

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

田中規夫¹・浅枝隆²・Shiromi KARUNARATNE³・谷本勝利⁴

¹正会員 工博 埼玉大学工学部講師 建設工学科 (〒338-8570 埼玉県さいたま市下大久保 255)

²正会員 工博 埼玉大学大学院教授 理工学研究科 (〒338-8570 埼玉県さいたま市下大久保 255)

³正会員 Ph.D 埼玉大学大学院研究員 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)

ヨシの鉛直地下茎の枝分かれ構造が受ける制限要因を考慮し、水際線をはさむ全領域における密度変化を表現するヨシの生長モデルを開発した。モデルは地下部と地上部のバイオマスの比、葉茎高さなどの変化を良く再現した。陸上部のヨシの生長ポテンシャル量は水分条件、栄養条件により大きく変動し、その変動傾向は地下茎深さと湛水面より上の陸上高さにより良く表現できる。地下茎が形成された時期の湛水深より水位が上昇した場合には生長ポテンシャルは陸側に、下降した場合には沖側にシフトするため、陸側のヨシは水位変動に対する緩衝帯として重要である。実際の生長量と生長ポテンシャル量との乖離度は地下の栄養状態、健康状態の指標であり、ヨシ群落の崩壊が起きている地点では有機物堆積層の厚さが関連している。

Key Words : shoot density, biomass, landward *Phragmites australis*, vertical rhizome, strength of tillering

1. はじめに

ヨシ群落は多種多様な動植物の生息場所・生育場所であるため、植栽などによるヨシの保全¹⁾、バイオトープの創生における活用等が行なわれており、水中群落の必要性が認識されている²⁾。このようなヨシ群落の生長量は湛水深条件によって大きく変化する^{3,4)}。Stark & Dienst⁵⁾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、Ostendorp⁶⁾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。また、大塚ら⁷⁾は、1994年の冬季から1995年の5月にかけて琵琶湖の水位が急激に増加した年にヨシ群落が停滞した点についてコンスタンス湖との類似点を論じており、特に、±0cmより高い陸側に建設された湖岸堤等によりヨシが進出できなくなっていることをその年のヨシの衰退の一因としてあげている。

湛水深の日変化においても、Coopsら⁸⁾は、ライン川の感潮区間(真水)において、同じ栄養条件でヨシの生長実験を行ない、潮汐の振幅よりもやや下側にピークバイオマスが生じ、陸側において急激に減少することを示している。

このように、ヨシは陸側においても生育可能であり陸

域の重要性が指摘されている⁹⁾が、ここは様々な環境要因が急激かつ多様に变化する地点である。ヨシの分解物の堆積していない開拓期⁷⁾においては、その地点の栄養状態・水分状態が重要であり、分解物が堆積した後の成熟期⁷⁾においては堆積物の中に植物に有毒な物質が形成される⁸⁾等、堆積した有機物の質そのものが重要になってくる⁹⁾。また、ヨシ等の抽水植物は地中に酸素を輸送しており地下部器官(地下茎・根)の呼吸に利用される¹⁰⁾。土中の還元度が高いほど酸素輸送能力は増えるが¹⁰⁾、陸上部では地下水位・浸水頻度・有機物の割合により還元度も変化し⁹⁾、酸素輸送量に影響を与える。このように、様々な要因が密接に絡み合っており、陸側においてはヨシの生産力は減少していく⁹⁾。

一方、陸側において生えるヨシは一般に水ヨシよりも太く^{11),12)}、密度が粗い¹¹⁾。密度が粗い点は光合成において有利であるが、前述したように阻害要因において不利になる。湛水深の長期的な変化^{3,4,9)}、時間変動⁸⁾等がヨシにどのような影響を与えるかを解析するためには、前述したメカニズムと陸側における密度変化を考慮した解析を行なう必要がある。

ヨシの生長解析に関しては、Asaeda & Karunaratne¹³⁾は、ヨシを5器官(葉茎、穂、地下茎、新地下茎、根)に分けて、それぞれの器官間のエネルギー収支によって解析する方法の適用を試み、田中ら¹⁴⁾は任意の日射・気温に

表-1 記号一覧

おけるヨシのバイオマスの変化を解析し、初期生長期と光合成生長期の積算気温や、光合成物質利用のエネルギー配分の変化から解明を試み、さらに田中ら¹⁵⁾は、ヨシが生長可能な水深とその近傍におけるバイオマスの変化を Weisner & Strand¹⁶⁾の限界酸素輸送距離を用いて表現し、生長可能な湛水深（深い側）の変化を解明した。ただし、陸側については地下茎から生長する葉茎の密度が粗くなる点を表現してはいない。

従って、本論文においては、Fiala¹¹⁾の詳細な地下茎構造の観察に基づいて、陸側の密度変化を含む全水深範囲における密度変化を表現する。そして、湛水深（陸側においては地下水位）の影響を組み入れたモデルを開発し、陸側におけるヨシの生長ポテンシャル量（理想的な条件下での可能最大生長量で、バイオマスまたは葉茎高さで代表させたもの）の変化を解明することとする。

2. 解析方法

(1)基礎方程式

基礎方程式系は、Asaeda & Karunaratne¹³⁾、田中ら^{14),15)}と同じものを使用した。付録にモデルの支配方程式、モデル概念図、支配方程式関係の記号一覧を示す。表-1に本文中で使用される記号ならびにパラメーター一覧を示す。なお、式変形の際に使用しかつ他の部分で使用しない記号の説明は本文中にのみ記載した。

付録で示したモデルにおいて、このモデルの各高さ（植物の頂上から1 (cm)刻みで*i*番目の層）の光合成項 $Ph_{st}(i)$ (単位は $g/m^2/day$) については、将来的に大型抽水植物（ヨシ、ガマ、ヒメガマ、マコモ）の一般化モデルへと拡張する¹⁷⁾ことを想定して、本研究では以下のものを用いた。

光合成量は、光合成に有効な日射量、栄養塩類、水分に伴って増加し、老化とともに減少する。すなわち、

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

で表現した。

主要な変更点は、以下に示すとおりである。

①葉面積との関連付け

Asaeda & Karunaratne¹³⁾、田中ら^{14),15),17)}では、光合成量 $Ph_{st}(i)$ は葉茎のバイオマスに比例するとしていたのに対し、葉面積指数に比例するとした。一般化を試みているヨシとヒメガマ・ガマ、マコモでは葉と茎の構成比ならびに葉の厚さが大きく異なるため、葉が密生した場合の光合成減少は $LAI(i)$ のほうがより一般的に表現できると判断したためである。なお、既往研究^{13),14),15),17)}においては、 P_m は葉茎の重さに対応した定数を用いるのに対し、

大項目	記号	記号の意味	値	単位	備考	
定数	P_m	最大光合成率	30	$gCO_2 \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$	a	
	θ	アレニウス定数	1.09	-	b	
	K_{∞}	二酸化炭素の乾燥重量への変換定数	0.65	$gg^{-1}CO_2$	d	
	K_{PAR}	日射量に対する半飽和定数	5.8	$mol \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$	a	
	K_{age}	日齢に対する半飽和定数	125	day	c	
	Le_0	湛水深が±0cmの時の地下茎の間隔	0.75	m	e	
	l_{node}	地下茎の1節の長さ	0.1	m	f	
	h_v	枝分かれた芽が鉛直になるのに必要な高さ	0.05	m	f	
	f_1	鉛直地下茎に対する1年後の芽の出方の割合	1.6	無次元	f	
	f_2	鉛直地下茎に対する2年後の芽の出方の割合	2	無次元	f	
f_3	鉛直地下茎に対する3年後の芽の出方の割合	1.4	無次元	f		
光合成項	i	植物の頂上から下向きに1 cm刻みで <i>i</i> 番目の高さにある層	-	-	式(1)	
	$Ph(i)$	第 <i>i</i> 層の1日当たりの光合成量	$g/m^2/day$	-	式(1)	
	K_{wat}	土中の含水量が生長に与える影響を表す変数(0~1)	無次元	-	式(1)	
	K_{NP}	地中のリン酸濃度、窒素濃度が生長に与える影響を表す変数(0~1)	無次元	-	式(1)	
	T	日平均気温	°C	-	式(1)	
	$IPAR(i)$	第 <i>i</i> 層の高さにおける有効日射量	$mol \cdot m^{-2} \cdot d^{-1}$	-	式(1)	
	Age_{st}	光合成開始日からの日齢	day	-	式(1)	
	$LAI(i)$	<i>i</i> 層の葉面積指数(生葉面積/土地面積)	m^2/m^2	-	式(1)	
	葉茎の密度変化を表す変数	α_{wat}	水分・還元度・有機物の質に対応する定数(0~1)	無次元	-	式(2),(16)
		W	湛水深(植物地点の湖底から鉛直上向きを正)	m	-	図-1, 3
L_{vr}		鉛直地下茎の長さ	m	-	図-1	
L_H		湛水面より上の陸上高さ(鉛直上向きを正)	m	-	図-3	
Le		ヨシのターミナルの間隔	m	-	図-1	
L_s		芽の数の比に基づく重心深さ	m	-	図-3	
ΔH		平均湛水面からの偏差分の水深(鉛直上向きを正)	m	-	図-3	
Den		湛水深0mの場合の葉茎密度	$本/m^2$	-	式(10)	
Den'		湛水深影響を考慮した葉茎密度	$本/m^2$	-	式(11)	
E_{length}		限界酸素輸送距離により地下茎の間隔が変化する効果	無次元	-	式(11), (13), 図-1	
E_{branch}		枝分かれにより生じるシュートの数が湛水深変化により受ける効果	無次元	-	式(11), (15), 図-2	
E_{rez}		水分影響を受けて芽の生える空間が制限される効果	無次元	-	式(11), (16)	
E_{layer}		階層数が増える効果	無次元	-	式(11), 図-4	
E_{total}		総合影響係数	無次元	-	式(11), 図-5	
初期変数	B_{st0}	地下茎の初期バイオマス	g/m^2	-	変数	
	B_{st0}	葉茎の初期バイオマス	g/m^2	-	式(4)	
	h_{st0}	湛水深0mの場合の葉茎の初期高さ	m	-	式(9)	
	H_0'	湛水深影響を考慮した場合の葉茎の初期高さ	m	-	式(17)	
出力変数	B_{above}	地上部バイオマス(葉茎+穂)	g/m^2	-	図-6 ~ 図-10	
	RS_{ratio}	地上部バイオマスに対する地下部バイオマスの割合	無次元	-		
	h_{st}	葉茎高さ	m	-		

a:Gloser¹⁸⁾, b:Asaeda&Bon¹⁹⁾, d:Ondok²⁰⁾

c:実測データによるキャリブレーションにより同定¹³⁾

e:Weisner&Strand¹⁶⁾, f:Fiala¹¹⁾

本研究においては P_m は葉面積に対応した定数としているため、ヨシの解析そのものに与える影響は少ない。

②水分影響

湛水面よりも下にある部分の地下茎や根は水分の影響を受けないが、湛水面よりも上の陸高 L_H (鉛直上向きを正とする。図-1のような湛水条件では0とする。後述する図-3に定義を示す) に応じて保水力が変化し生長量が変化する⁹⁾。この陸高 L_H の範囲の保水力は有機物の割合によって変化する⁷⁾ため、還元度、酸素輸送量、有機物の質に影響を与える。従って、水分影響を表す変数 K_{wat} を、

$$K_{wat} = \text{水分不足なしの割合} + \text{水分不足ありの割合} \quad (2)$$

$$= (L_{VR} - L_H) / L_{VR} + \alpha_{wat} \cdot L_H / L_{VR}$$

とした。

鉛直地下茎深さ L_{VR} (m)は湛水深 W (m)により変化し¹⁰⁾、

$$L_{VR} = 0.65 - 0.365W \quad (W > 0)$$

$$= 0.65 \quad (W \leq 0) \quad (3)$$

で与える。図-1に地下茎ならびに記号の定義を示す。

(2)初期条件推定式

ヨ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(シュート)の初期高さ、葉茎の初期バイオマスである。葉茎の初期バイオマスと地下茎の初期バイオマスの関係を既往観測結果をもとに整理した結果を図-2に示す。ただし、本モデルで設定している生長開始日 91day そのものの観測はないため、観測日との差の日数で割って 91day の値に変換する²¹⁾²²⁾²³⁾²⁴⁾が、初期成長期における地下茎減少量から算定²⁵⁾²⁶⁾したものである。この図より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すると仮定し、地下茎の初期バイオマス B_{rhi0} と、葉茎の初期バイオマス B_{sho0} の関係を求めると、

$$B_{sho0} = 0.0013 \cdot B_{rhi0} \quad (4)$$

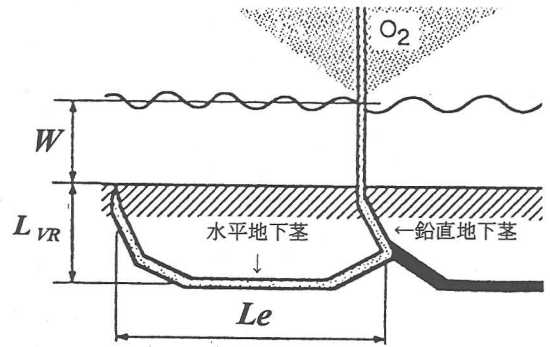
が成り立つ(相関係数: +0.87)。

葉茎の初期高さを h_{sho0} とし、芽の形を円錐形とすると、 B_{sho0} は以下のように表される。

$$B_{sho0} = \rho \cdot n \cdot \frac{h_{sho0}}{3} \left(\frac{d}{2} \right)^2 \pi \quad (5)$$

ここに、 ρ : 芽の比重、 n : 芽の密度 (shoots \cdot m⁻²)、 d : 芽の直径である。

このモデルは自己間引き過程を考慮していないため、多くの植物について成り立つ最大現存量と密度の間の経験式(3/2乗則)(Yoda et al.²⁷⁾)は、初期状態でも成り立つと仮定する。つまり、途中で枯れてしまう芽は考慮せず、最大バイオマスになる芽の密度ではじめから計算する。従って、



酸素輸送距離 = $W + 2L_{VR} + L_e$

地下茎深さ(m): $L_{VR} = 0.65 - 0.365W$

地下茎間隔(m): $L_e = 0.75 - 0.227W$

ここで、 W は湛水深(m)を表す。

図-1 酸素輸送距離とヨシの形態 (Weisner & Strand¹⁶⁾をもとに作成)

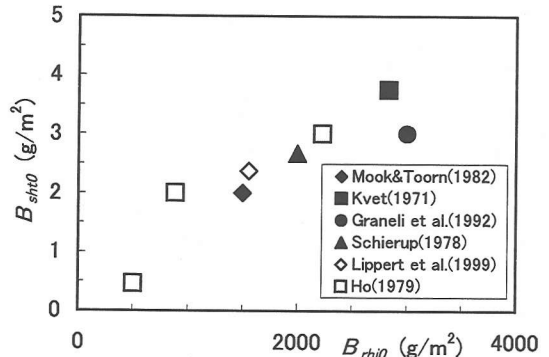


図-2 葉茎の初期バイオマスと地下茎バイオマスの関係

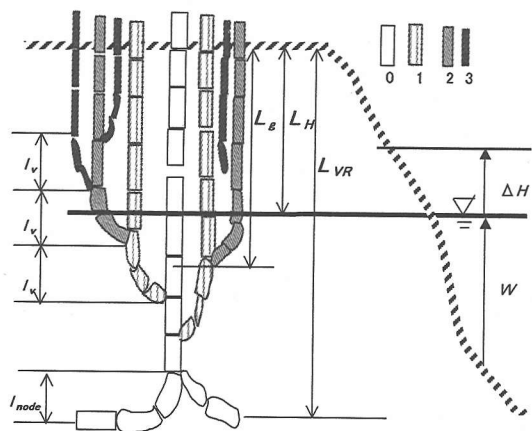
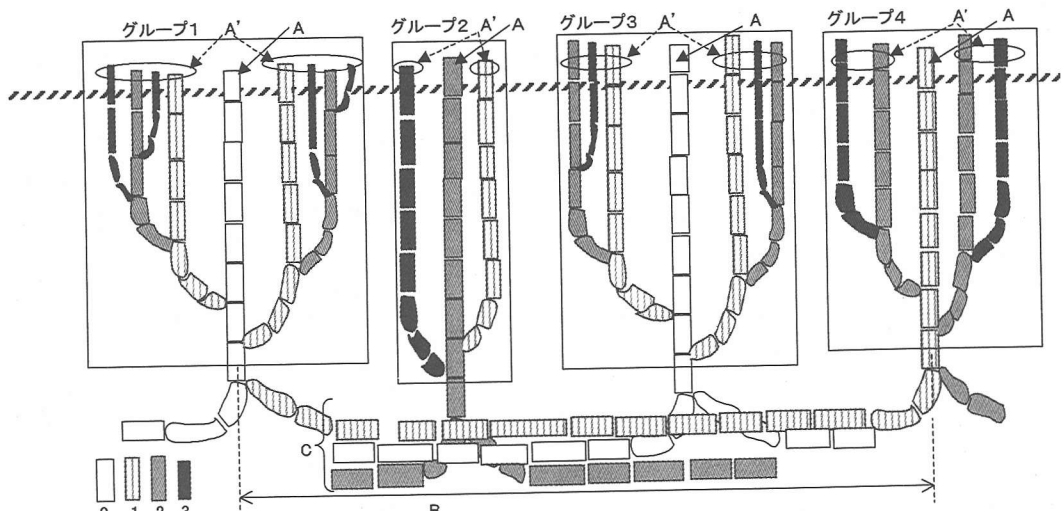


図-3 地下茎の枝分かれ概念図 (0は鉛直地下茎, 1~3は、鉛直地下茎ができてから1年後~3年後に枝分かれにより形成される地下茎を表す)



註 ※Aは鉛直地下茎¹⁶⁾ (ただし、鉛直地下茎そのものも新旧が混在する)。0-3の数字は群落1の鉛直地下茎ができてからの0~3年後に形成されるという意味を表す。A'は枝分かれ¹¹⁾によってできた地下茎
 ※Bは図-1に示した鉛直地下茎の間隔(ターミナルシュートの間隔)¹⁶⁾で本文中では L_e で表示
 ※グループ1とグループ4は地下茎でつながった1つのクローンであるが、グループ2, 3が直接つながっていない場合、Cのように鉛直方向に階層構造となる。これをヨシの水平地下茎の階層数と定義する。

図-4 水平地下茎の階層構造概念図

$$B_{sh0} = k \cdot n^{-3/2} \quad (6)$$

と表現できる。ただし、 k は初期状態における定数で最大バイオマスを表現する際の定数(3.5から4.4)²⁸⁾とは異なる。

また、Mook & Toorn²¹⁾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。すなわち、

$$d = b \cdot B_{sh0}^a \quad (7)$$

のように表現できる。ここに、 a, b は定数である。

式(4)から式(7)を連立すると、式(8)が得られる。

$$h_{sh0} = k' \cdot B_{sh0}^{5/3-2a} \quad (8)$$

ここに、 k' は ρ, b, k をまとめた定数である。

式(7)はAsaeda & Karunaratne¹³⁾によると $a=0.6726$, $b=0.039482$ の時によい相関が得られる(相関係数:+0.87)。従って、Yoda et al.²⁷⁾の経験式(-3/2乗則)との類似性を考慮し、 $a=2/3$ とすると、葉茎の初期高さ h と葉茎の初期バイオマスは式(9)で表現できる。

$$h_{sh0} = k' \cdot B_{sh0}^{1/3} \quad (9)$$

ここで、Ho²⁴⁾の観測結果より、定数 k' を求めると0.039となる(相関係数:+0.83)。この式は初期バイオマスが多いほど初期高さがやや高いことを示してはいるが、地下茎バイオマスが1000-5000(g \cdot m³)の範囲では、初期高さの差は、5cm-10cmと小さい。

なお、これも抽水植物の生長モデルをより一般化するために行なった改良であり、既往解析結果に与える影響は小さい。

(3) 湛水深による密度変化

ヨシの葉茎の密度は大きく以下の3つの要因によって形成される。①Weisner & Strand⁶⁾に示される鉛直地下茎(ターミナルとなるシュート)の間隔の変化(図-1)、②Fiala¹¹⁾に示される地下茎の枝分かれ構造(ターミナルから派生するシュート)、③水平地下茎の階層数である。図-3に地下茎の枝分かれ概念図(Fiala¹¹⁾をもとに作成)、図-4に階層構造の概念図を示す。これら3つの要因より、ターミナルとしての鉛直地下茎の間隔 L_e を用いると、葉茎密度は、

$$Den = M_1 \times M_2 \times Le^{-2} \quad (10)$$

で表現される。ここに、 M_1 は1つのターミナルから枝分かれにより派生した地下茎の数、 M_2 は水平地下茎の階層数である。

図-3において、鉛直地下茎の長さ L_{VR} が極端に短くなると、芽の出る節の数が制限されること、密集して生えた場合には地上部に出た後、光をめぐる競争に敗れ芽が成長しないこと¹¹⁾より、ターミナル形成から1年後、2年後、3年後の細い芽が制限を受けるものとした。すなわち、 M_1 は、ターミナルの L_{VR} が短い場合の空間的制限と水分環境による制限を受けて決まるものと考えられる。

従って、湛水深の影響を受けた時の密度は以下の形で表現できる。

$$Den' = E_{length} \times E_{branch} \times E_{res} \times E_{layer} \times Den$$

$$= E_{total} \times Den \quad (11)$$

式(10)と式(11)の対応関係は、 M_1 の変化は $E_{branch} \times E_{res}$ で、 M_2 の変化は E_{layer} で、ターミナルの間隔変化は E_{length} で表現されている。

①限界酸素輸送距離により地下茎の間隔が変化する効果： E_{length}

Weisner & Strand¹⁰⁾は、湛水部分より上の空中に出ている葉茎部分からの酸素輸送距離によりヨシのターミナルの間隔 Le (m)が変化することを示した。すなわち、

$$Le = 0.75 - 0.227W \quad (W > 0)$$

$$= 0.75 \quad (W \leq 0) \quad (12)$$

であり、この効果は、田中ら¹⁵⁾において既にモデル化されているように以下で与えられる。

$$E_{length} = (Le_0/Le)^2 \quad (13)$$

②枝分かれにより生じるシュートの数が湛水深変化により受ける効果： E_{branch}

地下茎の1節の長さを l_{node} とする。枝分かれした芽が鉛直になるのに2~3節(この高さを l_v とする)必要であるため、鉛直の地下茎の長さが $(3l_v + l_{node})$ 以上ではあまり影響がないと考えられるが、 $(3l_v + l_{node})$ よりも浅くなると芽の生えるスペースが徐々に制限されると考えられる。

また、Fiala¹¹⁾により、芽の密度は2年後程度がピークであり、ターミナルができて4~5年後の芽は薄く短いため、密集した群落の中では十分な日射が得られず枯れる場合も多い。従って1,2,3年後の枝分かれ比 f_1, f_2, f_3 を考慮すると、鉛直地下茎1本あたりの芽の数 N_{buds} は、

$$N_{buds} = 1 + f_1 + f_2 + f_3 \quad (L_{VR} > 3l_v + l_{node})$$

$$= \left\{ 1 + (f_1 + f_2 + f_3) \times \frac{L_{VR}}{3 \cdot l_v + l_{node}} \right\} \quad (L_{VR} \leq 3l_v + l_{node}) \quad (14)$$

となる。ここに、 f_1, f_2, f_3 は Fiala¹¹⁾ より求めた(表-1)。式(14)より、枝分かれに関する影響関数を

$$E_{branch} = 1 \quad (L_{VR} > 3l_v + l_{node})$$

$$= \frac{1 + (f_1 + f_2 + f_3) \times \frac{L_{VR}}{3 \cdot l_v + l_{node}}}{1 + f_1 + f_2 + f_3} \quad (L_{VR} \leq 3l_v + l_{node}) \quad (15)$$

と表現した。

なお、式(3)より、制限される湛水深 ($L_{VR} = 3l_v + l_{node}$ とする W) を求めると約0.7m以上となる。また、陸上部においては湛水面より上の陸高 L_H は、水分、栄養状態において制限を受けるため、地下茎の長さから陸上高さを引いた長さ $(3l_v + l_{node})$ の関係が制限を受ける閾値と考えられる。

③水分影響により芽の生える空間が制限される効果： E_{res}

芽が伸びる初期生長期においては、鉛直地下茎の上層部(芽の近く)から多くの根が生じる¹¹⁾。従って、陸高と鉛直地下茎の長さを用いて、芽の生長に及ぼす影響を

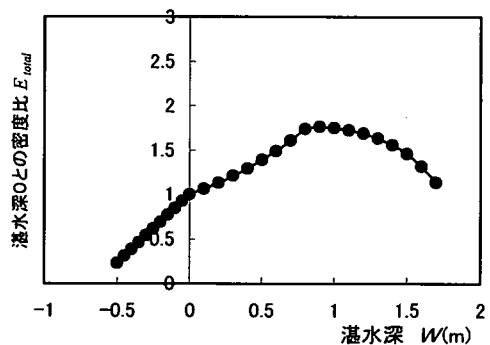


図-5 総合密度影響関数 E_{total} の湛水深による変化

表-2 現地観測地点諸元と計算条件

観測地点	特徴 (注1)	緯度	観測日	年平均気温 T_{avo} °C	気温振幅 T_{asp} °C	日射量率 r	地下部バイオマス g/m^2	RS_{ratio}
S. BOHEMIA								
Rozmberk	A	49°03'	11/2	7.8	9.9	0.9	3166	3.65
Opatvicky V	A	48°59'	10/11	7.8	9.9	0.9	4873	4.06
Opatvicky S	C	48°59'	10/14	7.8	9.9	0.9	8101	9.89
LEDNICE								
Nesyt	A	48°47'	11/19	9	10	1	5128	4.13
Sakvicky	A	48°53'	11/15	9	10	1	2650	1.87
HODONIN								
Kobyli V	B	48°59'	10/24	9.5	10	1	2661	2.86
Kobyli M	B	48°59'	10/22	9.5	10	1	3569	3.42
S SLOVAKIA								
Lion	D	47°47'	10/2	9.8	11	1	3352	1.81

注1) A: 管理された養魚池の沿岸帯, B: 沼地,
C: 養豚場からの豊富な排水を受ける池の沿岸帯,
D: ドナウ川のOxbow湖で周期的に湛水する地域

以下の式で評価する。

$$E_{res} = (L_{VR} - L_H + \alpha_{wat} \cdot L_H) / L_{VR} \quad (L_{VR} \geq L_H)$$

$$= \alpha_{wat} \quad (L_{VR} < L_H) \quad (16)$$

④階層数が増える効果： E_{layer}

図-4に示したように、階層数が増えれば、枝分かれを含むターミナルの数が増えるため、地下茎バイオマスそのものを大きく変化させる。よって、同じ地下茎バイオマスにおける湛水深影響という観点ではこの影響は大きくないと考えられるため、本解析では、階層数影響関数を1とした。これは飽和した群落を扱う際には問題とならないと考えられる。ただし、拡大する過程における1つの群落の周辺部においては、この影響を評価する必要があるのである。

①~④により求めた総合影響関数を図-5に示す。この値を検証するデータはないものの陸側で密度が粗くなるという点や沖側で密度が大きい¹¹⁾がやがて繁茂限界で0になるという傾向は充分に表現されている。

(4) 湛水深による初期高さの変化

湛水深による葉茎の密度変化、直径の変化、芽の平均的な深さを考慮すると、初期高さ H_0' は以下のように表

現できる。

$$H_0' = \frac{h_{st0}}{E_{msd}} \left(\frac{1}{m} \right)^2 + \Delta h_0 \quad (17)$$

ここに、 m は湛水深が $\pm 0\text{cm}$ の時の直径との比、 Δh_0 は湛水深が $\pm 0\text{cm}$ の場合の芽の標準的な位置との偏差分である。芽の数の比で重心位置 L_g を計算すると、

$$L_g = L_{VR} - \frac{1 \times L_{VR} + (f_1 + f_2 + f_3) \frac{L_{VR}}{2}}{1 + f_1 + f_2 + f_3} = 0.4L_{VR} \quad (18)$$

よって、図-3、式(3)より

$$\Delta h_0 = \Delta L_g = 0.4 \cdot \Delta L_{VR} = 0.4 \times 0.365W = 0.146 \cdot W \quad (19)$$

とした。

水ヨシの場合は地下茎の直径よりも地下茎の間隔に大きな特徴が見られること、陸ヨシの場合は鉛直の地下茎深さが変わらないものの枝分かれによって生じる細い芽が減るため、密度が粗くなり、芽の直径が大きくなることから、Fiala¹¹⁾、鈴木ら¹²⁾の観測結果をもとに、水ヨシ、陸ヨシそれぞれについて、 $m=1, 1.5$ とした。

(5) 計算条件

湛水深が浅い側のヨシの生長ポテンシャルの変化を解析するモデルの検証地点を、Fiala¹¹⁾、Cizkova et al.²⁹⁾に示される地点とした。以下に両地点の特徴を示す。

Fiala¹¹⁾は緯度が47度47分-49度3分、年平均気温が7.8°C-9.8°Cの範囲における4地域(S.Bohemia, Lednice, Hodonin, S.Slovakia)で、表-2に示す8観測地点で、ヨシの生長特性を観測した。ここに、それぞれのエコフェーズは、A:管理された養魚池の沿岸帯、B:沼地、C:養豚場からの豊富な排水を受ける池の沿岸帯、D:ドナウ川のOxbow湖で周期的に湛水する地域であり、SakvickyとLionが陸上という条件を受ける地点である。この論文においてヨシの地下部と地上部のバイオマスの比(RS_{msb})が、1から9.9と大きく変動することが示されており、これを本モデルにおいて検証する。

Cizkova et al.²⁹⁾は、チェコのRozmberk池(表-2のFiala¹¹⁾の観測池と同じであるが観測年代が大きく異なる)において、ヨシ群落の崩壊現象に主眼をおいて調査されたものである(観測日は7/27)。この地点は本モデルの K_{NP} が表す意味を評価するために検証地点として採用した。なお、Cizkova et al.²⁹⁾の論文では、5つの観測線(segment1からsegment5)が示されているものの、カルシウムイオンの影響や他の種の影響²⁹⁾など、segment1,3,4,5には本モデルでは組み込まれていない影響もあるため、本解析ではsegment2のみを検証対象とした。

日射量・気温は、Fiala¹¹⁾の再現計算においては、論文中に記載されている年平均気温・月平均気温・緯度・日照時間をもとに、田中ら¹⁴⁾における気温振幅 T_{amp} 、緯度

から計算される年平均気温からの偏差 T_{corr} 、日射量率 r を表-2のように設定した。また、Cizkova et al.²⁹⁾の観測地点のポテンシャル量の解析には実測日平均気温、実測日射量を使用した。

本モデルは付録にモデル概要を示したように、ヨシの各器官のバイオマスならびに葉茎の高さの季節変化を計算する動的モデルである。しかし、①季節変化に対しては、Asaeda&Karunaratne¹³⁾や田中ら¹⁴⁾においてすでに検証されていること、②沖側と陸側のヨシの生長の違いの季節変化を示すデータは、湛水しているヨシの観測の困難さ等から定量的データは乏しく、Fiala¹¹⁾では地下部バイオマスがピークを迎える10月下旬前後のみで観測が行われていること(表-2のNesyt(湛水)とSakvicky(湛水・非湛水両方))から、観測日時点での地上部バイオマスの定量的比較ならびに湛水深変化による生長ポテンシャル変化の定性的比較という形で検証を行いつつ、一般の知見を探ることとした。

なお、Fiala¹¹⁾の観測では地下部の生産量に注目点があり、10月下旬前後の観測における地上部バイオマスに占める枯死体バイオマスを分けて観測していない。しかし、8月中旬に生長率がほぼ0になる(老化期を迎える)ことが示されているため、Nesyt(湛水)とSakvicky(湛水・非湛水両方)の生長ポテンシャルの変化を解析する際には、表-2の観測日の計算で観測値と比較を行うが、観測条件との整合性を考慮し、計算値では生体と枯死体を区別しないこととした。また、残り6地点に関しては地上部バイオマスに対する地下部のバイオマスの比 RS_{msb} や葉茎高さ h_{st} で表-2の観測日の計算結果を観測データで検証する。

3. 陸側におけるヨシの生長ポテンシャルの変化

(1) 地下茎量による変化

図-6は、NesytとSakvickyの葉茎高さの解析結果を、 K_{NP} が1と0.5の場合に比較したものである。湛水深ならびに葉茎高さは湖底(陸の場合は地盤高)から鉛直上向きを正にとっており、湛水深がマイナスというのは地面よりも下側に湛水面があることを示している(定義は図-3)。ほぼ同じ気象条件では、地下茎バイオマスの小さいSakvickyのほうがやや葉茎高さが高くなり、Fiala¹¹⁾の観測結果(Nesytで約3.6m、Sakvickyで約4.2m)を良く表現している。また、陸高が0.25m程度では葉茎高さは $\pm 0\text{m}$ に比べてあまり減少せず、増加することもあることを示している。本モデルは陸側のヨシの密度が粗くなる影響関数を導入し、単位面積あたりのバイオマスは減少するものの、群落内での光の減衰量が減ることを表現している(Lambert-Beerの法則を群落内日射量と葉面積指数

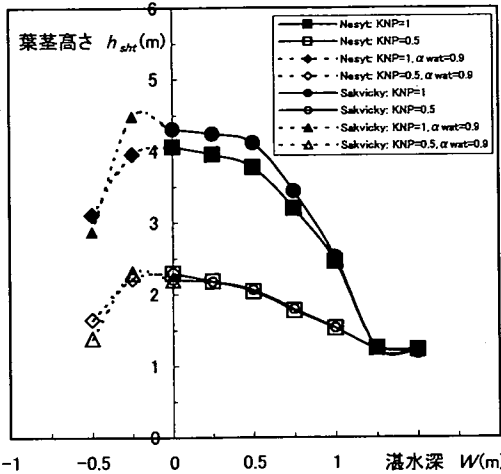


図-6 葉茎高さの湛水深による変化 (Nesyt と Sakvicky)

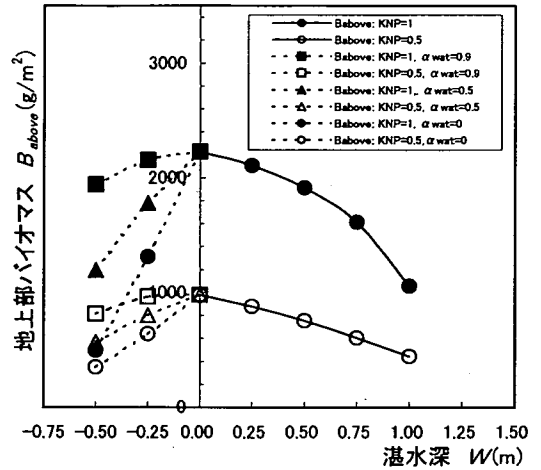


図-7 地上部バイオマスの湛水深による変化 (Nesyt)

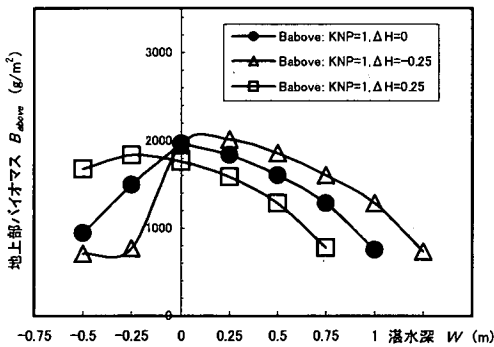


図-8 地上部バイオマスの湛水深による変化 (Sakvicky)

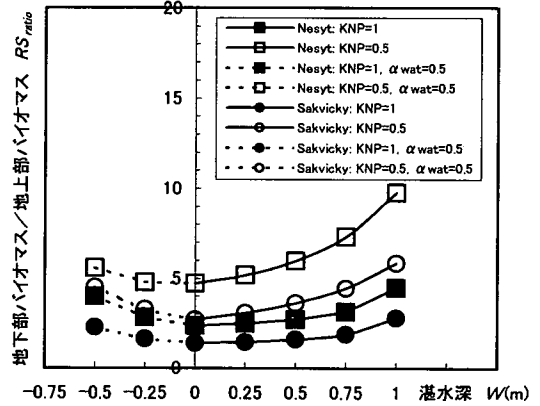


図-9 RS_{ratio} の湛水深による変化

に当てはめている。詳細は田中ら¹⁴⁾。これに伴い、1本当たりの光合成効率が高まり、1本当たりではバイオマスは上昇し、それに応じて葉茎高さが高くなることを表現できたものと考えられる。これは陸側のヨシは茎が太く密度が粗く高くなる¹¹⁾点をよく表現している。また、 K_{NP} が0.5と1では葉茎高さが大きく異なり、観測結果はこの間の値をとる ($K_{NP}=0.8$ 程度)。

図-7はNesytの地上部バイオマスを示したもので、陸側においては α_{wat} の値によってバイオマスを大きく減少させる。 α_{wat} が同じ0.5の場合で葉茎高さで地上部バイオマスの陸側における減少傾向を比較すると、葉茎高さの変化よりも地上部バイオマスのほうが顕著に減少する。これは密度が粗くなったため単位面積のバイオマスは減少するものの、1本当たりの光合成効率が高くなり葉茎高さの変化は少なくなるためと考えられる。0mから湛水深0.75m付近までの地上部バイオマスの計算値と観測値 ($1242g \cdot m^{-2}$)を比較すると、 K_{NP} は葉茎高さと同じ程度の値 ($K_{NP}=0.61 \sim 0.82$)をとる。 K_{NP} には窒素やリン等の栄養塩量そのものも重要であるが、Cizkova et al.⁸⁾によつ

て示されているように堆積している有機物の質も重要である。従って、無理に K_{NP} の値をあわせるのではなく、 K_{NP} が0.5と1の間でFiala¹¹⁾の観測結果が説明可能なかを検証することとする。

図-8はSakvickyの地上部バイオマスを示したもので、陸側においては α_{wat} の値によってバイオマスが大きく変わることはNesytと同様のため、ここでは α_{wat} を0.5に固定し、湛水面の変動 ΔH (平均湛水面からの偏差で上向きを正とする。図-3参照)について考察することとする。Sakvicky地点は湛水と非湛水両方の影響を受ける。ここでは、 $\Delta H = \pm 0.25m$ の場合を比較して示す。地下茎が形成された水深よりも水深が深くなる場合 ($\Delta H = +0.25m$)は、湛水深に対する生長ポテンシャルの最大値は水位の変動に対して陸側に移動し、浅くなる場合 $\Delta H = -0.25m$ は沖側に移動する。Sakvickyで観測された地上部バイオマスは、 $1415g \cdot m^{-2}$ であり、 $\Delta H=0$ 、 $H=0$ の場合に逆解析すると $K_{NP}=0.77$ となり、0.5から1の間の値となる。

図-9はNesytとSakvickyの地下部バイオマスと地上部バイオマスの比 RS_{ratio} を比較したもので、 RS_{ratio} はNesyt, Sakvicky 両地点において1から10の間の値となる。

表-3は8地点の RS_{ratio} の観測値と計算値を比較したものである。計算値は K_{NP} が0.5と1の場合を示す。年平均気温が7.8度から9.8度の間で RS_{ratio} が9.9から1と大きく変動する点が全て表現されている。表-3より、同じ年平均気温では地下部バイオマスの大きいほうが RS_{ratio} は大となり、 K_{NP} に対する変動幅も大となることがわかる。また、8地点の葉茎高さの観測値と計算値を比較すると、Lionを除けば全ての地点が K_{NP} が0.5と1の間で満足されていることがわかる。本解析においては、水分不足とその結果起こる土の栄養状態の変化が密度分布に与える影響と生長時の光合成に与える影響を表す定数を同一に設定した。しかし、Lionは周期的に湛水と非湛水を繰り返す地点であり、このようなエコフェーズにおいては、式(16)による芽が受ける影響と式(2)の水分摂取という光合成に与える影響を別々に設定し、日々の湛水深のもとで計算を行なう必要があると考えられる。

(2)ヨシ群落が衰退している地点での比較

図-10はヨシ群落の崩壊現象が報告されているRozmberk池でCizkova et al.²⁹⁾が観測した結果と本解析結果を示したもので、群落の沖側を除けば、適合度は良くない。陸側における湛水深の変動は20cm以内と報告されており、Sakvicky地点で示した生長ポテンシャル量の変化を考慮したとしても、陸側の減衰傾向は大きい。この地点ではCizkova et al.⁹⁾によって示されたように、ヨシの構成物質であるセルロースやリグニンが無酸素分解される際に、植物の生長を阻害する酸が発生しているためである。群落の沖側から1~2mは有機物がたまりづらいため、生長ポテンシャルに近い値を取っているものと解釈される。有機物層の厚さは湛水深が深くなるほど薄くなるため⁹⁾、沖側2mの地点の湛水深を基準としてそれよりも上にある部分を有機物層の尺度として、本解析結果の K_{NP} と比較すると図-11となる。なお、 K_{NP} は各測定点において K_{NP} を0.01~1.00まで0.01刻みで変化させて100通り計算を行い、解析値と実測値がもっともよくあう値を求めた。この比較解析においては地下茎量をすべて $2000\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ としたため、相関係数は0.7とやや低い値となっている。しかし、夏季における地上部バイオマスと翌冬季における地下茎バイオマスにはよい相関があり²¹⁾、崩壊現象がおきている地点では地下茎量が減少していることが予想される。すなわち、地下茎量と K_{NP} を両方同定するような方式にすれば相関係数は向上する。従って、 K_{NP} の値はNやPなどの栄養塩の量だけではなく湛水面から下の有機物の質を把握するための指標としても活用可能であること、崩壊が生じてい

表-3 RS_{ratio} と葉茎高さの解析値と観測値の比較

観測地点	条件		観測値		解析結果			
	年平均気温 T_{ave} °C	地下部 バイオ マス g/m^2	RS_{ratio}	h_{st}	RS_{ratio}		h_{st}	
					栄養 飽和 $K_{NP}=1$	栄養 飽和 $K_{NP}=0.5$	栄養 飽和 $K_{NP}=1$	栄養 飽和 $K_{NP}=0.5$
Rozmberk	7.8	3166	3.7	2.1	2.47	5.55	1.86	3.3
Opatvicky V	7.8	4873	4.1	2.8	3.33	7.51	1.76	3.2
Opatvicky S	7.8	8101	9.9	2.8	5.05	11.7	1.67	2.93
Nesyt	9	5128	4.1	3.6	2.68	5.96	2.04	3.77
Sakvicky	9	2650	1.9	4.2	1.36	2.7	2.19	4.3
Kobyli V	9.5	2661	2.9	2.5	1.49	3.31	2.14	4.27
Kobyli M	9.5	3569	3.4	3.2	1.88	4.11	2.13	4.04
Lion	9.8	3352	1.8	4.9	1.37	2.51	2.64	4.66

注：観測地点の詳細な条件は表-2に記載

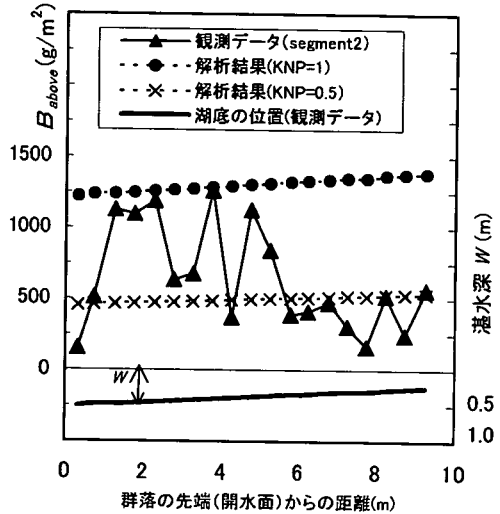


図-10 内部崩壊地点におけるヨシ群落の地上部バイオマスの比較

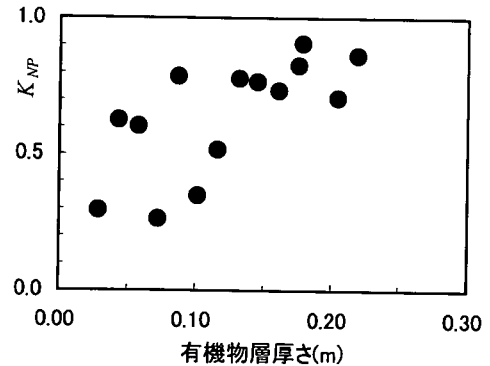


図-11 有機物層厚さと K_{NP} の関係

る群落においては有機物層の厚さとその質が生長を解析する上での重要なパラメータであることがわかる。

4. 考察

本解析モデルは、陸上部の密度変化に Fiala¹¹⁾の観察に基づく地下茎構造を取り入れ、陸上部においては枝分かかれた芽が阻害される影響により密度が粗くなる点を表現したものである。図-6 に示すように、湛水深が±0cmに近い範囲の陸上部においては、地上部の葉茎高さはあまり変化しないのに対し、図-7においてはバイオマスは減少する。これは、陸上部のヨシが太く高く伸びるという観測結果^{11), 12)}を良く表現している。また、Nesyt と Sakvicky では、Nesyt のほうが地下茎バイオマスが大きい点にも関わらず Sakvicky のほうが葉茎高さが高いという点は、群落の地下茎構造の変化や、地下茎バイオマスと葉茎バイオマスの関係を定義したことにより良く表現されている(図-6)。さらに驚くべきことは、Fiala¹¹⁾において観測された年平均気温 7.8-9.8°Cの間における地上部と地下部のバイオマスの比 RS_{sub} と葉茎高さ h_{st} の変化を表-3 のようにならかなり正確に表現できることである。ただし、周期的に湛水と非湛水を繰り返す Lion のみがわずかに傾向がずれている点は、このような環境においては、湛水深の長期的変動・時間変動がヨシの生長に大きな影響を与えている可能性を示唆している。これは、Coops et al.⁹⁾のライン川の事例とともに興味深く、このような地点においては更なる検討が必要といえよう。

ヨシの地下茎の枝分かかれ構造の空間的制限と水分制限に基づく密度変化がヨシの生長を記述するのに重要な要因であることがわかったが、枝分かかれ構造そのものについての知見をより深めることも重要であろう。Fiala¹¹⁾の論文に示されているように、葉茎の間隔分布や直径分布から地下茎構造を推定することは可能である。現地観測を行なう場合、1m²当りの本数以外に茎の直径と間隔の分布もあわせて押さえておくことが重要と考えられる。

図-7 の Nesyt の解析に参考として示した陸側の減少曲線は、陸側においては影響係数 α_{wat} が如何に重要かを示している。影響係数 α_{wat} は水分条件、還元度、光合成阻害物質の形成度に関連しており、また相互に密接に関連している。 α_{wat} は地下の栄養状態 K_{NP} とともに重要な因子で、 α_{wat} と K_{NP} の推定は陸側のヨシの生長を評価する上で、非常に重要な因子である。また、図-8 の Sakvicky の解析に参考として示した±0.25m の計算結果は、地下茎が育った環境における湛水深と現在の湛水深が異なるとその生長ポテンシャルが大きく変化することを示している。地下茎の深さ・間隔は Armstrong¹⁰⁾による地下への酸素輸送による環境改善効果や Weisner & Strand⁶⁾の限界酸素輸送距離の考え方にたつと過去 4~5 年の地下茎形成期における湛水深変化の履歴を反映したものである。従って、もともと湛水深が変化する環境では地下茎はそれに耐える機構がある程度持っていると考えられる。コ

ンスタンス湖や琵琶湖のように湛水深が例年とは異なる長期的変化をした場合においても、その生長ポテンシャル曲線は、深くなった場合は陸側に、浅くなった場合は沖側に移動し、耐える機構を持っていることがわかる。問題は、湛水深が例年より上昇した場合の緩衝帯となる陸側のヨシがない場合には、ヨシ群落の生長ポテンシャルは特に湛水深の上昇に対し脆弱なものとなる点である。また、ヨシが生長可能な限界の湛水深は Sakvicky の解析例でもわかるように湛水深の変化そのものによっても大きく異なる(Haslam³⁰⁾では水中 2m から陸上 1m とされている)。

表-3 において、 K_{NP} を 1 と 0.5 の間で評価したのは、過去のヨシのバイオマスの観測結果は、大きくばらつきがあり、特に砂の場合、地上部バイオマスが 40 g/m² と大変小さい値も観測されている(Ksenofontova³¹⁾)。また、強い風波を受ける(吹送距離が長い)地点では有機物がたまりづらく³²⁾、砂が分級され栄養状態が悪くなるため K_{NP} の値は低いと考えられる。また、気温が低く有機物が分解されづらい低緯度地方では堆積した有機物の質そのものが悪影響をあたえる。従って、理想的な条件下で生育しているものは必ずしも多くはなく、0 から 1 の範囲で大きくばらつくものといえよう。図-10 の K_{NP} の値が陸側で減少しているのは湛水深変化の影響と有機物の質が大きく関係しており、図-11 によって、有機物層の厚さと関係があることを示した。このように、実際の生長量とポテンシャル量との乖離度は K_{NP} によって表現され、それはヨシの栄養状態または健康状態を示すものと考えられる。図-10 の解析においては、地下茎量は同一としたため、図-11 の相関係数はやや悪い値となった。しかし、経年変化があれば、地下茎量と K_{NP} の両方を推定することも可能であるため、ヨシの地下の健康状態を逆解析することの可能性を示せたといえよう。

以上のことより、ヨシ群落の現在の状態については、少なくとも過去 4~5 年の湛水深変化、栄養状態とそれによる葉茎高さ・地上部バイオマスの変化をあわせて議論することが必要と考えられる。なお、このモデルは成熟した群落における生長を解析するもので、1~3 年目は枝分かかれ強度が若干異なることが予想される。Kvet²²⁾により 3 年目の群落は密度が高くなることにより生産性が落ちることが指摘されており、創生したヨシ群落の拡大過程を精度良く評価するためには、若い群落の地下茎構造の変化や密度分布の変化を調査する必要があると考えられる。また、成熟しきった群落において、ヨシの分解物が生長を阻害する場合については、ヨシの分解メカニズムとともに今後解明していく必要がある。

人為的に管理されている貯水池における夏の水位低下はヨシに悪影響を与えているとの報告もあり³³⁾、貯水池運用そのものとヨシの関係を把握しておくことが大変重

要と考えられる。本解析モデルは水位変動とヨシの生長を定量的に解析するための第一歩を示したものである。

5. 結論

本研究により得られた知見は以下のとおりである。

- (1) 地下茎の枝分かれ構造は、地下茎の深さ・間隔変化とともに湛水深変化（陸地を含む）に伴う葉茎の密度変化を表現するのに重要な要素である。
- (2) 陸上部のヨシは、湛水面よりも上の部分における水分条件、栄養条件、還元度により生長ポテンシャル量が大きく変動する。その変動傾向は地下茎深さと湛水面より上の陸上高さにより良く表現される。
- (3) 地下茎の深さ・間隔は過去4～5年の地下茎形成期における湛水深変化の履歴を反映したものである。地下茎が形成された時の湛水深条件と異なる水深で生育する場合には、その生長ポテンシャル曲線は、深くなった場合は陸側に、浅くなった場合は沖側に移動する。
- (4) 地下茎のバイオマスが大きくなると葉茎の密度が高くなり光制限を受けるため、地上部のバイオマスの上昇量は制限される。また葉茎高さは同じ気温・日射条件では、栄養状態が良い場合には、地下茎のバイオマスが小さい方がやや高くなる。本モデルは葉茎高さならびに RS_{ratio} の複雑な変化が表現可能である。
- (5) K_{NP} は、地下茎の栄養状態・健康状態を推定する指標になりうるものである。
- (6) 陸側のヨシは湛水深変化に対する緩衝帯であり、この部分がない場合にはヨシ群落は湛水深変化に対し脆弱なものとなる。

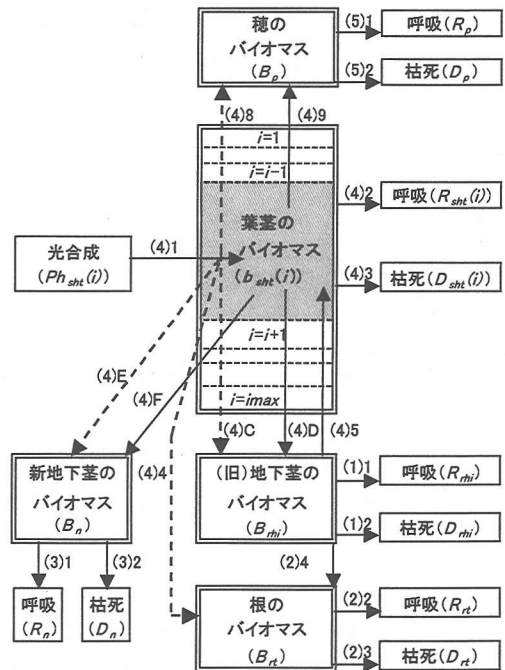
本研究により、陸側におけるヨシの日射量・気温・湛水深の影響が評価可能となった。より一層の工学的活用を図るためには、陸側における土の条件を様々な湛水条件との関係において把握・定式化することが重要である。また、自然条件・人為条件により長期的または短期的な水位変動（ヨシの生育が可能な範囲の変動）を伴う貯水池の場合には、ヨシと水位変動の関係を検討する必要があると考えられる。

謝辞：本研究を行うにあたっては、Cizkova, H., Hauser, V. 両氏より現地観測地点近傍の気象データを提供していただいた。記して謝意を表します。

付録

1) 支配方程式

地下茎モデル、根モデル、新地下茎モデル、葉茎モデル、穂モデルの支配方程式をそれぞれ式(A1)～(A5)に示す。このモデルでは、ヨシを単体ではなく $1m^2$ 当りの群



- 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。

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

図-付1 支配方程式の各項の相互関係

落のバイオマス(g/m^2)で評価している。また、葉茎については、植物の頂上から高さ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っている。モデルの概念図を、図-付1に、支配方程式の記号一覧を表-付1に示す。

$$\begin{aligned}
 \frac{dB_{mi}}{dt} &= -R_{mi} - D_{mi} - Rhif \cdot f_{rhi} + y \cdot \sum_{i=1}^{i=\max} \epsilon_{sht} \cdot b_{sht}(i) \cdot f_{sht} \\
 &+ y \cdot \sum_{i=1}^{i=\max} \epsilon_{ph} \cdot Ph_{sht}(i) \cdot f_{ph}
 \end{aligned} \quad (A1)$$

$$\frac{dB_{rt}}{dt} = G_{rt} \cdot f_{rt} - R_{rt} - D_{rt} + x \cdot Rhif \cdot f_{rhi} \quad (A2)$$

$$\begin{aligned}
 \frac{dB_n}{dt} &= -R_n - D_n + (1-y) \cdot \sum_{i=1}^{i=\max} \epsilon_{sht} \cdot b_{sht}(i) \cdot f_{sht} \\
 &+ (1-y) \cdot \sum_{i=1}^{i=\max} \epsilon_{ph} \cdot Ph_{sht}(i) \cdot f_{ph}
 \end{aligned} \quad (A3)$$

表-付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
ヨシの生活史を表すユリウス日 (t)	t_b	生長開始日(91day)	(day)
	t_e	地下茎の栄養による初期生長期最終日(145day)	(day)
	t_f	穂の形成日(196day)	(day)
	t_p	物質輸送開始日(166day)	(day)
	t_s	老化開始日(215day)	(day)
	t_r	根の生長開始日(112day)	(day)
支配方程式の各項に使用される記号	B	\hat{v} イオマス	(g/m^2)
	b	各層 <i>i</i> (1cm)毎の \hat{v} イオマス	($g/m^2/cm$)
	R	呼吸量	($g/m^2/day$)
	D	枯死量	($g/m^2/day$)
	Ph	光合成量	($g/m^2/day$)
	$Rhif$	地下茎に蓄積された物質の根や葉茎への輸送量	($g/m^2/day$)
添え字の意味	G_{ri}	光合成物質の根の生長への供給量	($g/m^2/day$)
	rhi	旧地下茎 (rhizome)	-
	ri	根(root)	-
	n	新地下茎 (new rhizome)	-
	sh	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_{sh}	$t_s < t$ 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_{ri}	$t_r < t < t_p$ 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_{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	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

参考文献

- 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, pp.118-131, 1995.
- 桜井善雄: 続・水辺の環境学, 新日本出版社, p.56, 1994.
- Stark, H. and Dienst, M.: Dynamics of lakeside reed belts at Lake Constance (Untersee) from 1984 to 1987, *Aquat. Bot.*, Vol.35, pp.63-70, 1989.
- Ostendorp, W.: Damage by episodic flooding to reeds in a prealpine lake: proposal of a model, *Oecologia*, Vol.86, pp.119-124, 1991.
- 大塚泰介, 岩崎敬二, 熊谷明生, 小西民人: 琵琶湖南湖東岸における抽水植物帯面積の減少について, *Jpn. J. Limnol.*, Vol.57, No.3, pp.261-266, 1996.
- Coops, H., Van den Brink, F.W.B. and Van der Verde, G.: Growth and morphological responses of four helophyte species in an experimental water depth gradient, *Aquat. Bot.*, Vol.54, pp.11-24, 1996.
- Cleaving, O.A. and Lissner, J.: Taxonomy, chromosome numbers, clonal diversity and population dynamics of *Phragmites australis*, *Aquat. Bot.*, Vol.64, pp.185-208, 1999.
- Cizkova, H., Brix, H., Kopecky, J. and Lukavska, J.: Organic acids in the sediments of wetlands dominated by *Phragmites australis*: evidence of phytotoxic concentrations, *Aquat. Bot.*, Vol.64, pp.303-315, 1999.
- Cleaving, O.A.: Effects of litter accumulation and water table on morphology and productivity of *Phragmites australis*, *Wetlands Ecology and Management*, Vol.5, pp.275-287, 1998.
- Armstrong, W.: Root aeration in the wetland condition. In: Weisner, S.E.B.: Factors affecting the internal oxygen supply of *Phragmites australis* (Cav) Trin. Ex Stuedel in situ, *Aquat. Bot.*, Vol.31, pp.329-335, 1988.
- Fiala, K.: Underground Organs of *Phragmites australis*, their growth, biomass and net production, *Folia Geobot. Phytotax.*, Vol.11, pp.225-259, 1976.
- 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, pp.19-41, 1993.
- Asaeda, T. and Karunaratne, S.: Dynamic modeling of the growth of *Phragmites australis*: Model description, *Aquat. Bot.*, Vol.67, pp.301-318, 2000.
- 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, pp.119-129, 2000.
- 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, No.677, II-55, pp.141-150, 2001.

$$\frac{db_{sh}(i)}{dt} = Ph_{sh}(i) - R_{sh}(i) - D_{sh}(i) - G_{ri} \cdot f_{ri} \cdot (b_{sh}(i)/B_{sh}) + (1-x) \cdot Rhif \cdot f_{rhi} \cdot (b_{sh}(i)/B_{sh}) - \epsilon_{sh} \cdot b_{sh}(i) \cdot f_{sh} - \epsilon_{ph} \cdot Ph_{sh}(i) \cdot f_{ph} - b_{sh}(i) \cdot \epsilon_p \cdot ff - Ph_{sh}(i) \cdot k \cdot ff \quad (A4)$$

$$\frac{dB_p}{dt} = -R_p - D_p + \sum_{i=1}^{i=imax} Ph_{sh}(i) \cdot k \cdot ff + \sum_{i=1}^{i=imax} \epsilon_p \cdot b_{sh}(i) \cdot ff \quad (A5)$$

ここに, (i) : 植物の頂上から i 番目の層の物質質量, imax : 層の最大数, を示す.

2) 各項のモデル化

式(A1)~(A5)の支配方程式における各項のモデル化ならびにモデル定数は田中ら^{14),15)}を参照されたい.

- 16) Weisner, S.E.B. and Strand, J.A. : Rhizome architecture in *Phragmites australis* in relation to water depth: Implications for within-plant oxygen transport distances, *Folia Geobot. Phytotax.*, Vol.31, pp.91-97, 1996.
- 17) 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, pp.1093-1098, 2001.
- 18) Gloser, J. : Characteristics of CO₂ exchange in *Phragmites australis* Trin. derived from measurements in situ, *Photosynthetica*, Vol.11, No.2, pp.139-147, 1977.
- 19) Asaeda, T. and Bon, T.V. : Modelling the effects of macrophytes on algal blooming in eutrophic shallow lakes, *Ecol. Model.*, Vol.104, pp.261-287, 1997.
- 20) Ondok, J.P. : Estimation of seasonal growth of underground biomass. In: Dykyjova, D. and Kvet, J.(Eds.) *Pond Littoral Ecosystems*. Springer-Verlag, Germany, p.194.
- 21) Mook, J.H. and 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.*, Vol.19, pp.501-517, 1982.
- 22) Kvet, J.: Growth analysis approach to the production ecology of reedswamp plant communities, *Hydrobiologia t.*, Vol.12, pp.15-40, 1971.
- 23) Lippert, I., Rolletschek, H., Kuhl, H. and Kohl, J.G.: Internal and external nutrient cycles in sands of *Phragmites australis*, a model for two ecotypes, *Hydrobiologia*, No.408/409, pp.343-348, 1999.
- 24) Ho, Y.B.: Shoot development and production studies of *Phragmites australis* (Cav) Trin. Ex Stuedel in Scottish lochs, *Hydrobiologia*, Vol.64, No.3, pp.215-222, 1979.
- 25) Graneli, W., Weisner, S.E.B. and Sytma, M.D. : Rhizome dynamics and resource storage in *Phragmites australis*, *Wetlands Ecology and Management.*, Vol.1, No.4, pp.239-247, 1992.
- 26) Schierup, H.-H.: Biomass and primary production in a *Phragmites communis* Trin. swamp in North Jutland, Denmark, *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, Vol.20, pp.94-99, 1978.
- 27) Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H. and Hozumi, K.: Intra specific competition among higher plants. XI. Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions, *J. of Biology*, Osaka city Univ., Vol.14, pp.107-129, 1963.
- 28) White, J.: Demographic factors in populations of plants, In: Mook, J.H. and 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.*, Vol.19, pp.501-517, 1982.
- 29) Cizkova, H., Strand, J.A. and Lukavska, J. : Factors associated with reed decline in a eutrophic fishpond, Rozmberk (South Bohemia, Czech Republic), *Folia Geobot. Phytotax.*, Vol.31, pp.73-84, 1996.
- 30) Haslam, T.: Biological flora of the British isles no.128: *Phragmites communis* Trin., *J.Ecol.*, Vol.60, pp.585-610, 1972.
- 31) Ksenofontova, T.: Morphology, production and mineral contents in *Phragmites australis* in different waterbodies of the Estonian SSR, *Folia Geobot. Phytotax.*, Vol.23, pp.17-43, 1976.
- 32) Dykyjova, D. and Hradecka, D.: Production ecology of *Phragmites communis* I. Relationships of two ecotypes to the microclimate and nutrient conditions of habitat, *Folia Geobot. Phytotax.*, Vol.11, pp.23-61, 1976.
- 33) Putten, W.H. van der : Die-back of *Phragmites australis* in European wetlands: an overview of the European research programme on reed die-back and progression(1993-1994), *Aquat. Bot.*, Vol.59, pp.263-275, 1997.

(2001. 2. 2 受付)

THE INFLUENCE OF SOIL CONDITIONS ON THE GROWTH DYNAMICS OF LANDWARD *Phragmites australis*

Norio TANAKA, Takashi ASAEDA, Shiromi KARUNARATNE and Katsutoshi TANIMOTO

A dynamic model associated with shoot density variation along water depth gradient including landward site has been developed to illustrate the growth dynamics of *Phragmites australis*. The environmental factors affecting the strength of tillering of vertical rhizome has been considered. The validity was confirmed by the below-ground and above-ground biomass ratio and shoot height. The tendency that the growth potential of landward reed is changed dynamically by the water deficiency or nutrient condition was well represented by vertical rhizome length and land height. The growth potential curve is shifted to landward or waterward, when water depth become deeper or shallower than the water depth when the rhizome was formed, respectively. The importance of landward reed is depicted as a bufferzone of water-level fluctuation. The difference between potential biomass and observed data indicates nutrient or healthy conditions and the thickness of organic layer is closely related the difference.