

原著論文 ORIGINAL PAPER

琵琶湖の湖岸環境に関する研究 I. 沈水植物の種組成と分布

今本博臣^{1)*}・加藤正典¹⁾・堀家健司²⁾・原 稔明¹⁾

1) 水資源開発公団 〒338-0812 浦和市大字神田936

2) 新日本気象海洋株式会社 〒550-0002 大阪市西区江戸堀3-2-23

Hiroomi IMAMOTO^{1)*}, Masanori KATO¹⁾, Kenji HORIYA²⁾ and Toshiaki HARA¹⁾: Studies on the coastal environment in Lake Biwa. I. Species composition and distribution of submerged macrophytes. *Ecol. Civil Eng.* 1(1), 7-20, 1998.

1) *Water Resources Development Public Corporation, 936 Ooaza Kanda, Urawa 338-0812, Japan* 2) *Shin-Nippon METOCEAN Consultant Co. Ltd. 3-2-23, Edobori, Nishi-ku, Osaka 550-0002, Japan*



Ecology and
Civil Engineering
JST/JSTC

Abstract: In summer of 1997, submerged macrophytes were investigated in 6,354 quadrats (10 m×2 m) along 104 transects covering the whole littoral zone of Lake Biwa by SCUBA diving to obtain a quantitative view of species composition and horizontal and vertical distributions of respective species. Twenty three species were found in this survey. The species with a high frequency were *Potamogeton maackianus*, *Hydrilla verticillata* and *Elodea nuttallii*. The vegetation was classified into four types by cluster analysis using values of similarity index among all transects. Four types were as follows: west and north (N1), north-east (N2), south-east (N3) in Northern Basin, and Southern Basin (S). N2 type had the largest vegetational cover, cover layer, number of species and diversity index, and N1 type the smallest number of species. Applying the principal component analysis for Northern and Southern Basins, the richness of vegetation could be reasonably ordinated by the first principal component. The groups of species growing in different environmental conditions (wave energy, water depth, transparency and grain size) were also interpreted by the second and third principal components.

Scatter diagrams for water depth and grain size of submerged macrophyte species showed the characteristic of habitat conditions in each basin, indicating higher habitat diversity in Northern Basin than in Southern Basin. Differences in vertical distribution patterns of some species between the basins were discussed in relation to the growth form, interspecific competition and environmental change (eutrophication, etc.). Influence of water level fluctuation on submerged macrophyte species was also discussed in the context of a possible low-water level (B.S.L. -1.5 m) in the Lake Biwa Development Project.

Key words: fluctuation of lake water level, habitat condition, Lake Biwa, submerged macrophyte, vegetation type

1998年7月18日受付, 1998年10月28日受理

* e-mail: XLE02245@nifty.ne.jp

はじめに

琵琶湖の湖岸は総延長約235 km に及び、岩石、礫、砂、抽水植物帯、人工湖岸など多様な湖岸景観が形成され、それぞれに特有の生物群集がみられる(西野 1988)。湖岸生態系は、気象条件や流域の自然・社会環境等の影響を受け、地形・地質、河川水、土砂流入、湖水位、波浪、透明度、水質等の無機環境と生物との相互関係および生物間の相互関係からなる。琵琶湖はヨシに代表される抽水植物群落および沈水植物群落が発達するところが多く、水中での夏季の基礎生産量は沈水植物が最も高いとされている(西條ほか 1966)。また、沈水植物群落は立体空間を創出することによって魚介類の産卵場・幼稚仔魚の育成場など各種生物の生息基盤として重要な働きをしており、沿岸生態系の基幹構成をなしている。

琵琶湖の沈水植物に関する研究は数多くあり(前田 1910; 山口 1943; 生嶋ほか 1962; 生嶋 1966; 永井 1975; Kunii *et al.* 1985; 浜端 1991 a, b), なかでも浜端(1991 a)が種組成と群落分布に関する現況と変遷を明らかにしているが、水位変動が沈水植物群落に与える影響の定量的把握に関する研究はほとんどない。観測史上最低水位を記録した1994年夏期渇水時には、平成6年渇水琵琶湖・淀川水環境総合調査委員会(1996)や滋賀県琵琶湖研究所(1996)などによって水位低下による生物への影響とその回復過程に関する様々な調査・検討が行われたが、バックグラウンドとなる琵琶湖全体をとらえた比較データの整備が課題となっている。本研究では、応用生態工学的(廣瀬 1997)な観点から琵琶湖の全体像を理解し、また水位低下による沿岸生態系への影響把握とその保全に関する基礎資料の充実を目的とし、琵琶湖全域を対象に沈水植物の陸岸から生育下限までの連続分布の把握に重きをおいて、1997年夏季に潜水目視による実態把握調査を行った。本報では、夏季における沈水植物の種組成と分布特性に関する新たな知見を得、琵琶湖開発事業との関連において水位低下による沈水植物への影響について検討した。

調査地点及び調査方法

琵琶湖岸の104測線(Fig. 1; No. 93は護岸工事のため欠測)において、1997年8月4日から9月10日にかけて潜水目視調査を行った。調査測線は滋賀県が1994年8月に撮影した航空写真を用いて建設省琵琶湖工事事務所が

作成した沈水植物群落マップと既往の分布図(浜端 1991 a, b)をもとに、沈水植物のほぼ全容が把握できるよう設定した。琵琶湖の沈水植物は最盛期の異なる3つのグループに大別され、5~6月にエビモ(*Potamogeton crispus*), 6~7月に外来種のコカナダモ(*Elodea nuttallii*), 8~9月に在来種のクロモ(*Hydrilla verticillata*), マツモ(*Ceratophyllum demersum*), ネジレモ(*Vallisneria biwaensis*), ササバモ(*P. malaianus*), センニンモ(*P. maackianus*), ホザキノフサモ(*Myriophyllum spicatum*)が優占することが知られており(生嶋 1966), 今回の調査は数多くの在来種が繁茂する時期にあたる。調査期間中の琵琶湖水位(以下、「B.S.L.」とする)は $-0.41 \sim -0.03$ mで、約1年半前の冬季に -1 m程度の低水位を経験している(Fig. 2)。

調査は、陸岸に設定した基点から沖に向けて沈水植物の生育下限と考えられるところまで湖底に沈子ロープを設置し、ベルトトランセクト法による潜水観察を行った。設置した測線はGPSを用いて基点及びそれより約200 mピッチで緯度・経度を測定し、1/10,000の地図上に測線位置を記録した。潜水観察は沈子ロープに沿って10 mピッチ、幅2 mを1区画として、沈水植物の生育下限を確認するまで連続して行った。総延長距離は63,540 mで、琵琶湖の北端~南端間の距離にほぼ相当し、総観察面積は127,080 m²であった。植生のある区画数は5,754で、総観察区画数の90.6%であった。

測定・観察項目は水深、底質類型、沈水植物の植被率および種別被度階級とした。水深は0.1 mまで測定し、B.S.L.に換算した。底質類型は転石(直径1 m以上)、大礫(直径1 m~人頭大)、中礫(人頭大~拳大)、小礫(拳大~米粒大、中央粒径(d)42.5 mmとした)、砂(米粒大~肉眼で粒子が認められる、同2.71 mm)、砂泥(砂と泥が混じる、同0.25 mm)、泥(肉眼で粒子が認められない、同0.063 mm)、粘土(粘土質である、同0.028 mm)の8類型とし、各類型の占有率を次の被度階級と同じ4区分(2~5)で記録した。沈水植物の生育基盤として小礫以下の各類型(i)の中央粒径を ϕ スケール($-\log_2 d$)で表わし、占有率中央値(s)の加重平均を ϕ_v ($=\sum \phi_i s_i / \sum s_i$)とした。植被率(V)は10%単位で示し、わずかに出現(1%とした)を加えて12区分とした。被度階級はBraun-Blanquet(1964)を参考にして、5(被度3/4以上)、4(1/2~3/4)、3(1/4~1/2)、2(1/10~1/4)、1(1/100~1/10)、+ (1/100以下)、0(出現せず)の7区分とした。また、階層構造を調べていないため、各種(j)の被度中央値(c)の合計(被度階級+は1/200とし

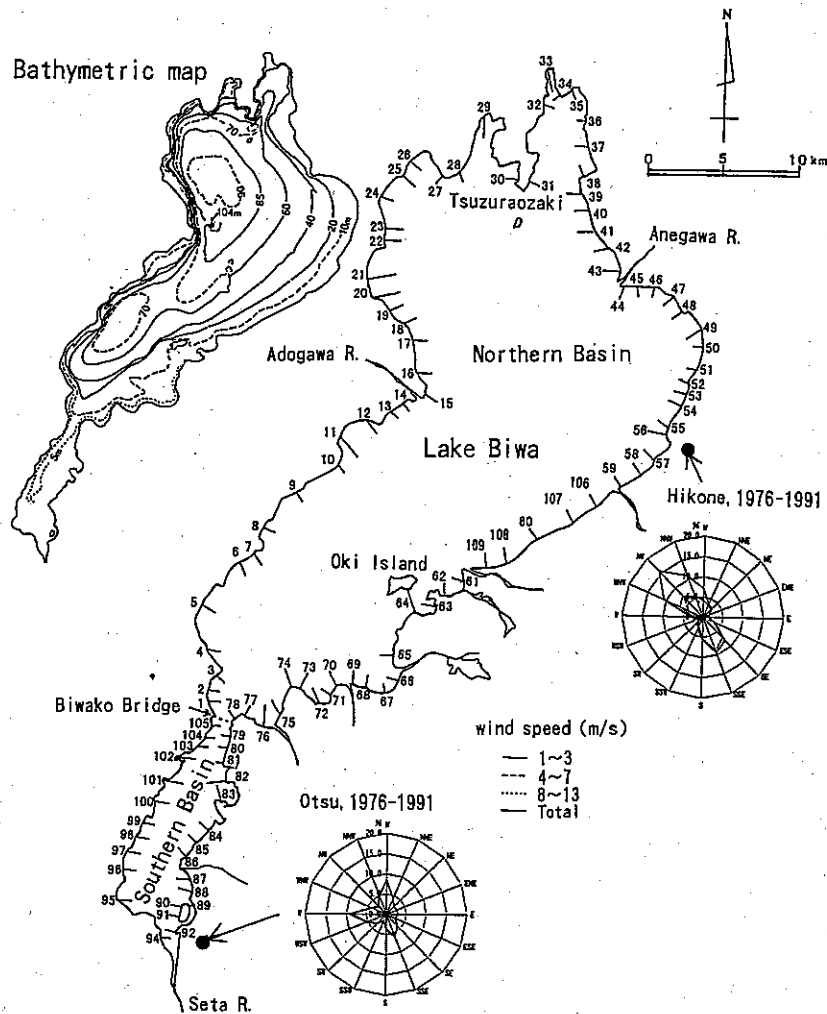


Fig. 1. Location of study area 1-105 (93 absent for the shore protection works), bathymetric map and wind rose in Lake Biwa.. Each bar on the shore show a transect line for the vegetation survey.

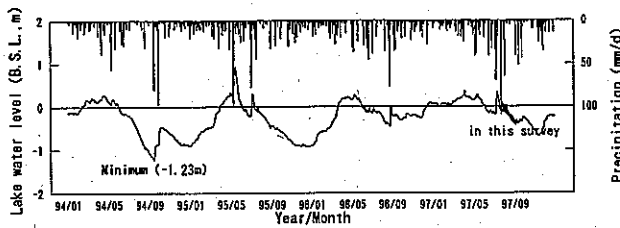


Fig. 2. Seasonal changes in the daily mean precipitation in Lake Biwa Basin and water level in Lake Biwa (B.S.L.) from 1994 to 1997.

結果

沈水植物の出現頻度

本調査では23種を確認した。各種が出現した測線数、出現区画数及び各種の被度合計の順位を Fig. 3 に示す。これらは夏季の結果を示すものであり、多くの在来種は年間最大現存量を比較していると考えられるが、コカナダモなどの外来種は現存量ピークを過ぎた時期に、またエビモは夏眠時期であるため過少評価していると考えられる。測線数では、センニンモとクロモが104測線中、103測線で確認され、次いでホザキノフサモ、コカナダモ、オオカナダモ (*Egeria densa*)、オオササエビモ (*P. anguillanus*)、ネジレモ、マツモ、ササバモ、ヒロハノセンニンモ (*P. leptocephalus*)、コウガイモ (*Vallisneria denseserrulata*) の順に多く、これらは半数以上の測線で

た) を植被率で除した値を被覆階層 $CL (= \sum c_j / V)$ とし、多層構造の発達程度の指標とした。ただし、植被率が低いときは値のパラツキが大きくなるため、植被率30%以上についてのみ計算し、30%以下は1とした。

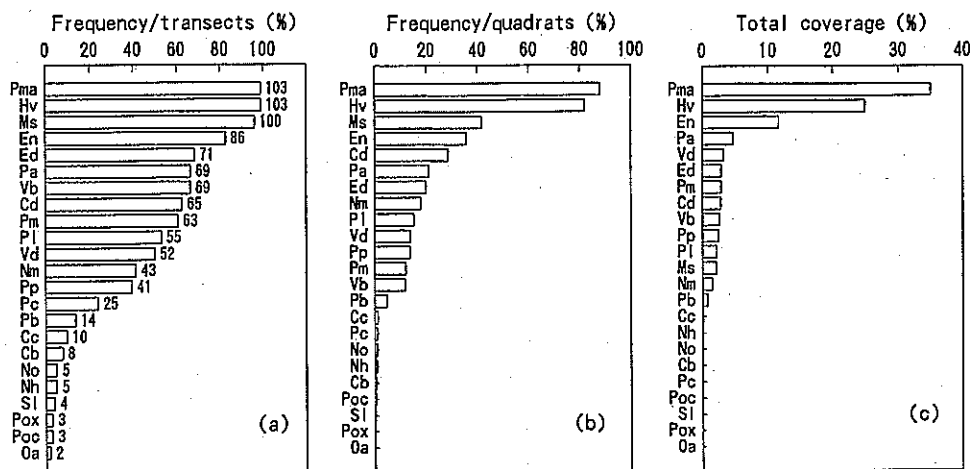


Fig. 3. Sequence of species in descending order of % frequency, in (a) number of transects ($n=104$), (b) number of quadrats ($n=5,754$) and (c) total coverage. The codes correspond to species in Table 3.

確認された。区画数では、上位4種の順位は測線数の結果と同じであるが、センニンモとクロモが80%以上と卓越しており、琵琶湖のほぼ全域に生育していることを示している。被度合計では、センニンモ、クロモ、コカナダモの順に多く、この3種で70%以上を占めていた。測線数と区画数ではともに3位であったホザキノフサモは、被度合計では12位になっており、広範囲に生育しているが、被度が低いことを示している。

沈水植物の水平分布

沈水植物全種の種別確認地点を Fig. 4 に示し、これより沈水植物の分布パターンを以下のようにまとめた。なお、本調査で確認された23種のうち、北湖では全種が確認され、南湖では後述する5種を除く18種が確認された。

- (a) 琵琶湖のほぼ全域に分布する種：センニンモ、クロモ、ホザキノフサモ、コカナダモ、オオササエビモ
- (b) 一部の水域を除いて広範囲に分布する種：オオカナダモ・マツモ（北湖南西岸を除く）、ネジレモ・ササバモ（北湖北岸を除く）、ヒロハノセンニンモ・ヒロハノエビモ (*P. perfoliatus*; 南湖の大部分を除く)、コウガイモ（北湖西岸・北岸を除く）、イバラモ (*Najas marina*; 北湖北岸と南湖西岸を除く)
- (c) 確認地点は少ないが北湖にも南湖にも分布する種：エビモ、サンネンモ (*P. biwaensis*)、オオトリゲモ (*Najas oguraensis*)
- (d) 南湖東岸と北湖南部の一部に分布する種：ハゴロモモ (*Cabomba caroliniana*)、シャジクモ (*Chara braunii*)
- (e) 南湖に分布しない種：オトメフラスコモ (*Nitella hyalina*)、ホソバミズヒキモ (*P. octandrus*)、ヤナ

ギモ (*P. oxyphyllus*)、ミズオオバコ (*Ottelia alismoides*)、ヒメホタルイ (*Schoenoplectus lineolatus*)

以上の結果は、浜端 (1991 a, b) とほぼ一致しているが、南湖東岸のサンネンモ、北湖西岸のヒロハノエビモなど新たな分布域が確認された。なお、両種は近年減少傾向にある (浜端 1991 a) ので、新たな分布域が確認されたことは注目される。

沈水植物の鉛直分布

沈水植物の鉛直分布については、北湖と南湖では透明度が異なることから、北湖・南湖別に各種の水深0.5 m ごとの出現頻度を Fig. 5 に示す。沈水植物の生育水深の範囲は B.S.L. $-0.5 \sim -9.7$ m で、その間約 9 m であった。最深部で確認されたのは北湖西岸の測線7のオオササエビモ、クロモ、コカナダモであった。全種についてみると、主な生育水深は B.S.L. $-1.5 \sim -4.0$ m で、浅い方から出現区画数を累積すると、B.S.L. -1.5 m 以浅で全体の 9%、 -2.0 m 以浅で 19%、 -3.0 m 以浅で 46%、 -4.0 m 以浅で 72% が出現していた。全域で優占していたセンニンモ、クロモ、コカナダモは、いずれも B.S.L. $-1 \sim -5$ m を中心とした広い水深帯に出現していた。固有種のネジレモは北湖の B.S.L. $-1.0 \sim -4.0$ m、南湖の B.S.L. $-1.0 \sim -3.0$ m に多く出現しており、浜端 (1991 a, b) の調査結果に比べて B.S.L. -2.0 m 以深での出現頻度が高くなっていた。もうひとつの固有種サンネンモは北湖の B.S.L. $-3.5 \sim -6.5$ m の深水域に多く出現していた。

沈水植物とその生育環境要因の分布

沈水植物の生育環境要因と群落構造の指標値の湖岸分布を Fig. 6 に示す。ここで、地形勾配は沈水植物の主生

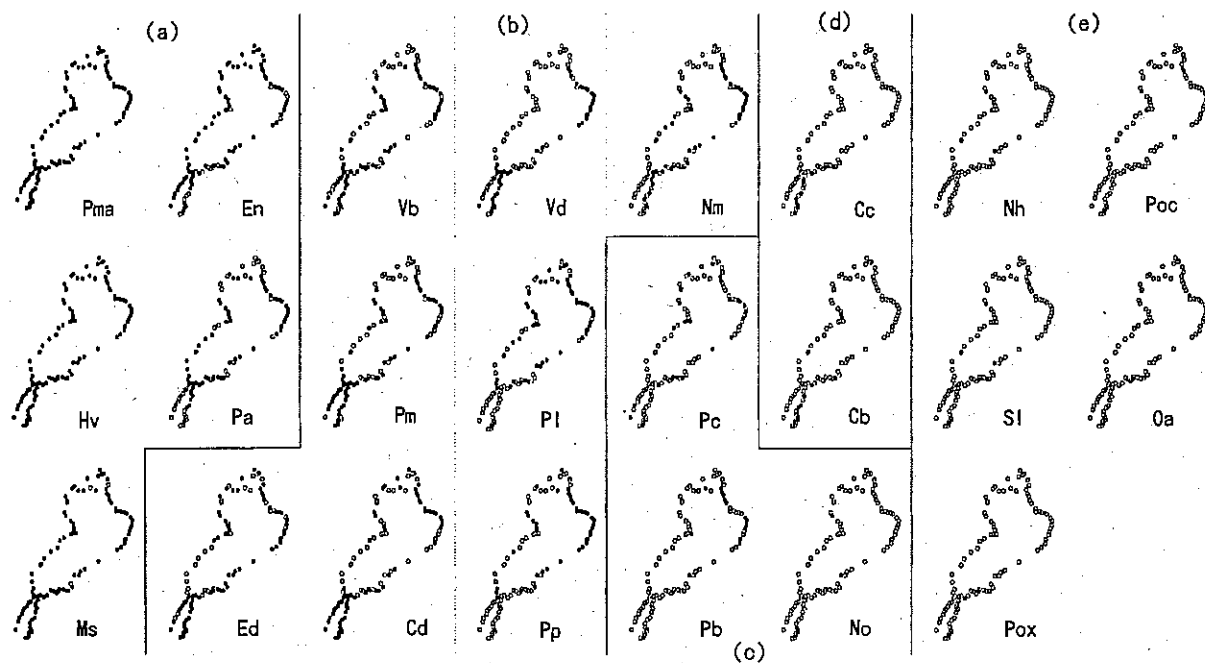


Fig. 4. Distribution of submerged macrophyte species in Lake Biwa. ●, observed transects; ○, unobserved transects; (a)-(e), distribution types. The codes correspond to species in Table 3.

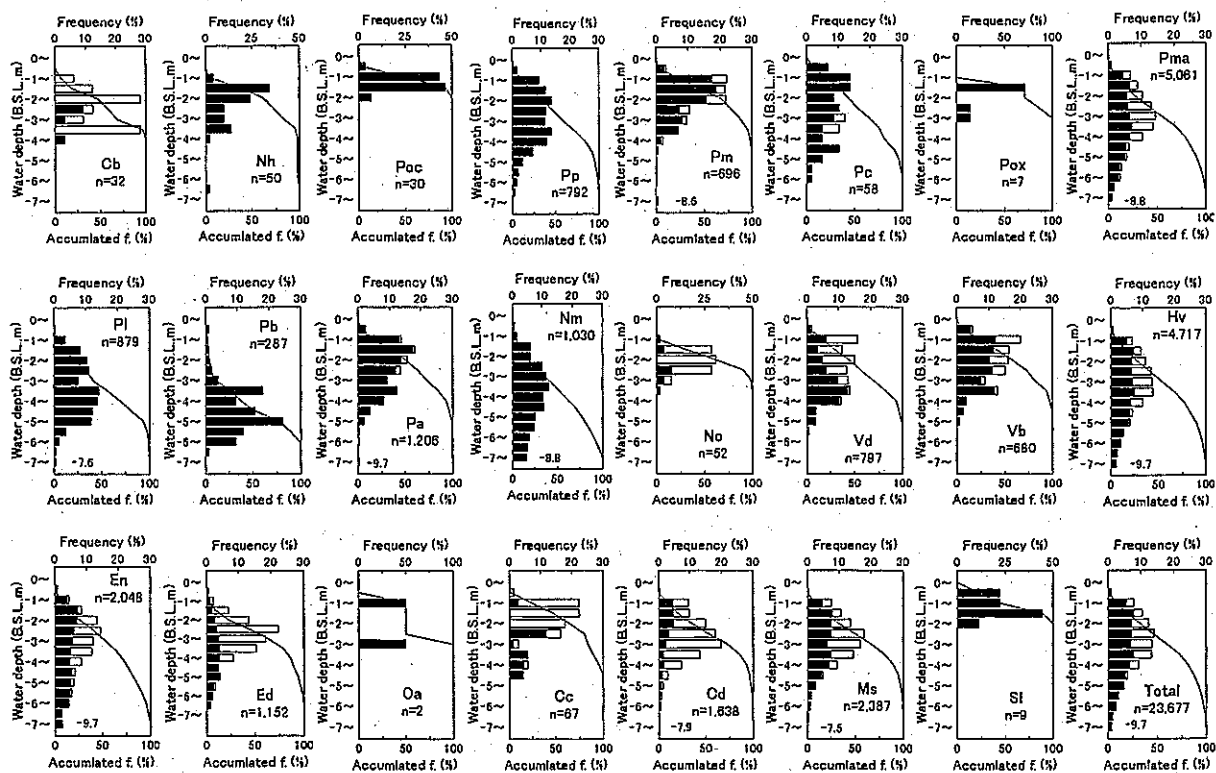


Fig. 5. Vertical distribution of submerged macrophyte species in Northern Basin (solid bars), Southern Basin (open bars) and accumulated frequency in Lake Biwa (broken line). The codes correspond to species in Table 3.

育水深である B.S.L. $-1 \sim -5$ m 付近の距離 (L) と水深差 (h) の比 (L/h) で示し、波浪エネルギーは波高 (H) の 2 乗と周期 (T) にほぼ比例することから H^2T で示した。各地点の H および T はサビールの式 (合田・佐藤 1982) で求めた有効吹送距離と風向・風速データ (北湖では 1976~1991 年の彦根地方気象台, 南湖では同年の大津観測所) をもとに波浪推算を行い、北湖と南湖では風や地形の特性により (Fig. 1) 波浪特性が異なるため、北湖では水深の影響をあまり受けない SMB 法を、南湖では底面の摩擦の影響を受ける Bretschneider 法を用いた (合田・佐藤 1982)。透明度 (Tr) は調査時の観測値を示した。各測線の生育最大水深 (h_{max}) は透明度の積分に近似すると考えられ、両者の関係は、 $Tr = 0.3156 h_{max} + 1.346$ ($r = 0.452$, $n = 91$, $p < 0.01$) で近似できた。底質粒度 ϕ_v 、沈水植物の植被率および被覆階層は各測線の区画平均値で示し、多様性指数は各種の出現区画数をもとにサンプルの大きさの影響を受けにくい森下 (1996) の $e^{H'}$ で示した。湖岸景観区分は西野 (1988) に従い、植生型は後述する。

琵琶湖の西部・北部は山が迫り湖底の地形勾配が急に

なっており、東部・南部は平野が広がり地形勾配が緩やかになっている (Fig. 1)。それに伴い、北湖北東岸や南湖では沈水植物群落の沖出し距離が 1 km 以上もあった。波浪エネルギーは沖の島の島影等を除く北湖東岸で大きくなっている。この地域は風の卓越方向が北西で、かつ吹送距離が長いため、北西風に起因する波浪の影響が特に大きく、沈水植物群落はほとんど分布しないとされ (浜端 1991 a), またヨシ群落も成立していない。しかし、本調査結果では、沖の島によって静穏域が創出される測線 64 では浅水域から B.S.L. -5 m 以深まで植被率がほぼ 100% で密生しているのに対し、北湖東岸の開放性湖岸を代表する測線 60 では、浅水域には生育していないが、B.S.L. -3 m 以深から植被率 80% 以上でセンニンモトクロモからなる群落が新たに確認された。すなわち、この水深帯が波浪エネルギーを減衰させ沈水植物が生育可能な湖底の安定性を保障していると考えられる。北湖西岸では南東、南南東方向からあまり強い風が生じないため波浪エネルギーが小さくなっている。南湖では風速が小さく、吹送距離も短いため、北湖に比べ波浪エネルギーは $1/10 \sim 1/100$ になっている。

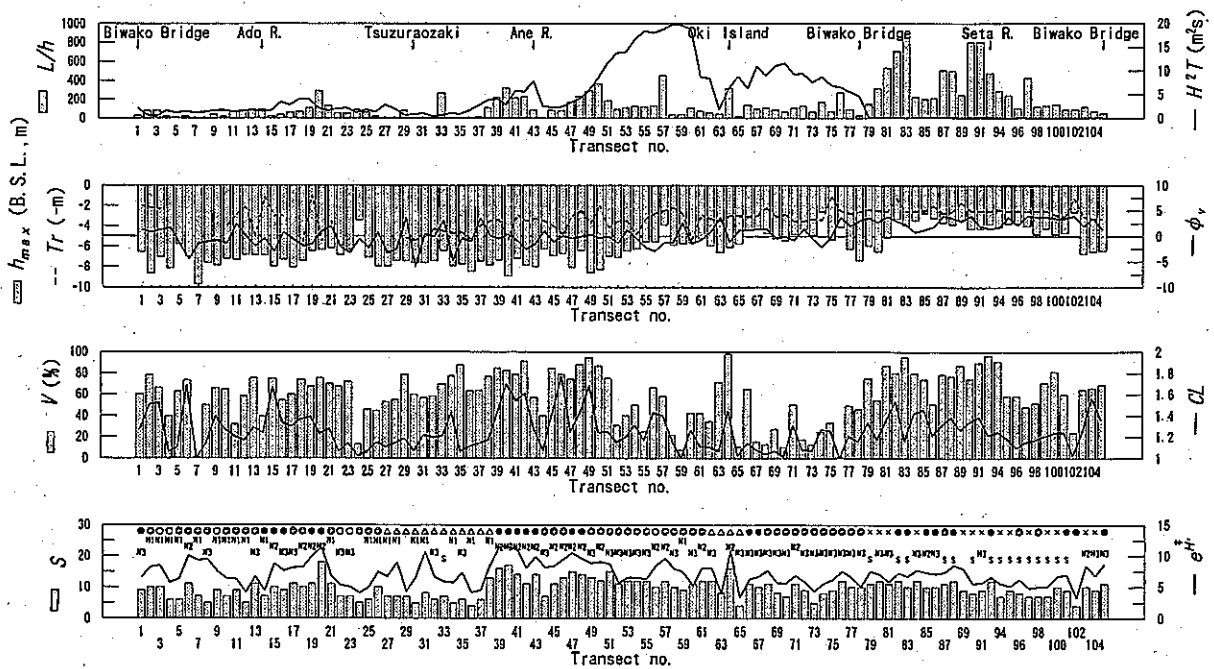


Fig. 6. Distribution of land form (L/h where L , distance from shoreline; h , height from B.S.L. -1 m to B.S.L. -5 m), wave energy (H^2T where H , wave height; T , period), transparency (Tr), vegetation depth (h_{max}), grain size (ϕ_v), percentage of vegetational cover (V), cover layer (CL where $CL = \sum c_j / V$; c_j , coverage (%) of j -species), number of species (S), index of species diversity ($e^{H'}$), landscape types of lake shore (●, emerged plant; ◎, sand; ○, pebble; △, stone; ×, artificial) and vegetation types (N1, N2, N3 and S correspond to types in Table 1).

湖岸性状は地形勾配とよく対応し、急傾斜の場所では岩石湖岸、傾斜が中程度では礫湖岸、緩傾斜では砂浜湖岸となっている。また安曇川、姉川等の河口デルタ地帯には抽水植物群落がよく発達し、南湖では人工湖岸に改変されているところが多い。底質粒度 ϕ は、北湖北岸では岩石湖岸の礫から内湾奥部の泥までバラツキが大きく、北湖西岸・東岸では測線によりバラツキがあるが概ね砂が主体になっており、南湖では泥～砂泥からなっている。

各測線における沈水植物の生育最大水深は、透明度分布を反映して北湖で深く、南湖で浅くなっていた。さらに北湖では、西岸や北岸で深く、流入負荷の大きい（透明度の低い）東岸で浅く、南湖では北湖（琵琶湖大橋）に近づくほど深くなっていた。生育最大水深と透明度の平均値はそれぞれ北湖では B.S.L. -6.6 m と 3.5 m、南湖では B.S.L. -4.3 m と 2.5 m であった。

植被率は姉川河口周辺（測線43, 44）を除く北湖北東岸や南湖東岸で高く、波浪エネルギーの大きい北湖南東岸で50%以下と低くなっていた。被覆階層は姉川河口周辺を除く北湖北東岸で高く、北湖の北岸・南東岸および琵琶湖大橋周辺を除く南湖西岸で低くなっており、前者で群落の多層構造が発達し、後者でそれが単純になっていることを示している。種数と多様性指数も被覆階層とよく似た分布傾向を示した。

植生型（水域区分）の抽出

測線間の種組成の類似性を検討するため、出現区画数を用いて Kimoto (1967) の類似度指数 C_n を計算し、Mountford 法によるクラスター分析を行った（本元 1976）。その結果、植生型は $C_n=0.77$ の水準で6 測線を除いて4 区分された（Fig. 7）。各植生型を主な水域によって、N1 タイプ（北湖西岸・北岸）、N2 タイプ（北湖北東岸）、N3 タイプ（北湖南東岸）、S タイプ（南湖）に分類した。なお、N2 タイプは沖の島の島影になった水域、N3 タイプは南湖東岸などにもみられた。出現頻度の高い種は、Table 1 に示すとおり、N1 タイプではコカナダモ、センニンモ、クロモ、N2 タイプではクロモ、センニンモ、ホザキノフサモ、オオササエビモ、N3 タイプではセンニンモ、クロモ、S タイプではセンニンモ、マツモ、クロモであった。

Fig. 6 の分布傾向を単純化し、各植生型間の生育環境要因を比較したのが Fig. 8 である。N2 タイプは他のタイプより植被率、被覆階層、種数および多様性指数が有意に高かった（ただし、植被率においてのみ S 群落と有意差なし）。S タイプは N2 タイプと同程度に植被率が高く、N1 タイプは種数が少ないという特徴がみられた。生

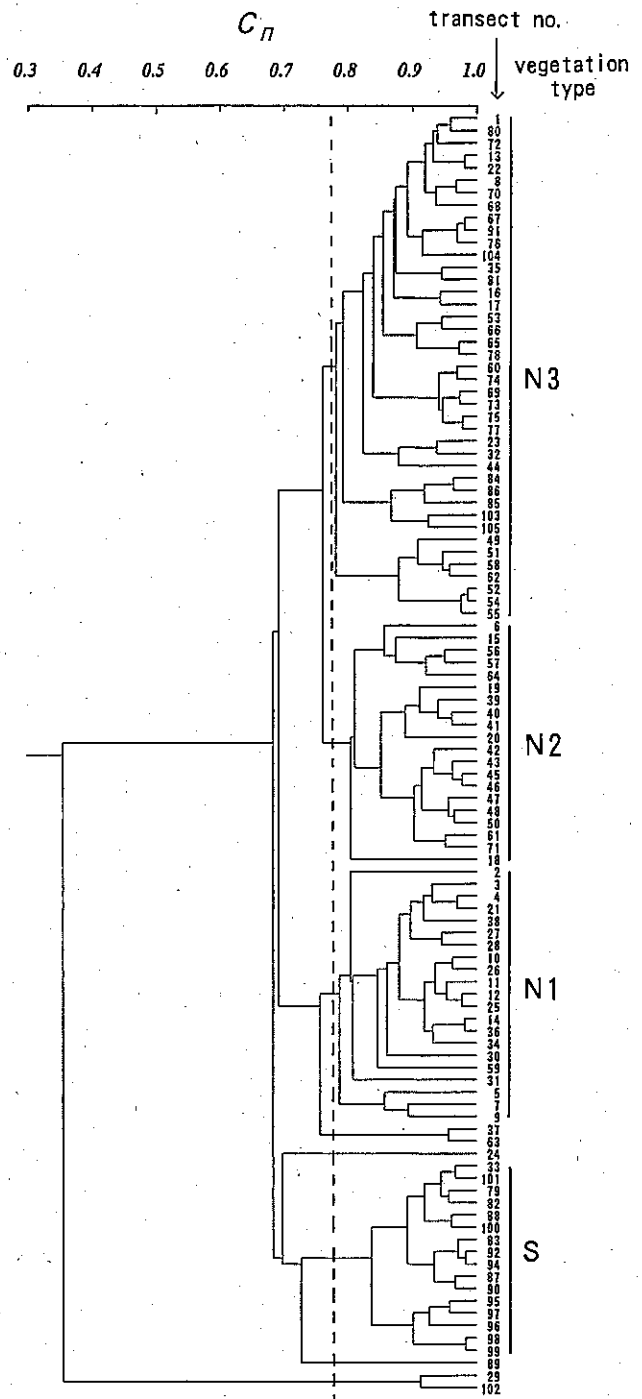


Fig. 7. Dendrogram showing the similarity between number of quadrats of submerged macrophytes species among all transects, based on cluster analysis using the Mountford method (average linkage method) and similarity calculated by Kimoto (1967)'s index C_n . Capital letters (N1, N2, N3 and S) represent the vegetation types by main region. The similarity ranges from 0 (lowest) to 1 (highest similarity).

育環境要因については、N2 タイプと N3 タイプ間の地形勾配および波浪エネルギー、N1 タイプと N2 タイプ間の底質粒度を除いて、各タイプ間に有意な差がみられた。なお、底質粒度は N1 タイプでは小礫から砂泥まで幅広くみられ、N2 タイプでは砂、N3 タイプでは砂〜砂

泥、Sタイプでは砂泥〜泥が主体であった。主成分分析による種群の類型化

沈水植物の分布を決定している環境要因は波浪、水深、透明度、底質粒度など複数で、かつそれらが相互に関係しているため、主成分分析を行い総合的な指標を抽出し

Table 1. Dominant species of each vegetation type. Mean of percentage occurrence in the quadrats along each transect are shown.

Dominant species	Vegetation type:			
	Northern Basin			Southern Basin
	West & North	North-east	South-east	
<i>Potamogeton maackianus</i>	23.1	17.2	27.2*	25.1*
<i>Hydrilla verticillata</i>	19.1	19.1*	27.0	15.9
<i>Elodea nuttallii</i>	23.9*		4.9	11.0
<i>Myriophyllum spicatum</i>	11.0	10.3	9.1	13.6
<i>Ceratophyllum demersum</i>				19.8
<i>Potamogeton anguillanus</i>	7.2	10.3	5.6	
<i>Najas marina</i>		6.2		
<i>Potamogeton leptcephalus</i>		7.3		
<i>Vallisneria denseserrulata</i>			4.4	
<i>Potamogeton perfoliatus</i>		6.8		
<i>Vallisneria bivaensis</i>		5.3	3.8	
No. of transects	21	20	41	16

Species amounted to 80% accumulated frequency are shown. *, the first occurrence; underline, species amounted to 50% accumulated frequency.

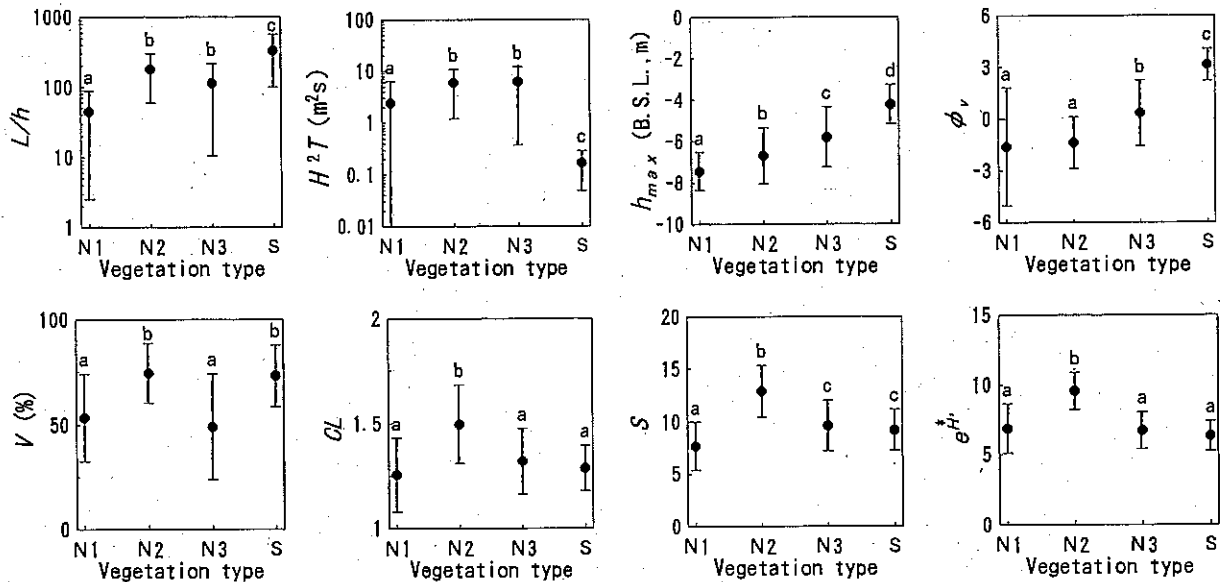


Fig. 8. Mean±SD of land form (L/h), wave energy (H^2T), transparency (Tr), vegetation depth (h_{max}), grain size (ϕ_v), percentage of vegetational cover (V), cover layer (CL), number of species (S) and diversity index (e^H) in each vegetation type. Different letters indicate significant at $p=0.05$.

た。水深と透明度は相互に関係するため、各測線の補償深度を生育最大水深 h_{max} とし、補償深度は相対水中照度が1%に相当する深度と仮定して、各区画の相対照度 μ を次式で算出した。

$$\mu = I_h / I_0 = e^{-kh} \quad (1)$$

$$k = -\ln(0.01) / h_{max} \quad (2)$$

ここに、 I_h ：水深 h の水中照度、 I_0 ：水面直下の水中照度、 k ：光の消散係数、 h ：水深である。

また、波浪、水深、底質粒度の総合指標としてシールズ数 ψ_m を導入した。シールズ数は波浪による湖底面の最大軌道流速 \bar{u}_b が底質粒子の移動に与える影響を表わす無次元指標であり、次式で定義される。

$$\psi_m = \frac{1}{2} \frac{f_w \bar{u}_b^2}{sgd} \quad (3)$$

$$\bar{u}_b = \frac{H}{2} \frac{gT}{L} \frac{1}{\cosh(2\pi h/L)} \quad (4)$$

ここに、 f_w ：摩擦係数(0.01)、 s ：底質粒子の水中比重(1.65)、 g ：重力加速度、 d ：平均粒径、 H ：波高、 T ：周期、 L ：波長である。

沈水植物の出現区画(北湖3,803, 南湖1,951)における全種の被度(百分率中央値)、生育環境要因として相対照度 μ 、シールズ数 ψ_m 、底質粒度 ϕ_b 、群落構造の指標として植被率 V 、被覆階層 CL 、種数 S の北湖29因子、南湖24因子(北湖より沈水植物が5種少ない)を用いて相関行列による主成分分析を行った。なお、相対照度とシールズ数は正規分布に適合させるため対数変換した。

各主成分の固有値と寄与率を Table 2 に示し、累積寄与率が30%に達した第1～第4主成分の各因子負荷量を2次元座標に配置したのが Fig. 9 である。北湖では、第1主成分は被覆階層、種数、植被率の間に高い正の相関があることから、植生の豊かさを表わしており、クロモ、センニンモ、オオササエビモ、ホザキノフサモ、ヒロハノセンニンモの種群が植生を豊かにしていることが分かる。また、正に相対照度、負に ϕ_b が配置されていることから、水深が浅く(透明度が高く)、底質が粗粒化していることが植生の豊かさを保障していると考えられる。第2主成分と第3主成分は生育環境を表わしていることから、両者を同一座標に示した。第2主成分(Y軸)はシールズ数と相対照度の間に高い正の相関があることから、波浪の影響を受けやすい浅水域を表わしている。ここにはササバモ、オオササエビモが生育し、波浪の影響の受けにくい深水域(負域)にはサンニンモ、ヒロハノセンニンモ、センニンモが配置されている。第3主成分(X軸)はネジレモの相関が最も高く、反対の負域に ϕ_b

Table 2. Effectiveness of the 1st to 4th components in the principal component analysis of the correlation matrix for 29(N) and 24(S) factors in 3,803 (N) and 1,951 (S) quadrats.

Principal component	Eigen value	Proportion (%)	Cumulative proportion (%)
Northers Basin (N)			
PC1	4.069	14.0	14.0
PC2	1.999	6.9	20.9
PC3	1.805	6.2	27.1
PC4	1.548	5.3	32.5
Southern Basin (S)			
PC1	3.107	12.9	12.9
PC2	2.140	8.9	21.9
PC3	1.663	6.9	28.8
PC4	1.476	6.2	34.9

が配置されていることから、粗粒化した水域にはネジレモをはじめ、イバラモ、オトメフラスコモ、オオササエビモ、オオトリゲモが、細粒化した水域にはコカナダモ、マツモ、オオカナダモが生育していることを示している。したがって、この図の右上方向は波浪の影響を受けて粗粒化した浅水域を、左下方向は波浪の影響を受けにくい細粒化した深水域を表わしている。第4主成分はコカナダモの優占する仮想群落を表わしている。

南湖では、第1主成分(Y軸)は種数、植被率、相対照度、被覆階層、シールズ数の間に高い負の相関があることから、植生の貧弱な深い静穏域を表わしている。ここにはコウガイモ、ササバモ、ホザキノフサモ、オオササエビモの種群が配置されている。第2主成分(X軸)はコカナダモ、オオカナダモ、 ϕ_b の間に高い正の相関があることから、外来種が優占する泥質を表わしている。したがって、この図の右上方向には水深の深い細粒化した水域に、左下方向は水深の浅い粗粒化した水域に生育する種群が配置されているとみることができる。第3主成分以下は仮想群落を表わしており、第3主成分はセンニンモを欠く種群を、第4主成分はコカナダモが優占する種群を表わしている。

以上のように、北湖、南湖ともに第1主成分は植生の豊かさを表わしており、北湖では第2・3主成分によって、南湖では第1・2主成分によって、相対照度(水深、透明度)、シールズ数(波浪等)、底質粒度による沈水植物の分布の類型化が可能となった。なお、南湖では北湖のようにシールズ数の特に高い主成分がなかったことは、

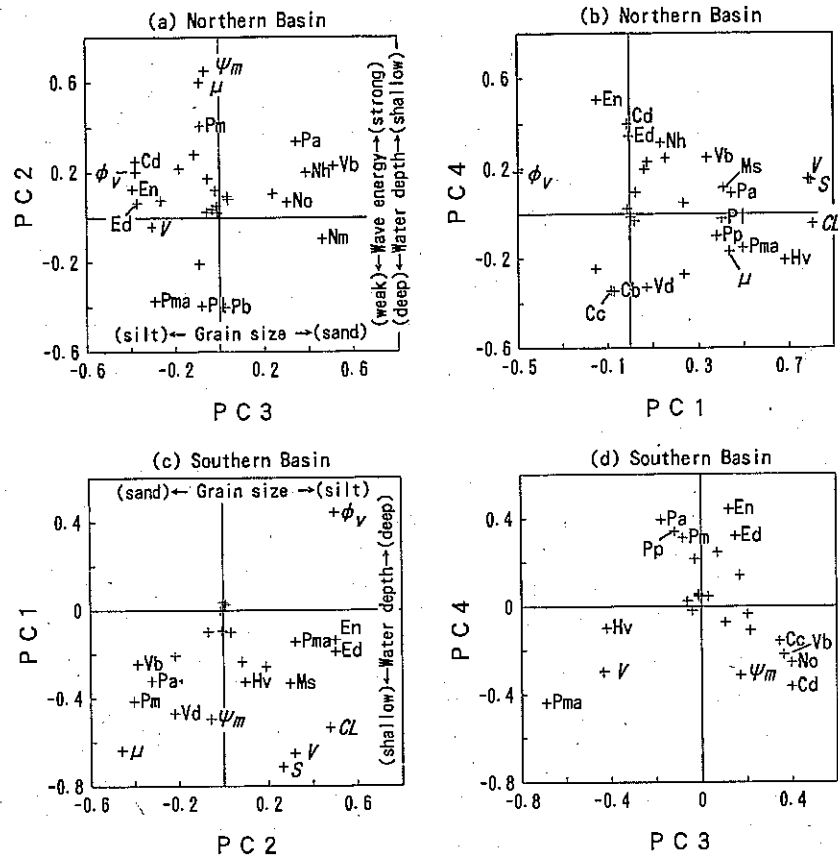


Fig. 9. Scatter diagram for 29 (Northern Basin) and 24 (Southern Basin) factors ordinated by the 1st - 4th components obtained by the principal component analysis. μ , relative light intensity (log); Ψ_m , shields number (log); ϕ_v , grain size; V, vegetational cover; CL, cover layer; S, number of species; other codes, species in Table 3. The codes with factor loading from -0.3 to 0.3 are blanked.

北湖に比べ波浪の影響が小さいことを示唆している。

考察

沈水植物相の現状と変遷

本調査では輪藻植物 1 科 2 種、種子植物 7 科 21 種の計 23 種を確認した (Table 3)。1986 年～1989 年の調査で浜端 (1991 a, b) は 20 種を確認しており、本調査結果を加え、さらに 1995 年南湖東岸で確認されたゴハリマツモ (*Ceratophyllum demersum* var. *quadrispinum*) (浜端私信) を加えると、現在琵琶湖で生育している沈水植物は 26 種と考えられる。この中には、サンネンモ、ネジレモの琵琶湖固有種と、コカナダモ、オオカナダモ、ハゴロモモ、オオフサモの外来種も含まれている。また、ゴハリマツモは絶滅が危惧されている (角野 1994)。26 種のうち本調査では、新たにヒメホタルイを追加し、シャジクモとオトメフラスコモを同定したが、ヤナギモメセ

ンニンモ (雑種)、ゴハリマツモ、オオフサモ (*M. brasiliense*) の 3 種は確認することができなかった。オオフサモについては琵琶湖流入河川や河口付近に多いことから、河口部に調査測線がなかったことが一因と考えられる。

これまでに琵琶湖で記録された沈水植物は 37 種で、そのうち 11 種が 1985 年以降確認されておらず、ガシヤモク (*P. dentatus*)、アイノコヒルムシロ (*P. malainoides*; 浮葉植物) はすでに絶滅したと考えられている (生嶋 1971)。ゴハリマツモも琵琶湖で絶滅したと考えられていたが (生嶋 1971)、前述のように再発見された。さらに琵琶湖固有種のネジレモやサンネンモ、それにヒロハノエビモなどが減少傾向にあるとされている (浜端 1991 a)。また、1960 年代以降にコカナダモ、オオカナダモ、ハゴロモモの外来種 3 種が新たに加わるなど、1960～1970 年代を境に種構成の変化がみられる。しかし、1980 年代以降の沈水植物相には大きな変化がなく、観測

Table 3. List of submerged macrophytes in Lake Biwa. Renewed the list of Hamabata (1991a). The numbered species indicate estimated present fauna of Lake Biwa.

No.	Japanese name	Species (code)	Reference number											
			1) 2) 3) 4) 5) 6) 7) 8) 9) 10) 11)											
			Year of survey	'10	'35	'53	'62	'74	'82	'86	'88	'95	'95	'97
			No. of sites	-	-	108	67	39	48	18	48	55	-	104
CHAROPHYTA														
Characeae														
1	シャジクモ	<i>Chara braunii</i>	(Cb)									○		○
	シャジクモ属	<i>Chara</i> sp.		○	○	○								
2	オトメフラスコモ	<i>Nitella hyalina</i>	(Nh)											○
	フラスコモ属	<i>Nitella</i> sp.			○	○				○	○			
SPERMATOPHYTA														
Potamogetonaceae														
	ヒルムシロ	<i>Potamogeton distinctus</i>		○						○				
	アイノコヒルムシロ	<i>Potamogeton malainoides</i>				○								
	ササエビモ	<i>Potamogeton nipponicus</i>				○			○					
3	ホソバミズヒキモ	<i>Potamogeton octandrus</i>	(Poc)								○			○
4	ヒロハノエビモ	<i>Potamogeton perfoliatus</i>	(Pp)	○	○	○	○	○			○	○	○	○
	ガシャモタ	<i>Potamogeton dentatus</i>				○								
5	ササバモ	<i>Potamogeton malaiianus</i>	(Pm)		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
6	エビモ	<i>Potamogeton crispus</i>	(pc)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
7	ヤナギモ	<i>Potamogeton oxyphyllus</i>	(pox)	○					○					○
8	センニンモ	<i>Potamogeton maackianus</i>	(Pma)		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
9	ヤナギモ×センニンモ	<i>P. oxyphyllus</i> × <i>P. maackianus</i>									○	○		
10	ヒロハノセンニンモ	<i>Potamogeton leptcephalus</i>	(Pl)								○	○	○	○
11	サンネンモ	<i>Potamogeton biwaensis</i>	*(Pb)		○	○	○				○	○	○	○
12	オオササエビモ	<i>Potamogeton anguillanus</i>	(Pb)		○					○	○	○	○	○
Najadaceae														
13	イバラモ	<i>Najas marina</i>	(Nm)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
14	オオトリゲモ	<i>Najas oguraensis</i>	(No)								○			○
	トリゲモ	<i>Najas minor</i>		○	○		○							
	ホッスモ	<i>Najas graminea</i>			○	○								
Hydrocharitaceae														
	ヤナギスブタ	<i>Blyxa japonica</i>							○					
	スブタ	<i>Blyxa ceratosperma</i>		○										
15	コウガイモ	<i>Vallisneria denserrulata</i>	(Vd)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
	セキショウモ	<i>Vallisneria asiatica</i>		○		○			○					
16	ネジレモ	<i>Vallisneria biwaensis</i>	*(Vb)		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
17	クロモ	<i>Hydrilla verticillata</i>	(Hv)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
18	コカナダモ	<i>Elodea nuttallii</i>	** (En)				○	○	○	○	○	○	○	○
19	オオカナダモ	<i>Egeria densa</i>	** (Ed)					○	○	○	○	○	○	○
20	ミズオオバコ	<i>Ottelia alismoides</i>	(Oa)	○										○
Nymphaeaceae														
21	ハゴロモモ	<i>Cabomba caroliniana</i>	** (Cc)						○	○	○			○
Ceratophyllaceae														
22	マツモ	<i>Ceratophyllum demersum</i>	(Cd)	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
23	ゴハリマツモ	<i>C. demersum</i> var. <i>quadrispium</i>			○									○
Ranunculaceae														
	バイカモ	<i>Ranunculus nipponicus</i> var. <i>majr</i>		○										
Haloragaceae														
	フサモ	<i>Myriophyllum verticillatum</i>		○	○	○		○						
24	ホザキノフサモ	<i>Myriophyllum spicatum</i>	(Ms)	○	○	○	○			○	○	○	○	○
25	オオフサモ	<i>Myriophyllum brasiliense</i>	**		○				○	○				
Cyperaceae														
26	ヒメホタルイ	<i>Schoenoplectus lineolatus</i>	(Sl)											○
Total number of species (37)				16	21	17	13	17	16	20	17	17	-	23

1)Maeda 1910; 2)Yamaguchi 1943; 3)Ikusima *et al.* 1962; 4)Ikusima 1966; 5)Nagai 1975; 6)Kunii *et al.* 1985; 7)Hamabata 1991a; 8)Hamabata 1991b; 9)Shiga Pref. Fish, Exp. Stn. 1998; 10)Hamabata, unpublished; 11)this survey. *, Endemic species; **, Exotic species.

史上最低水位を記録した1994年夏季の水位低下 (B.S.L. -1.23 m) の影響が懸念されたが、干陸化したところにも1年後には着実に回復しているのが確認されている (平成6年濁水琵琶湖・淀川水環境総合調査委員会, 1996)。

量的には、センニンモ、クロモ、コカナダモの3種が現在の琵琶湖における優占種と考えられ (Fig. 3), 浜端 (1991 a, b) や滋賀県水産試験場 (1998) の結果と一致した。しかし、コカナダモやオオカナダモが侵入する以前は、固有種のネジレモとサンネンモが琵琶湖で優占していた (山口 1943)。

沈水植物の生育環境と生育型の適応関係

生物の生育形態や生活様式は各種の生育環境に適応していることから、生育環境の特性を生育型に基づいて一般化することを試みた。一般に植物の生活型分類には休眠型、生育型、繁殖型があるが (沼田 1969), ここではまず、角野 (1994) の検索などに基づいて、生育型の視点から水中茎と水中葉を類型化した。すなわち、「ロゼット型」と直立型、直立型は葉が「広葉型」と「線形葉型」の3型に区分した。生育水深および底質粒度 ϕ の被度加重平均を北湖・南湖別に各植物をプロットしたのが Fig. 10 である。各種のプロットは、北湖ではバラツキが大きく、南湖では右下がりの直線上に分布し、北湖より全体に右上に分布している。これらは両湖盆の地形 (水深)、静穏さ (波浪)、富栄養化 (透明度、堆積有機物) を反映したものとなっており、特に南湖は北湖に比べて富栄養化が進み、生育環境の多様性が低くなっていることを示唆している。すなわち、北湖では浅水域から深水域まで砂質が存在するが、南湖では北湖に比べ全体に底質粒度 ϕ が大きく (粒径が小さく) なり、深水域では泥質に偏っている。

生育型をみると、出現頻度の少ない種もプロットされており例外もあるが、全体としてロゼット型と広葉型は浅水域に、線形葉型は深水域に分布する傾向がみられる。ロゼット型は草丈が短いため、光の獲得は茎を伸ばす他型に比べて不利になり、また富栄養化した透明度が低い水域では浅水域に分布が限られ、深水域には進出できないと考えられる (Titus and Adams 1979)。また、ネジレモとコウガイモは地下茎がよく発達し、種子の発芽率も高い (生嶋 1966) ことから、波浪の影響を受けやすい浅水域での生育にも適応していると推察される。両種を比較すると、ネジレモは砂質を、コウガイモは泥質を好んでいる。広葉型は草丈が長くなるが、地下茎がよく発達している。

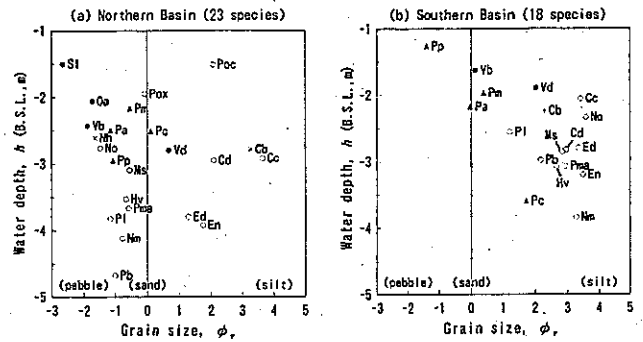


Fig. 10. Submerged macrophyte species plotted against water depth (h) and grain size (ϕ). Each value shows the weighted average with coverage. ●, rosette type; △, erect (broad-leaf) type; ○, erect (linear-leaf) type; ×, Charophyta. The codes correspond to species in Table 3.

線形葉型は北湖ではホソバミズヒキモとヤナギモを除いておおよそ B.S.L. -3 m 以深にプロットされており、3 m は前述 (測線60の例) の波浪エネルギーが減衰する水深帯と一致する。北湖の線形葉型には砂質に生育するクロモ、センニンモ、ヒロハノセンニンモ、サンネンモ等の在来種グループと、泥質に生育するコカナダモ、オオカナダモの外来種グループがある。前者はクロモを除いて地下茎がよく発達し、後者は地下茎をもたない。クロモは地下茎があまり発達しないが、コカナダモの大繁茂によって、それと共存することができず砂質側に生育していると考えられる。また、植物体で越冬するコカナダモやオオカナダモは、殖芽等の越冬器官をもつ種より波浪に弱く、深水域での生育に適応していると考えられる。ホソバミズヒキモとハゴロモモはシャジクモ (輪藻類) とともに、浅水域の泥底という琵琶湖では限られた立地環境に生育している。なお、線形葉型が広葉型より深いところに生育している理由については、光合成器官である葉の数や表面積の違いなどが一因と考えられるが、一般化するにはいならず今後の課題である。

Fig. 10 は、各種の生育に適した水深や底質粒度を表わしているほか、種間競争や生育環境の多様性の低下などにより特定の環境に生育を余儀なくされた結果も反映されている。生育環境の多様性が比較的保たれている北湖における各種のプロットが本来の生育適地を示していると考えれば、富栄養化した南湖では深水域が泥底のため、例えばサンネンモが泥質側へ、ヒロハノエビモが砂質のある浅水域側への生育を余儀なくされていると考えられる。一方、北湖から南湖へいくほど多くの種がより浅く、より泥質側に移行しているのに対して、富栄養化に強い

(浜端, 1996b) エビモが北湖より南湖において深いところに生育しているのは興味深い。

以上の結果から、沈水植物の生育は基本的には地形や外力としての波浪の影響を受けるが、最近減少傾向にあるサンネンモ、ヒロハノエビモをはじめ沈水植物の種多様性を保全するには、富栄養化した南湖のように生育環境の多様性が低くならないこと、特に深水域の砂質が保持されることが重要な要件と考えられる。これは、沈水植物相の豊かさが底質粒度 ϕ_0 の小さい(粒径が大きい)ことと密接に関係していることから支持される。

水位低下による沈水植物への影響について

琵琶湖開発事業における水位操作基準については、利水補給により低下する可能性のある水位として最低水位 B.S.L. -1.5 m が設定されている。生物に何らかの影響を与える水位低下については、水位レベルと干出時間、生活史特性と関連した水位低下時期、逃避時間と関連した水位低下速度などを考慮して論議する必要がある。一方、水位上昇は深水域の沈水植物にとっては光条件が悪くなり生育に不利になると考えられ、増水による透明度の低下はそれを助長するが、それは降雨後の一時的なものであると考えられる。ここでは琵琶湖開発事業との関連において水位低下の観点から、B.S.L. -1.5 m 以浅の出現区画数の割合が高い種を列挙すると、ミズオオバコ(50%)、ホソバミズヒキモ(47%)、ヒメホタルイ(44%)、ササバモ(25%)、ネジレモ(25%)、ハゴロモ(24%)、エビモ(21%)の順であった。前3種は B.S.L. -1.5 m 以浅に半数程度が出現した。ササバモは陸生葉をもつ可塑性が水位変動帯を含む浅水域に適応している(Kadono 1984)。固有種のネジレモは南湖で33%、北湖で22%が B.S.L. -1.5 m 以浅に分布していた。ネジレモをはじめ多くの在来種の成長は晩春から夏にかけてであり、この時期は水位低下の影響を受けやすいが、琵琶湖では例年水位が高い傾向にある。一方、少雨傾向になるのは秋から冬にかけてであり、この時期は多数の水鳥が琵琶湖に越冬のため飛来する。冬期の水位低下に伴い、ネジレモなど浅水域の沈水植物がコハクチョウなどの水鳥による捕食圧の影響を受けやすいが、ネジレモでは走出枝による栄養繁殖による回復能力が高いことも明らかにされている(浜端 1996a)。もう一つの固有種であるサンネンモは北湖の深水域に主に生育しているため水位低下の直接的な影響はないと考えられる。冬に休眠しないエビモは他種より水位低下の影響を受けやすいと考えられるので、夏眠期の出現割合を示した前出の21%は過小評価されている。

水位低下が沈水植物に与える影響については、沈水植物が水中に適応したグループであることから、まず直接的な影響として干出による枯死が考えられる。この影響の程度は種や発育段階などによって異なり、耐乾性が低いのは植物体、地下茎、殖芽、種子の順とされる(生嶋 1966)。また、陸生葉をもつササバモやホザキノフサモは本来水位変動帯に適した生育型をもっている。影響水深については、干出のみならず、波浪による碎波水深やその影響を受けて底質などが変化する範囲までを考慮する必要がある。この影響範囲は各地域の地形、波浪特性、底質粒度などによって当然異なり、波浪の影響を強く受ける北湖東岸では B.S.L. -3 m が一つの目安と考えられた。この影響については、波浪により泥が洗われ砂質化することによって、在来種が増加することも考えられる。1994年夏期の水位低下を経験した今回の調査結果において、サンネンモ、ヒロハノエビモの分布域が広がったこと、ネジレモが深くまで確認できたことなどから、在来種の増加傾向が示唆される。その他、水鳥の捕食圧などの複合要因が関与し、さらに琵琶湖では過去に水位低下や水位上昇を何度となく繰り返しており(原ほか 1995)、影響を長期的にみた場合、一時的な水位低下が生物を活性化させることも予想される。しかし、在来種の増加や水位低下による生物活性化はあくまで仮説であり、今後の検証が待たれる。したがって、現時点で影響の程度を議論できるようなデータは少なく、本調査結果は琵琶湖全域の一側面を明らかにしたと考えられるが、季節変化や水位変動などを考慮した時系列データの蓄積が今後の課題である。これについては、本調査結果を踏まえて代表測線でのデータの蓄積に努めたいと考えており、その際の調査手法として今回の手法が有効であると考えている。

謝辞

本研究を行うにあたり、調査計画から本稿のまとめまで終始ご指導をいただいた滋賀県琵琶湖研究所の浜端悦治氏に深謝の意を表します。また、標本の同定をしていただき、有益なご助言をいただいた滋賀県立琵琶湖博物館の芦谷美奈子氏をはじめ、滋賀県の各研究・行政機関の関係者の方々、沈水植物群落マップの提供をいただいた建設省琵琶湖工事事務所に心からお礼申し上げます。

摘要

1997年夏季に琵琶湖全域104測線でベルトトランセクト法による潜水調査を行った。調査は総延長63,540 m; 総観察面積127,080 m², 植生の観察された区画数は5,754であった。

本調査では23種の沈水植物を確認し、センニンモ、クロモ、コカナダモの3種が優占種であった。沈水植物相は1960~1970年代を境に種構成の変化がみられるが、1980年代以降では大きな変化がなかった。

クラスター分析による測線間の種組成の類似性から、北湖の西岸・北岸 (N1), 北東岸 (N2), 南東岸 (N3) および南湖 (S) の4水域を代表する植生型に区分された。N2タイプでは植被率, 被覆階層, 種数, 多様性指数が高く, N1タイプでは種数が少なかった。

主成分分析結果から, 北湖, 南湖ともに第1主成分は植生の豊かさを表わし, 第3主成分までで相対照度 (水深, 透明度), シールズ数 (波浪等), 底質粒度による沈水植物の分布の類型化が可能となった。

沈水植物各種の生育水深と底質粒度の散布図から, 北湖と南湖における地形 (水深), 波浪, 透明度等に起因する生育環境の特性を示し, 南湖では生育環境の多様性が低くなっていることを明らかにした。また, 種間競争や富栄養化などの環境変化についても考察し, 沈水植物の種多様性を保全するには, 生育環境の多様性, 特に深水域の砂質が保持されていることが重要な要件と考えられた。

琵琶湖開発事業に関連して, 利用低水位 B.S.L. -1.5 m までに出現頻度の高い種は, ミズオオバコ, ホソバミズヒキモ, ヒメホタルイなどで, 水位低下が沈水植物に与える影響について論議した。

引用文献

- *Braun-Blanquet J. (1964) Pflanzensoziologie. 3 Auflage, Springer Verlag, Wien.
 合田良実・佐藤昭二 (1982) 海岸・港湾. 彰国社.
 浜端悦治 (1991a) 琵琶湖の沈水植物群落に関する研究(1)潜水調査による種組成と分布. 日本生態学会誌 41: 125-139.
 浜端悦治 (1991b) 琵琶湖の沈水植物群落に関する研究(2)魚群探知機と船上からの採集による分布調査. 滋賀県自然史, pp. 1295-1310. 滋賀県.
 浜端悦治 (1996a) 水位低下が浅水域の沈水植物帯に及ぼす影響. 平成6年度琵琶湖の異常渇水の影響に関する研究報告書, pp. 139-158. 滋賀県琵琶湖研究所.
 浜端悦治 (1996b) 沈水植物の特性. 河川環境と水辺植物—植

- 生の保全と管理 (奥田重俊・佐々木寧編), ソフトサイエンス社, pp. 71-115. 東京.
 原 稔明・西嶋孝治・加藤正典 (1995) 琵琶湖の水環境モニタリングと湖水位変動. 土木学会環境システム研究, 23: 632-637.
 平成6年渇水琵琶湖・淀川水環境総合調査委員会 (1996) 平成6年渇水琵琶湖・淀川水環境総合調査報告書.
 廣瀬利雄 (1997) 応用生態工学序説. 信山社, 東京.
 生嶋 功・古川 優・池田准蔵 (1962) 琵琶湖の水生高等植物の現存量. 千葉大学理学部紀要 3(4): 483-494.
 生嶋 功 (1966) 琵琶湖の水生高等植物. 「琵琶湖生物資源調査団中間報告」, pp. 313-341.
 生嶋 功 (1971) 琵琶湖の水生植物—琵琶湖の自然をまもるために—. 琵琶湖国定公園学術調査報告書, pp. 275-284. 滋賀県.
 Kadono Y. (1984) Comparative ecology of Japanese *Potamogeton*: An extensive survey with special reference to growth form and life cycle. Jap. J. Ecol. 34: 161-172.
 角野康郎 (1994) 日本水草図鑑. 文一総合出版, 東京.
 **Kimoto S. (1967) Some quantitative analysis on the Chrysomelid fauna of the Ryukyu Archipelago. Esakia, 5: 1-20.
 木元新作 (1976) 動物群集研究法 I—多様性と種類組成—(生態学研究法講座14). 共立出版, 東京.
 Kunii H., Tsuchiya T., Matsui K. & Ikusima I. (1985) Present state of aquatic plants in Lake Biwa and its surrounding water bodies. Jpn. J. Limnol. 46: 215-218.
 前田末広 (1910) 琵琶湖. 広田分聖堂, 彦根市.
 森下正明 (1996) 種多様性指数値に対するサンプルの大きさの影響. 日本生態学会誌 46: 269-289.
 永井かな (1975) I 水草類の分布と生態. 琵琶湖水生植物実態調査報告書, pp. 1-32. 都市科学研究所.
 西野麻知子 (1988) 底生動物からみた水辺環境「琵琶湖研究—集水域から湖水まで—」, pp. 183-206, 滋賀県琵琶湖研究所.
 沼田 真 (1969) 生活型組成. 「図説植物生態学」(沼田 真編著), pp. 36-43. 朝倉書店, 東京.
 西條八東・坂本 充・豊田恵聖・門田 元・三好英夫・堀江正治・川那部浩哉・津田松苗 (1966) 物質循環中間報告. 「琵琶湖生物資源調査団中間報告」, pp. 406-466.
 滋賀県琵琶湖研究所 (1996) 平成6年度琵琶湖の異常渇水の影響に関する研究報告書.
 滋賀県水産試験場 (1998) 平成7年度琵琶湖沿岸帯調査報告書.
 Titus J. E. & Adams M. S. (1979) Coexistence and the comparative light relation of the submersed macrophytes *Myriophyllum spicatum* L. and *Vallisneria spiralis* Michx. Oecologia 40: 273-286.
 山口久直 (1943) 琵琶湖の水草 (琵琶湖沿岸帯生物群集の研究1). 陸水学雑誌 13: 92-104.
 * 生態学実習懇談会 (編) (1968) 生態学実習書. 朝倉書店, 東京. より引用.
 ** 木元 (1976) より引用.