

放牧条件下でのネザサ(Pleioblastus chino var, viridis)の地上茎密度の維持機構

誌名	日本草地学会誌
ISSN	04475933
著者名	渡辺,也恭 板野,志郎 大久保,忠旦
発行元	日本草地学会
巻/号	44巻4号
巻号補足	
掲載ページ	p. 328-331
発行年月	1999年1月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター

Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



放牧条件下でのネザサ (*Pleioblastus chino* var. *viridis*) の 地上茎密度の維持機構

渡辺也恭・板野志郎*・大久保忠旦**

東北大学大学院農学研究科陸園修復生態学 (989-6711 宮城県玉造郡鳴子町川渡)

* 岐阜大学農学部附属農場 (501-1112 岐阜県岐阜市柳戸 1 番 1)

** 250-0012 神奈川県小田原市本町 1-7-48

Land Ecology, Graduate School of Agricultural Science, Tohoku University,
Kawatabi, Narugo, Miyagi, 989-6711 Japan

* Experimental Farm, Faculty of Agriculture, Gifu University,
1-1 Yanagido, Gifu, 501-1112 Japan

** 1-7-48, Honmachi, Odawara, Kanagawa, 250-0012 Japan

受付日: 1998 年 8 月 3 日/受理日: 1998 年 12 月 9 日

Synopsis

Nariyasu WATANABE, Shiro ITANO and Tadakatsu OKUBO (1999): Maintenance Mechanism of Stem Density under Grazing in Dwarf Bamboo, *Pleioblastus chino* var. *viridis*. *Grassland Science* 44, 328-331.

Pleioblastus chino var. *viridis* can dominate under severe grazing conditions. To understand the reason of this dominance, we investigated the maintenance mechanism of stem density of *P. chino* var. *viridis* in three plots; grazed, 1-year-ungrazed and ungrazed ones. The stem weight was ranked, grazed < 1-year-ungrazed < ungrazed plots. On the contrary, the stem density was in the reverse order, because there are differences in both the rhizome bud density and the bud utility ratio among plots. The rhizome bud density was ranked, grazed ($8619/\text{m}^2$) > 1-year-ungrazed ($6303/\text{m}^2$) > ungrazed ($789/\text{m}^2$) plots. The bud utility ratio was also ranked, grazed (47%) > 1-year-ungrazed (35%) > ungrazed (17%) plots. These traits were considered to be responsible for the enhanced dominance of *P. chino* var. *viridis* under severe grazing conditions. In both 1-year-ungrazed and ungrazed plots, the relationship between mean aboveground weight per stem and stem density seemed to follow a thinning line with a gradient of $-3/2$. This density regulation of *P. chino* var. *viridis* was caused by intraclonal controls of rhizome as well as by both intraclonal and interclonal competitions.

Key words: Bud utility ratio, Clonal plants, Grazing, *Pleioblastus chino* var. *viridis*, Rhizome bud density.

緒 言

ネザサ (*Pleioblastus chino* var. *viridis*) は、日本の温暖地の主に人為の影響のある地に優占するササ類であり⁹⁾、近縁種のササ属の多くの種とは異なり、放牧条件下でも優占する性質を持つことが知られている¹²⁾。ネザサは、非放牧条件下

一部は第 50 回発表会 (1995 年 3 月) において発表した。

では 3 m の草高を持ち、地上茎が比較的散生する群落を形成する。しかし、放牧条件下では 10 cm 以下の草高となり、地上茎が密集する群落に変化する¹³⁾。このように、ネザサは、地上茎の大きさと密度の可塑性が極めて大きい植物である。これに対して、ササ属のクマイザサは、放牧条件下では地上茎密度が減少し、他の植物が侵入して、その優占度を維持できないことが報告されている²⁾。ネザサが放牧条件下で地上茎密度を高く維持できる性質は、その優占度を維持する上で主要な役割を果たしていると考えられる。

ネザサは、地上茎が地下茎によりお互いに接続されたクローナル植物である。それゆえ、地上茎密度の動態を知るためには、地下茎上の節ごとに存在する芽の数 (地下茎芽密度) と、この芽のうち地上茎となる割合 (有効節率) を測定する必要がある。また、ササ類やイネ科牧草などのクローナル植物が地上茎レベルで独立した個体とみなせるか否か、そしてその地上茎密度と茎当たり平均地上部重 (地上部重/地上茎密度) との関係が、非クローナル植物と同様に自然間引きの $3/2$ 乗則¹⁹⁾に従うかどうかについては議論がある^{5,11)}。クローナル植物の主要な構成部分である地下茎の芽の動態に関する情報の不足が、この問題の解決を困難にしていると考えられる。そこで、本研究では地下茎の芽の動態に注目して、ネザサの地上茎密度調節機構の解明を試みた。特に、① 地上茎密度の変化は、地下茎の芽の動態といかなる関係にあるか、すなわち、地上茎密度の変化は地下茎芽密度とその有効節率の変化に係るか、② ネザサの地上茎密度と茎当たり平均地上部重との関係は自然間引きの $3/2$ 乗則に従うかに注目した。

材料と方法

1. 調査地

岐阜県美濃加茂市にある岐阜大学附属農場の野草放牧地 (1.8 ha) に放牧区と 1 年禁牧区の 2 区を設定した。さらに対照として、農場敷地内で 20 年以上放置されている未利用地に未放牧区を設定した。放牧区では、ネザサ (*Pleioblastus chino* var. *viridis*) が優占し、約 30 年間、肉用牛の放牧地と

Table 1. Standing crop of *Pleioblastus chino* var. *viridis* in grazed, 1-year-ungrazed and ungrazed plots.

Standing crop (gDM/m ²)	Grazed	1-year-ungrazed	Ungrazed	Significance
Leaf	72±6 ^{a)}	153±11	153±31	$H=7.54, p<0.05$
Stem	61±6	264±26	1757±242	$H=9.85, p<0.01$
Rhizome	666±40	839±84	813±93	$H=2.35, NS$
Total	800±49	1257±120	2723±261	$H=9.85, p<0.01$

^{a)} Mean±SE (n=4)Table 2. Plant height, stem density, rhizome bud density and bud utility ratio of *P. chino* var. *viridis* in grazed, 1-year-ungrazed and ungrazed plots.

	Grazed	1-year-ungrazed	Ungrazed	Significance
Plant height (cm)	9.6±0.6 ^{a)}	44.4±1.8	214.5±12.5	$H=9.85, p<0.01$
Stem density (No./m ²)	3962±135	2196±357	92±12	$H=6.00, p<0.05$
Rhizome bud density (No./m ²)	8619±1159	6303±927	789±304	$H=6.00, p<0.05$
Bud utility ratio (%)	47.0±7.9	34.8±0.5	16.8±5.2	$H=6.00, p<0.05$

^{a)} Mean±SE (n=4)

して使用されており、毎年、5月から10月の約6ヶ月間、繁殖牛と肥育牛併せて、平均15頭の日中放牧が行われてきた(1994年野草地放牧実績；放牧区(180a)のみが75日、この放牧区と牧草地(300a)と併せて30日の放牧で、計105日)。1年禁牧区は、放牧の影響を弱めるために、1994年の放牧前に放牧区の一角を電気牧柵で囲い設定した。未放牧区は、放牧区と牧柵を隔てて隣接しており、ネザサの純群落が発達していた。

2. 調査方法

1995年初夏に、各処理区のネザサ群落内に、直径50cmの円形枠(約1,960cm²)を設置し、草高を測定した後、ネザサ地上部と深さ45cmまでの地下部を掘取り採取した。各処理区ともに4反復の採取を行った。これら試料を、水洗し、葉、地上茎および地下茎の3つの部位に分けた後、地上茎密度と地下茎節密度を測定した。ネザサ地下茎の各節は、原則として1つずつの芽を持つので、地下茎節密度を芽密度とし、それら芽のうち地上茎となるものの割合を有効節率(Bud utility ratio)とした⁸⁾。全ての試料は80℃で48時間通風乾燥し乾物重を測定した。検定は、Kruskal-Wallis法を用いて行った。また、比葉面積(SLA)を求めるために、1995年春に放牧区と1年禁牧区のネザサの葉面積と葉重を測定した。

結 果

放牧区、1年禁牧区および未放牧区のネザサの部位別と総現存量を表1に示した。総現存量は、放牧区(800g/m²)<1年禁牧区(1,257g/m²)<未放牧区(2,723g/m²)の順となり、放牧条件下で総現存量は最も小さかった。その相違は、主として地上茎重の量に依った(放牧区<1年禁牧区<未放牧区)。地下茎重は、放牧区、1年禁牧区および未放牧区でそれぞれ666g/m²、839g/m²および813g/m²であり、処理区間で有意差はなかった。葉重は、1年禁牧区と未放牧区で同じ値であったが、放牧区では、1年禁牧区や未放牧区の値に比

べ約半分であった(放牧区：72g/m²、1年禁牧区：153g/m²、未放牧区：153g/m²)。しかし、比葉面積(SLA)は、放牧区で1年禁牧区に比べて高く(放牧区：332cm²/g、1年禁牧区：154cm²/g)、葉面積指数は、放牧区と1年禁牧区とで、共に2.4であった。

ネザサの草高、地上茎密度、地下茎芽密度および有効節率を表2に示した。放牧条件下でネザサの草高は低下したが、地上茎密度は増加した(放牧区>1年禁牧区>未放牧区)。放牧条件下におけるこの地上茎密度の増加は、地下茎芽密度と有効節率の両方の増加によって引き起こされた。地下茎芽密度は、放牧区、1年禁牧区および未放牧区でそれぞれ8,619/m²、6,303/m²および789/m²、有効節率は、放牧区、1年禁牧区および未放牧区でそれぞれ47%、35%および17%となり、共に放牧の影響の強い順に高い値となった。

ネザサの地上茎密度と茎当たり平均地上部重(ネザサ地上部重/地上茎密度)との関係を、自然間引きの3/2乗則から予測される最多密度線とともに図1に示した。放牧区では、ネザサの地上茎密度と茎当たり平均地上部重との関係は、予測される最多密度線の下に位置したが、1年禁牧区と未放牧区では、最多密度線にほぼ従った。

考 察

放牧条件下で、ネザサの草高や地上部現存量は低下した(表1および2)が、葉面積指数は1年禁牧区と同程度に維持した。これは、主に、葉を薄くすることによるSLAの増加と地上茎密度の増加(表2)により起こったと考えられる。放牧条件下での葉面積指数の維持により、ネザサの被度は保たれ、他種の侵入が抑制されて、その優占度が維持されると推察される。

放牧条件下でのネザサの地上茎密度の増加は、地下茎芽密度と有効節率の両方の増加によって引き起こされた(表2)。未放牧区の地下茎芽密度は、789/m²であったのに対し、放牧

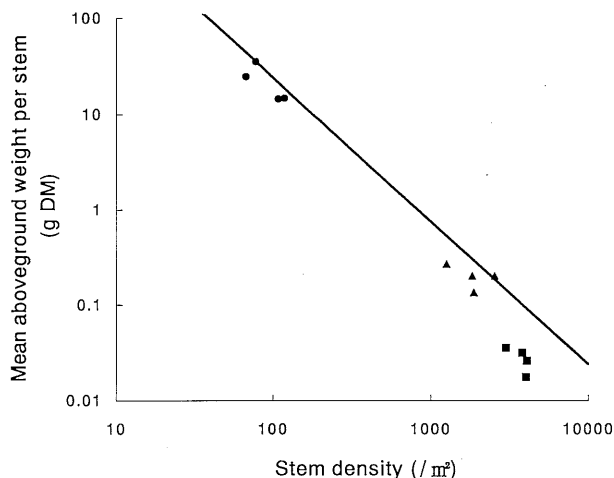


Fig. 1. The relationship between mean aboveground weight per stem and stem density in *P. chino* var. *viridis* in grazed, 1-year-ungrazed and ungrazed plots. The line represents the $-3/2$ power rule of self-thinning. ■, ▲ and ● respectively indicate grazed, 1-year-ungrazed and ungrazed plots.

区の地上茎密度は3,962本/m²であった(表2)。未放牧区の全ての地下茎芽が活性化し、地上茎になると仮定しても、放牧区の地上茎密度に達しないことから、放牧条件下でネザサの芽密度が増加する機構があることが示唆される。この機構を説明する仮説として、放牧により地上部が損失を受けたとき、地下茎への光合成産物の供給が制限されて、新地下茎の節サイズが小さくなって伸長することにより、芽密度が増加することが考えられる。キイチゴのサーモンベリーは、林床や開けた場所で何十年にも渡って優占する種であるが、地上部の攪乱に対しては、地下茎の伸長により芽密度が増加し、地上茎密度を高める戦略をとることが報告されている¹⁶⁾。有効節率に関係する休眠芽の覚醒について、本調査区で当年生の地上茎の動態調査をした結果から、1年禁牧区に比べて放牧区で地上茎から多数の分枝が出現したことが認められている¹⁴⁾。地下茎においても地上茎と同様に、放牧による攪乱によって休眠芽が活性化され、損失した地上茎を補償することが考えられる。

ネザサの近縁種アズマネザサは、ニホンジカの採食により地上茎密度が増加することが報告されている¹⁵⁾。一方、ササ属のクマイザサでは、放牧により地上茎からの分枝密度は増加するが、地上茎密度は低下することが報告されている³⁾。一般にササ類の中でメダケ属特にネザサは放牧に強く、ササ属は放牧に弱いとされている^{7,10)}が、この相違は、主に地下茎から地上茎を生産する能力の違いによって生じると考えられる。ネザサの有効節率は未放牧区の17%から放牧条件下で47%へと上昇した(表2)。放牧区でのネザサの有効節率の値は、これまでササ属で報告されている有効節率、チシマザサの2.9%⁹⁾、ミヤコザサの2.6%、クマイザサの3.6%、チ

シマザサの1.0%¹⁷⁾と比較して高く、これは放牧に対応したものと考えられる。豊岡ら¹⁷⁾は、ミヤコザサ、クマイザサおよびチシマザサの地下茎節で活性を保つ芽を有する節の割合は、それぞれ2.7%、1.8%および5.7%と報告した。ササ属の多くが放牧条件下で優占できないのは、地下で芽が活性を長く保てないことと休眠芽の活性化に上限があるためかもしれない。地上部の攪乱に対して、芽密度の増加と共に有効節率を増加させることが、クローナル植物で一般的なことであるかどうかは明らかではない。しかしながら、ネザサは、地上部の攪乱に対し、地下茎芽密度と有効節率の増加が起こるため、地上茎密度の増加と葉層の維持がなされる再生力の大きい植物といえる。そして、このことが放牧条件下で優占度を保つ主要な要因であると考えられる。

ネザサの地上茎密度と茎当たり平均地上部重との関係は、自然間引きの3/2乗則にはほぼ従った(図1)。一般にクローナル植物の地上茎レベルでは3/2乗則に従わないとされ⁴⁾、HUTCHINGS⁴⁾は、この現象について、個体内の地上茎間では競争が生ぜず、環境資源を最大限に利用するクローナル植物の効率的な戦略の結果であると述べている。しかし、クローナル植物で地上茎密度の増加が著しいときには、3/2乗則の関係が認められるという報告がある¹⁸⁾。これまでイネ科の*Gynerium sagittatum*¹⁾とイブキザサ⁸⁾で、非クローナル植物で観察されるような密度と茎当たり平均地上部重との関係が報告されている。MAKITA⁸⁾は、イブキザサの地上茎密度の低下は、有効節率の低下による生理的統合が直接の要因で、その結果として3/2乗則に従ったとしている。放牧条件下で、ネザサは、地上茎密度が増加したが、放牧をせずに放置した場合には、地下茎芽密度と有効節率が低下し(表2)、自然間引きの3/2乗則にはほぼ従った(図1)。ネザサの地上茎密度の調節は、個体間や個体内での地上茎同士の競争と共に、地下部による個体内部の調節にも依存し、その結果として、地上茎密度と茎当たり平均地上部重との関係が、自然間引きの3/2乗則にはほぼ従ったと考えられる。

謝 辞

本稿を取りまとめるにあたり、多大な御援助を頂いた東北大学大学院農学研究科助手西脇亜也博士に心から謝意を表す。また、調査と解析の実施の様々な場面において常に甚大な御協力を頂いた岐阜大学農学部附属農場職員及び流域環境研究センターの皆様そして東北大学大学院農学研究科陸圏修復生態学研究室の皆様にも心から謝意を表す。

引用文献

- 1) de KROON, H. and R. KALLIOLA (1995) Shoot dynamics of the giant grass *Gynerium sagittatum* in Peruvian Amazon floodplains, a clonal plant that does show self-thinning. *Oecologia* 101, 124-131.
- 2) 平吉 功・岩田悦行・松村正幸・安藤辰夫(1968) 混牧林地の生態学的研究 第1報 放牧がササの生育に及ぼす影響. 岐大農研報 26, 182-194.
- 3) 平吉 功・岩田悦行・松村正幸(1968) 混牧林地の生態学的研究 第3報 5カ月間の夏放牧に供用されたササ型草地の植生

- 変化. 日草誌 15, 155-162.
- 4) HUTCHINGS, M.J. (1979) Weight-density relationships in ramet populations of clonal perennial herbs, with special reference to the $-3/2$ power law. *Journal of Ecology* 67, 21-33.
 - 5) 伊藤睦泰 (1991) 寒地型イネ科牧草における分げつの発生と生長の動態. 東北草研誌 4, 63-73.
 - 6) 伊藤秀三 (1966) わが国の山地草原におけるササおよびネザサの生態について. 草地生態 7, 34-41.
 - 7) 川鍋祐夫 (1973) 草地の主要構成種の種生態 4. ササ. 草地の生態学 (沼田真監). 築地書館. 東京. pp. 187-195.
 - 8) MAKITA, A. (1996) Density regulation during the regeneration of two monocarpic bamboos: self-thinning or intracolonial regulation? *Journal of Vegetation Science* 7, 281-288.
 - 9) 蒔田明史 (1997) チシマザサの地下茎の伸長様式. *Bamboo Journal* 14, 20-27.
 - 10) 内藤俊彦 (1988) 人類文化と植物社会—侵入者たちによる新しい植物社会の形成. 日本の植生 侵略と攪乱の生態学 (矢野悟道編). 東海大学出版会. 東京. pp. 22-30.
 - 11) 西脇亜也 (1997) クローン植物の個体間相互作用. 東北草研誌 10, 77-92.
 - 12) NUMATA, M. (1961) Ecology of grasslands in Japan. *J. Coll. Arts & Sci., Chiba Univ.* 3, 327-342.
 - 13) 大久保忠旦 (1990) 草地の種類と分布. 草地学. 文永堂出版. 東京. pp. 16-47.
 - 14) 大久保忠旦・渡辺也恭・板野志郎 (1995) ネザサの生態と放牧の影響. 日草誌 41 (別), 7-8.
 - 15) TAKATSUKI, S. (1980) The effect of sika deer (*Cervus nippon*) on the growth of *Pleioblastus chino*. *Jap. J. Ecol.* 30, 1-8.
 - 16) TAPPEINER, J.C., J. ZASADA, P. RYAN and M. NEWTON (1991) Salmonberry clonal and population structure: The basis for a persistent cover. *Ecology* 72, 609-618.
 - 17) 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.
 - 18) WESTOBY, M. (1984) The self-thinning rule. *Adv. Ecol. Res.* 14, 167-225.
 - 19) YODA, K., T. KIRA, H. OGAWA and K. HOZUMI (1963) Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. (Intraspecific competition among higher plants XI) *Journal of Biology Osaka City University* 14, 107-129.

要 旨

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 chino* var. *viridis*) の地上茎密度の維持機構. *Grassland Science* 44, 328-331.

放牧条件下でのネザサの優占維持機構を解明するために、放牧区、1 年禁牧区および未放牧区を設定し、ネザサの地上茎密度の調節機構を明らかにした。放牧条件下では、地上部の攪乱により、地上茎重は減少したが、地上茎密度は増加した。地上茎密度の増加は、地下茎芽密度と有効節率の両方の増加によって起こった。この地上茎密度の維持機構が、放牧条件下でネザサが優占度を保つ理由であると推測した。1 年禁牧区と未放牧区では、地上茎密度と茎当り平均地上部重との関係が、自然間引きの $3/2$ 乗則から予測される最多密度線にほぼ従った。この密度調節は、個体間や個体内での地上茎同士の競争と共に、地下部による個体内部の調節にも依存していた。

キーワード：クローナル植物, 地下茎芽密度, ネザサ, 放牧, 有効節率.