	0.006	-13.4%	
	P:C ratio	γ_{f1}	-	0.050	0.047	6.1%		0.050	0.049	0.5%	
Piscivorous Fish	maximum predation rate	G_{f2}	day ⁻¹	0.204	0.190	7.1%		0.152	0.200	-23.8%	**
	assimilation rate	δ_{f2}	-	0.658	0.654	0.7%		0.607	0.679	-10.6%	
	half saturation constant	k_{f2}	gC m ⁻³	0.068	0.073	-6.3%		0.076	0.065	16.5%	
	respiration rate	r_{f2}	day ⁻¹	0.008	0.007	1.0%		0.009	0.005	77.6%	**
	mortality rate	ε_{f2}	day ⁻¹	0.003	0.003	-5.0%		0.003	0.002	37.4%	**
	P:C ratio	γ_{f2}	-	0.051	0.050	3.1%		0.053	0.049	8.8%	**

Note: ** p-value < 0.01, * p-value < 0.05

Fig. 7 Standard deviation of each biomass change ratio at inflow loads fluctuation.

5. まとめ

本研究では琵琶湖を対象として、今後の栄養塩負荷の

増減が魚類をはじめとする高次生態系のバイオマス等に与える影響を食物連鎖モデルにより予測した。その際、湖内における栄養塩の循環、および各栄養段階の生物が要求する P:C 比の違いを考慮した。モデル構造を 3 種類考慮し、モンテカルロ法を用いて各モデル 100 パターンのパラメータセットを選定した上で予測を行ったところ、以下の結果が得られた。

- 1) 植物プランクトンについては、いずれのモデルにおいても流入負荷の増減に応じて概ね比例するようにバイオマスが変化する傾向がみられた。
- 2) 動物プランクトンについては、モデルによる差はあるものの、流入負荷の増加時にはバイオマスが変化せず、減少時にはバイオマスが減少する傾向がみられた。
- 3) プランクトン食性魚についてはモデル間の差が大きく、流入負荷の増減傾向に一致するケースと、流入負荷の増加時にバイオマスが変化せず、減少時にバイオマスが減少するケースがみられた。
- 4) 魚食性魚については、流入負荷が大きく増加するときにはバイオマスが減少する傾向がみられ、また流入負荷の減少時にはバイオマスが顕著に減少する傾向がみられた。ただし、流入負荷増加時の

予測幅は大きく、不確実性が高いと考えられた。

- 5) DP 濃度についてはモデル間の差が大きく、流入負荷の増減傾向に一致するケースと、濃度変化が小さくなるケースがみられた。

以上は Fretwell⁹⁾ と Oksanen *et al.*¹⁰⁾ の生態系消費仮説で予測されていたことと異なる点が多くみられたが、この一因として、湖内における栄養塩の循環利用や、生態化学量論に基づく生物ごとの戦略の違いを考慮したことが考えられた。また貧栄養化の対策として、魚類を増やすことを目的とした安易な栄養塩の添加は、水質は悪化するが魚類は増えないか、あるいは漁獲対象ではない魚種が増えるなど、望まない結果をもたらす可能性が示唆された。

謝 辞

本研究は、滋賀県琵琶湖環境科学研究センターの試験研究、および環境省環境研究総合推進費 5-1607「琵琶湖における有機物収支の把握に関する研究」(研究代表者：早川和秀)の援助を受けて行われた。研究の推進にあたっては、滋賀県「琵琶湖における新たな水質管理のあり方懇話会」の委員各位、滋賀県琵琶湖環境科学研究センター職員各位のほか、広島大学山本民次教授、東北大学近藤倫生教授、京都大学生態学研究センター谷内茂雄准教授、(株)環境創生科学研究所の小松英司氏に多くの助言、示唆をいただいた。ここに記して謝意を表する。

付録：補足資料

補足資料は下記より閲覧可能である。

<https://www.jstage.jst.go.jp/browse/jswe/-char/ja/>
(原稿受付 2018 年 12 月 24 日)
(原稿受理 2019 年 4 月 7 日)

参 考 文 献

- 1) Conley, D.J., Paerl, H.W., Howarth, R.W., Boesch, D.F., Seitzinger, S.P., Havens, K.E., Lancelot, C., Likens, G.E., 2009. Controlling eutrophication: nitrogen and phosphorus. *Science* 323(5917), 1014-1015.
- 2) 環境省水・大気環境局, 2017. 平成 28 年度公共用水域水質測定結果. URL: <https://www.env.go.jp/water/suiiki/index.html> (2018 年 12 月時点).
- 3) Stockner, J.G., Rydin, E., Hyenstrand, P., 2000. Cultural oligotrophication: causes and consequences for fisheries resources. *Fisheries* 25(5), 7-14.
- 4) Yamamoto, T., 2003. The Seto Inland Sea—eutrophic or oligotrophic?. *Marine Pollution Bulletin* 47(1-6), 37-42.
- 5) Jeppesen, E., Jensen, J.P., Søndergaard, M., Lauridsen, T.L., 2005. Response of fish and plankton to nutrient loading reduction in eight shallow Danish lakes with special emphasis on seasonal dynamics. *Freshwater Biology* 50(10), 1616-1627.
- 6) 山本民次, 2014. 瀬戸内海の貧栄養化について (再考). *マリンエンジニアリング* 49(4), 496-501.
- 7) 根本桂三, 2016. 瀬戸内海環境保全特別措置法の改正と瀬戸内海環境保全基本計画の変更等について. *水環境学会誌* 39(A) (3), 78-82.
- 8) 加藤裕之, 2016. 能動的な水環境管理の実現に向けて～三巻のバイブルが創る新たな水環境～. *水環境学会誌* 39(A) (3), 87-91.
- 9) Fretwell, S.D., 1977. The regulation of plant communities by the food chains exploiting them. *Perspectives in Biology and Medicine* 20(2), 169-185.
- 10) Oksanen, L., Fretwell, S.D., Arruda, J., Niemela, P., 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist* 118(2), 240-261.
- 11) 山本民次, 川口修, 2011. 貧栄養化によってもたらされる食物連鎖構造の変化. *水環境学会誌* 34(A) (2), 51-53.
- 12) Power, M.E., 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy. *Ecology* 73(3), 733-746.
- 13) Hansson, L.A., 1992. The role of food chain composition and nutrient availability in shaping algal biomass development. *Ecology* 73(1), 241-247.
- 14) Kemp, W.M., Brooks, M.T., Hood, R.R., 2001. Nutrient enrichment, habitat variability and trophic transfer efficiency in simple models of pelagic ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 223, 73-87.
- 15) Rosenzweig, M.L., 1971. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science* 171(3969), 385-387.
- 16) Roy, S., Chattopadhyay, J., 2007. The stability of ecosystems: a brief overview of the paradox of enrichment. *Journal of Biosciences* 32(2), 421-428.
- 17) McQueen, D.J., Johannes, M.R., Post, J.R., Stewart, T.J., Lean, D.R., 1989. Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecological Monographs* 59(3), 289-309.
- 18) Downing, J.A., Plante, C., Lalonde, S., 1990. Fish production correlated with primary productivity, not the morphoedaphic index. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47 (10), 1929-1936.
- 19) Jeppesen, E., Søndergaard, M., Jensen, J.P., Havens, K.E., Anneville, O., Carvalho, L., Coveney, M.F., Deneke, R., Dokulil, M.T., Foy, B., Gerdeaux, D., Hampton, S.E., Hilt, S., Kangur, K., Köhler, J., Lammens, E.H.H.R., Lauridsen, T.L., Manca, M., Miracle, M.R., Moss, B., Nöges, P., Persson, G., Phillips, G., Portielje, R., Romo, S., Schelske, C.L., Straile, D., Tatrai, L., Willen, E., Winder, M., 2005. Lake responses to reduced nutrient loading—an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology* 50(10), 1747-1771.
- 20) Hulot, F.D., Lacroix, G., Loreau, M., 2014. Differential responses of size-based functional groups to bottom-up and top-down perturbations in pelagic food webs: a meta-analysis. *Oikos* 123(11), 1291-1300.
- 21) Lampert, W., Sommer, U., 2007. *Limnology: the ecology of lakes and streams*. Oxford University Press, New York, USA, pp. 254-287.
- 22) 大久保卓也, 2015. 琵琶湖の水質変化と漁獲量の変動. 山本民次, 花里孝幸編著, 海と湖の貧栄養化問題: 水清ければ魚棲まず. 地人書館, 東京, pp. 29-49.
- 23) 琵琶湖総合保全学術委員会, 2010. 「マザーレイク 21 計画 (琵琶湖総合保全整備計画)」第 1 期の評価と第 2 期以後の計画改訂の提言. URL: <http://www.pref.shiga.lg.jp/biwako/ml21/files/gakujutuinkaitaigen.pdf> (2018 年 12 月時点).
- 24) 滋賀県琵琶湖環境科学研究センター, 2016. 第 7 期湖沼水質保全計画に係る将来水質予測シミュレーションについて (最終). URL: <http://www.pref.shiga.lg.jp/d/biwako/kosyoukeikaku.html> (2018 年 12 月時点).
- 25) 滋賀県, 2017. 水産統計. URL: <http://www.pref.shiga.lg.jp/g/suisan/toukei/toukei-text.html> (2018 年 12 月時点).
- 26) 占部城太郎, 1993. 湖沼の栄養バランスと動物プランクトンの生産性. *用水と廃水* 35(1), 37-44.
- 27) Nagare, H., Somiya, I., Fujii, S., 2008. Influence of the Short-Period Disturbance on Phosphorus Concentration in Lake Biwa, Japan. *Proceedings of Taal2007: The 12th World Lake Conference*, 231-236.
- 28) 山本民次, 2005. 栄養塩制限について. *海洋と生物* 27(3), 212-213.
- 29) Komatsu, E., Fukushima, T., Shiraishi, H., 2006. Modeling of P-dynamics and algal growth in a stratified reservoir — mechanisms of P-cycle in water and interaction between overlying water and sediment. *Ecological Modelling* 197(3-4),

- 331-349.
- 30) 宗宮功, 住友恒, 津野洋, 松尾直規, 松岡譲, 1990. 水質予測モデル. 岩佐義朗編著, 湖沼工学. 山海堂, 東京, pp. 299-356.
- 31) Litchman, E., 2000. Growth rates of phytoplankton under fluctuating light. *Freshwater Biology* 44(2), 223-235.
- 32) Butterwick, C., Heaney, S.L., Talling, J.F., 2005. Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae, and its ecological relevance. *Freshwater Biology* 50(2), 291-300.
- 33) Baines, S.B., Pace, M.L., 1991. The production of dissolved organic matter by phytoplankton and its importance to bacteria: patterns across marine and freshwater systems. *Limnology and Oceanography* 36(6), 1078-1090.
- 34) Di Toro, D.M., O'Connor, D.J., Thomann, R.V., 1971. A dynamic model of the phytoplankton population in the Sacramento San Joaquin Delta. *Advances in Chemistry Series* 106, 131-180.
- 35) Roberts, R.D., Zohary, T., 1987. Temperature effects on photosynthetic capacity, respiration, and growth rates of bloom-forming cyanobacteria. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 21(3), 391-399.
- 36) 若林徹哉, 一瀬諭, 山中直, 松岡泰倫, 田中勝美, 1996. 植物プランクトンの沈降速度測定の試みについて. 日本陸水学会近畿支部会第7回研究発表会講演要旨集.
- 37) 田中嘉成, 2009. 生態系機能から湖沼生態系を評価する. 高村典子編著, 生態系再生の新しい視点 湖沼からの提案. 共立出版, 東京, pp. 95-135.
- 38) 池田勉, 1978. 海産動物プランクトンの代謝活性に関する研究 - とくに体サイズとの関係について -. *日本海洋学会誌* 34(4), 173-180.
- 39) 山元憲一, 平野修, 橋本公浩, 高橋正行, 1988. 低酸素下におけるムギツク, ズナガニゴイ, セゼラ, ワタカ, ギギ, ブルーギルの酸素消費量の変化. *水産増殖* 36(2), 127-130.
- 40) 早川和秀, 辻村茂男, 石川俊之, 焦春萌, 石川可奈子, 2011. 湖内水質変動の解析および生態系保全に向けた琵琶湖の生態構造と栄養バランスの把握. 琵琶湖環境科学研究センター研究報告書 6, 58-69.
- 41) 佐藤祐一, 小松英司, 永禮英明, 上原浩, 湯浅岳史, 大久保卓也, 岡本高弘, 金再奎, 2011. 陸域-湖内流動-湖内生態系を結合した琵琶湖流域水物質循環モデルの構築とその検証. *水環境学会誌* 34(9), 125-141.
- 42) 藤原直樹, 一瀬諭, 廣瀬佳則, 古田世子, 池田将平, 大前信輔, 池谷仁里, 2015. プランクトンの季節的遷移から見た水質評価手法の検討. 琵琶湖環境科学研究センター研究報告書 10, 136-161.
- 43) 石川俊之, 2018. (6-5) 一次生産. 滋賀県編, 琵琶湖ハンドブック (三訂版). 滋賀県, pp. 142-143.
- 44) Pauly, D., Christensen, V., 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature* 374(6519), 255-257.
- 45) Barnes, C., Maxwell, D., Reuman, D.C., Jennings, S., 2010. Global patterns in predator-prey size relationships reveal size dependency of trophic transfer efficiency. *Ecology* 91(1), 222-232.
- 46) Fedra, K., Van Straten, G., Beck, M.B., 1981. Uncertainty and arbitrariness in ecosystems modelling: a lake modelling example. *Ecological Modelling* 13(1-2), 87-110.

【論文要旨】

栄養塩の流入負荷の減少による「貧栄養化」の問題が指摘される水域が存在する。本研究では、近年栄養塩負荷の減少に伴って漁獲量の減少がみられる琵琶湖を対象として、今後の栄養塩負荷の増減が魚類をはじめとする高次生態系のバイオマス等に与える影響を食物連鎖モデルにより予測した。構造の異なる3種類のモデルを構築し、各モデルのパラメータセットをモンテカルロ法により100パターン選定した。その結果、植物プランクトンについては、モデル構造によらず栄養塩負荷の増減に概ね比例するようにバイオマスが変化する傾向がみられた。一方で魚類については、モデル間あるいは食性による差が大きく、流入負荷が増加してもバイオマスが減少するケースなどがみられた。予測の不確実性を考慮すれば、琵琶湖の魚類を増やすことを目的とした安易な栄養塩の添加は、水質は悪化するが魚類は増えないなど、望まない結果をもたらす可能性が示唆された。

キーワード：貧栄養化；食物連鎖モデル；生態化学量論；モンテカルロ法；琵琶湖