

クマイザサ植生の生態的特性に関する研究

西條, 好迪

<https://doi.org/10.11501/3054241>

出版情報 : 九州大学, 1990, 農学博士, 論文博士
バージョン :
権利関係 :

第6章 クマイザサ群落の拡大と衰退

第1節 緒言

クマイザサ(*Sasa senanensis*)は、第4章で明らかにしたように、長くかつ広く伸長する地下茎より稈(地上茎)を萌出させ、その年に稈の伸長および葉の展開を終了させる。そして翌年には、主稈の節に着生する側芽から新しい枝を分枝させ、これに葉を展開させる。このようにしてクマイザサは毎年の分枝を繰り返す、分枝次数を増加させながら稈自体を維持すると共に、年々新しい地下茎を伸長させ、生育領域を拡大させつつ群落を形成して行く。

さらに第5章で、クマイザサ群落における群落構造の一側面である稈の分散構造を、稈の齡構成との関係から検討した結果、クマイザサ群落は稈齡毎に異なった集中斑を持つ集中分布型の稈分布をし、それらの集合体として成立していることが明らかになった。このような分散構造上の傾向はチシマザサ群落においても同様であり(西條 1980)、群落の維持には新稈の萌出と枯死によるその後の生存状態が深く関与していることが示唆された。したがって、群落の拡大と衰退、つまり消長に地下茎の伸長と稈の萌出が深く関与していることはもとより、群落の維持という点においては新稈の萌出とその後の推移、さらには葉の展開と枯死等が重要な役割を果たしていると考えられる。

そこで、本章ではクマイザサ群落の拡大と衰退を、新稈萌出後の加齢に伴う稈数および着葉数の推移および葉の加齢に伴う2・3の含有ミネラルの推移から検討する。

第2節 供試材料および方法

供試材料は第4章で用いた地下茎の採取地に隣接するクマイザサ優占群落より得た。このクマイザサ優占群落において2m×5mの固定調査枠を設置し、1m²のサブプロットに細分した上で、1981年以降萌出する稈についてマーキング法により稈の生存状況ならびに葉の展開および枯死・脱落状況を記録した。また新稈(当年萌出稈)に展開する新葉や、旧稈(過年度に萌出した稈)に新たに分岐した枝に展開する新葉の

着葉数は、新稈の萌出数ならびに枝の分枝数によっても左右されるため、供試材料数が不均一になる。そこで、これらを補完する目的から上記の調査区に隣接して刈り取り調査区も設置した。ここでは、10m×10mの調査枠を1m²の方形区に細区分して、毎月4区づつクマイザサを刈り取り、供試した。さらに、ここで刈り取った材料は、葉面積および葉重等を測定した後、2、3のミネラル分の分析試料に供した。なお、本章で述べる稈長とは、主稈の地際より最上位置に展開する葉の葉柄の着生位置までの長さである。

稈数ならびに着葉数の調査は1982～1985年の間、毎年融雪後から初雪までの4～10月に実施した。これは、本調査地での積雪が4月上旬にまで及ぶことと新稈の萌出が4月下旬以降に始まること、稈の伸長がほぼ終了するのが9月下旬～10月であることによる。なお、現地における測定は毎月下旬に実施した。

また、クマイザサの刈り取りは1985～1986年に行なった。得られた材料は稈の年齢毎に区別したうえで、稈長・枝数・着葉数および葉面積等を計測した後、ミネラル分析試料とした。この分析試料は、通風乾燥機において110℃で60分間予備乾燥してから80℃で24時間通風乾燥し、さらにデシケータ内で放射冷却した。放射冷却後、葉重を測定してから保管した。

分析用試料は、採集時期・稈齢・枝齢・葉齢および着生位置別に類別し、原子吸光法によってケイ素・マグネシウム・カルシウムおよびカリウムの分析に供した。灰化処理はマッフルファーネスによるアルミナ坩堝を用いた低温灰化法(360℃, 24～48時間)である。アルミナ坩堝の使用は、ケイ素の検出にあたって磁性坩堝からの汚染を防止することと、吸光時にアルミナが増感作用することによる。分析の前処理は、水酸化カリウム(ケイ素)および塩酸(その他)で行い、吸光時の干渉を避ける意味で塩化ストロンチウムを添加した。なお、分析手法は検量線法によるが、標準添加法を併用することで、これを補完した。また、使用ガスは高温フレイム法では亜酸化窒素およびアセチレンを、炎光法ではアセチレンをそれぞれ用いた。

第3節 結果および考察

3-1 新稈の萌出時期とその後の稈の伸長

クマイザサ主稈の伸長生長は萌出当年に完了し、翌年以降は伸長しない。したがって、ササ群落としての高さ、すなわちその後の群落高の増加は翌年以降に分枝する枝の伸長量によって決まる。また、新稈の稈長は稈によって多少異なっているが、萌出時の群落高とほぼ同程度にまで伸長する。しかしながら、新稈の稈長は群落最上部の葉のこみ具合、つまり葉密度と関係するようで、高密度になると葉層を超出する新稈の出現が観察された。新稈の稈長は、稈の萌出位置の稈密度や群落のおかれている立地条件(林床か無立木地か)によっても違って来るが、ここでは前述した落葉広葉樹林の林床での調査資料に基づいて検討する。

さて、雪解け後に始まる新稈の萌出は梅雨明け後には終了するが、この間の萌出後の伸長変化を1982年の調査事例に基づいて10稈当りの平均値で示すと Table 6-1 のようになる。

Table 6-1. Monthly changes in the length of new culm of *Sasa senanensis* sprouted in different months(1982).

Observation month	Sprouted month		
	Apr.	May	Jun.
Apr.	13.0± 2.4(cm)	— (cm)	— (cm)
May	54.4± 7.3	29.5±2.8	—
Jun.	120.8± 4.3	90.3±8.1	36.6±3.4
Jul.	190.3± 3.8	146.7±3.3	99.9±5.0
Aug.	210.2± 6.0	172.7±1.4	154.7±2.1
Sept.	217.6±10.1	181.5±2.4	167.9±2.6
Maximum length	229	185	171

(Mean ± S.D. per 10 culms)

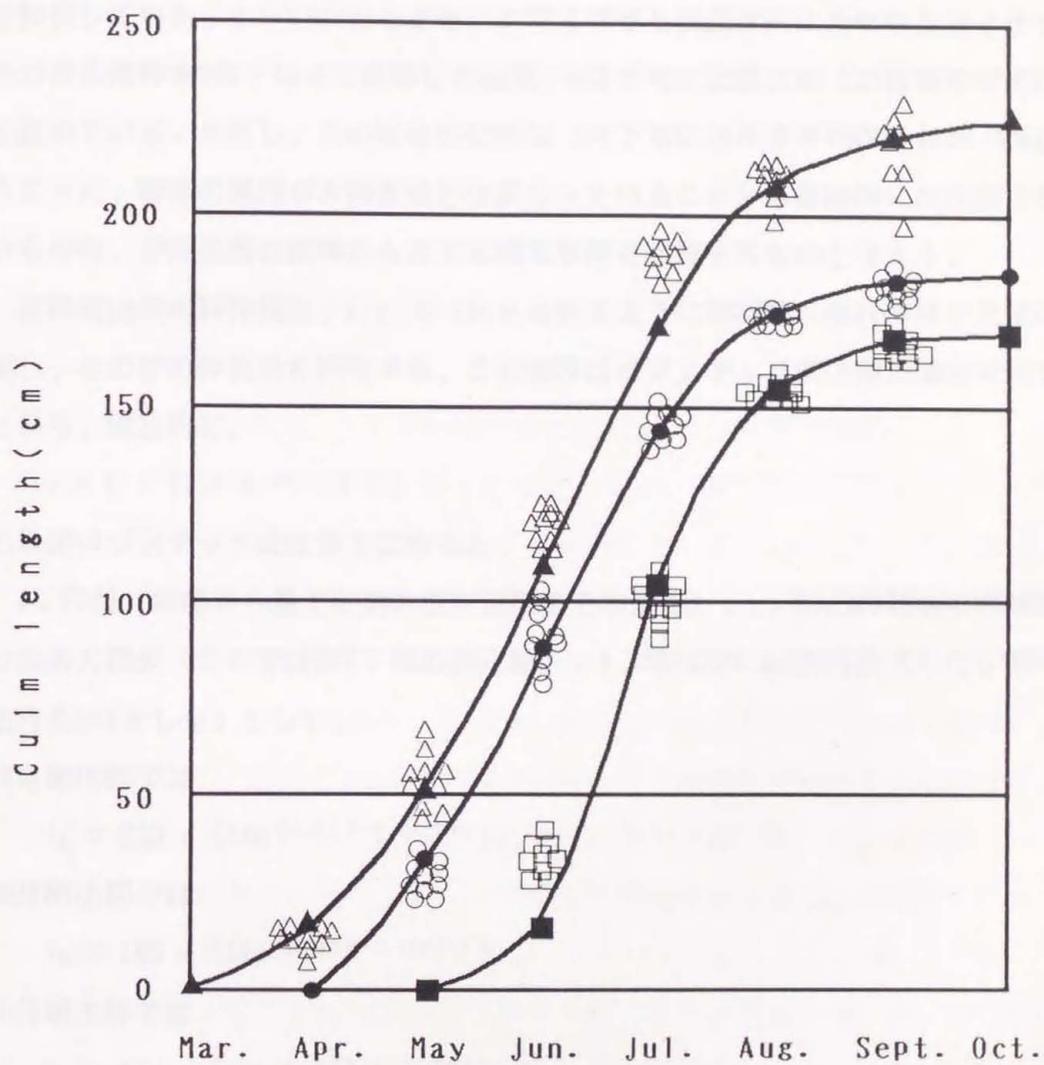


Fig. 6-1. Monthly changes in culm length of *Sasa senanensis* is sprouted in different months.

表にみるように、初期の1ヵ月に限ってみると、萌出直後の稈の伸長は萌出期が遅れるほど速く、6月萌出程では4月のそれに対して約3倍であった。しかしながら、萌出当年の最終的主稈伸長量は、萌出時期が早いほど長くなる傾向が認められた。また、いずれの時期に萌出した稈も8月下旬には、伸長終了時の稈長の90%以上にまで伸長していた。小川(1977)もまた、クマイザサを供試材料に当年生クマイザサの稈の伸長推移を8月下旬まで追跡した結果、6月下旬には既に80%の稈長を示すことを認めている。ただし、この場合の材料は8月下旬における平均稈長が86.7cmということと、群落の履歴が本調査域とは異なっていることから直接的には比較できないものの、伸長生長の推移からみて本調査事例を支持するものと考えられる。

新稈萌出後の稈伸長は、Fig. 6-1からも判るように萌出期が遅れるほど急速に伸長し、その年の伸長量を回復する。この推移はロジスチック型の伸長傾向を示すことから、便宜的に、

$$l = L / \{1 + e^{(a - \lambda t)}\}$$

の単純ロジスチック式に当てはめると、

l : 稈長(地際から最上位葉の着生位置までの長さ), L : 萌出時期別の供試材料中の最大稈長(ここでは9月下旬の測定値), t : 萌出後の経過月数(ただし稈の萌出月を $t=1$ とした)として、

4月萌出程では

$$l_A = 229 / \{1 + e^{(3.587 - 1.172t)}\},$$

5月萌出程では

$$l_M = 185 / \{1 + e^{(2.929 - 1.391t)}\},$$

6月萌出程では

$$l_J = 171 / \{1 + e^{(3.127 - 1.779t)}\},$$

となり、伸長量に關与するパラメーター L および λ , 積分常数 a のうち、萌出期が遅れるほど L が減少するのに対して λ は増加する傾向が見られた。ただ、4月萌出程では、5月および6月のそれに対して、実測値との間のずれの生じ方が大きく、これは、新稈の萌出初期段階での稈個体間の伸長状態の差異はもとより、生長開始期の伸長速度が大きく、伸長終了時期には逆に小さくなる生長特性にある。

3-2 稈の萌出と加齢に伴う稈数の推移

新稈の萌出は4月下旬に始まり、6月下旬にはその年の萌出を終了するが、稈の94%以上は5月下旬に萌出する。いわゆる筍あるいは笹の子として萌出した新稈は、その生長初期段階でネズミやウサギ、さらには昆虫の幼虫等によって食害を受けると、当初は立ち枯れ状態にあるが夏季以降に倒伏・枯死する。ただし被害が少なければ、稈は折れずにそのまま伸長し葉も展開させることもある。この場合の着葉数は、正常稈(7-11葉)より少なくなり、代わりに、食害を受けた食害箇所にも近い節より枝を分枝し、ここに少数の新葉を展開させる。

クマイザサは通常、新稈として萌出したその年には稈の節の定芽からは分枝しない。この点ではOSHIMA(1961)の観察したチシマザサと同様であり、翌年から年1回づつ枝を分枝し、加齢と共に分枝次数を増加させていく。したがって、上記の食害を受け1次分枝した稈は、前年萌出稈つまり2年稈のような分枝形態となる。

クマイザサの新稈が4月下旬に萌出を開始した後、その年の9月下旬まで稈密度がどの様に推移するかを示したのがTable 6-2である。表にみるように新稈の萌出は、1981-1985年のいずれにおいても6月下旬までに終了し、枯死していく稈は7月以降に見られた。この5か年のうち、1981年の萌出稈数が以降の4か年と比較して少ないが、この理由については不明である。稈の萌出数および枯死数は年によって異なるものの、6月下旬までに稈の萌出が終わり7月以降に新稈の枯死が始まることは各年とも同様であり、9月下旬における生存率は5年間の平均で $55.9 \pm 1.2\%$ であった。したがって、この新稈の萌出数そのものが、群落の拡大あるいは衰退に直接的に関与しているものと推察される。

これらの生存稈は最初の休眠段階でかなり枯死する。Table 6-3に、各年度毎に萌出した稈が、稈齢に伴ってどの様に稈数を減じて行くかを示した。1982年の萌出稈を例にとって示すと、同年6月下旬までに55本の新稈が萌出したが、このうちの25本が同年9月下旬までに枯死・倒伏し、さらに6本が翌年の生育開始時まで枯死していることが判る。しかし、萌出して2年目以降の冬期に枯死する稈の割合は、1年目のそれに較べて小さいことから、冬期における生存率は新稈で低いことが明らかになった。

Table 6-2. Seasonal changes in the numbers of sprouted, dead and survival culms in the *Sasa senanensis* community(/10m²).

Year		Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sept.	Total	L/S(%)
1981	S	9	9	1	0	0	0	19	
	D	0	0	0	4	3	1	8	
	L	9	18	19	15	12	11	11	58.0
1982	S	26	28	1	0	0	0	55	
	D	0	0	0	12	10	3	25	
	L	26	54	55	43	33	30	30	54.6
1983	S	42	15	2	0	0	0	59	
	D	0	0	0	8	14	4	26	
	L	42	57	59	53	37	33	33	55.9
1984	S	35	15	2	0	0	0	52	
	D	0	0	0	11	9	3	23	
	L	35	50	52	41	32	29	29	55.8
1985	S	37	16	1	0	0	0	54	
	D	0	0	0	12	10	2	24	
	L	37	53	54	42	32	30	30	55.7

Notes) S: the number of sprouted shoots. D: the number of dead culms.

L: the number of survival culms.

さて、以上から理解されるように、萌出年9月の生存稈に対する翌年4月の生存稈の割合は5年平均で $76.2 \pm 2.6\%$ となり、この時期、つまり最初の越冬期に約25%が枯死していることになる。したがって、当初萌出した稈の約60%が翌年の生育開始時まで枯死することになる(生存率 $42.6 \pm 0.7\%$)。このように稈密度は急減するが、2年以降の減少率は小さい。そこで、新稈の萌出が終了する時点、すなわち6月の稈密度に対する、その後の加齢に伴う生存率を5年平均について見ると次のようになる。

萌出年6月時点での稈数を100%とすると，7月が $80.7 \pm 5.1\%$ ，8月で $61.3 \pm 1.7\%$ ，9月で $55.9 \pm 1.2\%$ ，萌出翌年の9月で $42.6 \pm 0.7\%$ ，3年目の9月で $41.0 \pm 1.7\%$ ，4年目の9月で $36.6 \pm 0.3\%$ ，そして5年目の9月には 31.6% となり，萌出当年での生存率，つまり新稈の生存率が低いことが明らかになった。これを1981～1984年の萌出稈の推移として，萌出年次別に示したものがFig. 6-2である。

Table 6-3. Changes in survival culm density with year.

Sprouting year	Culm density in 10m ²									
	1981		1982		1983		1984		1985	
	Jun.	Sept.	Jun.	Sept.	Jun.	Sept.	Jun.	Sept.	Jun.	Sept.
1981	19	11	8	8	8	8	7	7	6	6
1982			55	30	24	24	23	23	20	20
1983					59	33	25	25	23	23
1984							52	29	22	22
1985									54	30

そこで，クマイザサ稈の萌出後の稈密度の推移から，生存年限の推定を試みると，平均寿命 D_{50} (最初に萌出した稈の50%が枯死した時の年数)は約2年程度となる。しかし，最大生存年限は図の1981年萌出稈の曲線で見ると，

$$Y = A + B \log_e X$$

に比較的近似することから，これに当てはめると

Y:稈数，X:生存年数として，

$$Y = 70.53 - 20.07 \log_e X, (r = -0.8703)$$

に回帰し，本地域の落葉広葉樹林の林床に生育するクマイザサの最大生存年限は，13.54年と推定された。

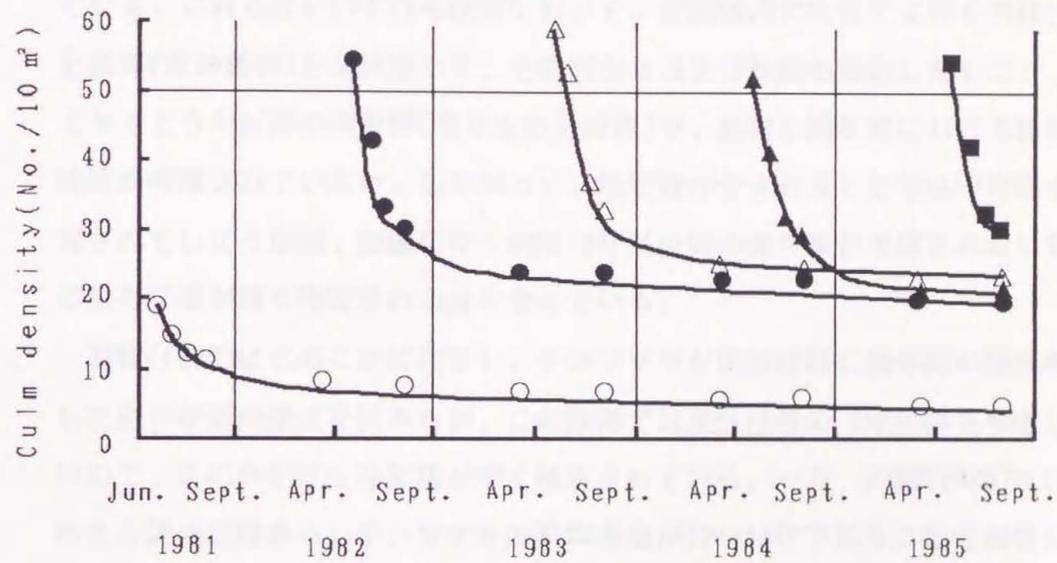


Fig. 6-2. Annual change in the number of culms of *Sasa senanensis* community on the forest floor. Quadrat size used for sampling was 2 m x 5 m.

クマイザサは通常、新稈として萌出したその年には分枝せず、翌年から年 1 回の分枝を繰り返しながら、加齢と共に分枝次数を増加させていく。この場合、正常稈であれば分枝次数に稈齢が対応する。しかし、上述したように稈等が損傷すると分枝し、新稈でも前年萌出稈のような 1 次分枝の形態を示す。また、加齢に伴って着生葉が全て落葉した古い枝自体も枯死・脱落するので、分枝次数のみで判定する稈齢の推定は正確さを欠く。

岩元(1978)は岩手山麓のクマイザサ群落の生存年限は、稈の年齢構成から判断して5~6年であると推定している。また、堤ら(1979)は、岐阜県御獄山麓の亜高山帯針葉樹林伐採跡地のクマイザサ群落での調査から、稈の生存年限を約10年と算出している。これらは、いずれも秋期において一定面積内に生育する稈を旧稈(分枝稈)と新稈(無分枝稈)とに区別して、その割合から生存年限を推定したもので、前述してきたような新稈の損傷稈(当年生の分枝稈)や、最初の越冬期における新稈の枯死数等が考慮されていない。したがって、枯死数が含まれることで生存年限が長く推定されてしまう反面、加齢に伴う萌出 2 年目以降の減少率が考慮されない分だけ逆に生存年限が短く推定される点を含んでいる。

西條(1980)はこのことに注目し、チシマザサを供試材料に越冬期の枯死率を加味した生存年限の推定を試みたが、この段階では無分枝性の 2 年生稈を考慮していないので、この分だけ生存年限が短く推定されている。一方、内藤(1985)は15年余にわたる調査記録から、チシマザサの平均寿命が12~13年であることを報告しているが、最大生存年限については継続調査中である。

チシマザサに対して、クマイザサの平均寿命 D_{50} には3~6年と開きがある。チシマザサの場合は萌出直後の加齢に伴う枯死率が低いので平均寿命が長くなるが、クマイザサでは逆に高いため短くなっている。いずれにしても、ササ群落の成立地が林床であるのか、あるいは無立木地であるのかといった立地条件によっても、また稈密度の相違によっても生存年限に差が生じてくると考えられる。本調査地におけるクマイザサの稈の場合は、前述したように13~14年の最大生存年限を有すると考えられることと、ミヤコザサの平均寿命が 2 年程度であることを考え合わせると、ササ類の寿命は大型の種ほど長いことが理解される。

3-3 葉の展開と加齢に伴う葉数の推移

主稈および枝の伸長に伴って展開する葉の着葉数の推移は、Table 6-4のようになる。表にみるように新葉(当年葉)の展開は稈齢に関係なく5月下旬に始まり、葉数の増加は8月下旬には終了する。その後、9月下旬の生長終了期にかけて一部が枯死・脱落し葉数を減ずる。減少数は老化が進んだ下位葉ほど多く、また新稈(当年生稈)でやや多いことが観察された。なお表において葉齢が当年、つまり新葉は、稈齢が当年の稈(新稈)では主稈に展開することを示し、2年生以上の稈、つまり過年度萌出稈(旧稈)では、主稈より分枝した枝に展開することを意味している。

そこで、9月下旬における新葉の着葉数を稈齢別にみると、2年生稈が 5.4 ± 2.1 枚と多く、次いで新稈の 4.9 ± 2.6 枚であった。3年生稈および4年生稈ではそれぞれ着葉数が 3.8 ± 2.9 枚、 3.8 ± 2.3 枚となり、ほぼ同数である。

Table 6-4. Monthly changes in the number of survival leaves on culm in different ages.

Leaf age	Culm age	Number of leaves per main culm or branch					
		Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sept.
Cur.	Cur.	0.0	0.2 ± 0.4	2.8 ± 0.4	3.8 ± 2.6	5.8 ± 2.9	4.9 ± 2.6
	2nd.	0.0	0.4 ± 0.5	2.2 ± 2.5	2.6 ± 1.2	4.5 ± 2.5	5.4 ± 2.1
	3rd.	0.0	0.4 ± 0.5	0.6 ± 1.3	2.5 ± 2.5	4.5 ± 3.3	3.8 ± 2.9
	4th.	0.0	0.4 ± 0.5	1.4 ± 1.3	2.4 ± 2.4	3.2 ± 3.1	3.8 ± 2.3
2nd.	2nd.	4.9 ± 2.6	6.3 ± 1.6	6.3 ± 1.6	5.3 ± 2.1	3.6 ± 2.5	3.6 ± 2.7
	3rd.	4.1 ± 2.6	4.5 ± 1.7	3.5 ± 2.2	4.4 ± 2.2	3.4 ± 2.7	3.4 ± 2.7
	4th.	3.2 ± 2.3	4.0 ± 2.6	3.9 ± 2.5	3.9 ± 2.5	3.8 ± 2.3	3.8 ± 2.3
3rd.	3rd.	2.8 ± 2.7	2.9 ± 1.9	1.9 ± 2.5	1.4 ± 1.7	1.1 ± 1.9	1.1 ± 1.9
	4th.	3.2 ± 2.3	3.2 ± 2.1	2.8 ± 2.0	2.6 ± 2.2	1.6 ± 1.9	1.3 ± 1.7
4th.	4th.	1.1 ± 1.9	1.1 ± 1.9	0.5 ± 1.1	0.4 ± 1.2	0.2 ± 0.7	0.1 ± 0.3

これに対して旧葉(過年度の展開葉)の場合は、稈齢に関係なく展開終了後、徐々に枯死・脱落し着葉数を減じる傾向がみられた。

新たに展開した葉は、その後の加齢に伴ってその数を減じていくが、展開翌年の枯死数は少なかった。数年を経た展開葉、つまり旧葉の枝当りの着葉数については、変動幅が大きかった。しかしながら、稈個体当りの総着葉数は、同一稈齢間では大差無かった。

次に稈の加齢に伴う着葉数の推移をみる。4月時点での当年稈の主稈、2年、3年および4年生稈の枝にそれぞれ展開した葉の推移は、表にみるように、萌出当年および3年以降の稈または枝に着生する葉は冬季の枯死・脱落が少ないが、稈の萌出翌年に展開した葉、つまり1次分枝(2年生稈の当年枝)の葉は42.3%がこの時期に枯死している。このようにしてクマイザサの葉は、展開後、加齢に伴って順次着葉数を減じて行くが、稈に直接着生する葉の場合は展開41カ月後、すなわち3年後の9月下旬には0.1枚となる。したがって、クマイザサの稈の葉の実質的生存年限は、最長で約4年と推定できる。

この着葉数の推移を図示したのがFig. 6-3である。これらから、クマイザサの葉の平均寿命を算出してみよう。新稈に展開した葉は2年後の5月に半減(3.25±2.24枚/稈)し、2年生稈に分枝した枝に展開した葉は展開翌年の9月に半減(6.25±2.57枚/稈)した。そこで、この着葉数に至った時点をクリックザサの葉の平均寿命(D₅₀)とみなすなら、前者で展開後25~26カ月経過時点(2.13年)が、後者すなわち1次分枝で27カ月経過時点(2.04年)となる。

つまり、稈に着生する葉の方が枝に着生する葉よりも生存期間が若干長いと言えよう。いずれにしても約2年が本調査域におけるクマイザサの平均寿命と見なすことができる。稈の寿命については、上述したように、種によって大きく異なるが、葉の場合は、2年前後が平均寿命となる。

さて、稈当りの総着葉数を稈齢別に9月下旬時点で比較すると、新稈が6.3枚、2年生稈が16.4枚、3年生稈が13.6枚、4年生稈が12.9枚である。2年生稈の葉数が最も多く、これが群落乾物生産に最も大きく寄与していると推察される。そこで、次にクマイザサの加齢と乾物生産の関係を、養分現存量から検討する。

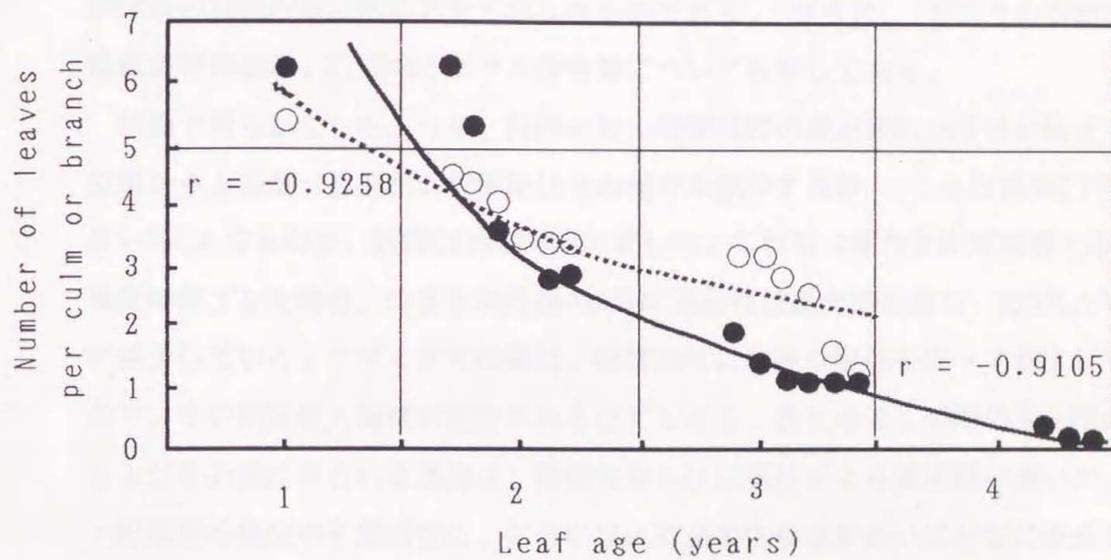


Fig. 6-3. Yearly changes in the number of leaves on main culm and branch of *Sasa senanensis*.
 Blackend circles and direct line, Main-culm leaves;
 Open circles and broken line, Branch leaves.

3-4 葉の加齢に伴うMg, Si, K, Ca等含有無機成分の推移

森林の物質循環の視点から、河原(1972)はチマキザサ群落について開放地と林床とでの比較を、片桐ら(1982)はチシマザサ・クマイザサ・スズタケ・チュウゴクザサについて着葉高や葉・稈の新旧による比較を行っている。またYAMANEら(1971)は、チマキザサにおける養分量の季節変化を報告している。しかし、ササの生育過程と養分現存量との対応を検討したものはない。そこで、ここではクマイザサの葉の含有無機成分が、加齢に伴ってどの様に推移するかを検討する。

Table 6-5aおよびTable 6-5bは新葉の展開に伴う主稈着生葉の葉数変化を、新葉展開後の経過月数に対応させて示したものである。さらに、1葉当りの葉面積、乾燥重量等のほか、2, 3のミネラル含有量についても示してある。

前節で明らかにしたように、新稈の葉の展開は稈の萌出後約1ヵ月後に始まり、下位葉から上位葉へと進む。着葉数はその後やや減少するが、これは落葉(下位葉に多い)によるもので、新稈(当年生稈)に著しい。これを1葉当りの葉面積で見ると、展開の終了した時点、つまり3ヵ月後の8月に葉面積は最大値に達し、翌9月より徐々に減少していく。クマイザサの葉は、ほぼ2ヵ年は完全な形態を保って着生しているので、その間は最大面積が維持されるはずである。表にみるこの間の葉面積の減少およびその後に見られる増加は、稈個体ならびに葉位による葉面積の違いと、枯死・脱落葉の葉位の不規則性に、さらには大型葉の生存率が高いこと等に由来する。

このように葉面積は、葉の加齢に伴って減少するのに対して、乾燥重量は展開を終了した後にも若干増加する。一般に、葉面積と葉重量との間には正の相関関係が認められるが、新葉のみに当てはまると考えるのが妥当であろう。上田(1958)は、ネザサを材料に、地下茎における栄養物質の季節的変動現象から、稈の伸長期および葉の展開時期には地下茎の貯蔵物質が減少し、稈の伸長および葉の展開が終了した段階になって、逆に増加することを確認している。つまり、展開当年の葉の重量は季節と無関係に増加し続けるが、展開翌年以降では、栄養物質を地下茎に転流する時に減少するため、季節的に変動することになる。したがって、この現象は単位葉面積当りの重量に良く表現されている。葉の単位面積当りの重量は、葉の加齢に伴って増加するが、2年目以降になると季節的に増加と減少を繰り返しながら、経年的に増加していく。

Table 6-5a. Changes in leaf area, leaf weight and some mineral contents in *Sasa senanensis* with time after leaf flush.

Months after leaf flush	Leaf area Weight(g/leaf)		Mineral content(%)					
	cm ²	Lw	Ash	Ash	Si	Mg	Ca	K
1 (Jun.)	151.06	0.78	0.04	4.63	0.41	0.06	0.07	0.41
2 (Jul.)	169.57	0.94	0.05	5.46	0.93	0.06	0.09	0.69
3 (Aug.)	180.90	1.14	0.10	8.36	2.10	0.07	0.21	0.42
4 (Sept.)	179.55	1.22	0.07	5.76	1.62	0.08	0.14	0.50
11 (Apr.)	175.62	1.24	0.11	8.94	2.63	0.06	0.22	0.68
12 (May)	175.77	1.26	0.11	8.69	2.13	0.05	0.29	0.67
13 (Jun.)	169.97	1.24	0.17	13.53	4.77	0.08	0.25	0.67
14 (Jul.)	166.09	1.30	0.14	11.04	3.76	0.08	0.32	0.55
15 (Aug.)	163.21	1.12	0.13	11.76	3.98	0.12	0.35	0.56
16 (Sept.)	167.82	1.27	0.13	10.54	3.75	0.11	0.60	0.62
18 (Nov.)	130.95	0.79	0.05	6.81	1.59	0.08	0.20	0.73
21 (Feb.)	125.02	0.76	0.06	8.34	2.87	0.12	0.22	0.66
23 (Apr.)	127.55	1.04	0.12	11.36	3.24	0.06	0.47	0.44
24 (May)	126.70	1.12	0.18	15.71	6.16	0.07	0.66	0.59
25 (Jun.)	126.50	1.10	0.18	16.66	5.28	0.05	0.38	0.35
26 (Jul.)	144.03	1.15	0.20	17.40	6.77	0.06	0.36	0.38
27 (Aug.)	130.47	1.17	0.19	16.21	5.70	0.04	0.34	0.38
28 (Sept.)	105.96	1.04	0.23	22.20	8.65	0.05	0.39	0.43
30 (Nov.)	105.12	0.76	0.10	13.62	5.87	0.11	0.28	0.41
33 (Feb.)	103.14	0.79	0.12	14.97	4.90	0.10	0.40	0.37
35 (Apr.)	107.45	1.03	0.17	16.81	6.69	0.05	0.39	0.45
36 (May)	140.50	1.23	0.20	16.52	5.79	0.07	0.75	0.43
37 (Jun.)	101.99	1.05	0.22	20.54	8.01	0.07	0.46	0.30
38 (Jul.)	98.47	0.89	0.15	16.71	5.88	0.08	0.40	0.30

Notes) Mg: Magnesium, Ca: Calcium, K: Potassium, Si: Silicon,
 Org.: Organic matter, Lw: Oven-dried weight of leaf.
 The number indicates months after the leaf flush.

Table 6-5b. Changes in weight of leaf, ash and organic matter, and some minerals in *Sasa senanensis* with time after leaf flush.

Months after leaf flush	Nutrient content(g/cm ²)						
	x10 ⁻²			x10 ⁻⁴			
	Lw	Ash	Org.	Si	Ca	Mg	K
1 (Jun.)	0.52	0.02	0.49	0.21	0.03	0.04	0.21
2 (Jul.)	0.55	0.03	0.52	0.52	0.03	0.05	0.38
3 (Aug.)	0.63	0.05	0.58	1.32	0.05	0.13	0.27
4 (Sept.)	0.68	0.04	0.64	1.10	0.05	0.09	0.34
11 (Apr.)	0.70	0.06	0.64	1.85	0.04	0.16	0.48
12 (May)	0.71	0.06	0.65	1.52	0.04	0.21	0.48
13 (Jun.)	0.73	0.10	0.63	3.48	0.06	0.18	0.49
14 (Jul.)	0.79	0.09	0.70	2.96	0.06	0.25	0.43
15 (Aug.)	0.69	0.08	0.61	2.74	0.08	0.24	0.39
16 (Sept.)	0.76	0.08	0.68	2.83	0.08	0.45	0.47
18 (Nov.)	0.61	0.04	0.56	0.96	0.05	0.12	0.44
21 (Feb.)	0.61	0.05	0.56	1.75	0.07	0.13	0.40
23 (Apr.)	0.82	0.09	0.72	2.64	0.05	0.38	0.36
24 (May)	0.88	0.14	0.74	5.42	0.06	0.59	0.52
25 (Jun.)	0.87	0.15	0.73	4.59	0.04	0.33	0.30
26 (Jul.)	0.80	0.14	0.66	5.40	0.04	0.29	0.31
27 (Aug.)	0.90	0.15	0.75	5.13	0.03	0.30	0.34
28 (Sept.)	0.98	0.22	0.76	8.49	0.05	0.38	0.42
30 (Nov.)	0.72	0.10	0.62	4.23	0.08	0.21	0.30
33 (Feb.)	0.77	0.12	0.65	3.77	0.07	0.31	0.29
35 (Apr.)	0.96	0.16	0.79	6.39	0.05	0.37	0.43
36 (May)	0.88	0.14	0.73	5.07	0.06	0.65	0.37
37 (Jun.)	1.03	0.21	0.82	8.23	0.08	0.47	0.31
38 (Jul.)	0.90	0.15	0.75	5.32	0.07	0.36	0.28

Note) See to Table 6-5-1.

そこで、前表に基づいて、葉の養分現存量の季節的、年次的に変化を見ることにする。葉の加齢に伴うMg, Si, K, Ca等含有無機成分の推移をみると次のようになる。なお、これらの物質の内、特に注目したのは、SiおよびCaはササの稈や葉の、いわゆる骨格と成る部分の形成・維持を担う成分で、共に加齢に伴って蓄積されていく物質であることによる。高橋(1985)は、各種植物群の体内に現存するSi分を測定した結果、特にイネ科植物やシダ植物に多量に存在し、茎の支持に寄与するとしている。これに対して、Mgはクロロフィルの基質としてその活性化および各種の物質代謝に関与し、Kは諸酵素の賦活剤として作用している物質であることによる。そして、これらのミネラル養分類の全体が灰分量として捉えられる。

いま、上記のミネラル養分の推移を、単位葉面積(cm^2)当りの含有養分量(g)として葉齢(月)に対応させ表現するとFig. 6-4のようになる。Siは新葉の展開に伴って増加(その傾向は稈齢が異なっても同様であった)し、翌年には季節的変動が大きくなり、特に、冬季には著しい減少が認められるようになる。しかし、翌年の生長開始と共に急速な増加をみる。CaはSiと若干異なって、展開翌年の増加傾向が特徴的である。そして、その後は両者とも、似た増加および減少の傾向を示す。一方、MgおよびKは光合成作用に深く関与する物質であり、これらの含有量が乾物生産能力を決定する一要因になり得ると考えられる。MgおよびKの含有量変化をみると、両物質とも新葉の展開開始期から終了期にかけて急激に増加し、翌年からは増減の変化が著しく、その傾向が判断しにくい。

そこで、葉の加齢に伴う養分現存量の変化をみると、有機物および灰分では、有機物が加齢と共に漸増するのに対して、灰分では2年目以降に急増する。Siの集積割合は、葉が老齢化するほど相対的に高くなる。CaもSiとほぼ同様であった。Mgもまた加齢に伴って増加するが、老齢化するほど頭打ちになる傾向を示す。しかし、Kではやや減少する傾向をみせた。これらから、葉の乾物生産能力は、葉の展開に連れて高くなると考えられる。また、新葉よりも2年生葉が、乾物生産の潜在能力をより多く持つと考えられる。

灰分量に含まれる物質の内、蓄積物質であるSiの占める割合が最も高く20%以上を占めており、しかも、その変化は葉重の推移と良く対応することから、灰分重量の動きを見ることによってSi量の動きが推定できると考えられる。また、葉中の灰分重量の状態は、葉の老化状況等を推察するための指標ともなると考えられる。

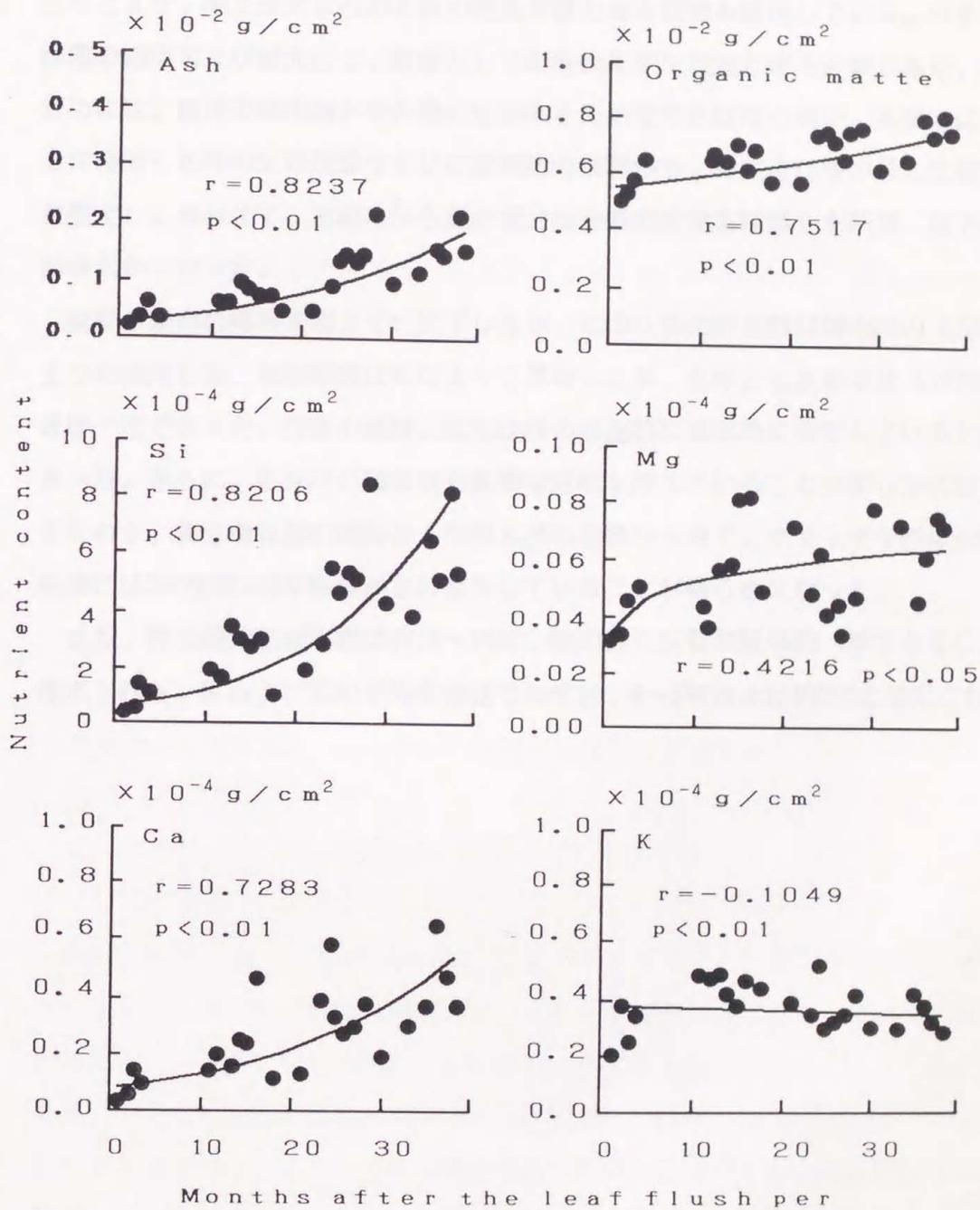


Fig. 6-4. Changes in the leaf nutrients of *Sasa senanensis* with time after leaf flush.

第4節 摘 要

クマイザサ群落の発達には、地下空間における地下茎の伸長が関与していることはもとより、地上空間に占める稈の密度や葉の着生状態も関係している。つまり、群落の維持および拡大には、群落としての乾物生産を増加させる必要があり、このためには、新稈の萌出数とその後の生存率を高めなければならない。本章では、地上に萌出した稈の生存状態ならびに着葉数の推移から、稈および葉の最大生存年限を推定し、合わせて、加齢に伴う葉の養分現存量の変化を検討した結果、以下の点が明らかになった。

新稈の萌出は梅雨末期までに終了したが、このうちの約半数は萌出年の9月下旬までに枯死した。萌出稈数は年によって異なったが、各年とも生存率は55%前後でほぼ一定であった。群落の維持、拡大は稈の萌出数に基本的に依存していると推察された。さらに、生存稈の齢構成も重要な意味を持っていることが明らかになった。すなわち、養分現存量の推移および稈と葉の年齢からみて、クマイザサ群落の乾物生産には2年生稈の2年生葉が主に寄与していることが明らかになった。

また、稈の最大生存年限は約13~14年、葉の最大生存年限は約4年であることが推定された。稈および葉の平均寿命はそれぞれ、4~5年および約2年と推定された。

第7章 クマイザサ地上部現存量とその関連形質

第1節 緒 言

これまで述べてきたように、クマイザサのみが優占し純群落状の相観を呈し、あたかも均一に見える群落であっても、その地上部現存量およびそれと関連をもつ植被率・群落高あるいは稈長・稈密度・稈径・地下茎の深さ等の形質については不均一性が示されるのが普通である。このような群落構造の違いは、単に林内と林外といった生育地の違いを表現しているだけでなく、それが群落として発達途上にあるのか、あるいは安定した状態にあるのか、さらには衰退の方向におかれているのかも表現していると考えられる。

クマイザサ群落の地上部現存量は、クマイザサの平均稈重量(稈、枝および葉を含む)と稈密度の積によって表される。また、1稈当り平均地上部現存量は、稈、枝、葉の単位体積当りの重量がそれぞれ一定と仮定すると、稈長ならびに稈径(稈の太さ)によって左右されることになる。

本章では、地上部現存量を通して群落の動態を把握する目的で、林内および林外のクマイザサ群落について、地上部現存量その他の定量的測度の変動範囲を比較し、その結果から各要因についての生態的関相互連性を考察する。

第2節 供試材料および方法

供試材料は、以下に述べる林内および林外のクマイザサ群落内から得た。調査地は、いずれも第5章で稈の分散構造を調査した地域内に設定した。林内調査地点の設定にあたっては、林床の刈り払いの影響を受ける人工林を避け、ブナ・ミズナラを優占種とする落葉広葉樹天然林の林床(岐阜県益田郡の舟山山腹の海拔950m)およびアオモリトドマツ・シラベの優占する天然林の林床(同益田郡の御獄山山麓の海拔1,700 m)を選んだ。林冠の鬱閉度はいずれも90%以上で、林床に低木および草本がほとんど存在しない箇所約400 m^2 に調査区を設置した。

一方、林外(無立木地)の試料は、上記の御獄山山麓の伐採跡地(海拔1,850m)のクマイザサ群落より供試した。中部地方では、クマイザサ群落が林外で優占し草原状

に発達した場所は、いずれも人為的影響が著しく自然草原を形成している群落はほとんどないため、伐採跡地の群落を対象にした。ここではアオモリトドマツ・シラベの森林約5haを伐採した後、1984年10月の調査時段階で約15年経過している。既に述べたように、クマイザサは刈払いや放牧の影響を受けると、稈長が短くなり枝の分枝数や稈密度が増加するなどの変化をみせるが、抑圧が弱まった場合は早期に回復するし、裸地化をまねくほどの強度の放牧圧を加えた場合でも6年余で回復することが知られている。したがって、ここで対象にしたクマイザサは、森林伐採の影響を一時的にうけたものの、既に回復した状況にあることから供試材料とした。なお、調査対象地は林内の場合と同様に純群落状の箇所約2,500m²から得た。

これらのクマイザサ群落内で、クマイザサの植被率が90%以上の部分に1m²方形枠を10ヶ所任意に設置して調査区とし、区内に生育するクマイザサの全ての稈を地際より採集した。それについて稈長(主稈の長さ)、稈径(地際での主稈の直径)、生存稈の稈密度等を調査するとともに稈は、新稈、旧稈、枯死稈別に主稈、枝、および葉の3器官に分け重量を測定した。各器官の一部は、乾燥重を算出するための試料に供した。乾燥重は通風乾燥機において100℃で6時間乾燥させ、引き続き80℃で24時間乾燥させた後、デシケータ内にて放射冷却してから測定した。

第3節 結果および考察

3-1 稈密度と地上部現存量

各調査区における諸形質の測定結果はTable 7-1のとおりである。まず稈密度と地上部現存量について、両者の関係が林外と林内、つまり無立木地と林床とでどのように異なっているかを検討する。

1 m²当りの平均稈密度は林外で74.6±10.7本であったのに対し、林内では37.1±12.1本となり、前者が約2.4倍の稈密度であった。また、変動係数が林外で14.3%、林内で32.7%であったことから、相対的には林外の方が構造上より均質な群落を形成していると推察される。このことは、クマイザサの植被率が90%以上に優占した純群落状の群落でも、生育地が林床の場合には、林冠による鬱閉の影響を反映していると考えられる。

Table 7-1. Growth parameters of *Sasa senanensis* communities on the open- and forest-covered lands.

Open land(10 quadrat)	Mean \pm S.D.	Min. - Max.	C.V.(%)
Standing crop(oven dry weight)			
Leaf(g/m ²)	345.3 \pm 91.9	182.5- 463.6	26.6
Culm and Branch(g/m ²)	1,572.9 \pm 445.6	1,028.3-2,327.1	28.3
Total(g/m ²)	1,918.2 \pm 528.1	1,210.8-2,761.0	27.5
Leaf/Total	0.18 \pm 0.02	0.15- 0.23	12.7
Culm density(No./m ²)	74.6 \pm 10.7	59.0- 86.0	14.3
Basal diameter of Culm(cm)	0.6 \pm 0.0	0.5- 0.7	7.9
Culm length(cm)	155.6 \pm 17.9	123.0- 172.0	11.5
Culm volume in comm.(cm ³)*	4,554.4 \pm 1,262.4	3,031.0-6,469.0	27.7
Forest floor(10 quadrat)	Mean \pm S.D.	Min. - Max.	C.V.(%)
Standing crop(oven dry weight)			
Leaf(g/m ²)	241.6 \pm 124.1	93.0- 419.0	51.4
Culm and Branch(g/m ²)	582.6 \pm 301.2	222.0-1,005.0	51.7
Total(g/m ²)	824.2 \pm 424.8	315.0-1,424.0	51.5
Leaf/Total	0.29 \pm 0.01	0.27- 0.30	3.4
Culm density(No./m ²)	37.1 \pm 12.1	22.0- 58.0	32.7
Basal diameter of Culm(cm)	0.7 \pm 0.1	0.6- 0.9	16.2
Culm length(cm)	147.2 \pm 23.8	116.0- 172.0	16.2
Culm volume in comm.(cm ³)*	3,499.8 \pm 2,579.2	1,140.0-8,261.0	73.7

Notes) The data obtained based on 1 x 1 m quadrat in three experimental plots at Mt. Ontake and Mt. Funayama, Gifu Pref.(Oct. 1984).

* Volume = Culm length x (Culm-base diameter)² x Culm density.

一方、地上部現存量も林外で $1,918.2 \pm 528.1g$ であるのに対して、林内では $824.2 \pm 424.8 g$ となり、林外の方が約2.3倍大きい値を示していた。単位面積当りの地上部現存量は、森林の内外を問わず調査区によって変動が大きく、変動係数が林外では27.5%であるのに対して林内では51.5%となり、相対的に後者の変動幅が大きい。

さて、稈密度と地上部現存量との関係はFig. 7-1a のようになり、林外の無立木地と林内の林床とは異なった植分(Bestand)が形成されていることが明らかである。図にみるように、稈密度の小さい集団(林内)では地上部現存量が稈密度に依存する傾向が認められたが、稈密度の高い集団(林外)ではこの傾向が不明確であった。つまり、地上部現存量は低密度の段階では密度依存的であるが、高密度になると地上部現存量は、稈密度以外の形質によって左右されると考えられる。そこで、次に稈長と地上部現存量の関係を検討してみることにする。

3-2 平均稈長(群落高)と地上部現存量

群落としての地上部現存量は、群落を構成する個々の稈重量の総和であり、稈当りの平均重量と稈密度が決定要因となる。ここでは、決定要因の一つである平均重量を支配する稈長と地上部現存量の関係について検討する。

Table 7-1にみるように、稈長は林外では $155.6 \pm 17.9cm$ 、林内では $147.2 \pm 23.8 cm$ であり、林内での変動係数が16.2%と、林外の11.5%より変動幅がやや大きいものの、両生育地間での有意差は認められなかった。したがって、稈長は被陰(鬱閉)による影響を直接的に受けないといえよう。つぎに稈長と地上部現存量の関係をみると、Fig. 7-1bに示すように、林外、林内とも稈長が高い植分では地上部現存量が大きくなる傾向があり、稈長に差がない場合には林外での収量が林内よりも明らかに高くなっていた。また、稈長と稈密度との間には明確な相関関係が認められなかったことと、高密度の植分では地上部現存量が稈密度に依存的でなくなることが明らかになった。ところで、地下茎によって繁殖するクマイザサが、特定の植分内でたまたま1稈だけ極端に稈長を高くすることがないことから(石井ら 1979)、クマイザサ群落の地上部現存量は、稈の太さ、稈長、稈密度が相互に関係しつつ、群落高をどれだけ高くできるかで決っていくものと考えられる。そして、林内のクマイザサの生育状態は林冠の鬱閉度(投下光量を左右)、立木密度(生育面積を左右)、生育地の持つ潜在的栄養状態、さらには群落を形成している稈の年齢構成等によって変化する

ものと推察される。

3-3 群落容積と地上部現存量

稈基部の占有面積(主稈の平均地際直径の2乗)、稈長および稈密度の積を”群落容積”として、これと地上部現存量との関係を検討する。

まず、群落容積に対する稈の占有面積、稈長および稈密度をみると、林外における稈密度と稈長を除いて、いずれの形質も比較的高い相関($r=0.8$ 以上)を示していることが明らかになった。このことは、群落容積が稈密度および稈長の差に影響されていることを示唆していると共に、林外では、その影響がより強く示されていると考えられる。群落容積はTable 7-1にみるように、林外で $4,554.4 \pm 1,262.4 \text{ cm}^3$ 、林内で $3,499.8 \pm 2,579.2 \text{ cm}^3$ と林外で大きくなっていた。変動係数からみると前者で27.7%、後者で73.7%となり、特に林内における群落容積が著しく不安定である。

次に、群落容積と地上部現存量との関係をみるとFig. 7-1cのようになる。林外では群落容積量の増加にともなって地上部現存量も増加していくことと、この増加傾向が直線的でもあることから、さらに発達したクマイザサ群落においては1㎡当りの地上部現存量も3kg以上になると推定される。これに対して、林内では、群落容積が増加する割合には地上部現存量の増加がみられない。これは、上木による鬱閉度合の微妙な差や立木密度等の影響が関与しているものと考えられる。このような現象は、林床植生としてのクマイザサ群落の特徴の一つとみられる。

3-4 稈重と葉重

クマイザサ群落の地上部現存量が林外と林内とで同量であっても、地上部現存量に対する葉と稈や枝の分配率は異なっている。主稈および枝の重量を稈重として1㎡当りの乾燥重でみると、林外が $1,572.9 \pm 445.6 \text{ g}$ であったのに対して、林内では $582.6 \pm 301.2 \text{ g}$ と林外の37%程度しかなかった。

葉重は林外では $345.3 \pm 91.9 \text{ g}$ であったのに対して、林内では $241.6 \pm 124.1 \text{ g}$ と、稈重と同様に林外で高くなっていた。また、各々のばらつきの程度を変動係数からみると、林内の方が大きく林外の2倍近くあり、不均一性を示していた。そこで、地上部現存量に対する葉の重量の割合を算出してみると、林外では $18.1 \pm 2.3\%$ となるのに対して林内では $29.4 \pm 1.0\%$ となっており、林床に成立する植分の方が高く、かつ

変動幅も小さいことが明らかになった。

したがって、葉重は林外と林内とでは稈および枝ほど差がないことから、林床では相対的に同化部分をより大きくすることで、一定の地上部現存量を維持させる方向に生産構造(体制)を保っているものと推察される。この傾向は、各植分における地上部現存量と葉の重量との関係を示したFig. 7-1dに表現されている。図にみるように、林外と林内とでは両者が明らかに異なった群落として識別される。林内では葉量が増加する割には地上部現存量が増加しないのに対して、林外では地上部現存量も増加する。しかしながら、葉量の取り得る幅に大きな開きがないことから、いずれも稈および枝の重量がある程度まで増加すると葉の重量は増加しないようになるようである。

したがって、クマイザサが優占群落として維持できるだけの最大葉量は限られており、林内では葉への乾物の分配率を高めることによって、同化部分を大きくする形の生産構造をとっているように考えられる。

一般にササ類の場合、ミヤコザサ、チシマザサ、クマイザサ、ニッコウザサその他の測定結果(OSHIMA 1961, 縣ら 1977, 1978, SAIJOHら 1977, 原ら1980)にみるように、大形のササ類ほど稈および枝の占める割合が大きくなっている。また、森林の内外での稈と葉の関係をみると、その比率は種々の値を示し、林冠の鬱閉度、すなわち林内の明るさが葉量を増加させる要因に必ずしもならないとの石井ら(1979)の見解もあるが、今回の測定結果にみるように、各々の生育地において優占する植分を比較する限り、明るさも葉量に深く関与している。そして、林外あるいは林内のそれぞれで、植分の若さ、つまり群落として発達途上のどのような段階にあるかが、葉量の占める割合を決定する大きな要因となっていると考えられる。いずれにしても、クマイザサ群落の場合、生育地の違いが生産構造に反映されており、最大葉量も林外では乾物で500g/m²に達すると推察される。

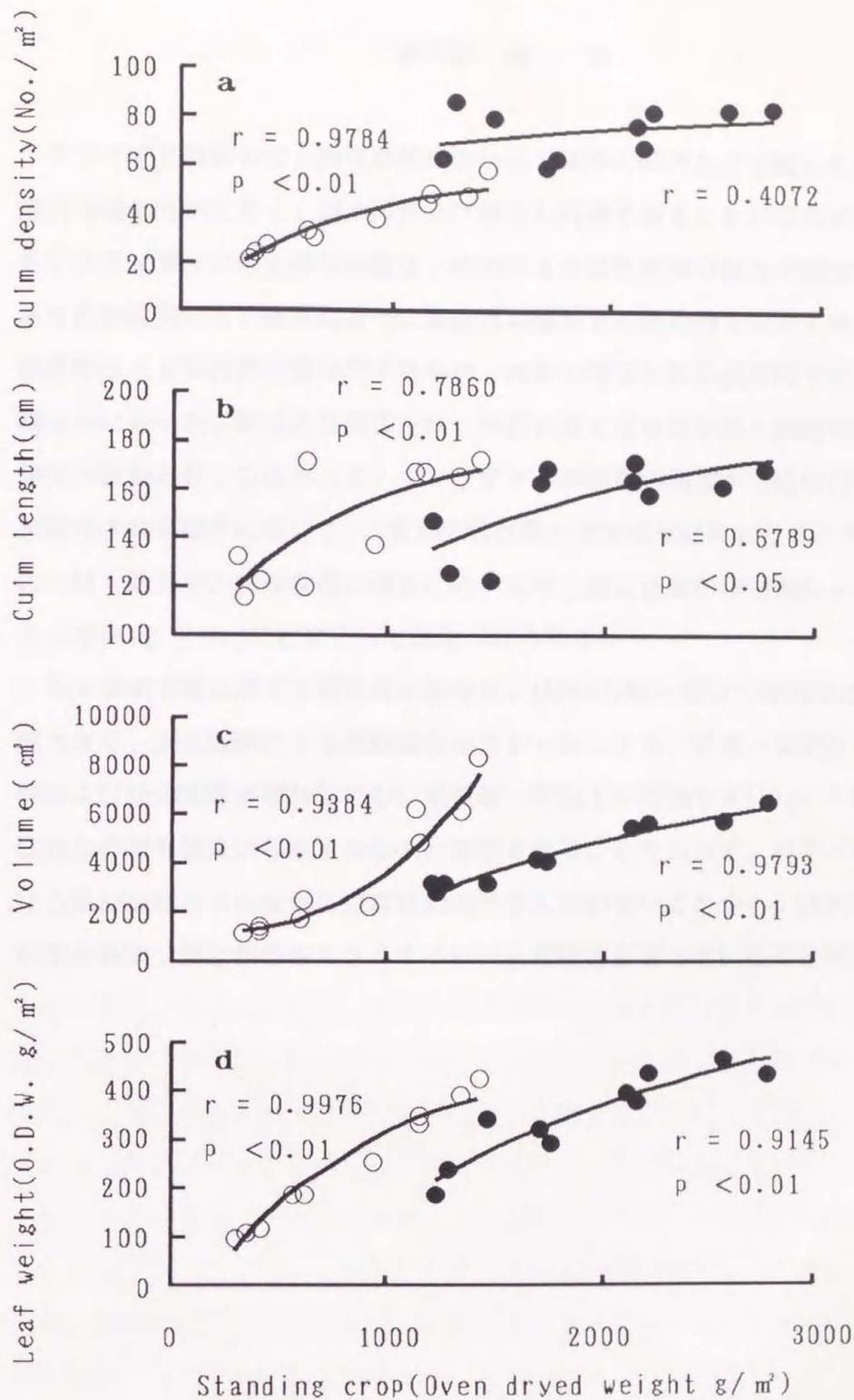


Fig. 7-1. Relationships between standing crops and some growth parameters of *Sasa senanensis*. Based on data from three experimental plots in Gifu Pref. (Oct. 1984). Blackend circles: Sampling plots in the open land. Open circles: Sampling plots in the forest floor.

第4節 摘 要

クマイザサ群落の地上部現存量について、林外と林内とを比較した結果、林外の無立木地の方が大きく、葉や稈および枝でも同様であることが明らかになった。また、クマイザサの地上部現存量は、林内のように低密度の植分で稈密度に依存的であったのに対して、林外のように高密度の植分では依存的でなかった。ただし、低密度のうち稈密度に依存的であるが、稈数の増加と共に依存的でなくなることが明らかになった。稈長との関係では、稈長が高くなるほど地上部現存量が増加する傾向が認められ、したがって、クマイザサの群落高の増加が可能なだけの地上空間が確保される場合において、地上部現存量の増加も見込まれることが示唆された。これは、林外での群落容積の増加に対する地上部現存量の増加傾向が、より明確であった(Fig. 7-1c)ことによって理由づけられる。

地上部現存量に対する葉重量の割合は、林外の18%に対して林内では29%と約1.6倍大きく、調査地間による変動幅も小さかった。また、稈重と葉重との関係では、稈および枝の重量が増加しても、葉重は一定以上に増加せず(Fig. 7-1d)、群落には独自の限界葉量が存在するものと推察される。したがって、クマイザサ群落における単位面積当りの葉重には森林の内外で大差がないことから、林内では葉への分配率を高め、同化部分を大きくする形の生産構造を保っていることが示唆された。