

# ヨシ *Phragmites australis* の生長分解モデル による物質収支の評価

Le Hung NAM<sup>1</sup>・浅枝隆<sup>2</sup>・田中規夫<sup>3</sup>・湯谷賢太郎<sup>4</sup>・谷本勝利<sup>5</sup>

<sup>1</sup>正会員 Ph.D. 埼玉大学大学院 理工学研究科 (〒338-8570 埼玉県さいたま市下大久保 255)

<sup>2</sup>正会員 工博 埼玉大学大学院教授 理工学研究科 (〒338-8570 埼玉県さいたま市下大久保 255)

<sup>3</sup>正会員 工博 埼玉大学工学部助教授 建設工学科 (〒338-8570 埼玉県さいたま市下大久保 255)

<sup>4</sup>正会員 工修 埼玉大学工学部助手 建設工学科 (〒338-8570 埼玉県さいたま市下大久保 255)

<sup>5</sup>正会員 工博 埼玉大学工学部教授 建設工学科 (〒338-8570 埼玉県さいたま市下大久保 255)

ヨシの地上部バイオマスの分解過程におけるヨシ群落の物質収支を評価するモデルを構築し、オーストリアの Neusiedlersee 湖で検証した上で栄養塩循環を評価した。モデルはヨシの生長、立ち枯れヨシの倒伏、葉・茎の分解、栄養塩摂取ならびに栄養塩回帰により表現した。リターが酸素の少ない地下部に入る前は酸素が豊富な水中における分解であり、春から秋にかけて分解率は増加する。年生産量の 33% から 48% は 1 年のうちに分解され、残りは酸素層におけるリター分解期間を経たのち無酸素層に残される。窒素とリンの回帰は晩春から夏の終わりにかけて高いが、秋から冬にかけて低く安定している。窒素よりもリンのほうが無酸素層に多く封じ込められる。栄養塩回帰と比較すると、窒素は 4-6 倍、リンは 5-7 倍の量が生長期に吸収される。

**Key Words** : *Phragmites australis*, litter decomposition, nutrient cycle, collapse, Neusiedlersee

## 1. はじめに

ヨシ *Phragmites australis* は、湿地、沼、湖岸、河岸においてしばしば純群落を形成し、生態系の多様性と安定にとって重要であると考えられている。ヨシ群落は高い栄養塩吸収能力を持つため、汚染された湖や川において、自浄ポテンシャルを持つと考えられており<sup>1)</sup>、人工湿地による排水処理に広く利用されている<sup>2)</sup>。ヨシ群落は植物体を形成する過程で多量の栄養塩を吸収する<sup>3)</sup>。また、ヨシ群落には、通常無機物を含む土とリターから構成される厚い基盤層が存在しており、除去された栄養塩の多くがそこに蓄積されていることを示唆している。このようにヨシ群落は、湖の栄養塩収支に強く関わっている。そのため、この能力を定量評価するには、栄養塩吸収能力、リターの生産、長期的な分解ならびに栄養塩の回帰に関する情報が重要となる。

ヨシの地上部バイオマスは高い生産力を有しており、これらの有機物質の一部は微生物により分解されるものの、大部分は土壌に蓄積されていく<sup>4)</sup>。ヨシの生長特性については実験的<sup>5),6)</sup>に多くの成果が得られ、モデル化が試みられている<sup>8),9),10)</sup>。また、ヨシのデトリタスの特性は Pollunin<sup>4)</sup>により、リターの質、分解過程、リターの

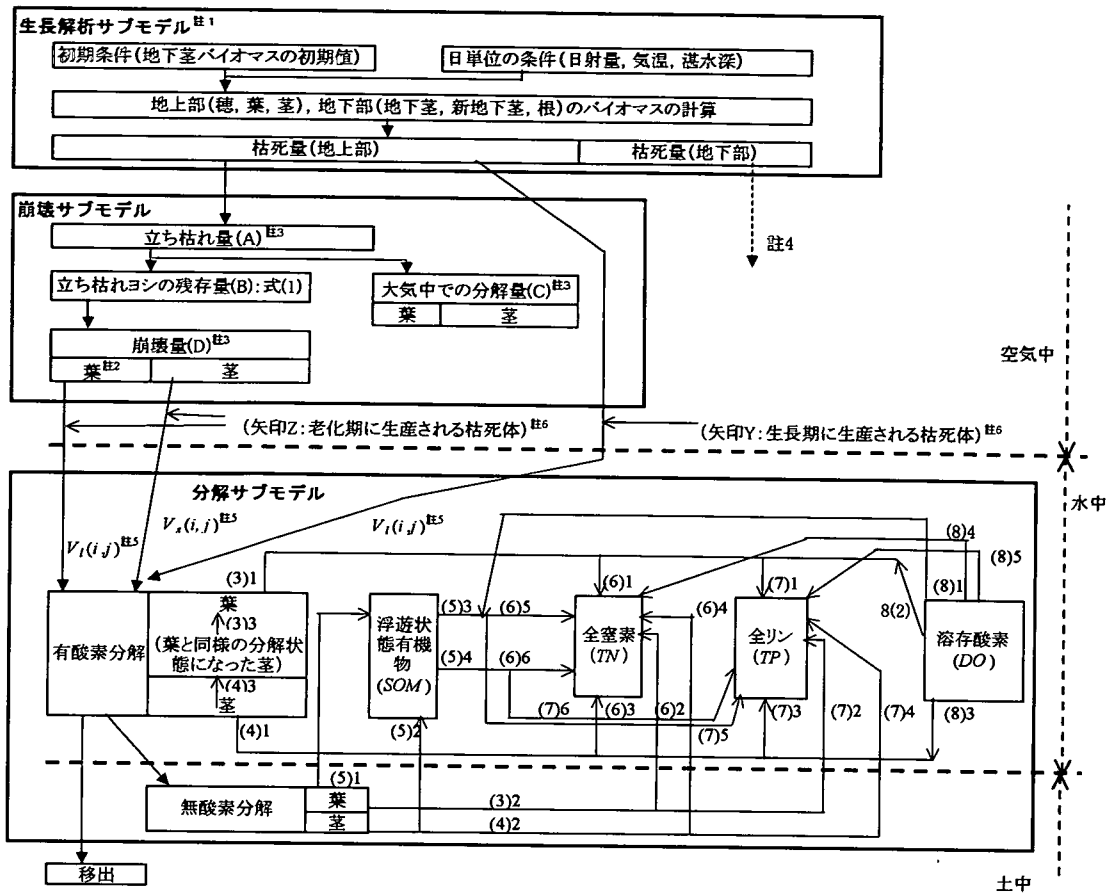
化学物質構成、分解者等に対して調べられている。さらに、地上部バイオマスの分解過程そのものは様々な面において研究されており<sup>11),12)</sup>、分解過程の重要な要素である溶脱<sup>13)</sup>、微生物による分解<sup>14)</sup>、長期的な倒伏<sup>15)</sup>の特徴の抽出も可能となりつつある。しかしながら、湖岸帯におけるヨシ群落の長期的な分解過程と湖の栄養塩循環との関連については、ほとんど研究がなされていない。

したがって、本研究においては、ヨシ群落内におけるリターの蓄積と分解を定量評価するモデルを構築し、また、観測が難しい窒素やリン等の年間収支を評価する。検証地点としては、ヨシの観測データが多いオーストリアの Neusiedlersee 湖を採用した。

## 2. 解析方法

### (1) ヨシの生長分解モデルの全体構成

ヨシの生長分解モデルは①生長解析サブモデル、②枯死体の崩壊サブモデル、③分解サブモデル、の大きく 3 つのサブモデルにより構成される。図-1 にヨシの生長分解モデルの概念図を、表-1 に本論文で用いる記号一覧を示す。



註1 生長解析サブモデルのモデル概要は付録に示す。

註2 穂は葉に含めて考えるものとする。

註3  $D = A - B - C$  より、水中に崩壊して入っていくDの量を求める。

註4 古い地下茎は堅く難分解性であること、根はバイオマスの割合が小さいこと、かつ両者とも地中における無酸素分解のため全体への寄与は小さいため、本モデルではこのプロセスは考慮しない。

註5 毎日供給される。同じ第j日においても、分解過程に入った日(第i日)により異なる分解を受けるため、支配方程式(3)~(8)は崩壊開始日から現在(j日)までの崩壊を分けて考慮している。

註6 生長期に新たに生産される枯死体は落葉によりすぐ供給される。老化期に生産された枯死体は立ち枯れを経由し徐々に供給される。

図-1 ヨシの生長分解モデルの概念図(図中の(x)yは、本文中の式(x)の右辺のΣ( )の中の第y項を表す)

### a) 生長解析サブモデル

Asaeda & Karunaratne<sup>9)</sup>は、ヨシを5器官(葉茎(シュート)、穂、地下茎、新地下茎、根)に分けて、器官間のエネルギー収支によって生長を解析する方法の適用を試み、田中ら<sup>16)17)</sup>は任意の日射・気温、湛水深におけるバイオマス変化を解析するモデルへと改良した。分解過程に入る枯死量を計算する際には、このヨシの生長モデルを使用する。付録にモデルの支配方程式、支配方程式関係の記号一覧を示す。このモデルは5器官の常微分方程式の初期値問題を4段4次の公式(ルンゲ・クッタ法)で、日単位で数値的に解くものである。ただし、群

落内の日射の減衰などの生産構造を考慮するため、シュートのバイオマスは高さ1cm毎の方程式で表現する。

### b) 枯死体の崩壊サブモデル

ヨシの枯れた地上部は、多くの草本類とは異なり、立ち枯れの状態で空气中に長くとどまる。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<sup>18)9)</sup>。立ち枯れヨシの倒伏は水中にある茎の分解過程(バクテリア活動)に左右される。老化を開始し立ち枯れしたシュートは、冬季は低温のためバクテリア活動が押さえられるが、春になり気温が上昇するとともに、バクテリア活動も活発になる。よって、崩壊過程のうち

冬季を含む最初の8ヶ月(230日まで)は環境収容力を考えた場合の代表的関数であるシグモイド関数、春になって気温が上昇した以後(912日まで)は線形関数と仮定する。すなわち、第*i*日に枯死したシュートが第*j*日にどれだけ立ち枯れ状態で現存するかを、

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

と表現することとした。ここに、 $RM_j(i)$ は第*i*日に枯死したシュートが第(*j-i*)日目に立ち枯れして残っている量の割合、 $RM_{230}$ は230日目に残っている量の割合を表す。 $\gamma$ 、 $\eta$ は崩壊形状を表すための定数である。

老化期になると枯死体のシュートは日々生産される。そのうちの一部は崩壊し、水中の分解過程に入り、立ち枯れ状態で空気中に残っているもの(老化開始日から観測日までの立ち枯れして残っているものの総和)が、Hocking<sup>3)</sup>のように、枯死体バイオマスとして観測される。よって、式(1)を用いると総立ち枯れバイオマス  $DS_{sh}(j)$  は以下の式(2)で表現される。

$$DS_{sh}(j) = \sum_{i=1}^j D_{sh}(i) \times RM_j(i) \quad (2)$$

この  $DS_{sh}(j)$  を Hocking<sup>3)</sup>の枯死体バイオマスの季節変化にもっともよく合うように、式(1)の崩壊形状を表す定数  $\gamma$ 、 $\eta$  を、それぞれ 50、0.3 とした。オーストラリアの Mirrool Creek 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<sup>2)</sup>が、本モデル化では、8月初旬の立ち枯れヨシの63%は前年、37%は2年以上前のものとなり、立ち枯れが2-3年継続するという観測事実<sup>13),5)</sup>を表現している。

老化期に生産される枯死体は、図-1に示すように、倒伏しないもの、倒伏したものとの2種類に分類した。また、水面より上にある枯死体も微量ではあるが大気中で分解される。よって、立ち枯れヨシの倒伏によるものから大気中で分解分を差し引いたものを水中への倒伏分とした(大気中で分解計算は後述する)。このように計算される水中への倒伏分を分解サブモデルへと日単位で引き渡した(矢印Z)。

生長期に生産される枯死体は大部分が葉の落葉によって水中に供給されるため、式(1)の茎の崩壊によるものとは別途、生長モデルで計算される枯死量を水中に供給した(矢印Y)。ただし、どちらの場合にも倒伏後のリターはミネラル化、蓄積、移出などの分解過程<sup>9)</sup>に、ただちに入るものとした。

### c) 分解サブモデル

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が、沿岸帯においては、自らが形成した物質が支配的であり<sup>19)</sup>、沼地、海岸部におけるヨシ群落における蓄積物質に占め

表-1 記号一覧

記号	記号の意味	次元		
<i>t</i>	時間(日単位)	-		
<i>i</i>	水中への崩伏日(分解開始日)	-		
<i>j</i>	計算該当日	-		
<i>l</i>	速い分解物質(葉、穂、茎分解物)	-		
<i>s</i>	遅い分解物質(茎)	-		
<i>an</i>	有酸素状態を表す記号	-		
<i>ae</i>	無酸素状態を表す記号	-		
<i>x</i>	分解物質( <i>l</i> :速い分解物質または <i>s</i> :遅い分解物質)を代表する記号	-		
<i>y</i>	酸素状態( <i>ae</i> :有酸素または <i>an</i> :無酸素)を代表する記号	-		
添え字	$V_l(i,j)$	第 <i>i</i> 日に崩伏した速い分解物質の第 <i>j</i> 日の量	gDW m <sup>-2</sup>	
	$V_s(i,j)$	第 <i>i</i> 日に崩伏した遅い分解物質の第 <i>j</i> 日の量	gDW m <sup>-2</sup>	
	$SOM(i,j)$	第 <i>i</i> 日に生成された浮遊状態有機物の第 <i>j</i> 日の量	gDW m <sup>-2</sup>	
	$V_{l\ total}$	速い分解物質の総量	gDW m <sup>-2</sup>	
	$V_{s\ total}$	遅い分解物質の総量	gDW m <sup>-2</sup>	
	$SOM_{total}$	浮遊状態有機物の総量	gDW m <sup>-2</sup>	
	<i>TN</i>	全窒素の量	gN m <sup>-2</sup>	
	<i>TP</i>	全リンの量	gP m <sup>-2</sup>	
	<i>DO</i>	溶存酸素量	gO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup>	
	分解モデルの支配方程式(3)から(8)に含まれる記号	$\mu_{lxy}$	第 <i>i</i> 日に崩伏した物質 <i>x</i> の第 <i>j</i> 日における酸素状態が <i>y</i> での分解係数	d <sup>-1</sup>
$\alpha$		茎の分解物が葉の分解率と同程度になる物質量の割合	d <sup>-1</sup>	
<i>i<sub>c</sub></i>		無酸素層からの有機物の溶出率	無次元	
$ncl(i,j)$		第 <i>i</i> 日に分解過程に入った速い分解物質の第 <i>j</i> 日におけるリターに含まれる窒素とバイオマスの比	gN · gDW <sup>-1</sup>	
$ncs(i,j)$		同上(ただし遅い分解物質)	gN · gDW <sup>-1</sup>	
$pcl(i,j)$		第 <i>i</i> 日に分解過程に入った速い分解物質の第 <i>j</i> 日におけるリターに含まれるリンとバイオマスの比	gP · gDW <sup>-1</sup>	
$pcs(i,j)$		同上(ただし遅い分解物質)	gP · gDW <sup>-1</sup>	
$\alpha_{OC}$		炭素量を酸素量に変換する定数	gO <sub>2</sub> · gC <sup>-1</sup>	
$\alpha_{CB}$		乾燥重量を炭素量に変換する定数	gC · gDW <sup>-1</sup>	
$TN_{release}$		第 <i>i</i> 日に溶出した全窒素(TN)の酸素等価量	gO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>	
$TP_{release}$	第 <i>i</i> 日に溶出した全リン(TP)の酸素等価量	gO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>		
各項のモデル化に使用される記号	式(1)	$RM_j(i)$	第 <i>i</i> 日に枯死体となったバイオマスが第 <i>j</i> 日目に立ち枯れ状態で残っている割合	無次元
		$\gamma$	立ち枯れヨシの崩壊量を表す定数	無次元
		$\eta$	立ち枯れヨシの崩壊量を表す定数	無次元
	式(2)	$D_{sh}(i)$	第 <i>i</i> 日に立ち枯れした量(葉茎)	gDW m <sup>-2</sup>
		$DS_{sh}(j)$	第 <i>j</i> 日に現存する総立ち枯れ量	gDW m <sup>-2</sup>
	式(9)	$\alpha_{ON}$	アンモニアの酸化に必要な酸素量	gO <sub>2</sub> · gN <sup>-1</sup>
		$\theta_d$	アレニウス定数	無次元
		$\phi(y)$	溶存酸素濃度が分解係数に与える影響を示す変数	無次元
	式(10)	$T_j$	第 <i>j</i> 日の日平均水温	°C
	(11)	$L_{Hj}$	初期の溶脱影響を表す係数	d <sup>-1</sup>
	(12)	$\lambda_x(y)$	物質 <i>x</i> の酸素状態 <i>y</i> での分解定数	無次元
	(13)	$DO_j$	第 <i>j</i> 日の溶存酸素量	gO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup>
		<i>aer</i>	無酸素分解の下限値(定数)	gO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup>
		<i>ana</i>	無酸素分解の上限値(定数)	gO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup>
		$DO_{outj}$	第 <i>j</i> 日の溶存酸素量(ヨシ帯外部)	gO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup>
式(14)	<i>CN</i>	C/Nの値	gC · gN <sup>-1</sup>	
(15)	<i>CP</i>	C/Pの値	gC · gP <sup>-1</sup>	
	<i>CN<sub>crit</sub></i>	C/Nの限界値	gC · gN <sup>-1</sup>	
	<i>CP<sub>crit</sub></i>	C/Pの限界値	gC · gP <sup>-1</sup>	

る有機物の割合はそれぞれ 50%, 30%以上である<sup>20),12)</sup>。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る<sup>21)</sup>。ヨシが支配的な感潮区間の湿地において年間蓄積率が 17.1mm という記録例もある<sup>22)</sup>。

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<sup>4),23)</sup>。枯死した茎は地上部バイオマスの 70% から 75% を占め<sup>24)</sup>、分解率は葉よりも低い<sup>25),26),20)</sup>。栄養塩含有率が高く速く分解するものには葉の他に穂があるが葉と同じ分解率として考慮した(地上部バイオマスに占める割合は 5% 以下と小さい)。

以上のことを踏まえた上で、ヨシの分解過程を表現する基本構造として、以下の 4 点を抽出した。

- ①速い分解物質(葉、穂と分解過程に時間が経過した後  
の茎)と遅い分解物質(茎)の区別
- ②酸素の豊富な水中と酸素の少ない土中での分解過程  
の区別
- ③ヨシは立ち枯れし徐々に水中へと倒伏するため、分解  
過程に入る物質(崩壊量)は日々供給される。水中に  
入った日を区別する。
- ④ヨシの分解に伴い、浮遊状態有機物(SOM)、全窒素(TN)、  
全リン(TP)や溶存酸素濃度(DO)が変化する。ヨシの分  
解とこれらの変化を連動させる。

分解過程を表現する支配方程式は以下のようなになる。

$$\frac{dV_{l-total}}{dt} \Big|_{t=j} = \sum_{i=1}^j \frac{dV_l(i,j)}{dt} \quad (3)$$

$$= \sum_{i=1}^j [-\mu_{i,j,lae} \cdot V_l(i,j) - \mu_{i,j,lan} \cdot V_l(i,j) + \alpha \cdot V_s(i,j)]$$

$$\frac{dV_{s-total}}{dt} \Big|_{t=j} = \sum_{i=1}^j \frac{dV_s(i,j)}{dt} \quad (4)$$

$$= \sum_{i=1}^j [-\mu_{i,j,sa} \cdot V_s(i,j) - \mu_{i,j,sn} \cdot V_s(i,j) - \alpha \cdot V_s(i,j)]$$

$$\frac{dSOM_{total}}{dt} \Big|_{t=j} = \sum_{i=1}^j \frac{dSOM(i,j)}{dt} \quad (5)$$

$$= \sum_{i=1}^j \{ i_c \cdot \mu_{i,j,lan} \cdot V_l(i,j) + i_c \cdot \mu_{i,j,sn} \cdot V_s(i,j) - \mu_{i,j,lae} \cdot SOM(i,j) - \mu_{i,j,lan} \cdot SOM(i,j) \}$$

$$\frac{dT_N}{dt} \Big|_{t=j} = \sum_{i=1}^j [ncl(i,j) \cdot \mu_{i,j,lae} \cdot V_l(i,j) + ncl(i,j) \cdot \mu_{i,j,lan} \cdot V_l(i,j) + ncs(i,j) \cdot \mu_{i,j,sa} \cdot V_s(i,j) + nc(i,j) \cdot \mu_{i,j,sn} \cdot V_s(i,j) + ncl(i,j) \cdot \mu_{i,j,lae} \cdot SOM(i,j) + ncl(i,j) \cdot \mu_{i,j,lan} \cdot SOM(i,j)] \quad (6)$$

$$\frac{dTP}{dt} \Big|_{t=j} = \sum_{i=1}^j [pdl(i,j) \cdot \mu_{i,j,lae} \cdot V_l(i,j) + pdl(i,j) \cdot \mu_{i,j,lan} \cdot V_l(i,j) + pcs(i,j) \cdot \mu_{i,j,sa} \cdot V_s(i,j) + pcs(i,j) \cdot \mu_{i,j,sn} \cdot V_s(i,j) + pdl(i,j) \cdot \mu_{i,j,lae} \cdot SOM(i,j) + pdl(i,j) \cdot \mu_{i,j,lan} \cdot SOM(i,j)] \quad (7)$$

$$\frac{dDO}{dt} \Big|_{t=j} = \sum_{i=1}^j [-\alpha_{oc} \cdot \alpha_{o3} \cdot \mu_{i,j,lae} \cdot SOM(i,j) - \alpha_{oc} \cdot \alpha_{o3} \cdot \mu_{i,j,lan} \cdot V_l(i,j) - \alpha_{oc} \cdot \alpha_{o3} \cdot \mu_{i,j,sa} \cdot V_s(i,j) - TN_{release} - TP_{release}] \quad (8)$$

ここに、各支配方程式の変数が二次元の配列となり、かつ右辺が総和( $\Sigma$ )の形になっているのは③の特徴を表現したもので、式(3)は葉の分解過程、式(4)は茎の分解過程、式(5)~(8)はそれぞれ、ヨシ帯内部における SOM の変化量、TN の変化量、TP の変化量、DO の変化(酸素消費量)を表現する式である。

これらの式を特徴づける係数として重要なのは、物質分解係数  $\mu_{i,j,x,y}$  と枯死体の葉・茎バイオマスを窒素、リン含有量に変換する係数  $ncl(i,j)$ ,  $ncs(i,j)$ ,  $pcl(i,j)$ ,  $pcs(i,j)$  である。物質分解係数に含まれる物質  $x$  は①、酸素条件  $y$  は②の特徴を表現したものである(表-1 参照)。この具体の関数形については、次項で詳述する。

式(3)~(5)は  $V_l(i,j)$ ,  $V_s(i,j)$ ,  $SOM(i,j)$  に関する連立常微分方程式(個数 3j 個)になっている。これは、生長モデルと同様に初期値問題であり、次項で計算される係数を用いてルンゲ・クッタ法により数値解析を行い、求められた  $V_l(i,j)$ ,  $V_s(i,j)$ ,  $SOM(i,j)$  を媒介変数として、式(6)~(8)を求めるものである。

なお、式(8)における  $TN_{release}$ (窒素の変化に伴う酸素消費量)は以下の式により求めた。

$$TN_{release} = \alpha_{o/n} \times \frac{dT_N}{dt} \Big|_{t=j} \quad (9)$$

ここに  $\alpha_{o/n}$  は、 $T_N$  の変化により消費される酸素量を表す係数でアンモニアを酸化するのに必要な酸素量を用いた(表-2 参照)。

なお、窒素は酸素濃度に応じてアンモニア( $NH_4^+$ )から硝酸( $NO_3^-$ )への変化が起こる(酸素を消費する)のに対し、溶存態リンはリン酸  $PO_4^{3-}$  の形で安定していること、リン酸の量はアンモニアに比べて 1 オーダー小さいこと、を考慮し、 $TP_{release}$ (リンの変化に伴う酸素消費量)は  $TN_{release}$  に比べて微小と判断し、本研究では 0 とした。

## (2)ヨシの分解サブモデルの詳細構造

### a) 物質分解係数

ヨシの物質分解係数を定義するに当たり、以下の 3 項目を主要な要因と考えた。

- ①分解過程に入ってからの日数により分解率が異なる(溶脱と分解者活動の区別)。

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<sup>4,29</sup>。

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<sup>4</sup>。

②水温によって変化する<sup>4</sup>。

③分解率は溶存酸素量により日々異なる<sup>27</sup>。

①～③を考慮して、式(3)～(8)に含まれる物質分解係数 $\mu_{i,x,y}$ は、物質が水中に入った日からの日数と、その日の水温条件、溶存酸素条件の関数とした。すなわち、(溶脱影響) × (温度影響) × (溶存酸素濃度影響) × (第*i*日に倒伏した物質の第*j*日の分解量) ÷ (第*i*日に倒伏した物質の第(*j*-1)日の残存量) と考え、

$$\mu_{i,x,y} = L_{j-i} \cdot \theta_d^{T_j - 10} \cdot \phi(y) \times \left\{ \exp[-(j-1-i) \cdot \lambda_x(y)] - \exp[-(j-i) \cdot \lambda_x(y)] \right\} + \exp[-(j-1-i) \cdot \lambda_x(y)] \quad (10)$$

と表現した。ここに、 $\theta_d$ は温度効果を表すアレニウス定数、 $\lambda_x(y)$ は酸素条件*y* (*ae*: 有酸素状態, *an*: 無酸素状態)<sup>27</sup>での物質*x* (*l*: 葉, *s*: 茎)の分解率、 $T_j$ は*j*日の日平均水温(°C)、 $L_{ji}$ は溶脱係数、*i*は分解開始日、 $\phi(y)$ は溶存酸素濃度の影響を表す関数である。

式(10)で指数関数で分解率を求めるのは、分解実験で求める指数型分解率 $\lambda_x(y)$ は(第*t*日の残存量 =  $B_0 \exp(-\lambda_x(y)t)$ :  $B_0$ は初期バイオマス)のように定義されるためである。式(10)は物質が水中に入る日を区別するため、日数*t*がさらに倒伏日*i*と分解日*j*の間の日数の関数となっている。

溶存酸素濃度の影響(③)は、Pereira et al.<sup>28</sup>より、以下のように与えた。

$$\phi(ae) = \max \left( 0, \frac{DO_j - aer}{DO_j + aer} \right) \quad (11)$$

$$\phi(an) = \max \left( 0, \frac{ana - DO_j}{ana + DO_j} \right) \quad (12)$$

ここに、*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、 $\phi(ae)$ ,  $\phi(an)$ はそれぞれ有酸素、無酸素分解における溶存酸素濃度の影響を表す関数、 $DO_j$ は*j*日における溶存酸素量で、ヨシ帯外部とは濃度差による拡散と移流による水交換で日々混合が起こると仮定し、内部での酸素消費量をもとに、

$$DO_j = DO_{out,j} - \frac{dDO}{dt} \Big|_{t=j} \times \Delta t \quad (13)$$

表-2 パラメーター一覧 (生長モデル)

パラメータ	既往値 <sup>9),16),17)</sup>	採用値	単位	出典
根の呼吸率 (20°C)	0.002	0.005	g g <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>	c
葉茎の固定物質が地下茎に輸送される割合	0.026	0.022	-	c
葉茎から元々の地下茎に輸送される割合	0.6	0.7	-	c

註: c: キャリブレーション

表中のパラメータ以外は既往値<sup>9),16),17)</sup>と同じ

表-3 パラメーター一覧 (分解モデル)

パラメータ	単位	値	出典
アレニウス定数 (16°C以下)	無次元	1.07	2
アレニウス定数 (16°Cより大)	無次元	1.02	2
茎の分解物が葉の分解率と同程度になる物質量の割合 ( $\alpha$ )	d <sup>-1</sup>	0.00000864	3
無酸素層からの有機物質の溶出率( <i>i<sub>d</sub></i> )	無次元	0.0001	3
葉の有酸素分解定数 ( $\lambda_l(ae)$ )	無次元	0.0012	4,5
茎の有酸素分解定数 ( $\lambda_s(ae)$ )	無次元	0.0005	4,5
葉の無酸素分解定数 ( $\lambda_l(an)$ )	無次元	0.0004	3,4
茎の無酸素分解定数 ( $\lambda_s(an)$ )	無次元	0.000166	3,4
葉の限界C/N比 ( $CN_{crit-l}$ )	g C · g N <sup>-1</sup>	18	4
茎の限界C/N比 ( $CN_{crit-s}$ )	g C · g N <sup>-1</sup>	30	4
葉の限界C/P比 ( $CP_{crit-l}$ )	g C · g P <sup>-1</sup>	220	4
茎の限界C/P比 ( $CP_{crit-s}$ )	g C · g P <sup>-1</sup>	950	4
地上部バイオマスに占める葉の割合	無次元	0.275	6
無酸素分解過程の上限酸素濃度 ( <i>aer</i> )	g O <sub>2</sub> m <sup>-2</sup>	1	3
無酸素分解過程の下限酸素濃度 ( <i>ana</i> )	g O <sub>2</sub> m <sup>-2</sup>	0.1	3
アンモニアを酸化するのに必要な酸素量 ( $\alpha_{o/n}$ )	g O <sub>2</sub> · g N <sup>-1</sup>	4.635	3,7
炭素量を酸素量に変換する定数 ( $\alpha_{o/c}$ )	g O <sub>2</sub> · g C <sup>-1</sup>	2.67	3
乾燥重量を炭素量に変換する定数 ( $\alpha_{c/b}$ )	g C · g DW <sup>-1</sup>	0.409	8
空気中での分解率(葉)	無次元	0.0004	4
空気中での分解率(茎)	無次元	0.0003	4
空気分解に対するアレニウス定数	無次元	1.01	1

註: 1-Calibration; 2-Polunin<sup>25</sup>; 3-Pereira et al.<sup>28</sup>;

4-Hietz<sup>20</sup>; 5-Gessner<sup>20</sup>; 6-Sieghardt<sup>24</sup>;

7-Therien & Spiller<sup>31</sup>; 8-Ondok<sup>32</sup>

で表現した。ここに、 $DO_{adj}$  は  $j$  日におけるヨシ帯外部の溶存酸素量観測値<sup>2)</sup>、右辺第2項は、式(8)に示されるヨシ帯内部の酸素消費量、 $\Delta t$  は計算時間間隔(=1)である。

水温依存性 (2) <sup>4)</sup> は、アレニウス定数を用いて表現した。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<sup>4)</sup>、茎の場合にもこれを採用する。

溶脱と分解者活動の区別 (1) を表現するため、溶脱係数は Polunin<sup>4)</sup> の実験結果より、最初の 20 日 ( $j-i \leq 20$ ) を 5 (分解量の 5 倍)、その後を 1 とした。大気中で分解される量についても式(10)~(11)で計算した (全て有酸素分解。ただし、式(11)は  $\phi(ae)=1$  とする)。空気中では初期の急激な質量減少はおきない<sup>20)</sup> ため、 $L_{j,i}=1$  とした。

### b) 溶出する栄養塩のモデル化

式(5)、(6)に含まれる溶出する栄養塩を表す係数  $ncl(i,j)$ ,  $ncs(i,j)$ ,  $pcl(i,j)$ ,  $pcs(i,j)$  (定義は表-1 参照) は、分解されるバイオマス中に含まれる炭素量  $C$  の比  $\alpha_{CB}$  ( $=C/\text{バイオマス}=0.38$  (Hietz<sup>26)</sup>) と、分解過程における炭素量  $C$  と栄養塩 (N または P) の比  $CN (=C/N)$ ,  $CP (=C/P)$  を用いて以下のように求めた。

生物による分解過程に入ると、バクテリアや菌が増殖したり、リグニンに束縛されることにより、窒素含有量が徐々に増加し<sup>20)</sup>、限界値が存在する<sup>30,4)</sup>。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 なのが、350 日後に 19:1 に減少していた場合<sup>4)</sup>、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<sup>20)</sup>。本研究では Neusiedlersee 湖において検証するため、Hietz の実験<sup>26)</sup> 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<sup>26)</sup>。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。

$$CN_{i,j} = \begin{cases} CN_i & (CN_i \leq CN_m) \\ CN_i - (j-i) \cdot (CN_i - CN_m) / 860 & (CN_i > CN_m \text{ かつ } 0 < j-i \leq 860) \\ CN_m & (CN_i > CN_m \text{ かつ } j-i > 860) \end{cases} \quad (14)$$

$$CP_{i,j} = \begin{cases} CP_i & (CP_i \leq CP_m) \\ CP_i - (j-i) \cdot (CP_i - CP_m) / 860 & (CP_i > CP_m \text{ かつ } 0 < j-i \leq 860) \\ CP_m & (CP_i > CP_m \text{ かつ } j-i > 860) \end{cases} \quad (15)$$

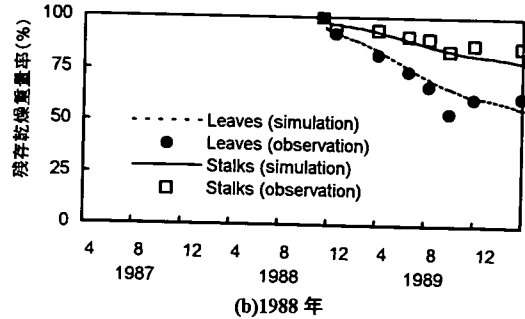
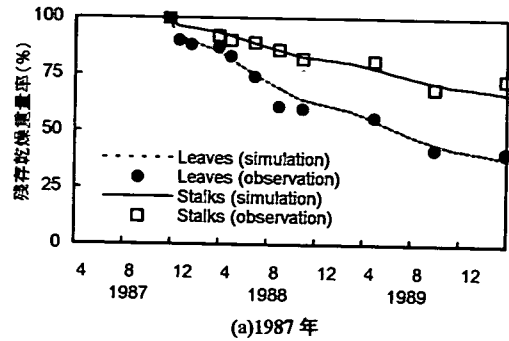


図-2 残存乾燥重量率 (リター残存量の初期値に対する割合(%)) の解析結果と観測結果 (Hietz<sup>26)</sup> との比較 (Site3)

ここに、 $CN$ ,  $CP$  は  $C/N$  または  $C/P$  の値、 $CN_m$ ,  $CP_m$  は  $C/N$  または  $C/P$  の限界値 (最小値)、 $i$  は分解開始日、 $j$  は計算日を示す。

これを用いると、式(6)、(7)中の係数  $ncl(i,j)$ ,  $ncs(i,j)$ ,  $pcl(i,j)$ ,  $pcs(i,j)$  は以下のように表現できる。

$$ncl(i,j) = \frac{1}{CN_{i,j} (CN_{m,i})} \times \alpha_{CB} \quad (16)$$

$$ncs(i,j) = \frac{1}{CN_{i,j} (CN_{m,s})} \times \alpha_{CB} \quad (17)$$

$$pcl(i,j) = \frac{1}{CP_{i,j} (CP_{m,i})} \times \alpha_{CB} \quad (18)$$

$$pcs(i,j) = \frac{1}{CP_{i,j} (CP_{m,s})} \times \alpha_{CB} \quad (19)$$

ここに、 $CN_{i,i}$  ( $CN_{m,i}$ ),  $CN_{i,j}$  ( $CN_{m,s}$ ) は、それぞれ式(14)の  $CN_m$  に  $CN_{i,i}$ ,  $CN_{m,s}$  を代入することを示し、 $CP_{i,i}$  ( $CP_{m,i}$ ),  $CP_{i,j}$  ( $CP_{m,s}$ ) は、それぞれ式(15)の  $CP_m$  に  $CP_{i,i}$ ,  $CP_{m,s}$  を代入することを示す。

自然の群落においては、栄養塩循環はヨシ以外のものによる作用 (脱窒等) も含まれる。しかし、この研究においては、ヨシによる栄養塩摂取と分解による回帰に焦点を絞り、観測された栄養塩循環率が、どの程度表現可能なかを検討することとする。

表-2.3 にモデルにおいて使用した定数一覧を示す。

### (3) 検証地点ならびに使用したデータ

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<sup>2</sup>)である。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ほとんどがヨシの単群落である<sup>33)</sup>。ヨシ帯内部の開水面には *Utricularia* が生長するが最大バイオマスは 15gm<sup>-2</sup>で<sup>34)</sup>、植物プランクトンのバイオマスも 0.002gm<sup>-2</sup>と少ない<sup>35)</sup>。これは、ヨシのバイオマスと比較すると、それぞれわずか 0.15%、0.0001%に過ぎず、密集したヨシ帯においては、ヨシは物質循環の主要な役割を果たしている。また、Purbachの近くの Breitenbrunn のヨシ帯では表層堆積物の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いる。ヨシ帯周辺部においては細かい物質は水の弱い動きによっても流動し、無機物を含んだ砂が蓄積されるが、ヨシ帯の内部においては波は弱く、大部分のリターは定着し地下に蓄積されていく。そこで、本研究ではヨシ帯内部の全ての有機物はヨシにより生産かつ分解されたものと仮定する。

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 Sieghardt<sup>26)</sup>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。

本研究では、まず Hietz<sup>26)</sup>が Neusiedlersee 湖北方の Purbach 近くのヨシ帯内部において行なったリターバッグ実験の分解過程についての検証を行った。実験は 1987年 11月 17日から、1990年まで継続された。観測は沿岸帯に直角に 5地点有るものの、本解析においては中央のもの(site3)のみを比較の対象とした。

**(4) 生長モデルのキャリブレーションならびに初期条件**

生長モデルは 1981年から 1982年の地上部バイオマスの観測結果を表現できるよう調整した。生長モデルの定数は Asaeda & Karunaratne<sup>9)</sup>、田中ら<sup>16,17)</sup>のものを基本としたが、3つの定数を表-2のようにわずかに修正した。これらにより、観測データと解析結果の差は決定係数 R<sup>2</sup> が 0.71 から 0.84 に向上した。

地上部バイオマスが観測されている地点の地下部バイオマスは観測されていないものの、Sieghardt<sup>24)</sup>により、1981年 6月から 1982年の生長期において 1200 から 1900gm<sup>-2</sup>と観測されている。それゆえ、7月の地下茎バイオマスは平均値 1550gm<sup>-2</sup>とした。

**3. 解析結果**

**(1) リターバッグ実験との比較**

図-2(a), (b)は、リターバッグ実験において観測された

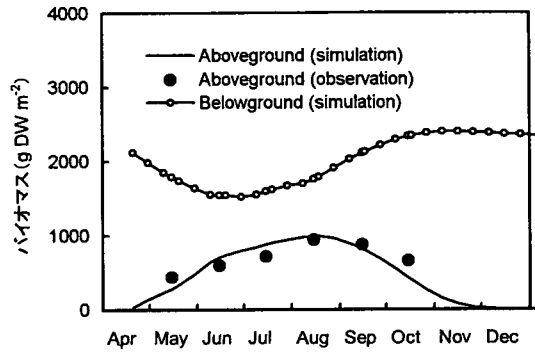


図-3 バイオマスの観測値 (Sieghardt<sup>26)</sup>)との比較

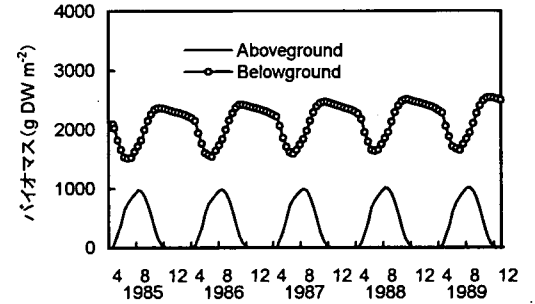
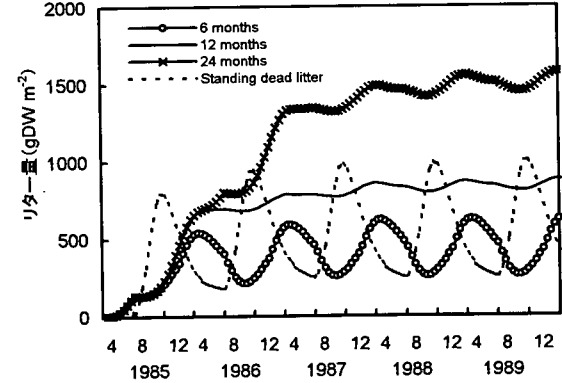
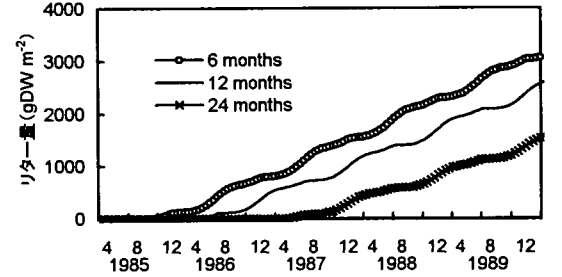


図-4 地上部・地下部バイオマスの5年間の変動解析結果



(a)



(b)

図-5 リター量の解析結果; (a) 有酸素層のリターと枯死体リター, (b) 無酸素層のリター

乾燥重量と解析結果を比較したものである。リターからの溶脱は最初の数日間において約15%と顕著に進行する。しかし、分解過程に入ると分解率は減少し、水温の低い冬季の間は低い値を取りつづける。春になると分解率は再び上昇し、気温の上がる6-7月まで比較的高い溶存酸素(DO)のもとで、高い値をとる。8月中旬になるとDOの値が下降し、続く気温低下により分解率は再び下降し、冬の間はDOの値が回復しても、分解率は低い値を取りつづける。茎のリターは1年目は初期バイオマスの16%、28ヶ月までで28%が分解される。一方、葉のリターバッグの方は、ほぼ2倍の35%、54%がそれぞれ1年目まで、28ヶ月目までに分解される。本分解モデルは、速い分解物質(葉、穂、時間の経過した茎の一部)、遅い分解物質(茎)の分解率( $\text{day}^{-1}$ )をそれぞれ0.0012、0.0005とした場合に、前述の過程を良く表現できる(決定係数 $R^2$ は1987年がそれぞれ0.97,0.98,1988年は0.93,0.95)。これらの値は、Gessner<sup>20</sup>の観測結果(葉が0.0009-0.0031 $\text{day}^{-1}$ 、茎が0.0004-0.0005 $\text{day}^{-1}$ )と良い対応を示している。以後、速い分解物質、遅い分解物質の分解率をそれぞれ0.0012、0.0005で固定して解析を行なうものとする。

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も行った。地下茎のバイオマスは7月に1550 $\text{gm}^2$ 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2100 $\text{gm}^2$ に設定した。図-3は地上部と地下部のバイオマスについて、1981年と1982年の観測値と解析結果を比較したもので、適合度は高い( $R^2=0.84$ )。

リターは、酸素量が十分な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、酸素が少なく分解の非常に遅い地中に入る。すなわち、ある地点の酸素消費はリターが酸素の多い水中にあるときに行なわれる。リターが酸素の多い水中にある期間は、ヨシ原の立地条件(土砂堆積量、攪乱の規模・頻度)によって変わるものと考えられることから、本解析では6ヶ月、12ヶ月、24ヶ月と3種類の検討を行った。

## (2)長期的な変動に関する数値実験

(1)で検証したモデルを Neusiedlersee 湖の1985年から1990年にかけてのヨシの生長変動に当てはめた。ヨシ群落が定常な状態になるまでの遷移過程をみるため、リターも立ち枯れもない状態から計算を実行した。

図-4は、地上部、地下部のバイオマスを示したものである。シュートは4月中旬から地下茎の栄養を用いて生長を開始し、7月の終わりにピークバイオマス1000 $\text{gm}^2$ になる。さらに、8月から枯れるのにあわせて地上部の固定物質を地下器官に転流する。地下部のバイオマスは、初期生長期に減少し、6月から7月にかけて、1500~

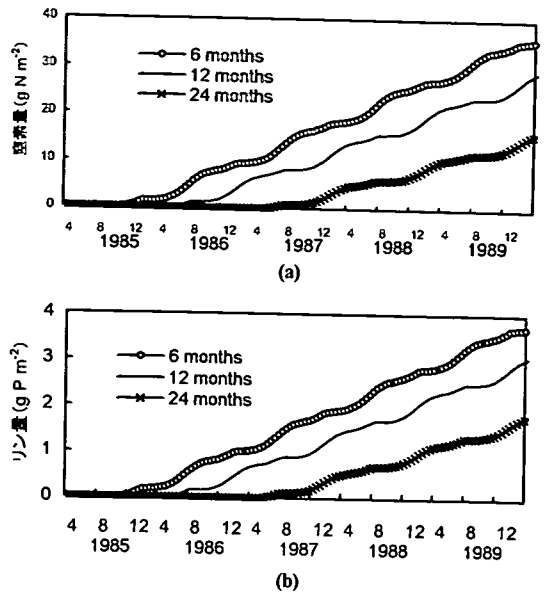


図-6 無酸素層に蓄積される(a)窒素、(b)リンの解析結果

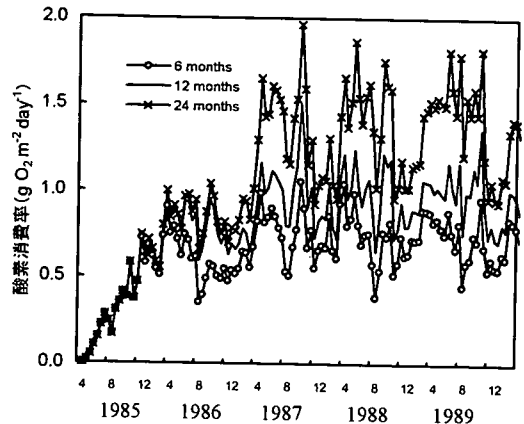


図-7 リターの分解による酸素消費率

1800 $\text{gm}^2$ の最低値になる。その後、地上部からの転流により地下部バイオマスは増加し、秋には2400 $\text{gm}^2$ の最高値となる。冬から翌春にかけて、地下部のバイオマスは呼吸と枯死により再び緩やかに減少する。地下部のバイオマスは5年間で、1985年4月の1900 $\text{gm}^2$ から、1990年4月の2069 $\text{gm}^2$ までわずかに増加する。一方、地上部バイオマスの最大値は1985年の981 $\text{gm}^2$ から1999年の1034 $\text{gm}^2$ に増加する。

図-5(a)は、立ち枯れバイオマス、有酸素層に蓄積されるリター量、図-5(b)は無酸素層に蓄積されるリター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3年間は徐々に増加する。有酸素層に蓄積されるリターの量は最初の数年間は増加するが、無酸素層への移出と徐々に釣りあうようになる。6ヶ月、12ヶ月、24ヶ月の線より、有酸素層に留まる期



間が長いほど平衡状態までの期間が長く必要であり、結果として有酸素層に蓄積されるリター量も大きな値となる。有酸素層のリターは分解により減少するため、平衡状態までのリターの増加率は減少する。無酸素分解は非常に遅いため、無酸素層のリター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、無酸素層のリター増加率を減少させる (図-5 (b))。

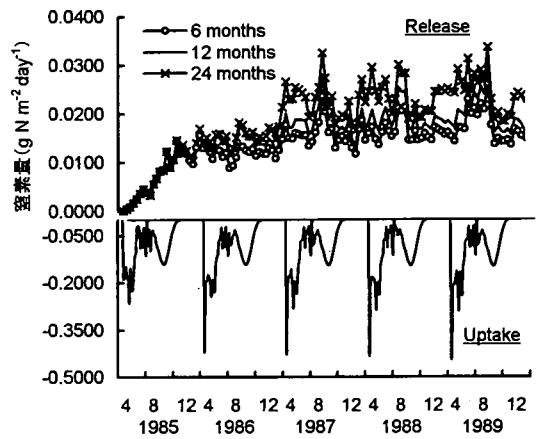
図-6(a), (b)は、無酸素層における窒素、リンの蓄積量を示したものである。酸素層に留まる期間が6ヶ月、の場合の蓄積率は窒素、リンについて  $8.52\text{gNm}^{-2}\text{year}^{-1}$ 、 $0.89\text{gPm}^{-2}\text{year}^{-1}$ 、24ヶ月の場合それぞれ、 $5.82\text{gNm}^{-2}\text{year}^{-1}$ 、 $0.64\text{gPm}^{-2}\text{year}^{-1}$ となる。

図-7はヨシのリターの分解過程における酸素消費率を示したものである。春においては、気温の上昇とともに酸素消費率は徐々に増加するが、11月になると酸素消費率が  $1.0\text{mgO}_2\text{l}^{-1}\text{day}^{-1}$ 程度まで減少し、冬期間は酸素濃度が比較的高いにもかかわらず低い水温のために低い値にとどまる。有酸素層におけるリターの分解期間が長いほど、リターの分解が活発に起こり、4月から9月にかけての酸素消費率を高めるが、冬期においてはその差は少ない。

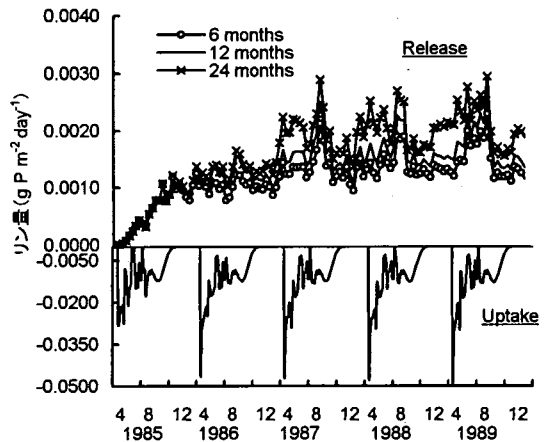
図-8(a), (b)は枯死バイオマスの分解による窒素、リンの溶出量(Release)とヨシによる吸収量(Uptake)を示したものである。有酸素層にリターが蓄積するため溶出量は最初の数年は徐々に増加する。溶出量は4月から9月にかけて高く溶存酸素の消費量の変動によりわずかに変動する。その結果、窒素やリンの溶出量も低い酸素濃度と冬の低温のために減少する。有酸素層に留まる期間が長いほど、溶出量は明らかに増加し、24ヶ月の溶出量は6ヶ月の溶出量の約2倍となる。生長率から判断すると吸収は分解過程とは独立していると考えられる。したがって、吸収量は分解による溶出量よりもどのケースも4倍以上であるのにも関わらず、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。栄養塩回帰と比較すると、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。

#### 4. 考察

分解率は微生物の活動に関係しており、微生物の活動はリターの質と水の条件に影響される<sup>4)</sup>。Neusiedlersee湖では、春から夏にかけて水温が  $10^\circ\text{C}$ 以上であること、沈水植物 *Utricularia* や藻類の光合成により供給される



(a)



(b)

図-8 ヨシ群落内部における(a)窒素、(b)リンの吸収(Uptake)と溶出 (Release)

表-4 溶出栄養塩とリター生産量

溶出または生産量	単位	有酸素層滞留期間 (ヶ月)		
		6	12	24
窒素溶出率	$(\text{g m}^{-2} \text{ year}^{-1})$	6.15	7.12	7.88
リン溶出率	$(\text{g m}^{-2} \text{ year}^{-1})$	0.52	0.61	0.75
有酸素層に存在するリター量	$(\text{g m}^{-2})$	500	800	1500
無酸素層におけるリターの蓄積率	$(\text{g m}^{-2} \text{ year}^{-1})$	800	700	450

酸素で高い酸素濃度であること<sup>2)</sup>により、リターの分解量は多い。ヨシが生長するとヨシの葉により日射がさえぎられ水表面には3%しか到達しない<sup>34)</sup>ため、藻類や *Utricularia* の生長は7月に完了する<sup>35)</sup>。そのため、水中における酸素生産量は急激に減少するが、高い水温のため8月まで高い分解率は維持される。10月になり、水温が  $10^\circ\text{C}$ 以下に下がると、低い酸素濃度とともに分解率

を減少させる。その結果、4月から9月にかけてのリターの減少は10月から5月にかけての減少よりも1.5~2倍高い値となる。また、葉と茎の計算において冬の分解率はやや大きめの値、春から夏にかけての分解率は少なめの値となったが、Pohlm<sup>9)</sup>により与えた気温定数はこの湖においては適合度がよいと考えられる(図-2(a), (b))。

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表-4のようになる。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。

地下から大量の栄養塩を吸収するため、長期間で見ると無酸素状態でのリターの分解量は上層水から拡散で無酸素層に入ってくる量とつりあうようになると考えられる。すなわち、吸収は地下からではあるが、間接的には水中の栄養塩除去に貢献している。

有機物の蓄積はヨシ等の抽水植物が支配的な湿地においては典型的な現象である。栄養塩吸収のポテンシャルとこの過程を支配する要因を解明することは排水処理としてのヨシ群落の効果を評価する際や、自然の群落が湖の水質に及ぼす影響を考慮する上で、大変重要である。

本研究によりヨシの生長分解モデルを用いて、ヨシ群落周辺の物質収支、栄養塩収支が評価可能なことを示し、ヨシの土壤中への栄養塩封じ込め効果を定量評価した。しかしながら、大量の栄養塩が土壤中に蓄積されると植生の生長そのものに悪影響が生じ、蓄えられた大量の栄養が溶出し、富栄養化を引き起こすという、長期的にみれば、非常に複雑な自然のサイクルが形成される。これについては、今後さらに検討することが必要である。

## 5. 結論

本研究により得られた知見は以下のとおりである。

- (1) ヨシ群落周辺の物質収支、栄養塩収支を定量評価するため、ヨシの生長、立ち枯れヨシの倒伏、葉・茎の分解、栄養塩摂取ならびにこれらの過程による栄養塩回帰を表現可能な生長分解モデルを作成した。
- (2) 生長分解モデルはオーストリアのNeusiedlersee湖のヨシのバイオマスならびにリターバッグ実験との比較において良い適合度を得た。
- (3) ヨシのリターの分解率は有酸素層においては春から

秋にかけて増加する等、分解率の季節変化を酸素消費量、気温との関連において解明した。

- (4) 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く、年間では、生産量の33%から48%分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、地下の栄養塩は無酸素層に継続的に蓄積されていく。
- (5) 栄養塩回帰と比較すると、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、窒素、リンそれぞれ、 $0.0456 \sim 0.0527 \text{gNm}^{-2} \text{day}^{-1}$ 、 $0.0055 \sim 0.0062 \text{gPm}^{-2} \text{day}^{-1}$ 程度の値をとる。

謝辞: 本研究を行うにあたっては、University of Agricultural Sciences, AustriaのHietz博士から貴重な助言とデータを提供していただいた。記して謝意を表します。

## 付録

### 1. ヨシの生長モデル<sup>9),10),16),17)</sup>

式(A1)~(A5)に、地下茎モデル、根モデル、新地下茎モデル、葉茎モデル、穂モデルを示す。それぞれ、植物の乾燥重量( $\text{g/m}^2$ )の1日単位の変化を記述するものである。表-付1に支配方程式中の記号・添え字一覧を示す。

$$\frac{dB_{rhi}}{dt} = -R_{rhi} - D_{rhi} - Rhif \cdot f_{rhi} + y \cdot \sum_{i=1}^{i=\max} \varepsilon_{shl} \cdot b_{shl}(i) \cdot f_{shl} + y \cdot \sum_{i=1}^{i=\max} \varepsilon_{ph} \cdot Ph_{shl}(i) \cdot f_{ph} \quad (A1)$$

$$\frac{dB_{rt}}{dt} = G_{rt} \cdot f_{rt} - R_{rt} - D_{rt} + x \cdot Rhif \cdot f_{rhi} \quad (A2)$$

$$\frac{dB_n}{dt} = -R_n - D_n + (1-y) \cdot \sum_{i=1}^{i=\max} \varepsilon_{shl} \cdot b_{shl}(i) \cdot f_{shl} + (1-y) \cdot \sum_{i=1}^{i=\max} \varepsilon_{ph} \cdot Ph_{shl}(i) \cdot f_{ph} \quad (A3)$$

$$\begin{aligned} \frac{db_{shl}(i)}{dt} = & Ph_{shl}(i) - R_{shl}(i) - D_{shl}(i) \\ & - G_{rt} \cdot f_{rt} \cdot (b_{shl}(i)/B_{shl}) \\ & + (1-x) \cdot Rhif \cdot f_{rhi} \cdot (b_{shl}(i)/B_{shl}) \\ & - \varepsilon_{shl} \cdot b_{shl}(i) \cdot f_{shl} - \varepsilon_{ph} \cdot Ph_{shl}(i) \cdot f_{ph} \\ & - b_{shl}(i) \cdot \varepsilon_p \cdot ff - Ph_{shl}(i) \cdot k \cdot ff \end{aligned} \quad (A4)$$

$$\begin{aligned} \frac{dB_p}{dt} = & -R_p - D_p + \sum_{i=1}^{i=\max} Ph_{shl}(i) \cdot k \cdot ff \\ & + \sum_{i=1}^{i=\max} \varepsilon_p \cdot b_{shl}(i) \cdot ff \end{aligned} \quad (A5)$$

ここに、 $(i)$ :  $i$ 番目の層の物質質量,  $imax$ : 層の最大数, を示す。

### 2. 各項のモデル化

式(A1)~(A5)の支配方程式における各項のモデル化は

表-付1 支配方程式を表現する記号・添え字一覧

大項目	記号	記号の意味	単位
ヨシの生活史を表すユリウス日 (t)	$t_b$	生長開始日(91day)	(day)
	$t_e$	地下茎の栄養による初期生長期最終日(145day)	(day)
	$t_f$	穂の形成日(196day)	(day)
	$t_p$	物質輸送開始日(166day)	(day)
	$t_r$	老化開始日(215day)	(day)
	$t_r$	根の生長開始日(112day)	(day)
支配方程式の各項に使用される記号	$B$	バイオマス	( $g/m^2$ )
	$b$	各層 <i>i</i> (1cm)毎のバイオマス	( $g/m^2/cm$ )
	$R$	呼吸量	( $g/m^2/day$ )
	$D$	枯死量	( $g/m^2/day$ )
	$Ph$	光合成量	( $g/m^2/day$ )
	$R_{hif}$	地下茎に蓄積された物質の根や葉茎への輸送量	( $g/m^2/day$ )
	$G_n$	光合成物質の根の生長への供給量	( $g/m^2/day$ )
添え字の意味	$r_{hi}$	旧地下茎 (rhizome)	-
	$r_t$	根(root)	-
	$n$	新地下茎 (new rhizome)	-
	$sh$	葉茎 (shoot)	-
	$p$	穂 (panicle)	-
ヨシの生長過程に対応した係数	$f_{rhi}$	$t_b < t < t_e$ の時 1, それ以外は 0	無次元
	$f_{sh}$	$t_e < t$ の時 1, それ以外は 0	無次元
	$f_{ph}$	$t_p < t < t_r$ の時 1, それ以外は 0	無次元
	$f_{rn}$	$t_r < t < t_p$ の時 1, それ以外は 0	無次元
	$ff$	$t_f < t$ の時 1, それ以外は 0	無次元
各器官の間の輸送に関する係数	$\epsilon_{sh}$	葉茎から地下茎に輸送される割合	無次元
	$\gamma$	葉茎から元々の地下茎に輸送される割合	無次元
	$\epsilon_{ph}$	光合成によって形成される物質が輸送される割合	無次元
	$x$	葉茎から根に輸送される物質量の割合	無次元
	$k$	光合成物質が穂の形成に使用される割合	無次元
	$\epsilon_p$	葉茎に蓄積された物質が穂の形成に利用される割合	無次元

田中ら<sup>16),17)</sup>に詳述されているのでここでは省略する。

なお、本稿において現地観測データにあうようキャリブレーションにより定数を変更した箇所は、生長モデルの支配方程式の式(A3)第1項、式(A4)第6項、式(A1)第4項、第5項に関連する定数である。

参考文献

- Ostendorp, W. : "Die-back" of reed on Europe - a critical review of literature, *Aquatic Botany*, 35, 5-26, 1989.
- Neuhuber, F. & Hammer, L. : Oxygen conditions. In: Löffler, H. (Editor), *Neusiedlersee: The Limnology of a Shallow Lake in Central Europe*, Dr. W. Junk bv Publishers, The Hague- Boston- London, 121-130, 1979.
- Stehlik, A. : Chemische Topographie des Neusiedler Sees. *Sitz. Ber. Öst. Akad. Wiss., math.-nat. Kl.*, 180 (8-10), 217-278, 1972.
- Polumin, N.V.C. : The decomposition of emerged macrophytes in freshwater, *Adv. Ecol. Res.*, 14, 115-166, 1984.
- Hocking, P.J. : 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. and Freshw. Res.*, 40, 421-444, 1989.

- Hocking, P.J. : 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. and Freshw. Res.*, 40, 445-464, 1989.
- Clevering, O.A. : An investigation into the effects of nitrogen on growth and morphology of stable and die-back populations of *Phragmites australis*. *Aquatic Botany*, 60(1), 11-25, 1998.
- Allirand, J.M. & Gosse, G. : Above-ground biomass production model for a common reed (*Phragmites communis* TRIN.) stand, *Biomass and Bioenergy*, 9(6), 441-448, 1995.
- Asaeda, T. & Karunaratne, S. : Dynamic modelling of the growth of *Phragmites australis*: model description, *Aquatic Botany*, 67(4), 301-318, 2000.
- Karunaratne, S. & Asaeda, T. : Verification of a mathematical growth model of *Phragmites australis* using field data from two Scottish Lochs, *Folia Geobotanica*, 35, 419-432, 2000.
- Mason, C.F. & Bryant, R.J. : Production nutrient content and decomposition of *Phragmites communis* Trin. and *Typha angustifolia* L., *J. Ecol.*, 63, 71-96, 1975.
- Rooth, J.E. & Stevenson, J.C. : Sediment deposition patterns in *Phragmites australis* communities: Implications for coastal areas threatened by rising sea-level, *Wetlands Ecology and Management*, 8 (2-3), 173-183, 2000.
- van der Valk, A.G. & Attiwill, P.M. : Above- and below-ground litter decomposition in an Australian salt marsh, *Aust. J. Ecol.*, 8, 441-447, 1983.
- Kausik, N.K. & Hynes, H.B.N. : The fate of the dead leaves that fall into streams, *Archiv für Hydrobiologie*, 68, 465-515, 1971.
- Webster, J.R. & Benfield, E.F. : Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems, *Ann. Rev. of Ecol. and Systematics*, 17, 567-594, 1986.
- 田中規夫, 浅枝隆, Karunaratne, S. : 日射量・気温変化によるアシ *Phragmites australis* の生長予測解析, 土木学会論文集, No.663/II-53, 119-129, 2000.
- 田中規夫, 浅枝隆, Karunaratne, S., 谷本勝利: アシ *Phragmites australis* の生長に対する湛水深の影響解析, 土木学会論文集, No.677/II-55, 141-150, 2001.
- Hocking, P.J., Finlayson, C.M. & Chick, A.J. : The biology of Australian weeds. 12. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *J. Aust. Inst. Agr. Sci.*, 49, 123-132, 1983.
- Walker, D. : Direction and rate in the British post-glacial hydrosere. In "Studies in the Vegetational History of the British Isles" (D. Walker and R.G. West, eds.), 117-139, Cambridge University Press, London and New York, 1970.

- 20) Gessner, M.O. : Breakdown and nutrient dynamics of submerged *Phragmites* shoots in the littoral zone of a temperate hardwater lake, *Aquatic Botany*, 22, 9-20, 2000.
- 21) Alizai, S.A.K. & McManus, J. : The significance of reed beds on siltation in the Tay Estuary, *Proc. R. Soc. Edinburgh, Sect. B: Biol.*, 78, 500-515, 1980.
- 22) Harrison, E.S. & Bloom, A.L. : Sediment rates on tidal salt marshes in Connecticut, *J. Sediment. Petrol.*, 47, 1484-1490, 1977.
- 23) Colberg, P.J. : Anaerobic microbial degradation of cellulose, lignin, oligolignols, and monoaromatic lignin derivatives. In: J. Alexander & B. Zehnder (Editors), *Biology of Anaerobic Microorganisms*, Wiley Series in Ecological and Applied Microbiology, Wiley-Interscience, New York, 333-372, 1988.
- 24) Sieghardt, H. : Der Neusiedler See und sein Schilfgürtel: Naturnaher Lebensraum und Wirtschaftsfaktor im Spannungsfeld zwischen Ökologie und Ökonomie, *Geowissenschaften in unserer Zeit*, 5, 129-136, 1987.
- 25) Polunin, N.V.C. : Processes contributing to the decay of reed (*Phragmites australis*) litter in freshwater, *Arch. Hydrobiol.*, 94, 182-209, 1982.
- 26) Hietz, P. : Decomposition and nutrient dynamics of reed (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) litter in Lake Neusiedl, Austria, *Aquatic Botany*, 43, 211-230, 1992.
- 27) Asaeda, T., Trung, V.K. & Manatunge, J. : Modeling the effects of macrophyte growth and decomposition on the nutrient budget in shallow lakes, *Aquatic Botany*, 68(11), 217-237, 2000.
- 28) Pereira, A., Tassin, B. & Jorgensen, S.E. : A model for decomposition of the drown vegetation in an Amazonian Reservoir, *Ecological Modelling*, 75/76, 447-458, 1994.
- 29) Triska, F.J. & Sedell, J.R. : Decomposition of four species of leaf litter in response to nitrate manipulation, *Ecology*, 57, 783-792, 1976.
- 30) Parnas, H. : Model for decomposition of organic material by microorganisms, *Soil Biol. Biochem.*, 7, 161-169, 1975.
- 31) Thérien, N. & Spiller, G. : 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*, 9(2), 87-98, 1981.
- 32) Ondok, J.P. : Estimation of seasonal growth of underground biomass. In : Dykyjova, D. & Kvet, J. (Eds.) *Pond Littoral Ecosystems*, Springer-Verlag, Berlin, p194.
- 33) Löffler, H. (Editor) : *Neusiedlersee: The Limnology of a Shallow Lake in Central Europe*, Dr. W. Junk bv Publishers, The Hague-Boston-London, 1979.
- 34) Maier, R. : Production of *Utricularia vulgaris* L. In: Löffler, H. (Editor), *Neusiedlersee: The Limnology of a Shallow Lake in Central Europe*, Dr. W. Junk bv Publishers, The Hague-Boston-London, 273-280, 1979.
- 35) Dokulil, M. : Seasonal pattern of phytoplankton. In: Löffler, H. (Editor), *Neusiedlersee: The Limnology of a Shallow Lake in Central Europe*, Dr. W. Junk bv Publishers, The Hague-Boston-London, 203-231, 1979.
- 36) Sieghardt, H. : 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*, 198, 73-80, 1990.

(2001. 3. 28 受付)

## EVALUATION OF MATERIALS BUDGET BY AN APPLICATION OF GROWTH AND DECOMPOSITION MODEL OF *Phragmites australis*

Le Hung NAM, Takashi ASAEDA, Norio TANAKA, Kentaro YUTANI  
and Katsutoshi TANIMOTO

A simple model was developed to evaluate the material budget during the decomposition process of *Phragmites australis* aboveground biomass, and was applied to a reed stand in Neusiedlersee, Austria, to understand nutrient cycles. The model describes the growth of each organ of *Phragmites australis*, the collapse of standing dead shoot, the decomposition of leaves and stalks, and nutrient uptake and release of these processes. With a longer period of aerobic decomposition of litter before the litter was transferred to the anaerobic substrate, the decomposition rate increased markedly especially from spring to autumn. From 33% to 48% of the annual production was decomposed in a year and the rest remained in the anaerobic substrate, depending on the period of the aerobic decomposition of the litter. Releases of nitrogen and phosphorus were high from late spring to the end of summer, but were low and stable in autumn and winter. A higher proportion of phosphorus than of nitrogen is expected to remain trapped in the anaerobic layer. Compared with nutrient release, about 4 to 6 times more nitrogen and 5 to 7 times more phosphorus are taken up during the growing season.