原著論文 ORIGINAL PAPER

琵琶湖に生育する 6 種の沈水植物の光・水温特性

今本 博臣^{1)*}・松本 潤¹⁾・古里 栄一²⁾・鷺谷 いづみ³⁾

1) 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

2) 埼玉大学大学院理工学研究科環境制御工学専攻 〒338-8570 さいたま市桜区下大久保255

3) 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)*}, Jun MATSUMOTO¹⁾, Eiichi FURUSATO²⁾, and Izumi WASHITANI³⁾: Light and water temperature parameters of 6 species of submerged macrophytes in Lake Biwa. *Ecol. Civil Eng.* 11(1), 1-12, 2008.

1) Japan Water Agency, 11-2 Shintoshin, Chuo-ku, Saitama, Saitama 330-6008, Japan

2) The University of Saitama, 255 Shimo-okubo, Sakura-ku, Saitama, Saitama 338-8570, Japan

3) The University of Tokyo, 1-1-1 Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113-8657, Japan

Abstract: Effects of light intensity and temperature on the growth of six submerged macrophytes growing in Lake Biwa, Japan, were examined using an experimental growth system. Light intensity and temperature were controlled at five (100, 50, 25, 13 and 1 %) and four (11, 17, 23 and 29°C) levels, respectively, and shoot length, dry weight, and total leaf area were measured at 10 day intervals for 60 days. *Potamogeton malaianus* died in 20 days at a water temperature 23°C and light intensity of 1 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. The exotic species *Elodea nuttallii* died in 30 days at a water temperature 29°C and light intensity of 1 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. However, *Potamogeton maackianus* and *Hydrilla verticillata* survived in all temperature and light conditions. Light compensation points were 12 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ for *P. malaianus* and *Vallisneria spiralis* var. *biwaensis*, and 1-6 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ for *P. maackianus*, *H. verticillata*, *Egeria densa* and *E. nuttallii*. Comparison of the Relative Growth Rate of each species showed that *V. spiralis*, *H. verticillata* and *E. nuttallii* had high values at a water temperature of 29°C, and *P. maackianus* and *E. densa* had high values at a water temperature of 23°C. *Egeria densa*, *H. verticillata*, *E. nuttallii* and *P. malaianus* showed faster shoot elongation, *P. maackianus* and *V. spiralis* slower. When shoots were near the water surface, the elongation speed of *E. nuttallii*, *E. densa* and *H. verticillata* decreased, and active branch extension was noted. However, *P. malaianus* shoots elongated. We confirmed that each species of submerged macrophyte showed specific responses to minor changes in water temperature and light intensity at around the compensation point, and responses specific to each species to seasonal fluctuations of the water level can be predicted.

Key words: Lake Biwa, light intensity, submerged macrophytes, water level fluctuation, water temperature

はじめに

沈水植物は、湖沼生態系における一次生産者としての役割を担うだけでなく、魚貝類や底生動物に生息場や産卵場を提供する機能、湖底に堆積する底泥の巻き上げりを防止することで栄養塩の再回帰を防ぐ機能 (James et al. 2001)、アレロパシー作用のある化学物質を産出したり (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機能などをもち、湖沼生態系の健全性の維持に大きく寄与していると考えられる。

しかし、富栄養化の進行にともなう透明度の低下 (桜井 1981)あるいは、治水・利水のための人為的な水位変動による影響によって、沈水植物の現存量や種組成は、大きく変化しているとされている (浜端 2003)。沈水植物の生育に特に大きな影響を与えられとされる水位変動は、洪水時の水位上昇と渇水時の水位低下である。前者は、治水対策が進んだ近年においては短期的な現象になっているが、後者は、継続的に利水補給をおこなう期間に応じて、沈水植物の現存量や種組成に大きな影響を与える可能性がある (今本ほか 1998)。水位低下は、これまで沈水植物が生育可能であった汀線付近を干陸化させて、浅水域における沈水植物の生育可能域を減少させる一方で、富栄養化にともなう透明度の低下で光が不足となった深水域を再び補償深度より浅い水域に戻すことで、生育可能域を拡大させる効果をもたらす (今本ほか 2006)。

琵琶湖南湖は、湖面積 58 km² 平均水深 4 m の浅くて広い鍋底形状の湖沼であり、1950 年代は湖面のほぼ全域にわたって沈水植物群落が広がっていた。1960 年代以降の富栄養化等の進行にともない、比較的水深の大きい湖の中央部は透明度が下がり沈水植物の生育に適さなくなった。しかし、1990 年頃から再び沈水植物の生育可能域拡大と、大幅な現存量の増加をみるようになった。地域における水質改善の努力に加え 1990 年代以降の洪水防御

や利水補給にともなう水位低下がその原因と推測されている (浜端 2005)。水位変動が、沈水植物の現存量や種組成におよぼす影響を予測するためには、補償点付近の微妙な光量の変化と水温に対する種に特有の成長反応を明らかにする必要がある。

光と水温に対する沈水植物の反応を適確に把握するためには、光と水温を制御した実験が有効である。しかし、これまでに日本の沈水植物の光と水温に対する反応を測定した例は少なく、コカナダモ、クロモとネジレモの先端部、葉、基部について、光-光合成曲線を描いた研究 (Ikusima 1970) などに限られている。沈水植物は器官による違いだけでなく、葉の位置によってもその光合成速度が大きく異なる (生嶋 1972)。そのため、器官の違い、葉の位置、植物体が受ける光量を考慮した酸素発生量を算定して積み上げ計算をする必要があり、植物体全体の補償点を各器官の光-光合成曲線から求めることは難しい。それに対して、制御環境のもとで、沈水植物の成長量から水温に依存した補償光量を求めることは、湖での沈水植物の反応の推測に直接的に役立つデータが取得できる。

本研究では、水位変動による補償点付近の微妙な光量の変化と水温に対するそれぞれの種に特有の成長反応の違いが、沈水植物の現存量や種組成に影響を及ぼしているという仮説を検証するため、光量、水温、栄養塩などが制御可能な実験システム (Imamoto et al. 2007) を用いて沈水植物を栽培し、その光と水温環境への形態および光合成特性における反応を明らかにすることで、水位変動に対する沈水植物の応答を推察した。

方 法

種の選定

琵琶湖南湖の沈水植物は、富栄養化にともなう透明度の低下や、明治以降の治水・利水事業にともなう水位低

Fig. 1. Fluctuations of water level in Lake Biwa from 1880 to 2003. Adapted from Kinki Regional Development Bureau Ministry of Land, Infrastructure and Transport Government of Japan.

Table 1. Mean size of each species at beginning of experiment.

	sample number	shoot length (cm)	leaf area (cm ²)	dry weight (g)
<i>P. maackianus</i>	8	14.8±1.7	7.6± 2.0	0.023±0.006
<i>V. asiatica</i>	8	14.1±3.8	22.0± 7.0	0.038±0.011
<i>H. verticillata</i>	8	13.0±0.7	11.2± 2.0	0.019±0.002
<i>E. densa</i>	5	13.5±1.6	52.7± 2.8	0.045±0.017
<i>E. nuttallii</i>	8	15.7±1.3	13.9± 2.8	0.017±0.003
<i>P. malaianus</i>	5	25.4±4.0	55.8±13.8	0.035±0.014

mean value ± S. D.

下 (Fig. 1) などの影響も受け、時代とともに優占種が大きく変化した。戦前は固有種のネジレモ *Vallisneria asiatica* var. *biwaensis* が優占していたが (山口 1955), 1960年代には外来種のコカナダモ *Elodea nuttallii* が侵入し (生嶋・蒲谷 1965), 遅れて1970年代には外来種のオオカナダモ *Egeria densa* (谷水・三浦 1976; 永井 1975) が侵入し優占した。近年は在来種のセンニンモ *Potamogeton maackianus*, クロモ *Hydrilla verticillata*, マツモ *Ceratophyllum demersum* およびオオカナダモが優占している (今本ほか 2006)。

実験に供した種は、琵琶湖南湖でこれまでに優占種となったことのある在来種のネジレモ、センニンモとクロモ、外来種のオオカナダモとコカナダモ、渇水時に干出した場合には陸生型をとるため水位低下には強いと考えられるササバモ *Potamogeton malaianus* の計6種である。今本ほか (2006) によれば、このうちネジレモは、B. S. L. (琵琶湖平均水位; T. P. +84.371 m) 0 ~ 6 m (主な生育水深は B. S. L. - 1 ~ - 4 m) の浅水域にみられ、葉の形態は線形 (リボン状) であり、ランナーでさかんにクローン成長をおこなうが、水中茎は発達させない。センニンモとクロモは、B. S. L. 0 ~ 9 m (主な生育水深は B. S. L. - 2 ~ - 6 m) の広い範囲にみられ、殖芽や塊茎や切れ藻で栄養的に拡大する。外来種のコカナダモは B. S. L. 0 ~ 9 m (主な生育水深は B. S. L. - 2 ~ - 6 m), オオカナダモは B. S. L. 0 ~ 8 m (主な生育水深は B. S. L. - 2 ~ - 4 m) の広い範囲にみられ、切れ藻で栄養的に拡大する。ササバモは B. S. L. 0 ~ 6 m (主な生育水深は B. S. L. - 1 ~ - 4 m) の浅水域にみられ、水中茎を発達させる (角野 1994)。

採取と栽培

実験材料とした沈水植物は、南湖周辺の堅田地区、瀬田地区、小野地区で採取した。実験室に持ち帰った沈水植物は、付着藻類などを水道水できれいに除去した後に、次のように、各沈水植物の特性に応じた方法で実験株を

予備的に栽培して実験に供した。

ネジレモは、ランナーから出たクローン株をシュート長 15 cm 程度になるまで予備実験水槽で栽培してから実験に供した。センニンモは、水中茎を地下茎が付いた状態で切断してシュート長 15 cm 程度になるまで予備実験水槽で栽培してから実験に供した。コカナダモ、オオカナダモとクロモは、持ち帰った植物体を予備実験水槽で5日ほど栽培した後に頂部の 15 cm 程度をつみ取って、ササバモは10日ほど栽培した後に頂部の 25 cm 程度をつみ取って実験に供した (Table 1)。

実験装置と水質

実験は、室温および光量が調節可能な人工気象室 (Koito Tron 1.7×1.7×2.2 m) 内に設置した幅 80×奥行 50×高さ 60 cm のガラス水槽 (Fig. 2) を4台用いて実施した (Imamoto et al. 2007)。ガラス水槽は、水の疎通が可能で遮光効果がある黒色の穴あき (空隙 φ 3 mm, 開口率 15%) アクリル板を用いて7つの区画に区分し、その

Fig. 2. The experimental system. Light intensity at the deepest level of the experimental compartments was set at 1, 3, 6, 12, or 24 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ (after Imamoto et al. 2007).

うち両端の2区画は水流の出入の影響により光条件が安定しないため緩衝区画とし、内側の5区画のみ（幅はそれぞれ14 cm）を実験に使用した。

基盤材は、沈水植物の根が成長しやすい焼成赤玉土（アクアプラントサンド Nisso 社）を使用した。水槽内に適度な水流（0.05 mm/s）を作ることと、植物体のサンプリング時に発生する濁度の影響をできるだけ抑えるために、実験中はアクアリウムポンプを用いて水槽の水を6時間に1回の回転率でセラミック濾材により循環濾過した。

水質条件

水質は沈水植物の成長にとって最も重要な制限要因である。本実験では琵琶湖で起こっている現象を解釈することを主な目的の1つとしているため、琵琶湖の水質になるべく近い条件で実験を行った。琵琶湖南湖は、総リンの平均値が0.02 mg/l、総窒素の平均値が0.4 mg/l、N/P比は20であり（滋賀県 2002）、リンが制限要因になっていると考えられる（坂本 1987）。水交換に用いた水道水の総リンは0.005 mg/l、総窒素は2 mg/lであった。そこで、水道水にリン酸（ P_2O_5 ）を添加して、総リン濃度が0.02 mg/lとなるように調整したものを用いた。

水槽内のpHは、基盤材のpH緩衝機能により、常時pH 6.5~7.0の範囲に保たれた。なお、pH緩衝機能を保持するため、2ヶ月に1度の割合で基盤材を1/3ずつ入れ替えた。また、液化二酸化炭素（液化炭酸株式会社；JIS-1106）を水槽内に連続的に導入することにより、水中の溶存 CO_2 をこのpHのもとで飽和状態に保った。

水温条件

琵琶湖に生育する沈水植物は、5月頃から成長しはじめ8~9月に最大の現存量を示し、秋季から冬季にかけて現存量を減少させる。生育最大水深はB.S.L. -10 m程度までであり、最大現存量を示す水深はB.S.L. -2~5 mである。そこで、水温条件はB.S.L. -2 mにおける4~12月の水温（Fig. 3）と、本実験装置で安定的に制御できる温度能力を勘案して11, 17, 23, 29℃に設定した。

なお、B.S.L. -2~5 mでの水温は、1℃程度の日較差しかないため、恒温条件下で実験した。

光条件

光源としては、発熱量が小さい白色蛍光灯（National FPR96-EX-N/A）を用いた。白色蛍光灯は、太陽光に比べて陸上植物の形態的可塑性に影響をおよぼすR/FRがやや高いという特徴がある。しかし、水中では長波長の吸光度が大きいため（Smith 1982）、このことはほとんど

Fig. 3. Seasonal changes of water temperature (mean value $\pm$ standard deviation) at a water depth of -2 m in south Lake Biwa. Adapted from Japan Water Agency Lake Biwa Development Integrated Operation and Maintenance Office.

問題にならない。光量を安定させるために光源を3000時間使用毎に交換し、明暗条件は明期14時間、暗期10時間とした。

実験水槽は、水面以外の方向から光が入らないように側面はすべて黒色スクリーンで完全に遮光し、水深方向に光が減衰するようにした。有効光量は、遮光ネットで

Fig. 4. Relationship between light intensity (mean value $\pm$ standard deviation) and water depth in each compartment. Light intensity at the deepest level was adjusted to 1 ($\times$), 3 ($\bullet$), 6 ($\triangle$), 12 ($\blacklozenge$), and 24 ($\square$) $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$ at the water surface by netting (after Imamoto et al. 2007).

水面における入射光量を各区画ごとに調整して全量の6, 13, 25, 50, 100%とした。その結果, 最深部-水面での光量はそれぞれ $1-6 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, $3-13 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, $6-26 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, $12-48 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, $24-96 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ (以下最深部の光量で表す) となった。琵琶湖に生育する沈水植物の補償点は, $2-20 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の範囲にあるため (Ikusima 1970), 透過率6%は補償点の最低である $2 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 相当, 透過率100%は補償点の最大である $20 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 以上となっている (Fig. 4)。

計測

実験は, 2003年2月から2004年12月にかけて実施した (Table 2)。

植物体の比較的大きなオオカナダモとササバモは1区画 (700 cm^2) に50株, その他の4種は70株を植栽した。植栽後, 10日毎にオオカナダモとササバモは5株, その他の4種は8株を無作為に採取し, シュート長, 乾燥重量, 葉面積を測定した。実験期間は60日間とした。

乾燥重量は, オープン (Yamato Model DV-41) を用いて植物体を 70°C で5日間乾燥させた後, 化学天秤 (Mettler AE200-S) を用いて 0.0001 g の精度で計量した。葉面積は, 採取した標本の葉を大, 中, 小に3分類し, それぞれの枚数を測定した。3分類した葉の中からそれぞれ平均的な5枚の葉面積を, スキャナー (Epson GT-9300UF) と描画ソフト (Adobe Photoshop 5.5) を用いて 0.001 cm^2 の精度で測定して平均値を求め, 各カテゴリーの葉の総数を乗じて, その和を総葉面積とした。

成長解析

上記の計測データから, 乾燥重量の相対成長速度 RGR (Relative Growth Rate), 純同化率 NAR (Net Assimilation Rate), 葉面積比 LAR (Leaf Area Ratio) を算出した。

植栽した沈水植物が活着するまでの日数 (植栽による影響で一時的に減少傾向を示した個体重が, 増加に転じるまでの日数) は, 実験条件によって差がみられたが, 最大でも20日間程度であった。そこで, 植栽後20日目 (T_1) および60日目 (T_2) の間の40日間の成長を分析

した。ただし, シュートが伸長して頂葉が水面に達するようになると他の個体を被陰するため, シュート長の平均値が 60 cm を超えた場合は, その日 (T_2) までの成長を解析した。

成長解析には以下の式を使用した (Pearcy et al. 2000)。

$$\text{RGR} = (\ln W_2 - \ln W_1) / (T_2 - T_1) \quad (\text{g/g/d})$$

$$\text{NAR} = (W_2 - W_1) (\ln A_2 - \ln A_1) / (A_2 - A_1) / (T_2 - T_1) \quad (\text{g/cm}^2/\text{d})$$

$$\text{LAR} = \text{RGR} / \text{NAR} = (A_1 / W_1 + A_2 / W_2) / 2 \quad (\text{cm}^2/\text{g})$$

T_1 : 開始日

T_2 : 終了日

W_1 : T_1 における個体の乾燥重量 (g)

W_2 : T_2 における個体の乾燥重量 (g)

A_1 : T_1 における葉の面積 (cm^2)

A_2 : T_2 における葉の面積 (cm^2)

結 果

実験に供した6種の沈水植物は, 植栽にともなう傷害や環境変化にともなうストレスで活着しない個体も見られたが, いずれの種においても60~90%の個体が回収日 (T_2) まで順調に成長した。以下は, それぞれの種の生存・成長の光と水温の依存性について述べたものである。

なお, ササバモは水温 29°C の条件では全ての光条件で枯死した。これは予備栽培や実験にともなう環境変化のストレスが重なった影響の可能性が考えられることから, データなし (N.D.) として処理した。

生存限界光量

植栽後60日までの間に, 植物体のすべてが枯死する限界の光・水温条件が確認できた。

ササバモは, 水温 23°C では $6 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 以下の光条件において, 植栽後20~50日ですべての株が枯死した。コカナダモは水温 17°C 以上では $3 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 以下の光条件

Table 2. Experimental starting date.

	11°C	17°C	23°C	29°C
<i>P. maackianus</i>	2004/ 5 /24	2004/ 3 /19	2003/ 2 /18	2004/ 5 /24
<i>V. asiatica</i>	2004/ 1 /15	2004/ 3 /19	2003/ 2 /18	2003/ 5 /12
<i>H. verticillata</i>	2003/10/ 7	2003/10/ 7	2003/10/ 7	2003/10/ 7
<i>E. densa</i>	2003/ 7 /24	2003/ 7 /24	2003/ 7 /24	2003/ 7 /24
<i>E. nuttallii</i>	2004/ 1 /15	2004/ 1 /15	2003/ 2 /18	2003/ 5 /12
<i>P. malaianus</i>	2004/10/28	2004/10/28	2004/10/28	2004/10/28

Fig. 5. Relationship of growth of six submerged macrophytes to light intensity and water temperature. Plant growth is expressed as shoot length (left), total leaf area (middle), and dry weight (right). See text for further information.

Fig. 6. Relationship of growth of six submerged macrophytes to light intensity and water temperature. Plant growth is expressed as RGR (left), NAR (middle), and LAR (right). See text for further information.

Fig. 7. Relationship between water temperature and RGR with a light intensity of $24 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$.

において、植栽後 30~50 日ですべての株が枯死した。オオカナダモとネジレモは水温 29°C では $1 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の光条件においてのみ、植栽後 50 日ですべての株が枯死した。一方、センニンモとクロモはすべての光・水温条件において、植栽後 60 日まですべての株が生存した (Fig. 5)。

成長限界光量（補償光量域）

明期の光量が高くなるにつれて、RGR が負の値からわずかに正の値へと変化する補償光量域が確認できた (Fig. 6)。種によって補償光量域が水温に顕著に依存する場合と水温の影響をそれほど受けない場合とが認められた。

ササバモの補償光量域は、水温 23°C 以下では $12 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であった。ネジレモの補償光量域は、水温にかかわらず $12 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であった。コカナダモの補償光量域は、水温にかかわらず $6 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であった。オオカナダモの補償光量域は、水温 11°C では $1 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、それ以外の水温では $6 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であった。クロモの補償光量域は、水温にかかわらず $3 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であった。センニンモの補償光量域は、水温 17°C 以下では $1 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、水温 23°C 以上では $3 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であった (Fig. 6)。

RGR の温度依存性

実験に供した沈水植物は、光条件の悪化とともに枯死率が高くなるため、成長の温度依存性は生残率が最も高い $24 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の光条件での RGR で比較した。

各種の沈水植物は水温の上昇にともなって RGR を増加させた。水温 11, 17, 23, 29°C でのネジレモの RGR は、それぞれ 0.004, 0.015, 0.022, $0.026 \text{ g}/\text{g}/\text{day}$ 、クロモの RGR は、0.005, 0.017, 0.042, $0.053 \text{ g}/\text{g}/\text{day}$ 、コカナダモの RGR は、0.020, 0.024, 0.047, $0.062 \text{ g}/\text{g}/\text{day}$ となっており、これらの 3 種は水温 29°C で最大値を

示した。センニンモの RGR は、0.010, 0.020, 0.027, $0.017 \text{ g}/\text{g}/\text{day}$ 、オオカナダモの RGR は、0.015, 0.033, 0.036, $0.035 \text{ g}/\text{g}/\text{day}$ となっており、これらの 2 種は水温 23°C で最大値を示した (Fig. 7)。

シュートの伸長

実験期間中 ($T_2 - T_1$) のシュートの伸長速度を水温 29°C 、 $24 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の光条件で比較すると、オオカナダモは $1.5 \text{ cm}/\text{日}$ 、クロモは $1.4 \text{ cm}/\text{日}$ 、コカナダモは $1.1 \text{ cm}/\text{日}$ 、ササバモは $1.1 \text{ cm}/\text{日}$ (水温 23°C 、 $24 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の光条件)、センニンモは $0.6 \text{ cm}/\text{日}$ 、ネジレモは $0.2 \text{ cm}/\text{日}$ であった (Fig. 8)。

次に、シュートの伸長を葉が水面付近に近づいた期間で比較すると、それぞれ異なった成長パターンを示した。クロモ、オオカナダモとコカナダモは、シュートが水面に近づくと伸長速度は遅くなった。一方、ササバモはそのまま伸長した (Fig. 8)。

葉面積

実験に供した沈水植物は、光条件の悪化とともに枯死してしまうケースが増加するため、LAR は生残率が最も高い水温 29°C 、 $24 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の光条件で比較した。

その結果、オオカナダモは $940 \text{ cm}^2/\text{g}$ 、ネジレモは $683 \text{ cm}^2/\text{g}$ 、コカナダモは $617 \text{ cm}^2/\text{g}$ 、クロモは $558 \text{ cm}^2/\text{g}$ 、ササバモは $401 \text{ cm}^2/\text{g}$ (水温 23°C 、 $24 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の光条件)、センニンモは $341 \text{ cm}^2/\text{g}$ であり、オオカナダモが最も大きい値を示した (Fig. 6)。

考 察

生存限界光量

干出時に陸生型をとり野外において比較的浅い水域に

Fig. 8. Relationship between water temperature and shoot elongation with a light intensity of $24 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$.

生育するササバモは、水温 23℃, $1 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の光条件では、わずか 20 日間ですべての株が枯死した。また、コカナダモとオオカナダモも実験期間中に枯死する株が多く見られた。とりわけコカナダモは、水温 29℃, $1 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の光条件では、わずか 30 日ですべての株が枯死した。琵琶湖に生育するコカナダモは、早春から伸長を開始して初夏にピークを迎えるが、6 月後半～7 月になると茎の下部が枯れて植物体全体が浮き上がり流れ藻となることが知られている(浜端 1996)。したがって、高温・弱光条件がそのような部分的な枯れをもたらすものと考えられる。オオカナダモは最も高い LAR を示したことから (Fig. 6), 生存限界光量が比較的高いため多くのバイオマスを葉に配分させる傾向があると考えられる。また、浅水域にのみ生育するネジレモ (主な生育水深は B.S.L. -1 ~ -4 m) も、水温 29℃, $1 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の光条件において、植栽後 50 日ですべての株が枯死したことから、光量における生存限界が比較的高いことがわかった。

今日の琵琶湖では治水対策が進んでいるため、明治時代に発生したような数ヶ月にも及ぶ水位上昇は見られなくなったが、約 2 週間にわたって平水時に比べると最大で B.S.L. +93 cm まで上昇するような洪水が 1995 年に発生した。このような水位上昇時において、ササバモとコカナダモの生育最低標高 (今本ほか 2006) における光条件が生存限界以下となる可能性も考えられる。

成長限界光量 (補償光量域)

成長限界となる補償光量域は、水温にかかわらず、陸生型をとることもあるササバモ、浅水域にのみ生育するネジレモにおいて高かった。一方、浅水域から深水域までの広い範囲に生育するセンニンモ、クロモとオオカナダモは比較的低い補償光量域をもち、より弱光の条件でも生育可能であることがわかった。

琵琶湖南湖は、透明度が高かった戦前には全水域が水草で覆われていた (山口 1938, 1943)。1960 年代以降の富栄養化による影響で比較的水深のある湖中央部で沈水植物の群落面積が減少したが、史上最低の水位低下 B.S.L. -1.23 m を記録した 1994 年以降は、センニンモ、クロモ、オオカナダモなどが深水域で急激な増加を示した (今本ほか 2006)。

これらの 3 種は、水位低下による影響で新たに生育可能域となった補償深度付近を中心に群落面積を拡大させた可能性が示唆される。

水位低下は、干陸にともない沈水植物の生育可能面積を減少させる効果と、補償深度より浅い水深の生育可能域を拡大する効果を同時にもたらすものと解釈できる。

湖底の勾配が一定であれば両方の効果が相殺され生育可能面積には大きな変化が生じないものと考えられる。しかし、全体に浅い水深の湖沼では、水位低下による生育可能域の拡大が期待される。特に、補償深度付近程度の深さの平らな湖底が広がる湖沼では、その効果は大きいものと推測される。

RGR の温度依存性

琵琶湖に生育する沈水植物の季節変化パターンは、最大現存量に到達する季節から大きく 5 つのグループに分けることができる。エビモでは 5～6 月、コカナダモでは 6～7 月、冬季に植物体が枯れるクロモ、ササバモ、ネジレモなどでは 8～9 月、冬季にも植物体が枯れない常緑のセンニンモなどでは 8～11 月、オオカナダモでは 11 月頃に現存量が最大に達する。これらの種すべてを含む沈水植物群落が最大現存量に到達する季節は、8～9 月である (生嶋 1966; 今本 未発表)。

実験に供した沈水植物も、夏季～秋季の水温に相当する 23～29℃ の条件で最も高い RGR を示した。一方、春季～初夏と秋季～晩秋の水温に相当する 11～17℃ では、常緑のコカナダモ、オオカナダモとセンニンモが比較的高い RGR を示し (Fig. 7), これらの種が春季～初夏と秋季～晩秋に優占することと矛盾しない。

琵琶湖では、琵琶湖総合開発にともなう新たな水位操作がはじまった 1992 年以降に、夏季～晩秋までの長期にわたって水位が低下した影響で、クロモ、オオカナダモの現存量は増加し、センニンモは減少した (今本ほか 2006)。最大現存量に到達する時期は、クロモが 8～9 月、センニンモは 8～11 月、オオカナダモは 11 月頃であり、いずれの種も夏季～秋季にかけ最大現存量を示す一方、クロモとオオカナダモは夏季～秋季に相当する水温 23～29℃ での RGR が高く、センニンモは低くなっている (Fig. 7)。したがって水位低下は、水位低下時期に最大現存量を示しかつ RGR が高い種を増加させ、RGR が低い種や水位低下時期と最大現存量を示す時期が一致しない種は相対的に減少することが示唆される。

シュートの伸長

沈水植物は光量の少ない水中で生育するため、シュートの伸長は獲得する光資源を増すための最も重要な反応の 1 つである。シュートの伸長を水温 29℃ $24 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の光条件と比較すると、オオカナダモ、クロモ、コカナダモとササバモ (水温 23℃, $24 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の光条件) で大きく、センニンモとネジレモは小さかった。オオカナダモ、クロモとコカナダモは、地下茎を発達させずに水中茎を伸ばすが、伸ばした茎の一部が切れ藻となる。旺

盛なシュートの伸長は、切れ藻を通じた栄養的拡大に寄与する。一方、センニンモとネジレモ（ロゼット型で茎が発達しない）はシュートの伸長が遅い。これらの2種は、むしろ地下茎やランナーからの芽だしを優先させる成長様式をとる（浜端 1996）。すなわち、シュートの伸長よりも地下部へのバイオマス投資の比重が大きいものと思われる。

頂葉が水面付近まで達するとシュートの伸長は、それぞれの種に特有の応答を示した。クロモ、オオカナダモとコカナダモは、シュートが50 cmを超えて葉が水面に近づくとRGRの増加に大きな変化がみられないにもかかわらず伸長速度が低下した（Fig. 8）。これは、茎の分枝に多くのバイオマスを配分していることを示唆する。多くの沈水植物はクチクラ層が未発達のため水上では生育できない。シュートが水面付近に到達すると分枝が活発になることが知られている。Van et al. (1977) の報告によると、クロモは緑の波長域の光によりシュートの伸長が促され、赤の波長域の光により分枝が促進される。本実験におけるオオカナダモ、コカナダモとクロモの反応も同様のものと考えられるだろう。一方、ササバモでは、シュートの伸長に明瞭な変化が見られなかった（Fig. 8）。ササバモは異形葉を持っており、頂部が水面上まで達すると必要に応じて浮葉を展開する。他の沈水植物とは異なったシュートの伸長戦略をもつものと考えられる。

結 論

霞ヶ浦、印旛沼などの浅くて広い湖では、今日、富栄養化の進行や湖岸の埋め立てなどの影響で、沈水植物などの水生植物から植物プランクトンへと優勢な一次生産者がシフトしつつあり、透明度が著しく低下している。このような透明度の低下は沈水植物の更なる減少をまねき、浅い湖沼のカタストロフィック・シフト（鷺谷 2004）を促す。一方、同じような湖盆形状の琵琶湖南湖では、夏季～晩秋に人為的な水位低下がもたらされ、沈水植物の増加およびそれにもなう透明度の上昇が認められている。これは、湖沼生態系の健全性を取り戻すための沈水植物群落の再生において、水位について考慮することの重要性を示している。

本研究では、水位変動に対する沈水植物の成長応答を推察するために、光と水温を制御した特製の実験装置を用いて、沈水植物の光と水温に対する生理生態学的反応を求めた。その結果、補償点付近の微妙な光量の変化と

水温に対するそれぞれの種に特有の成長反応が明らかとなった。それらの反応をもとに、水位低下の時期、継続時間などの水位変動パターンが沈水植物や水質におよぼす影響を予測することが可能である。

近年、湖沼の水位変動パターンを決めるにあたっては、治水・利水だけでなく湖沼の健全な生態系を取り戻すことも視野に入れる必要性が生じている。在来の沈水植物は、湖沼における一次生産者としての重要な役割を果たしており、水質や水位変動に対して敏感に反応する。沈水植物は、湖沼生態系の健全性の指標としても有効だろう。

謝 辞

本研究を実施するにあたり、あらゆる方面から終始ご指導をいただきました。浜端悦治先生（滋賀県立大学）に深甚の謝意を表します。実験の計画および準備にあたり指導をいただきました。山崎美津夫氏（ヤマサキ水草園）、堀家健司氏（いであ）、中村琢郎氏（アクアプランツ）に、感謝の辞を表します。実験の実施にあたっては、埼玉大学の森本、大室、佐倉、佐藤、佐原、相沢、鈴木、菅原、河合諸氏に協力いただきました。論文の作成にあたっては、西條好廸先生（岐阜大学）、高川晋一博士（日本自然保護協会）、野田響博士（岐阜大学）、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数多くの助言をいただきました。ここに厚く謝意を表します。

摘 要

本研究では、水位変動による補償点付近の微妙な光量の変化と水温に対するそれぞれの種に特有の成長反応の違いが、沈水植物の現存量や種組成に影響を及ぼしているという仮説を検証するため、光量、水温、栄養塩などが制御可能な実験システム（Imamoto et al. 2007）を用いて沈水植物を栽培し、その光と水温環境への形態および光合成特性における反応を明らかにすることで、水位変動に対する沈水植物の応答を推察した。

主な知見を以下に示す。

- ① 生存限界光量は、ササバモとコカナダモが高い値を、センニンモとクロモが低い値を示したことから、急激に水位が上昇した場合には、ササバモとコカナダモの光条件が生存限界以下となる可能性が示唆される。
- ② 補償光量域は、ササバモ、ネジレモとコカナダモが

高い値を，センニンモ，クロモとオオカナダモが低い値を示した。

補償深度付近程度の深さの平らな湖底が広がる湖沼では，水位低下による影響で生育可能領域の拡大が期待される。このような場所では，補償光量域の低いセンニンモ，クロモ，オオカナダモが増加する可能性が示唆される。

- ③ RGR を $24\text{--}96\ \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の光条件と比較すると，水温 29°C ではクロモとコカナダモ，水温 23°C ではコカナダモ，クロモとオオカナダモ，水温 $11\text{--}17^\circ\text{C}$ ではオオカナダモ，コカナダモとセンニンモが高い値を示した。水位低下は，水位低下時期に最大現存量を示しかつ RGR が高い種を増加させ，RGR が低い種や水位低下時期と最大現存量を示す時期が一致しない種は相対的に減少すると考えられることから，水位低下の時期によって増加する種が異なる可能性が示唆される。
- ④ クロモ，オオカナダモとコカナダモは，シュートが水面付近に近づくとき RGR の増加に大きな変化がみられないにもかかわらず伸長速度が低下した。一方，ササバモは，シュートの伸長に明瞭な変化が見られなかった。ササバモは異形葉を持っており，頂部が水面上まで達すると必要に応じて浮葉を展開する。他の沈水植物とは異なったシュートの伸長戦略をもつものと考えられる。

引用文献

- 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。
- 浜端悦治 (2005) 琵琶湖の沈水植物群落。琵琶湖研究所所報 **22**: 105-119。
- 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書，pp. 313-341. 近畿地方建設局，大阪。
- 生嶋功 (1972) 水界植物群落の物質生産 I，生態学講座 7—水生植物—。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。
- Ikusima I. (1970) Ecological studies on the productivity of aquatic plant communities: IV. Light conditions and community photosynthesis production. Botanical Magazine Tokyo **83**: 330-341。
- 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**: 7-20。
- 今本博臣・及川拓治・大村朋広・尾田昌紀・鷺谷いづみ (2006) 琵琶湖に生育する沈水植物の 1997-2003 年まで 6 年間の変化。応用生態工学 **8**: 121-132。
- Imamoto H., Horiya K., Yamasaki M. & Wasitani I. (2007) An experimental system to study ecophysiological responses of submerged macrophytes to temperature and light. Ecological Research **22**: 172-176。
- James W. F., Barko J. W. & Butler M. G. (2001) Shear Stress and Sediment Resuspension in Canopy- and Meadow-Forming Submersed Macrophyte Communities. ERDC TN-APCRP-EA-03。
- 角野康郎 (1994) 日本水草図鑑。文一総合出版，東京。
- 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**: 47-53。
- 永井かな (1975) 水草類の分布と生態。琵琶湖水生生物実態調査報告書，pp. 1-32. 都市科学研究所。
- Pearcy R. W., Ehleringer J., Mooney H. A. & Rundel P. W. (2000) Plant Physiological Ecology. pp. 327-366. Kluwer Academic Publishers。
- 坂本充 (1987) 湖沼の富栄養化と植物プランクトンの異常増殖。「淡水赤潮」(門田元編)。恒星社厚生閣，東京。
- 桜井善雄 (1981) 霞ヶ浦の水生植物のフロラ，植被面積および現存量—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 (VI) 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。
- 滋賀県 (2002) 滋賀県環境白書，pp. 133-148。
- Smith H. (1982) Light quality, photoperception, and plant strategy. Annual Review of Plant Physiology **33**: 481-518。
- 谷水久利雄・三浦泰蔵 (1976) びわ湖における沈水植物に関する研究，南湖における侵入種オオカナダモの分布と生産能。生理生態 **17**: 283-290。
- Van T. K., Haller W. T. & Bowes G. (1977) Effects of light quality on growth and chlorophyll composition in *Hydrilla*. Journal of Aquatic Plant Management **15**: 29-31。
- 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**: 17-26。
- 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)。陸水学会誌 **13**: 92-104。
- 山口久直 (1955) 琵琶湖における花粉による水のはな。陸水学雑誌 **17**: 141-148。
- 鷺谷いづみ (2004) 自然再生。中央公論新社刊，東京。