

# 日射量・気温変化によるアシ *Phragmites australis* の 生長予測解析

田中規夫<sup>1</sup>・浅枝隆<sup>2</sup>・Shiromi KARUNARATNE<sup>3</sup>

<sup>1</sup>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)  
<sup>2</sup>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)  
<sup>3</sup>学生会員 工修 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)

任意の日射量, 気温波形におけるアシの生長予測を行うシミュレーションモデルを開発し, 栄養塩が豊富な条件下におけるアシの葉茎および地下茎のバイオマスの日射量, 気温波形, 積算気温による生長変化を解析した. アシのバイオマスは, 地下茎の栄養で生長する初期生長期と光合成生長期のトータルの積算気温, それぞれ期間の積算気温の比ならびに日射量率により大きく変化する. バイオマスの変化は, 葉茎と地下茎の呼吸量など生長に不可欠の成分が, 光合成物質を利用する際のエネルギー配分を大きく変化させることにより生じることを, アシの各部位間のフラックスの変化により解明した.

**Key Words :** Biomass, *Phragmites australis*, Numerical simulation, accumulated temperature, radiant flux

## 1. はじめに

アシ *Phragmites australis* (CAV.) TRIN. ex. STEUD. は主として地下茎で増殖し, そのクローンは南極を除く世界各地に分布している<sup>1)</sup>. アシは, 水質浄化, 生態系の保全, 屋根材, 河岸の保護等様々な利用価値を持った種で水工学上も欠かせない種である. こうした利用価値のために, アシのバイオマスを予測することは工学的に非常に重要な問題である. ところが, アシのバイオマスは同じ地域であっても, 湛水深<sup>2)</sup>, 栄養塩過剰もしくは欠乏<sup>3)</sup>, 高度や氷河<sup>4)</sup>, 塩分濃度<sup>5)</sup>等の様々な要因によって変化する. そのため, 様々な研究にも関わらず, アシのバイオマスを十分予測できないのが現状である. しかしながら, アシ自体が理想的な条件に置かれた場合を考えれば, アシ自体の生産量はある程度の誤差の範囲に収まるものであり (Clevering 私信), 様々な要因で生ずるばらつきをそれからの偏差と考えることも工学的には可能な手法といえよう.

従来, 植物の生長過程を評価する方法は, 観測結果から多変量解析によって定量的に評価する方法<sup>6)</sup>と, 植物体内のエネルギー輸送を考慮して生産と消費として求める bioenergetics による方法の大きく二つが行われている. そうした中で, 後者による方法はこれまでの研究結果を取り込みやすく, 利用範囲が広い. こうしたことから, Scheffer<sup>7)</sup>, Asaeda & Bon<sup>8)</sup>らによる *Potamogeton pectinatus*

L.への利用の試みなど様々なモデルが提案され, アシについても Karunaratne & Asaeda<sup>9)</sup>, Hoffmann et al.<sup>10)</sup>らによって適用が試みられており, Asaeda & Karunaratne<sup>11)</sup>は, 理想的な条件下でのアシの生長予測手法を開発し, 亜寒帯から温帯全域の栄養塩が必要十分にあり健康状態にあるアシのバイオマスは予測可能であることを示している.

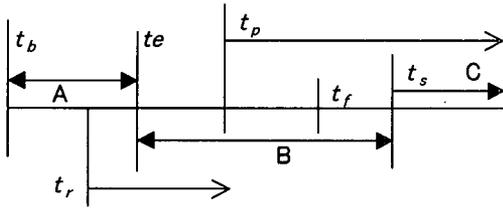
ここではそうした背景から, 工学的立場にたち Asaeda & Karunaratne<sup>11)</sup>のモデルを元に, アシの生長に与える緯度, 気温等の影響を評価するモデルを開発し, 日射量, 積算気温, 気温波形の影響を評価したものである. なお, この手法は今後アシの生理がより一層解明された場合に得られる知見を導入することも同時に目指しているが, 早急な利用を考慮し現在までの段階でのまとめという性質を含めたものとする.

## 2. 解析方法

### (1) アシの生長予測モデル

#### a) アシの生活史とユリウス日

アシはイネ科の多年草であり, 温帯では, 冬には地上部は枯れ地下茎によって越冬し, 春になると発芽し葉茎に生長する. 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が注たる生産手段となり生長速度も速まる. 穂の形成に伴い光合成生産物および



A: 初期生長期、B: 光合成生長期、C: 老化期  
 生長開始日 :  $t_b=91(\text{day})^{13)}$   
 光合成生長開始日 :  $t_e=t_b+0.14(t_f-t_b)^{1.27}=145(\text{day})^{15)}$   
 穂の形成日 :  $t_f=196(\text{day})$   
 物質輸送開始日 :  $t_p=166(\text{day})^{16)}$   
 老化開始日 :  $t_s=t_b+0.22(t_f-t_b)^{1.36}=215(\text{day})^{15)}$   
 根の生長開始日 :  $t_r=112(\text{day})$   
 初期生長期積算気温  $T_{bo}$  : A期の積算気温  
 光合成生長期積算気温  $T_{os}$  : B期の積算気温  
 生長期積算気温  $T_{bs}(=T_{bo}+T_{os})$  : (A+B)期の積算気温

図-1 生活史に対応したユリウス日の定義

葉茎を形成する物質の一部は穂の形成に利用され葉茎の生長は停止する。さらに、穂が形成される少し前から光合成生産物が、またその後の老化の進行とともに葉茎を構成する物質が地下に輸送され、既存の地下茎への貯蔵ならびに新しい地下茎の形成に利用される<sup>12)</sup>。

本研究では、アシの年間の生長過程を図-1に示すユリウス日(Julian day)によって表現する。まず、アシの初期生長期間を  $t_b$  から  $t_e$  までと定義する。この期間はほとんどの栄養を地下茎に頼っており、 $t_e$  から後は葉茎の発達は光合成による。アシの生長開始日は、チェコ共和国の南 Moravia<sup>13)</sup> の場合 91day、日本の霞ヶ浦<sup>14)</sup> の場合 95day である。生長開始日については、近年、遺伝的な特性によるという報告もあるが定かではない。ここでは Moravia との比較によりその生長特性を把握することを基本としたため、本解析においては、生長開始ユリウス日  $t_b$  はすべて 91day と固定した。なお、これの結果に対する影響は大きなものではない。 $t_e$  については観測データを整理した結果、 $t_e=t_b+0.14(t_f-t_b)^{1.27}=145(\text{day})$  とした<sup>15)</sup>。ここに、 $t_f$  は穂が形成される時期で夏至の約4週間後(196day)とした。次に、老化の開始日を  $t_s$  とし、観測データより、 $t_s=t_b+0.22(t_f-t_b)^{1.36}=215(\text{day})$  とした<sup>15)</sup>。また、Hara et al.<sup>16)</sup> のオランダでの知見(5月の中旬から下旬に葉茎から光合成物質が移動開始する)をもとに、穂の形成の30日前(166day)より、光合成物質は地下茎に運ばれ、老化の開始後も、葉茎から地下茎に物質輸送が生ずるとし、この物質輸送の開始日を  $t_p$  と定義した。最後に、根の生長開始日  $t_r$  は葉茎の生長開始の21日後(112day)とした。図-1には、アシの生活史に関連するユリウス日と積算気温(日平均気温の積算値)の定義をあわせて示す。

## b) バイオマスの支配方程式

地下茎、根、新地下茎、葉茎、穂のバイオマスの変化については、Asaeda&Kanunaratne<sup>10)</sup>によって提案された方法を元に(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以下のように導いた。

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

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

$$\frac{\partial B_n}{\partial t} = -R_n - D_n + (1-y) \cdot \sum_{i=1}^{i=\max} \varepsilon_{shi} \cdot b_{shi}(i) \cdot f_{shi} + (1-y) \cdot \sum_{i=1}^{i=\max} \varepsilon_{phi} \cdot Ph_{shi}(i) \cdot f_{phi} \quad (3)$$

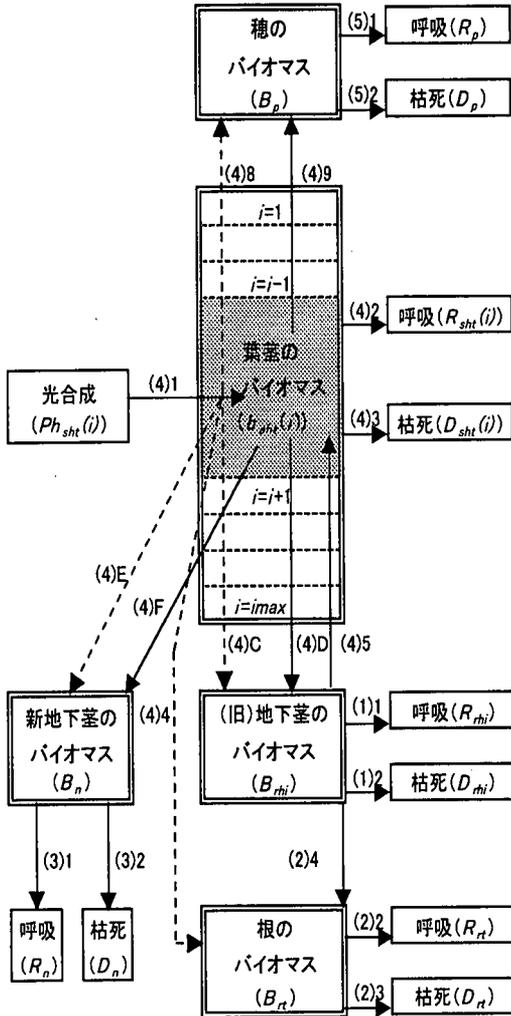
$$\begin{aligned} \frac{\partial b_{shi}(i)}{\partial t} = & Ph_{shi}(i) - R_{shi}(i) - D_{shi}(i) \\ & - G_{rt} \cdot f_{rt} \cdot (b_{shi}(i)/B_{shi}) \\ & + (1-x) \cdot Rhif \cdot f_{rhi} \cdot (b_{shi}(i)/B_{shi}) \\ & - \varepsilon_{shi} \cdot b_{shi}(i) \cdot f_{shi} - \varepsilon_{phi} \cdot Ph_{shi}(i)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

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

ここに、各項は、 $B$  はバイオマス( $\text{g/m}^2$ )、 $b$  は各層  $i$  (1cm) 毎のバイオマス( $\text{g/m}^2/\text{cm}$ )、 $R$  は呼吸量、 $D$  は枯死量、 $Ph$  は光合成量、 $Rhif$  は地下茎に蓄積された物質の根や葉茎への輸送、 $G_{rt}$  は光合成物質の根の生長への供給であり、各項中の添え字、 $rhi$ ,  $rt$ ,  $n$ ,  $shi$ ,  $p$  はそれぞれ、旧地下茎 (rhizome)、根(root)、新地下茎 (new rhizome)、葉茎 (shoot)、穂 (panicle) を表す。

各項にかかる係数は、 $(i)$ :  $i$  番目の層の物質量、 $i_{\max}$ : 層の最大数、 $\varepsilon_{sh}$ : 葉茎から地下茎に輸送される割合、 $y$ : 葉茎から元々の地下茎に輸送される割合、 $\varepsilon_{ph}$ : 光合成によって形成される物質が地下茎に輸送される割合、 $x$ : 葉茎から根に輸送される割合、 $k$ : 光合成物質が穂の形成に使用される割合、 $\varepsilon_p$ : 葉茎に蓄積された物質が穂の形成に利用される割合、である。

また、アシの生長過程を考慮した係数を、 $f_{rhi}$ :  $t_b < t < t_e$  の時 1、それ以外は 0、 $f_{shi}$ :  $t_s < t$  の時 1 それ以外は 0、 $f_{ph}$ :  $t_p < t < t_s$  の時 1 それ以外は 0、 $f_{rt}$ :  $t_r < t < t_p$  の



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。

(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 = $y : (1-y)$		

図-2 支配方程式の各項の相互関係

時1それ以外は0,  $f$ :  $t_f < a$ の時1それ以外は0と定義する。ここに、式中の  $t$  はユリウス日である。

図-2は、式(1)~(5)の支配方程式の右辺の各項の関係を模式図で表現したものである。

地下茎から根・葉茎への輸送量は、

$$Rhif = \alpha_{rhi} \cdot \theta^{(T-20)} \cdot B_{rhi} \quad (6)$$

と表現した。ここに、 $\theta$ はアレニウス定数、 $T$ は日平均気温を表す。 $\alpha_{rhi}$ は地下茎物質の輸送率で、オーストラリア<sup>17)</sup>、<sup>18)</sup>、チェコ<sup>13)</sup>、日本<sup>14)</sup>の観測データをもとに、

$$\alpha_{rhi} = 0.58(\text{地下茎のバイオマスの初期値})^{-0.50} \quad (7)$$

と表現した(相関係数0.85)。なお、南半球のオーストラリアのデータは、ユリウス日を半年(183day)ずらして活用した。

光合成物質の根への供給は、オーストラリア<sup>17)</sup>、<sup>18)</sup>の観測データをもとに、

$$G_{rt} = g_m \cdot \theta^{(T-20)} \cdot \frac{K_{rt}}{K_{rt} + Age_{rt}} \cdot B_{rt} \quad (8)$$

と表現した。ここに、 $g_m$ は20°Cの時の生長率、 $Age_{rt}$ は根の日齢、 $K_{rt}$ は半飽和定数である。

呼吸量・枯死量はバイオマスに比例する(Hootsmans<sup>19)</sup>)。従って、地下茎、根、新しい地下茎、葉茎、穂の呼吸量、枯死量を、それぞれ

$$R_a = \beta_a \cdot \theta^{(T-20)} \cdot B_a \quad (9)$$

$$D_a = \gamma_a \cdot \theta^{(T-20)} \cdot B_a \quad (10)$$

と表現した。ここに、 $\beta_a$ 、 $\gamma_a$ は20°Cの時の呼吸率、枯死率、 $a$ は地下茎( $rhi$ )、根( $rt$ )、新しい地下茎( $n$ )、葉茎( $sh$ )、穂( $p$ )を表す。

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ため、これらを組み合わせたMichaelis-Menten型の式

$$Ph_{sh}(i) = P_m \cdot K_{co} \cdot K_{NP} \cdot \theta^{(T-20)} \cdot \frac{I_{PAR}(i)}{K_{PAR} + I_{PAR}(i)} \times \frac{K_{age}}{K_{age} + Age_{sh}} \cdot b_{sh}(i) \quad (11)$$

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、オーストラリア<sup>17)</sup>、<sup>18)</sup>、チェコ<sup>13)</sup>、日本<sup>14)</sup>の観測データとの適合性をもとに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Dykyjova<sup>20)</sup>より、全日射量の40-45%にあたるため、

$$I_{PAR} = 0.45 \cdot (\text{全日射量}) \quad (12)$$

とした。また、Monsi&Saeki(1953:Ondok<sup>21)</sup>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密度の積分値( $LAI$ )の関数 $F_i$ として

$$I_{PAR}(i) = I_{PAR} e^{-AK \cdot F_i} \quad (13)$$

$$F_i = \sum_{i=1}^{i=i} LAI(i) \quad (14)$$

と表現した。ここに、 $AK$  は吸光係数で、葉の傾き、密集度等により異なり、生長過程において変化する<sup>21)</sup>ため、 $K_{vet}$ <sup>23)</sup>の結果より得られた値を使用した。また、 $LAI(i)$  は  $K_{vet}$  et al.<sup>13)</sup>の整理結果をもとに、

$$LAI(i) (\text{m}^2/\text{m}^2) = 0.0135 \cdot [b_{leaf}(i)]^{1.02} \quad (15)$$

とした。 $b_{leaf}(i)$  は、第  $i$  層の葉のバイオマスを示す。

葉茎の伸び速度は

$$\frac{(\text{葉茎の伸び速度}) \times \text{層厚} \times (\text{第 } i \text{ 層におけるバイオマスの増加率}) \cdot q}{(\text{第 } i \text{ 層のバイオマス}) - (\text{第 } i \text{ 層におけるバイオマスの増加率}) \cdot q} \quad (16)$$

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。

当該モデルは、アシを単体ではなく、 $1\text{m}^2$  当りの群落として評価している。従って、群落が密生すると葉面積の鉛直分布変化により、単体としての光合成効率が悪くなること等を表現でき、葉茎や地下茎の飽和密度が解析可能である。なお、群落が密生するという条件は、地下茎の初期バイオマスに関連する葉茎の初期密度として、後述する初期条件で与えている。ただし、 $1\text{m}^2$  の中では、個々のアシの高さやバイオマスは同一としている。地下の栄養塩分布や日射量分布の差に起因して高さ・バイオマスが異なるアシ同士の相互干渉・個体間の競争を解析する場合には、当該モデルを並列に解くことで表現可能である。

### c) 初期条件

アシ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。ここでは、オーストラリア<sup>17)</sup>、<sup>18)</sup>、チェコ<sup>13)</sup>、日本<sup>14)</sup>の観測データをもとに、葉茎の初期バイオマス、葉茎の初期高さを以下のように定義した。

$$\text{葉茎の初期バイオマス} = (\text{初期生長パラメータ}) \times B_{hs0} \quad (17)$$

$$\text{葉茎の初期高さ} = (\text{葉茎の初期バイオマス}) / (\text{葉茎の初期密度}) \quad (18)$$

$$\text{初期生長パラメータ} = 0.06 \cdot B_{hs0}^{-0.19} \quad (19)$$

$$\text{葉茎の初期密度} = 0.22 \cdot B_{hs0}^{0.74} \quad (20)$$

ここに、 $B_{hs0}$  は地下茎の初期バイオマスを表す。

解析においては、地下茎の初期バイオマスは Moravia<sup>13)</sup>の観測データ  $3000(\text{g}/\text{m}^2)$  で固定した。

また、各方程式において使用されるモデル定数は、表-1 のように設定した。

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	出典	
$\epsilon_{ght}$	葉茎から地下茎に輸送される割合	0.026	-	c	
$\gamma$	葉茎から元々の地下茎に輸送される割合	0.6	$\text{gg}^{-1}\text{d}^{-1}$	c	
$\epsilon_{ph}$	光合成によって形成される物質が輸送される割合	0.42	-	c	
$x$	葉茎から根に輸送される物質量の割合	0.1	-	c	
$k$	光合成物質が穂の形成に使用される割合	0.025	-	c	
$\epsilon_p$	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	-	c	
$\theta$	アレニウス定数	1.09	-	e	
$\beta_m$	根の成長率	0.007	$\text{gg}^{-1}\text{d}^{-1}$	c	
$K_n$	半飽和定数	50	d	c	
$\beta_{rh}$	地下茎の呼吸率(20°C)	0.002	$\text{gg}^{-1}\text{d}^{-1}$	b	
$\gamma_{rh}$	地下茎の枯死率(20°C)	0.00015	$\text{gg}^{-1}\text{d}^{-1}$	c	
$\beta_r$	根の呼吸率(20°C)	0.002	$\text{gg}^{-1}\text{d}^{-1}$	c	
$\gamma_r$	根の枯死率(20°C)	0.00015	$\text{gg}^{-1}\text{d}^{-1}$	c	
$\beta_n$	新地下茎の呼吸率(20°C)	0.003	$\text{gg}^{-1}\text{d}^{-1}$	b	
$\gamma_n$	新地下茎の枯死率(20°C)	0.00015	$\text{gg}^{-1}\text{d}^{-1}$	c	
$\beta_{ght}$	葉茎の呼吸率(20°C)	0.007	$\text{gg}^{-1}\text{d}^{-1}$	a	
$\gamma_{ght}$	葉茎の枯死率(20°C) : $t_0$ から $t_p$	0.0025	$\text{gg}^{-1}\text{d}^{-1}$	cd	
	" : $t_p$ から $t_g$	0.003	$\text{gg}^{-1}\text{d}^{-1}$		
	" : $t_g$ 以後	0.1	$\text{gg}^{-1}\text{d}^{-1}$		
$\beta_p$	穂の呼吸率(20°C)	0.003	$\text{gg}^{-1}\text{d}^{-1}$	c	
$\gamma_p$	穂の枯死率(20°C) : $t_p$ から $t_g$	0.003	$\text{gg}^{-1}\text{d}^{-1}$	c	
	" : $t_g$ 以後	0.04	$\text{gg}^{-1}\text{d}^{-1}$		
$P_m$	最大光合成率	0.33	$\text{mgCO}_2\text{gm}^{-2}\text{d}^{-1}$	a	
$K_{co}$	二酸化炭素の乾燥重量への変換定数	0.65	$\text{gg}^{-1}\text{CO}_2$	f	
$K_{np}$	地中のリン酸濃度、窒素濃度に対応する定数	1	-	c	
$K_{PAR}$	半飽和定数	12.6	$\text{Em}^{-2}\text{d}^{-1}$	a	
$K_{age}$	半飽和定数	125	d	c	
$q$	バイオマスの増加のうち、伸びに利用される割合	0.48	-	c	
	AK	吸光係数(91~120day)	0.3		-
	" (121~151day)	0.4	-		
	" (152~180day)	1.05	-		
	" (181~212day)	0.965	-		
	" (213~242day)	0.88	-		
	" (243~273day)	0.78	-		
" (274~365day)	0.6	-			

a:Gloser<sup>23)</sup>, b:Kizkova&Bauer<sup>24)</sup>

c:実測データによるキャリブレーションにより同定

cd:Hocking<sup>18)</sup>に基づきキャリブレーション

e:Asaeda&Bon<sup>8)</sup>, f:Ondok<sup>25)</sup>, g:Kvet<sup>22)</sup>

### (2) 日射量のモデル化

日射量は、近藤・桑形<sup>26)</sup>による快晴日の地上における日積算日射量  $S_{g\downarrow}$  ( $\text{MJm}^{-2}\text{d}^{-1}$ ) を用いて次のようにモデル化した。

$$S_{g\downarrow} = S_{0\downarrow} (C' + 0.7 \times 10^{-j/m}) \times (1 - i) (1 + j) \quad (21)$$

$$S_{0\downarrow} = (I_d / \pi) \cdot d'^2 \cdot (h \sin \phi \sin \delta + \cos \phi \cos \delta \sin h) \quad (22)$$

$$\sin(h/2) = \{\sin A_1 \times \sin A_2 / \cos \phi \cos \delta\}^{1/2} \quad (23)$$

$$A_1 = (\pi/4) + (\phi - \delta + \gamma) / 2 \quad (24)$$

$$A_2 = (\pi/4) - (\phi - \delta - \gamma) / 2 \quad (25)$$

$$d'^2 = 1.00011 + 0.034221 \cos \eta + 0.00128 \sin \eta \\ + 0.000719 \cos 2\eta + 0.000077 \sin 2\eta \quad (26)$$

$$\eta = 2\pi Jday / 365 \quad (27)$$

$$C' = 0.21 - 0.24b \quad Ab \leq 0.3 \\ = 0.15 \quad Ab \geq 0.3 \quad (28)$$

$$f = 0.056 + 0.16Ab^{1/2} \quad (29)$$

$$i = 0.028(0.5m + 3.5 + \log_{10} w) \log_{10} w \quad (30)$$

$$j = (0.066 + 0.34Ab^{1/2})(ref - 0.15) \quad (31)$$

$$m = k_d \cdot m_0 \quad (32)$$

$$m_0 = 1/(\sin \phi \sin \delta + \cos \phi \cos \delta) \quad (|\phi - \delta| < \pi/2) \\ = \infty \quad (|\phi - \delta| \geq \pi/2) \quad (33)$$

$$k_d = 1.402 - 0.06 \log_{10}(Ab + 0.02) - 0.1(m_0 - 0.91)^{1/2} \quad (34)$$

$$\log_{10} w = 0.03127d - 0.0963 \quad (35)$$

ここに、式中における記号、数値、単位は、 $S_{0\downarrow}$  は大気上端における日積算日射量、 $Ab$  は大気混濁係数(きれいな大気 0.10 とする)、 $C'$  は大気放射に及ぼす雲の効果のファクター、 $d'$  は地球太陽間平均距離/その日々の距離、 $h$  は日の出から南中までの時角(rad)、 $Jd$  ( $= 118.11 \text{ MJm}^{-2}$ ) は太陽定数に1日の長さをかけた値、 $Jday$  はユリウス日、 $ref$  は水面のアルベード(0.06 とする)、 $Td$  は露点温度( $^{\circ}\text{C}$ ) ( $10^{\circ}\text{C}$  とする)、 $w$  は可降水量(cm)、 $\delta$  は太陽赤緯、 $\phi$  は緯度、 $\gamma$  ( $= 9.89 \times 10^{-3} \text{ rad}$ ) は太陽光の地平屈折度を表す。

太陽赤緯  $\delta$  ( $^{\circ}$ ) は荒木<sup>20)</sup>による略算式(36)を用いた。 $\delta = 23.440 \cdot \sin\{0.9856 \cdot (Jday - 80) - 3.8100 \cdot \sin[0.4825 \cdot (Jday - 80)]\}$  (36)

また、生長予測に使用する単位 ( $\mu\text{Em}^2 \text{d}^{-1}$ ) における快晴日の日積算日射量  $Q_0$  は、

$$Q_0 (\mu\text{Em}^2 \text{d}^{-1}) = 4 \times 10^6 S_{0\downarrow} (\text{MJm}^2 \text{d}^{-1}) \quad (37)$$

として変換した。なお、同一気温条件下で日積算日射量  $Q_s$  ( $\mu\text{Em}^2 \text{d}^{-1}$ ) の影響を考察する際には、快晴日射量  $Q_0$  との比 (以下日積算日射量率  $r$  と呼ぶ) を、

$$r = Q_s / Q_0 \quad (38)$$

と定義し、日積算日射量率  $r = 0.8, 0.6$  の場合の解析を行った。

### (3) 気温のモデル化

日射量を緯度でモデル化したのと同様に、気温についても緯度でモデル化を行った。まず、任意の緯度における年平均気温は日射位(直射光の理論上可能な最大値)との関係で定められるが、日射位は緯度の関数であるため、緯度( $\phi$ )から直接年平均気温( $T_{ave}$ )を推定できる(坪井ら<sup>20)</sup>。

$$T_{ave} = 27.1 - 44.9 \cdot \sin^2(\phi - 6.5) \quad (39)$$

ここに、 $\phi$  は北半球の緯度である。

気温波形は、厳密には日射量を与えた上でその地点の熱収支を考慮しないと求まらないものであるが、日射量

とほぼ相似のサインカーブで位相差を 30 日として以下のようにモデル化した。

$$T = T_{amp} \cdot \sin(2\pi \cdot (Jday - 80 - Jday_s)/365) \\ + T_{ave} + T_{cosw} \quad (40)$$

ここに、 $T_{amp}$  は気温振幅(年最大気温と最小気温の1/2)、 $Jday_s$  は日射量との位相差(30日とする)、 $T_{cosw}$  は式(39)で示される年平均気温からの偏差(高度変化に対応する)を表す。

アシの生長予測モデルのモデル定数は、温帯域で同定されたものであるため、気温積算値から植物影響を見る際の吉良<sup>20)</sup>の温量示数を用いて同一気候区分における適用範囲を求めることとした。

$$WT = \sum (t_n - 5) \quad (41)$$

ただし、 $t_n$  は月平均気温で月平均気温が  $5^{\circ}\text{C}$  以上の月に限って計算する。温量示数  $WT$  において、暖温帯は 85 ~ 180 と定義され、緯度  $32^{\circ} \sim 48^{\circ}$  における気温振幅 ( $5^{\circ}\text{C} \sim 15^{\circ}\text{C}$ ) を解析条件とした。これよりも高緯度・低緯度においても気温振幅に応じた適用範囲が存在するが、同一緯度(同一日射量)における積算気温などの影響を解析するにはその適用気温幅が小さいため、上記範囲において、検討を行うこととする。

## 3. 同一緯度(日射量)における気温波形の影響

### (1) 実績と理論波形を用いた場合の比較

Kvet et al.<sup>19)</sup>がチェコ共和国の南 Moravia の Nesyt fishpond ( $48^{\circ} 48' \text{ N}$ ,  $34^{\circ} 21' \text{ E}$ , 面積 300ha, 貯水量  $4,500,000 \text{ m}^3$ ) で 1966 年に行った現地観測データに対し、Moravia 地点の実績日射量、実績気温を用いた計算結果と、モデル日射量曲線、モデル気温曲線を用いた計算結果とを合わせて比較を行い、適合性ならびに日射量・気温のモデル化による相違点を確認した。ただし、1966 年の観測値は得られなかったため 1984 年から 1994 年の日積算日射量、日平均気温観測値より、それぞれ日平均値をもとめ、1966 年の実績日射量、実績気温として評価した。

図-3 に、Moravia 地点の実績日射量と実績気温とそれぞれのモデル曲線を示す。モデル曲線は変動傾向としては良く再現できているが、初期生長期の実績気温はモデル曲線より大、光合成生長期はモデル曲線より小、日射量のモデル曲線は実績データの包絡線をなしており、やや大きめに評価されている。

図-4 に、それぞれ地上部(葉茎、穂)のバイオマス、旧地下茎のバイオマスの解析結果を示す。図-3 に示したように初期生長期の実績気温はモデル曲線よりも大であるため、地下茎の減少量が大きく、それが光合成生長期における葉茎のバイオマスに影響を与え、

葉茎のバイオマスの増加過程の波形そのものには違いが生じる。光合成生長期における実績気温波形はモデル曲線よりも小さい値で変動するため、日々の光合成量がモデル曲線の場合を下回り、葉茎のバイオマスの最大値はほぼ同程度となるのに対し、旧地下茎のバイオマスは光合成による回復量が減少するために、初期生長期に生じた差が回復しない。

従って、一般化モデルは、葉茎・穂のバイオマスの変動傾向、旧地下茎の減少傾向や光合成生長期における復元過程等を良く表現しているが、その結果の解釈に当たっては、積算気温だけでなく初期生長期と光合成生長期それぞれの気温波形の影響をとりいれる必要があることがわかる。

## (2) 同緯度での気温変化による生長変化と生長限界

Moravia 地点の緯度で計算される年平均気温に対し、 $T_{comp}$ 、 $T_{const}$  を変化させてシミュレーションを行い、気温波形による生長の変化を調べた。その結果を、積算気温、地下茎と葉茎間のフラックス、の関係により解釈する。

図-5に、旧地下茎、新地下茎、地下茎全体および地上部の生長期の積算気温  $T_b$  による変化を示す。ここで、新地下茎は積算気温増加に対し上昇傾向となるが、旧地下茎は  $1400^{\circ}\text{C}$  以下においてはほぼ一定値となる。新地下茎は初期生長期の積算気温が高ければ、光合成生長期開始時点の葉茎のバイオマスが増加し、それ以降の光合成生長期における光合成量も増えるため単純増加となる。また地下茎全体でも、同様の傾向がいえ。しかしながら旧地下茎の場合は、一端質量を減少させてから回復すること、回復期にそのフラックスの一部が新地下茎にまわされるため、単純増加とはならない。同図に示したように、ユリウス日が145dayと365dayの場合の旧地下茎のバイオマスは積算気温  $1400^{\circ}\text{C}$  以下において、365dayにおける質量が145dayを下回っていることがわかる。この積算気温においては、光合成が活発でないため、葉茎から送られるフラックスが地下茎の呼吸量、枯死量を下回るためである。しかし、光合成量だけでなく、呼吸量、枯死量も気温と共に低下するため、同図に示したような下限値が存在するものと考えられる。

このことは積算温度  $1400^{\circ}\text{C}$  以下ではアシ群落は拡大しないことを示している。しかし、実際にはアシ群落はかなりの寒冷地にも認められている<sup>9)</sup>。こうした地域の積算温度を評価してみることは今後の課題であろう。しかし、アシ群落が積算温度  $1400^{\circ}\text{C}$  以下の地域にも存在しているとすれば、こうした寒冷地に適応するために通常のものとは異なった戦略を有していることが考えられる<sup>9)</sup>。

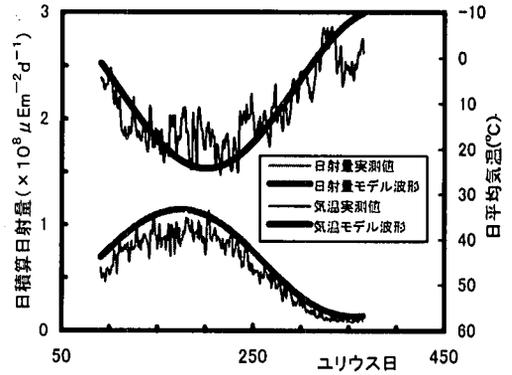


図-3 実測値とモデル曲線の比較(Moravia 地点)

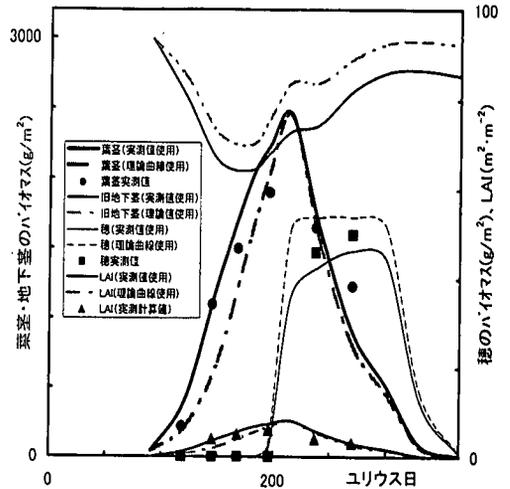


図-4 地上部・旧地下茎のバイオマス・LAIと実測値の比較

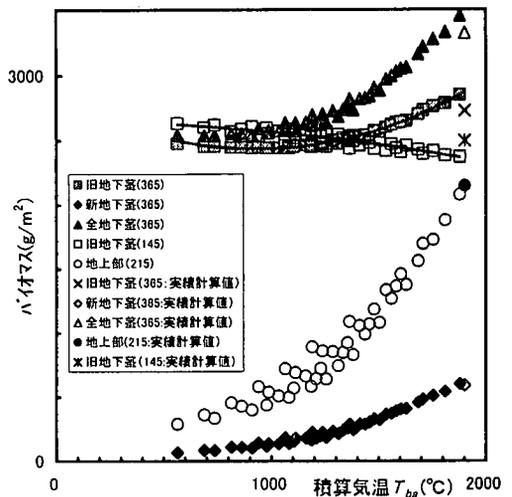


図-5 地下茎・地上部バイオマスの  $T_b$  による変化

また、地上部のバイオマスは、積算気温  $T_{bs}$  が  $600^{\circ}\text{C}$  から  $1900^{\circ}\text{C}$  程度の範囲においては増加傾向となり、同じ積算気温においては、気温振幅の小さい（年平均気温が高い）ものがやや大きなバイオマスとなる。これは気温振幅の小さいものの方が、初期生長期において地下茎から葉茎に運ばれるバイオマスが大きいいため、光合成生長期に入る時点での初期値に相違が生じるため、図-4の解釈と一致する。

次に、地下茎と葉茎間のフラックスによりさらに定性的・定量的に解明する。図-6に地上部と地下茎の物質移動の関係と用語の定義、図-7(1)に図-6で定義した各フラックスの光合成量に対する比を示す。

図-7(1)に示したように、各フラックスは積算気温の変化に対し大きく変化する。特に、光合成の影響が小、すなわち生長において不可欠な成分である RRR, TGRT, 光合成生長期以前の気温影響により支配される RRHIF は、光合成との比においては大きく変化し、結果としてアシの生長におけるエネルギー配分を大きく変化させていることがわかる。また、地下茎への光合成物質の輸送量 PPHO は積算気温の増加に対し光合成量に対する比を増加させるが、葉茎の呼吸量 TRSHT も増加するため、葉茎の固定物質の地下茎への輸送量 TDSHT は、光合成量との比においては減少する。また、PPHO と RRHIF が交わる点は、積算気温が約  $1400^{\circ}\text{C}$  となり、図-5における 365day のバイオマスが、初期生長期最終日(145day)の質量に回復できない点と一致する。すなわち、これ以下では、葉茎からの光合成移動量が、初期生長期における減少量よりも小さく回復できないことがわかる。

図-7(2)に、地下茎全体のフラックス (RRM+RRR+RRHIF)、地上部全体のフラックス (PDRY+PPHO+TRSHT+TDSHT+TGRT)、葉茎から地下茎への輸送量 (PDRY+PPHO) の比較を示す。地上部のフラックスが100%を超えかつ積算気温が低いほど率が高いことならびに葉茎から地下茎への輸送量が積算気温が低いほど率が高いことは、まさにアシのライフサイクルにおける地下茎の効果であると考えられる。積算気温  $T_{bs}$  が  $1600^{\circ}\text{C}$  を超えると地下茎全体のフラックスよりも葉茎からのフラックスのほうが大となる。これは、図-5において、初期質量に回復した7ケースと一致する。

#### 4. 任意の緯度に関する検討

##### (1) 日積算日射量率の変化に対する応答特性

緯度と気温を同時に変化させると気温・日射量ともに変化し、いずれの影響かを分離しづらいため、気温振幅は  $10^{\circ}\text{C}$  に固定し、緯度と日積算日射量率を変化させて、

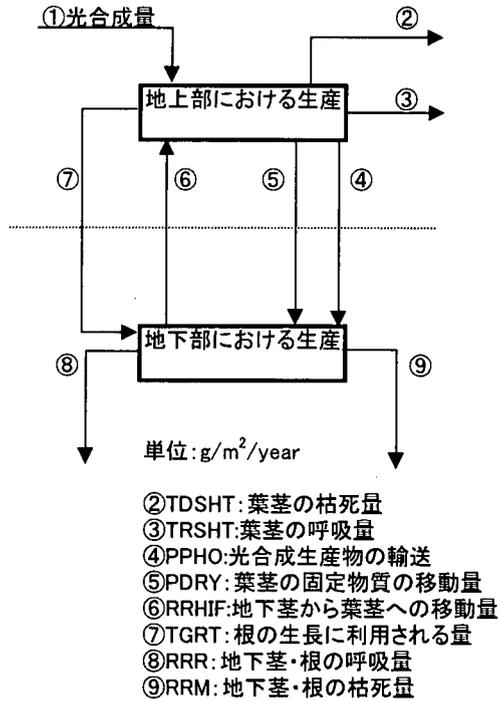


図-6 地上部と地下部間のフラックスの定義

その傾向を分析した。

図-8は、各日射量率 ( $r=0.8, 0.6$ ) に対するバイオマスの比と、日射量率が1と0.6の場合の各フラックスの比を整理したものである。地上部のバイオマスは  $r=0.8$  で、0.95~0.96 程度の変化、 $r=0.6$  で0.88~0.91 程度の変化となる。また、地下茎は  $r=0.8$  で、0.96~0.98 程度の変化、 $r=0.6$  で0.91~0.96 程度の変化となる。また、低緯度になるほど日射量率の影響を強く受けることがわかる。フラックスに関して、日射量率の変化に対し割合として大きく変化するのは、TGRT (根の生長に利用される量)、RRR (根の呼吸量)、RRM (根の枯死量)、ついで TDSHT (葉茎の枯死量)、TRSHT (葉茎の呼吸量) となる。また、光合成量が減少するため PPHO の割合はわずかに増加するが、葉茎からの全移動量 (PPHO+PDRY) の割合はわずかに減少する。すなわち、日射量の影響を受ける度合いの少ないもののほうが割合としては変化し、光合成影響が大きい成分のフラックスの変化は少ない。

なお、図-8をもとに日射量率に関する地下茎、地上部バイオマスの補正係数 (それぞれ  $R_{th}$ ,  $R_{above}$  とする) を求めると、

$$R_{th} = (-5 \times 10^{-8} r + 5 \times 10^{-8}) T_{bs}^2 + (0.0003 r - 0.0003) T_{bs} + (-0.246 r + 1.2478) \quad (42)$$

$$R_{above} = (-3 \times 10^{-8} r + 3 \times 10^{-8}) T_{bs}^2 + (0.0002 r - 0.0002) T_{bs} + (0.02 r + 0.9865) \quad (43)$$

となる。



バイオマスを、図-9(2)には各バイオマスに対し気温波形補正 ( $\alpha_{above}$  と  $\alpha_{hi}$ )、日射量補正 ( $R_{above}$  と  $R_{hi}$ ) を施したものをあわせて示してある。霞ヶ浦(35° N, 134° E)の観測は桜井ら<sup>10)</sup>により行われたもので、積算気温  $T_{br}$  は 2210°C、 $T_{inc}=2.05$  であるが、日射量率が 0.45 と非常に低く、図-8 で検討した範囲を超えているためによる若干の精度低下が見られる。また、Moravia は積算気温 1901°C、 $T_{inc}=1.78$  で、日射量率は 0.82 で補正データは傾向を満足していると判断できる。また、葉茎のバイオマスの実測データは傾向から外れているものの上記補正を行うと満足する値となる。気候特性の異なる各国のアシのライフサイクルを観測データのみで、積算気温により整理しても一致した傾向を見出すことが難しいのは、地下茎の初期値の影響、積算気温・気温波形に対する変動傾向に加えて日射量率による変化があるためと考えられ、本整理結果はアシの生理特性そのものの解明にも示唆を与えるものと考えられる。

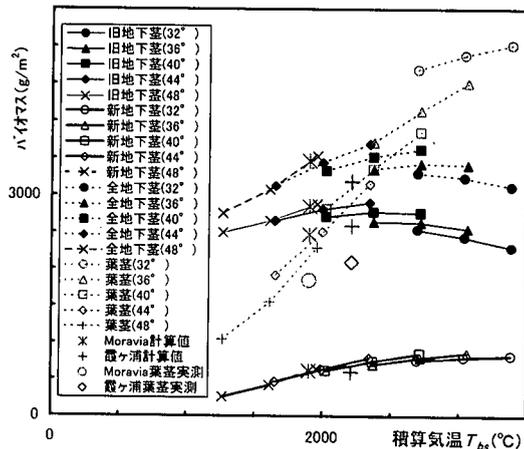


図-9(1) 葉茎・地下茎バイオマスの  $T_{br}$  と緯度(日射量)の関係

図-10(1)、(2)に、地上部と地下部のフラックスの積算気温  $T_{br}$  との関係を示す。図-10(1)は単一緯度で分析した図-7(2)に対応するもので、同一緯度(同一日射量)のみでは、PPHO は上昇、PDRY は減少、(PPHO+PDRY)は減少と全体的な傾向は変わらない。ここで積算気温  $T_{br}$  が同じでも低緯度のほうが(日射量が多いほうが)、PPHO は小さく、PDRY は大きく、(PPHO+PDRY)は小さくなる。これは地上部のバイオマスのばらつきと同様に気温の波形効果、すなわち初期生長期における地下茎からの供給量の差に基づくもので、図-10(2)において同じ積算気温では RRHF が大であることに対応する。また、図-10(2)より地上部から地下茎へのフラックスと地下部のフラックスの関係は、図-7(2)で示した積算気温範囲を越える場合には、2400°C付近まで差が増大するが、やがて両者は漸近する。これは図-9(2)の地下茎バイオマスの波形に対応するものである。ここで、積算気温 2400°C以上においても地上部フラックスの光合成に対する比は 110%を維持し、地下茎効果は存在するものの葉茎のバイオマスが増加し、呼吸量・枯死量が増大し、葉茎から地下茎へのフラックスの割合が減少することにより、地下茎の増加には限界があるものと考えられる。

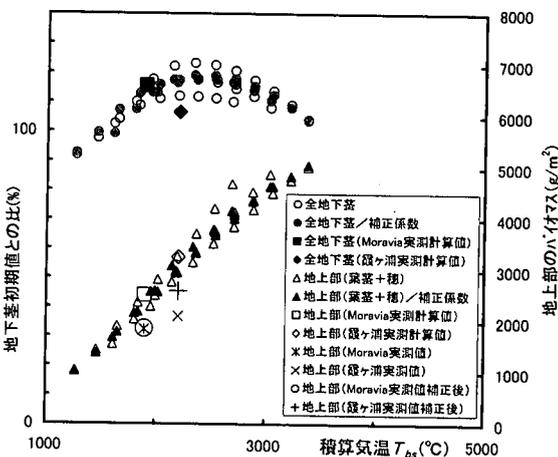


図-9(2) 葉茎・地下茎の補正前後バイオマスと  $T_{br}$  の関係

ここで、Hocking<sup>12)</sup>の観測データでは、オーストラリアの New South Wales 州の Mirrool Creek (34° 17'S, 42° 02' E)における地下茎のバイオマスは 13000~ 17000(g/m²)に達し、今回検討した初期値 (3000g/m²) とは大きく開きがある。ここで、地下茎の呼吸量がアシの各部位のエネルギー配分に果たす役割を考えると、地下茎のバイオマスが増えると呼吸量の割合が増え、光合成の生長に利用される割合が減少し、地下茎の増加割合が減少しやがて安定的なバイオマスになるのではないかと予想される。

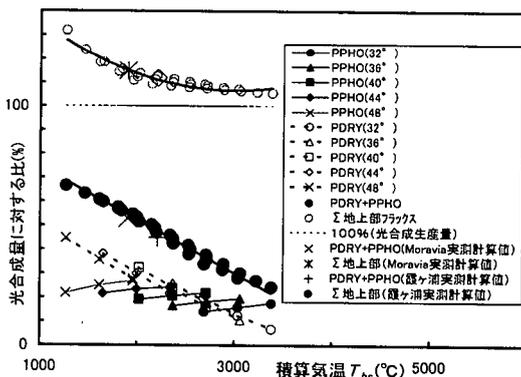


図-10(1) 地上部フラックスと  $T_{br}$  の関係

逆に、高緯度地方(積算気温の低い地域: Moravia)または日射量率の低い場所(霞ヶ浦)では、その群落を維持するためには地下茎のバイオマスの増加には限界があることが考えられる。

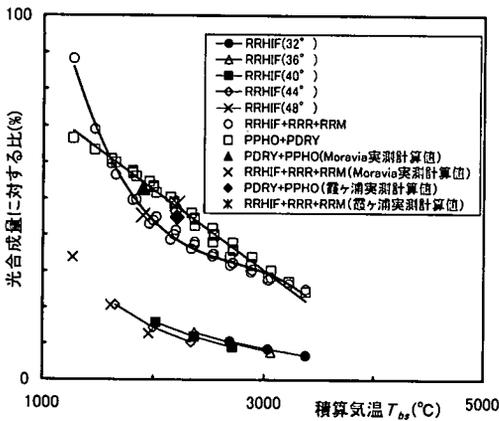


図-10(2) 地下部フラックスと  $T_{ba}$  の関係

## 5. 総括

本研究により得られた新たな知見は以下の通りである。

- (1) 任意の緯度、気温波形におけるアシの生長予測を行うシミュレーションモデルを開発した。
- (2) 一般化したモデルにより、任意の緯度での気温波形に基づく生長予測が可能であるが、結果の解釈に当たっては、積算気温だけでなく初期生長期と光合成生長期それぞれの積算気温ならびに日射量率を考慮する必要のあることを示した。
- (3) 各部位のバイオマスならびに各部位間のフラックスの日射量と気温波形変化による変化、および積算気温による変化を調べた結果、葉茎、地下茎の呼吸量など生長に不可欠な成分が、光合成物質を利用する際のエネルギー配分を大きく変化させ、バイオマスの積算気温による変化に大きな影響を与えていることが明らかとなった。
- (4) 地下茎全体、地上部全体、葉茎から地下茎へのフラックスの比較により、積算気温  $T_{ba}$  が低いほど地上部全体のフラックスが光合成比 100% よりも大きくなること（地下茎の効果）、積算気温  $T_{ba}$  1600°C 以下で地下茎全体のフラックスが葉茎からのフラックスを上回り、地下茎の質量が初期値（3000g/m<sup>2</sup>）よりも減少することが明らかとなった。
- (5) 初期生長期と光合成生長期の積算気温の比  $T_{rel}$  がバイオマスに大きな影響を与えることを示し、地上部・地下茎に対し補正係数を算出した。
- (6) 各部位のバイオマスならびに各部位間のフラックスの日射量率による変化を解明し、日射量率 1 に対する補正係数を算定した。

(7) 地上部のバイオマスの最大値ならびに地下茎のバイオマスの増加割合を、積算気温  $T_{ba}$ 、気温波形効果  $T_{wave}$ 、日射量率  $r$  で評価する式を提案した。

本研究により、アシの工学的活用（地上部のバイオマスとしての活用、栄養塩除去効果）を図る上でのバイオマスの定量的予測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、地下茎の初期値の影響の評価、経年変化、アシを刈り取った後の地下茎の呼吸と枯死による質量変化を考慮した上での最適刈り取り日ならびにその日におけるバイオマス、葉茎に含まれる窒素含有量、りん含有量の予測等が、今後の課題と考えられる。

## 参考文献

- 1) Clevering, O.A. & Lissner, J. : Taxonomy, chromosome numbers, clonal diversity and population dynamics of *Phragmites australis*, *Aquat. Bot.*, 64, 185-208, 1999.
- 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, Roznberk (South Bohemia, Czech Republic), *Folia Geobot. Phytotax.*, 31, 73-84, 1996.
- 4) Votrubova, O., Vojtkovska, L., Muncarova, E., Cizkova, H., Juricova, B. & Pechackova, A. : Nutrient over-supply effects on the performance of three wetland species, *ABSTRACTS, Int. Conf. Phragmites-dominated Wetlands, their functions and sustainable use, Trebon Czech Republic*, 75, 1999.
- 5) Klime, L. : Rhizome architecture of *Phragmites australis* in a glacial circle, *ABSTRACTS, Int. Conf. Phragmites-dominated Wetlands, their functions and sustainable use, Trebon Czech Republic*, 63, 1999.
- 6) Allirand, J.M. & Gosse, G. : An above ground biomass production model for a common reed (*Phragmites australis* Trin) stand. *Biomass and Bioenergy*, 9, 441-448, 1995.
- 7) Schellier, M., Bakema, A.H. & Wortboer, F.G. : MEGAPLANT: A simulation model of the dynamics of submerge plants. *Aquat. Bot.*, 45, 341-356, 1993.
- 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) Karunaratne, S. & Asaeda, T. : Growth dynamics of *Phragmites australis* : A modelling approach, *ABSTRACTS, Int. Conf. Phragmites-dominated Wetlands, their functions and sustainable use, Trebon Czech Republic*, 18-19, 1999.
- 10) Hoffmann, M., Starink, M. & Meier, P. : Measured versus modelled performance of *Phragmites australis* in estuarine conditions, *ABSTRACTS, Int. Conf. Phragmites-dominated Wetlands, their*

- functions and sustainable use, Trebon Czech Republic, 20, 1999.
- 11) Asaeda, T. & Karunaratne, S. : Dynamic modelling of the growth of *Phragmites australis*: Model description, *Aquat. Bot.*, 67, 301-318, 2000.
  - 12) Haslam, S.M. : The development of shoots in *Phragmites Communis*, *Trin. Bot.*, 33, 695-709, 1969.
  - 13) 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.
  - 14) 桜井義雄, 松本佳子, 宮入美香 : 霞ヶ浦および千曲川における抽水植物の生長速度と生産力, 日本陸水学会甲信越支部会報 第10号, 20-21, 1985.
  - 15) Karunaratne, S. & Asaeda, T. : Dynamic modeling of the growth of *Phragmites* and its application to field experiments, *Folio Geobotanica*, 2000(accepted).
  - 16) Hara, T., Toorn, J. van der & Mook, J.H. : Growth dynamics and size structure of shoots of *Phragmites australis*, a clonal plant. *Journal of Ecology.*, 81, 47-60, 1993.
  - 17) Hocking, P.J. : Seasonal dynamics of production, and nutrient accumulation and cycling by *Phragmites australis*(Cav) Trin. Ex Stuedel in a nutrient-enriched swamp in inland Australia. I. Whole plants, *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 40, 421-444, 1989.
  - 18) Hocking, P.J. : Seasonal dynamics of production, and nutrient accumulation and cycling by *Phragmites australis*(Cav) Trin. Ex Stuedel in a nutrient-enriched swamp in inland Australia. II. Individual shoots, *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 40, 445-464, 1989.
  - 19) Hootsmans, M.J.M. : A growth analysis model for *Potamogeton pectinatus* L. In: Vierssen, W.V., Hootsmans, M.J.M., Vermaat, J. (Eds.), *Lake Veluwe, A Macrophyte-dominated System under Eutrophication Stress*. Kluwer Academic Publishers, 250-286, 1994.
  - 20) Dykyjova, D. : Production, vertical structure and light profiles in littoral stands of reed-bed species, *Hydrobiologia.*, 12, 361-376, 1971.
  - 21) 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.
  - 22) Kvet, J. : Growth analysis approach to the production ecology of reedswamp plant communities, *Hydrobiologia.*, 12, 15-40, 1971
  - 23) Gloser, J. : Characteristics of CO<sub>2</sub> exchange in *Phragmites australis* Trin. derived from measurements in situ., *Photosynthetica.*, 11(2), 139-147, 1977.
  - 24) Cizkova, H. & Bauer, T.V. : Modelling the effect of macrophytes on algal blooming in eutrophic shallow lakes, *Ecol. Modeling.*, 104, 261-287, 1997.
  - 25) Ondok, J.P. : Estimation of seasonal growth of underground biomass. In: Dykyjova, D. & Kvet, J. (Eds.) *Pond Littoral Ecosystems*. Springer-Verlag, Germany, p194.
  - 26) 近藤純正, 桑形恒男 : 日本の水文気象(1)放射量と水面蒸発, *水文・水資源学会誌*, 5-2, 13-17, 1992.
  - 27) 荒木眞之 : 太陽赤緯の略算式, *日本林学会誌*, 63, 141-143, 1981.
  - 28) 坪井八十二編 : 農業気象ハンドブック, 養賢堂, pp.845, 1974.
  - 29) 吉良龍夫 : 農業地理学の基礎としての東亜の新気候区分, *京大農園芸学研究室*, p.23, 1945.

(2000. 2. 28 受付)

## GROWTH DYNAMICS OF *Phragmites australis* CONSIDERING THE VARIATION OF AIR TEMPERATURE AND RADIANT FLUX

Norio TANAKA, Takashi ASAEDA and Shiromi KARUNARATNE

A dynamic model associated with daily air temperature and daily global radiant flux model was developed to simulate the growth dynamics of *Phragmites australis*. The biomass of shoots and rhizomes were analyzed with respect to various radiant flux, temperature curve and accumulated temperature under the condition of abundant nutrient. The variation of the biomass was related to the total accumulated temperature of early growing season by stored material of rhizomes and of photosynthetically growing season, and the ratio of the respective accumulated temperature, and the daily flux rate of solar radiation. Analysis of annual flux showed that the respiration of aboveground and belowground plant organs was an unavoidable component and changed the energy budget of utilizing photosynthesized materials, caused the variation of the biomass.