

水生植物の換気能力および土壌からの窒素ガス 放出速度に関する比較生態学的研究

1999年 7月

土谷 岳令・ 広田 充 （千葉大学自然科学研究科）

はじめに

厚岸湖・別寒辺牛湿原は、北海道東部の別寒辺牛川沿いに見られる広さが8,200haにも及ぶ広大な湿原である。人の手がほとんど入っていないラムサール条約にも登録されているこの湿原は、ここを訪れる多くの水鳥にとって貴重な湿原である。また、潮の満ち引きの影響を強く受けるという点で非常に珍しい湿原でもある。湿原の大部分がヨシやスゲ、ヤチハンノキの群集が占める低層湿原であるが、多様な水質・土壌条件のもとで多種の水生植物が見られる。

この度、厚岸町の平成11年度の厚岸湖・別寒辺牛湿原学術研究奨励を受け、表記の研究テーマで低層湿原の優占種であるヨシ (*Phragmites australis* Cav. Trin. ex Steud.) の換気機能とヨシ群落の土壌からのガスの放出について調査する機会を得た。以下にその結果を報告することにする。この報告書が湿原の大部分を占める水生植物群落の働きの一つを理解する助けとなれば幸いである。

調査の目的

多くの浮葉および抽水植物には、葉内に生じた圧力差を原因とする大気-新しい葉-地下茎-古い葉や枯死した茎-大気という経路での空気の流れ、即ち換気がおきる (Dacey 1981; Armstrong et al. 1991; Grosse et al. 1991)。これらの水生植物の多くは常に地下茎や根に酸素を送り、根をとりまくごく薄い土壌を好氣的にすることによって、有害物質から根を保護していると考えられている (Flessa & Fischer 1992; Armstrong et al. 1999)。このような根の周辺土壌では、根から漏れ出る酸素によって多様な土壌が形成され (Gerard and Chanton 1993)、活発な脱窒が行われ水質浄化作用が大きい (Reddy et al. 1989; Gerard and Chanton 1993) といわれているが、これを自然群落で確かめた例はほとんどない (Brix et al. 1996)。さらに水生植物がメタンガスや二酸化炭素といった温室効果ガスの主要な放出路となっているという報告もある (Shannon and White 1994; Sorrell and Boon 1994; Shannon and White 1996)。そこで本研究では、低層湿原の優占種の一つであるヨシ (*Phragmites australis* Cav. Trin. ex Steud.) について換気機能、つまり根圏に酸素を供給する能力と窒素ガスやメタンガスなどを中心としたヨシ群落におけるガスフラックスを測定し湿原生態系におけるガスの動態の一端を明らかにすることを目的とし、1999年の7月に短期間の現地調査を行った。

具体的には、ガスフラックスの主因であると思われるシュートの加圧力と導通抵抗について調べ、これらから換気によるガスフラックスを推定した。さらに、シュート内のガスと土壌から気泡となって放出されるガスの組成を求め、各組成ガスのフラックスを推定した。

調査地と方法

別寒辺牛川沿いにある厚岸水鳥観察館のそばのヨシ群落（約 1.5ha）を調査地とした。ここは、農道に沿って形成された窪地状の湿地帯となっており、常に冠水状態（水位 5cm ~ 30cm 前後）であり、ヨシ以外にもフトイやガマなども見られた。ここ以外にもヨシが優先する群落があったが、土壌から出てくるガスを採取するには水位が常に高い方が良いことなどからこの場所を選んだ。ヨシの換気機能とヨシの中を流れるガスフラックスを把握し、その影響を明らかにするために次の 5 項目について測定した。各々の測定法については以下で詳しく述べる。

1 . シュートの加圧力とシュート自身の導通抵抗

換気の原因力はシュートの加圧力であるが、これに加えてシュートの気体の通りやすさによって換気によるガスフラックスは決定されてくる。そこでシュートの加圧力（ P_c ）とシュートの気体の通りやすさを表すコンダクタンス（ G_c : 導通抵抗の逆数）を測定した。加圧力 P_c は、シュートを根元で切り取り、圧力センサー（日本データインストルメント XCA4-4WC 測定範囲 0~996.3Pa）をつなげ、シュートごとに加圧力（ P_c ）を求めた。センサーの出力は、データロガーにつなげラップトップコンピュータに記録した。

さらにコンダクタンスは、この圧力センサーと流速計（KOFLOC3810 測定範囲 0~10ml min^{-1} ）と自作の小型ポンプを用いて、切り取ったシュートのコンダクタンス（ G_c ）を求めた（図 1）。ちなみに G_c は、各シュートの切り口にかけた圧力 P と、その時の流速 F との関係を次の式に当てはめた。

$$F = G_c (P - P_c)$$

この一次式は X 切片が P_c を、傾きが導通コンダクタンス、 G_c （導通抵抗の逆数）を表す（図 3）。

2 . シュート経由、つまり換気によるガスフラックス

私達は、ヨシ 1 個体、または単位土地面積あたりの流入ガスフラックスと放出ガスフラックスはほとんど同じであると仮定し、任意に 5 本枯死シュートを選び、それら枯死シュートでの換気によるガスフラックスをある時間に測定し、さらにヨシ群落における枯死シュートの平均数を数えることで、その時点での全体のガスフラックスを推定した。また、ガスフラックスを測定する際にシュートを刈り取らずに済むように以下の方法をとった。

まず、枯死シュート内を流れるガスフラックスと相関性が高いシュート内の圧力（動的圧力、 P_d ）を測定した。シュートの根元付近に注射針を刺し、この注射針に前述の圧力センサーをつなげ P_d を測定した（図 2）。このとき注射針を動かないようにビニールチューブを用いて固定し、さらにその周辺にワセリンを塗り、ガス漏れをないようにした。次に P_d を測定した面でシュートを刈り取り、前述の圧力センサー、流速計とポンプを用いてシュート毎の圧力（ P ）と流速（ F ）の関係から、 P_d を測定した時点での換気によるガスフラックスを求めた。得られた枯死シュートからのガスフラックスの平均値と単位面積あたりの枯死シュート数の平均から、一定面積あたりの換気によるガスフラックスを求めた。

3 . 流入シュート内のガスと放出シュート内のガス組成

ヨシの換気によるガスの交換を明らかにするために、換気の流入口となっている若いシュート内のガスと放出口となっている枯死したシュート内のガスを、7月10日の午前6時30分から6時間おきに翌日の午前6時30分まで、ガスタイトシリンジ(伊藤製作所 MS-GAN050 型)を用いてそれぞれのシュートの根元から採取した。採取したシュート内のガス(0.1~0.3ml)は、ガスクロマトグラフィー(島津 GC-8A, TCD: Shin carbon T culm)で分析した。

4 . ヨシ群落下の土壌から放出されるガスの組成

土壌表面にロート(直径 9cm)を逆さに設置し、このロートにつないだ水を満たした試験管内に土壌から気泡の形で出てくるガスを採取し、前述のガスクロマトグラフィーで分析した。さらに土壌から放出されるガスに対する換気の影響を明らかにするために、換気の影響を無くした処理区を設置し、対照区である通常のヨシ群落とで比較した(図4)。

5 . ヨシ群落下の土壌間隙水の栄養塩類

ヨシ群落下の土壌間隙水中の無機態窒素と無機態リン酸について測定した。さらにヨシの換気が周辺土壌の栄養塩類の状態に与える影響を明らかにするために、前述の処理区を設置してから2日後に土壌間隙水を採取し、対照区である通常のヨシ群落下の土壌間隙水と比較した。土壌間隙水は、素焼き棒を用いた間隙水採集装置(大起理化学工業 DIK 3960)で採取し、Strickland & Parsons(1968)の方法で分光光度計(日立 U 1000 形)を用いて比色により測定した。また、ヨシ群落下の水中と土中深さ5cmの酸化還元電位も電極(HORIBA D-14)を用いて測定した。

結果

1 . シュートの加圧力とシュート自身の導通抵抗の経時変化

シュートの加圧力 P_c は、気温が高く湿度が低い正午過ぎに最大となり、気温が低く湿度が高い夜間はほぼゼロになった(図5)。また枯死シュート群の P_c は、常にほぼゼロであった。一方シュートのコンダクタンス G_c は、 P_c ほど日変化が見られなかった。そして枯死シュート群の G_c は、生きているシュート群の G_c の約10倍以上にもなっていた。これらからヨシの換気経路そのものは、気温や湿度といった周辺の微環境の影響をあまり受けず、換気によるガスフラックスは主にシュートの加圧力によって決まることが示唆された。

2 . シュート経由、つまり換気によるガスフラックスの推定

枯死シュートにおける圧力と流速の関係式は、どれも正の傾きをもつ一次式となった。どの枯死シュートもほとんどシュートの加圧力が見られず、換気によるガスの放出路であったと考えられる。また枯死シュートの直径と P_d や F_d の相関は見られなかった。なお枯死シュートでこのような相関が見られなかったのは、折れたり主に昆虫によって開けられる小さな穴があったり、さらにシュート内に水が詰まっていたりすることが多いからと

推測される。

50 cm × 50 cm の方形枠を任意に 3 つ設置して、その中のヨシを生きているシュートと枯死シュートに分けて数えたところ、生きているシュート数は平均で 34.3 本、枯死シュート数は平均で 72 本であった。さらに枯死シュートのうち約 3 割は、シュート内に水が詰まっているなどでガスの放出口として機能していなかった。午前 8 時 30 分に測定された枯死シュートからの大気中に放出されるガスフラックス F_d は、平均で約 0.42 ml min^{-1} であった(表 1)。この平均放出ガスフラックス F_d と放出口になっていると思われる枯死シュート数から求めた単位面積あたりのガスフラックスは、約 $5.06 \text{ l h}^{-1} \text{ m}^2$ であった。

3 . 生きているシュート内のガスと枯死したシュート内のガス組成の経時変化

12 時過ぎから 18 時頃まで降雨があった。生きているシュート内のガスは、枯死シュート内のガスとくらべて酸素ガス濃度が高く、それ以外の窒素ガス濃度、メタンガス濃度、二酸化炭素ガス濃度は低めであった(図 6)。一方枯死シュート内のガスは、酸素ガス濃度が低く、窒素ガス濃度とメタンガス濃度が高かった。また、どちらのシュート内のガスも似通った日変化が見られた。

4 . ヨシ群落下の土壌から放出されるガスフラックスの組成

ヨシの地上部を刈り取って換気の経路を断ち切った状態の処理区では、土壌から気泡の形で出てくるガスのフラックスが約 $42 \text{ ml day}^{-1} \text{ m}^2$ あり、これは対照区のヨシ群落の約 1.5 倍であった(図 7)。酸素ガスと二酸化炭素ガスのフラックスは、処理区と対照区ではあまり違いが見られなく、処理区においての全ガスフラックスの増加は、主に窒素ガスとメタンガスの増加によるものである。この増加分のガスは、対照区のヨシ群落ではヨシのシュートを經由して放出されていたものと思われる。

5 . ヨシ群落下の土壌間隙水の栄養塩類

処理区を設けてから 2 日後に採取した土壌間隙水と対照区から採取した土壌間隙水の栄養塩濃度を比較したところ、無機態のアンモニア態窒素濃度や亜硝酸態窒素 + 硝酸態窒素濃度(以下、酸化物態窒素濃度とする)では有為差は見られなかった(表 2)。しかし無機態のリン酸態リン濃度は、処理区で低めとなっていた。さらに、酸化還元電位については、水中、土中ともに処理区で対照区よりも低い値になっており、処理区はやや嫌氣的になっていることが分かった。

考察

1 . シュートの加圧力とシュート自身の導通抵抗

ヨシにおける換気の原因力であるシュートの加圧力の日変化は、気温や湿度の日変化と深く関連していると思われる。これは換気が、葉の内外の温度差や水蒸気圧差によって生じる圧力差が原因となって引き起こされる物理的加圧現象である(Dacey 1981, Grosse 1996)という報告とも矛盾しない。夜間でも通気経路のコンダクタンスがあまり変化しなかったということは、コンダクタンスにあまり影響を与えていないことを意味する。

2. シュート経由, つまり換気によるガスフラックス

通気コンダクタンスの日変化が小さいので、ガスフラックスの日変化は、シュートの加圧力の日変化とほぼ平行になると思われる。つまり換気によるガスフラックスの日変化は、正午過ぎのガスフラックスが朝方のガスフラックスの2倍近くになり、それから徐々に減少していき日没後にはほとんどみられなくなると考えられる。

3. 生きているシュート内のガスと枯死したシュート内のガス組成

夜間はシュートと大気間でほとんどガス交換が行われていないので、土壌からの拡散や呼吸による酸素消費により、生きているシュート内と枯死シュート内の窒素ガスやメタンガス濃度や二酸化炭素ガス濃度が夜間に高くなったのであろう。

生きているシュート内のガス組成は、酸素ガス濃度がやや高めである以外はほぼ大気と同じであることから、生きているシュートは換気の流入経路であることはほぼ確かであると思われる。また、生きているシュート内で酸素ガス濃度がやや高めになっているのは、光合成による酸素生成のためであり、光合成によって発生した酸素を地下部の呼吸などに有効に利用されていると考えられる。一方、流出経路となる枯死シュート内のガスには、呼吸によって発生する二酸化炭素ガスのみならず、土壌中の微生物によって生成されたとされる窒素ガスやメタンガスが多く含まれる。このことは、ヨシの換気によるガスの流れは、ヨシの植物体外の物質代謝に大きく関与していると思われる。

4. ヨシ群落下の土壌から放出されるガス

印旛沼(千葉県)のヨシ群落で、地上部を刈り取り他のシュートとの地下部でのつながりも絶った処理区を設置しての土壌からの放出ガスフラックスを経時的に追ってみたところ、処理区設置後から3週間近くまで、処理区における放出されたガスフラックスは増加し続けた(広田, 未発表)。つまり、植物経由のガス放出経路が絶たれた後の土壌で生成されたガスの多くは、すぐに土壌表面から水中経由で放出されるわけではなく、土壌中に蓄積されるガスの割合が大きいことが予想される。よって、今回の調査で測定された2日後の土壌からのガスフラックスの値は、本来植物体を經由すべきであったガスのフラックスとしてはかなりの過小評価であろう。しかしながら、ヨシ群落における換気が、大気-土壌間のガス交換を促進していることにはかわりがない。

5. ヨシ群落下の土壌間隙水の栄養塩類

嫌氣的土壌に生育するヨシは、換気によって常に地下部に酸素を供給し、根をとりまくごく薄い層の土壌を好氣的環境にしている (Armstrong and Armstrong 1990)。このことから推測すると、ヨシの地下部付近の土壌間隙水では、好氣的環境下で存在する酸化状態窒素やリン酸態リン濃度が、ヨシの地下部から離れた土壌間隙水と比べて高めになっていると考えられる。よって今回設置した処理区では、ヨシの換気による酸素の供給が無くなった為に嫌氣的環境となり、アンモニア態窒素濃度などが増加し、酸化状態窒素やリン酸態リン濃度が減少すると思われた。

リン酸態リン濃度や酸化還元電位は、予想通りに処理区が還元状態になりつつあるような結果となった。しかし窒素に関しては、両区間で有為な差が見られずそのような事がい

えない。

このように予想と結果が違った理由としては、処理区を設置してから間隙水を採取するまでの時間が短かったということが考えられる。同様に印旛沼(千葉県)のヨシ群落で処理区を設け経時的に約1ヶ月間、間隙水を測定したところ処理区では、アンモニア態窒素が増加し、酸化物態窒素が減少していた(広田 未発表)ことも、この予想を支持するといえる。また、換気によってできる根の周辺の酸化部位は、非常に微小であり、窒素の状態に影響を与えるほどではなかった、ということかもしれない。さらに処理区に取り残されたヨシの地下部は、対照区の地下部よりもおそらく分解速度が速く、栄養塩類の溶出も考慮する必要があるだろう。

今回の結果から結論を導くことはできないが、リン酸態リンや酸化還元電位の結果からも示唆されるように、換気の流れをなくした土壤中では、それまでは植物体地下部のごく周辺にあった好气的環境が徐々に嫌气的環境に変わっていくと思われる。

結論

以上の結果から、調査地であるヨシ群落におけるガス交換速度について考えてみる。ヨシ群落 1 m^2 あたりからのガス放出速度は、ヨシのシュート経由が 5.06 l h^{-1} であり、土壌からのガス放出速度は 21.3 ml h^{-1} であった。このようにヨシが存在する場合、土壌 - 大気間のガス交換の約 95%はヨシのシュート経由、即ち換気によるガスの流れが占めていることになる。さらに換気によるガスフラックスが最大となる日中では、換気によるガスの流れがさらに大きな意味をもつと思われる。

また、大気中から植物体に向かうガスには酸素が多く含まれ、その逆方向の流れのガスには窒素やメタンや二酸化炭素などが多く含まれることから、換気の流れは、ヨシのみならずヨシ群落下の土壌生態系にとってもガスを永続的に循環させるポンプのような働きをしている、と考えられる。このような働きは、程度の差はあるがヨシ以外の水生植物でもみられるであろう。

換気機能という酸素不足に対する水生植物の生理的な機能が、湿原生態系のガス動態の一端に与える影響を定量的に評価できるようになったことが、湿原の大部分を占める水生植物の働きの新たな一面を理解する助けとなれば幸いである。

謝辞

今回の厚岸湖・別寒辺牛湿原での調査を助成していただいた厚岸町役場に深く感謝するとともに、厚岸町に滞在中に調査地のことを含め、色々と相談に乗っていただき何かとお世話になった荒井久和氏、加藤氏、澁谷氏に対して、ここに感謝の意を表します。

参考文献

- Armstrong, J., Armstrong, W., 1990. Light enhanced convective throughflow increases oxygenation in rhizomes and rhizosphere of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. *New Phytol.*, 114: 121-128.
- Armstrong, J., Armstrong, W., 1991. A convective through-flow of gases in *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. *Aqua. Bot.*, 39:75-88.
- Armstrong, J., Afreen -Zobayed, F., Blyth, S., Armstrong, W., 1999. *Phragmites australis* : effects of shoot submergence on seedling growth and survival and radial oxygen loss from roots *Aqua. Bot.*, 64:275-289.
- Brix, H., Sorrell, B.K. and Schierup, H.H., 1996. Gas fluxes achieved by in situ convective flow in *Phragmites australis*. *Aqua. Bot.*, 54:151-163.
- Chanton, J.P., Whiting, G.J., Happell, J.D. and Gerard, G., 1993. Contrasting rates and diurnal patterns of methane emission from emergent aquatic macrophytes. *Aqua. Bot.*, 46:111-128.
- Dacey, J.W.H., 1981. Pressurized ventilation in the Yellow Waterlily. *Ecology*, 62: 1137-1147.
- Flessa, H. and Fischer, W.A. 1992. Plant-induced changes in the redox potentials of rice rhizospheres. *Plant Soil.*, 143:55-60.
- Grosse, W., Buchel, H.B. and Tiebel, H., 1991. Pressurized ventilation in wetland plants. *Aqua. Bota.*, 39: 89-98.
- Grosse, W., 1996. Pressurized ventilation in floating - leaved aquatic macrophytes. *Aqua. Bota.*, 54: 137-150.
- Reddy, K.R. and W.H. Patrick, Jr. and R.E.. Phillips., 1989. Nitrification – denitrification at the plant root-sediment interface in wetlands. *Limnol. Oceanogr.*, 34:1004-1013.
- Shannon, R.D., White, J.R., 1994. A 3-year study of controls on methane emissions from two Michigan peatlands *Biogeochemistry* 27, 35-60.
- Shannon, R.D., White, J.R., Lawson, J.E., Gilmour, B.S., 1996. Methane efflux from emergent vegetation in peatlands *J. Ecol.* 84, 239-246
- Sorrell, B.K. and Boon, P.I., 1994. Convective gas flow in *Eleocharis sphacelata* R. Br.: methane transport and release from wetlands. *Aqua. Bot.*, 47:197-212.
- Strickland and Parsons., 1986. *Handbook of Seawater Analysis*. Fish. Res. Bd. Canada Bull.

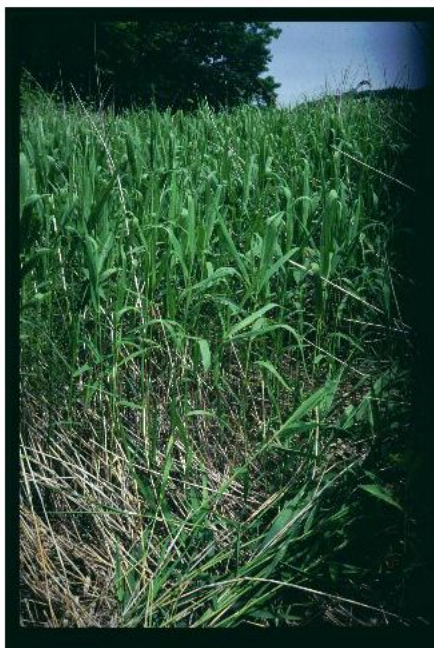


写真1 . 厚岸水鳥観察館。

写真2 . 観察館の裏にある窪地状の湿地帯。右手前から中央に向かってヨシ群落が続く。

写真3 . 写真2のヨシ群落の拡大写真。実際にここで測定を行った。

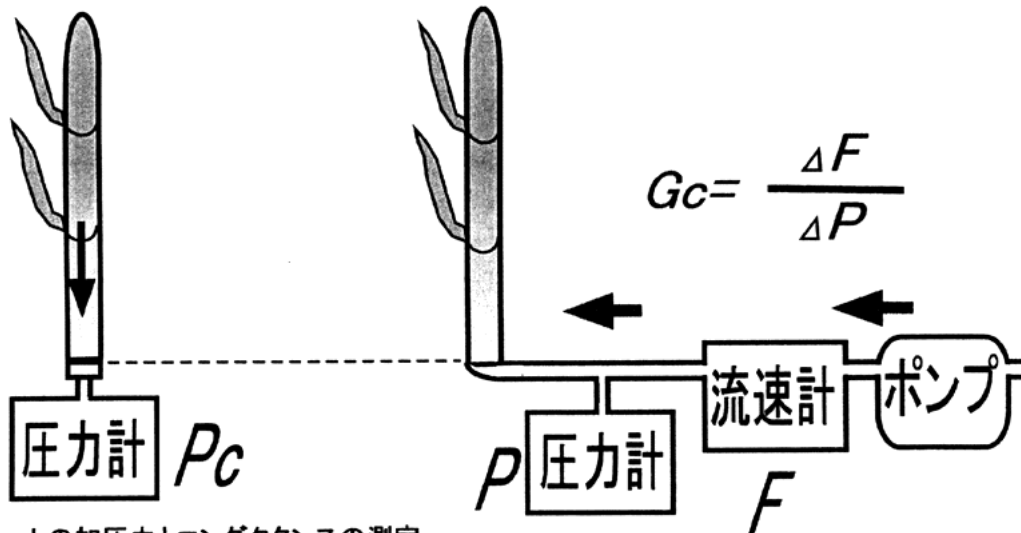


図1.シュートの加圧力とコンダクタンスの測定
 右図:シュートの加圧力(P_c)は、シュートを切り取り、チューブで圧力計とつないで測定した。
 左図:コンダクタンス(G_c)は、流速計や圧力計をつなぎポンプで空気を送り、得られたシュートの圧力と流速の関係から求めた。詳細は本文参照。

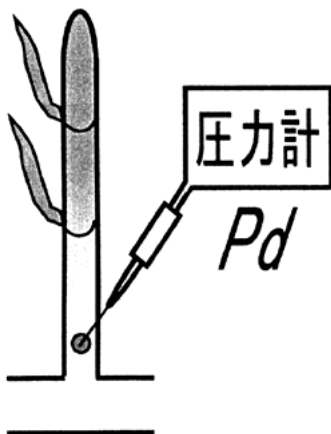


図2.
 図2:シュート内の圧力(P_d)は注射針をつけた圧力計で測定した。

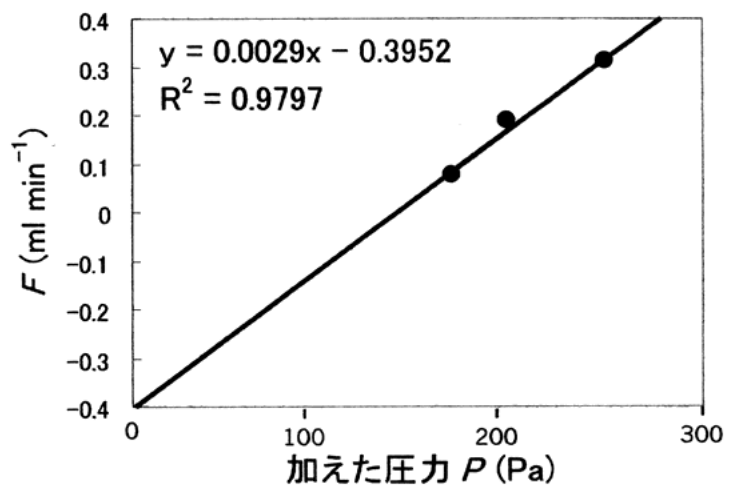


図3.
 図3:切り取ったシュートに加えられた圧力(P)と流速(F)の関係の一例。

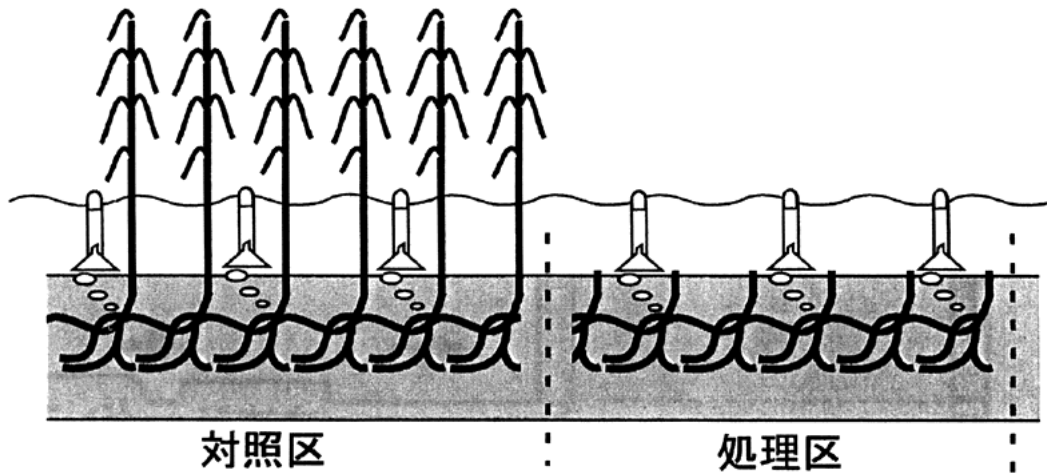


図4. 対照区および処理区の土壌から気泡で放出されるガスを水を満たしたロートと試験管を設置して採集し、その組成を調べた。処理区ではヨシの抽水部を水中から出ないように刈り取り、まわりの土壌にスコップで切り込みをいれ、まわりのシュートと地下部でのつながりを切断処理した。

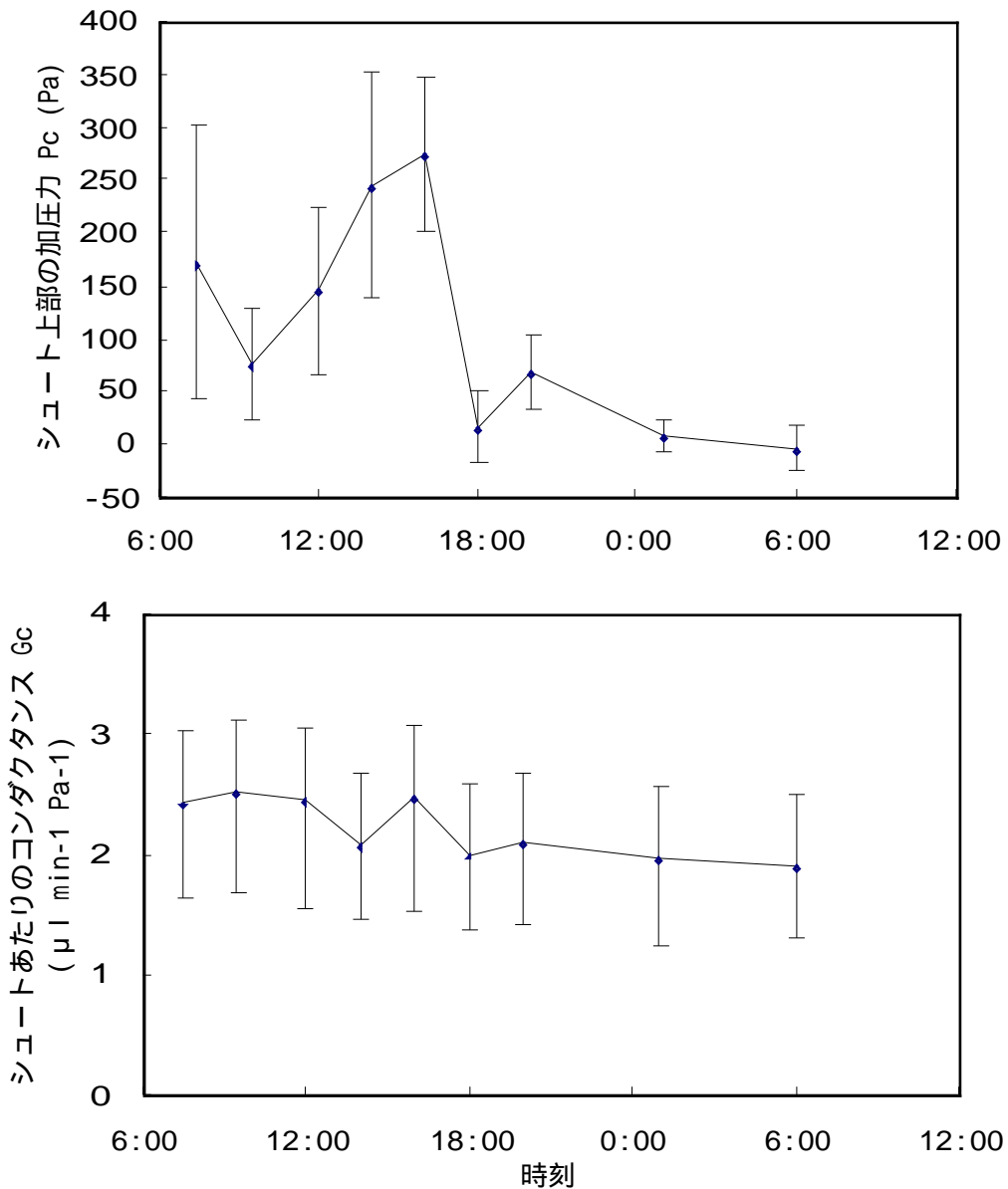


図5. シュート上部の加圧力 P_c とシュートあたりのコンダクタンス G_c の経時変化
測定は、1997年7月10日6時から11日6時まで、生きているヨシのシュートを用いた。

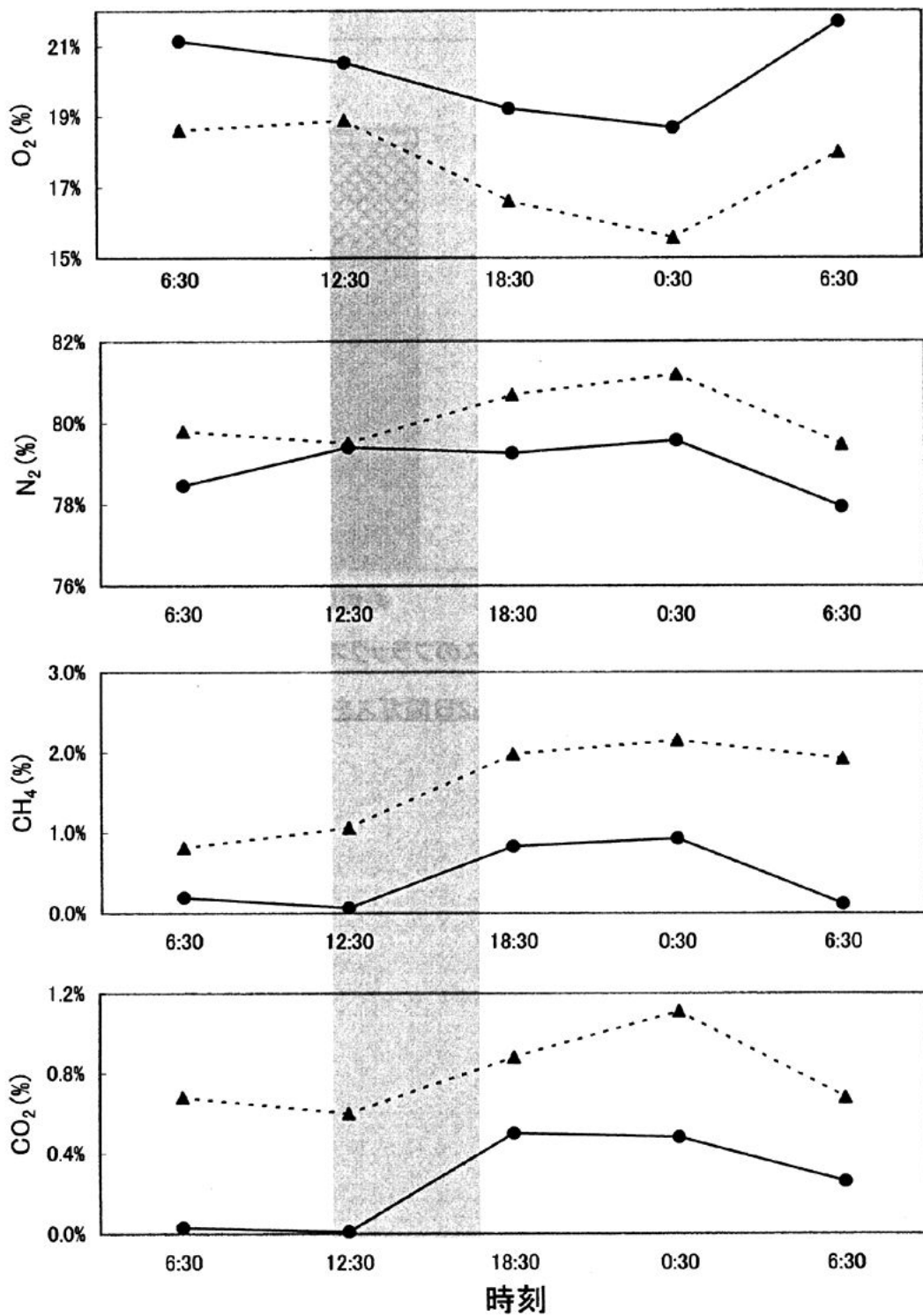


図6.ヨシの生きているシュート(実線)および枯死シュート(点線)内のガス組成の日変化

測定は1997年7月10日の早朝から11日の翌早朝まで行った。灰色の時間帯に降雨があった。他は曇りの天候であった。

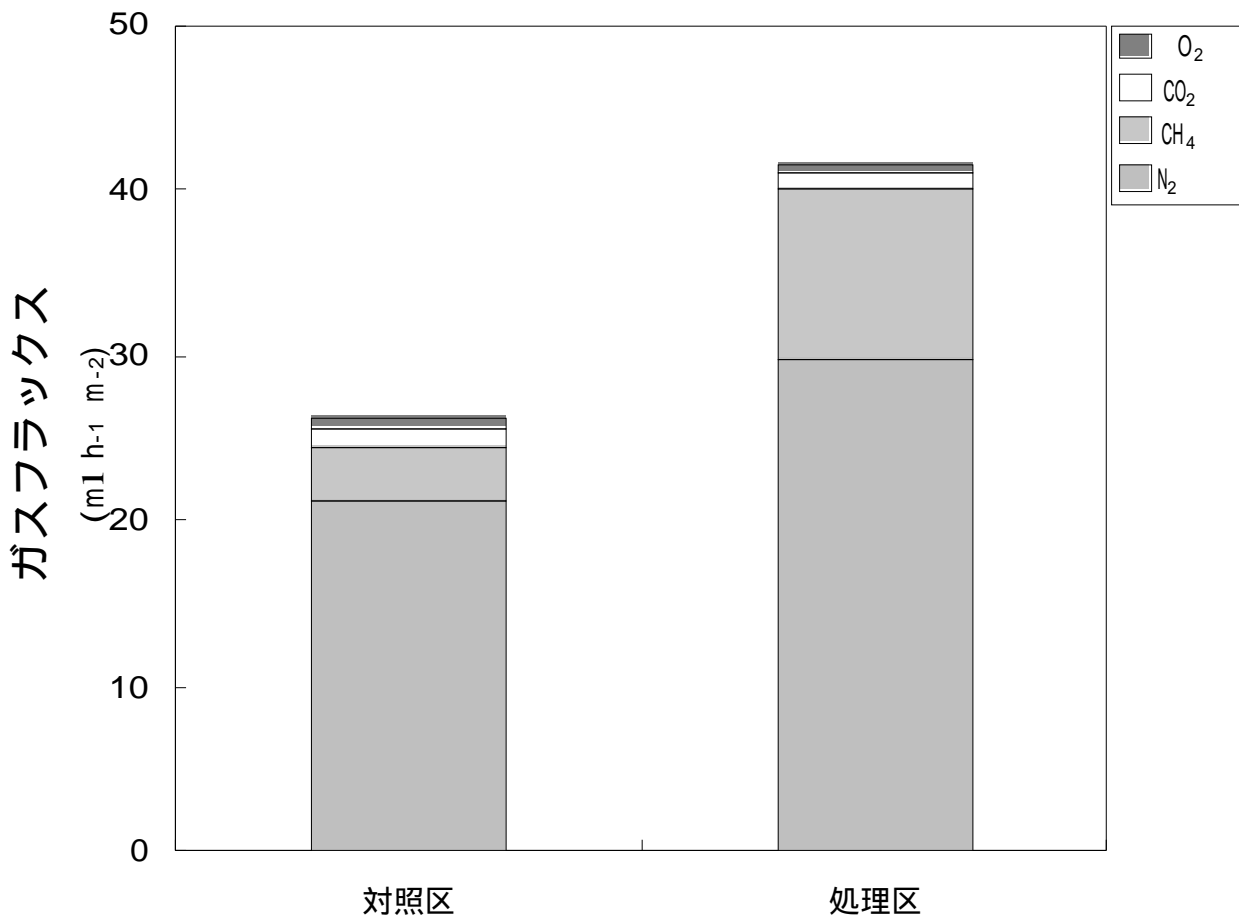


図7. 土壌から気泡の形で放出されたガスのフラックスとその組成

ヨシ群落に刈り取り処理区を設けてから2日間ガスを採取した。

表1.任意に選んだ5本の枯死シュート経由の換気によるガスフラックスの推定値

シュート内のガスフラックスFは、換気コンダクタンスGc、加圧力Pcおよびその時のシュート内圧力Pdから求めた。

	Gc	Pc	Pd	F
	[$\mu\text{l min}^{-1}\text{ Pa}^{-1}$]	[Pa]	[Pa]	[ml min^{-1}]
シュート 1	0.00272	0	57.7	0.157
2	0.00443	0	154.6	0.685
3	0.00058	3.43	212.0	0.124
4	0.00506	0	30.3	0.153
5	0.00512	0	220.0	1.130
平均				0.418

有効な放出経路となっている枯死シュートの密度は50.4本 m^{-2} であったので、単位土地面積あたりの換気によるガスフラックスは、 $5.06\text{ l h}^{-1}\text{ m}^{-2}$ と計算される。

表2.ヨシ群落内に刈り取り処理区を設けてから2日後の土壌間隙水の栄養塩濃度および酸化還元電位

	処理区 (n=4)	対照区 (n=3)	
栄養塩濃度			
NH ₄ -N($\mu\text{g N l}^{-1}$)	448	448	*
NO ₂ +NO ₃ -N($\mu\text{g N l}^{-1}$)	106	92	n.s.
PO ₄ -P($\mu\text{g P l}^{-1}$)	2.3	5.7	*
酸化還元電位(mV)			
水中	-85.5	125.5	*
土中(深さ5cm)	-101.0	-28.1	n.s.

* : 両区で有為な差がみられたもの (t - 検定, $P < 0.05$)