

マコモの物質輸送動態と葉茎形成の特性 -浅い水域における競合適応性について-

Dynamic characteristics of biomass translocation and shoot formation of
Zizania latifolia : its competitive ability in shallow water

藤野 毅¹・浅枝 隆²・グエン キム ラン³・南 蓮珠³

Takeshi FUJINO, Takashi ASAEDA, Nguyen Kim LAN, Lianzu NAN

¹正会員 学博 埼玉大学助教授 大学院理工学研究科(〒338-8570 埼玉県さいたま市桜区下大久保255)

²正会員 工博 埼玉大学教授 大学院理工学研究科(〒338-8570 埼玉県さいたま市桜区下大久保255)

³非会員 工修 埼玉大学 大学院理工学研究科(〒338-8570 埼玉県さいたま市桜区下大久保255)

Zizania latifolia is one of the most common emergent species in east Asia, occurring along the littorals of freshwater marshes and streams. This study is aimed at more information on *Z. latifolia* for further mechanistic understanding the competition between *Z. latifolia* and others from the view of carbon and nutrient cycle with its morphological changing. Carbohydrates were continuously translocated downwards from April to May, slightly later than the beginning of the growing season, then peaking in August at 10 to 17gC/m² day, and lasted until November. The downward translocation amounted at about 20 to 60% of the net production until August, while from August to September almost all net production was mobilized into the rhizome system. After the senescence of shoots until the emergence of new shoots in March, the rhizome TNC stock substantially decreased due to respiration loss, while there was only slight loss in TSC, attributed to the mortality. These corresponded to the peaks in the downward translocation respectively due to the intensive shoot mortality in spring and the starting of senescence.

Key Words : emergent macrophytes, *Zizania latifolia*, carbon cycle, nutrient cycle, self-thinning

1. はじめに

マコモ(*Zizania latifolia*)は主に東アジア地方の沼地や小川の沿岸帯で生育する, 代表的な抽水植物の1つである。マコモは栄養塩の吸収能力が高く, ヨシと同じように水質浄化を目的とした湿地帯や, 小川の沿岸帯の環境保全のために生育させている場合もある¹⁾。さらに, 極めて密度の高い葉を有しており, 河川管理においては通水を阻害する点で脅威とされる見方もあるが, その柔軟な構造は, 強い攪乱が生じた後でも回復する機能を有している。

マコモはヨシ(*Phragmites australis*)と同じような環境下で生育するが, 体内に効率のよい換気システムを構成しており, 通常, 湖沼の沿岸帯で水深勾配のあるところではヨシよりも深い位置に繁茂する²⁾。しかしながら, 勾配のない非常に水深が浅く, ヨシの生育に適した場所にも発見される。さらに, マコモはヨシと同様に地下茎で繁殖する多年生植物であり, 繁殖するためには地下茎の状態が影響する³⁾。

ここで, ヨシがその生育を維持するためには非構造的な炭水化物(Total Non-structural Carbon:TNC), や栄養塩類を地下茎に貯蔵し, 春先は芽を出すためにこれらを上部に輸送させる。そのため, 地下茎の貯蔵物質量が春先減少するものの, 葉茎の生長時期に回復するという生活史が知られている⁴⁾。一方, マコモについてはその生活史が詳しく調べた例は極めて少ないのが現状である。

Tsuchiya et al(1993)は, 2次葉茎を含むマコモの葉の寿命やバイオマスの季節変化を報告している⁵⁾。そこから考えられることは, 競合するヨシと比べて, 根/葉茎の比がより小さいため, 効率よく物質を輸送させる必要がある。しかしながら, こうした物質の輸送量を見積もった例はほとんどない。

他方, マコモ属は, 春季において生ずる地上部と地下部のアンバランスを修正するために, 大量の葉茎が枯死する現象についてはよく研究されている⁶⁾。ところが, これらは栄養塩循環の観点からは論じられてはいない。

このように, マコモは沿岸帯などで見られる主要な抽水植物種でありながら, 他種との競合については知見が

得られておらず、その解明にはまずマコモの物質輸送形態を把握することが重要である。本研究は、こうした点に着目して、浅い水域に生育するマコモを調査・分析し、その結果を元にヨシとの競合を考慮して考察した。

2. 方法

(1) 観測フィールド

観測サイトは、埼玉県蓮田市内の沼地の沿岸帯(35°59'00"N, 139°40'53"E)であり、30m四方にわたってマコモが群生しており、ここでもヨシが隣接していた。マコモは少なくとも15年は生育している。水深は1年中ほぼ一定であり、10cm程度と浅い。地下部は泥で覆われている。水中の栄養塩濃度も大きな変動はなく、全窒素が1.08から1.8 mg/l、アンモニウムイオンでは0.04から0.3 mg/l、リン酸塩濃度は0.013から0.27mg/lであった。このサイトで2002年1月から2004年2月まではほぼ月1回の間隔で観測と試料の採取を行った。観測期間中の現地近くの気象データ(気温と日照時間)を図-1に示す。

(2) サンプルングと分析

バイオマス測定および分析のための試料サンプリングは、毎回、25cm×50cmのコドラートを用いて一様に近い群落をから3つ採取した。地下部については40cmまで掘り、乱すことなく地下茎と根を採取し、その後、水道水で洗浄した。

採取した地上部を生きた葉茎、老化した葉茎、および枯死した葉茎に分け、それぞれ、茎、葉鞘、葉身に区別した。枯死した葉茎はその正確な時期を判別することが難しく、枯死後、葉茎の形態もすぐに変化するので、葉茎密度の減少量に1本当りの平均葉茎バイオマスを乗じて見積もった。見積もられた値は瞬時の観測値よりも3割以内の範囲で多く見積もられた。また、葉茎の本数密度、長さ、生きている葉の本数と枯死した葉の本数を数えた。

採取した地下部のうち、生きている部分を地下茎、茎の基部、根、および芽に分けた。匂いを放ち、色濃くやわらかい部位は枯死したものとみなした。地下茎は、その径が7 mmのものと11 mmのものとに明確に分けられ、それぞれ茎の基部から細いほうは鉛直方向に、太いほうは水平方向にそれぞれ伸びていることがわかった。水平のものについてはさらに、白く新鮮なもの、硬めで明るく黄色いもの、柔らかく暗い黄色いもので、この状態から年齢を識別することができた。

それぞれ分けられた部位を、重量が一定になるまで85℃で乾燥させた。乾燥した部位の重量を測定後、さらに粉砕機にかけて粉状にし、各種化学分析を行った。

化学分析では、非構造化炭水化物(TNC)、そのうちの可溶性炭水化物(Water soluble carbohydrate:WSC)、全炭素(Total Carbon:TC)、全窒素(TN)、及び、全リン(TP)を分析した。TNCは各組織において貯蔵できる全エ

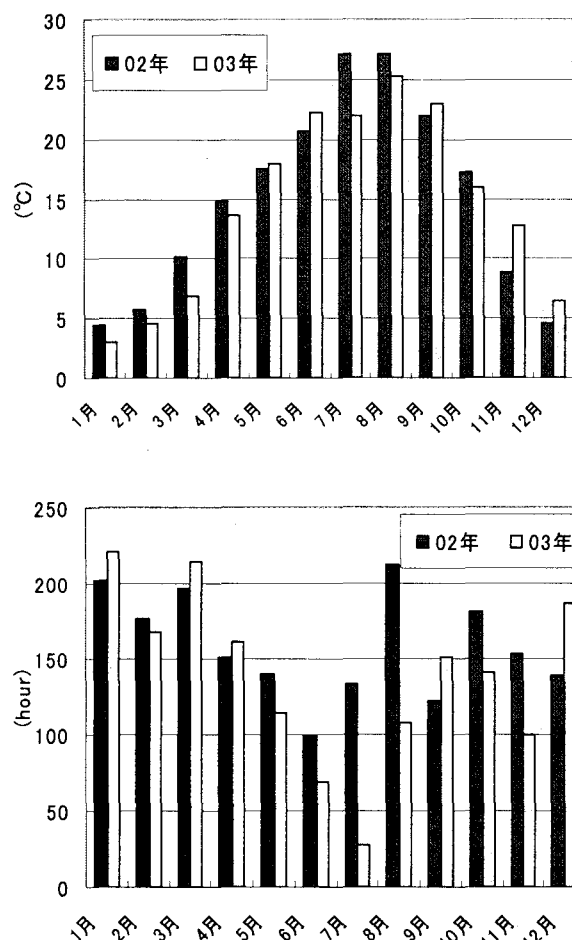


図-1 観測期間中の気温(上)と日照時間(下)

ネルギー量であり、WSCは、即座に転流が可能な炭水化物である。両者の差異は、おおよそ澱粉量を示す。ここで、多くのTNCおよびWSCの分析には、フェノール-硫酸法がよく利用されている⁷⁾。しかしながら、これは一般的には全糖量の測定法であるため、本研究でも試みているが、前処理の扱いによってはセルロースやヘミセルロースなどの構造的なものまで抽出される可能性が高いことを付記しておく。

TCおよびTNは、CHNコーダー(Yanaco MT-5)によって測定した。TPは、前処理後、モリブデン青法で測定した。

3. 結果

(1) 葉茎密度と形態の季節変化

図-2(a)-(c)に、葉茎の密度と平均葉茎長さ、および、1本の茎にある生葉と枯死した葉の数のそれぞれ季節変化を示す。ほとんどの新しい葉茎は昨年の茎の根元から現れた。葉茎の密度は3月末の発芽以降、5月まで急激に増加し、2002年には800 本/m²、2003年には560 本/m²に達した。その後、6月末には150 本/m²まで減少し、その後は安定した。2次葉茎はわずかに出現した。これらはすべて12月に枯死した。

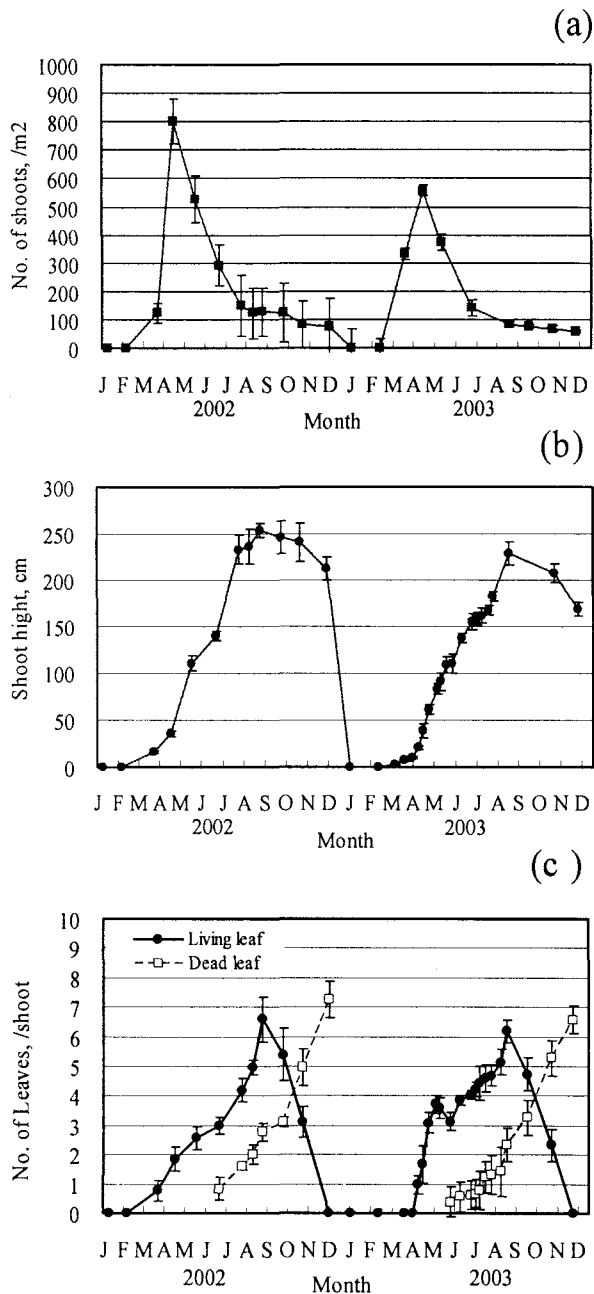


図-2 (a) 葉茎の密度, (b) 平均葉茎長さ, (c) 1本の茎にある生葉と枯死した葉の数のそれぞれ季節変化

葉茎の平均長さは徐々に増加し、6月後半には250cmに達し、その後、維持した。近くにあるヨシよりも2週間早く出芽したにもかかわらず、マコモの長さは5月ではヨシと同等であり、5月末では40cm低かった。

1本の茎あたりの生葉は一定の割合で増加し、6.5枚になり、10月には老化した。老化した葉は徐々に増えていき、生葉の期間は80日程度であった。この期間は Tsuchiya et al. (1992) で報告されている42日と比較すると長期におよんだ。

(2) バイオマスの季節変化

図-3(a), (b) に、生きている地上部(AGB)と地下部

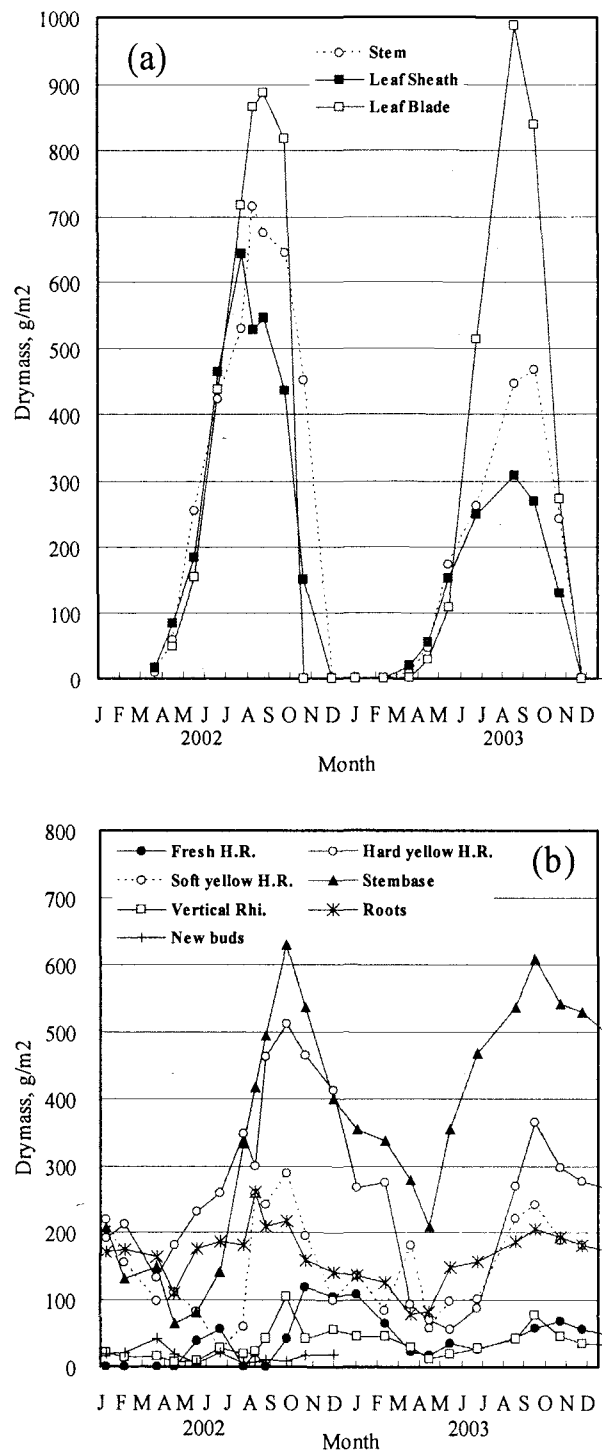


図-3 (a) 地上部と(b)地下部のそれぞれ部位別の乾燥重量の季節変化

(BGB)の各部位別の乾燥重量の季節変化を示す。まず、地上部においては、3月末から4月にかけて出芽した新しい葉茎が8月まで生長しつづけた。全体として2002年では最大2100 g/m²であり、2003年では1740 g/m²に達した。ピークの違いは2002年の春先が温暖であったことが考えられる。また、その差異は20%に及ぶが、季節変化は同一のものとみなせる。

枯死したバイオマスは5月末から6月の終わりにかけて

徐々に増加し、8月に一旦減少したが、その後は10月から12月の老化によって急激に増加した。2002年と2003年には地下部のバイオマスの観測値に違いが見られるが、その傾向は同一とみなせる。

全地下部のバイオマスは3月から4月にかけて減少し、それぞれ370g/m² (2002年) と350g/m² (2003年)であった。それらは9月末にかけて増加し、1580g/m² (2002年) と1350g/m² (2003年)に達した。このピークは地上部の最大値の1ヶ月遅れである。冬季においては、地下部のバイオマスは一定の割合で減少し、およそ7.3 gC/m² 日であった。

新しい地下茎は5月の終わりのころから生じ、その色は3ヶ月から半年の間に白から黄色へと変化している。これらは8月に顕著に増加し、10月以降は徐々に減少する。その一部が黄色く硬い地下茎に変わっていることが考えられる。

その年の後半に生産された地下茎は冬季に黄色く硬いものになり、6月の終わりまで増加する傾向にあった。翌年の途中から冬季までに、これらは茶色く柔らかいものになり、呼吸によってほとんどが枯死し、貯蔵物質は翌春の新しい葉茎を形成するために転流する。葉茎のバイオマスは3月末から4月末にかけて減少し、その後、葉茎の生長に伴って5月は増加した。その後、9月には全地下部のバイオマスの半分を占めるようになった。地下部と地上部の最大値の比(R/S比)は9月において0.75であった。

(3) TC, TSC, およびTNCの収支

図-4に、地上部と地下部それぞれの組織内の全炭素、全TNCおよび全TSC(=TC-TSC)の貯蔵量の変化を示す。2002年、2003年ともに、その変化は基本的に同じパターンを示している。両者ともに、TNCの値は全炭素量の3分の1程度で挙動していることがわかる。全体的な傾向としてはバイオマスと同じであり、地上部がピークに達してから1ヶ月程度遅れて地下部のピークが現れている。

次に、図-5(a), (b)に、地上部と地下部それぞれ部位別に含まれているWSCの割合を示す。地上部については、ばらつきが大きく傾向が捕らえにくいだが、全体的に3-15%の範囲であった。WSCは地下部の方が5-30%と多く含まれている。地下茎の年齢の差は見難いが、茎基部より地下茎に多く含まれていることは明らかである。もともとWSCである糖類は地上部で生成されていることから、これを地下で蓄えていることがわかる。また、傾向が捕らえにくいだが、地下茎のバイオマスと同じ時期にピークがあり、これは転流が寄与していることを裏付けている。

次に、図-6は地上部で生成されたTNCと地下部に転流した量を示す。まず、葉茎での正味の炭素生成量は3月に増加し8月初旬にピークとなる、2002年は30gC/m² 日、2003年は20gC/m² 日であり、その後減少し、10月はゼロになる。ここで、2002年の8月末のくぼみはデータ数の

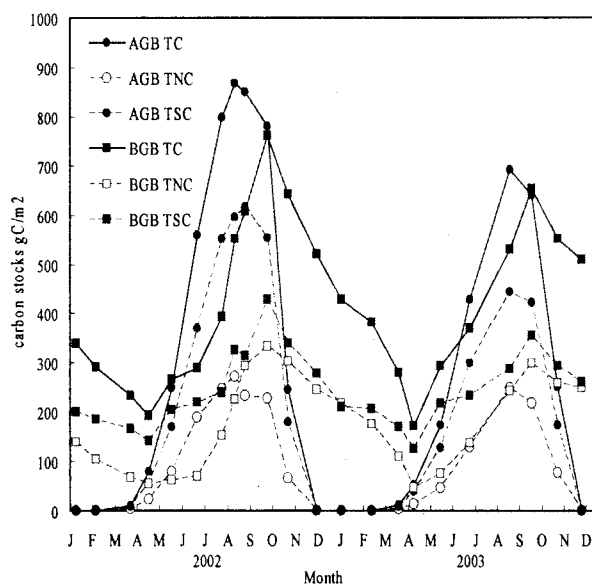


図-4 地上部(AGB)と地下部(BGB)組織内の全炭素、全TNCおよび全TSCの貯蔵量の変化

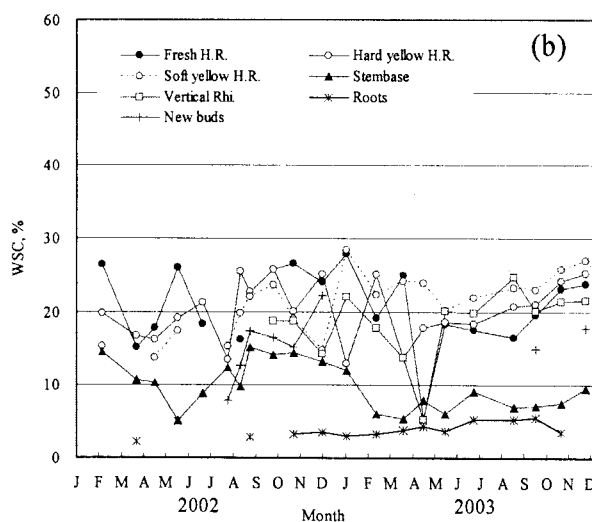
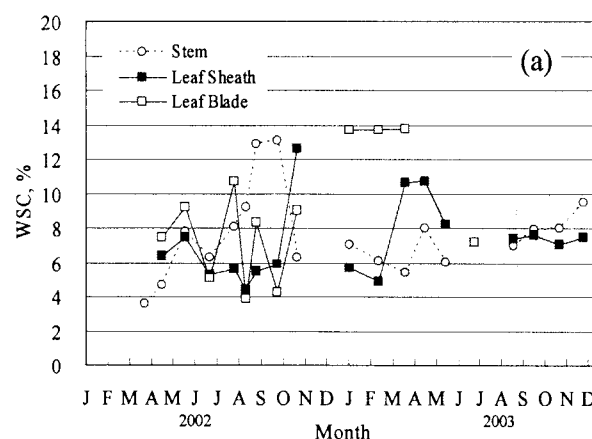


図-5 (a)地上部と(b)地下部それぞれ部位別に含まれているWSCの割合の変化

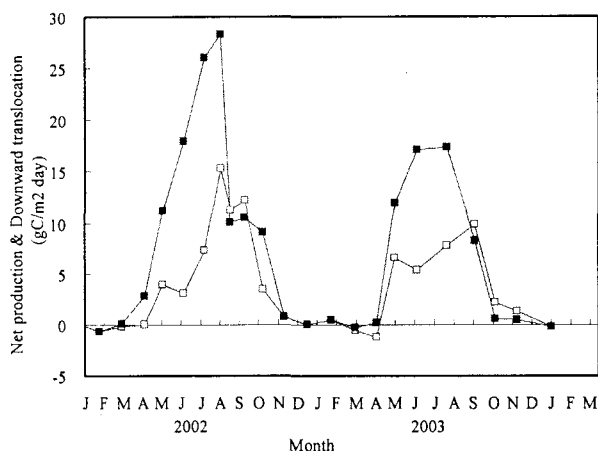


図-6 地上部で1日に生成されたTNC (●) と地下部に転流した量 (○) の季節変化

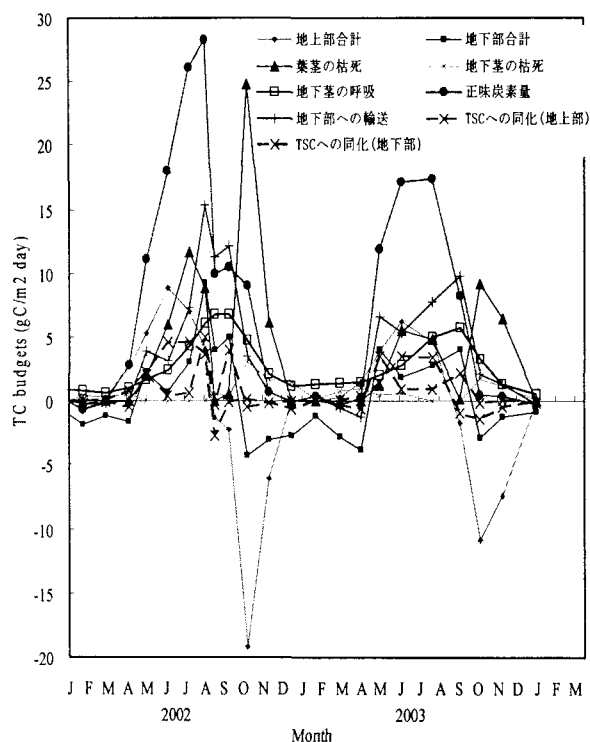


図-7 地上部と地下部の炭素収支

不足により不明である。地下茎の増加と温度の上昇に伴って、6月から8月にかけて地下茎の呼吸による消費は増加し、その後は11月まで減少する。

図-7は地上部と地下部の炭素収支を示す。下向きの転流は8月まで正味の生産量の20から60%に達している。一方、8月から9月にかけてほとんど全ての生産は地下茎に同化される。下向きの転流が生ずる前の3月には、TNCは0.5から1.5gC/m² 日の負の値を記録したが、これは新しい葉茎の形成のためと推測される。葉茎の老化後から新しい葉茎が出現するまで、地下茎のTNCの貯蔵は呼吸による消費にともなって減少する。一方、TSCの減少はわずかである。炭水化物は、葉茎が出現し始める時期以外の生長期において地下茎に同化されるが、地下茎におい

て、構造的な成分は5月と、8月から9月との2期間において同化する。これらのピークは春季における葉茎の枯死と老化の開始に対応している。およそ20から50%の下向きの転流はTSCに同化され、残りは代謝によって消費されていること予測される。地上部が老化した後から翌3月の葉茎の出現まで、地下茎のバイオマスは減少した。これは、TSCからの転換というよりもTNCの消費によるものである。冬季におけるTNCの減少と代謝による消費との間のバランスは、明らかに代謝によって地下茎のTNCを消費したことを示している。

(4) 窒素とリンの取り込み

図-8(a), (b)に、地上部と地下部それぞれが吸収する窒素とリンの量を示す。根による吸収は3月4月の初旬の比較的早い時期から開始され、葉茎が生長した後、地下茎が貯蔵するのはその後の1, 2ヶ月間である。

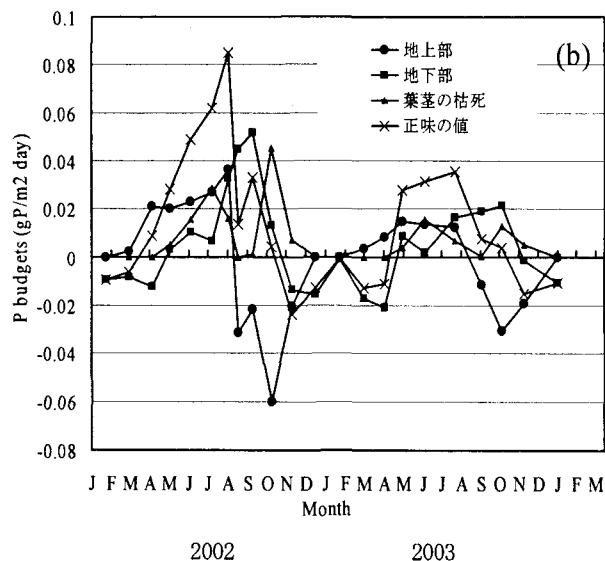
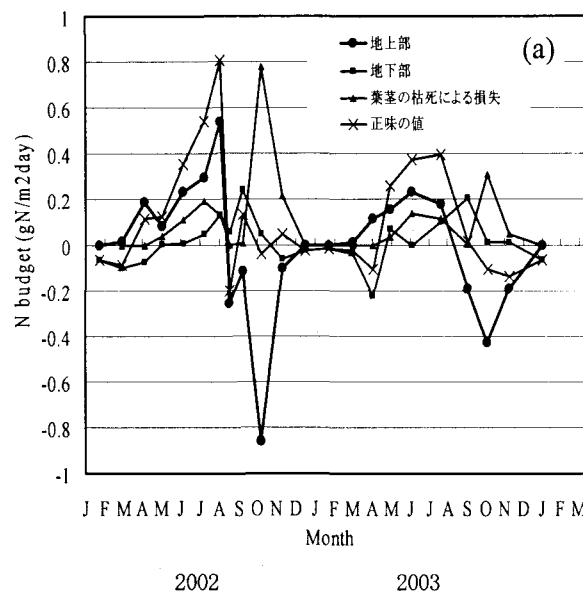


図-8 (a)窒素、および(b)リンの収支の見積もり結果

摂取率は8月まで増加し続け、2002年には0.80 gN/m²日と0.085 gP/m²日、2003年は0.40 gN/m²日と0.034 gP/m²日であった。5月から7月にかけての葉茎の盛んな枯死によって、窒素とリンの絶対量（それぞれ0.14から0.2 gN/m²日と、0.014から0.028 gP/m²日）は、枯死した組織から外部に流出された。最後に、それは1日の全摂取量の半分に達する。葉茎の生長は8月に終了し、同時に窒素とリンの吸収も終わる。9月は急速な地下茎の発達に伴って窒素とリンも地下茎に転流する。11月から12月にかけて、葉茎の老化によってそれがはっきり生じている。

4. 考察

わが国では湿地や小川の脇では主にマコモとヨシで覆われる。これらの抽水植物の競合は水深の観点、先にどちらが進出したかの優先性、形態などの観点から議論されている。

本研究では、マコモは浅い水深においても安定した大きな株を発達させていた。これはもともとヨシにおいて好ましい条件である。水位の変化に対する植生の分布の形成には、通気能力が決定的な条件と考えられているが、他の条件、たとえば形状や生理特性、栄養塩欠如の耐久性も競合に影響すると考えられる。以下に、有機物の輸送形態と多量の葉茎量の結果について考察する。

(1) 葉茎の有機栄養の生長期における物質輸送

地下のTNCの貯蔵は冬季の呼吸によって減少するが、3月の葉茎の形成後にそれがわずかに大きくなる。これは、新しい葉茎と形成するための炭水化物の地上部への輸送が原因と考えられる。その量は一日あたり0.4から0.8 gC/m²であり、その全消費量はその時に地下茎に貯蔵していた量のおよそ30から43%に達する。他の多年生の植生については、ヨシの場合で20-30%であり、ガマ属で35-50%であると報告されている。それゆえ、マコモのそれほど違いはない。しかしながら、TNCの収支は4月末もしくは5月初め頃から正に転じる。これは葉茎の光合成によって下向きの輸送が開始され、従属生長から独立生長に切り替わったことが示唆される⁹⁾。この切り替え時期は気象条件に依存するが、ヨシやガマ属よりも早く生じていると思われる^{10,11)}。この早い切り替えによって、従属生長期は全生長期の15%のみであり、これはヨシの40-60%と比較して短いものとなった¹²⁾。

(2) 葉茎の大量発生と枯死が他種の侵入および栄養塩循環に与える影響

およそ500から800本/m²の葉茎は3月から5月にかけて出現し、これはヨシの80本/m²を圧倒している。しかしながら、5月から8月の生長終了期には150本/m²に減少している。これは同じ属のアメリカマコモ *Zizania*

*aquatica*と同じである¹³⁾。著しい葉茎の出現は0.03 g程度のわずかな大きさの芽によって生じており、それはヨシの0.1-0.2 gよりはるかに小さかった。こうした点も炭水化物の輸送の効率の良さが関わっていることも考えられよう。

参考文献

- 1) Okuda S. (1978) Plant sociological studies on the vegetation of the alluvial plains in the Kanto district, central Japan, *Bull. Inst. Environ. Sci.*, Yokohama Natl Univ., 4(1):43-112 (in Japanese).
- 2) Yamasaki, S. (1984) Role of plant aeration in zonation of *Zizania latifolia* and *Phragmites australis*. *Aquatic Botany*, 18, 287-297.
- 3) Miyata, Y. (1993) Characteristics of *Zizania latifolia* Turcz., *Bull. Shizuoka Agr. Exp. Stn.* 37: 13-23 (in Japanese).
- 4) Graneli, W., Weisner, S.E.B., and Sytma, M.D. (1992) Rhizome dynamics and resource storage in *Phragmites australis*, *Wetl. Ecol. Manag.* 1, 239-247.
- 5) Tsuchiya, T., Shinozuka, A., and Ikushima, I. (1993) Population dynamics, productivity and biomass allocation of *Zizania latifolia* in an aquatic-terrestrial ecotone, *Ecological Research*, 8, 193-198.
- 6) Weiner, J., and Whigham, D.F. (1988) Size inequality and self-thinning in wild-rice (*Zizania aquatica*), *American Journal of Botany*, 73, 445-448.
- 7) 福井作蔵(1990) 還元糖の定量法・第2版, 学会出版センター
- 8) Graneli, W. (1989) Influence of standing litter on shoot production in reed, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel, *Aquat. Bot.*, 35, 99-109.
- 9) Fiala, K. (1976) Underground organs of *Phragmites communis*, their growth, biomass and net production, *Folia Geobotanica and Phytotaxonomia*, 11, 113-224.
- 10) Garver, E.G., Dubbe, D.R., and Pratt, D.C. (1988) Seasonal patterns in accumulation and partitioning of biomass and macronutrients in *Typha* spp., *Aquat. Bot.*, 32, 115-127.
- 11) Roberts, J., and Ganf, G.G. (1986) Annual production of *Typha orientalis* Presl. in inland Australia, *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 37, 659-668.
- 12) Kamaratne, S., Asaeda, T., and Yutani, K. (2003) Growth performance of *Phragmites australis* in Japan: influence of geographic gradient, *Env. Exp. Botany*, 50, 51-66.
- 13) Weiner, J., and Whigham, D.F. (1988) Size inequality and self-thinning in wild-rice (*Zizania aquatica*), *American Journal of Botany*, 73, 445-448.

(2004. 9. 30 受付)