

河川空間におけるヒメガマ *Typha angustifolia* の 地下茎拡大機構

田中規夫¹・武村武²・浅枝隆³・長谷川敦⁴・谷本勝利⁵

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学生会員 工修 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)

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)

⁵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)

ガマ、ヒメガマの各器官間のエネルギー輸送を考慮した生長モデルを作成した。モデルは、群落中心部における地上部バイオマス、地下部バイオマスの季節変化や、湛水深に対する生長特性、各器官の構成比、地上部バイオマスと地下部バイオマスの比、により検証された。老化期におけるバイオマスの変化を現地観測した結果、穂付きの株と穂無しの株では、器官の構成比の変化が大きく異なり、栄養繁殖器官である地下茎の変化が全く対照的であることがわかった。河川空間におけるガマ、ヒメガマ群落の拡大形態は、植生地点の横断面形状や外力などの生育環境により大きく変化することが判明した。

Key Words : *Typha angustifolia*, *Typha latifolia*, below-ground biomass, water depth, seasonal variation

1. はじめに

「多自然型川づくり」は試行的な事業も含めると、早や数10年が経過した¹⁾。都市内における多自然型川づくりは、流下能力向上・河岸防衛と多様な生態系の創出(植生の繁茂・動物の生育・生息場所の確保)という課題があるが、河道拡幅が困難で洪水時のための排水路と化している都市内の小河川においては、豊かな生態系の創出は困難な場合が多い¹⁾。

湖沼の生態系において陸域と水域が接するエコトーン(推移帯)に形成される水生植物帯の湖全体の生態系に及ぼす効果・水質改善効果が注目されている²⁾。このようなエコトーンは、湖岸傾斜が緩くその幅が広いほど水生植物の繁茂できる空間が広く確保される³⁾。河川においても緩勾配が見なおされているが、中小規模の洪水においてものみ水位があがる領域には、水生植物が芽生えてもそこで生長する条件が確保されづらい。すなわち、水棲昆虫等の自然な繁殖があまり期待できず、「緩勾配+多自然型護岸」の水界生態系創出効果は限定される。さらに、河川用地の拡幅が困難な都市内の小河川においては、精一杯の流下能力を確保するため、急な法面勾配のコンクリート三面張り水路が多い。生態学上はあまり好ましくない空間であるが、埼玉県南部においては図

-1(a)~(c)のようにヒメガマ *Typha angustifolia* やマコモ *Zizania latifolia* 等の大型水生植物が繁茂する事例が多い。これらは河床における微高地等、平水時の水位変動に対し幅の広いエコトーンが確保されている地点である。しかし、ヒメガマは横方向への繁殖能力が高く⁴⁾、時として、河川空間を占領するほどに繁茂する場合もあるため(図-1(b))、水界生態系創出効果と流下能力の阻害は表裏の関係にある。

抽水植物であるヒメガマは地下茎による栄養繁殖を行うが、穂により形成される種子による繁殖も行う⁴⁾。成熟した群落の拡大はもっぱら栄養繁殖であり種子繁殖の果たす役割は小さい⁵⁾が、新しい場所を確保する際には、その種子による発芽能力が発揮される。多自然型川づくり、ピオトープの創出、湖岸環境の保全・復元⁶⁾に頻繁に用いられる素材としての代表はヨシ *Phragmites australis* であるが、泥厚が厚い地点では、地下への酸素輸送能力の高いマコモ⁷⁾やヒメガマが繁茂する等、土壌環境、湛水深に応じて、ヨシ以外の抽水植物が繁茂する。

本研究は、底泥が堆積しやすい低平地の都市内小河川における潜在自然植生⁸⁾としてのヒメガマに着目し、その生産特性をヨシのモデル^{9,10)}を改良することにより、定量的に評価する方法の開発を行うものである。また、ヨシモデル、ヒメガマモデルを将来的に抽水植物の一般

的な生長モデルへと拡張する¹¹⁾ことならびにヒメガマモデルの検証のために、ガマ *Typha latifolia* の生長モデルを合わせて構築する。さらに、自然に繁茂したヒメガマ群落の拡大機構を調査し、地下部の拡大に関する定量化・制御を行うのに必要な知見を抽出するものである。

2. ヒメガマ、ガマの生長モデル

(1) ヒメガマ、ガマの生活史

ヨシの年間の生長過程は図-2 に示すユリウス日 (Julian day) によって表現される^{9),10)}。ヒメガマ、ガマの場合には、生長開始がやや遅く、110day⁹⁾程度、120day^{5),12)}程度で、8-9月 (穂をつける時期の中ほどでヨシと同じかやや遅い時期) にピークバイオマスが現れる¹²⁾。そこで、ヒメガマ・ガマの生活史については、生長開始日を変更し、その他の関係式はヨシと同一としてモデル化した。

(2) バイオマスの支配方程式

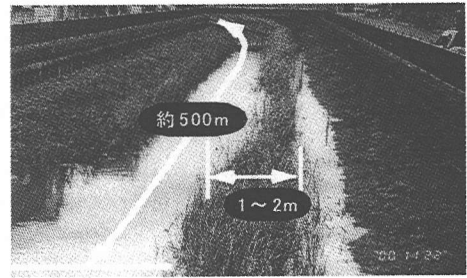
植物の生長を生産と消費 (呼吸・枯死) と各器官間の輸送に分けて考えると、ヨシと同様の生活史を持つ多年生の抽水植物であるヒメガマ・ガマの生長もヨシと同じ支配方程式で表現できると考えられる。従って、Asaeda & Karunaratne⁹⁾によって提案された(1)地下茎モデル、(2)根モデル、(3)新地下茎モデル、(4)葉茎モデル、(5)穂モデルの支配方程式を抽水植物の一般化方程式と考え、個々の植物の特徴は生活史ならびに各項 (特に光合成量を計算する項) のモデル化において考慮することとした。

当該モデルは、ヨシを単体ではなく 1m²当りの群落として評価し、葉茎については高さ 1cm 毎の階層に分け各層毎の有効日射量をもとに計算を行う。従って、(1)~(5)の支配方程式は植物群落(1m²当り)の乾燥重量(g/m²)の 1日単位の変化を記述するものである (詳細は田中ら¹³⁾)。表-1 に支配方程式を表現する記号・添え字の一覧を示す。

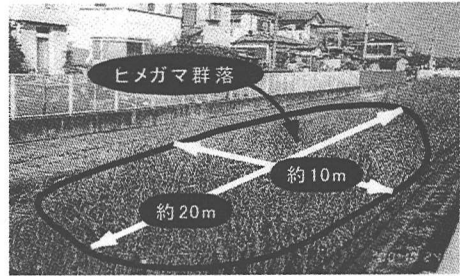
$$\frac{dB_{rhi}}{dt} = -R_{rhi} - D_{rhi} - Rhif \cdot f_{rhi} + y \cdot \sum_{i=1}^{i=j \max} \varepsilon_{sh} \cdot b_{sh}(i) \cdot f_{sh} + y \cdot \sum_{i=1}^{i=j \max} \varepsilon_{ph} \cdot Ph_{sh}(i) \cdot f_{ph} \quad (1)$$

$$\frac{dB_{ri}}{dt} = G_{ri} \cdot f_{ri} - R_{ri} - D_{ri} + x \cdot Rhif \cdot f_{rhi} \quad (2)$$

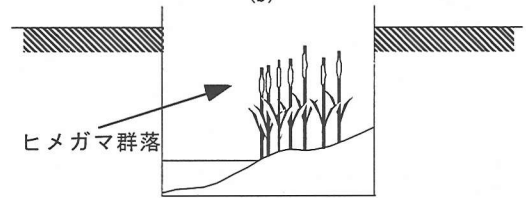
$$\frac{dB_n}{dt} = -R_n - D_n + (1-y) \cdot \sum_{i=1}^{i=j \max} \varepsilon_{sh} \cdot b_{sh}(i) \cdot f_{sh} + (1-y) \cdot \sum_{i=1}^{i=j \max} \varepsilon_{ph} \cdot Ph_{sh}(i) \cdot f_{ph} \quad (3)$$



(a)



(b)



(c)

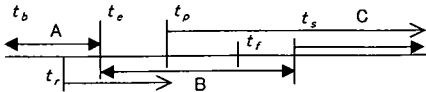
図-1 (a) 植生状況 (藤右衛門川), (b) 植生状況 (伝右川), (c) 河川内のエコトーンとヒメガマ群落

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

$$\begin{aligned} \frac{dB_p}{dt} = & -R_p - D_p + \sum_{i=1}^{i=j \max} Ph_{sh}(i) \cdot k \cdot ff \\ & + \sum_{i=1}^{i=j \max} \varepsilon_p \cdot b_{sh}(i) \cdot ff \end{aligned} \quad (5)$$

(3) 各器官間のフラックス、湛水深影響のモデル化

Asaeda & Karunaratne⁹⁾はヨシの場合について、①地下茎から根・葉茎への輸送量、②光合成物質の根への供給、③各器官の呼吸量・枯死量、のモデル化を行った。また、田中ら¹⁴⁾は、Weisner & Strand¹⁵⁾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



A: 初期生長期, B: 光合成生長期, C: 老化期
 生長開始日 : $t_b=91(\text{day})$
 光合成生長開始日 : $t_e=t_b+0.14(t_f-t_b)^{1.27}=145(\text{day})$
 穂の形成日 : $t_f=t_b+105(\text{day})=196(\text{day})$
 物質輸送開始日 : $t_o=t_b+75(\text{day})=166(\text{day})$
 老化開始日 : $t_s=t_b+0.22(t_f-t_b)^{1.36}=215(\text{day})$
 根の生長開始日 : $t_r=t_b+21(\text{day})=112(\text{day})$

図-2 生活史に対応したユリウス日の定義

の間隔) そのものが変化すること)に基づき, 湛水深に対する形態変化をモデルの初期条件に組み込んだ。図-3に示す様に湛水深影響下の葉茎間隔 $Le(\text{cm})$ と地下茎の深さ $De(\text{cm})$ を以下のように定めた。

$$De = 65 - 0.365 \cdot W \quad (6)$$

$$Le = 75 - 0.227 \cdot W \quad (7)$$

ここに, $W(\text{cm})$ は湛水深を表す。

湛水深による葉茎間隔の変化を導入すると, 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。

$$Den' = (Le_0 / Le)^2 Den \quad (8)$$

$$H_0'' = (Le / Le_0)^2 H_0 + 0.365 \cdot W \quad (9)$$

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, 地面すれすれの所に水面があり, 水分摂取に影響のない場合) の標準的な間隔 (75cm) である。また, 式(9)の右辺第2項は芽の平均位置が高くなる効果を表すものである。

ここで, モデル定数は植物により若干異なると考えられるが, 感度分析の結果⁹⁾, ピークバイオマスに及ぼす影響量は, 光合成量に比べて1オーダー小さい。従って, 上記①~③ならびに湛水深影響に関しては同一の値を使用し, 光合成部分のモデル定数にヒメガマ・ガマの特徴を入れることとし, 従来の知見を用いて検証することとした。

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

(4) 光合成量のモデル化

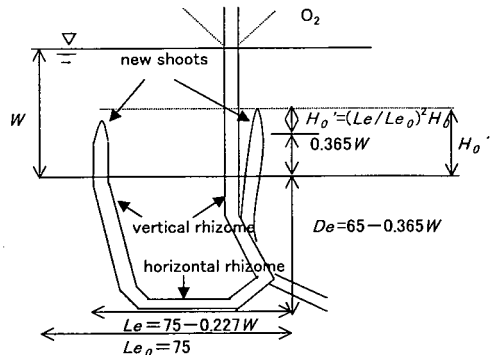
光合成量は, 光合成に有効な日射量と栄養塩類に伴って増加し, 老化とともに減少する。すなわち,

$$Ph_{sh}(i) = P_m \cdot K_{co} \cdot K_{NP} \cdot \theta^{(T-20)} \cdot \frac{I_{PAR}(i)}{K_{PAR} + I_{PAR}(i)} \quad (10)$$

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

表-1 支配方程式を表現する記号・添え字一覧

大項目	記号	記号の意味	単位
支配方程式の各項に使用される記号	B	バイオマス	(g/m^2)
	b	各層 i (1cm) 毎のバイオマス	($\text{g}/\text{m}^2/\text{cm}$)
	R	呼吸量	($\text{g}/\text{m}^2/\text{day}$)
	D	枯死量	($\text{g}/\text{m}^2/\text{day}$)
	Ph	光合成量	($\text{g}/\text{m}^2/\text{day}$)
	$Rhif$	地下茎に蓄積された物質の根や葉茎への輸送量	($\text{g}/\text{m}^2/\text{day}$)
	G_{ri}	光合成物質の根の生長への供給量	($\text{g}/\text{m}^2/\text{day}$)
添え字の意味	rhi	旧地下茎 (rhizomes)	-
	rt	根 (root)	-
	n	新地下茎 (new rhizomes)	-
	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



※ H_0 は $W=0 (Le_0)$ の時に求めた相関式

図-3 湛水深影響下の葉茎間隔と地下茎深さ (Weisner & Strand¹⁵⁾ をもとに作成)

で表現した。ここに, P_m : 最大光合成率, K_{CO} : 二酸化炭素の乾燥重量への変換定数, K_{NP} : 地中のリン酸濃度, 窒素濃度に対応する定数, $I_{PAR}(i)$: i 層の高さにおける有効日射量, Age_{sh} : 光合成開始日からの日齢, $K_{PAR} K_{age}$: 半飽和定数, である。なお, 本解析においては, 栄養塩制限がない場合を解析条件としたため, $K_{NP}=1$ とした。

ここで、光合成に利用される日射量 I_{PAR} は Dykyjova¹⁶⁾ より、全日射量の 40~45% にあたるため、

$$I_{PAR} = 0.45 \text{ (全日射量)} \quad (11)$$

とした。また、Monsi & Saeki (1953 : Ondok¹⁷⁾ 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、第 j 層における葉面積指数 $LAI(j)$ (= 生葉面積 / 土地面積) の植物頂 ($j=1$) からその高さ ($j=i$) までの積分値の関数 F_i として

$$I_{PAR}(i) = I_{PAR} \cdot e^{-K \cdot F_i} \quad (12)$$

$$F_i = \sum_{j=1}^{j=i} LAI(j) \quad (13)$$

と表現した。ここに、 K は吸光係数であり、葉の傾き・葉の配置 (葉のつき方) などにより異なり、生長過程において変化する¹⁷⁾ ため、Kvet¹²⁾、Dykyjova¹⁶⁾ の結果より得られた値を使用した。また、 $LAI(j)$ (m^2/m^2) は Kvet et al.¹⁸⁾ の整理結果をもとに、

$$LAI(j) = ALAI \cdot [b_{leaf}(j)]^{BLAI} \quad (14)$$

$$b_{leaf}(j) = a_{fr} \cdot b_{shi}(j) \quad (15)$$

とした。ここに、 $b_{leaf}(j)$ は、第 j 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 Dykyjova¹⁶⁾、Kvet et al.¹⁸⁾、Weisner¹⁹⁾ の整理結果をもとに求めた回帰係数である。日射量は実測データがない場合にも解析できるよう、緯度の関数として表現し、気温は日射量と位相差 30 日のサインカーブで表現した (詳細は田中ら)¹³⁾。本研究においては、緯度を観測地に合わせ、気温波形の振幅を 10°C として解析を行った。

(5) 葉茎の伸び速度

葉茎の伸び速度は、

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

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。

(6) モデルパラメータ

表-2 にモデルの共通パラメータ¹³⁾、表-3 に個別パラメータを示す。表-3 の定数は以下の特徴を盛り込み、設定したものである。

① ヨシはほぼ全ての株に穂をつけるが、ガマ・ヒメガマは成熟した群落 (2 年目以降) において、地下茎が前年に充分な栄養を蓄えた株のみ穂と花茎 (葉の付け根により構成される偽茎 (非光合成器官) とは異

表-2 モデルの共通パラメータ一覧表

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

なる) を伸ばす。ガマ・ヒメガマの穂の有無による差を評価するため、花茎を穂と一体の器官として評価すると地上部バイオマスに占める割合は 30~40%¹⁶⁾ とヨシ(2.5%)¹⁷⁾ に比べ非常に大きい。従って、穂 (花茎を含む) への輸送係数は 1 オーダー大きくなる。なお、後述する穂を付けない株の解析のときは、 ϵ_p を 0 とした。

- ② ガマはヒメガマに比べて薄く大きい葉を広げ¹⁹⁾、同じ地点ではガマのほうがヒメガマより葉茎高さが小さい¹⁹⁾。ガマ・ヒメガマはヨシよりも葉茎バイオマスに占める葉のバイオマスの割合が大きい¹⁶⁾。
- ③ ガマ・ヒメガマはヨシに比べて葉の傾斜角が急であり吸光係数が小さい¹⁶⁾。
- ④ ヨシの地下茎は比較的長期間で 4~5 年の寿命を持つが、ガマ・ヒメガマはそれに比して短命で約 2 年程度である。Kvet et al.¹⁸⁾ より、次年度の新地下茎は夏場の地下茎の約半分程度になるように、葉茎から

元々の地下茎に輸送される割合を設定した。

- ⑤ 伸び率は、バイオマスの季節変化があうようにした時、ヒメガマ、ガマの標準的な高さ（それぞれ約3m,2m）¹⁹⁾になるように設定した。

3. ヒメガマ・ガマの生長解析

ヒメガマ・ガマの生長解析を行うにあたって、地上部バイオマス、地下部バイオマスの季節変化^{24),25)}に対する検証を行った後、ピークバイオマス時における湛水深変化、地下部バイオマス (R) と地上部バイオマス (S) の比 (R/S比) 等の検証を行った。

(1) 検証地点

Garver et al.²⁴⁾はアメリカのミネソタ州北東部に位置する沼地 (47° N 93° W, 0.75ha) にガマ、ヒメガマを植栽した上で、その後の地上部、地下部バイオマスの季節変化を2年間観測している。ガマは発芽後90日のもの、ヒメガマは地下茎を用いて5(本/m²)の密度で植栽は行われた。生長期における水深は20cm程度である。観測期間は、初年度は6月から10月、2年目は5月から10月にかけて行っている。サンプルはランダムに観測対象地から1m²選定し採取している。本モデルは、種子からの生長ではなく地下茎からの生長を対象としていること、Garver et al.²⁴⁾の1年目の生長は植栽の影響を少なからず受けていると予想されること、から2年目のデータのみ使用した。

Smith et al.²⁵⁾はアメリカのウイスコンシン州の Lake Mendota に生育するガマを観測対象としている。この群落の大きさは約0.1haである。観測期間は、植物の生長期である4月から10月までを観測期間としている。また、地上部、地下部バイオマスのサンプルは2週間ごとにランダムに採取している。

(2) ガマのバイオマスの季節変化

図-4, 5にガマの地上部・地下部バイオマスの季節変化を示す。図-5において、横軸のユリウス日の下にカッコ書きで入れた数字は、2年目の1月1日を基準としたユリウス日である。図-4に示す地下部バイオマスの変化は、生長開始日から200日頃の最低値に至る傾向とそれに続く上昇傾向をかなり良好に再現していることが確認できる。しかし、地上部バイオマスの変化は、計算上のピーク時期と観測によるピーク時が異なっており一致していない。そこで、モデルの生活史を観測にあわせて20日スライドさせた結果も併記した。スライドさせた結果は、地上部バイオマスに関しては、ピーク値ならびにピーク以降の急激な地上部バイオマスの減少に精度向上が

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	ヨシ	ヒメガマ	ガマ
y	葉茎から元々の地下茎に輸送される割合	0.6 ^{c1}	0.2 ^{c1}	0.2 ^{c1}
a_{fr}	葉茎の増加のうち葉の増加に使用される割合	0.22 ^{ca}	0.57 ^{ca}	0.8 ^{ca}
ϵ_p	葉茎に蓄積された物質が穂の形成に利用される割合	0.00027 ^{ca}	0.0027 ^{ca}	0.0027 ^{ca}
$ALAI$	バイオマスと葉面積の関係を表す定数	0.01352 ^{e1}	0.0087 ^f	0.0226 ^f
$BLAI$	バイオマスと葉面積の関係を表す定数(指数)	1.0179 ^{e1}	0.9286 ^f	0.8214 ^f
K	吸光係数(91~120day)	0.3 ^g	0.12 ^e	0.12 ^e
	" (121~151day)	0.4 ^g		
	" (152~180day)	1.05 ^g		
	" (181~212day)	0.965 ^g		
	" (213~242day)	0.88 ^g		
	" (243~273day)	0.78 ^g		
P_m	最大光合成率 (gCO ₂ /g/day)	0.225 ^a	0.165 ^b	0.165 ^b
q	バイオマスの増加のうち、伸びに利用される割合	0.48 ^{c1}	0.42 ^{c2}	0.3 ^{c2}
ϵ_{shr}	葉茎から地下茎に輸送される割合	0.026 ^{c3}	0.25 ^h	0.25 ^h

c1:Kvet et al.¹⁸⁾により同定

c2:Weisner¹⁹⁾により同定

ca:Dykyjova¹⁶⁾により同定

c3:Hocking²⁰⁾により同定

a:Gloser²¹⁾, b:Knapp&Yavitt²²⁾, c:Dykyjova¹⁶⁾

f:McNaughton⁹⁾, Dykyjova¹⁶⁾により同定, g:Kvet¹²⁾

h:Fiala⁴⁾, Hill²³⁾により同定

見られるものの、地下部バイオマスは老下期において若干の精度低下が見られる。図-5において、地上部バイオマスがピーク値以後の値の推移に差異が見られること、地下部バイオマスが上昇に転じる時期がずれていることに関しては、ヒメガマの検証計算結果と老化期におけるヒメガマの現地調査結果とをあわせて考察することとする。

(3) ヒメガマのバイオマスの季節変化

図-6にヒメガマの地上部・地下部バイオマスの季節変化を示す。地上部バイオマスに着目してみると、ガマの検証計算(図-4, 図-5)の場合とは異なり、生長初期からピーク値に至るまでの傾向があまり再現できていない。また、地下部バイオマスにおいても上昇に転じる時期や上昇勾配について大きな差異(約2倍)が生じている。図-6には、地下茎の初期バイオマスを1.5倍にした場合を併せて示してあるが、この場合には地上部バイオマスの生長初期からピーク値までの傾向を良好に再現していることが確認できる。一方、地下部バイオマスにおいては、どちらの計算条件においても現地データをあまり再現できていないことがわかる。

(4) 湛水深変化に対する特性

図-7 にガマとヒメガマのピーク時の葉茎高さと $TLAI$ (総葉面積指数: 植物頂から地面まで葉面積を積分したもの) を湛水深の変化に対して示す。ヒメガマはガマの1.5倍~2倍程度の葉茎高さになるという点¹⁹⁾や、ヒメガマよりもガマのほうが葉を大きく広げる ($TLAI$ が大きい)^{19,20)}という傾向をよく表現しており、湛水深を越えてガマ、ヒメガマが生長できる限界の水深は、それぞれ、約0.75m, 1.2mで、Grace & Wetzel^{26),27)}の観測結果をよく表現している。また、ヒメガマの $TLAI$ は0.75m 付近でガマを追い越し、0.75m 以上ではヒメガマのほうがよく生長するという事実^{19),26),27)}をよく表現している。

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

図-8 は地上部のピークバイオマスならびに相対生産量^{25),26)}と湛水深の関係を示したものである。相対生産量は次式で表現できる。

$$\text{相対生産量} = \frac{P(n)}{\sum P(n)} \times 100 \quad (17)$$

ここに、 $P(n)$ は各湛水深における生産量である。

ガマに着目すると、0.7m 付近で生産量を減少する点は表現しているが、急激に育たなくなるという点はやや表現できていない。これは、モデルにおいては湛水部の枯死率の増加を与えていないが、実際には湛水部ではある段階で急激に枯れていくためと思われる。一方、高く伸びることで、ガマよりも深い湛水深に耐えるヒメガマの相対生産量はよく表現されている。

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

(5) R/S 比

図-9 に後述のヒメガマの現地観測に基づく R/S 比と本モデルの計算結果を緯度と地下茎の初期バイオマスに対して示す。植生が生育する地点の緯度が異なれば、日射量および生長期の積算気温が変化し、植生状況が異なってくるので¹³⁾、緯度の違いによるデータ整理を行い検討した。プロットのみは結果は現地観測結果であり、プロットに対して鉛直にのびている直線は観測データの上限、下限値を示している。既往現地観測における R/S 比のデータは地上部バイオマスピーク時と9月時のものがあるが、図-4~図-6 に示したように、この時期において R/S 比は大きく変化する。そこで、実線、破線により、それぞれ9月(244day)ならびに地上部バイオマスピーク時(230day)の計算結果も同時に示す。

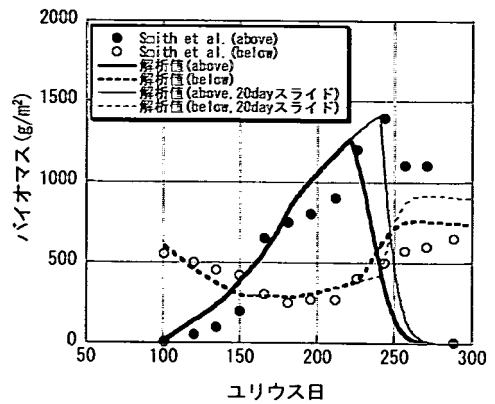


図-4 Smith et al.²⁵⁾のガマの観測との比較結果

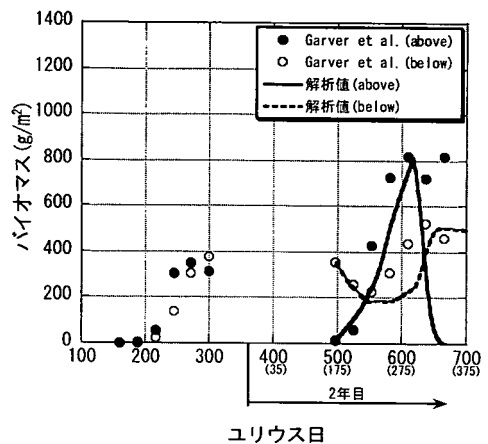


図-5 Garver et al.²⁴⁾のガマの観測との比較結果
(カッコ内の数字は2年目の1月1日を基準としたユリウス日)

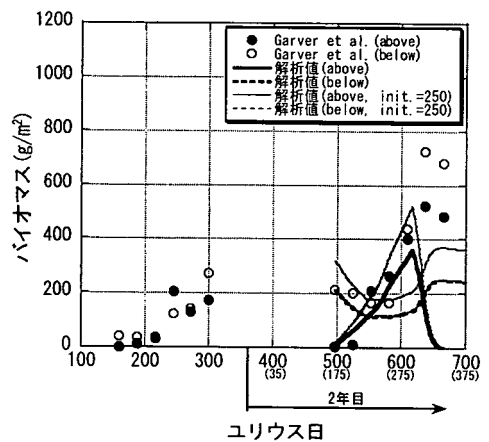


図-6 Garver et al.²⁴⁾のヒメガマの観測との比較結果
(凡例中の init. は地下茎初期バイオマス(g/m²)を表す)

はじめに、地上部バイオマスがピークになる時の R/S 比に着目する。Dykyjova²⁸⁾はこの条件に合う現地観測を行っている。地下茎の初期バイオマスは観測されていないが、観測されている地下部バイオマスはピーク時付近で $2400 \sim 4000 \text{ g/m}^2$ であるため、初期バイオマスは 2000 g/m^2 前後と推察される。地下茎初期値が 2000 g/m^2 の解析結果は観測値を挟んでいるため、傾向を表現しているといえよう。

次に、地上部バイオマスがピーク値以降の9月(老化期初期)の結果に着目する。Hill²³⁾, Garver et al.²⁴⁾はこの条件に合う現地観測を行っている。Garver et al.²⁴⁾の場合は地下部初期バイオマスが約 $450 \sim 750 \text{ g/m}^2$ の時の観測値である事を踏まえると、本計算結果はよく観測結果を再現しているといえる。一方、Hill²³⁾の観測では、地下茎バイオマス初期値(4月)が $1500 \sim 2000 \text{ g/m}^2$ 程度であったが、図-9の計算では 2000 g/m^2 以上の所にプロットされている。本計算値は栄養状態を飽和としたポテンシャル量を示しているため、若干の相違が生じたものと思われる。我々が行った現地観測結果(後述)は、 R/S 比の計算結果より小さい値となる。これは、本計算が群落中心部を評価するのに対して、現地調査は群落周辺部のデータを含む結果であるため、二次シュートの影響で、より大きな地上部バイオマスが生産され、 R/S 比が小さくなったためと考えられる。

4. 老化期におけるヒメガマの拡大機構

(1) 現地調査地点概要

藤右衛門川(芝川の支川、群落の大きさ:幅 $1 \sim 2 \text{ m}$ × 長さ 500 m 、調査地点上流域面積: 7.6 km^2)、伝右川(綾瀬川の支川、群落の大きさ:幅 10 m × 長さ 20 m 、調査地点上流域面積: 10.24 km^2)、浮間ゴルフ場内に設置されたビオトープ池(以下では浮間ゴルフ場と呼ぶ。群落の大きさ:幅 17 m × 長さ 30 m)の3カ所のヒメガマ群落を、2000年9月から11月の老化期の特性に着目して調査を行った。

表-4に本現地観測と、既往の文献との地上部バイオマスの構成比の比較を示す。群落のある地点の湛水深は藤右衛門川の方が大であることに加え、伝右川は洪水時に直上流の水門が全開される。従って、外力条件(最大流速、継続時間)としては藤右衛門川の方が厳しく、伝右川のヒメガマ群落は直立しているのに対し、藤右衛門川のヒメガマ群落は洪水時の流れの影響を受けて平常時でも下流に傾いている。また、浮間ゴルフ場は、湛水深は大きいが外力となる流れがない。穂の密度は場所により異なるものの、浮間ゴルフ場、伝右川、藤右衛門川の中心部付近で、それぞれ、 1 本/m^2 、 $3 \sim 5 \text{ 本/m}^2$ 、 $5 \sim 7 \text{ 本/m}^2$

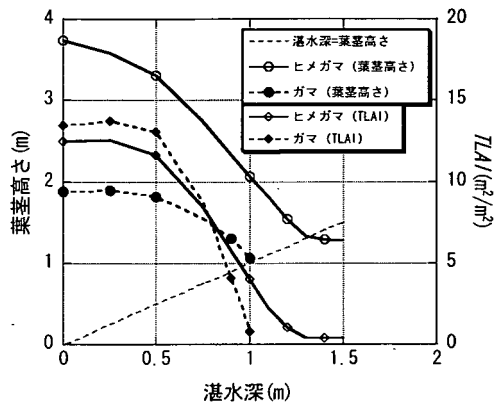


図-7 葉茎高さと湛水深

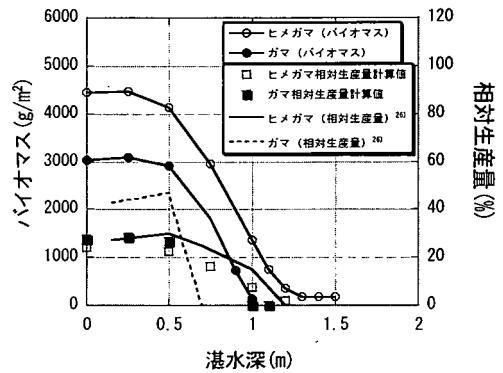


図-8 葉茎バイオマスと相対生産量

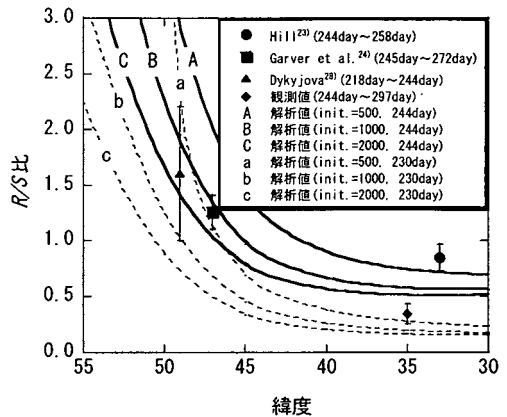


図-9 R/S 比の緯度に対する傾向

と外力的に厳しい地点ほど高い割合で観測された。これと表-4の結果をあわせると、外力がある場合には、穂の割合と偽茎の割合が増加し、葉の割合が減少するという傾向が見て取れる。これは、外的刺激がある場合には、生長よりも繁殖に多くの資源を投資するという植物の定性的特性と考えられ、今後観測を重ねて、定量評価を行う必要があるものと考えられる。

(2) 各器官の構成比の季節変化

図-10(a), 10(b)に穂付き, 穂なしの地上部, 地下部, 穂の全体バイオマスにしめる構成比 (%) の季節変化を3観測地点の平均値で示す。この図では, 老化期の傾向を見るために平均値を用いた。各地点の傾向は表-5に示す。

図-10(a)において, 9月と11月を比較すると, 穂の割合は10%以上増加, 穂と花茎を除く地上部バイオマスは, 10%程度減少, 地下部バイオマスは, ほぼ横這いの結果が確認できる。一方, 図-10(b)の穂なしの場合は, 11月は9月に比べて約30%地下部バイオマスの増加が確認できる。ヒメガマは, 地下茎繁殖のみならず種子繁殖も行う。つまり, 穂付きは栄養が最終的に種子に集まり次世代にその栄養を託すのに対して, 穂なしは地下部において越冬し次の年に再び生長を行わなければならない。そのために地下部に栄養を貯蔵するため, 地下部バイオマスの割合が増加することになる。

表-5は現地観測地点の違いによる穂, 地上部(ただし穂ありでは穂を除く), 地下部バイオマスの構成比の季節変化を示したものである。表中における矢印の左側は9月時の値, 右側は11月時の値を示す。表中の幅の上限・下限値は, この期間においては, 地上部バイオマスは減少, 繁殖期間である穂(花茎を含む)と地下部は増加を示している。この表より, 各観測地点における地上部バイオマス, 地下部バイオマスの割合の違いが見て取れる。穂が付いていないものにおいては, 流れのある藤右衛門川, 伝右川よりも浮間ゴルフ場の方が地下部バイオマスの割合が高い。これと表-4の結果を比べると, 外力が少ない場合には, その地点での繁殖に栄養を投資するため, 穂の割合・密度が減りかつ地下部の割合が高くなると判断できる。本調査期間は, 光合成活動が活発でない老化期の観測であること, この期間の構成比の変化は枯死や地上部から地下部への栄養輸送によるものが主体であること, 各地点の栄養状態に明確な差異が見られなかったこと等から, 外力条件により穂の本数や器官間の構成比が変化し, それが地下部バイオマスを大きく変化させるものと考えられる。

5. 考察

本研究はヨシの生長モデル^{9),10),11),13)}を, ヒメガマ, ガマの生長を記述するモデルへと拡張し, 多自然型川づくりの素材としてのヒメガマの生長特性を定量評価することを試みたものである。また, 群落周辺部の老化期における生長特性を調査し, ヒメガマの地下部における拡大機構の把握を行った。

ヒメガマ, ガマモデルにより計算される地上部, 地下

表-4 地上部バイオマスの構成比

地点	湛水深	穂の有無	地上部における割合(%)		
			偽茎	葉	穂+花茎
藤右衛門川	0.3m~1.0m	有	25~35	0~20	14~35
		無	16~33	20~60	0
伝右川	0m~0.4m	有	16~35	0~18	20~36
		無	15~28	26~57	0
浮間ゴルフ場	0.4m~0.7m	有	22~44	0~23	44~56
		無	28~37	63~72	0
South Bohemian fishpond ¹⁶⁾	0m ^{註1)}	有	36.9	21.9	41.2
	0.8m	無	53.8	46.2	0
Michigan State Univ.の実験池 ²⁹⁾	0.5m~1.0m	有	50~62.5		37.5~50
計算値	0m	有	21.8	28.1	50.2
		無	43.5	56.5	0.0
		有	21.6	27.9	50.5
		無	43.5	56.5	0.0

註1)この欄のみ, ガマのバイオマス構成比。他は全てヒメガマ。

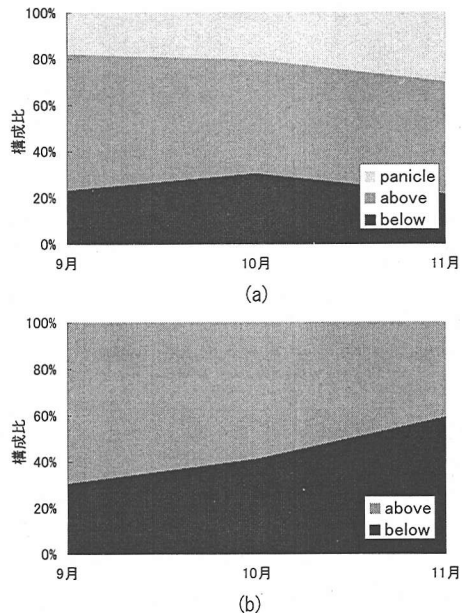


図-10 老化期における構成比の変化: (a) 穂付き, (b) 穂無し (3観測地点の平均値を使用)

表-5 観測地点の違いによるバイオマスの割合

観測地点	湛水深	穂の有無	バイオマスの割合(%)		
			穂	地上部	地下部
藤右衛門川	0.3m~1.0m	有	14→35	68→55	18→10
		無	-	70→52	30→48
伝右川	0m~0.4m	有	20→36	52→44	28→20
		無	-	76→53	24→47
浮間ゴルフ場	0m~1.2m	有	18→20	58→46	24→34
		無	-	62→16	38→84

註) 矢印の左側の値は9月時のもの, 右側は11月時のものである

部バイオマスは生長開始からピーク時まで, 図-4, 5に示したように, かなり精度良く表現される。しかし, 地下茎のバイオマスが小さく, 老化期において地上部バ

バイオマスが減少しない場合²⁴⁾においては、地下部のバイオマスを表示しきれないことがわかった。これは、本モデルが 1m^2 あたりのバイオマスを年に一回の生長と仮定した上で計算しているのに対して、Fiala⁴⁾に示されるように地下茎が形成されて1年目（種子繁殖または群落の周辺部）のヒメガマ、ガマは多くの二次シュートが発生させることから、生活史に若干の違いがあるためであると考えられる。4月～5月に生長を開始したシュートは本モデルの老化開始日付近で生長をとめるものの、一次シュートにより輸送された栄養を用いて二次シュートが次々に形成される。このような二次シュートはヒメガマ、ガマに限らず、ヨシやマコモの場合にも形成されるが、群落中心部付近ではその一次シュートに占める割合は極めて小さい³⁰⁾。従って、図-2のような一次シュートのみの生活史を仮定しても精度良く表現できる。しかし、Garver et al.²⁴⁾のように地下茎バイオマスの初期値が $200\text{g}/\text{m}^2$ のように、群落密度が低く（1本のシュート当たりの地下バイオマスは本調査では $10\sim 50\text{g}$ より $4\sim 20\text{g}/\text{m}^2$ 程度と推察）、群落の拡大を伴う領域の場合には、二次シュートによる生産量を無視できないことを示している。図-5、6において、初期生長期後に地下茎のバイオマスが上昇に転じる時期が早くなるのは、群落周辺部においては初期生長期に形成された一次シュートが、地上部の増加よりも地下茎の拡大を優先して光合成生産物を輸送するためであると考えられる。

図-10(a), (b)に示した穂付き、穂無しのおけるバイオマス構成比の変化は、それぞれが繁殖器官に栄養を転流するというヒメガマの生活戦略が見て取れる。ヨシの場合には、穂の占める割合が地上部全体の2.5%程度と小さく、ほとんど全ての株に穂をつけるため、地下部への輸送量の差は生じない。また周辺部において穂をつけない若いシュートが有ったとしてもヨシの場合には地下部の生産に与える影響は小さいと考えられる。ヨシよりも地下茎の耐用年数が短いヒメガマはその場所での拡大と新天地の獲得という手段を穂付き、穂無しの株によって使い分けていると考えられる。この穂を付けるため条件（例えば地下茎の閾値等）については既往研究においても十分な知見が得られていないが、穂の有無により葉の構成比が大きく変化するため、植物の健康状態もしくは護岸機能としての地下茎の状態を推定する際には、群落内における穂を付ける株の割合を評価する必要があると考えられる。また図-9においてR/S比の統一的な表現を試みたが、日射条件、気温条件、地下茎初期値に加え、穂付き、穂無しの割合によってもR/Sが変化することを考えると、その変化傾向を良く表現できているものと考えられる。

老化期における新地下茎の観察からすると、穂付きの場合はその花茎の根元の鉛直地下茎に芽を準備し、穂無

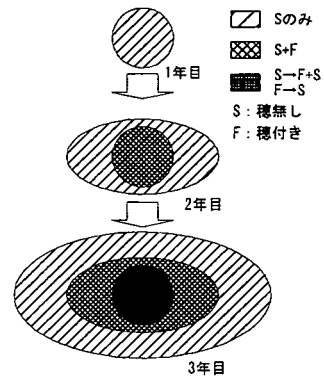


図-11 群落の拡大イメージ図

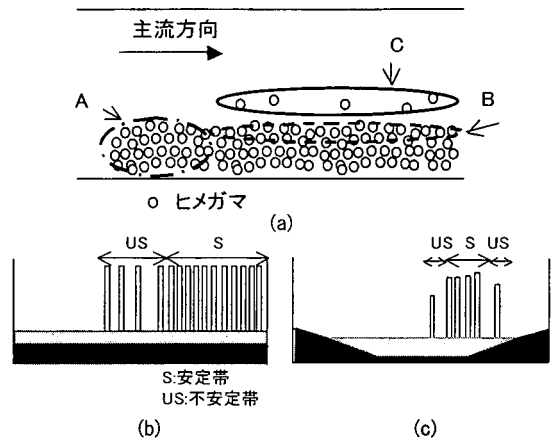


図-12(a) 河川における植生拡大のイメージ（平面図）

(b) 河床がフラットな場合（断面図）

(c) エコトーンが存在する場合（断面図）

しは翌年の基点となる新地下茎とともに芽をその偽茎の基に準備する。穂付きに準備された芽が利用できる地下茎は極わずかで、穂無しの基点となる芽が利用できる地下茎量は多い。従って、群落内の穂付きおよび穂無しの位置関係については図-11のような関係が成り立つと考えられる。本ヒメガマモデル、ガマモデルが精度よく表現できるのは2年目の中心部（網線）や3年目の網線ならびに濃い格子線の部分であり、それ以外の部分（周辺の斜線部）は、二次シュートの生産を合わせて表現していく必要がある。

河川空間において、群落拡大を阻む不安定帯は図-12(a)に示すように A：植生の上流域、B：密生した植生域と主流域の境界部、そして C：群落の拡大をはかるためのターミナルシュートが存在するところの3つがあげられる。これらのパターンを河床状況に分けて考えると、図-12(b), (c)の様に2つのパターンが考えられる。一つは、河床がフラットであり、平水時の水深が浅い場合、もう一つは、側岸に傾斜がありエコトーンが存在す

る場合である。同じ流量で考えると図-12(b)の場合のほうが、不安定帯の流速、せん断力が小さい。そのため、全断面を占有する可能性があると考えられる。その反面、このような河床は、平水時の水深が深い場合にはヒメガマ等の抽水植物は繁茂することが出来ない。これに対して、図-12(c)の場合、側岸に傾斜を持っていることにより、水深の変化により、群落の両側に不安定帯が存在することになる。この不安定帯では当然のごとく、流速、せん断力ともに大きくなり、群落の拡大に対してマイナス要因であると考えられる。また、群落の拡大方向が限られている場合、地下部に投資できない栄養を種子繁殖に回すことも十分考えられるため、穂付き穂無しを割合を群落の拡大とともに考えていく必要があろう。1つのクローンの拡大幅は、Fiala⁹⁾の場合 2~3m/年、伝右川の場合は3m/年程度である。これらの拡大幅は一次シュートだけではなく、二次シュートの生産量を合わせた関数となっている可能性が高いため、群落の拡大量を表現する場合にはこの点についても知見を深める必要がある。なお、ここで示した拡大幅はあくまでも1つのクローンについてのものであり、種の定着可能なパッチ（領域）が近傍にある場合（図-12(b)のケース）には、1~数年で小河川の河川空間を占有する可能性があることにも注意が必要であろう。河川空間を占有された伝右川（図-1(b)）は河床がほぼフラットであるのに対し、藤右衛門川（図-1(c)）は、平水時の水位付近に0~30度程度の勾配がついており、河川横断方向へのヒメガマの進出を阻むものとなっている。そのため河川の流下方向に細長く続くハビタットが形成されている。藤右衛門川のこの勾配は意識的ではなく、底泥の浚渫時に作られたものではあるが、その後ヒメガマ群落が発達し、鳥等が集まるようになっていく。低平地の底泥が堆積した都市内小河川において、潜在植生としてのヒメガマの繁茂のさせ方として参考とすべき事例と考えられる。

6. 結論

本研究により以下の点が明らかとなった。

- (1) ヨシの生長解析モデルは、類似した生活史を持つ他の抽水植物（ヒメガマ・ガマ）の群落中心部にも適用可能である。
- (2) 植物の鉛直方向における生産構造の違いを表現することにより、植物の湛水深に対する生産特性（葉茎高さ、葉面積、ピークバイオマス）の変化が解析可能である。
- (3) ヒメガマ・ガマの地上部と地下部のバイオマスの比と生育場所（緯度）、地下茎バイオマスの相違による傾向変化を本モデルは表現可能である。

- (4) ヨシに比べてヒメガマは、穂を作る場合に地上部のバイオマス構成比を大きく変化させる。穂の密度は、ヒメガマの生長戦略（種子繁殖と栄養繁殖の割合）ならびに地下茎への影響を解明する上で重要である。
- (5) 外力の大きくかかる河川等における群落の拡大・定着は河床状況と湛水深に依存している。

本研究により、ヒメガマ・ガマ群落の中心部付近の生産量を定量的に評価可能なことを示した。より一層の工学的活用を図るためには、個々の抽水植物の詳細な生活史の解明、生産構造以外の湛水深影響の評価、外力影響の定量評価等が必要である。

謝辞：本研究を行うにあたっては、(株)アイ・エヌ・エー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、(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。記して謝意を表します。

参考文献

- 1) 辻本哲郎, 池内幸司, 吉村伸一, 角野康郎, 森誠一, 浅枝隆：多自然型川づくりシンポジウム報告, 応用生態学, Vol. 3, No. 2, pp. 255-270, 2000.
- 2) 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, Vol. 39, pp. 81-89, 1989.
- 3) 桜井善雄：湖岸, 河岸の自然環境, 水環境学会誌, Vol. 15, No. 5, pp. 282-290, 1992.
- 4) Fiala, K. : Underground Organs of *Typha latifolia* and *Typha angustifolia*, their growth, propagation and production, *Acta Soc. Nat. Brno.*, Vol. 12, No. 8, pp. 1-43, 1978.
- 5) McNaughton, S. J.: Ecotype function in the *Typha* community type, *Ecol. Monographs*, Vol. 36, pp. 297-325, 1966.
- 6) 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.
- 7) Yamasaki, S.: Role of plant aeration in zonation of *Zizania latifolia* and *Phragmites australis*, *Aquat. Bot.*, Vol. 18, pp. 287-297, 1984.
- 8) 玉井信行, 奥田重俊, 中村俊六編：河川生態環境評価法, 潜在自然概念を軸として, 280p., 2000.
- 9) Asaeda, T. and Karunaratne, S. : Dynamic modeling of the growth of *Phragmites australis*: Model description, *Aquat. Bot.*, Vol. 67, pp. 301-318, 2000.
- 10) Karunaratne, S. and Asaeda, T. : Verification of a mathematical growth model of *Phragmites australis* using field data from two Scottish Lochs, *Folia Geobotanica*, Vol. 35, pp. 419-432, 2000.
- 11) 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.
- 12) Kvet, J.: Growth analysis approach to the production ecology of

- reedswamp plant communities, *Hydrobiologia*, Vol. 12, pp. 15-40, 1971.
- 13) 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.
- 14) 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.
- 15) 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.
- 16) Dykyjova, D.: Production, vertical structure and light profiles in littoral stands of reed-bed species, *Hydrobiologia*, Vol. 12, pp.361-376, 1971.
- 17) Ondok, J.P.: Photosynthetically active radiation in a stand of *Phragmites communis* Trin. II. Model of light extinction in the stand. *Photosynthetica*, Vol. 7, No. 1, pp. 50-57, 1973.
- 18) Kvet, J., Svoboda, J. and Fiala, K.: Canopy development in stands of *Typhalatifolia* L. and *Phragmites communis* Trin. In South Moravia, *Hydrobiologia*, Vol. 10, pp. 63-75, 1969.
- 19) Weisner, S. E. B.: Long-term competitive displacement of *Typha latifolia* by *Typha angustifolia* in a eutrophic lake, *Oecologia*, Vol.94, pp.451-456, 1993.
- 20) Hocking, P. J.: Seasonal dynamics of production, and nutrient accumulation and cycling by *Phragmites australis*(Cav) Trin. Ex Stuedel in a nutrient-enrichedswamp in inland Australia. II. Individual shoots, *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, Vol. 40, pp.445-464, 1989.
- 21) Gloser, J.: Characteristics of CO₂ exchange in *Phragmites australis* Trin. derived from measurements in situ., *Photosynthetica*, Vol. 11, No. 2, pp. 139-147, 1977.
- 22) Knapp, A.K. and Yavitt, J.B.: Gas exchange characteristics of *Typha latifolia* L. from nine sites across North America, *Aquat. Bot.*, Vol.49, pp. 203-215, 1995.
- 23) Hill, B. H.: *Typha* productivity in a Texas pond: implications for energy and nutrient dynamics in freshwater wetlands, *Aquat. Bot.*, Vol. 27, pp. 385-394, 1987.
- 24) 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.*, Vol. 32, pp. 115-127, 1988.
- 25) Smith, C.S., Adams, M.S. and Gustafson, T.D.: The importance of belowground mineral element stores in cattails(*Typha latifolia* L.), *Aquat. Bot.*, Vol. 30, pp. 343-352, 1988.
- 26) Grace, J.B. and Wetzel R.G.: Habitat partitioning and competitive displacement in Cattails(*Typha*): Experimental field studies, *Am. Nat.*, Vol. 118, pp. 463-474, 1981.
- 27) Grace, J.B. and Wetzel R.G.: Niche differentiation between two rhizomatous plant species: *Typha latifolia* and *Typha angustifolia*, *Can. J. Bot.*, Vol. 60, pp. 46-57, 1982.
- 28) Dykyjova, D.: Productivity and solar energy conversion in reedswamp stands in comparison with outdoor mass cultures of algae in the temperate climate of Central Europe, *Photosynthetica*, Vol. 5, pp. 329-340, 1971.
- 29) Grace, J. B. and Wetzel R. G.: Long term dynamics of *Typha* populations, *Aquat. Bot.*, Vol. 61, pp. 137-146, 1998.
- 30) Tsuchiya, T., Shinozuka, A. and Ikushima, I.: Population dynamics, productivity and biomass allocation of *Zizania latifolia* in an aquatic-terrestrial ecotone, *Ecol. Res.*, Vol. 8, pp. 193-198, 1993.

(2001. 4. 19 受付)

RHIZOME EXPANSION MECHANISM OF *Typha angustifolia* IN RIVER

Norio TANAKA, Takeshi TAKEMURA, Takashi ASAEDA, Atsushi HASEGAWA
and Katsutoshi TANIMOTO

Growth models of *Typha angustifolia* and *Typha latifolia* were developed by using energy budgets among their each organ. These models were validated by above-ground to below-ground biomass ratio, composition ratio, growth characteristics to water depth, and seasonal variation of above-ground and below-ground biomass in the center of colony. Seasonal change of each organ of *Typha angustifolia* observed in their senescent season was indicated that fertile and sterile shoots have their each strategy to form their seeds or clone, new rhizome, respectively. The rhizome expansion of *Typha latifolia* and *Typha angustifolia* in river is found to change much by the shape of transverse section and by the surrounding external force of their site.