

湖岸水生植物による水質浄化効果の検討

～宍道湖を例に～

Examination on the effect of water control by lake shore aquatic vegetation

– The case of Lake Shinji –

平成 28 年 11 月

小室 隆

島根大学大学院総合理工学研究科

目次構成

第1章 序章	1
1-1. 研究の背景及び目的	1
1-2. 論文の構成	5
第2章 1940年代の空中写真による沈水植物群落の分布復元	6
2-1. はじめに	6
2-2. 研究対象地	8
2-3. 方法	11
2-4. 結果	14
2-5. 考察	19
第3章 湖底堆積物を用いた沈水植物相の復元	23
3-1. はじめに	23
3-2. 方法	24
3-2-1. 堆積物の採取方法	24
3-2-2. 卵胞子のSEM撮影	28
3-3. 結果	31
3-4. 考察	35
第4章 シャジクモ類が湖内リン循環に与える効果	37
4-1. はじめに	37
4-2. 方法	40

4-2-1. シャジクモ類群落によるリン吸収量の推定	42
4-2-2. 溶出量の計算	43
4-3. 結果	45
4-3-1. シャジクモ類群落による DIP 吸収量	45
4-3-2. 堆積物からのリン溶出量	45
4-3-3. 1985-2013 年の最小・最大・平均溶出量に対するシャジクモ類群落の効果	51
4-3-4. 1929 年, 1947 年, 1961-1962 年の溶出量に対するシャジクモ類群落の効果	53
4-4. 考察	55
第 5 章 おわりに	58
謝辞	62
参考文献	63

第1章 序章

1-1. 研究背景および目的

わが国では戦後の高度経済成長期において、急激な産業発展に伴う公害が各地で発生し、重大な被害をもたらした。イタイイタイ病、四日市ぜんそく、水俣病などは公害列島と呼ばれた時代を象徴する公害である。これらの公害＝環境問題が人体や自然環境に影響を及ぼしたことから1967年に公害対策基本法が制定され、1971年に現在の環境省の前身にあたる環境庁が発足した。さらに1975年には環境基準が設けられ、各自治体でも独自の条例を設けて目標値の達成を目指した。水質の基準としては河川では生物化学的酸素要求量（BOD）、湖沼及び海域では化学的酸素要求量（COD）を水域ごとに定められた基準値以下にすることが義務付けられ（「水質汚濁に係る環境基準について」環境庁告示第59号、1971年12月28日）、これにより激甚な環境攪乱はある程度収束に向かった。しかし湖沼における有機物量の指標となるCODは依然として環境基準を達成していない水域が多く、水域内部で発生する有機物負荷の影響が大きいと考えられている（山室ほか、2013）。

近年の日本では高度経済成長期に失われた自然環境を再生しようとする機運が高まり、2003年には自然再生法が制定され、各地方でその活動が活発化している。また、「21世紀環境立国戦略」では、低炭素社会、循環型社会、自然共生社会の統合による持続可能な社会を目指すことが明記されている（環境省、2007）。

自然環境の中でも人間活動と密接な関係にある平野部湖沼は、人間活動による影響を特に受けやすい。湖沼は飲み水としての資源、生物多様性発現の場、水産業者などの生活基盤、観光資源など様々な側面から重要な水域であるが、高度経済成長期を通してその環境が急激に変化した。平野部の湖沼の重要な環境問題として、富栄養化がある。富栄養化は、平野部の湖沼が市街地・工場・農地に隣接しているため、そこからの排水が流入することが原因で生じる。富栄養化が進行すると植物プランクトンが異常増殖してアオコや赤潮を発生させ、異臭の原因にもなる。隣接地域から流入する栄養塩の中でも特にリンは淡水湖沼で律速要因になってきていたことから、窒素に比べ湖沼の栄養状態に影響を及ぼす。近年では下水道の整備や浄化槽の整備によりリンなどの栄養塩の流入量はある程度減少したものの、リンは内部負荷として湖底からの溶出からも供給されるため、湖内濃度を下げるのは困難である。実際、指定湖沼 11 湖沼のうち、リン濃度が環境基準を達成しているのは 2 湖沼に過ぎない（環境省，2015）。

近年、湖沼水中のリン削減を目的に、生態系機能を用いた様々な浄化対策が行なわれるようになった（環境省，2014）。そのひとつとして全国的に展開されているのが、水生植物のヨシによる浄化方法である（田中，2006）。しかし、たとえヨシに栄養塩吸収効果があったとしても、ヨシなどの維管束植物は植物プランクトンよりも CN 比，CP 比が大きく、多くの有機物を供給することから、ヨシ焼きや刈り取りなどの有機物回収作業を行わ

ない限り，COD 増加の原因となってしまう（環境省，2014）．上原・山室（2015）は，湖岸または湖岸近傍で成長・枯死した抽水植物のヨシと浮葉植物のアサザから供給される溶存有機物と酸素消費が湖沼水質に与える影響を調べた．その結果，どちらの植物からも溶存有機炭素が湖水に溶出していることが分かった．さらに，溶存酸素濃度も実験開始時 $6\sim 7\text{mg O}_2\text{ L}^{-1}$ から最大で $3\text{mg O}_2\text{ L}^{-1}$ まで低下していた．植物の枯死体から溶存有機物を供給する際に微生物の活動によって酸素を消費することから，水質に与える影響が大きいことを指摘した．また植物体のまま堆積物中に埋没した場合でも，有機物の増加によって堆積物の嫌気化が進むに従って，アンモニアや正リン酸などの栄養塩として溶出する可能性が高いことを指摘している．

高度経済成長期以前まではヨシは葦簀の材料として湖の周辺住民により刈り取られていたが，近年はこのような地域レベルでの管理が難しくなっており（吉村ほか，2011），ヨシを植栽するだけでは水質浄化機能は発揮できないことが指摘されている（環境省，2014）．

ヨシ同様，かつては地域での管理によって，植生が水質浄化につながっていた例がある．それは「モバ刈り」などと呼ばれる採草作業である．この作業により湖沼に流入した栄養塩を吸収した沈水植物が刈り取られ，湖沼の外に持ち出されることにより，栄養塩の除去が行われていた．1950 年代半ばまでは肥料目的として，全国の湖沼で採草が行われ

ており（平塚ほか，2006），これにより湖沼内に有機物が蓄積することなく，循環型社会が形成されていた。

近年では，採草を水質浄化対策として小規模な範囲で実験的に行なわれているが，湖沼全体に対する栄養塩類等の除去効果が小さい，刈取り作業の負担や再利用物（堆肥等）の品質低下などの問題点も指摘されている（環境省，2014）。また琵琶湖においては，近年の沈水植物の異常繁茂により漁業や船舶航行の障害や腐敗にともなう悪臭の発生など生活環境にも悪影響を与えるとともに，湖流の停滞，湖底の泥質化の進行や底層溶存酸素濃度が低下し，自然環境や生態系に深刻な影響を与えている（滋賀県，2016）。また枯死体となった沈水植物が湖底に蓄積し，貧酸素耐性が強い藍藻の *Lyngbya wollei* がマット状に湖底を覆っている状況も確認されるなど，沈水植物以外の生物種を含む底質環境が変化してきている（岡本，2016）。

宍道湖ではかつては採草が行われるほど沈水植物が大量に繁茂していた。その当時は透明度が高かったために水深 3m くらいまでは湖底が見えていて，その範囲まで沈水植物が繁茂していたことが確認されているが（平塚ほか，2006），具体的に何を刈り取っていたかは記録がないため不明である。漁師や周辺住民への聞き取り調査により、トリゲモやシャジクモなどに似た沈水植物が高度経済成長期以前は生息していたことが分っている（平塚ほか，2006）。

以上より本研究では採草されるほど沈水植物が豊富であった島根県の宍道湖を対象水域にし、水生植物によるリン削減効果を検討する。具体的には、宍道湖の高度経済成長期以前の水生植物の優占種を同定するために、サンプル採取法の改良を行う。その上で種子分析による絶滅種の同定、その分布域の推定、当時のリン溶出量を推定し、水生植物によるリン吸収量を推定することで宍道湖における人間と水生植物の関わりを通じたリン削減効果の定量化を試みる。

1-2. 論文の構成

本論文は5章から構成されている。以下に本論文の概略を章順に述べる。

第1章では、研究の背景および目的・意義について述べる。

第2章では、宍道湖を撮影した空中写真としては最も古いとされる米軍撮影の1947年の空中写真を用いて、その当時の沈水植物群落の面積及び、分布深度、透明度を、GISソフトウェア（Arc GIS）を用いて計算した。

第3章では、柱状湖底堆積物中に含まれる水生植物の種子を採取・同定することで高度経済成長期以前の優占種を明らかにする。

第4章では、第3章で明らかとなった優占種のリン吸収能力に着目し、湖底からのリン溶出量に対してどの程度のリンがその優占種により吸収されていたかを推定する。

第5章では、第2章から第4章まで論じたことを総括する。

第2章 1940年代の空中写真による沈水植物群落の分布復元

応用生態工学, 16(1), 51-59, 2013. 掲載

2-1. はじめに

水草は生活型によって抽水植物, 浮葉植物, 沈水植物に分類される (Figure 2-1). 抽水植物は植物体の大部分が陸上 (空中) にあり, 浮葉植物は水面に葉を展開することから, 平野部の浅い湖沼では抽水植物は水深 0-1m, 浮葉植物は水深 1-2m と浅い水深に限定的に分布することが報告されている (吉村, 1937). これに対して沈水植物は水深 4m まで繁茂するとされ (吉村, 1937), 湖岸近傍のみに繁茂する抽水植物や浮葉植物よりも, 沈水植物の生物量が大きかったと推定される. 例えば平塚ほか (2006) によれば, 1950年代半ばから始まった化学肥料の使用以前は全国の湖沼で沈水植物が肥料目的で採草 (刈取り) されていた. その実態統計が残っている霞ヶ浦では年間 11,000~19,000 t, 琵琶湖では年間 30,000t と莫大な量が採草されていた (平塚ほか, 2006).

沈水植物が繁茂する平野部の浅い湖沼では, 沈水植物が植物プランクトンを捕食する動物プランクトンの生息場所を提供したり, 堆積物の再懸濁を防ぐなどの機能により, 植物プランクトンが少ない透明度の高い状態で安定すると言われている (Scheffer, 2001). 日本ではこれに加え, 沈水植物の採草によって窒素・リンなどの栄養塩が湖内から除去され, 富栄養化の発生を抑制していた可能性がある.

2009年頃よりパッチ状にオオササエビモ (*Potamogeton anguillanus*), ホザキノフサモ

(*Myriophyllum spicatum*)、マツモ(*Ceratophyllum demersum*)、エビモ(*Potamogeton crispus*)などの沈水植物が繁茂するようになった宍道湖では透明度の増加が期待されるにも関わらず、2010年頃から *Microcystis ichthyoblabe* Kütz. を主体とするアオコが発生するようになり問題となっている(崎ほか, 2010)。沈水植物衰退以前の宍道湖は湖底にある沈水植物が船の上から見えていたとされており(平塚ほか, 2006)、アオコは発生していない。現在の沈水植物の繁茂は人為的な攪乱以前の状況に近づいたのではなく、宍道湖がこれまでになかった状況に陥っている可能性がある。従って宍道湖で近年繁茂するようになった沈水植物が衰退以前と同じ種類なのか、また衰退以前の繁茂範囲と現在の繁茂状況は異なるかどうかの情報は宍道湖の自然環境保全や自然再生の観点から極めて重要である。

以上から本章では衰退以前の湖沼の状態を画像として記録している1947年撮影の米軍空中写真を用いて沈水植物を含む当時の水草の分布範囲を復元することが可能かを、宍道湖を対象に検討した。

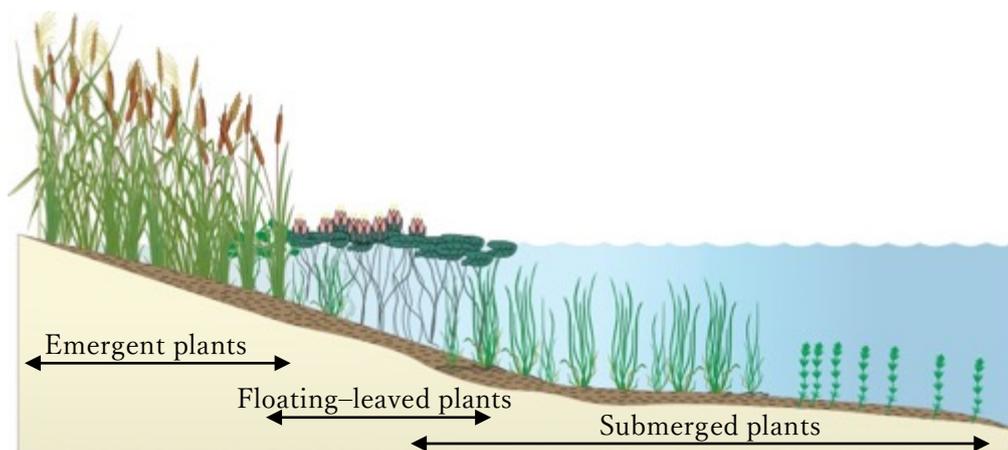


Figure 2-1. 湖岸植生帯の模式図.

2-2. 研究対象地

宍道湖は島根県の東部に位置し、水域面積 79.8km²、最大水深 6.4m、平均水深 4.5m の汽水湖である (Figure2-2)。宍道湖は一級河川斐伊川水系に属しており、湖西部では淡水流入量の 75%を占める斐伊川が流入し、東部では大橋川を介して中海と繋がっている。

この中海は日本海と境水道を介して繋がっており、大橋川には気象状況により塩水が逆流してくる。宍道湖の塩分供給はこの大橋川を介した中海から行われている (Ishitobi *et al.*, 1988, 1993)。そのため、宍道湖の塩分は年間 3.7 practical salinity unit(PSU)の低鹹汽水湖となっている。入河川は大小含めると 20 本以上あり、流出河川は湖東岸の大橋川と、北東部の日本海へと繋がる人工的放水路である佐陀川の 2 河川である。

宍道湖は現在から約 1 万年前の後氷期に海面上昇により誕生した海跡湖で、斐伊川が流入して淡水が供給されるようになり現在の汽水湖となった (中海・宍道湖自然史研究会ほか、1986) 宍道湖では湖岸から湖心に向かって水深 3m までに最大幅 700m の湖棚が広く発達し、狭い湖棚斜面を経て水深 4.5~5.5m の湖底平原が広がっている。湖西部では出雲地方最大の河川である斐伊川の影響が強く、河口部からファンデルタが発達し、その先端は湖盆に細長く張り出す。湖盆部は水深 4~5m の平坦な地形を形成している。斐伊川から供給された土砂や細粗粒子は西側域の湖底平原でそのほとんどが堆積する。そのため、斐伊川の河口部には湖底三角州が 3 km 沖合まで広がっている (三梨ほか、1988 ; 高安・徳岡, 1993)。湖棚には粗粒~中粒砂が分布し、湖底斜面から湖底平原部へと次第

に粒度を減じ，平原部はシルト・粘土から成る（徳岡ほか，1990）。

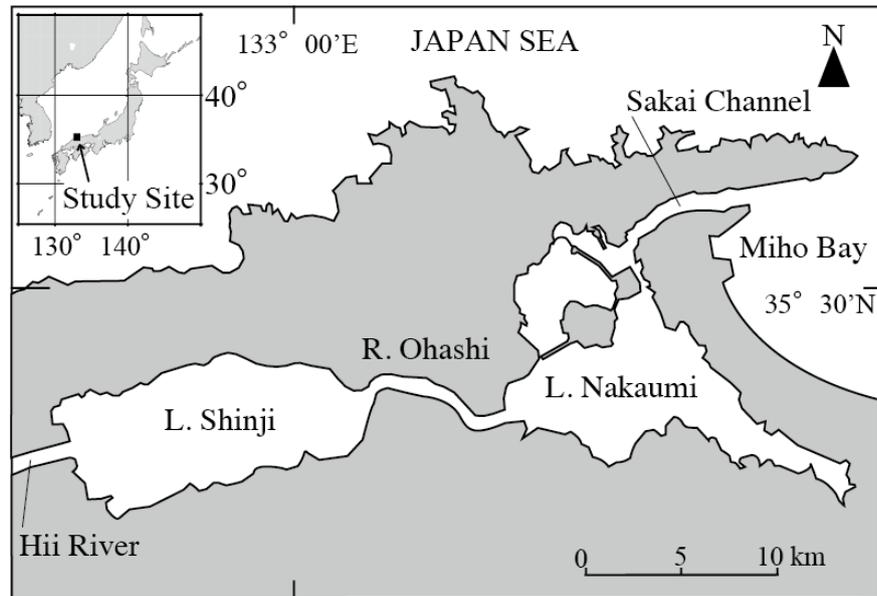


Figure 2-2. 研究対象地.

宍道湖は中海と共に斐伊川流域に含まれ，流域の土地利用は山林約 89%，農耕作地約 9%，宅地・その他約 2%である（Figure 2-3）．流域の気候は日本海型気候に分類され，冬期に降水量が多く，年平均降水量は山間部で約 2300mm，平野部で約 1700mm である（国土交通省，2009）．

主な水産物は汽水性のヤマトシジミ（*Corbicula japonica*）であり，その生産高は宍道湖漁業の約 9 割を占めている．また，2005 年には中海と共にラムサール条約への登録により，エコツーリズムの場としても期待されている（都筑ほか，2008）．

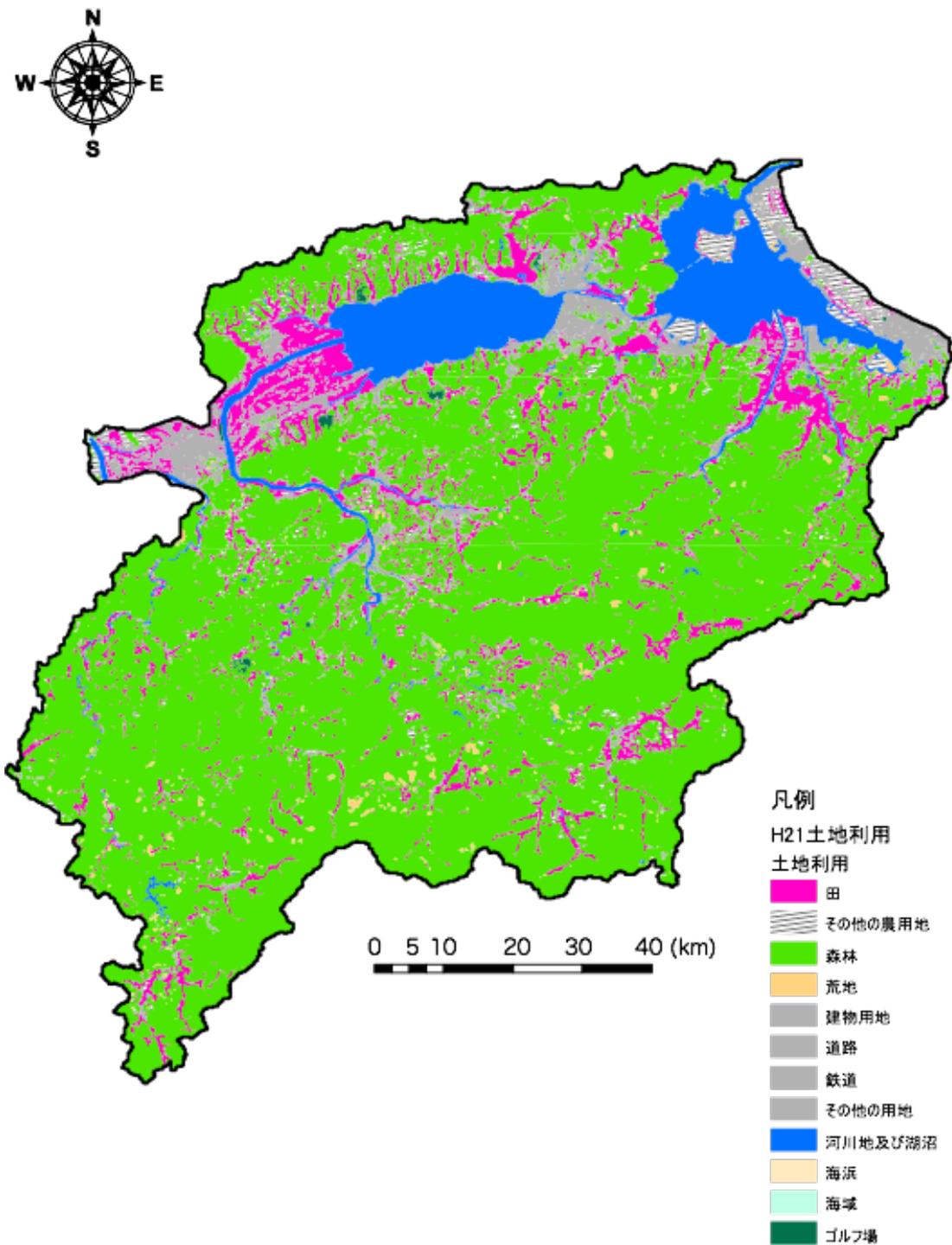


Figure 2-3. 平成 21 年度 斐伊川流域の土地利用
 (国土数値情報 都市地域土地利用細分メッシュデータより作成)

2-3. 方法

宍道湖の沈水植物の復元にあたっては米軍空中写真を使用した。米軍空中写真は 1947 年に占領した日本全国の主要都市近郊の状況を把握することを目的に撮影された。この写真を、国土地理院国土変遷アーカイブにて印刷解像度 200dpi で一般に公開されているデジタル画像から選択条件を設定し、使用可能な画像を選択して入手した。選択条件は①湖面に波が立っていない、②湖面に光の反射がない、③雲で湖面が隠れていない、④湖底まで透過可能、とした。これらから、本研究では 1947 年 10 月 3 日に縮尺約 1/16000 で撮影された米軍空中写真 16 枚を選定した。

この米軍空中写真は撮影時期が 10 月であり、モバ刈りにより水草が刈り取られてしまった後の状態の可能性がある。しかし、米軍写真以外に高度経済成長期以前の宍道湖全域（西岸部を除く）の水草類を記録した資料を筆者が知る限り存在しないため、この写真を用いることでかつての宍道湖の水草類を復元できると考えた。

購入した米軍空中写真はネガフィルムから直接デジタルスキャンされているため、印画紙に出力される写真より、解像度・汎用度が高く、またデジタルデータであるために加工が容易である。そのため、空中写真は販売されている中で最も印刷解像度の高い、2540 dpi を購入した。

解析に使用するにあたり、判読に使用する範囲を長谷川ほか（2005）を参考にし、写真四隅の周辺減光を避けるため、周辺減光のほとんどない写真中央部を切り出した。切

り出された米軍空中写真は GIS ソフトの Arc GIS 10 (ESRI Inc.) を用い、幾何補正を施した後に、モザイク図を作成した。幾何補正には 1962 年測量の湖沼図とシェープファイル形式の国土数値情報 (国土交通省) を用いた。また、この写真から水草類以外に、湖沼図に記載されている等深線を空中写真の上に重ね合わせた。これにより、当時の透明度と沈水植物の分布深度を判定した。

沈水植物の分布図は湖沼図に記載されている沈水植物、底質、水深、そして沈水植物の見え方のパターンから画像を可能な限り拡大して目視判断をし、作成した。その際、各水生植物の判読基準を東 (2004) と Nohara (1991) を参考に作成し、それに従い判読を行った (Table 2-1)。沈水植物は水面下に存在するため、抽水植物、浮葉植物に比べ、見え方が不明瞭である。しかし、水中にのみ生息するため湖岸線を空中写真上に引くことにより、判読する範囲を切り取ることができる。その切り取られた範囲 (水域) のみで判読を行う。また、沈水植物の空中写真上での色調は水域より暗く、砂地より暗いことから判断できる。しかし色調のみでは不十分なので、次に見え方のパターンを検討した。

通常の印画紙の場合では拡大しても画像が粗く沈水植物の判読が行えないが、デジタルデータで高解像度(2540dpi)の写真であれば拡大による沈水植物の判読が可能である。その際、沈水植物を特定するために、宍道湖以外で現在も生育が確認されている湖沼、

海域において、カラー空中写真を白黒変換することにより、見た目のパターンを検討した。その結果、建設省国土地理院（1992）が行ったサンゴ礁潮間帯に生育する海草の判読と同様に、沈水植物のパターンは黒色の色調で輪郭部分が滑らかな曲線模様、鮮明でないものが沈水植物と判明した。その他の岩なども白黒なので同じように見える可能性もあったが、沈水植物のように広範囲にまとまった分布を示さず、また沈水植物は水深線に並行して帯状に分布するため、沈水植物と断定することが可能である。このパターンを沈水植物として判読を行った。パターンによる判読の他に、写真には波の様子が写っており、沈水植物は水面下に存在していることから、波の下にある黒色の集合体を沈水植物と判断した。

これら、沈水植物以外の色調の違いと見た目のパターンを組み合わせ、湖岸線により分けられた水域内での判読を行った。また、分布図を作成するにあたり、宍道湖周辺の地形を分かりやすく表示するためにLandsatで撮影された衛星写真を組み合わせた。

目視判読の結果、Arc GIS 10にて沈水植物の分布域のポリゴンを作成し、ジオメトリ演算により面積を算出した。

Table 2-1. 水草群落の判読基準

	抽水植物	浮葉植物	沈水植物
生育地	水域と陸域の境界部	水面	水面下
階調	水域より明るく、荒地、砂地、道路などより暗い	晴天時撮影なら白く反射し、明るい	水域より暗く、砂地より暗い
見た目	植生域と水域は不鮮明、植生域にはザラツキが見える	群落内に船道、空間が見られる	輪郭部が丸みをおび、波の下に存在する

2-4. 結果

写真判読の結果、宍道湖の湖内に沈水植物は分布していたが沈水植物以外の植物（抽水植物・浮葉植物）は確認されなかった（Figure 2-4）。Figure 2-5 に示すように、湖内に分布する沈水植物は水面のさざ波の下にあり、水面まで葉を伸ばさないタイプと判断された。一方で、北岸東部の佐蛇川が流れ込む手前の中州と、西部の新建川河口部の一部地域には、抽水植物が分布することが確認された（Figure 2-6）。浮葉植物、もしくは水面上まで葉を伸ばす沈水植物は、全写真で確認できなかった。

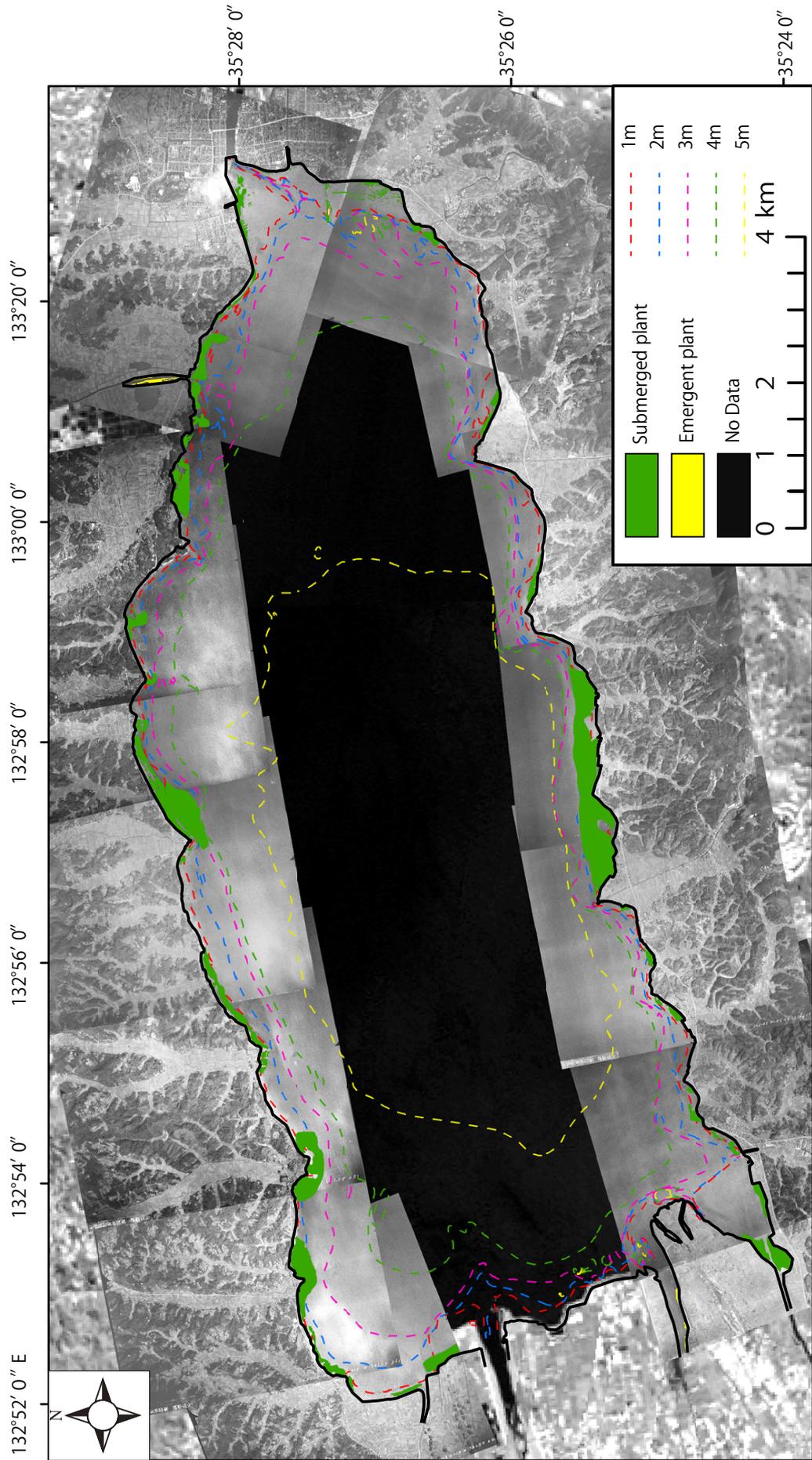


Figure 2-4. 1947 年の尖道湖における水草群落の分布

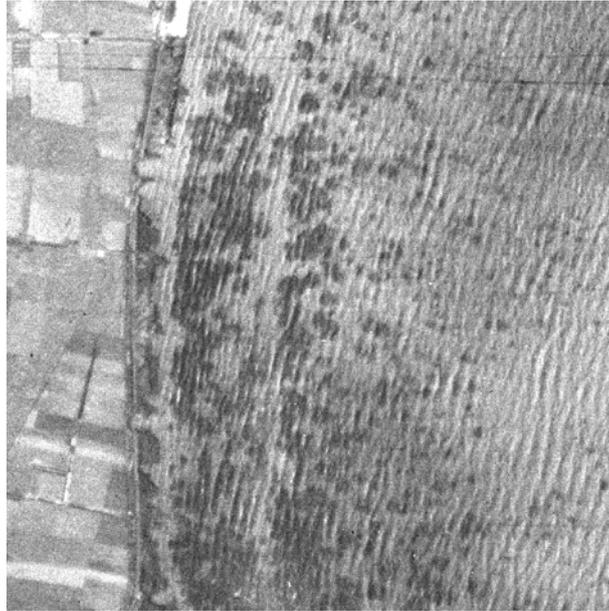


Figure 2-5. 沈水植物群落と判断された空中写真
(平田船川河口付近)

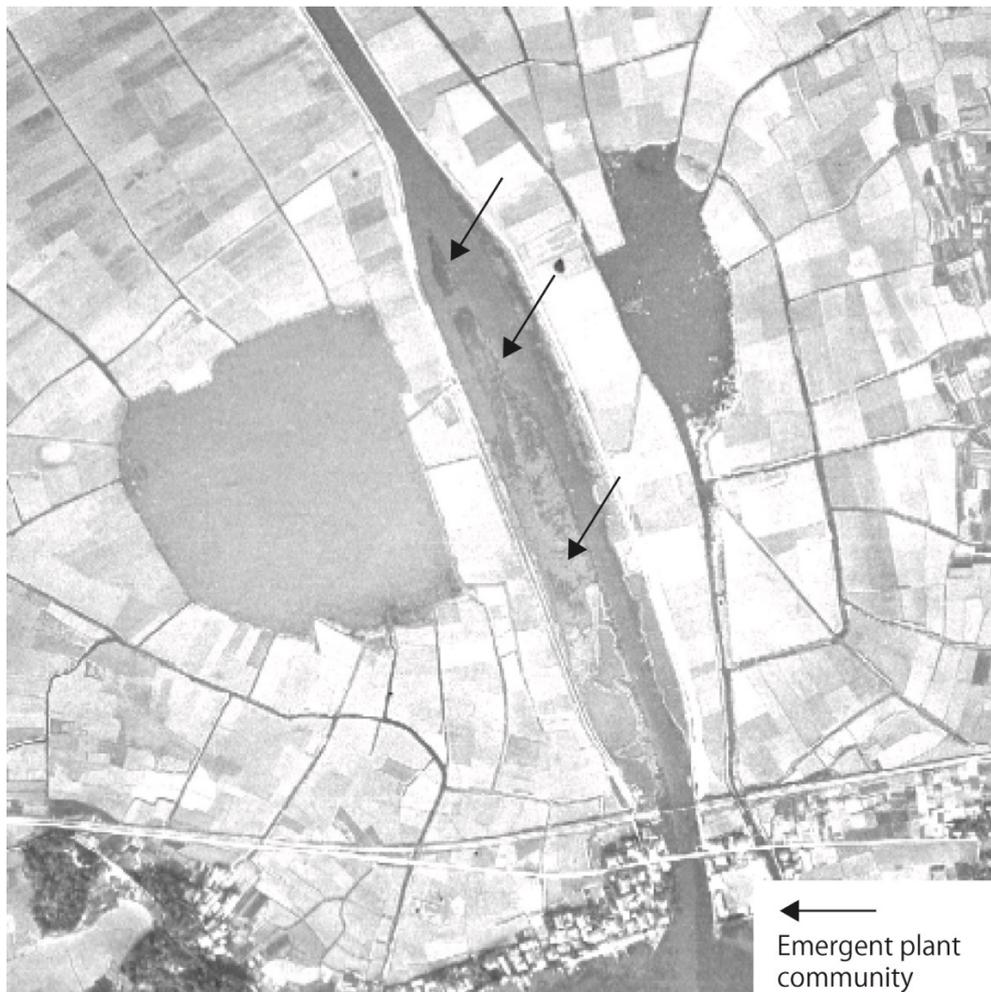


Figure 2-6. 抽水植物群落が確認された地点の空中写真の一例.
矢印で示した部分が抽水植物群落. (佐蛇川流入部の中州)

Figure 2-4 には判読に使った写真のモザイク図を示した。算出された沈水植物の面積は約 3km^2 であり、湖全体の面積の 4% に相当した。また沈水植物は、宍道湖北岸中央部で最深となる水深 4m まで分布していた。宍道湖の現在の水深 4m の湖底は全て泥質であるが、米軍空中写真では湖底の一部が光を強く反射して白くなっており、Figure 2-7 のように一部の写真からは白い部分で砂漣が認められたことから、砂質底も分布していることが確認できた。Figure 2-8 の中央に見られる矢印形の構造物は刺し網であり、今回解析した米軍空中写真では大小合わせて 29 基確認された。これらはいずれも、沈水植物が確認された場所に設置されていた。



Figure 2-7. 砂漣が認められた空中写真
(大橋川河口付近)



Figure 2-8. 刺し網が確認された空中写真の一例
(現在の島根県運転免許センター付近)

2-5. 考察

Ostendorp (1989) は湖沼において、抽水植物であるヨシ帯の変化の追跡に空中写真が有効であると報告している。また Nohara (1991) や野原 (1993) は霞ヶ浦のハスやヒシの分布面積の年変化を空中写真判読により明らかにしている。これらの研究は植物体が陸上または水面上に葉がある抽水植物と浮葉植物に限られており、本研究で対象としている沈水植物は対象になっていなかった。空中写真がカラー撮影に移行すると、沈水植物である海草の分布範囲が空中写真を用いて求められるようになった (宮野ほか, 2007)。しかし湖沼の沈水植物を対象にした空中写真判読は、著者らが知る限り、国内では行われていなかった。

本研究では 1950 年代前半までの透明度が 3m とされていた宍道湖 (平塚ほか, 2006) で、米軍空中写真から沈水植物の分布を確認することができた。吉村 (1937) は 1930 年代の平野部の湖沼について、沈水植物帯は水深 2~4m に分布するとしている。従って当時の宍道湖程度の透明度を有する他湖沼でも、①写真の欠損、②光の反射や波により湖底が見えない、③撮影焦点などの問題が無い写真については、湖底に繁茂する沈水植物を米軍空中写真から判読できる可能性がある。

今回の判読では、沈水植物が浮葉植物のように水面まで葉を伸ばすタイプか水面下にとどまるタイプかを判読できた。平塚ほか (2006) による聞き取り調査によると、1950 年代半ばに宍道湖で沈水植物が衰退する以前に生えていたのは、湖底を匍匐するように繁

茂するシャジクモかトリゲモに近い植物だったと回答されている。本研究で用いた米軍空中写真でも、1947年当時に繁茂していた沈水植物は水面まで葉を伸ばすタイプではなく、現在の宍道湖で優占している沈水植物は衰退以前とは異なるタイプであることが実証できた。また Figure 3-6 で確認された構造物は、住民への聞き取りにより、当時の宍道湖で行われていた刺し網であることが判明した。宍道湖で「エリ」または「竹すじ」と呼ばれた漁法（上田，1967）であったと考えられる。この網は1938年頃に琵琶湖から導入したが、漁獲効率が高く資源枯渇の危険があったため、後に県の指導により現在の定置網に変更となった。刺し網が沈水植物の繁茂する場所に設置されていることは、沈水植物群落が魚類の重要なハビタットであったことを示している。また、現在は全て泥底である水深4mの湖底の一部が1947年当時は砂質であったことが確認できた。このように米軍空中写真の判読からは水草の分布情報だけでなく、沈水植物のタイプ、水草の生態系機能などの、分布以外の過去の環境に関する情報を知る手掛かりが得られると考えられる。

宍道湖では2002年以降、湖岸の水際にヨシ (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel) を植栽する事業が行われており、「過去に失われた自然を取り戻す自然再生事業」と評価されている（國井，2010）。これに対して本研究では、抽水植物群落が北岸東部の佐蛇川が流れ込む手前の中州と、西部の新建川河口部の一部地域に限られていることを明らかにした。湖岸の水際に抽水植物が見られない状態は宍道湖だけの特徴ではなく、面積が大

きい湖沼では風の吹送距離が長くなることから波浪が強く、植生のない砂浜が湖岸に占める割合が高くなる。琵琶湖の場合、砂や礫だけで植生がほとんどない湖岸が全体の 30%、岩石や山地斜面が湖岸になっている部分が全体の 17%と、湖岸の半分近くで植生が存在していない（金子ほか，2012）。また 14%を占めるとする植生湖岸の大部分が植生として「ヨシ」と記されている。ヨシは抽水状態（水ヨシ）よりも完全な陸上（陸ヨシ）の方が生育がよいこと（吉良，1991）からも分かるように、ヨシと記載されていることが即ち抽水植物群落とは限らない。湖沼においては「水質汚濁や護岸工事によって損なわれた植生帯を回復させる」ことを目的とした事業が各地で進んでいる。しかし水質汚濁が始まったのは 1960 年代であり、それ以前にどこにどのような水草群落が分布していたのか記録されている湖沼はほとんどない。各地で進んでいる水質汚濁や護岸工事によって損なわれた植生帯の回復事業についても、過去の植生分布の把握や、適切な生息地の選定を経ずに行われている可能性がある。宍道湖でのヨシ帯「再生」事業は、過去の植生分布に関する情報の欠落が原因で、本来波が高いためにヨシが定着できない水際に、消波工を設けてヨシを植栽する（國井，2010）という不自然な事業になってしまったと考えられる。

本研究の結果から、米軍写真により抽水植物や浮葉植物だけでなく、全国的な衰退以前の沈水植物の分布も復元できる可能性があることが示唆された。今後、高度経済成長期に富栄養化や護岸工事などで攪乱を受けてきた湖岸域において水草を対象にした自然再生

事業を行うに当たっては、米軍空中写真を参照して、それらの攪乱以前の情報を確認することが望まれる。

第3章 湖底堆積物を用いた沈水植物相の復元

水草研究会誌, 97, 29-33, 2011. 掲載

Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems, 417, 12, 2016. 掲載

3-1. はじめに

宍道湖では1950年代に水田除草剤が使用されるまで、湖内全域に広がっていた水草はトリゲモかシャジクモに似た形をしていて、それ以降に報告されている沈水植物とは形態が異なっていた(平塚ほか, 2006)。それらの沈水植物は肥料目的で大量に採草されていたことと、除草剤使用により、1950年代半ばに全国的に衰退したことが報告されている(Yamamuro *et al.*, 2014)。衰退後の植物相について、Akiyama and Nishigami (1959)は1958年時点の宍道湖でのシャジクモ(*Chara braunii*)の繁茂を報告している。Kasaki (1964)によると1960年代まではシャジクモ類の*C. braunii*と*Nitella hyalina* (De Candolle) *C. Agardh* が一部に確認されていた。しかしこれらのサンプルは湖岸近くで採取されていたことから、水深2~3mまで広がっていた当時の沈水植物全てが上記2種だけだったと断定はできない。採草が行われなくなっただけからの宍道湖では、エビモ(*Potamogeton crispus* L.), ヒロハノエビモ(*Potamogeton perfoliatus* L.)などの大型水生植物が確認され、特にササバモが多かった(上田, 1967)。

沈水植物が繁茂すると透明度が高くなるとの alternative stable state theory (Scheffer *et al.*, 2001) に反し、沈水植物が大量繁茂するようになった宍道湖では透明度は高くなっていない(Yamamuro *et al.*, 2014)。この原因として、かつて2~3mまで広がっていた沈水植物

の大部分がシャジクモ類で、シャジクモ類による水質浄化機能 (Blindow *et al.*, 2002 ; van Donk *et al.*, 2002) により、1947 年当時には透明度が最大で 4m あった可能性がある。本研究では、透明度が高かった頃の沈水植物の大部分はシャジクモ類だった可能性を確認するために、島根県の宍道湖で堆積物を採取し、種子分析を行った。

3-2. 方法

3-2-1. 堆積物の採取方法

対象とする種子・卵胞子の大きさは 1~2mm および 200~400 μ m であるが、特に 1~2mm の種子は比重が鉱物よりも小さいことから、同じ粒径の鉱物が堆積する環境 (=砂が堆積する環境) ではなく、より細粒のシルトや粘土が堆積する環境に集積すると考えられる。このため採泥地点は、シルト・粘土含有率が 99%以上の湖盆部の 7 地点で行った。7 地点の採取地点は金井ほか (1997) により堆積速度が求められていることから、おおよその年代を推定することが可能なため、1960 年代以前の堆積物を対象としてサンプリングを行なった。サンプリングは 2011 年 8 月と 2013 年 8 月の 2 回行った。2011 年は 7 地点、2013 年は 3 地点 (St.2, 4, 5) で行なった (Figure 3-1)。なお湖岸部での採取は斐伊川流域内からの土砂供給があり、さらには攪乱されている可能性があると考え、行わなわなかった。

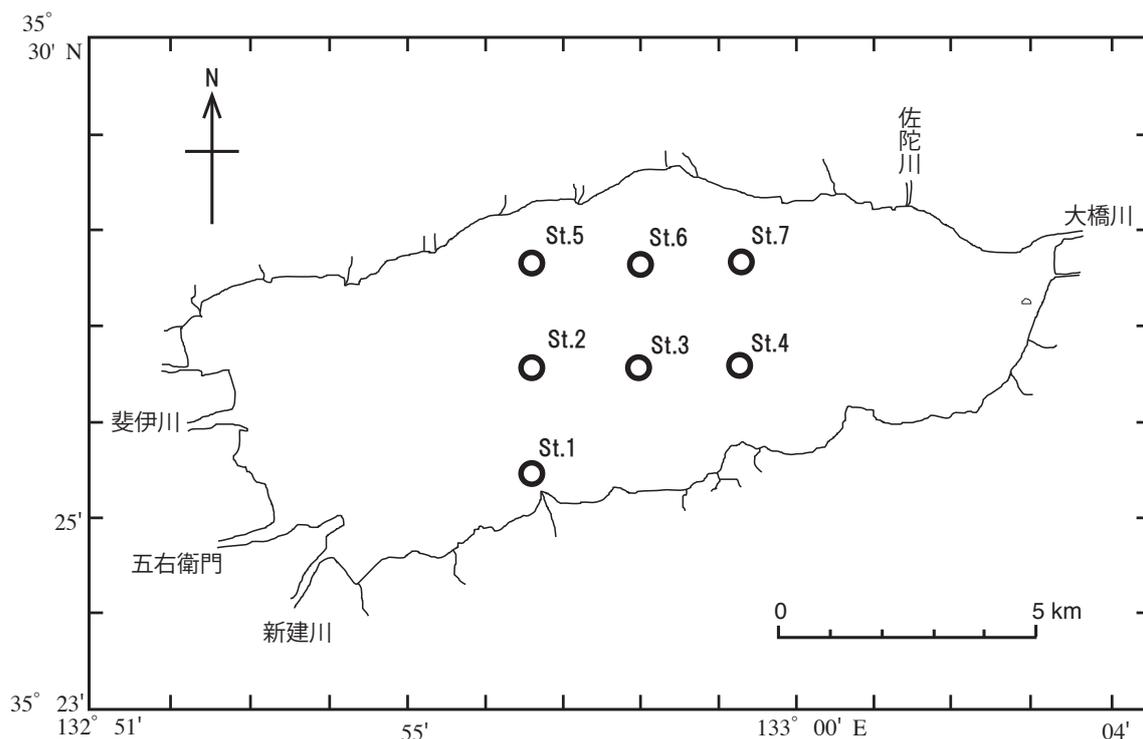


Figure 3-1. 堆積物採取地点

対象とする種子・卵胞子の大きさは、維管束植物では1~2mm、シヤジクモ類の卵胞子では200~400 μ mである (Wood&Mason, 1977). これらのサイズの粒子を多量の堆積物から効率的に篩い分けるために、目合500 μ m以上の粗大粒子を篩いで除去し、これ以下の粒子を袋状にしたナイロン製のプランクトンネット (目合100及び250 μ m) で大量に篩う装置を開発した (Figure 3-2, Figure 3-3) (小室・山室, 2012). 目合500 μ mの篩いは内径30cm, 高さ10cmのステンレス製で、この篩の内側には壁面と網の接合部分に砂等の細粒物質が詰まらないように、ハンダで接合部を埋める加工を施したものをを用いた. ナイロン製のプランクトンネットは重ね合わせてステンレスホースバンドでステンレス篩に固定した.

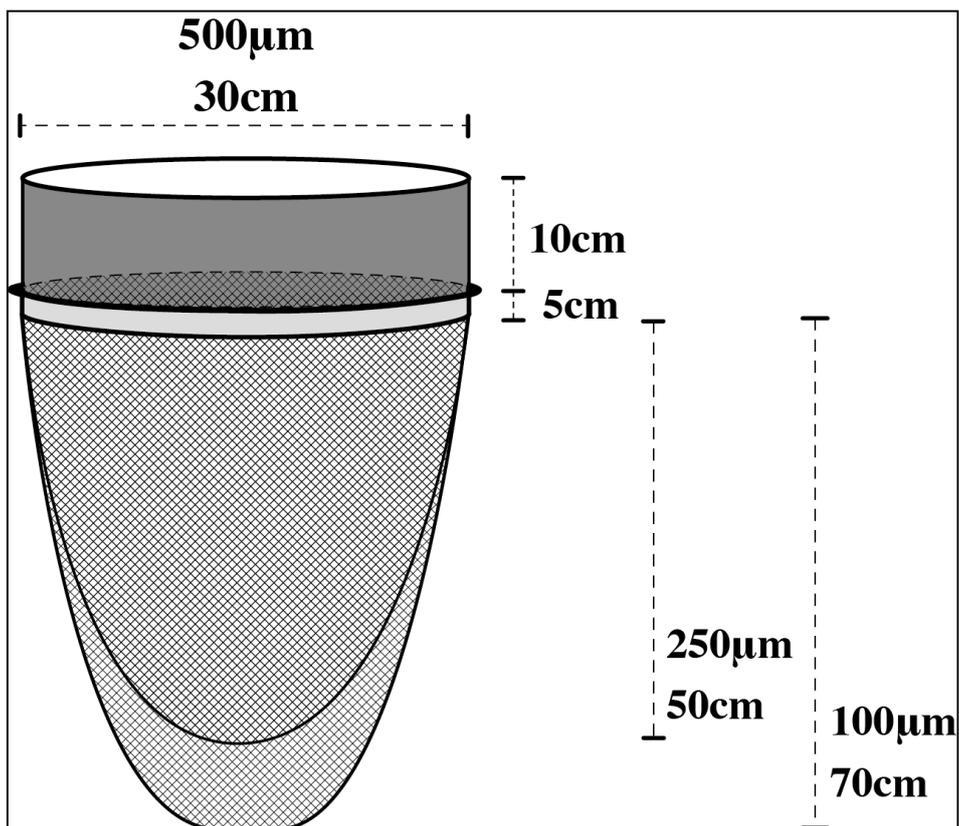


Figure 3-2. 種子採取に特化した篩の模式図



Figure 3-3. プランクトンネットを取り付けるホースバンド

堆積物の採取は内径 8.5cm、長さ 102cm のアクリル製パイプとシリコン栓 29 番を使用し、ダイバーが行った。7つの採取地点のうち、St.1・4 で4本、St.2・3・5・6・7 で6本の計 38 本を採取した。柱状堆積物は概ね長さ約 70cm で、下層約 20cm は固く締まった泥質であったため、篩う前に削除した。残りの軟泥堆積物をステンレス製の 500 μ m 篩に流し入れ、水をかけながら篩った。これにより 500 μ m 篩を通過した粒子が、250・100 μ m のネット製の篩にたまる。この状態で 250・100 μ m 篩のセットをステンレス篩から取り外し、上部から流出しないよう注意して湖水中で篩った (Figure 3-4)。その後 250・100 μ m のネット製篩の開口部をねじって中身が出ないようにしてから、中の水を袋から抜くために床の上で揉んだ。これにより 1 地点で 0.016~0.024m³ の堆積物を 20 分以内で、船上で篩うことができた。



Figure 3-4. 船上での篩分けの様子
(左側：ステンレス篩+プランクトンネット、右側：水中で篩う様子)

船上で篩い分けした堆積物は実験室にて、再度目合い 100 μ m のステンレス製篩でふるい分けた後、乾燥機で 40°C、定量になるまで乾燥させた。乾燥後、再度ステンレス製篩 500, 250, 100 μ m を重ね篩った (Birks, 2001)。篩い分け後、実体顕微 (KEYENCE VH-5000) にて堆積物から種子・卵胞子の選別を行なった。堆積物から採取した卵胞子から種を同定するには、卵胞子の形態観察が有効である (Morioka, 1941 ; Wood, 1965)。そのため本研究では走査型電子顕微鏡 (以降 SEM と呼ぶ) で表面、大きさ、シャジクモ類卵胞子の特有の螺旋の数を観察した。

3-2-2. 卵胞子の SEM 撮影

卵胞子の前処理及び SEM 撮影方法は Sakayama *et al* (2002)を元に行った。SEM 撮影する前に採取した卵胞子の表面についた有機物などの不純物を除去するための洗浄処理を行った (Figure 3-5)。堆積物から採取した卵胞子は RO 水が入った 1.5mL チューブに入れ、10% Triton X-100 を 1mL 加え、60°C に設定したヒートブロックで 12 時間以上加熱した。加熱後は RO 水で卵胞子を洗浄、洗浄後に RO 水を捨て無水酢酸 1mL を加え転倒混和し室温で 15 分放置 (この作業は 2 回行う)。再び RO 水で卵胞子を洗浄し、無水酢酸を捨て acetlysis 液 (硫酸 : 100% 無水酢酸 = 1 : 9) を 1mL 加え転倒混和し、70°C に設定したヒートブロックで 15 分間加温した。加温後は卵胞子を取り出し、1mL 無水酢酸が入った 1.5mL チューブに入れ、室温で 15 分間放置した。次に無水酢酸を捨て RO 水を 1mL 加え、

転倒混和して室温で 15 分間放置した（この作業は 2 回行う）。洗浄を 2 回行った後 RO 水を捨て 50%エタノールを 1mL 加え、転倒混和させ室温で 30 分間放置後、50%エタノールを捨て、70%エタノールを 1mL 加え、転倒混和させ室温で 15 分間放置した。最後に試料台にカーボンテープを貼り、卵胞子を乗せ、シャーレに卵胞子の乗った試料台ごとシリカゲルと共に入れ、一晩乾燥させた。乾燥後は SEM で観察しやすくするため卵胞子に金蒸着処理を施した。蒸着処理後は走査型電子顕微鏡（日立製 S-4500）を用いて電圧 10-20kV で撮影を行った（Sakayama et al., 2002）。

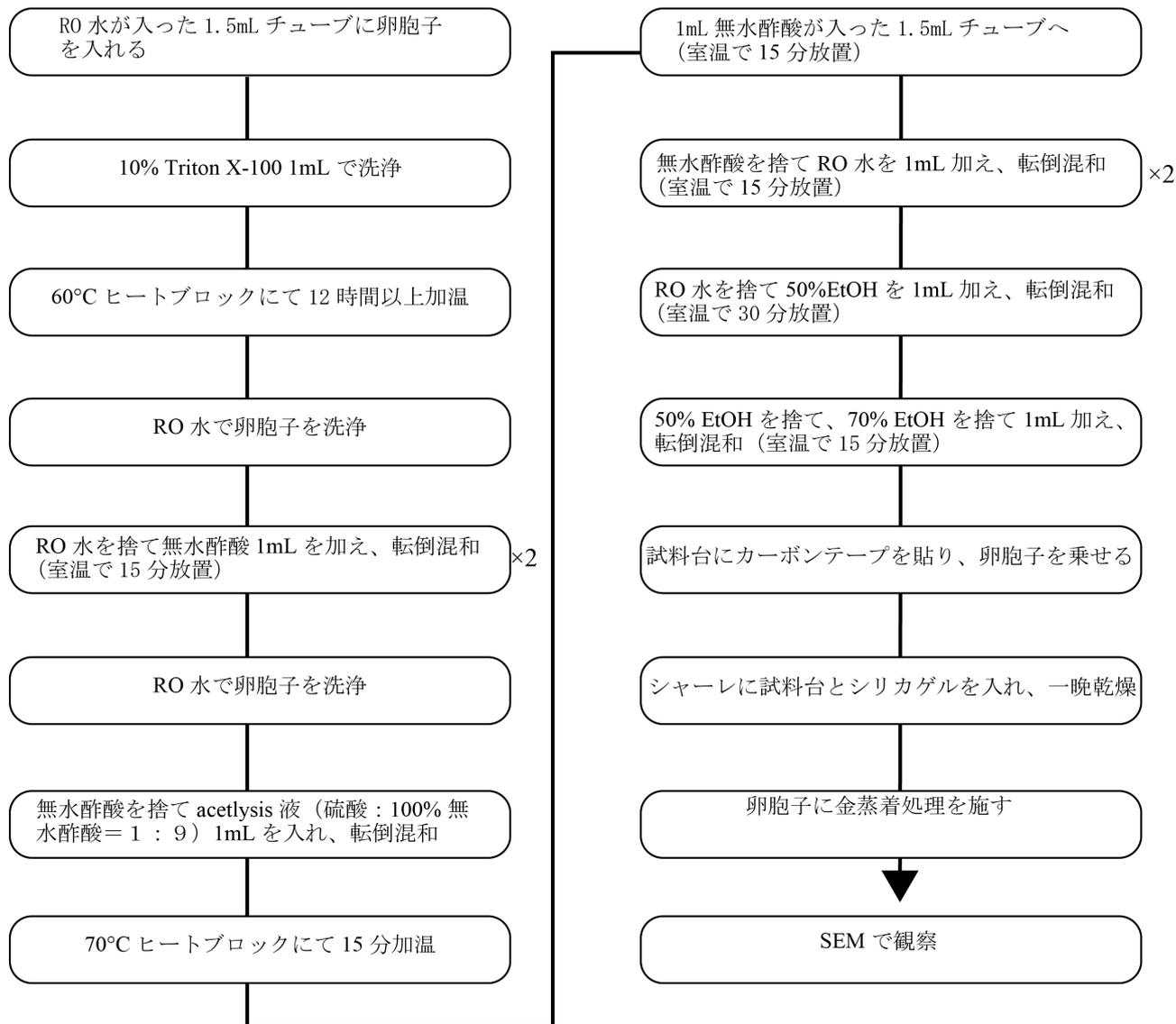


Figure 3-5. 走査型電子顕微鏡 (SEM) による観察手順

3-3. 結果

結果を Table 3-1 に示す。2回のサンプリングから 49 個の卵胞子を採取することができた。2013 年の調査では 2011 年の結果より、卵胞子が多く採取された St2, St4, St5 でサンプリングを行った。地点別の卵胞子採取個数は、2011 年は St.1 は 3 個, St.2 は 2 個, St.3 は 1 個, St4.は 20 個, St.5 は 5 個, St.6 は 2 個, St.7 は 8 個であった。2013 年は St.2 は 4 個, St4 は 3 個, St.5 は 1 個であった。2011 年, 2013 年に採取した卵胞子の個数は同定可能であると判断できる破損していない卵胞子の数を示している。

SEM 画像による同定の結果、シャジクモ (*Chara braunii* C.C.Gmelin), オウシャジクモ (*Chara corallina* Willdenow var. *corallina*), コイトシャジクモ (*Chara fibrosa* C.Agardh ex Bruzelius subsp. *flassida* (A.Braun) Zaneveld), 不明種 (*Chara sp.*) であることが明らかとなった (Figure 3-4, Figure 3-5)。*C.corallina* は 35 個, *C. braunii* は 11 個, *C.fibrosa* subsp. *flassida* は 2 個, *C.sp.* は 1 個が採取された。特に, *C.corallina* が最も多い結果となった。シャジクモ (*C. braunii*) とオトメフラスコモ (*N.hyalina*) は Kasaki(1964)により宍道湖で確認されていたが, オウシャジクモ (*C.corallina*), コイトシャジクモ (*C.fibrosa* subsp. *gymnopitys* var. *flassida*) は本研究により初めて, 宍道湖で繁茂していたことが明らかになった。また, 2度の調査に渡り, 維管束植物の種子は採取されなかった。

2011 年と 2013 年の調査で得られた卵胞子の数は全部で 49 粒であった (Table 3-1)。さらに同定を行った結果, *Chara corallina* Willdenow 35 粒, *C. braunii* 11 粒, *Chara fibrosa* C.

Agardh ex Bruzelius 2粒, *Chara sp.* 1粒であった。中でも *C. corallina* が最も多く, 計6地点の堆積物に存在していた。特に *C. corallina* と *C. fibrosa* については宍道湖においては初めて発見された種である。また, 本研究により得られた堆積物の中には現在確認されている大型維管束植物のオオササエビモなどの種子は採取されなかった。

Table 3-1. 2011年と2013年に採取された卵胞子の数

Station	<i>Chara corallina</i>		<i>Chara braunii</i>		<i>Chara fibrosa</i>		<i>Chara sp.</i>	
	2011	2013	2011	2013	2011	2013	2011	2013
1	1	-	2	-	0	-	0	-
2	0	0	0	4	2	0	0	0
3	1	-	0	-	0	-	0	-
4	19	1	0	2	0	0	1	0
5	4	1	1	0	0	0	0	0
6	2	-	0	-	0	-	0	-
7	6	-	2	-	0	-	0	-
Total	33	2	5	6	2	0	1	0

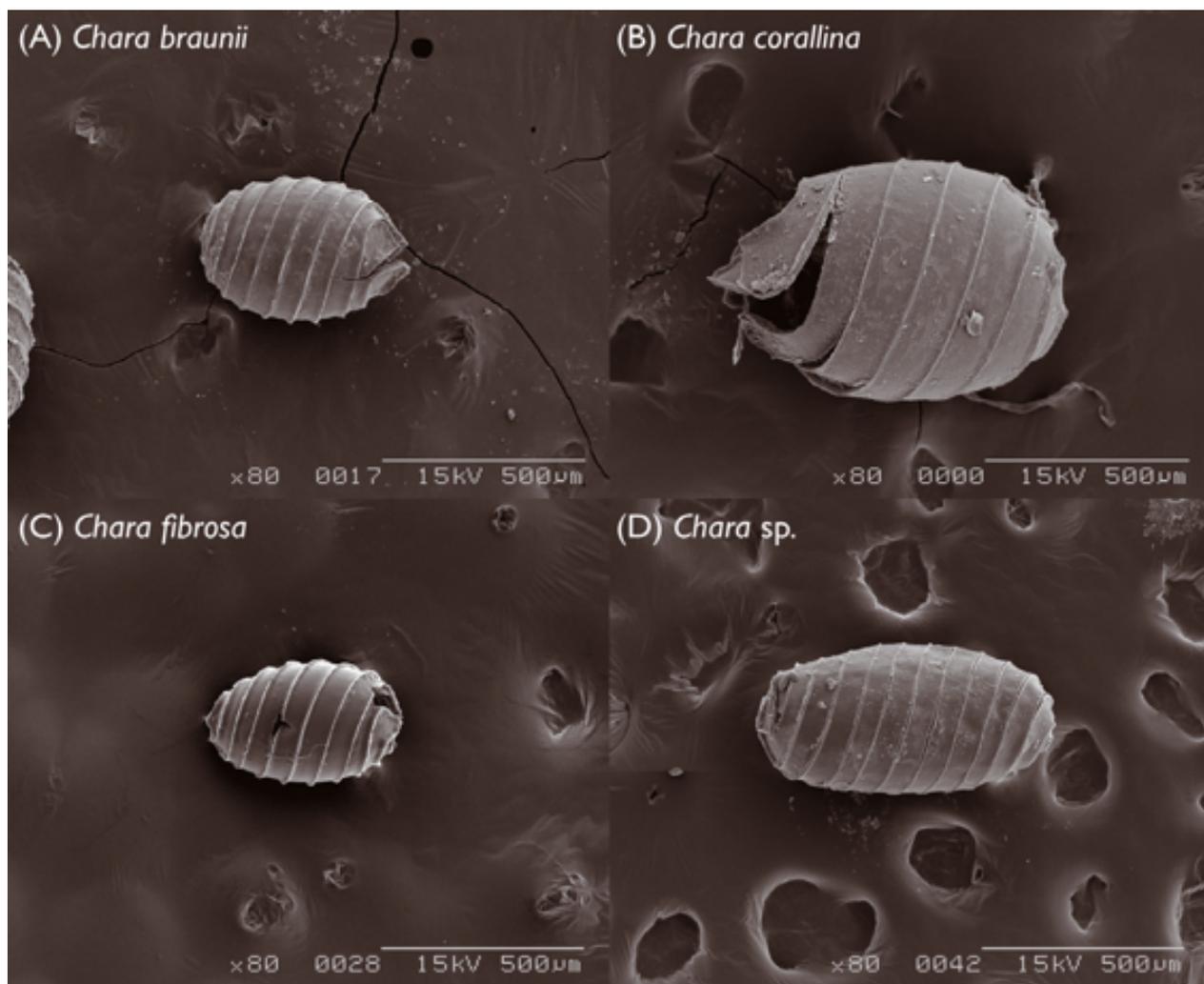


Figure 3-4. SEMによる卵胞子の撮影画像

(A) *Chara braunii*, (B) *Chara corallina*, (C) *Chara fibrosa*, (D) *Chara* sp.

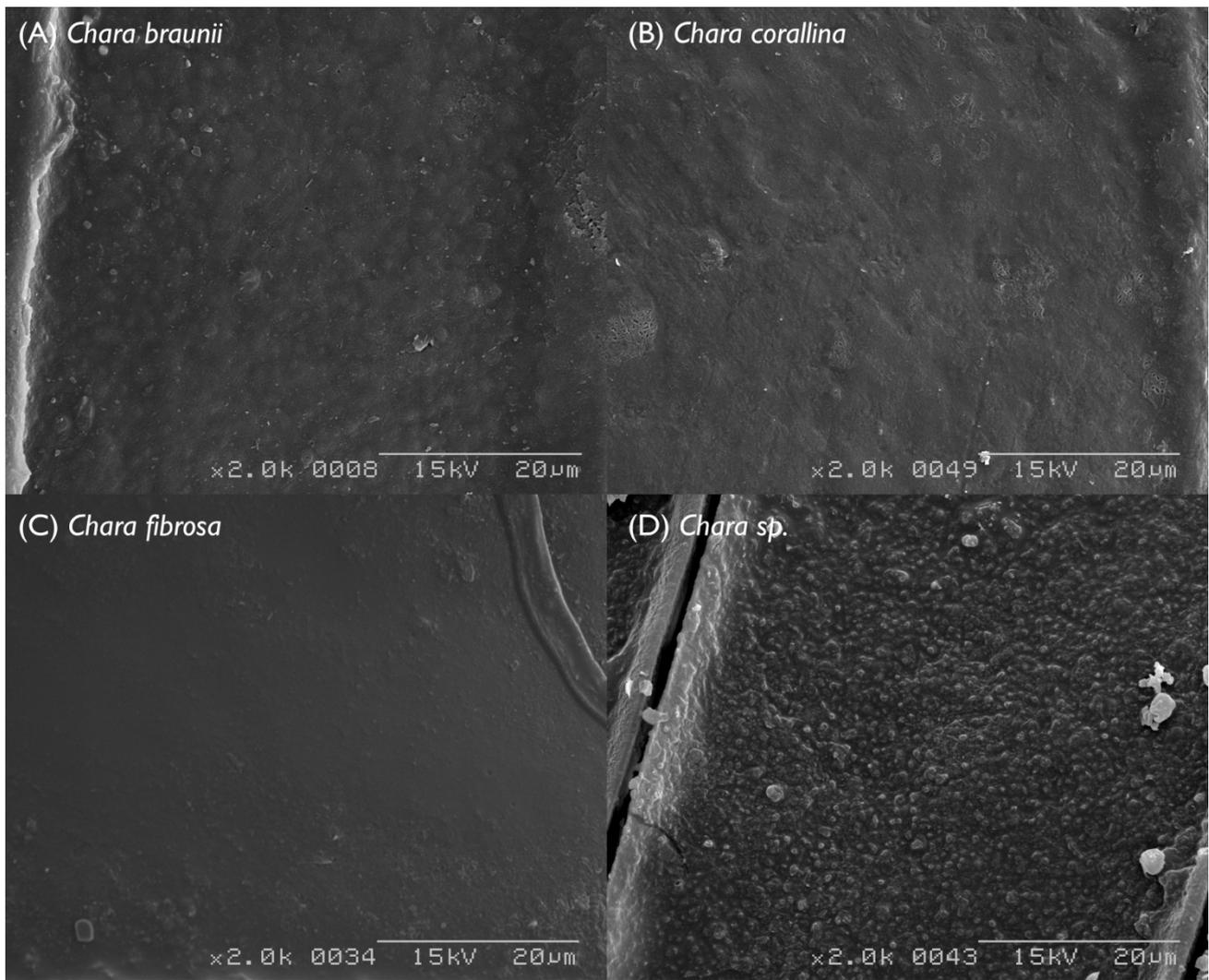


Figure 3-5. SEMによる卵胞子表面の撮影画像

(A) *Chara braunii*, (B) *Chara corallina*, (C) *Chara fibrosa*, (D) *Chara sp.*

3-4. 考察

シャジクモ類の空間的分布は光環境、透明度、底質等の様々な要因によって決定づけられる。例えば、平野部の富栄養湖沼である手賀沼ではオトメフラスコモ (*N.hyalina*), カタシャジクモ(*C.globularis* Thuill. var *globularis*), オウシャジクモ (*C.corallina*) が砂地の場所にのみ分布し、他のフラスコモ属はより泥質の場所に繁茂していた。これは手賀沼だけでなく小川原湖でも同様であった (Kasaki, 1964)。低地の池や沿岸部の浅い湖沼ではオトメフラスコモ (*N. hyalina*), オウシャジクモ (*C.corallina*), イケダシャジクモ (*C.benthamii* var. *brevibracteata* Kasaki), ハダシシャジクモ (*C.zeylanica* Willdenow) などのシャジクモ類 1 種が湖底一面に繁茂する傾向がある (Kasaki, 1964)。

除草剤使用が 2006 年以降に減少した宍道湖ではオオササエビモなどの維管束植物の沈水植物が繁茂するようになったが、透明度は増加しておらず、概ね 1m である (山室ほか, 2014)。一方で、空中写真から透明度が 4m あったことが確認されている 1947 年の宍道湖では、本研究の結果から、沈水植物としてシャジクモ類だけが繁茂していたことが裏付けられた。この結果は、1947 年に撮影された空中写真で、湖底を匍匐するタイプの沈水植物だけが繁茂していたことと一致する。

沈水植物は植物プランクトンの増殖抑制、波浪による底泥の巻き上げ抑制により、透明度を改善傾向があることが示唆されている (Jeppesen *et al.*, 1998) が、中でもシャジクモは底泥の巻き上げを抑制する能力が他の沈水植物より高い (van Donk *et al.*, 2002)。

宍道湖では第2章の結果より1947年当時の透明度は約4mあり、底質が砂地であったことが明らかとなっている。また、吉村(1937)によるとシャジクモ帯と透明度がほぼ同じ水深であることから、例えば湯ノ湖ではシャジクモ帯が8mに対し透明度は6m、十和田湖ではシャジクモ帯が19mに対し透明度は19mであったように、宍道湖のシャジクモ帯は水深4mまで繁茂していたことが考えられる。また、採取された卵胞子のなかでオウシャジクモが最も多く、砂地を好み、汽水湖沼でもその分布が見られることからオウシャジクモが優占種であった可能性が高いと考えられる。

現在の宍道湖ではオオササエビモのなどの大型沈水植物が部分的に生育しているが、シャジクモ類は未だに確認されていない。現在、宍道湖で繁茂している沈水植物の存在は、本来繁茂していたシャジクモ類の再生にとって悪影響を及ぼす可能性もある。どのような宍道湖が望ましい自然環境なのかを考える上で、環境が大きく攪乱された高度経済成長期以後だけでなく、それ以前の優占種についても配慮すべきだろう。

第4章 車軸藻類が湖内リン循環に与える効果

Aquatic Science and Technology, 1(5), 2017. (掲載予定)

4-1. はじめに

第2章及び第3章により高度経済成長期以前の宍道湖では現在部分的に分布しているオオササエビモなどの維管束植物であるオオササエビモなどの大型のタイプではなく、湖底をマット状に覆うシャジクモ類が優占していたことが明らかとなった。さらに透明度も3m以上、部分的には4mに達する地点もあったことから1947年の空中写真が記録していた以上の群落面積でシャジクモ類が繁茂していた可能性がある。

沈水植物にはオオササエビモ (*Potamogeton anguillanus* Koidz) のような維管束植物と、根を持たない藻類のシャジクモ類 (charophyte) に分類できる。シャジクモ類(charophytes, stoneworts)はシャジクモ科に分類され6属(シャジクモ属:*Chara*, フラスコモ属:*Nitella*, フラスコモダマシ属:*Tolypella*, ホシツリモ属:*Nitellopsis*, シラタマモ属:*Lamprothamnium*, リクノタムナス属:*Lychnothamnus*) が確認されている。シャジクモ類は湖沼における栄養塩循環において重要な役割を担っている (Kufel and Kufel., 2002; Blindow *et al.*, 2002; Rodrigo *et al.*, 2007)。シャジクモ類には他の維管束植物に比べて栄養塩循環に対して効果がある (Asaeda and Fujino, 2006)。それは、水中の栄養塩を吸収・蓄積する効果、浮遊粒子の沈降促進・再浮上の抑制、 HCO_3^- の利用度が高いことによるリンの吸着である。中でもシャジクモ類は HCO_3^- イオンの利用度が高いことによるリンの吸着について維管束

植物，例えばヒルムシロ属より効果が特に高いとされている (Van den Berg *et al.*, 1998a ; Van den Berg *et al.*, 1998b ; Kufel and Kufel, 2002 ; Nöges *et al.*, 2003 ; Hargeby *et al.*, 2007 ; Bakker *et al.*, 2010).

シャジクモ類は他の沈水植物より，成長速度が速く、群落密度が高く，湖底を匍匐するように繁茂する．さらに，群落密度の高いシャジクモ類が底泥の再浮上を抑制することで，浮遊藻類が利用する栄養塩をトラップすることができる(Kufel and Kufel, 2002).

空気中の二酸化炭素は、水中では重炭酸イオン (HCO_3^-) と炭酸イオン (CO_3^{2-}) の形態をとる．その存在形態は酸性の水中では遊離炭酸 (CO_2) が多いが、中性・アルカリ性の水域では大半の炭酸が重炭酸イオン (HCO_3^-) として存在するようになる (角野, 2009).

陸上植物が光合成に用いるのは CO_2 だが、沈水植物の一部は重炭酸イオンを光合成に利用する．この能力はすべての種においてあるわけではなく、また利用できても種間に差がある (角野, 2009)． HCO_3^- を基質とする光合成では $\text{HCO}_3^- \rightarrow \text{CO}_2 + \text{OH}^-$ という化学反応が起こる．一般的にシャジクモ類はこの発生する OH^- を節間細胞 (intermodal cell) の特定の場所から排出し続けるため，アルカリバンド (Alkaline band) とよばれる局所的にアルカリ化した部分が形成される (Lucas and Smith, 1973) .この時，アルカリバンド内で環境中の Ca^{2+} と HCO_3^- あるいは CO_2 が結合して炭酸塩を形成し，細胞壁外に炭酸塩が沈着する．

シャジクモ類の中でも *Chara* 属には細胞壁の外側に皮層 (cortex) を持つ種と持たない種が存在する。従来はシャジクモ類のカルシウム沈着は *Chara* 属の皮層を持たない種 (an ecorticate species) のみで生じているというのが、これまでの見解であった。しかし、Kawahata *et al* (2013)の研究により皮層を持つ種 (corticated species) では皮層の内部で石灰化が生じていることが明らかとなった。この石灰化が起こる際に水中のリンが共沈し、水中のリン濃度が低下すると共に、植物プランクトンが利用するリンが減少することで湖の透明度が保たれる (Hilt *et al.*, 2006 ; Kufel *et al.*, 2013) 。カルシウムと結合したリン (カルシウム結合型リン) は植物プランクトンが利用できず、かつ、底泥から溶出しにくい形態で堆積物中に保存される (石井ほか, 2008 ; 横山ほか, 2008) 。維管束植物の場合は、吸収したリンは植物体の枯死後に水中に回帰するが、シャジクモ類は枯死してもリンがカルシウムに結合しているため、水中に回帰することなく堆積物中に保存される。例えば Krivonogov *et al* (2012)は西シベリアの Beloye 湖において柱状堆積物を分析し、堆積物中のリン濃度がシャジクモ類の卵胞子の出現と共に上昇し、同時に珪藻類が減少したことを示している。

本章の目的は、現在は絶滅しているものの、かつては石灰化するタイプのシャジクモ類が繁茂していた宍道湖を対象に、湖底から溶出したリンのシャジクモ類による吸着効果が、湖底からの溶出に対してどの程度影響を与えているかを定量的に評価することで、シ

シャジクモ類が実際の湖沼での水質浄化に有効かどうかを検証することである。先述のように、根を持たず、湖底を覆うように繁茂するシャジクモ類群落は維管束植物と異なり間隙水ではなく湖底から溶出するリンを吸収していると考えられる。また石灰化するタイプのシャジクモ類は、枯死した後もリンがカルシウムに吸着するため、枯死体からリンが溶出することなく堆積物として固定される。さらに、対象とした湖沼ではシャジクモ類が繁茂していた当時はシャジクモ類などを肥料用に採草していたことが知られている（平塚ほか., 2006）。このことから本研究では、シャジクモ類自体からのリンの溶出は無いと仮定して研究を行った。

4-2. 方法

宍道湖は湖西部から淡水流入量の 75%を占める斐伊川が流入し、湖東部の大橋川を介して中海と繋がっている。中海は日本海と繋がっているため、大橋川には気象状況により塩水が逆流してくる。宍道湖の塩分はこの大橋川を介して供給される (Ishitobi *et al.*, 1988, 1993)。そのため、宍道湖の塩分は年間 3.7 practical salinity unit(PSU)となっている。また、宍道湖の底層には高塩分水が薄い層となって中海から大橋川を通して流入してくる。高温期に塩分成層が生じると湖底ではバクテリアにより溶存酸素が消費されて貧酸素化が生じ、この時、湖底堆積物からリンが溶出する(Kamiya *et al.*, 2011)。年間のリン流入量は Kamiya *et al.* (2008) によれば 62.4 ton y^{-1} である。観測を開始した 1983 年の 95.6 ton y^{-1} に

比べて流域内での下水道および浄化槽設置により減少している。

今から 70 年前の宍道湖は空中写真からでも湖底の状況が把握できるほど透明度が高く、第 2 章では 1947 年時点の宍道湖では透明度が最大で 4m 以上あり、沈水植物でかつ匍匐性の水草に覆われていたことを明らかにした。沈水植物の中でも 1950 年代以前の宍道湖には現在では生息が確認できないシャジクモ類が少なくとも *Chara braunii* C.C.Gmelin, *Chara corallina* Willdenow, *Chara fibrosa* C. Agardh ex Bruzelius, *Chara sp*, *Nytella hyalina* (De Candolle) C. Agardh の 5 種類が生息しており、中でも *C. corallina* が優占種として湖底を覆っていた (第 3 章参照)。

しかし 1960 年代には *C. braunii* と *N. hyalina* の 2 種のみが限られた場所に生息するのみとなった(Kasaki, 1964)。ちょうどこの頃から宍道湖では除草剤使用が始まり、それまで肥料用に採草していた沈水植物が急激に減少し、富栄養化が進行し、透明度も急激に低下した (平塚ほか, 2006 ; 山室ほか, 2014)。また、この当時に生息していた沈水植物はシャジクモ類ではなく大型沈水植物のササバモ (*Potamogeton malanianus* Miq.) であった (宮地, 1962)。その後はササバモもほとんどが消失し、1990 年代は沈水植物が存在しない状況であったが、2009 年頃からオオササエビモ(*P. anguillum*)などの大型沈水植物がパッチ上に繁茂する様子が報告されているが、富栄養化や透明度の改善には至っていない (山室ほか, 2014)。

4-2-1. シャジクモ類群落によるリン吸収量の推定

第3章において1947年の空中写真からシャジクモ類群落が水深3m（一部は4m）まで確認できた。1947年の空中写真で3mより深い水深や浅い水深で生育が確認できなかった場所は写真の撮影時期が10月であり、夏場の繁茂する時期に採草され尽くしたためだと考えられる。シャジクモ類は透明度と同等の水深まで繁茂することが知られていることから（吉村, 1937 ; Middelboe and Markager, 1997）、採草は水深4mくらいまで繁茂するシャジクモ類を対象に行われていた可能性がある。一方で、水深0-0.5mは波浪の影響が強いことから、シャジクモ類は通年生えていない可能性が高いと判断した。そこで本研究では過大評価を避ける目的で、水深4mまでではなく、水深0.5-3mにシャジクモ類が繁茂していたと仮定して推定を行った。

シャジクモ類群落の宍道湖におけるリン吸収能力の効果を調べるために、2つの群落面積を用いてリンの吸収量を求めた。1つは1947年10月に米軍により撮影された白黒空中写真中の沈水植物群落の面積2.95 km² (i) である（第2章参照）。もう1つは(ii)波浪の影響を受け易い水深0~0.5mを除いた水深0.5mから水深3mの面積を用いた。

(ii)の面積は1962-1963年に測量された国土地理院発行の湖沼図からArcGIS 10を用いて各水深で作成したポリゴンから計算した。

維管束植物やシャジクモ類は成長のため溶解性無機態リン(DIP)を使用する。シャジクモ類による1m²あたりのDIP吸収量については0.5-1.7gP m⁻² (Pereya-Ramos, 1981),

0.4gP m⁻² (Blindow, 1992a), 0.19gP m⁻² (Królikowska, 1997)などの報告値があり, 宍道湖に生息していたシャジクモ類の DIP 吸収量が不明なため, 本研究ではこれらの最小値と最大値で (i) ~ (ii) の群落面積を用いて群落のリン吸収可能量を計算した.

4-2-2. 溶出量の計算

リンの溶出量については神谷ほか (2015) の式を使用した (式 1).

宍道湖においてある月の調査月と次の月の調査日との間に Q_0 の淡水が流入し, それに伴い流入負荷量 L_s が宍道湖へ負荷される. ある月の宍道湖のリン濃度を C_{sn} , 次の月のリン濃度を C_{sn+1} , 中海上層も同様にそれぞれ C_{nn} , C_{nn+1} とおき, その間に宍道湖から流出するリン濃度を C_{sn} 及び C_{sn+1} との平均, 中海から宍道湖へ流入する水のリン濃度も C_{nn} 及び C_{nn+1} とすれば, 次の月の溶出量 A_{sn+1} は,

$$A_{sn+1} = V_s(C_{sn+1} - C_{sn}) + Q_2 * (C_{sn+1} + C_{sn})/2 - Q_1 * (C_{nn+1} + C_{nn})/2 - L_s \quad (1)$$

で表される (神谷ほか, 2015).

また, 宍道湖への流入負荷量は宮廻ほか (2014) の以下の二次 LQ 式で表される.

$$\text{Log } L = 0.34(\text{Log } F)^2 + 0.25\text{Log } F - 5.60 \quad (2)$$

L : TP load (kg s⁻¹) F : flow (m³ s⁻¹)

また計算した溶出 TP のうち、植物が利用できる DIP に対するシャジクモ類による効果を検討するために、1985-2013 年の底層 TP と底層 DIP (PO4-P) の存在比率をそのまま溶出 TP に掛け合わせ、溶出 DIP を計算した。

シャジクモ類が生息していた当時の溶出量を計算するため、島根県保健環境科学研究所により観測された湖内 5 地点の 1985-2013 年の 28 年間に渡る表層 TP と底層 TP を用いて表層 TP-底層 TP の関係式を作成し、相関関係を確認した。次に、同期間の透明度と表層 TP の関係式を作成し、1929 年、1947 年、1961-1962 年の透明度をこの式に挿入し表層 TP を計算した。なお、透明度及び TP の値は各地点の月平均値を計算し、そこから計算した年平均値である。

次に、透明度と表層 TP の関係式を用いて計算した表層 TP を表層 TP-底層 TP の関係式に挿入し、当時の底層 TP を計算した。そして、この底層 TP を式 1 で計算した溶出量と底層 TP の関係式に挿入し、当時の溶出量を計算した。この計算した当時の溶出量を用いて、28 年間の最大・最小・平均溶出量の内、シャジクモ類群落が吸収していた量について (i) ~ (ii) の群落面積別に推定値を求めた。なお、当時の TP 値はデータ数が限られているため表層年間平均値として扱った。

4-3. 結果

4-3-1. シャジクモ類群落による DIP 吸収量

湖沼図から水深 0.5m から水深 3m までの面積 (ii) を求めた結果, 15.02km²であった.

空中写真から判読した群落 (i) 2.95km²と湖沼図から求めた面積 (ii) から群落面積によるリン吸収量を計算した結果, (i) 0.56-5.02 tonP, (ii) 2.85-25.5 tonP となった. この結果からかつての宍道湖のシャジクモ類群落には約 0.6-26 tonP の DIP を蓄積する能力があったと言える.

Table 4-1. 2種類のシャジクモ類群落面積によるリン吸収量

Area Type	Area (m ²)	Amount of DIP (tonP)	
		0.19 gP m ⁻²	1.7 gP m ⁻²
(i) Photo Area	2,950,000	0.56	5.02
(ii) 0.5m ~ 3m	15,018,675	2.85	25.5

4-3-2. 堆積物からのリン溶出量

溶出量の計算の結果, 1985年から2013年においては最小で 4.4 tonP y⁻¹, 最大で 65.4 tonP y⁻¹であった. また, DIPの溶出量については最小で 0.31 ton y⁻¹, 最大で 23.4 ton y⁻¹となった (Figure 4-2 ; Table 4-2). 多少の増減は見られるものの, 溶出量は緩やかに上昇の傾向を示した. この計算した溶出量と底層 TP では, 有意な相関 ($r=0.70$) があり (Figure 4-1), 次の関係式を得た (式 3).

[Diffusive TP – Bottom TP]

$$\text{Diffusive TP} = 929.14 \text{ Bottom TP} - 15.383 \quad (R^2 = 0.50, \quad p < 0.001, \quad n = 28) \quad (3)$$

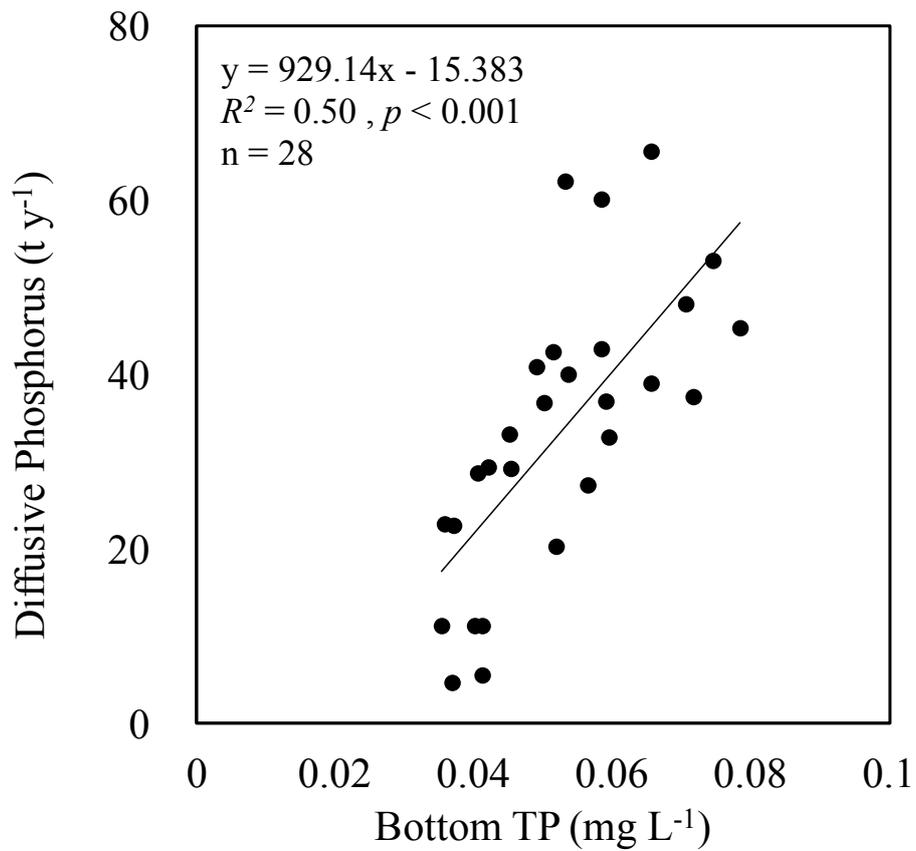


Figure 4-1. 溶出 TP と底層 TP の関係

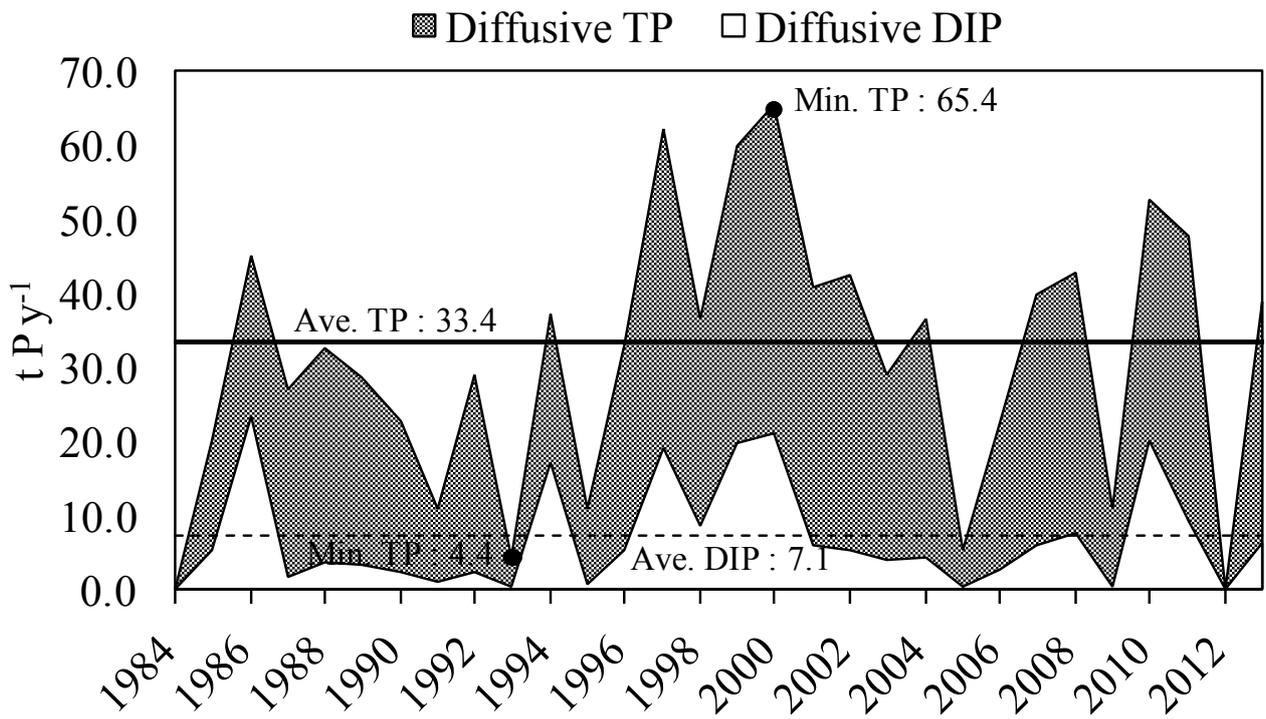


Figure 4-2. 1985年から2013年の溶出TPと溶出DIP

Table 4-2. 1985年から2013年の溶出TPと溶出DIPの最小・最大・平均値

Observation Year	Diffusive TP ($t \cdot y^{-1}$)	Diffusive DIP ($t \cdot y^{-1}$)
Min	4.4	0.31
Max	65.4	23.4
Average of 1985 - 2013	33.4	7.14

式 3 を使い、シャジクモ類が生息していた当時の溶出量を計算するために、28 年間 (1985-2013 年) の表層 TP と底層 TP の関係式 ($r = 0.79$) を作成した (式 4) (Figure 4-3).

[Bottom TP – Surface TP]

$$\text{Bottom TP} = 1.0365 \text{ Surface TP} + 0.0061 \quad (R^2 = 0.64, \quad p < 0.001, \quad n = 28) \quad (4)$$

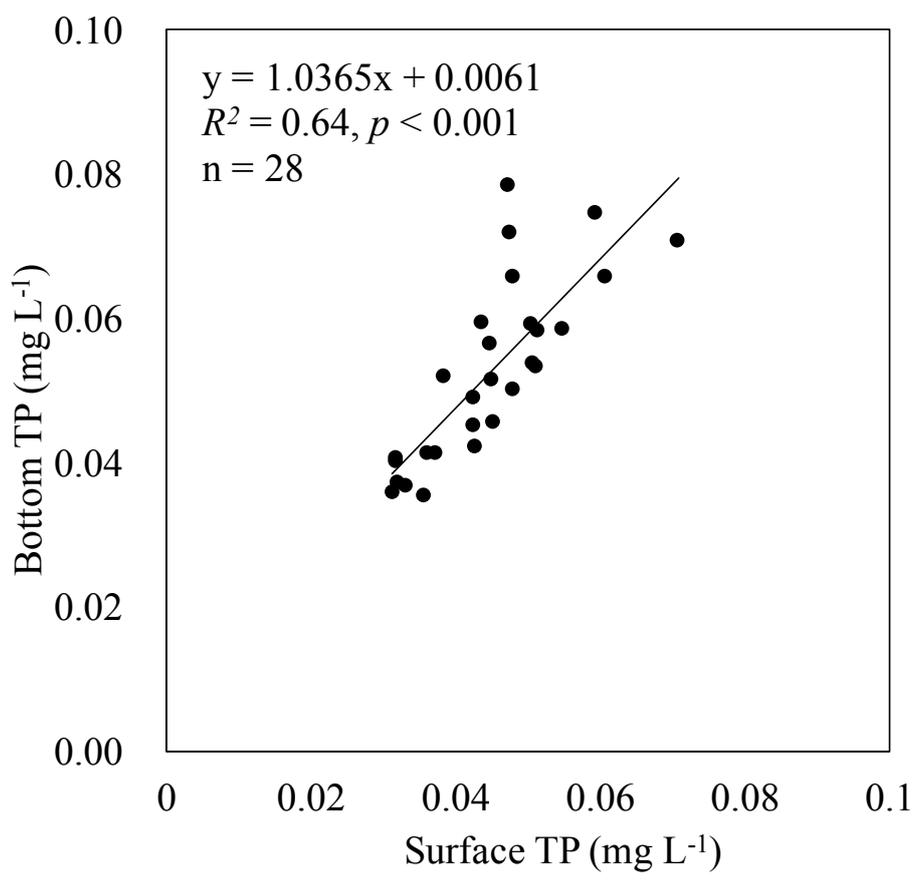


Figure 4-3. 年間平均表層 TP と年間平均底層 TP の関係.

次に当時の TP を計算するため、同期間の TP と透明度から関係式 ($r=0.56$) を作成した (式 5) (Figure 4-4). 計算には TP と透明度の年平均値を使用した

[TP - Transparency]

$$TP = -0.035 \text{ Log} (\text{Tra}) + 0.0554 (R^2 = 0.31, \quad p = 0.007, \quad n = 26) \quad (5)$$

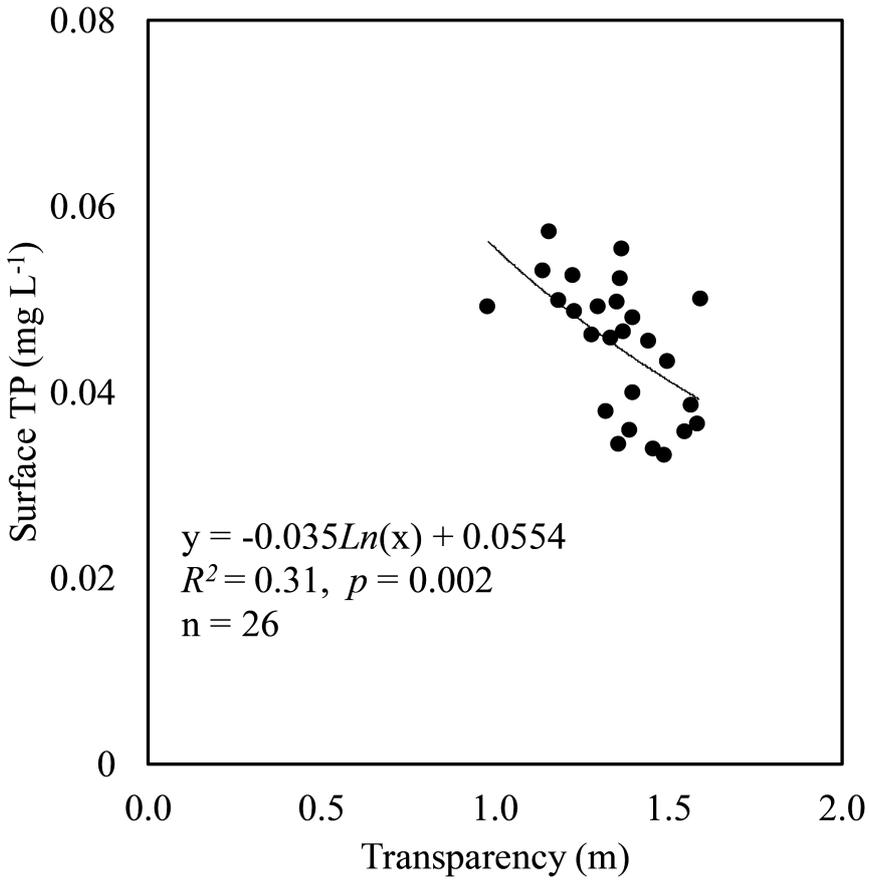


Figure 4-4. 年間平均表層 TP と年間平均透明度の関係.

Table 4-3 透明度から推定した TP.

Observation Year	Transparency (m)	TP (mg L ⁻¹)	
	Obs	Surface	Bottom
1929 (Yoshimura, 1938)	2.7	0.02	0.03
1947 (Komuro and Yamamuro)	4.0	0.007	0.011
1961-1962 (Miyadi, 1963)	1.1 – 1.6	0.04 – 0.05	0.05 – 0.06
Average of 1984 - 2011	1.3	0.045	0.052

式 4 と式 5 を用いて当時の TP を計算した結果, 1929 年は表層:0.02 mg L⁻¹, 底層:0.03 mg L⁻¹, 1947 年は表層: 0.005 mg L⁻¹, 底層: 0.011 mg L⁻¹, 1961-1962 年は表層: 0.04 - 0.05 mg L⁻¹, 底層: 0.05 – 0.06 mg L⁻¹ となった. この計算した TP から当時の溶出量を計算した結果, 1929 年は 12.49 t P y⁻¹, 1947 年は-5.16 t P y⁻¹, 1961-1962 年にかけては 31.07~40.36 t P y⁻¹であった.

Table 4-4. 1929 年, 1947 年, 1961-1962 年の溶出 TP 推定値

Observation Year	Diffusive TP (t · y ⁻¹)
1929	12.49
1947	-5.16
1961-1962	31.07 – 40.36
Average of 1985 - 2013	33.38

4-3-3. 1985-2013 年の最小・最大・平均溶出量に対するシャジクモ類群落の効果

Figure 4-5.には 1985-2013 年の溶出量の最大，最小，平均値ごとに，(i)～(ii)の群落の吸収量と共に示した．Table 4-5 には溶出量に対するシャジクモ類群落の吸収率(%)を示した．溶出量が最小(TP:4.4 tonP, DIP:0.32 tonP)の時に吸収量が 0.19g m^{-2} ではそれぞれ (i) 13%と 181% (ii) 65%と 920%，となり，吸収量が 1.7g m^{-2} では (i) 114%と 1618%，(ii) 580%と 8236%であった．溶出量が最大 (TP : 65.4 tP, DIP : 23.4 tP) の時に吸収量が 0.3g m^{-2} ではそれぞれ (i) 1%と 2%，(ii) 4%と 12%となり，吸収量が 1.7g m^{-2} では (i) 8%と 21%，(ii) 39%と 109%となった．

Table 4-5. 溶出 TP および溶出 DIP に対するシャジクモ類群落の吸収割合

Area Type	Amount of absorption(ton P)		Diffusive Type	Max. (%)		Min. (%)		Ave. (%)	
	0.19 gP m ⁻² (A)	1.7 gP m ⁻² (B)		(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)
Photo Area (i)	0.6	5.0	TP	1	8	13	114	2	15
			DIP	2	21	181	1618	8	70
0.5-3.0m (ii)	2.9	25.5	TP	4	39	65	580	9	76
			DIP	12	109	920	8236	40	358

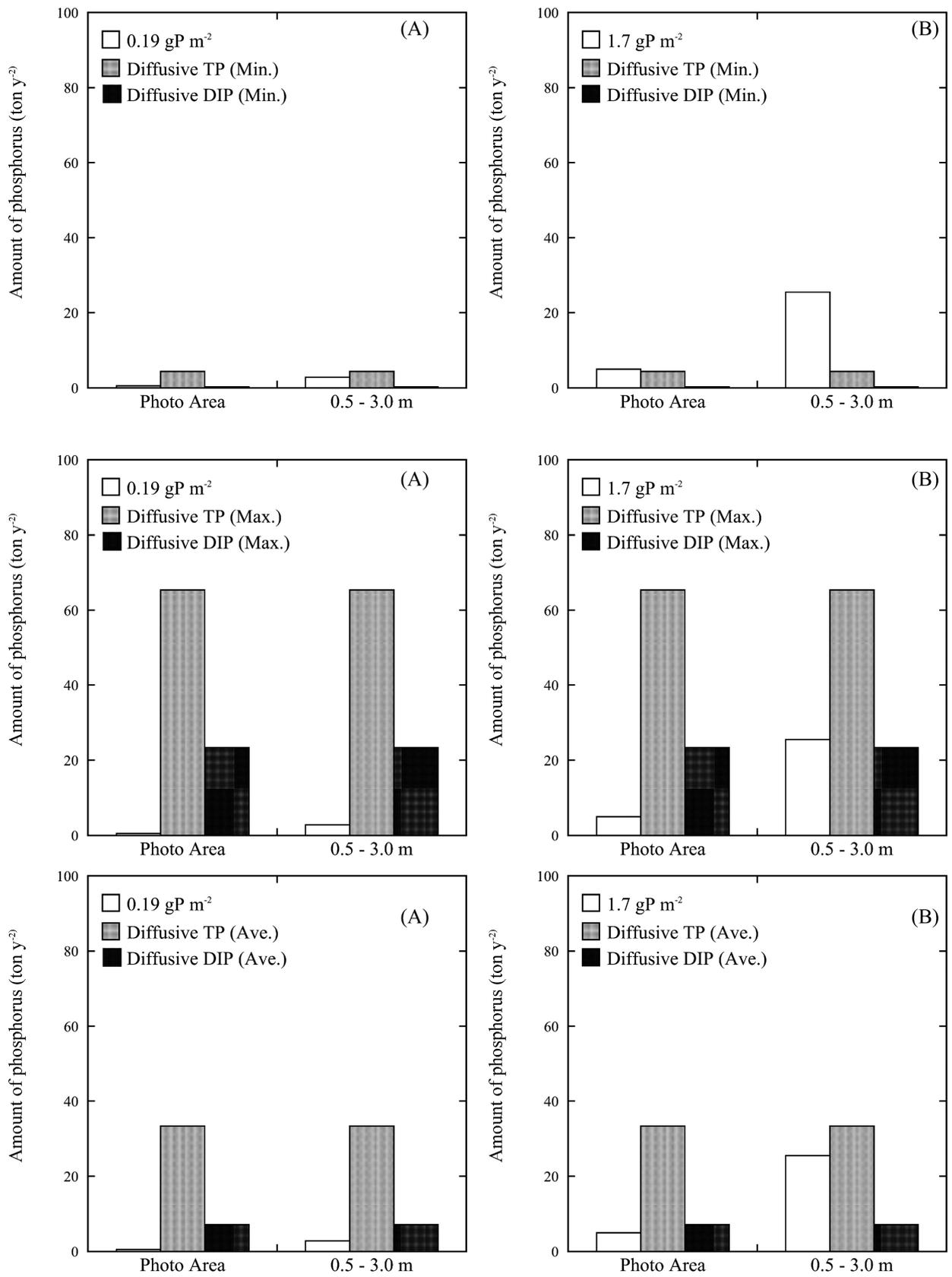


Figure 4-5. 溶出 TP (灰色部) および溶出 DIP (黒色部) の最小・最大・平均値とシャジクモ類群落による DIP 吸収量 (白色部) の比較

4-3-4. 1929 年, 1947 年, 1961-1962 年の溶出量に対するシャジクモ類群落の 効果

Figure 4-6.には 1929 年, 1947 年, 1961-1962 年の溶出量と共に (i) ~ (ii) の群落の吸収量を示した. 1947 年は表層と底層の計算結果がマイナス値であったことから, 溶出量もマイナスを示した. 一方, 1929 年と 1961-62 年は溶出量に対するリン吸収割合はそれぞれ 5-204%と 1~82%となった (Table 4-6). 1929 年にはシャジクモ類群落(ii)で吸収量が 1.7 gP m^{-2} の時に溶出量の 2 倍の吸収量があったことが推定された.

Table 4-6. 1929 年, 1945 年, 1961-1962 年の溶出 TP に対するシャジクモ類の吸収割合

Area Type	Amount of absorption(ton P)		Diffusive Type	1929 (%) (12.5 ton /y)		1945 (%) (-5.2 ton/y)		1961-1962(%) (31.07-40.36 ton/y)	
	0.19 gP m^{-2} (A)	1.7 gP m^{-2} (B)		(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)
Photo Area (i)	0.6	5.0	TP	5	40	-11	-97	1-2	12-16
0.5-3.0m (ii)	2.9	25.5		23	204	-55	-495	7-9	63-82

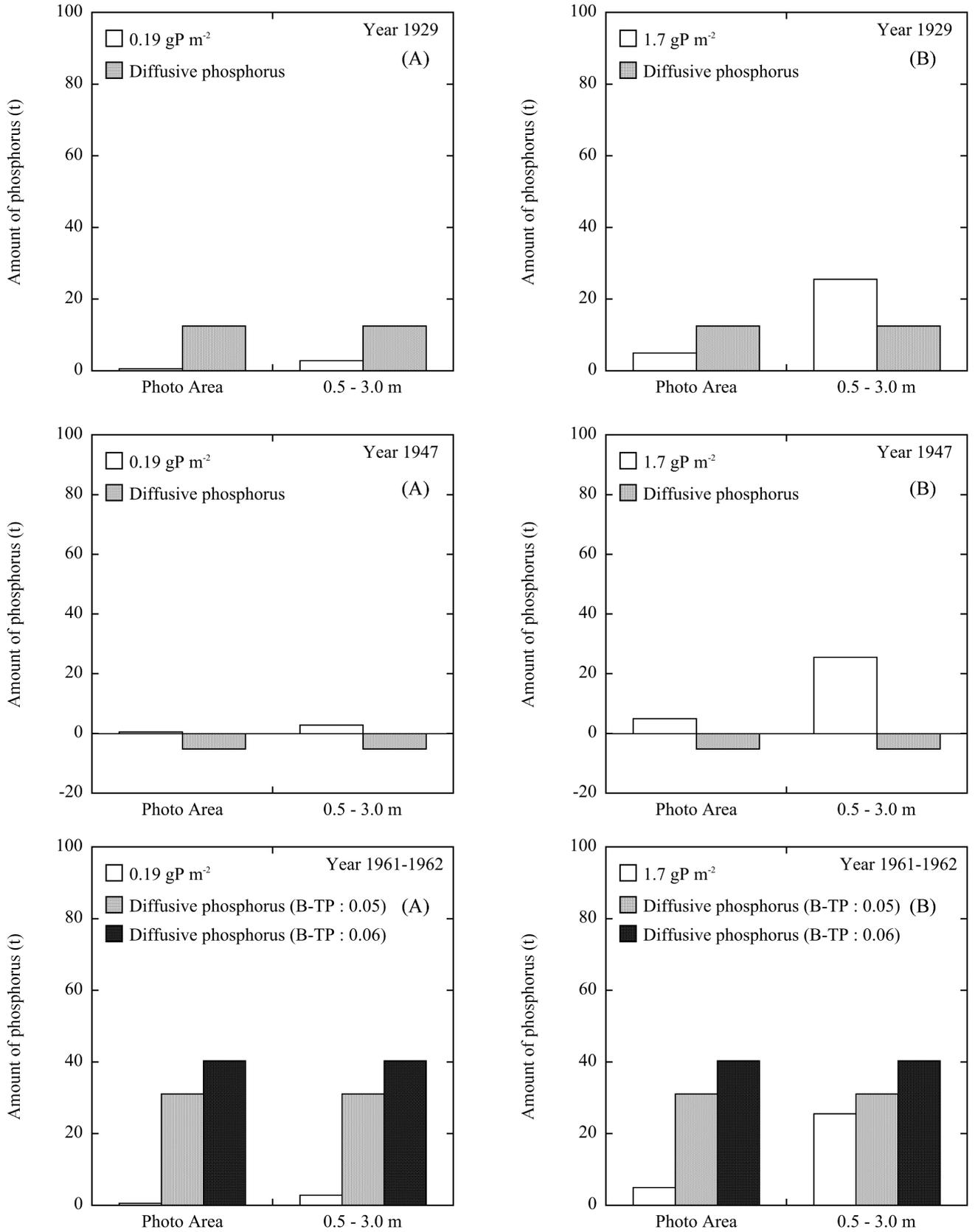


Figure 4-6. 1929 年, 1947 年, 1961-1962 年の溶出 TP (灰色部) とシャジクモ類群落による DIP 吸収量 (白色部) .

4-4. 考察

シャジクモ類のリン吸着効果については複数報告されているが (Kufel *et al.*, 2013 ; Kufel *et al.*, 2016), それが湖底からの溶出量に対してどれくらいの割合になるかを比較した研究は, 筆者が知る限りこれまで行われていない. 本研究では富栄養化の発生原因となる湖底からのリン溶出量に対して, 車軸藻群落が湖底を覆っていた場合に相当量を吸収できることを定量的に示した初めての研究である.

本研究では 3 タイプの群落面積と, 計算によって求めた 28 年間の溶出量の最大最小・平均を用いて 6 パターンの吸収量を試算した. その結果, 群落面積 (i) において 0.56-5.02 t P, (ii) では 2.85-25.5 t P のリン吸収能力があることが分かった. (Table 4-2). 宍道湖でのシャジクモ類による吸収効果は群落面積が (ii) 程度確保されれば効果が出始めるが, 群落面積 (i) しかない場合でもその最大吸収量は 5.02 t P あり, この吸収量は 30 年間の平均溶出量の 15% に相当していた (Figure 4-5).

湖底からのリン溶出は富栄養化の改善を妨げている. リンは堆積物中では鉄やマンガンと結合しており, 底層付近が還元状態になると鉄やマンガンが溶出するとともにリンも溶出する (Søndergaard *et al.*, 2000). そのため, 鉄の濃度が高いほどが溶出を抑制する効果が大きいと言われている (Hupfer and Lewandowski, 2008). そこで, この溶出を抑えるために鉄や硝酸の散布が行われている (Søndergaard *et al.*, 2000 ; Søndergaard *et al.*, 2003 ; Immers *et al.*, 2015). しかし, 近年では堆積物から溶出する鉄がシアノバクテリ

アの大発生を引き起こすことが指摘されていることから (Molot *et al.*, 2014; Orihel *et al.*, 2015), 鉄の散布は富栄養化対策として常に効果的とは限らない。

これに対しシャジクモ類の復活は、湖底を匍匐することで溶出するリンを石灰化とともに吸収、さらに湖底の堆積物の再浮上を抑制することで粒子状懸濁物質の水中への回帰を抑制する (Kufel and Kufel, 2002)。さらに、シャジクモ類は枯死した後もその場に *gytta* と呼ばれる粘性の高い物質を形成し、その場に定着することから富栄養化の進行を抑制する有効な手段と考えられる。

一般に富栄養化した湖沼では沈水植物は植物プランクトンが水面を覆うことによる光量の低下が衰退の原因とされているが (Phillips *et al.*, 1978), シャジクモ類は維管束植物に比べて光量が少ない水深が深いところでも繁茂できることから (Middelboe and Markager, 1997), 光量低下が衰退や復活できない原因ではない。

日本では水田除草剤使用と水田地帯にある平野部湖沼の車軸藻・水草の衰退が時期的に一致している (山室ほか, 2014)。宍道湖ではかつて、シャジクモ類を肥料目的で大量に採取していたが、1950年代半ばに水田除草剤を使い始めた頃に急速に沈水植物の衰退がわかっている (平塚ほか, 2006)。ペンタクロロフェノール (PCP) は1955年に殺菌剤として、1956年に除草剤として登録されたが、強い毒性が報告されたため、1963年に使用規制され、1972年以降は生産量・輸入量ともに激減し、1990年までにすべて失効とな

った (植村ほか, 2002). *C. braunii* にペンタクロロフェノール (PCP) を与えた実験では, 10^{-7}M ~ 10^{-6}M で光化学系の阻害が見られ, 枯死したと報告している (佐藤・白岩, 2012). またこの濃度は他の除草剤の効果と比較して非常に低いことや, シyajクモ類の衰退と使用されていた時期が重なっていることから, PCP がシyajクモ類の衰退原因の候補として考えられる. また, 現在でも除草剤の影響がないところではシyajクモ類が繁茂していることから, 除草剤がシyajクモ類の繁茂を抑制している可能性が高いと考えられる.

沈水植物ではヒステリシスにより, 沈水植物が衰退を始めた時の栄養塩濃度よりも減らさないと再生しないとされている (Scheffer *et al.*, 2001) しかしシyajクモ類は栄養塩が豊富な水田でも繁茂しており (Pinke *et al.*, 2014), 栄養塩濃度を減らさなくてもシyajクモ類に影響しない程度に除草剤を減らす, もしくは車軸藻を枯らさない成分を開発するなどで再生し, それにより湖内でのリン溶出を抑制できる可能性がある. 富栄養化対策として沈水植物を繁茂させる場合には, 効果が期待できるのは維管束植物よりもシyajクモ類であることに留意して立案する必要がある.

第5章 おわりに

水生植物を用いた水質浄化は人間による定期的な管理が必要不可欠であり、費用と労働力がかかることから現時点では効果をあげられていない。宍道湖では自然再生事業として、水質浄化を目的としたヨシ原再生事業を国土交通省出雲河川事務所が主体となり進めてきたが、水質浄化効果は上げられていない。逆にヨシは枯死した後に堆積・分解され有機物を溶出することから、有機物の供給源となっている（上原・山室，2015）。近年では地域のボランティアとともに有機物が湖水に回帰するのを防ぐべく、ヨシ刈り活動が行なわれている（宍道湖水環境改善協議会 http://www.shinjiko-dandan.jp/jigyou/yoshikaritori_seika.html）。本研究では自然再生事業で植栽されたヨシではなく、水質浄化効果が高いとされる藻類のシャジクモ類のリン吸着能力に着目し、水質浄化効果を検討した。

第2章では米軍空中写真から1947年当時の宍道湖の水草群落についてGISを用いて復元を行った。その結果、自然再生に使用されているヨシは湖岸沿いには存在せず、河川沿いや河川河口部に存在するだけであった。一方で湖内には沈水植物が水深0.5~3mまで分布しており、さらには湖底をマット状に覆う沈水植物であることが明らかとなった。また透明度が最大で4mあり、現在の透明度1.4mに比べ倍以上であったことが明らかとなった。写真が撮影されたのは沈水植物の繁茂最盛期後の10月であったため、夏場には写真で確認できた約3km²以上の沈水植物群落が存在していた可能性が高い。

第3章では写真に記録されていた沈水植物の種を特定するために、湖内7地点において60本以上の柱状堆積物を用いて、堆積物を船上で効率良く篩う装置を開発し、種子分析に供した。その結果、採取された水草の種子は全てシャジクモ類の卵胞子であることがわかった。次にSEM（走査型電子顕微鏡）を用いて卵胞子の表面形状や螺旋部を観察することで種同定を行った。その結果、*C. corallina*, *C. braunii*, *C. fibrosa*, *C. sp*が採取され、2回の調査により最も出現個数が多かった*C. corallina*が優占種であったと考えられた。またKasaki(1964)は*C. braunii*と*N. hyallina*の存在を湖内の一部沿岸で確認していたが、本研究ではそれら2種に加え、新たに3種が生息していたことが明らかとなった。

第4章では、かつてはシャジクモ類が優占種であったことから、シャジクモ類のリン吸着能力に着目し、富栄養化の原因となっている湖底からのリン溶出量に対して、どの程度吸収しているかを検討した。シャジクモ類群落のDIP吸収量は0.6-25.5 tonPあることが明らかとなった。これは1985-2013年に宍道湖の湖底から溶出したTPの1~580%に相当していた。植物プランクトンが利用するDIPをシャジクモ藻類が石灰化することで枯共沈させ、藻体と共に湖底に蓄積することで分解に伴うリン溶出を抑制することができたため、高い透明度を保っていたと考えられる。

「第6期 宍道湖に係る湖沼水質保全計画」（島根県，2015）の中で湖沼の浄化対策として「浅場造成により植物（ヨシなど）の発達を促すなど、湖岸域の環境改善を行うとともに

に生物が生息・生育可能な環境を再生し、湖の自然浄化機能の回復を図る」との記載があるが、本研究第 2 章において、かつてはヨシが一部にしか生息していないにもかかわらず、透明度が高かったことが分かった。その要因は沈水植物のシャジクモ類が優占種となり、湖底から溶出するリンを吸着していたからだと考えられる。そのため抽水植物ではなく沈水植物のシャジクモ類を用いた浄化方法を検討していく必要がある。シャジクモ類以外の沈水植物は植物体全体が水中にあり、群落密度が高いため湖沼の栄養塩を蓄積することが可能であるが (Blindow, 1992b ; Kufel and Ozmek, 1994), 沈水植物群落の内
部では夜間に溶存酸素濃度が低下することや、発達した沈水植物群落内でのキャノピーより深い層の溶存酸素濃度が一日中低くなることがある (Wetzel, 2001 ; Carpenter and Lodge, 1986 ; Frodge *et al.*, 1990 ; Miranda *et al.*, 2000). 湖底直上水中の溶存酸素濃度は沈水植物の現存量が大きいほど低くなるとさえ報告されている (芳賀ほか, 2006). 沈水植物は一般に栄養塩類を抑制すると言われているが、このように貧酸素化をもたらす場合には、かえって湖底からの溶出を促進させていると考えられる。また、沈水植物は富栄養化による透明度の低下に伴って、繁茂に必要な光量が湖底まで達しなくなるため、富栄養化が進行した湖沼ではその多くが衰退または消滅する (Scheffer, 1989 ; Hilt *et al.*, 2006). そのため、富栄養化した湖沼では沈水植物に栄養塩除去効果を求めることはできない。一方でシャジクモ類は湖底を匍匐するように繁茂し、さらには枯死した後も流され

ることはなくその場に堆積し、栄養塩の溶出も少ないため水質浄化を行うには最適であると考えられる。シードバンク（埋土種子）を用いてシャジクモ類を復活させた例があることから（秋吉ほか，2008；東京都，2016），宍道湖産のシャジクモ類を同様の取り組みを行っていく必要がある。宍道湖には現在シャジクモ類は繁茂していないが、周辺のため池には種々のシャジクモ類が繁茂していることを確認している。これらが流入もしくは鳥などに付着して宍道湖に侵入することは十分あり得ることから、周辺水域のシャジクモ類を宍道湖に移入することは強い人為的攪乱には当たらないだろう。

本研究により、文献で種名が記載されていない時代であっても、種子分析から植物相を再現できることが分かった。さらに、その時の優占種と、除草剤使用量が減少した現在の宍道湖で繁茂している優占種が異なることも明らかとなった。即ち、除草剤使用量の減少により繁茂している沈水植物は過去に失われた種が再生したのではなく、移入種の侵入の結果であった。本研究の事例は、人間の攪乱が減少したことにより繁茂するようになった種が必ずしも攪乱以前の種の再生ではないことを示している。自然再生事業における植物種の保護対策は、このような可能性を十分に検討してから行うべきだろう。

謝辞

本研究を進めるにあたり、数多くの方々に支えていただきました。

島根大学大学院総合理工学研究科物質化学コースの清家泰先生・菅原先生には研究を進める上で終始、お世話になりました。島根県保健環境科学研究所の神谷宏博士には研究所によるモニタリングデータや宍道湖における栄養塩動態について丁寧に解説いただき、またフィールド調査の際にも同行して頂き、貴重なアドバイスを頂きました。東京大学新領域創成科学研究科の山室真澄先生には、修士論文の研究内容の投稿を通じて、指導頂きました。また、山室研究室の大学院生であった中村祐希氏、安部雄大氏にはフィールドでの堆積物の採取および分析を、秘書であった廣中美里氏には調査機材の発注やその他事務手続きなどを手伝って頂きました。

ロシア科学アカデミー地質・鉱物部門の Sergey K. Krivonogov 先生には空中写真判読および GIS の基本的操作を用いた水草判読、堆積物の採取方法、種子分析の方法について根気強く教えていただきました。神戸大学理学部生物学科の坂山秀俊先生にはシャジクモ類の卵胞子の SEM を用いた同定手法について神戸大学にて一から教えていただきました。以上の方々に、心より感謝申し上げます。

会社を退職し研究活動を続けることを許可していただいた両親の小室洋・満子、そして常に応援してくださった祖父母の七井寧・千代に感謝申し上げます。

参考文献

- Akiyama, M. and Nishigami, K. (1959): Ecological studies on algal flora in Lake Shinji and Nakano-umi: PartT: Distribution of macroscopic algae. *Bull. Shimane Univ.*, 9, 9-75.
- 浅枝隆, 藤野毅 (2006): 大型植物シャジクモが湖沼内の栄養塩の循環に与える影響. 埼玉大学紀要工学部, 39, 152-165.
- 東善広 (2004): オルソ空中写真画像から見た琵琶湖湖岸域の変化. 琵琶湖研究所所報, 21, 85-90.
- Bakker, E.S., Van Donk, E., Declerck, S.A.J., Helmsing, N.R., Hidding, B., Nolet, B.A. (2010): Effect of macrophyte community composition and nutrient enrichment on plant biomass and algal blooms. *Basic and Applied Ecol.*, 11, 432-439.
- Bakker, E.S., Sarneel, J.M., Gulati, R.D., Liu, Z., van Donk, E. (2013): Restoring macrophyte diversity in shallow temperate lakes: biotic versus abiotic constraints. *Hydrobiologia.*, 710, 23-37.
- Birks H.H. (2001): Plant Macrofossils. In: Smol J.P., Birks H.J.B. and Last W.M. (eds.), Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. 3, Kluwer Academic Publishers, 49-74.
- Blindow I. (1992a): Decline of charophytes during eutrophication: comparison with angiosperms. *Freshwater Biol.*, 28, 9-14.
- Blindow, I. (1992b): Long-and short-term dynamics of submerged macrophytes in two shallow eutrophic lakes. *Freshwater Biol.*, 28, 15-27.
- Blindow, I., Andersson, G., Hargeby, A., Johansson, S. (1993): Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. *Freshwater Biol.*, 30, 159-167.
- Blindow, I., Hargeby, A., Wagner, B.M.A., Andersson, G. (2000): How important is the crustacean plankton for the maintenance of water clarity in shallow lakes with abundant submerged vegetation? *Freshwater Biol.*, 44, 185-197.

- Blindow, I., Hargeby, A. and Andersson, G. (2002): Seasonal changes of mechanisms maintaining clear water in shallow lake with abundant Chara vegetation. *Aquat. Bot.*, 72, 315–334.
- Boyd, C. E. (1967): Some aspects of aquatic plant ecology. In Proceedings of the reservoir Fishery Resources Symposium. University of Georgia Press Athens, GA., 114-129.
- Carpenter, S. R., Lodge, D. M. (1986): Effects of submerged macrophytes on ecosystem processes., *Aquat. Bot.*, 16, 341-370.
- Caraco, N., Cole, J., Findlay, S., Wigand, C. (2006) :Vascular plants as engineers of oxygen in aquatic systems. *BioScience.*, 56: 219-225.
- Casanova, M. T. (2013): Review of the species concepts *Chara fibrosa* and *C. flaccida* (Characeae, Charophyceae). *Aust. Syst. Bot.*, 26, 291-297.
- Casanova, M. T. and Karol, K. G. (2014): A revision of *Chara* sect. *Protochara*, *comb. et stat. nov.* (Characeae: Charophyceae). *Aust. Syst. Bot.*, 27, 23-37.
- Crawford S. A. (1979): Farm pond restoration using *Chara vulgaris* vegetation. *Hydrobiologia.*, 62, 17-32.
- Davidson, T. A., Sayer, C. D., Bennion, H., David, C., Rose, N., and Wade, M. P. (2005): A 250 year comparison of historical, macrofossil and pollen records of aquatic plants in a shallow lake. *Freshwater Biol.*, 50, 1671-1686.
- Frodge, D. J., Thomas, G. L., Pauley, G. B. (1990): Effects of canopy formation by floating and submerged aquatic macrophytes on the water quality of two shallow Pacific northwest lakes. *Aquat. Bot.*, 38, 231-248.
- 福原晴夫, 牛島倫美. (1998) : 新潟県湖沼の陸水生態学的研究X 空中写真による佐潟 (新潟市赤塚) の抽水植物帯および浮葉植物群落面積の年変化. 新潟大学教育人間科学部紀要 1: 1–15.

- Ganguly, D., Robin, R. D., Vardhan, K. V., Muduli, P. R., Abhilash, K. R., Patra, S., Subramanian, BR. (2013): Variable response of two tropical phytoplankton species at different salinity and nutrient condition. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 440, 244-249.
- Granéli, W. (1999): Internal phosphorus loading in Lake Ringsjön. *Hydrobiologia.*, 404, 19-26.
- 芳賀裕樹, 芦谷美奈子, 大塚泰介, 松田征也, 辻彰洋, 馬場浩一, 沼畑里美, 山根猛. (2006): 琵琶湖南湖における湖底直上の溶存酸素濃度と沈水植物群落現存量の関係について. 陸水学雑誌, 67, 23-27.
- Hargeby, A., Blindow, I., Andersson, G. (2007): Long-term patterns of shifts between clear and turbid states in Lake Krankesjön and lake Tåkern. *Ecosystems.*, 10, 28-35.
- 長谷川裕之, 小白井亮一, 佐藤浩, 飯泉章子. (2005): 米軍撮影空中写真のカラー化とその評価. 写真測量とリモートセンシング. 44 (3), 23-36.
- Hilt, S., Gross E. M., Hupfer, M., Morscheid, H., Mahlmann, J., Melzer, A., Poltz, J., Sandrock, S., Scharf, E-M., Schneider, S., van de Weyer, K. (2006): Restoration of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes- A guideline and state of the art in Germany. *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters.*, 36(3), 155-171.
- 平井幸宏. (2005): 湖沼の湖岸・沿岸帯における自然再生-地理学的アプローチ. 土木技術資料, 47 (9). 22-27.
- 平塚純一, 山室真澄, 石飛裕. (2006): 里湖モク採り物語-50年前の水面下の世界, 141pp. 生物研究社, 東京.
- Hupfer, M. and Lewandowski, J. (2008): Oxygen controls the phosphorus release from lake sediments: A long - lasting paradigm in limnology. *Int. Rev. Hydrobio.*, 93(4-5), 415-432.
- Imahori, K. and Kasaki, H. (1977): Class Charophyceae. *In: Hirose, H. and Yamagishi, T. (eds.). Uchida Rokakuho Publishing, Tokyo, 761-829.*

Immers, A. K., van der Sande, M. T., Van der Zande, R. M., Geurts, J. J. M., Van Donk, E., Bakker, E. S. (2013): Iron addition as a shallow lake restoration measure: impacts on charophyte growth. *Hydrobiologia.*, 710(1), 241-251.

Immers, A. K., Bakker, E.S., Van Donk, E., Ter Heerdt, G.N.J., Geurts, J. J. M., Declerck, S. A. J. (2015): Fighting internal phosphorus loading: An evaluation of the large scale application of gradual Fe-addition to a shallow peat lake. *Ecol. Eng.*, 83, 78-89.

石井裕一，小松伸行，張替慧，矢部徹，渡邊圭司，根岸正美，岩崎順. (2008)：霞ヶ浦におけるコイ養殖漁場底泥中の形態別リン分布の特徴. 日本水産学会誌, 74, 607-614.

Ishitobi, Y., Kawatsu, M., Kamiya, H., Hayashi, K., Esumi, H. (1988): Estimation of Water Quality and Nutrient Loads in the Hii River by Semi-Daily Sampling. *Jpn. J. Limnol.*, 49(1), 11-17.

Ishitobi, Y., Kamiya, H., Itogawa, H. (1993): Tidal, meteorological and hydrological effects on the water level variation in a lagoon, Lake Shinji. *Jpn. J. Limnol.*, 54(1), 69-79.

Jeppesen E., Sondergaard M., Sondergaard, M., Christoffersen, K. (1998): The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer, New York, 423 p.

Jupp, B. P. and Spence, D. H. N. (1974): The distribution and production of submerged macrophytes in Loch Levine, Kinross. *Proceedings of Royal Society Edinburgh Section Biology*, 74: 195-208.

角野康郎. (2009)：2章 陸水における水生植物の多様性と保全. 神戸大学水圏光合成生物研究グループ(編). 水環境の今と未来 藻類と植物のできること. 生物研究社. 東京. pp21-34.

神谷宏，石飛裕，井上徹教，中村由行，山室真澄. (1996)：夏季の宍道湖の底層水に蓄積する栄養塩の起源. 陸水学雑誌, 57 (4), 313-326.

Kamiya, H., Kano, Y., Mishima, K., Yoshioka, K., Mitamura, O., Ishitobi, Y. (2008): Estimation of long-term variation in nutrient loads from the Hii River by comparing the change in observed and

calculated loads in the catchments. *Landscape Ecol. Eng.*, 4, 39-46.

Kamiya, H., Ohshiro, H., Tabayashi, Y., Kano, Y., Mishima, K., Godo, T., Yamamuro, M., Mitamura, O., Ishitobi, Y. (2011): Phosphorus release and sediment in three contiguous shallow brackish lakes, as estimated from changes in phosphorus stock and loading from catchment. *Landscape Ecol. Eng.*, 7, 53-64.

神谷宏, 管原庄吾, 嵯峨友樹, 佐藤紗知子, 野尻由香里, 岸真司, 藤原敦夫, 神門利之. (2015): 浅い汽水湖沼における夏季に堆積物から溶出したリンの湖底への再沈降割合とその機構. 陸水学雑誌, 76, 139-148.

神谷宏, 大城等, 嵯峨友樹, 佐藤紗知子, 野尻由香里, 岸真司, 藤原敦夫, 神門利之, 管原庄吾, 井上徹教, 山室真澄. (2015): 浅い湖沼における滞留時間と栄養塩濃度が来ないでの COD 生産に与える影響. 応用生態工学, 17, 79-88.

加茂川優紀, 山室真澄. (2016): 霞ヶ浦アサザ植栽地において消波施設が底質に与えた影響. 陸水学雑誌. 77, 39-45.

金井豊, 井内美朗, 山室真澄, 徳岡隆夫. (1997): 島根県宍道湖の底質における堆積速度と堆積環境. 地球化学, 32, 71-85.

金子有子, 東善広, 佐々木寧, 辰巳勝, 橋本啓史, 須川恒, 石川可奈子, 芳賀裕樹, 井上栄壮, 西野麻知子. (2012): 湖岸生態系の保全・修復および管理に関する政策課題研究—湖岸地形と生物からみた琵琶湖岸の現状と変遷および保全の方向性—. 滋賀県琵琶湖環境科学研究センター研究報告所, 第7号: 113-149.

環境省. (2007): 21 世紀環境立国戦略. 24p.

環境省 水・大気環境局水環境課. (2014): 自然浄化対策について 生態系機能を活用した健康やかな湖沼水環境の実現を目指して. 61p.

環境省 水・大気環境局. (2015): 平成 26 年度公共用水域水質測定結果. 38pp.

- Kasaki, H. (1964): The charophyta from the lakes of Japan. *J. the Hattori Botanical Laboratory*. 27, 217-314.
- Kawahata, C., Yamamuro, M., Shirakawa, Y. (2013): Changes in alkaline band formation and calcification of corticated charophyte *Chara globularis*. *Springer plus.*, 2. 85.
- 吉良竜夫 (1991) : ヨシの生態おぼえ書き. 琵琶湖研究所報, 第9号: 29-37.
- 建設省国土地理院. (1992) : 空中写真等によるサンゴ礁域潮間帯の調査手法に関する技術資料. 160pp.
- 国土交通省中国地方整備局出雲河川事務所. (2004) : 宍道湖西岸のヨシ原再生.
- 国土交通省河川局. (2009) : 斐伊川水系河川整備基本方針.
- Kovtun-Kante A., Torn K., Kotta J. (2014): In situ production of charophyte communities under reduced light conditions in a brackish water ecosystem. *Estonian J. Ecol.*, 63(1), 28-38.
- Krivosnogov, S. K., Yamamuro, M., Takahara, H., Kazansky, A. Y., Klimin, M. A., Bobrov, V. A., Safonova, I. Y., Phedorin, M. A., Bortnikova, S. B. (2012): An abrupt ecosystem changes in Lake Beloye, southern Western Siberia: Paleoclimate versus local environment. *Paleogeog., Paleoclimat., Paleoecol.*, 331-332, 194-206.
- Królikowska, J. (1997): Eutrophication process in a shallow, macrophyte-dominated lake-species differentiation, biomass and the distribution of submerged macrophytes in Lake Łuknajno (Poland). *Hydrobiologia.*, 342/343, 411-416.
- Kufel, L. and Ozimek, T. (1994): Can Chara control phosphorus cycling in lake Łuknajno (Poland) ?. *Hydrobiologia.*, 275/276, 277-283.
- Kufel, L. and Kufel, I. (2002): Chara beds acting as nutrient sinks in shallow lakes – a review. *Aquat. Bot.*, 72, 249-260.
- Kufel, L., Biardzka, E., Strzałek, M. (2013): Calcium carbonate incrustation and phosphorus reactions

in five species. *Aquat. Bot.*, 109, 54-57.

Kufel, L., Strzalek, M., Biardzka, E. (2016): Site- and species-specific contribution of charophytes to calcium and phosphorus cycling in lake. *Hydrobiologia.*, 767, 185-195.

國井秀信. (2010): 宍道湖・中海の自然再生事業の現状と課題. 日本生態学会編. 自然再生ハンドブック. 地人書館, 東京. pp89-96.

Middleboe, A., Markager, S. (1997): Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biol.*, 37, 553-568.

三梨昂, 後藤慎二, 大西郁夫, 高安克己, 徳岡隆夫, 渡辺正巳, 安間恵, 松岡弘和, 中原昌樹, 水野篤行, 井内美朗. (1988): 宍道湖の湖底地形と堆積層. 山陰地域研究. 4, 43-54.

Miranda, L. E., Driscoll, M. P., Allen, M. S. (2000): Transient physiochemical microhabitats facilitate fish survival in inhospitable aquatic plant stands. *Freshwater Biol.*, 44, 617-628.

宮野忠文, 佐野誠, 長谷川浩治, 馬場祥宏, 小黒剛成, 千葉良三. (2007): 広島湾流域圏環境再生研究 (第3報) リモートセンシング画像による藻場分布把握技術の開発. 広島県立総合技術研究所西部工業技術センター研究報告. 50: 9-12.

宮廻隆洋, 管原省吾, 田林雄, 大城等, 小山維尊, 中島結衣, 神谷宏, 清家泰. (2014): 島根県東部を流れる斐伊川における実測負荷と二次 LQ 式を用いた計算負荷との比較. 陸水学雑誌. 75, 151-159.

宮地伝三郎. (1962): 中海干拓・淡水化事業に伴う魚族生態調査報告書.

Molot, L. A., Watson, S. B., Creed, I. F., Trick, C. G., McCabe, S. K., Verschoor, M. J., Sorichetti, R. J., Powe, C., Venkiteswaran, J. J., Schiff, S. L. (2014): A novel model for cyanobacteria bloom formation: the critical role of anoxia and ferrous iron. *Freshwater Biol.*, 59, 1323-1340.

百原新, 上原浩一, 藤木利之, 田中法生. (2001): 千葉県手賀沼湖底堆積物中の埋土種子の分布と保存状態. 筑波実験植物園研報, 20, 1-9.

Morioka, H. (1941) : Chrophyta Japonica (II). *J. Jpn. Bot.*, 17, 57-70.

中村圭吾, 天野邦彦. (2007) : 沈水植物の有無が水質, 生態系に及ぼす影響. 土木技術資料, 49 (6), 52-27.

中海・宍道湖自然史研究会, 松本英二, 井内美朗, 水野篤行. (1986) : 中海・宍道湖の自然史研究-その 5 宍道湖における 1985 年度柱状採泥. 島根大学地質学研究報告. 5, 11-18.

日本第四紀学会編. (1993) : 第四紀試料分析法. 東京大学出版会, 東京, 664pp.

日本写真測量学会編. (1982) : 空中写真の判読と利用—空からの調査. 鹿島出版会, 357pp.

西廣淳, 川口浩範, 飯島博, 藤原宣夫, 鷺谷いづみ. (2001) : 霞ヶ浦におけるアサザ個体群の衰退と種子による繁殖の現状. 応用生態工学. 4 (1), 39-48.

Nishihiro, J., Nishihiro, M. A., Washitani, I. (2006): Restoration of wetland vegetation using soil seed banks: lessons from a project in lake Kasumigaura, Japan. *Landscape Ecology Engineering*, 2, 171-176.

Nohara, S. (1991): A study on annual changes in surface cover of floating-leaved plants in a lake using aerial photography. *Vegetatio*, 97, 125-136.

野原精一. (1993) : 霞ヶ浦高浜入におけるヒシ植物の年変動. 陸水学雑誌, 54, 59-68.

Nõges, P., Tuvikene, L., Feldmann, T., Tõnno, I., Künnap, H., Luup, H., Salujõe, J., Nõges, T. (2003). The role of charophytes in increasing water transparency ; a case study of two shallow lakes in Estonia. *Hydrobiologia.*, 506-509, 567-573.

岡一宏. (1998) : 宍道町域の湖岸開発関係史料について. 宍道町歴史業書, 3, 宍道町・宍道町教育委員会, pp12-32.

岡本高弘. (2016) : 琵琶湖における底層 DO と沿岸透明度の長期変動傾向と評価について. 水環境学会誌. 39(A), 5, 164-168.

Orihel, D.M., Schindler, D.W., Ballard, N. A., Graham, M. D., O'Connell, D. W., Wilson, L. R.,

- Vinebrooke, R. D. (2015): The “nutrient pump:” Iron-poor sediments fuel low nitrogen-to-phosphorus ratios and cyanobacterial blooms in polymictic lakes. *Limnol. Oceanog.*, 60, 856-871.
- Ostendorp, W. (1989): ‘Die-back’ of reeds in Europe - a critical review of literature. *Aquatic Botany*, 35: 5-26.
- Pereya-Ramos, E. (1981): The ecological role of Characeae in the lake littoral. *Ekol. Pol.*, 29, 167-209.
- Phillips, G.L., Eminson, D., Moss, B. (1978): A mechanism to account for macrophytes decline in progressively eutrophicated freshwater. *Aquat. Bot.*, 4, 103-126.
- Pinke, G., Csiky, J., Mesterházy, A., Tari, L., Pál, R. W., Botta-Dukát, Z., Czúcz, B. (2014): The impact of management on weeds and aquatic plant communities in Hungarian rice crops. *Weed Res.*, 54, 388-397.
- Poste, A.E., Hecky, R.E., Guildford, S.J. (2013): Phosphorus enrichment and carbon depletion contribute to high *Microcystis* biomass and microcystin concentrations in Ugandan lakes. *Limnol. Oceanog.*, 58(3), 1075-1088.
- Rodorigo, M.A., Rojo, C., Álvarez-Cobelas, M., Cirujano, S. (2007): *Chara hispida* beds as a sink of nitrogen: Evidence from growth, nitrogen uptake and decomposition. *Aquat. Bot.*, 87, 7-14.
- Rodrigo, M. A., Alonso-Guillén, J. L., Soulié-Märsche, I. (2010): Reconstruction of the former charophyte community out of the fructifications identified in Albufera de València lagoon sediments. *Aquat. Bot.*, 92, 14-22.
- Sakayama, H., Nozaki, H., Kasaki, H., Hara, Y. (2002): Taxonomic re-examination of *Nitella* (Charales, Charophyceae) from Japan, based on microscopical studies of oospore wall ornamentation and *rbcL* gene sequences. *Phycologia.*, 41, 397-408.
- 崎幸子, 神門利之, 大谷修司. (2010) : 宍道湖・中海の植物プランクトン水質調査結果. 島根県保健環境科学研究所報. 第 52 号: 79-86.

- 佐藤真奈美, 白岩善博. (2012) : 第 2 節 絶滅の危機に瀕する藻類 1 シャジクモ目藻類. 渡邊信 (編) .藻類ハンドブック. NTS, 東京, pp376-379.
- Scharf, W. (1999): Restoration of the highly eutrophic Lingese Reservoir. *Hydrobiologia.*, 416, 85-96.
- Scheffer, M. (1989): Alternative stable states in eutrophic freshwater systems: A minimal model. *Hydrobiol. Bull.*, 23(1), 73-83.
- Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M-L., Moss, B., Jeppesen, E. (1993): Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends. Ecol. Evol.*, 8, 275-279.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C., Walker, B. (2001): Catastrophic shifts in ecosystem. *Nature*, 413, 591-596.
- 滋賀県琵琶湖環境部環境政策課編. (2014) : 滋賀の環境 (平成 26 年版環境白書). 滋賀県琵琶湖環境部, 大津.
- 島根県. (2015) : 宍道湖に係る湖沼水質保全計画 (第 6 期) 24p.
- 宍道湖水環境改善協議会 : http://www.shinjiko-dandan.jp/jigyou/yoshikaritori_seika.html.
- Søndergaard, M., Jeppesen, E., Jensen, J. P. (2000): Hypolimnetic nitrate treatment to reduce internal phosphorus loading in a stratified lake. *Lake and Reservoir Management.*, 16, 195-204.
- Søndergaard, M., Jensen, J. P., Jeppesen, E. (2003): Role of sediment and internal loading of phosphorus in shallow lakes. *Hydrobiologia.*, 506-509, 135-145.
- 高安克己, 徳岡隆夫. (1993) : 中海・宍道湖. アーバンクボタ. 32. 38 - 47.
- 田中周平. (2006) : 琵琶湖岸ヨシ群落の修復・再生への取り組み. 環境技術, 35 (8), 38-43.
- Timms, R.M., Moss, B. (1984): Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing, in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 29(3), 472-486.
- 徳岡隆夫, 大西郁夫, 高安克己, 三梨昂. (1990) : 中海・宍道湖の地誌と環境変化. 地質

学論集, 36, 15-34.

東京都. (2016): かいぼり後の井の頭池で絶滅危惧種の水草「イノカシラフラスコモ」が約 60 年ぶりに復活!, <http://www.metro.tokyo.jp/INET/OSHIRASE/2016/06/20q6n200.htm>.

都築良明, 國井秀伸, 板倉宏文, 飯野公央, 野津登美子. (2008): 宍道湖・中海地域におけるエコツーリズムについての現状分析. *LAGUNA*. 15. 33-48.

上田常一. (1967): 宍道湖の動物たち. 平田・報向社, 島根, 192pp.

上原達弥, 山室真澄. (2015): アサザとヨシから溶出する有機炭素量とその分画. *陸水学雑誌*, 76, 1-10.

植村振作, 河村宏, 辻万里子, 富田重行, 前田静夫. (2002): 農薬毒性の辞典 (改訂版) .pp 311-313, 三省堂, 東京, p640.

Valta-Hulkkonen, K., Kanninen, A., Pellikka, P. (2004): Remote sensing and GIS for detecting changes in aquatic vegetation of a rehabilitates lake. *International Journal of Remote sensing*, 25: 5745–5758.

Van den Berg, M.S., Coops, M. L., Meijer, M., Scheffer, M., Simons, J. (1998a): *Clear water associated with the dense Chara vegetation in the shallow and turbid Lake Veluwemeer, the Netherland*. In: Jeppesen, E., Sondergaard, M., Sondergaard, M., Christoffersen, K (eds). *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Springer, New York, 339-352.

Van den Berg, M. S., Scheffer, M., Coops, H. (1998b): The role of Characean algae in the management of eutrophic shallow lakes. *J. Phycol.*, 34, 750-756.

Van Donk E. and van de Bund W.J. (2002): Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquat. Bot.*, 72, 261–274.

Wetzel, RG. (2001): *Oxygen*. In *Limnology: Lake and River Ecosystems* (3rd ed.). Wetzel RG: 151-

168. Saunders College Publication, Philadelphia, 1006 p.
- Wood R. D. (1965): monograph of Characeae. In *A Revision of the Characeae* (Wood, R.D. and Imahori, K., editors), 904pp., J. Gramer Weinheim.
- Wood R. D., Mason R. (1977): Characeae of New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 15, 87-180.
- Yamamuro, M. (2012): Herbicide-induced macrophyte-to-phytoplankton shifts in Japanese lagoons during the last 50 years: consequences for ecosystem services and fisheries. *Hydrobiologia*, 699, 5-19.
- 山室真澄, 石飛祐, 中田喜三郎, 中村由行. (2013) : 貧酸素水塊-現状と対策. 生物研究社, 東京, 227pp.
- 山室真澄, 神谷宏, 石飛裕. (2014) : 宍道湖における沈水植物大量発生前後の水質. 陸水学雑誌, 75, 99-105.
- 吉村真, 坂之井和之, 内藤正彦. (2011) : 岩木川下流域の河川管理に関する研究. リバーフロント研究所報告, 22, 11-18.
- 吉村信吉. (1937) : 湖沼学, 548pp. 三省堂出版, 東京.
- 横山勝英, 山本浩一, 河野史郎. (2008) : 有明海北東部及び筑後川感潮河道における地形・底質・形態別リンの季節変動と土砂移動経路に関する考察. 土木学会論文集, 64, 83-98.
- Yoshimura, S. (1938): Dissolved oxygen of the lake waters of Japan. *Science Reports of the Tokyo Bunrika Daigaku.*, 8, 63-277.
- 柚木秀雄, 高村典子, 西廣淳, 中村圭吾. (2003) : 浚渫土に含まれる水生植物の散布対バンクとバイオマニュピレーションを活用して霞ヶ浦湖岸に沈水植物群落を再生する試み. 保全生態学研究, 8, 99-11.

