

大型水生植物による浅い湖沼、河川の栄養塩循環の評価シミュレーターの開発とその適用

研究代表者 埼玉大学大学院理工学研究科 教授 浅枝 隆

はじめに

湖沼や河川の湛水域の富栄養化は、単に景観上の問題だけでなく、水源としての水質問題を引き起こし、また、湖沼の生態系を破壊するなど社会的にも様々な影響を及ぼすことから大きな社会問題になりつつある。こうした富栄養化対策を考える場合、湖沼内における栄養塩類の循環量を把握することが出発点となる。しかし、そこには、流域からの栄養塩の流出入、土壌からの溶出、動植物を介した循環などそれぞれにおいて複雑な機構があり極めて難しい課題といえる。さて、そうした中、自然にやさしい対策として、近年、大型植物（水草）を利用した富栄養化対策が各地で盛んに検討されている。ところが、こうした方法を対策として盛り込むためには事業効果を予め予測が必要があり、大型植物を介した年間および長期にわたる栄養塩循環量の定量的な予測が急務になっている。

大型植物等の生物を介した窒素やリンの循環量を定量的に評価予測する方法は様々考えられる。そうした中で、これまで最も一般に行われてきた方法は、様々な条件の元で実際に実験を行い求める方法である。しかしながら、この方法は多額の費用を要し、少なくとも数年という極めて長い期間を費やす。しかも、例えば多くの条件を設定してもすべてを網羅することは不可能である。こうしたことを勘案すると、すべてを実験に頼る方法は必ずしも得策とはいえない。

それに代わって、近年、欧米を中心に飛躍的に伸びている方法が、その循環の機構を具体的に表すモデルを用いた解析である(Hootsman, 1994)。この方法に従うと、未だ、全体量を求める上で必要となるすべての機構が解明されているわけではないということはあるものの、主要な機構を着実に表現した方法であれば、要求される量に関して、少なくとも必要な精度での予測は可能になりつつあるとあってよい。しかも、様々な施策による影響の傾向については正確に予測できる(Karunaratne & Asaeda, 2002)。

モデル解析の必要性はこうした工学的な側面だけに限ったものではない。栄養塩類の循環には、個々の複雑な現象が絡んでおり、しかも場所ごとにそれらの寄与は異なっている。そのため、通常これらすべてを計測し実証的に全体の機構を解明することは不可能に近い。これが、栄養塩類の循環の機構を科学的に解明していく上で大きな障害になってきた。しかし、個々の機構による循環量を簡単に把握する方法があれば、多大な労力を避けることが可能である。こうしたモデル解析の必要性が叫ばれてきている。

植物を介した窒素、リンの循環のモデル化で最も基本となるのは、植物の生長、枯死、分解の過程である。従って、ここでは、本研究で行った、より一般的な考え方の導入点として、こうした生長・分解過程のモデル化に絞って考えることとする。また、こうしたモデル化は必要に応じて様々な精度で行うことが可能である。ここでは、エネルギー収支の表現法について比較的詳細な過程まで含めたものを示しているが、実際には、得られる情報に応じて、いくつかの過程の合計を一つの過程として取り扱うことも可能であり、それぞれの過程を表現する式もその時々の情報に応じて様々な形式のものを利用することも可能である。

(1) 植物の生長モデル

植物の生長のモデル化は、従来、様々な過程の結果として現れる生長全体を良くあらわす関数をあてはめることで行われてきた。ところが、こうした方法はすべてを経験に頼るものであり、元になるデータがない限り構築することは不可能で、利用範囲も限られたものとなる。そのため、近年、こうした方法に代わって、炭素やエネルギーといった量の収支を考えることで、生長をあらわそうという試みが行われている(Hootsman 1994; Asaeda & Bon, 1997)。こうした方法は生長の過程を、必要に応じてより詳細かつ具体的に表すことが可能であり、様々な応用が可能である。

研究においては、抽水植物についての一般的なモデル、沈水植物についてのモデルを作成したが、ここでは、代表的な抽水植物であるアシ *Phragmites australis* を対象に記述する。

アシの生長予測モデル

a) アシの生活史とユリウス日

アシはイネ科の多年草であり、温帯では、冬には地上部は枯れ地下茎によって越冬し、春になると出芽し葉茎に生長する。生長初期には地下茎に蓄えられた物質を利用するが、生長とともに光合成が主たる生

産手段となり生長速度も速まる。穂の形成に伴い光合成生産物および葉茎を形成する物質の一部は穂の形成に利用されるため葉茎の生長は停止する。さらに、穂が形成される少し前から光合成生産物が、またその後の老化の進行とともに葉茎を構成する物質が地下に輸送され、既存の地下茎への貯蔵ならびに新しい地下茎の形成に利用される。

モデル化では、まず、アシの年間の生長過程における重要なパラメータをユリウス日 (Julian day) によって表現する。まず、アシの初期生長期間を t_b から t_e までと定義する。この期間はほとんどの栄養を地下茎に頼っており、 t_e から後は葉茎の発達に光合成による。アシの生長開始日は、チェコ共和国の南 Moravia の場合 91day、日本の霞ヶ浦の場合 95day である。生長開始日については、近年、遺伝的な特性によるという報告もあるが定かではない。ところが、得られる結果から判断すると、生長開始ユリウス日 t_b をすべて 91day と固定してもそれほど大きな差が生じることはない。 t_e については観測データを整理した結果、 $t_e = t_b + 0.14(t_f - t_b)^{1.27} = 145$ (day) とできる。ここに、 t_f は穂が形成される時期で夏至の約 4 週間後 (196day) とした。次に、老化の開始日を t_s とし、観測データより、 $t_s = t_b + 0.22(t_f - t_b)^{1.36} = 215$ (day) とできる。また、本研究中で行った結果 (Asaeda et al. 投稿中) (5 月の中旬から下旬に葉茎から光合成物質が移動開始する) をもとに、穂の形成の 30 日前 (166day) より、光合成物質は地下茎に運ばれ、老化の開始後も、葉茎から地下茎に物質輸送が生ずるまで、この物質輸送の開始日を t_p と定義する。最後に、根の生長開始日 t_r は葉茎の生長開始の 21 日後 (112day) 程度である。

b) バイオマスの支配方程式

地下茎、根、新地下茎、葉茎、穂のバイオマスの変化については、Asaeda & Karunaratne (2000) によって提案された方法に従い、以下のように、地下茎モデル、新しい地下茎モデル、根モデル、葉茎モデル、穂モデルの支配方程式を考える。

$$\frac{\partial B_{rhi}}{\partial t} = -R_{rhi} - D_{rhi} - Rhif \cdot f_{rhi} + y \cdot \sum_{i=1}^{i=\max} \varepsilon_{sht} \cdot b_{sht}(i) \cdot f_{sht} + y \cdot \sum_{i=1}^{i=\max} \varepsilon_{ph} \cdot Ph_{sht}(i) \cdot f_{ph} \quad (1)$$

$$\frac{\partial B_{rt}}{\partial t} = G_{rt} \cdot f_{rt} - R_{rt} - D_{rt} + x \cdot Rhif \cdot f_{rhi} \quad (2)$$

$$\frac{\partial B_n}{\partial t} = -R_n - D_n + (1-y) \cdot \sum_{i=1}^{i=\max} \varepsilon_{sht} \cdot b_{sht}(i) \cdot f_{sht} + (1-y) \cdot \sum_{i=1}^{i=\max} \varepsilon_{ph} \cdot Ph_{sht}(i) \cdot f_{ph} \quad (3)$$

$$\frac{\partial b_{sht}(i)}{\partial t} = Ph_{sht}(i) - R_{sht}(i) - D_{sht}(i) - G_{rt} \cdot f_{rt} \cdot (b_{sht}(i)/B_{sht}) + (1-x) \cdot Rhif \cdot f_{rhi} \cdot (b_{sht}(i)/B_{sht}) - \varepsilon_{sht} \cdot b_{sht}(i) \cdot f_{sht} - \varepsilon_{ph} \cdot Ph_{sht}(i) \cdot f_{ph} - b_{sht}(i) \cdot \varepsilon_p \cdot ff - Ph_{sht}(i) \cdot k \cdot ff \quad (4)$$

$$\frac{\partial B_p}{\partial t} = -R_p - D_p + \sum_{i=1}^{i=\max} Ph_{sht}(i) \cdot k \cdot ff + \sum_{i=1}^{i=\max} \varepsilon_p \cdot b_{sht}(i) \cdot ff \quad (5)$$

ここに、各項は、 B はバイオマス (g/m^2)、 b は各層 i (1cm) 毎のバイオマス ($\text{g/m}^2/\text{cm}$)、 R は呼吸量、 D は枯死量、 Ph は光合成量、 $Rhif$ は地下茎に蓄積された物質の根や葉茎への輸送、 G_{rt} は光合成物質の根の生長への供給であり、各項中の添え字、 rhi 、 rt 、 n 、 sht 、 p はそれぞれ、旧地下茎 (rhizome)、根 (root)、新地下茎 (new rhizome)、葉茎 (shoot)、穂 (panicle) を表す。

各項にかかる係数は、 (i) : i 番目の層の物質質量、 $imax$: 全体の層数、 ε_{sht} : 葉茎から地下茎に輸送される割合、 y : 葉茎から元々の地下茎に輸送される割合、 ε_{ph} : 光合成によって形成される物質が地下茎に輸送される割合、 x : 葉茎から根に輸送される割合、 k : 光合成物質が穂の形成に使用される割合、 ε_p : 葉茎に蓄積された物質が穂の形成に利用される割合、である。

また、アシの生長過程を考慮した係数を、 f_{rhi} : $t_b < t < t_e$ の時 1、それ以外は 0、 f_{sht} : $t_s < t$ の場合 1 それ以外は 0、 f_{ph} : $t_p < t < t_s$ の場合 1 それ以外は 0、 f_{rt} : $t_r < t < t_p$ の場合 1 それ以外は 0、 ff : $t_f < t$ の場合 1 それ以外は 0 と定義する。ここに、式中の t はユリウス日である

図 1 は、式(1)~(5)の支配方程式の右辺の各項の関係を模式図 図 1 生長モデルの模式化

地下茎から根・葉茎への輸送量は、 $Rhif = \alpha_{rhi} \cdot \theta^{(T-20)} \cdot B_{rhi}$ と表わせる。ここに、 θ はアレニウス定数、 T は日平均気温を表す。 α_{rhi} は地下茎物質の輸送率で、オーストラリア (Hocking, 1989)、チェコ (Kvet, 1971)、日本の観測データ (桜井ら 1989, Karunaratne et al, 2003) をもとに、 $\alpha_{rhi} = 0.58$ (地下茎のバイオマスの初期値) $^{-0.50}$ と表現した (相関係数 0.85)。なお、南半球のオーストラリアのデータは、ユリウス日を半年 (183day) ずらして活用した。

光合成物質の根への供給は、オーストラリアの観測データ(Hocking, 1989a,b)をもとに、

$$G_{rt} = g_m \cdot \theta^{(T-20)} \cdot \frac{K_{rt}}{K_{rt} + Age_{rt}} \cdot B_{rt} \quad (6)$$

と表現される。ここに、 g_m は20℃の時の生長率、 Age_{rt} は根の日齢、 K_{rt} は半飽和定数である。

呼吸量・枯死量はバイオマスに比例する(Hootsmans,1994)。従って、地下茎、根、新しい地下茎、葉茎、穂の呼吸量、枯死量を、それぞれ、 $R_a = \beta_a \cdot \theta^{(T-20)} \cdot B_a$ 、 $D_a = \gamma_a \cdot \theta^{(T-20)} \cdot B_a$ と表現した。ここに、 β_a 、 γ_a は20℃の時の呼吸率、枯死率、 a は地下茎(rhi)、根(rt)、新しい地下茎(n)、葉茎(shl)、穂(p)を表す。

光合成量の評価については、近年詳細なモデルも提案されているが、光合成に有効な日射量と栄養塩類に伴って増加し、老化とともに減少することを簡単に表すMichaelis-Menten型の式、

$$Ph_{shl}(i) = P_m \cdot K_{co} \cdot K_{NP} \cdot \theta^{(T-20)} \cdot \frac{I_{PAR}(i)}{K_{PAR} + I_{PAR}(i)} \times \frac{K_{age}}{K_{age} + Age_{shl}} \cdot b_{shl}(i) \quad (7)$$

で表現した。ここに、 P_m :最大光合成率、 K_{co} :二酸化炭素の乾燥重量への変換定数、 K_{NP} :中のリン酸濃度、窒素濃度に対応する定数、 $I_{PAR}(i)$: i 層の高さにおける有効日射量、 Age_{shl} :光合成開始日から日齢、 K_{PAR} 、 K_{age} :半飽和定数、である。

ここで、光合成に利用される日射量 I_{PAR} は全日射量の40-45%にあたる。 $(I_{PAR} = 0.45 \cdot (\text{全日射量}))$ また、Monsi&Saeki(1953:Ondok,1973より引用)はある高さでの有効日射量 $I_{PAR}(i)$ を Lambert-Beer の法則を用い、植物頂からその高さまでの葉面積密度の積分値(LAI)の関数 F_i として

$$I_{PAR}(i) = I_{PAR} e^{-AKF_i}, \quad F_i = \sum_{i=1}^{i=i} LAI(i) \quad (8)$$

と表現される。ここに、 AK は吸光係数で、葉の傾き、密集度等により異なり、生長過程において変化するため、Kvet(1971)の結果より得られた値を使用した。また、 $LAI(i)$ はKvet et al. (1969)の整理結果をもとに、

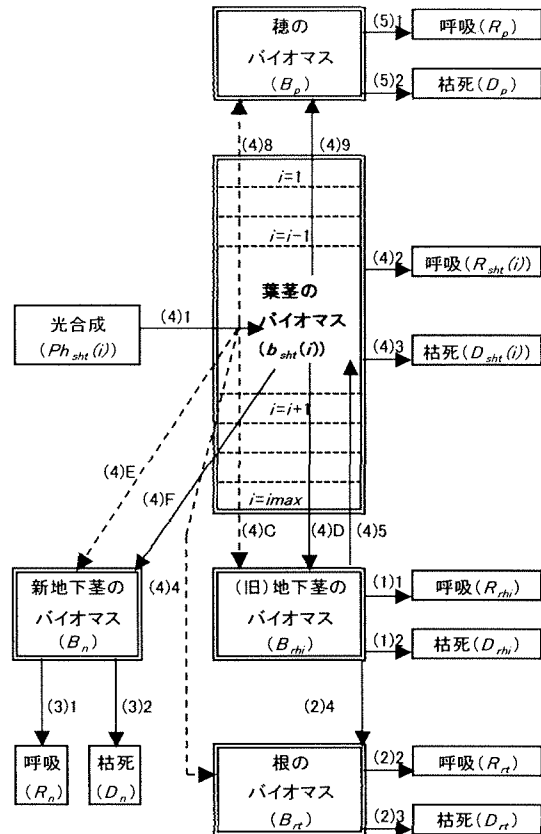
$$LAI(i)(m^2/m^2) = 0.0135 \cdot [b_{leaf}(i)]^{1.02} \quad (9)$$

と表される。なお $b_{leaf}(i)$ は、第 i 層の葉のバイオマスを示す。

$$(\text{葉茎の伸び速度}) = (\text{層厚}) \frac{(\text{第}i\text{層のバイオマス増加率}) \cdot q}{(\text{第}i\text{層のバイオマス}) - (\text{第}i\text{層のバイオマスの増加率}) \cdot q} \quad (10)$$

と表現する。ここに、 q はバイオマスの増加のうち、伸びに利用される割合を示す。

このモデルでは、アシを単体ではなく $1m^2$ 当りの群落として評価している。従って、群落が密生すると葉面積の鉛直分布変化により、単体としての光合成効率が悪くなること等を表現でき、葉茎や地下茎の飽和密度が解析可能である。なお、群落が密生するという条件は、地下茎の初期バイオマスに関連す



註1) 図中の(A)Bは式(A)の右辺第B項を示す。
 註2) 点線の矢印は葉茎を介して他器官へ輸送される項を示す。
 註3) 図中に記載されていない項を以下に示す。

ただし、 $\Sigma(4)B$ は式(4)の右辺第B項の総和を表す。

$$\begin{aligned} (1)3 &= \Sigma(4)5 + (2)4, & (1)4 &= \Sigma(4)D, & (1)5 &= \Sigma(4)C, \\ (2)1 &= \Sigma(4)4, & (3)3 &= \Sigma(4)F, & (3)4 &= \Sigma(4)E, \\ (4)6 &= (4)D + (4)F, & (4)7 &= (4)C + (4)E, \\ (5)3 &= \Sigma(4)8, & (5)4 &= \Sigma(4)9, \\ (4)C &: (4)E = (4)D : (4)F = \gamma : (1-\gamma) \end{aligned}$$

図1 モデル式の模式図

る葉茎の初期密度として、後述する初期条件で与えている。ただし、 1m^2 の中では、個々のアシの高さやバイオマスは同一としている。地下の栄養塩分布や日射量分布の差に起因して高さ・バイオマスが異なるアシ同士の相互干渉・個体間の競争を解析する場合には、当該モデルを並列に解くことで表現可能である(Tanaka et al., 2004).

c) 初期条件

アシの生長モデルにおいて必要となる初期条件は、地下茎の初期バイオマス、葉茎の初期高さ、葉茎の初期バイオマスである。ここでは、オーストラリア、チェコ、日本の観測データをもとに、葉茎の初期バイオマス、葉茎の初期高さを以下のように定義した。

$$\text{葉茎の初期バイオマス} = (\text{初期生長パラメータ}) \times B_{rho0}$$

$$\text{葉茎の初期高さ} = (\text{葉茎の初期バイオマス}) / (\text{葉茎の初期密度})$$

$$\text{初期生長パラメータ} = 0.06 \cdot B_{rho0}^{-0.19} \tag{11}$$

$$\text{葉茎の初期密度} = 0.22 \cdot B_{rho0}^{0.74}$$

ここに、 B_{rho0} は地下茎の初期バイオマスを表す。

以上の初期条件の下に、b)に示される微分方程式を適当な数値計算法を用いて積分することで、植物のバイオマスの変化を求めることが可能になる。

(2) 枯死・分解過程のモデリング

枯死後、解過程では、枯死後数日で生ずる溶解成分の溶脱、その後数ヶ月継続するバクテリアの増殖およびシュレッターとよばれる無脊椎動物による分解、さらには機械的な分解の3過程にわけられる。これらの過程を別々にモデル化することも可能であるが、残存バイオマスは全過程を通じて概ね指数関数で表せることから、経験的に指数関数を適用していくことを考える(Asaeda et al., 2000).

解析法

生長過程を記述する解析で、枯死した量は基本的に即座に分解過程に入ると考えてよい。しかしながら、倒壊するか否かで分解速度は大きくことなる。ここでは、まず、葉茎が倒壊するか否かを経験則によって確率的に求める。次に、倒壊したものについては水中で好気状態で分解されるものと、底質内の嫌気状態で分解されるものと分けて考える(Asaeda et al., 2002).

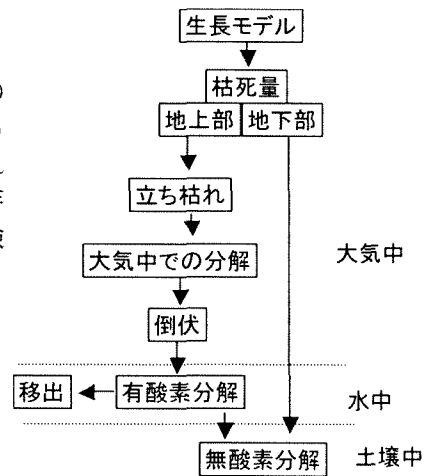


図2 分解モデルの考え方

リターの分解過程のモデル化

ヨシ群落内の分解物質、蓄積物質は自らが形成した物質以外に他の場所で生産された様々な物質を含む。しかしながら沿岸帯においては、自らが形成した物質が支配的であり(Polunin, 1984)、沼地、海岸部におけるヨシ群落における蓄積物質に占める有機物の割合はそれぞれ50%、30%以上である(Hietz, 1992)。これは、ヨシが枯死体を群落内部に有効に封じ込めるためであり、分解されたリターを沼の底などの地下部に保持する(Sieghart, 1990)。川道内で自らが生産した有機物の割合については観測例がないが、洪水時においても河床に覆いかぶさるように倒れることを考慮すれば、これに近い値と考えられる。

リターの分解率は、リター中のリグニンや窒素、リンの含有量により影響を受け、窒素、リンの含有量が多いほうが高く、リグニン含有量が多いほど小さい(Polunin, 1984; Gessner, 2000)。枯死した茎は、地上部バイオマスの70%から75%を占め(Thérien & Spiller, 1981)、分解率は葉よりも低い(Hietz, 1992; Asaeda & Nam, 2002)。水面より上にあるリターは大気中で分解されるが、沈水しているものに比べ分解率が極めて低く、立ち枯れヨシの倒伏率(Hocking, 1989)と関連付けて大気中の分解率を定義した。

分解過程を表現する支配方程式は以下ようになる(Pereira et al., 1994).

$$\frac{dV_l}{dt} \Big|_{t=j} = \sum_{i=1}^j [-(\mu_{i,l,ae} + \mu_{i,l,an})V_l(i) + \alpha V_s(i)]$$

$$\frac{dV_s}{dt} \Big|_{t=j} = \sum_{i=1}^j [-(\mu_{i,s,ae} + \mu_{i,s,an})V_s(i) - \alpha V_s(i)]$$

$$\frac{dSOM}{dt} \Big|_{t=j} = ic \sum_{i=1}^j [(\mu_{i,l,an} V_l(i) + \mu_{i,s,an} V_s(i))$$

$$\frac{dT_N}{dt} \Big|_{t=j} = \sum_{i=1}^j [ncl(i)(\mu_{i,l,ae} + \mu_{i,l,an})V_l(i) + ncs(i)(\mu_{i,s,ae} + \mu_{i,s,an})V_s(i) + ncl(i)(\mu_{i,l,ae} + \mu_{i,l,an})SOM] \quad (12)$$

$$\frac{dTP}{dt} \Big|_{t=j} = \sum_{i=1}^j [pcl(i)(\mu_{i,l,ae} + \mu_{i,l,an})V_l(i) + pcs(i)(\mu_{i,s,ae} + \mu_{i,s,an})V_s(i) + pcl(i)(\mu_{i,l,ae} + \mu_{i,l,an})SOM]$$

$$\frac{dDO}{dt} \Big|_{t=j} = \sum_{i=1}^j [-ic \mu_{i,l,ae} SOM - \mu_{i,l,ae} V_l(i) - \mu_{i,s,ae} V_s(i) - TN_{release} - TP_{release}]$$

リターは最初の数日間は急激に重量を減らし、その後はゆっくりとした分解過程に入る。初期の急速な分解は大部分は溶解成分の溶脱であり、その後の分解過程は主に分解者の活動によるものである (Polunin, 1984)。溶脱過程における溶解物質の減少は、常時水に接している部分のリターにおいて顕著である。ヨシの葉の溶脱過程の実験的研究によると、最初の20日は重量減の80%は溶脱によるものであり、葉からの溶脱は茎からの溶脱量の約5倍にもなる。

従って、式(12)における物質分解係数 $\mu_{i,x,y}$ を以下のようにモデル化する。

$$\mu_{j,x,y} = L_{j-i} \theta_d^{T_j-10} \exp(-\lambda_{j-i,x,y}) / \exp(-\lambda_{j-i-1,x,y}) \quad (11)$$

ここに、 θ_d は温度効果を表すアレニウス定数、 $\lambda_{j,x,y}$ は j 日における酸素条件 y (ae : 有酸素状態, an : 無気状態) での物質 x (l : 葉, s : 茎) の分解率、 T_j は j 日の日平均水温 (セルシウス温度)、 L_{j-i} は溶脱係数、 i は分解開始日である。また、分解率 $\lambda_{j,x,y}$ は Asaeda et al.(2002)より、以下のように与えられる。

$$\lambda_{j,x,ae} = \lambda e_{j,x,ae} \cdot \max \left(0, \frac{DO_j - aer}{DO_j + aer} \right) \quad (12)$$

$$\lambda_{j,x,an} = \lambda e_{j,x,an} \cdot \max \left(0, \frac{ana - DO_j}{ana + DO_j} \right) \quad (13)$$

ここに、 DO_j は j 日における溶存酸素量、 ana , aer はそれぞれ無酸素分解過程における溶存酸素量の上限值、下限値、 $\lambda e_{j,x,ae}$, $\lambda e_{j,x,an}$ はそれぞれ有酸素、無酸素分解における物質 x の分解定数である。

アレニウス定数は、葉のリターの場合、水温が 16°C 以下のとき 1.07、 16°C 以上のとき 1.02 であり、茎の場合にもこれを採用する。溶脱係数は Polunin(1984)の実験結果より、最初の20日 ($j-i \leq 20$) を 5、その後を 1 とした。空気中では初期の急激な質量減少は生じないため、 $L_{j-i}=1$ とした。

微生物による分解過程に入ると、バクテリアが増殖したり、リグニンに捕捉されることにより、窒素含有量が徐々に増加し、限界値が存在する¹⁾。その限界値は種や条件により異なった値をとる。ヨシの葉のリターの実験では初期の C:N が 35:1 なのだが、350 日後に 19:1 に減少していた場合、また、葉、葉鞘、茎の C:N が、それぞれ、16.7:1, 51.4:1, 144:1 から 9.5:1, 12:1, 20:1 に、C:P が、400:1, 1200:1, 3600:1 から 164:1, 240:1, 720:1 に変化していた例等がある (Hietz, 1992)。本研究では Neusiedelsee 湖において検証するため、Hietz (1992)の実験の C:N, C:P を用いる。この実験では、C:N 比は、葉の場合、約 2 年の間に 38:1 から 18:1 へと 2 倍以上、茎の場合 91:1 から 30:1 へと 3 倍以上に変化した。C:P は茎の場合には大きく変化しないが、葉の C:P は 682:1 から 223:1 へと 3 倍以上変化している (van der Valk, & Attiwill, 1983)。本研究では、C:N と C:P は限界値まで次式のように線形に減少すると仮定した。

$$CNP_j = \begin{cases} CNP_i & (CNP_i \leq CNP_{critical}) \\ CNP_i - (j-i) \cdot (CNP_i - CNP_{critical}) / 860 & (CNP_i > CNP_{critical} \text{ かつ } 0 < j-i \leq 860) \\ CNP_{critical} & (CNP_i > CNP_{critical} \text{ かつ } j-i > 860) \end{cases} \quad (14)$$

ここに、 CNP は C/N または C/P の値、 i は分解開始日、 j は計算日を示す。

立ち枯れしたヨシのシュートの倒伏は大部分は春に始まり、2-3 年継続する。オーストラリアの Mirrool Creek (Hocking, 1989) ではヨシが老化を開始する時の立ち枯れヨシ量は年最大バイオマスの 26% を占める。立ち枯れヨシの倒伏を最初の 8 ヶ月はシグモイド関数、その後は線形関数と仮定すると、8 月初旬の立ち枯れヨシの 63% は前年のものであり、37% は 2 年以上前のものである。従って、立ち枯れヨシの量に関して、

$$RM_j = \begin{cases} (1/(1+\gamma^{((j-i)/115-1)}+\eta)/(1+\eta) & (j-i \leq 230) \\ RM_{230}(1-(j-i-230)/682) & (230 < j-i \leq 912) \\ 0 & (j-i > 912) \end{cases} \quad (15)$$

と表現される。ここに、 RM_j は崩壊から j 日に立ち枯れして残っている量を表す。 γ 、 η は崩壊形状を表すための定数でキャリブレーションによりそれぞれ、50、0.3 とした。

(3) モデルの検証およびシミュレーション結果

(生長モデルの検証)

図 3 にチェコの Moravia で観測された例(地上部) (Kvet, 1971) に対するシミュレーション結果を示す。植物のバイオマスの再現は、ダム湖の植物プランクトンの再現計算が実用的にも広く行われ、定評のあるものとなっているが、こうした大型植物の再現の方がむしろ精度よく行われるのが普通である。このモデルを利用した計算は、この他にも、霞ヶ浦の観測(桜井ら 1985)、オーストリアの Neusiedler 湖(Sieghart, 1990; Hietz, 1992)、スコットランドの 3 つの湖(Ho, 1979)、デンマークの湖での観測結果(Schierup, 1978)、荒川(Asaeda et al. 投稿中)、手賀沼(Asaeda et al. 投稿中)に対して用いられているが、いずれも同様に十分な再現がなされている。

(生長-分解過程のシミュレーション)

Neusiedlersee 湖はオーストリアとハンガリーの国境に位置し、オーストリアで最大の湖(表面積 320km^2) である。

この湖では 1868 年に乾燥された後、沿岸帯にヨシの群落が発達し、表面積の 53% を占めるまでに発達している。他の抽水植物はガマ等がまばらに生長するのみで殆どがヨシの単群落である。ヨシ帯では、大部分のリターは定着し、表層堆積物の 7% が有機物であり、ヨシ帯の外側の 1-2% とは大きく異なっており、ヨシが物質循環に大きな役割を果たしている水域である。

ヨシの生活史とともにその生長が観察されており、地上部のバイオマスは Sieghardt²³⁾により、1981 年、1982 年に観測されている。日単位の水温、気温データは

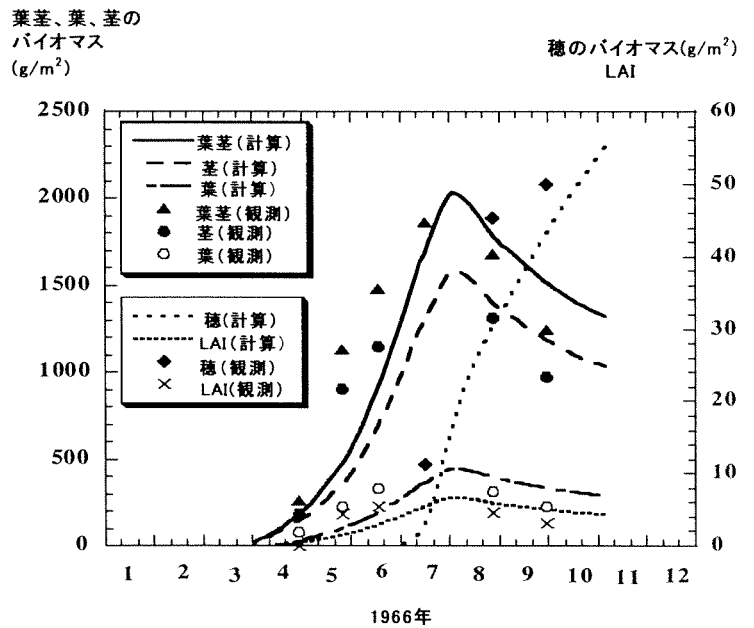


図 3 チェコ Moravia の観測結果のシミュレーション

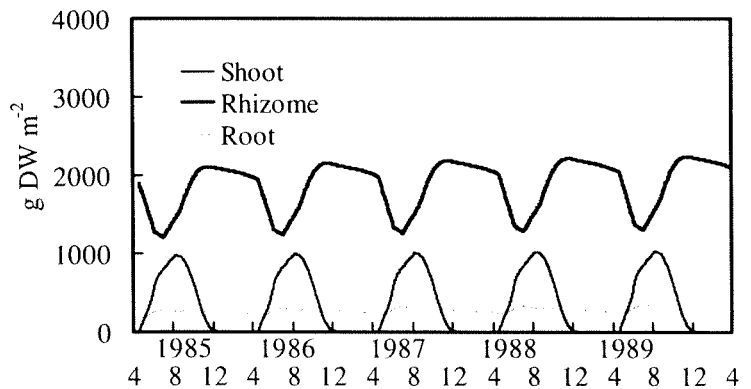


図 4 葉茎および地下茎、根の 5 年間の計算結果

観測地点近傍の Illmitz 観測所のものを、日積算日射量は 40km 北方の Honte-Vienna 観測所のものを使用した。

解析結果

(バイオマスの長期変動)

長期的な栄養塩の変動を解析する前に生長モデルそのものの検証を行った。地下茎のバイオマスは7月に 1550g m^{-2} と観測されており、この値を得るための地下茎の初期バイオマスを 2100g m^{-2} に設定した。図4は地上部と地下部のバイオマスについて、同様な気象条件を仮定し、5年間について解析したものである。今回、有機土壌の生産量にはこの条件を用いることにする。

(有機土壌の生産速度)

河川に形成する大型植物群落の形態は河床の底質に左右される。しかも、こうした河床は抽水植物群落によっても徐々に形成されていく。従って、河床の変化の予測は、その河川の沈水植物群落から抽水植物群落への移行を考える場合に極めて重要である。

リターは、好気的な環境にある水中にある間は急速に分解されるが、その後、別の地点に輸送されるか、嫌気的な地中に入る。この好気的な水中にある期間は、外部条件によって支配される。従って、ここでは、リターが酸素の多い水中にある期間は、本解析では便宜的にこの期間を6ヶ月として計算を行った。

図5は、立ち枯れバイオマス、酸素が豊富な水中で分解途上にある有機物量および土壌中で無酸素分解される有機物量を示したものである。生産量に対し倒伏量が少ないため、立ち枯れバイオマスは最初の年間徐々に増加する。有酸素層で分解される有機物の量は最初の2年間は増加するが、無酸素層への移出と徐々に釣りあうようになる。有酸素層に留まる期間が長いほど平衡状態になるための期間が長く必要であり、ここに留まる期間が長いと結果として有酸素層の有機物量も大きな値となる。有酸素層の有機物は分解により減少するため、留まる期間が長いほど有機物の増加率は減少する。

無酸素分解は非常に遅いため、無酸素層の有機物は有酸素層からの移入が始まるとほぼ定常的に蓄積されていく。有酸素層に留まる時間が長いほど無酸素層への移出を遅らせるため、無酸素層の有機物量を減少させる。

図に示すことは省略するが、無酸素層における窒素、リンの蓄積量を示したものである。酸素層に留まる期間が6ヶ月、の場合の蓄積率は窒素、リンについて $8.52\text{g N m}^{-2}\text{year}^{-1}$, $0.89\text{g P m}^{-2}\text{year}^{-1}$, 24ヶ月の場合それぞれ、 $5.82\text{g N m}^{-2}\text{year}^{-1}$, $0.64\text{g P m}^{-2}\text{year}^{-1}$ となる (Asaeda et al., 2002)。

図6は植物によるリンの吸収量と分解によって回帰される量の時系列である。枯死バイオマスの分解により、窒素、リンは水中に溶出量される。要約すると、有酸素層にリターが蓄積するため溶出率は最初の数年は徐々に増加する。溶出率は水温の高い4月から9月にかけては分解が進むため高い。また、水中にあって溶存酸素にも影響される。また、有酸素層に留まる期間が長いほど、溶出率は明らかに増加する。

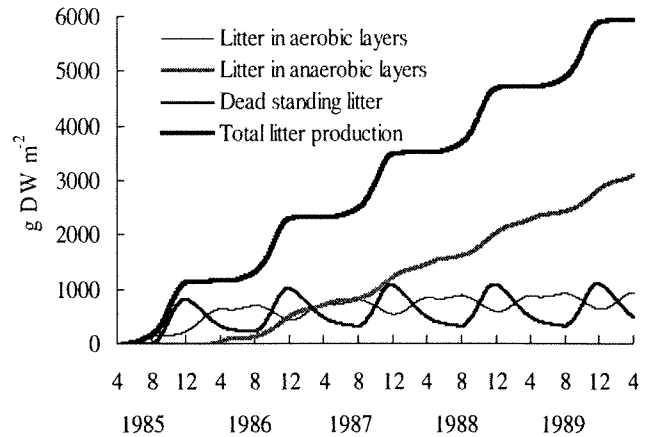


図5 種々の状態にあるリター量の変化

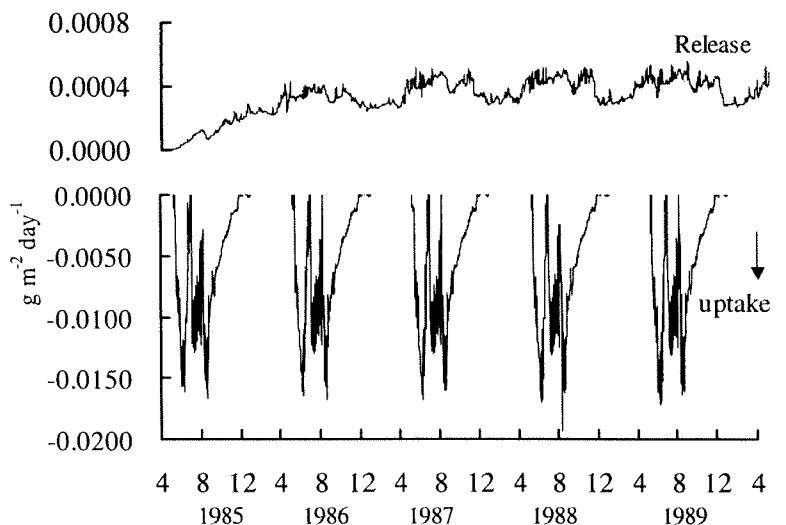


図6 ヨシによるリンの吸収量、分解による回帰量の時系列

生長率から判断すると吸収は分解過程とは独立していると考えられ、吸収量は分解による溶出量よりも4倍以上であるのにも関わらず、有酸素層に長い間留まっているものほどその差は小さくなる。栄養塩回歸と比較すると、窒素は4~6倍、リンは5~7倍の量が生長期に吸収されており、吸収量から溶出量を差し引いた年間純吸収量は6ヶ月の場合、窒素、リンそれぞれ、 $0.0527\text{gNm}^{-2}\text{day}^{-1}$ 、 $0.0062\text{gPm}^{-2}\text{day}^{-1}$ 、24ヶ月の場合、それぞれ、 $0.0456\text{gNm}^{-2}\text{day}^{-1}$ 、 $0.0055\text{gPm}^{-2}\text{day}^{-1}$ である。

本解析によりヨシの生長とリターの生産量は有酸素、無酸素のどちらの分解よりも大きいことが示される。窒素やリンの吸収、溶出とあわせて蓄積される有機物量を評価し、無酸素層に蓄積されるリターの量を計算すると、定常状態になった後、年間生産量の7%が地下部に転流され、残りの93%が分解過程に入っていく。年間では、生産量の33%から48%が有酸素分解の期間に応じて分解される。そして、残りの2/3から1/2程度は無酸素層に蓄積されていく。このように、地下の栄養塩は無酸素層に継続的に蓄積されていくことになる。

(ヨシ原管理にむけた刈り取りの影響の評価)

ヨシは大きな地下茎を有し、背も高いことから、他種を駆逐、単相の群落をつくりがちである。そのため、場合によっては適度に制御することが行われる。その場合、通常地上部の刈り取りが行われる。しかし、いつ刈り取ればどのような効果があるかについては、十分な情報があるわけではない(Karunaratne, et al., 2004)。

図7は、さいたま市において、毎年、5月、7月および9月に刈り取りを行った場合の葉茎、地下茎の変化についてのシミュレーション結果を示したものである。観測を行った、初年、2年目においてはいずれも観測値をよく再現したものとなっている(Karunaratne, et al., 2004)。5月、7月に刈り取った場合には、その後2次葉茎が出芽するものの、その際に大量の地下茎に蓄えられた炭水化物を利用する。そのため、地下茎の減少量は多くなる。一方、9月に刈り取った場合には、既に、光合成生成物を大量に地下茎に転流させた後であり、それほど大きな影響を受けないことがわかる。この結果より、翌年の地下茎量を最小にし、結果として地上部のバイオマスを少なくするには6月ごろの刈り取りが最適という結果が得られる。なお、ガマの場合には、8-9月の生産量が多いために、より遅い時期に刈り取りを行った場合の方が影響が大きいことも示された(Hai et al., 投稿中)。

以上、作成したモデルの応用のいくつかを示したが、この他にも、手賀沼の栄養塩の循環量の解析、渡良瀬遊水池の浄化施設のヨシの管理等、湖沼管理に応用可能な解析も行い、これらは実際の管理にも応用されている予定である。

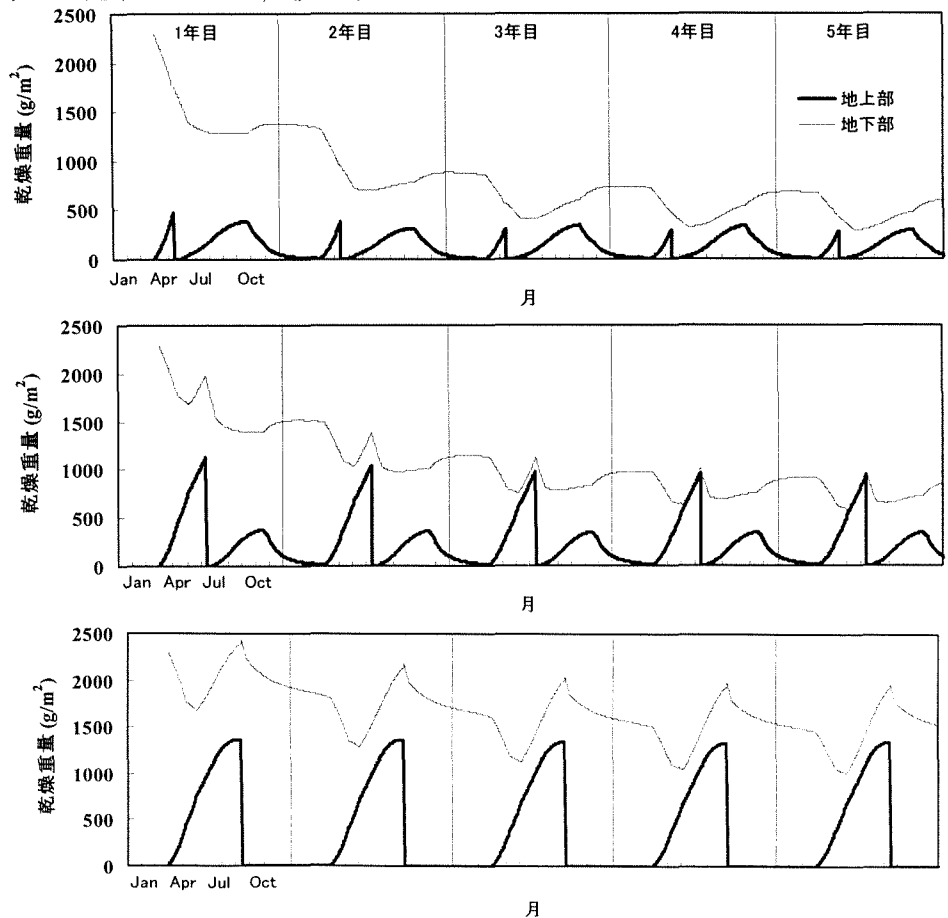


図7 さいたま市における毎年5月中旬、7月中旬、9月中旬に刈り取りを行った場合の地上部、地下部バイオマスの経年変化

参 考 文 献

- 桜井義雄, 松本佳子, 宮入美香 (1985) 霞ヶ浦および千曲川における抽水植物の生長速度と生産力, 日本陸水学会甲信越支部会報, 第10号, pp.20-21.
- Asaeda, T. & L.H.Nam (2002) Effects of rhizome age on the decomposition rate of *Phragmites australis*, *Hydrobiologia*, Vol.485, pp.205-208.
- Asaeda, T., L.H.Nam, P.Hietz, N.Tanaka, & S.Karunaratne (2002) Seasonal fluctuation in live and dead biomass of *Phragmites australis* as described by a growth and decomposition model: implications of duration of aerobic conditions for litter mineralization and sedimentation, *Aquatic Botany*, Vol.73, pp.223-239.
- Asaeda, T., & S. Karunaratne (2000) Dynamic modeling of the growth of *Phragmites australis*: model description *Aquatic Botany*, Vol.67, pp.301-318, 2000.
- Asaeda, T., & T. V. Bon (1997) Modelling the effects of macrophytes on algal blooming in eutrophic shallow lakes, *Ecological Modelling*, Vol.104, pp.261-287.
- Asaeda, T., V. K. Trung, J.Manatunge (2000) Modelling the effects of macrophyte growth and decomposition process on the nutrient budget in shallow lakes, *Aquatic Botany*, 68, 217-237.
- Asaeda, T., V. K.Trung, J.Manatunge, & T.V. Bon (2001) Modelling macrophyte- nutrient- pytoplankton interactions in shallow lakes and the evaluation of environmental impacts, *Ecological Engineering*, Vol.6, pp.341-357.
- Cizkova, H. & V. Bauer (1998) Rhizome respiration of *Phragmites australis*: effect of rhizome age, temperature and nutrient status of the habitat. *Aquatic Botany*, Vol.61, pp.239-253.
- Gessner, M.O. (2000) Breakdown and nutrient dynamics of submerged *Phragmites* shoots in the littoral zone of a temperate hardwater lake, *Aquatic Botany*, Vol.22, pp.9-20.
- Gloser, J. (1977) Characteristics of CO₂ exchange in *Phragmites australis* Trin. Derived from measurement in situ. *Photosynthetica*, Vol.11, pp.139-147.
- Hietz, P. (1992) Decomposition and nutrient dynamics of reed (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) litter in Lake Neusiedl, Austria, *Aquatic Botany*, Vol.43, pp.211-230.
- Ho, Y.B. (1979) Shoot development and production of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel in Scottish lochs, *Hydrobiologia*, 85, 227-237.
- Hocking, P.J. (1989)a Seasonal dynamics of production, and nutrient accumulation and cycling by *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steudel in a nutrient-enriched swamp in inland Australia. I. Whole plants, *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, Vol.40, pp.421-444.
- Hocking, P.J. (1989)b Seasonal dynamics of production, and nutrient accumulation and cycling by *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steudel in a nutrient-enriched swamp in inland Australia. II. Individual shoots, *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, Vol.40, pp.445-464.
- Hootsman, M.J.M. (1994) A growth analysis model for *Potamogeton pectinatus* L.: In Vierssen W.V. Hootsman, M.J.M., & Vermaat J. (eds.) *Lake Veluwe, A macrophyte-dominated system under eutrophication stress*, Kluwer Academic Pu., Dordrecht, pp.250-286.
- Karunaratne, S., & T.Asaeda (2000) Verification of a mathematical growth model of *Phragmites australis* using field data from two Scottish Lochs, *Folia Geobotanica*, Vol.35, pp.419-432.
- Karunaratne, S., & T. Asaeda (2002) Mathematical modeling as a tool in aquatic ecosystem management, *Journal of Environmental Engineering, ASCE*, Vol.128, pp.352-359.
- Karunaratne, S., T.Asaeda, & K.Yutani (2003) Growth performance of *Phragmites australis* in Japan: Influence of geographic performance, *Environmental and Experimental Botany*, Vol.50, pp.51-66.
- Karunaratne, S., T.Asaeda, & Y. Yutani (2004) Shoot regrowth and age-specific rhizome storage dynamics of *Phragmites australis* subject to summer harvesting, *Ecological Engineering*, 22, 99-111.
- Kvet, J. (1971) Growth analysis approach to the production ecology of reedswamp plant communities, *Hydrobiologia*, Vol.12, pp.15-40.
- Kvet, J., Svoboda, J. & Fiala, K. (1969) Canopy development in stands of *Typha latifolia* L. and *Phragmites communis* Trin. In South Moravia, *Hydrobiologia*, Vol.10, pp.63-75.
- Ondok, J.P. (1973) Estimation of seasonal growth of underground biomass. In : Dykyjova, D. & Kvet, J. (Eds.) *Pond Littoral Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin, p.194.
- Pereira, A., B. Tassin, S.E. Jorgensen (1994) A model for decomposition of the drown vegetation in an Amazonian Reservoir, *Ecological Modelling*, Vol.75/76, pp.447-458.
- Polunin, N.V.C. (1984) The decomposition of emerged macrophytes in freshwater, *Adv. Ecol. Res.*,

Vol.14, pp.115-166.

- Sieghardt, H. (1990) Dry matter production of common reed (*Phragmites australis*) in different zones of the reed belt in lake Neusiedlersee (Austria), Sitzgs.ber. ÖAW Math.naturw. Kl.I, Vol.198, pp.73-80.
- Scierup, H.-H.(1978) Biomass and primary production in a *Phragmites communis* Trin. swamp in North Jutland, Denmark, Verh. Internat. Verein. Limnol., 20, 94-99.
- Tanaka, N., T.Asaeda, A.Hasegawa, & K.Tanimoto (2004) Modelling of the long-term competition between *Typha angustifolia* and *Typha latifolia* in shallow water- effects of eutrophication, latitude and initial advantage of belowground organs, Aquatic Botany, 295-301.
- Thérien, N., & G. Spiller (1981) A mathematical model of the decomposition of flooded vegetation in reservoirs. In: N. Thérien (Editor), Simulating the Environmental Impact of a Large Hydroelectric Project, Simulation Proceeding Series, Vol.9, pp.87-98.