

琵琶湖深湖底の貧酸素化における 底生生物と環境要因の関係解明

滋賀県琵琶湖環境科学研究センター 石川 可奈子

井上 栄壮

蔡 吉

1. はじめに

近年、気候変動の影響により湖沼の水温上昇や水柱の成層強化が進行し、深水域における溶存酸素濃度の低下（貧酸素化）が世界各地の湖沼で報告されている。琵琶湖においても同様の傾向が確認されており、特に北湖深湖底では底層水温の上昇とともに貧酸素化の進行およびその発生範囲の拡大が問題となっている。深水域の酸素環境は底生生物の生息や生態系に直接的な影響を及ぼす重要な要因であり、その変化は湖沼生態系の健全性を評価するうえで重要な指標となる。

こうした状況を踏まえ、底層溶存酸素量（底層 D0）は 2016 年に生活環境項目の水質環境基準として位置付けられ、魚介類や底生生物の生息環境を直接評価できる指標として管理の対象となった。さらに 2021 年には、琵琶湖および東京湾において底層 D0 の水域類型指定が全国で初めて実施され、琵琶湖では北湖第一湖盆を含む深水域において底生生物の生息環境保全を目標とした基準値の設定が行われている（岡本ほか, 2024）。この類型指定では、琵琶湖の深湖底は、イサザなど底層を利用する生物の生息環境の保全を念頭に、既往の実験的・経験的知見を踏まえ、D0 2 mg/L を下回ると生息に影響が生じる可能性がある水準として基準値の目安の一つとしている。

一方、琵琶湖深湖底の底生生物群集については、長期的な変化を対象とした研究は必ずしも多くない。大高ほか (2021) は、1992 年から 2019 年までの長期観測データを整理し、北湖深底部（50～90 m）における大型底生無脊椎動物群集の経年変化を報告している。その結果、深湖底の底生動物群集は貧毛類（特にイトミミズ *Tubifex tubifex* やエラミミズ *Branchiura sowerbyi*）が優占しており、総密度および総現存量には調査期間を通じて明瞭な増減傾向は認められなかった。また、底生動物の密度や現存量は水深の深い地点ほど低い傾向を示し、湖底直上水の溶存酸素濃度も同様に低いことから、底層の酸素環境が底生動物の分布や現存量に影響を及ぼしている可能性が示唆されている。しかしながら、同時期の溶存酸素濃度と底生動物群集量との間には明確な相関は確認されておらず、深湖底における底生生物群集の変動と環境要因との関係については十分に解明されているとは言い難い。

また、深湖底における貧酸素化は単なる水質悪化として捉えるべき現象ではなく、生物群集構造や生態系機能の変化を伴う生態系レベルの変化として理解する必要がある。したがって、底層 D0 の管理目標を科学的に検討するためには、底生生物群集の長期変化と環境要因の関係を統合的に解析し、生態系の視点から評価することが重要である。しかしながら、第一湖盆における底生生物群集の長期変動と環境要因との関係を統合的かつ定量的に解析した研究は依然として限られており、底層 D0 基準の科学的根拠を補強するための知見は十分とは言えない。

そこで本研究では、琵琶湖環境科学研究センターが長年にわたり蓄積してきた長期観測データを用い、琵琶湖北湖第一湖盆（水深約 90 m）における底生生物群集の変動と環境要因（水温、溶存酸素、クロロフィル等）との関係を統合的に解析することを目的とする。具体的には、時系列解析および多変量解析を用いて群集構造の長期変化を明らかにするとともに、近年進行している深湖底の温暖化および貧酸素化が底生生物群集に与える影響を定量的に評価する。これにより、深湖底における貧酸素化の生態系影響に関する理解を深めるとともに、底層 DO 環境基準の科学的根拠の検証および今後の水質管理目標の検討に資する知見を提供することを目指す。

2.1 調査方法

2012 年から 2025 年にかけて 1 から 2 ヶ月の調査頻度で、琵琶湖北湖（水深約 50m～90m）の 5 地点において ROV を用いた底生生物調査を実施した（図 1）。本研究で扱う環境要因（底層水温、底層 DO、カラム平均クロロフィル）は多項目水質計（JFE アドバンテック社製 AAQ）により鉛直プロファイルを同時観測した。

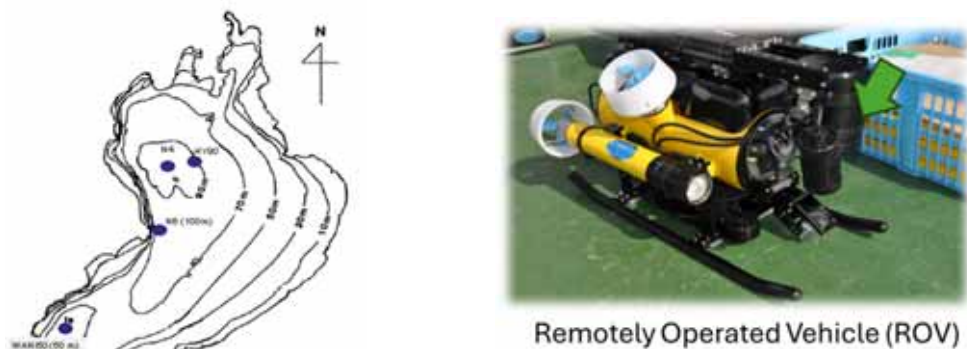


図 1 ROV による底生生物調査地点（左）と調査に使用した ROV（右）

2.2 解析手法

本研究では、温暖化および貧酸素化の影響が顕著に現れている琵琶湖北湖第一湖盆（水深約 90 m）における長期観測データを対象とし、時系列解析を行った。まず、観測間隔が不均一なデータを月 1 回の時系列データとして統一するため、欠損値を線形補間した。その上で、季節変動の影響を除去し長期的な変動傾向を抽出することを目的として、Python のパッケージを用いた STL 分解（Seasonal-Trend decomposition + LOESS）を適用し、トレンド成分を抽出した。

次に、得られた各変数のトレンド成分に対して標準化処理を施した後、動的主成分分析（Dynamic PCA）を用いて底生生物群集構造の時間的変化を統合的に評価した。これにより、群集構造の変動パターンおよびその支配的要因を把握した。

さらに、主成分スコアの時系列変化に対して区分線形回帰（Piecewise Linear Regression）を適用し、群集構造が大きく変化した転換点（レジームシフト）の時期を定量的に検出した。

加えて、環境要因と底生生物との因果関係を検討するため、経験的動的モデリング (Empirical Dynamic Modeling) に基づく収束交差写像 (Convergent Cross Mapping: CCM) を適用し、各変数間の非線形かつ時間遅れを伴う因果関係を評価した。

3.1 長期環境および底生生物の変動

結果 (1) 長期環境および底生生物の変動

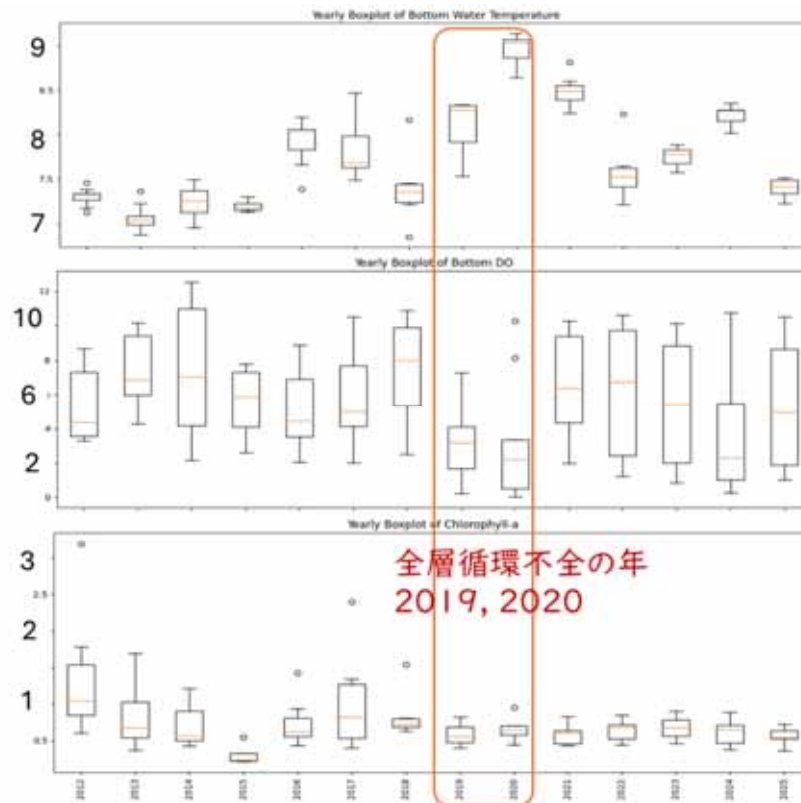


図 2 環境項目の年変動

上段：底層水温（水深 90m）、中段：底層 DO（水深 90m）、
下段：水中カラム平均 Chl-a 濃度（水深 90m）

底層水温は解析期間を通じて上昇傾向を示し、約 13 年間でおおよそ $+1.1^{\circ}\text{C}$ の長期的な上昇が確認された (図 2-上)。特に 2016 年以降は 8°C を超える年が増加しており、深湖底においても温暖化の影響が継続的に進行していることが示唆された。

一方、底層溶存酸素量 (DO) は 2019~2020 年に顕著な低下が認められた (図 2-中)。この期間は全層循環が十分に起こらなかった年に相当し、底層への酸素供給が著しく制限された結果と考えられる。2021 年以降は一時的な回復が見られるものの、最低値は以前の期間と比較して低く、深湖底では貧酸素状態が毎年のように生じていることが示された。

鉛直平均クロロフィル a 濃度は、観測初期 (2012~2015 年) にかけて低下した後、 $0.5 \sim 0.7 \mu\text{g L}^{-1}$ 程度の範囲で比較的安定した状態で推移した (図 2-下)。2017 年前後には一時的な増加が見られるものの、その後は大きな年変動は認められず、湖全体の基礎生産量は近年大きく変化していないことが示唆された。

以上の結果から、深湖底では水温上昇とそれに伴う酸素環境の悪化が進行している一方、一次生産の大きな増加は確認されていないことが明らかとなった。特に 2019～2020 年の全層循環不全は底層 DO の急激な低下を引き起こし、深湖底の生息環境を大きく変化させた可能性が危惧された。

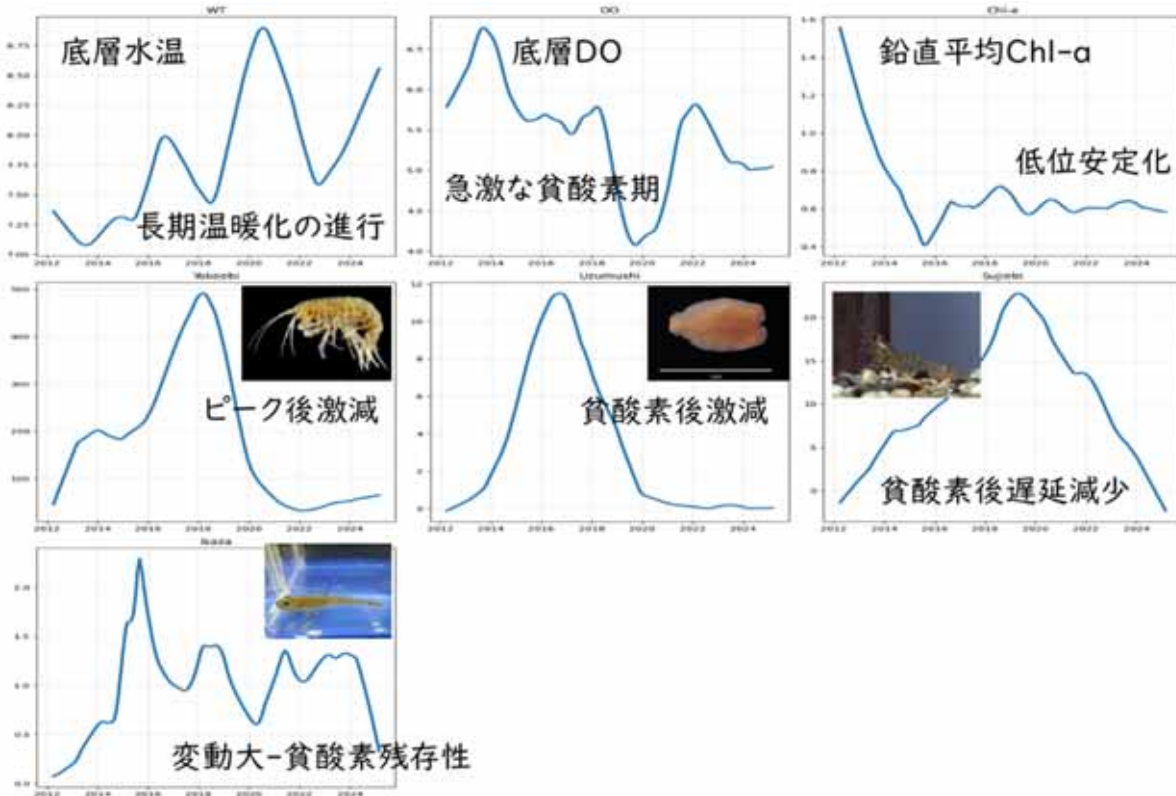


図 2 環境要因および底生生物 4 種のトレンド成分の変化

2012 年から 2025 年までの長期観測データを STL 分解して抽出されたトレンド成分のみで変化を見ると、琵琶湖深湖底の環境要因および底生生物群集には明瞭な長期変化が認められた (図 3)。底層水温 (WT) は観測期間を通じて上昇傾向を示し、年変動を伴いながらも全体として段階的に増加した。特に 2017 年以降には 8℃を超える年が多くなり、深湖底において長期的な温暖化トレンドがこの図においても確認された。

底層溶存酸素 (DO) は 2010 年代前半には比較的高い値で推移していたが、2019～2020 年にかけて急激な低下が観測された。この期間は観測期間中で最も低い水準となった。その後 2021 年以降は一部回復がみられるものの、2010 年代前半と比較すると低い水準で推移する傾向が認められた。

鉛直平均クロロフィル a 濃度 (Chl-a) は観測初期の 2012～2013 年に比較的高い値を示した後、2015 年前後まで低下し、その後は概ね 0.5-0.7 $\mu\text{g L}^{-1}$ の範囲で推移した。2016 年以降は大きな長期的増減は認められず、比較的安定した低位状態が継続しており、図 2 の結果と同様の変動が確認された。

底生生物の個体数変動には種間で異なる応答が認められた。アナンデールヨコエビ (*Jesogammarus annandalei*) は 2017～2018 年頃に最大値を示した後、2019 年以降急激に減少し、観測後半では低密度状態が続いた。ピワオオウズムシ (*Bdellocephala annandalei*)

は2016～2017年頃に一時的に増加したものの、その後急速に減少し、2020年以降はほとんど観測されなくなった。スジエビ (*Palaemon paucidens*) は2018～2019年頃に最大値を示した後、2020年以降に減少傾向を示した。一方、イサザ (*Gymnogobius isaza*) は観測期間を通じて比較的大きな年変動を示したが、他種と比較して個体数の消失は認められず、低密度ながら継続して出現した。

3.2 多変量解析による群集構造変化

STL分解により抽出した長期トレンドを用いて環境要因および底生生物の動的主成分分析 (Dynamic PCA) を行った結果、第一主成分 (PC1) と第二主成分 (PC2) により群集変動の主要な構造が説明された。PC1 と PC2 の寄与率はそれぞれ 40.9% および 32.3% であり、両軸の合計で全体変動の約 73% を説明した (図 4)。

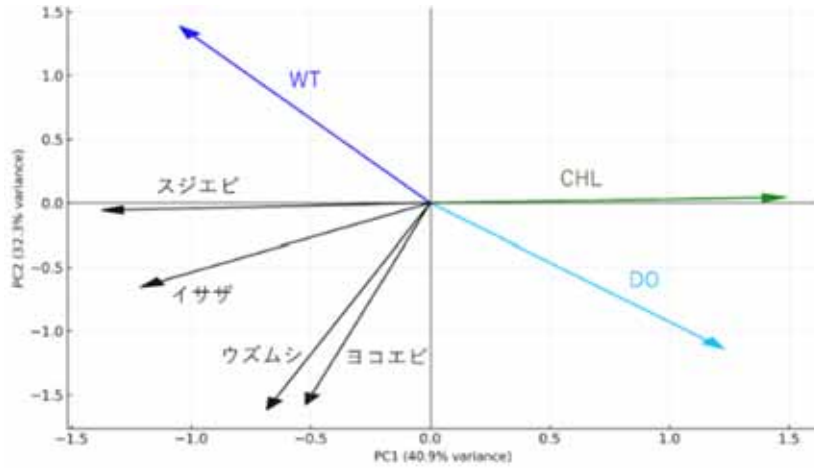


図 4 環境要因と底生生物トレンドのバイプロット

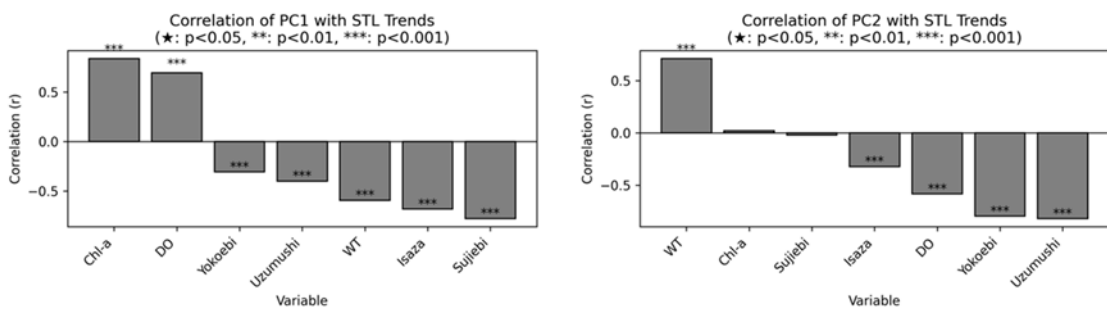


図 5 環境要因と底生生物の PC1 および PC2 との相関

バイプロットでは、環境要因のベクトルとしてクロロフィル a (CHL) および溶存酸素 (DO) が PC1 の正方向に配置され、水温 (WT) は PC1 の負方向側に位置した。一方、底生生物 4 種 (アナンデルヨコエビ、ピロオオウズムシ、スジエビ、イサザ) はいずれも PC1 の負方向に分布した。PC1 スコアと各変数の相関解析においても、CHL および DO は PC1 と有意な正の相関を示し ($p < 0.001$)、水温およびすべての底生生物は有意な負の相関を示した

($p < 0.001$)。これらの結果から、PC1 は水温上昇と溶存酸素低下の対比を表す環境勾配を反映しており、温暖化および貧酸素化の進行とともに底生生物群集が全体として減少する長期的変化を示す軸として解釈された。

第二主成分 (PC2) では、水温 (WT) が正方向に強く寄与し、ヨコエビおよびウズムシが負方向に配置された。PC2 スコアとの相関解析においても、水温は PC2 と有意な正の相関を示し ($p < 0.001$)、一方でヨコエビおよびウズムシは有意な負の相関を示した ($p < 0.001$)。DO およびイサザも PC2 と負の相関を示したが、その寄与はヨコエビおよびウズムシより小さかった。これらの結果から、PC2 は底層水温の変動に対して冷水・高酸素環境を好む種が敏感に応答する変化を表す軸であり、特にヨコエビおよびウズムシが水温上昇に対して高い感受性を示すことを反映した軸として解釈された (図 5)。

さらに、群集構造の長期変化をより詳細に評価するため、PC1 の時系列に対して区分線形回帰 (piecewise linear regression) を適用し、変化点の検出を行った。その結果、PC1 の時系列には 2015 年および 2021 年に有意な変化点が検出され、これらの時点を境として群集構造が異なる三つのレジームに区分された (図 6)。すなわち、2012-2014 年を レジーム 1 (R1)、2015-2020 年を レジーム 2 (R2)、2021 年以降を レジーム 3 (R3) とした。

各レジームにおける PC1 の平均値を比較した結果、レジーム間で有意な差が認められ (ANOVA, $p < 0.05$)、群集状態が統計的に異なる段階へと移行していることが確認された (表 1)。特に、R1 から R2 への移行では PC1 が急激に低下し、深湖底における群集状態が大きく変化したことが示唆された。一方、R2 から R3 への移行では PC1 が再び上昇傾向を示し、群集状態が部分的に回復または別の構造へ移行している可能性が示された。

これらの結果は、琵琶湖深湖底の底生生物群集が単調に変化しているのではなく、2015 年および 2021 年を境とする段階的なレジームシフトを伴いながら変化していることを示している。すなわち、近年進行している深湖底の温暖化および酸素環境の変化は、底生生物群集に対して連続的な影響を及ぼすだけでなく、群集構造を異なる安定状態へと移行させる可能性があることが示唆された。

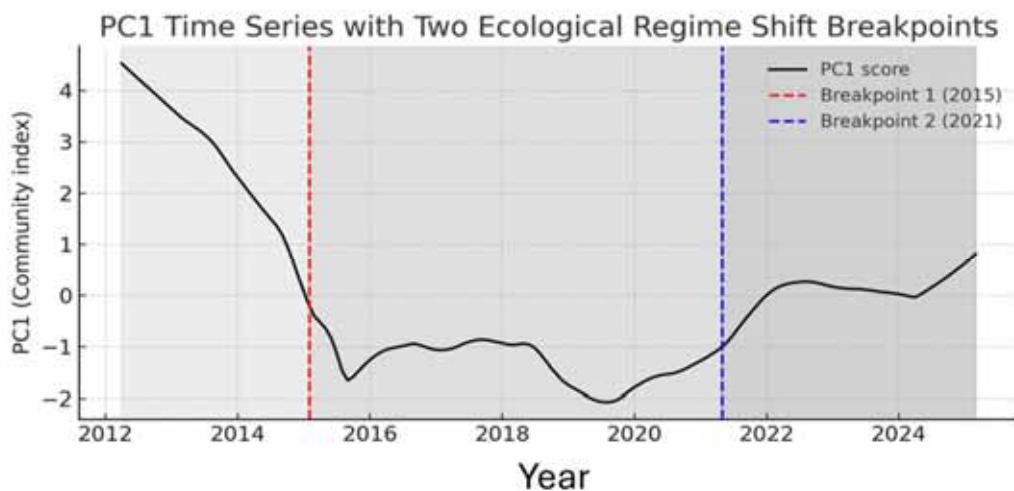


図 6 PC1 の区分線形回帰による 3 つのレジーム区分

表 1 各レジームの平均値と ANOVA による有意差 ($p < 0.05$)

変数	p値	R1	R2	R3	
PCI*	3.8×10^{-62}	2.73	-1.28	0.07	群集構造が3レジームで異なる。
WT (°C)*	4.7×10^{-12}	7.20	7.95	7.93	水温が段階的に上昇
DO (mg/L)	0.207	6.56	5.44	5.64	レジーム間での差は小さい(年変動大)
ヨコエビ*	0.0018	232.8	341.3	80.2	R3で激減
ウズムシ*	3.8×10^{-14}	1.71	7.16	0.085	R2が最大、R3で激減
スジエビ	0.066	14.1	16.1	7.61	増減あるが有意でない
イサザ*	0.016	0.95	2.23	1.37	R2で増加傾向

3.3 因果解析

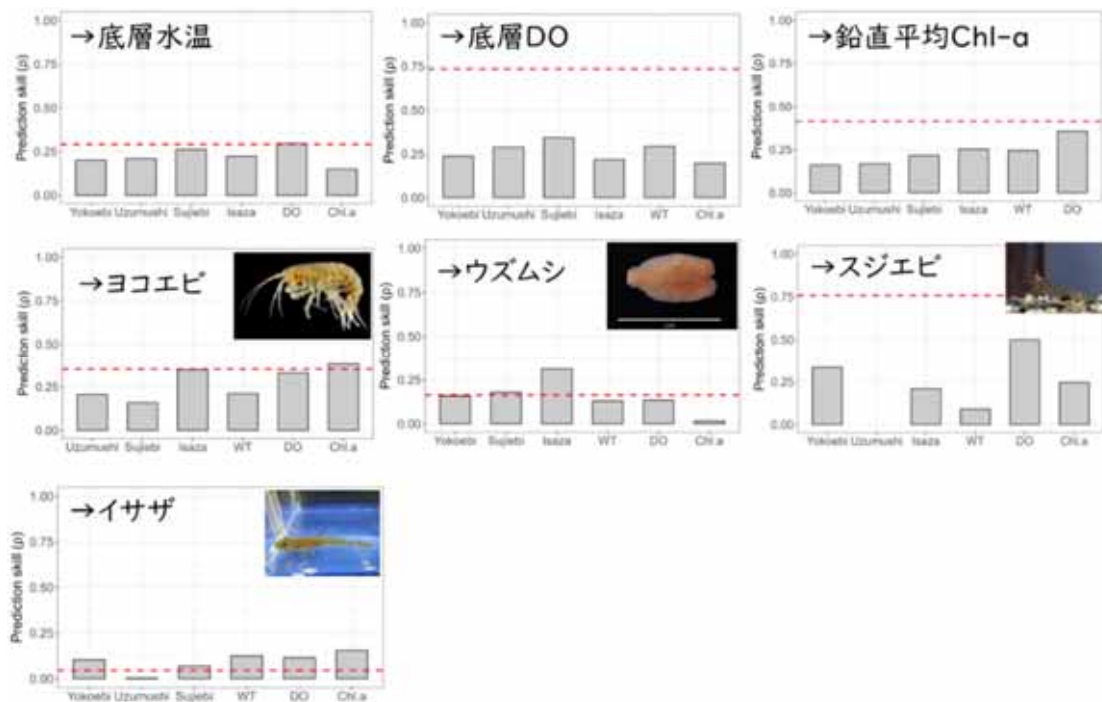


図 7 CCM を用いた環境要因と底生生物の因果関係解析

底生生物群集と環境要因の潜在的な因果関係を検討するため、Convergent Cross Mapping (CCM) 解析 (Sugihara et al. 2012) を実施し、各変数間の Prediction skill (ρ) を評価した (図 7)。その結果、環境要因から生物群集への影響として、底層水温、底層 DO、およびクロロフィル a が複数の底生生物に対して一定の予測能力を示し、深湖底生態系において環境条件が底生生物群集の変動に影響を与えている可能性が示唆された。特に、クロロフィル a からヨコエビへの因果関係が検出され、一次生産の変動に伴う有機物供給量の変化がヨコエビの個体数変動に影響している可能性が示された。

また、生物間相互作用についても解析を行った結果、イサザからウズムシへの因果関係が検出された。この結果の理由はよくわかっていないが、イサザの行動や摂餌活動、あるいは餌資源の競合などを通じて、ウズムシの個体群動態になんらかの影響を及ぼしている可能性を示唆するものと考えられた。

以上の結果から、琵琶湖深湖底の底生生物群集の変動は、水温上昇や溶存酸素の低下といった環境変化に加え、生物間相互作用や一次生産の変動を介した間接的な影響によっても規定されている可能性が示された。

【CCM による因果関係推定の補足説明】

CCM とは、非線形時系列データ (A と B) における因果関係を分析する手法である。簡単に言えば、A が原因で B が結果である場合、B の時系列には A の情報が埋め込まれていると考える。このため、B の時系列データを用いて A を予測した際、その予測精度 (prediction skill) が時系列の長さ (library size) の増加とともに上昇し、最終的に収束するのであれば、A から B への因果関係が示唆される。

したがって、図7のグラフでは、各結果変数の時系列を用いて他の要因変数をどの程度予測できるかを評価し、最大の library size における予測精度を示している。予測精度の値は相関係数に近い感覚で解釈してよく、今回の結果では、全体として因果関係の存在は示唆されるものの、その強さは比較的弱いといえる。生態系では複雑な相互作用が多数絡み合っているため、この程度の値になることはむしろ一般的である。

一方、本データは季節性を有する時系列データであるため、季節性に起因する疑似相関の影響を考慮する必要がある。そこで、各結果変数が季節性に対して示す予測精度を赤い破線で示した。結果として、例えばヨコエビでは Chl-a に対する予測精度のみが季節性を上回っており、その値が 0.4 程度であることから、Chl-a → ヨコエビの因果関係は一定程度支持されると考えられる。

4. 考察

本研究では、長期観測データに対して時系列解析および因果解析を適用することにより、琵琶湖深湖底における環境変化と底生生物群集の関係を統合的に検討した。その結果、底層水温は約 13 年間で約+1.1℃上昇しており、深湖底においても顕著な温暖化が進行していることが明らかとなった。また、この期間において底生生物群集は 2015 年および 2021 年を境として段階的に構造変化を示しており、温暖化および酸素環境の変化に伴うレジーム転換が生じた可能性が示唆された。

動的主成分分析の結果、群集変動は主として二つの構造によって説明された。第一主成分 (PC1) は水温上昇と溶存酸素低下の対比を示す軸であり、温暖化および貧酸素化に伴って底生生物群集全体が減少する長期的変化を反映していた。一方、第二主成分 (PC2) は水温変動に対する冷水性種の感受性応答を表す軸として解釈され、特にヨコエビおよびウズムシが水温上昇に対して高い感受性を示すことが示された。

CCM 解析による因果関係の検討では、環境要因と底生生物との直接的な因果関係は長期時系列全体では必ずしも強くは検出されなかった。これは、深湖底の生息環境が全層循環の有無などの短期的イベントに強く影響されるため、長期時系列で解析した場合には環境要因と生物応答の関係が平均化されることが一因と考えられる。一方、生物間相互作用としてイサザ→ウズムシの因果関係が検出され、また食物網の一環としてクロロフィル a→ヨコエビの関係が検出された。これらの結果は、底生生物群集の変動が環境条件のみならず、生物間相互作用や一次生産の変動を介した間接的な影響によっても規定されている可能性を示唆するものである。

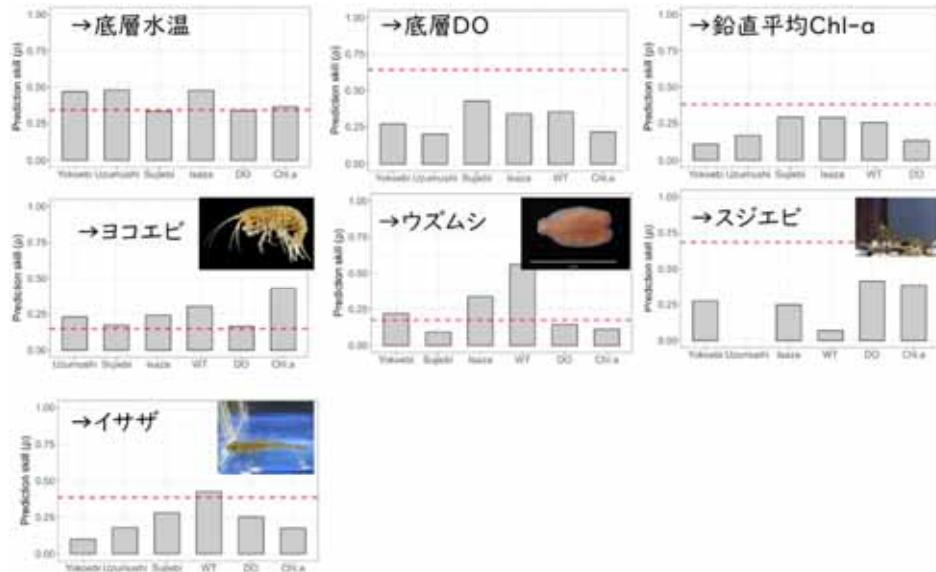


図 8 R2 に限定した CCM を用いた環境要因と底生生物の因果関係解析

さらに、レジーム区分のうち R2 期間（2015-2021）のみに対象を限定して解析したところ、水温と底生生物群集との関係がより明瞭となり、水温が群集変化の主要なドライバーとして作用していた可能性が示された（図 8）。これは、レジーム転換の進行過程において温暖化の影響が特に顕在化した期間が存在することを示唆している。

近年、底層溶存酸素量（底層 DO）は生活環境項目として水質環境基準に位置付けられ、生物の生息環境を考慮した水質管理の重要性が高まっている。本研究の結果は、深湖底において温暖化および酸素環境の変化が底生生物群集の構造変化と密接に関係していることを示しており、水質管理においては化学的指標だけでなく、生物応答を踏まえた総合的な評価が重要であることを示唆している。特に冷水性種の減少や消失は、生物多様性や生態系の健全性を示す重要な指標となる可能性がある。

5. まとめ

本研究では、琵琶湖深湖底における長期観測データを用いて、環境変化と底生生物群集の関係を統合的に解析した。その結果、深湖底では約 13 年間で約+1.1℃の水温上昇が確認され、2015 年および 2021 年を境として底生生物群集の段階的なレジーム転換が生じていることが示された。

また、CCM 解析によりイサザ→ウズムシおよびクロロフィル a→ヨコエビの因果関係が検出され、さらに R2 期間（2015-2021）に限定した解析では水温が群集変化の主要ドライバーとして作用していた可能性が示された。

6. 学会発表・資料提供・招待講演等

6.1 学会発表

石川可奈子・井上栄壮・焦春萌 琵琶湖深湖底の温暖化・貧酸素化が底生生物群集に及ぼす長期影響の解析 日本水環境学会年会，中央大学，2026 年 3 月

石川可奈子・井上栄壮・蔡吉・焦春萌 CCM を用いた琵琶湖深湖底の底生動物動態と環境変動の因果解析 日本水産学会春季大会，東京海洋大学，2026年3月

6.2 県政資料提供

琵琶湖北湖第一湖盆（水深約90m）において貧酸素状態が確認されました 県政資料提供，2025年9月13日 琵琶湖保全再生課：寺内，赤崎 琵琶湖環境科学研究センター：海東，小笠原，石川

琵琶湖北湖において全層循環の完了を確認 県政資料提供，2026年2月13日 琵琶湖保全再生課：寺内，赤崎 琵琶湖環境科学研究センター：海東，石川

6.3 招待講演

Monitoring Ecosystem Change to Build Sustainable Lakescapes – Case Studies from Lake Biwa, Japan and Lake Tana, Ethiopia – 国際湖沼環境委員会（ILEC）ウェビナー，2025年6月23日（オンライン）

琵琶湖における水の管理、水質改善と生態系の変化 中国浙江省淡水水産研究所，2025年8月13日

石川可奈子 『琵琶湖の生態系はどう変わったか — 企業と地域が支える生態系の未来 —』 滋賀グリーン活動ネットワーク CSR 研究会，大津（コラボしが），2026年2月10日

6.4 関連論文・出版物

石川可奈子，井上栄壮，蔡吉，芳賀裕樹（2025）琵琶湖沿岸の自然再生・修復と生態系の現状評価 用水と廃水 67(10)，722-729

大塚泰介・根来健・一瀬諭・石川可奈子・辻彰洋（2025）琵琶湖のプランクトンの長期変動—なぜ富栄養化が止まっても有害藻類ブルームが発生し続けるのか？ 月刊海洋 2025年6月号 57号

Yan, N., Mukai, T., Sawada, K., Hashimoto, K., Ishikawa, K. (2025) Acoustic characteristics of *Jesogammarus annandalei* in Lake Biwa Journal of Sea Research <https://doi.org/10.1016/j.seares.2025.102566>

【引用文献】

岡本高弘，小笠原翔，奥居紳也，南真紀，石崎陽平，石川可奈子，... & 霜鳥孝一. (2024). 琵琶湖における底層溶存酸素量の現状と環境基準の設定について. 沿岸海洋研究, 62(1).

大高明史, 西野麻知子, & 井上栄壮. (2021). 琵琶湖北湖深底部における大型底生無脊椎動物群集の経年変化: 1992年から2019年までの観測結果. 陸水学雑誌, 82(1), 17-37.

Sugihara, G., May, R., Ye, H., Hsieh, C. H., Deyle, E., Fogarty, M., & Munch, S. (2012). Detecting causality in complex ecosystems. *science*, 338(6106), 496-500.