

抽水植物の鉛直生産構造の相違を考慮した生長解析

GROWTH ANALYSIS OF EMERGENT MACROPHYTES CONSIDERING THE DIFFERENCE OF EACH VERTICAL PRODUCTIVE STRUCTURE

田中規夫¹・浅枝隆²・谷本勝利³・長谷川敦⁴

¹ 正会員	工博	埼玉大学工学部講師	建設工学科	(〒338-8570 埼玉県浦和市下大久保 255)
² 正会員	工博	埼玉大学大学院教授	理工学研究科	(〒338-8570 埼玉県浦和市下大久保 255)
³ 正会員	工博	埼玉大学工学部教授	建設工学科	(〒338-8570 埼玉県浦和市下大久保 255)
⁴ 非会員		埼玉大学大学院	理工学研究科	(〒338-8570 埼玉県浦和市下大久保 255)

A dynamic model of emergent macrophytes associated with each vertical productive structure has been developed by improving the bioenergetic model of *Phragmites australis*. The efficiency was validated to simulate the growth dynamics of *Typha angustifolia* and *Typha latifolia*. The shoot height, leaf area and aboveground biomass are analyzed with respect to various water depth. The model represents well the productivity of each species along the water depth gradient. Because the seasonal variation of leaf area and shoot height of each species show the superiority or inferiority at each height as to photosynthetic production, the model will be able to be adopted to the competitive zoning problem of different emergent macrophytes. The importance of the rate of fertile shoots in the vegetation is also indicated in order to make clear the below ground biomass production.

Key Words: emergent macrophytes, productive structure, *Typha angustifolia*, biomass, water depth

1. はじめに

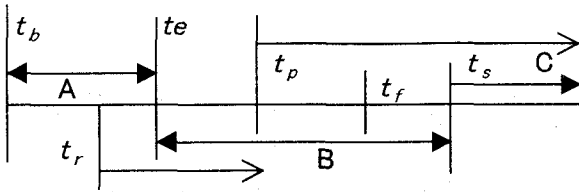
ヨシ(*Phragmites australis*)等の抽水植物は、水質浄化、生態系の保全、河岸の保護等様々な利用価値があり注目されている。特に、湖岸における抽水植物群落は多種多様な動植物の生息場所、魚類の産卵場所、稚魚の生育場所となり、そこに形成される自然景観は人間にとっても憩いの場を与え、湖の中で最も重要な箇所である¹⁾。従って、ヨシの植栽などによる保全が図られており、水辺の保全事業を行う際には水中に群落を形成し生態機能を強化する必要性が認識されている。こうした価値のために、抽水植物のバイオマスを予め予測することは工学的に非常に重要な問題であるが、バイオマスは同じ地域であっても、湛水深(植物が没している水深)²⁾、栄養塩過剰もしくは欠乏等の様々な要因によって変化する。そのため、多くの研究にも関わらず、抽水植物のバイオマスを十分予測できないのが現状であり、環境変化に対する影響予測が十分に行われていない。

また、抽水植物同士の競合・遷移をめぐる問題も、ヨシとマコモ(*Zizania latifolia*)³⁾、ガマ(*Typha latifolia*)とヒメガマ(*Typha angustifolia*)⁴⁾等について、植物の特性調査、

長期的な遷移に関する観測が行われているが、Grace&Wetzel⁴⁾は湛水深に応じて有る割合で長期的に共存可能であるとしたのに対し、Weisner⁵⁾はヒメガマがガマを駆逐していくと報告するなど、様々な環境要因に対する競合の優位性に対して、決定的裏付けはなされていない。

ヨシは世界中に分布する代表的抽水植物であるため、多くの基礎研究が行われている。Asaeda & Karunaratne⁶⁾はその知見を活用し、植物体内のエネルギー輸送を考慮して生産と消費を求める bioenergetics による方法の適用を試み、田中ら^{7), 8)}は、環境条件として、湛水深の影響が少ない場合の気温・日射条件による変化、湛水深条件による地上部・地下茎のバイオマスの変化を解析している。

このように、抽水植物であるヨシのバイオマスの環境影響予測は可能となりつつある。従って、前述したヨシ以外の抽水植物(ガマ・ヒメガマ・マコモ等)を評価することにより、抽水植物群落のゾーニングや遷移を含めて、全体としての生態機能が表現可能になると考えられる。そのため、本研究は、田中ら⁸⁾のモデルを基本として、ガマ・ヒメガマの鉛直方向の生産構造の相違を考慮



A: 初期生長期、B: 光合成生長期、C: 老花期
 生長開始日 : $t_b=91(\text{day})$
 光合成生長開始日 : $t_e=t_b+0.14(t_f-t_b)^{1.27}=145(\text{day})$
 穂の形成日 : $t_r=196(\text{day})$
 物質輸送開始日 : $t_p=166(\text{day})$
 老化開始日 : $t_s=t_b+0.22(t_f-t_b)^{1.36}=215(\text{day})$
 根の生長開始日 : $t_r=112(\text{day})$

図—1 生活史に対応したユリウス日の定義

表—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
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 (1cm) 毎のバイオマス	($\text{g}/\text{m}^2/\text{cm}$)
	R	呼吸量	($\text{g}/\text{m}^2/\text{day}$)
	D	枯死量	($\text{g}/\text{m}^2/\text{day}$)
	Ph	光合成量	($\text{g}/\text{m}^2/\text{day}$)
	$Rhif$	地下茎に蓄積された物質の根や葉茎への輸送量	($\text{g}/\text{m}^2/\text{day}$)
	G_{rt}	光合成物質の根の生長への供給量	($\text{g}/\text{m}^2/\text{day}$)
添え字の意味	rhi	旧地下茎 (rhizomes)	—
	rt	根 (root)	—
	n	新地下茎 (new rhizomes)	—
	sht	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_{sht}	$t_s < t$ の時1, それ以外は0	無次元
	f_{ph}	$t_p < t < t_s$ の時1, それ以外は0	無次元
	f_{rt}	$t_r < t < t_p$ 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わる係数	ε_{sht}	葉茎から地下茎に輸送される割合	無次元
	y	葉茎から元々の地下茎に輸送される割合	無次元
	ε_{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
	ε_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

したガマ・ヒメガマモデルを構築し、従来の知見がどの程度表現可能なかを検討し、かつ基礎研究として不足しているものを浮き彫りにすることを目的とする。

2. 解析方法

(1) 抽水植物の生活史

Asaeda & Karunaratne⁹⁾は、ヨシの年間の生長過程を図—1に示すユリウス日 (Julian day) t によって表現した。ガマ、ヒメガマの場合には、生長開始がやや遅く

120day^{9),10)}, 110day¹⁰⁾程度で、8-9月 (穂をつける時期の中ほどでヨシとほぼ同じ時期) にピークバイオマスが現れる⁹⁾。ここでは、抽水植物の鉛直方向の生産構造の違いが湛水深と生長量の関係にどの程度影響を及ぼすかを解明するのが目的であるため、生長開始日のみを変更し、その他はヨシと同一とした。

(2) バイオマスの支配方程式

植物の生長を生産と消費 (呼吸・枯死) と各器官の間の輸送に分けて考えると、ヨシと同様の生活史を持つ多年生の抽水植物であるガマ・ヒメガマの生長もヨシと同じ支配方程式で表現できると考えられる。従って、Asaeda & Karunaratne⁹⁾によって提案された(1)地下茎モデル、(2)根モデル、(3)新地下茎モデル、(4)葉茎モデル、(5)穂モデルの支配方程式を抽水植物の一般化方程式と考え、個々の植物の特徴は生活史ならびに各項 (特に光合成量を計算する項) のモデル化において考慮することとした。

当該モデルは、ヨシを単体ではなく 1m^2 当りの群落として評価し、葉茎については高さ 1cm 毎の階層に分け各層毎の有効日射量をもとに計算を行う。従って、(1)~(5)の支配方程式は植物群落 (1m^2 当り) の乾燥重量 (g/m^2) の 1 日単位の変化を記述するものである。

表—1に支配方程式を表現する記号・添え字の一覧を、図—2に式(1)~(5)の支配方程式の各項の関係を模式図で示す。

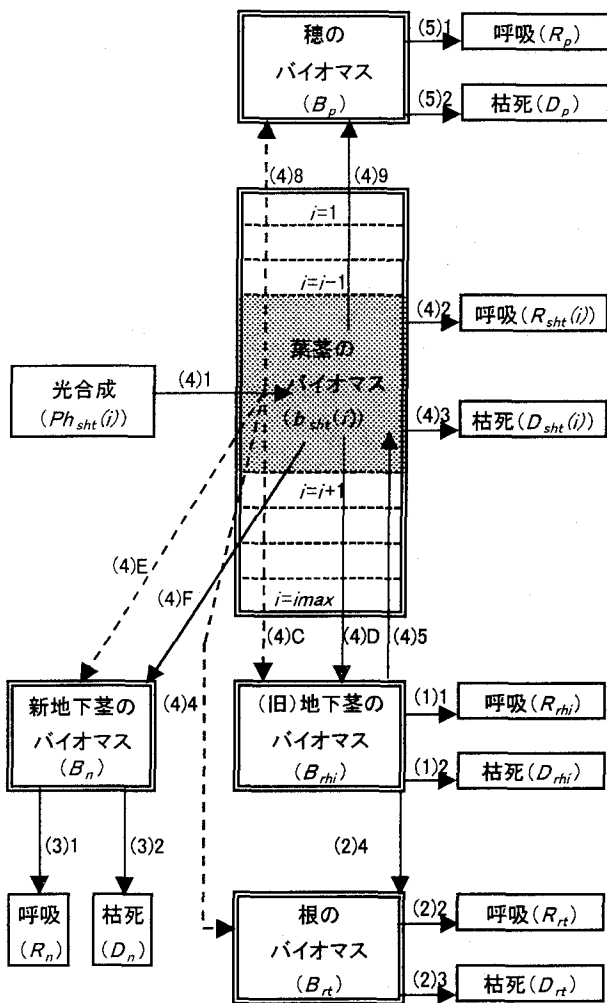
$$\frac{\partial B_{rhi}}{\partial t} = -R_{rhi} - D_{rhi} - Rhif \cdot f_{rhi} + y \cdot \sum_{i=1}^{i=\text{imax}} \varepsilon_{sht} \cdot b_{sht}(i) \cdot f_{sht} + y \cdot \sum_{i=1}^{i=\text{imax}} \varepsilon_{ph} \cdot Ph_{sht}(i) \cdot f_{ph} \quad (1)$$

$$\frac{\partial B_{rt}}{\partial t} = G_{rt} \cdot f_{rt} - R_{rt} - D_{rt} + x \cdot Rhif \cdot f_{rhi} \quad (2)$$

$$\frac{\partial B_n}{\partial t} = -R_n - D_n + (1-y) \cdot \sum_{i=1}^{i=\text{imax}} \varepsilon_{sht} \cdot b_{sht}(i) \cdot f_{sht} + (1-y) \cdot \sum_{i=1}^{i=\text{imax}} \varepsilon_{ph} \cdot Ph_{sht}(i) \cdot f_{ph} \quad (3)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial b_{sht}(i)}{\partial t} = & Ph_{sht}(i) - R_{sht}(i) - D_{sht}(i) \\ & - G_{rt} \cdot f_{rt} \cdot (b_{sht}(i)/B_{sht}) \\ & + (1-x) \cdot Rhif \cdot f_{rhi} \cdot (b_{sht}(i)/B_{sht}) \\ & - \varepsilon_{sht} \cdot b_{sht}(i) \cdot f_{sht} - \varepsilon_{ph} \cdot Ph_{sht}(i) \cdot f_{ph} \\ & - b_{sht}(i) \cdot \varepsilon_p \cdot ff - Ph_{sht}(i) \cdot k \cdot ff \end{aligned} \quad (4)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial B_p}{\partial t} = & -R_p - D_p + \sum_{i=1}^{i=\text{imax}} Ph_{sht}(i) \cdot k \cdot ff \\ & + \sum_{i=1}^{i=\text{imax}} \varepsilon_p \cdot b_{sht}(i) \cdot ff \end{aligned} \quad (5)$$



註1) 図中の(A)Bは式(A)の右辺第B項を示す。
 註2) 点線の矢印は葉茎を介して他器官へ輸送される項を示す。
 註3) 図中に記載されていない項を以下に示す。

ただし、 $\Sigma (4)B$ は式(4)の右辺第B項の総和を表す。

$$\begin{aligned}
 (1)3 &= \Sigma (4)5 + (2)4, & (1)4 &= \Sigma (4)D, & (1)5 &= \Sigma (4)C, \\
 (2)1 &= \Sigma (4)4, & (3)3 &= \Sigma (4)F, & (3)4 &= \Sigma (4)E, \\
 (4)6 &= (4)D + (4)F, & (4)7 &= (4)C + (4)E \\
 (5)3 &= \Sigma (4)8, & (5)4 &= \Sigma (4)9 \\
 (4)C &: (4)E = (4)D : (4)F = \gamma : (1-\gamma)
 \end{aligned}$$

図—2 支配方程式の各項の相互関係。

(3)各器官間のフラックス、湛水深影響のモデル化

Asaeda & Karunaratne⁶⁾ はヨシの場合について、①地下茎から根・葉茎への輸送量、②光合成物質の根への供給、③各器官の呼吸量・枯死量、のモデル化を行った。また、田中ら⁸⁾は、Weisner & Strand²⁾の知見（湛水部分より上の空中に出ている葉茎部分からの限界酸素輸送距離が一定(約2 m)になるようにヨシの形態(地下茎の深さ、葉茎の間隔)そのものが変化すること)に基づき、湛水深に対する形態変化をモデルの初期条件に組み込んだ。ここで、モデル定数は植物により若干異なると考えられるが、感度分析の結果、ピークバイオマスに及ぼす影響量は、光合成量に比べて1オーダー小

さい。従って、今回は上記①～③ならびに湛水深影響に関しては同一の値を使用し、光合成部分のモデル定数に γ ・ $1-\gamma$ の特徴を入れることとし、従来の知見がどの程度表現可能なかを明らかにすることとした。

すなわち、生長モデルにおいて重要な概念である、(a)バイオマスの変化を表す支配方程式、(b)光合成量・バイオマスに密接に関連する群落構造のモデル化、(c)葉茎の伸び速度、の3つのうち、(a)については共通とし、感度の大きい(b),(c)に植物自身の特徴を盛り込むこととした。

(4)光合成量のモデル化

光合成量は、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。すなわち、

$$Ph_{sh}(i) = P_m \cdot K_{co} \cdot K_{NP} \cdot \theta^{(T-20)} \cdot \frac{I_{PAR}(i)}{K_{PAR} + I_{PAR}(i)} \quad (6)$$

$$\times \frac{K_{age}}{K_{age} + Age_{sh}} \cdot b_{sh}(i)$$

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、 $I_{PAR}(i)$: i 層の高さにおける有効日射量、 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。なお、本解析においては、栄養塩制限がない場合を解析条件としたため、 $K_{NP}=1$ とした。

ここで、光合成に利用される日射量 I_{PAR} はDykyjova¹¹⁾より、全日射量の40-45%にあたるため、

$$I_{PAR} = 0.45 \cdot (\text{全日射量}) \quad (7)$$

とした。また、Monsi & Sacki (1953: Ondok¹²⁾)により引用)はある高さでの有効日射量 $I_{PAR}(i)$ をLambert-Beerの法則を用い、植物頂からその高さまでの葉面積指数(LAI =生葉面積/土地面積)の積分値の関数 F_i として

$$I_{PAR}(i) = I_{PAR} \cdot e^{-K F_i} \quad (8)$$

$$F_i = \sum_{i=1}^i LAI(i) \quad (9)$$

と表現した。ここに、 K は吸光係数であり、葉の傾き・葉の配置(葉のつき方)などにより異なり、生長過程において変化する¹²⁾ため、Kvet¹³⁾、Dykyjova¹¹⁾の結果より得られた値を使用した。また、 $LAI(i)(m^2/m^2)$ はKvet et al.¹⁴⁾の整理結果をもとに、

$$LAI(i) = ALAI \cdot [b_{leaf}(i)]^{BLAI} \quad (10)$$

$$b_{leaf}(i) = a_{fr} \cdot b_{sh}(i) \quad (11)$$

とした。ここに、 $b_{leaf}(i)$ は、第 i 層の葉のバイオマス、 a_{fr} は葉茎のうち葉に利用される割合、 $ALAI$ 、 $BLAI$ は

Dykyjova¹¹⁾, Kvet et al.¹⁴⁾, Weisner⁹⁾の整理結果をもとに求めた回帰係数である。

日射量は実測データがない場合にも解析できるよう、緯度の関数として表現し、気温は日射量と位相差 30 日のサインカーブで表現した（詳細は田中ら⁷⁾）。

本研究においては、緯度を 35°，気温波形の振幅を 10℃として解析を行った。

(5)葉茎の伸び速度

葉茎の伸び速度は、
(葉茎の伸び速度) = 層厚さ ×
$$\frac{(\text{第 } i \text{ 層におけるバイオマスの増加率}) \cdot q}{(\text{第 } i \text{ 層のバイオマス}) - (\text{第 } i \text{ 層におけるバイオマスの増加率}) \cdot q}$$
 (12)

と表現する。ここに、 q はバイオマスの増加のうち、伸びに利用される割合を示す。

(6)モデルパラメータ

表—2にモデルの共通パラメータ⁷⁾，表—3に個別パラメータを示す。表—3の定数は以下の特徴を盛り込み、設定したものである。

- ①ヨシはほぼ全ての株に穂をつけるが、ガマ・ヒメガマは成熟した群落(2年目以降)において、地下茎が前年に十分な栄養を蓄えた株のみ穂と花茎(葉の付け根により構成される偽茎(非光合成器官)とは異なる)を伸ばす。ガマ・ヒメガマの穂の有無による差を評価するため、花茎を穂と一体の器官として評価すると地上部バイオマスに占める割合は 30-40%¹¹⁾とヨシ(1%)に比べ非常に大きい。従って、穂(花茎を含む)への輸送係数は1オーダー大きくなる。なお、後述する穂を付けない株の解析のときは、 ε_p を0とした。
- ②ガマはヒメガマに比べて薄く大きい葉を広げ⁵⁾，同じ地点ではガマのほうがヒメガマより葉茎高さが小さい⁵⁾。ガマ・ヒメガマはヨシよりも葉茎バイオマスに占める葉のバイオマスの割合が大きい¹¹⁾。
- ③ガマ・ヒメガマはヨシに比べて葉の傾斜角が急であり吸光係数が小さい¹¹⁾。
- ④ヨシの地下茎は4~5年の寿命を持つが、ガマ・ヒメガマは2年程度である。

3. 解析結果

(1)湛水深変化に対する特性

図—3にガマとヒメガマのピーク時の葉茎高さとTLAI(総葉面積指数:植物頂から地面まで葉面積を積分したもの)を湛水深の変化に対して示す。ヒメガマはガマの1.5倍~2倍程度の葉茎高さになるという点⁹⁾や、

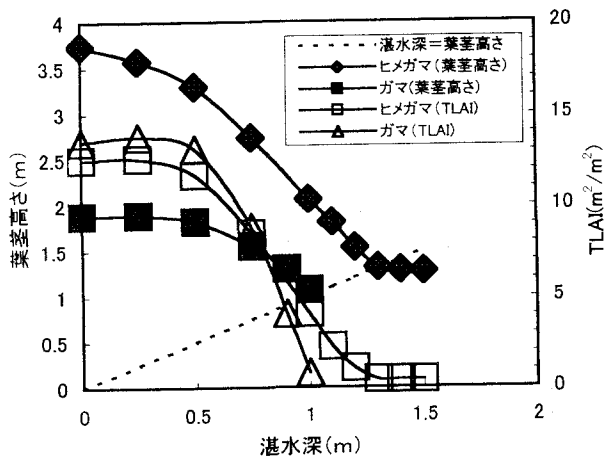
表—2 モデルの共通パラメータ一覧。

パラメータ	パラメータの意味	値	単位
ε_{sh}	葉茎から地下茎に輸送される割合	0.026	-
ε_{ph}	光合成によって形成される物質が輸送される割合	0.42	-
x	葉茎から根に輸送される物質量の割合	0.1	-
k	光合成物質が穂の形成に使用される割合	0.025	-
θ	アレニウス定数	1.09	-
g_m	根の生長率	0.007	$gg^{-1}d^{-1}$
K_{rt}	半飽和定数	50	d
β_{rhi}	地下茎の呼吸率(20℃)	0.002	$gg^{-1}d^{-1}$
γ_{rhi}	地下茎の枯死率(20℃)	0.00015	$gg^{-1}d^{-1}$
β_{rt}	根の呼吸率(20℃)	0.002	$gg^{-1}d^{-1}$
γ_{rt}	根の枯死率(20℃)	0.00015	$gg^{-1}d^{-1}$
β_n	新地下茎の呼吸率(20℃)	0.003	$gg^{-1}d^{-1}$
γ_n	新地下茎の枯死率(20℃)	0.00015	$gg^{-1}d^{-1}$
β_{sh}	葉茎の呼吸率(20℃)	0.007	$gg^{-1}d^{-1}$
γ_{sh}	葉茎の枯死率(20℃): t_b から t_p	0.0025	$gg^{-1}d^{-1}$
	" : t_p から t_s	0.003	
	" : t_s 以後	0.1	
β_p	穂の呼吸率(20℃)	0.003	$gg^{-1}d^{-1}$
γ_p	穂の枯死率(20℃): t_p から t_s	0.003	$gg^{-1}d^{-1}$
	" : t_s 以後	0.04	
K_{co}	CO ₂ の乾燥重量への変換定数	0.65	$gg^{-1}CO_2$
K_{PAR}	半飽和定数	12.6	$Em^{-2}d^{-1}$
K_{age}	半飽和定数	125	d

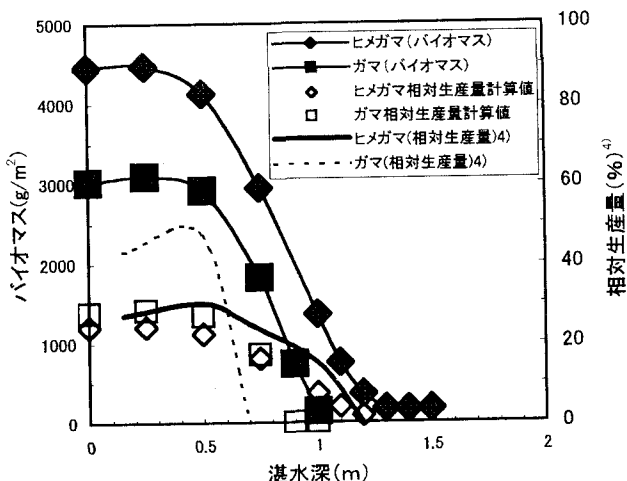
表—3 モデルの個別パラメータ一覧。

パラメータ	パラメータの意味	ヨシ	ヒメガマ	ガマ
y	葉茎から元々の地下茎に輸送される割合	0.6 ^c	0.2 ^c	0.2 ^c
α_{tr}	葉茎の増加のうち葉の増加に使用される割合	0.22 ^{ca}	0.57 ^{ca}	0.8 ^{ca}
ε_p	葉茎に蓄積された物質が穂の形成に利用される割合	0.00027 ^{ca}	0.0027 ^{ca}	0.0027 ^{ca}
ALAI	バイオマスと葉面積の関係を表す定数	0.01352 ^d	0.0087 ^f	0.0226 ^f
BLAI	バイオマスと葉面積の関係を表す定数(指数)	1.0179 ^d	0.9286 ^f	0.8214 ^f
K	吸光係数(91~120day)	0.3 ^e	0.12 ^e	0.12 ^e
	" (121~151day)	0.4 ^e		
	" (152~180day)	1.05 ^e		
	" (181~212day)	0.965 ^e		
	" (213~242day)	0.88 ^e		
	" (243~273day)	0.78 ^e		
	" (274~365day)	0.6 ^e		
P_m	最大光合成率 ($gCO_2g^{-1}m^{-2}d^{-1}$)	0.225 ^a	0.165 ^b	0.165 ^b
q	バイオマスの増加のうち、伸びに利用される割合	0.48 ^c	0.42 ^c	0.3 ^c

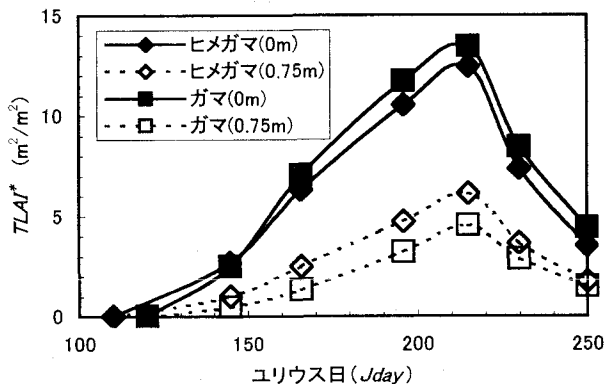
c:実測データによるキャリブレーションにより同定
ca:Dykyjova¹¹⁾に基づきキャリブレーション
a:Gloser¹⁵⁾, b:Knapp&Yavitt¹⁶⁾, d:Kvet et al.¹⁴⁾, e:Dykyjova¹¹⁾
f:McNaughton¹⁰⁾, Dykyjova¹¹⁾により同定, g:Kvet²²⁾



図—3 ガマ・ヒメガマの葉茎高さと湛水深の関係。



図—4 葉茎バイオマスと相対生産量。



図—5 $TLAI^*$ の季節変化。

ヒメガマよりもガマのほうが葉を大きく広げる ($TLAI$ が大きい) ^{9,11)} という傾向をよく表現しており、湛水深を越えてガマ、ヒメガマが生長できる限界の水深は、それぞれ、約 0.75m, 1.2m で、Grace&Wetzel⁴⁾ の観測結果をよく表現している。また、ヒメガマの $TLAI$ は 0.75m 付近でガマを追い越し、0.75m 以上ではヒメガマのほうがよく生長するという事実 ⁹⁾ をよく表現している。

図—4 は地上部のピークバイオマスならびに相対生産量 ⁹⁾ を示したもので、ガマが 0.7m 付近で生産量を減少

する点は表現しているが、急激に育たなくなるという点はやや表現できていない。これは、モデルにおいては湛水部の枯死率の増加を与えていないが、実際には湛水部はある段階で急激に枯れていくためと思われる。一方、高く伸びることで、ガマよりも深い湛水深に耐えるヒメガマの相対生産量はよく表現されている。

図—5 に植物頂から水面までの葉面積指数 ($TLAI^*$) を示す。湛水深が 0m の場合は、大きい葉を広げるガマは、生長初期を除いてヒメガマよりも大きい $TLAI^*$ を生长期間中維持できる。しかし、0.75m の場合には、湛水深よりも上の $TLAI^*$ はヒメガマのほうが大きい。0.75m 付近でヒメガマとガマが競合した場合には、 $TLAI^*$ が大きく葉茎高さの高いほうが他の植物に対し日陰を作るため、明らかにヒメガマのほうが有利であることがわかる。しかし、0m の場合には、ガマのほうが $TLAI^*$ では有利なもの、ヒメガマはガマより高く伸びて、ガマに日陰を与えるため、条件によってはガマ・ヒメガマの優位性は微妙に変わるものと考えられる。このような点だが、Grace&Wetzel (浅い水深はガマのほうが有利であり、競合関係は長期的に維持される) ⁴⁾ と Weisner (ヒメガマが浅い水深においてもガマを駆逐する) ⁹⁾ と異なる観測結果をもたらしている要因と考えられる。

このように、ガマ・ヒメガマの群落構造と各器官の構成比を考慮することで、葉面積ならびに葉茎高さの季節変化が解析でき、湛水深に対する両植物の耐性をよく表現できるといえる。

(4) 穂の果たす役割

ヒメガマ群落を、藤右衛門川 (芝川の支川、群落の大きさ: 幅 1~2m × 長さ 500m, 調査地点上流域面積: 7.6km²), 伝右川 (綾瀬川の支川、群落の大きさ: 幅 10m × 長さ 20m, 調査地点上流域面積: 10.24km²) において調査した。表—4 に示すように群落の生えている地点の湛水深は藤右衛門川の方が大であることに加え、伝右川は洪水時に直上流の水門が全閉される。従って、外力条件 (最大流速, 継続時間) としては藤右衛門川の方が厳しく、伝右川のヒメガマ群落は直立しているのに対し、藤右衛門川のヒメガマ群落は洪水時の流れの影響を受けて平常時でも下流に傾いている。表—4 に、これらの地点における穂の有無による葉、穂 (花茎を含む)、偽茎の地上部バイオマスにおける構成比を、本解析結果と比較して示す。Dykyjova(1971)ならびに Grace & Wetzel(1981)のデータをもとに穂への輸送係数を合わせたため、個々の地点における構成比は、若干の差異が見られ、輸送係数そのものについて知見を集積する必要がある。また、外力において伝右川よりも厳しい条件下にあると予想される藤右衛門川の偽茎の割合が増加する点は、湛水深の変化のみでは表現できていないが、外力が植物の生長に与える影響として興味深い。モデル上は、パラメーター値の変化、すなわち葉の枯死率の増加、ま

表—4 地上部バイオマスの構成比（穂の有無）.

地点	湛水深	穂の有無	地上部における割合(%)		
			偽茎	葉	穂+花茎
藤右衛門川	0.3m~1.0m	有	36.6	18.8	44.6
		無	33.4	66.6	0
伝右川	0m~0.4m	有	22.8	23	54.2
		無	25	75	0
South Bohemian fishpond ¹¹⁾	0m ^{註1)}	有	36.9	21.9	41.2
		無	53.8	46.2	0
	0.8m	無	31.2	68.8	0
Michigan State Univ.の実験池 ¹⁷⁾	0.5m~1.0m	有	50~62.5		37.5~50
計算値	0m	有	21.8	28.1	50.2
		無	43.5	56.5	0.0
	0.5m	有	21.6	27.9	50.5
		無	43.5	56.5	0.0

註1)この欄のみ、ガマのバイオマス構成比。
他は全てヒメガマ。

たは偽茎への輸送係数の増加（葉への輸送係数 a_f の減少）として表現できるが、外力との具体の関係を今後評価する必要があることを示唆している。

穂の有無による各器官の構成比の差は、本モデルにおいてよく表現されていることがわかる。穂を付けるための地下茎の閾値については既往研究においても充分な知見が得られていないが、穂の有無により葉の構成比が大きく変化するため、植物の健康状態もしくは護岸機能としての地下茎の状態を推定する際には、群落内における穂を付ける株の割合を評価する必要があると考えられる。

4 結論

本研究により以下の点が明らかとなった。

- (1)ヨシの生長解析モデルは、類似した生活史を持つ他の抽水植物（ヒメガマ・ガマ）にも適用可能である。
- (2)植物の鉛直方向の生産構造の違いを表現することにより、植物の湛水深に対する生産特性（葉茎高さ、葉面積、ピークバイオマス）の変化が解析可能である。
- (3)ヨシに比べてヒメガマは、穂を作る場合に地上部のバイオマス構成比を大きく変化させる。穂の密度は、ヒメガマの生長戦略（種子繁殖と栄養繁殖の割合）ならびに地下茎への影響を解明する上で重要である。

本研究により、ヨシのモデルを他の抽水植物にも拡張が可能なことを示した。より一層の工学的活用を図るためには、個々の抽水植物の詳細な生活史の解明、生産構造以外の湛水深影響の評価、抽水植物同士の競合解析に基づく遷移機構の定量化等が必要である。

謝辞：本研究を行うにあたっては、(株)アイ・エヌ・エー、(株)エス・アイ・イーより奨学寄付金をいただいた。現地調査を行うにあたっては、埼玉県河川課、埼玉県越谷土木事務所、埼玉県南部河川改修事務所より快諾をいただ

いた。また、学部4年生中山英治氏には困難な現地調査を実施していただいた。記して謝意を表します。

参考文献

- 1) 鈴木紀雄, 桜井善雄, 沖野外輝夫: 湖辺環境の保全とその意義, 日本生態学会誌 39, 81-89, 1989.
- 2) Weisner, S.E.B. & Strand, J.A.: Rhizome architecture in *Phragmites australis* in relation to water depth: Implications for within-plant oxygen transport distances, *Folia Geobot. Phytotax.*, 31, 91-97, 1996.
- 3) Yamasaki, S.: Role of plant aeration in zonation of *Zizania latifolia* and *Phragmites australis*, *Aquat. Bot.* 18, 287-297, 1984.
- 4) Grace, J.B. & Wetzel R.G.: Long term dynamics of *Typha* populations, *Aquat. Bot.* 61, 137-146, 1998.
- 5) Weisner, S.E.B.: Long-term competitive displacement of *Typha latifolia* by *Typha angustifolia* in a eutrophic lake, *Oecologia* 94, 451-456, 1993.
- 6) Asaeda, T. & Karunaratne, S.: Dynamic modeling of the growth of *Phragmites australis*: Model description, *Aquat. Bot.* 67, 301-318, 2000.
- 7) 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.
- 8) 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, (掲載予定)
- 9) Kvet, J.: Growth analysis approach to the production ecology of reedswamp plant communities, *Hydrobiologia* 12, 15-40, 1971.
- 10) McNaughton, S. J.: Ecotype function in the *Typha* community type, *Ecol. Monographs* 36, 297-325, 1966.
- 11) Dykijova, D.: Production, vertical structure and light profiles in littoral stands of reed-bed species, *Hydrobiologia* 12, 361-376, 1971.
- 12) Ondok, J.P.: Photosynthetically active radiation in a stand of *Phragmites communis* Trin. II. Model of light extinction in the stand. *Photosynthetica* 7(1), 50-57, 1973.
- 13) Kvet, J.: Growth analysis approach to the production ecology of reedswamp plant communities, *Hydrobiologia* 12, 15-40, 1971.
- 14) Kvet, J., Svoboda, J. & Fiala, K.: Canopy development in stands of *Typha latifolia* L. and *Phragmites communis* Trin. In South Moravia, *Hydrobiologia* 10, 63-75, 1969.
- 15) Gloser, J.: Characteristics of CO₂ exchange in *Phragmites australis* Trin. derived from measurements in situ, *Photosynthetica* 11(2), 139-147, 1977.
- 16) Knapp, A.K. & Yavitt, J.B.: Gas exchange characteristics of *Typha latifolia* L. from nine sites across North America, *Aquat. Bot.* 49, 203-215, 1995.
- 17) Grace, J.B. & Wetzel R.G.: Niche differentiation between two rhizomatous plant species: *Typha latifolia* and *Typha angustifolia*, *Can. J. Bot.* 60, 46-57, 1981.

(2000. 10. 2 受付)