

礫河原に生息するツルヨシの生長および栄養塩吸収に関する研究

STUDY ON GROWTH AND NUTRIENT UPTAKE
OF *Phragmites japonica* ON FLOOD PLAIN IN A GRAVEL RIVER

戸田祐嗣¹・端戸尚毅²・池田駿介³
Yuji TODA, Naoki HASHIDO and Syunsuke IKEDA

¹正会員 博（工） 東京工業大学助手 理工学研究科土木工学専攻
(〒152-8552 東京都目黒区大岡山2-12-1)

²学生会員 学士 東京工業大学大学院学生 理工学研究科土木工学専攻（同上）

³フェロー会員 工博 東京工業大学教授 理工学研究科土木工学専攻（同上）

The field observations were performed to understand the characteristics of growth and nutrient uptake of *Phragmites japonica* on flood plain in a gravel river, in which the temporal variation of plant biomass, the content of nutrients of vegetation and the concentrations of nutrients in the groundwater were measured. The result of the field observations show that the growth of the vegetation was restricted by the groundwater level in the present observation site. The hydroponics experiment of the riparian vegetation was conducted to understand the nutrition uptake due to photosynthesis. The results of the experiment show that the nitrogen uptake of the vegetation was closely associated with the amount of respiration of the roots of the vegetation.

Key Words: *Phragmites japonica*, gravel river, nutrient uptake, hydroponics experiment, respiration

1. はじめに

水辺に生育する植物はその近傍に生息する生物に生息の場を提供し、河岸等の侵食防御機能、水質の浄化機能、そして人と自然との豊かな触れ合いの場を創出するなどの水辺環境の構成要素のひとつとして重要な役割を果たしている。このことから、近年、水辺植物の生息環境や生長に関して数多くの研究が行われております、例えば、Asaeda and Karunaratne¹⁾は、植物の生活史を考慮し、光合成量や呼吸量などを定量評価することによってバイオマスの時間変化を定量的に予測する数値解析モデルを提案している。また、Kang *et al.*²⁾は、植生による窒素除去による水質改善効果を把握するため、ヨシの窒素吸収を考慮した生長モデルを提案している。これらの研究の成果から、水辺植物の成長の特性やそれに伴った炭素や栄養塩といった生態系基礎物質の動態の特徴が明らかになりつつある。

一方、近年、我が国の礫床河川において高水敷での植生繁茂域の拡大が報告されており、礫河原に生育する植物の動態に関して高い注目が集まっている。例えば、李ら³⁾、清水ら⁴⁾は礫床河川高水敷ハリエンジュの

繁茂動態について、洪水による土砂輸送を考慮しながら検討を行っている。しかしながら、これらの例を除くと既往の水辺植物の動態に関する研究は、浅い湖、池、河川の比較的下流域などように、比較的水分や栄養分が豊富な水域を対象にしたもののが主であり、礫河原に生育する植物のように、厳しい水分や栄養塩条件下での河畔植物の成長、栄養塩吸収過程については、著者の知る限り十分な実測データが無い状況にあるものと思われる。

以上の背景から、本研究では、礫床河川高水敷に生育する植物の動態を把握するための第一歩として、我が国の典型的な礫河原植物のひとつであるツルヨシに着目し、春季から夏季にかけての増殖の特性とそれに伴った栄養塩吸収特性を、現地観測および水耕栽培実験により実証的に把握することを目的とする。

2. 現地観測

（1）現地観測

現地観測は多摩川河口より59.0km地点（東京都青梅市）に位置する300m程度の礫床河道区間の左岸側高水

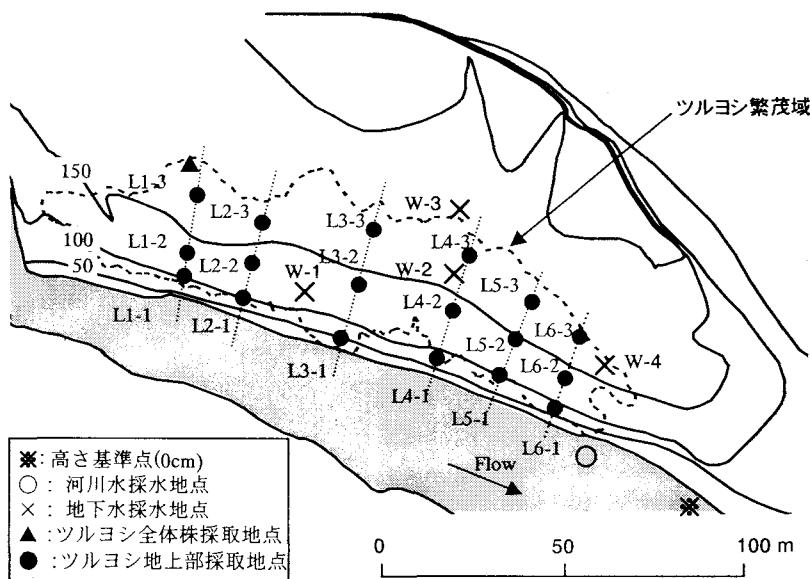


図-1 現地地図

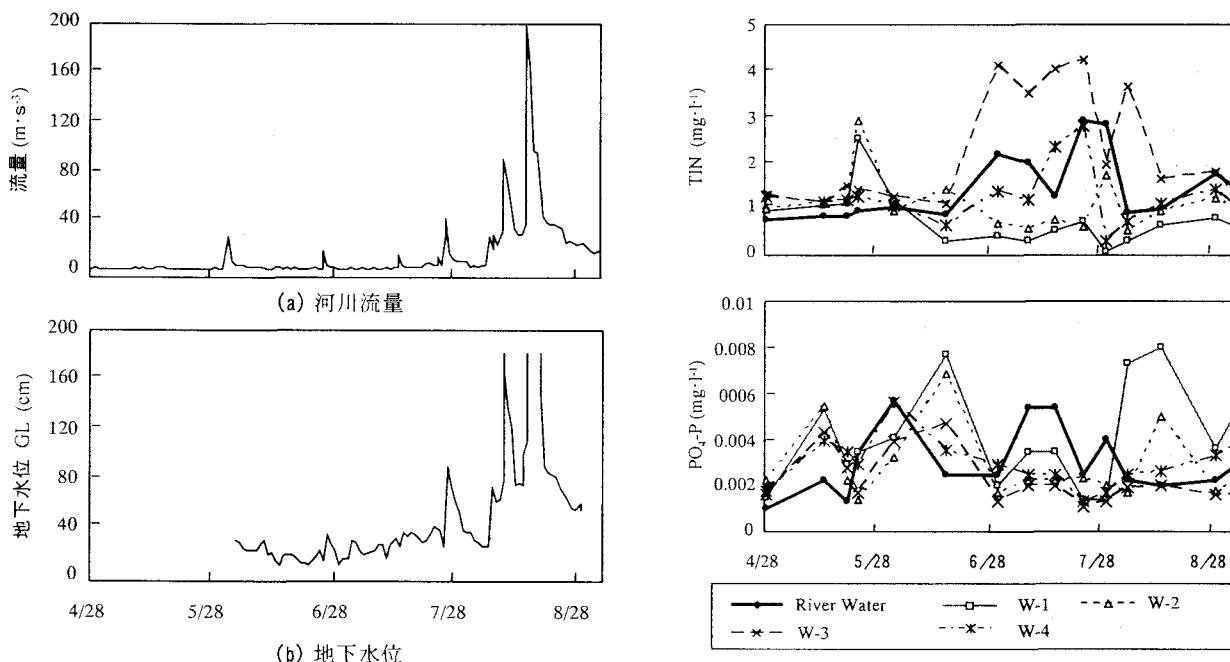


図-2 河川流量とW-3における地下水位変化

敷で実施した（図-1）。観測対象とした高水敷では2001年9月初旬の大規模な洪水によって、高水敷植物の全面的なフラッシュが生じたため、現在生育するツルヨシ群落は形成後1年～2年程度経過したものである。観測対象とした高水敷の大部分は粒径5cm～20cm程度の礫で被覆されている。高水敷の地下部分について、5箇所で2m程度掘り返して調べた結果では、鉛直方向に洪水の履歴による礫の粒径の変化が見られるが、鉛直方向2m程度の範囲では砂層やシルト層は存在していなかった。観測は2003年4月1日～9月2日の期間に実施した。以下に主要な調査項目を述べる。

a) 河川水・地下水の水質・水位

2003年4月28日から9月2日の期間に1週間間隔で、河

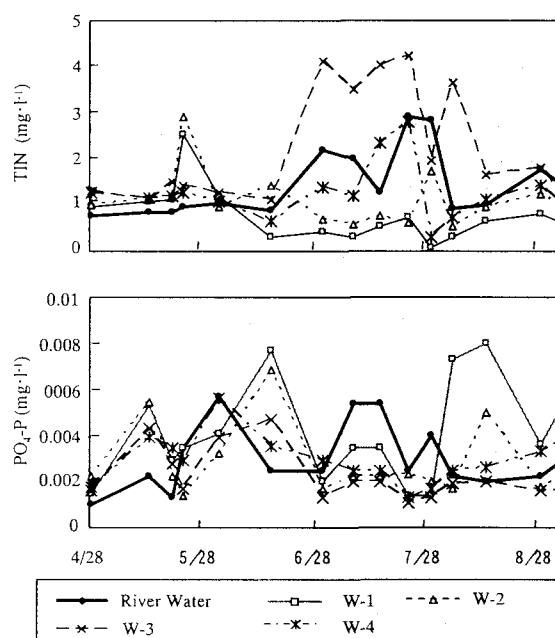


図-3 河川水・地下水の窒素・リン濃度変化

川水および地下水の採水を行った。河川水の採水は図-1上の○地点で地下水の採水は図中×地点で実施した。地下水の採水地点には、深さ2m程度の塩ビ製の観測井戸を設置し、手動式ポンプを用いて採水した。採取された水質サンプルを孔径1.2μmのフィルターで濾過し、それに含まれるアンモニア態窒素(NH₄-N)、亜硝酸態窒素(NO₂-N)、硝酸態窒素(NO₃-N)、リン酸態リン(PO₄-P)の各濃度を分光光度計(株)ブランルーベ社で定量した。地下水の採水時には各地点の地下水位をスケールにより計測した。また、6月2日から9月2日までの間は、地下水採水地点W-3にメモリー式水位計(株)大起理化を設置し、水位の連続計測を行った。

b) 地形・植生調査

2003年5月にDGPS(株)SOKIA)およびレベル(株)

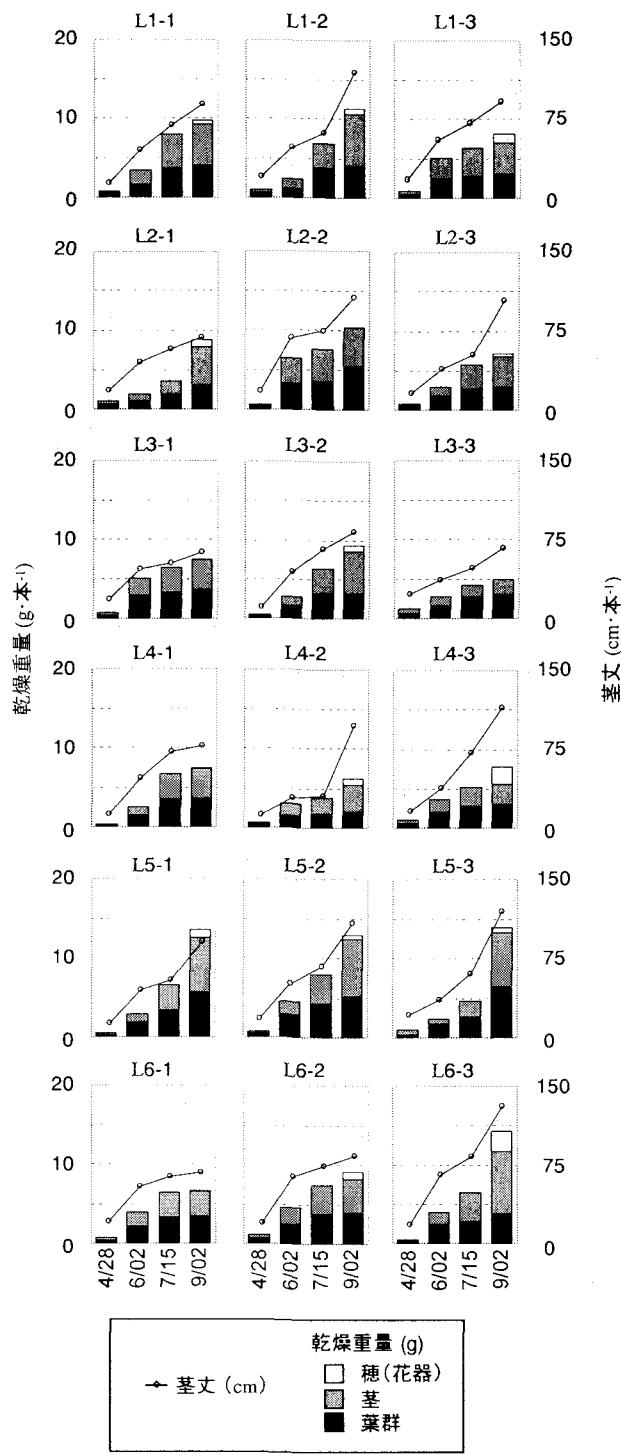


図-4 植生領域におけるツルヨシ1個体の平均生長量

SOKIA)を用いて観測対象域の地形測量を行った。図-1中には、平水位の河川水位を基準とした50cm間隔の地形コンター図を示している。なお、本観測においては図-1中の※地点での(平水時流量8m³/s時)の河川水位を高さの基準としている。

観測期間中の2003年4月28日、6月2日、7月15日、9月2日に、図-1中の●地点でその地点を代表するような平均的な大きさのツルヨシの地上部を2サンプル抽出し、地上部の高さを計測した後に採取し、120度で48時間乾

燥させた後に、葉群、茎の器官別乾燥重量を測定し平均値を求めた。6月17日と8月27日には、図-1中の▲地点でツルヨシを地下部まで含めて株ごと4~6サンプル採取し、同上の手順で地下茎、葉群、茎の器官別乾燥重量を調べた。また、ツルヨシの器官毎の物質的な組成を把握するため、器官毎に窒素、リン、炭素の含有量を分光光度計(株)プランルーベにより計測した。

(2) 観測結果および考察

a) 河川水・地下水の水位・水質

観測期間中の河川流量とW-3における地下水位の変化を図-2に示す。平水時の河川流量は春期で7~11m³/s、夏期で9~14m³/sの間で変動しており、8月8日~8月9日にかけて台風10号の影響により大雨となり最大時93m³/sに、8月15日~8月17日にかけて本州の南岸に停滞した前線による大雨により198m³/sを記録した。これらの大雨により対象とした高水敷は一部は冠水し、高水敷上の水際の一部ではツルヨシ等の植物の倒伏が確認された。地下水位の変化に関して、高水敷中央部のW-3の地下水位は流量の変化に即座に対応して変化していることがわかる。図-3に河川水・地下水の栄養塩濃度の時系列変化を示す。なお、NO₂-N、NH₄-NはNO₃-Nと比較して1~2オーダーほど低かったため、窒素については溶存態窒素三態の合計値をTINとして示している。河川水中の水質と地下水の水質の間には系統的な違いは観察されず、本観測対象とした高水敷においては、地下水中の栄養塩濃度はおおむね河川水質と同程度の範囲で不規則に変化している。

b) 植生調査

ツルヨシ群落の地上部の高さ、器官別乾燥重量の変化を図-4に示す。なお、今夏は日照時間がきわめて短く冷夏であり、茎丈は9月2日の時点で150cmを超えるものが多くなく、また8月中旬で既に穂が生成される地点がみられた。各測線において、最も低水路側の測点の茎丈の伸び率は他の測点より小さくなっていることがわかる。水際のツルヨシは、乾燥した礫河原の中では、水分供給の観点からは最も有利な位置に生息しているものと思われるが、生長した根の一部が土壤水分の非常に高い領域に進出し、根圏の酸素欠乏⁹が生じた可能性があると考えられる。根は酸素の少ない環境下では光合成で生産される酸素を内部を利用して呼吸を行うこともできる⁹が、その状態が長時間続くと代謝系に障害が生じ、根の生長が著しく阻害されることが知られている⁹。このことより、観測対象とした高水敷上では根の酸素呼吸が成長に影響を与えていたものと推察される。

地上部と地下部のバイオマスの乾燥重量比の変化を図-5に示す。各々の時期の採取したサンプルでの個体間の差異は小さかったので全てのサンプルについて平均した値を示している。6月17日と8月27日での地上部葉茎/地下茎乾燥重量比を比較すると、6月17日が2.06、

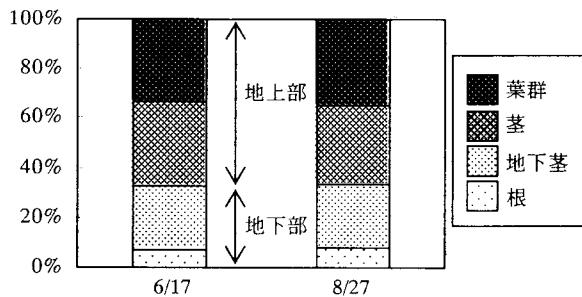


図-5 地上部・地下部の器官別乾燥重量比

表-1 各器官に含まれる炭素・窒素・リンの重量百分率

	葉群	茎	地下茎	根
全炭素	4.0×10^1	3.8×10^1	4.4×10^1	4.1×10^1
全窒素	1.16	0.40	0.31	0.82
全リン	0.18	0.17	0.04	0.11

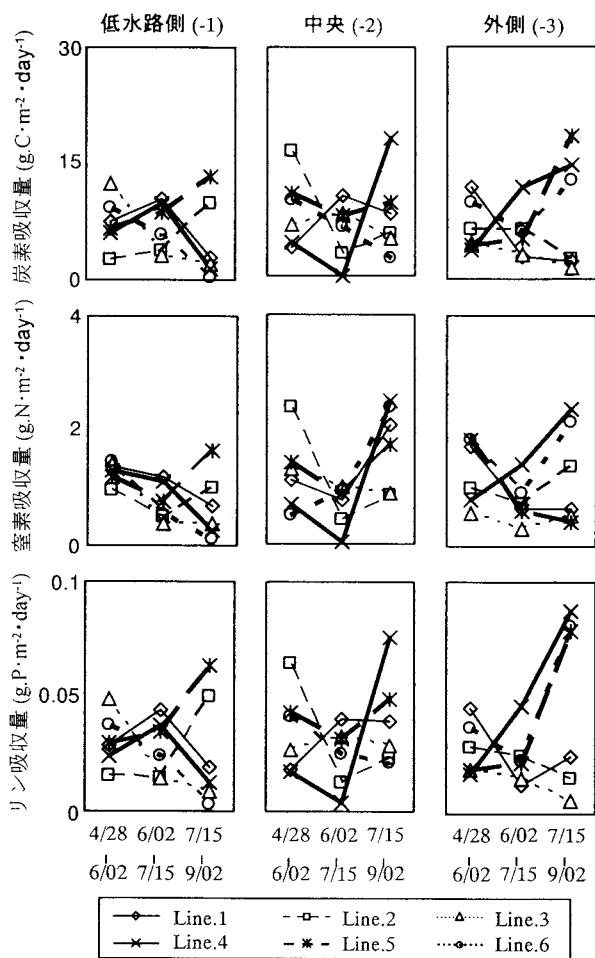


図-6 ツルヨシによる単位面積あたり炭素・栄養塩吸収量（植生密度として観測地の平均的な値225本/m²を用いて換算）

8月27日では2.03とおおむね等しく、また各器官の乾燥重量比もほとんど変化していないことがわかる。湯谷ら⁶は春季から秋季にかけてのヨシの成長に、前年度ま

で地下部で貯蔵された物質の配分が重要になることを指摘しているが、本観測対象地のツルヨシにおいては、地下部から地上部への物質の配分は行われておらず、6月～8月の間に光合成活動により生産された有機物が各部位へ一定の割合で配分されながら成長したものと判断される。

各器官別の炭素、窒素、リン含有量を表-1に示す。葉は他器官よりも窒素量が大きいことがわかる。窒素は葉緑体を構成する重要な物質である⁵ため、吸収された窒素は葉に多く振り分けられたものと思われる。光合成によって生成された炭素は地下部に輸送され、貯蔵もしくは新たな組織を構成するのに使用される。既往の研究で報告されているヨシの窒素・リン含有量はそれぞれ1.81%，0.17%程度である。本観測対象地の植生はツルヨシであるため正確な含有率はヨシと異なると思われるが、窒素とリンの含有率を比較すると極端に窒素の値が小さく、もし栄養塩が生長の制約となる場合には窒素制約である可能性が高い。

観測された地上部バイオマス変化、地上部・地下部重量比および各器官の物質組成比を用いて、対象域での4月28日～9月2日の期間におけるツルヨシ群落の生産に取り込まれた炭素、窒素、リン総量を概算した結果を図-6に示す。春期から夏期にかけて低水路側における炭素、栄養塩の吸収量が小さいことがわかる。窒素、リンの吸収速度はそれぞれ $1\sim 2\text{g.Nm}^{-2}\text{day}^{-1}$, $0.02\sim 0.05\text{g.Pm}^{-2}\text{day}^{-1}$ 程度であり、観測対象域の高水敷全体での植生繁茂面積(4719m^2)及び観測期間を用いて概算すると、春季から夏季にかけての期間でおおむね $6\sim 12 \times 10^5\text{g}$, $1.2\sim 3 \times 10^4\text{g}$ 程度の窒素およびリンがツルヨシの生育に使われたものと判断される。

3. 室内実験

ツルヨシの成長に伴う栄養塩吸収機構の詳細を把握するため、現地で採取したツルヨシを用いて以下のような水耕栽培を実施した。

(1) 実験概要

図-7に実験装置概略図を示す。縦45cm、横65cmのコンテナに 25°C の水を循環し、その中に $2.0 \times 10^{-3}\text{m}^3$ の培養液にツルヨシを植栽した容器（以下、ツルヨシ容器と略す）を設置した。このことにより実験期間中の培養液の温度が常に一定に保たれるようにした。また、実験中にツルヨシ容器内の培養液が蒸発しないように、ラップと紙粘土で容器を覆い密閉している。植物が必須とする無機栄養の中でも、窒素はクロロフィルや核酸の主要な組成成分であり、バイオマスの増加は窒素の供給量によって制限される。また、現地観測結果においても、リンよりも窒素不足傾向にあることから、

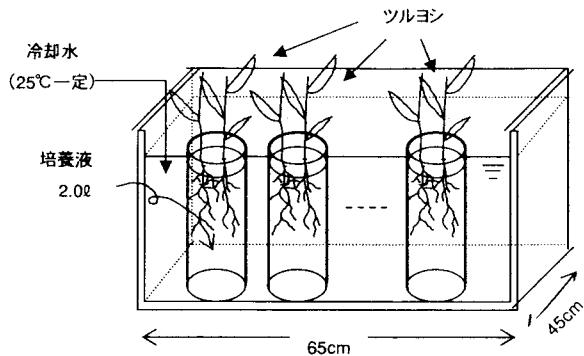


図-7 実験装置概要

表-2 実験条件（培養液濃度）

Case	$\text{NO}_3\text{-N} (\text{mg l}^{-1})$
Case 1	1.201
Case 2	2.402
Case 3	3.603
Case 4	12.01

(各ケースとも $\text{PO}_4\text{-P}$ は $0.1 \sim 0.3 \text{ mg l}^{-1}$ の範囲)

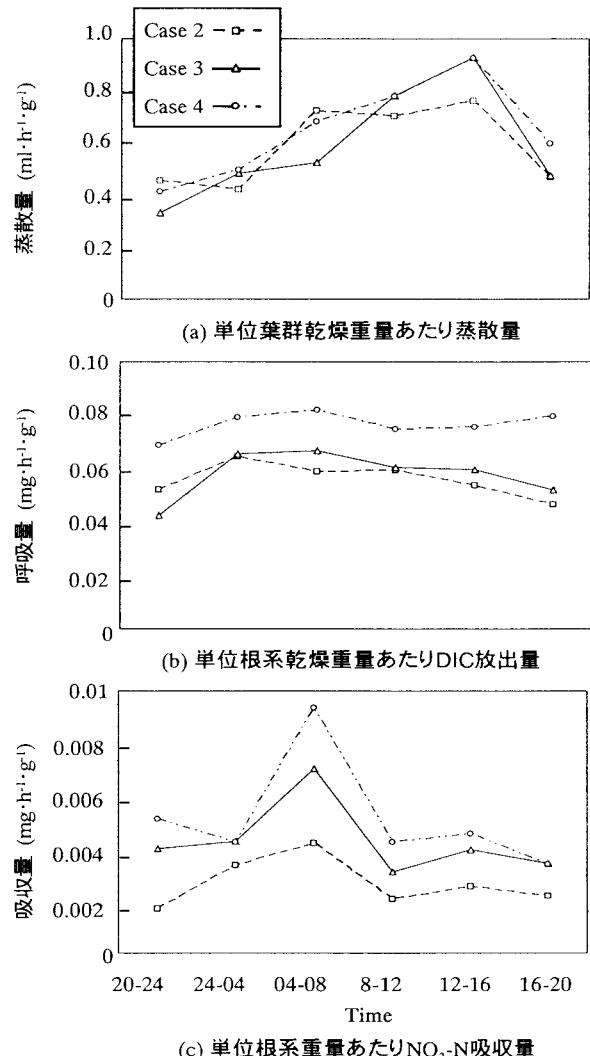


図-8 蒸散量・DIC放出量・ $\text{NO}_3\text{-N}$ 吸収量の時系列変化
実験は溶存窒素濃度が異なる4つの培養液濃度に対して実施した（表-2）。実験は2003年6月28日～29日と

8月29日～30日に実施した。まず、実験前の24時間ツルヨシを培養液に浸し各培養液環境へなじませた。その後、4時間間隔で窒素吸収量、蒸散量、根の呼吸量を計測し、測定後に培養液の交換を行った。窒素吸収量については、培養液中の溶存態窒素濃度を分光光度計（株）プランルーベで計測することにより定量した。蒸散量は培養液の交換前後での重量変化により計測した。現地観測の結果においても、水際のツルヨシでは呼吸量低下による生育の疎外が生じている可能性が示唆されており、根の呼吸量はツルヨシの成長に影響を与えるものと推察される。したがって、ツルヨシの根の呼吸量を把握するため、培養液中の溶存態無機炭素（DIC）の変化を計測し、その変化より呼吸量を概算した。また、実験期間中の気温、相対湿度の常時計測を行った。表-2に各培養液の窒素濃度条件を示す。1つの培養液濃度に対して2サンプルのツルヨシ容器を用意して実験を行った。6月28日～29日ではCase1, 2, 4の3ケースのみ行い、8月29日～30日においてはCase1が実験途中に著しく萎れたため除外した。

(2) 実験結果

図-8に蒸散量、呼吸量および窒素吸収量の時間変化を示す。蒸散量はサンプルの全葉群乾燥重量で、溶存態無機炭素放出量と硝酸態窒素吸収量は全根系(地下茎と根の合計)乾燥重量で除し、単位時間単位乾燥重量あたりの値を用いている。また、6月19日～6月20日における実験は8月29日～8月30日の実験と挙動は大きな差異は見られなかったため、ここでは8月29日～30日の結果のみを示している。なお、水耕栽培実験中における平均気温、相対湿度は6月19日～6月20日では27°C、67%，8月29日～8月30日では27°C、63%であった。

蒸散量はいずれのケースにおいても、12時～16時にピークをとり、夜にかけて小さな値を示すという、日射に対応した一般的な植物の蒸散活動を示している。蒸散量については各ケース間の差異はあまり見られず、植物の蒸散活動には培養液中の栄養塩濃度は大きな影響を与えていないことがわかる。

根の呼吸量（溶存態無機炭素放出量）は4～8時に大きな値をとり、夜にかけて小さな値を示している。各ケース間を比較すると、培養液中の窒素濃度が高くなるほど呼吸量が大きくなっていることがわかる。植物の呼吸を機能別に考えた場合、新しいバイオマスを合成するために要求される生長呼吸と、現存物を維持することに要求される維持呼吸に分類することができる⁸⁾。同気象条件では維持呼吸に大きな違いはないと考えると、各ケース間の呼吸量の差は、栄養塩吸収で使われた代謝エネルギーによる生長呼吸の差だと考えられる。

窒素吸収量についても呼吸量と同じく4～8時の間にピークを持ち、以降減少し夜間で最小値をとる傾向が見られた。また、蒸散に伴って吸収された水分中に含

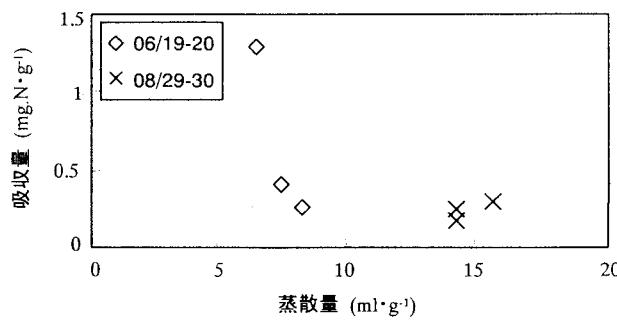


図-9 1日間当たりの窒素吸収量—蒸散量の関係

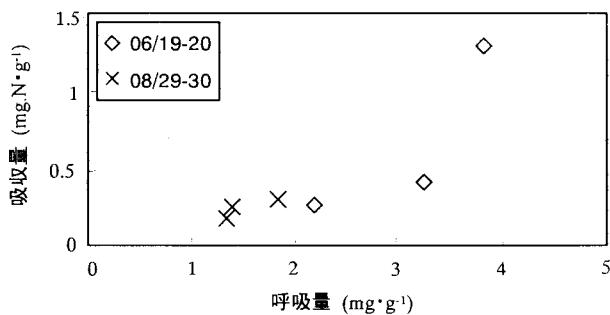


図-10 1日間当たりの窒素吸収量—呼吸量の関係

まれる窒素量は全吸収量に比べて1オーダー程小さい値であり、植物が培養液中から窒素イオンを濃縮しながら吸収していることがわかる。各ケースを比較すると、培養液の硝酸濃度が高いほど吸収量が多い。呼吸量と窒素吸収量は比較的対応した時間変化を示すが、吸収量と比較すると呼吸量の変化の度合いが小さく全時刻にわたり平均的に生じている。この原因としては、呼吸量総量にしめる維持呼吸の割合が比較的高いこと、および呼吸—栄養塩吸収作用間で植物生理に起因した遅れや平滑化が生じていることなどが推察される。

図-9に単位重量あたりの蒸散量および栄養塩吸収量の一日積分値の関係を、図-10に単位重量あたりの呼吸量と栄養塩吸収量の一日積分値の関係を示す。栄養塩吸収と蒸散作用の間には明確な関係は見られず、蒸散作用が直接、栄養塩吸収量を規定していないことがわかる。一方、栄養塩吸収量は呼吸量に対応して増加しており、ツルヨシの栄養塩吸収は根の呼吸に関係していることがわかる。6月と8月を比較すると、6月に行った実験のほうが単位重量の根系あたりの栄養塩吸収量が大きく、成長が大きな6月付近のツルヨシ群落の方が栄養塩の吸収効率が高いものと判断される。

以上の実験結果と先に述べた観測結果を総合すると、観測対象地で見られた水際部のツルヨシの低成長は、比較的に水分が高い水際部において根の呼吸量が小さくなり、その結果、成長が小さくなつたものと判断される。

4. 結論

本研究では、礫床河川高水敷に生育するツルヨシを対象として、春季から夏季にかけての成長および栄養塩吸収の特性について、現地観測、水耕栽培実験により検討を行った。本研究で得られた主たる結論は以下のとおりである。

- 1) 観測対象地のツルヨシの成長は地下水位の影響を受け、水際部では成長が小さい。これは根の呼吸量の低下に伴う栄養塩吸収量の低下によるものと判断される。
- 2) 本観測対象地では、2003年の春季から夏季にかけてツルヨシの成長によって $6\sim12\times10^5\text{g}$ の窒素、 $1.2\sim3\times10^4\text{g}$ のリンが利用されている。
- 3) 水耕栽培実験の結果、ツルヨシの窒素吸収量は根の呼吸量と関係しており、呼吸量が大きいほど栄養塩吸収量が大きい。

なお、本研究では高水敷土壌表面が比較的粗い礫で被覆されている典型的な礫河原地点のみを抽出して調査を実施したため、土壌粒度分布、栄養塩含有量などの違いがツルヨシの成長に与える影響については十分な検討が行われていない。これについては今後の課題である。

参考文献

- 1) Asaeda, T. and Karunaratne, S.: Dynamic modeling of the growth of *Phragmites australis*: model description, *Aquat. Bot.*, 67, 301-318, 2000.
- 2) Kang, S., Kang, H., Ko, D. and Lee, D.: Nitrogen removal from a riverine wetland: a field survey and simulation study of *Phragmites japonica*, *Ecol.Engineering*, 18, 467-475, 2002.
- 3) 李参照、藤田光一、山本晃一：礫床河川における安定植生域拡大のシナリオ—多摩川上流部を対象にした事例分析より、水工学論文集、第43巻、pp. 977-982, 1999.
- 4) 清水義彦、木葉竹重機、新橋隆行、岡田理志：礫床河川の河道内樹林化に関する一考察、水工学論文集、第43巻、pp. 971-976, 1999.
- 5) Larcher, W. (佐伯敏郎監訳)：植物生態学、シュプリンガー・フェラーラ東京株式会社、1999.
- 6) 湯谷賢太郎、浅枝隆、佐原範也：地下茎に着目したヨシ *Phragmites australis* の回復戦略についての研究、水工学論文集、第47巻、pp. 1057-1062, 2003.
- 7) 堀江毅、細川恭史、三好英一、関根好幸：植物体（ヨシ）による浄化能力の検討、港湾技研資料、No.591, pp.2-18, 1987.
- 8) Amthor, J. S. (信濃卓郎訳、及川武久監訳)：呼吸と作物の生産性、学会出版センター、2001.

(2003. 9. 30受付)