

# アシ *Phragmites australis* の生長に対する 湛水深の影響解析

田中規夫<sup>1</sup>・浅枝隆<sup>2</sup>・Shiromi KARUNARATNE<sup>3</sup>・谷本勝利<sup>4</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)

<sup>4</sup>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)

湛水影響下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、湛水深変化にともなうアシの葉茎および地下茎のバイオマスの生長変化を解析した。アシの生長には、地下茎の栄養で生長する期間に湛水深に余裕高さを加えた初期生長期目標高まで生長することが必要であり、これを越えられない場合、アシのバイオマスが地上部・地下茎とも大きく変化する領域(強湛水影響ゾーン)が存在することが判明した。強湛水影響ゾーンは地下茎の初期値によって変化し、1本当たりのアシの葉茎の密度比は湛水深の増加に伴い大きく減少し、強度が低下する。また、初期生長期目標高を満足する湛水深までは、アシの地下茎の形態変化は、バイオマスの減少を防ぐのに貢献していることが判明した。

**Key Words :** biomass, *Phragmites australis*, numerical simulation, water depth, strength of shoot

## 1. はじめに

河岸・湖岸に生える水辺の植物のうちアシ(ヨシ) *Phragmites australis* (CAV.) TRIN. ex. STEUD.等の抽水植物は、発達した地下茎ならびに水中から生える葉茎により、流水や航走波によるエネルギーを減衰させる<sup>1)</sup>ため、河岸侵食を防止する機能が期待されており、環境への適応に関する地下茎の果たす役割が重要視されている<sup>2)</sup>。また、アシは水質浄化や生態系の保全等の利用価値を持った種で、湖岸におけるアシ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<sup>3)</sup>。そこで、アシの植栽などによる保全が図られており<sup>4)</sup>、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<sup>5)</sup>。こうした価値のために、アシ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。しかし、アシ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)<sup>6)</sup>、栄養塩過剰もしくは欠乏<sup>7)</sup>、高度や氷河<sup>8)</sup>、塩分濃度<sup>9)</sup>等の様々な要因によって変化する。そのため、定量的な評価が困難であったが、Asaeda & Karunaratne<sup>10)</sup>は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 による方法により、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、田中ら<sup>11)</sup>は、湛水がない、または影響が少ない場合の気温・日射条件の変化による地上部・地下茎のバイオマスの変化を解析し、アシのバイオマスの定量評価が可能であることを示している。

抽水植物群落を創生する場合には抽水植物同士の競合・遷移をめぐる問題も重要である。例えば、ガマ(*Typha latifolia*)とヒメガマ(*Typha angustifolia*)<sup>12)</sup>、<sup>13)</sup>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 & Wetzel<sup>12)</sup>は湛水深に応じてある割合で長期的に共存可能であるとしたのに対し、Weisner<sup>13)</sup>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する決定的裏付けはなされていない。抽水植物は光合成産物である酸素を葉茎を介して地中に送り込んでおり、湛水下における酸素輸送能力も植物のすみわけにおいて重要な役割を果たす(例えばアシとマコモ(*Zizania latifolia*)<sup>14)</sup>)。また、Weisner & Strand<sup>15)</sup>は、酸素輸送能力そのものがアシの地下茎の深さ・間隔(密度)を変えることを現地観測データをもとに示している。また、Stark & Dienst<sup>16)</sup>はコンスタンス湖(ドイツ)において、春先から夏にかけての水位上昇が大きい年に植物の生長が水深の変化に対応できない点を指摘し、Ostendop<sup>16)</sup>は湛水深の長期的変化が生長に多大の影響を与えることを植物高さとの関係で示している。

このように、アシに限らず抽水植物の生長には湛水深が大きく関わっていることが明らかになりつつある。既に、田中ら<sup>10)</sup>の研究により任意の日射・気温におけるアシのバイオマスの変化について、湛水深に関連する部分としては以下の重要な知見が得られている。

- ①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その比がバイオマスの変化に大きな影響を与える。
- ②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。

アシの場合には、水中において光合成ができないことから、湛水深が大きいほどバイオマスが減少することが予想される。さらに、湛水している部分は初期生長期において地下茎の栄養で育つことから、光合成生長期における光合成と呼吸・枯死のエネルギーバランスが重要となることが予想される。しかし、Weisner & Strand<sup>9)</sup>の知見では、アシは湛水深に応じて地下茎の特性を変化させる。すなわち、湛水深が深いと地下茎の深さが浅く、間隔が狭くなる。地下茎の深さが浅いというのは、主に地下茎の影響で育つ初期生長期において、葉茎が早く水面上に出られるため有利となるのに対し、間隔が狭くなる（密度が高くなる）というのは、単位面積当りのバイオマスは上昇するが、一本当りのアシにとっては活用できる日射量が減少しバイオマスを減らす方向に働く。このように、湛水深によりアシのバイオマスが大きく変化するメカニズムについては、不明の点が多く残されている。また、Stark & Dienst<sup>19)</sup>のような事例を解析するためには、湛水深変化に応じたバイオマスの日々の変化を定量評価する手法が必要とされる。

ここではそうした背景から、工学的立場にたち、田中ら<sup>10)</sup>のモデルに、湛水深の影響を考慮したモデルを付加し、アシの生長予測手法の開発を試みたものである。

## 2. 解析方法

### (1) アシの生長予測モデル概要

#### a) アシの生活史と支配方程式

アシの生活史は、図-1 に示すユリウス日でモデル化した<sup>10)</sup>。支配方程式としては、Asaeda & Karunaratne<sup>10)</sup> による式(1)~(5)を用いる（それぞれ、地下茎モデル、根モデル、新地下茎モデル、葉茎モデル、穂モデルである）。このモデルでは、アシを単体ではなく 1m<sup>2</sup> 当りの群落として評価している。また、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。これにより、群落が密生すると葉面積の鉛直分布が変化するため、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。ただし、1m<sup>2</sup> 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。また、g は乾燥重量 (g ash-free dry weight : gafdwt) を表すものとする。従って、(1)~(5)の支配方程式は植物の乾燥重量(g/m<sup>2</sup>)の1日単位の変化を記述するものである。表-1 に支配方程式中の記号・添え字の一覧、図-2 に式(1)~(5)の支配方程式の各項の関係を示す。

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。ただし、1m<sup>2</sup> 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。また、g は乾燥重量 (g ash-free dry weight : gafdwt) を表すものとする。従って、(1)~(5)の支配方程式は植物の乾燥重量(g/m<sup>2</sup>)の1日単位の変化を記述するものである。表-1 に支配方程式中の記号・添え字の一覧、図-2 に式(1)~(5)の支配方程式の各項の関係を示す。

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

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

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

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

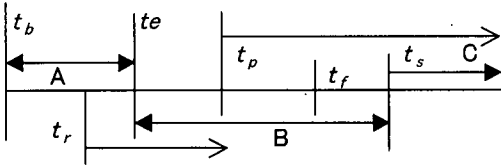
$$\frac{\partial B_p}{\partial t} = -R_p - D_p + \sum_{i=1}^{i=\max} Ph_{sh}(i) \cdot k \cdot ff + \sum_{i=1}^{i=\max} \varepsilon_p \cdot b_{sh}(i) \cdot ff \quad (5)$$

ここに、(i) : i 番目の層の物質質量, imax : 層の最大数, を示す。

#### b) 各項のモデル化

式(1)~(5)の支配方程式における以下の各項は前稿(田中ら<sup>10)</sup>)においてモデル化されているのでここでは省略する。また、各方程式において使用されるモデル定数は、表-2 のように設定した。

- ①地下茎から根・葉茎への輸送量 Rhif : (図-2 の(4)5, (2)4)
- ②光合成物質の根への供給 : G<sub>rn</sub> (図-2 の(4)4)
- ③地下茎, 根, 新しい地下茎, 葉茎, 穂の呼吸量, 枯死量 R<sub>o</sub>, D<sub>o</sub> (ただし a は表-1 の rhi, rn, n, sh, p を表す。図-2 の(1)1, (1)2, (2)2, (2)3, (3)1, (3)2, (4)2, (4)3, (5)1, (5)2)
- ④光合成量 (図-2 の(4)1)
- ⑤葉茎の伸び速度 (葉茎のバイオマスの増加を上方への伸びに変換する。図-2 における i の増加に対応)

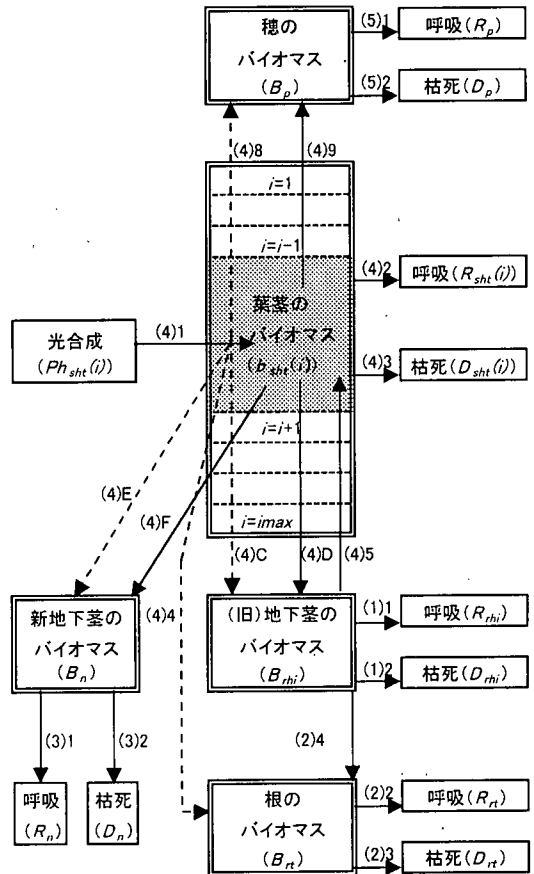


A: 初期生長期、B: 光合成生長期、C: 老化期  
 生長開始日 :  $t_b=91(\text{day})^{17)}$   
 光合成生長開始日 :  $t_e=t_b+0.14(t_f-t_b)^{1.27}=145(\text{day})^{18)}$   
 穂の形成日 :  $t_f=196(\text{day})$   
 物質輸送開始日 :  $t_p=166(\text{day})^{19)}$   
 老化開始日 :  $t_s=t_b+0.22(t_f-t_b)^{1.36}=215(\text{day})^{18)}$   
 根の生長開始日 :  $t_r=112(\text{day})$

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                       | ( $\text{g}/\text{m}^2$ )            |
|                  | $b$                     | 各層(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(rhizome)               | -                                    |
|                  | $rt$                    | 根(root)                     | -                                    |
|                  | $n$                     | 新地下茎(new rhizome)           | -                                    |
|                  | $sht$                   | 葉茎(shoot)                   | -                                    |
|                  | $p$                     | 穂(panicle)                  | -                                    |
| アンの生長過程に対応した係数   | $f_{rhi}$               | $t_b < t < t_p$ 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   | $\epsilon_{sht}$        | 葉茎から地下茎に輸送される割合             | 無次元                                  |
|                  | $\gamma$                | 葉茎から元々の地下茎に輸送される割合          | 無次元                                  |
|                  | $\epsilon_{ph}$         | 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                                  |
| $\epsilon_p$     | 葉茎に蓄積された物質が穂の形成に利用される割合 | 無次元                         |                                      |



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

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 |
|------------------|-------------------------|---------|-----|----|
| $\epsilon_{sht}$ | 葉茎から地下茎に輸送される割合         | 0.026   | 無次元 | c  |
| $\gamma$         | 葉茎から元々の地下茎に輸送される割合      | 0.6     | 無次元 | 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    | 無次元 | c  |
| $x$              | 葉茎から根に輸送される物質量の割合       | 0.1     | 無次元 | c  |
| $k$              | 光合成物質が穂の形成に使用される割合      | 0.025   | 無次元 | 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 | 無次元 | c  |

c: 実測データによるキャリブレーションにより同定

## (2) 湛水深影響のモデル化

水中に入射した光は水分子などによる吸収・拡散により急激に弱められること、水中でのガス交換には気孔が役に立たないこと等から、水中部分では光合成をしないとす。

Weisner & Strand<sup>9)</sup>は、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)になるようにアシの形態(地下茎の深さ、葉茎の間隔)そのものが変化することを、現地調査により示した。ここでは、湛水深に対する形態変化をモデルの初期条件に組み込むものとする。

呼吸・枯死にかかわる係数は、湛水影響下において、酸素が十分に供給される(そのための形態変化である)と考えられること、また、バイオマスの最大値に及ぼすパラメータとしての感度が光合成よりはるかに低いことにより、解析の中では同一とした。

さらに、葉茎が空気中にあり、地下茎に O<sub>2</sub> を送りこめる場合は、葉茎が水中にあって濃度勾配による拡散のみによって O<sub>2</sub> を吸収する場合に比べて効率がよい。しかし、Weisner & Strand<sup>9)</sup>の知見のように限界酸素輸送距離が存在するという考えに立つと、初期段階における  $\alpha_{rh}$  は、地下茎・根の周りの溶存酸素環境によって決まり、湛水深そのものは、溶存酸素環境に影響を与えないものとする。

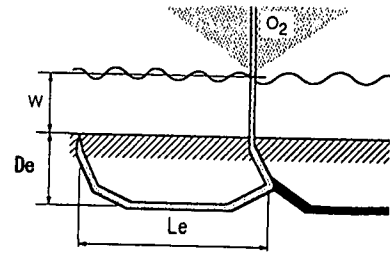
本モデルは、芽が準備される前年の生長期における湛水深による形態的变化を考慮している。一方、生長している最中の形態変化能力は充分な知見が得られていない。しかし、葉茎が湛水面よりも下にある場合においては、地下茎のみでその生長を維持しなければならないが、地下茎の持つ栄養塩蓄積量や土中の環境は湛水深が深いほど不利であるため、生長している最中の形態変化能力は小さいものとして、今回は考慮しないこととした。

## (3) 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。Mook & Toom<sup>20)</sup>は、オランダでの観測結果から、冬季の地下茎バイオマスと芽の大きさには相関性があり、地下茎バイオマスが大きいほど大きな芽が作られることを示した。従って、地下茎バイオマスと葉茎の初期状態に関連性があると考え、式(6)、(7)のように関係式を定義し、オーストラリア<sup>21), 22)</sup>、チェコ<sup>17)</sup>、日本<sup>23)</sup>の観測データよりパラメータを求めた(式(8)の相関係数  $r=0.99$ 、式(9)の相関係数  $r=0.94$ )。

$$\text{葉茎の初期バイオマス} = (\text{初期生長パラメータ}) \times B_{rh10} \quad (6)$$

$$\text{葉茎の初期高さ} = (\text{葉茎の初期バイオマス}) / (\text{葉茎の初期密度}) \quad (7)$$



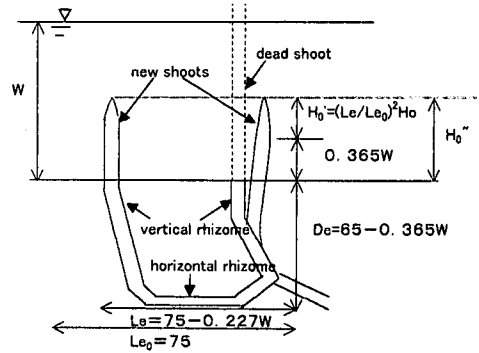
$$\text{酸素輸送距離} = W + 2De + Le$$

$$\text{地下茎深さ (cm)} : De = 65 - 0.365W$$

$$\text{地下茎間隔 (cm)} : Le = 75 - 0.227W$$

ここで、W は湛水深を表す。

図-3 酸素輸送距離とアシの形態の関係 (Weisner & Strand<sup>9)</sup>をもとに作成)



※  $H_0 = W = 0 (Le_0)$  の時に求めた相関式

図-4 初期高さのモデル化

$$\text{初期生長パラメータ} = 0.06 \cdot B_{rh10}^{-0.19} \quad (8)$$

$$\text{葉茎の初期密度} = 0.22 \cdot B_{rh10}^{0.74} \quad (9)$$

ここに、 $B_{rh10}$  は地下茎の初期バイオマスを表す。

これらの相関式は湛水深の関数となっていないので、Weisner & Strand<sup>9)</sup>の研究に基づくアシの形態変化を導入し、湛水深の関数として表現する。すなわち、Weisner & Strand<sup>9)</sup>は、現地調査と限界酸素輸送距離の概念より、図-3に示す湛水影響下の葉茎の間隔  $Le$ (cm)、地下茎の深さ  $De$ (cm)を以下のように求めた。

$$De = 65 - 0.365W \quad (10)$$

$$Le = 75 - 0.227W \quad (11)$$

ここに、W は湛水深を表す。湛水深による葉茎の間隔変化を導入すると、葉茎の初期密度  $Den'$ 、初期高さ  $H_0'$  は以下のように表現できる。

$$Den' = (Le_0 / Le)^2 Den \quad (12)$$

$$H_0' = (Le / Le_0)^2 H_0 \quad (13)$$

ここに、 $Le_0$  は湛水影響のない場合 ( $W=0$  で、湛水部

が葉の光合成に影響を与えない状態であるが、地面すれすれのところに水面があり、水分摂取に影響のない場合)の標準的な間隔(75 cm)である。また、地下茎の深さの変化を考慮し、間隔変化を考慮した初期高さ  $H_0'$  と地下茎深さ  $De$  の和が一定であると仮定すると、

$$H_0'' = H_0' + 0.365W \quad (14)$$

と表現できる。図-4 に  $H_0'$  ならびに  $H_0''$  の模式図を示す。

従って、湛水深の影響として、葉茎の初期密度変化と初期高さ変化を考慮する。初期高さについては、 $H_0'$  と  $H_0''$  の両方を用いて解析を行い、酸素輸送距離に基づく形態変化の効果も合わせて考察することとする。

また、地下茎の初期バイオマスは Moravia<sup>17)</sup> ならびに霞ヶ浦<sup>23)</sup> の観測データ 3000(g/m<sup>2</sup>) で、湛水深影響の基礎的な把握を行った上で、1000(g/m<sup>2</sup>)、2000(g/m<sup>2</sup>) のケースを解析し、初期値影響を評価した。

日射量は、近藤・桑形<sup>24)</sup> による快晴日の地上における日積算日射量  $S_g \downarrow$  (MJm<sup>-2</sup>d<sup>-1</sup>) ならびに荒木<sup>25)</sup> による太陽赤緯の略算式を用いてモデル化したものを用いた(詳細は田中ら<sup>11)</sup>)。

気温は、日射量とほぼ相似の正弦波形で位相差を 30 日として以下のようにモデル化した。

$$T = T_{amp} \cdot \sin(2\pi \cdot (Jday - 80 - Jday) / 365) + T_{ave} + T_{const} \quad (15)$$

ここに、 $T_{amp}$  は気温振幅(年最大気温と年最小気温の1/2)、 $Jday$  は日射量との位相差(30日とする)、 $T_{const}$  は年平均気温からの偏差(高度変化に対応する)を表す。

また、 $T_{ave}$  (年平均気温)は、緯度( $\phi$ )の関数として、

$$T_{ave} = 27.1 - 44.9 \cdot \sin^2(\phi - 6.5) \quad (16)$$

と表現される(坪井ら<sup>26)</sup>)。

本研究においては、 $\phi = 35^\circ$ 、 $T_{amp} = 10^\circ\text{C}$ 、 $T_{const} = 0^\circ\text{C}$  と固定して解析を行った。

### 3. 湛水深の影響

#### (1) 初期高さ影響の比較

図-5 に、葉茎の初期高さのモデル化による湛水深影響の相違を示す。この図から明らかなように、酸素輸送距離が一定値となる Weisner & Strand<sup>9)</sup> の知見を用いた場合 ( $H_0''$ ) のほうが、湛水深の影響を受けづらいことがわかる。すなわち湛水深が深いほど地下茎の深さは浅くなり生長過程においては速く水面に到達し、より多くの光合成が可能になるためと考えられる。

図-6 は地上部のバイオマスを比較したもので、湛水深 0m の場合との比較において約 50% となる高さは、 $H_0'$  で約 0.75m、 $H_0''$  で約 1.4m である。また、 $H_0'$  は約 0.9m、

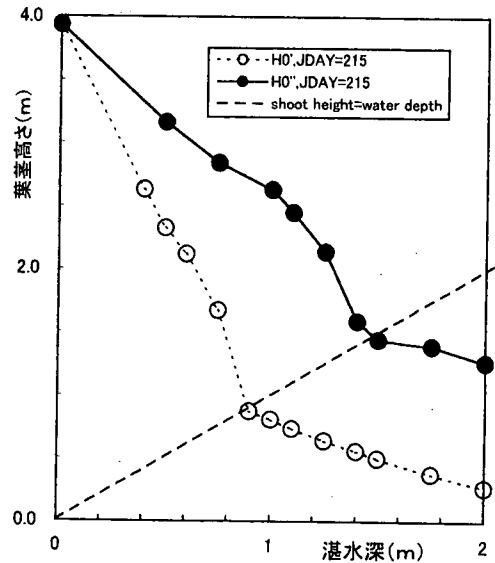


図-5 湛水深と葉茎高さとの関係

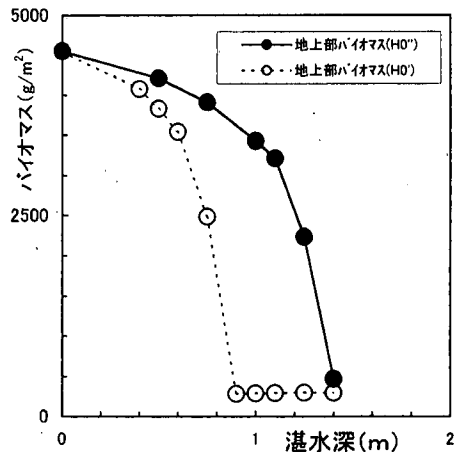


図-6 湛水深と地上部バイオマスの関係

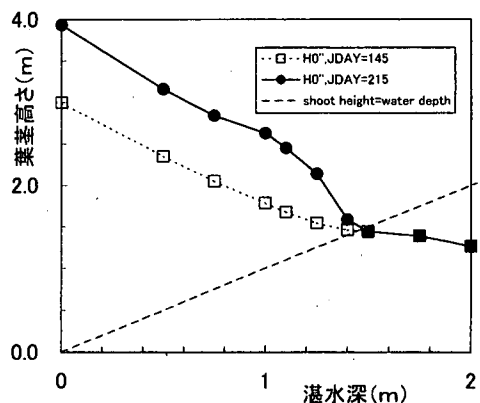


図-7 ユリウス日による葉茎高さの変化

$H_0$ は約1.5mで地上部のバイオマスは0に近い値となる。

本解析は、栄養塩が豊富にあることを想定していること、また外力による茎の損傷や根・地下茎の流出の影響を入れていないこと、Weisner & Strand<sup>9)</sup>において、湛水深1.4mまでアシの生長が報告されていることを考慮すると、 $H_0$ を用いた場合の方が湛水深影響下のアシの生長機構をよく表現していると考えられる。従って、以後、 $H_0$ を用いて湛水深影響を考察する。

## (2) 地上部・地下茎のバイオマス

図-7 にユリウス日が145day (地下茎の栄養による初期生長期の終了日) と215day (老化開始日) における葉茎高さの湛水深による変化を示す。この図より、初期生長期において湛水深よりも上まで生長することがアシの生長における必要条件であることがわかる。また、図-7 において湛水深0mから1.1mまでは、145dayから215dayの生長高さがほぼ同じであるのに対し、1.1mから1.4mの間では145day以降の生長が大きく変化する。これは、145dayにおいて湛水深より上まで生長しても、ある程度の余裕高さ ( $H_1$  とする。このケースでは30cm程度) がないと、水面上における光合成が水面下における地下茎と葉茎の呼吸・枯死によるバイオマスの減少をまかないきれないためと考えられる。

図-8 は地上部 (葉茎と穂の和)、全地下茎、新地下茎の湛水深による変化を示す。前述した  $H_1$  をクリアできる1.1mまでは、地上部・地下茎のバイオマスとも湛水深により大きく変化しないことがわかる。一方、余裕高さ  $H_1$  をクリアできない1.1m以上 (以後、強湛水影響ゾーンと呼ぶ) では地上部・地下茎とも急激に減少する。従って、このような環境下におけるアシは環境要因の変化 (湛水深の変化、気温・日射量の変化) を大きく受けやすいことが予想される。また、1.1m付近まで地下茎のバイオマスがほとんど変化しないのは、光合成物質の地下茎への輸送が老化開始よりも前の166dayから開始され、葉茎高さの生長や穂の開花より優先して行われるため、酸素輸送距離に基づく地下茎深さの変化により、光合成量の減少を最小限に食い止めている効果と考えられる。地上部のバイオマスも葉茎高さの変化ほど減少しないのは、酸素輸送距離に基づく葉茎の間隔の減少 (単位密度の増加) によるものであり、湛水深1.1m程度までは形態学的対応の効果が出ているものと解釈でき、非常に興味深い。

図-9 に湛水深が1.1mと1.4mの場合の地上部ならびに全地下茎の生長の変化を示す。初期生長期において、全地下茎のバイオマスは減少した後、光合成物質が輸送されそのバイオマスを回復させる。1.1mの場合には、限界酸素輸送距離に応じた地下茎の変化により、地下茎を回復させるだけの輸送が行われるが、1.4mの場合に

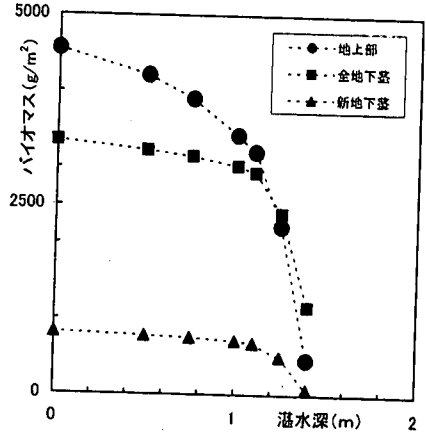


図-8 地上部・地下茎バイオマス

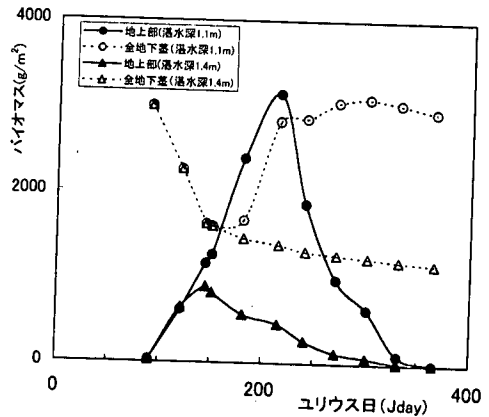


図-9 生長曲線の相違

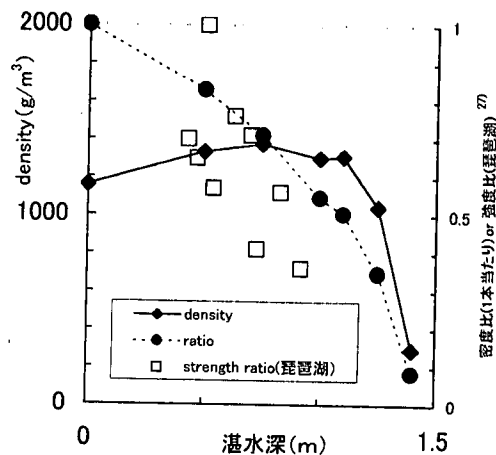


図-10 湛水深と地上部の密度との関係

は、湛水深を超えた葉茎高さがわずかなため光合成量が呼吸量・枯死量を下回るため、回復がみられない。また、地上部のバイオマスも極端に減少する。

なお、田中ら<sup>11)</sup>は緯度 $32^{\circ} \sim 48^{\circ}$ の範囲で気温・日射量を変化させて、地上部・地下茎の変化を解析し、この範囲において $3000(\text{g}/\text{m}^2)$ の地下茎初期値に対して1ライフサイクル後の地下茎は $90\% \sim 125\%$ であり、緯度 $35^{\circ}$ 付近では条件が良ければ $3000(\text{g}/\text{m}^2)$ より多くなることを示しているが、図-8, 9より、湛水深によっては初期値 $3000(\text{g}/\text{m}^2)$ を維持できないことがわかる。

図-10に湛水深と地上部の密度との関係を示す。葉茎高さは湛水深において光合成をしない影響をうけて大きく減少するのに対し、葉茎の間隔は形態学的対応により狭まり、単位面積当たりのバイオマスの減少が少なくなる。従って、単位高さ・単位面積当たりの密度(単位面積当たりのアシの全バイオマスを葉茎高さで除したもの)で群落として評価すると、湛水深1.25m付近までは密度が増加する。しかしながら、これには葉茎の間隔が狭まった影響が含まれているため、1本当たりの密度比として比較すると、湛水深1.1mで約50%まで減少し、1.5mで10%程度まで減少する。この図においては、理想的な条件下において計算を行う中で、定性的な傾向を把握し、湛水深の影響に関連する特性値を見出すことが目的であるので、枯死率の湛水深によるモデル化は行っていないが、1本当たりの密度と強度の関係、外力の種類による枯死率の増加の定式化、等が自然条件下における定量化を行うにあつての重要な要因であると考えられる。

鈴木ら<sup>27)</sup>は琵琶湖におけるアシ群落を調査し、湛水深に応じて茎の強度が減少すること(湛水深0.5mと0.9mで茎の強度が約 $1/2 \sim 1/3$ )、水中のアシの直径が小さいこと等を明らかにしている。この論文における茎の断面積と茎の強度はほぼ比例関係にあること、茎の強度の減少傾向は、図-10に示すように、一本あたりの密度変化とほぼ相似形であることより、1本当たりの密度変化(単位高さ)を、茎の強度変化を表しているものと解釈すると観測結果を表現しているといえよう。

### (3) 地下茎の初期バイオマスによる変化

図-11, 12に地下茎の初期値 $1000, 2000, 3000(\text{g}/\text{m}^2)$ に対する地上部バイオマス, 全地下茎バイオマスの変化を示す。地下茎の初期バイオマスが小さいほうが地上部のバイオマス値そのものは小さいものの、初期値に対する比は飛躍的に大きくなる。しかし、強湛水影響ゾーンにおけるバイオマスの減少率は初期値が小さいほうが強い影響を受ける。これは、地下茎の初期バイオマスが小さいほうがアシのキャノピー内の葉面積密度(LAI)が小さくなって光合成量が多いため、初期成長長期目標高さ $H_i$ を超えたものは増加率が大きい<sup>3)</sup>が、 $H_i$

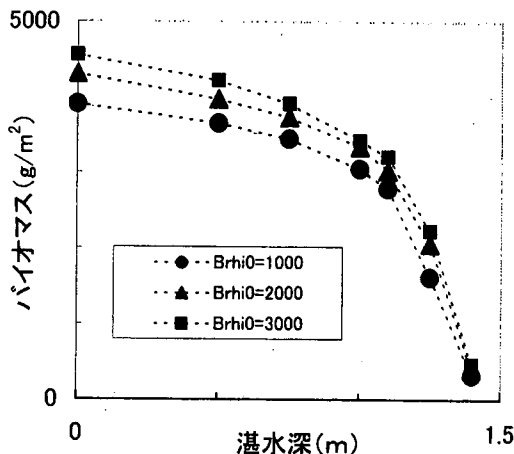


図-11 初期値による地上部バイオマスの変化

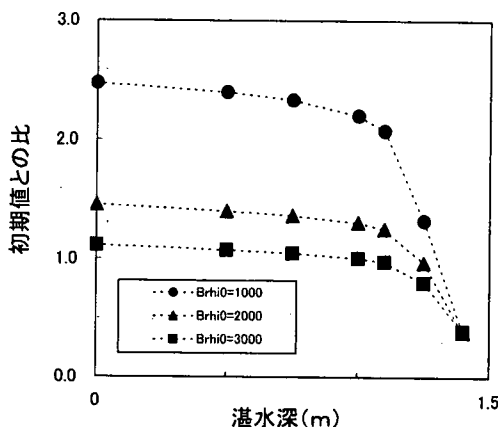


図-12 初期値による全地下茎バイオマスの変化

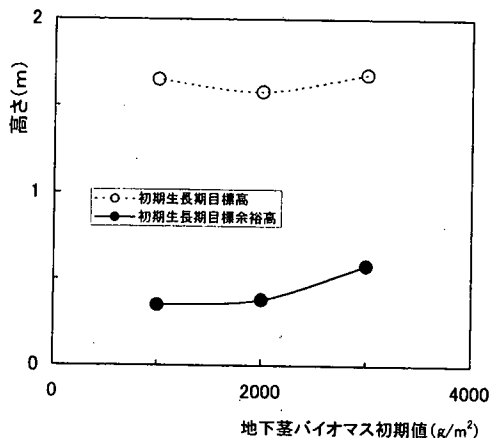


図-13 初期生長長期目標高・余裕高

を超えられないものは光合成効率が落ちるため急激に減少することによるものと考えられる。

図-12は、全地下茎のバイオマスと比較したもので、地下茎の初期値が小さい  $1000(\text{g}/\text{m}^2)$  の場合には、地下茎は1ライフサイクル後に大きなバイオマスを得て、初期値を大きく上回るのに対し、初期値が大きい  $3000(\text{g}/\text{m}^2)$  の場合には増加率はわずかである。そのため、強湛水影響ゾーンにおいて、初期値  $3000(\text{g}/\text{m}^2)$  の場合には、約  $1.1\text{m}$  で初期値を下回るのに対し、初期値  $2000(\text{g}/\text{m}^2)$  の場合には約  $1.2\text{m}$ 、初期値  $1000(\text{g}/\text{m}^2)$  の場合には約  $1.3\text{m}$  で初期値を下回っている。これに伴い初期生長期目標高さも変動する。図-13は初期生長期目標高さならびに湛水深を引いた余裕高を地下茎の初期値に対して示したもので、初期生長期目標高はクリアできる湛水深そのものが変化するためややばらつきがあるが、余裕高は地下茎初期値の増加により増加する。従って、湛水深が深い場合には地下茎の初期値は小さい値に収束していくことが予想される。このことは、深い湛水深に対し葉茎のバイオマスに対する地下茎バイオマスの比を減少させることで地下茎が対応しているとする既往の知見<sup>20)</sup>に対応するものと考えられる。

#### (4) 外力による枯死率の増加に対する考察

図-10の結果により、湛水深が深くなれば、アシの密度ならびに強度は急激に減少していくことが判明した。風波や航走波などの外力、ごみによる直接的な損失がある場合には、湛水深が深いほど強度が弱いため、地下茎初期値を維持できる湛水深はさらに急激に減少していくことが予想される。

外力は気象条件の他に人工的な要因も加わるために定量化は容易ではない。そのため、運動方程式に直接該当する外力項を導入し、その定性的傾向を把握することとする。すなわち、外力による損失を考慮した枯死率を以下のように表す。

$$D_{shr} = \gamma_{shr} \cdot \theta^{\sigma-20} \cdot B_{shr} + \gamma_{fo} \cdot B_{shr} \quad (17)$$

ここに、 $\gamma_{fo}$  は外力の種類により異なる係数である。

また、葉茎の強度が減少し折れやすくなるということは、アシ群落の平均高さが減少するということと、折れた場所に新しい葉茎を形成するために光合成物質が使用されることを意味する。これは、現在のモデルでは葉茎の伸び速度  $q$  が鈍化することに対応すると考えられる。従って、外力を考慮した場合の伸び速度  $q'$  を

$$q = q(1 - \gamma_{fo}(\text{湛水深}0 \text{ との1本当たりの密度比})^{af}) \quad (18)$$

で与えることにする。ここに、 $af$  は受ける外力により異なる係数である。

図-14, 15は、 $af=1$ ,  $\gamma_{fo}=0, 0.01, 0.02$  の場合について、初期値  $3000(\text{g}/\text{m}^2)$  の場合の葉茎高さ、地上部・地

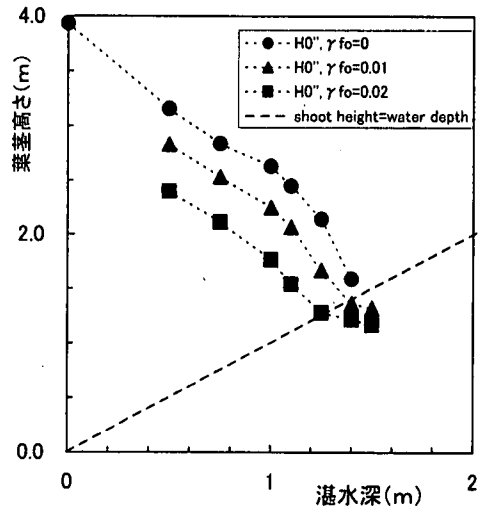


図-14 葉茎高さ-湛水深関係 (外力考慮)

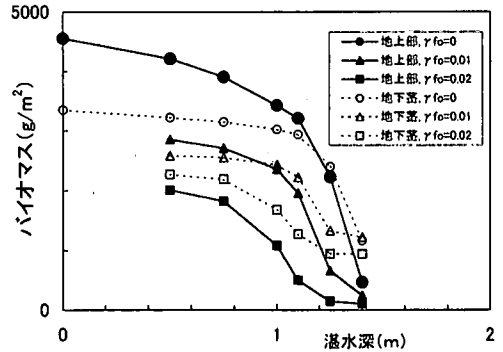


図-15 地上部・全地下茎バイオマスの変化 (外力考慮)

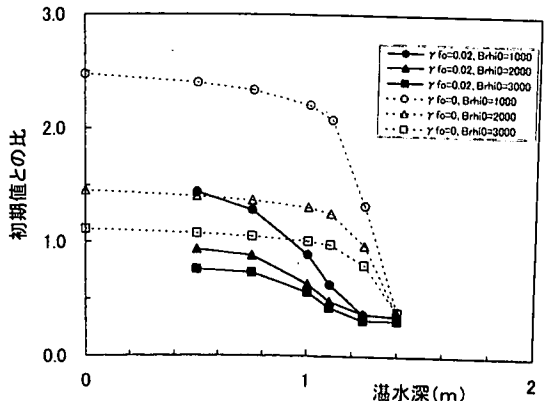


図-16 全地下茎バイオマスと湛水深・初期値の関係 (外力考慮)



下茎バイオマスの湛水深による変化を示したものである。外力を考慮した場合は葉茎高さは減少し、地下茎の増加可能な湛水深が大きく減少する可能性のあることがわかる。図-16は初期値を1000,2000,3000(g/m<sup>2</sup>)とした場合の全地下茎バイオマスであり、外力がない場合には初期値3000(g/m<sup>2</sup>)で減少する湛水深であっても1000(g/m<sup>2</sup>)の場合は増加する。すなわち、湛水深が1.5m程度までは、湛水深に応じた地下茎のバイオマスに収束することが予想されるが、外力がある場合には1000(g/m<sup>2</sup>)の場合においても50%程度まで減少する可能性のあることがわかる。ここで地下茎の初期バイオマスに関係なく50%程度に収束するのは、光合成がほとんど行われないうちの呼吸率・枯死率(外力含む)に起因する減少率である。従って、これを下回る減少率の場合には消波対策だけでは不十分であり、地下茎・根の流出防止に対する直接的な対策が必要と考えられる。

$\gamma_p$  はアシが生育する個別の自然環境において異なるものと考えられる。アシ原の急激な減少が起こっている事例などをもとに、今後外力毎の知見を集積することで、環境変化に対するアシ群落の応答を予測することや、対策工の効果を事前に把握することが可能になると考えられる。

#### 4. 結論

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)任意の日射量・気温・湛水深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)アシは地下茎の形態変化(地下茎の深さと間隔の調節)により、湛水影響下において地上部ならびに地下茎のバイオマスを極力減少させない機構を有している。
- (3)初期生長期において湛水深に余裕高さを加えた初期生長期目標高さを超えて、水面上に出た葉茎が地下茎ならびに湛水下における葉茎の呼吸をまかなえることが、アシの生長の分岐点であり、超えられない場合は、地上部・地下茎のバイオマスは急激に減少する。
- (4)地上部のバイオマスは、葉茎1本当たりの密度に換算すると湛水深増加により密度比は大きく変化し、茎の強度が大幅に減少する。
- (5)外力による損失を葉茎のバイオマスに対して比例する項としてバイオマスの支配方程式に導入するとともに、損失による伸び率の減少関数で表現した結果、外力の種類によっては葉茎の損失だけでも(地下茎の損失を考慮しなくても)初期の地下茎バイオマスを減少させること、強湛水影響ゾーンを低い湛水深に変化させることが確認された。

(6)地下茎初期値を1000,2000,3000(g/m<sup>2</sup>)と変化させて解析した結果、外力による損失を考慮しない場合には、地下茎初期値が少ないほど生長率が高いため、深い湛水深まで堪えられるため、1.5m程度までアシ群落を形成できる可能性のあることが判明した。

(7)外力による損失を考慮した場合、地下茎バイオマスは少ない初期値であっても急激に減少する。

本研究により、アシによる水辺・生態系保全を行う際に必要な湛水影響を評価できることを示した。消波施設・根の流出防止工などの対策工の効果を事前に算定する等のより一層の工学的活用を図るためには、地下茎から芽が生じる過程の生理機構の解明による初期条件の精度向上、気象条件による湛水深影響変化の定量化、生長過程を考慮した上で外力の種類による葉茎の損失機構の解明、地下茎の流出などの機構のモデル化、湛水深の変動によるアシの対応能力の解明などが必要である。

#### 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) Haslam, S.M. : Stem types of *Phragmites communis* TRIN, *Ann Bot.*33, 127-131,1969.
- 3) 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.
- 4) 尾作悦男, 川嶋幸徳 : 生態系保全をめざした水辺と河川の開発と設計第7章ヨシ群落保全条例, *工業技術会*, 118-131,1995.
- 5) 桜井善雄 : 続・水辺の環境学, 新日本出版社, 56p,1994.
- 6) 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.
- 7) 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.
- 8) Votrubova, O., Vojtiskova, 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.
- 9) 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.
- 10) Asaeda, T. & Karunaratne, S. : Dynamic modeling of the growth of *Phragmites australis*: Model description, *Aquat. Bot.*, 67, 301-

- 318, 2000.
- 11) 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.
  - 12) Grace, J.B. & Wetzel, R.G.: Long term dynamics of *Typha* populations, *Aquat. Bot.*, 61, 137-146, 1998.
  - 13) Weisner, S.E.B.: Long-term competitive displacement of *Typha latifolia* by *Typha angustifolia* in a eutrophic lake, *Oecologia*, 94, 451-456, 1993.
  - 14) Yamasaki, S.: Role of plant aeration in zonation of *Zizania latifolia* and *Phragmites australis*, *Aquat. Bot.*, 18, 287-297, 1984.
  - 15) Stark, H. & Dienst, M.: Dynamics of lakeside reed belts at Lake Constance (Untersee) from 1984 to 1987, *Aquat. Bot.*, 35, 63-70, 1989.
  - 16) Ostendop, W.: Damage by episodic flooding to reeds in a prealpine lake: proposal of a model, *Oecologia*, 86, 119-124, 1991.
  - 17) 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.
  - 18) Karunaratne, S. & Asaeda, T.: Dynamic modeling of the growth of *Phragmites* and its application to field experiments, *Folia Geobotanica*, 2000 (accepted).
  - 19) 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.
  - 20) Mook, J.H. & Toorn, J. van der: The influence of environmental factors and management of stands of *Phragmites australis*. II. Effects on yield and its relationships with shoot density., *J. Appl. Ecol.*, 19, 501-517, 1982.
  - 21) 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.
  - 22) 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.
  - 23) 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.
  - 24) 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.
  - 25) 荒木眞之: 太陽赤緯の略算式, *日本林学会誌*, 63, 141-143, 1981.
  - 26) 坪井八十二編: 農業気象ハンドブック, 養賢堂, pp845, 1974.
  - 27) 鈴木紀雄, 川嶋宗継, 遠藤修一, 板倉安正, 木村保弘: 琵琶湖におけるヨシ群落に関する研究—ヨシ群落内の物理・化学・生態的性状—, 滋賀大学教育学部紀要 自然化学・教育化学, No.43, 19-41, 1993.
  - 28) Squires, L. & Van der Valk A.G.: Water-depth tolerances of the dominant emergent macrophytes of the Delta Marsh, Manitoba. In: 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.

(2000.4.28 受付)

## EFFECT OF WATER DEPTH ON THE GROWTH DYNAMICS OF *Phragmites australis*

Norio TANAKA, Takashi ASAEDA, Shiromi KARUNARATNE and Katsutoshi TANIMOTO

A dynamic model associated with water depth has been developed to simulate the growth dynamics of *Phragmites australis*. The biomass of shoots and rhizomes are analyzed with respect to various water depth. *Phragmites australis* have to grow over the critical height beyond the water depth while early season growing by stored material of rhizomes. There exists a severely influenced zone that aboveground and underground biomasses are sharply decreased as the water depth increases over the critical height. The severely influenced zone is varied with respect to initial rhizomes biomass. The density ratio per one shoot is decreased as the water depth increases, and the strength is also decreased. Morphological change of rhizomes contributes so as not to decrease the biomass under the critical height.