

地球温暖化と淡水魚類

名城大学 理工学部環境創造学科 准教授 谷口 義則

地球温暖化は21世紀中に1990年代初頭比で年平均気温の2～5℃の上昇を引き起こすことが予測されている。これを受けて、温暖化が様々な生物に及ぼす影響予測に関する研究が1980年代後半から現在に至るまで数多く行われてきた。たとえば、ヨーロツ



写真-1 サクラマス

パの北海に生息する海水魚類のうち18種が海水温の上昇とともに分布域を過去25年間で数百キロ北進させており、その速度は2.2km/年に上る。熱伝導率の高い水界に住む変温動物である魚類は、気温の上昇に伴う水温上昇により深刻な影響を受けると言える。しかも、どうやら影響が従来の予測よりも早く顕在化していると指摘する研究者も多い。なかでも、淡水生態系は海洋生態系と異なり、一部の大規模な湖沼を除けば狭く浅いことに加え、開発等の人為的攪乱が著しいため、淡水魚類に対する温暖化の影響にはいっそう拍車がかかっているものと推測される。

温暖化が冷水性魚類の分布に及ぼす影響

淡水魚は生理的及び生態的な好適水温の差異によって複数の温度ギルドに区分される。例えば、温帯産の淡水魚類は生息場所の夏季の平均水温によって、冷水性魚類(11-15℃)、準冷水性魚類(11-15℃)及び温水性魚類(27-31℃)に分けられている。温暖化の進行が淡水魚類の分布変化に及ぼす影響は、温度ギルド間でどのように異なるのだろうか？

冷水性魚類の分布域は、水温が比較的低温を保たれる河川上流部や湖の深部などへと縮小することが予測されている。代表的冷水性魚類であるサケ科は、北極圏を取り巻くかたちで北半球の冷温帯以北に広く分布し、多くの種が一生を河川や湖沼で生活する

淡水型の個体群を持つ。温暖化の影響は、特にこれら淡水型の縁辺個体群で最初に顕在化すると考えられている。北海道に広く分布するオショロコマ(*Salvelinus malma*)は、サケ科イワナ属に属し、分布の北限をアラスカやシベリアの北極海に有し、北海道南西部の湧水河川がアジア側の自然分布域南限と考えられている。北野ら(1995)は、湧水起源の1河川個体群を対象に温暖化による分布の縮小予測を行い、年平均気温が現在よりも4℃上昇した場合にはオショロコマが採餌活性を保つことのできる温度(16℃)を越えてしまう生息域(流路延長)が74%を越えると予測した。

このような単一の河川での分布予測をもとに、さらに大きな水系スケールでオショロコマの他に同属魚種アメマス(イワナ：*Salvelinus leucomaenis*)を加えて北海道及び本州の3水系を対象系として、シミュレーションを行った研究もある。Nakano et al. (1996)は、北海道の標津川水系では、現在のオショロコマの分布下限は8℃の地下水温で決定されているが、4℃の温度上昇後には現在本種の生息している13の支流のうち実に12箇所まで温度生息場所が消滅することを予測した。また、本州中国地方日本海川の斐伊川水系では、同様の温度上昇によって、16℃の温度障壁により規定されているアメマスの生息域が13の支流の全てで消失するという。一方、本州中部の神通川水系では、4℃の温度上昇によって、現在確認されている7つの生息域が56の飛び地に分断され、その総流路延長も100kmから6.5kmに減少する。さらに、日本列島スケールに広げて見ると、オショロコマでは実に最大90%、アメマスでは35%の分布域が消失することが示された。このことは、前者の好適水温が後者よりも低く、分布域もより北方に偏る事実と符号している。

温暖化が準冷水性及び温水性魚類の分布に及ぼす影響

上述の冷水性魚類に関する予測とは反対に、温暖化の進行とともに準冷水性や温水性魚類の生息域は拡大することが予測されている。アメリカ合衆国の全水系を対象に計57種の淡水魚類について、Eaton and Sheller (1996)は、年平均気温が約4度上昇した場合、冷水性および準冷水性魚類の分布域がおおよそ50%減少するのに対し、温水性魚類の分布域は著しく拡大することを予測した。例えば、温水性のサ

ンフィッシュ科魚類オオクチバス (*Micropterus salmoides*) の生息域が、温暖化後には892箇所から1163箇所に増加するのをはじめ、他のバス科魚類、コイ科およびナマズ類でも同様の分布域の拡大が予測された。これらの予測が魚類の上限の温度耐性に基いて得られているのに対し、近年Mohseni et al. (2003) は、魚類の下限の温度耐性を基準に予測を試みている。アメリカ合衆国内764箇所の河川水温計測地点において、同様の気候変動シナリオのもとで上述の57種の河川性魚類を対象に予測した結果、下限を0℃に持つ冷水性及び準冷水性魚種の生息地点が、それぞれ36%及び15%減少するのに対し、2℃までしか耐えることのできない温水性魚類では、逆に生息可能地点が31%増大することを予測している。上記のいずれの研究も、大陸の南北にかけて水系が長く横たわり、魚類が水温の上昇によって北進しうることを予測の根拠としている。したがって、わが国のような島嶼域においては河川規模が比較的小さいために同様の予測は成立し得ないかもしれないが、これまで温水性魚類が移植されても定着しなかったような北方域においても自然繁殖することにより分布域が拡大する可能性がある。

河川とは異なり水温の成層化が著しい湖では、温暖化が魚類の分布に与える影響はより複雑なものとなる。Magnuson et al. (1990) は、大気中の二酸化炭素濃度が倍増するシナリオをもとに、北米のミシガン湖とエリー湖における魚類の生息域の変化を予測した。現在、ミシガン湖では冷水性魚類のレイクトラウト (*Salvelinus namaycush*) とギンザケ (*Oncorhynchus kusutch*) および準冷水性魚類のパーチ科イエローパーチ (*Perca flavescens*) が比較的広い生息域を持ち、温水性のオオクチバスは自然繁殖していない。シミュレーションの結果、温暖化後には水深の大きいミシガン湖では、温暖化による表層水温の上昇が起こった場合でも、冷水性魚類の生息が可能となる低水温の深層域が、温暖化以前に存在した生息可能空間よりも大きくなる。オオクチバスが定着し、さらにこれら4種全ての生息域が拡大すると予測された。これに対し、エリー湖では、温暖化後には準冷水性および温水性魚類の生息域は拡大するが、冷水魚類の生息域は逆に縮小すると予測された。このような両湖間の影響の相違は、水深の差異に起因するものと考えられた。これに対し、浅いエリー湖では夏季に表層水が好適水温を超えるのに加え深層水が嫌気化するため、冷水性魚類はいわば逃げ場を失うことになり、生息空間が大きく縮小するという。

同じくDe Stasio et al. (1996) によれば、北米ウ

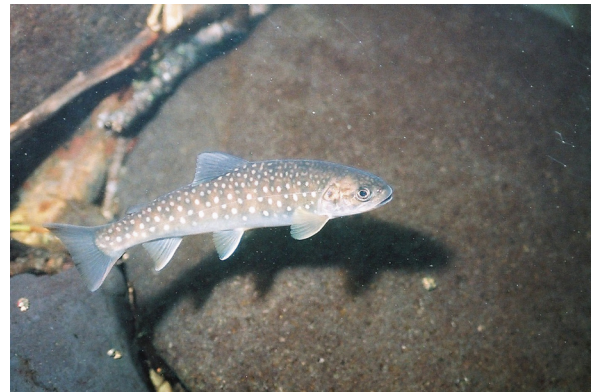


写真-2 オシヨロコマ

ィスコンシン州の複数の湖における予測によると、最大で7℃の表層水温の上昇が起こり、州南部の湖群ではすべての温度ギルドの魚類で生息域が縮小するのに対し、北部の湖では温水性魚類であるオオクチバスの温度生息域は最大で10倍、コイやナマズ類でも2-3倍に増加するという。さらに、五大湖で未記録の58魚種のうち、コイやバス類を中心とする27魚種が水温上昇により五大湖に侵入することも予測されている。

温暖化が生物間相互作用を通じて淡水魚類の分布に及ぼす影響

生物の分布域の決定には種に特異的な温度生理に関する特性は重要な役割を担うが、言うまでもなく、捕食者-被食者関係や種間競争などといった、種間相互作用が大きく関わっている。従って、上述したような魚種ごとの温度耐性を予測の基盤とする研究だけでは十分とは言えない。事実、1990年代に魚類の分布予測に関する様々な研究が行われてから約20年が経過しても、温暖化に対する淡水魚類の応答に関する予測については、研究者間の意見が一致するには至っていないことを指摘する声もある。これは、種間相互作用が非常に複雑であるために、温暖化の進行によって生物群集が受ける影響が対象とする系や調査を行う時間スケール等によって異なるために他ならない。Schindler et al. (2005) は、アラスカ南西部のウッドリバー水系に生息するベニザケ幼魚が、これまでの温暖化による負の予測とは異なり、餌となる動物プランクトンが湖で増えたことにより、成長率が増大したことを報告している。この水系に含まれる湖では、すでに2002年の時点で春期の解氷が1960年代と比較すると7日早まっており、これが温暖化による夏期の平均水温の上昇とともに動物プランクトンの資源量を増大させた結果と見られている。

さらに、同所的に生息し相互作用する複数の生物

種が温暖化による水温上昇に対して異なる応答を示す場合、予測はいっそう複雑になるものと考えられる。北海道に広く分布するオショロコマとアメマスは、前者が上流域、後者が下流域にすみわける傾向が認められ、流程に沿った水温の変化が種に特異的な競争能力を変化させるために、各々の種の生息域を決定している可能性が考えられている。そこで、Taniguchi and Nakano (2000) は、水温調節が可能な室内の人工水路を用いた長期間にわたる実験を行ったところ、両種個体と同じ水槽内で飼育した場合に、低水温（6℃）ではオショロコマが、高水温（12℃）ではアメマスがそれぞれ競争的に優位になり、実験終了時には相手競争種を絶滅もしくは激減させることが明らかになった。このことから、温暖化による水温の上昇が致死レベルに至らない場合でも、一方の競争種に有利な温度条件となることにより、他方の種が競争的に排除される可能性がある。

異なる栄養段階の分類群間で温度上昇に対する反応が異なることにより、さらに上位の栄養段階の生物にも影響を及ぼす可能性も報告されている。Kishi et al. (2005) は、捕食性魚類（オショロコマ）、藻類食水生昆虫（ヤマトビケラ *Glossosoma* sp.）、藻類を用いて、下位の栄養段階に対する捕食者のトップダウン効果と水温との関係性を明らかにするために水槽実験を行った。トップダウン効果は12℃の時に発現したが、低水温および高水温時には、明瞭な捕食圧は認められず、捕食圧の発現が水温によって左右されることが明らかになった。これは捕食者の採餌活性が水温によって異なるためであり、結果として群集構造が水温条件によって変化することが示され

た。野外においてもWinder and Schindler (2004) が、ワシントン湖（アメリカ合衆国北西部）では温暖化の影響により春期の植物プランクトン出現のピークが過去40年間で20日以上も早まってきた一方で、ダフニア（動物プランクトンの鰓脚類）が減り続け、その結果魚類の生産量が減少している現象に注目した。通常であればプランクトン食魚類による捕食圧の増大が原因として考えられるところだが、実際には魚類による選択的捕食の対象となりやすい大型ダフニアよりも小型ダフニア個体が著しく減少していた。すなわち、温暖化に伴う温度上昇により植物プランクトンの出現ピークが早期に移行したのに対し、ダフニアが同様には反応しなかったことが原因として推測された。

生態系レベルでの温暖化の影響

次に、わが国でよく見られる森林地帯を流れる小河川の生態系を考えてみる。落葉落枝（リター）が食物網のエネルギー基盤として重要な役割を果たすことがよく知られているが、地球温暖化は、このリターの量と質を大きく変えてしまうことが指摘されている。すなわち、二酸化炭素レベルの上昇により、陸上植物の葉に含まれる炭素含有量が増大し、相対的に窒素含有量が低下すると、水生無脊椎動物（水生昆虫）に利用されにくくなり、リターの分解速度が著しく低下するうえに、魚の重要な餌となるこれら水生昆虫も減少する。また、窒素含有量が低下した陸上植物の葉は陸生昆虫の幼虫等によっても利用されにくくなり、陸生昆虫の現存量およびそれらの河川への落下量の減少をも招く。陸生・水生の無脊椎動物の減少は、これら双方を餌資源とする河川性魚類に致命的な打撃を与えることになる。例えば溪畔林から河川内に陸生昆虫だけでも供給されなくなると、河川生態系はどのような影響を受けるのだろうか。Nakano et al. (1999) は、北海道苫小牧市を流れる小溪流で外

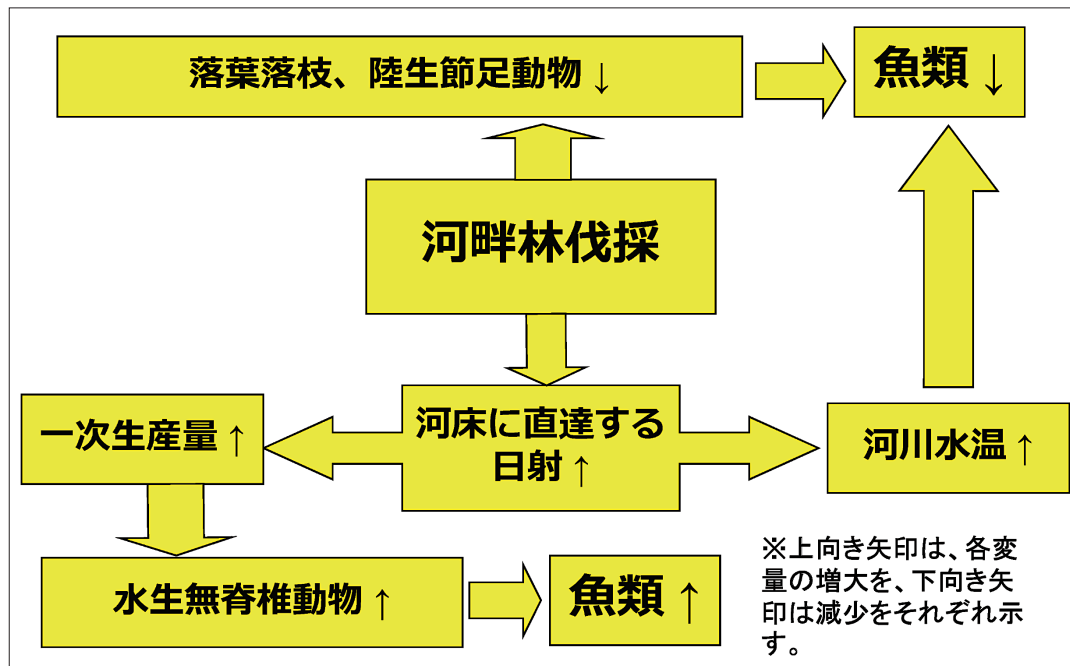


図-1 河畔林の伐採が魚類に及ぼす影響

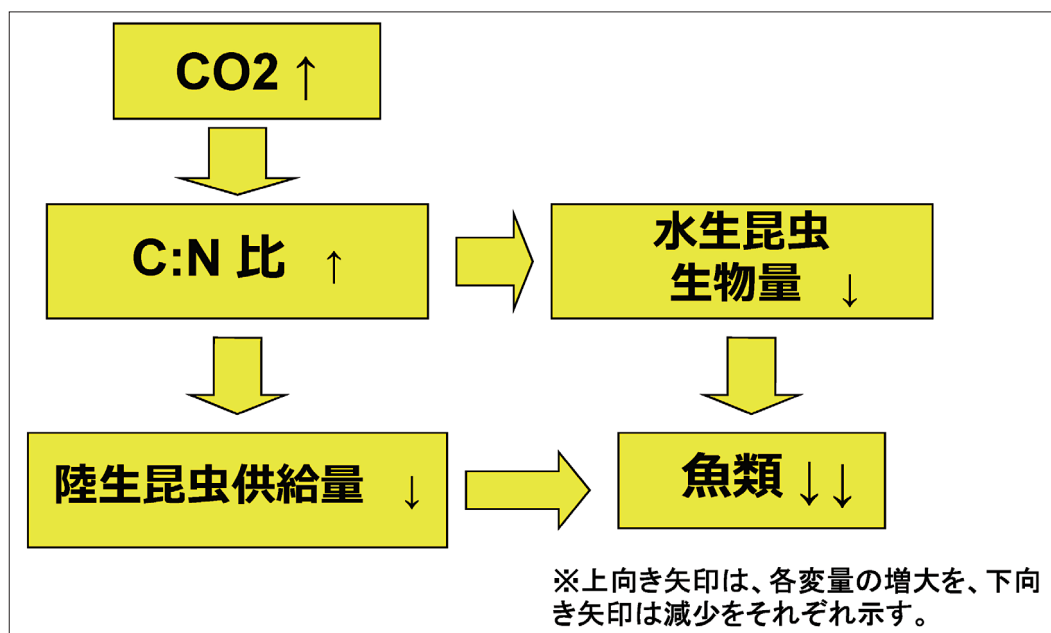
脊椎動物の減少は、これら双方を餌資源とする河川性魚類に致命的な打撃を与えることになる。例えば溪畔林から河川内に陸生昆虫だけでも供給されなくなると、河川生態系はどのような影響を受けるのだろうか。Nakano et al. (1999) は、北海道苫小牧市を流れる小溪流で外

操作実験を行い、河川全体をビニールハウスで覆うことによって、この川に生息するオショロコマにとって重要な餌となる陸生昆虫が溪畔林から供給されない状況を作り出した。陸生の餌資源供給を絶たれたオショロコマは、水生昆虫に偏って利用するようになり、その結果水生昆虫が減少し、それらの主要な餌となる河床の藻類が大きく減少した。羽化後の水生昆虫は森林性の鳥類によって餌として利用されることから、温暖化に伴う溪畔域における生態系の間接効果は、河川生態系にとどまらず、隣接する森林生態系にも重大な影響を与えることが危惧されている。

温暖化によって淡水と海水を行き来する通し回遊魚の分布が変われば、さらに大きな空間スケールで生態系に影響が及ぶ可能性がある。北太平洋沿岸域では、サケ類は海洋生活の後産卵のために遡河回遊し、遺骸は莫大な有機肥料となって河川内はもとより隣接する森林生態系に栄養塩を提供する。このためサケは陸域生態系（特に河畔域）維持の鍵を握るキーストーン種と言える。Welch et al. (1998) は、現在北太平洋の北緯50度付近に南限を持つベニザケが、温暖化による海水温の上昇に伴い、回遊経路が大きく変更され、北緯60度以上の海域に北偏することを予測している。ほかにも、サケが大量に回帰する河川では他の河川性魚類の成長や生残が増大したり、サケ起源の窒素が河畔林への取り込みを通して、陸上の小型哺乳類にまで移行する事例が報告されている。もし北太平洋からサケ類が消失すれば、沿岸陸域生態系バランスのみならず人間の文化、社会そして経済にも計り知れないインパクトを与えることになる。

最後に、ここに紹介してきた温暖化の淡水生態系に及ぼす影響予測のなかには、予想を超えてより深刻な事態に至ると予想されるものもある。まず、温暖化によって冷水性魚類が河川上流域に閉じ込められるスピードは私たちが想像するよりもはるかに速く、しかもその縮小化した分布域が長期間維持される可能性は低いように思われる。それは予測が河川距離を分布域変化の指標としているために、流程上で変化する空間を同一基準で評価してしまい、実際の源流域が下流域に比べて空間分化に乏しく、環境収容力が小さくなることまでは考慮できていないからである。例えば、小空間に押し込められることによる個体群内の病気の感染リスクの増大や個体群分断化の進行によるメタ個体群構造の崩壊は局所的な個体群絶滅リスクをいっそう増大させるだろう。湖沼では、蒸発散量の増大と流入河川流量の減少が、急激な水位の減少と水温上昇を招くかもしれない。これらいずれの予測シナリオについても魚類群集や水圏生態系に対する詳細な影響予測に成功している研究例はほとんど無いため、今後はモデル水系を絞りシミュレーション等を行う必要もあろう。しかし、その一方でわが国に分布の南限域を有する冷水性・準冷水性魚類個体群を対象とする詳細な温暖化の影響把握も急務である。しかし、私たちが気づかない間に多くの魚類では分布域南限の縁辺個体群から順に姿を消してしまう恐れがある。今後、これらの場所における河（湖）畔林の造成や個体群の移殖・避難を考慮する必要があるであろう。

（本稿は、「地球温暖化と局所的環境攪乱が淡水魚類群集に及ぼす複合的影響：メカニズム、予測そして波及効果」(谷口義則・中野繁：日本陸水学雑誌2000年VOL61：79-94に一部加筆・修正したほか、北海道大学名誉教授・前川光司氏から貴重なご助言をいただいた。また、魚類の水中写真は、三沢勝也氏にご提供いただいた。この場にて御礼を申し上げます。)



図一 2 温暖化による河畔植生の変化が水圏生態系に及ぼす影響（予測）