HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	ササ属植物の形質変異に関する研究 (1)
Author(s)	新宮, 弘子; 伊藤, 浩司
Citation	環境科学 : 北海道大学大学院環境科学研究科紀要, 6(1), 117-150
Issue Date	1983-12-20
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/37152
Type	bulletin (article)
File Information	6(1)_117-150.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

環境科学 (北海道大学)	6 (1)	117～150	1983・6月

ササ属植物の形質変異に関する研究 (1)[1)]

新宮弘子・伊藤浩司
北海道大学大学院環境科学研究科生態系管理学講座

Studies on the Variation Pattern of Morphological Characteristics in the Genus Sasa, Gramineae (1)

Hiroko Niimiya and Koji Ito
Department of Biosystem Management, Division of Environmental Conservation, Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University, Sapporo, Japan, 060

緒　　言

ササ属の分布は日本列島とその周辺に限られている。北は南樺太，東は中部千島ケトイ島，西は済州島を日本列島外の分布限界とする。このように，ササ属は分布の中心を日本列島にもち，特に本州では気候の特性に対応して，日本海側と太平洋側にそれぞれ生活形を異にする種を分化させており，植物学的に興味深い存在である。北海道では，ササ属はほとんどの林床で優勢であって，いわゆるササ型林床をなし，極相森林の林床型であると見なされている。

林業上ササ類は，一般に針葉樹の更新を阻害する要素とされ，その防除対策に多大の関心がはらわれている。しかし，環境保全，特に土壌表層保全の立場からみれば，急峻な地形にも繁茂するササ類は，国土保全に重要な意味をもっている。日本列島は地形急峻でしかも降水量が多い。このような環境において，山野にササ類を欠いていたなら，土壌表層の流出に伴なう国土の裸地化はもっと激しいものであったろうと思われる。

このように，植物学的に興味深くまた環境保全上重要な意味をもっているササ属については，近年生態学的な面からも注目され始めた。しかし，分類学的単位としての「種」の分類同定が難しく，かつ多数の「種」について，未だ統一的な見解が得られていないので生態学的研究の発展に著しい障害となっている。このために，筆者らは，従来の herbarium specimens や外部形態にのみ依存しないで，野外でのササ植物の形質変異や生態的行動 (ecological performance) を通じて，まずササ属の分類基準を設定し，同時に環境変化に伴う形質変異を調べて「種」の認識を得ようとした。

薄井 (1961) は，ササ属において，生活個体群としての「種」の分布生活範囲は「節」(Section) とほぼ同じであるとした。そして，「種」よりも「節」に研究や論議の基礎をおくべきことを力説している。筆者のうち，伊藤は，薄井の主張の中に分類学的単位に関して誤解と混乱があると考えている。たしかに現時点ではササ属の「種」について完全な理解がなされず，諸説が統一されていない。このような現状であればこそ，形態

1982年8月31日受理
Received 31 Aug. 1982

1) 本研究の一部は，第29回日本生態学会全国大会で発表した。

的な「種」から生物学的な「種」に対する追究を残したまま,「種」に代わりうる機能的単位として,「節」* に実在的な生態的特性を期待し，かつそれを付与するような考え方には賛同し難い。

すでに述べたように，本研究の目的の一つである野外観察に基づくササ属の分類基準の設定は，以上のような観点から出発したものである。それには，(1) 既知の分類基準の見直しと，(2) 新しい分類基準の設定の二つが含まれている。

また，ササ属の分布圏の分化については，本州では，東北・関東地方を中心に研究が進められ，気候，特に降水形式の腹背的特性との関係が認められている。しかし，北海道においては，この問題に関して未だまとまった研究がなされていない。本研究のもう一つの目的は，北海道におけるササ属の分布を調べ，気候的特性との対応関係を見なおすことである。

1. 研究略史

1.1 分類学的研究

ササ属は，Makino and Shibata (1901) によって初めて Bambusa 属より分離され，ササ属 (Sasa) として建てられた。この際，内部形態を重視した比較解剖学的手法が用いられた。これが日本人によるササ属研究の出発点であるが，以後分類学的研究は二つの流れに分かれた。

一つは内部形態的手法である。早田 (1929) は葉の表皮細胞構造に着目し，Ohki (1932～1936) は灰像法を用いて分類群の確認を試みた。

いま一つは，外部形態を重視する流れで，1930～40年代にかけて，中井，小泉，および内田，舘脇によって数多くの新種が発表された。この中で，中井 (1931, 1935) はササ属を8節に整理した。

北海道のササ類に関しては，中井や小泉に引き続き舘脇 (1940) の研究があり，その結果，新たにスズザサ属 (Neosasamorpha) が建てられた。この属は，中井の建てたササ属の2つの Sections, Lasioderma と Acrocladula を含んでいる。舘脇はまた，この属の植物をササ属とスズタケ属の雑種起源と考えた。

以上が第一期の研究であるが，この時代の研究によって，ササ属の Sections の分類にあたっては，植物体の大きさや稈鞘と節間の長さとの関係に加えて，地下茎や地上部の枝の分岐の程度や様式が重視されるようになった。

第二期に入ると，ササ属の生態的行動も注目され始めた。鈴木(貞)は1950年代から60年代にかけての一連の研究で従来の学名を整理するとともに，ササ類の分布と雪との関係に着目した。彼は1961年，本州では最深積雪深50 cm線と一致する Crassinodi line, 75 cmにあたる Sasamorpha line を提唱した。以上二つの lines の中では Crassinodi line が重要で，この分布線を境に雪の多い日本海側にはチシマザサ節，クマイザサ節が分布し，雪の少ない太平洋側にはミヤコザサ節が分布域をもつことが述べられている。

鈴木 (貞) (1978) によれば，いわゆるササ類は，現在，ササ属 (チシマザサ節，クマイザサ節，ミヤコザサ節，ナンブスズ節，アマギザサ節) のほか，スズタケ属，アズマザサ属，メダケ属，ヤダケ属，カンチク属の6属に分けられている。しかし本論文でいうササ類はササ属中最初の3つの Sections を指す。

1.2 生態学的研究

ササ属の分類学的研究の発展とともに，その生態的特性に関する研究も増えてきた。畜産の方面からは，飼料としての成分分析や発育状況の調査が行なわれた (北海道廳 1930)。林業側からも，ササ地への造林に主眼をおいた立場からの研究がなされている (上田 1956, 松井 1963, 牧野(道) 1963)。また，大島 (1961, 1962) は物質生産に主眼をおいた研究を行なった。

---

* 以下 形態用語節 (node) と分類単位節 (section) に混乱を生じない限り，文中特に区別しない。

紺野 (1977) は，種生物の立場から，ササ属，スズタケ属の耐凍性や乾燥抵抗性に関する実験と共に，刈払後の回復率やすみわけに関係する特性について論じた。紺野によれば冬期寒冷乾燥条件下で生育するミヤコザサ植物は，他節のササに比べて，地下部の芽の耐凍性が強く，刈払後の回復率もよい。チシマザサ節やクマイザサ節のササでは，地上部の耐凍性はミヤコザサ節のものより強いが，地下部の耐凍性，および回復率では劣っている。乾燥抵抗性については，葉よりも芽のほうが強く，また葉ではミヤコザサ節のササが最も弱いという。

1.3 日本列島における植生の腹背構造とササの分布関係

日本列島ことに本州では，脊稜山脈を境に日本海側は冬季多雪湿潤の気候型を示し，太平洋側の寡雪乾燥気候と対蹠的である。この気候型の著しい違いは，植物の種の分化，分布や植生の発達にも影響をおよぼしている。高橋 (啓) (1960) は，多雪環境に適応した日本海 (植物) 要素と，それに対応する寡雪環境に見られる太平洋 (植物) 要素を提示し，両要素の分布境界線が平均最深積雪深 50～100 cm 線にほぼ一致することを報告した。また，多雪環境に生育する有利な条件として，生育の早さ，不定根の生じやすさ，萌芽のしやすさ，匍匐しやすさ，耐菌性が強いことなどを挙げ，生活形の上から喬木より潅木を有利とした。

鈴木 (時) は早くから植生上の対応関係に関心を払い，1952 年，温帯落葉広葉極相林であるブナ林の群落分類にササを用いて，日本海側ブナ極相林にブナ―チシマザサ群集 (多雪型ブナ林)，太平洋側ブナ極相林にブナ―スズタケ群集 (寡雪型ブナ) の名称を与えた。さらに 1972 年には，このような植生の分化現象を日本列島における植生の腹背性と呼び，日本の森林植生の発達，分化に際しての降水型式の重要性を指摘した。

ササ属では，気候の腹背性に対応して Section 毎の分布域が注目されてきた。薄井 (1961) や S. Suzuki (1961) は，本州，北海道南端では，最深積雪深 50 cm 以上の地域にチシマザサ節，クマイザサ節が分布し，50 cm 以下にはミヤコザサ節が固有分布域を持つことを報告した。

S. Suzuki はさらに，ササ属と雪との関連について生活形を重視し，越冬芽の位置の変化が積雪条件に対応していると指摘した。一般に，積雪は冬季の寒冷，乾燥から越冬芽を保護している。従って，日本海側の多雪地帯では，稈上の高い位置にまで越冬芽を持つチシマザサ節とクマイザサ節が生育できるが，寡雪条件下の太平洋側では，越冬芽を地面近くに持つミヤコザサ節が生存上有利である。生活形の上からみると，数年の寿命をもつ稈上に越冬芽をつける小型挺空植物 (Nanophanerophyte)―チシマザサ節，クマイザサ節―と，稈の寿命が 1～2 年生で地表面近くに越冬芽をつける半地中植物 (Hemicryptophyte)―ミヤコザサ節―の分布域が分化していることになる。

2. 材料と方法

2.1 予備調査

北海道におけるササ類の大まかな分布を知るために，太平洋側から日本海側，あるいはオホーツク海側に向ってほぼ南北に走る三本の路線を地図上で選定し，これらの路線に沿って予備調査を行なった。調査路線を以下に示す (Fig. 1)。

Line-1　長万部～北作開

Line-2　苫小牧・鵡川～石狩

Line-3　釧路～網走

この結果をもとに，クマイザサ節植物とミヤコザサ節植物の分布を平均最深積雪深の分布と比較した (Fig. 2)。Line-1 では，太平洋側にもミヤコザサ節植物は出現しない。両節植物の分布域は積雪条件によく合っていた。しかし，Line-2 になるとミヤコザサ節植物の分布域は最深積雪深 50 cm 線 (Crassinodi line) を越えて北上し始める。さらに道東の Line-3 に至ると，クマイザサ節植物の分布域に大幅に侵入し，100 cm

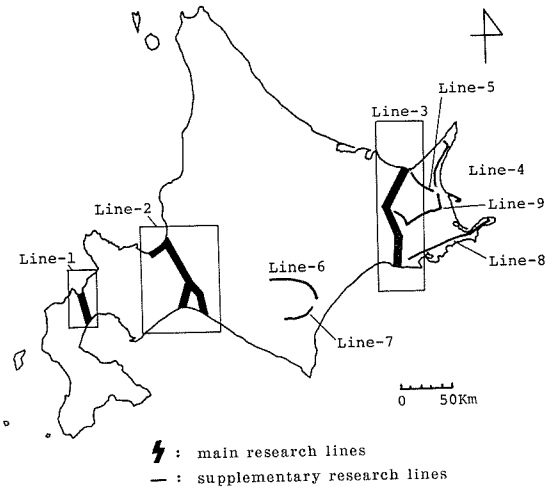


Fig. 1. Research lines.

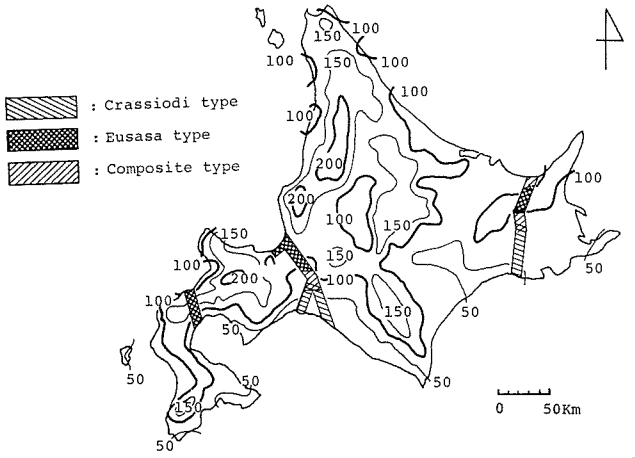


Fig. 2. Contour lines (cm) of average max. snow depth (1941–1970), and distribution of 3 *Sasa* types on the main research lines.

線付近にまで生育することになる (Neo-Crassinodi line, 伊藤・新宮, 1982)。本調査ではこの現象の一般性を検証するとともに，また50 cm線内外のミヤコザサ節植物の形態差に注目した。

これらの予備的調査を通じて，ミヤコザサ節からクマイザサ節への移行地域には，分枝，毛の状態，節のふくらみなど分類学的にしばしば重要視される外部形態的特徴において，両者の複合的な様相を示すササが出現することがわかった。以後の本調査においては，この点についても留意した。

2.2 本 調 査

2.2.1 材料と方法

2.2.1.1 材料： 研究対象は，北海道のミヤコザサ節およびクマイザサ節に属するササ植物（チシマザサ節も含めて以下ササ類と称する）である。

ササ類は個体性が明らかでないので，本調査では，地上部で独立している稈，すなわち地上稈を1個体として扱った。また，稈上の枝の部分では，芽のつき方など形質発現において，1つの個体群内部でも地上稈毎

に若干の相違をみるのが普通なので，すべて当年生の稈を測定単位とした。

2.2.1.2 同定基準: ササ類の同定基準として決定的な特徴は単一のものとしてはなく，従来，多くの形質の総合的判断によってきた。しかし，その中でも分枝様式は Sections の分類に重要視されてきた。本調査では，これに加えて，ミヤコザサ節植物からクマイザサ節植物へと明らかに減少傾向を示す，節 (node) のふくらみ，および稈鞘，葉鞘の毛の状態にも注目した。

これまで Sections の分類に最も重要視され，最も基本的基準とされる分枝様式は，同一個体群においてさえ変動が大きい。晩霜や急激な気温低下など春先の不安定な環境条件や，虫害，刈り込みなどは芽の枯死や生長抑制の原因となり，分枝様式を変化させる (Fig. 3)。このため形態が著しく変化したササを新種として発表した例も少なくない。そこで，短期間の環境条件の変動による影響を避けるために，著者らは分枝の実際の

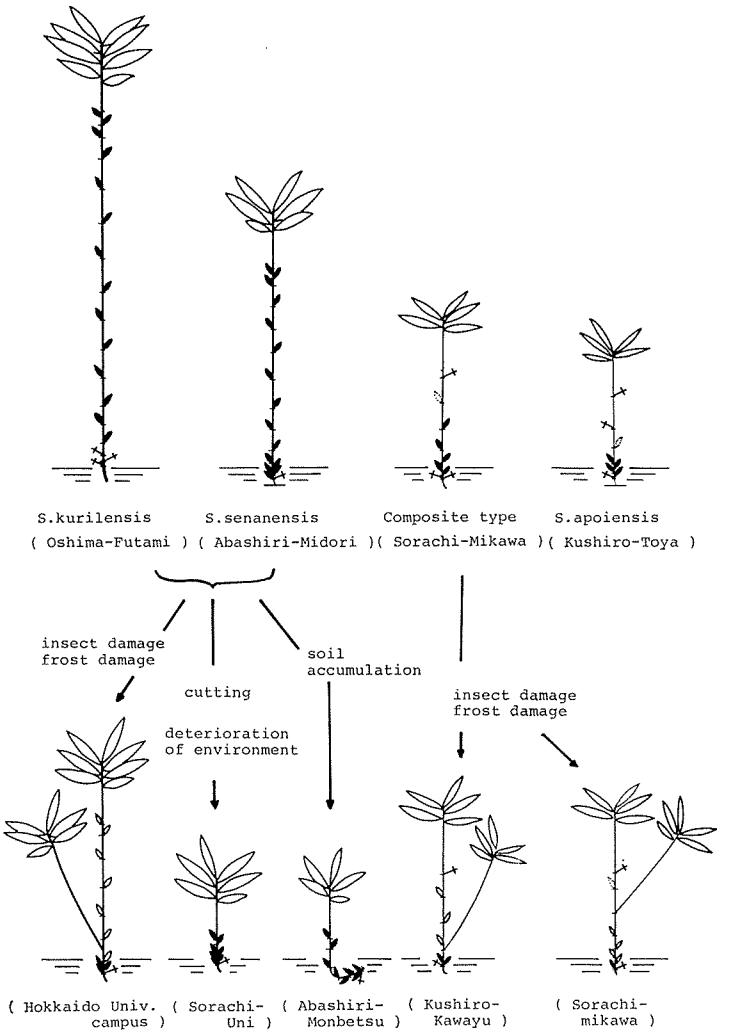


Fig. 3. Four types of bud position on the culm of *Sasa* species, and the modification of bud position by unfavourable conditions. (solid dots: live buds, open dots: dead buds, dashed dots: alive buds with irregularity, and corsses: nodes without buds)

位置ではなく，稈上に着く芽の位置*を，その芽の生長発達の有無にかかわらず同定基準とした。

2.2.1.3 形質の選択と測定： すべての Samples において，(1)地際からの稈の長さ，(2)稈の最も上部につく芽（最上芽）の位置，(3)最も大きい芽（最大芽**）の位置，(4)節のふくらみ，(5)毛の状態を測定した。

これら5つの測定値のうち(1)〜(3)までの値からさらに次のように相対値を定義した。

i 相対着芽高 (Relative height of the highest culm bud):

$$\frac{\text{地際から最上芽の位置までの高さ (2)}}{\text{稈の長さ (1)}} \times 100\ (\%)$$

ii 相対最大芽高 (Relative beight of the longest culm bud):

$$\frac{\text{地際から最大芽の位置までの高さ (3)}}{\text{稈の長さ (1)}} \times 100\ (\%)$$

iii 相対最大—最上芽高 (Relative height of the longest-highest culm bud):

$$\frac{\text{地際から最大芽の位置までの高さ (3)}}{\text{地際から最上芽の位置までの高さ (2)}} \times 100\ (\%)$$

節のふくらみは，最も長い節間をえらびそこで稈の最も細い部分の直径(A)とそのすぐ下位の節の直径(B)をノギスで測り，(A), (B)の値から相対節径を求めた：

iv 相対節径 (Relative node diameter): $\frac{B-A}{A} \times 100\ (\%)$

毛については，一般に，北海道のミヤコザサ節のササに共通な特徴である稈および稈鞘，葉鞘に生じる逆細毛を指標として選び，次の5段階に分別して記録した。

階　級	内　　容	相対数度***(%)
I	密生する	100
II	一面に生える	50
III	散生する	25
IV	痕跡的に認められる	10
V	全く欠如する	0

また，補助的に一部の samples では，稈上全ての芽についてその着芽位置と芽の長さを測定した。さらに，1つの個体群の中で対象とした全ての稈の節毎に，そこに芽のついている割合（着芽率）と，初冬時に原基状態から越冬芽にまで生長している芽，すなわち越冬芽の割合（越冬芽率）を求めた。

v （節の）着芽率：$\frac{\text{ある節に芽をつけているサンプル本数}}{\text{全サンプル本数}} \times 100\ (\%)$

vi （ある節の）越冬芽率：$\frac{\text{ある節に越冬芽をもつサンプル本数}}{\text{全サンプル本数}} \times 100\ (\%)$

2.2.1.4 採集調査： 本調査においては，予備調査で用いた Line-2 (L2以下同様)，Line-3 の他に6本の補助ライン，すなわち Line-4〜Line-9 を設定し，合計8本のラインに沿って調査を行なった。

Line-1 については，予備調査の結果 Crassinodi line の存在が認められ，ミヤコザサ節植物が分布しないことがわかったので，本調査では除外した。

L2, L3では，形質変異と共に，生活史や環境条件，越冬状況を調査するために，主要調査地点の他に補助調査地点を設定した。前者では，1980年12月および，1981年11月下旬に各20個体のササを採集し，生活

* ササ属の稈の節間長は，地際から上方に向ってしだいに長くなる。しかし，Fig. 3 に見るように着葉部分の近くで急激に短縮し，それ以下の節間長の1/2以下になる部分がある。著者らは，この部分およびそれ以上まで芽をもつものをクマイザサ節，チシマザサ節と考えている。

** 芽の大きさは芽の基部から頂部までの長さで示される。

*** 相対数度は後に示すように polygonal graph を作る場合のために便宜的に設定した数値である。

史や環境条件の経年観察，調査のために，5×5 m² の永久コドラートを設置した。後者では，1980年12月上旬に各5本ずつのササを採集した。ただし，生活史など他の調査結果は十分に討議されていないので本論文では省略する。

道東地方では，ミヤコザサ節の北進がめざましい。補助ラインL4～L7は，道東地方のミヤコザサ節地域とクマイ（チシマ）ザサ節地域を結ぶように，補助ラインL8とL9は，主としてミヤコザサ節地域を走るように設定した (Fig. 1 参)。これらの補助ラインでは，形質変異の調査に主眼をおき，このため調査地点毎に20～60本のササを採集した。

以下ライン毎の調査地点と採集調査時期を挙げておく。

L2 (Fig. 4 A)：主要調査地点—国道234号線沿い，沼の端 (NY 1) を起点としてほぼ10 km 毎，遠浅 (NY 2)，安平 (NY 3)，三川 (NY 4)，由仁 (NY 5) の5地点

調査時期—1980年12月中旬，1981年11月下旬

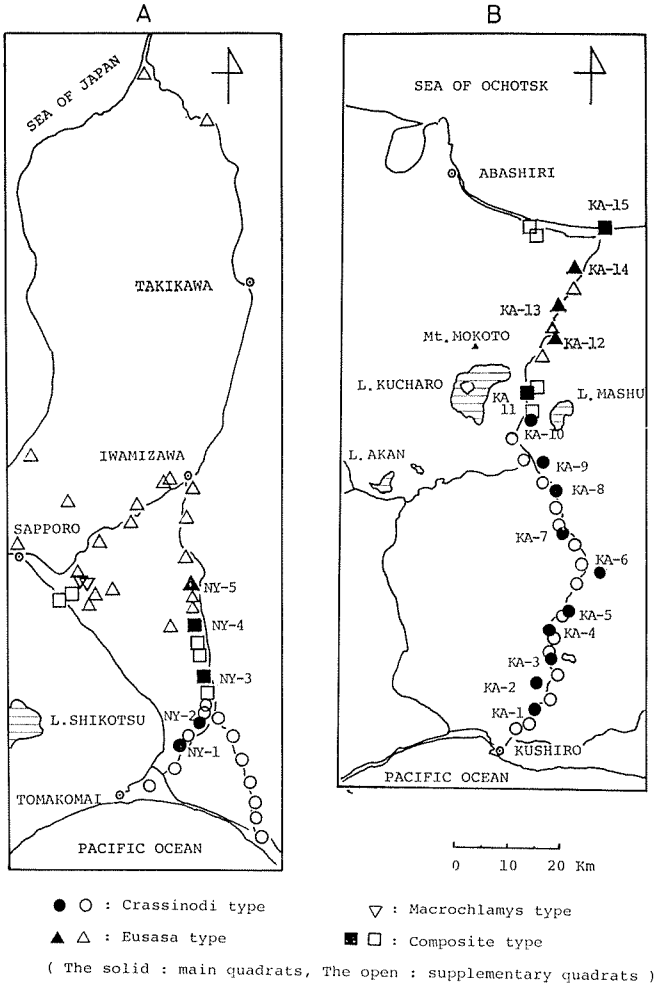


Fig. 4. Sample quadrats in L 2 (A) and L 3 (B), being distinguished by 7 different symbols.

補助調査地点—国道234号線，岩見沢を起点として早来までほぼ5km毎10地点，早来を起点に鵡川まで道道沿いに5km毎4地点

調査時期—1980年12月上旬

L3 (Fig. 4B): 主要調査地点—国鉄釧網線沿い，遠矢 (KA 1) を起点に，細岡 (KA 2)，塘路 (KA 3)，茅沼 (KA 4)，五十石 (KA 5)，標茶 (KA 6)，磯分内 (KA 7)，南弟子屈 (KA 8)，弟子屈 (KA 9)，美留和 (KA 10)，川湯 (KA 11)，緑 (KA 12)，札鶴 (KA 13)，清里 (KA 14)，斜里 (KA 15) 各駅周辺の15地点。なお，札鶴では，ササ刈りの行なわれた場所 (M) とそれに隣接する正常な生育地 (N) の二地点を選び，ササ刈りの影響を調べた。

調査時期—1980年12月上旬，1981年11月下旬

補助調査地点*—国鉄釧網線沿線の道道沿い，釧路を起点としてほぼ5km毎，網走まで19地点

調査時期—1980年12月上旬

L4: 知床峠～羅臼～伊茶仁

約5km毎，移行地域では1km毎18地点

調査時期—1981年9月上旬

L5: 斜里～斜里峠～伊茶仁～西別

約5km毎，移行地域では1km毎25地点

調査時期—1981年9月上旬

L6: 鹿追～新得～狩勝峠下部

約2km毎，17地点

調査時期—1981年7月中旬

L7: 札内川ダム～上札内

約5km毎，移行地域では0.5～1km毎14地点

調査時期—1981年7月中旬

L8: 釧路～昆布森～根室

約5km毎，26地点

調査時期—1981年9月中旬

L9: 西別～泉川～標茶～虹別～弟子屈

約5km毎，21地点

調査時期—1981年9月中旬

3. 結果と考察

3.1 稈長と相対着芽高

同定基準としてまず芽の稈上の位置，すなわち着芽高と稈長との関係を求めた。ササの稈長は環境条件に左右されて変化しやすい。それに伴って，芽のつく実際の高さも変化する。それで，稈の長さに対する芽のつく位置を相対的関係で表わすことを考え，その有効性を検証しようとした。特に稈長の変化の相対着芽高に対する影響を調べるために，KA 13では，前述したように，ササ刈り地 (M) と正常な生育地 (N) の二カ所で1980年，1981年の二回にわたってその関係を調べた。また，NY 5では，年次は異なるが，個体群の中心部 (1980年) とササの稈長が著しく低下している末端部 (1981年) で採集調査を行なった。これらの結果もあわせて考察する。

---

* 主要調査地点と重複する時は，補助調査地点を設けなかった。

稈長と相対着芽高との関係を Figs. 5 と 6 に示す。図で，黒丸はそれぞれの平均値を示し，縦・横の線分の長さは，相対着芽高と稈長の 80% 区間推定値 $\left(\bar{x}+K\frac{\sigma_{n-1}}{\sqrt{n}}\right)$ の幅を示している。

Figs. 5 と 6 から，前述の NY 1～5 と KA 1～15 の 21 調査地点についてみると，調査年や調査地域，また個々のササの稈高の違いにかかわらず，それぞれ安定した 3 つのグループが認められる。

第 1 群： 相対着芽高が 15% 以下の値をもつ；KA 1～KA 10 および NY 1 と NY 2

第 2 群： 相対着芽高が 50% 以上の値を持つ；KA 12～KA 14 および NY 5

第 3 群： 第 1 群と第 2 群の中間で，相対着芽高の値は 20～50% 付近にある；KA 11, KA 15 および NY 3 と NY 4

これらの 3 群は，外部形態の上からみると，第 1 群についてはエゾミヤコザサに，第 2 群についてはクマイザサによく対応している。第 3 群は，既知の特徴的なササ植物との対応づけは現段階では難しい。しかし，総体的にエゾミヤコザサとクマイザサとの複合的な特徴を具えている。

以上の事実から，相対着芽高によって区分された 3 つの群に対して，著者らは，それぞれ，ミヤコザサ型* (Crassinodi type), クマイザサ型* (Eusasa type) および複合型* (Composite type) の名を与えた。以後，本

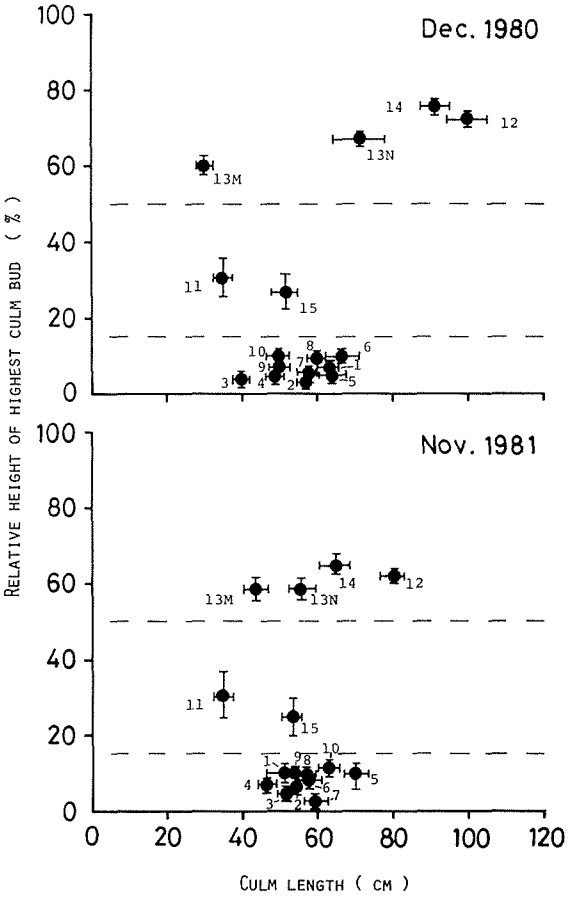


Fig. 5. Relation between the culm length and the relative height of the highest culm bud at each sample quadrat of L 3 (1, 2…, 13N…, etc.＝KA1, KA2…, KA13N…, etc.). (vertical and horizontal lines＝80% conf. intervals)

* ただしこれらの 3 つの型は，現段階では特定の植物分類群乃至分類単位群を示すものではない。

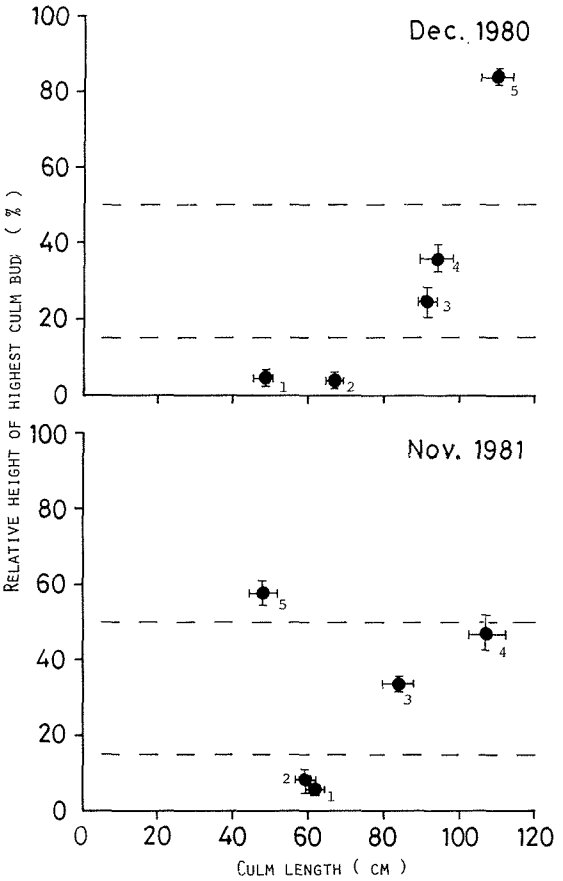


Fig. 6. Relation between the culm length and the relative height of the highest culm bud at each sample quadrat of L 2 (1, 2,…, etc.=NY1, NY2…, etc.). (Vertical and horizontal lines the same as in Fig. 5)

研究では，これらの3つの型を対象にササ属の分類基準の設定を試みた。

ミヤコザサ型では，相対着芽高の変動幅は各調査地点における個体群内で，稈長の変動幅に比べて小さく，5%に達しない。また，相対着芽高の平均値が調査年の違いによって変動する幅も小さく，約5%であった。この型のササでは，稈長の変化は相対着芽高の値に大きな影響をおよぼさないことがわかる。また，2年間を通じて，平均最深積雪深50 cm線 (Crassinodi line) を境に，その両側地域での相対着芽高の変動幅を比較した。しかし，Crassinodi line 以内の調査地 (KA 1 と KA 2) と Crassinodi line をこえた雪の多い地域 (KA 3～KA 10) では差が見られなかった。

クマイザサ型でも，各個体群内における，稈長の変動幅に対する相対着芽高の変動幅は小さく，7%以下である。また，前述の KA 13 (M) と NY 5 を除けば，各個体群の相対着芽高の平均値は，2年間で約10%しか変動していない。これらの変動幅は，ミヤコザサ型よりは大きいが，クマイザサ型でも自然状態においては，相対着芽高は，稈長の変化による影響を受けにくいと言えるだろう。

クマイザサ型について注目すべき現象が NY 5 と KA 13 で見られる。NY 5 では，1980年に比べ1981年には，稈長が約55%低下している。これに対応して相対着芽高の低下幅も大きくなり，25%に達するが，しかし，なお50%以上の値を有している。同時期に，複合型に属する NY 4 では，NY 5 の2倍以上の稈長を持

ちながら相対着芽高は50%に達しない。このことは，稈の長短は相対着芽高と必ずしも結びつくものではないことを物語っていると解される。この考えは，次のKA 13の例によっても支持される。すなわち，KA 13で人為的に刈り込みが行なわれたところ(M)と自然状態のままのところ(N)を比べると，刈り込みの有無による稈長の差が相対着芽高に与えた影響は少ない。稈長の57%低下に比べて，相対着芽高の変動は10%に達しなかった。

それでは，NY 5のような相対着芽高の比較的大きな変動は何に由来するのであろうか。NY 5の個体群の辺縁部で採集したササと，KA 13 (M)のササを比べると，前者は大きい葉を持ち着葉数も多い。また，NY 5の辺縁部のササの平均稈長は中心部のササの稈長の約1/2であって明らかに低い。しかし，着葉数と節の数はほとんど変化が見られなかった。すなわち，NY 5における相対着芽高の低下は，着葉部よりも節間長の減少が大きいためにおこったと考えられる。

一方ミヤコザサ型では，相対着芽高の変動幅は，上述のクマイザサ型よりも小さい。このことはミヤコザサ型では，もともと芽のつく位置が低いので，稈長の変化は相対着芽高の値に大きな影響をおよぼさないためであると推測される。

最後に複合型であるが，このグループでは相対着芽高は20～50%を示す。この値の中に含まれるササはこれまで述べてきた2つの明瞭なササ型に属するササに比べて，稈長に対する相対着芽高の変動が大きい。すなわち，各調査地点ごとの変動幅が大きく，さらに，1980年と1981年の2カ年を通じてみても，特にL 2では，稈長の低下率に比べて相対着芽高の低下率が大きくなっている。言いかえれば，複合型では，相対着芽高は不安定であり，各個体群毎に20～50%の範囲内で変動していることを示している。しかも興味あることに，複合型の出現地域は道東では最深積雪深100 cm線前後であって，ミヤコザサ型とクマイザサ型の分布域に接しており，この点からも両型との関連で複合型の存在意義が問われることとなる。

以上の結果をまとめると，稈長は同一個体群内での相対着芽高の値の増減に影響をもつ。しかし，異なるグループ間の関係に注目すれば，稈長が変化しても相対着芽高値が逆転するようなことはない。

相対着芽高は，特にミヤコザサ型やクマイザサ型では遺伝的に固定化が進んでいると思われる。また，複合型においても，ミヤコザサ型やクマイザサ型と重複しない特定の値域を有している。このような点から，分類群を区別する形質の一つとして，相対着芽高は単なる分枝様式よりも有効である。

3.2 相対着芽高と相対節径

節の球状の大きなふくらみはミヤコザサ節の特徴である。この傾向はクマイザサ節になると薄らいでくる。そこで，この形質も連続的な変異を示すのかどうかを相対着芽高との関係で調べた。

対象としたのは，L 3の15の主要採集地点と，NY 4の1981年からのサンプルである。さらに補助的に，L 3で複合型が出現するKA 10とKA 11付近の9地点のサンプル(KAa～i, 1981年9月上旬採集)，KA 15付近の1地点のサンプル(KAj, 1981年7月上旬採集，稈が生長を完了していないので，実際の相対着芽高は多少低下)を加えて処理した。

Fig. 7に，個体群毎の相対着芽高と相対節径の関係をTable 1に，それぞれの値の平均値を80%信頼度の区間推定値で示した。Fig. 7に示すように，両者には負の相関が認められ，回帰式 $y=-0.89x+91.86$ ($r=-0.89$, $p<0.01$) で示された。

Table 1から，全体を通じて相対節径は相対着芽高に比べて変動の幅が大きいことがわかる。また，この傾向は，クマイザサ型よりも，ミヤコザサ型でやや目立った。しかし，この形質もやはり複合型での変動幅が最大であった。

相対節径は，相対着芽高とは逆に，ミヤコザサ型から複合型そしてクマイザサ型へと変動を伴いながらも減少している。ミヤコザサ型では，相対節径70%以上，クマイザサ型では50%以下である。複合型では50%～

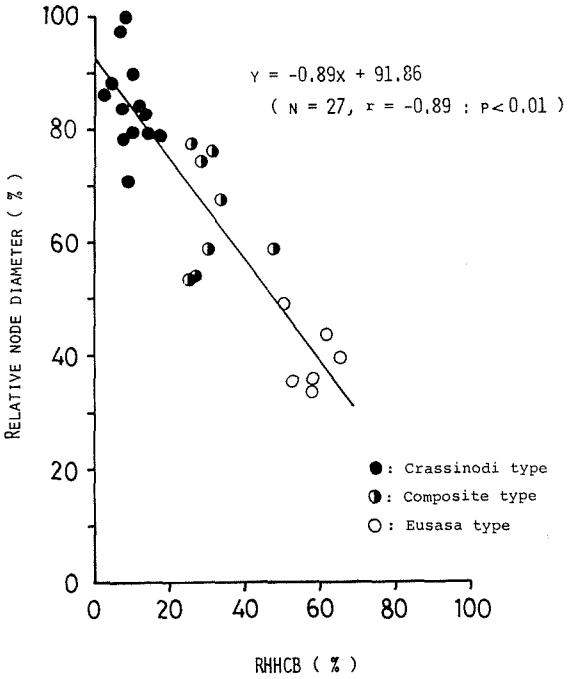


Fig. 7. Regression of the relative height of the highest culm bud (RHHCB) to the relative node diameter in *Sasa* plants.

Table 1. The eighty % confidence intervals of the height of the highest culm bud (RHHCB. %) and the relative node diameter (RND. %).

Type	Q. No.	RHHCB.	RND.	Q. No.	RHHCB.	RND.
Crassinodi	KA 1	10.4± 2.5	82.7± 4.9	KA 8	8.9± 2.2	70.9± 3.8
	2	6.7± 2.2	97.8± 4.0	9	9.2± 2.7	76.2± 5.7
	3	4.9± 1.2	88.6± 5.4	10	11.5± 2.3	84.2± 3.5
	4	7.0± 1.7	84.0± 5.0	a	13.9± 1.8	79.9± 2.9
	5	9.5± 2.9	90.1± 5.4	d	17.1± 2.4	79.2± 4.1
	6	8.6± 2.3	99.8± 7.0	f	7.4± 1.4	78.5± 5.4
	7	2.9± 0.7	86.0± 3.8			
Composite	KA11	30.9± 6.2	59.1± 5.7	KA e	25.8± 2.6	53.8± 4.5
	15	25.0± 5.0	53.2± 4.5	g	33.1± 2.1	67.8± 2.1
	b	30.9± 5.8	76.2±15.1	h	28.4± 3.3	74.5± 5.9
	c	25.9± 6.0	77.4± 5.2	NY 4	47.2± 4.5	59.4± 3.5
Eusasa	KA12	62.0± 0.9	43.7± 2.3	KA14	65.2± 2.7	39.7± 2.2
	13M	58.5± 3.0	35.7± 5.5	i	50.6± 3.0	49.0± 4.0
	13N	58.5± 2.8	33.8± 2.5	j	53.0± 4.5	34.8± 4.1

80% でミヤコザサ型と重なり合う。しかし，相対節径は，その増減と深い関係にある相対着芽高と併用すれば，有効な分類形質となりうると考えられる。

3.3 着芽位置と芽の生長量

野外観察によれば，クマイザサの2年目の稈は中部以上で分枝し，エゾミヤコザサは基部で分枝する。ササの分枝パターンは芽の生長と関係するので，両者の関係を解明するため，まず前年の初冬時の越冬芽の生長状況を調べた。調査はL2のNY1～NY5とL3のKA1～KA15計21地点で，1981年11月下旬に行なった。

Figs. 8～11 に示すように，縦軸に芽の長さを，横軸に稈上についているすべての芽の位置を地面からの実測値で示した。ただし，この時期，未だ生長を始めていない芽の長さは，便宜的に 0.2 cm と決めて図示した。

L3において，ミヤコザサ型ではKA1～KA9に示されるように，初冬時，すでに生長を開始している越冬芽は地際から稈上 10 cm 以下の位置に多く，その中でもよく伸長している芽は，0～5 cm の間に集中してい

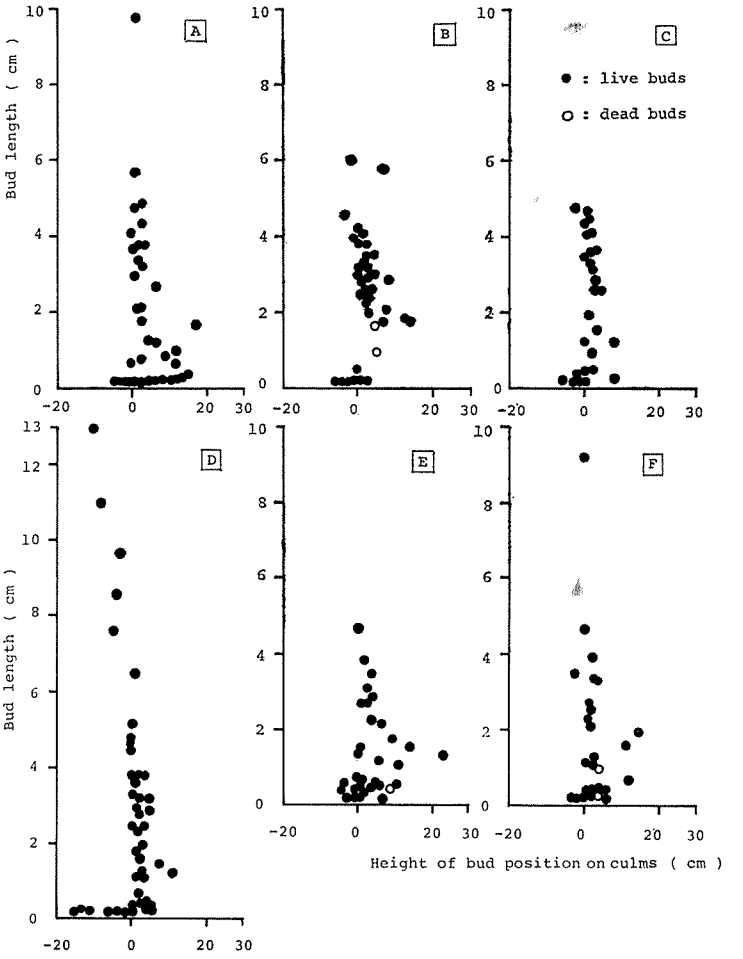


Fig. 8. Relation between the height of bud position on culms and the bud length.

A : KA 1　B : KA 2　C : KA 3
D : KA 4　E : KA 5　F : KA 6

た。また，KA 1を除くと，一般に地上部に位置する芽はほとんど生長を開始していた (Figs. 8 と 9)。しかし，このような傾向はKA 10付近でくずれ始め (Fig. 9)，KA 11に至ると，越冬している芽の位置は0～30 cmの間に分散し，また地際部に位置する芽にも未発達のものをもつような複合型となる (Fig. 10)。KA 11と同様の傾向はKA 15でも見られた (Fig. 11)。

クマイザサ型では，KA 12, KA 13 N, KA 14に見るように，概して稈上15 cm以下についている芽は，ほとんど未発達の状態である。越冬芽は15 cm以上の高さにみられるが，ミヤコザサ型と異なって，その部分の芽がすべて生長を開始するようなことはない (Figs. 10 と 11)。ササ刈りの行なわれたKA 13 Mでも，芽のつく位置は総体的に低下するが，稈の上部に越冬芽をもつ傾向は持続する (Fig. 10)。

L 3における芽の生長状況に関してみられた傾向はL 2の調査地点でも同じである。NY 1とNY 2はミヤコザサ型であった (Fig. 9)。NY 3とNY 4になると，稈の中部以上にも越冬芽をもつ複合型を示す (Fig. 11)。NY 5では，KA 13 Mの場合のように，劣悪化した環境条件下のクマイザサ型的傾向が認められた (Fig. 11)。

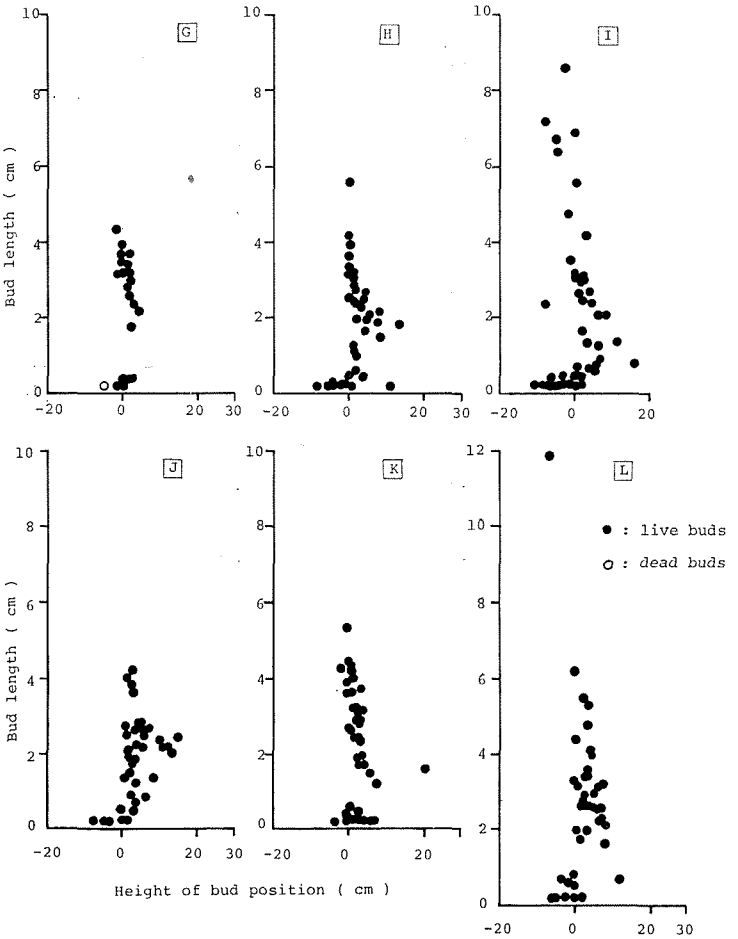


Fig. 9. Relation between the height of bud position on culms, and the bud length.

G : KA 7　H : KA 8　I : KA 9
J : KA 10　K : NY 1　L : NY 2

芽の長さは，ミヤコザサ型や複合型ではバラツキが大きく，5 mm から 10 cm を越えるものまである。これに対して，クマイザサ型では，バラツキの幅は約 3 cm を越えないので，この時期の芽の長さは比較的よくそろっている。このように初冬時の芽の生長量（芽の長さで示される）と越冬芽の稈上の位置との関係においても，ササ類では，ミヤコザサ型，クマイザサ型，複合型の分化が見られる。

前述したように，ササ類は各節 (node) に 1 個の芽をもつ。今，地上稈の各節毎の着芽率，および越冬芽率を図示すると Fig. 12～20 のようになる。この場合，節は地際間近に位置するものを 0 とし，それより上位に向って第 1 節，第 2 節……として数えた。なお，地際近くの第 0 節では，着芽率は理論的には 100% となるのだが，該当する当年生の独立稈が，地下茎から直接伸長したものでなく，地表面近くで，古い稈から分岐した枝に由来している場合には第 0 節付近に芽を欠く。図で第 0 節の着芽率が 100% にならないのはこのためである。

今，節の着芽率について見ると，KA 1～KA 9, NY 1 と NY 2 のミヤコザサ型では下位の節に向って着芽率が急激に低下するのが特徴的である。すなわち，この型に属する大部分の個体群では，第 1 節で着芽率は

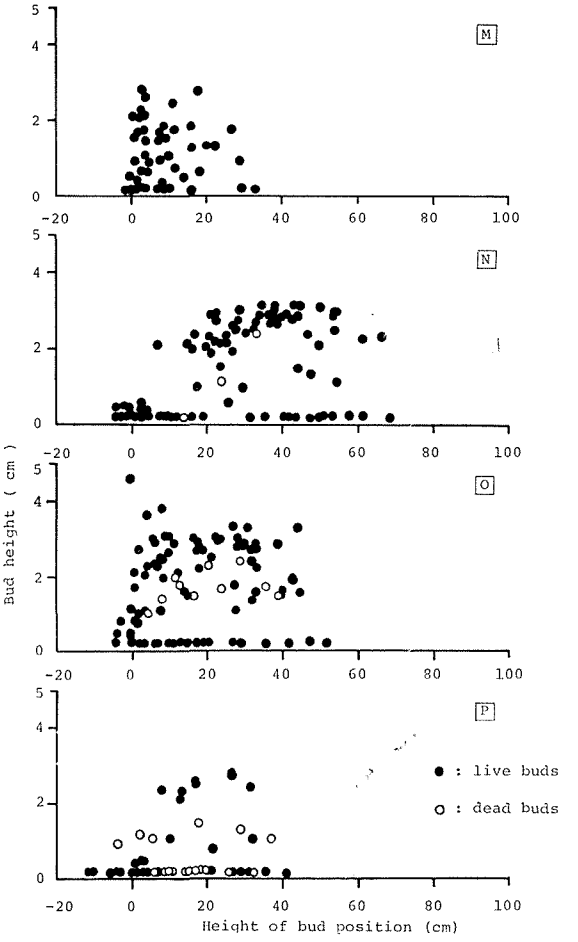


Fig. 10. Relation between the height of bud position on culms, and the bud length.

M : KA 11　N : KA 12　O : KA 13N　P : KA 13M

80～90% であるが，第2節では40～60% に低下する (Fig. 12～16)。これに対して，KA 12, KA 13 M, KA 14 および NY 5 のクマイザサ型では，第4節までは着芽率は概ね100% を示し，つづく第5節での低下も少ない (Figs. 17～20)。

次に節毎の越冬芽の割合に関して言えば，ミヤコザサ型では，概して地際から第1節にかけて生長を開始している芽が多く，越冬芽率は60～90% に達する。しかし，第2節では50% 以下に低下する。また，この型では越冬芽率の値と節の着芽率の値は近似しており，地上の芽の多くが一年目に生長を始めることを意味している。

クマイザサ型では，越冬芽率は，第0節と第1節で概ね30% を下廻る。特に典型的な KA 12 や KA 14 では10% にも達していない (Figs. 17 と 19)。この型では第3節から第5節付近の芽に生長を開始している

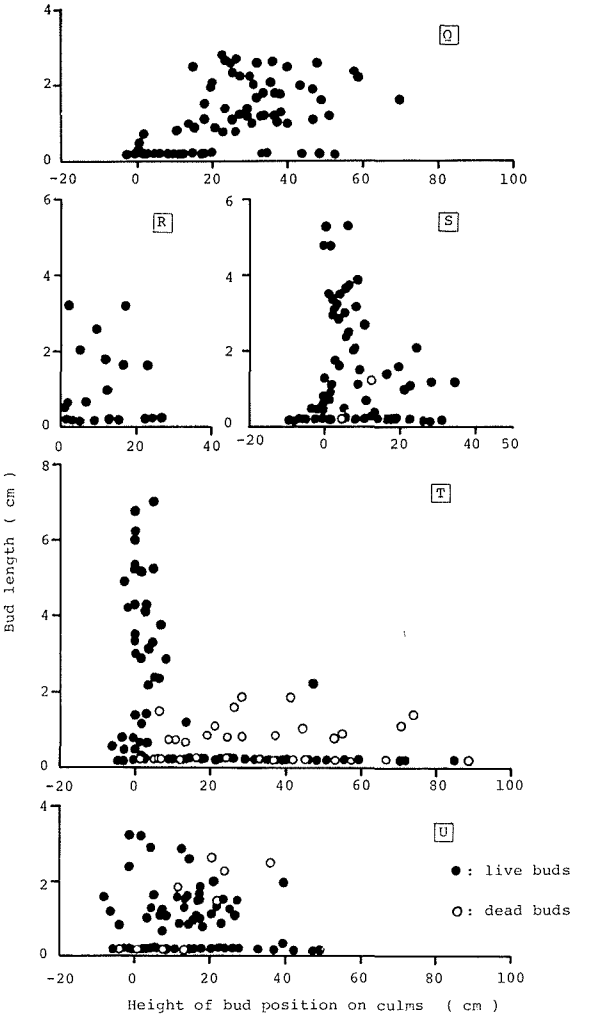


Fig. 11. Relation between the height of bud position on culms, and the bud length.

Q : KA 14　R : KA 15　S : NY 3
T : NY 4　U : NY 5

ものが多く，越冬芽率は50～80%に達している。すなわち，クマイザサ型ではミヤコザサ型に比べ，初冬時の越冬芽は稈上の上位の節に広い範囲にわたってみられるのである。また，クマイザサ型では，越冬芽率の値と節の着芽率の値との差は，下位から中位の節で大きく，上位の節にいくほど小さくなっている。すなわち，1年目には上位の節につく芽がまず生長を始めること，また，地上の芽のうち少なからぬ数の芽が未発達の状態で越冬することを意味する。

最後に，KA 11, KA 15 および NY 3 と NY 4 は顕著な複合型を示している (Figs. 17 および 19～20)。KA 11 と KA 15 では各節の着芽率は，第1節から上位の節に向かって，ミヤコザサ型よりはなだらかな下降線を描いている。これに対して越冬芽率は，ミヤコザサ型とクマイザサ型をまぜあわせたような図形を示している。NY 3 と NY 4 では着芽率の動きはクマイザサ型によく似ているが，越冬芽率の動きはミヤコザサ型に近い。

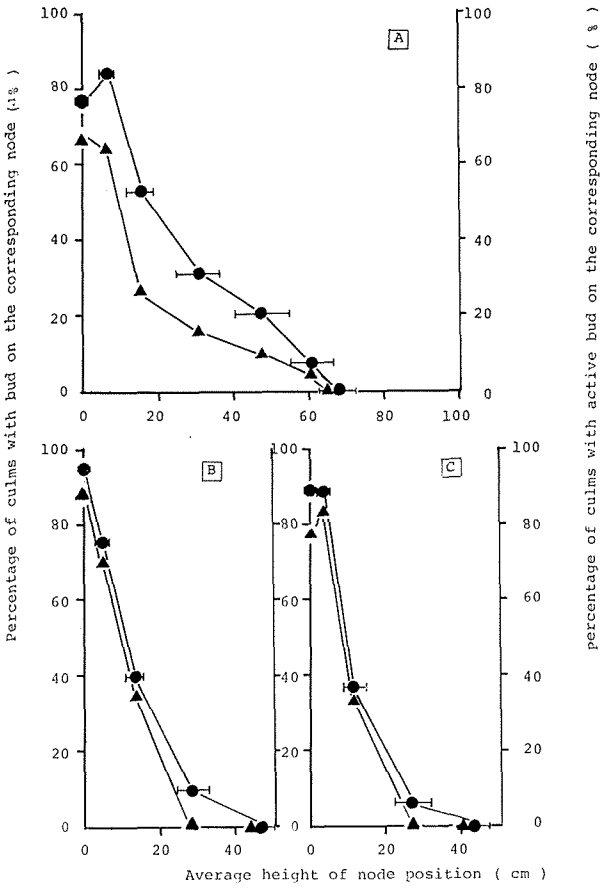


Fig. 12. Relation between the average height of node position and percentage of culms with bud on the corresponding node (solid circle), and that between the average height of nodes position and percentage of culms with active bud on the corresponding node (solid triangles).

A : KA 1　B : KA 2　C : KA 3

このようにササ植物を稈上の芽のつく位置と芽の長さ，各節毎の着芽率と越冬芽率との関係を通じてとらえてみると，相対着芽高の増減で認められた3型，すなわちミヤコザサ型，クマイザサ型と複合型はこの場合にも認められ，これら3型の存在を一層確かなものとしている。と同時に相対着芽高が分類形質として有用度が高いことを証明している。

3.4 Polygonal graph による形質変異の総合的診断

これまで述べてきた各形質の相互関係および個体群毎の特性を総合的に把握するため，L2とL3の各調査地点毎に得られた資料から polygonal graph にあらわし，相互に比較を試みた。

Fig. 21 と Fig. 22 で，横軸には水平距離を目盛っている。すなわち，L2については，太平洋側起点を0とし，日本海側終点までの水平距離であり，またL3では，太平洋側起点0からオホーツク海側終点までの距離を示している (Fig. 1 参)。縦軸にはそれぞれの調査地点での海抜高を示した。

各調査地点の polygonal graph には，8つの形質を選んでそれぞれの測定値を示した。すなわち時計廻

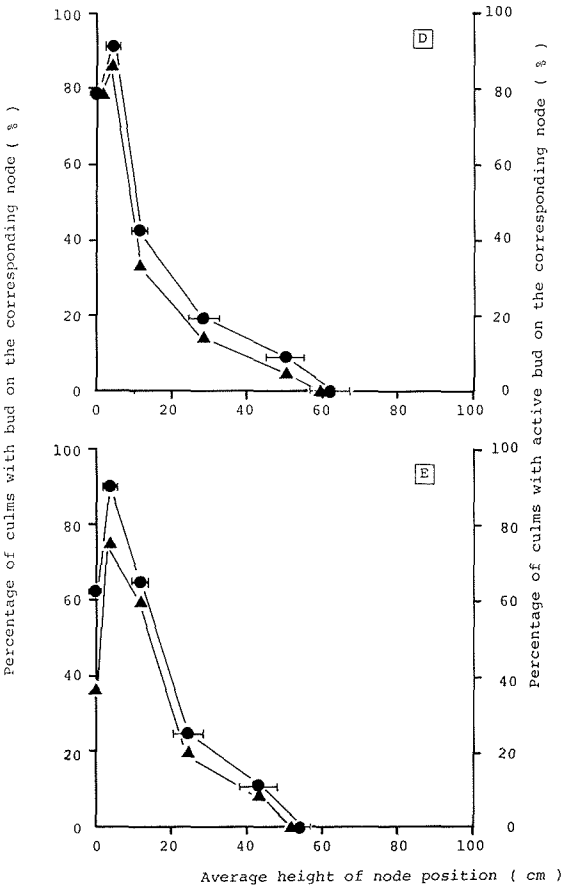


Fig. 13. Relation between average height of node position and percentage of culms with bud on the corresponding node (solid circle), and that between the average height of node position and percentage of culms with active bud on the corresponding node (solid triangles).

D : KA 4　　E : KA 5

りに，(1) 相対最大—最上芽高，(2) 相対最大芽高，(3) 毛の程度，(4) 最上芽高，(5) 稈長，(6) 最大芽高，(7) 相対節径，(8) 相対着芽高である。数値は (6) の実測値 (cm) を除いて，パーセント値であり，また各形質は，いずれも平均値で示してある。

相対最大芽高と相対最大—最上芽高は，芽の形質に関する指標と考える。野外観察でみるようにクマイザサ型の分枝は一般に稈の上方で，ミヤコザサ型では稈の下方で行なわれる。ササ類の芽は，前年の冬に翌春の分枝のために生長を開始しているが，この生長発達の程度は，すでに見たように芽の長さで示されている。大きい芽ほど翌春の分枝に積極的に関与するものとすれば，稈上における芽の大きさの分配は分枝パターンの間接的表現となる (相対最大芽高)。しかし，最も大きな芽は必ずしも稈の最上部あるいは最下部など一定の位置につくとは限らないので，稈上に配列している芽の中での最も大きい芽の位置は，時間的な分枝のパターン，つまり，稈のどこから分枝が始まるかということの表現と考えることができる (相対最大—最上芽高)。これら2つの表現は類似しているが意味する所は決して同じでなく，お互いに相補的な面をもっていて，ササの芽の

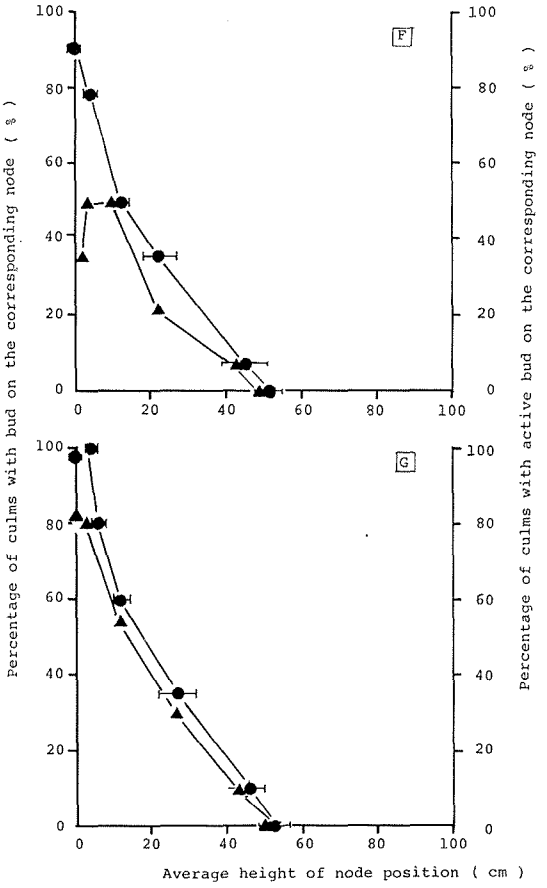


Fig. 14. Relation between average height of node position and percentage of culms with bud on the corresponding node (solid circle), and that between the average height of node position and percentage of culms with active bud on the corresponding node (solid triangles).

F : KA 6　　G : KA 8

生態的行動様式を総合的に示している。

相対最大芽高 (2) は，クマイザサ型では100%に近づき，ミヤコザサ型では0に近づく方向に値をもつ。相対最大—最上芽高 (1) については，クマイザサ型とミヤコザサ型では100%に近づき，複合型では値の低下が見込まれる。この指標は，実際にはミヤコザサ型では芽のつく数自体が少ないので信頼度が低下する。しかし，複合型とクマイザサ型を識別する際には有効だと考えられる。

Fig. 21 と Fig. 22 にみるようにこれら二つの指標を相対着芽高 (8) や相対節径 (7) と関連させてみると，比較的有効に働くようである。相対最大芽高はクマイザサ型では一般に50%以上を示し，ミヤコザサ型では5%に達していない。複合型のものでは，ほぼこの間に位置しているが，ミヤコザサ型に近いものが多い。

相対最大—最上芽高は，ミヤコザサ型では変動が大きい。しかし，概して30%以上の値を示している。これに対してクマイザサ型では，70～80%程度で安定する。複合型では，ミヤコザサ型と隣接する地域ではミヤコザサ型よりも，またクマイザサ型と隣接する地域では，クマイザサ型よりも低い値を示す。

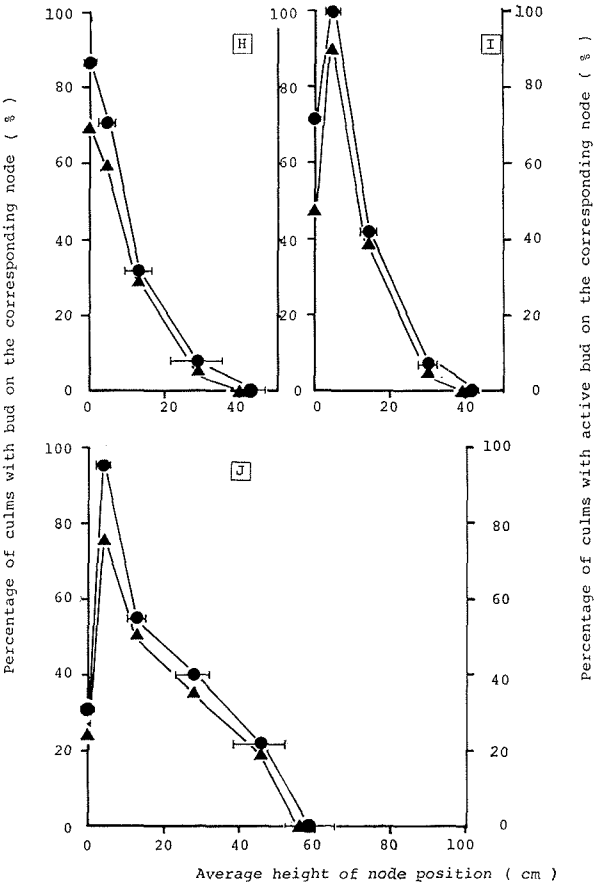


Fig. 15. Relation between average height of node position and percentage of culms with bud on the corresponding node (solid circle), and that between the average height of node position and percentage of culms with active bud on the corresponding node (solid triangles).

H: KA 7　I: KA 9　J: KA 10

polygonal graph を図形的に見ると，典型的なミヤコザサ型では星型，クマイザサ型ではだるま型を示し，対象8項目中，稈長 (5) と，相対最大一最上芽高 (1) を除くと，凹凸は，それぞれ反対になっている。

L3ではまず太平洋側に星形図形が登場して北上するが，KA 10付近でくずれ始めて複合型となる。この複合型は，KA 115 (野上峠) 付近でだるま型に変わる。だるま型は多少変形しながら北上を続けるが，オホーツク海沿岸で再び複合型図形に変化する (Fig. 21)。

L2でも，太平洋側の苫小牧から内陸の岩見沢にかけて，ミヤコザサ型を示す星型から複合型を経てクマイザサ型を示すだるま型への変化が生じている。しかし，日本海沿岸には，オホーツ海沿岸に見られたような複合型は出現しない (Fig. 22)。

ミヤコザサ型からクマイザサ型への移行地域の幅は，L2で約20 km，L3で約14 kmあり，いずれも山麓地域から山岳中部にかけての高度に位置している。

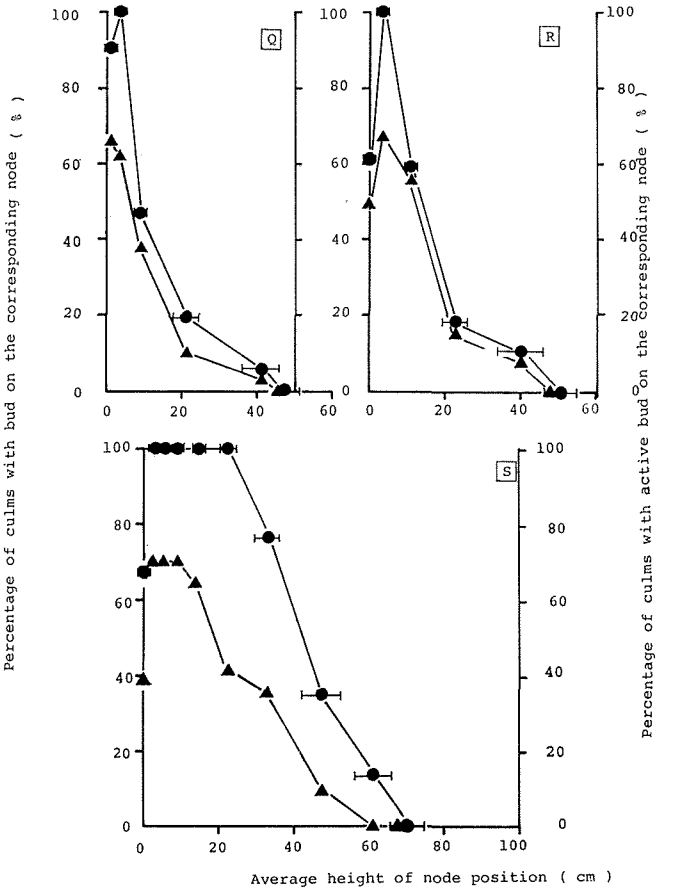


Fig. 16. Relation between average height of node position and percentage of culms with bud on the corresponding node (solid circle), and that between the average height of node position and percentage of culms with active bud on the corresponding node (solid triangles).

Q : NY 1　R : NY 2　S : NY 3

オホーツク海沿岸の複合型の存在は興味深い。現時点では，この現象は斜里や小清水，網走周辺の一部地域に限られ，西の紋別，東の知床には存在しないことがわかっている。

polygonal graph を分類すると，ミヤコザサ型に2型，クマイザサ型に3型，複合型に7型計12型が認められた*。しかしこれらはさらに大きく，ミヤコザサ型，クマイザサ型，ミヤコザサに近い複合型，クマイザサに近い複合型，中間的複合型の5群にまとめられる。

3.5　道東各地でのササ類の分布

ササ属の形質変異の普遍性の確認と各形質の変異幅を知るために，Crassidodi line が確認されていない道東を中心にさらに詳しく調査を行なった。調査に用いた測定形質は，特に重要だと思われる，(8) 相対着芽高，(3) 毛の程度，(7) 相対節径である。しかし，生育状態を示す1つの指標として，(5) 稈長にも注目し，常に併記するようにした。

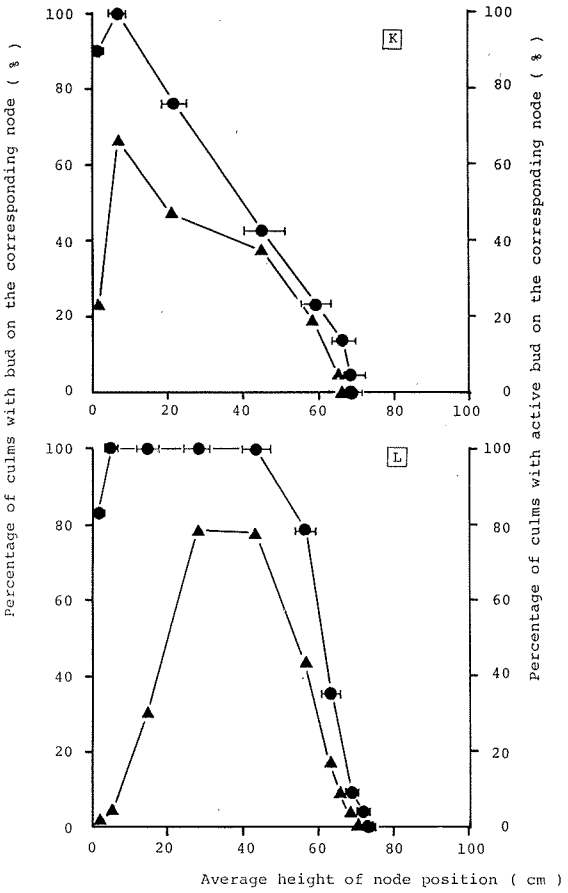


Fig. 17.　Relation between average height of node position and percentage of culms with bud on the corresponding node (solid circle), and that between the average height of node position and percentage of culms with active bud on the corresponding node (solid triangles).
K : KA 11　　L : KA 12

* polygonal graph の分類については (附) 参照。

Fig. 23 にみるように，最初の3形質を用いて道東にまたがって polygonal graph を作ると，(3), (8) および(7)の3頂点を結んで作られる三角形（黒塗りの部分）はミヤコザサ型は，低平な二等辺三角形，あるいはそれに近い形で示されるが，クマイザサ型は直角三角形であった。Fig. 23 ではこれら以外の三角形が認められ，複合型の存在も暗示される。複合型を示す三角形には，相対着芽高に対応して他の2形質が類似の変異を示すものと，形質の変異に不均衡が生じているものがある。前者は，二等辺三角形，または，それに近い形で示され，さらに α. 横長のもの，β. 縦長のもの，γ. 正三角形に近いものの3つの形がある。これらは，それぞれミヤコザサ型に近い複合型，クマイザサ型に近い複合型，中間的な複合型にあたる。後者は，極端な不等辺三角形で示される。このうち δ. は毛の発現が非常に少ないもの (KAj, I 501) であり，ε. は相対節径が著しく低下しているもの (NE 3, NE 8) である。

次に，ライン毎の変化をみると，ミヤコザサ型とクマイザサ型分布域を結ぶ L 4-8-9-7 では，ミヤコザサ節地域 (L 4) からクマイザサ節地域 (L 7) に移るにつれて，ササ植物は全体に大型化して相対着芽高が増大する

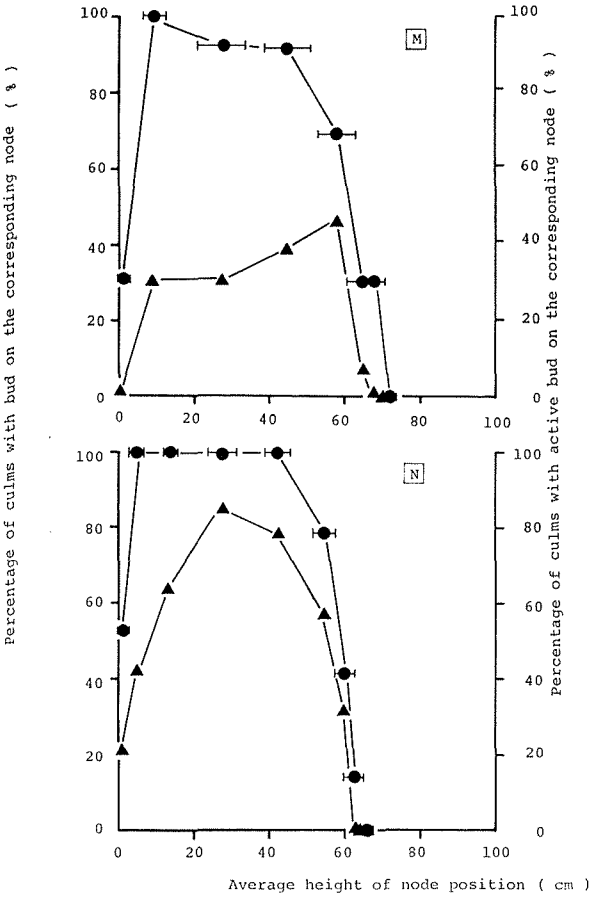


Fig. 18. Relation between average height of node position and percentage of culms with bud on the corresponding node (solid circle), and that between the average height of node position and percentage of culms with active bud on the corresponding node (solid triangles).

M : KA 13 M　　N : KA 13 N

一方，毛の発現程度や相対節径は共通して減少の方向を辿る。両者の移行地域(L 7)では，前述の複合型 α, β, γ が出現する (Fig. 23. L 7をみよ)。

ミヤコザサ型分布域のL 8とL 9では，典型的なミヤコザサ型と複合型 α と ε が見られる。一般に，相対着芽高の変動幅は沿岸地域で大きくなり30%に達するものも出ている。しかし，クマイザサ型にみるように50%を越えることはない。これに対して，内陸地域での変異幅はさほど大きくない。

興味深いのは，沿岸地域に複合型 ε が出現していることである。この型は相対着芽高や毛の形質はミヤコザサ型に近いが，節のふくらみが目立って少ない。Fig. 7 で求められた $y=-0.89x+91.86$ の式に，NE 8の相対着芽高 $x=11.5$ を代入すれば，計算上，81.7%の相対節径が得られる。しかし，実際には56%で，計算値は実測値の半分程度にしかならない*。

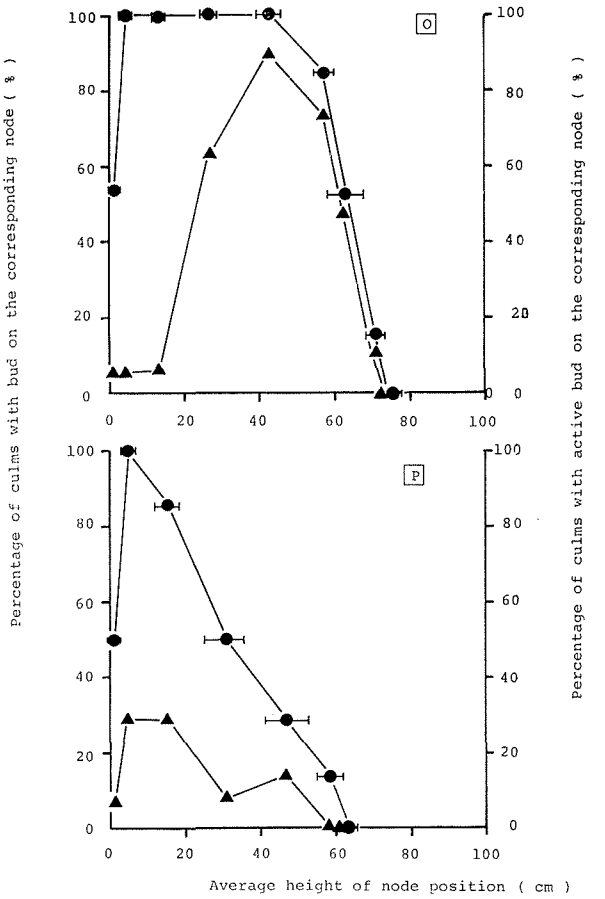


Fig. 19. Relation between average height of node position and percentage of culms with bud on the corresponding node (solid circle), and that between the average height of node position and percentage of culms with active bud on the corresponding node (solid triangles).
O: KA 14　　P: KA 15

* この複合型を代表するササの1つにシコタンザサ (*Sasa shikotanensis* Takeda) がある。本種は，はじめミヤコザサ節の1種として発表されたが，鈴木 (貞) はクマイザサ節に所属替えをしている。これは節のふくらみが少ないことによる。

最後に，オホーツク海沿岸のように，寡雪地帯であるけれどもクマイザサ型が出現するような地域には，複合型 β と δ が見られる。これら２つの複合型では，クマイザサ型に比べると，相対着芽高が低下するのが特徴である。しかし，これは海岸近くの厳しい環境条件下で生育しているために体制が小型化したことと関係があるのかもしれない。相対着芽高の低下した個体の中には，反って相対節径が増大しているものもある。さらにまた，場所によっては，極めて薄いが稈，稈鞘，葉鞘に逆毛の生じる個体も出現した。

以上の結果，道東地方において複合型の存在が広く認められた。また，ミヤコザサ型とクマイザサ型の移行地域では中間的複合型 γ が，ミヤコザサ型分布域の沿岸地帯では複合型 ε が，そしてクマイザサ型分布域の寡雪地では複合型 δ が特徴的である。

3.6 複合型移行地域の立地条件

L２とL３での移行地域が，これらのラインに沿って太平洋側の山麓から山岳部にかけて存在することはすでに述べた。ここで，Fig. 1 と Fig. 24 を参照すれば，L4～L７の移行地域も山岳部にかかるところに位置

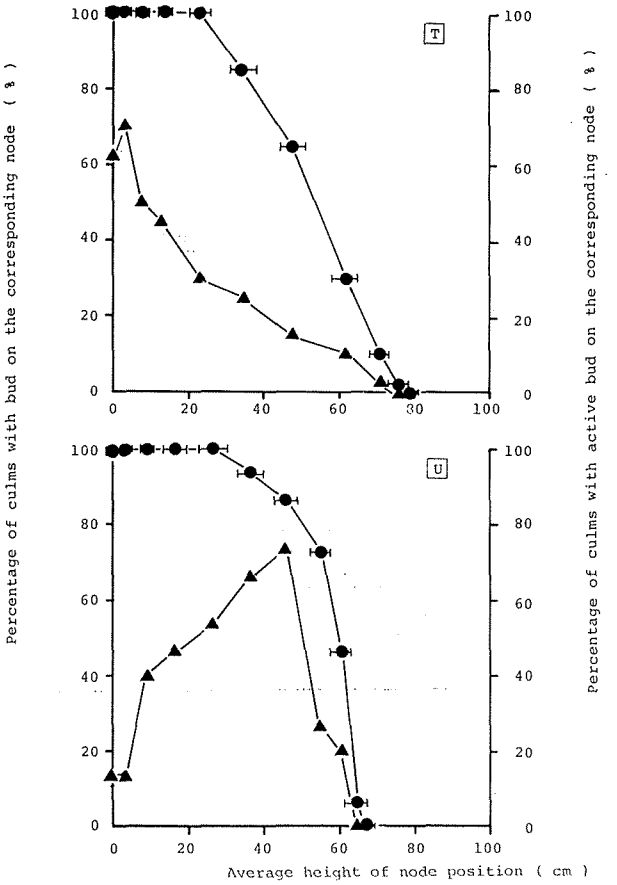
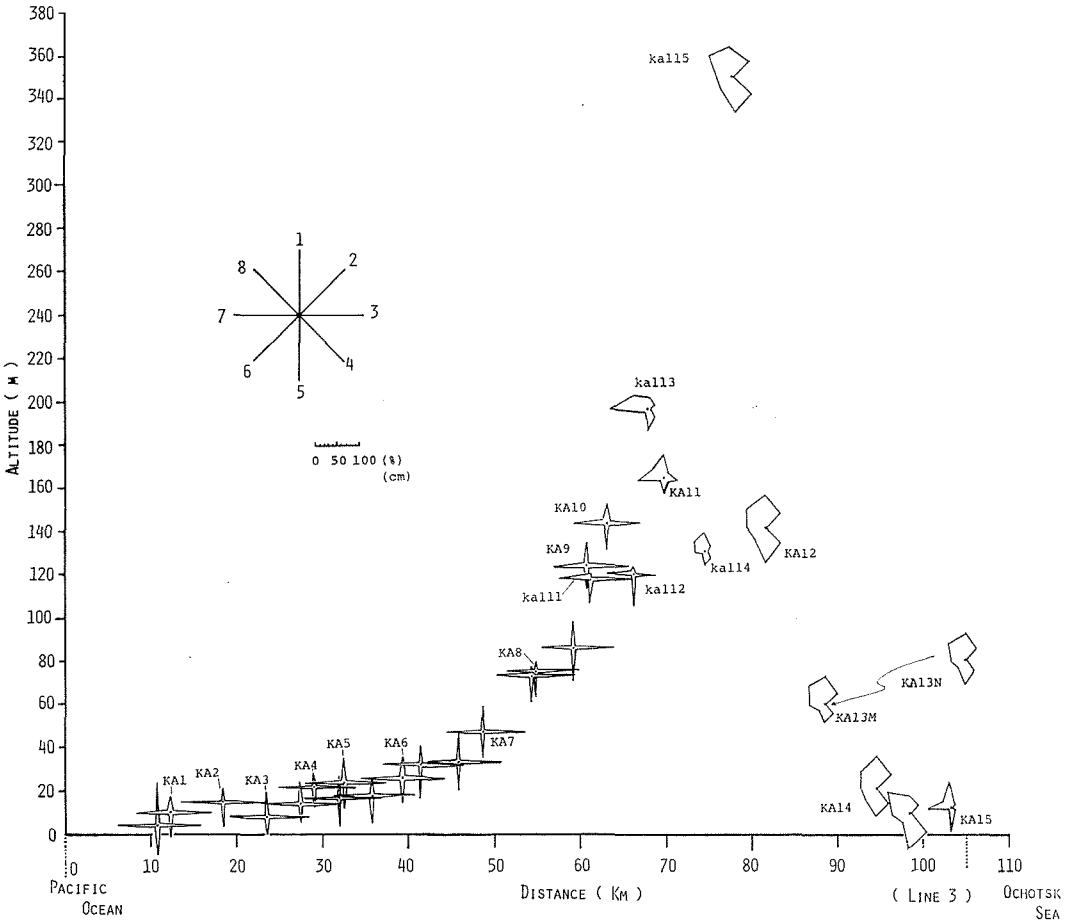


Fig. 20. Relation between average height of node position and percentage of culms with bud on the corresponding node (solid circle), and that between the average height of node position and percentage of culms with active bud on the corresponding node (solid triangles).
T : NY 4　　U : NY 5

している。ここでは，山岳地帯を境にオホーツク海側にはクマイザサ型，太平洋側にはミヤコザサ型が分布することがわかる。また，L6とL7では，移行地域が山岳部のクマイザサ型分布域と平野部のミヤコザサ型分布域を結ぶような位置にみられる。すなわち，これらのラインをさらに西南方向に延長すれば，山岳地帯の西側の平野部には，再びミヤコザサ型が出現するのである。

本州では，主として東西方向にみられるササ属のすみわけは，北海道では南北方向にも東西方向にもおこっており，また，分布域も二分された状態ではない。北海道ではササ属の分布様式は，本州におけるようなきれいな腹背性を示さないといえるだろう。



1: The relative height of longest-highest culm bud (%). (相対最大—最上芽高)
2: The relative height of longest culm bud (%). (相対最大芽高)
3: Hairiness, 0 (completely hairless) to 100% (densely hairly). (有毛度)
4: The max. height of bud position on the culm (cm). (最上芽高)
5: The culm length (cm). (稈高)
6: Height of the longest bud on the culm (cm). (最大芽高)
7: The relative node diameter (%). (相対節径)
8: The relative height of highest culm bud (%). (相対着芽高)

Fig. 21. Polygonal-graphic expression of gradient variations of 8 morphological characteristics measured.

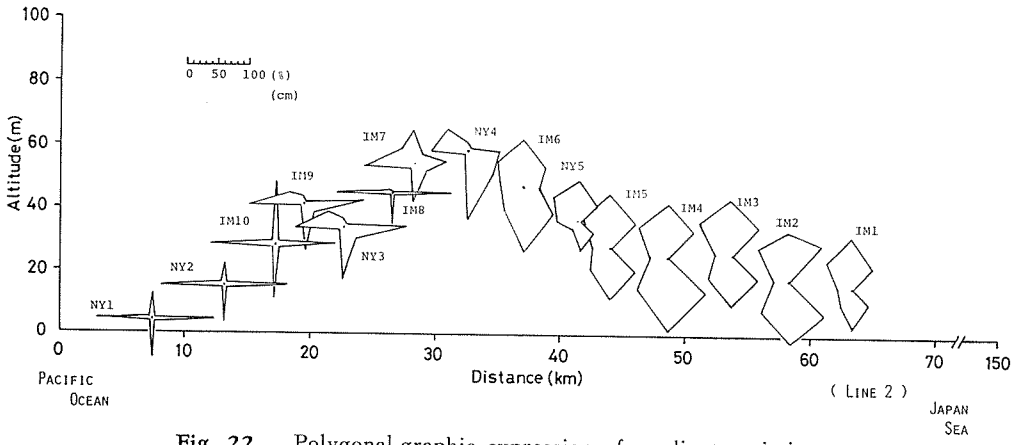


Fig. 22. Polygonal-graphic expression of gradient variations of 8 morphological characteristics measured. See Fig. 21 on the explanation of the polygon.

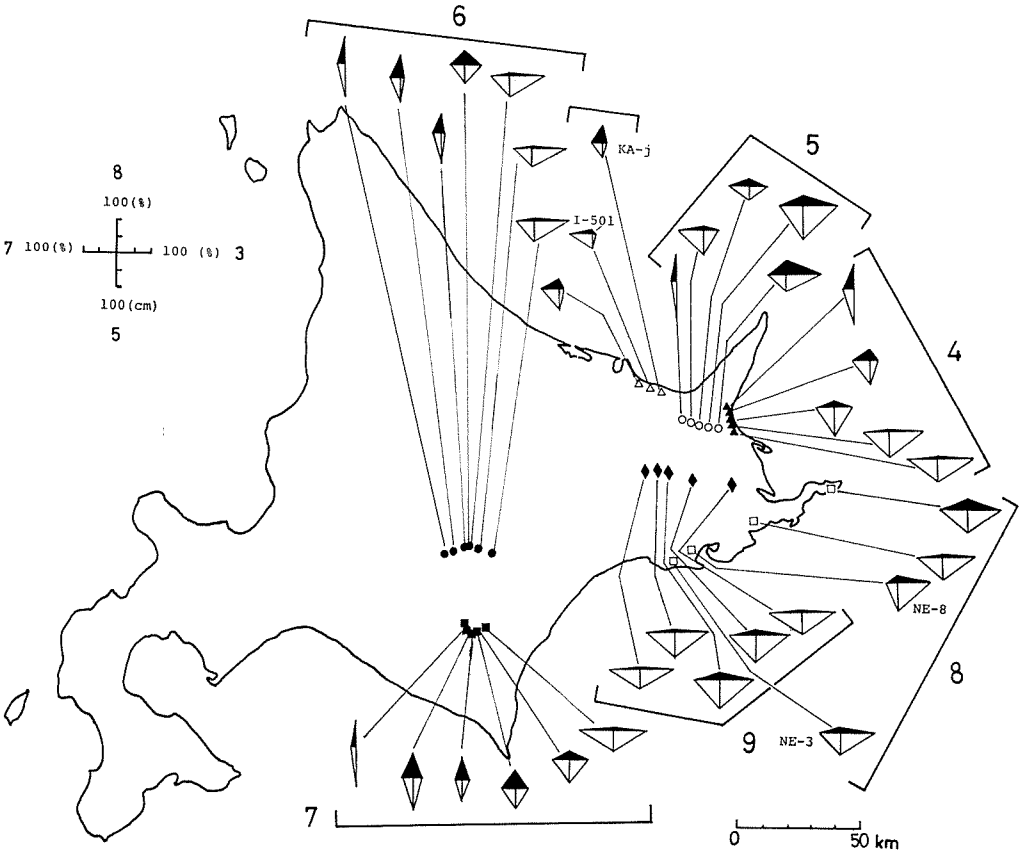


Fig. 23. Polygonal-graphic expression of gradient variations of 4 morphological characteristics measured (Lines 4–9).

次に，ミヤコザサ型分布域に出現する複合型εは，内陸では見られないが，太平洋側の Low land (実際の採集地は海岸台地) に散在する。複合型δの出現するオホーツク海沿岸のクマイザサ型分布地域の寡雪地帯は，Low land 地帯と一致するが，その理由はまだはっきりしない。

これらの分布域を平均最深積雪深の分布 (Fig. 2) と照合してみると，ミヤコザサ型とクマイザサ型の移行地域は，L 4～L 6 では，積雪深 100 cm 付近に位置するが，L 7 では 100～150 cm 線にまで移動していることがわかる。したがって，ミヤコザサ線は北海道，特に道東ではミヤコザサ節の分布様式と一致しないことが明らかである。

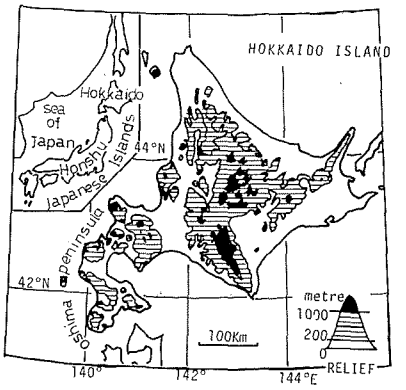


Fig. 24. General physiography of Hokkaido Island (Kojima, 1979).

オホーツク海沿岸の複合型地域についていえば，δ型の出現する網走周辺に比べて，知床では雪が深いし，紋別付近ではその後背地で急激に積雪深が変化している。しかし，このような差が複合型を出現させる原因かどうかは，まだよくわからない。

結　　論

北海道におけるササ植物の形質変異に関して，相対着芽高，相対節径および毛の発現程度は，芽の生長特性とも関連する重要な指標である。北海道のササ属中ミヤコザサ節とクマイザサ節は，これらの指標によって (1) ミヤコザサ型，(2) クマイザサ型，(3) 複合型の 3 つの型に区別された。これらの 3 つの型は，従来の外部形態による分類学的形質と対応させてみると次のような関係になる：

相対着芽高→分枝の様式；枝分れは稈の基部で行なわれるか，中～上部で行なわれるかなど

相対節径→節のふくらみ

毛の発現程度→稈や鞘，あるいは葉における毛の有無，程度，また毛の性質。

従来，以上のような分類学的形質から北海道におけるササ属は，最も一般的に 3 つの Sections に分けられている。すなわち，チシマザサ節，クマイザサ節とミヤコザサ節であるが，これらの Sections は次のような特徴をもっている。

チシマザサ節：　分枝は稈の上部，節は低平でふくらまない。植物体は概ね無毛。

クマイザサ節：　分枝は稈の中～上部。節はややふくらむ。植物体は無毛～有毛，毛は概して脱落性。

ミヤコザサ節：　分枝は稈の基部より 1～2 本。節は球状にふくらむ。植物体は逆毛を有し，毛は概して宿存性。

これら 3 Sections のうち，特にクマイザサ節とミヤコザサ節は，著者らの分類基準によるクマイザサ型とミヤコザサ型とによく対応する。野外観察の結果，北海道においては，クマイザサ節に属する多くのササ植物は，クマイザサ型に対応し，ミヤコザサ節に属するほとんどのササ植物はミヤコザサ型に対応する。複合型ササ群については，既知の分類群との対応関係が今後の問題である。しかし，この問題を除けば，筆者らの分類基準によって，少なくともミヤコザサ節ササ植物を他節のササ植物から確実に区別することができる。すなわち，一見ミヤコザサ節に似て，稈の中～下方からも分枝するようなクマイザサ節，あるいはチシマザサ節ササ植物を，真のミヤコザサ節植物から確実に区別することが可能となる。

結論的に，著者らの分類基準は，特に分枝について，芽の生長の結果として表現される分枝様式でなく，分枝を発現させる潜在能力としての芽の稈上の相対的位置関係を用い，また，他の形質も含めて，用いた形質

を数量化して比較することによって，環境条件の変動による表面的な形質変異のもたらす混乱から脱却しようとしてきたのである。このようなことから，著者らは，本研究におけるミヤコザサ型とクマイザサ型分布域はすなわち，ミヤコザサ節とクマイザサ節の分布域と見なすことができると考える。

ところで，前述したように，ミヤコザサ型の分布域は，道央から道東にかけて Crassinodi line を越えて北上している。本州における Crassinodi line が北海道に適用されないという事実，およびミヤコザサ節分布域からクマイザサ節分布域への移行地域に複合型が存在するという事実は，ササ属植物の種の分化やすみわけをたどる上で非常に興味深い。いまこれらの事実から以下の3つの仮説が考えられる。

1. ミヤコザサ節植物は積雪深 50 cm よりも深い地域でも生育できる。
2. 道東地方の気候の特性が，ササ属の種の分化，すみわけに影響をおよぼした諸要因と関係する：冬季の寡雪，土壌凍結による厳しい寒冷，乾燥など。
3. ササ属が寡雪地域に進出するにあたって，チシマ（クマイ）ザサ型→複合型→ミヤコザサ型へと生活形を変化させた。

（ただし，この複合型は，ミヤコザサ節植物とクマイザサ節植物の雑種，あるいは両節植物のそれぞれの極端型であるかどうかについてはわからない）。

熱帯起源のタケから由来したササ類が，日本列島を北上して分布域を拡大するにあたって，多雪地帯を経由したことは想像にかたくない。この場合，積雪の保護作用によって，稈や葉は数年生の寿命を保つ。体制は大型であってもよく，越冬芽も稈の上部まで持っていることが可能であった。しかし，大型で弾力性のある植物体を少ない雪で埋没させることは難しく，このような条件下では，ササ類の稈上につく多くの芽は，低温や寒風に直接さらされることになる。多年生の地上部をもち，しかも，稈の上位の節につく芽から生長を開始する傾向（枝分れしやすい傾向）をもつチシマザサ節やクマイザサ節のササ植物にとっては，積雪深の減少に伴なう寒冷・乾燥は，明らかに生長阻害要因であることがわかる。さらに，寡雪による土壌凍結は，根の吸水力を抑え，乾燥害を促進する（酒井，1982）。

これに対してミヤコザサ節は，小型化し，越冬芽を地表近くにまで降下させることによってこれらの問題を解決した。地下部の耐凍性を強める（紺野，1977）とともに，地上部を1年生にし，冬季以後はほとんど無用のものともしている。寒冷，乾燥に対する地上部の抵抗性獲得に余計な力をさかず，専ら地下部に比重をおいた生活形は，上述の劣悪な環境条件下での生育によく適応している。Oshima (1961) によれば，チシマザサに比べて，ミヤコザサ，ニッコウザサ，などミヤコザサ節ササ植物では，概して地上部に対する地下部の現存量が大きいという。

一般に本州では 30～50 cm の積雪があれば土壌凍結はおこらない（酒井，1982）。また，北海道でも積雪量が 30 cm 以上になると土壌凍結は最早進行しないことが報告されている（東，1954）。東は北海道における最深土壌凍結深の理論値を提出したが，東北海道では相対的な関係で概ね平行している（Fig. 25）。この結果によれば，特に道東では，道南や道央と同程度の積雪深で，より深い位置までの土壌凍結が認められる。すなわち Table 2 にみるように，降雪開始や終了の時期，積雪期間，その前後の無雪期における冷え込みなどが，大きく影響すると考えられる。Table 2 の北見枝幸から森に至る地点はチシマザサ，クマイザサ両節植物分布地域であり，下段の根室から函館まではミヤコザサ節植物分布地域の降雪状況である。一般に後者では降り始めはおそく，降りおわりは早く，根雪の期間が短い。しかもこの地域では降雪開始期にも融雪期にも気温は氷点下になる。このような時期には昼夜の気温差による土壌の凍結・融解のくり返しは，ササ植物の生存にとって非常に厳しい条件であろう。にもかかわらずミヤコザサ節植物はこれらの地域で優占する。以上のような諸要因の組み合せの相乗作用によって道東地方においては，土壌凍結に抵抗性の乏しいチシマザサ節やクマイザサ節植物の分布を多雪地帯に後退させ，その分だけミヤコザサ節植物を最深積雪深 50 cm 線を超えた積雪地域

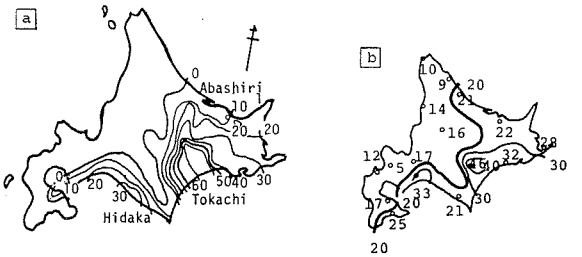


Fig. 25. a Distribution of the maximum freezing depth in the ground in the winter of 1964–1965. (cm) (M. Ishikawa and T. Suzuki, 1964)
b Distribution on the estimated max. freezing depth in the ground in winter. (cm) (A. Higashi, 1954)

Table 2. The period of snow-fall (A), and continuous snow-cover (B).

Items / Date / Localities	A		B		
	c	d	c	d	total days
Kitami-Esashi	Oct. 25	May 7	Nov. 22	Apr. 15	144
Wakkanai	Oct. 25	May 1	Nov. 20	Apr. 7	138
Haboro	Oct. 28	Apr. 24	Nov. 25	Apr. 6	132
Omu	Oct. 28	May 5	Nov. 23	Apr. 10	138
Rumoi	Oct. 27	Apr. 26	Nov. 27	Apr. 5	129
Asahikawa	Oct. 26	Apr. 30	Nov. 21	Apr. 2	132
Monbetsu	Oct. 29	May 1	Dec. 2	Apr. 7	127
Abashiri	Oct. 29	May 8	Nov. 30	Apr. 3	125
Otaru	Oct. 30	Apr. 22	Nov. 29	Apr. 2	124
Sapporo	Oct. 31	Apr. 22	Nov. 27	Mar. 29	122
Iwamizawa	Oct. 28	Apr. 21	Nov. 24	Apr. 4	131
Suttsu	Oct. 31	Apr. 14	Dec. 5	Mar. 31	116
Muroran	Nov. 4	Apr. 14	Dec. 28	Mar. 1	63
Kuchan	Oct. 28	Apr. 26	Nov. 19	Apr. 21	153
Esashi	Nov. 3	Apr. 10	Dec. 24	Mar. 6	72
Mori	Nov. 5	Apr. 14	Dec. 12	Mar. 21	99
Nemuro	Nov. 8	May 3	Dec. 29	Mar. 17	78
Kushiro	Nov. 12	Apr. 23	Dec. 29	Mar. 16	77
Obihiro	Nov. 4	Apr. 26	Dec. 7	Mar. 20	103
Hiroo	Nov. 14	Apr. 18	Dec. 11	Apr. 3	113
Urakawa	Nov. 5	Apr. 16	Dec. 28	Feb. 20	54
Chitose	Nov. 1	Jan. 18	Dec. 5	Mar. 26	113
Tomakomai	Nov. 5	Apr. 14	Jan. 3	Mar. 12	69
Hakodate	Nov. 6	Apr. 13	Dec. 17	Mar. 15	88

c : The first day
d : The last day

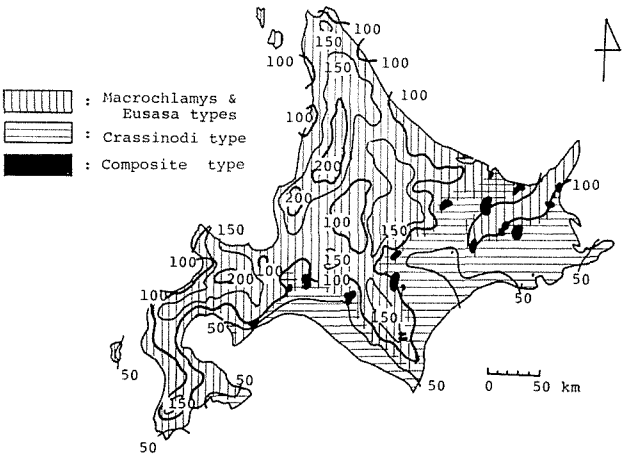


Fig. 26. Distribution of the four types of the genus *Sasa* in Hokkaido, showing the relation between the four types and the distribution of the max. snow-depth. (cm) (Ito and Niimiya, 1982)

まで北上させていると考えられる。

このようにみてくると，現在の Crassinodi line は，ミヤコザサ節植物の気候的な分布限界を示す線ではなく，むしろチシマザサやクマイザサ両節植物の気候的分布限界を示しているのではないだろうか。大型で多年生の稈を持つチシマザサやクマイザサ節植物と競合すれば，小型で1年生のミヤコザサ節植物は，春先の稈の生長量や，葉の光合成能力などの点で劣り，それらの分布域に侵入することができないと考えられる。札幌では，栽培条件下でミヤコザサが繁茂していることからも，ミヤコザサ節植物の多雪地域での生育は可能であると予想される。そしてチシマザサ節やクマイザサ節植物の生育に不利な地域では，ミヤコザサ節植物は道東にみるように雪を厭わず侵入していくのだと思われる。

過去の種の分化やすみわけに際してササ属植物のたどった道筋はクマイザサ節とミヤコザサ節に関しては，複合型の存在から想起しうる。現在，複合型は両者の分布の移行地域，すなわち，環境条件の変動幅の大きい地域に分布している。それらはまた形質的な変異も大きく，環境条件への対応も様々である。第三紀から第四紀にかけての気候の変動，寒冷化と温暖化のくり返しの中で，チシマ（クマイ）ザサ型→複合型→ミヤコザサ型への生活形の変化が新たなる種の成立に有利に作用してきたのだろう。

しかし，本研究で著者らが認知し指摘した複合型の分類学上の位置や意味については必ずしも明確でない*。この問題は，生物学的種 (biological species) として既知のササの「種」を解明しない限りは，満足に解明されないと考えられる。従って，ササ属の進化を考える上で，概念的な「種」でなく，生物学的「種」に基づいた見方が重要であり，本研究の究局の目的もまたそこに存在する。複合型を含め，クマイザサ型およびミヤコザサ型ササ植物群の種分類，種生態および進化系統学的な意味づけのためには，今後，生活史をはじめ，多様な環境条件下での生態的行動に関するより詳細な調査研究が望まれる。

最後に本研究の結果に基づいて北海道内の主要ササ属3節のと複合型ササ植物分布域を最深積雪線との関係で示しておく (Fig. 26)。

---

* 移行地域にみられる複合型ササは，例えば独立したササなのか，クマイザサ個体群の中の環境によって発現したササなのか，あるいはミヤコザサ個体群の中の環境変化型ササなのかについては未だわからない。

謝　辞

本研究を行なうに当って適切な助言を与えられた北海道大学環境科学研究科生態系管理学講座福田弘巳助教授，春木雅寛博士に深謝する。調査研究に当っては，北海道大学環境科学研究科技官中村英雄，同研究科院生，矢部和夫，並川寛司，望月謙吉，金子正美，大原　雅，松尾和人，高柳志朗，森　尚久，石川幸男および同研究生黒坂三和子の各氏に種々の援助を頂いた。ここに記して謝意を表する。

参考文献

早田文藏 (1929): さゝ属の解剖分類学的研究. Bot. Mag. Tokyo **43**: 23-45.

東　晃 (1954): 北海道の土壌凍結，積雪との関係. 農業物理研究第三輯, 145-157.

北海道廳産業部 (1930): 牧野改良資料の一，笹の研究, 1-38

石川政幸・鈴木孝雄 (1964): 北海道における1964～1965年冬の最深凍結深の分布. 林業試験場北海道支場年報1964年, 238-248.

Kojima, S. (1979): Biogeoclimatic Zones of Hokkaido Island Japan, J. Coll. Liberal Arts. Toyama Univ. **12**: 97-141.

紺野康夫 (1977): ササ植物の生態と分布. 種生物学研究 **I**: 52-63.

牧野道幸 (1963): 北海道の林業に関する研究. 帯広営林局, 1-116.

Makino, T. and Shibata, K. (1901): On Sasa, a New Genus of Bambuseae, and its Affinities. Bot. Mag. Tokyo **15**: 18-27.

松井善喜 (1963): 北海道におけるササ地の育林的取扱いとササ資源の利用について. 農林省林業試験場北海道支場年報, 1963, 1-44.

Nakai, T. (1930): Gramineae-Bambuseae in K. Miyabe and Y. Kudo "Flora of Hokkaido and Saghaline". J. Fac. Agr., Hokkaido Imp. Univ. **26** (pt. 2): 180-195.

中井猛之進 (1935): 日本本部の竹と笹 (其七), 植物研究雑誌, **11**: 1-13.

Ohki, K. (1932): On the Systematic Importance of Spondograms in the Leaves of the Japanese Bambusaceae. J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo **4**: 1-130.

Oshima, Y. (1961 a): Ecological Studies of Sasa Communities I. Productive Structure of Some of the Sasa Communities in Japan. Bot. Mag. Tokyo, **74**: 199-210.

Oshima, Y. (1961 b): Ecological Studies of Sasa Communities II. Seasonal Variation of Productive Structure and Annual Net Proction in Sasa Communities. Ibid. **74**: 280-290.

酒井　昭 (1976): 植物の積雪に対する適応. 低温科学 (生物篇) 第34輯, 47-70.

酒井　昭 (1982): 植物の耐凍性と寒冷適応. 学会出版センター, 1-469.

札幌管区気象台 (1973): 改訂版北海道の気候, 1-283.

Suzuki, S. (1961): Ecology of the Bambusaceous Genera Sasa and Sasamorpha in the Kanto and Tohoku Districts of Japan, with Special Reference to their Geographical Distributions. Ecol. Rev. **15**: 131-147.

Suzuki, S. (1962): The Distribution of Sasa sect. Crassinodi (Bambusaceae) in Shimokita Peninsula and Hakodate and its vicinity Japan. Ibid. **15**: 221-230.

鈴木貞雄 (1978): 日本タケ科植物総目録. 学習研究社, 1-384.

鈴木時夫 (1952): 東亜の森林植生. 古今書院, 1-137.

鈴木時夫 (1972): 日本列島植生の特性と支配的環境要因について. カリーシンポジウム, 養賢堂, 107-129.

高橋啓二 (1910): 植物分布と積雪. 森林立地, **8**: 19-24.

舘脇　操 (1940): 北海道笹類の研究 (上). 北海道林業会会報, 56 p.

上田弘一郎 (1956): ササの生態とその利用. 林業解説シリーズ94, 日本林業技術協会, 1-46.

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. 宇都宮大学農学部研究報告 No. 11, 1-35.

新宮弘子・伊藤浩司 (1982): ササの生態的行動に関する研究 (III)—北海道におけるミヤコザサ線について. 第31回日本植物学会道支部大会講演要旨, p. 8.

Summary

(1) In the present paper, the writers studied on the distribution of the section Crassinodi and Eusasa, and morphological variations as well as ecological performance of *Sasa* plants related to the Sections mentioned in mainly E. Hokkaido.

(2) Morphological characteristics were examined by constant or inconstant appearance of characteristics such as the relative height of the highest culm bud, the relative node diameter, and hairiness on internodes, culm-sheaths and leaf-sheaths.

(3) Based on the morphological characteristics examined, three *Sasa* types were distinguished: i. Crassinodi type, ii. Eusasa type and iii. Composite type. Composite type was subdivided into more three types: a. Composite-Crassinodi (Cc) type, b. Composite-Eusasa (Ce) type, and c. Intermediate-Composite (Ci) type. Although Composite types were found all over Hokkaido, the Cc type was confined in the Crassinodi area, the Ce type was limited in the Eusasa area, and the Ci type was recognized in transitional areas from the Crassinodi area to the Eusasa area in Hokkaido.

(4) Crassinodi type is corresponding to Sasa plants of the sect. Crassinodi and Eusasa type to those of the sect. Eusasa.

(5) It can be distinguished the Macrochlamys and the Eusasa from the Crassinodi by the authors' numerical indexes.

(6) In the distribution of the Crassinodi, the Crassinodi line proposed by S. Suzuki (1961) was not necessarily to be the demarcation line of the Crassinodi in Hokkaido, and especially in E. Hokkaido the Crassinodi-plants were found in habitats over 50 cm in max. snow depth.

(附) Polygonal graph の分類

1. ミヤコザサ型 (Cr 型)

(i) Type-Cr_0 (星型): 典型的，好適地に出現。

(ii) Type-Cr_1: Type-Cr_0 に比べて相対最上一最大芽高が著しく低下，分布の末端部に生じやすい。

2. クマイザサ型 (E 型)

(iii) Type-E_0 (だるま型): 典型的，好適地に出現。

(iv) Type-E_1: Type-E_0 の類型で，相対節径が増加したもの。

(v) Type-E_2 (おたまじゃくし型): 概して，環境条件の影響を受けて稈長の低下した個体群に生じる実測値の低下した一型。

3. 複合型 (C 型)

(vi) Type-C_1: ミヤコザサ型と中間型の境界付近に生じやすい。相対着芽高が少し増し，稈長の 20% 程度になっているが，低い位置の芽から生長を開始し，上部の芽は原基のままで残っている。節のふくらみや毛の程度も減少する (ka 111, ka 112)。

(vii) Type-C_2 (A), (B): 全形質がほぼ同様に変化しているもので，ka 3 や KA 10 のように程度の少ないもの (A) から，ka 11 や IM 7 のように進行したもの (B) がある。

(viii) Type-C_3: 相対着芽高に対して，相対最大一最上芽高の値が低下した形で，Figs. 19, 20 に見るように，節の着芽率はクマイザサ型，生長開始のパターンはミヤコザサ型という中間的な現象を反映したものである* (NY 3, IM 9)。

(ix) Type-C_4: Type-C_3 から，毛の程度や節のふくらみ具合が減少 (NY 4)。

(x) Type-C_5: Type-C_4 の形質の変異に大きな大均衡の生じているもの，ka 113 では毛がほとんどなくなっている。

(xi) Type-C_6: 輪郭は E_2 型に近似しているが，相対着芽高が 50% に達せず，また，稈，稈鞘，葉鞘に逆毛の名残りを留めているもの。クマイザサ型との境界域に出現する (ka 114)。

(xii) Type-C_7: Type-C_2 (B) から毛がほとんど消失した型，今のところ，オホーツク沿岸でしか見つかっていない (KA 15)。

複合型については，葉の質や形，全体的な外観なども含めて各形質を総合的に判断すれば，次のように大きく 3 群にまとめられる。

Type-C_C: ミヤコザサ型に近い。
Type-C_1, Type-C_2 (A) を含む。

Type-C_E: クマイザサ型に近い。Type-C_5, Type-C_6, Type-C_7

Type-C_I: 中間的複合型

a: Type-C_2 (B), 全形質が比較的そろって中間の値をとる。

b: Type-C_3, Type-C_4, 相対着芽高が高まり，最大一最上芽高が低下する。

---

* 実際の枝わかれの位置に変動が大きく，そのために同一個体群のものが異なる節に分けられたりする (Fig. 3)。