

博 士 論 文

異なる時空間スケールにおける
河川の水生植物群落の成立機構

平成 26 年 3 月

高知大学大学院総合人間自然科学研究科
黒潮圏総合科学専攻
山ノ内 崇志

目次

第 1 章 序論	1
第 2 章 高知県中部流水域における水生植物の分布と環境要因との関連性	6
第 3 章 水質および河川改修履歴とコウホネ属植物個体群の分布との関連性 ー高知市神田川における事例ー	21
第 4 章 日本産水生植物 83 分類群の光合成炭素源	33
第 5 章 高知県中部におけるナガエミクリ群落の組成，成立環境および分布	43
第 6 章 高知県中部の小河川における水生植物群落の動態と変遷 ー4 年間の継続調査からー	54
第 7 章 中筋川における河川地形と水生植物の分布との対応	67
第 8 章 河川の水生植物群落の成立機構ー時空間スケールの違いに着目してー	77
謝辞	87
引用文献	88

第 1 章 序論

水生植物は、陸水生生態系の重要な構成要素であり、流れの改変 (Franklin et al. 2008), 群落内への堆積の促進 (Haslum 1978), 多様な作用を通じての水質への影響 (Brix 1997) など、物理化学的な影響のみならず、餌資源や生息場所の提供など他の生物との相互作用を通じ、生態系エンジニアとして強い影響力を示す (Carpenter and Lodge 1986; Biggs 1996; Cavalli et al. 2012). また、過繁茂による水路の通水阻害、資源としての利用、生態系サービスの提供などを通じて人間社会に対しても影響する (Barko et al. 1986). 水生植物は生態系の中で重要な役割を担っているため、その減少や絶滅、過剰な増殖は、陸水生生態系の多様性の低下、水資源や漁獲物などの利用価値の低下、水草利用の文化の喪失など、様々な問題を引き起こす (Brönmark and Hansson 2007; 西廣 2012).

ヨーロッパでは、過去 100 年間に河川の水生植物の多様性が減少したことが報告されている (Riis and Sand-Jensen 2001). 日本においても水生植物の減少傾向は顕著であり、2000 年の環境省版 RDB では沈水植物の 59.7%, 浮葉植物の 51.5%, 抽水植物の 27.5% が絶滅危惧種とされている (角野 2002b). 一方で、水生植物は強い栄養繁殖能力を持つものが多く、しばしば本来の生育地外に帰化し、様々な問題を引き起こす (Cook 1985; Nichols and Shaw 1986; Strayer 2010). 日本においても、外来水生植物が生態系および社会経済に与える影響は大きく (Kadono 2004), 特定外来生物による生態系に係る被害の防止に関する法律で指定された植物 12 種のうち、8 種が水生または湿生植物である (環境省ホームページ <http://www.env.go.jp/nature/intro/outline/list/#sho>). 水生植物の管理に関する研究では、かつては過繁茂による水路閉塞や航行阻害への対処などが中心的な問題であり、魚類保護やレクリエーションなどの生態系サービスへの注目は少なかった (Barko et al. 1986). しかし、1990 年代以降には生物多様性の重要性が認識されるようになり、生態系における水生植物の多面的な機能が注目されるようになってきた (たとえば Biggs 1996; Bornette and Pujalon 2011). 種の分布および生物群集の形成を規定する要因を知することは、生態学の重要なテーマの一つであり (平尾ほか 2005), 上記の問題を解決するにあたり不可欠な基礎的情報である (Barko et al. 1986; Biggs 1996; Mackey et al. 2003; Riis and Biggs 2003; Bornette and Pujalon 2011). Haslum (1978) はその著書の序文で、湖沼での水生植物の研究は盛んなのに対し、河川での研究は相対的に少ないことを述べている. その後の研究で、流水域での水生植物群落の発達を規定する要因については急速に知見が蓄積されつつあるが (Biggs 1996), 群落の成立機構については基本的なことも十分な説明ができない状態にある (Riis and Biggs 2003).

水生植物の種または群落の分布は、非常に多数の物理化学的要因に影響されることが指摘されている (Barko et al. 1986; Lacoul and Freedman 2006; Bornette and Puijalon 2011). 光は、水生植物の分布や生産性に影響する最も重要な要因である. 湖沼では水深や透明度が大きく影響するが (Barko et al. 1986), 全体に狭く水深が浅い河川では、周辺植生による光条件の制限が指摘されてきた (Madsen and Adams 1989; Khedr and El-Demerdash 1997). 水質については、pH とアルカリ度のほか、各種栄養塩が水生植物の分布に影響する要因として、また、底質については、粒径組成や栄養塩の含有量、酸化還元電位などが取り上げられる (Barko et al. 1986; Bornette and Puijalon 2011). 水の流れは、後述するように強すぎる流れが植物体を破壊する一方で、光合成や栄養塩の吸収における促進、種間競争の変化など様々な影響をもたらす (Franklin et al. 2008). 種間競争もまた、水生植物の分布を規定する要因の一つである (Haslum 1978; Lacoul and Freedman 2006). 現実的には、これら複数の要因が同時に作用すると考えられるため、多数の環境要因のセットを用いた解析が行われることが多い (たとえば Khedr and El-Demerdash 1997; Riis et al. 2000; Mackay et al. 2003; Baattrup-Pedersen et al. 2003; Kuhar et al. 2007; Demars and Edwards 2009). しかしながら、これらの研究では、種組成に影響する重要な要因が事例ごとに異なるなど、結果の不一致がしばしば見られる. 上記の事例では、最も重要な要因として、Khedr and El-Demerdash (1997) は周辺植生による被陰と川幅を、Riis et al. (2000) はアルカリ度と河川規模を、Kuhar et al. (2007) は河辺植生を、Mackay et al. (2003) は流量の特性、底質の粒径組成、窒素およびリン濃度を、Baattrup-Pedersen et al. (2003) は刈取り管理を挙げている. また、Demars and Edwards (2009) は、非常に多くの要因が影響し、しかも対象とした地域によって重要な要素が異なることを述べている. 河川の研究では、説明変数として用いられる環境要因が互いに強い共相関を示すことや、得られた結果が偶然の要素を含んでいる可能性などが指摘されており (Wiegand 1984; Riis et al. 2000; Mackay et al. 2003; Demars and Edwards 2009), 検出された相関関係にどのような意味があるのか、判断することは難しい.

物理化学的な要因と並んで、増水攪乱もまた、河川において水生植物に強い影響を及ぼす要因として古くから指摘されてきた (Haslum 1978). 増水攪乱は間欠的な出来事であり、そのタイミング (Barrat-Segretain and Amoros 1995; Barrat-Segretain and Bornette 2000) や頻度 (Barrat-Segretain and Amoros 1996; Bornette and Amoros 1996) は水生植物の組成に強く影響する. Biggs (1996) は、河川の水生植物群落を動的なものとして捉え、水理学的ハビタット概念モデルを提唱した. 水理学的ハビタット概念モデルでは、生物量の増加を規定する「資源」とその一部または全部を喪失させる「攪乱」を軸としている. 資源軸は主として温度、光、養分からなり、攪乱軸は時間的な水理学的特性、空間的

な水理学的特性、および植食者からなる。ある生育地の種組成および生物量は、資源と攪乱のバランスの上に成り立つ。Riis and Biggs (2003) は、この概念モデルの検証を行い、増水攪乱の頻度がきわめて高い立地では水生維管束植物の群落は発達できず、また、群落が発達する領域においても、相対的に攪乱頻度が高い場合には再侵入の能力が高いと考えられる種が優占することなどを報告し、安定状態が続いた場合には環境条件に応じて優占種が決定する可能性も示唆した。これに関連して散布距離および定着する環境の傾向 (Riis and Sand-Jensen 2006)、散布体の量に対する定着率 (Riis 2008)、群落の発達に増水攪乱がもたらす影響 (Riis et al. 2004) などが明らかにされつつあるが、検証例は限られている。さらに、河川の水生植物群落の動態を複数年以上にわたり連続して追跡した研究例はきわめて少なく、Ham et al. (1981, 1982)、Wilby et al. (1998)、Flynn et al. (2002) などの研究があるのみで、水生植物群落における各構成種の年変動、季節変動、定着、生長様式などの基礎的な知見は不足している。環境要因との関連性の研究においても、攪乱の規模や頻度に代わる変数として流量の変動や流速が取り扱われているが、これらは立地環境の特性として扱われており、群落を動的なものとして捉えているわけではないようである。

水生植物の分布を地域スケールで見た場合、集水域の単位が群落の組成に影響することは繰り返し指摘されてきた (Wiegand 1984; Wiegand and Kadono 1988; Paal et al. 2007; Demars and Edwards 2009)。様々な証拠から、水鳥による水系を超えた水生植物の種子の散布は、必ずしもまれな現象ではないことが指摘されている (Figuerola and Green 2002, Santamaris 2002)。しかし、特に沈水植物では一般的な傾向として栄養繁殖が卓越しており (Barrat-Segretain 1996a)、そのような繁殖特性を持つ分類群は、河川のある場所に散布体が供給されるかどうかは上流の種プールの存在に影響されることが知られている (Boedeltje et al. 2003)。また、Riis and Sand-Jensen (2006) は、小河川でのシュート断片の流下実験から、散布されたシュートの多くは 100 m 以内の短距離で定着するが、シュート断片の生産量と河川環境によっては、非常に遠くまで運ばれる可能性を指摘している。このように、一般に流水による上流から下流方向への散布は、河川間や上流方向への移動よりも頻繁に起こりうると考えられ、そのような散布頻度の違いが集水域間の種組成の差につながると予想される。Wiegand (1984) は、水系間における潜在的な種組成の違いは、異なる立地環境にもかかわらず同一の群落が成立する可能性、あるいは同一の立地環境にもかかわらず、異なる河川間で異なる群落が成立する可能性をもたらすことを指摘した。そのため、限られた集水域のみで得られた水生植物に関する調査結果は、他の河川の水生植物群落の状況を説明する上では有効ではないかもしれないという。この見方は、重要であるにもかかわらずしばしば無視されてきた (Bernez et al. 2004)。水生植物の潜在的な種組成が集水域間、あるいは流域間で異なるということは、環境要因や群落の動態とと

もにきわめて重要な問題である。

環境要因、動態、水系間の種組成の違いという 3 つの視点は、互いに相補的なものであると考えられる。これらの研究が観測の対象としているのは、おそらくそれぞれ異なる時間的および空間的スケールで起こる事象を、異なる切り取り方をしているものであると思われる。野外研究を行う場合、現象をどのような時空間スケールで切り取るかは重要な問題であるが（中村 1989）、水生植物群落の成立機構については、特に時間スケールについて問題とした研究は見当たらない。また、河川間の移動を考慮する場合、それらはメタ個体群、あるいはメタ群集として捉えることが可能かもしれない。本研究の目的は、環境要因からの視点と、動的な存在として捉える視点を統合する糸口をつかみ、河川の水生植物群落の分布および成立機構の理解に向けての枠組みを作り上げることである。第 2 章以下の 7 つの章で、これらを統合する糸口として、環境要因との相関関係、生態的特性による環境要因との相関関係の意味づけ、群落の動態の認識について研究した結果を報告し、議論を進める。

第 2 章 高知県中部流水域における水生植物の分布と環境要因との関連性

水生植物の分布と環境要因との関連性を検討する。これにより、さまざまな環境傾度に対して水生植物の種が示す基本ニッチが非常に幅広く、しかも種間で大きく重複することを示す。また、多くの水生植物の分布と諸環境要因との相関関係が検出されにくく、加えて、河川間の分布の偏りが存在するために、得られた相関関係が水生植物の分布と環境要因との因果関係を示しているものなのか不明であることを確認する。

第 3 章 水質および河川改修履歴とコウホネ属植物個体群の分布との関連性—高知市神田川における事例—

第 1 章において、水生植物の分布と相関が見られた要因として pH があったが、それによって分布息が制限される分類群としてコウホネ属植物に着目し、上流から下流までの流程の中でその対応関係を確認する。また、pH が分布の制限となる理由を光合成炭素源の有効性と結びつけ、それに関連して CO₂ の飽和状態を確認した結果を報告する。さらに、環境条件以外の要因として、河川の改修履歴について検討を行う。

第 4 章 日本産水生植物 82 分類群の光合成炭素源

pH と水生植物の分布との相関が炭素源の有効性にあることを明確にするため、炭素源の獲得における水生植物の生理生態学的特性を検討する。

第5章 高知県中部におけるナガエミクリ群落の組成、成立環境および分布

第3章によって明らかになった炭素源の利用特性を用い、第2章の例より対象種を拡大し、地域スケールにおける分布、環境要因および地形的な特徴との間に相関がみられるかを検証する。また、pH と全炭酸の測定により、炭素源の有効性を評価する。炭素源の状態と水生植物の群落との関連性について、生理的特性についての知見をもとに説明を試みる。

第6章 高知県中部の小河川における水生植物群落の動態と変遷—4年間の継続調査から—

第1章において、幅広い基本ニッチを示し環境要因との相関関係が不明瞭であった種群について、4年3か月間継続して群落動態の観察を行い、群落の変化の過程について知見を得た。激しい年変動を示す種群と相対的に安定している種群とが認められ、それぞれの動態の特徴と種生態学的特性との関連性について検討した。また、この事例において将来的に優占する種が存在する可能性を示した。

第7章 中筋川における河川地形と水生植物の分布との対応

第6章で明らかになった変動する水生植物群落に対し、相対的に安定しており、優占種であるオオカナダモとササバモが空間的にすみ分けていると考えられた事例について検討した。第1章の結果から、これらの種はともに幅広い基本ニッチを持つと判断された。複数の環境条件について検討した結果、それぞれの種が優占する立地は増水攪乱の頻度または強さに明瞭な差があると考えられ、それ以外の要因については差が不明瞭であることを示した。

第8章 河川の水生植物群落の成立機構：時空間スケールの違いに着目して

第2章から第7章までの事例について、主たる群落の成立機構を明確にするために、メタ群集理論のパラダイムを用いて解釈することで、環境傾度と経時変化の2つの軸に基づいて、主たる群落の位置づけを整理する。また、河川間や上流方向への分散が下流方向に比べ抑制的であることが、水生植物の分布状況にどのような結果をもたらしているのかについて考察する。これらの結果をもとに、河川の水生植物群落をいかに捉えるべきかについて検討する。

第2章 高知県中部流水域における水生植物の分布と環境要因との関連性

はじめに

種の分布および生物群集の形成を規定する要因を知ることは、生態学の重要なテーマの一つである（平尾ほか 2005）。陸上の植生と同様に、水生植物の種または群落の分布もまた、環境要因との関連性が指摘され、研究がおこなわれてきた。水生植物の分布は、光、水質、栄養塩、底質など、非常に多数の物理化学的要因に加え（Barko et al. 1986; Bornette and Puijalon 2011）、種間の相互作用、植食者、増水攪乱、干出、人為的影響、気候の年変動など、非常に多くの要因に影響されることが指摘されている（Madsen and Adams 1989; Lacoul and Freedman 2006）。水生植物の群落成立には、これら複数の要因が同時に作用すると考えられるため、多数の環境要因を同時に測定し、解析を行うことが望ましい（Mackay et al. 2003）。しかしながら、河川において多数の説明変数を用いて群落との関連性を研究した例では、しばしば「最も重要」と考えられた因子が研究事例の間で異なるという矛盾が生じる（Paal et al. 2007）。たとえば、水生植物の分布を規定する最も重要な要因として、Khedr and El-Demerdash（1997）は周辺植生による被陰と川幅を、Kuhar et al.（2007）は河辺植生を、Riis et al.（2000）はアルカリ度と河川規模を、Mackay et al.（2003）は流量の特性、底質の粒径組成、窒素およびリン濃度を、Baatrup-Pedersen et al.（2003）は刈取り管理を挙げている。また、Demars and Edwards（2009）は、非常に多くの要因が影響し、しかも対象とした地域によって重要な要素が異なることを述べている。日本国内では、倉内（1954）が愛知県牟呂用水において、水生植物の分布と底質、流速、および冬季通水の有無に相関があることを指摘した。角野（1981）は京都府加茂川で水質および底質との関連性を、角野（1990）では兵庫県加古川において、水生植物の分布が河川地形に影響されること、一方で水質の影響は大きくないと考えられることを指摘した。大窪・御池（2008）は長野県上伊那地方において、湧水、電気伝導度、底質との関連性を、浜島・奥田（2009）は岐阜県杭瀬川で、水生植物の分布と底質、流速との間の関連性を指摘した。しかしながら、これらの研究の結果は必ずしも一致せず、個々の種についてみると、特に底質との関連性についてはそれぞれ矛盾する結果が含まれている。また、これらの研究の多くは相関関係の指摘に留まっている。現時点では、このような研究例の間の相違が解決できておらず、水生植物の分布や群落の成立機構を十分に説明できる状態には至っていない（Riis and Biggs 2003）。

上述のような研究例の間の矛盾が生じる原因として、河川では説明変数として用いられる環境要因が互いに強い共相関を示すこと、得られた結果が偶然の要素を含む可能性など

が指摘されている (Wiegand 1984; Riis et al. 2000; Mackay et al. 2003; Demars and Edwards 2009). しかし、多くの研究例では、環境要因との相関を明らかにすることが目的であるためか、このような矛盾が生じる原因について検討した例は少ない。

本研究では、このような多変量を用いた研究において、研究例の間で結論が異なる原因について、以下の 2 点を検討する; 1) 水背植物の分布は、本当に環境要因で一義的に決定されるか? もし、決定される場合があるとしたら、2) ある河川で得られた結論を、他の河川で適用することができるか?

調査地および調査方法

1. 調査地

調査地は高知県中部 (仁淀川水系、浦戸湾流入河川、物部川水系) の流水環境とし、9 河川および小規模な農業用水路の水生植物群落が発達した 33 地点を選び、調査区とした。調査区の設置個所を図 2-1 に示す。全ての調査は水生植物群落が十分に発達した 2009 年 6 月 - 2010 年 8 月の、3 日以上晴天が続いた後の平水位と考えられる期間に行った。

2. 調査区およびコドラートの設定方法

先行研究の多くは、ある一定の流程そのものをコドラートとみなして調査・解析している (倉内 1954; Khedr and El-Demerdash 1997; Caffrey et al. 2006; Kuhar et al. 2007; 大窪・御池 2008)。この背景には、多くの水生生物種が広域かつ様々な水域に分布することなどを根拠に、水生植物の生育環境が広範囲にわたり一様であると広く認識されていたことがあると考えられる。しかし、Santamaria (2002) は、実際の水環境は非常に不均一であり、特に光、水温、光合成炭素源、流れ、栄養分、底質などはしばしば非常に小さいスケールで変化することを指摘している。そこで、本研究では、角野 (1990, 2007)、Mackay et al. (2003) の方法を参考とし、以下の手法を用いた。調査地の選定に際して、光条件の影響をなるべく均一にするため、周辺植生や橋梁などによる被陰がない場所を選択した。環境条件および植生がおおむね一様で、支流や水路からの流入が見られない流程 (6 - 40 m) を調査区とし、1×1 m のコドラートを複数 (5 - 15 個)、ランダムに設置することで、小スケールで変化する環境要因の検出を試みた。ただし、調査区内に裸地があった場合は、これを調査対象から外した。

3. 植生調査

水生植物の被度は、調査区全体と各コドラートでそれぞれ評価した。調査対象は、沈水、浮葉、浮遊植物とし、マコモなど大型の抽水植物が卓越している植分は、原則として調査対象から除外した。調査区では、開水面に対する沈水植物の被度を Braun-Blanquet (1964) の被度階級に基づいて 6 段階で評価した。コドラートでの被度評価は 5% 単位で行い、同時に種ごとの植生高を測定した。種の同定は基本的に角野 (1994) に準拠し、一部を佐竹ほか (1981, 1982a, b), Shiga and Kadono (2004), 志賀・角野 (2005), Shiga (2007), 鈴木 (2010), 清水 (2003) に従った。

4. 環境要因の測定

調査区内での水質の差は小さいと考えられたため、水質調査は各調査区の流心部で行い、これを調査区全体の代表値とした。そのため、水質データは調査区と同数の 33 セットである。水温、pH、電気伝導度（以下、EC と表記）についてはポータブル電気伝導度/pH 計（EC/pH METER WM-223P, 東亜ディーケーケー株式会社, 東京）を使用し現地で測定した。水深、表面流速、および底質の粒径分析については、調査区内での変化が大きいことが予想されたため、コドラートごとに測定を行った。水深はコドラート内の 3 か所で測定し平均値を算出した。平均流速も同様にコドラート内の 3 か所で流速計（General Oceanics Digital Flowmeter Model2030R, Eijelkamp, Giesbeek）を用いて測定を行い、平均値を求めた。粒度分析の試料として、金属製の円筒を用い、細粒物質の流失が最小限となるよう留意して底質を採取した。河床の透水性には粒径 2 mm 以下の区分が大きな影響を及ぼすとされることから（村上ほか 2001）、粒度分析は粒径 2 mm 以下についてのみ評価を行った。水生植物が繁茂する河床材料の分析では、大部分のサンプルでは砂礫が優占し、粘土の占める割合は 1% 未満である。また、粘土の比率が大きい試料についても、粒径サイズが粘土に近いシルトの占める割合が大きいため、粘土とシルトを統合しても平均粒径の算出結果にはほとんど影響がない（山ノ内 2009）。そのため、本研究ではシルト・粘土の区分は行わなかった。採取した土壌試料は 90℃ で 48 時間以上乾燥させ、秤量後、沈降法を用いてシルト・粘土と砂礫とに分離した。砂礫は 2 φ から 4 φ のふるいを用いてふるい分けし、乾燥後に各粒径区分ごとに秤量を行った。Friedman (1967) の平均粒径の算出式と、粒径加積曲線による 50% 通過粒径 (D50) の算出値とを比較したところ、Friedman (1967) の平均粒径は特に粒径が小さい底質において、わずかに混入した粗粒物質の影響を強く受ける傾向が認められた。そのため、本研究では底質の粒径組成の指標として D50 を使用した。

5. 解析

種の出現傾向の評価には、全ての種の組み合わせについて Cole's Index (細川 1955) による χ^2 検定を行った。なお、糸状藻類は短期間での消長が激しく、各調査区で 1 回しか調査を行っていない本研究では、生育状況の実体を反映していないと判断されたため、これを解析から除外した。

底質の粒径組成の特性を知るため、本研究の粒径組成の結果に山ノ内 (2009) の粒径組成データを加え、二次元指標種分析 (TWINSpan) および除歪対応分析 (DCA; Hill and Gauch 1980) による底質の分類を試みた。DCA の解析にあたって、各粒径の割合 (%) データを Arcsin 変換した。

また、河川の環境特性を把握するため、各コドラートで得られた各種環境要因 (EC, pH, 水深, 流速, 平均粒径) を DCA で解析した。解析を行うに先立って、データを対数変換した。TWINSpan, DCA とも、解析には PC-ORD ver.4.41 (MjM Software Design) を使用した。

結果

1. 植生調査結果

1-1) 水生植物相

33 調査区 263 コドラートから、大型藻類、蘚苔類、維管束水生植物の計 39 分類群 (以下、便宜的に「種」とする) が出現した (表 2-1)。各コドラートにおける出現種数は最小で 1、最大で 9、中央値は 2 であった。

生育型別の内訳は、沈水植物 17 種、浮葉植物 3 種、浮遊植物 8 種、抽水植物 11 種であった。ヒシ属にはヒシ *Trapa japonica* Flerov およびコオニビシ *T. natans* L. var. *pumila* Nakano が確認されたが、これらは染色体数やアロザイムの研究から同一分類群に属する可能性が指摘されているため (角野 1987; Oginuma et al. 1996; Takano and Kadono 2005)、本研究では同一分類群としてあつかった。また、高知県中部の流水域で見られるホソバミズヒキモ *Potamogeton octandrus* Poir. は、水中葉にしばしば 3 脈があり、浮葉が薄く、葉身と葉柄の区別がはっきりしないさじ型である (ホソバミズヒキモは沈水葉が 1 脈であり、浮葉はクチクラが発達して厚く、有柄で葉身が披針形)。結実が観察されないため、雑種の疑いがあるが、角野 (1994) には該当する分類群が記載されていないため、ここでは暫定的にホソバミズヒキモとした。トリゲモ類の同定には雄花の葯室数の確認が必要であるが (角野 1994)、十市川のみで見られたトリゲモ類の一種 *Najas* sp. については、雄花を確認する事ができなかった。角野 (1994) は、オオトリゲモ *N. oguraensis* Miki が中栄

養・富栄養水域に比較的普通なのに対しトリゲモ *N. minor* L. はまれとしており、生育環境や植物体の大きさからオオトリゲモの可能性が高いと考えられるが、ここでは同定を保留しトリゲモ類の一種とした。日本産のオオアカウキクサ節については、在来種のオオアカウキクサ *Azolla japonica* (Franch. et Sav.) Franch. et Sav. ex Nakai, ニシノオオアカウキクサ *A. filiculoides* Lam., 特定外来種のアメリカオオアカウキクサ *A. cristata* Kaulf., およびニシノオオアカウキクサとアメリカオオアカウキクサの人工交配種であるアイオオアカウキクサ *A. cristata* × *filiculoides* が知られているが、いずれも形態が類似しており同定は困難とされる（鈴木 2010）。本研究で確認されたオオアカウキクサ節は、植物体の形状が扇形であること、根毛が存在することからニシノオオアカウキクサ、アメリカオオアカウキクサ、あるいはそれらの雑種であるアイオオアカウキクサのいずれかもしくは複数種を含むと考えられるが、同定が困難で野外での植生調査においては区別がほぼ不可能であるため、全てをオオアカウキクサ節の一種として扱った。このほか、高知県植物誌（高知県・高知県牧野記念財団 2009）に記録がない種としてアイノコヒルムシロ *Potamogeton* × *malainoides* Miki が確認され、また南国市からしか記録がなかったアイノコセンニンモ *P. × kyushuensis* Kadono et Wiegleb が複数地点から確認された。

1-2) 調査区に出現した群落の特徴

各調査区の常在度および水質を表 2-2 に示す。調査区全体で 1 種のみが優占する場合や、複数種が混生する場合が見られた。また、複数種が混生する場合、その組み合わせは様々であり、まとまったグループに分類することが困難であった。

5 か所以上の調査区で出現した種について、共出現またはすみわけが見られるか、Cole's Index によって検定した結果を表 2-3 に示す。P<0.05 で有意な関係として、ベニオグラコウホネーナガエミクリ、オオカナダモーアイノコセンニンモが共出現の傾向を示し、オオカナダモーササバモ、エビモーナガエミクリがすみわけの傾向を示した。各コドラート 10 回以上出現した 18 種について、コドラート内での共出現およびすみわけの関係を表 2-4 に示す。P<0.01 で有意な共出現の傾向を示したものは、アオウキクサークロモ、クロモーセキシウモ、ナガエミクリーベニオグラコウホネ、オオカナダモーアイノコセンニンモ、オオアカウキクサ節ークロモ、オオアカウキクサ節ーハゴロモモ、オアカウキクサ節ーオオバナイトタヌキモ、オオアカウキクサ節ーマツモ、ハゴロモモーマツモ、オオバナイトタヌキモーマツモ、オオバナイトタヌキモートリゲモ類の一種、トリゲモ類の一種ーマツモ、トリゲモ類の一種ーハゴロモモ、トリゲモ類の一種ーホソバミズヒキモであった。また、P<0.01 で有意なすみわけ傾向を示したのはオオカナダモーササバモの組み合わせのみであった。

2. 各環境要因の特徴

2-1) 環境要因の特徴

図 2-2 に、pH、EC、水深、流速、D50 の度数分布を示す。なお、参考として、pH と EC には高知県中部で 2008 年に得られた測定結果（山ノ内 2009）を併せて示した。

pH は、6.72 - 9.79 の範囲を示し、地点数としては pH7.25 - 8.00 の地点が多く、中央値は 7.72 であった。pH7 前後の地点は少なく、神田川の一部 (6.80, 7.09)、奥田川の一部 (6.89, 7.04)、帯田の小河川の一部 (7.16)、十市川 (6.72, 6.75) のみであった。これらの河川のうち、神田川、奥田川および帯田の小河川は、現地の状況から、湧水の影響を受けていると推測された。また、十市川は全流程が海岸砂丘の後背湿地に位置する点で特異的であった（図 2-1）。

EC は 9.01 - 35.10 mS/m の範囲を示し、中央値は 19.98 mS/m であった（図 2-2）。また、山ノ内（2009）のデータを含めた場合、8.54 - 44.70 mS/m、中央値 17.71 mS/m であった。これらのうち、25 mS/m を超えたのは大用川、北山川、帯田の小河川など、源流に石灰岩地帯を含む河川が多かった。なお、図 2-2 の 2008 年の測定値で 40 mS/m 以上を示した地点は、海水の影響を受けた汽水域であった。

水深は、8 - 90 cm、中央値 32.3 cm であった。流速は、 $<0.1 - 0.86 \text{ m s}^{-1}$ 、中央値は 0.13 m s^{-1} であり、調査地点の半数近くは流速 0.1 m s^{-1} 以下であった。

D50 値は $>0 - 0.9 \text{ mm}$ まで比較的均等に分布し、幅広い粒径組成の底質が認められた（図 2-2）。粒径組成に基づく TWINSPPN による分析結果を表 2-5 に、DCA の分析結果を図 2-3 に示す。TWINSPPN による分析の結果、A - H の 8 つのコドラート群が区分された。A 群は D50 が大きい粗砂質の底質であり（表 2-5、図 2-3）、調査したコドラートの約 38% が A 群に分類された。神田川と十市川では全てのサンプルが A 群に属した、また、粒径組成がよく似るがシルト・粘土がより多い B 群を含めると、宇治川、木ノ下川、新川川の底質の大部分がこれらのグループに属した（表 2-5）。C 群、D 群、E 群はいずれも細砂が多く、DCA プロット上では近い位置に配置された。F 群は分級が悪く、粗粒・細粒まで幅広い粒径組成からなる底質であった（図 2-3）。G 群、H 群は微砂・シルト・粘土からなる底質として区分され、特に H 群ではシルト・粘土分が多く、硬質粘土の河床が含まれた。

2-2) 環境要因による DCA

EC、pH、水深、流速、平均粒径に基づく河川環境の DCA の結果を図 2-4 に示す。また、DCA の軸と各環境要因との回帰係数および相関係数を表 2-6 に示す。有意であった相関は、第 1 軸は流速と正の、EC、pH とは負の相関を、第 2 軸は平均粒径、pH と正の相関を、第

3 軸は水深と正の相関を示した。DCA 上でのプロットの配置は、狭い領域にまとまる河川から、広く散らばる河川まで様々であった。十市川は、底質が荒く、流速が遅く、pH が低い点を反映して、ごく狭い範囲にプロットがまとまった（図 2-4）。宇治川、木ノ下川も同様に狭い範囲にまとまった。一方で、北山川、新川川、帯田の小河川では、プロットは広い範囲に散らばった。また、神田川が流速（第 1 軸）と水深（第 3 軸）に対し広い幅を示し、底質（第 2 軸）は比較的均質だったのに対し、奥田川は流速と水深にあまり幅がないにもかかわらず多様な底質を示すなど、内包している変異の幅と質は、河川によって異なっていた。

3. 水生植物の環境軸上における出現範囲

図 2-5 から 2-9 に、20 か所以上のコドラートで出現した 14 種について、それぞれの環境要因に対する出現範囲を示す。pH、EC、水深については文献から該当種または近縁と考えられる種の情報を得られたため、それらの出現範囲を併せて示す。

多くの水生植物は幅広い環境条件下から出現し、個々の環境要因については、ほとんどの種で生育可能な環境条件が幅広く重複した。しかし、一部の種については、特定の環境に出現が偏る傾向が見られた。以下に各環境要因と水生植物の分布との関連性について述べる。

3-1) pH

多くの種は幅広い pH 値から出現し、その範囲は Kadono (1982a, b) で示された範囲内であった（図 2-5）。ただし、一部の種では酸性水域への分布の偏りが見られた。ハゴロモモでは、pH6.7 付近に分布が集中し、ベニオグラコウホネ、ナガエミクリは、それよりやや広い pH6.89 - 7.44 と 6.89 - 7.34 から出現した。これらの種は、文献から得られた生育範囲も最高で pH8 までであり、他種より低かった。オオアカウキクサ節の出現も pH6.72 - 7.63 の範囲にあり、酸性側に偏った。出現地点数が少ないため図中には示していないが、コウホネ属植物（6.75 - 6.80）、オオバナイトタヌキモ、トリゲモ類の一種、ヒシ（いずれも 6.72 - 6.75）も弱酸性水域のみに出現した。また、アイノコヒルムシロの出現は pH7.5 から 8.0 付近に限られた。

3-2) EC

多くの種は 10 - 35 mS/m の範囲内に出現し、ほとんどの種については Kadono (1982a, b) において出現が確認された EC の範囲内であった（図 2-6）。アイノコヒルムシロは EC に対する出現範囲が最も狭く、次いでベニオグラコウホネ、ハゴロモモ、ナガエミクリが

狭かった。

3-3) 水深

図 2-7 に水深に対する各種の分布範囲, および文献より得られた分布範囲を示す。水深については, 多くの種は 15 - 60 cm まで出現し, 出現範囲は互いに重複した。ホザキノフサモ, エビモ, ホソバミズヒキモは 40 cm 以浅の領域に分布が偏り, またその領域で被度も高かったが, 文献情報ではより深所まで分布した。

3-4) 流速

図 2-8 に流速に対する各種の分布範囲を示す。流速に関しては, 分類群によって出現した範囲に差が見られた。浮遊植物であるアオウキクサ属, オオアカウキクサ節および沈水植物のハゴロモモは, 流速 0.2 m s^{-1} 以下の水域に分布が限られた。出現回数が少なかったため図には示していないが, 同じく浮遊植物のマツモ, オオバナイトタヌキモおよび浮葉植物のヒシの出現も流速 0.2 m s^{-1} 以下に限られた。その他の種は, エビモ, ホソバミズヒキモ, セキショウモ, クロモ, ベニオグラコウホネ, ナガエミクリが $0.4 - 0.6 \text{ m s}^{-1}$ まで, ホザキノフサモ, オオカナダモ, ササバモ, アイノコセンニンモ, アイノコヒルムシロが $0.6 - >0.8 \text{ m s}^{-1}$ まで出現した。

流速 0.2 m s^{-1} 以上の領域に出現した 11 種について, 流速階級ごとの平均被度および観測された被度の範囲を図 2-10, 11 に示す。ただし, オオカナダモの流速 >60 で被度 70% を示した 1 地点については, 群落内への堆砂により水深が浅くなり, 局地的に流速が速くなった結果であることが明らかであったため, これを除外した値を示した。エビモ, セキショウモ, ササバモ, アイノコヒルムシロ, ベニオグラコウホネでは, 高流速の条件下でも被度が変化しない傾向を示し (図 2-10C, E, 図 2-11G, H, I), ホザキノフサモも流速の影響は小さかった (図 2-10A)。一方, オオカナダモ, クロモは低流速で被度が高く, 高流速では被度が低い傾向が見られた (図 2-10B, F)。ホソバミズヒキモ, ナガエミクリ, アイノコセンニンモは低流速と高流速の両方で被度が低い傾向が見られた (図 2-10D, 図 2-11J, K)。図 2-12 にホザキノフサモの, 図 2-13 にクロモの, 異なった流速環境下での生育を示す。ホザキノフサモでは, 高流速 ($>0.6 \text{ m s}^{-1}$, 図 2-12A) では個々の株から流れに沿って水中茎が細長くたなびく生育型をとるか, または株内への堆砂・発根を繰り返して幅広い株となっていた (図 2-12B)。一方, 流速が遅い環境では, 水中茎は水面付近で分岐してマット状に広がり (図 2-12C), よく発達した群落では流程全体を覆う場合も見られた (図 2-12D)。クロモでは, 高流速 ($0.2 - 0.4 \text{ m s}^{-1}$) の条件下では密に分岐してドーム形となり, 流程内にパッチ状に分布した (図 2-13A)。一方で, 流速 $<0.1 \text{ m s}^{-1}$ の環境下では,

水中茎を水面まで伸ばし、水面直下に密な葉群を形成した（図 2-13B）。また、低流速の環境ではしばしば流程一面に密生し、流程全体で見ても植被率が高い群落を形成した（図 2-13C, D）。

3-5) 底質

図 2-9 に見られるように、ほとんどの種は幅広い D50 値から出現する傾向が見られ、その出現範囲は大きく重複した。いずれの種も、粗粒側は粒径 1 mm 前後で分布が途切れた。アイノコセンニンモでは 0.3 - 0.5 mm に集中する傾向が見られた。また、ハゴロモモは粗粒の底質に出現する傾向が見られた。ササバモ、ナガエミクリは砂泥質の底質からは出現しない傾向が見られた（図 2-9, 2-15G）。

考察

1. 河川における環境条件

河川の水質は、流域の地質に影響される（森井ほか 1993; 桜井ほか 1998）。本研究の調査地の水質の特徴として、全体的に pH の値が高いこと挙げられる（図 2-2）。四国南部の河川は、石灰岩地帯の影響により全国的平均より pH が高い傾向が指摘されており（小林 1951, 1961）、本研究の結果もこれを反映したものと思われる。一方で、湧水の影響下にあると思われる神田川、奥田川、帯田の小河川と、特殊な立地にある十市川では、pH が低い傾向が見られた。石灰岩地帯の影響は EC にも表れており、石灰岩地帯を源流とする河川は、汽水域と並んで EC が高かった。石灰岩地帯の河川水は、カルシウムイオンおよび炭酸水素イオンが豊富であることが知られている（木下・松田 2001）。予備的に行った水質分析では、EC が 30.70 mS/m を示した北山川最上流部の湧水に多量のカルシウム (48.99 mg l^{-1}) が溶解していた。なお、 NO_2 が 16.70 mg l^{-1} であったことを除くと、 NO_3 およびリン酸は測定限界以下であった。水深および流速については、水生植物が存在する地点のみで調査を行っているため、高知県中部の河川全体に存在する環境条件に比べ、かなり偏りがあると考えられる。底質の粒径組成は、均質な河川から多様な底質を有する河川まで、様々であった（表 2-5）。底質は、一般には河川の営力によって形成されることが考えられ、高流速の地点では粒径が粗く、低流速の地点では細くなることが予想される。しかし、たとえば神田川では、水深は 13 - 90 cm、流速は <0.1 から 0.59 m s^{-1} まで大きな差があるにもかかわらず、底質は 0.48 - 1.20 mm といずれの地点も粗く、全ての河川で低流速の領域が必ずしも砂泥質になるとは限らなかった。

環境要因の違いを反映して、DCA 上のプロットの分布状況は河川ごとに大きく異なった。各河川で得られた環境条件の変異の幅は、河川に設定した調査区数にある程度は左右されると思われるが、十市川と新川、神田川と奥田川のように、調査区数が同等であっても変異の幅や質が全く異なる例も見られ、その河川が持つ環境条件の多様性の一部を反映したものと考えられた。以上のことから、調査対象とした河川は、測定を行った環境要因に限っていても、河川内に内包する環境の幅や偏りがそれぞれ異なることが確かめられた。

2. 各環境条件に対する水生植物の出現範囲

2-1) pH

pH は、水生植物の光合成炭素源の状態を規定する重要な要素の一つである。水中にとけ込んだ二酸化炭素 CO_2 は、遊離炭酸 CO_2^* ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{CO}_3$)、炭酸水素イオン HCO_3^- 、炭酸イオン CO_3^{2-} の形を取り、それぞれの存在比は主として pH によって規定される (Mackereth et al. 1978)。多くの沈水植物は、光合成炭素源として CO_2^* に加えて HCO_3^- も利用することができるが、一部の種は CO_2^* しか利用できない (Maberly and Madsen 2002a)。 CO_2^* しか利用できない種は、相対的に CO_2^* が豊富である低 pH の水域に分布が限られる (Kadono 1980, 1982a, b; Spence and Maberly 1985)。

本研究においても、大部分の種は幅広い pH 値の下で出現した。しかし、ベニオグラコウホネ、ナガエミクリ、ハゴロモモ (6.72 – 6.80)、オオアカウキクサ節の 4 種は低 pH の水域に分布が偏り (図 2-5)、図示したもの以外にもコウホネ属植物、オオバナイトタヌキモ、トリゲモ類の一種、ヒシが同様の傾向を示した。コウホネ属植物とハゴロモモについては、酸性水域に分布が偏ることが知られている (角野 1982a, d; Smits et al. 1988; Shimoda 1993; Mackey 1996)。また、いくつかのコウホネ属の種は、光合成に CO_2^* しか使用できないことが報告されており (Smits et al. 1988; 荒巻 1989; Maberly and Madsen 1998)、ハゴロモモについても pH 5.6 – 6.2 で光合成効率が最大となることが知られている (Bultemeier 2008)。そのためこれらの種については、酸性の水域に出現が偏ることには生態的な背景があると考えられる。ナガエミクリでは pH についての情報は報告されていない。本研究ではベニオグラコウホネと共出現する傾向が示され (表 2-4, 4)、また、山中 (1978) は高知県中部の河川においてナガエミクリとヒメコウホネ (広義) が共出現する群落を報告している。これらの結果はナガエミクリもとコウホネ属植物が同様の生態的特性を持つ可能性を示唆する。ヒシは、高知県下の止水域に幅広く出現する (高知県・高知県牧野記念財団 2009)。本研究では、流れがごく遅く、同時に pH が低い十市川で多く出現したため、このような結果が得られたものと考えられる。残るオオアカウキクサ節、オオバナイトタヌキモ、トリゲモ類の一種は、高知県下では希少であり (高知県・高知県牧野記念財団 2009; 山ノ内 未

発表), いずれも 1 - 3 河川にしか出現しなかった. そのため, このような分布が環境要因によって規定された結果なのか, あるいは偶然そのような河川に分布しているだけなのかは判断できなかった. アイノコヒルムシロも, 比較的狭い pH 領域 (7.43 - 8.06) に出現した. しかし, 両親種と推定されるヒルムシロとササバモは, とともに幅広い pH 領域から出現することから (図 2-5), 本種の偏りを示したのは出現が 1 河川のみに限られるためと考えられた.

Kadono (1982b) は, ヒシ, クロモ, セキシウモ, ホザキノフサモなどでアルカリ性の水域に分布が偏ることを指摘している. 本研究では, 調査地に極端に酸性の水域がないためか, このような傾向は認められなかった (図 2-2).

2-2) EC

EC は, 水中のイオン量を大まかに表す指標であり (半谷・小倉 1985), 水生植物の調査においては水中の栄養分を総合的に表す指標とされる (Kadono 1982b). 既存の研究の多くで, EC と水生植物の分布との関連性が指摘されている (たとえば Kadono 1982b; 沖ほか 1989; 香川ほか 2008). しかしながら, 前述のように高知県の河川水の EC は石灰岩地帯の影響を強く受けており, 栄養分の指標として不適当だと考えられた.

実際に, ほとんどの水生植物は幅広い EC の下に出現した. 限られた範囲にのみ出現したのはアイノコヒルムシロ, ベニオグラコウホネ, ハゴロモモ, ナガエミクリの 4 種のみであり (図 2-6), これらは出現した河川が少なかった. また, ハゴロモモを除き, 文献情報ではより幅広い環境条件下から出現することが報告されており, 本研究で得られた偏りは出現河川数が少ないためと判断された.

2-3) 水深

水深については, ほとんどの種が幅広い水深から出現した (図 2-7). しかしながら, 複数の河川から出現したにもかかわらず, ホザキノフサモ, エビモ, ホソバミズヒキモは浅い水域に出現が偏り, 被度も大きい傾向が見られた. ただし, 文献ではより深い水深からも出現することが報告されており (図 2-7), 水深そのものが分布を規定しているのではないと考えられた.

沈水植物の場合, 止水域では光の有効性によって水深に対する分布の下限が決まるとされ (今本ほか 2006), 生育下限となる水深は 1 m よりかなり大きい (図 2-7). 一方で, 湖沼では水深が浅いと乾出や波浪による攪乱強度が高まるため, 水深 1 m 未満では沈水植物が分布しない事例も報告されている (上野 1945; Carrillo et al. 2006). 河川では, 水深が水生植物に与える影響は湖沼とは異なる可能性があり, 本研究ではこれら 3 種の分布が浅所

に偏る理由は不明であった。

2-4) 流速

流速に対してはある程度はっきりした分布傾向が見られ、アオウキクサ属、オオアカウキクサ節のほか、図中には示していないが、ヒシ、マツモ、オオバナイトタヌキモの分布が流速 0.1 m s^{-1} 前後に限られた (図 2-8)。これらは浮遊植物または沈水葉を持たない浮葉植物であり、強い流水の下では生育が不可能となる種群だと思われる。同じく、低流速に出現が限られたハゴロモモは、底質に固着する沈水植物ではあるが、高流速に弱いことが指摘されている (Mackey 1996)。

その他の種については、幅広い流速条件の下に出現した。しかし被度に注目すると、オオカナダモ、クロモは、低流速の環境では被度が高く、しばしば流れ全体を覆うが、高流速の環境ではドーム形のパッチとして分布し、被度も低かった (図 2-10B, F, 図 2-13)。浜島・奥田 (2009) は、クロモがゆるやかな流れに出現する傾向を指摘している。オオカナダモ、クロモともに地下茎は発達が悪く、水中茎を分岐して密な葉群を形成する (図 2-13C, D)。水中茎による群落の拡大は、水深があり止水に近い状況下では効率的だが、流水環境では伸長方向が下流のみに制限され、被度の拡大が抑制される。ホザキノフサモは、クロモなどと同様の傾向を示すにもかかわらず、高流速の条件下でも個体密度が高いために高い被度を示す事例が観察された (図 2-10, 図 2-12A)。この傾向が一般的なことなのか、偶発的な現象なのかは不明であるが、これらの種も個体数が多ければ、高流速の立地でも高い被度を示す可能性がある。

エビモ、セキショウモ、ササバモ、アイノコヒルムシロ、ベニオグラコウホネでは、高流速でも被度の低下が見られなかった (図 2-10C, E, 11G, H, I)。特に、ササバモは流速 0.87 m s^{-1} の調査区でも高い被度を示した。これらの種はいずれも地下茎または走出茎で拡大することが特徴である。おそらく、地下茎は流速にかかわらず流れに直交または逆行する方向への伸長が可能であり、高流速の環境条件下でも被度を拡大しやすいと考えられた。

2-5) 底質

河川における既存研究の多くでは、底質と水生植物の分布との間に関連性が見られることが報告されている (たとえば倉内 1954; 角野 1981; Mackay et al. 2003; 大窪・御池 2008; 浜島・奥田 2009 など)。本研究の粒度分析では、通水生・保肥性などに影響を与えると推定される粒径 2 mm 以下を対象としたが、多くの水生植物は幅広い粒径組成の底質から出現した (図 2-9)。ハゴロモモ、ササバモ、ナガエミクリ、アイノコセンニンモは粗

砂側に分布が偏るように思われるが、ササバモ、ナガエミクリ、ハゴロモモについては調査区外で粘土質またはシルト質から泥質の生育を確認しており、この偏りは調査地点数の不足と調査地の環境の偏りによるものだと考えられる。また、粒径 1 mm 以上の領域に出現した種も少なかったが、これは 1 mm 以上を示す地点そのものが極端に少なかったためと思われる（図 2-2）。

本研究では 2 mm 以下の粒径について検討したのに対し、先行研究の多くは、目視による礫も含めた底質評価により底質と分布との相関を見出している。大径の礫も含めた底質の評価は、生理的な影響というよりも、むしろ増水攪乱に対する河床の安定性をあらわしているのかもしれない。底質の安定性は、増水攪乱時の植物体の流失に強く影響する可能性が指摘されている（Riis and Biggs 2003）。河床の安定性は、粒径組成だけではなく、河川勾配、河川形状、増水攪乱の頻度および強度など、多数のパラメーターによる総合的な評価が必要である。これらの条件は各河川によって異なる可能性が高く、河川間で底質粒径組成のみからその安定性を比較することは不適當であり、新たな評価方法が求められる。

3. 共出現の傾向とその原因

Cole's Index を用いた検定では、調査区同士の間には 4 つの有意な種間関係が検出された（表 2-3）。ベニオグラコウホネとナガエミクリは正の種間関係を示し、前述のように pH や炭素源の状態が関連している可能性がある。オオカナダモ・アイノコセンニンモにも共出現する傾向がみられ、アイノコセンニンモが出現した 4 河川のうち、新川川、北山川、木ノ下川でオオカナダモが出現していた。両種は環境要因に対する特定の偏りは示さなかったが、常緑性で切れ藻により繁殖するという生態的な共通点があり、このような生態的特性が共出現する傾向をもたらしているのかもしれない。エビモ・ナガエミクリは負の関係を示した。両種とも同一河川に分布しており（表 2-2）、出現する pH 領域はややずれているが、それでもかなりの部分で重複していた（図 2-5）。オオカナダモ・ササバモの間の負の関係では、オオカナダモがやや細粒に、ササバモがやや粗粒に偏っているようにも見えるが（図 2-9）、前述のようにササバモは粘土質の河床にも生育する。これらの種の負の関係は、出現する環境範囲が重複していることから、少なくとも選好する環境要因の差異だけが原因ではないと考えられる。

コドラートごとに行った検定では、調査区同士の間で検出された関係に加えて、多数の有意な種間関係が見出された（表 2-4）。しかし、これらの共出現関係のうち、オオアカウキクサ節、マツモ、オオバナイトタヌキモ、トリゲモ類の一種、ヒシは、十市川のみ、または十市川とほかの 1 河川に出現が限られていた（表 2-2）。本研究では設定した調査区が 33 と少ないために、水系ごとの種の偏りによる影響が大きい。そのため、これらの種は同

一コドラートに出現する機会が多く、有意な共出現として検出されたと考えられる。この傾向に生態的な意味があるのか、偶然同一水系に侵入しただけなのかは本研究の結果からは判断できなかった。

4. まとめ

本研究の結果、以下のことが示された。1) ほとんどの種は、複数の環境要因において出現範囲が大きく重複しており、決定的に分布を規定する要因、あるいは規定される種は、ごく限られていた。2) 河川間でしばしば環境が異なるだけでなく、同一河川内の環境が比較的均質である場合や多様な環境を含む場合、また、多様である場合にも、多様性を示す環境要因（たとえば水質、底質）の組み合わせが河川によって異なるなど、複雑であった。3) 一部の種は限られた河川のみから出現し、また、幅広い環境条件下に生育可能である種もすべての河川から出現したわけではなかった。以上のことの結果として、水生植物群落には様々な組み合わせが出現し、しかも連続的に変化すると考えられた。また、水生植物の分布を強く規定する要因は少なく、環境条件の測定から群落の成立機構を明らかにするのは困難であると考えられた。

水生植物が幅広い水環境から出現することは Kadono (1982a, b), Madsen and Adams (1985) も指摘しており、おそらく、河川において一般的なことであると思われる。また、Wiegleb (1984), Wiegleb and Kadono (1988), Riis et al. (2000) らは、河川の水生植物群落の種組成が連続的であり、しばしば区分が困難であることを述べている。分布を規定しうる重要な要因としては、おそらく光合成炭素源に関連するであろう pH と、浮遊・浮葉植物に対して決定的に分布を規定する流速が挙げられる。

複数の河川の間では、様々な環境要因において偏りの大きさや質に違いが見られ、しばしばそれぞれの河川に特有の性質を有していることが確認された。これは、土砂生産量や供給される砂礫の性質、勾配、増水の規模など、河川の環境が地質や地形に規定されるためと思われる。また、高知県中部の河川全体で pH が高い傾向がみられたように、環境の偏りがより大きな地域スケールにおよぶ可能性も考えられる。

河川における水生植物の分布もまた、集水域による分布の規定を強く受けるとされており (Wiegleb 1984; Wiegleb and Kadono 1988; Paal et al. 2007; Demars and Edwards 2009; 山ノ内 2009), 本研究でもその傾向が認められた。特に出現地点が少ない希少種では、出現した環境に偏りがあったとしても、その偏りが種の持つ生態的特性によるものなのか、偶然の偏りなのかを分離することが困難であった。多くの地点で出現する一般種を除き、河川での水生植物の分布データには、水系による偏りに大きな影響を受ける可能性がある。水系間の偏りの影響を排除し、水生植物の分布要因を解明するためには、水体のつながり

を考慮して広範囲で調査を行い、種生態学的な特性に基づいて重要と考えられる要因を抽出する必要があると考えられる。

摘要

1. 高知県中部の複数河川において、33 調査区 263 コドラートで調査を行い、水生植物の分布と環境要因の関連性について検討した。
2. 調査の結果、39 分類群の水生植物が出現した。これらの種間関係について Cole's Index により検討したところ、有意な共出現またはすみわけが見出され、少なくともその一部には生態的に意味のある関連性があると考えられた。しかし、出現した調査区が限定されるために擬似的な関連性を示したと考えられる種間関係も多く、現在の状況では環境要因と分布との関連性を解き明かすのは困難だと思われた。
3. 水質を表す環境条件について検討した結果、高知県では全体として pH が高い傾向にあり、電気伝導度 (EC) は石灰岩地帯の影響を受け、他の研究で指摘されているような富栄養化の指標とするには不適當であると考えられた。底質の粒径組成は河川ごとに異なる特徴を示し、同一河川ではしばしば組成が類似した。
4. 測定された環境要因を除歪対応分析 (DCA) で分析したところ、河川間でしばしば環境が異なるだけでなく、同一河川内の環境が比較的均質である場合や多様な環境を含む場合があり、さらに多様性を示す環境要因 (たとえば水質、底質) の組み合わせも河川間で異なるなど、複雑であった。河川の水生植物はしばしば河川・水路の連絡状態に分布が影響されるため、少数の河川での調査では、水生植物の分布と環境条件の関連性が、分布する水系が限定されるためなのか、種の生態的特性に基づき分布が偏るためなのかを分離することが困難であると考えられた。
5. 多くの水生植物種は、環境要因に対して幅広い出現範囲を示した。ただし、CO₂*のみを光合成炭素源にすると推定される種は、相対的に pH が低い水域に分布が限られ、浮葉、浮遊植物およびハゴロモモは、個体群の維持が可能である低流速の水域に分布が限られた。多くの沈水植物は幅広い流速条件下に出現したが、水中茎で被度を拡大する種は高流速の条件下で被度が低下する傾向が見られ、地下茎により増殖する種は被度が流速の影響を受けにくいと考えられた。

第3章 水質および河川改修履歴とコウホネ属植物個体群の分布との関連性 ー高知市神田川における事例ー

はじめに

ベニオグラコウホネ *Nuphar oguraensis* Miki var. *akiensis* Shimoda は浮葉と沈水葉を持つスイレン科コウホネ属の多年草で、ため池、河川、水路などに生育する(角野 1994)。本種はオグラコウホネ *N. oguraensis* Mik の広島県西条盆地固有の変種とされていたが(角野 1994), Shiga (2007) は形態および分子データからこれをタイワンコウホネ *N. shimadae* Hayata と同一種であるとし、中国地方、四国、九州、朝鮮半島、台湾に分布するとした。高知県においてベニオグラコウホネの分布が認識されたのはごく最近であり、高知県中部の2河川のみに生育が知られている(高知県・高知県牧野記念財団 2009)。神田川は、鏡川の一次支流で高知市街地の南部を流れており、現在、高知市においてベニオグラコウホネの分布が知られる唯一の河川である。Shiga (2007) は 1892 年に高知市神田において採取された標本をベニオグラコウホネとして引用しており、神田川周辺にはおそらく 100 年以上前からベニオグラコウホネが生育していたと考えられる。また、神田川には形態的・生態的に明らかにベニオグラコウホネとは異なるコウホネ属植物も分布している。ベニオグラコウホネを含め、神田川におけるこれらコウホネ属植物の分布はきわめて局地的であり、個体数も少ない。2010 年改訂版の高知県レッドリスト(高知県林業振興・環境部環境共生課 2010) では、ベニオグラコウホネは絶滅危惧ⅠA類(CR)とされている。また、ベニオグラコウホネを含むオグラコウホネ類は全国的にも希少種であり、2007 年版の環境省 RL (http://www.env.go.jp/press/file_view.php?serial=9947&hou_id=8648, 2011 年 2 月 22 日確認) ではオグラコウホネが絶滅危惧Ⅱ類(VU)にランクされている。

水生植物の保全のためには、分布を規定する要因や種生態学的特性の解明などが必要であることが、角野(2002), Mackay et al. (2003), Riis and Biggs (2003) によって指摘されている。ベニオグラコウホネの分布・生態については、広島県西条盆地(Shimoda 1993; Padgett et al. 2002) や高知県中部(渡邊ほか 2007) での研究例があるが、その情報は限られている。また、広島県の生育地はため池であるが、高知県の生育地は流水環境であり、このような環境の違いがベニオグラコウホネに対しどのような影響をもたらすかも十分明らかにされていない。植物の分布を規定する要因には、環境要因のほかに生育地の履歴が考えられる。神田川は 1930 年代以降、河川改修による河道の直線化、護岸のコンクリート化、河床の掘り下げ、周辺の宅地化による水質汚濁などの変化を経験しており、コウホネ属植物も大きな人為攪乱と環境の変化を受け続けてきたと推定される。水生植物の分布

と環境要因との関連性を検討した例は多いが、生育地の履歴について検討した例は少ない。河川に生育する水生植物のように、生育可能な場所が線状の狭い範囲に限られている植物にとって、その場所の履歴は植物の分布状況に大きな影響を与えられと考えられる。神田川に現存するコウホネ属植物の分布について検討する場合も、神田川の履歴との関連性を明らかにすることが非常に重要である。本研究では、1) 水質に着目したコウホネ属植物についての神田川の環境の評価と、2) 過去および現在の河道と現存するコウホネ属植物の分布との関連性について考察した。

調査地と方法

1. 調査地

高知平野西部は鏡川など複数の河川によって形成された複合三角州平野であり、最奥部には鏡川の扇状地が発達している（甲藤・西 1971）。調査地である神田川は、鏡川扇状地の扇端部に近接した後背湿地を流れる流路延長 6.05 km の小規模河川である（図 3-1）。神田川は高知平野西部の丘陵地帯（標高 100 - 200 m）に源流を発し、吉野川をはじめとする支流および水路と合流しながら東進し、鏡川と合流した後に浦戸湾を経て太平洋へと流出する。流程の大部分を占める後背湿地は、戦後まもなくまでは泥深い湿田がほとんどであったが、現在では開発が進み大部分が住宅地となっている。

水生植物群落は、鏡川との合流点から上流へ 1.0 - 4.8 km の範囲内に見られたため、この流程 3.8 km を対象とし、2008 年 4 月 - 2010 年 11 月に流程全体の踏査を 5 回行った。コウホネ属植物がみられる流程では、これに加えて補足的な踏査を行った。確認された水生植物種およびその多寡を記録し、また、植生および河川形態から比較的均一と思われた流程内において、任意の複数地点で水深および流速を測定し（General Oceanics Digital Flowmeter Model2030R, Eijelkamp, Giesbeek）、環境条件の概要を記録した。コウホネ属植物については、その分布位置を建築物および道路などを目標物として地図上に正確にプロットした。また、確認された全てのコウホネ属植物のパッチについて、そのパッチの長径と短径の測定を行い、パッチの形状を楕円または方形に近似してその面積を算出した。

2. 水温, pH, RpH の測定

調査区とした流程に、ほぼ等間隔となるように 15 か所の調査地点を設け（図 3-1, 1 - 15）、夏期日中（2010 年 8 月 31 日 13:57 - 15:37）、夏期早朝（9 月 11 日 5:21 - 6:52）、冬期日中（12 月 5 日 13:34 - 15:08）、および冬期早朝（12 月 8 日 5:08 - 6:52）の計 4 回、水質測定

を行った。採水は St.1 から順に行い、バケツを用いて河川表層水を採水し、現地で水温、pH、電気伝導度（以下、EC と表記）を測定した（EC/pH METER WM-223P、東亜ディーケーケー株式会社、東京）。また、その一部を試水としてポリ瓶（250 ml）に入れて研究室へ持ち帰り、溶存ガス類が大気平衡となった状態での pH（Reserve pH、以下 RpH と表記）の測定を行った。試水は十分に換気をした実験室内でエアー・ポンプを用いて 30 分間の曝気を行い、その後に水温・pH を測定し、この時の値を RpH とした（半谷・小倉 1985）。曝気時間については、事前の検証により大気平衡に至るのに十分な時間であることを確認した。

また、St.4 付近より下流では、一部で護岸部分や河床からの湧水が見られたため、2010 年 9 月 12 日の日中に、St.7 の上流において河床からの湧水をビニールチューブで採水し、水温、pH、RpH、EC を測定した。

3. 航空写真からの旧河道の推定

現存するコウホネ属植物の分布と河川改修による直線化以前の河道との関連性について検討するため、古地図、旧版地図、および過去の航空写真を用いた旧河道の推定を試みた。河道の変遷については、1892 年（明治 11 年）制作の絵地図（高知県 1974）、国土地理院旧版地図（大日本帝国陸地測量部発行）1/2,5000 地形図「高知」「伊野」（1933 年測量、1936 年発行）、国土地理院発行 1/2,5000 地形図「高知」「いの」（2008 年発行）を参照した。また、判読に用いる航空写真の選定には国土地理院・国土変遷アーカイブ（<http://archive.gsi.go.jp/airphoto/>、2011 年 2 月 22 日確認）を利用し、旧河道が最も鮮明に写っていた M SI621-C4A-4（1962/05/06 撮影）を使用した。このほか、河道の直線化直後に撮影されたと思われる USA-M756-21（1948/01/30 撮影）、拡幅・護岸工事直前の CSI757-C4A-5（1975/09/09 撮影）を参照した。河道の直線化後の河川環境として、島（1989）を、最近の河川改修の状況について高知新聞社（1980）の航空写真を参照した。

これらの判読により得られた情報と現地踏査に基づき、現存するコウホネ属植物の位置と、現在および過去の河道を地図上にプロットし、それらの位置関係について検討した。

結果

1. 神田川の植生およびコウホネ属植物の分布

踏査の結果、沈水性の維管束植物としてコウホネ属を含む 15 分類群が確認された（表 3-1）。上流部（合流点から 4.3 - 4.8 km）は水量が少なく、大部分は水深 20 - 30 cm、流速 0.1 - 0.2

m s^{-1} だった。流程の大部分にササバモ *Potamogeton wrightii* Morong の群落が発達しており、ホソバミズヒキモ *P. octandrus* Poir., クロモ *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle, セキショウモ *Vallisneria natans* (Lour.) H.Hara がわずかに混生した。4.0 - 4.3 km 付近までは淀みがちで水深も深く、沈水植物群落はほとんど発達していなかった。2.5 - 4.0 km 付近にかけては、不明瞭ではあるものの、河床地形に淵と瀬が確認できた。この流程では、水深・流速ともに場所によって大きく異なっていたが、大部分の場所では浅くて流れが速く、瀬の部分では水深 10 - 50 cm, 流速 0.2 - 0.6 m s^{-1} であった。沈水植物群落の被度は低い、セキショウモおよびホザキノフサモ *Myriophyllum spicatum* L.の優占する群落が点在し、他の水生植物もわずかに混生していた。この流程にコウホネ属植物の上流側の生育地が含まれ（後述）、また、それに近接する一部にナガエミクリ *Sparganium japonicum* Rothert の生育が認められた。1.0 - 2.5 km 付近では水深 50 - 90 cm 以上となり、平水時の流速は一樣で、0.1 m s^{-1} 以下であった。1.5 - 2.5 km 付近までは沈水植物群落の被度は低い、種数は増加し、ホザキノフサモおよびハゴロモモ *Cabomba caroliniana* A. Gray がやや多く、クロモ、セキショウモ、ササバモなどが混生した。コウホネ属植物の下流側の生育地はこの流程に含まれる（後述）。1.0 - 1.5 km にはオオカナダモ *Egeria densa* Planch.が侵入しており、増水攪乱が少なかった 2010 年には密な群落が発達した。合流点より 1.0 km 付近にはラバー堰が設置されており、これより下流の区間は河床勾配がきわめて小さいため滞水しやすく、感潮域でもあるため満潮時には特に水深が深かった。また、堰により上流からの河床材料の供給が阻害されていると推定され、これも堰の下流で水深が深い原因の一つと考えられた。この区間には沈水植物の生育は見られなかった。

ベニオグラコウホネをはじめとするコウホネ属植物は 2 か所に分かれて分布し、上流側の生育地（鏡川との合流点から約 3.3 km 地点）には 1 パッチ、下流側の生育地（合流点から約 1.7 - 2.0 km 地点）には 4 パッチ、合計 5 パッチが見られた（図 3-1, a-e）。各パッチのサイズおよび生育状態を表 3-2 に示す。上流側生育地のパッチ a は、渡邊ほか（2007）において個体番号 KOD-1, 2 とされた 2 個体に相当し、その後の成長でパッチが 1 つに合体したものと考えられた（前田綾子氏 私信）。パッチの大部分のラメットはベニオグラコウホネとしての外部形態（葉の形態、大きさ、葉柄断面の孔の有無、雄蕊の形態、柱頭盤の色彩）および生育型（沈水葉が卓越する、浮葉を形成する）を示したが、パッチ内の一部には葉柄断面に穴が認められず、渇水期に抽水葉を展開する個体が見られた（ベニオグラコウホネは抽水葉を持たないとされる、下田 1991; Shiga 2007）。このことから、このパッチには複数個体（2 または 3 個体以上）が含まれると考えられたが、区分が困難であったため本研究では 1 つのパッチとして扱った。パッチ a の生育立地は瀬・瀬尻に位置し、流心近くのパッチ上の流速は 0.4 - 0.5 m s^{-1} だった。渡邊ほか（2007）は 2003 年時の 2 パッチ

の面積を約 25 m² と 45 m² と概算したが、本研究を行った 2010 年には 56 m² と概算された（表 3-2）。ただし、上記のパッチ面積の推定は長径・短径のみの測定による精度の低いものであり、7 年間の厳密なパッチ面積の変化については不明である。下流側の生育地は、渡邊ほか（2007）では認識されていなかった個体群である（前田綾子氏 私信）。パッチ b および c は、コウホネ *N. japonica* DC. に似た明らかに細長い沈水葉を持つ。また、パッチ c はまれに浮葉を展開するが、その浮葉はベニオグラコウホネより明らかに大型である。しかし、どちらのパッチも開花が見られず同定が不可能であったため、ここでは同定を保留しコウホネ属の一種として扱う。パッチ d, e は多数の沈水葉と少数の浮葉をもち、開花もみられ、外部形態・生育型ともベニオグラコウホネの形質に一致した。これら下流側の生育地の水深は、水位によっても変動するが 50 - 90 cm と上流側の生育地に比べて深く、また流れも緩やか（0.1 m s⁻¹ 以下）である。ただし、パッチ c, d についてはパッチ内への砂礫の堆積が著しく、マウンド状に盛り上がって浅くなっていた。なお、著者らが最初に下流側の個体群を確認したのは 2008 年であるが、目視による観察では、2010 年までの 2 年間はこれらのパッチサイズに大きな変化は見られなかった。

2. 各調査地点における水温、pH、RpH および EC

各調査地点および調査時における水質測定の結果と調査時の気温を図 3-2 に示す。気温は調査時間における高知地方気象台での観測結果を示した。また、pH は水素イオン活量の対数の逆数であり、その差を直感的に把握しにくいいため、pH・RpH については縦軸を水素イオン濃度に換算した（図 3-2C）。

夏期には、St.1 - 3 では日中・早朝とも気温と水温がほぼ一致したのに対し、St.4 より下流では常に水温の方が低く、その差は日中 4.15 - 6.10 °C、早朝 2.85 - 3.85 °C だった（図 3-2A）。冬期には、日中は St.1 - 15 を通じて水温の変化は小さく、全体として気温より水温の方が低かった。早朝は流程全体を通じて気温より水温が高かったが、St.4 より下流では St.1 - 3 に対し 1.4 - 3.3 °C 高かった。

EC は、各地点における調査時ごとの変化は非常に小さく、また、St.4 より下流では St.1 - 3 に対し有意に低かった（Tukey 法、 $P < 0.01$ ）。冬期早朝の調査では、St.15 でのみ測定値が高かったが、これは調査時間が大潮の満潮と重なり、さらに河川の流量が減少していたため、海水の影響が表れたものと考えられた（図 3-2B）。

pH は、全体として夏期日中（7.16 - 7.82）が最も高く、次いで冬期日中（6.83 - 7.39）、早朝は夏期（6.66 - 7.15）・冬期（6.65 - 7.21）ともに低かった。水温および EC と同様、pH も St.3 と 4 の間で大きく変化した（図 3-2C）。また、夏期早朝には St.13, 14 で、冬期早朝には St.14 で pH が著しく低下し、St.15 で上昇した。夏期・冬期の早朝について多

重比較検定を行ったところ、St.4 - 15 の pH は St.1 - 3 より有意に低く、また、St.4 - 15 のうち、St.14 の pH も St.5 - 8 および 15 より有意に低かった (Tukey 法, $P < 0.01$)。

RpH は、夏期 (8.12 - 8.37) に対し冬期 (7.90 - 8.17) にやや低い傾向を示した。これは、RpH 測定時の水温が夏期には 22.6 - 23.3 °C だったのに対し、冬期には 12.6 - 18.3 °C と低く、大気平衡状態での二酸化炭素の溶解度が増大した影響が大きいと考えられた。また、RpH は流程のほぼ全域を通じて緩やかに低下する傾向があったが、変化の幅はごく小さく、調査地点間の差は有意ではなかった。

St.7 の湧水点の水は、水温 18.0 - 18.4 °C、EC 11.97 - 15.55 mS/m、pH 6.99 - 7.04、RpH 8.08 - 8.09 の値を示した。なお、この時の河川水の水温は 26.2°C だった。

3. 河川改修の履歴とコウホネ属植物の分布

1892 年 (明治 11 年) 制作の絵地図 (高知県 1974) では、山塊の位置はおおむね正しく書き込まれており、その正確性には一定の信頼が置けるものと判断された。絵地図では、神田川は下流の一部分しか描かれていないが、現在では神田川に合流している吉野川が神田川に合流しておらず、それぞれ個別に鏡川に流入していたことが読み取れた。また、蛇行の形態・大きさも 1933 年旧版地図以降の河道とは異なっていた。1892 年の絵地図と 1933 年旧版地図との比較からは、1892 年以降に神田川の蛇行が外側 (吉野川方向) へ大きくなり、吉野川と合流してその流れを取り込んだと推定され、この河道変更は人為的な改修ではなく自然の浸食・堆積作用によるものと考えられた。1933 年の河道の形態 (図 3-1) は 1948 年の航空写真に見られる旧河道とほぼ一致しており、この間の河道の変化はわずかであったと推定された。

1948 年撮影の航空写真からは、河道の大部分では直線化が完了しているが、一部に直線化されていない部分もあることが読み取れた。このことから、河道の直線化が行われたのは 1930 - 1940 年代と推定された。蛇行した旧河道は 1962 年までは残存していたことが確認できたが、その後徐々に開発され、現在では一部が水路として残っているのを除き、道路などになっている。直線化からおおよそ 20 年後の 1960 年代に現在の St.9 - 10 付近で撮影されたと考えられる神田川の写真 (島 1989) では、新たに開削された河道においてもミクリ属と思われる浮葉-抽水状態の植物群落が発達していたことが確認できた。同様に 1975 年の航空写真からも、現在コウホネ属のPATCH が存在する部分も含め、直線化された河道内になんらかの植生が発達している様子が確認できた。しかし、群落の構成種の決定は困難であり、過去のコウホネ属植物の分布パターンまでは明らかにできなかった。

高知新聞社 (1980) の航空写真からは、1980 年の時点で神田川の改修工事が行われており、護岸のコンクリート化が進行中であることが読み取れた。また、このとき河道の拡幅

や、一部では河床の掘り下げも行われた（坂本彰氏 私信）。航空写真には多数の重機が写っており、この改修工事が大規模だったことがうかがえる。現存する下流側のベニオグラコウホネ自生地にあたる地点ではコンクリート護岸化が完了しているが、直上流では工事が進行中であり、濁水が流出している様子が確認された。上流側の自生地は写っていないが、その直上流および直下流では工事が進行中であることが確認でき、おそらく自生地も工事中だったと推測された。

旧河道と現在の河道、および現存するコウホネ属植物の分布を図 3-3 に示す。旧河道は現存する河道とは異なり大きく蛇行しているのに対し、現河道は旧河道の蛇行を貫くようにして改変され、直線化されている。現河道の大部分は、もともと水田などであった土地に新しく掘削したものとなっているが、一部に旧河道と交差、または重複する部分が認められた。現存するコウホネ属植物のパッチは、5 つ全てが旧河道と現河道が重複する地点に分布していた（図 3-3, a-e）。

考察

1. 神田川の水質

調査時期・時間にかかわらず、St.3 と 4 の間を境界として pH および EC の低下や水温の変化がみられることから（図 3-2）、神田川は水質の観点から St.1 - 3 と St.4 - 15 の 2 つに区分できた。St.1 - 3 は後背低地に、St.4 より下流は扇端部に位置しており（図 3-1）、水質と地形とは明瞭な対応関係を示した。

pH は測定地、時期、および時間帯によって大きく変動したのに対し、RpH の変動はきわめて小さかった（図 3-2C）。また、pH は早朝に低く日中に上昇する傾向が見られ、水生植物が繁茂する夏期により高く、群落が衰退する冬期には相対的に低かった。このことから、pH の変動は溶存 CO₂ 濃度の変化に起因するものであり、St.4 より下流では恒常的に溶存 CO₂ が過飽和状態にあると考えられた。

St.4 より下流における CO₂ 過飽和の原因として、湧水の影響が考えられた。一般に、扇状地の扇端部は伏流水の湧出により湧水地帯となることが知られている（山本 1983）。湧水中には、土壌中の高い CO₂ 濃度を反映して CO₂ が豊富に溶け込んでおり、しばしば大気平衡濃度を上回る（半谷・小倉 1985; Sand-Jensen and Frost-Christensen 1998; 森・香川 1999）。実際に神田川では、St.4 付近より下流において護岸部分や河床からの湧水が見られ、St.7 の湧水点付近の水質は St.4 より下流での水質変化の傾向と一致した。なお、St.3, 4 間には比較的規模の大きい支流・前田川が流入しているが、前田川では RpH が pH より

低く CO_2 が大気平衡濃度以下であることが多い（山ノ内・石川 2011; 第 6 章参照）, St.4 での水質変化の主要因とは考えられない。

2. 光合成炭素源とコウホネ属植物の分布

沈水植物の光合成炭素源は、溶存無機炭素に完全に依存する (Titus and Stone 1982). 大気平衡状態における水中の CO_2 濃度は低く、その拡散速度は大気中の 10^4 倍遅いため、沈水植物は光合成を行う上で CO_2 制限を受けやすい (Black et al. 1981; Sand-Jensen 1983; Madsen and Sand-Jensen 1991; Keeley and Sandquist 1992). また、溶存 CO_2 は水中で遊離炭酸 ($\text{CO}_2 + \text{炭酸 H}_2\text{CO}_3$, 以下 CO_2^* と表記), 炭酸水素イオン (HCO_3^-), 炭酸イオン (CO_3^{2-}) の形を取るが、これらは主として pH によってその存在比が規定される (半谷・小倉 1985; Sand-Jensen 1983; Madsen and Sand-Jensen 1991; Brannon-Andersen 2002). 水生植物には光合成炭素源として CO_2^* のみを利用する種 (以下, CO_2^* 使用者と表記) と, CO_2^* に加えて HCO_3^- を利用できる種とがあり、光合成炭素源を規定する pH およびアルカリ度は沈水植物の分布、成長、現存量、生産性を潜在的に制限する重要な要素として注目されてきた (たとえば Van et al. 1976; Kadono 1980, 1982a, b; Titus and Stone 1982; Reven et al. 1982; Sand-Jensen 1983; Madsen and Sand-Jensen 1991; Keeley and Sandquist 1992; Vadstrup and Madsen 1995; Kahara and Vermaat 2003; Pierini and Thomaz 2004). ベニオグラコウホネを含むオグラコウホネ類は、浮葉植物ではあるが、沈水葉を多くつける (角野 1994). また、神田川の生育地では流速が速いか水深が深く、さらにしばしば増水攪乱に見舞われるため、浮葉の展開は限られる (表 3-2). したがって、神田川に生育する個体は沈水葉が卓越する実質的な沈水植物であり、光合成炭素源は水中から得られるものが大部分であると考えられる。

コウホネおよび *N. lutea* (L.) Sm. の沈水葉は、光合成炭素源として CO_2^* のみを利用し、そのため CO_2^* の存在比が低下する高 pH の環境条件下では沈水葉はほとんど光合成に貢献できない (Smits et al. 1988; 荒巻ほか 1989). コウホネ属植物は、低 pH あるいは低アルカリ度の水域に分布が偏ることが知られており (Kadono 1982b, 角野 1982b; Smits et al. 1988), これは光合成炭素源が CO_2^* に限られることと関連すると考えられる. オグラコウホネ類の光合成炭素源についての報告はないが、既存の調査ではその分布が他のコウホネ属植物と同様に中性-弱酸性の領域に偏ることから (Shimoda 1993; 藤井ほか 1999), 本種も CO_2^* 使用者である可能性が高い. 渡邊ほか (2007) は神田川を含む高知県中部 5 か所のコウホネ属植物の自生地を調査を行い、それらの生育地の pH が平均で 7.2 ± 0.1 であることを示した. その上で、これらの pH の値が他県の生育地で報告されている値に比べて高いこと、pH 6.4 以上では HCO_3^- が卓越し CO_2^* が乏しいとされることなどを挙げ、沈水葉の

みで生育する個体は光合成炭素源が制限され、生育困難な環境下にあると推定した。

本研究の水質調査では、神田川の St.4 より下流は CO_2 を大気平衡以上に含む湧水河川であることが示された。Sand-Jensen and Frost-Christensen (1998) は、 CO_2 過飽和の条件下では、高 pH であっても CO_2 使用者の光合成が促進され、生育可能となることを示した。本研究では CO_2 濃度の測定を行うことはできなかったが、神田川の St.4 より下流では日中でも明らかに大気平衡以上の CO_2 が含まれており、このことがコウホネ属植物の生育を保証する要因の一つであると考えられる。

コウホネ属植物の光合成には、 CO_2 の過飽和以外にも多くの要因が影響しうる。たとえば、流水は、その流速が適度であれば沈水植物の光合成に正の効果をもたらす (生嶋 1972; Keeley and Sandquist 1992)。また、浮葉や抽水葉は大気中の CO_2 や強光を利用可能であり、コウホネの例ではその光合成速度は沈水葉のおよそ 30 倍に達する (Ikusima 1970)。一方で、*N. variegata* Durand では水深が深いと葉柄への投資により浮葉 1 葉あたりの生産コストが高くなること、貧栄養な底質では浮葉の展開数が減少すること、逆に水中の光合成炭素源が豊富だと沈水葉の比率が増すことが知られている (Titus and Sullivan 2001)。ヒルムシロ属では、光および水中の光合成炭素源の条件に依存して浮葉と沈水葉における費用対効果が変化する可能性が指摘されており (Frost-Christensen and Sand-Jensen 1995)、コウホネ属植物でも環境条件によって沈水葉・浮葉の有利性が変化するかもしれない。既存のコウホネ類の分布と pH・アルカリ度にかんする調査結果の多くは、コウホネ属植物の生育型や気中葉・沈水葉の存在比について言及しておらず、これらの情報との直接的な比較により神田川の生育環境を評価することは困難である。また、現在のところ、オグラコウホネ類の光合成特性についての知見は乏しく、どのような環境条件がベニオグラコウホネの生育の上で好適であるかの判断は難しい。今後、ベニオグラコウホネの光合成特性を明らかにすると共に、 CO_2 過飽和の状態にある湧水環境がもたらす影響について検証する必要がある。

3. 河道の変遷とコウホネ属植物の分布

水生植物の分布および現存量は、光、水質、攪乱など、様々な環境要因によって規定される (Madsen and Adams 1989)。本研究の測定結果からは、St.4 より下流の部分の水質はほぼ一様と考えられた (図 3-2)。高知県中部の複数河川における調査では、ベニオグラコウホネは泥質から砂礫質 (2mm 以下の区分についての平均粒径 0.43 - 1.11 mm)、水深 18.3 - 77.8 cm、流速 $<0.10 - 0.43 \text{ m s}^{-1}$ の範囲で生育が確認されている (第 2 章参照)。神田川の底質はほぼ全域で粗砂・小礫質であり、流速・水深についても流程の大部分はベニオグラコウホネが生育可能な範囲内にある。日照条件についても、河畔を大きく覆う植生は

なく、堤体および橋梁の影響もごく一部に限られる。また、St.1 - 2 および St.13 - 15（それぞれササバモ、オオカナダモが繁茂）を除けば競合する他の水生植物の植被率も低い。したがって、これらの環境要因はコウホネ属植物の分布の制限要因とはなっていないと考えられ、神田川の流程の大部分は潜在的にコウホネ属植物の生育が可能な立地であると思われる。しかしながら、現存するコウホネ属植物の生育地は 2 か所に限られており、その全てが旧河道と直線化河道の重複部分に位置していた（図 3-3）。このことは、現在のコウホネ属植物の分布が河川の改修履歴に強く影響されていることを暗示する。

直線化された新河道は水田を開削したものであるため、直線化の直後には、コウホネ属を含む水生植物は直線化河道から完全に消失したか、少なくとも旧河道との重複部分のみに分布が限られたことは間違いないと考えられる。その後、重複部分の残存個体や、当時まだ残っていた旧河道、あるいは周辺水路からの分布拡大が起きたと推定され、1960 年代には開削部分においても実際に水生植物群落が回復していた。しかしながら、過去の神田川の植生については情報がなく、また、航空写真からは群落の構成種までは判別できなかったため、本研究の結果からはコウホネ属植物の分布の変遷を明らかにすることはできなかった。ただし、コウホネ属植物が他の水生植物同様に新河道の開削部分に進出していたと仮定すると、現在のような分布状況になるためには、旧河道と重複する地点のみに個体が残存または新規定着し、他の地点に分散した個体のみが消失する必要がある。一方で、仮に現存する個体が直線化前からの生存個体だと仮定すると、直線化および 1980 年代の改修を生き延びたことになるが、改修工事時の詳細な状況は不明である。本研究の結果のみでは、河川改修とコウホネ属植物の分布との因果関係について明らかにすることはできなかった。今後、より多くの事例との比較を行い、河川改修と水生植物の分布との関連性について検討することが必要と考えられる。

4. 保全への提言

本研究では、CO₂*に富む湧水がベニオグラコウホネの分布を保証している可能性が示された。四国には石灰岩地帯が多く、河川水の pH が高い傾向にあるため（小林 1951, 1961）、CO₂*のみを光合成炭素源とする水生植物にとって CO₂過飽和の湧水環境は分布を規定する重要な要因となりうる。また、湧水の影響を受ける流程は、扇状地地形と明瞭な対応関係を示した。地形と水質の対応関係は、CO₂*使用者の潜在的に生育可能な立地を評価する指標として利用可能かもしれない。

神田川流域では、高度経済成長期の宅地化により大部分が住宅地となり、水質汚濁が進行したが、近年は流域での下水道の整備が進みつつある。また、神田川の大規模な河川改修は終了しており、今後、改修工事や急速な水質汚濁の進行を原因としたコウホネ属植物

の急速な絶滅が起こる危険性は低いと考えられる。しかしながら、一般に個体数の減少は絶滅のリスクを高めるとされており（鷺谷・矢原 1996）、現存する神田川のコウホネ属植物のパッチ数は少ないため、偶発的な事故で絶滅する可能性は依然として高い。また、*N. lutea* L.ではその発芽特性から永続的な埋土種子集団を形成しにくい可能性が指摘されており（Smits et al. 1990）、ベニオグラコウホネが同様の特性を持っていた場合、埋土種子からの復元は期待できず、一度失われた遺伝的多様性を取り戻すことはきわめて困難となる恐れがある。

したがって、神田川のコウホネ属植物の個体群を保全するにあたっては、現存する個体を保護するとともに、有性生殖による個体数の増加と分布の拡大を促す処置が必要と考えられる。神田川のベニオグラコウホネでは、結実率が 20.4%と低いことが指摘されており（渡邊ほか 2007）、特にパッチ b, c では開花そのものが見られない。また、5 回以上の踏査にもかかわらず実生個体を確認できず、現存するパッチは最低で 3 m² 以上と比較的大きいことから、少なくとも現在の神田川の環境条件下では種子繁殖はまれであると考えられる。コウホネ属植物において種子繁殖がまれと考えられる例は、*N. polysepala* Engelm.（論文中では *N. luteum* , Hart and Cox 1995）、*N. lutea*（Barrat-Segretain 1996b）、コウホネ（村山ほか 1998）で知られているが、一方で尾瀬が原におけるオゼコウホネ *N. pumila* (Timm) DC. var. *ozeensis* (Miki) H. Hara の例では未分布だった池塘への進出が認められ（金井 2002）、種子繁殖の頻度は比較的高いと推測される。種子繁殖の頻度は、分類群、あるいは環境条件によって異なる可能性がある。また、コウホネ属植物の発芽特性は *N. lutea* L. 以外では十分に明らかになっていないとは言えず、ベニオグラコウホネに関しても Padgett et al. (2002) の実験結果があるのみである。さらに、野外における実生の観察例が少なく、実生の定着条件もほとんど知られていない。今後、種子生産や発芽条件、実生の定着条件などの繁殖特性を中心に、ベニオグラコウホネの種生態学的特性についての知見の蓄積が必要であると考えられる。

摘要

1. 高知市神田川において、絶滅危惧種ベニオグラコウホネを含むコウホネ属植物の分布を決定づける要因について、水質および河川改修履歴の観点から検討した。
2. 神田川は、上流部を除き鏡川扇状地の扇端部に近接した後背湿地を流れており、水温、電気伝導度、pH の変化から、扇端部に近接した流れは湧水の影響を強く受けていると考えられた。pH と RpH の比較から、これらの流れでは溶存 CO₂ が過飽和状

態にあると推定された。

3. コウホネ属植物の沈水葉は遊離炭酸 CO_2^* のみを光合成炭素源とする。 CO_2 過飽和の条件下では CO_2^* のみを炭素源とする種の光合成が活性化される。これらのことから、湧水による CO_2 過飽和が神田川のコウホネ属植物の生育を保證する要因の一つであると考えられた。
4. 神田川の歴史的背景を明らかにするため、古地図、旧版地図および航空写真の判読を行った。神田川は 1930 年代ごろまでは、河道の変遷が見られる自然状態に近い河川であったと考えられた。1940 年代には改修により河道が直線化され、1980 年代にはさらに河道の拡幅およびコンクリート護岸化が行われたことが明らかとなった。
5. 現存するコウホネ属植物のパッチは、河道の直線化の際に旧河道をそのまま新河道の一部として利用した部分に限られた。コウホネ属植物のパッチは非常に長寿命であると推定されることから、現存するコウホネ属植物のパッチは直線化以前からの生き残りである可能性が高いと考えられた。
6. 神田川では現存するコウホネ属植物の個体が少なく、実生も確認されない。このことから、個体の新規加入は強く制限されていると考えられ、予備調査から種子生産が阻害されている可能性が示唆された。保全のためには、種子生産および発芽・定着条件をはじめとする種生態的特性の解明が必要である。

第 4 章 日本産水生植物 82 分類群の光合成炭素源

はじめに

沈水植物は、物理環境の改変、植物付着生物、無脊椎動物、魚類の生息地として鍵となる役割を担っている (Biggs 1996; Cavalli et al. 2012). 沈水植物の分布を制御する機構についての知見を得ることは、淡水生態系における管理・保全のために非常に重要である. 沈水植物の生産性、現存量およびある生育地に出現する種の組成をコントロールする要因のうち、光合成炭素源の状態の指標である pH とアルカリ度はとりわけ重要である (Adams et al. 1978; Kadono 1982; Pip 1987; Svedäng 1992; Vestergaard and Sand-Jensen 2000; Riis et al. 2000; Nielsen and Borum 2008). また、種の分布は、種が持つ HCO_3^- の使用能力と無機炭素の抽出能力に関連している (Vestergaard and Sand-Jensen 2000; Maberly and Madsen 2002a). 光合成における HCO_3^- の使用は最も幅広く見られる炭素獲得の上での適応であり、この能力の生態的な重要性は繰り返し指摘されてきた (Spence and Maberly 1985; Prins and Elzenga 1989; Madsen and Sand-Jensen 1991; Maberly and Madsen 2002a). HCO_3^- の使用は無機炭素の有効性を増加させるため、 CO_2 濃度が 0 付近であつても正の光合成が見られる. また、Rubisco の周辺の内部 CO_2 濃度を上昇させることにより、光呼吸を抑制または減少させうる (Maberly and Madsen 1998). したがって、この能力は HCO_3^- が優占する高 pH・高アルカリ度の水域で重要となる.

維管束植物の炭素吸収能力は、機会的に沈水する陸生植物を含め 100 種以上で報告されている (Sand-Jensen and Gordon 1984; Adams 1985; Smith et al. 1988; 荒巻ほか 1989; Madsen and Sand-Jensen 1991; Keeley and Sandquist 1991; Sand-Jensen et al. 1992; Adamec 1995; Newman and Raven 1995; Keeley 1999; Maberly and Madsen 2002b; Pierini and Tomaz 2004; Hyldgaard and Brix 2011). しかしながら、それらの研究は主としてヨーロッパとアメリカで行われており、他の地域での研究例は少ない. 日本では、炭素利用能力の研究は以下の 2 つに限られる; ヒルムシロ属 7 種 (Kadono 1980), コウホネ (荒巻ほか 1989). 海外との共通種を含め、日本産の水生植物のうち約 50 種について炭素源が報告されている. しかしながら、水生植物の管理保全に役立てるためには、より多くの種における炭素源についての知見が必要である.

pH 推移実験 (Allen and Spence 1981) は、緩衝作用の問題を回避し、 CO_2 と HCO_3^- の両方の同化効率を評価できるため、水生植物における HCO_3^- 使用を評価する有益な手法である (Prins and Elzenga 1989). 炭素抽出能力を評価するため、我々はこの手法を使用した. 両生植物は CO_2^* のみを、厳密沈水植物は HCO_3^- を使用する傾向が報告されている

(Spence and Maberly 1985; Sand-Jensen et al. 1992). そのため、機会的に沈水する陸生植物および両生植物と沈水植物の両方を試験した.

本研究の目的は、管理保全の基礎として、水生植物における光合成炭素源についての情報を提供することである.

材料と方法

1. 材料

両生（陸生を含む）、浮葉、厳密沈水の生育型を持つ 82 分類群について研究を行った. 試料採取は 2011 年 11 月から 2013 年 10 月の間に、高知県、愛媛県、広島県、栃木県、福島県のようなタイプの水域で行った. 各種につき可能な限り複数の産地において、完全に沈水した複数の個体から採取した. 一部の試料は高知大学 (N 33 32'56.64, E 133 29'14.61) の屋外水槽で栽培した個体を使用した. 栽培水槽には雨水 (pH6.5 - 7.0, 溶存無機炭素量およそ 0.1 mM) または水道水 (pH7.0-8.5 溶存無機炭素量およそ 0.5 mM) を使用した. 栽培個体は、実験に使用するまで沈水状態が維持されるよう管理した.

実験には健全な茎の先端、葉または稈を使用した. 水道水の流水の下で、指または絵筆を使用して付着生物と汚れを丁寧に除去した. ミズハコベ *Callitriche palustris* L. のような脆弱な植物の場合、付着生物の影響を低減するため、試料を 0.01 N 過マンガン酸カリウムに 10 秒つけ、すぐに水道水ですすいだ (辻・国井 1998). 実験は原則として試料の採取後 24 時間以内に行ったが、一部の試料は実験に用いるまで数日かかったため、湿ったキムタオルに包んで密閉し、実験に使用するまで冷蔵した.

2. 最終 pH の測定

沈水植物の HCO_3^- 使用能力を評価するため、最終 pH の測定を行った (Maberly and Madsen 1998). 全ての実験は 1 mM NaHCO_3 水溶液 (初期 pH7.6 アルカリ度 0.95 mequiv. l^{-1}) で行った. 生重量で 0.15 - 2.5 g に相当する試料を実験溶液ですすぎ、70 ml のバイアル瓶に実験溶液および攪拌子とともに入れ、シリコンゴム栓で気泡を含まないように密閉した. 培養は 20°C・光合成光量子束密度 (PPF) 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ にセットしたグローブチャンバー (MIR-254 SANYO Electric Co. Ltd. Osaka Japan) 内で行い、マグネティックスターラーで攪拌した条件下で実行した. 反復は 1 地点から採取したサンプルにつき 3 - 10 反復とし、反復のうち、最低 1 つにおいて、10 分間隔で pH を記録し、最終 pH に到達したのを確認した. 1 つの実験は、1 時間に pH が 0.01 以上変化しなくなるまで、10 時間

以上行った。ただし、光合成率がきわめて遅く 20 時間後でも pH の上昇が続いた場合には実験を打ち切った。pH は 20°C・pH6.86 と 9.18 で校正した pH メーター (WM-32EP DKK-TOA CO. Tokyo Japan) と電極 (GST-2729C DKK-TOA CO. Tokyo Japan) で測定した。実験終了後、試料は 80°C で 24 時間乾燥させ、秤量した。最終 pH 時の全炭酸と各炭酸種の濃度は Mackereth et al. (1978) の式に従い、pH・アルカリ度、温度から算出した。

3. CO₂*および HCO₃⁻濃度に対する応答

フトヒルムシロ *Potamogeton fryeri* A.Benn とオヒルムシロ *P. natans* L.による HCO₃⁻使用のより確実な証拠を得るため、様々な濃度の溶液において pH 推移実験 (Allen and Spence 1981) による光合成速度の評価を行った。フトヒルムシロおよびオヒルムシロとの比較のため、ベニオグラコウホネ *Nuphar oguraensis* Miki var. *akiensis* Shimoda, ナガエミクリ *Sparganium japonicum* Rothert, オオカナダモ *Egeria densa* Planch., ホザキノフサモ *Myriophyllum spicatum* L.およびセキショウモ *Vallisneria natans* (Lour.) H.Hara を試験した。器具と手順は、以下の点を除き上記とほぼ同じである。実験には KHCO₃ 水溶液を用い、濃度は 0.5, 1.0, 3.0, 5.0, 10.0 mM の 5 段階とした。試料は 1 つの溶液で 2 - 14 時間培養した後、順を追って一連の実験溶液で実験した。試料を次の溶液に移動する前に、蒸留水ですすぎ、次に新しい実験溶液ですすいだ。実験の間、30 秒ごとに 0.01 単位で pH を記録した。光合成率は pH が 0.05 上昇するのに要した時間、バイアル瓶の容量および乾重量から算出した (Maberly 1990)。

結果

1. 炭素獲得能力と HCO₃⁻の使用

表 4-1 に、試験した水生植物 82 種について測定された最終 pH を示す。最終 pH は 8.39 - 11.37 の範囲に位置した。また、同種の間でも、採取地や採取日により最終 pH は異なった。これまでの報告では、C₃植物の CO₂*補償濃度の最小値として 1.4 μM の値が報告されており (Maberly and Spence 1983; Maberly and Madsen 1998), これを下回る場合に HCO₃⁻の使用またはその他の炭素濃集機構を持つことが示唆される (Madsen and Sand-Jensen 1991)。表 4-1 におけるミミカキグサ *Utricularia bifida* L.からアオハイゴケ *Rhynchostegium riparioides* (Hedw.) Cardot までの 49 分類群は、比較的低い最終 pH と高い CO₂*補償濃度 (1.21 - 8.69 μM) を示し、炭素源が CO₂*に限られる C₃植物であると判断された。光合成に CO₂*のみを使用すると判断された分類群は、厳密な沈水植物である

イヌタヌキモ *Utricularia australis* R.Br., ヒメタヌキモ *Utricularia minor* L., オオバナ
イトタヌキモ *Utricularia gibba* L., スブタ *Blyxa echinosperma* (C.B.Clarke) Hook.f., 少
数の小さな浮葉をつけるハゴロモモ *Cabomba caroliniana* A.Gray を除き, おおよそ両生植
物（陸生植物を含む）と浮葉植物であった.

対照的に, 表 4-1 のマツモ *Ceratophyllum demersum* L.からアイノコセンニンモ
Potamogeton × *kyushuensis* Kadono et Wiegleb までの分類群の最終 pH 時の CO_2^* 濃度
は $0.22 \mu\text{M}$ 以下であり, HCO_3^- の使用能力を持つ可能性が明瞭に示された. これらの種群
は, 浮葉性のヒルムシロ属を除き, ほぼ厳密な沈水植物であった.

オヒルムシロとその雑種, フトヒルムシロ, ホッスモ *Najas graminea* Delile, ミズオオ
バコ *Ottelia alismoides* (L.) Pers.では, 採取した試料間で最終 pH 値がばらつき, 8.89 -
10.35 の間に位置した (表 4-1). この値は, CO_2^* のみを使用する種群が示しうる値と HCO_3^-
の使用能力を持つ種群が示しうる値の両方にまたがった. ミズニラ *Isoetes japonica*
A.Braun とイトトリゲモ *Najas gracillima* (A.Braun ex Engelm.) Magnus はそれぞれ 1 産
地のみの実験であるが, 最終 pH はそれぞれ 9.41, 9.49 で中間的であった. ヒメホタルイ
Schoenoplectus lineolatus (Franch. et Sav.) T.Koyama は 2 産地のみの実験であるが, 最
終 pH は 8.79 と 10.71 であり, 結果が分かれた.

試験した種のうち, 23 種についての文献情報を表 4-1 に示す. 我々の結果は, HCO_3^- を
使用できないとして報告されていたフトヒルムシロ (Kadono 1980) とオヒルムシロ
(Maberly and Spence 1983; Bodner 1994) を除く 21 種について, 既存の報告と一致した.

2. 多様な濃度の KHCO_3 溶液における光合成速度

HCO_3^- の濃度が異なる溶液で実験を行った 9 種について, CO_2^* および HCO_3^- 濃度に対
する炭素獲得率を図 4-1 に示す.

ベニオグラコウホネとナガエミクリの炭素獲得効率 (図 4-1-a-d) は CO_2^* 濃度と直線的
な関係し, HCO_3^- 濃度には影響されなかった. これらの結果は, Allen and Spence (1981)
と Maberly and Spence (1983) が述べたように, これら 2 種が CO_2^* のみを使用できるこ
とを示す. これらの種による炭素獲得効率は, CO_2^* 濃度が最大 0.2 mM 以下である我々の
実験条件下では飽和しなかった.

図 4-1-g-p におけるフトヒルムシロ, オヒルムシロ, ヤナギモ, オオカナダモ, ホザキノ
フサモの CO_2^* に対する炭素獲得率の描画線は, 高 CO_2^* 濃度下から CO_2^* 濃度の減少に対応
して直線的に炭素獲得率が減少する最初の部分と, CO_2^* 濃度の低下時に炭素獲得率が再上
昇する第 2 の部分とに分けられた. 第 2 の部分は, 植物が HCO_3^- を使用し始めたことを表
す (Allen and Spence 1981; Maberly and Spence 1983). HCO_3^- 濃度が低い溶液では, 試

料植物が HCO_3^- を獲得したことを示す第 2 の部分が不明瞭であり、特にフトヒルムシロとオヒルムシロではその傾向が著しく、ヤナギモもこれに類似した傾向を示した。しかしながら、より高い濃度の溶液では、 CO_2^* 濃度が 0 近くの時であっても、炭素獲得は正の値を示した。また、炭素獲得率を HCO_3^- に対してプロットした場合 (図 4-1-h, j, l, n, p), 炭素獲得率は HCO_3^- 濃度が高いほど大きな値を示した。この結果は、それぞれの種にとって溶液の濃度が十分であれば、これらの種が HCO_3^- を使用する能力を持つことを示す。なお、ホザキノフサモの炭素獲得率は 10 mM より 5 mM でわずかに高かった。

セキショウモでは、 CO_2^* に対する炭素獲得率は、直線部分を示さなかった (図 4-1-q)。また、炭素獲得のピークは CO_2^* 濃度 0.05 mM 以下の領域にあった。本種の HCO_3^- に対する炭素獲得率 (図 4-1-r) は HCO_3^- の濃度 6 mM での炭素獲得が最大に達し、低濃度でも他種より高い炭素獲得率を維持していた。

ミズオオバコは、他の種とは異なる応答を示した。初回の培養 (図 4-1-e の 1.0 mM) では、炭素獲得率は CO_2^* 濃度の減少とともに直線的に低下したが、 CO_2^* 濃度がほぼ 0 となっても炭素獲得は正の値を示した。2 回目以降の培養で新たな実験溶液 (0.5, 3.0, 5.0, 10.0 mM) に移行した後は、同一の CO_2^* 濃度でありながら、初回よりも高い炭素獲得率を示した。また、2 回目以降の炭素獲得率の上昇時には、炭素獲得率は HCO_3^- 濃度にほとんど影響を受けず、いずれの濃度の実験溶液でも CO_2^* 濃度に対応した (図 4-1-f)。

考察

1. 各分類群における HCO_3^- の使用

最終 pH の測定結果は、研究した種が以下の 2 つの種群に分けられることを示した; 1) 低い最終 pH, すなわち高い CO_2^* 補償濃度を示す種群, 2) 高い最終 pH, すなわち低い CO_2^* 補償濃度を示す種群。

前者では、最終 pH 時の推定 CO_2^* 濃度は 1.21 - 8.69 μM の間にあった (表 4-1)。これらの値は報告されている水生 C_3 植物の補償濃度の最小値とおおむね一致した (>1.4 μM ; Maberly and Spence 1983; Maberly and Madsen 1993)。また、ベニオグラコウホネとナガエミクリで得られた様々な濃度の溶液における pH 推移実験の結果も、これらの種が CO_2^* のみを使用することを強く支持した。

後者の種群における高い最終 pH 値は、これらの種の CO_2^* 補償濃度がきわめて低いことを示す。このような低い CO_2^* 補償濃度は、 HCO_3^- の使用によるほか、 C_4 代謝によってもたらされうる。 C_4 代謝では CO_2^* 補償濃度がほぼ 0 となるため (米山ほか 2010)、炭酸

平衡により HCO_3^- が CO_2^* に変換されることで炭素吸収が継続し、最終 pH は高い値に到達する可能性がある。したがって、水生植物による HCO_3^- の使用と C_4 代謝を区別するには、最終 pH の測定のみによる評価では不十分である (Prins and Elzenga 1989; Madsen and Sand-Jensen 1991)。本実験の条件下では、高い最終 pH 値を示した分類群の少なくとも一部の試料において、最終 pH 時の CO_2^* 補償濃度が HCO_3^- 使用者と C_4 植物の両方によって導かれ得る値 (約 0.02 μM ; Prins and Elzenga 1989) に該当した (表 4-1)。

様々な濃度の pH 推移実験における、フトヒルムシロ、オヒルムシロ、オオカナダモ、ホザキノフサモ、セキショウモの CO_2^* 濃度低下後の炭素獲得率は、 HCO_3^- の濃度と正の関連を示した (図 4-1-h, j, l, n, p, r)。 CO_2^* 欠乏時の炭素獲得速度が HCO_3^- 濃度に強く依存することは、これらの種が C_4 代謝ではなく HCO_3^- を使用することを強く示唆する。また、ヒルムシロ属の多くの種、オオカナダモ、ホザキノフサモ、マツモ、コカナダモ、バイカモ属、カワツルモについて、複数の著者によって HCO_3^- 使用能力を持つことが確認されている (例えば Pierini and Thomaz 2004; Maberly and Madsen 1998; Van et al. 1976; Jones et al. 1993; Madsen 1993; Sand-Jensen and Gordon 1984)。上記のことから、高い最終 pH を示したグループのうち、ミズニラ、ヒメホタルイ、ミズオオバコおよびイバラモ属植物を除く分類群については、 CO_2^* に加えて HCO_3^- を使用できると考えられた。

ミズニラ、ヒメホタルイ、ミズオオバコ、イバラモ属の各種も少なくとも一部の実験結果では最終 pH が高く、何らかの炭素濃集機構の存在が示唆された。また、そのような高い最終 pH 値は、 HCO_3^- の使用と C_4 代謝のいずれでももたらされうる範囲内にあった。イバラモ属については光合成炭素源の報告例が少なく、Wetzel (1969) による *N. flexilis* (Willd.) Rostk. and Schmidt についての報告に基づき Keeley and Sandquist (1992) が CO_2^* のみを炭素源とすると判断した例があるに過ぎない。本研究で取り扱ったイバラモ属 (ホッスモ、イトトリゲモ、オオトリゲモ類似種、イバラモ) では、最終 pH は 9.11-10.40 までの値を示した。また、0.5-10.0 mM の KHCO_3 水溶液において行った予備的な実験では、イトトリゲモはフトヒルムシロ (図 4-1-h) とよく似た HCO_3^- 濃度に対応する炭素獲得率を示した (データ非公開)。このことは、イバラモ属の水生植物が弱いながら HCO_3^- の使用の能力を持つ可能性を示唆する。しかしながら、イバラモ属植物は光合成速度が非常に遅いことに加え、植物体が繊細かつ脆弱であり、野外で採取してきた植物体から藻類を含む付着生物を排除するのが困難であった。ミズニラ属については、CAM 型光合成により能動的な炭素濃集を行うことが知られている (Keeley 1982; Maberly and Madsen 2002a)。また、ヒメホタルイの炭素獲得については、文献からの情報は得られなかった。ミズオオバコは、 CO_2^* 濃度低下後の炭素獲得率が HCO_3^- 濃度にはほとんど影響されなかった。また、炭素欠乏を未経験の初回培養では、炭素獲得率は CO_2^* 濃度と直線に近い関係を示した。このことか

ら、ミズオオバコは CO_2^* 欠乏時に HCO_3^- を使用するのではなく、 C_4 型の光合成により炭素源を濃集している可能性が考えられる。また、この炭素濃集は通常は行われておらず、炭素欠乏状態にさらされたのちに、速やかに発現すると考えられる。ただし、厳密沈水植物による C_4 様光合成はクロモとオオカナダモでしか知られておらず (Maberly and Madsen 2002a)、ミズオオバコの炭素濃集を確定するにはさらなる証拠が必要である。上記のことから、ミズニラ、ヒメホタルイ、ミズオオバコ、イバラモ属の各種は、何らかの炭素濃集を行っていると考えられる。しかし、 HCO_3^- の使用以外の炭素濃集機構を持つ水生植物が pH 推移実験においてどのような応答を示すかは十分に知られておらず、本研究ではこれらの種がどのような炭素濃集機構を持っているか結論付けるには至らなかった。これらの種については、調査事例を増やすとともに、他の手法を用いた炭素獲得機構の解明が必要である。

全体の傾向として、両生植物（陸生を含む）の大部分は CO_2^* のみを使用すると考えられたが、多くの厳密沈水植物（浮葉性ヒルムシロ属を含む）は HCO_3^- を使用でき、この傾向は Spence and Maberly (1985) や Sand-Jensen et al. (1990) の報告と一致した。また、タヌキモ属 3 種、スブタ、ハゴロモモは沈水植物またはほぼ沈水植物であるにもかかわらず、炭素源が CO_2^* のみに限られた。これまでに報告された全ての水生タヌキモ属の種は、「 HCO_3^- 不使用者」として報告されており (Moeller 1978; Adamec 1995; Spence and Maberly 1985; ただし Adamec 2009 参照)、本研究の結果は、水生タヌキモ属が CO_2^* のみを炭素源とすることを支持した。スブタ属とハゴロモモ属は、炭素源についての文献情報は得られなかった。これらの完全な沈水性でありながら HCO_3^- を利用できない分類群の水中への適応や生育ハビタットの選好性は、大変興味深い問題である。

2. フトヒルムシロとオヒルムシロにおける HCO_3^- の使用

本研究で調査した多くの種の炭素源は、先行する論文や報告とよく一致した。しかしながら、本研究では、フトヒルムシロとオヒルムシロはきわめて弱い HCO_3^- の使用能力を示した。これらの結果は、これらの種が HCO_3^- を使用不可能であるという先行研究の認識と一致しない (*P. fryeri*; Kadono 1980, *P. natans*; Maberly and Spence 1983; Bodner 1994)。

Kadono (1980) によるフトヒルムシロの炭素源の評価は、pH9.1 と 10.0 に調整した 0.5 and 1.0 mM の NaHCO_3 水溶液で 1 時間培養し、光合成率はウィンクラー法による O_2 発生量の定量によって評価されている。 HCO_3^- の使用について、Kadono (1980) で使用された試料が本研究で使用された試料と同じ能力を持っていると仮定すると、これらの条件での最大 O_2 増加は 1 時間にわずか 0.09 mg であり、おそらく Kadono (1980) の条件では O_2 増加の検出は難しかったと考えられる。本研究においても、福島県産のフトヒルムシロ

はほとんど HCO_3^- 使用の証拠を示しておらず(表 4-1), 現実問題としてきわめて弱い HCO_3^- 使用能力の検出は困難である. Kadono (1980) で用いられた試料についても, 彼の実験条件での検出限界を下回る HCO_3^- 使用能力を持っていた可能性もある.

オヒルムシロは Maberly and Spence (1983) と Bodner (1990) によって試験されている. Maberly and Spence (1983) は, アルカリ度 0.5mequiv l^{-1} (の溶液) における (pH 推移実験に基づく) 全炭酸に対する炭素獲得率のプロットを示した. 結果は全炭酸濃度に対する直線的な関係と比較的高い補償濃度 ($2.1\text{ }\mu\text{M}$) を示し, この条件の下では, この種が HCO_3^- を使用できないことを示した. ただし, より高い濃度の実験溶液での結果は示されていない. Bodner (1990) の実験は, 手法が本研究と大きく異なるため, 直接的な比較ができないが, 彼女はオヒルムシロの CO_2^* 補償濃度を $2.1\text{--}2.9\text{ }\mu\text{M}$ と推定し, CO_2^* のみ使用すると結論付けた. 本研究で明瞭な HCO_3^- の使用が確認された高知県の個体群は, 日本におけるオヒルムシロの分布南限の一つであり, 隣り合って互いに関連している. 一方で, 福島県で採取した個体群は, より弱い HCO_3^- の使用能力を持つか, またはほとんど HCO_3^- 使用の証拠を示さなかった. Maberly and Spence (1983) と Bodner (1994) が使用したオヒルムシロの試料は, それぞれスコットランドとオーストリアで採取されており, その産地は日本から遠く離れており, 炭素獲得能力が個体群によって異なる可能性がある. 実際に, *Myriophyllum alterniflorum* DC. では個体群により HCO_3^- 使用能力が異なること, また, 環境の変化により HCO_3^- 使用能力が変化することが示唆されている (Maberly and Madsen 2002a). フトヒルムシロとオヒルムシロによる HCO_3^- の使用の評価を結論付けるには, 分布域内の個体群間の差異や HCO_3^- 使用の可塑性について試験する必要がある.

3. 種間に見られる炭素獲得における勾配

Spence and Maberly (1985) は, 水生植物を HCO_3^- の「使用者」と「不使用者」に区分することは, 単純化しすぎであることを指摘した. 本研究の結果においても, HCO_3^- を使用できると判断された分類群における最終 pH 時の HCO_3^- 濃度は, 最も低い例でササバモの $102\text{ }\mu\text{M}$, 最も高い例でオヒルムシロの $912\text{ }\mu\text{M}$ まで差が大きかった. ただし, フトヒルムシロとオヒルムシロでは最終 pH 時における HCO_3^- 濃度は一貫して $335\text{ }\mu\text{M}$ 以上であり, 他の HCO_3^- を利用可能な分類群に比べ明らかに高かった (表 4-1). また, これら 2 種では, HCO_3^- 濃度に対する炭素獲得率は遅く, 特に 1 mM 以下の溶液では不明瞭であった (図 4-1-g-j). このことから, これら 2 種は明らかに弱い HCO_3^- 使用能力を持つと考えられた. セキショウモは中間的な最終 pH 値を示した (表 4-1) が, HCO_3^- をよく使用できる種であるホザキノフサモに比べ, 特に低い HCO_3^- 濃度の溶液で炭素獲得率が高かった (図 4-1-q, r). CO_2^* と HCO_3^- に対する親和性は, 季節 (Maberly and Spence 1983), 産地ま

たは遺伝的背景 (Maberly and Madsen 2002a), およびその他の環境条件 (例えば炭素源の有効性, Madsen 1993) によって変動する. 今後の研究の展開として, これらの変異の幅を把握し, 炭素獲得における種生態学的な特性の多様性を明らかにすることで, より有効な水生植物の分布予測や環境評価につなげる必要がある.

摘要

1. 水生植物の管理保全の基礎となる情報を提供するため, 新規報告種 49 分類群を含む 82 分類群について光合成炭素源としての遊離炭酸 CO_2^* と炭酸水素イオン HCO_3^- の利用特性を調査した. 実験手法には pH 推移実験を用い, 最終的に到達した pH 値に基づき炭素源の光合成補償濃度を推定し, また, 一部の分類群を対象に CO_2^* および HCO_3^- の濃度の変化に対する光合成速度の変化を評価した.
2. 最終 pH は 8.39 - 11.37 の範囲に位置し, これらは, 最終 pH が低い群と高い群とにおおむね分けられた. しかし, 一部の分類群は中間的な値を示すか, または産地によって最終 pH が大きく異なった. また, 光合成速度は CO_2^* 濃度のみに規定される群と, HCO_3^- 濃度の影響を受ける群とが見出された.
3. 最終 pH が低く, 補償濃度が陸生の C_3 植物と同等と推定された 49 分類群は, 特殊な炭素濃集機構を持たず光合成に CO_2^* のみを使用すると判断された. また, 光合成速度が CO_2^* 濃度のみに依存する分類群もここに含まれ, これらの分類群が光合成に CO_2^* のみを使用することを支持すると考えられた.
4. 最終 pH が高く, 陸生 C_3 植物より補償濃度が低いと推定された残りの 23 分類群は, 何らかの炭素濃集機構により補償濃度を引き下げていると考えられた. これらのうち, HCO_3^- 濃度が高いほど光合成速度が上昇した 5 分類群は, 明らかに HCO_3^- を炭素源として使用していると考えられた. また, 文献からの情報により, 23 分類群のうち 16 分類群は HCO_3^- を使用すると判断された.
5. 残る 7 分類群 (ミズニラ, ヒメホタルイ, ミズオオバコ, イバラモ属 4 種) は, 最終 pH が中間的な値を示すか, または産地間で最終 pH が大きく異なった. このうちミズオオバコの光合成速度は, きわめて低い CO_2^* 濃度下でも速い光合成が可能でありながら, 一方で HCO_3^- 濃度にほとんど影響されない点で特異であり, HCO_3^- の使用とは異なる炭素濃集機構を持つ可能性が示唆された. ミズニラ, ヒメホタルイ, イバラモ属も何らかの炭素濃集を行っていると考えられが, どのような炭素濃集機構かを結論付けるには至らなかった.

6. 全体の傾向は、両生植物（陸生を含む）の大部分は CO_2^* のみを使用し、多くの厳密沈水植物（浮葉性ヒルムシロ属を含む）は HCO_3^- を使用できた。この傾向は既存の知見と一致する。しかしながら、タヌキモ属 3 種、スブタ、ハゴロモモは沈水植物またはほぼ沈水植物であるにも関わらず、炭素源が CO_2^* のみに限られた。
7. 炭素源が既知であった 23 分類群のうち、21 分類群については既存の研究結果と一致した。残るフトヒルムシロとオヒルムシロでは、既存の研究では CO_2^* のみを使用するとされていたが、本研究の結果からは、きわめて弱い HCO_3^- を使用する能力を持つと判断された。
8. 本研究により、水生植物の炭素獲得における多様性の一端が明らかになった。水生植物の炭素利用特性は分布傾向に強く影響することが予想されており、さらなる知見の蓄積と水生植物の分布予測や環境評価への活用が期待される。

第5章 高知県中部におけるナガエミクリ群落の組成、成立環境および分布

はじめに

近年の河川改修や水質汚濁など水環境の改変の影響を受けて、水生植物は危機的な状況にある。2000年の環境庁版RDBでは、水生植物全体の約45%が絶滅危惧種としてリストアップされており、特に沈水植物では59.7%に達する（角野 2002b）。この傾向は、2012年の環境省版RLにおいても同様であり、水生植物は依然として危機的な状況にある。このような状況に対し、保全を目的とした種生物学的な研究は次第に増えつつある。たとえば、イトクズモ *Zannichellia palustris* L.（辻・國井 1998）、スブタ属 *Bryxa* spp.（Jiang and Kadono 2001a）、ミズオオバコ *Ottelia alismoides* (L.) Pers.（Jiang and Kadono 2001b）、ミクリ *Sparganium erectum* L.およびオオミクリ *S. erectum* L. var. *macrocarpum* (Makino) H.Hara（石居ほか 2005）、リュウノヒゲモ *Potamogeton pectinatus* L.（角野ほか 2008）、ハタベカンガレイ *Schoenoplectus gemmifer* C.Sato, T.Maeda et Uchino（Kitamura et al. 2009）を取り扱った研究である。しかしながら、水生植物において群落を保全対象として取り扱った研究例は乏しい。この背景には、水生植物群落の植生学的な研究が遅れており、また、群落の成立条件が十分に明らかになっていないということが挙げられる。Wiegand and Kadono（1988）は、日本の河川における沈水植物群落の植生学的な研究について、多くの例は Braun-Blanquet（1964）の方法に準拠しておらず、また情報が断片的であることを指摘した。そのうえで、全国的な研究に基づき、明瞭な区分が難しいことを認めつつも、多数の群落型を記載した（Wiegand and Kadono 1988）。その後、上流から下流への植生の移り変わり（角野 1990）やその経時的変化（角野 2007）について報告されているが、河川の植生についての研究事例は依然として限られている。また、群落と立地環境との関連性については、倉内（1954）、角野（1981）、大窪・御池（2008）、浜島・奥田（2009）などで検討され、種の分布と環境要因との間にしばしば相関がみられることが指摘されている。しかしながら、これらの研究では相関の有無を示すにとどまっておき、相関を示した環境要因が水生植物に対し具体的にどのような影響を与え、どのようなメカニズムによって群落が成立しているかについての検証は行われていない。河川では、底質と流速のように環境要因同士が相関関係を示す場合が多く、また、水生植物自身が流速や底質を改変し環境を創出するため（Biggs 1996）、分布と環境要因との間の因果関係を明らかにするのは容易ではない。そのため群落の組成と分布を規定する要因も十分明らかになっておらず、これらの知見を保全に活用する状況には至っていない。

高知県の河川淡水域における沈水植物群落として、山中（1978）はヒルムシロ属植物が

優占する群落、セキショウモ群落、ナガエミクリ群落の3群落を報告した。しかしながら、著者の観察では、ヒルムシロ属植物が優占する群落とセキショウモ群落の間には中間的な群落が多くみられ、必ずしもはっきりと区別することができない。また、これ以外にも高知県中部ではオオカナダモ群落やホザキノフサモ群落などが区分でき（山ノ内 2009）、これらとの間にも多くの中間的な群落が見られる。これに対し、ナガエミクリ群落はナガエミクリ *S. japonicum* Rothert が優占し、しばしばベニオグラコウホネ *Nuphar oguraensis* Miki var. *akiensis* Shimoda、ヒメコウホネ *N. subintegerrima* (Casp.) Makino（広義）が出現する点で特徴的である。Cole's Index による評価では、ナガエミクリとベニオグラコウホネは有意に共出現する傾向が認められており、ともに pH が低い水域限って出現した（第2章参照）、このことから、ナガエミクリ群落はこれらの種の在・不在によって特徴づけられ、他の群落とは明瞭に区別できるように思われる。群落構成種の種生態学的特性に基づき群落の成立にかかわる環境要因を特定する研究材料として、ナガエミクリ群落は有望である。

水生植物の分布と生産性を規定する要因として、pH とアルカリ度は古くから注目され、止水および流水環境の両方において分布を規定する最も重要な要因の一つとして知られている（Adams et al. 1978; Kadono 1982b; Pip 1987; Vestergaard and Sand-Jensen 2000; Riis et al. 2000）。pH とアルカリ度は、水中に溶存する溶存無機炭素の量とそれを構成する遊離炭酸（以下、 CO_2^* ）、炭酸水素イオン（以下、 HCO_3^- ）および炭酸イオン（以下、 CO_3^{2-} ）の存在比を表す指標であり（Mackereth et al. 1978）、これらの要因は水生植物の光合成炭素源の状態を表すと考えられる。また、二酸化炭素（以下、 CO_2 ）の飽和状態も、水生植物の分布や生育に大きな影響を与えることが知られている（Sand-Jensen and Frost-Christensen 1998; Nielsen and Borum 2008）。ナガエミクリの生育環境は、湧水と強く結び付けられることが指摘されてきた（角野 1994; 大窪・御池 2008）。山ノ内・石川（2011b）は、ナガエミクリを伴うベニオグラコウホネの生育地が、湧水の影響により CO_2 過飽和であることを指摘した。また、コウホネ属植物は光合成に CO_2^* のみを使用し、 HCO_3^- を利用できないこと（Maberly and Spence 1983; 荒巻ほか 1989）、 CO_2 過飽和の湧水が CO_2^* のみを利用する種の生育を保証するとされること（Sand-Jensen and Frost-Christensen 1998）から、これらの種の分布に光合成炭素源の状態が強く影響している可能性を示唆した（山ノ内・石川 2011b）。しかしながら、 CO_2 過飽和の河川水のアルカリ度や溶存無機炭素を現地において定量することが難しいため、飽和状態を含む光合成炭素源の状態と水生植物の分布との関連性は十分に明らかにされていない。本研究では、 CO_2 の過飽和状態を評価する一つの指標として、現地で測定した pH と、曝気により強制的に溶存ガス類を大気平衡とした状態での pH（Reserve pH, 以下 RpH と表記）の比較を行い、

CO₂ の飽和状況の評価を試みた。また、これを補うため、二酸化炭素膜電極による溶存無機炭素の定量を行い、光合成炭素源の視点から水生植物の生育環境の評価を行った。

本研究では、ナガエミクリ群落の保全のための基礎的な知見として、群落としての区分、群落成立にかかわる立地の環境条件、および地形との関連性について明らかにすることを目的とした。そのために、1) ナガエミクリ群落の種組成の特徴、2) 光合成炭素源の観点からその成立立地の特性と種生態学的特性との関連性、3) 景観規模での分布の傾向を検討した。また、群落構成種の炭素源利用能力および立地の炭素源の状況が、河川の水生植物の群落を区分するうえで有効な指標となりうることを示した。これらの結果に基づき、保全のための提言を行った。

調査地および調査方法

1. 植生調査

2009 年 6 月から 2012 年 9 月にかけて、高知県中部の河川および灌漑水路 36 地点において、沈水植物群落を対象とした植生調査を行った。水生植物は栄養繁殖が卓越し、しばしば明瞭なパッチを形成する。しかし、パッチの大きさは数本のシュートよりなるものものから流路一面を覆うものまで様々であり、どこまでを一つの植分とみなすかの判断が難しい。本研究では、河川の規模および形態、流速や底質などの環境条件および植生の相観からほぼ一様な環境と考えられた流程 5-30 m を、便宜的に 1 つの植分とみなした。なお、河岸にヨシ *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., ガマ *Typha latifolia* L., マコモ *Zizania latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf などからなる抽水植物群落が発達している場合、これを調査対象から除外した。河川の規模と植生の複雑さに応じて 1 m² のコドラートを 5-15 個設置し、沈水植物、浮葉植物、浮遊植物、抽水植物の被度を Braun-Blanquet (1964) に基づいて 6 段階で評価した。沈水葉と抽水葉を持つ種、あるいは沈水葉と浮葉を持つ種については、水位変動などの影響のためこれらを明瞭に区別して評価することが困難な事例が多かったため、沈水葉と抽水葉または浮葉を合わせた被度として評価した。

種の同定は原則として角野 (1994) に準拠し、一部を佐竹ほか (1981, 1982a, b), 鈴木 (2010) に従った。ヒメコウホネには、狭義のヒメコウホネのほか、オグラコウホネなど複数種間の雑種に起源する個体群が認められるが (Shiga and Kadono 2004), ここではヒメコウホネ (広義) として取り扱った。学名は、シャジクモ類 *Chara* sp. を除くすべての種について、BG Plants 和名-学名インデックス (YList) (http://bean.bio.chiba-u.jp/bgplants/ylist_main.html, 2013 年 2 月 25 日最終確認) に従った。

2. pH および RpH の測定

CO₂ が水中に溶解すると、一部が水分子と結合して炭酸 H₂CO₃ となり、解離して水素イオン H⁺ と HCO₃⁻ を生じるため、pH は低下する。また、水中の CO₂ が減少すると、この反応は逆方向に進み pH は上昇する。そのため、現地で測定した pH と曝気により大気平衡状態にした RpH とを比較することで、およそその CO₂ の飽和状態を知ることが期待できる。水生植物の生育地の CO₂ の飽和状態を評価するため、高知県中部、西部、愛媛県西条市および東温市、広島県東広島市の 96 地点において、のべ 165 回の pH および RpH 測定を行った。現地での水温、pH、電気伝導度の測定には、電気伝導度/pH メーター (EC/pH METER WM-223P、東亜ディーケーケー株式会社、東京) を使用した。測定は 8:00 - 17:00 の間に行った。測定と同時に試水をポリ瓶 (250 ml) に採水して研究室へ持ち帰り、RpH の測定に供した。十分に換気をした実験室内で、エアー・ポンプを用いて試水を 30 分間にわたり曝気した。曝気後の水温と pH を測定し、この時の値を RpH とした (半谷・小倉 1985)。曝気時間については、事前の検証により pH が上昇しきるのに十分な時間であることを確認した。現地で測定した温度と RpH 測定時の温度差はおおむね 5℃以内であった。

3. 溶存無機炭素量の測定

より詳細な炭素源の状況を知るため、ナガエミクリ群落を含む高知県中部および西部の 27 地点で、二酸化炭素膜電極 (CGP-31、東亜ディーケーケー株式会社、東京) を用いた溶存無機炭素量の測定を行った。調査は 2012 年 4 月から 5 月の 9:00 - 17:00 に行い、採水した表層水を現地で測定した。試水 50 ml にクエン酸系緩衝液 5 ml を加えて pH4 前後に調整した。この pH 領域では、溶存無機炭素のほとんどすべて (>98%) が CO₂* に変換される。スターラーで十分に攪拌した条件下で、CO₂* 量を定量した。CO₂*、HCO₃⁻、CO₃²⁻ の濃度は、得られた全溶存無機炭素量と、同時に測定した pH、水温、電気伝導度から Mackereth et al. (1978) の式に従い算出した。

4. 分布状況調査

植生調査および水質調査と並行して、高知県中部 (香南市、香美市、南国市、高知市、いの町、日高村、土佐市および須崎市の一部) を踏査し、水生植物の分布を把握した。2008 年から 2012 年にかけて、河川および水路沿いまたは水路内を踏査し、出現した水生植物を記録した。出現地点は、地図または衛星写真上に書き込むか、または GPS により緯度経度を記録した。

得られた分布データは、日本測地系 3 次メッシュ上の 1 メッシュにつき 1 地点として計

数した。緯度経度を測定していなかった地点については、フリーソフト Google Earth 6.1 の上に分布をプロットし、緯度経度データとした。海岸線、水涯線および等高線データについては基盤地図情報の高知県 1/25000 地形図を使用し、フリーソフトの Quantum GIS (1.8.0) を使用して分布データを描画した。また、扇状地地形についての情報として甲藤・西 (1971)、飯田・石原 (1986) および 1/25000 土地条件図「高知」および「いの」を利用した。

結果

1. ナガエミクリ群落の種組成

植生調査の結果、36 地点 293 方形区でデータが得られた。表 5-1 に、植生調査の結果に基づく常在度および群落構成種の光合成炭素源を示す。St.1-9 はいずれもナガエミクリの出現によって特徴づけられ、しばしばベニオグラコウホネ、ヒメコウホネ（広義）などのコウホネ属植物が出現した。陸生植物が沈水状態で出現することも特徴的であり、また、St.7, 9 でのみオヒルムシロ *P. natans* L. が出現した。これらの群落は、ナガエミクリが優占すること、しばしばコウホネ属植物が出現する点で山中 (1978) の報告したナガエミクリ群落とよく類似していることから、St.1-9 はナガエミクリ群落と判断された。

St.10-15 は、ナガエミクリは出現しなかったが、ナガエミクリ群落に特徴的な種であったコウホネ属植物、沈水状態の陸生植物が出現し、これに加えてハゴロモモ *Cabomba caroliniana* A.Gray の出現が見られた。このような群落は山中 (1978) では報告されていない。St.10 は、現存するナガエミクリ群落の下流に位置しており、かつてナガエミクリ群落が成立していたがその後の河川改修などの影響で消失したと推測される地点である（山ノ内・石川 2011b）。St. 11 も同様にナガエミクリ群落の下流にあり、河川改修の影響を強く受けている。また、St.12, 13 は湧水の最源流部にあたり、より下流ではナガエミクリ群落が成立している。したがって、少なくともこれらの群落の一部は、ナガエミクリ群落からナガエミクリが欠落したものと判断された。

St.16-36 には、ナガエミクリ群落を特徴づける種群が出現しなかった。一方で、これらの調査区で優占した種群は、頻度は低いナガエミクリ群落内にも出現した。これらの群落は、山中 (1978) におけるヒルムシロ属植物からなる群落、セキシウモ群落に相当するもののほか、当時は帰化していなかったオオカナダモ *Egeria densa* Planch. が優占する群落などを含む。しかしながら、群落の組成は様々で中間的なものも多く、これらを明瞭に細分することは困難であった。

2. ナガエミクリ群落構成種の光合成炭素源

沈水植物として出現した種のうち、ナガエミクリ群落およびこれに類似するがナガエミクリを欠く群落に特徴的に出現した種の多くは、光合成に CO_2^* のみを利用する種であった (Table 1; 第4章参照)。また、ヨーロッパのオヒルムシロは光合成に CO_2^* のみを利用することが報告されているが (Maberly and Spence 1983; Bodoner 1994)、高知県の個体群はきわめて弱い HCO_3^- 利用能力を持つことが示唆されている (第4章参照)。トリゲモ属の一種も、相対的に弱い HCO_3^- 利用能力を持つ (第4章参照)。

一方で、ナガエミクリ群落にも出現するが、これ以外の群落において特に優占する種群は、いずれも HCO_3^- の利用能力を持つことが知られている (Table 1)。このうち山中 (1978) で記録されたフサモは CO_2^* のみを使用する種である。ただし、証拠標本を伴ったフサモ *Myriophyllum verticillatum* L.の分布記録は高知県ではごく限られており (角野 1994; 高知県・高知県牧野記念財団 2009)、この記録はホザキノフサモ *M. spicatum* L.を誤認した可能性がある。

3. 溶存無機炭素量とナガエミクリ群落の分布

pH と RpH の測定結果を図 5-1 に示す。全調査地の pH は 5.47-9.47, RpH は 6.72-8.45 の範囲にあった。pH と RpH の関係から、これらは連続的ではあるが CO_2 が過飽和状態にある水域 ($\text{pH} < \text{RpH}$) と不飽和状態の水域 ($\text{pH} > \text{RpH}$) の 2 つに大きく区分された。このうち CO_2 過飽和の水域は、さらに RpH7.5 以下を示した群と RpH7.5 以上の群とに区分できた。これらの区分はそれぞれ水域の環境と結びついていた。 CO_2 過飽和の水域のうち、RpH が低い区は主に酸性で貧栄養のため池・湿地で得られた試料からなり、RpH が高い区は特に湧水河川から得られた試料で構成された。また、 CO_2 不飽和の水域は湧水の影響が小さく、やや富栄養的な河川から得られた試料が多かった。

図 5-2 に溶存無機炭素から算出した各炭酸種の濃度を示す。全溶存無機炭素濃度は 0.13-3.7 mM であり、 CO_2^* 濃度は 0.003-0.854 mM であった。なお、大気中の CO_2 分圧を 380ppm としたとき、大気平衡状態の 20℃の水に溶解する CO_2^* 濃度は約 0.015 mM である。 CO_2 過飽和のため池・湿地で得られた試料は、全溶存無機炭素濃度は相対的に低いが、pH が低いと CO_2^* の占める割合は高かった。 CO_2 過飽和の湧水河川の試料は溶存無機炭素濃度が高く、pH もやや低いため CO_2^* の濃度はため池・湿地よりも高い傾向が見られた。非湧水河川では、全炭酸濃度は比較的高いにもかかわらず、pH が高いため全体的に CO_2^* 濃度が低かった。

ナガエミクリ群落は、pH6.57-7.54, RpH7.60-8.23, CO_2 過飽和であり、全溶存無機炭

素濃度が 0.83-1.21 mM, CO₂*濃度が 0.21-0.4 mM の湧水河川に成立していた (図 5-1, 2). また, 止水では pH6.04-6.45, RpH7.08-7.18 のため池でナガエミクリの生育が見られた (図 5-1).

4. ナガエミクリ群落の分布と地形との関連性

高知県中部におけるナガエミクリ群落を含む水生植物群落の分布と地形の特徴を図 5-3 に示す. 高知県中部の特徴として, 地質帯の向きに沿って山地と谷が東西に列をなしている. また, 沈降帯に位置するためこれらの谷が埋積され谷底平野となっている. 鏡川と物部川下流部においてのみ, 扇状地と小規模な三角州平野が広がっている (甲藤・西 1971; 飯田・石原 1986). また, 海岸には浜堤が発達している.

ナガエミクリを欠く沈水植物群落は, 低平地 (標高 20m 以下) を中心に 195 地点から確認されたのに対し, ナガエミクリ群落の分布は限定され, 群落が確認されたメッシュは 11 地点であった. また, 山中 (1978) でナガエミクリ群落が記録された 4 地点のうち, 3 地点ではナガエミクリの現存を確認できず, これらの地点ではナガエミクリ群落はすでに消滅したものと考えられた. なお, ナガエミクリ群落に類似した群落として, ミクリとコウホネ属植物が共出現する群落が 2 地点で確認された.

現存および消滅したナガエミクリ群落は, いずれも 1)扇状地の扇端部に隣接した低湿地, 2)大河川に隣接した埋没谷, 3)海岸浜堤の後背湿地に位置していた (図 5-3). また, ミクリとコウホネからなる群落も, 大河川に隣接した埋没谷に分布していた. これに対し, ナガエミクリ群落以外の群落は, ナガエミクリ群落と同一の立地にも見られたが, これ以外の幅広い立地 (扇状地上, 氾濫原平野など) にも成立していた. なお, コウホネ属植物のみの分布が見られた地点として, これらの立地以外に氾濫原の河川の 1 か所で分布が確認された. この地点は, 旧河道と現河道の重複地点にあり, 湧水環境となっていた.

考察

1. 種組成の特徴と構成種の炭素源

ナガエミクリ群落 (St.1-9) は, ナガエミクリ, コウホネ属植物, 沈水状態の陸生植物が出現することで特徴づけられた (表5-1). また, St.10-15はナガエミクリを欠くが, コウホネ属植物, 沈水状態の陸生植物などが出現し, ナガエミクリ群落との関連性が示唆された. これらの群落を特徴づける種には, 光合成炭素源としてCO₂*のみを利用するものが多かった. ヒメコウホネ (広義), シロバナサクラタデ *Persicaria japonica* (Meisn.) Nakai ex

Ohkiでは、光合成炭素源についての有効な情報は得られなかったが、コウホネ属植物は報告がある種についてはすべて CO_2^* のみを使用するとされており (Maberly and Madsen 2002a; 第4章参照), 沈水した陸生・湿生植物も CO_2^* のみを使用する例が多い (Sand-Jensen et al. 1992). また、オヒルムシロのような「弱い HCO_3^- 利用能力を持つ種」は、光合成速度が CO_2^* 濃度に強く依存するという点で CO_2^* のみを使用する種と類似している (第4章参照). これらの種も、ナガエミクリ群落およびこれに関連する群落の構成種であった.

一方で、St.16-36の群落は CO_2^* と HCO_3^- の両方を利用できる種群によって構成され、 CO_2^* のみを利用する種群は出現しなかった (表5-1). これらの種は、 HCO_3^- 濃度が低すぎなければ、 CO_2^* 濃度が大気平衡以下であっても正の光合成生産を維持することができる (Maberly and Madsen 2002a).

以上のことから、ナガエミクリ群落 (St.1-9) およびナガエミクリを欠くがコウホネ属植物・陸生植物が出現する群落 (St.10-15) は、光合成炭素源を CO_2^* に強く依存する種群によって特徴づけられ、一方でSt.16-36の群落は相対的に CO_2^* への依存度が小さい群落だと考えられた.

2. 生育立地の炭素源と湧水との関連性

河川の水質は集水域の地質に大きく影響される (木下・松田 2001). 四国では、石灰岩地帯の影響のため日本の他地域に比べて河川水の pH が高い傾向がある (小林 1951, 1961). 曝気後の RpH が河川で高く、ため池・湿地で低かったのは (図 5-1), 高知県中部の河川が集水域に石灰岩地帯を含むことが多いのに対し、ため池や湿地は集水域が小さく、これらの地質を含まない地点が多かったためと考えられる. 一方、 RpH に対する pH のばらつきの大きさは、 CO_2 過飽和および不飽和の程度が水域によって大きく異なることに起因すると考えられる. 一般に、流入した有機物の分解などにより、河川は全体として CO_2 過飽和の状態にある (Cole and Caraco 2001; Richey et al. 2002). また、地下水の CO_2 濃度は、呼吸などの影響で土壌間隙の CO_2 濃度が高いために大気平衡より高い値を示し、そのため湧水はしばしば CO_2 過飽和となる (半谷・小倉 1985; Sand-Jensen and Frost-Christensen 1998; 森・香川 1999). その一方で、水生植物が繁茂した水域では、 CO_2 濃度は光合成の影響で大きく日変動し (Van et al. 1976; Sand-Jensen and Frost-Christensen 1998), 活発な光合成が行われる密な群落ではしばしば大気平衡以下となる (Maberly and Madsen 2002a).

本研究の測定では、ナガエミクリ群落の成立地点は、いずれも CO_2 過飽和を示した. このうち St.1, 2 のナガエミクリ群落に関しては、年間を通して昼夜とも CO_2 過飽和が維持されることが確かめられている (山ノ内・石川 2011b). これらの地点は現地の状況や水温

の特徴から、河床からの湧水によって涵養されている河川であると考えられた。また、ナガエミクリは CO_2 過飽和のため池にも生育が見られた。これらのため池は貧栄養であり、光合成による CO_2 の消費が有機物の分解や湧水による CO_2^* の供給に比べ少ないため、 CO_2 過飽和状態にあると推測される。

CO_2 過飽和の条件下では、 CO_2 の溶解にともなう pH の低下により CO_2^* の存在比が増大するため、水生植物の生育が促進される (Takahashi and Asaeda 2012)。この効果は、 CO_2^* と HCO_3^- の両方を利用できる種に対しても現れるが、特に CO_2^* のみしか利用できない種に対して大きい (Sand-Jensen and Frost-Christensen 1998)。一般的な傾向として、 HCO_3^- を利用できる種より CO_2^* のみを利用する種の方が CO_2^* 親和性が高く、 CO_2^* 濃度が高い条件下での光合成速度が速いとされており (Maberly and Madsen 1998)、このため CO_2 過飽和は特に CO_2^* のみを利用する種に有利にはたらくと考えられる。

以上のことから、 CO_2^* のみを利用する種の生育には CO_2 過飽和が重要であり、そのためナガエミクリ群落は CO_2^* が欠乏しにくい湧水河川に成立すると考えられた。ただし、河川・湖沼水中の光合成炭素源の状態は、湧水や有機物の分解などによる供給量と光合成による消費とのバランスおよび pH による各炭酸種の存在比への影響のため、きわめて多様であると考えられる。また、水生植物は浮葉や抽水葉を展開することにより、空気中の CO_2 を利用することもでき、溶存無機炭素への依存の程度は状況によって異なることが予想される。水生植物の視点から見た河川・湖沼水中の光合成炭素源についての実測例は乏しく、今後の研究が求められる。

3. 地形との関連性

ナガエミクリ群落が確認された地点は、扇状地の扇端部に近接した後背湿地、大河川に隣接した埋没谷、海岸浜堤の後背湿地であった (図 5-3)。扇状地の扇端部は、河川や扇状地上で伏流した水が再湧出する湧水地帯となりやすい (山本 1983)。また、大河川に隣接した埋没谷では一般に粘土層が発達しやすく (海津 1994)、これが不透水層となって周辺の丘陵からの地下水が湧出することが期待される。海岸部では、海水が「塩水くさび」として陸側の帯水層に侵入するため、陸域から流下する淡水は塩淡水境界面に沿って上昇する (丸井・林 2001)。周辺地形や地下水の水理ポテンシャル次第では、海岸浜堤の後背湿地も湧水地帯となる可能性がある。このように、ナガエミクリ群落およびその類似群落の成立立地は、いずれも湧水地帯となりやすく、そのため CO_2 過飽和の水域が形成されやすい立地であると考えられる。また、これらの立地は勾配がきわめて緩やかであるため止水または緩やかな流れとなりやすく、さらに、土地条件図からはかつて大規模な湿地帯であったことが読み取れる。炭素源以外の環境条件や、地史的な影響についても研究を進める必

要がある。

4. 湧水環境の意義と保全のための提言

高知県のナガエミクリ群落の主要構成種には、絶滅危惧種としてナガエミクリ（環境省準絶滅危惧種，高知県Ⅱ類），ベニオグラコウホネ（オグラコウホネとして環境省Ⅱ類，高知県ⅠA類），ヒメコウホネ（広義）（環境省Ⅱ類，高知県ⅠA），オヒルムシロ（高知県ⅠA）が含まれている（環境省 RL http://www.env.go.jp/press/file_view.php?serial=9947&ho_u_id=8648, 2013 年 2 月 25 日最終確認；高知県林業振興・環境部環境共生課 2010）。このように絶滅危惧種が多く含まれる理由として、一つはこれらの種が湧水という比較的まれな環境に依存しがちであること、一つはこれらの種の分布の中心がより冷涼な気候帯に位置するため、温暖な高知県では特に希少となっていることが挙げられる。

本研究では、ナガエミクリ群落の成立要因として高い CO_2^* 濃度を挙げたが、一部の水生植物にとっては湧水の低温性・恒温性の重要性も指摘されている（たとえばバイカモ類，國井・井上 1997）。また，湧水にはしばしば無機栄養分が豊富に含まれることも，水生植物の生育に影響しうる（Frandsen et al. 2012）。いずれの条件が重要であるにせよ，湧水環境そのものが，高知県においてこれらの群落の生育を保証するうえで重要である可能性が高い。このことから，河川改修などによる環境の破壊だけでなく，地下水の過剰利用などによる湧出量の減少も群落の存続に影響すると考えられる。また，富栄養化は糸状藻類や植物プランクトンの増殖を促す。藻類や植物プランクトンには高い炭素源獲得能力を持つものが多く，炭素獲得の上での競争を激化させる可能性が指摘されている（Spence and Maberly 1985）。ナガエミクリ群落の存続にとって，水質はもっとも重要視されるべき環境要因であろう。

外来水生植物の繁茂も，水生植物保全の上での大きな問題である（Kadono 2004）。ハゴロモモは酸性水域を好み（Mackey 1996）， CO_2^* のみを利用することなどの点で，ナガエミクリ群落の構成種と好む環境条件が重複する。本研究の植生調査では，ナガエミクリ群落と重複して出現した地点こそなかったが，2 河川においてナガエミクリ群落と同一水系への帰化が確認された。本種は常緑であり，特に流れが緩やかで肥沃な場所で競争力を発揮する（Mackey 1996; Schooler and Julien 2006）。ハゴロモモは，ナガエミクリ群落にとって強い脅威となりうる外来種であると考えられ，このような環境への侵入は特に注意が必要である。

本研究ではナガエミクリ群落の分布と地形との関連性を明らかにした。このような地形との関連性は，湧水環境に依存する水生植物の潜在的な生育地を評価し，保全区域や代替生育地を選定する際の指標として有効であろう。

摘要

1. ナガエミクリ群落の保全を目的として、群落組成、成立環境および分布の傾向について検討した。高知県中部の 36 地点で植生調査を、96 地点で pH と RpH の測定を、27 地点で溶存無機炭素量の測定を行った。また、高知県中部における水生植物の分布傾向と地形との対応関係を検討した。
2. ナガエミクリ群落およびこれに類似するがナガエミクリを欠く群落には、光合成炭素源として CO_2^* のみを利用する種が特徴的に出現した。これ以外の群落は、光合成炭素源に HCO_3^- を利用する種群によって構成されていた。
3. ナガエミクリ群落およびこれに類似する群落は、 CO_2 過飽和であり CO_2^* の濃度が高い環境にのみ成立していた。また、ナガエミクリ群落の分布は、扇状地の末端部に隣接した低平地、大河川に隣接した埋没谷、海岸浜堤の後背湿地に限定された。
4. CO_2^* のみを利用する種は、 CO_2 濃度が低い条件下では光合成が困難であるが、 CO_2 過飽和の条件下では有利である。このため、ナガエミクリ群落は CO_2 過飽和の環境にのみ成立すると考えられた。
5. 扇状地の末端部付近は一般に湧水地帯となる傾向があり、大河川に隣接した埋没谷および浜堤の後背湿地も湧水地帯となる可能性がある。そのため、ナガエミクリ群落はこれらの立地に分布が偏ると考えられた。
6. ナガエミクリ群落の保全には、湧水環境そのものの保護が重要であり、扇状地などの地形的特徴は保全地区を設定するうえで有効な指標となる可能性がある。ハゴロモモは生育に適した水質条件がナガエミクリ群落と類似するため、強い脅威となる可能性が高く、注意が必要である。

第6章 高知県中部の小河川における水生植物群落の動態と変遷－4年間の継続調査から－

はじめに

日本の河川生態系は、近代以降の河川管理により、さまざまな生態系の中で最も大きな改変を受けた生態系の一つであり、その保全は保全生態学上の大きな課題の一つである (Kada, 2006; Kitamura et al., 2009). 水生植物についても、水辺環境の破壊や水質の汚染、外来種の繁茂などによる影響が著しく、2000年の環境省 RDB では在来水生植物の約 45%が絶滅危惧種とされている (角野, 1994, 2002b). 水生植物は河川生態系を構成する重要な要素であり、河川環境の保全のためには水生植物の保全が不可欠である. しかしながら、角野 (2002b), Mackay et al. (2003), Riis and Biggs (2003) などが指摘しているように、個々の種の生態的特性や、河川における水生植物の分布を決定づける要因など、水生植物の管理・保全のための基礎的な情報は著しく不足している.

河川における水生植物の現存量は、個々の種の持つフェノロジーに加え、増水による攪乱作用により大きな影響を受ける. たとえば、クロモ *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle やエビモ *Potamogeton crispus* L.は調査時期の違いにより優占度が変化し、これは各種のフェノロジー、または増水攪乱によるものと推測された (角野, 1990). Champion and Tenner (2000) は、低地河川の水生植物群落の被度およびバイオマスが、主として優占種のフェノロジーによって規定されることを示した. Bilby (1977) は、河川の氾濫によってカナダモ *Elodea canadensis* Rich.およびエビモの被度が短期間に大きく変化することを報告し、Maltchik and Pedro (2001) は洪水によってイバラモ *Najas marina* L.のバイオマスが 25・100%減少することを示した. また、Kitamura et al. (2009) は、ハタベカンガレイ *Schoenoplectus gemmifer* C.Sato, T.Maeda and Uchino の個体数が強い増水攪乱によって著しく減少することを示した. しかし、増水攪乱による被度および個体数の変動について、国内の河川で行われた研究例は少なく、特に複数の生育シーズンにわたって個体群の追跡を行った研究は Kunii (1989), Kitamura et al. (2009) などの種生態的な研究が主で、複数種からなる群落を対象とした研究は納田 (1986) によるフェノロジーの記載があるにすぎない. さらに数年以上の長期間にわたる群落の変化については、ほとんどわかっていない.

本研究では、河川において水生植物の調査を行う上で必要な基礎的情報の提供を目的として、4年3か月の継続調査を行った. 増水による攪乱による変動や、季節変動を伴う水生植物群落の動態に関する基礎的な知見を得ることを目的とした.

調査地および調査方法

1. 調査地の概要

調査は高知県高知市の西部を流れる前田川で行った（図 6-1）。前田川は二級河川・鏡川の二次支流であり、神田川を通じて鏡川へ流入する。上流部は灌漑用水路と接続しており、主として鏡川の朝倉堰より取水された農業用水の排水によって涵養されている。3月中旬以降は水田への灌漑のため流量が多少増加し、9月上旬には灌漑期が終了するため流量がやや減少する。また、増水が見込まれる降雨時には、洪水防止のため取水が停止される。周辺の灌漑用水路では、3月に取水を停止して、水路清掃が行われる。前田川は排水路であるため清掃は行われませんが、取水停止の影響で一時的に水位が低下する。流程の大部分は下水道が普及していない住宅地を流れており生活排水が直接流入する。周辺住民への聞き取り調査から判断すると、1980年代に最も水質の汚濁が著しく、近年は回復傾向にあると考えられる。流量や水質については、これらの灌漑や流量管理、降雨の影響を強く受ける。取水されている鏡川では、維管束水生植物の生育は確認されていない。流入している周辺水路には、エビモ、ヤナギモ *Potamogeton oxyphyllus* Miq., セキショウモ *Vallisneria natans* (Lour.) H.Hara, ホソバミズヒキモ類似種 *Potamogeton* sp.の生育が見られるが、分布は水路の一部に限られており、生育量は少ない。また、ホザキノフサモ *Myriophyllum spicatum* L.とクロモは流入水路では分布が確認できず、調査地よりおよそ 400 m 上流から分布が確認されている。セキショウモのパッチの成立地点は限られ、また、ホザキノフサモの被度は低いため、流程の大部分でエビモ、クロモ、ホソバミズヒキモ類似種と糸状藻類が優占する。

調査地点は神田川との合流点より約 700 - 800 m 上流で、川幅は 4 m、水位は季節や降雨状況などで変動するものの、平水時には水深 30 cm 未満、流速 0.1 m s^{-1} 前後で流れは緩やかである。両岸は 1960 年代の改修によりコンクリートで護岸されており、流れの方向へ 1.5 m おきに両岸を結ぶ梁状の鋼鉄製構造物が設置されている。底質の大部分は砂礫質であり、密な水生植物群落内にはシルトの堆積が見られる。St.1, 2 では下流に大型の橋脚があり、特に増水時には流れが阻害されるが、St.3 では下流に流れを阻害する構造物がない。

2. 調査方法

約 100 m の流程に $4.5 \times 4 \text{ m}$ の調査区を 3 か所設置し（図 6-1）、各調査区を $1.5 \times 1 \text{ m}$ のプロット 12 個に分割した。調査は 2009 年 7 月 29 日からおよそ 1 か月に 1 回の頻度で行い、2010 年 4 月から 2013 年 10 月までは原則として 10 日に 1 回の頻度で行った。各調

査区において現地で水温，pH，電気伝導度（以下，EC）を測定した（EC/pH METER WM-223P，東亜 DKK，東京）。また，2011 年 1 月からは RpH を以下の方法で測定した。試水を 200 ml のポリ瓶に入れて持ち帰り，エアー・ポンプを用いて 30 分間爆気した後の pH を RpH とした。原則として，調査は光合成の影響により pH が高くなる 13・15 時の間に行った。増水攪乱の程度を間接的に表すデータとして，調査地から 4.3 km 東に位置する高知地方気象台の降雨データを使用した。

水生植物の被度評価は各プロットで行った。被度の評価は 10% 間隔で行い，被度 90% 以上および被度 10% 以下については 1% 間隔で評価した。1% に満たないものは便宜的に 0.5% として扱った。また，調査期間中にしばしば糸状藻類が繁茂し，他種が一時的に覆われることがあったが，この場合は目視できる部分のみで暫定的な評価を行い，増水による糸状藻類の流失後に確認できた被度から被覆時の被度を推定した。2010 年以降は，エビモ，クロモ，ホソバミズヒキモ類似種について出芽個体の位置と数を記録し，7 月までの生死を追跡した。近接して出芽した個体のパッチが融合し，その後の各出芽個体の生死の追跡が困難となった場合，出芽個体の生死はパッチ全体の生死で代用した。植物体の断片の漂着についても記録し，1 か月以上その場に留まり，なおかつ発根・生育が確認された断片は定着したものとみなした。調査区外の水生植物の動向についても，目視による観察と記録を行った。なお，調査時には梁状構造物の上を歩き，群落を攪乱しないよう留意した。

種の同定については主に角野（1994）に準拠し，一部の種については佐竹ら（1981，1982），清水（2003），鈴木（2010）に従った。また，学名は BG Plants 和名-学名インデックス（YList）（http://bean.bio.chiba-u.jp/bgplants/ylist_main.html，2013 年 11 月 20 日閲覧）に準拠した。

結果

1. 出現種と前田川の植生

調査地での出現種を表 6-1 に示す。沈水植物 7，浮遊植物 6，抽水植物および偶発的に調査区内に侵入した陸生植物 32 の計 45 分類群が確認された。

沈水植物のうち，糸状藻類については明らかに複数種が混生していたが，現地での目視による同定および種ごとの被度の評価が不可能であったため，ここではアミドロ類なども含めて糸状藻類として扱った。ホソバミズヒキモ類似種は，形態・生態がホソバミズヒキモ *Potamogeton octandrus* Poir. と酷似しているが，沈水葉の葉脈が 3 本，浮葉が典型的な形状を示さず常に不完全，結実を確認できないなどの特徴があるため同定を保留し，類似

種として扱った。日本産のクロモには雌雄異株で殖芽を形成する型と雌雄同株で塊茎を形成する型とが知られているが（角野，1994），調査地では殖芽型のみが確認された。ヤナギモ *P. oxyphyllus* Miq. は植物体の断片が一時的に定着したのみであった。抽水・陸生植物の被度はおおむね 5% 以下であり，浮遊植物の被度も常に 1% 以下だったため，以下の議論では糸状藻類と以下の主要な沈水植物 5 分類群，すなわちエビモ，クロモ，ホソバミズヒキモ類似種，セキショウモ，ホザキノフサモを取り扱う。また，以下の文ではこれらの分類群を主として取り扱う。

調査期間中，全ての種の被度が 0 となることはなかった。全調査区 54 m² における主要な沈水植物 6 種の最大被覆面積は，糸状藻類 45.0 m²，エビモ 8.2 m²，クロモ 5.4 m²，ホソバミズヒキモ類似種 4.6 m²，セキショウモ 20.8 m²，ホザキノフサモ 2.4 m² であった。

2. 水質

調査期間中の水温，水質パラメーター，時間降雨量の日最大値，各種の被度の推移を図 6-2 に示す。

各水質パラメーターの平均値および標準偏差は，EC が 10.91 ± 1.1 mS/m，pH 8.38 ± 0.61 ，RpH 7.78 ± 0.23 であった。EC および RpH は調査期間を通じての変動が相対的に小さかったが，pH は初春から晩秋にかけて高くなり，厳冬期には下がって RpH とほぼ同じ値を示す傾向があった（図 6-2）。全天日射量 150 W/m² d 以上，1 日の日照時間 5 時間以上，水温 15℃ 以上だった調査時について，全調査区の積算被度面積と平均 pH との関係を図 6-3 に示す。積算被度と pH の値は有意な正の相関関係を示した（Pearson の相関係数検定， $p > 0.01$ ）。

3. 水生植物に対する増水攪乱の影響

被度の変動パターンは種によって異なり，糸状藻類は被度が短期間で激しく変動したのに対し，維管束植物は全体として各種のフェノロジーに従った変化を示した（図 6-2）。

糸状藻類は被度の拡大が速く，特に夏季にはほぼ被度 0 の状態から最短 20 日間で全面を覆い尽くした（図 6-2）。一方で，強い降雨の後には著しい被度の低下が観察されることが多かった。糸状藻類の被度と，直近の時間降雨量最大値との関連性を図 6-4 に示す。糸状藻類の被度は，特に高知地方気象台において降雨量 10-20 mm/h 以上の激しい降雨が観測された後の調査で被度が低下していた。また，降雨後 3 日以内に調査を行った場合に対し，4 日以上が経過して調査を行った場合には被度が高い傾向が見られた（図 6-4）。降雨時に行った現地での観察では，降雨にともなう増水により，糸状藻類が流出するのが観察された。

水生維管束植物は，降雨による被度への影響はごく小さく，顕著な被度の低下をもたらすほどの流失は，2012 年 6 月 17 日と 2013 年 05 月 21 日にエビモの流失が観察されたのにと

どまった。ホザキノフサモでも 2012 年 6 月 17 日に被度の低下が観察されたが、これは水流によって茎葉が絞られた結果であり、短期間で回復した（図 6-2）。

4. フェノロジーと休眠型

維管束水生植物について、各種のフェノロジーを図 6-5 に示す。各種は異なったフェノロジーを示し、また、休眠型から、生育期間の終わりに殖芽を残して親株が枯死する疑似一年草（エビモ、クロモ、ホソバミズヒキモ類似種）と、株が枯死せずに翌年も生育を継続する多年草（セキショウモ、ホザキノフサモ）とに分けられた。

前田川では、エビモは原則として秋季に出芽し晩夏に枯死する疑似一年草としての生育型を示した。出芽は 10 月から翌年 6 月まで断続的に認められたが、全出芽数の 66.1-74.6% は 10-11 月に集中していた。秋季に出芽した個体は、越冬後の 5 月から急速に被度が拡大して 7 月に最大となり、8 月以降は急速に衰退した。多くの場合、9 月までにはすべての個体が枯死したが、2012 年には一部の個体が部分的に生き残り、10 月から生育を再開するのが確認された。エビモの被度が低下し始めた時期の水温は、25℃以上に達していた。開花および殖芽の形成は 5 月下旬以降に認められた。

クロモは 4 月下旬から 6 月まで出芽が見られ、6 月以降に急速に被度が拡大し、7 - 9 月に最大被度に達したのち衰退した。ただし、被度が最大になる時期と衰退の時期は年による差が大きかった。調査期間中には開花は確認されなかった。

ホソバミズヒキモ類似種は、3 月中旬から出芽が確認され、6 月まで断続的に出芽が見られた。また、2011、2012 年には少数だが 10 月まで散発的に出芽が見られた。5 月以降に被度が拡大し、7-8 月に最大となったのち、急速に衰退・枯死した。ただし、2012 年には 11 月まで生残り、翌年にも出芽して多年草となる個体が認められた。開花は 6 月以降に見られ、これと前後して殖芽の形成も確認された。

セキショウモは、短い葉が萌出した状態で越冬し、3 月からゆっくりと成長を開始して 6 月には密な群落となった。その後、10 月までは被度が高い状態を維持したのち、冬にかけてゆっくりと被度が低下した。ただし、2011 年と 2013 年にはイネコミズメイガ *Parapoynx vittalis* (Bremer 1864) の食害の影響が大きく、8 月以降に急速に被度が低下した。開花は 8 月下旬または 9 月上旬に始まり、果実は 10 月まで見られた。ただし、イネコミズメイガの食害が激しい年には開花は見られなかった。

ホザキノフサモは株元から出た短いシュートが常緑で越冬し、2012-2013 年の冬季には越冬中にも明瞭な成長が見られた。4 月から 7 月に急速に被度が拡大し、8-9 月以降にシュートが枯死し、健全な茎葉がない状態または根元から新たなシュートが出た状態で越冬した。調査期間中には開花は認められなかった。

なお、いずれの種も生育期間を通じて、流下してきた植物体の断片が一時的に漂着する例が観察された。しかし、ホザキノフサモで観察された数例を除き、いずれの場合にも植物体の断片は定着できず、流失した。

5. 被度の年変動

主要な沈水植物 5 種の、調査期間中の最大値を基準とした年最大被度の相対値を表 6-2 に示す。維管束水生植物は、種によって年最大被度の変動パターンが異なっていた。

エビモ、クロモ、ホソバミズヒキモ類似種は、年によって最大被度が大きく異なり、変動係数はそれぞれ 0.48, 1.11, 1.41 であった。エビモの被度は 2010, 2011 年に高く、2012 年は相対値で 0.24 と最も低かった。クロモとホソバミズヒキモ類似種は 2009 年の被度が最も高く、2010 年には被度が著しく低下し、以降は低い状態で推移した。

一方、セキショウモとホザキノフサモの被度は変動が比較的小さく、変動係数はそれぞれ 0.20 と 0.13 であった。セキショウモの被度は年々増大し、2013 年には 2009 年の約 1.6 倍に達した。ホザキノフサモの被度は 2009 年が最も高かったが、調査期間を通じて相対被度 0.7 以上で推移した。

6. 空間的な動態

維管束水生植物 5 種の各プロットにおける各年の最大被度の配置を図 6-6 に示す。また、エビモ、クロモ、ホソバミズヒキモ類似種の出現および消失プロット数を表 6-3 に示す。

被度の年変動が大きかったエビモ、クロモ、ホソバミズヒキモ類似種は、前年に繁茂したプロットからの消失や、逆に前年に生育が見られなかったプロットへの侵入が認められた。年最大被度は同一プロットであっても年により変動した。エビモは前年に生育が見られたプロットに翌年も出現する率が 71 - 85.7% と高く、前年に生育が見られなかったプロットへ新規加入する率も 60-100% と高かった。クロモとホソバミズヒキモ類似種は前年に生育が見られたプロットに翌年も出現する率がそれぞれ 42.9 - 55.6%, 27.3 - 28.6% と低く、空いているプロットへの加入率も 8% 未満であり低かった。

被度変動が小さかったセキショウモとホザキノフサモは、空間的な配置の変動も小さかった（図 6-6）。St.3 のセキショウモは、2012 年以降に河床の梁状構造物を超えて下流へ拡大し、一方で 2010 年の秋以降に始まった砂の堆積のため、調査区の上流左岸側では衰退した。また、St.1 では 2010 年に実生と推定される個体の新規加入が起こり、2013 年にかけて徐々に拡大した。2013 年にも、St.2 において実生による新規加入が起こったが、定着後まもなく流失した。ホザキノフサモは 2009 - 2011 年までは個体の動きはほとんどなく、主に水中茎の伸長の程度による被度の変動のみが認められた。2012 年には植物体の断片に由来する

と推定される個体の加入や、すでに定着している個体の水中茎が接地・発根することによって新たな個体が誕生し、一方で一部の個体が枯死・消失した。2013 年にも個体の新規加入や枯死が認められた。しかし、このような加入や枯死の頻度はエビモ、クロモ、ホソバミズヒキモに比べ低かった。

7. 出芽数、生残数と最大被度

2010 年以降について、エビモ、クロモ、ホソバミズヒキモ類似種の各調査区における出芽数、7 月までの生残個体数、生残率および被覆面積を表 6-4 に示す。

エビモは殖芽からの出芽数が比較的多く、最大で調査区あたり 63 個体におよんだ。7 月までの生残率は年によって大きくばらつき、最小で 5.3%，最大で 67.6%であった。クロモはエビモに比べて出芽個体数が少なく、St.1 では2009年に生育が見られたにもかかわらず、2010 年以降は出芽が認められなかった。また、St.2 では 2010 年の 3 個体を最大として出芽数が減少し、2013 年には出芽が認められなかった。St.3 では出芽数が 12-21 個体と多く、生残率も高かった。ホソバミズヒキモ類似種も出芽数の年変動が大きく、St.1 では 0-28 個体、St.2 では 7-22 個体、St.3 では 1-18 個体の出芽が認められた。生残率も 0%から 93.3%まで変動が大きかった。

生残個体数に対する年最大被覆面積を図 6-7 に示す。エビモ、クロモ、ホソバミズヒキモ類似種のいずれにおいても、生残個体数と年最大被度との間の相関は、危険率 0.1 において有意ではなかった (Pearson の相関係数)。

考察

1. 糸状藻類の繁茂と攪乱による被度への影響

前田川では糸状藻類の最大被覆面積が最も大きく、しばしば優占した。糸状藻類は富栄養な河川でしばしば優占するとされる (Spink et al. 1993; Hilton et al. 2006)。前田川では周辺の住宅地から未処理の排水が流れ込んでいるため富栄養であると推測され、糸状藻類の繁茂に影響したと考えられる。また、Wilby et al. (1998) は、河川における糸状藻類の被度は変動が激しく、流量が少なく増水攪乱が少ない期間に被度が増大することを指摘した。平水位時の前田川では、糸状藻類は底質のみならず維管束植物上にも付着し、高い被度を示したが、これは、平水位時の前田川の流速が 0.1 m s^{-1} 前後と緩やかであり、脆弱な糸状藻類でも流失しにくいためと考えられた。糸状藻類は、強い降雨があった場合には容易に流失して被度が低下する傾向があり (図 6-2, 4)、降雨時の観察でも流失が観察された。

糸状藻類の被度の変動が降雨に伴う増水攪乱に強く規定されている点でも、本研究の結果は Wilby et al. (1998) の指摘と一致した。

河川の増水攪乱による維管束水生植物の被度の低下または個体数の減少について、多数の事例が報告されている (Bilby 1977; Feijó et al. 1996; Maltchik and Pedro 2001; Kitamura et al. 2009)。しかし、前田川では、増水攪乱による維管束水生植物の被度への影響は小さく、糸状藻類とは対照的であった。維管束水生植物の流失には、高流速の水流による茎葉の破壊より、むしろ底質の浸食による流失の影響が大きい可能性が示唆されている (Riis and Biggs 2003; Riis et al. 2004; Franklin et al. 2008)。前田川では、底質は砂礫質であるが、河床を安定化させるための梁状構造物が埋設されている。このため、河床を構成する砂礫の移動が抑制され、維管束水生植物の流失が少なかったと考えられる。

2. フェノロジー

前田川において、疑似一年草の種の出芽時期が各種の出芽適温と対応していることはすでに報告した (山ノ内・石川 2011a)。そのため、ここではそれ以外の点について議論を行う。前田川での維管束水生植物のフェノロジーの特徴として、セキショウモを除く 4 種で盛夏以降に急速に被度が低下したことが挙げられる。

エビモは、一般に流水環境では常緑多年草となることが知られているが (Kadono 1984; Kunii 1989)、前田川では流水であるにもかかわらず疑似一年草としての生育型を示した。Kunii (1989) は、流水環境下における常緑性のエビモと止水環境における冬緑性のエビモとの比較から、エビモが常緑で生育する条件として水温が生育適温である 25℃を超えないことを挙げ、水温が 25℃を超える流水域に常緑のエビモが見られるかどうかという疑問を提示した。前田川では、被度の低下は 7 月下旬以降に始まったが、そのときの水温は 25℃を超えていた (図 6-2)。本研究の結果は、エビモにおける常緑多年草と冬型疑似一年草との生育型の切り替えが、生育適温を超えるかどうかによって決まっているとする Kunii (1989) の考えを支持する。また、前田川での被度の低下の開始は、止水域で報告されている時期 (5-7 月; Kunii 1982) に比べ明らかに遅かった。これは、前田川で水温 25℃を超えるのが 7 月以降であることを反映したものと思われる。

クロモ、ホソバミズヒキモ類似種、ホザキノフサモでも、晩夏に被度低下が見られた。著者による観察では、クロモは、高知県の他の河川では 10 月まで被度の高い状態が維持されており、前田川産の個体を用いた高知大学圃場での栽培結果でも 10 月末まで高い被度を保っていた。また、ホソバミズヒキモ類似種も周辺水路では秋季まで生育を継続しており、多年草として生育している生育地も見られる。ホザキノフサモは一般に常緑の種として認識されており (角野 1994)、実際に高知県中部でも晩夏以降にも高い被度を保っている生

育地が多数みられる。これらの種では、前田川においては何らかの原因で生育期間の短縮が起こっていると考えられる。生育期間の短縮を引き起こしている要因として、高温度のほか、光、炭素源をめぐる糸状藻類との競争、あるいはそれらの相互作用が考えられる。クロモ、ホザキノフサモでは光合成最適水温が 35℃前後であり (Van et al. 1976)、温度のみの影響とは考えにくい。ホソバミズヒキモ類似種については、最適水温についての情報は得られなかった。炭素源について、前田川では春季から秋季にかけて RpH より pH の方が高いことから (図 6-2)、慢性的な二酸化炭素不飽和状態にあると考えられる。また、1 回のみの測定であるが、2012 年 4 月 17 日の前田川の全無機炭酸濃度は 0.545 mM であった (第 5 章参照)。このような二酸化炭素不飽和かつ全無機炭素濃度が低い条件下では、維管束水生植物の光合成は著しく制限される。ただし、夏季に被度の低下が見られなかったセキショウモは、潜在的に強い炭素源の農集能力を持ち、このような状況下でも相対的に高い光合成速度を示す可能性がある (第 4 章参照)。葉上付着藻類との炭素源をめぐる競争の重要性については Jones et al. (2000, 2002) が指摘しているが、維管束水生植物の炭素源農集能力、環境中の溶存無機炭素の定量評価ともに知見が不足している。これらの要因が種のフェノロジーに与える影響について、今後の研究が望まれる。

3. 年変動と生活型

維管束水生植物は種によって異なる動態を示し、年変動の大きさや空間的配置の変動の傾向はそれぞれの種の生活型と結びついていた。疑似一年草であるエビモ、クロモ、ホソバミズヒキモ類似種は、多年草であるセキショウモ、ホザキノフサモに比べ、いずれも被度の年変動が大きかった (表 6-2)。空間的に見ても、疑似一年草は前年に繁茂したプロットからの消失や、前年に生育が見られなかったプロットへの侵入例が多く観察され、多年草は翌年も同じ場所に生育する傾向が強かった (図 6-6, 表 6-3)。

疑似一年草の生育量の年変動をもたらす要因として、以下のことが考えられる。1 つ目に、出芽数を規定する要因が想定される。ある地点での出芽数は、前年および上流における殖芽の生産量、流水による殖芽の移出入、および、出芽するまでの生残率の影響を受けると考えられる。本研究ではこれらを評価するデータを得られていない。しかし、出芽数は年により大きな変動を示しており (表 6-4)、これらの要因のいずれか、または複数が影響していることが示唆された。2 つ目に、出芽後の生残率が挙げられる。生残率もまた、年およびプロットにより非常に大きな幅で変動した (表 6-4)。出芽個体の消失原因は不明のものも多かったが、糸状藻類による長期間の被覆や、強い増水攪乱の後に消失する事例が観察された。3 つ目に、生残数と被度との間の相関は有意ではなかった (図 6-7)。このことは、生残個体数の数が、必ずしも被覆面積の大きさにつながらないことを示す。特にエビモで

はその傾向が大きく、生長がきわめて悪く、夏になっても被覆面積が 0.08 m^2 に満たない個体が見られる一方で (2010 年, St.2 中左), 1 個体で 1.05 m^2 以上に拡大する個体が見られた (2011 年, St.2 中右). 以上のことから, 前田川の疑似一年草では, 出芽数を規定する未確定の諸要因のほか, 出芽した個体の生残率および出芽後の生長の良否の組み合わせにより年変動が決定されると考えられた. また, 多数の散布体を生産する水生植物は, 散布体の生産が少ない種に比べ, 裸地に対して空間的によりランダムに侵入する傾向が認められている (Barrat-Segretain and Amoros 1996). 前田川においても, 散布された殖芽が水流で運搬されるため, その結果として疑似一年草における空間的な年変動の大きさをもたらすと考えられる.

多年生の種であるセキシウモとホザキノフサモは, 多くの場合は前年の個体が翌年も存続し, 一方で散布体による新規加入や消失例は少なかった. セキシウモでは新規加入は 2 例のみであり, プロットからの完全な消失も, 2013 年に St.2 で新規加入した幼個体が流失した 1 例に限られた. また, 走出茎によるパッチの拡大も起こったが, 拡大はもとのパッチとの近接部分に限られ (Barrat-Segretain and Amoros 1996), 速度も比較的遅かった (図 6-6, セキシウモが 25 m^2 広がるのに約 10 年; 山ノ内 2011a). ホザキノフサモでは, 調査期間中に調査区内に定着した個体は, 親植物に接続したままの水中茎が接地・発根したものを含め 11 例であり, 死亡例は 9 例だった (図 6-6). 個体数に変動がなかった場合にも, 水中茎の生長には年による多少の差が見られた. しかし, これらの変化による被度への影響は疑似一年草の種に比べて小さく, 結果として小さな年変動を示したと考えられる.

4. 疑似一年草の変動の傾向

年変動が大きかった疑似一年草 3 種は, 種によって変動の傾向が異なっていた. 前田川の事例では, クロモとホソバミズヒキモ類似種が 2009 年を最大として年とともに減少する傾向を示し, エビモはこれらとは異なり 2010 年, 2011 年と被度が増大し, 2012 年に減少したものの, 2013 年には再び回復傾向を示した.

出芽数について, エビモはいずれの調査区でも常に高い水準を保った. これに対し, クロモは St.3 を除く大部分において, 減少または消失した. 特に St.1 では 2009 年には 1.16 m^2 の被覆面積があったにもかかわらず, 翌年にはまったく出芽が認められなかった (表 6-3). ホソバミズヒキモ類似種も, 2012 年以降は出芽数が全体的に減少し, 特に St.1 での減少が著しかった. これらのことから, クロモとホソバミズヒキモ類似種の被度の減少には, 少なくともその要因の一部に出芽数の減少が関わっていると推測される. Riis (2008) は河川での水生植物の加入について, 出根して定着できる個体数を流下する散布体の 0.034%と

推定し、この過程が定着個体数を制限する最も大きなボトルネックであるとした。仮説として、散布された殖芽が発根して定着するまでに要する期間が疑似一年草 3 種の間で異なり、このことが殖芽の定着率に影響を与えた可能性が考えられる。疑似一年草 3 種は、前田川ではいずれも 8・9 月にほぼ生育を終えるため、同時期までに殖芽散布を完了すると考えられる (図 6-2)。エビモでは、散布から 1・2 か月後には出芽が始まり、発根して定着する (図 6-5)。一方、クロモとホソバミズヒキモ類似種の出芽時期は翌年 3 月以降であり、流失に対して対抗手段を持たない期間がエビモに比べ長い。なお、クロモは St.3 で比較的安定して多数の個体が出芽しているが、St.3 にはセキショウモの密な群落が発達しており、底質表面がより安定している。クロモは、水中部分より少ないながら底質中の浅い部分にも殖芽を形成することから (小島・井澤 1989)、セキショウモ群落の存在により底質が安定することが、クロモの殖芽の残存に影響している可能性がある。

生残数に対し、被覆面積は大きくばらついた。このことは、生残数だけでなく、その後の生育の良否が被覆面積に大きく影響していることを示す。特に、エビモではクロモおよびホソバミズヒキモ類似種に比べ、生残数に対する被覆面積が大きい傾向が見られた (図 6-7)。エビモは地下茎を水平方向に伸ばすため、出芽した地点から流れに対し直角方向や上流方向へもパッチを拡大できる。一方、クロモ、ホソバミズヒキモ類似種は、水中茎の伸長により被度を増大させるため、前田川の環境条件下では下流方向へ向けてしか被度を拡大できない。このような被度の拡大様式の違いも、被覆面積を左右する一因だと考えられる。

本研究の 4 年 3 か月の調査期間には、クロモとホソバミズヒキモが増加する過程のデータが得られなかったため、これら 2 種の増減に影響する要因については不明である。湖沼では、春季の高温が生育や分布に影響される例が知られており (Rooney and Kalff 2000)、このような四季の気温変化のパターンが影響した可能性も考えられる。河川での水生植物の個体群動態について、Flynn et al. (2002) は 10 年単位の長期研究の必要性を指摘した。疑似一年草の個体群動態の傾向と、それに影響を与える諸要因の解明には、変動の幅を把握するのに十分な長期的観測が必要である。

5. 前田川の水生植物群落の成立機構

前田川では、1960 年代には河床を含めた改修があり、また、近隣住民への聞き取りからは、1980 年代には水質汚濁の影響から水生植物はほぼ消滅していたと考えられる。現在の前田川では、被度の大きさでは糸状藻類が最も優占し、維管束水生植物 5 種を主要構成種とする群落が成立している。

糸状藻類をはじめとする河川の付着藻類は、攪乱の再来間隔が短い環境 (Riis and Biggs

2003) や不安定な立地 (Madsen and Adams 1989) で優占する。同時に、糸状藻類の被度は流況により大きく変動することから (Wilby et al. 1998)、河川での糸状藻類の優占は速い侵入速度および成長速度により保障されると考えられる。前田川の事例では、通常は水流が緩やかであるために平水時における糸状藻類の流失が少ない。また、日照を遮るものが少なく水深も浅いため光条件は良好であり、周辺住宅からの生活排水の流入により富栄養化している。このため、素早い被度の拡大が可能となり (図 6-2)、これにより短期間に維管束水生植物の上を覆って生長し優占すると考えられる (Hilton et al. 2006)。

前田川の疑似一年草は、いずれも親植物から切り離される散布体を大量に生産する種であった。多数の散布体を生産する種は、散布体の生産が少ない種に比べ侵入が速く (Henry et al. 1996)、攪乱が卓越した河川で優占する傾向がある (Riis and Biggs 2003)。しかし、前田川では、定着して成長した維管束水生植物が増水攪乱によって流失することはまれであるにもかかわらず、疑似一年草が最優占種であるプロットが多かった (図 6-6)。この傾向は、調査区だけでなく前田川全体にも共通する。多年草の種では、ホザキノフサモは大きな年変動を示さず、セキショウモは一貫して増加傾向を示した (表 6-2)。しかし、前年の個体またはパッチが翌年にも成立することが多いにもかかわらず、多年草の経年的な群落拡大の速度は遅かった。これは、走出茎による拡大速度が遅いことや、流程内や周辺水路に多年草の生育が少なく、おそらく散布体の供給量が限られるために新規加入の頻度が低いことが原因と思われる。これらの条件の結果として、前田川では成立した水生植物群落を破壊するほどの攪乱がほとんどないにも関わらず、疑似一年草が多く生育すると考えられる。

現在の前田川の植生は、過去の破壊からのゆっくりとした回復途上にあり、環境条件が大きく変化しない限り、長期的には流程の大部分がセキショウモを中心とした群落へ推移すると推定される。また、疑似一年草は大きな年変動を示し、様々な条件の組み合わせにより最優占種が年によって入れ替わる可能性を示した。

摘要

1. 河道内の環境が比較的均質な小河川に永久調査区を設置し、4年3か月にわたって糸状藻類を含む沈水植物6分類群の被度の変化を追跡した。
2. 被度変動の傾向は分類群によって異なった。糸状藻類はきわめて変動が激しく、増水攪乱によって流失しやすい一方、夏期には速やかに被度が回復した。維管束水生植物では増水攪乱による被度の変化は小さく、各種のフェノロジーに従った

被度の変化を示した.

3. 維管束水生植物のフェノロジーは種によって異なり, エビモは秋期から翌初夏にかけて発芽し, 晩夏に枯死する冬緑性を示した. クロモとホソバミズヒキモ類似種は, 春期に発芽し夏期に生育する夏緑性を示した. これら 3 種は生育期の終わりに植芽を残して枯死する疑似一年草の生活型を示した. セキショウモの生育期間は春から初冬までであり, ホザキノフサモは夏季に被度が増大し, 晩夏以降に縮小する常緑性を示した. これら 2 種は多年草としての生活型を示した.
4. 疑似一年草の種は被度に大きな年変動があり, 変動係数は $0.48 - 1.41$ であった. また, 前年に繁茂した地点からの消失や, 逆に生育が見られなかった地点への侵入が認められた.
5. 一方, 多年草はであるホザキノフサモとセキショウモはそれぞれ 0.20 , 0.13 であり, 変動が小さかった. 空間的な配置の変動も小さく, ホザキノフサモは比較的まれに新規加入と個体の消失がおこり, セキショウモはきわめてまれな新規加入とゆっくりとした拡大傾向をしめした. 変動が大きかった疑似一年草は, 出芽数と生残数の年変動が大きかった. 生残数とその年の最大被度が必ずしも関連しないことから, 生育状態も年によって異なると考えられた.
6. 前田川的环境条件下では, 疑似一年草の生育量は出芽数, 生残数, 生長に影響を受け, これらの機会的な組み合わせによりそれぞれの年変動の激しい群落が成立すると考えられた. 一方で多年草のセキショウモは非常にゆっくりとだが拡大傾向にあり, 現在の状況が維持された場合, 将来的にはセキショウモが優占する群落が卓越すると予想された.

第 7 章 中筋川における河川地形と水生植物の分布との対応

はじめに

自然河川は、網状流路や蛇行をはじめとする複雑な流れを持ち、様々なスケールの区分において多様な環境を内包する（福島ほか 2005）。河川の生物は、これらの時間的・空間的に多様な環境に依存して生活環を完了させており（根岸 2007-8）、河川の構造は水棲生物の分布に影響する重要な要素である。河川における水生植物の情報は乏しいが、角野（1990）は、わんどなどの河川地形が止水環境を形成し、止水性の種に生育地を提供すること、寄州の張り出しにより河道が狭窄された地点では出現種が減少することなどを指摘した。河川では、蛇行や中州の存在と結びついた多様な環境によって、水生植物相の多様性が保証されると考えられる（角野 1994）。

近代以降、日本の河川の大部分で、治水・利水を目的として河道の直線化をはじめとする改修が行われ、河川環境は急速に均質化してきた（福島ほか 2005; Kitamura et al. 2009）。勾配が緩やかで流速の遅い河川の中・下流域は、河川の水生植物の主たる生育地であり（角野 1994）、同時に最も強く河川改修の影響を受けている区間でもある（福島ほか 2005）。2000 年版の環境省 RDB では、在来水生植物の約 45%が絶滅危惧種とされており（角野 2002b）、わんどや河跡湖をはじめとする河川地形の保全はきわめて重要である（角野 1994）。1997 年の河川法改正による自然環境への配慮の明記や、2002 年の自然再生推進法案成立をうけて、河川環境の積極的な保護・再生に向けた取り組みが進みつつあるが、国内における水生植物の分布と河川地形との関連性についての研究は、関連する環境要因の研究を含めても非常に乏しい。

河川の水生植物群落は、様々な環境要因に影響される一方で、攪乱による流失と、加入・生長による現存量の増大とのバランスによって群落の構成種および現存量が決まるとする見方がある（Biggs 1996）。また、水生植物では、種間競争により狭められていた実現ニッチが攪乱にともなう裸地化で解放され、生育環境が拡大する可能性が指摘されている（Wisheu and Keddy 1992; Greulich et al. 2000）。河川は攪乱が卓越する環境であり、これらのことは、河川の水生植物群落の成立が環境、攪乱、種間競争など様々な要因の組み合わせにより規定されている可能性を示す。このような動態の中には、数日または年単位で起こる激しい変動と、数年から数十年単位で起こるゆっくりとした変化とが含まれる（山ノ内・石川 2011a; 第 6 章参照）。そのようなゆっくりとした変化が進行し、安定状態に達した群落を認識したうえで、環境要因との対応関係が検討された例はない。

本研究では、直線化後に寄州が発達し、河川地形が複雑化した地点を調査地とし、在来

種と外来種からなる安定状態に達したと思われる水生植物群落を対象とする．それらの群落の分布と，河川形態および環境要因との関連性について検討し，河川管理の上で手がかりとなる情報の提供を目指す．

調査地および調査方法

1. 調査地

中筋川は，高知県西部の宿毛市白皇山に源流を発し，中村平野を東流する四万十川の一次支流であり，流路延長は 39 km である(伊藤 1990)．四万十川との合流点から上流 20 km 付近までは標高 10 m 以下であり，中下流部の河床勾配は平均 1/1,500 以下ときわめて緩やかである．このため，増水時にはしばしば四万十川からの逆流が起こり，古くから大きな水害をもたらす河川として知られている．中筋川では，江戸時代初期から治水のために度重なる改修が行われ，かつて大きく蛇行していた河道は，現在ではほぼ全域で直線化されている．また，かつては下流の坂本地区で四万十川と合流していたが，1964 年に背割堤および河道の開削工事が完了し，現在ではより下流の実崎で四万十川に合流している(中村市史編纂室 1969)．さらに，中筋川ダム(1998 年竣工)による水位調整が行われており，また，支流の横瀬川にも横瀬川ダムが建設中(2011 年現在)であるなど，人為的な改変の影響が大きい河川である．

調査は高知県四万十市，中筋川の 13.0 - 13.4 km の範囲で行った(図 7-1)．調査を行った流程では，河道のほぼ全面に沈水植物群落が発達している．その大部分はオオカナダモ *Egeria densa* Planch., ササバモ *Potamogeton wrightii* Morong, ヤナギモ *P. oxyphyllus* Miq. で占められ，わずかにセキショウモ *Vallisneria natans* (Lour.) H. Hara, アイノコセンニンモ *P. kyushyuensis* Kadono et Wiegand が混生する．両岸はコンクリート護岸となっているが，特に左岸側には堆砂が著しく，部分的に寄州が形成されオギ *Miscanthus sacchariflorus* (Maxim.) Benth. を主体とする群落が成立している．また，わずかではあるが，抽水植物としてツルヨシ *Phragmites japonica* Steud. やマコモ *Zizania latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf の生育が見られる．調査地では，2008 年 5 - 7 月および 2009 年 5 月に行った踏査時にもオオカナダモ，ササバモ，ヤナギモが優占しており，これらの群落は比較的安定していると考えられる．ただし，調査を行った 2010 年には，ヤナギモが優占していた瀬(14.4 km 地点)が改修工事により失われていたため，調査対象種はオオカナダモとササバモの 2 種とした．

2. 調査方法

2-1) 河川横断面および縦断面の測量

全ての現地調査は2010年7月21, 22日に行った。河川の流路をほぼ直角に横断するベルトを5本(B1-5)設置し(図7-1), それぞれにおいて河川横断面の測量, 植生調査, 環境条件の調査を行った。また, これらのベルトに直交して計2本の縦断ライン(L1, 2)を設置し, 河床縦断面の測量と植生の記録を行った(図7-1)。ベルトの位置はGPS(GPSMAP 60CSx, Garmin, Kansas)を用いて特定した。比高の測定にはセオドライト(Topcon TL20-DF, TOPCON, 東京)を用い, ベルトの方位はCompass glass(石神井計器製作所, 東京)を用いて測定した。また, ベルトの設置にあわせて踏査を行い, 水生植物群落の種類を記録した。

2-2) 植生調査および環境要因の測定

それぞれの調査ベルト上に, 1×1 mのコドラートを3-5個設置し, 各コドラートにおいて植生調査と水深, 流速の測定, および底質の粒度分析を行った。

植生について, 調査範囲における優占種の分布を目視で確認し, 記録した。また, ベルト上に設置したコドラートについて, 各種の植被率を目視により10%単位で評価し, 各種の草丈を測定した。植被率の評価後, 地下部を除くコドラート内の全植物体を採取し, 現存量の測定に供した。このとき, 流れにたなびいてコドラート外に出ている部分については, コドラート内と区別して採取した。採取した植物体は, 電熱乾燥機を用いて90℃で48時間乾燥させた後, 秤量した。

水深はコドラート内の3か所で測定し, 平均を求めた。流速は平均流速の目安とされる水深の60%の深さで3反復の測定を行った(General Oceanics Digital Flowmeter Model 2030R/R6, Eijelkamp, Giesbeek)。なお, 流速計の測定限界である流速 0.1 m s^{-1} を下回った場合, 流速は 0.05 m s^{-1} とした。底質は, 土嚢袋を用いて1×1 mのコドラート内を深さ約15 cmまで採集した。粒径4 mm以上は現地でふるい分け, ばね計りを用いて重量を測定した。また, 4 mm以下は試料として持ち帰り, 実験室内でふるい分けにより分析を行った。細粒をほとんど含まない試料については1 mmまで, 細粒物質を多く含む一部の試料は0.5 mmまで分析した。また, 河床が硬質粘土だった場合には, 未攪乱の試料約200gを採取して実験室に持ち帰り, 0.06 mm以上はふるい分け法で, それ以下は沈降法で分析した。得られた粒径データから粒径加積曲線を作成し, 50%通過粒径(D50)を求めた。また, TWINSpanにより粒径組成に基づき底質を分類した。解析にはPC-ORD ver.4.41(MjM Software Design)を使用した。

なお, 水質については, 比較的短い流程であること, オオカナダモ群落とササバモ群落

が交互に出現することから、両種のすみわけを規定するうえで重要な要因ではないと考えられたため、計測を行わなかった。

2-3) 攪乱頻度の把握

調査地点の水位情報として、2002 年 1 月から 2010 年 12 月までの磯ノ川水位局（四万十川との合流点から 14.35 km 地点）の観測データを使用した。磯ノ川水位局から調査地までの間には、支流の磯ノ川が流入しているが、磯ノ川は比較的小規模であるため、調査地点との水位差は小さいと考えられた。平水位として 185 日水位を求め、また、平水位からの水位上昇が 0.2, 0.5, 1.0, 2.0 m の日数を計数した。

結果

1. 水位変動

2002 年から 2010 年までの 8 年間の日平均水位の変動を図 7-4 に示す。日平均水位の平均値は 1.94 m、平水位（185 日水位）の 8 年間の平均値は 1.83 m であった。調査時の水位は 1.86 - 1.89 m であり、ほぼ平水位と考えられた。

調査前 1 か月間の 1 時間平均水位の変動を図 7-5 に示す。調査 1 か月 - 15 日前にかけて、6 月 26 - 27 日の 5.39 m（平均水位との差 3.45 m）をはじめとする規模の大きい増水が観測された。水位 5.00 m の増水の起こる頻度は、1.38 日/年である。調査前 15 日間の水位変動は小さく、最高水位は 7 月 9 日の 2.52 m（平均水位との差 0.58 m）であった。また、調査の 2 日前には平水位から 0.35 m の増水が観測された。2002 年 - 2010 年に増水の起こった日数を表 7-2 に示す。水位の上昇が 0.2 m 以上の氾濫は年間に 31 - 97 日の頻度で起こっている。規模の大きい増水ほど年間の発生日数が少なく、0.5 m 以上の増水の発生頻度は 12 - 46 日/年、1.0 m 以上は 6 - 21 日/年、2.0 m 以上では 0 - 10 日/年だった。

2. 河床地形

河床の縦断面図およびササバモ、オオカナダモの分布を図 7-2 に示す。L1 では、河床に多少の凹凸があるものの勾配はきわめて緩やかであり、測定した距離 80 m の間の比高はわずか 1 cm だった（図 7-2）。L2 では、80 m の間の比高は 25 cm だった（図 7-2）。ただし、現地での観察により、これは 80 m 地点が淵頭にあたり、河床が洗掘されているためと推定された。また、45 - 75 m 地点は瀬に相当すると考えられ、上流より河床が高かった。

河道の横断面、ササバモ、オオカナダモの分布およびコドラートの位置を図 7-3 に示す。

調査地では、中州によって本流と区切られた止水域が見られた（図 7-1, 7-3 の B1, B5）。このような止水域は「わんど」「たまり」などと呼ばれるが、現在のところ、これらの用語の使用法は統一されていない（黒川ほか 2009）。そのため、本研究では暫定的な処置として、以後は砂州などによって本流から区切られた止水的環境を「わんど」と呼ぶことにする。B1 および B5 は寄州の発達により河道が狭くなり、左岸側にわんどが発達していた。これに対し、B2 および B3 は砂州がないかまたは小さく、河道が広がった。また、B4 は左岸側にわずかに堆砂が見られ、左岸寄りが浅くなっており、B1, 5 と B2, 3 の中間的な特徴を示した。

各横断面における、水位別の流水断面積を表 7-1 に示す。なお、B1 と B5 では、平水位より 0.5 - 1 m 程度の増水では州を超えて上流から水が流れることがなく、実質的にわんどの影響はないと考えられた。ただし、B5 のわんどには上流側に繋がるごく細い流れがあり、実際の流水断面積は算出した値よりわずかに大きいと考えられる。わんどを除く B1, B5 の流水断面積は、調査時水位においてそれぞれ 11.37, 9.67 m² だったのに対し、B2 と 3 ではおよそ倍の 21.95, 24.08 m² だった（表 7-1）。また、B4 では B2 と B3 よりやや狭く、19.23 m² だった。この傾向は 1 m の水位増までは変わらないが、2 m の増水では水位が砂州の比高を大きく超えてわんどと主流路が繋がると考えられ、その場合は各ベルトにおける流水断面積の差は小さくなった。

3. 群落組成、植被率および現存量

調査区間にはオオカナダモが優占する部分とササバモが優占する部分がみられ、一部には混生が見られるものの、大部分ではこれらが空間的にすみわけていた。以下、これらをオオカナダモ群落、ササバモ群落と呼ぶ。縦断方向には、L1 の上流から 10 m ほどはササバモとオオカナダモが混生し、そこから 50 m 付近まではササバモの純群落となっていた（図 7-2）。50 m より下流では、10 m ほどの移行区間を経てオオカナダモ群落へと置き換わり、L2 の 40 m 付近まで続いた（図 7-1）。L2 の 40 m 付近からは再び短い移行区間を経てササバモ群落へと置き換わり、淵頭まで続いた。淵部分は水深が 1 m 以上あり、無植生であった（図 7-1, 2）。各ベルトにおける組成および環境条件を表 7-3 に示す。B1, B5 はササバモ群落に、B2, B3 はオオカナダモ群落に、B4 はそれらの移行帯にあたる（図 7-1）。横断面（図 7-3）では、B1 は左岸側の狭い範囲を除き全面がササバモで覆われていた。わんどの中にはマコモがわずかに生育するほかは、無植生であった。B2 および B3 では、それぞれコドラート a, b の間に植被の薄い部分が見られたが、おおむね全面がオオカナダモで覆われていた。B4 はやや複雑で、左岸よりの浅い部分はオオカナダモの純群落があり、それ以外の部分にはオオカナダモ、セキショウモが混生し、まれにヤナギモ、アイノコセ

ンニンモが混生した。B5 では、右岸側の端はほぼ無植生で、わずかにセキショウモとオオカナダモが見られた。残りの部分はササバモの純群落に覆われていた。また、わんど部分にはわずかにオオカナダモが生育していた。

オオカナダモとササバモが出現したコドラートについて、両種の植被率、草丈、現存量および各種環境条件を表 7-4 に示す。オオカナダモは植被率 $<1 - 100\%$ 、現存量は $0.61 - 174.67 \text{ g m}^{-2}$ を、ササバモは植被率 $10 - 80\%$ 、現存量は $6.93 - 58.69 \text{ g m}^{-2}$ を示した（表 7-4）。植被率と現存量の関係を図 7-6 に示す。オオカナダモでは、植被率 100% のコドラート間でも現存量は $52.50 - 174.67 \text{ g m}^{-2}$ まではばらつき（表 7-4）、被度と群落高の積との間にも直線的な相関は見られなかったが、ササバモでは植被率と現存量の間には直線的な相関が見られた（図 7-6; ピアソンの相関係数検定, $P<0.01$ ）。水深に対する草丈は、ササバモに対しオオカナダモがやや低かった（Mann-Whitney U 検定, $P<0.01$ ）。また、コドラート外にたなびいている部分の現存量は、オオカナダモの多くのコドラートではコドラート内の半分以下だったが、ササバモでは 1 例を除き $2.25 - 4.92$ 倍に達した（表 7-4）。

4. 環境要因

調査コドラートにおける水深は、最小で 30 cm 、最大で 73 cm であった。いずれのベルトも平均 $50 - 60 \text{ cm}$ であり（表 7-3）、横断面図からも読み取れるように比較的均質であった（図 7-3）。オオカナダモが生育する水深は $43 - 76 \text{ cm}$ 、ササバモは $55 - 73 \text{ cm}$ であり、種間の差は有意ではなかった（表 7-4, Mann-Whitney U 検定, $P>0.05$ ）。

流速は、最小で流速計の測定限界である 0.1 m 以下、最大では 0.33 m s^{-1} だった。また、B2, B3 で遅く、B1, B4, B5 やや速い傾向が見られた（表 7-3）。ただし、現地での観察では、密な水生植物群落の発達のために流れが妨げられ、流速の分布は不均一であった。オオカナダモの植被率 80% 以上の立地では $<0.1 - 0.15 \text{ m s}^{-1}$ 、平均 0.03 m s^{-1} 、ササバモの植被率 20% 以上の立地では $<0.1 - 0.34 \text{ m s}^{-1}$ 、平均 0.20 m s^{-1} であり有意な差があった（Mann-Whitney U 検定, $P<0.05$ ）。

粒径組成のデータを TWINSpan により分類した結果を図 7-7 に示す。グループ I は大礫 ($>64 \text{ mm}$) を多く含み、B3d, B4e, B5b のコドラートが含まれた。このうち、B3d, B4e は右岸の岸近くであり、護岸の基礎部分の碎石が検出されたものである。また、B5b は流心の流れが速い部分であった。グループ II は中礫 ($4 - 64 \text{ mm}$) が多く、B5 のコドラート a, c のほか、B4d, B1a のコドラートの一部が含まれた。グループ III は 4 mm 以下の小礫・砂が主要な構成要素であり、B2 の a, b, d, B3 の b, c, B4 の大部分のコドラートが含まれた。グループ IV には硬質粘土が露出しており B1 の b, c, B2c, B3a が分類された。全体の傾向として、B1 は硬質粘土と一部に中礫、B2 は小礫から砂質が多く、一部に

硬質粘土，B3 は砂礫から砂質，B4 は小礫から砂質，B5 は中・大礫質であった．オオカナダモが優占したコドラート（植被率 80%以上）とササバモが優占したコドラート（20%以上）について，粒径加積曲線を図 7-8 に示す．両種はともに多様な底質条件の上に生育しており，オオカナダモはグループⅢを中心に I，IV まで，ササバモは I，II，IV に群落が成立していた．

考察

1. オオカナダモとササバモのすみわけ

1-1) 水深，流速，底質

調査を行った流程では，オオカナダモとササバモは一部を除きかなり明瞭にすみ分けていた（図 7-1，2，表 7-3）．両種の生育立地は，水深はともに 40 ないし 50・70 cm でほとんど差がなかった（表 7-4）．また，成立立地の底質は，ササバモでは砂質の生育立地が見られなかったものの，両種ともに硬質粘土から中または大礫質まで多様であった（図 7-8）．これらの結果は，高知県中部での調査において，両種が幅広い水深に出現し，また，底質の粒径組成に対し特定の選好性を示さなかった結果と一致する（第 2 章参照）．したがって，水深および粒径組成は両種の棲み分けに直接かわる要因ではないと考えられた．流速は，全体としてササバモ群落の成立立地の方が速かったが，その範囲はササバモで $<0.1 - 0.34 \text{ m s}^{-1}$ ，オオカナダモで $<0.1 - 0.22 \text{ m s}^{-1}$ であり，大きく重複した（表 7-4）．ただし，現地での観察では，非常に密な水生植物群落の発達により，流速の分布が改変されていることが疑われた．高知県中部での調査では，オオカナダモは流速 0.4 m s^{-1} までは密な群落が成立し， 0.8 m s^{-1} まで生育が確認されている（第 2 章参照）．そのため，測定された流速は，オオカナダモの分布を制限するほど強い要因ではないと考えられた．

1-2) 流水断面積

両種の立地の最も明瞭な違いは，流水断面積の大きさに見られた（表 7-1）．オオカナダモの純群落が成立していた B2，B3 とササバモ群落が成立していた B1，B5 の間には，およそ 2 倍の差が見られた．両群落の移行帯にあたる B4 では，流水断面積も中間的であった．また，このような調査ベルト間の流水断面積の差は，水位 1 m 以内であれば，増水条件下でも顕著であった．流水断面積と流速の間には，一般に以下の式が成り立つ（高山 1974）．

$$Q = Av$$

ただし、 Q は流量、 A は流水断面積、 v は平均流速を表す。調査を行った範囲内には支流の流入がないため、流量はほぼ一定であると考えられる。したがって、増水水位 1 m までの範囲では、B1, B5 の平均流速は B2, B3 のおよそ 2 倍と推算される。中筋川では、増水量 1 m 以下の増水は頻繁に起こる（図 7-4, 表 7-2）。このことから、オオカナダモ群落とササバモ群落の成立立地の違いは、河川の流量の変動を含んだうえでの流速の違いにあると考えられた。

1-3) オオカナダモ、ササバモの生態的特性とすみわけの機構

オオカナダモとササバモには、いくつかの異なる形態的特徴を持つ。オオカナダモは水中茎がよく分岐して密に茂り、大きな現存量を蓄積するが（Carrillo et al. 2006）、地下茎を持たず、根への現存量配分は比較的小さい（Mony et al. 2007）。一方でササバモは発達した地下茎を持つ（Kadono 1984）。また、現地での観察では、シュートは分岐をせず、270 - 320 cm に達した。現存量の測定結果は、オオカナダモのコドラート当たりの現存量がササバモより大きいこと、ササバモの現存量はコドラート外へ伸びた部分が大きいことなど、これらの特徴と一致する傾向を示した（表 7-4）。琵琶湖おける分布傾向からは、オオカナダモと生育型が類似するコカナダモ *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John は波浪に対する耐性が低く、地下茎を持つ在来種は耐性が高いと推定されている（浜端 1991; 今本ほか 1998）。高知県中部の調査では、オオカナダモとササバモはともに流速 0.8 m s^{-1} まで出現するが、ササバモが分布の上限でも密な群落を形成しているのに対し、オオカナダモの密な群落が観察されたのは 0.4 m s^{-1} までであった（第 2 章参照）。これらのことから、オオカナダモは高流速に対する耐性が低く、ササバモはより高いと考えられる。

本研究の調査の 2 日前には小規模な増水が、25 日前には 1.38 日/年に相当する規模の大きい増水が観測されたが（図 7-5）、調査時には河道の大部分は水生植物に覆われた状態にあり、現存量も十分に大きかった（表 3-4）。中筋川はきわめて緩勾配の河川であるために、これらの増水では群落の全面的な破壊は起こらないと考えられる。そのため、実際にササバモが生育している立地から、増水攪乱のみの影響でオオカナダモが完全に排除されるかは不明である。また、低流速の立地にササバモが生育しない理由は、高流速への耐性の差では説明できない。一つの可能性として、種間競争の影響が考えられる。オオカナダモは常緑性であるのに対し、ササバモは夏緑性である。生育期間を通して見た場合、このようなフェノロジーの違いは競争能力に差をもたらす（Kadono 2004）、オオカナダモによるササバモの排除を引き起こす可能性がある。本研究では、3 年間の観察に基づき中筋川の水生植物群落をおおむね安定した群落であるとした。しかし、特に低流速の立地に見られる砂

質の底質では、より頻度が低い大規模な増水攪乱が起こった場合、浸食や植生の流失が起こりうる。オオカナダモは切れ藻での繁殖力が強く（角野 2002a）、流水での散布による素早い侵入が期待される。一方、ササバモの切れ藻での繁殖力はやや低く（Kadono 1984）、地下茎での拡大速度も不明である。多年草の侵入および拡大には、時として 10 年以上の長時間を要することから（第 6 章参照）、より大きな時間スケールで起こる現象を考慮する必要があるかもしれない。

本研究の結果からは、立地間の増水時の流速の違いが、両種のすみわけの一因となっていると考えられた。中筋川では砂州の規模が数 10 から数 100 m と大きいため、このようなすみわけが明瞭に認識できるものと思われる。しかしながら、本研究ではすみわけの機構までは明らかにできなかった。中筋川の植生は、現実には季節や増水攪乱により現存量が変化しながら見かけ上の安定状態が保たれているものと思われる。流水断面積が中程度であった B4 では、オオカナダモが優占しつつも複数種が混生しており、このような移行帯での動態の解明が、両種のすみわけの機構を明らかにする鍵となるかもしれない。

2. 河川管理とオオカナダモの繁茂について

オオカナダモは、特定外来生物による生態系等に係る被害の防止にかんする法律により要注意外来生物に指定されており、積極的な防除および分布拡大の抑制策の検討が望まれている（環境省 http://www.env.go.jp/nature/intro/1outline/caution/detail_sho.html#1, 2013 年 12 月 22 日最終確認）。中筋川へのオオカナダモの侵入経路は不明である。しかし、角野（1988）は四万十川下流域周辺では在来種のみを記録しており、オオカナダモの中筋川への侵入は 1980 年代後半以降であると考えられる。現在、オオカナダモは上流部を除く中筋川の大部分で優占している。

オオカナダモは相対的に流水断面積が広く、流れが緩やかな環境で他種を伴わない純群落を形成していた。日本の河川の多くは、治水を目的とした近代以降の河川改修により、河道の直線化が行われてきた。河道の直線化は淵瀬構造を破壊し、流路の形態および物理環境を単純化させ、河川生態系の機能を低下させるとされている（中野ほか 2005）。また、一般に、洪水時の流下阻害を防ぎ、河積を拡大するため、寄州や中州は河川管理者により除去の対象とされている。本研究の結果からは、このような河川管理によって一様な川幅・水深となった場合、河道の全面がオオカナダモの生育に適した環境になると考えられ、最悪の場合には在来種が完全に排除されてしまうことが危惧される。河川改修による環境の単純化でオオカナダモの過繁茂が起こるおそれがあることは、角野（2002a）も指摘している。一方で、Kitamura et al. (2009) は、河道の直線化およびコンクリート護岸化が増水攪乱に対するセーフサイトを消失させる可能性を指摘しており、直線化の影響は水生植物

に対して、攪乱の影響の増大と減少の両方の影響を引き起こす危険性がある。

現在、中筋川の支流の横瀬川ではダム建設が行われており、これによる増水攪乱の減少はオオカナダモにとってさらに有利に働く可能性がある。中筋川流域は自然再生事業の対象地区でもあり（中村河川国道事務所 <http://www.skr.mlit.go.jp/nakamura/river/03.html>, 2013 年 12 月 22 日最終確認）、このような工事に伴う河川改修が沈水植物群落にどのような影響をもたらすか、モニタリングを行う必要があると考えられる。

摘要

1. 四万十川支流中筋川では、ササバモとオオカナダモがそれぞれ純群落を形成し、空間的にすみ分けている。河川地形の測量および環境要因の測定を行い、両群落の空間的な配置との関連性について検討した。
2. 水深、底質と各群落の分布との間には、有意な相関関係は見いだせなかった。流速との相関は有意であり、ササバモ群落で速く、オオカナダモ群落でより遅かった。しかし、全体として流速が遅く、両種ともが生育可能な範囲内であった。
3. 河川地形と水生植物群落の分布との対応は、より顕著であった。ササバモ群落は、砂州の発達により流水断面積が狭い立地に成立し流水断面積が広い地点ではオオカナダモ群落が発達した。また、流水断面積が中間的な地点は両群落の移行帯にあたり、ヤナギモなどが混生する傾向が見られた。
4. 調査区間の流量はほぼ一定と考えられるため、流水断面積の大小は流速を規定すると思われた。両群落の成立立地における流水断面堰は、増水時にも大きな差を保ったままであり、増水攪乱の頻度および強度も規定すると考えられた。
5. オオカナダモ、ササバモは、それぞれ異なったシュートの形態を持つ。このことから、オオカナダモは攪乱に弱い可能性があり、一方でササバモは攪乱に耐性がある種と推測された。また、フェノロジーの違いなどほかの未調査の要因が影響している可能性もあり、増水攪乱とこれらの要因が影響して両群落の空間的すみわけが成立すると考えられた。
6. 一般的に、河川改修は川幅が広く流れが緩やかにし、環境を単純化させる。このような環境下ではオオカナダモが優占しやすいと考えられ、河川改修が外来種の繁茂と水生植物群落の単純化に影響を与えていると考えられた。

第8章 河川の水生植物群落の成立機構—時空間スケールの違いに着目して—

はじめに

水生植物は陸水環境の主要な構成要素の一つであり、一次生産者としての役割を果たしていることや物理化学的環境を改変していることのほかに、植物付着生物、無脊椎動物、魚類の生息地として、生態系の中で重要な役割を担っていることが指摘されている (Biggs 1996; Cavalli et al. 2012). 水生植物群落の成立機構を知ることは、過繁茂による通水阻害や雑草害の抑止、多様な生態系サービスの保全のために重要である (Barko et al. 1986; Biggs 1996; Mackey et al. 2003; Riis and Biggs 2003; Bornette and Pujalon 2011).

河川の水生植物の群落成立機構については、環境要因との関連性に着目した研究が多く行われ、水温、光、栄養塩、炭素源、底質条件など様々な物理化学的要因が水生植物の分布と群落成立に影響することが指摘されてきた。物理化学的要因については多くの事例研究の蓄積があり、いくつかの総論が発表されている (Barko et al. 1986; Bornette and Pujalon 2011). しかし、河川では複数の物理化学的要因が共相関を示す例が多く (Wiegand 1984; Riis et al. 2000; Mackay et al. 2003), 真に重要な要因を抽出することは困難である。また、多くの種が無機環境要因に従った分布を示すにもかかわらず、一部の種はランダムな分布を示す事例も報告されており (倉内 1954), 群落を構成する全ての種の分布が同一の要因に従うわけではない。このような複雑さを背景として、複数の研究例の間ではしばしば結果の不一致が見られ、河川では環境要因との関連性のみで水生植物群落の成立を十分に説明することができていない (Riis and Biggs 2003).

一方で、Biggs (1996) は加入と攪乱による消失とのバランスを重視した概念モデルを提唱した。この概念モデルでは、水生植物群落を動的なものとして捉え、環境要因は動態に影響する要因として扱われる。この概念に関連して、種子や栄養繁殖体などの散布体の散布距離および定着する環境の傾向 (Riis and Sand-Jensen 2006), 散布体の量に対する定着率 (Riis 2008), 群落の発達に増水がもたらす影響 (Riis et al. 2004) などが検証されつつある。また、最終的な安定状態では、環境条件に応じて優占種が決定する可能性も示唆されている (Riis and Biggs 2003). しかし、河川の水生植物群落の動態を長期間にわたって細かく追跡した研究は限られており (たとえば Ham et al. 1981, 1982; Wilby et al. 1998; Sand-Jensen et al. 1999; Flynn et al. 2002 など), 動態と分布傾向を結びつけて説明するには、情報が不足している。

上に記した環境要因との関連性、攪乱に伴う動態のほか、河川環境では分散の制限によ

る分布の偏りも想定される。水生植物には広域分布種が多く (Santamaria 2002)、水域をまたぐ分散は極端に希なわけではない (Figuelora and Green 2002)。しかし、一般に流水による上流から下流方向への散布は、より頻繁に起こりうる (Riis and Sand-Jensen 2006; Boedeltje et al. 2003)。このことは、複数の河川間や上流一下流間の比較を行う場合、供給されうる種の質的および量的な組成がそもそも異なる可能性があることを表す。Wiegand (1984) は、このような種プールの違いにより、環境要因との対応関係の検出に問題を生じる可能性を指摘している。しかし、種プールの違いが群落の組成や環境要因との対応関係にもたらす影響については、十分に検討されていない。

本研究では、これら 3 つの視点を整理、統合することにより、河川の水生植物群落の分布および成立機構の理解に向けての枠組みの構築を試みる。具体的には、以下の点を検討する; 1) 著者の行った一連の研究における主たる群落の成立機構を明確化し、メタ群集理論のパラダイムを用いた解釈を試みる。2) 環境傾度の軸に、裸地状態から安定状態に至るまでの経時的な植生の変化を表す軸を加え、各事例を整理する。3) 上記を踏まえたうえで、河川における水生植物群落の成立機構の特徴を明確化し、4) 研究上の注意点について提言を行う。

メタ群集理論のパラダイムを用いた解釈

メタ群集理論では、メタ群集から局所群集への移動が局所群集に与える影響、および局所群集内の個体群動態や種間相互作用がメタ群集全体に与える影響を考慮する。メタ群集理論における主要な考え方は、Leibold et al. (2004) によって以下の 4 つのパラダイムにまとめられている: 1. パッチ動態パラダイム、2. 種選別パラダイム、3. 集団効果パラダイム、4. 中立モデルパラダイム。パッチ動態パラダイムでは、局所群集間で生育環境に差はないものと仮定し、生態的特性の種間差と局所群集内での種間相互作用を重視する。一例として、分散能力と種間競争能力のトレードオフが想定される。種選別パラダイムでは、局所群集間に生育環境の違いがあると仮定し、異なる生育環境への適応において種間にトレードオフがあるものとする。集団効果パラダイムでは、競争能力や移動能力に差があってもよいものとし、また、局所群集間の生育環境にも差があつてよいものとする。その上で、局所群集間の個体の移動が局所群集内の個体群動態に影響するものとする。中立モデルパラダイムでは、生存率などに違いをもたらす種間差や局所群集間の環境条件の差がないものと仮定し、各種の個体数が機会的な浮動によって決まるものとする (瀧本 2008)。これらのパラダイムは、実際には明瞭に区分できるものではなく、相互に移行的な部分を

含むものである (Cottenie 2005)。

著者の行った 3, 5, 6, 7 章の研究事例では、群落の組成に影響する要因や機構がそれぞれ異なると考えられた。ここでは、メタ群集理論のパラダイムを援用することにより、一連の研究で考えられた群落の成立機構の明確化を試みる。また、一連の研究では見られなかった機構についても、文献調査をもとにその存在の可能性について検討する。

第 3 章および第 5 章の事例では、環境条件によって種の分布傾向や群落の種組成が規定されており、種選別パラダイムの影響が大きいと推定された。第 3 章の事例では 1 本の河川の上流から下流までの数 km の範囲内で、第 5 章の事例では複数の河川を含む地域スケールにおいて、溶存している光合成炭素源の状態について、地点間で大きな差が存在した。また、水生植物の光合成炭素源の利用特性にも大きな種間差が認められ (第 4 章)、CO₂*のみを光合成に利用する分類群の分布は CO₂ 過飽和の環境に偏っていた。地点間の環境の差が大きく、炭素利用特性にも大きな種間差があるために、炭素源の状態は種の在不在を規定し、群落の種組成に強く影響すると考えられた。

第 7 章の事例もまた、環境条件によって種の分布傾向や群落の種組成が規定されており、種選別パラダイムの影響が大きいと考えられる。中筋川では、継続観察の結果から植生は比較的安定していると推測され、オオカナダモとササバモが比較的短い流程内にそれぞれ純群落を形成し、空間的にすみわけていた。両群落で水深には差がなく、底質条件は両群落とも様々で特定の傾向を示さなかった。また、ササバモ群落の立地はオオカナダモ群落の立地より有意に流速が速かったが、その差は小さく、第 2 章で示されたオオカナダモの生育可能な範囲内にあった。これらの環境要因と異なり、流水断面積はオオカナダモ群落の成立地点では広く、ササバモ群落の成立地点ではその半分ほどであり、明瞭な差が見られた。流水断面積の違いは増水時の流速の差に結び付くと推定され、両群落の成立が立地環境の違いに強く規定されることが示唆された。ただし、オオカナダモ、ササバモとも潜在的には幅広い環境条件下から出現する種であることから (第 2 章)、中筋川の事例では立地条件のほか種間競争などが影響している可能性が考えられた。この結果は、安定した条件下では、環境条件に応じて特定の (おそらくその条件下で最も競争的な) 種が優占するという Riis and Biggs (2003) の予想を支持する。

第 6 章 (前田川) の事例では、物理化学的に比較的均質な短い流程内で調査を行った。前田川では 5 種の沈水維管束植物が共存する。これらの空間的な配置や現存量は年によって変動し、その傾向はそれぞれの種の生活型によって異なった。このことから、前田川の群落は動的なものであり、第 7 章 (中筋川) の事例のように環境条件に対応した安定した群落を形成した状態ではないと考えられた。沈水維管束植物のうち、疑似一年草は年によって被度、空間的な配置ともに大きく変動した。これに対し、多年草は年変動が相対的に

小さく、希な新規加入とパッチの拡大によるゆっくりとした拡大傾向が認められた。前田川では群落を破壊するほどの増水攪乱は希であり、将来的には多年草群落へと移行することが予想されたが、その進行がきわめて遅いため、現時点では疑似一年草が卓越する状態にあると推定された。前田川の事例は、調査期間が限られるため動態の全貌が不明であり、メタ群集のパラダイムへの当てはめが難しい。疑似一年草が卓越する段階だけを見た場合、複数の要因の組み合わせにより毎年異なった現存量と組成の群落が成立する可能性が高く、群落の組成は機会的に決定するとみなすことができる。また、流路をパッチの集合とみなし、移動能力の高い疑似一年草種群と侵入の機会が少ない多年草種群を対比すると、少なくともパッチ動態パラダイムの条件の一部を満たすように思われる。さらに、仮に将来的に多年草が優占する群落へ移行した場合、種選別により優占種が決定するまでの経過に過ぎないと見なすこともできる。このほか、上流から下流への散布体の移出入が影響する可能性も示唆されており、散布体の供給状況によっては集団効果を考慮する必要があるかもしれない。前田川のように、経時的な変化の過程にある群落では、観察対象とする時空間スケールによって、群落の成立機構の解釈が異なる可能性がある。

以上のように、著者が行った 4 つの研究事例では、種選別パラダイムで説明が可能であると思われる例と、より動的で解釈の難しい事例が認められた。顕著な集団効果パラダイムの事例は、著者の行った一連の研究では認められなかった。しかし、水生植物はしばしば卓越した栄養繁殖能力を持ち、散布体は上流から下流方向へ速やかに散布されることから、膨大な量の散布体が供給される状況は現実に起こりうる。Madsen and Adams (1985) は、Lawrence Creek において、カナダモ *Elodea canadensis* Michx. にとって好適と考えられる深く静穏な環境が多い上流部ではカナダモが優占し、そのような環境が少ない下流部では急速に現存量が減少するものの、消失はせずに優占種であり続けることを報告した。また、Badfish Creek での研究事例 (Madsen and Adams 1989) では、カナダモの現存量の分布が測定したいかなる環境要因とも関連性を示さず、支流からの散布体の供給が多いと推定される上流部で現存量が多く、下流ほど減少傾向を示した。彼らはこの現象を、上流部から多数の散布体が供給されることにより、生育に不適な条件下においても個体群が成立したものと推定した (Madsen and Adams 1989)。また、Sand-Jensen and Frost-Christensen (1998) は、光合成に遊離炭酸 CO_2^* しか利用できない両生植物がしばしば沈水状態で優占する原因として、 CO_2 過飽和によって厳密沈水植物種が持つ HCO_3^- 利用の利点が小さくなり、さらに、河道内の除草により裸地となった際に、両生植物の方が河岸に残った個体による再侵入が容易であるためと推測した。これらの事例は、構成種の競争能力の差が相対的にわずかであり、攪乱などの条件が整った場合、集団効果が群落の種組成にきわめて大きな影響を与える可能性を示唆する。

環境傾度および時間の軸上における各事例の配置

ここでは、環境傾度軸に裸地から安定状態に至るまでの仮想的な時間軸を加えた概念モデル上で、前述の異なる成立機構を示した事例の位置づけを行う。図 1 に、環境傾度および裸地から安定状態までの経過時間を軸とした概念図を示す。調査対象とする流程の種プールとして、対象とする生育地およびその上流に存在し、散布体の供給が期待できる種の集まりを想定する。現実的には、種プール内の種組成は局地的な絶滅や長距離散布による侵入、外来種の導入などにより長時間のうちには変化する可能性がある。しかし、このような現象は相対的にまれで定量的な評価がきわめて困難であるため、ここでは種プールの構成種は変化しないものと仮定する。図中の立方体の上下の面は、環境勾配軸を持つ立地環境を表す。実際には、水生植物の分布や生育に影響する環境要因は多数あるため 2 次元で表すことは難しいが、仮想的に平面として表す。縦軸は裸地状態から種間競争をへて安定状態に達するまでの植生の経時変化を表す。河川は全体として攪乱的な条件下にあるため、縦軸上の様々な段階にある植生が観察されうる。裸地から安定状態までに要する時間は、散布体の供給や定着、被度拡大の速度、裸地の規模や既存の植生との隣接状況、裸地の形成されたタイミングなどにより変わるものとする。

ある立地条件に群落が成立する過程において、ある種がその条件下で生育可能であるかどうかは重要な問題である。たとえば、光合成に CO_2^* のみを利用する分類群の分布は CO_2 過飽和の環境のみに限られており、炭素源の状況で強く規定される。また、浮遊植物は流速に対抗する手段を持たないため、生育にはごく低流速であることが必須条件である。このように、調査対象地内に十分な幅の環境勾配が存在し、その環境要因に決定的に分布を規定される分類群が種プール内に存在する場合、その分類群の出現状況は環境条件によって説明することが可能となる（図 1, A の状況）。ただし、生育可能な環境条件下であっても、種プールにその種が不在である可能性もある。また、経時的な植生の変化により、生育量や優占度が変わることを考慮する必要がある。著者の行った一連の研究のうち、2, 3, 5 章における浮遊植物、コウホネ属およびナガエミクリの事例が、この条件に相当すると考えられる。光合成炭素源の状態を規定する要因であるアルカリ度および pH は、複数の水体を比較した広域の調査において、しばしば水生植物の分布や群落の種組成を規定する最も重要な要因として検出される（Vestergaard and Sand-Jensen 2000; Riis et al. 2000）。これは、光合成に CO_2^* のみを使用する種に対し、 CO_2^* 濃度の勾配がきわめて強い影響を与えるためと考えられる。一方で、基本ニッチが幅広く、互いに重複する種群については、環境

要因との関連性を検出することは難しいであろう（2, 3, 5 章に相当）。

水生植物には、非常に幅広い環境条件下で生育可能な種が多く（たとえば Kadono 1982a, b; Madsen and Adams 1985; Riis et al. 2000 など；また、第 2 章を参照）、多くの生育地では、潜在的には多数の種が生育可能であろう。そのような立地での群落成立には、裸地への新規加入の速度と被度の拡大による種間競争、また、観察者が植生の経時的変化のどの範囲を見ているかが重要になると考えられる（図 1, B, C）。この状態は、Biggs (1996) が示した水理学的ハビタット概念モデルの状況に該当する。植生が安定状態に到達していない段階（図 1, B）では、群落は環境条件の変化がなくても経時的に変化しうる。散布体の加入速度がきわめて速い場合は集団効果の影響が大きく、また、加入速度が速すぎず、かつ種間で十分に違う場合は、パッチ動態パラダイムの影響が検出されるであろう。前田川の事例はこの状態に相当すると考えられる。遷移が進行し、種間競争による競争排除が起これば、種プールの構成種のうち、その立地環境で最も競争能力が高い種が選択される（図 1, C）。第 7 章の事例がこの状況に相当する。ただし、実現ニッチは種プールの構成種によって変化することが予想されるため、流程間や河川間で種プールが異なる場合は、同じ環境条件で安定状態に達していても、同じ群落にならない可能性がある（Wiegand 1984）。

なぜ、河川の水生植物群落は幅広い環境条件下から出現するのか？

第 7 章の事例では、オオカナダモとササバモはそれぞれ立地環境によって明瞭にすみ分けており、現地で測定可能な物理化学的要因の差はわずかな流速の違いのみであった。中筋川の事例だけを見ると、両種の生育できる環境幅はごく狭いように見える。しかし、複数の河川を含めた調査では、両種は非常に幅広い環境条件下に出現する（第 2 章）。第 2 章の結果では、出現範囲の重複は複数の環境軸上において見られ、重複する範囲も幅広く、さらに、多くの種は重複部分においても高い被度を示した。これらのことから、多くの水生植物は、潜在的に幅広い基本ニッチを持つように思われる。Greulich et al. (2000) は、その分布が非生産的な環境に限られる絶滅危惧種 *Luronium natans* (L.) Rafin. について移植実験を行い、実際には無機的要因に対して非常に広い基本ニッチを持つことを確認した。また、生育地が限られる要因の候補として、種間競争により排除されているか、もしくは分散や定着など生活史のいずれかの段階における制限を挙げた。また、Wisheu and Keddy (1992) は、湿生植物について基本ニッチの広さと競争能力のトレードオフを想定した遠心構成モデル（Centrifugal organization model）を適用し、複数の事例を引用しな

がら、攪乱などによって高位の競争種が除去された際には、劣位の競争種はより幅広い環境に出現することを示した。河川は攪乱的な環境であり、頻繁な攪乱による裸地化は生残した種を競争から解放し、実現ニッチの拡大をもたらすかもしれない。また、水生植物にとっての生育地としての河川は、河川間や上流方向への散布の困難さから、しばしば島に例えられる (Wiegand 1984; Bernez et al. 2004)。Wiegand and Kadono (1988) は、小地理スケールにおける水生植物群落の組成に影響する要因として、地形に相関のある環境要因とともに集水域による隔離を挙げている。小規模河川の最上流部のような環境では、河川間を超えての散布か、または下流から遡行しての散布しか期待できず、新たな種が加入してくる頻度は上流から下流方向への散布に比べまれであることが予想される。実際に、河川における出現種数は上流より下流部で多い傾向があり (Bernez et al. 2000)、その理由として、Riis et al. (2001) は無機環境条件の違い、河川規模に応じた管理形態の違いとともに、散布体の供給源である上流の面積の違いを挙げている。孤立しがちな立地では、散布制限によりその環境で最も優占する種が不在となり、侵入に成功した競争上は劣位の種が優占する状態が長期間にわたって続く可能性がある。あるいは逆に、散布体が大量に供給される立地では、集団効果により、あまり適していない環境条件下での生育が検出されている可能性もある (Madsen and Adams 1985, 1989)。

河川の水生植物群落の特徴

上記の考察からは、河川の水生植物群落は、環境勾配によって明瞭に決定される面と、動的な変化の一断面として捉えられる部分とが認められた。以下で、よく研究されている植生タイプと比較することで、河川の水生植物群落の特徴を明確にすることを試みる。

河辺植生は、頻繁な増水攪乱に曝される立地条件の下に成立する点が、河川の水生植物群落と共通する。河辺植生では、基質の粒径組成と流水面からの比高の 2 つの要因により、大まかな群落のタイプが比較的よく説明できることが知られている (石川 1988, 1990)。また、林内の二次流路後を含む事例では、これに加えて光条件が重要な環境要因として挙げられている (進ほか 1999)。もう一つの重要な要素は攪乱からの経過時間であり、種の侵入・拡大による植生の遷移と堆砂による立地環境の変化により、それぞれの立地条件において様々なタイプの植生が成立する (石川 1990)。このため河辺植生では、河道内にモザイク状に分布する多様な立地に異なる植生タイプが成立し、遷移と増水攪乱による動的な平衡状態として維持されるシフティング・モザイク構造を示す (Nakamura et al. 2007)。

河川の水生植物群落では分布に影響する要因が複数あり、その組み合わせも重要となる。

この点においては、高山植生との共通点が見いだせる。高山植生では、積雪深に関連する冬季の乾燥・凍結からの保護や融雪時期による生育期間の長さの違い、地質や地形に関連する基質の安定性の違いや水分条件の差異など、多数の要因とその組み合わせが重要な要素として挙げられている(渡辺 2000)。立地はこれらの条件の組み合わせにより区分され、パッチ状の構造として識別される。パッチ状の立地それぞれで基質の安定性(≡攪乱の状況)は異なっており、河川のような立地全体に共通して起こる大規模な攪乱はまれである点が、河川の水生植物群落とは異なる。

河川の水生植物群落は、高山植生のように多数の環境勾配に影響を受け、さらに河辺植生のように経時的な変化を伴うものとして解釈できる。また、河川の水生植物群落に特徴的な現象として、上述の基本ニッチの広さが現実的に検出されうる点が挙げられる。この特徴は、環境条件の多様さ、経時変化とともに、河川における水生植物群落の動態の理解を難しくしている要因と考えられる。また、これらの条件の組み合わせは、成立する群落の予測性にも影響を与えるかもしれない。たとえば、1) 種プールに含まれる種が(少なくとも対象とする期間について)不変であり、かつ散布体が速やかに供給される、2) 種プールの中に、対象とする立地環境において明らかに競争的に勝る種が含まれる、3) 攪乱の影響が小さく遷移の進行がスムーズに進む、以上の条件を満たし安定状態に達した群落では、その優占種は決定論的に決まると予想される。一方で、1) 種プールの構成種が、競争力に大きな差がない複数種の疑似一年草のみからなるか、2) 多年草種の加入が遅いために疑似一年草の群落が永続し、なおかつ、3) 気候条件などの変動に応じて各種の優占度が年変動を示す場合、前田川の疑似一年草の例で示されたように、群落の組成は予測困難となる。

河川の水生植物群落の研究についての提言

この概念モデルと一連の結果からは、調査者が空間的スケールおよび時間スケールをどのように切り取るかによって、群落の主たる成立機構が変わる可能性が見出された。環境要因に着目した場合、とりわけ強く分布を規定する要因については、経時的な段階や種プールの偏りを考慮しなくても、在不在の傾向をある程度検出できるであろう。しかし、多くの種の基本ニッチが重複している範囲内では、環境要因と分布との関連性を検出するためには、群落が安定状態に達している必要があり、また、その評価には種プールの把握が必要であると考えられた。また、安定状態に達していない群落については、多くの場合は環境要因との関連性の検出は難しく、動態についての調査を行う必要があるであろう。動態に着目する場合には、経時変化の過程のどの段階に着目するか、どのような時間スケール

で起こる変化を対象とするかで、群落の成立機構に対する解釈が変わる可能性があると考えられた。これらの可能性を踏まえ、河川における水生植物群落の成立機構を研究する上での課題として、以下の3点が重要であると考ええる。

1. 時間スケールの決定と動態の把握

群落の動態と経時変化の把握は、時間スケールの切り取り方を決める上で必要である。これらは研究例が少ないため不明な点が多く、基礎的な動態のパターンを知るためにも、事例研究の積み重ねが必要であろう。物理化学的な環境条件が比較的均一な流程の場合には、群落内に多種が混生するか、単一種が優占するかが、安定状態にあるかどうかを判断する一つの目安になるかもしれない。また、前田川の事例では、分類群によって変動・変化する時間スケールが異なっていた。このことは、どのようななどのような種を対象とするかで時間スケールを変える必要があることを示唆する。環境条件が動態に与える影響についてもほとんどわかっていない。攪乱レジームも重要であることはすでに指摘されているが (Biggs 1996; Riis and Biggs 2003), 攪乱の質, 強度, タイミングのほか, 一部の分類群に年較差をもたらす要因として年間の水温推移パターン (Rooney and Kalff 2000; Mäemets et al. 2006) も重要かもしれない。

2. 空間スケールの把握と種プールの把握

調査対象とする空間的なスケールによって、得られる環境の幅および種プールの組成は変化する。種プールは群落の種組成を規定するのみならず、動態に影響を与える可能性や実在ニッチに影響する可能性がある。また、種プールから供給される散布体の量的な評価は、群落動態に大きな影響を与える重要な要素である。河川の環境要因はそれぞれ相互に共相関があるほか、種プールとも空間的自己相関を示すかもしれない。第2章で示した粒径組成のほかにも、水質、流量のレジーム、土砂生産量は、河川間で差が表れやすい環境要因だと考えられる。このような要因については、河川間の環境要因の差と種プールの差との間に疑似相関が生じる恐れがある。広範囲での調査は、多くの立地条件を解析に加えるには有効であろう。しかし、広げるほどに異なる種プールから成立した群落を比較する危険が増し、逆に対象が狭すぎると十分な環境条件の幅を得ることができず、環境要因との関連性の検出は難しくなるだろう。

3. 種生態学的特性の解明

種生態学的特性についての知見は、得られた結果を正しく解釈するには不可欠である。角野 (2002b) は保全上の重要な課題として、日本産水生植物の種生態学的な知見の必要性

を指摘したが、日本においてその研究例は依然として乏しい。種生態学的な情報は、環境要因との関連性や動態の種特性など、得られた結果を正しく解釈するには不可欠である。たとえば、コウホネ属の分布は pH と関連付けられることが多く、高知県の生育地では pH の高さから生育不良が懸念されていた（第 3 章）。しかし、光合成炭素源が明らかになったことで（第 4 章）、高知県の自生地は相対的に高い pH でありながら湧水の影響で CO₂ 過飽和であり、炭素源の観点からはおそらく生育に好適であることが示された（第 3, 5 章）。河川の物理化学的要因は共相関を示すものが多く、水生植物の分布傾向との相関のみから重要な要因を解明することはきわめて困難である。また、調査対象地で測定された環境要因の幅が水生植物の分布に影響する範囲かどうかについても、種生態学的な知見に基づいて検討することで新たな視点が開けるかもしれない。出現地点数が少ない希少種は、一般に環境要因との相関が検出しにくいいため、しばしば解析から除外される。しかし、種生態学的な特性から生育地との結びつきを検討することにより、分布傾向の評価を可能とすることが期待される。また、第 7 章では、相対的に流速が速い条件下においてオオカナダモに対しササバモが有利である可能性を示した。オオカナダモは水中茎を伸長させて被度を拡大するのに対し、ササバモは地下茎を伸長させて被度を拡大させるため、高流速の条件下での群落の拡大に影響すると考えられる（第 2 章）。このようなシュートの形態の違いが、様々な条件下での競争能力にどのような影響を与えるかはほとんど明らかにされておらず、今後の課題である。

提案した概念モデルから期待されること

1. 調査方法を検討する上での基礎としての概念モデル

提案した概念モデルでは、河川の水生植物群落の成立には、環境条件、植生の発達段階、供給される種組成のいずれもが重要であり、それらが相互に影響し合う可能性を示した。野外調査では、理想的にはこれらすべてを同時に評価することが望ましいが、その実現はしばしば困難である。代替案として、その群落において特に重要と考えられる要因に対象を絞る方法が考えられる。たとえば、攪乱が強く、植生がまばらで動態が激しいと推測される群落を対象とする場合、散布体の供給・定着状況を含む群落動態を把握することが特に重要であろう。また、相対的に安定し植生が十分に発達した流程では、環境要因との対応関係の検出が有効かもしれない。ただし、その場合にも調査対象範囲に十分に異質な環境条件がそろっていることと、対象範囲の種プールを把握することが重要であろう。本概

念モデルは、このような研究計画の立案段階において研究手法を検討するうえで、特に有用であると考えられる。

2. 保全対象種の生育可能な環境の評価

水生植物には、ダイナミックに変動する水辺環境に適応し、これに依存している例が報告されている。たとえば、環境省指定の準絶滅危惧種であるアサザ *Nymphoides peltata* (S.G.Gmel.) Kuntze やガガブタ *N. indica* (L.) Kuntze は、変温・明条件で種子発芽が促進されるため、個体群を安定的に維持するには季節的な水位の変動が必要である（西廣ほか 2001; Shibayama and Kadono 2007）。また、野生絶滅種であるコシガヤホシクサ *Eriocaulon heleocharioides* Satake も、開花・結実のためには開花期の水位低下が必要である（田中 2012）。これらの種では、生育段階によってニッチが変化し、フェノロジーと環境条件の変動とが時間的に一致することで生育および繁殖が可能となる。これらの事例は、本概念モデル上で、環境条件の季節的变化と種のフェノロジーに伴うニッチの変化が合致しているかどうかとして説明できる。種の生態的特性とフェノロジー、環境変化の幅とタイミングを定量的に評価することで、種の生育地としての適性や絶滅リスクのより適切な評価が期待される。

なお、本概念モデルでは、植生の発達とともに基本ニッチが実現ニッチへと変化し、実現ニッチの形状は競合する種の組成に影響されるとした。しかし、特定の種を評価の対象とする場合、以下のように考えることができる。基本ニッチは、植物の生理生態的特性に基づくものであり、群落が発達しても不変であるとする。その上で、種間競争による実現ニッチへの変化は、たとえば被圧による光条件の悪化など、評価対象種が曝される環境条件が基本ニッチから外れた状態として捉えることもできる。そのように本概念モデルを改変することで、植物プランクトンの増殖による光条件の悪化など、明らかに生活型の異なる種との競争も組み込むことができるかもしれない。

3. 群落の変化に影響する諸要因の評価

本概念モデルは、群落の組成が環境要因のみで決定しないことを示した。このことから、水生植物群落の変質または消失が、必ずしも消失した種にとって不適な環境に移行したことを意味しないと考えられる。

このような可能性が疑われる例として、ツルヨシをはじめとする抽水植物群落の拡大による河川の閉塞および沈水植物群落の消失が挙げられる。安藤ほか（2001）は、兵庫県田君川においてツルヨシが侵入し、バイカモが減少した原因として、流量の減少や河床の平瀬化を挙げている。また、著者が観察した高知県奥田川の事例では、2008 年以降にヒメガ

マ、ツルヨシの侵入・繁茂によりベニオグラコウホネが被圧されつつあり、その原因として下流の河川改修にともなう水位の低下が疑われた。一つの仮説として、これらの事例で起こった環境変化はバイカモまたはベニオグラコウホネの生育可能な範囲内であったものの、競合する抽水植物の侵入・定着が可能な環境範囲とも重複したため、抽水植物群落に置き換わった可能性が考えられる。このような場合の保全対策としては、競合種の侵入が困難な環境条件を維持することのほか、除草などの人為的な攪乱によって競争排除を防ぐ方法が有効かもしれない。

外来水生植物種と在来水生植物種の競合について考えた場合、特に両者の基本ニッチが重複し、かつ外来種の競争能力が上回る環境条件下において、外来種の侵入リスクが高まる。また、植生の発達段階が低く抑えられがちな攪乱条件下、あるいは貧栄養条件下に比べ、植生が発達し種間競争が強い低攪乱・富栄養条件下において、その影響が大きいことが予想される。一度侵入した外来水生植物の根絶は困難を極めるため、在来種の消失を防ぐ代替的な対策として、在来種が競争の上で有利な環境条件の立地、あるいは競争排除の起こりにくい高攪乱または貧栄養の生育地を集中的に保全する、または人為的攪乱によって種間競争を抑制するなどの方策が考えられる。

以上に示したように、本研究で得られた概念モデルは水生植物の成立機構の概要を示したものであり、研究の初期において調査すべき要因を選定する段階で効果を発揮することが期待される。

謝辞

本研究を遂行するに当たり，多くの方々のお世話になった．神田川のコウホネ属植物について，前田綾子氏（高知県立牧野植物園）には貴重な情報をご提供頂いた．酒井寿夫氏（独立行政法人森林総合研究所四国支所）には水質調査法について多くのご教示を頂いた．光合成炭素源の実験に供する試料の採取および提供にあたって，角野康郎教授（神戸大学），黒沢高秀准教授（福島大学），小林真吾氏（愛媛県立科学博物館），坂本彰氏，首藤光太郎氏（福島大学），辻祐人氏（四万十市），藤原陽一郎氏（NPO 法人愛媛生態系保全管理）の諸氏に甚大なご助力をいただいた．また，松井透教授（高知大学）にはアオハイゴケを同定していただいた．中山希世子氏（株式会社西日本科学技術研究所）には，GIS の取り扱いについて多くのご教示をいただいた．中筋川での調査に当たっては，植物生態学研究室（当時）の世木田和也，細川雅代，古田観佳子 諸氏に全面的な協力を賜った．比嘉基紀博士には，最終考察に当たって多くのご教示をいただき，議論に時間を割いていただいた．奥田一雄教授には光合成炭素源の実験の相談に乗っていただき，文献の入手に便宜を図っていただいた．蒲生啓司教授には，溶存無機炭素の測定方法についてアドバイスをいただいた．また，石川慎吾教授には，広範な内容の細部にわたり，終始丁寧なご指導を賜った．ここに記して，上記の方々に厚く御礼を申し上げます．本研究の一部には，磐梯朝日遷移プロジェクトの援助を受けた．

引用文献

- Adamec L. 1995. Photosynthetic inorganic carbon use by aquatic carnivorous plants. *Carnivorous Plant Newsletter* 24: 50-53.
- Adamec L. 2009. Photosynthetic CO₂ affinity of the aquatic carnivorous plant *Utricularia australis* (Lentibulariaceae) and its investment in carnivory. *Ecological Research* 24: 327-333.
- Adams MS, Guilizzoni P, Adams S. 1978. Relationship of dissolved inorganic carbon to macrophyte photosynthesis in some Italian lakes. *Limnology and Oceanography* 23: 912-919.
- Adams MS. 1985. Inorganic carbon reserves of natural waters and the eco-physiological consequences of their photosynthetic depletion: (II) Macrophytes. In: *Inorganic carbon uptake by aquatic photosynthetic organisms* (eds. Lucas, W.J., Berry, J.A.), 125-143. The American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD, USA.
- Allen ED, Spence DHN. 1981. The differential ability of aquatic plants to utilize the inorganic carbon supply in fresh waters. *New Phytologist* 87: 269-283.
- 安藤義範・笹田直樹・山本孝洋・内智子・國井秀伸. 2001. ツルヨシ除去によるバイカモ群落の復元手法. *応用生態工学* 4: 153-162.
- 荒巻稔・土谷岳令・岩城英夫 1989. 霞ヶ浦高浜入におけるコウホネ沈水葉の光合成特性. *日本生態学会誌* 39: 189-193.
- Baatrup-Pedersen A, Larsen SE, Riis T. 2003. Composition and richness of macrophyte communities in small Danish streams – influence of environmental factors and weed cutting. *Hydrobiologia* 495: 171-179.
- Bain JT, Proctor MCF. 1980. The requirement of aquatic bryophytes for free CO₂ as an inorganic carbon source: some experimental evidence. *New Phytologist* 86: 393-400.
- Barko JW, Adams MS, Clesceri NL. 1986. Environmental factors and their consideration in the management of submerged aquatic vegetation: a review. *Journal of Aquatic Plant Management* 24: 1-10.
- Barrat-Segretain MH. 1996. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review. *Vegetatio* 123: 13-37.
- Barrat-Segretain MH. 1996b. Germination and colonisation dynamics of *Nuphar lutea* (L.) Sm. in a former river channel. *Aquatic Botany* 55:31-38.
- Barrat-Segretain MH, Amoros C. 1995. Influence of flood timing on the recovery of

- macrophytes in a former river channel. *Hydrobiologia* 316: 91-101.
- Barrat-Segretain MH, Amoros C. 1996. Recovery of riverine vegetation after experimental disturbance: a field test of the patch dynamics concept. *Hydrobiologia* 321: 53-68.
- Barrat-Segretain MH, Bornette G. 2000. Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: effect of disturbance seasonality. *Hydrobiologia* 421: 31-39.
- Bernetz I, Daniel H, Haury J, Ferreira MT. 2004. Combined effects of environmental factors and regulation on macrophyte vegetation along three rivers in Western France. *River Research and Applications* 20: 43-59.
- Biggs GJF. 1996. Hydraulic habitat of plants in streams. *Regulated Rivers: Research & Management* 12: 131-144.
- Bilby R. 1977. Effects of a spate on the macrophyte vegetation of a stream pool. *Hydrobiologia* 56: 109-112.
- Black MB, Mabely SC, Spence DHN. 1981. Resistances to carbon dioxide fixation in four submerged freshwater macrophytes. *New Phytologist* 89: 557-568.
- Bodner M. 1994. Inorganic carbon source for photosynthesis in the aquatic macrophytes *Potamogeton natans* and *Ranunculus fluitans*. *Aquatic Botany* 48: 109-120.
- Boedeltje G, Bakker JP, Bekker RM, Van Groenendaal JM, Soesbergen M. 2003. Plant dispersal in a lowland stream in relation to occurrence and three specific life-history traits of the species in the species pool. *Journal of Ecology* 91: 855-866.
- Bornette G, Amoros C. 1996. Disturbance regimes and vegetation dynamics: role of floods in riverine wetlands. *Journal of vegetation Science* 7: 615-622.
- Bornette G, Pujalon S. 2011. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquatic science* 73: 1-14.
- Brannon-Andersen C. 2002. Understanding carbonate equilibria by measuring alkalinity in experimental and natural systems. *Journal of Geoscience Education* 50: 389-403.
- Braun-Blanquet J. 1964. *Pflanzensoziologie*. 3Aufl. Springer, Wien.
- Brix H. 1997. Do macrophytes play a role in constructed treatment wetlands? *Water Science and Technology* 35(5): 11-17.
- Brönmark C, Hansson LA. (占部城太郎監訳) 2007. 湖と池の生物学—生物の適応から群集理論・保全まで. 共立出版, 東京, 339.
- Bultemeier BW. 2008. The response of three cabomba populations to herbicides and

- environmental parameters: Implication for Taxonomy and Management. (Doctoral dissertation, University of Florida).
- Caffrey JM, Monahan C, Tierney D. 2006. Factors influencing the distribution of aquatic plant communities in Irish canals. *Hydrobiologia* 570: 133-139.
- Carpenter SR, Lodge DM. 1986. Effects of submerged macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany* 26: 341-370.
- Carrillo Y, Guarín A, Guillot G. 2006. Biomass distribution, growth and decay of *Egeria densa* in a tropical high-mountain reservoir (NEUSA, Colombia). *Aquatic Botany* 85: 7-15.
- Cavalli G, Riis T, Baattrup-Pedersen A. 2012. Bicarbonate use in three aquatic plants. *Aquatic Botany* 98: 57-60.
- Champion PD, Tenner CC. 2000. Seasonality of macrophytes and interaction with flow in a New Zealand lowland stream. *Hydrobiologia* 441: 1-12.
- Cole JJ, Caraco NF. 2001. Carbon in catchments: connecting terrestrial carbon losses with aquatic metabolism. *Marine & Freshwater Research* 52: 101-10.
- Cook CDK. 1985. Range extension of aquatic vascular plant species. *Journal of Aquatic Plant Management* 23: 1-6.
- Cottenie K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecological Letters* 8: 1175-1182.
- Demars BOL, Edwards AC. 2009. Distribution of aquatic macrophytes in contrasting river systems: A critique of compositional-based assessment of water quality. *Science of the Total Environment* 407: 975-990.
- Feijó SC, Momo FR, Bonetto CA, Tur NM. 1996. Factors influencing biomass and nutrient content of the submersed macrophyte *Egeria densa* Planch. in a pampasic stream. *Hydrobiologia* 341: 21-26.
- Figuelora L, Green AJ. 2002. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biology* 47: 382-494.
- Flynn NJ, Snook DL, Wade AJ, Jarvie HP. 2002. Macrophyte and periphyton dynamics in UK Cretaceous chalk stream: the River Kennet, a tributary of the Thames. *The Science of the Total Environment* 282-283: 143-157.
- Frandsen M, Nilsson B, Engesgaard P, Pedersen O. 2012. Groundwater seepage stimulates the growth of aquatic macrophytes. *Freshwater Biology* 57: 907-921.
- Franklin P, Dunbarb M, Whiteheada P. 2008. Flow controls on lowland river

- macrophytes: a review. *Science of the Total Environment* 400: 369-378.
- Friedman G. 1967. Dynamic processes and statistical parameters compared for size frequency distribution of beach and river sands. *Journal of sedimentary petrology* 37: 327-354.
- Frost-Christensen H, Sand-Jensen K. 1995. Comparative kinetics of photosynthesis in floating and submerged *Potamogeton* leaves. *Aquatic Botany* 51: 121-134.
- 藤井俊男・鈴木武・麻生泉・瀧華佐知子・高島貴聖・小野一. 1999. 兵庫県三田市における絶滅危惧植物オグラコウホネ(スイレン科)の分布、生育環境と形態. *Human and Nature* 10: 41-48.
- 福島路生・岩館知寛・金子正美・矢吹哲夫・亀山哲. 2005. 北海道における河川・流域環境の変遷—直線化による河川環境の均質化について—. *地球環境* 10: 135-144.
- Greulich S, Bornette G, Amoros C, Roelofs JG. 2000. Investigation on the fundamental niche of a rare species: an experiment on establishment of *Luronium natans*. *Aquatic Botany* 66: 209-224.
- Ham SF, Wright JF, Berrie AD. 1981. Growth and recession of aquatic macrophytes on an unshaded section of the River Lambourn, England, from 1971 to 1976. *Freshwater Biology* 11: 381-390.*
- Ham SF, Cooling DA, Htley P, McLeish PR, Scorgie HRA, Berrie AD. 1982. Growth and recession of aquatic macrophytes on a shaded section of the River Lambourn, England, from 1971 to 1980. *Freshwater Biology* 12: 1-15.*
- 浜端悦治. 1991. 琵琶湖の沈水植物群落に関する研究 (1) 潜水調査による種組成と分布. *日本生態学会誌* 41: 125-139.
- 浜島繁隆・奥田桂介. 2009. 杭瀬川水系 (岐阜県) の水草. *水草研究会誌* 92: 10-12.
- 半谷高久・小倉紀雄. 1985. 水質調査法. 丸善, 東京, pp378.
- Hart KH, Cox PA. 1995. Dispersal ecology of *Nuphar luteum* (L.) Shibthorp and Smith : abiotic seed dispersal mechanisms. *Botanical Journal of the Linneaus Society* 119: 87-100.
- Haslam SM. 1978. River plants: the macrophytic vegetation of watercourses. Cambridge University Press, London, pp396.
- Henry CP, Amoros C, Bornette G. 1996. Species traits and recolonization processes after flood disturbances in riverine macrophytes. *Vegetatio* 122: 13-27.
- Hilton J, O'Hare M, Bowes MJ, Iwan Jones J. 2006. How green is my river? A new paradigm of eutrophication in rivers. *Science of the Total Environment* 365: 66-83.

- Hill MO, Gauch HG. 1980. Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetation* 42: 47-58. 平尾聡秀・村上正志・小野山敬一. 2005. 群集集合に影響を及ぼす要因. *日本生態学会誌* 55: 29-50.
- 細川隆英. 1955. 群落構造論への四分表法の導入－英彦山ブナ林の構造について－. *日本生態学会誌* 5: 58-62.
- Hyldgaard B, Brix H. 2011. Plasticity in carbon acquisition of the heterophyllous *Luronium natans*: An endangered freshwater species in Europe. *Aquatic Botany* 94: 127-133.
- 飯田貞夫・石原邦彦. 1986. 物部川下流域の地下水. *茨城キリスト教大学紀要* 20: 111-131.
- 飯田貞夫・江口旻・志村聡・大島徹. 2006. 阿武隈川中流に流入する支流の水質（第3報）. *茨城キリスト教大学紀要* 40: 185-204.
- Ikushima I. 1970. Ecological studies on the productivity of aquatic plant communities IV Light condition and community photosynthetic production. *Botanical Magazine of Tokyo* 83: 330-341.
- 生嶋功. 1972. 生態学講座 7 水生植物の物質生産 I. 共立出版, 東京, pp112.
- 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 1. 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年から2003年まで6年間の変化. *応用生態工学* 8: 121-132.
- 石居天平・中山祐一郎・山口裕文. 2005. 準絶滅危惧種ミクリ (*Sparganium erectum* L. var. *erectum*) とオオミクリ (*S. erectum* L. var. *macrocarpum* (Makino) Hara) の自生集団におけるフェノロジーと種子発芽特性の調査. *雑草研究* 50: 82-90.
- 石居裕一・北村立実・渡邊圭司・小松伸行・天野佳正・矢部徹. 2009. 河川の水質形成と土地利用形態との関連. *水環境学会誌* 32: 139-146.
- 石川慎吾. 1988. 揖斐川の河辺植生 I. 扇状地の河床に生育する主な種の分布と立地環境. *日本生態学会誌* 38: 73-84.
- 石川慎吾. 1990. 揖斐川の河辺植生 II. 扇状地域の砂礫堆上の植生動態. *日本生態学会誌* 38: 73-84.
- 伊藤猛夫. 1990. 四万十川の自然環境. 「四万十川くしぜん・いきもの」(伊藤猛夫編), 25-102. 高知市民図書館, 高知市.
- Jiang M, Kadono Y. 2001a. Seasonal growth and reproductive ecology of two threatened aquatic macrophytes, *Blyxa aubertii* and *B. echinosperma* (Hydrocharitaceae), in irrigation ponds of south-western Japan. *Ecological Research* 16: 249-256.

- Jiang M, Kadono Y. 2001b. Growth and reproductive characteristics of an aquatic macrophyte *Ottelia alismoides* (L.) Pers. (Hydrocharitaceae). *Ecological Research* 16: 687-695.
- Jones JI, Eaton JW, Hardwick K. 1993. Physiological plasticity in *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John. *Journal of Aquatic Plant Management* 31: 88-94.
- Jones JI, Eaton JW, Hardwick K. 2000. The influence of periphyton boundary layer conditions: a pH microelectrode investigation. *Aquatic Botany* 67: 191-206.
- Jones JI, Young JO, Eaton JW, Moss B. 2002. The influence of nutrient loading, dissolved inorganic carbon and higher trophic levels on the interaction between submerged plants and periphyton. *Journal of Ecology* 90: 12-24.
- Kada Y. 2006. Three paradigms behind river governance in Japan: Modern technicism, nature conservationism and life environmentalism. *International Journal of Japanese Sociology* 15: 40-54.
- Kadono Y. 1980. Photosynthetic carbon sources in some *Potamogeton* species. *Botanical Magazine, Tokyo* 93: 185-194.
- 角野康郎. 1981. 鴨川の水草. 水草研究会会報 3: 6-8.
- Kadono Y. 1982a. Distribution and habitat of Japanese *Potamogeton*. *Botanical Magazine, Tokyo* 95: 63-76.
- Kadono Y. 1982b. Occurrence of aquatic macrophytes in relation to pH, alkalinity, Ca^{++} , Cl^- and conductivity. *Japanese Journal of Ecology* 32: 39-44.
- 角野康郎. 1982a. 水草と pH (1) . 水草研究会報 7: 5-7.
- 角野康郎. 1982b. 水草と pH (2) . 水草研究会報 8: 8-10.
- Kadono Y. 1984. Comparative ecology of Japanese *Potamogeton* : An extensive survey with special reference to growth form and life cycle. *Japanese Journal of Ecology* 34: 161-172.
- 角野康郎. 1987. 日本産ヒシ属の変異に関する予察的研究. 植物分類・地理 38: 199-210.
- 角野康郎. 1988. 西日本におけるオオカナダモとコカナダモの分布. 水草研究会会報 33・34: 47-51.
- 角野康郎. 1994. 日本水草図鑑. 文一総合出版, 東京, pp179.
- 角野康郎. 1990. 加古川 (兵庫県) の水生植物. 日本生態学会誌 40: 151-159.
- 角野康郎. 1995. 日本のお草研究ーその現状と課題ー. 植物地理・分類研究 43: 9-14.
- 角野康郎. 2002a. コカナダモとオオカナダモから広い地域で普通種になった外来水草. 「外来種ハンドブック」 (日本生態学会編) ,201. 地人書館, 東京.

- 角野康郎. 2002b. 水生植物の保全を考える. 「保全と復元の生物学」(種生物学会編), 191-198. 文一総合出版, 東京, pp260.
- Kadono Y. 2004. Alien aquatic plants naturalized in Japan: history and present status. *Global Environmental Research* 10: 163-169.
- 角野康郎. 2007. 兵庫県加古川の水生植物相. 水草研究会誌 86: 1-10.
- 角野康郎・安田忍・大亦昌史・衣笠浩二. 2008. 和歌山県荒見井水路の改修にともなうリュウノヒゲモ群落保全の取り組み. 応用生態工学 11: 103-106.
- 香川尚徳・四方政樹・木田真由美・下田路子. 2008. 柑橘園地域のため池において水草の豊かさに及ぼす水質の影響. 陸水学雑誌 69: 1-23.
- Kahara SN, Vermaat JE 2003. The effect of alkalinity on photosynthesis-light curves and inorganic carbon extraction capacity of freshwater macrophytes. *Aquatic Botany* 75: 217-227.
- 金井弘夫. 2002. 尾瀬が原の池塘データベースによるヒツジグサとオゼコウホネの16年間の分布消長. 植物研究雑誌 77: 38-46.
- 甲藤次郎・西和彦. 1971. 高知平野の地形と沖積層. 高知大学学術研究報告 20: 219-237.
- Keeley JE, Sandquist DR. 1992. Carbon: freshwater plants. *Plant, Cell and Environment* 15: 1021-1035.
- Keeley JE. 1999. Photosynthetic pathway diversity in a seasonal pool community. *Functional Ecology* 13: 106-118.
- Khedr AHA, El-Demerdash MA. 1997. Distribution of aquatic plants in relation to environmental factors in the Nile Delta. *Aquatic Botany* 56: 75-86.
- 木下卓也・松田敏彦. 2001. 岡山県の主要3河川の水質と地質の関係. *OKAYAMA University Earth Science Reports* 8: 29-38.
- Kitamura K, Yoshimura J, Tainaka K, Yokojima S. 2009. Potential impacts of flooding events and stream modification on an endangered endemic plant, *Schoenoplectus gemmifer* (Cyperaceae). *Ecological Research* 24: 533-546.
- 小林純. 1951. 本邦河川の水質に就いて. 日本土壤肥料学雑誌 21: 210-211.
- 小林純. 1961. 日本の河川の平均水質とその特徴に関する研究. 農学研究 48: 63-106.
- 小島元・井澤敏彦. 1989. 水路雑草クロモの生態・防除に関する研究. 愛知農総試験報 21: 106-114.
- 高知県. 1974. 高知県史 近代資料編. 高知県, 高知, pp1206.
- 高知県・高知県牧野記念財団. 2009. 高知県植物誌. 高知県, 高知, pp844.
- 高知県林業振興・環境部環境共生課. 2010. 高知県の絶滅のおそれのある野生植物 高知県

- レッドリスト (植物編) 2010 年改訂版. 高知県林業振興・環境部環境共生課, 高知, pp50.
高知新聞社. 1980. 土佐を飛ぶ 航空写真住宅地図. 高知新聞社, 高知, pp240.
- Kuhar U, Gregorc T, Renčelj M, Šraj-Kržiš N, Gabersčik A. 2007. Distribution of macrophytes and condition of the physical environment of streams flowing through agricultural landscape in north-eastern Slovenia. *Limnologica* 37: 146–154.
- Kunii N. 1982. Life cycle and growth of *Potamogeton crispus* L. in a shallow pond, Ojaga-ike. *Botanical Magazine of Tokyo* 95: 109-124.
- Kunii N. 1989. Continuous growth and clump maintenance of *Potamogeton crispus* L. in Narutoh River, Japan. *Aquatic Botany* 33: 13-26.
- 國井秀伸・井上功一. 1997. バイカモの成長と光合成. 水草研究会報 61: 1-11.
- 倉内一二. 1954. 愛知県牟呂用水の植生と環境. 植物生態学会報 3(4): 186-192.
- 黒川マリア・片野修・東城幸治・北野聡. 2009. 小河川におけるワンド・タマリの環境要因と水生無脊椎動物の分布. 陸水学雑誌 70: 67-85.
- Leibold MA, Holyoak M, Moquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez. A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecological Letters* 7: 601-613.
- Maberly SC, Spence DHN 1983. Photosynthetic inorganic carbon use by freshwater plants. *Journal of Ecology* 71: 705-724.
- Maberly SC, Madsen TV. 1998. Affinity for CO₂ in relation to the ability of freshwater macrophytes to use HCO₃⁻. *Functional Ecology* 12: 99-106.
- Maberly SC. 1990. Exogenous sources of inorganic carbon for photosynthesis by marine macroalgae. *Journal of Phycology* 26: 439-449.
- Maberly SC, Madsen TV. 2002a. Freshwater angiosperm carbon concentrating mechanisms: processes and patterns. *Functional Plant Biology* 29: 303-405.
- Maberly SC, Madsen TV. 2002b. Use of bicarbonate ions as a source of carbon in photosynthesis by *Callitriche hermaphrodita*. *Aquatic Botany* 73: 1–7.
- Mackay SJ, Arthington AH, Kennard MJ, Pusey BJ. 2003. Spatial variation in the distribution and abundance of submersed macrophytes in an Australian subtropical river. *Aquatic Botany* 77: 169-186.
- Mackereth FJH, Heron J, Talling JF. 1978. Water analysis: some revised methods for limnologists. FBA scientific publication No. 36, pp120.
- Mackey AP 1996. *Cabomba* (*Cabomba* spp.) in Queensland. Department of Natural

- Resources and Mines, Coorparoo, pp36.
- Madsen JD, Adams MS. 1985. The aquatic macrophyte communities of two streams in Wisconsin. Transactions of the Wisconsin Academy of Science, Arts and Letters 73: 198-216.
- Madsen JD, Adams MS. 1989. The distribution of submerged aquatic macrophyte biomass in a eutrophic stream, Badfish Creek: the effect of environment. Hydrobiologia 171: 111-119.
- Madsen JD, Sand-Jensen K. 1991. Photosynthetic carbon assimilation in aquatic macrophytes. Aquatic Botany 41: 5-40
- Mäemets H, Freiberg L, Haldna M, Möls T. 2006. Inter-annual variability of *Potamogeton perfoliatus* stands. Aquatic botany 85: 177-183.
- Maltchik L, Pedro F. 2001. Responses of aquatic macrophytes to disturbance by flash floods in a Brazilian semiarid intermittent stream. Biotropica 33: 566-572.
- 丸井敦尚・林武司. 2001. 塩淡水境界の三次元的形状把握に関する研究. 資源と素材 117: 816-821.
- Moeller RE. 1978. Carbon-uptake by the submerged hydrophyte *Utricularia purpurea*. Aquatic Botany 5: 209-216.
- Mony C, Koschnick TJ, Haller WT, Muller S. 2007. Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata*(L.f.) (Royle) and *Egeria densa* (Planch)) as influenced by sediment fertility and season. Aquatic Botany 86: 236-242.
- 森井ふじ・松村竹子・田中好. 1993. 琵琶湖流入河川の水質と水源地地質との関連性. 陸水学雑誌 54: 3-10.
- 森雅佳・香川尚徳. 1999. 河川の溶存酸素濃度を変動させる環境要因—石手川の場合—. 陸水学雑誌 60: 335-345.
- Morton BA, Keeley JE. 1990. C₄ acid fixation in photosynthesis of the submerged aquatic *Eleocharis acicularis* (L.) R. & S. Aquatic Botany 36: 379-388.
- 村山恵子・福原晴夫・角野康郎. 1998. 尾瀬ヶ原におけるオゼコウホネとヒツジグサ(スイレン科)の遺伝的変異. 「尾瀬の総合研究」(尾瀬総合学術調査団編), 274-288. 尾瀬総合学術調査団.
- 中村太士. 1989. 野外科学におけるスケール論—時空間問題の整理—. 北海道大学農学部演習林研究報告 46: 287-313.
- Nakamura F, Shin N, Inahara S. 2007. Shifting mosaic in maintaining diversity of floodplain tree species in the northern temperate zone of Japan. Forest Ecology and

- Management 241: 28–38.
- 中村市史編纂室. 1969. 中村市史. 中村市, 中村, pp1206.
- 中野大助・布川雅典・中村太士. 2005. 再蛇行化に伴う底生動物群集の組成と分布の変化. 応用生態工学 7: 173-186.
- 根岸淳二郎. 2007-8. 研究者から現場へ 河川改修によって失われるハビタットー河川改修で配慮すべき点. 河川 63(8): 84-86.
- Newman JR, Raven JA. 1995. Photosynthetic carbon assimilation by *Crassula helmsii*. Oecologia 101: 494-499
- Nichols SA, Shaw BH. 1986. Ecological life histories of the three aquatic nuisance plants, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus* and *Elodea canadensis*. Hydrobiologia 131: 3-21.
- Nielsen LT, Borum J. 2008. Why the free floating macrophyte *Stratiotes aloides* mainly grows in highly CO₂-supersaturated waters. Aquatic Botany 89: 379–384.
- 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: 39-48.
- 納田美也. 1986. 御坊川（香川県高松市）におけるオオイシソウとヒルムシロ類の季節的消長. 香川生物 4: 23-27.
- Oginuma K, Takano A., Kadono Y. 1996. Karyomorphology of Some Trapaceae in Japan. Acta Phytotaxonomica et Geobotanica 47: 47-52.
- 沖陽子・今西競・中川恭二郎. 1989. 沈水雑草オオカナダモ、クロモ、コカナダモの生育環境及び外部形態の変異性に関する研究. 農学研究 62: 31-48.
- 大窪久美子・御池俊輔. 2008. 長野県上伊那地方の水路における水生植物の分布と立地環境条件との関係. ランドスケープ研究 71: 549-552.
- Paal J, Trei T, Viik M. 2007. Vegetation of Estonian watercourses, III. Drainage basins of the Moonsund Sea, the Gulf of Riga and Saaremaa Island. In: Annales Botanici Fennici 44(5), 321-344. Societas Biologica Fennica Vanamo, Helsinki.
- Padgett DJ, Horky LA, Shimoda M. 2002. Seed production and germination in endangered *Nuphar* (Nymphaeaceae) of western Japan. Journal of Phytogeography and Taxonomy 50: 35-40.
- Pierini SA, Thomaz SM. 2004. Effects of inorganic carbon source on photosynthetic rates of *Egeria najas* Planchon and *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae) . Aquatic Botany 78: 135-146.
- Pip E. 1987. The ecology of *Potamogeton* species in central North America.

- Hydrobiologia 153: 203-216.
- Prins HBA, Snel JFH, Helder RJ, Zanstra PE. 1979. Photosynthetic bicarbonate utilization in the aquatic angiosperms *Potamogeton* and *Elodea*. Aquatic Ecology 13: 106-111.
- Prins HBA, Elzenga JTM. 1989. Bicarbonate utilization: Function and mechanism. Aquatic Botany 34: 59-83.
- Reven J, Beardall J, Griffiths H. 1982. Inorganic C-source for *Lemanea*, *Cladophora* and *Ranunculus* in a fast-flowing stream: measurements of gas exchange and of carbon isotope ratios and their ecological implications. Oecologia 53: 66-78.
- Richey JE, Melack JM, Aufdenkampe AK, Ballester VM, Hess LL. 2002. Outgassing from Amazonian rivers and wetlands as a large tropical source of atmospheric CO₂. Nature 416: 617-620.
- Riis T, Sand-Jensen K, Vestergaard O. 2000. Plant communities in lowland Danish streams: species composition and environmental factors. Aquatic Botany 66: 255-272.
- Riis T, Sand-Jensen K. 2001. Historical changes in species composition and richness accompanying perturbation and eutrophication of Danish lowland streams over 100 years. Freshwater Biology 46: 269-280.
- Riis T, Sand-Jensen K, Larsen SE. 2001. Plant distribution and abundance in relation to physical conditions and location within Danish stream systems. Hydrobiologia 448: 217-228.
- Riis T, Biggs BJF. 2003. Hydrologic and hydraulic control of macrophyte establishment and performance in streams. Limnology and Oceanography 48: 1488-1497.
- Riis T, Biggs BJF, Flanagan M. 2004. Colonisation and temporal dynamics of macrophytes in artificial stream channels with contrasting flow regimes. Archiv für Hydrobiologie 159: 77-95.
- Riis T, Sand-Jensen K. 2006. Dispersal of plant fragments in small streams. Freshwater Biology 51: 274-286.
- Riis T. 2008. Dispersal and colonisation of plants in lowland streams: success rates and bottlenecks. Hydrobiologia 596: 341-351.
- Rooney N, Kalff J. 2000. Inter-annual variation in submerged macrophyte community biomass and distribution: the influence of temperature and lake morphometry. Aquatic Botany 68: 321-335.
- 桜井哲郎・福島和夫・山田哲雄. 1998. 北アルプス東麓河川水の水質特性と地質環境. 陸水

学雑誌 59: 87-100.

Sand-Jensen K 1983. Photosynthetic carbon sources of stream macrophytes. *Journal of Experimental Botany* 34: 198-210.

Sand-Jensen K, Gordon DM. 1984. Differential ability of marine and freshwater macrophytes to utilize HCO_3^- and CO_2 . *Marine Biology* 80: 247-253.

Sand-Jensen K, Pedersen MF, Nielsen SL. 1992. Photosynthetic use of inorganic carbon among primary and secondary water plants in streams. *Freshwater Biology* 27: 283-293.

Sand-Jensen K, Frost-Christensen H. 1998. Photosynthesis of amphibious and obligately submerged plants on CO_2 -rich lowland streams. *Oecologia* 117: 31-39.

Sand-Jensen K, Andersen K, Andersen T. 1999. Dynamic properties of recruitment, expansion and mortality of macrophyte patches in streams. *International review of hydrobiology* 84: 497-508.

Santamaria L. 2002. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecologica* 23: 137-154.

佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・富成忠夫編. 1981. 日本の野生植物Ⅲ. 株式会社平凡社, 東京, pp259.

佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・富成忠夫編. 1982a. 日本の野生植物Ⅰ. 株式会社平凡社, 東京, pp305.

佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・富成忠夫編. 1982b. 日本の野生植物Ⅱ. 株式会社平凡社, 東京, pp318.

Schooler S, Julien M. 2006. Effects of depth and season on the population dynamics of *Cabomba caroliniana* in south-east Queensland. In: 15th Australian Weeds Conference, Papers and Proceedings, Adelaide, South Australia, 24-28 September 2006: Managing weeds in a changing climate, 768-771. Weed Management Society of South Australia, Adelaide.

Shibayama Y, Kadono Y. 2007. The effect of water-level fluctuations on seedling recruitment in an aquatic macrophyte *Nymphoides indica* (L.) Kuntze (Menyanthaceae). *Aquatic Botany* 87: 320-324.

Shiga T. 2007. A systematic study of *Nuphar* (Nymphaeaceae) in Japan with special reference to the role of hybridization. Kobe University Doctoral Dissertation.

Shiga T, Kadono Y. 2004. Morphological variation and classification of *Nuphar* with

- special reference to populations in central to western Japan. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 55:107-117.
- 志賀隆・角野康郎. 2005. ヒメコウホネ（広義）の分類と生育地の現状について. *分類* 5: 113-122.
- 島総一郎. 1989. 高知・失われた風景. 飛鳥出版室, 高知, pp114.
- 清水建美 編. 2003. 日本の帰化植物. 株式会社平凡社, 東京, pp337.
- Shimoda M. 1993. Habitats of the Genus *Nuphar* SM. in the Saijo Basin, Hiroshima Prefecture, Western Japan. *Journal of Phytogeography and Taxonomy* 41: 107-111
- 進望・石川慎吾・岩田修二. 1999. 上高地・梓川における河畔林のモザイク構造とその形成過程. *日本生態学会誌* 49: 71-81.
- Smits AJM, De Lyon MJH, Van Der Velde G, Steentjes PLM, Roelofs JGM. 1988. Distribution of three nymphaeid macrophytes (*Nymphaea alba* L., *Nuphar lutea* (L.) Sm. and *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze) in relation to alkalinity and uptake of inorganic carbon. *Aquatic Botany* 32: 45-62.
- Smits AJM, van Avesaath PH, van der Velde G. 1990. Germination requirements and seed banks of some nymphaeid macrophytes: *Nymphaea alba* L., *Nuphar lutea* (L.) Sm. and *Nymphoides peltata* (Gmel.) O.Kuntze. *Freshwater Biology* 24: 315-326.
- Spence DHN and Maberly SC. 1985. Occurrence and ecological importance of HCO_3^- use among aquatic higher plants. In: Lucas WJ and Berry JA (eds) *Inorganic carbon uptake by aquatic photosynthetic organisms*, 125-143. The American Society of Plant Physiologists, Rockville.
- Spink AJ, Murphy KJ, Smith SM, Westlake DF. 1993. Effects of eutrophication on *Ranunculus* and *Potamogeton*. *Journal of Aquatic Plant Management* 31: 113-117.
- Strayer DL. 2010. Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology* 55: 152-174.
- 鈴木武. 2010. 特定外来生物アメリカオオアカウキクサを含む外来アゾラの現状. 「外来生物の生態学」(種生物学会編), 181-194, 文一総合出版, 東京.
- Svedäng MU. 1992. Carbon dioxide as a factor regulating the growth dynamics of *Juncus bulbosus*. *Aquatic Botany* 42: 231-240.
- Takahashi K, Asaeda T. 2012. The effect of spring water on the growth of a submerged macrophyte *Egeria densa*. *Landscape and Ecological Engineering*: 1-9.
- Takano A, Kadno Y. 2005. Allozyme variations and classification of *Trapa* (Trapaceae) in Japan. *Aquatic Botany* 83: 108-118.

- 高山茂美. 1974. 河川地形. 共立出版, 東京, pp303.
- 瀧本岳. 2008. メタ群集の理論と適用. 「メタ群集と空間スケール」(大串隆之・近藤倫生・野田隆史編), 73-86, 京都大学学術出版会, 京都.
- 田中法生. 2012. 異端の植物「水草」を科学する. ベレ出版, 東京.
- 辻和弘・國井秀伸. 1998. 危急種イトクズモの成長と光合成特性. 汽水域研究 5: 225-231.
- Titus JE, Stone WH. 1982. Photosynthetic response of two submerged macrophytes to dissolved inorganic concentration and pH. Limnology and Oceanography 27: 151-160.
- Titus JE, Sullivan PG. 2001. Heterophylly in the yellow waterlily, *Nuphar variegata* (Nymphaeaceae): Effects of [CO₂], natural sediment type, and water depth. American Journal of Botany 88: 1469-1478.
- 上野益三. 1945. 琵琶湖北西部湖棚の生物群集 (琵琶湖沿岸帯西部群集の研究 7). 京都帝国大学理学部動物学教室・大津臨湖実験所 生理・生態学研究業績 30: 1-19.*
- 海津正倫. 1994. 沖積低地の古環境学. 古今書院, 東京, pp270.
- Vadstrup M, Madsen TV. 1995. Growth limitation of submersed aquatic macrophytes by inorganic carbon. Freshwater Biology 34: 411-419.
- Van TK, Haller WT, Bowes G. 1976. Comparison of the photosynthetic characteristics of three submersed aquatic plants. Plant Physiology 58: 761-768.
- Vestergaard O, Sand-Jensen K 2000. Alkalinity and trophic state regulate aquatic plant distribution in Danish lakes. Aquatic Botany 67: 85-107.
- 鷺谷いづみ・矢原鉄一. 1996. 保全生態学入門 遺伝子から景観まで. 文一総合出版, 東京, pp270.
- 渡辺悌二. 2000. 高山植物群落と立地環境. 「高山植物の自然史」(工藤岳編), 67-83, 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 渡邊早苗・藤川和美・前田綾子・小山鐵夫. 2007. 高知県中央部に産するコウホネ属植物とその生育特性. 分類 7: 131-142.
- Wetzel RG. 1969. Factors influencing photosynthesis and excretion of dissolved organic matter by aquatic macrophytes in hard-water lakes. Internationale Verhandlungen Thetetic Angew fur Limnologie Vereinigung 17: 72-85.*
- Wiegand G, Kadono Y. 1988. Composition, structure and distribution of plant community in Japanese rivers. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 110: 47-77.
- Wiegand G. 1984. A study of habitat conditions of the macrophytic vegetation in selected river systems in Western Lower Saxony (Federal Republic of Germany). Aquatic

Botany 18: 313-352.

Wilby RL, Cranston LE, Darby EL. 1998. Factors governing macrophyte status in hampshier chalk streams: implications for catchment management. *Water and Environment Journal* 12: 179-187.

Wisheu IIC, Keddy PA. 1992. Competition and centrifugal organization of plant communities: theory and tests. *Journal of Vegetation Science* 3: 147-156.

Yamamoto I, Tsuchiya T, Ikushima I. 1999. Relationship between net photosynthesis rate and leaf life span of six submerged plants in experimental ponds. *Japanese Journal of Limnology* 60: 257-263.

山本莊毅. 1983. 新版地下水調査法. 古今書院, 東京, pp490.

山中二男 1978. 高知県の植生と植物相. 林野弘済会高知支部, 高知, pp461.

山ノ内崇志. 2009. 高知県弘岡平野における水生植物の分布と環境要因との関連性. 高知大学理学部自然環境科学科卒業論文.

山ノ内崇志・石川慎吾. 2011a. 高知県前田川における水生植物のフェノロジーと被度の変動. *水草研究会誌 (95)*: 1-14.

山ノ内崇志・石川慎吾 2011b. 水質および河川改修履歴とコウホネ属植物個体群の分布との関連性—高知市神田川における事例—. *保全生態学研究* 16: 169-179.

米山忠克・長谷川功・関本均・牧野周・間藤徹・河合成直・森田明雄. 2010. 新植物栄養・肥料学. 朝倉書店, 東京, pp218.

※文献名の後の * は直接参照できなかったものを示す.

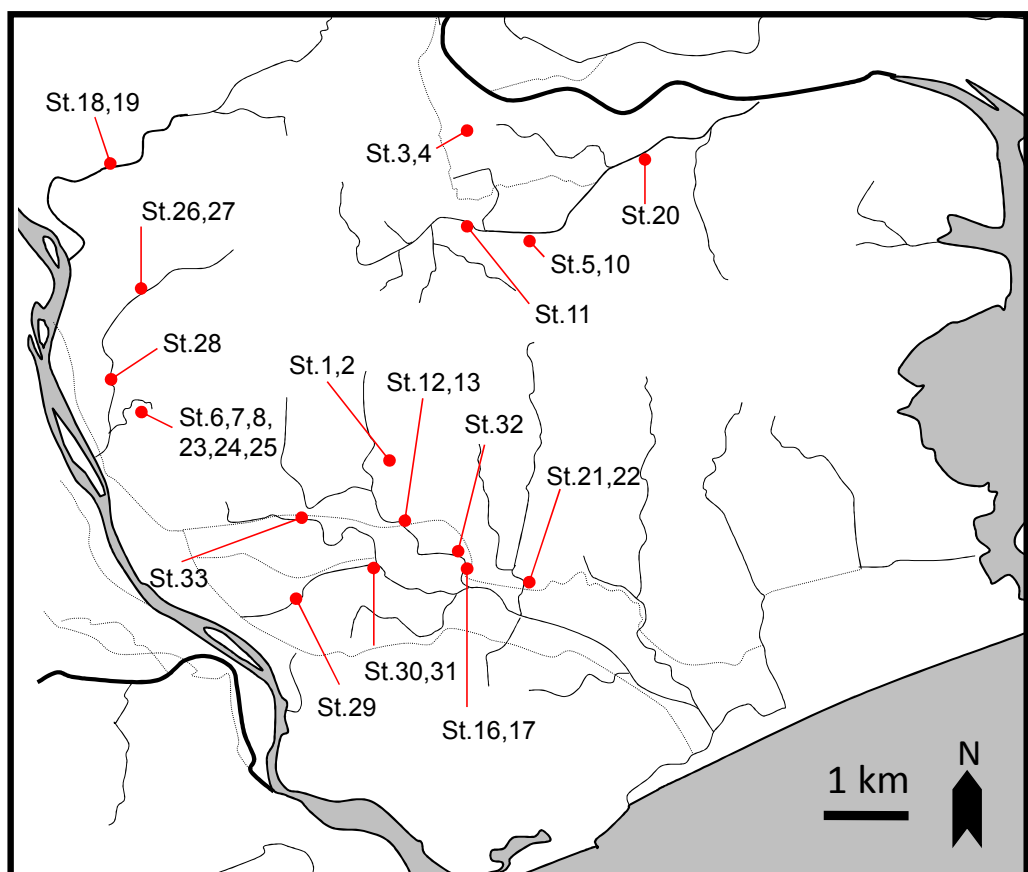
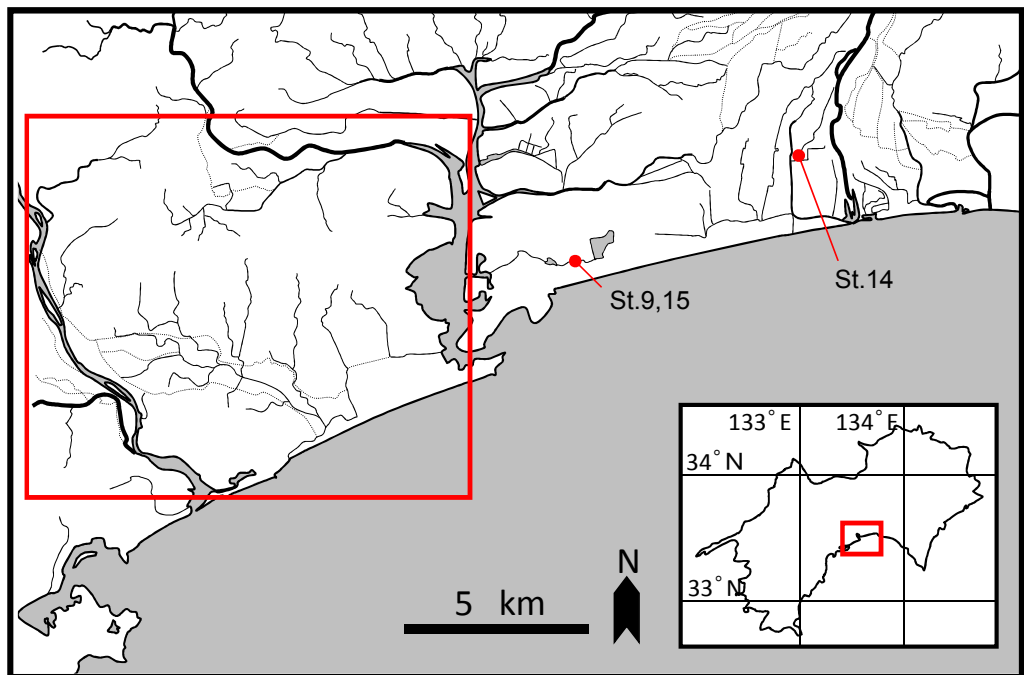


図2-1. 調査地および調査区. 調査区1 - 33の位置を示す. 実線は河川を, 破線は灌漑水路および運河を示す.

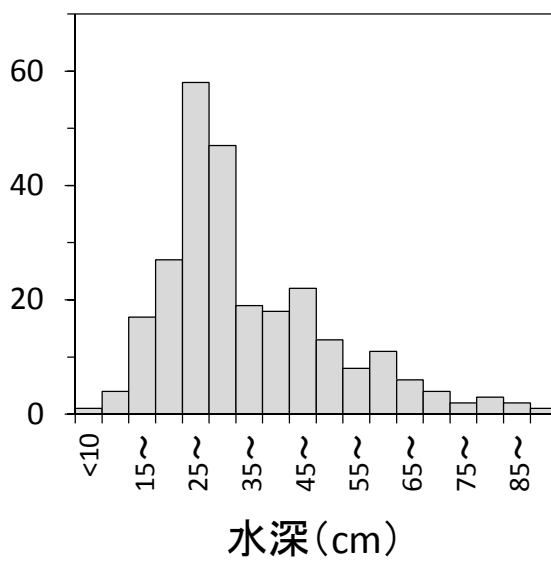
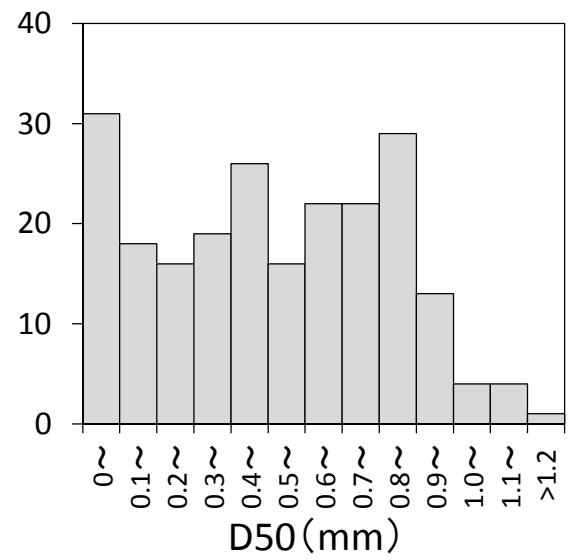
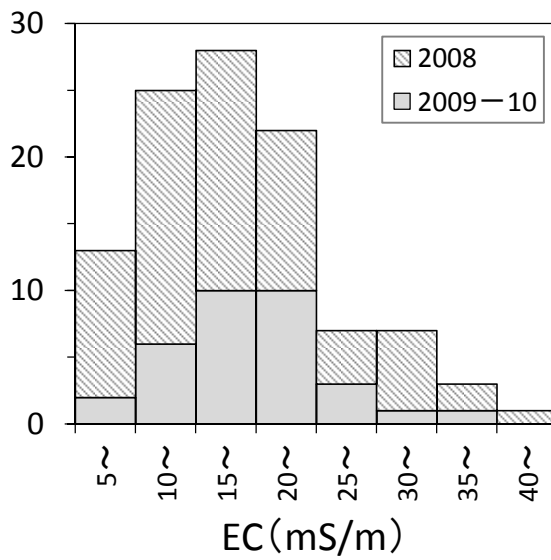
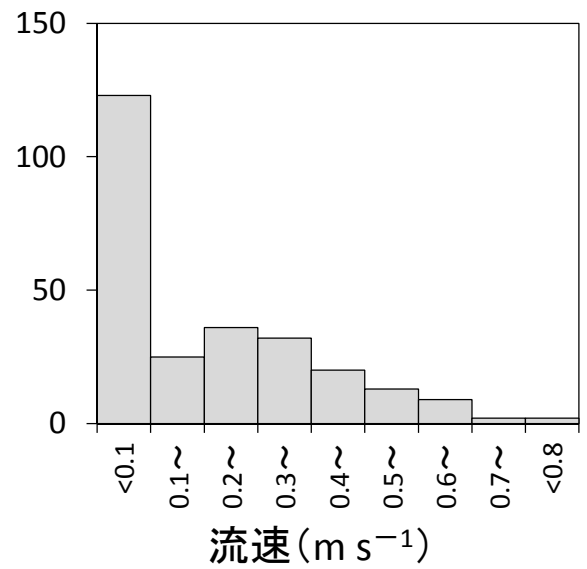
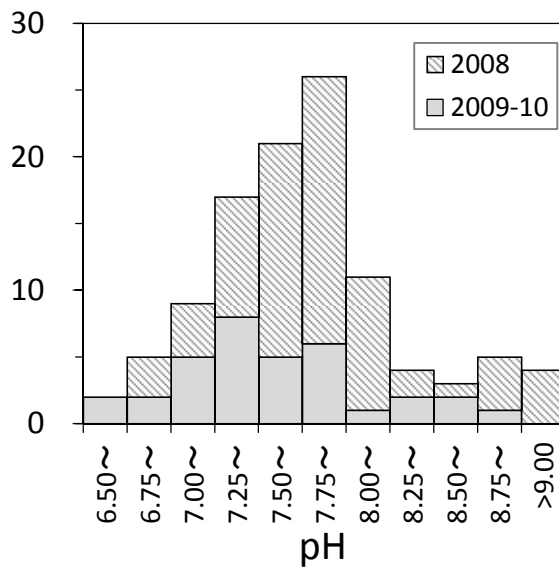


図2-2. 高知県中部の河川で測定されたpH, EC, 水深, 流速, D50, 平均粒径の階別度数分布.

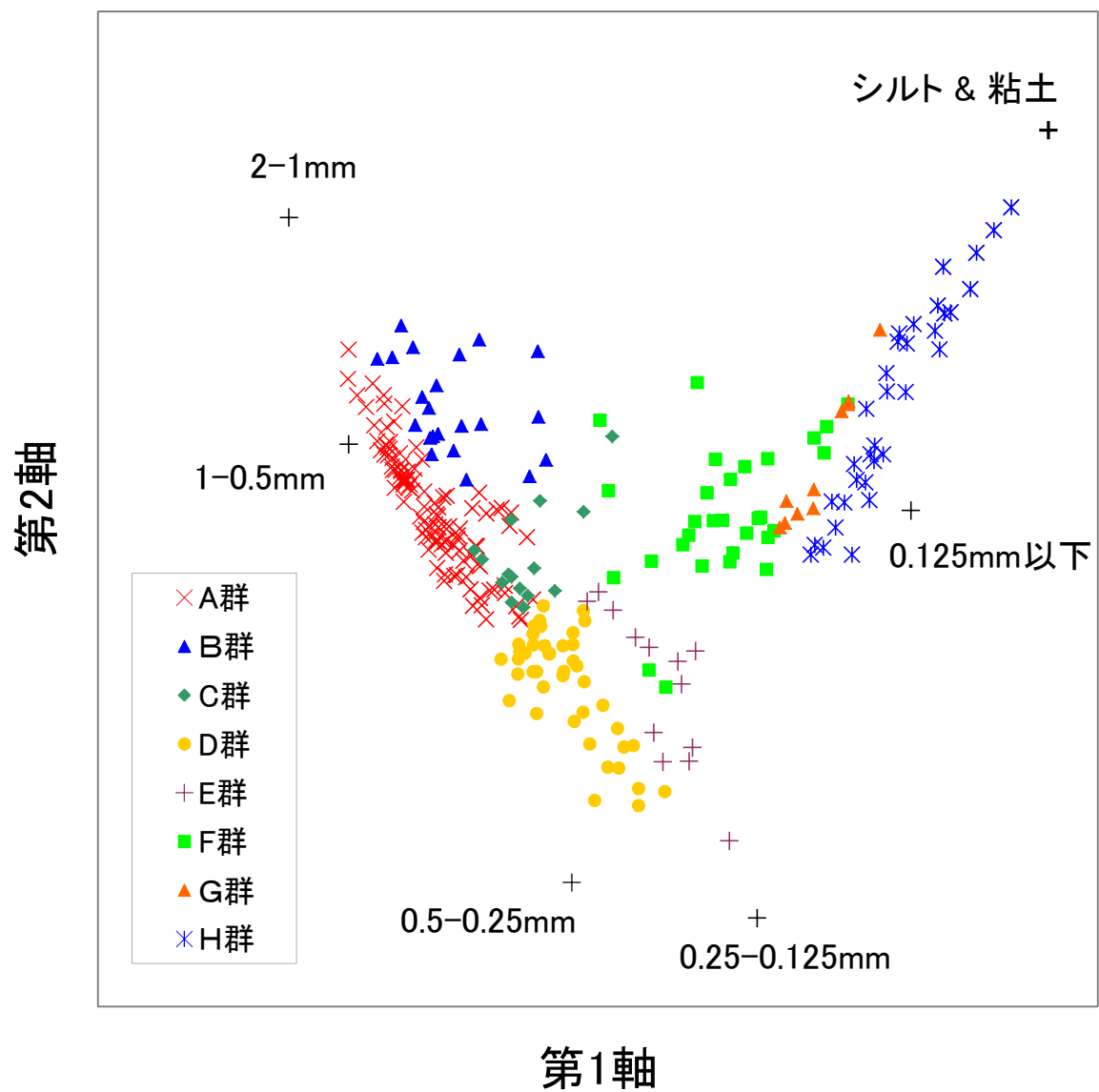


図2-3. 粒径組成に基づくDCAプロット上の各コドラートの配置. A群 - H群はTWINSPANによる分類群を表す.

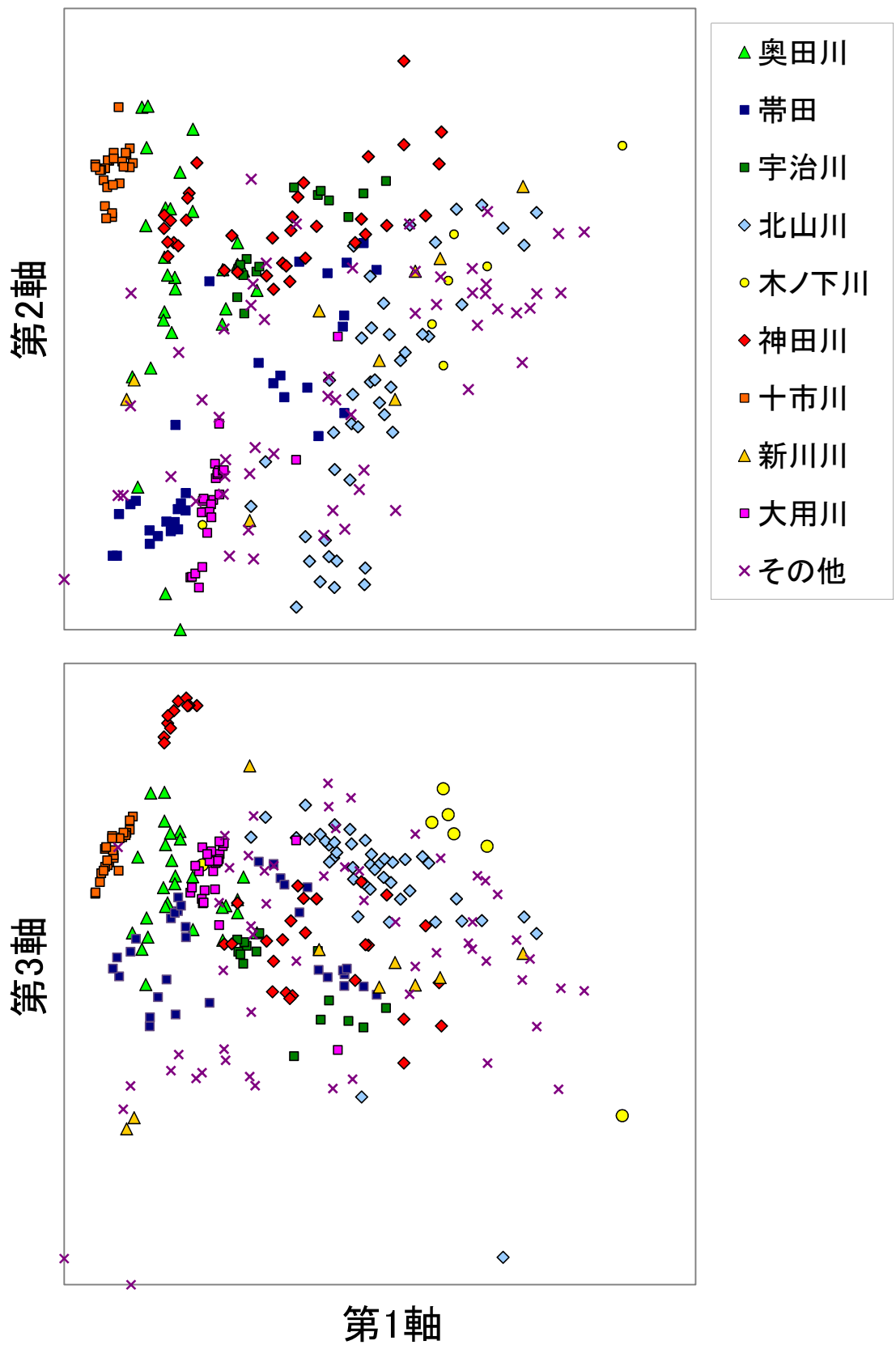


図2-4. 環境要因(pH, EC, 水深, 流速, 平均粒径)に基づくDCAプロット上の各コドラートの配置.

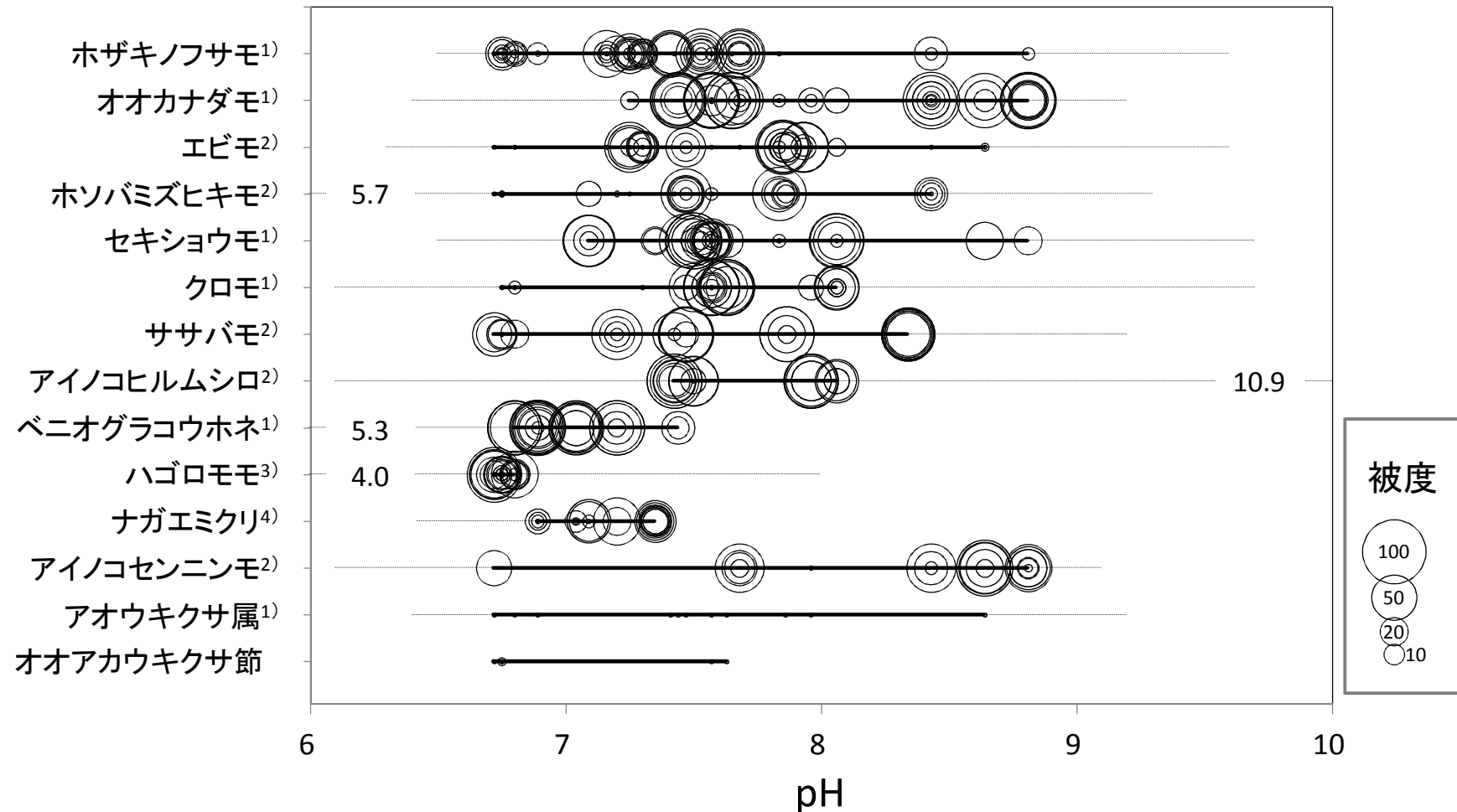


図2-5. pHに対する主要14種の出現範囲. 円は本研究における被度(%), 実線は出現範囲、破線は既存研究での出現範囲または近縁種の出現範囲を示す. 既存研究はそれぞれ1), Kadono (1982a); 2), Kadono (1982b); 3), Mackey (1996); 4), 山ノ内 (未発表データ) を参照した. 参考とした近縁種; アオウキクサ属, ウキクサ; ベニオグラコウホネ, ネムロコウホネ; アイノコセンニンモ, センニンモおよびヤナギモ; アイノコヒルムシロ, ヒルムシロおよびササバモ.

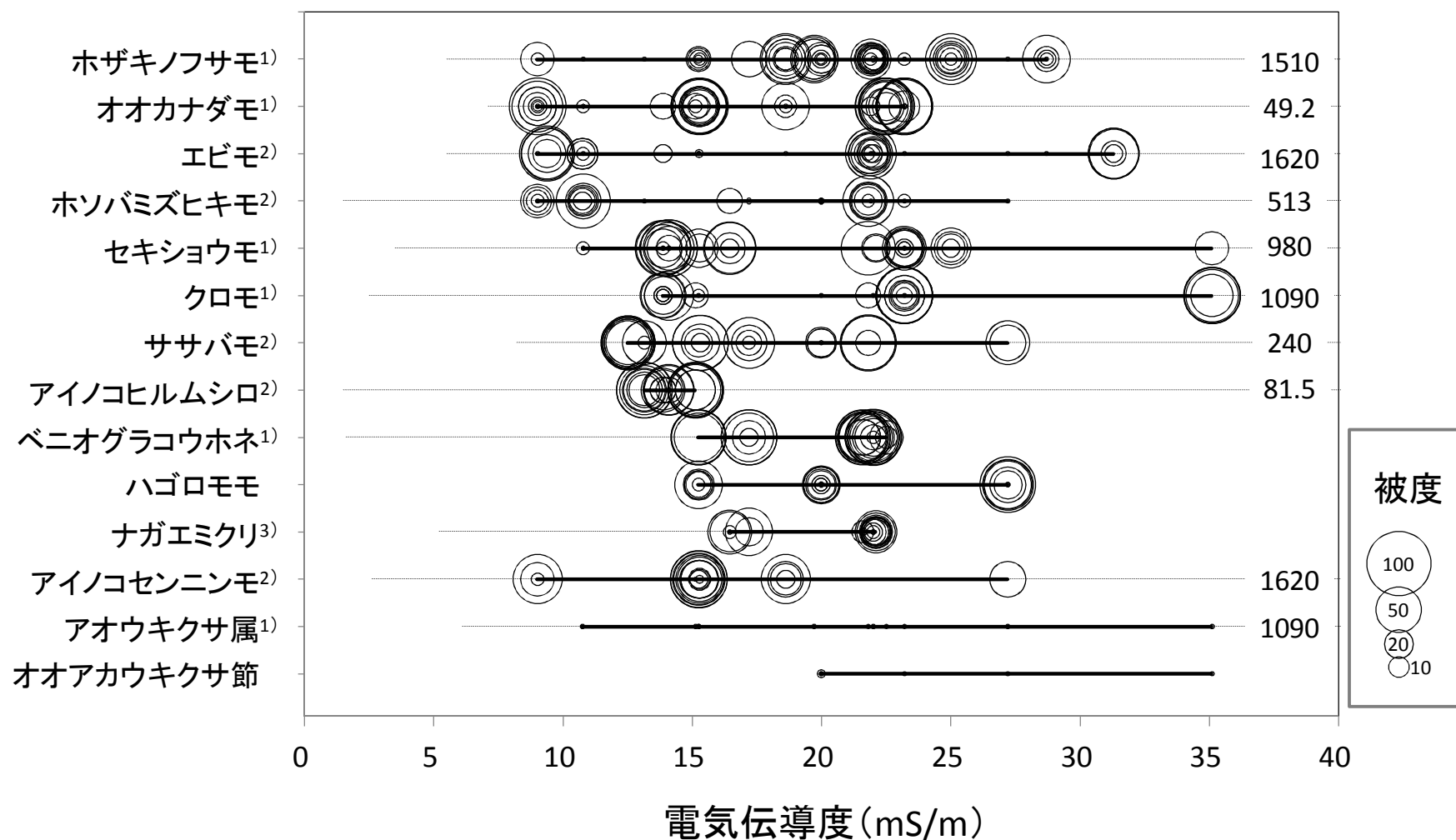


図2-6. 電気伝導度に対する主要14種の出現範囲. 円は本研究における被度(%)、実線は出現範囲、破線は既存研究での出現範囲または近縁種の出現範囲を示す. 既存研究はそれぞれ1), Kadono(1982a); 2), Kadono(1982b); 3), 山ノ内(未発表データ)を参照した. 参考とした近縁種は図2-5と同様.

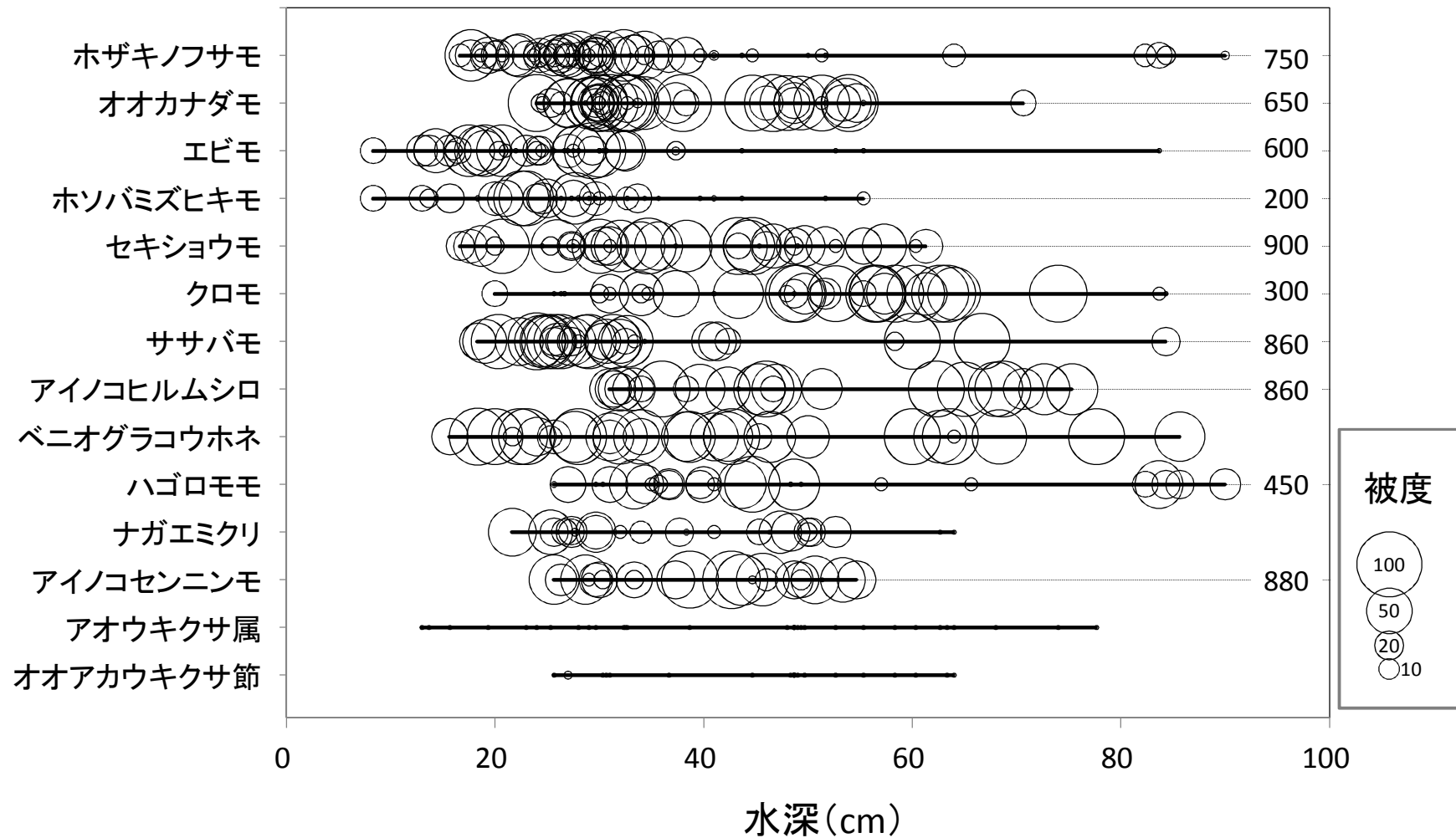


図2-7. 水深に対する主要14種の出現範囲. 円は本研究における被度(%)、実線は出現範囲、破線は既存研究での出現範囲または近縁種の出現範囲を示す. 既存研究は今本ほか(1998)を参照した. 参考とした近縁種; セキショウモ, ネジレモ; アイノコセンニンモ, センニンモ; アイノコヒルムシロ, ササバモ.

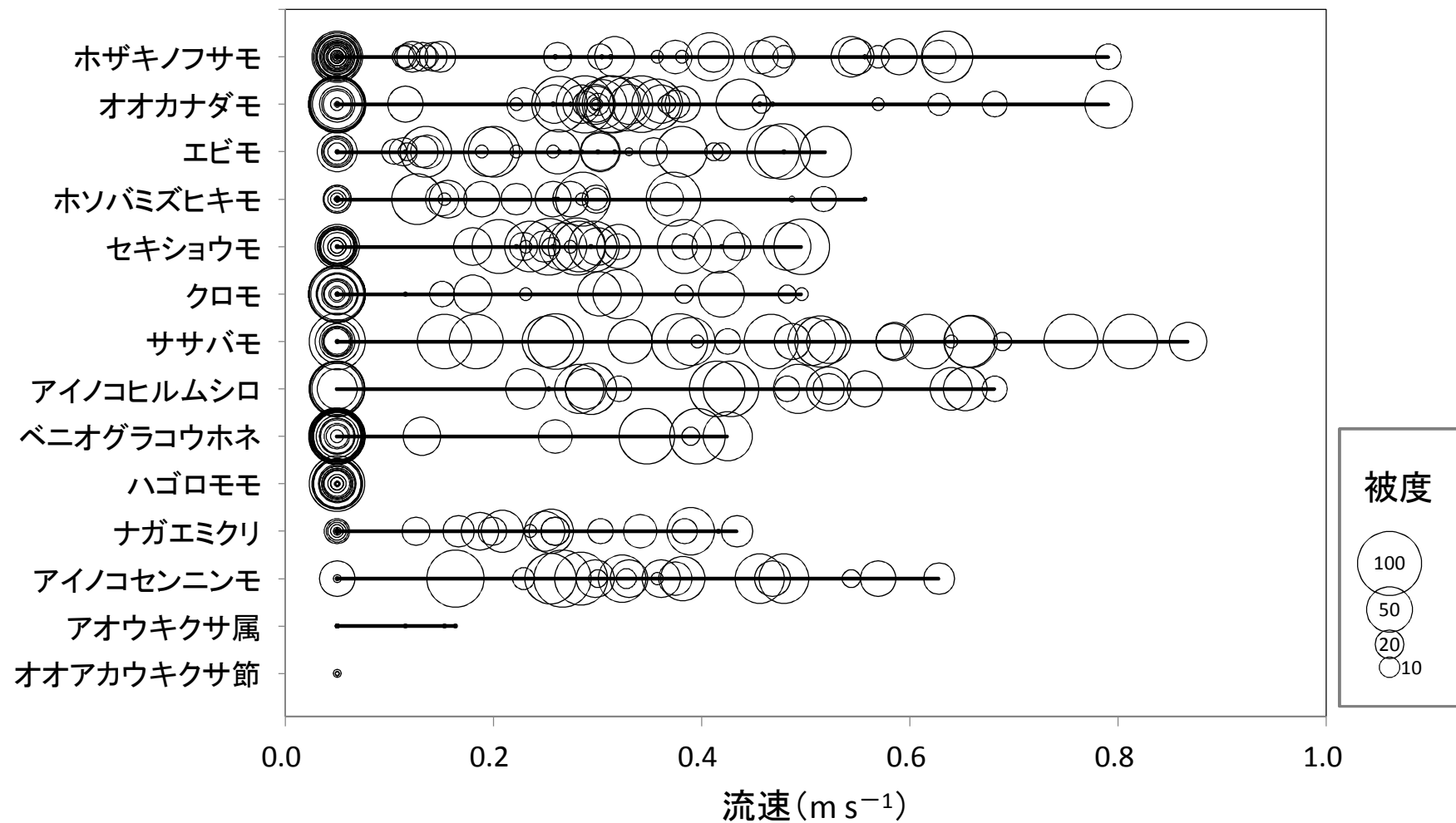


図2-8. 表面流速に対する主要14種の出現範囲. 円は本研究における被度(%)、実線は本研究における出現範囲を表す.

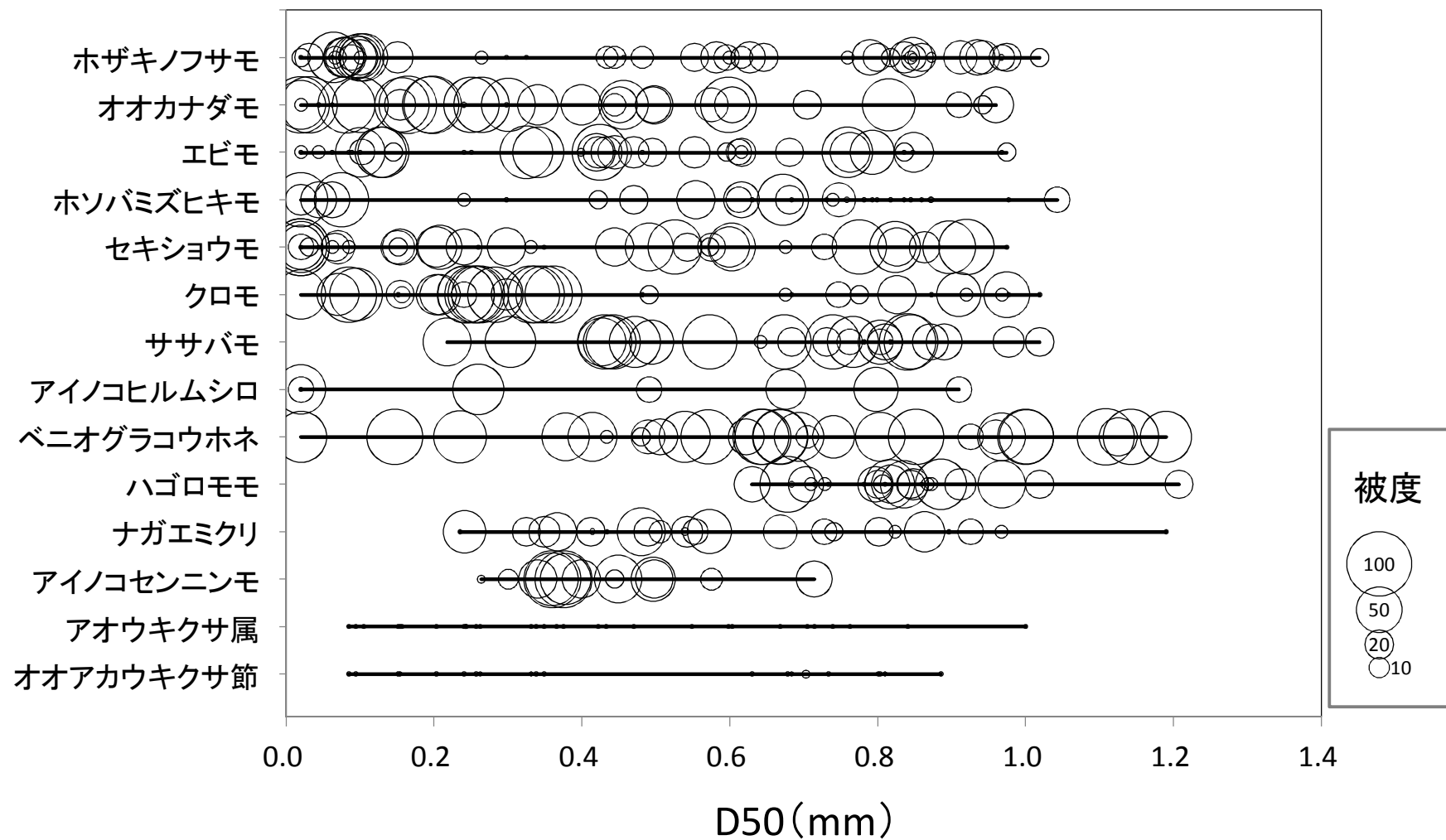


図2-9. D50に対する主要14種の出現範囲. 円は本研究における被度(%)、実線は本研究における出現範囲を表す.

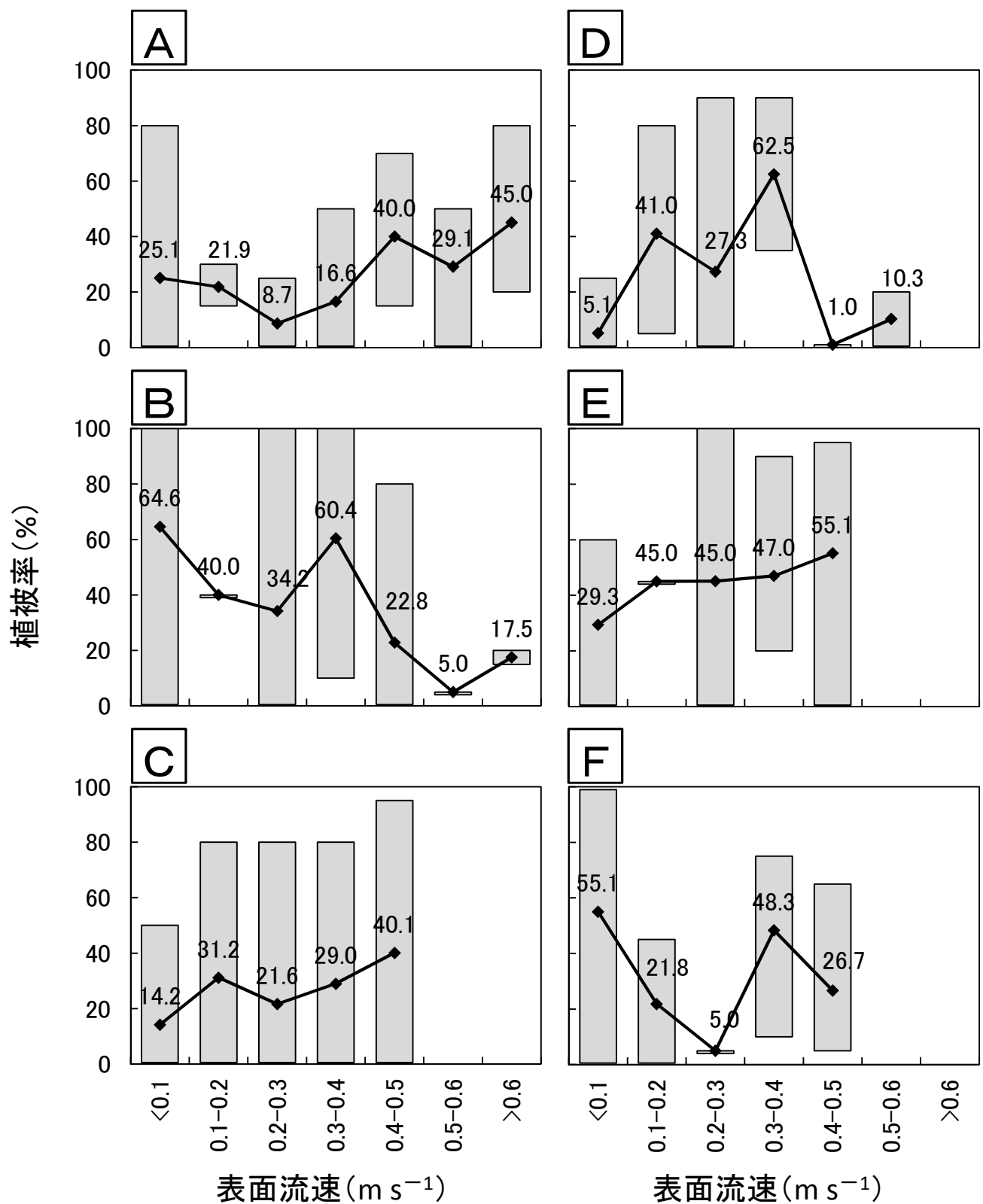


図2-10. 流速階級ごとの各種の被度の平均値および範囲. バーはその階級における最大被度と最小被度, 折れ線は平均値を示す. A, ホザキノフサモ; B, オオカナダモ; C, エビモ; D, ホソバミズヒキモ; E, セキショウモ; F, クロモ.

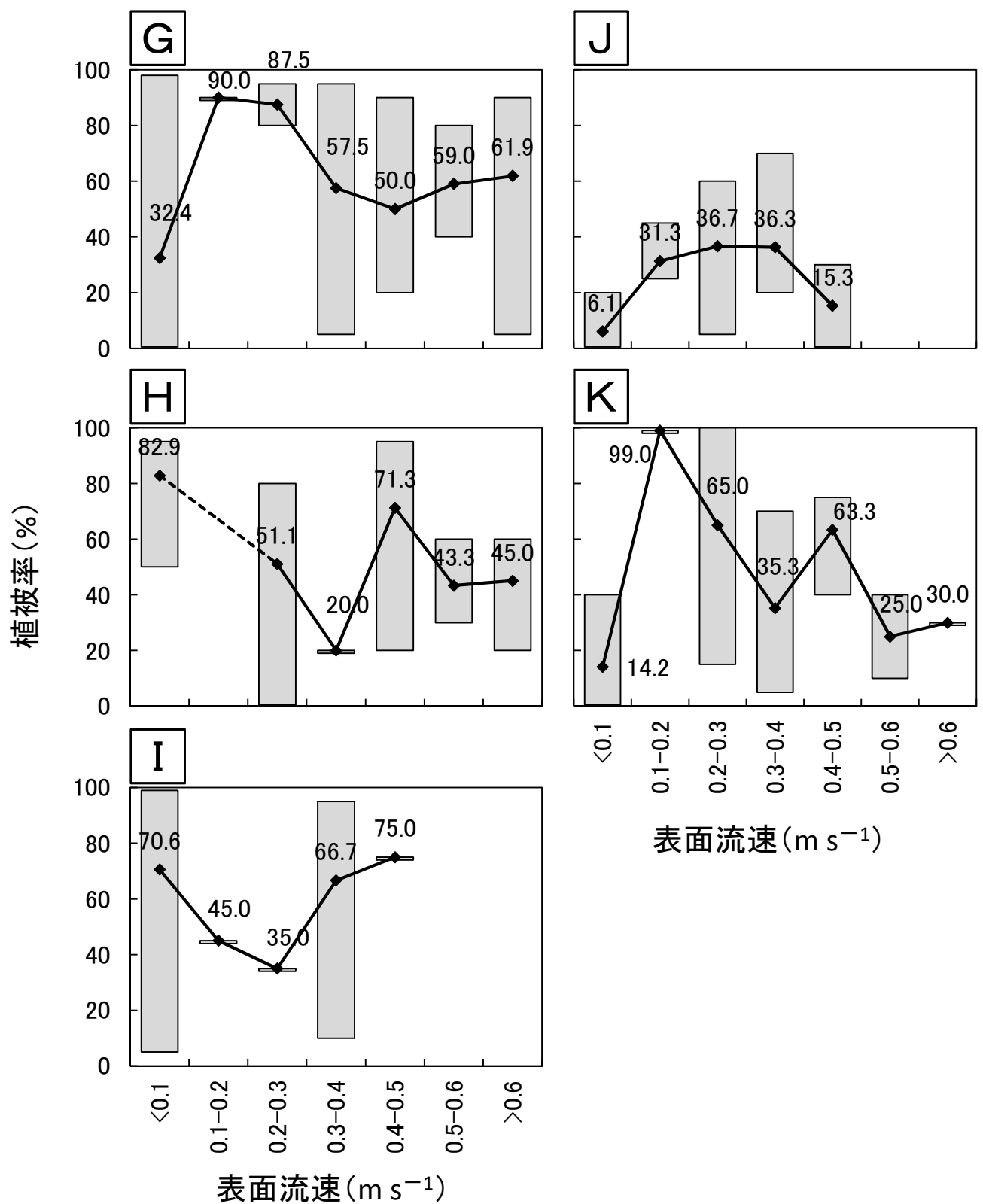


図2-11. 流速階級ごとの各種の被度の平均値および範囲. バーはその階級における最大被度と最小被度, 折れ線は平均値を示す. G, ササバモ; H, アイノコヒルムシロ; I, ベニオグラコウホネ; J, ナガエミクリ; K, アイノコセンニンモ.

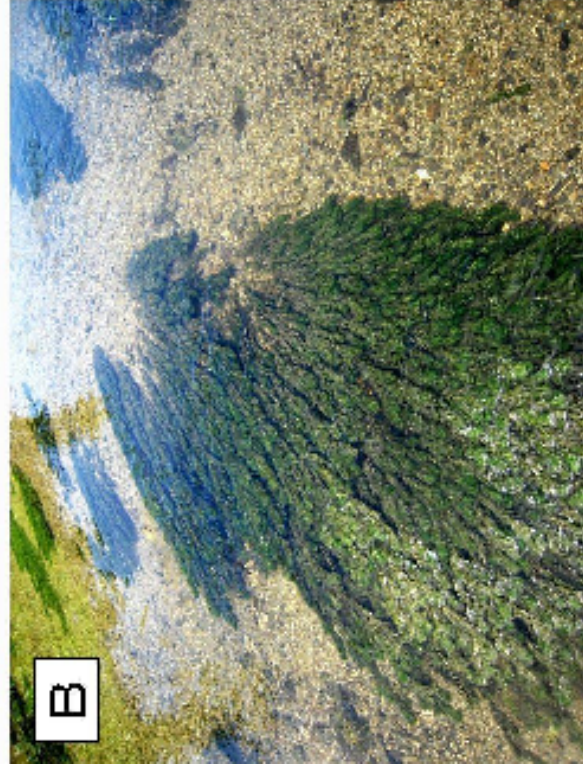


図2-12. 様々な流速条件下におけるホザキノフサモの生育型の変化.

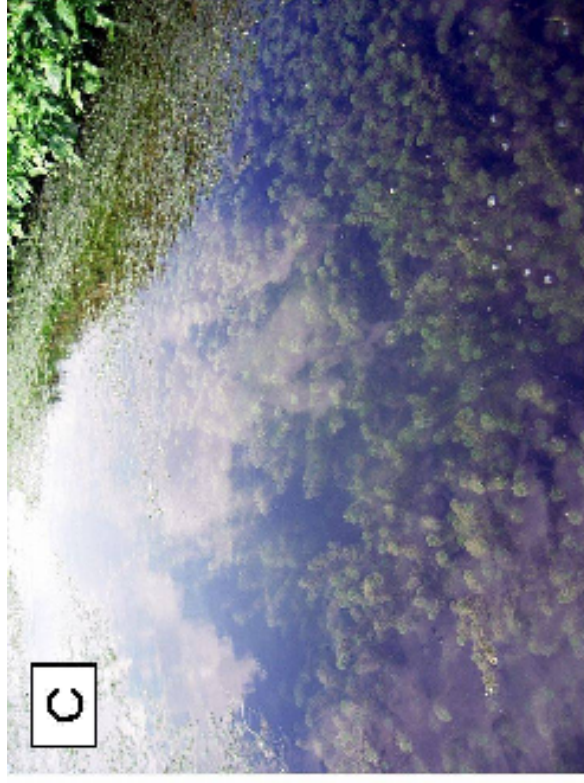


図2-13. 様々な流速条件下におけるクロモの生育型の変化.

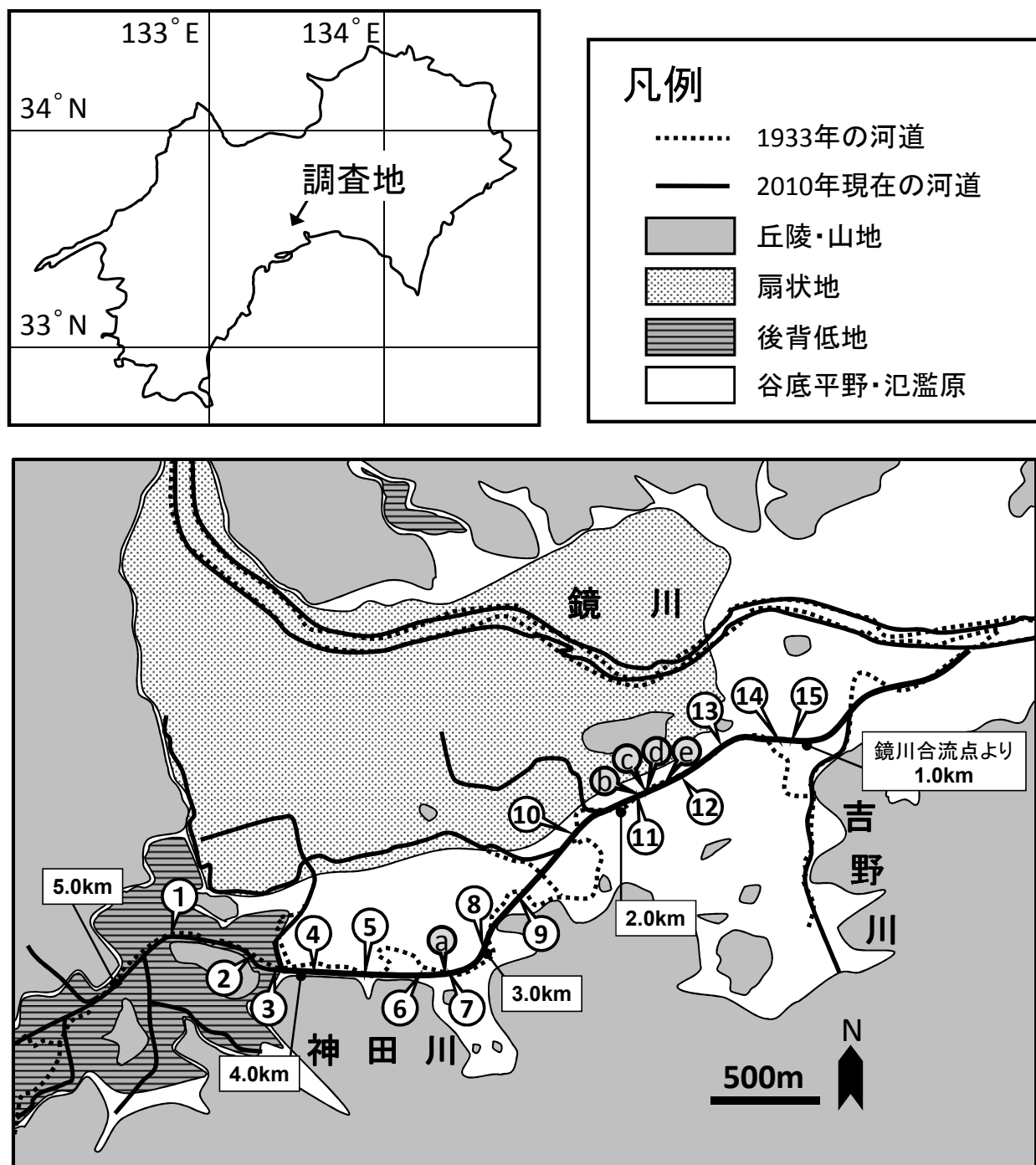


図3-1. 調査地点および調査地の地理的背景. 図中の1 - 15 は水質調査を行った地点を示す. また, a - e はコウホネ属植物のパッチの位置を示す. 国土地理院発行1/25,000 地形図「高知」「いの」(2008 年発行), 国土地理院旧版地図(大日本帝国陸地測量部発行)1/2,5000 地形図「高知」「伊野」(1933年測量, 1936 年発行), 国土地理院発行1/25,000 土地条件図「高知」「いの」(2007 年発行), 甲藤・西(1971)をもとに作成.

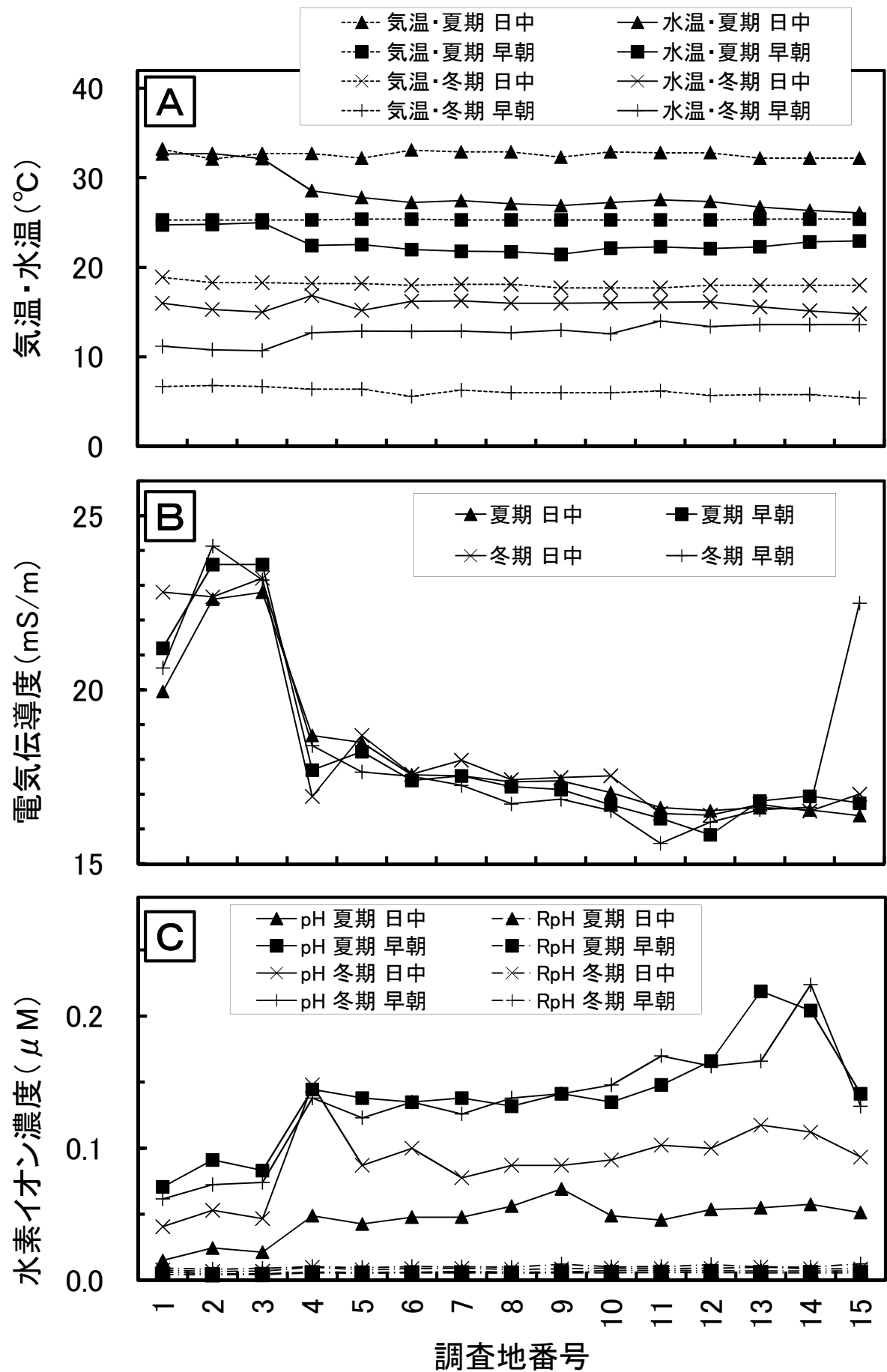


図3-2. 各調査地点・調査時における水温, EC, 水素イオン濃度.

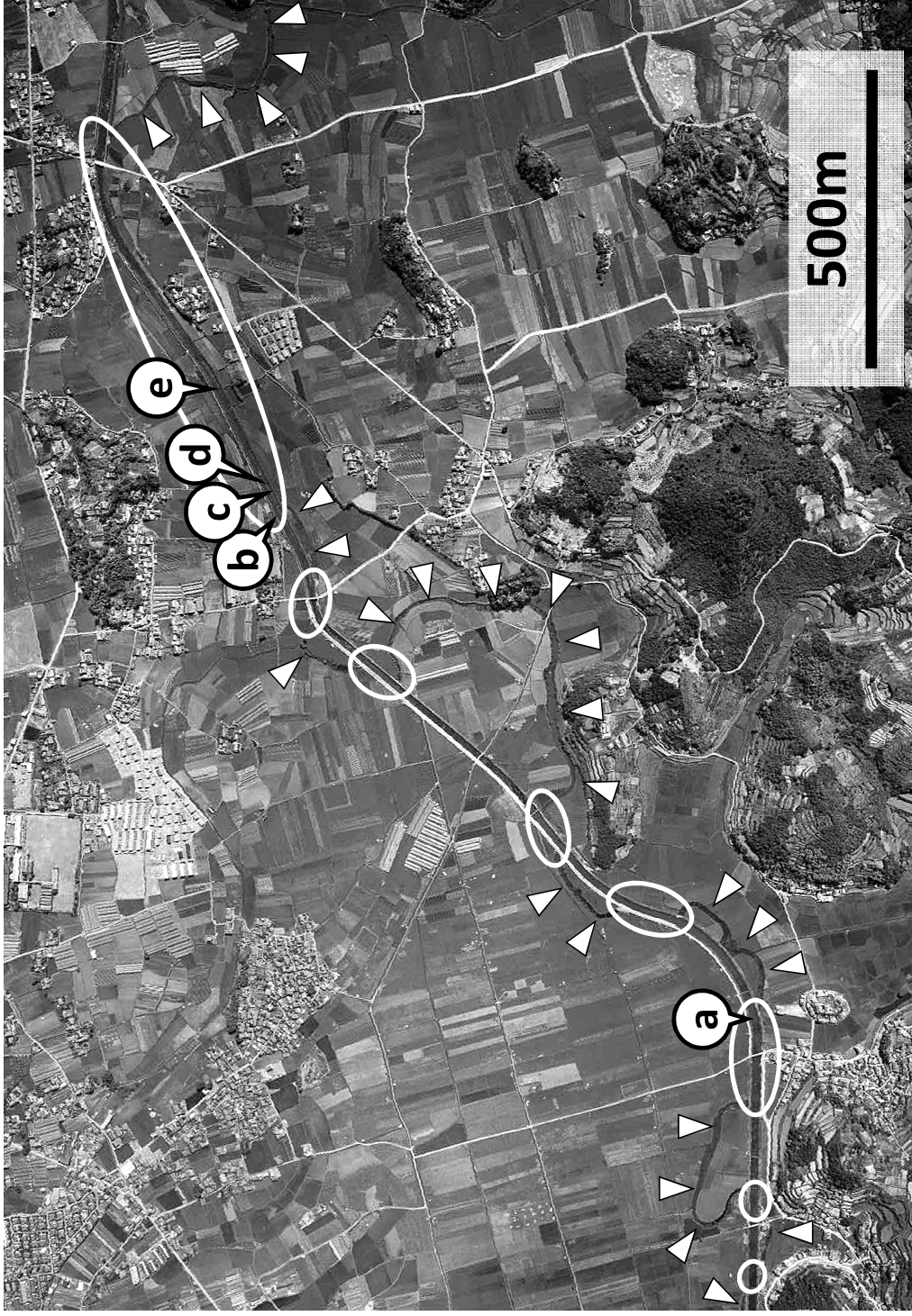


図3-3. 旧河道と直線化河道およびコウホネ属植物の分布. 改修により直線化された河道と旧河道
 (△で示す)が読み取れる. a - e は現存するコウホネ属植物のパッチの位置を示す. 現存す
 るコウホネ属植物の分布は, 旧河道と直線化河道の重複部(白丸で示した部分)と一致し
 た. 国土地理院撮影の空中写真(1962 年撮影, 部分)に加筆した.

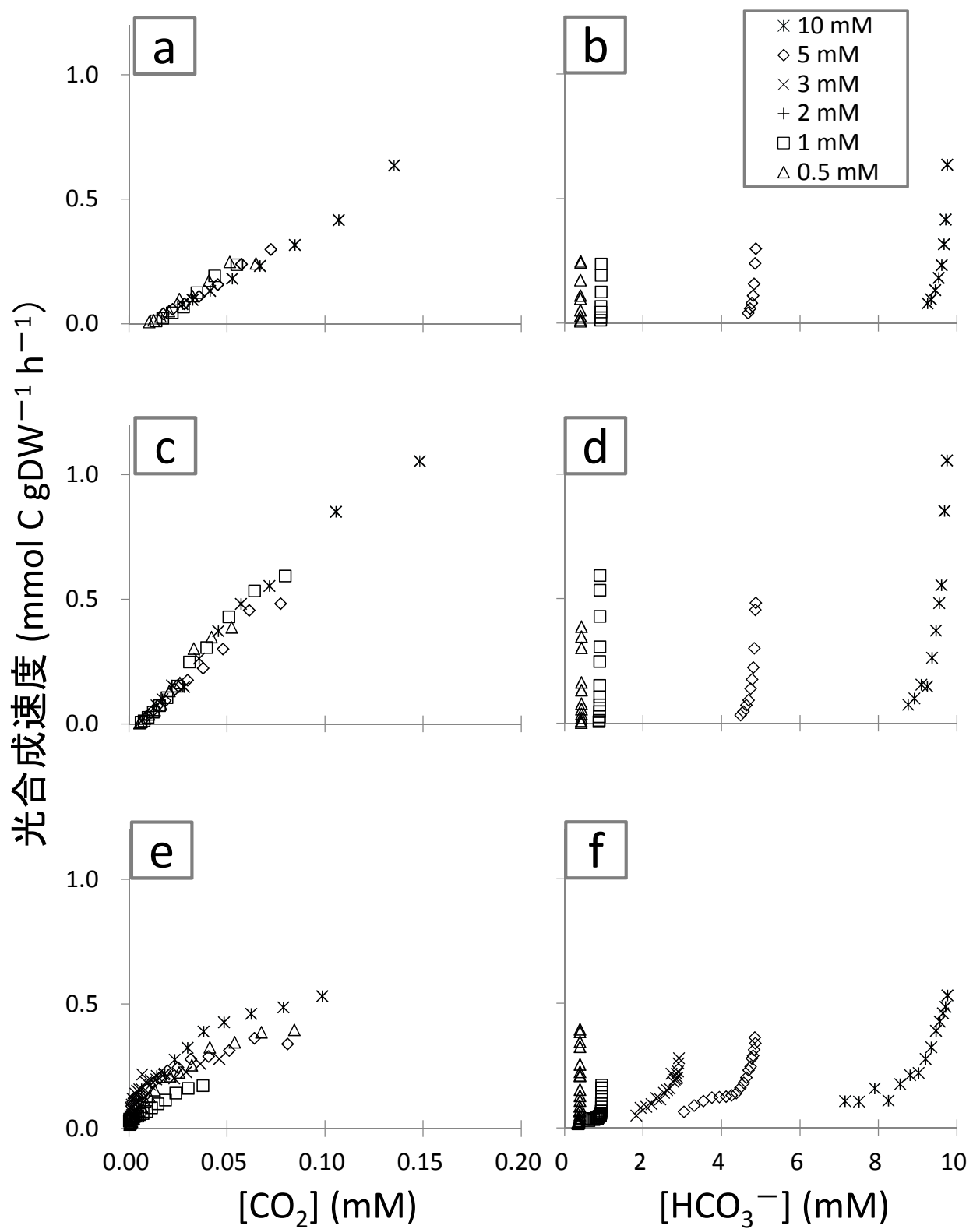
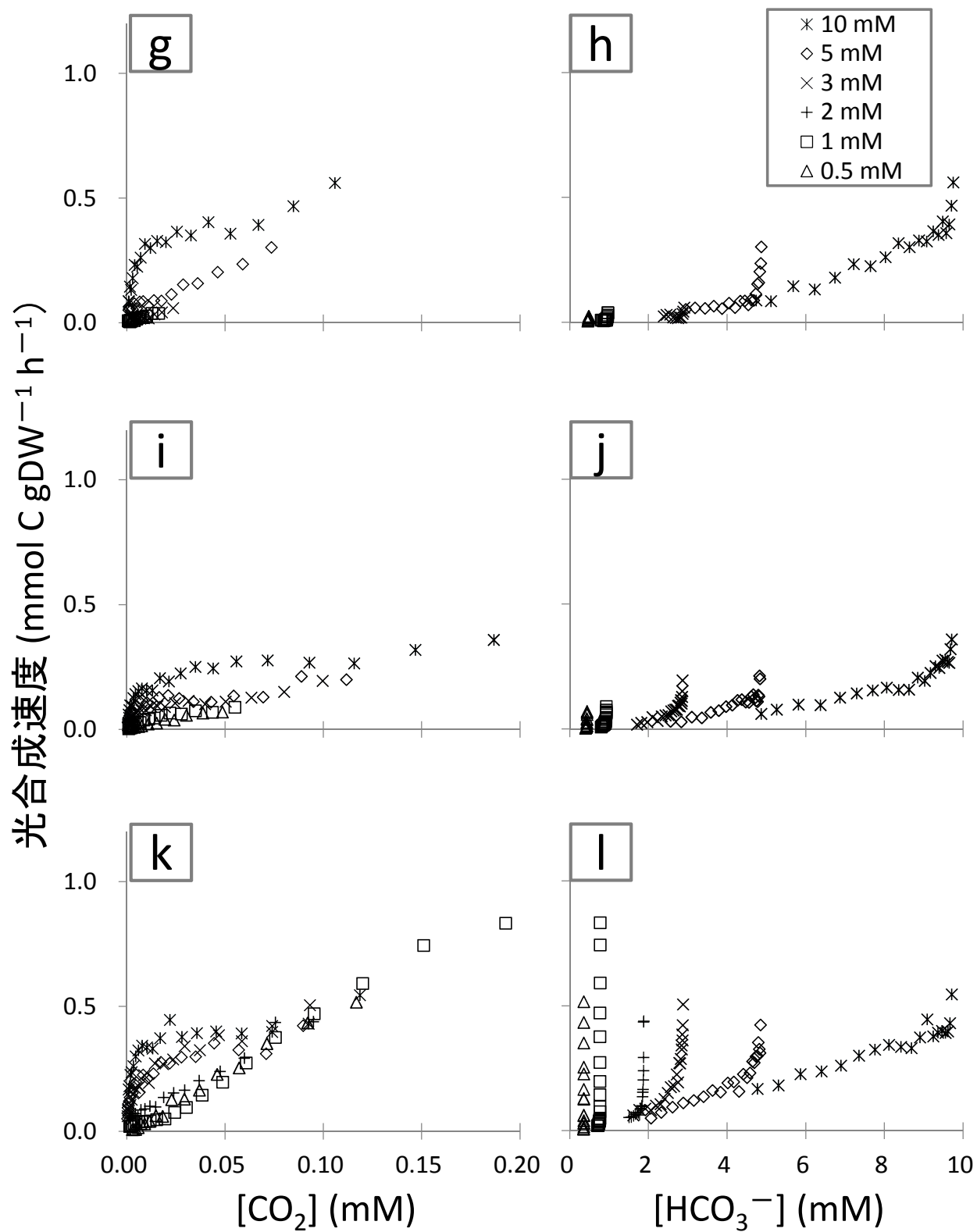
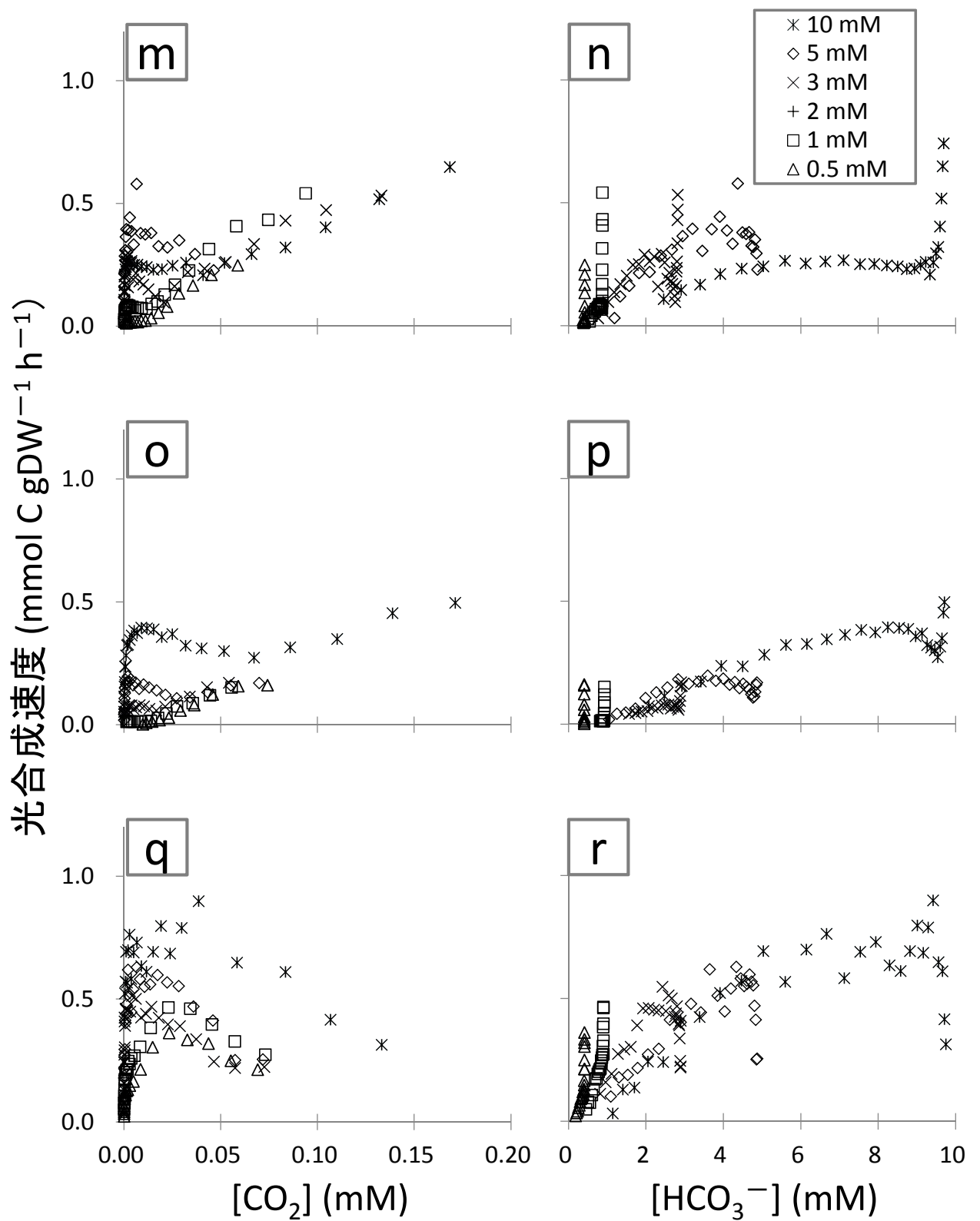


図4-1. CO₂*およびHCO₃⁻濃度に対する光合成速度. a-b, ナガエミクリ; c-d, ベニオグラコウホネ; e-f, ミズオオバコ. (次項に続く)



(図4-1. 続き) g-h, フトヒルムシロ; i-j, オヒルムシロ; k-l, ヤナギモ.
(次項に続く)



(図4-1. 続き) m-n, ホザキノフサモ; o-p, オオカナダモ; q-r, セキシヨウモ.

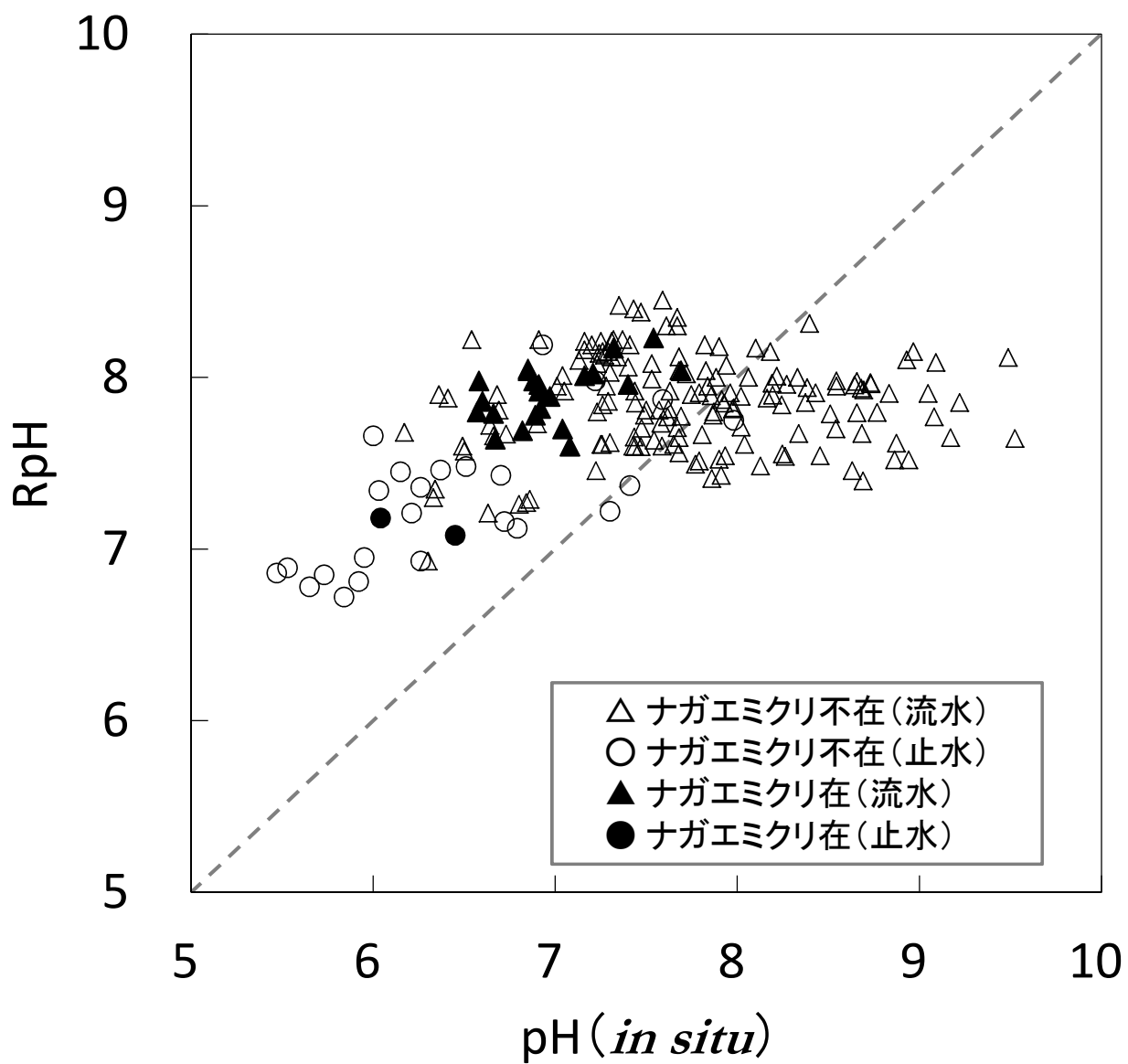


図5-1. pH および RpH の対応関係とナガエミクリの出現.
破線は pH と RpH の値が等しい位置を示し, 破線より上が CO_2 過飽和, 破線より下が CO_2 不飽和であると推定される.

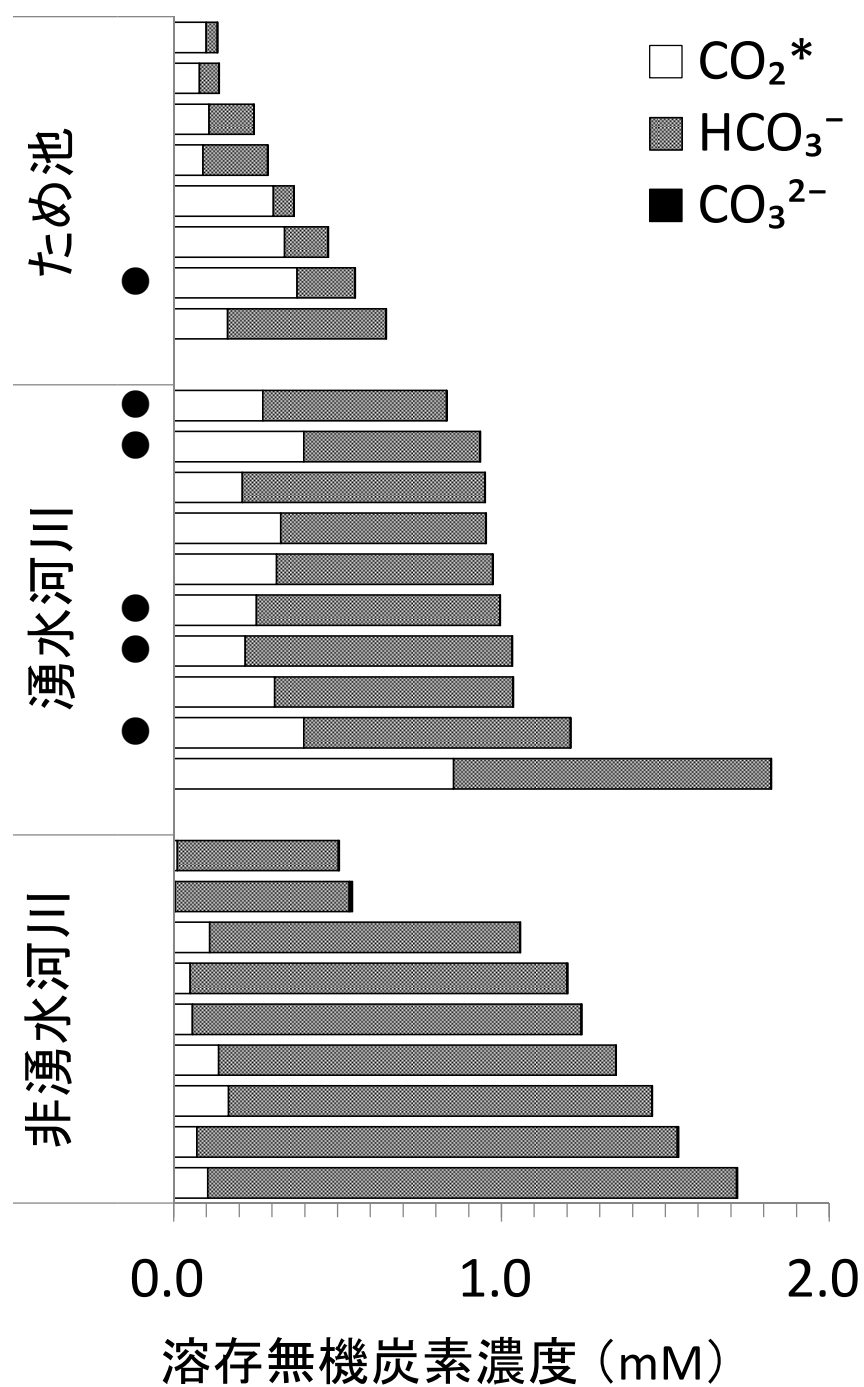


図5-2. 環境別の溶存無機炭素量と各炭酸種の存在割合. 黒丸はナガイケの出現地点を表す.

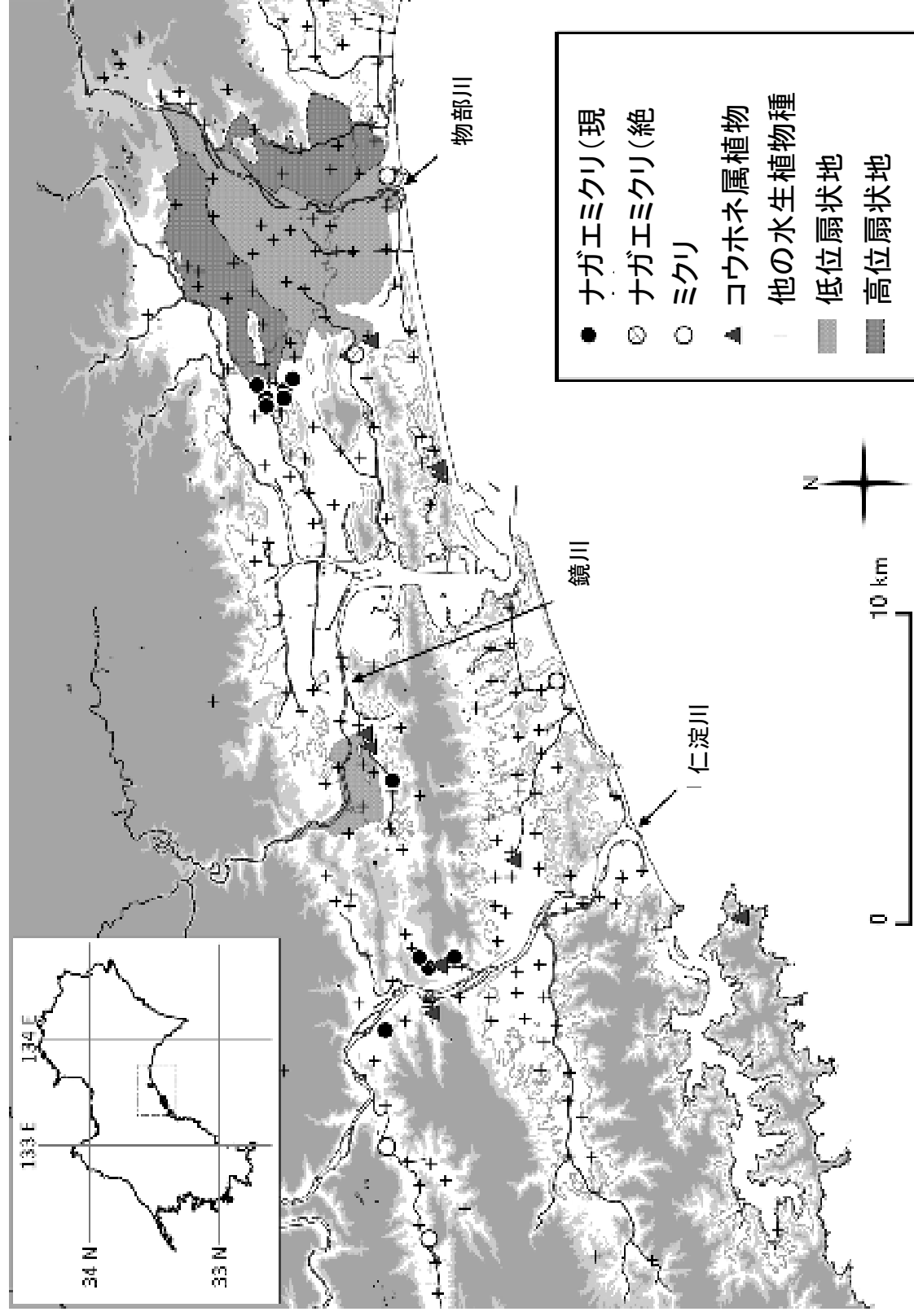


図5-3. 高知県中部におけるナガエミクリおよびコウホネ属の分布.

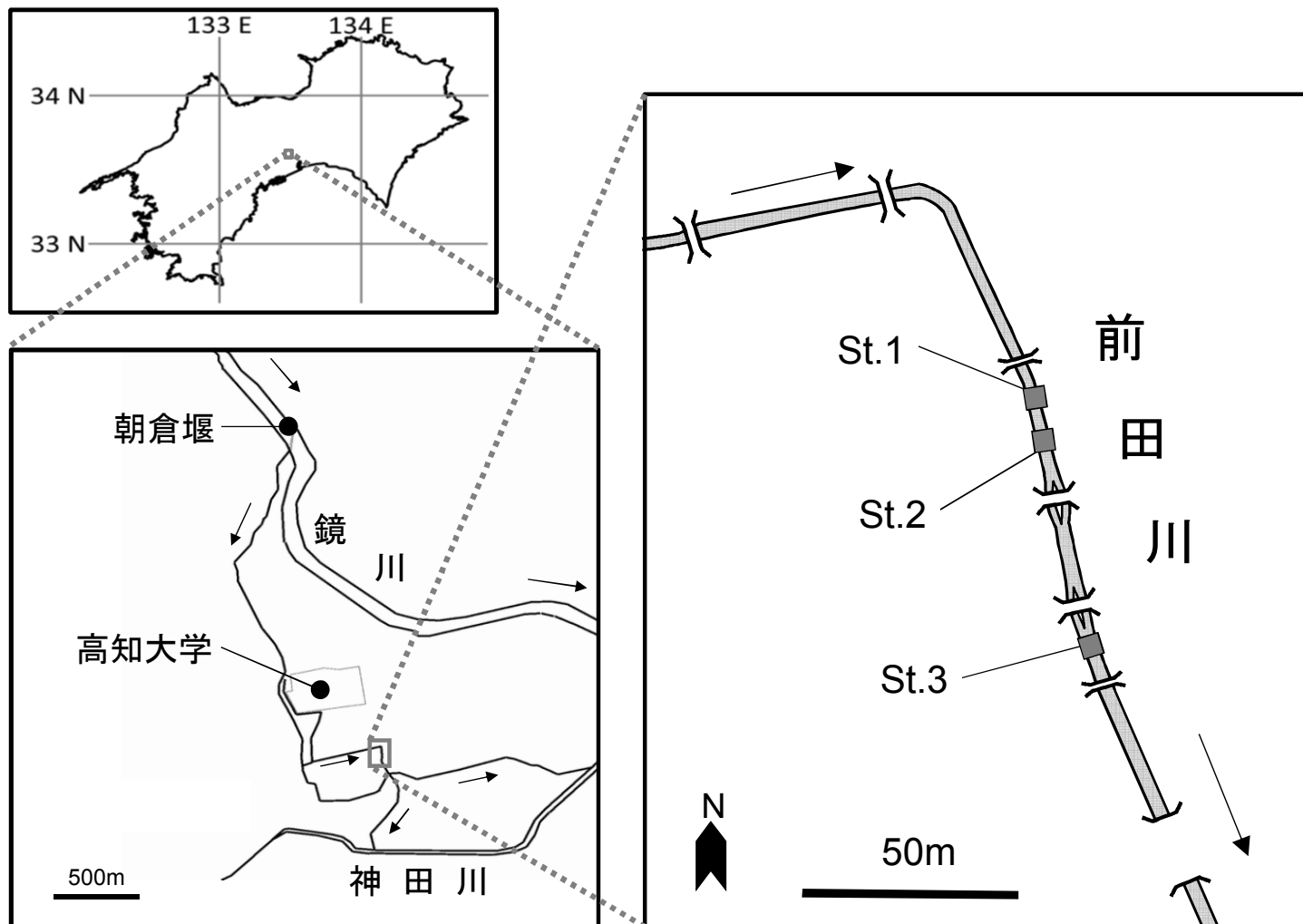


図6-1. 調査地.

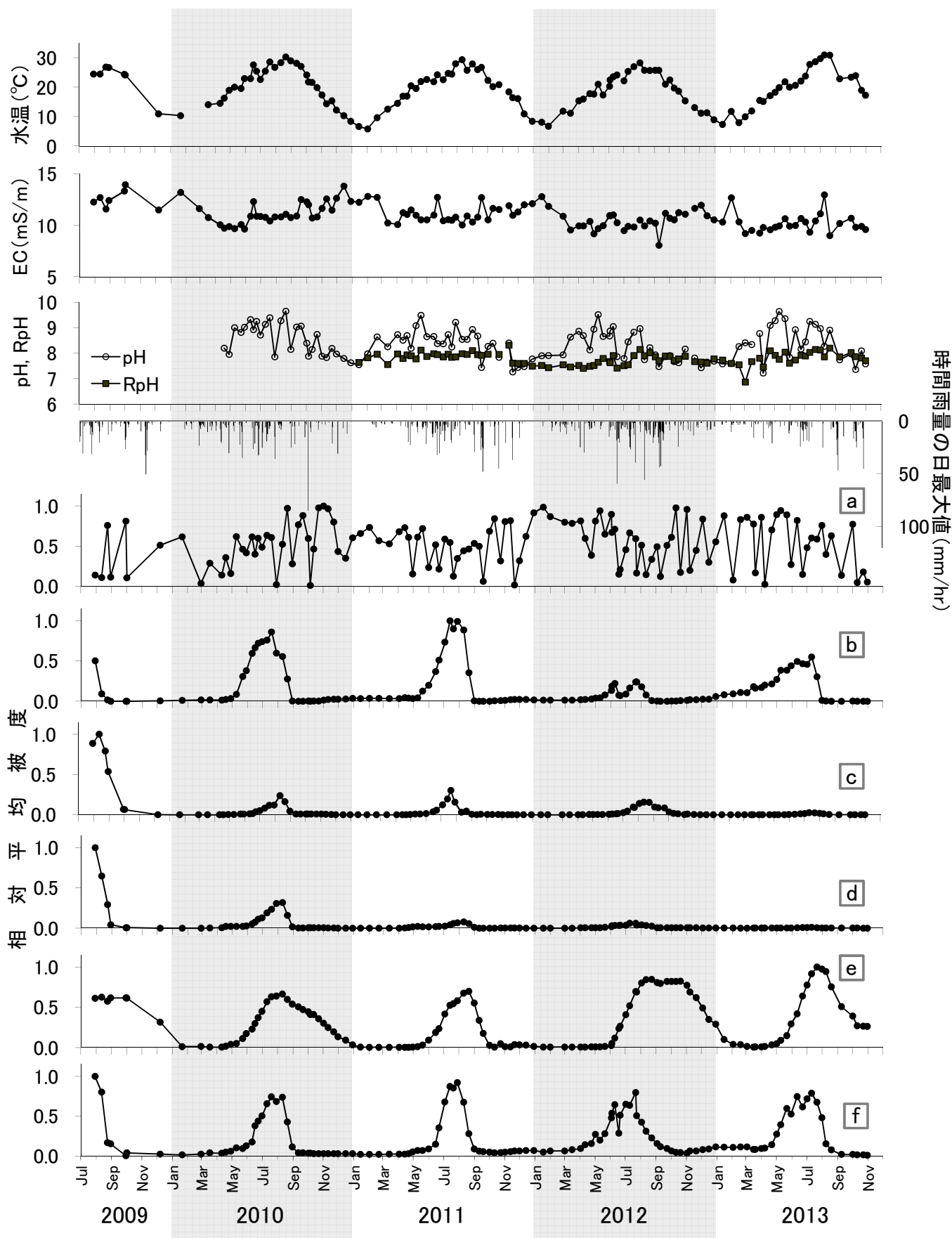


図6-2. 調査期間中の水質, 時間雨量および各種の被度の推移.

a, 糸状藻類; b, エビモ; c, クロモ; d, ホソバミズヒキモ類似種; e, セキシウモ; f, ホザキノフサモ

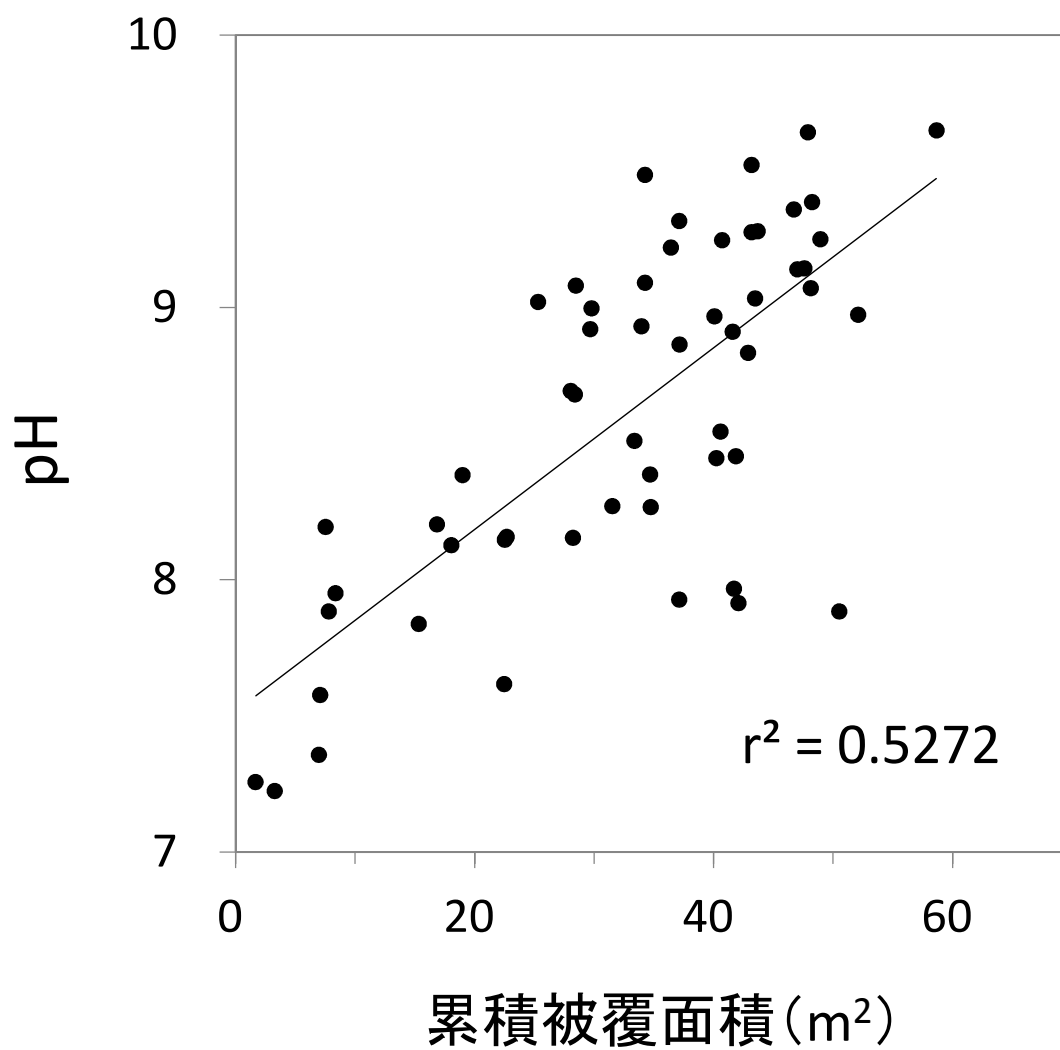


図6-3. 全種の累積被覆面積とpHとの関連性. 光合成が活発に行われると推定される全天日射量 $150 \text{ W/m}^2\text{d}$ 以上, 水温 15°C 以上, 1日の日照5 h以上の調査日のデータを使用した. $n = 55$.

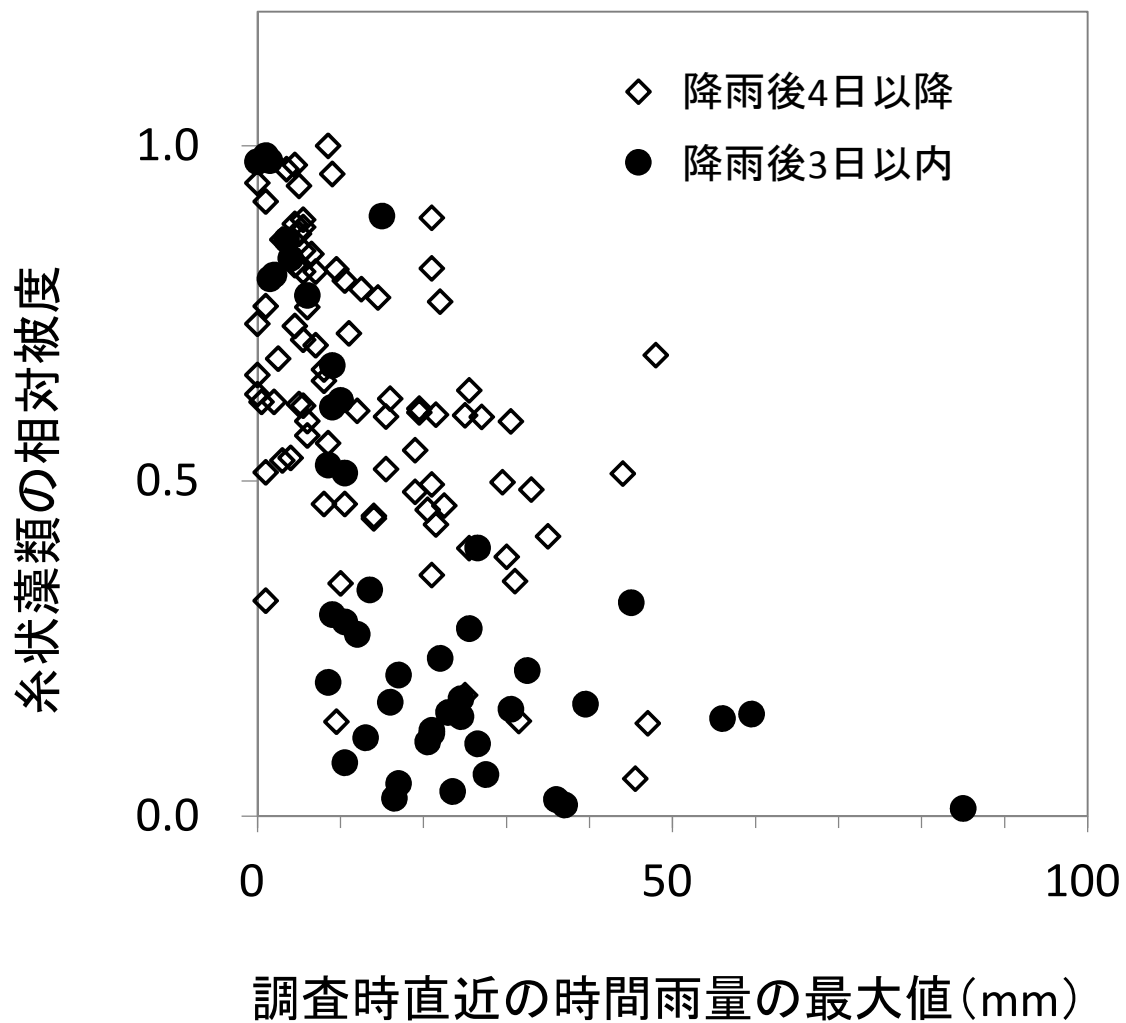


図6-4. 前回の調査後から該当調査日までの時間雨量の最大値に対する糸状藻類の相対被度. ●:最大の降雨から3日以内に調査した事例, ◇:降雨から4日以上経過して調査を行った事例. $n = 129$.

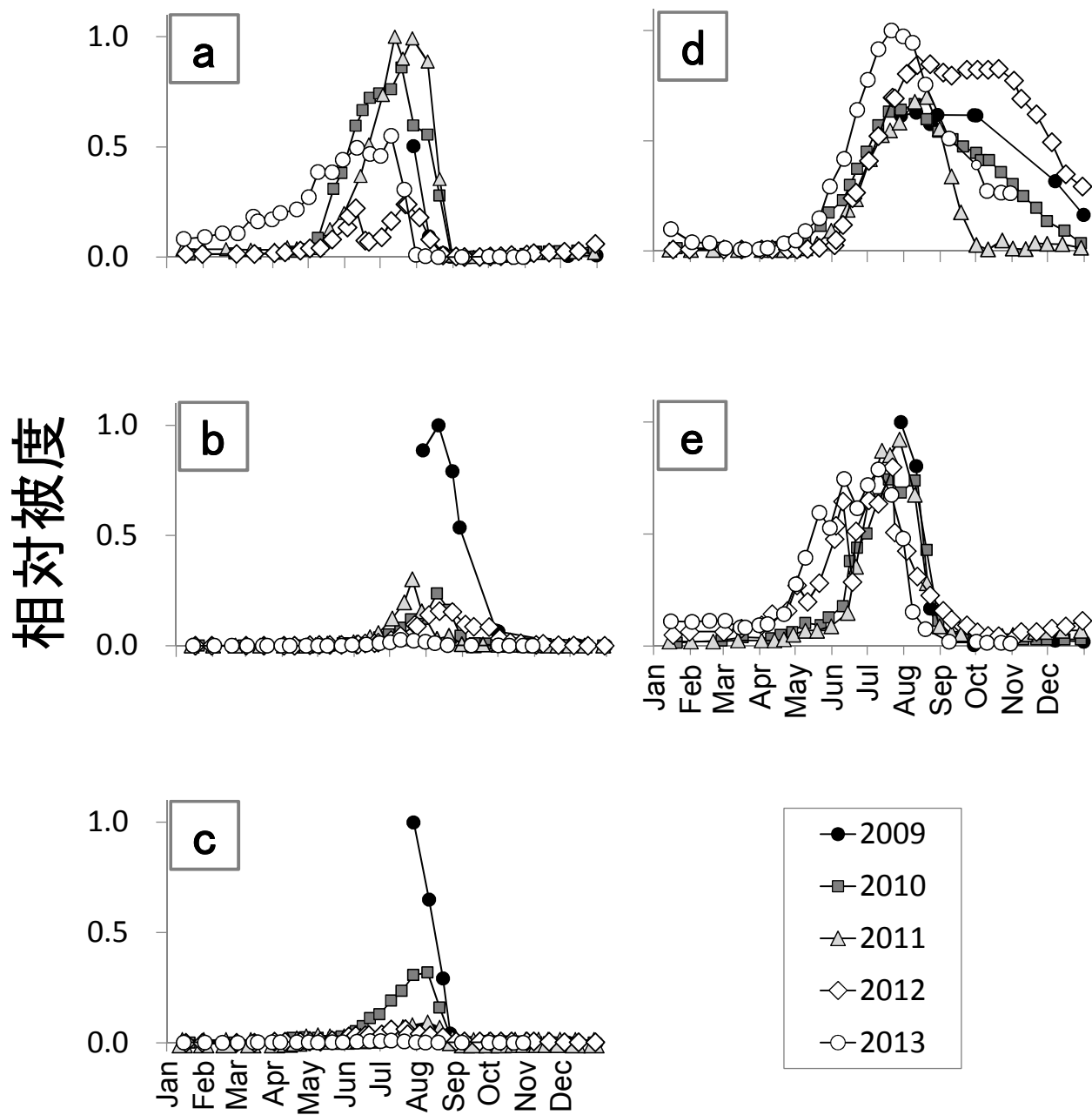


図6-5. 主要沈水植物5種の被度の季節変化. a, エビモ; b, クロモ; c, ホソバミズヒキモ類似種; d, セキショウモ; e, ホザキノフサモ.

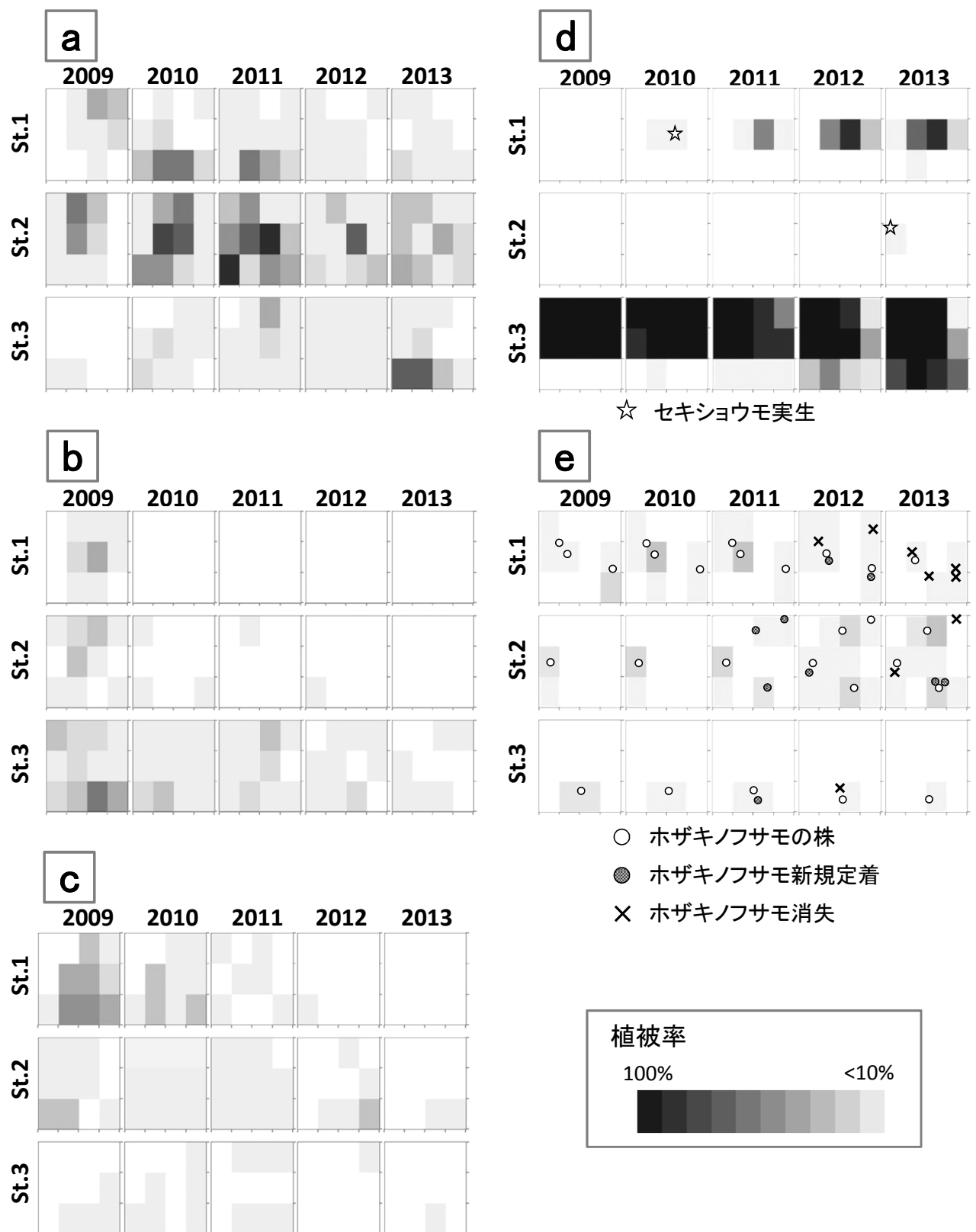


図6-6. 主要沈水植物5種の植被率の空間的な変動. a, エビモ; b, クロモ; c, ホソバミズヒキモ類似種; d, セキショウモ; e, ホザキノフサモ.

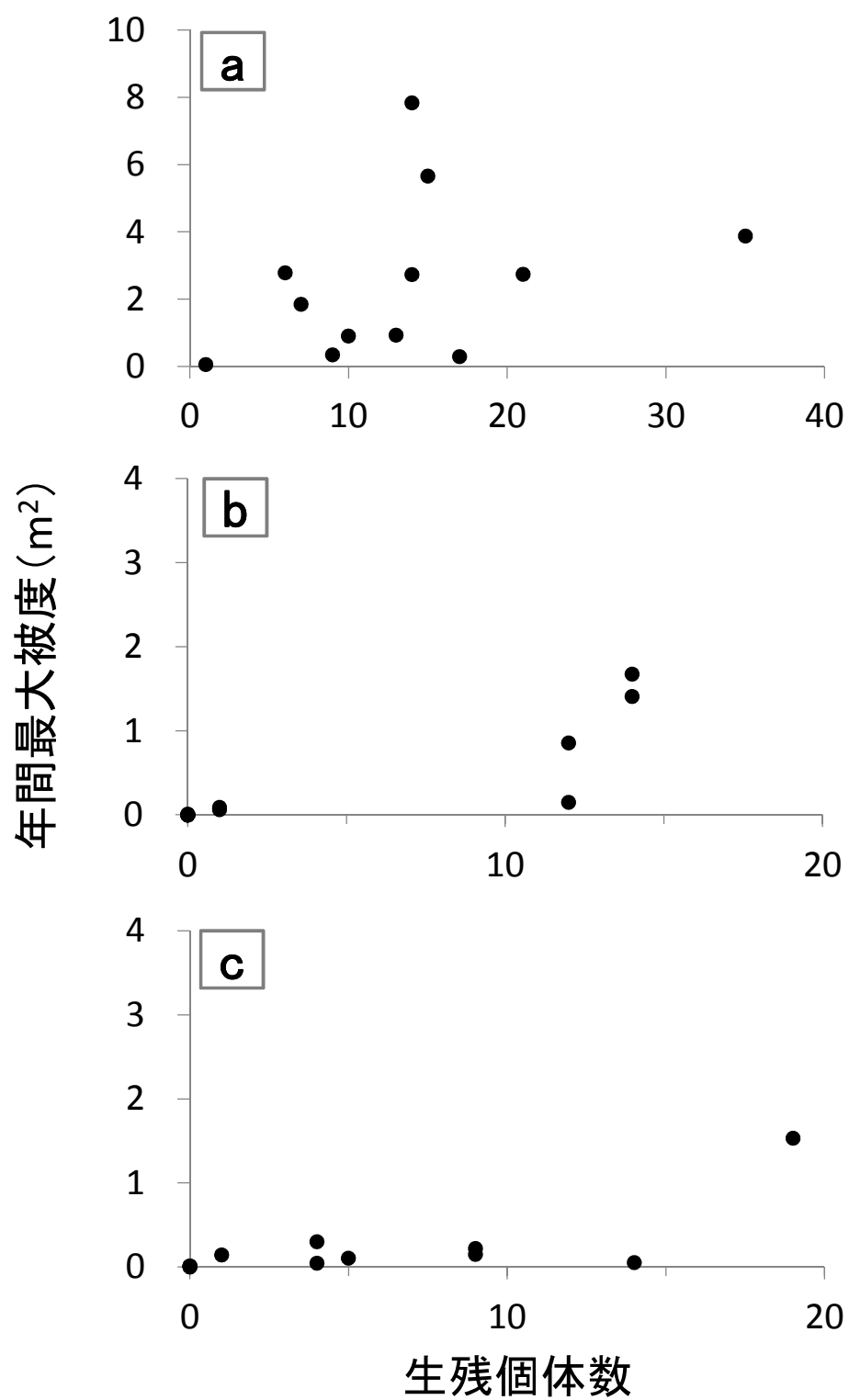


図6-7. 疑似一年草3種の7月までの生残個体数と年間最大被度. a, エビモ; b, クロモ; c, ホソバミズヒキモ類似種.

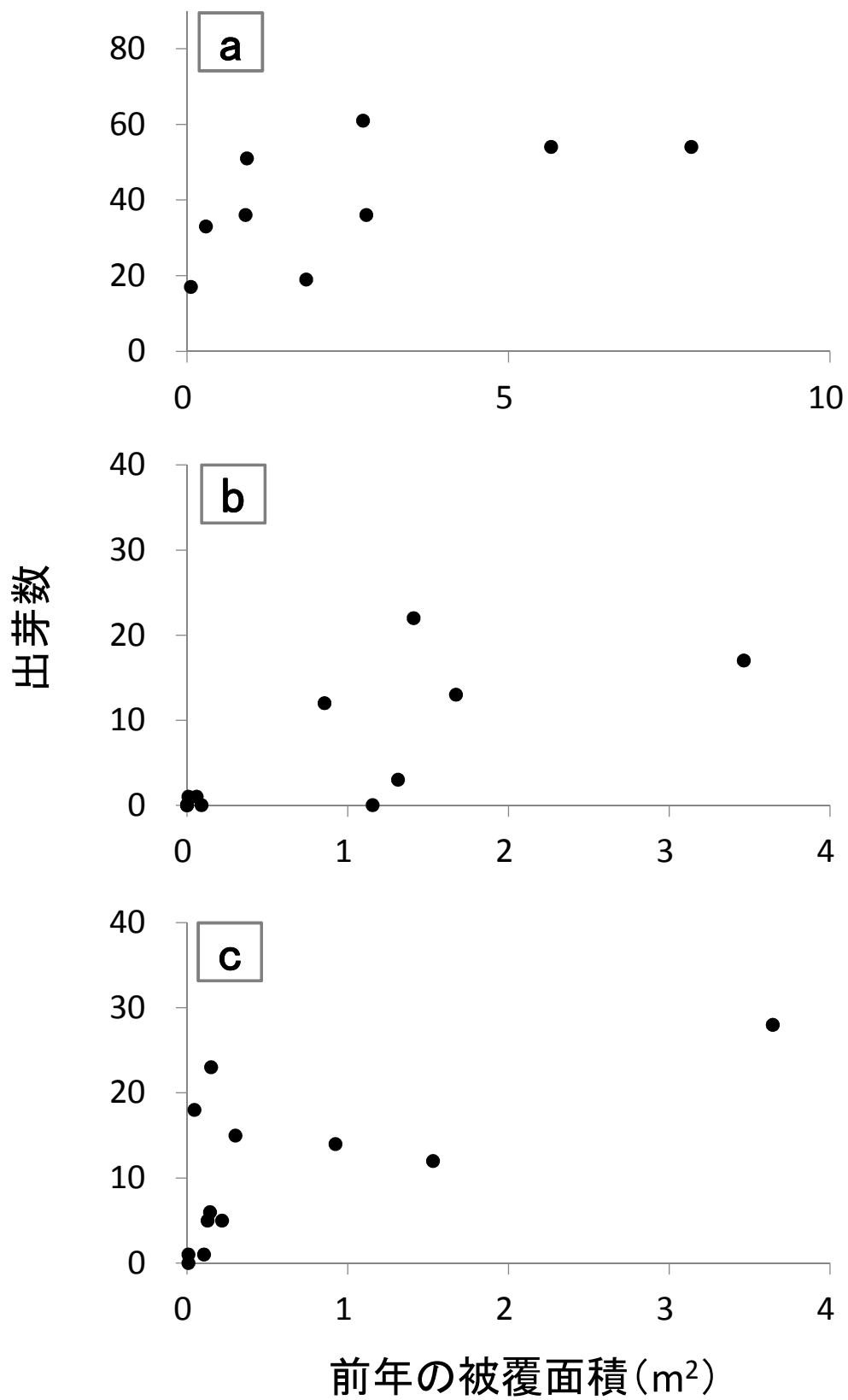


図6-8. 前年の被覆面積に対する翌年の出芽数. a, エビモ; b, クロモ; c, ホソバミズヒキモ類似種.

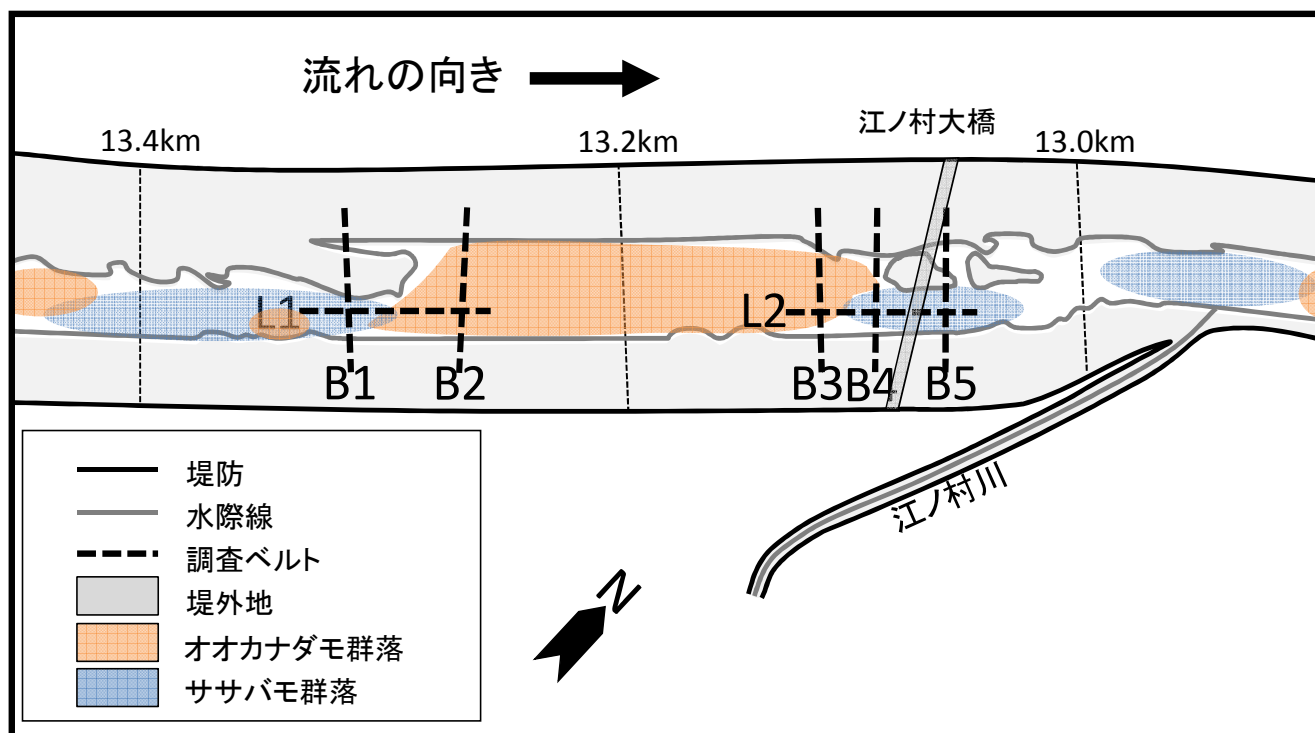
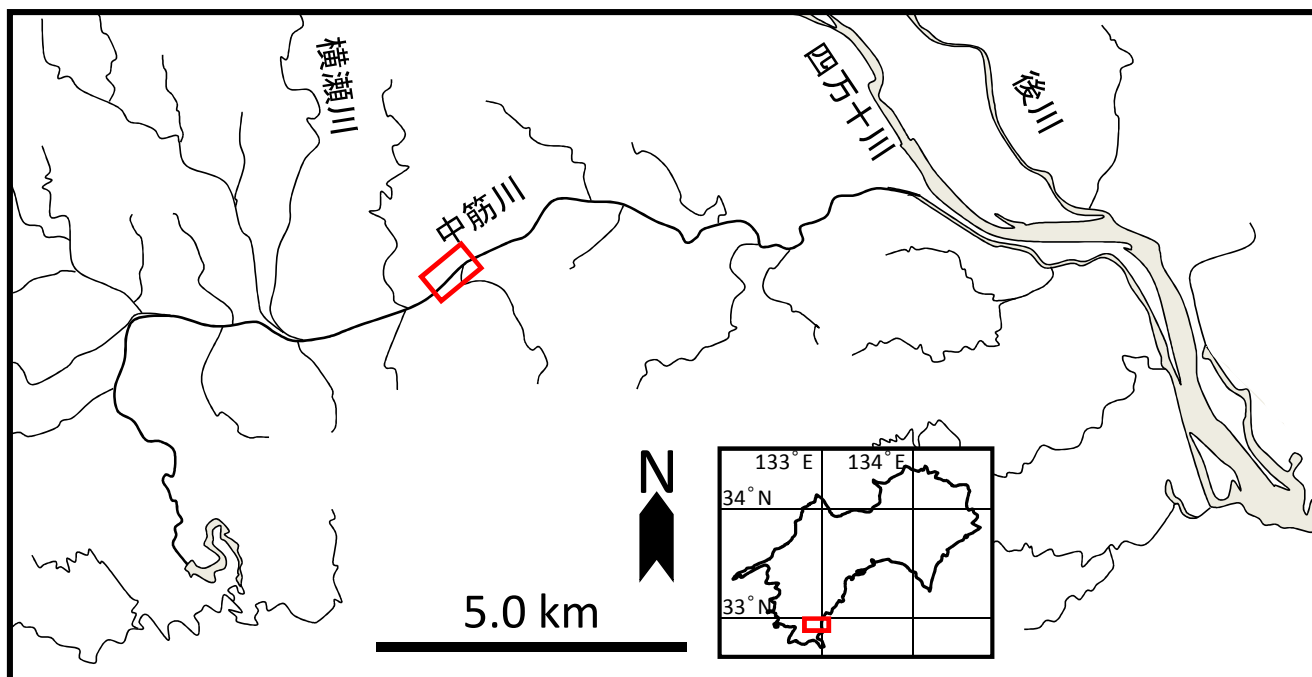


図7-1. 調査地図.

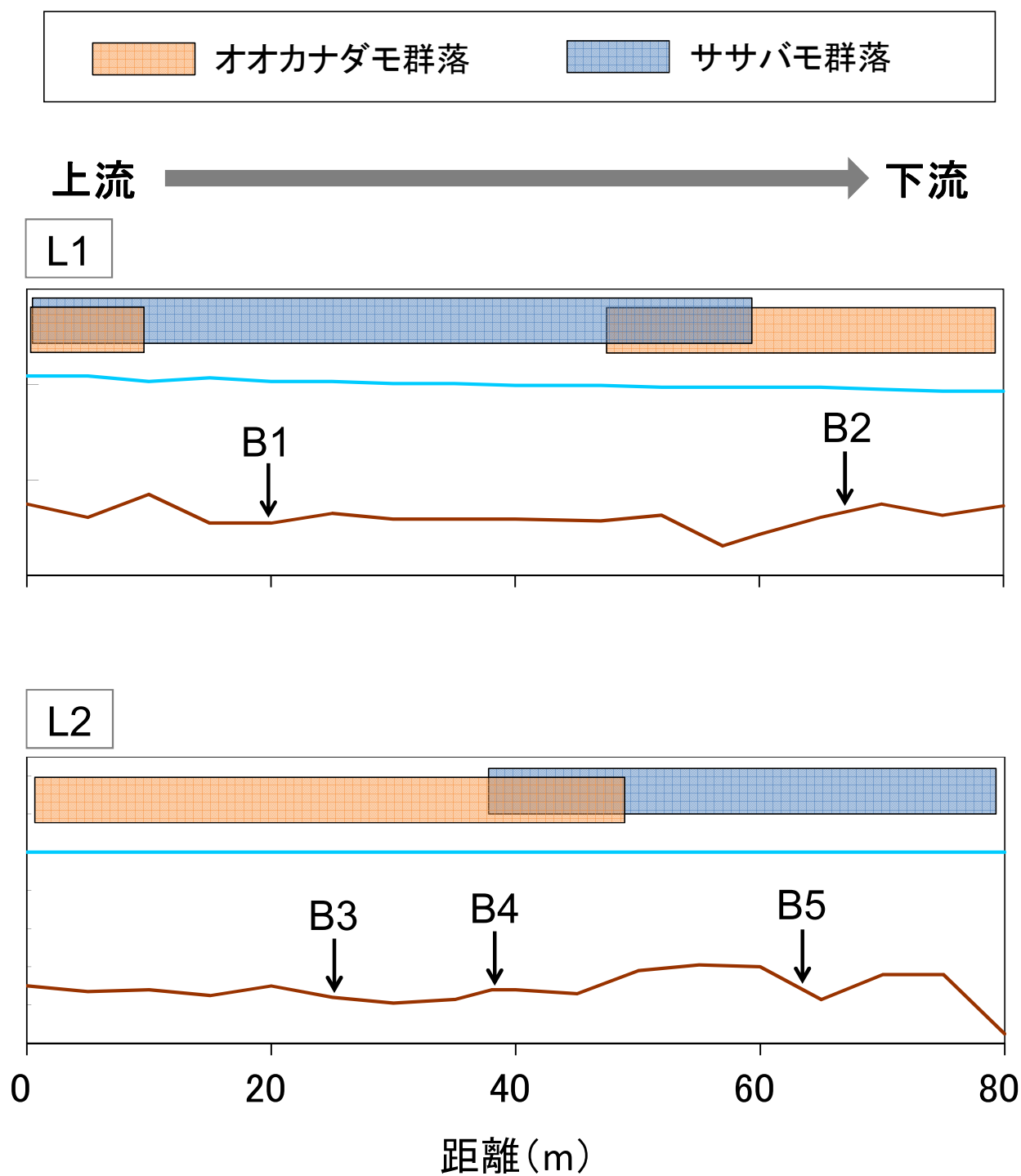


図7-2. 河川縦断面図. 矢印は横断ベルトとの交差位置を示す. また, 図中上のバーはそれぞれササバモとオオカナダモが生育する範囲を示す.

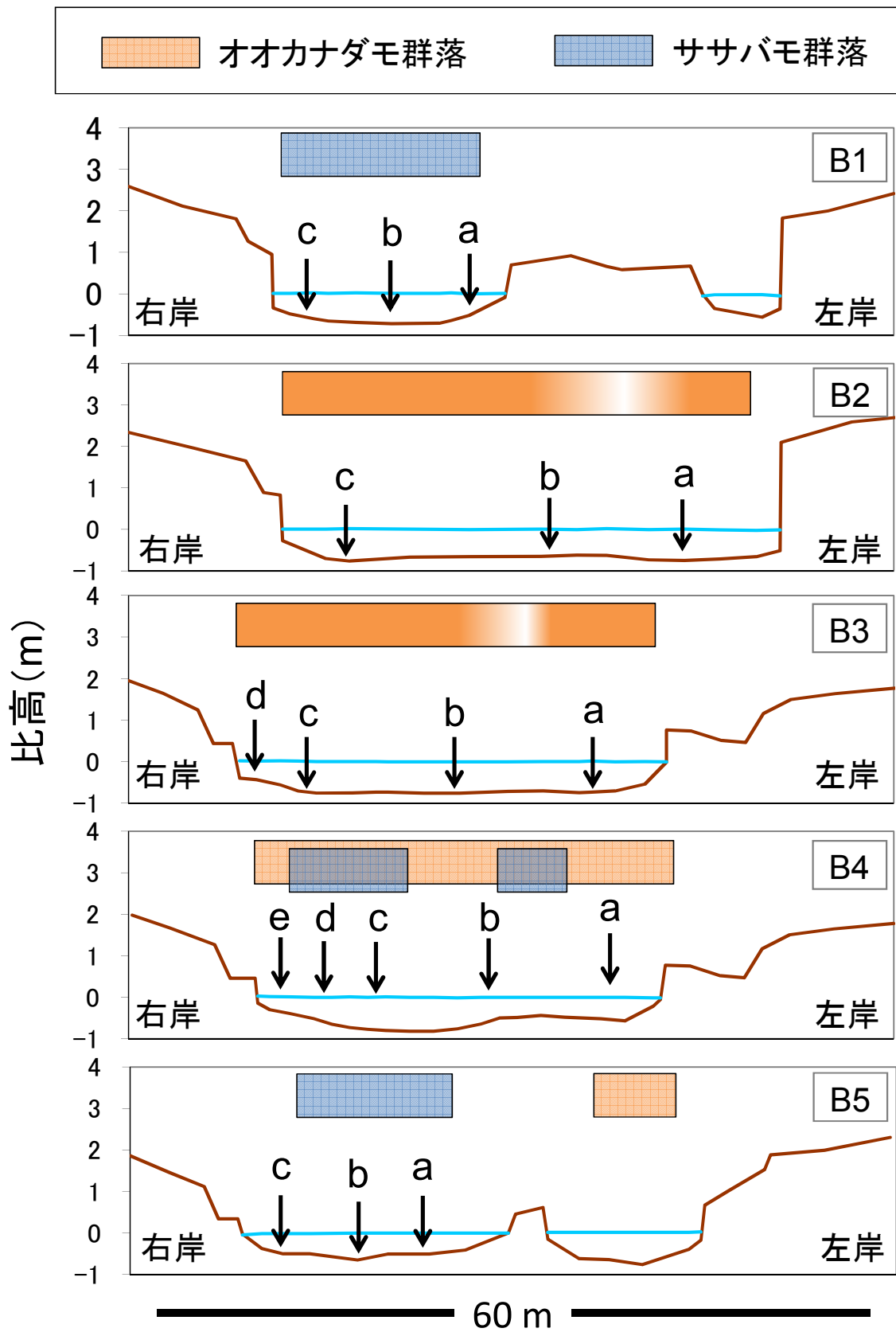


図7-3. 河川横断面図. アルファベットのついた矢印はコドラートの位置を示す. また, 図中上のバーはそれぞれササバモとオオカナダモが生育する範囲を示す.

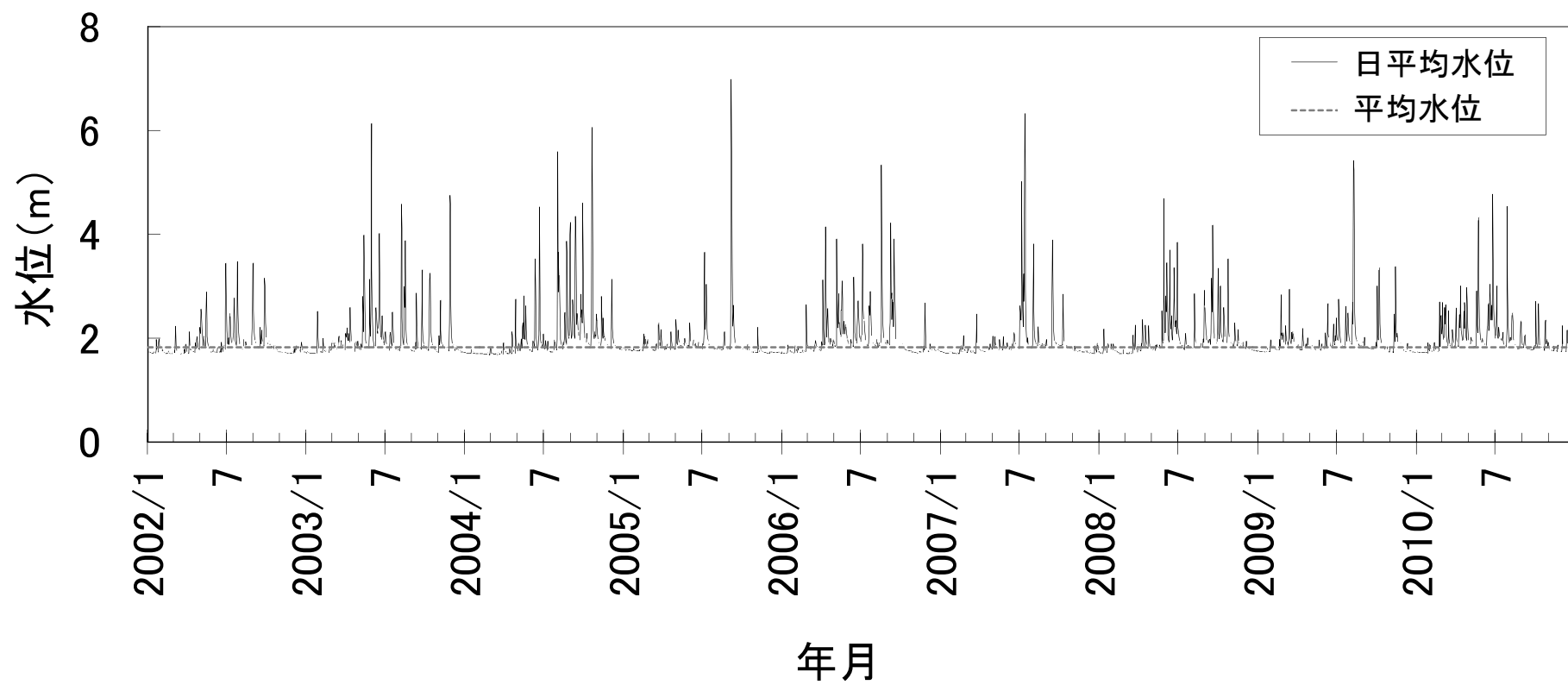


図7-4. 2002年から2010年までのハイドログラフ.

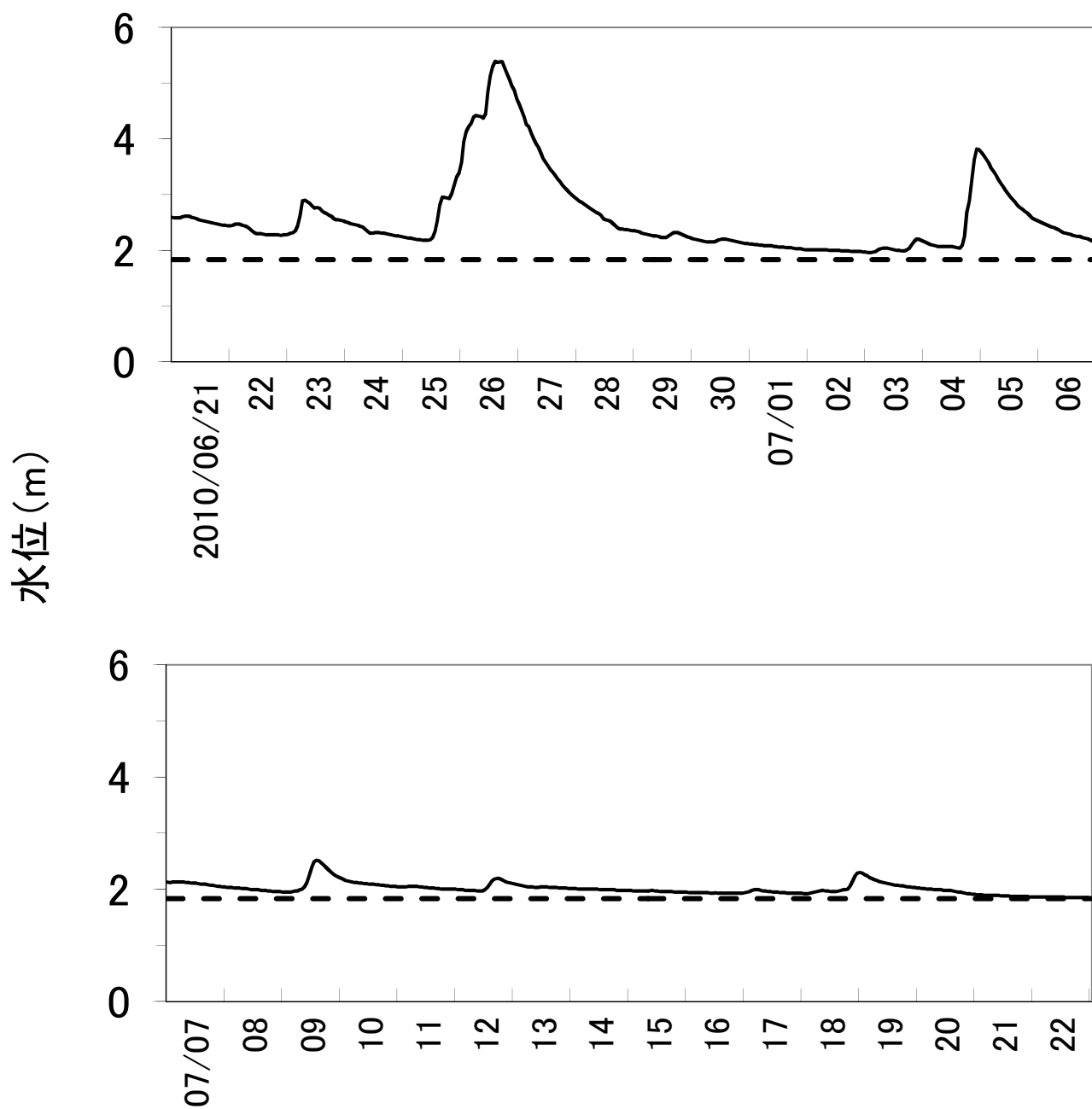


図7-5. 調査前1か月間のハイドログラフ. 実践は観測水位, 破線は平水位を表す

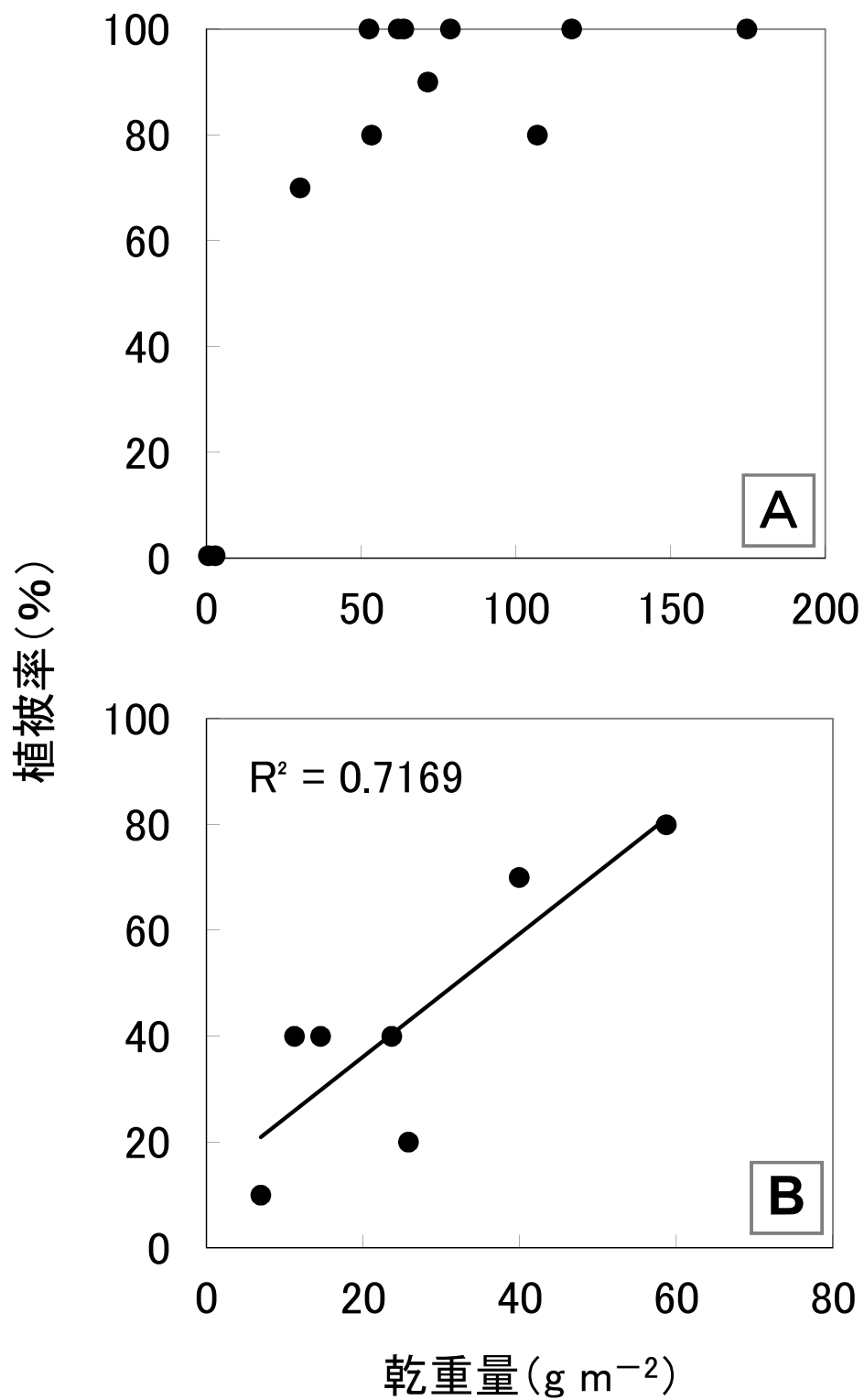


図7-6. 乾重量と植被率との相関. A, オオカナダモ; B, ササバモ.

-- group I — group II — group III group IV

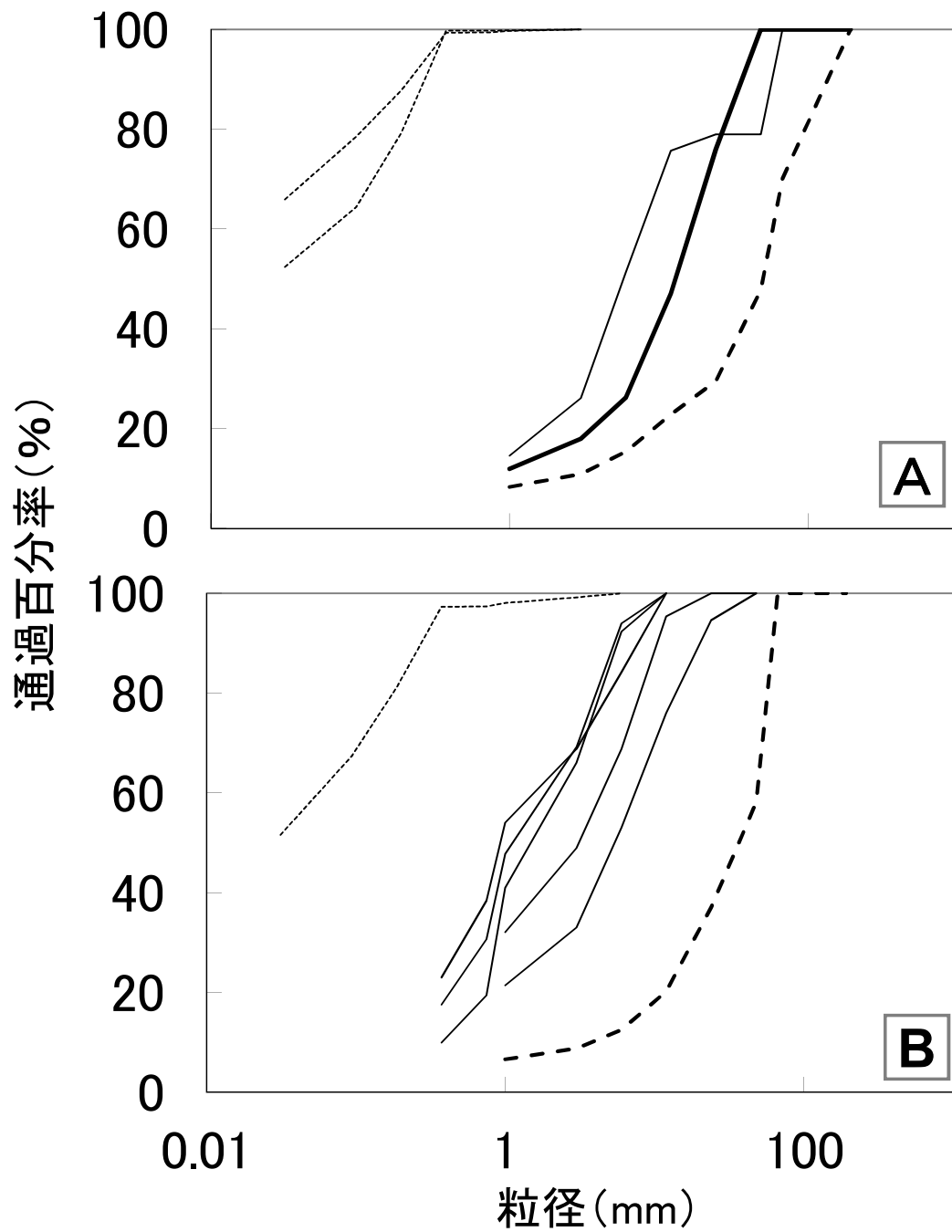


図7-8. ササバモ, オオカナダモ両群落におけるコドラートごとの粒径加積曲線. A, オオカナダモ; B, ササバモ.

	グループ名	特徴	D50平均値 (mm)	コドラート番号
	I	大礫を含む砂礫質	40.71	B3d, B4e, B5b
	II	中礫を含む砂礫質	19.00	B1a, B4d, B5a, B5c
	III	小礫～砂泥	2.78	B2a, B2b, B3b, B3c, B4a, B4b, B4c
	IV	粘土質	<0.06	B1b, B1c, B2c, B3a

図7-7. 粒径組成に基づくTWINSpanによる底質分類群.

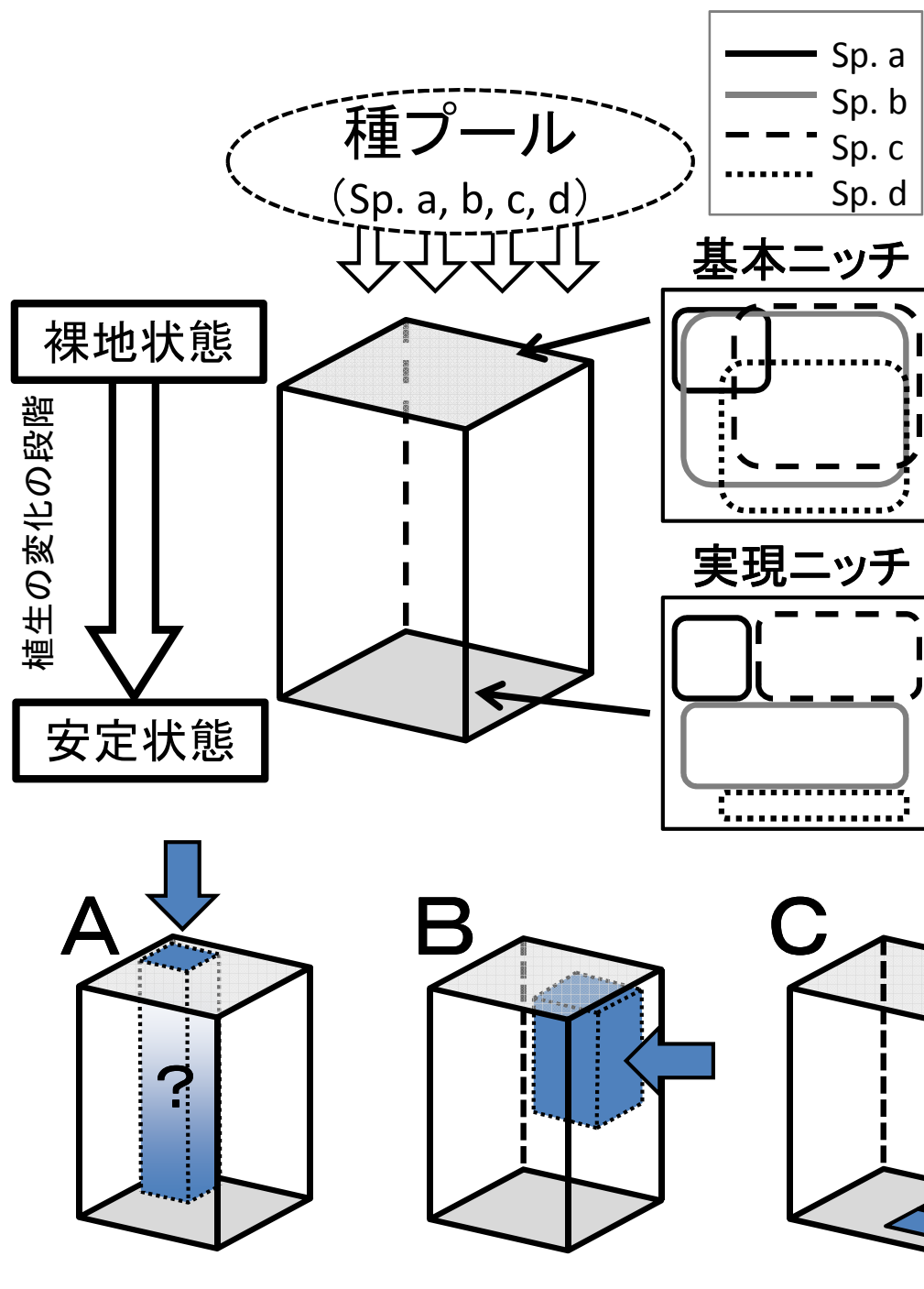


図8-1. 環境傾度および裸地から安定状態までの経時的変化を軸とした概念図

立方体の上下の面は、植物の生長に影響する複数の環境勾配からなる仮想的な立地環境を、縦軸は裸地から安定状態までの経時的な植生の変化を表す。A, B, Cの太い矢印は、調査者の視点を表す。種プールから裸地に侵入が起こる当初は、それぞれの種の基本ニッチの範囲で定着が起こるものとし、安定状態に達した時には種プールの組成に応じて実現ニッチが現れるものと仮定する。

A; 時間経過に伴う植生の変化を考慮せずに環境要因との対応関係を調査する場合、基本ニッチが特徴的な種と、それを特徴づける要因は検出されるかもしれないが、基本ニッチが大きく重複する種では環境要因との関連性の検出は難しいかもしれない。B; 安定状態に達していない群落の動態に着目した場合、植生は攪乱や加入の加速および制限など、様々な要因により異なる動態を示す可能性があり、動態の把握とそれに影響する要因の解明が重要になる。C; 安定状態に達した群落では、種プールの構成種のうち、その立地条件において最も有利な種の優占群落が成立すると考えられ、実現ニッチが検出されるであろう。

表2-1. 全コドラートで出現した沈水・抽水・浮葉・浮遊植物.

科 名	属 名	分類群名	学 名	生育形	出現 調査区数 (n=33)	出現 コドラート数 (n=263)
—	—	糸状藻類	—	S	14	71
シャジクモ科	シャジクモ	シャジクモ類	<i>Chara</i> sp.	S	5	12
ウキゴケ科	イチョウウキゴケ	イチョウウキゴケ	<i>Ricciocarpus natans</i> (L.) Corda	FF	1	4
アカウキクサ	アカウキクサ	アカウキクサ	<i>Azolla imbricata</i> (Roxb. ex Griff.) Nakai	FF	1	4
		オオアカウキクサ節	<i>Azolla</i> sp.	FF	4	23
イバラモ	イバラモ	トリゲモ類の一種	<i>Najas</i> sp.	S	1	16
トチカガミ	オオカナダモ	オオカナダモ	<i>Egeria densa</i> Planch.	S	11	60
	クロモ	クロモ	<i>Hydrilla verticillata</i> (L.f.) Royle	S	9	42
	セキショウモ	セキショウモ	<i>Vallisneria natans</i> (Lour.) H.Hara	S	11	43
ヒルムシロ	ヒルムシロ	アイノコイトモ*	<i>Potamogeton orientalis</i> Hagstr.	S	2	5
		アイノコセンニンモ	<i>P. kyushyuensis</i> Kadono et Wiegleb	S	6	27
		アイノコヒルムシロ	<i>P. malainoides</i> Miki	S-F	4	26
		エビモ	<i>P. crispus</i> L.	S	15	50
		ササバモ	<i>P. wrightii</i> Morong	S-F	8	37
		ホソバミズヒキモ**	<i>P. octandrus</i> Poir.	S	11	46
		ヤナギモ	<i>P. oxyphyllus</i> Miq.	S	2	8
ミズアオイ	ホテイアオイ	ホテイアオイ	<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms-Laub.	FF	2	5
イネ	スズメノヒエ	キシウスズメノヒエ	<i>Paspalum distichum</i> L. var. <i>distichum</i>	E	2	11
		チクゴスズメノヒエ	<i>Paspalum distichum</i> L. var. <i>indutum</i> Shinners	E	2	8
	チゴザサ	チゴザサ	<i>Isachne globosa</i> (Thunb.) Kuntze	E	1	4
	ヨシ	ツルヨシ	<i>Phragmites japonica</i> Steud.	E	1	4
	マコモ	マコモ	<i>Zizania latifolia</i> (Griseb.) Turcz. ex Stapf	E	1	4
ウキクサ	アオウキクサ	アオウキクサ属	<i>Lemna</i> spp.	FF	11	34
	ウキクサ	ウキクサ	<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid.	FF	1	4
ミクリ	ミクリ	ナガエミクリ	<i>Sparganium japonicum</i> Rothert	S-E	6	28
ガマ	ガマ	ヒメガマ	<i>Typha angustifolia</i> L.	E	1	9
カヤツリグサ	カンガレイ	サンカクイ	<i>Schoenoplectus triqueter</i> (L.) Palla	E	1	8
タデ	イヌタデ	シロバナサクラタデ	<i>Persicaria japonica</i> (Meisn.) Nakai ex Ohki	S	2	5
		ミゾソバ	<i>Persicaria thunbergii</i> (Siebold et Zucc.) H.Gross	E	2	5
		ヤナギタデ	<i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Spach	S-E	1	4
スイレン	コウホネ	コウホネ属***	<i>Nuphar</i> sp.	S-E	2	9
		ベニオグラコウホネ	<i>Nuphar shimadae</i> Hayata f. <i>shimadae</i>	S-F	5	34
ハゴロモモ	ハゴロモモ	ハゴロモモ	<i>Cabomba caroliniana</i> A.Gray	S	3	31
マツモ	マツモ	マツモ	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	FF	4	20
アリノトウグサ	フサモ	ホザキノフサモ	<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	S	18	68
セリ	セリ	セリ	<i>Oenanthe javanica</i> (Blume) DC.	S	2	7
	チドメグサ	ノチドメ	<i>Hydrocotyle maritima</i> Honda	S	1	4
ヒシ	ヒシ	ヒシ・コオニビシ****	<i>Trapa</i> spp.	FF	4	13
タヌキモ	タヌキモ	オオバナイトタヌキモ	<i>Utricularia gibba</i> L.	FF	2	17
合計						35

S: 沈水植物、F: 浮葉植物、FF: 浮遊植物、E: 抽水植物。各分類群の生育形は、コドラート内で観察された生育形のみを記した。

*開花が見られず、再検討の必要あり。

**雑種の可能性あり、本文参照。

***雑種の可能性がある複数タイプを含む。開花が見られず、同定を保留した。

****ヒシとコオニビシを一括して扱った。本文参照。

表2-2. 各調査区ごとの常在度表.

調査区名		St.24	St.23	St.25	St.8	St.7	St.6	St.29	St.30	St.31	St.33	St.13	St.12	St.32	St.17	St.16	St.22	St.21	St.19	St.18	St.1	St.2	St.3	St.4	St.14	St.11	St.5	St.10	St.20	St.27	St.26	St.28	St.9	St.15							
河川名		帯田	帯田	帯田	帯田	帯田	帯田	新川川	新川川	新川川	木ノ下川	北山川	北山川	北山川	北山川	北山川	大用川	大用川	宇治川	宇治川	水路	水路	水路	水路	水路	神田川	神田川	神田川	神田川	奥田川	奥田川	奥田川	十市川	十市川							
コードラート数		5	5	8	5	5	5	8	7	5	10	8	7	8	10	8	15	8	8	7	5	5	5	5	10	10	10	5	13	9	10	9	15	10							
調査区の被度階級		3	4	3	2	2	5	3	3	4	3	5	5	5	5	5	5	5	3	4	2	4	4	3	5	4	3	2	2	5	5	5	3	3							
水質	pH	7.16	7.41	7.53	7.34	7.35	7.65	7.68	7.43	7.87	8.43	8.81	8.64	7.96	8.06	7.50	7.57	7.63	7.30	7.25	7.93	7.84	7.85	7.86	8.34	7.47	7.20	7.09	6.80	7.04	6.89	7.44	6.75	6.72							
	電気伝導度	28.70	19.71	25.00	22.13	22.10	22.40	18.61	13.15	15.31	9.01	15.28	15.25	15.12	13.87	14.09	23.20	35.10	22.00	21.90	31.30	10.78	9.38	10.75	12.51	21.80	17.19	16.45	15.24	21.60	22.00	22.50	19.18	27.20							
種名	出現河川数																																								
沈水植物																																									
ホザキノフサモ	10	V ¹⁻⁴	V ³⁻⁴	V ¹⁻⁵		I ⁺	I ⁺	V ²⁻⁵	I ⁺	.	I ¹⁻³	I ¹	I ⁺¹	.	V ¹⁻³	V ¹⁻³	.	I ⁺	I ³	.	II ¹⁻²	.	I ¹	.	II ¹⁻³	I ⁺							
エビモ	9	III ⁺	I ⁺	.	.	I ⁺		III ⁺¹	**	I ¹	.	I ⁺	.	IV ⁺³	IV ⁺⁵	V ¹⁻⁵	III ⁺¹	V ²⁻⁵	IV ²⁻³	.	II ⁺³	.	.	.	I ⁺	.	.	.	I ⁺							
オオカナダモ	8	V ³⁻⁵	III ⁺⁴	.	.	V ⁺⁵	V ³⁻⁵	III ²⁻⁵	II ¹⁻²	I ²	.	III ⁺⁵	.	.	I ¹	.	III ⁺¹	IV ²⁻⁵	.	.	.							
ホソバミズヒキモ	8	I ⁺	.	III ⁺³	.	.	**	.	.	I ⁺¹	.	.	I ⁺	.	V ³⁻⁵	.	III ¹⁻²	.	III ¹⁻⁵	I ¹	I ²	IV ⁺¹	I ⁺							
セキショウモ	5	.	.	III ¹⁻³	I ²	I ²	I ¹⁻³	.	IV ¹⁻⁵	V ⁺⁵	III ⁺⁴	I ³	.	.	.	III ⁺¹	.	.	.	I ⁵	.	IV ¹⁻⁵							
クロモ	5	I ²	IV ¹⁻⁴	I ⁴	IV ⁺⁵	V ⁴⁻⁵	I ⁺	I ²	*	.	I ⁺¹	.	.	.	I ⁺	.							
アイノコセンニンモ	4	IV ¹⁻⁴	.	.	II ¹⁻⁴	V ¹⁻⁴	V ¹⁻⁵	I ⁺	II ²⁻⁵	III ¹⁻⁵	.	I ²	.	.	.	II ⁺³	I ³⁻⁴							
ササバモ	4	II ¹⁻⁴	V ¹⁻⁵	V ⁴⁻⁵	II ²⁻⁵	III ¹⁻⁵	II ⁺³	I ³⁻⁴								
ナガエミクリ*	3	.	.	.	V ²	V ²⁻⁴	I ²⁻⁴	IV ⁺⁴	.	II ¹⁻²	III ⁺²	.	.	.							
ヤナギモ	3	**	III ¹⁻³	.	.	I ²							
アイノコヒルムシロ	2	V ²⁻⁵	V ³⁻⁵	II ¹⁻⁴	III ⁺⁵							
ハゴロモモ	2	IV ⁺³	V ⁺⁵							
アイノコイトモ	1	I ¹	.	I ³						
トリゲモ類の一種	1	V ⁺³	.	.							
浮葉植物																																									
ベニオグラコウホネ	2	III ¹⁻⁵	.	II ⁴⁻⁵	V ³⁻⁵	V ¹⁻⁵	II ²⁻³	.	.	.						
コウホネ属の一種	2	II ³⁻⁴	.	.	.	I ²⁻³	.	.						
陸生植物(沈水状態)																																									
シロバナサクラタデ	1	.	.	I ⁺						
セリ	1	.	.	.	I ⁺						
ノチドメ	1						
ヤナギタデ	1	I ⁺						
浮葉・浮遊植物																																									
アオウキクサ属	7	.	I ⁺	I ⁺	I ⁺	.	.	III ⁺	IV ⁺	IV ⁺	.	II ⁺	.	.	I ⁺	.	I ⁺	III ⁺	.	I ⁺							
ヒシ・コオニビシ	2	I ¹	.	III ¹⁻⁵	I ⁺¹	I ⁺¹							
マツモ	2	I ⁺⁵	II ¹⁻²	III ¹⁻⁴	II ¹⁻⁵								
オオアカウキクサ節	2	III ⁺	II ⁺	I ⁺¹	III ⁺								
ホテイアオイ	2	I ²	I ³							
オオバナイトタヌキモ	1	III ⁺	III ⁺							
アカウキクサ	1	I ⁺	.						
イチョウウキゴケ	1	.	I ⁺						
ウキクサ	1	I ⁺							
抽水植物																																									
サンカクイ	1	V ⁺¹						
チゴザサ	2	.	I ⁺						
ツルヨシ	1	I ⁺						
ヒメガマ	1	IV ⁺²						
マコモ	1	I ¹	.	.	.						
チクゴスズメノヒエ	1	I ⁺	II ⁺							
ミゾソバ	1	I ⁺	I ¹							
キシウスズメノヒエ	1	I ⁺	.	IV ⁺¹						
藻類																																									
シャジクモ類	3	I ⁺	II ⁺²	I ⁺	.	.	.	I ⁺	III ⁺							
糸状藻類	8	.	V ⁺¹	I ⁺	I ⁺	I ⁺	II ⁺	III ⁺	III ¹	IV ⁺²	II ⁺¹	.	I ⁺	V ⁺¹	.	.	I ¹	V ⁺¹	V ¹⁻²							

調査区の配列は、河川ごとに左より上流から下流へと配置した。

*ナガエミクリは抽水植物であるが、調査区ではいずれも沈水状態であったため沈水植物として扱う。

****切れ藻のみを確認した地点を示す**

表2-3. 各調査区間のCole's Indexによる出現種の種間関係.

No.	種名	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	ホザキノフサモ	0.03±0.15	0.08±0.13	0.04±0.12	-0.17±0.22	-0.08±0.22	-0.04±0.24	0.05±0.09	-0.02±0.34	0.05±0.07	0.02±0.07
2	エビモ		0.18±0.14	0.21±0.14	-0.03±0.25	0.16±0.13	0.1±0.12	-0.07±0.32	-0.22±0.38 *	0.16±0.08	-0.1±0.42
3	ホソバミズヒキモ			0.03±0.16	0.08±0.15	0.19±0.15	0.23±0.14	0.19±0.12	-0.03±0.46	0.06±0.1	-0.09±0.51
4	オオカナダモ				0.13±0.16	0±0.16	-0.08±0.35	-0.32±0.41 *	-0.12±0.49	0.29±0.11 *	0.02±0.1
5	セキショウモ					0.05±0.17	0.22±0.16	-0.2±0.44	0±0.12	0±0.12	-0.18±0.58
6	アオウキクサ属の一種						0.22±0.16	0.04±0.14	-0.11±0.52	0.11±0.12	0.14±0.1
7	クロモ							0.21±0.15	-0.1±0.56	-0.1±0.56	0.06±0.11
8	ササバモ								-0.07±0.65	-0.07±0.65	0.12±0.13
9	ナガエミクリ									-0.22±0.78	0.41±0.16 *
10	アイノコセンニンモ										-0.18±0.87
11	ベニオグラコウホネ										

正の値は同一調査区に出現する傾向があることを、負の値は同一調査区に出現しない傾向があることを示す。

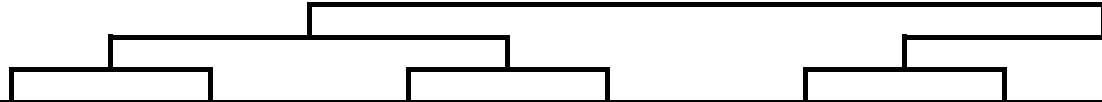
*:P<0.05

表2-4. コドラートにおけるCole's Indexによる出現種の種間関係.

No.	種名	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	ホザキノフサモ	-0.02±0.2	0.08±0.05	-0.03±0.24	-0.07±0.25	-0.08±0.26	-0.11±0.28 *	-0.10±0.29 *	-0.12±0.29 *	0.05±0.04	-0.05±0.33	0.04±0.03	-0.08±0.35 *	-0.08±0.38 *	0.01±0.03	-0.02±0.45	0.03±0.02	-0.02±0.54
2	オオカナダモ		-0.03±0.25	0.08±0.05	-0.01±0.28	-0.05±0.28	-0.15±0.30 **	-0.07±0.32	0.03±0.04	-0.12±0.34 *	-0.11±0.36 *	0.19±0.04 **	0.04±0.04	-0.04±0.41	-0.03±0.45	-0.06±0.49	-0.05±0.51	0.07±0.02 *
3	エビモ			0.16±0.06 *	0.00±0.31	-0.02±0.32	-0.10±0.34	-0.11±0.36 *	0.08±0.05	-0.07±0.38	-0.11±0.41 *	-0.03±0.42	-0.07±0.43	-0.04±0.46	-0.07±0.50	-0.06±0.56	-0.05±0.58	-0.04±0.66
4	ホソバミズヒキモ				-0.01±0.33	0.10±0.06	0.07±0.05	-0.08±0.38	0.00±0.01	0.09±0.05	-0.11±0.43 *	-0.07±0.44	0.01±0.04	-0.01±0.49	0.10±0.04 *	0.07±0.03	0.22±0.03 **	0.01±0.03
5	セキショウモ					0.32±0.06 **	-0.15±0.38 *	-0.13±0.40 *	0.06±0.05	-0.12±0.42	0.06±0.05	-0.05±0.46	0.04±0.05	0.11±0.04 *	-0.02±0.55	-0.06±0.61	-0.05±0.64	-0.04±0.73
6	クロモ						-0.06±0.38	-0.10±0.40	0.27±0.05 **	0.00±0.43	-0.11±0.46	-0.07±0.47	0.04±0.05	0.25±0.04 **	0.10±0.04 *	0.00±0.62	0.03±0.03	-0.01±0.74
7	ササバモ							-0.07±0.44	-0.03±0.44	0.05±0.06	-0.11±0.49	-0.10±0.51	-0.03±0.52	0.01±0.05	-0.04±0.61	0.07±0.04	0.10±0.04 *	0.02±0.03
8	ベニオグラコウホネ								-0.02±0.46	-0.08±0.49	0.29±0.05 **	-0.10±0.53	-0.10±0.54	-0.08±0.59	-0.07±0.64	-0.06±0.71	-0.05±0.74	0.03±0.03
9	アオウキクサ属									-0.08±0.49	-0.11±0.52	-0.03±0.53	-0.06±0.54	0.30±0.05 **	0.03±0.04	-0.02±0.71	-0.05±0.74	0.09±0.03 *
10	ハゴロモモ										-0.11±0.55	-0.06±0.56	-0.1±0.58	0.23±0.05 **	0.35±0.05 **	0.40±0.04 **	0.29±0.04 **	0.07±0.04
11	ナガエミクリ											-0.10±0.60	-0.1±0.61	-0.08±0.66	-0.07±0.72	-0.06±0.8	-0.05±0.83	-0.04±0.96
12	アイノコセンニンモ													-0.08±0.68	-0.02±0.74	-0.01±0.82	-0.05±0.85	-0.04±0.98
13	アイノコヒルムシロ													-0.08±0.69	-0.07±0.76	-0.06±0.84	-0.05±0.87	-0.04±1.00
14	オオアカウキクサ節														0.25±0.06 **	0.26±0.05 **	0.11±0.05	0.06±0.04
15	マツモ															0.50±0.06 **	0.38±0.05 **	0.02±0.05
16	オオバナイトタヌキモ																0.47±0.06 **	0.03±0.05
17	トリゲモ類の一種																	0.12±0.05
18	ヒシ・コオニビシ																	

正の値は同一コドラートに出現する傾向があることを、負の値は同一コドラートに出現しない傾向があることを示す。
*P<0.05、**P<0.01

表2-5. 底質の粒径に基づいたTWINSpanによる各コドラートの区分のグルーピング、各コドラート群の粒径および河川ごとの各コドラート群が占める割合(%)。

										
			A	B	C	D	E	F	G	H
コドラート数	n=227		87	16	39	15	17	12	24	17
D50(mm)	平均値±SD(mm)		1.48 ±0.14	0.81 ±0.19	0.42 ±0.08	0.43 ±0.14	0.14 ±0.05	0.29 ±0.05	0.09 ±0.05	0.02 ±0.01
	最小/最大		0.49 / 1.21	0.55 / 1.13	0.26 / 0.62	0.20 / 0.62	0.02 / 0.24	0.22 / 0.36	0.03 / 0.26	0.02 / 0.06
河川名	地点数	サンプル数								
朝倉水路	2	10			40.0	60.0				
泉川**	7	7	57.1			42.9				
宇治川	2	15	66.6	33.3						
奥田川	3	28	21.4	46.4	7.1			14.3	3.6	7.1
帯田	6	32	9.4	6.3	12.5		9.4	12.5	6.3	43.8
北山川	15	43	39.5		2.3	30.2	4.7	4.7	2.3	16.3
木ノ下川	7	7	71.4			14.3			14.3	
神田川	4	36	100.0							
新川川	9	9	55.6			33.3			11.1	
大用川	3	23				17.4	21.7	39.1		21.7
十市川	2	25	100.0							
南国水路	1	10	10.0		30.0	50.0	10.0			
春野水路	16	24		4.2	4.2	20.8	8.9	29.2	16.7	16.7
その他*			1	1	1	3		3		

*各群の値は地点数で示す。

**山ノ内(2009)のデータに基づく。

表2-6. DCAスコアと環境要因との回帰係数(上段)および相関係数(下段).

	水深	流速	電気伝導度	pH	D50
Axis1	-5.2468	142.59	-32.657	-275.91	15.656
	0.0121	0.8677***	0.3416***	0.4067***	0.0167
Axis2	-10.404	27.846	-9.6983	201.33	105.29
	0.0586	0.0408	0.0371	0.267*	0.9289***
Axis3	26.452	-32.344	-14.828	96.028	3.3491
	0.6517***	0.0948	0.1495	0.1046	0.0016

***<0.001, *<0.01

表3-1. 神田川に分布する沈水, 浮遊, 浮葉植物. 生育の進行とともに抽水型へ移行する種を含む.

科 名	属 名	種 名	学 名
トチカガミ	セキショウモ	セキショウモ	<i>Vallisneria natans</i> (Lour.) H.Hara
	クロモ	クロモ	<i>Hydrilla verticillata</i> (L.f.) Royle
	オオカナダモ	オオカナダモ	<i>Egeria densa</i> Planch.
ヒルムシロ	ヒルムシロ	エビモ	<i>Potamogeton crispus</i> L.
		ホソバミズヒキモ*	<i>P. octandrus</i> Poir.
		ヤナギモ	<i>P. oxyphyllus</i> Miq.
		ササバモ	<i>P. wrightii</i> Morong
ウキクサ	アオウキクサ	アオウキクサ	<i>Lemna aoukikusa</i> Beppu et Murata
		ナンゴクアオウキクサ	<i>L. aequinoctialis</i> Welw.
	ウキクサ	ウキクサ	<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleid.
ミクリ	ミクリ	ナガエミクリ	<i>Sparganium japonicum</i> Rothert
スイレン	コウホネ	ベニオグラコウホネ	<i>Nuphar oguraensis</i> Miki var. <i>akiensis</i> Shimoda
		コウホネ属の一種**	<i>Nuphar</i> sp.
ハゴロモモ	ハゴロモモ	ハゴロモモ	<i>Cabomba caroliniana</i> A.Gray
タデ	イヌタデ	ヤナギタデ	<i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Spach
アリノトウグサ	フサモ	ホザキノフサモ	<i>Myriophyllum spicatum</i> L.
ゴマノハグサ	クワガタソウ	カワヂシャ	<i>Veronica undulata</i> Wall.

*典型的なものと異なり, 浮葉が不完全で沈水葉に3脈があるが, ここではホソバミズヒキモとする.

**開花が見られないため同定不可能. 本文参照.

表3-2. 各パッチの大きさ, 生育状況, 形態形質.

パッチ名	パッチサイズ (m ²)	生育状態			
		沈水葉	浮葉	抽水葉	開花
a	56.0	あり	少数あり	渇水期に少数	あり
b	3.0	あり	なし	無し	無し
c	30.0	あり	希に少数	無し	無し
d	67.5	あり	少数あり	無し	あり
e	7.5	あり	希に少数	無し	あり

表3-3. 各調査地点における水質.

	St.	採水時間	気温 (°C)	水温 (°C)	EC (mS/m)	pH	H ⁺ 濃度 (μM)	RpH	H ⁺ 濃度 (μM)
夏期日中	1	13:57	33.2	32.7	19.95	7.82	0.0151	8.19	0.0065
	2	14:05	32.1	32.7	22.60	7.61	0.0245	8.30	0.0050
	3	14:12	32.7	32.2	22.80	7.67	0.0214	8.30	0.0050
	4	14:17	32.7	28.6	18.69	7.31	0.0490	8.21	0.0062
	5	14:26	32.2	27.8	18.49	7.37	0.0427	8.22	0.0060
	6	14:34	33.1	27.3	17.56	7.32	0.0479	8.22	0.0060
	7	14:40	32.9	27.5	17.53	7.32	0.0479	8.17	0.0068
	8	14:49	32.9	27.1	17.36	7.25	0.0562	8.21	0.0062
	9	14:56	32.3	26.9	17.39	7.16	0.0692	8.21	0.0062
	10	15:04	32.9	27.3	17.05	7.31	0.0490	8.12	0.0076
	11	15:11	32.8	27.6	16.62	7.34	0.0457	8.12	0.0076
	12	15:19	32.8	27.4	16.53	7.27	0.0537	8.13	0.0074
	13	15:25	32.2	26.8	16.62	7.26	0.0550	8.15	0.0071
	14	15:32	32.2	26.4	16.55	7.24	0.0575	8.14	0.0072
	15	15:37	32.2	26.1	16.39	7.29	0.0513	8.15	0.0071
夏期早朝	1	5:21	25.3	24.8	21.20	7.15	0.0708	8.30	0.0050
	2	5:28	25.3	24.8	23.60	7.04	0.0912	8.30	0.0050
	3	5:36	25.3	25.0	23.60	7.08	0.0832	8.26	0.0055
	4	5:42	25.3	22.5	17.70	6.84	0.1445	8.23	0.0059
	5	5:50	25.4	22.6	18.23	6.86	0.1380	8.24	0.0058
	6	5:56	25.4	22.0	17.40	6.87	0.1349	8.24	0.0058
	7	6:02	25.3	21.8	17.53	6.86	0.1380	8.24	0.0058
	8	6:07	25.3	21.8	17.22	6.88	0.1318	8.25	0.0056
	9	6:13	25.3	21.5	17.14	6.85	0.1413	8.25	0.0056
	10	6:21	25.3	22.2	16.70	6.87	0.1349	8.24	0.0058
	11	6:29	25.3	22.3	16.31	6.83	0.1479	8.22	0.0060
	12	6:35	25.3	22.1	15.84	6.78	0.1660	8.23	0.0059
	13	6:41	25.4	22.3	16.81	6.66	0.2188	8.23	0.0059
	14	6:47	25.4	22.9	16.95	6.69	0.2042	8.23	0.0059
	15	6:52	25.4	23.0	16.75	6.85	0.1413	8.23	0.0059
冬季日中	1	13:34	18.9	16.0	22.81	7.39	0.0407	8.11	0.0078
	2	13:41	18.3	15.3	22.67	7.28	0.0531	8.17	0.0068
	3	14:45	18.3	15.0	23.21	7.33	0.0468	8.16	0.0069
	4	13:52	18.2	16.9	16.94	6.83	0.1479	8.00	0.0100
	5	13:59	18.2	15.2	18.69	7.06	0.0871	8.10	0.0079
	6	14:05	18.0	16.2	17.58	7.00	0.1000	8.05	0.0089
	7	14:11	18.1	16.3	17.98	7.11	0.0776	8.04	0.0091
	8	14:18	18.1	16.0	17.42	7.06	0.0871	8.08	0.0083
	9	14:24	17.7	16.0	17.48	7.06	0.0871	8.06	0.0087
	10	14:32	17.7	16.1	17.53	7.04	0.0912	8.03	0.0093
	11	14:39	17.7	16.1	16.45	6.99	0.1023	8.05	0.0089
	12	14:45	18.0	16.2	16.40	7.00	0.1000	8.04	0.0091
	13	14:54	18.0	15.6	16.71	6.93	0.1175	8.00	0.0100
	14	15:02	18.0	15.2	16.52	6.95	0.1122	8.06	0.0087
	15	15:08	18.0	14.8	17.01	7.03	0.0933	8.06	0.0087
冬季早朝	1	5:08	6.7	11.2	20.63	7.21	0.0617	8.03	0.0093
	2	5:15	6.8	10.8	24.13	7.14	0.0724	8.07	0.0085
	3	5:23	6.7	10.7	23.16	7.13	0.0741	8.04	0.0091
	4	5:30	6.4	12.7	18.40	6.86	0.1380	7.98	0.0105
	5	5:35	6.4	12.9	17.64	6.91	0.1230	8.01	0.0098
	6	5:48	5.6	12.9	17.52	6.87	0.1349	7.98	0.0105
	7	5:56	6.3	12.9	17.26	6.90	0.1259	7.99	0.0102
	8	6:04	6.0	12.7	16.73	6.86	0.1380	8.00	0.0100
	9	6:11	6.0	13.0	16.86	6.85	0.1413	7.91	0.0123
	10	6:19	6.0	12.6	16.53	6.83	0.1479	7.99	0.0102
	11	6:27	6.2	14.0	15.59	6.77	0.1698	7.98	0.0105
	12	6:33	5.7	13.4	16.20	6.79	0.1622	7.92	0.0120
	13	6:40	5.8	13.6	16.56	6.78	0.1660	7.99	0.0102
	14	6:47	5.8	13.6	16.63	6.65	0.2239	8.00	0.0100
	15	6:52	5.4	13.6	22.49	6.88	0.1318	7.90	0.0126

表4-1. 各分類群の最終pHおよび推定された各炭酸種の濃度。

種名	学名	使用部位	試料数	最終pH		[CO ₂] (μM)		[HCO ₃ ⁻] (μM)		C _T /Alk	炭素源	文献*	採取日	産地
				最終pH	SD	SD	SD	SD	SD					
ミミカキグサ	<i>Utricularia bifida</i> L.	植物体全体	5	8.43 ±	0.03	8.69 ±	0.68	959.20 ±	1.69	1.00	CO ₂ *のみ		2013/8/15	広島県, 東広島市, 西条下見・ため池
ハタベカンガレイ	<i>Schoenoplectus gemmifer</i> C.Sato, T.Maeda et Uchino	稈	10	8.49 ±	0.16	7.79 ±	2.77	936.83 ±	8.91	0.99	CO ₂ *のみ		2012/9/23	愛媛県, 東温市, 三ヶ村泉
		稈	5	8.73 ±	0.07	4.19 ±	0.73	919.66 ±	6.48	0.98	CO ₂ *のみ		2012/1/5	愛媛県, 東温市, 森の木泉
		葉身(線形葉)	10	8.81 ±	0.13	3.63 ±	1.10	911.69 ±	15.02	0.98	CO ₂ *のみ		2012/9/23	愛媛県, 東温市, 三ヶ村泉
ヒツジグサ	<i>Nymphaea tetragona</i> Georgi	葉身	5	8.51 ±	0.18	7.70 ±	3.23	945.50 ±	11.47	0.99	CO ₂ *のみ		2013/9/21	福島県, 北塩原村, レンゲ沼
		葉身	5	8.84 ±	0.04	3.23 ±	0.33	915.21 ±	5.05	0.97	CO ₂ *のみ		2012/4/25	高知県, 宿毛市, 沖名・栽培
ヒメタデハグロ?	<i>Hygrophila polysperma</i> (Roxb.) T.Anders.	シュート	10	8.67 ±	0.05	4.86 ±	0.59	933.27 ±	4.14	0.98	CO ₂ *のみ	Agree with 7**	2012/10/9	高知県, 高知市, 福井東町・小水路
コナギ	<i>Monochoria vaginalis</i> (Burm.f.) C.Presl ex Kunth	葉身(線形葉)	6	8.70 ±	0.06	4.51 ±	0.62	929.80 ±	4.80	0.98	CO ₂ *のみ		2012/5/25	高知県, 大豊町, 棚田・栽培
マツバイ	<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult. var. <i>longiseta</i> Svenson	稈	5	8.71 ±	0.03	4.12 ±	0.33	859.59 ±	2.77	0.98	CO ₂ *のみ	Agree with 12, 16, 17	2012/6/13	高知県, 高知市, 朝倉・小河川
		稈	5	8.73 ±	0.06	4.13 ±	0.58	904.99 ±	4.16	0.98	CO ₂ *のみ		2011/11/20	高知県, 高知市, 塚ノ原・小水路
ニッポンイヌノヒゲ	<i>Eriocaulon taquetii</i> Lecomte	葉身	5	8.71 ±	0.08	4.47 ±	0.84	933.94 ±	6.67	0.98	CO ₂ *のみ		2013/9/21	福島県, 猪苗代町, 若宮・秋元湖
ヒメタヌキモ	<i>Utricularia minor</i> L.	シュート	5	8.72 ±	0.05	4.36 ±	0.50	927.17 ±	4.15	0.98	CO ₂ *のみ	Agree with 1	2013/8/15	広島県, 東広島市, 西条下見・ため池
イヌタヌキモ	<i>Utricularia australis</i> R.Br.	シュート	5	8.72 ±	0.03	3.95 ±	0.25	852.06 ±	2.18	0.98	CO ₂ *のみ	Agree with 1, 2	2012/4/29	高知県, 土佐市, 蟹ヶ池
		シュート	5	8.91 ±	0.05	2.67 ±	0.30	888.88 ±	6.25	0.97	CO ₂ *のみ		2012/10/24	高知県, 香美市, 土佐山田町・古池
イボクサ	<i>Murdannia keiskei</i> (Hassk.) Hand.-Mazz.	シュート	3	8.74 ±	0.06	4.20 ±	0.62	935.73 ±	6.34	0.98	CO ₂ *のみ		2013/8/6	高知県, 宿毛市, 大豊利池
		葉身	5	8.93 ±	0.04	2.28 ±	0.24	790.97 ±	4.90	0.97	CO ₂ *のみ		2013/8/10	愛媛県, 西条市, 石田・湧水水路
キカシグサ	<i>Rotala indica</i> (Willd.) Koehne	シュート	10	8.74 ±	0.03	3.89 ±	0.22	881.35 ±	35.47	0.98	CO ₂ *のみ		2012/6/20	高知県, 大豊町, 棚田・栽培
ミズハコベ	<i>Callitriche palustris</i> L.	シュート	5	8.74 ±	0.04	3.78 ±	0.34	856.52 ±	3.27	0.98	CO ₂ *のみ		2012/6/13	高知県, 高知市, 朝倉・小河川
		シュート	5	9.06 ±	0.21	2.08 ±	1.15	871.72 ±	34.71	0.95	CO ₂ *のみ		2012/4/15	高知県, 高知市, 春野町・用水路
オオバナイトタヌキモ	<i>Utricularia gibba</i> L.	シュート	5	8.78 ±	0.02	3.68 ±	0.13	922.96 ±	1.59	0.98	CO ₂ *のみ		2013/10/2	高知県, 日高村, 日下川調整池
セリ	<i>Oenanthe javanica</i> (Blume) DC.	葉身	5	8.79 ±	0.03	3.54 ±	0.23	903.77 ±	2.79	0.98	CO ₂ *のみ		2012/9/5	高知県, 南国市, 小籠川用水路
		葉身	10	9.01 ±	0.30	3.01 ±	4.10	880.35 ±	34.80	0.96	CO ₂ *のみ		2012/6/6	高知県, 高知市, 春野町・北山・小水路
オグラノフサモ	<i>Myriophyllum oguraense</i> Miki	シュート	5	8.80 ±	0.04	3.55 ±	0.33	908.70 ±	4.00	0.98	CO ₂ *のみ		2013/8/15	広島県, 東広島市, 西条下見・ため池
		シュート	5	8.84 ±	0.02	3.21 ±	0.16	904.40 ±	2.41	0.97	CO ₂ *のみ		2013/8/15	広島県, 東広島市, 西条下見・ため池
ベニオグラコウホネ	<i>Nuphar oguraensis</i> Miki var. <i>akiensis</i> Shimoda	葉身	5	8.80 ±	0.02	3.57 ±	0.14	920.82 ±	1.75	0.98	CO ₂ *のみ		2012/6/6	高知県, 高知市, 神田川
		葉身	10	8.86 ±	0.05	3.00 ±	0.33	898.38 ±	4.99	0.97	CO ₂ *のみ		2012/5/29	高知県, 高知市, 神田川
		葉身	5	8.86 ±	0.07	3.03 ±	0.49	900.72 ±	8.01	0.97	CO ₂ *のみ		2013/8/15	広島県, 東広島市, 西条下見・ため池
オグラコウホネ	<i>Nuphar oguraensis</i> Miki var. <i>oguraensis</i>	葉身	10	9.10 ±	0.04	1.70 ±	0.18	871.83 ±	14.11	0.95	CO ₂ *のみ		2012/7/14	高知県, 四万十市, 間・栽培
ジュンサイ	<i>Brasenia schreberi</i> J.F.Gmel.	葉身	5	8.80 ±	0.04	3.55 ±	0.31	923.26 ±	3.92	0.98	CO ₂ *のみ		2013/9/21	福島県, 北塩原村, レンゲ沼
コウホネ	<i>Nuphar japonica</i> DC.	葉身	5	8.80 ±	0.06	3.80 ±	0.55	921.18 ±	7.07	0.98	CO ₂ *のみ	Agree with 4	2013/10/2	高知県, 日高村, 日下川調整池
		葉身	5	8.81 ±	0.08	3.21 ±	0.62	843.07 ±	8.54	0.97	CO ₂ *のみ		2012/4/29	高知県, 土佐市, 蟹ヶ池
		葉身	5	8.93 ±	0.05	2.44 ±	0.34	847.62 ±	6.74	0.97	CO ₂ *のみ		2012/6/10	高知県, 南国市, 小籠川用水路
フサモ	<i>Myriophyllum verticillatum</i> L.	シュート	5	8.81 ±	0.05	3.46 ±	0.46	922.53 ±	5.58	0.98	CO ₂ *のみ	Agree with 14	2013/9/21	福島県, 北塩原村, レンゲ沼
タチモ	<i>Myriophyllum ussuriense</i> (Regel) Maxim.	シュート	5	8.83 ±	0.03	3.35 ±	0.27	929.63 ±	3.98	0.98	CO ₂ *のみ		2013/9/22	福島県, 北塩原村, 剣ヶ峯・湖沼
ハリイ	<i>Eleocharis congesta</i> D.Don var. <i>japonica</i> (Miq.) T.Koyama	稈	5	8.83 ±	0.03	3.27 ±	0.23	915.22 ±	3.35	0.98	CO ₂ *のみ		2013/8/15	広島県, 東広島市, 西条下見・ため池
オオハリイ	<i>Eleocharis congesta</i> D.Don var. <i>congesta</i> f. <i>dolichochoaeta</i> T.Koyama	稈	5	8.88 ±	0.03	2.86 ±	0.24	892.58 ±	4.19	0.97	CO ₂ *のみ		2012/10/24	高知県, 香美市, 土佐山田町・古池北のため池1
ミズユキノシタ	<i>Ludwigia ovaris</i> Miq.	シュート	5	8.83 ±	0.04	3.11 ±	0.23	872.22 ±	27.57	0.97	CO ₂ *のみ		2012/4/25	高知県, 宿毛市, 山奈町山田・ため池
		シュート	5	8.99 ±	0.04	2.20 ±	0.22	878.55 ±	6.55	0.96	CO ₂ *のみ		2012/5/23	高知県, 香美市, 土佐山田町・古池北のため池2
		シュート	5	9.22 ±	0.03	1.24 ±	0.10	837.03 ±	7.48	0.94	CO ₂ *のみ		2012/7/12	高知県, 高知市, 朝倉・棚田わき水路
ウリカワ	<i>Sagittaria pygmaea</i> Miq.	葉身	10	8.84 ±	0.19	3.39 ±	1.68	868.29 ±	47.17	0.97	CO ₂ *のみ		2012/6/20	高知県, 大豊町, 棚田・栽培
スズメハコベ	<i>Microcarpaea minima</i> (J.König ex Retz.) Merr.	シュート	5	8.84 ±	0.04	3.26 ±	0.35	917.13 ±	5.04	0.98	CO ₂ *のみ		2013/10/2	高知県, 土佐市, 蟹ヶ池・栽培
サウトウガラシ	<i>Deinostema violaceum</i> (Maxim.) T.Yamaz.	シュート	10	8.86 ±	0.04	3.08 ±	0.36	909.11 ±	15.97	0.97	CO ₂ *のみ		2012/7/14	高知県, 大豊町, 棚田・栽培
オランダガラシ	<i>Nasturtium officinale</i> R.Br.	葉身	5	8.89 ±	0.04	2.80 ±	0.25	890.46 ±	4.31	0.97	CO ₂ *のみ		2012/8/26	愛媛県, 西条市, 西条駅北の泉
		葉身	8	9.33 ±	0.12	0.98 ±	0.34	817.92 ±	36.92	0.92	CO ₂ *のみ		2012/7/25	高知県, 佐川町, 伏尾川
タケトアゼナ	<i>Lindernia dubia</i> (L.) Pennell subsp. <i>dubia</i>	シュート	10	8.90 ±	0.05	2.78 ±	0.34	903.58 ±	11.83	0.97	CO ₂ *のみ		2012/7/14	高知県, 大豊町, 棚田・栽培
キクモ	<i>Limnophila sessiliflora</i> (Vahl) Blume	シュート	5	8.90 ±	0.02	2.80 ±	0.16	917.20 ±	3.25	0.97	CO ₂ *のみ	Agree with 7**	2013/8/6	高知県, 宿毛市, 大豊利池
		シュート	5	8.94 ±	0.06	2.52 ±	0.41	899.40 ±	8.41	0.97	CO ₂ *のみ		2013/8/6	高知県, 宿毛市, 山奈町山田・ため池
		シュート	5	9.00 ±	0.10	2.24 ±	0.54	890.55 ±	15.04	0.96	CO ₂ *のみ		2013/8/6	高知県, 宿毛市, 的場ため池

次項に続く。

表4-1. 続き.

種名	学名	使用部位	試料数	最終pH		[CO ₂] (μM)		[HCO ₃ ⁻] (μM)		C _T /Alk	炭素源	文献*	採取日	産地
				最終pH	SD	SD	SD	SD	SD					
スプタ	<i>Blyxa echinosperma</i> (C.B.Clarke) Hook.f.	葉身	10	8.91 ± 0.17		2.87 ± 1.21		888.62 ± 36.60	0.97		CO ₂ *のみ		2012/10/19	高知県, 高知市, 神田・棚田水路
		葉身	5	8.79 ± 0.05		3.69 ± 0.46		931.56 ± 5.51	0.98		CO ₂ *のみ		2013/10/22	高知県, 日高村, 渋川・棚田
ナガエミクリ	<i>Sparganium japonicum</i> Rothert	葉身	10	8.94 ± 0.05		2.51 ± 0.28		888.88 ± 7.78	0.97		CO ₂ *のみ		2012/5/29	高知県, 高知市, 神田川
		葉身	5	9.03 ± 0.05		1.90 ± 0.24		833.09 ± 8.33	0.96		CO ₂ *のみ		2012/6/10	高知県, 南国市, 明見川支流水路
		葉身	5	9.19 ± 0.06		1.35 ± 0.20		841.54 ± 13.05	0.94		CO ₂ *のみ		2012/9/5	高知県, 南国市, 小籠川用水路
		葉身	5	8.94 ± 0.04		2.54 ± 0.25		904.00 ± 5.35	0.97		CO ₂ *のみ		2013/10/2	高知県, 日高村, 日下川
サイジョウコウホネ	<i>Nuphar × saijoensis</i> (Shimoda) Padgett et Shimoda	葉身	5	8.94 ± 0.04		2.52 ± 0.28		901.20 ± 5.96	0.97		CO ₂ *のみ		2013/8/15	広島県, 東広島市, 西条下見・ため池
マルバオモダカ	<i>Caldesia parnassiiifolia</i> (Bassi, ex L.) Parl.	葉身(線形葉)	5	8.94 ± 0.04		2.38 ± 0.41		849.07 ± 9.73	0.97		CO ₂ *のみ		2012/7/5	高知県, 高知市, 十市川
ハゴロモモ	<i>Cabomba caroliniana</i> A.Gray	葉身	5	8.94 ± 0.07		2.38 ± 0.12		898.15 ± 3.18	0.96		CO ₂ *のみ		2012/6/6	高知県, 高知市, 神田川
		葉身	5	8.97 ± 0.02		1.97 ± 0.08		835.90 ± 2.62	0.96		CO ₂ *のみ		2012/6/10	高知県, 南国市, 小籠川用水路
		葉身	5	9.01 ± 0.02		2.41 ± 0.10		887.50 ± 2.61	0.97		CO ₂ *のみ		2013/8/10	愛媛県, 新居浜市, 萩生・ため池
ミズスギナ	<i>Rotala hippuris</i> Makino	シュート	5	9.05 ± 0.05		1.91 ± 0.22		872.04 ± 8.49	0.96		CO ₂ *のみ		2013/8/10	愛媛県, 西条市, 下島山・ため池
		シュート	5	8.95 ± 0.06		2.46 ± 0.35		897.97 ± 8.76	0.97		CO ₂ *のみ		2012/10/21	高知県, 高知市, 神田川
クサヨシ	Gramineaceae(?) sp.	葉身	5	8.96 ± 0.07		2.35 ± 0.45		874.30 ± 17.65	0.96		CO ₂ *のみ		2012/9/5	高知県, 土佐市, 蟹ヶ池
ミズネコノオ	<i>Pogostemon stellatus</i> (Lour.) Kuntze	シュート	10	8.98 ± 0.03		2.30 ± 0.18		904.33 ± 5.16	0.96		CO ₂ *のみ		2013/4/27	園芸流通品・栽培
ヒメコウホネ	<i>Nuphar subintegerrima</i> (Casp.) Makino	葉身	5	9.00 ± 0.07		2.22 ± 0.36		894.14 ± 11.83	0.96		CO ₂ *のみ		2012/6/6	高知県, 大豊町, 棚田・栽培
イヌミゾハコベ	<i>Elatine triandra</i> Schkuhr var. <i>triandra</i>	シュート	5	9.00 ± 0.04		2.15 ± 0.24		888.57 ± 12.64	0.96		CO ₂ *のみ		2012/7/14	高知県, 大豊町, 棚田・栽培
アゼナ	<i>Lindernia procumbens</i> (Krock.) Borbás	シュート	10	9.05 ± 0.05		1.90 ± 0.22		870.68 ± 8.57	0.96		CO ₂ *のみ		2012/7/12	高知県, 高知市, 朝倉・棚田わき水路
オオバタネツケバナ	<i>Cardamine regeliana</i> Miq.	シュート	5	9.16 ± 0.05		1.42 ± 0.18		844.47 ± 9.69	0.95		CO ₂ *のみ		2012/8/26	愛媛県, 西条市, 中西新開・小水路
ノチドメ	<i>Hydrocotyle maritima</i> Honda	葉身	10	9.27 ± 0.13		1.14 ± 0.42		822.45 ± 38.30	0.93		CO ₂ *のみ		2012/7/25	高知県, 佐川町, 伏尾川
ヤナギタデ	<i>Persicaria hydropiper</i> (L.) Delarbre	葉身	5	9.07 ± 0.05		1.79 ± 0.22		864.69 ± 9.38	0.96		CO ₂ *のみ		2012/7/25	高知県, 佐川町, 伏尾川
		葉身	5	9.25 ± 0.14		1.20 ± 0.47		823.12 ± 34.21	0.93		CO ₂ *のみ		2012/8/26	愛媛県, 高根沢町, 栗ヶ島・湧水河川
		葉身	5	9.18 ± 0.03		1.38 ± 0.09		849.96 ± 6.01	0.94		CO ₂ *のみ		2012/8/26	愛媛県, 西条市, 西条駅北の泉
マルバノサワトウガラシ	<i>Deinostema adenocaulum</i> (Maxim.) T.Yamaz.	シュート	10	9.11 ± 0.09		1.63 ± 0.43		831.81 ± 49.86	0.95		CO ₂ *のみ		2012/6/20	高知県, 大豊町, 棚田・栽培
カワヂシャ	<i>Veronica undulata</i> Wall.	葉身	5	9.16 ± 0.05		1.42 ± 0.18		844.47 ± 9.69	0.95		CO ₂ *のみ		2012/8/26	愛媛県, 西条市, 西条駅北の泉
		葉身	8	9.27 ± 0.13		1.14 ± 0.42		822.45 ± 38.30	0.93		CO ₂ *のみ		2012/7/25	高知県, 佐川町, 伏尾川
イネ科sp.Poa	Gramineaceae (Poa?) sp.	葉身	5	9.17 ± 0.12		1.44 ± 0.48		843.48 ± 24.19	0.94		CO ₂ *のみ		2012/9/5	高知県, 南国市, 小籠川用水路
ミズタガラシ	<i>Cardamine lyrata</i> Bunge	シュート	5	9.19 ± 0.05		1.36 ± 0.17		855.02 ± 10.42	0.94		CO ₂ *のみ		2012/5/15	高知県, 四万十市, 中筋川・栽培
アオハイゴケ	<i>Rhynchoszegium riparioides</i> (Hedw.) Cardot	植物体全体	5	9.23 ± 0.12		1.21 ± 0.37		816.04 ± 28.40	0.94		CO ₂ *のみ	Agree to 5	2012/11/12	高知県, 高知市, 春野町・北山川
ヒメホタルイ	<i>Schoenoplectus lineolatus</i> (Franch. et Sav.) T.Koyama	稈	5	8.79 ± 0.06		3.51 ± 0.52		891.48 ± 6.50	0.98		判断保留		2013/8/10	愛媛県, 西条市, 小松町安井・ため池
オヒルムシロ	<i>Potamogeton natans</i> L.	稈	5	10.17 ± 0.23		0.08 ± 0.05		421.55 ± 115.14	0.72		判断保留		2013/8/10	愛媛県, 西条市, 上市・ため池
		葉身(線形葉)	5	8.89 ± 0.07		2.87 ± 0.49		912.57 ± 9.60	0.97		判断保留	Disagree with 6, 16	2013/9/22	福島県, 福島市, 金谷川・ため池
		葉身(線形葉)	5	9.54 ± 0.14		0.56 ± 0.23		748.24 ± 52.21	0.88		HCO ₃ ⁻ 使用		2013/9/22	福島県, 北塩原村, 剣ヶ峯・湖沼
		葉身(線形葉)	5	9.81 ± 0.13		0.24 ± 0.09		619.12 ± 63.48	0.82		HCO ₃ ⁻ 使用		2012/11/7	高知県, 南国市, 明見川
		葉身(線形葉)	5	9.99 ± 0.18		0.14 ± 0.07		495.55 ± 94.50	0.77		HCO ₃ ⁻ 使用		2012/6/10	高知県, 南国市, 明見川支流水路
		葉身(線形葉)	5	10.08 ± 0.07		0.09 ± 0.03		452.69 ± 38.61	0.75		HCO ₃ ⁻ 使用		2012/4/28	高知県, 南国市, 明見川
		葉身(線形葉)	5	10.24 ± 0.14		0.06 ± 0.03		388.48 ± 72.14	0.70		HCO ₃ ⁻ 使用		2012/6/10	高知県, 南国市, 明見川支流水路
		葉身(浮葉・葉柄)	10	10.24 ± 0.06		0.05 ± 0.01		379.82 ± 35.67	0.70		HCO ₃ ⁻ 使用		2012/6/10	高知県, 南国市, 明見川支流水路
		葉身(浮葉・葉身)	10	10.33 ± 0.09		0.04 ± 0.01		335.43 ± 35.00	0.68		HCO ₃ ⁻ 使用		2012/6/10	高知県, 南国市, 明見川支流水路
オヒルムシロ×雑種	<i>Potamogeton</i> sp.	葉身	5	9.34 ± 0.07		0.93 ± 0.17		821.30 ± 20.02	0.92		HCO ₃ ⁻ 使用		2013/9/21	福島県, 北塩原村, レンゲ沼
ミズオオバコ	<i>Ottelia alismoides</i> (L.) Pers.	葉身	7	9.05 ± 0.19		1.97 ± 0.78		830.62 ± 31.15	0.95		判断保留		2011/11/25	高知県, 土佐市, 蟹ヶ池
		葉身	6	9.85 ± 0.18		0.23 ± 0.11		587.68 ± 91.89	0.81		判断保留		2011/11/20	高知県, 高知市, 塚ノ原・小水路
		葉身	5	9.94 ± 0.05		0.16 ± 0.02		548.66 ± 26.74	0.79		判断保留		2012/10/30	高知県, 土佐市, 蟹ヶ池
		葉身	5	10.16 ± 0.08		0.07 ± 0.02		429.59 ± 41.31	0.73		判断保留		2012/10/30	高知県, 高知市, 長浜・水路
		葉身	8	10.26 ± 0.13		0.05 ± 0.03		359.06 ± 62.98	0.70		判断保留		2011/11/27	高知県, 高知市, 長浜・水路
ホッソモ	<i>Najas graminea</i> Delile	シュート	5	9.11 ± 0.09		1.65 ± 0.34		855.68 ± 18.57	0.95		判断保留		2012/10/24	高知県, 香美市, 土佐山田町・古池
		シュート	5	10.04 ± 0.16		0.12 ± 0.07		504.87 ± 86.93	0.76		判断保留		2013/8/10	愛媛県, 西条市, 小松町安井・ため池
		シュート	5	10.35 ± 0.14		0.04 ± 0.03		336.75 ± 73.56	0.67		判断保留		2013/8/10	愛媛県, 西条市, 上市・ため池

次項に続く.

表4-1. 続き.

種名	学名	使用部位	試料数	最終pH		[CO ₂] (μM)		[HCO ₃ ⁻] (μM)		C _T /Alk	炭素源	文献*	採取日	産地
				最終pH	SD	SD	SD	SD	SD					
フトヒルムシロ	<i>Potamogeton fryeri</i> A.Benn.	葉身	5	9.21 ± 0.15	1.37 ± 0.55	853.25 ± 35.77	0.94	判断保留	Disagree with 11	2013/9/22	福島県, 北塩原村, 剣ヶ峯・湖沼			
		葉身	5	9.52 ± 0.09	0.55 ± 0.15	740.09 ± 30.46	0.89	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/10/24	高知県, 香美市, 土佐山田町・古池北のため池1			
		葉身	10	9.73 ± 0.16	0.33 ± 0.16	661.95 ± 71.82	0.84	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/5/28	高知県, 大豊町, 怒田・湿地			
		葉身	10	10.02 ± 0.16	0.13 ± 0.07	503.22 ± 85.77	0.76	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/5/23	高知県, 香美市, 土佐山田町・古池北のため池1			
		葉身	10	10.04 ± 0.05	0.11 ± 0.02	490.16 ± 28.85	0.76	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/5/23	高知県, 香美市, 土佐山田町・古池北のため池2			
		葉身	5	10.24 ± 0.15	0.06 ± 0.03	379.54 ± 90.79	0.70	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/4/25	高知県, 宿毛市, 沖名・ため池			
		葉身	5	10.24 ± 0.19	0.06 ± 0.04	381.44 ± 92.39	0.70	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/4/25	高知県, 宿毛市, 山奈町山田・ため池			
ミズニラ	<i>Isoetes japonica</i> A.Braun	葉身	5	9.41 ± 0.20	0.80 ± 0.35	771.57 ± 73.39	0.91	判断保留		2013/8/25	栃木県, 高根沢町, 粟ヶ島・湧水河川			
イトトリゲモ	<i>Najas gracillima</i> (A.Braun ex Engelm.) Magnus	シュート	10	9.49 ± 0.16	0.66 ± 0.31	760.30 ± 61.23	0.89	判断保留		2012/7/14	高知県, 大豊町, 棚田・栽培			
マツモ	<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	シュート	5	9.65 ± 0.22	0.44 ± 0.29	681.98 ± 90.24	0.86	HCO ₃ ⁻ 使用	Agree with 8, 22	2012/10/4	高知県, 芸西村, 小水路			
		シュート	5	10.07 ± 0.10	0.10 ± 0.03	459.85 ± 49.95	0.75	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/7/5	高知県, 高知市, 十市川			
		シュート	5	10.34 ± 0.11	0.04 ± 0.02	340.64 ± 57.69	0.68	HCO ₃ ⁻ 使用		2013/10/2	高知県, 日高村, 日下川			
セキショウモ	<i>Vallisneria natans</i> (Lour.) H.Hara	葉身	5	9.70 ± 0.18	0.35 ± 0.17	643.45 ± 77.61	0.85	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/6/11	高知県, 土佐市, 波介川			
		葉身	5	10.26 ± 0.07	0.05 ± 0.01	369.51 ± 36.87	0.70	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/9/4	高知県, 高知市, 春野町・新川川・岡の瀬橋下流			
		葉身	10	10.72 ± 0.06	0.01 ± 0.00	176.61 ± 22.46	0.59	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/5/29	高知県, 高知市, 神田川			
エゾヒルムシロ	<i>Potamogeton gramineus</i> L.	シュート	5	9.71 ± 0.13	0.34 ± 0.12	681.70 ± 62.33	0.85	HCO ₃ ⁻ 使用		2013/9/21	福島県, 北塩原村, 松原湖金山浜			
		シュート	5	9.83 ± 0.09	0.23 ± 0.07	616.75 ± 48.58	0.82	HCO ₃ ⁻ 使用		2013/9/21	福島県, 猪苗代町, 若宮・秋元湖			
エゾヒルムシロ× ヒルムシロ?	<i>Potamogeton</i> sp.	葉身	5	9.72 ± 0.05	0.32 ± 0.05	680.28 ± 23.59	0.85	HCO ₃ ⁻ 使用		2013/9/21	福島県, 北塩原村, 松原湖金山浜			
		葉身	5	9.75 ± 0.17	0.31 ± 0.15	654.40 ± 83.80	0.84	HCO ₃ ⁻ 使用		2013/9/21	福島県, 猪苗代町, 若宮・秋元湖			
オオトリゲモ類似種	<i>Najas</i> sp.	シュート	10	9.82 ± 0.08	0.23 ± 0.06	617.59 ± 41.44	0.82	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/9/23	愛媛県, 東温市, 日吉谷・ため池			
		シュート	10	10.40 ± 0.14	0.03 ± 0.02	303.70 ± 55.14	0.66	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/7/5	高知県, 高知市, 十市川			
ホソバミズヒキモ× ツツイトモ?	<i>Potamogeton</i> sp.	シュート	5	10.03 ± 0.08	0.12 ± 0.03	503.18 ± 41.34	0.76	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/10/9	高知県, 高知市, 福井東町・小水路			
		シュート	5	10.27 ± 0.11	0.05 ± 0.02	365.46 ± 56.35	0.69	HCO ₃ ⁻ 使用		2011/11/20	高知県, 高知市, 塚ノ原・小水路			
		シュート	5	10.53 ± 0.13	0.02 ± 0.01	253.10 ± 55.93	0.63	HCO ₃ ⁻ 使用		2013/8/10	愛媛県, 四国中央市, 土居町蕪崎・用水路			
		シュート	5	10.84 ± 0.11	0.01 ± 0.00	142.66 ± 31.98	0.57	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/6/6	高知県, 高知市, 春野町・北山川			
ホソバミズヒキモ	<i>Potamogeton octandrus</i> Poir. var. <i>octandrus</i>	シュート	5	10.12 ± 0.20	0.10 ± 0.07	454.60 ± 105.79	0.74	HCO ₃ ⁻ 使用		2013/8/10	愛媛県, 西条市, 下島山・ため池			
		シュート	5	10.20 ± 0.04	0.07 ± 0.01	420.34 ± 21.51	0.71	HCO ₃ ⁻ 使用		2013/8/15	広島県, 東広島市, 西条下見・ため池			
		シュート	5	10.23 ± 0.03	0.06 ± 0.01	404.08 ± 13.72	0.71	HCO ₃ ⁻ 使用		2013/8/6	高知県, 宿毛市, 芳奈川砂防ダム			
アイノコイトモ	<i>Potamogeton x orientalis</i> Hagstr.	シュート	5	10.22 ± 0.11	0.06 ± 0.02	406.29 ± 59.78	0.71	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/10/4	高知県, 安芸市, 帯谷川			
		シュート	5	10.22 ± 0.06	0.06 ± 0.01	395.04 ± 29.13	0.71	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/10/4	高知県, 芸西村, 小水路			
ヤナギモ	<i>Potamogeton oxyphyllus</i> Miq.	シュート	5	10.24 ± 0.03	0.05 ± 0.01	382.18 ± 14.64	0.70	HCO ₃ ⁻ 使用	Agree with 11	2013/8/10	愛媛県, 四国中央市, 土居町蕪崎・用水路			
		シュート	5	10.36 ± 0.07	0.03 ± 0.01	316.70 ± 30.87	0.67	HCO ₃ ⁻ 使用		2011/11/20	高知県, 高知市, 神田川			
		シュート	10	10.51 ± 0.15	0.02 ± 0.01	260.85 ± 63.73	0.64	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/5/29	高知県, 高知市, 神田川			
		シュート	5	10.70 ± 0.05	0.01 ± 0.00	182.06 ± 17.11	0.59	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/7/18	高知県, 香南市, 香我美宇山・小水路			
		シュート	5	10.83 ± 0.09	0.01 ± 0.00	133.90 ± 25.59	0.57	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/6/13	高知県, 高知市, 朝倉・小河川			
バイカモ	<i>Ranunculus nipponicus</i> Nakai var. <i>submersus</i> H.Hara	葉身	5	10.25 ± 0.03	0.05 ± 0.01	389.46 ± 18.71	0.70	HCO ₃ ⁻ 使用		2013/9/22	福島県, 北塩原村, 清水沢・小河川			
		葉身	5	10.56 ± 0.07	0.02 ± 0.00	232.56 ± 27.57	0.62	HCO ₃ ⁻ 使用		2013/8/25	栃木県, 高根沢町, 粟ヶ島・湧水河川			
コカナダモ	<i>Elodea nuttallii</i> (Planch.) St.John	シュート	5	10.26 ± 0.10	0.05 ± 0.02	357.73 ± 50.61	0.70	HCO ₃ ⁻ 使用	Agree with 10	2012/4/28	高知県, 南国市, 稲生・用水路			
		シュート	10	10.80 ± 0.30	0.01 ± 0.01	169.71 ± 94.58	0.59	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/10/8	高知県, 香美市, 土佐山田町・京田・用水路			
		シュート	5	10.99 ± 0.06	0.00 ± 0.00	98.15 ± 11.53	0.55	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/7/5	高知県, 高知市, 下田川			
ヒロハノエビモ	<i>Potamogeton perfoliatus</i> L.	シュート	5	10.27 ± 0.12	0.05 ± 0.02	382.22 ± 64.86	0.69	HCO ₃ ⁻ 使用	Agree with 9, 11, 13, 16, 210	2013/9/21	福島県, 猪苗代町, 若宮・秋元湖			
		シュート	5	10.53 ± 0.12	0.02 ± 0.01	249.20 ± 48.73	0.63	HCO ₃ ⁻ 使用		2013/11/4	高知県, 四万十市, 山路川			
		シュート	5	10.54 ± 0.08	0.02 ± 0.01	246.39 ± 33.90	0.63	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/8/26	愛媛県, 西条市, 加茂川河口左岸・小水路			
カワツルモ	<i>Ruppia maritima</i> L.	葉身	5	10.29 ± 0.23	0.06 ± 0.05	372.62 ± 117.43	0.69	HCO ₃ ⁻ 使用		2013/4/27	高知県, 須崎市, 浦の内湾・汽水湿地			
イバラモ	<i>Najas marina</i> L.	シュート	5	10.40 ± 0.08	0.03 ± 0.01	272.16 ± 32.83	0.66	判断保留		2013/8/10	愛媛県, 西条市, 小松町安井・ため池			
オオカナダモ	<i>Egeria densa</i> Planch.	シュート	5	10.42 ± 0.25	0.04 ± 0.04	301.58 ± 114.48	0.66	HCO ₃ ⁻ 使用	Agree with 8, 19	2011/11/20	高知県, 高知市, 塚ノ原・小水路			
		シュート	5	10.59 ± 0.21	0.02 ± 0.01	233.61 ± 84.39	0.62	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/6/6	高知県, 高知市, 春野町・北山川			
		シュート	5	10.82 ± 0.10	0.01 ± 0.00	138.12 ± 23.64	0.58	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/6/13	高知県, いの町, 宇治川			

次項に続く.

表4-1. 続き.

種名	学名	使用部位	試料数	最終pH		[CO ₂] (μ M)		[HCO ₃ ⁻] (μ M)		C _T /Alk	炭素源	文献*	採取日	産地
				最終pH	SD	SD	SD	SD	SD					
ホザキノフサモ	<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	シュート	5	10.60 ±	0.09	0.01 ±	0.00	215.78 ±	32.19	0.61	HCO ₃ ⁻ 使用	Agree with 1, 3, 6, 14, 16, 120, 21, 22	2011/11/20	高知県, 高知市, 蛸橋・小水路
		シュート	5	10.69 ±	0.03	0.01 ±	0.00	174.45 ±	8.79	0.60	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/6/13	高知県, いの町, 宇治川
ツツイトモ	<i>Potamogeton pusillus</i> L.	シュート	5	10.51 ±	0.09	0.02 ±	0.01	264.34 ±	38.72	0.63	HCO ₃ ⁻ 使用	Agree with 210	2012/8/26	愛媛県, 西条市, 加茂川河口左岸・小水路
クロモ	<i>Hydrilla verticillata</i> (L.f.) Royle	シュート	10	10.56 ±	0.18	0.02 ±	0.01	244.21 ±	73.17	0.63	HCO ₃ ⁻ 使用	Agree with 22	2012/5/28	高知県, 高知市, 前田川・栽培
		シュート	5	10.78 ±	0.12	0.01 ±	0.00	160.38 ±	38.15	0.58	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/7/25	高知県, 佐川町, 虎杖野・用水路
センニンモ	<i>Potamogeton maackianus</i> A.Benn.	シュート	10	10.58 ±	0.35	0.03 ±	0.02	252.01 ±	127.37	0.63	HCO ₃ ⁻ 使用	Agree with 11	2012/9/24	愛媛県, 東温市, 三ヶ村泉
		葉身	5	10.65 ±	0.13	0.01 ±	0.01	204.31 ±	45.66	0.61	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/1/5	愛媛県, 東温市, 森の木泉
アイノコヒルムシロ	<i>Potamogeton × malainoides</i> Miki	葉身	5	10.59 ±	0.23	0.02 ±	0.02	226.18 ±	89.06	0.62	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/6/11	高知県, 土佐市, 波介川
		葉身	10	10.65 ±	0.50	0.04 ±	0.04	248.41 ±	179.34	0.63	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/9/24	愛媛県, 東温市, 日吉谷・ため池
		葉身	5	10.89 ±	0.14	0.00 ±	0.00	130.96 ±	40.56	0.57	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/4/25	高知県, 高知市, 春野町・北山川・栽培
		葉身(沈水した浮葉)	5	10.67 ±	0.13	0.01 ±	0.01	190.52 ±	51.28	0.60	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/9/4	高知県, 高知市, 春野町・新川川・岡の瀬橋下流
リュウノヒゲモ	<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	シュート	5	10.65 ±	0.08	0.01 ±	0.00	206.15 ±	27.89	0.61	HCO ₃ ⁻ 使用	Agree with 110, 210, 120	2012/8/26	愛媛県, 西条市, 加茂川河口左岸・小水路
		シュート	10	10.89 ±	0.04	0.00 ±	0.00	124.39 ±	8.65	0.57	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/7/5	高知県, 高知市, 下田川支流水路
エビモ	<i>Potamogeton crispus</i> L.	シュート	5	10.66 ±	0.31	0.02 ±	0.02	215.06 ±	122.08	0.61	HCO ₃ ⁻ 使用	Agree with 3, 11, 13, 14, 16, 110, 220	2012/6/6	高知県, 高知市, 春野町・北山・小水路
		シュート	5	10.91 ±	0.02	0.00 ±	0.00	114.36 ±	4.98	0.56	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/6/13	高知県, いの町, 宇治川
ササバモ	<i>Potamogeton wrightii</i> Morong	葉身(陸生型)	5	10.67 ±	0.04	0.01 ±	0.00	196.72 ±	15.43	0.60	HCO ₃ ⁻ 使用	Agree with 11	2012/6/6	高知県, 高知市, 神田川
		葉身	5	10.78 ±	0.09	0.01 ±	0.00	156.32 ±	27.65	0.58	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/7/18	高知県, 香南市, 香草川
		葉身	5	10.80 ±	0.16	0.01 ±	0.00	156.12 ±	49.78	0.58	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/6/6	高知県, 高知市, 神田川
		葉身	5	11.00 ±	0.11	0.00 ±	0.00	102.39 ±	21.54	0.55	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/9/5	高知県, 高知市, 大津・小河川
アイノコセンニンモ	<i>Potamogeton × kyushuensis</i> Kadono et Wiegleb	シュート	10	10.96 ±	0.13	0.00 ±	0.00	114.71 ±	31.00	0.56	HCO ₃ ⁻ 使用		2012/6/6	高知県, 高知市, 春野町・北山川

*Reference : 1, Adamec (1995); 2, Adamec (2009); 3, Allen and Spence (1981); 4, Aramaki et al. (1989); 5, Bain and Procter (1980); 6, Bodner (1994); 7, Bowes (1987); 8, Cavalli et al. (2012); 9, Frost-Christensen and Sand-Jensen (1995); 10, Jones et al. (1993); 11, Kadono (1980); 12, Keeley (1999); 13, Maberly (1983); 14, Maberly and Madsen (1998); 15, Maberly and Spence (1983); 16, Morton and Keeley (1990); 17, Pierini and Tomaz (2004); 18, Sand-Jensen (1983); 19, Sand-Jensen et al. (1992); 20, Spence and Maberly (1985); 21, Titus and Stone (1982); 22, Van et al. (1976)

**Bowes (1987)では, 低温・短日条件下で培養した個体は, わずかなHCO₃⁻の利用を示すとしている.

表5-1. 高知県中部の水生植物群落および沈水植物の光合成炭素源

表1. 島根県中部の水生植物群集および淡水植物の光合成炭素源			St. No.*	8	3	4	7	9	5	1	6	2	11	10	15	14	12	13	26	27	30	32	21	24	29	28	20	31	17	18	19	35	16	34	25	36	33	22	23
pH				6.67	7.35	7.35	6.82	6.91	6.89	7.09	7.04	7.20	7.44	6.80	6.72	6.75	7.16	7.53	7.25	7.30	7.41	7.43	7.47	7.50	7.57	7.63	7.65	7.68	7.84	7.85	7.86	7.87	7.93	7.96	8.06	8.34	8.43	8.64	8.81
R _D H				7.64			7.69	7.96	7.78																														
pH																																							
R _D H																																							
コードラート数				10	5	5	10	10	5	9	10	13	10	15	5	8	7	8	5	8	10	8	15	8	5	8	5	5	5	5	5	7	10	10	10	7	8		
種数				7	2	3	4	2	5	4	6	5	8	14	12	8	4	4	3	4	5	6	4	11	6	2	4	6	1	5	1	2	3	5	1	6	5	4	
淡水植物 (機会に沈水する種を含む)			完全成炭素源																																				
ナガエミカリ			<i>Spartanium japonicum</i> Rothert	CO ₂ * only ⁽¹⁾	V -1-5	V +2-4	V +2-3	V +4-5	V +1-4	III -+2-	III -+4-	II -1-2	I +2-4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
ベニオグサコウホネ			<i>Naphar oguraensis</i> Miki var. <i>akiensis</i> Shimoda	CO ₂ * only ⁽¹⁾	*	*	*	*	*	V -1-5	*	V +3-5	III +5-6	II -1-2	II +4-	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
ヒメツクシノホネ (広義)			<i>Naphar subintegrifolium</i> (Casp.) Makino s.l.	No information	III +2-4	*	*	*	*	*	*	*	II +2-4	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
コウホネ			<i>Naphar japonica</i> DC.	CO ₂ * only ⁽¹⁾	*	*	*	*	*	*	*	*	*	I +2-3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
ハゴロモモ			<i>Cabomba caroliniana</i> A.Gray	CO ₂ * only ⁽¹⁾	*	*	*	*	*	*	*	*	III +1-4	V +5-6	IV +3-5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
オオバナイタスキモ			<i>Utricularia gibba</i> L.	No information	*	*	*	*	*	*	*	*	III +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
ゼリ			<i>Oenanthe javanica</i> (Blume) DC.	CO ₂ * only ⁽¹⁾	II +3-	*	I +	*	*	*	*	*	*	III +1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
ヤナギダテ			<i>Pescicaria hydropper</i> (L.) Delarbtre	CO ₂ * only ⁽¹⁾	II +1-	*	*	*	*	*	*	*	I +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
ノボドメ			<i>Hydrocotyle maritima</i> Honda	CO ₂ * only ⁽¹⁾	*	*	*	*	*	*	*	*	*	I +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
シロバナサククラデ			<i>Pescicaria japonica</i> (Meisn.) Nakai ex Ohki	No information	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	I +	I +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
イネ科の一種			Gramineaceae sp.	CO ₂ * only ⁽¹⁾	I +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
オヒルムシロ			<i>Potamogeton natans</i> L.	weak HCO ₃ ⁻ use ^(4,11)	*	*	*	IV -+2	IV -+3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
トリゲモ類の一種			<i>Najas</i> sp.	weak HCO ₃ ⁻ use ⁽¹⁾	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	V +3	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
ホザキナガサモ			<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	HCO ₃ ⁻ use ^(2,4,3,11)	I +2	I +	*	*	*	I +2	*	I +3	*	II -1-2	I +	II +5	V +4	V +5	V +1-4	V +2-3	V +4	*	*	*	I -+1	II +	V +2-5	I +	*	*	*	*	I +2	*	I +3	*	I +1		
オオアサゲモ			<i>Egeria densa</i> Planch.	HCO ₃ ⁻ use ^(8,10,11)	I +1	*	*	I +3	*	*	*	IV +2-5	I +2	I +	*	II +5	I +	I +	V +4	IV +3	IV +3	I +2	*	II +5	II +1	V +3-5	II +1	V +5	I +	*	*	I +2	*	V +5	II +2	V +5	*		
エビモ			<i>Potamogeton crispus</i> L.	HCO ₃ ⁻ use ^(2,4,7,11)	*	*	*	*	*	*	*	*	I +	I +	*	IV +1	II +	IV +3	IV +3	IV +3	IV +3	II +2	*	II +4	I +	I +	V +5	IV +3	V +5	IV +3	V +5	I +	I +	I +	II +1	*	*		
ホノハシズヒキモ類似種			<i>Potamogeton</i> sp.	HCO ₃ ⁻ use ⁽¹⁾	*	*	*	*	I +2	*	*	*	I +	I +	*	IV +1	*	I +	IV +3	IV +3	IV +3	II +2	*	II +5	I +1	*	V +5	II +3	*	*	I +	*	*	V +5	II +2	*	*		
ササバモ			<i>Potamogeton wrightii</i> Morong	HCO ₃ ⁻ use ⁽¹¹⁾	*	*	*	*	*	III +5-6	I +	I +3-4	II +2	*	I +	*	II +	II +5	II +5	II +5	II +5	II +2	*	II +5	I +	V +5	V +5	II +4	*	V +5	II +4	*	V +5	II +4	*	V +5	II +4	*	
アイノセンニンモ			<i>Potamogeton x kyushuensis</i> Kadono et Wiegleb	HCO ₃ ⁻ use ⁽¹⁾	*	*	*	*	*	*	I +3	*	*	*	I +	*	*	*	IV +1-4	IV +1-4	IV +1-4	I +	V +5	II +5	*	*	*	*	*	*	V +5	II +4	*	V +5	II +4	*	V +5	II +4	*
アイノヒルムシロ			<i>Potamogeton x malaindones</i> Miki	HCO ₃ ⁻ use ⁽¹⁾	*	*	*	*	*	*	I +3	*	*	*	*	*	*	*	V +4-5	V +4-5	V +4-5	I +	V +5	II +5	*	*	*	*	*	V +5	II +4	*	V +5	II +4	*	V +5	II +4	*	
ヤナギモ			<i>Potamogeton oxypyllus</i> Miki	HCO ₃ ⁻ use ⁽¹¹⁾	*	*	*	*	*	*	I +2	*	*	I +2	*	*	*	*	*	*	*	I +	V +5	II +5	*	*	*	*	*	V +5	II +4	*	V +5	II +4	*	V +5	II +4	*	
セリシヨウモ			<i>Vallisneria spiralis</i> (Lour.) Hara	HCO ₃ ⁻ use ⁽¹⁾	*	II +2	*	*	*	IV +5	*	*	*	*	I +	*	II +3	*	I +	V +5	II +5	I +	V +5	II +5	*	*	*	*	*	V +5	II +4	*	V +5	II +4	*	V +5	II +4	*	
クロモ			<i>Hydrilla verticillata</i> (L.) Royle	HCO ₃ ⁻ use ^(8,11)	*	*	*	*	*	I +1	*	*	*	I +	*	*	I +	I +	I +	I +	I +	I +2	I +2	IV +5	V +4-5	*	II +1	IV +5	V +4-5	*	IV +5	IV +5	*	IV +5	IV +5	*	IV +5	IV +5	
マツモ			<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	HCO ₃ ⁻ use ^(1,10,11)	*	*	*	*	*	*	*	II +5	III +4	III +4	*	*	*	*	*	*	*	I +5	II +2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
シャジクモ類			<i>Chara</i> sp.	HCO ₃ ⁻ use ^(2,4,11)	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	II +2	I +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
アイノイトモ			<i>Potamogeton x orientalis</i> Hagstr.	HCO ₃ ⁻ use ⁽¹⁾	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	II +2	I +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
浮遊植物																																							
アオウキクサ属			<i>Lemna</i> spp.		*	*	*	*	I +	*	*	III +	I +	I +	*	*	*	*	*	*	I +	I +	II +	*	III +	IV +	*	*	IV +	*	*	*	*	*	*	*	I +	*	
オオアカウキクサ節			<i>Azolla subgen. Azolla</i> spp.		*	*	*	*	*	*	*	*	*	I +1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	III +	II +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
アカウキクサ			<i>Azolla imbricata</i> (Rostk. ex Griff.) Nakai		*	*	*	*	*	*	*	*	*	I +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	III +	II +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
ヒシコオニビシ			<i>Trapa</i> spp.		*	*	*	*	*	I +	*	III +5-6	I +1	I +1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
イチョウウキゴケ			<i>Ricciocarpus natans</i> (L.) Corda		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	I +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
ウキクサ			<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid.		*	*	*	*	*	*	*	*	*	I +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	I +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
ホテイアオイ			<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms		*	*	*	*	*	*	I +4	*	I +2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
抽水植物																																							
キンシュウスズメノヒエ			<i>Paspalum distichum</i> L.		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	II +	IV +1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
ヒメガマ			<i>Typha domingensis</i> Pers.		*	*	*	*	*	IV +2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
サンカウイ			<i>Schoenoplectus triquetus</i> (L.) Palla		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	V +1	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
チクゴスズメノヒエ			<i>Paspalum distichum</i> L. var. <i>indutum</i> Shinners		*	*	*	*	*	*	*	*	II +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	I +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
マコモ			<i>Pizania latifolia</i> (Grisb.) Turcz. ex Stapf		*	*	I +	*	*	*	I +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		
ミゾソバ			<i>Piscaria thunbergii</i> (Siebold et Zucc.) H.Gross		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	I +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	I +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		
チゴザサ			<i>Isachne globosa</i> (Thunb.) Kuntze		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	I +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		
ツルヨシ			<i>Phragmites japonicus</i> Steud.		*	*	I +	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		

所在地

*St. 1, 2, 10, 21: 高知市神田川。St. 3, 4, 12, 13, 20, 30: いの町奈奈路, 小河川。St. 5, 6, 11: いの町奥田川。St. 7: 高知市明見川。St. 8, 9: 高知市小籠川。St. 14, 15: 高知市十市川。St. 16, 17: 高知市春野, 湛渡用水路。St. 18, 19: 高知市牧倉, 湛渡用水路。St. 22, 23, 24, 25, 32: 高知市北山川。St. 26, 27: いの町宇治川。St. 26: 南国市物部, 湛渡用水路。St. 31, 34, 35: 高知市新川川。St. 33: 高知市木下の下川。

参考文献

** 1: Van et al. (1978); 2: Bain & Proctor (1980); 3: Kadono (1980); 4: Maberly & Spence (1983); 5: Aramaki et al. (1989); 6: Bodner (1994); 7: Maberly & Madsen (1998); 8: Maberly & Madsen (2002); 9: Kahara & Vermaat (2003); 10: Cavalli et al. (2012); 11: Yamanouchi & Ishikawa (準備中)

表6-1. 調査区の出現種.

科	属	種名	学名
沈水植物			
—	—	糸状藻類	—
トチカガミ科	クロモ属	クロモ	<i>Hydrilla verticillata</i> (L.f.) Royle
	セキショウモ属	セキショウモ	<i>Vallisneria natans</i> (Lour.) H.Hara
ヒルムシロ科	ヒルムシロ属	エビモ	<i>Potamogeton crispus</i> L.
		ホソバミズヒキモ類似種	<i>Potamogeton</i> sp.
		ヤナギモ	<i>Potamogeton oxyphyllus</i> Miq.
アリノトウグサ科	フサモ属	ホザキノフサモ	<i>Myriophyllum spicatum</i> L.
浮遊植物			
ウキゴケ科	イチョウウキゴケ属	イチョウウキゴケ	<i>Ricciocarpus natans</i> (L.) Corda
アカウキクサ科	アカウキクサ属	オオアカウキクサ節の一種	<i>Azolla</i> sp.
サトイモ科	アオウキクサ属	アオウキクサ	<i>Lemna aoukikusa</i> Beppu et Murata
		ナンゴクアオウキクサ	<i>Lemna aequinoctialis</i> Welw.
	ウキクサ属	ウキクサ	<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid.
	ヒメウキクサ属	ヒメウキクサ	<i>Landoltia punctata</i> (G.Mey.) D.H.Les et D.J.Crawford
湿生植物			
アカネ科	ヘクソカズラ属	ヘクソカズラ	<i>Paederia scandens</i> (Lour.) Merr.
アカバナ科	チョウジタデ属	チョウジタデ	<i>Ludwigia epilobioides</i> Maxim.
	マツヨイグサ属	アカバナユウゲショウ	<i>Oenothera rosea</i> L'Hér. ex Aiton
アブラナ科	イヌガラシ属	イヌガラシ	<i>Rorippa indica</i> (L.) Hiern
		スカシタゴボウ	<i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser
	オランダガラシ属	オランダガラシ	<i>Nasturtium officinale</i> R.Br.
	タネツケバナ属	タネツケバナ	<i>Cardamine scutata</i> Thunb.
イネ科	—	イネ科の一種	Gramineaceae sp.
イラクサ科	ミズ属	ミズ	<i>Pilea hamaoi</i> Makino
ウキゴケ科	ウキゴケ属	ウキゴケ	<i>Riccia fluitans</i> L.
オオバコ科	アワゴケ属	ミズハコベ	<i>Callitriche palustris</i> L.
	クワガタソウ属	カワチシャ	<i>Veronica undulata</i> Wall.
		ムシクサ	<i>Veronica peregrina</i> L.
キク科	センダングサ属	アメリカセンダングサ	<i>Bidens frondosa</i> L.
	タカサブロウ属	アメリカタカサブロウ	<i>Eclipta alba</i> (L.) Hassk.
	ヨモギ属	ヨモギ	<i>Artemisia indica</i> Willd. var. <i>maximowiczii</i> (Nakai) H.Hara
キンポウゲ科	キンポウゲ属	ケキツネノボタン	<i>Ranunculus cantoniensis</i> DC.
		タガラシ	<i>Ranunculus sceleratus</i> L.
スミレ科	スミレ属	ツボスミレ	<i>Viola verecunda</i> A.Gray
セリ科	チドメグサ属	ノチドメ	<i>Hydrocotyle maritima</i> Honda
タデ科	イヌタデ属	イヌタデ	<i>Persicaria longiseta</i> (Brujin) Kitag.
	スイバ属	アレチギシギシ	<i>Rumex conglomeratus</i> Murray
		ギシギシ	<i>Rumex japonicus</i> Houtt.
ツユクサ科	ムラサキツユクサ属	ノハカタカラクサ	<i>Tradescantia flumiensis</i> Vell.
ドクダミ科	ドクダミ属	ドクダミ	<i>Houttuynia cordata</i> Thunb.
ナデシコ科	ツメクサ属	ツメクサ	<i>Sagina japonica</i> (Sw.) Ohwi
ナデシコ科	ハコベ属	コハコベ	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.
ヒガンバナ科	タマスダレ属	タマスダレ	<i>Zephyranthes candida</i> (Lindl.) Herb.
ヒユ科	ツルノゲイトウ属	ツルノゲイトウ	<i>Alternanthera sessilis</i> (L.) DC.
ベンケイソウ科	マンネングサ属	コモチマンネングサ	<i>Sedum bulbiferum</i> Makino
マメ科	ソラマメ属	カラスノエンドウ	<i>Vicia sativa</i> L. subsp. <i>nigra</i> (L.) Ehrh.
マメ科	ヤブマメ属	ヤブマメ	<i>Amphicarpaea bracteata</i> (L.) Fernald subsp. <i>edgeworthii</i> (Benth.) H.Ohashi var. <i>japonica</i> (Oliv.) H.Ohashi

表6-2. 2009 - 2013年における年最大被度相対値の推移と変動係数.

	2009	2010	2011	2012	2013	平均	SD	変動係数
エビモ	0.50	0.86	1.00	0.24	0.55	0.63 ±	0.30	0.48
クロモ	1.00	0.24	0.30	0.16	0.03	0.34 ±	0.38	1.11
ホソバミズヒキモ類似種	1.00	0.32	0.08	0.06	0.01	0.29 ±	0.41	1.40
セキショウモ	0.63	0.66	0.70	0.85	1.00	0.77 ±	0.15	0.20
ホザキノフサモ	1.00	0.74	0.92	0.80	0.79	0.85 ±	0.11	0.13

表6-3. 2009 - 1013年における疑似一年草3種の出芽数, 生残数および被覆面積.

	エビモ					クロモ					ホソバミズヒキモ類似種				
	2009	2010	2011	2012	2013	2009	2010	2011	2012	2013	2009	2010	2011	2012	2013
St.1 出芽数	—	—	32	19	17	—	0	0	0	0	—	28	12	1	0
生残数	—	6	4	1	8	—	—	—	—	—	—	19	5	0	—
生残率(%)	—	—	12.5	5.3	47.1	—	—	—	—	—	—	67.9	41.7	0.0	—
被覆面積(m ²)	1.36	2.79	1.85	0.06	0.35	1.16	0.00	0.00	0.00	0.00	3.65	1.53	0.11	0.01	0.00
St.2 出芽数	—	—	61	52	63	—	3	1	1	0	—	14	22	7	15
生残数	—	15	25	21	35	—	1	0	1	—	—	9	9	4	14
生残率(%)	—	—	41.0	40.4	55.6	—	33.3	0.0	100.0	—	—	64.3	40.9	57.1	93.3
被覆面積(m ²)	2.68	5.66	7.85	2.74	3.88	1.31	0.06	0.01	0.09	0.00	0.92	0.15	0.22	0.30	0.05
St.3 出芽数	—	—	34	47	32	—	17	21	13	12	—	5	18	6	1
生残数	—	10	23	20	21	—	14	14	12	12	—	4	1	0	0
生残率(%)	—	—	67.6	42.6	65.6	—	82.4	66.7	92.3	100.0	—	80.0	5.6	0.0	0.0
被覆面積(m ²)	0.11	0.91	0.93	0.29	2.75	3.47	1.41	1.67	0.86	0.15	0.13	0.05	0.14	0.01	0.01

表6-4. 全36プロットにおける疑似一年草の挙動.

	エビモ			クロモ			ホソバミズヒキモ類似種		
	2011	2012	2013	2011	2012	2013	2011	2012	2013
連続して出現	21	30	22	5	5	3	14	6	2
新規加入	14	1	3	4	2	1	8	1	1
消失	0	5	9	5	4	4	6	16	5
継続して不在	1	0	2	22	25	28	8	13	28
定着率 (%)		85.7	71.0		55.6	42.9		27.3	28.6
加入率 (%)		100.0	60.0		7.4	3.4		7.1	3.4

表7-1. 各水位における河積の面積. B1, B5の上段はわんどを含まない河積、下段()内はわんどを含めた河積を表す. 2 m増水時については、わんどと本流が完全に接続するため全体の面積を示した. B5では、左岸側わんどに上流へ繋がるごく小さな流路があるため、実際には河積面積はこれよりわずかに大きいと考えられる.

調査ライン	河積面積(m ²)				群落
	調査時	0.5 m増水時	1 m増水時	2 m増水時	
B1	11.37 (14.30)	21.07 (27.25)	30.77 (44.38)	89.12	ササバモ
B2	27.47	48.27	69.27	114.24	オオカナダモ
B3	24.32	42.17	63.43	115.29	オオカナダモ
B4	19.23	36.23	56.78	108.10	オオカナダモーササバモ混生
B5 [※]	9.80 (16.50)	20.90 (34.00)	33.08 (52.90)	100.17	ササバモ

表7-2. 磯ノ川水位局において観測された増水日数.

年	平水位からの上昇量			
	>0.2m	>0.5m	>1m	>2m
2002	42	20	8	0
2003	73	39	19	8
2004	88	46	21	10
2005	32	12	6	3
2006	80	42	15	5
2007	31	21	12	5
2008	78	40	14	3
2009	53	20	9	2
2010	97	46	12	4
平均	63.8	31.8	12.9	4.4

表7-3. 各調査ベルトの環境要因および組成表.

	B1	B2	B3	B4	B5
コドラート数	3	3	4	5	3
オオカナダモ		3 ₁₀₀	4 ₈₀₋₁₀₀	V ₇₀₋₁₀₀	1 ₊
ササバモ	3 ₄₀₋₈₀			III ₁₀₋₄₀	2 ₂₀₋₇₀
ヤナギモ				III ₈₀₋₉₀	1 ₊
セキショウモ					1 ₂₀

表7-4. オオカナダモ・ササバモの植被率およびバイオマス.

コドラート名	植被率 (%)	水深 (cm)	流速 (m s ⁻¹)	草丈 (cm)	草丈/水深 (%)	現存量			
						コドラート内(g)	コドラート外(g)	内/外比	
オ オ カ ナ ダ モ	B2b	100	60	0.005	45	75.0	174.67	80.78	2.162
	B2a	100	55	0.005	17	30.9	118.04	46.91	2.516
	B2c	100	69	0.005	60	87.0	78.82	36.48	2.160
	B4a	100	30	0.005	30	100.0	63.71	34.76	1.833
	B3b	100	76	0.005	76	100.0	61.97	69.62	0.890
	B3c	100	40	0.151	40	100.0	53.31	22.26	2.394
	B4b	100	73	0.113	44	60.3	52.50	115.68	0.454
	B3a	90	75	0.005	55	73.3	71.49	—	
	B3d	80	43	0.005	35	81.4	106.90	25.71	4.158
	B4c	70	73	0.168	15	20.5	30.23	—	
	B4d	0.5	51	0.257	5	9.8	2.81	4.21	0.666
	B5c	0.5	37	0.207	5	13.5	0.61	—	
サ サ バ モ	B1b	80	67	0.005	67	100.0	58.69	132.48	0.443
	B5a	70	55	0.236	55	100.0	39.92	126.63	0.315
	B4c	40	73	0.168	70	95.9	23.65	22.15	1.068
	B1a	40	55	0.338	40	72.7	14.54	48.55	0.299
	B1c	40	60	0.190	55	91.7	11.20	31.04	0.361
	B5b	20	55	0.243	50	90.9	25.76	118.70	0.217
	B4d	10	51	0.257	50	98.0	6.93	34.06	0.203