

初期生長期の特性に基づくガマ・ヒメガマの生長解析

GROWTH DYNAMIC ANALYSIS OF *Typha latifolia* AND *Typha angustifolia* BASED ON THE CHARACTERISTICS IN INITIAL GROWING SEASON

長谷川敦¹・田中規夫²・浅枝隆³・谷本勝利⁴

| | | | |
|---------------------|-----------|--------|------------------------------|
| ¹ 学生会員 | 埼玉大学大学院 | 理工学研究科 | (〒338-8570 埼玉県さいたま市下大久保 255) |
| ² 正会員 工博 | 埼玉大学工学部講師 | 建設工学科 | (〒338-8570 埼玉県さいたま市下大久保 255) |
| ³ 正会員 工博 | 埼玉大学大学院教授 | 理工学研究科 | (〒338-8570 埼玉県さいたま市下大久保 255) |
| ⁴ 正会員 工博 | 埼玉大学工学部教授 | 建設工学科 | (〒338-8570 埼玉県さいたま市下大久保 255) |

The growth dynamic model of *Typha angustifolia* and *Typha latifolia* was developed by considering the characteristics of initial biomass allocation and their energy transport from below to aboveground organ while heterotrophic growing season. Growth characteristics of *Typha* spp. were investigated by sampling their each organ in their early growing stage. Initial relationships among belowground biomass, aboveground biomass and shoot height were investigated. *Typha* spp. have less capacity for utilizing the reserved material than *Phragmites australis*. Shoot elongation is seasonally changed in each species and the highest at start of growth. The vertical productive structures of *Typha* spp. were not so change seasonally. By using above obtained characteristics, the model was successfully applied to simulate the seasonal variation of the total biomass with different water depth for *Typha angustifolia* and *Typha latifolia*.

Key Words: energy transport, growth dynamics, *Typha latifolia*, *Typha angustifolia*, water depth

1. はじめに

抽水植物であるガマ科(*Typha* spp.)は、水質浄化、航走波に対する河岸防御¹⁾、水辺のオープンスペースを活用する際の適正な管理方法など工学的に注目されている。抽水植物の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³⁾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。こうした特性を定量評価する手段の一つとして、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 による方法が挙げられる。田中ら⁴⁾は、ヨシの場合の Asaeda & Karunaratne⁵⁾の方法を基本に、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、湛水深に対するガマ・ヒメガマの生産特性を表現した。抽水植物の生長を考える上では地下茎の栄養に従属した期間の生長特性も重要であるが、この分野は世界的に見ても、不明の点が多く残されている。従って、本研究では従来あまり得られていないガマ・ヒメガマの初期生長期の特性を調査し、地下部からの物質輸送

等のモデル上の精度向上を行い、実際に異なる湛水深で生育するガマ・ヒメガマの実態をどの程度まで表現可能なかを検討することを目的とする。

2. 解析方法

基礎方程式系は、Asaeda & Karunaratne⁵⁾、田中ら⁴⁾⁶⁾と同じものを使用した

(1) 群落構造モデル

モデルの光合成項については、抽水植物自身の特徴(ガマ科であれば、ガマの葉は広く短く、ヒメガマの葉は細長い)を取り入れるため、葉面積に比例するように精度向上を行った。すなわち、光合成量は、光合成に有効な日射量、栄養塩類に伴って増加し、老化とともに減少し、葉面積に比例すると考え、

$$Ph_{sh}(i) = P_m \cdot K_{CO} \cdot K_{NP} \cdot \theta^{(T-20)} \times \frac{I_{PAR}(i)}{K_{PAR} + I_{PAR}(i)} \times \frac{K_{age}}{K_{age} + Age_{sh}} \cdot LAI(i) \quad (1)$$

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,

表-1 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 |
|-----------|-----------------------------|-------------------|--|
| P_m | 最大光合成率 | 25 ^a | gCO ₂ m ⁻² d ⁻¹ |
| θ | アレニウス定数 | 1.09 ^b | - |
| K_{NP} | 地下の栄養状態を表す変数 | 0~1 ^c | - |
| K_{co} | CO ₂ の乾燥重量への変換定数 | 0.65 ^d | gg ⁻¹ CO ₂ |
| K_{PAR} | 半飽和定数 | 5.8 ^a | mol·m ⁻² d ⁻¹ |
| K_{age} | 半飽和定数 | 90 ^d | d |

a:Knapp&Yavitt⁷⁾, b:Asaeda&Bon⁸⁾, d:MacNaughton⁹⁾
c:実測データによるキャリブレーションにより同定⁵⁾

窒素濃度に対応する定数, θ :アレニウス定数, T :日平均気温, $I_{PAR}(i)$: 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, $LAI(i)$:各層の葉面積指数(生葉面積/土地面積)である. 表-1に式(1)のモデル定数一覧を示す.

また, Monsi & Saeki (1953:Ondok¹⁰⁾により引用)は群落内での日射量分布を次のように表した. 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($i=1$)からその高さ($i=i$)までの葉面積指数の積分値の関数 F_i として,

$$I_{PAR}(i) = I_{PAR} \cdot e^{-k \cdot F_i} \quad (2)$$

$$F_i = \sum_{i=1}^{i=i} LAI(i) \quad (3)$$

と表現した. ここに, k は吸光係数, I_{PAR} は光合成に利用される日射量である.

吸光係数 k は葉の傾き・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¹⁰⁾. また, 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,

$$I_{PAR} = 0.45 \text{ (全日射量)} \quad (4)$$

とした.

また, $LAI(i)$ (m²/m²)は Asaeda & Karunaratne⁵⁾と同様の式形

$$LAI(i) = ALAI \cdot [b_{leaf}(i)]^{BLAI} \quad (5)$$

$$b_{leaf}(i) = a_{fr} \cdot b_{sh}(i) \quad (6)$$

で表現した. 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, $ALAI$, $BLAI$ は観測データより求まる定数である.

(2)初期条件推定式

抽水植物の生長モデルにおいて必要となる初期条件

は, 地下茎の初期バイオマス, 葉茎の初期高さ, 葉茎の初期バイオマスである.

初期生長期に地下茎から葉茎に送られるエネルギーは地下茎バイオマスに比例し, また芽の形を円錐形と仮定する¹²⁾. 地下茎の初期バイオマス B_{sh0} , 葉茎の初期バイオマス B_{rh0} , 葉茎の初期高さ h_{sh0} に関して,

$$B_{sh0} = k_1 \cdot B_{rh0} \quad (7)$$

$$h_{sh0} = k_2 \cdot B_{sh0}^{1/3} \quad (8)$$

が成り立つ. ここに, k_1 , k_2 は定数である.

(3)地下茎の物質輸送量

ヨシ, ガマなどの抽水植物は, 生長初期に冬期に地下茎に蓄えられた栄養を利用して生長する. Asaeda & Karunaratne⁵⁾は地下茎から根・葉茎の輸送量を,

$$Rhif = \alpha_{rhi} \cdot \theta^{(T-20)} \cdot B_{rhi} \quad (9)$$

$$\alpha_{rhi} = k_3 \cdot B_{rhi0}^{k_4} \quad (10)$$

と表現した. ここに, α_{rhi} は地下茎の物質輸送率, B_{rhi} は地下茎バイオマス, k_3 , k_4 は定数である.

(4)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 ×
$$\frac{\text{(第 } i \text{ 層におけるバイオマスの増加量)} \cdot q}{\text{(第 } i \text{ 層のバイオマス)} - \text{(第 } i \text{ 層におけるバイオマスの増加量)} \cdot q}$$
と表現する. ここに, q は伸び率(バイオマスの増加のうち, 伸びに利用される割合)を示す.

(5)湛水深影響のモデル化

湛水深影響のモデル化は, 田中ら⁴⁾がガマ・ヒメガマモデルに適用した 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2m)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)と同一とする.

(6)現地観測方法

本研究において, 上述の(1)~(4)の知見を得るために, 現地観測を行った.

ガマ・ヒメガマの観測は, 生長が開始された4月から2~3週間おきに実施した. ヒメガマの観測は, 2000年9月から調査している浮間ゴルフ場内に設置されたピオトープ池(以下では浮間ゴルフ場と呼ぶ. 群落の大きさ:幅17m×長さ30m)と藤右衛門川(芝川の支川, 群落の大きさ:幅1~2m×長さ500m, 調査地点上流の流域面積:7.6km²)で行った. ガマの観測は, 見沼たんぼの休耕田(以下では見沼たんぼと呼ぶ. 群落の大きさ

さ：幅9m×長さ23m)で行った。その観測場所には、ガマ以外の抽水植物のヨシ、同じガマ科のヒメガマ・コガマ(高さ1.0~1.5m¹³⁾ぐらゐと他のガマ科に比べ低い)が生育する。将来的にガマ科を表現するモデルの構築を考えているので、コガマの観測も行った。6月からは芝川調節池(群落の大きさ：幅2~3m×長さ5m)においても、ガマの観測を行った。

現地では、群落中心部で30cm×30cmの大きさで3ヶ所、地下部を含めてサンプリングを行った。その後、大学に持ち帰り、地下部を洗い、器官ごと(穂、葉茎、地下茎、根)に分割してから乾燥機に入れた。90°Cで48時間乾燥させた後に、バイオマスを計測した。

群落構造を調査するために、群落内の日射量と高さ毎のバイオマスを計測した。

3. 解析結果

(1) 現地観測結果

① 群落構造

光合成量ならびにバイオマ스에密接に関連する群落構造の調査した結果を図-1、表-2に示す。

図-1は2000年9月に浮間ゴルフ場で調査したヒメガマの生産構造を示す。老化期の観測と今回の生長初期の観察から、Dykyjova¹¹⁾のように、ガマ・ヒメガマの葉の多い層は非光合成器官である偽茎(地上から30~60cmぐらゐまで位置する)の少し上の40~160cmぐらゐに位置しあまり季節変動しないことが確認できた。

また表-2より、葉の傾き・葉の配置がほとんど同じであるガマ・ヒメガマの吸光係数 k は、ほぼ同じであり、季節的にほとんど変動しない。そこでモデルの吸光係数 k は0.25とガマ・ヒメガマで統一し、季節変動しないと設定した。

② 初期条件推定式

図-2にガマ・ヒメガマの地下茎の初期バイオマス B_{rh0} と、葉茎の初期バイオマス B_{sh0} の関係を既往観測結果^{14), 15)}と含めて示す。これより式(7)の関係がほぼ成立する。ガマ科で共通と考えると、 $k_1=0.014$ (相関係数：+0.87)となる。

図-3に葉茎の初期高さ h_{sh0} と葉茎の初期バイオマスの関係を示す。式(8)の関係は、同じガマ科でも違う可能性があるが、今回はガマ科で統一して求めると、 $k_2=0.12$ (相関係数：+0.75)が成り立つ。また式(8)を求める際、芽の形は円錐形であると仮定して求めているが、ヒメガマの芽が円錐形であるかどうかを調査したところ高い相関(相関係数：+0.82)が得られた。

③ 地下茎の物質輸送率

地下茎の物質輸送率 α_{rh} と地下茎の初期バイオマス B_{rh0} の関係を現地観測データと既往観測結果^{14), 15), 16)}をも

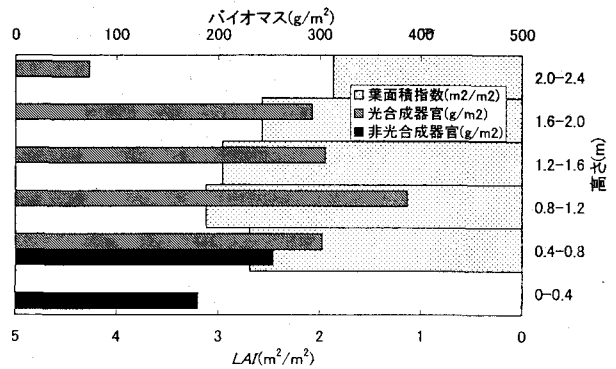


図-1 ヒメガマの生産構造図

表-2 観測によるガマ科の吸光係数

| 種類 | ヒメガマ | | ガマ |
|------|-----------|-----------|-----------|
| 地点 | 浮間ゴルフ場 | | 芝川調節池 |
| 観測日 | 2000年9月 | 2001年5月 | 2001年6月 |
| 吸光係数 | 0.24-0.33 | 0.21-0.27 | 0.24-0.37 |
| 相関係数 | 0.97-0.99 | 0.91-0.97 | 0.95-0.97 |

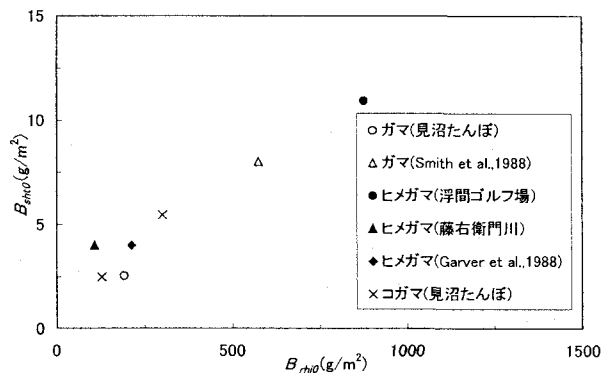


図-2 葉茎の初期バイオマスと地下茎バイオマスの関係

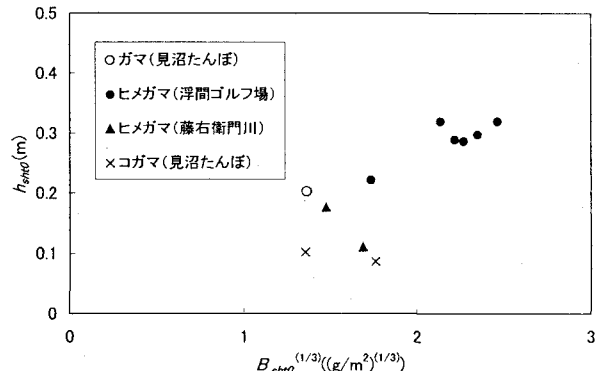


図-3 葉茎の初期バイオマスと高さの関係

とに整理した結果を図-4に示す。生長初期の地上部バイオマス(above)の増加量と地下部(below)の減少量から α_{rh} を求めると、 $k_3=0.13$, $k_4=-0.34$ となる(相関係数：+0.64)。ヨシの地下茎は4~5年の寿命を持つが、ガマ・ヒメ

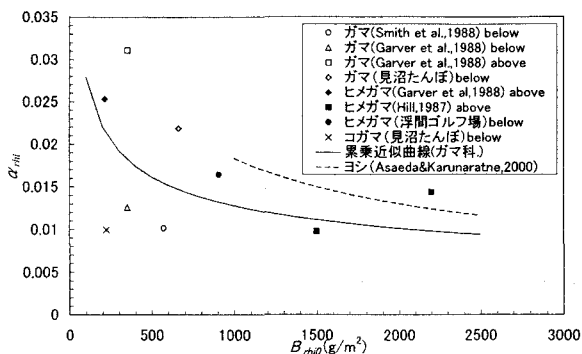


図-4 初期地下茎バイオマスと地下茎の物質輸送率の関係

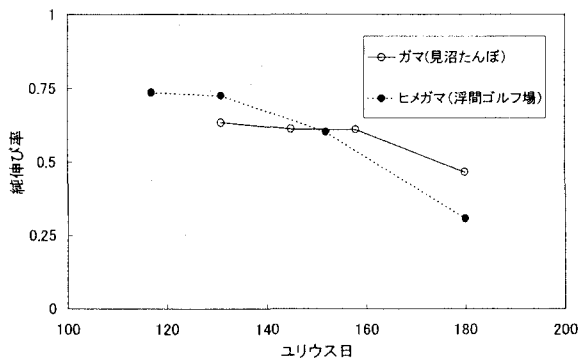


図-5 純伸び率の季節変化

表-3 モデルの個別パラメーター一覧表

| パラメータ | パラメータの意味 | ヒメガマ | ガマ |
|----------|------------------------|---------------------|---------------------|
| a_{lr} | 葉茎の増加のうち葉の増加に使用される割合 | 0.57 ^{ca} | 0.57 ^{ca} |
| $ALAI$ | バイオマスと葉面積の関係を表す定数 | 0.0087 ^a | 0.0136 ^a |
| $BLAI$ | バイオマスと葉面積の関係を表す定数 (指数) | 0.9286 ^a | 0.8815 ^a |
| k | 吸光係数 | 0.25 ^c | 0.25 ^c |
| q | 伸び率 (初期生長期) | 0.52 ^c | 0.4 ^c |
| | " (光合成生長期以降) | 0.2 ^c | 0.2 ^c |

c:観測データにより同定

ca: Dykxjova¹¹⁾に基づき同定

a: Weisner¹⁷⁾, Kvet et al.¹⁸⁾により同定

ガマは2年程度である為に、地下茎物質の輸送率は低く、式(10)がヨシの関係式より低い値をとる結果となった。

④葉茎の伸び速度

今回の観測結果から得られた純伸び率(呼吸・枯死による減少量を考慮しない伸び率)を図-5に示す。

ヒメガマの方がガマよりも純伸び率が若干高い。またヒメガマ・ガマともに生長初期の頃に高く、生長が進むにつれ、減少する傾向が見られた。従って、モデル上の伸び率 q は初期生長期と光合成生長期以降の期別に設定した。

以上、表-3に本研究で設定したガマ・ヒメガマの個別パラメータを示す。他のパラメータは田中ら⁴⁾と同一とする。

(2)異なる湛水深におけるガマ・ヒメガマの季節変化

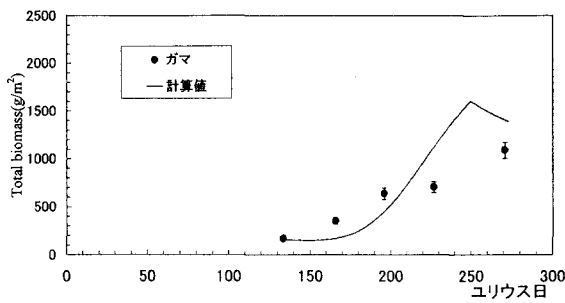
① 検証データ

異なる湛水深におけるバイオマスの季節変化は世界的に見ても数が少ない。Grace & Wetzel¹⁹⁾は、湛水深の違いによるガマ・ヒメガマの生長の季節変化を観測した。観測場所はミネソタ州のミシガン州立大学(42° N, 86° W)のガマ・ヒメガマが自然に生育する実験池(直径30m, 水底勾配1/3)であり、観測は1979年5月14日(ユリウス日:134日)から9月28日(271日)にかけて行われ、この間のTotal biomass(穂、葉茎、地下茎、根を全て含むバイオマス)が計測された。また、観測期間中の水位変動は10cm程度と報告されている。

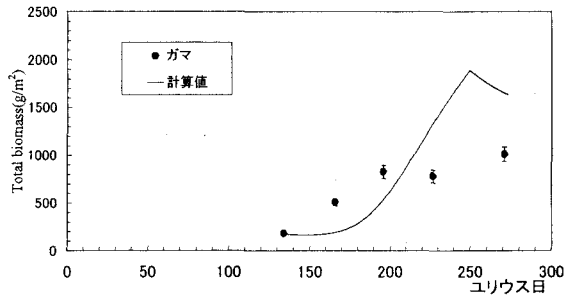
② 湛水深による季節変化の相違点の検証

本モデルは多器官の季節変化が全て計算できるが、観測条件であるTotal biomassで比較する。検証計算はガマ・ヒメガマともに同じ $K_{NF}(=0.75)$ で、純群落(競合しない条件)で行った。図-6(a)は湛水深0.15mにおけるガマの季節変化である。本モデルは生長開始から8月ぐらいまで良好に表現できていることがわかる。計算のバイオマスのピークは250日であり、観察結果は老化期の9月下旬においても上昇が見られる。地下茎が形成されて1年目のガマ、ヒメガマ(一次シュート)は、多くの二次シュートを発生させるために、地上部バイオマスが老化期にかけても上昇することがある²⁰⁾。これらは、本モデルが成熟した群落の計算、つまり年に1回の生長と仮定して計算しているため、ピークの日が若干ずれていると考えられる。図-6(b)は湛水深0.5m地点である。計算値は7月ぐらいまでは観測結果と合うものの、生長がピークとなる8月以降は大きな値となった。この地点はヒメガマとガマが生育し競合している。本モデルは、このヒメガマの影響を取り入れずに、ガマの純群落として計算しているために大きく計算された可能性がある。図-6(c)は湛水深0.8mの場合であり、観測では5月に生長開始したガマは生長することができなかった。この地点においてはヒメガマがガマを駆逐するという状況であった。本モデルにおいても生長しないという同傾向を示した。環境条件によりガマは0.8m以深でも生息可能であり²¹⁾、本モデル上も可能である⁴⁾。生長初期に水面下にあるガマ科は、光合成の効率が低くなるために、地下茎からの物質輸送に依存する。その結果、水深が深くなる程、生育可能となるためには大きな地下茎が必要になる²²⁾。本モデルの純群落の計算上においても生長できないということは、観測においてヒメガマの影響というよりもガマの地下茎の大きさによるものとも考えられる。

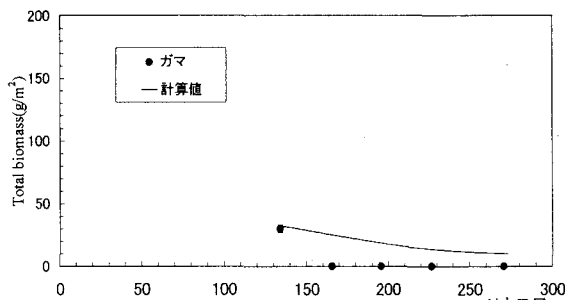
図-7(a), (b)は、それぞれ湛水深0.5m, 0.8mにおけるヒメガマの季節変化である。生長開始から老化期まで



(a) 湛水深 = 0.15m



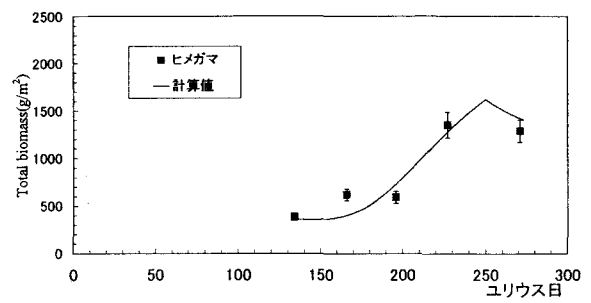
(b) 湛水深 = 0.5m



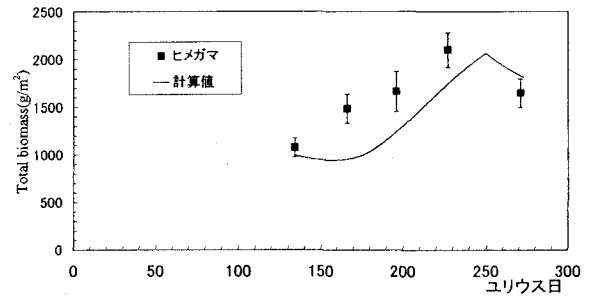
(c) 湛水深 = 0.8m

図-6 ガマの湛水深別の検証計算

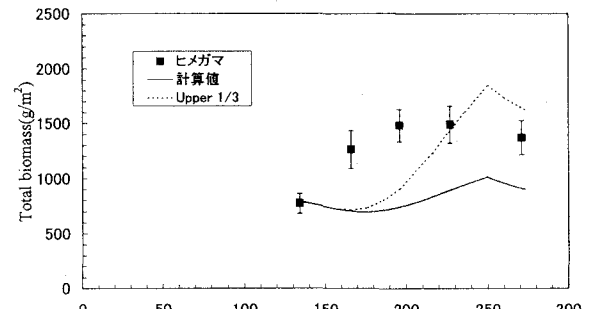
かなり正確に表現できている。また、ガマの場合と違って(図-6(a), (b)), 8月から9月にかけてピークバイオマスがあるのは、ヒメガマの地下茎が2年目であり、成熟した群落を形成していると考えられ¹⁹⁾、地下茎への栄養輸送量よりも地下茎自身の枯死量が高いため、老化期にはバイオマスの減少傾向が見られる。図-7の(c)は湛水深 1.0m 地点である。この地点においては、本モデルでは観測結果を表現できていない。しかし、葉の上部 1/3 の光合成率は中央部に比べ 3 割から 4 割程度高い⁷⁾という知見を考慮して、最大光合成率 P_m を 3 割高くして計算すると(破線)、観測のピーク値まで到達する。湛水深が深く、葉の上部しか水面上に無い時のガマ科は、葉の上部で光合成を行っているので、本モデルで用いている葉の中央部の P_m では観測結果を表現することはできないものと考えられる。また計算が生長初期の観測結果を下回るのは、本モデルの伸び率 q を湛水深によらずに一定としているためと考えられる。ガマ・ヒメガマは湛水深が深い程、初期生長期には葉の伸び方が高くなる²²⁾ という観測に従って、本モデル上の伸び率を高くする



(a) 湛水深 = 0.5m



(b) 湛水深 = 0.8m



(c) 湛水深 = 1.0m

図-7 ヒメガマの湛水深別の検証計算

ならば、観測値を正確に再現することが可能である。ただし、ガマの葉の長さは湛水深に無関係という事例²³⁾もあるため、この点に関しては、より一層の生態学的知見を取り入れていく必要がある。

以上の季節変化の検証は、すべて同一のパラメータで解析しており、全体としてはよく表現できるといえる。

4. 結論

本研究により以下の点が明らかとなった。

- (1) ガマ・ヒメガマの群落構造の季節変化は、ほぼ相似形であまり変動せず、吸光係数はほぼ一定である。
- (2) 初期生長期に地下茎の栄養に従属した生産を行うガマ・ヒメガマはヨシと同様の初期条件推定式が適用可能である。
- (3) ガマ・ヒメガマの地下茎の物質輸送率は、ヨシに比べて低い。
- (4) ガマ・ヒメガマの葉茎伸び速度は、生長初期に最も高

く、ヒメガマの方がガマよりも若干高い。

(5)ガマ・ヒメガマモデルは、湛水深という環境条件の違いによるガマ・ヒメガマの生長状況を把握することができ、生産量の定量評価が可能である。

本研究により、ガマ・ヒメガマモデルは異なる湛水深における季節変化の解析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、耐えられる限界付近の湛水深における季節変化、純群落でなく競合関係にあるときの変化、1年目の未成熟な群落の挙動についての精度向上が必要である。

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、川口グラウンドワーク実行委員会、(財)川口市公園緑地公社（浮間ゴルフ場）より快諾をいただいた。また、学部4年生の北上裕規氏、関渉氏、横井正宏氏には現地調査を手伝っていただいた。記して謝意を表します。

参考文献

- 1) Bonham, A.J. : The management of wave-spending vegetation as bank protection against boat wash, *Landscape Planning*, 10, 15-30, 1983.
- 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) Cizkova, H., Strand, J.A. & Lukavska, J.: Factors associated with reed decline in a eutrophic fishpond, Rozmberk (South Bohemia, Czech Republic), *Folia Geobot. Phytotax.*, 31, 73-84, 1996.
- 4) 田中規夫・浅枝隆・谷本勝利・長谷川敦：抽水植物の鉛直生産構造の相違を考慮した生長解析, 水工学論文集, 第45巻, 1093-1098, 2001.
- 5) Asaeda, T. & Karunaratne, S. : Dynamic modeling of the growth of *Phragmites australis*: Model description, *Aquat. Bot.*, 67, 301-318, 2000.
- 6) 田中規夫・武村武・浅枝隆・長谷川敦・谷本勝利：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, (掲載予定)
- 7) 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.
- 8) Asaeda, T. & Bon, T.V. : Modelling the effects of macrophytes on algal blooming in eutrophic shallow lakes, *Ecol. Model.*, 104, 261-287, 1997.
- 9) McNaughton, S.J.: Comparative photosynthesis of Quebec and California Ecotypes of *Typha latifolia*, *Ecology*, 54, 1260-1270, 1973.
- 10) 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.

- 11) Dykkyjova, D. : Production, vertical structure and light profiles in littoral stands of reed-bed species, *Hydrobiologia*, 12, 361-376, 1971.
- 12) 田中規夫, 浅枝隆, Karunaratne, S., 谷本勝利：土壌条件が陸側のヨシ *Phragmites australis* の生長に与える影響について, 土木学会論文集, (掲載予定)
- 13) 財団法人 リバーフロント整備センター編：川の生物図典, 山海堂, 82-83, 1996.
- 14) Smith, C.S., Adams, M.S. and Gustafson, T.D.: The importance of belowground mineral element stores in cattails (*Typha latifolia* L.), *Aquat. Bot.*, 30, 343-352, 1988.
- 15) Garver, E. G., Dubbe, D. R. and Pratt, D. C. : Seasonal patterns in accumulation and partitioning of biomass and macronutrients in *Typha* spp., *Aquat. Bot.*, 32, 115-127, 1988.
- 16) Hill, B. H.: *Typha* productivity in a Texas pond: implications for energy and nutrient dynamics in freshwater wetlands, *Aquat. Bot.*, 27, 385-394, 1987.
- 17) Weisner, S.E.B.: Long-term competitive displacement of *Typha latifolia* by *Typha angustifolia* in a eutrophic lake, *Oecologia*, 94, 451-456, 1993.
- 18) 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.
- 19) Grace, J.B. & Wetzel R.G.: Habitat partitioning and competitive displacement in Cattails (*Typha*): Experimental field studies, *Am. Nat.*, 118, 463-474, 1981.
- 20) Fiala, K.: Underground Organs of *Typha latifolia* and *Typha angustifolia*, their growth, propagation and production, *Acta. Sc. Nat. Brno*, 12(8), 1-43, 1978.
- 21) Grace, J.B.: The effects of nutrient additions on mixtures of *Typha latifolia* L. and *Typha domingensis* Pers. along a water-depth gradient, *Aquat. Bot.*, 31, 83-92, 1988.
- 22) Grace, J.B. & Wetzel R.G.: Niche differentiation between two rhizomatous plant species: *Typha latifolia* and *Typha angustifolia*, *Can. J. Bot.*, 60, 46-57, 1982.
- 23) Grace, J.B.: Effects of water depth on *Typha latifolia* and *Typha domingensis*, *Amer. J. Bot.*, 76, 762-768, 1989.

(2001. 10. 1 受付)