

ススキ株の空間構造とその季節変化

Seasonal Change in the Structure of Cespitose *Miscanthus sinensis*

濱田 洋平*

Yohei HAMADA*

I はじめに

筑波大学陸域環境研究センターの熱収支・水収支観測圃場は、長期的な気象観測のために造成されたほぼ平坦な半径 80m の円形の草地である。1978 年および 1987 年には、草原植生を均一にするために牧草が播種されたが、圃場周辺に生育する植物種の侵入が徐々に進行した結果、現在では様々な植物種が不均一に混生している。

1993 年には、それまで夏と冬の年 2 回行われていた圃場全面の刈り取り作業が、年 1 回・冬のみに変更され、2005 年に再び年 2 回に戻るまでの間、圃場の植生は夏季の生長を阻害されることがなくなった。このような管理下における草原植生の生態を調査することを目的として、1992 ~ 2003 年にかけて（1995 年を除く）、出現した植物種とその被度、また主要な種については LAI および地上部バイオマスが、圃場内に設置された 40 ~ 80 個の定置コドラートにおいて毎年ほぼ同じ手法で測定されてきた（劉厦・及川, 1993；Liu, 1994；赤沢・及川, 1995；田中・及川, 1998；1999；横山・及川, 2000；2001；井楸ほか, 2002；莫ほか, 2003；横山ほか, 2004）。これらの調査によると、2003 年時点の草原植生は、関東地方低地の二次林の伐採跡地や耕作放棄地に見られるアズマネザサ・ススキ群集のチガヤ

・ススキ群落に区分される（莫ほか, 2003；横山ほか, 2004）。植生遷移の観点では、暖温帯の中生立地における二次遷移の過程にあり、第Ⅲ草本ステージ（セイタカアワダチソウ群落）から第Ⅳ草本ステージ（ススキ群落）への移行期にあると推定されている（莫ほか, 2003；横山ほか, 2004）。

このような生態学的調査と並行して、草原生態系と大気との熱・水・CO₂の交換過程を微気象学的手法によって解明する研究も進められてきた（戸田ほか, 1997；Saigusa *et al.*, 1998；李・及川, 2000；Toda *et al.*, 2000；下田ほか, 2002；2003；2004；Li *et al.*, 2003；2005；Shimoda *et al.*, 2005）。これらのフラックス観測の結果を草原植生の生態に基づいて考察する際、植物種の不均一な分布が問題となる。この状況を改善するための試みとして、李ほか（2002）は、パラグライダーから撮影した圃場の空中写真を用いて草原植生の優占種とその空間分布を明らかにした。それによると、圃場の植生は主としてセイタカアワダチソウ（*Solidago altissima*）・チガヤ（*Imperata cylindrica*）・ススキ（*Miscanthus sinensis*）の 3 種で構成されており、それぞれの種が優占する群落が占める面積は圃場全体の 33.6%, 30.3%, 36.1% となった。この結果、主要な 3 つの群落を代表する地点においてそれぞれ測定された生理・

* 筑波大学陸域環境研究センター

生態特性に関するパラメータに面積率を加味することにより、圃場全体での加重平均値を求めることができるようになった。

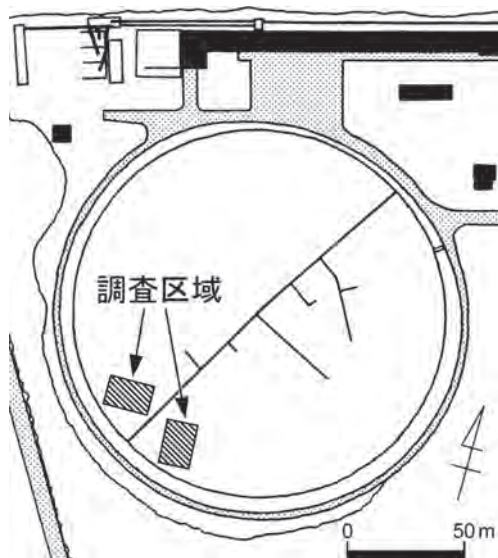
李ほか（2002）の研究では、2001年7～11月にかけて毎月空撮を行っているが、主要な3種の分布が最も判別しやすい10月の写真を用いて占有面積を計算している。3種のうち、セイタカアワダチソウおよびチガヤの生長は主として垂直方向であり、水平方向への伸長はあまり見られない。これに対して、同心円状に叢生して大きな株を形成するススキは、垂直方向のみならず水平方向にも大きく枝葉を伸長させるため、上空から見た場合の占有面積は季節的に変化する。生理・生態特性の中でも、土壌呼吸フラックスや根系・土壌有機物の量など地下部に関するパラメータは、ススキ株の中心部と周辺部では大きく異なることが予想される。圃場の草原植生における地下部を含めた生理・生態プロセスを解明するには、ススキ株の基底部の面積と、生長に伴って覆われる周辺部の面積とを個別に把握しておくことが望ましい。発達したススキ株では基底部の面積の増加速度は小さいため、春先、水平方向への伸長がほとんど生じていない時点での占有面積を基底部の面積、その後の生長に伴う占有面積の増加分を周辺部の面積とみなすことで、ススキの占有面積に占める両者の割合とその季節変化を推定できる。

これらの状況を踏まえ、本研究では、李ほか（2002）で得られたススキ群落の占有面積の値を時間方向に拡張することを目的として、ススキ株の空間構造の季節変化を地上における調査から明らかにした。

II 方法

1. 調査区の位置

李ほか（2002）によると、圃場に生育するススキは南西部に成立した大規模な群落と全域に散在する孤立した株からなる。本研究ではこのうち、



第1図 調査区域の位置

ススキのバイオマスの主たる部分を占める南西部の群落内に調査区を2箇所設定し（第1図）、調査対象として10株ずつ、合計20のススキ株を選定した。

2. ススキ株の半径および草丈の測定

ススキ株の半径および草丈の測定は、2007年4月～10月の毎月中旬～下旬にかけて以下のように行った。

まず調査株の選定時に、株の番号を書いたテープを貼った竹棒を株の中心に垂直に立てた。ススキ株の半径は、株の周囲4方向の外縁に竹棒を垂直に立て、中心からの水平距離を1cm単位で記録した。竹棒を立てる方向を毎回一致させるため、圃場中央のタワーと株の中心とを結んだ延長線上に1本目を立て、そこから90度ずつ時計回りに移動しながら測定した。隣接して生育する他のススキ株やセイタカアワダチソウと重なる場所では、重なった葉や茎の高さがほぼ同じ場合はちょうど中間の位置、高低差がある場合は高い位置を占めている側の植生の端の位置を基準とした。これは、空中写真による判定結果と比較する

ためである。

草丈は、測高桿を用いて5 cm単位で測定した。株の内部で高さの異なる場所がある場合は、それぞれの場所で数回ずつ測定を行い、おおよその平均値を算出して記録した。また、9月の出穂以降は葉と穂の間に明らかな高度差が生じたため、それぞれについて個別に測定し記録した。

3. 水平面積および地上部体積の計算

ススキ株の水平面積 S は、株の形状が楕円で近似できるものと仮定し、以下の式を用いて推定した。

$$S = \frac{r_1 + r_3}{2} \times \frac{r_2 + r_4}{2} \times \pi \quad (1)$$

ここで、 $r_1 \sim r_4$ は時計回りに順次測定した中心からの水平距離、 π は円周率である。また、ススキ株の占める空間の地上部の体積 V は以下の式で計算した。

$$V = S \times h \quad (2)$$

ここで h は草丈であるが、9月の出穂以降は葉の高さと穂の高さをそれぞれ適用した場合について個別に求めた。

III 結果および考察

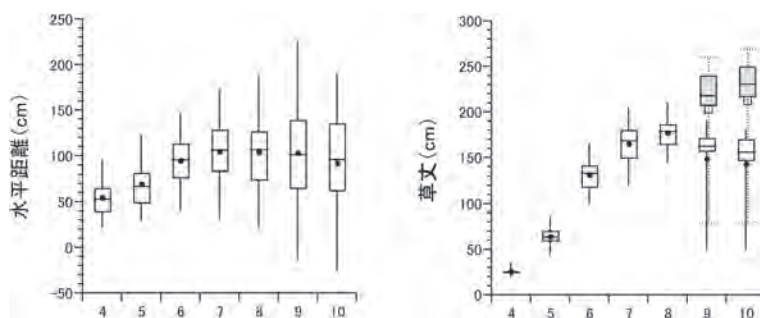
1. 中心からの水平距離および草丈

野外調査から得られた、ススキ株の中心から外周までの水平距離および草丈の季節変化を第2図に示す。この図に示された結果と調査時の観察から、ススキ株の生長に伴う空間構造は次の3つのステージに分類される。

第Ⅰ期は4～6月で、水平・垂直方向ともに順調に伸長しており、この期間内に中心からの水平距離はほぼ倍増し、草丈は5倍を超える伸びを示した。

第Ⅱ期は7～8月で、生長がやや鈍る傾向を示した。これは植物季節的な影響のほか、水平方向については隣接する株との競合に伴って伸長が鈍化する場所が多く見られた。測定手法の関係上、相対的に低い株は隣接する高い株に覆われた分だけ水平距離を減らすことになり、その結果平均値にはあまり変化はないものの、株や測定位置によるばらつきは増加した。

第Ⅲ期は9～10月で、9月上旬のススキの出穂に伴う大きな変化が生じた。まず、約半数の株で全体または一部の稈が根元から倒壊した状態となった。未倒壊の株にも隣接した株の倒壊部に押されたり覆われたりしたものが多数見られ、中に



第2図 各月におけるススキ株の中心から外周までの水平距離（左）および草丈（右）箱ひげは下から順に最小値・25%点・中央値・75%点・最大値を、黒丸は平均値をそれぞれ表す。水平距離は株毎の平均は取らず、4方向×20株の80データを対象とした。9月および10月の草丈については、穂の高さを含めたものを灰色・点線の箱ひげおよび白四角で示した。

は株の中心を越えて隣接株に覆われたため、水平距離がゼロやマイナスとして測定される場合もあった。10月には開花期を迎えたセイタカアワダチソウの伸長がススキ株の周囲で顕著になり、ススキの葉の高さを上回る場所も見られた。これらの結果、水平距離の測定位置間のばらつきはさらに増大し、平均でもわずかに減少した。

草丈については、穂の高さが第Ⅱ期から大きく伸長したのに対し、葉の高さは逆に低下した。この低下は倒壊の影響を受けていない株にもおこむね認められたため、植物季節的な変化も含まれていると考えられる。倒壊の影響はむしろ、株間のばらつきの変化に明瞭に現れており、第Ⅰ～第Ⅱ期には平均値と中央値がほぼ一致していたのに対して、第Ⅲ期には完全に倒壊した株の低い草丈に引きずられ、平均値は25%点を下回った。

2. 水平面積および地上部体積

第2図に示した結果に基づいて(1)式および(2)式から計算した、ススキ株の占める水平面積および地上部体積の季節変化を第3図に示す。

水平面積は、第Ⅰ期に相当する4～6月にかけて増加したのに対し、第Ⅱ～第Ⅲ期に相当する7月以降はほぼ一定となった。地上部の体積も、同様に第Ⅰ期に急速に増大し、第Ⅱ～第Ⅲ期の変化は小さくなった。9月および10月については、葉の高さおよび穂の高さを適用した場合の体積を

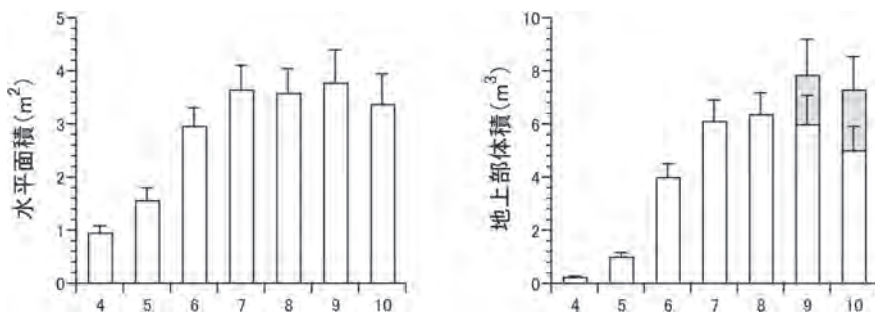
示したが、いずれの月も両者の間に有意差が見られた($P<0.01$)。

3. 生長に伴う相対変化

李ほか(2002)による圃場の群落分布図の作成に使用された10月の値を基準とした、ススキ株の水平面積および地上部体積の相対変化を第1表に示す。水平面積は、株の基底部の面積に相当する4月の30%弱から9月の112%まで大きく変化した。李ほか(2002)で推定されたススキ群落の面積率を当てはめると、圃場全体に占めるススキの占有面積は10.2%～40.4%の間で変化することになる。地上部体積の変化はより大きく、4月には10月の5%未満であったのに対し、8～9月にかけては10月の120～130%程度の値を示した。

第1表 10月の結果を基準としたススキ株の水平面積および地上部体積の相対変化

調査日	水平面積	地上部体積	
		草の高さに基づく	穂の高さに基づく
2007/4/21	28.2 %	4.9 %	3.4 %
5/16	46.4	20.1	13.8
6/13	87.8	79.9	54.9
7/17-18	108.1	122.2	83.8
8/18-19	106.2	127.2	87.3
9/18-19	112.0	119.7	107.7
10/18	100.0	100.0	100.0



第3図 各月におけるススキ株の占める領域の水平面積(左)および地上部体積(右) エラーバーは標準誤差を表す。9月および10月の体積については、草丈に穂の高さを適用したものを灰色で示した。

圃場の草原植生が生長を開始した4月の時点で、ススキ株の周辺、および株の中央部が枯れてできた円形の空間である dead center には、セイトカアワダチソウをはじめヨモギ (*Artemisia princeps*) やスギナ (*Equisetum arvense*) などの C3 植物が数多く確認された。ススキ群落内のセイトカアワダチソウは、その後も株間の隙間で生長を続け、比較的株間の広い場所では群生してススキを超える草丈に達するものも見られた。その一方、もう1つの圃場の優占種であるチガヤは、ススキ群落の内部では年間を通してほとんど確認できなかった。したがって、ススキ群落の占有面積の季節変化は、セイトカアワダチソウ群落の面積と相補的な関係にあると見なすことができる。本研究の成果に基づいて、優占種が占める面積をその季節変化まで含めて評価することにより、圃場に成立した草原植生の生態をより詳細に解析することができると期待される。

文献

- 赤沢孝之・及川武久 (1995): 水理実験センター草原生態系における主要植物種の現存量の季節変化とその生態学的解析. 筑波大学水理実験センター報告, **20**, 69-77.
- 井桝史彦・莫 文紅・加藤美恵子・及川武久 (2002): 陸域環境研究センター圃場における 2001 年の C3/C4 混生草原の LAI と地上部バイオマスの季節変化. 筑波大学陸域環境研究センター報告, **3**, 17-25.
- 下田星児・莫 文紅・村山昌平・及川武久 (2004): 渦相関法と大気炭素安定同位体手法による夜間生態系呼吸量の細分化. 筑波大学陸域環境研究センター報告, **5**, 21-28.
- 下田星児・莫 文紅・村山昌平・高村近子・及川武久 (2003): 大気炭素安定同位体比による C3/C4 混生草原生態系 CO₂ 交換特性の解析. 筑波大学陸域環境研究センター報告, **4**, 11-17.
- 下田星児・李 勝功・及川武久 (2002): 草原における群落表面温度と微気象要素の日変化. 筑波大学陸域環境研究センター報告, **3**, 111-114.
- 田中克季・及川武久 (1998): 水理実験センター内円形圃場草原における C3・C4 植物の LAI の季節変化 (1996, 1997). 筑波大学水理実験センター報告, **23**, 87-89.
- 田中克季・及川武久 (1999): C3/C4 植物が混生した水理実験センター内円形草原圃場におけるバイオマスと LAI の季節変化特性. 筑波大学水理実験センター報告, **24**, 121-124.
- 戸田 求・三枝信子・木村富士男・及川武久 (1997): 草原群落-大気間の CO₂/H₂O 交換過程の季節変化に関する実験的研究. 筑波大学水理実験センター報告, **22**, 79-80.
- 莫 文紅・井桝史彦・横山智子・及川武久 (2003): 陸域環境研究センター圃場における 2002 年の C3/C4 混生草原の LAI と地上部バイオマスの季節変化. 筑波大学陸域環境研究センター報告, **4**, 109-117.
- 横山智子・及川武久 (2000): 水理実験センター圃場における 1999 年の C3/C4 混生草原の LAI とバイオマスの季節変化. 筑波大学陸域環境研究センター報告, **1**, 67-71.
- 横山智子・及川武久 (2001): 陸域環境研究センター圃場における 2000 年の C3/C4 混生草原の LAI とバイオマスの季節変化. 筑波大学陸域環境研究センター報告, **2**, 37-39.
- 横山智子・莫 文紅・及川武久 (2004): 陸域環境研究センター圃場における 2003 年の C3/C4 混生草原の LAI と地上部バイオマスの季節変化. 筑波大学陸域環境研究センター報告, **5**, 119-127.
- 李 勝功・及川武久 (2000): C3/C4 混生草原における CO₂ フラックスの日変化. 筑波大学陸域環境研究センター報告, **1**, 73-75.

- 李 載錫・李 吉宰・及川武久 (2002): パラグライダーから撮影した写真に基づく草原群落の種組成解析とバイオマスとリター量の推定について. 筑波大学陸域環境研究センター報告, **3**, 27-33.
- 劉 厦・及川武久 (1993): 水理実験センター草原生態系の現存量の種別の季節変化と環境条件. 筑波大学水理実験センター報告, **18**, 69-75.
- Li, S.-G., Lai, C.-T., Lee, G., Shimoda, S., Yokoyama, T., Higuchi, A. and Oikawa, T. (2005): Evapotranspiration from a wet temperate grassland and its sensitivity to microenvironmental variables. *Hydrological Processes*, **19**, 517-532.
- Li, S.-G., Lai, C.-T., Yokoyama, T. and Oikawa, T. (2003): Carbon dioxide and water vapor exchange over a *Miscanthus*-type grassland: Effects of development of the canopy. *Ecological Research*, **18**, 661-675.
- Liu, S. (1994): Seasonal changes of biomass and carbon dioxide flux in a grassland. M.S. thesis of the Master's Program in Environmental Sciences, Univ. Tsukuba, 50 p.
- Saigusa, N., Oikawa, T. and Liu, S. (1998): Seasonal variations of the exchange of CO₂ and H₂O between a grassland and the atmosphere: An experimental study. *Agricultural and Forest Meteorology*, **89**, 131-139.
- Shimoda, S., Mo, W. and Oikawa, T. (2005): The effect of characteristics of Asian monsoon climate on interannual CO₂ exchange in a humid temperate C3/C4 co-occurring grassland. *SOLA*, **1**, 169-172.
- Toda, M., Saigusa, N., Oikawa, T. and Kimura, F. (2000): Seasonal changes of CO₂ and H₂O exchanges over a temperate grassland. *Journal of Agricultural Meteorology*, **56**, 195-207.
- (2008 年 4 月 25 日受付, 2008 年 8 月 28 日受理)