

# 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

## Effect of *Charophytes* on Nutrient Cycling in Lake

浅枝 隆\*, 藤野 毅\*

Takashi ASAEDA and Takeshi FUJINO

This report describes about the effect of *Charophytes* on nutrient cycling, conducted in Lake Myall, Australia. Relationships between submerged plants biomass and gyttja layer thickness, decomposition characteristics of the four dominated species, mechanism of phosphorous accumulation by *Chara*, UV light effect on plant biomass are discussed. These results give that both *Charophytes* and gyttja may play a role of water quality stabilization. A possibility and condition of applying for Japanese lakes are suggested.

**Keywords:** *Chara*, Nutrient Cycling, gyttja, Myall Lake

### 1. はじめに

湖沼の水質の安定化に対して高い効果が期待されるシャジクモは、戦後、流域の宅地化などの開発に伴う富栄養化によって急速に姿を消し、東京周辺では研究対象にすることさえ難しくなっている。しかし、一方では、浄化施設が進んだ湖沼において、シャジクモ群落の復活も確認されてきており、湖沼の再生といった工学的見地からの研究も急がれているといえよう。

本研究では、こうした背景のもと、湖底のほぼ全域がシャジクモ群落に覆われるオーストラリアNSW州のマイオール湖を対象にして、シャジクモ群落をいくつかの観点から調査し、栄養塩との関係を求めようとしたものである。ここで対象にしたマイオール湖流域においても数年前にアオコの発生が記録されている。ところが、その時においても、シャジクモのない下流のBombah Broadwaterでは大量のアオコに悩まされたものの、シャジクモに覆われたマイオール湖では大部分の水域で透明度

\*埼玉大学 大学院理工学研究科

Graduate School of Science and Engineering, Saitama University, 255 Shimo-okubo, Sakura-ku, Saitama 338-8570, JAPAN

が保たれたことが地元の漁業者からも報告されている。こうしたことから、マイオール湖においては、シャジクモ群落が植物プランクトンの増殖を効果的に抑えていると考えられ、マイオール湖におけるシャジクモ群落が作り出す環境、また、他の植物との関係、さらに栄養塩循環に及ぼす影響について重点的に考察した。

### 2. 調査場所および方法

#### 2.1 マイオール湖の概要

調査はオーストラリアNSW州のニューキャッスルの75 km北方にあるマイオール湖で行われた。マイオール湖は面積 68 km<sup>2</sup>、最大水深 4.5 m、平均 2.8 mの水深をもつ、塩分濃度 0.2 %の汽水湖である (Fig.1 参照)。また、流域面積が湖水面積の3倍程度しかなく、しかも、一部の放牧地を除いて森林に覆われていることから、流入栄養塩量は少ない。

また、マイオール湖では、水深50 cm以下の極めて浅い場所、波浪が強い場所を除いて、湖域のほぼ全域で、シャジクモ群落が確認され、シャジクモによる影響を評価するための調査に極めて適した環境にある。

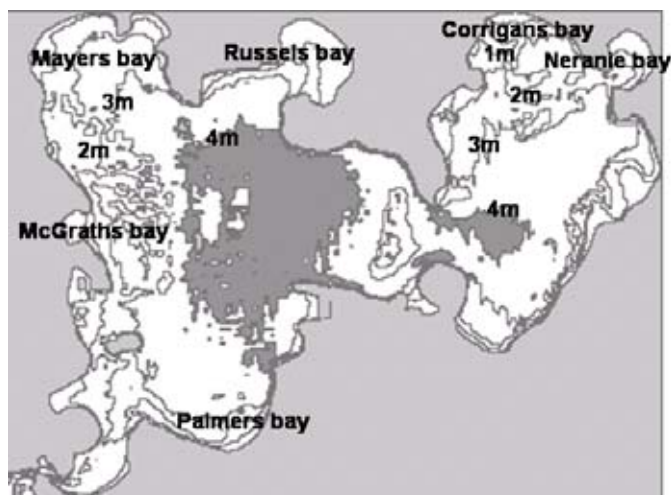


Fig. 1 Map of Lake Myall

### 2.2 植物およびgyttjaの分布調査

調査では、まず、GPSで位置を確認しながら、湖内の20ヶ所程度の場所を定期的な観測位置と定め、1ヶ月もしくは2ヶ月に一度程度の頻度で定期観測を行った。各定期観測点では、10m x 10m程度の広さの中に、3 - 10ヶ所のコドラートを設け、幅30cmの鎌で1 - 2mの区間にある水草を採取した。また、同時に底泥のコアサンプルを採取、さらに、現地において、水温、pH、濁度、電気伝導度、塩分濃度を測定、さらに採水し化学分析を行った。

採取した植物サンプルは、種別に分類、その後、乾燥炉にて65度で重量変化がなくなるまで乾燥、乾燥重量を求めた。コアサンプルは強熱減量より有機物量、含有栄養塩濃度を求めた。また、いくつかの観測点のサンプルについて、シャジクモ類の長さを測定した。

また、日照度計により、各測点において、植物キャノピーの内と外で、水深方向に50cm間隔で光強度を測定した。さらに、水深方向に10cmおきに紫外線強度を測定、減衰率を求めた。

湖底のほぼ全域にわたって有機質の土壌gyttjaが堆積しているのが確認された。このgyttja層は極めて柔らかく、強度が元の地質との間で大きく異なっていることから、棒を固さが異なる深さまで鉛直に差し込むことで、gyttja層の厚さを測定した。

### 2.3 植物の分解実験

枯死後の植物体の分解速度を得るために、シャジクモ

類、イバラモ、フサモおよびセキシウモの葉と茎について分解実験を行った。実験では、それぞれ空気乾燥させた湿潤重量22gのサンプルを、メッシュサイズ2 mmのネットで作成した袋に入れたものを25個ずつ用意し、湖内の沿岸帯の水深1.3 mの約30 cmのシャジクモ群落上に放置、31日、79日、125日、184日、322日経過後にそれぞれ5個ずつ採取し、乾燥重量を測定した。これに初期に測定した乾燥重量と湿潤重量との比を合わせ、それぞれの時点までに消失した量を求めた。

### 2.4 カルシウム濃度を増加させた室内実験

シャジクモ類は大量のカルシウムを炭酸カルシウムとして細胞壁外側に沈着させることが知られている。この機構に関しては、いくつかの説があるが、Borowitzka(1982)に従うと、以下のようなものである。シャジクモは炭酸水素イオンを利用する能力が高い。そのため、炭酸水素イオンが活発に取り込まれる領域は酸性になり、二酸化炭素が光合成に利用された後に水酸イオンが放出される場所はアルカリ性になる。そのため、ここでは炭酸イオンがつくられ、水中のカルシウム分と化合、炭酸カルシウムを凝着させるというものである( Fig.2 参照 )。

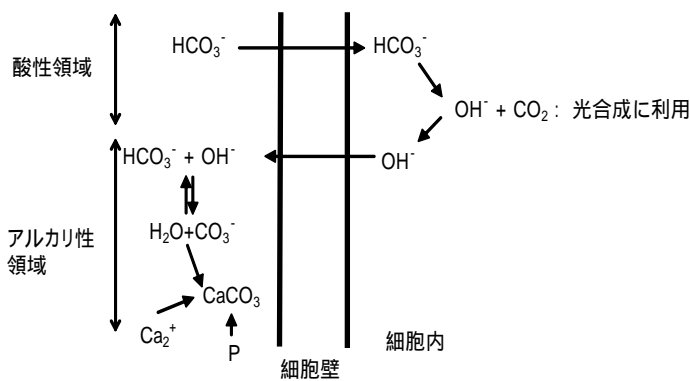


Fig. 2 HCO<sub>3</sub> adsorption by *Chara corallina* (Borowitzka, 1982)

マイオール湖の湖水のカルシウム濃度は25 mg/l程度でわが国の湖でも通常みられる程度の値であった。しかし、一方で、マグネシウム濃度が92 mg/lと高い濃度であったことから、わが国の通常の湖で生ずる現象と異なることが予想される(宝月1998)。

こうしたことから、湖水および塩化カルシウム20 mg/1と食塩2pptで湖水と同様なカルシウム濃度の水を作成し、シャジクモ(*Chara fibrosa*)の生長実験を行い、マグネシウム濃度が高い場合とそうでない場合の比較を行った。3ヶ月生長させた後に、シャジクモ中に含まれるカルシウム濃度、リン濃度を、また、550度に加熱後に含まれるカルシウム濃度、リン濃度の比較を行うことで、炭酸カルシウムの形態で含まれるカルシウム量、それに結合するリン濃度を測定した。

### 3. 結果

#### 3.1 植物相の年間変化

植物のサンプリングからこの湖では極めて浅い水域を除き、植物相は、ほぼ、シャジクモ類の*Chara*属(*Chara fibrosa*, Photo-1) *Nitella*属(オトメフラスコモ*Nitella hyalina*, Photo-2)、イバラモ(*Najas marina*, Photo-3)、およびフサモのなかま(*Myriophyllum salsugineum*, Photo-4)のみで構成される極めて単純なものであることが確認された。ただし、500回程度のサンプリングのうち2回程度、これにセキシヨウモのなかま(*Vallisneria gigantea*)および他のシャジクモが確認された。

また、シャジクモ類およびフサモは年間を通して見られ、イバラモは3月ごろから生長を初め、5月に最大となり、9月ごろにはほぼ消滅するという季節変化をみせることが確認された。



Photo 2. *Nitella hyalina*

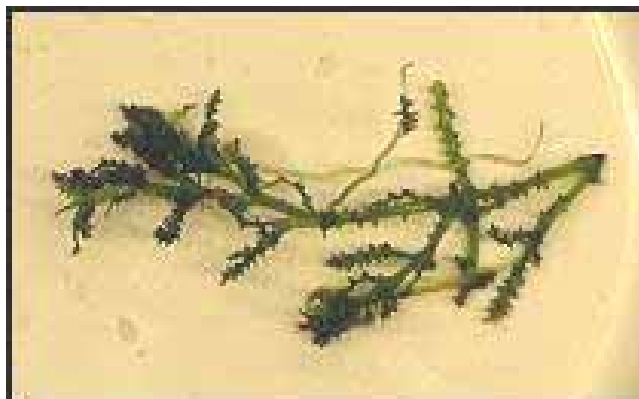


Photo 3. *Najas marina*



Photo 1. *Chara fibrosa*



Photo 4. *Myriophyllum salsugineum*

### 3.2 gyttjaの堆積状況

湖内では、一部の浅い場所を除き、ほぼ全域に有機質を50%以上含む泥gyttjaが堆積していることが確認された。gyttja層の厚さは、厚いところでは2 m以上、ほとんどの場所で1-2 mと厚いものであった。gyttjaの成因は、サンプリング時に、分解されgyttjaになる過程のシャジクモやイバラモが多数観測されたことから、シャジクモおよびイバラモ (*Najas marina*) が枯死後分解されたものと考えられる。

gyttjaの堆積厚は、浅い場所では、水深との間の相関はほとんど見られない。中央の深い溝に沿って厚くなっていることから、gyttja層厚はこの層の下にある元々の地形に従ってより低い場所により厚く堆積していると考えられる。

また、通常、gyttjaは水深40cm以下の場所で波浪が強く砂漣の窪みにしか確認されないが、南岸付近では波浪が強く、水深1.5mの場所まで砂層になっていた。

### 3.3 湖底の特性と植物相

それぞれの植物種の生育場所は湖底の状況や水深に大きく依存していた。

#### シャジクモ類

シャジクモ類は、いずれの水深にも生育していることが確認された。しかしながら、*Chara fibrosa*については、極めて浅い水域にも生育するものの、比較的大きな群落は、沿岸の樹木の陰になる場所、また、抽水植物群落で波浪などの擾乱が抑えられる場所に限られていた。オトメフラスコモについては、砂浜の水中に伸びた木の根の表面や砂漣の窪みなど波の強い場所にも確認された。シャジクモ、オトメフラスコモともに、1.5 mより深い場所では、年間を通して、30%は若いものが確認されたのに対し、静穏な湾でgyttjaが堆積した場所でも、日のあたる水深が40cm以下の場所では、常に老化したものの中に新しいものが伸びている状態や、場合によっては粗いパッチ状になるなど生育が抑制されているのが観測された。

#### イバラモ

イバラモの生育場所は、流れの穏やかな場所に限られていた。特に、沿岸の水深20 cm程度の場所においては、抽水植物や倒木などによって波や流れから隔離されてい

る場所に限られていた。しかし、一方では、水深4.5 mの最深部においても確認された。特に、gyttja層の上にも多く生育し、gyttja層の上にシャジクモ群落が存在する場合には、その上にパッチ状に広がっていた。

イバラモの生育期間は、ほぼ2月から7月までに限られ、特に、3-5月には、水深3 m程度の場所において、半径200 m程度にわたり、湖底から水深40 cm程度の深さまでを占める大群落を形成していた。しかし、こうした期間においても水面にまで到達する場合は限られ、多くは、水面から50 cmまで伸びた状態で広がっていた。

#### フサモ

シャジクモ類やイバラモと比較するとフサモの生育場所は限られていた。フサモは水深が10 cm程度の場所から2.5 m程度の場所に生育していたものの、その生育場所の湖底は、シャジクモ類やイバラモの場合と異なり、岩が露出しているか、他の場所と比較すると明らかに固いgyttjaが30 cm程度以内の厚さで岩の上に堆積した場所であった。そのため、生育場所もそうした場所が存在する強い流れに突き出した岬に沿った場所、近接した島の間などに限られていた。

沈没したボート上には、まず、セキシウモが生えたものの、2ヶ月程度の間完全にフサモに遷移、その後安定した。また、捨てられた作業着の上にも、フサモが生えているのが確認され、観測期間中に他の種に変化することはなかった。



Photo 5. *Nitella hyalina*

### 3.4 植物量

Fig. 3は、それぞれの植物の乾燥重量を水深に対して示したものである。フサモに関しては水深との間にほとんど相関関係がみられない。これは、フサモが水面近傍に広がるために、水深の影響を受けないためである。しかし、イバラモの最大値については、水深と共に増加する傾向が伺える。この理由は、3-5月にイバラモが大増殖する際に、水面から40cm程度まで生長するため、水深が大きい程、バイオマスが大きくなるためである。

シャジクモ類については、年間の最大値について、水深50cmの水域で300g/m<sup>2</sup>程度、水深の増加とともにほぼ徐々に減少、水深4.2m程度でほぼゼロになっている。一方では、水深50cm以下の場所では、バイオマスはほぼゼロになっている。

Fig. 4にそれぞれの植物の乾燥重量とその場所におけるgyttja層の厚さに対して示す。シャジクモ類とイバラモに関しては、gyttja層に関わらず生長するのに対して、フサモについては明らかにgyttja層の薄い場所のみ生育可能なことがわかる。

フサモは最大6m程度にまで生長し水面を覆う。水面に浮くために浮力も大きく、また、鉛直に伸びることから流れから受ける抵抗も大きい。そのために、湖底にしっかり固定される必要があり、柔らかいgyttja層上には生育できないと考えられる。根も太く、引っ張り力に対する強度も高く、一旦根ごと採取したものは、柔らかいgyttja層に固定することは不可能であった。

gyttja層は極めて貧酸素な状態にあり、酸化還元電位は-200mV程度等と極めて還元性が強く、常に硫化水素等の発生がみられた。こうした環境もフサモの生長に適さないものと考えられる。

一方、シャジクモ類およびイバラモは、湖底に広がることから、浮力はほとんどなく、根も細く柔らかい。岩の窪みに泥がたまった状況であれば生育可能と考えられるが、柔らかいgyttja層内に伸びていくにはむしろ適している。こうしたことから、gyttja層の厚さに関わらず生育していると考えられる。

### 3.5 植物相の年間の変化

Fig. 5は、水深1.5m以内および1.5m以上の場所において、

その場所の植物の乾燥重量の年間の変動を示したものである。それぞれの植物群落はパッチ状になっているために、同じサンプリング場所でもゼロからある値まで変化する。

浅い場所では年間を通じて、シャジクモのキャノピーの表面部分は老化、もしくは枯死しており、その中から新しいシュートが伸びている。一方、深い場所では、常に新しい茎がのびている、また、茎の長さも浅い部分では30cm程度までであるのに対して、深い場所では50-80cmと長く伸びていた。

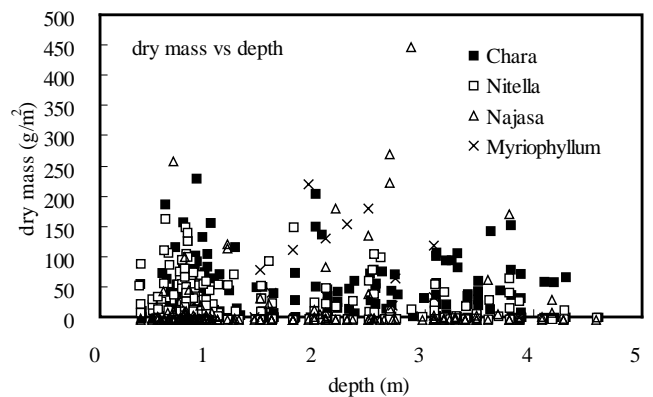


Fig.3 Relationship between drymass and water depth

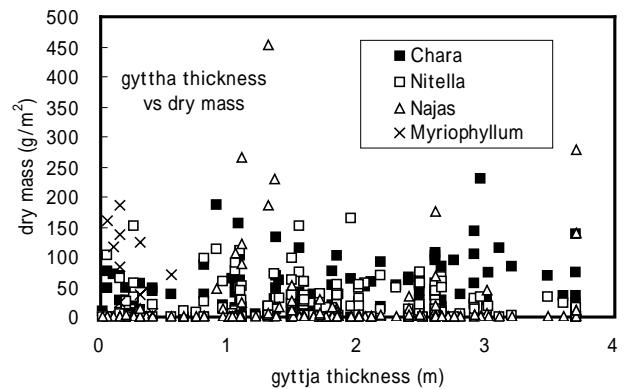


Fig.4 Relationship between dry mass and gyttja layer depth

### 3.6 植物間の種間競争

Photo 6は、イバラモがシャジクモ類の群落内に生えている状況を示したものである。シャジクモは厚さ30cm程度の厚さで群生し、湖底を覆い上方に向かって伸びるのは新しい芽が伸びているだけである。一方、イバラモはパッチ状に全方向に広がる。従って、シャジクモ群落の

内部にイバラモが生える場合には、ほとんどの場合、初期にはイバラモがシャジクモ群落の上に広がり、イバラモのバイオマスが多くなってくると徐々に水面に向かって広がっていく。そのため、イバラモのバイオマスが少ない間はシャジクモに対する影響は少ないと考えられるが、バイオマスが大きくなってくると少なからぬ影響を及ぼすと考えてよい。

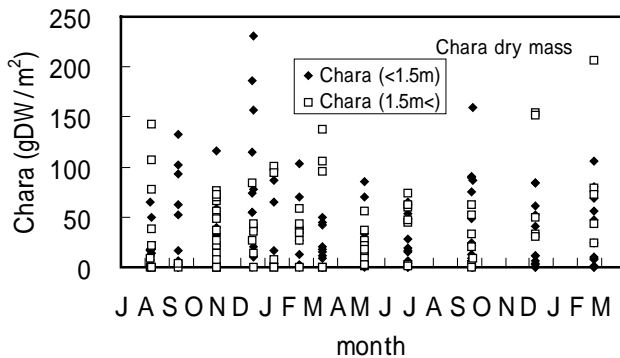


Fig.5(a) Seasonal variations of *Chara* drymass

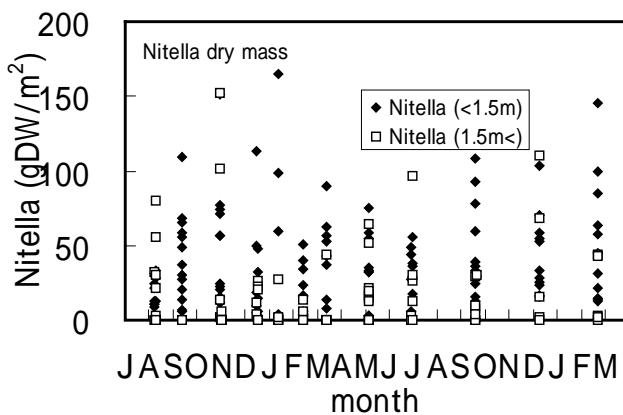


Fig.5(b) Seasonal variations of *Nitella*

Photo 7は、水面上からフサモを撮ったものである。フサモは水底から鉛直に伸び、水面に到達すると水面を覆う。そのため、フサモのバイオマスに関わらず、フサモの下にあるシャジクモには影響があると考えられる。

Fig.6 は、同一場所におけるシャジクモ類とフサモとが共存している場合の間の乾燥重量の典型的な関係を示す。フサモは春先の花をつける時期およびその直後にバイオマスが最大となるが、年間を通じて存在していた。

シャジクモ類のバイオマスは極めて場所的もしくは季

節的な変動が強く、バイオマスの値自体も極めて低い値から最大値まで変動する。しかし、最大値のみをみると、フサモの量が多い場所ではシャジクモ類の量が少なくなっており、明らかに負の相関がみられる。

Fig.7 に、3月、5月、7月に観測した、シャジクモ類とイバラモのバイオマスの量との関係を示す。これらは、1ケースを除いて水深2-3mの場所で観察されたものである。3月以前にはイバラモはほとんど存在せず、シャジクモ類のバイオマス量も多い。しかし、3月ごろよりイバラモは急激に生長を開始する。この場合、イバラモは大量のバイオマスを背景に、鉛直方向にも伸び、水柱の大部分を占める。

シャジクモ類とイバラモのバイオマスの関係をみると、イバラモのバイオマスが増加する5月を中心にシャジクモ類のバイオマスは減少している。6月に入ると、イバラモは生長を止め、バイオマスも徐々に減少を始める。それに応じて、シャジクモ類のバイオマスも増加に転じる。



Photo 6 *Najas marina* overlying chara



Photo 7 *Myriophyllum salsugineum* in water surface

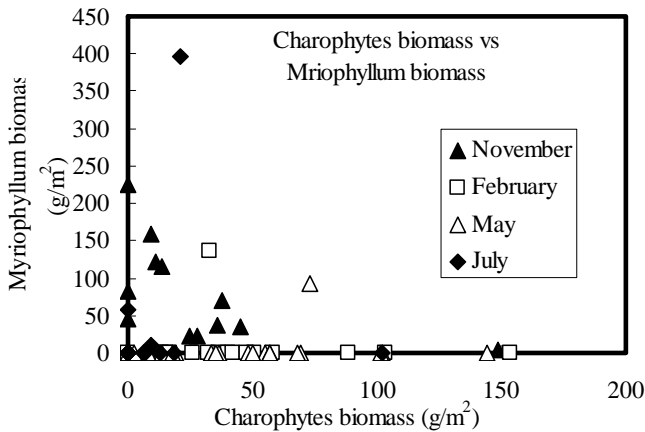


Fig. 6 Charophytes biomass v.s. Mriophyllum biomass

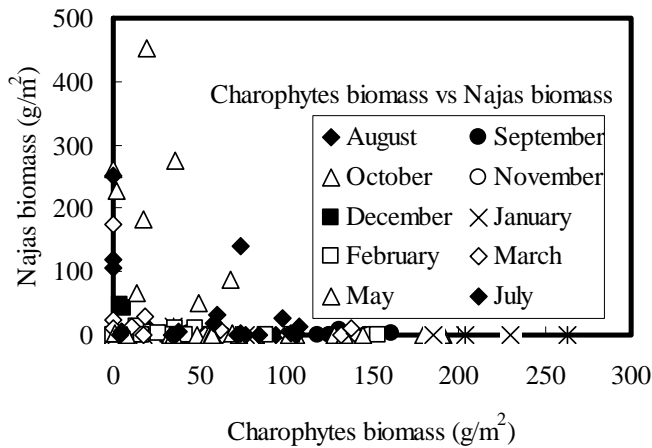


Fig. 7 Charophytes biomass v.s. Najas biomass

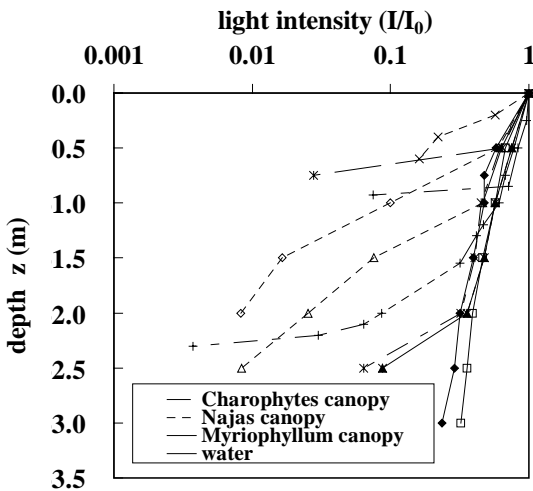


Fig. 8 Light intensity distribution within plant canopy

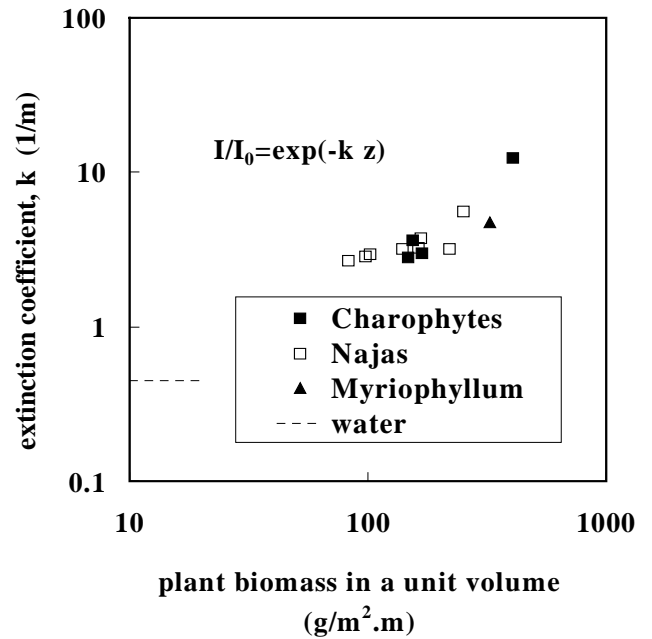


Fig. 9 Relationship between plant biomass and extinction coefficient

3.7 光強度の分布

Fig. 8 は、群落のキャノピー内およびキャノピー外で計測した光強度の分布である。その下に植物群落の有無に関わらず、水中での光強度は大きくは変わらない。このことは、1m以下の水域が広く存在するにもかかわらず、湖内が場所的に比較的一様に保たれていたことをしめしている。また、水中では、光強度はいずれも指数関数的に減少しており、水柱内の減衰がほぼ一定であったことを示しており、温度躍層がほとんど見られなかった状況と対応している。

水中での光強度の減少と比較すると、キャノピー内では急激に光強度が減少している。特に、シャジクモ群落内の光強度の減少率は極めて大きく、光強度は10cmの厚さで数100分の1にまで減少している。これはシャジクモが茎が細く複雑に絡み合うために、極めて密な群落を形成していることに起因している。水面から30 - 50cmの深さにまで群落を発達させるイバラモ内部では光強度の分布の測定が可能であった。この分布もほぼ指数関数的に減衰を示している。これは、イバラモが茎を比較的に一様に分布させることに起因している。

次に、Fig. 7 に得られたような光強度の分布形より、

Beer Lambert Law  $\frac{I}{I_0} = \exp(-kz)$

を仮定し、光の減衰係数 $k$ を求めた。ここで、 $I(z)$ は水深 $z$ での光強度、 $I_0$ は水面直下での光強度である。

Fig. 9 に、単位容積中に存在する植物の乾燥重量に対し、 $k$ 値を示す。多少のバラツキは存在するものの、乾燥重量の増加とともに、減衰率 $k$ も増加している。この値は陸上の植物と比較すると極端に大きい値である。この理由は、水生植物の場合、体内の90%が水分であり、陸上の植物と比較して極めて高いために、少ない乾燥重量でも光の減衰率が高くなる。

さて、ここで確認されたイバラモやフサモのバイオマスは200-300g/m<sup>3</sup>程度であった。この場合、Fig. 9より、 $k$ の値はほぼ2(1/m)程度になる。この場合、水深2mの場所では、水面での光強度の13%、水深3mでは5%になる。一方、水中での光の減衰率がほぼ一定値(=0.4(1/m))であった。これより、 $I/I_0 = 4 \sim 13\%$ 程度の場所は水深4.1m程度の深さの場所にあたり、ここでは、シャジクモのバイオマスはほぼゼロになっていたことから、これらの沈水植物の生育下では生長を抑えられていたと考えられる。

3.8 分解実験の結果

Fig.10 は、それぞれの植物のサンプルの残存する乾燥重量の時間変化を示したものである。これを、初期の重量に対して片対数表示したものをFig. 12に示す。セキショウモの葉で多少はずれるものの、ほぼ直線で表せる。

次に、これらに対し直線関係、

$$\frac{M(t)}{M_0} = \exp(-kt)$$

を仮定し、分解率 $k$ を求めた。ただし、 $M(t)$ は、 $t$ 日後の残存量、 $M_0$ は初期の乾燥重量、 $t$ は経過日数である。分解率およびこれを仮定した場合の50%分解に要する日数、90%分解に要する日数を示したものがTable 1である。イバラモやセキショウモは分解が速いのに対し、シャジクモ類の分解は極めて遅いことがわかる。これらの結果は、Bastardo(1979)の50%分解に要する日数、シャジクモ類82.6日、マツモ32.5日、フサモ22日、リュウノヒゲモ12.9日の傾向とも一致している。このように、シャジクモ類の分解には他の沈水植物と比較して時間がかかる。

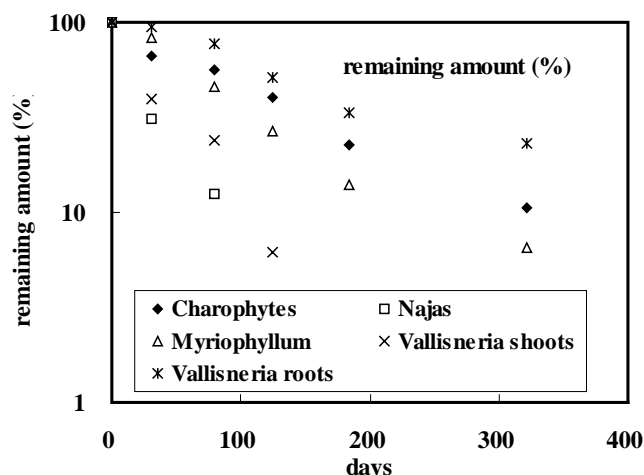


Fig.10 Remaining amount of plant

Table 1 Decomposition rate

	$k(1/day)$	50% 分解に 要する日数	90%分解に 要する日数
シャジクモ	0.0073	95	315
イバラモ	0.0032	21	69
フサモのなかま	0.0092	75	250
セキショウモ(葉)	0.0411	17	56
セキショウモ(根)	0.0049	142	470

3.9 湖内の栄養塩濃度変化および栄養塩循環の機構

湖水のTNおよびTPの濃度の年間の変化をFig.11およびFig.12に示す。TN、TP濃度ともに、初夏の植物の生長期に低く、冬に高くなる傾向が確認される。シャジクモおよびイバラモに含まれるTNおよびTPの量は、TNについては、シャジクモ類で平均2.5%、イバラモで2%、TPについては、シャジクモ類で0.1%、イバラモで0.11%とシャジクモ類とイバラモとの間に大きな差は認められず、また、陸上の植物と同程度の値となった。

3.10 シャジクモがリン濃度に与える影響

マイオール湖で採取されたシャジクモ内の含有カルシウム濃度は、21 mg/gDW(2004年1月)、35.3 mg/gDW(2004年3月)、23.6 mg/gDW(2004年9月)、20.3 mg/gDW(2004年12月)であった(Fig. 13)、一方で、マグネシウム濃



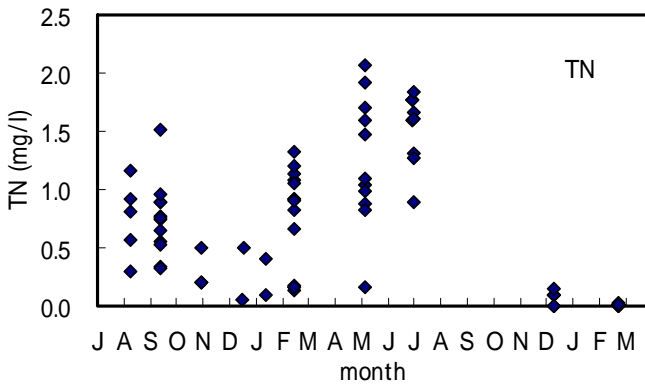


Fig. 11 Variatons of TN in Myall

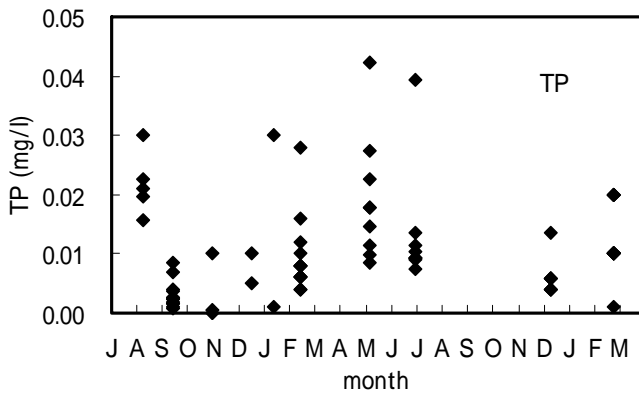


Fig. 12 Variations of TP in Myall

度の低い水で培養されたものについては、276.6 mg/gDWと高い値を示した。また、そのうちで、CaCO<sub>3</sub>の形態をとっているものの割合は、湖で採取されたものについては、それぞれ、33%（2004年1月）、43%（2004年3月）、32%（2004年9月）、30%（2004年12月）であったのに対し、マグネシウム濃度を抑えた水で培養したものについては97%と高く、シャジクモ自体も硬くもろくなっているのがみられた（Fig. 14）。

さらに、550 の強熱で失われた量の割合は、湖で採取されたサンプルについては、それぞれ、84.1%、79.8%、81.4%、83.1%と高い値を示すのに対し、低マグネシウム濃度で培養されたものについては、29.3%と高い値になった。

含有リン濃度TPは、湖で採取されたものについては、それぞれの月に採取されたサンプルに対し、0.85 mgP/gDW、0.49 mgP/gDW、0.56 mgP/gDW、0.48 mg/gDW

であったのに対し、低マグネシウム濃度で培養されたものでは0.92 mgP/gDWと多少高くなっていた。さらに、強熱後の残留物中のTP含有濃度は、採取サンプルのもので、1 mgP/gAFDW、0.62 mgP/gAFDW、0.69 mgP/gAFDW、0.58 mgP/gAFDW程度であるのに対し、低マグネシウム濃度で培養されたものについては、3.16 mgP/gAFDWと高くなった（Fig. 15）。

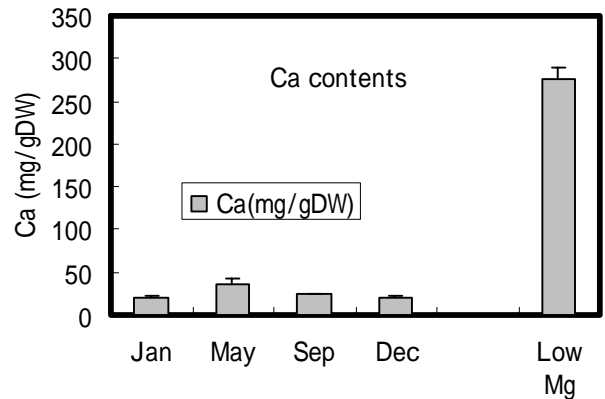


Fig. 13 Calcium content in Chara

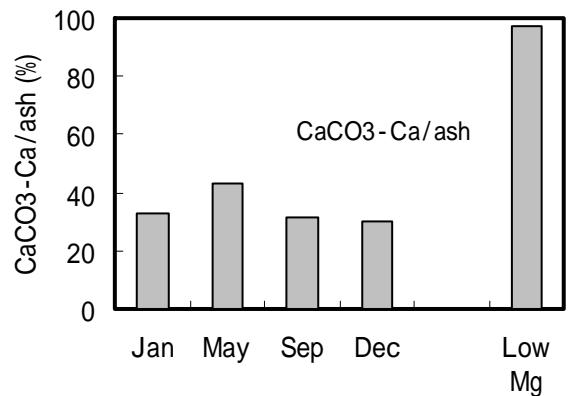


Fig. 14 CaCO<sub>3</sub> per ash

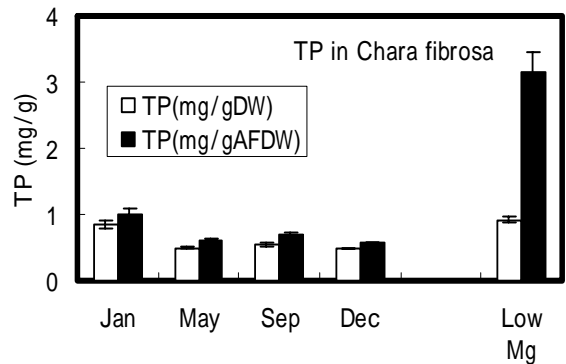


Fig. 15 Phosphorus content in dry and ash free Chara

## 4. 考察

### 4.1 シャジクモの生態的特性

#### (1) 植物種同士の競争関係

この湖におけるシャジクモ類、イバラモ、フサモの生育場所には際立った差が存在していた。シャジクモ類、イバラモはどちらかといえばgyttjaの堆積した場所に生育していたが、フサモは岩の露出した場所に限られていた。この湖卓越風をみると、夏には南西、冬には北風が卓越し、強い湖を発生させていることが確認された。gyttja自体は二テラによって生成される粘液のために極めて粘性が高く、一旦堆積したgyttjaは再浮上することはほとんど認められなかったが、シャジクモ類の枯死の過程で大量のデトリタスが浮遊しているのが確認された。風の穏やかな湾ではこうした浮遊物質も徐々に沈降、堆積すると考えられるが、流れの強い岬周辺では流され、堆積しないと考えられる。こうしたことから、岩の露出した湖底が残されたと考えられる。

シャジクモ類がgyttja上に確認されることが多かった理由は、シャジクモ類がgyttja上に生育を始めたというよりも、シャジクモ群落が発達した場所に徐々にgyttja層が形成されていると考えられる。湖岸においても、小規模なシャジクモ群落の下にはほぼ常に5-10cm程度のgyttja層が形成されており、また、室内実験においても、枯死したシャジクモが1ヶ月程度の間にはgyttjaとほぼ同様な性状を備えた底質に変化していたことからこうした過程が確認できた。

以上のことより、シャジクモ類、イバラモ、フサモの間に構築された競争関係は以下のようなものであると考えられる。

まず、流れの速い場所では、gyttjaが堆積しにくい。そのため、根が弱く、体の壊れやすいイバラモは生育できない。しかし、一方では、十分に根を張る場所があるためにフサモは生育可能である。フサモは光環境を悪化させるため、シャジクモ類は生え難くバイオマスは減少する。そのため、gyttjaの堆積はさらに遅れる。

一方、流れのない穏やかな場所では、シャジクモによってgyttjaが生産され堆積する。そのため、フサモは生え難い。イバラモにとっては極めて生育しやすい環境では

あるが、季節性の高いイバラモは異常に繁茂する5月前後を除けばバイオマスの量が少なく、シャジクモの生長を押し止めるほどにはならない。そのため、イバラモが生える場所でも通常はシャジクモが卓越する。ところが、5月前後には、イバラモが水面付近にまで達する程に生長する。そのため、光環境が悪化、イバラモ群落の下ではシャジクモの量は減少する。

さて、一方では、シャジクモによって形成されるgyttja層は、極めて嫌気性が強く、また、柔らかいことから、他の沈水植物は浸入し難く、シャジクモの群落が維持されると考えられる。

#### (2) シャジクモと深度との関係

水深が特に1m程度より浅い場所では、年間を通じて、シャジクモ群落の表面部分は老化もしくは枯死したものに覆われ、その間から新しい芽が伸びてきているのが観察された。一方では、深い場所では、老化・枯死したものの割合は極めて少なかった。

2005年2月以降、Corrigans Bay西部に藍藻が発生し、シャジクモの表面を完全に覆ったにもかかわらず、内部のシャジクモは生きており、5月には新しい芽をだしていた。

Fig. 17 に示される、紫外線強度の分布をみると、紫外線の水深に対する減衰率は $KU = 0.024 (1/cm)$ 程度となることから、水深50cmおよび1mでの紫外線強度は水面の値のそれぞれ、30%、10%程度となり、シャジクモにとって必ずしも良好な生育環境とはいえない。

これらのことを総合すると、水深の浅い場所で、シャジクモが常に老化した状態にあった原因の一つの仮説として、シャジクモにとって、この深度では紫外線強度が強すぎるために、群落の表層が老化、枯死していることが考えられる。しかし、一方では、シャジクモ層内に1cm程度入ると光強度は90%程度に減少することが示され (Fig. 7)、老化・枯死したデトリタスにより紫外線強度を低下させ、下部の新しく生長する芽を保護していることも考えられる。

浅い場所において、シャジクモ群落が常に老化・枯死していた原因としてもう一つの仮説は以下のようなものである。

水深が2m以上ある場所ではシャジクモのシュート長さ

は50-80cm程度あり、そのうちの上部1/4程度が新しい芽で構成されていた。これは、Andrews et al.(1984)らによるシャジクモの一種 *Chara hispida* で観察されたものに一致する。一方、1m 以下の場所のものは30cm 以下の長さで、新しい芽もほとんど全体が新しい芽で構成されていた。卵胞子の密度も浅いものの方が高いことも確認された。これらのことは、深い場所では栄養繁殖が卓越し、さらに、浅い場所では有性繁殖が卓越していることを示しているといえる。Casanova & Brook(1996) は、シャジクモ類の室内実験より、多くの種で世代交代の期間を30-40日程度と報告している。しかし、深い場所で確認された80cm程度のシュートと100 gDW/m<sup>2</sup> 程度の植物量が30-40日程度の間で生長したとは考えにくい。

以上のことを考え合わせると、浅い場所では、世代交代の期間が短く、しかも、デトリタスの粘性が高いことから枯死したシュートが大量の残されるのに対し、深い場所では世代交代の期間が長いために、シュート長も長くなり、かつ、枯死しているものの割合も少なかったと考えられる。

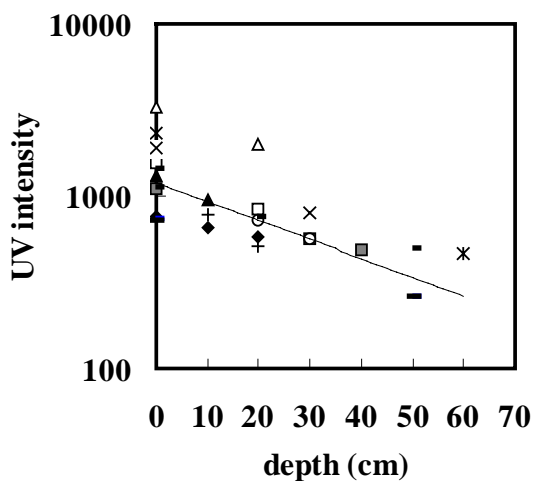


Fig. 13 UV intensity distribution

#### 4.2 栄養塩循環への影響

密生したシャジクモ群落は様々な形で栄養塩の吸収源となる。

まず、一つ目は他の植物と同様、水中の栄養塩を吸収・蓄積する効果である。一般に沈水植物は土壌と同時に水

中から栄養塩を吸収するといわれているが、この割合は、それぞれに存在する利用可能な栄養塩濃度と水中部と地下部の比に依存する。シャジクモの場合、他の沈水植物と比較して、根が極めて細くかつ量的にも少ないことから、水中からの吸収が多いと考えられる (Carignan, 1982; Kufel and Kufel, 2002)。

栄養塩の最大吸収量はシャジクモの生産量や最大バイオマス量、植物体内の栄養塩濃度に依存するが、栄養塩収支については、越冬の可能性や分解速度に依存する。シャジクモの植物量は50-1000 g DW/m<sup>2</sup>程度と他の沈水植物と比較して大きく、また、分解速度が遅いことから、この効果は大きい。

二つ目は、シャジクモは湖底に密生することから、浮遊粒子の沈降を促進させ、また、再浮上を抑制する。さらに、シャジクモによって生成するgyttjaはさらにこの効果を増大させると考えられる。

三番目の効果は、シャジクモは還元性の高いgyttja層を形成し、さらに、その層内に酸素を供給する。そのために、硝化脱窒素効果によって、窒素を系外に放出することが可能である。

最後に、シャジクモは通常弱アルカリ性の硬水を好んで発生し、他の維管束植物と比較してHCO<sub>3</sub><sup>-</sup>イオンの利用度が高い。そのため、HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>イオンすることから、炭酸カルシウムとしてカルシウム分を固定もしくは沈殿させる。また、その際に、炭酸カルシウムと結合したリン酸も同時に固定、沈殿する。

##### (1) 水質の安定化に対するgyttjaの役割

特に、フラスコモによって生成されたgyttjaの場合、水深40cmの場所に堆積した場合においても、強風によって再浮上することは全く確認されなかった。浅い水深の場合シャジクモ群落が常に湖底を覆っているということはないため、これがシャジクモの繁茂によって風による擾乱が抑えられたというわけではない。一方、フラスコモの分解によって生成したシャジクモは極めて粘性が高く、風によって誘導される程度の流れでは、底質表面がせん断剥離する現象は確認されなかった。さらに、波浪を受ける砂質の場所においても、リップルな谷部に堆積したgyttjaは移動することはなく、ここを起点にNitellaの生長

がみられた。高い粘性がgyttjaの再浮上や移動が抑制されたものと考えられる。

シャジクモに起因するgyttjaと比較すると、イバラモが分解されて生成したgyttjaには粘性が認められない。そのため、イバラモの大増殖後、バイオマスは極めて大きかったにも関わらず、新しく堆積したgyttjaはほとんど確認されなかった。

このように、フラスコモが枯死後に生成されるgyttjaは、高い粘性のために底質の再浮上を抑制する。そのため、シャジクモ群落が湖底を覆っていない状態でもgyttjaの層が存在しているだけで、gyttja層内に蓄積した栄養塩類が水中に再帰することは避けられ、底質が再浮上によって透明度が低下することも回避できる。また、底質表面での攪乱が抑制されることから、シャジクモの卵胞子の発芽を助長、群落を発達させることに寄与していると考えられる。

#### (2) シャジクモによるカルシウムの吸収がリンの固定に与える影響

マイオール湖のサンプルでは、含有カルシウム濃度は2-3%と通常の植物に含まれる量と大きな差がみられなかった。しかし、一方で、マグネシウム濃度を抑えた水で培養したものについては、27%と極めて高い値となった。シャジクモによるカルシウムを沈着する能力が高いことは従来数多く報告されており、(Hutchinson, 1975; Klinkowska, 1994)、今回測定された値が際立って大きい値というわけではない。このほとんどはCaCO<sub>3</sub>の形態で含有されていたと考えられる。

一方で、これに伴った含有リン濃度も高い値となった。炭酸カルシウムと結合したリンと考えられ、植物にとって利用できない状態にあると考えられる。

#### (3) シャジクモを介した栄養塩循環量

Vermeer et al.(2003)によると、シャジクモの窒素の吸収特性として、硝酸イオンよりもアンモニウムイオンを優先させ、また、水中部よりも根によってより多くの窒素源を吸収することが報告されている。そのため、極めて貧酸素な状態にあるgyttja上に生えている場合には、大半の窒素源は水中よりも土壌中から吸収されていることが考

えられる。しかし、栄養塩は、吸収によって低濃度になった土壌中に、水中から徐々に拡散によって輸送されることを考えれば、こうした機構下にあっても、栄養塩除去の効果を期待することは可能である。

さて、シャジクモによる栄養塩の蓄積量については、27.5 gN/m<sup>2</sup>、2.8 gP/m<sup>2</sup> (Boyd, 1967)、4.0-12.9 gN/m<sup>2</sup>、0.5-1.7 gP/m<sup>2</sup> (Pereya-Ramos, 1981)、6.5 gN/m<sup>2</sup>、0.4 gP/m<sup>2</sup> (Blindow, 1992)、3.5 gN/m<sup>2</sup>、0.3 gP/m<sup>2</sup> (C.tomentosa, Krolkowska, 1997)などの報告がある。今回の観測では、最大7 gN/m<sup>2</sup>、0.3 mgP/m<sup>2</sup>の値が得られ、ほぼこれまで報告された値の範囲にあった。

シャジクモのバイオマスは、夏季(12月-2月)に大きく、冬季(7月-9月)に小さくなることが確認される。一方、TNおよびTP濃度は、夏季に低く、冬季に高くなっている。マイオール湖の流域面積は水面の3倍程度しかないことを考えると、湖内の栄養塩濃度の変動は植物群落の吸収、枯死後の回帰に依存していることが考えられる。湖内のシャジクモの乾燥重量の分布より、夏季の全バイオマス量は、2600 tonDWとなる。これに植物体内のTNおよびTPの含有量をかけると、夏季にシャジクモに含まれていたTNおよびTPはそれぞれ、53 ton、2.1 tonとなる。これが水中にすべて回帰するとそれぞれ0.27 mgN/l および0.011 mgP/lの濃度上昇に相当する。これは、12月と7月の間の湖内の栄養塩濃度の約1/4にあたる。

#### (4) 湖沼の管理に向けた示唆

以上のように、シャジクモ類は湖沼の水質の安定化に大きく貢献することがわかる。わが国の湖沼の場合、マイオール湖やヨーロッパの湖沼と比較してシャジクモの量は少なく、大量のシャジクモが常に湖底全体を覆うことは少ない。しかし、シャジクモが分解した後生成するgyttjaは粘性が高く、底質表面を安定に維持する。他の沈水植物と共存した状態にあってもこの性質はかわらない。gyttjaが厚く堆積するには長い期間が必要であるが、水槽による実験では、10 cm x 10 cmの広さの水槽に1握りのシャジクモが生育しているだけで、1年程度の間数mmのgyttja層が形成された。また、湖岸の砂質湖底のリップルの谷部に堆積したgyttjaは1cm以下の厚さにもかかわらず、移動することはなく、安定に存在していた。このような

ことから、gyttjaは極めて安定で堆積しやすいと考えられる。こうしたことを考え合わせると、まずは、シャジクモ群落を発達させ、それに伴ってgyttja層を発達させることが必要と考えられる。

また、シャジクモは大量の炭酸カルシウムを生成、それに伴って植物に利用可能な活性なリン酸を固定する。

さらには、生産量も多く、分解速度も遅いことから、シャジクモ体内にも大量の栄養塩が蓄積される。

マイオール湖では大量のgyttjaが堆積することで、沈水植物の多様性が極めて低い状態にあった。しかし、わが国の湖沼の場合こうした状況はあまり確認されない。その理由として、マイオール湖の場合、長期間シャジクモ群落が存在し続けたために、gyttja層が厚くなりすぎたこと、また、わが国の湖沼の場合、湖岸が急でこうした泥が堆積し難いことなどが考えられる。いずれにしても、シャジクモ群落が発達して、沈水植物の多様性が減少することは稀な現象と考えられ、湖沼管理でシャジクモ群落を発達させても、それによって他の沈水植物がなくなるとは考え難い。

最近、河川水を導入するなど、様々な人工的な措置で水質の改善が図られている。こうした場所ではシャジクモの復活が見られている場所も少なくない。ところが、一方では、高い維持費のために、できるだけ運用を低く抑えたいという要望も多い。しかし、こうした場合においても、持続可能な状態にするには、少なくとも十分な群落が発達し、透明度の高い状態で水質が維持される段階に至るまでは継続する必要がある。

#### 参考文献

- 1) 川村多實二原著, 上野益三編集, 日本淡水生物学, 北隆館, 106-112, 1986.
- 2) 宝月欣二, 湖沼生物の生態学, 富栄養化と人の生活にふれて, 共立出版, 1998.
- 3) Agami, M., Beer, S., and Waisel, Y., Growth and photosynthesis of *Najas marina* L. as affected by light intensity. *Aquatic Botany*, 9, 285-289, 1980.
- 4) Agami, M., and Y. Waisel, Germination of *Najas marina* L., *Aquatic Botany*, 19, 37-44, 1984.
- 5) Agami, M., S.Beer, and Y.Waisel, Seasonal variation in the growth capacity of *Najas marina* L. as a function of various water depth at the Yarkon Spring, Israel. *Aquatic Botany*, 19, 45-51, 1984.
- 6) Andrews, M., Davidson, I.R., Andrews, M.E., and Raven, J.A., Growth of *Chara hispida*.1. Apical growth and basal decay. *Journal of Ecology*, 72, 873-884, 1984.
- 7) Bastardo, H., Laboratory studies on decomposition of littoral plants Pol. Arch. *Hydrobiol.*, 26, 267-299, 1979.
- 8) Beltman, B., and C. Allegrini, Restoration of lost aquatic plant communities: new habitats for *Chara*. *Netherland Journal of Aquatic Ecology*, 30, 331-337, 1997.
- 9) Brunberg, A.-K. and P. Blomqvist, Post-glacial, land-rise induced formation and development of lakes in the Forsmark Area, central Sweden. Swedish Nuclear Fuel and Waste Management Co. Technical Report SKB-TR-00-02, Stockholm, Sweden, 2000.
- 10) Blindow, I., Decline of charophytes during eutrophication: comparison with angiosperms. *Freshwater Biology*, 28, 9-14, 1992.
- 11) Borowitzka, M.A., Mechanisms in algal calcification, in *Progress in Phycological Research*, 1, Round, F.E. and Chapman, C.H., Eds, Elsevier/North Holland Biomedical Press, Amsterdam, New York, 137, 1982.
- 12) Boyd, C.E., Some aspects of aquatic plant ecology. In *Proceedings of the reservoir Fishery Resources Symposium*. University of Georgia Press Athens, GA, 114-129, 1967.
- 13) Carignan, R., and Kalff, J., Phosphorus source for aquatic weeds: water or sediments? *Science*, 207, 987-989, 1980.
- 14) Carignan, R., An empirical model to estimate the relative importance of roots in phosphorus uptake by aquatic macrophytes, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 39, 243-247, 1982.
- 15) Casanova, M.T., *Charophytes, Waterplants*, 4th ed. Ed by G.R.Sainty and S.W.L. Jacobs, Sainty and Associates Pty Ltd., Potts Point, 2003.
- 16) Casanova, M.T. and M.A. Brock, Life histories of charophytes from permanent and temporary wetlands in

- eastern Australia, Australian Journal of Botany, 47, 383-397, 1999.
- 17) Fernandez-Alaez, M., C. Fernandez-Alaez, C., and S. Rodriguez, Seasonal changes in biomass of charophytes in shallow lakes in the northwest of Spain, Aquatic Botany, 72, 335-348, 2002.
- 18) Forsberg, C., Phosphorus, a maximum factor in the growth of Characeae. Nature, 201, 517-518, 1967.
- 19) Forsberg, C., Environmental conditions of Swedish charophytes. Symp.Bot. Ups. 18:4. Uppsala University, Uppsala, Sweden, 1965.
- 20) Garcia, A., Taxonomy and ecology of Charophytes, 3rd Australian Algal Workshop, Brisbane, 2001.
- 21) Hutchinson, G.E., A treatise on limnology, Vol.III. Limnological Botany. Wiley, New York, 660p., 1975.
- 22) Kairesalo, T., Jonsson, G. St., Gunnarson, K., Lindegaard, C., and P.M. Jonsson, Metabolism and community dynamics within *Nitella opaca* (Charophyceae) beds in Thingvallavatn, Oikos, 64, 241-256, 1992.
- 23) Kaufel, L., and I. Kaufel, *Chara* beds acting as nutrient sinks in shallow lakes- a review, Aquatic Botany, 72, 249-260, 2002.
- 24) Kufel, L., and T. Ozimek, Can *Chara* control phosphorus cycling in Lake Luknajo (Poland)? Hydrobiologia, 275/276, 277-283, 1994.
- 25) Krolikowska, J., Eutrophication process in a shallow, macrophyte-dominated lake-species differentiation, biomass and the distribution of submerged macrophytes in Lake Luknajo (Poland), Hydrobiologia, 342/343, 411-416, 1997.
- 26) Lijklema, L., Nutrient dynamics in shallow lakes: effects of changes in loading and role of sediment-water interactions, hydrobiologia, 275/276, 335-348, 1994.
- 27) Pereya-Ramos, E., The ecological role of Characeae in the lake littoral, Ekol. Pol., 29, 167-209, 1981.
- 28) Parsons, T.R., M. Takahashi, and B. Hargrave. Biological Oceanographic Processes, 2<sup>nd</sup> Edition. Pergamon Press. 323 pp.
- 29) Sand-Jensen, K., Distribution and quantitative development of aquatic macrophytes in relation to sediment characteristics in oligotrophic Lake Kalgaard, Denmark, Freshwater Biology, 9, 1-11, 1979.
- 30) Scheffer, M., Ecology of Shallow Lakes, Chapman & Hall, London, 1998.
- 31) Schwarz, A.-M., and I. Hawes, Effects of changing water clarity on characean biomass and species composition in a large oligotrophic lake, Aquatic Botany, 56, 169-181, 1997.
- 32) Schwars, A.-M., M. de Winton, and I. Hawes, Species-specific depth zonation in New Zealand charophytes as a function of light availability, Aquatic Botany, 72, 209-217, 2002.
- 33) Simons, J., M. Ohm, R. Daalder, P. Boers, W. Rip, Restoration of Botshol (The Netherlands) by reduction of external nutrient load: recovery of a characean community dominated by *Chara connivens*. Hydrobiologia, 275/276, 243-253, 1994.
- 34) Squires, M.M. and L.F.W. Lesack, The relation between sediment nutrient content and macrophyte biomass and community structure along a water transparency gradient among lakes of the Mackenzie Delta, Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Science, 60, 333-343, 2003.
- 35) Van den Berg, M.S., H. Coops, J. Simons, and A. de Keizer, Competition between *Chara aspera* and *Potamogeton pectinatus* as a function of temperature and light, Aquatic Botany, 60, 241-250, 1998.
- 36) Van den Berg, M.S., H. Coops, J. Simons, and Jorn Pilton, A comparative study of the use of inorganic carbon resources by *Chara aspera* and *Potamogeton pectinatus*, Aquatic Botany, 72, 219-233, 2002.
- 37) Vermeer, C.P., Escher, M., Portielje, R., and De Klein, J.J.M., Nitrogen uptake and translocation by *Chara*, Aquatic Botany, 76, 245-258, 2003.
- 38) Waisel, Y., and M. Agami, Are roots essential for normal growth of *Najas marina* L.?, Proceedings of International Symposium on Aquatic Macrophytes, Nijmegen, the Netherlands, 287-291, 1983.