

原著論文 ORIGINAL PAPER

観測と再生長モデルによる刈取られたヨシ *Phragmites australis* の回復過程の評価

湯谷賢太郎<sup>1)\*</sup>・浅枝 隆<sup>2)</sup>・田中規夫<sup>1)</sup>・Shiromi Karunaratne<sup>2)</sup>

1) 埼玉大学工学部建設工学科 〒338-8570 さいたま市桜区下大久保 255

2) 埼玉大学大学院理工学研究科 〒338-8570 さいたま市桜区下大久保 255

Kentaro YUTANI<sup>1)\*</sup>, Takashi ASAEDA<sup>2)</sup>, Norio TANAKA<sup>1)</sup> and Shiromi KARUNARATNE<sup>2)</sup>: Evaluation of the recovering process of *Phragmites australis* after cutting by the dynamic regrowth model and the validation by the observation. *Ecol. Civil Eng.* 6(2), 177-190, 2004.

1) Department of Civil and Environmental Engineering, Faculty of Engineering, Saitama University, 255, Shimo-Okubo, Sakura-Ku, Saitama City, Saitama 338-8570, Japan

2) Graduate School of Science and Engineering, Saitama University, 255, Shimo-Okubo, Sakura-Ku, Saitama City, Saitama 338-8570, Japan



**Abstract:** Shoots cutting of *Phragmites australis* is a common management to maintain botanical diversity in wetland and restore derelict wetland condition. Associated with the recent development of the dynamic growth model of *P. australis* the modeling of recovering process of *P. australis* was developed based on the experiments and energetic consideration for the possible application in the management of wetlands. Three years observations were conducted for *P. australis* to evaluate the recovering process in a swampy section of Akigase Park in Saitama, Japan. The growth of *P. australis* was impaired most by June cutting, while June and July cutting increased the ratio of the leaf biomass to stem biomass of regenerated shoot after cutting, approximately by 0.28 to 0.56. June cutting reduced the shoot height and the biomass of rhizomes and shoots markedly. *P. australis* community cut in summer, on the other hand, mostly recovered in two years, indicating the necessary cutting every one to two years interval. Revised model could simulate well both the observed data and literature data of cutting or burning. Consequently it is found that *P. australis* grow in the nutrient rich condition can recover three to four years from cutting, on the other hand that in nutrient poor condition request over ten years for recovering.

**Key words:** cutting treatment, dynamic growth model, *Phragmites australis*, recovering process, wetland management

はじめに

ヨシ *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel はイネ科の多年生抽水植物であり、極地方を除くほぼ全世界に

生育している。また、ヨシは非常に広い環境適応範囲を持っており、1 m 程度の水深から地下水位 1 m 程度まで、淡水から海水に近い汽水の環境まであらゆる環境に生育する。そのため、河川や湖沼、湿地などのあらゆる水辺環境において見られ、最もありふれた抽水植物であるといえる (Clevering & Lissner 1999)。

2003 年 8 月 4 日受付, 2004 年 2 月 6 日受理

\* e-mail: yutani@post.saitama-u.ac.jp

ヨシは多くの生物に棲家を提供し (桜井 1994), 水質浄化機能や地盤保持機能 (Bonham 1983) があるため, 近年の自然再生事業において注目されている. そのようなヨシの有用性から, 多くの湿地においてはヨシの生長を高めるように管理されている. しかし一方では, 湿地をヨシが優占することは他の植物の生長を妨げ, 植物の多様性を減少させる可能性も指摘されている. そのため, 近年では荒廃した湿地環境を改善し, 植物の多様性を高く保つため, ヨシ群落をコントロールする試みが行われている. ヨシの除去には茎を水中で刈取ると有効であり, 特に生長期に水中で刈取ると, 再生するヨシの乾燥重量は, 対照の1%以下となったという報告もある (Shek-hov 1973). また, ヨシの抑制に除草剤を用いる研究も盛んに行われており, Fransworth & Meyerson (1999) や Ailstock et al. (2001) は除草剤の散布とその後に行う野焼きを組み合わせることによって, 効果的に植物の多様性を増加させることが出来ると報告している.

上記のような方法は, ヨシをほぼ完全に除去できるため, ヨシが優占した環境を大きく変える場合には有効な手段といえる. しかし, 除草剤の散布や野焼きはヨシ以外の生物に悪影響を及ぼすことが考えられ, 水中での刈取りは水深の深い場所でのみ可能な方法である. そのため, 実際に現地に適応する場合には問題がある. また, ヨシの持つ, 茎を通した通気により土壌が嫌気化するのを防ぐ機能や, 発達した根や地下茎により土壌を安定させる機能は, 他の植物や動物の生息にも有利なため, ヨシを完全に除去することは好ましくないと考えられる. さらに, 植物の多様性を増加させることを目的にヨシを抑制する場合, ヨシのみを除去して他の小型湿生植物を残したい場合が多い. そのような環境の多くは非湛水もしくは水深の浅い環境であるため, ヨシの抑制には水面上での刈取りを用いることが多い.

刈取りは伝統的なヨシ原管理手法であり, 古くはヨシ茎を資源として用いるため, 近年ではヨシ群落の拡大を抑制し, 湿地の植物多様性を高く保つために行われている (Hawke and José 1996). ヨシ茎を資源として利用し続けるためには, ヨシ群落に悪影響を残さず, かつ翌年に健康なヨシを育てるために, 冬に刈取りや野焼きを行うことが慣例であり, 冬刈りや冬場の野焼きに関する研究例は多い (Shay et al. 1987; Thompson & Shay 1985, 1989; van der Toorn & Mook 1982; Gryseels 1989a, b; Björndahl 1985; Ostendorp 1995). ヨシの抑制を目的に刈取りを行う場合は, ヨシの生長期に刈取ることが必要となるが, 生長期における刈取りがヨシの生長に与える影響に関する

研究は少ない. また, 生長期にヨシを刈取れば, 栄養塩の水圏内からの除去にも役立ち, 富栄養化対策にもなると考えられる (田中ほか 2001a; Karunaratne & Asaeda 2002; Asaeda et al. 2002). Gryseels (1989a, b) は夏場と冬場にヨシの刈取りを行い, 夏場の刈取りの方がより植物多様性を増加させると報告している. Cowie et al. (1992) は定期的に刈取られているヨシ群落では, そうでないヨシ群落と比較して植物の多様性が高いことを報告している. 日本におけるヨシ生長期の刈取りに関する研究では, 内田ほか(1999), 湯谷ほか(2002), Karunaratne et al. (2003) などがある. 内田ほか (1999) によれば, 刈取り後の再生シュートの高さや乾燥重量は刈取り時期が遅くなるとともに減少する. 湯谷ほか (2002) は, 6月刈取りと7月刈取りを比較し, 日本におけるヨシ刈取りの単年度影響は, 地下茎の物質貯蔵量が最小となる6月が最も大きくなるとした.

さて, 現場への適用を考える場合には, 定量的な評価が極めて重要であり, モデルを用いた予測が大きな威力を発揮する. 特に, ヨシを活用しつつ植物の多様性を高く保とうとする場合, 刈取りによりヨシがどの程度抑制されるのか, 再びヨシが優占すると思われる期間にどの程度要するのかを知ることは重要となる. 現在, ヨシの生産量を高精度で予測可能なモデルが提案されている (Asaeda & Karunaratne 2000; Asaeda et al. 2002; Karunaratne & Asaeda 2000, 2002; 田中ほか 2000, 2001a, 2001 b, 2002). Asaeda & Karunaratne (2000) によって提案されたヨシ生長モデルは, 田中ほか (2000, 2001a, b, 2002) により気象条件の違いや水深の違い, 栄養塩濃度の違いによるヨシの生長の違いが表現できるように拡張され, ヨシの生長をよく再現できることが示されている. しかし, 刈取りにともなう再生は, 刈取り時期に影響を受けるため (湯谷ほか 2002), 従来の生長モデルを刈取りを行った際の再生にも適用し, 刈取りの影響を定量的に評価できる形に改良する必要がある.

従来, 刈取りに関する既往研究はいくつか存在するが, モデルに適応するには不十分であった. 特に, 刈取りの影響は, 刈取り時点でのヨシ地下茎の貯蔵物質量に左右されることが分かっていたものの (湯谷ほか 2002), 刈取り翌年以降の地下茎量の変化に関する調査は皆無であった. また, 刈取り後の再生量をシュートの高さや直径で評価するケースが多く, 乾燥重量での評価が少ない.

研究では, こうした点を考慮し, ヨシに与える刈取りの影響を定量的に評価するために, 実際にヨシ群落を用いて刈取り実験を実施し, 刈取り後3年にわたる観測を

実施した。その後、観測により得られた知見と、既往研究による知見を用いて、刈取り後の評価を適切に行えるように従来のヨシ生長モデルを改良し、「ヨシ刈取り再生モデル（以下、刈取りモデル）」を作成した。刈取りモデルが汎用性のあるモデルであることを確かめるため、既往研究の中から刈取り後の再生シュート高さや乾燥重量に関する記述のある文献を抽出し、刈取りモデルの計算結果との比較を試みた。最後に、改良されたモデルを用い、ヨシ生育場所の栄養状態と刈取り時期を変化させ、ヨシ群落が回復するまでの年数を算出することを試みた。

## 方法

### 観測地の概要

観測は、過去にも著者らが観測を行った、埼玉県さいたま市の荒川河川敷内にある秋が瀬公園内の湿地にて行った(35° 51'N, 139° 35'E)。観測は2000年4月から2002年12月までの3季行った。なお、2000年の観測結果については、湯谷ほか(2002)、Karunaratne et al.(2003)にて発表済みである。およそ1000 m<sup>2</sup>の観測地は、単一ではほぼ様なヨシ群落に覆われている。ヨシ群落は形成後十年以上が経過していると予想され、平衡状態にあるものと考えられる。

観測地の湿地には流入河川がなく、水の供給は降雨のみによる。そのため、降雨直後には水位が一時的に上がるものの、通常の水位は±0.2 m程度である。しかし、2001年の夏は降雨が少なく、地下水位は一時的に-0.5 m程度まで低下することもあったが、そのような乾燥した状態は長くは続かず、2週間程度で通常の水位となった。観測地点の地質は均質で、表層はやわらかく有機質に富み、地下0.5 m程度の深さに固い粘土の層が存在していた。そのため、地下茎のすべてはこの表層内に存在していた。2001年に、観測地点の表層水もしくは土壌間隙水の分析を行った結果、NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N濃度は0.076 ± 0.025、NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N濃度は0.123 ± 0.029、PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>-P濃度は0.021 ± 0.005 mg/l (AVE. ± S.E.)であった。

### 観測方法

観測地のヨシ原の一部を面積の等しい3つの区画に分け、1区画は刈取りを行わず対照区とし、残りの2区画では2000年6月1日、7月3日にそれぞれシュートの刈取りを実施した（以下それぞれ6月刈取り区、7月刈取り区とする）。刈取りに際しては、刈り株が水没しないように地上0.3 mで刈取った。

試料の採取は2000年と2001年のヨシ生長期にはおよ

そ月一度の間隔で、2002年には、ヨシの生長がほぼ終了した8月と9月に2回行った。0.5 m×0.25 mの範囲のシュートを地際でハサミを用いて切り取り、ビニル袋に入れて研究室に持ち帰り、シュート高さを計測した。シュート高さは切断面から最頂点の葉の付け根までとした。その後、シュートは葉と茎に分類し、それぞれ0.05 m程度の長さで切り分けて乾燥重量を測定した。地下茎及び根は、シャベルを用いてシュートを採取した地点の真下から採取した。得られた地下部試料は土ごとビニル袋に入れて実験室に持ちかえり、ジェット水流とふるいを用いて土を洗い流し、乾燥重量を測定した。毎回の観測では、試料は対照区と2つの刈取り区から3つずつ計9つの試料を一度に採取した。また、乾燥重量は85℃で恒量になるまで乾燥させて（約48時間後に）測定した。

対照区と刈取り区域間、及び3年間の観測データの比較にはKruskal-Wallisの検定法（一次元ノンパラメトリック分散分析法）を用いた。

## 結果および考察

### 観測結果

Fig. 1 (a)に対照区と7月、6月刈取り区におけるシュート高さの観測結果を示す。対照区において、出芽後から急速に伸長したシュートは、8月ごろにはほぼ最高となり2 m近くまで伸長したが、中には3 m以上の高さに伸長したのも観測された。対照区において、シュート高さの3年間の観測結果に有意な差は確認されなかった ( $p=0.816$ )。6月に刈取った区域も、7月に刈取った区域においても、刈取り一月後の観測時には土壤中からの出芽が見られた。再生したシュートも出芽後伸長したが、最終的な高さは、対照区と比較して6月刈取り区と7月刈取り区でそれぞれ55%、53%の減少が見られた ( $p<0.001$ )。

刈取り翌年の2001年には対照区と刈取り区ではほぼ同時に出芽が見られた。しかし、5月以降には既にシュート高さに違いが現れ、シュート高さは6月刈取り区で最も低く、対照区で最も高く、7月刈取り区ではその中間程度となった ( $p<0.05$ )。刈取り2年後の2002年の観測では、シュート高さに関して対照区と刈取り区間に有意な差は確認されなかった ( $p=0.753$ )。

Fig. 1 (b) に対照区と6月刈取り、7月刈取り区における生きているシュート乾燥重量の観測結果を示す。対照区において、2000年と2001年のどちらの観測においても、シュート乾燥重量は出芽後7月までの間に急速

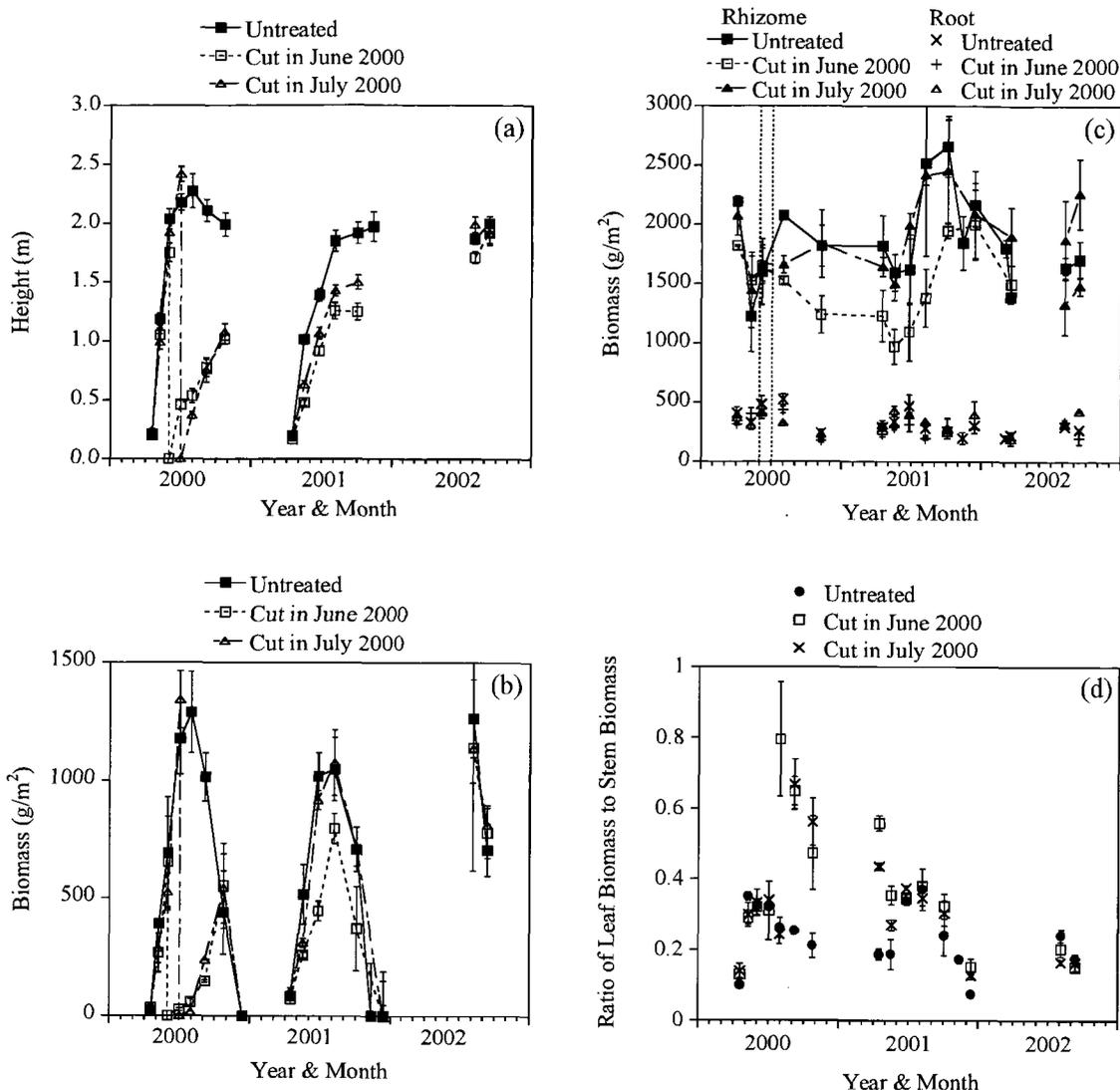


Fig. 1. Three seasonal variations of (a) shoot height, (b) shoot biomass, (c) rhizome and root biomass and (d) ratio of leaf biomass to biomass at untreated, cut in June 2000 and cut in July 2000 site. Bars indicate standard error for means.

に増加した。対照区での2000年, 2001年, 2002年のシュート乾燥重量の最大値はそれぞれ1289, 1049, 1264 g/m<sup>2</sup>であり, 3年間の最大シュート乾燥重量に統計的な差は確認されなかった ( $p=0.607$ ).

6月刈取り区と7月刈取り区のどちらにおいても, 刈取り後にはシュートの再生が確認され, シュート乾燥重量は500 g/m<sup>2</sup>程度まで回復した。刈取り翌年の2001年においては, どちらの刈取り区においても, 出芽後のシュート乾燥重量は急速に増加したものの, 最大のシュート乾燥重量は6月刈取り区で797 g/m<sup>2</sup>, 7月刈取り区で1067 g/m<sup>2</sup>となり, 対照区の1049 g/m<sup>2</sup>と比較すると, 6月刈取り区においてのみ減少が見られたが, 統計的に有

意な差は確認されなかった ( $p=0.193$ )。刈取り2年後である2002年には, シュート乾燥重量がほぼ最大となる時期に観測を行った。その結果, 対照区と6月刈取り区, 7月刈取り区において, シュート乾燥重量はそれぞれ1264, 1140, 1138 g/m<sup>2</sup>であり, ほぼ同様な値が得られた ( $p=0.587$ )。

Fig 1 (c) には生きている地下茎乾燥重量と根の乾燥重量を示した。対照区では, 2000年, 2001年のどちらの観測においても, 4月から5月にかけて地下茎乾燥重量が減少することが確認された。これは, シュートの初期従属栄養生長期に地下茎からシュートへ養分が輸送されたためである。また, 5月以降には地下茎乾燥重量は

増加し、冬場には再び減少する傾向を示した。

6月刈取り区の地下茎乾燥重量は、刈取り後から減少を開始し、2000年11月には刈取り時と比較して約25%減少した。一方、7月刈取り区においては、8月以降に地下茎乾燥重量の増加が確認された。これは、7月刈取りが6月刈取りに比べ影響が少なかったためである（湯谷ほか2002）。刈取り翌年の2001年には、両刈取り区の地下茎乾燥重量は4月から5月にかけて減少し、その後増加するという対照区と同様な変化を示した。

根の乾燥重量は、対照区と両刈取り区において、夏場に僅かに増加する傾向を示したものの、年間を通じてほぼ一定であり、3年間の平均値±標準誤差は対照区、6月刈取り区、7月刈取り区において、それぞれ、 $319 \pm 16.7$ ,  $291 \pm 15.9$ ,  $338 \pm 15.7 \text{ g/m}^2$ であった。また、各年において比較した場合においても、対照区と刈取り区を比較して有意な差は見られなかった ( $p=0.077$ )。

本研究において、6月に刈取りを行うと刈取り翌年のシュート高さや乾燥重量はともに減少し、6月刈取りの効果が立証された。しかし、刈取り翌々年には6月刈取りの影響は見られなくなり、ヨシ群落は回復した。これは、本研究で用いた観測地点においてヨシを適度に抑制しようとする場合、たとえ最も効果のある6月に刈取りを行ったとしても、1年おき、もしくは2年おきの刈取りの必要性を示すものである。実際の湿地管理において、ヨシを減せずに植物の多様性を維持するためには、ヨシの刈取り間隔は注意して決めなければならないと考えられる。

Fig. 1 (d) はヨシの茎乾燥重量に対する葉乾燥重量の比（以下、LS比）の観測結果を示したものである。対照区においてLS比は生長初期に増加し、夏期に最大値（0.24~0.33）を記録した。その後、LS比はシュートの老化に伴って、葉の枯死脱落により徐々に減少した。一方、刈取りを行ったヨシでは、再生シュートにおいてLS比の増加が見られた。刈取り後の再生シュートにおいて葉の量が増加する現象は、内田・丸山（1999）によっても報告されており、ほかにもダメージから回復した植物において葉が増加する現象はよく報告されている。また、再生シュートのLS比は出芽直後に最も高く、その後減少する傾向が見られた。刈取り翌年には、前年に刈取りを行った区域で出芽直後に高いLS比が観測されたが、夏期には対照区と同程度のLS比となった。

#### ヨシ生長モデルの改良

既往のヨシ生長モデル（Asaeda & Karunaratne 2000; Asaeda et al. 2002; Karunaratne & Asaeda 2000, 2002; Karunaratne et al. 2003; 田中ほか 2000, 2001a, 2001b,

2002）を、刈取り後の再生特性を表現できるように改良した。モデルパラメータは本研究で得られた観測結果を基に設定した。さらに、刈取り後の再生シュートの生活史は、観測と既往の研究から集めたデータから決定した。Table 1 および Table 2 に、本研究で採用したヨシ生長モデルの方程式系と、計算に用いたパラメータの一覧を、Fig. 3 および Table 3 に、刈取りを行わない場合と、行う場合の生活史パラメータの関係を図示したものと本研究で用いた生活史の意味をまとめたものをそれぞれ示す。

モデルに用いた気象データ（日平均気温、日積算日射量）は、1997年から2001年の実測データ（気象庁、東京気象台）を参考に、田中ほか（2000）に従ってモデル化したものを用いた。

刈取り後の再生シュートの生活史は、既往モデルで用いられている仮定（Asaeda & Karunaratne 2000）に従って、観測結果と既往文献のデータから決定した。まず、再生シュートが生長する際の初期従属栄養生長期間（地下茎の養分を用いて生長する期間;  $t_{cu}$  から  $t'_e$ ）の長さは、内田ほか（1999）、Asaeda et al. (2003) および、本研究による観測結果を用いて決定した。初期従属栄養生長期間の終わりは、シュート伸長率の変化から判断した。Fig. 2 には、刈取り日ごとにおける再生シュートの初期従属栄養生長期間の長さを示している。実際には生理的な機構から生ずる現象であり、単なる数学的表現で解決可能な現象ではないが、実用上のモデルの作成という観点にたつて、Fig. 2 においては、刈取り日と初期従属栄養生長期間は、それぞれヨシ生長期間（ $t_b$  から  $t_e$  まで）と刈取らない場合の初期従属栄養生長期間（ $t_b$  から  $t_e$ ）を基準にして相対的に示してある。再生シュートの初期従属栄養生長期間と刈取り日との間には、実用的なモデルの作成においては十分な負の相関がみられた（ $r=-0.836$ ,  $p<0.01$ ）。そのため、再生シュートの初期従属栄養生長期間が終了する日（ $t'_e$ ）に関しては、本観測結果と既往文献によるデータから、直線近似し、以下の（1）式のように決定した。なお、日にはユリウス日（1月1日を1 Jday とする通し日）にて示してある。これには言うまでもなく適用範囲が示されるべきものであるが、シミュレーションを行ったかなり広範な条件の元では十分実用に耐えるものであった。

$$t'_e = t_{cu} - \left( 0.722 \cdot \frac{t_{cu} - t_b}{t_e - t_b} - 1 \right) (t_e - t_b) \text{ (Jday)} \quad (1)$$

本観測で、刈取り後に再生したシュートは、対照区のシュートが枯死し始めた後においても、まだ枯死を開始

**Table 1.** Equations for dynamic growth model of *P. australis* based on Asaeda and Karunaratne 2000.

	Equation
Biomass	
	$\frac{dB_{rhi}}{dt} = -R_{rhi} - D_{rhi} - Rhif \cdot f_{rhi} + y \cdot \sum_{i=1}^{i=imax} \varepsilon_{sht} \cdot b_{sht}(i) \cdot f_{sht} + y \cdot \sum_{i=1}^{i=imax} \varepsilon_{sht} \cdot Ph_{sht}(i) \cdot f_{ph}$
	$\frac{dB_{rt}}{dt} = G_{rt} \cdot f_{rt} - R_{rt} - D_{rt} + x \cdot Rhif \cdot f_{rhi}$
	$\frac{dB_n}{dt} = -R_n - D_n + (1-y) \cdot \sum_{i=1}^{i=imax} \varepsilon_{sht} \cdot b_{sht}(i) \cdot f_{sht} + (1-y) \cdot \sum_{i=1}^{i=imax} \varepsilon_{ph} \cdot Ph_{sht}(i) \cdot f_{ph}$
	$\frac{db_{sht}(i)}{dt} = Ph_{sht}(i) - R_{sht}(i) - D_{sht}(i) - G_{rt} - G_{rt} \cdot f_{rt} \cdot \left( \frac{b_{sht}(i)}{B_{sht}} \right) + (1-x) \cdot Rhif \cdot f_{rhi} \cdot \left( \frac{b_{sht}(i)}{B_{sht}} \right) - \varepsilon_{sht} \cdot b_{sht}(i) \cdot f_{sht} - \varepsilon_{ph} \cdot Ph_{sht}(i) \cdot f_{ph} - b_{sht}(i) \cdot \varepsilon_p \cdot ff - Ph_{sht}(i) \cdot k \cdot ff$
	$\frac{dB_p}{dt} = -R_p - D_p + \sum_{i=1}^{i=imax} Ph_{sht}(i) \cdot k \cdot ff + \sum_{i=1}^{i=imax} \varepsilon_p \cdot b_{sht}(i) \cdot ff$
The amount of material mobilized from the rhizome	
	$Rhif' = \alpha_{cut} \cdot \alpha_{rhi} \cdot \theta^{(T-20)} \cdot B_{rhi}$
	$\alpha_{rhi} = 0.58 \cdot (\text{Initial rhizome biomass})^{-0.50}$
Initial shoot biomass	
	Initial (Regenerate) shoot biomass = $0.06 \cdot (\alpha_{cut} \cdot \text{Rhizome biomass at } t_{cut})^{-0.19}$
Respiration and mortality	
	$R_a = \beta_a \cdot \theta^{(T-20)} \cdot B_a, \quad D_a = \gamma_a \cdot \theta^{(T-20)} \cdot B_a$
Photosynthesis (g/m <sup>2</sup> /day) in the <i>i</i> -th layer	
	$Ph_{sht}(i) = P_m \cdot K_{wat} \cdot K_{co} \cdot K_{np} \cdot \theta^{(T-20)} \cdot \frac{I_{PAR}(i)}{K_{PAR} + I_{PAR}(i)} \cdot \frac{K_{age}}{K_{age} + Age_{sht}} \cdot LAI(i)$
Shoot elongation per day per meter	
	Shoot elongation per day per meters =
	(Thickness of the stratified layer) $\frac{(\text{Biomass increase in the } i\text{-th layer}) \cdot q}{(\text{Biomass in the } i\text{-th layer}) - (\text{Biomass increase in the } i\text{-th layer}) \cdot q}$

Where,  $B$  (g/m<sup>2</sup>/d) and  $b$  (g/m<sup>2</sup>/d / (1 cm height)) are biomasses and subscripts,  $rhi$ ,  $rt$ ,  $n$ ,  $sht$ , and  $p$  represent rhizomes, roots, newly-formed rhizomes during the year, shoots, and panicles, respectively;  $(i)$  represents the quantity in the  $i$ -th layer.  $imax$  is the maximum number of layers in the plant stand;  $Rhif$  is the flow of stored material from rhizome to roots and shoots during the initial stage of growth;  $\alpha_{rhi}$  is the specific transfer rate of rhizome biomass;  $R$  and  $D$  are the respiration and mortality (g/m<sup>2</sup>/d); superscript  $T$  is the daily averaged temperature; subscript  $a$  represents old rhizome, new rhizome, root, panicle or shoot;  $Ph_{sht}(i)$  is the net daily photosynthesis in the  $i$ -th layer.

せず、刈取り後再生シュートの枯死開始日 ( $t'_s$ ) は刈取りを行わないシュートの枯死開始日 ( $t_s$ ) よりも遅くなるのが観測された。同様な枯死開始日が変化する現象は、夏期に野焼きを行った Thompson & Shay (1989) によっても観測されており、カナダでの彼らの観測によれば、野焼き後の再生ヨシは10月末に霜の影響を受けるまで生長を続けた。また、わが国においても Asaeda et al. (2003) 等によっても報告されている。Fig. 6 には、刈取り日ごとの再生シュートの生長期間の長さも示してある。再生シュートが出芽してから老化を開始するまでの期間は、十分なデータがなく刈取り日との間に有意な相関は確認されなかった ( $r = -0.900$ ,  $p = 0.072$ )。しかし、本研究では他に判断基準がないため、Fig. 2 に示した関

係を用い、日本においては、遅くとも11月中旬にはヨシのシュートは枯死を開始するとして (Asaeda et al. 2003), Fig. 2 中の Cutting Timing が11月15日を表す1.28の時に  $t'_s = t_{cut}$  となるような曲線としてデータを2次関数で近似し、刈取り後再生シュートの枯死開始日を以下の(2)式のように定めた。

$$t'_s = t_{cut} - \left( 0.438 \cdot \left( \frac{t_{cut} - t_b}{t_s - t_b} \right)^2 + 0.091 \cdot \left( \frac{t_{cut} - t_b}{t_s - t_b} \right) - 1 \right) (t_s - t_b) \quad (\text{Jday}) \quad (2)$$

また、他の生活史パラメータも実用上の観点から、再生シュートの初期従属栄養生長期間の終わりの日 ( $t'_e$ ) から老化開始日 ( $t'_s$ ) までを、刈取りを行わない場合のヨシの生活史と同じ割合で分割し、以下のように決定した。

Table 2. Parameters used in the model.

Notation	Parameter	Value	Dimension
$\varepsilon_{sh}$	fraction reallocated from the shoots to below ground organs	0.026	—
$\varepsilon_{ph}$	fraction reallocated from the current photosynthesis to below ground organs	0.46	—
$\varepsilon_p$	fraction of contribution of accumulated shoot biomass to the formation of panicles	0.00027	—
$x$	fraction of <i>Rhif</i> allocated for root growth	0.1	—
$y$	fraction reallocated to the old rhizomes	0.6	g/g/d
$k$	fraction of contribution of current photosynthesis to the formation of panicles	0.025	—
$\theta$	Arrhenius constant	1.09	—
$\beta_{rh}$	specific rates of respiration of old rhizome at 20°C	0.002	g/g/d
$\gamma_{rh}$	specific rates of mortality of old rhizome at 20°C	0.00015	g/g/d
$\beta_{rt}$	specific rates of respiration of root at 20°C	0.002	g/g/d
$\gamma_{rt}$	specific rates of mortality of root at 20°C	0.00015	g/g/d
$\beta_n$	specific rates of respiration of new rhizome at 20°C	0.003	g/g/d
$\gamma_n$	specific rates of mortality of new rhizome at 20°C	0.00015	g/g/d
$\beta_{sh}$	specific rates of respiration of shoot at 20°C	0.007	—
$\gamma_{sh}$	specific rates of mortality of new rhizome at 20°C		
	$t_b < t < t_p$	0.0025	g/g/d
	$t_p < t < t_s$	0.003	g/g/d
	$t_s < t < 315$ day	0.01	g/g/d
	after 315 day	0.1	g/g/d
$\beta_p$	specific rates of respiration of panicle at 20°C		
	$t_p < t < t_s$	0.003	g/g/d
	after $t_s$	0.04	g/g/d
$\gamma_p$	specific rates of mortality of old rhizome at 20°C		
	$t_p < t < t_s$	0.003	g/g/d
	after $t_s$	0.04	g/g/d
$\alpha_{leaf}$	leaf to stem biomass ratio	0.28	—
	after harvesting	0.36	—
$\alpha_{cut}$	coefficient of harvesting effects	0.22	—
$P_m$	maximum specific net daily photosynthesis rate at 20°C in the absence of light and nutrient limitations	0.33	mg/CO <sub>2</sub> /g/m <sup>2</sup> /d
$K_{CO}$	conversion constant of carbon dioxide to biomass	0.65	g/g/CO <sub>2</sub>
$K_{NP}$	coefficient dependent on the habitat nutrient quality	0 ~ 1	—
$K_{wat}$	coefficient dependent on the habitat water depth condition	1	—
$K_{PAR}$	half saturation coefficients of photosynthetically active radiation	12.6	/Em <sup>2</sup> /d
$K_{age}$	half saturation coefficients of leaf age	125	d
$q$	fraction of biomass contributed to shoot elongation from each layer	0.360	—
	regeneration shoot after harvesting	0.216	—
	next year of harvesting	0.288	—

Table 3. The days of phenological event used in the model.

Notation	Parameter
$t_b$	Commencement of growth
$t_r$	Formation of the new roots
$t_e$	Ending of the remobilization from rhizomes to shoots and roots
$t_p$	Commencement of translocation of current photosynthesized material to below-ground plant organs
$t_f$	Appearance of the panicles
$t_s$	Commencement of shoot senescence
$t_{cut}$	Date of cutting

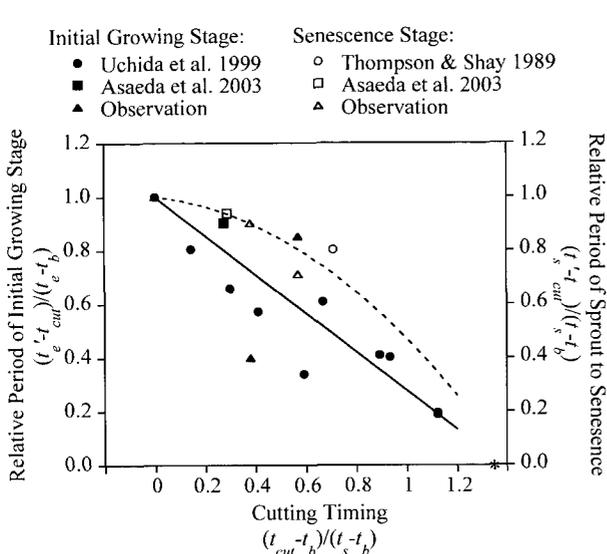


Fig. 2. Relationship between relative period of initial growing stage (solid symbols) and sprout to senescence (blank symbols), and relative timing of shoot cutting of *P. australis* for this observation results and published data from Thompson & Shay 1989, Uchida et al. 1999 and Asaeda et al. 2003. Solid and dotted lines are regression curves. \* is pointed out the growing limit, mid November, of *P. australis*.

$$t'_x = t'_e - \left( \frac{t'_s - t'_e}{t_s - t_e} \right) \cdot t_x \cdot x = p, f, r \text{ (Jday)} \quad (3)$$

ここで、 $t_b$ ,  $t_r$ ,  $t_e$ ,  $t_p$ ,  $t_f$ ,  $t_s$ はそれぞれ、刈取らない場合のヨシの生長開始日 (91 Jday), 根の生長開始日 (112 Jday), 初期従属栄養生長期の終了日 (132 Jday), 光合成生産物の地下茎への輸送開始日 (156 Jday), 穂の形成開始日 (196 Jday), シュートの老化開始日 (254 Jday)を表す。 $t_{cut}$ はシュートの刈取りを行った日である。また、「'」の付いたものは刈取り後の生活史パラメータを表す。ヨシは刈取りを受けた後、すぐに土中の芽を一度に出芽させるのではなく、6月刈取り、7月刈取りのいずれ

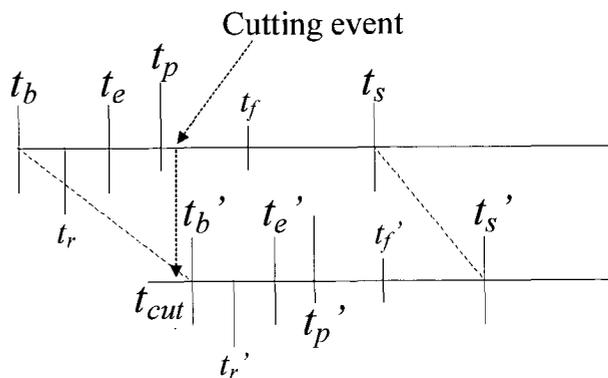


Fig. 3. Sequence of the phenological events defined in the model. (') indicate phenological events of regenerated shoot.

においても1週間から3週間の期間をおいて少しずつ出芽した。しかし、刈取りから出芽までの期間におけるシュートの密度変化を詳細に観測していなかったため、刈取り後に出芽するまでの期間を日単位で同定するのは困難なことから、本モデルにおいては上記平均値より、刈取り時期に関わらず一律10日とした。

Asaeda & Karunaratne (2000)によれば、一般的なヨシのLS比の平均は0.33程度であり、モデル中においては1年を通して一定としてもかまわない。本研究においては、Fig.1 (d)に示した観測結果から、刈取りを行わない場合のLS比は0.28と設定した。また、刈取りを行った場合には、再生シュートのLS比はFig.1 (d)の2000年生長期の平均より0.56とした。本観測において、刈取り翌年の両刈取り区において、出芽直後のシュートのLS比が対照区と比較して増加することが観測された。しかし、盛んに生産活動を行う夏場には刈取り区のLS比は対照区と同程度となっていたことから、Fig.1 (d)に示した観測結果から、刈取り区においても刈取り翌年以降は対照区と同じLS比の0.28を用いた。

Asaeda & Karunaratne (2000)によれば、初期従属栄

養生長期間における、日々の地下茎からシュートへの栄養輸送量、初期シュート乾燥重量は生長開始時点の地下茎乾燥重量や当日の地下茎乾燥重量と気温によって決定される。刈取り後の再生シュートにおいても同様な関係が成り立つとして、再生シュートにおける地下茎からシュートへの栄養輸送量、初期シュート乾燥重量は以下のように決定した。

$$Rhif' = 0.58 (\text{Initial rhizome biomass})^{-0.50} \cdot \theta^{(T-20)} \cdot \alpha_{cut} \cdot B_{rh} \quad (4)$$

Intial (Regenerated) shoot biomass

$$= 0.06 \cdot (\alpha_{cut} \cdot \text{Rhizome biomass at } t_{cut})^{-0.19} \quad (5)$$

ただし、 $Rhif'$  は再生シュートの初期従属栄養生長期間に地下茎がシュートへ送る物質量の日量 ( $\text{g/day/m}^2$ )、 $\theta$  はアレニウス係数 ( $=1.09$ )、 $\alpha_{cut}$  は刈取りによる係数、 $B_{rh}$  は地下茎乾燥重量 ( $\text{g/m}^2$ ) である。刈取り後に再生したシュートでは、4月に出芽するシュートと比較して生長が鈍いことが観測されたことから、Asaeda & Karunaratne (2000) の提案した式に  $\alpha_{cut}$  という係数を掛けることによって表現した。 $\alpha_{cut}$  はキャリブレーションにより 0.22 とした。本研究において新たに導入した  $\alpha_{cut}$  に関して、再生シュートの生長に及ぼす影響を調査するために感度分析を行った。Fig. 4 には、初期地下茎乾燥重量  $3000 \text{ g/m}^2$ 、刈取り日を 180 Jday という条件で、 $\alpha_{cut}$  を 0.02 から 0.97 まで 0.05 間隔で変化させた場合の、再生シュートの最大乾燥重量を示したものである。図から、 $\alpha_{cut}$  が 0.22 を境にしてそれ以下では再生シュート乾燥重量が急減することが分かる。このことは、 $\alpha_{cut}$  の 0.22 という値が、(4) 式においてシュートが生長できる最低

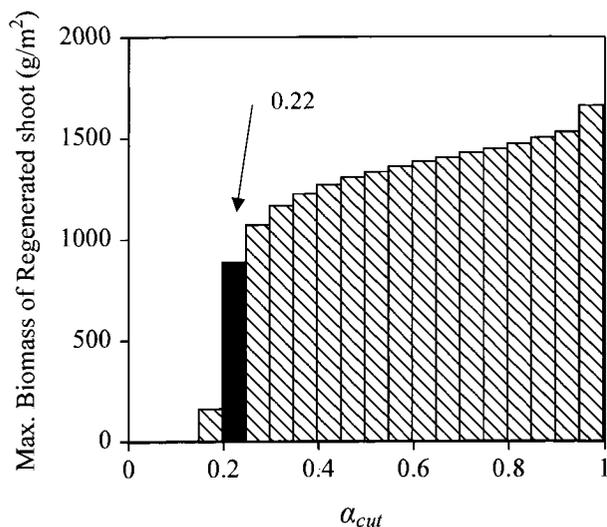


Fig. 4. Result of sensitivity analysis for  $\alpha_{cut}$ .

の物質輸送速度を規定するものであることを表している。

再生シュートでは、増加した乾燥重量のうちヨシの伸びに振り分けられる重量を表すシュートの伸長率  $q$  も刈取らない場合と比較して減少することが観測された。この伸長率  $q$  の減少は刈取り翌年においても見られた。そこで、刈取らない場合の伸長率 0.36 に対して、刈取り後再生シュートと刈取り翌年のシュートの伸長率は観測結果から 4 割、2 割減少するとして、それぞれ 0.216、0.288 とした。

以上のように、本研究で改良された刈取りモデルの特徴は、刈取り後再生シュートの生長を表すパラメータが、刈取り時期が違う場合においても一定の値で表現でき、モデルが非常に簡略化して表現出来たことにある。特に、刈取り後の再生時に、刈取らない場合に対する、刈取り時の地下茎からシュートへ輸送される物質量の割合を決定するパラメータ  $\alpha_{cut}$  が刈取り時期に関わらず 0.22 と一定値で表現可能であったことは、ヨシという植物が刈取りというダメージに対して、決まったルールを持って対応を示すことを示すものであり、興味深い結果といえる。

また、 $\alpha_{cut}$  が 0.22 であるため、刈取り後の再生シュート出芽のために地下茎から輸送される物質の輸送率 ( $Rhif'$ ) は刈取らない場合よりも低下し、シュートの地下茎依存率が低下しているといえる。特に、Fig. 4 から分かるように、0.22 という値を掛けた (4) 式は、葉茎の再生に必要な最低限の輸送率を示す。このことは、シュート乾燥重量に対する葉乾燥重量の比 LS 比が、刈取り後再生シュートでは、出芽後すぐに高い値をとっており、生活史の早い段階から光合成に頼った生長を行っていたことから支持される。ヨシの地下茎には、出芽に必要な炭水化物よりも非常に多くの炭水化物が蓄えられており、それは、シュートがダメージを受けた時の再生のためであると考えられている (Grañeli et al. 1992)。しかし、本研究では上記のように、シュートにダメージを受けたヨシが再生のために用いた地下茎貯蔵物質量は、刈取らない場合の春の生長時と比べて非常に少ない結果となった。これは、一度のダメージで、地下茎貯蔵物質を多く消費してしまうと、再びシュートにダメージを受けた時に対応できなくなるため、再生時に用いる地下茎貯蔵物質量を最小限とし、地下茎の貯蔵物質の枯渇を防ごうとするヨシの生長戦略の一つであると考えられる。

#### 観測結果を用いたモデルの検証

以上で改良された刈取りモデルを用い、本研究の観測で得られた結果と、モデルによる計算結果を比較した。以下に、観測結果とモデルによる計算結果を比較したも

のを示す。また、シュートを刈取った場合の再現計算は、観測と同じ1年目の6月1日と7月3日に行うものとして計算した。

Fig. 5 (a) (b) (c) には刈取りモデルによるシュート高さの3年間の計算結果を示す。参考のため、図中には観測結果を合わせて表示してある。刈取りモデルによる高さの計算結果は観測結果の平均値よりも多少高くなる傾向を示した(対照区および6月, 7月刈取り区で相関係数はそれぞれ $r=0.833, 0.701, 0.858$ )。ただし、観測で測定したシュート高さは、地際から最頂葉の付け根までの高さであり、実際の高さは0.2 m ~ 0.4 m程度高い。それを考慮すると、観測結果と刈取りモデルによる計算は、シュート高さをよく表現しているといえる。

Fig. 5 (d) (e) (f) にはシュート及び地下茎乾燥重量の刈取りモデルによる計算結果を、観測結果と合わせて示す。シュート乾燥重量に関してはモデルによる計算は観測値をよく再現したといえる(対照区および6月, 7月刈取り区において、相関係数はそれぞれ $r=0.783, 0.784, 0.869$ )。両刈取り区において、刈取り後の再生シュートの乾燥重量と、翌年のシュート乾燥重量もよく再現されているといえる。地下茎乾燥重量の再現計算では、シュート乾燥重量の場合ほどよい相関は得られなかったものの、その傾向はおおむね表現できており、モデルが観測結果を再現しているといえる。

#### 既往文献のデータを用いたモデル汎用性の検証

以上の結果から、本研究において改良した刈取りモデルが、本研究の刈取り実験の結果をよく再現できることが分かった。しかし、刈取りモデルは、特定の観測結果を元に作成したものであり、汎用性にはまだ疑問がある。そこで、海外の研究を含むヨシの刈取りに関する既往の文献から、再生シュートの高さや乾燥重量に関する記述のあるものを収集し、そのデータとモデルによる計算結果との比較を行った。再生シュートの高さや乾燥重量は、その季節変化が示された文献が少ないため、最大値のみの比較とした。

Fig. 6 (a) は、再生シュートの最終(最高)高さの刈取り日による違いについて、既往文献(Asaeda et al. 2003; 内田ほか 1999; 猶原 1965; Haslam 1969)と本研究による観測をまとめたものである。また、刈取り以外にも、夏期の野焼きによるものも含んでいる(神尾 1986; Thompson & Shay 1985)。また、気候の違う土地のヨシを比較するために、ヨシ出芽日( $t_b$ )と枯死開始日( $t_d$ )を文献より調査し、文献から分らなかったものはKarunaratne et al. (2003)の方法に従ってヨシ生長期間

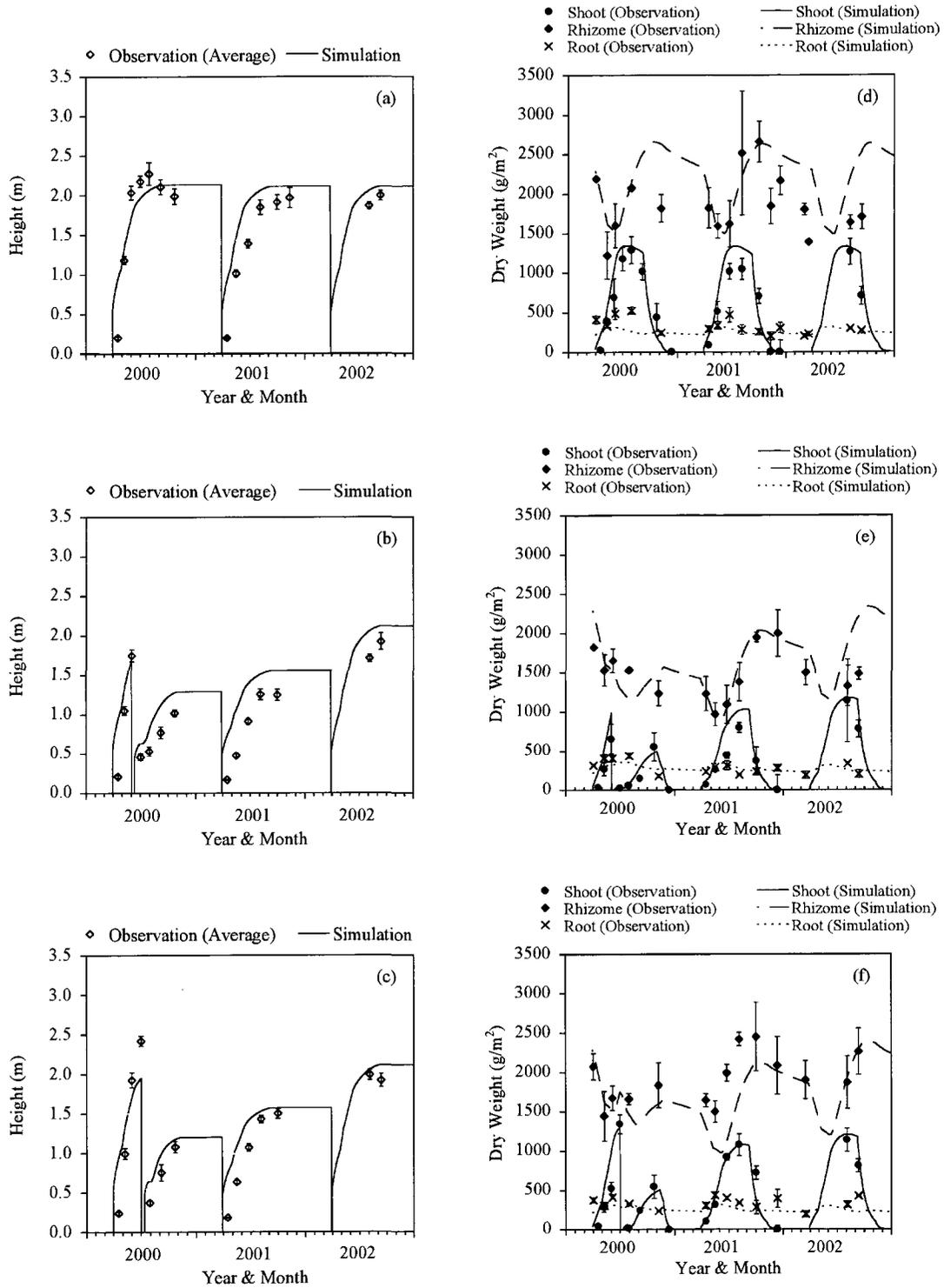
を決定し、そのヨシ生長期間を基準として、刈取り日の位置は相対的に示してある。また、再生シュート高さは、刈取らない場合のヨシの最終高さを1としてある。Fig. 6 (a)から、刈取り日と再生シュート高さとの間には、負の相関関係があることが伺える。

Fig. 6 (a) 中には、刈取りモデルを用いて計算した結果についても示してある。モデルに用いた気象条件は前述した東京の条件を用い、土壌栄養状態の違いを表すものとして、生長開始時点の初期地下茎乾燥重量が1000 g/m<sup>2</sup>のものと3000 g/m<sup>2</sup>のものが示してある(田中ほか 2000; Karunaratne et al. 2003)。初期地下茎乾燥重量1000 g/m<sup>2</sup>の条件は貧栄養な環境に生育するヨシ、3000 g/m<sup>2</sup>のものは富栄養な環境に生育するヨシと考えられる。どちらの場合も、観測事例をよく表現できている(1000と3000 g/m<sup>2</sup>の条件それぞれの相関係数 $r=0.881, 0.915$ )。

Fig. 6 (b) には、刈取り後の再生シュートの最大乾燥重量の刈取り日による違いについて、既往文献(Asaeda et al. 2003; 内田ほか 1999; 神尾 1986; Thompson & Shay 1985; Husák 1978; Güsewell 1998)と本研究による観測をまとめたものである。高さの場合と同様に、野焼きのものも含んでいる。ただし、既往文献から最大乾燥重量が分からないものは、最終的な乾燥重量を示してある。刈取り日と乾燥重量は、前述のシュート高さの場合と同様に、相対的に示してある。再生シュートの乾燥重量は高さの場合と同様に、刈取り時期が遅くなるのにつれて低くなる傾向が見られた。モデルによる計算結果は内田ほか(1999)やHusák(1978)のデータが外れているものの、初期地下茎乾燥重量3000 g/m<sup>2</sup>の条件においてよい相関関係が得られた( $r=0.695$ )。しかし、初期地下茎乾燥重量1000 g/m<sup>2</sup>の条件では相関は得られなかった。

#### 栄養状態の違いによるヨシ群落再生期間の違い

本研究において改良したヨシ刈取りモデルは、本観測結果である3年間のヨシの生長をよく再現できることが示され、また、単年度の計算では既往文献のデータともよい一致を示すことが示された。そこで、刈取りモデルを用いて、刈取られたヨシ群落が回復するのに要する年数を知るために長期計算を行った。なお、刈取られたヨシの地下茎乾燥重量が刈取らない場合におけるヨシの地下茎乾燥重量の5%以内まで回復した時点でヨシ群落は回復したと判断した。また、計算に用いた気象条件はモデル化した東京のものとし、栄養状態の違いを表現するため、初期地下茎乾燥重量(田中ほか 2000)を変化させて計算した。



**Fig. 5.** Comparison of the observation data and simulated result of (a) (b) (c); shoot heights and (d) (e) (f); biomass at (a) (d); untreated, (b) (e); shoot cut in June 2000 and (c) (f); shoot cut in July 2000 site. Observation data is same as Fig. 1 (a), (b) and (c). Bars indicate standard error for means.

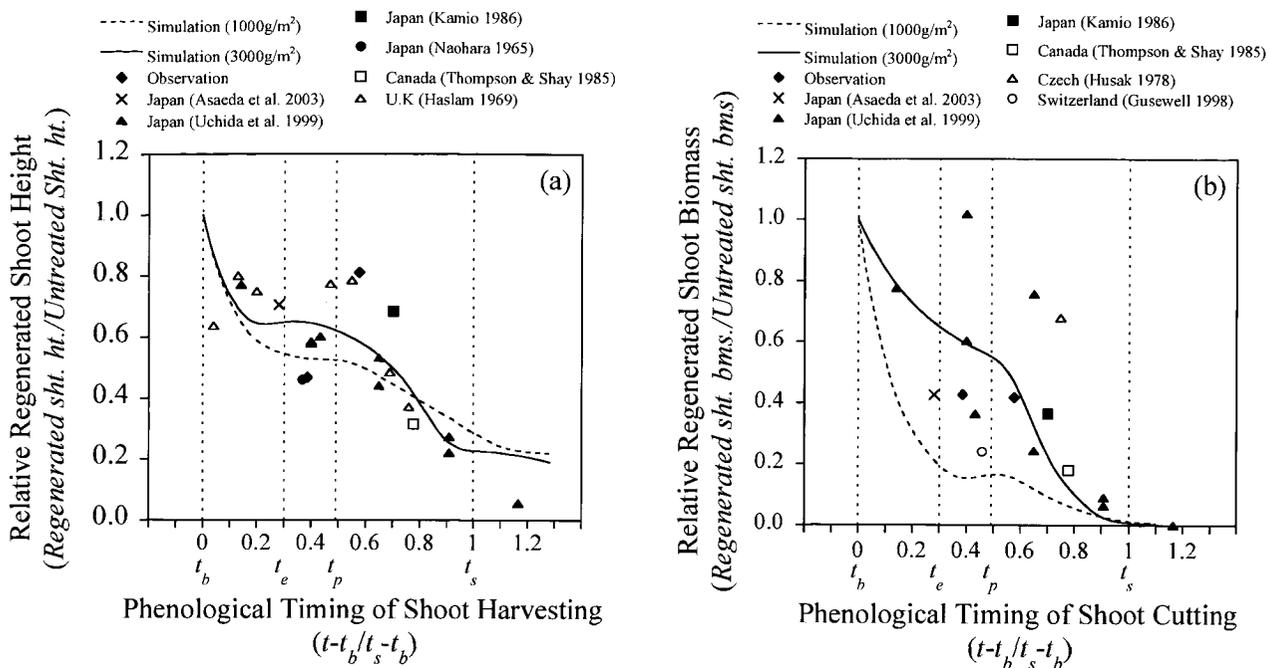


Fig. 6. Comparison between phenological timing of shoot cutting and (a) relative regenerated shoot height and (b) relative regenerated shoot biomass of observation data from Asaeda et al. 2003, Uchida et al. 1999, Kamio 1986, Nohara 1965, Thompson and Shay 1985 and Haslam 1969, and simulation results. Simulation results were estimated by 1000 g/m<sup>2</sup> (---) and 3000 g/m<sup>2</sup> (—) initial rhizome biomass to emulate the oligotrophic and eutrophic condition.  $t_b$ ,  $t_e$ ,  $t_p$  and  $t_s$  are phenological event defined in Fig. 3 and Table 3.

Fig. 7は、初期地下茎乾燥重量の違いによる刈取り時期ごとの刈取られたヨシが回復するのに要する年数を示したものである。横軸には相対的な刈取り時期を、縦軸には初期地下茎乾燥重量を取り、コンターライン上の数字がヨシが回復するのに要する年数を表している。ただし、刈取りを行った年を1年目とする。計算の結果、6月上旬から7月中旬に刈取られたヨシが、最も回復に時間を要する結果となった。また、初期生長期の4月や老化期に入った9月の刈取りでは、早期に回復し、刈取りの影響が小さいことが分かる。しかし、初期地下茎乾燥重量が同程度であれば、ヨシ生長期の5月から8月に刈取りを行った場合の回復年数はほぼ同程度であり、栄養状態のよい初期地下茎乾燥重量 2000 g/m<sup>2</sup> から 3000 g/m<sup>2</sup> の条件では3年から4年で回復した。しかし、栄養状態の悪い初期地下茎乾燥重量 1000 g/m<sup>2</sup> 以下の条件では夏期に刈取りを行った場合、回復までに10年以上要する結果となった。

以上のように、刈取りモデルにより求めた刈取られたヨシ群落が回復するまでの期間は、栄養状態の良い群落においては刈取り後3年から4年であったが、観測から、刈取りの影響は翌年にまで継続することが分かっており、

栄養状態の良いヨシ群落を刈取りによって適度に抑制し、植物の多様性を高めるためには、1年おき、もしくは2年おきの刈取りが、最適な刈取り間隔であると考えられる。一方、栄養状態の良くないヨシでは、刈取りの影響から回復するのに10年以上かかる場合も計算により示されており、回復に長い年月を要する場合、自然界においては他種の侵入を許すことになり、回復は困難になると考えられる。そのため、貧栄養状態にあるヨシ原を維持していくためには、攪乱によるダメージに特に気をつける必要があると考えられる。

## 結論

Asaeda & Karunaratne (2000) が提案したヨシ生長モデルは気象条件の違いに対しては汎用性のあるモデルであったが、刈取り等の攪乱の影響を記述することは不可能であった。そこで、本研究では、Asaeda & Karunaratne (2000) のモデルを基に、実際に刈取り実験をして得た知見を用いて、刈取り影響を記述可能なモデルへ改良した。改良して得られた刈取りモデルを用いて、刈取り初年度の影響を、海外のものも含む既往文献から得た値を

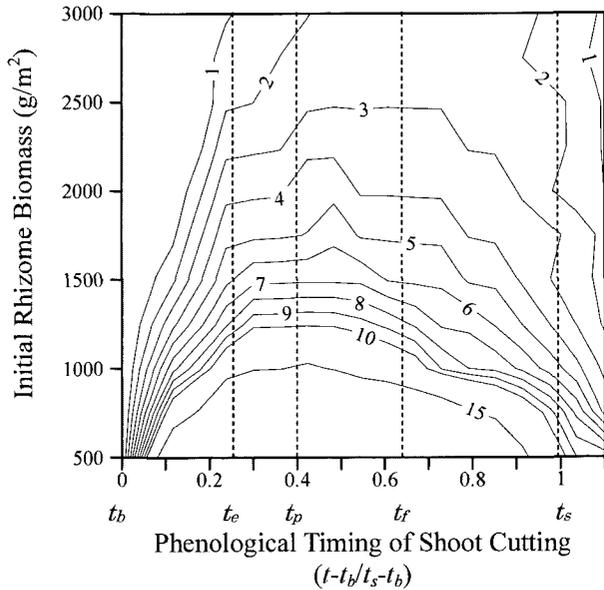


Fig. 7. The periods taken to recover the cut *P. australis* community. Labeled numbers on counter lines are represented year (s) taken to recover.  $t_b$ ,  $t_e$ ,  $t_p$  and  $t_s$  are phenological event defined in Fig. 3 and Table 3.

用いて検証したところ、刈取り後の再生シュート高さや乾燥重量において、モデルによる計算結果は本観測結果と文献値をよく再現した (Fig. 5, Fig. 6)。既往文献値の中には野焼きのデータも含まれていることから、刈取りを表現するためのモデルとして改良された刈取りモデルが、更なる改良を加えることにより、他の攪乱影響にも適応できる可能性もある。

Hawke & José (1996) は、湿地の多様性を高く保つために、目的に応じて刈取りの間隔や刈取り時期を変えることを提案している。従来そのような刈取り間隔や時期の決定は経験に頼って行われてきたが、本研究により改良されたヨシ刈取りモデルは、最適な刈取り時期や刈取り間隔の決定に用いることができ、湿地管理用のツールとして利用できる可能性があると考えられる。

## 摘要

刈取りは荒廃した湿地の回復や、湿地の植物多様性を維持するための一般的なヨシ原管理手法である。近年開発の進むヨシ生長モデルを基に、湿地管理手法としてのヨシ刈取り再生モデルを、観測結果を基に開発した。埼玉県さいたま市の秋が瀬公園内の湿地にて、刈取りからのヨシの回復過程を調査するために、3年間の観測を実施した。6月刈取りが最もヨシの生長に悪影響を及ぼ

したが、6月刈取り、7月刈取り共に、刈取り後の再生シュートの葉の割合を0.28から0.56に増加させた。6月刈取りはシュート高さおよび乾燥重量と地下茎乾燥重量を減少させた。一方では、ヨシは夏場の刈取りから2年間程度で回復し、ヨシ原管理には、1年もしくは2年おきの刈取りが必要であることが示された。改良したヨシ刈取り再生モデルは刈取りと野焼きに関して、本観測結果と既往文献のデータをよく再現した。モデル計算の結果、栄養状態の良い環境に生育するヨシは3年から4年程度で刈取りから回復するが、栄養状態の悪い環境に生育するヨシでは、10年以上を要する場合もあることが示された。

## 引用文献

- Ailstock, M. S., Norman, C. M. & Bushmann, P. J. (2001) Common reed *Phragmites australis*: control and effects upon biodiversity in freshwater nontidal wetlands. *Restoration Ecology* **9**: 49-59.
- Asaeda T. & Karunaratne S. (2000) Dynamic modeling of growth of *Phragmites australis*: model description. *Aquatic Botany* **67**: 301-318.
- Asaeda T., Trung V. K. & Manatunge J. (2000) Modeling the effects of macrophytes growth and decomposition on the nutrient budgets in shallow lakes. *Aquatic Botany* **68**: 217-237.
- Asaeda T., Nam L. H., Hietz P., Tanaka N. & Karunaratne S. (2002) Seasonal fluctuation 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. *Aquatic Botany* **73**: 223-239.
- Asaeda T., Manatunge J., Fujino T. & Sovira D. (2003) Effects of salinity and cutting on the development of *Phragmites australis*. *Wetlands Ecology and Management* **11**: 127-140.
- Björndahl G. (1985) Influence of winter harvest on stand structure and biomass production of common reed, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. in lake Takern, southern Sweden. *Biomass* **7**: 303-319.
- Bonham A. J. (1983) The management of wave-spending vegetation as bank protection against boat wash. *Landscape Planning* **10**: 15-30.
- Clevering O. A. & Lisser J. (1999) Taxonomy, chromosome numbers, clonal diversity and population dynamics of *Phragmites australis*. *Aquatic Botany* **64**: 185-208.
- Cowie N. R., Sutherland W. J., Dithlogo K. M. & James L. (1992) The effects of conservation management of reed beds. II. The flora and litter disappearance. *Journal of Applied Ecology* **29**: 277-284.
- Fransworth E. J. & Meyerson L. A. (1999) Species composition and inter-annual dynamics of a freshwater tidal plant community following removal of the invasive grass, *Phragmites australis*. *Biological Invasions* **1**: 115-127.
- Graneli W., Weisner S. E. B. & Sytma M. D. (1992) Rhizome dynamics and resource storage in *Phragmites australis*.

- Wetlands Ecology and Management **1**: 239-247.
- Gryseels M. (1989a) Nature management experiments in a derelict reedmarsh. I: Effects of winter cutting. *Biological Conservation* **47**: 171-193.
- Gryseels M. (1989b) Nature management experiments in a derelict reedmarsh. II: Effects of summer cutting. *Biological Conservation* **48**: 85-99.
- Güeswell S. (1998) Dose cutting in summer reduce the abundance of common reed (*Phragmites australis*)?. *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH* **64**: 23-35.
- Haslam S.M. (1969) The development and emergence of buds in *Phragmites communis* Trin.. *Annals of Botany* **33**: 289-301.
- Hawke C.J. & José P.V. (1996) *Reedbed Management for Commercial and Wildlife Interests*. The Royal Society for the Protection of Birds, Sandy.
- Husák Š. (1978) Control of reed and reed mace stands by cutting. In: *Pond Littoral Ecosystems, Structure and Functioning* (ed. D. Dykyjova & J. Květ), pp. 404-408. Springer-Verlag, New York.
- 神尾彪 (1986) 植生による干拓地へドロ土層の改良に関する研究. *山形大学紀要 (農学)* **10**(1): 153-251.
- Karunaratne S. & Asaeda T. (2000) Verification of a mathematical growth model of *Phragmites australis* using field data from two Scottish lochs. *Folia Geobotanica* **35**: 419-432.
- Karunaratne S. & Asaeda T. (2002) Mathematical modeling as a tool in aquatic ecosystem management. *Journal of Environmental Engineering* **128**: 352-359.
- Karunaratne S., Asaeda T. & Yutani K. (2003) Growth performance of *Phragmites australis* in Japan: influence of geographic gradient. *Environmental and Experimental Botany* **50**: 51-66.
- 猶原恭爾 (1965) *日本の草地社会*. 柏書房, 東京.
- Ostendorp W. (1995) Impact of winter reed harvesting and burning on the nutrient economy of reed beds. *Wetlands Ecology and Management* **3**: 233-248.
- 桜井善雄 (1994) 湖沼沿岸帯の環境変化と植生の保全. *用水と排水* **36**: 28-32.
- Shay J.M., Thompson D.J. & Shay C.T. (1987) Post-fire performance of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. In the delta marsh, Manitoba, Canada. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **27**: 95-103.
- Shekhov A.G. (1973) Effect of cutting time on renewal of stands of reed and cattail. *Hydrobiol. J* **10**: 45-48.
- 田中規夫・浅枝隆・Shiromi Karunaratne (2000) 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* **663/II-53**: 119-129.
- 田中規夫・浅枝隆・Shiromi Karunaratne・谷本勝利 (2001a) ヨシの生長解析の基づく栄養塩除去量の評価. *ダム工学* **11**: 26-39.
- 田中規夫・浅枝隆・Shiromi Karunaratne・谷本勝利 (2001b) 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* **677/II-55**: 141-150.
- 田中規夫・浅枝隆・Shiromi Karunaratne・谷本勝利 (2002) 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* **698/II-58**: 57-68.
- Thompson D.J. & Shay J.M. (1985) The effects of fire on *Phragmites australis* in the delta marsh, Manitoba. *Canadian Journal of Botany* **63**: 1864-1869.
- Thompson D.J. & Shay, J.M. (1989) First-year response of a *Phragmites* marsh community to seasonal burning. *Canadian Journal of Botany* **67**: 1448-1455.
- 内田泰三・安藤由里子・丸山純孝 (1999) ヨシ (*Phragmites australis* (Cav.) Trin.) の地上茎および地下茎側芽からの苗木生産効率に関する研究. *日本緑化工学会誌* **25**: 13-24.
- 内田泰三・丸山純孝 (1999) 刈取り高さがヨシ (*Phragmites australis* (Cav.) Trin.) の再生反応に及ぼす影響. *日本緑化工学会誌* **24**: 162-174.
- van der Toorn J. & Mook J.H. (1982) The influence of environmental factors and management on satands of *Phragmites australis*, I. effects of burning, frost and insect damage on shoot density and shoot size. *Journal of Applied Ecology* **19**: 477-499.
- 湯谷賢太郎・浅枝隆・シロミ・カルナラツヌ (2002) 夏季の刈取りがヨシ (*Phragmites australis*) の生長に及ぼす影響. *水環境学会誌* **25**: 157-162.