

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

Seasonal Change of LAI and Biomass of a C3/C4 mixed grassland in
1999 in the Environmental Research Center, University of Tsukuba

横山智子・及川武久

Tomoko YOKOYAMA* and Takehisa OIKAWA**

はじめに

日本列島は南北に長く伸びているので、気候的にも亜寒帯、冷温帯、暖温帯、亜熱帯に広がっており、また、アジアモンスーンの影響を受けて、降水量も1000~3500mmと多いため、極相群落としては、森林が成立するところである。調査地である筑波大学水理実験センター内の円形圃場は、1992年までは年2回(夏、冬)、1993年以降は年1回(冬)の地上部刈り取り管理により草原植生が維持されている。この人為的管理が行われなくなるとアズマネザサが優占し、その後木本植物が侵入し、低木林やアカマツ、コナラなどの陽樹林が発達し、最終的にはシラカシのような照葉樹林が成立するものと考えられる。

このような温帯域に成立する草原では、C3植物とC4植物が混生しており、C3植物は一般的に早春に成長を開始し、一方C4植物は夏季によく成長するという異なる生態特性を持つ(Monson *et al.* 1983)ため、群落内で優占する光合成型が季節的に逆転することが知られている。

そこで本研究では、1993年から水理実験センターの円形圃場で継続して行われている植生動態調査を1999年も行い(但し1995年を除く)、群落内の種別のLAI(葉面積指数)とバイオマスを測定した。また、1999年の植生調査と、過去の調査(劉・及川, 1993; 赤沢・及川, 1995; 田中・及川, 1998)をもとに当該圃場における最近の種組成の変化傾向を調べた。

植生調査方法

筑波大学水理実験センター圃場内に、定置コドラート(2m×2m)を東西列40個、南北列40個設置した。この設置した全定置コドラートにおいて、毎月1回種別に被度を測定した。コドラートの面積(4 m²)を100として、それぞれの植物種がその何%の面積を被覆しているかを測定した。各コドラートにおいて被度が0.5%以下の種については出現の記録のみを行い、また、全コドラートにおける出現頻度が5%以下の種についても同様に出現の記録のみを行った。この被度調査で出現頻度が5%以上で各コドラートでの被度が0.5%以上の種を対象に、毎月1回の被度調査に合わせて、地上部の刈り取りによる乾燥重量と葉面積の実測を行った。

対象となる種について、圃場内の定置コドラート以外の場所において種毎に3地点で被度測定をした後、その種の地上部を刈り取った。刈り取った植物体は、葉と茎に分けた。自動葉面積計(AAM-7 林電工)を用いて葉面積を測定した後、葉と茎を乾燥機に入れ、80℃で約1週間乾燥させた。乾燥させた試料は、デシケーターに移し、室温まで冷ました後、乾燥重量を測定した。この刈り取り測定により、被度-乾燥重量、被度-葉面積の関係式を求め、この式に定置コドラートの被度測定データを適用して、全調査コドラートにおける種別の乾燥重量と葉面積を推定した。

結果は、各月(4月から10月)における種別のLAI(Leaf Area Index: 単位地表面積当たりの葉面積)とバイオマス(g dry weight/m²: 単位地表面積当たりの植物の地上部乾燥重量)として算出し、これを実験地

*筑波大学生物科学研究科 **筑波大学生物科学

表1 調査地の気象データ(1993～99年) 平年値は1993～98年までの平均値、空欄は欠測月、気象データは全て水理実験センターから入手

	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	Mean	
Air Temperature (1.6m Height °C)	1993	3.0	4.4	6.0	10.6	15.9	19.9	20.6	23.1	20.7	14.9	10.8	5.2	12.9
	1994	1.5	3.6	5.8	13.1	17.3	20.6	25.0	26.8	22.9	17.7	9.4	4.3	14.0
	1995	2.0	3.2	6.0	13.1	17.8	18.7	24.6	26.9	21.6	16.3	7.4	2.9	13.4
	1996	2.6	2.6	6.8	10.1	16.1	20.3	24.6	24.1	19.1	14.8	9.6	5.5	13.0
	1997	2.2	3.5	8.1	13.1	17.2	21.2	24.8	25.1	20.8	14.5	11.1	5.5	13.9
	1998	2.0	4.4	7.7	14.4	18.6	19.6	23.4	25.1	22.6	17.6	9.9	5.0	14.2
	average	2.2	3.6	6.7	12.4	17.2	20.1	23.8	25.2	21.3	16.0	9.7	4.7	13.6
1999	°3.0	3.2	8.0	13.1	18.0	°21.2	24.8	°27.3	°24.2	16.2	9.7	3.9	12.1	
Precipitation (mm)	1993	48.2	57.4	60.1	48.7	103.1	110.2	193.0	289.1	12.0	164.9	120.0	62.8	105.8
	1994	1.8	79.3	109.3	99.1	102.2	61.7	179.4	58.4	419.0	48.5	46.9	65.6	105.9
	1995	79.5	17.0	188.5	102.2	209.8	147.2	135.3	39.2	174.0	57.0	36.1	0.1	98.8
	1996	16.1	43.9	123.8	58.9	120.5	42.8	131.4	13.2	258.0	76.0	102.1	45.4	86.0
	1997	5.3	32.0	78.5	76.4	144.3	118.4	47.9	34.2	194.6	13.7	95.3	38.4	73.3
	1998	86.1	75.8	75.1	197.9	198.5	126.7	181.2	143.5	300.9	122.5	4.0	39.2	129.3
	average	39.5	50.9	105.9	97.2	146.4	101.2	144.7	96.3	226.4	80.4	67.4	41.9	99.8
1999	6.0	38.0	113.5	178.5	102.4	135.0	180.0	122.0	87.0	90.6	37.0	1.0	89.9	
Short-Wave Radiation (MJ/m ² /DAY)	1993	6.6	12.2	14.2	15.6	18.2	14.4	10.7	12.8	11.1	10.1	8.0	7.0	11.7
	1994		12.7	13.8	17.3	17.4	15.5	16.5	18.5	11.3	8.4	8.5	7.3	13.4
	1995		12.6	12.3	16.6	15.8	13.2	14.5	19.0	12.7	11.4	10.7	10.2	13.5
	1996		12.4	14.4	17.9	17.5	15.5	18.1	16.9	13.2	10.7	7.2	8.6	13.9
	1997		13.3	14.0	16.3	16.6	15.7	17.9	16.6	11.2	13.3	8.3	6.7	13.6
	1998	8.8	11.0	15.0	12.3	16.5	12.9	15.2	12.1	11.7	9.6	9.5	7.8	11.9
	average	7.7	12.4	14.0	16.0	17.0	14.5	15.5	16.0	11.9	10.6	8.7	7.9	12.7
1999		12.8	11.7	14.5	17.8	°15.7	17.7	°19.0	°13.3	10.2	8.4	8.4	12.7	

また、草丈は調査開始の4月に圃場内にランダムに10箇所測定地を設け、その地点における最高草丈を毎月2回記録した。

結果

水理実験センターでルーチン的に観測されている気象要素の1999年の月平均値を、1993～98年の月平均値と比べると(表1)、1999年は、年間降水量が1091.0mmであり、月別に見ると7月が最大で180.0mm、次いで4月が178.5mmであったのに対し、1993～98年の平均年間降水量は1198mmで、最低が1997年の879mm、最大が1998年の1551mmであった。従って、1999年は平均的な降水を記録した年であることがわかる。1999年の4月から10月までの月別平均気温は、1993～98年の月平均気温よりも0.2～2.9℃高かった(表1参照)。

1999年の植生調査において観察された総出現種数は42種(C3植物36種、C4植物6種)であり、そのほとんどが多年生草本であった。

LAI(表2、図1中)は、5月以降急激な増加を示し、9月の調査時ではほぼピークの6.2に達した。また、LAIをC3/C4別に見ると、C3植物では7月にピーク(1.8)を迎え、その後減少傾向を示した。C4植物では7月以降も順

表2 1999年における円形圃場の代表種別のLAI(上)とバイオマス(下)の季節変化

LAI (m ² /m ²)	4/27	5/27	6/24	7/22	8/17	9/22	10/20
チガヤ	0.01	0.22	0.89	1.81	2.61	4.19	4.41
メリケンカルカヤ	0.00	0.00	0.10	0.17	0.62	0.13	0.10
ススキ	0.02	0.11	0.34	0.53	0.62	0.54	0.44
C4合計	0.03	0.33	1.33	2.51	3.85	4.86	4.95
オニウシノケグサ	0.02	0.02	0.04	0.06	0.01	0.01	0.02
セイタカアワダチソウ	0.09	0.37	1.11	1.19	1.21	0.99	0.87
ヨモギ	0.04	0.14	0.30	0.14	0.10	0.04	0.02
メドハギ	0.00	0.02	0.13	0.17	0.19	0.14	0.10
その他C3(6種)	0.02	0.04	0.19	0.26	0.25	0.11	0.20
C3合計	0.17	0.59	1.77	1.82	1.76	1.29	1.21
合計	0.20	0.92	3.10	4.33	5.61	6.15	6.16

Biomass (g/m ²)	4/27	5/27	6/24	7/22	8/17	9/22	10/20
チガヤ	0.9	22.7	84	168	226	449	502
メリケンカルカヤ	0.0	0.0	10	21	26	66	25
ススキ	1.6	10.4	55	78	102	125	131
C4合計	2.5	33.1	149	267	354	640	658
オニウシノケグサ	1.2	2.3	4	6	1	0	2
セイタカアワダチソウ	6.5	37.0	153	168	212	256	294
ヨモギ	2.7	11.2	24	20	20	14	10
メドハギ	0.0	2.5	28	34	50	47	36
その他C3(6種)	1.9	4.6	21	29	16	13	26
C3合計	12.3	57.6	229	257	299	331	369
合計	14.8	90.7	378	524	653	971	1027

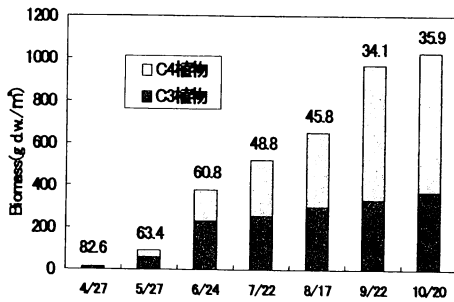
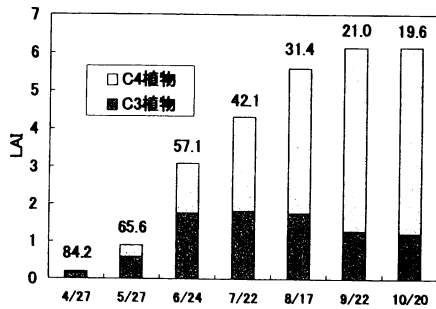
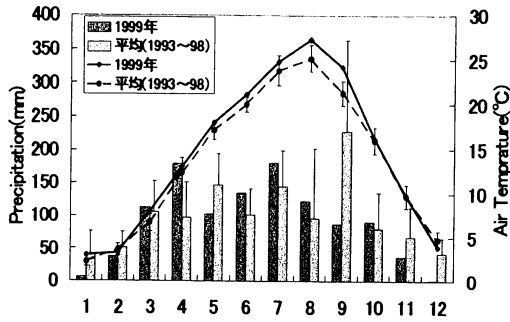


図1 1999年の気象データ(上)と円形圃場内のC3/C4植物のLAI(中)バイオマス(下)の季節変化 図中の数値は群落におけるC3植物の割合を示す

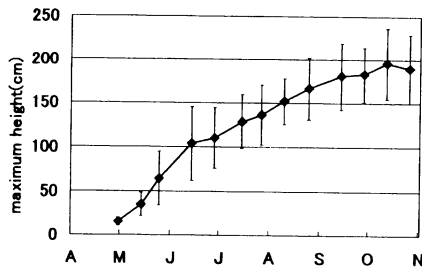


図2 円形圃場内の草丈の季節変化 (バーは標準誤差)

調に増加し、9月にピーク(4.9)を迎えたため、C3/C4の逆転が7月10日に起こった。

バイオマス(表2、図1下)においては、LAIがピークに達した9月以降も緩やかな増加を示した。C3/C4別に見ると、C3植物では、LAIがピークに達し、その後減少傾向を示したにもかかわらず、バイオマスは緩やかな増加を示した。この時期、セイトカアワダチソウ(キク科、C3植物)の非同化器官(茎)の発達が著しかった。C4植物のバイオマスにおいては、LAIと同様の傾向を示し、C3/C4のバイオマスの逆転が7月20日に起こった。

最大草丈(図2)は、5月(5/14:35.0cm)から6月(6/14:103.9cm)にかけて急激に伸び(ススキ、セイトカアワダチソウ)、LAIがピークに達した9月半ばにピーク(9/14:181.2cm)に達した。

考察

図3に示したように、出現種数は1993年には29種しか確認されなかったが、1994年以降は43種を維持し、1999年の調査でも42種であり、しかも群落構成種自体に大きな変化はなかった。このことは1993年以降の年1回の刈り取りという管理がアズマネザサ群落への遷移を阻止するとともに、草原植物種の多様性を維持する効果ももたらしていることが分かる。

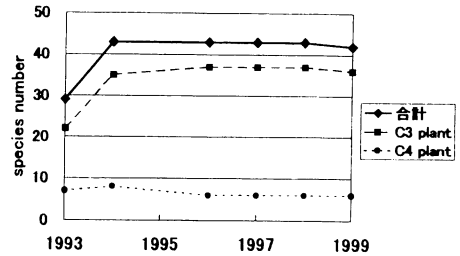


図3 1993年以降の植生調査総出現種数の経年変化

表3 1993、98、99年の7月におけるLAI種別優占率(%)

	1993	1998	1999
チガヤ	46.1	47.3	41.9
メリケンカルカヤ	5.2	2.4	3.9
ススキ	0.0	12.0	12.3
その他C4(2種)	0.0	1.3	0.0
セイトカアワダチソウ	0.8	26.7	27.5
ヨモギ	2.7	3.8	3.2
メドハギ	4.6	4.0	3.9
その他C3(14種)	39.7	2.4	7.4

また、93年及び98年、99年の群落に占める7月時点での植物種LAIの割合を比較すると(表3)、93年にはセイトアカワダチソウやススキ(イネ科、C4植物)といった草丈が高くなる種の割合が低く、草丈が余り大きくならないC3植物(オニウシノケグサやネコハギなど)の占める割合が多かったが、98年、99年には、チガヤ、ススキ、セイトアカワダチソウが群落のほとんどを占めるという構成にはほとんど差がなかった。ここに、夏季の刈り取りを中止した影響を顕著に見ることができる。バイオマスの最大値も98年にピークを迎え、99年にも1027g d.w./m²を維持している(図4)。岩城(1973)がまとめている日本のススキ草地の平均地上部バイオマス400~800g/m²と比べても大きく、この草原が定常状態に入ったことが示唆された。

田中・及川(1998)が、C3植物とC4植物のLAIやバイオマスの年ごとの増減やC3/C4の逆転が毎月の気温と強い相関があることが示したとおり、1999年でも年間を通じて高温であったため、C3/C4の逆転時期を早めた。

植物種ごとの、LAIとバイオマスの経年変化をその年の気象条件と照らし合わせて見ると(図5)、降水量が比較的多く植物の成長に大きな影響を及ぼす夏季の気温が低かった1993年や98年にはC3植物の成長が良かったことが分かる。逆に夏季の気温が高かった1994年や95年、降水量の少なかった1996年や97年にはC3植物の成長が抑えられていた。1999年は夏季の気温が高かったにもかかわらず、C3植物のバイオマスがやや減

少したものの比較的高い値を示したのは、1998年の多大な成長により地下部に蓄えられた貯蔵物質が99年の成長に影響を与えたものと考えられる。一方、C4植物ではC3植物に見られた夏季の気温や降水量といった気象条件とは相関がみられない。これはC4植物の高温・乾燥条件下で効率のよい光合成を行うことができる生理的作用を持っているからであろう。

これらの結果より、前年の植物の成長や気温、降水量といった気象要因によりそれぞれの植物の成長を予測したり、これによりC3植物とC4植物の逆転時期を確定できるという可能性を確かなものに行っているといえよう。しかしながら、1993年からの経年変化を見ると、93年以降冬にのみ刈り取りを行うようにした影響は植生の種組成やバイオマスなどの生態学的な特性の面から見てすでに安定期を迎えたものと思われる。

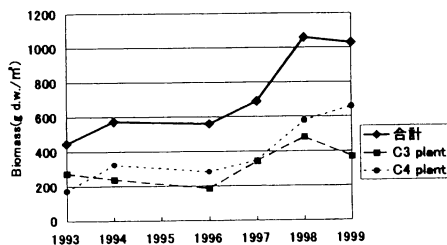


図4 1993年以降の植生調査バイオマス最大値の経年変化

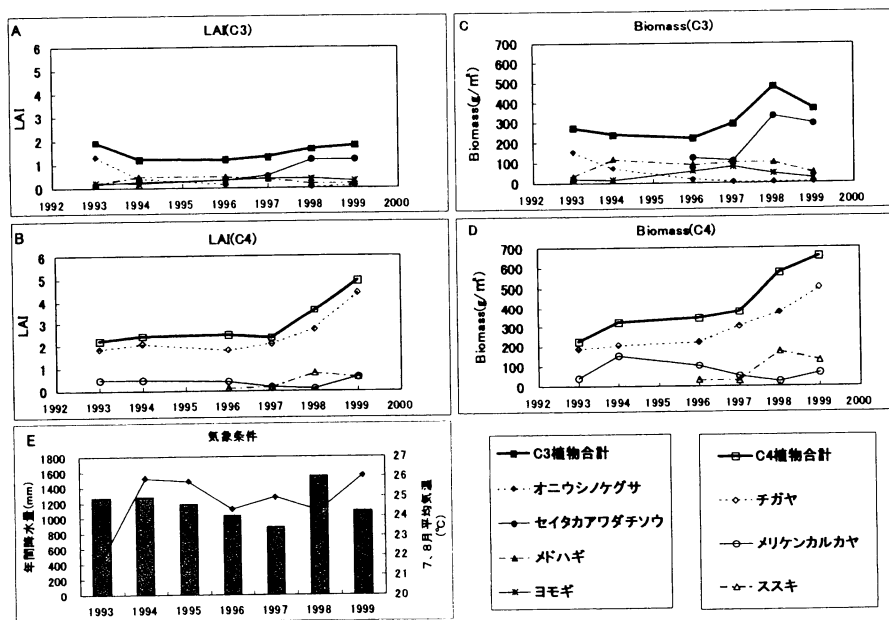


図5 円形圃場の主要構成草本7種(C3植物4種、C4植物3種)の年最大LAI及びバイオマスの経年変化(1993~99年、但し1995年を除く)と各年の気象条件(年間降水量及び7、8月の平均気温)

引用文献

- 赤沢孝之・及川武久(1995)：水理実験センター草原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
- 岩城英夫(1973)：「生態学講座6 陸上植物群落の物質生産Ⅱ－草原－」共立出版, **91** p.
- 田中克季(1998)：C3/C4植物の混生草原の季節動態に対する温暖化の影響の実験的解析. 筑波大学修士課程環境科学研究科修士論文
- 田中克季・及川武久(1998)：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
- 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
- Monson R.K., Littlejohn R.O.Jr. and Williams G.J. (1983): Photosynthetic adaptation to temperature in four species from the Colorado shortgrass steppe: a physiological model for coexistence. *Oecologia*, **58**, 43-51