



Title	尾瀬ヶ原湿原における底泥環境に関連した水生植物の池澁内分布
Author(s)	永坂, 正夫; Nagasaka, Masao; 福原, 晴夫 他
Citation	低温科学, 80, 329-341
Issue Date	2022-03-31
DOI	<a href="https://doi.org/10.14943/lowtemsci.80.329">https://doi.org/10.14943/lowtemsci.80.329</a>
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/84981">https://hdl.handle.net/2115/84981</a>
Type	departmental bulletin paper
File Information	21_p329-341_LT80.pdf



# 尾瀬ヶ原湿原における底泥環境に関連した 水生植物の池澮内分布

永坂 正夫<sup>1)</sup>, 福原 晴夫<sup>2)</sup>, 高野 典礼<sup>3)</sup>

2021年10月25日受付, 2021年11月19日受理

尾瀬ヶ原湿原の上田代にある池澮において、2018年と2019年の夏季にシズイ (*Schoenoplectus nipponicus*), ホソバタマミクリ (*Sparganium glomeratum* var. *angustifolium*), ヒツジグサ (*Nymphaea tetragona*) の3種の水生植物の池澮内分布が何によって規定されているのか明らかにすることを目的に調査を実施した。3種がそれぞれ優占する池澮において、湖底に生育する植物を箱メガネで観察することにより分布図を作成し、またトランセクトラインを設けてそれらの被度を計測した。池澮環境として水中光量、池澮堆積物の堆積厚の測定、底泥コアサンプルの採取と分析（繊維含量、灰分率、ならびに全リン量）を実施した。水中光量が制限とはならない池澮においては、ヒツジグサが繁茂できるかは池澮堆積物の厚さに強く規定されており、ホソバタマミクリの分布もまた池澮堆積物の堆積状況や分解度に規定されている可能性が示唆されたが、シズイについては底泥環境との関わりから分布を明らかにすることはできなかった。

## The distribution of macrophytes in relation to sediment conditions in bog pools of the Ozegahara mire.

Masao Nagasaka<sup>1</sup>, Haruo Fukuhara<sup>2</sup>, Morihiro Takano<sup>3</sup>

*Nymphaea tetragona*, *Schoenoplectus nipponicus*, and *Sparganium glomeratum* var. *angustifolium* are dominant macrophytes in bog pools in the Ozegahara mire. Distribution of the plants were surveyed in three studied pools in summer of 2018 and 2019 using a hydroscope from a boat. Underwater light intensity, thickness of a gyttja layer and peat fiber content, ash content and total phosphorus content in the sediment were measured. The survey revealed that the spatial distribution of *Nymphaea tetragona* in the pools was strongly correlated with the thickness of well decomposed gyttja layer on the bottoms of pool. The spatial distribution of *Sparganium glomeratum* var. *angustifolium* in the pool was also affected by the thickness of the well decomposed the gyttja layer on the bottom. The distribution of *Schoenoplectus nipponicus* was not attributable to sediment condition.

キーワード：池澮, 底泥, 泥炭, ホソバタマミクリ, シズイ

bog pool, sediment, peat, *Sparganium glomeratum* var. *angustifolium*, *Schoenoplectus nipponicus*

責任著者

永坂正夫

〒920-8620 石川県金沢市御所町丑10番地1

金沢星稷大学

Tel : 076-253-3946

e-mail : nagasaka@seiryu-u.ac.jp

1) 金沢星稷大学

2) 河北潟湖沼研究所

3) 国立石川高等専門学校

1 Kanazawa Seiryu University, 10-1 Ushi, Goshomachi, Kanazawa, Ishikawa, 920-8620, Japan.

2 Kahokugata Lake Institute, Na9-9, Kitachujo, Tsubata, Ishikawa, 929-0342, Japan.

3 National Institute of Technology, Ishikawa College, Kitachujo, Tsubata, Ishikawa, 929-0392, Japan.

## 1. はじめに

尾瀬ヶ原湿原は群馬県、福島県、および新潟県の県境に位置する本州最大の高層湿原であり、至仏山や燧ヶ岳など標高 2000 m 級の山々に囲まれた標高約 1400 m の盆地状の地形に広がっている (図 1)。尾瀬ヶ原には高い割合で周北極要素の植物が分布し、北海道の泥炭湿原に産する植物との共通性が高いことが知られている (原・水島, 1954; Hara, 1982)。

尾瀬ヶ原湿原には様々な大きさや形状の池澮が 1800 以上も存在するが、これらの池澮に分布する代表的な水生植物としては、浮葉植物のヒツジグサ (*Nymphaea tetragona* Georgi) とオゼコウホネ (*Nuphar pumila* (Timm) DC. var. *ozeensis* H. Hara), 抽水植物のミツガシワ (*Menyanthes*

*trifoliata* L.) などがあり (Kanai, 1982; 金井, 1999), このうちオゼコウホネとミツガシワは周北極要素の遺存植物である (吉井ほか, 2008)。池澮内での水生植物の分布に関しては、ヒツジグサやオゼコウホネは池澮全面に分布することが多いが、特異な分布として岸寄りや中心部に局在して生育することが第一次尾瀬総合学術調査時から報告されている (西條・阪口, 1954)。金井 (1999) はこれら池澮内で片寄りのみられる分布を、へり型, 中央型, へりなし型と名付け、ヒツジグサより深部に生育する傾向があるオゼコウホネは中央型の分布が多く、ヒツジグサはへり型や、へりなし型に分類される池澮が少なくないことを報告した。永坂ほか (2021) は、尾瀬ヶ原湿原の上田代にある 40 池澮の水生植物調査により、ヒツジグサがへり型に分布する池澮の水深は深く、中央付近では水

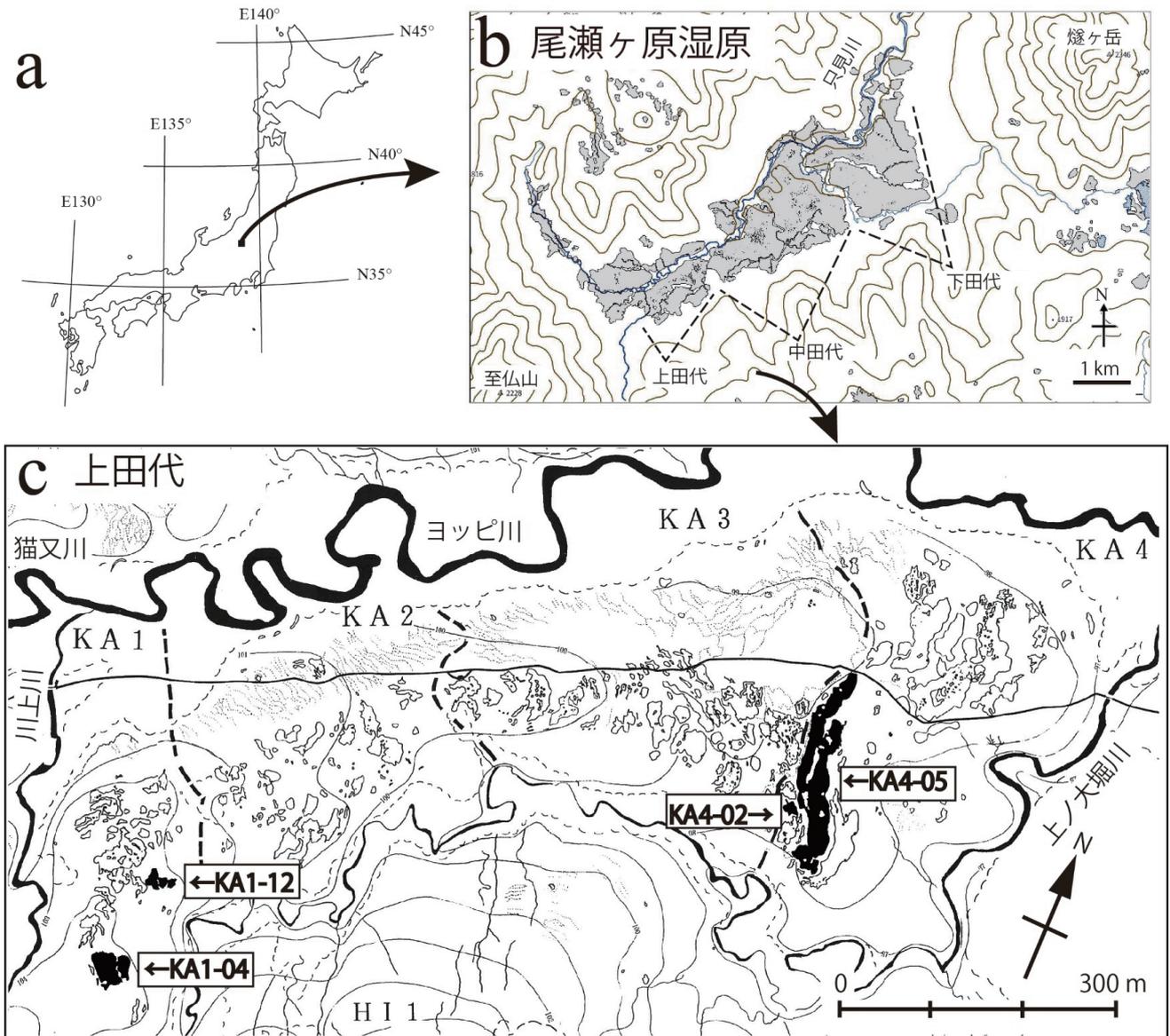


図 1: 調査地点. (a) 尾瀬ヶ原湿原の位置, (b) 尾瀬ヶ原湿原の地形の概要, (c) 調査を実施した池澮 (KA1-04, KA1-12, KA4-02, KA4-05) の位置. 国土地理院地図および Kanai (1982) の池澮図を一部改変して作成した。

中光量低下によりヒツジグサの生育が制限される可能性があること、へりなし型の池澹では底泥の肥沃度によって周辺部の生育が制限されている可能性を指摘した。

この40池澹ではヒツジグサ、オゼコウホネ、ミツガシワに次いで、ミヤマホタルイ (*Schoenoplectus hondoensis* (Ohwi) Hayas.), シズイ (*Schoenoplectus nipponicus* (Makino) Soják, 群馬県自然史博物館の大森威宏博士による同定の私信による), ホソバタマミクリ (*Sparganium glomeratum* (Beurl. ex Laest.) L. M. Newman var. *angustifolium* Graebn.) の分布が多く見られた (永坂ほか, 2021). ホソバタマミクリも周北極要素の植物であるが (吉井, 2008), 尾瀬ヶ原の池澹における本種の分布に関して, 栗田・峰村 (1999, 2008, 2014) はヒツジグサが密生しないか低密度の池澹の湖水は透明かあまり着色しておらず, それらの池澹湖底においてホソバタマミクリの生育がみられること, またその現存量の測定結果などを報告している。しかし, 沈水状態で生育するシズイとホソバタマミクリが池澹内でどのような状態で分布するのかは, これまで報告されていない。そこで本研究では上田代のシズイが優占する池澹, ホソバタマミクリが優占する池澹, 及びシズイとヒツジグサが分布する池澹においてこれらの種

の池澹内分布を調査し, その分布が何によって規定されているか要因の検討をおこなった。

## 2. 方法

### 2.1 池澹内における水生植物分布

上田代地区ではヒツジグサの優占する池澹が多いが, 水面下でシズイが沈水状態で生育している池澹が複数存在する (永坂ほか, 2021). KA1-12 (以下, 池澹番号は Kanai (1982) による) はシズイが優占する池澹の一つであり, 2018年9月28日に池澹内の水生植物の分布の確認と, 生育状態の指標として被度を測定した。KA1-12における水生植物の分布の確認は西側の湖盆を対象として実施し (図2a), 湖岸線の2m間隔に測線を設けて, この測線を中央部に向かってゴムボートで移動しながら水中を箱メガネで観察することにより確認した。被度の測定は, 西側の湖盆を横断するようにトランセクトライン (ラインAB) を設定し, 1mごとに50cm方形枠を沈めて枠内に生育する水生植物の沈水葉の被度を Braun-Blanquet (1964) の被度階級 (5: 75%以上, 4: 50%以上75%未満, 3: 25%以上50%未満, 2: 5%以上

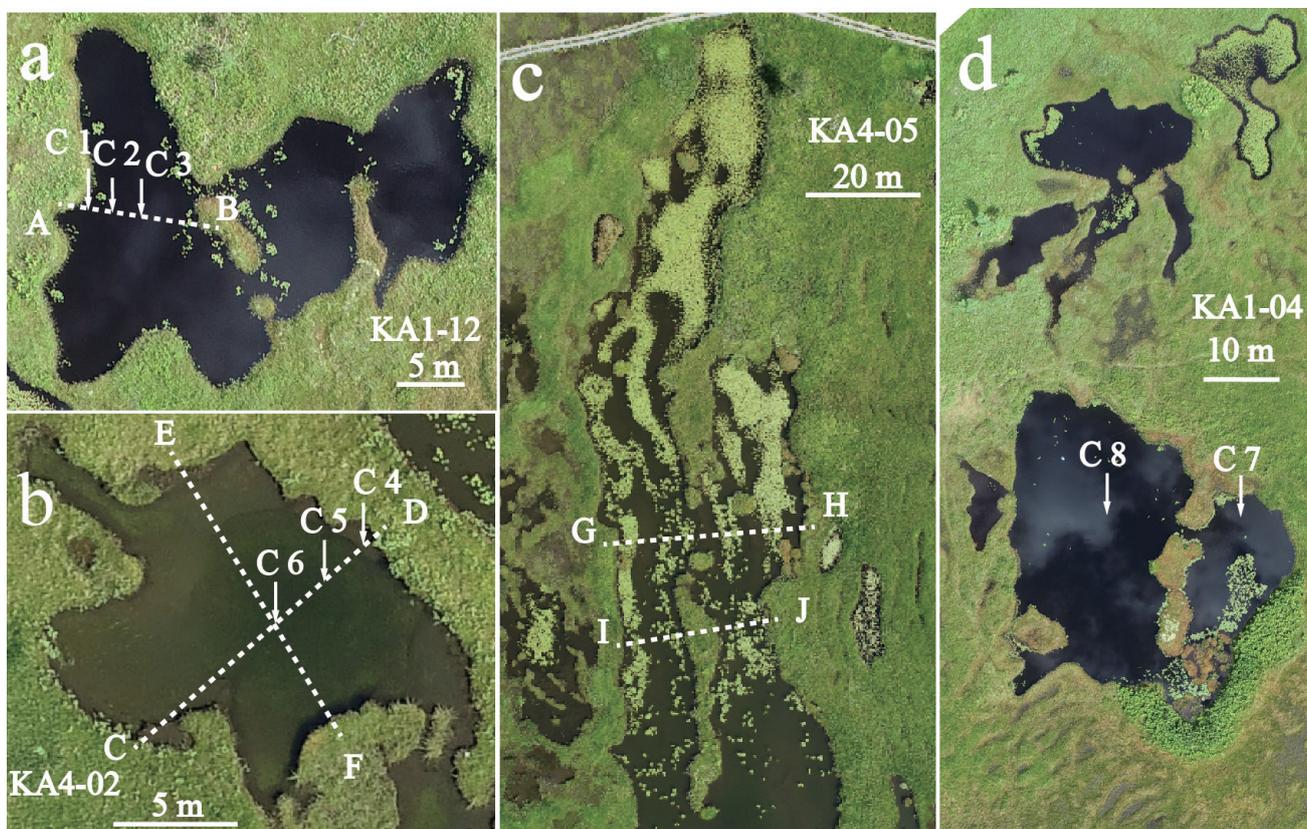


図2: 各池澹における調査実施地点。(a) KA1-12, (b) KA4-02, (c) KA4-05, (d) KA1-04. C1からC8は底泥コアサンプルの採取地点, 破線はライントランセクトの設定位置を示す。ドローン撮影画像は藤原英史氏 (株式会社 ドキュメンタリーチャンネル) により2019年8月7日に撮影された。

25% 未満, 1: 5% 以下で個体数が多い, +: 被度は低く個体数も少ない, 0: 不在) を用いて記録した。

KA4-02 はホソバタマミクリが優占する池溏である(図 2b)。2019 年 8 月 16 日に池溏内の水生植物の分布の確認と被度を測定した。分布の確認と被度の測定は KA1-12 と同じ方法で実施したが、池溏の湖底形状が複雑だったことからトランセクトラインは 2 本(ライン CD とライン EF) 直交するかたちで設定した。

KA4-05 は上田代最大の池溏であり、ヒツジグサが優占するがシズイも分布する池溏である(図 2c)。2019 年 9 月 20 日に池溏を横断するように 2 本のトランセクトラインを設定し(ライン GH とライン IJ)、1 m ごとに水生植物の存在を箱メガネを用いて確認した。またヒツジグサの生育状況の指標として、群落の中央部で 50 cm 方形枠をおき、その浮葉の被度を記録した。

KA1-04 はヒツジグサとシズイが分布する池溏である(図 2d)。2019 年 9 月 20 日に沈水葉のみで生育しているヒツジグサ、浮葉を展開しているヒツジグサ、および沈水状態で生育しているシズイがどの水深まで分布しているか、生育下限深度の測定を行った。

## 2.2 底泥環境の分析

KA1-12, KA4-02, および KA1-04 において底泥コアサンプルを採取し、各種測定を行うことで底泥環境の分析をおこなった。KA4-05 では湖底の池溏堆積物の堆積厚の推定のみをおこなった。

底泥コアサンプルの採取は内径 4.75 cm のポリカーボネート製のパイプを手で押し込むことによりおこなった。KA1-12 のライン AB では岸から池溏中央に向かって 0.3 m, 2.7 m, 5.4 m の地点(図 2a の C1, C2, C3)で、KA4-02 のライン CD においては岸から 0.3 m, 2.8 m, 5.4 m の地点(図 2b の C4, C5, C6)で 2019 年 8 月 16 日に底泥コアサンプルを採取した。KA1-04 では岸寄りと中央付近の 2 地点(図 2d の C7, C8)で、C7 は 2019 年 9 月 20 日に、C8 は 8 月 15 日に底泥コアサンプルを採取した。各池溏で採取したコアサンプルは現地で池底表層 0 cm から 10 cm ごとに切り分け、ビニール袋内でよく混合した上で冷蔵して持ち帰り、分析当日まで凍結保存した。

上田代の池溏はシュレンケ(湿原中の小凹地)を起源として生成してきたと推定されており(Sakaguchi et al., 1982)、採取した底泥コアサンプルは図 3 の写真と模式図で示すように、池溏内で生成し堆積した池溏堆積物の層と、その下にかつて地表で生成した泥炭堆積物の層からなる。この泥炭堆積物は未分解泥炭で比較的明瞭に目視で分別でき、その上の池溏堆積物の厚さは池溏ごと

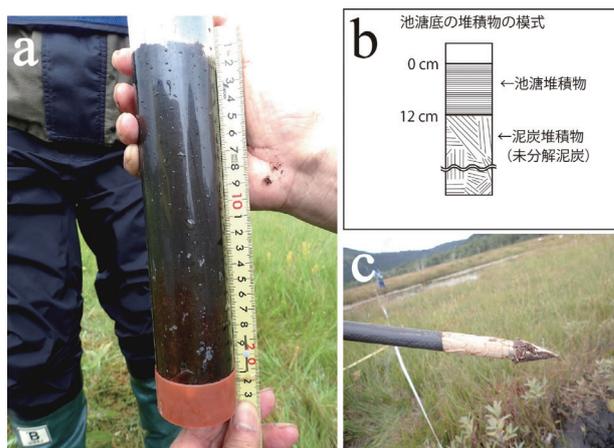


図 3: 底泥環境分析に用いた底泥コアとカーボンファイバーポール。(a) KA4-02 で採取したコアサンプル, (b) 採取した底泥の模式図, (c) KA4-05 において未分解泥炭の位置の探索に用いたカーボンファイバーポールの先端部。

に異なっていることが報告されている(栗田・峰村, 2000)。底泥環境の指標として、コアサンプルにおいて未分解泥炭が出現した深度をその地点における池溏堆積物の堆積厚として記録した。

保存した底泥コアサンプルについては、乾燥底泥重量あたりの繊維含量、灰分率、ならびに全リン量を測定した。繊維含量は池溏底を形成する泥炭の分解度の指標として、近藤・遠藤(1993)の目合 150  $\mu$  m のふるい上に残る有機物がサンプルの全有機物量(強熱減量で代替)に占める割合をもって未分解の繊維含量とする方法により求めた。灰分率は泥炭を形成した母植物と水を介して供給された無機栄養塩類の含量を表すが、火山灰や河川の氾濫によってその値は高くなることから(近藤, 1997)、池溏に生じた流入堆積の指標として採用した。灰分率の測定は分取した底泥を 600  $^{\circ}$ C に保ったマッフル炉で 1 時間強熱し、残った物質重量から求めた。

尾瀬ヶ原の池溏水には、硝酸態窒素が 10-100  $\mu$  gN l<sup>-1</sup> で存在するのに対して、リン酸態リンは 0.1-1  $\mu$  gP l<sup>-1</sup> でしか存在せず、強いリン制限下にある(Sakamoto, 1982; 林ほか, 1999)。沈水植物や浮葉植物のリン吸収は窒素吸収とは異なり底泥中に展開する根からのみおこなわれることから(Twilley et al., 1977; Carignan and Kalff, 1979)、限られた試料で測定が可能な全リン量を底泥リン量の指標として測定した。全リン量は底泥試料を強熱酸化した後に塩酸で抽出する Andersen (1976) の方法によりリン酸態リンとして抽出し、南條(1997)のモリブデンブルー法に従って標準添加法により比色定量した。

KA4-05 では距離の長いトランセクトライン下の底泥環境を迅速に調査する方法として、1 m ごとに先端部に

長さ 3.6 cm のステンレス製の円錐コーンが付いた直径 16 mm のカーボンファイバーポールを素手で押し込み (図 3c), そのポールが容易に貫入しなくなる深さを池澇堆積物の堆積厚の推定値として記録した。

### 2.3 池澇の光環境

水生植物の分布調査時および底泥コアサンプルの採取時に, それぞれの池澇において水面直下から水深 30 cm まで 10 cm ごとに光量子計 (Li-190R, Li-cor 社) を用いて水中光量を測定し, 次式 (1) により消散係数を求めた。

$$I_z = I_0 e^{-kz} \quad (1)$$

ここで,  $I_0$  は表層の光量,  $I_z$  は水深  $z$  (m) での光量,  $k$  は消散係数 ( $m^{-1}$ ) であり, それぞれの池澇での代表値として水深 0.1 m から 0.2 m の層における湖水の消散係数を算出した。

### 2.4 植物種の根長

ヒツジグサ, シズイ, ホソバタマミクリの根が池澇底泥のどの程度の深さまで展開しているかを明らかにするため, 植物体を池澇底泥ごと掘り取り, 個体の最大根長を計測した。シズイの計測は KA1-12 において, ホソバタマミクリの計測は KA4-02 において岸際の底泥を掘り取り計測した。ヒツジグサの採取は池澇環境の改変が大きくなるため, KA1-12 で採取した個体に加え, KA1-12 の付近の KA1-13 で底泥の一部が浮き上がり, 剥離した状態で水面に浮上していた底泥上に生育する個体を計測することとした。なお, 掘り取った底泥は植物体の採取後に池澇内へ埋め戻した。

## 3. 結果

### 3.1 池澇内における水生植物分布

シズイの優占する KA1-12 における水生植物の分布図を図 4a に, ライン AB における植物被度を図 4b に示した。池澇内で最も広く分布し優占するのは沈水状態で

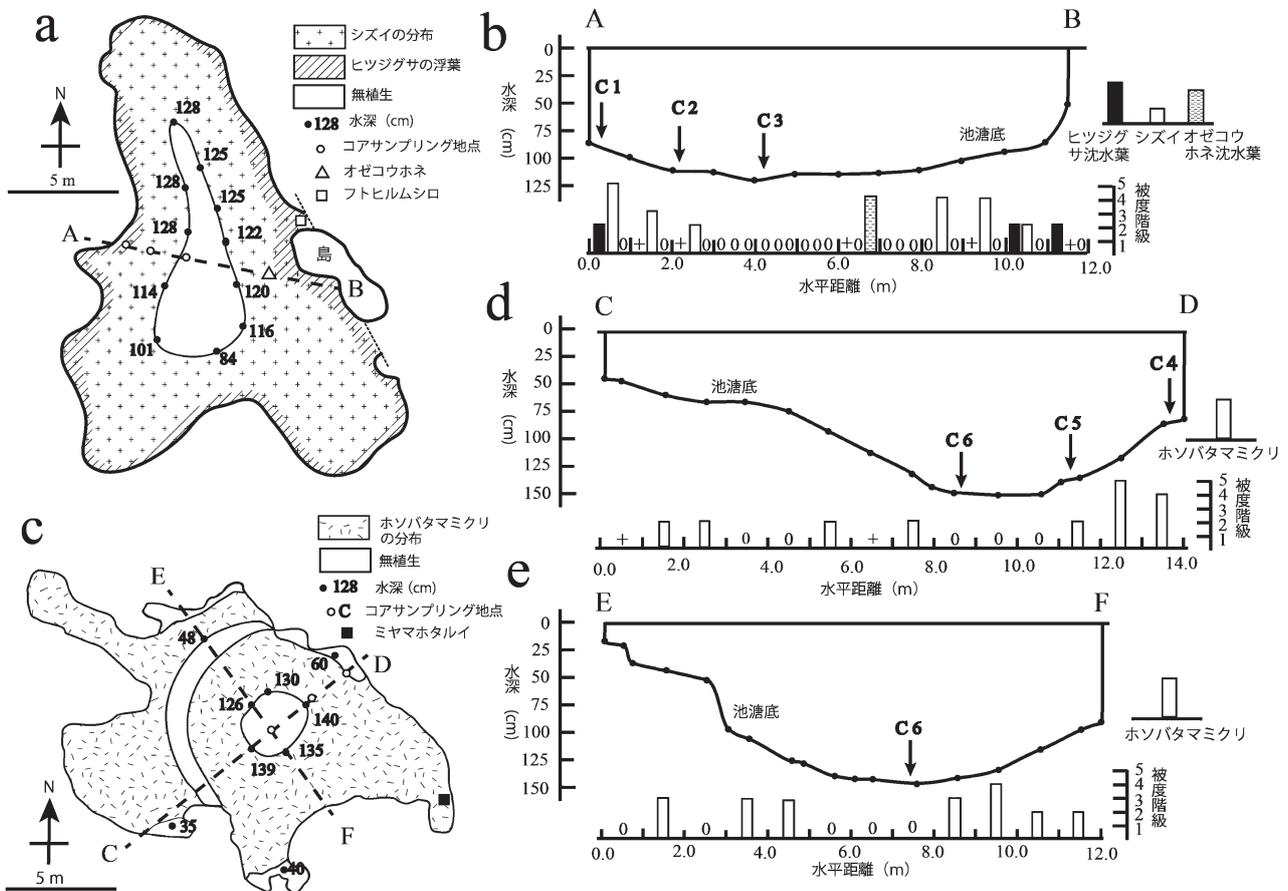


図 4: シズイの優占する KA1-12 とホソバタマミクリの優占する KA4-02 における水生植物分布図とトランセクトラインにおける植物被度。(a) KA1-12 の水生植物分布図, (b) KA1-12 のライン AB における植物被度, (c) KA4-02 の水生植物分布図, (d) KA4-02 のライン CD における植物被度, (e) KA4-02 のライン EF における植物被度。

生育しているシズイであり, 次いで広く分布するのは全周の岸寄りに浮葉を展開しているヒツジグサであった. 他にはオゼコウホネ, フトヒルムシロ (*Potamogeton fryeri* A. Benn.) が限られた場所にものみ生育していた.

岸寄りのヒツジグサは浮葉を展開し沈水葉の被度も大きい, 中央に向かって沈水葉のみで生育している個体が点在するようになる (図 5a, 5b). このため, 水面上に見える浮葉の分布範囲よりヒツジグサの分布は中央方向に広がっており, ライン AB での生育下限深度は 110-118 cm であった (図 4b). ライン AB でシズイの分布する下限深度は 110 cm でありヒツジグサとはほぼ同じであったが, シズイは岸寄りだけでなく中央部まで被度階級 2-4 と密な状態で生育していた. 池塘中央部にはシズイやヒツジグサの分布の見られない無植生域が広がっているが, シズイが生育する下限深度は北側では水深 125 cm 程度であるのに対して, 南側では水深 100 cm 前後とやや浅くなっていた (図 4a).

ホソバタマミクリの優占する KA4-02 における水生植物の分布図を図 4c に, ライン CD, ライン EF における植物被度を図 4d, 4e に示した. KA4-02 ではホソバタマミクリ以外には, 限られた場所にミヤマホタルイが生育していた. KA4-02 の湖底はライン EF の湖底断面図 (図 4e) に見られるように, 水深 20 cm 以浅, 水深 50 cm 前後, 水深 100 cm 以深の 3 段に分かれるやや複雑

な形状をしていた. 湖底が不連続となっている様子は, ライン CD の D 地点付近で撮影した図 5c, ライン EF の E 地点付近で撮影した図 5d から確認できる. ホソバタマミクリは最上段には分布せず, 2 段目と 3 段目の境にあって水深変化の著しい部分の湖底と, 3 段目の湖底の最深部付近でも分布が見られなかった (図 4c). ホソバタマミクリの生育下限深度の平均±標準偏差は  $138 \pm 3$  cm ( $n=4$ ) であった.

ヒツジグサの優占する KA4-05 に設定したトランセクトライン GH およびライン IJ における水生植物の分布とヒツジグサの浮葉被度を図 6 に示した. ライン GH の湖底は水深 70 cm 未満の 3 つの浅部によって区切られた 4 つの湖底に分かれており, ヒツジグサはこの 4 つの湖底のそれぞれ最深部を中心に分布し, またその浮葉は被度階級 3-5 と密な状態で展開していた (図 5e, 図 6a). このライン GH ではシズイが沈水状態で生育していたが, いずれも水深 70 cm 未満の浅部に限定して出現し, ヒツジグサとの混生は見られなかった (図 5f).

ライン IJ の中央部には幅 5 m の島があり, 湖底はこの島により 2 つに分かれている (図 6b). ヒツジグサは東 (J 地点) 側では最深部を中心に, 浮葉の被度は被度階級 5 と密な状態で分布していたが, 西 (I 地点) 側では中央部 (水平距離 4.0-7.5 m) にはヒツジグサの植生が見られない湖底があり, 岸寄りと島寄りにヒツジグサ

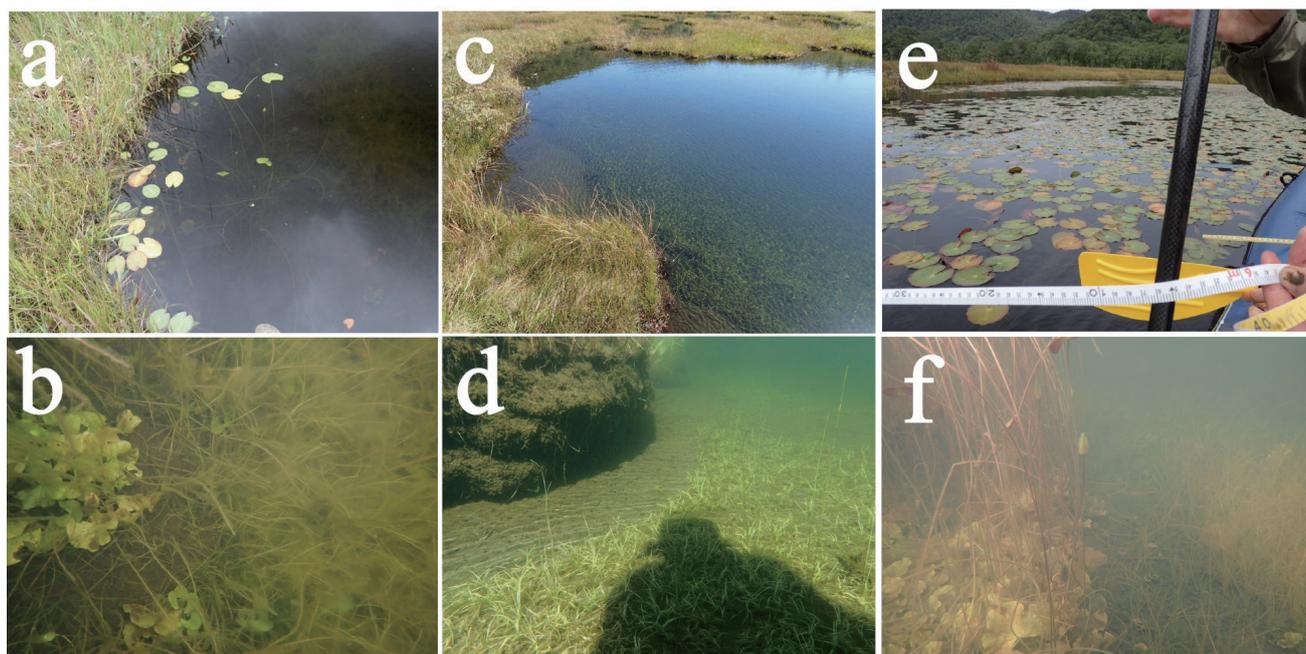


図 5: 池塘における水生植物の生育状況. (a) KA1-12 の A 地点付近の湖岸 (2018 年 8 月 27 日撮影), (b) 同地点の水中写真. 沈水葉のみで生育しているヒツジグサはシズイにより被陰されている. (c) KA4-02 の D 地点付近の湖岸 (2019 年 9 月 19 日撮影). 湖岸側に 2 段目の湖底と中央側にホソバタマミクリが分布する 3 段目の湖底が見える. (d) E 地点付近の 2 段目の湖底上に分布するホソバタマミクリ. (e) KA4-05 のライン GH の水平距離 26 m 付近. (f) ライン GH の水平距離 14 m 付近. ヒツジグサとシズイは明瞭に分かれて分布した.

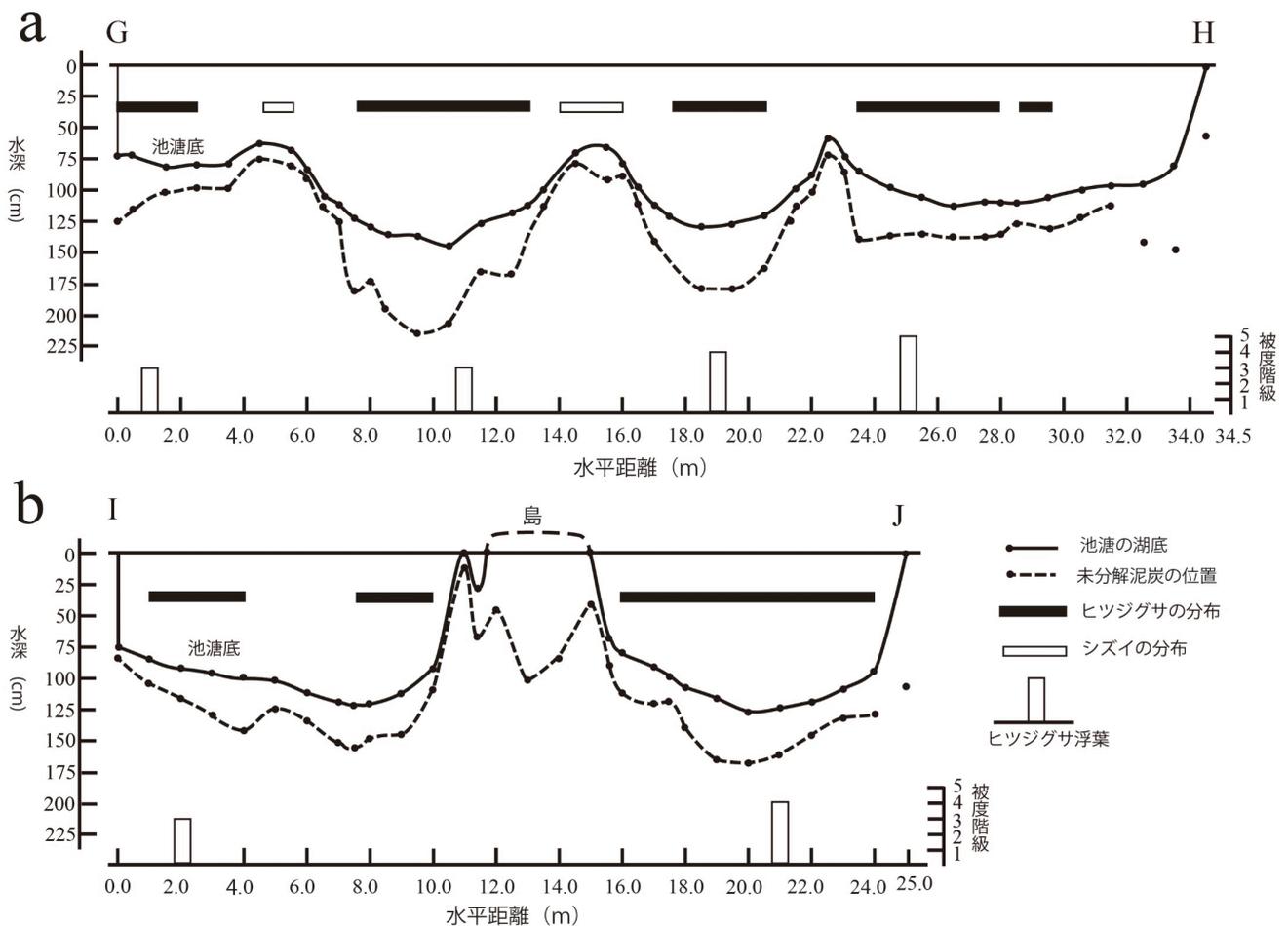


図6：ヒツジグサの優占するKA4-05のトランセクトラインにおける水生植物分布と未分解泥炭の推定出現深度。(a) ラインGH, (b) ラインIJ. 黒色の横棒はヒツジグサの分布範囲, 白色の横棒はシズイの分布範囲を示す。

の分布は分かれていた。ラインIJではシズイの生育は見られなかった。

KA1-04のC7とC8には沈水状態でシズイが分布しており, その中には沈水葉のみで生育するヒツジグサがまばらに分布していた。シズイが分布する最大水深の平均±標準偏差は $221 \pm 4$  cm ( $n=6$ )であり, 沈水葉のみで生育しているヒツジグサの最大水深は $222 \pm 9$  cm ( $n=6$ )と, 両種の生育している下限深度に差は見られなかった。浮葉を有するヒツジグサが分布する下限深度は $181 \pm 46$  cm ( $n=6$ )と沈水葉のみで生育している個体のそれよりもやや浅くなっていた。

### 3.2 底泥環境の分析

シズイの優占するKA1-12, ホソバタマミクリの優占するKA4-02, および池澗内にヒツジグサとシズイの分布するKA1-04において採取した底泥コアサンプルの分析結果(未分解泥炭の出現深度, 繊維含量, 灰分量および全リン量)を表1に示す。

KA1-12では岸寄りのC1およびC2で未分解泥炭は湖底表層から7-12 cmと浅い位置から出現し, 底泥0-10 cm層の繊維含量は39.1-44.1%の大きな値を示した。シズイの生育が見られない湖底にあるC3では, 未分解泥炭は湖底表層から28 cmと深い位置から出現しているが, 底泥0-10 cm層の繊維含量は38.6%とC2とほぼ同じ値であった。灰分量と全リン量はどちらも岸寄りのC1から中央部のC3に向かって増加する傾向にあった。

KA4-02では岸寄りの2段目の湖底にあるC4において未分解泥炭の出現深度は9 cmと浅く, 底泥0-10 cm層の繊維含量は42.8%と高い値を示した。しかしC4, C5, C6と岸から中央部に向かって底泥環境の連続した変化は認められず, 3段目の湖底のC5では44 cm以上の深い位置から未分解泥炭が出現し, 底泥0-10 cm層の繊維量も19.1%と低い値だったが, 同じ3段目にあってホソバタマミクリの見られないC6では, 未分解泥炭は34 cm以上の深い位置から出現するものの, 底泥0-10 cm層の繊維含量は32.0%とやや高い値となっていた。

表 1: 底泥コアサンプルの採取地点の諸元と分析結果

池澁	サンプリング地点	岸からの距離 (m)	水深 (cm)	未分解泥炭の出現深度 (cm)	有機物量に占める繊維含量		灰分量		全リン量	
					0-10 cm (%)	10-20 cm (%)	0-10 cm (%)	10-20 cm (%)	0-10 cm (mgP g <sup>-1</sup> )	10-20 cm (mgP g <sup>-1</sup> )
KA1-12	C 1	0.3	104	7	44.1	39.1	48.4	37.1	0.4	0.3
	C 2	2.7	119	12	39.1	46.6	56.5	45.0	0.6	0.4
	C 3	5.4	120	28	38.6	30.1	59.2	62.1	0.7	0.5
KA4-02	C 4*	0.3	84	9	42.8	64.6	58.6	26.9	0.7	0.6
	C 5	2.8	135	>44	19.1	15.1	65.1	65.9	0.6	0.7
	C 6	5.4	144	>34	32.0	34.0	67.8	65.0	0.7	0.7
KA1-04	C 7	-	95	12	35.8	-	57.8	-	0.7	-
	C 8	-	230	>34	5.0	17.7	51.2	73.1	1.1	0.7

\*C4のコアサンプルの採取長は20 cmに満たず、10-15 cmの分析値を示した。

底泥0-10 cm層の灰分量はC4, C5, C6の順に高くなっていたが、全リン量はC4, C5, C6共に近い値であった。KA4-05を横断するラインGHとラインIJにおいて、素手でポールを貫入することにより推定した未分解泥炭の出現深度を湖底断面図中に破線で示した(図6a, 6b)。また、それぞれのラインでヒツジグサが分布する地点、分布の見られない地点、およびシズイが分布する地点の平均水深と未分解泥炭の出現深度から推定される池澁堆積物の平均堆積厚を表2に示した。なお、ラインGHの東(G地点)側の岸際の3地点、ラインIJの東(J地点)の岸際の1地点では、ポールを貫入させた際の手ごたえが連続的に変化したため、未分解泥炭層の出現深度を明確には捉えられなかったことから、この表2の平均値の算出ではこれらの地点の数値を除外している。

ラインGHにおいてヒツジグサが分布する地点の水深の平均±標準偏差は110±21 cm (n=22)であり、ヒツジグサが分布しない地点の水深87±18 cm (n=19)よりも深い湖底にヒツジグサは分布していた(t検定,  $p < 0.001$ )。このヒツジグサの分布の見られる地点の池澁堆積物の堆積厚の平均±標準偏差は42±16 cm (n=22)、分布の見られない地点では15±5 cm (n=19)であり、ヒツジグサは明らかに池澁堆積物が厚く堆積した湖底に分布していた(t検定,  $p < 0.001$ )。一方、シズイの分布する湖底の水深は浅く、池澁堆積物の堆積厚も14±7 cm (n=5)と薄い状態だった。

ラインIJではヒツジグサのみが分布しているが、その分布地点の水深の平均±標準偏差は106±15 cm (n=18)、分布しない地点の水深は104±17 cm (n=4)と両地点に差はみられなかったが(t検定,  $p > 0.05$ )、堆積厚はヒツジグサが分布する湖底で31±8 cm (同,

n=18)、分布しない湖底で21±9 cm (同, n=4)とヒツジグサの分布する湖底において池澁堆積物は有意に厚く堆積していた(t検定,  $p < 0.05$ )。

KA1-04の岸寄りのC7では未分解泥炭の出現深度は浅く、底泥0-10 cm層の繊維含量は大きな値だった(表1)。一方、中央部のC8では未分解泥炭の出現深度は深く、繊維含量は5.0%と最も低い値を示し、分解の進んだ池澁堆積物が堆積していた。C7とC8ともに全リン量は大きく、C8の表層0-10 cm層では1.11 mgP g<sup>-1</sup>と測定地点の中で特に高い値を示した。なお、このC8を除いたC1からC7までの底泥表層0-10 cm層の灰分量と全リン量の間には有意な正の相関関係が認められた(Spearmanの順位相関係数の無相関検定,  $p < 0.05$ )。

### 3.3 池澁の光環境

水生植物の分布調査時およびコアサンプルの採取時に測定された水中光量から算出した各池澁の消散係数と、その消散係数から計算される池澁の最深部における相対照度を表3に示す。KA1-12では最深部でも28%の相対照度があった。8月と9月に計測したKA4-02, KA4-05, KA1-04の消散係数は、いずれも8月の消散係数のほうが高かった。この8月でもKA4-02の最深部では7%、KA4-05の最深部では23%の相対照度であった。水深が深いKA1-04では8月の最深部の相対照度は3%に低下したが、9月には12%の相対照度であった。

### 3.4 植物種の根長

ヒツジグサ, シズイ, ホソバタマミクリの最大根長を表4に示した。ヒツジグサの最大根長の平均±標準偏差は30.5±3.9 cm (n=6)と長い、シズイの最大根長

表2: KA4-05のトランセクトラインにおいて推定された池塘堆積物の堆積厚

ライン	湖底の植物分布	水深		池塘堆積物の堆積厚		地点数
		平均±標準偏差 (cm)	標準偏差 (cm)	平均±標準偏差 (cm)	標準偏差 (cm)	
GH	ヒツジグサ分布有	110±21		42±16		22
	ヒツジグサ分布無 (うちシズイ分布有)	87±18 (69±6)		15±5 (14±7)		19 (5)
IJ	ヒツジグサ分布有	106±15		31±8		18
	ヒツジグサ分布無	104±17		21±9		4

ライン GH の水深、堆積厚はヒツジグサの有無で有意に異なる (t 検定,  $p < 0.001$ )。ライン IJ では堆積厚のみ有意に異なる (t 検定,  $p < 0.05$ )

表3: 各池塘における消散係数と最深部における相対照度。

池塘	年月日	消散係数 ( $m^{-1}$ )	池塘の最深部水深 (cm)	最深部での相対照度 (%)
KA1-12	2018年8月28日	1.00	128	28
KA4-02	2019年8月16日	1.83	146	7
	2019年9月19日	0.41	146	55
KA4-05	2019年8月15日	1.02	144	23
	2019年9月20日	0.92	144	27
KA1-04	2019年8月16日	1.51	233	3
	2019年9月20日	0.91	233	12

表4: ヒツジグサ, シズイ, ホソバタマミクリの最大根長と葉柄および葉身長。

	最大根長	浮葉葉柄・葉身長*		計測数
	平均±標準偏差 (cm)	平均±標準偏差 (cm)	浮葉数	
ヒツジグサ	30.5±3.9	47.8±31.7	7.6±2.4	6
シズイ	5.7±0.8	18.7±3.6	-	6
ホソバタマミクリ	8.1±2.6	28.3±27.1	-	12

\* ヒツジグサは浮葉の葉柄, シズイとホソバタマミクリは葉身を測定した。

は  $5.7 \pm 0.8$  cm ( $n=6$ ), ホソバタマミクリは  $8.1 \pm 2.6$  cm ( $n=12$ ) と明らかに短かった。

#### 4. 考察

永坂ほか (2021) は, 2017 年に上田代で実施した 40 池塘を対象とする水生植物調査で, シズイは 9 池塘に分布していたことを確認している。シズイは全国の貧栄養の湖沼や溜池の浅水域に産するが (角野, 2014; 鈴木ほか, 2016; 樋口, 2018), 塊茎で容易に増殖することから寒冷地域の水田では難防除雑草として扱われている (住吉ほか, 1997; 上野ほか, 2019)。尾瀬ヶ原の植物相については, Hara and Mizushima (1954), 黒沢 (2007), 吉井ほか (2008) などによる植物目録があるが, シズイは尾瀬ヶ原湿原から離れた会津駒ヶ岳で記録されているのみである (黒沢, 2007)。上田代の植生調査を実施し

た鈴木ほか (2010) は, ある程度の被度で湖底に生育していた沈水植物としてヒメミズニラ (*Isoetes asiatica* (Makino) Makino) を記録しているがシズイはなく, 過去の記録においてはホソバタマミクリやミヤマホタルイなどと混同されてきたものと考えられている (大森ほか, 2022)。上田代においては, 近年急速にヒツジグサの分布が拡大したことが確認されているが (金井, 1999, 2002), シズイの分布の増減については不明である。

シズイは KA1-12 の湖底に広く分布していたが, 最深部となる中央付近の水深 100-125 cm 以深で分布の欠損域を生じていた。シズイは抽水状態で生育する植物であり, 深い湖底で生育することに何らかの生理的制限が生じている可能性もあるが, KA1-04 で測定されたシズイの生育下限深度の平均±標準偏差が  $221 \pm 4$  cm であったことを考えると, KA1-12 の中央付近のシズイの欠損

を水深のみで説明することは難しい。

止水域に生育する水生植物にとって、水深に伴って減衰する水中光量と風波の攪乱に伴って生じる底質の環境傾度はその主要な分布規定要因となる (Spence, 1982; Keddy, 2010)。中田代の池澁の溶存有機物量と水中光量の減衰の関係を調査した野原ほか (1999) は、調査対象の池澁の7割で水深1 mの相対照度が1%以下に減衰しており、そうした池澁では浮葉植物の実生や沈水葉だけで生育している植物への強い生長制限要因となることを指摘している。しかしKA1-12では8月の消散係数は $1.00 \text{ m}^{-1}$ と低い値を示し、水深128 cmの湖底最深部でも相対照度は28%と水中光量が十分にあることから (表3)、中央付近でシズイの分布の欠損が生じた原因を水中光量の不足から説明することはできない。

永坂ほか (2021) は、上田代の池澁においてヒツジグサの浮葉や沈水葉の被度が小さく、その生育が制限された状態の岸寄りの湖底では、未分解泥炭は底泥表面から5 cmの浅い位置から出現し、底泥0-10 cm層の繊維含量は40%を超えた高い値であり分解度は低かったこと、その一方で浮葉や沈水葉が高い被度で繁茂している池澁の湖底では未分解泥炭は25 cmよりも深い位置から出現し、池澁堆積物は厚く堆積しておりその繊維含量は23-34%と分解の進んだ状態にあったことを確認している。KA1-12では岸寄りのC1からC2にかけて未分解泥炭は底泥の浅い位置から出現し、その上の底泥0-10 cm層の繊維含量は40%程度と分解が進んでおらず (表1)、これらの湖底に生育するヒツジグサは池澁堆積物の分解度に関連して生育が制限されているものと考えられる。また中央部のC3では未分解泥炭は28 cmと深い位置から出現したが、その上の底泥0-10 cm層の繊維含量も38.6%とC2と同程度の値であり、そのヒツジグサの生育もやはり池澁堆積物の分解度に関連して制限されている可能性が考えられた。

一方、シズイはKA1-12の湖底において被度階級2-4と密な状態で生育しており、池澁堆積物の分解度に関連した生育制限は認められなかった (図4a, 4b)。しかし南側の湖底では水深100 cm程度と北側よりも浅い湖底で分布の欠損が生じている。この地点は湖心に向かって張り出した湖岸の延長上に位置しており、底泥の浅い位置に未分解泥炭が存在する可能性がある。近年は泥炭湿原を地中レーダーで探査することで詳細な地下構造を把握することも可能となっている (Comas et al., 2005; Christoher et al., 2009)。今後、この湖底からコアサンプルを採取分析することや新たな手法を適用することで、この欠損が池澁堆積物の分解度に関連するものか明

らかとなると考えられた。

ホソバタマミクリの池澁内分布を確認したKA4-02では、池澁湖底の最上段、2段目から3段目の途中、3段目の最深部において本種の分布は欠損していた (図4c, 4d)。KA4-02における8月の消散係数は $1.83 \text{ m}^{-1}$ とやや大きかったが、それでも水深146 cmの最深部では7%の相対照度があり (表3)、最深部の欠損を水中光量の不足から説明することは難しい。

上田代のいくつかの池澁では底泥の一部が浮き上がり、剥離した状態で水面に浮上しているのを調査中に確認しており (例えばヒツジグサの個体を採集したKA1-13)、KA4-02の不連続な湖底形状も底泥の浮き上がりによって形成された可能性が考えられる。岸寄りのC4はホソバタマミクリの見られない2段目の湖底面にあり、そこでの未分解泥炭の出現深度は浅く、底泥0-10 cm層の繊維含量は42.8%と高かった (表1)。また3段目の湖底面でホソバタマミクリの生育が見られたC5では44 cm以上の深い位置から未分解泥炭は出現し、底泥0-10 cm層の繊維含量は19.1%と低い値を示したが、同じ3段目であって分布の欠損するC6では未分解泥炭は34 cm以上の深い位置から出現するものの、底泥0-10 cm層の繊維含量は32%とやや高い値を示しており、ホソバタマミクリの池澁内分布は池澁堆積物の分解度に規定されている可能性が示唆された。

ヒツジグサとシズイが生育するKA4-05のラインGHの湖底は、水深70 cm未満の3つの浅部によって湖底が分かれているが (図6a)、これは元々は独立した4つの池澁が融合することで形成されてきたことを示唆している。ヒツジグサはこの湖底の浅部を避けて4つの湖底の深部を中心に分布しており、水深に応じて分布が規定されているように見えるが (表2)、同時にそれぞれの湖底における池澁堆積物の堆積厚 (t検定,  $p < 0.001$ ) によっても分布は規定されていた。また、ラインIJではヒツジグサの分布は水深では説明されず (t検定,  $p > 0.05$ )、池澁堆積物の堆積厚 (t検定,  $p < 0.05$ ) によって説明された。

植物が長く太い根を持つことは水分や栄養塩吸収において有利に働く (de Kroon and Visser, 2008)。池澁に生育するヒツジグサは、シズイやホソバタマミクリより明らかに長い30 cmを超える根を持ち (表4)、その太い根は現存量も大きく高い通気能を有している (Kunii and Aramaki, 1992; 加藤・土谷, 1999)。池澁堆積物が厚く堆積した湖底では栄養塩類の吸収においてシズイやホソバタマミクリよりも有利な形質と考えられる。シズイはラインGHの浅部にのみ分布がみられたが、池澁堆

積物が厚く堆積する湖底ではヒツジグサが高い被度で生育しているため (図 6a), シズイは被陰によって生育できず, ヒツジグサの生育の見られない堆積厚の薄い湖底に分布していると考えられた (図 5f). 大森 (2014) は, 尾瀬ヶ原において減少の続くオゼコウホネがヒツジグサと同じ池澗内で生育できるかは, 池澗内に入り江や異なる水深など不均質な空間が必要と指摘しているが, 底泥の堆積厚の違いが両種のすみ分けをもたらしていた可能性が考えられる.

ヒツジグサが池澗内において繁茂できるかは, KA4-05の結果から湖底に分解の進んだ堆積物が厚く堆積しているか否かが重要な要因として働いており, ホソバタマミクリの分布に関しても KA4-02の結果から池澗堆積物の堆積状況とその分解度が影響している可能性が示唆された. しかしシズイについては, その分布が池澗堆積物の堆積状況などに規定されているか明らかにすることはできなかった. 泥炭は分解が進むことで窒素やリンの無機化が進み, 各種の栄養塩の保持量は大きくなる (近藤, 1979; Rydin and Jeglum 2013). 栗田・峰村 (2002) はヒツジグサやホソバタマミクリの分布や生育量の規定要因として底泥の肥沃度に着目し, ヒツジグサの見られる池澗の底泥間隙水中の硝酸態窒素やリン酸態リン量が高い傾向にあったことを報告している. 永坂ら (2021) はヒツジグサが繁茂する池澗の底泥 0-10 cm 層の全リン量が大きく, またその全リン量は灰分量と高い正の相関を示すことから, それらは洪水時に運搬された無機粒子 (阪口・相馬, 1999) に由来している可能性を指摘した. 本研究においても全リン量が特に高かった C8 地点を除いた, C1-C7 の底泥 0-10 cm 層の灰分量と全リン量は有意な正の相関を示し, 洪水運搬粒子が池澗へのリン供給に関与している可能性が示唆されたが, KA1-12におけるヒツジグサやシズイの分布状況, KA4-02におけるホソバタマミクリの分布状況と全リン量の間には直接的な関係は見いだせなかった.

本研究の結果は, 池澗内で池澗堆積物の堆積厚が複雑に異なっており, それは池澗の成因やその後の発達と深く関連していることを示唆している. 近年, 尾瀬ヶ原では夏期や冬期の降水量いずれにおいても増加傾向が見られ (西村・吉弘, 2008; 野原ほか, 2021), 川沿い位置する湿原を覆う融雪時期の洪水や, 夏季や秋季の大雨での洪水 (吉井ほか, 2014; 野原ほか, 2021) が報告されている. 貧栄養湿地へ流入する窒素やリンは, 植物遺骸や泥炭の分解を促進する (DeBusk and Reddy, 1998, 2005; Bayley et al., 2005). 栗田・峰村 (2008) は池澗の植物プランクトン, 付着藻類, 水生植物の現存量の比

較から, 池澗内の一次生産への寄与は水生植物が最も大きいことを推測している. 池澗堆積物がどのように生成堆積し, 分解過程を通じて肥沃化 (栄養塩供給力が増大) してゆくのかを明らかにすることは, 尾瀬ヶ原湿原の池澗生態系の理解と今後の池澗の生物相の保全において明らかにすべき重要な研究課題の一つと考えられた.

## 謝辞

池澗のドローン撮影画像は, 藤原英史氏 (株式会社ドキュメンタリーチャンネル) によって撮影されたものを使用させて頂いた. 野原精一博士 (国立環境研究所) には, 種々の調査機材を貸与頂くと共に, 研究遂行において数多くのご助言を頂いた. 現地調査では千賀有紀子博士 (東邦大学), 古郡千紘さん (信州大学), 宮寺 毅さん (北海道大学) をはじめ多くの方々のご助力を頂いた. また東京パワーテクノロジー株式会社運営の至仏山荘には調査機材の保管等で協力を頂いた. 本研究は 2017 年より始まった第 4 次尾瀬総合学術調査の重点研究部会における研究の一部として実施しており, 関係各位の皆様に深く御礼申し上げます.

## 引用文献

- Andersen, J. M. (1976) An ignition method for determination of total phosphorus in lake sediments. *Water Res.*, **10**, 329-331.
- Bayley, S. E., M. N. Thormann, and A. R. Szumigalski (2005) Nitrogen mineralization and decomposition in western boreal bog and fen peat. *Ecoscience*, **12**, 455-465.
- Braun-Blanquet, J. (1964) *Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde*. 3rd Edition. Springer-Verlag, Berlin.
- Carignan, R., and J. Kalf (1979) Quantification of the sediment phosphorus available to aquatic macrophytes. *J. Fish. Res. Board Can.*, **36**, 1002-1005.
- Christopher, S. L., D. Fratta, and M. P. Anderson (2009) Ground penetrating radar and spring formation in a groundwater dominated peat wetland. *J. Hydrol.*, **373**, 68-79.
- Comas, F. A., L. Slater, and A. Reeve (2005) Stratigraphic controls on pool formation in a domed bog inferred from ground penetrating radar (GPR). *J. Hydrol.*, **315**, 40-51.
- DeBusk, W. F., and K. R. Reddy (1998) Turnover of detrital organic carbon in a nutrient-impacted Everglades marsh. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **62**, 1460-1468.
- DeBusk, W. F., and K. R. Reddy (2005) Litter

- decomposition and nutrient dynamics in a phosphorus enriched everglades marsh. *Biogeochemistry*, **75**, 217-240.
- de Kroon, H., and E. J. W. Visser (2008) 土壌中の根の分布と養水分吸収. 根の生態学 (森田茂紀・田島亮監訳): 29-52, シュプリンガー・ジャパン, 東京.
- Hara, H. (1982) Vascular plants of the Ozegahara moor and its surrounding districts. In: Hara, H. et al. (Eds.), *Ozegahara. Scientific Researches of the Highmoor in Central Japan*, 123 - 133. Japan Society for the Promotion Science, Tokyo.
- 原 寛, 水島正美 (1954) 尾瀬地方の高等植物フロラ. 尾瀬ヶ原: 尾瀬ヶ原総合学術調査団研究報告, (尾瀬ヶ原総合学術調査団 編): 401-427. 日本学術振興会, 東京.
- Hara, H., and M. Mizushima (1954) List of vascular plants of the Ozegahara Moor and its surrounding districts. In: Hara, H. et al. (eds.) *Ozegahara, Scientific Researches of the Ozegahara Moor*, 8-479, Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo.
- 林 秀剛, 味沢伸輔, 李 鎬慶, 河村一孝, 村上雅文, 酒井周, 村上哲生, 平林公男, 野原精一 (1999) 尾瀬ヶ原地塘の水質と藻類. 尾瀬の総合研究 (尾瀬総合学術調査団 編): 831-843, 尾瀬総合学術調査団, 前橋.
- 樋口伸介 (2018) 青森県屏風山湖沼群の水生植物相. 水草研究会誌, **107**, 3-11.
- 角野康郎 (2014) ネイチャーガイド 日本の水草. 文一総合出版, 東京.
- Kanai, H. (1982) Pools catalog and aquatic plant distribution in the Ozegahara moor. In: Hara H. et al. (Eds.), *Ozegahara, Scientific Researches of the Highmoor in Central Japan*, 47-73, Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo.
- 金井弘夫 (1999) 尾瀬ヶ原の池塘地図と水生植物5種の分布消長. 尾瀬の総合研究, (尾瀬総合学術調査団 編): 377-471, 尾瀬総合学術調査団, 前橋.
- 金井弘夫 (2002) 尾瀬ヶ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.
- 加藤夕紀子, 土谷岳令 (1999) スイレンとヒツジグサにおける給気とその生態学的重要性 (予報). 水草研究会報, **68**, 6-12.
- Keddy, P. A. (2010) Zonation: shorelines as a prism. *Wetland Ecology, Principles and Conservation*, 2nd Edition: 269-299. Cambridge University Press, New York.
- 近藤鍊三 (1979) 北海道における泥炭土壌の化学的性状に関する研究 (第4報) 泥炭土の一般理化学性. 帯大研報, **11**, 289-309.
- 近藤鍊三 (1997) 泥炭地の成り立ちと泥炭土の特性・利用. ペトロジスト, **41**, 139-148.
- 近藤鍊三, 遠藤健一 (1993) 泥炭土の各種分解指標と理化学性. ペトロジスト, **37**, 41-56.
- Kunii, H., and M. Aramaki (1992) Annual net production and life span of floating leaves in *Nymphaea tetragona* GEORGI: a comparison with other floatingleaved macrophytes. *Hydrobiologia*, **242**, 185-193.
- 栗田秀男, 峰村 宏 (1999) 尾瀬ヶ原池塘における生物生産の研究 1. 水質と一次生産 第1報. 尾瀬の自然保護, **22**, 68-78.
- 栗田秀男, 峰村 宏 (2000) 尾瀬ヶ原池塘における生物生産の研究 1. 水質と一次生産 第2報. 尾瀬の自然保護, **23**, 47-60.
- 栗田秀男, 峰村 宏 (2002) 尾瀬ヶ原池塘における生物生産の研究. 水草と一次生産第4報 一池塘底泥及び池塘水中の栄養塩類と一次生産一. 尾瀬の自然保護, **25**, 55-68.
- 栗田秀男, 峰村 宏 (2008) 池塘の生物体量. 尾瀬の自然保護: 30年間の取り組み 尾瀬国立公園誕生記念号, (群馬県尾瀬保護専門委員会編): 131-146, 群馬県自然環境課尾瀬保全推進室, 前橋.
- 栗田秀男, 峰村 宏 (2014) 尾瀬ヶ原池塘における生物生産の研究 第15報尾瀬ヶ原池塘における水質と生物体量について (1). 尾瀬の自然保護, **34**, 47-65.
- 黒沢高秀 (2007) 尾瀬国立公園の自生維管束植物チェックリスト. 福島大学地域創造, **19**, 128-161.
- 永坂正夫, 福原晴夫, 高野典礼, 藤原英史 (2021) 尾瀬ヶ原湿原におけるヒツジグサ (*Nymphaea tetragona Georgi*) の特徴的な池塘内分布の分析. 陸水学雑誌, **82**, 189-201.
- 南條正巳 (1997) 可給態リン酸. 土壌環境分析法, (土壌環境分析法編集委員会 編): 267-273, 博友社, 東京.
- 西村 満, 吉弘雅士 (2008) 尾瀬山ノ鼻地区の気象30年. 尾瀬の自然保護30年間の取り組み 尾瀬国立公園誕生記念号, (群馬県尾瀬保護専門委員会編): 187-199, 群馬県自然環境課尾瀬保全推進室, 前橋.
- 野原精一, 村田智吉, 藤原英史, 福原晴夫, 千賀有紀子 (2021) 尾瀬ヶ原における湿原地形と河川・池塘環境の変遷. 陸水学雑誌, **82**, 151-169.
- 野原精一, 佐竹潔, 矢部徹, 安類智仁, 岩熊敏夫 (1999): 尾瀬ヶ原池塘の水質と水生植物の一次生産. 尾瀬の総合研究, (尾瀬総合学術調査団 編): 493-500, 尾瀬総合学術調査団, 前橋.
- 大森威宏 (2014) 尾瀬における環境省絶滅危惧植物の分布と生育立地2 - 尾瀬ヶ原におけるオゼコウホネ *Nuphar pumilum* (Timm) DC. var. *ozeensis* (Miki) H. Hara (広義) の保全生物学的研究分布1 分布変化と種子生産について -. 尾瀬の自然保護, **36**, 73-78.
- 大森威宏, 黒沢高秀, 志賀 隆, 薄葉 満, 根本秀一, 吉井広始, 海老原 淳, 田中徳久, 天野 誠 (2022) 尾瀬の維管束植物目録の見直し. 低温科学, **80**, 199-223.
- Rydin, H., and J. K. Jeglum (2013) Nutrient, light and temperature. *The Biology of Peatlands*, 2nd Edition: 175-198, Oxford university press, Oxford.
- 西條八東, 阪口豊 (1954) 尾瀬の陸水 (Ⅲ) 代表的池塘

- の理化学的性状. 尾瀬ヶ原: 尾瀬ヶ原総合学術調査団研究報告, (尾瀬ヶ原総合学術調査団 編): 118-121, 日本学術振興会, 東京.
- Sakaguchi, Y., Y. Saijo, A. Yagi, M. Hibino, and H. Sohma (1982) Characteristics of deposits and genesis of pools. In Hara, H., et al. (eds) *Ozegahara Scientific Researches on the Highmoor in Central Japan*, 75-90, Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo.
- 阪口 豊, 相馬秀廣 (1999) 尾瀬ヶ原の地学的諸問題. 尾瀬の総合研究, (尾瀬総合学術調査団 編): 85-102, 尾瀬総合学術調査団, 前橋.
- Sakamoto, M. (1982) The chemical composition of pool waters on the Ozegahara moor and its ecological significance. In: Hara H. et.al. (Eds) , *Ozegahara, Scientific Researches of the Highmoor in Central Japan*. 243-261, Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo.
- Spence, D. H. N. (1982) : The zonation of plants in freshwater lakes. *Adv. Ecol. Res.*, **12**, 37-125.
- 住吉 正, 橘 雅明, 伊藤一幸 (1997) ホタルイ属水田多年生雑草シズイ (*Scirpus nipponicus* Makino) の水田における種子からの発生と種子の休眠・発芽. 東北農試研報, **92**, 97-104.
- 鈴木伸一, 大森威宏, 片野光一, 吉井広始 (2016) 大峰沼原自然環境保全地域, 2. 植物. 良好な自然環境を有する地域学術調査報告書, 群馬県環境森林部自然環境課, 42, 34-43.
- 鈴木伸一, 吉井広始, 片野光一, 大森威宏 (2010) 尾瀬の植生と植物相 XVI —背中あぶり田代、山の鼻田代、広窪田代および上田代の植生—. 尾瀬の自然保護, **33**, 75-94.
- Twilley, R. R., M. M. Brinson, and G. J. Davis (1977) Phosphorus absorption, translocation, and secretion in *Nuphar Luteum*. *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 1022-1032.
- 上野直也, 石井利幸, 向山雄大 (2019) 山梨県における難防除水田雑草シズイの発生状況と除草剤の効果. 山梨県総合農業技術センター研究報告, **11**, 9-17.
- 吉井広始, 片野光一, 鈴木伸一, 大森威宏 (2008) 尾瀬地域の植物相. 尾瀬の自然保護, 尾瀬国立公園誕生記念号, 147-174.
- 吉井広始, 鈴木伸一, 片野光一, 大森威宏 (2014) : 2011年7月豪雨とケルミーシユレンケ複合体について. 尾瀬の自然保護, **36** : 1-14.