

南湖生態系に影響を及ぼす湖底環境等に関する研究

焦 春萌・石川可奈子・酒井陽一郎・芳賀裕樹¹⁾

要約

南湖の湖底には、砂利採取などにより深い湖底穴が多数ある。深い穴の湖底の酸素状況およびその穴の外に与えている影響を把握するため、自動連続観測機器を用いて湖底穴直上の水温、溶存酸素濃度（以下、D0）の調査を継続的に実施し、夏に長期間で無酸素状態になることが分かった。湖底穴の中から放出されたD0と水温が低い水は、穴の外へ影響を及ぼす可能性があるが、本調査結果により、その貧酸素水塊は、周囲の狭い範囲に限られた。また、南湖では、水草の異常繁茂、湖流の停滞、湖底の泥化の進行等により、多地点において、時々貧酸素状態になり、水草が多い地域でD0が低い傾向が見られた。

また、今までよく分からなかった南湖全体の流れの詳しい水平分布を測定した結果、琵琶湖の放流量は、南湖全体の流れの強さおよび水平分布に大きく影響することが明らかになった。

流動生態系モデルによる数値実験を行った結果、夏に長期間に渡って、水深6m以深の湖底穴で無酸素状態が続くことを確認した。また、琵琶湖の放流量が少ない場合は、底層で貧酸素になりやすく、南湖全体の流れも放流量が多い場合に比べ弱いことを確認した。

水草除去の取り組みは、アオコや貧酸素水塊の解消といった部分的な生態系の回復に成功していたが、南湖生態系全体、生物相も含めた回復については評価できていない。中長期的な視点から水草の増減が湖底生態系に与える影響を見ると、南湖の夏季成層期（昼間）の底層D0は、水草の減少と共に改善したと考えられた。底生糸状藻類は、本研究期間に繁茂拡大がないことを確認できた。また、新たな生物調査手法である環境DNAを導入し、広域的に生態系を調査し評価する方法について検討を行った。

また、水草の過剰繁茂が引き起こす問題の一つに枯死した水草による底質の泥化進行が危惧されるが、琵琶湖での確拠例がない。そこで、水草量と底質の有機物量の関係および水草根こそぎ除去の効果について評価を試みた。底質の有機炭素量および窒素と2017年の水草繁茂量や水草積算繁茂量には有意な相関関係は認められず、枯死した水草は、繁茂した地点で枯死・沈降せずに流出・拡散して湖底全体に対して平均的に堆積していると考えられた。

1. 南湖における貧酸素や無酸素状態の調査解析

1.1. はじめに

琵琶湖南湖では、種々の水質改善努力により富栄養化は抑制されたが、琵琶湖の水環境は必ずしも健全な状態にあるとは言えない。また、1994年（平成6年）の大渇水以降、南湖の水草の増加が著しく、水草が水面まで生育する年もある。このため、水草の異常繁茂による環境悪化、湖流の停滞、湖底の泥化の進行等により、湖底のD0が低下している。

また、南湖の湖底には、砂利採取などにより深い湖底穴が多数形成され、水深10m以上の穴が10個確認され、最大水深は、12.5mであった。これらの深い穴では、夏に湖水の成層が見られ、水深6m以深は、無酸素状態であった。また、穴の湖底では、全窒素、全リン、アンモニア態窒素、

重金属類などの濃度が高くなり、硫化物イオンも検出された。夏季に湖底穴の内部では、水生生物の生存に適さない環境条件になった（森田ほか、2010）。

これらのことにより、南湖湖底の環境悪化や生態系に与える影響が危惧されている。また、外来魚の繁殖、水草の大量繁茂とともに、かつての広大な砂地が砂利採取により著しく減少したことで、南湖が有していた在来水生生物の生息地が失われた可能性がある。

琵琶湖南湖は、平均水深が4m程度の浅い湖である。瀬田川・疏水からの流出による南湖湖水の滞留時間は、3日～1か月であり、南湖の生態系は、物理環境の変化に影響されやすい。南湖の生態系の評価と管理・再生のためには、物理環境の変化による影響を解明していくことが求められる所以である。このような南湖の物理環境の変化を捉えるためには、流れの分布の特徴（流況）を把握することが

1) 琵琶湖博物館

大変重要である。従来の調査・研究の結果によれば、南湖は、浅く小さい湖であるため、北湖における地衡流の性質を持つ安定した「環流」や「内部波」による流れ等のような時間規模の大きい流動は存在せず、その流況は一般に複雑な変動状態を持つ弱流の場合が多い。しかし、これまで実施されてきた定点における連続測流および漂流版による測流は、機器の精度等の制限により、南湖全体の流れ分布の特徴を十分把握できなかつた。そこで本研究では、最先端の超音波流速計(ADCP)による流れの分布調査により、南湖全体の流れの特徴を把握した。また、南湖の窪地における低酸素・無酸素状態を、自動連続観測機器で把握し、その窪地地域の流れの分布状況と合わせて、低酸素・無酸素状態水塊の影響を検討した。また、南湖流動場モデル・生態系モデルによる3次元統合モデルを用いて、志那沖窪地の湖底地形によるD0状況を把握するため、数値シミュレーションを行った。

本文中で、窪地とは、周囲よりも低くなっている湖底地形の汎称で、湖底穴とは、窪地におけるさらに深い穴である。

1.2. 方法

1.2.1. 南湖深湖底の水温・D0の自動連続観測

本研究では、2019年～2020年に、S3(水深10.1m)、S4(水深5.6m)、S8(水深5.0m)およびS6(水深9.2m)で水温・D0の自動連続観測を行った(図1-1)。湖底直上の水温・D0の時間変化を把握するために、湖底穴のS3とS6に、湖底穴の無酸素水塊の周辺への影響を把握するため、湖底穴外のS4(2019年)とS8(2020年)に、それぞれ湖底直上0.5mに測定精度±0.002℃の水温計(RBR社製の高精度水温計)、測定精度±1%のD0計各1台を設置した。

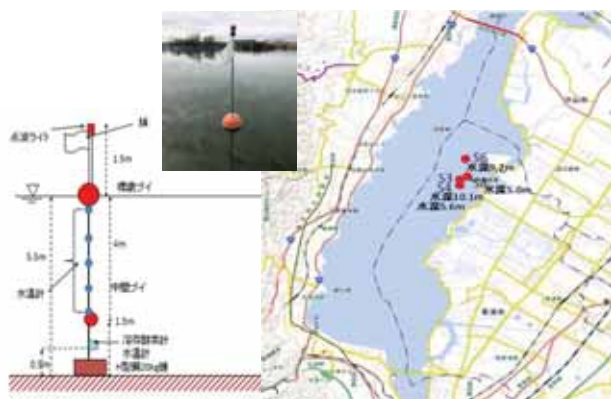


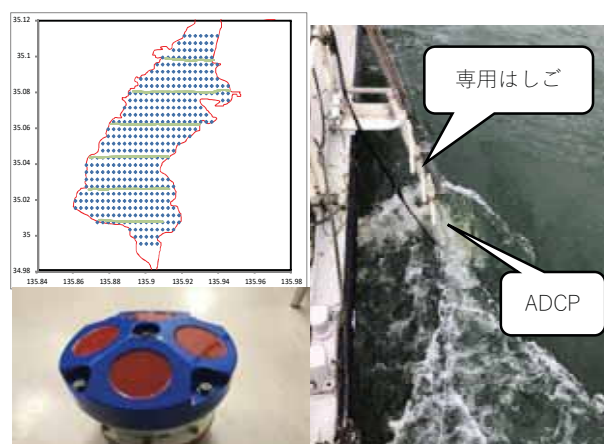
図1-1 琵琶湖南湖における本調査での二つの湖底穴(S3とS6)および穴の周辺地域の調査地点S4とS8(右図)、観測機器配置図(左下図)、写真は、水面から見た本調査の係留系の様子である。(国土地理院の地理院地図に調査地点を追記して掲載)

1.2.2. 南湖の流れの平面分布調査

本研究では、湖底穴の無酸素水塊が周辺へ及ぼす影響を

把握するため、アメリカのTeledyne RD Instruments社製の超音波流向流速計(ADCP)を用いて流れの現場調査を行った。このADCPは、周波数1200kHz、測定精度±5mm/sであり、船を走らせながら、表層-湖底までの流速流向プロファイルを取り、広域で流れを測定できる。測定精度を高めるため、ADCP調査用のDGPSコンパス装置のヘディング精度は、0.3度以内、水平測位精度は、0.6m以内である。

本研究では、ADCPを用いて船を走らせながら、南湖における東西方向の6つのライン(図1-2の左上)に沿って調査を行い、一つのラインに700個以上のデータを取得した。図1-2の左上のライン以外の点においては、周りの観測ラインのデータの加重平均で換算した。



超音波流向流速計
(アメリカ製:ADCP)

図1-2 アメリカのTeledyne RD Instruments社製の超音波流向流速計(ADCP)(左下の写真)、ADCPを船に装着している様子(右の写真)およびADCPでの調査ライン(左上の図)

1.2.3. 南湖の5つの湖底穴およびそれぞれの周辺南北東西の湖底D0調査

南湖の湖底穴における低酸素・無酸素水塊が、周辺に与える影響を把握するため、南湖の5つの湖底穴(図1-3)の中心とそれぞれの穴の周辺東西南北の4地点において湖底D0の調査を行った。

1.2.4. 南湖流動場モデル・生態系モデル

本研究では、以前に北湖の研究で開発したメッシュ分割型の流動・生態系モデル(焦ら, 2018)を南湖へ適用した。その際、鉛直方向の成層特性を表すために、メッシュ構造の鉛直方向は1m毎に分割し、水平方向のメッシュは500m×500mとした。また、3次元流動場モデルと生態系モデルと統合し、湖流系と生態系の統合化動力学モデルで同時に計算した。

本研究で用いる流動場モデルについて、デカルト座標系における基礎方程式で、ブジネスク近似と静水圧近似を仮

定した湖水の運動方程式、連続の式、水温の移流・拡散方程式、湖水の状態方程式を使った。栄養塩などの化学物質やプランクトンは、周辺水の流れによって輸送されるものとし、各状態変数の時間変化は移流・拡散方程式によって記述される。

本モデルの境界条件として、気象条件は、降水量、気温、風速および全天日射量などのデータを使った。

1.3. 結果と考察

1.3.1. 南湖の湖底穴の無酸素水塊の周辺への影響調査

図1-3は、2020年8月6日、湖底穴 St.1 (水深6.4m)、St.6 (水深7.6m)、St.15 (水深8.2m)、St.7 (水深10.0m)、St.9 (水深10.7m) およびそれぞれの北、東、南、西方向の湖底穴周辺の湖底から0.3m上のDOである。湖底穴 St.1、St.6、St.15、St.7、St.9のDOは、それぞれ0.24mg/L、0.25mg/L、0.21mg/L、0.21mg/L、0.24mg/Lでほぼ無酸素状態である。St.6の東側のDOは、0.66mg/Lで、St.15の東側のDOは、1.91mg/Lで、St.7の北側と西側のDOは、それぞれ1.10mg/L、0.28mg/Lで、St.9の東側のDOは、0.27mg/Lである。これらの湖底穴の無酸素状態に対し、そのそれぞれの周辺地域では、貧酸素・無酸素の状態になり、湖底穴の無酸素水塊は周辺の地域に影響を与えていることが明らかである。

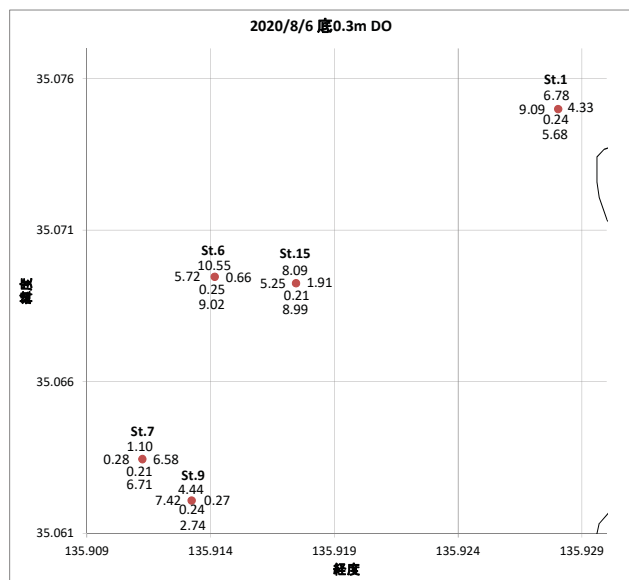


図1-3 2020年8月6日、湖底穴 St.1、St.6、St.15、St.7、St.9の湖底から0.3mのDO (mg/L) およびそれぞれの北、東、南、西方向の湖底穴周辺のDO (mg/L)

1.3.2. 南湖の水草の分布が、湖底DOに与える影響について

図1-4の左図は、2019年9月、魚探（魚群探知機）に

よる水草高の水平分布（芳賀、琵琶湖博物館水草対策チーム資料）で、図1-4の右図は、2019年9月13-14日に南湖52地点で観測した湖底から0.3mのDO水平分布である。このDO水平分布調査では、湖底穴内部のデータは含んでいない。両者の比較から、西側の湖岸付近と矢橋の北側に見られる低いDOは、水草の分布と関係があることが示唆された。

水草オオカナダモ、ホザキノフサモ、センニンモは、南湖湖底直上のDOを低下させ、その中で、オオカナダモの現存量の寄与が最も大きいことが報告されている（芳賀ほか、2006）。また、昼間は水温の上昇に伴い、植物プランクトンや水草の光合成により湖底近くまでDOが高くなり、夜間には、湖底有機物の酸素消費（プランクトンや水草の呼吸の影響等）によりDOが低くなることが分かった。本調査では、昼間に施したので、この時間帯のDOは高くなるはずであるが、DOが低いという傾向が見られた。つまり、場合により、南湖の水草の分布が、湖底DOに与える影響は、昼間でも見られる。しかし、本結果から、湖底穴の貧酸素水塊が地点の周囲に広がっている様子を確認することはできなかった。よって、湖底穴から放出される貧酸素水塊は、周囲の狭い範囲には影響を及ぼすが、広範囲には影響を及ぼさない可能性がある。

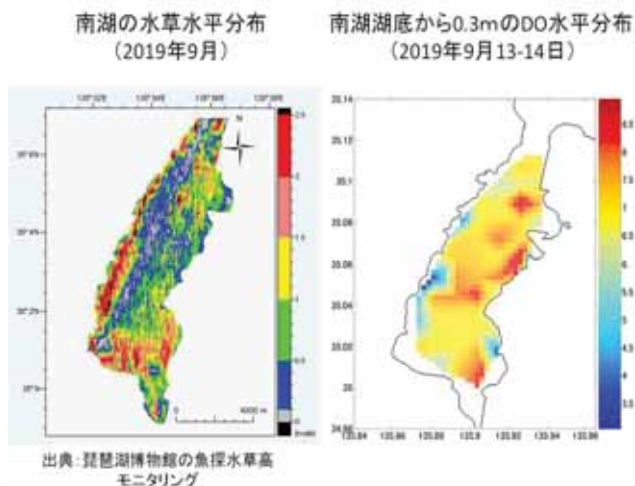


図1-4 南湖の水草（左図）と溶存酸素（右図）の水平分布。左図は、2019年9月の魚探による水草高 (m) の水平分布で、右図は、2019年9月13-14日の南湖湖底から0.3mのDO (mg/L) 水平分布

1.3.3. 貧酸素或いは無酸素水塊の影響

1.3.3.1. 湖底穴における貧酸素或いは無酸素水塊の外への拡散パターンの概念図

南湖の湖底には、砂利採取などにより深い湖底穴が多数形成された。既存の研究で、これらの深い穴では、夏に湖水の成層が見られ、水深6m以深は、無酸素状態であった（森田ほか、2010）。しかし、それから10年後になる現在

では、これらの深い穴の湖底の酸素状況は、どうなっているか、また、深い穴の湖底の酸素状況は、穴の外に影響を与えているかどうかを把握するため、本研究の調査を行った。

図 1-5 は、湖底穴における貧酸素あるいは無酸素水塊の外への拡散パターンA~パターンCの3つに分けている。

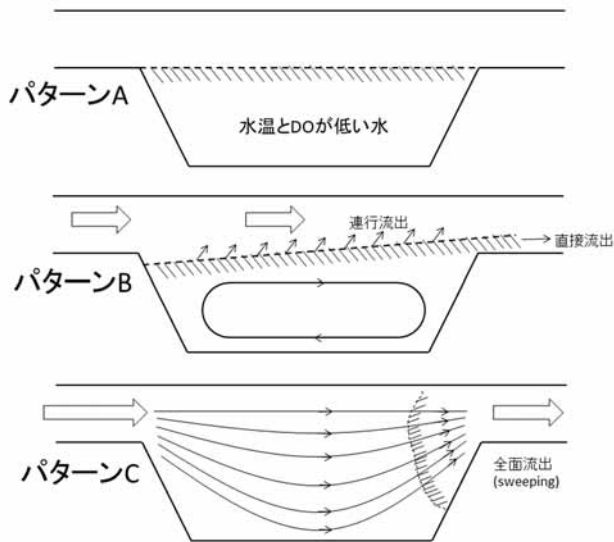


図 1-5 湖底穴における、水温と DO が低く重い水と周辺の水との混合・入れ替りの概念図

パターン A：微風の場合、パターン B：弱風の場合、パターン C：強風の場合、

出典：奥田ほか（1981）から複製

1.3.3.2. 貧酸素あるいは無酸素水塊の形成およびその外への影響

2020年の夏には、湖底穴 S3（水深 10.1m）において、7月23日～9月15日の約2か月間、ほぼ無酸素状態が続いた（図 1-6C）。その後、9月15日に DO の回復に伴い、水温も急に上昇した。また、湖底穴の周辺地点である S8 では、たびたび貧酸素状態になったことが分かる。S8 の近くの地域には、通常、水草が少ない（図 1-4）ため、水草により貧酸素状態になったとは考えにくい。窪地の湖底穴では、夏に水が成層しているため、湖底穴の水深 6m 以上で DO と水温が低いと推測される。2020年の夏は強風がなかったため（図 1-6A）、弱風により湖底穴から流出した水（図 1-5 のパターン B）が周りの水と混合せず、時折 S8 に到達し、DO を一時的に低下させたと考えられる（図 1-6D）。

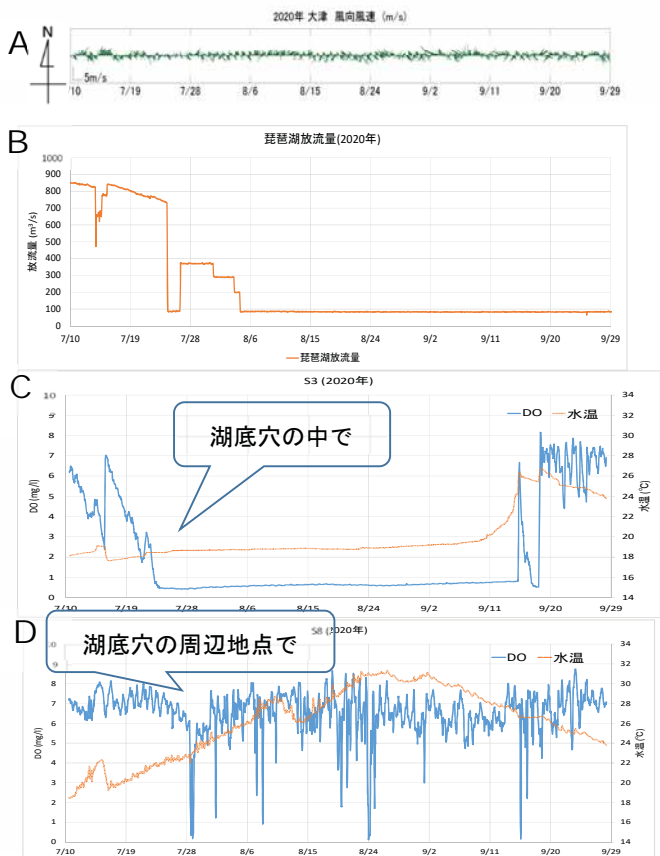


図 1-6 2020年7月～9月、A:大津観測場の風のベクトル、B:琵琶湖放流量（データの出典：国土交通省近畿地方整備局琵琶湖河川事務所）、C:窪地の深い穴である S3（水深 10.1m）の湖底直上 0.5m の水温と DO、D: その湖底穴の周辺地点である S8（水深 5.0m）における湖底直上 0.5m の水温と DO

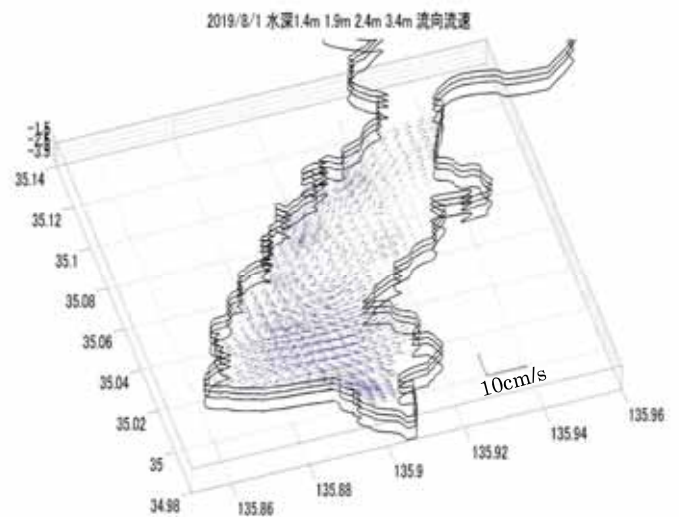


図 1-7 超音波流向流速計（ADCP）で測った 2019年8月1日の南湖の流れの水平分布（水深：1.4m、1.9m、2.4m、3.4m；琵琶湖の放流量：360m³/s）。

1.3.4. 琵琶湖南湖の流れの3次元分布

本研究では、今までよく分からなかった南湖全体の流れの水平分布について詳しい構造を明らかにするため、超音波流速計 (ADCP) を船に取り付け (図 1-2)、船を走らせながら流れを測定した。

図 1-7 は、2019 年 8 月 1 日、琵琶湖の放流量が多く北風およそ 1.9m/s の場合に測定した流れの水平分布である。南湖の西側に真っすぐの恒流が卓越し、南湖北半分の東側では、流れが弱い停滞区域があり、北半分には、反時計回りの環流があった。この環流の詳しい構造が分かったのは、これが初めてである。また、琵琶湖の放流量が少ない場合は、南湖全体の流れが弱くなり、西側における真っすぐの恒流もなくなる (流れ分布図省略)。琵琶湖の放流量が南湖全体の流れに大きく影響することが明らかになった。

1.3.5. 三次元の流動生態系モデルによる数値実験

砂利採取などにより多数形成された深い穴の湖底の酸素状況およびその影響を把握するため、その影響因子として、水草の大量繁茂による湖流の停滞、風による流れの状況、湖水の成層状況、湖底の地形、琵琶湖の放流量などをまとめて考える必要がある。現場調査データに基づき、これらの影響因子の相互作用のメカニズムを含めた数値実験を行った。

志那沖窪地の湖底地形は、かなり複雑であり、本モデルの水平方向の 500m×500m のメッシュで細かく表現できないので、モデルの中、図 1-1 の S3 と S4 の近くに、概念的に水深 7m の 500m×500m 水平方向のメッシュを 2 つ設計した。水草の影響について、図 1-4 の 2019 年 9 月の南湖の水草水平分布を参照し、水草が高い区域での湖底摩擦係数を大きくし、水草による湖水の停滞効果が表現できるようにした。

図 1-8 は、モデルで計算した南湖の DO の南北鉛直断面図 (2019 年 8 月 26 日) である。この湖底穴では、夏の長期間に水深 6m 以深に無酸素状態になったことが分かる。図 1-8 で表す状態は、夏の南湖窪地の通常の DO の状態である。

図 1-9 は、モデルで計算した南湖の水深 4m の DO の平面分布図 (2019 年 8 月 26 日) である。現場調査の観測データと比較すると、南湖全体の東北部分と南西部分 (水草が多い地域であることなどの理由で) に DO が低いという特徴 (図 1-4 の右図) とよく一致していることが分かった。

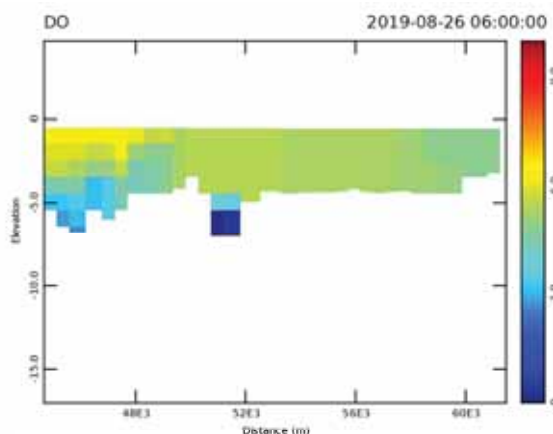


図 1-8 3次元モデルで計算した南湖の DO の南北鉛直断面図 (2019 年 8 月 26 日)、縦軸は、水深 (m) で、横軸は、琵琶湖大橋からの距離 (m)。

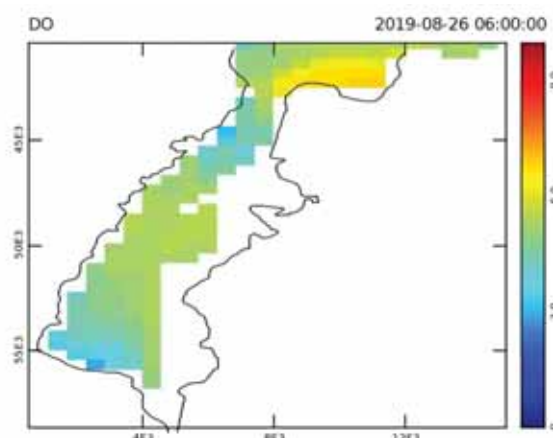


図 1-9 3次元モデルで計算した南湖の水深 4m の DO の平面分布図 (2019 年 8 月 26 日)。

1.4. まとめ

①自動連続観測機器を用いた窪地内の湖底穴直上の水温、DO の継続的な調査の結果として、深い湖底穴は、夏に、長期間において、無酸素状態になった。強風の場合、湖底穴における DO と水温が低い水塊は、周辺地点の水と入れ替わる (図 1-5 のパターン C)。また、弱風の場合、湖底穴の湖底上の水深 6m 以深の水は外に直接流出する (図 1-5 のパターン B)。

②5 つの湖底穴の湖底から 0.3m の DO およびそれぞれの北、東、南、西方向の湖底穴周辺で実施した DO の現地調査から、5 つの湖底穴の無酸素状態に対し、そのそれぞれの周辺地域では、貧酸素・無酸素の状態になり、湖底穴の無酸素水塊は周辺に影響を与えていることが分かった。

③超音波流速計 (ADCP) で測定した結果、琵琶湖の放流量が多い場合は、南湖の西側に真っすぐの恒流が卓越し、南湖北半分の東側では、流れが弱い停滞区域があり、北半分には、反時計回りの環流があった。また、琵琶湖の放流量

が少ない場合は、南湖全体の流れが弱くなり、西側における真っすぐの恒流もなくなる。琵琶湖の放流量は、南湖全体の流れの強さおよび流れの水平分布に大きく影響することが分かった。

④南湖の水草の分布が湖底 DO に与える影響を検討するため、魚探による水草高の水平分布と南湖湖底から 0.3m の DO 水平分布と比較したところ、水草が高い地域では、DO が低いという傾向が見られた(図 1-4)。また、この調査結果から、湖底穴から放出される貧酸素水塊は、周囲の狭い範囲には影響を及ぼすが、広範囲には影響を及ぼさない可能性がある。

⑤志那沖窪地の湖底地形による DO 状況を把握するため、概念的に二つの水深 7m の 500m×500m 水平方向のメッシュで数値実験を行った。その結果、夏に、長期間に渡って、水深 6m 以深の湖底穴において無酸素状態が続いたことが分かった(図 1-8)。このモデル計算の結果(図 1-9)と現場調査の観測データ(図 1-4 の右図)と比較し、その特徴の再現性があることを確認した。

2. 水草の増減が湖底生態系に与える影響の評価

2.1. はじめに

県では、2011 年より南湖の水草除去を大幅に増やし実施してきたが、その成果(生態系回復効果)を示していくことは、今後の事業方針を検討する上で不可欠である。第五期中期計画までの成果によると、水草を除去すると閉鎖性水域のアオコが解消され、貧酸素水塊も解消した。また、南湖全体において水草量に対する貧酸素エリアの割合が減るなど、回復の兆しを感じられた(酒井ほか 2021)。しかし、生態系における生物の回復については、その兆しが明確ではなかった。そのため、サブテーマ 2「水草の増減が湖底生態系に与える影響の評価」では、南湖生態系、特に水草の周辺生物相にどのような変化をもたらしたのかを中長期的に評価することを目指した。特に、近年、環境 DNA 手法のめざましい発展があり、この手法を使用して広域的な調査を行い、従来の数地点での調査では捉えることのできなかつた変化を検出するためのモニタリング手法の検討を行った。

2.2. 方法

2.2.1. 環境 DNA による南湖生物相の中長期的回復の評価

2.2.1.1. 採水地点と方法

環境 DNA 解析用のサンプルとして、2020 年 9 月に実施された琵琶湖博物館の南湖 52 地点水草現存量調査に同乗し、湖底直上にて、6L のノースキン採水器を用いて毎回

塩素系漂白剤による付着 DNA 分解と十分なすすぎを行いながら、湖水を湖底直上 50cm にて 1L 採水した。そして、2021 年は、4 月、5 月、6 月、7 月、9 月、11 月、2022 年 1 月の琵琶湖博物館の魚探を用いた水草高調査に同乗し、表層水をポリビンで直接 1L 採水した。採水した湖水には 10%塩化ベンザルコニウム(オスバン)液 1.2ml を現場で添加し、クーラーボックスに入れて研究室に持ち帰り、1~2 日以内に GFF ガラスフィルターで濾過し、フィルターを-20℃で凍結保存した。フィルターからの DNA 抽出には、DNA 抽出キット(MP-Biomedicals FastDNA SPIN Kit for Soil)を用いた。

2.2.1.2. 湖底直上 DO

南湖 52 地点(図 2-1 を参照)において、2020 年 9 月 22 日、24 日にポータブルマルチメータ(Hach HQ40d)を用いて、また、同地点において 2022 年 8 月 29 日~9 月 1 日に、多項目水質計(HORIBA U52)を用いて、湖底直上 30cm における DO を測定した。

コンタ図は、Marine Explorer ver4 を用いて作成した。

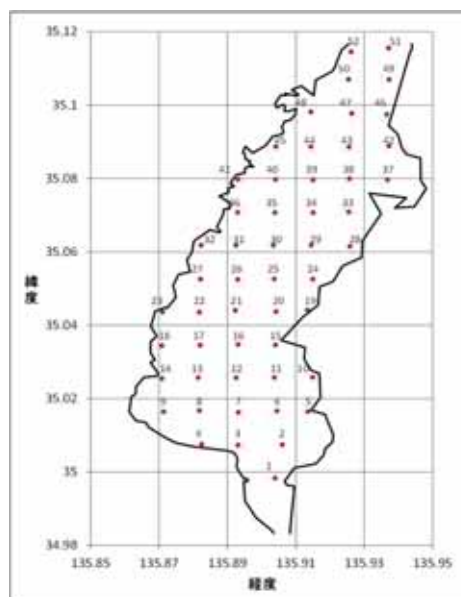


図 2-1 調査地点 南湖 52 地点

2.2.1.3. 環境 DNA 魚類網羅的解析

南湖における水草量と周辺生物(ここでは魚類)の関係性を評価する目的で、2021 年に採取した底層水の環境 DNA を用いて、水草の PVI(水草高/水深)と魚類の種組成の違いを調べる分析試験を行った。52 地点の水草高 PVI を 0-20%、20-40%、40-60%、60-80%、80-100%の 5 つのカテゴリーに分けて、52 地点から得られた環境 DNA をそれぞれのカテゴリーごとに混合し、業者委託(生物技研)による MiFish(Miya et al. 2015)による魚類相網羅的解析に供した。

環境 DNA 手法を中長期的な南湖生態系モニタリングへの適用を検討する上で、季節性や最適な地点を探るために、2021 年のサンプルを用いて 52 地点から等量を混合した Mix と南湖の流出口に最も近い St.1 の地点で同様に、業者委託による MiFish による魚類相網羅的解析を行い、分析結果を比較した。

2.2.1.4. 環境 DNA による在来魚の定量的解析

中長期的に魚類相をモニタリングすることを想定し、ターゲットとなる種の定量的検出手法を検討した。調査地点を選定するために、分布の季節変化を調べた。

本研究では、アユ (Uchii et al. 2022) とホンモロコ (Yamanaka & Minamoto 2016) の特異的プライマーを用いた定量的 PCR をリアルタイム PCR (Applied Biosystems Step One Plus) に試薬はタカラ Premix Ex Taq™ (Probe qPCR) を用いて 20 μl の試薬推奨条件で PCR を実施した。検量線の作成は、濃度の既知人工遺伝子を用いてコピー数の算出を行った。

2.2.1.5. 環境 DNA による貝類調査の試み

環境 DNA 魚類の網羅的解析に用いた DNA を、業者委託 (生物技研) 二枚貝検出プライマー (gClam) を用いて網羅的解析を試みた。

2.2.1.6. 湖底の糸状藻類の観察調査

底生糸状藻類 (リングビヤ *Lyngbya*) は、2007 年頃から南湖の湖底で水草が減った地点に大量繁茂するようになったことから、将来湖底がリングビヤに覆われ、貧酸素の促進や、湖底の二枚貝が生息しにくい環境になると懸念されていた。そこで、2020 年 9 月 22 と 24 日に南湖 52 地点でアクションカメラ (apeman A79) をロープで投下し、湖底のビデオ撮影を行い、目視により湖底の糸状藻類の有無を確認した。

2.3. 結果と考察

2.3.1. 水草量と湖底直上の DO

2020 年 9 月と 2022 年の湖底直上 DO を過年度までのコンタ図と並べて図 2-2 に示した。また、琵琶湖博物館と共同で実施してきた南湖 52 地点での水草現存量調査で明らかとなった大まかな南湖の水草量を示した。

湖底直上の DO は、2020 年、2022 年ともに、生物の生息に影響を及ぼすとされる $DO < 2\text{mgL}^{-1}$ となる貧酸素を示す地点や、産卵に影響を及ぼすとされる $DO < 4\text{mgL}^{-1}$ の地点は見られなかった。このことから、南湖の沖合部では、昼間 (水草が光合成する時間帯) の貧酸素、低酸素状態は概ね解消されていると言えるだろう。ただし、2020 年 9 月 22

日および 24 日の調査日については、南湖が夏季の成層から鉛直混合が頻繁に生じる時期へと移行した後のデータであったため、今後、湖底の貧酸素状態をモニタリングする際には、成層が存在する時期に調査を実施するよう注意を払う必要があると考えられた。

また、2007 年以降の中長期的な変遷をみると、南湖の貧酸素の状況は、低酸素を経て更に改善していることが示唆された。

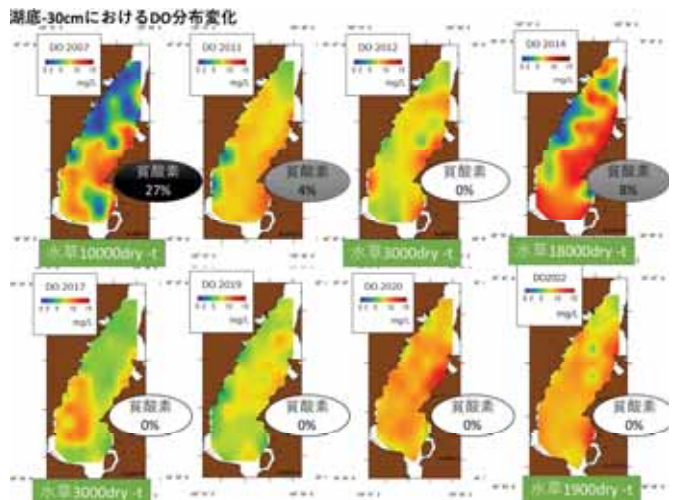


図 2-2 湖底直上 30cm における溶存酸素分布の変化と水草の現存量

2.3.2. 水草高と魚類相の関係

2021 年 9 月に底層水から収集した環境 DNA の魚類相と PVI (水草高/水深) の関係を、図 2-3 に示した。

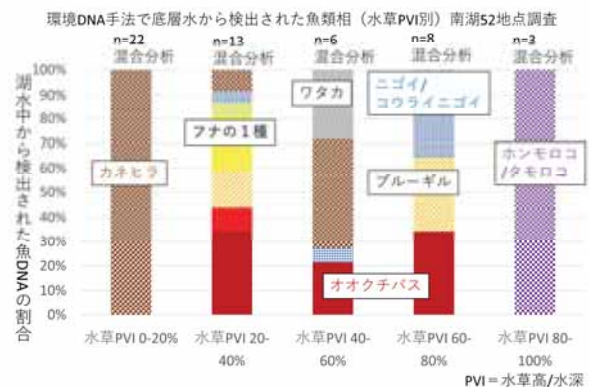


図 2-3 環境 DNA 手法で 2020 年 9 月の底層水から検出された魚類相 (水草 PVI 別) 南湖 52 地点調査

2020 年 9 月には、在来・外来魚を含む 9 分類群の検出ができた。特に、ホンモロコ/タモロコ、カネヒラ等在来魚の遺伝子が多い割合で検出された。過去に環境 DNA 手法による調査が行われていないため、直接的な比較はできないが、2006 年から 2007 年に守山と大津で行われたエリ漁

で採取された魚のデータによれば、約 85%がブルーギル、4%がオオクチバスであり、在来魚（アユ、フナ、コイ等）10%程度であった。これを考慮すると、南湖での在来魚回復の兆しが伺われた。水草高との関係については、図を見ると差異があるように思われたが、PVI80-100%に混合した3地点のサンプルをそれぞれに再分析したところ、1地点でホンモロコ/タモロコ遺伝子が増幅されたものであったと示唆された。DNAの混合分析は、分析予算を削減できる利点があるものの、混合した地点すべての代表性を十分に示すことが難しいという課題が見えてきた。そのため、現地ではこのDNAの混合分析手法を使用して水草量と魚類相の関係を確定的に示すことは難しいとわかった。

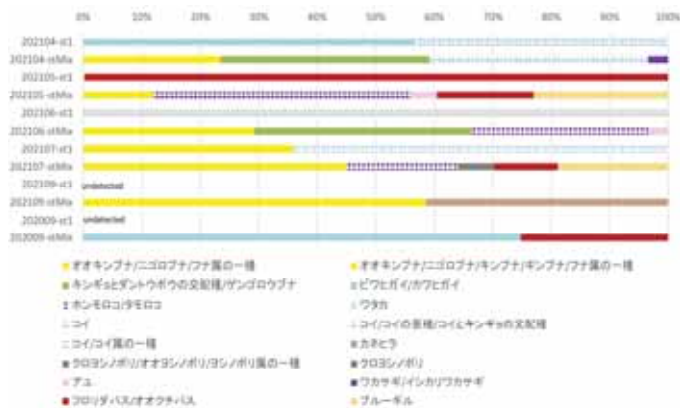


図 2-4 南湖魚類相環境 DNA 網羅的解析
(2021 年 4 月～2021 年 9 月表層および 2020 年 9 月底層の St.1 と 52 地点 Mix)

2.3.3. 南湖における中長期的モニタリングのためのサンプリング方法の検討

南湖生態系モニタリングのために、2021 年度に収集された南湖 52 地点の表層サンプルを使用し、中長期的のモニタリングにこの方法を適用できるかどうかを検討した。

魚種相を簡易に調査するには、環境 DNA (eDNA) 網羅的解析手法が最適である。近年、広く普及しつつある手法であるが、分析にかかる費用が高額であることや調査手法も発展途上にある。したがって、サンプリングの手間と分析費を節約するために、地点の選定と混合分析について検討する必要がある。図 2-4 で示したように南湖の流出口に近い 1 つの地点 (St.1) での単一地点分析と、南湖 52 か所の地点から得られた DNA を混合して行った分析 (Mix) の結果を比較した。その結果、Mix で行った方が検出される魚類 DNA の種類が多いことがわかった。したがって、南湖全体の魚の種類を包括的に把握するためには、単一地点ではなく混合分析が適していると考えられた。ただし、Mix を行う場合、混合する地点数が多すぎると PCR のバイアスに影響を与え、検出できない種が出てくる可能性があるため、最適な地点数についての検討が今後必要である。将来のモ

ニタリングに向けて、指標種のような特定の魚種等に焦点を当てる方針も検討すべきと考えられた。

2.3.4. 特定の魚種のモニタリング

例えば、特定の指標種を選び、環境 DNA から定量的分析を行うために、特異的なプライマーを使用してリアルタイム PCR を実施することで DNA 量の変動の推定が可能になる手法も近年進歩している手法である。本調査研究では表層湖水からアユとホンモロコの DNA 分布の季節変化を調査し、その結果を図 2-5 に示した。

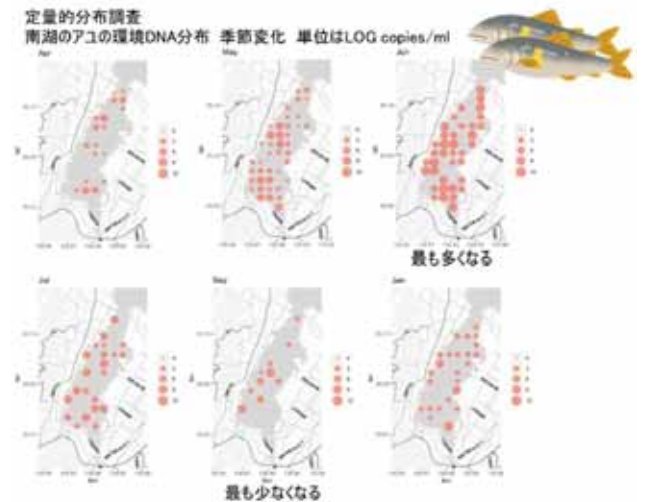


図 2-5 南湖のアユの環境 DNA 分布の季節変化
(2021 年 4, 5, 6, 7, 9 月 2022 年 1 月)

2021 年度の時点で、アユの場合、季節と分布に応じた DNA のコピー数に変化が見られた。一方、ホンモロコは DNA 量が少なく、主に底層に生息するため、検出/非検出のレベルでしか判定できなかった。しかし、南湖 52 地点の表層水で調査したうち 4 月は 14 地点でホンモロコの DNA が検出され、調査をした中では、最も多くの地点で検出されたことが示された。近年、南湖でホンモロコの産卵が再び報告されており(馬淵ほか 2023)、今後、個体数が増加すれば、環境 DNA 手法による定量的なモニタリングが可能となると考えられた。

ただし、環境 DNA を用いた生物・生態系モニタリングは、未だ発展途上の段階にあり、採水量、採水時期、PCR 回数、含まれる魚種および夾雑物によって、PCR (遺伝子増幅) 過程でバイアスが発生し、結果が安定しないという課題も存在する。また、定量的に変動を調査するためには、ターゲットとする魚種に特異的なプライマーを開発することが今後期待される。南湖の魚種を長期的に把握するために、今後も追加試験と調査が必要と考えられる。

2.3.5. 底生糸状藻類（リングビア）の観察調査

アクションカメラで撮影した 52 地点での湖底のスナップショットを並べた（図 2-6）。



図 2-6 南湖の 52 地点での湖底スナップショット（2020 年 9 月 22, 24 日）点線の枠は湖底に糸状藻類が繁茂していた地点を示す。

カメラの映像を使用して底生糸状藻類の繁茂状況を確認した。その結果 52 地点のうち 8 地点で底生糸状藻類の繁茂が観察された。過去の研究（芳賀・石川 2014）によると、10 dry-g m⁻²以上の繁茂は、2012 年には 11 地点であったことから、繁茂が拡大していないと考えられる。さらに、2022 年 8 月末に実施した同 52 地点での水草現存量調査において、底生糸状藻類も調査したが、10 dry-g m⁻²以上の糸状藻類の繁茂は、6 地点であった（芳賀ほか 2023）。このことから、底生糸状藻類の繁茂は拡大していないと確認できた。

2.4. まとめ

- ①湖の夏季成層期（昼間）の底層 D0 の中長期的変化を見ると、水草の減少と共に改善したと考えられた。
- ②環境 DNA 手法を用いて南湖の魚類相を調査した。52 地点で 12 分類群が検出でき、この中には在来魚も多く含まれていた。
- ③環境 DNA による湖沼の魚類相のモニタリングにおいて、1 つの取水地点が代表地点として選ばれることがあるが、1 地点のみのモニタリングよりも多地点で調査し、種数を多く得る方が望ましい。南湖の場合、流出口である St.1 の 1 地点のみで、全体を代表するのは厳しいことが、試験

分析によって確認された。

④環境 DNA による二枚貝の定量的検出を試みたが、湖水サンプルからは検出できなかった。現存量が増えれば検出できる可能性も考えられた。

⑤底生糸状藻類は、本研究期間に繁茂拡大はないことが確認できた。

2.5. 結論

2000 年代から水草大量繁茂の後、2010 年代以降は、南湖の水草の現存量が年ごとに大きく変動するようになり、水草による悪影響、特に生態系や生物相にどのような影響を与えたのかを、湖底の酸素濃度（DO）、周辺生物の環境 DNA、湖底に被覆する糸状藻類の観察調査を行った。

中長期的な観点から見ると、湖底の酸素濃度は回復傾向にあり、在来の魚類、特にアユは南湖に広く分布し、ホンモロコも検出され、再び増えつつあると推察できた。また、湖底に生育する糸状藻類も拡大傾向にない結果が得られた。これらのことから、南湖の生態系はゆっくりとしたペースで回復しているように感じられた。

今後、水草の除去や湖底の耕耘などの保全活動が続けられることで、魚類だけでなく、二枚貝も回復し、南湖の生態系が再びにぎわうことが期待される。

3. 水草繁茂量が底質の有機炭素・窒素量に与えた影響の評価

3.1. はじめに

先の章までに述べたように、1994 年の大渇水以降、琵琶湖南湖の沖帯では、沈水植物（以下「水草」という）の繁茂面積・量が増加し、2014 年には南湖のほぼ全域となる 49.6km²で繁茂、その乾燥重量は 18173 トンとなった（芳賀・石川 2016）。その後、水草量は増減を繰り返しつつも、現在まで南湖の広い範囲で繁茂しており、複合的な環境問題を引き起こしている（滋賀県 2009）。このため、滋賀県では水草の根こそぎ除去などの大規模な水草対策事業が続けられている（川崎 2015, Ishikawa et al, 2020）。

水草の過剰繁茂が引き起こす問題の一つとして、夏の間には繁茂した水草は秋に枯死すると湖底に堆積するため、水草繁茂量の増加は湖底底質の有機物量を増加させ、底質の泥化を進行させることが危惧されている（滋賀県 2009）。他の浅い水草が繁茂する湖の研究では、湖底の有機炭素は高等植物由来であること、水生植物のリター由来の有機物が湖底の泥化に寄与していることが指摘されている（西村 2015, 野村ら 2017）。実際に湖底に堆積した量は不明だが、琵琶湖においても、南湖の水草の枯死量は純生産の 7 割以上である 142mg C/m²/年と見積もられている（琵琶湖環境科学研究センター 2018）。このように、水草は南湖におけ

る湖底の環境や有機物フローに大きな影響を与えている可能性が指摘されているものの、水草の現存量と、底質の有機物量との関係は明らかではない。また、2011年より続けられている水草根こそぎ除去事業が底質の有機物量に与えた影響についても分かっていない。

このような課題に対し、本章では南湖の水草現存量が高い空間異質性を持つことに着目した。南湖では全く水草が生育しない地点から、水面まで高い密度で密生して繁茂する地点まで、様々な水草生育量の地点が存在する。この地点による水草量のバリエーションと、各地点における底質中の有機物量との関係を見ることで、水草とその繁茂が底質に与える影響を評価できるかもしれない。本章では、現在手元にある底泥サンプル・データを活用し、水草量と底質の有機物量との関係について評価を試みた。また、滋賀県が行ってきた水草根こそぎ除去事業の有無についても、底質に与える影響について評価したので、その内容について報告する。

3.2. 方法

3.2.1. 底泥の採取

琵琶湖南湖の底質に含まれる有機物量を明らかにするため、2017年9月に南湖の52地点で底泥の採集を行った(図3-1)。琵琶湖南湖は、芳賀らによる精力的な調査によって、過去20年以上の水草量の変動が報告されている(芳賀ら 2006・2019・2023、芳賀・石川 2011・2014・2016)。本章で用いたデータの採集地点である52地点は、芳賀らがこれまで調査を行ってきた地点と同じ地点である。

各地点での底泥の採集は、重力式コアサンプラーにアクリル製カラム(内径52mm、長さ515mm、図3-2)を接続した採泥装置を用いて行った。底泥の採取は、琵琶湖博物館の調査船「うみんど」を用いて行った。採集した底泥は、カラムの両端をゴム栓で密栓し、遮光・保冷した状態でカラムごと実験室に持ち帰った。持ち帰った底泥試料は、底泥上の浮泥を巻き上げないように、カラムの下方から静かに泥を押し上げることで直上水を廃棄した後、3層(0-5cm、5-10cm、10-15cm)に切り分けた。切り分けた底泥は、目視確認できる貝殻などの大きな夾雑物を取り除いた後、厚手のチャック付きポリ袋に入れて空気を抜いて密閉し、底泥の湿潤重量を測定した。これらの底泥サンプルは、ポリ袋のまま遠心分離(3000rpm、30分)を行い、分離した液体をシリンジで静かに抜き取ることで、底泥間隙水と底泥とに分離した。この間の作業は、できる限り空気に触れないように行った。底泥サンプルについては、60℃で恒量になるまで乾燥したのち、重量を測定することで、底泥の乾燥重量を求めた。底泥の乾燥サンプルは、その後、メノウ製の乳鉢と乳棒で粉碎したのち、ポリ袋に入れて分析まで

の間保存した。

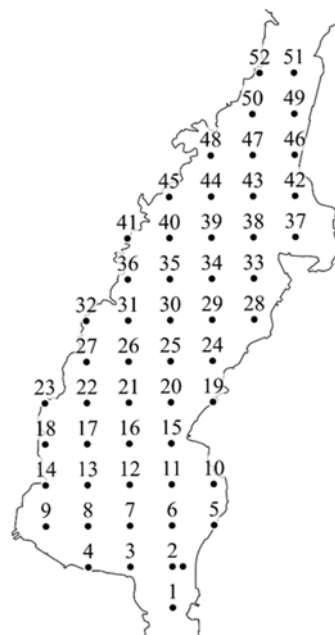


図3-1 2017年9月に行った底泥の採取地点



図3-2 重力式コアサンプラーとアクリル製カラムによる採泥の様子

3.2.2. 底泥の有機炭素・有機窒素分析

一般に、湖の底泥には、今回検討したい水草起源の有機物の他、集水域から流入した有機物や底質に付着する藻類、植物プランクトンによる内部生産起源の有機物など、様々な有機物が含まれる。例えば、北湖東岸域の河川流入部に

おいては、集水域から流入した有機物が堆積している可能性が示唆されている (Sakai et al. 2012)。しかしながら、ほぼ一面が水草に覆われた南湖沖帯においては、底質に含まれる有機物の起源については明らかではない。今回の調査地点が配置された南湖は水草が繁茂していること、南湖には比較的規模の大きな流入河川が存在せず、調査地点は小規模な流入河川からも離れていること、山口(1943)が南湖の湖底堆積物は、水草に因る湖底粗残滓泥および微残滓泥により成り立っていると記載していることから、底質に含まれている有機炭素、および有機窒素は全て水草の枯死体起源だと仮定した上で、各地点の水草量が底質の有機炭素量と有機窒素量に寄与する影響について検討した。

底泥の有機炭素・有機窒素量の分析は、環境省の底質調査法(2012)の4.10 全有機炭素の測定法に従って行った。分析には、CN 元素分析計 (Flash EA1112, Thermo Fisher 社) を用いた。測定した各サンプルの有機炭素・有機窒素量については、底泥の乾燥重量およびサンプラーの内径から計算した底質の体積から、 mg/cm^3 を単位として整理し、解析に用いた。

3.2.3. 各地点の水草量と水草根こそぎ除去の有無

調査地点の水草量については、芳賀らの研究によって2002年からほぼ5年おきに定量的な測定がされている。水草の繁茂地点は年によって変化するが、各年の水草量がどの深さの底泥に影響を与えるかについては、明らかではない。そこで、本研究では、これまでの研究で得られている全ての年(2002年、2007年、2012年、2014年、2017年)の各地点の水草・糸状藻類の乾燥重量の積算値を、各地点における過去の水草繁茂の履歴と仮定した。また、底泥を採取した2017年の水草量(芳賀ら2019)を、各地点における直近の水草繁茂量と仮定した。本研究では、これら2つの変数を用いて、底質に含まれる有機炭素・窒素量と水草量の関係について検討した。

また、各調査地点の水草根こそぎ除去事業のデータについては、過去の除去データを整理していく中で、刈取りの地点や頻度、除去強度(除去量)について、明らかでない点が散見された。このため、除去の記録が確実な2017年の刈取り位置(図3-4)のみを用いて、2017年の水草除去の有・無が底泥の有機炭素・窒素量の蓄積に与える影響について評価した。

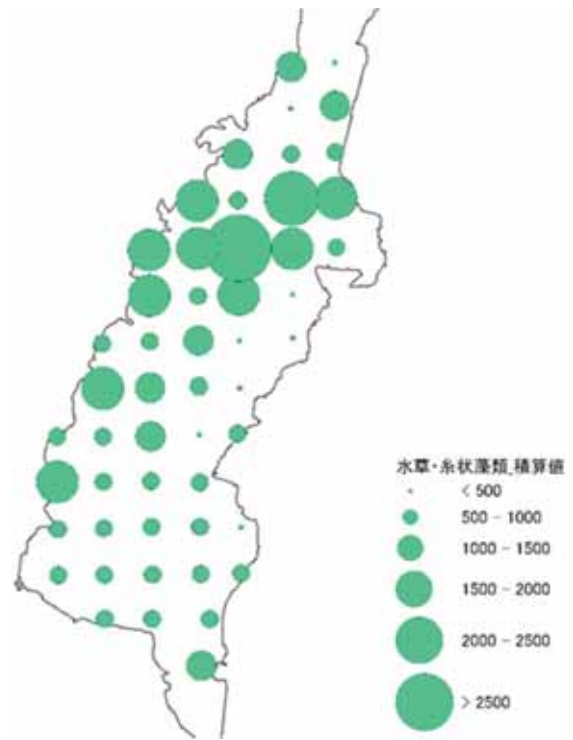


図3-3 2002年、2007年、2012年、2014年、2017年の各地点で採取された水草と糸状藻類の合計乾燥重量(dry g / m²)の積算値



図3-4 2017年度の水草根こそぎ除去が行われた位置、および調査した52地点との対応。記載された地名は、刈取り区域の名称を示す。

3.2.4. 統計解析

各地点の底泥に含まれる有機炭素・有機窒素量と水草量の関係は、スピアマンの順位相関分析を行った。また、2017年の水草除去有無による有機炭素量・有機窒素量の比較については、ウィルコクソンの符号順位と検定を行った。統計解析はR 3.10.10 (R Core Teams, 2019) を用いた。

3.3. 結果と考察

3.3.1. 水草繁茂量が底質の有機炭素・窒素量に与えた影響の評価

2017年に9月に採取した南湖底質の有機炭素および有機窒素量を図3-5および図3-6に示す。底質の有機炭素量でとりわけ低い値を示したSt. 20は、滋賀県水産課が南湖漁場再生のために、覆砂により砂地を造成している地点、St. 49は木浜埋立のための浚渫が行われた地点の近傍であった。このため、これらの地点は新たな砂の追加、もしくは底泥のはぎ取りにより、近年人工的に有機炭素・有機窒素量に変化した地点として、以降の検討・解析からは除外した。得られた結果を見てみると、底質の有機炭素・有機窒素量は、地点により空間異質性を示したものの、その差は最大値に対して有機炭素量で3倍程度、有機窒素量で5倍程度の値に留まった。一方、積算の水草現存量は大きな空間異質性を示し、その差は最大値に対して17倍の値を示した(図3-3)。また、直近の2017年の水草量は0~462.7 g dry/m² (芳賀ら 2019) と、こちらも大きな地点間変異があった。

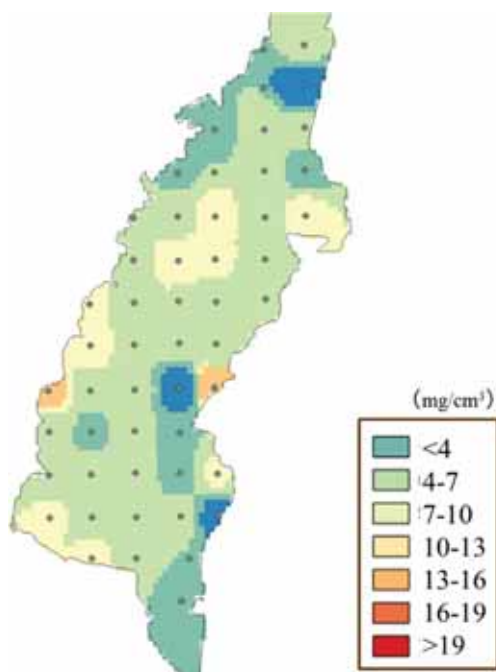


図3-5 南湖底質中の有機炭素量の空間分布 (mg/cm³)

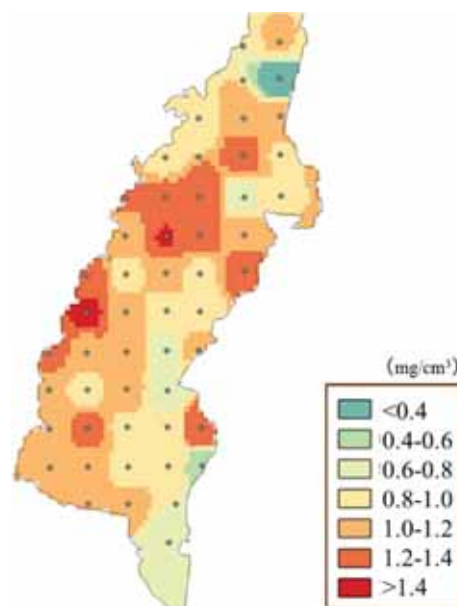


図3-6 南湖底質中の有機窒素量の空間分布 (mg/cm³)

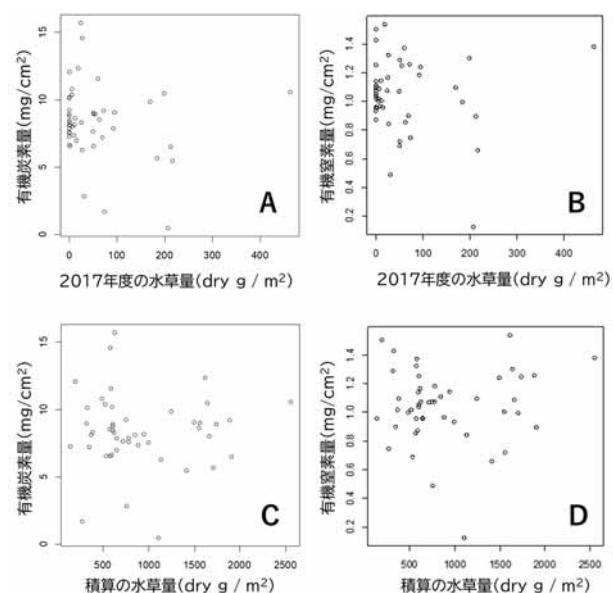


図3-7 各地点で採集された底質と水草繁茂量の関係。A: 有機炭素量と2017年の水草量の関係、B: 有機窒素量と2017年の水草量の関係、C: 有機炭素量と積算の水草量の関係、D: 有機窒素量と積算の水草量との関係

底質に含まれる有機炭素量および有機窒素と各地点における2017年の水草繁茂量や水草積算繁茂量とを比較したところ、各変数間には有意な相関関係は認められなかった(図3-7、 $p > 0.1$)。本結果は、少なくとも、水草が多く繁茂している地点において、より多くの有機物が湖底に堆積していることはないことを示している。むしろ、水草現存量や積算量が大きな空間変異を示した一方で、有機炭素・有機窒素の空間変異が比較的小さかったことを考えると、枯死した水草は、繁茂した地点で枯死・沈降せず流

出・拡散しており、その過程で、琵琶湖南湖の湖底全体に対して平均的に堆積する効果が強いと考えられる。

現時点で、枯死した水草がどこにどれだけ流出および沈降・堆積しているのかは明らかではない。しかし、湖岸に漂着した水草が悪臭を放つことで社会問題になっていること、琵琶湖疏水や宇治発電所の取水口では取水口に引っかかる塵芥を除去しており、塵芥の量は南湖の水草量に影響を受けやすいこと(琵琶湖環境科学研究センター 2021a)などから判断するに、少なくとも水草の一部は湖底ではなく湖辺および下流域といった湖外へ流出していると考えられる。水草の枯死体は、南湖における湖底の環境や有機物フローに大きな影響を与えている可能性が指摘されており、南湖における物質フローを定量評価する上では、流出する水草の定量化は、今後必要な課題となるだろう。

一方で、全ての水草の枯死体が湖外へ流出しているとは考えづらく、相当量の水草が南湖内に堆積していると考えられる。水草が堆積する場所や量は、湖流はサブテーマ1で測定・検討した南湖の湖流だけでなく、風向や風速、他の水草による捕捉、枯死体の沈降速度、植食性魚類による捕食による生物学的要因など、様々な要素によって変化するものと考えられる。本研究では湖流以外の不確定要素が多すぎて検討できなかったが、水草が堆積する場所や量を明らかにするためには、これらの要因を加えて検討していくべきだろう。

一般的に、水草群落でD0が低下するメカニズムは、沈水植物の群落直上では流速が低下し(Sand-Jensen 1998)、それによる浮遊物の捕捉(Gregg and Lose 1984)によって有機物が増えることで、酸素消費と湖水の滞留が発生し、貧酸素水塊が発生すると考えられる。琵琶湖南湖でも、湖底直上水のD0は水草現存量が多いほど低い傾向があることが報告されていた(芳賀ら2006)。本解析の結果から考えると、貧酸素水塊の発生は、有機物量ではなく、湖水の滞留に関係している可能性がある。湖水の滞留は水草繁茂、湖岸の形状、琵琶湖放流量(第1章参照)によっても発生する。今後、南湖湖底をよりよい環境で保つためには、湖水が滞留しない物理環境を維持することが重要だろう。

3.3.2. 水草根こそぎ除去事業が底質の有機炭素・窒素に与える影響

2017年度においては、St. 3、7、13、17、20、22、26、28、31、38、40、41、42、43の14地点において、1度以上の水草刈取りが行われていた(図3-4)。各地点の底質中の有機炭素量および有機窒素量のデータを、2017年に水草の根こそぎ除去が行われた地点と行われていない地点で比較したところ、どちらの指標についても、水草除去の有無で有意な差は認められなかった(図3-8、それぞれ、

$p=0.25$ 、 $p=0.93$)。

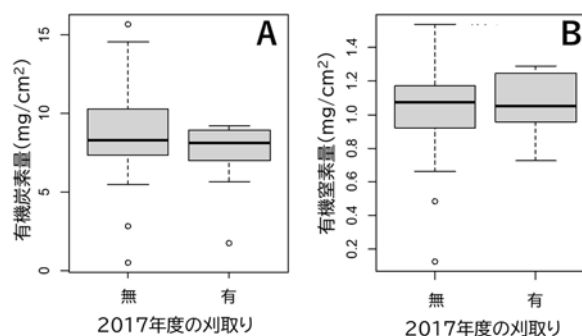


図3-8 2017年の水草除去があった地点と無かった地点における底質の比較。A:有機炭素量、B:有機窒素量

水草除去事業は、マンガンと呼ばれる貝引き漁に用いられる漁具を水草用に改良し、湖底を引きずることで水草を除去する(川崎2015)。このため、マンガンによる水草の根こそぎ除去事業は、水草の除去だけでなく、攪乱による湖底環境の改善に効果があるのではと考えられた。しかし、本研究結果からは水草除去の有無は湖底有機物との関係は認められず、湖底の有機物量によって2017年の根こそぎ除去を評価することはできないということが分かった。琵琶湖環境科学研究センター(2021b)の報告にあるように、複数年の湖底耕耘の継続によって、泥質の堆積の抑制や成長したシジミ稚貝の割合増加など、湖底環境や生物の改善・回復が見られると報告されている。しかし、本解析では、2017年の除去の有無のみで議論しており、2011年から行われている全ての水草除去事業が、湖底の底質有機物量に与える影響については評価出来ていない。琵琶湖南湖の水草の繁茂地点は毎年変わっていくため、それに対応する形で、根こそぎ除去の地点も変化する。このため、地点によっては根こそぎ除去の頻度、継続年数、除去の強度などが異なると考えられる。残念ながら、本章の調査において水草根こそぎ除去の記録を整理する中で、除去の場所が不明瞭である地点や、除去の努力量のデータが不明である地点が複数年にわたって存在することがわかった。施策の効果を科学的に評価し、改善・効率化を検討する上では、いつ、どこで、どれだけの努力量で行ったか、正確に記録・整理しておくことが重要である。これらのデータについては、引き続き過去の水草除去記録を精査し、湖底環境に与えた効果について、検討を続けていく予定である。

4. 謝辞

国土交通省近畿地方整備局琵琶湖河川事務所小澤和幸保全対策官には、貴重な洗堰放流量と琵琶湖総流出量のデータを提供いただいた。ここに深甚なる感謝の意を表す。

本研究を進めるにあたり、国立環境研究所琵琶湖分室の霜鳥孝一氏、高村健二氏には試料採取において多大なるご協力をいただきました。また、滋賀県琵琶湖環境部琵琶湖保全再生課および淡海環境保全財団の川端隆弘氏には、水草根こそぎ除去データの提供とその整理についてご協力いただきました。本研究の一部は、国立環境研究所琵琶湖分室との共同研究「健全な水環境保全のための水質・湖底環境に関する調査研究」および「湖沼の生態系の評価と管理・再生に関する調査研究」によって行われた。また、環境 DNA 分析に際し、国立環境研究所琵琶湖分室の協力を得た。ここに記して深く感謝いたします。

5. 引用文献等

遠藤藤一・岡本巖・伴伊久夫・岡本拓夫 (1982) : 琵琶湖における流況の連続記録 (II) - 南湖の流況特性 -、滋賀大学教育学部紀要 自然科学 32 : 67-83

奥田節夫・新井正 (1981) : びわ湖内の「くぼみ」における水温の分布と水の交換、文部省科学研究費 (総合研究 A) 報告書 部分循環水域の維持機構と物質代謝 (その 2)、32-43

川崎竹志 (2015) : 琵琶湖の水草の順応的管理と有効利用への挑戦. 環境技術, 44:500-505.

環境省水・大気環境局. (2012) : 底質調査方法. 平成 24 年, 8, 226-229, http://www.env.go.jp/water/teis/hitsu-chousa/00_full.pdf

環境省自然環境局生物多様性センター (2020) : 環境 DNA 分析技術を用いた淡水魚類調査手法の手引き第 1 版 https://www.biodic.go.jp/edna/reports/fwfish_tebikil.pdf

酒井陽一郎・石川可奈子・佐藤祐一・井上栄壮・芳賀裕樹 (2021) : 水草管理による生態系再生に向けた研究 琵琶湖環境科学研究センター研究報告書 16:122-139.

滋賀県 (2009) : 水草繁茂の要因分析等検討会検討のまとめ <https://www-1.kkr.mlit.go.jp/biwako/others/disaster/pdf/090330data01.pdf>

焦春萌・早川和秀・石川可奈子・古田世子・桐山徳也・奥居紳也・井上栄壮・永田貴丸・廣瀬佳則・七里将一・岡本高弘・田中 稔・山本春樹 (2018) : 北湖深水層と湖底環境の総合評価, 滋賀県琵琶湖環境科学研究センター研究報告書 No. 13, 94-121

寺島彰・上田孝明 (1982) : 琵琶湖南湖盆の凌渌が水質および底生動物に及ぼす影響, Jap. J. Limnol. 43, 2, 81-87.

西村修. (2015) : 浅い湖沼に堆積する有機物の起源. 低平地研究/佐賀大学低平地防災研究センター編, 24, 7-10.

野村宗弘, 千葉高之, 藤林恵, & 西村修. (2017) : ハスの長期分解実験による粒状有機物の残存割合の評価及び底質への堆積傾向. 土木学会論文集 G (環境), 73(7), III_241-III_246.

芳賀裕樹・芦谷美奈子・大塚泰介・松田征也・辻彰洋・馬場浩一・沼畑里美・山根猛 (2006) : 琵琶湖南湖における湖底直上の溶存酸素濃度と沈水植物群落現存量の関係について, 陸水学雑誌 67: 23 - 27

芳賀裕樹・芦谷美奈子・酒井陽一郎・石川可奈子 (2023) : 琵琶湖南湖の 2022 年 8 月末の沈水植物の現存量分布, ならびに、著しい沈水植物相の変化について 陸水学雑誌 84:175-185.

芳賀裕樹・大塚泰介・松田征也・芦谷美奈子 (2006) : 2002 年夏の琵琶湖南湖における沈水植物の現存量と種組成の場所による違い. 陸水学雑誌, 67(2), 69-79.

芳賀裕樹・石川可奈子 (2011) : 2007 年夏の琵琶湖南湖における沈水植物の現存量分布および 2002 年との比較 陸水学雑誌 72:81-88.

芳賀裕樹・石川可奈子 (2014) : 2012 年夏の琵琶湖南湖における沈水植物の現存量分布ならびに 2002, 2007 年との比較 陸水学雑誌 75:107-111.

芳賀裕樹・石川可奈子 (2016) : 2014 年夏の琵琶湖南湖における沈水植物の現存量分布ならびに 2002, 2007, 2012 年との比較 陸水学雑誌 77:55-64.

芳賀裕樹・酒井陽一郎・石川可奈子 (2019) : 琵琶湖南湖における 2017 年 9 月の沈水植物の現存量の平面分布 陸水学雑誌 80:13-21.

琵琶湖環境科学研究センター (2018) : 研究報告書第 13 号 政策課題研究 6 持続可能な琵琶湖・滋賀の社会像とその実現手法に関する研究, pp138-155

琵琶湖環境科学研究センター (2021a) : 研究報告書第 16 号 政策課題研究 6 水草管理による生態系再生に向けた研究, pp122-139

琵琶湖環境科学研究センター (2021b) : 研究報告書第 16 号 政策課題研究 1 琵琶湖沿岸域における湖底環境・生物再生に向けた研究, pp11-30

馬淵 浩司, 西田 一也, 吉田 誠 (2023) : 琵琶湖沿岸におけるホンモロコ産着卵の分布: 野外および文献調査に基づく最近 80 年の歴史的変遷 魚類学雑誌 70(1):1-20.

森田尚・芳賀裕樹・小林博美一・岡村貴司・前河孝志・井戸本純一・孝橋賢一 (2010) : 南湖における湖底穴の現状と穴内外の水底質、底生動物生息状況、滋賀県水産試験場研報 53 : 33-50

山口久直. (1943) : 琵琶湖の水草 琵琶湖沿岸帯生物群聚の研究 1. 陸水学雑誌, 13(2-3), 92-104.

- Gregg, W. W., & Rose, F. L. (1982): The effects of aquatic macrophytes on the stream microenvironment. *Aquatic botany*, 14, 309-324.
- Ishikawa, K., Inoue, E., Hamabata, E., (2020): Explosive Development and Control of Aquatic Weed, Lake Biwa: interactions between nature and people, Second Edition, Kawanabe, H., Nishino, M., Maehata, M., ed., 577-582, Springer Nature.
- Miya, M., Sato, Y., Fukunaga, T., Sado, T., Poulsen, J. Y., Sato, K., ... & Iwasaki, W. (2015): MiFish, a set of universal PCR primers for metabarcoding environmental DNA from fishes: detection of more than 230 subtropical marine species. *Royal Society open science*, 2(7), 150088.
- R Core Team (2019): R: A language and environment for statistical computing. R, Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL, <https://www.R-project.org/>.
- Sand - Jensen, K. A. J. (1998): Influence of submerged macrophytes on sediment composition and near - bed flow in lowland streams. *Freshwater biology*, 39(4), 663-679.
- Sakai, Y., Karube, Z., Takeyama, T., Kohzu, A., Yoshimizu, C., Nagata, T., Tayasu, I., and Okuda, N. (2013): Seasonal and site-specific variability in terrigenous particulate organic carbon concentration in near-shore waters of Lake Biwa, Japan, *Limnology*, 14(2), 167-177.
- Uchii, K., Wakimura, K., Kikko, T., Yonekura, R., Kawaguchi, R., Komada, H., ... & Tani, K. (2022): Environmental DNA monitoring method of the commercially important and endangered fish *Gnathopogon caerulescens*. *Limnology*, 23, 49-56.
- Yamanaka, H., & Minamoto, T. (2016): The use of environmental DNA of fishes as an efficient method of determining habitat connectivity. *Ecological Indicators*, 62, 147-153.