

河川管理に向けた砂州上の樹林の生長律速因子の 動態の把握と樹林化予測モデルの開発

要旨

1. はじめに
2. 砂州上の植物の生長律速因子の検討
 - 2.1 草本植物に対する検討
 - 2.2 木本植物に対する検討
3. 洪水攪乱の影響
4. 樹木の生長モデル
 - 4.1 樹木個体の純生産の定式化
 - 4.2 胸高直径を用いた定式化
 - 4.3 適用結果の例
5. 荒川砂州の樹木への適用結果
6. おわりに

参考文献

埼玉大学大学院理工学研究科環境科学領域 浅枝 隆

要　旨

砂州上で優占している、ツルヨシおよびヤナギ類、ハリエンジュ、ネムノキについて、生長に律速となる因子を調べた。砂州の土壤中では、水分、栄養塩濃度共、細粒土壤の方が粗粒土壤よりも高い値を示していた。

細粒土壤上のツルヨシは、粗粒土壤上のものと比較して、総バイオマス量が大きく、葉茎のバイオマスの割合が高く、地下部においては、根の割合が小さく、大きな地下茎を有していた。栄養塩に関しては、土壤中の窒素とリンの比は1程度であり、他の土壤と比較して、極めて低い値であることがわかった。一方、植物体内では、この比は10程度以上であり、砂州上では、植物の生長は栄養塩に関しては窒素が律速になることが示される。また、砂州上には、土壤が窒素律速条件にあることで、マメ科植物など、空中窒素固定菌と共生する植物群が優占すると考えられる。

樹木については、ヤナギ類は水面に近い、粗粒土壤上に、ハリエンジュは高い細粒土壤上を好んで生え、砂州上の土壤が細粒化するとヤナギからハリエンジュに遷移することが示された。

洪水による樹木の流失率は、砂州の表面の洗掘深と高い相関があり、洪水時の樹木の流失は、樹木個体ごとの流失よりも、砂州ごと流失する機構であることが明らかになった。

それぞれの樹種の形態についてのアロメトリー関係が求められ、これを用いた成長モデルが開発された。

1. はじめに

河川の樹林化は、洪水流下能力の低下、河川生態系の破壊など様々な問題を引き起こす現象であり、河川計画上、樹林化の速度の予測が重要な課題である。ところが、河道内の流れや砂州の消長に関する予測手法は比較的整備されているのに対し、樹木の生長の予測手法は十分確立しておらず、樹林化の過程を時間的に予測することはほぼ不可能な状態にある。

河川の砂州の樹林化の原因には冠水頻度の低下や土砂供給の減少等があげられている。しかし、一方では、レキや砂で構成される砂州は元々水分や栄養塩に乏しく、植物の生育条件に恵まれているわけではない。従って、草原化、樹林化の初期段階においては、草本類や樹木の生長には土壤の水分や栄養塩量が律速因子として働いている¹⁾。しかも、栄養塩の供給源は流下有機物やバイオニア的に発生する草本類、それに伴い捕捉される土砂であり、砂州上で生育する樹木の成長を評価するためには、水分や栄養塩の律速の程度をまず明らかにし、次に、その供給の仕組みを明らかにする必要がある。

樹木の概略の形態的特性に対しては、胸高直径によるアロメトリーの関係が広く成立していることが知られている。河原の樹木に対してもこうした関係が成立していることが確認できれば、胸高直径を測定することでバイオマスの予測ができ、かつ、これをを利用して予測モデルの作成も可能である。

以上のような点を考慮し、本研究では、砂州の草本類および樹木の生長に対する律速因子、土壤の水分や栄養塩資源の影響を評価して、樹木のアロメトリー関係や樹木個体中におけるバイオマス配分を考慮した、河原の樹林化の評価モデルを作成し、実際の河川管理に役立てることを目的としている。

なお、調査観測の途中、2007年9月7日に、調査対象とした熊谷大麻生の砂州において観測史上最大の水位を記録する洪水に見舞われた。そのため、本研究においては、当初の計画を一部変更して、洪水が樹林の流失に与える影響についてより詳細な調査を行った。

2. 砂州上の植物に対する生長律速因子の検討

砂州の土壤は粗く、しかも、頻繁に冠水することから、通常の陸上の土壤と性質が異なっている。そのため、その上に成長する植物に対する、成長律速因子も通常の土壤と異なることが考えられる。

本研究では、荒川熊谷大麻生の砂州上の土壤および植物体内の水分、栄養塩等の分析を行うことによって、こうした環境に生える植物の生長律速因子の分析を行った。

2. 1 草本植物に対する検討

荒川の砂州には、ツルヨシ、シナダレスズメガヤ等の草本植物が優占している。ここでは、まず、ツルヨシに対して、生長律速要因の検討を行った^{2)、3)}。

観測は2006年4月から2007年8月にかけて行った。この間、7月19日、10月6日および12月27日に砂州の一部が冠水する洪水が記録されている。観測では、この砂州上に、上流から下流にかけてSt. 1からSt. 5の5箇所の観測点が設け、それぞれの観測点において3つのコドラーートを設けて、観測点の代表値はコドラーートの平均値とした。

その後、2007年9月7日に観測地上最大の洪水に見舞われ、すべての観測場所は流失した。

表1に、これらの場所における土壤の粒径 d_{50} の分布を示す。St. 1では常に粗レキが、St. 2は最初粗レキ、洪水によって砂に変化、St. 5は砂層、St. 3とSt. 4は最初は砂層であったが、洪水によってレキ層に変化した。

表1：観測地点の土壤の粒径分布（根圏内の土壤の値を示す）

地点	St. 1	St. 2	St. 3	St. 4	St. 5
2006年10月洪水以前 mm	36	25	0.45	0.2	0.14
2006年10月洪水以後 mm	30	13	0.7	1.8	0.13

また、冠水頻度は、St. 1が最も多く、続いて、St. 2、St. 3とSt. 4、St. 5は最も冠水が少ない。

ほぼ月1回の頻度で、これらの観測点に存在するツルヨシの株をランダムに選択、25cmx50cmの3コドラーート内に存在する地上部および地下部のバイオマスを採取、また、上層、中層、下層の土壤サンプルを密閉して持ち帰り、実験室内的分析に用いた。

2. 1. 1 分析の方法

実験室では、植物サンプルは組織ごとに分類した後、重量の変化がなくなるまで3日以上乾燥させ、乾燥重量を求めた。

また、土壤サンプルは実験室へ持ち帰った後、含水率を測定し、その後、ふるい分け試験により粒径分布を求めた。

さらに、植物体の各組織を粉末にしたもの、および1mm以下の土壤については、含有される全リン・有機物中のリン（モリブデン青法）、全窒素（CHN コーダー YANACO MT-5）、有機物中の窒素（Auto Analyzer TRAACS 800）をそれぞれ分析により求めた。

2. 1. 2 土壤粒径の影響

図 2.1 は地上部である葉茎のバイオマスの年間の変化を示す。9月まではレキ層のバイオマスは砂層のものと比較して、有意に小さい (*t* 検定、 $p < 0.05$)。しかし、St. 1においては、洪水による冠水後、新しい芽が萌芽したことからバイオマスが回復している。しかし、それぞれの葉茎 자체は小さいものであった。

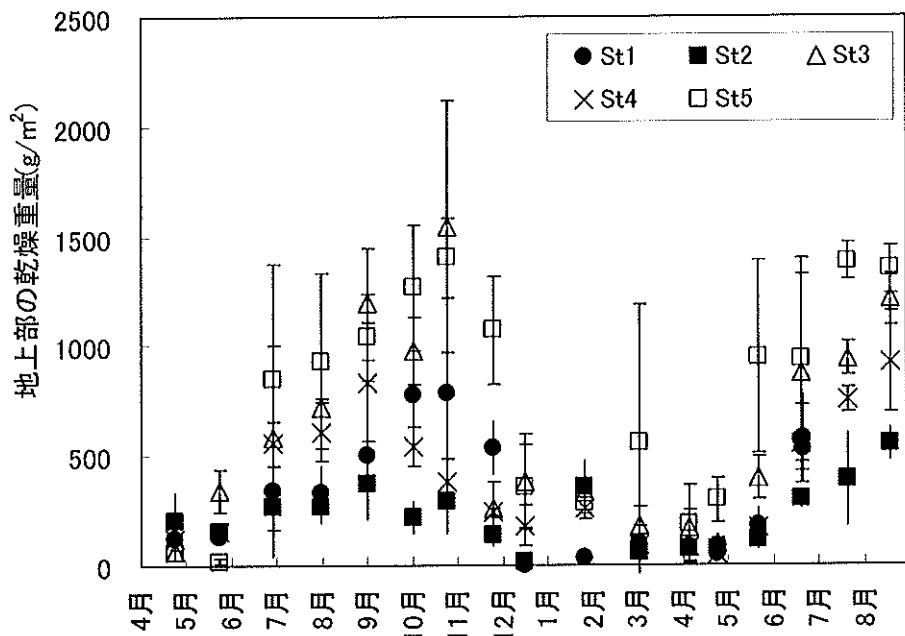


図 2.1 地上部の乾燥重量の変化

中黒のシンボルはレキ質の場所を表し、中白は砂質の場所を表す。Xは砂質からレキ質に変化した場所である（後の図もこれに従う）

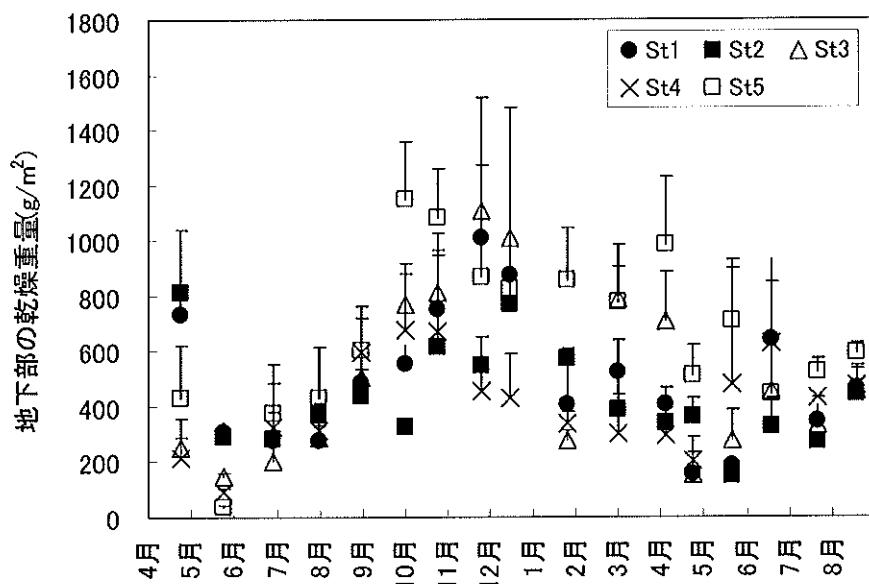


図 2.2 地下部の乾燥重量の変化

図 2.2 は地下部にあたる地下茎と根のバイオマスの和の変化を示したものである。また、地下茎と根の個々のバイオマスをそれぞれ図 2.3、図 2.4 に示す。多年性草本類の場合、地下茎のバイオマスは春の萌芽時に葉茎の成長を支えるために養分を供給し、葉茎が発達すると、光合成生産物が地下茎に転流される^{4,5)}。そのため、6月以降は地下茎は増加する。しかし、図 2.3 に示される地下茎のバイオマスが増加を始める時期が、レキ層の測点では有意に遅れている(*t* 検定、 $p < 0.05$)。これは、レキ層では葉茎の量が少なく、光合成生産物自体が少ないためである。

地下茎のバイオマスは砂層部で有意に大きい (*t* 検定、 $p < 0.05$)。一方、根のバイオマスはレキ部で多くなっている (*t* 検定、 $p < 0.05$)。

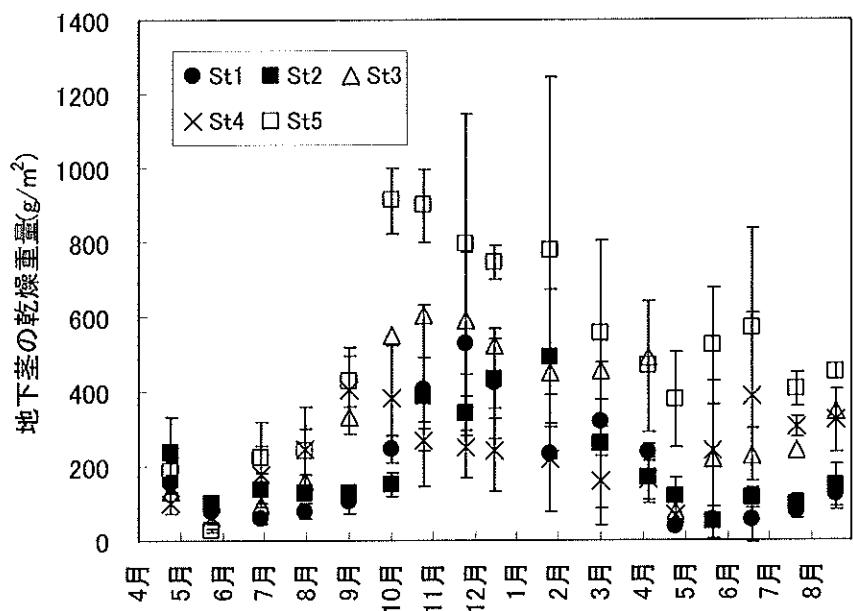


図 2.3 地下茎の乾燥重量の変化

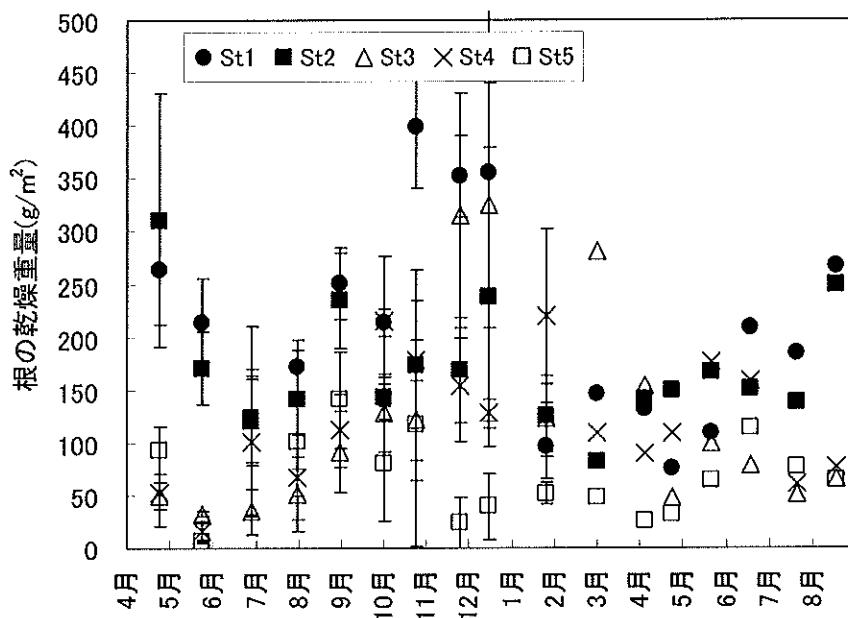


図 2.4 根の乾燥重量の変化

葉茎と地下部のバイオマス比で表したもののが図2.5である。明瞭に砂層ではこの比が大きく、レキ層では小さくなっていることがわかる。図2.6に地下部のバイオマス総量に対する、根の占める割合を示す。ここで、レキ層の場合、砂層と比較して有意に根の占める割合が大きい(t検定、 $p<0.01$)。

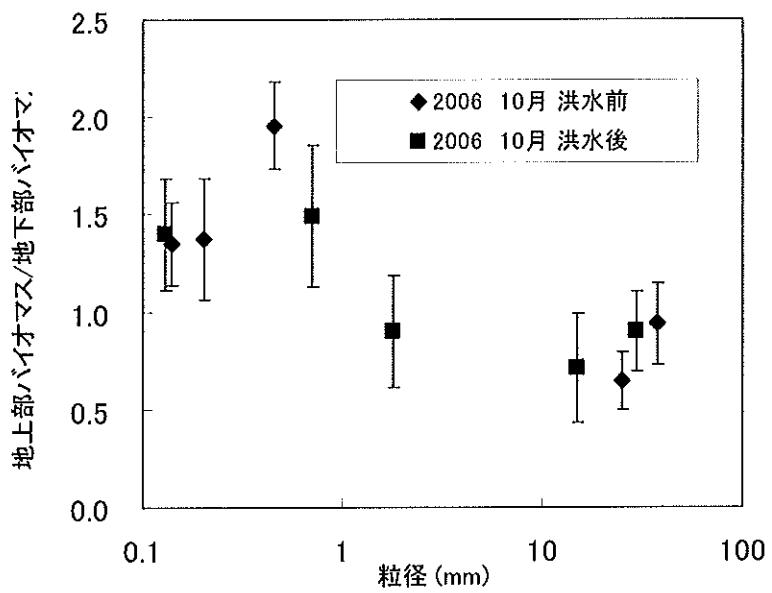


図2.5 地上部バイオマスと地下部バイオマスの比

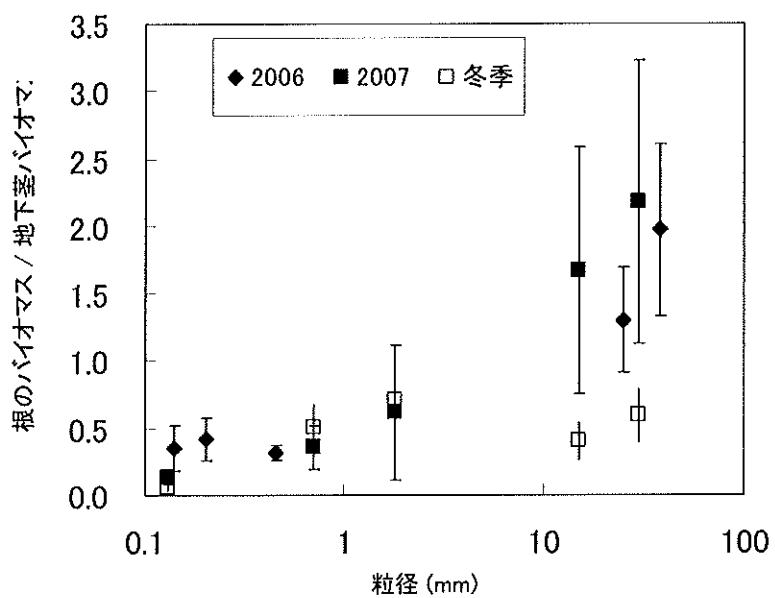


図2.6 根のバイオマスと地下茎バイオマスの比

さらに、図2.7に、土壤粒径に対する地下茎の長さを示す。地下茎の長さは、土壤粒径が0.2mm

を超えるとほとんど変化しないものの、それ以下では、粒径の減少と共に、急激に長くなることが示される（t検定、 $p < 0.05$ ）。

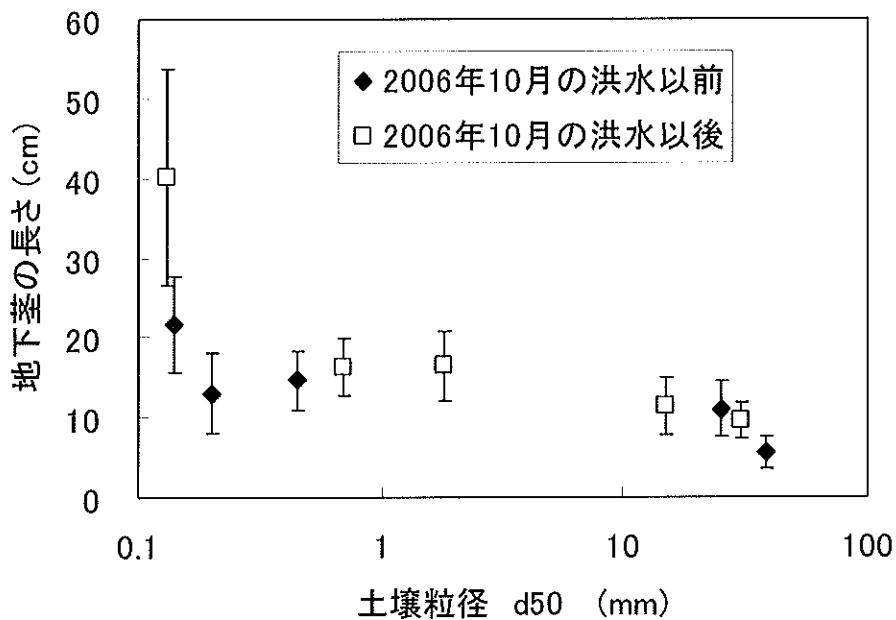


図 2.7 土壤粒径と地下径長さの関係

以上のように、ツルヨシに関しては、細粒土壤が有意に生長を促進させることがわかる。

2. 1. 3 土壤水分量の影響

次に、細粒土壤がツルヨシの生長を促進する機構について考える。

図 2.8 は、土壤粒径と水分含有量の関係を示す。洪水後の水分含有量は一般に上昇するものの、その他の時期においては、同一の時期においては明らかに粒径が小さくなるにつれ、土壤水分量は増加していることがわかる（t検定、 $p < 0.05$ ）。

一方では、土壤水分量は夏季には極めて低くなっている。一般に、サクション圧 pF 値が永久しおれ点である 4.2 をこえると植物の土壤中からの吸水が不可能になることが知られている。この値は豊浦標準砂（粒径 0.2mm）では体積含水率にして数%程度にあたるが、本研究で対象とした砂州においても、数%よりも低く、サクション圧は高いことを意味している。しかし、一方では、砂州の粒径は概ね、豊浦標準砂（粒径 0.2mm）でよりも大きい。しかし、同じ体積含水率でも、粒径が大きくなると、pF は小さくなることから、永久しおれ点ほどのサクション圧には達していないことが推察される。これは、夏季の観測においても植物が枯れてしまっていたことからも支持される。しかし、それでも、一部の植物については極度にしおれていることも確認されており、砂州上で十分な水分量があるとは考えられない。

2. 1. 4 土壤中の栄養塩濃度と植物体内の栄養塩濃度との比較

土壤中の水分量が低いことは、植物にとって、栄養塩の吸収能が極度に低下する。しかし、こうした影響は土壤中のそれぞれの栄養塩の含有比率にも影響される。

図2.9に、土壤中の全窒素と全リンの栄養塩濃度を示す。窒素やリンの栄養塩の起源が植物由来であれば、この比は10程度となる。しかし、この砂州上では、窒素とリンの重量比は1程度となっており、通常の土壤の窒素・リンの構成比と比較して、極めて小さい値であることがわかる。ただし、場所による有意な差は認められない（t検定、 $p < 0.05$ ）。なお、場所に関わらず、このうちで、全窒素のうち約85%が有機態窒素で占められ、全リンのうちほぼ約95%が有機態リンで占められていた。

図2.10および2.11は、ツルヨシ体内の組織別に測定した、窒素およびリンの含有量である。窒素については、葉で濃度が高く、1.5–2%程度、他の組織については、0.5–1%程度で通常の値より多少低い値となっている。次に、リンについても、葉での含有量が多いものの、他の器官との間の差は窒素ほど顕著ではなく、0.08–0.16%程度の濃度となっている。場所による有意な差はみられない（t検定、 $p < 0.05$ ）。図2.14は窒素とリンの比を示す。葉については10–15と大きく、他の器官でも、4以上となっている。

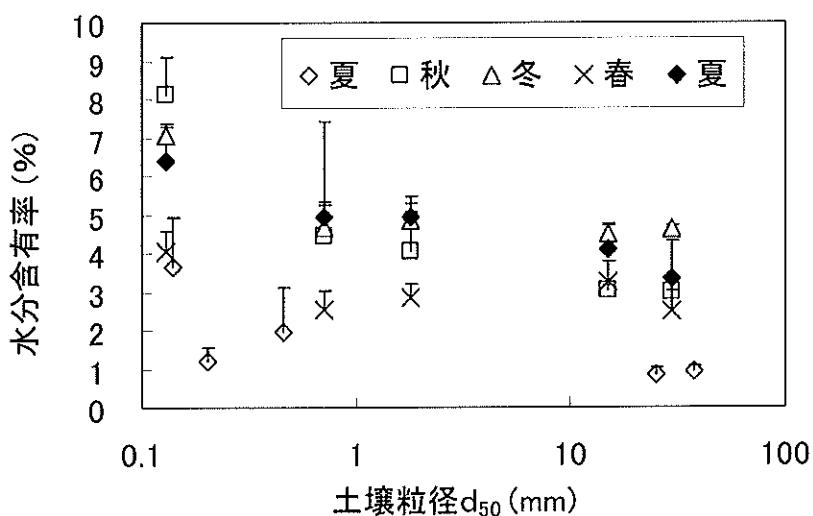


図2.8 土壤中の水分含有量

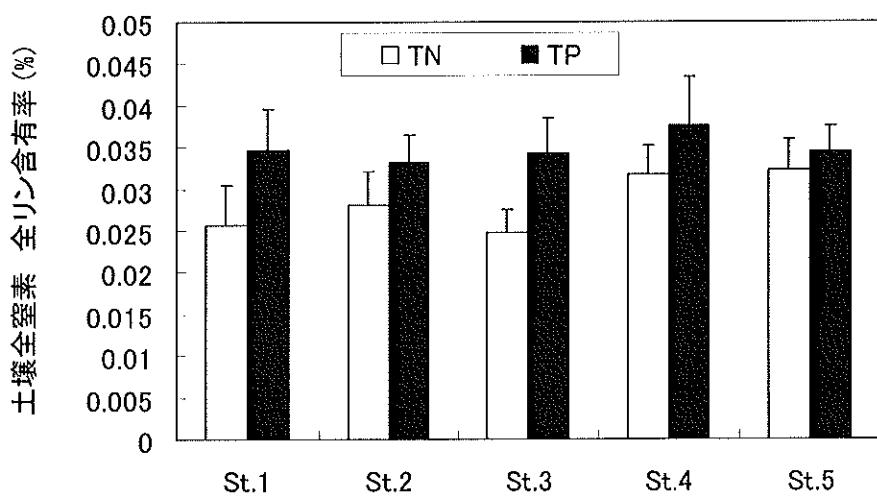


図2.9 土壤中の全窒素、全リン濃度

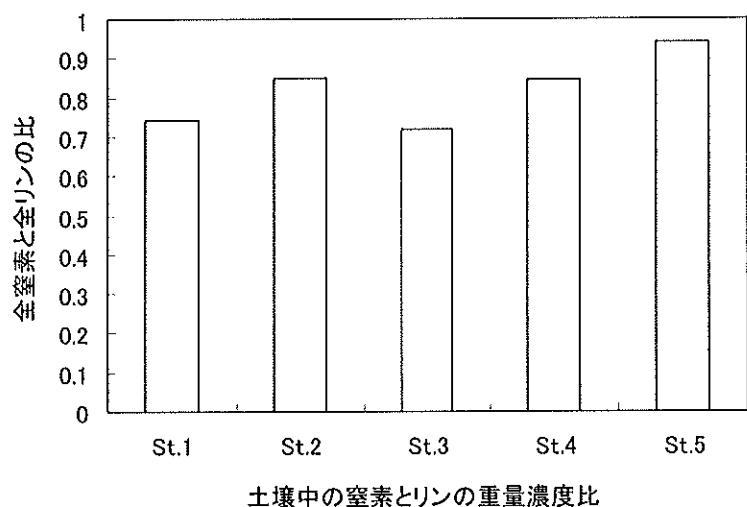


図 2.10 土壤中の全窒素と全リンの重量濃度比

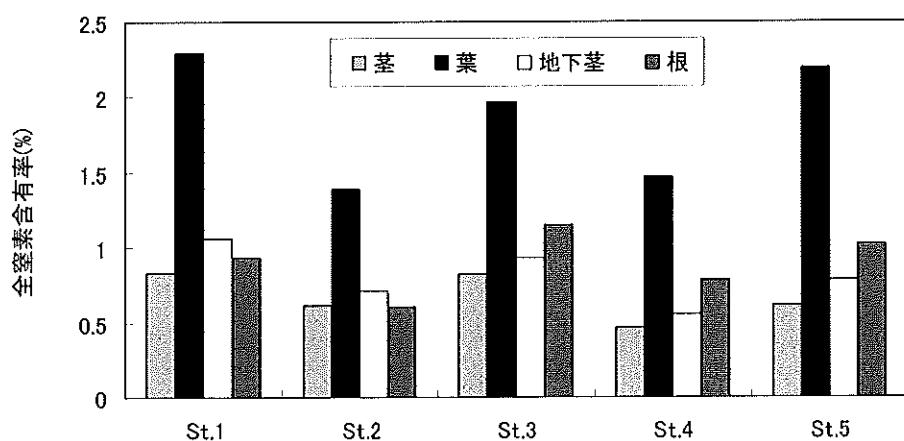


図 2.11 ツルヨシの組織別窒素含有量

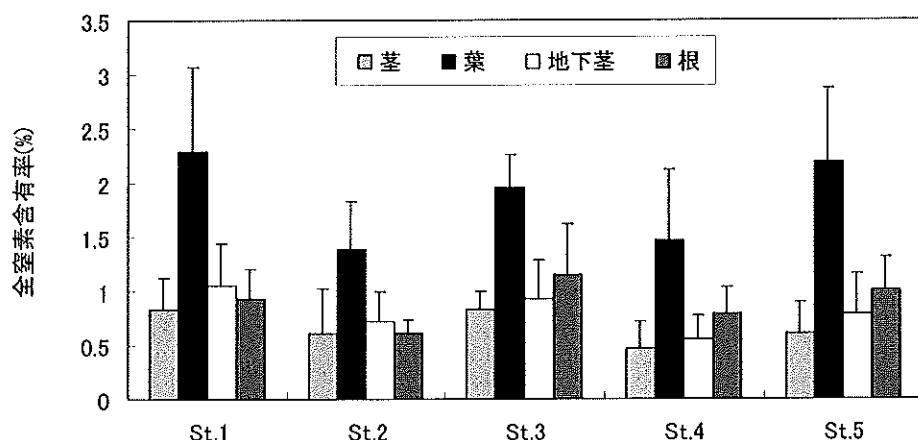


図 2.12 ツルヨシの組織別リン含有量

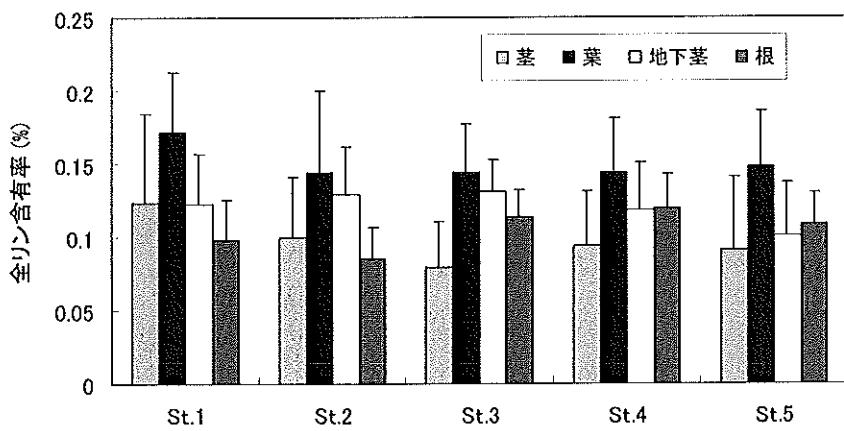


図 2.13 ツルヨシの組織別リン含有量

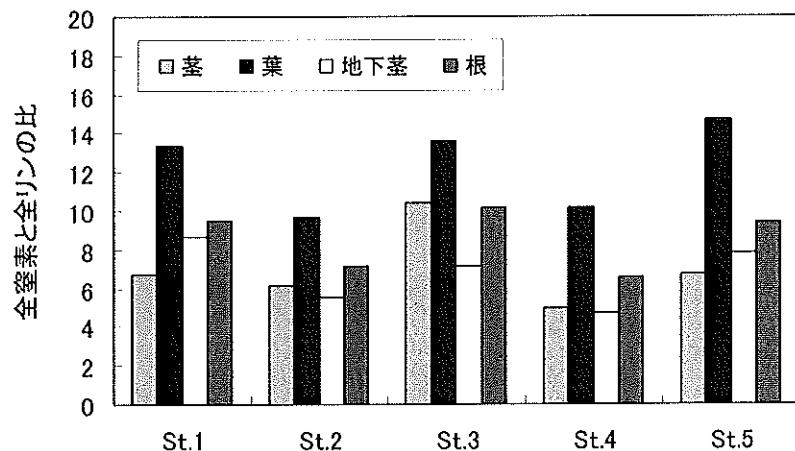


図 2.14 ツルヨシの窒素とリンの含有量の比

2. 1. 4 ツルヨシに関する生長律速因子の検討

以上の結果より、ツルヨシの生長に対して、律速になっている因子を考察する。

植物の生長に対して律速となる可能性をもった要素は、日射量、水分量、栄養塩元素量、気温、二酸化炭素量、頻繁な攪乱等が考えられる。この中で、砂州は極めて開けた状態にあり、ツルヨシ群落は樹木によって陰になっているわけでもないことから、日射が律速要因になっていることは考え難い。気温についても、観測にあたった年の気温は平年と比較して、大きく異なるものではないことから、気温が律速になっているとは考えられない。二酸化炭素量についても同様である。

攪乱による生長への影響、枯死は、特に、St. 1、St. 4 ではある程度確認されている。今回の観測中では、10月出水が最も大きな規模であったが、それ以前の、7月出水後に St. 4 の地上部バイオマスが急激に減少に転じている。これは、7月出水で土壤特性が細粒土壤から粗粒土壤に変化したことが大きな原因であるが、地上部の組織に対してもある程度の影響を及ぼしていたことが予想される。なお、出水による地上部のバイオマスに対する影響は、浅枝 (2005; 流水・土砂の

管理と河川環境の保全・復元に関する研究（改訂版）、河川環境管理財団、pp. 74–92）に詳細に触れられているので、ここでは割愛する^{6, 7)}。

砂州上の土壤水分量は極めて低く、これがツルヨシの生長に対して影響していることは十分に考えられる。土壤の粒径が小さいほど、地上部の生長が大きく地下茎の長さが長くなり、逆に、粒径が大きくなると根のバイオマスの割合が増加する現象は、粗粒土壤上で水分の吸収が阻害されるためと考えられ、土壤水分量がツルヨシの生長に対して影響が大きいことを示している。ただし、土壤粒子が粗くなること自体が水分の吸収に阻害になるのか、水分量自体の減少が問題になっているかについては今後の検討が必要である。

栄養塩の生長律速はある程度明瞭である。

土壤中の栄養塩は窒素、リン共に、ほとんどが有機態成分で示されている。DOM (0.5μm 以下) や EPOM (0.5μm–1mm) のサイズの有機物量が多いという河川水中の栄養塩のサイズ別の内訳や、枯死した植物自体が大型の有機物体であることから、これは土壤中に含まれる微細な有機物片に含まれる栄養塩と考えられる^{8, 9, 10)}。

有機態の栄養塩は、極めて分子量の小さいものを除き植物にとっては利用不可能なために、土壤中の窒素やリンはそのままでは植物に取り込まれない。

しかし、通常は極度に乾燥した状態にある砂州表面も、降雨時や夜間の露降下時にはある程度の水分供給は存在すると考えられる。有機物片は、こうした水分を元に、土壤中の微生物により徐々に分解され、植物に利用可能な無機栄養塩にまで分解される。砂州上の植物はこうした栄養塩を利用していると考えられる。したがって、有機態の窒素、リンの比が利用可能な栄養塩元素の比を概ね示していると考えてよい。

こうした仮説に基づくと、土壤中の利用可能な窒素、リンの割合は極めて低い値である。これは、土壤水分量が低いために、土壤中の窒素成分は、アンモニア態よりも硝酸態に支配される。しかしながら、硝酸態窒素は流失しやすく、冠水と乾燥を繰り返す砂州上では細くされにくい。一方、リンに関しては、酸化状態にある砂州上では容易にミネラルと吸着され、土壤中に捕捉される。その結果、リンの蓄積によって窒素、リンの比が低くなったことが考えられる。しかし、今後の詳細な検討は必要である。

さて、それに比して、植物体内の窒素、リン比の方が圧倒的に高い値となっている。このことは、ツルヨシの生長において、リンよりも窒素の方が律速要因になっていることを示している。

いずれにしても、砂州上は極めて栄養塩が不足する環境にある。Asaeda et al.¹¹⁾ や坂本ら¹²⁾ に指摘される、洪水時に流下、捕捉されるリターが栄養塩の重要な供給源になっていると考えられる。

2. 2 木本植物に対する検討

2. 2. 1 調査方法

a) 樹木伐採調査

砂州内で優占していたカワヤナギ、ハリエンジュ、ネムノキをサンプルとし、幹の直径（胸高：地上から 1.3m の高さ、膝高：地上から 0.5m の高さ）、樹高を測定後、チェーンソーとノコギリを用いて、地上部付近で切り倒した。切り倒した地上部は、現地にて葉、枝、幹に分類し、実験室に持ち帰った後、各部位の乾燥重量を測定しバイオマスとした。一方、地下部は、スコップと

ツルハシを用いてすべて掘り起こし、根の深さおよび根の広がり（地上部の幹を中心とした半径）を測定後、実験室に持ち帰り乾燥重量を測定してバイオマスとした。さらに、樹高に相当する幹を胸高高さで輪切りにし、年輪を読み取ることで樹齢を測定した。なお、乾燥重量は、事前に各部位の湿潤重量を測定しておき、そのうちの一部を試料として切り出し、85°Cに設定した乾燥炉で定量状態になるまで乾燥させ乾燥重量を測定した。この試料の乾燥前の湿潤重量と乾燥重量の差分と乾燥前に測定した各部位の湿潤重量から、各部位の乾燥重量を算定した。

樹木伐採を実施した地点について、表層、底層（根の張り出している最深部）および、中層（表層と底層の中間層）の土砂も採取し実験室へ持ち帰った後、含水率を測定しふるい分け試験により粒径分布を求めた。さらに樹木の各組織および土砂内の全リン・有機物中のリン（モリブデン青法）、全窒素（CHN コーダー YANACO MT-5）、有機物中の窒素（Auto Analyzer TRAACS 800）をそれぞれ分析により求めた。

b) 樹木の分布調査

2007年4月に、砂州全体の樹高1m以上のすべての樹木を対象とし、ラベリングし固体位置をGPS（GARMIN GPS-V）により計測した。また、樹種を確認し、樹高、胸高直径の測定を行なった。これらのデータを元に、地図上に、平水位からの高さの等高線とともに各樹木位置をプロットした。

2. 2. 2 樹木の分布から得られる結果

調査対象とした砂州上には、合計で4295本の樹木が分布していたことがわかった。その内訳を表2に示す。

表2 対象とした砂州上の樹種の内訳

樹種	本数(本)
ヤナギ類	1933
ハリエンジュ	1128
ネムノキ	404
ヌルデ	306
オニグルミ	192
その他	332
計	4295

この中では、特に、ヤナギ類、ハリエンジュ、ネムノキが優占しており、全体の83%を占めている。したがって、この3種を対象に詳細な調査を行うこととした。

図2.15は各樹木の分布と水面からの高さを等高線で表したものである。ヤナギ類は砂州の上流部の水際に多く分布し、ハリエンジュ、ネムノキは砂州中央部の高い位置に広く分布していることがわかる。

この図より、ヤナギ類、ハリエンジュ、ネムノキについて0.5mおきにとった平水位からの高さに対して求めた。その結果を図2.16に示す。ヤナギ類については、平水位より2-4mの高さに、ハリエンジュは3m以上、ネムノキは2m以上の高さに高密度で分布している。

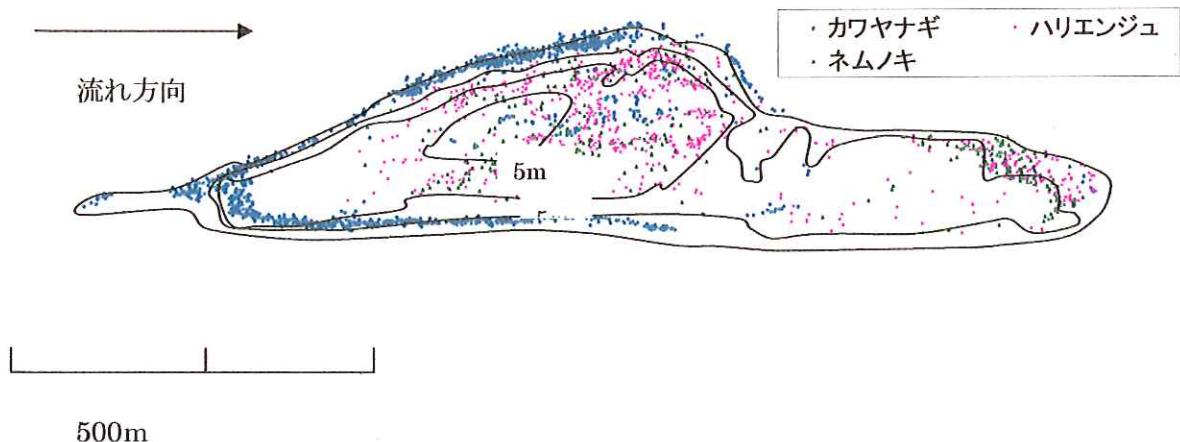


図 2.15 各樹木の分布と水面からの高さ

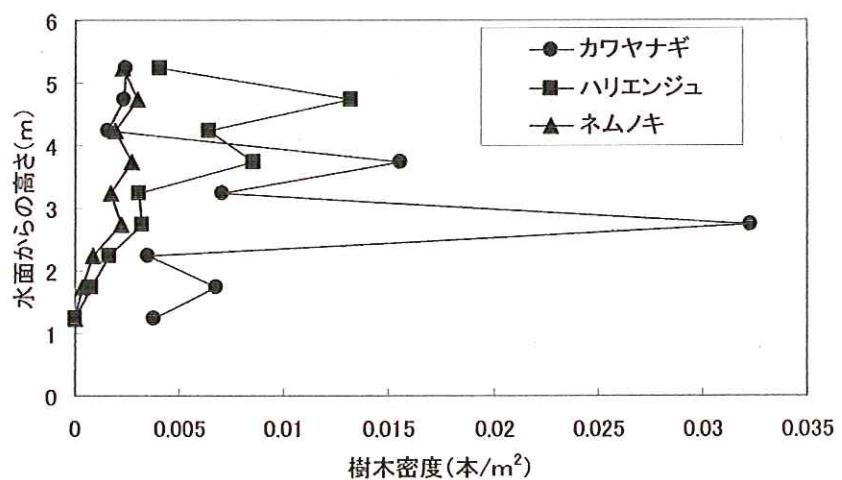


図 2.16 各樹種の高砂との個体密度

次に、それぞれの樹種から代表的な個体を、ヤナギ類（カワヤナギ）6 個体、ハリエンジュ 11 個体、ネムノキ 14 個体をランダムに選出し、詳細な調査の対象とした。

2. 2. 3 土壌粒径の影響

図 2.17 に各樹種の分布している土壌の粒径分布を示す。カワヤナギとネムノキについては、比較的粗い粒径の土壌に分布しているのに対し、ハリエンジュは細粒土壌に分布していることがわかる。次に、図 2.18 にそれぞれの土壌の体積含水率を示す。各樹種の生えていた土壌共、表層よ

りも下層の方が高い含水率を示しているものの、概ね同様な傾向を示しており、8-12%程度の値になっている。これはツルヨシの生えていた場所より高いことを示している。ツルヨシの生えていた場所は日射にさらされているのに対し、樹木の下では日射が遮られること、ツルヨシの根圏の深さよりも、樹木の深さの方が深いことから乾燥化が進まないためである。

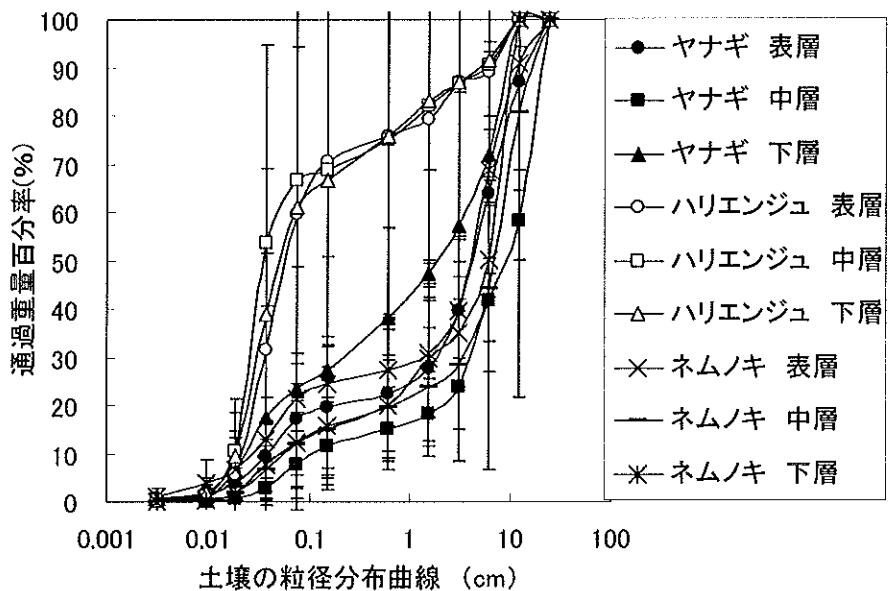


図 2.17 各樹種の生えている土壤の粒径分布曲線

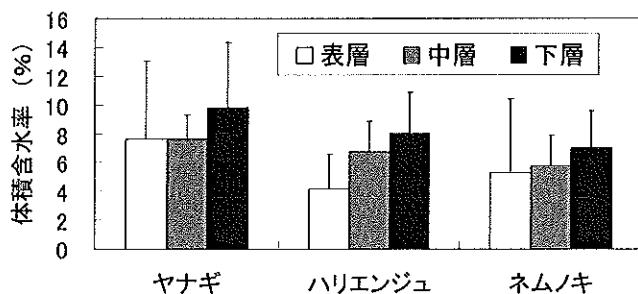


図 2.18 各樹種の生えている土壤中の含水率

次に、土壤中の全窒素および全リンの重量濃度分布を図 2.19 および図 2.20 に示す。

全窒素の含有率について、カワヤナギの生えていた場所の表層で多少高い値になっているものの、概ね、0.02-0.04%程度であり、ツルヨシの生えていた場所と大きな差はない。また、樹種による差も認められなかった（t検定、 $p < 0.05$ ）。次に、全リンの含有率について、図2.21に示す。これについても、0.02-0.03%程度で、ツルヨシの生えていた場所と大差はなく、樹種による違いも認められなかった（t検定、 $p < 0.05$ ）。また、全窒素と全リンの比を図2.22に示す。

これらの結果より、樹木の生えていた場所においても、ツルヨシの生えていた場所の同様、窒素に比較してリンの含有率の高い土壌であることがわかる。

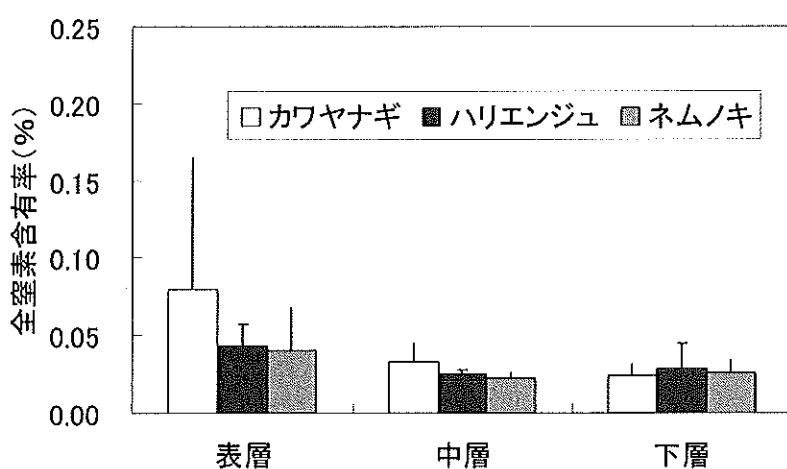


図 2.19 各樹種の生えている場所の土壤中の全窒素重量濃度

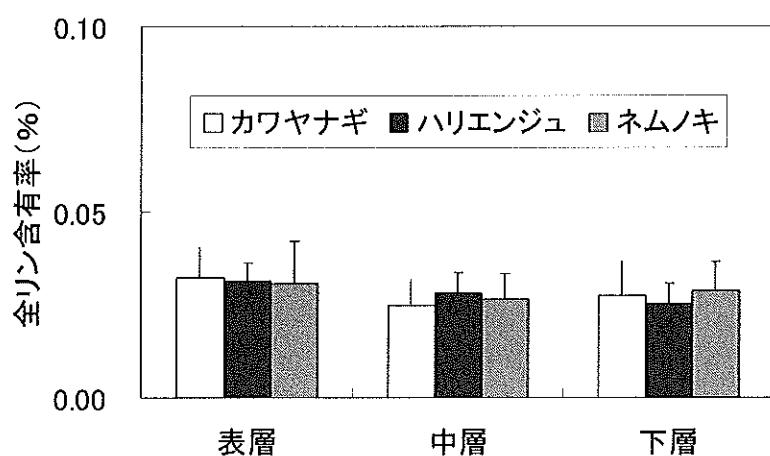


図 2.20 各樹種の生えている場所の土壤中の全リン重量濃度

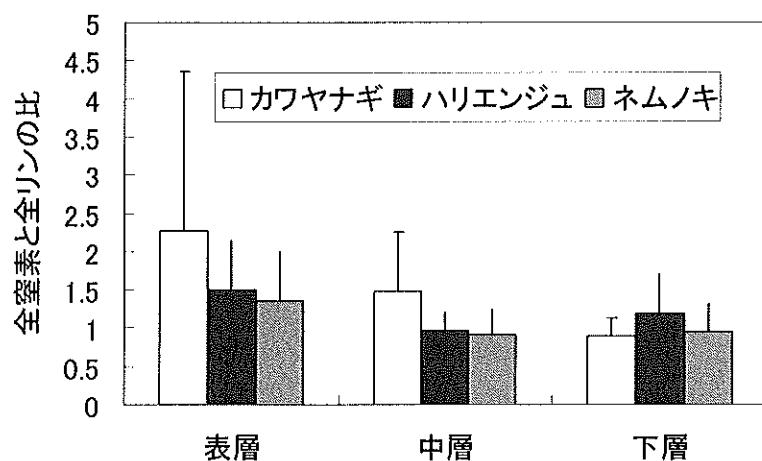


図 2.21 各樹種の生えている場所の土壤中の全窒素と全リン重量濃度比

樹木の器官別に測定した、窒素およびリンの含有率を図 2.22 および 2.23 に示す。樹種に関わらず、幹や根と比較して葉に含まれる窒素、リン濃度が高い (*t* 検定、 $p < 0.05$)。また、窒素についていえば、ネムノキ、ハリエンジュに含まれる窒素濃度がカワヤナギに含まれる窒素濃度よりも有意に高いことが示される (*t* 検定、 $p < 0.05$)。ところが、逆に、リンについては、カワヤナギに含まれる含有率の方が、ハリエンジュやネムノキに含まれる含有率と比較して有意に高い (*t* 検定、 $p < 0.05$)。

樹木の器官別にみた窒素とリンの含有率の重量比は図 2.24 に示される。これも、カワヤナギの場合は、ツルヨシの場合と同様、5–30 程度の値をとるもの、ハリエンジュとネムノキに関しては極めて高い値となる。いずれも、土壤中の比と比較して非常に高い値となっている。

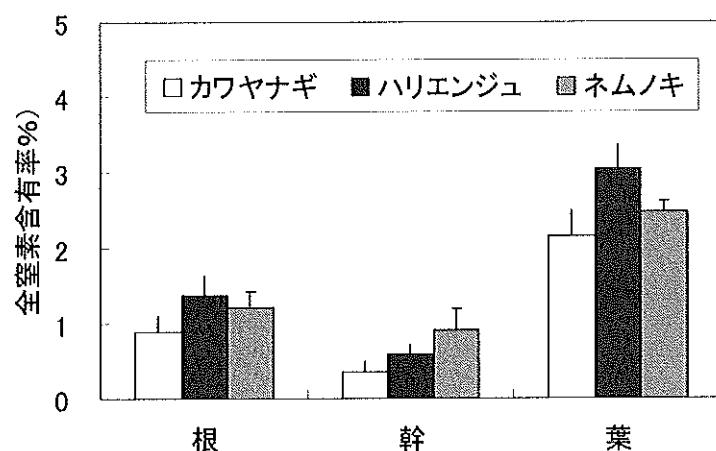


図 2.22 樹木組織中の窒素含有率

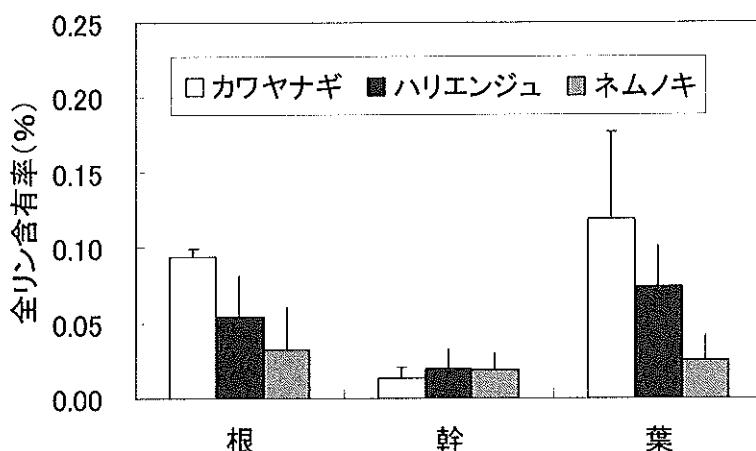


図 2.23 樹木組織中のリン含有率

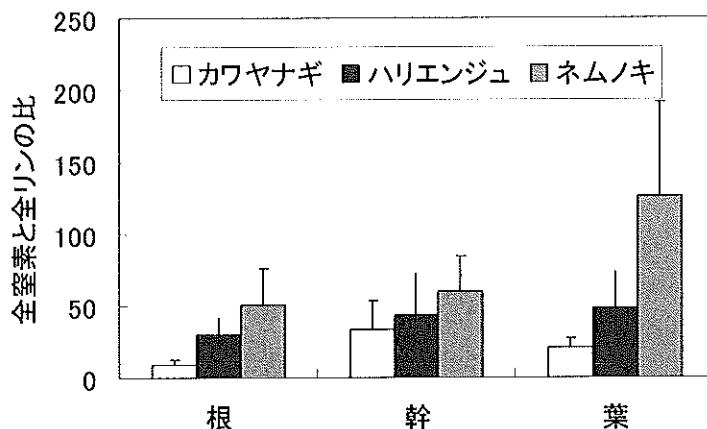


図 2.24 樹木組織中の窒素とリンの重量濃度比

2. 2. 4 樹木に関する生長律速要因の検討

以上のことから、樹木の生長を律速させる要因として以下のことが考えられる。

まず、ツルヨシの場合と同様、砂州上の樹木に関しても日射や気温、二酸化炭素等は律速要因とは考えにくい。土壤水分に関しては、いずれも 10%近くを示しており、ツルヨシの場合と比較してはるかに好条件にある。特に、カワヤナギに関しては、水面からさほど高くないところに分布しており、しかも、根を地中深くまで伸ばしていることから、土壤中の地下水脈付近にまで達していることと考えられ、水分が律速になるとは考えられない。ハリエンジュは砂州上の高い場所に分布しており、根圏の深さも浅いが、生えている土壤が細粒であり、水分条件はある程度克服されているものと考えられる。

一方、土壤中の栄養塩に関しては、ツルヨシと同様、植物体内の窒素とリンの重量比と比較して、土壤中の比の方がはるかに低く、リンと比較して窒素が不足していると考えられる。しかし、樹木の場合には、根が深く草本類と比較すると栄養塩の吸収範囲は深く広い。特に、ヤナギ類に関しては、菌根菌 (mycorrhiza) との共生が確認されており、土壤深くから栄養塩を供給できる。同様の土壤条件にも関わらず、植物体内の特にリン濃度が高かった理由として、こうした菌根菌の影響が考えられる。

ネムノキやハリエンジュはマメ科 (Leguminosae) で、根粒菌 (Rhizobium) との共生が行なわれる。根粒菌はニトロゲナーゼの作用で、空中窒素の固定する能力を有し、環境中の窒素が不足すると空中窒素を固定、アンモニアを生成する。樹木もこの根粒菌から供給される窒素分で窒素不足を克服する。しかしながら、窒素 1 分子の固定に際し、16 分子の ATP が必要であり、極めて大量のエネルギーを必要とする。そのため、窒素のみが律速因子として機能しているときにしか、こうした作用は利用されないと考えられる。今回の観測において、リンに比較して窒素は明らかに不足しているにもかかわらず、マメ科植物においてそれほど窒素分が高くなかった理由はこうした点にあると考えられる。

さて、荒川の砂州に関わらず、多くの砂州で、ハリエンジュ、ネムノキ、クズ、アキグミ等のマメ科もしくはそれに近い植物が繁茂する理由として、こうした砂州上では、リンに比較して、窒素分が不足していることが考えられる。なお、これも河道近傍に生えるハンノキも窒素固定を行なう、放線菌 Frankia と共生する。すなわち、窒素固定菌と共生を行なわない樹種と比較して、

窒素固定を行なう菌と共生する種の方がより高い競争力を有しているということである。この意味では、窒素量を不足させることのみでは、こうした種の抑制には繋がらないことが考えられる。

しかし、一方では、窒素固定には、大量のエネルギーが必要であり、これは確実に生長を遅らせる。この意味では、砂州上の樹木の生長抑制に関しては、可能な限り、窒素濃度を低く抑えることが必要である。

3. 洪水攪乱の影響

砂州上の樹木の群落の消長には、洪水による樹木の流失が大きく影響する。ここでは、そうした洪水による樹木の流失の機構の把握と樹木密度に対する影響評価の検討を行った。特に、観測期間中の2007年9月7日、対象とする砂州では、平水位から5.12m上昇する、観測史上最大の水位の洪水に見舞われた。そのため、それまでの洪水の影響を受けていると考えられる、2007年4月の樹木調査に対して、11月に再び調査を行なって、洪水が樹木群落に与える影響を見積もった。

3. 1 過去の洪水時の水位

図3.1は、近年20年間の観測地点での平水位からの水位の高さを示す。

なお、ここでの水位データは熊谷水位観測所のデータを用い、観測所の平水時の水位(1.1m)と調査地の平水位(0.6m)との差を考慮して求めた。

2007年4月に実施した樹木の分布調査では過去の洪水の影響の解明をした。図3.1の水位データから過去20年間で3.5m以上の洪水は4回あったことがわかる。

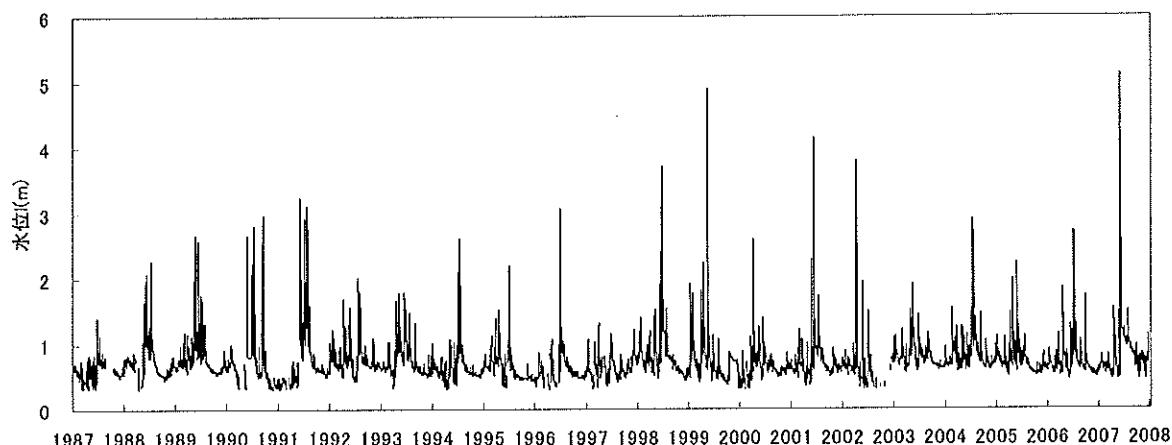


図3.1 平水位を基準とした過去20年間の水位

3. 2 樹木に関するアロメトリー関係

図3.2は、詳細調査を行った個体の年輪より求めた樹齢と膝高直径DKHの関係である。カワヤナギ、ハリエンジュ、ネムノキについて、それぞれ樹種ごとの差は認められるものの、それぞれの樹種については、一定のアロメトリー関係が求められる。すなわち、それぞれの種に対して、

$$DKH_{sal} = 0.30AGE_{sal}^{1.93} \quad (R^2=0.98) \quad (3.1)$$

$$DKH_{rob} = 0.20AGE_{rob}^{1.93} \quad (R^2=0.95) \quad (3.2)$$

$$DKH_{alb} = 0.07AGE_{alb}^{2.39} \quad (R^2=0.93) \quad (3.3)$$

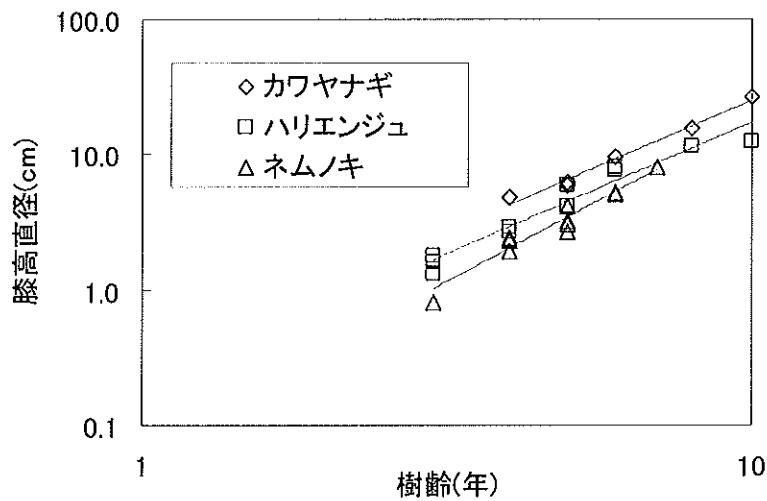


図 3.2 樹齢と膝高直径の関係

次に、樹高 H を樹齢に対して示した図が、図 3.3 である。

$$H_{sal} = 103.7 AGE_{sal}^{0.60} \quad (R^2=0.69) \quad (3.4)$$

$$H_{rob} = 118.7 AGE_{rob}^{0.74} \quad (R^2=0.74) \quad (3.5)$$

$$H_{alb} = 32.19 AGE_{alb}^{1.11} \quad (R^2=0.61) \quad (3.6)$$

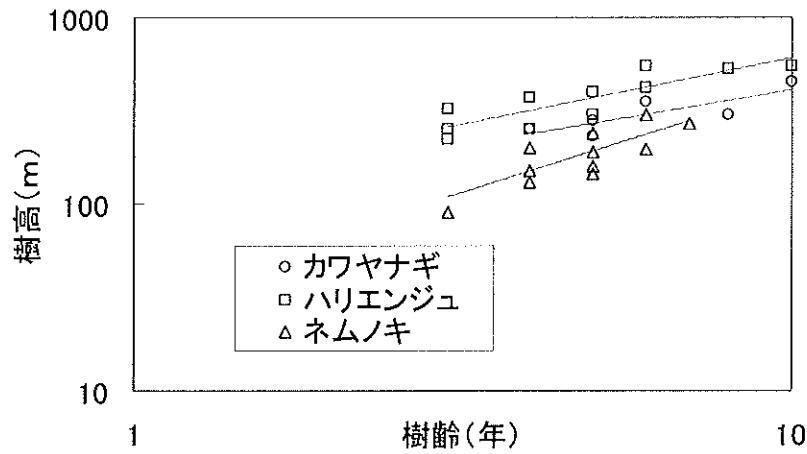


図 3.3 樹高と樹齢の関係

これはまた、膝高直径に対し、図 3.4 のように示され、

$$H_{sal} = 147.86 DKH_{sal}^{0.32} \quad (R^2=0.76) \quad (3.7)$$

$$H_{rob} = 212.6 DKH_{rob}^{0.37} \quad (R^2=0.80) \quad (3.8)$$

$$H_{alb} = 109.2 DKH_{alb}^{0.46} \quad (R^2=0.64) \quad (3.9)$$

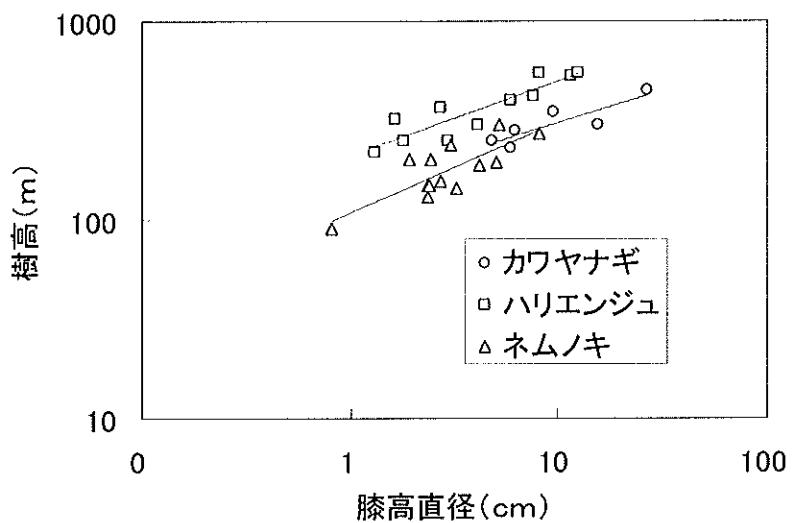


図 3.4 樹高と膝高直径の関係

の関係が導かれる。

なお、タチヤナギに対して行なった調査においてもカワヤナギとほぼ同様な結果が得られたため、ヤナギ類については、(3.1)で代表させることにした。

一方、地上部およびバイオマス、それぞれAGBおよびBGB、は、図3.5のように示される。樹種の違いによる差が極めて小さくなり、ほぼ同一の関係で示され、それぞれ、

$$AGB = 0.08 DKH^{2.27} \quad (R^2=0.98) \quad (3.10)$$

$$BGB = 0.11DKH^{1.79} \quad (R^2=0.92) \quad (3.11)$$

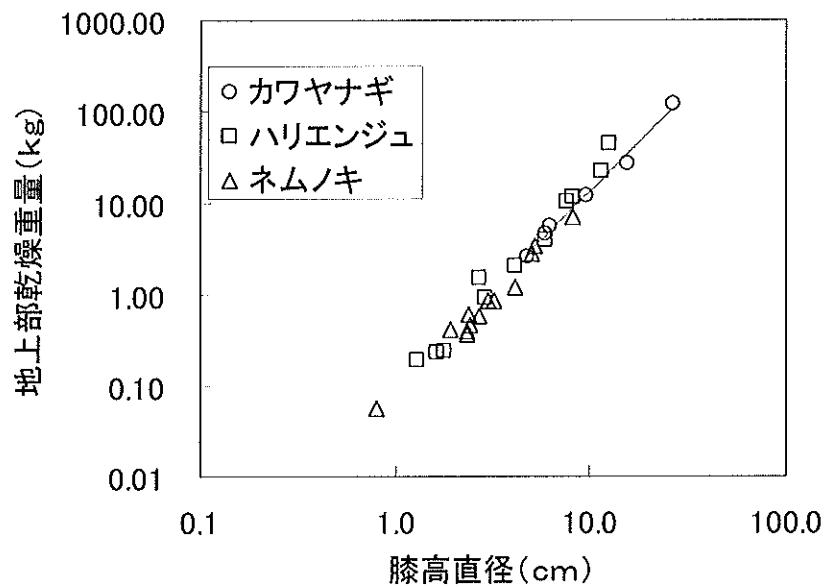


図 3.5 地上部バイオマスと膝高直径の関係

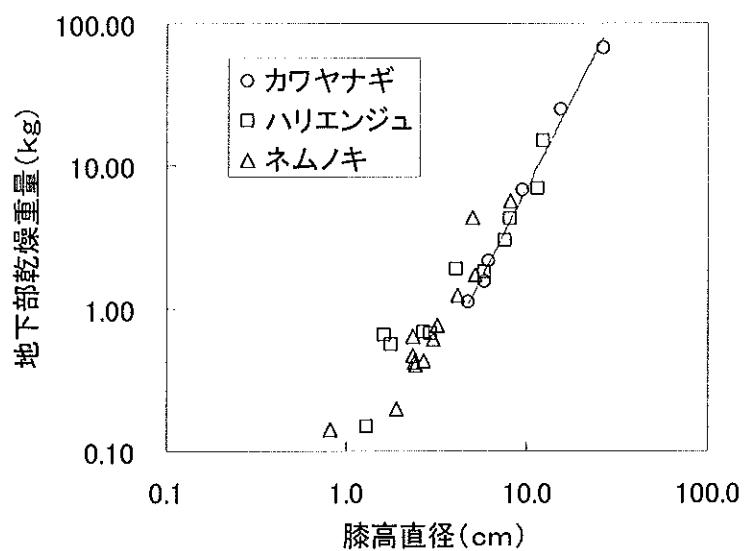


図 3.6 地下部乾燥重量と膝高直徑の関係

であらわされる。

ところが、ハリエンジュ、ネムノキとともに、地下部はほぼ根で構成されているのに対し、ヤナギ類は、地下部において根の割合は極めて小さく大部分は幹で占められる。したがって、根のバイオマス $ROOT_B$ に対しては、

$$ROOT_B = 0.01 DH^{2.13} \quad (R^2=0.93) \quad (3.12)$$

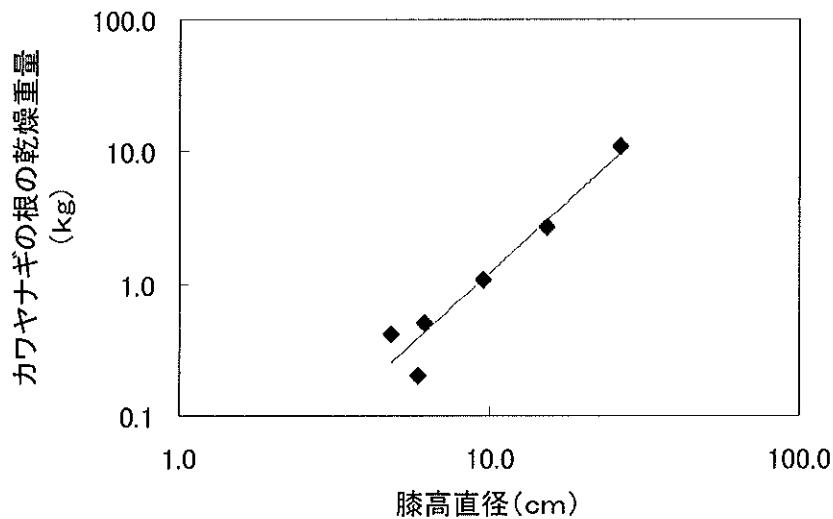


図 3.7 カワヤナギの根の乾燥重量と膝高直徑の関係

が求められる。

3. 3 洪水に関する履歴

樹高調査の結果に(3.4)~(3.6)の関係を用いて、平水位からの高さに対して、各樹齢の個体分布

を示したものが図 3.8—3.10 である。なお、図中には、同時に、過去に経験した洪水の水位を過去に遡る年数で示し、なお 1999 年の 2007 年以前の既往最高水位 4.89m である。

まず、1999 年以前に生長を始めた個体は、冠水を経験したため分布がまばらになっていることがわかる。また、4.89m より高い場所の個体の樹齢から、ヤナギ類は 24 年以前、ハリエンジュは 15 年以前、ネムノキは 14 年以前から砂州に侵入していたことが伺える。ところが、1978 年には既に低水路に沿って樹影がみられていることから、こうした個体はその後に経験した洪水によって流失したと考えられる。

また、それぞれの樹種において、最も下端にプロットされる個体を結んだものと、それぞれの高さで最も最近に経験した水位を結んだ線はほぼ平行関係にある。すなわち、樹種ごとに、生存し続けることが可能な水位がほぼ一定であることが示される。この水深を求めてみると、ヤナギ類は 2.6m 程度の冠水まで生存しているのに対し、ハリエンジュは 1.9m、ネムノキは 2.1m 程度の冠水深度でも生存していることがわかる。

さらに、冠水頻度が少ない場所では、樹齢の高いヤナギ類に対してハリエンジュの個体の方が多いことから、徐々にヤナギ類からハリエンジュに遷移していっていることがわかる。

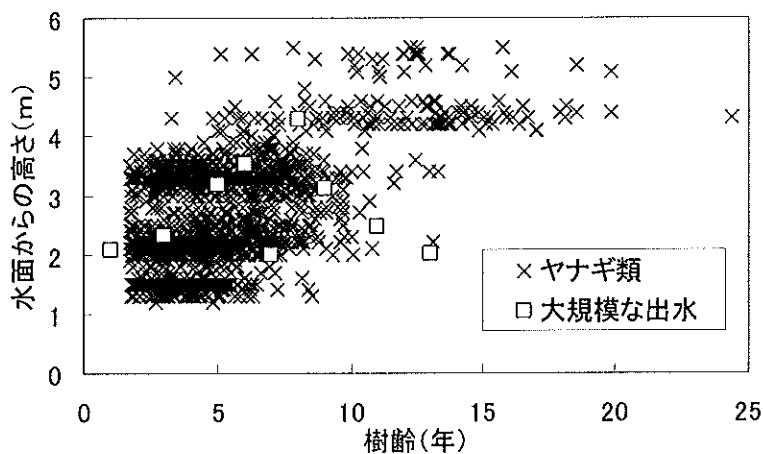


図 3.8 ヤナギ類個体の樹齢ごとの平水位からに対する分布

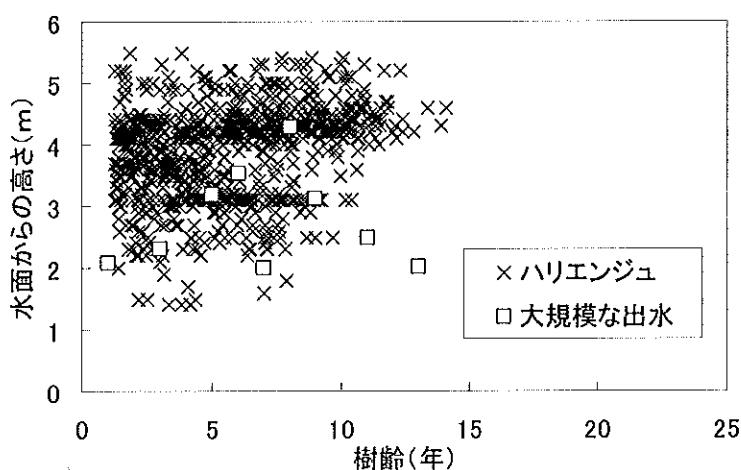


図 3.9 ハリエンジュ個体の樹齢ごとの平水位からに対する分布

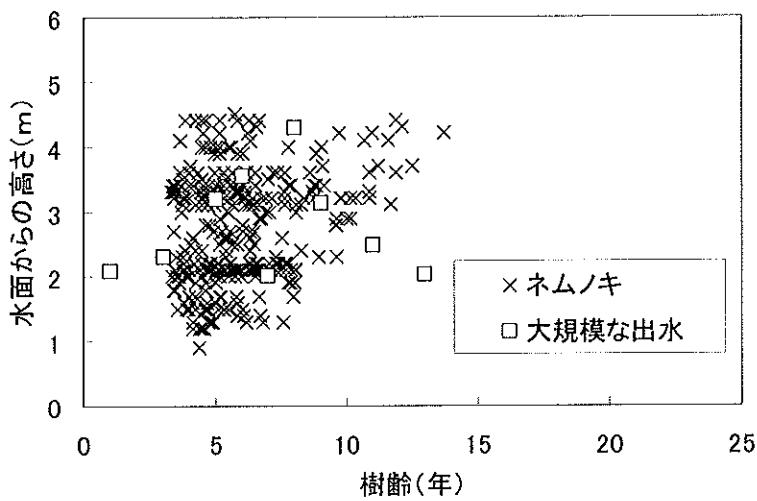


図 3.10 ネムノキ個体の樹齢ごとの平水位からに対する分布

3. 4 2007 年 9 月の洪水の影響

図 3.11 は 2007 年 9 月の洪水の後、11 月に行なった調査と洪水前の調査を比較して求めた、洪水後も生存していた樹木個体の分布図である。なお、砂州の高さは洪水後に求められた高さで示してある。この図より明らかに砂州が残存している場所に生えていた個体がより多く生存していることがわかる。

また、図 3.12 および図 3.13 に、元々の砂州の高さを仮定して、最高水位から求めた冠水深に対して求めた、洪水によって流失した個体の分布、および、砂州表面の洗掘深に対する洪水によって流失した個体の分布を示す。これらの図を比較してわかつることは、砂州の北岸および南岸においては湛水深は 2m 程度と大きいにも関わらず、大半の個体はその後も生存し続けていることが示される。しかし、一方では、こうした場所は、流れと平行になっていることから、ほとんど洗掘は進んでいない。一方、砂州の上流側は、湛水深も大きく、洗掘深も大きい場所で、多くの個体が流失している。

次に、この傾向をより顕著に示すために、図 3.14 と図 3.15 に、それぞれ、洪水時の最大湛水深と洪水による砂州表面の洗掘深に対して、生存し続けた個体の割合を示す。また、図 3.16 に、最大湛水深と砂州表面洗掘深の関係を示す。

この図より明らかなこととして、湛水深に対してはハリエンジュに関しては、湛水深が 0.6m を超えると急激に生存率が低下するのに対し、ヤナギ類では、湛水深が 1 m を超えるあたりから徐々に低下していく。しかしながら、ネムノキについては極めて不規則な挙動していることがわかる。一方、洗掘深に対して整理したものについてみると、生存率はヤナギ類については 0.7m を超えるあたりから単調に減少し、ハリエンジュは 0.3m、ネムノキは洗掘が生じると急激に生存率が低下していることがわかる。

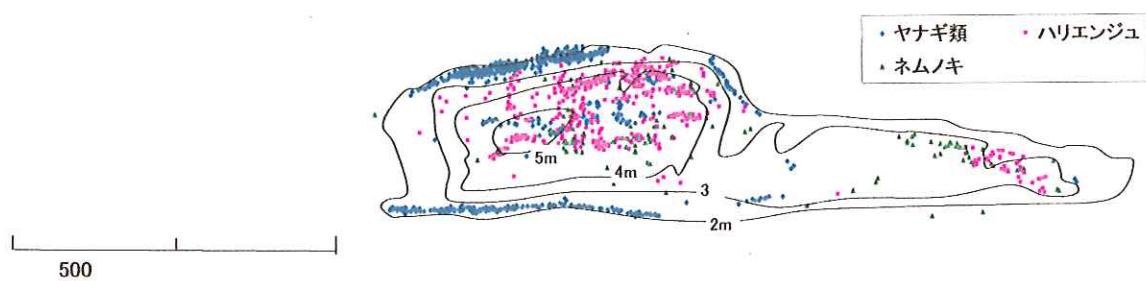


図 3.11 2007 年 9 月の洪水後の生存樹木個体と砂州の高さ

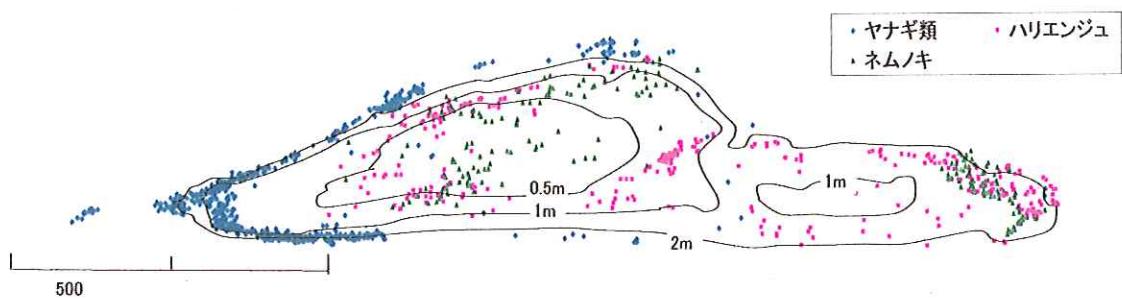


図 3.12 2007 年 9 月の洪水で流失した樹木個体と湛水深の関係

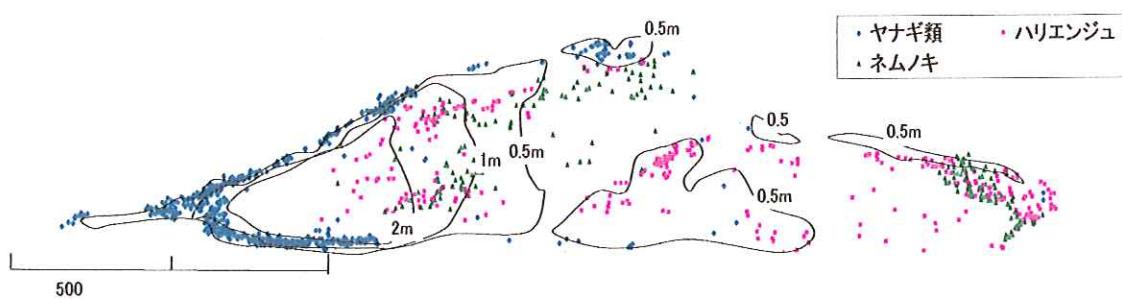


図 3.13 2007 年 9 月の洪水で流失した樹木個体と砂州表面の洗掘深の関係

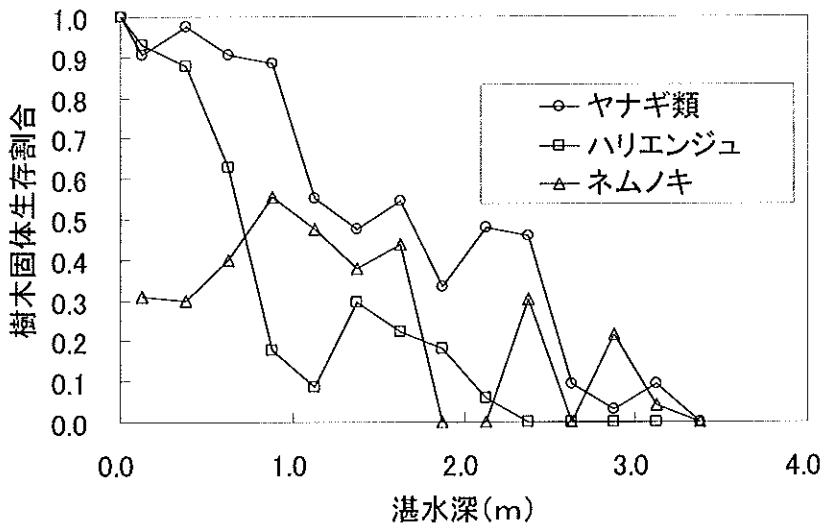


図 3.14 2007 年 9 月の洪水後の樹木の生存率と湛水深の関係

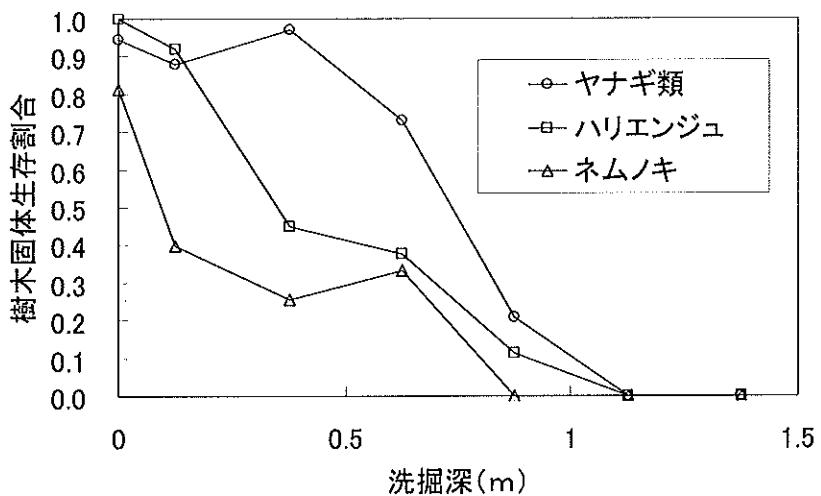


図 3.15 2007 年 9 月の洪水後の樹木の生存率と砂州表面の洗掘深の関係

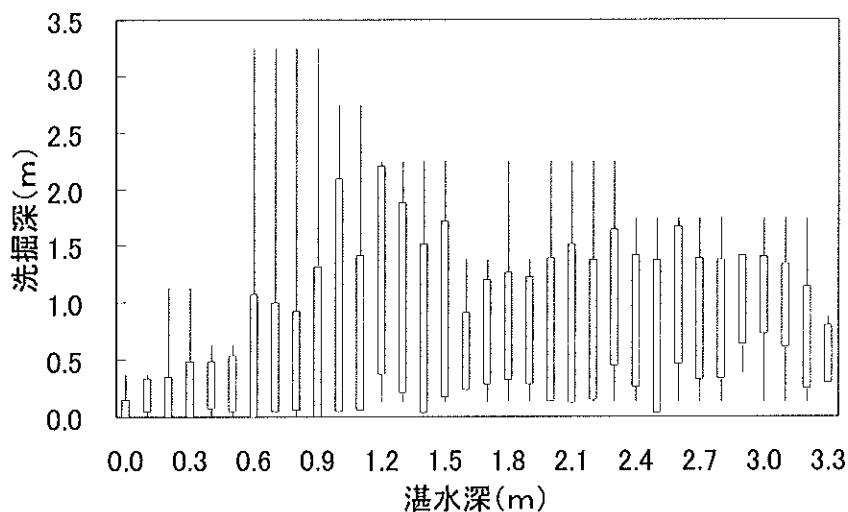


図 3.16 2007 年 9 月の洪水後の湛水深と砂州表面の洗掘深の関係

3. 5 樹木流失の機構

これらの二つの関係を比較すると以下のような点が明らかになる。

樹木の流失にはこれまで、樹木個体にかかる効力によって倒木、また、根近傍の局所洗掘や抜根によって流失すると考えられてきた。

今回の観測結果では流速は求められていないことから、効力の大きさは湛水深で示すものとすると、湛水深と生存個体率との間には必ずしも良好な相関が得られていない。特に、砂州側岸は流速は速いことから、砂州側岸の個体は大きな効力を受けていたにもかかわらず、生存個体率は極めて高いものとなっていた。一方、砂州上流側のように、流れが衝突する場所では、湛水深以上に深く洗掘される。そのため、ここに生えていたほとんどの個体は流失しているのに対して、比較的洗掘の小さかった砂州の側岸では、ほとんどの個体が生存していた。すなわち、樹木個体の流失に対しては、個体自体が受ける効力よりも、砂州自体の流失による効果の方が大きいことが示唆される。これは砂州の変形と植生の消滅に大きな相関があるという報告や樹木の消失も底面せん断力に拠っているという考察とも符合する^{13, 14)}。

なお、ヤナギ類が 0.7m 程度、ハリエンジュが 0.3m 程度の砂州の流失で個体流失が生じていることから、根圏の深さがヤナギ類で 1.2m 程度、ハリエンジュが 0.9m 程度、ネムノキが 0.7m 程度であったことから、砂州が根圏の 50–30% 程度削られることで流失が起こりやすくなることを示している。

4. 樹木の生長モデル

樹木の生長モデルにはいくつかの提案があるが、これまで求められてきた経験式を十分に反映したものにはなっていない。樹木の生長、形態についてはこれまで胸高直径 DBH を用いたアロメトリー関係が頻繁に用いられている。そのため、ここでは、データの豊富なアロメトリーの関係を用いたモデルを開発する。

4. 1 樹木個体の純生産の定式化

樹木の純生産(net production)は総生産(gross production)から呼吸(respiration)および枯死(mortality)を差し引くことで与えられる^{15, 16, 17)}。すなわち、

$$\text{Net production} = \frac{dB_T}{dt} = \text{gross production of canopy} - \sum_{\text{organ}} (\text{respiration}) - \sum_{\text{organ}} (\text{mortality}) \quad (4.1)$$

である。ただし、ここで B_T は樹木の個体の総バイオマスであり、それぞれの器官 n のバイオマス B_n の和である。

ここで、器官 n の呼吸量 R_n および枯死量 D_n は、経験的に通常、バイオマスに比例するとして表され、

$$R_n = \beta_n \theta^{T-T_0} \left(\left(\frac{K_{Rage}}{K_{Rage} + age_{tree}} \right) + C \right) B_n \quad (4.2)$$

$$D_n = \gamma_n \theta^{T-T_0} \left(\frac{K_{Dage}}{K_{Dage} + age_{tree}} \right) B_n \quad (4.3)$$

で与えられる。ここで、

添え字 n は組織 n を、 R_n と D_n は組織 n の呼吸および枯死による損失バイオマス、 β_n と γ_n は、最大呼吸量および最大枯死量を、 θ は代謝量に対する温度の影響を表す係数(~1.09)、 T は日気温、 $T_0=20^{\circ}\text{C}$ 、 age_{tree} は樹齢、 K_{Rage} および K_{Dage} は呼吸と枯死に対する老化の影響に対する半飽和係数、 B_n は、組織 n のバイオマス、 C は定数である。ここで、 K_{Rage} 、 K_{Dage} および C は経験的に求められる係数である。

$$Ph(i) = P_m k_{CO} \theta^{T-T_0} \frac{I_{PAR}}{(K_{PAR} + I_{PAR})} F(age) N(nutrients) \cdot LAI(i) \quad (4.3)$$

ここで、 $Ph(i)$ は層 i における日総生産量、 P_m は最大日光合成量、 k_{CO} は炭素からバイオマスへの変換係数である。また、 I_{PAR} は層 i における光合成に利用される光量、 K_{PAR} は、光合成速度に対する半飽和定数、 $F(age)$ は、半飽和定数 K_{age} を用いて $K_{age}/(K_{age}+age_{tree})$ で示される老化の影響を表す関数、 $N(nutrients)$ は生長に対する栄養塩の影響を表す関数である。また、 $LAI(i)$ は層 i における葉面積指数(leaf area index)を示す。なお、 I_{PAR} は、日射量の 40-45% にあたる。樹木のキャノピー内での日射量は、それより上に位置する葉の陰の影響を受けて急激に減少する。

この日射量の低減効果は、ビーアとランバートの法則 (Beer-Lambert Law) で精度よく表されることが知られている。すなわち、

$$I_{PAR}(i) = I_{PAR0} \exp(-kF(i)) \quad (4.5)$$

である。ただし、 I_{PAR0} と $I_{PAR}(i)$ は、キャノピー最上部および、それより上に、幹および葉による射影指標（後述）が $F(i)$ になる i 番目の層での光合成に利用可能な光量 (PAR) を、 k は射影指標 F に対する減衰係数を表す。また、ここでの射影指標は、

$$F(i) = F_L LAI(i) \quad \text{ただし} \quad LAI(i) = \left(\sum_{i=i\text{-th layer}}^{\text{top of the canopy}} (B_L(i) + B_B(i)) \right)^{B_{LAI}}. \quad (4.6)$$

で表される。ここで、 F_L は、葉面積指数 (leaf area index) から射影指標に転換する際の係数、 $B_L(i)$ および $B_B(i)$ は、層 i での、葉および幹のバイオマスを表す。

4. 2 胸高直径を用いた定式化

組織 n のバイオマスが胸高直径 DBH の関数として $B_T = F_n(DBH)$ と表されるるとすると、組織 n のバイオマスの時間変化は次式で与えられる。

$$\frac{dB_n}{dt} = \frac{dF_n(DBH)}{d(DBH)} \frac{d}{dB_T} F_T^{-1}(B_T) \frac{dB_T}{dt} \quad (4.7)$$

ここで、 $F_T^{-1}(B_T)$ は F_T の逆関数であることから、 $DBH = F_T^{-1}(B_T)$ である。ところが、 dB_T/dt は、総光合成量の関数であることから、式(4.1)に代入して、

$$\frac{dB_T}{dt} \equiv \sum_{i=layer} Ph(i) - \sum_{n=organ} \left(\left(\beta_n \theta^{T-T_0} \left(\left(\frac{K_{Rage}}{K_{Rage} + age} \right) + C \right) + \gamma_n \theta^{T-T_0} \left(\frac{K_{Dage}}{K_{Dage} + age} \right) \right) B_n \right) \quad (4.8)$$

である。

Clough と Scott¹⁸、Berger と Hanno¹⁹、Gong et al²⁰など、今回のかんそくを含めて、バイオマスは胸高直径で示される場合が多い。すなわち、

個体全バイオマス : $B_{AG} = A_{AG} DBH^{CAG}$

葉バイオマス : $B_L = A_L DBH^{CL}$

枝バイオマス : $B_E = A_E DBH^{CE}$

幹バイオマス : $B_S = A_S DBH^{CS}$

根バイオマス : $B_R = s B_{AG}$ 、

樹高 : $H = E_H + F_H DBH \cdot A_H DBH^{CH}$,

キャノピーの底高さ : $L = E_L \ln(H) \cdot F_L$, and

$$\text{キャノピ一面積} : \quad B_c = A_C DBHCC. \quad (4.9)$$

である。ここで簡単化のために、地下部と地上部の比を一定値 s 、とおくと、組織 n のバイオマスの時間の変化は

$$dB_n/dt = H_n E_n B_T^{En-1} dB_T/dt \cdot h(t) \quad (n=L,B,S,P), \quad (4.10)$$

ただし

$$dB_R/dt = s/(s+1) \cdot dB_T/dt \cdot h(t), \quad (4.11)$$

で与えられる。

ここで、 $H_n = A_n \cdot 1 / ((1+s)A_{AG})^{Cn/CAG}$ 、 $E_n = Cn / C_{AG}$ ($n=L,B,S,P,O$)、 $h(t)$ は季節変化を示す関数を示す。葉以外に関しては、 $h(t)=1$ がほぼ成立する。ただし、ここでは、用いられるアロメトリー式は季節変化を考慮しているものではないことから、ここでは葉の効果は考えないことにする。また、葉のバイオマスは小さいことから、全体のバイオマス収支に与える影響は無視できる量であることから、葉のバイオマスが必要になる場合には、それぞれの樹種のフェノロジーに従った経験式、 $h(t)$ ($=h_0(1+\sin[(Julian\ day - day_0)\pi/365])/2$)などの適用が考えられる。ここで、 h_0 は年間の最大葉バイオマスを示す (Christensen and Andersen, 1977)。

同様に、樹高やキャノピ一面積等についても、

$$\frac{dH}{dt} = (D_{N1} E_{N1} B_T^{EN1-1} - D_{N2} E_{N2} B_T^{EN2-1}) \frac{dB_T}{dt} \quad (4.12)$$

$$\frac{dL}{dt} = \frac{X_1}{(X_2 + X_3 B_{TOTAL}^{C1} - X_4 B_{TOTAL}^{C2})} (D_{N1} E_{N1} B_{TOTAL}^{N1-1} - D_{N2} E_{N2} B_{TOTAL}^{N2-1}) \frac{dB_T}{dt} \quad (4.13)$$

$$\frac{dC_C}{dt} = D_{NC} E_{NC} B_{TOTAL}^{EN-1} \frac{dB_T}{dt} \quad (4.14)$$

のように示される。

4. 3 シミュレーション結果

以下に、荒川熊谷砂州で優占している、カワヤナギ、ハリエンジュ、ネムノキに対するシミュレーション結果を示す。

図中には、観測値も同時に示すが、十分な再現性が得られた。

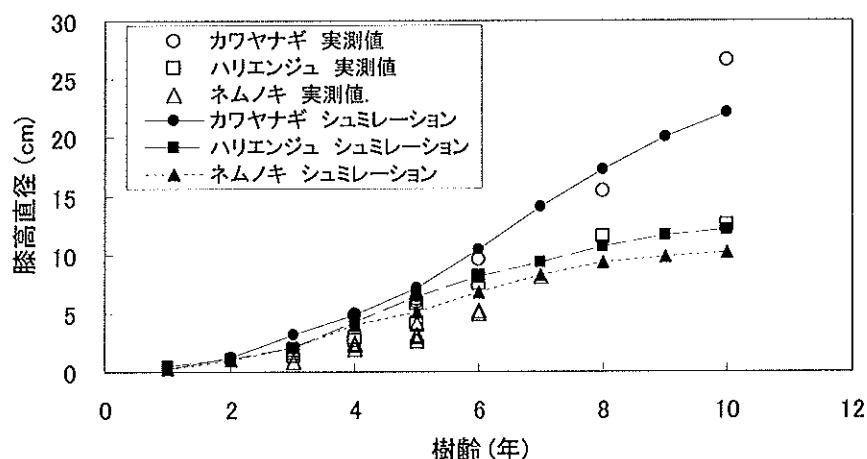


図 4.1 樹齢と膝高直径の実測値とシュミレーション結果の比較

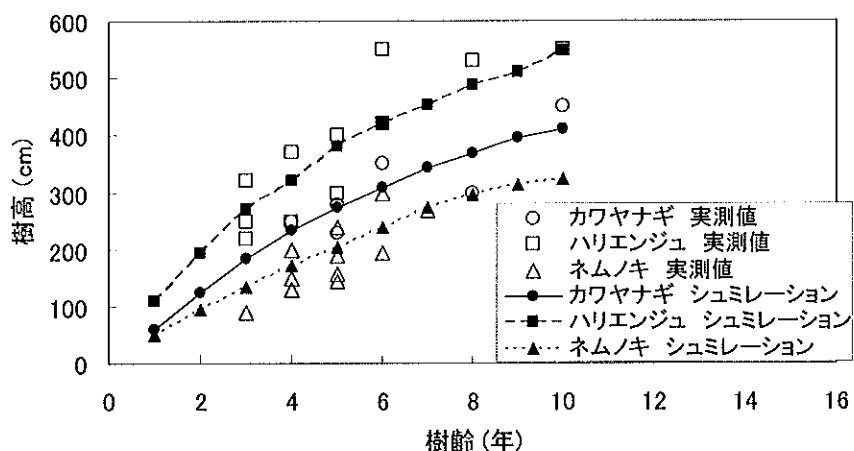


図 4.2 樹齢と樹高の実測値とシュミレーション結果の比較

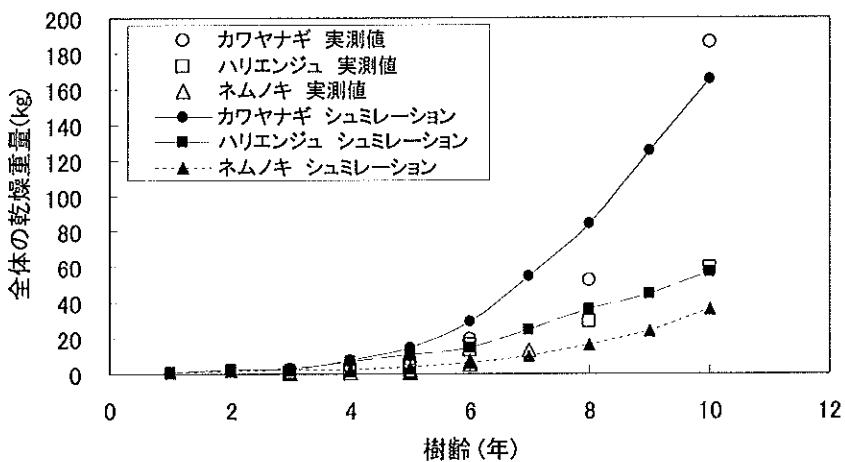


図 4.3 樹齢と樹木全体の乾燥重量の実測値とシュミレーション結果の比較

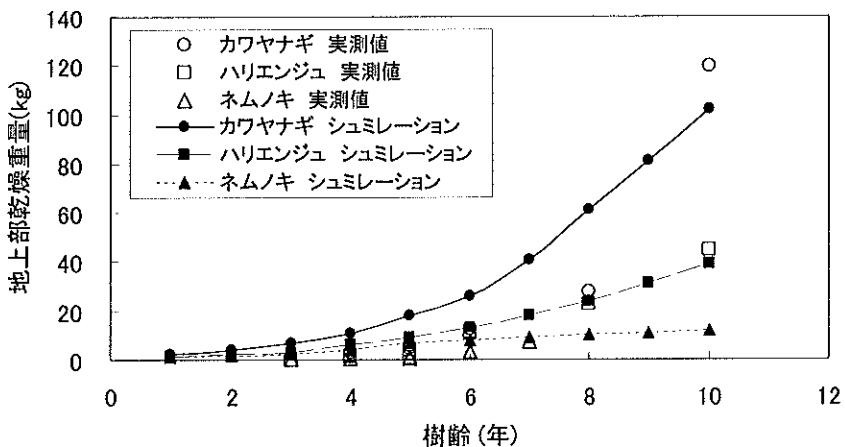


図 4.4 樹齢と樹木地上部の乾燥重量の実測値とシュミレーション結果の比較

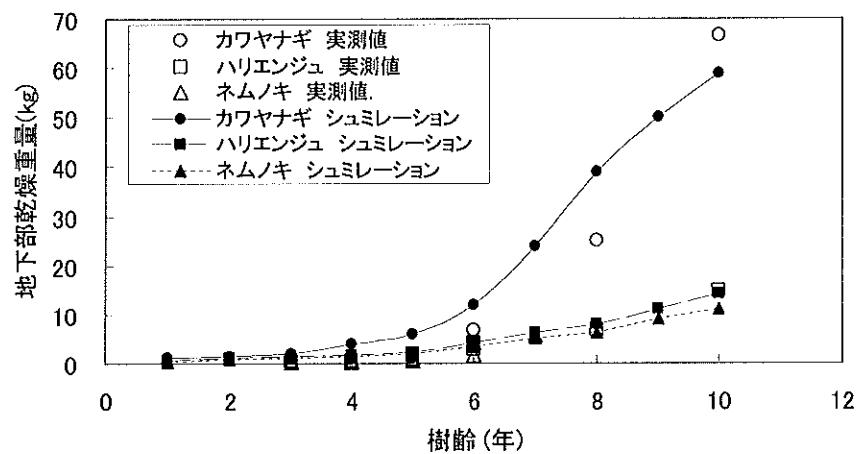


図 4.5 樹齢と樹木地下部の乾燥重量の実測値とシュミレーション結果の比較

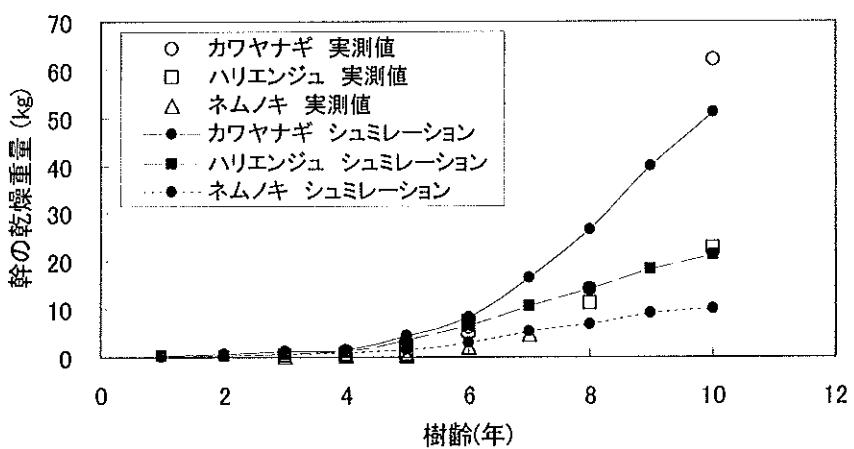


図 4.6 樹齢と樹木幹部の乾燥重量の実測値とシュミレーション結果の比較

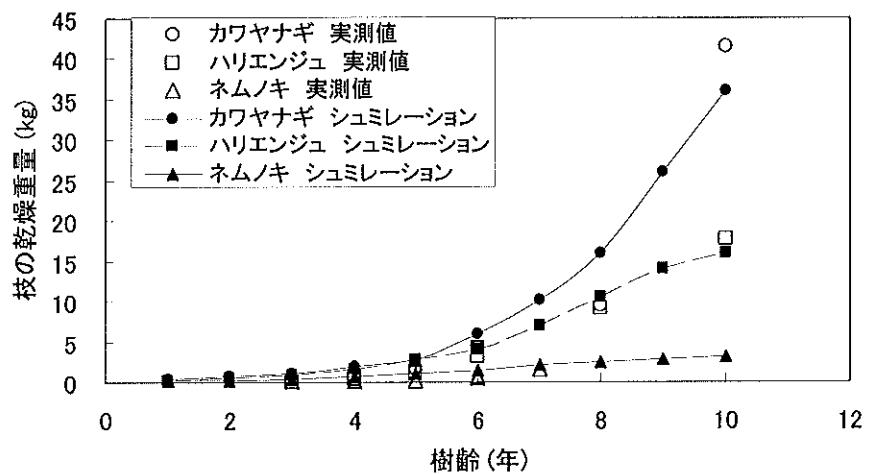


図 4.7 樹齢と樹木枝部の乾燥重量の実測値とシュミレーション結果の比較

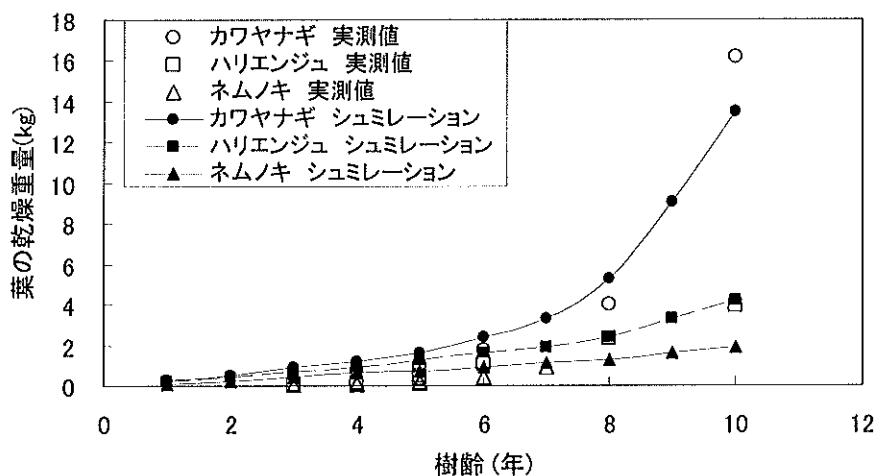


図 4.8 樹齢と樹木葉部の乾燥重量の実測値とシュミレーション結果の比較

5. 荒川砂州の樹木への適用結果

開発した樹木モデルおよび樹木流失機構を既存の水理モデルに適用することを行った。適用した水理モデルは、各地の河川への適用実績の高い、(株)建設技術研究所の所有の砂州変形に関する水理モデルとした。

以下に、2007年9月の洪水による樹木の流失に関する計算結果を示す（次ページ）。

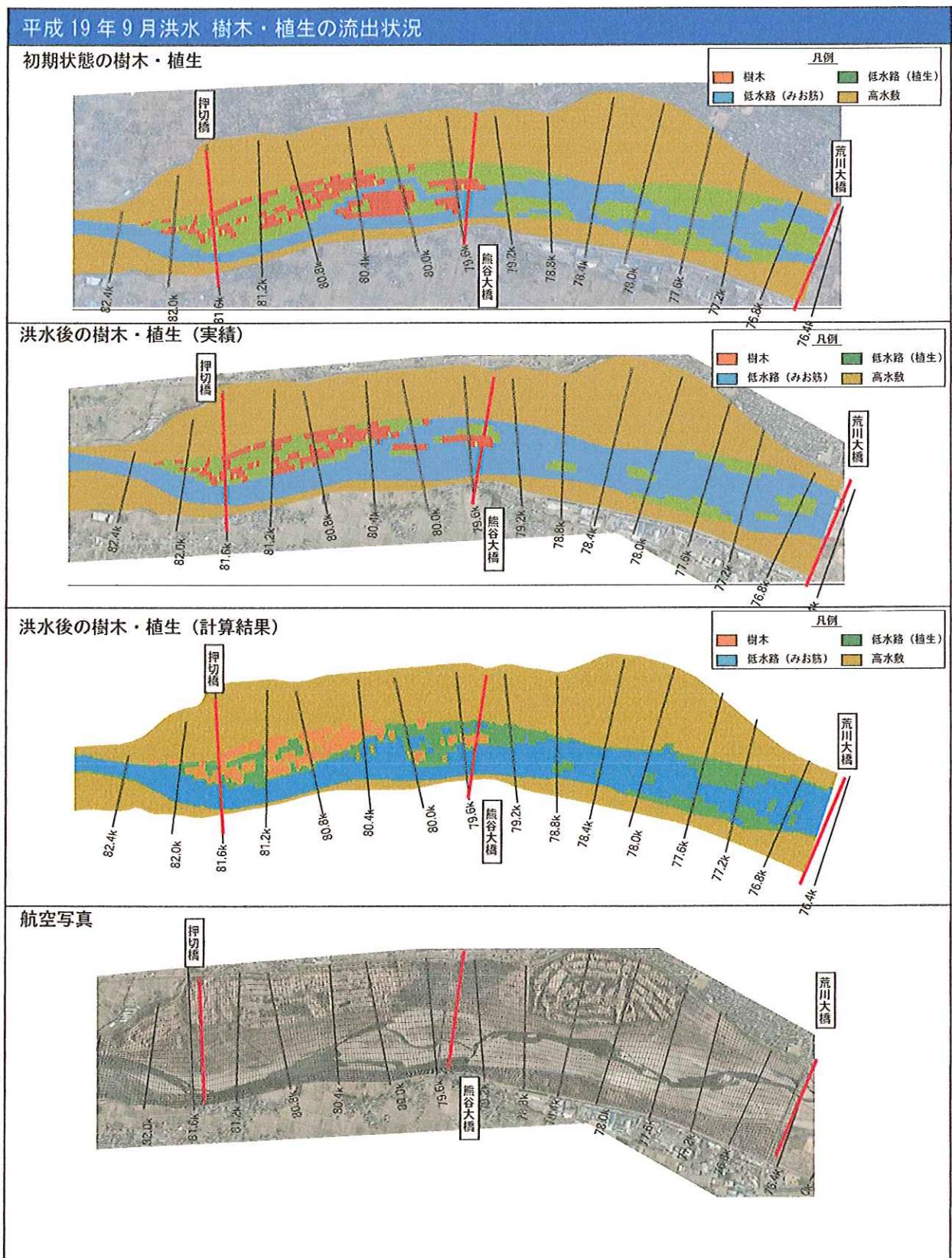
あとがき

本研究の目的は砂州において植生が生長する際の生長律速因子の解明と、樹木の生長モデルの開発である。

ところが、研究半ばの2007年9月7日に対象としていた荒川熊谷の砂州において、既往最大の水位の洪水が発生、この調査を元に、洪水攪乱の影響を求めるなどを新たに目的に加えた。こうした観測結果から以下のようないわくが得られた。

- 1) 砂州上では、通常の陸上ハビタートと異なり、栄養塩としては窒素が律速する環境にある。これが、砂州上で、空中窒素を固定する Rhizobium と共生を行う、ハリエンジュ、ネムノキ、アキグミ等のマメ科やそれに近い種、また、Frankia と共生を行うハンノキ等の繁茂を可能にしていると考えられる。その意味からは、窒素不足の砂州において、栄養塩を制限して樹木の繁茂を抑制することは不可能なように考えられるが、空中窒素の固定には大量のエネルギーが必要である。そのため、砂州土壤の窒素濃度が極度に不足すると、これが樹木の生長の抑制要因になると考えられる。流域の窒素管理が必要と考えられる。
- 2) 洪水時の樹木の流失は、これまで樹木にかかる効力によって樹木が抜根し流失したり、樹木が折れたりすることが主因と考えられてきた。しかし、今回の洪水前後の調査から、樹木の流失は基盤となる砂州自体が流失することによって生じていることが明らかになった。このことは樹木流失モデル作成にあたっては、砂州の洗掘や表面流失のモデルの開発の必要性を示唆しているといえる。
- 3) 樹木の生長の予測に関して、従来より多数観測されてきているアロメトリー関係を用いたモデルを開発した。このモデルは、気温や陰等、様々な環境要因を導入することは可能であるが、基本的に経験則を利用しているので、アロメトリー関係が得られていれば利用に関しての制約がない。汎用が期待されるものである。

表 5.1 樹木・植生流失状況（平成 19 年 9 月洪水前後）



参考文献

- 1) 沖野外輝夫, 河川生態学術研究会千曲川研究グループ(2006) 洪水がつくる川の自然, 信濃毎日新聞社.
- 2) 浅枝 隆(2007)砂州上のエコシステムエンジニアーツルヨシの成長戦略と河川の樹林かへの影響—, 水, Vol. 149, pp. 13–17.
- 3) 浅枝 隆(2007)水生植物の生態からみた植物群落と流体力学の狭間, 混相流, Vol. 21, pp. 153–159.
- 坂本健太郎、木村皓平、浅枝隆、西村達也 (2007) 土壤の違いがツルヨシの生長に与える影響と出水時の匍匐茎の役割, 水工学論文集, Vo. 51, pp. 1243–1248.
- 4) Asaeda, T., Manatunge, J., Roberts, J. & Hai, D.H. (2006) Seasonal dynamics of resource translocation between the aboveground organs and age-specific rhizomes segments of *Phragmites australis*, Environmental & Experimental Botany, Vol. 57, pp. 9–18.
- 5) Asaeda, T. & Siong, K. (2008) Dynamics of growth, carbon and nutrient translocation in *Zizania latifolia*. Ecological Engineering, Vol. 32, pp. 156–165.
- 6) 河川環境管理財団 (2006) 河川における植生の保全・復元、流水・土砂の管理と河川環境の保全・復元に関する研究（改訂版）, 河川環境管理財団.
- 7) Asaeda, T. and Rajapakse, L. (2008) Effects of spates of different magnitudes on *aPhragmies japonica* population on a sandbar of a frequently disturbed river. River research and Applications, (in press).
- 8) Allan, J.D. (1995) Stream Ecology, Chapman & Hall, London.
- 9) Spellman, F.R. (1996) Stream ecology & self-purification, Technomic Publishing Company, Lancaster.
- 10) Nakajima, T., Asaeda, T., Fujino, T. & Nanda, A. (2006) Leaf litter decomposition in aquatic and terrestrial realms of a second-order forested stream system, Journal of Freshwater Ecology, Vol. 21, pp. 259–263.
- 11) Asaeda, T., Fujino, T. & Manatunge, J. (2005) Morphological adaptations of emergent plants to water flow: a case study with *Typha angustifolia*, *Zizania latifolia* and *Phragmites australis*, Freshwater Biology, Vol. 50, pp. 1991–2001.
- 12) 坂本健太郎、木村皓平、浅枝隆、西村達也 (2007) 土壤の違いがツルヨシの生長に与える影響と出水時の匍匐茎の役割, 水工学論文集, Vol. 51, pp. 1243–1248.
- 13) Gurnell, A.M., Petts, G.E., Hannah, D.M., Smith, B.P.G., Edwards, P.J., Kollmann, J., Ward, J.V., and Tockner, K. (2001) Riparian vegetation and island formation along the gravel-bed Fiume Tagliamento, Italy. Earth Surface Processes and Landforms, Vol. 26, pp. 31–62.
- 14) Friedman, J.M., and Auble, G.T. (1999) Mortality of riparian box elder from sediment mobilization and extended inundation. Regulated Rivers: Research & management, Vol. 15, pp. 463–476.
- 15) Asaeda, T., and Bon, T.V. (1997) Modelling the effects of macrophytes on algal blooming in eutrophic shallow lakes. Ecological Modelling, Vol. 104, pp. 261–287.

- 16) T. Asaeda, & S. Karunaratne (2000) Dynamic modeling of the growth of *Phragmites australis*: model description, *Aquatic Botany*, 67, 301–318, 2000.
- 17) T. Asaeda, D. N. Hai, J. Manatunge, D. Williams, & J. Roberts (2005) Latitudinal characteristics of below- and above-ground biomass of *Typha*: a modelling approach, *Annals of Botany*, Vol. 96, pp. 299–312.
- 18) Clough, B. F. and K. Scott (1989) Allometric relationships for estimating aboveground biomass in six mangrove species, *Forest Ecology and Management*, 27, 117–127.
- 19) Berger, U, and H. Hildenbrandt (2000) A new approach to spatial explicit of forest dynamics: spacing, ageing and neighborhood competition of mangrove trees, *Ecological Modelling*, 132 , 287–302.
- 20) Ong, J. E. (1993) Mangrove - A Carbon Source and Sink, *Chemosphere*, Vol .27, No6, 1097–1107.

- Bowen, R. (1986) Groundwater, 2nd ed. Elsevier, New York.
- Brunke, M. & Gonser, T. (1999) Hyporheic invertebrates – the clinal nature of interstitial communities structured by hydrological exchange and environmental gradients, J. North American Benthological Society, 18, 344–362.
- Grimm, N.B. & Fisher, S.G. (1984) Exchange between interstitial and surface water: Implications for stream metabolism and nutrient cycling, *Hydrobiologia*, 111, 219–228.
- Lan, N.K., Asaeda, T & Manatunge, J. (2006) Decomposition of aboveground and belowground organs of wild rice (*Zizania latifolia*): mass loss and nutrient changes, *Aquatic Ecology*, 40, 13–21.
- Williams, D.D. & Hynes, H.B.N. (1974) The occurrence of benthos deep in the substratum of a stream, *Freshwater Biology*, 4, 233–256.
- Amarasinghe, M.D., and S. Balasubramaniam (1992) Structural properties of two types of mangrove stands on the northwestern coast of Sri Lanka, *Hydrobiologia*, 247, 17–21.
- Christensen, B. (1978) Biomass and Primary Production of Rhizophora apiculata BL. In a Mangrove in Southern Thailand, *Aquatic Botany*, 4, 43–52.
- Christensen, B., and S.W. Andersen (1977) Seasonal growth of mangrove trees in southern Thailand, I. Phenology of *Rhizome apiculata* Bl., *Aquatic Botany*, 3, 281–286.
- Clough, B.F., P. Dixon, and O. Dalhaus (1997) Allometric relations for estimating biomass in multi-stemmed mangrove trees, *Aust.J.Bot.*, 45, 1023–1031.
- Clough, B.F., 1998, Mangrove forest productivity and biomass biomass accumulation in Hinchinbrook Channel, Australia, *Mangrove and salt marshes* 2; 190–198.
- Clough, B.F., D. T. Tan, D. X. Phunong and D. C. Buu, (2000). Canopy leaf area index and litter fall in stands of the mangrove *Rhizophora apiculata* of different age in the Mekong Delta, Vietnam. *Aquat. Bot.* 66, 311–320.
- Dykyjova, D. (1971) Production, vertical structure and light profiles in littoral stands of reed-bed species. *Hydrobiologia*. 12: 361–376.
- Gong W. K. and J.E. Ong (1995) The use of demographic studies in mangrove silviculture, *Hydrobiologia*, 295, 255–261.
- Gong WK, J.E. Ong, and B.F. Clough (1992) Photosynthesis in different aged stands of a Malaysian mangrove ecosystem. In: Chou, LM and Wilkinson, CR (eds) 3rd ASEAN Sci. and Tech. Week Conf., Proc. 6, National University of Singapore, and National Science and Technology Board Singapore, 345–351.
- Jimenez, J.A., and A.E. Lugo (1985) Tree mortality in mangrove forests, *Biotropica*, 17, 177–185.
- Kondo, J. and A. Miura (1985) Surface heat budget of the Western Pacific for May 1979. *J. Meteor. Soc. Jpn.*, 63, 633–646.
- Ondok, J. P., 1973, Photosynthetic ally active radiation in a stand of *Phragmites communis* Trin .1. Distribution of Irradiance and Foliage Structure. *Photosynthetica*. 7, 8–17.
- Ong, J.E. (1993) Mangrove – A Carbon Source and Sink, *Chemospher*, Vol .27, No6, 1097–1107.
- Putz, F. E. and H.T. Chan (1986) Tree growth ,Dynamics ,and productivity in a Mature Mangrove Forest in Malaysia, *Forest Ecology and Management*, 17, ,211–230.
- Saintilan, N. (1997) Above- and below-ground biomass of mangroves in a sub-tropical estuary, *Mar. Freshwater Res.*, 48, 601–604.