

危急種イトクズモの成長と光合成特性

辻 和弘¹・國井秀伸²

Growth and photosynthetic characteristics of vulnerable species *Zannichellia palustris* L.

Kazuhiro Tsuji¹ and Hidenobu Kunii²

Abstract : Phenology and growth characteristics of vulnerable species, *Zannichellia palustris* L., growing at drainage water course in reclaimed land Iya in Lake Nakaumi were observed in the field during 1997. Effect of water temperature, light intensity, salinity and leaf age on the photosynthetic activity was also examined by the laboratory experiments. The seedling showed an exponential growth and there observed c.600 shoots per plant after 40 days of the initiation, and fruiting started only within 2 weeks after the initiation. The plant height was 25 cm and it accumulated its biomass within a top 5 cm layer and light intensity decreased down to 0.46% through this dense canopy layer. Longevity of leaf was estimated to be 15.3 days on average by direct observation. Photosynthetic activity increased from the minimum at 15 °C to the maximum at 35 °C but showed negative value at 40 °C. Effect of salinity on photosynthesis was distinct and the plant showed maximum value at 0 ‰ and it decreased with the increase of salinity up to 30 ‰. The relation between leaf age and photosynthetic activity was also distinct and net photosynthesis of newly borne leaf was 3 times higher than that of 14 day old leaf.

Key words: aquatic plant, life history, phenology, growth, photosynthesis

はじめに

イトクズモ属は世界に数種が知られており、日本にはイトクズモ (*Zannichellia palustris* L.) のみが生育している。淡水域または汽水域の流れの緩やかなところに生育する小型の一年生沈水植物であり、地下茎と種子により時に生息地の広い範囲を優占する(角野, 1994)。

イトクズモ属の生態に関する研究としては、オランダの Vierssen (1982a, b, c) による一連の生態学的研究, あるいは Lombardi *et al.* (1996) による発芽特性に関する研究, あるいは Triest and Van-

hecke (1991) によるアイソザイム分析の研究など、多数の例があるものの、国内における研究は岡山県の岡南飛行場内の水路で発見されたイトクズモに関する報告書(岡山地方振興局岡南飛行場建設事所・(株)ウェスコ, 1996) などがあるだけで、生活史関連の本格的な研究はこれまでほとんど行われていない。

イトクズモは近年国内において急激に生息地が減少しつつあり、「我が国における保護上重要な植物種の現状」(我が国における保護上重要な植物種及び群落に関する研究委員会編, 1989) において危急種として記載されている。この植物が危急種となっ

¹ 島根大学大学院理学研究科

Graduate School of Science, Shimane University, Matsue 690-8504, Japan

² 島根大学汽水域研究センター

Research Center for Coastal Lagoon Environments, Shimane University, Matsue 690-8504, Japan

た理由として、海洋沿岸域の埋め立てや水質汚濁の進行が考えられている(角野, 1994)。イトクズモの生活史戦略を知ることは、イトクズモの管理や保全の上で重要である。そこで本研究では、イトクズモのフェノロジー、成長速度、生産構造および光合成特性に重点を置いた研究を行い、イトクズモ保全の一助とすることとした。なお、本論文は第一著者の修士論文の一部をまとめたものである。

調査地

野外調査は主に中海の揖屋干拓地の中心を南北に走る排水路において行ったが、一部フェノロジーの観察は宍道湖と日本海を結ぶ佐陀川においても行った。以下に両地点の特徴を述べる。

中海にある揖屋干拓地は、松江市街から東に7キロ程離れた場所にある。農地面積およそ250haで、干拓後は20年を経過している。この干拓地の中心を流れる川幅3mの排水路の上流から200~600mの所に、イトクズモが水路一面に生育している。植物の生育する場所では、砂の上にヘドロが20~30cm堆積していた。この用水路は川の両岸と河床をコンクリート護岸されており、干拓地に降る降雨を集積するため、多少の雨でもすぐに水位が上昇し流速も上昇する。1997年の観察では、年間を通して水位は20~40cmであった。多量の降雨により水位が上昇した場合には、水深2m位まで上昇することもあったが、2~3日で水位は通常に戻った。初夏の降雨によりイトクズモがなくなった後にエビモ(*Potamogeton crispus* L.)が群生した。春から夏にかけて多くの稚魚がイトクズモの周りで観察され、冬には水鳥が観察された。4月初旬から10月下旬にかけての11回の測定結果では、水温は平均21.8℃(最高は8月8日の27.5℃、最低は4月15日の15.2℃)塩分は平均3.9‰(最大値-最低値は5.7‰-2.7‰、以下同様)pHは平均7.0(7.5-6.4)、透視度は常に50cmを越えていた。

佐陀川は宍道湖の水を日本海に流すために江戸時代に開削されたものである。松江市街から西に7キロ程離れた佐陀川の宍道湖から約300m程入ったヨシに囲まれた場所(水深<1m)に、イトクズモがパッチ状に生育している(國井, 1994)。1997年夏の観察では、水深は通常40~50cmであった。しかし、多量の降雨により水位が上昇した場合に水深は1.5m位まで上昇し、その後この高い水位は2週間ほど維持された。冬季の水深は殆ど0cm近くになったが、干上がることはなかった。川底にはヘドロが50cm以上堆積しており、ヨシが周りを囲んでいるために流れは殆どなかった。4月中旬から8月下

旬にかけての10回の測定結果では、水温は平均26.2℃(最高は8月19日の32.6℃、最低は4月15日の15.2℃)塩分は平均3.9‰(最大値-最低値は5.6‰-2.1‰、以下同様)pHは平均6.8(7.7-6.3)、透視度は平均40.6cm(50cm超-32.5cm)であった。春から夏にかけて多くのハゼ科の稚魚や甲殻類などが多く観察され、冬には水鳥が観察された。

方法

フェノロジーの記載

揖屋干拓地と佐陀川におけるイトクズモのフェノロジーを記載するため、1997年3月から11月まで月2回の割合で、生物量の相対的豊富さと果実の生産の有無について野外観察を行った。相対的豊富さは、生物量が最大と思われた時を100%としての相対値で示した。また、生育地の環境要因として河川水のpH、電気伝導度、溶存酸素量、水温および塩分濃度を測定し(堀場U-10)、水深を記録したが、図には水温のみを示した。

葉の寿命の推定

1997年8月22日に揖屋干拓地においてイトクズモのシュート30本に直径2mm(穴直径1mm)のゴムチューブを用いて茎にマーキングを行い、9月10日までマーキングした場所の葉の枯死を毎日記録することにより、葉の寿命を直接観察した。

移植によるシュートの成長実験

揖屋干拓地のイトクズモのシュート先端部を15cmの長さで切断し、3×3mmの網目のプラスチック網を25×15cmに切ったものに、10シュートずつ5cmが地上部10cmが地下部となるように植えた。この網10枚(計100シュート)を生息地の水底に設置し、約1週間ごとに2枚(20シュート)を研究室に持ち帰り、葉数、シュート数、茎数及び果実数を計測し、地下茎の長さを測定した。また最初にイトクズモを採取した時に20個体の葉数、葉身とシュートの乾燥重量(80℃48時間)を測定した。この実験は1997年9月3日から10月1日にかけて行った。

実生の成長の観察

揖屋干拓地に生育しているイトクズモについて、実生が出現した時点からシュート長と葉数について、3つの実生について1997年8月21日から9月28日の間約3日間隔で記録した。結果はそのうちの成長のよかった1個体についてのみ記した。

生産構造図の作成

1997年6月14日に揖屋干拓地のイトクズモ純群落(水深約26cm)において、10×10cmのコドラートを用いて、そこに含まれるすべてのイトクズモを

水面から5cm毎に刈り取った。この時、各層における光量子(Li-Cor LI-189)を同時に計測した。刈り取ったイトクズモは研究室に持ち帰り、葉、地下茎、果実の各器官に分け、乾燥重量(80℃48時間)を求めた。

光-光合成曲線の作成

1997年8月29日から31日にかけて、中海干拓地で採取したイトクズモを研究室に持ち帰り、その日のうちにイトクズモの光合成に及ぼす光強度の影響について実験を行った。シュートの先端約2~7cmの所についている葉を基部から切断し、付着生物を取り除く目的で、0.01Nの過マンガン酸カリウムに約10秒間浸した後に実験に用いた。試料水は蒸留水に炭素源として炭酸水素ナトリウムを溶かして5mMとし、リン酸バッファを用いてpH7に調整したものをを用いた。100mlの酸素ビンに試料水を満たし窒素ガスで初期の溶存酸素量を60~70%に調整した後に葉を(3~5枚)入れた。光源は400Wの東芝300Vランプ4個を使用し、光強度は光源の位置と寒冷沙により0から660 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ の間を6段階に調整した。光を2時間照射後、酸素電極(堀場OM-14)で溶存酸素量を測定した。実験中水温は恒温機(ヤマトCTE-24WS, BD16)で25℃に維持した。実験終了後に乾燥重量(80℃48時間)を求めた。光-光合成曲線の作成は、Marshall and Biscoe(1980)のモデルを用いた。なお、光合成の結果は、光合成商(PQ)を1.2としてO₂量をCO₂量に換算して示した。

光合成に及ぼす水温の影響

1997年7月3日から16日にかけてイトクズモの光合成に及ぼす水温の影響について実験を行った。水温は恒温器により15, 20, 25, 30, 35及び40℃の6段階に設定した。光条件は450 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ で2時間照射した。試料、試水、光源、乾燥重量などの設定は光-光合成曲線作成時の条件と同様とした。

光合成に及ぼす塩分の影響

1997年7月16日から25日にかけてイトクズモの光合成に及ぼす塩分の影響について実験を行った。試料水は蒸留水に炭素源として炭酸水素ナトリウムを溶かして5mMとし、塩化ナトリウムを用いて塩分濃度を0, 5, 10, 20及び30‰の5段階に設定した。光は450 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ で2時間照射した。試料、光源、水温、乾燥重量などの設定は光-光合成曲線作成時の条件と同様とした。

葉齢と光合成の関係

1997年8月22日から9月5日にかけてイトクズモの葉齢と光合成速度との関係について実験を行った。中海の生育地において同時期に成長が始まったと思われるシュート10本に、直径2mm(穴直径1mm)のゴムチューブを用いてマーキングを行い、

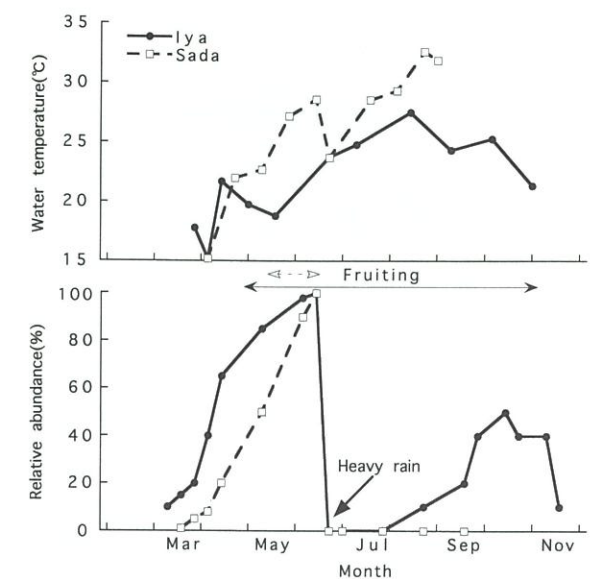


図1. 1997年3月から11月に観察された揖屋干拓地と佐陀川における水温とイトクズモの年間の相対的な豊かさ。

Fig.1. Water temperature and the relative abundance of *Z. palustris* observed from March to November 1997 at Iya in Lake Nakaumi and Sada River, Shimane Prefecture.

2週間後に残った5本のシュートを採取して各葉位ごとの光合成を測定した。葉齢の決定はマーキングの直上の葉を葉齢2週間とし、シュートの先端からの距離を用いて葉齢を推測した。光は450 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ で2時間照射とした。試料、試水、光源、水温および乾燥重量などの設定は、光-光合成曲線作成時の条件と同様とした。

結果と考察

フェノロジーと葉の寿命

Fig. 1は揖屋干拓地と佐陀川におけるフェノロジーを示す。佐陀川のイトクズモは3月中旬に発芽が確認され、5月上旬から果実の生産が確認された。現存量は6月上旬に最大となり、6月下旬の大雨による水位の上昇により植物体は枯死し、それ以降佐陀川でイトクズモの発芽及び実生は確認されなかった。

揖屋干拓地では、3月にはシュート長5cmから10cmのシュートが排水路一面に生えていた。4月下旬から10月下旬まで果実の生産が確認された。6月下旬の大雨により、水路一面を覆っていたイトクズモはほとんどすべてが流されてしまったが、7月中旬から再び新しい実生が確認され、イトクズモ個体群は回復し、8月中旬には果実の形成が確認された。6月の降雨で流されなかったエビモはイトクズモ

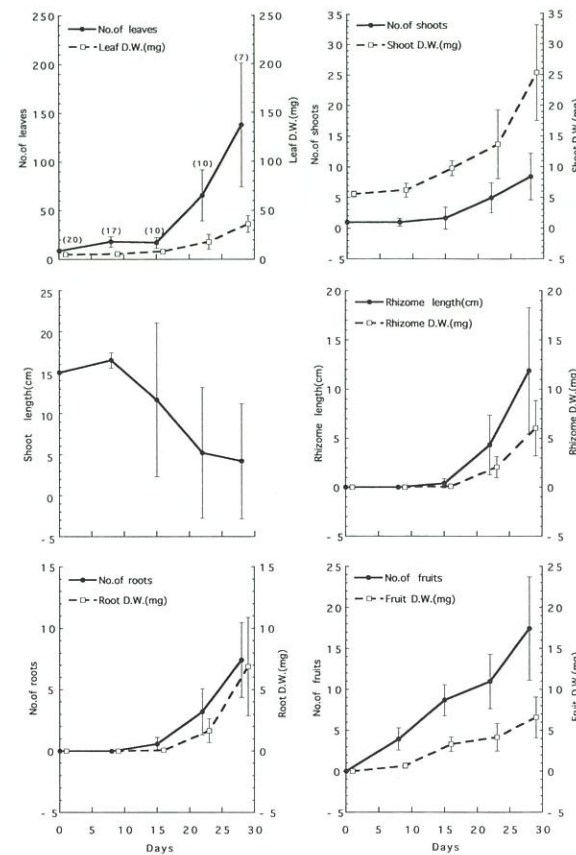


図2. 1997年9月3日から10月1日に揖屋干拓地で移植実験されたイトクズモのシュート各器官の数と長さ及び乾燥重量の時間的変化。カッコ内の数字はシュートのサンプル数を示し、図中の縦線は標準偏差を示す。

Fig.2. The temporal changes of number, length and dry weight of each part (leaf, shoot, rhizome, root and fruit) of *Z. palustris* observed by field experiment at Iya from 3 September to 1 October. Figures in parentheses shows the number of shoots sampled. Vertical bars represent S.D. of the mean.

と一緒に生育し、この状態が11月まで続いた。11月の大雨によりほとんどのイトクズモが流されたが、1998年1月下旬にはシュート長2~3cmの実生が再び確認された。2地点でのフェノロジーの違いについては今回のデータからは深く考察できなかったが、佐陀川の水温が揖屋に比べて高い値だったことは、夏以降に佐陀川で植物が見られなかったこと考え合わせると興味深い。

1997年8月22日から9月10日にかけて観察したイトクズモの葉の寿命は、生残した25本のシュートのうち、最短が14日で最長が17日、そして平均値は15.3±1.6日であった。沈水植物の葉の寿命は約50日から100日以上というデータがあるので(山本いずみ 未発表資料)、15.3日という値はイトクズモの葉が他の沈水植物に比べて非常に短命であることを示す。これは葉腋部の果実の生産と関連し

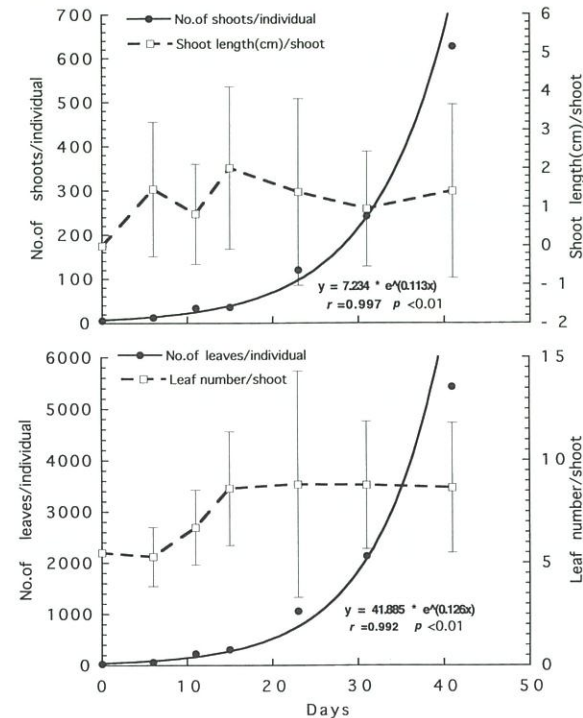


図3. 1997年8月21日から9月28日に揖屋干拓地で出現したイトクズモの実生のシュートと葉身の変化。

Fig.3. The changes of shoot and leaf of *Z. palustris* observed from the seedling at Iya in Lake Nakaumi from 21 August to 28 September.

ているのかも知れない。今後の研究を期待したい。シュートの成長と実生からの成長

Fig.2は揖屋干拓地でのシュート先端部からのイトクズモ各器官の成長を示す。葉の数は移植後約1週間目から増加し、移植後約30日で平均葉数は実験開始時の15.6倍となった。実験期間中の葉長は平均3.5cmと変化がなかった。シュート数は移植後約30日でその数は1本から8.4±3.8本(8.4倍)に増加した。平均シュート長は新しく小さなシュートが移植後に発生したことから、移植後約30日で15cmから4.2±7.0cmへと約11cm短くなった。地下茎の長さは観察最終日に平均約11.8cmとなった。根数は移植後約2週間目から増加し始め、移植後約30日でその数は平均7.4本となった。果実は移植後約1週間目から直線的に増加し、移植後約30日で17.4個となった。

重量成長を見てみると、葉の平均乾燥重量は5.4±1.3mgから36.2±8.6mg(6.7倍)に増加した(Fig.2)。シュートの平均乾燥重量は5.58±0.5mgから25.4±7.8mg(4.6倍)に増加し、地下茎、根及び果実の平均乾燥重量はそれぞれ6.0mg、6.9mg及び6.6mgとなった。

Fig.3は実生からのシュート数、シュート長および葉の数の変化を示す。シュート数は指数関数的に

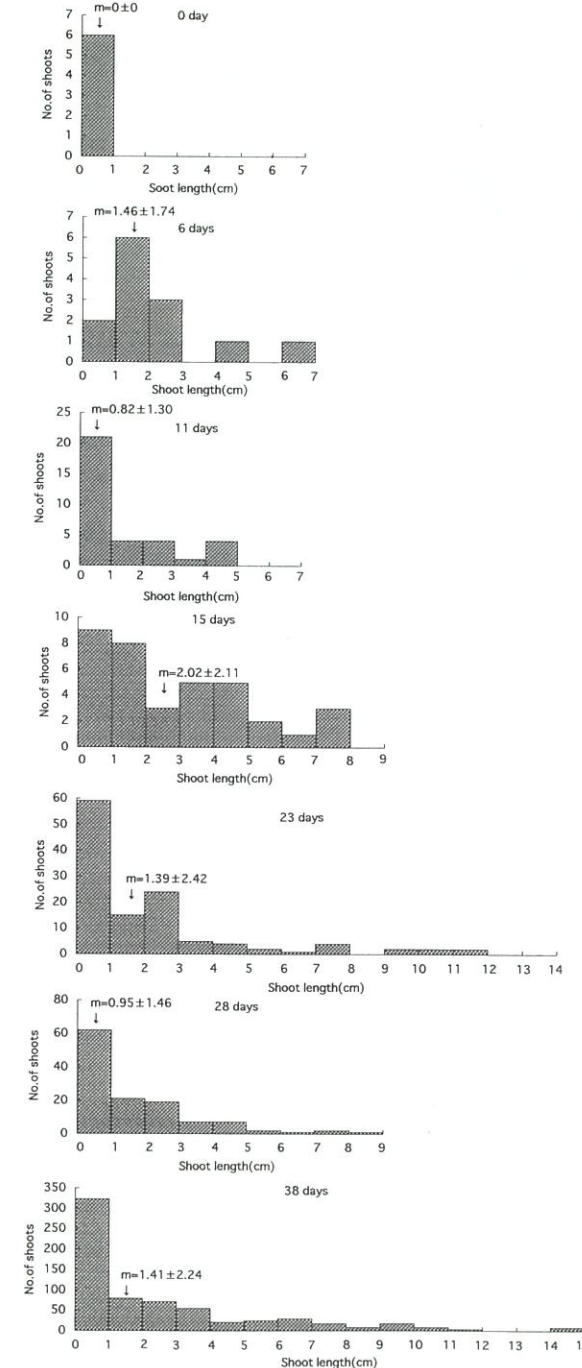


図4. 実生から出現したシュートの長さ別頻度分布の時間的変化(サンプル数は1個体)。

Fig.4. Temporal changes in frequency distribution of shoot length emerged from one seedling (sample number is one).

増加し始め、40日後に個体当たりの数は629本となった。これに対しシュート長は観察中平均0~2.0cmの間で変化した。葉数はシュートと同様に指数関数的に増加し、観察終了時には個体当たり5396枚となった。シュート当たりの葉数は観察中5~8.8枚であった。

Vierssen (1982a)は1日当たりのシュートの伸

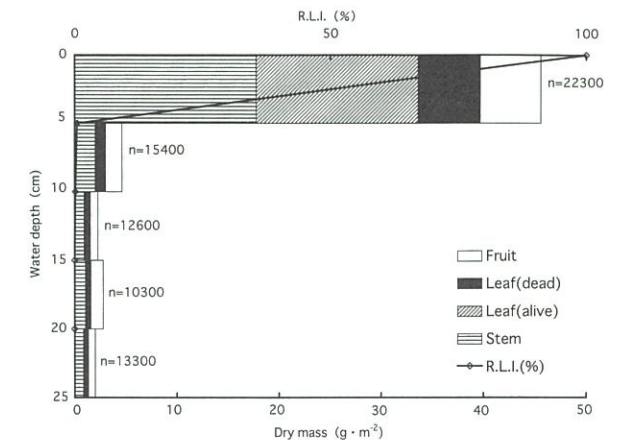


図5. 1997年6月14日に測定したイトクズモの生産構造図。

Fig.5. Productive structure of *Z. palustris* measured on 14 June 1997.

長速度0.270cmを報告しているが、これは今回の発芽から測定した0.225cmという値に近いものであった。移植実験のシュート伸長速度がこれらのものよりも低い値(1日当たり0.122cm)をとったのは、これは移植のために根や地下茎を取り除いたのが原因だと思われる。

シュートのサイズ分布の時間的変化を示したのがFig.4である。どの時期もL字型の分布を示し、モードは1cm未満であったが、10cmを超えるほどによく成長しているシュートもあったことがわかる。生産構造

Fig.5は生産構造図を示す。生葉の全乾燥重量は15.89g·m⁻²で、水面から5cmまでにその99%以上が集中していた。茎の全乾燥重量は22.52g·m⁻²で、水面から5cmまでにその79%が集中していた。枯死葉と果実の全乾燥重量はそれぞれ8.70g·m⁻²と10.10g·m⁻²だった。

群落内の照度は表層の密な葉群のため、表層わずか5cmで水面直下の0.46%にまで低下した。

光-光合成曲線

Fig.6は光合成に及ぼす光強度の影響を示す。最大光合成速度は35.74mg CO₂·mg D.W.⁻¹·h⁻¹、呼吸量は5.40mg CO₂·mg D.W.⁻¹·h⁻¹となった。イトクズモは他の植物と比較すると大きなPmaxと呼吸量を持つ(Table 1)。これはイトクズモが水深が浅く(佐陀川で年間0~50cm、揖屋干拓地で20~40cm)光の強い場所に生育している事と一致するものである。

光合成に及ぼす各種要因の影響

Fig.7はイトクズモの光合成に及ぼす水温の影響を示す。光合成は15℃から35℃において正の光合成を示し、35℃において最大光合成速度を示した。しかし、40℃で急激に低下し、光合成は負の値を示した。

表1. 各種沈水植物の P_{max} と呼吸速度の比較. イトクズモ以外は Ikusima (1970) を参照した.

Table 1. Comparison of P_{max} and respiration rate of several submerged plants. Ikusima (1970) was referred but for *Z. palustris* which was done by the present study.

Species	Water temperature (°C)	P_{max} (mgO ₂ g ⁻¹ h ⁻¹)	Respiration (mgO ₂ g ⁻¹ h ⁻¹)
<i>Zannichellia palustris</i>	25	31.2	4.7
<i>Elodea nuttallii</i>			
(apical portion)	10±1	7.4	0.8
(apical portion)	27±2	9.1	1.4
(basal portion)	27±2	1.7	0.8
(apical portion)	7±1	7.4	0.5
(apical portion)	24±0.5	13.3	1.8
(basal portion)	24±0.5	5.6	1.5
(apical portion)	25±2	26.3	0.86
<i>Hydrilla verticillata</i>			
(apical portion)	27±2	9.1	1.9
(apical portion)	27.8±0.6	16	1.4
<i>Vallisneria spiralis</i> var. <i>biwaensis</i>			
(leaf)	27±2	9.1	1.3
(upper part of leaf)	26	13.2	0.97
(middle part of leaf)	26	10.6	0.44
(basal part of leaf)	26	3.8	0.35
(leaf)	24.5±1.5	16	0.94
<i>Potamogeton malainus</i>			
(leaf)	25±2	18.1	1.3

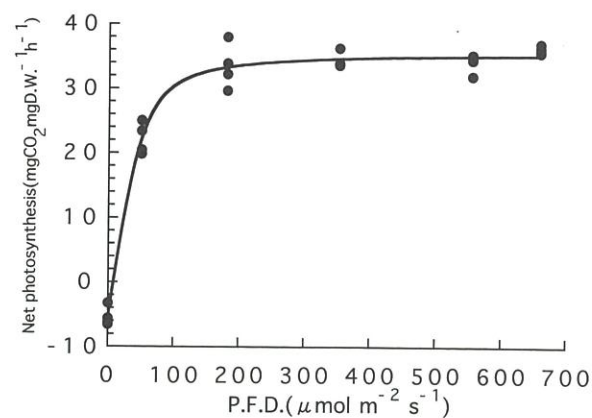


図6. イトクズモの光-光合成曲線. 詳しくは本文参照のこと.

Fig.6. Net photosynthesis of *Z. palustris* in relation to light intensity. See text for further explanation.

Fig.8 は光合成に及ぼす塩分の影響を示す. 実験で設定した 0% から 30% の範囲において光合成は正の値を示し, 0% で最大光合成を示した. Vierssen (1982a) はイトクズモの成長に及ぼす塩分の影響を調べ, 淡水において一番のシュートの成長が見られたことを報告しているが, これはこの光合成に及ぼす塩分の影響の結果と一致する.

Fig.9 はイトクズモの葉齢と光合成速度の関係を示す. 葉齢 0.1 日において最大光合成を示し, 葉齢 2 週の光合成量は葉齢 0.1 日の約 3 分の 1 ほどしかなかった.

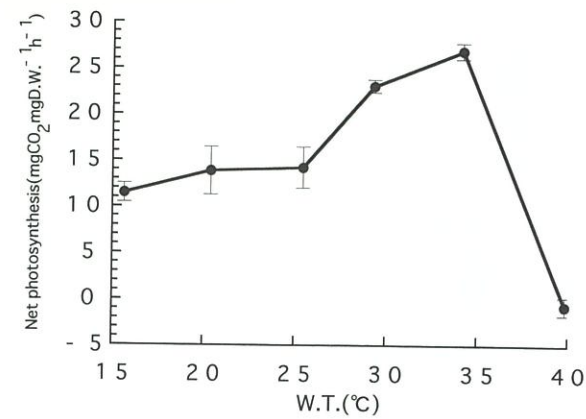


図7. 各水温におけるイトクズモの純光合成速度. 図中の縦線は標準偏差を示す. 詳しくは本文参照のこと.

Fig.7. Net photosynthesis of *Z. palustris* in relation to water temperature. Vertical bars represent S.D. of the mean. See text for further explanation.

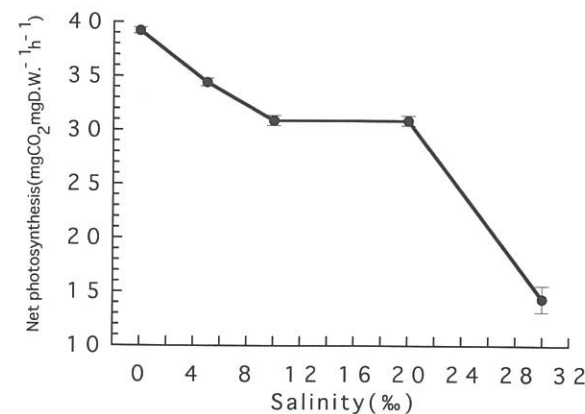


図8. 各塩分におけるイトクズモの純光合成速度. 図中の縦線は標準偏差を示す. 詳しくは本文参照のこと.

Fig.8. Net photosynthesis of *Z. palustris* in relation to salinity. Vertical bars represent S.D. of the mean. See text for further explanation.

まとめ

今回の調査結果から, 揖屋干拓地のイトクズモ自生地では群落が流出した後も短期間のうちに埋土種子による再生が始まっていることがわかった. イトクズモのシュートは実生から指数関数的に増加し, また果実の生産も成長後比較的早く起こった. 葉の平均寿命は 15.3 日と非常に短く, 光合成速度は他の沈水植物と比べて大きな値をとった. これらの特性はイトクズモが明らかに撓耐性型の植物であることを示す.

群落が発達するに従い葉群が群落上部に集中し, 自己被陰により群落表面からわずか 5cm でその相対照度は 0.5% 以下となっていた. 分枝による成長

引用文献

- Ikusima, I. (1970) Ecological studies on the productivity of aquatic plant communities IV. Light condition and community photosynthetic production. *Bot. Mag. Tokyo*, **83**:330-341.
- 角野康郎 (1994) 日本水草図鑑. 文一総合出版. 179p.
- 國井秀伸 (1994) イトクズモ (ミカヅキイトモ) 発見記. 水草研会報, **54**:38.
- Lombardi, T., Bedini, S. and Onnis, A. (1996) The germination characteristics of a population of *Zannichellia palustris* subsp. *pedicellata*. *Aquat. Bot.*, **54**:287-296.
- Marshall, B. and Biscoe, P. V. (1980) A model for C_3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. *J. Exp. Bot.*, **31**:29-39.
- 岡山地方振興局岡南飛行場建設事務所・(株) ウェスコ (1996) 平成 8 年度単県岡南飛行場整備関連調査委託「イトクズモ保全計画調査報告書」. 岡山県, 94+97p.
- Triest, L. and Vanhecke, L. (1991) Isozymes in European and Mediterranean *Zannichellia* (*Zannichelliaceae*) populations: a situation of predominant inbreeders. In: L. Triest (ed.) *Isozymes in Water Plants*. Op. Bot. Belg., **4**:133-166.
- Vierssen, van W. (1982a) The ecology of communities dominated by *Zannichellia* taxa in western Europe. I. Characterization and autecology of the *Zannichellia* taxa. *Aquat. Bot.*, **12**:103-155.
- Vierssen, van W. (1982b) The ecology of communities dominated by *Zannichellia* taxa in western Europe. II. Distribution, synecology and productivity aspect in relation to environmental factor. *Aquat. Bot.*, **13**:385-483.
- Vierssen, van W. (1982c) The ecology of communities dominated by *Zannichellia* taxa in western Europe. III. Chemical ecology. *Aquat. Bot.*, **14**:259-294.
- 我が国における保護上重要な植物種及び群落に関する研究委員会編 (1989) 我が国における保護上重要な植物種の現状. (財) 日本自然保護協会 (財) 世界自然保護基金日本委員会. 320p.

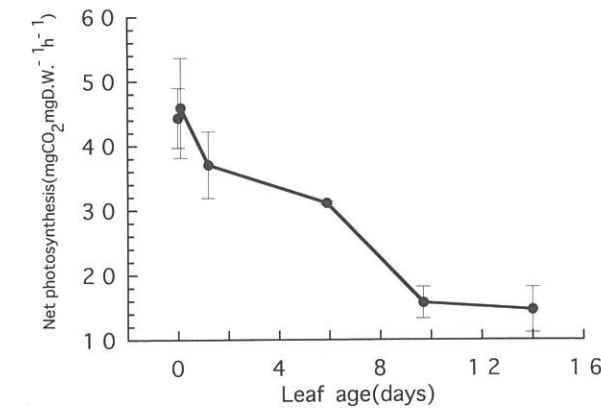


図9. 葉齢の違いによるイトクズモの純光合成速度. 図中のエラーバーは平均の標準偏差. 詳しくは本文参照のこと.

Fig.9. Net photosynthesis of *Z. palustris* in relation to leaf age. Vertical bars represent S.D. of the mean. See text for further explanation.

が上部に向かうため, 根による固着機能が成長とともに徐々に低下し, そのため梅雨期の降雨による出水で植物が流出しやすくなっていたことも予想された.

イトクズモはその名が示すように特に人目を引くような植物ではなく, また群落は川底や湖底にマット状に張り付いた形態をとることが多いために, その分布に関してはこれまで余り注意されてこなかったと考えられる. 宍道湖・中海周辺では, 佐陀川における自生地の発見以来 (國井, 1994), 干拓地に造られた米子水鳥公園内のつばさ池や今回の調査地となった中海の揖屋干拓地内の排水路と, この数年イトクズモの自生地が相次いで見つかったことから, これまで報告のなかった他の場所でも注意深い調査により今後イトクズモが見つかる可能性は大にあると思われる. 今回の基礎調査をもとにして, イトクズモに関する生態調査が進むことを期待する.

謝辞

本研究を行うに当たり, データの解析について多大なる御助言をいただきました島根大学生物資源科学部の小池文人講師と島根大学汽水域研究センター非常勤研究員 (現所属: 国立環境研究所生物圏環境部) の矢部徹博士, 野外における植物の分布について多くの御助言をいただきました島根大学生物資源科学部の枚村喜則先生, 公私にわたり助言をくださった島根大学理学部植物生態学講座の方々から感謝申し上げます.