

海浜植生コウボウムギの生長および平面拡大解析

田中規夫*・渡辺 肇**・谷本勝利***・小松原 肇****

砂浜海岸の砂草による飛砂補足効果は定性的に確認され、砂草の移植などによる飛砂抑制などの工学的試みが行われている。しかし、長期的な砂草と地形変動についての定量的な知見を得るに至っていない。そこで、本研究では日本における代表的な海浜植生であるコウボウムギについて現地観測を行い、その地上部・地下部の季節動態を解析する生長予測モデルを構築し、またコウボウムギ移植後の海浜安定効果の指標となる地下部の平面的な拡大力を、横走地下茎の展開力を組み込むことにより定量評価を行った。

1. はじめに

海浜は高波浪や津波に対する自然の防波堤となるだけでなく、海岸利用の観点からも高いポテンシャルを有しており、その形状の適正化を図ることが重要な課題となっている。特に、後浜から砂丘前面にかけての領域は、前浜を越えた波から背後地を守る緩衝地帯としての役割を果たすととともに、動植物の生息・生育域となっている。海浜に生育するコウボウムギやハマニンニクなどの植生は飛砂の補足効果や飛砂発生の抑止に効果があり、海浜の安定、固定化にはこれらの植生を効果的に用いて海浜整備を行うことが海岸保全対策における課題の一つである(加藤・佐藤, 1998)。

海浜の変化と植生との長期的な関係を明らかにすることは非常に重要である(有働・武若, 2001)が、地形変化と植物群落の分布の変化については定量的な知見が得られていない。そこで、そのための第一段階として、本研究では日本における代表的な海浜植生であるコウボウムギの長期的な生長予測モデルを、コウボウムギと同じく地下茎によって繁殖する抽水植物であるヨシ(*Phragmites australis*)のモデル(Asaeda・Karunaratne, 2000)、ヒメガマ(*Typha angustifolia*)のモデル(田中ら, 2002)を参考にして構築する。また、構築した生長予測モデルに基づいて、コウボウムギ移植後の海浜固定効果の指標としての地下部の拡大力について定量的に評価するものである。

2. 現地観測

(1) 観測場所

観測場所の竜洋海岸は、図-1に示すように、静岡県南部の太平洋側に面する全長約70 kmの砂浜海岸である遠州灘のほぼ中央、天竜川河口東側に位置している。この地域は、風向WNW~NW方向(天竜川河口方向からの風)が卓越し、風速は5 m/s未満が60%程度を占め、



図-1 観測対象地域

飛砂が発生する限界風速である10 m/s以上の頻度は4%程度である。有義波高は2 m未満の波が80%以上を占め、波向は海岸線にほぼ直角方向となるSSEが卓越する。

遠州灘沿岸の砂浜における海岸植生は、主な種としてコウボウムギ、ハマヒルガオ、コマツヨイグサ、ケモノハシがあげられる。遠州灘沿岸の砂浜は、砂の粒径が細かく飛砂量が多いために、地形変化への耐性の強いコウボウムギが優勢となっている。

(2) コウボウムギについて

コウボウムギ(*Carex Kobomugi*)はカヤツリグサ科の多年草で、雌雄異株である。コウボウムギは、日本における代表的な海浜植生で、砂の移動、堆砂に対して優れた適応性を見せるが、その生育地の堆砂の状況により生育に大きな違いを見せ、一般に前年の堆砂が大きいほど生育がよい。

コウボウムギは1~2 mの横走地下茎を延ばし、その先に葉茎を地上に出す。また、堆砂量が多くなるにつれて上向きにも地下茎を展開する。このように、地下茎が年々上方に伸び上がっていくとともに、横走地下茎によって群落の占有範囲を広げていく。また、コウボウムギの生育する場所には舌状の丘が形成される。

横走地下茎から出た葉茎は穂を全く出さない生理的年齢が若い個体で、もっとも栄養状態が良い。堆砂を受け上方に伸び上がると生理的年齢が進み有性生殖の能力が大きくなり、ついには枯死してしまう。図-2に穂無し

* 正会員 工博 埼玉大学助教授 工学部建設工学科
** 学生会員 埼玉大学大学院理工学研究科建設工学専攻
*** フェロー 工博 埼玉大学教授 工学部建設工学科
**** 農修 (株)アイ・エヌ・エー環境部

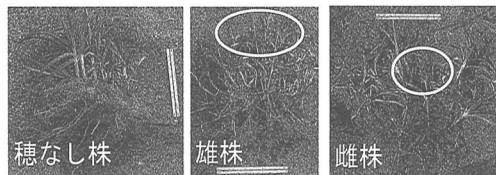


図-2 コウボウムギの穂無し株・雄株・雌株

株・雄株・雌株の様子を示す。

(3) 観測方法

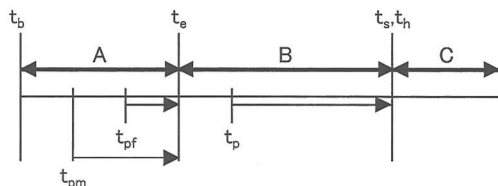
長期予測モデル構築の基礎資料を得るため、穂無し株・雄株・雌株それぞれについてバイオマス、横走地下茎の本数、株数の測定を行った。また、老化期である12月27日の観測では穂無し株・雄株・雌株から出ている横走地下茎についてそれぞれの太さ、長さ、バイオマスを測定した。サンプリングは20×20 (cm²)の範囲で穂無し株・雄株・雌株それぞれについて行った。深さに関しては生きている部分がすべて入る程度、およそ30 cmである。

3. コウボウムギ生長モデル

(1) コウボウムギの生活史

コウボウムギは冬に地上部が枯れ地下茎を生長させ、春になると発芽して葉茎を生長させる。生長初期には地下茎に蓄えられた物質を利用するが、生長とともに光合成を行い、光合成生産物を各器官に輸送する。穂の形成は葉茎の形成に伴って行われ、雄株は夏に穂を枯らしてしまうが、雌株は穂を秋まで保つ。老化の進行により葉茎を構成する物質が地下に輸送され、既存の地下部への貯蔵、および新地下茎の形成に利用される。コウボウムギは種子繁殖も行すが、その発現性は低く本研究では考慮しないこととする。

本研究では、コウボウムギの年間の成長過程を図-3に示すように1月1日を1 day とする通し日 (ユリウス日 (Julian day)) によって表現する。まず、コウボウムギの初期生長期間を生長開始日 t_b から光合成生長開始日 t_e まで、光合成生長期を t_e から老化開始日 t_s まで、老化期を t_s 以降と定義する。初期生長期はほとんどの栄養を地下茎に頼っており、光合成生長期の葉茎の発達は光合成による。春先から生長を始めるため、観測データより t_b は 80 day とした。穂の形成は葉茎の形成とほぼ同時に始まるため、雄株の穂の形成開始日 t_{pm} および雌株の穂の形成開始日 t_{pf} も 80 day とする。物質輸送開始日 t_p は、雄穂の枯死が目立ち始める時期をもとに 150 day とする。雄の穂は夏の初めには役目を終えて枯れてしまうため枯死開始日である 150 day まで、雌の穂は老化開始日まで栄養を輸送されるものとする。 t_e は春先である



A: 初期生長期, B: 光合成成長期, C: 老化期

生長開始日	: $t_b=80(\text{day})$
光合成生長開始日	: $t_e=120(\text{day})$
老化開始日	: $t_s=250(\text{day})$
横走地下茎生長開始日	: $t_h=250(\text{day})$
穂 (雄) の形成日	: $t_{pm}=80(\text{day})$
穂 (雌) の形成日	: $t_{pf}=80(\text{day})$
物質輸送開始日	: $t_p=120(\text{day})$

図-3 コウボウムギの生活史に対応したユリウス日の定義

120 day とする。次に、 t_s は観測データより地上部バイオマスが最大になる 250 day とする。横走地下茎は冬季に生長するため、横走地下茎開始日 t_h を老化開始日と同じ 250 day とする。横走地下茎は t_b まで生長するものとする。

(2) バイオマスの支配方程式

コウボウムギの各器官を葉茎・地下部・横走地下茎・穂のモデルについて支配方程式を以下のように導いた。図-4 に a) ~ d) の支配方程式の各項の関係を、表-1 に支配方程式を表現する記号および本論文で用いる記号の一覧を示す。

a) 葉茎モデル

葉と茎をあわせて葉茎 (シュート) と考え、以下の方程式で表現した。

$$\frac{dB_{sht}}{dt} = P_{sht} - R_{sht} - D_{sht} + f_{shtA} \cdot T_{shtA} + f_{shtB} \cdot T_{shtB} - f_{belowB} \cdot T_{belowB} - f_{belowC} \cdot T_{belowC} \dots (1)$$

$$T_{shtA} = k_1 \cdot B_{below} \dots (2)$$

$$T_{shtB} = k_2 \cdot B_{below} \dots (3)$$

$$T_{shtB} = k_3 \cdot B_{sht} \dots (4)$$

$$T_{belowC} = k_4 \cdot B_{sht} \dots (5)$$

b) 地下部モデル

根、芽と横走地下茎以外の上向き地下茎をあわせて地下部とし、以下の支配方程式で表現した。

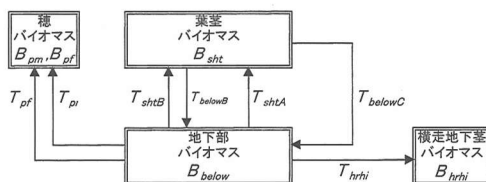


図-4 支配方程式の各項の相互関係

$$\begin{aligned} \frac{dB_{below}}{dt} = & -R_{below} - D_{below} - f_{shA} \cdot T_{shA} \\ & - f_{shB} \cdot T_{shB} + f_{belowB} \cdot T_{belowB} \\ & + f_{belowC} \cdot T_{belowC} - f_{pm} \cdot T_{pm} \\ & - f_{pm} \cdot T_{pf} - f_{hrhi} \cdot T_{hrhi} \dots\dots\dots (6) \\ T_{pm} = & k_5 \cdot B_{below} \dots\dots\dots (7) \\ T_{pf} = & k_6 \cdot B_{below} \dots\dots\dots (8) \end{aligned}$$

c) 横走地下茎モデル

横走地下茎の支配方程式は以下のように表現した。

$$\begin{aligned} \frac{dB_{hrhi}}{dt} = & -R_{hrhi} - D_{hrhi} - f_{hrhi} \cdot T_{hrhi} \dots\dots\dots (9) \\ T_{hrhi} = & k_7 \cdot B_{below} \dots\dots\dots (10) \end{aligned}$$

d) 穂モデル

穂は雄，雌がありそれぞれについて支配方程式を導いた。雄の穂，雌の穂の支配方程式は，それぞれ，

$$\frac{dB_{pm}}{dt} = -R_{pm} - D_{pm} - f_{pm} \cdot T_{pm} \dots\dots\dots (11)$$

$$\frac{dB_{pf}}{dt} = -R_{pf} - D_{pf} - f_{pf} \cdot T_{pf} \dots\dots\dots (12)$$

となる。

呼吸量・枯死量はバイオマスに比例する。したがって，葉茎・地下部・横走地下茎・穂の呼吸量・枯死量は，それぞれ，

$$R_a = \beta_a \cdot \theta^{(T-20)} \cdot B_a \dots\dots\dots (13)$$

$$D_a = \gamma_a \cdot \theta^{(T-20)} \cdot B_a \dots\dots\dots (14)$$

で表現する。 θ はアレニウス定数， β_a ， γ_a は20℃の時の呼吸率，枯死率を表し，添え字 a については a) ～d) の支配方程式中の添え字に対応する。

葉茎の光合成量 P_{sh} は，光合成に有効な日射量と栄養塩類に伴って増加し，老化とともに減少するため，これらを組み合わせた Michaelis-Menten 型の式 (Gray, 1999)，

$$\begin{aligned} P_{sh} = & P_m \cdot K_{CO} \cdot K_{NP} \cdot \theta^{(T-20)} \\ & \times \frac{I_{par}}{K_{PAR} + I_{par}} \cdot \frac{K_{age}}{K_{age} + Age_{sh}} \cdot B_{sh} \dots (15) \end{aligned}$$

で表現した。ここに， P_m ：最大光合成率， K_{CO} ：二酸化炭素の乾燥重量への変換定数， K_{NP} ：地中のリン酸濃度・窒素濃度に対応する定数， I_{PAR} ：有効日射量， Age_{sh} ：光合成開始日からの日齢， K_{PAR} ， K_{age} ：半飽和定数である。

ここで，光合成に利用される全日射量 I_{PAR} は全日射量の 40～45%にあたるため，

$$I_{PAR} = 0.45 \times (\text{全日射量}) \dots\dots\dots (16)$$

とした。

(3) 日射・気温のモデル化

日射・気温のモデル化については，田中ら(2000)のモデルと同様とした。

表-1 支配方程式を表現する記号一覧

大項目	記号	記号の意味	単位
支配方程式の各項に使用される記号	B_a	aのバイオマス	g/0.04 m ² /day
	P_{sh}	葉茎の光合成量	g/0.04 m ² /day
	R_a	aの呼吸量	g/0.04 m ² /day
	D_a	aの枯死量	g/0.04 m ² /day
	T_{shA}	初期生長期の地下部から葉茎への伝送量	g/0.04 m ² /day
	T_{shB}	光合成生長期の地下部から葉茎への伝送量	g/0.04 m ² /day
	T_{belowB}	光合成生長期の葉茎から地下部への伝送量	g/0.04 m ² /day
	T_{belowC}	老化期の葉茎から地下部への伝送量	g/0.04 m ² /day
	T_{hrhi}	地下部から横走地下茎への伝送量	g/0.04 m ² /day
	T_{pm}	地下部から穂(雄)への伝送量	g/0.04 m ² /day
	T_{pf}	地下部から穂(雌)への伝送量	g/0.04 m ² /day
	f_{shA}	$h < i < l$ のとき1，それ以外は	無次元
	f_{shB}	$h < i < m$ のとき1，それ以外は	無次元
	f_{belowB}	$h < i < m$ のとき1，それ以外は	無次元
	f_{belowA}	$i < m$ のとき1，それ以外は	無次元
	f_{pm}	$lpm < i < 150$ のとき1，それ以外は	無次元
	f_{pf}	$lpy < i < m$ のとき1，それ以外は	無次元
	f_{hrhi}	$i < m$ のとき1，それ以外は	無次元
その他の論文中の記号	β_a	aの呼吸率(20℃)	μg・d ⁻¹
	γ_a	aの枯死率(20℃)	μg・d ⁻¹
	l	横走地下茎の総長	m
	u	横走地下茎のバイオマスのうち生長に必要な利用率	無次元
	n	横走地下茎の生成本数	本
	$B_{hrhi-0.04}$	昨年度の横走地下茎の単位長さあたりのバイオマス	g/m
	$B_{hrhi-nov}$	今年度の横走地下茎の単位長さあたりのバイオマス	g/m
記号の添え字	sh	葉茎のバイオマス	—
	$below$	地下部のバイオマス	—
	$hrhi$	横走地下茎のバイオマス	—
	pm	穂(雄)のバイオマス	—
	pf	穂(雌)のバイオマス	—

(4) 初期条件

各方程式において使用されるモデルパラメータは既往の知見や観測データをもとに決定した。表-2にモデルパラメーター一覧を示す。

(5) 解析結果と観測値の比較

図-5に生長モデルにより計算されたバイオマスの季節変化と静岡県庵洋海岸での現地観測結果との比較を示す。初期生長期に地下部の栄養のみで葉茎を生長させ，その後光合成を行いバイオマスを増加させ，老化期になると翌年に備えるために地下部に栄養を送り，また横走地下茎を伸ばすことによって平面方向へと拡大してゆくという生活史がよく表現されている。また，静岡県庵洋海岸での観測値ともよく合っている。

4. 平面拡大解析

(1) コウボウムギの地下部拡大力

平面拡大力は横走地下茎が，親株より離れたところに出現する仕組みをモデルにおいて表現するため，バイオマスのうち生長に必要な利用率 u と横走地下茎の本数 n を導入した。

コウボウムギは栄養を春先に横走地下茎の先端に栄養

表-2 モデルパラメーター一覧

パラメータ	パラメータの意味	値	単位	出典
k_1	初期生長期の地下部から葉茎への輸送率	0.006	—	a
k_2	光合成生長期の地下部から葉茎への輸送率	0.02	—	a
k_3	光合成生長期の葉茎から地下部への輸送率	0.03	—	a
k_4	老化期の葉茎から地下部への輸送率	0.04	—	a
k_5	地下部から横走地下茎への輸送率	0.005	—	a
k_6	地下部から穂(雄)への輸送率	0.02	—	a
k_7	地下部から穂(雌)への輸送率	0.003	—	a
β_{hrhi}	葉茎の呼吸率(20°C)	0.007	gg ⁻¹ d ⁻¹	ac
β_{below}	地下部の呼吸率(20°C)	0.002	gg ⁻¹ d ⁻¹	ac
β_{hrhi}	横走地下茎の呼吸率(20°C)	0.003	gg ⁻¹ d ⁻¹	ac
β_{tm}	穂(雄)の呼吸率(20°C)	0.003	gg ⁻¹ d ⁻¹	ac
β_{tf}	穂(雌)の呼吸率(20°C)	0.003	gg ⁻¹ d ⁻¹	ac
	葉茎の枯死率(20°C): tb から	0.0025	gg ⁻¹ d ⁻¹	
γ_{hrhi}	" : ts	0.0025	gg ⁻¹ d ⁻¹	ac
	" : ts 以後	0.05	gg ⁻¹ d ⁻¹	
γ_{below}	地下部の枯死率(20°C)	0.00015	gg ⁻¹ d ⁻¹	ac
γ_{hrhi}	横走地下茎の枯死率(20°C)	0.00015	gg ⁻¹ d ⁻¹	ac
γ_{tm}	穂(雄)の枯死率(20°C)	0.003	gg ⁻¹ d ⁻¹	ac
γ_{tf}	穂(雌)の枯死率(20°C): tpf から ts	0.003	gg ⁻¹ d ⁻¹	
	" : ts 以後	0.05	gg ⁻¹ d ⁻¹	ac
β	アレキウス定数	1.09	—	b
P_m	最大光合成量	2.2	gCO ₂ g ⁻¹ m ² d ⁻¹	c
K_{CO_2}	CO ₂ の乾燥重量への変換定数	0.65	gg ⁻¹ CO ₂	c
K_{sp}	地中のリン酸濃度、窒素濃度に対応する定数	1	—	a
K_{pab}	半飽和定数	12.6	Em ⁻¹ d ⁻¹	c
K_{ape}	半飽和定数	60	d	a

a: 実測データによるキャリブレーションより同定, b: Asaeda & Kammaratne (2000), c: 田中ら (2000), ac: 田中らに基づきキャリブレーション

だまりとしてためる。このため、形成された横走地下茎のうち翌年の地下部として計算されるバイオマスは、横走地下茎のバイオマスに利用率をかけた値となる。

利用率 u は観測より得られた新旧の横走地下茎のバイオマスデータ、および呼吸量、枯死量を考慮し、

$$u = \left(\frac{B_{hrhi-new} - (B_{hrhi-old} - R - D)}{B_{hrhi-new}} \right) \dots\dots\dots (17)$$

とした。ここに、 $b_{hrhi-old}$ 、 $b_{hrhi-new}$ はそれぞれ前年、今年横走地下茎の単位長さあたりのバイオマス (g/m) で、 D 、 R は横走地下茎の枯死量と呼吸量 (g/m²/day) で、それぞれ、

$$\beta_{hrhi} \times (\text{横走地下茎の生長日数}) \dots\dots\dots (18)$$

$$\gamma_{hrhi} \times (\text{横走地下茎の生長日数}) \dots\dots\dots (19)$$

で与えた。本解析では、 $b_{hrhi-new} = 3.90$ 、 $b_{hrhi-old} = 2.73$ 、 $R = 0.003 \times 195$ 、 $D = 0.00015 \times 195$ である。よって u は 0.14 とする。

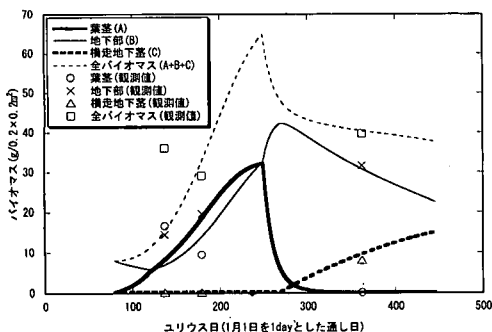


図-5 バイオマスの観測値と解析結果の比較

(2) 横走地下茎の生成本数 (n)

横走地下茎の総長 l (m) は、

$$l = \frac{B_{hrhi-new}}{B_{hrhi}} \times u \dots\dots\dots (20)$$

で定義する。横走地下茎は延原 (1964) より 1 本あたり 1~2 m 伸びるため、1 本の当たりの最大値を 2.0 m として本数 n を決定した。 B_{hrhi} はモデルの春先 (80 day) の計算結果を用いる。

(3) 初期条件

コウボウムギを移植する際は、横走地下茎から出た生理的年齢の若い株を用いることが想定される。そこで、横走地下茎の長さが 2.0 m であるという仮定から、その先から出る株の地下部のバイオマスを初期条件として計算する。よって、移植される株の地下部バイオマスは、 $2.0 \times b_{hrhi-new} \times u$ (g/0.04 m²) = 1.1 (g/0.04 m²) とした。

(4) 平面拡大解析

生長予測モデルで得られた地下部バイオマスのデータに基づき 5×5 (m²) の領域に 1 (m) 間隔でコウボウムギを移植することを想定し、それぞれのメッシュには乱数を発生させて、図-5 の横走地下茎の解析結果を配分した。計算は 4 年間行なった。配分後のメッシュにすでにバイオマスが配分されている場合は、そのバイオマスに新たに配分された分を加えた。また、移植間隔による平面分布の相違を比較するため、同様の方法で 4.8×4.8 (m²) の領域に 0.6 (m) 間隔で移植した場合も計算を行なった。

(5) 拡大解析結果

図-6 に 1 (m) 間隔、0.6 (m) 間隔の場合の拡大解析結果を示す。図-7 はコウボウムギがカバーしている面積の割合 (カバー率) を移植間隔とともに示したものである。移植間隔が 1 m の場合は、カバー率という観点では 0.6 m の場合よりも概略 1 年遅れくらいであることがわかる。

5. 考 察

コウボウムギの長期的変化を解析するためには、現在の生存場を維持する上向き地下茎と新しい場所を獲得する横走地下茎の動態を定量的に評価する必要がある。図-5 のシミュレーション結果は静岡県竜海岸に生育するコウボウムギの地上部・地下部の季節動態をよく表現しており、このような解析方法の有効性を示している。本解析の期間を 4 年間としたのはコロニーにおける穂の割合は 5 年目以後に大きく増加し、コロニー全体としての老化が起こるが、その生態的知見がまだ十分得られていないと判断したためである。コロニー全体の老化傾向は穂の割合に関連するため、今後観測データを補充し、より長期的な動態を解析する必要がある。

図-6、7 に移植間隔の違いによる比較を示した。当然

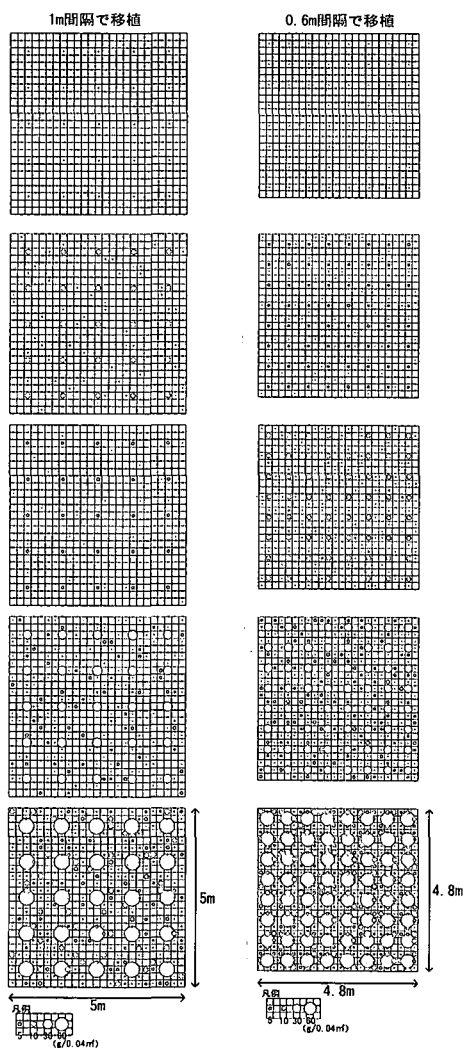


図-6 4年間の平面拡大解析結果の比較

ながら、移植間隔が密なほうが密な平面分布を形成していく。前述の理由により、5年目以降は移植した地点においても生産量は減少していくことが予想され、代わりに新規地点での生産量増大が期待できるため、移植していない地点に増えるコウボウムギについても注目してい

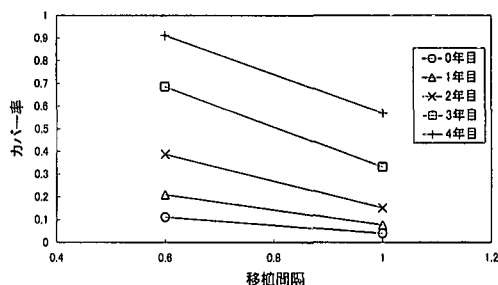


図-7 移植間隔とカバー率の関係

く必要がある。ここに示したカバー率の違いは、地上部バイオマスがキャノピー内の風速分布に与える影響を取り入れる際に重要な情報を提供する。本研究は植物と飛砂の相互解析にむけての第一歩を示したといえよう。

6. ま と め

コウボウムギ生長予測モデルによって、各器官のバイオマスの季節変化の定量評価が可能となった。地下部を上向き地下茎と横走地下茎に分けて考え、毎年の平面拡大解析を行うことにより、コウボウムギ移植後、穂を付ける前までの地下部の平面拡大や地上部の粗度形成過程を表現することが可能となった。

参 考 文 献

- 有働恵子・武若 聡 (2001): 後浜の地形変動に関する研究, 土木学会論文集 No. 677, II-55, pp. 175-187.
- 加藤史訓・佐藤慎司 (1998): 砂浜海岸の植生群落と地形変化の現地調査, 海岸工学論文集, 第45巻, pp. 660-670.
- 田中規夫・浅枝 隆・Shiromi Karunaratne (2000): 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, pp. 119-129.
- 田中規夫・武村 武・浅枝 隆・長谷川敦・谷本勝利 (2002): 河川空間におけるヒメガマ *Typha angustifolia* の地下茎拡大機構, 土木学会論文集, No. 698, II-58, pp. 81-91.
- 延原 肇 (1960): 海浜におけるコウボウムギの生育, 砂丘研究 6 (2), pp. 9-19.
- Asaeda, T. and S., Karunaratne, (2000): Dynamic modeling of the growth of *Phragmites australis*: Model description, Aquat. Bot., 67, pp. 301-318.
- Gray, N. F. (1999): Water Technology, Arnold, pp. 342-343.