多雪地帯における山地湖沼の陸水生態学的特徴と水生植物

福原　晴夫＊・高田　　香＊＊・堀川恵理子＊＊
（＊新潟大学教育学部、＊＊長野県短期大学）

Haruo Fukuhara＊, Kaori Takada＊＊ and Eriko Horikawa＊ : Limonological and ecological characteristics of lakes and macrophytes in heavy snowfall area

1　はじめに

新潟県内には湖表面積1ha以上の湖沼（ダム湖を除く）が約60分布する（図1）。これらは、日本海側の海岸平野、新潟平野と高田平野の海岸沿いに分布する浅い、平坦な湖盆を有する湖沼と、標高約500mの山地帯に分布する湖沼に大別される。前者には、面積約170haを有する鳥屋野潟、福島潟を初めとして、潟湖、砂丘湖、せき止め湖などが多く、湖水は農業用水として利用され、夏期には水生植物の繁茂する湖沼が多い（新潟県環境保健部、1989）。後者には、県内最大水深を有する坊ケ池（33.0m）、雨生池（19.4m）、高浪池（12.9m）、吉ケ平大池（12.3m）、などがある。これらのうち、湖沼学的、生態学的に注目されてきた湖としては、火山性活動に負うマール状凹地に湛水したものとみなされている坊ケ池（堀江、1957）や本邦では希な、Ca^{++}濃度の高い高浪池（田中、1930）、オニバスの本邦における現在の北限に位置する福島潟、佐潟（大滝、1974）などがある。

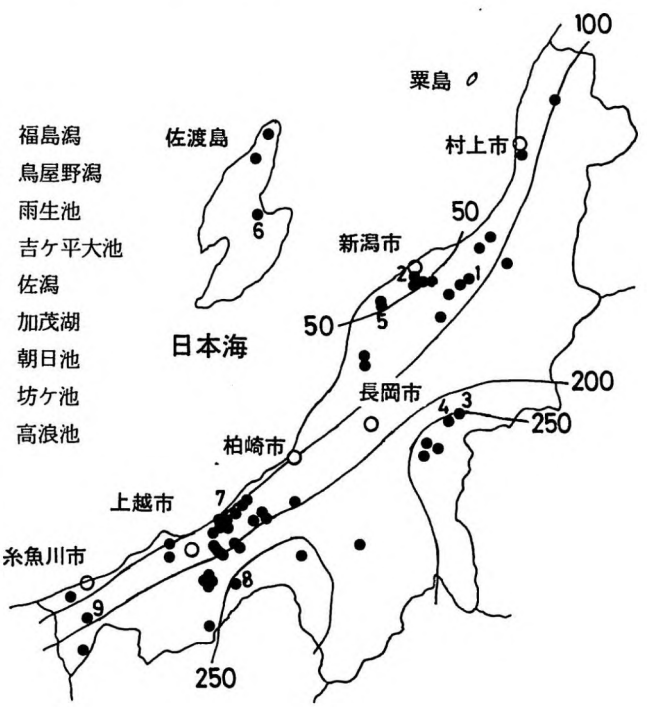

図1．新潟県における湖表面積1ha以上の湖沼（新潟県、1987）の分布と最大積雪深の平年値（1951—1980、新潟大学積雪地域災害センター概要より）の等値線

山地帯の湖沼は、いずれも有数の豪雪地帯に分布する（図1）。例えば坊ケ池付近の平均積雪は1.5—3.5 m（坊ケ池土地改良区、1982）であり、吉ケ平大池・雨生池の位置する吉ケ平では最高積雪の平均は4.6m、積雪期間は11月下旬から5月下旬（蝶名林、1983）である。これらはいずれも近くの集落における測定値であるため、より山地に位置する湖周辺の積雪はさらに多いものと推定される。

多雪環境と分布する生物の変異や適応に関しては、陸上植物のユキツバキやヒメアオキ等では良く知られているが、陸水環境や陸水生物の生活環にどのように影響しているかについてはあまり知られていない。水生植物の一つの例として別府等（1985）はホクリクアオウキクサ

脚注：本論は第12回水草研究会全国集会（新潟）における発表「多雪山地湖沼の陸水生態学的特徴」に加筆したものである。

表1. 多雪山地湖沼の陸水生態学的諸特徴

	吉ヶ平大池	雨生池	坊ヶ池
最大水深 (m)	13.8	19.4	33.0
透明度 (m)	1.6—5.4	2.0—5.5	3.1—6.5
pH (最大)	9.88	9.85	6.71
有光層中の平均無機態窒素濃度 (μg/l)	167	250	219
有光層中の最大クロロフィルa濃度 (μg/l)	28.0	11.0	4.5
TSI (Chl)	61	51	41
深底帯の優占底生動物相	*Chaoborus flavicans*	*C. flavicans*	*C. flavicans*
底生動物 (最大密度) (No/m²)	1852	178	2244
循環期	秋季全循環	秋季全循環	秋季全循環
湖沼型	中一富栄養湖	中一富栄養湖	貧一中栄養湖
引用	福原等(1984)	福原等(1985)	福原等(1988)

を過去に北方に分布してきて、多雪環境に守られて生きのびてきた遺存種として挙げているが、その具体的な生活環とのかかわりについては不明である。

筆者等は、多雪環境下における陸水環境や陸水生物の適応、生態に興味をもち調査を進めているが、本論では、これまで調査してきた坊ケ池（福原等、1988）、雨生池（福原等、1985）、吉ケ平大池（福原等、1988）の結果より、本県多雪地帯に分布する湖沼の陸水生態学的特徴について述べ、このような湖の一つである吉ケ平大池に分布するミツガシワの生活史、開花と積雪の関係について言及する。また、現在調査を進めている「アオウキクサ」の県内における分布についても予報的に述べる。

2 多雪山地湖沼の陸水生態学的特徴

調査を行ったそれぞれの湖沼の湖盆形態、陸水生態学的特徴をまとめて表1に示す。3湖沼とも人為的な汚染をほとんど受けていない山地に位置する。吉ケ平大池には後述する様に、ミツガシワを優占種とする湿地帯が湖の北西側に分布するが、他の湖沼には水草帯は沈水植物も含めてほとんど発達していない。カールソンの富栄養化指数TSI (chl) より坊ケ池、雨生池、吉ケ平大池の順に自然的な富栄養化が進んでいる。

これら湖沼に共通な一つの側面は、温帯湖に一般的な春季全循環期を欠き、秋季にのみ循環するmonomicticな特徴を有することである。それは図2に示す坊ケ池の水温分布の季節変化に明らかである。初回の調査日の5月18日には湖面に積雪があり、融雪の途中であった。しかし、

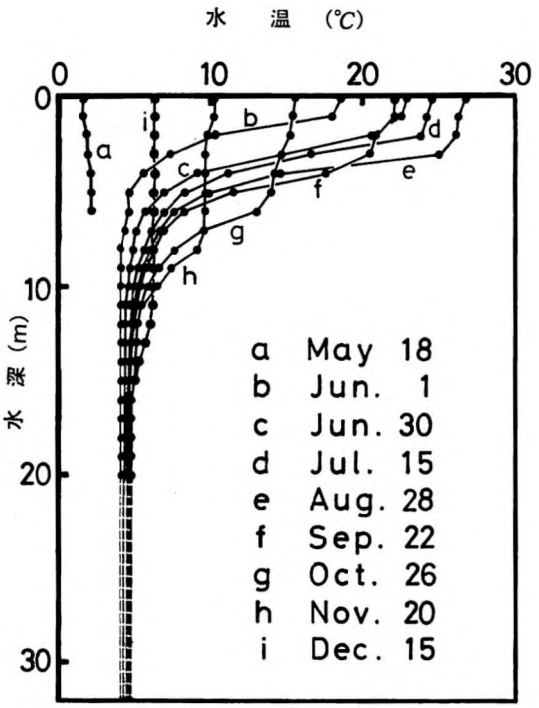

図2. 坊ケ池における水温の垂直分布の季節変化（福原等、1988）。

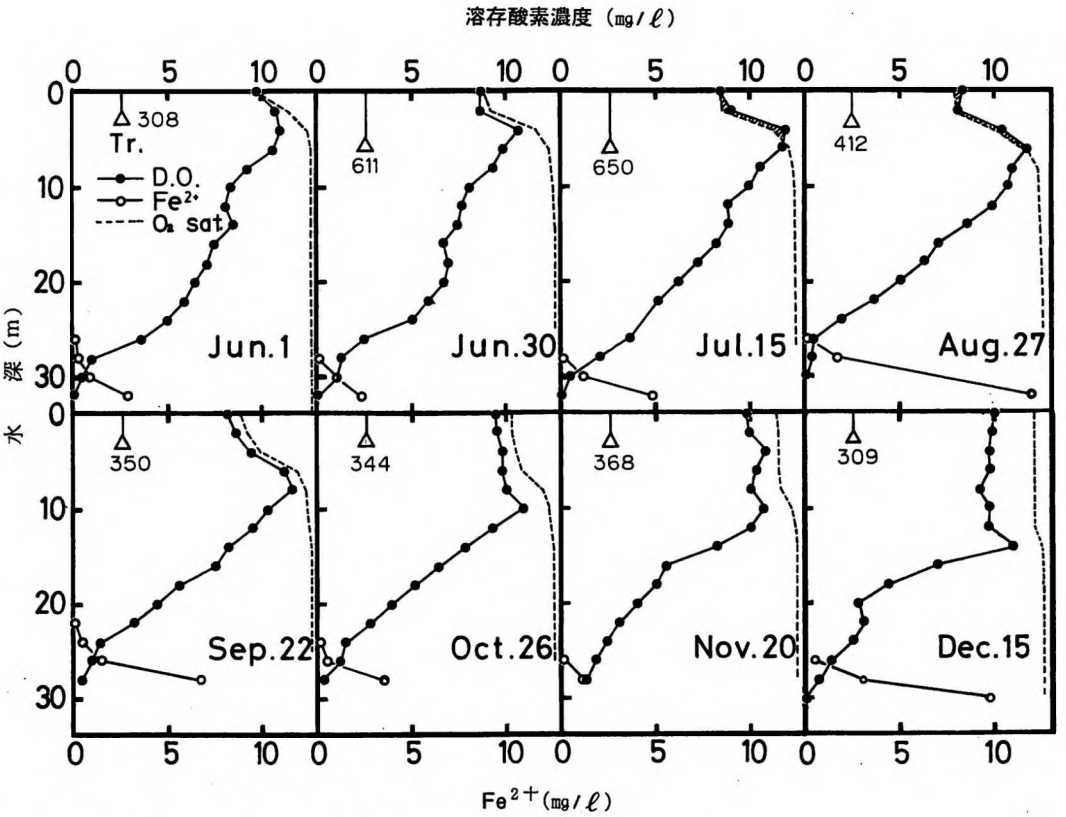

図3. 坊ケ池における溶存酸素濃度（DO）、二価鉄（Fe^{2+}）濃度の垂直分布と透明度（Tr）の季節変化（福原等、1988）。

6月1日には完全に湖面は開いており、表面水温も1.6℃から18.5℃に急激に上昇し、成層を開始していた。このことより、極めて短期間内に融雪と表面水温の上昇が行われたものと推定され、この短期間内での湖水の全循環は不可能であったと推定される。全循環の行われなかったことは、6月にすでに深水層の溶存酸素が減少している（図3）ことからも裏づけられる。図2に明らかな様に、成層は夏期にむけて強固となった後、12月の遅くに秋季の全循環が行われたものと推定される。同様な現象は他の2湖においても観測されている。

この春季全循環の行われない理由として以下のことが考えられる。多量の積雪のために融雪や解氷が遅れ、その間は逆列成層が形成されるが、完全な融雪後にはすでに外界の気温の上昇が激しいために表面水温の上昇が急激で、直後から成層が開始され、循環が部分的に終わるものと考えられる。その上、面積に比して深度のある湖盆形態も循環を困難にしているであろう。

植物プランクトンの増殖のパターンにも特徴が認められた。融雪が遅く、水温の上昇が5月以降となるため、春の植物プランクトンのブルームは活発でなく、初夏から秋にピークを持つほぼ一山型の増殖を示す（図4）。それにともない栄養塩（特に無機態窒素）も春から9月にかけて減少、枯渇し、その後底泥からの回帰により秋から冬に向けて回復を示すが、単位面積当りでは総無機態窒素の回復率は融雪後の30（坊ケ池）、65（雨生池）%であった。従って残りの無機態窒素の回復は、3湖とも流入する河川はほとんど無いため、多量の融雪からの供給と融雪期の周囲からの溢入によるものと推定される。

植物プランクトン相、動物プランクトン相には3湖に共通する種も認められるが、今の所、特に多雪に影響さ

れる生活史を有する種は判明していない。坊ケ池にホロミジンコ（*Holopedium gibberum*）が新潟県内唯一の分布地として出現するが、本種は冷水性北方系の代表種であり（水野、1982）、本州では主に深い湖や高山湖に出現することから、多雪による深水層の低温環境を反映しているかも知れないが、今後検討を要する課題である。

最も影響を受けている生物は底生動物であると思われる。春季の全循環期を欠くことによる大きな影響は深水層に現れる。すなわち、湖水の循環による酸素の供給が不十分なため深水層は貧酸素または無酸素となり（図3）、平地の富栄養湖などと比較しても貧（無）酸素期間は長くなる。このため、早くからのFe^{++}の出現（坊ケ池）（図3）やPO_4^{3-}、NH_4^+の底層での蓄積が観測されている。深水層の長期にわたる貧（無）酸素層の継続は底生動物相に大きく影響し、各湖沼に共通な種としてフサカ幼虫（*Chaoborus flavicans*）が出現する。フサカ幼虫は、無酸素の水体においても特殊な気嚢を持ち、日垂直移動を行うため貧酸素耐性の強い底生動物である。従って、深底帯が無酸素、貧酸素となる湖沼に多く出現する。

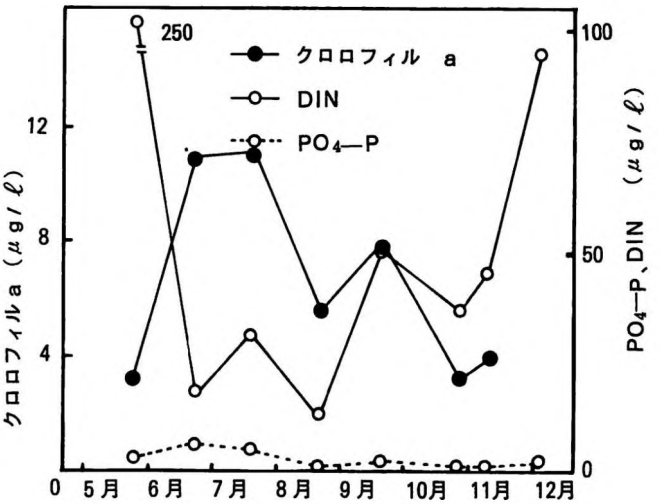

図4. 雨生池における有光層中のクロロフィルa濃度、総無機体窒素濃度（DIN）、PO_4—P濃度の季節変化（福原等、1985）。

以上のように多雪のため春季全循環期を欠くことにより、①循環のおこる初冬を除き、深水層では常に貧酸素、無酸素状態が継続する、②栄養塩の有光層への回帰は秋季循環期にのみ行われるため、植物プランクトンの活発な増殖は融雪後から初夏にかけて起こり、その後は栄養塩が枯渇する、③深底帯の底生動物としてフサカ幼虫が優占する、ことなどが、これらの湖沼の主な共通点となっている。また、積雪継続期間が長くなることにより、水生植物を含めた陸水生物の活発な生育期間が短縮されることも特徴的であり、それらに対する適応についても今後検討の必要があるであろう。

3 多雪山地湖沼におけるミツガシワの生活環と開花

吉ケ平大池の北西側を中心に約1000㎡のミツガシワを主体とした湿原が発達している。雪解け後、根茎先端にマーキングし、出葉、開花を中心とした生活史の調査を行った。2地点における個体葉面積の季節変化を図5に示す。調査を開始した5月中旬にはすでに開花しており、湿地地点では葉の展開も開始していた。葉面積は6月下旬から7月上旬に最大となり、それぞれの地点で3—4枚の葉を展開していた。別に設置したコドラートによるこの時期の葉面積指数は2.5であった。8月以降は小型の葉身のみをつけ、11月以降は展開葉はつけなくなった。年間の出葉数は水中地点で11.1枚（±1.8）、湿地地点で12.1（±2.5）枚であり、これは西村（1980）が京都の深泥池で調査した20枚前後と比較すると約二分の一であった。葉柄長、葉身面積共に第4—5葉までは増加し最大となるが、第6—8葉以降の葉身はきわめて小型となり、従って葉による生産は主に6月と7月に行われているものと推定される。深泥池の場合の4月から7月（Nishimura、1983）と比較すると極めて短期間であると言える。

ミツガシワの根茎には葉柄痕、花茎痕が残されており、年間葉数、開花の有無（ただし本論では花茎痕のある根茎を開花として扱い、開花率はその年度の根茎あたりの有花茎根茎率で示す）を過去にさかのぼって判定することが出来る。そこで本湖のミツガシワについて開花とそれに関係する要因について検討した。図6にごく若い分枝した根茎を除いた開花率の年変化を示す。開花率は26.7—60.9%で変動し、毎年開花していない。これらの

値はNishimura (1983) による深泥池の42.1—84.2%と比較すると低い値である。開花の頻度（図７）は平均4.3年（±3.35）で約４年に１回花茎をつけていることになるが、２—３年に１回開花するものが多い。個体（シュート）によっては12年間にわたって一度も開花しないものもあった。開花に至ったかどうかを前年につけた葉数で示したのが図８である。次年度開花した根茎の葉数は13.0枚（±1.4、n＝119）で、開花しない場合の10.8枚（±1.9、n＝137）と比較して顕著に多いが、葉数では開花の有無の限界枚数を明確に決定することが出来なかった。しかし、明らかに出葉数の多い年の次年には開花するシュートが多く、葉による物質生産に依っていることが推定される。出葉数のみで決定出来ないのは展開しない葉についても同様に扱われているからである。この点は当該年度の葉面積を推定することにより、より正確に次年度の開花の有無を判定できることがわかった（福原・三宮・中沢、未発表）。

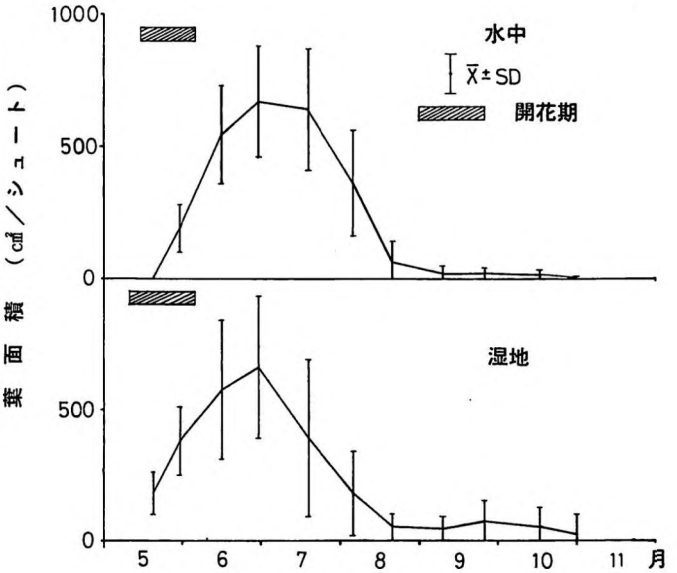

図5. 吉ケ平大池におけるミツガシワ葉面積の季節変化。1983年５月より水中（水深10cm以上）、湿地（地下水位１—５cm）の２地点でそれぞれ20根茎にマーキングし、月約２回の割合で測定した（福原・三宮・中沢、未発表）。

開花率の年変動に関係する要因を知るために、開花率と積算日射量、積算温度、消雪日、最大積雪深との相関を求めた（表２）。その結果有意な相関を示したものは７月の積算温度、７月の積算日射量であったが、３年以内に一度以上開花した根茎については上記要因以外に消雪日、累積積雪量、最大積雪深であった。７月の積算温度、積算日射量が有意である点は、図５に明らかな様に葉面積が最大となる時期であり、この期間に活発な物質生産と根茎への蓄積が行われるためであろう。Nishimura (1983) は根茎の直径の大きいほど開花率が高いことを報告し、開花と物質生産の関係を論じている。高い頻度で開花する根茎の場合には、開花率が消雪日（融雪の早い順）、累積積雪量（積雪の少ない順）、最大積雪深（少ない順）と相関することより、前年の積雪状況が間接的に影響している事を示している。これは、４—８月の積算照度の相関係数が積算温度よりも大きいことより日照時間を通じて影響しているものと考えられる。

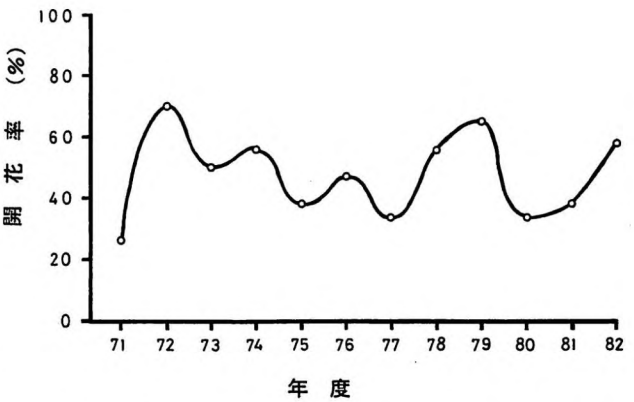

図6. 吉ケ平大池におけるミツガシワの開花率の年変化。ランダムに採集または観察した過去９年以上判定の出来る48根茎の平均。

以上のように多雪地帯では生育期間、特に物質生産の期間が短く、積雪は間接的にミツガシワの物質生産を通

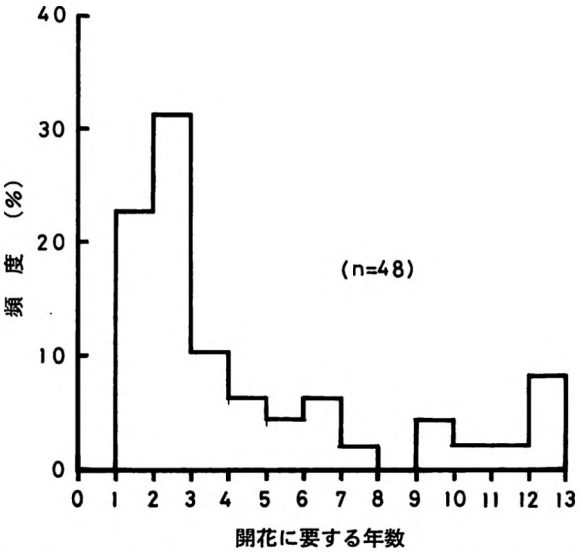

図7. 吉ケ平大池におけるミツガシワの1回の開花に要する年数の頻度分布。

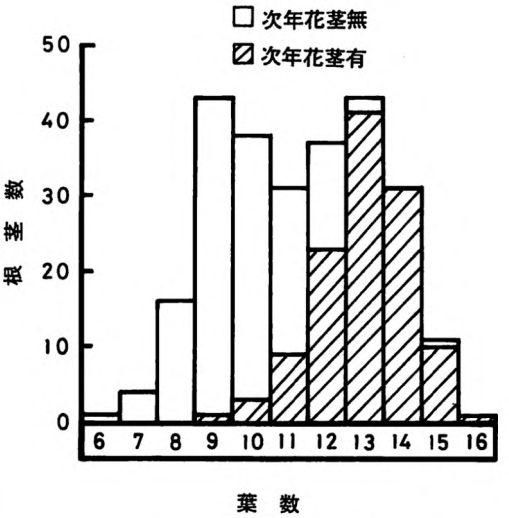

図8. 吉ケ平大池におけるミツガシワの当年度につけた葉数と次年度開花または非開花（花茎の有無で判定）シュート数の関係。

表2. ミツガシワの開花率と前年度の気候諸要因との相関（Spearmannの順位相関）。積算温度（5℃以上）、積算日射量は新潟市における測定値、積雪に関するデータは吉ケ平大池より約10km離れた下田村森町における測定値を用いた（データは新潟県農業気象月報による）。積雪データの利用可能な1970—1981年分の根茎についての相関。
rs：順位相関係数、n:年数

		側枝を除いた根茎		3年以内に一度以上開花した根茎	
		rs	n	rs	n
積算温度	6月	-0.346	11	-0.338	11
	7月	0.761**	11	0.777**	11
	8月	0.396	11	0.393	11
	4－8月	0.483	11	0.425	11
積算日射量	6月	0.310	10	0.122	10
	7月	0.675**	10	0.781**	10
	8月	0.280	10	0.232	10
	4－8月	0.435	9	0.579	9
消雪日（融雪の早い順）		0.576	9	0.627*	9
累積積雪量（少ない年度順）		0.300	9	0.600*	9
最大積雪深（少ない年度順）		0.300	9	0.642*	9

* P<0.05 **P<0.01

表3. 新潟県内121地点におけるアオウキクサ2型の出現地点数(1989年8月—10月に調査)

鈍頭型	鋭頭型	鈍頭型+鋭頭型	未発見
15	50	8	48

表4. アオウキクサ2型の採集地別の出現頻度。鈍頭型は23地点、鋭頭型は58地点に出現

	湖沼 ため池	ハス田	水田	その他 排水路など
鈍頭型(%)	26	39	22	13
鋭頭型(%)	12	21	62	5

じて開花に影響していると言える。

4 新潟県内におけるアオウキクサ2型の分布

別府等(1985)は最近、従来のアオウキクサ(*Lemna paucicostata*)を再検討し、アオウキクサ(*L.aoukikusa* ssp. *aoukikusa*)、ホクリクアオウキクサ(*L. aoukikusa* ssp. *hokurikuensis*)、ナンゴクアオウキクサ(*L. aequinoctialis*)に分け、本邦における分布を明らかにした。これによると、北陸地方には前2種が分布し、特にホクリクアオウキクサが多雪地帯に分布することが期待される。そこで筆者等はこれらの種の生活史と多雪環境との関係を明らかにする目的で1989年より県内各地からの採集を試み、分布を調査した。現在継続中のため予報的な段階であるが、生育環境の異なる2型が存在すると予想している。分類学的には検討中であるため、ここでは根端の形態により鈍頭型、鋭頭型として述べる。鈍頭型の形態的特徴としては根端の形態以外に気孔が小型、気孔密度が高いことが挙げられ、鋭頭型は大型の密度の低い気孔を持つ。1989年8月下旬から10月中旬までに行なった県内121ケ所の調査では約60%の地点からアオウキクサが採集された(表3)。100コロニーにつき根端の形態(判定が出来ない場合は気孔を観察)により判定したところ、鈍頭型は約20%の地点から発見された(表3)。生育環境別に出現頻度を見ると(表4)、鋭頭型は水田が多いのに対し、鈍頭型は湖沼・ため池、ハス田から良く採集された。鈍頭型が水田から採集された例もあったが、これらの水田はいわゆる天水田と言われるほぼ年間を通して湛水又は湿地状態にある山間地の水田であった。従って、生育環境の違いとして鋭頭型は湛水—乾燥を繰り返す場所であるのに対して鈍頭型は常時冠水状態にある場所に生育しているといえる。いくつかの地点での周年観測の結果、鈍頭型は葉状体で越冬していることが明らかである。鋭頭型は乾燥した水田で枯死していることから種子で越冬しているものと推定される。また、鈍頭型についてはすべての地点において花が観察されていないのに対し、鋭頭型は約90%地点で開花していることも大きな相違点である。鈍頭型が別府等(1985)のホクリクアオウキクサに該当するかどうかは今のところ明らかではないが、特徴とされる休眠芽の形成は野外では観察していない。鈍頭型が多雪により寒冷からの保護を受けているか否かは今後耐凍性などの検討により明らかにする必要があるが、現時点では常時湛水状態または湿地状態にあることが最も重要な点であると考えられ、この面で多量の積雪が関係しているかも知れない。

5 謝辞

本稿をまとめるにあたり、水生植物に関する多くの情報、文献をご教示いただいている神戸大学角野康郎氏、島根大学国井秀伸氏、尾崎富衛氏、議論を通じて多くの助言をいただいた千葉中央博物館林浩二氏、新潟大学森田竜義氏、同粕谷英一氏、アオウキクサの系統保存種をわけて頂いた西東京科学大学別府敏夫氏および京都科学技術専門学校佐藤康治氏に深く感謝致します。

6 引用文献

別府敏夫・柳瀬大輔・野渕 正・村田 源、1985. 日本産アオウキクサ類の再検討. 植物分類地理 36: 45—58.

蝶名林竹男、1983. 秘境吉ケ平. 加茂市.

福原晴夫・星野修一・小川義美、1985. 新潟県湖沼の陸

水生態学的研究 Ⅱ.雨生池（南蒲原郡下田村吉ケ平）の陸水生態学的研究.新潟大学教育学部紀要（自然科学）27：9—12.

福原晴夫・熊倉達也・渡辺辰弘、1984．新潟県湖沼の陸水生態学的研究 Ⅰ．吉ケ平大池（南蒲原郡下田村吉ケ平）の陸水生態学的研究．新潟大学教育学部紀要（自然科学）26：7—21．

福原晴夫・緒方猛・石野光一、1988．新潟県湖沼の陸水生態学的研究Ⅴ． 坊ケ池（中頸城郡清里村）の陸水生態学的研究． 新潟大学教育学部紀要（自然科学）30(1)：1—17．

堀江正治、1957． 越後国坊ケ池の湖盆形態と湖周の地形． 陸水雑 19：23—28．

水野寿彦、1982．日本の淡水産枝角類．「中国／日本淡水産枝角類総説」（諸南山編著）、pp．101—204、たたら書房．

新潟県、1987．湖沼調査報告書． 新潟県．

新潟県環境保健部、1989．湖沼自然環境実態調査報告書．新潟県環境保健部環境保全課．

西村昌彦、1980．深泥池のミツガシワ地下茎の成長について．第27回日本生態学会大会講演要旨 44．

Nishimura, M., 1983. Rhizome growth and matter production of the common buckbean, *Menyanthes trifoliata* L. Physiol. Ecol. Japan 20：115—128.

大滝末男、1974．日本におけるオニバスの分布．植物研究雑誌 49：168—172．

田中阿歌麿、1930．日本アルプス湖沼の研究． 古今書院．

坊ケ池土地改良区、1982． 坊ケ池土地改良区誌． 坊ケ池土地改良区.

○阿部近一著『徳島県植物誌』（教育出版センター発行、1990年7月、580頁）

本書の前書きに次のように述べられている。“本植物誌こそは、60年間に亘る、私の脚がかせいだ植物誌といっても過言ではない。”まさにそのとおりの内容である。まず冒頭には108頁にわたる写真と27頁の図版があり、徳島県の植物とその研究史の一端を知ることができる。本文は、他の多くの植物誌がそうであるように、徳島県の地理や気象についての説明から県下の植物相とその分布特性に進んでいくが、ポイントをまとめたというより著者のフィールドノートという趣がある。池沼植物相についてもそのとおりであって、どこの湿地でどのような植物を記録したということが具体的に書き留めてある。心なきマニアにかからなければ貴重な記録である。徳島県にオニバスの産地が10ケ所もある（あった）ということは、私も知らなかった。

本書の中心は350頁近くに及ぶ植物目録で、標本の採集地も全て記録されている。疑問の残る記録は注意深く省かれているようで、これもこの植物誌を信頼できるものにしている。この目録から水草を拾ってみると、西南日本にありそうな種はほぼ挙がっているが、フサモ属、タヌキモ属、アオウキクサ属など、見直してみたいものがいくつかある。これは、著者も述べているように後進である我々の仕事だろう。これを基礎に、徳島県の水草についてより詳しい調査が進展することを期待しよう。

（角野康郎）

○『香川の自然と植物』（高松市立図書館編集・発行、美巧社出版、1990年3月、252頁、1,500円）

市民が自然、特に植物の興味深い世界を知り、それに親しむための手引きとも言うべきハンディな本である。執筆は、本会とも関係の深い香川植物の会のメンバーがあたっておられる。1.香川の植物概要、2.親子で親しむ植物観察、3.植物たちの自然史探訪、4.香川の植物あれこれ、の4章からなる。第3章にある「オニバス物語」（久米修）と「ミズアオイの観察」（赤木綵子）はとりわけ興味深い。地元の植物を紹介しようとする類書は他府県にも多いが、あらかじめ植物について興味なり知識を持っていないと取り付きにくい、と思われるものがほとんどである。その点、本書は、なんの予備知識もない市民が手に取っても、身近な自然からいつの間にか植物の世界に触れることができる内容と構成になっている好著だと思う。

（角野康郎）