

# 土壌の栄養状態がガマとヒメガマの競合の優位性に与える影響について

田中規夫<sup>1</sup>・長谷川敦<sup>2</sup>・浅枝隆<sup>3</sup>・渡辺哲広<sup>4</sup>・岸田明義<sup>5</sup>

<sup>1</sup>正会員 工博 埼玉大学工学部助教授 建設工学科 (〒338-8570 埼玉県さいたま市下大久保 255)

<sup>2</sup>正会員 工修 (株)建設技術研究所 河川部 (〒103-8430 東京都中央区日本橋本町 4-9-11)

<sup>3</sup>正会員 工博 埼玉大学大学院教授 理工学研究科 (〒338-8570 埼玉県さいたま市下大久保 255)

<sup>4</sup>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)

<sup>5</sup>正会員 (株)アイ・エヌ・エー 環境部 (〒112-8668 東京都文京区関口 1-44-10)

ガマ・ヒメガマの生長量と土壌の栄養状態との関係を Michaelis-Menten 型の式で表現し、モデル解析により窒素、リン濃度についての半飽和定数を求めた。窒素濃度、リン濃度の相互影響はそれらの掛け合わせまたはリービッヒの最小値法則で表現可能である。また、抽水植物間の競合に与える富栄養化の影響を評価するため、ガマ・ヒメガマの日射量競合モデルを作成し、両種が共存する場所での生長解析を行った。日射量をめぐる競合状態では、競合による影響は葉茎高さよりもバイオマスや *TLAI* に大きく影響が現われる。両種の競合は、栄養飽和条件では緯度に関わらず地上部バイオマスについてはヒメガマに優位性が認められたが、栄養が不飽和になるとヒメガマの優位性が減少する。優位性の変化には栄養状態が大きく関連している。

**Key Words :** Michaelis-Menten, competition, *Typha angustifolia*, *Typha latifolia*, eutrophication

## 1. はじめに

湖岸の植生帯(沈水植物・浮葉植物・抽水植物等)は、湖沼の生態系にとって最も重要な箇所である<sup>1)</sup>。しかし、水の濁りや溶存酸素の低下等により沈水植物・浮葉植物帯が消滅し、抽水植物帯のみが残されている湖沼が多く、その残された抽水植物帯も手賀沼<sup>2)</sup>では減少が報告されている。そのため、その生態的特性を把握するとともに、物質循環機能を再生する必要性が高まっており<sup>3)</sup>、わんどうやピオトープの創生事業、建設事業の代償としての植栽による抽水植物帯の創生が行われている。桜井<sup>4)</sup>はそのような創生事業の問題点の1つとして土壌の栄養状態の確保が充分に行われていないことを指摘している。このような抽水植物帯の立地条件は栄養状態以外に、外力<sup>5)</sup>、湛水深<sup>6)</sup>、他種との競合<sup>7)</sup>等があり、多くの観測があるものの、環境要因の変化に対する植生の応答は定量的に評価されているとはいえない。

生態系の多様性を維持するためには、独占する能力の低い植物が適度に混成した群落を作ることが望ましい<sup>8)</sup>。しかし環境状態の変化によりそれに適した種がその空間を独占する。湖岸植生帯または湿地は陸域と水域両側からの侵入が容易であるため、北米の湿地では、

在来種である抽水植物のヒメガマ(*Typha angustifolia*)が、外来種のエゾミソハギ(*Lythrum salicaria*)に駆逐される危機にある<sup>9)</sup>。侵入種による生態系の改変や特定の在来種の増加は、生息地の消失(生態系への影響)のみならず湖沼・湿地の物質循環にも影響を与える。そのため、抽水植物間の競合の優位性を考慮し、その立地条件を把握し、環境変化への応答を評価することは重要な課題である。

抽水植物同士の競合・遷移に関しては、ヨシ(*Phragmites australis*)とマコモ(*Zizania latifolia*)<sup>10)</sup>、ガマ(*Typha latifolia*)とヒメガマ(*Typha angustifolia*)<sup>11),12),13),14)</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。しかし、Grace&Wetzel<sup>11),12)</sup>は、ガマは浅い湛水深、ヒメガマは大きな地下茎を利用して深い湛水深へと生育域を移動するとしたのに対し、Weisner<sup>14)</sup>は13年間の両植生の分布域や密度の変化から、富栄養化が進んだ湖では浅い湛水深においてもヒメガマがガマを駆逐していくと報告している。それに対して、Grace&Wetzel<sup>13)</sup>は長期(23年間)の観測より、浅い湛水深におけるガマの優位性を確認している。

これ以外にも水生植物同士の競合・遷移に関する観測は多くなされているが、競合の優位性は様々な環境条件

に対して異なり、また時間とともに優位性が逆転する場合もあり、いまだ決定的裏付けはない。

抽水植物の純群落の生産特性に関しては、Asaeda & Karunaratne<sup>15)</sup>は、ヨシのモデルを提案し、オーストラリア・チェコ・日本<sup>19)</sup>、スコットランド<sup>16)</sup>、オーストラリア<sup>17)</sup>で検証している。田中ら<sup>18)</sup>は、ヨシとの鉛直方向の生産構造の違いを表現することにより、ガマ・ヒメガマのモデルを提案している。

以上を踏まえ、本研究では、まず土壌の栄養状態と生長の関係を定量評価した上で、抽水植物間の競合に与える富栄養化の影響を考察する。抽水植物としては、ガマ・ヒメガマを選定し、田中ら<sup>18)</sup>、長谷川ら<sup>19)</sup>により提案された純群落モデルを競合モデルへと発展させる方法により解明することとする。

## 2. 解析方法

基礎方程式系は、Asaeda & Karunaratne<sup>15)</sup>、田中ら<sup>18)</sup>と同じものを使用した。

### (1) 群落構造モデル

モデルの光合成項については、抽水植物自身の特徴(ガマ科であれば、ガマの葉は広く短く、ヒメガマの葉は細長い)を取り入れるため、葉面積に比例するように田中らのモデル<sup>18)</sup>の精度向上を行った。すなわち、光合成量は、光合成に有効な日射量、栄養塩類に伴って増加し、老化とともに減少し、葉面積に比例すると考え、

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

で表現した。ここに、 $P_m$ : 最大光合成率、 $K_{CO}$ : 二酸化炭素の乾燥重量への変換定数、 $K_{NP}$ : 地中のリン酸濃度、窒素濃度が生長に与える影響を表す変数(0~1)、 $\theta$ : アレニウス定数、 $T$ : 日平均気温、 $I_{PAR}(i)$ :  $i$ 層の高さにおける有効日射量、 $Age_{shi}$ : 光合成開始日からの日齢、 $K_{PAR}$ 、 $K_{age}$ : 半飽和定数、 $LAI(i)$ : 各層の葉面積指数(生葉面積/土地面積)である。表-1に式(1)のモデル定数一覧を示す。

群落内での日射量分布は、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( $j=1$ )からその高さ( $j=i$ )までの葉面積指数の積分値の関数 $F_i$ として、

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

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

表-1 光合成項パラメータ(式(1))一覧表

パラメータ	パラメータの意味	値	単位
$P_m$	最大光合成率	25 <sup>a)</sup>	gCO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>
$\theta$	アレニウス定数	1.09 <sup>b)</sup>	-
$K_{NP}$	地下の栄養状態を表す変数	0~1 <sup>c)</sup>	-
$K_{CO}$	CO <sub>2</sub> の乾燥重量への変換定数	0.65 <sup>d)</sup>	gg <sup>-1</sup> CO <sub>2</sub>
$K_{PAR}$	半飽和定数	5.8 <sup>e)</sup>	mol·m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>
$K_{age}$	半飽和定数	90 <sup>f)</sup>	d

a: Knapp & Yavitt<sup>20)</sup>, b: Asaeda & Bon<sup>11)</sup>, d: Ondok<sup>22)</sup>

c: 実測データによるキャリブレーションにより同定<sup>15)</sup>

e: Glozier<sup>23)</sup>, f: McNaughton<sup>24)</sup>

と表現した(Monsi & Saeki(1953)と同型で、Ondok<sup>22)</sup>においても使用される)。ここに、 $k$ は吸光係数、 $I_{PAR}$ は光合成に利用される(利用可能な)日射量である。

競合解析の場合には、多種の葉の作る陰も考慮する必要があるので、

$$I_{PAR}(i) = I_{PAR} \cdot e^{-(k_I \cdot F_{iI} + k_{II} \cdot F_{iII})} \quad (4)$$

$$F_{iI} = \sum_{j=1}^{j=i} LAI_I(j) \quad (5)$$

$$F_{iII} = \sum_{j=1}^{j=i} LAI_{II}(j) \quad (6)$$

とした。ここに、添え字 I、II は種 I (ヒメガマ)、種 II (ガマ)を表す。

吸光係数  $k$  は葉の傾き・葉の配置(葉のつき方)などにより異なり、生長過程において変化する<sup>20)</sup>。また、光合成に利用される日射量 $I_{PAR}$ は Dykxjov<sup>26)</sup>より、全日射量の 40~45%にあたるため、

$$I_{PAR} = 0.45(\text{全日射量}) \quad (7)$$

とした。

また、 $LAI(j)$ (m<sup>2</sup>/m<sup>2</sup>)は Asaeda & Karunaratne<sup>15)</sup>と同様の式形

$$LAI(j) = a_{LAI} \cdot [b_{leaf}(j)]^{b_{LAI}} \quad (8)$$

$$b_{leaf}(j) = a_{fr} \cdot b_{shi}(j) \quad (9)$$

で表現した。ここに、 $b_{leaf}(j)$ 、 $b_{shi}(j)$ はそれぞれ、第  $j$  層の葉のバイオマス、葉茎のバイオマス、 $a_{fr}$ は葉茎のうち葉に利用される割合、 $a_{LAI}$ 、 $b_{LAI}$ は観測データより求まる定数である。

ヒメガマ・ガマの群落構造を決める重要なパラメータ  $k$ 、 $a_{fr}$ 、 $a_{LAI}$ 、 $b_{LAI}$ は長谷川ら<sup>19)</sup>により表-2のように算定

表-2 モデル個別パラメーター一覧表

パラメーター	パラメーターの意味	ヒメガマ	ガマ
$a_{fr}$	葉茎の増加のうち葉の増加に使用される割合	0.57 <sup>g</sup>	0.57 <sup>g</sup>
$a_{LAI}$	バイオマスと葉面積の関係を表す定数	0.0087 <sup>h</sup>	0.0136 <sup>h</sup>
$b_{LAI}$	バイオマスと葉面積の関係を表す定数(指数)	0.9286 <sup>h</sup>	0.8815 <sup>h</sup>
$K$	吸光係数	0.25 <sup>i</sup>	0.25 <sup>i</sup>
$q$	伸び率(初期生長期)	0.52 <sup>i</sup>	0.4 <sup>i</sup>
	//(光合成生長期以降)	0.2 <sup>i</sup>	0.2 <sup>i</sup>

g: Dykkyjov<sup>26)</sup>に基づき 同定  
 h: Weisner<sup>14)</sup>, Květ et al.<sup>28)</sup>により 同定  
 i: 長谷川ら<sup>19)</sup>

されており、本解析ではこれを使用する。

(2) 初期条件推定式

抽水植物の生長モデルにおいて必要となる初期条件は、地下茎の初期バイオマス、葉茎の初期高さ、葉茎の初期バイオマスである。

初期生長期に地下茎から葉茎に送られるエネルギーは地下茎バイオマスに比例し、また芽の形を円錐形と仮定する<sup>27)</sup>と、地下茎の初期バイオマス  $B_{sh0}$ 、葉茎の初期バイオマス  $B_{st0}$ 、葉茎の初期高さ  $h_{sh0}$  に関して、

$$B_{sh0} = a_1 \cdot B_{rh0} \quad (10)$$

$$h_{sh0} = a_2 \cdot B_{sh0}^{1/3} \quad (11)$$

が成り立つ。ここに、 $a_1$ 、 $a_2$ は定数で、長谷川ら<sup>19)</sup>によりガマ・ヒメガマで共通と考えて、 $a_1=0.014$  (相関係数: +0.87)、 $a_2=0.12$  (相関係数: +0.75) である。

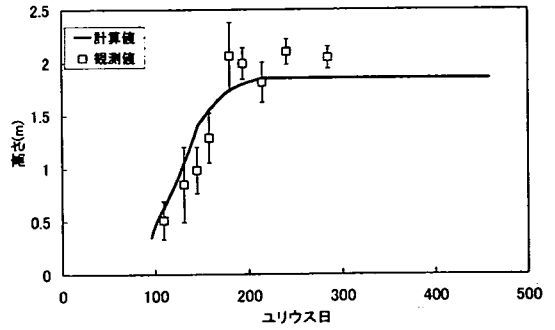
(3) 地下茎の物質輸送量

ヨシ、ガマなどの抽水植物は、生長初期に冬期に地下茎に蓄えられた栄養を利用して生長する。Asaeda & Karunaratne<sup>13)</sup>は、ヨシの場合に地下茎から根・葉茎の輸送量を、

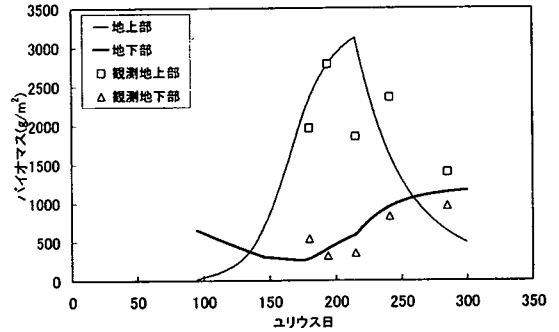
$$Rhif = \alpha_{rhi} \cdot \theta^{(t-20)} \cdot B_{rh} \quad (12)$$

$$\alpha_{rhi} = a_3 \cdot B_{rh0}^{a_4} \quad (13)$$

と表現した。ここに、 $\alpha_{rhi}$ は地下茎の物質輸送率、 $B_{rh}$ は地下茎バイオマス、 $a_3$ 、 $a_4$ は定数である。ガマ・ヒメガマの場合には、長谷川ら<sup>19)</sup>により、 $a_3=0.13$ 、 $a_4=-0.34$ となる (相関係数: +0.64)。

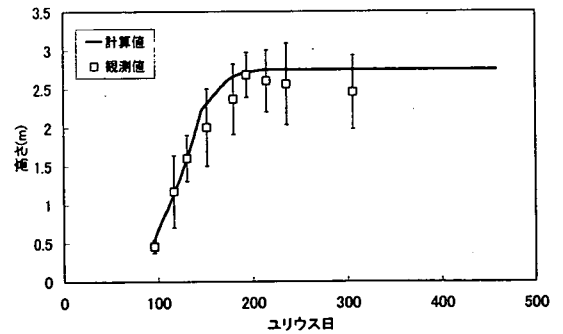


(a) 高さ

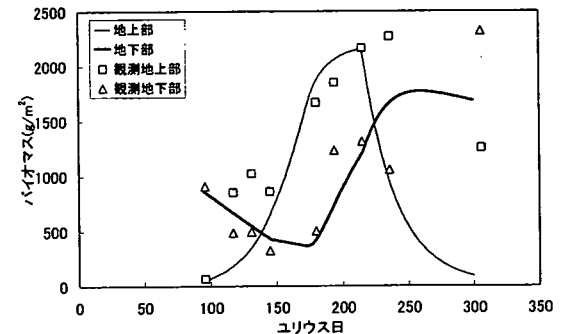


(b) バイオマス

図-1 ガマの季節変化(芝川調節池, 2001年)の検証

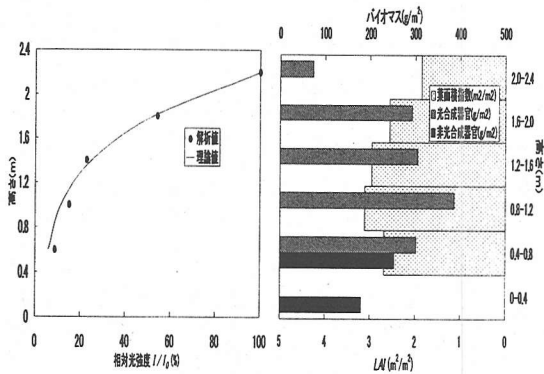


(a) 高さ

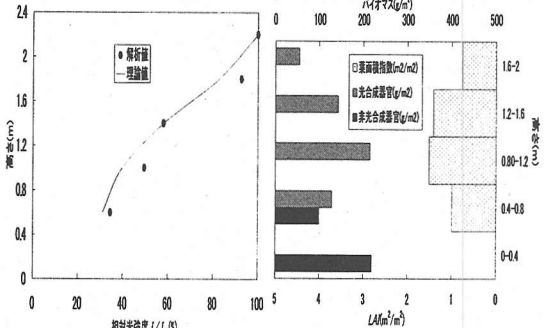


(b) バイオマス

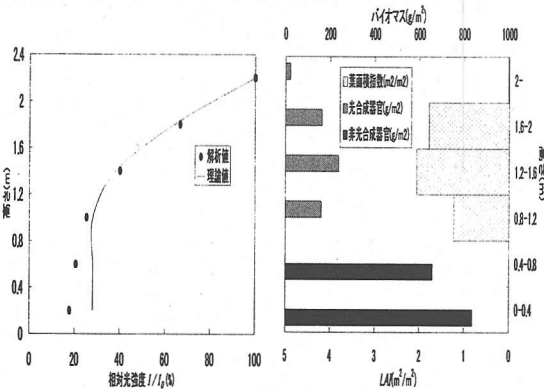
図-2 ヒメガマの季節変化(浮間ゴルフ場内ピオトープ池, 2001年)の検証



(a) ヒメガマ(浮間ゴルフ場, 2000年9月)



(b) ヒメガマ(浮間ゴルフ場, 2001年5月)



(c) ガマ(芝川調節池, 2001年6月)

図-3 日射分布(左)と生産構造図(右)

#### (4) 葉茎の伸び速度

葉茎の伸び速度は、

$$(\text{葉茎の伸び速度}) = \text{層厚さ} \times \frac{(\text{第}i\text{層におけるバイオマスの増加量}) \cdot q}{(\text{第}i\text{層のバイオマス}) - (\text{第}i\text{層におけるバイオマスの増加量}) \cdot q} \quad (14)$$

と表現する。ここに、 $q$  は伸び率 (バイオマスの増加のうち、伸びに利用される割合) を示す。

ガマ・ヒメガマの伸び率は、長谷川ら<sup>19)</sup>により算定された表-2の値を本解析に使用する。図-1, 2は表-2に示される伸び率を用いてガマ、ヒメガマの季節変化を解析

した結果である。これらより、長谷川ら<sup>19)</sup>に示される伸び率は妥当である。

#### (5) 吸光係数

現地観測 (埼玉県浮間ゴルフ場内ビオトープ池, 芝川調節池) により日射量, 葉面積指数を測定し式(2), (3)を用いて算定した。現地観測の結果を図-3, 表-2に示す。

#### (6) 湛水深影響のモデル化

湛水深影響のモデル化は、田中ら<sup>18)</sup>がガマ・ヒメガマモデルに適用した Weisner & Strand<sup>6)</sup>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) になるように地下茎の深さ, 葉茎の間隔が変化すると同一とする)。

その他のパラメータは田中ら<sup>18)</sup>と同一とした。なおガマ・ヒメガマとも穂をつけない条件で生長解析を行った。

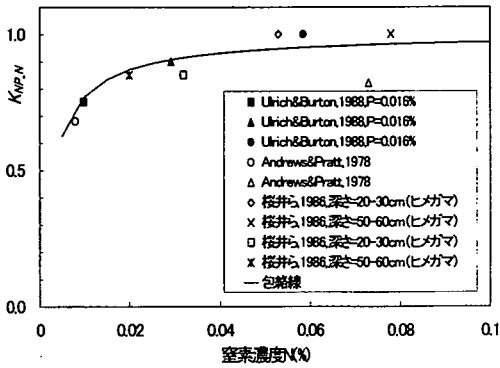
### 3. 解析結果

#### (1) 栄養状態が生長に与える影響

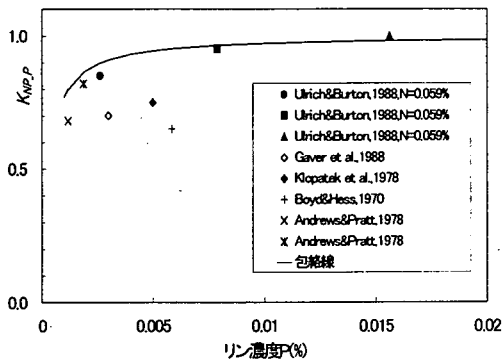
ガマ科のバイオマスは栄養塩濃度によって大きく変化する<sup>29),30),31)</sup>。生長を制限する栄養素は、多くの場合窒素<sup>29),30)</sup>であり、まれにリン制限となる場合<sup>31)</sup>もある。光合成項における  $K_{NP}$  は、土壤中の窒素やリンなどの栄養塩濃度が光合成量に与える影響を表すパラメータである。田中ら<sup>27)</sup>はヨシの生長モデルにおいて有機物層厚さと  $K_{NP}$  に関係があることを示し、 $K_{NP}$  は地下茎の栄養状態や健康状態を表す指標としている。しかし、具体的な栄養塩濃度との関連については不明の点が多い。従って、世界の様々な地点<sup>4), 31),32),33)</sup>もしくは生長実験<sup>30), 34)</sup>で観測されたガマ・ヒメガマのバイオマスを本生長モデルにより再現しうる  $K_{NP}$  の値を逆解析し、実際の土壤中の窒素、リン濃度との関係を検討する。

図-4(a), (b)は、それぞれ土壤中の無機態の窒素濃度、リン濃度と逆解析により求めた  $K_{NP}$  との関係を示したものである。桜井ら<sup>4)</sup>に示される窒素濃度はケルダール窒素 (有機態も含む) であるが、地中 20-30,50-60cm と表層からやや深い位置での値であること、ヒメガマ生育環境における地下の栄養塩濃度の観測データが不足していることを考慮し参考として示したものである。なお、Ulrich&Burton<sup>30)</sup>については、図-4(a)では同一の窒素濃度において最もリン濃度が高いものを、図-4(b)では同一のリン濃度では最も窒素濃度が高いものを示した。

この図は、窒素濃度やリン濃度が高くなるにつれ、 $K_{NP}$  が高くなり、植物が持つ生長ポテンシャルをより高く引き出せることを意味している。ただし、リン濃度については低い領域の観測が不足しており、図-4(b)の  $K_{NP}$  の変



(a)



(b)

図-4 土壤中の栄養塩濃度と  $K_{NP}$  の関係、(a) 窒素、(b) リン

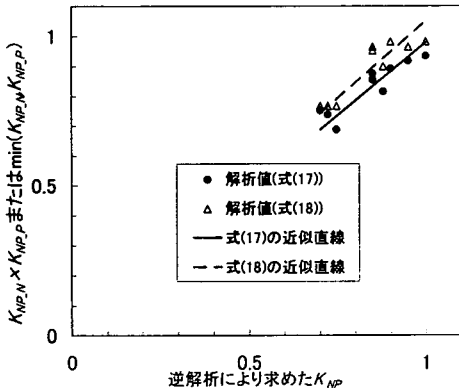


図-5 窒素濃度とリン濃度の相互影響検証図

化傾向は、図-4(a)のアンモニア濃度程明確ではない。これは、多くの場合窒素制限<sup>29),30)</sup>にあるという事実と一致する。また図-4は植物の根の栄養塩吸収量と根の周りの栄養塩濃度との関係<sup>35)</sup>と、類似した傾向を示す。植物の生長は根からの栄養塩吸収量に依存するため、この類似性を考慮すると  $K_{NP}$  と窒素濃度、リン濃度の関係は、それぞれ、

$$K_{NP-N} = \frac{N}{K_N + N} \quad (15)$$

$$K_{NP-P} = \frac{P}{K_P + P} \quad (16)$$

$$K_{NP} = K_{NP-N} \times K_{NP-P} \quad (17)$$

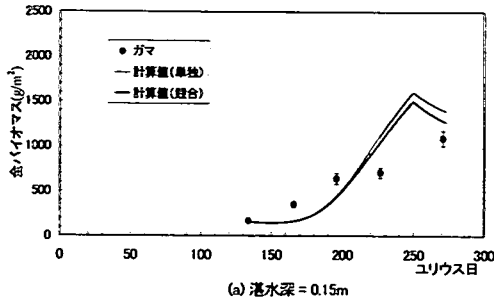
$$K_{NP} = \min(K_{NP-N}, K_{NP-P}) \quad (18)$$

のような Michaelis-Menten 型の式で表現可能と考えられる。ここに、 $N$ 、 $P$ はそれぞれ窒素濃度(%)、リン濃度(%)、 $K_N$ 、 $K_P$ は、それぞれ窒素濃度、リン濃度に対応する半飽和定数を示す。また、 $K_{NP-N}$ 、 $K_{NP-P}$ は、それぞれ窒素濃度、リン濃度が光合成に与える影響を示す変数で  $K_{NP}$  とは、式(17)または式(18)の関係で表されるものである。

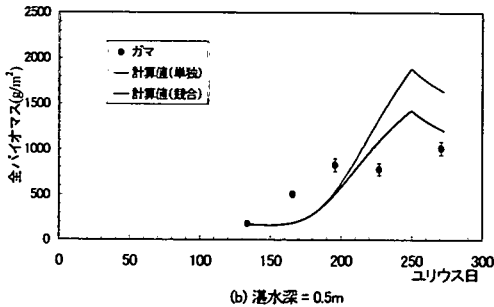
図-4(a)、(b)より、 $K_{NP-N}$ 、 $K_{NP-P}$ が濃度変化により急激に変化する範囲、すなわち窒素濃度、リン濃度の小さな点(それぞれ、0.04%、0.01%以下の領域)の  $K_{NP}$  の大きい側の値を包絡する線を作成し、半飽和定数を求めると、それぞれ、 $K_N=0.003$ (%)、 $K_P=0.0003$ (%)となった。なお、包絡線より下にあるデータ群はそれぞれ窒素制限、リン制限以外の要素が関係していると仮定した。それ以外のリンの半飽和定数は窒素の約1/10の値となり、植物体に含まれる窒素・リンの量の比<sup>32),36)</sup>と同様の比となり、妥当な値と言えよう。ただし、ここに示した半飽和定数は根の存在する空間の平均濃度(生長期平均)であり、植物実験で示される根の栄養塩吸収に関する半飽和定数とは異なるものである。

窒素濃度とリン濃度の相互影響を確認するために、式(17)とリービッチの最小値法則(式(18))を用いて、Ulrich&Burton<sup>30)</sup>の全データを用いて検証を行った結果を図-5に示す。縦軸は式(17)または式(18)を用いて計算した推定値、横軸は地上部バイオマスが合うように逆解析で求めた  $K_{NP}$  を示す。どちらの式を用いても相関係数は約0.88であるため、式(17)または式(18)により相互影響を評価することが可能である。

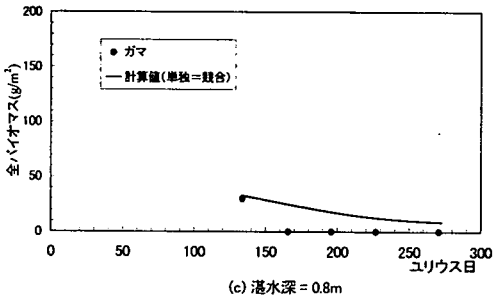
ヒメガマに関する土壤中の栄養塩と  $K_{NP}$  の関係を同定するためのデータは少ない(図-4では桜井ら<sup>4)</sup>のみ)。北米におけるガンマとヒメガマの分布はガンマが北方系でヒメガマが南方系<sup>37)</sup>であること、ヒメガマのほうがより深い湛水深(嫌氣的な土壌)に対応していること<sup>11),12)</sup>、を考慮すると、ヒメガマの方がガンマよりも栄養塩フラックスの高いところで育つといえる(高栄養塩対応型)。従ってヒメガマの半飽和定数はガンマよりも高い可能性がある。しかし、栄養塩に対する特性は兩種には優位な差はないという知見<sup>38)</sup>もあるため、後述のガンマ・ヒメガ



(a) 湛水深 = 0.15m

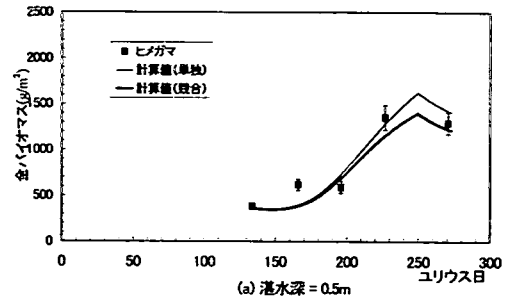


(b) 湛水深 = 0.5m

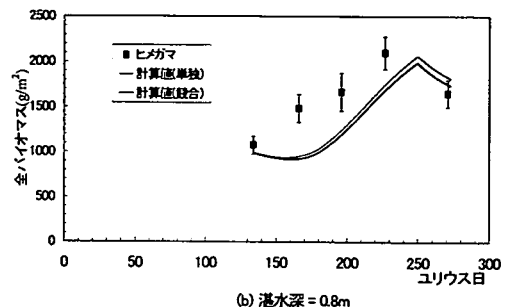


(c) 湛水深 = 0.8m

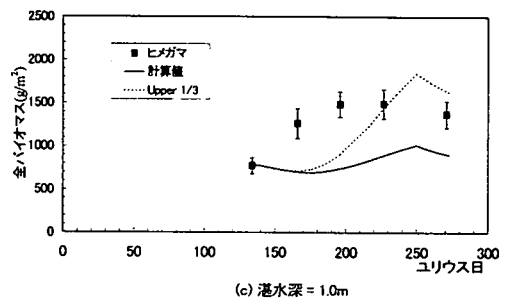
図-6 ガマの湛水深別の検証計算



(a) 湛水深 = 0.5m



(b) 湛水深 = 0.8m



(c) 湛水深 = 1.0m

図-7 ヒメガマの湛水深別の検証計算

マが共存する場所での競合解析では、ガマ・ヒメガマで同一の  $K_{NP}$  を用いることとし、その課題について考察するものとする。

## (2) ガマ・ヒメガマの競合 (季節変化)

### a) 検証データ

両種の競合を定量的に観測したデータは世界的に見ても数が少ない。Grace&Wetzel<sup>11)</sup>は、ガマ・ヒメガマ混成群落の生長の季節変化を異なる湛水深で観測した。観測場所はミネソタ州のミシガン州立大学 (42° N, 86° W: 以下では Michigan と呼ぶ) のガマ・ヒメガマが自生する実験池 (直径 30m, 水底勾配 1/3) であり、観測は 1979 年 5 月 14 日 (ユリウス日: 134 日) から 9 月 28 日 (271 日) にかけて行われ、この間の全バイオマス (穂、葉茎、地下茎、根を全てあわせたバイオマス) が計測された。また、観測期間中の水位変動は 10cm 程度と報告されている。

### b) 湛水深ならびに競合による季節変化の相違点

本モデルは各器官の季節変化が全て計算できるが、Grace&Wetzel<sup>11)</sup>の観測項目である全バイオマスと比較する。検証計算はガマ・ヒメガマともに同じ  $K_{NP}$  (=0.75) で、純群落 (競合しない条件) で行った (図-6, 7 の計算 (単独))。ガマ・ヒメガマが混在する地点 (湛水深 0.15 ~ 0.8m) の混合群落では、競合計算も行った (図-6, 7 の計算 (競合))。なお、この時の  $K_{NP}$  は純群落計算と同一とした。

図-6(a)は湛水深 0.15m におけるガマの季節変化である。本モデルは生長開始から 8 月ぐらいまで良好に表現できていることがわかる。競合による優劣は、純群落のバイオマスの競合による減少量で評価できる<sup>11)</sup>。競合計算の生長量は純群落に比べて 6%しか減少しておらず、ヒメガマの影響は小さかった。図-6(b)は湛水深 0.5m 地点である。単独の計算では 7 月ぐらいまでは観測結果と合うものの、生長がピークとなる 8 月以降は大きな値となった。競合計算の場合は、純群落に比べて 24%減の生長

量を示し、観測値を良好に表現している。図-6(a)に比べて、湛水深が深い方がヒメガマの影響が強く、Grace&Wetzel<sup>11)</sup>の結果と同様であった。図-6(c)は湛水深0.8mの場合であり、観測では5月に生長開始したガマは生長することができなかった。この地点においてはヒメガマがガマを駆逐するという状況であった。本モデルにおいても生長しないという同じ傾向を示した。環境条件によりガマは0.8m以深でも生息可能であり<sup>29)</sup>、本モデル上も可能である<sup>18)</sup>。生長初期に水面下にあるガマ科は、光合成の効率が低くなるために、地下茎からの物質輸送に依存する。その結果、水深が深くなる程、生育可能となるためには大きな地下茎が必要になる<sup>12)</sup>。本モデル上の純群落と競合した場合の計算は同じ値を示し、純群落の計算上においても生長できないということは、観測においてヒメガマの影響というよりもガマの地下茎の大きさによるものとも考えられる。

図-7(a), (b)は、それぞれ湛水深0.5m, 0.8mにおけるヒメガマの季節変化である。生長開始から老化期までかなり正確に表現できている。図-7(a)のガマと競合したヒメガマは、同じ地点のガマ(図-6(b))に対するヒメガマの影響(24%減の生長量)に比べて、ガマの影響は少なかった(14%減の生長量)。図-7(b)の競合計算は、競合するガマが生長できなかった為、ガマによる影響はほとんど受けなかった。このように湛水深が深くなるにつれヒメガマの優位性が増すのは、ヒメガマはガマより葉茎高さが高く、深い湛水深環境に適応できる特性を持つためである<sup>12)</sup>。

図-7(c)は湛水深1.0m地点である。この地点においては、本モデルでは観測結果を表現できていない。しかし、葉の上部1/3の光合成率は中央部に比べ3割から4割程度高い<sup>29)</sup>という知見を考慮して、最大光合成率 $P_m$ を3割高くして計算すると(破線)、観測のピーク値まで到達する。湛水深が深く、葉の上部しか水面上に無い時のガマ科は、葉の上部で光合成を行っているので、本モデルで用いている葉の中央部の $P_m$ では観測結果を表現することはできないものと考えられる。また計算が生長初期の観測結果を下回るのは、本モデルの伸び率 $q$ を湛水深によらずに一定としているためと考えられる。ガマ・ヒメガマは湛水深が深い程、初期生長期には葉の伸び方が高くなる<sup>12)</sup>という観測に従って、本モデル上の伸び率を高くするならば、観測値を正確に再現することが可能である。ただし、ガマの葉の長さは湛水深に無関係という事例<sup>39)</sup>もあるため、この点に関しては、より一層の生態学的知見を取り入れていく必要がある。

### (3) 競合解析によるヒメガマ・ガマの優位性

ガマ・ヒメガマの競合に働くメカニズムと栄養状態の関係を解明するため、競合解析により検討する。

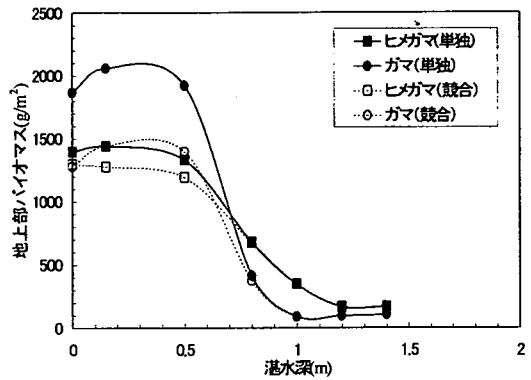


図-8 地上部バイオマスと湛水深の関係 (Bysjön,  $K_{NP}=1$ ) での計算結果

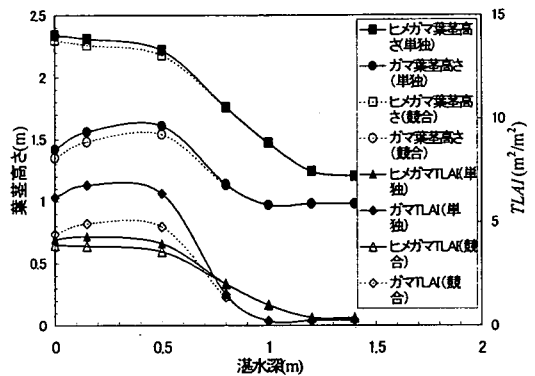


図-9 葉茎高さ・TLAIと湛水深の関係 (Bysjön,  $K_{NP}=1$ ) での計算結果

#### a) 検証データ

Weisner<sup>14)</sup>の観測場所は、スウェーデン南部に位置する富栄養化したBysjön湖(56° N, 13° E, 面積0.12km<sup>2</sup>: 水中のT-P>100μg/l)である(以下ではBysjönと呼ぶ)。観測は1978年から1991年にかけて行われ、この期間の水位変動は15~31cmであった。湖岸周囲はガマでほぼ全て覆いつくされ、そこにヒメガマが侵入するという状況であった。観測点では、0.5m以浅のヒメガマ群落は1978年に約260m<sup>2</sup>から1991年には約400m<sup>2</sup>と岸方向にも拡大した。

#### b) 解析結果

一般的に観測されるヒメガマの地下茎バイオマス<sup>32),40)</sup>、ガマの地下茎バイオマス<sup>12),41)</sup>は、それぞれ200-2000g/m<sup>2</sup>、150-1000g/m<sup>2</sup>程度である。また、地下部バイオマス/地上部バイオマス(R/S比)は、ヒメガマは約1、ガマは約0.5程度の値をとる<sup>32),36),40),41),42)</sup>。よって、計算の地下茎の初期バイオマスは、ヒメガマは1000g/m<sup>2</sup>、ガマは500g/m<sup>2</sup>とした。生長開始日は、既往の観測においてガマは110日<sup>43)</sup>、133日<sup>32)</sup>、ヒメガマは120日<sup>43),44)</sup>、133日<sup>32)</sup>と両種の生長開始日に大きな差は無い。また、一方

が生育場所を先に占有する影響を無くすために、ともに110日と同じとした。計算期間は1年間である。

図-8に、Bysjönのガンマ・ヒメガマの地上部のピークバイオマスを純群落と混合群落の結果を湛水深に対して示す( $K_{NP}=1$ )。なお、図-8以後における図中の単独、競合はそれぞれ純群落、混合群落を表すものとする。純群落の計算では、観測結果<sup>1)</sup>と同様にガンマは湛水深0.7m付近で生長量が減少し、約0.9mまでしか生長できない。

図-9にガンマとヒメガマのピーク時の葉茎高さ $TLAI$ (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)を湛水深の変化に対して示す。観測結果<sup>1)</sup>と同様、ヒメガマはガンマの1.5倍~2倍程度の葉茎高さになっており、またヒメガマよりもガンマのほうが葉を大きく広げている( $TLAI$ が大きい)。湛水深を越えてガンマ、ヒメガマが生長できる限界の水深は、それぞれ約0.9m、1.2mで、観測結果をよく表現している。図-8の競合計算によると、湛水深0.8m以浅において、ガンマの方がヒメガマに比べて、競合前後のバイオマスの減少量が大きく、ヒメガマが優位であることが分かる。一方、図-9の競合による高さへの影響は、地上部バイオマスほど大きくはなく、わずかにヒメガマの方が減少量は少ない。競合による $TLAI$ の減少は、地上部バイオマスと同程度でヒメガマが優位であることがわかる。

抽水植物は冬季に地下茎に栄養物質を蓄え、生長初期にその栄養物質をもとに生長するので、競合の優劣を考える際には地下部バイオマスの増減も重要な判断材料となる。表-3に、純群落の老化期における地下部ピークバイオマスに対する混合群落の地下部ピークバイオマスの割合を示す。0.8m以深は競合による影響は見られないため、0.8m以浅の地下部バイオマスの値を用いた。割合が100%の時は競合による影響無しとなり、小さくなるにつれ競合による影響が大きかったことを示す。この表より地下部バイオマスへの影響は地上部と同様であることがわかる。また表-3には、競合時の初期地下部バイオマスに対する老化期バイオマスの割合(老化期 $B_{below}$ /初期 $B_{below}$ )も示した。ここでは、ガンマが十分生長のできる0.5m以浅までの地下部バイオマスの値を用いた。この値については、ガンマの方が若干大きいため、完全な優劣を判断するには更に計算期間を延ばす必要がある。

Grace&Wetzel<sup>11)</sup>の観測場所(Michigan)で同様な計算を行い、競合による影響を調べた結果をCASE(c)に示す( $K_{NP}=1$ )。Bysjönと同様に地上部の値についてはヒメガマが優位であり、地下部においても、純群落生長量に対する混合群落生長量の割合、初期地下部バイオマスに対する老化期バイオマスの割合、ともにヒメガマの方が大きい。よって、次年度以降もヒメガマの優位になる可能性が高い。

表-3 ガンマ・ヒメガマの競合による影響

観測地点	CASE	$K_{NP}$	種類	純群落生長量に対する混合群落生長量の割合(%)				(老化期 $B_{below}$ /初期 $B_{below}$ ) <sup>1)</sup>
				地上部バイオマス	高さ	$TLAI$	地下部バイオマス	
Bysjön (56°N,13°E)	(a)	1	$TA^{1)}$	92	99	90	94	1.63
			$TL^{1)}$	73	97	75	78	1.79
	(b)	0.75	$TA$	97	100	98	99	1.12
			$TL$	87	99	88	91	1.18
Michigan (42°N,86°W)	(c)	1	$TA$	98	98	90	88	2.5
			$TL$	45	92	49	48	1.6
	(d)	0.75	$TA$	90	99	90	89	1.47
			$TL$	65	96	68	69	1.51

1)  $TA$ :ヒメガマ  $TL$ :ガンマ  
2)  $B_{below}$ :地下部バイオマス

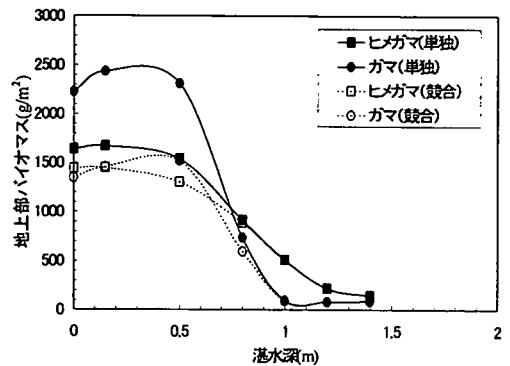


図-10 地上部バイオマスと湛水深の関係 (Michigan,  $K_{NP}=0.75$ ) での計算結果

次に3. (3)の解析で使用した栄養状態( $K_{NP}=0.75$ )を用いて、Bysjönで解析した結果をCASE(b)に示す。地上部の値に関しては、ヒメガマはほとんど影響を受けず、ガンマは地上部バイオマスでわずか10%の減少しか受けなかった。地下部についてはCASE(a)と同様に、完全に優劣を決定するには長期的な解析が必要である。

図-10は、Michiganにおいて3. (3)で定めた $K_{NP}=0.75$ で計算した地上部ピークバイオマスを湛水深に対して示したものである。この地点<sup>11)</sup>では単独計算結果によると0.7m以浅までガンマが優位であったが、競合計算結果によると全湛水深においてヒメガマが優位となった。この時の競合による影響を表-3のCASE(d)に示した。地上部、地下部バイオマスに関して、ヒメガマは約10%の減少に対し、ガンマは約30%の減少と大きかった。しかし、初期地下部バイオマスに対する老化期バイオマスの割合はガンマの方が大きく、次年度以降競合の優劣が逆転する可能性がある。

CASE(b), (c)には湛水深に対しての結果を示していないが、0.8m以深の湛水深においては、ヒメガマの方がガンマより深い湛水深に生育する特性通り、ヒメガマが優位性を示した。

表-3の結果をまとめると、観測場所、 $K_{NP}$ に関わらず



地上部についてはヒメガマが優位となった。しかし、ガマとヒメガマの差が栄養状態によって、Bysjönでは10% ( $K_{NP}=0.75$ ) から19% ( $K_{NP}=1$ )、Michiganでは25% ( $K_{NP}=0.75$ ) から53% ( $K_{NP}=1$ )と広がり、栄養制限にある  $K_{NP}=0.75$ の方がヒメガマの優位性が低くなった。またBysjönとMichiganの解析を比べると、ガマのヒメガマ競合時における優位性は、Bysjön (56° N)の方がMichigan (42° N)に比べ大きく、ガマはヒメガマより緯度の高いところに生育する<sup>37)</sup>という傾向を表していると考えられる。

#### 4. 考察

本研究は、ガマ・ヒメガマの生長モデルを用いて、栄養状態が生長に与える影響を調べた。また、両モデルで光競合計算を行うことによって、ガマ・ヒメガマの競合の優位性の栄養状態による変化を調べた。

図-4, 5で土壌中の栄養状態が生長に与える影響を示した。窒素濃度の方がリン濃度に比べ、 $K_{NP}$ に対する反応が大きかった。これは他の湿生植物の研究からも指摘されるように、リン制限よりも窒素制限を受けることが多い<sup>29),30)</sup>ことを反映しているとも考えられる。また、ガマとヒメガマで統一して半飽和定数を求めたが、根からの栄養塩吸収量は、深い湛水深でも生長可能なヨシの最大取り込み速度や栄養塩濃度の半飽和定数はガマよりも高い<sup>35)</sup>ことがわかっている。ガマ科においてもヒメガマがガマよりも大きな最大取り込み速度や栄養塩濃度の半飽和定数を持つ可能性があるため、今後ヒメガマの栄養塩に対する特性を詳細に把握していく必要がある。

図-6, 7で異なる湛水深において生育するガマ・ヒメガマの純群落・混合群落の季節変化の検証を行った。ガマ、ヒメガマで同一の  $K_{NP}$ で解析しており、全体としてはよく表現できるといえる。

図-8, 9, 10, 表-3において競合計算によるガマ・ヒメガマの優位性を調べた。Bysjön<sup>14)</sup>、Michigan<sup>11)</sup>ともに  $K_{NP}$ に関わらずヒメガマがガマに対して優位性を示した。Yamasaki&Tange<sup>45)</sup>は種間の競合の優劣は、初期の頃に葉茎が高い方が光制限を受けないため、生長初期の葉茎高さによって決まるとしている。Bysjönは富栄養湖のため栄養制限を受けず、純粋に光をめぐる競合状態であった。従って、ヒメガマの方がガマより葉茎高さが高いためにヒメガマが優占種となった。栄養制限を受けない  $K_{NP}=1$ での光競合計算によりヒメガマのガマに対する優位性が認められたため、富栄養化した湖(栄養制限がない場合)においては、浅い湛水深でもヒメガマはガマに駆逐されないというWeisner<sup>14)</sup>の結論を支援する結果と言える。

ただし、栄養制限が加わるとヒメガマがガマに駆逐されるということも考えられる。Michiganではリンは十分あったが、窒素に関しては生長を制限しない程十分にはない<sup>12)</sup>。実際に  $K_{NP}=0.75$ の競合計算が  $K_{NP}=1$ 程、ヒメガマが優位性を示せていない。図-4においてガマ、ヒメガマを統一して包絡線を求めたが、Grace<sup>29)</sup>はガマの方が窒素取り込み能力が高く、それが浅い湛水深におけるガマの優占を生じさせていると仮定している。前述のようにガマとヒメガマで半飽和定数が異なり、ガマの方が半飽和定数が低い場合には、 $K_{NP}$ が高くなるため、競合において更に有利となった可能性もある。

本解析において示した窒素濃度・リン濃度は土壌の平均濃度であるが、実際の根の周りの濃度よりもやや高い可能性がある。また、土壌中の栄養塩濃度は季節的に変化し、深さ方向にも大きく変化する<sup>46)</sup>。図-4の整理においては、土壌中のT-N、T-Pは観測データが大きくばらつくため対象としなかった。しかし、無機態窒素の供給源でもあることから、土壌中の窒素循環の中で季節的に変化する窒素濃度もしくは窒素フラックスとの関連を解明していくことが今後の課題といえよう。

本研究は、穂を付けない条件で解析を行った(Michigan<sup>12)</sup>では、全体バイオマスに穂が占める割合は、ガマは5%、ヒメガマは20%と少ないため)、穂の有無・構成比による競合の優位性の変化や、地下茎バイオマスの小さい時に成熟した群落に侵入していく可能性の解明については、長期間の解析により今後解明していく必要がある。

#### 5. 結論

本研究により以下の点が明らかとなった。

- (1)ガマ・ヒメガマモデルの  $K_{NP}$ と土壌中の窒素濃度、リン濃度の関係は、いずれも Michaelis-Menten 型の式で表現可能である。
- (2)窒素濃度、リン濃度の相互影響は窒素濃度式、リン濃度式の掛け合わせまたはリービッヒの最小値法則で表現可能である。
- (3)日射量の競合をモデル化することで、ガマ・ヒメガマが単独で生長した場合だけでなく、競合状態で生長した場合についても、その季節変化、湛水深による変化が定量評価可能である。
- (4)日射量をめぐる競合状態では、競合による影響は葉茎高さよりもバイオマスやTLAIに大きく影響が現われる。
- (5)0.8m以深の湛水深で競合する場合は、観測場所、栄養状態に関わらず、ガマよりもヒメガマが優位である。0.8m以浅の湛水深の場合は、栄養飽和 ( $K_{NP}=1$ )に比

べ栄養不飽和 ( $K_{AP}=0.75$ ) の時にヒメガマの優位性は減少する。

(6)ヒメガマが優位な場合でも、ガマの地下部バイオマスが初期値よりも増加する場合もあるため、駆逐するか否かの判断には長期的解析が必要である。

本研究により、ガマ・ヒメガマの単独生長ならびに競合状態での生長に与える土壌中の栄養塩の影響を評価し、日射量の競合解析が有効なことを示した。より一層の工学的活用を図るためには、穂の割合による相違の考慮、長期的遷移のモデル化、種による  $K_{AP}$  の違いを定量評価し競合解析に反映させる必要がある。

謝辞：本研究を行うにあたっては、埼玉大学建設工学科の谷本勝利教授、Sweden 国 Lund 大学の Stefan Weisner 教授、金沢大学の玉井信行教授、独立行政法人土木研究所の中村圭吾氏に貴重な御助言をいただいた。現地調査を行うにあたっては、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) 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, 第 39 巻, pp. 81-89, 1989.
- 2) 小林節子, 平間幸雄, 木内浩一: 手賀沼の水草分布調査, 千葉県水保研年報, pp. 71-78, 1993.
- 3) 浜田篤信: 霞ヶ浦の湖岸修復と生態系復元, 水環境学会誌, Vol. 24, No.10, pp.645-651, 2001.
- 4) 桜井善雄, 渡辺義人, 松沢久美子, 滝沢ちやき: 湖岸沿岸帯における抽水植物の立地条件, 日本陸水学会甲信越支部会報, No.11, pp. 17-18, 1986.
- 5) Coops, H., Boeters, R and Smit, H.: Direct and indirect effects of wave attack on helophytes, *Aquat. Bot.*, Vol. 41, pp. 333-352, 1991.
- 6) 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.
- 7) Ostendorp, W.: Die-back' of reeds in Europe – a critical review of literature, *Aquat. Bot.*, Vol. 35, pp. 5-26, 1989.
- 8) 杉山恵一: 自然環境復元入門, 信山社サイテック, p.69, 1992.
- 9) Mal, T.K., Jon, L. and Lesley, L.: Time-dependent competitive displacement of *Typha angustifolia* by *Lythrum salicaria*, *Oikos*, Vol. 79, pp. 26-33, 1997.
- 10) Yamasaki, S.: Role of plant aeration in zonation of *Zizania latifolia* and *Phragmites australis*, *Aquat. Bot.*, Vol. 18, pp.287-297, 1984.
- 11) 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.
- 12) 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.
- 13) Grace, J.B. and Wetzel, R.G: Long-term dynamics of *Typha* populations, *Aquat. Bot.*, Vol. 61, pp. 137-146, 1998.
- 14) 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.
- 15) Asaeda, T. and Karunaratne, S.: Dynamic modeling of the growth of *Phragmites australis*: Model description, *Aquat. Bot.*, Vol. 67, pp. 301-318, 2000.
- 16) 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.
- 17) Asaeda, T., Nam, L.H., Hietz, P., Tanaka, N. and Karunaratne, S.: Seasonal fluctuations in live and dead biomass of *Phragmites australis* as described by a growth and decomposition model: implications of duration of aerobic conditions for litter mineralization and sedimentation, *Aquat. Bot.*(to appear).
- 18) 田中規夫, 浅枝隆, 谷本勝利, 長谷川教: 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.
- 19) 長谷川教, 田中規夫, 浅枝隆, 谷本勝利: 初期生長期の特性に基づくガマ・ヒメガマの生長解析, 水工学論文集, 第 46 巻, pp. 1109-1114, 2002.
- 20) 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.
- 21) 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.
- 22) Ondok, J.P.: Estimation of seasonal growth of underground biomass. In : Dykjavová, D. and Květ, J. (Eds.) *Pond Littoral Ecosystems*. Springer-Verlag, Germany, p194.
- 23) Gloser, J.: Characteristics of CO<sub>2</sub> exchange in *Phragmites australis* Trin. derived from measurements in situ, *Photosynthetica.*, Vol.11, No.2, pp. 139-147, 1977.
- 24) McNaughton, S.J.: Comparative photosynthesis of Quebec and California Ecotypes of *Typha latifolia*, *Ecology*, Vol. 54, pp. 1260-1270, 1973.
- 25) 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.
- 26) Dykjavová, D.: Production, vertical structure and light profiles in littoral stands of reed-bed species, *Hydrobiologia*, Vol. 12, pp. 361-376, 1971.
- 27) 田中規夫, 浅枝隆, Karunaratne, S., 谷本勝利: 土壌条件が陸側のヨシ *Phragmites australis* の生長に与える影響について, 土木学会論文集, No.698, II-58, pp. 57-68, 2002.
- 28) Květ, J., Svoboda, J. and Fiala, K.: Canopy development in stands of *Typha latifolia* L. and *Phragmites communis* Trin. In South

- Moravia, *Hydrobiologia*, Vol. 10, pp. 63-75, 1969.
- 29) Grace, J.B.: The effects of nutrient additions on mixtures of *Typha latifolia* L. and *Typha domingensis* Pers. along a water-depth gradient, *Aquat. Bot.*, Vol. 31, pp. 83-92, 1988.
- 30) Ulrich, K.E. and Burton, T.M.: An experimental comparison of the dry matter and nutrient distribution patterns of *Typha latifolia* L., *Typha angustifolia* L., *Sparganium eurycarpum* Engelm and *Phragmites australis* (Cav) Trin. Ex Suedel, *Aquat. Bot.*, Vol. 32, pp. 129-139, 1988.
- 31) Boyd, C.E. and Hess, L.W.: Factors influencing shoot production and mineral nutrient levels in *Typha latifolia*, *Ecology*, Vol. 51, pp. 296-300, 1970.
- 32) 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.
- 33) Klopatek, J. M. and Stearns, F. W.: Primary productivity of emergent macrophytes in a Wisconsin freshwater marsh system, *Am. Midl. Nat.*, Vol. 100, pp. 320-332, 1978.
- 34) Andrews, N.J. and Pratt, D.C.: Energy potential of cattails (*Typha* spp.) and productivity in managed stands, *Minnesota Acad. Sci.*, Vol. 44, pp. 5-8, 1978.
- 35) Romero, J.A., Brix, H. and Comín, F.A.: Interactive effects of N and P on growth, nutrient allocation and  $\text{NH}_4$  uptake kinetics by *Phragmites australis*, *Aquat. Bot.*, Vol. 64, pp. 369-380, 1999.
- 36) 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.
- 37) Grace, J.B. and Harrison, J.S.: The biology of Canadian weeds. 73. *Typha latifolia* L., *Typha angustifolia* L. and *Typha xglauca* Godr., *Can. J. Plant Sci.*, Vol. 66, pp. 361-379, 1986.
- 38) Hutchinson, G.E.: *A Treatise on Limnology. Volume III. Limnological Botany*. In: Ulrich, K.E. and Burton, T.M.: An experimental comparison of the dry matter and nutrient distribution patterns of *Typha latifolia* L., *Typha angustifolia* L., *Sparganium eurycarpum* Engelm and *Phragmites australis* (Cav) Trin. Ex Suedel, *Aquat. Bot.*, Vol. 32, pp. 129-139, 1988.
- 39) Grace, J.B.: Effects of water depth on *Typha latifolia* and *Typha domingensis*, *Amer. J. Bot.*, Vol. 76, pp. 762-768, 1989.
- 40) 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.
- 41) Dykyjová, D.: Productivity and solar energy conversion on reedswamp stands in comparison with outdoor mass cultures of algae in the temperate climate in central Europe, *Photosynthetica*, Vol. 5, No. 4, pp. 329-340, 1971.
- 42) Květ, J. and Husak, S.: Primary data on biomass and production estimates in typical stands of fish pond littoral plant communities. In: Westlake, D. F.: Ecology-community metabolism and production: The primary productivity of water plants, *Studies on Aquatic Vascular Plants*, Roy. Bot. Soc. Belgium, Brussels, pp. 165-180, 1982.
- 43) McNaughton, S.J.: Ecotype function in the *Typha* community type, *Ecol. Monographs*, Vol. 36, pp. 297-325, 1966.
- 44) Květ, J.: Growth analysis approach to the production ecology of reedswamp plant communities, *Hydrobiologia t.*, Vol. 12, pp. 15-40, 1971.
- 45) Yamasaki, S. and Tange, I.: Growth response of *Zizania latifolia*, *Phragmites australis* and *Miscanthus sacchariflorus*, *Aquat. Bot.*, Vol. 10, pp. 229-239, 1981.
- 46) Patrick, W.H. and Reddy, K.R.: Nitrification-denitrification reactions in flooded soils and water bottoms: Dependence on oxygen supply and ammonium diffusion, *J. Env. Qual.*, Vol. 5, pp. 469-472, 1976.

(2002. 1. 7 受付)

## THE INFLUENCE OF SOIL NUTRIENT CONDITIONS ON THE SUPERIORITY OF COMPETITION BETWEEN *Typha angustifolia* AND *Typha latifolia*

Norio TANAKA, Atsushi HASEGAWA, Takashi ASAEDA, Tetsuhiro WATANABE and Akiyoshi KISHIDA

Relations between nutrients in the sediment and the growth of *Typha angustifolia* and *Typha latifolia* are represented by Michaelis-Menten equation with half saturation constant of nitrogen and phosphorus. Interactions of nitrogen and phosphorus concentration are expressed by their multiplication or the Liebig minimum law. Competitive growth model was developed for evaluating the influence of eutrophication on their competition. The analysis including the competition of radiation shows that the biomass and *TLAI* are more affected than the shoot height. On saturated nutrient conditions, *Typha angustifolia* has more superiority than *Typha latifolia* irrespective of latitude, however, the superiority of *Typha angustifolia* decreases on unsaturated nutrient conditions. Nutrient conditions greatly affects their competitive superiority or inferiority.