

## 阿寒カルデラの火山噴火によって細分化された湖沼群における 生態遷移の多様なステージ

若菜勇（釧路国際ウェットランドセンター）・角野康郎（神戸大学大学院理学研究科）・  
占部城太郎（東北大学大学院生命科学研究科）・田村由紀（環境コンサルタント・株）・  
鈴木芳房（海洋探査・株）・山田浩之（北海道大学大学院農学研究院）・  
尾山洋一（筑波大学生命環境科学研究科）・和田恵治（北海道教育大学旭川校）・  
長谷川健（茨城大学理学部）・大原雅（北海道大学大学院地球環境科学研究院）

### 要旨

湖沼における生態遷移は、一般に富栄養化と浅化、および水生生物相の変化として進行する。このうち、富栄養化速度は、湖沼の大きさと、集水域の面積および肥沃度に依存する。もし、複数の異なる湖沼の集水域の肥沃度が同等で、これらの形成時期や初期環境が類似していれば、各々の湖沼における栄養状態は、集水域面積と湖沼の大きさの比率に応じて時間の経過とともに上昇すると予測される。この仮説を検証するため、数千年前にカルデラ内の火山噴火による分断で形成された阿寒カルデラの大小 10 湖沼の地形および水質を調査した。湖沼の大きさに対する積算集水域面積の比は、栄養状態の指標である全リン濃度と正の相関があり、湖沼型は、貧栄養、中栄養、富栄養、および腐植栄養に分類された。また、21 種の水草が確認され、各々の湖沼における種構成は湖沼型の組み合わせに対応する 5 つのタイプに分けられた。類似の起源を持つ湖沼群におけるこうした多様性の発見は、新たな比較研究への道を開く。

### 緒言

湖沼における生態遷移は、淡水生態学や湖沼学の主要な研究分野であるだけでなく、20～21 世紀に人間活動によって世界的に悪化している水環境の診断と管理のための基盤ともなっている (Whittaker, 1975; Sakamoto, 1976; Vollenweider & Kerekes, 1982; Owen, 1985; Horne & Goldman, 1994; Wetzel, 2001; Schindler & Vallentyne, 2008)。一般に、湖沼遷移は次のように進行する。新たに形成された湖沼では、水質が貧栄養で生物相も乏しいが、その後、集水域からの栄養塩の流入によって栄養状態が上昇するとともに、堆積物の蓄積によって湖盆が浅くなる。この過程で、生物相の多様性や生物量が増加あるいは変動し、最終的には沼沢や湿原になる (Lindeman, 1942; Whittaker, 1975; Sakamoto, 1976; Owen, 1985; Horne & Goldman, 1994)。湖沼学の父といわれるフォーレル (Horne & Goldman, 1994) は、この移行を人間の青年期から老年期への加齢になぞらえて説明し (Forel, 1901)、この概念は直感的および経験的証拠から広く受け入れられている (Yoshimura, 1937 ; Whittaker, 1975 ; Sakamoto, 1976 ; Horne & Goldman, 1994)。またフォーレルは、湖沼が堆積によって消滅するまでに膨大な時間を要するため、通常、湖沼の進化を追うことは不

可能であると述べている (Forel, 1901)。このため、長期的な遷移に関する一般的な理解は、栄養状態の異なる多くの湖沼の比較 (Dachnowski, 1912, 1926; Pearsall, 1920, 1921; Yoshimura, 1937; Kormondy, 1969; Odum, 1971)、小規模なダムや貯水池の追跡調査 (Sakamoto, 1976; Morishita, 1983)、マイクロコズムやメソコズムの実験研究 (Margalef, 1968; Odum, 1969; Horne & Goldman, 1994; Wetzel & Likens, 2000; Dodson, 2005; Dodds & Whiles, 2010)、堆積過程の歴史の再構成 (Smith *et al.*, 1991; Wetzel, 2001) によって間接的に得られてきた。しかしながら、大きな湖沼の生態遷移に対する認識は、変化に長時間を要するため、いまだに多くの仮定に依存している (Margalef, 1968; Sakamoto, 1976; Sayer *et al.*, 1999; Johnson & Miyanishi, 2008)。それゆえ、大きな湖沼の遷移を含む湖沼遷移研究のための新しいアプローチが必要である。

原理的に、湖沼遷移の主要因である富栄養化の速度は、湖沼の大きさ、集水域面積、集水域の肥沃度によって決まる (Horne & Goldman, 1994)。したがって、もし異なる集水域の肥沃度が同等であれば、富栄養化速度、すなわち栄養塩の増加速度は、各々の湖沼の規模に対する集水域面積の比によって変化するはずである。さらに、形成時期や初期の環境が類似した湖沼群では、湖沼の栄養状態が湖沼の大きさと集水域面積の比との間で正の相関をもって変化すると予想される。このような湖沼は、異なる栄養状態に進化した系列とみなすことができ、湖沼遷移を研究するための新しいアプローチを提供する。しかし実際には、集水域からの栄養塩負荷は、時間以外にも、地形、土壌、侵食、局地気候 (気温、降水量)、植生、土地利用 (農地、工場、都市化) など、固有の変数に影響を受けるため、この関係は証明されていない (Yoshimura, 1937; Whittaker, 1975; Sakamoto, 1976; Owen, 1985; Horne & Goldman, 1994)。そこで本研究では、大規模なカルデラ内の湖沼群を比較することで、この研究領域に新たな洞察を提供する。

日本の北海道にある阿寒カルデラの湖沼群は、巨大なカルデラ湖が数千年前の火山噴火によって大小の湖沼に分割されて形成された (Satoh, 1965; Tamada & Nakagawa, 2009; Hasegawa & Nakagawa, 2016)。カルデラ内におけるこれらの湖沼の陸上環境は共通しているが、その栄養状態は貧栄養から富栄養まで多様であることが知られている (Tanaka, 1992; Maeda Ippo Foundation, 1994; Hino *et al.*, 1998)。本研究では、阿寒カルデラ湖沼群の地形と水質を把握し、栄養状態が湖沼規模に対する集水域面積の比と相関するという仮説を検証した。また、水生植生の変化も湖沼遷移の可視化される特徴である (Yoshimura, 1937; Sakamoto, 1976; Wetzel, 2001)。実際に、阿寒カルデラ湖沼群での先行研究では、水生大型植物の植生が湖沼ごとに異なることが示唆されている (Kawakami, 1898; Tanakadate, 1925; Takayasu *et al.*, 1930; Katagiri *et al.*, 2001)。そこで、水草の種数や種構成と湖沼の地形および水質との関係を調べることで、植生の決定機構も検討した。

## 材料と方法

### 調査対象地

阿寒カルデラは、北海道東部の火山地帯である阿寒・知床火山列の南端に位置している (Hasegawa & Nakagawa, 2016; Hasegawa *et al.*, 2022)。カルデラの外形は長方形 (東西 24km×南北 13km) で、その内側の盆地の中央に中央円頂丘となる雄阿寒岳がそびえている (Fig. 1)。カルデラ内では、大小の湖沼が雄阿寒岳を取り囲んでおり、小さな湖沼が埋没してできたと考えられる湿地、草原、森林も点在している (Satoh, 1965; Maeda Ippoen Foundation, 1994)。湖沼の集水域はカルデラ壁によって外界から隔離されている (Tanakadate, 1925; Takayasu *et al.*, 1930)。河川および伏流水によってつながった水系 (Takayasu *et al.*, 1930; Takayasu & Kondo, 1936; Satoh, 1965) は大きく南北に分かれ、雄阿寒岳の南山麓で合流したのち、カルデラ南壁の渓谷を通過して阿寒川として排出される (Fig. 1a)。

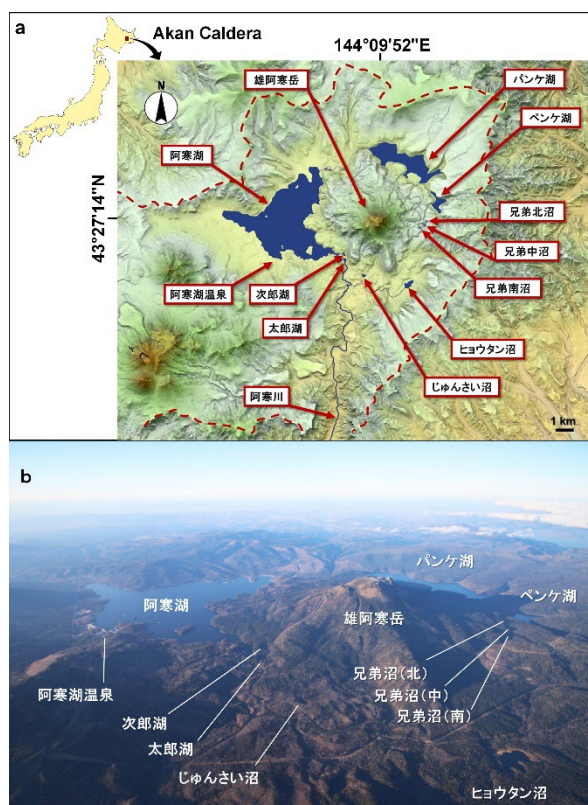


Fig. 1 阿寒カルデラ湖沼群の地図と景観。

(a) 阿寒カルデラの集水域は、赤い点線で示したカルデラ壁によって隔離されているが、カルデラ形成後に発生した火山噴火によって、西側のカルデラ壁は見えなくなっている。カルデラ内の雄阿寒岳を囲むように 10 個の湖沼があり、南北 2 つの水系は河川や伏流水によってつながっている。(b) 陸域は阿寒湖温泉を除いて、ほとんどが亜寒帯林で覆われている。

大きな湖が雄阿寒岳の西から北東に分布しているのに対して、小さな湖沼は南から東に局在する (Fig. 1a)。このような特異な湖沼の配置は、カルデラおよび雄阿寒岳の形成史に依拠する。阿寒地域では、過去 150 万年間に 10 回以上の大噴火があり、現在の長円形のカルデラは 20 万年前の最大の噴火によって形成された (Satoh, 1965; Hasegawa & Nakagawa, 2016)。最後の噴火 (15 万年前) の後、カルデラ内に巨大な湖「古阿寒湖」が生成した (Satoh, 1965; Tamada & Nakagawa, 2009; Hasegawa & Nakagawa, 2016)。

この湖はカルデラ南西部の後火山活動によって狭められ、11 万年前までにカルデラ内壁の地形がほぼ完成した (Sato, 1965; Tamada & Nakagawa, 2009; Hasegawa & Nakagawa, 2016)。13,000 年前、カルデラ中央部のやや南東で雄阿寒岳の小噴火が起こり、溶岩流がカルデラ壁に達したところで停止したため、古阿寒湖は大小の凹地に分離した (Sato, 1965; Tamada & Nakagawa, 2009; Hasegawa & Nakagawa, 2016)。

雄阿寒岳の形成史は、南部水系のヒョウタン沼とじゅんさい沼が古阿寒湖から最初に分かかれ、北部水系の他の湖は 5000~2500 年前に形成されたことを示唆している (Sato, 1965; Tamada & Nakagawa, 2009; Hasegawa & Nakagawa, 2016)。阿寒湖、パンケ湖、ペンケ湖という大きな湖の湖沼図には、カルデラ内壁の底部に雄阿寒岳の裾野まで続く河谷の跡があり (Tanakadate, 1925; Takayasu & Kondo, 1936; Sato, 1965)、雄阿寒岳噴火以前、溪谷からの排水によって古阿寒湖の水位が極めて低かったか、湖盆が露出していたと考えられる (Sato, 1965)。したがって、北部水系の湖沼は、雄阿寒岳による堰き止め後の再湛水によって形成されたと考えられるが、湖沼の形成時期や発達過程は十分に解明されていない。

阿寒カルデラは阿寒摩周国立公園 (1934 年指定) の一部を占め、阿寒湖の南側にある町 (阿寒湖温泉) を除いて、ほとんどが亜寒帯林に覆われている (Fig. 1b) (Maeda Ippoen Foundation, 1994)。阿寒湖だけは、日本の特別天然記念物に指定されている球状になる緑藻類マリモ (*Aegagropila linnaei* Kütz.) の存在によって、観光地として発展してきた (Maeda Ippoen Foundation, 1994; Umekawa *et al.*, 2021)。1950 年代以降、観光客の増加によって下水の放流による富栄養化が進み、それは 1980 年代に公共下水道が今日されるまで続いた (Igarashi *et al.*, 2000)。

### 湖沼および集水域の地形

島を含む湖沼の面積と湖岸長は、国土地理院の 1/25,000 数値地図データをもとに、ARCGIS10 を用いて算出された。湖沼面積は、国土地理院のデジタル標高モデル (DEM) 10m データを用いて算出した。高度データをラスター (高度グリッド) に変換した後、Fill ツールで微妙な起伏を除去し、Flow Direction ツールで流れの方位を算出した (北: 64、北東: 128、東: 1、南東: 2、南: 4、南西: 8、西: 16; 北西 32)。流れ集積ツールで計算された集積値 (流れの方向に向かって集積されたセルの数) は、Reclass コマンドで集積値が 30000 以上 (sl30000) と 200 以上 (sl200) で抽出され、Stream Link ツールで sl30000 と sl200 の各フィーダーに応じてグループ化して各流域 (それぞれ ws30000 と ws200) を計算した。最後に、ws ラスターをポリゴンに変換し、ws30000 と ws200 を DEM に従って手作業で各湖沼の集水域を分割した。

湖容積と平均水深は湖沼図をもとに算出した。湖沼図作成のための音波探査は、2014 年秋に、すでに湖沼図が入手可能な阿寒湖とパンケ湖を除く 8 湖沼で実施した。小型モーターボートに搭載した GPS 魚探を用いて湖全体の水深を測定し、測深データを海図作成ソフト

ト Reefmaster を使って等深線図に変換した。湖面標高は、全地球測位衛星システムによる測量で求めた。滞留時間は、湖の容積を流入量で割った値として算出した。流入量は、年間降水量 1200mm に積算集水域面積を乗じた値である（統計解析の項を参照）。

## 水質

物理的、化学的変数の測定と湖水の採取は、調査対象の 10 湖の各々において、最深部の表層で 2 回（2013 年 10～11 月と 2014 年 7 月）行い、データは Online Resource 1 の水質の項に平均値として示した。透明度、水温（Temp）、電気伝導度（EC）、pH は、透明度版および携帯型のセンサーを用いて直接測定した。水は 2L のポリカーボネートボトルを使って採取し、速やかに実験室に運ばれた。溶存酸素（DO）と化学的酸素要求量（COD）は、それぞれ標準チオ硫酸ナトリウム溶液と過マンガン酸カリウム溶液による滴定で測定した。全窒素（TN）および全リン（TP）は、オートアナライザーを使用して分光光度法で測定した（Grasshoff *et al.*, 2009）。さらに、各水サンプルの一部を Whatman GF/F ガラス繊維濾紙を用いて濾過し、110°C で 2 時間乾燥した後に浮遊物質（SS1）の重量を測定した。Whatman GF/F ガラス繊維濾紙上に濃縮したクロロフィル a（Chl-a）は、100%メタノール（SCOR-UNESCO, 1966）で抽出後、分光光度計で測定した。この濾液と TOC 計を用いて、高温燃焼法（Fukushima *et al.*, 1996）によって溶存有機炭素（DOC）を測定した。

## 水草調査

2013 年 10～11 月および 2014 年 7 月に 10 湖沼において、SCUBA ダイビングあるいはシュノーケリングによって水草の調査を実施した。調査範囲は各々の湖沼の沿岸部の全域から植生が観察される最深部までで、今回の調査ではパンケ湖の 18m が最大深度であった。次郎湖、兄弟中池、兄弟南池は小規模で浅く、沖帯の湖底が視認できたため、湖底全域も調査対象に含めた。本調査では、抽水植物や大型藻類を含む水生植物が採取・記録されたが、生育および分布要因の違いに関する群集解析は、沈水植物、浮葉植物、浮遊植物についてのみ行った。

## 統計解析

全部で 31 の変数が分析された。湖沼の地形要因は、標高、湖岸長、湖面積（LA）、肢節量、最大水深、平均水深、湖容積（LV）、滞留時間、陸域流域面積（LWA）、全集水域面積（TWA；すなわち LA と LWA の合計）、積算集水域面積（AWA；すなわち対象湖沼を含む上流 TWA の和）の 11 変数である。LA と LWA は、それぞれ各々の湖沼に固有の水域と陸域の集水域面積に対応し、AWA は上流部を含む全集水域面積を示す。物質の流入と流出を反映する変数は、LWA-LA 比（LWA/LA）、LWA-LV 比（LWA/LV）、TWA-LA 比（TWA/LA）、TWA-LV 比（TWA/LV）、AWA-LA 比（AWA/LA）および AWA-LV 比（AWA/LV）（Owen, 1985）である。水質の変数は温度、pH、DO、EC、SS、Chl-a、DOC、COD、TN、TP の

10 変数である。水草は、沈水植物、浮葉植物、浮遊植物の種数、およびこれらの総数の 4 変数で定義した。透明度は（全透による）データ欠損があったため解析から除外した。

地形、水質、水草群集の関係を調べるために、これらの標準化したデータについて相関行列を作成し、強い相関係数（ $|r| \geq 0.7$ ）を持つ変数について詳しく調べた。また、水草が出現した湖沼については、個々の種の存在を二元データ（1 または 0）に変換し、ユークリッド距離を用いた Ward 法によるクラスター分析を行った。これらの分析には、Microsoft Excel のアドインプログラムである BellCurbe を使用した。

## 結果と考察

### 水質と湖沼型

阿寒カルデラにおける 10 湖沼の栄養状態は多様であった（Online Resource 1）。すなわち、経済協力開発機構（Vollenweider & Kerekes, 1982）が定めた Chl-a と TP の濃度に準じて、貧栄養湖（2 湖沼）、中栄養湖（5 湖沼）、富栄養湖（3 湖沼）に分類された（Fig. 2a）。これらの湖沼のうち、じゅんさい沼（富栄養）は、湖水が褐色で、TN ( $0.438 \text{ mg L}^{-1}$ )、DOC ( $7.1 \text{ mg L}^{-1}$ )、Chl-a ( $12.5 \text{ } \mu\text{g L}^{-1}$ ) の濃度が高く（Online Resource 1）、腐植栄養の特徴を示した（Wetzel, 2001; Dodson, 2005）。したがって、本論文ではじゅんさい沼を腐植栄養湖として扱う。

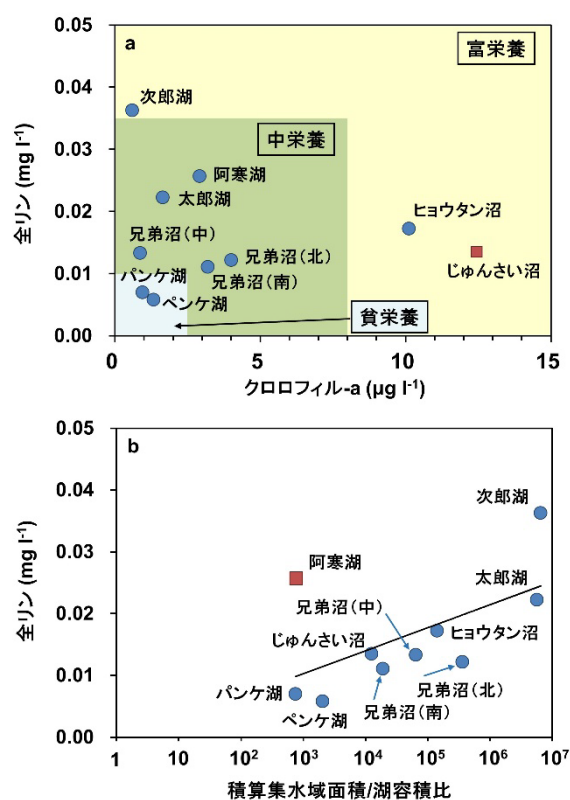


Fig. 2 阿寒カルデラ湖沼群における栄養状態の性状。(a) クロロフィル a と全リン (TP) によって分類された湖沼型。湖沼は貧栄養、中栄養、富栄養に分類され、じゅんさい沼（赤い四角）は腐植栄養の特徴を併せ持つ。(b) 湖容積に対する積算集水域面積の比 (AWA/LV) と TP の関係。過去に人為的な富栄養化を受けた阿寒湖（赤い四角）だけが、異常に高い TP 濃度を示している。

10 種類の水質変数と 17 種類の地形特性のうち、強く ( $|r| \geq 0.7$ ) 有意な相関（無相関検定で  $p < 0.050$ ）が、TP と AWA、TP と AWA/LV、EC と AWA、EC と AWA/LA、EC と AWA/LV、pH と 肢節量、DO と AWA/LV、気温と標高との間で見出された（Table 1）。TP と AWA/LA、DO と AWA/LA の相関係数はそれぞれ 0.7、-0.7 には達しなかったが、いずれも統計的に有意であった（Table 1）。

**Table 1** 水質変数と地形特性の組み合わせによる相関係数

水質	地形			
	肢節量	AWA	AWA/LA	AWA/LV
TP	-0.052 <sup>n.s</sup>	0.820 <sup>**</sup>	0.665 <sup>*†</sup>	0.751 <sup>*†</sup>
EC	0.236 <sup>n.s</sup>	0.991 <sup>***</sup>	0.720 <sup>*†</sup>	0.726 <sup>*†</sup>
pH	0.885 <sup>***</sup>	0.283 <sup>n.s</sup>	-0.149 <sup>n.s</sup>	-0.205 <sup>n.s</sup>
DO	0.517 <sup>n.s</sup>	-0.395 <sup>n.s</sup>	-0.692 <sup>*</sup>	-0.763 <sup>*</sup>
Temp	-0.924 <sup>***</sup>	0.610 <sup>n.s</sup>	0.338 <sup>n.s</sup>	0.386 <sup>n.s</sup>

オリジナルの相関行列は Online Resource 3 で提示。TP: 全リン、EC: 電気伝導度、DO: 溶存酸素、Temp: 水温、AWA: 積算集水域面積、AWA/LA: AWA-湖面積比、AWA/LV: AWA-湖体積比。\*\*\*:  $p < 0.001$ ; \*\*:  $p < 0.01$ ; \*:  $p < 0.05$ ; n. s.: 有意でない。†: 阿寒湖が外れ値。

これら 10 の組み合わせについて 2 次元プロットを作成したところ、阿寒湖は TP と AWA/LA、TP と AWA/LV、EC と AWA/LA、EC と AWA/LV において外れ値として判別された（Table 1; Fig. 2b）。阿寒湖は 20 世紀後半に人為的な富栄養化が進んだため（Igarashi *et al.*, 2000）、富栄養化する前の阿寒湖のリン濃度を推定した。1931 年に阿寒湖で観測された最も古い  $P_2O_5$  測定値 ( $0.010 \text{ mg L}^{-1}$ )（Miyadi, 1932）から、 $P_2O_5$  値を 2.29 で割る換算式（Yoshimura, 1937）によってリン濃度  $0.004 \text{ mg L}^{-1}$  が与えられた。この算出されたリン濃度は、阿寒湖を除く 9 湖沼について検討された TP と AWA/LA ( $r = 0.787$ ,  $p < 0.050$ )、および TP と AWA/LV ( $r = 0.881$ ,  $p < 0.010$ ) の回帰直線に近かった（Fig. 3a）。計算上のリン濃度と観測濃度 ( $0.026 \text{ mg L}^{-1}$ , Online Resource 1) の差 ( $0.022 \text{ mg L}^{-1}$ ) は、富栄養化による増加によるものと考えられ、このことは阿寒湖を含む湖沼の AWA/LA と AWA/LV は富栄養化前の TP との間でより密な線形回帰関係を有していたらしいことを示唆する。対照的に、外れ値を含まない TP と AWA の場合、阿寒湖の TP データを計算値  $0.004 \text{ mg L}^{-1}$  に置き換えると、回帰直線から離れたプロットになった ( $r = 0.795$ ,  $p < 0.050$ ; Fig. 3b)。



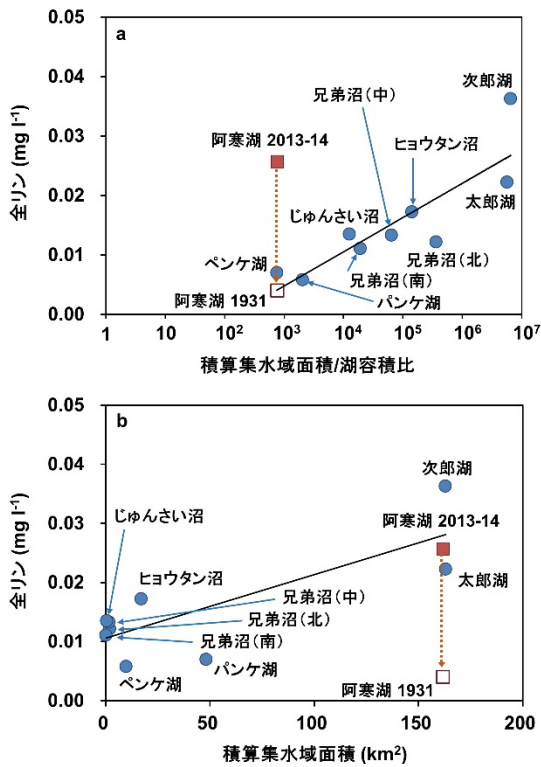


Fig. 3 富栄養化する前の1931年の阿寒湖のリン濃度の推定値。各々の回帰直線は阿寒湖を除く9湖沼（青丸）について描かれている。(a) 湖容積に対する積算集水域面積（AWA）の比と全リン（TP）濃度の関係では、1931年の阿寒湖のリン濃度の推定値（白い四角）は回帰線に近接する。(b) 逆に、AWAとTPの関係では、同じ1931年の推定値が回帰直線から遠ざかる。

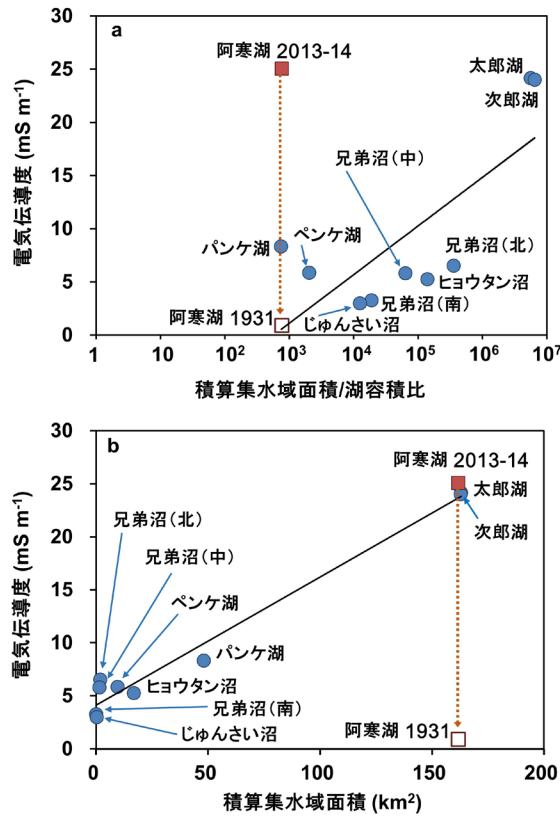


Fig. 4 富栄養化する前の1931年の阿寒湖の電気伝導度（EC）の推定値。各々の回帰直線は阿寒湖を除く9湖沼（青丸）について描かれている。(a) 湖容積に対する積算集水域面積（AWA）の比とECの関係では、リンの場合（図3）と同様に、阿寒湖の1931年推定EC（白い四角）は回帰直線に近接する。(b) 逆に、AWAとECの関係では、同じ1931年の推定値が、リンの場合と同様に回帰直線から離れる（Fig. 3）



強い相関は、EC と TP の間にも見られた ( $r = 0.821$ ,  $p < 0.010$ ; Online Resource 3)。この回帰式 ( $y = 819.023x - 2.343$ ) から TP を  $0.004 \text{ mg L}^{-1}$  とした際に推算される阿寒湖の EC は  $0.933 \text{ mS m}^{-1}$  で、9 湖沼について得られた EC と AWA/LA ( $r = 0.973$ ,  $p < 0.001$ )、EC と AWA/LV ( $r = 0.979$ ,  $p < 0.001$ ) の回帰直線に近づいた (Fig. 4a)。一方、阿寒湖の推算された EC は、外れ値のない EC と AWA の回帰直線から遠ざかり ( $r = 0.988$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 4b)、このことは TP と AWA の相関 (Fig. 3b) で同様の置換を行った結果と同様、AWA の関与が無効である可能性を示唆している。

pH と枝節量の回帰直線もまた外れ値を含まずに描かれた (Fig. 5)。枝節量は水平方向の湖岸長と比例するため、pH との相関は、水生植物の光合成による  $\text{CO}_2$  の消費に関係していると見られるが (Sakamoto, 1976; Horne & Goldman, 1994; Brönmark & Hansson, 2005)、さらなる検討が必要である。

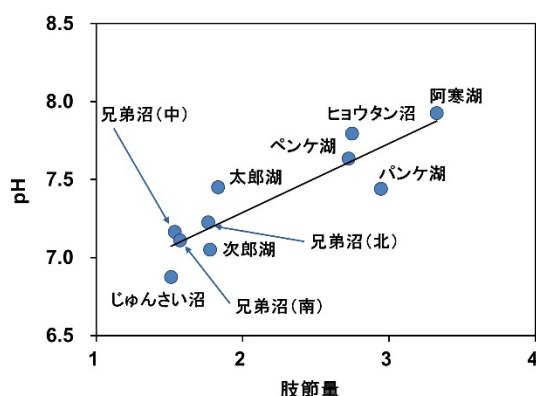


Fig. 5 阿寒カルデラ湖沼群における枝節量と pH の関係。

DO と AWA/LA、DO と AWA/LV の回帰直線は、次郎湖の DO 値が低いため、わずかに負の傾きを示しており (Fig. 6)、実際には環境勾配を示していない可能性がある。次郎湖には流入・流出河川がなく (Fig. 1a)、上流の阿寒湖から地下を通して水が供給されていると考えられる (Motoda, 1950)。しかし、次郎湖は、DO のほか、Chl-a、DOC、COD の値が阿寒カルデラ湖の中で最も低いのにに対して、TP 濃度は最も高かった (Online Resource 1)。また注目すべきは、次郎湖の湖面の一部が冬季に凍結しないことである (Motoda, 1950)。これらの結果を総合すると、次郎湖の水の形成には、地下水など他の水源が関与している可能性が示唆される。

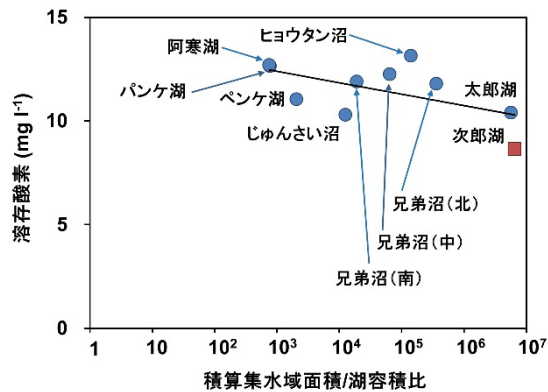


Fig. 6 阿寒カルデラ湖沼群における湖容積に対する積算集水域面積の比と溶存酸素(DO)濃度の関係。

最後に、水温は湖の大きさに関係なく上流ほど低下し、約 150m の標高の違いで水温の差は 3.5°C となった (Fig. 7)。

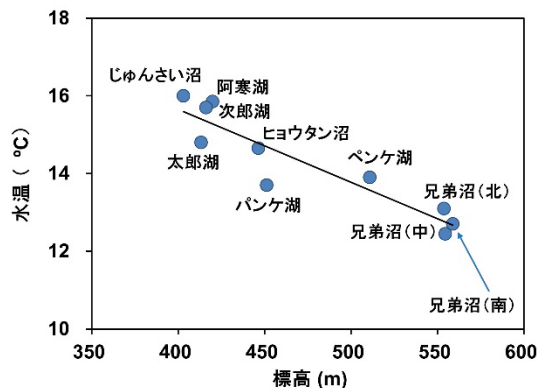


Fig. 7 阿寒カルデラ湖沼群における標高と水温の関係。

### 水草の分布と種構成

7つの湖沼で 21 種の水草（抽水植物と大型藻類を除く）を記録したが、流入河川のない 3つの湖沼では水草は観察されなかった (Online Resource 1)。水草の種数に関する相関行列は、上述した湖沼地形の特徴のうち、以下の変数と強い相関と有意性を示した (Online Resource 3)。湖岸長 ( $r = 0.720, p < 0.050$ )、肢節量 ( $r = 0.703, p < 0.050$ )、最大水深 ( $r = 0.924, p < 0.001$ )、平均水深 ( $r = 0.928, p < 0.001$ ; Fig. 8)、滞留時間 ( $r = 0.921, p < 0.001$ )。比較的浅い湖沼や小さな湖沼を対象としたいくつかの先行研究では、水草の種数は湖沼の面積と相関があることが知られており、大きな島は小さな島よりも生物多様性が高いとする MacArthur と Wilson の「島嶼の生物地理理論」は、これらの研究にも適用されていた (Wilson & MacArthur, 1967 ; Møller & Rørdam, 1985; Rørslett, 1991; Weiher & Boylen, 1994; Toivonen & Huttunen, 1995; Linton & Goulder, 2000; Mäkelä *et al.*, 2004; Søndergaard *et al.*, 2005)。しかし、本研究では、湖沼面積と水草の種数との間に有意な相関は見られなかった (Online Resource 3)。湖岸長や肢節量は沿岸域における水平方向の長さに影響を与えるパラメータであり、湖盆の深さや容積に関係する最大・平均水深の大きさ、および滞留時間は、透明度が高い条件下で垂直方向の沿岸域の拡大に寄与する。したがって、

阿寒カルデラの大きな湖沼における水草の種数は、湖沼の面積よりも沿岸帯の面積と密接な関係があると考えられる。

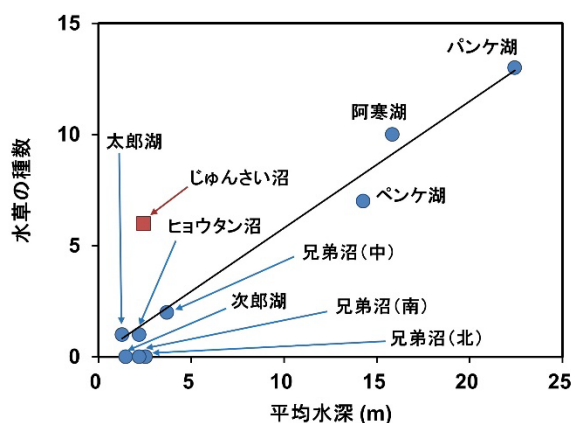


Fig. 8 阿寒カルデラ湖沼群における水草の種数に及ぼす湖沼の大きさの影響。7 湖沼で合計 21 種が観察された。じゅんさい沼 (赤い四角) は水質が腐植栄養で、浮葉植物と浮遊植物が優占しているが、他の湖沼ではほぼ沈水植物の集団となっている。

水草の種数と上記の 5 つの地形特性を 2 次元プロットしたところ、腐植栄養湖であるじゅんさい沼が外れ値となった (Fig. 8)。さらに、個々の種を沈水植物、浮葉植物、浮遊植物に分類した場合、沈水植物の種数の相関係数は有意に高くなった (Online Resource 3)。また、浮葉植物と浮遊植物の種数は、水質パラメータである Chl-a, DOC, COD, TN と有意でかつ強い相関があり (Online Resource 3), これらの種の多くはじゅんさい沼に局在していた。そこで、各々の湖沼における水草の種構成を明らかにするために、クラスター分析を行った (Fig. 9)。クラスターははじめに 2 つのグループに分かれ、じゅんさい沼に浮葉植物と浮遊植物の 6 種が、その他の湖沼に沈水植物 14 種と浮葉植物 1 種が含まれた。じゅんさい沼には、以下のような腐植栄養的な湖水の指標となる種が含まれていた。ジュンサイ *Brasenia schreberi* J. F Gmel. (Fig. 10)、ネムロコウホネ *Nuphar pumila* (Timm) DC. var. *pumila*、ヒツジグサ *Nymphaea tetragona* Georgi var. *tetragona*、オオタヌキモ *Utricularia macrorhiza* Leconte (Kadono, 2014)。その他の湖沼で記録された残りの種は、栄養状態に基づく湖沼型に応じて、貧栄養、中栄養、貧一中栄養、貧一中富栄養に分類された (Fig. 2a)。きれいな水環境に典型的に見られるバイカモ *Ranunculus nipponicus* Nakai var. *submersus* H. Hara (Fig. 10)、ホソバヒルムシロ *Potamogeton alpinus* Balb., ヒメミズニラ *Isoetes asiatica* (Makino) Makino (Lacoul & Freedman, 2006; Søndergaard *et al.*, 2010; Kadono, 2014) は貧栄養に含まれた。より富栄養な環境に生育するホザキノフサモ *Myriophyllum spicatum* L. (Fig. 10)、クロモ *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle, エゾヤナギモ *Potamogeton compressus* L., リュウノヒゲモ *Potamogeton pectinatus* L., マツモ *Ceratophyllum demersum* L. (Egertson *et al.*, 2004; Lacoul & Freedman, 2006; Kadono, 2014) は、貧一中栄養に分類された。様々な水環境に分布するエビモ *Potamogeton crispus* L. (図 10) (Kadono, 2014) は中栄養に含まれた。

20 世紀後半の人為的な富栄養化以前は、阿寒湖のリン濃度は現在よりもずっと低かったと考えられる (Fig. 3)。そこで、阿寒湖の現在の水生植物データを、1897 年に行われた最

古の植生調査の結果 (Kawakami, 1898) と比較した。今回の調査では、阿寒湖で 10 種の水草が観察された (Fig. 9)。しかし、1897 年に記録された貧栄養種のバイカモ *R. nipponicus* var. *submersus* H. Hara とヒメミズニラ *I. asiatica* の 2 種は見つからず、阿寒湖には中栄養種のエビモ *P. crispus* が存在することが本研究で明らかにされた。これらの結果は、時間の経過とともに、より富栄養な植生タイプへの移行が起こったことを示唆している。

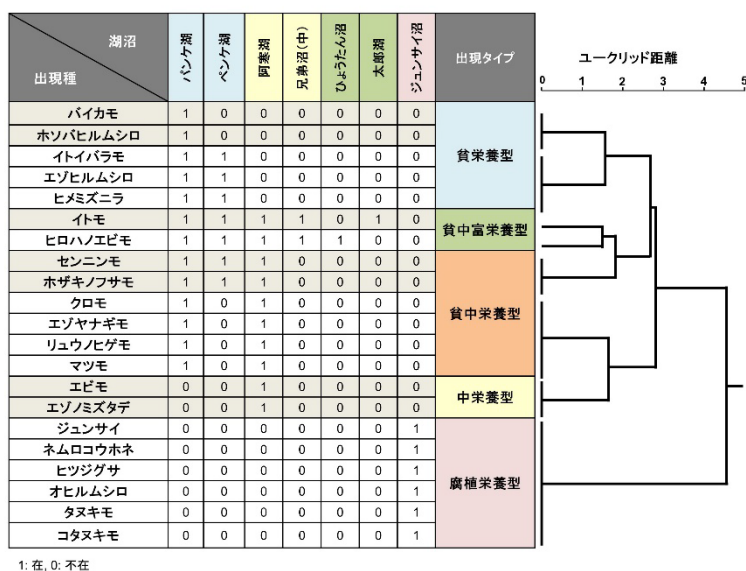


Fig. 9 阿寒カルデラ湖沼群における水草の分布と種組成に関するクラスター分析。水草が確認された 7 湖沼の存在データを 1/0 データに変換し、ユークリッド距離によるワード法で樹形図を作成した。湖沼生育型 (Fig. 2a) に応じて、クラスターは貧栄養、中栄養、貧-中栄養、貧-中-富栄養、腐植栄養の 5 タイプに分類される。

水草の出現型	水草の種	湖沼型(湖水の栄養状態)			
		貧栄養	中栄養	富栄養	腐植栄養
貧栄養	バイカモ ホソバヒルムシロ イトイバラモ エゾヒルムシロ ヒメミズニラ				
中栄養	エビモ エゾノミズタデ				
貧-中栄養	センニンモ ホザキノフサモ クロモ エゾヤナギモ リュウノヒゲモ マツモ				
貧-中-富栄養	イトモ ヒロハノエビモ				
腐植栄養	ジュンサイ ネムロコウホネ ヒツジグサ オヒルムシロ タヌキモ コタヌキモ				

Fig. 10 阿寒カルデラ湖沼群の栄養型に対応する水草種構成の決定モデル。個々の水草は、固有の栄養型とレンジを有する 5 つの出現型のいずれかに属す。貧栄養、中栄養、および腐植栄養出現型の水草は、それぞれ貧栄養型、中栄養型、および腐植栄養型の湖沼にのみ分布している。一方、貧-中栄養、および貧-中-富栄養出現型の水草は、貧-中栄養型、および貧-中-富栄養型の湖沼に広く出現することが可能である。

したがって、貧栄養型および中栄養型の湖沼における水草の種構成は、出現タイプ、すなわち貧栄養/貧-中栄養/貧-中-富栄養および中栄養/貧-中栄養/貧-中-富栄養の組み合わせによって決まる。貧-中-富栄養、および腐植出現型は、それぞれ富栄養湖と腐植栄養湖に分布する。

## 阿寒カルデラ湖沼群の特異性

ここまでの結果を要約すると、阿寒カルデラの湖沼群は同じ起源を持ちながら、火山噴火によって分割された後、貧栄養湖、中栄養湖、富栄養湖、そして腐植栄養湖へと発達した (Fig. 2a)。TP 濃度で示される各湖沼の栄養状態は、集水域面積 (AWA) と湖沼の大きさ (LA、LV) の比と密接に関連していた (Fig. 2b)。これらの結果は、湖沼ごとに富栄養化の速度が異なっていることを示唆し、我々はこのシステムで進行中の様々な段階の湖沼遷移を見ていることになる。しかし、阿寒湖とその下流に位置する次郎湖、太郎湖で観測された TP 濃度は、過去の人為的な富栄養化に影響されていると考えられる (Fig. 3a)。さらに、雄阿寒岳の噴火史から、ヒョウタン沼とじゅんさい沼は他の湖沼よりも早く形成された可能性がある (Sato, 1965; Tamada & Nakagawa, 2009; Hasegawa & Nakagawa, 2016)。図 2a に示すように、この 2 つの沼の Chl-a 濃度は他の湖沼よりも高く、形成時期の違いに起因しているためかも知れない。TP を含む栄養塩の負荷や一次生産の長期的な変動を明らかにするためには、湖沼堆積物などの研究を通じて、各々の湖沼の正確な形成時期やその後の富栄養化の歴史を明らかにする必要がある。本研究における TP と AWA/LA、AWA/LV の線形回帰 (Fig. 2b) から、集水域に固有な環境変数の違いはごくわずかであるようだ。しかし、阿寒カルデラ内の実際の地質や植生は均一でなく (Sato, 1965; Maeda Ippo Foundation, 1994; Hasegawa *et al.*, 202)、集水域からの実際のリン負荷量を明らかにするための研究が必要である。このような研究により、阿寒カルデラ湖沼群における栄養状態の多様化について、上述した湖沼に特有な事象を含めて、より明確に把握することができるだろう。さらに、湖沼間の遷移過程を比較することで、大型で貧栄養の湖沼である阿寒湖、パンケ湖、パンケ湖の富栄養化速度が単に遅いのか、それとも、例えば湖沼の規模や栄養状態、水生生物相によって多様化するリン循環 (Horne & Goldman, 1994; Wetzel, 2001) などが介在しているのかが明らかになるだろう。

水草の種構成は、栄養状態によって湖沼ごとに異なっていた (Fig. 9)。水草の多くの種は、栄養状態を含む生育地の環境特性によって様々なタイプに分類できる (Seddon, 1972; Wiegand, 1984; Mäkirinta, 1989; Toivonen & Huttunen, 1995; Heegaard *et al.*, 2001; Schneider & Melzer, 2003; Lacoul & Freedman, 2006)。例えば、Schneider and Melzer (2003) は、貧栄養型から富栄養型まで、多栄養型を含む 7 つのカテゴリーを提案した。Lacoul and Freedman (2006) は、多くの水草が広い生態学的なレンジを持っていて様々な栄養状態に出現する一方、狭いレンジに分布する種もあるという根拠に基づいて、このリストを貧栄養型、富栄養型、一般型の 3 つに単純化した。本研究では、観察されたすべての種が 5 つの出現型のいずれかに属し、栄養状態は種固有のレンジを示した (Fig. 10)。13 種が貧栄養湖、中栄養湖、腐植栄養湖に分布し、8 種が広い栄養幅を伴って貧／中栄養湖、貧／中／富栄養湖に出現した。これらの結果は、栄養型の異なる阿寒カルデラ湖沼群における水草の種構成が、栄養要求量の異なる種の組み合わせによってどのように決定されるかを示している。特に、阿寒湖では、人為的な富栄養化によって植生が変化していることが明らか

かになった。その変化は、図 10 に示すように、阿寒湖の栄養状態が貧栄養から中栄養に移行した際に、貧栄養型種の消失、中栄養型種の出現、貧—中栄養型種および貧—中—富栄養型種の残存という特徴を持つ。このような現象が陸水学において普遍的なものであるかどうかについては、さらなる検討が必要である。

栄養状態は、水草の分布や種構成に影響を与えることが知られている唯一の要因ではない。より小さなスケールでは、次のような物理的要因が湖沼間または湖沼内の環境勾配を生じさせる。地形、地質、集水域の物理的要因としての流入水、湖盆形態（主に深さと面積）、水温、光条件、濁度、湖水流、基質（堆積物）。さらに、このような勾配に影響を与える化学的要因として、無機イオン、塩分、有機物、電気伝導度、アルカリ度、pH、栄養塩などがあげられる（Pearsall, 1920, 1921; Spence, 1967; Seddon, 1972; Hutchinson, 1975; Kadono, 1982; Wiegand, 1984; Rørslett, 1991; Toivonen & Huttunen, 1995; Vestergaard & Sand-Jensen, 2000; Dodson, 2005; Søndergaard *et al.*, 2005, 2010; Lacoul & Freedman, 2006; Lukács *et al.*, 2015）。従って、水草の分布や種構成に影響を与える要因が多面的であるため、そのメカニズムを正確に解明することは非常に困難である。阿寒カルデラ湖沼群では、種の分布は栄養条件と関連し（Figs. 9 and 10）、種数は湖沼の大きさに関連していた（Fig. 8）。一般に、種の多様性は空間的な環境の不均一性によって増加する（Wright *et al.*, 1993; Miyashita & Noda, 2003）。阿寒湖、パンケ湖、ペンケ湖はいずれも規模が大きな貧栄養湖あるいは中栄養湖で、種数が多く、上述した物理的・化学的要因が多様に提供されていると考えられる。これらの湖沼の岬、湾、島の地形は、風波のパラメータとフェッチ、すなわち風が吹く湖面の長さを変えることによって、波動と基質を多様化している（Horne & Goldman, 1994; Lacoul & Freedman, 2006）。流入河川は、局所的に基質、流速、および水質を変化させる。水深が深くなると水温が下がり、基質の粒径が小さくなる。また、貧栄養または中栄養の湖水は、太陽光を沿岸域の深部まで浸透させるため、光環境に勾配が生じる（Hutchinson, 1975; Horne & Goldman, 1994; Weiher & Boylen, 1994; Toivonen & Huttunen, 1995; Wetzel, 2001; Dodson, 2005; Søndergaard *et al.*, 2005, 2010; Lacoul & Freedman, 2006）。このような環境の多様性が、これらの大きな湖沼で多くの水草に生育地を提供することにつながっていると考えられる。小規模な湖沼との比較研究を行うことで、阿寒カルデラ湖沼群における水草群集の発達と変化に対する湖沼の大きさの影響を明らかにできるだろう。

じゅんさい沼は浮葉植物と浮遊植物が優占し、阿寒カルデラで唯一、水質が腐植栄養の湖沼であることが示された。じゅんさい沼の褐色の湖水は、豊富な腐植物質と関連した高い DOC レベルに由来し、沈水植物の成長を抑制する大幅な吸光を招く（Toivonen & Huttunen, 1995; Wetzel, 2001; Dodson, 2005; Lacoul & Freedman, 2006; Søndergaard *et al.*, 2010）。腐植物質は、陸上および沿岸の植物素材の分解に由来する（Wetzel, 2001; Brönmark & Hansson, 2005; Lacoul & Freedman, 2006; Dodds & Whiles, 2010）。じゅんさい沼が、なぜどのようにして独自の進化を遂げたのか、陸上・沿岸植生の発達過程や腐植物質の負荷の

歴史について、他の湖沼との比較研究が必要である。

## 結語

本研究では、阿寒カルデラ湖沼群は同じ起源を持ち、またほぼ同時期に形成されたにもかかわらず、栄養状態の異なる4つの湖沼型（貧栄養型、中栄養型、富栄養型、腐植栄養型）と湖沼型に対応する5つの植生型（貧栄養型、中栄養型、貧—中栄養型、貧—中—富栄養型、腐植栄養型）からなることを明らかにした。また、湖沼の大きさ（面積と容積）に対する積算集水域面積の比は、栄養状態の指標であるTP濃度と正の相関があり、冒頭の予想を裏付ける結果となった。さらに、これらの結果は、各湖沼に固有な富栄養化速度が集水域面積と湖沼規模によって決定され、そのことが水質や植生が異なる湖沼生態系の多様性をもたらしていることを示唆する。この事例は、カルデラという巨大な入れ物を火山噴火によって大小の集水域や水域に分断し、数千年かけて進化した湖沼の現状を示す大規模な実験に例えることができ、阿寒カルデラ地域は湖沼生態学の研究・教育において非常に優れた可能性を持っている。個々の湖沼における富栄養化の速度や過程、水生植生の変化の実態は、集水域や湖沼堆積物の調査を進めることで明らかになるであろう。こうしたアプローチによって、大小の湖沼における水環境と生物多様性の時空間的な変動に関する比較研究が可能になると期待される。

## 謝辞

本研究の一部は、環境省が2013年および2014年に実施した国立公園等民間活用特定自然環境保全活動（グリーンワーカー）事業の「阿寒湖および周辺湖沼群における水生植物等調査業務」および「阿寒湖周辺湖沼群における湖沼概況図の作成業務」による。釧路市は本論文の取りまとめを支援した。Árni Einarrson 博士（Mývatn Research Station, Iceland）は、調査のデザインについて助言した。福島武彦博士（筑波大学）、神谷浩一博士（茨城県霞ヶ浦環境科学センター）には水質分析でご協力いただいた。北海道新聞社は航空写真撮影を支援した。幸福智氏、菊地心氏（いであ株式会社）は文献調査を支援した。日野修司（山形大学）、石川靖（北海道立総合研究機構）にはカルデラ湖と湖沼型の評価に関する助言をいただいた。山崎真美氏（札幌市博物館活動センター）には、水草に関する助言をいただいた。



## 解析項目と略号

### 地形に関するもの (11 変数)

elevation (標高)、boundary length (湖岸長)、lake area (湖面積、LA)、  
shore line development (肢節量)、maximum depth (最大水深)、  
mean depth (平均水深)、lake volume (湖容積、LV)、residence time (滞留時間)、  
land watershed area (陸域集水域面積、LWA)、  
total watershed area (全集水域面積、TWA ; LA と LWA の和)、  
accumulated watershed area (積算集水域面積、AWA ; 対象湖沼を含む上流 TWA の和)

### 物質の流入と流出を反映する変数 (6 変数)

LWA-LA ratio (LWA-LA 比、 $LWA/LA$ )、LWA-LV ratio (LWA-LV 比、 $LWA/LV$ )、  
TWA-LA ratio (TWA-LA 比、 $TWA/LA$ )、TWA-LV ratio (TWA-LV 比、 $TWA/LV$ )、  
AWA-LA ratio (AWA-LA 比、 $AWA/LA$ )、AWA-LV ratio (AWA-LV 比、 $AWA/LV$ )

### 水質に関するもの (10 変数)

water temperature (湖水温、Temp)、pH、dissolved oxygen (溶存酸素、DO)、  
electrical conductivity (電気伝導度、EC)、SS (懸濁物質)、  
Chlorophyll-a (クロロフィル a、Chl-a)、dissolved organic carbon (溶存有機炭素、DOC)、  
chemical oxygen demand (化学的酸素要求量、COD)、total nitrogen (全窒素 TN)、  
total phosphorus (全リン、TP)