

物質経済からみたタケ群落の生態学的研究*

井鷲裕司

農林水産省森林総合研究所関西支所

Ecological Study of Bamboo Communities: A Resource-Based Approach

Yuji ISAGI

Kansai Research Center, Forestry and Forest Research Institute, Kyoto 612 Japan

要 旨

第1章 序 論

タケ群落では稈が地下茎によって連結されており、稈の更新は地下茎からのタケノコの伸長によってなされる。そして、新たに更新した稈は1～2ヶ月以内に成長を終え林冠に達する。この様な更新特性は林冠の欠落部に依存する一般の極相林における更新様式とは著しく異なるものであり、生態学的に興味深いだけでなく、林産物を持続的に収穫できるという面からも有用な性質といえる。しかしながら、タケ群落に関しては純生産量、現存量、植生等の部分的な報告はあるが、他の森林タイプでなされているような生態系レベルでの包括的な研究は極めて少ない。そのため、タケ群落内において、物質のストックやフローを明らかにし、他の森林との比較研究を行うことが必要とされている。

第2章 マダケ群落の現存量と物質収支

日本のマダケは1960年代に一斉開花し、地上部が枯死した。マダケ群落はタケ類の中でも最長の120年という開花周期を示すことが知られているが、開花・枯死から比較的短い期間の回復過程に関する報告がこれまでであるのみで、回復様式を長期にわたり調査した例はない。そこで、これまでの報告例よりも成熟して蓄積量の多いマダケ群落に調査プロットを設け、稈の位置と胸高直径、地上部及び地下部現存量、リターフォール量、純生産量、土壌中の炭素蓄積量、地上部の維持・構成呼吸量、土壌呼吸量、総生産量等を測定した。

測定期間中、新稈の平均胸高直径は毎年ほぼ同じ値であったが、旧稈の平均胸高直径と較べると常に大きく、胸高直径という面からみれば地上部はまだ完全には回復していなかった。しかし、新稈、旧稈および枯死稈の割合から、すべての旧稈が新稈と入れ替わる10年以内には稈の胸高直径分布は平衡状態になるものと推定された。

調査地の稈の現存量は 93.7 t ha^{-1} と、これまでのマダケ群落における報告値よりも大きく、更に $7.45 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ 程度の増加を続けているのに対して、枝と葉の現存量は開花枯死から20年を経た時点で平衡状態に達していた。また、地上部現存量は 113.1 t ha^{-1} であり、世界的にみてもタケ群落としては最大級であった。地下茎は地表下60cmまで分布し、地表下15~30cmの層にはっきりとした分布のピークが見られた。細根の深度分布は地下茎よりも広範囲であった。地下茎と細根の現存量は合計すると 47.4 t ha^{-1} であった。O層の堆積量および鉍質土壌中の炭素蓄積量は 6.2 t ha^{-1} および 85.8 t C ha^{-1} であった。落葉量は $5.84 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ であり、暖温帯と熱帯多雨林における落葉量の中間的な値であった。葉鞘の落下は年間で 1.66 t ha^{-1} に達し、量的に無視できない値であった。総リターフォール量は $9.13 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ となり、日本の森林としてはかなり多く、熱帯多雨林における値の範囲に相当した。地上部純生産量は $24.6 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ となり、同様な気候条件下にある他のタイプの森林よりも大きな値であった。

気温と葉の呼吸速度の関係は指数関数で表すことができた。新稈の呼吸は稈が伸長成長を停止したばかりの6月に最も高かったが、稈の発生後最初の冬期以降、著しく減少した。しかしながら、それ以降は、少なくとも発生後49ヶ月までは加齢による呼吸活性の減少はわずかであり、呼吸活性は主に気温の変化に依存して変化した。これらの関係から、葉、稈、枝の維持呼吸量は $47.2 \text{ t CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ 、 $18.5 \text{ t CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ および $2.0 \text{ t CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ と推定された。また構成呼吸量は葉が $2.9 \text{ t CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ 、鞘が $1.1 \text{ t CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ 、枝が $0.7 \text{ t CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ 、稈が $7.7 \text{ t CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ であった。土壌呼吸量は土壌全体で $41.2 \text{ t CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ 、O層を除いた場合 $31.1 \text{ t CO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ であった。

以上の測定で得られた結果をもとに、マダケ群落内の炭素蓄積部位を、葉、枝、稈、地下部、O層、鉍質土壌の6つのコンパートメントに分け、コンパートメント間の物質収支を明らかにした。

第3章 モウソウチク群落の現存量と物質収支

モウソウチクは日本に生育するタケ類の中で最大の種であるばかりでなく、世界的にみても地下茎が単軸分岐をするタケ類の中で最大級のものである。その群落高は20mに達するが、群落を構成する稈が素早く成長し、サイズ成長を終えるという特性は他のタケ類と同様である。モウソウチクはその経済的な価値のため人為的に植栽されてきた反面、日本では大型帰化植物としては唯一といってよい程の生態的な成功をおさめており、本来の植栽地から他の林地へと侵入し、分布面積を広げつつある。そして、そのことが地域の生物学的多様性を減少させているという見解もある。このように、モウソウチクは利用価値のある反面、取り扱いにも注意を要する種であるといえるが、その特性を群落レベルでの物質収支から明らかにした報告はない。本章では、モウソウチク群落における現存量、生産量、物質循環量等を第2章のマダケ群落で行ったのと同様の手法で明らかにした。

調査地の地上部現存量は1983年には 113.8 t ha^{-1} であった。現存量は $3.01 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ の割合で増加し、1991年には 137.9 t ha^{-1} に達し、タケ群落の地上部現存量としては最も大きな部類に属していた。地下茎は地表下30cmまでに、細根はより深く、地表下100cmまで分布していた。地下茎と細根は合計すると 44.6 t ha^{-1} であった。O層の堆積量および鉍質土壌中の炭素含有量はそれぞれ、 15.6 t ha^{-1} 、 94.2 t C ha^{-1} であった。総リターフォール量は $7.19 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ となった。地上部純生産量は $17.3 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ であった。すでに報告のある年平均気温-純生産量、年平均降水量-純生産量の関係から推定した本モウソウチク群落の純生産量はそれぞれ $18.7 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ 及び $19.5 \text{ t ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ であった。本調査地の純生産量はこれらの値とほぼ等しいものであった。

タケノコによる稈の更新は、タケ群落の著しい特徴の一つであり、その伸長中の呼吸活性を調べることは重要である。その測定の結果、タケノコの呼吸速度は $0.994\sim 11.98\text{ mgCO}_2\text{ g d.w.}^{-1}\text{ hr}^{-1}$ の範囲で変動し、伸長を終えた稈の呼吸速度に比べて著しく大きくなっていった。タケノコの呼吸活性の日変化には、(1)18時から翌日の6時までの間は、気温の低下に対して、ほぼ $Q_{10}=2$ の関係を保ちつつ呼吸速度が低下し、(2)翌日の午前から最高気温が記録される時点までは気温の上昇に対して呼吸速度が低めに推移し、そして、(3)夕方までに再び呼吸速度が徐々に上昇してゆく、というパターンが認められた。測定を行ったタケノコは1日あたり平均すると、自らの乾燥重量の12.2%の重量の二酸化炭素を放出した。

葉の呼吸速度は気温の上昇に対し指数関数的に上昇し、葉の維持呼吸量は $29.4\text{ t CO}_2\text{ ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ と推定された。稈の単位面積当たりの呼吸速度($\text{mgCO}_2\text{ cm}^{-2}\text{ hr}^{-1}$)は齢に対しては減少関数、サンプルの直径に関しては増加関数となっていた。この関数を稈全体の面積に対して適用し、1本の稈の呼吸速度($\text{mgCO}_2\text{ culm}^{-1}\text{ hr}^{-1}$)を根元直径と齢(yr)の関数として表現した。この関数に、群落を構成する稈の齢一直径分布と稈の呼吸活性の温度係数をあてはめ、年間の稈による呼吸量を計算すると $2.4\text{ t C ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ となった。構成呼吸量は葉で $2.3\text{ t CO}_2\text{ ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ 、鞘で $1.1\text{ t CO}_2\text{ ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ 、枝で $0.8\text{ t CO}_2\text{ ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ 、稈で $5.3\text{ t CO}_2\text{ ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ であった。土壌呼吸速度は土壌全体で $52.3\text{ t CO}_2\text{ ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ 、O層を除いた場合、 $41.4\text{ t CO}_2\text{ ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ であった。O層を含む土壌呼吸速度はこれまで報告された土壌呼吸速度の中でも最も高い部類に属するものであった。

モウソウチク群落内の炭素蓄積部位を、葉、枝、稈、地下部、O層、鉍質土壌の6つのコンパートメントに分け、コンパートメント間の物質収支を明らかにした。地下部を経由する炭素の流れは $11.0\text{ t C ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ であった。このうち地下部の呼吸量は $8.79\text{ t C ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ 、枯死して土壌に流れる炭素は $2.21\text{ t C ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ と推定された。総土壌呼吸速度にしめる地下部の呼吸量の割合は60%程度にもなり、これまで報告のある様々な森林生態系の中で最も高い部類に属した。群落全体の純生産量は $11.2\text{ t C ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ 程度になったが、総生産量に対する純生産量の比は34%となり、成熟した森林に特徴的な値を示した。

第4章 生活史からみたマダケ属の生態学的特性

タケ・ササ類は様々な生活様式をとることにより、多様な環境に適応している。ここでは、環境に対する適応様式として、葉の寿命と植物体の相対成長関係の経時変化という生態学的観点から、マダケ属の生活史がどのような位置づけにあるのか考察を行った。

まず、タケ群落の葉群に関するコストベネフィットモデルを作成し、与えられた環境の中でタケ・ササ類がどのような葉の寿命をとれば余剰生産量が最も多くなるのか、厳しい環境下ではどのような性質の葉をどのような期間保持すればよいのか、といった点について解析を行った。また、これまで葉の寿命に関する研究であり注目されていなかった、葉群を構成する個々の葉の寿命のばらつきについても解析を行い、生産性の高い環境下ではタケ類の葉の寿命が揃いやすくなることを示した。モデルの検証として、第2章と第3章で明らかにしたマダケ群落とモウソウチク群落における物質収支から、本章のモデルのパラメーターを決定し、現実のマダケやモウソウチクの葉の平均寿命が本モデルで推定した最適葉齢に近いことを示した。

新たに伸長したタケ・ササ類の稈の生産構造が、どの程度の時間をかけて充実してゆくのかをマダケ属、ヤダケ属を対象に調べ、その結果をこれまで報告のあるササ属やスズタケ属と比較した。その結果、光環境の良好な環境に適応したタケ類ほどすばやく稈の生産構造を充実させる傾向が認

められた。稈の生産構造をすばやく充実させるには、短期間に多くのコストが必要となるが、生産性の高い環境下では群落を構成するすべての稈の生産構造を充実させておく方が群落全体の余剰生産量が多くなるためと思われる。

以上のように、日本のタケ・ササ類は光環境に対する適応という観点から序列化する事ができた。マダケ属は最も多量の光エネルギーを利用できるように、葉の寿命を短くし、稈の胸高直径と葉量、枝量の相対成長関係を短い時間で一定にする適応様式をとるグループに位置づけられた。光環境に対する適応のほかに、高頻度の攪乱に適応した種群や、冬の寒さと乾燥に適応した生活史をとる種群も認めることができた。

第5章 総合考察

第5章では本研究で明らかにした物質収支や生活史等における結果をもとに、タケ群落の諸特性の解明や管理指針の作成を行った。

本章はまず、大型帰化植物であるモウソウチクの分布拡大に関わるメカニズムを考察した。モウソウチクのように大型の種が、帰化植物として成功し、分布面積を広げつつあるのはきわめて例外的な現象である。調査を行ったモウソウチクの分布拡大域ではモウソウチクの密度が高くなるにつれて林分の種多様性が低くなっていた。分布拡大域では、モウソウチクの稈のサイズが揃っている事と樹冠長が一定である事、そして、その様な稈をタケノコという形で素早く更新する事などの性質がモウソウチクが他のタイプの森林へ侵入し、そこで優占する際に有利に働いている事がわかった。しかしながら、その有利な特性を維持するためにモウソウチクは第3章に示したように、光合成による余剰生産物のかなりの部分を地下部の維持と更新に配分しており、有利な更新特性と群落の純生産量がトレードオフの関係にある事がわかった。

本章における2つ目の考察は、タケ群落に見られる稈生産量の年変動を決定論的カオスとしてとらえたものである。タケ群落の管理上しばしば問題となるのは、1年おきに豊・凶作という稈生産量の大きな年変動が起こる事である。従来、この現象は気候条件に起因すると考えられてきたが、ここでは、この様な年変動がタケ群落自身が持つ内的な要因に起因すると考え、物質収支にもとづくモデルを作成し、気候変動がない条件下で稈の生産量が年変動を起こしうるかを解析した。その結果、新たに生産されたタケノコを維持するために必要なコストが年変動パターンに重要な影響を持つことがわかった。マダケ群落においてこのコストを推定したところ、気候条件等、外部環境の年変動が無い状態でも稈の生産量が年変動をする範囲にあり、シミュレーションから得られた年変動パターンは実際にマダケ群落で観察されるパターンに類似したものであった。

本章の最後では、タケノコによる稈の再生という管理上きわめて有利な更新特性を適切に利用する方法を明らかにするために、生産器官である葉、消費器官である稈、貯蔵器官である地下部からなるコンパートメントモデルを作成し、シミュレーションを行った。その結果、様々な収穫割合や収穫周期に対する群落の挙動例を計算する事ができ、一定の収穫周期に対して稈や葉の収穫量を最大にする、いわば最適収穫割合を算出する事ができた。また、本モデルを用いることで、開花したマダケ群落における地上部の一斉枯死後の回復様式や、連年の強度収穫による群落の崩壊といった点に関しても現実性のある結果を導く事ができた。

以上、タケ群落において物質収支を測定し、その特性を明らかにする事によって、タケ群落の生態学的な特徴を解明すると同時に、合理的な管理指針も作成する事ができた。このような研究アプローチはタケ群落に限らず植物群落一般に対しても有効であると考えられる。