

抽水植物の二次シートが河川空間での地下茎維持に 果たす役割について

ROLE OF SECONDARY SHOOT FORMATION BY EMERGENT MACROPYTES FOR
MAINTAINING THEIR RHIZOME STRUCTURE IN RIVER

田中規夫¹・斎藤洋²・浅枝隆³・谷本勝利⁴・長谷川敦⁵・岸田明義⁶

¹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)

²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)

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)

⁵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)

⁶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)

The model considering the competition between parent shoot and secondary shoot in the stands of *Typha angustifolia* was proposed. The fundamental characteristics of secondary shoot were discussed in relation to initial rhizome biomass, nutrient condition and mortality rate induced by external force. In nutrient-rich condition, parent shoot productivity is increased and secondary shoot productivity is decreased with increasing initial rhizome biomass, however, the secondary shoot productivity is slightly increased in nutrient-limit condition with increasing initial rhizome biomass. The characteristics explain well the dynamics of *Typha* stands in Touemon river, that maintain the belowground biomass long term. Additional mortality rate by the force is important whether the emergent macrophyte expand excessively in river or not.

Key Words: *Typha angustifolia*, secondary shoot, competition, mortality rate, belowground biomass

1. はじめに

多自然型川づくりは、河岸の防御・流下能力の向上を図りつつ、豊かな自然環境を創出することを目的とした事業であるが、多くの課題が山積している¹⁾。また、自然が「多く」あればよいという発想や自然環境を「創出する」ということそのものへの疑問も投げかけられており、「自然復元」という概念が提案されている²⁾。自然復元を考える際にわれわれが重要視すべきは、その河川の動的特性であり、その特性のもとで存在しうる生態系の動的特性との関連であろう。適度な「自然擾乱」は必要なもののどの程度が必要なのかという点については、不明の点が多く残されている。

生態系の多様性確保や自然環境復元という観点においては自然の氾濫原を広くとり冠水頻度や地下水位などにおいて多様性を確保する必要がある。しかし、多くの都市河川では河川用地の拡幅が困難であり、流下能力の確保のために急な法面勾配のコンクリート三面張りである。このような、生態学上あまり好ましくない都市

河川内においても、河床における微高地など、平水時に幅の広いエコトーンが確保され、ヒメガマやマコモなどの大型抽水植物が繁茂する例がある³⁾。

埼玉県南部の都市河川・篠右衛門川におけるヒメガマ群落は、主に右岸側に自然発生的に繁茂し、拡大して河川を占有することなく長年群落を良好な形で維持している。しかし、抽水植物の一つであるヒメガマは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³⁾ため、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。このように、抽水植物の拡大能力を把握することは、環境保全事業において重要となる。本研究では、都市河川の自然復元のための第一歩として、低平地河川に自然に繁茂する事例の多いヒメガマの河川空間での動的特性について研究するものとする。

ヒメガマ群落の拡大や地下茎維持には、春先に出芽する一次シート(葉茎)に加えて、老下期以降に多く発生する二次シートが大きな役割を果たしている⁴⁾と考えられる。しかし、初期地下茎量や、栄養状態の違いによる二次シートの生長特性や、河川の流れなどによる

外力との関連は不明の点が多く残されている。

本研究は、ヒメガマにおける一次シート・二次シート生産量と地下茎生産量の季節変化を定量評価し、群落の維持拡大と外力に関する知見を得ることを目的とする。

2. 解析方法

(1) ヒメガマの生活史と二次シートの形成

ヒメガマは多年生の抽水植物であり、年間の生活史は大きく分けて、初期生长期、光合成生长期、老化期に分けて考えることができる³⁾。初期生长期は春先の4月頃に地下部に蓄えられている栄養を用いて一次シートを出芽させる時期である。光合成生长期は、初夏の7月頃に一次シートの光合成活動によって得られる栄養を用いて一次シートの間から二次シートを出芽させる時期である。老化期は越冬に備えて地上部の栄養を地下部に輸送する時期である。

Fiala⁴⁾は、Czechにおいて1969年から1970年にかけてヒメガマの季節ごとのシート形成率・群落の拡大率などを詳細に研究し、7~8月にかけてもっと多くの新シート（本研究では二次シートにあたる）を生産することを明らかにした。また、新シートは群落内をふくめ、群落の外側2~3mにわたり平面的に出芽することも記述されており、新シートは群落の維持拡大に大きく関わっているものと考えられる。

このような生活史を考慮すると、二次シートの生産量を評価する際には、一次シートにより生産される地下茎量や一次シートの作る日陰のもとで育つという条件を考慮する必要がある。したがって、基礎方程式系は、Asaeda & Karunaratne⁵⁾、田中ら³⁾と同じものを使用し、ヒメガマの一次シートと二次シートの競合モデルとして解析を行うものとする。

(2) 群落構造モデル

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⁶⁾、

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

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）、 θ : 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（全日射量の45%）、 Age_{sh} : 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。

表-1 パラメータ一覧

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 ^a	$\text{gCO}_2\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$
θ	アレニウス定数	1.09 ^b	—
K_{NP}	地下の栄養状態を表す変数	0~1 ^c	—
K_{co}	CO_2 の乾燥重量への変換定数	0.65 ^d	$\text{gg}^{-1}\text{CO}_2$
K_{PAR}	半飽和定数	5.8 ^a	$\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$
K_{age}	半飽和定数	90 ^c	d
k	吸光係数 (91~120day) 〃 (121~151day) 〃 (152~180day) 〃 (181~212day) 〃 (213~242day) 〃 (243~273day) 〃 (274~365day)	0.25 ^e	—
a_{fr}	葉茎の増加のうち葉の増加に使用される割合	0.22 ^f	—
a_{LAI}	バイオマスと葉面積の関係を表す定数	0.01352 ^g	—
b_{LAI}	バイオマスと葉面積の関係を表す定数（指數）	1.0179 ^g	—
k_f	外力枯死率	0~1	$\text{gg}^{-1}\text{d}^{-1}$

a:Gloser⁸⁾, b:Asaeda&Bon⁹⁾, d:Ondok¹⁰⁾

c:実測データによるキャリブレーションにより同定¹¹⁾

e:Květ(1971)¹²⁾, f:Dykyjova(1971a)¹³⁾に基づき同定

g:Weisner(1993)¹⁴⁾, Květ et al.(1969)¹⁵⁾により同定

群落内の日射量分布は、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($j=i$)までの葉面積指數の積分値の関数 F_i として、

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

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

と表現した(Monsi & Saeki, 1953:Ondok⁷⁾により引用)。ここに、 k は吸光係数、 I_{PAR} は光合成に利用される日射量である。

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ことから、

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

$$F_{II} = \sum_{j=1}^{j=i} LAI_{II,j} \quad (j) \quad (5)$$

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

とした。ここに、添え字 I, II はそれぞれ一次シート、二次シートを表す。

また、 $LAI(j)$ (m^2/m^2)は Asaeda & Karunaratne⁵⁾と同様の

式形

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

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

で表現した。ここに、 $b_{leaf}(j)$ 、 $b_{sht}(j)$ 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⁹により表-1のように算定されており、本解析ではこれを使用する。

(3) 二次シートの計算

Fiala⁴により、群落の中心からの距離(m)と季節ごとのシート本数(本/m²)の関係が求められている。ここで、初期生长期・光合成生长期の群落の領域をそれぞれ S_a 、 S_b (m²)とする。群落が円であると仮定し、Fiala⁴の結果を用いて初期生长期から光合成生长期までの S_a 、 S_b におけるシート本数の増加量を以下の式により計算した。

$$H = \int n dA = \int n 2\pi r dr \quad (10)$$

ここに、 H (本)は群落内に生産されるシート本数であり、 n (本/m²)は群落の中心からある距離におけるシート密度、 r (m)は群落の中心からの距離である。

この計算で、初期生长期から光合成生长期までの間に S_a における H_1 は76.9(本)となり、光合成生长期の間に S_b における H_2 は32.4(本)となった($H_1 : H_2 \approx 7 : 3$)。Fiala⁴により、7~8月に形成される二次シートは一次シートと同等の高さまで生長する。したがって本数の比は地上部バイオマスの比や地下部バイオマスの比と同程度であると推察される。すなわち、生産される新地下茎量 B_0 (g/m²)が、 S_a 内に B_1 (g/m²)だけ配分されるとして、

$$B_1 = 0.7 \times B_0 \quad (11)$$

と仮定する。

これを用いて、一次シートと二次シートの競合を以下のようにモデル化した。

- ① 一次シートの初期地下茎量(g/m²)を設定して、競合させない状態で季節変化を計算する。
- ② 一次シートの季節変化の中で、二次シートの成長開始日である210日における新地下茎量 B_0 を求める。
- ③ 式(11)より、一次シートの間から出芽する二次シートの初期地下茎量 B_1 を求める。
- ④ 一次シートの季節変化の中で210日目から、初期地下茎量 B_1 として二次シートを競合させる。

(4) 外力の与え方

Asaeda & Karunaratne⁵、田中ら³においては、地下茎、根、新しい地下茎、葉茎、穂の枯死量は、それぞれ、

$$D_a = \gamma_a \cdot \theta^{(T-20)} \cdot B_a \quad (12)$$

と表現される。ここに、 θ はアレニウス定数(1.09)⁵、 γ_a は20°Cの時の枯死率、 a は地下茎(rhi)、根(rt)、新しい地下茎(n)、葉茎(sht)、穂(p)を表す。

外力による影響を反映させるにあたっては、呼吸などの自然枯死率に、外力による枯死率 k_f (g/g/day)を加えることで表現した(表-1)。すなわち、

$$D_a = \gamma_a \cdot \theta^{(T-20)} \cdot B_a + k_f \cdot B_a \quad (13)$$

ここに、 k_f は洪水時に植物に与える損傷だけでなく、洪水後にも植物に残るゴミの付着による光合成活動の低下による枯死率の増加などを考慮して一定値で与えた。また、 k_f を与える時期は植物の生長開始日から老化期の終わりまでとした。

3. 現地観測

2000年9月から12月ならびに2001年4月から10月にかけて、藤右衛門川、伝右川、浮間ゴルフ場でヒメガマの現地調査を行った。老化期においてはヒメガマを一次シート、二次シートの2種類に分けて採取した。

藤右衛門川は、上流に貯水池があり、下流には調節池があり、観測するヒメガマ群落は、調節池よりも上流域に繁茂している。流速は平常時は0~20(cm/秒)程度であるが、出水時は50~70(cm/秒)となりヒメガマ群落に損傷を与えている(出水直後の倒伏状況により)。また、出水回数は月に1~5回程度である(1999年から2001年の水位データより)。藤衛門川のヒメガマ群落は、4月から7月にかけて繁茂域を幅2~3m程度に広げるものの、次第に縮小し4月当時の1~2mに戻って越冬する状況が観察される。また10~12月には出水頻度が下がった後に出芽したシートの割合が高い。なお、同河川の観測区間には6月にはわずかにフトイ群落が繁茂していたが、出水によって消失し、8月には確認できなかった。またヨシ群落には繁茂域の大きな変化は認められなかった。

伝右川は、上流に放水路があり、洪水時は上流の水門が全閉されるために年間を通して出水ではなく、流速は常に0~10(cm/秒)程度であり、ヒメガマ群落を損傷させるほどの影響はないものと考えられる。なお、本論文で考察する伝右川は2000年の観測シーズンにおけるものとする(2001年は河川横断の中心線付近が浚渫されたため)。

浮間ゴルフ場では人工的に設置されたビオトープ池⁸で群落中心から周辺部にそってのシートの密度観測を行った。

4. 結果

(1) 初期地下茎量と二次シートの関係

図-1に一次シート、二次シート生産量の初期地下茎量による変化を示す。同図は初期地下茎量 (g/m^2) を、 $250 (\text{g/m}^2)$ から $2000 (\text{g/m}^2)$ まで、 $250 (\text{g/m}^2)$ 刻みで変化させ、それぞれの場合の一次シートおよび二次シートの最大生産量 (g/m^2) を算出した結果を示したものである。また、一次シートおよび二次シートの最大生産量 (g/m^2) の和は、年間を通しての地上部の生産量を示す。

初期地下茎量は、一次シートの生産量に大きく関わっており、同じ栄養状態においては初期地下茎量が多いほど一次シートの生産量は増加する。

初期地下茎量が少ない場合は、一次シートの生産量が少なく、二次シートの生産量は他の場合と比べて多く生産されることが分かる。これは、一次シートの生産量が少ないとために、一次シートの間より生長を開始する二次シートの光合成が阻害されにくいためと考えられる。

また、初期地下茎量が多い場合は、一次シートの生産量が大きくなり、二次シートの生産量が減少することが分かる。二次シートの生産量が減少するのは、一次シートの生産量が多いために日射量が制限され光合成活動が阻害されるためと考えられる。

図-2に浮間ゴルフ場における群落半径方向の一次シートおよび二次シートの密度変化の観測結果を示す。中心から $3\sim 5\text{m}$ 付近において双方共に密度の減少が見られる。これは穂つきの密生地帯と重なり、田中ら⁸⁾によって穂つき群落における密度は穂なし群落に比べて小さくなることが示されている。

しかし、観測結果を全体として見ると、群落中心の初期地下茎量が多い部分は一次シートの密度が多く、二次シートの生産量が少ないことが言える。逆に、群落外郭部においては、初期地下茎量が少ないと、一次シートよりも二次シートの密度が高いことが言える。

この結果は、初期地下茎量が多いほど一次シートの生産量は増加し、二次シートの生産量は減少することを示し、初期地下茎量によって一次シート、二次シートの生産量の違いが読み取れる。

図-1において二次シートが、一次シートの生産量を上回ることがないことにに対し、観測では上回っている。これは、外向きに拡大する群落において外郭部ほど周囲からの地下茎の侵入が多くなり、生産量が増加したものと考えられる。本研究は高さ方向の次元解析を主体としているのでうまく表現できていないと考えられる。

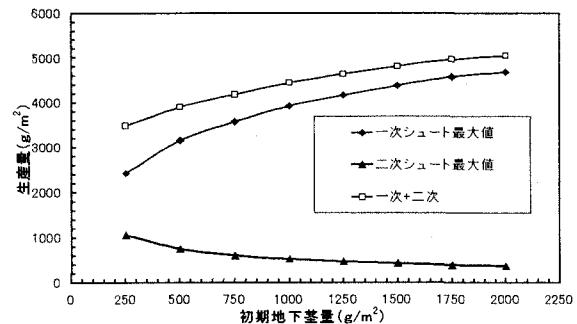


図-1 初期地下茎量と最大シート生産量（一次・二次）

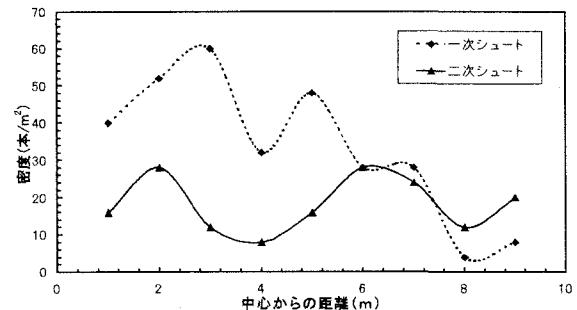
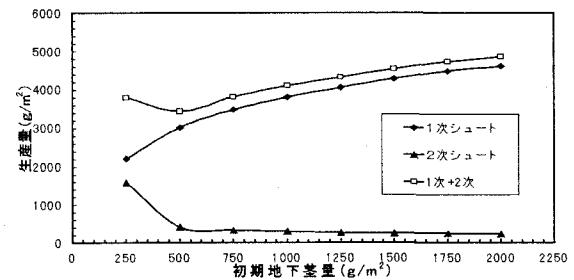
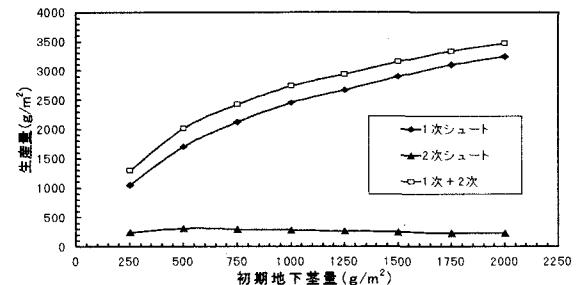


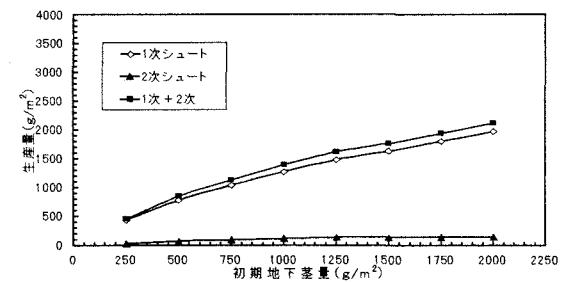
図-2 浮間ゴルフ場における観測結果



(a)



(b)



(c)

図-3 K_{NP} と生産量の比較

(a) $K_{NP}=1.0$, (b) $K_{NP}=0.8$, (c) $K_{NP}=0.6$

(2) 栄養状態と二次シートの関係

ヒメガマの生長環境における栄養状態は、窒素やリンなどの栄養塩類が土中に溶け込んでいる量によって判断される。本研究におけるヒメガマの生長解析競合モデルは、この栄養状態を K_{NP} として表現している。ここで、 K_{NP} は飽和状態を 1 として、1 に近いほどヒメガマの生長にとっては栄養状態が良いものだと考える。

栄養状態が二次シートの生長に与える影響を考えるために、 K_{NP} が 1.0, 0.8 及び 0.6 の場合について、初期地下茎量の違いによるそれぞれの場合を計算した(図-3(a)～(c))。

図-3より読み取れるように、 K_{NP} が小さくなると二次シートの生産量が明らかに減少することが分かる。しかし、 K_{NP} が 1 と 0.8 の場合は、初期地下茎量が増加するにつれて生産量が減少しているのに対し、 K_{NP} が 0.6 の場合は、初期地下茎量が増加するにつれて二次シートの生産量がわずかに増加している。

前者は、栄養状態が良いために、一次シートの生産量が初期地下茎量の増加にともない増加し、二次シートの生長を阻害するほどの日射量の制限を与えたためだと考えられる。後者は、初期地下茎量の増加にともない一次シートの生産量は増加するが、二次シートの生長を阻害するほどの影響を与えていないことから、日射量の制限よりも、栄養による制限を受けていると考えられる。

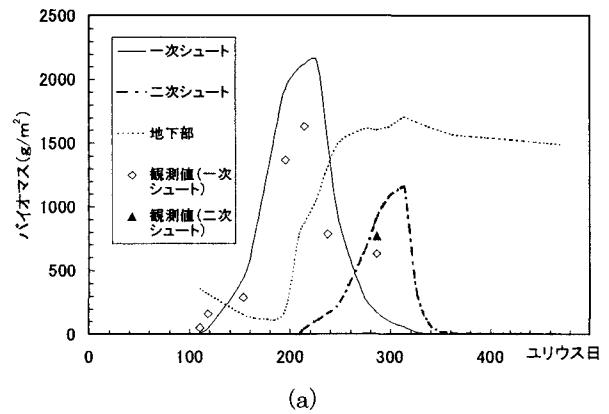
(3) 外力と二次シートの関係

籠右衛門川における現地調査で得られた初期地下茎量の 374 (g/m^2) を用いて、一次シートおよび二次シートの生長解析を行なった。図-4 に観測結果と解析結果を合わせて示す。なお、ヒメガマ群落に影響を及ぼす流れによる外力による枯死率 k_f ($\text{g}/\text{g}/\text{day}$) は 0 から 0.05 まで変化させた。

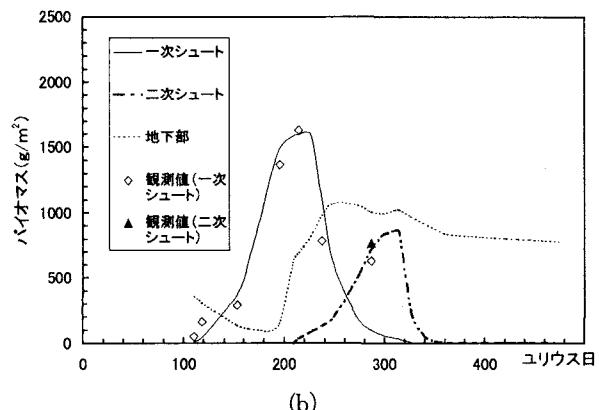
流れがなく外力がほとんどない場合、すなわち $k_f=0.00$ における二次シートの生産量は、籠右衛門川のような適度な外力がある場合に比べて少ない(図-4(a))。これは一次シートの生産量が外力による阻害を受けないために、二次シートが日射量制限を受けているためだと考えられる。また、初期地下茎量に比べて年間に生産される地下茎量は 4 倍程度多く生産されることが分かった。生産された地下茎の大半は次年度の初期地下茎になるため、群落は伝右川のように拡大するものと考えられる。

籠右衛門川の一次シートおよび二次シートの現地観測値に対応した外力枯死率は $k_f=0.0035$ であった(図-4(b))。

この場合の二次シートの生産量は、 k_f がどの場合よりも多くなる。これは一次シートが流れによって損傷を受け、生産量が減少したために二次シートの日射量制限が緩和されたためだと考えられる。生産



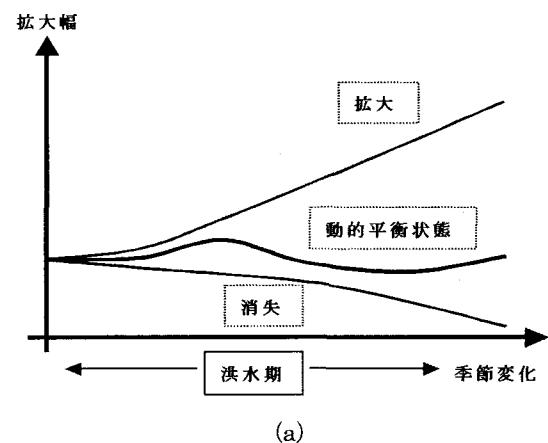
(a)



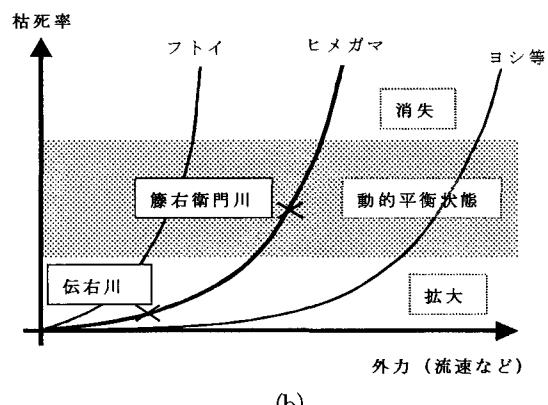
(b)

図-4 k_f の違いによる解析結果と観測結果の比較

(a) $k_f=0.000$ のとき, (b) $k_f=0.0035$ のとき



(a)



(b)

図-5 外力による群落の拡大幅及び植物相のイメージ

(a) 河川空間における拡大幅の季節変化,

(b) 抽水植物と外力枯死率

される地下茎量は初期地下茎に比べて 1.7 倍程度となり、次年度以降も群落は大きくは拡大しないものと考えられる。

外力が大きい場合、すなわち η が 0.03 以上においては、一次シートも二次シートも生産量は大きく減少してしまう。初期地下茎量に比べて生産される地下茎量も減少するため、群落は年々減衰してしまう。このような環境下におけるヒメガマ群落の自然な状態での維持是不可能であると考えられる。図-5(a)に河川空間における群落の拡大幅の季節変化のイメージを、図-5(b)に河川植物と外力枯死のイメージ図を示す。湖沼空間や伝右川のような場合は群落は大きく拡大するが、藤右衛門川は動的な平衡状態にあると考えられる。フトイ群落は出水により消失したことから、同じ流速でも外力による枯死率が高いものと考えられる。また、ヨシは目立った損傷は確認されなかったことから、同じ流速における枯死率が小さいものと考えられる。本研究は藤右衛門川の一事例のみであるため、流速と枯死率の関係曲線を明確に引くことは難しい。しかし、外力規模の異なる対象河川を増やすこと、対象とする種を増やすことで、地下茎を維持可能な流速の幅を外力枯死率との関係で種毎に定義可能となることが予想される。この点を更に詳細についていくことは今後の課題としたい。

5. 結論

本研究で二次シートの生長に関して明らかになった知見を列挙する。

- ① 二次シートは、一次シートによる日射量制限を受けるため、初期地下茎量が多いほど二次シートの生産量が少なくなる。
- ② 二次シートの生産量は、土中の栄養状態が良い場合には日射量制限、良くない場合は栄養制限を受ける。
- ③ 藤右衛門川のような外力がある場合には、一次シートが損傷し日射量制限が和らげられるため二次シート生産量の割合が増加する。しかし、全体の地下茎量は初期に比べてさほど増大せず、群落は動的な平衡状態にあると考えられる。一方、外力影響の小さい伝右川の場合には初期地下茎量の少ない周辺部ほど地下茎量が大きく増大し、群落は大きく拡大する。

謝辞：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、埼玉県越谷土木事務所、(財)川口都市公園緑地公社(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、応用生態工学、Vol. 3, No. 2, pp. 255-270, 2000.
- 2) 玉井信行：多自然型川づくりから自然復元へ、河川、No.664, pp.3-5, 2001.
- 3) 田中規夫、武村武、浅枝隆、谷本勝利、長谷川敦：河川空間におけるヒメガマ *Typha angustifolia* の地下茎拡大機構、土木学会論文集、No.698, II-58, pp. 81-91, 2002.
- 4) Fiala, K. : Underground Organs of *Typha latifolia* and *Typha angustifolia*, their growth, propagation and production, *Acta Sc. Nat. Brno*, Vol. 12(8), pp.1-43, 1978.
- 5) Asaeda, T. & Karunaratne, S. : Dynamic modeling of the growth of *Phragmites australis*: Model description, *Aquat. Bot.*, Vol. 67, pp.301-318, 2000.
- 6) 長谷川敦、田中規夫、浅枝隆、谷本勝利：初期生长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 卷, pp.1109-1114, 2002.
- 7) Ondok, J.P. : Photosynthetically active radiation in a stand of *Phragmites communis* Trin. II. Model of light extinction in the stand, *Photosynthetica*, Vol. 7(1), pp.50-57, 1973.
- 8) Knapp, A.K. & Yavitt, J.B.: Gas exchange characteristics of *Typha latifolia* L. from nine sites across North America, *Aquat. Bot.*, Vol. 49, pp.203-215, 1995.
- 9) Asaeda, T. & Bon, T.V.: Modeling the effects of macrophytes on algal blooming in eutrophic shallow lakes, *Ecol. Model.*, Vol.104, pp. 261- 287, 1997.
- 10) Ondok, J.P.: Estimation of seasonal growth of underground biomass. In : Dykyjová, D. and Květ, J. (Eds.) *Pond Littoral Ecosystems*. Springer-Verlag, Germany, p194.
- 11) Gloser, J.: Characteristics of CO₂ exchange in *Phragmites australis* Trin. derived from measurements in situ., *Photosynthetica*, Vol.11, No.2, pp.139-147, 1977.
- 12) Květ, J. : Growth analysis approach to the production ecology of reedswamp plant communities, *Hydrobiologia* t., Vol.12, pp.15-40, 1971.
- 13) Dykyjova,D. : Production, vertical structure and light profiles in littoral stands of reed-bed species, *Hydrobiologia* t., Vol.12, pp.361-376, 1971.
- 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) Květ, J., Svoboda, J. & Fiala, K. : Canopy development in stands of *Typha latifolia* L. and *Phragmites communis* Trin. in South Moravia, *Hydrobiologia* t., Vol. 10, pp. 63-75, 1969.

(2002. 4. 15 受付)