

二次遷移初期優占種の生態*

——ヨモギについて——

中安 均・林 一六

Hitoshi NAKAYASU and Ichiroku HAYASHI: Ecology of Dominant Species of
Early Stages in Secondary Succession

-On *Artemisia princeps*-

I. はじめに

ヨモギ *Artemisia princeps* は中部地方の内陸部や東北地方では二次遷移初期優占種の一つである。本研究を行なった長野県菅平地方（標高約1300m）においても二次遷移初期の多年生広葉草本期の優占種となっている。菅平地方の耕地放棄跡地における遷移はまずハルタデ・シロザ・ナギナタコウジュなどの一年生草本が優占する群落から始まる。ついでヒメジョオン・ヒメムカシヨモギ・アレチマツヨイグサ等の越年生草本が優占する群落に遷移し、次の段階としてヨモギなどの広葉の多年生草本が優占する群落となる。草本期の最後のステージはススキのような多年生イネ科草本が優占する群落である（林, 1967, 1969）。

このような遷移を引き起こす動因を各遷移段階の群落を構成する種類の生活様式の違いに求め、それぞれの種の生活様式を比較することによって遷移のメカニズムを解明しようとした。（HAYASHI and NUMATA, 1967, 1968, HAYASHI 1971）。

ここで生活様式というのは各種がその種に備わっている生態的形質を組合わせて個体維持および種属維持を行なってゆく方法であると定義する。また生態的形質とは各種類の種子重量、種子生産数、散布型、発芽行動、芽生えの耐陰性、地上部重量と地下部重量の比、葉重量と茎重量の比、全重量に対する種子重量の比などのように個体において計測可能な属性を指している（林未発表）。

本研究では以上のような観点から種子からの芽ばえを用いたポット栽培による成長試験、および野外のヨモギ群落の調査を行なった。また、個体成長に伴うチッ素(N)、カリウム(K)の移動や発芽に関する実験も行なった（伊藤他, 1966, 1967, 1970）。

II. 材料と方法

1. 成長試験

1974年7月4日に野外で草丈5cm前後に育ったヨモギの芽ばえを、根を切らぬように土ごと掘り取った。30個体採取したうちの5個体については草丈、茎の根元の直径、全重量および器官別重量を測定し、残りの25個体は鹿沼土を入れた植木鉢に1個体ずつ植えた。鉢は深さ13cm、上部内径17cm、下部内径10cmの素焼きのものを用いた。この鉢を芽ばえが完全に根づく7月31日までは温室中に置き、この間は上からの灌水によって水分を補給した。7月31日以後は野外の水盤に水を張って、その中に放置した。チッ素、リン酸、カリをそれぞれ29.5%、

* 東京教育大学理学部附属菅平高原生物実験所業績第35号

36.4%, 34.1%ずつ含む肥料を8月上旬および9月上旬に500gずつ、この水に溶かして与え、生育期間中は水も栄養塩類も十分あるようにした。また、光や温度など他の環境条件は自然状態のままとした。1973年の菅平地方の気温は図1に示されている。

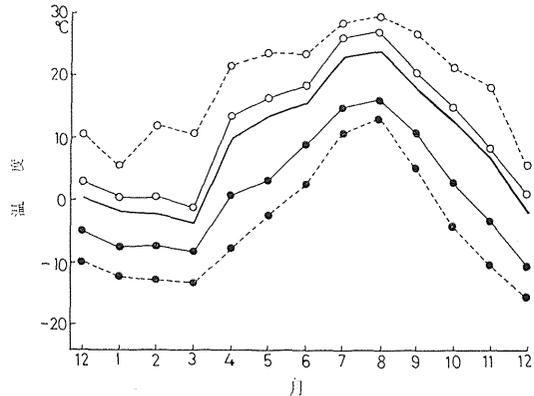


図1. 菅平地方の気温 (1973年)

—○— 月最高平均気温 —●— 月最低平均気温
 —■— 10時平均気温 月最低気温
 月最高気温

測定は10月17日まで、ほぼ20日おきに4~5個体ずつ行なった。各個体は水道水と蒸留水で水洗後個体ごとに草丈、茎の根元直径、全体および器官別の生重量を測定した。

次に器官ごとにまとめて85°Cの乾燥器中に24時間保ち、ついでデシケータ中で十分乾燥させてから乾重量を測った。そして器官ごとに生重量・乾重量比を求め、それを個体ごとの各器官の生重量に乗じて乾重量に換算した。このようにして得た各個体、各器官別の乾重量の平均値を各時期ごとに求めた。

2. 各器官におけるチッ素・カリ濃度の測定

上記の乾燥試料を各器官別に0.25~1.00gずつ正確に秤量して、その中に含まれるN・Kの量を測定した。Nの定量はマイクロ・ケルダール法によった。Kについては試料を500~600°Cに保った電気炉中で4時間灰化し、それを一定量の蒸留水に溶かして、炎光光度計でその濃度を測定した。このようにして得られた値はN・Kともに各器官1mg・乾重量(dw)あたりの値に換算して、その相対値を求め、各時期のものを比較した。

3. 野外調査

(1) ヨモギ群落の生産構造

ヨモギがじゅうぶん生育し、花をつけた1973年8月14日に調査を行なった。調査地は放棄後3~4年経過した畑跡地で、30×20m²程の面積にヨモギ優占群落が成立していた。

まず地上部については1×1m²の方形区内を層別刈取法(MONSI und SAEKI, 1953)によって刈取り、実験室に持ち帰って各層ごとに器官を分けて秤量した。地下部については50×50×10cm³の土柱を、根がほとんど見当らなくなる地下40cmまで4層掘り取り、水洗後に秤量した。各器官の乾重量への換算は前記の方法によった。

(2) ヨモギおよびシロザの種子生産

ヨモギは1973年10月18日、シロザは同年10月11日にそれぞれ調査した。いずれの場合も種子が十分成熟し、落下する直前の時期を選んだ。調査地はヨモギについては(1)と同所、シロザの場合は放棄後1年経過した畑跡地に成立した群落である。まず両種とも大きさの異なる個体を

約20本ずつ根ぎわから刈り取り、個体ごとに草丈と茎の根元直径を測定したのち、すべての種子を採取した。種子は自然乾燥させ、十分に乾燥したところで風選して成熟種子のみとした。

次に個体ごとに生産したすべての種子の重量をはかり、そのうちからヨモギは0.5g、シロザは1.0gの種子をとって数を数え、その粒数を各個体の重量に乗じて個体あたりの種子生産数を求めた。なおヨモギについては50×50cm²の方形区内の個体のつけた種子をすべて採取して、面積あたりの種子生産数を実測した。

4. 発芽試験

ヨモギ・ヤマヨモギ・オトコヨモギの種子100粒ずつを0.6%寒天培地上に播き、4000luxの蛍光灯下で10°C、15°C、20°C、25°C、30°C、35°C、40°Cの各温度に保ち、10日後に芽ばえの数を数えた。種子の産地および採集年月日は次のとおりである。ヨモギ（長野県上田、標高500m、1973年11月採集；長野県菅平、標高1300m、1973年11月3日採集）、ヤマヨモギ（長野県木島平、標高1500m、1973年10月23日採集）、オトコヨモギ（菅平、1973年11月13日採集）。

Ⅲ. 結 果

1. 成長試験

(1) 個体および各器官の成長

上述の方法で生育させたヨモギの個体および各器官の成長の様子を図2に示した。この図に

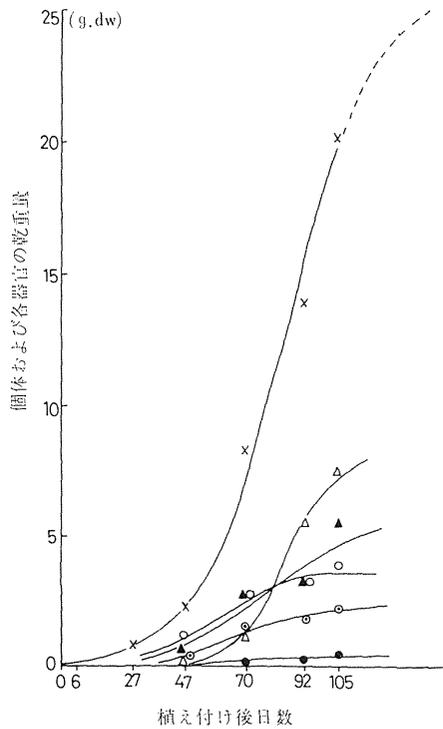


図2. 個体および各器官の成長
 葉(○), 茎(⊙), 根(▲), 地下茎(△), 花・果実(●), 個体全体(x)

よってヨモギの成長の量的な側面を知ることができる。このうちヨモギの個体の成長曲線は次式のような単純ロジスチック曲線で近似された (w : 個体重量, t : 生育日数)。

$$W = \frac{26.00}{1 + 34.08 \exp\{-0.06(t-27)\}} \dots (1)$$

各器官別の成長では、温室中で栽培し、上からの灌水を行なった7月中旬から下旬にかけて、水分の欠乏が原因と思われる根の成長の一時的な高まりが起こった(矢野, 1971)。水の補給が一定になされるようになってからは各器官とも滑らかな成長を遂げ、やがて平衡に達した。地下茎の形成は8月中旬から早くも始まり、その後急激な成長を遂げた。ただし、調査したうちの一個体だけは10月になっても地下茎を形成しなかった。このような現象はセイタカアワダチソウでも報告されている(榎本, 1973)。

また、花は8月下旬から開花し始めたが、これは野外のものよりも多少遅かった。

(2) 枯死部重量

地下部枯死重量および地上部枯死重量の増加の様子を図3に示した。両者とも個体の成長に伴って次第に増加したが、その量は地上部枯死量についてみると野外群落中の個体に比べると非常に少なかった。

(3) 個体および各器官の成長速度

各器官の成長のパターンの違いはそれぞれの器官の成長速度のグラフを比較すると一層明らかになる(図4)。各器官はそれぞれ異った時期に異った値の最大成長速度に達するし、その増減の仕方も器官ごとに違っている。まず、同化器官である葉は最も早く最大の成長速度に達した。茎の成長速度は個体の生育初期には葉とほぼ平行して増大したが、中期以後は成長速度の

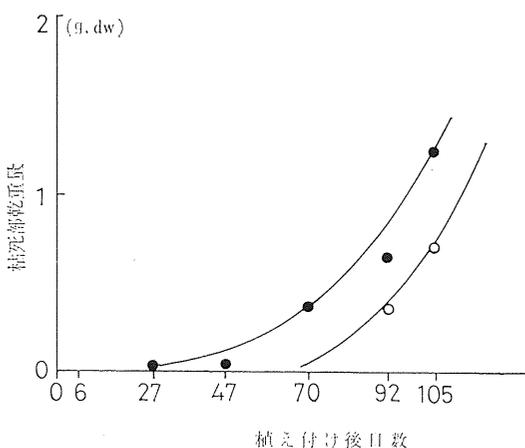


図3. 個体成長に伴う地上部枯死重量(●)および地下部枯死重量(○)の変化

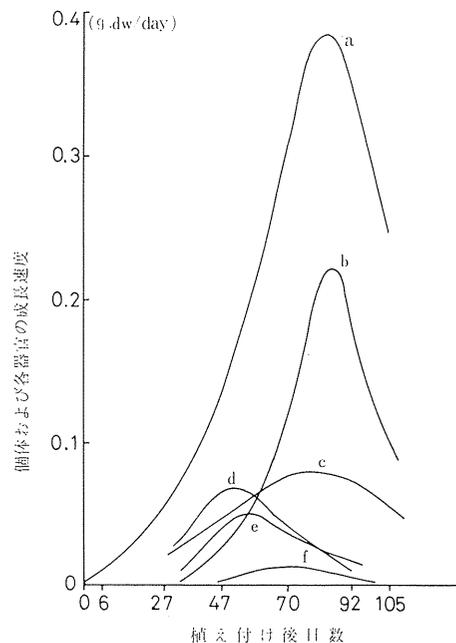


図4. 個体および各器官の成長速度の変化
個体(a), 地下茎(b), 根(c), 葉(d), 茎(e), 花・果実(f)

落ち方が葉よりも緩やかであるために、ついには葉の成長速度を越えるようになった。次に個体の成長速度の変動との関係のみてみると、個体の成長速度が最大になる時期は葉の成長速度が最大になる時期から約1カ月遅れた9月下旬であった。この時期には剰余の同化産物のほとんどが地下部へまわされ、貯蔵・越冬器官である地下茎や根の成長となってあらわれた。

(4) 個体重量に対する器官重量の割合

ある時点における個体重量に対する器官重量の割合、あるいは器官同士の重量比などはその時点における植物の生育型の量的側面をあらわしている。個体重量に対する各器官重量の割合の成長に伴う変化を図5に示した。個体重量に対する葉重量の割合は個体の成長の初期には非常に大きい、やがて他の器官の成長が盛んとなり、また葉自身の成長が衰えてくるために急激に減少する。そして個体の成長速度が最大となる9月下旬には個体全重量のうちの約25%を占めるにすぎない。一方、地下茎重量が占める割合は個体の成長の中期から後期にかけて急激に増大し、9月下旬には約35%を占めている。

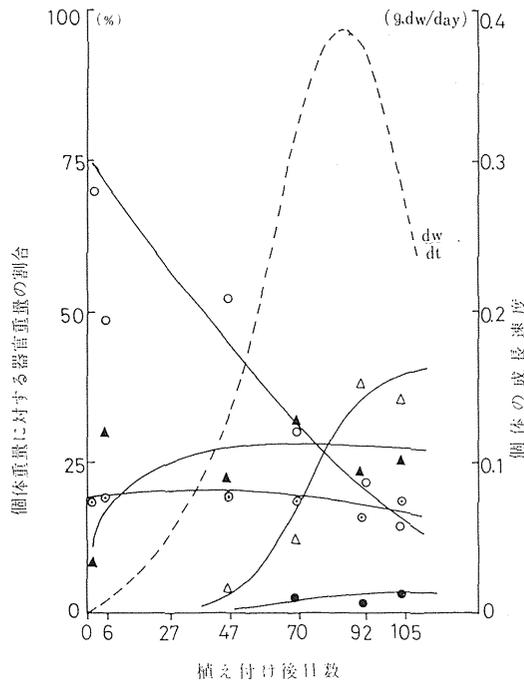


図5. 成長に伴う個体重量に対する各器官重量比の変化葉 (○), 茎 (◐), 根 (▲), 地下茎 (△), 花・果実 (●)

(5) 成長量の分配率

ある期間内における個体全体の成長量に対する各器官の成長量の割合は、同化産物がどの器官にどのような割合で配分されているかという成長の内容をあらわしている。葉と地下茎について、個体の成長に伴う両器官への分配率の変動の様子を図6に示した。まず、葉への分配率は個体の成長初期に非常に大きく、これによって個体重量に対して葉重量が大きな割合を占めるような形態ができあがる。しかし、その後は葉への分配率は漸減し、個体重量の中で葉重量が占める割合も低下する。そして葉への分配率が0になると、やがてその割合も0となる。これは葉がすべて枯死脱落したことを示す。一方、地下茎への同化産物の分配率は9月末に最大(約60%)となる。そして地下茎の場合には分配率が0に近づくと、個体重量のうちで地下茎

重量が占める割合は正の一定値に近づく。

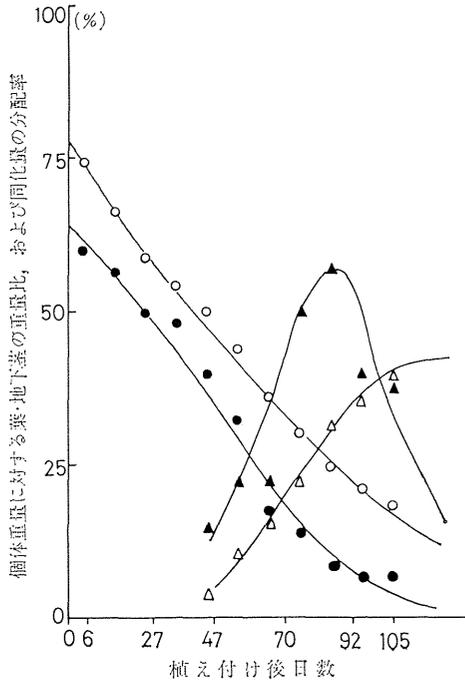


図6. 生長ともなう個体重量に対する葉(O), 地下茎(△)の重量比, および葉(●), 地下茎(▲)への同化量の分配率の変化

(6) 地上部重量と個体重量との関係

ポット試験したヨモギの個体について得られた, 地上部重量(T)と個体重量(W)との関係を図7に示した。両者の関係は次式で近似された。

$$\log W = 1.076 \log T + 0.222 \quad (r = 0.996) \dots (2)$$

なお, 野外のヨモギ個体に対する(2)式の有効性を検討するために, 野外のヨモギ群落の50×50cm²方形区について, 全重量の実測値と(2)式による推定値とを比べてみた。測定は1974年10月10日に行なった。その結果, 全重量の実測値は352.8g・乾重, (2)式による推定値は394.2g・乾重で, その誤差は+11.7%であった。

(7) 草丈, 茎の根元直径と地上部重量との関係

ヨモギの草丈(H), 茎の根元直径(D), およびD×Hと地上部重量(T)との関係を図8に示した。図にはポット栽培の個体のいろいろな成長の時期に測定した結果と共に, 1973年8月13日に野外のヨモギ群落数カ所から採集した個体の結果も比較のために示してある。この図からわかるように草丈とか根元の直径と地上部重量との関係は個体の生育している条件, 成長の段階によっても変わってくる。たとえば同一時期, 同一地上部重量の個体でも, 野外群落内にある個体の方がポット栽培で独立に育てられた個体よりも草丈は高い。これらの関係のうちでは茎の根元直径と地上部重量との関係が比較的, 生育条件や成長段階の影響を受けにくいものであった。両者の関係は次式で近似された。

$$\log T = 3.281 \log D + 1.592 \quad (r = 0.967) \dots (3)$$

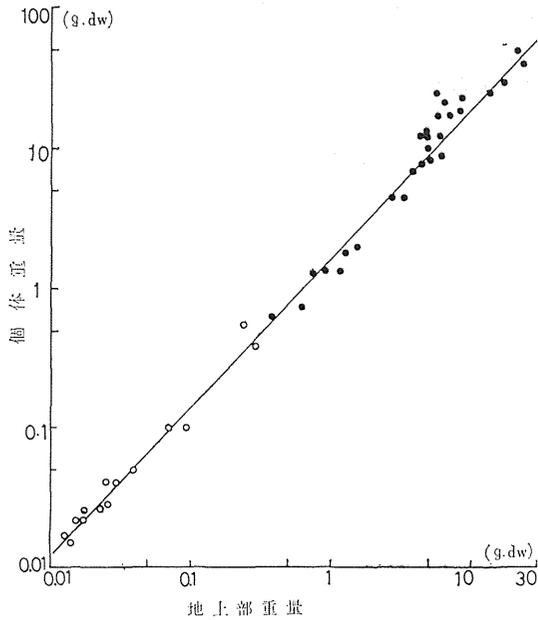


図7. 芽生えから育てたヨモギの個体の地上部重量と個体全重量との関係
地下茎形成前の個体(○), 地下茎形成後の個体(●)

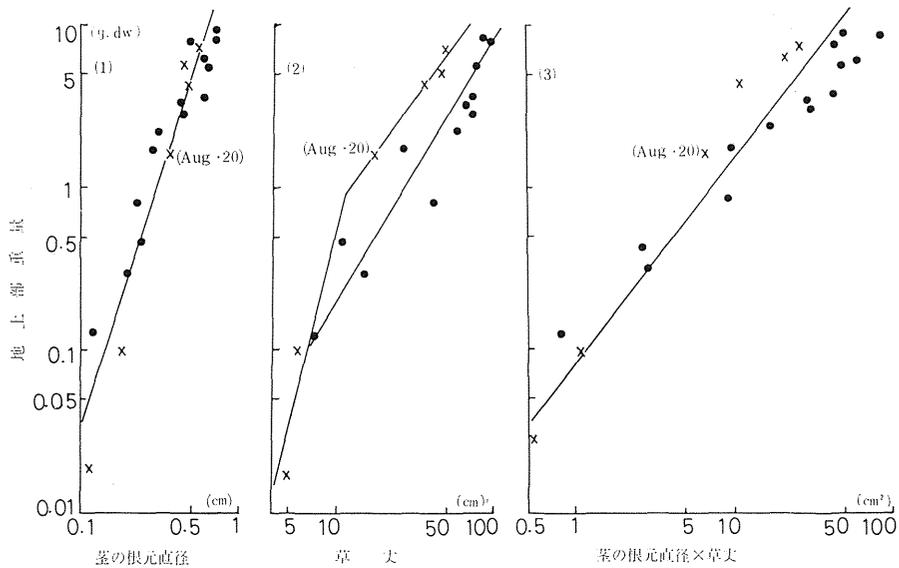


図8. (1) 茎の根元の直径と地上部重量との関係

(2) 草丈と地上部重量との関係

(3) 草丈×茎の根元直径と地上部重量との関係

野外群落内の個体(8月13日採集)(●)ポット栽培個体の各サンプリング時の平均値(×)

(8) 茎重量/葉重量の比と地上部重量との関係

茎重量(W_s)/葉重量(W_l)比のような器官同士の重量比も植物の生育型の量的側面をあらわすものであり、種によっても違ったパターンを示す。図9にポット栽培のヨモギにおける各生

育段階ごとの W_s/W_l 比と、1973年8月13日に野外のヨモギ群落数ヶ所から採取した個体の W_s/W_l 比とを地上部重量に従って示した。この図で野外群落内の個体についてみると W_s/W_l 比は地上部の増加に伴って一定の関係を保ちながら大きくなっている。

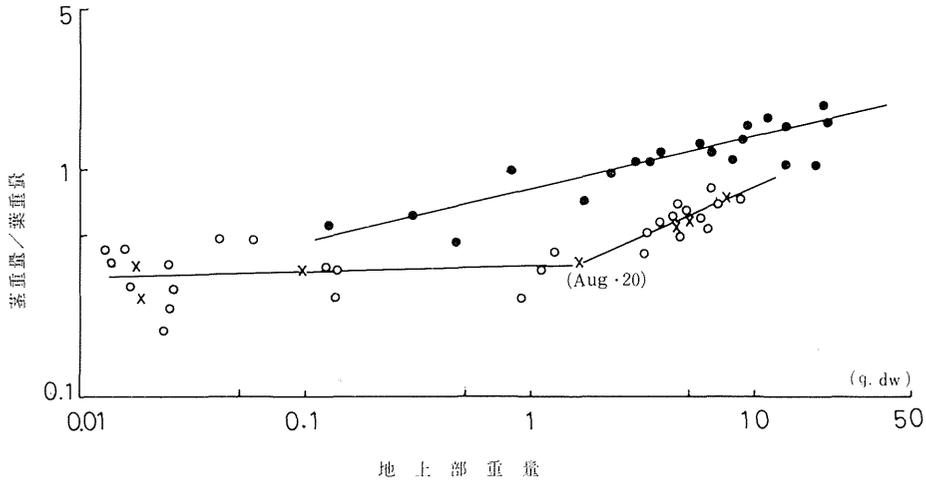


図9. 茎重量/葉重量比と地上部重量との関係
 野外群落内の個体(8月13日採集)(●), ポット栽培個体(○)と各サンプリング時の
 平均値(×)

一方、ポット栽培の個体で生育に伴う W_s/W_l 比の変化をみると8月下旬頃から急に上昇している。また、野外群落内の個体とポット栽培で独立に育てた個体とを同一時期、同一地上部重量のもので比較してみると野外群落内の個体の W_s/W_l 比はポット栽培の個体のものよりもかなり大きくなっている。

2. 個体成長に伴うチッ素・カリの移動

個体成長に伴って全個体に対する各器官が含むN, Kの割合の変化および枯死葉からの回収率の変化をそれぞれ図10, 11に示した。なお、枯死葉からヨモギの生体への各元素の回収率は次式で計算した。

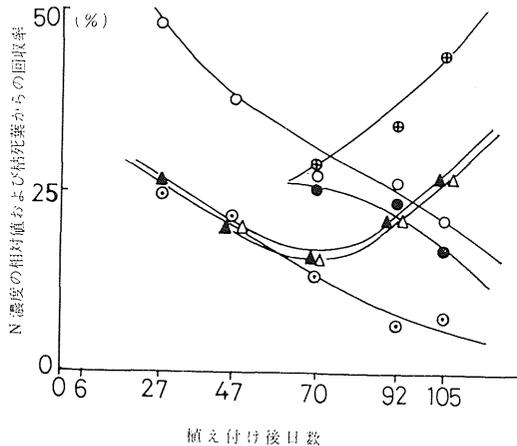


図10. 葉(○), 茎(⊙), 根(▲), 地下茎(△), 花・果実(●)におけるN濃度の相対値および枯死葉からのN回収率(⊙)の成長に伴う変化

$$\text{回収率} = \frac{\text{生葉での濃度} - \text{枯死葉での濃度}}{\text{生葉での濃度}} \times 100 (\%)$$

まずN濃度は個体全体の濃度を100としたとき7月31日から10月17日までの間に、葉では48%から22%、莖では25%から8%へと速やかに減少した。

また、花・果実においても9月12日以後減少している。一方、地下莖と根におけるN濃度の変化の仕方は極めてよく一致しており9月12日を境として減少から増加へ転じ、10月17日にはそれぞれ26%、27%となった。

枯死葉からのNの回収率は9月12日から10月17日にかけて29%から44%へと増加した。

Kについては試料が少く、細かい変化の傾向を論ずることはできないが、根や地下莖における濃度変化はNの場合ほどははっきりとした増加傾向は示さない。また、枯死葉からの回収率はKの場合ひじょうに高く、9月12日から10月17日にかけて66%から90%へと増加した。

3. 野外調査

(1) ヨモギ群落の生産構造

ヨモギ群落の生産構造図を図12に、各器官の重量および重量比を表1に示した。

ヨモギはほぼ水平に広がる。よく発達した葉群をもっており、群落内では中層付近に多く分布している。群落高はおよそ120cm、葉面積指数は4.92、地表面の相対照度は1.2%であった。また、地上莖の密度は217本/m²であった。

地下部分は地表下30cmまでに99%が分布しており、特に2~15cmの範囲には地下莖が集中的に分布していた。

群落内には他種の植物はほとんど生育しておらず、わずかにシロザ・ハルタデ・ナギナタコウジュ・ハコベが低活力度で見られたにすぎない。なお、これらの種は菅平地方での畑放棄地における二次遷移系列上でヨモギに先行する種群である。

(2) ヨモギおよびシロザの種子生産

多年生草本であるヨモギと一年生草本であるシロザについて、両者の種子生産の違いを種子重量、種子生産数、同化産物の種子への投下率の面からとらえた。

i) 種子重量

100粒あたりの種子重量は風散布型³⁾であるヨモギの種子では6.78mg、重力散布型であるシロザの種子では45.45mgであった。即ち、シロザの種子はヨモギの種子より約7倍の重さをもつ。

3) ヨモギの種子(正確には果実)はひじょうに微細であり、また袋状の構造をしているため風散布型とみなした。

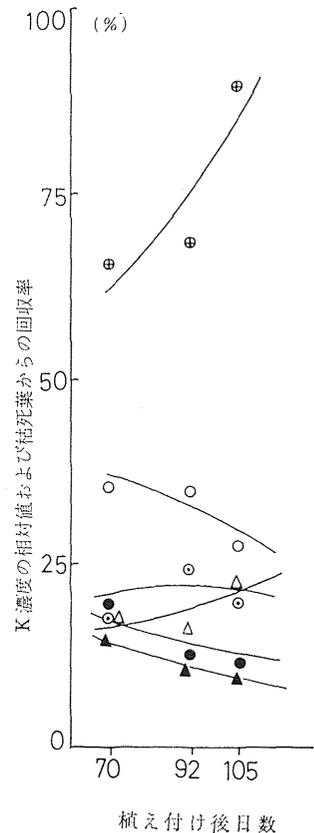


図11. 葉(○), 莖(⊙), 根(▲), 地下莖(△), 花・果実(●)におけるK濃度の相対値および枯死葉からのK回収率(⊕)の個体成長に伴う変化

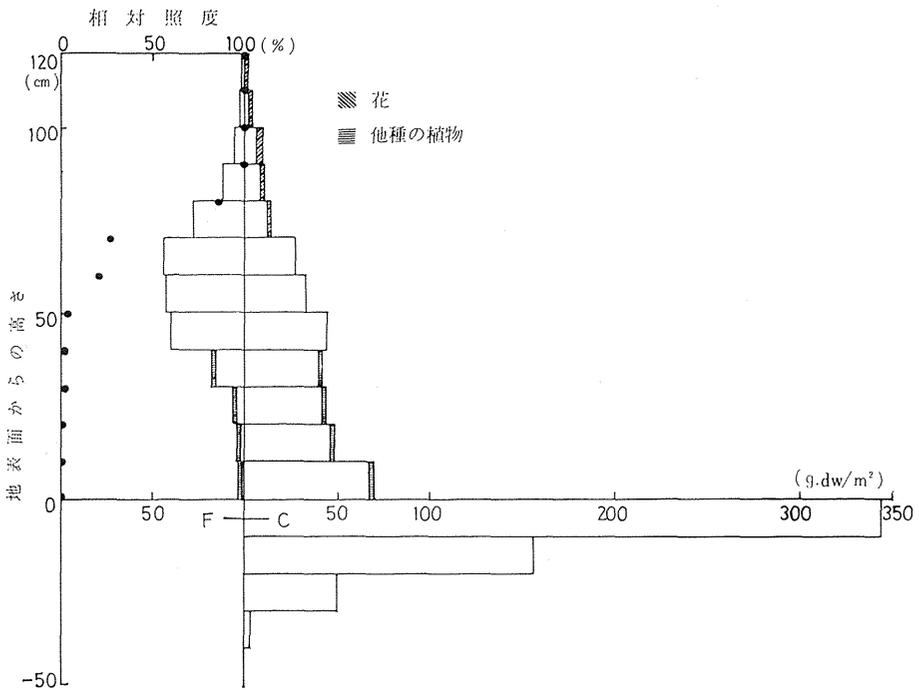


図12. ヨモギ群落の生産構造図 (1973年 8月14日)

表 - 1 ヨモギ群落の各器官の重量およびその割合 (1973年 8月14日)

	各器官の重量 (g・乾重/m ²)	各器官の重量 の割合 (%)	生存部のみの 割合 (%)
葉	196.7	13.0	17.9
茎	342.9	22.5	31.5
花・果 実	7.6	0.5	0.7
地下茎・根	543.8	35.6	49.9
枯死茎・葉	432.8	28.4	—
計	1523.8	100	100
茎重量/葉重量=1.79, 地上部重量/地下部重量=1.01			

ii) 種子生産数

草丈×茎の根元直径 (DH) と種子数 (Ns) とは図13のように両対数グラフ上で直線関係になり (HAYASHI and NUMATA, 1968), ヨモギとシロザの場合にはそれぞれ次式で近似された。

$$\text{ヨモギ: } \log N_s = 2.308 \log DH - 0.539 \quad (r = 0.914) \dots (4)$$

$$\text{シロザ: } \log N_s = 1.485 \log DH + 0.793 \quad (r = 0.937) \dots (5)$$

個体 (地上茎) あたりの種子生産数はヨモギが 0~8.9万粒, シロザが 0.02~21.9万粒であったが, 同大の個体ではヨモギのほうがほとんど常に多数の種子を生産していた。

面積あたりではヨモギの場合33本 / 50×50cm²の密度で 115,920 粒であった。なお(4)式から

推定すると 109,169 粒で、誤差は -5.9% であった。

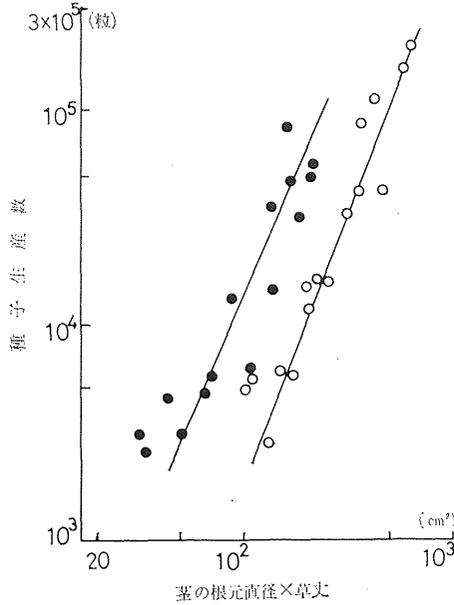


図13. ヨモギ(●)およびシロザ(○)における個体あたりの種子生産数と草丈×茎の根元直径との関係

iii) 同化産物の種子への投下率

ここでいう種子とは未熟な種子や果柄、その他の付属器をも除いた純粹の成熟種子をさしている。また、ヨモギのように地下茎でつながって群落を形成しているような植物では地下茎をふくめた個体の重量を知ることは困難であるが、ここではポット試験により得られた地上部重量と個体重量との関係(2式)から個体重量を推定した。

以上のような前提のもとに、種子重量が個体重量に対して占める割合を計算した(図14)。

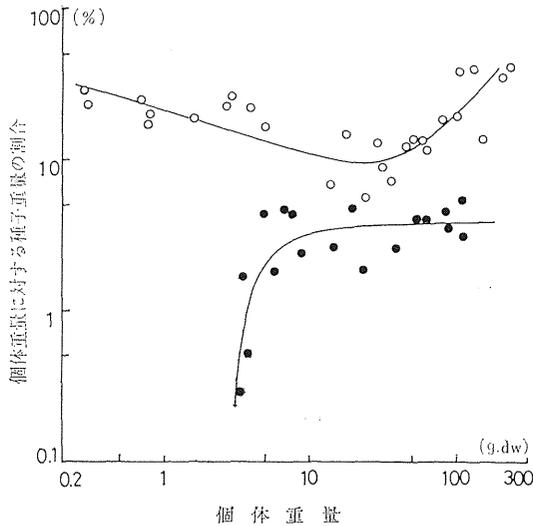


図14. ヨモギ(●)およびシロザ(○)における個体あたりの同化産物の種子への投下率(S/W)と個体重量との関係

この割合はヨモギでは0~7.6%であるのに対してシロザでは5.7~43.2%で、投下率自体もその変化の幅もシロザのほうが大きい。

なお、ヨモギ群落1m²あたりの種子への同化産物の投下率は約2%であった。

4. 発芽試験

ヨモギ、ヤマヨモギ、オトコヨモギを用いて温度条件の違いによる発芽率の違いをみた(図15)。ヨモギの上田産(標高500m)のものと菅平産(標高1300m)のものとは発芽のパターンはよく似ており、いずれも20°Cで最高の発芽率を示した。その値はそれぞれ96%および84%であった。ヤマヨモギでは発芽率は25°Cで最も高く、95%であった。

オトコヨモギの場合には全般に発芽率は低かったが、20°Cで最高となり31%に達した。

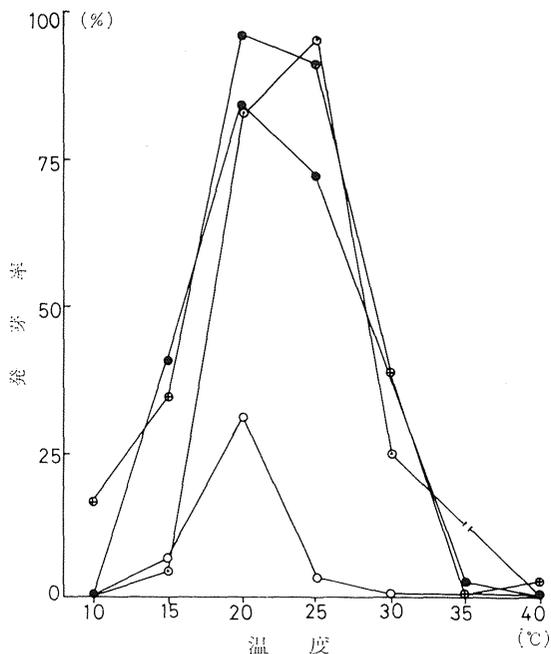


図15. ヨモギ属の植物3種の種子集団の温度条件による発芽率の違い(明条件10日間)

ヨモギ(菅平産) (●) ヨモギ(上田産) (⊕)
 ヤマヨモギ (◎) オトコヨモギ (○)

IV. 考察と結論

1. 乾物成長, 成長速度, 個体重量に対する各器官の重量比, 成長量の分配率

ヨモギ個体の種子からの第一年目の成長は(1)式で近似されるような単純ロジスチック曲線となる(図2)。この個体全体としての量的な成長は個体を構成する諸器官の成長量の和としてもたらされるが、それぞれの器官の成長の様子は器官ごとに違っている。このことは各器官の成長速度の変化の様子を比べてみると一層はっきりする(図4)。まず同化器官である葉の成長が最も早い時期にピークに達し、ついで支持器官である茎の成長のピークがくる。ここまでは一年生草本の場合と同じであるが、多年生草本であるヨモギの場合には地上部器官の成長の次に地下部器官、特に地下茎の発達が著しい。地下茎の成長速度は9月下旬頃に最大となるが、こ

の時期には個体全体の成長速度も最大になっている。ところで、葉や茎のような非越冬性器官と地下茎・根・種子のような越冬性器官とに分けて成長の様子を比べてみると、非越冬性器官の成長は個体の生育初期から中期にかけて、また越冬性器官の成長は中期以後に盛んになることがわかる(図2, 4, 6)。

葉についてみると最大成長を示す8月20日頃には個体重量中で葉重量が占める割合は約50%であるが、個体全体の成長が最大となる9月下旬には25%程度に減少する。一方、地下茎の場合には8月下旬に5%程度であったものが10月中旬には35%に達している。

ところで、このような植物の生育型の量的な特徴は同化された産物をいつ、どの器官へ、どのくらいの量を配分するかによって決まってくる。分配率に関しては成長の分配率、純生産の分配率、総生産の分配率が区別されているが(戸塚・木村, 1973)、ここではそのうちの成長の分配率を検討した。図6に示したように葉・地下茎両器官に対する成長の分配率の変化のパターンは基本的には同じもので、ある一点をピークとした山型の変化をするものと思われる。ただし、葉への分配率が最大になるのは芽生えのごく初期と考えられ、図にはあらわれていない。次にこの分配率の変化の様子と個体重量の中で器官重量の占める割合の変化の様子とを比べてみると、まず葉では両者はほとんど平行的に変化しており、葉への分配率が0に近づくと葉の占める割合もやや遅れて0に近づく。

一方、地下茎では分配率が0に近づくとときに地下茎の占める割合は一定の正数値に近づく。要するに、分配率が0に近づくととき、個体重量の中で各器官重量が占める割合はいずれも一定値に近づくが、その値は器官によって異なっており、葉のような非越冬性器官では枯死脱落のために0となり、地下茎のような越冬性器官では正数になる。

2. 茎重量/葉重量比、草丈、茎の根元直径、地上部重量、個体重量の間の関係

茎重量(W_s)/葉重量(W_l)比、草丈(H)、茎の根元直径(D)、地上部重量(T)、個体重量(W)などは互いに相関的な関係をもっている(図7, 8, 9)。しかし、これらの関係は完全に固定されたものではなく、ある程度の幅をもった可塑的なものであって、植物はこの幅の範囲内では個体の形態を適応的に変化させ得る。このような可塑的変異の幅の広さは、各々の種のもつ適応性の幅の広さに関係してこよう。

ヨモギの場合についてみると、 W_s/W_l 比は生育段階や生育条件の違いにより0.20から1.94までの変化の幅があった(図9)。また、この図でポット栽培で独立に育てられた個体と野外群落内の個体について、8月中旬から下旬にかけての W_s/W_l 比を比較してみると、同一地上部重量の個体でも W_s/W_l 比は野外のものの方がかなり大きくなっている。しかもこの傾向は大きな個体ほど強い。また、草丈は同一時期、同一地上部重量の個体について比較してみると、野外群落内の個体のほうが高くなっている(図8)。このような違いはポット栽培で芽生えから独立に育てられた個体と野外群落内の個体との間にみられる生育型の量的面での違いをあらわしている。

地上部重量と個体重量の関係については、ポット栽培によって芽生えから育てられた個体の場合には従来の相対成長式が適用でき、きわめて高い相関を示す。この関係を野外の個体に対して適用するには、前年度の地下部分の影響を考慮しなければならないため、確かに若干の危険性はあろう。しかし、前年度の貯蔵物質を消費しての急速な初期成長が終わり、地上部と地下部とが互いにバランスを保ちながら成長を遂げている時期にある個体については有効と考えられる。

3. 個体成長に伴うチッ素・カリの移動

先に述べたように非越冬性器官と越冬性器官とでは成長の盛んな時期が前後にずれているが、各器官におけるN濃度の相対値の変化の様子も非越冬性器官と越冬性器官とでは異っている。すべての器官でN濃度の相対値は各々の器官の成長初期に高く、その後次第に減少する傾向がある(図10)。葉や茎ではこのような減少傾向が最後まで続くのに対して、根や地下茎では再び上昇している。

生育後期における根や地下茎でのN濃度の相対値のこのような上昇は両器官への物質の蓄積と同時にNの回収・蓄積がおこっていることを示すものである。枯死葉からのNの回収率が生育後期において上昇していることもこの現象を裏付けする。

またKも個体の生育後期にはきわめて高率で回収されている(図11)。

4. ヨモギおよびシロザの種子生産

表2に示したように種子重量の比較では、100粒あたりの重量がシロザでは45.45mg、ヨモギでは6.78mgでシロザの種子はヨモギの種子より約7倍も重いことがわかる。

表-2 ヨモギとシロザにおける種子生産様式の比較

	シロザ	ヨモギ
生活型	Th, R _s , D ₄ , e	H, R ₂₋₃ , D ₁ , e
種子重量 (mg/100粒)	45.45	6.78
種子生産数		
個体あたり (千粒)	0.3~218.7	0.0~89.1
面積あたり (千粒/m ²)	420, 896	464
同化産物の種子への投下率		
個体あたり (%)	5.7~43.2	0.0~7.6
面積あたり (%)	4.6, 12.7	2.0

次に、個体あたりの種子生産数を比較すると、大きさが同じ個体の場合にはヨモギの方が多く生産している(図13)。

しかし面積あたりの種子生産数は必ずしもヨモギの方が多いたとは限らない。ヨモギ群落では地上茎の密度が33本/50×50cm²で約11.6万粒であったが、シロザ群落については66本/50×50cm², 131本/50×50cm²の密度でそれぞれ約22.4万, 10.5万粒の種子を生産したという報告がある(HAYASHI and NUMATA, 1968)。

種子への同化産物の投下率として、今回シロザとヨモギについて得られた値は個体あたりそれぞれ5.7~43.2%, 0.0~7.6%で、投下率および投下率の変異の幅はいずれもシロザの方が大きな値を示している。なお、従来の報告では一年生草本に対して5~40%, 多年生草本に対しては0.05~5%という値が得られている。(LONG, 1936; STERN and BEECH, 1965; HARPER and OGDEN, 1970; 長井, 1972; PUTWAIN and HARPER, 1972; 林・河野 1972, 1973; 河野, 1974; OGDEN, 1974)。

ところでヨモギのように地下茎を形成して個体が増殖してゆくタイプの種では地下茎で個体がつながっているため、投下率の計算は困難である。そこで今回の場合ではポット試験で得られた地上部重量と個体全重量の関係から個体重量を推定し、その値に基づいて投下率を計算した。

また、個体あたりの投下率の算定にはこのような困難があるため、どのような根系型の植物に対しても適用可能な測度として面積あたりの投下率を考えた。すると、上述の密度でヨモギ群落では約2%であるのに対し、シロザ群落では4.6%および12.7%であって、やはりシロザにおける種子への同化産物の投下率はかなりヨモギを上回っていた。

このように一生育シーズン内の同化産物の種子への投下率は個体あたりでも、面積あたりでもシロザのほうがヨモギに比べてかなり大きいことは明らかである。このことはシロザのような一年生植物では種子によってのみ繁殖が行なわれることを考えれば当然のことといえよう。

次にこのような生活様式をもつヨモギが二次遷移の第3番目のステージで優占するのはなぜかということが問題となる。しかし、このことは、1.他のステージの優占種の生活様式が明らかになってお互いに比較できること、2.各ステージの群落の環境条件が十分測定されること、によってはじめて解決されるだろう。

現在の段階では、ヨモギが遷移系列上のこの位置を占めるためには、風散布性の種子を多産すること、莖重量/葉重量比が比較的小さいこと、同化産物の地下部分への投下が大きいことなどの特徴が重要であることを指摘するにとどめたい。

引用文献

- 1) 榎本敬. 1973. セイタカアワダチソウの種子からの生長について. 20回日生態学会講演要旨
- 2) HARPER, J. L. and OGDEN, J. 1970. The reproductive strategy of higher plants: the concept of strategy with special reference to *Senecio Vulgaris* L. J. Ecol., 58: 681—698
- 3) 林 一六. 1967. 菅平地方における植物遷移の研究(1). 菅平研報, 1: 1—18
- 4) HAYASHI, I. and NUMATA, M. 1967. Ecology of pioneer species of early stages in secondary succession I. Bot. Mag. Tokyo, 80: 11—22
- 5) ——. 1968. Ecology of pioneer species of early stages in secondary succession II. The seed production. Bot. Mag. Tokyo, 81: 55—56
- 6) 林 一六. 1969. 菅平地方における植物遷移の研究(2). 日生態会誌, 19: 75—79.
- 7) HAYASHI. 1971. Secondary succession of herbaceous communities in Japan. Doctor thesis, Tokyo kyoiku University
- 8) 林征三・河野昭一. 1972. ハトムギの栽植密度と物質生産に関する研究. 第1報. 窒素施肥量が生育・収量におよぼす影響. 日作紀, 41(別2): 25—26.
- 9) ——. 1973. ハトムギの栽植密度と物質生産に関する研究. 第2報. 過密度条件における窒素施肥量の相異が生育収量におよぼす影響. 日作紀, 42(別1): 29—30.
- 10) 伊藤健次・井之上準・井手欽也. 1966. ヨモギの生理生態およびその防除法に関する研究(第1報) 雑草研究, 5, 85—90, 同第2報. 1967. 雑草研究, 5, 100—107, 同第3報. 1970 雑草研究 10, 15—18.
- 11) 河野昭一. 1974. 種の分化と適応, 407頁 三省堂.
- 12) 木村 充・戸塚 績. 1973. 植物の生産過程. 生態学講座 9, 121頁, 共立出版.
- 13) LONG, F. L. 1936. Application of calorimetric methods to ecological research. Publ. Carnegie Inst., Wash. No. 19: 91—105,

- 14) MONSI, M. und SAEKI, T. 1953. Über den Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduction. Jap. Journ. Bot. **14** : 22—52.
- 15) 長井幸雄. 1972. ヒメニラの繁殖様式とその生物学的意義. 北陸の植物, **20** : 84—91.
- 16) PUTWAIN, P. D and HARPER, J. L. 1972. Studies in the dynamics of plant population. V. Mechanism governing the sex ratio in *Rumex acetosa* and *R. acetosella* J. Ecol. **60** : 113—129.
- 17) STERN, W. R. and BEECH, D. F. 1965. The growth of Safflower (*Carthamus tinctoricus* L.) in a low latitude environment. Aust. Jour. Agr. Res., **16** : 801—816.
- 18) 矢野悟道. 1971. 草原植物の相対生長について. 草地生態系の生産と保護に関する研究, 沼田真編. 30—39.

Summary

The mode of life history of *Artemisia princeps*, which was one of the dominant at seral stages of subsera, is described based on the ecological characters including germination, quantitative aspects of growth form and the seed production.

1. The weight of leaves, stems and underground organs of plants grown from the seedlings was measured for one growing season. The ratio of stem weight/leaf weight of the plant increased from 0.2 to 1.94 during the growing season. The relationship between the weight of whole plant (W) and the weight of above ground part (T) was given by $W = 1.668 T^{1.067}$

2. The distribution of nitrogen and potassium concentration in the plant varied in the course of growth, and recollection of these elements from the dead parts of plant was observed.

3. According to the investigation of the productive structure of *A. princeps* stand attained 120 cm in height, the standing crop and leaf area index were 1,523.8 g dry weight per square meter and 4.92, respectively. The ratios of top weight/root weight and stem weight/leaf weight were 1.02 and 1.79, respectively.

4. The relationship between the number of seed grains per plant (Ns) and diameter at the base of stem (D) \times plant height (H) of the plant satisfied the equation, $Ns = 0.892 DH^{2.308}$. Using the equation, the number of seed grains produced by the stand was estimated to be 436,676 per square meter in which 132 individuals have been grown. Comparison of this value with measured number of seed grains of the stand (464,000 seed grains per m²), showed an error of 5.9 percent. The investment of the assimilated matter to the seeds of this species is 0-7.6 in the individuals and 2 percent in community, respectively. These values are smaller than these of 5.7-43.2 and 4.6-12.7 percent of *Chenopodium album*, one of the pioneer species of subsera.

5. The maximum germination rate of *A. princeps*, *A. montana* and *A. japonica* was observed to occur at temperatures in the range of 20°C-25°C under irradiated condition.

中安 均. 東京農工大農学部. Faculty of Agriculture, University of Agriculture and Technology. 林 一六. 東京教育大学菅平高原生物実験所. Sugadaira Biological Laboratory of Tokyo Kyoiku University.