短 報 [Note]

琵琶湖南湖における沈水植物群落の分布および現存量
— 魚群探知機を用いた推定 —

大塚 泰介¹⁾・桑原 靖典²⁾・芳賀 裕樹¹⁾

Estimated distribution and biomass of a submerged macrophyte community
in Lake Biwa's South Basin using an echo-sounder

Taisuke OHTSUKA¹⁾, Yasunori KUWABARA²⁾ and Hiroki HAGA¹⁾

Abstract

We estimated the distribution and biomass of a submerged macrophyte community in the Lake Biwa's South Basin using an echo-sounder. Echograms corresponding to GPS locations were obtained during a cruise along 14 latitudinal transects at 1-km intervals. Based on the echograms, we drew a distribution map of the submerged macrophyte community. We also made a model to estimate its biomass from the echograms. The submerged macrophyte community was estimated to have a biomass of 7.1×10^4 t in dry weight; the estimated macrophyte area was 32 km² and accounted for 58% of the whole basin. These quantities were approximately equal to or greater than those before the 1960s, the time when the community decline became apparent. We compared the distribution map to an inferred submerged macrophyte area from transparency. In 1994, the macrophyte community was absent from many part of the euphotic zone where it would thrive. In contrast, the macrophyte community was present in most part of the euphotic zone in 2001. The submerged macrophyte community is considered to have gradually expanded to the empty bottom where sufficient light was available after 1994.

Key words: biomass, distribution, echo-sounder, Lake Biwa's South Basin, submerged macrophyte

摘 要

琵琶湖南湖の沈水植物の分布と現存量を、魚群探知機を用いて推定した。GPS の位置情報と対応した魚群探知機像に基づいて、沈水植物群落の分布を地図上に示した。また、魚群探知機の像と潜水調査で得られた現存量との対応関係をモデル化し、これを南湖全域から得られた魚群探知機像に当てはめて、群落の面積および現存量を算出した。沈水植物群落の面積は32 km² (南湖全域の58%)、現存量は乾重量で 7.1×10^4 t と推定された。この面積と現存量はともに、1960年代に沈水植物の減少が明らかになるよりも前の記録と同程度かそれ以上である。

地図上に示された沈水植物の分布と、透明度から予測される分布可能域を比較検討した。1994 年には、光条件の上で生育可能と考えられる場所の多くに群落が分布していなかった。一方、2001 年における沈水植物の分布は、透明度から算出された補償深度によりほぼ説明できた。1994 年以降の沈水植物の増加は、光条件の上で生育可能な場所に、沈水植物が徐々に侵入・定着することによって起こったと考えられた。

キーワード：魚群探知機、現存量、沈水植物、琵琶湖南湖、分布

(2003 年 3 月 26 日受付；2003 年 9 月 30 日受理)

¹⁾ 滋賀県立琵琶湖博物館 〒 525-0001 滋賀県草津市下物町 1091. Lake Biwa Museum, Oroshimo-cho 1091, Kusatsu, Shiga 525-0001, Japan (E-mail: ohtsuka@lbm.go.jp)

²⁾ 近畿大学農学部 〒 631-8505 奈良県奈良市中町 3327-204. Faculty of Agriculture, Kinki University, Naka-machi 3327-204, Nara, Nara 631-8505, Japan

緒 言

1994年以降、琵琶湖南湖の沈水植物が在来種を中心として急激に増加しており(大村ら, 2001; 芳賀ら, 2001; Hamabata and Kobayashi, 2002), 船舶の航行を妨げる, 岸に漂着して悪臭を放つなどの問題を引き起こすに至っている。一方で, 1960年代半ばから1980年代前半まで, 琵琶湖の沈水植物群落では外来種のコカナダモ *Elodea nuttallii* あるいはオオカナダモ *Egeria densa* が優占していた(生嶋, 1966, 1982; 谷水・三浦, 1976) ため, 今回の在来種の増加は外来種が優占する以前の状態への回復であるという見方も示されている(Hamabata and Kobayashi, 2002)。このような状況下では, 湖の環境保全を進める上で, 沈水植物群落を適切に管理することが重要課題となる。そして適切な管理のための基礎となるのが, 沈水植物群落の分布および動向の把握である。琵琶湖の沈水植物群落は季節的に変動する(生嶋, 1966; 大村ら, 2001) ため, 季節変動も含めた群落の動向を把握するためには, 頻度の高い観測が必要になる。

琵琶湖南湖の沈水植物現存量を調べるために, 山口(1938), 滋賀県水産試験場(1954), 生嶋(1966) は, それぞれ潜水調査と船上からの採集を併用した。この方法には, 現存量のほかに種組成を明らかにできるという利点がある。しかし, 面積が約 56 km² と広大な琵琶湖南湖で, 沈水植物の詳細な分布を明らかにするためには, 多くの労力を要し, 頻度の高い観測は困難である。

三浦ほか(1977), Hamabata and Kobayashi(2002) は,

航空写真を南湖の沈水植物群落の分布を把握するために用いた。この方法には, 群落の分布を短時間の観測で詳細に把握できるという利点がある。しかし, 沈水植物の現存量を知ることができない上に, 水位が低く透明度が高い時にだけ観測が可能であり(Hamabata and Kobayashi, 2002), 日常的な群落の動態把握に用いることができない。また, 調査のために多額の費用が必要である(立川ら, 1997; 小松・立川, 1997)。

近年, 魚群探知機などの音波探査装置とGPSを併用して, 沈水植物の広域的な分布を推定することが試みられている(Fortin et al., 1993; 立川ら, 1997; 大村ら, 2001; Hamabata and Kobayashi, 2002)。この方法は, 航空写真を用いる場合に比べて水深や透明度に左右されにくい(立川ら, 1997) ため, 日常的な観測に適している。さらに, 魚群探知機による調査を潜水調査と併用することで, 潜水調査単独の場合よりも少ない時間と労力で広い水域の現存量を推定することができる(Maceina and Shireman, 1980; Maceina et al., 1984; 小松・立川, 1997)。そこで本研究では, 魚群探知機像, GPS による位置情報, および潜水調査の結果を組み合わせ, 琵琶湖南湖における沈水植物の現存量および分布を推定することを試みた。

琵琶湖における沈水植物の増加には, 水位低下や透明度の上昇による光条件の改善が寄与した可能性が示唆されている(今本ら, 1998; 大村ら, 2001; Hamabata and Kobayashi, 2002)。そこで本研究では, 得られた沈水植物の分布を元に, 琵琶湖南湖における光条件と沈水植物

Fig.1. A. Contour line map of Lake Biwa's South Basin based on the map issued by the Water Resources Development Public Corporation (unit, m). B. Fourteen latitudinal transects along which echograms corresponding to GPS locations were obtained in late July 2001 (lines), and sampling sites for making a model to estimate biomass from the echograms (▲: in July; ×: in August; ○: in September).

図 1. A. 琵琶湖南湖の等深線地図(単位 m). 水資源開発公団琵琶湖開発総合管理所が作成した等深線図に基づいて描図した。B. 2001 年 7 月末に航走調査が行われた 14 本のトランセクト(実線), および魚群探知機像から現存量を推定するモデルを作成するための調査が行われた地点(▲: 7 月; ×: 8 月; ○: 9 月)。

値を、沈水植物の湿重量とした。

湿重量の測定が終わった後に、沈水植物を土のう袋ごと2日程度風乾し、中身を紙袋に移して乾燥機に入れ、60℃で恒量になるまで乾燥させた後、沈水植物の乾重量を測定した。

潜水調査で得られた沈水植物の乾重量と魚群探知機像との対応をもとに、魚群探知機像から沈水植物の単位面積当たり現存量を推定するためのモデルを形成した。

まず、魚群探知機像を統計的に解析するために、以下の方法で魚群探知機像を数値データ化した (Fig. 2)。南湖全域での航走調査、および潜水調査の前に得られた魚群探知機の像を、フラットヘッドスキャナを用いて 400 dpi でコンピュータに取り込んだ。続いて魚群探知機像の発信線より下の部分を、Adobe Photoshop 上で幅 40 ピクセル (元の魚群探知機像で 2.54 mm ; 約 35 m の航走距離に相当) ごとに区分した。この際に、水深 1 m 以浅の沈水植物などの像も同時に消去されている。本研究で用いた魚群探知機の像は中間調がない白黒の像なので、ファイルを二階調化して保存した。以上の操作によって魚群探知機像はピクセル化され、黒または白の正方形が、縦 1,500 個×横 40 個並んだビットマップ (BMP) になった。続いて、BMP2CSV (浅井理人氏作成のフリーウェア) によって、BMP ファイルを 1 と 0 からなるカンマ区切りテキスト (CSV) ファイルに変換し、Microsoft Excel 2000 に読みこんで解析に供した。

魚群探知機像から沈水植物の乾重量を算出するためのモデルを探索するために、魚群探知機像の黒い部分 (Excel シート上に 1 値として表れている) の分布について、次の 5 つの統計量を算出した。

- 面積 (黒い部分のピクセル数の列あたり平均値)
- 重心-水深差 (黒い部分の重心の水底からの高さ)
- 標準偏差 (黒い部分の上下方向への広がり)
- 歪度 (黒い部分の分布の上方への偏り)
- 尖度 (黒い部分の分布の中央部への集中の程度)

沈水植物が見られた 43 地点について、この 5 つの統計量と沈水植物の単位面積当たり現存量 (乾重量) との相関係数を算出したところ、面積との相関係数が $r=0.60$ で最も大きく、続いて重心-水深差との $r=0.56$ 、標準偏差との $r=0.50$ となった。しかし重心-水深差および標準偏差は、ともに面積との相関係数がそれぞれ $r=0.80$ 、 $r=0.91$ と大きく、説明変数としての独立性が疑わしかった。そこで、像の面積のみをモデルのパラメータとして採用した。

Maccina and Shireman (1980), Maccina et al. (1984)

は、魚群探知機像から沈水植物の現存量を推定するモデルを湖ごとに構築しており、その際にいくつかの湖では対数変換した現存量を用いている。本研究でも、沈水植物の面積当たり現存量と像の面積をともに対数変換した場合の相関係数は $r=0.84$ と、対数変換しない場合よりも大きかった。しかし沈水植物現存量の対数に対して得られたモデルを、水域全体の現存量を推定する目的で用いると、沈水植物の単位面積当たり現存量のモデルに対する誤差評価が上下で非対称になるため、現存量を過小評価する可能性が極めて高い。このため、本研究では、対数変換した沈水植物の単位面積当たり現存量を予測するモデルを採用しなかった。

沈水植物が見られなかった場所を含む全 49 地点における沈水植物の単位面積当たり現存量と、魚群探知機像の列あたり面積との対応関係を、線形スプラインモデルに近似した。Microsoft Excel 2000 のソルバーを利用し、最小二乗基準に基づく準ニュートン法によって線形スプラインモデルのパラメータを最適化した。その結果、次のモデルが得られた (Fig. 3)。

$N \leq 112$ のとき ; $W=0$ (沈水植物なしと判定)

Fig.3. Relationship between macrophyte dry mass (W : g m^{-2}) and area of the echogram image (N : dots per column). The line shows a model for estimating macrophyte density from the image; $W=1.19(N-112)$ when $N>112$, $R^2=0.43$.

図3. 沈水植物の単位面積当たり現存量 (W : g 乾重量 m^{-2}) と魚群探知機像の面積 (N : 列あたりピクセル数) の関係。直線は像の面積から沈水植物の単位面積当たり現存量を求めるモデル: $W=1.19(N-112)$ ただし $N>112$, $R^2=0.43$ 。

$$N > 112 \text{ のとき} : W = 1.19 (N - 112)$$

ただし、 W は沈水植物の単位面積当たり現存量(乾重量: g m^{-2})、 N は魚群探知機像の面積(列あたり dot 数)である。このモデルの決定係数は $R^2 = 0.43$ と大きくないが、沈水植物の単位面積当たり現存量の実測値がモデル推定値の上下にほぼ対称に散布していたことから、南湖全域の現存量を推定する上では大きな誤差を生じないと判断した。

全域の航走調査で得られた 863 個の CSV から、それぞれモデルに基づいて沈水植物の単位面積あたり乾重量を算出した。その平均値に南湖の面積を乗じて南湖全体の沈水植物の乾重量を計算した。

沈水植物群落の分布と透明度の関係

滋賀県衛生環境センターと琵琶湖工事事務所が毎月実施している定期観測（南湖 20 地点）の透明度のデータ（滋賀県琵琶湖環境部環境政策課，2002）を用いて，沈水植物が生育可能な光条件を満たす水域を推定し，航走調査で得られた実際の群落分布との比較を行なった。水資源開発公団琵琶湖開発総合管理所が1991年の測量に基づいて作成した琵琶湖南湖の等深線図に 500 m×500 m のメッシュをかけ，その格子点 195 地点について水深を読み取った。

次に、前述の定期観測の透明度データを用いて、各格子点における2001年4月から8月の月ごとの透明度を推定した。各格子点の透明度を $\sigma = 1 \text{ km}$ の正規分布フィルタを用いた重み付け平均により算出した。

続いて、それぞれの格子点に対して、沈水植物が光条件的に、琵琶湖標準水位よりもどれだけ低いところにまで生育可能かを、次の式により計算した。

$$d = \text{透明度} \times a - \text{水位}$$

ここで a は、補償深度と透明度との比である。本論文では以後、この値 d を「有光深度」と定義し、測定時の水位を基準とした補償深度（透明度 $\times a$ ）と区別する。沈水植物の初期成長のためには、補償深度が水深よりも大きい一定以上の期間が必要と考えられる。私たちはその期間が 2 ～ 3 ヶ月であると仮定し、月ごとの有光深度 d のうち上位から 3 番目にある値が、等深線図から読み取られた水深より大きい格子点を、光条件から推定される分布可能域とした。

a の値は、日照量、水温、沈水植物の種などによって変化すると考えられる (生嶋, 1972)。そこで, a の値を 0.1 単位で変化させた分布可能域を複数用意し, 以下の解析

に用いた。

光条件から推定された群落の分布可能域（以下「分布可能域」とする）と、分布地図上で群落が分布していたと評価された場所（以下「分布域」とする）との関連の程度を、Pearson の ϕ 係数（四分点相関係数、Yule の積和係数）で表現した。 ϕ は、Pearson の 積率相関係数を互いに対応する 2 値データの間で計算したものと同値であり、次の式で算出される。

$$\phi = \frac{AD - BC}{\sqrt{(A+B)(C+D)(A+C)(B+D)}}$$

ただし、 A は分布域でかつ分布可能域と評価された格子点数、 B は分布域だが分布可能域でないと評価された格子点数、 C は分布域でないが分布可能域と評価された格子点数、 D は分布域でなくかつ分布可能域でもないとして評価された格子点数である。沈水植物の分布可能域および分布域の大小に関係なく、両者が全く等しい場合には値が 1 になり、両者に全く相関がない場合には 0 に近い値をとるため、一致率よりも連関の強さの指標として優れている。 ϕ の算出をそれぞれの a について行い、 ϕ が最も大きくなる a の値を採用した。

Fig.4. Distribution map of a submerged macrophyte community in Lake Biwa's South Basin, late July 2001.

図 4. 琵琶湖南湖における沈水植物群落の分布地図 (2001 年 7 月末)。

Table 1. Submerged macrophyte taxa collected from quadrats. Frequencies of quadrats where each taxon was observed or dominant are also shown.

表 1. コドラート内から採集された沈水植物と、それぞれの種が出現、および優占したコドラート数.

Taxa	Observed	Dominant
<i>Hydrilla verticillata</i>	63	31
<i>Potamogeton maackianus</i>	54	18
<i>Ceratophyllum demersum</i>	52	8
<i>Egeria densa</i>	42	16
<i>Myriophyllum spicatum</i>	13	3
<i>Elodea nuttallii</i>	10	2
<i>Vallisneria denseserrulata</i>	5	1
<i>Potamogeton anguillanus</i>	3	1
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	2	
<i>Potamogeton malaianus</i>	1	
<i>Vallisneria asiatica</i> var. <i>biwaensis</i>	1	
<i>Chara braunii</i>	1	

これと同様の解析を、Hamabata and Kobayashi (2002) が示した 1994 年および 2000 年の分布図に対しても試みた。それぞれ、1994 年 4 月から 8 月まで、および 2000 年 4 月から 9 月までの透明度を解析に用いた。

結果と考察

沈水植物の分布

琵琶湖南湖の沈水植物の分布地図を Fig. 4 に示す。南湖の中央部、砂利採取などによる浅渚跡、および北部の航路の一部には群落が発達していなかった。沈水植物の分布面積は 32 km² と算出され、南湖全域の 58 % に相当した。

沈水植物の現存量

潜水調査では 12 種の沈水植物が出現し、クロモ *Hydrilla verticillata*、センニンモ *Potamogeton maackianus*、オオカナダモ *Egeria densa*、マツモ *Ceratophyllum demersum* が優占したコドラートが多かった (Table 1)。今本ら (1998) は、1997 年の琵琶湖南湖では在来種のセンニンモ、クロモ、マツモが優占していたことを報告している。また Hamabata and Kobayashi (2002) は、2000 年の琵琶湖南湖では在来種のクロモ、ホザキノフサモ *Myriophyllum spicatum* が、外来種のオオカナダモとともに優占していたことを報告している。本調査の結果もこれらの報告とほぼ一致し、現在の南湖の沈水植物群落で在来種の占める割合が大きいことが確認された。

潜水調査で得られた沈水植物の単位面積当たり現存量は、沈水植物がなかったコドラートを除いた平均値で、

湿重量が $2.9 \times 10^3 \text{ g m}^{-2}$ 、乾重量が $2.5 \times 10^2 \text{ g m}^{-2}$ 、最大値はそれぞれ $1.1 \times 10^4 \text{ g m}^{-2}$ 、 $1.2 \times 10^3 \text{ g m}^{-2}$ だった。全サンプルの乾重量合計の湿重量合計に対する比、すなわち乾/湿重量比は 8.7 % だった。また、同一地点に約 10 m 離れて設置された 2 つのコドラート間での乾重量の変動係数を算出したところ、平均 (最大 - 最小) は 0.40 (0.00 - 1.41) で、現存量が大きな地点ほど変動係数が小さくなる有意な傾向が見られた (Spearman's $\rho = 0.38$, $P < 0.05$)。

線形スプラインモデルを航走調査で得られた 14 本の測線の魚群探知機像に当てはめ、沈水植物の単位面積当たり現存量を南湖全体の平均で $1.3 \times 10^2 \text{ g m}^{-2}$ (乾重量) と算出した。これに琵琶湖南湖の面積 56 km² を乗じた南湖全体の沈水植物の乾重量は $7.1 \times 10^4 \text{ t}$ 、乾/湿重量比 = 8.7 % で換算した全域の湿重量は $8.2 \times 10^5 \text{ t}$ となった。

潜水調査で優占的であったクロモ、センニンモ、オオカナダモ、マツモの 4 種は、いずれも 9 月頃に現存量が最も大きくなるとされている (生嶋, 1966; 大村ら, 2001)。したがって 2001 年についても、航走調査が行われた 7 月 30・31 日より後に、現存量がより大きい時期があった可能性が高い。

1960 年代以前の分布面積・現存量との比較

琵琶湖南湖の沈水植物の分布面積や現存量は 1960 年代までに低下し、その後ほぼ一定の状態を保った後に 1994 年から急速に増加に転じている (大村ら, 2001; 芳賀ら, 2001)。これを回復とみなす (Hamabata and Kobayashi, 2002) ことができるかどうかを、1960 年代以

前の状態と本研究で得られた2001年の状態を比較することで検討してみる。

滋賀県水産試験場は1953年の沈水植物の分布面積を23 km²と推定した(滋賀県水産試験場, 1954)。この値は1994年以前、すなわち今回の沈水植物の増加がおこる以前における分布面積の推定値の中で最大のものである。本研究で得られた群落面積32 km²はこれを上回っている。山口(1938)は琵琶湖南湖全域における沈水植物の分布面積を推定していないが、1935～1937年の調査に基づき、水深4 m以上の部分には冬期にエビモ *Potamogeton crispus*, シヤジクモ *Chara braunii* が生育したのに対して、夏期にはほとんど沈水植物が見られなかったことを述べている。そこで、夏期に水深4 m以浅の全ての場所に沈水植物が分布し、以深にはまったく分布しなかったと仮定して、水深ごとの面積を滋賀県水産試験場(1954)の測量結果に従って分布面積を算出すると27 km²になる。本研究で推定された分布面積32 km²は、これよりもやや大きい。

現存量については、前述の山口(1938)が草津川河口一際川以南の21.5 km²について得た乾重量 2.2×10^4 t が1994年以前の数値としては最大である。しかし琵琶湖南湖の全域について得られた値ではないので、本研究の南湖全域における現存量推定値と直接比較することはできない。そこで、本研究の結果と山口(1938)の結果を単位面積当たり現存量(乾重量)に換算して比較したところ、本研究で得られた 1.3×10^2 g m⁻² は、山口(1938)から算出された 1.0×10^2 g m⁻² とほぼ一致した。1953年の南湖全域の沈水植物現存量は湿重量で 7.9×10^3 t と推定されており(生嶋ら, 1962)、本研究の推定値(湿重量 8.2×10^5 t)よりも著しく小さい。ただし1953年の調査は、沈水植物の衰退期である11月上旬に行われたことを考慮する必要がある。

以上の結果から、Hamabata and Kobayashi(2002)のいう沈水植物の回復は、分布面積や現存量の点では既に達成されていると見ることができる。沈水植物の種組成や群落構造など、質的な意味での回復については本研究では明らかではない。今後の分布面積や現存量のモニタリングと並行して研究されるべき課題だろう。

光条件と群落分布の対応

本研究で作成された2001年の沈水植物の分布地図に対して、補償深度/透明度比 $a = 2.0$ としたときの分布可能域が最も良い適合を示し、 $\phi = 0.82$ というたいへん強

い連関を示した。この結果は、2001年には沈水植物群落分布していた場所が、透明度から予測される湖底の光条件とほぼ対応していることを意味する。

分布地図と分布可能域との対応を Fig. 5 に示す。分布可能と判定されたにもかかわらず群落分布しなかった6つの格子点のうち、南部に分布したのは1点だけで、残りは全て中北部に分布していた。一方、群落分布していたにもかかわらず分布不可能と判定された格子点は、11点中10点までが琵琶湖南湖の南半分にあった。

Hamabata and Kobayashi (2002) が示した2000年の群落

Fig. 5. Correspondence between submerged macrophyte areas inferred from the transparency and those estimated using echograms, in July 2001. Numerals 1 and 0, respectively, show areas where macrophyte is inferred possible and impossible to grow in term of transparency. Numerals are shaded where macrophyte was estimated to be absent. The position of numerals 0 and 1 are mostly correspond to the shaded and not shaded areas, respectively ($\phi = 0.82$).

図 5. 透明度から予測された沈水植物分布可能域と、魚群探知機像から推定された沈水植物の分布との対応(2001年7月)。透明度から沈水植物が分布可能と予測された場所に1、分布不可能と予測された場所に0を記した。沈水植物が分布していなかったと推定された場所の番号に影を付した。0と1の布置は、それぞれ影がある場所とない場所にほぼ対応した($\phi = 0.82$)。

地図に対して最も良い適合を示したのは、 $a=1.9$ とした場合の分布可能域で、適合は2001年よりも悪かった($\phi=0.63$)。彼らが示した1994年の群落地図に対して最も良い適合を示したのは、 $a=1.2$ とした場合の分布可能域で、適合は2000年よりもさらに悪かった($\phi=0.48$)。

琵琶湖南湖の沈水植物の補償深度/透明度比 a が、短期間に著しく増加する事は考えにくい。また、20ヶ所の観測定点における1994年と2001年の有光深度を、ともに $a=2.0$ を仮定して比較したところ、1994年で平均値が4.4mだったのに対し、2001年で4.6mとなり、ほとんど差がなかった。したがって1994年には、光条件が生育に十分であるにもかかわらず沈水植物が分布しない場所が多かったことになる。

1994年に南湖の11%を占めていた沈水植物群落は、1997-1998年に43%、2000年に52%(Hamabata and Kobayashi, 2002)、そして2001年には58%と漸増している。この事実と本研究での解析結果から、琵琶湖南湖では1994年以降、光条件の上で生育可能な場所に沈水植物が徐々に侵入・定着し、2001年には生育可能な場所の大部分に定着したことが推察される。

謝 辞

調査時に、中山隆志、町田典三、保井浩二の各氏にご協力を頂きました。近畿大学の山根 猛教授、および琵琶湖博物館の芦谷美奈子学芸員には、いくつかの貴重なご助言を頂きました。以上の皆様に感謝します。

引用文献

- Fortin, G.R., L. Saint-Cyr, and M. Leclerc (1993): Distribution of submersed macrophytes by echo-sounder tracings in Lake Saint-Pierre, Quebec. *Journal of Aquatic Plant Management*, 31: 232-240.
- 芳賀裕樹・大塚泰介・辻 彰洋・中里亮治・楠岡 泰 (2001): 琵琶湖南湖の沈水植物の動向と、その増加による影響の予測。第9回世界湖沼会議発表文集第4分科会, 21-24. 第9回世界湖沼会議実行委員会, 大津.
- Hamabata, E. and Y. Kobayashi (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.
- 生嶋 功 (1966): 水草班中間報告 琵琶湖の水生高等植物。びわ湖生物資源調査団中間報告(一般調査の部), 313-341.
- 生嶋 功 (1972): 水界植物群落の物質生産 I - 水生植物 -。生態学講座 7. 共立出版, 東京.
- 生嶋 功 (1982): コカナダモ・オオカナダモ - 割り込みと割り込まれ。日本の淡水生物侵略と攪乱の生態学, 56-62. 東海大学出版会, 東京.
- 生嶋 功・古川 優・池田准蔵 (1962): 琵琶湖の水生高等植物の現存量. 千葉大学文理学部紀要, 3 (4): 483-494.
- 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.
- 角野康郎 (1994): 日本水草図鑑. 文一総合出版, 東京.
- 小松輝久・立川賢一 (1997): GPS と音響測深機を用いたアマモ現存量推定の試み - 岡山県味野湾のアマモ場を例として -. *月刊海洋*, 29: 494-499.
- Maceina, M. J. and J. V. Shireman (1980): The use of a recording fathometer for determination of distribution and biomass of *Hydrilla*. *Journal of Aquatic Plant Management*, 18: 34-39.
- Maceina, M. J., J. V. Shireman, K. A. Langeland, and D. E. Canfield Jr. (1984): Prediction of submersed plant biomass by use of a recording fathometer. *Journal of Aquatic Plant Management*, 22: 35-38.
- 三浦泰蔵・中西正巳・成田哲也・谷水久利雄・川北章・巖佐 庸 (1977): びわ湖における水生植物帯の機能に関する研究 1. 南湖における水生植物の分布と現存量. 琵琶湖問題研究機構研究報告, 7: 22-30. 琵琶湖問題研究機構, 大津.
- 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. 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, 27-37. 応用生態工学研究会, 東京.
- 滋賀県琵琶湖環境部環境政策課 (2002): 環境白書 - 資料編 -. 平成14年(2002年)版. 滋賀県琵琶湖環境部環境政策課, 滋賀県.
- 滋賀県水産試験場 (1954): 琵琶湖水位低下対策(水産生物)調査報告書. 昭和28年度総合開発調査. 滋賀県農林部水産課, 滋賀県.
- 谷水久利雄・三浦泰蔵 (1976): 琵琶湖における沈水植物群落に関する研究 I. 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.
- 立川賢一・小松輝久・相生啓子 (1997): 音響測深機による海草藻類分布量の評価. *月刊海洋*, 29: 489-493.
- 山口久直 (1938): 琵琶湖南湖に於ける高等水生植物の生態分布. *生態学研究*, 4: 17-26.