

原著論文 ORIGINAL PAPER

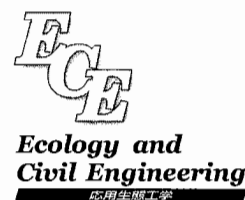
琵琶湖に生育する沈水植物の1997年から2003年まで6年間の変化

今本 博臣^{1)*}・及川 拓治²⁾・大村 朋広²⁾・尾田 昌紀³⁾・鷺谷 いづみ⁴⁾

- 1) ダム水源地環境整備センター 〒500-8076 岐阜市司町1
- 2) 独立行政法人水資源機構 〒330-6008 さいたま市中央区新都心11-2
- 3) 国土環境株式会社 〒550-0002 大阪市西区江戸堀3-2-23
- 4) 東京大学農学生命科学研究科生圏システム学専攻保全生態学研究室 〒113-8657 文京区弥生1-1-1

Hiroomi IMAMOTO^{1)*}, Takuji OIKAWA²⁾, Tomohiro OMURA²⁾, Masanori ODA³⁾ and Izumi WASHITANI⁴⁾: Changes of Submerged macrophytes of Lake Biwa for six years from 1997 to 2003. *Ecol. Civil Eng.* 8(2), 121-132, 2006.

- 1) *Water Resources Environment Technology Center, 1, Tsukasa, Gifu, Gifu 500-8076, Japan*
- 2) *Japan Water Agency, 11-2, Shintoshin, Chuo-ku, Saitama, Saitama 330-6008, Japan*
- 3) *Metocean Environment INC., 3-2-23, Edobori, Nishi-ku, Osaka 550-0002, Japan*
- 4) *The University of Tokyo, 1-1-1, Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113-8657, Japan*



Abstract: The field survey conducted at Lake Biwa showed that the vegetation area of submerged macrophytes increased by 15% in North Lake in 2002, 73% in South Lake and 36% overall in comparison with that of 1997. During the growth period of the submerged macrophytes in 2002, the water level of Lake Biwa was 50 cm lower than in 1997, and the vertical distribution of vegetation area of submerged macrophytes also shifted 50 cm deeper. In South Lake, in addition to the shift of vegetation area, the area size at the same water level significantly expanded. Increased light availability due to decreased water level expanded the vegetation area of the submerged macrophytes during the growth period. There are signs of positive feedback that the clarity of water transparency becomes better as the number of submerged macrophytes increases.

Key words: Lake Biwa, light, positive feedback, submerged macrophytes, water level fluctuations

はじめに

琵琶湖は、古くから沿岸住民の農業用水や飲料用水の水源として利用されてきた。1973～1991年には、下流大都市圏の水需要をまかなうことを主な目的とする水資源開発事業が実施され、1992年からは、瀬田川洗堰の運用方法の変更による新たな水位管理が行われている。新しい水位管理により、夏季から秋季にかけて以前よりも水

位が低く保たれるようになった。

一方、琵琶湖の南湖に流入する栄養塩濃度は1980年代後半から減少傾向にあり(滋賀県 2002)、それは琵琶湖流域での下水道や農業排水の整備等の取り組みの成果とみられている。また、1995年以降には、7月から10月にかけて南湖の透明度が上昇する傾向が認められている(浜端 2003)。

水位、栄養塩濃度、および透明度は、沿岸帯の水生植物、特に沈水植物の生育に大きな影響をおよぼす環境要因である(例えば桜井 1981; 角野 1994)。独立行政法人

2004年8月13日受付, 2005年3月23日受理
* e-mail: imamoto@wec.or.jp

水資源機構（以下「水機構」と記す）では、1997年以降、水供給にともなう水位変動が沈水植物の分布や生育におよぼす影響を琵琶湖の沿岸全域で把握するための調査を実施してきた。

本研究では、その調査結果にもとづき1997年と2002年における沈水植物群落の分布と組成およびそれらと水位との関係を比較した。さらに、1999～2003年にかけて毎年秋季に実施した調査結果もまじえ、水位管理の変更が、他の要因ともかかわりあいながら琵琶湖の沈水植物群落におよぼしつつある影響について考察した。

方法

空間分布調査

琵琶湖に生育する在来の沈水植物は、夏季に現存量が最大となることが知られている（生嶋 1966；大村ほか 2001）。そのため、1997年8月4日～9月9日および2002年8月1日～10月1日に、航空写真、深浅測量、現場での潜水目視観察、音響探査によって沿岸全域における沈水植物群落分布を把握した。

航空写真と深浅測量図をもとに群落分布図を作成したが、生育範囲が入り組んでいる場所では、音響探査機（HE-520 本田電子）を併用して水面下での分布をできるだけ正確に把握した。音響探査機による調査は、1997年には南湖の近江大橋～瀬田川区間（11 測線）において、

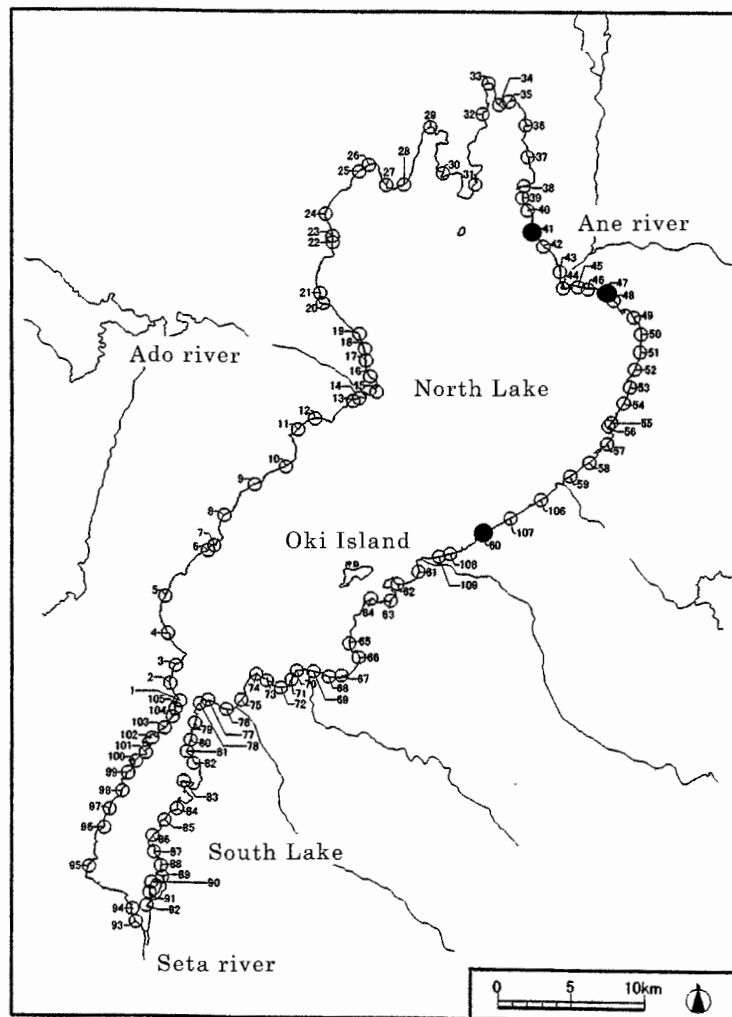


Fig. 1. Location of study sites. ○: Site for measuring spatial distribution of submerged macrophytes zone. ●: Site for detailed study on response to water level changes.

2002年には南湖全域(20測線)において実施した。さらに、沈水植物の水深に対する生育限界を明らかにするため、後にのべるように潜水目視観察をおこなった。

現地調査に先だって、国土交通省琵琶湖河川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)と湖岸景観類型区分(西野1988)を参考に、琵琶湖全周の235kmにまんべんなく水際線と垂直方向に109測線を選定した(Fig.1)。

すべての測線において潜水目視観察を行い、沈水植物の分布範囲の水深、沈水植物の植被率および種別の被度、底質粒径を記録した。

水深は0.1mの精度で測定し、B.S.L.(琵琶湖平均水位T.P.+84.371m)に換算した。植被率は10%ごとに段階的に把握し、わずかに出現(3%)、まばらに出現(0.5%)の2段階を加えて13段階に区分した。被度は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。底質類型は「転石」(直径1m以上)、「大レキ」(直径1mから~人頭大)、「中レキ」(人頭大~拳大)、「小レキ」(拳大~米粒大、中央粒径、 $d=42.5$ mm)、「砂」(米粒大~肉眼で粒子が認められる、 $d=2.71$ mm)、「砂泥」(砂と泥が混じる、 $d=0.25$ mm)、「泥」(肉眼で粒子が認められない、 $d=0.063$ mm)、「粘土」(粘土質である、 $d=0.028$ mm)の8タイプとし、各類型の占有率を被度階級と同じ4区分(2~5)で記録した。沈水植物の生育基盤として「小レキ」以下の各類型(i)の中央粒径を ϕ スケール($-\log_2 d$)であらわし、占有率中央値(s)の加重平均を底質粒径(ϕ_v)と定義して、 $\phi_v = \sum -\log_2 d_i s_i / \sum s_i$ で示した。粒径10mmは $\phi_v = -3.3$ 、1mmは $\phi_v = 0$ 、0.075mmは $\phi_v = 3.7$ にあたる(今本ほか1998)。

出現種の分布パターンと優占種の把握

沈水植物は、光、水質、底質、水温(Barko *et al.* 1991; 生嶋1972)、地形勾配(Duarte *et al.* 1986; Hattori 2004)、波浪(Vestergaard & Sand-Jensen 2000)などによって各沿岸域における分布が規定される。

本研究では、それぞれの出現種の湖全域にわたる分布の広さは、全測線に比する出現測線の割合で把握した。多くの測線への出現は琵琶湖沿岸に広く分布することを意味するからである。また、広域的な視点からの優占度を全調査区画に比する出現区画の割合で、被度からみた優占度を方形区における平均被度で評価した。

水位変動応答調査

琵琶湖は、降雨パターンと流域からの水供給との影響により、夏季以降に水位低下が生じ、沈水植物への影響は秋季に特に大きいものと考えられる(今本ほか1998)。そこで、1999年~2003年にかけて毎年11月に、水位変動の応答を把握するための調査を実施した。

調査は、水位変動が沈水植物群落におよぼす影響を把握しやすい、地形勾配の緩やかな北湖東岸の3測線(No. 41, 47, 60)を用いて実施した(Fig.1)。測定、観察項目は、空間分布調査と同様とした。

結果

水位変動

琵琶湖の水位は、瀬田川洗堰の管理規定に従い、6月16日~8月31日の期間はB.S.L.-20cm、9月1日~10月15日はB.S.L.-30cm、その他の期間はB.S.L.+30cmを基準値として管理されている。ただし、台風による降雨量が少ない年は、夏季以降の水位が基準値を大きく下回ることが少なくない。本調査の期間中のめだった水位低下は、2000年9月10日に記録した観測史上3番目のB.S.L.-97cm、2002年10月29日に記録した観測史上2番目のB.S.L.-99cmである。その他の年は、平年並みの降水量であり、特に大きな水位低下はおこらなかった(Fig.2)。

全域での沈水植物群落の空間分布調査を実施した1997年と2002年を比べると、7月中旬~9月初旬(調査までの約2ヶ月間)の水位には、大きな差異が認められた。すなわち、2002年は1997年に比べて平均約50cm低かった(Fig.2)。

群落分布

1997年、2002年のいずれの調査時においても、すべての測線において沈水植物群落が確認された。特に沈水植物の大規模な群落が見られた沿岸域は、安曇川の北側(A)、姉川の北側(B)、姉川の南側(C)、沖島付近(D)、南湖東岸北部(E)、南湖東岸南部(F)の6地点であった(Fig.3; Fig.4)。このうち、(D)地点を除き、沈水植物帯は陸側の抽水植物帯に連なっていた。特に(A)、(B)、(E)地点では琵琶湖の3大ヨシ帯に接していた。

群落面積

航空写真(1996年と2002年撮影)、深淺測量図(1992年測量)、音響探査機、および、潜水目視観察の結果を総合することによって見積もった沈水植物群落面積(植被率を考慮した面積)は、1997年には北湖3,001ha、南湖

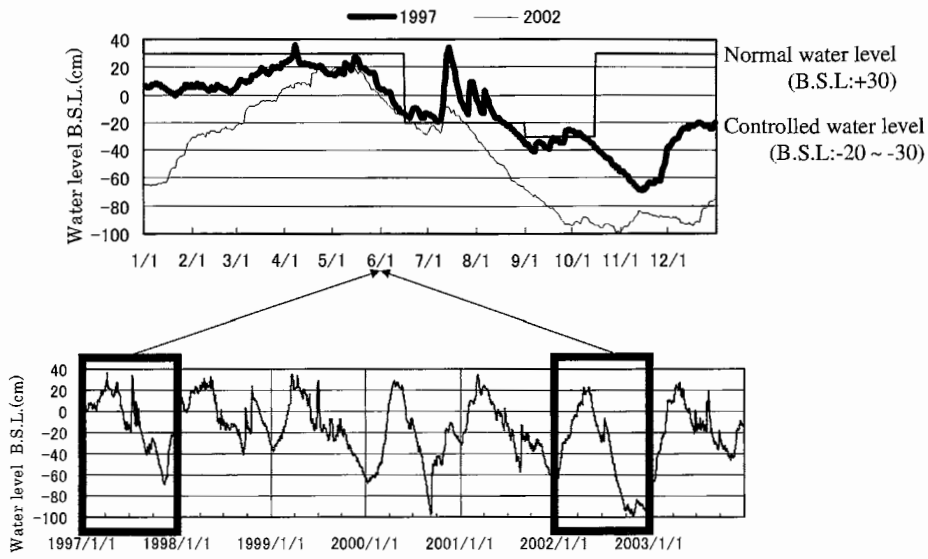


Fig. 2. Yearly changes in the water level of Lake Biwa from 1997 to 2003.

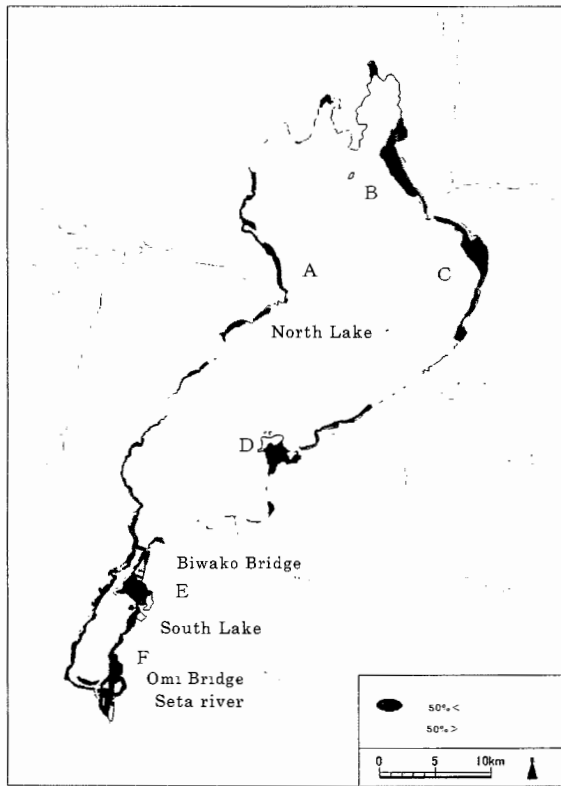


Fig. 3. Distribution and coverage of submerged macrophytes in 1997. A to F indicate locations where submerged macrophytes are found in large clusters.

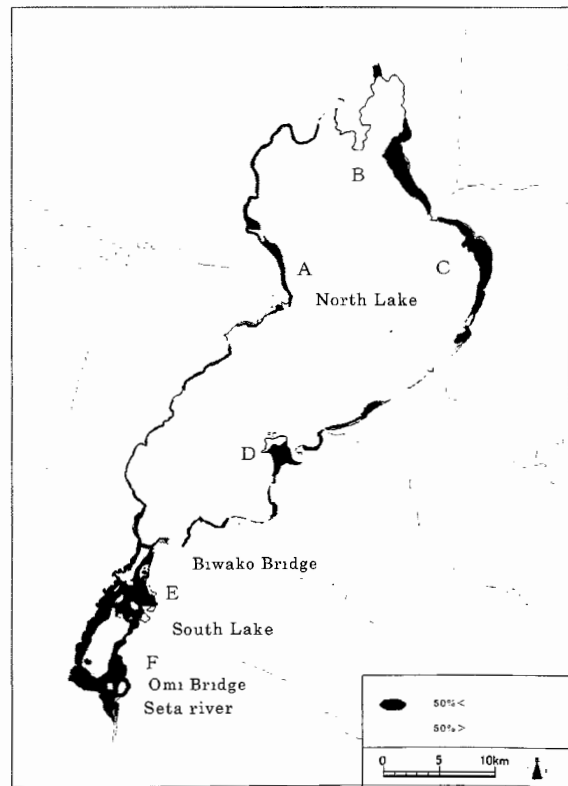


Fig. 4. Distribution and coverage of submerged macrophytes in 2002. A to F indicate locations where submerged macrophytes are found in large clusters.

Table 1. Changes in vegetation area in 1997 and 2002.

Year	Coverage (ha)		Surface area (ha)	
	1997	2002	1997	2002
North Lake	3,001 (4.9)*	3,461 (5.6)	1.15	61,300
South Lake	1,699 (29.3)	2,936 (50.6)	1.73	5,800
Lake Biwa	4,700 (7.0)	6,397 (9.5)	1.36	67,100

* Figures in parenthesis shows the percentage in Lake Biwa.

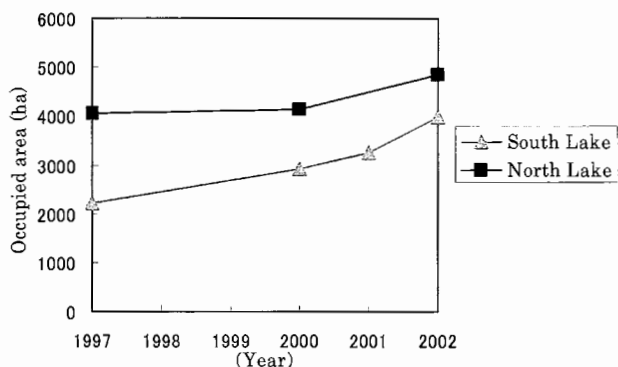


Fig. 5. Change in area occupied by submerged macrophytes. Data was adopted from Hamabata and Kobayashi (2002) for 2000, Otsuka (2002) for 2001, and Japan Water Agency for 1997 and 2002.

1,699 ha の計 4,700 ha, 2002 年には北湖 3,461 ha, 南湖 2,936 ha の計 6,397 ha であった。南湖の湖面積 (約 58 km²) は北湖 (約 613 km²) の 1/10 に満たないが、沈水植物群落の面積は、南湖では北湖の 1/2 以上にのぼり、湖面積の 50% 以上を占めていた。2002 年の群落面積は 1997 年と比べると、北湖で 15%, 南湖で 73%, 琵琶湖全域で 36% 増加しており、特に南湖での増加が著しい (Table 1)。

この結果と、琵琶湖の群落面積を測定した他の研究事例 (Hamabata & Kobayashi 2002; 大塚ほか 2002) とを総合すると、北湖においては 2002 年に増加、南湖では年々増加傾向にあるといえる (Fig. 5)。

鉛直分布

沈水植物群落の鉛直分布は年によって若干の違いが認められたが、北湖における分布範囲は B.S.L. 0 ~ -10 m であり、大部分は B.S.L. -2 ~ -7 m の範囲内であった (Fig. 6)。南湖における鉛直方向の分布範囲は B.S.L. 0 ~ -8 m であり、大部分が B.S.L. -2 ~ -6 m の範囲内であった (Fig. 7)。

北湖の群落面積を標高別に見ると、2002 年は 1997 年と比べて B.S.L. 0 ~ -2.0 m のゾーンにおいて減少していた。また、最大の群落面積を示す標高帯は、B.S.L. -4.0 ~ -4.5 m から B.S.L. -4.5 ~ -5.0 m へと 50 cm 程度低下し、B.S.L. -4.5 m ~ -10.0 m のゾーンでは全ての標高で群落面積が増加した。このように、北湖における沈水植物群落は、群落面積の増加を伴いつつ、50 cm 程度下方へ移動していた (Fig. 6)。

南湖の群落面積を標高別に見ると、2002 年は 1997 年と比べて B.S.L. 0 ~ -3.0 m のゾーンにおいて減少していた。また、最大の群落面積を示す標高帯は、B.S.L. -3.5 ~ -4.0 m から B.S.L. -4.5 ~ -5.0 m へと 100 cm 程度低下し、B.S.L. -3.0 m ~ -8.0 m のゾーンでは全ての標高で群落面積が増加した。このように、南湖における沈水植物群落は、100 cm 程度下方に拡大するとともにその面積が大幅に増加した (Fig. 7)。

出現種の分布パターンと優占度

1997 年と 2002 年の調査で確認された沈水植物 8 科 26 種の測線および調査区画における分布パターンと被度からみた分布と優占状況の特徴は次のとおりである (Figs. 8 & 9)。

北湖においては、出現測線の割合、出現区画の割合、平均被度のいずれにおいてもクロモ *Hydrilla verticillata*、センニンモ *Potamogeton maackianus* が高い値を示した。ホザキノフサモ *Myriophyllum spicatum* とイバラモ *Najas marina* は、出現測線の割合と出現区画の割合は高い値を示すが、平均被度では低い値を示した。

2002 年は 1997 年に比べて群落面積が増加しているため、出現測線の割合と出現区画の割合のいずれも高くなっていったが、コカナダモ *Elodea nuttallii*、ヒロハノセンニンモ *Potamogeton leptocephalus*、オオカナダモ *Egeria densa*、エビモ *Potamogeton crispus* は、出現測線の割合、出現区画の割合、平均被度のいずれにおいても減少が認められ

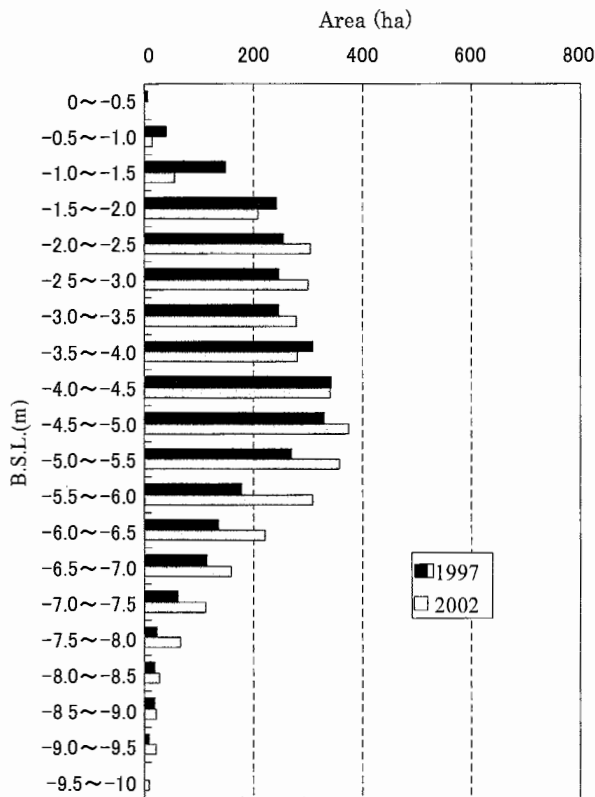


Fig. 6. Area occupied by submerged macrophytes at various elevations in North Lake.

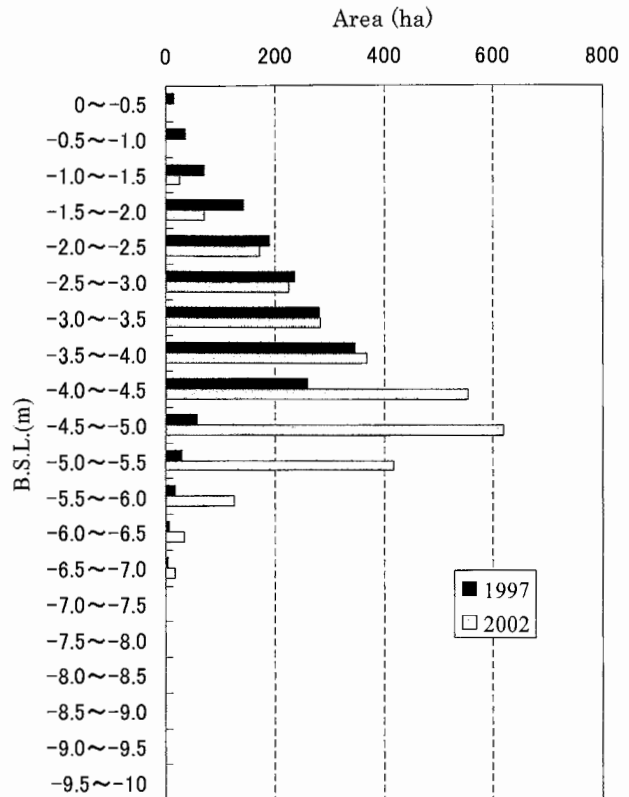


Fig. 7. Area occupied by submerged macrophytes at various elevations in South Lake.

た。また、もともと出現割合が低かったミズオオバコ *Ottelia alismoides*, ヤナギモ *Potamogeton oxyphyllus*, ハゴロモモ *Cabomba caroliniana* は確認されなくなった (Fig. 8).

南湖においては、出現測線の割合、出現区画の割合、平均被度のいずれにおいてもセンニンモ、クロモ、オオカナダモ、マツモ *Ceratophyllum demersum* が高い値を示した。ホザキノフサモは、北湖と同様に出現測線の割合と出現区画の割合は高い値を示すが、平均被度では低い値を示した。2002年は1997年と比べると群落面積が増加しているため、出現測線の割合と出現区画の割合は全体的に高くなっているが、1997年と比べると2002年には、センニンモ（出現測線の割合を除く）、コウガイモ *Vallisneria denseserrulata*, コカナダモ、ネジレモ *Vallisneria asiantica* var. *biwaensis*, シヤジクモ *Chara braunii*, イバラモ、ハゴロモモが、出現測線の割合、出現区画の割合、平均被度のいずれにおいても減少しており、エビモは確認されなくなった (Fig. 9).

標高別の出現頻度と底質粒径別の出現頻度

琵琶湖に生育する代表的な7種（センニンモ、クロモ、

コウガイモ、オオカナダモ、サンネンモ *Potamogeton biwaensis*, ネジレモ、ササバモ *Potamogeton malaianus*) の鉛直的な出現パターンと底質粒径別の出現頻度を、2002年に実施した北湖の調査結果で示した (Fig. 10).

出現測線の割合、出現区画の割合ともに高いセンニンモとクロモは、標高別の出現頻度、底質粒径別の出現頻度ともに、全調査区画の出現頻度と同様の分布を示しており、沈水植物が生育している全水域にわたって分布していることがわかる (Mann-Whitney U test $P > 0.01$). それに対してオオカナダモは、底質が泥の場所に偏った分布 ($P < 0.01$), ネジレモは底質が砂に偏った分布 ($P < 0.01$) を示した。また、ネジレモとコウガイモとササバモは浅水域に ($P < 0.01$), サンネンモは深水域に偏った分布 ($P < 0.01$) を示した。

水位変動への応答

1999~2003年の毎年11月に北湖東岸の3測線 (No. 41, 47, 60) で実施した調査結果にもとづき、沈水植物群落の最低限界標高と調査日までの2ヶ月間の平均水位との関係と比較した (Fig. 11). 沈水植物群落は、最低限界標高付近において、湖底の形状に左右され凹部の場所

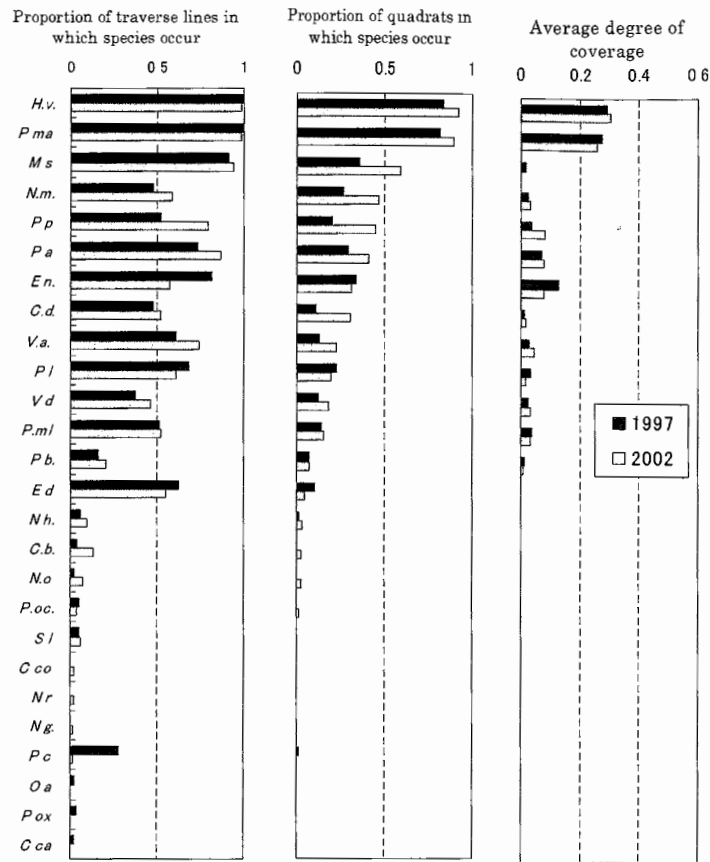


Fig. 8. Dominance of species occurring in North Lake. The species is arranged in descending order of the proportion of occurring quadrat in Lake Biwa (2002).

H. v.: *Hydrilla verticillata*, *P. ma.*: *Potamogeton maackianus*,
M. s.: *Myriophyllum spicatum*, *N. m.*: *Najas marina*,
P. p.: *Potamogeton perfoliatus*, *P. a.*: *Potamogeton anguillanus*,
E. n.: *Elodea nuttallii*, *C. d.*: *Ceratophyllum demersum*,
V. a.: *Vallisneria asiantica*, *P. l.*: *Potamogeton leptocephalus*,
V. d.: *Vallisneria denseserrulata*, *P. ml.*: *Potamogeton malaianus*,
P. b.: *Potamogeton biwaensis*, *E. d.*: *Egeria densa*,
N. h.: *Nitella hyalina*, *C. b.*: *Chara braunii*, *N. o.*: *Najas oguraensis*,
P. oc.: *Potamogeton octandrus*, *S. l.*: *Schoenoplectus lineolatus*,
C. co.: *Chara corallina*, *N. r.*: *Nitella rigida*, *N. g.*: *Nitella gracillima*,
P. c.: *Potamogeton crispus*, *O. a.*: *Ottelia alismoides*,
P. ox.: *Potamogeton oxyphyllus*, *C. ca.*: *Cabomba caroliniana*.

や段差がある場所でとぎれる傾向が認められた。標本数が3測線と少ないため、調査日までの2ヶ月間の平均水位と最低標高の統計上 (Spearman's correlation coefficient by rank test) の有為な差は認められなかったが ($r_s=0.38$, $Z=1.41$, $P=0.16$), 調査日までの2ヶ月間の平均水位の変動にある程度対応した最低限界標高の経年変化が認められた。特に2003年は2002年に比べて、最低限界標高が上昇している (Mann-Whitney U test $P<0.05$) こと

は、北湖での変動パターンが、群落面積が年々増加している南湖とは明らかに異なっていることを示している。

考 察

水位変動と群落面積

沈水植物の成長に影響を与える環境要因は様々であるが、水位は、浅水域では波浪にともなう洗掘作用、深水

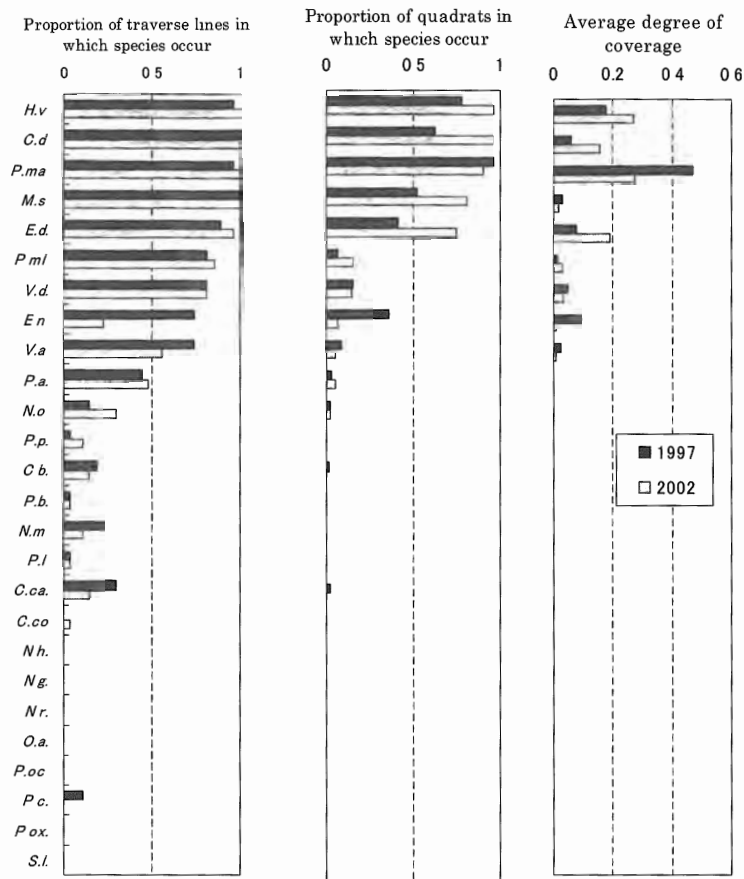


Fig. 9. Dominance of species occurring in South Lake. The species is arranged in descending order of the proportion of occurring quadrat in Lake Biwa (2002). See Fig. 8 for species name abbreviations.

域では湖底付近での光利用性などを介して沈水植物の生育に大きな影響を与えることが考えられる。

1997年と2002年の鉛直分布比較から、北湖および南湖のいずれにおいてもB.S.L. 0～3mのゾーンにかけて若干の減少が認められるが(Figs. 6 & 7)、これは、2002年の水位低下時(Fig. 2)に、波浪による洗掘作用が増大したことによるものと推測できる。

B.S.L. -4～-5m以下のゾーンでは、北湖、南湖のいずれにおいても沈水植物の群落面積が増加したが、その傾向は南湖で特に著しかった(Figs. 6 & 7)。この増加には、水位低下にともなう光利用性の向上が寄与しているものと思われる。

調査は、いずれも8月前半から9月後半までに実施しているが、2002年の調査日から2ヶ月前までの琵琶湖水位は、1997年の同時期に比べて平均で約50cm低下していた。この水位低下にตอบสนองして、2002年の北湖の沈水植物群落は1997年に比べて全体的に-50cm程度下方へ移

動していた。また、水位変動応答調査結果では、調査日までの2ヶ月間の平均水位の変動にตอบสนองして、生育最低標高が上下に移動していた。したがって、北湖の沈水植物群落の鉛直分布は、水位変動の影響をうけて変化したものと考えられる。

一方、南湖は水位の変化から考えられる以上に、その群落面積が増加していた。このような群落面積増加のメカニズムは、以下の3つの要因が考えられる。

第1に生育期間の延長である。琵琶湖の水位は春が高く、水利用の多い夏には低水位となり、台風による降雨が少ない年を除くと秋には高水位に戻ることが多い。このため、水位が低下すると底層部が沈水植物の補償深度以上に保たれる期間が長くなる。沈水植物の最大現存量は、生育期間の長さ に比例する(Gafny & Gasith 1999)ため、特に2002年は、水位低下にともなう生育期間の延長が群落面積の増加に寄与したものと考えられる。

第2に、経年的な水位の低下が沈水植物のクローン成

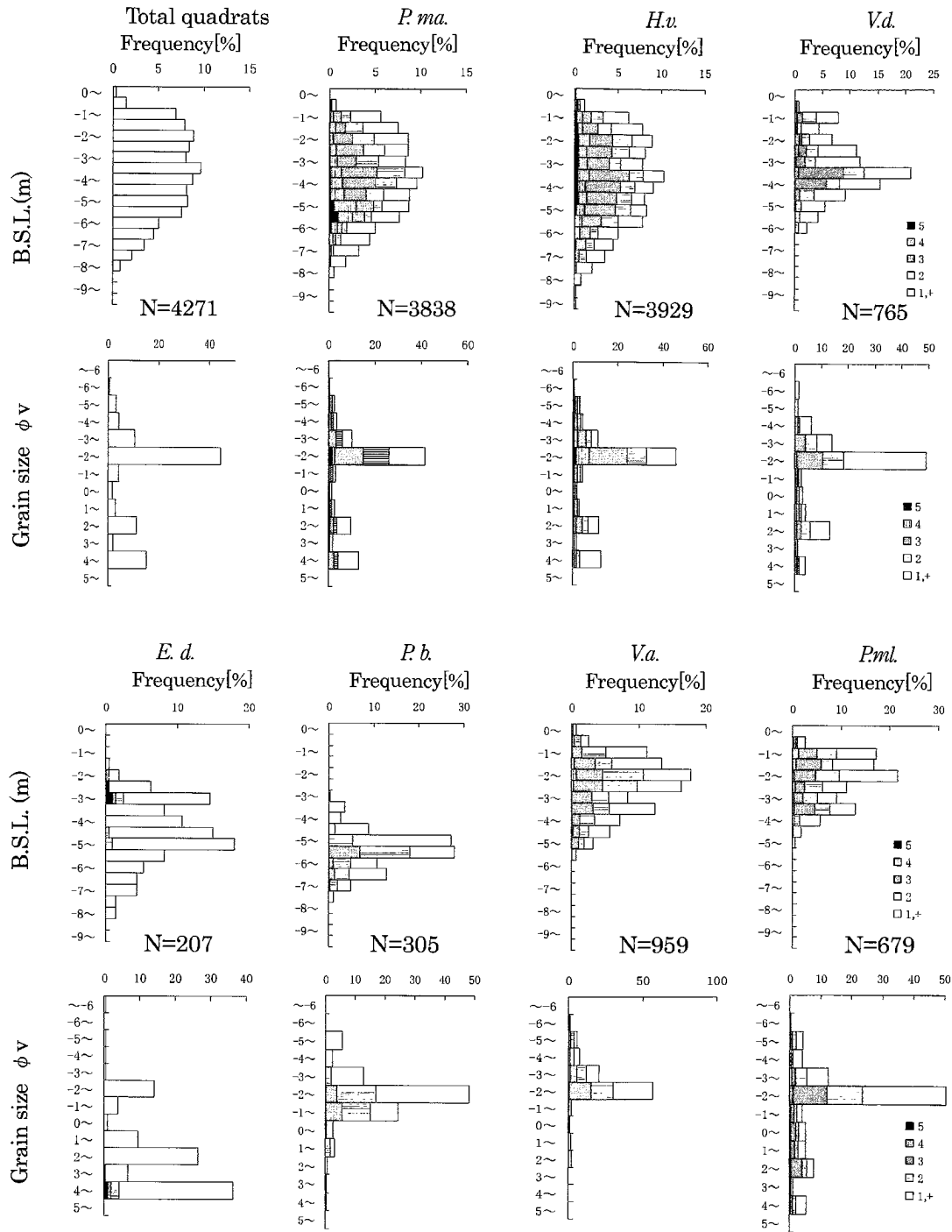


Fig. 10. Frequency distribution of each species by elevation and grain size of bottom sediment in North Lake in 2002. See Fig. 8 for species name abbreviations. N: Number of quadrat. 1~5: Cover degree of quadrat.

長と種子による更新の促進を介してもたらされる影響である。琵琶湖に生育する沈水植物のほとんどは多年生である。多年生植物は1年目には地下部にエネルギーを貯蔵するため生育は良くないが、2年目以降は蓄積したエ

ネルギーを使ってシュートを伸長させるため、より深い場所でも生育が可能になる。このため、過年度に形成した地下茎や塊茎が、水位低下を敏感に察知して一斉に発芽する(浜端 2003)ため、群落面積が増加したものと考

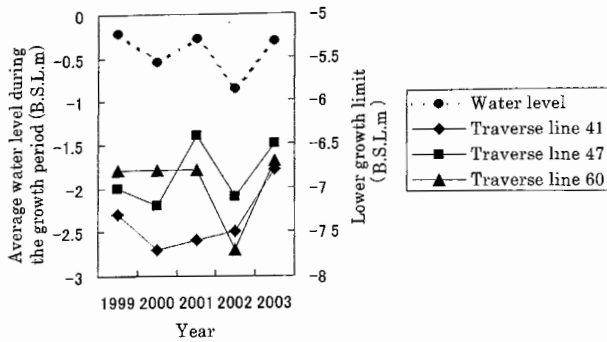


Fig. 11. Relation between the lower elevation limit of distribution of submerged macrophytes and the average water level during the growth period (early September to early November).

えられる。

第3に、沈水植物増加の正のフィードバック (Steinman *et al.* 2002) が作用しはじめた可能性である。琵琶湖の水位低下は、光利用性の向上や生育期間の延長をもたらし、沈水植物の成長の促進および生育可能な場所の面積の増加を通じて沈水植物の現存量を増加させる。沈水植物群落の発達には、底泥からの懸濁粒子の巻き上がりを抑制して、光利用性を高水準に維持する (James *et al.* 2001; Scheffer *et al.* 2001; 浜端 2003) とともに、湖内に浮遊する粒子成分の沈殿を促進させる。また、アレロパシー作用のある化学物質を産出したり (中井ほか 1998; Nakai *et al.* 1999) 栄養塩を競合することで、植物プランクトンの増殖を抑制することも、濁度を抑えて光利用性の確保につながる。さらに沈水植物に付着しているバクテリアの有機物の分解、硝化脱窒作用を通じて、分解されたリンや窒素を植物体に吸収させてその成長を促す (浅枝 2003)。このように沈水植物の生育および生物間相互作用を通じて栄養塩利用性が高く維持されるという、沈水植物増加への正のフィードバックが働きはじめているものと考えられる。

南湖の沿岸は長年にわたる埋め立てにより急峻になっているが、B.S.L. - 2 m 以深になると緩やかな地形勾配になっているため、このようなメカニズムによる透明度の上昇が、沈水植物の生育面積を大幅に増加させたものと考えられる。

水位低下で増加した種

水位低下は、これまで光が十分にとどかなかった補償深度以下の場所の光利用性を高め、新たな生育適地を広げる。このようにして形成された新たな場所に生育していた主な種は、クロモ、センニンモ、オオカナダモ、マ

Table 2. Average coverage of each species found in new sites in 2002. Number of quadrat: North Lake 345, South Lake 329.

Species	Coverage (%)	
	North Lake	South Lake
<i>Hydrilla verticillata</i>	6.8	24.4
<i>Potamogeton maackianus</i>	7.6	19.9
<i>Egeria densa</i>	0.1	12.3
<i>Ceratophyllum demersum</i>	0	11.3
<i>Najas marina</i>	3.5	0
<i>Elodea nuttallii</i>	2.4	0

ツモ、イバラモなどであった (Table 2)。

センニンモとクロモは、ともに琵琶湖最大の群落面積を有する種であり、浅水域でも深水域でも生育する (Fig. 10)。いずれの種も比較的低光量でも正の相対成長率を示す (今本未発表) ことから、光利用性の向上にいち早く応じて増加に転じたものと考えられる。

オオカナダモは、日本では雄株だけしか生育しないため切れ藻によって栄養的に分布を拡大しており (角野 1994)、移動能力が高い。マツモも、根をもたない浮遊性沈水植物であるため移動の制約が小さい種である。また、いずれも富栄養化に強い種であることが知られている (角野 1994; Lougheed *et al.* 2001)。そのような特性が湖底の基盤として泥が卓越する南湖での被度の増加に寄与したものと考えられる。

イバラモは1年生の沈水植物である。1年生の種の多くは、新たな生育場所に速やかに移入して定着するパイオニアであり、イバラモの増加はそのような生態的特性によるものと考えられる。琵琶湖に生育する1年生植物は、イバラモのほかにオオトリゲモ *Najas oguraensis* やミズオオバコがある。オオトリゲモは、イバラモと同様に増加が認められるが、ミズオオバコについては、もともとの現存量が小さいため変化は不明である (Figs. 8 & 9)。

水位低下で減少した種

沈水植物は水中で生活するため、維管束は退化し、クチクラ層も発達しないなど植物体全体が水中に適應して進化している (角野 1994)。このため水位低下の乾陸化による直接的な枯死や波浪エネルギーの増大は、沈水植物の成長を脅かすものである。このような水位低下にもなう影響で顕著な減少が確認された種は、コカナダモ (北、南湖)、エビモ (北、南湖)、ネジレモ (南湖) であった。ネジレモはロゼット型の沈水植物であり、主に水位低下による影響の大きい浅水域に生育する。南湖では、水位低下時の波浪エネルギーの増大によるとみられ

る影響により、減少する傾向が見られた (Fig. 9)。しかし、ネジレモと同じように浅水域を好むササバモには、減少は認められなかった (Figs. 8 & 9)。それには、ササバモが、水位低下に応じて陸生型になる可塑性をもっている (Kadono 1984) ことが寄与していると考えられる。なお、南湖で減少傾向がみられたネジレモは、北湖では平均被度が若干増加しており (Fig. 8)、全体としては顕著な負の影響は認められない。

水位低下は、場所によっては光利用性の向上を介して、沈水植物の成長を促進するが、成長期が水位低下の時期からはずれている種は、種間競争においてむしろ不利になることもありうる。

たとえば、夏眠するエビモ (生嶋 1966) と成長ピークが5~6月で7月には流れ藻となるコカナダモ (生嶋, 蒲谷 1965; Kunii 1984; 浜端 1996) は、このような影響を最も受けやすいものと考えられる。かつて南湖で広く分布していたエビモは (山口 1938)、近年、急激に減少傾向となっており (今本ほか 1998)、本調査ではほとんど確認されなかった。また、コカナダモも減少傾向 (Figs. 8 & 9) にある。

本研究では、水位低下が沈水植物に与える有利な面と不利な面とを明らかにした。現在、学識者の意見を聴く場として設置された淀川水系流域委員会では、水供給にともなう水位変動が琵琶湖の生態系へ与える影響について議論がなされており、治水・利水のみでなく、生態系にも配慮した水位変動の考え方が提言された (淀川水系流域委員会 2005)。このような状況をふまえ、水機構では、水位変動が沈水植物に与える影響を詳細に検討するため、琵琶湖に生育する代表的な沈水植物の光と水温の応答を把握するための比較生態実験をおこなっている。

謝 辞

本研究を実施するにあたり、琵琶湖研究所の浜端悦治先生には終始ご指導を賜りました。また、ヤマサキ水草園の山崎美津夫社長、アクアプランツの中村琢郎社長には適切な示唆をいただきました。更に、東京大学農学生命科学研究科保全生態学研究室のスタッフや大学院生の皆様には、数多くの助言をいただきました。ここに深謝いたします。

摘 要

水位低下に代表される水位変動が、琵琶湖の沈水植物

に与える影響を把握する目的で、1997年 (5,924 コドラート) と2002年 (6,654 コドラート) に109測線で空間分布調査を、1999~2003年にかけて3測線で水位変動応答調査を実施した。その結果、以下のことが明らかとなった。

- ①空間分布調査結果から、2002年は1997年に比べて、群落面積が北湖で15%、南湖で73%、琵琶湖全体で36%増加しており、特に南湖での増加が著しい。
- ②1997年と2002年の調査では、北湖の優占種はいずれの年もクロモとセンニンモ、南湖の優占種はいずれの年もセンニンモとクロモとオオカナダモとマツモであり、この5年間では種組成に大きな変化がなかった。
- ③水位低下による光利用性の向上で、新たに生育可能となった場所に群落を形成した種は、北湖ではセンニンモ、クロモ、イバラモ、南湖ではクロモ、センニンモ、オオカナダモ、マツモであった。
- ④琵琶湖に生育するコカナダモとエビモは、水位低下の発生頻度が高くなっている近年、急激に減少していることから、水位低下による影響で減少した可能性が高い。また、ロゼット型のネジレモは、水位低下にともなう波浪エネルギーの増大によるとみられる影響で、減少する傾向が見られた。
- ⑤北湖の沈水植物群落の鉛直分布は、水位変動の影響を受けて変化していた。
- ⑥南湖の沈水植物群落の鉛直分布は、水位の変化から考えられる以上にその群落面積が増加していた。その理由の第1は水位低下にともなう生育期間の延長、第2の理由は経年的な水位の低下、第3の理由は沈水植物増加の正のフィードバックである。

引用文献

- 浅枝隆 (2003) バイオマニピュレーション (理論とモデル)。『エコテクノロジーによる河川・湖沼の水質浄化』(鳥谷幸宏・細見正明・中村圭吾編), pp. 44-53. ソフトサイエンス社, 東京。
- Barko J. W., Gunnison D., Carpenter S. R. (1991) Sediment interactions with submersed macrophytes growth community dynamics. *Aquatic Botany* **41**: 41-65.
- Braun-Blanquet J. (1964) *Pflanzensoziologie*. 3 Auflage, Springer-Verlag, Wien.
- Duarte C. M., Kalff J., Peters R. H. (1986) Pattern in biomass and cover of aquatic macrophytes in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **43**: 1900-1908.
- Gafny S. & Gasith A. (1999) Spatially and temporally sporadic appearance of macrophytes in the littoral zone of Lake Kinneret, Israel: taking advantage of a window of opportunity. *Aquatic Botany* **62**: 249-267.
- 浜端悦治 (1991) 琵琶湖の沈水植物の分布と地域区分。『琵琶

- 湖湖岸の景観生態学区分」, pp. 35-46. 琵琶湖研究所.
- 浜端悦治 (1996) 沈水植物の特性. 「河川環境と水辺植物」 (奥田重俊・佐々木寧編), pp. 71-92. ソフトサイエンス社, 東京.
- 浜端悦治 (2003) 琵琶湖における夏の濁水と湖岸植生面積の変化. 滋賀県琵琶湖研究所所報 **20**: 134-145.
- Hamabata E. & Kobayashi Y. (2002) Present status of submerged macrophyte growth in Lake Biwa-Recent recovery following a summer decline in the water level. *Lakes & Reservoirs. Research and Management* **7**: 331-338.
- Hattori A. (2004) Seasonal changes of submerged macrophyte community with different depth profile in a calm bay of Lake Biwa, Japan. *Ecology and Civil Engineering* **7**(1): 1-11.
- 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.
- 生嶋功 (1972) 水界植物群落の物質生産 I. 共立出版, 東京.
- 生嶋功・蒲谷肇 (1965) 琵琶湖に野生化したコカナダモ. 植物研究雑誌 **40**: 57-64.
- 今本博臣・加藤正典・堀家健司・原稔明 (1998) 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. 応用生態工学 **1**(1): 7-20.
- James W.F., Barko J.W., G. Butler M.G. (2001) Shear stress and sediment resuspension in canopy-and meadow-forming submersed macrophyte communities. ERDC TN-APCRP-EA-03.
- Kadono Y. (1984) Comparative ecology of Japanese Potamogeton: an extensive survey with special reference to growth form and life cycle. *Japanese Journal of Ecology* **34**: 161-172.
- 角野康郎 (1994) 日本水草図鑑. 文一総合出版, 東京.
- Kunii H. (1984) Seasonal growth and profile structure development of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in pond Ojaga-ike, Japan. *Aquatic Botany* **18**: 239-247.
- Lougheed V.L., Crosbie B., Chow-Fraser P. (2001) Primary determinants of macrophyte community structure in 62 marshes across the Great Lakes basin: latitude, land use, and water quality effects. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences* **58**.
- 中井智司・井上豊・細見正明・村上昭彦 (1998) ホザキノフサモが放出したアレロパシー物質の藍藻類に対する複合作用およびアレロパシー効果の評価. 水環境学会誌 **21**(10): 663-669.
- Nakai S., Inoue Y., Hosomia M., Murakamia A. (1999) Growth inhibition of blue-green algae by allelopathic effects of macrophytes. *Water Science and Technology*. **39**(8): 47-53.
- 西野麻知子 (1988) 底生動物から見た水辺環境「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.
- 大村朋広・福士富之信・林日出喜・堀家健司 (2001) 琵琶湖の湖岸環境に関する研究 II 沈水植物の群落面積と季節変化. 応用生態工学研究会 生態学リサーチマネージメントをアシストする勉強会 第1回発表論文集, pp. 27-37.
- 大塚泰介・芳賀裕樹・桑原靖典 (2002) 音波探査機を用いた琵琶湖南湖の沈水植物現存量の推定. 日本陸水学会第67回大会講演要旨集, p. 153.
- 桜井善雄 (1981) 霞ヶ浦の水生植物のフロラ, 植床面積および現存量—特に最近における湖の富栄養化に伴う変化について—. 「国立公害研究所研究報告第22号 陸水域の富栄養化に関する総合研究 (IV) 霞ヶ浦の生態系の構造と生物現存量」 pp. 229-279. 環境庁国立公害研究所.
- Scheffer M., Carpenter S., Foley J. A., Folke C., Walker B. (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* **413**: 591-596.
- 滋賀県 (2002) 滋賀県環境白書, pp. 133-148.
- Steinman A. D., Havens K. E., J. Rodusky A. J., Sharfstein B., James R. T., Harwell M. C. (2002) The influence of environmental variables and a managed water recession on the growth of charophytes in a large, subtropical lake. *Aquatic Botany* **72**: 297-313.
- Vestergaard O. & Sand-Jensen K. (2000) Aquatic macrophyte richness in Danish lakes in relation to alkalinity, transparency, and lake area. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences* **57**: 2022-2031.
- 山口久直 (1938) 琵琶湖南部に於ける高等水生植物の生態分布. 生態学研究 **4**(1): 17-26.
- 淀川水系流域委員会 (2005) 平成 16 年度事業の進捗点検に関する意見書—琵琶湖部会—. pp. 39-51.