

水生植物の生長・枯死・分解過程の定量的評価解析

MODELLING THE EFFECTS OF MACROPHYTE DECOMPOSITION ON THE NUTRIENT BUDGET IN SHALLOW LAKES

浅枝 隆¹・藤野 肇²・ヴ キエン チュン³

Takashi ASAEDA, Takeshi FUJINO and Vu Kien Trung

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)

³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)

A model of the annual life cycle of submerged macrophytes, *Potamogeton pectinatus* L., and their decomposition process was developed. Their growth and decay were considered for five fractions simultaneously: main and secondary shoots, roots, tubers and new tubers of *P.pectinatus* in the growth submodel. In the decomposition submodel, different decomposition rates were incorporated for the easily and hardly degradable fractions of the above ground biomass. The model was applied to the field experiment in Swartvlei Lake (South Africa) rich in *Potamogeton pectinatus* L.. The biomass of each fraction, standing stock of phosphorus and the phosphorus content in shoots, secondary shoots and roots were reproduced well. The model was also able to simulate successfully the decomposition process, the remaining dry mass, and the phosphorus and nitrogen content of the remaining biomass. A series of numerical experiments were carried out for an imaginary lake to investigate the long term effects of macrophyte decomposition on the lake ecosystem.

Key Words : Biomass, emergent macrophytes, numerical simulation, seasonal variation

1. はじめに

水生植物(マクロファイト)が富栄養化した湖において水質を浄化する機能については、多くの現地観測が報じられている。マクロファイトは、その生长期間中において湖底や水中から多量の栄養塩を吸収するが、枯死すると多くは湖底に堆積する。堆積した有機物の分解過程においては、蓄積された栄養塩類は、今度は周囲に放出される。こうした長期間のサイクルは、湖の生態系に対しても強い影響を及ぼす。

本研究は、こうしたマクロファイトが湖沼内の栄養塩収支に与える影響を見積るために、分解過程も含めたマクロファイトの生長モデルを構築することを目的とする。また、対象とする種は、世界中で一般的に見られる観測データも多いマクロファイトとして、*Potageton pectinatus* L.を選んだ。

2. 水生植物の生長・枯死・分解過程予測モデル

(1) 水生植物の生長・枯死過程のモデル化

生長過程のモデル化において、*P.pectinatus* の全バイオマスを、それぞれ葉茎、2次の葉茎、根、塊茎、および新しい塊茎に分け、これらは乾燥重量値として表す。各要素のバイオマスの変化は、それぞれ光合成、呼吸、枯死、枯死した部分からのエネルギーの再分配、および塊茎から2次の葉茎と新しい塊茎への物質輸送が生じて起こるものとする¹⁾。表-1に、各要素のバイオマスの変化についての方程式を示す。これらの中には、22個の係数が含まれており、そのうちの15個の値については既存の研究成果より、残りの7個の値についてはキャリブレーションしたものをそれぞれ用いた²⁾。

まず、マクロファイトの生長は、ユリウス日と日平均気温の積算値で定義される積算時間が1,471日°Cに達し

表1 マクロファイトの生長モデルに関する方程式一覧

$$\frac{dB_{st}}{dt} = Ph_{st} - R_{st} - De_{st} + C_d \cdot De^{P_{st}} + T_f \cdot f_t(i) \cdot f_s(i) - L_{sc} \cdot \max[0, F_{st}] - f_{st} \cdot \varepsilon_{st} \cdot B_{st} - f_r \cdot G_{rt} \cdot B_{rt} - f_{nt} \cdot G_{nt} \cdot B_{nt} \quad (1)$$

$$\frac{dB_{sc}}{dt} = Ph_{sc} - R_{sc} - De_{sc} + C_d \cdot De^{P_{sc}} + L_{sc} \cdot \max[0, F_{st}] - f_{sc} \cdot \varepsilon_{sc} \cdot B_{sc} - (1 - fr) \cdot G_{rt} \cdot B_{rt} - (1 - fnt) \cdot G_{nt} \cdot B_{nt} \quad (2)$$

$$\frac{dB_{rt}}{dt} = G_{rt} \cdot B_{rt} - R_{rt} - De_{rt} + C_d \cdot De^{P_{rt}} - N_{tf} \cdot f_{tf}(i) + T_f \cdot f_t(i) \cdot (1 - f_s(i)) \quad (3)$$

$$\frac{dB_{tb}}{dt} = -R_{tb} - De_{tb} - T_f \cdot f_t \quad (4)$$

$$\frac{dB_{nt}}{dt} = G_{nt} \cdot B_{nt} - R_{nt} - De_{nt} + C_d \cdot De^{P_{nt}} + N_{tf} \cdot f_{tf}(i) + f_{sc} \cdot \varepsilon_{sc} \cdot B_{sc} + f_{st} \cdot \varepsilon_{st} \cdot B_{st} \quad (5)$$

$$F_{st} = Ph_{st} - R_{st} - De_{st} + C_d \cdot De^{P_{st}} + T_f \quad \text{但し, } 200 \mu\text{E}\text{m}^{-2}\text{d}^{-1} \text{ 以上の日射の場合} \quad (6)$$

$$fst = 0 \quad \text{if} \quad Ph_{st} - R_{st} - De_{st} + C_d \cdot De^{P_{st}} + T_f - L_{sc} \cdot \max[0, F_{st}] \geq 0 \quad (7)$$

$$fst = 1 \quad \text{if} \quad Ph_{st} - R_{st} - De_{st} + C_d \cdot De^{P_{st}} + T_f - L_{sc} \cdot \max[0, F_{st}] < 0 \quad (8)$$

$$fsc = 0 \quad \text{if} \quad Ph_{sc} - R_{sc} - De_{sc} + C_d \cdot De^{P_{sc}} + L_{sc} \cdot \max[0, F_{st}] \geq 0 \quad (9)$$

$$fsc = 1 \quad \text{if} \quad Ph_{sc} - R_{sc} - De_{sc} + C_d \cdot De^{P_{sc}} + L_{sc} \cdot \max[0, F_{st}] < 0 \quad (10)$$

$$Ph_{st, sc} = k_{co} \cdot P_m \cdot \frac{PO_{av}}{K_p + PO_{av}} \cdot \frac{NH_{av}}{K_N + NH_{av}} \cdot \frac{PAR}{K_{par} + PAR} \cdot \frac{K_{age}}{K_{age} + Age} \cdot B_{st, sc} \quad (11)$$

$$R_{st} = \beta_{st} \cdot B_{st} \quad ; \quad R_{sc} = \beta_{sc} \cdot B_{sc} \quad ; \quad R_{rt} = \beta_{rt} \cdot B_{rt} \quad \text{and} \quad R_{nt} = \beta_{nt} \cdot B_{nt} \quad (12a, b, c, d)$$

$$De_{st} = \gamma_{st} \cdot B_{st} \quad ; \quad De_{sc} = \gamma_{sc} \cdot B_{sc} \quad ; \quad De_{rt} = \gamma_{rt} \cdot B_{rt} \quad \text{and} \quad R_{nt} = \beta_{nt} \cdot B_{nt} \quad (13a, b, c, d)$$

$$\gamma_{st, sc} = r_{st, sc} \cdot \frac{k_{st, sc}}{k_{st, sc} + Ph_{st, sc} - R_{st, sc} + C_d \cdot De^{P_{st, sc}}} \quad (14)$$

ここで, B はバイオマス(g/m^2), 添え字 st, sc, rt, tb , および nt は葉茎, 2次葉茎, 根, 塊茎, 新しい塊茎(g/m^2), また, P は, 前の日付を表す. Ph は, 葉茎の光合成速度($\text{g}/\text{m}^2/\text{d}$), $R(\beta_{sc, rt, tb, nt} B_{sc, rt, tb, nt} = 0.033T + 0.108)$ は, 呼吸速度($\text{g}/\text{m}^2/\text{d}$), De は地下茎の枯死量($\text{g}/\text{m}^2/\text{d}$), C_d は, 枯死に伴って周囲に再配分される物質量の割合, R_{hij} 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量, ε_{shj} は, 葉茎から地下茎に輸送される割合, T_f は, 塊茎から葉茎に輸送される物質量($\text{g}/\text{m}^2/\text{d}$), L_{sc} は, 2次葉茎の生長に与える光の影響, ε_{sw} , ε_{sc} , および $N_f(=0.01)$ は, それぞれ葉茎, 2次葉茎, および根のバイオマスから新しい塊茎に輸送される割合, $G_n(=0.2\text{d}^{-1}$ 但し, 積算温度 $38126\text{day}^\circ\text{C}$ 以降) および $G_m(=0.2\text{d}^{-1}$ 但し, 30日以降) は, 根および新しい塊茎の成長率をそれぞれ示す.

係数 $f_g(j)$ は, ユリウス日(jst)に対し $j < jst + 30$ の時 0 であり, $j \geq jst + 30$ に対しては 1 を示す. 但し, ユリウス日は生長開始日からカウントする. また 30 は, 新しい塊茎を形成する日数(経験値)である. また, 係数 $f_s(j)$ は, ユリウス日 $j \leq j_s + 7$ に対しては 1 であり, $j > j_s + 7$ では 0.75 である. すなわち, 7 日目以降は塊の物質量の 25% は根系に輸送されるとする. さらに, 係数 $f_t(j)$ は, $j < j_s$ のとき 0, $j \geq j_s$ のとき 1 である.

(表-1 続き)

P_m は光合成の最大値($\text{g.O}_2 \text{g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) ($=0.408+10.12T$), Age は葉茎および2次葉茎の日齢(d), K_N および K_p は、水中の堆積物中のアンモニアおよび硝酸濃度の半飽和定数(g N m^{-3}), K_{age} および K_{par} ($=349-4.99T$)は、日齢およびPARの半飽和定数, k_{co} は酸素の乾物重量換算定数 ($\text{g.g}^{-1}\text{O}_2$), PARは光合成有効放射量の日平均値($\text{mE m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), PO_{av} および NH_{av} は堆積物中の硝酸性リンおよびアンモニアの平均濃度, k_{succ} は葉茎および2次葉茎の枯死に対する半飽和定数を示す。

た後に始まるものとする³⁾。なお、本モデルの検証は、詳細な調査の行われた南アフリカの Swartvlei 湖のデータを用いるが、この湖は南半球に位置しているため、ユリウス日の初日は7月1日である。1株あたりの葉茎の数 N_0 は、生長期間中は変わらないものとし、 $N_0 = B_{tb}(j)/B_0$ として与えた。ここで、 $B_{tb}(j)$ は、生長期間中 j 日目における塊茎バイオマスであり、 B_0 は、植生の初期のバイオマスである。塊茎から葉茎への物質輸送は、 $B_{tb}(j)=0$ になるまで行われる。

次に、地上のバイオマスの増加は、それぞれ葉茎、既存の2次葉茎、および新しい葉茎各層における伸長と成長に割り当てられる。葉茎と2次葉茎の伸長率 $\Delta h_{st, sc}$ は、 $\Delta h_{st, sc} = ET \Delta B_{st, sc}(\text{top})/B_r$ と表した。ここで、 B_r は単位長さ当たりのバイオマス ($=0.1 \text{ g/m}^3$), $\Delta B_{st, sc}(\text{top})$ は葉茎および2次葉茎のバイオマスの増加量, ET は植生頂部に到達する日射量に応じた係数を示す。

根は、積算時間が38,126日°Cに達した後に生長を開始する¹⁾。根のバイオマスに関する詳細な情報はほとんどないため、一様に 25g/m^3 のバイオマス密度で分配されているものとした²⁾。

次に、水中の日射は、濁度、植物プランクトン濃度およびマクロファイト自身によって吸収され、深さ方向 z に対する日射強度の分布は、 $I(z) = I_0 \exp(-\eta_w - \eta_c chl - \eta_m MAC z)$ で表される。ここで、 I_0 は水表面を透過した日射強度、 η_w , η_c , η_m は、それぞれ吸光係数、chl および MAC は、それぞれ深さ z までの全クロロフィル量およびマクロファイトのバイオマスを示す。水中は厚さ 1 cm の層に分割し、各層での光合成は、それぞれ深さで植物体が吸収する日平均日射強度に応じて式(11)で与えられる。葉茎および2次葉茎の生長は、それぞれ最上部における伸長作用を除いて、同じ層においてのみ生ずるものとした。

湖底の堆積物中の栄養塩濃度は十分な情報がないため、本モデルの解析においては、生長するために十分な量の栄養塩が存在するものと仮定した。従って、堆積物中や内外の栄養塩の動態については考慮せず、さらに、他の有機物の影響も除外した。

解析では、初期条件として塊茎のバイオマスを与える。

積算温度が満たされた段階で発芽、葉茎の生長、地下への物質輸送などの物質収支をそれぞれ求めた。

(2) 水生植物の分解過程のモデル化

枯死したマクロファイトの各要素は、徐々に分解されていくことになる。易分解性の葉に対し、茎や根の分解は多大な時間を要する。ここでは、こうした分解に要する時間差を考慮して易分解性の要素 $V1(j)$ と分解に時間を要する要素 $V2(j)$ 、さらに、浮遊した部分 SOM とに分けて解析を行った。ここで、分解される際には、それぞれの要素に蓄積されていた窒素、リンは水中に回帰される。表-2に、その方程式群を示す。ここで、残った部分における窒素とリンの濃度は時間とともに減少していくことが知られているため、これらを $nc_i = nc_{oi}(Hn_i/(Hn_i + t))$ および $pc_i = pc_{oi}(Hp_i/(Hp_i + t))$ と与えた。ここで、 nc_{oi} と pc_{oi} は、分解過程開始時における要素 $V1(j)$ および $V2(j)$ に対する、それぞれの窒素と炭素、リンと炭素の比率を示す。また、 Hn_i と Hp_i は、それぞれ窒素とリンに対する半飽和定数である。

3. 観測値のシミュレーション

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。

本解析システムを、まず、南アフリカのSwartvlei 湖で1975年から1976年に行われた詳細な実験に適用し、妥当性を確かめた。図-1および図-2は、バイオマスおよびリンの濃度についての計算結果である。なお、生長モデルについては、オランダのVeluwemeerでの実験の解析¹⁾に用いられたものと同様な係数を用いている。それにもかかわらず、それぞれバイオマスおよびリン濃度について十分な結果が得られており、係数への依存性は許容される範囲にあることがわかる。

表-2 マクロファイトの分解モデルに関する方程式一覧

$$\frac{dSOM(j)}{dt} = ir \sum_{i=1}^{j-1} r(j-i) [rm_{12}V1(i) + rm_{22}V2(i)] \frac{1}{h_{av}} + \\ + ir \sum_{i=1}^{j-1} r(j-i) rm_{12}.SM_{in} - \frac{Vs}{h_{av}}.SOM - \sum_{i=1}^{j-1} r(j-i).(rm_{11} + rm_{12}).SM_{out} \quad (15-17)$$

$$\frac{dV1(j)}{dt} = - \sum_{i=1}^{j-1} r(j-i).(rm_{11} + rm_{12})V1(i) + \sum_{i=1}^{j-1} r(j-i)rd.V2(i) \\ \frac{dV2(j)}{dt} = - \sum_{i=1}^{j-1} r(j-i).(rm_{21} + rm_{22})V2(i) - \sum_{i=1}^{j-1} r(j-i)rd.V2(i)$$

$$\frac{dNH_w}{dt} = \sum_{i=1}^{j-1} r(j-i) [nc_1(j-i).(rm_{11} + rm_{12})V1(i) + nc_2(j-i).(rm_{21} + rm_{22})V2(i)] \frac{1}{h_{av}} \\ + \sum_{i=1}^{j-1} r(j-i)nc_1(j-i).(rm_{11} + rm_{12}).SOM \quad (18-20)$$

$$\frac{dPO_w}{dt} = \sum_{i=1}^{j-1} r(j-i) [pc_1(j-i).(rm_{11} + rm_{12})V1(i) + pc_2(j-i).(rm_{21} + rm_{22})V2(i)] \frac{1}{h_{av}} \\ + \sum_{i=1}^{j-1} r(j-i).pc_1(j-i).(rm_{11} + rm_{12}).SOM$$

$$\frac{dDO_w}{dt} = - \sum_{i=1}^{j-1} r(j-i).rm_{11}.SOM - \sum_{i=1}^{j-1} r(j-i)[rm_{11}V1(i) + rm_{21}V2(i) + rd.V2(i)] \frac{1}{h_{av}}$$

ここで、 SOM は、浮遊有機物量(gO_2/m^3)； ir ：嫌気性中間体有機質の放出(−)； $r_{(j-i)}$ ：アレニウス定数(θ)、および、周囲温度(T , °C)に依存する分解率の係数(=1.09)(−)； b ：指數の定数； $V1(i)$ および $V2(i)$ ：枯死したマクロファイトの*i*日目における易分解性の要素と分解に時間要する要素(gO_2/m^3)； Vs ：浮遊有機物量の沈殿速度； rd ：タイプ2からタイプ1への有機物質の分解率(1/s)； F_{in} , F_{out} ：浮遊有機物質の流入フラックスと流出フラックス($\text{gO}_2/\text{m}^3/\text{s}$)； r_{mi1} (= $(\lambda_{i1}\max(0, (D0_w-aer)/(D0_w+aer))$)、 r_{mi2} (= $(\lambda_{i2}\max(0, (ana-D0_w)/(ana+D0_w))$)：溶存酸素濃度に依存する好気-嫌気過程間の遷移、 $aer=0.1(\text{g}/\text{m}^3)$ 、 $ana=1(\text{g}/\text{m}^3)$ ； $D0_w$ ：水中の溶存酸素濃度； λ_{i1} 、 λ_{i2} ：好気性($aer; i=1$)、および嫌気性の場合($ana; i=2$)における、それぞれタイプ1および2に対する有機物の分解速度の最大値(1/s)⁴； NH_w ：水中のアンモニア濃度； $P0_w$ ：水中のリン濃度； h_{av} ：湖の平均的な深さ(m).

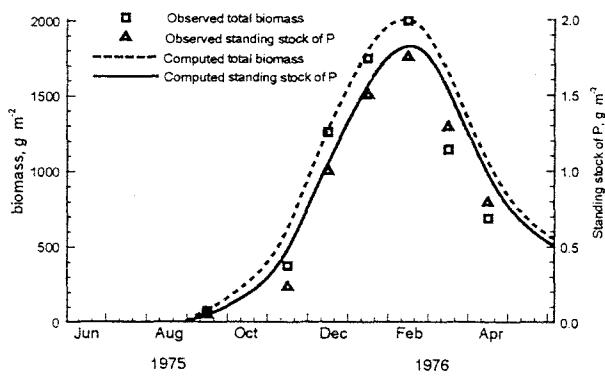


図-1 全バイオマスとリン吸収量の観測地と計算値の比較

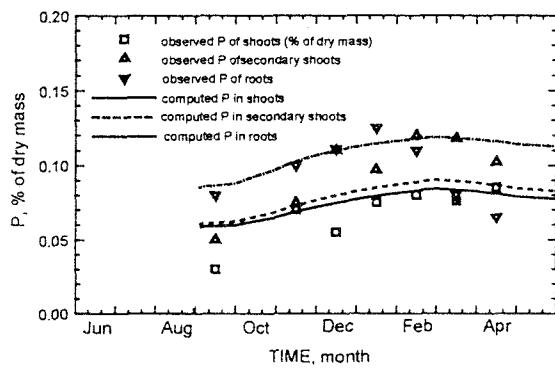


図-2 葉茎・2次葉茎・根におけるリン含有量の観測値と計算値の比較

4. 長期間の栄養塩収支の予測

マクロファイトによる栄養塩制御で重要なことは、長期間の影響や刈り取りが栄養塩回帰に与える影響の把握であろう。刈り取り自体は栄養塩を系外に取り除く効果があることはいうまでもないが、あまりに早い時期の刈り取りは翌年のバイオマスを減少させることにつながる。ところが、こうしたことの把握には多大な労力と時間を要する。ところが、こうした予測は数学モデルによる解析が有効に利用できる分野である。ここでは、1年間の解析において刈り取り日を変化させて、系外に取り除かれる栄養塩と、翌年の生長を決定する塊茎のバイオマスに与える影響と、10年間について刈り取りを行った場合および行わなかった場合についての計算を行って、実際に水中に回帰する割合の変化を調べた。

対象とした湖は、北緯52度に位置する深さ1mの湖である。水温については経験式により、 $T_j = (T_{m2} + T_{m1})/2 - (T_{m2} - T_{m1})/2 \cdot \cos[2\pi(J - J_p)/360]$ 、ただし、 $T_{m2} = 25^\circ\text{C}$ 、 $T_{m1} = 13^\circ\text{C}$ 、 $J_p = 10\text{days}$ と与えた。また、初期には湖底は *P. pectinatus* L. 300g/m²によって均一に覆われていたものとする。

図-3は、225日目、255日目、285日目に刈り取りを行った場合の塊茎のバイオマスに与える影響、および、取り除かれるリンの量を示したものである。取り除かれるリンの量は、葉茎が十分に生長した285日目に刈り取る部分が最も多い。その場合にも、塊茎のバイオマスに与える影響は1割程度であることがわかる。一方、225日目に刈り取ると、塊茎は3割程度も減少することがわかる。

図-4は、10年間にわたる湖に堆積するデトリタスの変化である。この図では易分解性の部分によるもの、分解に時間がかかる部分によるものについて分けて示してあるが、この図からわかる通り、長期間の堆積に寄与するもののほとんどは分解に時間がかかる部分によるものである。また、刈り取りを行わなかった場合10年で乾燥重量で50g/m²程度の堆積があるのに対して、刈り取りを行った場合にはほとんど堆積しないことがわかる。このように堆積したデトリタスも徐々に分解し栄養塩を回帰させる。

図-5はリンの回帰量を刈り取りを行った場合、行わなかった場合について比較したものである。この図からわかるように、刈り取りを行った場合には、初年度の回帰のパターンを維持することができ、リンの年間のピークの回帰量を10年間で1/3-1/4に減少させることができる。しかも、デトリタスの場合と同様、ほとんどの回帰は分解に時間がかかる部分が分解することによっている。また、刈り取りを行った場合においても7-8年目からほぼ定常的な状態に至る。これは、年間に新しく生産される

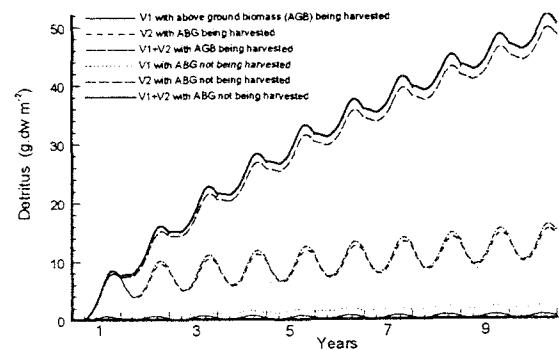


図-3 デトリタスの年変化
(易分解性の部分(V1)と難分解性の部分(V2)について、それぞれ刈り取りを行った場合と行わなかった場合)

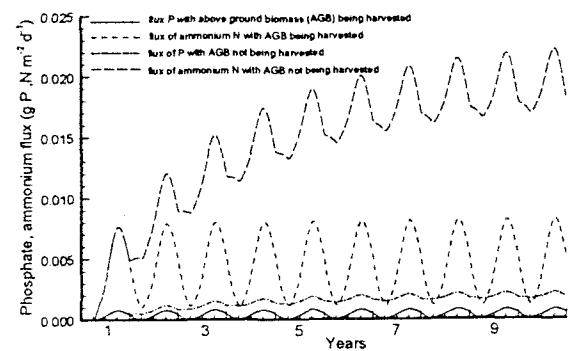


図-4 デトリタスからのリンの回帰量の年変化

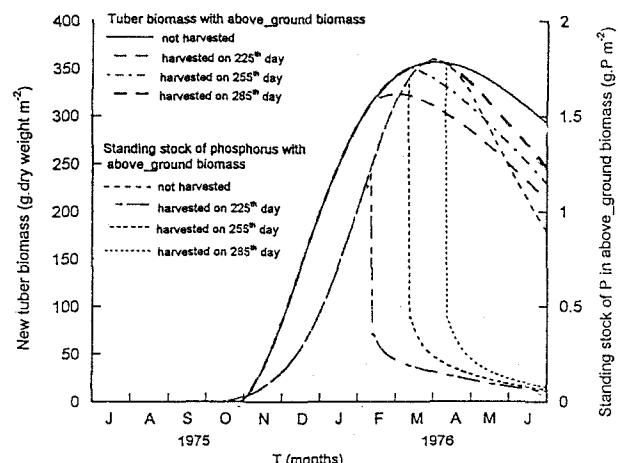


図-5 新しい塊茎のバイオマスとリン回帰量の計算結果
(それぞれ225日、255日、285日目に刈り取りを行った場合、および行わなかった場合について)

デトリタスと分解されるデトリタスがバランスすることによるものである。しかし、それまでに蓄積されたデトリタスのために、冬季においてもリンの回帰量が非常に高いものとなってしまうことがわかる。

5. まとめ

本解析はデータの関係で湖に対して行われたが、河川に生える植物に対しても同様の適用が可能であることはいうまでもない。また、類似の生活史を有する種であれば、係数を変化させることにより適用可能である。

謝辞：本研究を行うにあたり、文部省科学研究費(No. 10450179)および河川整備基金(河川環境管理財団)の補助を受けた。記して謝意を表わす。

参考文献

- 1)Hootsmans, M.J.M.: A growth analysis model for *Potamogeton pectinatus* L.. In: W.V. Vierssen, M.J.M. Hootsmans, J. Vermaat (Editors), Lake Veluwe, A Macrophyte-dominated System under Eutrophication Stress. Kluwer Academic Publishers, pp. 250-286, 1994.
- 2)Asaeda, T. and Bon, T.V.: Modelling the effects of macrophytes on algal blooming in eutrophic shallow lakes. *Ecol. Model.* 104, 261-287, 1997.
- 3)Williams, C.H.: Growth and production of aquatic macrophytes in a south temperate saline lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **20**, 1153-1158, 1978.
- 4)Pereira, A., Tassin, B. and Jørgensen, S.E.: A model for decomposition of the drown vegetation in an Amazonian Reservoir. *Ecol. Model.*, **75/76**, 447-458, 1994.
- 5)Asaeda, T., Bon, T.V., Fujino, T. and Trung, V.K.: Modelling the effects of macrophytes decomposition on the nutrient budget in shallow lakes. *Proc. of the Second International Symposium on Environmental Hydraulics, Hong Kong*, 561-566, 1999.
- 6)Asaeda, T. and Ca, V.T.: The Subsurface Transport of Heat and Moisture and its Effect on the Environment: A Numerical model. *Bound. Layer Meteorol.*, **65**, 159-179, 1993.
- 7)Williams, C.H.: Studies on the ability of a *Potamogeton pectinatus* community to remove dissolved nitrogen and phosphorus compound from lake water, *J. of Appl. Ecol.*, **18**, 619-637, 1981.
- 8)Williams, C.H. and B.R. Davies: The rates of dry matter and nutrient loss from decomposing *Potamogeton pectinatus* in a brackish south-temperate costal lake. *Freshwat. Biol.* **9**, 13-21, 1979.
- 9)Vierssen, W.V.: A growth analysis model for *Potamogeton pectinatus* L.. In: W.V. Vierssen, M.J.M. Hootsmans, J. Vermaat (Editors), Lake Veluwe, A Macrophyte-dominated System under Eutrophication Stress. Kluwer Academic Publishers, pp. 250-286, 1994.

(1999. 4. 26受付)