

湖の富栄養化とそれに関連する 二三の問題

上 野 益 三

1

湖をそのなかに生活している生物によって分類する試みは、今世紀のはじめ以来若干行われ、その主なのは植物性プランクトンによるものであった。このような分類を概念化し普遍性をもたせようとしたのは、ドイツの **THIENEMANN** とスウェーデンの **NAUMANN** とである。前者は湖の底層水中の溶存酸素量の多少と、底棲動物の種類との相互関係に基き、後者は湖の沖部の湖底堆積物（泥土）の種類と植物性プランクトンとに重点をおいた。いずれも中北欧の湖沼での研究結果である。現在使われている貧栄養（**Oligotrophie**）ならびに富栄養（**Eutrophie**）なる術語を、陸水学に導入したのは **NAUMANN** (1919; **NAUMANN** 1921による) である。**THIENEMANN** (1921; **THIENEMANN** 1926による) は自己の分類が本質的に **NAUMANN** の試案とちがわないところから、**NAUMANN** の貧富両栄養という用法に同調し、さらに悪栄養（**Dystrophie**）なるものを設けてつけ加えた。そして、前二者を澄明な水の湖沼、後者を褐色水の湖沼として、二大別した。**THIENEMANN** (1931) は後さらにこの分類を改めて、湖沼を調和型と非調和型とに二大別し、前者に貧富両湖沼型を、後者に悪栄養、ならびにその後設定されたアルカリ栄養湖沼型（**Alkalitropher Seetypus**）、鉄栄養湖沼型（**Siderotropher Seetypus**）、ならびに酸栄養湖沼型（**Acidotropher Seetypus**）の四つを属せしめた。これらの研究が、いわゆる湖沼類型学（**Seetypenlehre**）なる領域を開発し、その発達を促した功績は高く評価せられるべきである。そのころから各国の陸水研究者は競ってこの問題にとり組んだ。わが日本の研究者もそ

の例に漏れず、筆者もまたその一人であった。現在では、貧栄養型あるいは富栄養型という用法は常識のようになり、何らの疑いもなく使っている陸水研究者が多いかのように見える。特に日本の研究者にその傾向があるようなのは、筆者の僻目であろうか。しかし、湖沼を上述のように型式化することには、なお検討に値するいくつかの問題が残っているように思われる。本小文では、それらの諸点につき、湖の富栄養化と関連して論じたいのである。湖の富栄養化が湖水の利用という見地からも、人生にとって重要な意義をもつことは言うまでもないことだからである。

NAUMANN の最初の着想は、栄養分に富むかまたは乏しい湖沼型の比較を目指す („beabsichtigt einen Vergleich zwischen nährstoffreichen bzw. -armen Seetypen...“) ことにあった (1917, p. 127 [ドイツ語摘要])。貧栄養型、富栄養型は、それゆえ、結果的には湖中のいわゆる自栄養 (Autotrophie) の状態に基いている。現今の生態学の用法に従えば、湖中の一次生産 (Primärproduktion) に基く分類である。換言すれば、光合成活動によって太陽の輻射エネルギーを固定し、湖水中に溶存する栄養塩類 (窒素化合物、リン酸塩、珪酸塩、その他) を利用して増殖する植物性プランクトンの生産と、それらの遺骸が沈積してできる泥土とを目安としたわけである。ただ NAUMANN 当時は、湖水の化学がまだ進歩せず、一次生産に与る栄養塩量の正確な基準を示すことなく、見掛けの生産だけに終ったのが欠点であった。筆者は、自栄養増進の程度によって、貧栄養ならびに富栄養に分つことは、湖の栄養とは何かという問題はあるが、一応論理的に妥当なことを認めるものである。しかし、これはあくまでも貧→富栄養という一連の現象であって、それをどこを境としてわけるかというところに問題がある。あまりはっきりと貧栄養、富栄養両湖沼型にわけたところに無理があった。これにならって、悪栄養型、酸栄養型等々 (前出) の諸型が付加せられ、自然現象の正しい認識を失わせるかのようになったのだと、筆者には思える。この点を論ずるに先だち、貧→富の進行過程に触れておく必要があるだろう。

湖が生成した初期のことはしばらく措き、一旦湖中に太陽エネルギーを固

定する植物性プランクトンの生活が成立すると、それより後の湖中には生物の遺骸に由来する有機物の分解、ならびに有機物性の堆積物が湖底に生ずるようになる。生物がなかった時期の湖中には、流入する無機物性の堆積物以外にはなかった筈である。有機物が分解した沈積することによって、湖中には新しい物質循環系が次第に成長する。有機物の分解に伴って溶存酸素は消費せられ、深層に環元層ができると、湖水中に出る二酸化炭素は、無機性堆積物からのリン酸塩の遊離を容易にし、かつて生物体の組成に与っていたリン酸塩は湖水中に回帰して、再び生物の活動に役立つこととなる。植物性プランクトンの生産が著しく増大し、それに伴って動物性プランクトンの増殖も進むと、湖底堆積物はますます有機物性となり、リン酸塩や窒素化合物のような植物の栄養素は、いよいよ速かに湖水中へ帰って、物質循環系に加わる。この進行過程は、湖底にできた無機物性堆積物から、ならびに、流入河川から湖水中へ供給される潜在栄養塩類が、利用しつくされるまでづく筈である。この潜在力は、湖盆ならびに湖盆周辺の地質のちがいによって、溶出無機成分が異なることでわかるように、地球化学的にきまることである。従って、湖盆が栄養分に富む肥沃な地域にあるときは、深度が著しく大きくなければ、結局富栄養湖が発達し、痩せた地域にある湖盆は、特に深度が著しく大きい場合には、悠久な時間の経過に拘らず貧栄養の状態にとどまる。現状のみを見ると、長野県の諏訪湖（面積 14.5 km²、最大深度 7 m、平均深度 4.1 m）は、著しい富栄養湖の例であり、鹿児島県の池田湖（面積 11.0 km²、最大深度 233 m、平均深度 125.5 m）は、暖地にあるにも拘らず、著しい貧栄養湖の例である。諏訪湖が植物性プランクトンの著しい発生のため、湖は黄緑色に濁って見えるのに比べ、四周をカルデラ壁で囲まれ、受水区域の極めて小さい池田湖はプランクトンに乏しく清澄である。海岸近くに位置する茨城県の北浦（面積 78.8 km²、最大深度 10 m）は、盛夏に藍藻の *Microcystis aeruginosa* の水ノ華が極めて夥しく形成される（御勢久右衛門氏の1964年の観察結果による）。霞ヶ浦もこれに似ている。

貧栄養湖といえども、しかし、湖中に生物活動がある限り有機物の分解な

らびにその残余の湖底への堆積がつづき、程度のちがいはあっても、前述のような、物質循環系が徐々に成長するから、湖は極めておそいテムボながら貧栄養→富栄養の過程を辿る。これは数千年乃至数万年、あるいはそれより遙かに長い時間の経過中の変化であって、われわれの一生というような短い時間では、何ら注意を惹くような変化が見られないのが普通である。われわれはある時点の湖の状態を観察して、貧栄養あるいは富栄養と区別しているだけで、それは湖の大きい進化の流れの中に一瞬の様相をとらえているのに過ぎず、現在ある姿としてより、われわれは認識できないのである。近年ようやく古陸水学が発達して来て、湖底堆積物のボーリングによる柱状標本 (core) の研究により、時間という要因を加えて、進化の流れの一部がとらえられる域に進んで来た。そこで、前述の諏訪湖や池田湖のように、現状で自栄養の両極端と思われる性格で、しかもその状態で安定している湖であるならば、富栄養湖あるいは貧栄養湖の区別は明かであるうけれども、その中間の種々の過程のものでは漸移的变化であるため、いずれとも決め難いのが当然である。RHODE (1958) はスウェーデンの湖で、 C^{14} 法による一次生産の比較研究の結果から、湖の単位面積当り、光合成でできた有機炭素 (C) として、 $100\text{mgC}/\text{m}^2/\text{日}$ 、または最大光合成量 $25\text{mg}/\text{m}^3/\text{日}$ をもって、貧栄養と富栄養とを分つ目安とすることを提案した。坂本の研究 (琵琶湖物質循環関係調査報告 [未公刊]) によれば、琵琶湖で光合成が行われる水層を通じての、単位面積当りの一次生産は、主湖盆で $100\sim 860\text{mgC}/\text{m}^2/\text{日}$ 、堅田以南の副湖盆で $470\sim 650\text{mgC}/\text{m}^2/\text{日}$ である。また、1年を365日として、主湖盆の年間平均値を求めると、 $147.5\text{g}/\text{m}^2/\text{年}$ 、1日平均 $404\text{mgC}/\text{m}^2/\text{日}$ となるという。これは RHODE の提案によれば明かに富栄養湖の範疇に入るべきものであるが、 $100\text{mgC}/\text{m}^2/\text{日}$ が妥当な規準であるか否かは、なお検討を要するであろう。坂本のデータ (上掲、報告書による) では、年によってかなりのちがいがあるが、1960年の諏訪湖では、4月25日の測定値が最大で $1,378\text{mgC}/\text{m}^2/\text{日}$ 、8月3日が $428\text{mgC}/\text{m}^2/\text{日}$ である。また、霞ヶ浦は諏訪湖に劣らず富栄養であるが、1956年9月16日の測定値は $720\text{mgC}/\text{m}^2/\text{日}$ 、翌

1957年9月28日には $371\text{mgC}/\text{m}^2/\text{日}$ であった。長野県木崎湖では 200mg 前後である。これらはいわば基礎生産の値であって、それを基にして物質循環系が成長し、湖の富栄養化が進むわけであるが、二次生産ならびに生産に伴う損失その他については今は触れない。

以上述べて来たように、生物生産の少ない清澄な水の貧栄養湖は、極めてゆるいテムポではあるが、生物生産の大きい濁った水の富栄養湖に変わってゆく。ところが、湖の周辺における人間の活動が盛んになると、その影響で湖の富栄養化は、われわれが確め得る程度の短い時間で、急速に、しかもはげしく進行する。OHLE (1955)はこの種の変遷の全過程を“湖沼急速富栄養化”(„rasante Seeneutrophierung“)と呼んで、自然状態での湖の老化(富栄養化を経過する)現象と区別した。湖の周辺が開墾せられ、あるいは村落や都市が発達して来ると、有機物の湖中への供給が増大し、特に下水の流入は湖中の物質循環系に次第に大きい影響を及ぼす。有機物の分解によって水中に出た栄養塩類が湖中に蓄積されるからである。下水が湖中に流入して生じる富栄養化の過程は、河川が下水によって腐水化する過程と何ら変るところがないが、湖では河川のように自浄作用が容易に進みにくく、一旦そのテムポが大きくなりはじめると、なかなか制御がきかず、容易に元には戻らない。しかも、栄養塩類の増加に伴って、一次生産ならびにそれにつづく生産が増大しはじめると、湖中の有機物もそれに伴って急激に増加し、分解してなお余りある分は湖底に堆積し、夏季の湖水停滞期には、その分解によって底層水の酸素を消費する。無酸素となった深層には還元層ができて、さきに述べたように、塩類の水中への回帰をいよいよ容易にする。この経過は自然状態の富栄養化と同様であるが、時間が著しく短縮されている。その結果がわれわれの目につくころには、富栄養化は既にかかなり強度に達していると思わなければならない。その例は世界各地の湖沼ですこぶる多く (HASLER 1947)、なかでも、もっとも著名なのはスイスのチューリヒ湖である (MINDER 1943)。50年あまり昔には明かに貧栄養であったチューリヒ下湖は、湖首に位置する小都市 Rapperswil (人口11万余) の下水の流入が主原因

で、高度の富栄養状態と化した。湖尾に位置するチェーリヒ市は上水道の源水を湖に求めているから、浄水過程で以前になかった困難を味うこととなった。また、EDMONDSON, ANDERSON, PETERSON (1956) は、ワシントン湖（合衆国ワシントン州）で、人口の増加に伴う処理済み下水の湖への放流量の増加による、生物群集の変化を明かにした。1955年には、それより前には全く見られなかった藍藻の *Oscillatoria rubescens* の夥しい水ノ華が突如として出現して、湖水は錆色を帯び、チェーリヒ湖と同様のなりゆきとなった。この年7月1日の上記藍藻の個数は $2,783 \times 10^3 \mu^3/ml$ で、全植物性プランクトンの96%を占めた。生物生産の増大を反映して、底層水の溶存酸素量減少の割合は、1933年に $1.18mg/cm^2/月$ であったのが、1955年には $3.13mg$ となった。深水層のリン酸塩濃度も年とともに増大し、1955年9月22日の深度60mの測定では、 $0.038mg P/l(1.24\mu g at/l)$ で、1933年の最大量 0.022 で、1950年の同じく 0.020 と著しい対照を示す。その年間増加量は $37,000kg$ (1955年)と算出された。

琵琶湖は従来貧栄養湖の代表のようにいわれてきたが、近年その富栄養化が進みつつあるようである。この湖の大規模な調査研究が最近琵琶湖生物資源調査団によって実施せられ、莫大なデータが集積された。筆者はその膨大な報告（未公開プリント）を通覧し、またその際得られたプランクトン材料の若干を検査する機会を得て、琵琶湖富栄養化の事実を確かめた。筆者の注意を惹いたのは、動植物両方のプランクトンのかつて見られなかった豊かさであり、特にミジンコの *Daphnia hyalina* の著しい増殖であった。このミジンコは10数年以前にはこのような主導的地位を占めてはいなかったが、今では主湖盆全体にわたって広く分布している。このような顕微鏡下で見た様相だけでなく、琵琶湖の一次生産量は、さきに引用したように、富栄養湖で得られた値に比較できる程度に大きい。表面積 $674.4km^2$ 、最大深度 $104m$ という大きい湖盆が急速に富栄養化するとは思えないから、この状態になるまでには相当の歳月を経過し、最近になってわれわれの注意を惹く程度になったのだと考えたい。しかも、一見浅い副湖盆の一次生産量が主湖盆のよりも大き

いように思われるのに、事実は逆で副湖盆は木崎湖程度の一次生産量である。生物資源調査団の報告は、副湖盆の湖水の交換率が高く、栄養塩の供給による生物生産の増加よりも、瀬田川への流出によって失われる生産物の方が多いことを指摘している。副湖盆では、しかし、広くその湖底を被っている水草の栄養塩へのプランクトンとの対立関係が問題になるだろう。主湖盆の一次生産量が予想外に高いのは、同じ報告が指摘するように、夏の高温（ $\pm 25^{\circ}\text{C}$ ）、高照度期に、*Pediastrum*, *Staurastrum*, *Closterium* その他の緑藻を主体とする植物性プランクトンの増殖が著しいことに起因している。つまり、他の多くの湖沼のように、春秋2回の珪藻増殖のピークに加えて、6—11月の緑藻が加わり、一次生産量を増大させることになる。同じく物質循環班の報告〔西条八束〕は、有機物の沈でん堆積過程の研究により、琵琶湖における物質代謝の特異性に触れている。琵琶湖では、植物性プランクトンの生産は、栄養生産層中でのプランクトン遺骸の分解によって、水中に回帰した栄養塩に依存している。これはあたかも高温の熱帯地方の湖沼の場合の如くである。同報告は生産層中の一次生産有機物量を、外来性有機物を加えて、 $16.5\text{g}/\text{m}^2/\text{年}$ と計算し、そのうちの外来性物質を無視しても、その有機窒素の7/8のうちのかなりの量が、20m層（生産層下限）までの間で、水中に回帰したと推定している。また、湖底直上水の有機窒素量は $0.48\text{g}/\text{m}^2/\text{年}$ で、湖底堆積後水中に溶出するものは、わずかに $0.38\text{g}/\text{m}^2/\text{年}$ に過ぎないという。このように、琵琶湖では分解の殆んどが栄養生産層中で進行し、湖底堆積物からの回帰が極めて小さい割合を占めるに過ぎないのが著しい特徴である。それゆえ、琵琶湖の富栄養化の様相は、それより北方にある浅い温帯湖と異り、これ以上物質循環系が急速に成長しない限り、湖盆全容積に富栄養化が及ぶことは、今直ちに予想し難い。また、琵琶湖が冬季に1回だけ全循環をする、いわゆる暖水単循環性（warm monomictic, HUTCHINSON 1957）の湖なること、湖底堆積物の物質潜在力が貧栄養性なること等は、全湖盆の富栄養化を制御する何らかの要因となると思われる。

しかし、琵琶湖が見掛上富栄養化しつつあることは確かで、神戸海洋気象

台が1925年に実施した第1回琵琶湖調査の際の、主湖盆中央部のセッキ板透明度は平均8.6m(最大値16.0m, 最小値4.5m)であったが、40年を隔てた1963—64年の湖央の透明度は平均6.1m(最大値は64年12月10日の10.7m, 多景島西方)である(琵琶湖生物資源調査団報告による)。琵琶湖周辺の開発は、最近10数年間に急テムホで進み、人間活動に伴う湖水の汚染も部分的に著しいから、湖周をめぐる富栄養化を誘発し、あるいは促進する危険は決して無視できない。チューリヒ湖の例(前出)を見て、決して対岸の火災視してはられないのである。たとえ、処理によって下水の有機物が無機物化された排水であっても、栄養塩類を含むことには変わりはないから、湖の富栄養化を促進することは、前述ワシントン湖の例に見られた通りである。

湖の富栄養化に伴い魚類の生産が増大することは、諏訪湖や霞カ浦を見ればよくわかるが、貧栄養湖に特有であった魚が次第に影をひそめるようになることは多くの例がある。北海道釧路の阿寒湖はヒメマス¹⁾の原産地として知られたが、濫獲の結果、1927年7月には既に絶滅に類していた(高安三次, 他, 1930)。この年12月、かつて阿寒湖から移植した十和田湖のヒメマス¹⁾を逆に移植して魚群を維持したのであった(徳井1964)。このころから植物性プランクトンの発生は目立ち始めていたが、それでも *Daphnia*, *Acanthodiptomus* 等の甲殻類がなお動物性プランクトンの優占者で、筆者が研究した1935年9月(5—6日)には、ヒメマスの胃内容物はそれらの小甲殻類で充たされていた。しかし、湖は植物性プランクトンによる“植物混濁”を示す程度になっていた(UENO 1936, 上野1936a)。1944年8月には、藍藻の *Anabaena flos-aquae* の水ノ華が出現し、その他19種のプランクトン植物が検出された(平野1956)。1966年9月30日採取の材料¹⁾では、水ノ華は時季的に消失し、*Ceratium hirundinella*, *Melosira varians* 等が優勢で、他にプランクトン植物5種、小甲殻類は殆んど影をひそめてしまっていた。水ノ

1) 徳井利信氏(北海道さけ・ます・ふ化場)が、筆者のために採集し与えられたもの。ここにその厚意に深謝する。また、この材料中のプランクトン植物の査定は京大教授平野実博士を煩わしたことを記し、謝意を表する。

華が生ずる状態は30年前既に熟しつつあったが、近年の湖畔の開発に伴って、富栄養化は急速に進んだものらしい。今試みに、過去50年間のセッキ板透明度のデータを集めてみると次の如くである。

観測年月日	透明度 (m)	データ出所
17 VIII 1917	9.0	田中館(1925)
29 VII 1927	8.0—9.0	高安, 他(1930)
21 VII 1931	8.0	宮地(MIYADI 1932)
16 VII 1934	7.5	益子(1935)
5 IX 1935	6.0—8.7	上野, 吉村(cf. UENO 1936, 上野 1936a)
16 X 1941	(0.1)*	黒萩, 三原(1961)
22 X 1955	5.5***	黒萩, 長内(1957)

***10月の値なので8月ごろなればもっと小さい値が出るものと想像される。

*印の異常値(はげしい水ノ華による)を除き、次第に植物混濁が著しくなり、再び往年の9.0mという透明度は望むべくもない状態である。ヒメマスが水ノ華が生じる湖の生活に適していないのはいうまでもなく、移植先からの再三の逆移植にも拘らず、またワカサギの混殖も災して、殆んど絶滅に類している。1958年5—8月の漁獲高はワカサギ6404.4貫に対して、ヒメマスはわずかに97.1貫に過ぎなかった(徳井利信氏の同年10月18日の調査による)。

湖の富栄養化は、上記の例でわかるように、富栄養湖を好む魚の生産増加には好都合であるけれども、清水を好む魚の減退を余儀なくさせる。阿寒湖のように、ヒメマスの原産地としてその原型を保存すべき湖が、このような状態になったのは、かえすがえすも遺憾であって、自然保護が十分行われなかったのを悲しむばかりである。逆移植によって繁殖し得たとしても、それは阿寒湖自身がもっていたヒメマスの子孫ではないからである。大局的には湖の富栄養化によって漁業資源が増加するよりも、それを防いで貧栄養の湖水そのものの利用をはかることの方が重要だとの意見が多くなりつつある(津田1963)。湖水自身が魚とは比較にならぬ大きい資源で、今後益々その

利用価値が高くなることは論をまたないが、阿寒湖の例のように、別の意味から富栄養化を防ぎたい湖も決して少なくはないのである。これまで述べて来たように、湖の急速富栄養化はわが邦では全く一般現象だからである。

2

前文に述べたように、貧栄養ならびに富栄養の考えは、生物特に植物性プランクトン生産の大小を拠りどころとして出発した。そのためには、湖水の栄養塩含量（栄養生産層の窒素化合物およびリン酸塩等）、ならびに水中光度、水温等が、同時に考慮されねばならぬことは、NAUMANN が既に指摘している通りである。ところが、ここに使われた“栄養”の意味について多くの議論がある。FINDENEGG (1955) はこれを二通りの意味があるものと解している。その一つは、ただ単に生物が生産されるための物質的基礎となる水質、その二は“栄養”とは状態で生産とは区別せられるべきものである。ある湖の栄養状態とは、湖水中の物質代謝に与りあるいは与る得る物質の栄養生産層での平均濃度である。それらの物質は、水中に溶けている無機栄養塩だけでなく、生物体を形成し、その死後水中に出る有形無形の有機物を含む。この第二の見方がこれまで度々触れて来た通りで、動的な取扱いである。NAUMANN 自身が富栄養等について何らの数字的基準を示さず、具体性に欠けていたことはさきに触れたが、50年近く経った今でも、栄養系を特徴づける標準となる十分な数量的基礎はできていないといえる。生物生産の状態や生産それ自身だけに拠っている限り、完全に近い基準をきめることはむずかしい。RHODE (前出, 1958) は、一次生産のみが、その測定方法を標準化すれば、その結果はどの湖についても互に比較可能な、定量的基準となることを説き、一次生産の割合こそ、貧栄養ならびに富栄養の程度を測る尺度となり得ることを主張している。日本の湖でも一次生産の測定は追々行われつつあるが、最近発足した国際生物学事業計画 (IBP) の一環としての、淡水生物群集生産力 (FP) 部門の日本の協力者達が、(RHODE) の主張するような点を日本湖沼についても具体化するだろう。

湖が物質循環系の成長にもなって貧栄養から富栄養に進むという見方の妥当性は、これまで述べて来た通りであるが、それ以外の悪栄養、酸栄養等は果して妥当であろうか。筆者の考えでは、“栄養”という語を使ったことが、混乱を招くもとになったのだと思う。悪栄養 (*Dystrophie*) は泥炭性の褐色湖水を、酸栄養 (*Acidotrophie*) は強酸性化した湖水を、鉄栄養 (*Siderotrophie*) は鉄分を多量に含んでいるといった具合である。これらが果して、貧→富栄養のように、“栄養”といえるものかどうか。悪栄養はもと泥炭地の腐植質に由来する褐色水であるから、腐植栄養 (*Tyrfotrophie*) の方がふさわしいという意見もあるが、栄養という言い方である点では何ら変りがない。これらのいわゆる“一方に偏った性質の湖”(„*Einseitig charakterisierte Seetypen*,” THIENEMANN 1931) は何らかの点で悪栄養である場合が多いのである。それらの一方に偏った性質をひき起す要因は、腐植質であれ、あるいは強酸や鉄や石灰等であれ、いずれも多量に溶存することによって、湖中の自栄養を促進するよりも、むしろ、それを抑制し、あるいは阻害するように働くものである。それらの要因中には、微量なれば生物の生産に不可欠のものもあるが、湖がそれらの要因で特徴づけられているときには、既に一般生産にとっては、むしろ有害に働くほど多量に存するのである。腐植質はコロイドとなって水中に懸濁し、その粒子がバクテリア等の微生物を吸着していることから、一部の少数種のプランクトン動物の夥しい発生を来たすこともあるから、腐植栄養という見方が成り立つかも知れない。いわゆる酸栄養の場合も同様であって、1—2種の苔蘚類が水底に大群落を形成していることは、盤梯五色沼等に見られる通りである (Uéno 1958)。

腐植質といい、酸といい、鉄といい、その他、いずれも化学的 (chemical) な要因であって、その支配によって自栄養が増進することは一般にはないことである。これらの特殊要因によって起る非正常化は、貧→富栄養とは、変化する状態の次元がちがう。DEEVEY (1955, p, 13) が、このような奇異なタイプは病理的発達だ…… (“...such bizarre types ... will be found to be pathologic developments,...”) といったのは、適切な表現であると思

う。もっとも、スカンディナヴィア地方のように、殆んどすべての湖が褐色水で、いわゆる腐植栄養なのを見ている彼の国の研究者と、わが日本のように清澄な水の湖の多い国とでは、感じ方がちがうかも知れぬ。しかし、スウェーデンでも、RODNE のように、貧富両栄養以外のすべての栄養湖沼型は放棄すべきだとの強い意見 („Alle übrigen ehemaligen „Trophien“...sollten verschwinden oder, falls nötig, umgetauft werden.“ 1958, p. 137) もあるから、このような考えは次第に大勢を制するようになるだろう。

湖沼のタイプを貧→富栄養に、すなわち、原始的な状態から、より進化した状態への遷移を、湖を見る場合の本筋とすべきだとの筆者の考えは、1956年夏フィンランドの湖沼を見たときからである。その私見の一端は口頭で発表したことがあり、¹⁾ その要旨は次の如くである。“湖沼の分類を生物の生産をもとにして行なう場合には、その湖が貧栄養→富栄養なる系列の、どの段階にあるかによって決定すべきである。ヨーロッパの学者達によって研究され提唱されている、貧富以外の数種の湖沼型は、いずれも特殊要因による非正常化であって、その底を貫くものは貧→富栄養系列に他ならぬ。無機強酸性湖（いわゆる酸栄養湖）は日本でもっともよく研究せられ、そのいずれもが貧栄養である。ところが、いわゆる悪栄養（腐植栄養）には貧→富栄養の種々の段階がある。筆者が見たフィンランドの大きくて深い湖には、植物混濁（水ノ華の初期段階）を生ずる程度の富栄養で褐色水のものがあるし、OHLE (1934) も北独の湖沼には褐色水で富栄養のものがあることを指摘している。

日本の湖では、この点に関して多くの例を挙げ得ないが、筆者が1957年8月下旬にしらべた、北海道釧路国の^{とうろ}塘路湖と、北見国のリヤウシ湖とがその好例であろう。塘路湖は面積は6.53km²に達するが、最深点は7mに過ぎぬ浅い湖で、57年8月24日の湖は褐色と黄緑色との混合した複雑な色であ

1) 上野益三「湖沼の分類に対する私見」。第22回日本陸水学会大会、札幌（1957年8月28日）における講演。これについては、なお拙著（上野、1960, p. 110）に簡単に述べてある。

た。採水試料による色度は、メチルオレンジ標準水溶液（例えば 0.2 lmg を色度 20）との比色で、0m が 15、深さ 5m が 17 であった。透明度は 0.8m（宮地博士の 1931 年 7 月 27 日の測定では 1.0m）。湖水の過マンガン酸カリ消費量は 0m 28.5mg/l、5m 31.3/l で、水中に多量の有機物が存したことを示

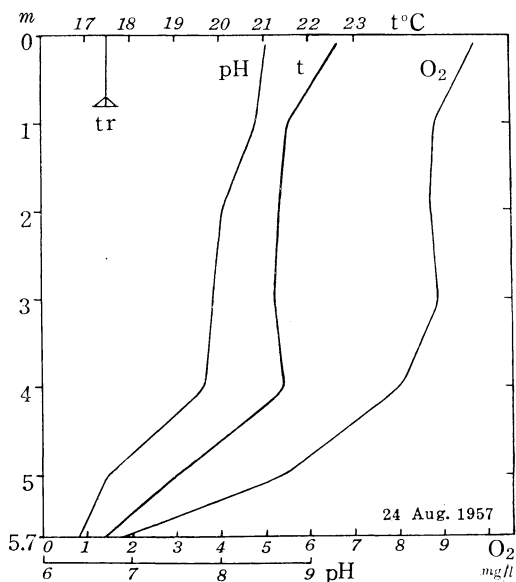


図 1. 剣路国塘路湖の水温，溶存酸素量および pH の鉛直分布。tr，セッキ板透明度。
〔上野未発表データによる〕

している。また、窒素化合物に富み（ $\text{NO}_3\text{-N}$ と $\text{NH}_4\text{-N}$ だけであるが）、 $0.08\sim 0.53\text{mg/l}$ で、富栄養湖の値である。水面には藍藻の *Aphanizomenon flos-aquae* の水ノ華が発生していた。このため溶存酸素は表面で飽和度 112% であるが、深度 4 m から急に減少しはじめ、5.7 m（湖底直上）では 1.19ml/l （18%）となり、飽和量に対する不足量は 5.57ml/l に達している。これは明かに富栄養性の酸素曲線を示す。塘路湖盆の東端には、南東から広い泥炭地を流れてくるモアレキナイ川、北東から同様に泥炭地を流れるオモロ

ンベツ川が流入し、それらが湖水を褐色化する主因であり、その他にも湖周に多数の小泥炭地がある。

リヤウシ湖 (Riya ushi) は網走湖西岸の北端に近く、能取湖との間の丘陵中にある小湖で、湖周は広葉樹林に囲まれているが、北方にやや広い泥炭沼野がある。湖は青緑褐色に見え、1957年8月27日の採水試料によるメチールオレンジ色度は、0 mが30、過マンガン酸カリ消費量は49.8mg/l (0 m)の多量を測った。表面水のpHは8.4、透明度は1.2mであった。(1936年8月31日には1.0m)。湖面は藍藻の水ノ華に被われ、植物性プランクトンの約93%が、塘路湖と同じく、*Aphanizomenon flos-aquae* で、それにわずかの*Microcystis aeruginosa* と*Coelosphaerium Naegelianum* とを混えていた。1936年8月31日の観察では、*Coelosphaerium Naegelianum* が主体で、それに*Aphanizomenon* 等を混じ、これほど激しい水ノ華ではなかった(上野1937)。1950年8月24日の北川氏らの観察(北川, 他1953)では、*Microcystis* が主体であった。同日の観測では、溶存酸素量は深度2 mから急に減少し、4 mの底層水には全くなくなっていた。酸素曲線は明らかに富栄養型である。このように、塘路、リヤウシ両湖とも、褐色湖でありながら富栄養化している。

褐色水の湖沼は、本州では尾瀬ヶ原のような高地にあるものを除き、青森県をもってその分布の南限と見られよう。青森県には岩木川下流、七戸川下流、下北半島北部等に泥炭堆積地があり、その地方の湖沼は多かれ少なかれ褐色を帯びている。八甲田山中腹の褐色水の小池沼はミズゴケ湿原で囲まれ、尾瀬ヶ原等のものと大きいちがいはない。筆者は1953、54兩年夏それらの湖沼を研究した。その結果をここに詳しく述べることは省略するが、湖の富栄養化に関連する若干の点に触れておこう。今、腐植質を過マンガン酸カリ消費量で示すこととし、湖水のメチールオレンジ色度との関係をプロットしてみると図2のようになり、前者の15mg/l以上の湖は大體褐色水で、その色度は15以上、中には50—70に達するものがある。これらの湖沼(溜池、湿原小池等を含む)は栄養塩類の存在量では塘路湖やリヤウシ湖に劣ら

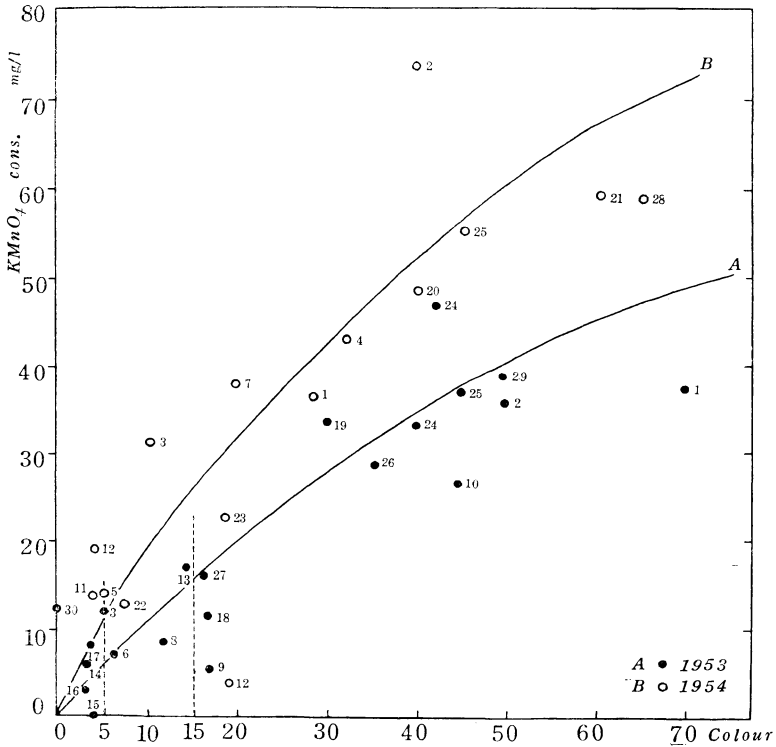


図2. 青森県下の湖沼のチメルオレンジ色度（横軸）と溶存有機物量（縦軸）との関係。色度0—5貧腐植質性，> 15富腐植質性。〔上野未発表データによる〕
〔津軽半島〕：1，大滝沼；2，ベンセ沼；3，平滝沼；4，平滝蓮池；5，袴形池；6，牛瀉池；7，田光沼；8—10，館岡村1～3号池；11，狄ヶ館溜池；12，大沢溜池。
〔下北半島〕：13，タテ沼；14，タカ沼；15，大沼；16，長沼；17，妹沼；18，小沼；19，早掛沼；20，大間崎烏間池；21，大間崎2号池；22，吹越大池；23，巫子池；〔八甲田山〕：24，水蓮長沼；25，水蓮月沼；26，水蓮水蓮沼；27，水蓮瓢箪沼；28，水蓮小沼；29，毛無岱丸沼；30，八甲田大岳鏡沼。

ないものがあるのに、 $\text{pH} < 5.0$ の八甲田の山地池を除き、 pH は > 5.0 、時には > 7.0 で、極めてプランクトンに乏しい。水ノ華の出現する湖沼は一つもなく、動物性プランクトンも極めて乏しく、貧栄養褐色水湖である。リン

酸塩等は腐植質コロイドに吸着せられ、生物の細胞膜を透過して利用され難い状態であるらしい。西津軽の日本海岸沿いの大きくて浅い湖（平滝沼、大滝沼、ペンセ沼のような）が、 $0.01\sim 0.07\text{mg/l}$ のリン酸塩を測り、窒素は例えば硝酸態 ($\text{NO}_3\text{-N}$) が 0.005mg/l を測るのに、生物は殆んど見られない。同時にこれらの湖沼が多量の鉄 ($\text{Fe } 0.2\sim 0.9$) を含んでいることも、非調和性を大きくしている。

HANSEN (1961) は、湖底堆積物の性質に基いて、デンマークの湖を貧腐植質性と富腐植質性とにわかし、両者のもとにそれぞれ貧栄養と富栄養とを設けることを提唱する。湖底堆積物は前者は骸泥 (gyttie), すなわち自栄養の生成物を主体とし、後者は外来性、すなわち湖周の泥炭から由来する腐植質泥 (dy または tyrfopel) である。HANSEN は骸泥と腐植質泥とをわかち基準は、その C/N (炭素: 窒素) によることができるとし、 $\text{C/N} > 10$ であれば酸性腐植質の割合の大きい腐植質泥、 $\text{C/N} < 10$ ならば骸泥であるとする。C/N が 7.8—8.8 の Grane Langsö はもっとも貧栄養で、透明度は 11m, 堆積物は骸泥である。Gribsö, Mörkesö, Uglesö, 等は C/N が 15.6—22.9 で、富腐植質湖であるが、どれもが必ずしも貧栄養ではない。別の論文で、HANSEN (1962) は、“trophy” は何れにしても栄養を意味するから、“dystrophy” は意味をなさないし、酸性腐植質の豊富さを示さないことはもちろんだと主張する。筆者はこの意見に賛成であるが、C/N は日本の湖沼ではデンマークと大分ちがっている。今、西条、半谷 (1953) の日本湖沼の湖底堆積物の研究から C/N を計算してみると、見掛上明かに貧栄養の湖で 10 以上の値のものがかなりある。炭素 (C%) はデンマークの湖では、最高 48.2% で明かに腐植質性湖の状態を反映しているが、西条、半谷のデータでは、下北の早掛沼 (図 2 参照、色度 30, KMnO_4 消費量 34.8mg/l , pH 6.4, $\text{Fe } 4.00\text{mg/l}$) が 21.2% C, 最高の尾瀬ヶ原湿原池の一つが、30.2% C である。塘路湖の湖底堆積物は C 8.6%, C/N 10.1 で、腐植質量では日本の褐色湖は、中北欧の湖にははるかに及ばないことがわかる。

*

本小文では、自栄養の増加の方向に従って湖を貧→富栄養に区別することの妥当性について述べ、富栄養化の過程とそれによって起る若干の現象に触れた。湖の分類の基礎を自栄養とそれによって成長する物質循環系におく限り、他の非調和型のいわゆる栄養の無意味なことを論じた。腐植(悪)栄養は腐植質性貧栄養あるいは腐植質性富栄養の表現におきかえられるべく、酸栄養は強酸性湖とする類である。強酸性湖は常に貧栄養で富栄養化はあり得ないし、逆にさらに貧栄養化もあり得るからである。また、湖の富栄養化と人生との関係についても若干触れた。終りに琵琶湖資源調査団の得たデータを自由に使うことを承諾された、大津臨湖実験所長森主一博士に深謝の意を表す。

引用文献

琵琶湖生物資源調査団報告, 1964—1966 (プリント)。

DEEVEY, E. S. (1958). The obliteration of the hypolimnion. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, suppl. 8 : 9, 9-33.

EDMONDSON, W. T., ANDERSON, G. C. and D. R. PETERSON (1956). Artificial eutrophication of Lake Washington. *Limnol. & Oceanogr.*, 1, 47-53.

FINDENEGG, I. (1955). Trophiezustand und Seetypen. *Schweiz. Zeitschr. Hydrologie*, 17, 87-97.

HANSEN, K. (1961). Lake types and lake sediments. *Verh. internat. Verein Limnol.*, 14, 285-290.

HANSEN, K. (1962). The dystrophic lake type. *Hydrobiologia*, 19, 183-191.

HASLER, A. D. (1947). Eutrophication of lakes by domestic drainage. *Ecology*, 28, 383-395.

平野實 (1956). 阿寒湖の植物プランクトン. 植物分類地理, 16, 101-105.

HUTCHINSON, G. E. (1957). *A Treatise on Limnology*, Vol. 1. Willey.

北川芳男, 熊野純男, 杉山清蔵 (1953). リヤウシ湖の湖沼学的研究. 北海道地質要報, 21, 1-5.

- 神戸海洋気象台 (1926). 琵琶湖調査報告第一篇, 大正15年9月, 1-104+47pp. (表)
+48 図.
- 黒萩尚, 長内稔 (1957). 最近に於ける北海道, 阿寒湖の初夏及び秋のプランクトン
について. 水産孵化場研究報告, 12, 29-37.
- 黒萩尚, 三原健夫 (1961). 北海道陸水観察資料 (I). 阿寒湖の昭和16年10月のプ
ラ
ンクトン相について. 同上報告, 16, 85-90.
- 益子帰来也 (1935). 夏期に於ける阿寒湖及び屈斜路湖の観測. 陸水雑, 4, 136-142.
- MINDER, L. (1943). Der Zürichsee im Lichte der Seetypenlehre. Neujahrsber.
naturforsch. Ges. in Zürich, 1943, 1-83.
- MIYADI, D. (1931). Studies on the bottom fauna of Japanese lakes. VII. Lakes of
Hokkaido. Jap. J. Zool., 4, 223-252.
- NAUMANN, E. (1917). Undersökningar öfver Fytoplankton och under den Pelagiska
Regionen försiggående Gytje och Dybildningar inom vissa Syd- och Mellan-
svenska Urbergsvatten. Kungl. Svenska Vetenskap. Handl., 56, 1-165.
- NAUMANN, E. (1921). Einige Grundlinien der regionalen Limnologie. Lunds Univ.
Årsskrift, N. F. (2), 17, 1-22.
- OHLE, W. (1934). Chemische und physikalische Untersuchungen norddeutscher
Seen. Archiv f. Hydrobiol., 26, 386-464, 584-658.
- OHLE, W. (1955). Die Ursachen der rasanten Seeneutrophierung. Verh. internat.
Ver. Limnol., 12, 373-382.
- RODHE, W. (1958). Primärproduktion und Seetypen. Verh. internat. Ver. Limnol.,
13, 121-141.
- 西條八東, 半谷高久 (1953). 湖底堆積物の研究 (第1報). 地理学評論, 26, 595-606.
- 高安三次, 五十嵐彦仁, 沢賢蔵 (1930). 阿寒湖 (昭和2年) 調査. 北海道水産調査
報告, 21, 67-92.
- 田中館秀三 (1925). 北海道火山湖研究概報, 札幌, 14-23 (阿寒湖).
- THIENEMANN, A. (1926). Die Binnengewässer Mitteleuropas. Stuttgart.
- THIENEMANN, A. (1931). Tropische Seen und Seetypenlehre. Arch. f. Hydrobiol.,
Suppl.-Bd. 9, 205-231.
- 徳井利信 (1964). ヒメマスの研究 (1), 日本におけるヒメマスの移植. 北海道さけ・

ます・ふ化場研究報告, 18, 73-90.

津田松苗 (1963). 湖の富栄養化を防ごう. 自然保護, 21, 2-3.

UÉNO, M. (1936). Bottom and plankton fauna of the Akan lake group of Hokkaido.
Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc., 14, 207-225.

上野益三 (1936 a). 阿寒湖群湖沼のプランクトン. 生態学研究, 2, 1-8.

上野益三 (1937). 北海道網走リヤウシ湖のプランクトン. 陸水雑, 7, 85-87.

UÉNO, M. (1958). The disharmonious lakes of Japan. Verh. internat. Ver. Limnol.,
13, 217-226.

上野益三 (1960). 淡水生物学. 北隆館, 東京.