

クマイザサ小面積開花枯死後の

非開花ラメットの侵入による群落回復パターン

秋田県立大学 ○小川りさ 坂田ゆず（教授） 蒔田明史（特別研究員）

1. はじめに

ササは日本の森林内で優占し、森林の動態に大きな影響力を持つ植物群です(齋藤 2013)。そのため、森林管理などを行う上ではササの生態を多面的に検討する必要があります。また、100 年以上にわたって地下茎による栄養繁殖を続けた後、広範囲にわたり一斉に開花・枯死するという特異的な生活史をもちます (Janzen 1976) が、こうした一斉開花の他に、この開花周期からずれた小面積開花も度々起こっています (Mizuki *et al.* 2014)。一斉開花後は、発生した実生によってササ群落を回復させることが知られていますが (Makita *et al.* 1993)、小面積開花後の更新過程に関する知見は限定的です。小面積開花後は、空間を優占していたササ群落の一部が枯死することによって空きパッチが生まれ、そこが実生更新の場となります。一方で、周囲には非開花のササが存在しており、地下茎を伸ばし、ラメット(地上稈:親個体から分離されても独立に存在できる潜在能力をもつ形態上の単位)を発生させ、空きパッチに分布拡大する可能性があります。そのため小面積開花後のササ群落の更新過程としては、①実生更新が行われる可能性と、②非開花のササのラメットが侵入して更新する 2 つのパターンが考えられます。

ササ類では周囲の環境の違いによって、地下茎の節からの稈の発生率を変化させ、群落の稈密度を調整している可能性が考えられています (Makita 1996 ; 渡辺ら 1999)。特に Makita (1996) では、稈密度が低い初期には地下茎から多くの稈を発生させ、群落の稈密度が高くなった際には地下茎からの稈の発生率が低くなったことが示されています。このような特性が、ササが急速に、かつ効率的に場を占めることに寄与している可能性があります。周囲の非開花のササによる更新の場合にも、小面積開花後の利用可能な空きパッチに多くの稈を配置して、速やかに場を占めるようなメカニズムがあるかもしれません。

そこで本研究では、小面積開花後の更新過程について明らかにすることを目的とし、(1) 小面積開花後 12 年間で植生はどう変化したのか、(2) 非開花のササが侵入したときにどのように場を占めるのか、という 2 つの問いのもと、調査を行いました。

2. 取組・研究方法

調査地は秋田市植物園脇の落葉広葉樹林内で、2011 年に林床を優占するクマイザサが 2,300 m²にわたって小面積開花し、翌年の 2012 年に 3.4±4.7 /m²で実生が発生しました。その周囲には非開花のササが分布しています。開花地に 50×50 m 調査区を設置し、以下の調査を行いました。

(1) 植生の回復状況

小面積開花後 12 年が経過した現在の植生の回復状況を調査するため、植被率（植物が地表を覆う割合）調査を行いました。植物園の調査区を 5×5 m に分割し、高さ 2 m 以下の植被率をパーセントで記録し、Londo の十進階級に基づいて区分しました。さらに植生を、2011 年の小面積開花によるササの実生・非開花のササ（2012 年から 2023 年まで非開花）・木本類・草本類に区分し、それぞれの被度を記録しました。

(2) 非開花のササの侵入様式

調査区内で非開花のササの稈密度の異なる場所に 1×1 m のプロット (n=11) を設置し、地上部について、ササの稈密度・稈ごとの稈高・地際直径・稈齢を計測しました。稈齢から、1 年生以上の稈密度を 2022 年の推定稈密度、2 年生以上の稈密度を 2021 年の推定稈密度としました。ただし、枯死稈の稈齢はわからなかったため、推定稈密度には含まれていません。また、調査区内の環境条件について知るため、2022 年 8 月に 50×50 m 調査区内の 10 m の格子点上で土壌水分と光条件を調べました。格子点上の 2×2 m の方形区の中で 12 点取り、地表から深さ 12 cm のところで土壌水分を測定し、平均値を算出しました。機器は、土壌水分計 (HydroSense II, Campbell Scientific, Inc.) を使用しました。光条件は、格子点の非開花のササ上である地上から 170 cm の高さで、魚眼レンズをつけたデジタルカメラを水平に保ち、全天写真を撮影しました。撮影した写真は、全天写真解析プログラム CanopOn 2.03 (竹中 2001) を用いて開空度を算出しました。地上部の計測を終えた後、プロット内に生育するササの地下茎を掘り取り、地下茎の太さ・節数・各節の芽の状態を計測しました。ササの地下茎は節構造となっており、その各節に休眠芽を持っています。この休眠芽が大きくなることで筍、稈へと成長します。各節の状態を、休眠芽・筍・稈・欠損芽・枯死稈に分類し、そのうち休眠芽・筍・稈は生きている節として“活性節”と定義しました (豊岡ら 1985)。活性節のうち、発生した稈を有効節割合として以下のように算出しました。

$$\text{有効節/活性節 (\%)} = \text{稈数/活性節数} \times 100$$

前年までの周囲の環境によって次の年に出す稈の形質が異なるかを知るために、統計解析を行いました。まず、有効節/活性節 (%) の違いについて着目し、応答変数を当年稈数、説明変数をプロット内の前年の推定稈密度、土壌水分、開空度、地下茎の太さ、Offset 項を活性節数とした一般化線形モデル (GLM) を構築しました。また 1 年遡って応答変数を 1 年生稈数とした場合で、同様の解析を行いました。応答変数はポアソン分布に従うと仮定し、説明変数の効果の有用性は χ^2 分布を仮定した尤度比検定によって確認しました。次に稈の高さに着目し、応答変数を当年稈の高さ、説明変数をプロット内の前年の推定稈密度、土壌水分、開空度、地下茎の太さ、稈の太さとした一般線形モデル (LM) を構築しました。また 1 年遡って応答変数を 1 年生稈の高さとした場合で、同様の解析を行いました。応答変数は正規分布に従うと仮定し、説明変数の効果の有用性は χ^2 分布を仮定した尤度比検定によって確認しました。

3. 結果

(1) 植生の回復状況

調査区内の林床を優占していたササが 2011 年に枯死しましたが、2023 年の調査区全体の植被率は約 70%で、おおよそ植生が回復していました。それぞれの被度に着目すると、ササ実生の被度は 0.7%のみでした（図 1）。一方、非開花のササが 45%を占めており、周囲からの侵入が著しいことが確認されました。非開花のササの被度の違いを見ると、全体的に被度が高いわけではなく、その分布は不均一でした（図 2）。ササの実生は、非開花のササの被度が比較的低い場所に分布していました。

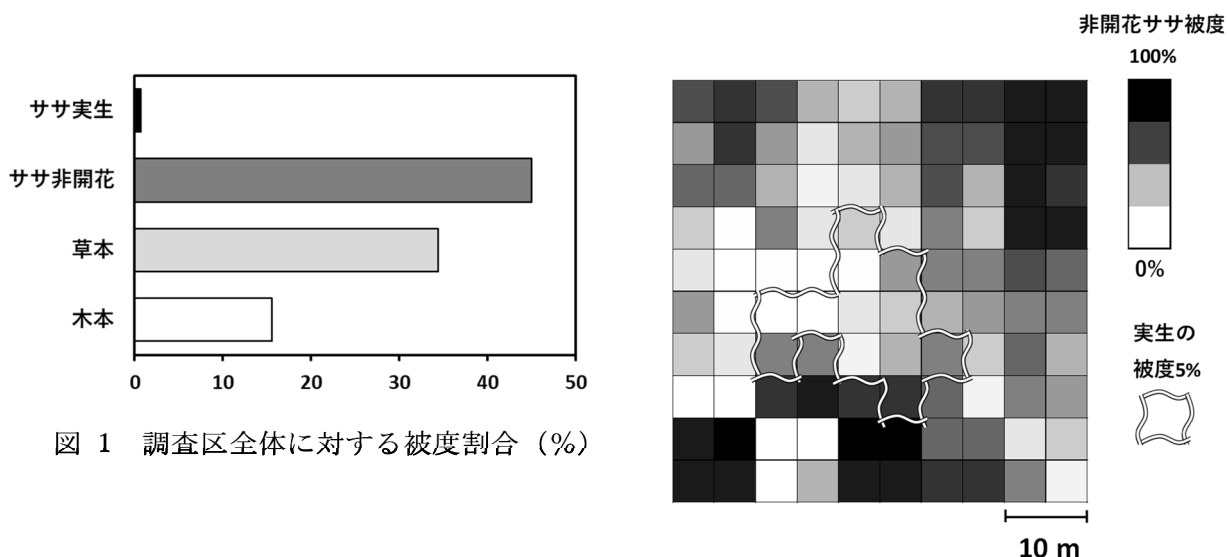


図 1 調査区全体に対する被度割合 (%)

図 2 非開花のササの被度分布図

(2) 非開花のササの侵入様式

今回は、前年までの周囲のササの稈密度が次の年に出す稈の形質に影響を与えるかどうかについて注目しました。

有効節/活性節(%)について着目すると、当年稈（2023 年に発生した稈）の有効節/活性節(%)に影響を及ぼす環境要因は検出されませんでした（表 1、図 3）。次に 1 年遡って、1 年生稈（2022 年に発生した稈）の有効節/活性節(%)には、2 年生以上の稈密度（2021 年の推定稈密度）と土壤水分が負の影響を及ぼしていました（表 2、図 4）。つまり、2021 年の稈密度が低かったと推定される箇所ほど、2022 年に地下茎の休眠芽を活性化させ、たくさん稈を発生させていました。

表 1 当年生稈の有効節/活性節(%)に影響を与える要因についての GLM の結果

説明変数	推定値
1 年生以上の稈密度	0.11
土壤水分	0.00
開空度	-0.61
地下茎の太さ	0.77

表 2 1 年生稈の有効節/活性節(%)に影響を与える要因についての GLM の結果

説明変数	推定値
2 年生以上の稈密度	-0.25 ***
土壤水分	-0.27 **
開空度	0.15
地下茎の太さ	0.45 *

* : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$

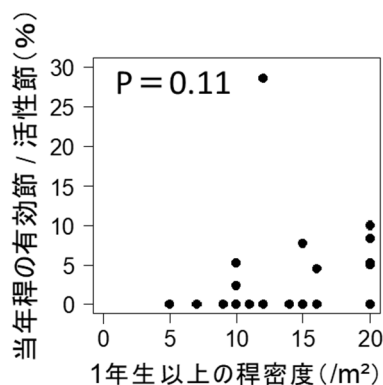


図 3 1年生以上の稈密度と当年稈の有効節/活性節(%)の関係

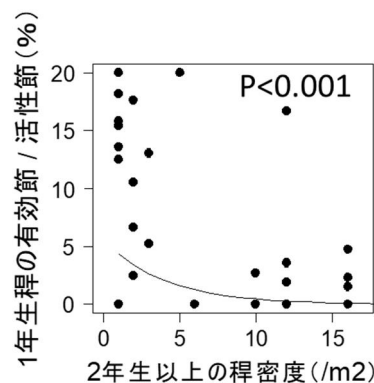


図 4 2年生以上の稈密度と1年生稈の有効節/活性節(%)の関係

稈の高さに着目すると、当年稈（2023年に発生した稈）の高さには、1年生以上の稈密度（2022年の推定稈密度）、土壌水分が正の影響、開空度が負の影響を及ぼしていました（表3、図5）。つまり、2022年の稈密度が高かったと推定される箇所ほど、2022年に高い稈を発生させていました。次に1年遡って、1年生稈（2022年に発生した稈）の高さにも2年生以上の稈密度（2021年の推定稈密度）が正の影響を及ぼしており、同様の結果が示されました（表4、図6）。

表 3 当年生稈の高さに影響を与える要因についての LM の結果

説明変数	推定値
1年生以上の稈密度	1.79 **
開空度	-10.39 **
土壌水分	3.77 *
稈の太さ	13.13 ***
地下茎の太さ	7.98 *

表 4 当年生稈の高さに影響を与える要因についての LM の結果

説明変数	推定値
2年生以上の稈密度	3.91 **
開空度	4.25
土壌水分	-1.33
稈の太さ	-5.63
地下茎の太さ	-6.03

* : $p < 0.05$ 、** : $p < 0.01$ 、*** : $p < 0.001$

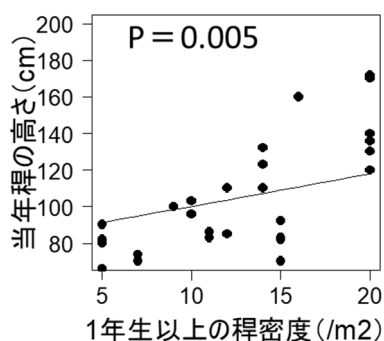


図 5 1年生以上の稈密度と当年稈の高さの関係

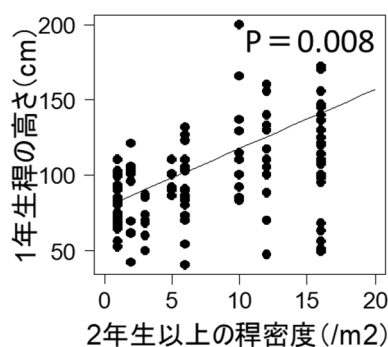


図 6 2年生以上の稈密度と1年生稈の高さの関係

4. 考察

小面積開花枯死後の植生の回復は、主に非開花のササによるものが多いことがわかりました。ササの実生は定着し、生存していることが確認されましたが、更新は進んでいま

せんでした。調査区の中で非開花のササの分布は不均一であり、現時点では、実生の分布が集中する場所にはあまり侵入が見られませんでした。今後実生が生残している場所にも分布を拡大することが考えられます。

非開花のササは、前年までの周囲の稈密度が低い場所ほど、次の年に地下茎の休眠芽をたくさん活性化させ、稈を発生させていました。また、前年までの周囲の稈密度が高い場所では、次の年により高い稈を発生させていました。周囲に妨げるものがないところでは、稈数を増やして平面的に場を占める傾向があり、一方、すでに周囲が占有されているところでは、高い稈を出す傾向が見られました。このような特徴が、ササ個体群が急速に分布拡大し、群落を維持することにつながると考えられます。前年の稈密度が翌年に発生させる稈の形質に影響を及ぼさない年もありましたが、これはサンプル数が少ないことやササの成長に年変動があることが考えられます。このように成熟したササは、行き着いた環境に応じて稈の出し方を可塑的に変化させることで、急速に場を占めるような生態をもつことが見出されました。この結果からも、実生が成長し分布域を拡大するよりも、非開花のササの侵入速度の方が早く、実生を被陰する可能性が高いと考えられます。

今回の調査から、非開花のササによる更新の可能性が高いと考察しましたが、実生個体群は定着し、成長は続けているので、今後さらに残存実生の生残・成長について長期的に観察することが必要です。実生が少しずつ成長し分布拡大するのか、それとも周囲の非開花のササによって覆われるのか、観察事例を蓄積することで、ササの生活史における小面積開花という現象を明らかにすることにつながると考えます。

5. 参考文献

- Janzen DH (1976) Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 347-391
- Makita A (1996) Density regulation during the regeneration of two monocarpic bamboos: self-thinning or intraclonal regulation? *Journal of Vegetation Science* 7: 281-288
- Makita A, Konno Y, Fujita N, Takeda K, Hamabata E (1993) Recovery of a *Sasa tuboiana* population after mass flowering and death. *Ecological Research* 8: 215-224
- Mizuki I, Sato A, Matsuo A, Suyama Y, Suzuki J-I, Makita A (2014) Clonal Structure, Seed Set, and Self-Pollination Rate in Mass-Flowering Bamboo Species during Off-Year Flowering Events. *PLOS ONE* 9: e105051
- 齋藤智之 (2013) ササのユニークな生態とその管理・利用：林床植物としてのササの管理. *森林科学* 69: 2-3
- 竹中明夫 (2001) 全天写真解析プログラム CanopOn 2.03c
- 豊岡洪, 佐藤明, 石塚森吉 (1985) 地下部構造からみたササ 3 種の生育特性. *日林北支論* 34: 92-94
- 渡辺也恭, 板野志郎, 大久保忠旦 (1999) 放牧条件下でのネザサ (*Pleioblastus chinensis* var. *viridis*) の地上茎密度の維持機構. *日本草地学会誌* 44(4): 264-270