雑木林における林床植物の生活史戦略と 植生管理に関する研究

深田 健二¹・亀山 章²

摘要：雑木林の上層木の伐採が林床植物に及ぼす影響と、林床植物の生活史戦略との関係を明らかにすることを研究目的とした。生活史戦略を明らかにするために、(1)リーフフェノロジー、(2)草丈、(3)二次成長の有無、(4)草丈／基部直径の4項目に着目して、伐採後の経過年数が異なる調査地において、林床植物の個体にマーキングして、サイズの測定と開花の有無を調査した。上層木を伐採すると、多くの種が開花した。また、調査区間の林床植物のサイズの差異は、(1)～(4)の特徴で説明できた。以上のことから、上層木の伐採は、多くの林床植物にとって、重要な役割をもっていることと、林床植物の生活史戦略によってその影響に対する反応に明確な差があることが明らかになった。

キーワード：雑木林 植生管理 林床植物 生活史戦略 開花

Kenji Fukada and Akira Kameyama : Life history strategy of forest understory plants and vegetation management of coppice forest.

Abstract : The object of this study is to explain the relationship between felling and the life history strategy of forest understory plants in coppice forest. We established 4 parameters for explanation the life history strategy of plants: (1) leaf phenology (2) leaf height (3) second growth (4) height / diameter at basal height. We have established the investigation plots which different years had passed until felling, and researched individual size and flowering of the understory plants. The results were as follows. Many species flowered in the after felling plots. There was clear tendency for the parameters in growth analysis of plants. The results suggest that the felling make large influence to plants and there is the difference response for the life history strategy.

Key words : coppice forest, flowering, forest understory plants, life history strategy, vegetation management

1. はじめに

雑木林は、かつて10～15年程度の周期で伐採され、また、下刈りと落ち葉掻きが農作業の一環として行われていた¹⁾。このような植生管理が行われていた雑木林の林内には様々な林床植物が生育していた。しかし、農業が近代化して肥料が化学肥料に置き換えられ、また、薪炭の需要がなくなるに従って、雑木林の農業的価値は低下して、伝統的な植生管理は放棄された。管理の放棄された雑木林では、遷移がすすみ、アズマネザサ(*Pleiblastus chino* Makino)や常緑の低木種が繁茂することによって、林内の光環境は暗くなり、林床植物の出現種数も減少していることが報告されている^{7, 8, 15)}。

雑木林の林床植物群落には様々な生活史戦略を持った種が存在していると考えられ、その生活史戦略の違いによって、植生管理や環境要因に対する反応がそれぞれ異なることが予測される。そのため、林床植物の種多様性を維持するためには、林床植物の種ごとの生活史戦略をとらえ、植生管理の生態学的な意味を明らかにすることが必要であると考えられる。

これまで、下刈り、落ち葉掻き、踏圧などの要因が、林床植物

の種組成や現存量に及ぼす影響を扱った研究は数多くなされてきた^{10, 13)}。また、林内の光環境や攪乱頻度といった環境要因の組み合わせが林床植生の種数や現存量に及ぼす影響を明らかにした研究¹¹⁾もなされている。しかし、これらの研究では、種の生活史戦略という視点が不十分であったために、環境要因と植物の反応との関係は、現象的にとらえられているだけであり、より本質的に解明されるには至っていなかった。そこで本研究では、林床植物の生育に及ぼす影響がもっとも大きいと考えられる光環境に着目して、林床植物の種の生活史戦略を明らかにすることと、生活史戦略と植生管理との関係を明らかにすることとした。

2. 調査対象地と調査方法

2.1 調査対象地

東京都日野市の東光寺第1, 第2緑地と南平丘陵公園の雑木林を調査対象地とした(図1)。東光寺第1, 第2緑地は台地の崖線にあり、南平丘陵公園は丘陵地の斜面にある。上層木はコナラ (*Quercus serrata* Thunb. ex Murry), クリ

¹東京農工大学大学院連合農学研究科, United Grad. Sch. Tokyo Univ. of Agric. and Tech.

²東京農工大学農学部, Fac. of Agric., Tokyo Univ. of Agric. and Tech.

図1. 調査地の位置

表1. 調査地の概況

調査地	林分面積	伐採年月	経過年	下草刈り	ササ被度	ササ高さ
A	11,580m ²	1999年1月下旬～3月上旬	0年	毎年	1%	22cm
B	2,986m ²	1993～1994年1月下旬～3月上旬	5～6年	1年以上無し	29%	32cm
C	3,313m ²	1985年1月下旬～3月上旬	14年	10年以上無し	53%	34cm
D	38,330m ²	不明	30年以上	不明	20%	29cm

表2. 調査対象種

学名	和名	科
<i>Tricyrtis macropoda</i> Miq.	ヤマホトギス	ユリ科
<i>Lilium auratum</i> Lindley	ヤマユリ	ユリ科
<i>Disporum sessile</i> Don	ホウチャクソウ	ユリ科
<i>Polygonatum falcatum</i> A. Gray	ナルコユリ	ユリ科
<i>Phryma leptostachya</i> L. var. <i>asiatica</i> Hara	ハエドクソウ	ハエドクソウ科
<i>Liriope platyphylla</i> Wang et Tang	ヤブラン	ユリ科

(*Castanea crenata* Sieb. et Zucc.)などの落葉広葉樹である。林床にはアズマネザサが高頻度で生育している。日野市は雑木林の萌芽更新のための伐採、林床のアズマネザサの刈り取りと、つる切り等の管理を行っている。その結果、調査地の林床植物は比較的豊富であり、春植物のカタクリ(*Erythronium japonicum* Decne.), イチリンソウ(*Anemone nikoensis* Maxim.), ニリンソウ(*Anemone flaccida* Fr. Schm.), ジロボウエンゴサク(*Corydalis decumbens* Pers.)などが生育している。

2.2 調査方法

調査対象地において、伐採後の年数が異なる調査地を4ヶ所選定して、1999年に調査を行った。伐採年はA調査地が1999年、B調査地が1993～1994年、C調査地が1985年、D調査地がそれ以前であり、伐採月はすべて1月下旬から3月上旬である(表1)。A調査地には1m×1mの調査区を4個、B、C、D調査地には2m×2mの調査区を各4個、合計16個を設定した。各調査地に設定した4個ずつの調査区は、それぞれ、A調査地ではA1、A2、A3、A4と呼び、A1～A4をまとめて調査区Aとした。

各調査区の光環境は、小糸工業株式会社製のMEMORY SENSOR MES-101を用いて、地上0.3mの高さで月ごとに曇りの日の日中に測定した。この高さはササの繁茂している調査区では、ササの下の光環境になる。また、対照区を開けた場所に設定して、その相対値を用いた。

林床植物の生活史戦略については、(1)リーフフェノロジー、(2)草丈、(3)二次成長の有無、(4)草丈/基部直径(以下、H/D)の4項目に着目して、植物の生育に関するデータを測定した。調査対象種は、調査区内に出現する草本種のうち、個体数が比較的多いヤマホトギス(*Tricyrtis macropoda* Miq.)、ヤマユリ(*Lilium auratum* Lindley)、ホウチャクソウ(*Disporum sessile* Don)、ナルコユリ(*Polygonatum falcatum* A. Gray)、ハエドクソウ(*Phryma leptostachya* L. var. *asiatica* Hara)、ヤブラン(*Liriope platyphylla* Wang et Tang)の6種とした(表2)。

これらの種の個体にナンバーテープを用いてマーキングして、体サイズに関する以下のデータを測定した。

草丈は個体の一番高い葉の位置を0.5cmの精度で春と夏の年2回測定した。葉数は個葉に油性マーカーでマーキングして春と夏の年2回枚数を測定した。基部直径は初夏に1回、地表面の高さでデジタルノギスを用いて1/100mmの精度で測定した。また、各調査区内における、各種の開花の有無もあわせて調査した。春の調査は4月27日、5月12日～5月18日、5月26日～5月31日に、初夏の調査は6月9日～6月15日、7月2日～7月9日に、夏の調査は8月19日～8月30日、9月22日～9月29日に行った。

3. 結果

3.1 光環境

上層木を伐採した調査区Aは一年を通して30-50%の相対光量子密度があった(図2)。また、調査区B、C、Dでは、上層木の展葉前は30%前後であるが、上層木の展葉が終わる5月以降は5%未満となる。

3.2 体サイズ

開花個体は種子生産のために資源配分を行うと考えられるために、非開花個体と体サイズを単純に比較することが出来ない。調査区間の比較解析には、開花しなかった非開花個

表3. 調査区間の体サイズの差異の有意差検定の結果

種名	草丈(春)	草丈(夏)	葉数(春)	葉数(夏)	基部直径	H/D(春)	H/D(夏)
ヤマホトギス	***	**	***	***	**	***	**
ヤマユリ	ns	*	ns	ns	ns	ns	ns
ホウチャクソウ	***	**	**	***	***	ns	ns
ナルコユリ	ns	不足	ns	不足	*	不足	不足
ハエドクソウ	ns	ns	ns	ns	ns	ns	不足
ヤブラン	ns	ns	ns	ns	測定不能	測定不能	測定不能

***: $p < 0.001$, **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: $p > 0.05$ 不足: サンプル数 < 3

表4. 春夏間の体サイズの差異の有意差検定の結果

種名	草丈二次成長	葉数二次成長
ヤマホトギス	*	***
ヤマユリ	ns	ns
ホウチャクソウ	ns	ns
ナルコユリ	ns	ns
ハエドクソウ	ns	ns
ヤブラン	ns	ns

***: $p < 0.001$, *: $p < 0.05$, ns: $p > 0.05$

図2. 相対光量子密度の月別推移

シンボルは調査区4ヶ所の平均値を線は標準偏差をあらわす

図3. ヤマホトギスのサイズ比較

線が上下10%値、箱が上下25%、箱内の横線が中央値を表す **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$ の有意水準を表す グラフ内の数値はサンプル数を表す

体のみのデータを用いた。

解析における有意差の検定にはMann-WhitneyのU検定とKruskal-Wallis検定を用いた。

体サイズは、調査区A,B,C,D間で草丈、葉数、基部直径、H/Dを比較した。ただし、ハエドクソウは調査区Aに出現しなかったため、調査区B,C間で比較している。

表3に調査区間における調査対象種のサイズ比較の結果を、表4に春夏間における調査対象種のサイズ比較の結果を示す。図3~6に各調査対象種のサイズ比較の箱ひげグラフを示す。箱ひげグラフは有意差検定で差がみられた項目だけを示した。また、草丈、葉数、基部直径、H/Dのグラフの横軸は、各調査対象種の調査区を示している。グラフの縦軸は、草丈、葉数、基部直径、H/Dを示している。

ヤマホトギスは調査区A,B,C,D間で、春と夏の草丈、春と夏の葉数、基部直径に差がみられた(図3)。ヤマユリは調査区A,B,C間で夏の草丈に差がみられた(図4)。ホウチャクソウは調査区A,D間で、春と夏の草丈、春と夏の葉数、基部直径に差がみられた(図5)。ナルコユリは調査区A,B間で基部直径に差がみられた(図6)。ハエドクソウは調査区B,C間で全ての項目に差がみられなかった。ヤブランは調査区A,B間で全ての項目に差がみられなかった。

二次成長は、伐採直後の調査地Aに出現する同じ個体の草丈と葉数を春と夏とでMann-WhitneyのU検定で有意差の検定を行い、差が認められた種は二次成長をしていると判定した。図7にヤマホトギスの草丈と葉数の箱ひげグラフを示す。草丈と葉数の二次成長がみられたのはヤマホトギスのみで

図3. ヤマホトトギスのサイズ比較

線が上下側10%値、箱が上下25%値、箱内の横線が中央値を表す

: $p<0.01$, *: $p<0.001$ の有意水準を表す

グラフ内の数値はサンプル数を表す

図4. ヤマユリのサイズ比較

線が上下側10%値、箱が上下25%値、箱内の横線が中央値を表す

*: $p<0.05$

グラフ内の数値はサンプル数を表す

図5. ホウチャクソウのサイズ比較

線が上下側10%値、箱が上下25%値、箱内の横線が中央値を表す

: $p<0.01$, *: $p<0.001$

グラフ内の数値はサンプル数を表す

図6. ナルコユリのサイズ比較

線が上下側10%値、箱が上下25%値、箱内の横線が中央値を表す

*: $p<0.05$ の有意水準を表す

グラフ内の数値はサンプル数を表す

図7. ヤマホトトギスの二次成長

線が上下側10%値、箱が上下25%値、箱内の横線が中央値を表す

*: $p<0.05$, ***: $p<0.001$

グラフ内の数値はサンプル数を表す

3.3 開花種

調査区Aでは、13種の開花が確認された。調査対象種であるヤマホトトギス、ホウチャクソウ、ハエドクソウ、ヤブランの他に、春植物であるカタクリ、イチリンソウ、ジロボウエンゴサクや、多年生草本のミズヒキ (*Antenoron filiforme* Robert et Vatter), 一年生草本のツクサ (*Commelina communis* L.) も開花していた。調査区Bでは、9種の開花が確認された。調査対象種であるヤマホトトギス、ハエドクソウ、ヤブランの他にシラヤマギクも開花していた。調査区Cでは、ヤマホトトギス、ハエドクソウ、ヤブランの3種が開花していた。調査区Dでは、ホウチャクソウ、ヤブラン、ミズヒキ、チゴユリ (*Disporum smilacinum* A. Gray) の4種が開花していた。

4. 考察

4.1 リーフフェノロジー

夏緑植物は、北方林での木本種6属の比較によって、順次展葉型は先駆種に多く、一斉展葉型は遷移後期に出現する種が多いことが報告されている^{4,5,6)}。また、光が良くあたり生産力

あった。グラフの横軸は春と夏を示し、また、縦軸は草丈と葉数を示している。グラフ内の星印は有意水準を表す。

ヤマホトトギスは伐採直後の調査区Aにおいて、春夏間で、草丈と葉数に差がみられ、ともに値は増加していた。

の高い生育地の多年生草本は、生育期間の後期まで展葉するという報告もなされている²⁾。このことから、夏緑植物のうち順次展葉型は、生育期間の後期まで展葉し続けることができる日当たりの良い生育地に適していると考えられる。これに対して、一斉展葉型は順次展葉型と比べると暗い環境に適していると考えられる。

ヤマホトトギスは、春から夏の間に葉数が増加したので、順次展葉型であると考えられ、とくに伐採直後に増加が著しいことから、明るい生育地に適していると考えられる。これに対して、ホウチャクソウ、ヤマユリ、ナルコユリ、ハエドクソウは一斉展葉型であると考えられ、より暗い生育場所に適した特徴をもっていると考えられる。

落葉樹林内で常緑樹シラカシ(*Quercus myrsinaefolia* Blume)の稚樹は、上層木が落葉している冬の間にも光合成を行っており、冬の間の成長量は夏の間の成長量よりも大きいという報告がなされている¹²⁾。このことから、落葉広葉樹林内の常緑種は上層木が落葉している冬の間の稼ぎが重要であり、常緑種であるヤブランも冬の間の稼ぎが重要である可能性が考えられ、落葉広葉樹林内においては、開花できるだけの耐陰性をもっていると考えられる。

4.2 草丈

草丈は、高くなるほど地上茎や葉柄などの支持器官への投資を大きくせざるをえないため、地上部重に対する葉重の割合は低下する¹⁴⁾。また、草丈の高い種の稼ぎ効率(葉の受光量/(葉重+支持器官))は、支持器官である地上茎や葉柄への投資が多くなるので、支持器官が発達していない草丈の低い種の稼ぎ効率よりも悪いが、明るい生育地では草丈の高い種は優占種となることができ、草丈の高い種と低い種とでは資源投資の戦略が異なることも報告されている¹⁾。このことから、草丈の高い種は、他個体よりも高い位置に葉を展開して強い光を得て優占種となる戦略者であり、稼ぎ効率は悪いが、少なくとも開けた場所では、その投資分に見合った受光量があり優占種となることができると考えられる。一方、草丈の低い種は、稼ぎ効率が良いために、草丈の高い種と比べて耐陰性に優れていると考えられる。

ヤブランは葉の支持器官である地上茎をもたずに地表面から直接葉を展開することから、稼ぎ効率が良いと考えられ、耐陰性が高いと考えられる。一方、ヤマホトトギス、ヤマユリ、ホウチャクソウ、ナルコユリ、ハエドクソウは、支持器官である地上茎が発達していることから、ヤブランよりも明るい生育地に適していると考えられる。

4.3 二次成長

草丈が二次成長する種は、茎への資源の再投資を行うことによって他個体よりも上に葉を展開して、より強い光を得ようとする戦略をもつ種であると考えられる。

ヤマホトトギスは、草丈が二次成長することから、明るい生育地では他個体よりも上に葉を展開することによって、より強い光を得ようとする戦略をもつ種であると考えられる。

4.4 H/D

光環境が暗くなると、茎の節間を伸ばして強い光を得よう

とする種があることが報告されており⁹⁾、光に対する感受性の強い種では、H/Dの値を大きくすることによって、より強い光を得ようとする反応を示すことが予測される。

ヤマホトトギスは、伐採直後の調査地AのH/D値よりも、調査区B,C,Dの値が大きいことから、上層木が発達して林内の光環境が暗くなるに従って、H/Dを大きくして、より高い位置に葉をつけることによって、より強い光を得ようとする戦略をもっていると考えられる。

4.5 総合討論

以上のことをまとめると、ヤマホトトギスは、順次展葉型のリーフフェノロジーをもつこと、支持器官である地上茎が発達していること、上層木の伐採後には、草丈の二次成長をすることから、明るい生育地に適していると考えられる。また、上層木が発達して林内が暗くなるとH/Dを変化させて、より強い光を得ようとする戦略をもつ種であると考えられる。しかし、暗い調査区では明るい生育地に適した特長を活かすことができないことから、体サイズを減少させたと考えられる。

ホウチャクソウ、ヤマユリ、ナルコユリは、一斉展葉型のリーフフェノロジーをもつこと、支持器官である地上茎が発達していることから、リーフフェノロジーは暗い生育地に適しており、形態的には明るい生育地に適しているという特徴を併せ持っていると考えられる。ホウチャクソウは調査区間で体サイズに差がみられたのに対して、ヤマユリ、ナルコユリは調査区間で差がみられない傾向があったが、この原因究明には、今回の調査項目以外の測定が必要であると考えられる。

ヤブランは常緑種であること、地上茎をもたないことから稼ぎ効率が良いと考えられることから、耐陰性に優れていると考えられ、上層木が発達して林内が暗くなっても、体サイズを維持することが出来ると考えられた。ハエドクソウは、一斉展葉型のリーフフェノロジーをもつこと、支持器官である地上茎が発達している特徴はホウチャクソウ、ヤマユリ、ナルコユリと同様である。ハエドクソウは調査区Aに出現しなかったため、他の5種と同様の議論はできないが、伐採後5-6年以降から15年はサイズが減少していないことから、少なくとも、伐採後15年は体サイズを維持できるだけの耐陰性を備えていると考えられる。

上層木の伐採直後には、一年生草本であるツククサや春植物であるカタクリ、ジロボウエンゴサク、イチリンソウ等が開花していた。これは、上層木を伐採したことにより林床が明るくなって、一年生草本が発芽、開花したことと、多くの種も受光量が増えたことによって繁殖段階まで達することが出来たためであると考えられる。このことから、上層木を伐採することは、多くの種の開花とそれに伴う種子繁殖を促す効果をもっていると考えられる。

常緑種であるヤブランはすべての調査区で開花したことから、上層木が落葉樹であれば、上層木が発達しても開花できるだけの耐陰性をもっていると考えられる。また、ハエドクソウも調査区B,Cで開花していたので、上層木が発達して林内が暗くなっても、開花できるだけの耐陰性をもっていると考えられる。

以上のことを、雑木林の管理手法と結びつけると、上層木の伐採による光環境の変化によって、林床植物の体サイズの変化や開花は種によって異なること、順次展葉型のリーフフェノロジーをもつ種の維持管理には、上層木の伐採と下草刈りを行って夏に明るい時期があることが重要であること、上層木の伐採と下草刈りを行うと林床植物の多くが開花することが明らかになった。そのため、雑木林の林床植物を維持管理していくためには、常緑の中低木層を刈ることの他に、定期的には上層木を伐採することが極めて重要であることが、種の生活史戦略の側面からも明らかになった。今後、調査対象種や調査項目を増やすことと個体サイズの年変化を追跡することで、より精緻な研究へ発展させていきたい。

今回の調査にあたり、日野市役所緑と清流課の加藤勝康氏、園田哲哉氏、栗田和也氏には、調査地の設定や管理などにわたり、多大なご協力を頂いた。ここに厚く御礼申し上げる。

引用文献

- 1) Hirose, T. and Werger, M. A. (1995) Canopy structure and photon flux partitioning among species in a herbaceous plant community. *Ecology* 76: 466-474
- 2) Hori, Y. and Oshima, Y. (1986) Life history and population dynamics of the Japanese. Yam, *Dioscorea japonica* Thunb. I. Effect of initial plant size and light intensity on growth. *Bot. Mag. Tokyo* 99: 407-418
- 3) 亀山章 (1996) 雑木林の植生管理 ソフトサイエンス社:1-4
- 4) Kikuzawa, K. (1982) Leaf survival and evolution in Betulaceae *Ann. Bot.* 50: 345-353
- 5) Kikuzawa, K. (1983) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forest. I. Tall trees. *Can. J. Bot.* 61: 2133-2139
- 6) Kikuzawa, K. (1987) Development and survival of leaves in *Magnolia obovata* in a deciduous broad-leaved forest in Hokkaido, northern Japan *Can. J. Bot.* 65: 412-417
- 7) 奥富清, 辻誠治, 星野義延 (1976) 南関東の二次林植生-コナラ林を中心として 東京農工大学演習林報告12: 55-66
- 8) 奥富清, 奥田重俊, 辻誠治, 星野義延 (1987) 東京都の植生 東京都植生調査報告書 23-249 東京都
- 9) Shibaie, H., Ishiguri, Y. and Kawano, S. (1996) Plastic response to nutrient and light intensity gradients in population of *Oxalis corniculata* L. (Oxalidaceae). *Plant Species Boil.* 11:213-223
- 10) 重松敏則, 高橋理喜男 (1982) レクリエーション林の林床管理に関する研究-アカマツ林における下刈りが現存量に及ぼす効果 造園雑誌 45: 157-167
- 11) 重松敏則 (1983) レクリエーション林における下刈り, 光, 踏圧の諸条件が林床植生に及ぼす効果 造園雑誌 46: 194-199
- 12) Takenaka, A. (1986) Comparative ecophysiology of two representative *Quercus* species appearing in different stage of succession. *Eco. Res* 1: 129-140
- 13) 谷本丈夫, 鈴木和次郎 (1985) 都市近郊樹林地における林床植生の種組成の変化に及ぼす踏圧の影響 林業試験場報告 第333号: 93-122
- 14) Givinish, T. J. (1982) On the adaptive significance of leaf height in forest herbs. *The American Naturalist* vol.120, No3: 353-381
- 15) 辻誠治, 星野義延 (1992) コナラ二次林の林床管理の変化が種組成と土壌に及ぼす影響 日本生態学会誌 42: 125-136

(2001.6.30.受理)