

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

Seasonal Changes in LAI and Aboveground Biomass of a C3/C4 Mixed Grassland in 2002
in the Terrestrial Environment Research Center, University of Tsukuba

莫 文紅*・井楨 史彦*・横山 智子**・及川 武久*

Wenhong MO*, Fumihiko IMASU*, Tomoko YOKOYAMA** and Takehisa OIKAWA*

Abstract

Vegetation surveys have been conducted in a C3/C4 mixed grassland in TERC since 1992, which is dominated by the C3 forb *Solidago altissima* and the C4 grasses *Miscanthus sinensis* and *Imperata cylindrical*. In this study, we reported changes in species composition in the grassland based on field survey data of 1992 to 2002, and seasonal changes in the proportions of C3 and C4 plants in terms of aboveground biomass and LAI. This grassland maximized its aboveground biomass in early September with a mean value of 800.3 ± 185.0 g d. w. m^{-2} for 1996-2002, whereas the maximum C3-plant aboveground biomass was 334.73 ± 82.2 g d. w. m^{-2} and that of C4 plants was 481.73 ± 107.5 g d. w. m^{-2} . At the same time, LAI was maximum in August and the values of total, C3 and C4 plants were 4.59 ± 1.02 , 1.70 ± 0.45 and 3.17 ± 0.93 , respectively. We gave a brief discussion on the grassland succession in relation to changes in species composition and dominant species.

はじめに

1997年12月京都で開かれたCOP3(気候変動枠組条約第3回締約国会議)で、人為起源のCO₂排出を抑制する国際的な枠組みが定められた(京都議定書)。その中で、森林などが光合成活動によって大気CO₂を正味で吸収していれば、それをCO₂削減と見なす、一種の柔軟措置を取り入れることも認められた。このような森林等の炭素吸収源の取扱いは、COP3以降の中心的な交渉テーマとな

り、COP7において合意(マラケシュ合意)が得られ、日本には1990年CO₂排出比で3.9%を上限とする大きな吸収量が認められた。このような国際的背景の元に陸域生態系の炭素循環機能に関する科学的知見が求められ、世界各地で森林生態系のフラックス観測を中心とした炭素循環研究が盛んに行われるようになってきた。

一方、草原は世界の陸地面積の1/3を占め、大気に対して年間0.5 Pg Cの正味の炭素吸収源(炭素のシンク)として機能している(Scurlock and Hall,

* 筑波大学生物科学系
** エックス都市研究所

1998). 草原生態系に蓄積する炭素の総量は陸域生態系の40.4% (うち植物体は3.9%, 土壌は36.5%) を占め, 森林とほぼ同じ程度である(森林は46.3% を占める; Watson *et al.*, 2000). グローバル炭素動態において, 森林以上に草原の炭素循環機能が重要であることを, Oikawa (1990, 1993) が生態系モデルを用いて繰り返し強調してきた. それは, 草(草原)は, 樹木(森林)と対照的な生活型を持つためと考えられる. 樹木は幹・枝・根という形で大量な非同化部分を長年にわたって保持し, そのため莫大な量の維持経費(呼吸による消耗)を必要とする. 一方, 草は高い光合成能力を持つゆえに, 基本的に1年に少なくとも1度地上部を枯らして蓄積するバイオマスが少なく, 維持経費も少量で済む. この違いが草原の純一次生産(NPP)を森林のNPPよりも大きくする最大の要因と考えられる. この仮説を検証するために, 陸域生態系循環モデル Sim-CYCLE (Ito and Oikawa, 2002) を基とした地域スケールの炭素循環モデルがいくつか開発され, 異なる草原生態系においてモデルによる炭素/水フラックス推定値の妥当性を検証する研究が進められている(李・及川, 2002; 加藤ほか, 2002).

本研究が調査地とする筑波大学陸域環境研究センター圃場のC3/C4混生草原は, 1992年以降長期にわたって継続して植生調査(種別のLAIと地上部バイオマスの季節変化)が行われている草原研究サイトである(田中, 1998; 横山, 2001; 井樹ほか, 2002). これらの植生調査データと近年開始した渦相関法によるフラックス観測(李・及川, 2000)のデータが, モデル(李・及川, 2002)による炭素/水フラックス推定値の妥当性, さらに地域の現状を再現できているかを検証するために提供される. 本研究では2002年も引き続き統一された手法による植生調査を行い, C3/C4植物の割合および, LAI, 地上部バイオマスの季節変化を明らかにするとともに, 種組成の経年推移について検討した.

方法

1) 調査地位置

本研究の調査地は, 筑波大学陸域環境研究センター(旧水理実験センター: 茨城県つくば市 36°06'N, 140°06'E, 標高27m)内の熱収支水収支観測用実験草原の円形圃場(直径160m, 面積約2ha)である. 気候的には暖温帯に位置し, 極相としては常緑樹の照葉樹林が成立する. 1982-2001年の年平均気温は14.1℃, 年平均降水量は1207mmである. 土壌は火山灰を母材とする典型的な淡色黒ボク土で, 当地域における代表的土壌である(濱田ほか, 1998).

2) 植生管理

当圃場が1977年2月に整備完了し, 1978年にオニウシノケグサなど短茎牧草が播種された(劉・及川, 1993). 建設された当初は短茎牧草の均一な植生状態であったが, 年とともに周辺に生育する植物の種が侵入し, 不均一な植生に変わってきた. また, 同圃場内であっても, 局所的な土壌環境の違いにより, 様々な植物種がパッチ場に混生するようになった(李ほか, 2002).

そこで, 1985年には, 圃場植生の均一性を回復し, 貧弱な地力を回復させるために, 圃場全体の耕うんと施肥を行い, 1987年に種子吹き付け工事が行なわれ, オニウシノケグサ(*Festuca arundinacea*, 品種名ケンタッキー31フェスク), シロツメクサ(*Trifolium pratense*, 品種名ホワイトクローバー)といったC3牧草種およびシナダレスズメグサ(*Eragrostis curvula*, 品種名ウィーピングラブリグラス)といったC4牧草種の種子が選定された. その後, 1992年までは年2回(夏と冬), 1993年以降は年1回(冬のみ)の地上部刈り取り管理を行っており, 時間の経過とともに, 植生の不均一性は再び高くなっているものの, 草原植生が維

持されている(李ほか, 2002). 現在の植生は C3/ C4 植物が混生しており, セイタカアワダチソウ (*Solidago altissima*)・ヨモギ (*Artemisia princeps*)・オニウシノケグサなど C3 植物およびススキ (*Miscanthus sinensis*)・チガヤ (*Imperata cylindrical*) など C4 植物が優占している(井栴ほか, 2002). なお, 本調査地では 1992 年以降(1995 年を除く), 初夏から夏期にかけて植生調査が行われている.

3) 被度調査

圃場内に設置した東西列 40 個, 南北列 40 個の定置コドラート(2 m × 2 m) 80 個において, 4 月から 9 月にかけて毎月 1 回の種別の被度測定を行なった. この被度測定は, コドラートの面積(4 m²)を 100%として, それぞれの植物種が何%の面積を被覆しているかを測定した.

4) 葉面積指数(LAI)測定

各月の被度調査において優占順位の高い種(全コドラートにおける出現頻度 5%以上で各コドラートでの被度が 5%以上)については, 同調査日に圃場内の定置コドラート以外の場所において, 種ごとに 3 地点での地上部 1%刈り取りを行なった.

刈り取った植物体の葉について, 自動葉面積計(AAM-7 林電工)を用いて葉面積を測定した. サンプルングにより得られた各植物ごとの葉面積は, 被度調査における各植物の被度 1%に対する葉面積に相当するため, それらの結果から各植物ごとの LAI (Leaf Area Index: 単位地表面積当たりの総葉面積)を算出した.

5) 地上部バイオマス(Aboveground biomass)測定

LAI 測定後, 刈り取った各植物体を乾燥機(STAC-P50M 島津理科機器株式会社)にて 75 °C で 2 ~ 3 日乾燥させた. 乾燥したサンプルは, 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.

サンプルングにより得られた各植物ごとの乾燥重量は, 被度調査における各植物の被度 1%に対す

る乾燥重量に相当するため, それらの結果から各植物ごとの地上部バイオマス(g d. w. m⁻², 単位地表面積当たりの地上部乾燥重量)を算出した. 以下本文中のバイオマス(Biomass)は地上部バイオマスを指す.

なお, 本研究で用いた 80 個の定置コドラート(総調査面積 320 m²)による植生調査は, 調査地の円形圃場における植生分布を示したものの, 特定な植物群落, 特にパッチ状分布するススキ群落のバイオマスなどを十分に反映していないと思われる.

6) 草丈測定

被度測定調査時に, 各コドラートに出現する全植物種の最大草丈を測定した(地上からの葉もしくは穂までの距離). また, 目視で各コドラートの群落草丈(Canopy height; 測定時の各コドラート平均的な草丈を意味する)も測定した. これらの平均を「群落草丈 1」とし, 各コドラートから一番高い植物種の最大草丈値を取り出し, その平均を「群落草丈 2」とした.

7) 気象観測

調査地の圃場中央には, 高さ 30 m の微気象観測用のタワーが建てられている. その他ライシメーターや地下水位観測井などの機器が配備され, 全 30 項目にわたる気象データがルーチン的に観測されている(新村ほか, 2002).

結果

1) 調査の対象植物種

調査の対象になった種(被度測定により優占順位の高かった種)は, 全て多年生草本で, C3 植物が 8 種, セイタカアワダチソウ(*Solidago altissima*), ヨモギ(*Artemisia vulgaris*), メドハギ(*Lespedeza cuneata*), ネコハギ(*Lespedeza pilosa*), スギナ(*Equisetum arvense*), オニウシノケグサ(*Festuca arundinacea*), ミツバツグリ(*Potentilla*

freyniana), オカトラノオ (*Lysimachia clethroides*), C4 植物が 3 種, チガヤ (*Imperata cylindrica*), メリケンカルカヤ (*Audropogon virginicus*), ススキ (*Miscanthus sinensis*) となり, 計 11 種であった (第 2 表に参照). また, 種組成は 40 種以上を維持していた (第 1 表).

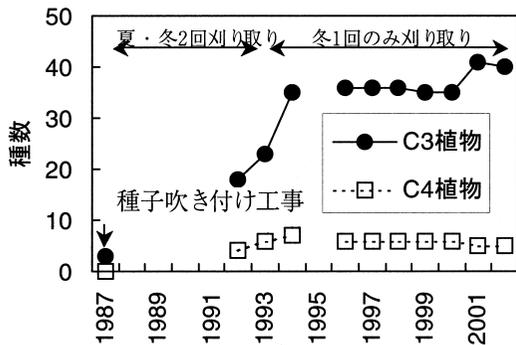
調査地内における植物種数の経年変化を見てみると, 1996 年以降, C3 植物は 35 ~ 40 種, C4 植物は 5 ~ 6 種と安定しており, その種類にもあまり変化は見られなかった (第 1 図, 第 1 表). しかし, 一年生草本種の減少と木本種の増加傾向が目立っていた.

第 1 表 C3/C4 混生草原 (円形圃場) に出現する植物種の一覧 (1992-2002 年)

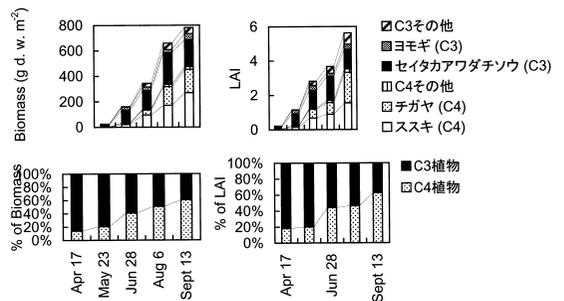
		調査者		劉	劉	赤沢	田中	田中	田中	横山	横山	井柵	井柵		
		植物名	タイプ	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	
双子葉植物	一年生	キク科	ブタクサ	C3		+		+	+	+	+	+	+	+	
	越年生		ヒメジオン	C3	+	+	+		+	+	+	+	+	+	
	越年生		ハルジオン	C3										+	
	越年生		ハハコグサ	C3		+	+		+					+	
	多年生		チチコグサ	C3	+	+	+		+	+	+	+	+	+	
	多年生		セイトカアワダチソウ	C3	+	+	+		+	+	+	+	+	+	
	多年生		ヨモギ	C3	+	+	+		+	+	+	+	+	+	
	多年生		ブタナ	C3	+	+	+		+	+	+	+	+	+	
	多年生		ニガナ	C3			+		+	+	+	+	+	+	
	多年生		セイヨウノコギリソウ	C3			+		+	+	+	+	+	+	
	多年生	オオバコ科	ヘラオオバコ	C3	+	+	+		+	+	+	+	+	+	
	多年生	ゴマノハグサ科	ムラサキゴケ	C3			+							+	
	多年生	サクラソウ科	コナスビ	C3	+	+	+							+	
	多年生		オカトラノオ	C3	+	+	+		+	+	+	+	+	+	
	多年生	セリ科	チドメグサ	C3	+	+	+		+	+	+	+	+	+	
	多年生	アリノトウグサ科	アリノトウグサ	C3	+	+	+		+	+	+	+	+	+	
	越年生	アカバナ科	メマツヨイグサ	C3		+	+							+	
	越年生		アレチマツヨイグサ	C3					+	+	+	+	+	+	
	多年生	オトギリソウ科	オトギリソウ	C3			+		+	+	+	+	+	+	
	一年生	マメ科	ヤハズソウ	C3	+	+	+		+	+	+				
	一年生		カワラケツメイ	C3			+		+	+	+	+		+	
	越年生		カラスノエンドウ	C3	+	+	+		+	+	+			+	
	多年生		メドハギ	C3	+	+	+		+	+	+	+	+	+	
	多年生		ネコハギ	C3	+	+	+		+	+	+	+	+	+	
	多年生		クス	C3			+		+	+	+	+	+	+	
	多年生		ノアズキ	C3			+								
	多年生		ムラサキツメクサ	C3			+								
	多年生		シロツメクサ	C3			+								
	多年生		オジギソウ	C3										+	
	多年生	バラ科	キジムシロ	C3			+							+	
	多年生		ミツバツチグリ	C3		+	+		+	+	+	+	+	+	
	一年生	スベリヒコ科	スベリヒコ	C3		+	+		+	+	+	+	+	+	
	多年生	タデ科	スイバ	C3		+	+		+	+	+	+	+	+	
	多年生		ヒメスイバ	C3		+	+		+	+	+	+	+	+	
	多年生		イタドリ	C3		+	+		+	+	+	+	+	+	
	多年生	ビャクダン科	カナビクソウ	C3										+	
	多年生	アカネ科	ヘクソカズラ	C3					+	+	+	+	+	+	
	単子葉植物	多年生	ラン科	ネジバナ	C3	+	+		+	+	+	+	+	+	
		多年生	イグサ科	スズメノヤリ	C3				+	+	+	+	+	+	
		一年生	カヤツリグサ科	カヤツリグサ	C4			+		+	+	+	+	+	
		一年生	イネ科	イヌビエ	C4	+	+			+	+	+	+	+	
		一年生		メヒシバ	C4	+	+	+							
		多年生		シナダレスズメガヤ	C4	+	+	+		+	+	+	+	+	
		多年生		カゼクサ	C4	+	+	+		+	+	+	+	+	
		多年生		チガヤ	C4	+	+	+		+	+	+	+	+	
多年生			ススキ	C4	+	+	+		+	+	+	+	+		
多年生			シバ	C4			+		+	+	+	+	+		
多年生			カモガヤ	C3	+	+	+		+	+	+	+	+		
多年生			ハルガヤ	C3	+	+	+		+	+	+	+	+		
多年生			オニウシノケグサ	C3	+	+	+		+	+	+	+	+		
多年生			メリケンカルカヤ	C3	+	+	+		+	+	+	+	+		
多年生			アシ	C3			+		+	+	+	+	+		
シダ植物		多年生		スギナ	C3	+	+	+		+	+	+	+	+	
		多年生		アズマネザサ	C3			+		+	+	+	+	+	
		木本種		ネムノキ	C3			+		+	+	+	+	+	
		木本種		ヤマハギ	C3			+		+	+	+	+	+	
		木本種		アカマツ	C3			+		+	+	+	+	+	
		木本種		フジ	C3					+	+	+	+	+	
		木本種		ヌルデ	C3						+	+	+	+	
		木本種	ユリ科	サルトリイバラ	C3									+	
		出現種数				22	29	42	42	42	42	41	41	46	45

* 数字は9月時点の優占率を示す (但し1997年は8月のデータ), +は出現が確認されたことを示す。

** 出典: 赤沢・及川 (1995), 田中 (1998), 横山 (2001), 井柵 (2002)。



第1図 C3/C4 混生草原 (円形圃場) における出現植物種数の年次変化



第2図 C3/C4 混生草原 (円形圃場) における地上部バイオマス(左)および LAI(右)の季節変化(2002年)

第2表 2002年 C3/C4 混生草原 (円形圃場) における代表種別の月別地上部バイオマスと LAI

	Biomass (g d.w. m ⁻²)					LAI				
	Apr 17	May 23	Jun 28	Aug 6	Sept 13	Apr 17	May 23	Jun 28	Aug 6	Sept 13
チガヤ	0.7	9.7	39.4	145.6	183.2	0.009	0.071	0.511	0.675	1.770
メリケンカルカヤ	0.4	1.6	4.7	17.9	21.3	0.003	0.010	0.057	0.127	0.193
ススキ	2.2	21.8	95.5	171.2	268.1	0.028	0.151	0.675	0.895	1.550
C4合計	3.4	33.1	139.6	334.7	472.6	0.040	0.232	1.243	1.697	3.514
セイトカアワダチソウ	12.7	100.6	147.1	249.9	214.1	0.102	0.701	1.042	1.394	1.146
ヨモギ	6.3	21.7	28.0	24.1	47.3	0.069	0.205	0.278	0.184	0.307
メドハギ	0.1	0.6	9.1	20.8	26.1	0.001	0.002	0.070	0.113	0.275
ネコハギ	0.1	0.4	9.2	23.5	14.8	0.001	0.003	0.141	0.247	0.335
スギナ	0.5	0.8	0.7	0.0	0.0	0.002	0.001	0.003	0.000	0.000
オニウシノケグサ	0.5	1.9	3.3	1.7	2.1	0.002	0.005	0.011	0.010	0.019
ミツバツチグリ	0.2	0.6	0.8	0.8	1.1	0.002	0.005	0.010	0.008	0.018
オカトラノオ	0.4	0.8	4.6	3.7	2.9	0.001	0.002	0.015	0.014	0.012
C3その他	1.6	4.1	9.5	6.2	6.2	0.006	0.013	0.040	0.032	0.050
C3合計	20.8	127.3	202.9	324.5	308.5	0.179	0.924	1.570	1.969	2.112
合計	24.2	160.4	342.5	659.2	781.1	0.22	1.16	2.81	3.67	5.63
(*C3/C4逆転時期)			(Aug 6)					(Aug 7)		

*群落内にC3とC4植物がそれぞれ50%となった時期

2) 2002年における地上部バイオマスと LAI の季節変化
2002年の植生調査によって得られた主要 C3 と C4 植物種ごとの月別地上部バイオマス・LAI, および C3 と C4 植物それぞれが占める割合の季節変化を第2表, 第2図に示す。

種別のバイオマス・LAI からみると, 春から夏にかけてセイトカアワダチソウ (C3) が草原を優占し, 初夏に入ってから C4 イネ科草本のチガヤ,

ススキの優占に移行し, 9月に群落のバイオマス・LAI がピークに達した。

2002年におけるバイオマスの最大値は9月調査の 781 g d.w. m⁻²であった。タイプ別では, C3 植物が8月で 324 g d.w. m⁻², C4 植物が9月で 473 g d.w. m⁻² 最大となった。2002年における LAI の最大値は9月調査の 5.6であった。タイプ別の最大値は, C3 植物が9月で 2.1, C4 植物が9月で 3.5となった。

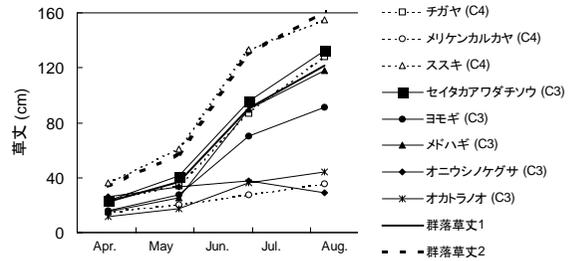
また、バイオマス、LAI はともに、初春～初夏は C3 植物が優占し、初夏～秋は C4 植物が優占するという季節的な逆転現象が 2002 年においても見られた。線形回帰解析により、バイオマスの C3/C4 逆転時期(群落内に C3 と C4 植物それぞれ 50% となった時期)は 8 月 6 日、LAI の C3/C4 逆転時期は 8 月 7 日と想定された。

3) 2002 年における草丈の季節推移

2002 年における植物種ごとの草丈及び群落草丈測定結果を第 3 表、第 3 図に示す。

群落草丈の最大値は、8 月の 121.3 ± 35.9 cm (群落草丈 1) または 161.6 ± 27.8 cm (群落草丈 2) となった。この時期の各コドラートの最大草丈は、チガヤ、ススキ、セイタカアワダチソウの 3 種で占められていた。同様に、草丈の季節推移からみる

と、バイオマスで上位 4 種の植物(セイタカアワダチソウ、チガヤ、ススキ、ヨモギ)が常に高い草丈を示していた。C4 植物であるメリケンカルカヤと C3 植物であるメドハギ、オニウシノケグサ、オカトラノオが季節を通して 50 cm 以下の相対的に低い草丈であった。



第 3 図 植物ごと・群落平均の草丈の季節変化(2002 年、第 3 表に参照)

第 3 表 2002 年 C3/C4 混生草原(円形圃場)における代表種別の草丈と群落草丈の推移

	草丈 (cm)			
	Apr 17	May 23	Jun 28	Aug 26
チガヤ	23.6	34.1	87.1	128.1
メリケンカルカヤ	15.2	20.2	27.6	35.7
ススキ	36.4	60.5	132.9	154.7
セイタカアワダチソウ	23.4	41.4	95.8	132.5
ヨモギ	16.1	27.2	70.4	91.6
メドハギ	15.3	25.1	89.9	118.3
オニウシノケグサ	26.3	33.3	38.0	28.6
オカトラノオ	11.5	17.5	36.3	44.0
群落草丈1*	22.3 (5.3)	37.0 (9.6)	90.7 (31.7)	121.3 (35.9)
群落草丈2**	33.7 (8.8)	57.5 (18.4)	129.7 (34.9)	161.6 (27.8)

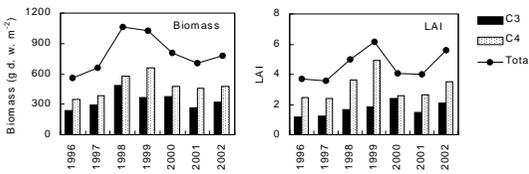
*目視で測定した各コドラートの群落草丈の平均；()内の値は標準偏差。

**各コドラートの最大草丈の平均；()内の値は標準偏差。

4)地上部バイオマスとLAIの年次変化(1996-2002年)

草原の生産力が安定してきた1996年以降の植生データ(横山・及川, 2000)に今回の植生調査結果を加えて, この草原でのC3/C4バイオマスおよびLAIの年次変動を第4図に示した。C3植物・C4植物・群落の最大現存量はそれぞれ 334.7 ± 82.2 , 481.7 ± 107.5 , 800.3 ± 185.0 g d.w. m⁻²の間に変動し, C3植物・C4植物・群落の最大LAIはそれぞれ 1.70 ± 0.45 , 3.17 ± 0.93 , 4.59 ± 1.02 の年次変動が見られた。2002年における最大バイオマス(781 g d.w. m⁻²)は平均並みであるが, 最大LAI(5.6)は平均より高かった。

C3/C4の逆転時期は7月中旬から8月初めで年によって違った。バイオマスからみたC3/C4逆転時期は1996年の7月15日で一番早く, 2002年の8月6日で一番遅かった。一方, LAIからみたC3/C4逆転時期は1998年の6月22日で一番早く, 2002年の8月7日で一番遅かった。ただし, 2002年度においてバイオマスのピークである9月の調査は例年より10日ほど遅く(9月13日)行ったため, バイオマスの値についてはそれほど影響がないと思われるものの, C3/C4逆転時期の推定に影響したと考えられる。なお, C3/C4植生の動態(バイオマス, LAI, C3/C4逆転時期など)の年次変化と関連気象要素の解析は, 井栴ほか(2002)において詳細なデータ記述と解析を行った。



第4図 C3/C4混生草原(円形圃場)における地上部バイオマスおよびLAIの経年変化(1996-2002年)

考察

本調査地のC3/C4混生草原は草刈りの管理によって草原植生を維持してきたものの, 関東地域で起こる二次遷移の方向へ植生遷移が進行してい

ると指摘されている(李ほか, 2002)。現在の植生は, 関東地域の低地に二次林伐採跡地や耕作放棄地によく見られるアズマネザサ~ススキ群落のチガヤ~ススキ群落に区分できる(宮脇, 1986; 李ほか, 2002)。1987年から2002年現在の出現植物種数の経年推移(第1図)からみると, 種吹き付け工事の1987年から年2回の刈り取りの植生管理を行っていた1993年までは, 毎年10種以上新しく植物種が増えていた。特に年2回(夏・冬)刈り取りから年1回(冬のみ)刈り取りに転換した1994年では, C3植物種の増加が著しかった。1994年以降は40種前後に安定していたが, 近年イヌビエ・メヒシバなど一年草本の消滅とアカマツ・ヌルデなどの木本の増加が目立っている(第1表)。

林(2003)は日本の中生的立地における二次遷移をの四つの草本期()と四つの木本期()の8ステージの遷移段階にまとめた。すなわち, 一年生草本期(), 二年生草本期(), 種子多産型多年生草本期(), 種子少産型多年生草本期()の四つの草本ステージから低木期(), 風散布型高木期(), 動物散布型高木期()の三つの木本ステージへ遷移し, 最後に極相期()に移行する。暖温帯の中生立地における二次遷移では, 一般に先駆群落のヒメシバ, プタクサ, エノコログサから, 第ステージのオオアレチノギク, ヒメジョオン, ヒメムカシヨモギ, 第ステージのセイタカアワダチソウを経て, 草本期の最終ステージであるススキ群落へと続く。木本の最初のステージは低木のウツギ類, ヤナギ類からアカマツ群落, そしてシラカシまたアラカシなどのカシ類あるいはコジシの群落を経てスダジイ, イチイガシの極相群落へ遷移する。なお, このような二次遷移はすでに植物群落が成立していた場所から裸地化され, 土壌中に埋土種子を含んだ立地からはじまる遷移を指している。また, 二次遷移の視点からみた草原植生における優占種の交代は, そのメカニズムを群落構成種の生活様式(種子の質量, 種子の生産と散布, 発芽行動, 耐陰性,

同化産物の分配，開花など生態特性)の違いに基づく作業仮説を用いてよく論じられた(林, 2003).

本調査地となる草原圃場は初期に短茎牧草の種子吹き付け工事や，圃場整備の際土壌の天地返し工事が行われた(濱田ほか, 1998). そして，刈り取りなど植生管理によって草原植生を維持されている. そのため，林(2003)が規定した二次遷移の初期条件と異なり，林(2003)が述べた暖温帯の中生立地における二次遷移の8ステージの遷移段階，特に初期段階と異なる優占種と種組成が見られた(第1表). しかし，遷移の方向性および優占種の交代は，林(2003)の二次遷移理論によって解釈できる. 二次遷移初期の先駆植物ブタクサ，イヌビエ，メヒシバなどが重力散布型の一年生草本で，重い種子(1 mg 以上)を付けるとT/R比(地上部バイオマス/地下部バイオマス)が高い特性を持つ. そのため，裸地化などの攪乱後これらの種がすぐに出現し群落を優占する(林, 2003). 本調査地の草原圃場は多年生短茎牧草を播種したにもかかわらず，メヒシバのような一年生草本植物が侵入してきた. しかし，このような先駆植物の一年生草本が芽生えてからの耐陰性が弱く，地下部への同化産物の分配が少ないため，多年生草本との競争に負けていなくなったと考えられる.

1993年の植生調査結果(劉・及川1993)ではセイタカアワダチソウやススキなど草丈の高い種の割合が低く，播種された短茎牧草オニウシノケグサや自然侵入してきたメリケンカルカヤ，ネコハギなどの割合が高かった. これは，夏・冬2回の刈り取り管理によって草丈が低いオニウシノケグサ，メリケンカルカヤの優占を維持してきたと考えられる. 夏の刈り取りを中止した1994年以降しばらくオニウシノケグサはC3植物の優占種として存在していたが，1998年以降草丈が高いセイタカアワダチソウのバイオマスが著しく増加し，オニウシノケグサを抜いて一番のC3植物優占種となった(図3, 横山・及川, 2000). 一方，C4植物は草丈高いススキのバイオマスも年々増加し，同

じく高草型C4イネ科のチガヤにおいてもバイオマスの増加が1998年から顕著であった(横山・及川, 2000). 夏の刈り取りの中止と草本植物の生育休止期である冬の刈り取り管理が，アズマネザサ群落への遷移を阻止すると共に，本来二次遷移草本期の優占種であるセイタカアワダチソウやススキなどへの移行に有利であったと考えられる. 草丈の低いオニウシノケグサが優占しなくなったのは，セイタカアワダチソウ，ヨモギ，チガヤなど草丈の高い種との光資源にめぐる競争に不利であったためと推察される.

バイオマスの年次変化(第4図)から見ると，1996年以降C3植物であるセイタカアワダチソウとC4植物であるススキ，チガヤが優占し，種組成(第1表)・生産性の面からみて安定期に入ったと言える(横山・及川, 2000). したがって，現在の植生が二次遷移の第 草本ステージに入って緩やかに第 草本ステージへ，すなわち，セイタカアワダチソウ群落からススキ群落へ移行する遷移段階に達し，しばらくの安定期に入っていると思われる. 林(2003)は二次遷移の第 から第 草本ステージへ移行には4年，第 草本ステージから木本ステージへ移行するには8年を目安とした. 本調査地は草本植物の生育休止期である冬の刈り取り管理によって，アズマネザサ群落や木本期への遷移を阻止しているため，現在の草原植生を維持していくと考えられる. しかし，新しく木本種の出現(第1表)およびススキのクローンの年々拡大(李ほか, 2002)は，極めて緩やかであるが，セイタカアワダチソウ群落からススキ群落へ移行していくことを示唆している.

以上に述べたように本調査地となるC3/C4混生草原が安定期を迎えたため，草原生態系の一次純生産(NPP)や生態系純生産(NEP)の年々変動とそのメカニズムの解明に適する. しかし，いままでのデータの蓄積が主に地上部であり，NPPの評価には地下部バイオマスと成長量が不可欠である. 今後引き続き植生調査による地上部バイオマ

スと LAI の季節変化と年々変動を明らかにするとともに、地下部バイオマスと成長量などの調査も行う予定である。

文献

- 井柵史彦・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.
- 加藤知道・古 松・杜 明遠・李 英年・趙 新全・唐 艶鴻・及川武久(2002): 中国青海省高山草原におけるCO₂フラックスと環境要因. 筑波大学陸域環境研究センター報告, 3, 105-110.
- 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. 筑波大学大学院修士課程環境科学研究科修士論文.
- 新村典子・黒川知恵・浅沼 順(2002): 熱収支・水収支観測資料 - 2001年 -. 筑波大学陸域環境研究センター報告, 3, 121-146.
- 濱田洋平・インドラ A. R. F.・田中 正(1998): 筑波大学水理実験センター内アカマツ林および熱収支・水収支観測圃場における土壌の物理特性. 筑波大学水理実験センター報告, 23, 1-10.
- 林 一六(2003): 植物生態学: 基礎と応用. 古今書院, 51-73.
- 宮脇 昭(1986): 日本植生誌(関東). 至文堂, 258-261.
- 横山智子(2001): C3/C4混生草原の季節動態に及ぼす地球温暖化の影響について生理生態学的解析. 筑波大学大学院生命科学研究科修士論文.
- 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, 16, 67-71.
- 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.
- 李 吉宰・及川武久(2002): 温帯性C3/C4混生草原の炭素・水フラックスのモデル(Sim-CYCLE Eddy)開発. 筑波大学陸域環境研究センター報告, 3, 97-103.
- 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.
- 劉 厦・及川武久(1993): 水理実験センター草原生態系の現存量と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.
- Ito, A. and Oikawa T. (2002): A simulation model of the carbon cycle in land ecosystems (Sim-CYCLE): a description based on dry-matter production theory and plot-scale validation. *Ecological Modelling*, 151, 143-176.
- Oikawa, T. (1990): Modelling Primary Production of Plant Communities. In: Kawanabe *et al.* (eds) *Ecology for Tomorrow. Physiological Ecology Japan*, 27 (Special Number), 63-80.
- Oikawa, T. (1993): Comparison of ecological characteristics between forest and grassland ecosystems based on a dry-matter production model. *Journal of Environmental Sciences, Kyungpook National University*, 7, 67-78.
- Scurlock, J. M. O. and Hal, I D. O. (1998): The global carbon sink: a grassland perspective. *Global Change Biology*, 4, 229-233.
- Watson, R. T., Noble, I. R., Bolin, B., Ravindranath N. H., Verardo D. J. and Dokken D. J. (2000): *Land Use, Land-Use Change, and Forestry: Special Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, UK, 375p.

(2003年6月4日受付, 2003年7月7日受理)