

生活史を考慮したアシ *Phragmites australis* の生長の予測解析

DYNAMIC GROWTH MODELLING OF *Phragmites* CONSIDERING ITS LIFE HISTORY

浅枝 隆¹・シロミ カルラナツヌ²・藤野 毅³

Takashi ASAEDA, Shiromi KARUNARATUE, and Takeshi FUJINO

¹正会員 工博 埼玉大学助教授 大学院理工学研究科 (〒338-8570 浦和市下大久保255)

²学生会員 工修 埼玉大学大学院生 大学院理工学研究科 (〒338-8570 浦和市下大久保255)

³正会員 学博 埼玉大学助手 大学院理工学研究科 (〒338-8570 浦和市下大久保255)

The dynamic growth model was developed with the objective to simulate the seasonal variation of above and below ground biomass of a monospecific stand of *Phragmites*. Five state variables are selected depending on their importance to illustrate the plant growth. Life history of the plant was formulated except for the starting of growth and all parameters utilized were fixed for applications. The model was applied to experiments in Moravia, New South Wales, and Kasumigaura, where climatic conditions are completely different. Given the initial rhizome biomass, total global radiation, and daily mean temperature for the intended simulation period, the model allows a reliable evaluation of growth potential under various climatic conditions.

The model can be used as a functional tool in predicting the biomass of *Phragmites* and further applications.

Key Words : Biomass, Emergent macrophytes, Numerical simulation, *Phragmites*, Seasonal variation

1. はじめに

アシ *Phragmites* は、湿地、湖沼、河岸に群落をつくって生育し、汚染物質の吸収、発達する地下茎による河岸の保護など様々な用途に利用されている。ところが、その利用にあたってはその効果の評価は経験に頼らなければならず、導入にあたって多くの問題を抱えている。

従来より、植物の生活史の定量的な解析としてはバイオマスをそれを支配する量による多変量解析によって統計的に表現する方法と、植物体の中で性質の異なる機能を有したいくつかの部分に分け、それぞれについての生産量、消費量、相互の部分の交換を評価してバイオマスの変化を決定論的に予測する方法の大きく二つの方法が存在している。従来は、データの不足等のために統計的予測が主流であったがそれには因果関係が十分に把握できないなどの問題が常につきまってきた。ところが、近年、観測データの充実とともに、理想的な条件においては、生活史を取り込んだ決定論的な予測も次第に可能な状況になってきた^{1,2)}。ここでは、より応用範囲の広く

内部機構の理解にも役立つ後者の方法の構築を考える。

さて、決定論的な予測を行おうとする場合、最も問題となることは、様々な係数の値と生活史のサイクルの決定である。こうした値の決定は、通常、適用する場所に依じてキャリブレーションによって行われている。しかし、各現場への適用を考えた場合、こうしたキャリブレーションを行える程のデータが揃っている場合は希で、また外国に適用する場合にはキャリブレーションはほとんどの場合不可能であるといっている。こうしたことを鑑みここではできるだけキャリブレーションフリーなアシの生活史や栄養塩吸収量を定量的に評価解析するモデルの作成を行った。

2. アシの年間の概略生活史と予測モデル

アシはイネ科の多年生植物であり、その生活史の概略は次のようなものである。温帯では冬には通常地上部は枯れ地下茎によって越冬し、春になると発芽し葉茎に生長する。成長初期には地下茎に蓄えられた物質を利用す

るが、成長とともに光合成が主たる生産手段となり、それとともに成長速度も速まる。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葉茎の成長は停止する。また、穂が形成す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、既存の地下茎に貯蔵され、また新しい地下茎の形成に利用される³⁾。

本研究では、アシのバイオマスをそれぞれの機能と性質に応じて、地下茎、新しくその年に形成した地下茎、根、葉茎、穂に分けてそれぞれの部分のバイオマスの変化を解析する。植物の生活史は多くの場合積算温度で整理されることが多い。しかし気候特性の異なる各国のアシの生活サイクルを積算温度で整理してみても必ずしも一致した傾向は見られなかった。この理由としては、長年その気候の元で進化していくうち、生理特性自体が変化していったことが考えられる。しかし、工学的応用を考えた場合には、これをできるだけ画一した整理が望ましい。そこで、アシの年間の生長過程をユリウス日によって表すことを検討する。まず、生長開始日を t_b とし、これについては観測データを用いることにした^{3),4),5),6)}。次に、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いる。観測データを整理した結果、 $t_e = 0.0285(t_f - t_b)^{1.61}$ とした。ここで、 t_f は穂が形成される時期であり、夏至から2~6週間後と報告されている。モデルでは、 t_f を夏至の4週間後とした。この後は、葉茎の発達は光合成による。次に、老化の開始日を t_s と定義する。観測データより、老化の開始も穂の形成と関連し、 $t_s = t_f + 0.000765(t_f - t_b)^{2.22}$ とした。最後に、穂の形成の4週間前より、光合成生産物は地下茎に運ばれ、老化の開始後も、葉茎から地下茎に物質輸送が生ずるとする。なお、この物質輸送の開始日を t_p と定義する。

以下に、それぞれの部分のバイオマスの変化について示す。なお、利用を考えてここでは単位面積当たりのバイオマス量で表現するものとし、株ごとの差は考えず平均的な株に対する取り扱いとする。

(1) 地下茎

地下茎のバイオマスは次のように表されることになる。

$$\begin{aligned} \frac{\partial B_{rhi}}{\partial t} = & -R_{rhi} - D_{rhi} + C \cdot D_{rhi} - R_{hif} \cdot f_{rhi} \\ & + \varepsilon_{sht} \cdot B_{sht} \cdot y \cdot f_{sht} \\ & + \varepsilon_{ph} \cdot P_{hsht} \cdot y \cdot f_{ph} \end{aligned} \quad (1)$$

ここで、 B_{rhi} は地下茎のバイオマス、 R_{rhi} は地下茎の呼吸量、 D_{rhi} は地下茎の枯死量、 C は枯死に伴って周囲に再配分される物質の割合、 R_{hif} は初期の葉茎や根の生長に対して地下茎から輸送される物質、 ε_{sht} は葉茎から

地下茎に輸送される割合、 y はそのうち元々の地下茎に輸送される割合、 ε_{ph} は光合成によって形成される物質が輸送される割合である。地下茎の呼吸量および枯死量は、通常のアレニウスの式を用いて地下茎のバイオマスに比例すると考え、

$$R_{rhi} = \beta_{mrhi} \theta^{(T-a)} B_{rhi}, \quad (2a)$$

$$D_{rhi} = \gamma_{mrhi} \theta^{(T-a)} B_{rhi} \quad (2b)$$

とおいた。ここで、 β_{mrhi} および γ_{mrhi} は、それぞれ呼吸量および枯死量の最大値、 T は気温の日平均値、 θ および a は定数を示す。また、 $t_b < t < t_e$ のとき $f_{rhi}=1$ 、それ以外は 0。 $t_p < t < t_s$ のとき $f_{ph}=1$ 、それ以外は 0。 $t_s < t$ のとき $f_{sht}=1$ 、それ以外は 0 である。

(2) 根

根の構造は大きく栄養塩や水分の吸収に寄与する根毛と植物体を支える部分とに分けられる。しかし、ここでは全体をまとめて扱うことにする。根の生長は葉茎の生長開始の21日後(このユリウス日を t_r とする) とする。すなわち、

$$\begin{aligned} \frac{\partial B_{rt}}{\partial t} = & G_{rt} \cdot f_{rt} - R_{rt} - D_{rt} + C \cdot D_{rt} \\ & - nR_{hit} + x \cdot R_{hit} \end{aligned} \quad (3)$$

で表す。ここで、 G_{rt} は根の成長率、 nR_{hit} は新しい地下茎に利用される物質、 x は葉茎から根に輸送される物質の割合を示す。また、 $t_r < t < t_p$ のとき $f_{rt}=1$ 、それ以外は 0 である。呼吸および枯死については、

$$R_{rt} = \beta_{mrt} \theta^{(T-a)} B_{rt}, \quad (4a)$$

$$D_{rt} = \gamma_{mrt} \theta^{(T-a)} B_{rt} \quad (4b)$$

で表す。また、新しく地下茎を形成する場合に利用される物質の一部は根から供給され、これは、

$$nR_{hit} = \gamma_n B_{rt} \quad (4c)$$

で表される。

(3) 新しい地下茎

光合成生産物の地下への貯蔵の開始とともにその年も新しく地下茎が形成される。その物質の変化は地下茎と同様に、

$$\begin{aligned} \frac{\partial B_n}{\partial t} = & -R_n - D_n + C \cdot D_n + \gamma_n \cdot B_{rt} \\ & + \varepsilon_{sht} \cdot B_{sht} \cdot (1-y) \cdot f_{sht} \\ & + \varepsilon_{ph} \cdot P_{hsht} \cdot (1-y) \cdot f_{ph} \end{aligned} \quad (5)$$

で表される。呼吸量および枯死量は、

$$R_n = \beta_{mn} \theta^{(T-a)} B_n, \quad (6a)$$

$$D_n = \gamma_{mn} \theta^{(T-a)} B_n \quad (6b)$$

で与える。

(4) 葉茎のバイオマス

葉茎の生長は、光合成、呼吸、枯死、枯れた部分から周囲への物質の再配分、生長初期の地下茎からの輸送、老齡期の葉茎から地下茎への輸送、光合成生成物の地下茎への配分、新しい地下茎および芽、あるいは穂の形成、根の形成時における利用の結果として生ずる。

$$\begin{aligned} \frac{\partial b_{sht}(i)}{\partial t} = & -Ph_{sht}(i) - R_{sht}(i) - D_{sht}(i) + C \cdot D_{sht}(i) \\ & + (1-x) \cdot Rhif \cdot (b_{sht}(i) / B_{sht}) \\ & + \varepsilon_{sht} \cdot b_{sht}(i) \cdot f_{sht} - \varepsilon_{ph} \cdot Ph_{sht}(i) \cdot f_{ph} \\ & - (\varepsilon_p \cdot b_{sht}(i) - k \cdot b_{sht}(i)) \cdot ff \\ & - Grt \cdot f_{rt} \end{aligned} \quad (7)$$

ここで、 t_i のとき $ff=1$ 、それ以外は0である。 b_{sht} は層別のバイオマスを表わし、 i は層を示す。

初期の芽の密度は地下茎のバイオマスに関係することが報告されており、ここでは、芽の密度を0.183(地下茎のバイオマス)^{0.753}とおいた。

生長速度が鈍化した時点で葉茎の頂部で穂の形成が始まる。この穂の形成にはその時点での光合成生産物の一部と、それまで葉茎に蓄積された物質が用いられる。その割合をそれぞれ k と ε_p とおく。

光合成量は、光合成に有効な日射量と栄養塩量に伴って増加し、老化とともに減少する。すなわち、

$$\begin{aligned} Ph_{sht}(i) = & Ph_m \theta^{T-a} \cdot \frac{I_{PAR}(i)}{K_{ph} + I_{PAR}(i)} \\ & \times \frac{N}{K_N + N} \cdot \frac{P}{K_P + N} \\ & \times \frac{K_{age}}{K_{age} + Age_{sht}} \cdot b_{sht}(i) \end{aligned} \quad (8)$$

ここで、 Ph_m は最大光合成率、 $I_{PAR}(i)$ はその高さにおける有効日射量、 Age_{sht} は光合成開始日からの日齢、 N と P は、それぞれ地中の窒素およびリン酸濃度である。ここでは、全バイオマスに係数を掛けて代用している²⁾。 K_j はそれぞれの半飽和係数である。呼吸量および枯死量はそれぞれ、

$$R_{sht}(i) = \beta_{msh} \theta^{(T-a)} B_{sht}, \quad (9a)$$

$$D_{sht}(i) = \gamma_{msh} \theta^{(T-a)} B_{sht} \quad (9b)$$

で与える。

葉茎の伸び速度は、生長開始より穂形成までの期間は上昇し続ける。しかし、穂の形成開始後は低下し、その後の伸びは僅かである。伸び率は層(i)ごとに考え、そ

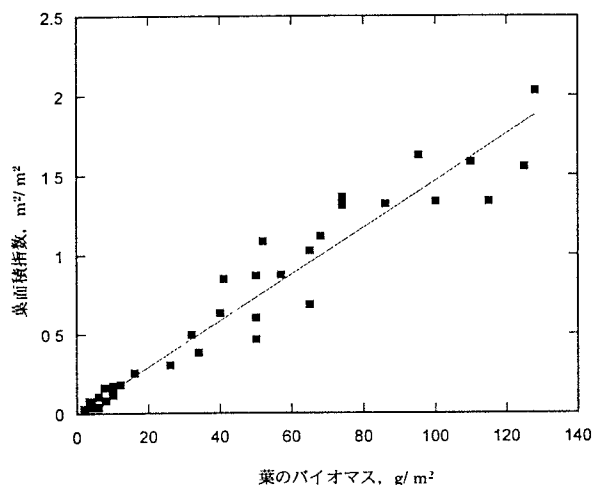


図-1 Phragmitesの葉茎のバイオマスとLAIの関係

こでのバイオマスの増加量と関係させ、

$$\frac{dBdT(i) \times q}{dBdT(i) - dBdT(i) \times q} \times \text{層厚さ} \quad (10)$$

で求める。ここで、 $dBdT(i)$ は*i*層におけるバイオマスの増加率であり、定数 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。

(5) 穂のバイオマス

解析ではどの株も一様に穂をつけるものとする。穂の形成には葉茎に蓄積されている物質および光合成生産物が用いられる。すなわち、

である。光合成に利用される日射量 I_{TPAR} は、全日射量

$$\frac{\partial B_p}{\partial t} = (\varepsilon_p \cdot b_{sht}(i) + k \cdot Ph_{sht}(i)) \cdot ff \quad (11)$$

の40%-45%にあたる。また、ある高さでの有効日射量は、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 $F(I_{PAR}(i) = I_{TPAR} e^{-kF})$ として表される。ここで、Kvet et al.(1969)は南MoraviaのNesyt Pondにおいて、アシの葉茎のバイオマスとLAIとの関係について図-1のように示した。これより、図中の直線は $LAI = 0.013552 \times [\text{葉のバイオマス}(i)]^{1.079}$ であり、ここではこの関係を用いる。

(6) 解析法

解析では初期条件として地下茎のバイオマスを与え、積算温度が満たされた段階で発芽、葉茎の生長、穂の形成、地下への物質輸送などの物質収支をそれぞれ求めた²⁾。空間的には水平な層を考え、それぞれの層におけるアシのそれぞれの部分のバイオマスの変化を求めた。また、葉茎のバイオマスについては伸びた量分上向きにシフトさせていった。なお、それぞれの係数値やユリウス

日については、Czechでの実験結果に対してキャリブレーションにより決定し、その後は、生長開始ユリウス日と穂の形成開始ユリウス日以外はすべて固定した。

各パラメータについての感度解析の結果によると、最大生長率の寄与が最も大きく、40%の変化に対し、バイオマスにおいて最大130%の変化が見られた。しかし、他のパラメータについてはほとんど変化は見られず、最大成長率の決定は細心の注意を払って行った。なお、それぞれのパラメータの値については紙面の関係で省く。文献 1)を参照されたい。

3. 野外観測への適用

アシの生長についてはいくつかの観測結果が報告されているが、ここでは、比較的良好とまとまった結果に対してモデルの適用を試みた。ここでは、Kvet(1971)によって1966-1971年に行われたCzechの南MoraviaのNesyt fishpondにおける観測結果に対し適用した例を示す。気象データについては、対象年のものを、日射については対象年のものが利用できないため、1984-1991年の日平均気温の年間変化を用いた。穂の形成する割合は、葉茎が十分発達していること、陰が少ないこと、晴天日が多いこと、土壌が肥えていることなどに応じて上昇し、しかも、大型の株には大きな穂が小型のものには小さな穂が形成する。基本的にはどの株も穂をつける可能性を秘めており、解析では一様に穂をつけるものとする。穂の形成には葉茎に蓄積されている物質および光合成生産物が用いられる。すなわち、図-2は、Nesyt fishpondにおける、アシの葉茎（葉および茎）、穂およびLAIについての計算結果と観測値を比較したものである。計算結果は観測値をほぼ再現しており、特に、生長初期には成長速度が遅いが、その後加速し、穂の形成と共に葉茎の生長が停止し、バイオマスが減少していく傾向がよく表現されている。次に、図-3は地下のバイオマスについて地下茎、根、新しく形成した地下茎の計算結果を示す。葉茎の生長初期には、地下茎から葉茎が生長するための物質の輸送が行われるために地下茎のバイオマスが減少するが、その後、老化に伴って葉茎での生成物質が蓄積されるために地下茎のバイオマスが増加する。図-4は、アシの高さの年間変化についての計算結果であるが、穂の形成と共に伸びが止まり観測される傾向を再現している。図-5(a)-(e)は、それぞれの層におけるバイオマスの鉛直分布を示す。図-1からわかる通り、これはLAIの鉛直分布に関連した量である。6月15日から8月24日において、中下層部で誤差が大きくなっているが、観測値を実用上十分な程度には再現している。ここで、10月の終わりにも多少のバイオマスが残っているが、地上のバイオマスの寒冷期に枯れる原因が明確ではないために、十分な表現が成し得ないためである。

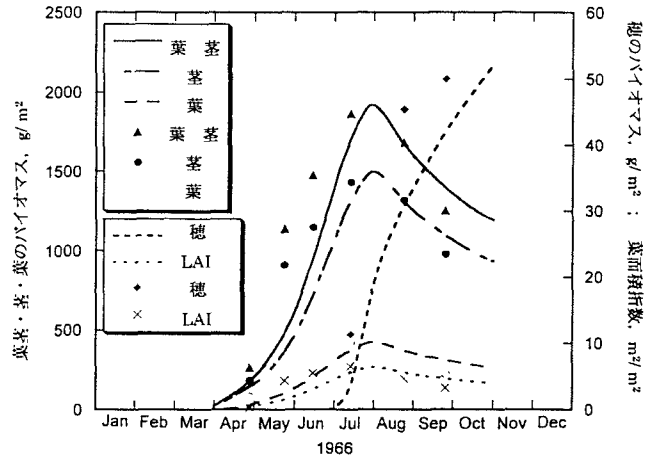


図-2 *Phragmites*(地上部)のバイオマスの年変化 (ドット：観測値；線：計算値)

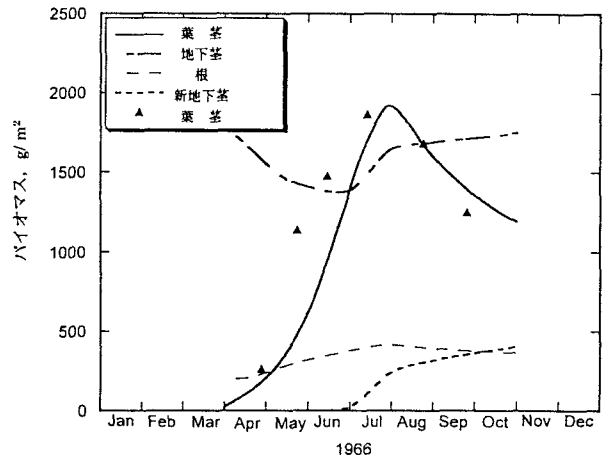


図-3 *Phragmites*(地下部)のバイオマスの年変化 (ドット：観測値；線：計算値)

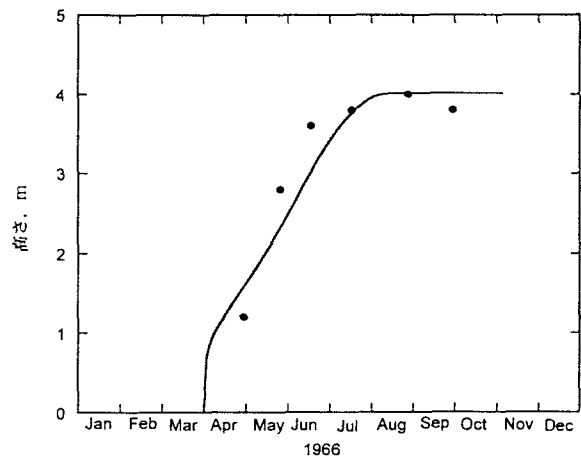


図-4 *Phragmites*の高さの年変化 (ドット：観測値；線：計算値)

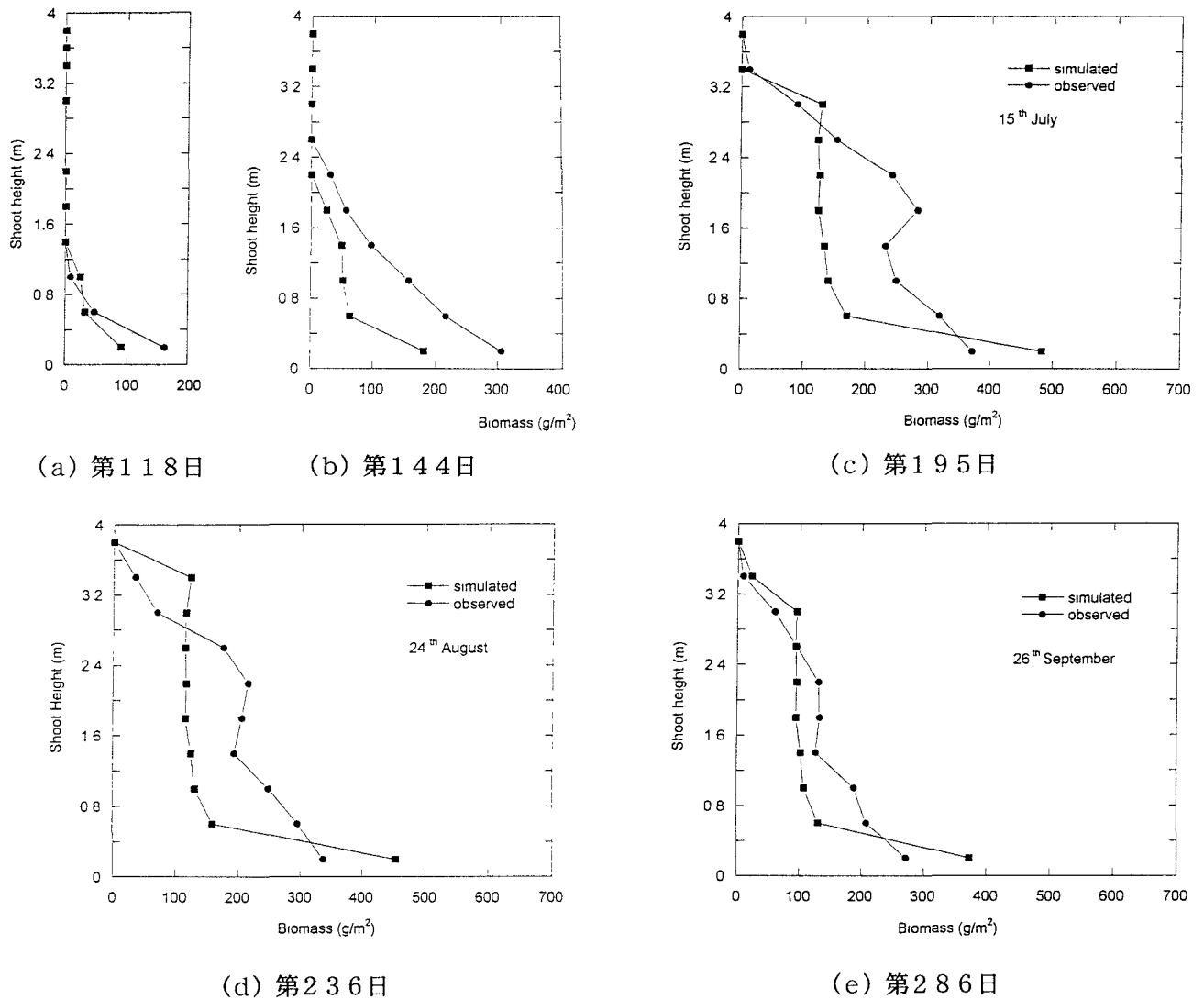


図-5 葉茎のバイオマスの鉛直分布 (●: 観測値; ■: 計算値)

図-6(a), (b)は、それぞれオーストラリアのNew South Wales州 Mirool Creekでの観測⁶⁾についての計算結果と観測値との比較である。また、図-7(a)-(c)は、霞ヶ浦で観測された結果⁷⁾の再現をそれぞれ示す。これらについても、十分実用可能な結果が得られているといえる。これらの地域は、Moraviaに比べて一般に暖かく、年平均気温で見ると、New South Walesで5.7度、霞ヶ浦(アメダス土浦)で3.3度それぞれより高く、積算気温で見積るとNew South Walesで求めた値はMoraviaでは発芽しないという条件になってしまう。しかし、生活史のサイクルの中に経験的な知見を盛り込むことによって、こうした矛盾の解消が可能となり、モデルによる生長予測の実用化への道が開けることが示されたといえよう。

4. まとめ

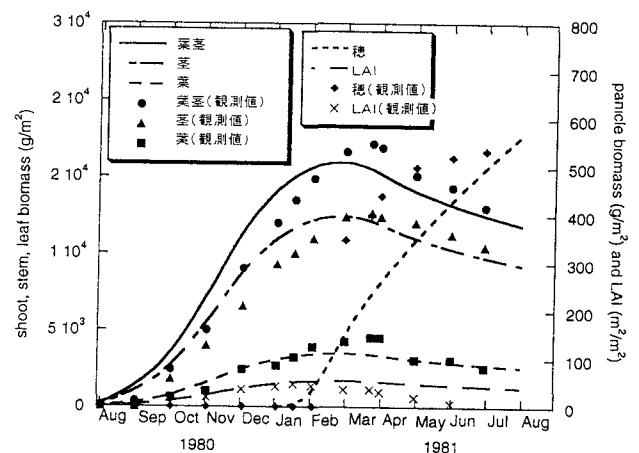


図-6(a) *Phragmites*(地上部)の各要素別バイオマスの年変化 (New South Wales, Australia)

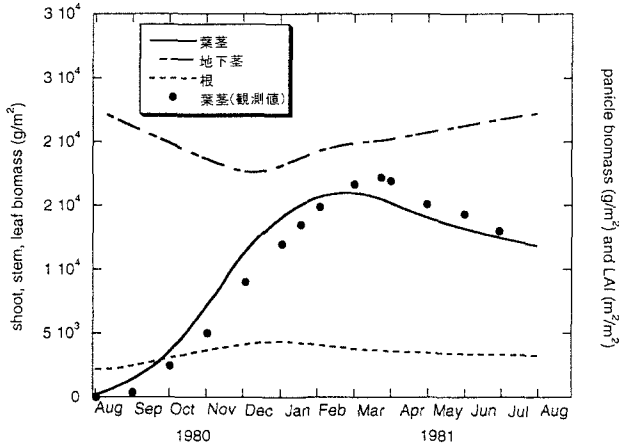


図-6(b) *Phragmites*(地下部)の各要素別バイオマスの年変化 (New South Wales, Australia)

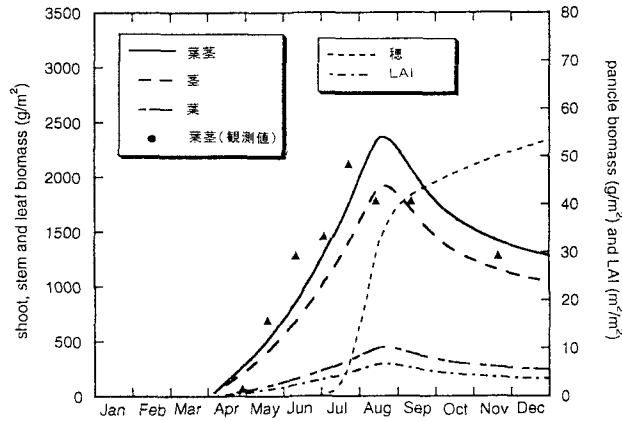


図-7(a) *Phragmites*(地上部)の各要素別バイオマスの年変化 (霞ヶ浦, 日本)

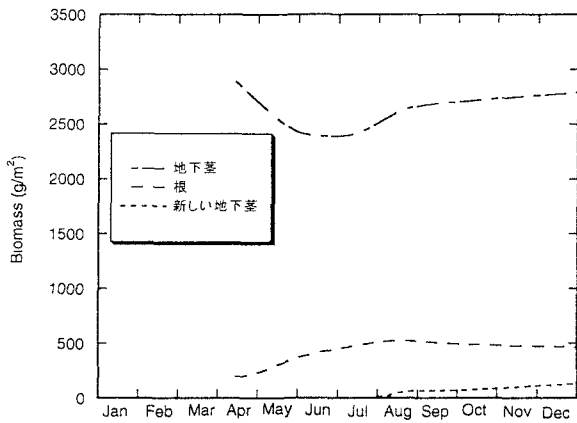


図-7(b) *Phragmites*(地下部)の各要素別バイオマスの年変化 (霞ヶ浦, 日本)

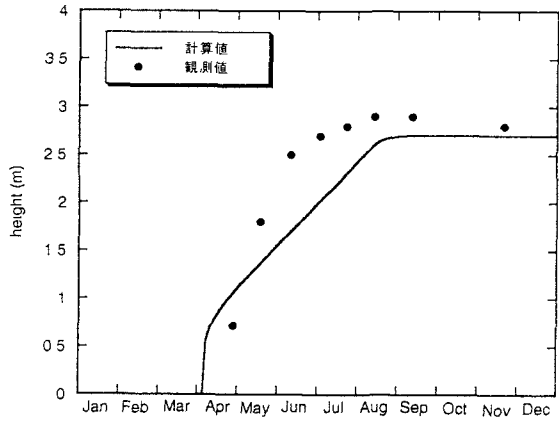


図-7(c) *Phragmites*の葉茎高さの年変化

アシ*Phragmites* は様々な形で利用されているが、これまで十分な生長予測は困難であった。本研究では、利用に際してより便利のように植物体を機能別にわけそれぞれの部分での物質生産量、消費量および相互の交換量を定量評価するモデルを作成し、そのモデルを用いて気候条件の異なる国々での観測値の再現計算を行った。結果は非常に条件の異なる気候条件下でも実用十分な程度に表現できることが確認された。

実際の利用に際しては、地下茎と周辺の土壌の強度との関係、栄養塩の吸収量との関係など応用に促した解析が必要であろう。本解析の結果はそうした解析を行う際に必要となる量的な境界条件を与えるものである。

参考文献

- 1) Asaeda, T. and Bon, T.V.: Modelling of effects of macrophytes on algal blooming in eutrophic shallow lakes, *Ecological Modelling*, 104, 261-287, 1997.
- 2) Asaeda, T. and Karunaratone, S.: Dynamic modelling of the growth of *Phragmites* and its application to field experiments, *Aquatic Botany*, (submitted).
- 3) Haslam, S.M.: The development of shoots in *Phragmites Communis* Trin., *Ann. Bot.*, 33, 695-709, 1969.
- 4) Kevt, J., Svoboda, J. & Fiala, C.: Canopy development in stands of *Typhalatifolia* L. and *Phragmites Communis* Trin. in South Moravia, *Hydrobiologia*, 10, 63-75, 1969.
- 5) Kevt, J.: Growth analysis approach to the production ecology of reedswamp communities, *Hydrobiologia*, 12, 15-40, 1971.
- 6) Hocking, P.J.: Seasonal dynamics of production, and nutrient accumulation and cycling by *Phragmites australis* (Cav) Trin. Ex Stuedel in a nutrient enriched swamp in inland Australia. *Australian J. Marine and Freshwater Research*, 40, 421-444, 1989.
- 7) 桜井義雄・松本佳子・宮入美香: 琵琶湖、霞ヶ浦および千曲川における抽水植物の成長速度と生産力, 日本陸水学会甲信越支部会報, 第10号, 20-21, 1985.

(1998. 9. 30受付)