

壮齡ヒノキ人工林における強度間伐後14年間の 林床植物の種組成の変化

城田徹央*・森本隆弘*・丸山一樹*・岡野哲郎*

* 信州大学農学部森林科学科

要 約

強度間伐から14年が経過した76年生ヒノキ人工林において、消失した林床植生とその挙動について検討を行った。14年間に林床から消失したと考えられる種は30種、新たに出現した種は14種、恒常的に存在した種は9種であった。林床からの消失種30種のうち10種は低木層に認められ、14年間で成長し、林床層から低木層への推移が生じた結果と考えられた。林床層から消失し、低木層にも認められなかった20種のうち6種は埋土種子を形成しており、残りの14種は調査林分から完全に消失していた。

キーワード：ヒノキ壮齡林，強度間伐，林床植生，埋土種子，種組成

はじめに

近年、森林の有する生態系機能が注目される中、諸機能の十全な発揮を視野に入れた森林施業方法の確立が求められている。その中で、これまで森林資源の副次的な要素として扱われることの多かった林床植生の果たす役割が評価されつつあり、とりわけ表土流亡の防止^{10,18)}や、高木層が単一樹種で構成される人工林における種多様性の維持²³⁾に対し、大きな役割を担っていることが明らかとされた。一方で、我が国に広く成立するヒノキ人工林では、林床植生が貧弱になりやすいことから¹⁰⁾、その多くの林分で生態系機能が十分に発揮されていないことが考えられる。国土保全、種多様性の維持等の観点から、ヒノキ人工林の林床植生を適切な管理によって発達させる施業法の構築は急務である。

これまでの研究により、林床植生の発達に対しては林内の光環境が支配的な要因の一つであることが明らかとなった⁹⁾。強度間伐は林冠を疎開し、林床の光環境を大きく改善するため¹⁴⁾、林床植生の種数を増加させ^{4),27),30),34),35)}、低木層の発達を促す²⁶⁾。しかしながら、間伐から一定の時間が経過すると、林床層は衰退する⁹⁾。このとき、村本¹⁹⁾は低木種の種数が増加し、草本種の種数が減少することを報告している。また、強度間伐を行った場合には、間伐後の育成期間における林冠層形成個体の成長に伴い林冠が再閉鎖することに加え、低木層が発達すること

で、林床の光環境が悪化し、林床層の植物種多様性が低下する²⁶⁾。しかしながら、林床層で消失した種の中には、成長し低木層に発達しているケースが想定されるため、個体の成長を考慮した上で林分内における種組成の変化について議論する必要がある。また、林床層における種の消失に影響を及ぼす因子として林冠閉鎖と低木層の発達のいずれが強い支配力を示すのかも明らかにされていない。

一方で、間伐を受けた人工林における下層植生の発達には、種子散布だけでなく埋土種子が重要な役割を果たしていることが、スギ人工林^{15),25)}、ヒノキ人工林^{8),29),33)}、カラマツ人工林⁵⁾で報告されている。低木層や林床層の発達と衰退の中で、消失種が埋土種子として残存する可能性を議論することは、消失種が完全に林分から不在となるかを考察する上で重要な課題である。

本研究では、強度間伐後10年以上の期間を経て、間伐後の環境で発達した林床植生が衰退しはじめたヒノキ人工林²⁶⁾において、消失している植物種を明らかにする。さらに、低木による被陰の少ない環境における更新を調べることによって、林床の光環境に対する低木層の影響が消失種を含む種の更新にどのように現れているのかを明らかにする。また、消失種が低木として、あるいは埋土種子として、林内に残存している可能性を検討した上で、現存植生、消失種、埋土種子集団の種組成の対応を明らかにする。

受付日 2011年12月26日

受理日 2012年2月9日

調査地と方法

1. 調査地概況

本研究は信州大学農学部附属 AFC 手良沢山演習林第4林班は-1小班に成立する約75年生ヒノキ人工林約4haの林分を調査地とした(図1)。林冠層を構成する種の大半はヒノキであるが、植栽前から成立していると考えられるウラジロモミ、アカマツ、ミズナラが一部に混交している。本調査地は標高980~1120mの独立尾根を持った北東~北西向きの斜面で、平均傾斜は約35°、斜面下には野田ヶ沢とこれに沿った林道がある(図1)。土壌は全般的にB_Dが分布するが、斜面上部の一部にB_{D(d)}が認められる³²⁾。年平均降水量は1344mm、年平均気温は8.9°Cであり^{11),12),13)}、暖かさの指数(WI)と寒さの指数(CI)は、それぞれ70.9、および-23.5と算出された。

調査地では1995年から1998年にかけて毎年1haずつ、本数間伐率で50%以上の強度な下層間伐が行われた。間伐後、1999年³⁰⁾、2004年²⁷⁾、2009年⁶⁾にモニタリング調査が行われており、強度間伐後約15年の種組成や個体数密度、階層構造の推移が報告されている²⁶⁾。本研究では、そのうち1996年に間伐が行われたエリアを調査範囲とした(図1)。現在、この試験地の1996年間伐区は、林冠層をヒノキが、低木層(地上高1.5m以上)をキブシ、クロモジ、ミヤマハハソ、ムラサキシキブが優占し、林床層(地上高1.5m以下)の植生は貧弱となっていた⁶⁾。

2. 植生調査

2010年5月、調査地に1m×1mのプロットを18点設置し、プロット内に出現する植物高が1.5m以下の草本植物と木本植物について種名をすべて記録した。また、強度間伐後の低木層の発達が生床層の植生に及ぼす影響を調べるために、低木層の影響を

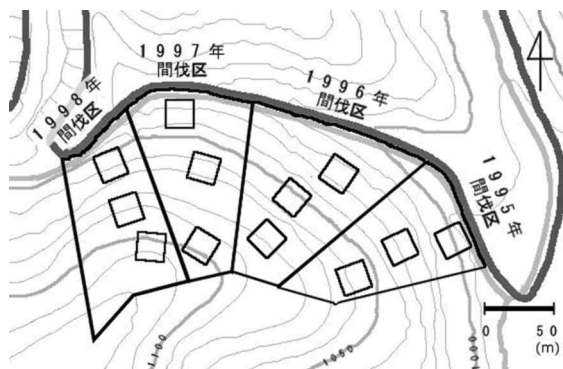


図1 調査地

1996年間伐区を調査対象とした。

受けにくい歩道沿いにおいて1m×1mのプロットを18点設置し、プロット内に出現する、植物高1.5m以下の木本植物と草本植物について種名をすべて記録した。

各プロット的光環境を評価するため、着葉期の曇天日(2010年9月27日)に地上高0.5mで魚眼レンズ(LC-ER1, NIKON)を装着したデジタルカメラ(COOLPIX950, NIKON)で全天空写真の撮影を行った。光環境の指標としてCanopOn2²⁸⁾を用いて算出された平均開空度を用いた。

3. 埋土種子調査

調査地に15地点を設定し、2010年5月6日および7日に土壌試料の採取を行った。A₀層については、1つの採取地につき面積25cm×30cmの区画を採取した。A層については、100ml採土円筒3つを用いて、A層表層から深さ5cmまでの土壌を採取した。

埋土種子を検出する手法としては発芽試験法が広く用いられているが^{15),25),33)}、発芽試験法では、発芽条件が適合しなかった種子を検出できないという欠点がある³¹⁾。そのため、本調査では発芽試験法と直接検鏡法を併用することで、より正確に埋土種子を検出し、種組成を解析した。持ち帰ったA₀層は採取地点ごとに3等分し、2つを発芽試験法に、1つを直接検鏡法に用いた。同様に、A層の採土円筒3つのうち2つを発芽試験法に、残りの1つを直接検鏡法に用いた。

発芽試験法による埋土種子調査は信州大学農学部構内の遮蔽物の無い開放空間において行った。2010年5月8日、赤玉土を敷いたプランターに、各採取地点のA₀層とA層の土壌試料をそれぞれ薄く広げた。さらに、プランターには、遮光率51%の黒色寒冷紗を3枚重ねて被陰したものと、遮光率の低い白色寒冷紗1枚を被せたものの2通りの処理を施し、前者を被陰処理区(相対照度12%)、後者を対照区としたサイズの非常に小さな種子は寒冷紗を通り抜けることがある²⁵⁾ため、外部からの種子の混入の有無を検出する目的で土壌試料の撒き出しを行わない赤玉土のみのプランターを6鉢設置した。全てのプランターには、適宜灌水を行った。発芽状況は一週間ごとに2010年8月17日までの約3カ月間観察を行った。

直接検鏡法による埋土種子調査を行った。まず、それぞれの土壌試料を1mmメッシュのふるいにかけて微細な砂、粘土を除いた。次に、ふるいに残った土壌試料中の埋土種子を、実体顕微鏡を用いて抽出し、中山ら²¹⁾および浅野¹⁾を参考に種を同定した。

4. 種組成の解析

本研究で調査された林床植生の種組成を、1999年³⁰⁾および2004年の調査結果²⁷⁾と比較することで、間伐後から現在に至る林床層の種組成の変化を解析した。また、解析した種組成の変化と、2009年の低木種の種組成⁹⁾とを比較することで、更新個体の成長に伴う林床層から低木層への推移の可能性を検討した。さらに、歩道沿いと低木下の種組成を比較することで、林床の更新に及ぼす低木の影響を検討した。最後に、埋土種子相と現在および過去の植生を比較することで、植生の推移と埋土種子相の対応について検討した。なお、種組成の解析にあたっては、生活型と種子散布型をそれぞれ考慮した。生活型の分類は馬場²⁾に従い、樹木の形が10m以上を高木、5~10mを小高木、5m以下を低木とした。また、種子散布型の分類は、小林¹⁶⁾を参考に果実の形態によって風散布種子、動物散布種子、重力散布種子に分類した。

結 果

1. 林床層の種組成の変化

表1に林床層における植物種の出現頻度を調査年度ごとに示した。1999年から2004年にかけて24種から34種に種数が増加したが、2010年には23種に減少した。それぞれの調査年の間の出現種の生活型の割合の差は有意ではなく(割合の差の検定, $p > 0.05$)、草本と低木が多かった(図2)。また、それぞれの調査年の間の各種子散布型の割合の差は有意でなく(割合の差の検定, $p > 0.05$)、動物散布型が多く、次いで重力散布型が多かった。

出現時期の違いから出現種を以下の3タイプに分類した; 1999年から2010年まで継続して出現する種を恒常種, 2004年までに出現したが2010年では出現しなかった種を消失種, 1999年では出現しなかったが2010年では出現する種を新規種とした。マツブサ, ヤマガシュウ, アカソは2004年の調査で確認できなかったものの1999年と2010年の調査で出現していることから, 恒常種として扱った。恒常種は木本5種, 草本4種の計9種, 消失種は木本22種, 草本8種の計30種, 新規種は木本11種, 草本3種の計14種であった。出現タイプによる生活型の違いは有意ではなく(フィッシャーの正確確率検定, それぞれ $p = 0.261$), 草本種と比較して木本種が多いことが特徴的であった(図3)。また, 出現タイプによる種子散布型の違いは有意ではなく(フィッシャーの正確確率検定, $p = 0.205$), 動物散布型が最も多く, 次

いで重力散布が多かった(図3)。

2009年の植生調査⁹⁾で低木層に出現した種と, 本調査時に林床から消失していた木本種22種との対応関係を調べた(表1)。その結果, 林床からは消失しているが, 低木層に認められた種として, イタヤカエデ, ヤマグワ, ハナイカダ, アブラチャン, ツノハシバミ, ホオノキ, ミズキ, サンショウ, マルバアオダモ, およびバイカツツジの10種が認められた。すなわち, 林床から消失した木本種22種のうち10種(45%)が林床層において消失したものの低木に成長する形で林分内に存在し, 残り12種(55%)は林分から消失していた。木本種に関して, 低木として残存するか否かと, 生活型および種子散布型との対応は, いずれも有意ではなかった(フィッシャーの正確確率検定, それぞれ, $p = 0.499$ および $p = 0.361$)。

2. 低木層の有無による林床層の種組成の違い

表2に低木下の林床と歩道沿いの低木が成立しない林床に出現する植物種を示した。低木下の24種に対して歩道沿いでは46種が出現した。低木下のみに出現する種は3種, 歩道沿いのみに出現する種は25種, 両方のプロットに出現する種は21種であった。プロットあたりの平均出現種数はそれぞれ低木下で2.5種, 歩道沿いで10.3種となり, 後者で大きかった(表3)。共通して出現する種群のなかで, 歩道沿いに偏って出現した種として, モミジイチゴ(フィッシャーの正確確率検定, $p = 0.001$), ムラサキシキブ(同, $p = 0.012$), ヤマツツジ(同, $p = 0.041$), チゴユリ(同, $p < 0.001$), タガネソウ(同, $p < 0.001$), スミレ属 spp. (同, $p < 0.001$)の6種が挙げられた。低木下のみ, 歩道沿いのみ, および共通して出現する種の3区分と, 生活型との対応, および種子散布型の対応は, いずれも有意ではなかった(図4, フィッシャーの正確確率検定, それぞれ $p = 0.328$, $p = 0.438$)。一方, 消失種30種のうち低木下に出現した種は認められず, 歩道沿いに出現した種はアブラチャン, ナワシロイチゴ, ヒノキ, チョウジザクラ, ヤマブキ, チヂミザサ, アカネ, ヒカゲスグ, フタリシズカ, ミヤマタニソバの10種であった。低木下の開空度(7.3%)は歩道沿いの開空度(11.3%)よりも有意に小さく(表3), 開空度とプロットあたりの種数の関係には正の有意な相関が認められた(図5)。一般にヒノキ人工林では林床の相対照度が5%以下になると植生が発達しなくなることが指摘されているが⁹⁾, 図5のX切片が約5%であることはこれまでの研究

表1 林床植生の種組成の推移

和名	学名	出現頻度 (%)			生活型	散布型	出現タイプ	現植生の出現層
		1999	2004	2010				
キブシ	<i>Stachyurus praecox</i>	66.7	33.3	5.6	小高木	動物	恒常種	低木・林床
ツリバナ	<i>Euonymus oxyphyllus</i>	66.7	11.1	44.4	小高木	動物	恒常種	低木・林床
クロモジ	<i>Lindera unabellata</i>	33.3	33.3	33.3	低木	動物	恒常種	低木・林床
マツブサ	<i>Schisandra nigra</i>	66.7	*	22.2	つる	動物	恒常種	低木・林床
ヤマガシユウ	<i>Smilax sieboldii</i>	33.3	*	5.6	つる	動物	恒常種	林床
スマレ属 spp.#	<i>Viola spp.#</i>	66.7	55.6	11.1	草本	動物	恒常種	林床
タガネソウ	<i>Carex siderosticta</i>	33.3	77.8	5.6	草本	動物	恒常種	林床
チゴユリ	<i>Disporum smilacinum</i>	33.3	88.9	5.6	草本	重力	恒常種	林床
アカソ	<i>Boehmeria sylvestris</i>	33.3	*	5.6	草本	重力	恒常種	林床
イタヤカエデ	<i>Acer mono</i>	33.3	—	—	高木	風	消失種	低木
サルマメ	<i>Smilax biflora</i>	33.3	—	—	低木	動物	消失種	—
ヤマグワ	<i>Morus australis</i>	33.3	—	—	低木	動物	消失種	低木
キハギ	<i>Lespedeza buergeri</i>	33.3	—	—	低木	重力	消失種	—
ヤマアジサイ	<i>Hydrangea serrata</i>	33.3	—	—	低木	重力	消失種	—
ヌルデ	<i>Rhus javanica</i>	33.3	—	—	小高木	動物	消失種	—
サルナシ	<i>Actinidia arguta</i>	66.7	—	—	つる	動物	消失種	—
ハナイカダ	<i>Helwingia japonica</i>	66.7	33.3	—	低木	動物	消失種	低木
アブラチャン	<i>Lindera praecox</i>	66.7	11.1	—	小高木	動物	消失種	低木
ヤマブキ	<i>Kerria japonica</i>	33.3	44.4	—	低木	動物	消失種	—
ナワシロイチゴ	<i>Rubus parvifolius</i>	33.3	11.1	—	つる	動物	消失種	—
ツノハシバミ	<i>Corylus sieboldiana</i>	—	22.2	—	低木	重力	消失種	低木
アワブキ	<i>Meliosma myriantha</i>	—	11.1	—	小高木	重力	消失種	—
ホオノキ	<i>Magnolia obovata</i>	—	11.1	—	高木	動物	消失種	低木
ミズキ	<i>Swida controversa</i>	—	11.1	—	高木	動物	消失種	低木
サンショウ	<i>Zanthoxylum piperitum</i>	—	11.1	—	小高木	動物	消失種	低木
ツクバネ	<i>Buckleya lanceolata</i>	—	11.1	—	低木	風	消失種	—
ウリノキ	<i>Alangium plaranifolium</i>	—	11.1	—	低木	重力	消失種	—
マルバアオダモ	<i>Fraxinus sieboldiana</i>	—	11.1	—	高木	風	消失種	低木
バイカツツジ	<i>Rhododendron semibarbatum</i>	—	11.1	—	低木	重力	消失種	低木
チョウジザクラ	<i>Prunus apetala</i>	—	11.1	—	小高木	動物	消失種	—
ヒノキ	<i>Chamaecyparis obtusa</i>	—	11.1	—	高木	風	消失種	高木
チヂミザサ	<i>Oplismenus undulatifolius</i>	66.7	—	—	草本	動物	消失種	—
オカトラノオ	<i>Lysimachia clethroides</i>	66.7	—	—	草本	重力	消失種	—
シナダレスズメガヤ	<i>Eragrostis curvula</i>	33.3	—	—	草本	重力	消失種	—
ミゾソバ	<i>Polygonum thunbergii</i>	33.3	—	—	草本	重力	消失種	—
ミヤマタニソバ	<i>Persicaria debilis</i>	—	22.2	—	草本	重力	消失種	—
ヒカゲスゲ	<i>Carex lanceolata</i>	—	11.1	—	草本	風	消失種	—
フタリシズカ	<i>Chloranthus serratus</i>	—	11.1	—	草本	重力	消失種	—
アカネ	<i>Rubia argyi</i>	—	11.1	—	草本	風	消失種	—
ムラサキシキブ	<i>Callicarpa japonica</i>	—	55.6	11.1	小高木	動物	新規種	低木・林床
ミヤマハハソ	<i>Meliosma tenuis</i>	—	44.4	5.6	低木	動物	新規種	低木・林床
モミジイチゴ	<i>Rubus palmatus</i>	—	33.3	5.6	低木	動物	新規種	林床
コアジサイ	<i>Hydrangea hirta</i>	—	11.1	16.7	低木	重力	新規種	林床
ノブドウ	<i>Ampelopsis brevipedunculata</i>	—	11.1	5.6	つる	動物	新規種	林床
ヤマツツジ	<i>Rhododendron obtusum</i>	—	—	5.6	低木	重力	新規種	林床
ザイフリボク	<i>Amelanchier asiatica</i>	—	—	5.6	小高木	動物	新規種	林床
ニワトコ	<i>Sambucus racemosa</i>	—	—	5.6	高木	動物	新規種	林床
ミツバアケビ	<i>Akebia trifoliata</i>	—	—	5.6	つる	動物	新規種	林床
サルトリイバラ	<i>Smilax china</i>	—	—	5.6	つる	動物	新規種	林床
イワガラミ	<i>Schizophragma hydrangeoides</i>	—	—	5.6	つる	重力	新規種	林床
トリアシショウマ	<i>Astilbe thunbergii</i>	—	11.1	16.7	草本	重力	新規種	林床
ミヤマハコベ	<i>Stellaria sessiliflora</i>	—	—	5.6	草本	重力	新規種	林床
シオデ	<i>Smilax riparia</i>	—	—	11.1	つる	動物	新規種	林床
出現種数		24	34	23				

*は消失しなかったとみなした。#2010年の調査で複数種が確認されたが、1999年と2004年において種の同定がなされていないなかった。

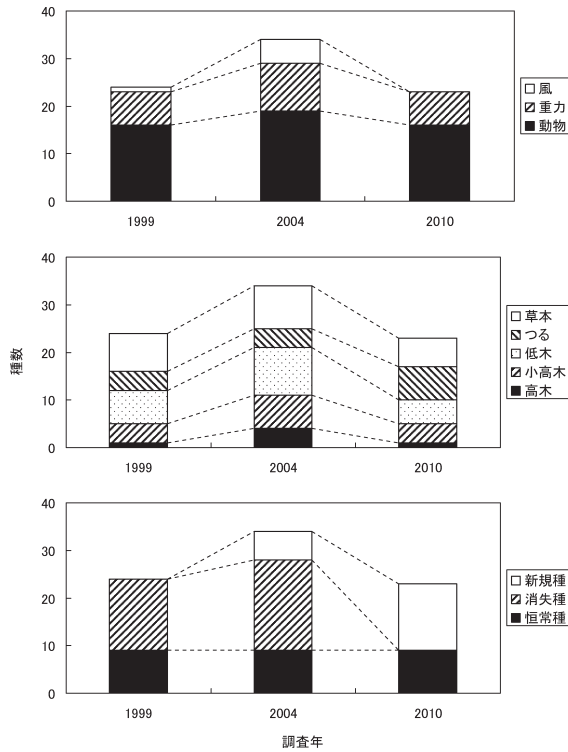


図2 各調査年における種子散布型、生活型、出現タイプの種数内訳

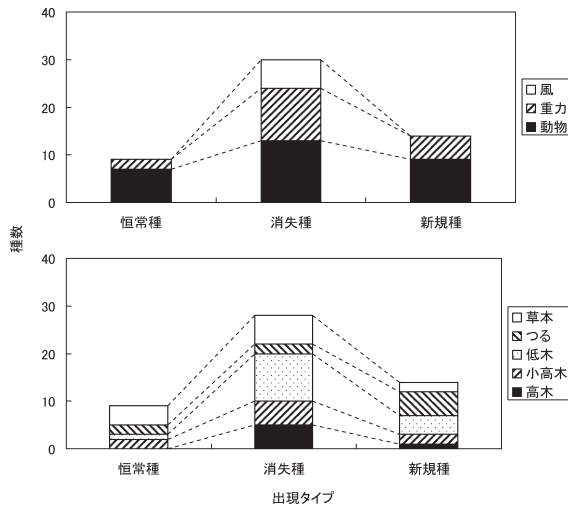


図3 各出現タイプにおける種子散布型と生活型の種数内訳

との整合性を示唆している。以上の結果から、消失種30種のうち10種は低木の影響が排除された相対的に明るい環境下では出現可能であるが、20種はそのような環境下であっても更新が困難であることが明らかとなった。

3. 埋土種子

発芽試験法において観察を継続する過程で、発芽個体数は7月13日に170個体で飽和し、発芽種数は6月22日に22種で飽和した。これら22種のうち16種を同定できた。対照区では、被陰処理区と比較して

発芽個体数が少なかった。なお、発芽試験法においてメヒシバの発芽を複数確認したが、土壤サンプルの撒き出しを行わない赤玉土のみのプランターにおいても発芽を確認したため、外部から混入した種子、もしくは赤玉土に混入していた種子として、調査結果から除外した。一方、直接検鏡法によって20種を検出し、18種を同定できた。

表4に、発芽試験法と直接検鏡法によって検出された埋土種子のうち、種を同定できた種とその数を示した。発芽試験法による16種と直接検鏡法による18種のうち、共通種はわずか4種であり、全体で30種が確認された。直接検鏡法ではA₀層とA層のヒノキの種子の密度はそれぞれ507.6個/m²、21.3個/m²であったのに対し、発芽試験法では、それぞれ13.3個/m²、4.4個/m²と少なかった。その他の樹種のほとんどが、A₀層よりもA層における種子数が多かった。特に種子数が多かった種は、キブシ、コアジサイであり、発芽試験法のA層でそれぞれ900.0個/m²、433.3個/m²が検出された。また、直接検鏡法のA層でツツジ属 spp. が366.7個/m²検出された。調査地およびその周辺に植栽されているヒノキ、スギ、カラマツを除いた種子密度はA層では発芽試験法の被陰処理区で1566.7個/m²、直接検鏡法で624.0個/m²、A₀層では発芽試験法の被陰処理区で18.7個/m²、直接検鏡法で29.3個/m²が検出された。

同定された30種を種子散布型により区分すると、重力散布型4種、風散布型10種に対し、動物散布型が16種と最も多かった。また生活型別にみると、高木7種、小高木5種、低木6種、草本10種、つる植物2種であった。

埋土種子相と植生との対応を検討した結果、林冠層については林内に成立するヒノキ、ウラジロモミに加え、尾根を挟んだ反対斜面に植栽されているカラマツ、谷沿いに植栽されているスギの4種が検出された。なお、シラカンバについては、林分から約120mは慣れた場所に植栽されており、これらを母樹とした種子であると考えられた。一方、低木層で5種、林床層で10種の現植生と対応する埋土種子が検出され、低木層と林床層に共通して見られる種が3種存在した(表4)。したがって、埋土種子を形成した30種のうち16種(53%)が現存植生と対応していた。さらに、歩道沿いにのみ出現する種と一致する埋土種子が5種存在しており、これを併せると21種(70%)が現存植生と対応した。一方、現存植生に消失種を加えた種組成を埋土種子相の種組成と比較すると、21種(70%)が共通しており、これに

表2 低木下と歩道沿いの林床植生の種組成の比較

和名	学名	出現頻度 (%)		生活型	散布型	消失種
		低木下	歩道沿い			
クロモジ	<i>Lindera umabellata</i>	33.3	38.9	低木	動物	
コアジサイ	<i>Hydrangea hirta</i>	22.2	55.6	低木	重力	
マツブサ	<i>Schisandra nigra</i>	22.2	22.2	つる性木本	動物	
ムラサキシキブ	<i>Callicarpa japonica</i>	11.1	55.6	小高木	動物	
モミジイチゴ	<i>Rubus palmatus</i>	5.6	61.1	低木	動物	
ヤマツツジ	<i>Rhododendron obtusum</i>	5.6	38.9	低木	重力	
ザイフリボク	<i>Amelanchier asiatica</i>	5.6	33.3	小高木	動物	
ミヤマハハソ	<i>Meliosma tenuis</i>	5.6	33.3	低木	動物	
ヤマガシユウ	<i>Smilax sieboldii</i>	5.6	33.3	つる性木本	動物	
ミツバアケビ	<i>Akebia trifoliata</i>	5.6	16.7	つる性木本	動物	
サルトリイバラ	<i>Smilax china</i>	5.6	11.1	つる性木本	動物	
ニワトコ	<i>Sambucus racemosa</i>	5.6	22.2	高木	動物	
ノブドウ	<i>Ampelopsis brevipedunculata</i>	5.6	5.6	つる性木本	動物	
トリアシショウマ	<i>Astilbe thunbergii</i>	16.7	11.1	多年草	重力	
スミレ属 spp.#	<i>Viola spp.#</i>	11.1	83.3	多年草	動物	
シオデ	<i>Smilax riparia</i>	11.1	5.6	つる性草本	動物	
チゴユリ	<i>Disporum smilacinum</i>	5.6	77.8	多年草	重力	
タガネソウ	<i>Carex siderosticta</i>	5.6	72.2	多年草	動物	
アカソ	<i>Boehmeria sylvestris</i>	5.6	16.7	多年草	重力	
ミヤマハコベ	<i>Stellaria sessiliflora</i>	5.6	11.1	多年草	重力	
ツリバナ	<i>Euonymus oxyphyllus</i>	44.4		小高木	動物	
キブシ	<i>Stachyurus praecox</i>	5.6		小高木	動物	
イワガラミ	<i>Schizophragma hydrangeoides</i>	5.6		つる性木本	重力	
ガマズミ	<i>Viburnum dilatatum</i>		33.3	高木	動物	
ボタンヅル	<i>Clematis apiifolia</i>		27.8	つる性木本	風	
ズミ	<i>Malus toringo</i>		22.2	小高木	動物	
ミズナラ	<i>Quercus crispula</i>		22.2	高木	重力	
アブラチャン	<i>Lindera praecox</i>		16.7	小高木	動物	○
ナワシロイチゴ	<i>Rubus parvifolius</i>		16.7	つる性木本	動物	○
ヒノキ	<i>Chamaecyparis obtusa</i>		11.1	常緑高木	風	○
ウリハダカエデ	<i>Acer rufinerve</i>		5.6	高木	風	
エゴノキ	<i>Styrax japonica</i>		5.6	小高木	動物	
コバノガマズミ	<i>Viburnum erosum</i>		5.6	低木	動物	
コブシ	<i>Magnolia praecocissima</i>		5.6	高木	動物	
チョウジザクラ	<i>Prunus apetala</i>		5.6	小高木	動物	○
ミヤマイボタ	<i>Ligustrum tschonoskii</i>		5.6	低木	動物	
ヤマブキ	<i>Kerria japonica</i>		5.6	低木	動物	○
チヂミザサ	<i>Oplismenus undulatifolius</i>		27.8	多年草	動物	○
ヒトリシズカ	<i>Chloranthus japonicus</i>		27.8	多年草	重力	
ホトトギス	<i>Cuculus poliocephalus</i>		16.7	多年草	重力	
アカネ	<i>Rubia argyi</i>		5.6	多年草	風	
サワギク	<i>Nemosencio nikoensis</i>		5.6	一年草	風	
ヤブタバコ	<i>Lapsana humilis</i>		5.6	多年草	重力	
ヒカゲスゲ	<i>Carex lanceolata</i>		5.6	多年草	風	
フタリシズカ	<i>Chloranthus serratus</i>		5.6	多年草	重力	
マイヅルソウ	<i>Maianthemum dilatatum</i>		5.6	多年草	動物	
ミヤマタニソバ	<i>Persicaria debilis</i>		5.6	一年草	重力	
ヨツバムグラ	<i>Galium trachyspermum</i>		5.6	多年草	動物	
出現種数		23	45			

#2010年の調査で複数種が確認されたが、1999年と2004年において種の同定がなされていなかった。

表3 低木下および歩道沿いにおける開空度と出現種数

項目	低木下	歩道沿い	F	p
開空度	7.3 ± 1.0	11.3 ± 1.2	113.3	<0.001
木本種数	1.9 ± 1.5	5.9 ± 1.8	54.5	<0.001
草本種数	0.6 ± 0.8	4.4 ± 1.7	74.1	<0.001
合計種数	2.5 ± 10.3	1.4 ± 2.4	143.9	<0.001

値は開空度の平均±標準偏差 (n=18) を示す。

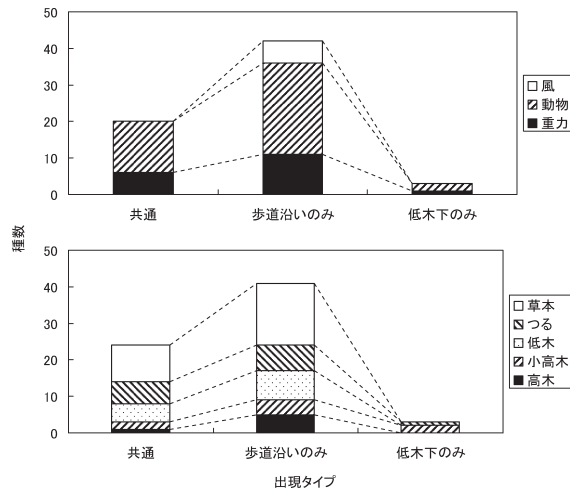


図4 歩道と低木下における出現様式の違いと種子散布型、生活型の種数内訳

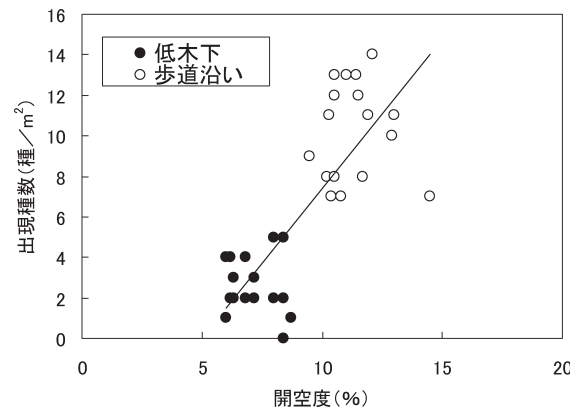


図5 低木下および歩道沿いにおける開空度と出現種数の関係

$$y = 1.4719x - 7.3297, r = 0.772, p < 0.001$$

歩道沿いのみ出現する種を加えると24種 (80%) が対応した。

考察

1. 林床における種の消失に及ぼす低木の被陰効果

2010年において林床層に木本16種、草本6種、計23種が認められた (表1)。種数がピークを示す2004年と比較すると、見かけの種数減少は11種であったが、種組成が変化しているため、実際には

2010年までに30種が林床から消失していることとなる。したがって、この調査地に強度間伐以降に出現した種は、消失種30種に現存する23種を加えた53種となる。このことから、手良沢山演習林において強度間伐後間もない林分と強度間伐から時間が経過した林分が共存するように施業計画を立てた場合、景観レベルでの植物種多様性は見かけの2倍以上に高められると考えられる。

村本ら¹⁹⁾は壮齡ヒノキ人工林の間伐後1~5年にかけて下層植生の種組成が変化したことを報告している。さらに、村本ら¹⁹⁾は、種組成の変化が、草本種が減少し木本種が増加するといった生活型の変化を伴うことを指摘した。より長期的なスパンで観測を行っている本研究においても、種組成が大きく変化しており、2004年は34種中21種、2010年は23種中8種が初めて出現する種であった。しかしながら、本研究では生活型や種子散布型の割合において、調査年の間で変化は認められなかった (図2)。種組成の変化が生活形の変化を伴うとされる点については、本研究がより長期的な観測スパンで解析を試みた結果検出されなかったことや、他の要素が関与していることが考えられるが、今後の検討課題である。

本研究の結果から、低木下の開空度 (7.3%) は歩道沿いの開空度 (11.3%) と比較して低いことが示された (表3)。2009年における低木層上部での開空度は約10%であり²⁶⁾、歩道沿いの光環境は低木がない場合の光環境にほぼ一致することから、低木が林床の光環境を悪化させていると考えられる。歩道沿いの出現種数は低木下の出現種数の約2倍であり、その差は明瞭であった (表3)。さらに両方のプロットに共通して出現する種の中にも歩道沿いに偏って出現する種が6種存在した。また、開空度と出現種数には正の相関が認められた (図5)。これらの結果から、本調査地における低木層の発達が下層植生の種数を減少させると結論できる。しかしながら、消失種30種と、歩道沿いのみ出現する種25種との共通種は10種に過ぎず (表2)、低木の被陰効果がない場合においても、林冠閉鎖の影響のみによって21種が消失したと推測される。このことは、多くの消失種の光要求度が高いことを示唆している。すなわち、低木の被圧がなかった場合、消失種を生残させる効果よりも、光要求度が比較的低い新規加入種の進入の機会を増大させる効果が大きいと考えられる。

2. 埋土種子の量と種多様性

直接検鏡法ではバイカツツジとヒノキの種子が多

表4 埋土種子相と林床植生の種組成の比較

和名	学名	発芽試験法による埋土種子数 (個/m ²)				直接顕鏡法による埋土種子数 (個/m ²)		生活型	散布型	現植生との対応			消失種
		A明	A明	A ₀ 明	A ₀ 暗	A	A ₀			林冠層	低木層	林床層	
ヒノキ	<i>Chamaecyparis obtusa</i>	—	—	4.4	13.3	21.3	507.6	高木	風	○		○#	○
スギ	<i>Cryptomeria japonica</i>	—	—	—	7.1	—	5.3	高木	風	○			
カラマツ	<i>Larix kaempferi</i>	—	—	—	—	—	0.9	高木	風	○			
ウラジロモミ	<i>Abies homolepis</i>	—	—	—	—	—	0.9	高木	風	○			
キブシ	<i>Stachyurus praecox</i>	—	900.0	0.9	5.3	233.3	3.6	小高木	動物		○	○	
コアジサイ	<i>Hydrangea hirta</i>	33.3	433.3	—	—	—	—	低木	重力			○	
バイカツツジ	<i>Rhododendron semibarbatum</i>	—	—	—	—	366.7	12.4	低木	重力			○	○
クマヤナギ	<i>Berchemia racemosa</i>	33.3	33.3	—	0.9	0.9	—	小高木	動物				
モミジイチゴ	<i>Rubus palmatus</i>	—	33.3	—	1.8	1.8	2.7	低木	動物			○	
ヌルデ	<i>Rhus javanica</i>	—	33.3	0.9	0.9	—	—	小高木	動物				○
ガマズミ	<i>Viburnum dilatatum</i>	—	33.3	—	—	—	—	高木	動物			○#	
ムラサキシキブ	<i>Calocarpa japonica</i>	—	—	—	0.9	12.4	0.9	小高木	動物		○	○	
イタヤカエデ	<i>Acer mono</i>	—	—	—	—	0.9	1.8	高木	風		○		○
ミヤマハハソ	<i>Meliosma tenuis</i>	—	—	—	—	0.9	1.8	低木	動物				
サンショウ	<i>Zanthoxylum piperitum</i>	—	—	—	—	—	2.7	小高木	動物		○		○
ナワシロイチゴ	<i>Rubus parvifolius</i>	—	—	—	—	1.8	—	つる性木本	動物			○#	○
ヤマガシユウ	<i>Smilax sieboldii</i>	—	—	—	—	0.9	0.9	つる性木本	動物			○	
コウヤボウキ	<i>Pertya scandens</i>	—	—	—	0.9	—	—	低木	風				
シラカンバ	<i>Betula platyphylla</i>	—	—	—	—	0.9	—	高木	風				
ヤマブキ	<i>Kerria japonica</i>	—	—	—	—	—	0.9	低木	動物				○
タガネソウ	<i>Carex siderosticta</i>	66.7	33.3	—	—	—	—	多年草	動物			○	
タチツボスミレ	<i>Viola grypoceras</i>	33.3	33.3	—	—	—	—	多年草	動物			○	
コジュズグサ	<i>Carex parviflora</i>	33.3	—	0.9	—	—	—	多年草	風				
タケニグサ	<i>Macleaya cordata</i>	—	33.3	—	—	—	—	多年草	動物				
トリアシショウマ	<i>Astilbe thunbergii</i>	—	—	0.9	4.4	—	—	多年草	重力			○	
ヒカゲスゲ	<i>Carex lanceolata</i>	—	—	—	2.7	—	—	多年草	風			○#	○
チゴユリ	<i>Disporum smilacinum</i>	—	—	—	—	1.8	—	多年草	重力			○	
ミヤマタニソバ	<i>Persicaria debilis</i>	—	—	—	—	0.9	0.9	一年草	重力				○
ヤブタバコ	<i>Lapsana humilis</i>	—	—	—	0.9	—	—	多年草	重力			○#	
マイヅルソウ	<i>Maianthemum dilatatum</i>	—	—	—	—	0.9	—	多年草	動物			○#	
不明		—	5.3	—	0.9	2.7	—						
合計種子数(個/m ²)		200.0	1566.6	8.0	39.1	645.4	543.1						
種数(種)		5	9	5	11	14	14	30	30	4	5	0(16#)	10

#歩道沿いでのみ出現したことを示す。

く検出された一方、発芽試験法では検出されなかった(表4)。小澤²⁴⁾によるとヒノキの種子は土壤中で1年以上生存できないとされるため、検出されたヒノキ種子のほとんどは、しいなか死亡した種子であったと考えられる。バイカツツジも同様に発芽能力を失っていたか、しいなかであったことが考えられる。このように休眠能力が低いとすれば、歩道沿いに観察されたヒノキの実生(表2)は、散布直後に発芽、生残していることが考えられる。

今回の調査において埋土種子は調査地とその近隣の人工林植栽種(ヒノキ、スギ、カラマツ)および上層に植栽前から成立している1種(ウラジロモミ)を除いて26種が検出された(表4)。また、発芽試験法の被陰処理区において検出された種が埋土種子組成を最も正確に表しているとする、本調査地の林分には少なくとも1566.7個/m²の埋土種子が存在することが明らかとなった(表4)。埋土種子の密度に関する先行研究によると、ヒノキ人工林で

18種 8~292個/m²³³⁾、スギ人工林では37種378.2個/m²²⁵⁾、カラマツ人工林では670~1760個/m²⁵⁾が報告されており、これらと比較すると、本調査地の埋土種子の密度は比較的大きい。

本研究では、埋土種子を形成した種群において、強度間伐後に林内で成長したと考えられるキブシとコアジサイの種子数が大きな割合を占めていた(表4)。調査地における観察によると、これらはいずれも調査林分内で種子生産を行っており、強度間伐後の林床および低木層における植生の発達が、埋土種子の種組成に影響した可能性が考えられる。

これまでの報告では、森林の種類によらず、埋土種子において動物散布種子をもつ樹種が占める割合が多いとされている¹⁷⁾。本調査地においても埋土種子30種中16種が動物散布であった。また、中越²⁰⁾によると、人工林の埋土種子の種組成の特徴として、林外から侵入したキイチゴ属種、ウルシ属種や、林内で種子生産するスミレ属種の埋土種子が目立つこ

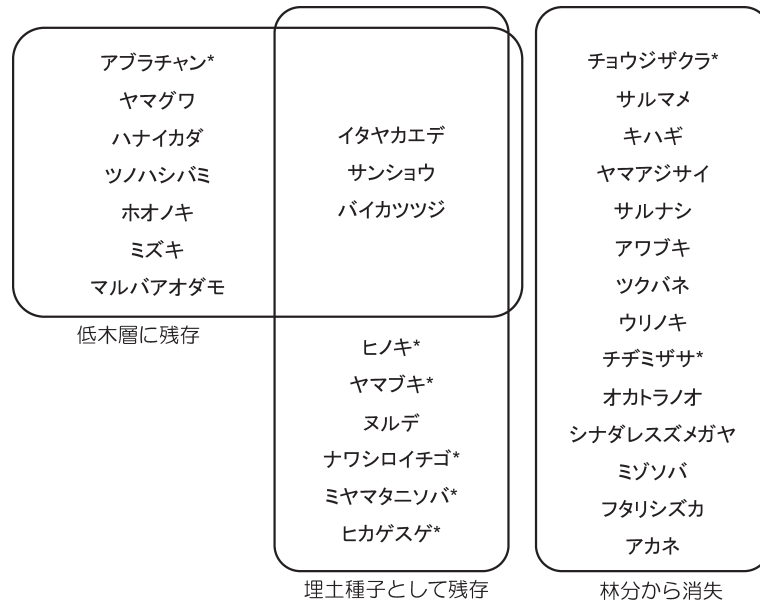


図6 消失種の挙動

アスタリスクの付された種は歩道沿いで出現したものを示す。

とが指摘されている⁷⁾。本調査地でもモミジイチゴ、ナワシロイチゴ、ヌルデ、スミレ属の種子が検出された。ただし、キイチゴ属種は調査林分内にも成木が存在していることから、強度間伐後に更新した実生が成長し、種子供給をすることにより、埋土種子が形成された可能性も否定できない。

一般に埋土種子と地上部植生の種構成の類似性は低いとされているが²²⁾、人工林では林床植生の多様性と埋土種子相のそれが対応するという報告がある³³⁾。本研究では埋土種子と地上部植生との類似性が高く、後者を支持する結果であった。本研究では消失種を考慮することで、植生と埋土種子相の類似性はさらに高くなった。消失種が埋土種子を残存させるのであれば、消失種の増加によって現存地上植生と埋土種子相の種組成の対応が低くなる。林床植生の動態が進行することで、類似性が高い状態から低い状態に推移すると考えられるので、植生と埋土種子相の種組成を比較する場合、植生動態プロセスにおいてどの段階にあるのかを留意する必要がある。

3. 消失種の行方

本研究によって明らかにされた消失種30種の挙動を図6にまとめた。30種のうち10種は低木層に発達し、このうち3種は埋土種子を形成した。また20種は地上植生としては消失したが、このうち6種は埋土種子集団を形成した。これらの埋土種子が供給された時期については、消失直前の供給、現存する低木層からの供給、さらに以前から休眠を継続している種子、林外からの供給と様々な可能性を指摘しう

るが、実際に繁殖過程を調査することによって明らかにされなくてはならない。いずれにしても、消失種のうち休眠状態にある埋土種子の一部は低木のない歩道沿いにおいて更新していることから、今後、森林施業等によって林内環境を変化させることにより、出現を誘導することが可能であることが考えられる。

一方で、低木としても埋土種子としても残存しなかった14の消失種は完全に林地から消失したと考えられる。これらの種が今後、森林施業等に伴う環境の変化を契機に出現する可能性については、これらの種子散布の経路を把握しながら検討していくことが必要である。

引用文献

- 1) 浅野貞夫 (2005) 芽ばえとたね：原色図鑑：植物3態/芽ばえ・種子・成植物。全国農村教育協会，東京．280pp.
- 2) 馬場多久男 (1999) 葉でわかる樹木。信濃毎日新聞社．396pp.
- 3) 伊藤有季 (2010) 壮齡ヒノキ人工林における強度間伐後15年間の階層構造の発達経過。信州大学農学部森林科学科専攻研究．42pp.
- 4) 深田英久・渡辺直史・梶原規弘・塚本次郎 (2006) 土壤保全からみたヒノキ人工林の下層植生の動態と植生管理への応用。日林誌88：231-239.
- 5) 花田尚子・渋谷正人・斎藤秀之・高橋邦秀 (2006) カラマツ人工林内における広葉樹の更新過程。日林誌88：1-7.

- 6) 伊藤有季 (2005) 壮齡ヒノキ人工林における強度間伐後15年間の階層構造の発達経過. 信州大学農学部森林科学科専攻研究. 17pp.
- 7) 川西基博・崎尾均・米林伸 (2007) スギ植林地と広葉樹二次林における埋土種子集団の比較. 地球環境研究9:31-41.
- 8) 木佐貫博光・巾高志・武田明正 (2002) 天然林と人工林における林床植生および埋土種子集団の種組成の比較. 中部森林研究50:37-38.
- 9) 清野嘉之 (1990) ヒノキ人工林における下層植物群落の動態と制御に関する研究. 森総研研報359:1-122.
- 10) 清野嘉之 (1986) 若いヒノキ林における下層植生の動態. 日林誌97:249-250.
- 11) 木下 渉・鈴木 純 (2008a) 信州大学農学部附属アルプス圏フィールド科学教育研究センター手良沢山ステーションにおける2006年の気象観測データ. 信大 AFC 報6:91-92.
- 12) 木下 渉・鈴木 純 (2008b) 信州大学農学部附属アルプス圏フィールド科学教育研究センター手良沢山ステーションにおける2007年の気象観測データ. 信大 AFC 報6:93-94.
- 13) 木下 渉・鈴木 純 (2009) 信州大学農学部附属アルプス圏フィールド科学教育研究センター手良沢山ステーションにおける2008年の気象観測データ. 信大 AFC 報7:95-96.
- 14) 小林富士雄 (2000) 森林・林業百科事典. 丸善, 東京. pp.171.
- 15) 小谷二郎 (2007) スギ人工林における木本種の埋土種子組成と種組成. 石川県林試研報39:59-64.
- 16) 小林正明 (2007) 花からたねへ. 全国農村教育協会, 東京. 247pp.
- 17) 久保満佐子・川西基博・島野公司・崎尾均・大野啓一 (2008) 秩父・大山沢溪畔林における埋土種子の種構成. 日林誌90:121-124.
- 18) 三浦覚 (2000) 表層土壌における雨滴侵食保護の視点からみた林床被覆の定義とこれに基づく林床被覆率の実態評価. 日林誌82:132-140.
- 19) 村本康治・野上寛五郎・高木正博 (2005) ヒノキ壮齡林の下層植生におよぼす列状間伐の影響. 九州森林研究58:59-62.
- 20) 中越信和 (1981) 森林の下に埋もれている種子群. 「種子の科学—生態学の立場から—」研成社, 東京. 121-124.
- 21) 中山至大・井之口希秀・南谷忠志 (2000) 日本植物種子図鑑. 東北大学出版会, 仙台. 261pp.
- 22) 沼田真・林一六・小村登志子・大木薫 (1964) 遷移からみた埋土種子集団の解析 I. 日生態誌:207-215.
- 23) 野口麻穂子・酒井敦・奥田史郎・稲垣善之・深田英久 (2009) 四国地方のヒノキ人工林における間伐後6年間の林床植生変化. 森林立地51:127-136.
- 24) 小澤準二郎 (1950) 土中に埋もれた林木種子の発芽力. 林試研報58:25-43.
- 25) 酒井敦 (2006) 四国の中標高域における天然林とこれに隣接する針葉樹林の埋土種子組成. 森林立地学48(2):85-90.
- 26) 城田徹央・伊藤有季・丸山一樹・岡野哲郎 (2012) 強度間伐に対する壮齡ヒノキ人工林の階層構造の中期的応答. 信州大学 AFC 報告10:印刷中.
- 27) 鈴木麻美子 (2005) ヒノキ人工林における強度間伐後の植生回復経過. 信州大学農学部森林科学科専攻研究36pp.
- 28) 竹中明夫 (2009) 全天写真解析プログラム CanopOn2. <http://takenaka-akio.cool.ne.jp/etc/canopon2/>
- 29) 谷口燐・作田耕太郎・井上昭夫・溝上展也 (2006) ヒノキ人工林における埋土種子の発芽量と種構成. 九州森林研究59:162-164.
- 30) 辻野新子 (2000) 長伐期施業に伴う強度な伐採による壮齡ヒノキ林内への影響. 信州大学院農学研究科修士論文. 188pp.
- 31) 露崎史郎 (1990) 埋土種子集団の研究法—種子の教材利用—. 生物教材25:9-20.
- 32) 山口誠 (2005) ヒノキ人工林における強度間伐後の土壌変化. 信州大学農学部森林科学科 専攻研究39pp.
- 33) 横井秀一・井川原弘一・渡邊仁志 (2005) 下層植生に乏しいヒノキ人工林の表土に含まれる埋土種子数. 中部森林研究53:5-6
- 34) 横井秀一・井川原弘一・渡邊仁志 (2008) 間伐後3~5年を経過したヒノキ人工林の下層植生. 岐阜県森林研究所研究報告37:17-22
- 35) 横井秀一・井川原弘一・渡邊仁志 (2009) 下層植生が衰退したヒノキ人工林における間伐後2年間の下層植生の変化. 岐阜県森林研究所研究報告38:17-26

Disappeared species from herb layer of matured Japanese cypress plantation after 14 years from heavy thinning

Tetsuoh SHIROTA*, **Takahiro MORIMOTO***, **Kazuki MARUYAMA*** and **Tetsuo OKANO***

* Department of Forest Science, Faculty of Agriculture, Shinshu University

Summary

We surveyed dynamics of species composition in herb layer for 14 years in 76 years old Japanese cypress plantation. Thirty species were disappeared, fourteen species were appeared newly, and nine species have continued to exist. Ten of thirty disappeared species in herb layer grow up to be found in understory layer. Six of twenty disappeared species in both herb and understory layer were also found in seed bank and the other 14 species were completely disappeared from surveyed stand.

Key word : matured Japanese cypress stand, heavy-thinning, ground layer vegetation, seed bank, species composition