

論文 (Original article)

茨城県北部小川試験地におけるササ類3種の30年間の動態

新山 馨^{1)*}、柴田 銃江¹⁾、齋藤 智之²⁾、直江 将司²⁾

要旨

ササ類は日本の多くの森林で繁茂し、その種の違いは森林植生区分の指標として重要視されてきた。一方で密生したササ群落はしばしば樹木の更新を妨げる。そのためササ類の分布動態の解明は、森林生態学や森林管理上の大きな課題である。本研究はササ類3種が分布する小川保護林において、1) ササ群落の分布動態は、稈高や稈寿命、地下茎の形態などの生態的特性を用いて予測できるのか、2) 雑種起源のアズマザサは親種であるミヤコザサとどのような競合関係にあるのか、3) 極相であるブナ-スズタケ群集に向かってスズタケの優占が進むのか、の3点を検証することを目的に、ササ類3種の稈の分布を30年間(1990年-2020年)調査した。小川保護林内に設置した小川試験地(6ha)の10 m格子状にある600個の方形区(2 m × 2 m)で調査した結果、年拡大速度は、稈高が最も高いスズタケで117 m²/year、稈高の低いミヤコザサとアズマザサでは47、53 m²/yearであった。稈寿命はスズタケ、ミヤコザサ、アズマザサの順で、15年、2年、7年と推定された。このような3種の分布動態の違いは、稈高や稈寿命などと対応し、アズマザサとミヤコザサは稈高が似ていて共存状態が続くと示唆された。稈高が高く稈寿命も長いスズタケは拡大を続け、ブナ-スズタケ群集へ遷移すると推測された。しかしスズタケ群落の1つが2017年に開花枯死したので、スズタケの実生更新が今後の研究課題となる。

キーワード：スズタケ、ミヤコザサ、アズマザサ、雑種起源、稈高、稈寿命

1. はじめに

日本の冷温帯落葉広葉樹林や亜寒帯(亜高山帯)針葉樹林の林床には、しばしばササ類が繁茂し、森林植生区分の指標としてササの種の違いが重要視されてきた(福嶋ら1995)。また、ササ群落は稈密度が高く林床の光環境を悪化させるので、樹木の実生更新に大きな影響を与えることが知られている。例えばチシマザサはブナの天然更新を阻害すると考えられてきた(Nakashizuka and Numata 1982, Nakashizuka 1988, Petersら1992, Makita 1993, Abeら2005)。さらに苗場山のブナ林(前田1988, Masakiら2020)や木曽のヒノキ林(赤井1972)、北海道のトドマツ林(青柳1983, 伊藤ら2018)でも、ササ類の刈り払い、かき起こしを含む様々な天然更新試験が行われてきた。このようにササ類の生態とその制御は日本の森林植生の理解と森林管理に重要であるため、様々な研究と議論がなされてきた。

ササ類の分布は大まかには積雪深(Suzuki 1961, 薄井1961)といった気候条件で説明されてきたが、地形、地質、攪乱や施業履歴など、多くの要因がササ類の分布域、種数とバイオマスを左右することが知られている(薄井1961, 紺野1977, Yoshino 1978, 河原1984, Suzuki 2002)。ササ類は通常、地下茎による栄養繁殖のみで群

落を拡大し、鬱閉したササ群落を形成する。そのためササ群落は外観上の変化に乏しくクローン識別が難しいことから、地下茎による栄養成長そのものの研究例は限られていたが(Oshima 1961, Saitohら2002, Saitohら2006)、近年の遺伝解析により、地下茎による栄養成長の結果として地下茎の長さやバイオマスの異なる様々な個体サイズのクローンが群落内に混在することが判ってきた(松尾ら2008, Miyazakiら2009, Matsuoら2018)。ササ類は分枝様式の異なる2種類の地下茎を持ち、地下30-40 cmを走る単軸分枝による長い地下茎は群落の拡大に、より浅い地下15-20 cmに分布する仮軸分枝による短い地下茎は、狭い範囲での稈の密生に貢献している(McClure 1966, 蒔田1997, 苅住2010, 蒔田ら2010, 松尾ら2010)。ササ類は両方の分枝様式を生育段階と環境条件で使い分けていて、たとえばチシマザサとスズタケは成熟した群落では仮軸分枝による稈の密生が著しい(Oshima 1961, 汰木ら1977, 苅住2010)。ミヤコザサとアズマザサは単軸分枝が主で仮軸分枝により稈を密生させる性質は弱い。このような地下茎の分枝様式の違いにより、ササ類は地上部の刈り払いに対し種ごとに異なった反応を示すことが知られている(汰木ら1977, 梶1979, 汰木・荒上1984)。その理由は地上部と地下部のバイオマスの割合

原稿受付：令和3年2月9日 原稿受理：令和3年6月18日

1) 森林総合研究所 森林植生研究領域

2) 森林総合研究所 東北支所

* 森林総合研究所 森林植生研究領域 〒305-8687 茨城県つくば市松の里1

が種ごとに異なり(刈住 1969, 豊岡ら 1986)、地上部バイオマスの割合が大きい仮軸分枝主体の種ほど、地上部が失われる山火事や刈り払いといった攪乱に弱いからである(河原 1984, 豊岡ら 1986)。

このような地理的分布、地下茎の分枝様式に加え、特定のササ1種についてのクローン構造や資源転流、ササと樹木の更新との関係を主眼とした研究が行われてきたが、同所的に複数のササ類が栄養繁殖で競合する場合の比較生態学的な研究例は知られていない。そこで本研究では、茨城県北部の小川ブナ希少個体群保護林(以後、小川保護林と呼ぶ)に同所的に分布するササ3種を対象に、比較生態学的なアプローチからその分布動態に関するいくつかの課題を検証する。小川保護林の林床にはスズタケ、ミヤコザサ、アズマザサの3種の小型ササ類が分布するが、スズタケは暗い林床でミヤコザサに対し優位であることがすでに知られている(Agata and Kubota 1985)。スズタケとミヤコザサの地域的分布(Suzuki 1961, 薄井 1961)やバイオマス(河原ら 1977, 河原・只木 1978, 豊岡 1983)については多くの研究がある。それに対しアズマザサの研究例が少なく、メダケ属とササ属の雑種であることは繰り返し指摘されているが(渡邊ら 1990, Watanabeら 1991, Takahashiら 1994, 細山ら 2002)、アズマザサの種生態学的情報はきわめて少ない(浅野・小滝 1975, 渡邊ら 1990)。現時点ではメダケ属のアズマネザサは小川保護林の北縁と数キロ離れた道沿いには分布している。米倉・梶田(2003-)以前の鈴木(1996)の分類によれば、スズタケはスズタケ属に含まれササ属ではない。この従来の分類でのササ属では唯一、ミヤコザサが保護林内に分布し他のササ属の種は周辺にも見られない。したがって雑種起源が正しいとすれば、この地域ではアズマネザサとミヤコザサの雑種がアズマザサであると考えられる。雑種起源とされるアズマザサは、親種であるミヤコザサと生態的特性が類似し互いに競合関係にあると想像されるが、その実態はどうだろうか。また人為攪乱が無くなった古い広葉樹二次林である小川保護林は、やがてはこの地域の本来の植生、極相林としてのブナ-スズタケ群集に戻っていくのだろうか。なおササ類のユニークな繁殖特性として、その多くの種が数10年から120年という長い間隔で一斉開花と枯死を繰り返すことが知られている(宇田川 1965, 室井 1966)。近年、スズタケ一斉開花枯死の事例が各地から報告されており(岡本ら 2018)、小川群落保護林とその周辺においても、2017年にスズタケ群落のいくつかが開花枯死した。本研究はササ類の開花研究が主目的ではないので詳細な言及はしないが、稀におきる大規模な種子繁殖イベントがササ類の分布動態や樹木更新に与える影響は大きいと考える。このようなユニークな栄養繁殖、種子繁殖特性をもつササ類3種が、保護林としての安定した期間にどのような群落の衰退と拡大傾向を示すのかは、人為攪乱が減

少した落葉広葉樹林内でのササ群集の将来像を予測し、樹木の更新と森林管理を考える上で重要な知見となる。

本研究の具体的な目的は、30年間の長期データを用い、1) ササ群落の分布動態は、稈高や稈寿命、地下茎の形態などの生態的特性を用いて予測できるのか、2) 雑種起源のアズマザサは親種であるミヤコザサとどのような競合関係にあるのか、3) 極相であるブナ-スズタケ群集に向かってスズタケの優占が進むのか、の3点を検証することである。また調査期間中に観察されたスズタケの開花枯死にともなう新たな課題については考察の最後に簡単に述べる。

2. 試験地

小川保護林は茨城県北部、北茨城市の北縁に位置し、福島県との県境にある。国有林での保護林制度の開始にともない、1969年に学術参考保護林として指定された。その後、平成4年に保護林制度が変わり、関東森林管理局管轄下の約67.4haの小川ブナ植物群落保護林として保護されてきた。平成30年からは、隣接する小川ブナ群落林木遺伝資源保存林、定波シラカバ植物群落保護林と統合され、現在の小川ブナ希少個体群保護林(103.51ha)となった(関東森林管理局 2021)。保護林内の森林は本来ブナ、イヌブナの優占する冷温帯落葉広葉樹林であるが、現状はコナラ、クリ、シデ属、カエデ属が部分的に優占する古い二次林である(Masakiら 1992)。この保護林で散見されるブナの下枝が発達した樹型、あるいは小面積ながらシラカバが生育している点、炭焼き窯の跡と思われる窪地の存在、あるいは下草が少なく見通しのよい林床状態などから、過去には炭焼き、林内放牧、落ち葉掻き、山火事などの様々な人為攪乱が生じていたと推測される(Suzuki 2002)。保護林となった以降は炭焼きのための伐採や択伐などは行われていないが、過去の様々な人為攪乱により樹種組成の変化やササ類を含む林床植生に大きな変化があったと推測される(Nakashizuka 2002)。

小川保護林を含む阿武隈山地南部は、少なくとも500年以上前から山火事などの人為攪乱が始まり、江戸時代には徳川家の牧野が存在するなど長い人為攪乱の歴史がある。明治以降は国有林として管理され植林が進む一方で軍馬や農耕馬の生産、炭焼きなどのための森林利用も盛んに行われた。しかし第二次世界大戦後は農業の機械化とエネルギー革命のため、草地と炭焼き用の広葉樹二次林は利用が減っていった。一時的には広葉樹チップの生産や原木シイタケ栽培用のナラ・クヌギ林が必要となったが山村の過疎化と共に廃れていった(Miyamotoら 2011)。

このような森林利用の歴史を持つ地域に位置する小川保護林で、最も原生状態に近く大径木が残存している林分を選び、森林総合研究所の研究グループが小川試験地(6ha, 200 m × 300 m)を1987年に設置した。この小川

試験地では精力的に森林群集や樹木の個体群、生物間相互作用などの生態学的調査が行われ、多くの論文が発表されている (Masakiら 1992, Tanaka and Nakashizuka 1997, Masakiら 1999, Shibataら 2002, Abeら 2008, Naoeら 2018)。小川試験地は、55種の木本植物 (胸高直径5 cm 以上) が出現する樹種多様性の高い落葉広葉樹林である。林床にはササ類3種の他に、カタクリ、ニリンソウ、ネコノメソウなどの春植物や、フシグロセンノウ、ラショウモンカズラ、フクオウソウ、オヤリハグマ、カシワバハグマなど多くの草本植物が生育している。なお、林床植生に大きな影響を与えるニホンジカは、1880年代末頃までは小川保護林周辺に生息していたが、それ以降は記録されていない (安田ら 2010, 竹内ら 2019)。この保護林ではニホンジカによる食害が100年以上にわたり無かったと推察される。

3. 対象種

小川試験地にはササ属とアズマザサ属の3種、スズタケ (*Sasa borealis* (Hack.) Makino et Shibata、図中では *Sasa borealis* と記述)、ミヤコザサ (*Sasa nipponica* (Makino) Makino et Shibata、図中では *Sasa nipponica*)、アズマザサ (*Sasaella ramosa* (Makino) Makino、図中では *Sasaella ramosa*) が生育している。これらの学名はYList (米倉・梶田 2003-) に従った。スズタケとミヤコザサは太平洋側の少雪地帯に分布する典型的なササの仲間で、最大積雪が50 cm 以下にミヤコザサが、75 cm 以下にスズタケが分布することが報告されている (Suzuki 1961, 薄井 1961)。稈高が2 mに達するスズタケは太平洋側のブナ林に広く分布し、林床でしばしば優占する。ミヤコザサは稈高がせいぜい50-60 cmで、稈は分枝せず、稈はほぼ1、2年で枯死する。スズタケは地下部に比べ地上部バイオマスの割合が高く、分枝を繰り返す稈の寿命は長い、刈り払いやシカの食害に弱いことが知られている (汰木・荒上 1984)。逆にミヤコザサの地上部は短寿命の細い稈で構成されるが、地下部のバイオマスの割合が高く、地上部バイオマスの損失に強い生態的な特性を持っている (寺井ら 2009)。アズマザサは葉が細く、1節から複数の枝を分枝するアズマネザサ (*Pleiblastus chino* (Franchet et Savatier) Makino) に似た形態を持ち、暗い林床では10 cm程度の稈高にとどまるが、光条件がよければ2 m近くまで成長する稈高可塑性の高い種である。アズマザサ属は、ミヤコザサ節あるいはチマキザサ節とアズマネザサとの間の雑種起源と言われている (渡邊ら 1990)。アズマザサはブナ-スズタケ群集のような群集名に使われるほど主要なササ類ではなく、生態的な特性についての研究例はほとんどみられないが、関東周辺から東北地方にかけて、しばしば大きな群落が見られる (渡邊ら 1990)。これら3種は小川保護林と周辺に大小の群落を多数、形成している。スズタケはかなり大面積でもスズタケ単独で群落を構成し、はっきりとした濃緑色

の群落として認識されやすい。ミヤコザサ群落は小面積で散在し、稈高が低いこともあって、スズタケほど見つけやすくない。アズマザサはサイズ差が大きく、林内では稈はまばらで稈高が低く、他の2種と混生し分布面積は広い。小川試験地内にはこれら3種の群落が複数存在していた。

4. 方法

ササ類3種の群落の空間分布とその長期動態を明らかにするため、小川試験地 (200 m × 300 m) 全域で測量した10 mごとの杭を基準に2 m × 2 mの方形区を651個 (21 × 31) 設置し、ササ類3種の稈数、最大稈高 (cm)、被度 (%) を測定した。測定は1990年3月29日と5月24日、1996年4月26日-28日、2006年11月1日-3日、2010年7月29日-8月7日、2017年8月1日-4日、2020年9月10日の6回行った。初回と2回目の調査では、スズタケの本数密度の高い14個の方形区で、稈数を「100本以上」、被度を「100%」というように上限値を記入していた。そのため、これら14個の方形区の稈数と被度については、3回目の実測値を便宜的に代入して全体の変化を計算した。また稈高は初回と2回目の調査では測定しなかった。初回の調査ではアズマザサの調査枠に欠測が25方形区あったので出現方形区数は2回目の値で補正した。ササ群落分布図 (Fig. 1) の描画のため651個の方形区データを用いたが、分布面積、拡大速度、稈高、被度などの計算は試験地内に位置する600個の方形区データで計算した。試験地の下辺および右辺上にある51個の方形区は厳密には試験地の外にあるので面積計算では除外した。ササ類の分布する方形区が1個増えることは、ササの分布が10 m広がって次の方形区に出現したと仮定し、1方形区の増加は100 m² (10 m × 10 m) の分布面積拡大として計算した。年平均の面積の拡大速度 m²/yearと調査開始時の分布面積に対する年平均の増加面積割合 % の2つで拡大速度を表した。また本稿ではまとまった稈の集団を便宜的に群落と呼んでいるが、遺伝的な解析を行っていないので、一つの群落が遺伝的に同一な単一クローンあるいは複数のクローンで構成されているかは確認していない。

稈の寿命を調べるため、試験地内で3種が同所的に分布し同時に観察できる場所を選び (Fig. 1でX = 290 m, Y = 70 m 付近)、新稈をマーキングした。スズタケは1989年、ミヤコザサとアズマザサについては1990年に、新稈をそれぞれ47本、385本、206本マーキングして、その後の稈の生存と枯死を2012年まで、観察した。新稈の生残はグラフの点の分布から、スズタケは二次式、ミヤコザサとアズマザサについては一次式で回帰した。回帰計算はデルタグラフ ver.7で行った。

試験地内では2017年5月に2つのスズタケ群落で開花が観察され、翌2018年と2019年にはスズタケ実生の発生を確認した。

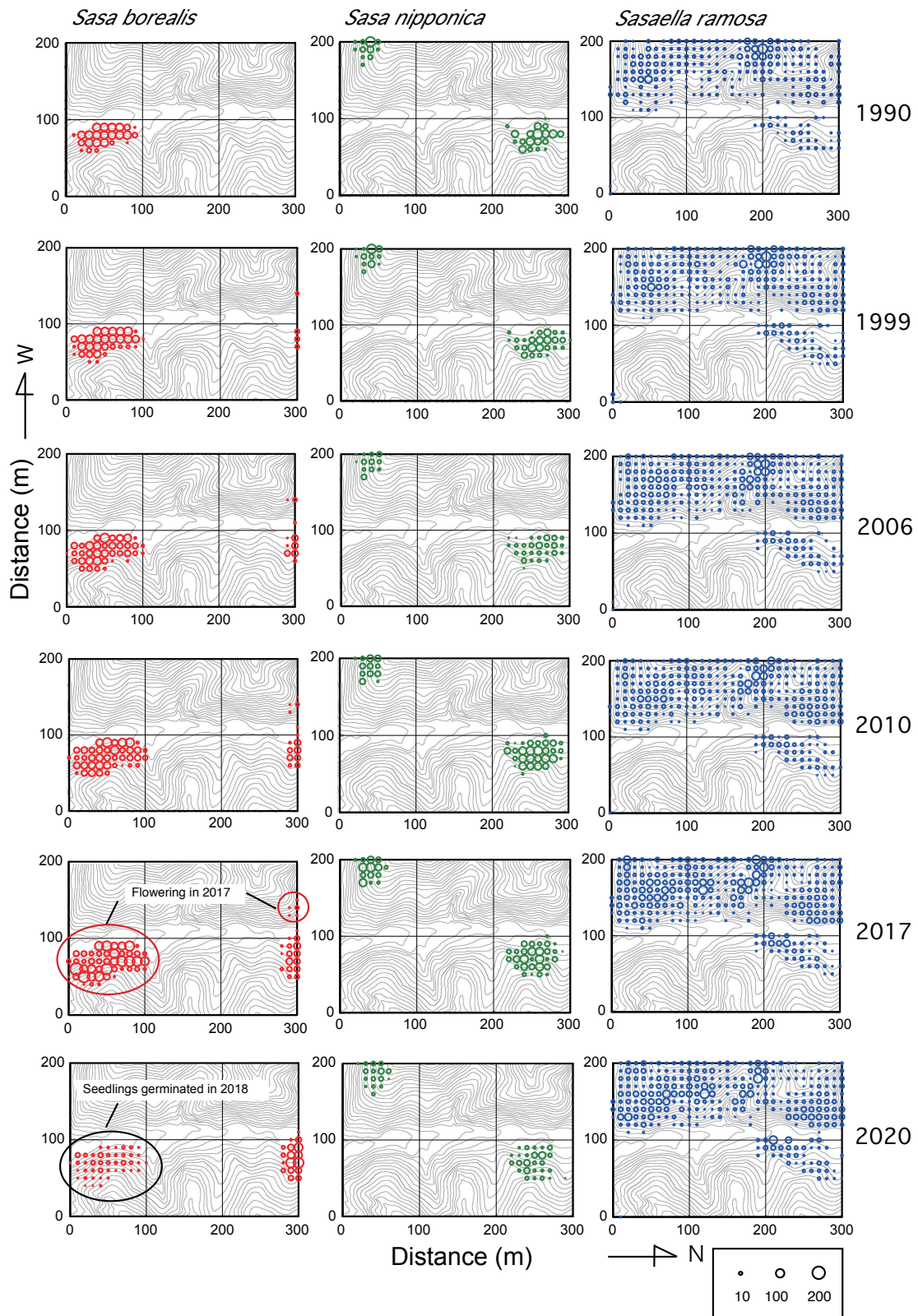


Fig. 1. ササ類 3 種の 1990 年から 2020 年までの分布範囲の変化
 白ぬきの赤丸、緑丸、青丸は、それぞれズタケ、ミヤコザサ、アズマザサを示している。
 凡例の丸のサイズは 10 m 格子点の 2 m × 2 m の方形区内の稈数を表している。

5. 結果

5.1 ササ群落の分布動態

調査を開始した1990年時点での分布面積と群落の形態はササ類3種で異なっていた。スズタケは1990年に40 m × 80 mほどの群落が試験地内に1個だけあった。これは6ha試験地の4.0%の面積にあたる (Table 1) が、その後、この群落は拡大していった。1999年には、試験地の外部、北側 (Fig. 1では右側) から新たに侵入してきた2つの群落を観察された。そのうち1つの水平方向への拡大を見ると (Fig. 1)、30年でほぼ30 mの地下茎の侵入距離であった。2017年には、最初からあった大きなスズタケ群落と後から侵入したスズタケ群落の1つが開花し、開花稈は2018年春までに枯死した。最初からあった大きなスズタケ群落では、開花枯死後の2018年、2019年に実生が発生した。一方、北側から侵入し開花枯死した群落では実生を確認できなかった。そのため調査最終年の2020年には、北側から侵入し開花しなかったスズタケ群落と実生群落の2群落となった。1990年から開花枯死直前の2017年までのスズタケの年単位の拡大速度は140 m²/year、元の分布面積に対する増加率は5.8%であった。しかし、開花枯死後の3年間を含む観測期間全体で計算すると、拡大速度は117 m²/year、元の分布面積に対する増加率は4.9%であった (Table 1)。

ミヤコザサは、スズタケより小型の2つの群落があり、調査開始時の面積は6ha試験地の5.0%を占めた。この時点でスズタケとミヤコザサの分布は重複していなかったが、その後、スズタケとの混生区が生じた。調査最終年の2020年にもミヤコザサの群落は2個のままだった。それぞれのミヤコザサ群落で面積の増減があり、全体としては2017年まで面積を拡大したが、2020年には増減なしとなった。観測期間全体で分布面積は5.0%から7.3%に拡がり、その間の拡大速度は47 m²/year、元の分布面積に対する増加率は1.6%であった。

アズマザサは調査開始時に、6haの小川試験地の約半分、44.7%に分布し、面積は2.7haを占めたが、スズタケやミヤコザサのような稈の密集した明瞭な群落ではなく、稈のまばらな生育状況を示していた (Table 1)。アズマザサの群落は大、中、小の3個があり、大は試験地の西半分 (Fig. 1では上側) を占める大きな群落、沢をさんでその右下の中規模の群落、さらに南東の角 (Fig. 1の左下) にごく小さな群落が確認された。この小さい南東の群落は2017年には確認できなかったが2020年には再出現していた。これは試験地の外にある群落の一部が侵入と後退をくりかえしているからである。アズマザサは1990年から1999年にかけての9年間で大幅に分布面積は拡大したが、1999年をピークにその後は減少と微増に転じ、分布面積は頭打ちとなった。30年間の観測期間全

Table 1. ササ類3種が分布する方形区数と稈数、被度、稈高の30年間の推移

種名	測定項目	西暦						平均拡大速度 (1990-2020)	
		1990	1999	2006	2010	2017	2020	(m ² /year)	(%/year)
スズタケ	方形区数	24	36	47	54	66	59	117	4.9
	分布面積 (%)	4.0	6.0	7.8	9.0	11.0	9.8		
	稈数増減		12	11	7	12	-7		
	平均稈数 (本数/m ²)	12.9	11.4	11.5	11.7	14.5	5.9		
	平均被度 (%)	48.0	42.3	44.0	48.5	34.5	14.9		
	平均稈高 (cm)			150	142	169	54		
	最大稈高 (cm)			210	200	280	210		
ミヤコザサ	方形区数	30	38	39	42	44	44	47	1.6
	分布面積 (%)	5.0	6.3	6.5	7.0	7.3	7.3		
	稈数増減		8	1	3	2	0		
	平均稈数 (本数/m ²)	11.8	8.5	5.0	11.8	10.9	5.1		
	平均被度 (%)	19.0	14.5	6.4	24.5	22.4	13.3		
	平均稈高 (cm)			45	47	51	51		
	最大稈高 (cm)			65	70	80	83		
アズマザサ	方形区数	268	285	282	284	282	284	53	0.2
	分布面積 (%)	44.7	47.5	47.0	47.3	47.0	47.3		
	稈数増減		17	-3	2	-2	2		
	平均稈数 (本数/m ²)	3.2	3.3	3.9	3.8	5.0	6.6		
	平均被度 (%)	3.7	3.4	4.9	10.3	10.9	10.2		
	平均稈高 (cm)			58	65	68	66		
	最大稈高 (cm)			130	175	159	160		

体での分布面積は 44.7 % から 47.3 % に広がったが、拡大速度は 53 m²/year で、元の分布面積に対する増加率は 0.2% と他の 2 種に比べ小さい値であった。

ササ類 3 種の競合状態を把握するため、複数種が混生する方形区数を集計した。1990 年の調査開始時にスズタケは他の 2 種と全く混生していなかった。しかしスズタケが分布面積を急速に拡大した結果、スズタケと他の 2 種との混生区が出現した。スズタケとミヤコザサの混生する方形区は 2006 年と 2010 年に、1 個、2 個と出現したが、すぐにミヤコザサが駆逐されて 2017 年には両種の混生する方形区は無くなった。スズタケの分布拡大により、3 種が混生する方形区は 2017 年と 2020 年に 3 個ずつ出現していた。一方、スズタケとアズマザサの混生する方形区数は増加傾向にあったが、2020 年には減少に転じた。調査開始時点からミヤコザサとアズマザサの混生群落は存在し、ミヤコザサは単独で生育する方形区よりアズマザサと混生する方形区数の方が多かった。両種は 1999 年から 2020 年まで、30-35 個の混生方形区数を示した。

さらにササ類 3 種について、30 年間の出現および消失

方形区数の収支を取りまとめた。3 種とも 30 年間の収支はプラスだったが、スズタケは他のササ類の存在しない方形区はもちろん、ミヤコザサやアズマザサの生育する方形区にも数多く侵入していった。しかし開花枯死した 8 方形区で消失した以外では、消失した方形区はなかった。それに対しミヤコザサは、スズタケやアズマザサの生育する方形区に少数、新規に出現したが、スズタケとの混生で 5 個、アズマザサとの混生で 4 個の方形区で消失した。ミヤコザサの収支としてはスズタケに対し -3 個、アズマザサに対して +6 個の混生方形区数の増減となった。アズマザサは他のササ類の生育しない 50 方形区に出現したが、同様に他のササ類の生育しない 40 方形区で消失していた。アズマザサはスズタケとの混生区で 3 個消失したが、ミヤコザサとの混生区では消失していなかった。アズマザサの収支としてはスズタケに対し -1 個、ミヤコザサに対して +7 個の混生方形区数の増減となった。

5.2 生態的特性

スズタケの平均稈数と平均被度は、1990 年から 2010 年

Table 2. ササ類 3 種が混生する方形区数の 30 年間の推移

種数	組み合わせ	西暦					
		1990	1999	2006	2010	2017	2020
単独種	スズタケ	24	32	40	44	54	50
	ミヤコザサ	6	7	6	5	9	6
	アズマザサ	244	251	246	242	238	240
2 種	スズ-ミヤコ	0	0	1	2	0	0
	スズ-アズマ	0	3	4	7	9	6
	ミヤコ-アズマ	24	30	30	34	32	35
3 種	スズ-ミヤコ-アズマ	0	1	2	1	3	3
分布せず		302	276	271	265	255	260
合計稈数		600	600	600	600	600	600

Table 3. ササ類 3 種が新たに出現、または消失した方形区数の 30 年間の収支 (1990-2020)

他のササ類のあるなしで、それぞれの種が出現または消失した方形区数をまとめた。

種名	収支	出現方形区数 (+)				消失方形区数 (-)			
		ササなし	スズタケあり	ミヤコザサあり	アズマザサあり	ササなし	スズタケあり	ミヤコザサあり	アズマザサあり
スズタケ	+35	25	—	5	13	0	—	0	0
ミヤコザサ	+14	12	2	—	10	—	-5	—	-4
アズマザサ	+16	50	2	7	—	-40	-3	0	—

までは、11.4-14.5 本数/m²、42.3-48.5 %の間で比較的安定して推移していたが、大きな群落が一斉開花枯死したことから、2020年には平均稈数は 5.9 本数/m²、平均被度は 14.9 %に大きく減少した (Table 1)。ミヤコザサの平均稈数は、稈が生存する時期に調査できなかった年 (2006年と2020年) を除くと、8.5-11.8 本数/m² で推移し、スズタケに匹敵した。一方で、平均被度はスズタケの半分程度で多くても 24.5 %であった。アズマザサは他の2種よりも低密度で、全観測期間を通じて平均稈数は 3.2-6.6 本数/m²、平均被度は 3.4-10.9 % の間で推移していた。

ササ類3種は稈高 (Fig. 2, Table 1) に大きな違いが見られた。スズタケは稈高が最も高く、最大稈高が 200-280 cm、平均稈高は一斉開花前では 142-169 cmの間で推移していたが、一斉開花後は 54 cmになった (Table 1)。ミヤコザサは稈高が最も低く、最大稈高が 65-83 cm、平均稈高は 45-51 cmであった。アズマザサは2種の間で、最大稈高は 130-175 cm、平均稈高は 58-68 cmであった (Table 1)。各方形区の最大稈高の頻度分布を見るとスズタケはほとんどが 100 cm以上の稈高を示した。ミヤコザサは稈高の違いが少なく、ほぼ最大稈高に達した方形区が多いのに対し、アズマザサは最大稈高がスズタケ

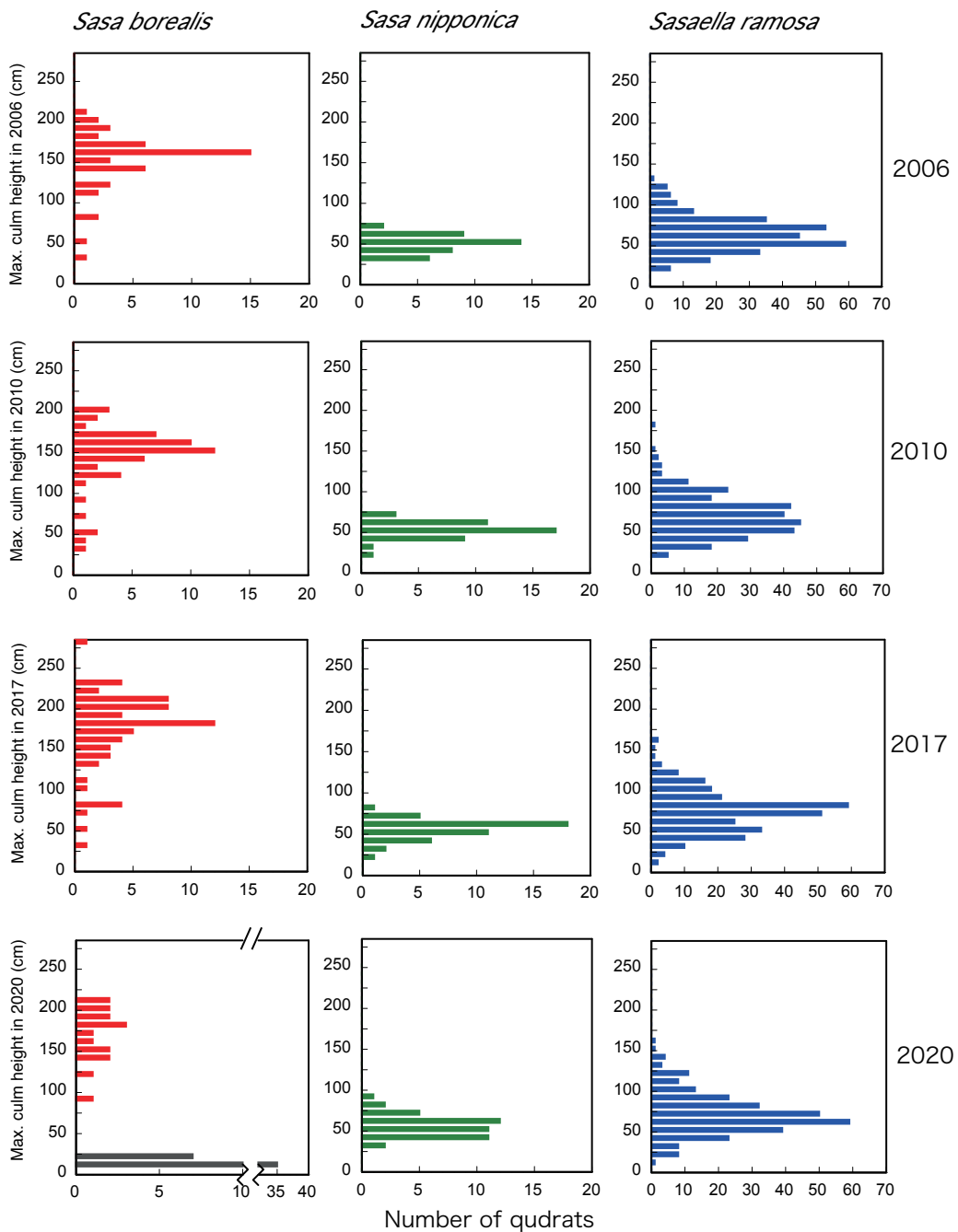


Fig. 2. ササ類3種の方形区ごとの最大稈高の頻度分布の経年変化 (2006年 - 2020年) 赤、緑、青はそれぞれスズタケ、ミヤコザサ、アズマザサを示す。2020年の黒の横棒はスズタケ実生の最大稈高を示す。

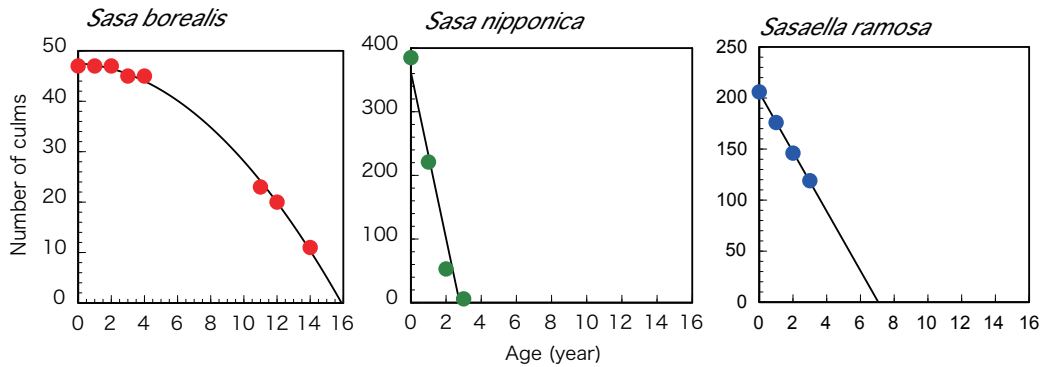


Fig. 3. ササ類3種の新稈の生存曲線

に近いにもかかわらず、平均稈高はミヤコザサに近く、稈高の低い方形区も多かった。スズタケは稈が新規に侵入した方形区が多いため、最大稈高がやや低い方形区もあったが、全体としては14年間(2006-2020)に稈高は高くなり、2017年には最大稈高が2mを越える方形区が増えていた。しかし2020年にはスズタケの実生が出現したので、全体としての平均稈高は著しく低下した(Fig. 2, Table 1)。

稈寿命の回帰分析の結果は以下の通りである。

$$\text{スズタケ: } Y = -0.178x^2 - 0.161x + 46.9 \quad (r^2 = 0.998)$$

$$\text{ミヤコザサ: } Y = -130.5x + 362 \quad (r^2 = 0.953)$$

$$\text{アズマザサ: } Y = -29.1x + 205.4 \quad (r^2 = 0.999)$$

ここではYは稈数、xは年数を示す。新稈のコホートがすべて枯死する年数をこれらの回帰式で計算すると、スズタケが16年と最も長く、続いてアズマザサの7.1年、ミヤコザサの2.8年となった。すなわち最長で、スズタケが15年生、アズマザサが7年生、ミヤコザサは2年生までの稈を群落内で維持することがわかった。

6. 考察

ササ群落の分布動態は生態的な特性で予測できるのか

小川試験地に分布するササ類3種が地下茎による栄養繁殖を繰り返した30年間で、スズタケが最も大きな拡大速度を示したことは、稈高と稈寿命、地下茎の伸長様式から説明できる。スズタケは群落をゲリラ的に拡大する単軸分枝型の横走地下茎(leptomorph rhizome system)と、その場で稈を密生させ株を形成する仮軸分枝型の地下茎(pachymorph rhizome system)の両方を持っている(蒔田ら2010)。地下茎の伸長に影響する土壤中の岩や沢などの障害がなければ、1年に約1mの速度で単軸分枝型の地下茎を伸ばすことができる。そして地下茎から稈を出すとその稈の基部から繰り返し仮軸分枝し、株を形成する。成長した稈は稈高が高いので被陰されず、しかも稈寿命が長いので長期間生存し、年数と共に稈密度は増大する。その結果、スズタケは他のササ類や樹木の実生を含む林床植物全般を被陰することになる。他の植生にササ類が侵入して被陰する実例として、雪田植

生へのチシマザサの長期的侵入の研究がある(Kudo et al. 2011)。チシマザサは32年間に平均、39 cm/yearの速度で地下茎が侵入し、稈密度を増大させて雪田植生を被陰していった。またチシマザサの実生は、発芽後19年で最大39mの地下茎の総延長を記録した(Tomimatsu 2018)。一方、ミヤコザサやアズマザサは単軸分枝型の地下茎が主体で、スズタケやチシマザサのように仮軸分枝で稈を密生させることがほとんどない。さらに両種とも稈高がスズタケに劣るので、混生した場合は常にスズタケの葉層の下で被陰されることになる。稈寿命が短いミヤコザサはスズタケの被陰下では数年で消失することが多く、両種は共存できない。アズマザサはスズタケの半分ほどの稈寿命があるので、すぐには駆逐されないが、混生する方形区数の結果からはゆっくり消失すると推測される。

雑種起源のアズマザサは親種であるミヤコザサと競合するのか

雑種起源のアズマザサとその親種と考えられるミヤコザサの関係は、スズタケとミヤコザサ、スズタケとアズマザサの関係とは明らかに異なっていた。ミヤコザサは単独で生育する方形区数より、アズマザサと混生する方形区数の方が多かった。方形区数の収支を見てもアズマザサの方形区に新たにミヤコザサが出現する回数は、アズマザサとの混生方形区で消失する数より多く、アズマザサに対し優位に立っているように見える。しかしアズマザサはミヤコザサの生育する方形区に新たに出現するがミヤコザサの存在する方形区で消失しておらず、結果として両種の混生する方形区が増える結果となった(Table 3)。このような結果から、両種は共存する可能性が高い。これは2種の平均稈高に大きな違いが無く、互いを被陰によって排除できないことや、アズマザサの平均稈密度はミヤコザサより小さいが、ミヤコザサは稈寿命が短いので、スズタケのように稈を十数年にわたって蓄積し、他種を被陰できないことに理由があると推測する。このような生態的によく似た種が互いに排除されにくい現象は"limiting dissimilarity"といわれている(Ågren

and Fagerström 1984, Shmida and Ellner 1984)。生態的特性の似た両種は競争力の差が小さく、排除に長い時間がかかるので、その間に方向性のない攪乱によって容易に競争結果が逆転し、競争的排除が起こりにくいと考えられている。

本来のブナ-スズタケ群集に向かってスズタケの優占が進むのか

ササ類3種の中で最も分布拡大の速い種はスズタケであり、古い広葉樹二次林から極相であるブナ-スズタケ群集に向かってスズタケの優占が進むとの予測は、今回の結果からは指示されたと考える。スズタケは開花枯死以外では消失することがなく、他のササ類や林床植生の存在にかかわらず分布を拡大した。しかし、単純な計算で得られた最大の拡大速度、140 m²/year でも、6haの試験地全域に分布を広げるのに300年以上かかることになる。人為攪乱で失われたブナ-スズタケ群集が元の姿に戻る時間は樹木の更新を別にして、少なくとも300年以上かかると推測される。そのような数百年の時間スケールでは、今回の調査中に観察されたようなスズタケの一斉開花枯死や、シカ食害といった稀なイベントも何度か発生し、スズタケの分布拡大は遅れることも考えられる。現在のところ、小川試験地にはシカが生息せず、その被害は報告されていないが、シカの分布は隣県の栃木県で拡大し、小川試験地を含む茨城県北西部にもシカが侵入しつつある。小川試験地でササ類がシカの食害を受けるのも時間の問題である。シカ食害は数年のレベルでササ群落を壊滅的な状態に追い込むので、特にシカ食害に弱いスズタケ(田村 2013)は急激な減少が予想される。

ここまでの議論は気候条件が将来も変わらないことを前提にしているが、最近の各種の気候モデルと植生データベースを組み合わせた研究では、温暖化と共にササの分布域が縮小することが予測されている(津山ら 2008a, 津山ら 2008b)。チシマザサやチマキザサなどの積雪に依存した種はもちろん、スズタケやミヤコザサも温暖化と少雪化にともない、アズマネザサなど暖地性、低地性のより大型のササ類に置き換わる可能性も指摘されている(Tsuyama et al. 2011)。実際、過去の最終氷期まで植生史を広げると、ササ属とアズマネザサを含むメダケ属との交代が日本の各地で起こっていたことが報告されている(佐瀬 2013)。それはササ植生の入れ替わりの際に、何度か雑種形成の機会があったことを示している。ただしササ類は基本的に地下茎によるクローン繁殖で分布が拡大するので、気候条件の変化とササ類の分布域の変化は時間差が予想される。したがって分布域が重複して競争により排除される前に、気候条件が厳しくなってその場で消失する可能性も指摘されている(津山ら 2008a)。一方で、温暖化にともない高山帯でチシマザサが分布を拡大している例(Kudo et al. 2011)や、林冠ギャップに生育する光条件のよいチシマザサのクロ

ーンが、林冠下にも地下茎を広げることが知られている(Tomimatsu et al. 2020)。しかし本研究でのスズタケの分布拡大は、林床への人為攪乱が減少したことや、二次林が発達して林内が暗くなったことが、もともと林内で優占する性質を持つスズタケの分布拡大に繋がったと考えられている。

本研究での30年間の調査中に、スズタケの開花枯死と実生の発生が観察された。樹木実生がほとんど生存できなかつた高密度のスズタケ群落の消失は、二次林から元の樹種組成に向かっての樹木の更新と森林遷移の新たな機会となる。最近、スズタケは日本各地で開花し、スズタケは120年に一度開花することが再認識された(岡本・齋藤 2017, 岡本ら 2018, 齋藤ら 2018)。ササ類の開花周期で確かな記録のあるのはミヤコザサの43年(室井 1966)くらいで、古文書の記録を整理した宇田川(1965)では、60年周期より120年周期のササ開花記録が多いと述べられている。ササ類の中でも長い開花周期を持つスズタケの開花枯死後の研究例は少ない。研究対象とした小川試験地のスズタケ開花跡地でスズタケの実生更新はすすむのか、今後どのような樹種が更新に成功し、森林の遷移がどのような方向に進んでいくのかは不明なままである。

以上のように、小川保護林ではササ類3種の栄養繁殖による競合が、保護林としての安定期を通じて続いてきた。人為攪乱が減少したなかでのササ群集の動態は、シカの影響が顕著でない他地域の落葉広葉樹林においても同様に見られるだろう。今後はさらにスズタケ開花枯死後の樹木更新に気候変動とシカ食害が要因として加わり、これまでとは違った速度と方向で、ササ類3種の分布と現存量が変化する変動期に入る可能性が高い。これまで以上に森林の更新と遷移、広葉樹林管理の重要な要因としてササ群集の挙動が重要である。

謝辞

ササ研究のきっかけを与えていただいた元森林総合研究所、浅沼晟吾氏と谷本丈夫氏に深く感謝する。元茨城大学大学院理学部教授 堀良通氏と学生のみなさん、秋田県立大学 坂田ゆず氏にはササ調査で協力いただいた。森林総合研究所の飯田滋生、黒川紘子、鈴木和次郎、九島宏道、奥田史郎、星野大介、阿部真、野口麻穂子、森英樹、山本伸幸、杉元倫子の各研究員には現地調査でお手伝いいただいた。熊本県、新潟県、山梨県、岩手県からの研修生のみなさんにも協力いただいた。ここに感謝する。小川試験地を30年以上にわたり共に維持してきた中静透、田中浩、飯田滋生、小南陽亮、阿部真、正木隆、黒川紘子、小黒芳生の諸氏に改めて感謝する。

引用文献

Abe, M., Miguchi, H., Honda, A., Makita, A. and Nakashizuka, T. (2005) Short-term changes affecting regeneration

- of *Fagus crenata* after the simultaneous death of *Sasa kurilensis*. *Journal of Vegetation Science*, 16, 49-56.
- Abe S., Motai, H., Tanaka H., Shibata, M., Kominami, Y. and Nakashizuka, T. (2008) Population maintenance of the short-lived shrub *Sambucus* in a deciduous forest. *Ecology*, 89, 1155-1167.
- 梶 和一 (1979) 数種在来イネ科野草の生態特性と乾物生産 II.刈取りの時期および回数がミヤコザサ群落の乾物生産に及ぼす影響. *日草誌*, 25, 110-116.
- Agata, W. and Kubota, F. (1985) Ecological characteristics and dry matter production of some native grasses in Japan: IV. Influence of light intensity on the growth of *Sasa nipponica* and *Sasa borealis* in deciduous broad-leaved forest. *Japanese Journal of Grassland Science*, 31, 272-279.
- Ågren, G. I. and Fagerström, T. (1984) Limiting dissimilarity in plants: randomness prevents exclusion of species with similar competitive abilities. *Oikos*, 43, 369-375.
- 赤井 竜男 (1972) 天然更新に関する研究 (II): 木曾の三浦実験林におけるヒノキの更新. *京都大学農学部演習林報告*, 44, 68-87.
- 青柳 正英 (1983) 道有林の「かき起こし」の実態. *北方林業*, 35, 49-53.
- 浅野 貞夫・小滝 一夫 (1975) アズマザサの観察. *富士竹類植物園報告*, 20, 29-47.
- 福嶋 司・高砂 裕之・松井 哲哉・西尾 孝佳・喜屋武 豊・常富 豊 (1995) 日本のブナ林群落の植物社会学的新体系. *日生態誌*, 45, 79-98
- 細山 喜行・星田 加寿子・竹岡 園絵・宮田 昇平 (2002) タケササ類の属間雑種 *Sasaella ramosa* について. *日本大学文理学部自然科学研究所研究紀要*, 37, 209-216.
- 伊藤 江利子・橋本 徹・相澤 州平・石橋 聡 (2018) 北海道における地がき更新補助作業と今後の課題. *森林立地*, 60, 71-82.
- 関東森林管理局 (2021) “保護林”. <https://www.rinya.maff.go.jp/kanto/apply/publicsale/keikaku/hogorin/attach/pdf/3-rinbokuidensigen-371.pdf>, (参照 2021-01-13) .
- 苅住 昇 (1969) ササ類の地下部の構造. *富士竹類植物園報告*, 14, 27-40.
- 苅住 昇 (2010) 最新 樹木根系図説 各論. 誠文堂新光社, 1101pp.
- 河原 輝彦 (1984) ササ群落の分布と現存量. *Bamboo Journal*, 2, 10-15.
- 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.
- 河原 輝彦・佐藤 明・只木 良也 (1977) ササ群落に関する研究 (II) ミヤコザサの現存量および生産構造の季節変化. *日林誌*, 59, 253-254.
- 紺野 康夫 (1977) ササ植物の生態と分布. *種生物学研究*, 1, 52-64.
- Kudo, K., Amagai, Y., Hoshino, B. and Kaneko, M. (2011) Invasion of dwarf bamboo into alpine snow - meadows in northern Japan: pattern of expansion and impact on species diversity. *Ecology and Evolution*, 1, 85-96.
- 前田 禎三 (1988) ブナの更新特性と天然更新技術に関する研究. *宇都宮大学農学部学術報告特輯*, 46, 1-79.
- Makita, A. (1993) Survivorship of a monocarpic bamboo grass, *Sasa kurilensis*, during the early regeneration process after mass flowering. *Ecological Research*, 7, 245-254.
- 蒔田 明史 (1997) チシマザサの地下茎の伸長様式. *Bamboo Journal*, 14, 20-27.
- 蒔田 明史・鈴木 準一郎・陶山 佳久 (2010) Bamboo はなぜ一斉開花するのか? 熱帯から温帯へのクローナル特性と開花更新習性の進化を探る 企画趣旨 Bamboo - その不思議な生活史. *日生態誌*, 60, 45-50.
- Masaki, T., Suzuki, W., Niiyama, K., Iida, S., Tanaka, H. and Nakashizuka, T. (1992) Community structure of a species-rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, central Japan. *Vegetatio*, 98, 97-111.
- Masaki, T., Tanaka, H., Tanouchi, H., Sakai, T. and Nakashizuka, T. (1999) Structure, dynamics and disturbance regime of temperate broad-leaved forests in Japan. *Journal of Vegetation Science*, 10, 805-814.
- Masaki, T., Tanaka, N., Yagihashi, T., Ogawa, M., Tanaka, H., Sugita, H., Sato, T. and Nagaike, T. (2020) Dynamics of dwarf bamboo populations and tree regeneration over 40 years in a clear-cut beech forest: effects of advance weeding and herbicide application. *Journal of Forest Research*, 26, 43-153.
- 松尾 歩・陶山 佳久・蒔田 明史 (2010) チュウゴクザサとチシマザサにおける地下茎の分枝・伸長様式とジェネットの空間分布構造. *日生態誌*, 60, 81-88.
- 松尾 歩・陶山 佳久・山月 融心・藤 晋一・蒔田 明史 (2008) DNA 分析によって検出されたチシマザサの大ジェネット. *Bamboo Journal*, 25, 63-72.
- Matsuo, A., Tomimatsu, H., Sangetsu, Y., Suyama, Y. and Makita, A. (2018) Genet dynamics of a regenerating dwarf bamboo population across heterogeneous light environments in a temperate forest understorey. *Ecology and Evolution*, 8, 1746-1757.
- McClure, F. A. (1966) *The Bamboos - A Fresh Perspective*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 347pp.
- Miyamoto, A., Sano, M., Tanaka, H. and Niiyama, K. (2011) Changes in forest resource utilization and forest

- landscapes in the southern Abukuma Mountains, Japan during the twentieth century. *Journal of Forest Research*, 16, 87-97.
- Miyazaki, Y., Ohnishi, N., Takafumi, H. and Hiura, T. (2009) Genets of dwarf bamboo do not die after one flowering event: evidence from genetic structure and flowering pattern. *Journal of Plant research*, 22, 523-528.
- 室井 綽 (1966) タケ類の開花要因と鼠害. 富士竹類植物園報告, 11, 7-38.
- Nakashizuka, T. (1988) Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *Ecological Research*, 3, 21-35.
- Nakashizuka, T. (2002) Disturbance regime. In: *Diversity and interaction in a temperate forest community: Ogawa Forest Reserve of Japan* (eds. Nakashizuka, T. and Matsumoto, Y.), Springer-Verlag, 67-80.
- Nakashizuka, T. and Numata, M. (1982) Regeneration process of climax beech forests. I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. *Japanese Journal of Ecology*, 32, 57-67.
- Naoe, S., Masaki, T. and Sakai, S. (2018) Effects of temporal variation in community-level fruit abundance on seed dispersal by birds across woody species. *American Journal of Botany*, 105, 1792-1801.
- 岡本 透・齋藤 智之 (2017) ササの一斉開花の周期は何年なのか? - 木曾およびその周辺地域の歴史資料から分かったこと -. *日本森林学会大会発表データベース*, 128, 495.
- 岡本 透・齋藤 智之・星野 大介 (2018) 中部地方におけるスズタケの2017年一斉開花の範囲. *日本森林学会大会発表データベース*, 129, 620.
- Oshima, Y. (1961) Ecological studies of *Sasa* communities. II. Seasonal variations of productive structure and annual net production in *Sasa* communities. *Botanical Magazine*, 74, 280-290.
- Peters, R., Nakashizuka, T. and Ohkubo, T. (1992) Regeneration and development in beech-dwarf bamboo forest in Japan. *Forest Ecology and Management*, 55, 35-50.
- Saitoh, T., Seiwa, K. and Nishiwaki, A. (2002) Importance of physiological integration of dwarf bamboo to persistence in forest understorey: a field experiment. *Journal of Ecology*, 90, 78-85.
- Saitoh, T., Seiwa, K. and Nishiwaki, A. (2006) Effects of resource heterogeneity on nitrogen translocation within clonal fragments of *Sasa palmata*: an isotopic (^{15}N) assessment. *Annals of Botany*, 98, 657-663.
- 齋藤 智之・中川 弥智子・星野 大介・酒井 武・岡本 透・依田 浩輝・栗田 悟・鈴木 智晴・野口 和幸 (2018) 中部地方で一斉開花したスズタケの繁殖特性. *日本森林学会大会発表データベース*, 129, 619.
- 佐瀬 隆 (2013) 日本列島における最終間氷期以降のササの変遷. *森林科学*, 69, 9-12.
- Shibata, M., Tanaka, H., Iida, S., Abe, S., Masaki, T., Niiyama, K. and Nakashizuka, T. (2002) Synchronized annual seed productivity by 16 principal tree species in a temperate deciduous forest, Japan. *Ecology*, 83, 1727-1742.
- Shmida, A. and Ellner, S. (1984) Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio*, 58, 29-55.
- Suzuki, S. (1961) Ecology of the Bambusoideous genera *Sasa* and *Sasamorpha* in the Kanto and Tohoku districts of Japan, with special reference to their geographical distribution. *Ecological Review*, 15, 131-147.
- 鈴木 貞雄 (1996) 日本タケ科植物図鑑 - 「日本タケ科植物総目録」増補改訂版 -. 聚海書林, 271 pp.
- Suzuki, W. (2002) Forest vegetation in and around Ogawa Forest Reserve in relation to human impact. In: *Diversity and interaction in a temperate forest community: Ogawa Forest Reserve of Japan* (eds. Nakashizuka, T. and Matsumoto, Y.), Springer-Verlag, 27-41.
- Takahashi, K., Watano, Y. and Shimizu, T. (1994) Allozyme evidence for intersectional and intergeneric hybridization in the genus *Sasa* and its related genera (Poaceae; Bambusoideae). *The Journal of Phytogeography and Taxonomy*, 42, 49-60.
- Tanaka, H. and Nakashizuka, T. (1997) Fifteen years of canopy dynamics analyzed by aerial photographs in a temperate deciduous forest, Japan. *Ecology*, 78, 612-620.
- 竹内 正彦・中村 大輔・藤本 竜輔・山崎 晃司・後藤 優 (2019) 茨城県大子町八溝山地域におけるニホンジカの確認. *茨城県自然博物館研究報*, 22, 17-23.
- 田村 淳 (2013) シカによりスズタケが退行したブナ林において植生保護柵の設置年の差異が林床植生の回復と樹木の更新に及ぼす影響. *日本森林学会誌*, 95, 8-14.
- 寺井 裕美・柴田 昌三・日野 輝明 (2009) 草食性哺乳類がミヤコザサの地上部と地下部に与える影響 - 採食排除後4年目の調査から -. *日緑化工誌*, 34, 516-523.
- Tomimatsu, H., Matsuo, A., Kaneko, Y., Kudo, E., Taniguchi, R., Saitoh, T., Suyama, Y. and Makita, A. (2020) Spatial genet dynamics of a dwarf bamboo: Clonal expansion into shaded forest understorey contributes to regeneration after an episodic die-off. *Plant Species Biology*, 35, 185-196.
- 豊岡 洪 (1983) バイオマス資源としての北海道のササ. *Bamboo Journal*, 1, 22-24.
- 豊岡 洪・佐藤 明・石塚 森吉 (1986) 地下部構造からみたササ3種の生育特性. *日本林学会北海道支部論文集*, 34, 92-94.

- 津山 幾太郎・松井 哲哉・小川 みふゆ・小南 裕志・田中 信行 (2008a) 本州東部におけるチシマザサの潜在分布域の予測と気候変化の影響評価 . GIS ー理論と応用 , 16, 11-25.
- 津山 幾太郎・松井 哲哉・堀川 真弘・小南 裕志・田中 信行 (2008b) 日本におけるチマキザサ節の潜在分布域の予測と気候変化の影響評価 . GIS ー理論と応用 , 16, 99-113.
- Tsuyama, I., Nakao , K., Matsui, T., Higa, M., Horikawa, M., Kominami, Y. and Tanaka, N. (2011) Climatic controls of a keystone understory species, *Sasamorpha borealis*, and an impact assessment of climate change in Japan. *Annals of Forest Science*, 68, 689-699.
- 宇田川 竜男 (1965) ネズミ - 恐るべき害と生態 -. 中央公論社 , 177 pp.
- 薄井 宏 (1961) ササ型林床優占種の植物社会学的研究 . 宇都宮大学農学部学術研究報告特輯 , 11, 1-35.
- Watanabe, M., Nishida, M. and Kurita, S. (1991) On presumed hybrid origin of the Genus *Sasaella* Makino (Bambusaceae) . *Journal of Japanese Botany*, 66, 160-165.
- 渡邊 幹夫・薄井 宏・前田 禎三 (1990) アズマザサ属植物の雑種起源説に基づく東北日本太平洋側における過去の冷温帯と暖温帯境界の推定 . 植物地理・分類研究 , 38, 119-125.
- 安田 雅俊・奥村 みほ子・山崎 晃 (2010) 茨城県北部の小川群落保護林およびその周辺における野生哺乳類の記録 . 茨城県自然博物館研究報 , 13, 99-104.
- 米倉 浩司・梶田 忠 (2003-) 「BG Plants 和名ー学名インデックス」 (YList) <http://ylist.info>
- Yoshino, M. (1978) Altitudinal vegetation belts of Japan with special reference to climatic conditions. *Arctic and Alpine Research*, 10, 449-456.
- 汰木 達郎・荒上 和利 (1984) スズタケの生態に関する研究 (II) . 九州大学農学部演習林報告 , 54, 105-123.
- 汰木 達郎・荒上 和利・井上 晋 (1977) スズタケの生態に関する研究 . 九州大学農学部演習林報告 , 50, 83-122.

The 30 years dynamics of three dwarf bamboo species in Ogawa research site in northern Ibaraki prefecture, Japan.

Kaoru NIIYAMA^{1)*}, Mitsue SHIBATA¹⁾, Tomoyuki SAITOH²⁾ and Shoji NAOE²⁾

Abstract

The dwarf bamboo species have been considered important as indicators of forest vegetation type in Japan. On the other hand, dwarf bamboos inhibit the regeneration of tree species. Understanding the distribution dynamics of dwarf bamboo is a major research issue for forest ecology and forest management. Here, we aimed to examine the following questions: 1) whether the dynamics of dwarf bamboo communities can be predicted by ecological characteristics of culm and rhizome? 2) whether the hybrid-origin *Sasaella ramosa* compete with its parent species, *Sasa nipponica*? and 3) Does the dominance of *Sasa borealis* increases toward the *S. borealis*-dominated climax beech forest? In this study, we investigated the distribution of dwarf bamboos in Ogawa forest reserve for 30 years (1990-2020). The results of the study in 600 quadrats (2 m × 2 m) on a 10 m grid in the 6-ha Ogawa research site showed that the distribution area of *Sasa borealis* increased from 4.0% to 9.8%, that of *Sasa nipponica* from 5.0% to 7.3%, and that of *Sasaella ramosa* from 44.7% to 47.3% of the site. The annual expansion rate was 117, 47 and 53 m²/year for *Sasa borealis*, *Sasa nipponica* and *Sasaella ramosa*, respectively. The estimated life span of culms was 15, 2 and 7 years, respectively. Thus, the dynamics of these three dwarf bamboo species were closely related to their culm's ecological characteristics. The culm height and other characteristics of *Sasaella ramosa* and *Sasa nipponica* are similar. It is suggested that the two species will coexist for long time. *Sasa borealis* having the highest culm height and the longest culm longevity will dominate and the reserve will change to *S. borealis* - dominated climax forest. One of the large *Sasa borealis* communities flowered and died in 2017. Its recovery from seedlings will be a new study issue for future research.

Key words: *Sasa borealis*, *Sasa nipponica*, *Sasaella ramosa*, hybrid-origin, culm height, culm longevity

Received 9 February 2021, Accepted 18 June 2021

1) Department of Forest Vegetation, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

2) Tohoku Research Center, FFPRI

* Department of Forest Vegetation, FFPRI, 1 Matsunosato, Tsukuba, Ibaraki, 305-8687 JAPAN; E-mail: niiya@ffpri.affrc.go.jp

