

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

Seasonal Changes in LAI and Aboveground Biomass of a C3/C4 Mixed Grassland in 2001 in the Terrestrial Environment Research Center,
University of Tsukuba

井辻 史彦*・莫 文紅**・加藤 美恵子*・及川 武久**

Fumihiko IMASU*, Wenhong MO**, Mieko KATO*and Takehisa OIKAWA**

I はじめに

草原は世界の陸地面積の1/3も占め、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、グローバル炭素循環においての重要性が世界的に認知されるようになってきた（Scurlock and Hall, 1998; Ni, 2002）。したがって、温暖化した気候条件の下で草原生態系が炭素のシンクとして機能するかどうかは、地球環境の将来予測を行う上で重要であると考えられる（伊藤, 2002；Ito and Oikawa, 2002）。

一方、草原生態系は地球環境変動に対しても最も敏感に反応する生態系である。中では特にC3植物とC4植物の温暖化した気候条件（昇温・高CO₂濃度）への異なる反応が、草原生態系の純一次生産（NPP）をこの二つタイプの割合によって変化させると予想されている（Chen *et al.*, 1996; Ito and Oikawa, 2002）。例えば、C3/C4混生する高草型プレーリー（Osage, Oklahoma, U. S. A.）を大気のCO₂濃度が倍増させた条件でシミュレーションした結果、C3植物のNPPは1.5から3.5 Mg C ha⁻¹ yr⁻¹まで増加したのに対して、C4植物は2.6から2.7 Mg C ha⁻¹ yr⁻¹の増加

でした（Ito and Oikawa, 2002）。しかし、このようなモデルによる将来予測は、統合された手法での長期観測データによる検証が不可欠である（及川, 2002）。モデル検証へのデータ提供のため、筑波大学陸域環境研究センター円形圃場のC3/C4混生草原における植生調査（種別のLAIと地上部バイオマスの季節変化）が10年以上にわたって行われている。

C3/C4混生草原において、群落内で優占する光合成型の季節的逆転現象、すなわちC3植物は初春～初夏に優占し、C4植物は初夏～秋に優占する現象がよく報告されてきた（Monson and Williams, 1982; Monson *et al.*, 1983）。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でも、このような逆転現象が報告され、さらに、C3植物とC4植物の相対的なバイオマスやLAIの増減が気温と強い相関があり、光条件や乾燥条件よりも温度条件が重要であることが明らかになった（田中, 1998；田中・及川, 1998, 1999）。一方、C3植物の成長は気温や降水量などの気象パラメーターに大きく依存し、C4植物の成長は水利用効率が高いため降水量にはほとんど依存せず、成長開始が遅いC4植物は気象条件に加えてC3植物の成長度合いに依存しているとも報告された（横山, 2001；横山・及川, 2000, 2001）。しかし、

*東洋大学生命科学部 **筑波大学生物科学系

C3/C4植物の季節動態と逆転時期を左右する気象要因と生物要因は未だに徹底的に明らかにされていない。そこで、本研究では2001年も引き続き植生調査を行い、C3/C4植物の割合および、LAI、バイオマスの季節変化を明らかにするとともに、さらに過去の調査も含めて季節動態と気象要因との相関関係を検証した。

II 方法

調査地の概要

植生調査は筑波大学陸域環境センター（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）圃場のC3/C4混生草原で行った。当圃場は直径160m、面積約2haの円形圃場である。圃場中央に気象観測用のタワーが配備され、気象データ（気温、日射量、降水量など）がルーチン的に観測されている。調査地は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。1996～2001年の年平均気温は14.3°C、年平均降水量は1508mmである。当圃場は1987年に種子吹きつけ工事が行われ、以降1992年まで年に2回（夏と冬）、1993年以降は年1回（冬のみ）地上部を刈り取ることによって草原植生が維持されている。初期の種子吹きつけ工事の際には、オニウシノケグサ (*Festuca arundinacea*, 品種名ケンタッキー31フェスク)、シナダレスズメガヤ (*Eragrostis curvula*, 品種名ウェーピングラブグラス)、シロツメクサ (*Trifolium pratense*, 品種名ホワイトクローバー)といつたいずれもC3牧草種の種子が選定された。現在の植生はC3/C4植物が混生しており、セイタカアワタチソウ (*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 cylindrica*)などC4植物が優占している（田中・及川、1998, 1999；横山・及川、2000, 2001）。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な土壌である（濱田ほか、1998）。

植生調査

円形圃場内に設置した定置コドラー（2m×2m）を東西列40個と南北列40個において、月1回種別に被度・草丈を測定する。コドラーの面積（4m²）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する。全コドラーにおける出現頻度が5%以上で各コドラーでの被度が0.5%以上の種について、圃場内の定置コドラー以外の場所において、種ごとに3地点での地上部1%刈り取りを行った。刈り取ったサンプルを葉、茎、その他（花、穂など）に分け、葉は自動葉面積計（AAM-7 林電工）を用いて、葉面積を測定した。その後、サンプルを乾燥機（STAC-P50M 島津理科機器株式会社）で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。

この被度測定と刈り取り調査を2001年4月～11月に各月1回行い、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）とLAI（Leaf Area Index：単位地表面積当たりの総葉面積）の季節変化を求めた。以下に本文中のバイオマスは地上部バイオマスを指す。

また、1996～2001年のバイオマス、LAIのデータと気象データを用いて、統計解析ソフトStatview5.0J（SAS, 1998）により相関解析を行った。

なお、本研究で用いた80個の定置コドラー（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、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反映していないと思われる。

III 結果

2001年植生調査の結果

2001年の植生調査によって得られた主な植物種の月別LAI、地上部バイオマスと草丈を表1に示している。

2001年度調査期間中（4月～11月）に確認された植物種は、C3植物が36種、C4植物が6種であり、出現した種の総種数および植物種とも1994年の調査からほとんど変化していない。刈り取り調査の対象に

表 1. 2001年における円形圃場の代表種別の月別 LAI (上),
地上部バイオマス (中) と草丈 (下)

LAI (m ² /m ²)	4月	5月	6月	7月	8月	9月	11月
チガヤ	0.00	0.17	0.22	0.53	1.18	1.48	0.04
メリケンカルカヤ	0.00	0.02	0.04	0.05	0.08	0.13	0.00
ススキ	0.02	0.27	0.75	0.93	1.22	1.00	0.00
C4合計	0.02	0.46	1.01	1.51	2.48	2.62	0.04
セイタカアワダチソウ	0.07	0.61	0.44	0.59	0.69	0.42	0.05
ヨモギ	0.03	0.36	0.34	0.44	0.27	0.07	0.00
メドハギ	0.00	0.13	0.09	0.17	0.24	0.16	0.00
ネコハギ	0.00	0.02	0.09	0.10	0.24	0.13	0.00
スギナ	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
オニウシノケグサ	0.00	0.01	0.02	0.03	0.02	0.04	0.04
ミツバツチグリ	0.00	0.01	0.03	0.02	0.02	0.02	0.00
オカトラノオ	0.00	0.00	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00
C3合計	0.10	1.14	1.01	1.36	1.49	0.84	0.09
合計	0.12	1.60	2.02	2.87	3.97	3.46	0.13

Biomass (g d. w. m ⁻²)	4月	5月	6月	7月	8月	9月	11月
チガヤ	0.0	18.9	34.3	52.9	129.6	167.3	9.7
メリケンカルカヤ	0.0	2.5	2.7	8.5	14.8	31.4	0.2
ススキ	1.9	32.4	88.8	163.7	242.5	256.6	0.0
C4合計	1.9	53.8	125.8	225.1	387.0	455.4	9.9
セイタカアワダチソウ	9.8	44.4	173.9	114.1	140.9	125.2	17.0
ヨモギ	2.5	20.7	30.5	79.6	47.0	27.0	0.0
メドハギ	0.0	12.8	14.2	22.5	39.2	60.9	0.0
ネコハギ	0.0	2.3	5.3	14.1	34.9	25.9	0.0
スギナ	0.0	5.3	3.7	0.0	0.0	0.0	0.0
オニウシノケグサ	0.0	1.5	3.0	3.2	1.6	4.9	5.3
ミツバツチグリ	0.4	5.8	2.0	2.2	2.5	3.1	0.0
オカトラノオ	0.0	0.0	1.9	1.4	1.8	1.8	0.0
C3合計	12.7	92.9	234.6	237.2	267.8	248.8	22.3
合計	14.6	146.7	360.4	462.3	654.8	704.2	32.2

草丈(cm)	4月	5月	6月	7月	8月	9月	11月
C4植物							
チガヤ	12.6	50.3	83.7	121.4	115.7	111.8	85.5
メリケンカルカヤ	13.6	24.8	29.8	31.9	57.0	63.1	15.8
ススキ	30.0	90.1	124.6	153.7	174.3	169.8	114.9
C3植物							
セイタカアワダチソウ	16.2	50.3	75.5	105.8	141.4	146.5	96.9
ヨモギ	11.1	34.7	59.7	83.5	90.2	83.6	24.6
メドハギ	8.6	54.9	89.7	130.9	127.9	126.2	57.0
オニウシノケグサ	22.0	41.2	41.1	46.9	28.3	30.4	39.5
オカトラノオ	7.3	19.3	26.0	36.7	36.9	34.5	0.0
群落	12.6	44.5	70.9	98.4	106.9	113.8	70.2

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種で、セイタカアワダチソウ (*Solidago altissima*)、ヨモギ (*Artemisia princeps*)、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*)、ミツバツチグリ (*Potentilla freyniana*)、オカトラノオ (*Lysimachia clethroides*)、C4植物が3種で、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（表1）。

被度の季節変化では、春先はC3植物の割合が多く、夏に近づくにつれC3植物とC4植物の割合がほぼ同じとなった。被度の最大値は9月で、C3植物が42%，C4植物が51%，群落で94%となった。

バイオマスの季節変化では、C3植物は初春～初夏に、C4植物は夏にバイオマスがよく増加していた。バイオマスの最大値は、C3植物が8月で267.8 g d. w. m⁻²、C4植物が9月で455.4 g d. w. m⁻²、群落では9月で704.2 g d. w. m⁻²となった（図1）。

LAIの季節変化では、C3植物は初春～初夏に、C4植物は夏にLAIがよく増加し、バイオマスと同様な傾向を見せたが、群落の最大値は8月に観測された。LAIの最大値は、C3植物が8月で1.49、C4植物が9月で2.62、群落では8月で3.97となった（図1）。

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この年も見られた。バイオマスの逆転時期（群落内にC3とC4植物それぞれが50%となったことを指す）は8月4日、LAIの逆転時期は7月23日であった（図1）。

地上部バイオマスとLAIの年次変化

地上部バイオマスとLAIの1996年から2001年までの年次変化を表2に示した。なお、調査地の円形圃場における草原の生産力が1996年以降安定してきたと考えられる（横山・及川、2000）。

C3植物のバイオマスは、最大が1998年の481.1 g d. w. m⁻²、最小が1996年の233.6 g d. w. m⁻²、平均は336.4 g d. w. m⁻²となった。C4植物のバイオマスは、

表2. C3/C4 混生草原における最大地上部バイオマスと LAI の年次変化 (1996~2001 年)

年次	最大バイオマス(g d. w. m ⁻²)				最大LAI				年平均気温 (°C)	年降水量 (mm)		
	C3/C4 C3植物 C4植物 群落 逆転時期				C3/C4 C3植物 C4植物 群落 逆転時期							
1996	233.6	347.1	559.6	7月15日	1.19	2.48	3.67	6月27日	13.4	1459		
1997	293.7	381.4	660.7	7月27日	1.22	2.42	3.59	7月2日	14.0	1406		
1998	481.1	577.9	1059.0	7月21日	1.66	3.63	5.00	6月22日	14.5	1713		
1999	369.4	658.3	1027.7	7月26日	1.82	4.95	6.16	7月10日	14.7	1249		
2000	372.7	478.9	810.2	7月27日	2.42	2.56	4.09	7月26日	14.6	1476		
2001	267.8	455.4	704.2	8月5日	1.49	2.62	3.97	7月23日	14.4	1747		
平均	336.4	483.2	803.5	7月25日	1.63	3.11	4.41	7月8日	14.2	1508		

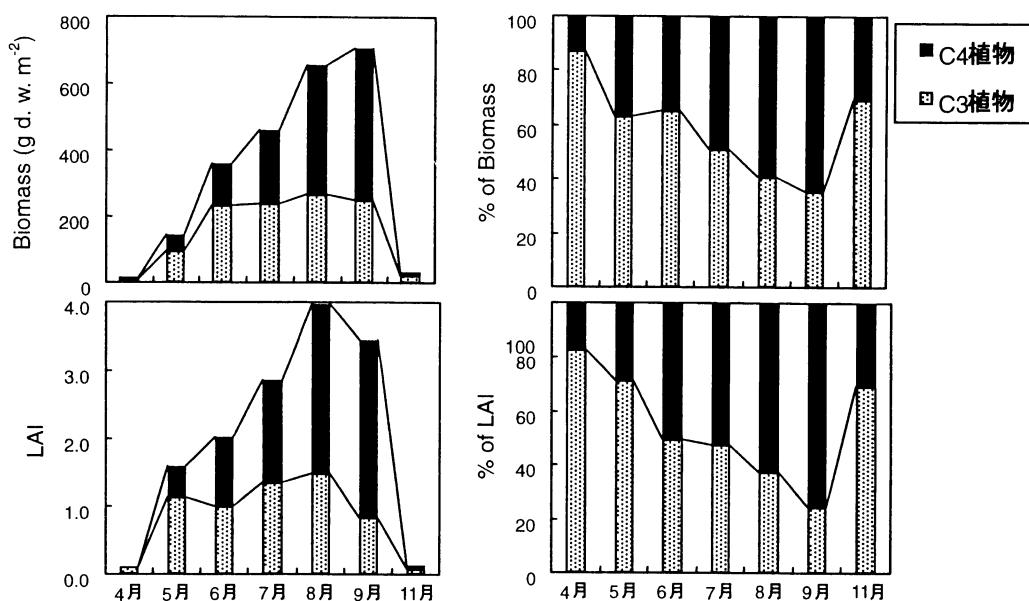


図1. C3/C4 混生草原における地上部バイオマス (上) および LAI (下) の季節変化 (2001 年)

最大が1999年の $658.3 \text{ g d.w.m}^{-2}$ 、最小が1996年の $347.1 \text{ g d.w.m}^{-2}$ 、平均は $483.2 \text{ g d.w.m}^{-2}$ となった。群落バイオマスは、最大が1998年の $1059.0 \text{ g d.w.m}^{-2}$ 、最小が1996年の $559.6 \text{ g d.w.m}^{-2}$ 、平均は $336.4 \text{ g d.w.m}^{-2}$ となった。C3植物とC4植物のバイオマス逆転時期は1996年が7月15日と最も早く、2001年が8月5日と最も遅くなった。

C3植物のLAIは、最大が2000年の2.4、最小が1996年の0.9、平均は1.6となった。C4植物のLAIは、最大が1999年の4.9、最小が1997年の2.4、平均は3.1となった。群落LAIは、最大が1999年の6.2、最小が1996年の3.2、平均は4.3となった。C3植物とC4植物のLAI逆転時期は1998年が6月22日と最も早く、2000年が7月26日と最も遅かった。

2001年ではC3植物のバイオマスは $267.8 \text{ g d.w.m}^{-2}$ と平均より小さかった。C4植物のバイオマスは $455.4 \text{ g d.w.m}^{-2}$ と平均であった。群落のバイオマスは $704.2 \text{ g d.w.m}^{-2}$ と平均より小さかった。C3植物とC4植物のバイオマス逆転時期は8月5日と平均より10日程遅かった。C3植物のLAIは1.5と平均であった。C4植物のLAIは2.6と平均より小さかった。群落のLAIでは4.0と平均であった。C3植物とC4植物のLAI逆転時期は7月23日と平均より15日程遅かった。

バイオマス、LAIと気象条件との相関解析

表2に示したバイオマス、LAIおよびC3/C4逆転時期のデータを用いて、気温・降水量・日射量など気象要素（当圃場で観測された気象データを使用）とC3/C4植物の季節動態の相関解析した結果を表3に示している。

表3の結果を説明する前に、2001年の気象条件と平年の気象条件を比較してみる。これらの気象データは陸域環境研究センターからすべて入手可能なので、ここではデータの表示を省略する。2001年の気象は、年平均気温 14.4°C と年日射量 $1567 \text{ MJ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ は平年並みであったが、年降水量は 1745 mm と平年よりもだいぶ多かった。月別では5月、6月では降水量が平年よりも多かった。5月は 293 mm （平年 180 mm ）、6月は 376 mm （平年 186 mm ）であった。また、4月と7月では、平均気温は平年より高く、日射

量も多く、降水量は少なかった。4月は 14°C （平年 12.5°C ）、 64 mm （平年 109 mm ）、 $180 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ （平年 $159 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ）で、7月は 26.5°C （平年 24.8°C ）、 14 mm （平年 175 mm ）、 $213 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ （平年 $180 \text{ MJ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ）であった。

表3に示しているように、群落バイオマスはC3植物のバイオマス（ $r=0.906$, $p=0.0091^{**}$ ），C4植物のバイオマス（ $r=0.955$, $p=0.0011^{**}$ ）と有意な正の相関があった。また、C4植物のLAI（ $r=0.826$, $p=0.0418^{*}$ ），群落LAI（ $r=0.877$, $p=0.0182^{*}$ ）とも有意な正の相関があった。

群落LAIはC4植物のLAI（ $r=0.990$, $p<0.0001^{***}$ ）とC4植物のバイオマス（ $r=0.959$, $p=0.0008^{***}$ ）と有意な正の相関があった。また、群落バイオマスとも相関があった。C4植物では、バイオマスとLAIの間（ $r=0.917$, $p=0.0066^{**}$ ）で有意な正の相関があった。

C3植物のバイオマスは1月～4月の平均気温（ $r=0.865$, $p=0.0230^{*}$ ），4月の降水量（ $r=0.876$, $p=0.0187^{*}$ ），1月～4月の積算温度（ $r=0.863$, $p=0.0238^{*}$ ）と有意な正の相関があった。

C4植物のバイオマスは年間（ $r=0.834$, $p=0.0375^{*}$ ）と1月～4月（ $r=0.825$, $p=0.0421^{*}$ ）の平均気温、4月（ $r=0.910$, $p=0.0081^{**}$ ）と8月（ $r=0.866$, $p=0.0149^{*}$ ）の降水量、年間（ $r=0.823$, $p=0.0432^{*}$ ）と1月～4月（ $r=0.869$, $p=0.0212^{*}$ ）の積算温度、4月～11月（ $r=0.863$, $p=0.0239^{*}$ ）で平均気温が 5°C 以上の時の積算温度（以後、 5°C 積算温度と略す）と有意な正の相関があった。また、1月～4月の日射量（ $r=-0.842$, $p=0.0333^{*}$ ）と有意な負の相関関係が認められた。

群落バイオマスは1～4月（ $r=0.877$, $p=0.0181^{*}$ ）の平均気温、4月（ $r=0.968$, $p=0.0004^{***}$ ）と8月（ $r=0.926$, $p=0.0047^{**}$ ）の降水量、1月～4月（ $r=0.907$, $p=0.0009^{***}$ ）の積算温度、4月～11月（ $r=0.826$, $p=0.0419^{*}$ ）の 5°C 積算温度と有意な正の相関関係が認められた。そして、1月～4月の日射量（ $r=-0.865$, $p=0.0228^{*}$ ）と有意な負の相関があった。

バイオマスからみたC3植物とC4植物の逆転時期

表 3. C3/C4 混生草原における地上部バイオマスと LAI の年次変動と気象要素との相関係数

	バイオマス(g d. w. m ⁻²)				LAI			
	C3植物	C4植物	群落	C3/C4 逆転時期	C3植物	C4植物	群落	C3/C4 逆転時期
バイオマス	C3植物			1.000				
	C4植物			0.747 1.000				
	群落			0.906 ** 0.955 ** 1.000				
	C3/C4逆転時期			-0.091 0.155 0.390 1.000				
LAI	C3植物			0.545 0.515 0.509 0.227 1.000				
	C4植物			0.539 0.917 ** 0.826 * -0.052 0.244 1.000				
	群落			0.611 0.959 *** 0.877 * -0.010 0.363 0.990 *** 1.000				
	C3/C4逆転時期			-0.198 0.055 -0.104 0.749 0.607 -0.155 -0.076 1.000				
平均気温	年間			0.686 0.834 * 0.803 0.574 0.716 0.586 0.669 0.462				
	1-4月			0.865 * 0.825 * 0.877 * 0.366 0.750 0.538 0.636 0.287				
	4-8月			0.228 0.543 0.416 0.839 * 0.506 0.297 0.376 0.729				
	7月			-0.417 -0.148 -0.315 0.823 * 0.316 -0.323 -0.267 0.939 **				
	7-9月			0.217 0.596 0.436 0.797 0.644 0.389 0.463 0.808				
降水量	年間			0.151 -0.138 -0.016 0.268 -0.091 -0.386 -0.326 0.029				
	4月			0.876 * 0.910 ** 0.968 *** -0.184 0.367 0.854 * 0.885 * -0.312				
	4-8月			0.707 0.767 0.768 0.440 0.707 0.467 0.575 0.410				
	8月			0.789 0.866 * 0.926 ** 0.028 0.173 0.826 * 0.843 * -0.304				
	7-9月			0.370 0.061 0.222 -0.949 ** -0.126 0.190 0.169 -0.799				
日射量	年間			-0.691 -0.537 -0.672 0.122 0.077 -0.439 -0.460 0.502				
	1-4月			-0.734 -0.842 * -0.865 * 0.020 -0.244 -0.751 -0.790 0.214				
	4-8月			-0.674 -0.463 -0.621 0.109 0.141 -0.362 -0.377 0.541				
	7月			-0.577 -0.386 -0.542 0.563 0.310 -0.499 -0.453 0.889 *				
	7-9月			-0.616 -0.276 -0.485 0.221 0.285 -0.212 -0.206 0.698				
積算温度	年間			0.679 0.823 * 0.795 0.752 0.684 0.574 0.654 0.749				
	1-4月			0.863 * 0.869 * 0.907 ** 0.324 0.725 0.601 0.697 0.253				
	4-8月			0.256 0.555 0.436 0.850 * 0.514 0.303 0.382 0.721				
	7月			-0.417 -0.148 -0.315 0.823 * 0.316 -0.323 -0.267 0.939 **				
	7-9月			0.316 0.620 0.498 0.828 * 0.636 0.387 0.462 0.751				
5°C積算温度	年間			0.729 0.788 0.793 0.427 0.739 0.574 0.646 0.359				
	1-4月			0.468 0.766 0.786 0.423 0.862 * 0.458 0.570 0.467				
	4-8月			0.516 0.760 0.674 0.684 0.728 0.505 0.594 0.641				
	7月			-0.378 -0.140 -0.302 0.743 0.456 -0.311 -0.250 0.976 ***				
	7-9月			0.321 0.646 0.514 0.780 0.683 0.426 0.503 0.761				

(無相関の検定 *:5% **:1% ***:0.1%)

は7月 ($r=0.823$, $p=0.0433^*$) と4月～8月 (0.839 , $p=0.0348$) の平均気温, 7月～9月 ($r=0.949$, $p=0.0016^{**}$) の降水量, 7月 ($r=0.823$, $p=0.0433^*$) と4月～8月 ($r=0.850$, $p=0.0297^*$) と7月～9月 ($r=0.828$, $p=0.0408^*$) の積算温度と有意な正の相関があった。

一方, C3植物のLAIは1月～4月の5°C積算温度 ($r=0.862$, $p=0.0243^*$) と有意な正の相関が認められ, C4植物のLAIは4月 ($r=0.854$, $p=0.0278^*$) と8月 ($r=0.826$, $p=0.0416^*$) の降水量と有意な正の相関があった。群落 LAIは4月 ($r=0.885$, $p=0.0153^*$) と8月 ($r=0.843$, $p=0.0327^*$) の降水量と有意な正の相関が認められた。

LAIからみたC3植物とC4植物の逆転時期は7月 ($r=0.939$, $p=0.0027^{**}$) の平均気温, 5月～7月 ($r=0.854$, $p=0.0279^*$) の降水量, 7月 ($r=0.889$, $p=0.0142^*$) の日射量, 7月 ($r=0.939$, $p=0.0027^{**}$) の積算温度, 7月 ($r=0.976$, $p=0.0001^{***}$) の5°C積算温度と有意な正の相関があった。

IV 考察

2001年の植生と気象要素の季節動態の関連

2001年の最大バイオマスは9月に見られたが, 最大LAIは8月に見られた。これは, 植物が光合成により蓄えた養分を始めに葉の成長のために使うためである。葉を成長させることにより光合成交量を増やし, その光合成により蓄えた養分で茎を成長させ草丈を伸ばす。葉の成長は主にLAIの増加を, 草丈を伸長はバイオマスの増加を意味する。LAIが先に増加し, その後にバイオマスが増加することにより, 最大バイオマスと最大LAIの時期が1ヶ月ほどずれ, 逆転時間が2週間ほどずれたと考えられる。この現象は, 他の年でも確認することが出来た(表2)。

2001年は最大バイオマス, 最大LAIが平年より減少し, 逆転時期が平年よりも遅れた。これは, 植物の初期成長時期の4月と, C4植物の成長時期の7月に平均気温が高すぎ, 降水量が少なく, 日射量が多すぎたために植物が生育阻害を受けたのが原因と考えられる。特に7月では, 気温が高く, 降水量がほとんど無かったために植物は乾燥ストレスを受け, その上, 日射量が多いことにより葉の退色がおき(この現象は調査時に観測された), その結果, 植物に機能障害が生じ生育阻害をもたらしたと考えられる。

植生と気象要素の年次変化と相関関係

1) 地上部バイオマス

C3植物のバイオマスと気象との相関要素は冬～初春の温度と春の降水量である。冬～初春の気温が高い程, 初期成長時期が早まることにより, 生育期間が長くなり, 又, C4植物に比べてC3植物は相対的に低温域に光合成の最適温度があるためであり, この時に雨が多いほどバイオマス量は増加すると考えられる。

C4植物のバイオマスと気象との相関要素は冬～初春と初春～夏の温度, 春と夏の降水量である。冬～初春はC3植物と同様である。初春～夏では温度が高い程, C4植物の光合成に最適となり, この時に降水量が多い程バイオマス量が増加するためと考えられる。

群落のバイオマスと気象との相関要素はC3植物, C4植物の場合と同様な傾向を示した。このことは, C3植物もC4植物も共に群落のバイオマスと相関があることから説明できる。また, C3植物よりC4植物とのほうが強い相関を示したが, これはC4植物の最大バイオマスのほうがC3植物の最大バイオマスよりも大きくなり, 最大群落 バイオマスでの割合が大きくなるためである。

C3植物とC4植物の逆転時期に関する気象相関要素は初春～夏にかけての温度と夏の降水量である。この要素はC3植物とC4植物の成長と密接に関係し, C3植物とC4植物の競争に影響を与えるためであり, 初春～夏の温度によってC3植物とC4植物の成長度合が決まり, 逆転時期の夏の降水量によりC4植物の成長度合が決まるためと考えられる。

2) LAI

C3植物のLAIと気象との相関要素は冬～初春の温度である。この要素は, バイオマスと同様な理由であると考えられる。

C4植物のLAIと気象との相関要素は春と夏の降水量である。この要素は、C4植物のLAIはバイオマスと違い、主に春と夏の降水量に影響されることを示している。しかし、有意ではなかったが、気温要素とも正の相関関係を示した。

群落のLAIと気象との相関要素はC4植物の場合と同様であった。これは、群落のLAIがC4植物とのみ強い相関を示すためであり、群落 LAIがC4植物のLAIに依存することを示している。このことは、各年のLAIの値からも確認することが出来た。

C3植物とC4植物の逆転時期の気象相関要素は初夏の温度と降水量である。この要素はバイオマスと同様な傾向を示し、LAIの逆転時期が初夏のためでもある。

V まとめ

本研究の調査地となったC3/C4混生草原では、C3植物の優占度の高い種はセイタカアワダチソウ (*Solidago altissima*)、ヨモギ (*Artemisia princeps*)であった。バイオマスの最大値は481.1 g d. w. m⁻²、最小値は233.6 g d. w. m⁻²で、気象相関要素は冬～初春の温度と春の降水量となった。LAIの最大値は2.4、最小値は0.9で、気象相関要素は冬～初春の温度となった。

C4植物の優占度の高い種はチガヤ (*Imperata cylindrica*)、ススキ (*Misanthus sinensis*) であった。バイオマスの最大値は658.3 g d. w. m⁻²、最小値は347.1 g d. w. m⁻²で、気象相関要素は冬～初春と初春～夏の温度、春と夏の降水量であった。LAIの最大値は4.9、最小値は2.4で、気象相関要素は春と夏の降水量であった。

群落の優占種はチガヤ (*Imperata cylindrica*)、ススキ (*Misanthus sinensis*)、セイタカアワダチソウ (*Solidago altissima*) となった。バイオマスの最大値は1059.0 g d. w. m⁻²、最小値は559.6 g d. w. m⁻²で、気象相関要素は冬～初春と初春～夏の温度、春と夏の降水量であった。LAIの最大値は6.2、最小値は3.2で、気象相関要素は春と夏の降水量であった。

C3植物とC4植物の逆転時期は、バイオマスで7月

25日（7月15日～8月5日）、気象相関要素は初春～夏にかけての温度と夏の降水量であった。LAIで7月8日（6月22日～7月26日）、気象相関要素は初夏の温度と降水量であった。

今後の課題としては、相関解析結果とバイオマス、LAIとの関係の裏付け及び評価、他の草原にも用いることが出来るか等が挙げられる。

文献

- 伊藤昭彦（2002）：陸上生態系機能としての土壤炭素貯留とグローバル炭素循環。日本生態学会誌、52, 189-227.
- 及川武久(2002)：地球温暖化に対する陸上生態系の応答：グローバルの炭素循環モデルを基礎として。数理科学, 470, 78-83.
- 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
- 田中克季・及川武久(1998)：水理実験センター内円形圃場における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.
- 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壤の物理特性。筑波大学水理実験センター報告, 23, 1-10.
- 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。筑波大学大学院博士課程修士学位所用提出論文
- 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。筑波大学陸域環境センター報告, 16, 67-71.

- 横山智子・及川武久(2001)：陸域環境研究センタ－圃場における2000年のC₃/C₄草原のLAIとバイオマスの季節変化. 筑波大学陸域環境センター報告, **2**, 37-39.
- Chen, D. X., Hunt, H. W. and Morgan, J. A. (1996): Responses of a C₃ and C₄ perennial grass to CO₂ enrichment and climate change: Comparison between model predictions and experimental data. *Ecological Modelling*, **87**, 11-27.
- 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.
- Monson, R. K., and Williams, G. J. III (1982): A correlation between photosynthetic temperature adaptation and seasonal phenology patterns in the shortgrass prairie. *Oecologia*, **54**, 58-62.
- Monson, R. K., Littlejohn, R. O. and Williams, G. J. III (1983): Photosynthetic adaptation to temperature in four species from Colorado shortgrass steppe: a physiological model for coexistence. *Oecologia*, **58**, 43-51.
- Ni, J. (2002): Carbon storage in grasslands of China. *Journal of Arid Environments*, **50**, 205-218.
- Scurlock, J. M. O. and Hall, D. O. (1998): The global carbon sink: a grassland perspective. *Global Change Biology*, **4**, 229-233.