

汽水湖の生物相：塩分による直接・間接的な生物相の維持

宮本 康¹

Biota in brackish lakes: Maintenance of biota through direct and indirect salinity effects

Yasushi Miyamoto¹

Abstract: Salinity strongly affects biota in brackish lakes not only directly through osmotic pressure, but also indirectly through modifying water chemistry and through biological interactions. These salinity effects are summarized as follows: (1) a direct effect through osmotic pressure: the salinity level in brackish systems limits the biota to a set of organisms that can live under these osmotic pressure condition; (2) indirect effect through water chemistry: salinity often affects aspects of water chemistry such as dissolved oxygen and nutrient content, and these impacts often result in mass extinctions and shifts in the distribution of organisms; (3) indirect effects through biological interactions: biota, affected by the above mechanisms often experience further modifications through biological interactions such as predation and competition. These findings strongly suggests that salinity shifts can trigger rapid and large changes in biota, which result from both direct and indirect processes.

Key words: brackish-lake, direct effect, fauna, flora, indirect effect

緒 言

淡水と海水が混ざり合う汽水域では、淡水とも海とも異なる塩分環境と、特有の生物相が維持されることが広く知られている (Remane and Schlieper, 1971; Cognetti and Maltagliati, 2000). このような、汽水域における特有の生物相と塩分の関係を調べた過去の研究の多くは、「浸透圧の変化」による、塩分の直接的な影響に注目してきた (Hartog, 1967; Remane and Schlieper, 1971; Schallenberg *et al.*, 2003; Floder and Burns, 2004). これらの研究は、汽水域に生育する生き物の個体群動態が塩分の直接的な影響下にあることを示し、汽水域の生物相の維持において塩分の直接的な効果が非常に重要であることを示してきた。

しかし、塩分が生き物に与える影響は、浸透圧を

介した直接的なものばかりではない。近年になり、塩分は生物相に対して間接的な影響も及ぼしうることが注目され始めた。その1つは、塩分が「水質の変化」を導くことで、生物相の変化を引き起こすというものである (図 1)。河川水と海水の混合の程度が弱い潟湖(ラグーン)のような汽水湖では、水中の塩分は湖に密度躍層を作り上げる。そして、湖水の鉛直混合を抑制することで下層の貧酸素化を促し、底質からの栄養塩の溶出を加速させる (Kuwabara, 2001; 三瓶, 2001)。湖水中の塩分の増加が引き起こす貧酸素化、富栄養化といった水質の変化は、生物の大量斃死や分布域の大幅な変化を引き起こすなど、生物相に甚大な影響を与えうることが、近年、環境問題の1つとして認知されるようになった (園田ほか, 1998a; Ishitobi *et al.*, 2000; Yamamuro *et al.*, 2000)。

¹ 京大大学生態学研究所センター Center for Ecological Research, Kyoto University

各 論

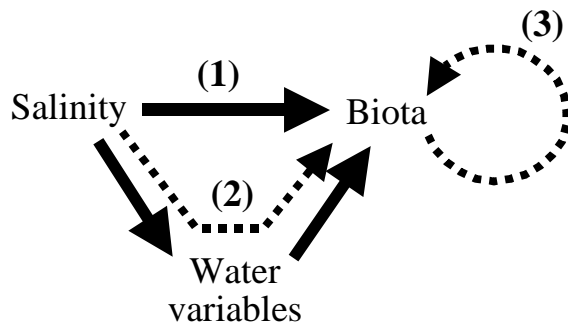


図1. 汽水湖における塩分の直接的・間接的な生物相に対する影響。(1) 浸透圧を介した直接的な影響、(2) 水質を介した間接的な影響、(3) 種間相互作用を介した間接的な影響。

Fig. 1. Schematic representation of direct and indirect salinity effects on biota in brackish lake. (1) direct salinity effect through osmotic pressure; (2) indirect salinity effect through water variables; (3) indirect salinity effect through biological interactions.

そして、もう1つの間接的な塩分の影響は、生物相の変化が「種間関係」を変化させることで、さらなる生物相の変化を引き起こすというものである(図1)。塩分濃度の変化は、上述のように浸透圧の変化と水質の変化を介して生物相に変化を生じさせる。その結果、出現する生き物の組み合わせが変わってしまうため、生き物の間で生じる種間関係までが変わってしまうのである。その実証例が、近年になり汽水湖を対象とした研究から報告されるようになった(Aaser *et al.*, 1995; Jeppesen *et al.*, 1997; Jakobsen *et al.*, 2003)。

塩分が生物相に与える間接的な影響、すなわち、水質の変化を介した効果と種間相互作用の変化を介した効果は、近年になり注目度が高まりつつある。しかしながら、現時点においてその情報が十分に整理されているとは言い難い。そこで本稿は、湖水に含まれる塩分が、生物相に対してどのような直接的・間接的な影響を与えているのかについて、過去の資料を整理することを目的とした。具体的には、以下の3つの塩分の効果について整理を行う(図1参照)。

- 1) 浸透圧の変化を通じた、生物相に対する塩分の直接的な効果
- 2) 水質の変化を通じた、生物相に対する塩分の間接的な効果
- 3) 種間関係の変化を通じた、生物相に対する塩分の間接的な効果

1 浸透圧の変化を通じた塩分の直接的な効果

塩分の変化は、汽水域に棲む生き物の成長や繁殖、死亡に大きな影響を与える(Teschner, 1995; Baillieul *et al.*, 1998; Hall and Burns, 2002 a; b)。これは、塩分の変化が「浸透圧の変化」として、生き物にとって大きなストレスになるためである。このような塩分によるストレスの影響は、汽水域に棲む個々の生物個体群の動態に反映され、さらには汽水域の種組成と種多様性に大きな影響を与える。特に、移動性が小さく、不適な環境から即座に逃れることのできない生き物たちは、このような塩分変化による不利益を被りやすい。ここでは、まず、塩分の変化に応じた生物の種多様性の変化について整理し、次に、塩分の変化に応じた生物相(種組成)の変化を、特に中海—汽水湖水系に生育する移動性の小さい生物群(藻類・ベントス・動物プランクトン)に注目して整理する。

1-1 塩分の変化に応じた種多様性の変化

汽水域は、水中で生活する多くの生き物にとって棲みづらい環境である。その証拠として、海由来の生き物は汽水域で体サイズが低下し(Remane and Schlieper, 1971)、同様に、淡水由来の生き物も汽水域で体サイズが低下する傾向が認められている(Yamamuro, 2000)。これは、生き物たちが淡水とも海水とも異なる汽水環境の下で、浸透圧調節が最も困難になるためである(Kies, 1997; Cognetti and Maltagliati, 2000; Floder and Burns, 2004)。汽水環境の下で、海産の生き物たちは低塩分に対する浸透圧調節に苦しみ、反対に、淡水産の生き物たちは高塩分に対する浸透圧調節に苦しむ。その結果として、汽水域では生育できる生物の種数が減少することが、植物プランクトン(Hartog, 1967)、動物プランクトン(Grindley, 1981; Schallenberg *et al.*, 2003)、マクロベントス(Remane and Schlieper, 1971)など、移動性の小さい生物群の多くで認められている。

出現種の多様性の低下は、淡水と海水の中間の塩分ではなく、むしろ淡水に近い5-7 psuの塩分環境の下で急激に生じる(Remane and Schlieper, 1971)。このように、種多様性の著しい低下を引き起こす塩分は「塩分の閾値(salinity thresholds)」と呼ばれている(Jeppesen *et al.*, 1994; Schallenberg *et al.*, 2003)。淡水に近い塩分環境の下に「塩分の閾値」があることは、多くの生物群で共通しているものの、具体的な閾値は分類群間で違いがあるようである。特に、こ

表 1. 中海・宍道湖水系における塩分の変化に応じた生物相の空間変化
Table 1. Spatial variation of biota along salinity gradient in lake Nakaumi and lake Shinji

Organisms	Distribution range				References
	Lake Shinji	Ohashi river	Lake Nakaumi	Sakai channel	
	Low salinity	←————→		High salinity	
Macroalgae	Freshwater	Blackish	Euryhaline	Marine	秋山, 1977
	species	species	species	species	大野, 1986
Microalgae	Freshwater		Marine and		大谷, 1997
(Phytoplankton)	and brackish		brackish		
	species		species		
Benthos	Brackish fauna		Estuarine fauna		園田ほか, 1998a
(Polychaete)					
Zooplankton	←————→ Copepods dominate				Uye et al., 2001
					大塚, 1999
					大塚ら, 1999

の分野の研究事例が多い動物プランクトンでは、一般的に知られている 5–7 psu の塩分よりも低い範囲に閾値があることが、世界中の動物プランクトン群集に関する知見をまとめた Schallenberg *et al.* (2003) により示されている。

1–2 塩分の変化に応じた藻類相の変化

中海と宍道湖水系では、塩分の変化と生物相の関係を調べた研究は、藻類を対象としたものが特に多い。大型海藻については、日本海から中海、宍道湖、斐伊川へと遡るにつれて、塩分の低下に応じて種組成が変化することが報告されている (秋山, 1977) (表 1)。外洋に面したところは外海性といわれているテングサ属 *Gelidium*, ユカリ *Plocamium telfairiae*

などがみられ、中海には内湾性(広塩性)のアナアオサ *Ulva pertusa*, オゴノリ *Gracilaria verrucosa*, フクロノリ *Gloiopeltis furcata* などがあり、宍道湖の入口までのさらに塩分の低い区域では、汽水性のスジアオノリ *Enteromorpha prolifera*, カヤモノリ *Scytosiphon lomentarius* やシオミドロ *Ectocarpus siliculosus* が出現する (大野, 1986)。

植物プランクトンでは、塩分の高い中海では海産種と汽水種が、中海に較べて塩分の低い宍道湖では汽水種と淡水種が主な構成種となっている (大谷, 1997) (表 1)。中海の植物プランクトンに関しては、水深 1 m の塩分濃度と種組成に対応があり (近藤, 1990), 塩化物イオン濃度が 2,500–3,000 ppm で淡水

種がほとんど姿を消し、内湾型の藻類フロラに変わることが報告されている(秋山, 1982). 塩分濃度の変化に応じた植物プランクトン相の変化は宍道湖でも認められており, 1994年の少雨の夏には, 本来なら中海で赤潮をつくる種が宍道湖で赤潮を形成し, 淡水性緑藻類, 珪藻類はまったく姿を消したことが報告されている(大谷, 2001).

1-3 塩分の変化に応じたベントス相の変化

中海と宍道湖水系において, 藻類に次いで塩分と生物相の関係が知られているのは, 二枚貝と多毛類というマクロベントスの仲間である. 多毛類相については, 塩分の異なる中海と宍道湖の間で種多様性と種構成に違いが認められている(表1). 塩分が常に高い中海では, ヨツバナスピオ *Paraprionospio pinnata* が優占する多様性の高い内湾型の多毛類相が, 反対に, 平均的に塩分が低い宍道湖では, ヤマトスピオ *Prionospio (Minuspio) japonica* が卓越的に優占する多様性の低い汽水型が認められている(園田ほか, 1998a). また, 二枚貝では, 境水道付近から大橋川付近にかけての塩分勾配に沿って, 各種の出現頻度が増えることが報告されている(瀬戸ほか, 1999; 山口, 2001). ムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis* とナミマガシワ *Anomia chinensis* は塩分が比較的高いところに分布が限られ, ホトトギスガイ *Musculista senhousia*, コウロエンカワヒバリガイ *Xenostrobus securis*, マガキ *Crassostrea gigas* は, 中海全域に分布が認められている(山口, 2001).

1-4 塩分の変化に応じた動物プランクトン相の変化

Uye *et al.*, (2000) は, 中海と宍道湖水系を対象とした動物プランクトン群集に関する野外調査を行い, 塩分勾配に応じた種組成の空間的な変化を報告した. この報告により, 宍道湖から境水道にかけての広い範囲で, カイアシ類が卓越的に優占するものの(表1), カイアシ類を構成する種の組成が塩分濃度に応じて変化することが明らかにされた. 塩分が最も低い宍道湖では(平均塩分4 psu), *Sinocalanus tenellus* による単独的な優占が認められ, 次に塩分が低い大橋川では(平均9.9 psu), *Acartina hudsonica*, *Acartina sinjiensis*, *Eurytemora pacifica*, *Oithona davisae* が群集に加わる. 中海と本庄工区では(平均16.4 psu と 21.7 psu), 大橋川で新たに加わった4種の優占度が宍道湖の優占種を上回り, 海に最も近い境水道では(平均24 psu), さらに *Paracalanus spp.* の優占度が増す. 中海と本庄工区におけるカイアシ類の卓越的な優占は, 大塚(1999)と大塚ら(1999)によっても確認されている.

2 水質の変化を通じた塩分の間接的な効果

湖水に含まれる塩分は, 溶存酸素量や栄養塩濃度等の水質に大きな影響を与えている. 塩分が水質に与える影響は, 特に富栄養化が進んだ汽水湖で夏季の高水温期に顕著に表れ, その影響は生物の分布や種構成にまで波及する. ここでは, まず中海を含むさまざまな汽水湖で観察されている水質の変化について整理し, 次にそれに起因する生物相の変化について整理する.

2-1 塩分が水質に与える影響

塩分に起因する水質の変化が顕著に生じるのは, 淡水と海水の混合の程度が弱く, 明瞭な塩分躍層が形成される汽水湖である(汽水域における淡水と海水の混合に関しては, 宇野木(1984), 石飛(2001)を参照). このような汽水湖では, 夏季の高水温期に貧酸素水塊が下層に生じ, 時に「青潮」となって上層にまで姿を表すことが, 国内だけでも, 中海(石飛, 2001; 三瓶, 2001), 網走湖(Mikami *et al.*, 2002), 尾駱沼(Ueda *et al.*, 2000), 浜名湖(Sanukida *et al.*, 1985)等の様々な湖沼で知られている.

青潮は, 下層で生じた貧酸素水塊が, 湧昇により上層に運び上げられることで生じる. 成層した夏季の汽水湖では, 上層の豊富な酸素が下層に供給されないことと, 湖底における有機物の分解の活発化により酸素消費が増加することで, 湖底が貧酸素状態に陥る. その結果, 貧酸素条件下で生じる種々の化学反応を経て(Gunnars and Blomqvist, 1997; 三瓶, 2001; Rozan *et al.*, 2002を参照), リン酸態リンやアンモニア態窒素等の栄養塩が底質より溶出する. そして最終的に, これらの栄養塩に富んだ貧酸素水塊が下層に形成される(Ueda *et al.*, 2000; 三瓶, 2001). この貧酸素水塊が, 強風の吹き続いた後に生じる湧昇により上層に運び上げられて青潮となる(Mikami *et al.*, 2002). 青潮の発生は, 本来なら酸素に富む栄養塩濃度の低い上層水の水質を, 正反対の状態に激変させる. また, 顕著な湧昇が生じない場合には青潮は発生せず, 栄養塩のゆるやかな拡散が下層から上層に対して生じるのみである(Mikami *et al.*, 2002).

一方, 浅い汽水湖, すなわち塩分躍層が形成されるには浅すぎる湖では, 大規模な貧酸素水塊や青潮は発生しないものの, 夏季に湖底からリン酸態リンやアンモニア態窒素等の栄養塩が溶出することで, これらの栄養塩の濃度が増加する傾向がある(Jeppesen *et al.*, 1997; Scheffer, 1998; Rozan *et al.*, 2002). この傾向は, 海水由来の硫酸イオンが原因と

表 2. 汽水湖において塩分が原因となる水質の変化とそれに応じた生物相の変化

Table 2. Changes in water variables caused by salinity, and its consequential biota changes in various brackish lakes

Lake type	Changes in water variables	Changes in biota	Lake	References
Deep lake	Oxygen depletion (due to anoxia)	Benthos extinction	Lake Nakaumi	Yamamuro et al., 2000
			Lake Hamana	Sanukida et al., 1985
		Upward-shift of benthos distribution	Lake Abashiri	園田ほか, 1998b
			Lake Nakaumi	Yamamuro et al., 2000 山口, 2001
		Upward-shift of Zooplankton distribution	Lake Nakaumi	Uye et al., 2000 Harada et al., 1985
	Oxygen depletion (due to blue-tide)	Littoral and pelagic organisms extinction	Lake Nakaumi	Ishitobi et al., 2000
	Nutrient increase	Phytoplankton increase	Lake Abashiri	Mikami et al., 2002
Shallow lake	Nutrient increase	Phytoplankton increase	Danish lakes	Jeppesen et al., 1997 Scheffer, 1998
		Macroalgae increase	Delaware	Timmons and Price, 1996
			Inland Bays	Rozan et al., 2002

なり生じる。底泥に入り込んだ硫酸イオンは、硫酸還元細菌の働きによって硫化水素に還元される(三瓶, 2001; Rozan *et al.*, 2002)。そして、この硫化水素に含まれる硫黄が栄養塩を吸着した鉄と結合することで、栄養塩が水中に放出されるのである(Scheffer, 1998; Rozan *et al.*, 2002)。特に、夏季の高水温期、すなわち硫酸還元細菌の働きが活発になる時期には、上述の一連の反応が加速され、底泥からの栄養塩の溶出が促進される。このような、浅い汽水湖における湖底からの栄養塩の溶出は、特に富栄養化が進んだ湖で観察されている(Jeppesen *et*

al., 1997; Rozan *et al.*, 2002)。

2-2 水質の変化が生物相に与える影響

夏季に水深のある汽水湖で発生する貧酸素水塊や青潮は、様々な生物群に大量斃死を生じさせ、彼らの分布域を変化させる(表2)。一般に、下層に貧酸素水塊が形成されると、そこで生活する生き物の大量死亡が生じ、その結果、多くの生き物で分布域が上層に押し上げられる。このような傾向はベントスに関して特に顕著である。中海の湖底に生育するホトトギスガイの分布は、貧酸素水塊が形成される夏季に、深所に生育する個体が貧酸素水にさらされて

死亡することで分布域が水深2 m以浅に狭められ、反対に、貧酸素水塊が消失する晩秋以降は、2 m以深に分布が広がることが報告されている(Yamamuro *et al.*, 2000) (表2)。また、中海湖心にある観測塔の脚部では、夏季に貧酸素化が生じる水深4–5 m以深には貝類の生息が認められていない(山口, 2001) (表2)。貧酸素水塊の形成に応じたベントスの分布域の変化は、網走湖においても報告がある。1930年代には無酸素層が水深14 m以深に位置し、ベントスの分布も10 m以深まで認められていたが、表層の汽水化が進んだ今日では、無酸素層が水深7 m程度にまで上昇し、それに伴って、ベントスの分布も5 m以深では見られなくなった(園田ほか, 1998b) (表2)。

分布域が貧酸素水塊の強い影響を受けるのはベントスに限られたことではない。中海では、動物プランクトンの分布と水中の溶存酸素量の関係を調べた研究から、彼らの分布が溶存酸素に富む上層のみに限られていることが明らかにされている(Harada *et al.*, 1985) (表2)。

貧酸素水塊が青潮化すると、その影響は上層や沿岸域にまで及ぶことになる。青潮の発生は、沿岸域に生育する底棲の魚類や甲殻類に致命的な影響を与える(表2)。1996年の8月に中海で発生した青潮は、ガザミ *Portunus pelagicus* を代表とする甲殻類と底棲の魚類に大量の死亡をもたらした(Ishitobi *et al.*, 2000)。青潮の発生に起因する上層の生物(魚類)の死亡は、網走湖においても報告がある(Kuwabara, 2001)。

一方、夏季の浅い汽水湖や、深い汽水湖でも湧昇の規模が小さく、大規模な青潮が発生しない場合には、下層から上層に栄養塩が供給されることで、植物プランクトンが増加する(表2)。湧昇の規模が小さい年の網走湖では、貧酸素水塊が形成される春から秋にかけて、下層から上層へ栄養塩が供給されることで、植物プランクトン *Anabaena flos-aquae* のブルームが生じる(Mikami *et al.*, 2002) (表2)。また、デンマークの水深の浅い汽水湖 Lake Ørslevkloster では、塩分濃度が増加した年に、湖水中のリン酸態リン濃度が増加し、それに伴って植物プランクトンが著しく増加する傾向が認められている(Jeppesen *et al.*, 1997; Scheffer, 1998) (表2)。このような湖水中の栄養塩の増加は、硫酸イオンに起因した、高水温期における湖底からの栄養塩の溶出が原因である(Jeppesen *et al.*, 1997; Scheffer, 1998)。

底質から溶出した栄養塩は、表層の植物プランク

トンではなく、底生の大型藻類を増加させる場合もある(表2)。北米太平洋岸の Delaware Inland Bays は水深の浅い汽水湖群である。ここでは、夏季の高水温期に湖底が貧酸素状態に陥ると、そこから栄養塩が溶出することで、大型藻類の現存量が一時的に増加する傾向が認められている(Timmons and Price, 1996; Rozan *et al.*, 2002)。

3 種間相互作用を通じた塩分の間接的な効果

塩分の変化が浸透圧と水質の変化を通して生物相に変化をもたらすことは既に説明した通りだが、このような生物相の変化は、さらなる生物相の変化を引き起こすことがある。なぜなら、湖沼に生育する全ての生き物たちが、食う一食われるの関係に代表される種間相互作用のネットワークに組み込まれているからである。ここでは、塩分の変化が招いた生物相の変化が原因で生じる「種間相互作用を通じた生物相の変化」について整理する。現時点において、中海・宍道湖水系ではこの分野の研究事例が少ないので、国内外の汽水湖を対象に行われた野外調査と野外実験の結果を中心に紹介する。

3-1 動物プランクトン群集の変化を通じた植物プランクトンの増加

汽水湖における塩分濃度の増加は、いくつかの種間相互作用を経て、植物プランクトンを増加させる。その1つは、塩分が増加すると体サイズの小さい動物プランクトンが優占するために、植物プランクトンに対する捕食圧が弱まるというものである(表3)。淡水湖や塩分濃度が非常に低い汽水湖(<2 psu)では、植物プランクトンの天敵である大型のミジンコ類(*Daphnia sp.*)が優占する。ミジンコ類の植物プランクトンに対する捕食圧は非常に強く(Pace, 1984; Carpenter and Kitchell, 1993)、彼らが増加する春には植物プランクトンが大幅に減少するために、湖水の透明度が向上することが広く知られている(Lampert *et al.*, 1986; Hanson and Butler, 1994; Scheffer, 1998)。しかし、ミジンコ類は塩分耐性が小さいため、塩分濃度が増加すると姿を消してしまい、代わりに体サイズの小さいカイアシ類が優占する(Jeppesen *et al.*, 1994; Moss, 1994; Schallenberg *et al.*, 2003)。その結果、植物プランクトンに対する捕食圧が低下するのである。デンマークの汽水湖 Lake Ørslevkloster では、塩分濃度が低下する年に動物プランクトン群集の中でミジンコ類が優占すること、そして、その折に植物プランクトンが減少することが観察されている(Jeppesen *et al.*, 1997; Scheffer,

表 3. 汽水湖において種間相互作用が原因となる生物相の変化
Table 3. Changes in biota caused by biological interactions in various brackish lakes

Causal changes in biota	Changes in biological interactions	Consequential changes in biota	Lakes	References
Large zooplankton decrease	Grazing pressure decrease	Phytoplankton increase	Danish lakes	Jeppesen et al., 1994
Planktivorous fish increase	Grazing pressure decrease (due to trophic cascade)	Phytoplankton increase	Danish lakes	Jeppesen et al., 1997 Jakobsen et al., 2003
Mysid increase	Grazing pressure decrease (due to trophic cascade)	Phytoplankton increase	Danish lakes	Aaser et al., 1995
Phytoplankton increase	Competition for light becomes severe	Macrophyte decrease	British lakes	Irvine et al., 1993 Moss, 1994
Phytoplankton decrease	Competition for light becomes less severe	Photosynthetic bacteria increase	Lake Abashiri	Mikami et al., 2002

1998) (表 3). 中海と本庄工区でも体サイズの小さいカイアシ類 (*Oithona davisae*) が優占することより (大塚, 1999; 大塚ほか, 1999), 中海水系では, 植物プランクトンに対する動物プランクトンの捕食圧は弱いことが予想される. この予想を裏付けるように, 1997 年 12 月の本庄工区湖心において動物プランクトンの密度が著しく増大した折に, クロロフィル a 量の著しい低下は認められなかった (大谷ら, 1999).

3-2 栄養カスケードを通じた植物プランクトンの増加

植物プランクトンを増加させるもう 1 つの種間相互作用は少し複雑である. それは, 塩分が増加すると, 動物プランクトンを食べる生き物が増えるために植物プランクトンが増えるという, 3 段階の相互作用である (図 2; 表 3). これは「栄養カスケード (trophic cascade)」と呼ばれる種間相互作用で, 水域

の生態系で一般的に見られるものである (Brett and Goldman, 1996; 1997; 宮下・野田, 2003). 塩分濃度の増加に応じたプランクトン食魚 (トゲウオ類: *Gasterosteus aculeatus*) の増加と, それに応じた植物プランクトンの増加は, デンマークの湖沼を対象とした野外調査と野外実験の結果から明らかにされている (Jeppesen et al., 1997; Jakobsen et al., 2003) (表 3). 中海でも, コノシロ *Konosirus punctatus* やサヨリ *Hyporhamphus sajori*, サツパ *Sardinella zunasi* などのプランクトン食魚が外海より侵入する春から秋に動物プランクトンの密度が低くなること (Uye et al., 2000), 過去 30 年の間にプランクトン食魚が増加し, それに応じて植物プランクトンが増えたことから (Ishitobi et al., 2000), 栄養カスケードが生じている可能性が考えられる. ただし, この可能性は, 中海に優占する小型の動物プランクトンは植物プランクトンの現存量に大きな影響を与えないとする上記の

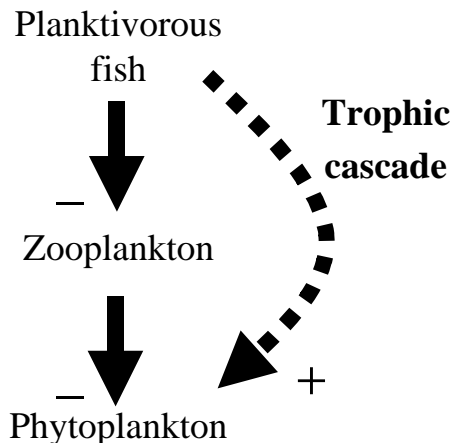


図2. 汽水湖における栄養カスケードの一例
Fig. 2. An example of trophic cascade in brackish lake.

予測と矛盾する。この矛盾の解消，すなわち中海における栄養カスケードの有効性を検討するためには，動物プランクトンと植物プランクトンの量的関係に関する情報が必要である。

栄養カスケードを通じて植物プランクトンを増加させる生き物は魚類だけではない。中海でもよく見られるアミの仲間(*Neomysis integer*)も，動物プランクトンを捕食することで植物プランクトンを増加させることが，欧州の汽水湖を対象とした野外実験と室内実験の結果から明らかにされた(Aaser *et al.*, 1995) (表3)。アミ類は世界中の様々な水域で動物プランクトンの種組成や現存量に影響を与えていることから(Hanazato and Yasuno, 1998; Hansson *et al.*, 1990; Irvine *et al.*, 1995; Moss *et al.*, 1996)，彼らが植物プランクトンに与える影響は，普遍的に生じていることが予想される。

ただし，アミ類の植物プランクトンに対する正の影響は，単なる栄養カスケードを通じた効果だけではなさそうである。彼らの排泄物や分泌物が水中の全リン濃度を増加させることが，野外実験の結果より明らかにされている(Aaser *et al.*, 1995)。したがって，アミ類は栄養カスケードだけではなく，栄養塩の供給も介して，植物プランクトンを増加させていると考えられる。

3-3 植物プランクトンの増加による水中植生の減少

上記のような，塩分の増加に応じた植物プランクトンの増加は，汽水湖の沿岸域において水生植物を減少させることがある。なぜなら，植物プランクトンの増加は湖水の透明度を低下させ，水生植物が利用できる光の量を低下させるからである。イギリスの汽水湖では，塩分が増加する年には植物プランク

トンも増加し，透明度が低下した結果，水生植物が減少した事例が報告されている(Bales *et al.*, 1993; Irvine *et al.*, 1993; Moss, 1994) (表3)。中海でも透明度の低下に応じた沿岸藻場の減少が認められることから(宮本，未発表)，植物プランクトンを介した，塩分の変化に応じた藻場の規模の変化が生じている可能性が考えられる。

3-4 植物プランクトンの減少による光合成バクテリアの増加

ここまでで紹介した事例とは反対に，汽水湖における塩分の増加が植物プランクトンを著しく減少させ，その波及効果が他の生物に及ぶ場合がある。それは，青潮が引き起こす急激な塩分の増加が植物プランクトンを激減させ，下層の光合成バクテリアを著しく増加させるというものである(表3)。1986年以前の網走湖では，毎年のように夏になると植物プランクトン *Anabaena flos-aquae* によるブルーム(アオコ)が生じていた。しかし，1987年より青潮が発生するようになると，アオコの発生はなくなり，代わりに，湖底付近の貧酸素層の最上部に光合成バクテリア(*Chlorobium* sp.) の高密度なマットが形成されるようになった(表3)。この一連の出来事は，青潮がもたらした高い塩分が植物プランクトン *Anabaena* を激減させたことで透明度が改善され，光が貧酸素層の最上部まで届くようになったことが原因であると考えられている(Mikami *et al.*, 2002)。なお，光合成バクテリアが高密度なマットを形成すると，その状態がしばらく続くようである。なぜなら，バクテリアのマットは，下層から上層への栄養塩の供給を遮断することで植物プランクトンのバイオマスを低下させ，自らにとっての光条件を良好に保つからである(Mikami *et al.*, 2002)。

ま と め

本稿は，湖水に含まれる塩分が浸透圧による直接的な効果だけではなく，水質と種間相互作用を介した間接的な効果を通じて汽水湖の生物相に大きな影響を与えていることを，過去の研究成果に基づいて整理した(図1)。塩分の変化がこのような複雑な経路を経て生物相に著しい変化をもたらすことは，1980年代の後半から欧州で行われた一連の研究により指摘され始めた(Moss *et al.*, 1991; Bales *et al.*, 1993; Irvine *et al.*, 1993; Jeppessen *et al.*, 1994; 1997)。そして今日では，塩分の増加が本稿で紹介した様々な直接・間接効果を引き起こすことで，生物相に大

きな変化を生じさせる「スイッチメカニズム」であることが認識されるようになった (Moss, 1994)。

しかし、「スイッチメカニズム」としての塩分の効果は、その全貌が明らかにされたわけではない。浸透圧を介した直接的な効果と水質を介した間接的な効果は、中海や宍道湖水系を含めて報告例が豊富に存在することは本稿で紹介した通りだが、種間相互作用を介した間接的な塩分の効果は、現時点においても研究例が少ないと言える。しかし、この事実は種間相互作用を介した間接的な塩分の効果が、汽水湖の生物相の維持に重要でないことを意味するものではない。事実、種間相互作用を介した間接的な塩分の効果の重要性は、この効果に注目した研究の中だけではなく (Aaser *et al.*, 1995; Jeppesen *et al.*, 1997; Jakobsen *et al.*, 2003), 塩分の直接効果に注目した研究の中でも指摘されている (Schallenberg *et al.*, 2003; Flöder and Burns, 2004)。汽水湖の生物相と塩分の関わりについての理解を深める上で、今後、この方面の知見のさらなる蓄積が必要になるとと思われる。

引用文献

- Aaser, H. F., Jeppesen, E and Sondergaard, M. (1995) Seasonal dynamics of the mysid *Neomysis integer* and its predation on the copepod *Eurytemora affinis* in a shallow hypertrophic brackish lake. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 127: 47-56.
- 秋山優 (1977) 宍道湖のプランクトンおよび淡水藻の発生予察に関する調査。中海・宍道湖の水質保全に関する調査報告 (3報)。島根県。pp. 25-72.
- 秋山優 (1982) 中海・宍道湖の藻類。遺伝, 36: 90-94.
- Baillieul, M. and De Wachter, B. and Blust, R. (1998) Effect of salinity on the swimming velocity of the water flea *Daphnia magna*. *Physiol. Zool.*, 71: 703-707.
- Bales, M., Moss, B., Phillips, G., Irvine, K. and Stansfield, J. (1993) The changing ecosystem of a shallow, brackish lake, Hickling Broad, Norfolk, U.K. II. Long-term trends in water chemistry and ecology and their implications for restoration of the lake. *Freshwater Biol.*, 29: 141-165.
- Brett, M. T. and Goldman, C. R. (1997) Consumer versus resource control in freshwater pelagic food webs. *Science*, 275: 384-386.
- Brett, M. T. and Goldman, C. R. (1996) A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 93: 7723-7726.
- Carpenter, S. R. and Kitchell, J. F. (1993) *The trophic cascade in lakes*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 385 p.
- Cognetti, G. and Maltagliati, F. (2000) Biodiversity and adaptive mechanisms in brackish water fauna. *Mar. Poll. Bull.*, 40: 7-14.
- Flöder, S. and Burns, C. W. (2004) Phytoplankton diversity of shallow tidal lakes: influence of periodic salinity changes on diversity and species number of a natural assemblage. *J. Phycol.*, 40: 54-61.
- Grindley, J. R. (1981) Estuarine plankton. In: *Estuarine ecology with particular reference to southern Africa*. (ed.) Day, J. H. AA Balkema, Rottwrdam.
- Gunnars, A. and Blomqvist, S. (1997) Phosphate exchange across the sediment-water interface when shifting from anoxic to oxic conditions: An experimental comparison of freshwater and brackish-marine systems. *Biogeochemistry*, 37: 203-226.
- Hall, C. J. and Burns, C. W. (2002a) Mortality and growth responses of *Daphnia carinata* to increases in temperature and salinity. *Freshwat. Biol.*, 47: 451-458.
- Hall, C. J. and Burns, C. W. (2002b) Effects of temperature and salinity on the survival and egg production of *Gladioferens pectinatus* Brady (Copepodas: Calanoida). *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, 55: 557-564.
- Hanazato, T. and Yasuno, M. (1988) Impact of predation of *Neomysis intermedia* on a zooplankton community in Lake Kasumigaura. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 23: 2092-2098.
- Hanson, M. A. and Butler, M. G. (1994) Responses of plankton, turbidity, and macrophytes to biomanipulation in a shallow prairie lake. *Hydrobiologia*, 200/201: 317-328.
- Hansson, S., Larsson, U. and Johansson, S. (1990) Selective predation by herring and mysids and zooplankton community structure in a Baltic sea coastal area. *J. Plankton Res.*, 12: 1099-1116.
- Harada, E., Nishino, M. and Narita, T. (1985) A particle plankton sampler and summer vertical structure of zooplankton revealed using it in shallow brackish waters, lake Shinji-ko and Lake Nakaumi. *Physiol. Ecol. Jpn.*, 22: 37-57.
- Hartog, C. D. (1967) Brackish water as an environment for algae. *Blumea*, 15: 31-43.
- Irvine, K., Moss, B., Bales, M. and Snook, D. (1993) The

- changing ecosystem of a shallow, brackish lake, Hickling Broad, Norfolk, UK I. Trophic relationships with special reference to the role of *Neomysis integer*. *Freshwater Biol.*, 29: 119-39.
- Irvine, K., Snook, D. and Moss, B. (1995) Life histories of *Neomysis integer*, and its copepod prey, *Eurytemora affinis*, in an eutrophic and brackish shallow lake. *Hydrobiologia*, 304: 59-76.
- 石飛裕 (2001) 汽水湖の物理特性—水塊の動き. In: 汽水湖の科学. (編)高安克己. pp. 10-18. たたら書房, 米子.
- Ishitobi, Y., Hiratsuka, J., Kuwabara, H. and Yamamuro, M. (2000) Comparison of fish fauna in three areas of adjacent eutrophic estuarine lagoons with different salinities. *J. Mar. Syst.*, 26: 171-181.
- Jakobsen, T. S., Hansen, P. B., Jeppesen, E., Grønkjær, P. and Søndergaard, M. (2003) Impact of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* on zooplankton and chl a in shallow, eutrophic, brackish lakes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 262: 277-284.
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Kanstrup, E., Petersen, B., Eriksen, R. B., Hammershøj, M., Mortensen, E., Jensen, J. P. and Have, A. (1994) Does the impact of nutrients on the biological structure and function of brackish and freshwater lakes differ? *Hydrobiologia* 275/276: 15-30.
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., Jensen, J. P., Kanstrup E. and Petersen B. (1997) Macrophytes and turbidity in brackish lakes with special emphasis on the role of top-down control. In: *The structuring role of submerged macrophytes in lakes.* (ed.) Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard M. and Kristoffersen, K. pp. 369-377. Springer Verlag, New York.
- Kies, L. (1997) Distribution, biomass and production of planktonic and benthic algae in the Elbe Estuary. *Limnologia*, 289: 57-64.
- Kuwabara, R. (2001) Long-term changes in the aquatic biota of Lake Abashiri, a meromictic lake in northeastern Hokkaido, Japan. *Lakes and Reservoirs: Res. And Manag.*, 6: 175-181.
- 近藤邦男 (1990) 中海における植物プランクトンの出現を支配する環境要因. 国際シンポジウム'90. 汽水湖その豊かな生態系を求めて. 報告集 pp. 19-28.
- Lampert, W., Fleckner, W., Rai, H. and Taylor, B. E. (1986) Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study on the spring clear-water phase. *Limnol. Oceanogr.*, 31: 478-490.
- Mikami, H., Hino, S., Sakata, K. and Arisue, J. (2002) Variations in environmental factors and their effects on biological characteristics of meromictic Lake Abashiri. *Limnology*, 3: 97-105.
- 宮下直・野田隆史 (2003) 群集生態学. 東京大学出版会, 東京, 187 p.
- Moss, B., Stansfield, J. and Irvine, K. (1991) Development of daphnid communities in diatom-dominated and cyanophyte-dominated lakes and their relevance to lake restoration by biomanipulation. *J. Appl. Ecol.*, 28: 586-602.
- Moss, B. (1994) Brackish and freshwater shallow lakes—different systems or variations on the same theme? *Hydrobiologia*, 275-276: 1-14.
- Moss, B., Stansfield, J., Irvine, K., Perrow, M. and Phillips, G. (1996) Progressive restoration of a shallow lake: A twelve-year experiment in isolation, sediment removal and biomanipulation. *J. Appl. Ecol.*, 33: 71-86.
- 大谷修司 (2000) 宍道湖・中海水系の藻類. In: 汽水湖の科学. (編)高安克己. pp. 48-55. たたら書房, 米子.
- 大谷修司 (1997) 宍道湖・中海水系の植物プランクトンの種類組成と経年変化. *沿岸海洋研究*, 35: 35-47.
- 大谷修司・清家泰・奥村稔・相崎守弘 (1999) 中海本庄工区における植物プランクトンの種類組成と現存量の季節変化. *LAGUNA*, 6: 63-71.
- 大野正夫 (1986) 汽水湖の藻類の生態. In: 藻類の生態. (編) 秋山優・有賀祐勝・坂本充・横浜康継. pp. 347-370. 内田老鶴圃, 東京.
- Pace, M. L. (1984) Zooplankton community structure, but not biomass, influences the phosphorus-chlorophyll a relationship. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, 41: 1089-1096.
- Remane, A. and Schlieper, C. (1971) *Biology of Brackish Water.* Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, p.372.
- Rozan, T. F., Taillefert, M., Trouwborst, R. E., Glazer, B. T., Ma, S., Herszage, J., Valdes, L. M., Price, K. S. and Luther III, G. W. (2002) Iron-sulfur-phosphorus cycling in the sediments of a shallow coastal bay: Implications for sediment nutrient release and benthic macroalgal blooms. *Limnol. Oceanogr.*, 47: 1346-1354.

- Sanukida, S., Okamoto, H. and Hitomi, M. (1985) Bottom environments causing the extinction of macrobenthic fauna in the stagnant period in Lake Hamana on the Pacific coast of Central Japan. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 50: 1407-1417.
- 三瓶良和 (2001) 汽水湖の底質特性－“ヘドロ”と湖底環境－. In: 汽水湖の科学. (編)高安克己. pp. 38-47. たたら書房, 米子.
- Schallenberg, M., Hall, C. J. and Burns, C. W. (2003) Consequences of climate-induced salinity increases on zooplankton abundance and diversity in coastal lakes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 251:181-189.
- Scheffer, M. (1998) *Ecology of Shallow lakes*. Chapman and Hall, London, UK, 357 p.
- 園田武・中尾繁・中村幹雄・高安克己 (1998a) 宍道湖・中海・神西湖の多毛類相. *LAGUNA*, 5: 101-108.
- 園田武・中尾繁・高安克己・川尻敏文・坂崎繁樹 (1998b) 網走湖のベントス相. *LAGUNA*, 5: 117-122.
- Teschner, M. (1995) Effects of salinity on the life history and fitness of *Daphnia magna*: variability within and between populations. *Hydrobiologia*, 307: 33-41.
- Timmons, M. and Price, K. S. (1996) The macroalgae and associated fauna of Rehoboth and Indian River Bays in Delaware. *Bot. Mar.*, 39: 231-238.
- Ueda S., Kawabata, H., Hasegawa, H. and Kondo, K. (2000) Characteristics of fluctuations in salinity and water quality in brackish Lake Obuchi. *Limnology*, 1: 57-62.
- Uye, S., Shimazu, T., Yamamuro, M., Ishitobi, Y. and Kamiya, H. (2000) Geographical and seasonal variations in mesozooplankton abundance and biomass in relation to environmental parameters in Lake Shinji-Ohashi River-Lake Nakaumi brackish-water system, Japan. *J. Mar. Syst.*, 26: 193-207.
- 宇野木早苗 (1984) 内湾の物理環境. In: 内湾の環境科学 (上), p.63-162, 培風館, 東京.
- 山口啓子 (2001) 汽水湖のベントス. In: 汽水湖の科学. (編)高安克己. pp. 65-75. たたら書房, 米子.
- Yamamuro, M. (2000) Abundance and size distribution of sublittoral meiobenthos along estuarine salinity gradients. *J. Mar. Syst.*, 26: 135-143.
- Yamamuro, M., Hiratsuka, J. and Ishitobi, Y. (2000) Seasonal change in a filter-feeding bivalve *Musculista senhousia* population of a eutrophic estuarine lagoon. *J. Mar. Syst.*, 26: 117-126.