

論文

ブナ天然林におけるギャップ周辺の光環境とチマキザサの分布

齋藤智之^{*1}・清和研二¹・西脇亜也²・菅野 洋¹・赤坂臣智³

齋藤智之・清和研二・西脇亜也・菅野 洋・赤坂臣智：ブナ天然林におけるギャップ周辺の光環境とチマキザサの分布
 日林誌 82：342~348, 2000 ブナ天然林のギャップとその周囲の林冠下において光量とササの被度を調べ、光量の変化に対応したチマキザサの分布構造の変化を調べた。さらにこの調査結果に基づきササの分布構造の光量依存性について検討した。光量・ササの被度は共にギャップで最大の値を示した。ギャップ縁から林冠下に入ると光量は急激に減少したが、ササの被度は林冠下では直ちに減少することなくギャップ縁から約15mまでは高い被度で分布した。調査した林冠下全体の70%の面積でササの光補償点付近またはそれ以下の光量子量がみられたものの、このような場所でもササはギャップ縁に近いところでは相対的に高い被度を示した。これらのことはササが明るいギャップの葉で盛んに光合成を行い、そこで生産された同化産物を暗い林冠下の部位に地下茎を通じて転流することによって光補償点に近い林冠下で生育する部位の生育を可能にしていることを示していると考えられた。

キーワード：空間分布、クローナル植物、生理的統合、チマキザサ、PPFD

Saitoh, T., Seiwa, K., Nishiwaki, A., Kanno, H., and Akasaka, S.: **Spatial distribution patterns of *Sasa palmata* in relation to light conditions across gap-understory continuum in a beech (*Fagus crenata*) forest.** J. Jpn. For. Soc. 82: 342~348, 2000 To evaluate how changes in spatial distribution patterns of *S. palmata* depend on changes in those of relative PPFD, we investigated the relationships between spatial distribution patterns of *S. palmata* and those of relative PPFD across gap-understory continuum in a natural beech forest. Both relative PPFD and coverage of *S. palmata* were maximum at the gaps and decreased with increasing the distance from gap edge to understory. The rate of decrease in relative PPFD was significantly greater than that in *Sasa* coverage. Although PPFD was lower than light compensation point of *S. palmata* in more than 70% of the observed area of understory, substantial amount of *S. palmata* persisted in the understory area. These traits suggest that photosynthate produced by the leaves of *Sasa* in the gaps would be transported to the shaded shoots in the understory through connected rhizomes. The physiological integration would enhance the persistence of *S. palmata* in the forest understory.

Key words: clonal plant, physiological integration, PPFD, *Sasa palmata*, spatial distribution

I. はじめに

チマキザサは温帯から亜寒帯域の多雪地域に分布する落葉広葉樹林の林床において高い被度で優占することが知られている(薄井, 1961; 鈴木, 1978; 西脇・紺野, 1989; Makita, 1998)。森林の林床で優占するササの分布構造については、これまで、その現存量や稈密度が光環境の異なる林分間でどの程度異なるかといった群集または個体群レベルで調べられてきた。一般にササは開放地に比べ暗い林内の方が現存量や稈密度が少なく、林床での現存量は光量に大きく依存していると考えられている(県・窪田, 1976; 河原・只木, 1978; 河原・鈴木, 1981; 西條, 1990)。また、成熟した森林では様々なサイズのギャップがある特定の確率で形成されることが知られており(Nakashizuka, 1984; Yamamoto, 1989)、したがってギャップ形成によってギャップから林冠下にかけての林床では、空間的に連続的な光環境の変化がみられることが知られている(Denslow *et al.*, 1998)。ギャップ形成によって林床の光量の空間分布が連続的に変化しているとすれば、林床でのササの分布パターンもまたそれに応答したも

のなることが予想される。しかし、これまで林床での光の不均一性がササの分布構造に与える影響について明らかにした研究はみられない。

これまでササが暗い林床でも繁茂しているのは成長速度の速さ、すなわち単に高い分布拡大能力によるものと考えられてきた(田所・矢島, 1990; 田所ら, 1990; 河原, 1988)。しかし近年, Lei and Koike (1998) はクマイザサが、秋から春にかけての林冠木の落葉期の光を利用して盛んに光合成を行っていること、さらに、林冠下の陽斑(サンフレックス)に適応的に応答し瞬間的に光合成活性を高める能力が高いことを見出し、これらが落葉広葉樹林内でのクマイザサの生育・生存を保証している大きな要因であることを示唆している。さらに、堀ら(1998)はアズマネザサが光環境の変化に対してC/F比の大きな可塑性をもつことによって、ササは弱光環境下の林床でも生育を可能にしているのではないかという説明をしている。

一方、ササは地下茎構造をもったクローナル植物である(Makita, 1998)。一般に、多くのクローナル植物では同一個体内のラメット間で地下茎を通じて養分や水・同化産物を転流させる、いわゆる“生理的統合”が行われているこ

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: toms@bios.tohoku.ac.jp

¹ 東北大学大学院農学研究科 (989-6711 宮城県玉造郡鳴子町大口字蓬田 232-3)

The Graduated School of Agricultural Science, Tohoku University, Narugo, Miyagi 989-6711, Japan.

² 宮崎大学農学部 Fac. of Agric., Miyazaki Univ., Miyazaki 889-2192

³ 東北大学農学部附属農場 Exp. Farm, Fac. of Agric., Tohoku Univ., Miyagi 989-6711

とが知られている (Pitelka and Ashmun, 1985)。生理的統合による資源の転流は特に同一個体内の根のある場所の資源分布が不均一な場合に起こり、資源制限下のラメットの成長量や現存量の低下を資源豊富なラメットからの転流によって緩和していることが知られている (Friedman and Alpert, 1991; Stuefer *et al.*, 1994; Wijesinghe and Handel, 1994)。したがって、クローナル成長するササにおいてもその一個体が不均一な光量の分布環境にまたがって生育していれば、光量の多い明所のシュートから暗所のシュートへ地下茎を経て同化産物などを転流する生理的統合によって個体が維持されていることが予測される。実際にチマキザサの一個体の地下茎の長さは 5.5~8.5 m 程度のもものがギャップから暗い林内にまたがって生育していることが観察されている (齋藤・清和, 未発表)。したがって、林床におけるササの成長・生存もまたギャップにおける豊富な光量を利用した光合成に依存して生育しているのではないかということが考えられる。

本研究はブナ林の林床における光量の分布の不均一性に着目して、ギャップとその周囲のブナ二次林で林床のチマキザサの空間分布と光量の空間分布を調べた。光環境の変化に対応してどのようにチマキザサの分布構造が変化するか、まずその実態を明らかにすることを第一の目的とした。さらに、ササのクローナリティが林床におけるチマキザサの優占に寄与しているかどうかを検討した。すなわち、光量の変化に依存してササの被度が単調に変化するのか、または、光量の減衰に依存せず暗い林内まで分布しているのかを調べ、チマキザサが生理的統合によって個体を維持している可能性があるかどうかについて検討した。

II. 材料と方法

1. 調査地

調査は青森県十和田湖町の南八甲田山塊の東側にある若齢のブナ二次林 (40°37'30"N, 140°56'30"E, 標高約 700 m) で行った。この地域は冷温帯落葉広葉樹林の植生帯に位置し、調査地周辺の気象は酸ヶ湯の観測点 (標高約 900 m) で年平均気温 4.6°C (1979~1990 年)、年降水量は 2,314 mm (1998 年) である。最深積雪は 2.83 m (1998 年) で、年間の積雪期間は 11 月から 5 月までである。調査林分の平均傾斜は東側に 10° 以下の緩傾斜地である。調査地 (約 200 m×1,000 m) はブナが本数で 96%、胸高断面面積合計で 90% を占めて優占する林分に設定した。この林分は他にホオノキ・イタヤカエデ・ハウチワカエデ・ウワミズザクラ・サワグルミ・トチノキ・キハダなどの高木性樹木が疎らに混交していた。平均胸高直径はブナで 13.4 cm, その他の高木性樹木では 22.8 cm であった。低木層はヒメアオキ・ツルシキミ・ハイイヌガヤなどの矮性常緑低木とコマユミ・オオバクロモジ・オオカメノキ・エゾアジサイなどの落葉低木がまばらにみられた。この林分は昭和の初期以前まで林内放牧に使用され、当時のブナ林は放牧のための日陰木以外はほとんど伐採された。その後

放牧をやめた後に一斉に更新したと考えられ、調査時では約 70 年生の林分である。また、ブナ林は開葉が早く落葉が遅いため、落葉期間中はほとんどが積雪期間となり、林床は 1 年のほとんどの期間が閉鎖した暗い光環境となる (加藤・小見山, 1999, 丸山, 1979)。したがってこの調査を行ったブナ若齢林は、ササをはじめとする下層植物がフェノロジカルな光利用 (Lei and Koike, 1998; Seiwa, 1998) のできない林分である。

2. 調査方法

ギャップとその周囲の、光量の分布とササ被度の分布を明らかにするため、1998 年 6 月 16 日にギャップとその周囲の林床を含む方形区を調査地内に 3 プロット設定した。ギャップは 3 カ所とも倒木によって形成されており、林冠部が疎開していた。ギャップ形成木は全て放牧時に日陰木として残された 70~80 cm 以上の老齢大径木である。ギャップ内にはササ以外にはブナ稚樹 (2~5 m) が数本みられたにすぎなかった。プロット 1 は 40 m×40 m, プロット 2 は 30 m×40 m, プロット 3 は 50 m×50 m である。それぞれのギャップの面積はプロット 1 が 118.8 m², プロット 2 が 116.7 m², プロット 3 が 260.4 m² である。それぞれの方角はさらに 2.5 m メッシュに細分した。各メッシュの中心付近において LI-COR 社の LI-250 Light Meter を用いてチマキザサの葉面の最高位 (約 1.2 m) で光合成有効放射光量子密度 (PPFD) を晴天時に測定し、三つのギャップの中で最大ギャップの中心の PPFD を 100% としたときの各メッシュの相対 PPFD を算出した。したがって、測定数はプロット 1, 2, 3 でそれぞれ 256, 192, 400 カ所で行った。測定は 1998 年 6 月 16 日と 17 日の 10:30 から 14:30 の間に行った。晴天であったが時々薄雲が通過し、雲の通過時は測定を中断した。ササ被度は Braun-Blanquet (1964) による 0, +~5 (+≤1%, 1<被度 1≤5%, 5<被度 2≤25%, 25<被度 3≤50%, 50<被度 4≤75%, 75<被度 5≤100%) までの 7 段階の被度として各メッシュごとに調査した。

3. データ解析

方形区調査の細分された各メッシュの相対 PPFD と被度をギャップ縁からの距離の関数として解析を行うために、全てのメッシュについてメッシュの中心から最隣接ギャップ縁までの距離を測定し、それぞれのメッシュからギャップ縁までの距離と定義した。調査区を光環境すなわちギャップ縁からの距離に応じてギャップ、林縁、林内 (近)、および林内 (遠) の 4 サイトに分け、各サイトの面積をそれぞれギャップ縁からの距離 (L) 別に $L \leq 0$ m, $0 < L \leq 5$ m, $5 < L \leq 15$ m, および $L > 15$ m に含まれるメッシュ合計から求めた。林縁は測定時以外の朝夕に斜めに入射する光によって光量が高くなることが考えられる。その影響を計算してギャップの縁から 5 m の間とした。

ギャップから林内に向かうにつれて光量がどのように変化するかを明らかにするため、四つのサイトそれぞれにおいて相対 PPFD 10% 以上, 相対 PPFD 2~10%, および

相対PPFD 2%以下の面積割合を求め、各PPFDの面積割合のサイト間の差、つまりギャップ、林縁、林内(近)、林内(遠)の間の差をANOVAで検定した。相対PPFDを分けた基準として、相対PPFD 10%以上はギャップなどの明るい林床に対応し(Seiwa, 1998)、相対PPFD 2%以下は密集したササの下の相対PPFDにほぼ対応している(Oshima, 1962)。またギャップから林内に向かうにつれてチマキザサ被度の分布がどのように変化するかを明らかにするため、各サイトの被度50%以上、25%以上50%未満、5%以上25%未満、5%以下の面積割合を求め、それぞれの面積割合のサイト間の差をANOVAで検定した。

ギャップ縁からの距離に応じたササの相対被度と相対PPFDの減少割合の違いを調べるために、各プロットの距離別の平均相対被度と平均相対PPFDを算出した。平均相対被度を算出するために、各メッシュで判定した7段階の被度は各段階の中央値を用いた。さらに、各プロットのギャップ縁からの距離-2.5~5mの間における相対PPFDと相対被度の変化量の勾配を求め、それぞれの間の傾きの差をANOVAで検定した。距離別の相対PPFDと被度の平均値はいずれもギャップを100%としたときの相対値としてプロットした。ANOVAは等分散の仮定が成り立つことを確認した後に行った(Bartlett's test)。面積割合のデータは平方根変換後に検定を行った。

III. 結 果

1. ギャップ周辺のPPFDとササの被度の空間分布

ブナ二次林内のギャップとその周囲の光量(相対PPFD)とササの被度の空間分布パターンをそれぞれ図-1~2に示した。全てのプロットにおいて相対PPFDはギャップで最も高く、ギャップ辺縁部からブナ林冠下にいたると急激に低下した(図-1)。相対PPFD 10%以上の明るい光環境をもつメッシュの面積割合はギャップでほぼ35%で最も多く、林内で2~3%以下と最も低くなった(表-1)。逆に相対PPFD 2%以下の暗い光環境をもつメッシュの面積割合はギャップで34%と最も少なく、林縁および林内では70%以上と高くなった。

ササの被度についてみると、ササが50%以上の被度を示すメッシュは、ギャップ内およびギャップ縁から5~10mまでの範囲に集中したが、それよりギャップ縁から離れた所でも高い被度のメッシュが多く存在した(図-2)。50%以上の被度のメッシュはプロット1でギャップ縁から7.5m、プロット2・3でギャップ縁から15mの距離まで存在した。逆に、ササの全くない被度0%のメッシュはギャップではプロット2・3に1個ずつみられたにすぎないが、ギャップから離れた林内ほど多くみられた。

ギャップ縁からの距離別にササの被度をみると(表-2)、稈密度の高い50%以上の被度のメッシュの面積割合はギャップでは50%以上で最大となった。しかし被度25%以上50%未満の面積割合はギャップ、林縁、林内(近)

で有意な差が認められず、林内(遠)でのみ低下した。さらに被度5%以上25%未満のメッシュの面積割合はギャップから林内(遠)まで差がなかった。逆に5%以下のほぼササのないメッシュの面積割合はギャップで最も小さく、林縁および林内(近・遠)で大きな値を示した。

2. 距離別のPPFDとササの被度との関係

ギャップ縁からの距離別に光量とササの被度の変化の程度を比較するために、相対PPFDと被度の平均値の変化をそれぞれ最大値を100%として図-3に示した。ギャップ内は被度・PPFDともに最も高い値を示し、両者ともギャップ縁から林内に向かうにつれて減少する傾向がみられた。しかし、ギャップ縁からの距離-2.5~5m間に、相対PPFDと相対被度の減少割合が有意に異なり(ANOVA: $F=10.551$, $df=1$, $p=0.031$)、ササの相対被度の方が相対PPFDより低減の程度は低いことが示された。ギャップ辺縁部から林内へ5m入った地点では、ギャップを100%とした場合のPPFDは5%未満まで急激に減少したが、ササの平均相対被度は12.4%程度までの減少にとどまった。さらにギャップ縁から5~15mの範囲でも平均相対PPFDは5%未満に低下して推移したが、ササの平均相対被度は10%前後のままであった。しかし、これより林縁から遠くなるとササの被度は急激に低下した。

IV. 考 察

1. チマキザサの分布のギャップ依存性

本研究を行ったブナ若齢二次林では、チマキザサの被度はギャップで最も高く、ギャップから離れるにつれて減少するという分布パターンを示した。これはブナ林におけるチマキザサの分布がギャップに強く依存したものであることを明らかに示している。日本のブナ林では一般にサイズの異なるギャップ(範囲(最小-最大)=5-728m², 平均=92m², サンプル数=278)がha当たり13.9個/ha程度存在することが報告されている(Yamamoto, 1989)。これはブナ林内におけるギャップの面積割合が約12~31%程度であることを示している(Nakashizuka and Numata, 1982; Nakashizuka, 1984; Yamamoto, 1989)。本研究はササがギャップに集中分布するものの、さらにギャップ縁から林内方向へも約20m程度まで分布していることを示した。したがって、多くのギャップが存在するような林分やギャップ面積割合が高い成熟林などでは、ギャップに依存した分布を示すササはブナ林の林床でも広く優占することが可能になると考えられる。これらのことは、ブナ成熟林の林床におけるササの優占は、ササの分布の強いギャップ依存性によるものであることを強く示唆している。

2. チマキザサの生理的統合がその分布に与える影響

ギャップから林内にかけて林床の光量は急激に減少するのに対して、チマキザサの被度はギャップ辺縁域では緩やかな減少割合を示し、ギャップから離れた林内でも比較的高い被度で分布しているという両者の分布パターンの違いが

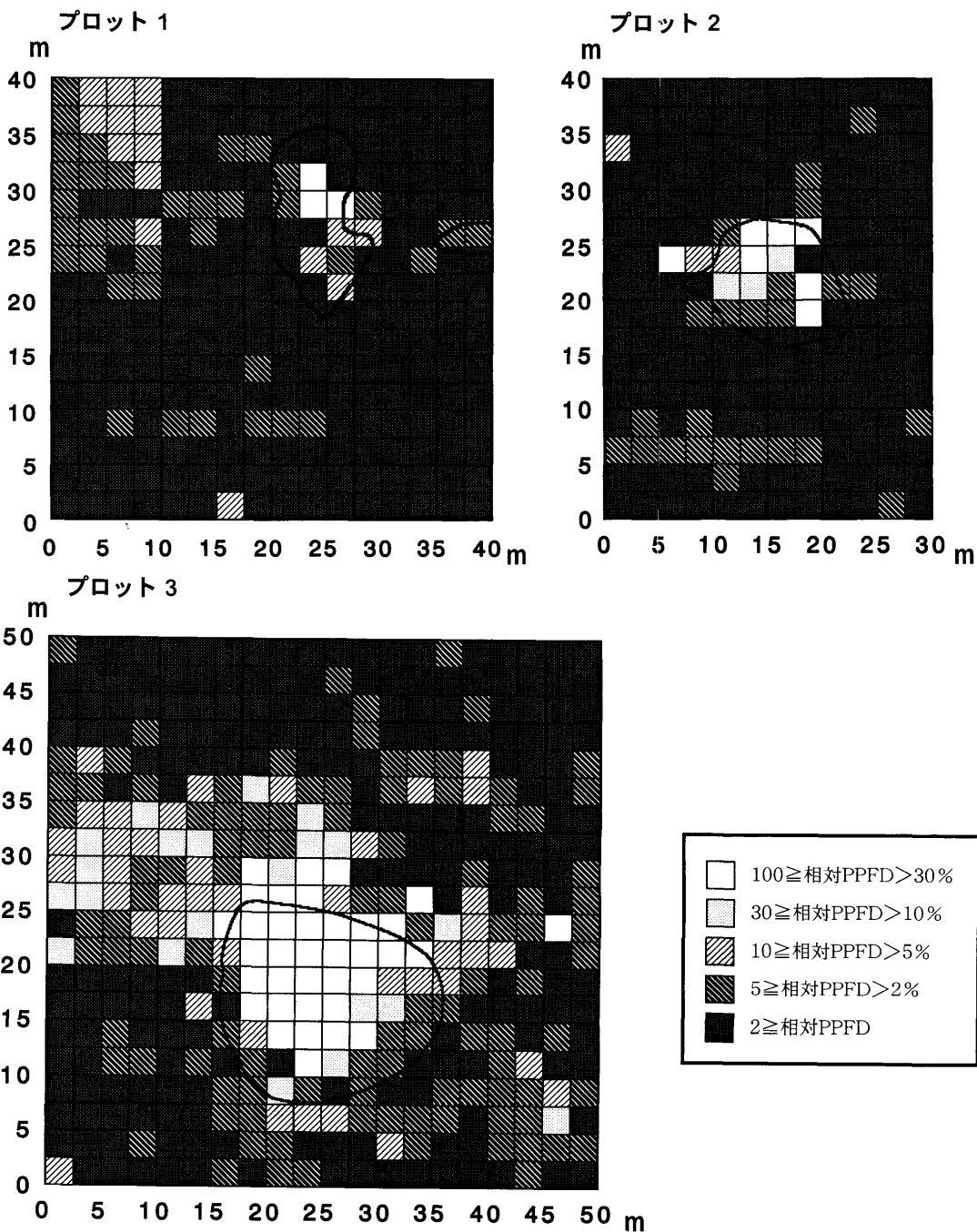


図-1. 相対 PPFD の空間分布パターン

3プロットの面積は40×40 m (Plot 1), 40×30 m (Plot 2), 50×50 m (Plot 3) である。それぞれのプロットは16×16 (Plot 1), 16×12 (Plot 2), 20×20 (Plot 3) のメッシュ (2.5×2.5 m=6.25 m²) に分割した。実線で囲んだ範囲はギャップ縁を示す。

表-1. ギャップと林縁, 林内 (近) および林内 (遠) それぞれのサイトにおける相対 PPFD > 10%, 10 ≥ 相対 PPFD > 2%, 相対 PPFD ≤ 2% の面積割合 (平均 ± 標準誤差, n=3)

	ギャップ	林縁	林内 (近)	林内 (遠)	One-way ANOVA	
					F	p
PPFD > 10%	34.9 ± 13.9 ^a	5.2 ± 4.3 ^{ab}	2.3 ± 2.3 ^b	0.0 ± 0.0 ^b	6.8342	0.0134
10 ≥ PPFD > 2%	32.9 ± 1.6	23.6 ± 15.6	25.5 ± 8.9	14.1 ± 7.4	0.9254	0.4715
PPFD ≤ 2%	32.2 ± 14.2	71.2 ± 19.9	72.3 ± 11.3	85.9 ± 7.4	2.8453	0.1053

ギャップ, 林縁, 林内 (近), 林 (遠) はギャップ縁からの距離 (L) 別に区分し, それぞれ L ≤ 0 m, 0 < L ≤ 5 m, 5 < L ≤ 15 m, 15 m < L の場所を表す。ANOVA で有意性がみられたものについて Tukey-Kramer の多重比較を行った。アルファベットが同じものは有意な差がないことを示す。

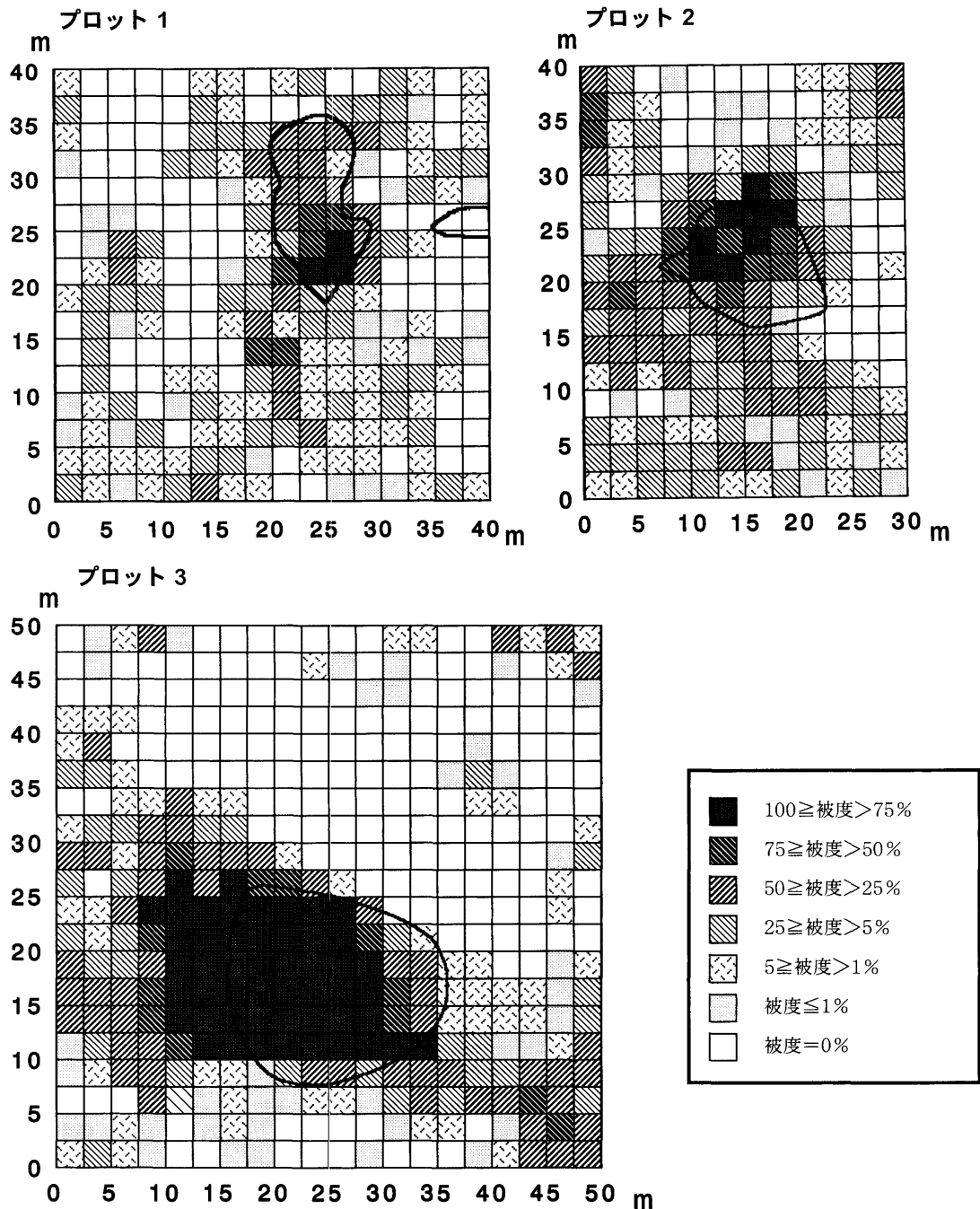


図-2. チマキザサの被度の空間分布パターン

3プロットの面積は40×40 m (Plot 1), 40×30 m (Plot 2), 50×50 m (Plot 3) である。それぞれのプロットは16×16 (Plot 1), 16×12 (Plot 2), 20×20 (Plot 3) のメッシュ (2.5×2.5 m=6.25 m²) に分割した。実線で囲んだ範囲はギャップ縁を示す。

表-2. ギャップ、林縁、林内(近)および林内(遠)それぞれのサイトにおけるチマキザサの100≧被度≧50%, 50>被度≧25%, 25>被度≧5%, 被度<5%の面積割合 (平均±標準誤差, n=3)

	ギャップ	林縁	林内 (近)	林内 (遠)	One-way ANOVA	
					F	p
100≧被度≧50%	51.4±13.9 ^a	8.9±5.3 ^b	2.1±0.7 ^b	0.0±0.0 ^b	18.226	0.0006
50>被度≧25%	25.6±6.7 ^a	13.7±5.7 ^{ab}	12.4±3.9 ^{ab}	1.6±0.9 ^b	6.571	0.0150
25>被度≧5%	10.1±3.7	23.8±6.6	18.8±5.9	21.4±10.1	0.784	0.5357
被度<5%	12.9±3.9 ^a	53.6±8.6 ^b	66.7±7.0 ^b	77.0±9.2 ^b	19.584	0.0005

ギャップ、林縁、林内(近)、林内(遠)はギャップ縁からの距離(L)別に区分し、それぞれL≦0 m, 0<L≦5 m, 5<L≦15 m, 15 m<Lの場所を表す。ANOVAで有意性がみられたものについてTukey-Kramerの多重比較を行った。アルファベットが同じものは有意な差がないことを示す。

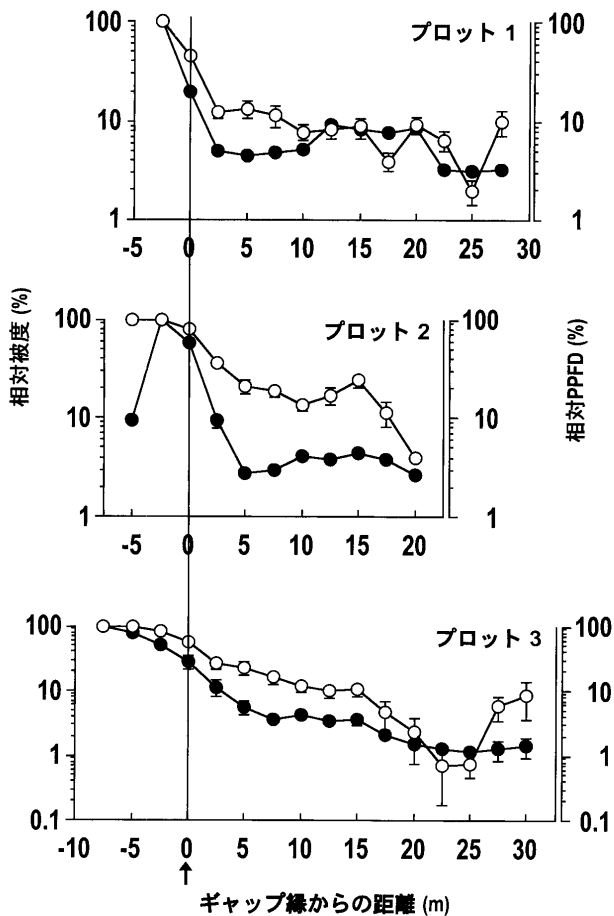


図-3. チマキザサの平均相対被度と平均相対PPFDのギャップ縁(↑)からの距離に対する変化
↑はギャップ縁を表す。○, 相対被度; ●, 相対PPFD。

明らかになった。これはチマキザサの分布が単に光量の変化のみに依存して決定されているのではないことが、ギャップから林内にかけて距離別の光量と被度の空間分布パターンの比較から示された。今回の測定によると光量が林縁部で急激に減少したのは瞬間値を用いたためかも知れないが、たとえ積算値を用いたとしても林縁から遠く離れた林内では光量が極端に減少することが多くの研究で知られており (DeLucia *et al.*, 1998), 林内までササがある程度分布しているという本研究の結果は光量分布に依存しないササの分布パターンを示唆している。これらの傾向はクローナル植物であるチマキザサが生理的に統合されていることを示唆している。すなわち、チマキザサはギャップから林冠下にかけて連続的に変化する光環境にまたがって生育することによって明るいギャップにある葉での光合成生産物を暗い林冠下の地上層へ地下茎を通じて転流させることによって林冠下の部分の成長・生存を保障し、さらにはその分布拡大を可能にしているのではないかと考えられる。また、チマキザサを実験的に光量の多い所・少ない所にまたがって生育させると、地下茎を切断したものは現存量が減少した。一方で地下茎を切断しなかったものは光合成できないほどの暗所にも関わらず現存量の減少がみられ

なかったことから明所から暗所に同化産物を転流させていることが推測された (齋藤・清和, 投稿中), このような結果はチマキザサがヘテロな環境下で生理的統合を行うことを強く示唆しているといえる。また、ギャップ縁から近い場所ではチマキザサが高い被度を示すものの、ギャップ縁から15 m以上離れた遠い場所ではチマキザサの被度が低下し、ほとんど無くなった。これは、地下茎の繋がりを確認していないがチマキザサの被度が急激に低下する距離までが有効な生理的統合、すなわち地下茎の繋がりの範囲を示すものと考えられる。つまり、生理的統合によるギャップからの光合成生産物の転流が可能な距離は最大でもギャップ縁から林内方向へチマキザサの高い被度が分布する範囲までではないかと考えられた。

本調査地でみられたギャップ辺縁部での急激な光量の減少パターンは他のブナ林においても示されており、林冠下は相対PPFDが10%前後であった (加藤・小見山, 1999)。しかし、本調査地はブナが若齢で立木密度が高いため、さらに相対PPFDが低くなったと考えられる。林冠下では相対PPFD 2%以下の場所が林冠下面積全体の約7割以上を占めていた。この相対PPFDが2%という値は実測値では範囲が10~40 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$, 平均値が20 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ であった。クマイザサ (チマキザサ節) の光合成速度はPPFDが15~20 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ 付近がほぼ光補償点に近い値である (Lei and Koike, 1998) ので、チマキザサが本調査地のようなブナの若齢林の林冠下だけでは純光合成速度はプラスにならず、炭素収支からみてその生存は難しいと考えられる。しかし、本調査ではこのPPFD 2%以下の多くのメッシュでチマキザサの分布が認められ、チマキザサは光補償点に近いような暗い林冠下でも広く分布していたことを示している。特にこのような場所ではチマキザサは生理的統合に依存しなければ生存できる可能性は低いものと考えられる。本研究は光資源が不均一に分布する森林の林床で、光資源量の多寡にまたがって分布するチマキザサが地下茎を通じた生理的統合をすることによって低光量下でも分布できるのではないかとという新たな仮説を提唱した。また、このような生理的統合に関する研究は主に草本種で多く知られているが (Friedman and Alpert, 1991; Stuefer *et al.*, 1994; Wijesinghe and Handel, 1994), チマキザサを含むタケ・ササ類では本報告がはじめてである。

自然条件下のチマキザサが生理的統合を機能させることによって暗い林冠下でも生育可能だという仮説を証明するためにはギャップと林冠下との間でチマキザサの地下茎が繋がっていることが前提となる。実際に、別の三つのギャップでチマキザサの地下茎の繋がりを観察したところ、いずれのギャップでもギャップと林冠下の間でまたがって生育している個体が見い出された。これらの地下茎で繋がった同一個体の長さを測定した結果では5.5~8.5 mにも及んでおり、この地下茎が生理的に有効に機能しているとすれば、同化産物が地下茎を通じて転流されると

考えることは容易である。しかし、ギャップとその周囲の林冠下には、ギャップと林冠下の間で地下茎が繋がっているタイプ以外にギャップのみに生育するタイプと林冠下のみに生育するタイプの三つのタイプが存在すると考えられる。これらのタイプの個体がどのくらいの割合で森林の林床に存在し、どのような資源獲得様式をもっているか？ひいては各々が分布を拡大しているのか、減衰しているのか？等についても検討していく必要がある。それぞれのタイプを詳しく調査していくことによってササの生理的統合仮説が他の仮説に対してどれほど暗い林内での分布を説明できるかを明らかにできるものと考えられる。

本報をまとめるにあたり、東北大学農学研究科助手の陶山佳久博士、東北大学農学研究科の上野直人氏に有益なご助言をいただいた。また、現地調査に際しては、後藤満氏、東北大学農学研究科生物共生科学研究室の加納研一技官と学生諸氏に多大な協力をいただいた。ここに記して厚く御礼申し上げる。

引用文献

- 県 和一・窪田文武 (1976) 落葉広葉樹林におけるミヤコザサとスズタケの生育地分化に及ぼす光強度の影響. 草地生態 15: 38-44.
- Braun-Blanquet (1964) Pflanzensozologie, 3 Aufl. 865 pp. Springer, Wien.
- DeLucia, E. H., Sipe, T. W., Herrick, J., and Maherli, H. (1998) Sapling biomass allocation and growth in the understory of a deciduous hardwood forest. Am. J. Bot. 85: 955-963.
- Denslow, J. S., Ellison, A. M., and Sanford, R. E. (1998) Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. J. Ecol. 86: 597-609.
- Friedman, D. and Alpert, P. (1991) Reciprocal between ramets increases growth of *Fragaria chiloensis* when light and nitrogen occur in separate patches but only of patches are rich. Oecologia 86: 76-80.
- 堀 良通・河原崎里子・小林 剛 (1998) アズマネザサの地上部 C/F 比の可塑性と生態的意義. 日林誌 80: 165-169.
- 加藤正吾・小見山章 (1999) ブナ林の上層木がもたらす散光環境と下層木の分布. 日生態会誌 49: 1-10.
- 河原輝彦 (1988) ササ群落の現存量推定法と刈払い後の再生. Bamboo J. 6: 22-28.
- 河原輝彦・鈴木健敬 (1981) ササ群落に関する研究 (VI) チシマザサとチマキザサの現存量. 日林誌 63: 173-178.
- 河原輝彦・只木良也 (1978) ササ群落に関する研究 (III) 明るさとミヤコザサの現存量. 日林誌 60: 244-248.
- Lei, T. T. and Koike, T. (1998) Functional leaf phenotypes for shaded and open environments of a dominant dwarf bamboo (*Sasa senanensis*) in northern Japan. Int. J. Plant Sci. 159: 812-820.
- Makita, A. (1998) Population dynamics in the regeneration process of monocarpic dwarf bamboos, *Sasa* species. In Population biology of grasses. Cheplick, G. P. (eds.), 399 pp, Cambridge University Press, New York, 313-332.
- 丸山幸平 (1979) 高木層の主要樹種間および階層間のフェノロジーの比較—ブナ林の生態学的研究 (33)—. 新大演報 12: 19-41.
- Nakashizuka, T. (1984) Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* blume) forests IV. Gap formation. Jpn. J. Ecol. 34: 75-85.
- Nakashizuka, T. and Numata, M. (1982) Regeneration process of climax beech forests I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. Jpn. J. Ecol. 32: 57-67.
- 西脇亜也・紺野康夫 (1989) チマキザサ節とミヤコザサ節の着芽位置の違いの進化的意義について. Bamboo J. 7: 11-17.
- Oshima, Y. (1962) Ecological studies of *Sasa* communities V. Influence of light intensity, snow depth and temperature upon the development of *Sasa kurilensis* community. Bot. Mag. Tokyo 75: 43-48.
- Pitelka, L. F. and Ashmun, J. W. (1985) Physiology and integration of ramets in clonal plants. In Population biology and evolution of clonal organisms. Jackson, J. B. C., Buss, L. W., and Cook, R. E. (eds.), 530 pp, Yale University Press, New Haven, 399-437.
- 西條好勉 (1990) 林内および林外におけるクマイザサ (*Sasa senanensis* (Franch et Savat.) Rehd.) の地上部現存量とその関連形質. 日本草地学会誌 35: 358-362.
- Seiwa, K. (1998) Advantages of early germination for growth and survival of seedlings of *Acer mono* under different overstorey phenologies in deciduous broad-leaved forests. J. Ecol. 86: 219-228.
- Stuefer, J., Doring, H. J., and de Kroon, H. (1994) High benefits of clonal integration in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments. J. Ecol. 82: 511-518.
- 鈴木貞夫 (1978) 日本タケ科植物総目録. 384 pp, 学習研究社, 東京.
- 田所和夫・矢島 崇 (1990) ミヤコザサ地下茎の伸長量と加齢にともなう発根能力の変化. 日林誌 72: 345-348.
- 田所和夫・矢島 崇・船越三朗・井上 聡 (1990) ミヤコザサの群落拡大と地下茎節の状態. 日林北支論 38: 88-90.
- 薄井 宏 (1961) ササ型林床優占種の植物社会学的研究. 日本植生研究の造林学への応用. 宇大農研報 11: 1-35.
- Wijesinghe, D. K. and Handel, S. T. (1994) Advantages of clonal growth in heterogeneous habitats: An experiment with *Potentilla simplex*. J. Ecol. 82: 495-502.
- Yamamoto, S. (1989) Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forest. Bot. Mag. Tokyo 102: 93-114.

(1999年12月29日受付, 2000年6月5日受理)