

放棄二次林におけるアズマネザサの刈り取りが草本層
植物の生長・着花・結実に及ぼす影響

Mowing effects of *Pleioblastus chino* on growing,
flowering and fructification of herbaceous plants in abandoned
substitutional forests

2019年3月20日

中島 宏昭

NAKAJIMA Hiroaki

目次

I. はじめに	1
1. 郊外の緑地の現状	1
(1) 郊外の緑地の植生の変化	1
(2) アズマネザサの処理の方法とその効果	2
(3) 郊外の緑地の利用と変化	4
(4) 林床管理の手法	7
2. 多摩丘陵の自然と変遷	10
3. 研究課題	14
4. 用語の整理	17
5. 論文の構成	19
II 方法および材料	22
1. 多摩丘陵の二次林の現状	22
(1) 文献調査	22
(2) 現地踏査	22
2. 放棄された二次林の再生方法、アズマネザサの刈り取りの妥当性	26
3. アズマネザサの刈り取りや異なる地形が光と水分、温度条件に及ぼす影響	30
(1) 測定項目	30
(2) 調査地及び調査プロット	31
4. アズマネザサの刈り取りと異なる地形が草本層の生育に及ぼす影響	37
(1) 測定項目	37
(2) 調査地及び調査プロット	37
(3) 解析方法	39
(4) 統計解析	39
5. アズマネザサの刈り取りが草本層の代表種（ヤブラン・ジャノヒゲ	40
・オオバジャノヒゲ）の生長量・着花量・結実量に及ぼす影響	
(1) 実験材料の選定	40
(2) 調査項目	45
① 生長量	45
(i) 葉量	45
(ii) 実生の初期生長	45
(iii) 乾物分配率	45

(iv) SPAD 値	45
(v) 光合成速度と純光合成量	45
② 着花量	46
③ 結実量	47
(3) 調査地及び調査プロット	47
(4) 解析方法	47
(5) 統計解析	48

III. 結果

1. 多摩丘陵における二次林の現状	51
(1) 文献調査	51
(2) 現地踏査	58
2. 放棄二次林におけるアズマネザサの刈り取りが林床の光条件、水分、温度条件に及ぼす影響	68
(1) 光条件	68
(2) 土壌含水率	72
(3) 地表面温度	75
3. アズマネザサの刈り取りと異なる地形が草本層の生育に及ぼす影響	79
4. アズマネザサの刈り取りが草本層の代表種（ヤブラン・ジャノヒゲ・オオバジャノヒゲ）の生長量・着花量・結実量に及ぼす影響	98
(1) 生長量	99
① 葉量	99
② 実生の初期生長	102
③ 乾物分配率	114
④ SPAD 値	124
⑤ 光合成速度と純光合成量	127
(2) 着花量	129
① 着花率	129
② 着花回数	131
③ 花序数	131
④ 花数	131
(3) 結実量	136
① ポリネータの観察	136
② 結実株	140

③結果率・・・143

IV. 考察

1. 多摩丘陵の二次林の現状・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・146

2. 放棄二次林におけるアズマネザサの刈り取りが・・・・・・・・・・・・・・150
林床の光、水分、温度条件に及ぼす影響

3. 放棄二次林におけるアズマネザサの刈り取りが草本層の生育に及ぼす影響・・・・152

4. アズマネザサの刈り取りが草本層の代表種（ヤブラン・ジャノヒゲ・・・・・・・・156
・オオバジャノヒゲ）の生長量・着花量・結実量に及ぼす影響

(1) ヤブラン、ジャノヒゲ、オオバジャノヒゲの生活史・・・・・・・・・・・・156

(2) ヤブラン、ジャノヒゲ、オオバジャノヒゲの生長量に及ぼす・・・・・・・・157
アズマネザサの刈り取りの影響

(3) ヤブラン、ジャノヒゲ、オオバジャノヒゲの着花量に及ぼす・・・・・・・・159
アズマネザサの刈り取りの影響

(4) ヤブランの結実量に及ぼすアズマネザサの刈り取りの影響・・・・・・・・160

5. ヤブランの生長量・着花量・結実量の相互関係・・・・・・・・・・・・・・163

(1) 結実量と着花量・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・163

(2) 着花量と葉量・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・164

V. 総合考察・・・166

1. アズマネザサの刈り取りの効果・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・166

2. 自然再生への応用・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・172

引用文献・・・176

要旨・・・194

SUMMARY・・・200

謝辞・・・206

I. はじめに

1. 郊外の緑地の現状

(1) 郊外の緑地の植生の変化

1960年代の高度経済成長後、関東地方の東京都から神奈川県に連なる多摩丘陵周辺部では、ニュータウンの建設等によって土地利用形態が大きく変化し、緑地の分断が起きた(武内・吉岡 1982、野口 1988、Ichikawa et al. 2006)。関東地方において、伝統的な管理によって維持されてきた農用林の一つであるコナラ林は、燃料の供給を主目的に10~20年周期の皆伐と萌芽更新、毎年の落ち葉かきや下草刈りによって維持されてきた(Iwatsuki 2008)。しかしながら、化石燃料の普及により、農用林としての需要は衰退し、下草刈りや間伐等の管理が放棄されたことで、植物相は大きく変化した(Washitani 2001、Kobori & Primack 2003、Morimoto 2011、Yokohari & Bolthous 2011)。二次的自然の損失は植物種のみならず、動物の多様性にも影響を及ぼすことになり(Katoh et al. 2009)、原生的な自然の損失以上に生物多様性を低下させる原因となった(鷲谷・矢原 1996)。二次的自然における人為的管理が植生に及ぼす影響については国外においても、報告されている(Mason & Macdonald 2002)。我が国では、環境省が掲げる生物多様性国家戦略において、第2の危機を、「自然に対する働きかけの縮小による危機」としており、産業構造や資源利用の変化と、人口減少や高齢化による活力の低下に伴い、里地里山における自然に対する働きかけの縮小が指摘されている(環境省 2012)。

服部ほか(1995)は国内の里山の現状について、①孤立化、②遷移の進行、③松枯れ、④高木林化、⑤ツル植物の繁茂、⑥ササ類の繁茂、⑦竹林の拡大、⑧動物の影響、⑨人の影響、⑩種多様性の変化、⑪植栽植物の侵入の大きく11つに整理している。

孤立化による生物に与える負の影響として、緑地の分断によって、緑地面積が減少し、出現頻度が減少する種も存在する(石田ほか 2002)。また、個体群サイズの減少による遺伝的退化の問題、孤立林間の距離の増加に伴う繁殖体の散布距離増加による孤立林相互間の移入率の減少、林内及び林縁環境の変化などが挙げられる(山本 1987)。例えば、浜端(1980)は東京都の武蔵野台地の二次林45地点における毎木調査と草本層の方形区調査で、二次林の孤立化が、出現植物の散布様式に影響を示し、移動分散能力の低い重力散布型の種子の種が減少することを報告している。二次林が遷移していく中で優占種となりうるシラカシ(*Quercus myrsinaefolia* Blume)が定着するためには、樹林地の外部からの種子の供給を受ける必要がある(加藤ほか 1997)。

さらに、森林や緑地の分断化や孤立化の影響は植物に対する直接的な影響だけに限られない。動植物の生息地面積の減少は、虫媒植物にとって、花粉の送粉に必要となる花粉媒介者との関係にも影響を与える(Kokb & Diekmann 2005、Steffan-Dewenter et al. 2006)。近接の草原の距離が離れるほど、個体あたりの種子数や結果率に影響し(Steffan-Dewenter &

Tscharntke 1999)、多年草であるエゾエンゴサク (*Corydalis ambigua* Cham. & Schltldl) の結実率は、ポリネータ (花粉媒介者) の訪花頻度の低下により、住宅地に囲まれた孤立林で低下した (八坂ほか 1994)。すなわち、森林の減少はポリネータの個体群に負の影響を及ぼすことで、結実の際にポリネータに依存するような自家不和合性の植物の結実率の減少につながる (Taki et al. 2007)。都市近郊の緑地面積の縮小は、遺伝的多様性は減少させる (Van Rossum 2008、Toma et al.2015)。

一方で、管理放棄による高木林化やツル植物・ササ類の繁茂、竹林の拡大によって (Okutomi et al. 1996、本江ほか 2008)、林床の光環境も変化する。樹林管理は、従来、林学の分野で研究が進められ、植物種の多様性に及ぼす影響についても整理されている (長池 2002)。緑地学における樹林管理は 1980 年代頃から環境の保全やレクリエーションを主目的として、着手し始めている (石坂 1987 a)。一般に、里山など二次的な自然における種の多様性には気温、降水量、土壌といった自然条件に加えて、人為的管理またはそれに関連するササ類や常緑木本の被度が強く関与している (鎌田・中越 1990、斉藤ほか 2003)。これらは林床植生を大きく変化させる要因となることから、里山の多様性がどのように維持されてきたのか、荒廃した二次林を再生するためにはどのような管理が有効なのかについて、様々な研究が行われてきた (浜端 1980、重松 1984、鎌田・中越 1990、辻・星野 1992、浜田・倉本 1994、Kobayashi et al. 1999、深田ほか 2000、山崎ほか 2000、細木ほか 2001、島田・藤原 2002、加藤・谷地 2003、斉藤ほか 2003、松浦ほか 2004、山瀬ほか 2005、島田ほか 2008 河部ほか 2015、Okonogi & Fukuda 2017)。

(2) アズマネザサの処理の方法とその効果

関東地方の管理放棄した二次林で繁茂してしまうササとしてアズマネザサ (*Pleioblastus Chino* Makino) が挙げられる (宮脇 1986)。アズマネザサなどのササ類が林床を覆ってしまった二次的自然を維持管理していく方法としては、農薬等の薬剤散布を除くと、これまでに①放置する、②間伐や皆伐 (萌芽更新) する、③火入れ、④落ち葉掻き、⑤下草刈りの手法が行われてきた。①の放置するについては、自然の遷移に委ねることになる。様々な管理様式を行った地点での植生等の比較は行われているものの、アズマネザサなどが密生した林分がシラカシ林へ変化した具体的な報告事例はみられない。シラカシ群落にアズマネザサが繁茂しない報告があるが (藤村 1994)、アズマネザサやクズ (*Pueraria montana* var. *lobata* (Willd.) Sanjappa & Pradeep) が繁茂した林床下において、コナラ (*Quercus serrata* Murray)、シラカシ、スダジイ (*Castanopsis sieboldii* (Makino) Hatus.) 実生の生存率は、ギャップ区に比べて低かったことから (Tokuoka et al. 2015)、ササが繁茂する環境における自然遷移は、きわめて時間を要するものと思われる。

②の間伐や皆伐などの管理については、鈴木・加藤 (1997) は皆伐後のコナラ林における樹木の種組成や主要樹種のサイズ分布は、皆伐後、十数年経た林は、皆伐から 35 年以上

経過した林と大きな違いがない程度まで回復すると報告している。また、Okonogi & Fukuda (2017) は過去に草地としての土地利用をもつ九州地方のクヌギ林において、15~20 年サイクルの伐採により、一年草の出現の増加や、アキノキリンソウ (*Solidago virgaurea* subsp. *asiatica* Kitam. ex Hara) やヒヨドリバナ (*Eupatorium makinoi* T.Kawahara & T.Yahara) などのネザサーススキ群集に属する種が出現し、草地に近い植生になるとともに、種多様性の増加をみている。さらに、種の多様性だけでなく、上層木の皆伐は林床植物の開花種数を増加させることが報告されている (深田・亀山 2005)。

③の火入れについては古くから草原を維持するために行われてきた植生管理技術である (津田 2001)。火入れによる植生への攪乱は、農地を開墾し、雑草の発芽を抑制させ、作物の収穫後の残りや木本種の枝葉を肥料にした後に雑穀の種子を蒔いて食料を得るための手段である「焼畑」、及び遷移を止め、ススキ (*Miscanthus sinensis* Andersson) などの草原を維持する「火入れ」が存在する (佐野 2009)。火入れは茅葺きや家畜の飼料、田畑の肥料、牛馬の放牧のために行われ (佐野 2009)、関東地方においても、主に武蔵野台地周辺で火入れが行われていた (田村・本田 1941)。火が植物に与える効果としては、地上部を焼き殺すという直接的な影響のほかに温度による埋土種子の休眠解除が挙げられる (津田 2001)。また、ササ繁生地における植林地造成や人工草地造成に火入れ法を併用させることもある。そのような観点からチマキザサ (*Sasa palmata* (Burb.) E.G.Camu) の再生に与える影響について、火入れ後 2 年目に萌芽したチマキザサ個体は火入れしない地のものと同じ程度まで回復したと報告されており (内藤ほか 1968)、定期的な火入れによって効果が現れる。

④の落ち葉掻きについては、一般的には、過度なリターの堆積によって、発芽を阻害するが (Beatty & Sholes 1988、Carson & Peterson 1990)、リター層の厚さによって、ヤマユリ (*Lilium auratum* Lindl.) の有性繁殖と無性繁殖への配分を変化させる可能性 (永留ほか 2014) や種子発芽時などの土壤乾燥を防止するためのリターの必要性 (阿部・橋本 2005、Kanazawa et al. 2018) などが報告されている。

⑤の下草刈りについては、異なる管理状態 (放置、刈り取り、踏圧、耕作) の草本群落を対象にした調査では、伝統的な刈り取りを行うことで、普遍的な種の増加だけでなく、キツネノボタン (*Ranunculus quelpaertensis* Nakai)、ツリガネニンジン (*Adenophora triphylla* (Thunb.) A.DC.) やワレモコウ (*Sanguisorba officinalis* L.) のような特徴的な種がみられたり (Kitazawa & Ohsawa 2001)、絶滅危惧Ⅱ類 (環境省 2018) に指定されているキンラン (*Cephalanthera falcata* (Thunb.) Blume) の生育がみられたりする (寺井 2007、2008)。また、夏緑性の多年草であるチゴユリ (*Disporum smilacinum* A.Gray) やアキノキリンソウ (*Solidago virgaurea* L.) はササ類の刈り取りによって、生育量や開花量が増加した (畠瀬ほか 2005)。一方で、イカリソウ (*Epimedium grandiflorum* C.Morren) やアオヤギソウ

(*Veratrum maackii* Regel) の開花量の増加には、刈り取りに加え、上層木の間伐も必要であり（畠瀬ほか 2005）、複合的な手法をとることで効果が出るケースもある。さらに、下草刈りの頻度とヤマユリの抽だい個体数、着花個体数、着花個体比率、平均着花数とは正の相関があるという（根本ほか 2006）。

以上のうち、②間伐や皆伐（萌芽更新）、④落ち葉掻き、⑤下草刈りによって、林床植物の種数が増加し、開花する植物の種数や開花量も増加するが（重松ほか 1982、畠瀬ほか 2005、畠瀬ほか 2006、久保・長池 2007）、その程度は、種や個体によって異なる。そのため、これまで低木や林床草本を対象に開花に要する光量を検証する実験が行われてきた（表 1）。

また、林床管理は林床植物への直接的な影響のみならず、土壤環境にも影響する。辻・星野（1992）によるコナラ二次林における林床管理と土壤の理化学性の調査では、管理の停止によって土壤表層部の土壤硬度、孔隙率、全炭素、全窒素、EC、交換性塩基（Ca、Mg、K）の増加が報告している。また、篠村・大久保（2004）は林床を管理した表層 10cm の地点で EC、Ca²⁺、Mg²⁺、NO³⁻、全イオン濃度が小さくなることを報告している。下草刈りや落ち葉掻きは硝酸態窒素量を減少させることから、富栄養化の抑制に効果があるという（廣木ほか 2007）。加藤・谷地（2003）は管理放棄後の土壤の電気伝導度の変化の観点から、落葉広葉樹林の調査を行い、その結果、林床管理（落ち葉掻き）の放棄によって、土壤分解物の蓄積が起きる。その結果、電気伝導度が高くなると同時に、植生管理によって生長が抑えられてきた低木層以上の植物の生長を促進し、林床の被圧によって、林床植生を退行させるものと考えられている。

（3）郊外の緑地の利用と変化

上甫木（1996）は関西地方のニュータウン地区及びその周辺部（既成市街地、集落部）の居住者を対象として既存樹林の役割に関するアンケート調査を行った。その結果、動植物の生息の場としての役割を最優先とし、続いてレクリエーションの場としての樹林の活用を求めていると報告している。品田・立花（1975）によると、人間は森林の場合、同じクナラ・コナラ林などの落葉広葉樹林においても、低木層や草本層の植物が低いほど、安らぎ感が高く、1.0m 以上になることで評価が低くなると述べている。また、生活環境に緑豊かな自然を求める住民のニーズもあり、周辺に残る雑木林が都市公園や保全緑地として指定されるケースも存在する（亀山 1996）。このように、近年の里山管理の主目的は、薪炭などの供給から生物多様性の維持やレクリエーション林としての活用などに変化しつつある。近年では市民による里山管理が行われている（南山ほか 2001、2002）。また、管理放棄されてきた二次林の環境において、林内探索や林床管理などの林内作業を合わせることで、心理的ストレスを軽減させ、身近な緑地環境への関心を高める空間としての利用性があることが報告されている（上原ほか 2007）。しかしながら、我が国における市民によ

る管理面積はわずか 0.03%に過ぎないとされ（恒川 2001b）、管理が放棄されている里山は依然多い。

表 1 低木・草本種の生育・開花のための照度の目安

科名	種名	生活型	開花相対照度目安	生育可能相対照度	引用文献
クスノキ科	クロモジ	夏緑樹	10%	—	山瀬 (2010)
ユリ科	カタクリ	多年草	春期 40～50% 夏期 10%	—	養父ほか (1985) 養父 (1988)
	ササユリ	多年草	夏期 40～50%	—	養父 (1987)
ラン科	キンラン	多年草		夏期 10～40%	寺井 (2007)
ヒガンバナ科	キツネノカミソリ	多年草	春期 50%	春期 5%	養父ほか (1986)
キンボウゲ科	ニリンソウ	多年草	—	春期 5%	倉本 (1984)
カマツカ科	カマツカ	夏緑樹	20%後半～30%	—	山瀬 (2010)
サカキ科	ヒサカキ	常緑樹	10%	—	山瀬 (2010)
ツツジ科	ヤマツツジ	夏緑樹	20%	—	山瀬 (2010) 重松ほか (1985)
	アセビ	常緑樹	10%	—	山瀬 (2010)
	モチツツジ	夏緑樹	40%	—	山瀬 (2010) 重松ほか (1985)
	コバノミツバツツジ	夏緑樹	30%	—	山瀬 (2010)、 重松ほか (1985)
	ナツハゼ	夏緑樹	20%	—	山瀬 (2010)
モクセイ科	マツバアオダモ	夏緑樹	20%後半～30%	—	山瀬 (2010)
シソ科	ムラサキシキブ	夏緑樹	10%後半	—	山瀬 (2010)
	ヤブムラサキ	夏緑樹	10%後半	—	山瀬 (2010)
	キバナアキギリ	多年草	20%	—	小島・横井(1982)
モチノキ科	イヌツゲ	常緑樹	10%	—	山瀬 (2010)
キク科	アキノキリンソウ	多年草	—	夏期 50%	養父 (1989)
レンブクソウ科	コバノガマズミ	夏緑樹	10%	—	山瀬 (2010)
	ミヤマガマズミ	夏緑樹	10%	—	山瀬 (2010)
スイカズラ科	コックパネウツギ	夏緑樹	20%後半～30%		山瀬 (2010)

並びは邑田・米倉 (2012) に日本維管束植物目録に従う

(4) 林床管理の手法

これまで、林床管理の効果を中心に述べてきたが、必ずしも有効とは言えず、不適切な林床管理は却って負の影響を及ぼすことがある(大石 2015)。例えば、上層木の伐採後に適切な下草刈りが行われなかった場合、帰化植物や先駆性の樹木の出現により、野草類が減少した報告もある(松浦ほか 2004)。仮に一度、管理を再開し、埋土種子などによって種数が回復しても、再び管理放棄することで、タケ・ササ類が再生し、再び林床を覆ってしまう。すなわち、単年度事業などで1回だけの下刈りを行い、放置する、いわゆる単発的管理では、ササの再生(重松 1984、1988)などによって、かえってヤブ化を引き起こす(島田ほか 2008)。また、過度な緑地内への立ち入りは踏圧によって、土壌硬度が高まり、その結果、林床の低木層の植被率、出現種数を減少させる(根本ほか 1998、根本ほか 1999)。このような放棄二次林を保全、再生、活用していくためにも、目的にあった里山の管理方法の検討・導入が必要である。管理方法が自治体で提案されるケースも存在し、例えば、兵庫県では夏緑二次林の種多様性保全を目的とした兵庫方式と呼ばれる管理方法が提案されている(表 2)。横浜市では斜面林、薪炭林型クヌギ・コナラ林、景観保全型落葉広葉樹林、多様性保全型落葉広葉樹林など目標に応じた管理パターンが提案されている(横浜市環境創造局 2013)。

また、都市近郊の緑地を保全していく上で植物の視点からだけでなく、昆虫や鳥類、ほ乳類などの視点も考慮する必要がある(大石 2015)。園田・倉本(2008)は、非飛翔性哺乳類のジェネラリストにとって、孤立林は重要な生息地として機能する。一方で、孤立傾度が高まるにつれて、種の多様性が減少することを報告している(園田・倉本 2008)。つまり、移動能力がある動物においても、緑地の分断化の影響が生じている。また、一方、ササの存在は、日陰を作ることによる実生の生長を妨げるだけでなく、齧歯類が好む環境となることもある(Wada 1993)。

管理の有無が昆虫相に与える影響として、長期放置された森林の方が地表性昆虫相の種数および個体数は多くなるという(松本 2005、谷脇ほか 2005)。チョウ目については、落葉広葉樹林における伐採と出現種の関係について調査したところ、伐採直後は草刈りを行わないと、2年程度しか草原性種ができないという(Inoue 2003)。二次草地を対象とした研究事例では、管理放棄された草地に比べ、伝統的な管理の継続により、1年草、多年草の多様性の増加とともに、チョウ目、バッタ目の種多様性が増加した(Uchida & Ushimaru 2014)。このとき、集中管理をした地区では多年草、木本種、チョウ目、バッタ目の種多様性が伝統的管理に比べて減少した(Uchida & Ushimaru 2014)。

さらにアズマネザサの繁茂は、鳥類の種多様性に影響及ぼす(守山 1993、Ichinose & Katoh 1998)。アカマツ林・スギ・ヒノキ林を中心とした二次林内での調査結果では、アズマネザサを刈り取った結果、エナガ(*Aegithalos caudatus*)、シジュウカラ(*Parus minor*)、コゲラ

(*Dendrocopos kizuki*)、メジロ (*Zosterops japonicus*)、カシラダカ (*Emberiza rustica*)、カラヒワ (*Carduelis sinica*)、ホオジロ (*Emberiza cioides*) の個体数は増加するのに対し、林内の藪を利用するアオジ (*Emberiza spodocephala*)、ウグイス (*Horornis diphone*) は減少したと報告している。(守山 1993)。その理由として、稈高や密度の高いアズマネザサの生育によって昆虫相を増加させ、採食環境が良好になったことが関係していると考えられている(吉田ほか 2009)。

表 2 兵庫方式の管理目標

①	アカマツ、コナラ、アベマキなどの樹木による高林を目標
②	亜高木層、低木層、草本層に密生しているヒサカキ、ヒイラギ、アラカシ、ネズミモチ、ソヨゴなどの照葉樹の伐採
③	林冠を被い、樹幹を絞めつけているフジ、クズなどのツル植物の伐採
④	林床に繁茂しているネザサ類・ササ類、コシダ・ウラジロの刈り取り
⑤	松枯れなどによる枯死木の除去

(山瀬ほか 2005 より引用)

2. 多摩丘陵の自然と変遷

多摩丘陵は関東平野の南西部に位置し、東京と神奈川県との境に広がる丘陵地である。現在の行政区である神奈川県川崎市の多摩区、宮前区、麻生区、東京都町田市北部を中心とした地域に位置し、北は浅川・多摩川の沖積地をはさんで武蔵野台地に対し、南西は境川によって相模野台地に接する（図 1）。多摩丘陵は厚く関東ロームにおおわれた丘陵地で、黒ボク土が分布するが、丘陵地では、斜面の物質移動が激しいため、腐植層が削られやすく、淡色黒ボク土が中心となっている（宮脇 1986）。花粉分析によると、縄文時代の晩期以降には、モミ属、ツガ属、スギ（*Cryptomeria japonica* (Thunb. ex L.f.) D. Don）などの針葉樹とアカガシ亜属を主体とした冷温帯要素と暖温帯要素が交わる常緑針広葉樹林が成立していたという（増淵・上西 1996）。

小椋（1994）による迅速図の原図と偵察録を用いた明治 10 年代における関東地方の森林景観の分析では、森林の多くは松林や檜櫟であり、地域ごとに手入れや利用は一様ではなかったものの、定期的な伐採が行われ、官林などの特別な森林を除き、樹高が 10m 以上のものは少なかったと報告している。また、Fujihara et al.（2005）による千葉市を対象とした GIS を用いた解析でも、1960 年代には樹高が 5m 以下の落葉広葉樹林が 1990 年代には樹高 5m 以上の落葉広葉樹林に変化していることが明らかになっている。多摩丘陵周辺の植生状況としては、増淵・上西（1997）によって、迅速図や地誌類等の基本史料集から整理しており、明治時代前期の多摩丘陵の森林の多くは、地域ごとに若干の違いはあるものの、クヌギ（*Quercus acutissima* Carruth.）、ナラ類を主とする樹高の低い二次林に、マツ、スギなどの針葉樹が混じる雑樹林であったとされる。

二次的自然である、いわゆる里山は、地形条件の観点から大きく 2 つに分類される。1 つは平坦地に樹林地や採草地がみられるもので、台地型里山と呼ばれる（恒川 2001a）。もう一つは樹林地と谷津田を組み合わせた丘陵地型里山である（恒川 2001a）。関東周辺部の里山における両者の変遷過程は異なる。台地型里山は 1910～1920 年代の鉄道の開通や関東大震災以降の都市的施設の建設により、1970 年代には武蔵野台地南部の平地林はほぼ消滅したのに対し（恒川 2001a）、丘陵地型の里山は 1950 年代までは大きな土地利用の変化はなかったが、1960 年代以降に宅地が増加したという（恒川 2001a）。武内（1980）は多摩丘陵、あるいは周辺の小比企丘陵、加住丘陵、草花丘陵などのシラカシ群集域に含まれる丘陵地の土地利用変化を 1910 年代から 1970 年代にかけてまとめている。その報告によると、1970 年の時点で広葉樹林、針葉樹林ともに急速に減少し、都市的土地利用（集合住宅地、低密市街地）のほか、荒地、草地が著しく増加した（武内 1980）。田村ほか（1983）の東京 50km 圏における住宅用地開発件数のピークと一致している。現在の多摩ニュータウン地域では、明治初期には 6 割を占めていた森林が終戦直後には 4 割に減少し、昭和初期には、さらに 2 割までに減少している（小荒井 2010）。また、終戦直後には全体の 1 割だ

った改変地が昭和後期には5割を超えている（小荒井 2010）。

丘陵地の植物相の種組成は微地形によっても異なり、特に谷頭凹地や谷頭平底では、林床管理の影響以上に表土層の高い含水率の影響が大きいという報告もある（大久保ほか 2003）。また、谷戸地形において、水田耕作に日照確保するため、刈り取った草を肥料に用いるため、水田耕作者によって、定期的に下部谷壁斜面下端では刈り払いが行われてきた（北川ほか 2004）。丘陵地の下部谷壁斜面下端は植物相が豊かであり（北川ほか 2004）、多摩丘陵に位置する町田市図師町の調査では、いわゆる裾刈り草地では、少ない面積ながら、その周辺地域全体の植物のうちの約33%が確認されている（北川ほか 2005）。谷津地形は絶滅のおそれのある生物種の生息地となっていることから（Nakamura & Short 2001）、都市近郊に残存する丘陵地の二次林は多様な生物種の貴重な生息地といえる。

関東地方の管理放棄された多くの二次林では、アズマネザサの優占により林床植物の種の多様性が低下している（Iida & Nakashizuka 1995、Kobayashi et al. 1999）。Iida & Nakashizuka（1995）は、関東地方に点在する38カ所の孤立二次林を調査し、木本の種多様性は管理放棄後の年数とともに上昇するが、林床植物の種多様性はアズマネザサの繁茂によって低下していくことを示している。また Kobayashi et al.（1999）は、アズマネザサが優占するコナラ林で下刈りを実施した後、林床植生の追跡調査をおこない、刈り取り後12年放置した群落ではアズマネザサの地上部現存量が97%に達し、林床の種多様性が著しく低下したことを報告している。吉田（2002）は多摩丘陵に位置する神奈川県川崎市の生田緑地内の異なる6つの群落内（①ヒノキ林、②シラカシ林：アズマネザサが刈られているところ、③シラカシ林：アズマネザサのないところ、④雑木林：アズマネザサが刈られているところ、⑤雑木林：アズマネザサがあるところ、⑥アズマネザサ群落の調査において、アズマネザサの刈り取りが行われた雑木林が最も相対照度が高くなり、種数が多いことを報告している（図2）。また、松浦ほか（2004）は狭山丘陵のコナラやアカマツ（*Pinus densiflora* Siebold & Zucc.）を中心とした二次林内で上層木の伐採とササや低木類などの下層植生の除去を行った伐採区、下層植生のみを除去する下刈区、植生管理の行われていない放置区を加えた3つの管理タイプで調査を行った結果、アズマネザサやヒサカキ（*Eurya japonica* Thunb.）の被度が高い調査区では下層植生の出現種数が少なく、下草刈りや伐採によって、草本層出現種数が増加することを報告している。

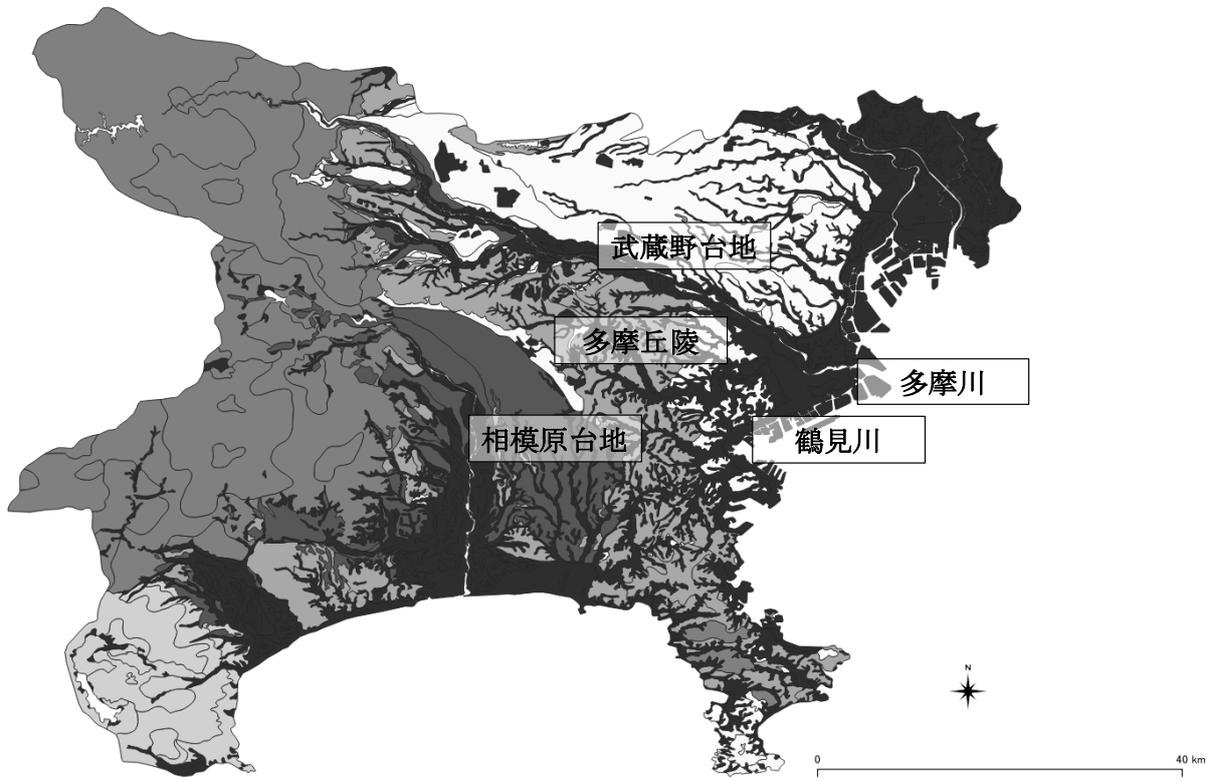


図 1 東京都および神奈川県 の地形区分 □ : ローム台地、▣ : 火山地、▤ : 丘陵地
 ▥ : 山地、▦ : 台地段丘、▧ : 低地 国土調査による 20 万分の 1 土地分類基本
 調査 東京都、神奈川県 の地形分類図 (<http://nrb-www.mlit.go.jp/kokjo/inspect/landclassification/download/index.html>) を使用し、著者が GIS ソフトウェアは QGIS Desktop 3.4.4 により作成したものである。

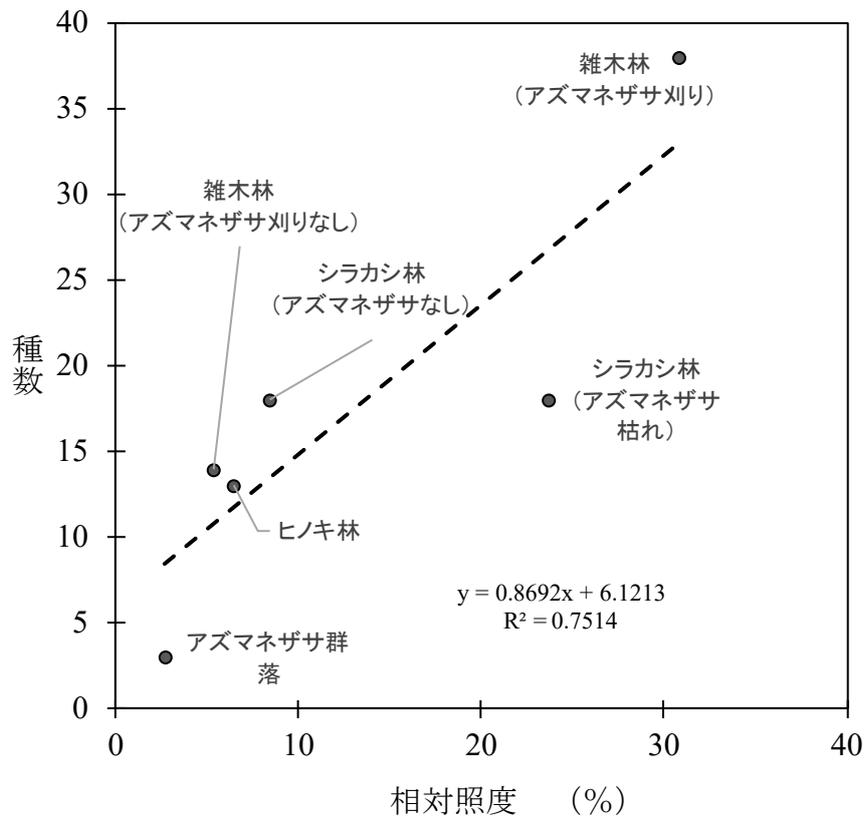


図 2 相対照度と種数の関係 吉田 2002 より筆者が作成

3. 研究課題

前節までの一連の研究レビューから、関東地方におけるアズマネザサの繁茂が林床植物の種多様性を著しく低下させてきたことは間違いない。しかし、従来の緑地学や造園学の分野における管理放棄された二次的自然の再生の研究は、植生レベルの種の多様性や個体群レベルでは、稀少種の保全や開花による景観の創出に視点が当てられていた。

関東地方の放棄二次林で刈り取り管理を“再開”（継続）し、林床の環境や種組成、種多様性がどのように変化するかを長期的に調査した例は極めて少ない。下刈りに伴う植生の変遷は継続的に把握していく必要がある（石坂 1982）。山瀬ほか（2005）の兵庫県内で20の調査区を設置し、兵庫方式（表2）による管理の導入後、9年目までの種数の変化を追跡調査し、多くの調査区で種数は増加し、管理後5年目までは効果が継続したと報告している。しかし、5つの調査区を除いては初年度のみ管理である。実際に管理放棄されてきた二次林（20年間の無管理）において、下刈りを実施し、その復元過程を検証した例として、藤間・藤原（1998）が報告しているが、管理後の4年目までのデータである。松浦ほか（2004）も一時的な評価に留まっており、長期的に調査した例としては山瀬（2012a）の管理11年後の様子などに限られている。

また、林床植物の生育や開花調査の多くは希少種または、好陽性の草本を対象としたものであり、常在度が高い種の繁殖状況について、詳細な報告は少ない（表1）。さらに、里山の管理による開花量に関する調査の多くが個体群の保全を目的としているものの、開花景観による修景を目的しているものであり、結実や種子生産に至るまで議論した研究は限られる（稲垣 2003、根本ほか 2005、山田・南 2015）。

福井・荒木（2017）は種子繁殖とクローン生長の違いについて、表3のようにまとめている。固着性である植物にとって、地下茎などで行われる無性繁殖（栄養繁殖：vegetative reproduction）は個体群を長期的に維持できるが、空間・時空的に分散能力は乏しいといわれている（富松ほか 2007）。すなわち、仮に生育していても、有性繁殖（sexual reproduction）、すなわち、開花から結実が行われなければ、緑地の分断の進行や何等かの攪乱が発生した際に、多くの地点で植物個体群が長く持続できる可能性は減少する（Kolb & Diekmann 2005）。緑地の分断に伴って、出現頻度が減少する種の傾向は、多年生草本で多くなるという報告がある（服部ほか 1994）。一般に種子植物の個体群の更新には種子生産が不可欠であり（富松 2005）、植物の個体群サイズが小さくなると種子生産量は減少する（Hobbs & Yates 2003）。このことから、分断化などによって、種子供給源が制限される都市近郊の孤立林において、移動散布能力を有する種子繁殖の有無の定量化は重要である。

植物の有性繁殖、すなわち、結実を制限する要因として、花粉制限仮説（Pollen Limitation）や資源制限仮説（Resource Limitation）などが提唱され、多くの検討がなされている（Bloom et al. 1985、Campbell & Halama 1993、Larson & Barrett 2000、Guitia'n et al. 2001、Knight et

表 3 種子繁殖とクローン成長の非対称性（福井・荒木 2017 より引用、一部著者修正）

繁殖様式で異なる点	種子繁殖 (有性繁殖)	クローン生長 (無性繁殖)
分散距離	長い	短い
初期個体サイズ	小さい	大きい
遺伝的変異	あり	なし
成熟個体から 生産される個体数	多い	少ない

al.2005)。花粉制限とは実をつけようと花や胚珠を用意していたにも関わらず、昆虫の訪花頻度が低かったなどの影響により十分な花粉数が雄蕊の柱頭に運ばれなかったという考えである (Kato et al. 2009、大原 2010)。資源制限とは、仮に柱頭に花粉が十分について、受精が行われたとしても、それを果実や種子へ発達させるための資源が不足している場合に考えられるものである (大原 2010、Sletvold & Ågren 2017)。繁殖成功に関する研究については、これまで生態学の分野で多くの研究がなされてきた。例えば、雪解け時から上層木の展葉による林冠閉鎖までの期間に出葉から開花する春植物の結実には、上層木の展葉期間が大きく関係する。上層木の展葉期間が早まったことで、林床の光量が減少した結果、カタクリ (*Erythronium japonicum* Decne.) の結実量が低下することも報告されている (Kim et al. 2015)。しかしながら、緑地学の分野では、上述の通り、種組成や開花種やその光量に関する研究は進んでいるものの、林床管理を行うことで、光合成量がどのように変化するのか、林床管理がポリネータにどのように変化するのかについて、二次草地での一部の研究 (Uematsu et al. 2010、Uchida & Ushimaru 2014) を除いてほとんど検討されていない。

以上、植物に関しては既往の研究では林床管理の有無による植生構造の短期的な比較や好陽性の草本や希少種の開花状況や自然再生手法について、多くの知見は存在する。長期間の管理放棄による程高 2m 前後のアズマネザサの繁茂は常緑の草本層に生育する植物の葉量や着花量に影響するものと考えられる。管理を再開したことによる長期的な植物の生長量の変化、また、アズマネザサの林床下における草本層の林床植物の開花や結実状況については、不明な点が多い。有性繁殖を行うには、着花を増やし、有性繁殖個体を増やすことが必要である。特に有性繁殖個体の増加は、種子生産による個体群の維持だけでなく、花や実による景観の向上にもつながることから、放棄二次林 (放置二次林) を対象に多くの研究が取り組まれてきた。しかし、その結実に至るまでの定量化がなされてことは少ない。よって、開花量 (着花量) が増えたからといって、有性繁殖が刈らずしも増加したとは結論づけられない。

そこで本研究では、関東地方西部の多摩丘陵における管理放棄された二次林の草本層を踏査するとともに、長期間 (30~40 年) 管理放棄された関東地方の孤立二次林において、刈り取り管理を再開し、7 年間毎年の管理を継続し、①関東地方の放棄二次林で長年アズマネザサが生育繁茂すると、その林床下にはどのような植物が生育するのか、②再生させる方法として可能性のある手法は何か、すなわち、アズマネザサを刈り取った時に再生できる植物として可能性のある植物は何か、③実際にアズマネザサを刈り取った時に再生する植物の動態がいかなるものか、有性繁殖個体を増やすためにはどうするのか? ④その時の要因は何なのかについて調べた。

4. 用語の整理

本研究では、草本層の植物の生育量・着花量・結実量について、表4の通り定義、類型化した。

表4 本研究における用語の整理

高木層	高さが低木層以上のもの
低木層	高さ 2~4m のもの
草本層	高さ 0~2m のもの 草本層のうち、特に二次林下の林床の個体レベルの植物を示す際に用いる。
生育量	被覆面積と生長量に分け、生長量はさらに葉量と地上部の生存率に分ける。
被覆面積	各コドラートの調査における直上からみた縦×横で算出した数値
生長量	葉量と地上部生存率に分ける
葉量	葉数と葉数増加率に分ける
葉数	調査株または実生個体の葉数
葉数増加率	調査期間中の葉数の増加割合
地上部生存率	実生の初期生長における地上部の生存率をさす。(地上部生存個体数/調査個体数×100)
SPAD 値	葉緑素含量を示す値
着花	1 つ以上の花を着けた場合を着花とする。
着花量	着花率、着花回数、花序数、花数に分ける。
着花率	(各調査プロットの着花株数/各調査プロットの調査対象株数×100)
着花回数	調査対象株の調査期間中の着花した回数 (0~2 回)
花数	1 花序内の花数

表 4 続き

	花序数	株あたりの花序数
結実		花が結実したもの。 ※受粉の段階、自家不和合性や訪花昆虫の有無についても含む。種子の成熟は考慮しない
		結実株率と結果率、(ポリネータの観察も含む)
結実量	結実株率	(結果した株数/調査対象株×100)
	結果率	(花数のうち、結果した果実数/花数×100)、または(結果した花数/授粉処理を行った花数×100)

5. 論文の構成

本論文の章立てと論文のフローを図3に示す。本論文は①放棄二次林におけるアズマネザサの刈り取りが林床植生にどのように変化するのか、②アズマネザサの刈り取りが林床植物の開花・結実にどのような影響を与えるのかについて検討するため、図3に示すように、研究を進めた。

本論文の構成は大きくI.はじめに、II.方法及び材料、III.結果、IV.考察、V.総合考察となっている。I.はじめにでは、1.郊外の緑地の現状、2.多摩丘陵の自然と変遷、3.研究課題、4.用語の整理の4点について述べた。

II.方法および材料では、調査対象地および、調査対象種を設定するために、二次林における管理の状態（有無）が異なる場所の林床下の植物を現地踏査によって調べた。管理放棄された二次林では、アズマネザサが生育繁茂していること、その下には共通してヤブラン (*Liriope platyphylla* F.T.Wang & Tang)、ジャノヒゲ (*Ophiopogon japonicus* (Thunb.) Ker Gawl.) がみられることを明らかにし、本研究の材料として、重要な調査対象種となることを示した。この現地踏査の結果をもとに、アズマネザサの刈り取りが林床植物の生長量・着花量・結実量に及ぼす影響を明らかにするためには、クヌギコナラ群集に位置し、ヤブラン、ジャノヒゲが林床を優占する放棄二次林が調査地として妥当であるものと判断した。そのため、多摩丘陵の中央部付近にあり、斜面の角度（方位）が複雑な地形を成す神奈川県川崎市麻生区（早野梅ヶ谷特別緑地保全地区）を選んだ。この時、栄養繁殖の有無の観点からヤブランを研究の主対象とした。放棄された二次林の再生のためには定期的な下草刈りが妥当であると判断し、実験対象種と実験場所を決めた後、本研究の主目的である有性繁殖、すなわち、開花、結果が行われるための諸条件や要因を環境と生活史の視点から調べた。

アズマネザサの刈り取りを再開した時、アズマネザサ林床下に優占していたヤブランを対象とし、①刈り取りによって草本層の生育量は増加するのか？②刈り取りによって、草本層の植物の開花（着花量）は増加するのか？③林床植物の開花（着花量）は生長量の影響を受けるのか？④刈り取りによって林床植物の結実量は増加するのか？⑤林床植物の結実量は受粉（方法）の影響を受けるのか？⑥刈り取りによって受粉（訪花個体）は増加するのか？⑦受粉は林床植物の開花（着花量）の影響を受けるのか？を調べ、それぞれの項目について⑧刈り取りによる林床の環境条件（光条件・水分・地温）の変化との関係について検証した。

IV.考察では著者が現地調査や実験で得た結果の知見をもとに、不足の知見を文献調査で補足し、二次林を長期間管理放棄した後の林床植生におけるアズマネザサの刈り取りが林床に及ぼす影響、及びヤブランの生長量・着花量・結実量の各段階に与える影響を求め、その要因を探るためにヤブランの生長量・着花量・結実量の相互関係についてまとめた。

V.総合考察では、Ⅲ. 結果、Ⅳ. 考察を踏まえ、アズマネザサの刈り取りは生育や有性繁殖（開花や結実）にどのような影響を及ぼすのかをまとめ、放棄二次林下の草本層の自然再生手法や今後管理のあり方について述べることで、草本層の生育及び着花・結実に及ぼすアズマネザサの刈り取りの意義について総括した。

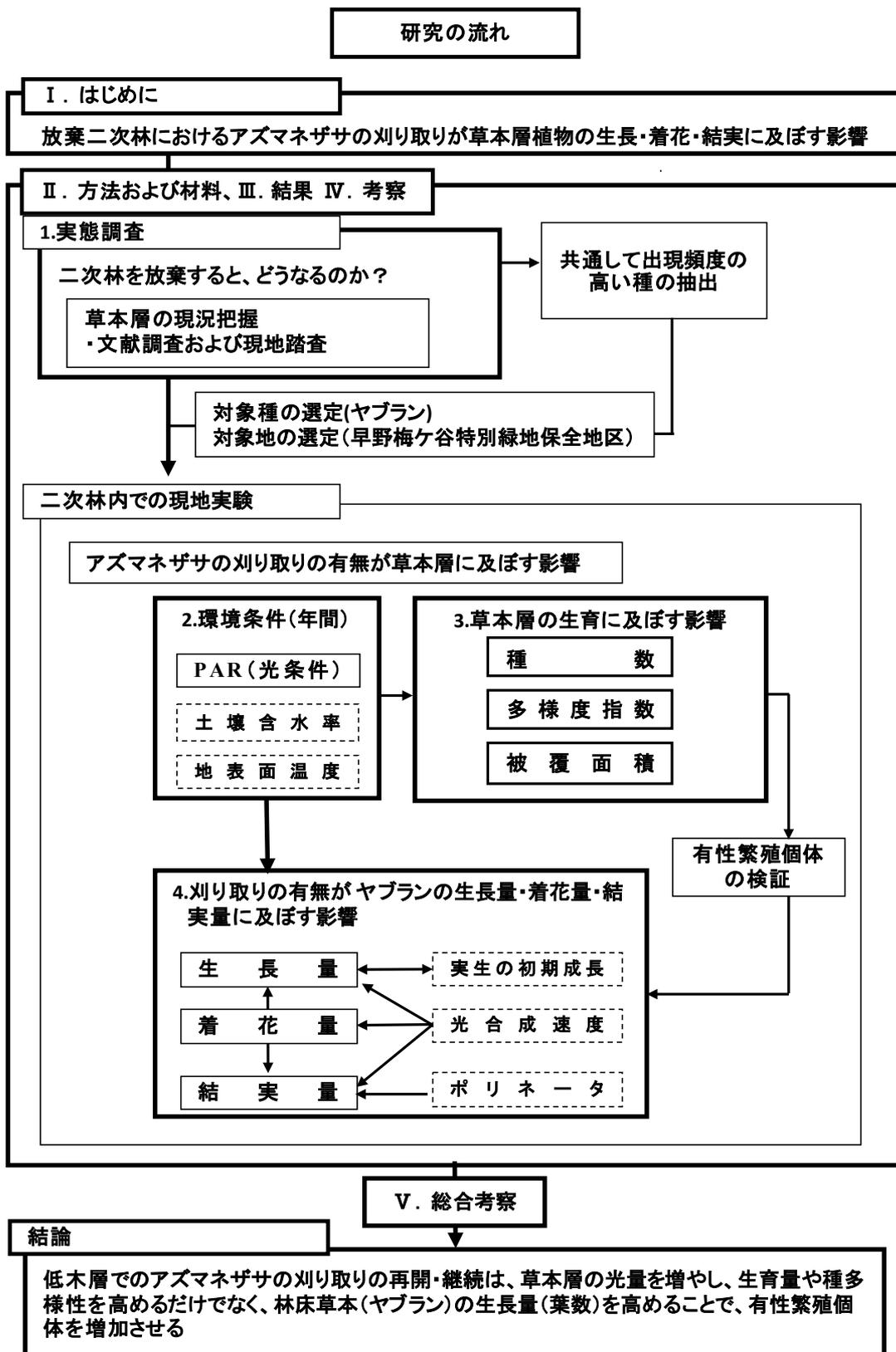


図3 本論文の章立ておよび研究フロー ※点線枠の項目は要因検証のための調査項目を示す

II. 方法および材料

本研究では都市近郊のクヌギーコナラ群集の緑地における林床植物の生育状況について、管理放棄された状態と思われる 1970~'80 年代の状況について、文献調査を行うとともに、現在の緑地の状況について現地踏査を行った。その後、調査対象地を設定し、放棄二次林におけるアズマネザサの刈り取りの影響について、草本層の変化、ヤブラン及び、ヤブランと同亜科で近縁種であるジャノヒゲ、オオバジャノヒゲ (*Ophiopogon planiscapus Nakai*) の生長量・着花量・結実量について、実験的に調べた。以下に具体的な調査方法について述べる。

1. 多摩丘陵の二次林の現状

(1) 文献調査

都市近郊の二次林であるクヌギーコナラ群集に属する緑地の林床に生育する林床植物を把握するために、「日本植生誌 関東」(宮脇 1986)、「東京都植生調査報告書」(東京都環境保全局自然保護部 1987)、「川崎市および周辺の植生: 環境保全と環境保全林創造に対する植生学的研究」(宮脇ほか 1981) のブラウーンブランケ法による植生調査結果からクヌギーコナラ群集を抽出し、草本層の出現植物の出現頻度の整理を行った。その後、アズマネザサの出現が植物の出現種数に及ぼす影響を検証するため、アズマネザサの生育状況(アズマネザサの生育なし・草本層のみ出現・低木層のみ出現・草本層と低木層に出現)ごとに平均出現種数および、草本層の平均出現種数を算出した。また、アズマネザサの生育状況、調査面積、標高、傾斜が総出現種数、草本層種数に及ぼす影響を統計的に明らかにするために、総出現種数、草本層の出現種数を応答変数、アズマネザサの生育状況(因子型)、調査面積、標高、傾斜を説明変数にした一般化線形モデル(GLM: Generalized Linear Model)を用いた統計解析を行った。確率分布として、ポワソン分布(log link 関数)を仮定した。さらに、アズマネザサの生育の有無、調査面積、標高、傾斜がヤブランの出現の有無、ジャノヒゲの出現の有無に及ぼす影響を検証するため、ヤブランの出現の有無(因子型)を応答変数、アズマネザサの生育の有無、調査面積、標高、傾斜を説明変数にした GLM 分析を行った。確率分布として、二項分布(logit link 関数)を仮定した。

以上の解析には、いずれも R version 3.2.2 (R Development Core Team 2016) を用いて行い、赤池の情報量基準(AIC: Akaike's Information Criterion)をもとにして、AIC が最小となるモデルの組み合わせを採用した。

(2) 現地踏査

調査対象種を選定するため、現在の多摩丘陵周辺に残存する緑地に生育するアズマネザサと草本層、林床植物の調査を行った。調査範囲は多摩川周辺の中流~下流域の緑地

とした。ヤマザクラの巨木が確認された緑地 28 地点 73 ヶ所（右岸 17 地点 54 ヶ所、左岸 11 地点 19 ヶ所）を対象地とした（図 4、表 5）。その理由としては、ヤマザクラの群生が雑木林において成立する要因として、何らかの理由による伐採の延期や停止、あるいは境界などの一種の目印としての刈り残しなどがあげられる（山本・高橋 1991）。すなわち、ヤマザクラの巨木の生育は、かつて何らかの人為的攪乱が行われていた二次林と予想されたためである。ヤマザクラの巨木を中心とし、10m×10m または 20m×20m のプロットを設置し、プロット内の草本層の出現種の調査を行った。調査期間は 2014 年 3 月 21 日～2014 年 7 月 6 日とし、フロラ調査法を用いて行った。また、アズマネザサについてはブラウン-ブランケ法による被度（+；1%以下、1；1~5%、2；6~25%、3；26~50%、4；51~75%、5；76%以上）の調査を行った。但し、早野聖地公園については、川崎市建設緑政局（2016）による早野梅ヶ谷特別緑地保全地区 保全管理計画のクヌギーコナラ群集の調査資料を用いた。

出現種は種子散布型による風散布（D1）、動物散布（D2）、自動散布（D3）、重力散布（D4）、栄養繁殖（D5）の 5 つに区別した。また、生活型（一年草、落葉性多年草、常緑多年草、落葉低木、落葉高木、常緑低木、常緑高木、つる植物、シダ植物、未分類）を沼田・浅野（1978）、沼田ほか（1990）、浅野（2005）の文献を参考に分類するとともに、生育環境について、日本野生植物館（奥田 1997）を参考に分類（人里、水辺、海岸、草原、雑木林、照葉樹林、夏緑樹林、高原、外来種、園芸種、未分類）した。なお、上記文献に記載のない一部の種については、その近縁種のを参照した。また、外来種については日本の帰化植物（清水 2003）の記載に基づき分類した。

また、アズマネザサの生育の有無、高木の本数が総出現種数、草本層の出現種数に及ぼす影響を統計的に明らかにするために、草本層の出現種数、ヤブランの出現の有無、ジャノヒゲの出現の有無を応答変数、アズマネザサの生育の有無（因子型）、高木本数を説明変数にした一般化線形モデル（GLM：Generalized Linear Model）を用いた統計解析を行った。確率分布として、草本層の出現種数はポワソン分布（log link 関数）、ヤブランの出現の有無、ジャノヒゲの出現の有無については二項分布（logit link 関数）を仮定した。

以上の解析には、いずれも R version 3.2.2（R Development Core Team 2016）を用いて行い、赤池の情報量基準（AIC：Akaike's Information Criterion）をもとにして、AIC が最小となるモデルの組み合わせを採用した。

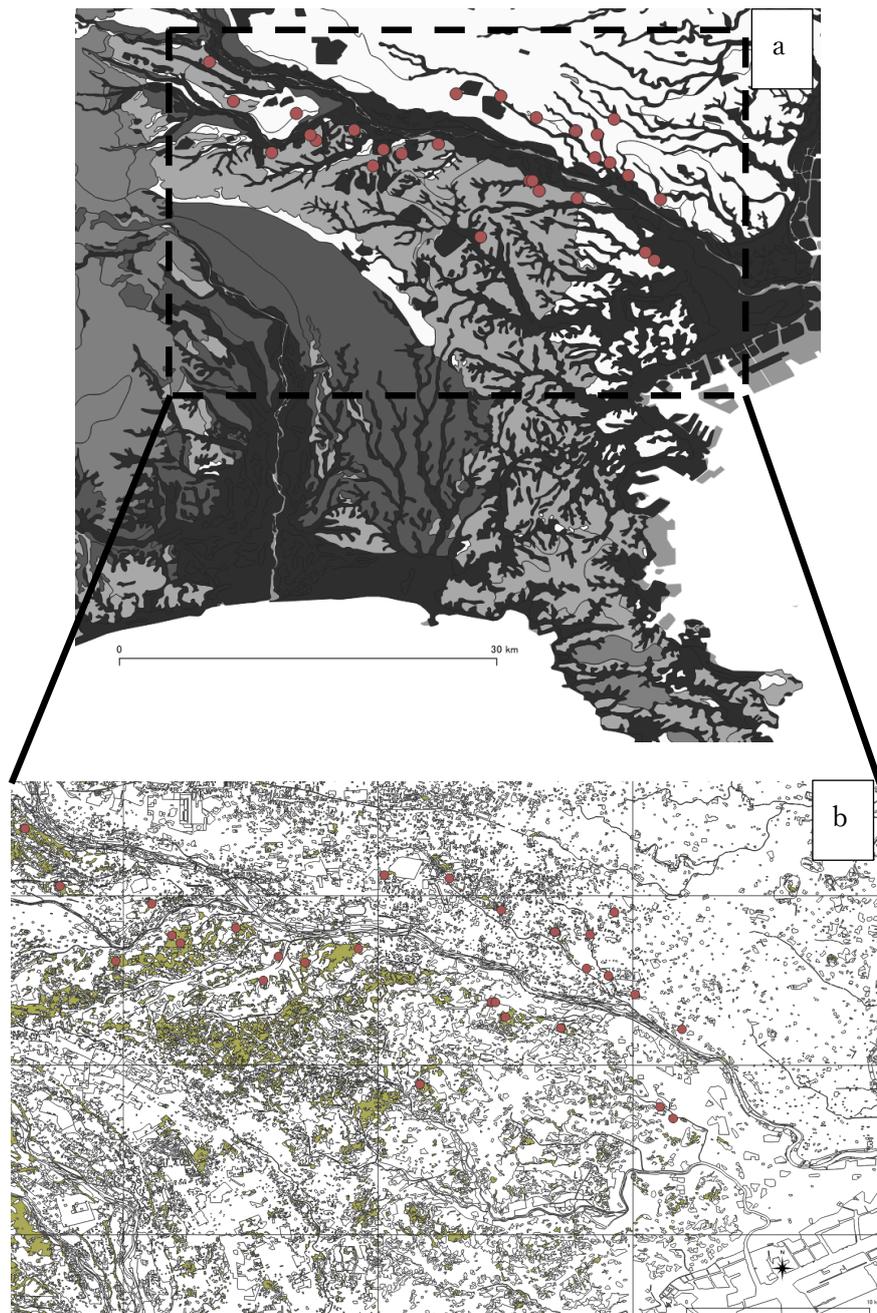


図 4 現地踏査地の位置と地形区分およびクヌギーコナラ群集

図中●が現地踏査地を示す。a：図 1 に現地踏査場所を示したものの。国土調査による 20 万分の 1 土地分類基本調査 東京都、神奈川県地形分類図 (<http://nrb-www.mlit.go.jp/kokjo/inspect/landclassification/download/index.html>) を使用し、著者が作成したものである。b：■はクヌギーコナラ群集および、コナラ群落を示す。1/25,000 植生図「東京都」、「神奈川県」GIS データ(環境省生物多様性センター)を使用し (<http://gis.biodic.go.jp/webgis/sc-025.html?kind=v67>)、著者が GIS ソフトウェアは QGIS Desktop 3.4.4 により作成・加工したものである。

表 5 現地踏査の調査日と調査場所 左：多摩川右岸側、右：多摩川左岸側

年	月	日	対象地	所在地
2014	5	24	生田緑地1	神奈川県川崎市多摩区枳形
2014	3	24	生田緑地2	
2014	3	24	生田緑地3	
2014	3	24	生田緑地4	
2014	3	25	滝山緑地1	東京都八王子市高月町、丹木町
2014	3	25	滝山緑地2	
2014	3	25	滝山緑地3	
2014	3	25	滝山緑地4	
2014	3	25	東高根森林公園1	神奈川県川崎市宮前区神木本町
2014	3	25	東高根森林公園2	
2014	3	25	東高根森林公園3	
2014	3	25	小宮公園1	
2014	3	25	小宮公園2	東京都八王子市眺町
2014	3	25	小宮公園3	
2014	3	25	小宮公園4	
2014	3	25	小宮公園5	
2014	3	25	小宮公園5	
2014	4	5	長沼公園1	東京都八王子市長沼町
2014	4	5	長沼公園2	
2014	4	5	長沼公園3	
2014	4	14	長沼公園4	
2014	4	5	貝取山緑地1	東京都多摩市貝取
2014	4	5	貝取山緑地2	
2014	4	5	貝取山緑地3	
2014	4	27	百草園 東電学園1	東京都日野市
2014	4	27	百草園 東電学園2	
2014	4	27	百草園 東電学園3	
2014	4	27	百草園 東電学園4	
2014	5	2	原峰公園1	東京都多摩市関戸
2014	5	2	原峰公園2	
2014	5	3	七生公園1	東京都日野市南平
2014	5	3	七生公園2	
2014	5	3	七生公園3	
2014	5	3	南平緑地1	東京都日野市南平
2014	5	3	南平緑地2	
2014	5	17	東豊田緑地・黒川清流公園1	東京都日野市東豊田、多摩平
2014	5	17	東豊田緑地・黒川清流公園2	
2014	5	17	東豊田緑地・黒川清流公園3	
2014	5	17	東豊田緑地・黒川清流公園4	
2014	5	18	東生田緑地1	神奈川県川崎市多摩区枳形
2014	5	18	東生田緑地2	
2014	5	18	東生田緑地3	
2014	5	18	東生田緑地4	
2014	5	18	東生田緑地5	
2014	5	18	東生田緑地6	
2014	5	18	東生田緑地7	
2014	5	18	堤岸古墳	神奈川県川崎市多摩区枳形
2014	6	1	井田平台緑地	神奈川県川崎市中原区井田
2014	6	29	桜ヶ丘公園1	東京都多摩市連光寺
2014	6	29	桜ヶ丘公園2	
2014	6	29	桜ヶ丘公園3	
2014	7	6	神庭緑地1	神奈川県川崎市高津区蟹ヶ谷
2014	7	6	神庭緑地2	
2014	7	6	神庭緑地3	
—	—	—	早野梅ヶ谷特別緑地保全地区	神奈川県川崎市麻生区早野

年	月	日	対象地	所在地
2014	3	21	祖師谷公園 みんなの森	東京都世田谷区上祖師谷
2014	3	21	芦花公園1	東京都世田谷区柏谷
2014	3	21	芦花公園2	
2014	3	21	若葉町3丁目第3緑地	東京都調布市若葉町
2014	3	22	等々力渓谷1	東京都世田谷区等々力
2014	3	22	等々力渓谷2	
2014	3	23	小坂永信下 瀬田4丁目広場	東京都世田谷区瀬
2014	3	23	大蔵運動公園	東京都世田谷区大蔵
2014	3	23	大蔵運動公園	
2014	3	29	深大寺 自然広場	東京都調布市深大寺南
2014	3	29	深大寺 野草園	
2014	3	29	成城3丁目緑地1	東京都世田谷区成城
2014	3	29	成城3丁目緑地2	
2014	4	20	南多摩城山公園1	東京都稲城市向陽台
2014	4	20	南多摩城山公園2	
2014	4	29	大沢緑地1	東京都三鷹市大沢
2014	4	29	大沢緑地2	
2014	6	5	浅間山公園1	東京都府中市若松町
2014	6	5	浅間山公園2	

2. 放棄された二次林の再生方法、アズマネザサの刈り取りの妥当性

多摩丘陵ではアズマネザサの繁茂は林床植生を衰退させている主要因の一つとされる。アズマネザサは「めかい」と呼ばれる竹細工の一つとして利用され、そのため、定期的な刈り取りが行われていたようである（坪郷 1998、谷本ほか 2013）。しかし、現在では、その利用もなく、長期間に亘り刈り取りが行われず、稈高が 2m を超える高さとなり、林床植生の種数やその量に大きく影響している。

日本産のタケ・ササ類とはメダケ属、ヤダケ属、ササ属、スズタケ属、スズササ属、アズマザサ属の 6 属に分類することができるイネ科タケ亜科の植物である。アズマネザサはメダケ属に属する稈高 3m、直径 10mm に達する常緑のササである。生育地は本州のフォッサマグナの西縁を境に、東側、関東地方に多く分布する（小林 2017）。神奈川県内においても、丘陵地や沖積地に普通のササ類で、山地を除く県内に広く見られるが、西部および北部、南部海岸沿ではやや少ない分布を示すと報告されている（図 5、木場ほか 2018）。

アズマネザサをはじめとするイネ科植物の繁茂に対する対処法として、前述の通り、①放置する、②間伐や皆伐（萌芽更新）する、③火入れ、④落ち葉掻き、⑤下草刈りなどの刈り取り、⑥薬剤散布が考えられる。その中、(i) 関東地方の里山放棄林ではアズマネザサが多く繁茂すること、(ii) 現在の樹齢が 40 年を超すようなコナラの伐採では、年齢とともに萌芽更新は困難であること（外館 1994、小谷 2012、山瀬 2012b）、(iii) 生育繁茂しているアズマネザサ下では、上層木の落葉期間中でも光量が減少し、年間を通して光環境が劣悪となることから、上層木の落葉広葉樹以上に光環境を悪化させる要因となると予想されること、(iv) 刈り払いによる地上部の破壊の可能性があること（深田 2007）、(v) 春植物と上層木の関係に関する既往研究が多くみられること（Kawano et al. 1982、Ida & Kudo 2008、Kim et al. 2015）、等の理由で、本研究ではアズマネザサを刈り取りや伐採の対象とし、手刈り手法を用いた。

アズマネザサの葉の寿命は短いもので半年、長いもので 1 年となり、2 年間の落葉量では葉の展開期である 5～6 月と秋の落葉期の 10～12 月に特に多いが、春秋以外の季節にも全落葉量の約 40% が落葉しており、生育期間中でも間断なく落葉する（河原・佐藤 1977）。また、アズマネザサの地下部の現存量の季節変化では、8 月や 10 月の地下部の現存量（地下茎と細根の合計）は、1.23、1.27kg/m² で、2 月、4 月、6 月の 1.51、1.31、1.40kg/m² よりも少ないことから、貯蔵養分の季節による移動が行われているとされる（河原・佐藤 1977）。

アズマネザサと同属のケネザサの調査結果によれば、1 年生の幹における貯蔵でん粉の時期別の動きを検証したところ、4 月中旬から下旬にかけて最初に貯蔵でん粉が減少し、最も減少したのは筍の成長旺盛期に相当する 5 月中・下旬であった（上田・内村 1958）。その後、7 月に再び減少し、この時期が過ぎると、蓄積量が増えるという（上田・内村 1958）。

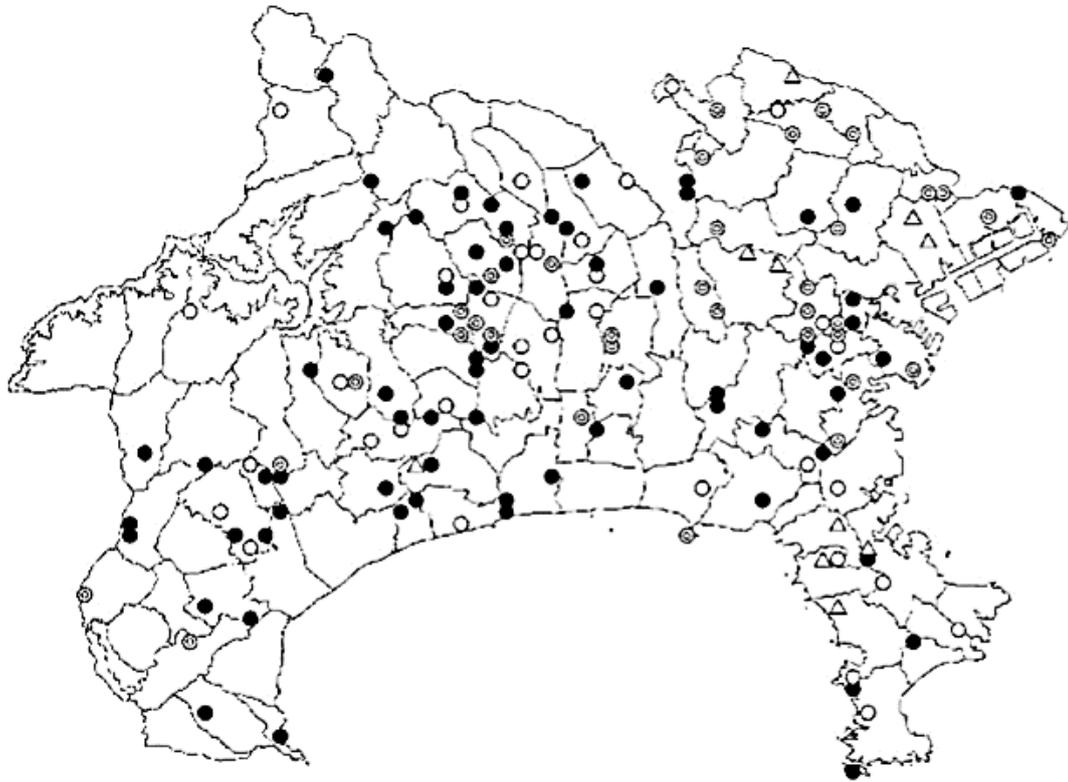


図5 神奈川県内におけるアズマネザサの分布状況

●：2001年以降に採集された標本によるもの、◎：1988～2000年に採集された標本によるもの、○：1979～1987年に採集された標本によるもの、△：1978年以前に採集された標本によるもの（採集年が不明のものを含む）

（木場ほか 2018 より引用）

阿拉ほか (2009) によるケネザサの光合成速度の測定では、最大光合成速度が相対照度 5% より多い処理区 (15%、50%、100%) に植栽したケネザサの最大光合成速度は、春から夏にかけて高く、特に 15%区と 50%区では、8月に高い値を示すことが報告されている。

一方、2年生地下茎については、4月中旬の発筈最盛期、筈伸長の最盛期の5月中～下旬、新地下茎の伸び始める7月中旬の3回に貯蔵でん粉の減少がみられた (上田・内村 1958)。1年生地下茎についても第1回および第2回の減少は2年生の場合と同様の時期に認められたが、7月中旬については、新地下茎が伸長を始めた頃にかえって増加した (上田・内村 1958)。9月以降の貯蔵量は増加し、1月中旬以後、1年生地下茎は顕著に増加するのに対し、2年生は減少する相違点も確認されている (上田・内村 1958)。また、刈り払い時期の違いによる本数、幹の全長、重量、枯死率の調査では、12月の刈り取りでは地下茎の枯死はみられないのに対し、7月や8月に刈り取りを行うことで、本数や全長が小さくなり、地下茎の枯死率が高くなるから、この時期がササの発生に悪い影響を与えるものと考えられている (上田・内村 1958)。

二次草地でのアズマネザサの刈り取りでは、夏より、冬の刈り取りで植被率、稈高は大きくなる (児玉・小林 2011)。また、ミヤコザサの刈り取り時期の違いによる再生量の比較においても、稈高や本数、葉量は8月の刈り取りが最も少ない数値を示している (河原 1978)。半自然草地を衰退させる要因とされるクマイザサにおいても、6月に比べて7月中旬～9月上旬に刈ることで、再生を抑制できるとされる (大窪・前中 1993)。さらには、関西地方におけるネザサを対象にした刈り取り頻度の実験では、2、3年ごとの刈り取りでは、却って再生量を増大させると報告されている (重松 1984)。

東・小林 (2003) は狭山丘陵に位置する野山北・六道山公園において、アズマネザサの生育調査を行い、傾斜角が 0～10°で最も多く、それ以上でも以下でも小さくなること、土壌 pH では 4～4.3 で少なく、4.9 以上の土壌で多いこと、林冠の空隙率が 30～40%が大きく、それ以上、以下でも小さくなることを明らかにしている。

アズマネザサの刈り取り頻度の違いによる報告としては、林内への立ち入りが困難なほど、アズマネザサが密生した林地でも、年3回の下刈りを2年間または、年2回の下刈りを3年間継続することで、ほぼ駆逐できるとしている (重松 1983)。また、年1回の下刈りを3年間継続することで、高さ 15～25cm に抑えることができるや下刈りだけでなく、踏圧強度が高くなることで、現存量が減少することが報告されている (重松 1983)。

以上、上田・内村 (1958) の貯蔵でん粉量は7月を過ぎると、蓄積量が増えること、児玉・小林 (2011) のアズマネザサの刈り取りでは夏より冬の刈り取りで植被率・稈高は大きくなること、大窪・前中 (1993) による7月中旬～9月上旬の刈り取りがササの再生を抑制できる等の理由から、林床植物の生育量・着花量を高め、レクリエーション機能も備えた二次林を再生するには、アズマネザサを7～8月に刈り取ることが最も適当であると判

断した。よって、本研究では毎年夏季に一度のアズマネザサの刈り取りを行う林床管理を行うこととした。

3. アズマネザサの刈り取りや異なる地形が光条件、水分、温度条件に及ぼす影響

二次林のある様々な地形（方位や斜度）、位置において、アズマネザサが繁茂している場合と刈り取った場合とでその地点の光条件、水分、温度条件がどのように異なるのかを見極めるために、異なる地形でアズマネザサを刈り取り、光条件、水分、温度について、定期的に調べた。

(1) 測定項目

① 光条件

アズマネザサの刈り取りを再開・継続した刈り取り区と管理放棄を続けた無刈り取り区の光環境を比較するために、2013年3月～2014年2月および、2016年3月～2017年2月まで、月に一度、各プロットで10分間（5秒毎、計120回の瞬間値）、曇天時の10時～14時の間に測定した。ただし、2013年9月、2014年1月、2016年6月は天候が不安定だったことや機器の不具合により欠損とした。各プロットの中心部で光合成有効放射吸収率（fraction of absorbed photosynthetically active radiation : fAPAR）、fAPARを算出するため、光合成有効放射センサー（MIJ-14PAR 弐型、日本環境計測社製）および近赤外線センサー（MIJ-14 IR 弐型、日本環境計測社製）を地表面から高さ50cmに設置し、林床の光合成有効放射量（photosynthetically active radiation : PAR）と近赤外線量（near-infrared radiation : NIR）を測定した。測定された値を以下の算出式（Kume et al. 2011）に代入し、fAPARの推定値とした。

$$fAPAR = 1 - PAR_t / PAR_i \quad (\text{式 1})$$

$$PAR_i / PAR_t = 14.48NIR_t / PAR_t - 11.53 \quad (\text{式 2})$$

PAR_i : 樹冠上の PAR、PAR_t : 林床の PAR、NIR_t : 林床の NIR

また、林内の刈り取り区の谷と無刈り取り区の谷の両調査プロット、さらに林外（図6）の計3カ所で光合成有効放射センサー（MIJ-14PAR 弐型、日本環境計測社製）を用いて PAR を測定し、相対光量子束密度を算出した。その他の6箇所の調査プロットでは光量子センサー（PAR Light Sensor、Spectrum Technologies、Inc.）で PAR の測定を行った。いずれも各調査プロットの中心部において、地表面から50cmの高さの杭にセンサーを設置した。測定は、10分間隔で2016年9月12日から2017年7月31日まで年間を通して終日行い、各調査プロットの代表値とし、日中（10～14時）の PAR の値を使用した。なお、高木の伐採は初年度のみであり、毎年1回、夏季の刈り取りの継続により、刈り取り区では、アズマネザサの高さは20cm程度に抑えられている。光量と葉量または着花量との調査年が異なるが、皆伐から5年以上経過した林床の光量は調査年による違いが小さいこと、また本研

究では、月単位の値を求めているので、調査年による差は小さいものとして捉えた。

② 土壌含水率

土壌含水率は、土壌水分センサー（SM150 Soil Moisture Sensor、Delta-T Devices 社製）を地表面から 15 cm に設置し、10 分間隔で 2013 年 3 月～2015 年 2 月まで、誘電率を測定した。測定された値を以下の式（Delta-T Devices Ltd. 2014）に代入し、ADR 法に基づく体積含水率を推定した。

$$\theta = -0.0714 + 1.7190V - 3.7213V^2 + 5.8402V^3 - 4.3521V^4 + 1.2752V^5 \quad (\text{式 3})$$

θ は無機質土壌の体積含水率、 V は誘電率

③ 地表面温度

地表面温度は、自記温度記録計（おんどとり TR-51-S、ティアンドディ社製）を地表面から 5 cm に設置し、1 時間間隔で 2013 年 3 月～2016 年 5 月まで測定した。さらに、日較差（日最高気温－日最低気温）を算出した。

以上の①光、②土壌含水率、③地表面温度の測定値は各調査プロットの代表値として、各月の平均を算出した。また、特に、光環境は上層木の落葉期と展葉期で大きく異なることが予想されることから、上層木の落葉期、展葉期ごとの平均値も算出した。

(2) 調査地及び調査プロット

調査は神奈川県川崎市の多摩丘陵の端部に位置する早野梅ヶ谷特別緑地保全地区（10.9ha）のコナラ、クヌギ、イヌシデなどで構成された落葉広葉樹林内で行った（図 6）。本調査地は温帯下部（暖帯上部）に位置し、林内の年平均気温は刈り取り区で 14.9℃、無刈り取り区で 14.8℃である（図 7）。標高差は最大で約 40m あり、調査対象地周辺は 1960 年代以降の開発により、宅地化が進み、調査地は 2004 年（平成 16 年）に特別緑地保全地区に都市計画決定された。増淵・上西（1997）の調査によると、早野の周辺の約 90%が林であり、クヌギなどの雑樹で構成されていたと報告している。

調査対象地は長期間にわたり、林床管理が放棄され、年輪からの調査によると、約 40 年前後間伐が行われていないものと思われる（図 8、Nakajima et al. 2018）。また、林床には稈高 2m 前後のアズマネザサが繁茂している。2010 年春に調査地内の西向き同一斜面上に刈り取り区（約 6,700 m²）と無刈り取り区（約 2,000 m²）を設置した（図 6、図 9、図 10）。刈り取り区では、初年度（2010 年）のみ、常緑樹の高木の伐採とアズマネザサの刈り取り

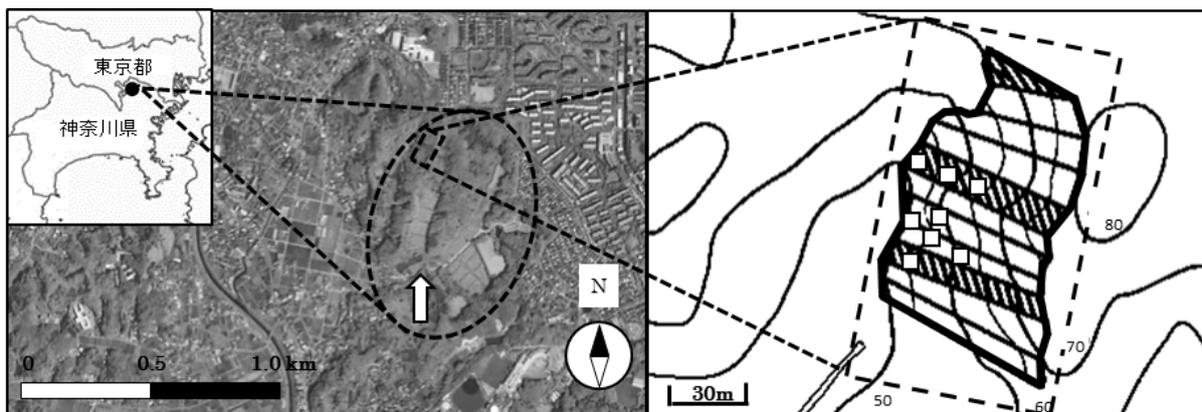


図 6 調査地と調査プロットの位置 左図 矢印：林外の光量子センサー設置場所. 右図 太線内は調査区域を示し，無斜線枠内は刈り取り区，斜線部は無刈り取り区を示す. □：調査プロット設置場所，等高線は調査区域内のみ 5m 間隔で示す. 国土地理院 (<http://maps.gsi.go.jp/development/ichiran.html>) 地図データに加筆

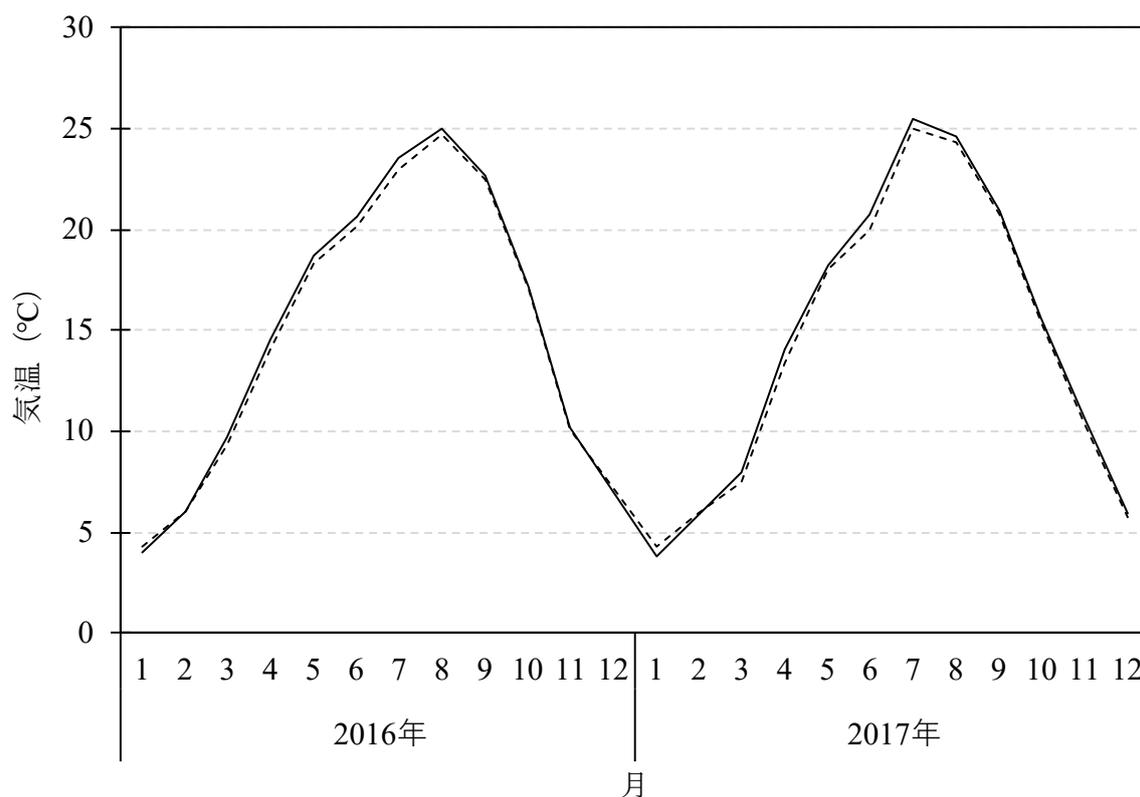


図 7 調査地の平均気温の年変化
 ——：刈り取り区 - - -無刈り取り区 (2016年1月1日~2017年12月9日)

を行った。2011年以降は、毎年、夏季（7月中～下旬）に草刈り鎌、および剪定ばさみ、剪定ノコギリによって林床全体を覆っているアズマネザサの刈り取りを行った。その際、少しのツル植物、陰生植物の実生および枯死木の除去も行った。調査地の立木密度については、調査前は刈り取り区内では 0.122 本/m²、無刈り取り区では 0.122 本/m²であった。2017年次には、刈り取り区では 0.057 本/m²、無刈り取り区では 0.092 本/m²である（表 6）。

本調査地内の刈り取り区と無刈り取り区のそれぞれで谷、尾根、およびそれらの中間に位置する中腹南向き斜面と中腹北向き斜面に 5m×5m の調査プロットを設置した。なお、調査プロットについては、アズマネザサの刈り取りの影響について検証するため、常緑樹の高木の伐採跡地は含まないように設置した（図 10）。

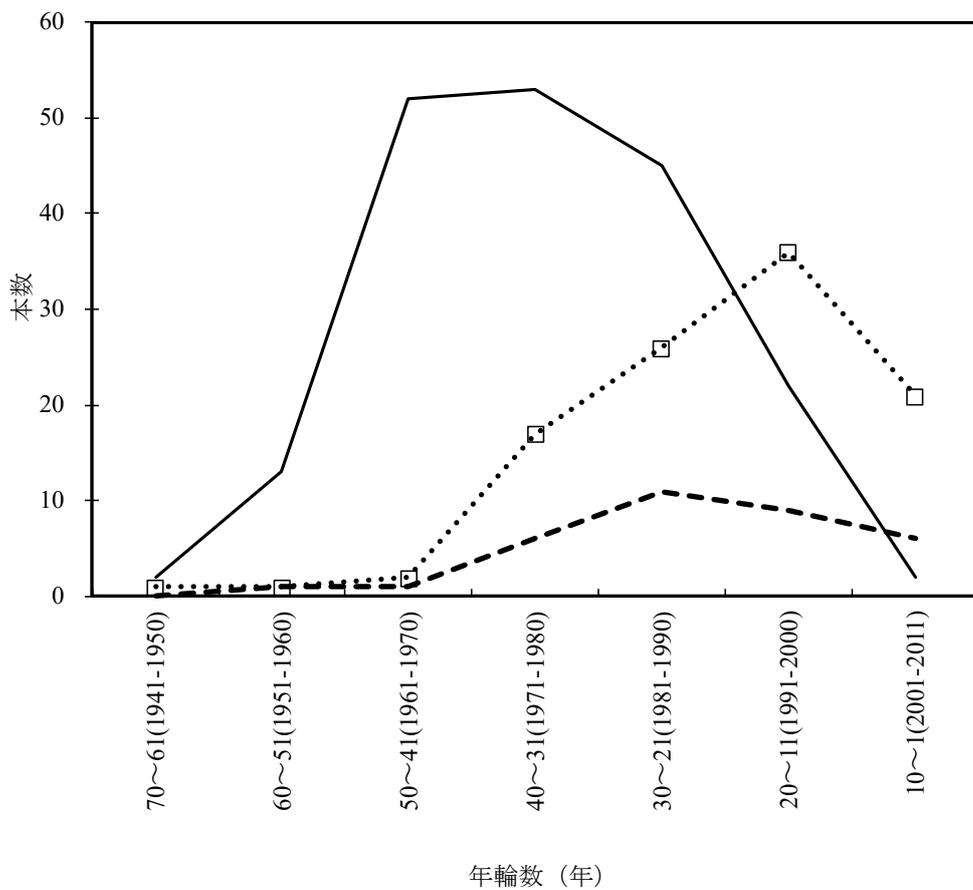


図 8 伐採木の年輪数と本数

—— : コナラ、・ ・ □ ・ ・ : ヒサカキ、- - - - : シラカシ



図 9 調査地の様子 左 : 刈り取り区、右 : 無刈り取り区

表 6 調査地の立木密度の変化

	面積	本数 (調査前)	立木密度 (本/m ²) (調査前)	本数 (2017年)	立木密度 (本/m ²) (2017年)
刈り取り区①	470	46	0.098	26	0.055
刈り取り区②	900	136	0.151	46	0.051
刈り取り区③	1180	117	0.099	36	0.031
刈り取り区④	750	79	0.105	46	0.061
刈り取り区⑤	880	132	0.150	56	0.064
刈り取り区⑥	500	63	0.126	35	0.070
刈り取り区⑦	1050	180	0.171	94	0.090
刈り取り区⑧	970	73	0.075	33	0.034
計	6700	826	0.122	372	0.057
無刈り取り区①	330	49	0.148	46	0.139
無刈り取り区②	970	111	0.114	75	0.077
無刈り取り区③	700	72	0.103	41	0.059
計	2000	232	0.122	162	0.092

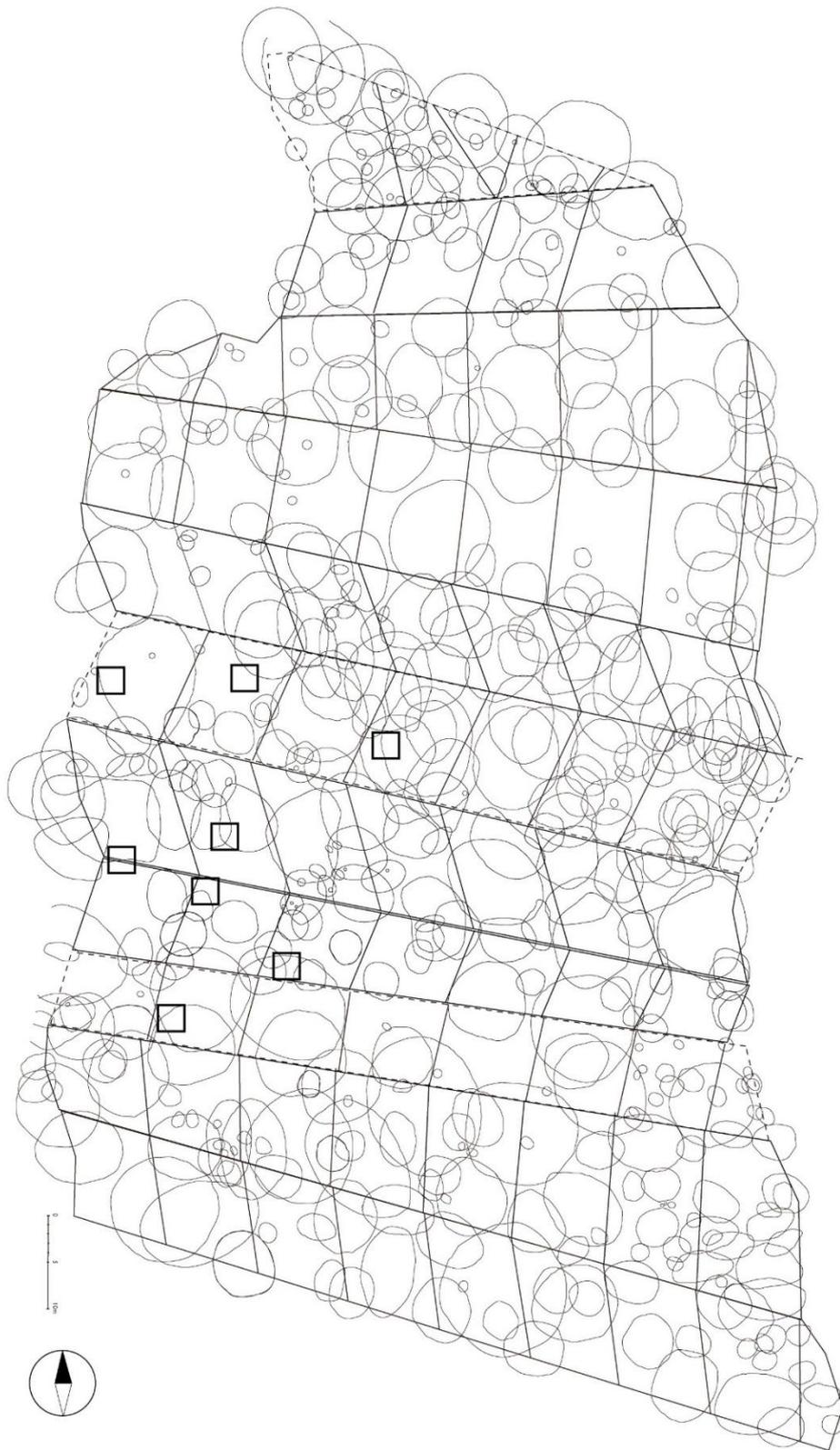


図 10 図-6 の拡大図

調査地の樹冠投影図および、調査プロット(樹幹投影部は 2017 年調査時のもの)

図中口が調査プロットを示す。点線枠内が無刈り取り区を示す

4. アズマネザサと刈り取りと異なる地形が草本層の生育に及ぼす影響

(1) 測定項目

調査初年度の2013年については、4月～11月までの各月に一度、コドラートに生育する植物の種名と個体サイズを調査した。2014年以降については年に1度調査した（2014年：9月8日、2015年：8月23日、2016年：8月13日、2017年：11月）。対象とする植物は2013年4月時点で高さ1.0m以下の草本および木本種とした。また、毎年刈り取りを行うアズマネザサに関しては対象外とした。個体サイズについては、コドラートの真上から見たときの縦（cm）×横（cm）で表し、被覆面積（cm²）とした。

(2) 調査地及び調査プロット

前項3. (2) で説明した5m×5mの調査プロット内に1m×1mのコドラート4つずつ（a～d）設置して（図11）、調査を行った。各調査プロットの4つのコドラートの中央部で測定した比高、方位、傾斜角、並びに各コドラートのアズマネザサの生育密度を表7に示す。



図 11 調査プロットの様子（刈り取り区南向き斜面）
黒枠内はコドラートを示す。

表 7 調査地概況

	刈り取り区				無刈り取り区			
	谷	南向き斜面	北向き斜面	尾根	谷	南向き斜面	北向き斜面	尾根
比高 (m)	0.9	6.5	6.5	10	1.5	7.8	4.5	13.3
傾斜角 (°)	16.9	40.9	35.3	13.3	10.4	32.4	19.7	14.4
方位 (°)	N72E	S32W	N24E	N84E	N54W	S65W	N27E	N44W
アズマネザサの 生育密度 (本/m ²)	-	-	-	-	17.3	9.8	9.3	19.0

(3) 解析方法

生育する植物の種名と個体数から、各コドラートのシンプソンの多様度指数（式 4）、シャノンの多様度指数（式 5）を算出した。また、アズマネザサの刈り取りを行った調査プロットに出現する種とアズマネザサ林床下に生育する種の種子散布様式の違いをみるため、調査プロットごとに通算で確認された出現種の種子散布様式について、沼田ほか（1978）、沼田ほか（1990）、浅野（2005）の文献に基づいて、風散布（D1）、動物散布（D2）、自動散布（D3）、重力散布（D4）、栄養繁殖（D5）の 5 つに分け、アズマネザサの刈り取りと種子散布様式との関係を見た。なお、出版年が新しいものを採用した。また、生育地の特定の分類を日本野生植物館（奥田 1997）により行った。なお、外来種については日本の帰化植物（清水 2003）に従った。

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2 \quad (\text{式 4})$$

$$H' = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \quad (\text{式 5})$$

(S = 種数、 P_i = 相対優占度)

(4) 統計解析

地形条件および環境条件が林床植生に及ぼす影響を明らかにするため、一般化線形モデルによる解析を行った。応答変数は木本種数、草本種数、多様度指数および被覆面積である。ここで、木本種数、草本種数は調査期間中に各調査プロットで確認された合計種数を使用した。多様度指数および被覆面積については、各調査プロットの平均値を使用した。説明変数は各調査プロットにおける fAPAR と土壌含水率の年間の平均値を使用した。確率分布として、木本種数、草本種数はポアソン分布（log link 関数）、多様度指数、被覆面積は正規分布（identity link 関数）を仮定した。以上の解析には R version 3.5.1（R Core Team 2018）を用い、赤池の情報量基準に基づくモデル選択を行った。

5. アズマネザサの刈り取りが草本層の代表種(ヤブラン・ジャノヒゲ・オオバジャノヒゲ)の生長量・着花量・結実量に及ぼす影響

本実験では、文献調査、現地踏査、現地実験の調査結果から、ヤブランを主たる対象種とし、アズマネザサの刈り取りが草本層の林床植物の生長量、着花量、結実量に及ぼす影響について、明らかにするために2014～2017年にわたり現地実験を行った。

(1) 実験材料の選定

本研究の実験材料の選定するにあたり、①多摩川周辺の二次林の現地踏査において、出現頻度が高く、アズマネザサ林床下にも生育していること、②有性繁殖と無性繁殖を行うこと、③現地実験における調査地の優占種であり(東京農業大学地域環境科学部造園科学科編 2011)、全調査プロットで生育が確認されたこと、④掘り取り調査の結果、ジャノヒゲの個体数は、地上部からの判断が困難であることから、スズラン亜科の常緑多年生草本であるヤブラン(図12)を主たる実験材料とした。また、同調査地で生育が確認された同亜科のジャノヒゲ(図13)、オオバジャノヒゲ(図14)についても観察を行った。尚、ジャノヒゲについては、有性繁殖の有無の関係からジャノヒゲ、カブダチジャノヒゲ、ナガバジャノヒゲと区別されることがあるが、本研究では広義のジャノヒゲとして扱った。

ヤブランは、多回繁殖型で、種子繁殖と栄養繁殖を行う(Kawano 1985、木村ほか 2007)。これらの種はクローナル植物(栄養繁殖、すなわち、地下茎や匍匐茎、むかごの形成などの体細胞分裂を通じて新しい個体を生産する狭義の意味)といわれ(富松ほか 2007)、栄養繁殖を行い、株分けによる増殖が一般的である。河野(1974)の報告によると、ヤブランの種子による個体再生産量は極めて少ないものと言われている。両種は緑化材料として、利用されており、その栽培方法(鎌田ほか 2000)や耐陰性に関する実験(Ota 1982、増田ほか 1984、高橋ほか 1987)が行われている。また、鈴木・近藤(1999)によって、ヤブラン、ジャノヒゲの種子発芽特性について、詳細に検証されている。

花や果実が観賞の対象とされている(日本植木協会 2008)。草花遊びとしての種子が利用され(小林 2008)、万葉集に詠まれている山菅は果実に関する記述があることから、ジャノヒゲ、またはヤブランをさすとする説もあり(山田・中島 1995、木下 2010)、古くから親しみのあった植物種であるといえる。また、ヤブラン、ジャノヒゲの貯蔵器官である塊根は麦門冬として、利用される薬用植物である。ヤブランは、同亜科のジャノヒゲとともに、20年以上間伐や下草刈りなどの林床管理が行われず、林床の植生が著しく衰退した林床においても生育することが報告されている(細木ほか 2001)。調査地周辺部に位置する横浜市寺家町ではヤブランは8月上旬から9月上旬、ジャノヒゲは7月上旬から中旬にかけて開花が観察されている(吉田 2008)。しかし、結実状況に関する報告はみられない。本項では、アズマネザサの有無の違いが本研究の目的である有性繁殖個体量とその要因に及ぼす影響について、特にヤブランの結実段階に至るまでの重要な前段階である着花量に

について調べた。具体的な調査実施項目は表 8 に示す通りである。



図 12 ヤブラン(左：花序、右：結実した状態)



図 13 ジャノヒゲ(左：花序、右：結実した状態)



図 14 オオバジャノヒゲ(左 : 花序、右 : 結実した状態)

表 8 調査項目の整理

調査項目		ヤブラン	ジャノヒゲ	オオバ ジャノヒゲ
葉量	葉数	○	○	○
	葉数増加率	○	○	○
	実生の初期生長 (葉数変化)	○	○	—
生長量	乾重量 (乾物分配率)	○	○	○
	実生の種子発芽率	○	○	—
	実生の初期生長 (地上部生存率)	○	○	—
	SPAD 値	○	—	○
	光合成速度	○	—	—
着花量	着花率	○	○	○
	花序数	○	○	—
	着花回数	○	○	—
	花数	○	—	—
結実量	ポリネータ観察	○	—	—
	結実株率	○	—	—
	結果率	○	—	—

※○：調査実施項目、—：未調査項目

オオバジャノヒゲは成株の生育がみられた刈り取り区の谷および南向き斜面、無刈り取り区の谷の調査プロット調査でのみ調査

(2) 調査項目

本調査では、地面から5枚以上の葉がまとまって現れているものを1株とし、各調査プロットに生育する10内外の株を調査対象株に選び調査を行った。各調査項目の細分は表8に従う。

① 生長量

(i) 葉量

2014年6月26日から2015年6月27日まで、2ヶ月に1度の頻度で調査対象種の葉数(葉長1cm以上)を数えた。

(ii) 実生の初期生長

2014年12月19日に調査地内でヤブラン、ジャノヒゲの種子を採取した。対象種であるヤブランの種皮には発芽抑制物質があり、発芽率が著しく減少することが報告されている(Hruska et al. 1982、鈴木・近藤 1999)。本研究では、刈り取りや地形が種子発芽に与える影響と調査するため、両種とも、種皮を剥離した状態で2014年12月28日に各調査プロットの枠外隣接部に30cm×30cmの種子発芽プロットに播種した。各種子発芽プロットで30粒を3反復設定し、播種後は現地土壌で約20mmの覆土をした。種子は結実後6~7か月で発芽することから(鈴木・近藤 1999)、2015年8月に種子発芽率を調査し、3反復の平均値を算出した。本研究における発芽の定義は、地表面に葉を伸長させた段階とした。その後、2015年11月に各調査プロット約30個体をラベリングし、2018年6月まで葉数および、枯死数の調査をした。

(iii) 乾物分配率

刈り取りの有無による生態的変異について、地下形態の観察ならびに各器官の現存量の比較を行うため、2か月に一度の頻度で2016年4月~2017年1月まで刈り取り区、無刈り取り区のそれぞれから葉数が10枚以上の成株のヤブラン、ジャノヒゲ、オオバジャノヒゲの地下部の損傷がないように各区5株ずつ掘り取りを行った。掘り取ったサンプルは実験室で地上部(当年葉、旧葉、繁殖器官)・地下部(根、根茎、塊根、匍匐根茎およびストロン)のそれぞれ各器官に分けた後、乾重量(90℃で24時間乾燥)を求め、乾物分配率を算出した。

(iv) SPAD値(クロロフィル含量指標)

各調査プロットにおける調査対象株のヤブラン、オオバジャノヒゲの4月以降に展葉させた当年葉について、各株5枚ずつ5か所でSPAD-502(KONICA MINOLTA JAPAN、INC.)を用いて測定を行い、各調査プロットの平均値を算出した。測定期間は2016年8~11月、2017年3月に行った。

(v) 光合成速度及び純光合成量

個葉の光合成の測定には、携帯式光合成測定装置LI-6400(LI-COR製)を用いた。ヤ

ブランの当年葉の光合成速度の季節変化および、刈り取りの有無による変化を検証するために、光合成速度を 2015 年 6 月から 2016 年 4 月まで、2 ヶ月に一度の頻度で測定した。測定は前述の刈り取り区谷・無刈り取り区谷のプロットに生育している個体を選択し、現地土壌を直径 15cm、深さ 10cm のプラスチック製の鉢に充填し、サンプルを植えた。測定時に実験室に運び、葉に照射する光強度を変化させ光合成速度を測定し、光—光合成曲線を作成した。測定終了後は現地土壌に埋まるように設置した。

測定は LI-6400 のチャンバー内の環境条件を以下に設定し、数値が安定したところで各 5 回記録した。なお、光量は 30 分間、 $500\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ で当てた後、以下の順に変化させた。C3 植物の場合、葉温は $20\sim 30^\circ\text{C}$ が最適温度であり、 $15\sim 35^\circ\text{C}$ の範囲は光合成速度の変化は緩いことから（古川 1991）、本研究においては、年間を通じて 20°C で統一した。

- ・ 葉温 : 20°C
- ・ CO_2 濃度 : $370\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$
- ・ 光量 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) : 500、1,000、1,500、2,000、500、300、150、100、50、40、20、10、0 の順に測定
- ・ $\text{VPD} < 1.5 \text{ hPa}$

得られた数値から各光量における平均値を算出し、非直角双曲線式を用いた非線形回帰を行うことで、理論上の光—光合成曲線を推定した。光強度と光合成速度の関係は、非直角双曲線（Thornley 1976）として以下の式 6 で与えられる。

$$P = [\varphi I + P_{\max} - \{(\varphi I + P_{\max})^2 - 4\varphi P_{\max} \theta I\}^{1/2}] / 2\theta - R_d \quad (\text{式 6})$$

ただし、 P : 光合成速度、 φ : 初期勾配、 I : 光強度、 θ : 凸度、 R_d : 呼吸速度、 P_{\max} : 最大光合成速度

前々項（II. 3.）で測定した刈り取り区谷と無刈り取り区谷の PAR（光合成有効放射量）の終日の測定値を光—光合成曲線の I に代入し、理論上の平均日純光合成速度の推定値を算出した。

②着花量

着花に関しては花序に最低 1 つの花がみられる時を着花とした。また最低 1 つの着花をみた花序を 1 花序数として数えた。初年度（2014 年）は、着花時期を把握するために 6 月 29 日から 10 月 9 日の間、1~2 週間に 1 度の間隔で花序数を数えた。2015 年の花序数は、

2014年に最も多かった時期（ヤブランは8月9日および9月12日、ジャノヒゲは7月19日、オオバジャノヒゲは6月13日）に数えた。

着花量については、調査期間中に1花序以上見られた株を着花株とし、全株数との割合を着花率として算出した。さらに2014年のみ、または2015年をみの着花を1回着花、両年とも着花した場合を2回着花、両年とも着花しなかった場合を無着花として着花回数とした。なお、2014年の各株の花序数については調査期間中の最大値とした。

花数については1花序内の花数を数えた。この時調査の対象としたのは花序数が1本のものとした。

③結実量

ヤブランの結果に花粉制限が影響しているのか検証するために、2016年および2017年において、花序を形成したヤブランに、不織布で花序全体を袋がけして、ポリネータの訪花を遮断した。その後、開花した花を対象に(1)除雄後、他個体花粉による強制受粉、(2)除雄後、同一個体による強制受粉、(3)除雄後、袋かけを行った。また、2017年には、開花した花をマーキングし、自然条件下での結果率（コントロール）を調査した。この時、隣接する開花株までの距離をコンベックスにより測定し、隣接個体間距離とした。また、上記の測定に加え、調査対象株における2014年、2015年の着花株について、結実の有無と結果数を補足的に調査した。

さらに、ヤブランのポリネータについて、本州に生息するものとして、トラマルハナバチ (*Bombus diversus diversus* SMIT)、ツルガハキリバチ (*Megachile tsurugensis* Cockerell) (宮本 1961a、宮本 1961b)、ニッポンチビコハナバチ (*Lasioglossum japonicum* (Dalla Torre)) (多田内・村尾 2014) が報告されている。本研究では、実験対象地での訪花昆虫相、並びに訪問個体数を定量化するために、刈り取り区と無刈り取りの両区に 2m×2m の調査枠を設置し、枠内の花序数をカウントするとともに、枠内の花序に訪花したポリネータの個体数をカウントした。個体数のカウントは観察時間中にプロット内の花にポリネータが訪花した段階で1個体としてカウントし、訪問個体とした。捕虫網で捕獲した後、実験室に持ち帰り、標本を作製した。それぞれの枠内で1時間ごとに観察を行い、5つの調査枠内を移動した。調査は雨天時を除いた2016年8月26日～9月1日までの9時から17時とし、刈り取り区では計14時間、無刈り取り区では計8時間観察を行った。

(3) 調査地及び調査プロット

前項(II. 3. (2))で述べた調査プロットにおいて、2014年4月にアズマネザサの刈り取りが林床に与える影響を検証するため、刈り取り区と無刈り取り区のそれぞれで、谷、尾根、およびそれらの中間の中腹南向き斜面と中腹北向き斜面に 5m×5m の調査プロットを設置した。また、ポリネータの観察は上記の8プロットとは別に開花中の花序が存在する 2m×2m のプロットを設置した。

(4) 解析方法

生長量の葉量については、管理の有無（刈り取り区と無刈り取り区）ごとと、調査プロットごとに1株当たりの葉数の月平均値と年平均値を算出した。また、調査開始時の葉数は調査株ごとに異なるため、2014年6月と2015年6月の葉数を比較し、調査株ごとに葉数増加率を求め、管理の有無（刈り取り区と無刈り取り区）ごと、または調査プロットごとに平均値を算出した。実生の初期成長では地上部生存率として、（地上部生存個体数/調査個体数×100）で求めた。

着花量については、着花率は調査プロットごとに（着花株/調査対象株）で求めた。花数は花序が1本であった調査対象株を用いた。

結実量については、各調査プロットの着花した株が少ないことから、刈り取り区と無刈り取り区別に（結実株数/着花株数）で算出した。

(5) 統計解析

①生長量

(i) 葉量

アズマネザサの刈り取りがヤブランとジャノヒゲの葉数に及ぼす影響を統計的に明らかにするため、一般化線形混合モデル（GLMM：Generalized Linear Mixed Model）を用いた統計解析を行った。応答変数（RV：Response Variable）は2014年6月の各調査株の葉数、説明変数（EV：Explanatory Variable）は刈り取りの有無（因子型）とした。調査プロットをランダム効果として組み込んだポアソン分布（log link 関数）を仮定した。

また、アズマネザサの刈り取りがヤブランとジャノヒゲの葉数増加率に及ぼす影響を統計的に明らかにするため、一般化線形モデル（GLM：Generalized Linear Model）を用いた統計解析を行った。応答変数は各調査株の葉数増加率、説明変数は刈り取りの有無（因子型）とした。確率分布として正規分布（identity link 関数）を仮定した。

(ii) 実生の初期生長

アズマネザサの刈り取りと環境条件がヤブラン、ジャノヒゲの実生の生長に及ぼす影響について明らかにするために、一般化線形モデル（GLM）を用いた統計解析を行った。応答変数は(i) ヤブラン、ジャノヒゲの平均種子発芽率、(ii) ヤブラン、ジャノヒゲの平均葉数、(iii) ヤブラン、ジャノヒゲの平均地上部生存率とし、説明変数は(i) は落葉期の各調査プロットの環境条件（数値型）、(ii)、(iii) は落葉期・展葉期の各調査プロットの環境条件（数値型）とした。いずれも確率分布として、正規分布（identity link 関数）を仮定した。

(iii) 乾物分配率

アズマネザサの刈り取りと季節変化がヤブランの根茎の重量が葉数に及ぼす影響を明らかにするために、一般化線形モデル（GLM）を用いた統計解析を行った。応答変数は葉数

とし、説明変数は各月の根茎部の重量（数値型）、刈り取りの有無（因子型）、月（因子型）とした。確率分布として、ポアソン分布（log link 関数）を仮定した。

(iv) SPAD 値

アズマネザサの刈り取りと季節変化がヤブランの SPAD 値におよぼす影響について明らかにするために、一般化線形モデル（GLM）を用いた統計解析を行った。応答変数は各月のヤブランの SPAD 値、説明変数は刈り取りの有無、調査月（8、9、10、11、12、3 月）とした。確率分布として、正規分布（identity link 関数）を仮定した。

②着花量

アズマネザサの刈り取りと葉数がヤブランとジャノヒゲの着花回数、花序数に及ぼす影響を統計的に明らかにするため、一般化線形混合モデル（GLMM：Generalized Linear Mixed Model）を用いた統計解析を行った。(i) RV：2 年間における各調査株の着花回数、EV：刈り取りの有無（因子型）と各調査株の年間の平均葉数（数量型）とした。(ii) RV：2014 年の各着花株の花序数、EV：刈り取りの有無（因子型）と 2014 年 6 月の葉数（数量型）、(iii) RV：2015 年の各着花株の花序数、EV：刈り取りの有無（因子型）と 2015 年 6 月の各調査株の葉数（数量型）、但し、刈り取りは葉数に対して正の効果を与えていることが示されたことから、多重共線性の影響を取り除くため、(i)～(iii)の EV は、刈り取りの有無と葉数を別々に解析した。調査プロットをランダム効果として組み込んだポアソン分布（log link 関数）を仮定した。

さらに、アズマネザサの刈り取りと葉数がヤブランの花数に及ぼす影響を統計的に明らかにするために、一般化線形モデルを用いた統計解析を行った。応答変数は花数とし、説明変数は各年の 6 月時の葉数（数値型）、調査年（因子型）、刈り取りの有無（因子型）とした。確率分布はポアソン分布（log link 関数）を仮定した。

③結実量

ヤブランの花序内の花数がヤブランの成株の結実の有無に及ぼす影響を明らかにするために、一般化線形モデル（GLM）を用いた統計解析を行った。応答変数は各株の結果の有無とし、説明変数はヤブランの花序内の花数とした。確率分布として、二項分布（logit link 関数）を仮定した。また、アズマネザサの刈り取りと強制他家受粉処理がヤブランの結果率に及ぼす影響を統計的に明らかにするために、一般化線形モデル（GLM）を用いた統計解析を行った。応答変数は各個体の結果率とし、説明変数は刈り取りの有無（因子型）と強制他家受粉処理の有無（因子型）、刈り取りの有無と強制他家受粉処理の交互作用とした。確率分布として、二項分布（logit link 関数）を仮定した。

以上の解析には、いずれも R version 3.2.2（R Development Core Team 2016）を用いて行い、赤池の情報量基準（AIC：Akaike's Information Criterion）をもとにして、AIC が最小と

なるモデルの組み合わせを採用した。

Ⅲ. 結果

1. 多摩丘陵の二次林の現状

(1) 文献調査

文献調査の結果、東京都、神奈川県のクヌギーコナラ群集 75 地点における草本層の植物の出現率が多い上位 15 種を図 15 に示す。最も多く出現した種はコチヂミザサ (*Oplismenus undulatifolius* (Ard.) Roem. & Schult.) で 81.3%であった。続いてアズマネザサ (68.0%) が多く出現しており、以降、サルトリイバラ (*Smilax china* L., 65.3%)、ジャノヒゲ (65.3%)、スイカズラ (*Lonicera japonica* Thunb., 64.0%)、ノガリヤス (*Calamagrostis brachytricha* Steud., 60.0%)、ガマズミ (*Viburnum dilatatum* Thunb., 56.0%)、シラヤマギク (*Aster scaber* Thunb., 54.7%)、ヘクソカズラ (*Paederia scandens* (Lour.) Merr., 53.3%)、コナラ (49.3%)、コウヤボウキ (*Pertya scandens* (Thunb. ex Thunb.) Sch.Bip., 49.3%)、ミツバアケビ (*Akebia trifoliata* (Thunb.) Koidz., 49.3%)、ヒカゲスゲ (*Carex lanceolata* Boott, 48.0%)、タチツボスミレ (*Viola grypoceras* A. Gray, 46.7%)、ヤブラン (46.7%) の順に多く出現が確認されていた。

図 16 にアズマネザサの被度の度数分布を示す。被度が 2 に該当する地点多く、21 地点が該当した。その他は被度が 3 (14 地点)、0 (12 地点)、4 (11 地点)、1 (9 地点)、+ (6 地点) の順に多く、被度が 5 の地点は 2 地点しかみられなかった。そこで、アズマネザサの生育状況 (アズマネザサの生育なし・草本層のみ出現・低木層のみ出現・草本層と低木層に出現) 別にみることにした。図 17 にクヌギーコナラ群集におけるアズマネザサの生育状況別の総出現種数および、草本層の平均出現種数を示す。アズマネザサの出現しなかった地点数は 9 地点、草本・低木層の両方に出現した地点数は 13 地点、草本層に出現した地点数は 24 地点、低木層に出現した地点数は 7 地点であった。アズマネザサの出現しなかった地点の総出現種数は 54.2 種、草本・低木層の両方に出現した地点の総出現種数は 57.1 種、草本層に出現した地点の総出現種数は 58.8 種、低木層に出現した総出現種数は 47.6 種であった。アズマネザサの出現しなかった地点の草本層の出現種数は 38.3 種、草本・低木層の両方に出現した地点の草本層出現種数は 42.5 種、草本層に出現した地点の草本層出現種数は 49.3 種、低木層に出現した草本層出現種数は 27.4 種であった。

また、図 18 に図 15 で示した上位 15 種のうち、低木層にアズマネザサが生育する林床下の草本種の出現頻度を示す。コチヂミザサ、ジャノヒゲは低木層のアズマネザサの林床で出現頻度が 80.0%であった。続いて、タチツボスミレ、ヤブランが 50.0%の出現頻度を示し、ヘクソカズラ (45.0%)、ノガリヤス (40.0%)、シラヤマギク (40.0%)、ヒカゲスゲ (35.0%) の順に高かった。

アズマネザサの生育の有無、調査面積、標高、傾斜が総出現種数、草本層種数、ヤブランの出現の有無、ジャノヒゲの出現の有無に及ぼす影響を検証するための GLM 分析の結果を表 9 に示す。総種数は低木層のササの生育に負の効果が認められた。また、調査面積

に正の効果が認められた。草本層の出現種数はササ生育なし、低木層のササ、低木層と草本層のササのいずれも負の効果が認められた。また、標高では正の効果、傾斜地では負の効果が認められた。ヤブランの生育の有無では、調査面積でのみ、正の効果が認められ、ササの生育の有無については、モデル選択されなかった。ジャノヒゲについてはいずれの項目についても有意差が認められず、ヤブラン同様、ササの生育の有無については、モデル選択されなかった。

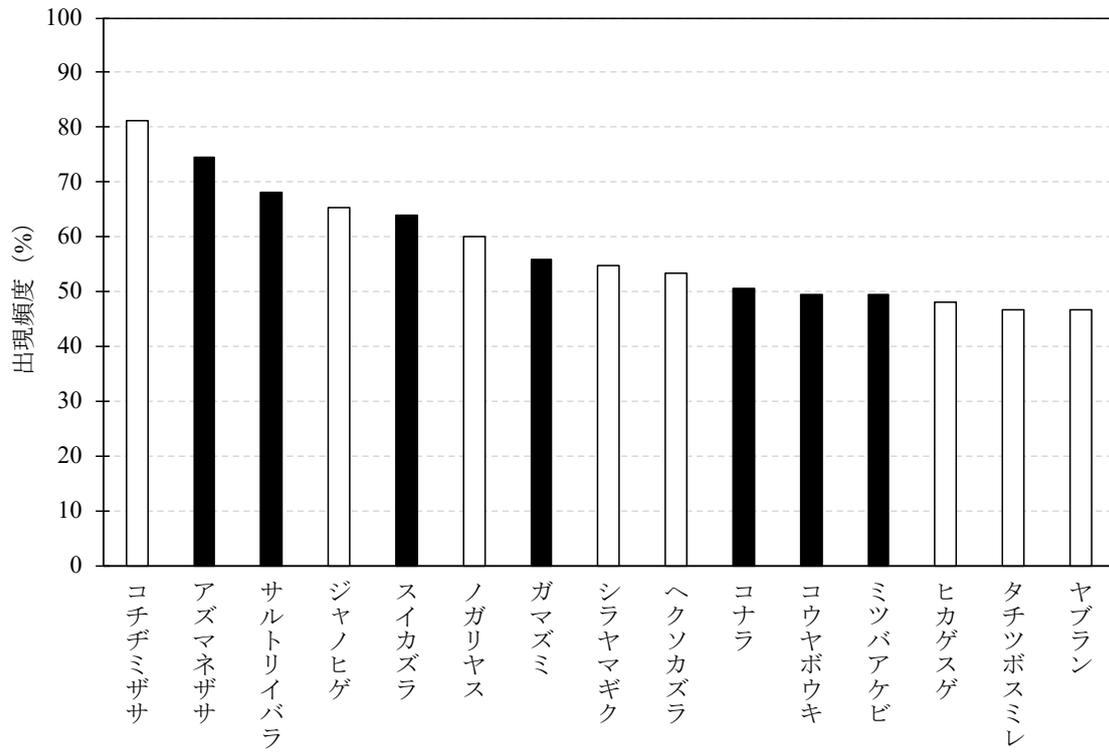


図 15 クヌギーコナラ群集（75 地点）における草本層の出現率 上位 15 種
 □：草本種、■：木本種

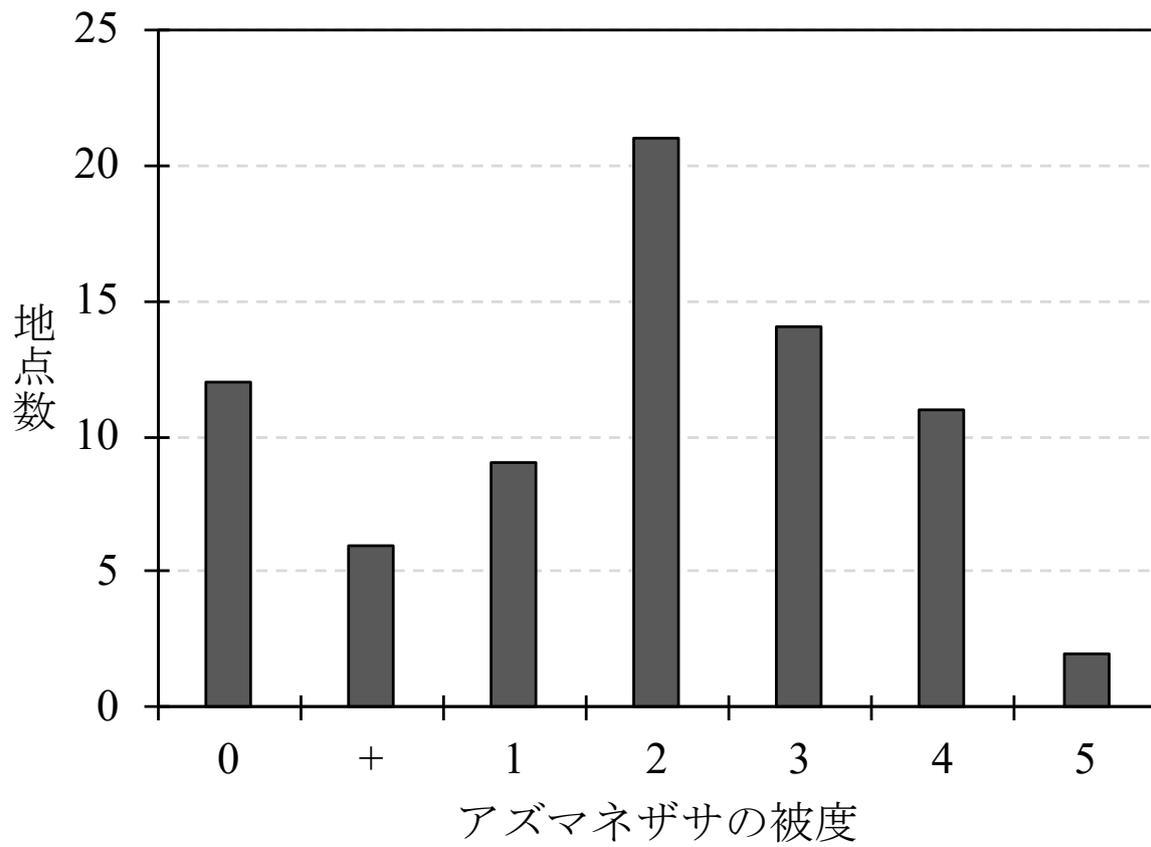


図 16 アズマネザサの被度の度数分布

※草本層、低木層いずれも生育した場合は多い数値を使用

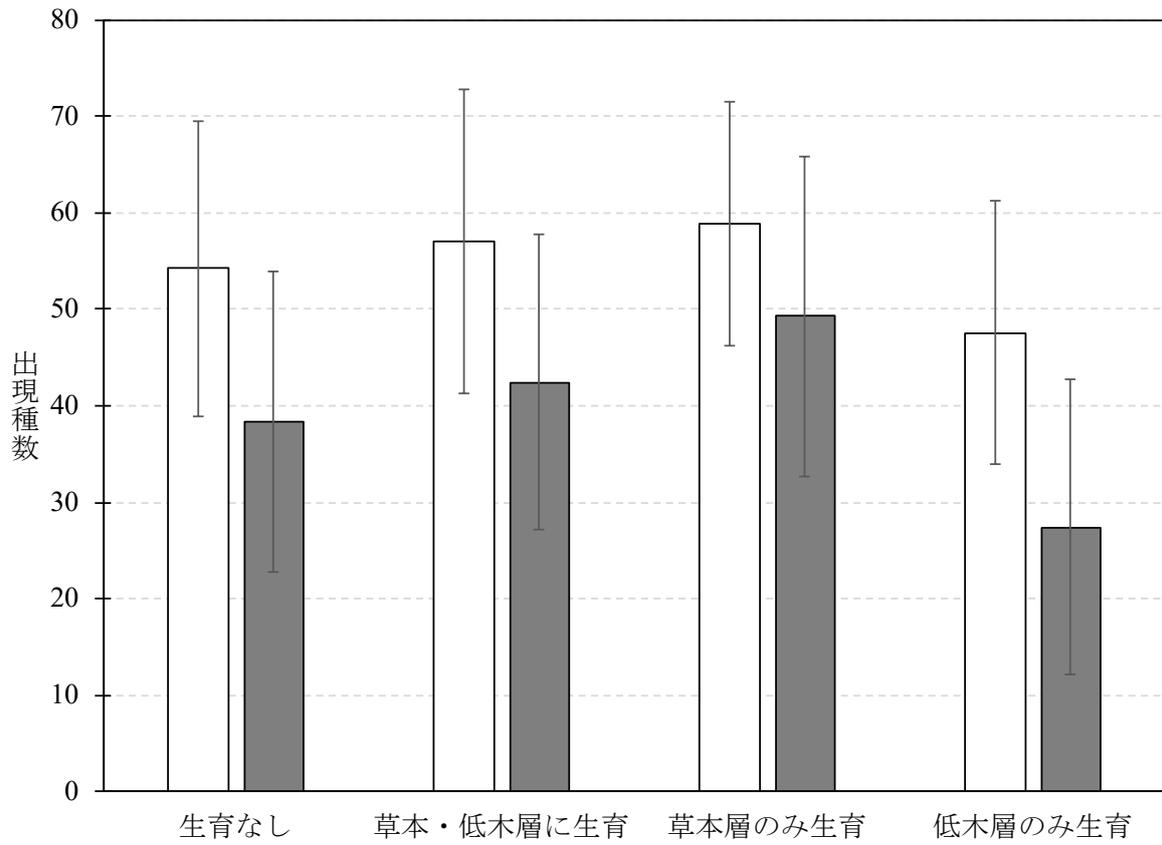


図 17 アズマネザサの生育状況別の平均出現種数

エラーバーは標準偏差を示す。□：全種数、■：草本層、エラーバーは標準偏差を示す。

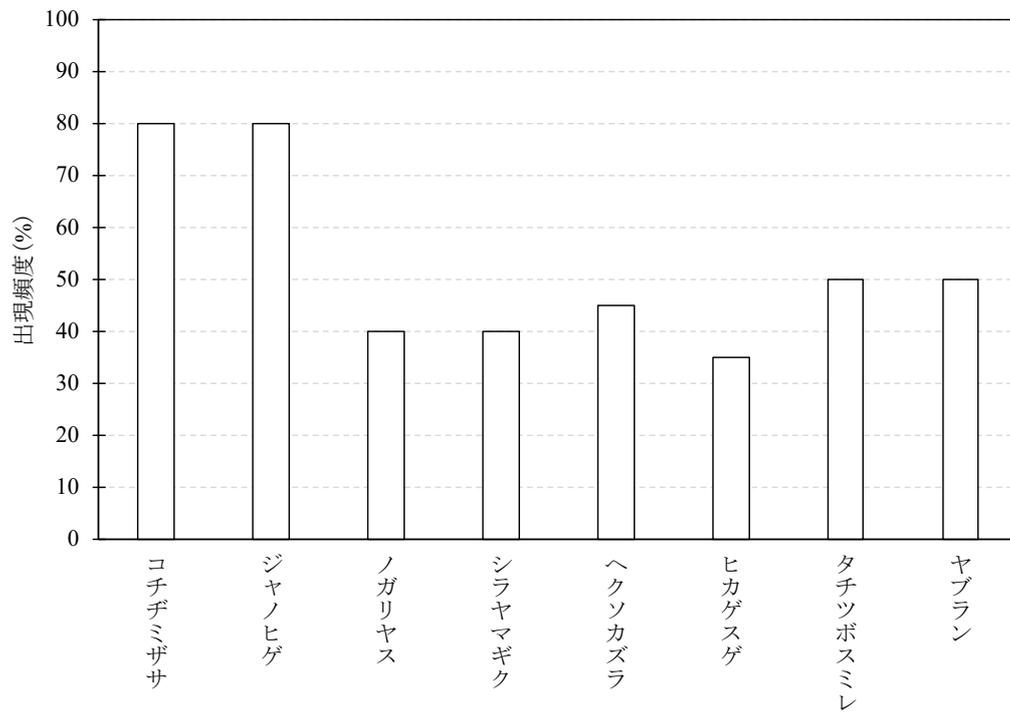


図 18 上位 15 種のうち、低木層にアズマネザサが生育する林床下の草本種の出現頻度

表 9 総出現種数、草本層種数、ヤブランの出現の有無を応答変数にした GLM 分析の結果

応答変数	説明変数	係数	標準誤差	Z 値	P 値	
総種数	草本層にのみササの生育	3.885	0.097	39.964	$p < 0.001$	***
	ササの生育なし	-0.085	0.075	-1.127	0.260	
	低木層のみのササ	-0.289	0.082	-3.515	$p < 0.001$	***
	低木層・草本層に ササの生育	-0.045	0.054	-0.829	0.407	
	調査面積	0.001	0.000	2.582	0.010	*
	標高	0.001	0.000	1.933	0.053	
	傾斜	-0.006	0.004	-1.569	0.117	
	標高×傾斜	0.000	0.000	1.737	0.082	
	草本層種数	草本層にのみササの生育	3.848	0.078	49.432	$p < 0.001$
ササの生育なし		-0.406	0.086	-4.712	$p < 0.001$	***
低木層にのみササの生育		-0.737	0.107	-6.866	$p < 0.001$	***
低木層・草本層に ササの生育		-0.204	0.060	-3.378	$p < 0.001$	***
標高		0.002	0.001	3.398	$p < 0.001$	***
傾斜		-0.011	0.004	-2.731	0.006	**
標高×傾斜		0.000	0.000	1.623	0.105	
ヤブランの 出現の有無		草本層にのみササの生育	-1.650	2.032	-0.812	0.417
	調査面積	0.020	0.009	2.159	0.031	*
	標高	-0.034	0.018	-1.927	0.054	
	傾斜	-0.053	0.072	-0.740	0.459	
	標高×傾斜	0.001	0.001	1.384	0.166	
ジャノヒゲの 出現の有無	草本層にのみササの生育	-1.532	1.126	-1.360	0.174	
	標高	0.021	0.011	1.935	0.053	
	傾斜	0.104	0.065	1.605	0.108	
	標高×傾斜	-0.001	0.000	-1.719	0.086	

切片は草本層にのみにササが生育

(2) 現地踏査

表 10 に多摩丘陵周辺部の緑地 28 地点 73 ヶ所の出現種、生活型、生育環境区分、および各調査地点の高木本数を示す。全 73 地点の草本層のフロラ調査の結果、草本 79 種、木本 57 種、の計 136 種が確認された。最も多くの生育が確認された種はアズマネザサであり、56 地点 (76.7%) で確認された。続いてジャノヒゲ (25 地点 34.2%)、アオキ (*Aucuba japonica* Thunb.) (16 地点 21.9%)、ヤブラン (15 地点 20.5%)、セイヨウキヅタ (*Hedera helix* L.) (14 地点 19.2%)、マンリョウ (*Ardisia crenata* Sims) (13 地点 17.8%)、ミツバアケビ (12 地点 16.4%)、タチツボスミレ (11 地点 15.1%)、ヤツデ (*Fatsia japonica* (Thunb.) Decne. & Planch.) (8 地点 11.0%)、シュンラン (*Cymbidium goeringii* (Rchb.f.) Rchb.f.) (8 地点 11.0%) の順に多く生育が確認された (図 19)。尚、調査地の多くはコナラ林であるが、草本層におけるコナラの出現回数は 1 回で極めて少ないものとなった。また、コナラークヌギ群集における潜在自然植生とされるシラカシは 4 地点のみの出現であった。

図 20 にアズマネザサの被度別の草本層の出現種数を示す。アズマネザサの被度が 0 の地点は 17 地点で 69 種 (木本 : 27 種、草本 : 42 種)、1 の地点は 10 地点で 105 種 (木本 : 44 種、草本 : 61 種)、2 の地点は 7 地点で 70 種 (木本 : 41 種、草本 : 29 種)、3 の地点は 7 地点で 24 種 (木本 : 14 種、草本 : 10 種)、4 の地点は 18 地点で 92 種 (木本 : 48 種、草本 : 44 種)、5 の地点は 14 地点で 77 種 (木本 : 59 種、草本 : 18 種) 確認された。被度別の平均出現種数について比較すると、アズマネザサの被度が 0 の地点は 17 地点で 4.1 種、1 の地点は 10 地点で 10.5 種、2 の地点は 7 地点で 10.0 種、3 の地点は 7 地点で 3.4 種、4 の地点は 18 地点で 5.1 種、5 の地点は 14 地点で 5.5 種確認された (図 21)。

図 22 にアズマネザサの被度別の高木の本数と草本層の出現種数の関係を示す。アズマネザサの被度が 0 ($R^2=0.229$)、3 ($R^2=0.4445$)、4 ($R^2=0.2428$)、5 ($R^2=0.2619$) は木本本数が増加するほど、出現種数の増加傾向が示された。一方、アズマネザサの被度が 1 ($R^2=0.1372$)、2 ($R^2=0.0046$) では、木本本数が増加しても、出現種数の増加傾向は示されなかった。

表 11 に出現種数を応答変数、アズマネザサの被度を説明変数にした GLM 分析の結果を示す。アズマネザサの被度が 1 や 2 の地点で正の効果が認められた。また、高木本数は正の効果が認められた。一方、アズマネザサの被度が 1 と高木本数の負の相互作用、アズマネザサの被度が 2 と高木本数の負の相互作用が認められた。

ヤブラン、ジャノヒゲの在・不在を応答変数、アズマネザサの在・不在、高木本数を説明変数にした GLM 分析の結果を表 12 に示す。ヤブランは AIC のモデル選択によって、説明変数が選択されなかった。ジャノヒゲはアズマネザサの在・不在がモデル選択されたが、有意差は認められなかった。

図 23 にアズマネザサの被度別の生活型の割合を示す。アズマネザサの被度が 1 の地点

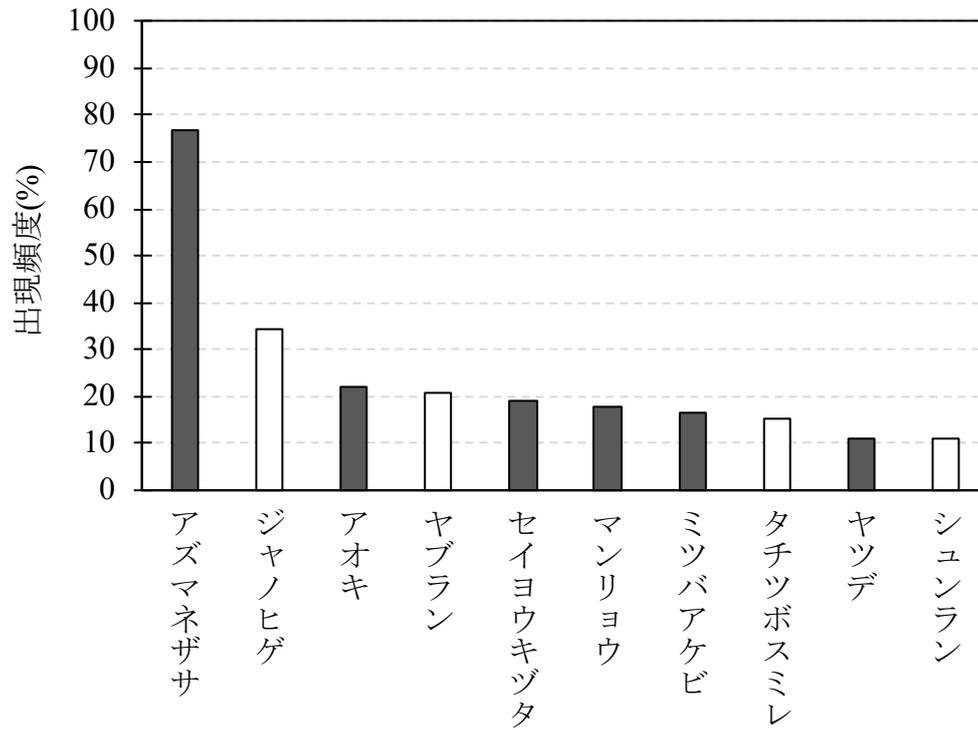


図 19 出現頻度が高かった種の出現頻度

□ : 草本種、■ : 木本種

では1年草の割合が7%を占めていたが、アズマネザサの被度が1以上になると、極めて少ない割合となった(0~2.9%)。

また、アズマネザサの被度が1の地点では、落葉性多年草が44.8%と多くの割合を占めていたが、アズマネザサの被度2以上になると、常緑低木の割合が最も多くの割合を占めるようになった。さらに、被度が1以下では落葉性多年草の割合が常緑多年草の割合を上回っていたが、被度が2以上になると、常緑多年生の割合が落葉性多年草と同等かそれ以上の割合を占めるようになった。

次に図24にアズマネザサの被度別生育環境区分の割合を示す。アズマネザサの被度が0、2、3、4、5の地点では照葉樹林に区分される種が最も多い割合(33.3~50.0%)を示したが、アズマネザサの被度が1の地点では、雑木林(例:ホウチャクソウ *Disporum sessile* (Thunb.) D. Don ex Schult. & Schult. f.、ミヤマナルコユリ *Polygonatum lasianthum* Maxim. など)に区分される種が最も多かった(41.9%)。また、人里(例:ヒガンバナやヒメオドリコソウなど)に該当する種はアズマネザサの被度が0の地点では18.8%であったが、被度1の地点では9.5%、被度2の地点では8.6%、被度3の地点では4.2%、被度4の地点では5.4%、被度5の地点では1.3%のように、アズマネザサの被度が高まるにつれて減少傾向がみられた(図24)。

種子散布様式についてみると、出現種のうち、木本種はD2(動物散布)の割合が多かったのに対し、草本種はD4(重力散布)が多くの割合を占めていた(図25)。次にアズマネザサの被度別の種子散布様式の平均構成割合をみると、被度0~2の地点ではD2の割合が40%前後を占め、最も多くの割合を占めているのに対し、アズマネザサの被度が3以上になると、重力散布が48.7~69.0%となり、最も多くの割合を占めるようになった(図25)

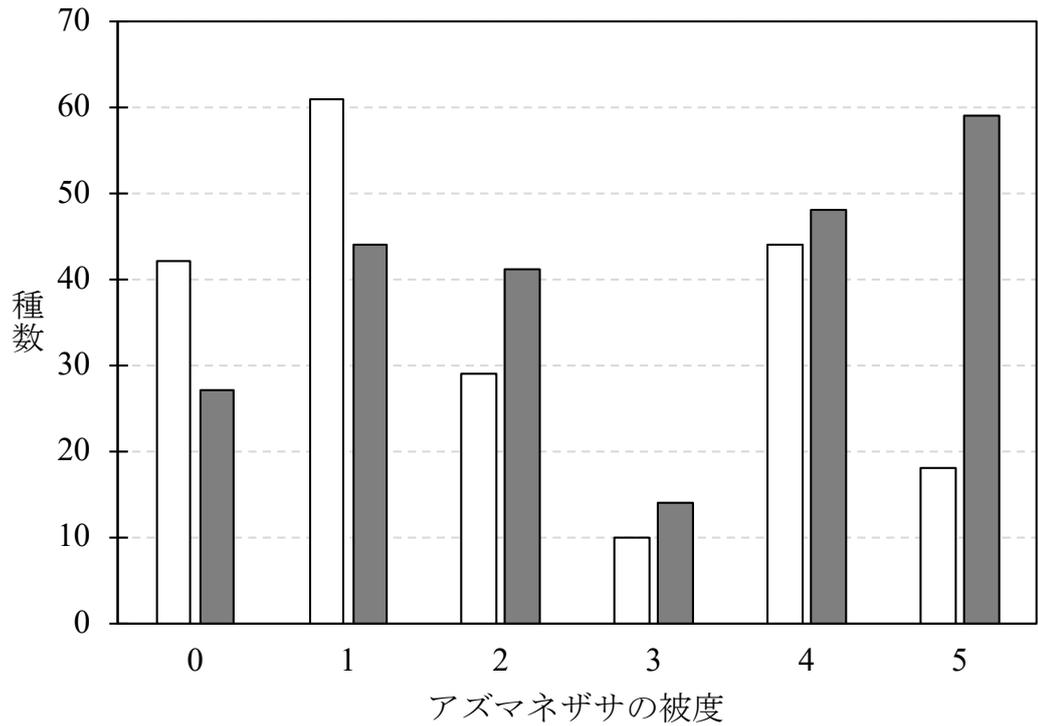


図 20 アズマネザサの被度別の草本層の出現種数

□ : 草本種、■ : 木本種

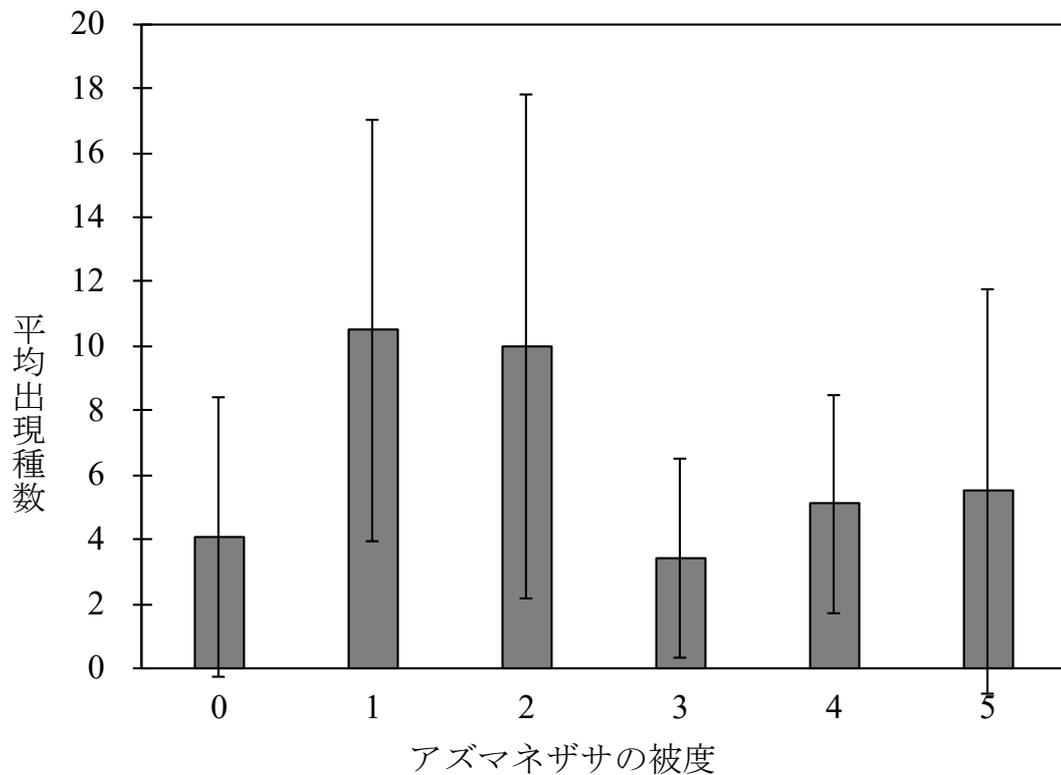


図 21 アズマネザサの被度別の草本層の平均出現種数

エラーバーは標準偏差を示す。

表 11 出現種数を応答変数、アズマネザサの被度と高木本数を説明変数にした GLM 分析の結果

説明変数	係数	標準誤差	Z 値	P 値	
切片	0.164	0.417	0.393	0.694	
アズマネザサの被度：0	-0.365	0.609	-0.599	0.549	
アズマネザサの被度：1	2.790	0.500	5.578	$p < 0.001$	***
アズマネザサの被度：2	2.011	0.535	3.758	$p < 0.001$	***
アズマネザサの被度：3	-0.625	0.831	-0.752	0.452	
アズマネザサの被度：4	0.768	0.497	1.546	0.122	
高木本数	0.175	0.049	3.546	$p < 0.001$	***
アズマネザサの被度：0×高木本数	0.005	0.066	0.074	0.941	
アズマネザサの被度：1×高木本数	-0.268	0.065	-4.150	$p < 0.001$	***
アズマネザサの被度：2×高木本数	-0.163	0.056	-2.903	0.004	
アズマネザサの被度：3×高木本数	0.033	0.092	0.356	0.722	
アズマネザサの被度：4×高木本数	-0.066	0.061	-1.075	0.282	

切片はアズマネザサの被度 5

表 12 ヤブラン、ジャノヒゲの在・不在を応答変数、アズマネザサの被度と高木本数を説明変数にした GLM 分析の結果

応答変数	説明変数	係数	標準誤差	Z 値	P 値	
ヤブラン	-	-	-	-	-	
ジャノヒゲ	切片	-1.540	0.636	-2.421	0.016	**
	アズマネザサの在・不在	1.059	0.694	1.525	0.127	

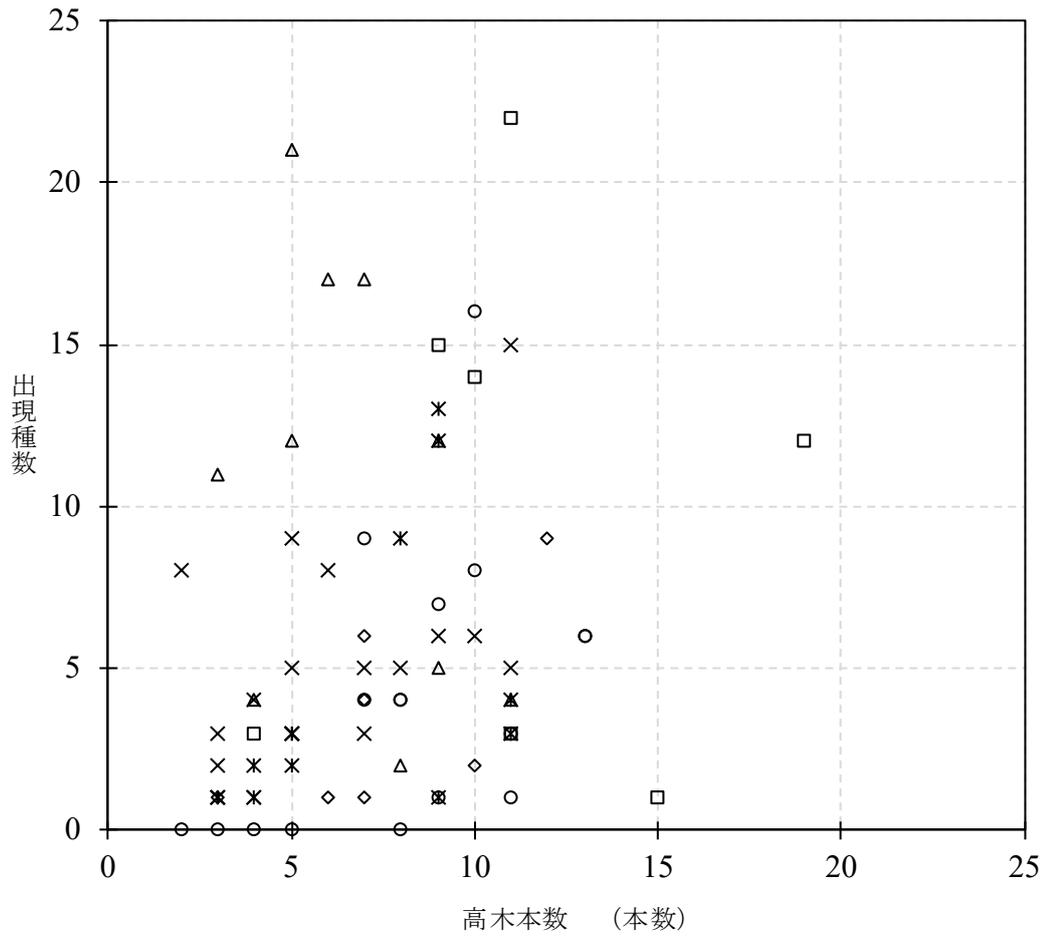


図 22 アズマネザサの被度別の高木の本数と草本層の出現種数の関係
 ○ : アズマネザサの被度 0、△ : アズマネザサの被度 1、□ : アズ
 マネザサの被度 2、◇ : アズマネザサの被度 3、× : アズマネザサ
 の被度 4、* : アズマネザサの被度 5

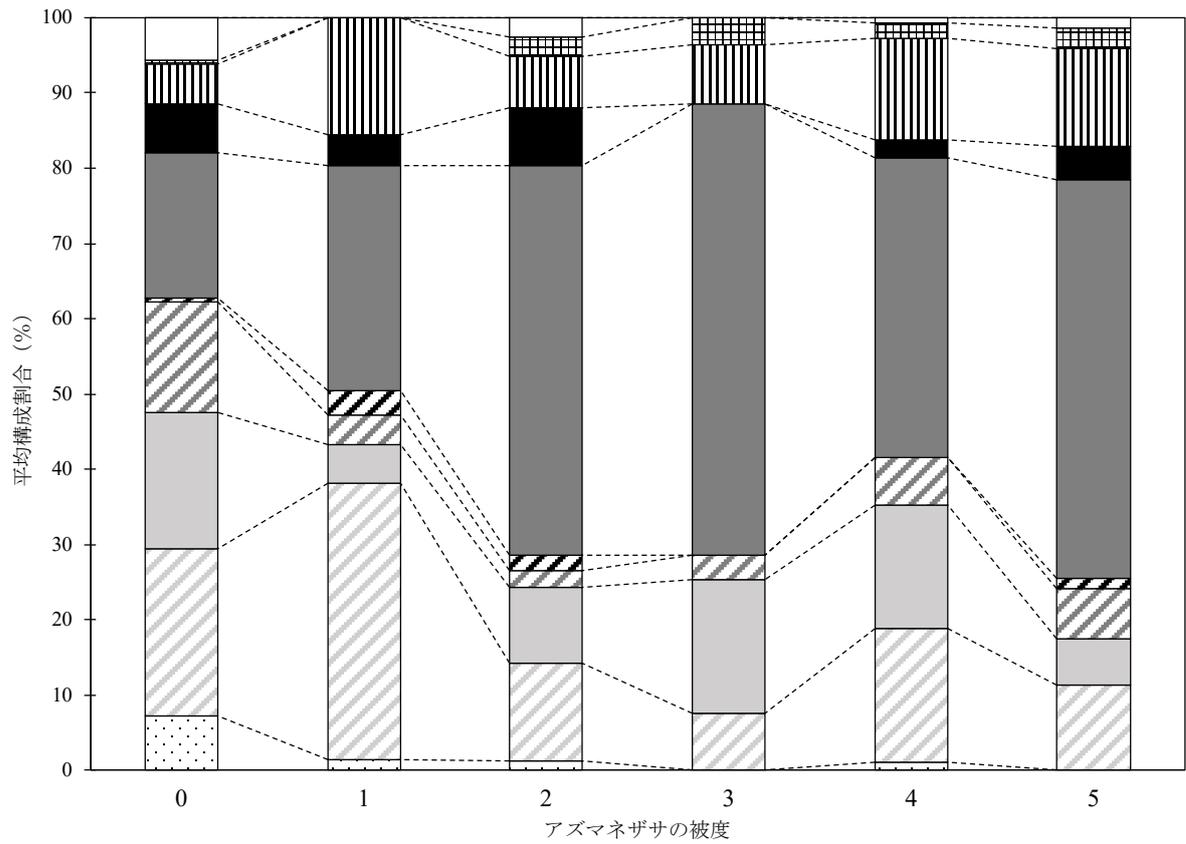


図 23 アズマネザサの被度別の出現種の生活型の割合

□: 一年草、▨: 落葉性多年草、▩: 常緑多年草、▧: 落葉低木、▦: 落葉高木、▥: 常緑低木、▤: 常緑高木、▣: つる植物、▢: シダ植物、□: 未分類

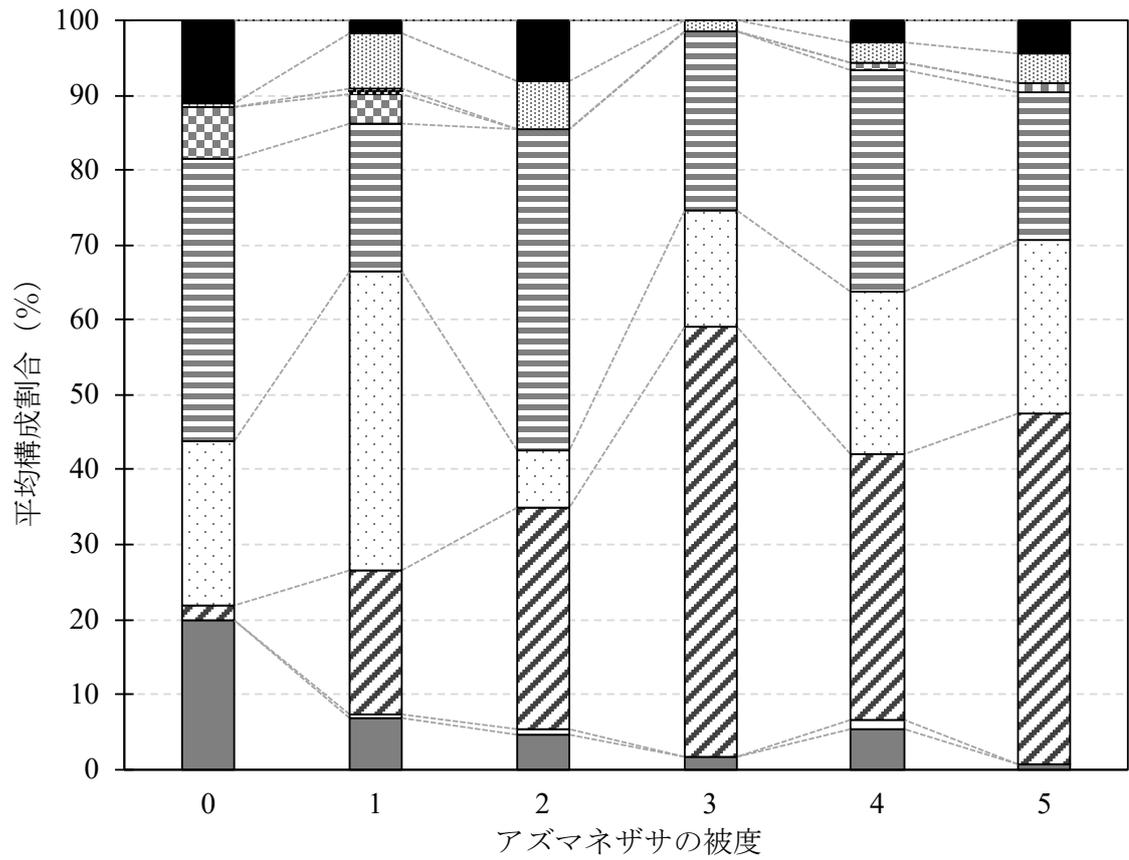


図 24 アズマネザサの被度別生育環境区分の割合

■: 人里、□: 水辺・海岸、▨: 草原、▤: 雑木林、▥: 照葉樹林、▦: 夏
 緑樹林、▧: 高原、▨: 外来種・園芸種、■: 未分類

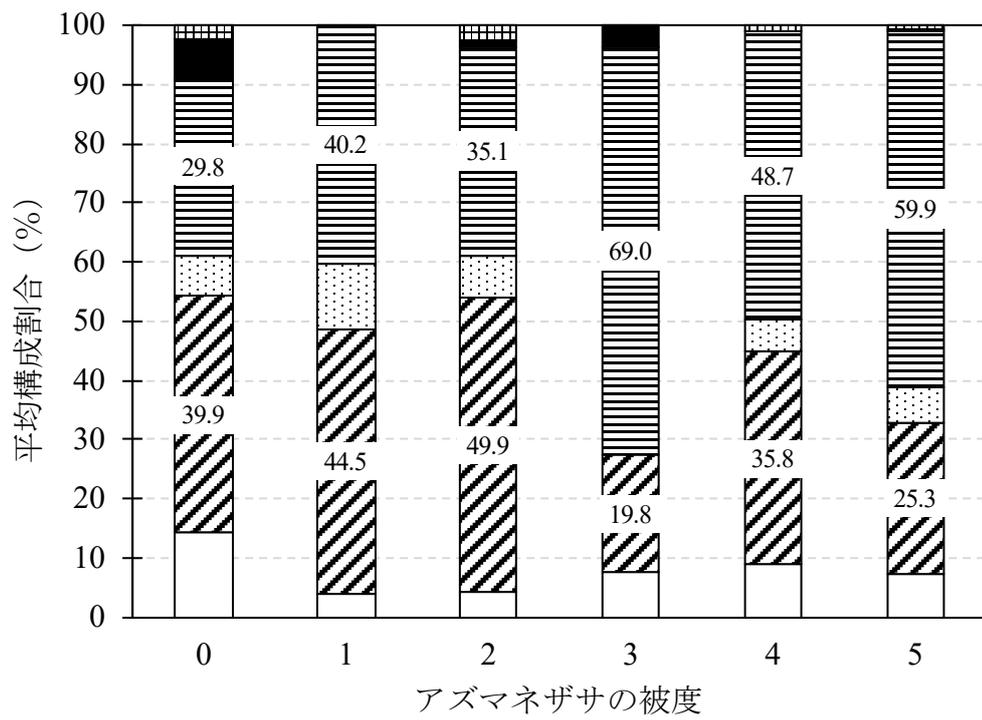


図 25 アズマネザサの被度別種子散布様式の割合

□: D1、▨: D2、▤: D3、▧: D4、■: D5、田: 未分類

2. アズマネザサの刈り取りや異なる地形が光条件、水分、温度条件に及ぼす影響

(1) 光

図 26 に各調査プロットの fAPAR の月別平均値の変化を示す。刈り取り区では 1~3 月において、28.8~70.6%を示したが、無刈り取り区では、79.7~93.5%と極めて高い数値を示した。刈り取り区では 4 月以降、いずれの調査プロットにおいても 90%前後にまで増加し、その後 11 月~12 月にかけて減少した。一方、無刈り取り区では、4 月以降、いずれの調査プロットも 95%前後にまで増加した。図 27 に各調査プロットの展葉期と落葉期における fAPAR の平均値を示す。落葉期の fAPAR は刈り取り区では 56.6~61.6%であるのに対し、無刈り取り区では 85.4~89.6%となり、約 30%高い数値を示した。展葉期の fAPAR は刈り取り区では 90.4~94.7%であったのに対し、無刈り取り区では 95.1~95.9%となり、刈り取り区では落葉期に比べて顕著に増加し、無刈り取り区との差が小さくなった。

図 28 に林床の日中における光合成有効放射量 (PAR) の月別変化を示す。林床の PAR は、上層木が落葉する 12~4 月にかけて高くなり、刈り取り区の最大値は 3 月の 426.1~509.7 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であった。無刈り取り区においても同時期に増加したものの、最大値は 3 月または 4 月の 19.6~203.2 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であり、刈り取り区より著しく下回った。また、刈り取り区の最小値は 6.3~34.0 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であったのに対し、無刈り取り区では 0.1~10.6 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ となった。

相対光量子束密度を図 29 に示す。林冠が閉鎖された 5~11 月には刈り取り区で 4.7~7.6%、無刈り取り区で 1.1~4.3%であった。冬期から林冠が閉鎖するまでの 12~4 月には刈り取り区では 17.9~47.0%だったのに対し、無刈り取り区では 7.8~22.4%となった。また、2 月と 10 月を除き、相対光量子束密度は刈り取り区の方が無刈り取り区に比べて 2 倍以上高くなった。

表 13 に fAPAR に及ぼすアズマネザサの密度や地形条件が及ぼす影響を明らかにするための GLM 分析の結果を示す。落葉期、展葉期ともに刈り取りに負の効果が認められた。また、落葉期については傾斜に正の効果が認められ、展葉期については方位に正の効果、比高に負の効果が認められた。

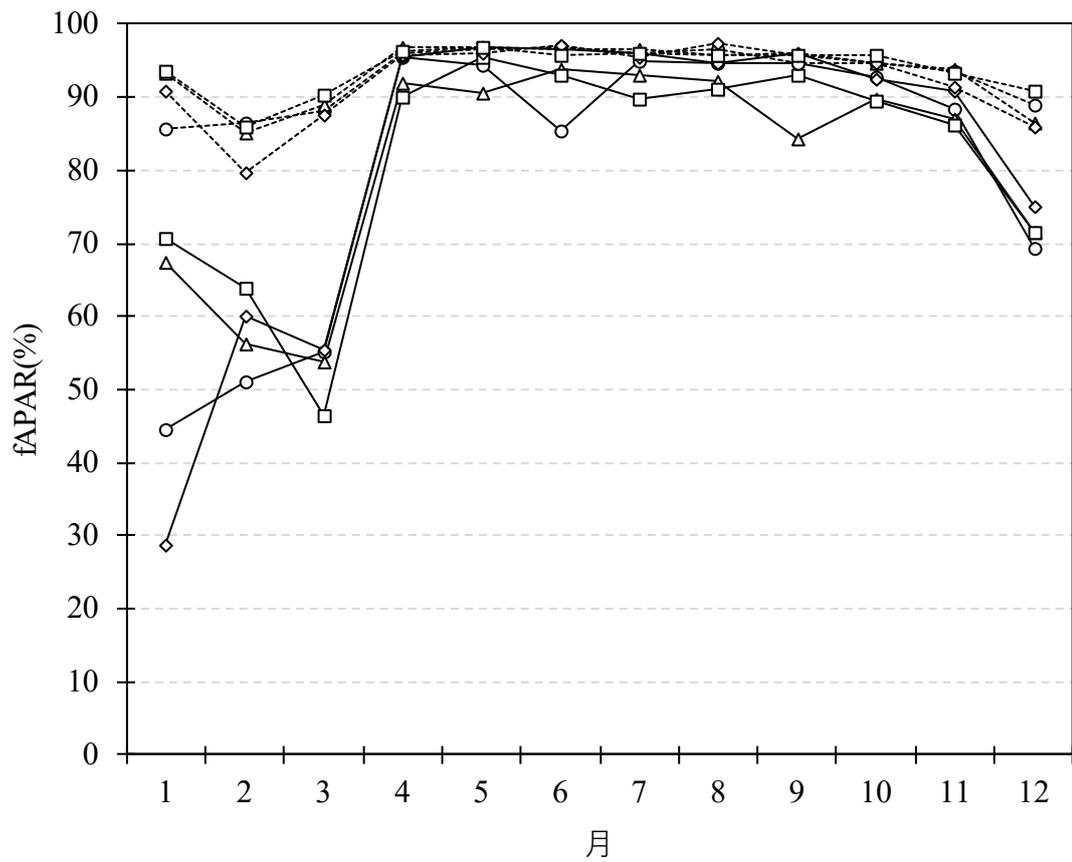


図 26 各調査プロットにおける fAPAR の月別変化 ○：谷、△：南向き斜面、◇：北向き斜面、□：尾根、——：刈り取り区、---：無刈り取り区

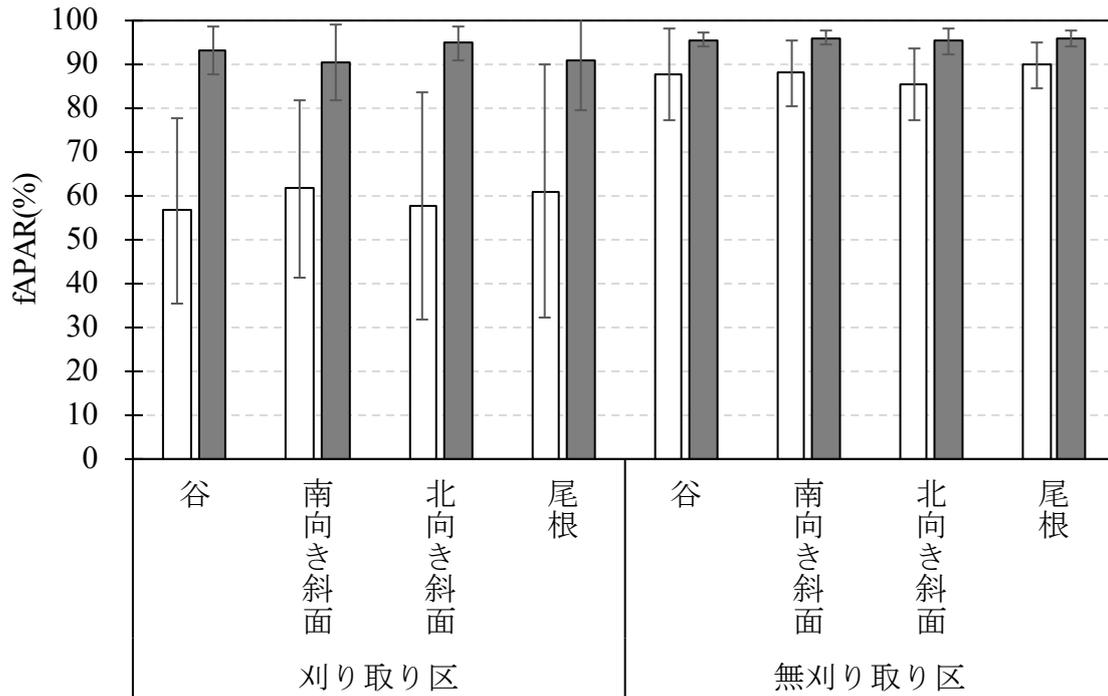


図 27 各調査プロットにおける展葉期と落葉期の fAPAR の平均値
 □ : 落葉期、■ : 展葉期 エラーバーは標準偏差

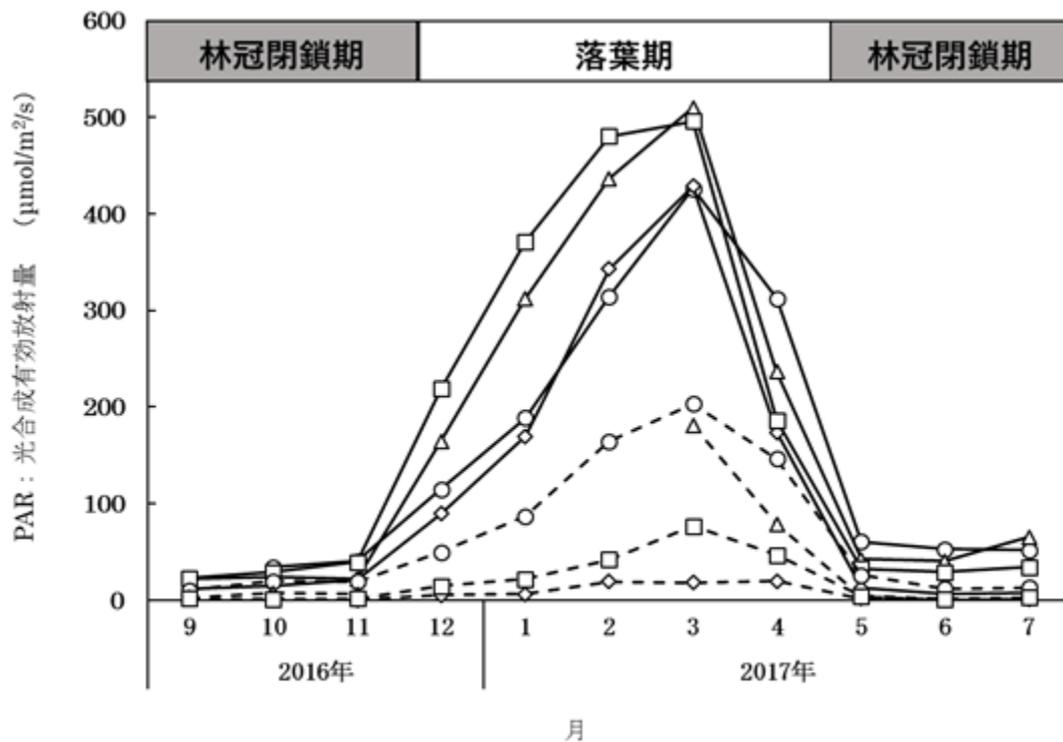


図 28 各月の平均 PAR の季節変化

—— : 刈り取り区、--- : 無刈り取り区、○ : 谷、△ : 南向き斜面、◇ : 北向き斜面、□ : 尾根、

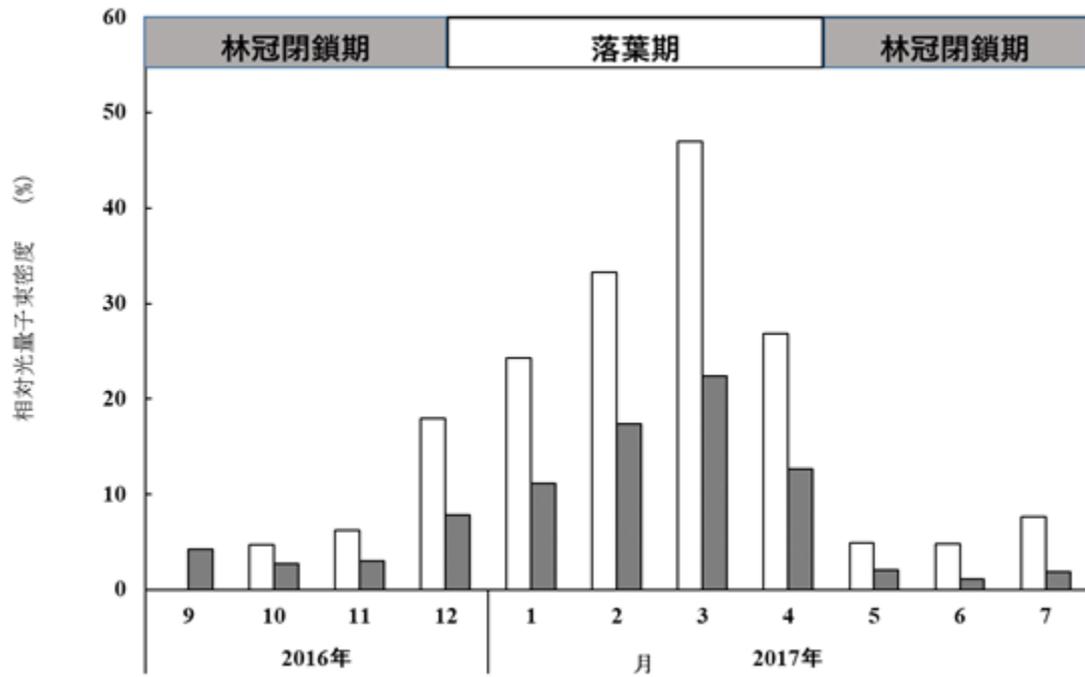


図 29 各月の相対光量子束密度の季節変化
□ : 刈り取り区、■ : 無刈り取り区

(2) 土壌含水率

図 30 に各調査プロットの土壌含水率の月別平均値を示す。土壌含水率については、各月ごとの変化は示されなかったが、いずれの調査プロットも 6 月に比べて 7 月、8 月にかけて減少した。図 31 に各調査プロットの展葉期と落葉期における土壌含水率を示す。刈り取り区では、北向き斜面、谷の順に高く、無刈り取り区では谷、北向き斜面の順に高く、両区とも尾根と南向き斜面に比べて高くなる傾向が示された。谷と尾根については無刈り取り区のほうが刈り取り区に比べて土壌含水率は高くなることが示された。

表 13 に土壌含水率に及ぼすアズマネザサの密度や地形条件が及ぼす影響を明らかにするための GLM 分析の結果を示す。土壌含水率については落葉期、展葉期ともに、比高に負の効果が認められた。

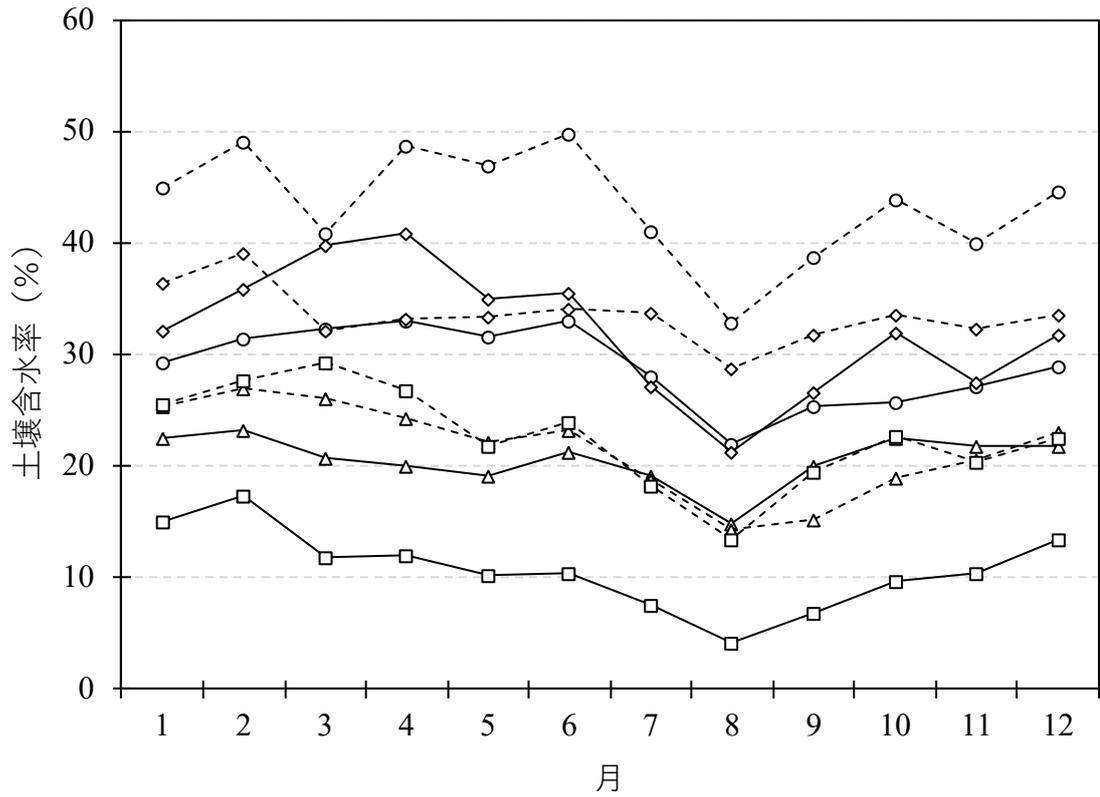


図 30 各調査プロットにおける土壌含水率の月別変化 ○：谷、△：南向き斜面、◇：北向き斜面、□：尾根、——：刈り取り区、---：無刈り取り区

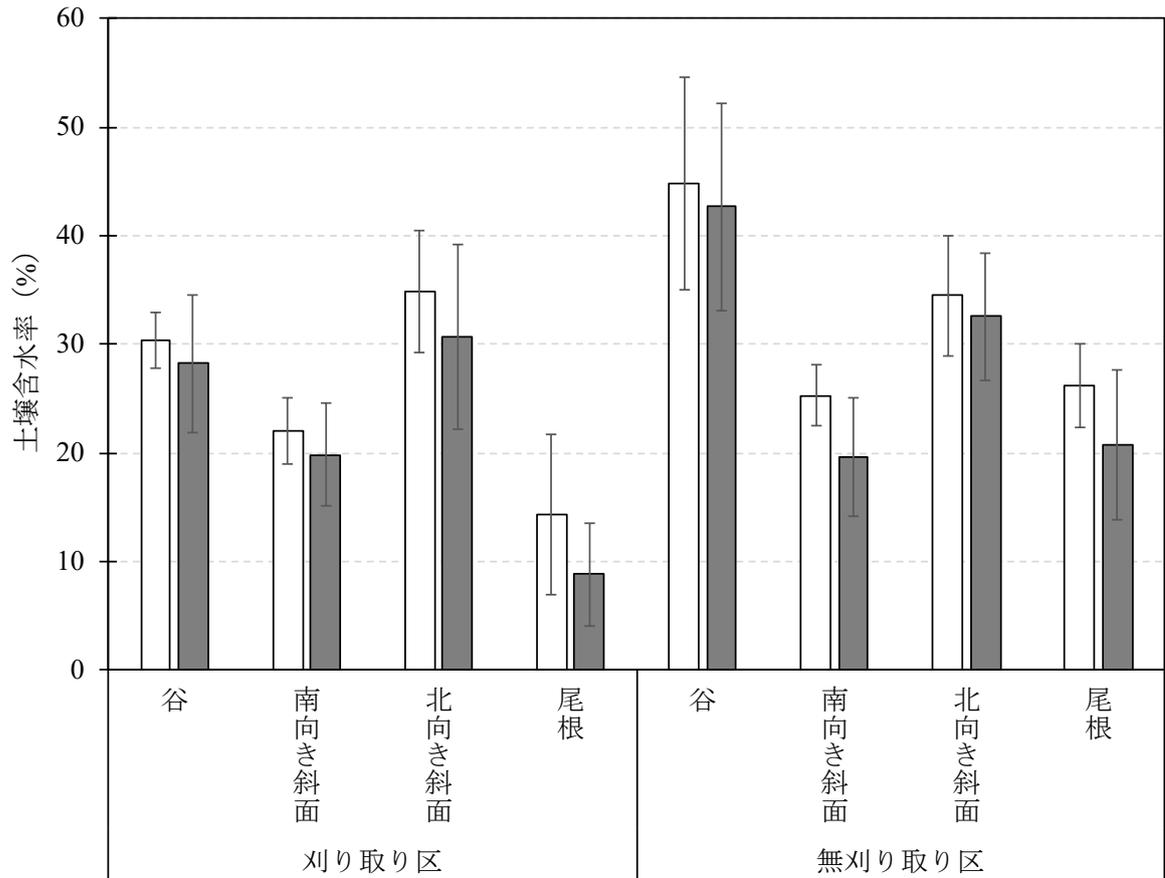


図 31 落葉期と展葉期における各調査プロットの平均土壌含水率 □：落葉期、■：展葉期 エラーバーは標準偏差を示す

(3) 地表面温度

図 32 に各調査プロットの地表面の各月の平均値を示す。2~3 月において、刈り取り区の南向き斜面において、高くなる傾向が示されたが、刈り取り区と無刈り取り区で差はみられなかった。図 33 に落葉期と展葉期における各調査プロットの平均地表面温度を示す。落葉期の地表面温度は、刈り取り区では、南向き斜面が最も高く、8.0°Cであった。続いて尾根 (7.2°C)、谷 (6.6°C)、北向き斜面 (5.9°C) であった。無刈り取り区では谷が最も高く 7.0°C、続いて尾根 (6.9°C)、南向き斜面 (6.8°C)、北向き斜面 (6.8°C) であった。展葉期は刈り取り区では尾根が最も高く、18.8°C、続いて南向き斜面 (18.5°C)、谷 (18.2°C)、北向き斜面 (18.2°C) となった。一方、無刈り取り区では尾根が最も高く 18.4°C、続いて谷 (18.10°C)、北向き斜面 (18.06°C)、南向き斜面 (18.0°C) となり、地形による差はみられなかった。

次に図 34 に各月の各調査プロットの地表面温度の日較差の平均値を示す。刈り取り区の谷では最低で 1.9°C (1 月)、最大で 4.9°C (3 月) の日較差があった。刈り取り区の南向き斜面では最低で 2.8°C (9 月)、最大で 10.4°C (3 月) の日較差があった。刈り取り区の北向き斜面では最低で 1.5°C (9 月)、最大で 3.1°C (3 月) の日較差があった。刈り取り区の尾根では最低で 2.4°C (11 月)、最大で 5.5°C (3 月) の日較差があった。無刈り取り区の谷では最低で 1.3°C (6 月)、最大で 4.75°C (3 月) の日較差があった。無刈り取り区の南向き斜面では最低で 1.8°C (8 月)、最大で 5.31°C (3 月) の日較差があった。無刈り取り区の北向き斜面では最低で 1.0°C (9 月)、最大で 3.8°C (3 月) の日較差があった。無刈り取り区の尾根では最低で 1.2°C (5 月)、最大で 2.0°C (3 月) の日較差があった。日較差はいずれの調査プロットも 3 月に最も高くなった。

表 13 に地表面温度に及ぼすアズマネザサの密度や地形条件が及ぼす影響を明らかにするための GLM 分析の結果を示す。落葉期には方位に負の効果が示された。展葉期にはササ密度に負の効果、比高に正の効果が認められた。

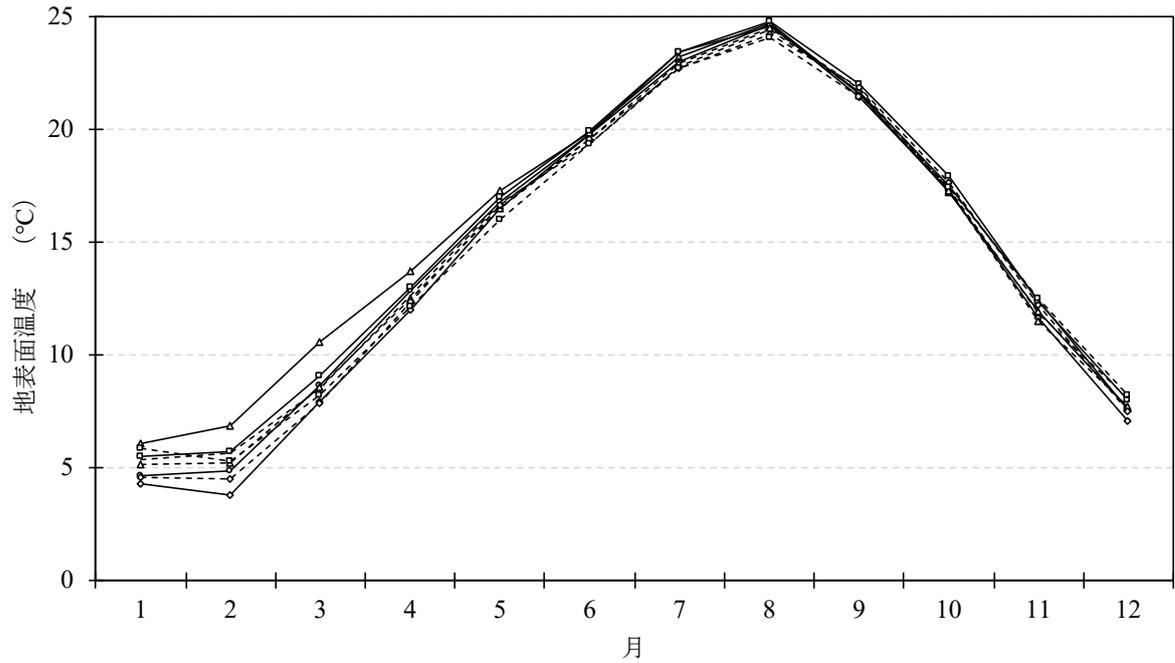


図 32 各調査プロットにおける地表面温度の月別変化 ○：谷、△：南向き斜面、◇：北向き斜面、□：尾根、——：刈り取り区、- - -：無刈り取り区

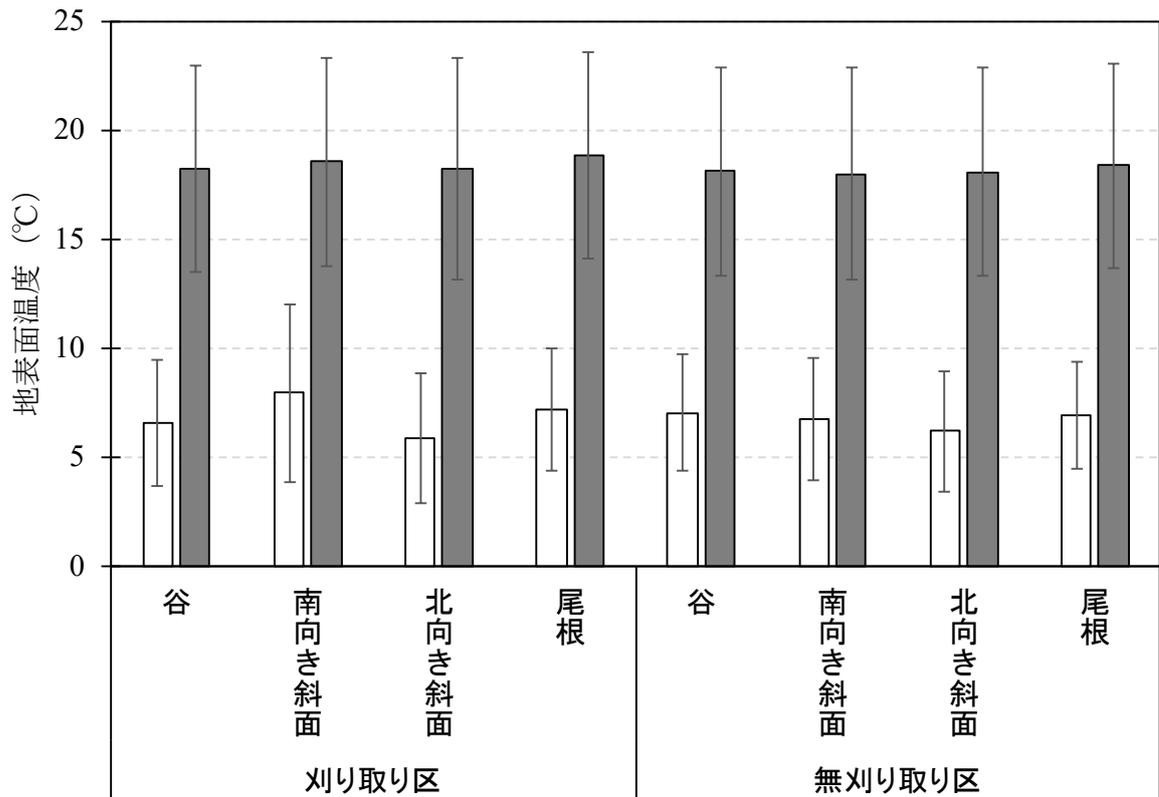


図 33 落葉期と展葉期における各調査プロットの平均地表面温度 □：落葉期、■：展葉期 エラーバーは最大値、最小値を示す

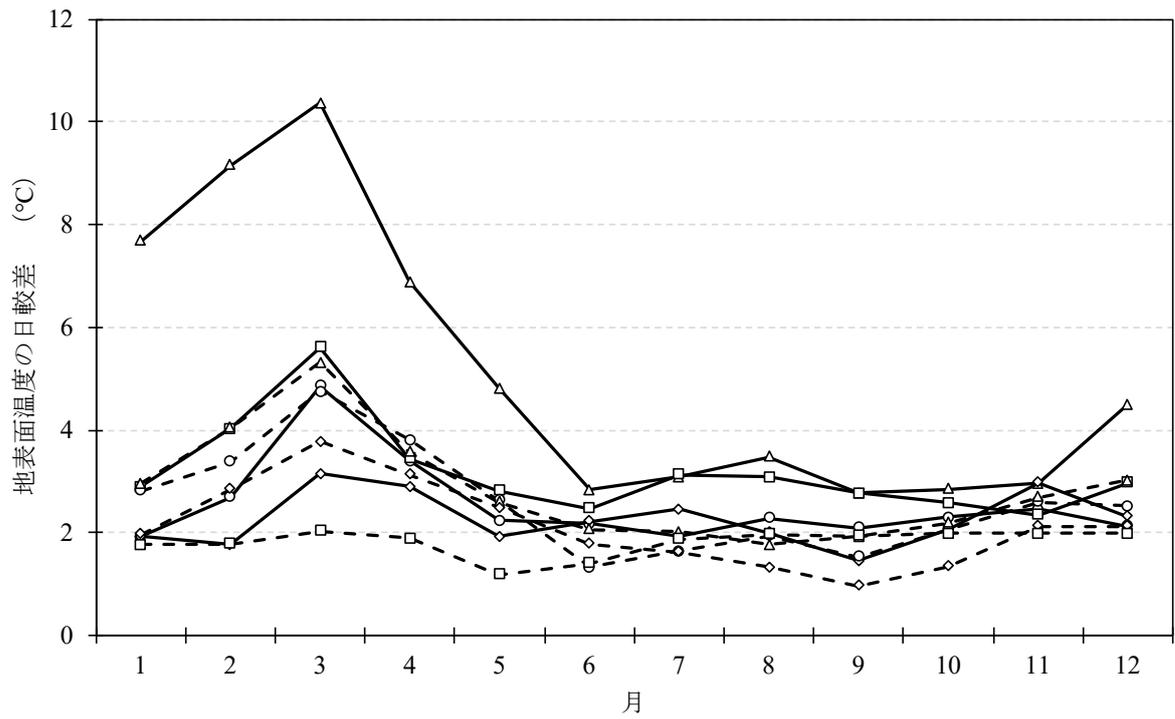


図 34 各調査プロットにおける地表面温度の平均日格差 ○：谷、△：南向き斜面、◇：北向き斜面、□：尾根、——：刈り取り区、- - -：無刈り取り区

表 13 展葉期、落葉期の fAPAR、土壌含水率、地表面温度を応答変数にした GLM 分析の結果

応答変数	説明変数	係数	標準誤差	T 値	P 値	
fAPAR (落葉期)	係数	53.669	3.299	16.269	$P<0.001$	***
	ササ密度	1.741	0.193	9.003	$P<0.001$	***
	傾斜	0.399	0.138	2.890	0.034	*
fAPAR (展葉期)	係数	90.095	0.792	113.744	$P<0.001$	***
	ササ密度	0.225	0.035	6.441	0.008	**
	傾斜	0.031	0.027	1.156	0.331	
	方位	0.028	0.007	4.085	0.027	*
土壌含水 (落葉期)	比高	-0.235	0.074	-3.194	0.050	*
	係数	35.179	4.006	8.782	$P<0.001$	***
	ササ密度	0.666	0.267	2.494	0.055	.
土壌含水 (展葉期)	比高	-1.681	0.520	-3.230	0.023	*
	係数	33.586	4.118	8.156	$P<0.001$	***
	ササ密度	0.675	0.275	2.459	0.057	.
地表面温度 (落葉期)	比高	-2.015	0.535	-3.767	0.013	*
	係数	7.673	0.425	18.042	$P<0.001$	***
	方位	-0.012	0.004	-3.264	0.022	*
地表面温度 (展葉期)	比高	0.078	0.041	1.891	0.117	
	係数	18.508	0.102	181.855	$P<0.001$	***
	ササ密度	-0.017	0.004	-3.882	0.030	*
	傾斜	-0.011	0.003	-3.052	0.055	.
	方位	-0.002	0.001	-2.549	0.084	.
	比高	0.056	0.009	5.917	0.010	**

3. アズマネザサの刈り取りと異なる地形が草本層の生育に及ぼす影響

刈り取りを再開し、3年が経過した調査初年度については、刈り取り区と無刈り取り区の両方に出現した植物は22種(43%)、刈り取り区のみ出現した植物は24種(47%)、無刈り取り区のみ出現した植物は5種(10%)であり、刈り取り区だけで全体の90%以上(46種)が確認された(表14)。中でも、ジャノヒゲ、ヤブラン、コナラについては8つの全ての調査プロットで生育が確認された。

図35に各調査プロットの平均出現種数の月変化を示す。4月の時点で刈り取り区は、谷では平均5種、南向き斜面では7.3種、北向き斜面では3種、尾根では5.0種確認された。一方、無刈り取り区は、谷では4.5種、南向き斜面では2.3種、北向き斜面では4.8種、尾根では2.0種であった。11月の調査時においては、刈り取り区は、谷では平均6.5種(1.3倍)、南向き斜面では9.5種(1.3倍)、北向き斜面では6.0種(2.0倍)、尾根では9.0種(1.8倍)確認された。一方、無刈り取り区は、谷では2.5種(0.6倍)、南向き斜面では3.8種(1.7倍)、北向き斜面では5.3種(1.1倍)、尾根では2.0種(1.0倍)となり、刈り取り区では、いずれの調査プロットも4月に比べて増加したのに対し、無刈り取り区では、南向き斜面を除き、増加率は小さかった。

調査開始後、4年目までに全89種確認することができた(表15)。そのうち、両区で出現した植物は37種(41.6%)、刈り取り区のみで出現した植物は42種(47.2%)、無刈り取り区のみで出現した植物は10種(11.2%)で種数の増加は見られたものの、調査初年度と同様な傾向となった。

図36に2013年~2017年における平均出現種数の季節変化を示す。2017年には刈り取り区では、谷で10.3種(1.6倍、2013年8月比、以下同様)、南向き斜面で11.8種(1.3倍)、北向き斜面で9.0種(1.4倍)、尾根で9.8種(1.3倍)となった。無刈り取り区では、谷で4.5種(1.8倍)、南向き斜面で3.8種(1.2倍)、北向き斜面で4.5種(0.9倍)、尾根で2.8種(1.6倍)となり、無刈り取り区に比べ、刈り取り区のほうが全ての調査プロットで2倍以上多かった。

次に多様度指数(D)についてみると、刈り取り区では、谷で0.72~0.63、南向き斜面で0.72~0.83、北向き斜面で0.55~0.70、尾根で0.69~0.74であった。一方、無刈り取り区では、谷で0.50~0.60、南向き斜面で0.14~0.27、北向き斜面で0.22~0.57、尾根で0.2~0.30であり、無刈り取り区の谷を除き、刈り取り区に比べ顕著に低かった(図37)。多様度指数(H')は刈り取り区では、谷で1.49~1.82、南向き斜面で1.84~2.06、北向き斜面で1.24~1.66、尾根で1.53~1.85であった。一方、無刈り取り区では、谷で0.75~1.10、南向き斜面で0.33~0.54、北向き斜面で0.5~1.12、尾根では0.38~0.5であり、多様度指数(D)同様、無刈り取り区の谷を除き、刈り取り区に比べ顕著に低かった(図38)。多様度指数(D)、多様度指数(H')ともに顕著な年変化はいずれの区も示されなかった。

表 14 各調査プロットにおける草本層の出現種 (2013 年)

種名	生活型	散布様式	被覆面積 (cm ²)									計	出現数
			刈り取り区				無刈り取り区						
			谷	南向き斜面	北向き斜面	尾根	谷	南向き斜面	北向き斜面	尾根			
ジャノヒゲ	草本	D2	47811.0	19387.0	20487.0	17838.0	34307.0	46026.0	29925.0	10167.0	225948.0	8	
ヤブラン	草本	D4	26288.0	9696.0	3152.0	7924.0	44587.0	4916.0	7247.0	2328.0	106138.0	8	
コナラ	木本	D4	1216.0	1361.0	1501.0	2722.0	403.0	764.0	183.0	100.0	8250.0	8	
ハリギリ	木本	D2	86.0	484.0	112.0	56.0	12.0	6.0		58.0	814.0	7	
トウネズミモチ	木本	D2	14.0	30.0	80.5	113.0		7.0	30.0	39.0	313.5	7	
ホウチャクソウ	草本	D4	371.0		121.0	887.0	581.0		700.0	99.0	2759.0	6	
ミツバアケビ	木本	D2	290.0	224.0	3153.0	660.0			920.0		5247.0	5	
マンリョウ	木本	D2	300.0		8.0	6.0		960.0		84.0	1358.0	5	
ベニシダ	草本	D1	150.0	7001.0	8088.0				12854.0		28093.0	4	
ミヤマナルコユリ	草本	D2		93.0		522.0	510.0		950.0		2075.0	4	
イヌシデ	木本	D1	30.0	1924.0	30.0	60.0					2044.0	4	
ヤマグワ	木本	D2		1560.0	33.0	32.0			121.0		1746.0	4	
キツネノカミソリ	草本	D4	2770.0	71.0			4039.0				6880.0	3	
チヂミザサ	草本	D2		756.0	220.0	270.0					1246.0	3	
ヒメワラビ	草本	D1	36.0	1043.0							1091.0	3	
ヤブコウジ	木本	D2				177.0	42.0	63.0	12.0		282.0	3	
タチツボスミレ	草本	D3		129.0	88.0	36.0					253.0	3	
ナツグミ	木本	D2	90.0		98.0	25.0					213.0	3	
ウグイスカグラ	木本	D2		20.0	140.0			6.0			166.0	3	
シュンラン	草本	D1				1011.0		1978.0			2989.0	2	
オニタビラコ	草本	D1		2318.0	40.0						2358.0	2	
セイヨウキツタ	木本	D2			610.0				1332.0		1942.0	2	
ムクノキ	木本	D2		49.0					875.0		924.0	2	
ヤマホトトギス	草本	D4	683.0				75.0				758.0	2	
エゴノキ	木本	D4	288.0		90.0						378.0	2	
ウワミズザクラ	木本	D2		219.0				36.0			255.0	2	
ヤマザクラ	木本	D2					63.0	56.0			119.0	2	
マサキ	木本	D2	23.0				30.0				53.0	2	
ヤツデ	木本	D2							11856.0		11856.0	1	
シュロ	木本	D2	11807.0								11807.0	1	
ヤブムラサキ	木本	D2		2334.0							2334.0	1	
フジ	木本	D3					1320.0				1320.0	1	
ヤブガラシ	草本	D2							1110.0		1110.0	1	
ヌスビトハギ	草本	D2		780.0							780.0	1	
シラカシ	木本	D4			770.0						770.0	1	
ヒメウコギ	木本	D2					329.0				329.0	1	
イヌツゲ	木本	D2				288.0					288.0	1	
ヘビイチゴ	草本	D2		270.0							270.0	1	
ヒサカキ	木本	D2		266.0							266.0	1	
ヒイラギ	木本	D2				255.0					255.0	1	
サルトリイバラ	木本	D2				169.0					169.0	1	
ヤマノイモ	草本	D1				168.0					168.0	1	
ミズヒキ	草本	D2		90.0							90.0	1	
コバノガマズミ	木本	D2		88.0							88.0	1	
ナガバノスミレサイシ	草本	D3					80.0				80.0	1	
イボタノキ	木本	D2				65.0					65.0	1	
エノキ	木本	D2		64.0							64.0	1	
クズ	草本	D4		54.0							54.0	1	
アワブキ	木本	D2			45.0						45.0	1	
ワレモコウ	草本	D4		40.0							40.0	1	
コゴメウツギ	木本	D4		18.0							18.0	1	
計			92253.0	50369.0	38866.5	33284.0	86378.0	54818.0	68199.0	12791.0	436958.5		

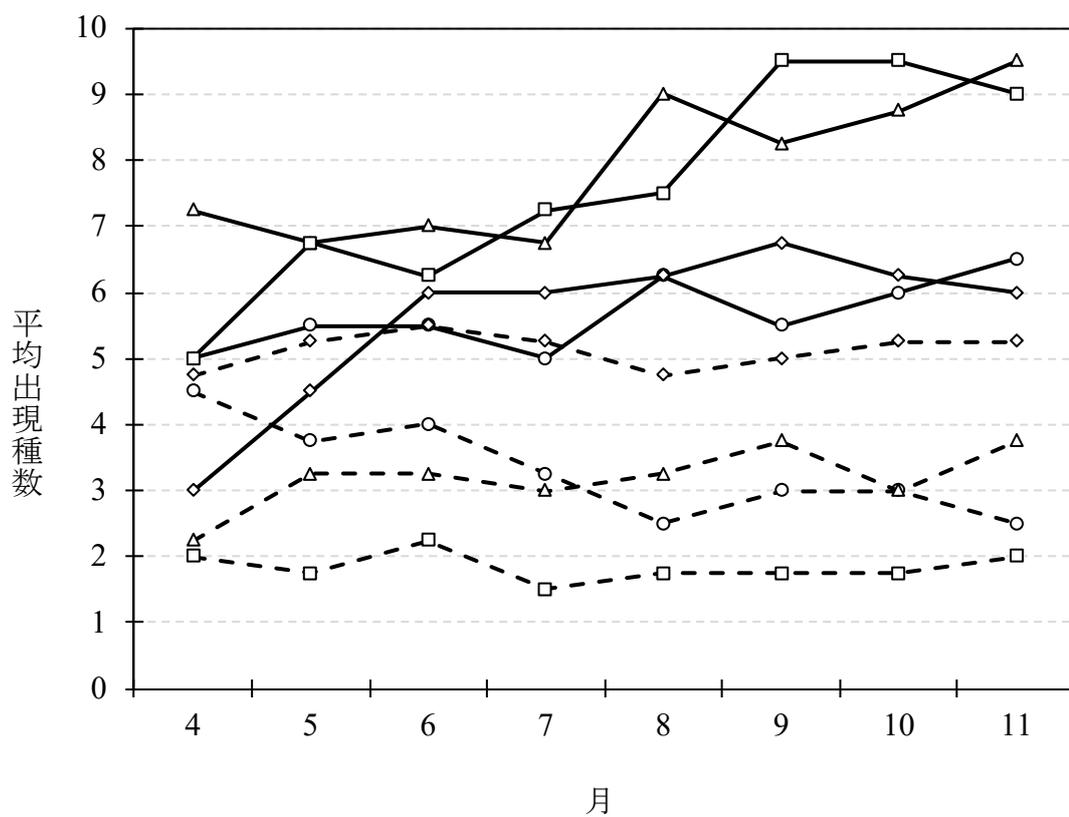


図 35 各調査プロットにおける平均出現種数の月変化
 ○：谷、△：南向き斜面、◇：北向き斜面、□：尾根、——：刈り取り区、
 - - -：無刈り取り区

表 15 各調査プロットの草本層における通算出現種

種名	被覆面積 (m ²)								出現 プロット数	被覆面積合計値
	刈り取り区				無刈り取り区					
	谷	南向き斜面	北向き斜面	尾根	谷	南向き斜面	北向き斜面	尾根		
ジャノヒゲ	3300	3300	2392	2346	2808	3960	2805	2250	8	23161
ヤブラン	2520	2700	2256	1872	2565	1312	1786	1767	8	16778
コナラ	204	180	221	294	135	170	140	100	8	1444
ハリギリ	2928	2065.5	320	930	12	6	42	7	7	6303.5
マンリョウ	728	12.5	99	20		960	336	6	7	2161.5
トウネズミモチ	8	110	60	1540		6	30	30	7	1784
ホウチャクソウ	1050		121	224	221		540	72	6	2228
ムクノキ	6	90	260	120	35		875		6	1386
ミヤマナルコユリ	20	63	140	210	156		345		6	934
ウグイスカグラ	52	186	525	8	20	6			6	797
ミツバアケビ	840	814	1806	1125			810		5	5395
オオバジヤノヒゲ	1558	750		252	1800	42			5	4402
タツツボスミレ	432	500	255	195	30				5	1412
シュロ	16800						25	80.5	3	16905.5
ベニシダ	150	8977	6142				10434		4	25703
ヤツデ	357		1554			10	6497		4	8418
エゴノキ	4030	36	170	182					4	4418
イシシダ	126	3456	54	42					4	3678
ヤマザクラ		806	12	25			121		4	964
ヤマザクラ			88	132	63	56			4	339
ヤブコウジ				110	80	63	12		4	265
マサキ	70	10			30			80	4	190
ヒメワラビ	3224	2397					12		3	5633
ヤブムラサキ		4020	420				63		3	4503
チヂミザサ		2760	640.5	925					3	4325.5
スグsp		3575	54				210		3	3839
シュンラン		24		1575		1600			3	3199
セイヨウキツタ	1320		832				696		3	2848
イワガネソウ	1232	255					1058		3	2545
キツネノカミソリ	1400	36			896				3	2332
フジ	192				1320			260	3	1772
ツルグミ	532		49	63					3	644
ヒサカキ		600	9	10.5					3	619.5
イボタノキ		9	12	576					3	597
エノキ		132	160	60					3	352
アワブキ	108	80	132						3	320
アオキ						54	72	144	3	270
ウワミズザクラ		144		45		36			3	225
ナツグミ	90		98	25					3	213
キツタ			1664				142.5		2	1806.5
アマチヤヅル				672			230		2	902
オカウコギ	539.5				224				2	763.5
イヌツゲ				616	8				2	624
オニタビラコ		600	16						2	616
ヤマホトトギス	522				40				2	562
ミズヒキ	216	90							2	306
ナガバノスミレサイシ	210				80				2	290
ノササゲ		169			36				2	205
フキ	72			121					2	193
モミ			48	84					2	132
セリ科sp	40	64							2	104
クサイチゴ	30				45				2	75
スミレsp	18	9							2	27
ヤブガラシ							1110		1	1110
イノコヅチ	837								1	837
ネズミモチ				825					1	825
フモトシダ		814							1	814
ハクモクレン	783								1	783
ヌスビトハギ		780							1	780
シラカシ			770						1	770
ヘビイチゴ		690							1	690
ヤマノイモ				620					1	620
ミヤマカンズゲ							529		1	529
コブシ	506								1	506
ヒイラギ				460					1	460
モミジイチゴ		420							1	420
イノモトソウ		300							1	300
ミツバ	204								1	204
サルトリイバラ				169					1	169
マユミ					121				1	121
コシアブラ					72.25				1	72.25
タブノキ					72				1	72
サクラsp						72			1	72
カラタチバナ	70								1	70
クズ		54							1	54
コバノガマズミ		48							1	48
ワレモコウ		40							1	40
クサギ			35						1	35
カエデsp				20					1	20
ツクバキンモンソウ				20					1	20
コゴメウツギ		18							1	18
テイカカズラ							4		1	4
不明種A		65	9						2	74
不明種B				18	20				2	38
不明種C					3	4			2	7
不明種E				35					1	35
不明種D		25							1	25
不明種D	18								1	18
不明種G							8		1	8

※並びは出現回数順、被覆面積合計値順

被覆面積は各調査プロットの通算の最大個体の数値を示し、被覆面積合計値はその合計を示す

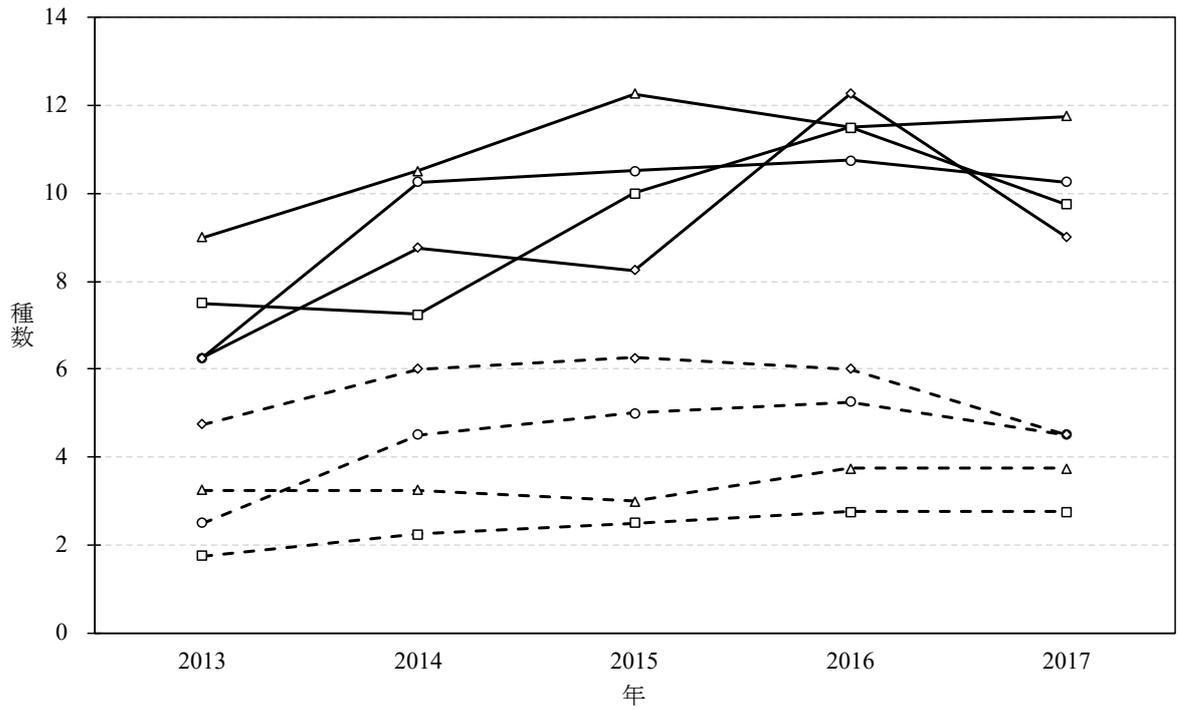


図 36 各調査プロットにおける平均種数の年変化

○：谷、△：南向き斜面、◇：北向き斜面、□：尾根、——：刈り取り区、- - -：無刈り取り区

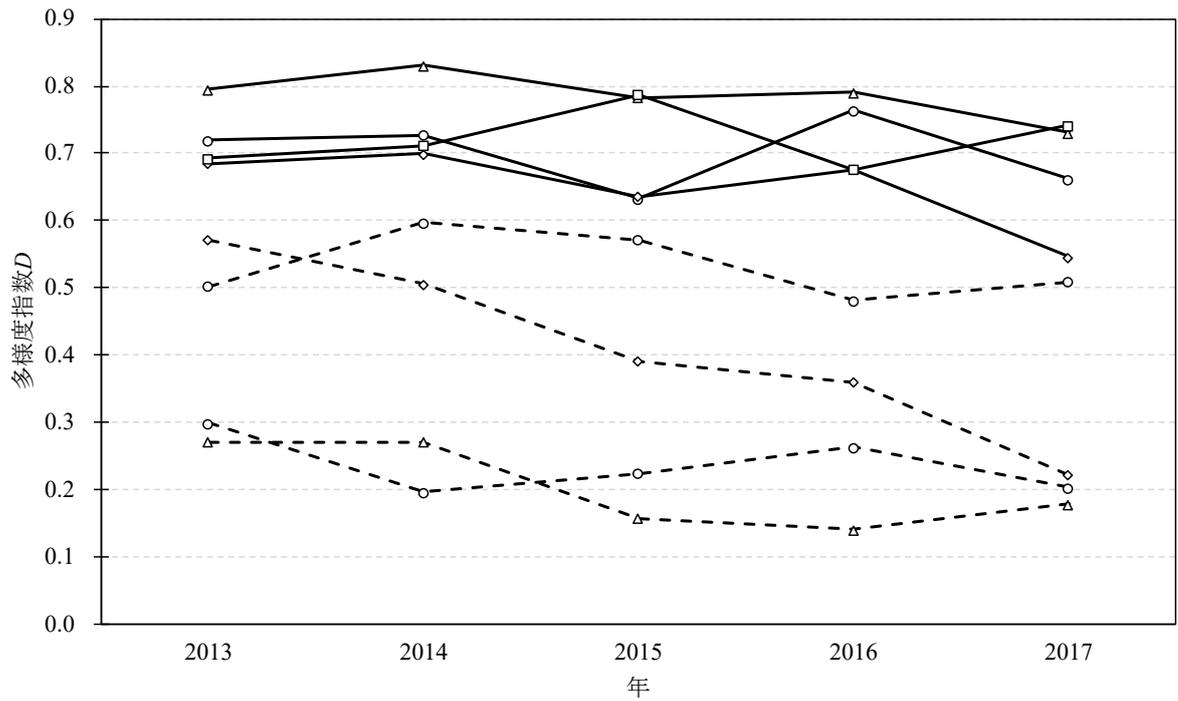


図 37 各調査プロットにおける平均多様度指数 (D) の年変化

○ : 谷、△ : 南向き斜面、◇ : 北向き斜面、□ : 尾根、—— : 刈り取り区、- - - : 無刈り取り区

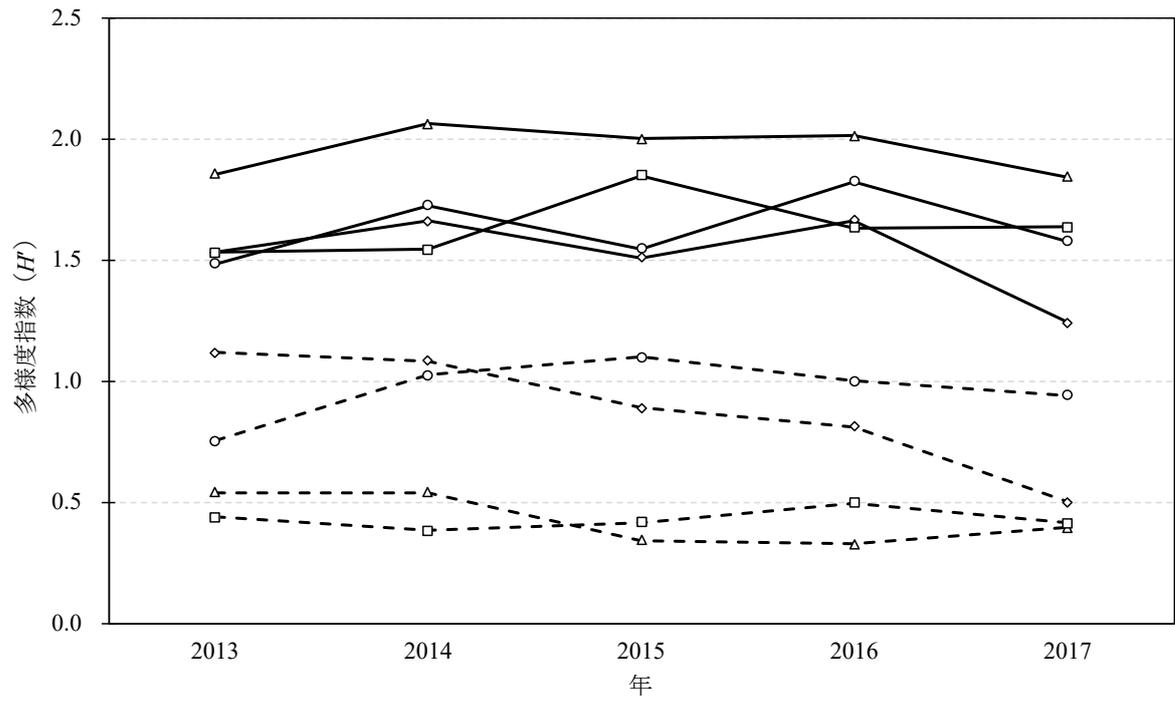


図 38 各調査プロットにおける平均多様度指数 (H') の年変化

○ : 谷、△ : 南向き斜面、◇ : 北向き斜面、□ : 尾根、—— : 刈り取り区、- - - : 無刈り取り区

図 39、40 に 2013 年、2017 年の各調査プロットの相対優占度曲線を示す。2013 年には刈り取り区では、谷では、最大で 9 種確認され、なだらかな曲線を示した。南向き斜面では最大 16 種確認され、コードラート c のみ、1 種の優占（ジャノヒゲ）の優占度が高かったことを除き、3 番目に多い種まではなだらかな曲線となった。北向き斜面では、8 種しか確認されなかったが、尾根では、コードラート b のみ 1 種の優占（ジャノヒゲ）の優占度が高かったことを除き、3 番目に多い種まではなだらかな曲線となった。一方、無刈り取り区では、1 種の相対優占度が 0.5 を超えることが多く、谷を除き、急な曲線となった。2017 年については刈り取り区では各調査プロットの最大で 12~16 種が確認され、谷、北向き斜面で増加した。しかしながら、刈り取り区的全 16 コドラートのうち、9 つのコドラートが最も優占する種の優占度が 0.5 を超え、2013 年に比べてやや急な曲線となった。

図 41、42 に各調査プロットの平均被覆面積の年変化を示す。調査初年度である 2013 年には、刈り取り区で 5879.5~16871cm²、無刈り取り区で 2333.5~15626.3 cm² となり、刈り取りによる顕著な差は示されず、刈り取りの有無に問わず、谷で最も低い数値となった。

刈り取り区では、2017 年には 8647.6~38122.9 cm² となり、谷では、2.3 倍、南向き斜面では 2.5 倍、北向き斜面では 1.7 倍、尾根では 1.5 倍となった。一方、無刈り取り区では 2851.2~18239.9 cm² となり、谷では、1.2 倍、南向き斜面では 1.3 倍、北向き斜面では 1.1 倍、尾根では 1.2 倍までしか増加しなかった。

内訳でみると、刈り取り区では、谷はヤブランが 1.4 倍、ジャノヒゲは 1.3 倍、その他の植物が 2.1 倍、南向き斜面はヤブランが 1.4 倍、ジャノヒゲが 1.7 倍、その他の植物が 2.3 倍、北向き斜面では、ヤブランが 1.8 倍、ジャノヒゲは 1.5 倍、その他の植物が 2.1 倍、尾根ではヤブランが 1.2 倍、ジャノヒゲは 1.0 倍、その他の植物が 1.7 倍であった。一方、無刈り取り区では、谷はヤブランが 0.9 倍、ジャノヒゲは 1.1 倍、その他の植物が 0.倍、南向き斜面はヤブランが 1.0 倍、ジャノヒゲが 1.2 倍、その他の植物が 0.4 倍、北向き斜面では、ヤブランが 0.8 倍、ジャノヒゲは 1.4 倍、その他の植物が 0.8 倍、尾根ではヤブランが 0.6 倍、ジャノヒゲは 1.1 倍、その他の植物が 1.3 倍であった。また、刈り取り区の谷、北向き斜面、並びに無刈り取り区の全ての調査プロットでは、ヤブラン、ジャノヒゲが被覆面積の半数以上を占めていた。

環境条件が草本層の生育量に及ぼす影響を明らかにするため、木本種数、草本種数、被覆面積、多様度指数 (*D*) を応答変数、fAPAR と土壌含水率を説明変数とした GLM 分析の結果を表 16 に示す。

2013 年、2017 年ともに、木本種数は fAPAR がモデル選択され、fAPAR に負の効果が認められた。2013 年、2017 年ともに草本種数は fAPAR、土壌含水率、地表面温度がモデル選択されたが、2013 年については、有意差は認められなかった。しかし、2017 年については fAPAR に負の効果、土壌含水率、地表面温度に正の効果が認められた。一方、被覆面積に

については、両年とも 5%水準の有意差は認められなかったが、2013 年は土壌含水率 ($P=0.058$) と地表面温度がモデル選択され、2017 年は fAPAR ($P=0.090$) と土壌含水率がモデル選択された。多様度指数に関しては 2013 年、2017 年ともに fAPAR、土壌含水率、地表面温度がモデル選択され、両年とも fAPAR に負効果が認められた ($P=0.008$)。

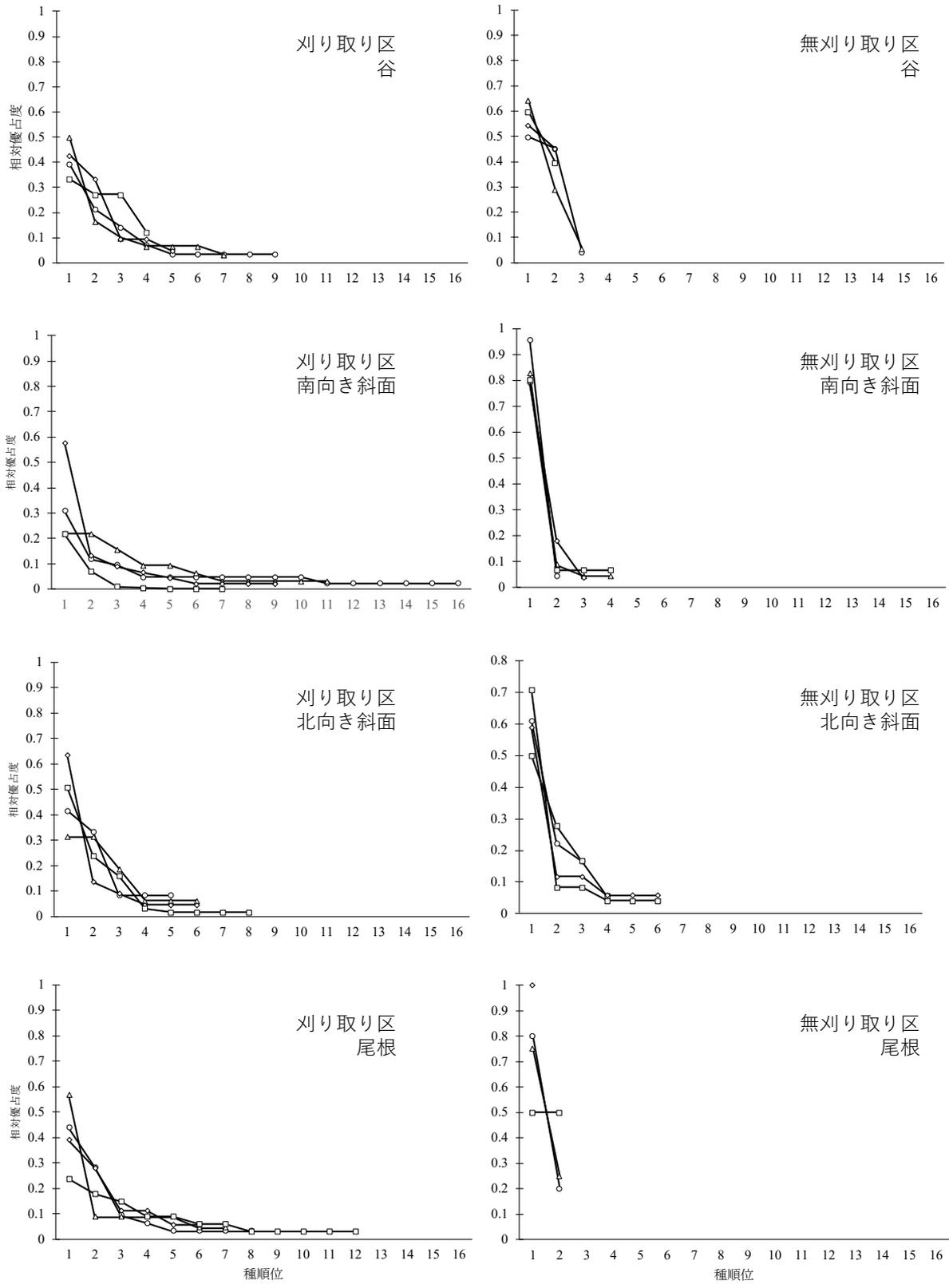


図 39 2013 年の各調査プロットの相対優占度 ○: コドラート a、△: コドラート b、◇: コドラート c、□: コドラート d

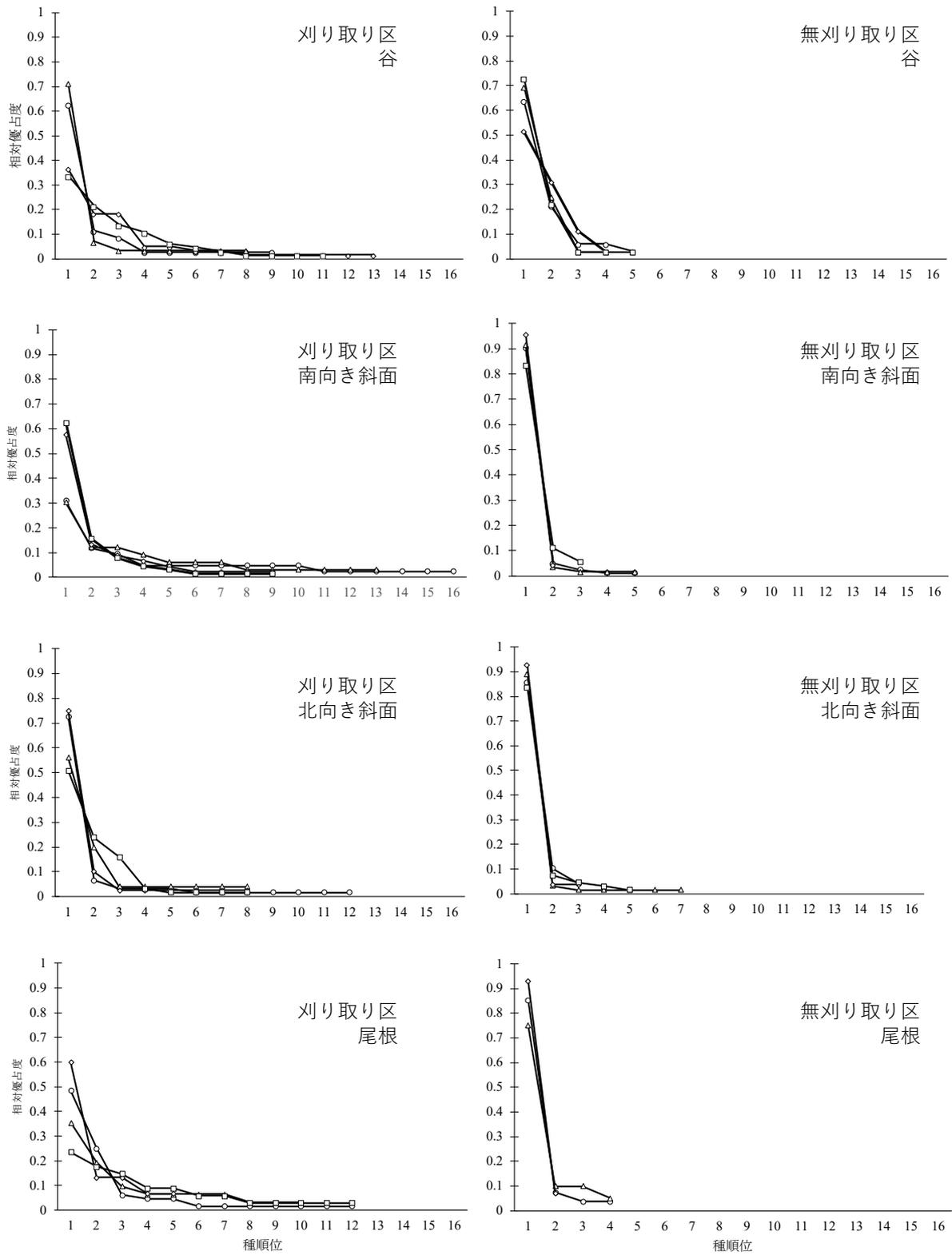


図 40 2017 年の各調査プロットの相対優占度 ○: コドラート a、△: コドラート b、◇: コドラート c、□: コドラート d

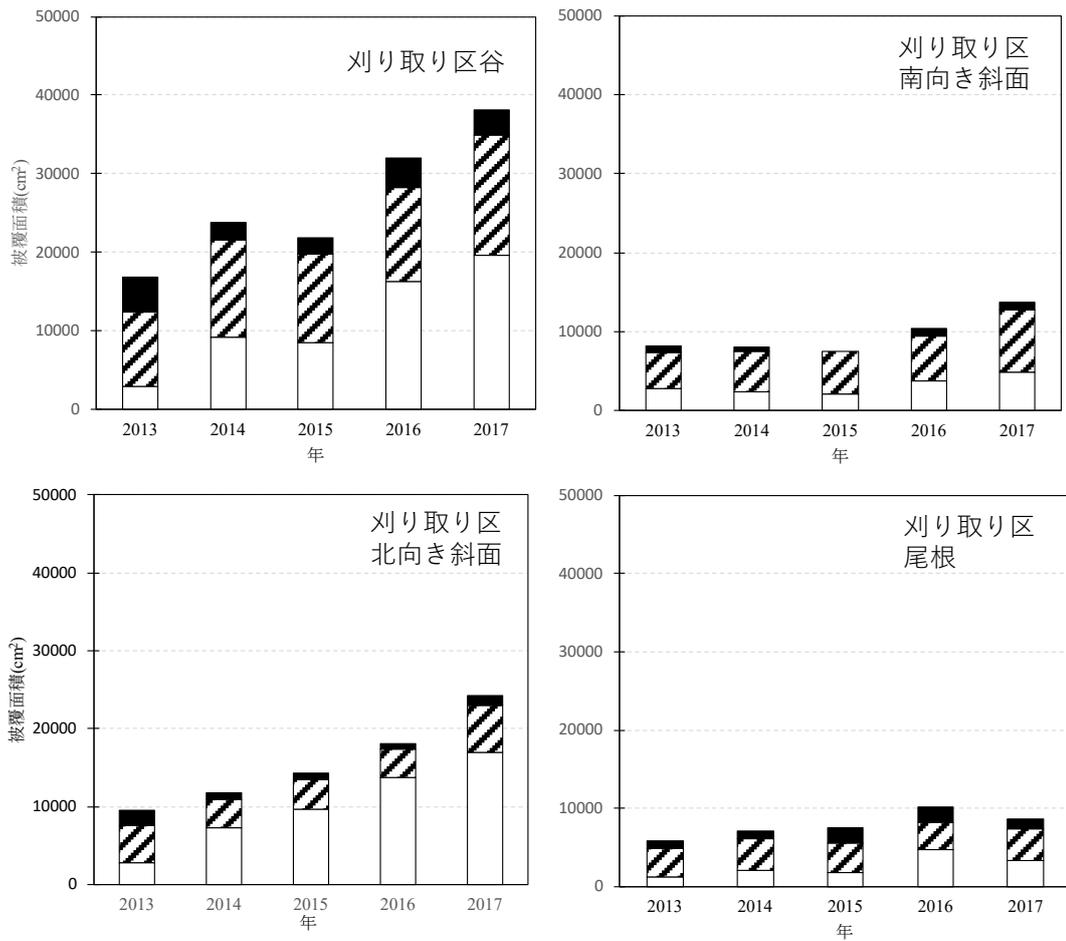


図 41 刈り取り区の各調査プロットにおける被覆面積の年変化
 ■: ヤブラン、▨: ジャノヒゲ、□: その他の植物

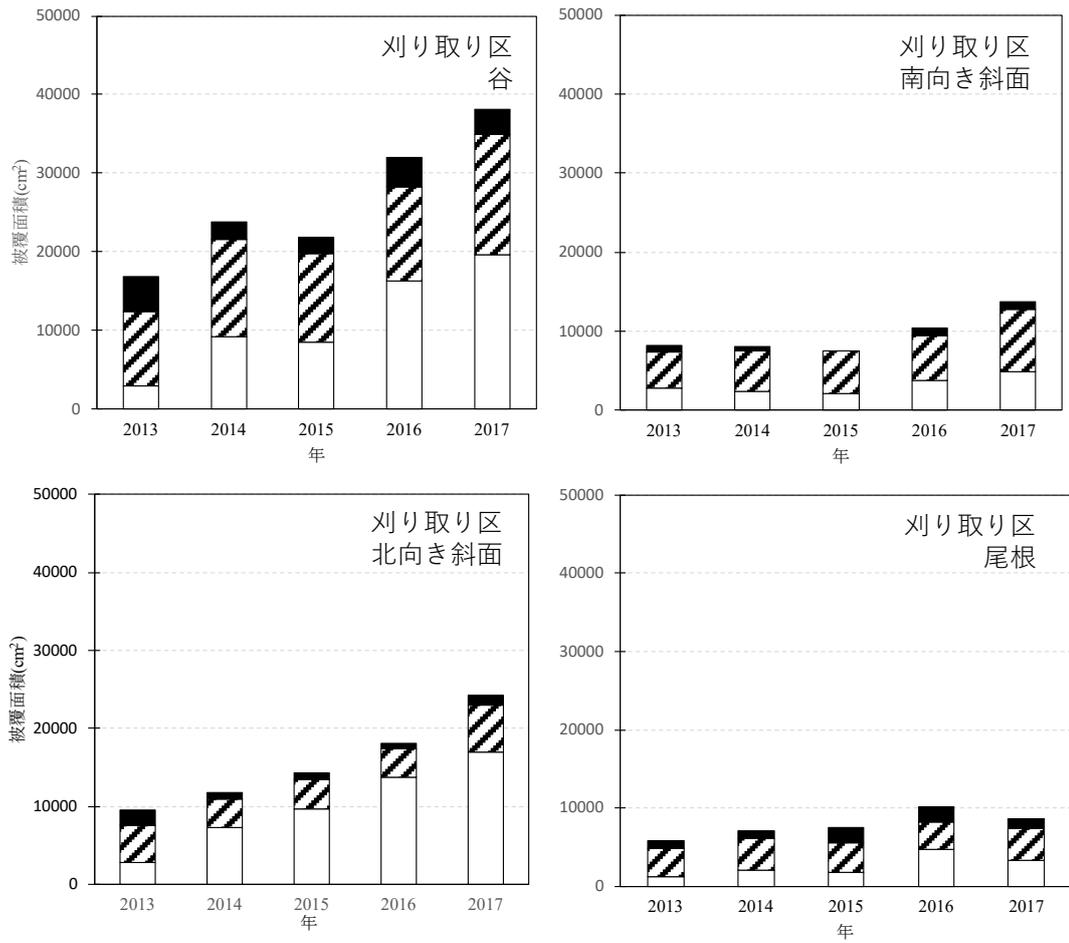


図 42 無刈り取り区各調査プロットにおける被覆面積の年変化

■: ヤブラン、▨: ジャノヒゲ、□: その他の植物

表 16 木本種数、草本種数、被覆面積を応答変数にした GLM 分析の結果

応答変数	説明変数	係数	標準誤差	Z (T) 値	P 値	
木本種数 2013	切片	6.895	1.704	4.046	P<0.001	***
	fAPAR	-0.054	0.020	-2.702	0.007	**
木本種数 2017	切片	7.076	1.247	5.676	P<0.001	***
	fAPAR	-0.049	0.015	-3.354	P<0.001	***
草本種数 2013	切片	-10.453	9.212	-1.135	0.257	.
	fAPAR	-0.045	0.027	-1.674	0.094	.
	土壌含水率	0.027	0.018	1.463	0.144	.
	地表面温度	1.066	0.561	1.900	0.057	.
草本種数 2017	切片	-5.718	6.806	-0.840	0.401	.
	fAPAR	-0.070	0.021	-3.369	P<0.001	***
	土壌含水率	0.036	0.015	2.422	0.015	*
	地表面温度	0.909	0.422	2.153	0.031	*
被覆面積 2013	切片	-105390.700	86420.600	-1.220	0.277	.
	土壌含水率	431.900	176.500	2.447	0.058	.
	地表面温度	7145.100	5753.500	1.242	0.269	.
被覆面積 2017	切片	104693.300	46526.200	2.250	0.074	.
	fAPAR	-1171.900	559.200	-2.096	0.090	.
	土壌含水率	517.000	362.300	1.427	0.213	.
多様度指数 (D) 2013	切片	0.239	2.159	0.110	0.917	.
	fAPAR	-0.027	0.005	-4.977	0.008	**
	土壌含水率	0.008	0.004	2.045	0.110	.
	地表面温度	0.171	0.133	1.287	0.268	.
多様度指数 (D) 2017	切片	-2.748	2.330	-1.179	0.304	.
	fAPAR	-0.030	0.006	-4.992	0.008	**
	土壌含水率	0.007	0.004	1.747	0.156	.
	地表面温度	0.385	0.143	2.685	0.055	.

図 43 にいずれの調査プロットでも生育が確認されたコナラの地上高と個体数の年変化を示す。個体数は 2013 年 8 月には刈り取り区ではそれぞれ、谷で 17 個体、南向き斜面で 23 個体、北向き斜面で 14 個体、尾根で 34 個体であった。無刈り取り区では、確認されず、南向き斜面で 2 個体、北向き斜面で 1 個体、尾根で 1 個体となり、無刈り取り区は刈り取り区に比べ、個体数は顕著に少なかった。刈り取り区では 2016 年に顕著に個体数の増加がみられたが、2017 年には再びいずれの調査プロットも減少し、45 個体であった尾根を除き、2013 年の数値を下回った。また、刈り取り区の地上高は、2013 年の段階で谷では 13.1 cm、南向き斜面では 11.7cm、北向き斜面では 14.1cm、尾根では 11.7cm であったが、2017 年には 17.7cm (1.4 倍)、南向き斜面では 14.0cm (1.2 倍)、北向き斜面では 11.0cm (0.8 倍)、尾根では 13.5cm (1.1 倍) となり、北向き斜面を除き、微増した。一方、個体数が極めて少なかった無刈り取り区では、2013 年の 8 月には南向き斜面で 9.0cm、北向き斜面では 10.0cm、尾根では 9.0cm であった。2014 年以降も確認された調査プロットは 2016 年の北向き斜面 (24.0cm) と 2015 年と 2016 年の尾根 (14.0cm、26.5cm) であった。

表 17、18 に各調査プロットの出現した種の種子散布様式について示す。木本種はいずれの調査プロットも D2 (動物散布) の割合が高く、刈り取り区では 73.9~87.0%、無刈り取り区でも、60.0~85.7%となった。一方、草本種は刈り取り区では、23.1~33.3%、無刈り取り区では 16.7~40.0%となり、木本種に比べ顕著に低い割合であった。

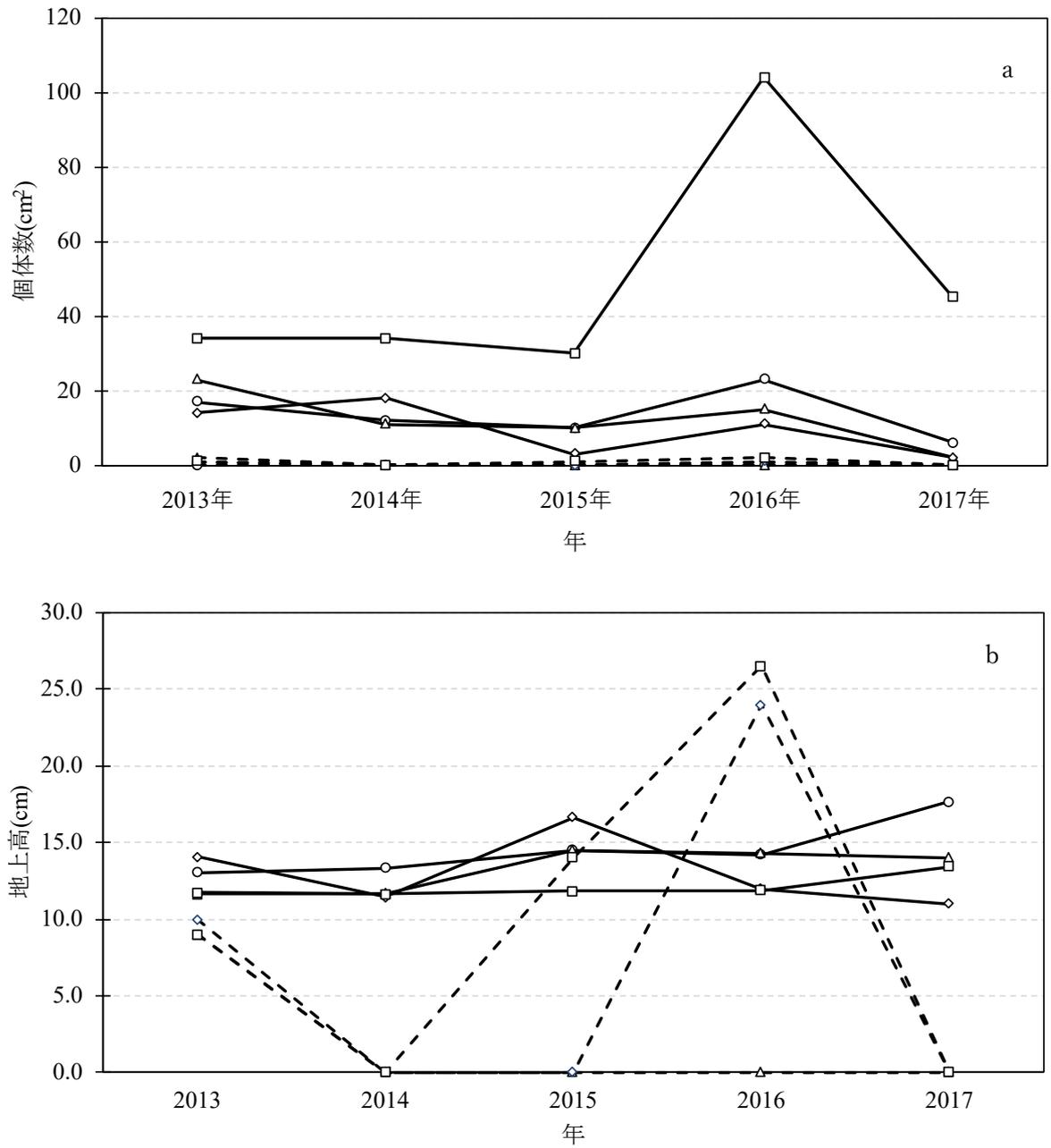


図 43 各調査プロットにおけるコナラの地上高と個体数の年変化
 ○：谷、△：南向き斜面、◇：北向き斜面、□：尾根、——：刈り取り区、
 - - -：無刈り取り区 a:地上高、b 個体数

表 17 刈り取り区の種子散布様式

種子 散布 様式	管理再開区							
	谷		南向き斜面		北向き斜面		尾根	
	木本	草本	木本	草本	木本	草本	木本	草本
D1	2 (8.7)	5 (27.8)	1 (5.0)	8 (38.1)	1 (4.2)	4 (33.3)	1 (4.3)	4 (33.3)
D2	17 (73.9)	5 (27.8)	16 (80.0)	7 (33.3)	20 (83.3)	3 (25.0)	20 (87.0)	4 (33.3)
D3	1 (4.3)	3 (16.7)	0 0.0	1 (4.8)	0 0.0	2 (16.7)	0 0.0	1 (8.3)
D4	3 (13.0)	5 (27.8)	3 (15.0)	5 (23.8)	3 (12.5)	3 (25.0)	2 (8.7)	3 (25.0)
D5	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0
計	23	18	20	21	24	12	23	12
総計	41		41		36		35	

(未同定種は除く)

表 18 無刈り取り区の種子散布様式

種子 散布 様式	無刈り取り区							
	谷		南向き斜面		北向き斜面		尾根	
	木本	草本	木本	草本	木本	草本	木本	草本
D1	0 0.0	1 (9.1)	1 (8.3)	1 (25.0)	1 (7.1)	4 (36.4)	2 (20.0)	1 (25.0)
D2	12 (85.7)	3 (27.3)	10 (83.3)	2 (50.0)	12 (85.7)	2 (18.2)	6 (60.0)	1 (25.0)
D3	1 (7.1)	2 (18.2)	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	1 (10.0)	0 0.0
D4	1 (7.1)	5 (45.5)	1 (8.3)	1 (25.0)	1 (7.1)	4 (36.4)	1 (10.0)	2 (50.0)
D5	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	0 0.0	1 (9.1)	0 0.0	0 0.0
計	14	11	12	4	14	11	10	4
総計	26		17		26		14	

(未同定種は除く)

図 44 に各調査プロットにおける生育環境別の出現種の割合を示す。刈り取り区では、全ての調査プロットで雑木林に該当する種の割合が 42.5~50.0%となった。一方、無刈り取り区では、谷を除き、雑木林に該当する種の割合は 16.7~28.6%であった。それに対し、照葉樹林に該当する種の割合が 47.6~75.0%を占めた。

図 45 に刈り取り区の調査プロットにおける雑木林、照葉樹林に該当した種の被覆面積の年変化を示す。雑木林に該当した種の被覆面積は 2013 年では、平均で 531.5~1190.8cm²であった。2017 年には 1054.7~3648.8cm²まで増加し、各調査プロットの平均増加率は谷で 10.4 倍、南向き斜面で 3.5 倍、北向き斜面で 3.9 倍、尾根で 1.9 倍であった。照葉樹林に該当した種の被覆面積は 4910.8~16307.5cm²であった。2017 年には 6309.4~32965.8cm²まで増加した。各調査プロットの平均増加率は谷で 2.0 倍、南向き斜面で 2.6 倍、北向き斜面で 2.3 倍、尾根で 1.4 倍であった。

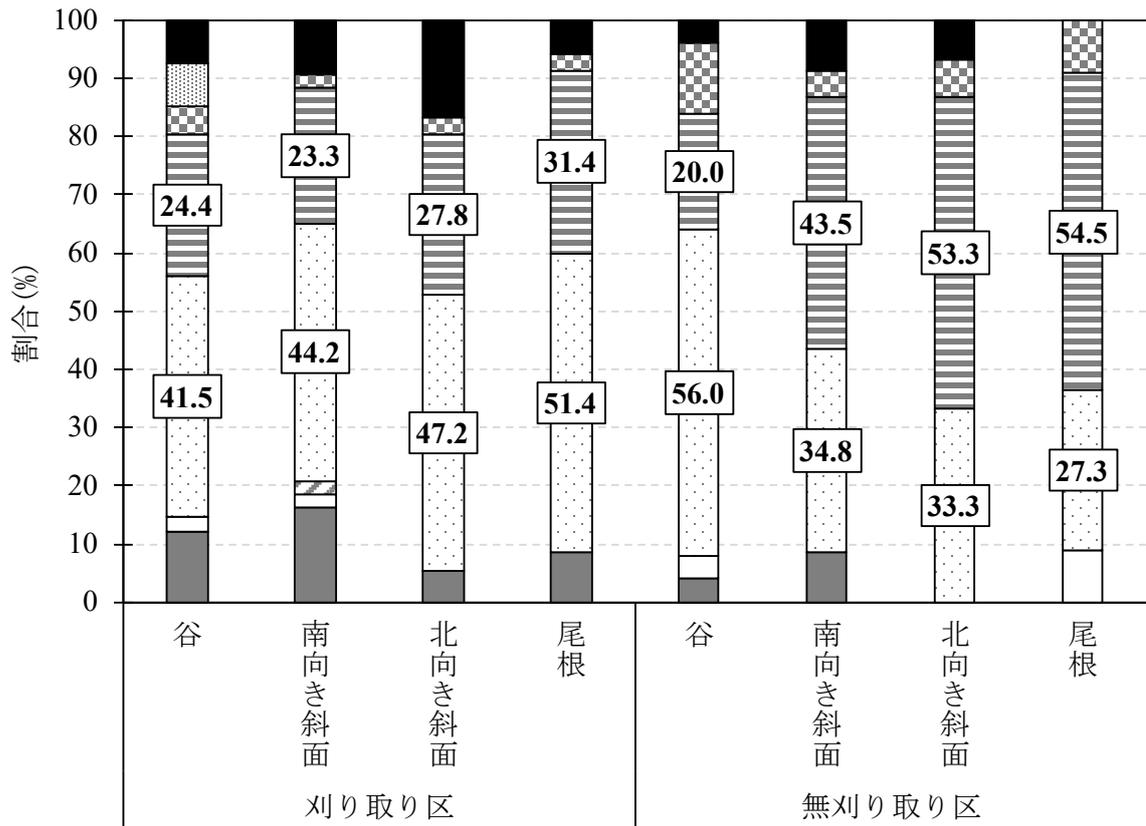


図 44 各調査プロットにおける生育環境別の出現種の割合

■：人里、□：水辺・海岸、▨：草原、▩：雑木林、▧：照葉樹林、▦：夏緑樹林、▥：高原、▤：外来種・園芸種、▣：未分類

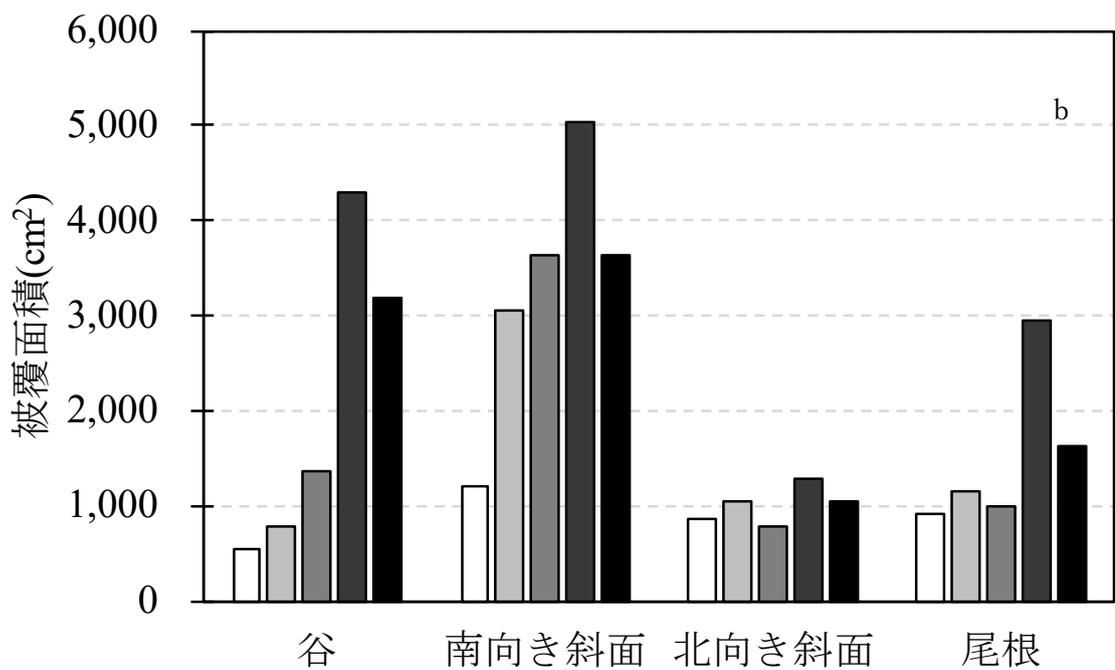
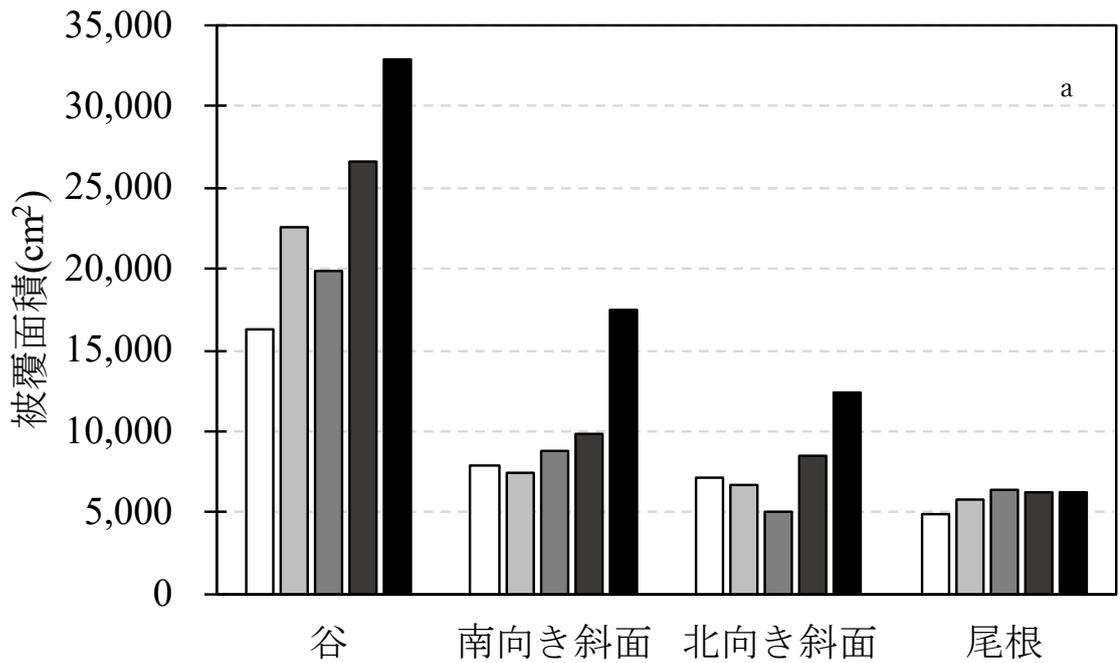


図 45 刈り取り区における各調査プロットにおける雑木林、照葉樹林に該当した被覆面積の年変化 a: 雑木林、b: 照葉樹林、□: 2013 年、■: 2014 年、■: 2015 年、■: 2016 年、■: 2017 年

4. アズマネザサの刈り取りが草本層の代表種(ヤブラン・ジャノヒゲ・オオバジャノヒゲ)の生長量・着花量・結実量に及ぼす影響

(1) 生長量

①葉量

表 19 に刈り取り 4 年後の各調査プロットにみられたヤブランとジャノヒゲの 1 株当たりの葉数を示す。両種とも全調査プロットにおいて、刈り取り区の葉数が多かった。ヤブランの 1 株当たりの葉数は、刈り取り区では平均 21.6 枚に対し、無刈り取り区では平均 12.3 枚であった。尚、ジャノヒゲの 1 株当たりの葉数は、刈り取り区では平均 158.1 枚に対し、無刈り取り区では平均 85.5 枚であった。オオバジャノヒゲの 1 株当たりの葉数は、刈り取り区では平均 24.4 枚、無刈り取り区では、平均 14.3 枚であった。

刈り取りがヤブランの葉数に与える影響を検証するための GLMM 分析によると、両種ともに、刈り取りに正の効果が認められた(表 20)。

表 19 各調査プロットのヤブラン、ジャノヒゲ、オオバジャノヒゲの葉数、葉数増加率、着花率

	管理再開区					無刈り取り区				
	谷	南向き斜面	北向き斜面	尾根	全体	谷	南向き斜面	北向き斜面	尾根	全体
調査対象株	9	9	7	10	35	9	10	8	5	32
ヤブラン										
1株当たりの葉数(枚) ^{1),2)}	26.6 ± 16.78	21.9 ± 16.93	18.3 ± 15.47	19.0 ± 10.38	21.6 ± 14.63	12.0 ± 1.41	10.3 ± 2.41	17.1 ± 15.62	9.0 ± 3.54	12.3 ± 8.98
葉数増加率(%) ²⁾	1.52 ± 0.88	1.82 ± 0.62	1.18 ± 0.37	0.93 ± 0.26	1.37 ± 0.67	1.09 ± 0.59	1.15 ± 0.36	1.17 ± 0.59	1.16 ± 0.30	1.15 ± 0.44
2014年の着花率(%) ³⁾	55.6 (5)	77.8 (7)	71.4 (5)	60.0 (6)	65.7 (23)	55.6 (5)	10.0 (1)	12.5 (1)	0.0 (0)	21.9 (7)
2015年の着花率(%) ³⁾	55.6 (5)	66.7 (6)	71.4 (5)	60.0 (6)	62.9 (22)	44.4 (4)	10.0 (1)	25.0 (2)	0.0 (0)	21.9 (7)
ジャノヒゲ										
調査対象株	9	10	10	10	39	7	10	10	10	37
1株当たりの葉数(枚) ^{1),2)}	194.7 ± 169.06	214.6 ± 191.62	109.8 ± 99.27	116.8 ± 94.99	158.1 ± 146.30	95.4 ± 74.28	84.8 ± 59.91	106.7 ± 127.02	58.2 ± 40.57	85.5 ± 81.32
葉数増加率(%) ²⁾	1.28 ± 0.17	1.30 ± 0.67	1.09 ± 0.45	1.13 ± 0.38	1.20 ± 0.45	1.08 ± 0.46	1.10 ± 0.21	1.68 ± 0.64	0.99 ± 0.41	1.22 ± 0.52
2014年の着花率(%) ³⁾	88.9 (8)	80.0 (8)	70.0 (7)	60.0 (6)	74.4 (29)	28.6 (2)	90.0 (9)	60.0 (6)	30.0 (3)	54.1 (20)
2015年の着花率(%) ³⁾	88.9 (8)	80.0 (8)	40.0 (4)	90.0 (9)	74.4 (29)	71.4 (5)	50.0 (5)	60.0 (6)	40.0 (4)	54.1 (20)
オオバジャノヒゲ										
調査対象株	9	10	—	—	19	8	—	—	—	—
1株当たりの葉数(枚) ^{1),2)}	26.8 ± 169.06	18.6 ± 191.62	—	—	22.5 ± 10.77	14.3 ± 74.28	—	—	—	—
葉数増加率(%) ²⁾	0.91 ± 0.57	1.3 ± 0.62	—	—	1.13 ± 0.62	0.96 ± 0.59	—	—	—	—
2014年の着花率(%) ³⁾	22.2 (2)	20.0 (2)	—	—	21.1 (4)	0.0 (0)	—	—	—	—
2015年の着花率(%) ³⁾	22.2 (2)	0.0 (0)	—	—	10.5 (2)	0.0 (0)	—	—	—	—

表 20 ヤブラン、ジャノヒゲの葉数、葉数増加率、花序数、着花回数の GLM 分析の結果

応答変数	説明変数	ヤブラン			ジャノヒゲ		
		係数	標準誤差	p値	係数	標準誤差	p値
2014年の葉数	切片	2.480	0.105	$p<0.001$ ***	4.433	0.133	$p<0.001$ ***
	刈り取りの有無	0.578	0.142	$p<0.001$ ***	0.592	0.188	0.002 **
葉数増加率	切片	1.152	0.112	$p<0.001$ ***	1.209	0.055	$p<0.001$ ***
	刈り取りの有無	0.215	0.149	0.155	—	—	—
2014年の花序数	切片	0.251	0.333	0.451	1.002	0.167	$p<0.001$ ***
	刈り取りの有無	0.110	0.376	0.771	1.014	0.194	$p<0.001$ ***
	切片	-0.214	0.314	0.494	0.799	0.171	$p<0.001$ ***
	葉数	0.019	0.009	0.027 *	0.004	0.000	$p<0.001$ ***
2015年の花序数	切片	0.357	0.316	0.259	0.743	0.223	$p<0.001$ ***
	刈り取りの有無	0.018	0.362	0.960	1.061	0.274	$p<0.001$ ***
	切片	0.088	0.238	0.712	0.559	0.191	0.003 **
	葉数	0.008	0.005	0.085	0.004	0.000	$p<0.001$ ***
着花回数	切片	-0.827	0.267	0.002 **	0.134	0.158	0.398
	刈り取りの有無	1.078	0.306	$p<0.001$ ***	0.272	0.206	0.187
	切片	-0.652	0.253	0.010 *	0.018	0.144	0.902
	葉数	0.020	0.006	0.002 **	0.002	0.001	0.003 **

図 46~48 にヤブラン、ジャノヒゲ。オオバジャノヒゲの 1 株当たりの葉数の変化を示す。ヤブランの葉数は刈り取り区、無刈り取り区ともに 2~4 月にかけて増加し、4~6 月にかけて減少した。ジャノヒゲの葉数は 6~8 月にかけて微増し、刈り取り区のみ 11 月に減少した。オオバジャノヒゲの葉数は刈り取り区では 8 月から 11 月にかけて減少し、特に南向き斜面では、4 月から 6 月にかけて増加した。一方、無刈り取り区では、11 月から 2 月が最も葉数が減少し、刈り取り区同様、4~6 月にかけて増加した。

表 20 に 2014 年と 2015 年で比較した葉数増加率を示す。ヤブランは、刈り取り区では平均 1.37 倍、無刈り取り区は平均 1.15 倍、ジャノヒゲは、刈り取り区では平均 1.20 倍、無刈り取り区では平均 1.22 倍、オオバジャノヒゲは刈り取り区の谷で 0.91 倍、無刈り取り区の谷で 0.96 倍であった。一方、刈り取り区は南向き斜面では、1.34 倍となった。

刈り取りがヤブランの葉数増加率に与える影響を検証するための GLM 分析によると、刈り取りに有意差は認められなかった (表 20)。

②実生の初期生長

(i) 種子発芽率

図 49 に各調査プロットにおけるヤブラン、ジャノヒゲの種子発芽率を示す。ヤブランは刈り取り区では谷で 50.0%、南向き斜面で 66.7%、北向き斜面で 70%、尾根で 82.2%であった。無刈り取り区では谷で 46.7%、南向き斜面で 85.6%、北向き斜面で 46.7%、尾根で 75%であった。両区とも共通して谷で種子発芽率が低くなる傾向が示された。

尚、ジャノヒゲは刈り取り区では谷で 36.7%、南向き斜面で 55.6%、北向き斜面で 52.2%、尾根で 46.7%であった。無刈り取り区では谷で 37.8%、南向き斜面で 85.6%、北向き斜面で 46.7%、尾根で 75.6%であった。

ヤブラン、ジャノヒゲの種子発芽率に及ぼす環境要因の影響を検証するために種子発芽率を応答変数、環境要因を説明変数にした GLM 分析の結果を表 21 に示す。ヤブランでは、落葉期の土壌含水率に負の効果が認められた。一方、ジャノヒゲは落葉期の fAPAR と土壌含水率がモデル選択されたが、有意差は認められなかった。

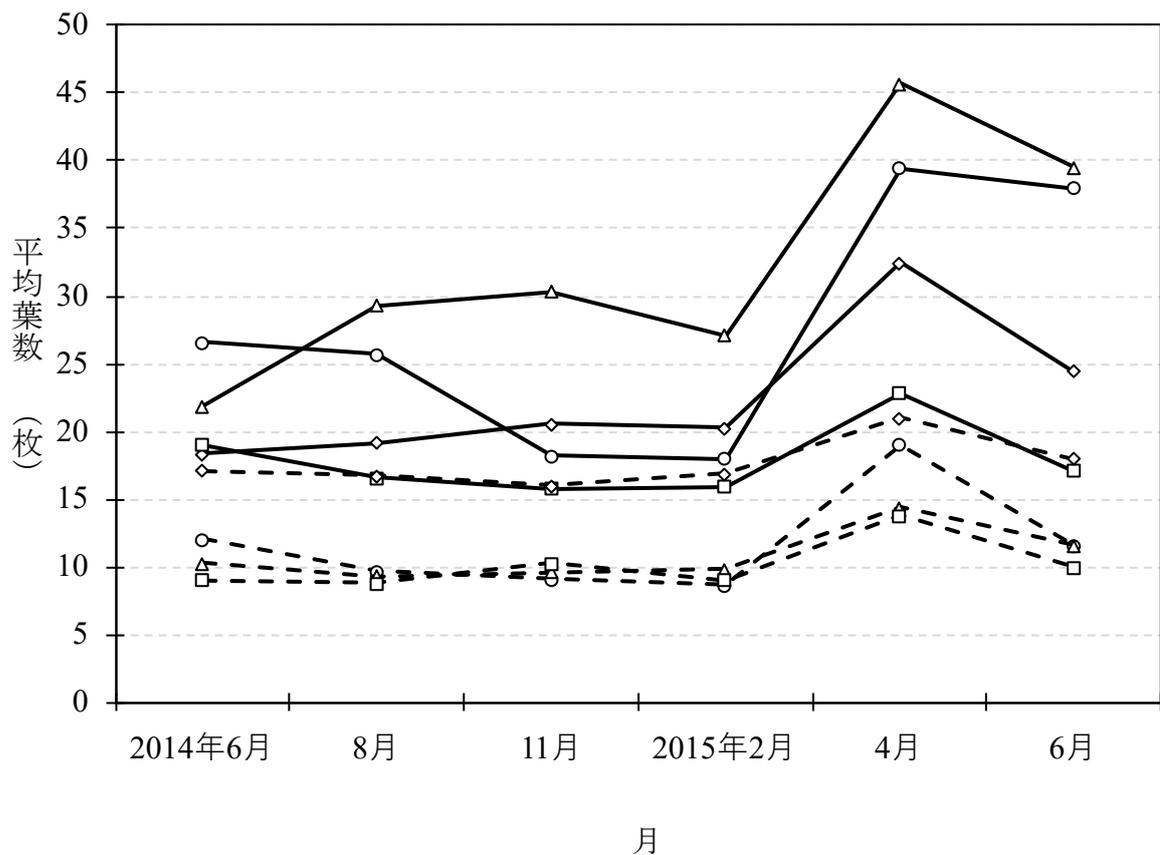


図 46 ヤブランの平均葉数の変化

各調査プロットの調査対象株の1株当たりの平均値を示す。○：谷、△：南向き斜面、◇：北向き斜面、□：尾根、——：刈り取り区、- - -：無刈り取り区

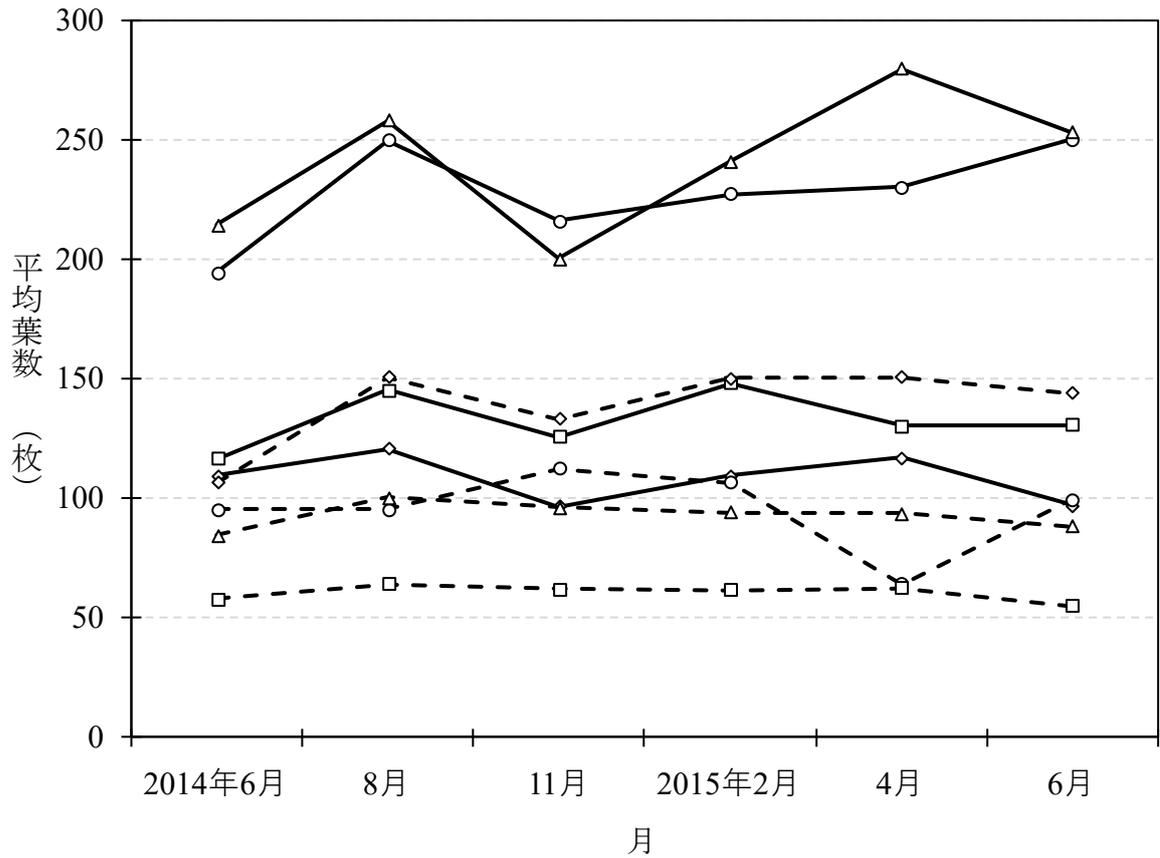


図 47 ジャノヒゲの平均葉数の変化

各調査プロットの調査対象株の1株当たりの平均値を示す。○：谷、△：南向き斜面、◇：北向き斜面、□：尾根、——：刈り取り区、- - -：無刈り取り区

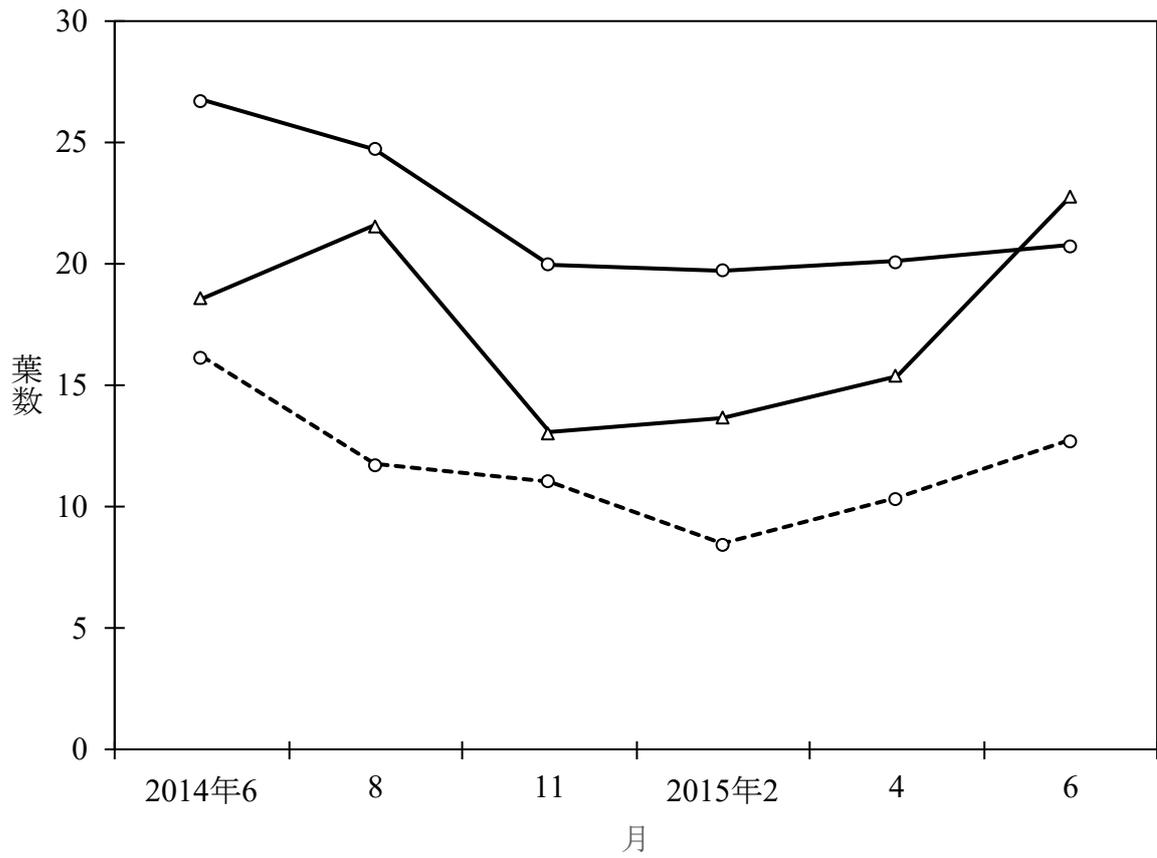


図 48 オオバジャノヒゲの平均葉数変化

各調査プロットの調査対象株の1株当たりの平均値を示す。——：刈り取り区、-----：無刈り取り区、○：谷、△：南向き斜面

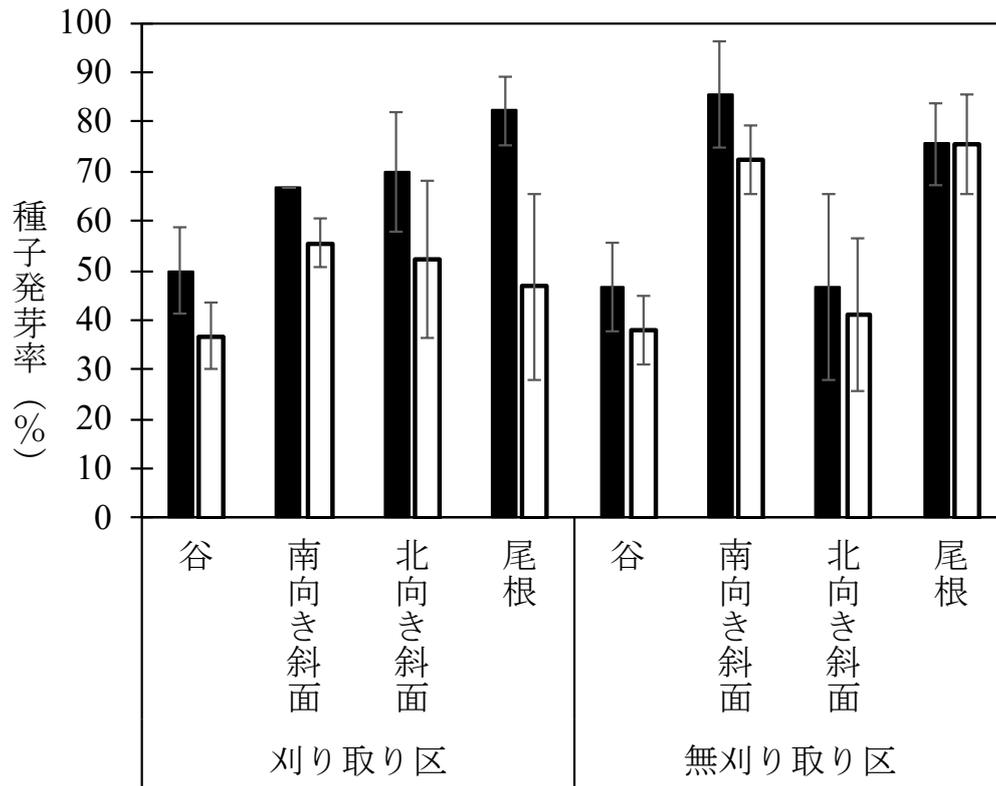


図 49 各調査プロットにおけるヤブラン、ジャノヒゲの種子発芽率
 ■ : ヤブラン、□ : ジャノヒゲ エラーバーは標準偏差を示す

表 21 種子発芽率を応答変数にした GLM 分析の結果

説明変数	係数	標準誤差	T 値	P 値		
ヤブラン	切片	1.018	0.144	7.069	$P < 0.001$	***
	土壌含水率 (落葉期)	-0.013	0.005	-2.634	0.039	*
ジャノヒゲ	切片	0.376	0.249	1.509	0.192	
	fAPAR (落葉期)	0.006	0.003	1.742	0.142	
	土壌含水率 (落葉期)	-0.010	0.006	-1.762	0.138	

(ii) 葉数変化と地上部生存率

図 50 にヤブランの葉数変化を示す。調査を始めた発芽年である 2015 年 11 月は刈り取り区では、谷で 2.47 枚、南向き斜面で 2.20 枚、北向き斜面で 1.85 枚、尾根で 2.19 枚であった。無刈り取り区では、谷で 1.8 枚、南向き斜面で 2.13 枚、北向き斜面で 1.93 枚、尾根で 1.67 枚であった。翌 2016 年の 4~5 月にかけて葉数の増加が確認され、谷で 5.07 枚、南向き斜面で 5.57 枚、北向き斜面で 4.5 枚、尾根で 5.86 枚になった。無刈り取り区では谷で 3.86 枚、南向き斜面では 4.03 枚、北向き斜面では 3.81 枚、尾根では 3.41 枚であった。刈り取り区、無刈り取り区ともに葉数は約 2 倍程度にまで増加した。また、さらに翌年の 2017 年の 4 月には、刈り取り区では谷で 8.47 枚、南向き斜面では 11.93 枚、北向き斜面では 6.96 枚、尾根では 10.38 枚となり、1.5~2.1 倍程度増加した。一方、無刈り取り区では、谷で 4.58 枚、南向き斜面で 3.66 枚、北向き斜面で 3.68 枚、尾根で 2.97 枚で無刈り取り区では 0.9~1.2 倍となり、刈り取り区に比べて顕著な葉数の増加はみられなかった。その後 1 月にはいずれの調査プロットも葉数の減少がみられ、刈り取り区では谷で 4.71 枚、南向き斜面では 5.04 枚、北向き斜面では 4.61 枚、尾根で 5.27 枚まで減少した。無刈り取り区においても谷で 4.58 枚、南向き斜面で 3.66 枚、北向き斜面で 3.68 枚、尾根で 2.97 枚であった。6 月の観察時には再び葉数の増加が確認され、谷で 5.46 枚、南向き斜面で 5.5 枚、北無き斜面で 5.00 枚、尾根で 6.36 枚であった。無刈り取り区では谷で 2.4 枚、南向き斜面では 2.9 枚、北向き斜面では 2.65 枚、尾根で 1.89 枚となり、無刈り取り区のほうが葉数は少なくなる傾向が示された。

ヤブランの実生の葉数変化に環境要因が与える影響を検証するために GLM 分析を行った結果、落葉期の fAPAR の負の効果が認められた (表 22)。

次に図 51 にヤブランの地上部生存率を示す。刈り取り区の地上部生存率は 2018 年 6 月の時点で谷で 93.3%、実南向き斜面で 73.3%、北無向き斜面で 73.0%、尾根で 96.3%であった。無刈り取り区では谷で 33.3%、南向き斜面で 80.0%、北向き斜面で 28.2%、尾根で 43.3%となり、刈り取り区のほうが地上部生存率は無刈り取り区に比べて高くなる傾向が示された。ヤブランの実生の生存率に環境要因が与える影響を検証するために GLM 分析を行った結果、落葉期の fAPAR の負の効果が認められた (表 22)。

なお、ジャノヒゲの葉数変化を図 52 に示す。調査を始めた発芽年である 2015 年 11 月は刈り取り区では、谷で 6.73 枚、南向き斜面で 5.45 枚、北向き斜面で 5.97 枚、尾根で 6.73 枚であった。無刈り取り区では、谷で 4.50 枚、南向き斜面で 5.57 枚、北向き斜面で 4.10 枚、尾根で 5.23 枚であった。翌 2016 年の 4~8 月にかけて葉数の増加が確認され、谷で 14.52 枚、南向き斜面で 10.09 枚、北向き斜面で 8.38 枚、尾根で 12.82 枚になった。無刈り取り区では谷で 8.65 枚、南向き斜面では 6.26 枚、北向き斜面では 9.07 枚、尾根では 8.07 枚であった。刈り取り区、無刈り取り区ともに葉数は約 1.4~2.2 倍程度にまで増加した。しか

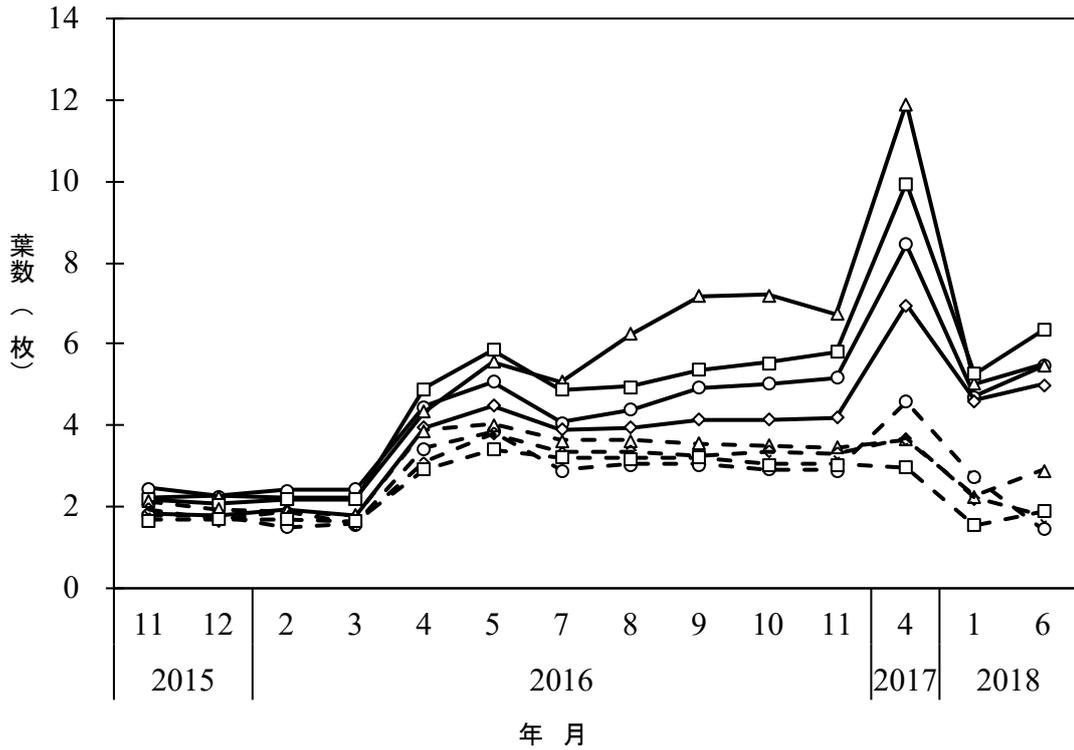


図 50 各調査プロットにおけるヤブランの葉数変化

○：谷，△：南向き斜面，◇：北向き斜面，□：尾根 ——：刈り取り区，
 - - - -：無刈り取り区

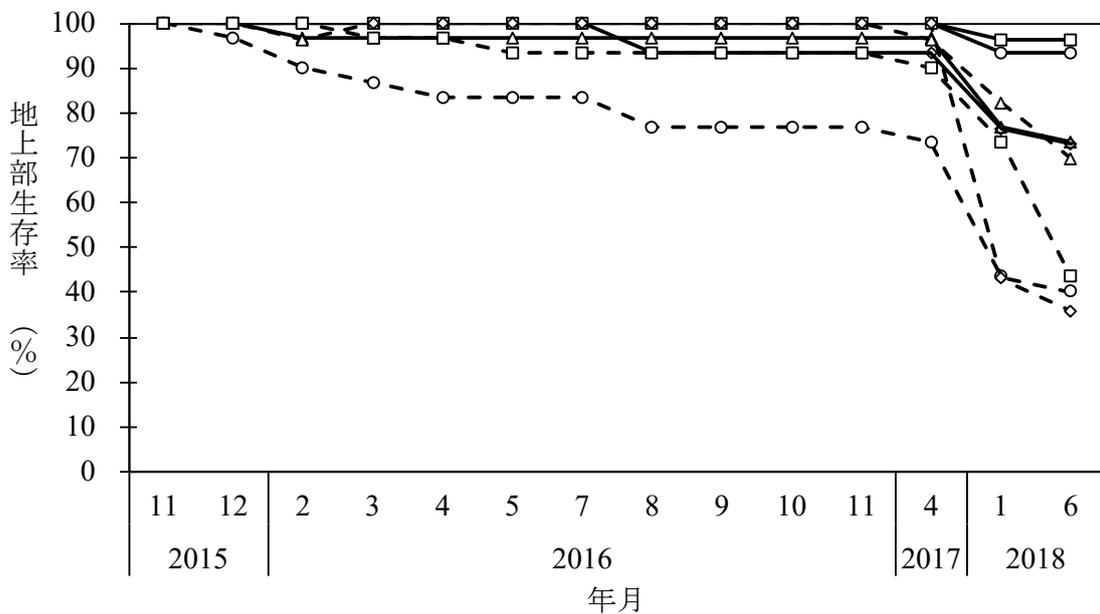


図 51 各調査プロットにおけるヤブランの地上部生存率

○：谷，△：南向き斜面，◇：北向き斜面，□：尾根 ——：刈り取り区，
 - - - -：無刈り取り区

表 22 ヤブランの葉数、地上部生存率を応答変数にした GLM 分析の結果

応答変数	説明変数	係数	標準誤差	<i>t</i> 値	<i>P</i> 値
	切片	28.390	10.581	2.683	0.055
ヤブラン	落葉期 fAPAR	-0.083	0.016	-5.349	0.006
葉数	展葉期 fAPAR	-0.188	0.124	-1.516	0.204
	展葉期含水率	-0.023	0.019	-1.241	0.282
ヤブラン	切片	174.136	29.804	5.843	0.002
地上部生存率	落葉期 fAPAR	-1.060	0.403	-2.627	0.047
	展葉期含水率	-1.233	0.596	-2.070	0.093

し、翌年の 2017 年の 4 月には、刈り取り区の谷で 13.62 枚、南向き斜面では 10.54 枚、北向き斜面では 8.48 枚、尾根では 13.36 枚無刈り取り区の谷で 7.63 枚、南向き斜面で 9.47 枚、北向き斜面で 6.81 枚、尾根で 7.73 枚で顕著な葉数の増加はみられなかった。その翌年の 1 月には刈り取り区では谷で 11.87 枚、南向き斜面では 15.45 枚、北向き斜面では 8.62 枚、尾根で 10.77 枚、無刈り取り区では谷で 8.07 枚、南向き斜面で 9.03 枚、北向き斜面で 6.31 枚、尾根で 6.27 枚であった。6 月の観察時にも大きな葉数変化はみられず、谷で 13.75 枚、南向き斜面で 11.99 枚、北無き斜面で 8.42 枚、尾根で 11.35 枚であった。無刈り取り区では谷で 8.27 枚、南向き斜面では 5.15 枚、北向き斜面では 8.10 枚、尾根で 3.71 枚となり、無刈り取り区のほうが葉数は少なくなる傾向が示された。

ジャノヒゲの実生の葉数変化に環境要因が与える影響を検証するために GLM 分析を行った結果、展葉期の fAPAR の負の効果が認められた (表 23)。

次に図 53 にジャノヒゲの地上部生存率を示す。刈り取り区の地上部生存率は 2018 年 6 月の時点で谷で 92.5%、実南向き斜面で 71.9%、北無向き斜面で 90.0%、尾根で 86.7%であった。無刈り取り区では谷で 73.3%、南向き斜面で 66.7%、北向き斜面で 100%、尾根で 80.0%となり、管理の有無による差は顕著に示されなかった。

ジャノヒゲの実生の生存率に環境要因が与える影響を検証するために GLM 分析を行った結果、展葉期の fAPAR、落葉期の fAPAR、展葉期の土壌含水率がモデル選択されたが、有意差は認められなかった (表 23)。

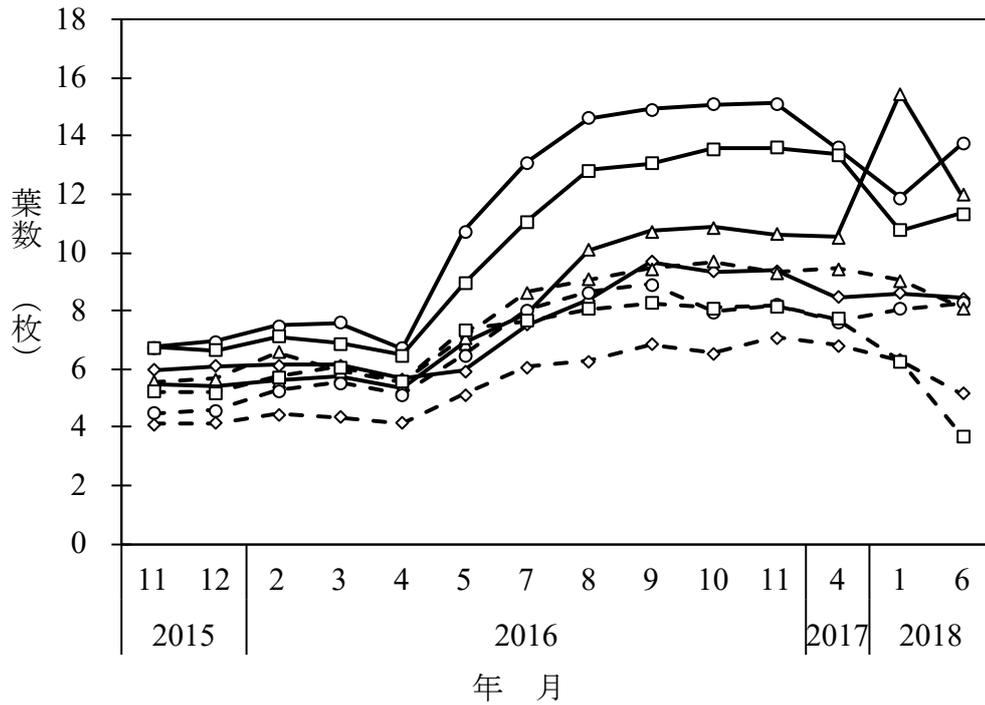


図 52 各調査プロットにおけるジャノヒゲの葉数変化

○：谷，△：南向き斜面，◇：北向き斜面，□：尾根 ——：刈り取り区，
 - - - -：無刈り取り区

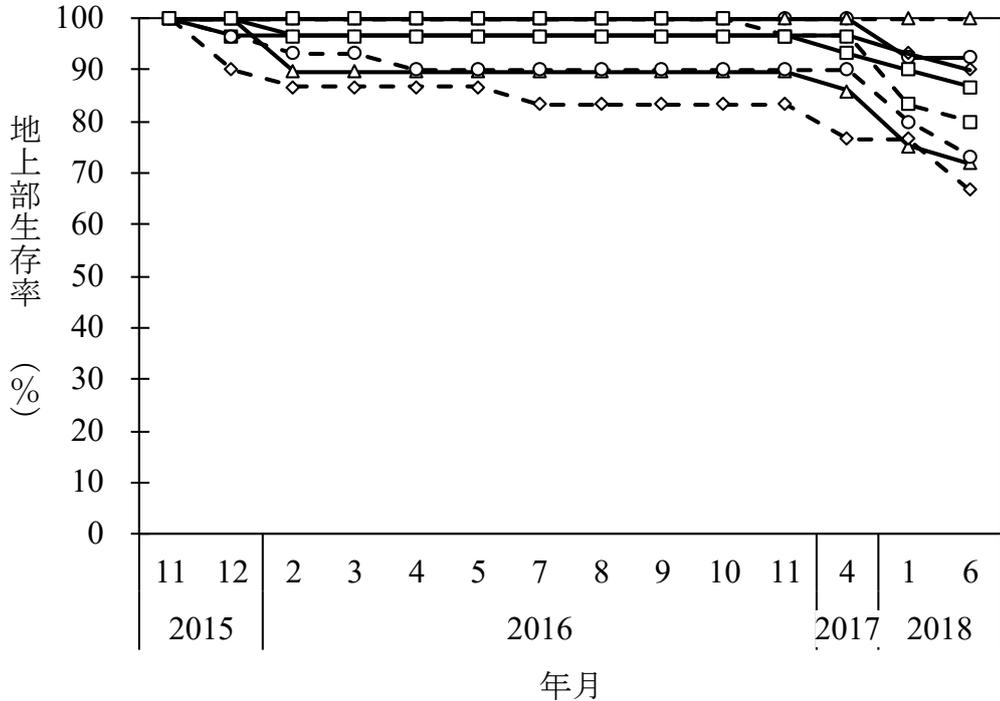


図 53 各調査プロットにおけるジャノヒゲの地上部生存率

○：谷，△：南向き斜面，◇：北向き斜面，□：尾根 ——：刈り取り区，
 - - - -：無刈り取り区

表 23 ジャノヒゲの葉数、地上部生存率を応答変数にした GLM 分析の結果

応答変数	説明変数	係数	標準誤差	<i>t</i> 値	<i>P</i> 値	
ジャノヒゲ	切片	21.948	4.111	5.339	0.002	**
葉数	展葉期 fAPAR	-0.179	0.055	-3.247	0.018	*
	切片	-4.679	2.215	-2.112	0.102	
ジャノヒゲ	展葉期 fAPAR	0.067	0.026	2.579	0.061	
地上部生存率	落葉期 fAPAR	-0.008	0.003	-2.308	0.082	
	展葉期含水率	-0.009	0.004	-2.340	0.079	

③ 乾物分配率

図 54、55 に刈り取り区および、無刈り取り区におけるヤブランの乾物分配率の月変化を占めず。刈り取り区、無刈り取り区ともに当年葉の割合が 6 月に増加するとともに旧葉の割合が減少した。

刈り取り区の根茎の割合は 4 月には 30.3%であったが、それ以降はいずれも 41%前後で大きな変化はなかった。一方、無刈り取り区の根茎は 6 月を除き 47.5~52.9%となった。掘り取りを行ったヤブランを図 56~58 に示す。貯蔵器官である塊根は無刈り取り区においても確認され、根茎の分枝やストロン（走出枝）を確認することができた（図 57、58）。表 24 に葉数に根茎部の重量が及ぼす影響について、明らかにするために、葉数を応答変数、説明変数を根茎重量、刈り取りの有無、月（切片：1 月）にした GLM 分析の結果を示す。根茎重量は葉数に正の効果が認められた。また刈り取りの有無、4、6 月に正の効果が認められた。

表 24 葉数を応答変数、説明変数を根茎重量、刈り取りの有無、月（切片：1 月）にした
GLM 分析の結果

説明変数	係数	標準誤差	Z 値	P 値	
切片	2.546	0.099	25.790	$p < 0.001$	***
根茎重量	0.043	0.015	2.805	0.005	**
刈り取り の有無	0.332	0.066	5.030	$p < 0.001$	***
月：4 月	0.334	0.105	3.175	0.002	**
月：6 月	0.237	0.103	2.300	0.021	*
月：8 月	0.057	0.106	0.539	0.590	
月：10 月	-0.020	0.110	-0.181	0.856	

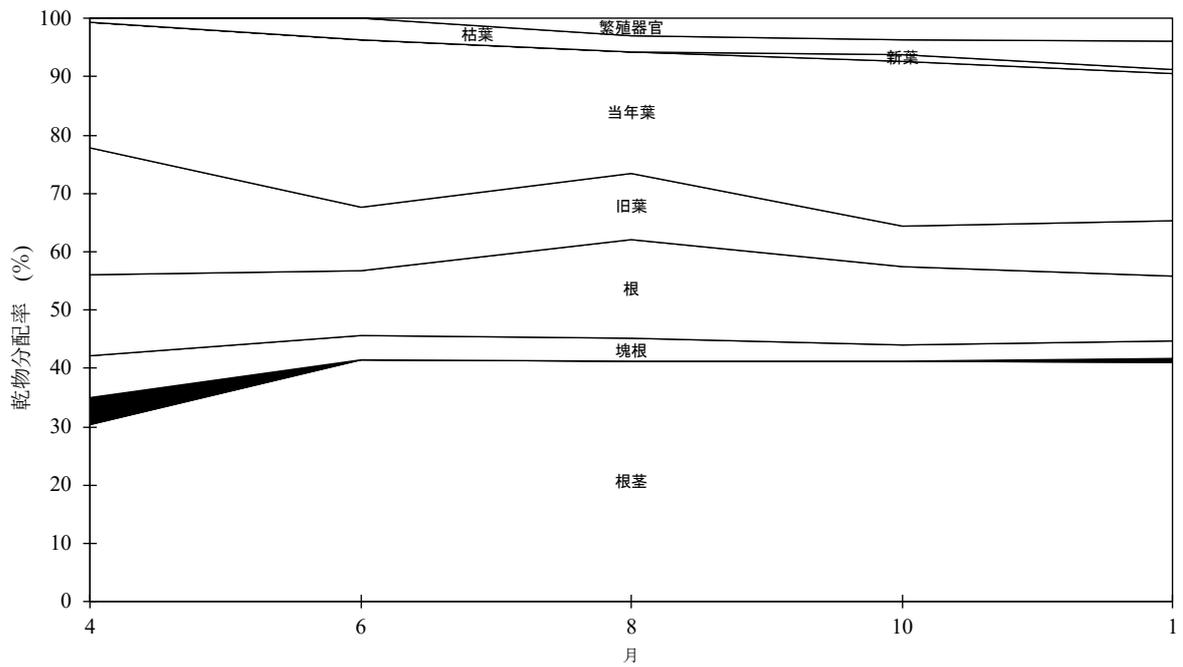


図 54 刈り取り区におけるヤブランの乾物分配率の月別変化

■ : 匍匐根茎およびストロン

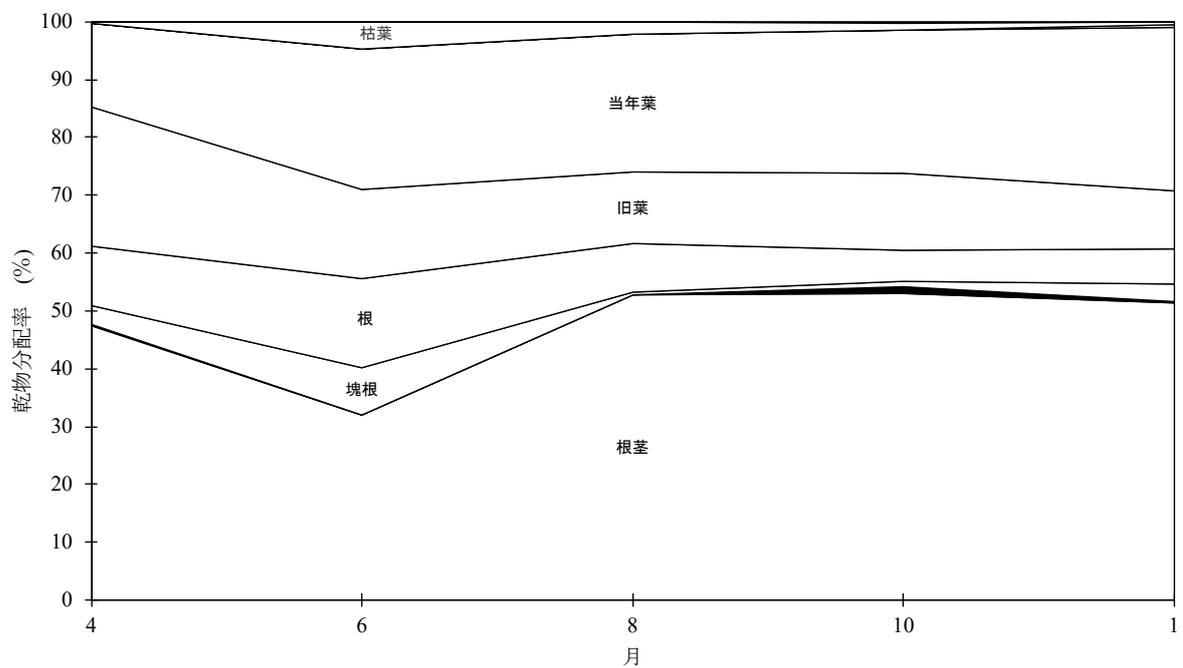


図 55 無刈り取り区におけるヤブランの乾物分配率の月別変化

■ : 匍匐根茎およびストロン



図 56 掘り取りを行った無刈り取り区のヤブラン（2016年4月29日採取）



図 57 掘り取りを行った無刈り取り区のヤブランの分枝した根茎部
(2016年8月27日採取)



図 58 掘り取りを行った刈り取り区のヤブラン葡萄根茎を有するもの
(2016年8月27日採取)

なお、刈り取り区および、無刈り取り区におけるジャノヒゲ、オオバジャノヒゲの乾物分配率の季節変化を図 59～62 に示す。

ジャノヒゲは刈り取り区、無刈り取り区を問わず、塊根が 10～20%前後、根茎部は 10%前後の割合を占め、図 59、60、63 が示すように、ヤブランやオオバジャノヒゲに比べ、塊根の数が多かった。また、両区とも 6～8 月の間に当年葉の割合が増加することが示された。

オオバジャノヒゲは 4 月には根茎部が刈り取り区では 30.3%、無刈り取り区では 47.5%を占めたが、以降、両区とも 15%前後に減少した。塊根は両区とも 10%未満であった。

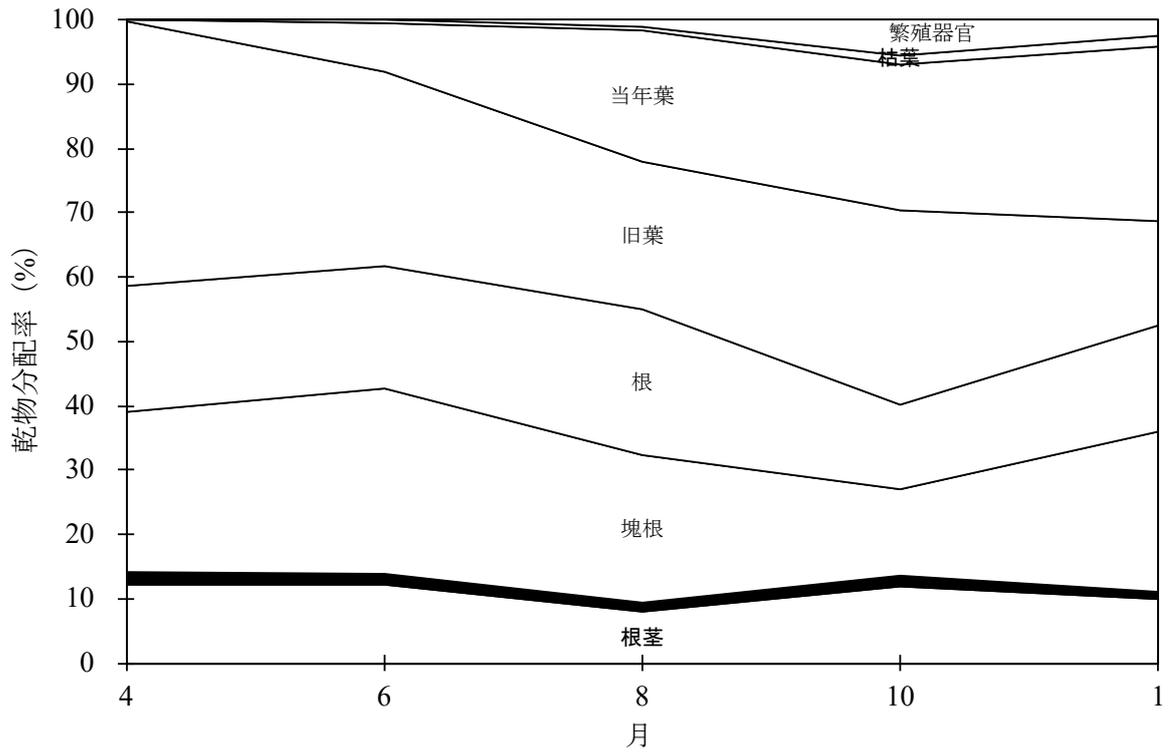


図 59 刈り取り区におけるジャノヒゲの乾物分配率の月別変化

■：葡萄根茎およびストロン

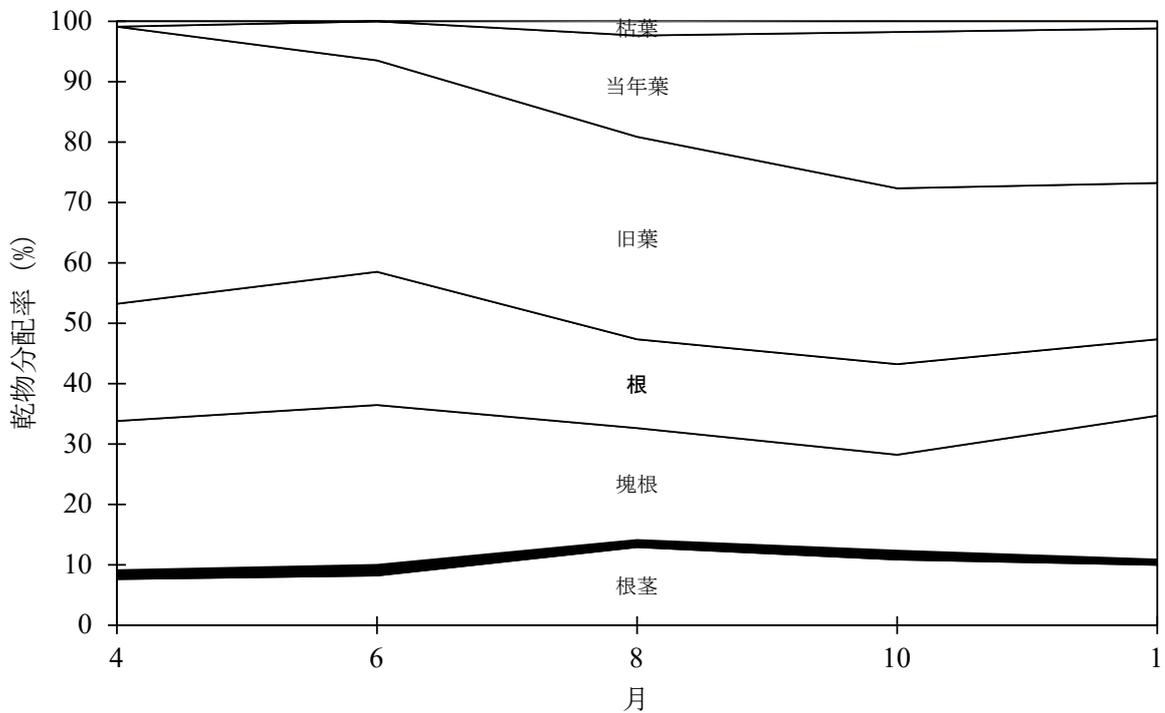


図 60 無刈り取り区におけるジャノヒゲの乾物分配率の月別変化

■：葡萄根茎およびストロン

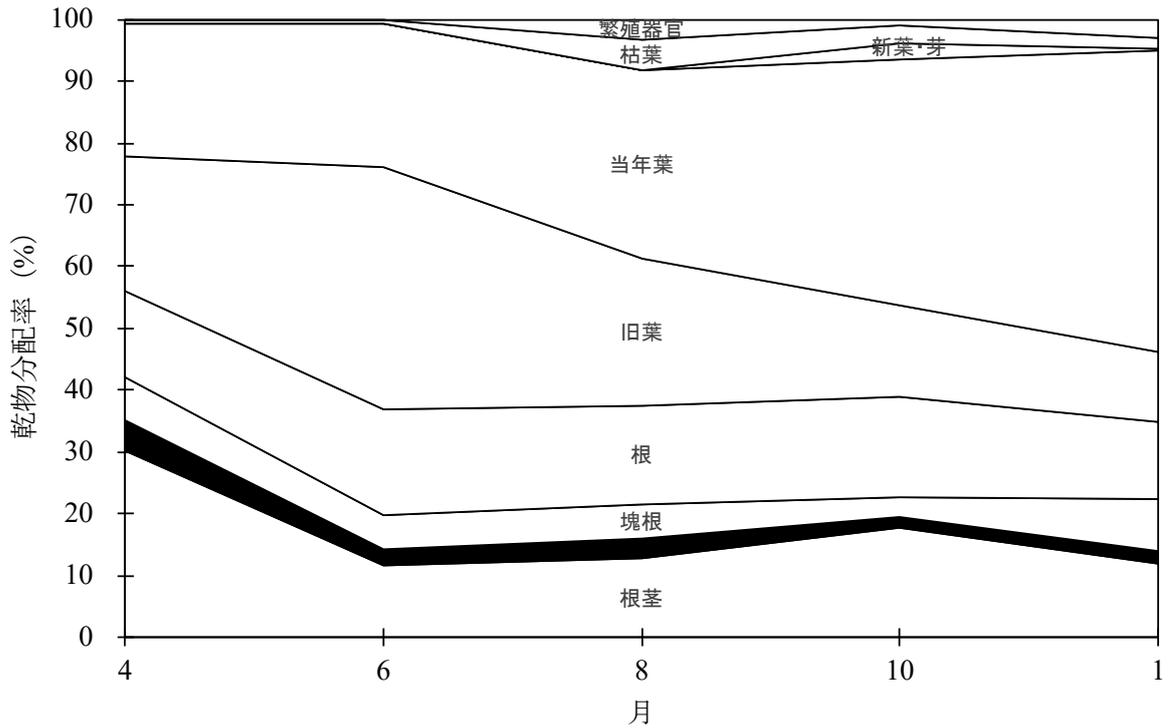


図 61 刈り取り区におけるオオバジャノヒゲの乾物分配率の月別変化

■ : 匍匐根茎およびストロン

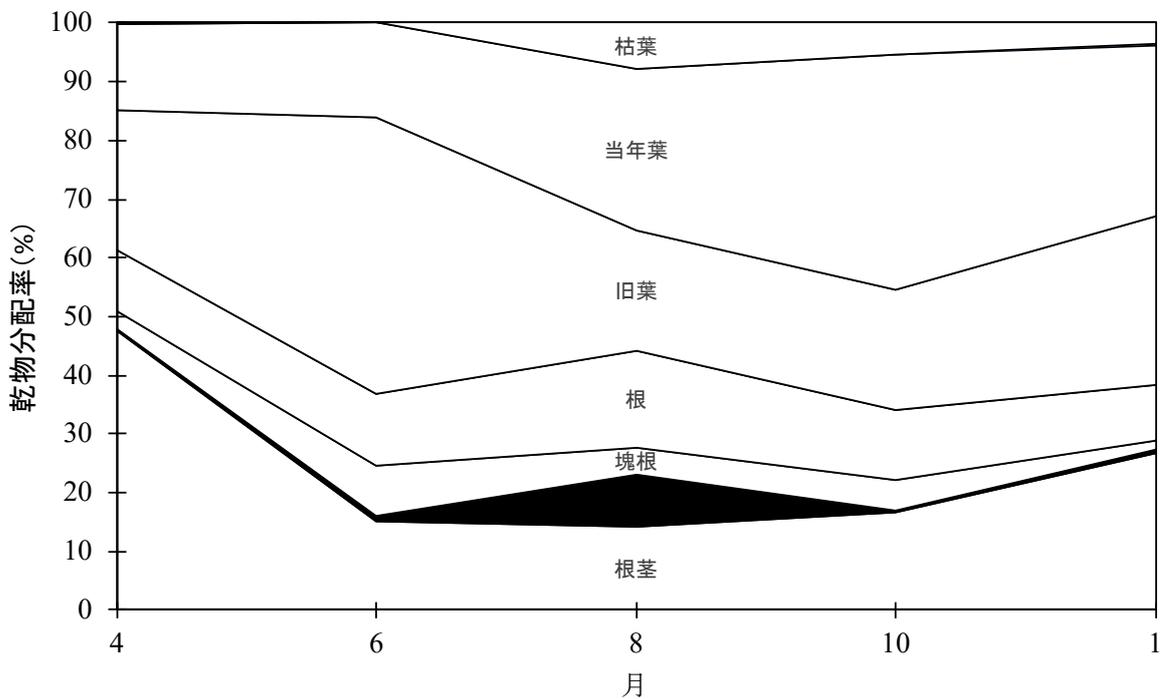


図 62 無刈り取り区におけるオオバジャノヒゲの乾物分配率の月別変化

■ : 匍匐根茎およびストロン

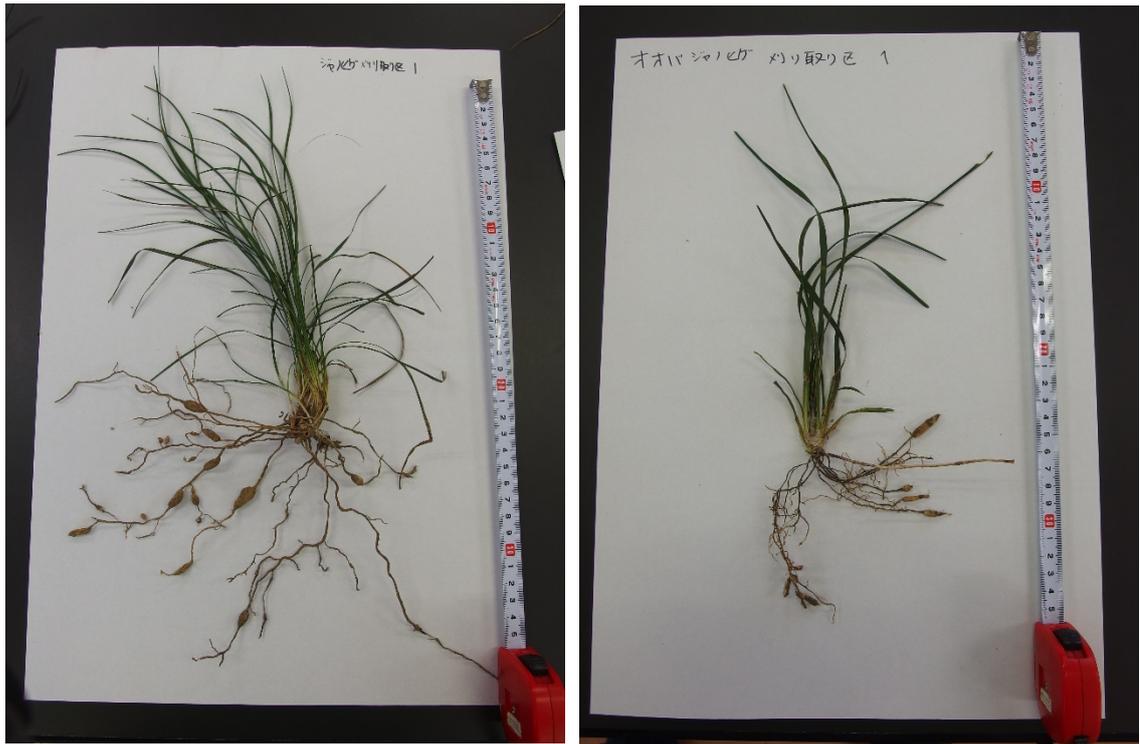


図 63 掘り取りを行ったジャノヒゲ（左）とオオバジャノヒゲ（右）
（いずれも 2016 年 4 月 29 日採取）

④SPAD 値

図 64 に各調査プロットのヤブランの SPAD 値の月変化を示す。刈り取り区では、7 月時には、谷では 46.4、南向き斜面では 50.17、北向き斜面では 46.38、尾根では 47.27 であった。無刈り取り区では谷では 42.12、南向き斜面では 36.70、北向き斜面では 39.29、尾根では 40.76 であった。9～10 月にかけて増加し、刈り取り区は全ての地形で 11 月が最も高い数値となった。刈り取り区では 12 月、3 月にかけて SPAD 値の減少が確認された。一方、無刈り取り区では、谷を除き、3 月が最大となった。

表 25 に刈り取りや地形、季節がヤブランの SPAD 値に与える影響を検証するための GLM 分析の結果を示す。刈り取りによって、9、10、11、12、3 月は正の効果が認められた。南向き斜面、尾根で負の効果が認められた。また、刈り取りと南向き斜面、刈り取り区と北向き斜面、刈り取りと尾根の正の交互作用が認められた。

なお、オオバジャノヒゲの SPAD 値の月変化を図 65 に示す。7 月時には、刈り取り区の谷では 50.68、刈り取り区の南向き斜面では 43.43、無刈り取り区の他では 39.88 であった。ヤブラン同様、9～10 月にかけて増加し、刈り取り区は谷と南向き斜面ともに、11 月が最も高い数値となった。以降、刈り取り区では 12 月、3 月にかけて SPAD 値の減少が確認された。無刈り取り区についても、11 月に増加し、12 月にわずかに減少したが、3 月には再び微増し、最大となった。

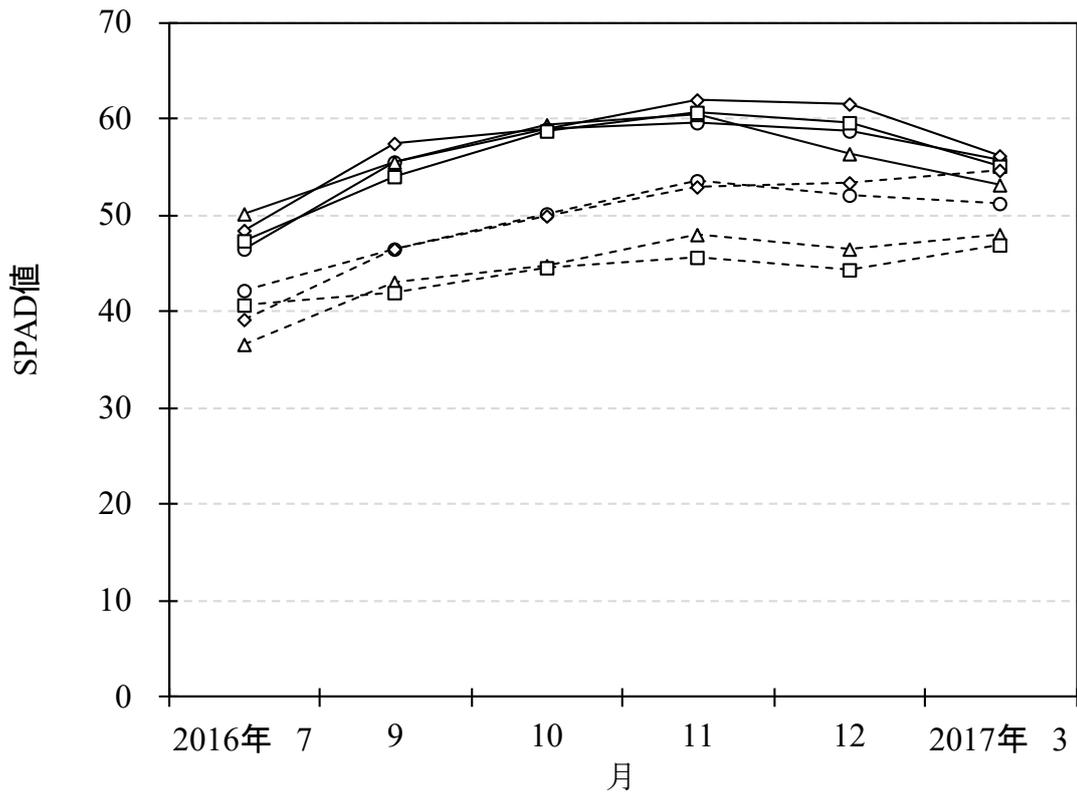


図 64 各調査プロットのヤブランにおける SPAD 値の月変化

○：谷、△：南向き斜面、◇：北向き斜面、□：尾根 ——：刈り取り区、-----：無刈り取り区

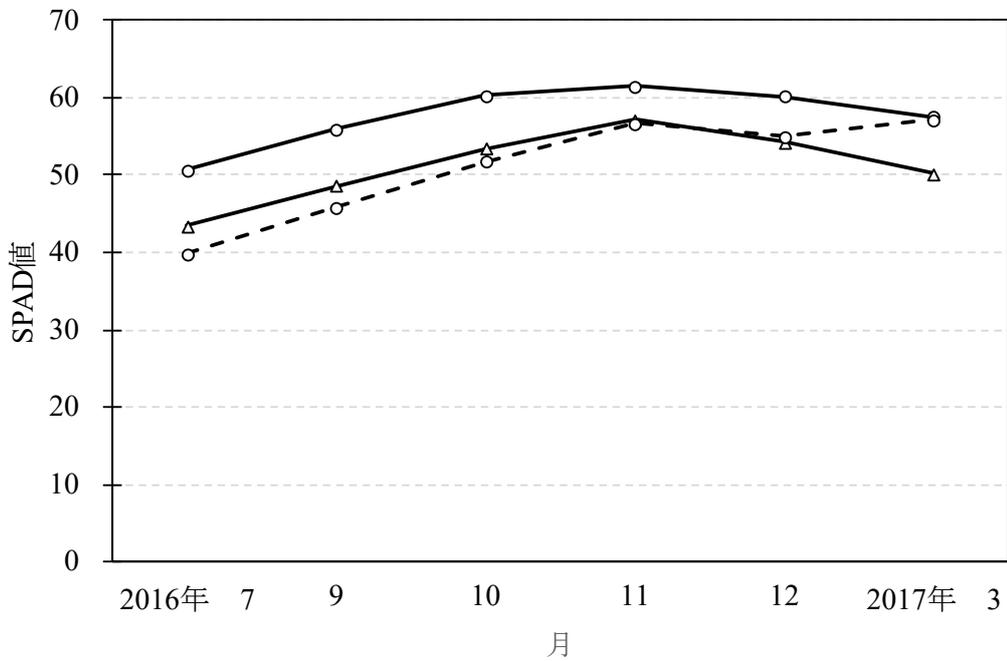


図 65 各調査プロットのおオバジャノヒゲにおける SPAD 値の月変化

○：谷、△：南向き斜面、——：刈り取り区、-----：無刈り取り区

表 25 ヤブランにおける SPAD 値を応答変数にした GLM 分析の結果

説明変数	係数	標準誤差	<i>t</i> 値	<i>P</i> 値	
切片	42.089	0.531	79.229	<i>P</i> <0.001	***
刈り取りの有無	6.544	0.575	11.390	<i>P</i> <0.001	***
9 月	5.696	0.538	10.593	<i>P</i> <0.001	***
10 月	8.779	0.533	16.477	<i>P</i> <0.001	***
11 月	10.997	0.532	20.654	<i>P</i> <0.001	***
12 月	9.647	0.532	18.120	<i>P</i> <0.001	***
3 月	8.197	0.534	15.351	<i>P</i> <0.001	***
南向き斜面	-4.780	0.565	-8.464	<i>P</i> <0.001	***
北向き斜面	0.229	0.642	0.357	0.721	
尾根	-5.365	0.646	-8.309	<i>P</i> <0.001	***
刈り取りの有無×南向き斜面	4.830	0.841	5.741	<i>P</i> <0.001	***
刈り取りの有無×北向き斜面	2.255	0.887	2.542	0.011	*
刈り取りの有無×尾根	5.446	0.873	6.237	<i>P</i> <0.001	***

切片は無刈り取り、8 月

⑤光合成速度及び純光合成量

図 66 にヤブランの刈り取りの有無別の光—光合成曲線を示す。刈り取り区では最大光合成速度 (P_{max}) は 8 月も最も低く、約 $1.5\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、2 月が最も高くなり、約 $4.9\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ となった。一方、無刈り取り区では 6 月が最も低く、約 $1.0\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、2 月が最も高くなり約 $3.5\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ となり、両区とも 6、8 月の P_{max} が他の 10、2、4 月に比べて低くなる傾向が示された。また、ほぼ同じ値を示した 8 月を除き、無刈り取り区に比べて、刈り取り区のほうが P_{max} は高くなる傾向が示された

図 67 に刈り取りの有無別のヤブランの純光合成量の季節変化を示す。全ての調査月で刈り取り区の方が高かった。季節変化をみると、刈り取り区、無刈り取り区ともに 2 月が最も高く、刈り取り区では $101.9\text{mmol}/\text{m}^2/\text{day}$ 、無刈り取り区では $45.2\text{mmol}/\text{m}^2/\text{day}$ であった。4 月以降、両区とも純光合成量は減少し、8 月が両区とも最も低くなり、刈り取り区では $1.9\text{mmol}/\text{m}^2/\text{day}$ 、無刈り取り区では $-7.4\text{mmol}/\text{m}^2/\text{day}$ となった。10 月には再び、両区とも上昇し、刈り取り区では $65.5\text{mmol}/\text{m}^2/\text{day}$ 、無刈り取り区では $13.7\text{mmol}/\text{m}^2/\text{day}$ となった。

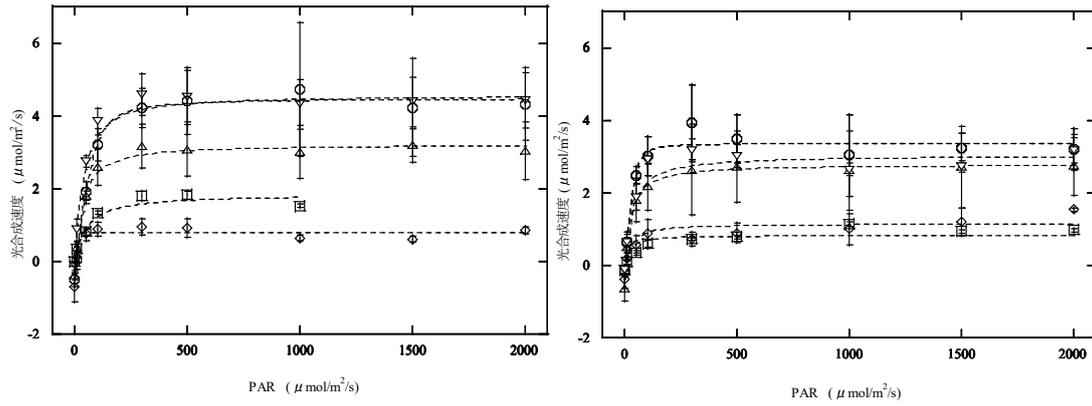


図 66 刈り取りの有無別ヤブランの光—光合成曲線

左：刈り取り区、右：無刈り取り区

—○—：2月、—△—：4月、—□—：6月、—◇—：8月、—▽—：10月 刈り取り区10月のPAR1500、2000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ は欠損 エラーバーは標準偏差を示す

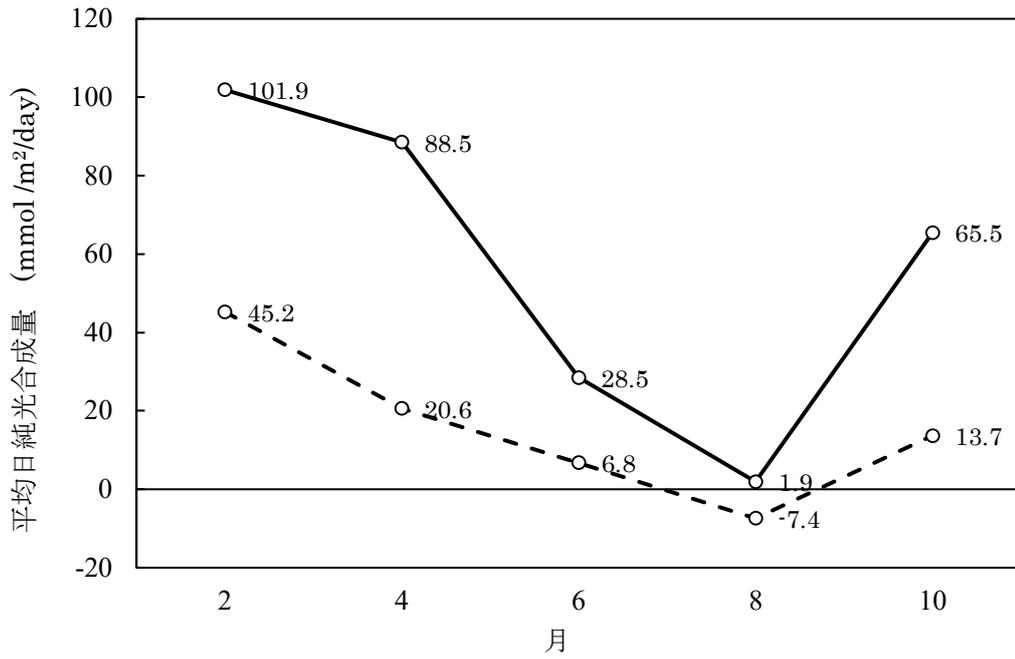


図 67 刈り取りの有無別のヤブラン平均日純光合成量の推定値の月変化

——○——：刈り取り区、- -○- -：無刈り取り区

(2) 着花量

①着花率

図 68 に示すように、ヤブランは 7 月 4 週目から着花し、8 月 4 週目～9 月 3 週目が最大の着花率となり、10 月 1 週目まで着花を続けた。ジャノヒゲは 6 月下旬から着花した。ジャノヒゲは刈り取り区の南向き斜面を除いた全ての調査プロットで 7 月 2 週目に着花率が最大となり、いずれの調査プロットでも 8 月 2 週目には着花を終了した。

ヤブラン、ジャノヒゲの着花率を表 28 に示す。ヤブランの着花率は、刈り取り区の全体で 2014 年は 65.7%、2015 年は 62.9%となったのに対し、無刈り取り区の全体では 2014 年、2015 年ともに 21.9%であった。

各調査プロットの値をみても、刈り取り区では 55.6～77.8%だったのに対し、無刈り取り区では 0～55.6%で刈り取り区の方が顕著に高くなった。ジャノヒゲの着花率は、刈り取り区の全体では、2014 年、2015 年ともに 74.4%であったのに対し、無刈り取り区の全体では 2014 年、2015 年ともに 54.1%となり、刈り取り区の方が高くなった。各調査プロットの値をみると、刈り取り区では 40.0～90.0%、無刈り取り区では 28.6～90.0%となり、大きな差がみられなかった。オオバジャノヒゲは刈り取り区の谷では、2014 年、2015 年ともに 22.2%、南向き斜面では 2014 年のみ 20.0%であった。刈り取り区の 2015 年、無刈り取り区の両年では、着花率は 0%であった。

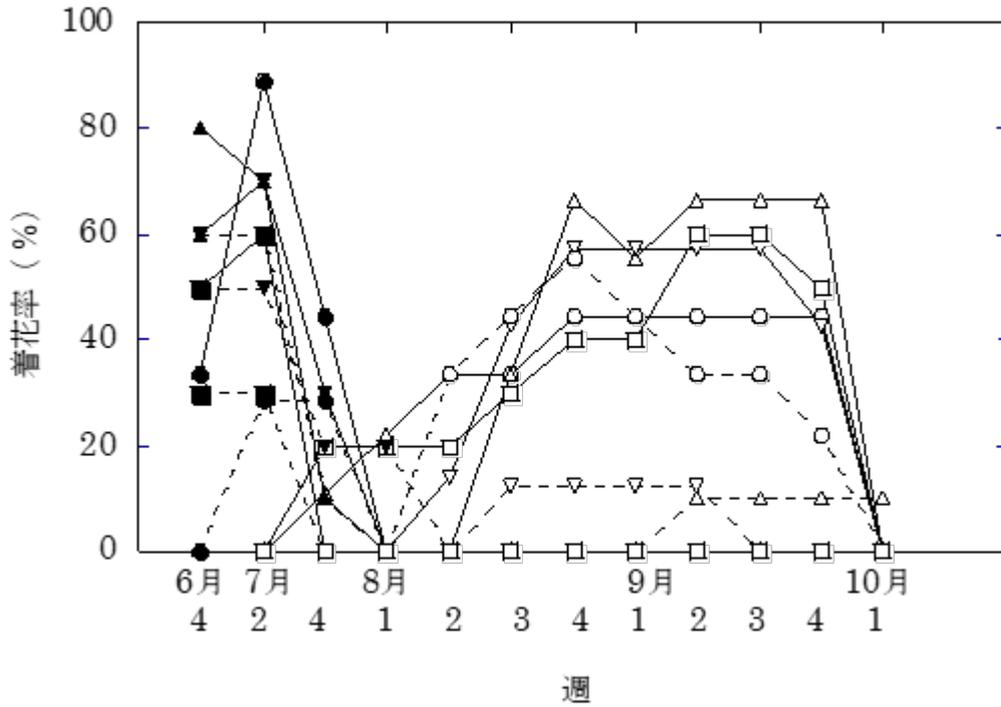


図 68 ヤブラン， ジャノヒゲの着花率の変化

——：刈り取り区， - - - -：無刈り取り区， ○：谷， △：南向き斜面，
◇：北向き斜面， □：尾根。 白抜きはヤブラン， 黒塗りはジャノヒゲを

②着花回数

図 69、70 にヤブランとジャノヒゲのそれぞれの株に関して、年間の葉数別に分けた後、さらに着花回数別に分けた株数を示す。ヤブランは、刈り取り区では 35 株の中、13 株が 1 回 (37.1%)、16 株が 2 回 (45.7%) 着花した。無刈り取り区では、32 株の中、6 株が 1 回 (18.8%)、4 株が 2 回 (12.5%) 着花した。葉数が 10 枚より多い株で 1 回以上着花した株数は、刈り取り区で 33 株の中 29 株 (87.9%)、無刈り取り区で 17 株の中 8 株 (47.1%) となり、無刈り取り区の 1 回以上着花した株の割合は刈り取り区に比べて顕著に小さくなった。30 枚より多い葉数の株は 1 株を除き、同一株で 2 回着花した (図 69)。

なお、ジャノヒゲは、刈り取り区では 38 株の中、9 株が 1 回 (23.7%)、24 株が 2 回 (63.2%) 着花した。無刈り取り区では、35 株の中、12 株が 1 回 (34.3%)、14 株が 2 回 (40.0%) 着花した。葉数別にみると、50 枚より多くなると、刈り取り区、無刈り取り区の両区画で 1 回以上着花した株の割合が高くなった (いずれも 90%以上)。特に刈り取り区での 100 枚より葉数が多い株の 2 回着花した株の割合は 95.7%となり、無刈り取り区の 63.6%だったのに比べて、高くなった (図 70)。

刈り取りや葉数がヤブランの着花回数に与える影響をみるための GLMM 分析によると、刈り取りと葉数に正の効果が認められた (表 20)。

③花序数

ヤブランの各株の葉数と花序数の関係を図 71 に示す。ヤブランは刈り取り区では 1 株あたり 1~5 本、無刈り取り区では 1 株あたり 1~3 本の花序が確認された。なお、ジャノヒゲは、刈り取り区で 1 株あたり 1~25 本、無刈り取り区で、1 株あたり 1~8 本確認され、特に刈り取り区で葉数と花序数との相関関係がみられた (図 72)。

刈り取りや葉数が花序数に与える影響をみるための GLMM 分析によると、ヤブランの花序数は 2014 年のみ、葉数の正の効果が認められた (表 20)。

④花数

図 73 に各調査プロットにおけるヤブラン花序内の平均花数を示す。刈り取り区では南向き斜面が最も高く、65.0 花、続いて尾根が 59.4 花、谷が 56.7 花、北向き斜面が 38.3 花であった。無刈り取り区では、谷が最も多く、43.0 花、南向き斜面が 38.0 花、北向き斜面が 37.5 花であった。2015 年の刈り取り区では谷が最も多く、48.1 花、続いて、北向き斜面が 37.0 花、尾根が 35.3 花、南向き斜面が 33.3 花であった。2015 年の無刈り取り区では南向き斜面が 34.0 花、北向き斜面が 29.0 花、谷が 22.2 花であった。

図 74 にヤブランの葉数と花数の関係を示す。また、表 28 に刈り取り区の花数を応答変数、葉数、調査年、刈り取りの有無を説明変数にした GLM 分析の結果を示す。葉数に正の効果、調査年の違いが認められた。刈り取りの有無の効果は認められなかった。

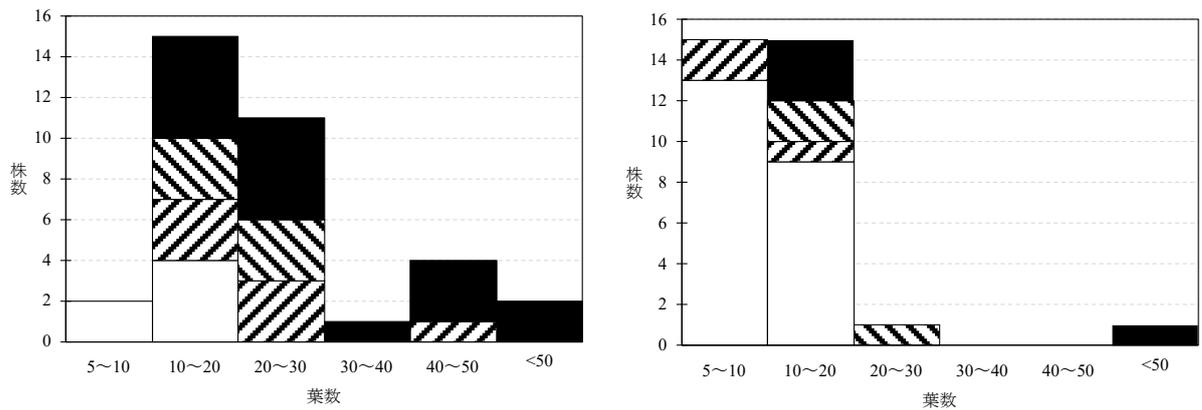


図 69 刈り取り区、無刈り取り区におけるヤブランの着花回数と葉数

□: 無着花、▨: 2014のみ着花、▩: 2015年のみ着花、■: 両年着花
 左: 刈り取り区、右: 無刈り取り区

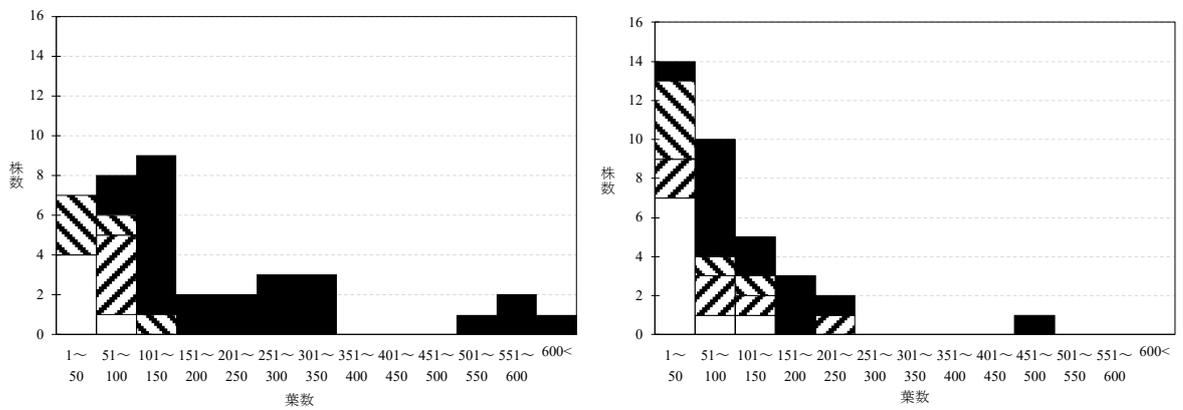


図 70 刈り取り区、無刈り取り区におけるジャノヒゲの着花回数と葉数

□: 無着花、▨: 2014のみ着花、▩: 2015年のみ着花、■: 両年着花
 左: 刈り取り区、右: 無刈り取り区

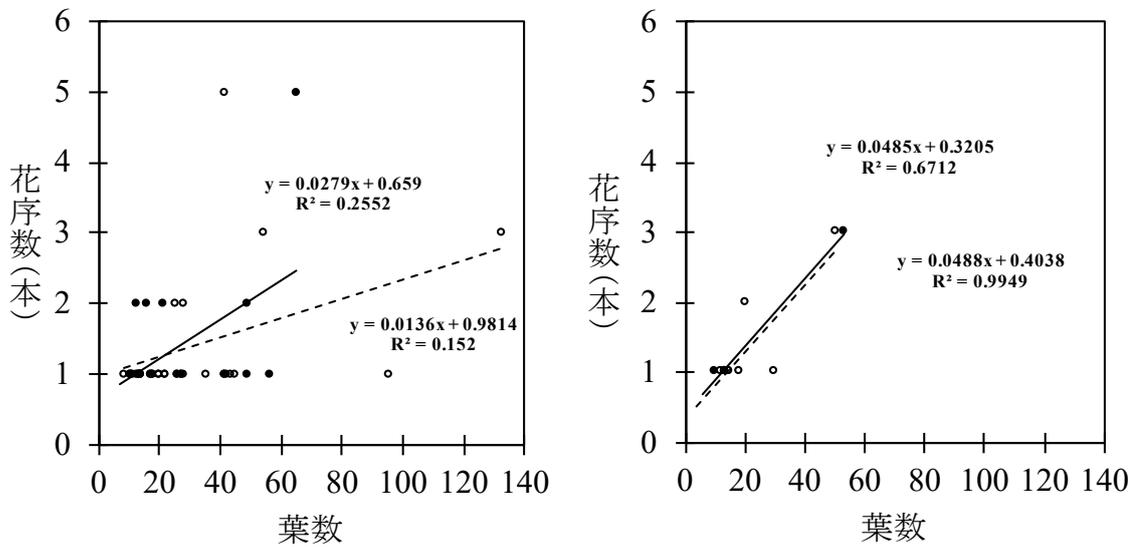


図 71 ヤブランの葉数と花序数の関係 ○ ; 2014 年の株、●2015 年の株
左:刈り取り区、右:無刈り取り区

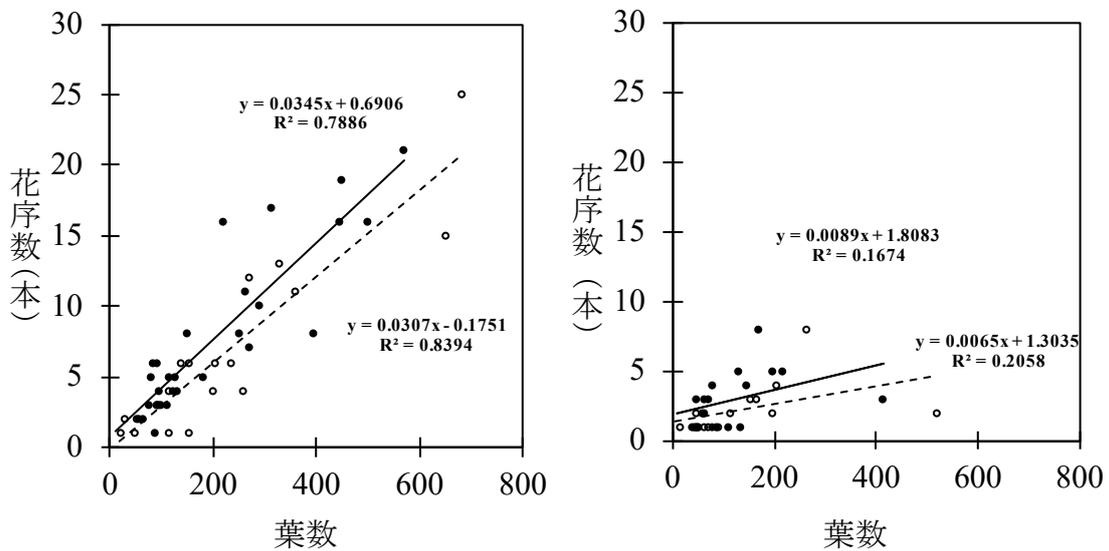


図 72 ジャノヒゲの葉数と花序数の関係 ○ ; 2014 年の株、●2015 年の株
左:刈り取り区、右:無刈り取り区

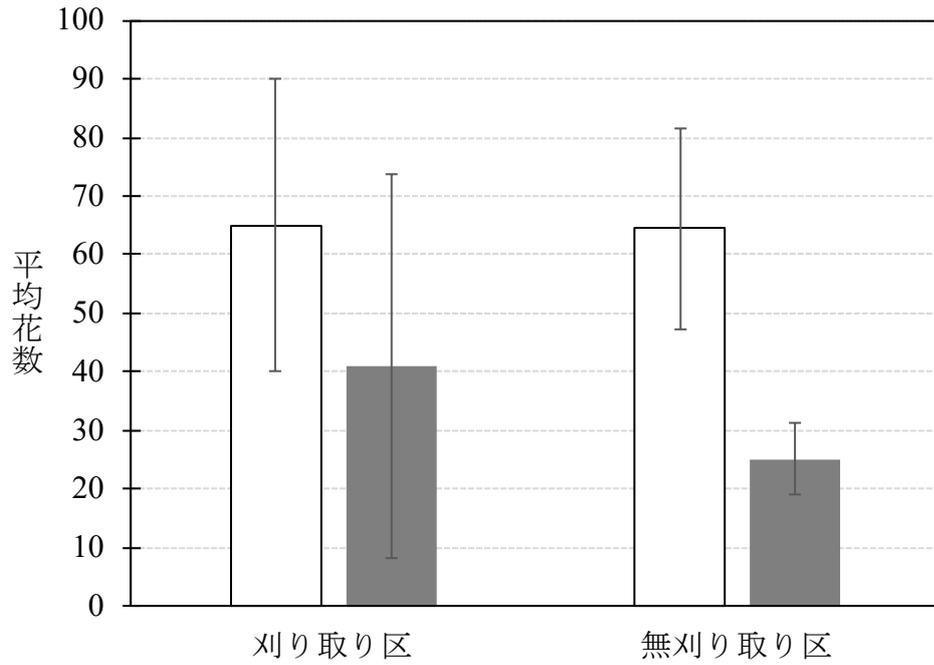


図 73 刈り取り区と無刈り取り区におけるヤブランの花序内の平均花数
 □ : 2014 年、■ : 2015 年 エラーバーは標準偏差を示す。

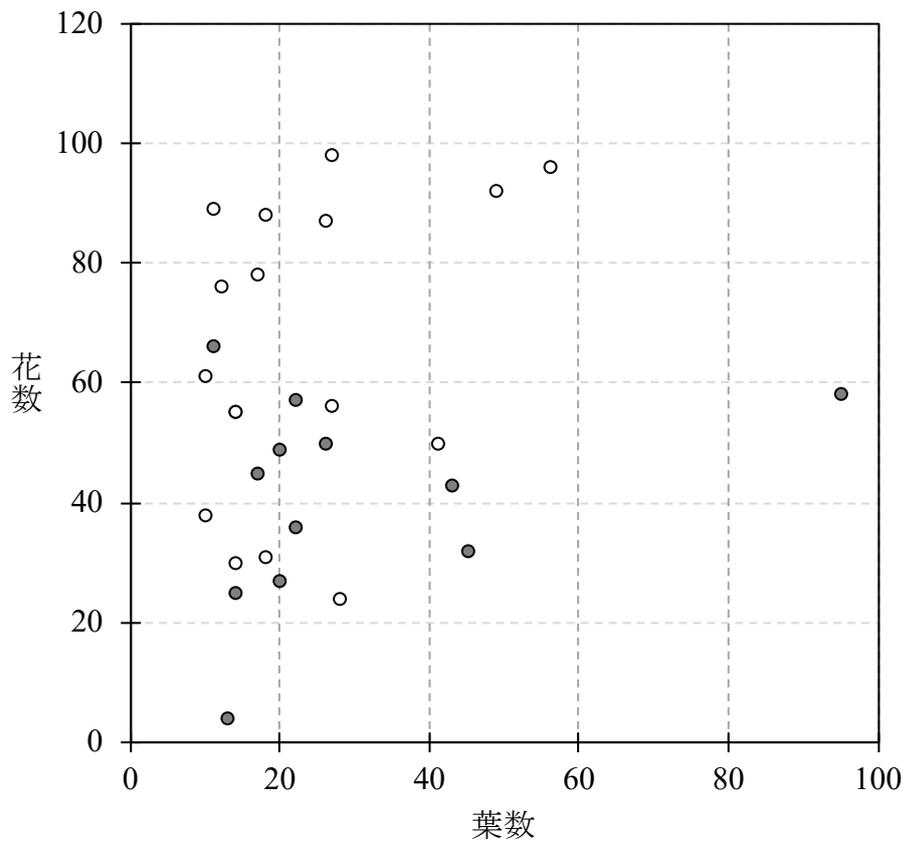


図 74 ヤブランの葉数と花数の関係
 ○ : 2014 年、● : 2015

表 26 花数を応答変数、葉数、調査年、刈り取りの有無を説明変数にした GLM 分析の結果

説明変数	係数	標準誤差	Z 値	$Pr(> z)$	
切片	3.951	0.056	70.752	$P<0.001$	***
葉数	0.007	0.001	4.833	$P<0.001$	***
調査年	-0.617	0.049	-12.481	$P<0.001$	***
刈り取りの有無	0.100	0.059	1.696	0.090	.

(3) 結実量

①ポリネータの観察

刈り取り区と無刈り取りの両区に 2m×2m の調査枠を設置し、枠内のヤブランの花序数をカウントするとともに、枠内の花序に訪花した昆虫をカウントした。

図 75 に刈り取り区および無刈り取り区におけるヤブランのプロット内の花序数とポリネータの訪問個体数の関係を示す。刈り取り区は平均で 5.36 個体/h 確認することができた。観察地点ごとにみると、開花した花のある花序数が 50 本以上のプロットでは、4~10 個体/h、25 本前後のプロットでは 1~11 個体/h、20 本以下の地点では 0~6 個体/h 確認され、花序数が多いほど、訪問個体数が多い傾向が示された。一方、無刈り取り区では平均 0.38 個体/h 確認され、調査した 2 地点とも 0~1 個体/h であった。

図 76 に刈り取り区および無刈り取りにおける花序本数あたりの平均訪問個体数を示す。刈り取り区では 0.04 (±0.038) 個体/本/m²/h、無刈り取り区では 0.01 (±0.022) 個体/本/m²/h となり、刈り取り区のほうが約 4 倍高くなった。

図 77、表 27 に刈り取り区・無刈り取り区における訪問個体数の内訳を示す。刈り取り区では、合計 12 時間の観察時間で未同定種含む 74 個体が確認された。最も多く確認されたのはコハナバチ科で 44 個体 (58.7%)、続いてハナアブ科 17 個体 (22.7%)、ミツバチ科 6 個体 (8.0%)、ドロバチ科 2 個体 (2.7%)、ツチバチ科 1 個体 (1.3%) であった。一方、無刈り取り区では合計 8 時間の観察時間で 3 個体しか確認することができず、コハナバチ科、ミツバチ科、キリギリス科がそれぞれ 1 種ずつ確認された。

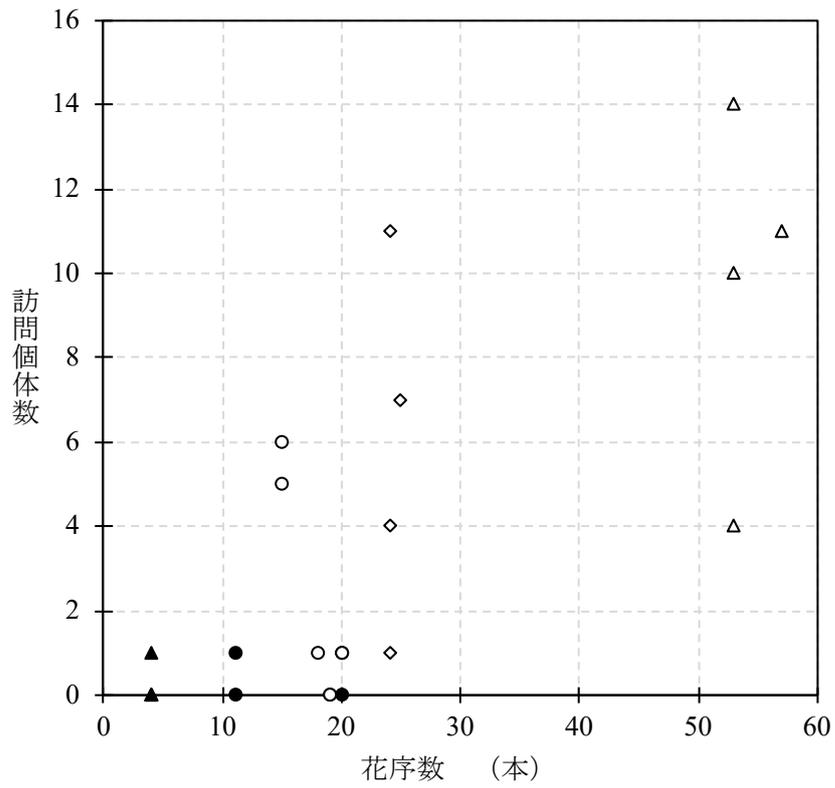


図 75 刈り取り区および無刈り取りにおけるポリネータの訪問個体数

黒塗りは無刈り取り区、白抜きは刈り取り区を指す。○：観察地点 A、△観察地点 B、◇：観察地点 C、●：観察地点 D、▲：観察地 E

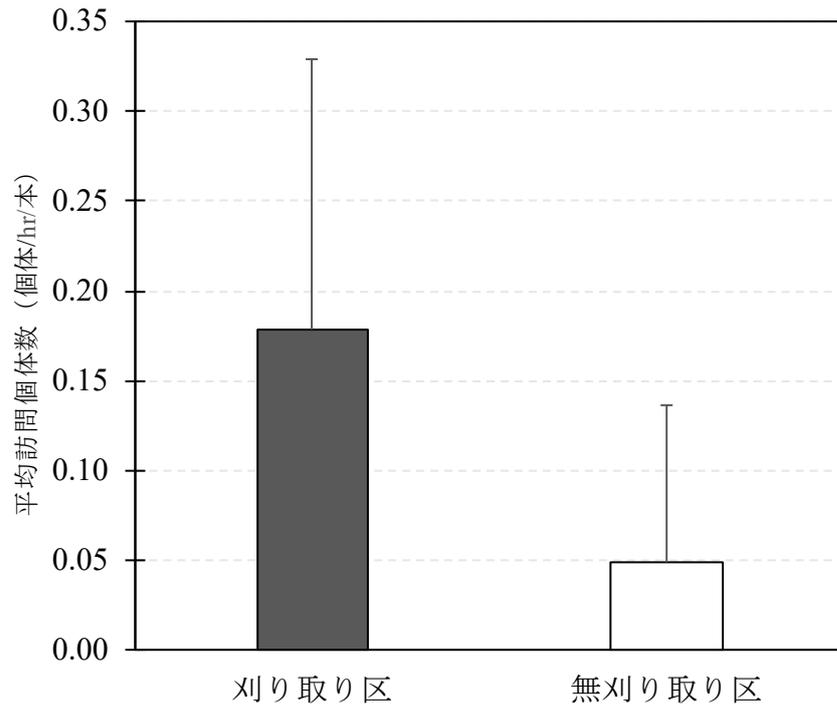


図 76 刈り取り区および無刈り取りにおける平均訪問個体数
(個体/hr/本/4m²)

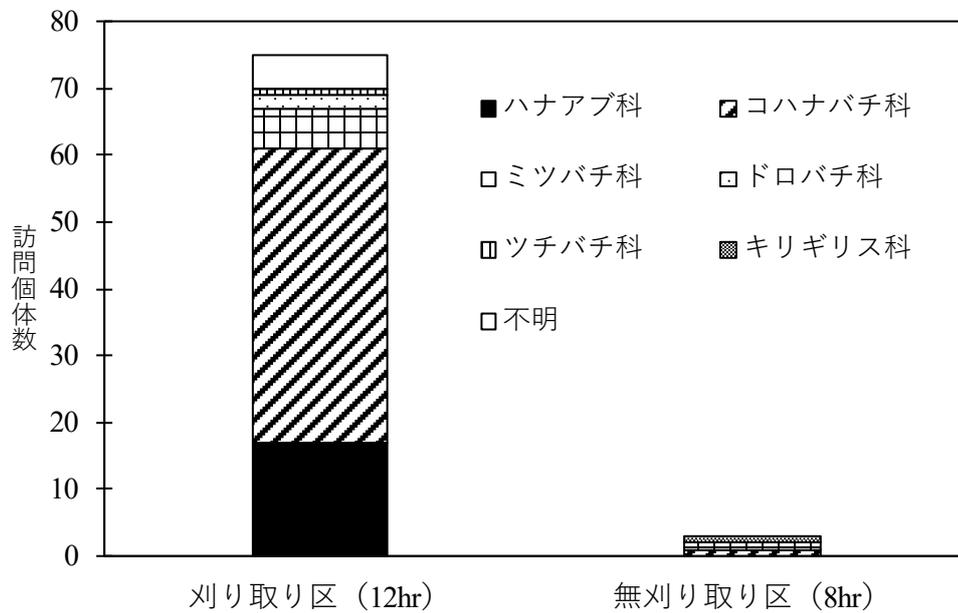


図 77 刈り取り区および無刈り取りにおける確認個体

表 27 刈り取り区・無刈り取り区における訪問個体数

目	科	種名	学名	刈り取り区			無刈り取り区		計
				①(6H)	②(4H)	③(4H)	①(4H)	②(4H)	
		マダラコシボソハナアブ	<i>Baccha maculata</i>	2		2			4
ハエ目	ハナアブ科	ホソヒラタアブ	<i>Episyrphus balteatus</i>	1	6	2			9
		マドヒラタアブ	<i>Eumerus japonicus</i>	1	2	1			4
	ドロバチ科	カタグロチビドロバチ	<i>Stenodynerus chinensis</i>		2				2
	コハナバチ科	ニッポンチビコハナバチ	<i>Lasioglossum nipponense</i>	7	21	16		1	45
ハチ目	ミツバチ科	トラマルハナバチ	<i>Bombus diversus diversus</i>	2	3	1		1	7
	ツチバチ科	キンケハラナガツチバチ	<i>Campsomeris prismatica</i>			1			1
		未同定			4				4
バッタ目	キリギリス科	ササキリ	<i>Conocephalus melas</i>				1		1
		不明種			1				1
		計		13	39	23	1	2	78

②結実株

表 28 にヤブランの刈り取り区と無刈り取り区における結実株率を示す。刈り取り区で 2014 年に着花した調査対象株の 30 株のうち、17 株 (56.7%) が結実した。また、2015 年に着花した調査対象株の 22 株のうち、12 株 (60%) が結実した。一方、無刈り取り区で 2014 年に着花した調査対象株の 7 株のうち 4 株 (57.1%) が結実したが、2015 年に着花した調査対象株の 7 株のうち、0 株 (0%) であった。また、2017 年における結果率調査の株においては、刈り取り区では 23 株のうち、16 株 (69.6%)、無刈り取り区では 8 株のうち、2 株 (25.0%) であった。

図 76 に 2014 年および 2015 年の結果株と無結果株の平均花数と平均葉数を示す。結果株の平均花数は 62.6 個、無結果株の平均花数は 45.7 個だった。結果株の平均葉数は 27.4 枚、無結果株の平均葉数は 23.2 枚だった。

表 29 に刈り取り区におけるヤブランの結果の有無を応答変数にした GLM 分析の結果を示す。花数は AIC によるモデル選択されたが、正の効果は認められなかった。葉数はモデル選択されなかった。

表 30 にヤブランの隣接個体間距離別の株の結実の有無を示す。15cm 以内に着花した株が隣接する場合、11 株中、8 株 (72.7%) の株で結実した。また、15cm 以上になると、20 株中 10 株 (50.0%) で結実した。

表 28 刈り取り区、無刈り取り区におけるヤブランの結実株率

	刈り取り区	%	(結実株数)	無刈り取り区	%	(結実株数)
2014 年	56.7	(17 株)	N=30	57.1	(4 株)	N=7
2015 年	60.0	(12 株)	N=22	0.0	(0 株)	N=7
2017 年	69.6	(16 株)	N=23	25.0	(2 株)	N=8

表 29 刈り取り区におけるヤブランの結実の有無を応答変数にした GLM 分析

説明変数	係数	標準誤差	Z 値	Pr(> z)
係数	-1.496	1.024	-1.461	0.144
花数	0.032	0.018	1.767	0.077

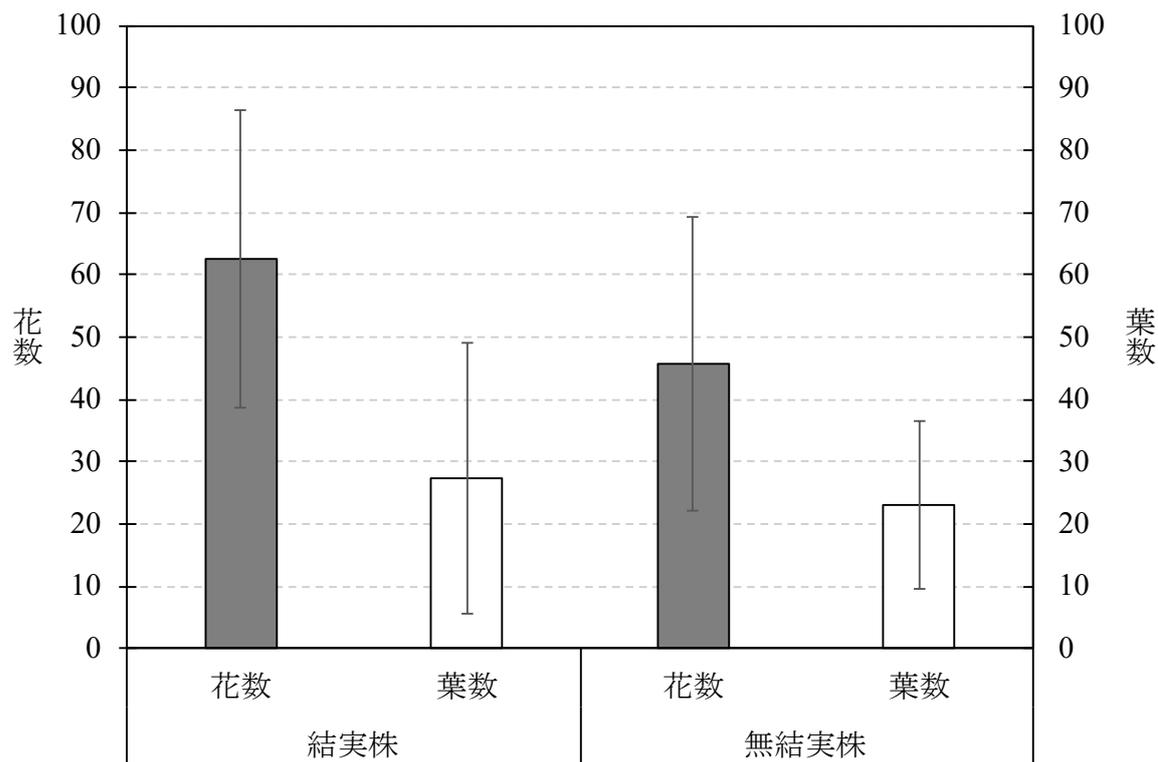


図 78 刈り取り区における結果の有無別のヤブラン花序内の平均花数と平均葉数

表 30 ヤブランの隣接個体間距離別の結実の有無

	<15cm	15cm ≤
無結実	3 (27.3%)	10 (50.0%)
結実	8 (72.7%)	10 (50.0%)
計	11	20

③結果率

図 79 に刈り取り区および無刈り取りにおけるヤブランの花序内の花数と結果率の関係を示す。花数は結果率との関係は示されなかった。表 31 に 2014～2017 年の自然条件下の結果率を示す。2014 年の結果率は刈り取り区で 5.9% (± 5.9)、無刈り取り区で 1.0% (± 1.2)、2015 年に結果率は刈り取り区で 3.9% (± 6.1)、無刈り取り区で 0%、2017 年の結果率は刈り取り区で 8.2% (± 21.7)、無刈り取り区で 0%であった。

図 80 に刈り取り区および無刈り取りにおける交配実験の結果を示す。強制他家受粉処理の結果率は刈り取り区では 61.1% (± 44.3)、無刈り取り区では 41.7% (± 29.2)であった。表 32 に結果率を応答変数、刈り取りの有無と処理（自然条件下・強制他家受粉処理）の GLM 分析の結果を示す。刈り取りの有無 ($P=0.025$)、強制他家受粉 ($P<0.001$) で正の効果が認められた。

表 31 刈り取り区、無刈り取り区におけるヤブランの結果率

	刈り取り区 %	無刈り取り区 %
2014 年	5.9 (±5.9) N=17	1.0 (±1.2) N=6
2015 年	3.9 (±6.1) N=12	0.0 (±0) N=6
2017 年	8.2 (±21.7) N=23	0.0 (±0) N=8

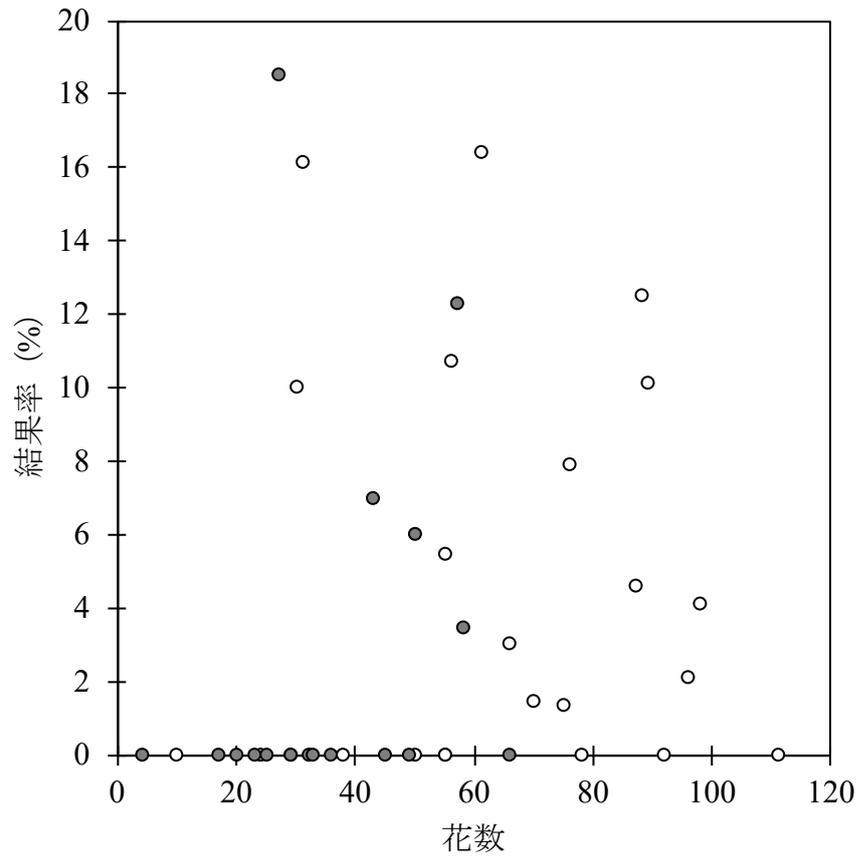


図 79 ヤブランの花序内の花数と結果率の関係 ○ ; 2014 年の株、● 2015 年の株

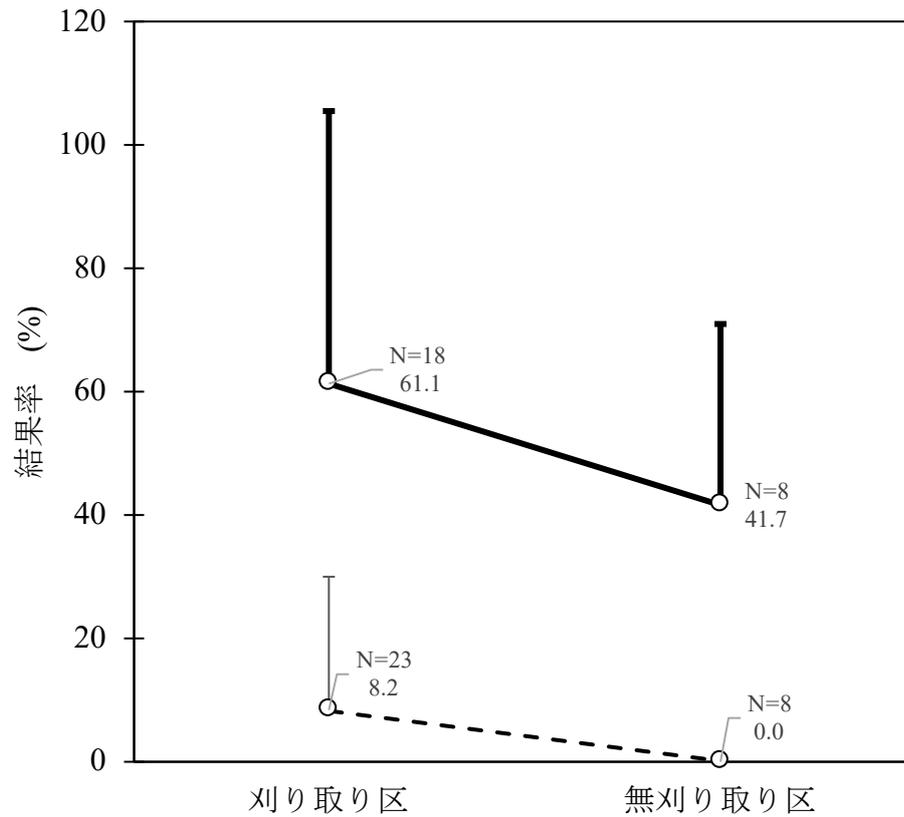


図 80 刈り取り区および無刈り取りにおける交配実験の結果（2017 年）
 エラーバーは標準偏差 ——○——：強制他家受粉処理、
 - -○- -：自然条件下

表 32 結果率を応答変数、刈り取りの有無と強制他家受粉を説明変数にした GLM 分析の結果

説明変数	係数	標準誤差	Z 値	P 値	
切片	-4.291	0.644	-6.660	$P < 0.001$	***
刈り取りの有無	1.129	0.523	2.159	0.031	*
強制他家受粉	3.857	0.518	7.441	$P < 0.001$	***

IV. 考察

1. 多摩丘陵の二次林の現状

文献調査によって、1960年代後半から1980年代の関東西部（東京都・神奈川県）に位置するクヌギ・コナラ群集の二次林の草本層の種の構成として、コチヂミササやアズマネザサが高頻度で生育していることが把握された。アズマネザサは調査地点の約7割で生育していたが、草本層と低木層のいずれにも生育し、草本層のみに生育する地点、低木層のみに生育する地点、さらに草本層と低木層の両方に生育している地点によって、他種の出現種数に与える影響は異なっていた。具体的には、総種数については、低木層のみにアズマネザサが生育している場合のみ、負の効果（すなわち、総種数の減少）が示された。一方、草本層の種数はアズマネザサの生育なし、低木層のみのササの生育、低木層と草本層のアズマネザサの生育のいずれも顕著な負の効果（すなわち、草本層の種数の減少）が認められた。これにより、低木層のアズマネザサが生育することは、草本層にのみアズマネザサが生育している場合以上に、植物の出現種数を減少させるものと思われる。Iida & Nakashizuka (1995) もアズマネザサの稈高が高いほど、林床植物の種数が減少することを報告しており、稈高は他の植物の生育を阻害する要因となる。低木層にのみアズマネザサが生育している、または草本層と低木層にアズマネザサが生育している地点、すなわち、アズマネザサが低木層の高さまで生育しているということは、長期間に亘りアズマネザサなどの刈り取りが行われていないと考えられる。一方、草本層にのみ、アズマネザサが生育していることは、調査時点において下草刈りなどの刈り取りが行われている、または、管理放棄後から経過年数が短いことが考えられる。興味深いことに、アズマネザサの存在は、出現種数を減少させる要因に違いないが、アズマネザサの出現していない地点は草本層にアズマネザサが出現した場合より、草本層の出現種数は小さくなった。このことは、下草刈りなどの管理が行われ、適度にアズマネザサが生育している環境下のほうが草本層の種数が多くなる傾向が示唆された。また、ササ以外が総種数に与える影響として、調査面積が挙げられた。一般に面積が増加することで出現種数は増加する（服部ほか 1995、石田ほか 2002）。一方、草本層の種数についてみると、標高に正の効果、傾斜に負の効果が認められた。このことから、地形条件は草本層の種数を決める要因となることが示唆された。このような林床下の中で、高頻度で出現した草本層の種のうち、前述のコチヂミザサに加え、ジャノヒゲ、ノガリヤス、シラヤマギク、ヘクソカズラ、ヒカゲスゲ、タチツボスミレ、ヤブランの出現頻度が高かった。そのうち、出種種数に影響を及ぼすと考えられた低木層にアズマネザサが生育している20地点のうちの出現頻度は、コチヂミザサ、ジャノヒゲが最も多くみられ、続いて、タチツボスミレ、ヤブランとなった。これらの4種は低木層にアズマネザサが密生した林床下でも半数以上の割合で出現しており、アズマネザサの被陰による影響は調査時の時点では影響を受けていない種である可能性が高いと考え

られる。

多摩丘陵周辺のクヌギーコナラ群集を主とした草本層の出現植物を現地踏査によって調べたところ、本調査においても、アズマネザサは 73 地点中 53 地点 (78%) で確認された。すなわち、都市 (東京) 近郊のクヌギーコナラ群集において、高頻度でアズマネザサは生育するものと思われる。アズマネザサの被度ごとの草本層の出現種数をみると、アズマネザサの被度が 1、2 の地点 (すなわち、アズマネザサの植被率が 10%以下、または 10~25%) に比べて、アズマネザサの被度が 0、3、4、5 の地点 (すなわち、アズマネザサの出現なし、または、25~75%以上) で少なくなることが示された。藤村 (1994) の報告によると、低木層に被度 4 以上のアズマネザサがあることで、出現種数が減少することが報告されている。このことは、管理放棄によって、アズマネザサは稈高が高くなり、広範囲に密生すること、すなわち、アズマネザサの稈高が低木層に達する、または、植被率が 25%を上回るまで林床管理が放置された二次林の林床になると、草本層の出現種数は減少するものと思われる。

但し、アズマネザサの被度が 1 や 2 の場合、高木の本数が多いほど草本層の出現種数が減少する。アズマネザサが生育する二次林において、草本層の出現種数にはアズマネザサの被度が大きく影響する。また、アズマネザサの被度が少ない場合には、高木層の密度の増加によって、光環境が悪化し、草本層の出現種数に影響するものと思われる。さらに、文献調査同様、現地踏査においても、アズマネザサが生育していない地点で草本層の出現種数が少なくなる結果を得た。アズマネザサの生育は踏圧によってその生育が抑制されるとともに (重松 1983)、草本層の植物の階層高や植被率、出現種数は土壤硬度が高くなると減少することが報告されていることから (根本・養父 1997、根本ほか 1999)、林内への立ち入りによる踏圧量の増加によって、土壤硬度が高くなったことが草本層の出現種数に影響を及ぼした原因の 1 つに挙げられる (辻・星野 1992)。

また、アズマネザサの被度が 0、1 の地点の出現種については木本種に比べ、草本種の方が多かった。アズマネザサの被度別に出現種の生活型の割合をみると、アズマネザサの被度が 0 の地点 (調査区) では 1 年草の割合が高く、アズマネザサの被度が 1 の地点では、落葉性多年草が多かった。一方、アズマネザサの被度が 2 以上になると、常緑低木の割合が 25%以上を占めるようになった。次に生育環境では、アズマネザサの被度が 0 の地点では人里 (例: ヒガンバナやヒメオドリコソウなど) に該当する種の割合が多く、アズマネザサの被度が 1 の地点では、雑木林 (ホウチャクソウ、ミヤマナルコユリなど) に該当する種の割合が多かった。これらのことから、アズマネザサの被度が 2 以上になると、1 年草や落葉性多年草の生育の有無に影響し、種組成を変化させる要因となり得る。種子散布様式についてみると、アズマネザサの被度が 0 の地点では、風散布型の種の割合が他の被度階級に比べて多かった。伐採強度が増えることによって、動物散布型の種と風散布型の

種が増加し、皆伐によって風散布型の種が増えることを報告していることに加え（山瀬 2000）、その風散布型の種は人里要素の種（ダンドボロギク *Erechtites hieracifolia* (L.) Raf. やヒメムカシヨモギ *Conyza canadensis* (L.) Cronquist など）が多いという（山瀬 2000）。本研究においても、アズマネザサの被度が 0 の地点における傾向と一致する。このことから、アズマネザサの生育・繁茂は風散布の種の侵入を抑制することが考えられる。一方で、アズマネザサの被度が 3 以上になると、重力散布型の割合が半数前後を占めていた。そのような林床下において、ジャノヒゲ（35%）、ヤブラン（21%）は高頻度で生育が確認され、文献調査、現地踏査のいずれもアズマネザサの生育に影響せずに生育していた。このことから、両種は暗い草本層においても生育が可能であり、ヤブランについては調査面積に正の効果（面積の増加によって、出現頻度の増加）が認められた。石坂（1987b）によると、関東地方の二次林の調査では、ジャノヒゲは黒ボク土、淡色黒ボク土、黄褐色森林土、残積性未熟度のいずれかにも出現し、ヤブランは黒ボク土に出現する種と報告している。また、ヤブランは丘陵斜面下部の適潤から湿地の立地にみられる（奥富ほか 1976）。文献調査、現地踏査において、ジャノヒゲはヤブランより出現頻度が高かったことからジャノヒゲのほうがより広い環境下で生育できるものと思われる。

また、その中の草本層の出現頻度には、文献調査と現地踏査の調査結果では、若干の違いがみられた。石坂ほか（1986）による比企北丘陵における調査において、アズマネザサとチヂミザサの両種は地形によって、優占しており、文献調査の結果と一致する。谷頭凹地の上部ではアズマネザサが優占し、下部ではチヂミザサが優占するように、地形単位の違い（水分条件）が影響しているものと考えられている（石坂ほか 1986）。しかし、現地踏査では、チヂミザサはみられなかった。また、現地実験では、刈り取り区でのみ生育が確認された。このことから、アズマネザサの繁茂が進行している地点の林床（草本層）には、チヂミザサの生育を抑制させている可能性がある。

文献調査による 1960～1980 年代の結果では、ガマズミ、コナラなどの落葉広葉樹が草本層にも高い頻度でみられたのに対し、現在（2010 年頃）では、アオキやセイヨウキツタ、マンリョウ、ヤツデといった、いわゆる耐陰性のある常緑低木や、つる植物が高頻度で出現していた。こうした傾向は東京都府中市や北関東周辺においてもみられている（斉藤ほか 2003）。

ヤマザクラの巨木の生存は何らかの人の管理が行われてきたものと予想される。一方、現地踏査で共通して、ジャノヒゲ、シラヤマギク、ミツバアケビ、タチツボスミレ、ヤブランが高頻度で出現し、アズマネザサの林床にも生育していた。これらの種に及ぼすアズマネザサの生育の影響は小さいものと思われる。

アズマネザサが繁茂した二次林の草本層を再生するためには、まずは、現存するこれらのジャノヒゲやシラヤマギク、ミツバアケビ、タチツボスミレ、ヤブランが有用な植物材

料であることが確認できた。

2. 放棄二次林におけるアズマネザサの刈り取りが林床の光、水分、温度条件に及ぼす影響

関東地方で数十年にわたって管理放棄され、アズマネザサが繁茂した孤立二次林において、刈り取り管理を再開した後の林床植生への光や水分、温度条件に及ぼす影響を検証した。その結果、林床の光条件はアズマネザサの有無と密接に関わっていた。刈り取り区の光合成有効放射吸収率 (fAPAR) は無刈り取り区よりも年平均で約 10% 低く、稈高 2 m 前後の低木層のアズマネザサを刈り取ることによって、林床の光量 (PAR) は増加すること、また、刈り取り区と無刈り取り区との林床の光量の差は、上層木の落葉期である 12~4 月に大きく、アズマネザサが生育する林床の PAR (19.6~203.2 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) は、アズマネザサを刈った場合 (426.1~509.7 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) に比べて半分以下になることがわかった (図 28)。上層木の展葉期の fAPAR は、アズマネザサの刈り取りの有無に関わらず、90% 前後を示したことから、展葉期には、既に PAR の多くが高木層で吸収されている、すなわち、低木層のアズマネザサの上層で光量が吸収されている状態であるものと予想される。

Suzaki et al. (2005) によるアズマネザサ上での光量子の測定では、夏期には林冠被覆量は落葉樹と常緑樹とも、胸高断面積に関係は示されなかったが、冬期には常緑樹の胸高断面積と斜面方位が関係するという。また、畠瀬ほか (2004) によると、宮城県の国営みちのくの杜の湖畔公園内の丘陵地の谷、斜面、尾根における夏期の相対光量子束密度には、有意差は認められなかった。従って、アズマネザサの刈り取りが光条件に及ぼす効果は、上層木の落葉期に大きいと考えられる。なお、本研究では、展葉期の fAPAR はアズマネザサの生育密度の他に比高や方位で有意差が認められた。また、アズマネザサを刈った後の林床における落葉期の fAPAR については、アズマネザサの刈り取り以外にも、傾斜が影響したことから、斜面地のほうが fAPAR は低くなることが明らかとなった。いずれにしても丘陵地における落葉広葉樹林の草本層の光環境は、低木層のアズマネザサの生育の有無が大きく影響しているものといえる。

同地形 (谷・南向き斜面・北向き斜面・尾根) 間で、刈り取りの有無による林床の土壌含水率を比較すると、刈り取りを行った調査プロットの方が低くなる傾向を示したが、その差は明瞭でなかった。林業分野において、樹林管理、特に間伐をした南向きの斜面で土壌の含水率が減少する傾向があることが報告されている (Small & McCarthy 2002 b)。この要因として、蒸散量の減少 (荒木ほか 2002) や過度な樹木の伐採による地面蒸発の増加 (篠宮ほか 2006) が考えられる。しかし、畠瀬ほか (2004) によると東北地方のブナクラス域の林内における下草刈り区と間伐一下草刈り区は管理を行わない対照区と比較したところ、3 期 (早春、春、夏期) でみても、管理の違いによる影響はみられなかった。そのため、刈り取りによる土壌含水率への影響は少ないものと思われる。一方、地形の違いと土壌含水率の関係については、谷で低く、尾根で高くなる傾向がみられた。これは取知ほか (2002) や Okubo et al. (2005) の丘陵地における調査土壌水分条件の測定結果と一致する結果とな

っており、丘陵地における土壌含水率には、管理の有無ではなく、地形条件が大きく影響する。

地表面温度では、比高が高くなるにつれ、年内を通して高くなることが示された。但し、落葉期は南側ほど高くなることが示された。落葉期の fAPAR は北側ほど高かったことから、南側ほど光量が多いといえる。従って、林床に到達する光量の増加が地表面温度の増加に影響したものと思われる。

3. 放棄二次林におけるアズマネザサの刈り取りが草本層の生育に及ぼす影響

アズマネザサの刈り取りによって起きる光環境の違いは、草本層植物の種多様性に大きな影響を及ぼしていた。2013年に確認された全51種の植物のうち、刈り取り区のみに出現した植物は24種(47.1%)に達した(表14)。山崎ほか(2000)は、兵庫県のアカマツ林、コナラ林、コジイ林を対象として、草本層から亜高木層に密生しているヒサカキやヒイラギ(*Osmanthus heterophyllus* P.S.Green)、アラカシ(*Quercus glauca* Thunb.ex Murray)などの常緑広葉樹の伐採、林床に繁茂しているネザサ類・ササ類、コシダ(*Dicranopteris dichotoma* Willd.)、ウラジロ(*Gleichenia japonica* Spreng.)の刈り取りなどを実施し、刈り取り後1~3年で種数が急増することを報告している。

畠瀬(2006)による研究でも、対照区では種数の増加は顕著に示されていない。本研究の結果もこれらと概ね同じ結果を得た。出現種数は2013年時には刈り取り区では6.3~9.0種であったが、無刈り取り区では1.8~4.6種であった。夏期に一度のササの刈り取りによって、草本層の出現種数は2~3倍前後高くなるものと思われる。刈り取り後、3~7年経過した段階では、確認された全91種の植物のうち、刈り取り区のみに出現した植物は42種(46.2%)に達した。さらに、2017年(刈り取り後7年目)の刈り取り区は8.5~11.8種となったのに対し、無刈り取り区では2.8~4.5種であり、大きな経年変化はみられなかった。山瀬(2012a)の報告では、二次林での管理後、3年前後までは100m²あたりの出現種数は大きく増加しているものの、6年前後経過すると、横ばいとなっており、相対照度が20%より低い地点では種数の増加がみられなかった。本実験地における相対光量子束密度は上層木の展葉期は20%を下回っており、種数の増加が微増に留まった一つの要因として、光環境が影響していると考えられる。この種数の増加傾向は多様性指数に反映されており、地形別に刈り取りの影響を比較すると、2013年の時点で、谷では2.5倍、南向き斜面では2.8倍、北向き斜面では1.3倍、尾根では4.3倍となり、いずれの地形においても、刈り取りを行うことで、出現種数が増加することが明らかとなった(図35)。しかし、アズマネザサの刈り取りを継続しても、いずれの調査プロットでも多様性指数(*D*)、(*H'*)の顕著な増減はみられなかった。各調査プロットの相対優占度をみると、種数の増加はみられるものの、最も優先する種(ジャノヒゲ、ヤブラン)の優占度が刈り取りを行う以前から高いため、結果的に多様性指数は増加しなかったものと思われる。

以上のように、林床植物の種多様性には刈り取りの有無が影響していた。一方、林床の草本層の被覆面積は地形(比高)に依存しており、谷部ほど大きくなった(図41、42)。これは、本調査地の優占種であるジャノヒゲやヤブランは耐陰性があり(Ota 1982、深田・亀山 2001、深田・亀山 2003)、松浦ほか(2004)によれば、谷頭凹地に出現頻度が高く、林床管理が放置された地点にも適応した種であるという。また、被覆面積に関しては刈り取り後、年数を経るにつれて増加傾向が示され、2013年に比べて2017年には、平均で1.5倍

以上となった。また、刈り取り区ではヤブランの 2017 年の被覆面積は、2013 年に比べて 1.2~1.8 倍、ジャノヒゲの被覆面積は 1.0~1.7 倍になった。ヤブラン、ジャノヒゲ以外の種の被覆面積については 1.7~2.3 倍となった。一方、無刈り取り区ではヤブランの 2017 年の被覆面積は 0.6~1.0 倍、ジャノヒゲの被覆面積は 0.9~1.4 倍、その他の植物の被覆面積は 0.4~1.3 倍となり、刈り取りに比べ、被覆面積の増加率は小さかった。さらに、刈り取り区における生育環境別の被覆面積では、調査時の段階では照葉樹林（ヤブラン、ジャノヒゲなど）に該当する種が多かったものの、2017 年までの増加率をみると、雑木林に該当する種のほうが全ての地形で高くなった（図 45）。これらのことから、種数の増加は 1m² あたり、10 種前後になると、増加の傾向は収束するが、生育環境が雑木林である草本層の植物の生育量を高めるものと思われる。

ただし、興味深いことに、刈り取り管理の影響は木本と草本で異なっており、管理再開後、3 年が経過した段階では、木本の種数は fAPAR に規定されるのに対して、草本の種数に対する fAPAR の効果は認められなかった。林床のアズマネザサの繁茂は、あらゆる高木種の補充を抑制するという（大久保・加藤 1994）。関東地方の里山は都市化による分断・孤立化が進行しており、林床植物の種多様性は管理放棄後の年数やアズマネザサとの競争だけでなく、周辺からの種子供給の有無（植物の種子散布様式）にも依存している（Fujii et al. 1979、浜端 1980、井手ほか 1992、井手ほか 1994、斉藤ほか 2003 平山ほか 2011）。例えば、東京都武蔵野台地のクヌギーコナラ群集（浜端 1980）では、都市化の進行とともに重力散布型の植物が減少し、動物散布型の植物が増加していた。また、茨城県つくば市の孤立二次林では、下層を構成する木本種の約 4 割が周辺からの種子散布によるものであり、そのうち約 9 割は鳥散布型の種であった（井手ほか 1994）。本研究における現地踏査の範囲内である日野台地や多摩丘陵を中心として調査においても、全樹種のうち、被食による散布型を示すものが 54.3%であったことも報告されている（長岡 2017）。管理再開して 7 年が経過した段階では刈り取りの影響、すなわち、fAPAR の効果が認められた。確認された全 89 種の植物のうち、動物散布型の植物は 53.9%（48 種）を占めていた。特に動物散布の割合は木本種に多いことから、アズマネザサを刈り取った時にただちに効果が出る植物は、動物散布型の木本種である可能性が示唆された。すなわち、この種子散布様式の違いが、アズマネザサの刈り取り管理による木本種数と草本種数の増加要因の差異に影響している可能性が示唆された。

地形の違い、特に斜面方位の違いは様々であり、南向き斜面と北向き斜面での違いは、同地域を対象とした調査においても、結果が異なることや（高橋ほか 1983、Small C. J. & McCarthy 2002 a）、同じ管理強度の場合、地形の違いは植物相に影響を及ぼしていない時もある（Okubo et al. 2005）。本研究の場合、出現種数、被覆面積の増加率において、北向き斜面に比べて南向き斜面の方が高かった。長期間の管理放棄によって、植生が著しく衰退

してしまった場合には、南向き斜面の方が北向き斜面に比べて、草本層の生育量は多くなる可能性が示唆された。

また、全てのプロットで出現が確認されたコナラを対象に、各調査プロットにおける個体数、地上高の年変化を比較した。個体数については、一般的にコナラの成長や生存率には光環境が大きく影響し、コナラが優占する雑木林に比べ、光環境が優れる全天の平坦地のほうが現存量、生存率は高くなり（岩田・吉田 2005）、実生の成長において、表層の土壌硬度の硬さ以上に、光量が影響することが報告されている（岩田ほか 2006）。無刈り取り区ではアズマネザサの繁茂によって、発芽しても、定着は困難であるものと思われる。一方、刈り取り区も個体数こそ、無刈り取り区に比べて、高い傾向を示したが、2016年の尾根における急増を除いて、顕著な増加はみられなかった。本研究では、個体の追跡を行っていないため、新たに発芽した個体と枯死した個体を含んでいる。樹高で比較しても、刈り取り区は5年間の間で大きな成長はみられなかった。コナラの生存率は極めて低く、林内では7%という報告もある（広木・松原 1982）。橋詰・勝又（1985）はコナラの稚樹による更新は相対照度が5%以下の地点では困難であると述べており、管理が放棄され、林冠が閉鎖された林床では、コナラの稚樹の生育は確認されているが、低木層では極めて少ないことが報告されている（大久保・加藤 1994、1996）。本研究における多摩丘陵における現地踏査において、草本層におけるコナラの出現頻度は1.4%であった（表10）。また、コナラ実生の春季の発芽後の生存密度は1m²あたり、3個体前後であると報告されている。さらに、天然生稚樹の樹高は5年を経ても50cm未満である（橋詰・勝又 1985、Takenaka 1986、Matsuda 1989）。本研究の無刈り取りでの生育状況から刈り取り区のコナラ稚樹は最大でも管理を再開した2010年以降に発芽した個体である可能性が高く、7年前後のものと予想される。これらのことを考慮すると、本実験地における相対光量子束密度は展葉期には10%前後であり、樹林内におけるコナラの生存は極めて少ないものと思われる。長期に亘り管理放棄されてきた落葉広葉樹林は当調査地も含め、樹齢が40年を超えるものが多く（Nakajima et al. 2018）、萌芽更新は難しいことが予想される（外館 1994、山瀬 2012 b）。そのような林床に繁茂するアズマネザサの刈り取りがコナラの実生による更新にどの程度影響するのか、今後、さらなる調査が必要となる。

宮脇（1986）によるシラカシ群集である植生の変化によると、定期的な伐採によってクヌギーコナラ群集へ変化した植生は、20～30年の放置でシラカシ群集になるとされている。今後、放棄二次林を再生させる一つの目標として、放置することで、極相林（関東地方であれば、シラカシ林）へ遷移させることも挙げられる。アカマツ林がシラカシ林へ遷移するとき、シラカシはアカマツ林の下では5mの高さで生長を停止し、ギャップが形成されるのを待機しているという（山下・林 1987）。本研究の現地踏査において、草本層におけるシラカシの出現頻度は、アオキやマンリョウ、ヤツデなどの20%前後の確率で出現した

植物に比べて、出現頻度は 5.6%と低かった。これらは動物散布であるのに対し、シラカシは重力散布である。浜端（1980）が指摘するように、樹林の分断化によって、重力散布である種の種子供給が、緑地の分断化の進行以前に比べ、減少している可能性がある。このことは、縮小した樹林内にシラカシが存在しない場合、種子が供給されることが困難となることに加え、アズマネザサの林床の下で、発芽しても、枯死してしまう可能性が高いと思われる。

4. アズマネザサの刈り取りが草本層の代表種（ヤブラン・ジャノヒゲ・オオバジャノヒゲ）の生長量・着花量・結実量に及ぼす影響

アズマネザサが生育繁茂する放棄二次林下において、毎年1回夏季にアズマネザサを刈り取る調査プロット（刈り取り区）と、刈り取りを行わない調査プロット（無刈り取り区）を設定し、それぞれの調査プロットに生育するヤブランの葉量と着花量、および結実量を比較した。

(1) ヤブラン、ジャノヒゲ、オオバジャノヒゲの生活史

前項（1. 多摩丘陵の二次林の現状）で、多摩丘陵のクヌギーコナラ群集の特に、アズマネザサの繁茂している林床で、ヤブラン、ジャノヒゲが高い頻度で生育していたことを述べた。本節では、放棄二次林における管理再開がこれらの種の生長・着花・結実に及ぼす影響を（検証する上での妥当性について）考察する。草本層を代表するヤブランやジャノヒゲは多回繁殖型の常緑多年生植物である。ヤブラン、ジャノヒゲは栄養繁殖を行うことが知られている（Kawano 1985）。また、Kawano et al.（1983）は常緑多年生植物の中で地上部（葉）の交換期間の違いから、大きく4つに分類しており、ヤブラン、ジャノヒゲ、オオバジャノヒゲは3～6か月かけてゆっくりと地上器官の交換が行われるグループに分類されている（Kawano et al. 1983）。

本研究では、葉数のフェノロジーを調査するとともに、根茎の様子を定期的に観察するために、株の掘り取りを行った。本調査における葉数の調査から、ヤブランは概ね4月に新しい当年葉を展葉させ、その後、徐々に当年葉の割合を減少させていくことが明らかとなった。一方、ジャノヒゲは、ヤブランほど、葉数の顕著な増減はみられず、6月以降の夏期に徐々に当年葉を展葉するとともに、旧葉を落葉させたものと思われる。また、オオバジャノヒゲは南向き斜面では、顕著な増減が示され、6～8月にかけて葉数の増加が示された。このように、地上部の交換期間による分類では、同じグループに分類されながらも、それぞれ、種によって異なることが示された。また、着花期間の調査から、当調査地の気候条件における着花期間は、オオバジャノヒゲが6月中下旬、ジャノヒゲが6月下旬から7月下旬、ヤブランが7月中旬から9月下旬であることが示された。

ジャノヒゲは多くの株で根茎の分枝、または匍匐根茎を確認でき、高頻度で栄養繁殖を行うものと思われる。一方、ヤブランは一般的には、ストロン（走出枝）を欠くとされている（田中 2015）。しかし、本研究によって、少数株であるが、分枝している根茎やストロンのある株を確認することができた。すなわち、ヤブランについても少ない頻度ではあるが、栄養繁殖を行うことが示唆された。

林床植物の繁殖には、特定の光条件の影響を受けるものがある。例えば、林床に光が十分ある雪解けから上層木が展葉するまでの春の短期間に展葉、開花、結実を行う春植物は、この短期間の条件が繁殖量に影響する（Kudo et al. 2008）。好陽性の林床植物の開花量は林

床の光環境の影響を受けることが報告されている(小島・横井 1982、倉本 1984、養父 1985、養父 1986、養父 1987、深田・亀山 2001、深田・亀山 2003、畠瀬ほか 2005、畠瀬ほか 2006)。一方、深田・亀山(2003)によれば、コナラ林における上層木の伐採(皆伐)からの経過年数の違いに関わらず、ヤブランの開花がみられ、その時の着花量には葉数が影響していた。この要因として、常緑性のヤブランには上層木である落葉樹の落葉期間の光合成量が影響するという(深田・亀山 2003)。小泉(1984)は暖温帯の林床に生育する常緑多年生植物の物質生産過程の一般的特性として、①光環境が良好で、気温も好適で呼吸量もあまり高くない春期の高い物質生産、②光環境が悪くなり、気温も上昇する夏期の低い物質生産、③光環境が好転し、呼吸消費量も少なくなる秋期と冬期の安定した物質生産の3点を述べている。すなわち、常緑林床植物の物質生産過程は、季節によって大きく変化することが予想される。そのとき、管理放棄後、低木層を優占するアズマネザサの生育は草本層に生育する植物の生長に大きく影響を及ぼすものと思われる。

(2) ヤブラン、ジャノヒゲ、オオバジャノヒゲの生長量に及ぼすアズマネザサの刈り取りの影響

刈り取り管理(アズマネザサの刈り取りの有無)と林床植物の光合成量との関係に関する報告は既往研究ではみられなかった。ヤブラン、ジャノヒゲの個体群がどのように維持されているのか、すなわち、暗い林床下においても、開花、結実し、種子によって繁殖しているのかがよくわかっていない。まず、長期間放棄された二次林においてアズマネザサが繁茂している場所で刈り取りを行った林床に生育するヤブランと刈り取りを行わないアズマネザサの林床下に生育するヤブランの葉数に違いがあるのかを検証するために、成株の葉数の調査を行った。ヤブランの葉数に対して、刈り取りが有意な正の効果を及ぼしており(表 20)、1株あたりの葉数は、刈り取り区で 21.6 枚、無刈り取り区で 12.3 枚となり、無刈り取り区よりも刈り取り区のほうが約 1.8 倍多かった(表 19)。これは、アズマネザサの刈り取りを行ったことによる光量の増加が、葉数の増加に影響したことによるものと考えられる。但し、1年間での葉数増加率をみたところ、刈り取りの効果は認められず(表 20)、有意な葉数の増加はみられなかった。ヤブランの根茎部の重量が葉数に影響していた。調査対象株はそれぞれ、年齢も異なるため、一概に葉量に及ぼす刈り取りの効果として、葉数の増加率は議論できないものと思われる。そこで本研究では、同一年齢の個体によって刈り取りの有無や地形の違いによる葉数の変化をみるために、実生の葉数調査を行った。調査開始から 2 年 7 か月経過した段階で刈り取り区の実生の葉数は無刈り取り区の葉数の約 2.3 倍となった。また、地形別に比較すると、刈り取り区は無刈り取り区に比べて、谷では 2.3 倍、南向き斜面では 1.9 倍、北向き斜面では 1.9 倍、尾根では 3.4 倍となった。また、落葉期の fAPAR、すなわち、刈り取りによる光環境の改善が実生個体の葉数の増加を促進したものと思われる。実生の生長速度(葉数)はアズマネザサの刈り取りが行われた

林床の方が早かった。

ヤブランの実生の地上部生存率は播種後3年目の2018年1月の時点で、70%以上を示したのに対し、無刈り取り区、(アズマネザサが繁茂した林床)では、南向き斜面が69.8%であったのを除き、36~43%となり、刈り取り区の半分程度となった。但し、無刈り取り区の谷を除いては、刈り取りの有無に関わらず、播種後2年目の4月時点まではいずれの調査プロットにおいても90%を超える地上部生存率であったことから、アズマネザサに被陰された光環境が地上部の生存に即時的に影響するものではないと思われる。地形ごとにみると、播種後3年目の2018年1月の時点で谷と尾根では、90%を超える地上部生存率であったのに対し、刈り取り区の斜面(南向き斜面および北向き斜面)において、76%前後に下がった。このことは、微地形単位による谷底面、谷頭凹地に比べて、頂部斜面や谷壁斜面においては、土壌が匍行すること(田村1987)によるものと思われる。一方、ジャノヒゲは刈り取り区、無刈り取り区のどちらも70~100%となり、刈り取りによる顕著な影響は示されなかった。ジャノヒゲはヤブランに比べてアズマネザサ林床下においても比較的多く生育できるものと思われる。

種子発芽率については、両種とも、fAPAR、すなわち、光条件との関係はみられず、野外実験においても、鈴木・近藤(1999)による室内実験の結果と概ね同様な種子発芽率がしめされた。また、ヤブランでは、落葉期の土壌含水率に正の効果が認められた。当調査地の落葉期の地表面温度は、種子は播種した2月の平均地表面温度は5°C前後であった。鈴木(2006)によると、ヤブラン、ジャノヒゲの両種は乾燥(極短命)種子であるが、ヤブランの場合、5°C下での高湿潤の貯蔵は却って種子発芽率を減少させたと報告している。このことから、ヤブランの種子発芽率は湿度が高い地点でやや減少がみられた可能性がある。

ヤブラン、オオバジャノヒゲの両種ともSPAD値(葉緑素量)は刈り取り区で高くなった(図64、65)。光環境によって、SPAD値は増加する(Walter et al. 2016)。従って、葉の生長量(SPAD値)に刈り取りによる光環境の改善が影響しているものと思われる。ヤブランの乾物分配率の季節変化では、旧葉は4月以降に減少している。また、葉数変化では、4~6月にかけて当年葉を展葉し、初夏にかけて展葉が完了した葉は徐々に葉緑素量が増加し、秋~冬にかけて最大となったものと思われる。翌春には、減少傾向を示すものと思われる。程度の差はあるが、SPAD値と葉内の窒素量には相関関係があることが報告されている(Dwer et al. 1994、~~Bullock & Anderson 1998~~、Loh et al. 2002)。また、葉内の窒素の量は、後述する光合成能力に影響することから(Evans 1989、Reich et al. 1999、Hikosaka & Hirose 2000、Koike et al. 2001、Osone & Tateno 2003、Hikosaka 2004、Koike et al. 2004、Kenzo et al. 2016)、刈り取りによるSPAD値の増加は光合成量を高めることができる一つの要因であると思われる。

落葉広葉樹林では、上層木の落葉、展葉というフェノロジーに伴い、林床の光環境は季節によって変化する (Kawano et al. 1983、 Suzaki et al. 2005、 Hamada et al. 2015)。高木層がコナラで構成される落葉広葉樹林における異なる階層に生育する樹種の純光合成量は、高木層の葉が減少する 10~12 月に上昇し、12~3 月の方が、上層が葉で覆われた 3~11 月に比べ高くなったという (Hamada et al. 2015)。また、常緑木本の葉内の窒素は夏より冬に増加する報告もある (Miyazawa & Kikuzawa 2006)。

アズマネザサの刈り取りによって、上層木の落葉、展葉というフェノロジーによる落葉広葉樹林、特有の林床の光環境を創出する。この落葉期間の豊富な光量の創出は林床植物の繁殖成功に大きく影響しているものと思われる。落葉広葉樹林下における林床植物の光合成速度は季節によって変化し、生活史ごとにその特徴は異なる (Koizumi & Oshima 1985)。例えば、春植物は雪解け後から林冠閉鎖までの明るい時期の光合成量を利用している (Lapointe 2001)。北海道の落葉広葉樹林において、温暖化による上層木の展葉時期の早まりは、豊富な光量の期間の減少につながり、春植物の光合成量の減少を引き起こし (Ida & Kudo 2008)、繁殖成功を減少させる。一方、常緑林床植物の場合、年間を通して葉を着葉している。そのため、落葉性の植物と異なり、年間を通じた光環境が純光合成量に関係してくる。冬期から春期の期間の光環境が好条件なのは本研究からも明らかであり、この期間の常緑林床植物の呼吸量は低く、乾燥重量の増加も報告されている (Yamamura 1984)。本研究において、ヤブランの光—光合成曲線は両区とも 6、8 月の当年葉 (4 月に着葉したばかりの葉) の最大光合成速度 (P_{max}) は低く、10、2、4 月に高くなる傾向が示された。これは、Kawano et al. (1983) のクヌギ林におけるヤブラン、オオバジャノヒゲの傾向と一致した。また、光合成速度は生育する光環境に応じて変化することが知られている (Skillman et al. 1996)。無刈り取り区のヤブランに比べて、刈り取り区のヤブランの方が P_{max} (最大光合成速度) はやや高い傾向がみられた。前節で述べた通り、刈り取り区のヤブランの SPAD 値は無刈り取り区に比べて高く、SPAD 値は、光合成速度と相関がある窒素量と関係することから、刈り取り区のほうが光条件の好条件下において、光合成量がより多くなるものと思われる。

(3) ヤブラン・ジャノヒゲ・オオバジャノヒゲの着花量に及ぼすアズマネザサの刈り取りの影響

ヤブランの刈り取り区の着花率は、無刈り取り区に比べて高くなったが (表 19)、両区間での花序数の差はみられなかった (図 71、表 20)。また、刈り取り区で着花回数が 1 回以上となった割合 (株数) が 82.9% (29 株) であったのに対し、無刈り取り区では 31.3% (10 株) であった (図 70)。これは GLMM 分析で示すように、アズマネザサの刈り取りがヤブランの着花の有無に大きく影響したためと思われる (表 20)。

ジャノヒゲの刈り取り区の着花率と花序数は、無刈り取り区に比べて高くなった (表 19、

図 72)。着花回数をみると、1 回以上着花した株の割合（株数）は、刈り取り区では 86.8%（33 株）、そのうちの 72.7%（24 株）が 2 回着花した。無刈り取り区においても、74.3%（26 株）が 1 回以上着花し、そのうちの 53.8%（14 株）が 2 回着花した（図 70）。このことは GLMM 分析で示すように、刈り取りによって、花序数は増加するが、着花回数は、あまり大きく影響しないものと思われる（表 20）。従って、ジャノヒゲはアズマネザサが繁茂した暗い林床下の条件であっても着花する可能性が大きい、アズマネザサの刈り取りによって 1 株あたりの花序数が増えるものと考えられる。また、オオバジャノヒゲは、無刈り取り区では着花が確認されなかったことから、ヤブラン、ジャノヒゲ、オオバジャノヒゲの 3 種のうち、着花するための光環境の要因が最も大きく影響することが示唆された。

落葉広葉樹林における林冠閉鎖前の光環境の違いは、林床植物の繁殖量に影響する。例えば、林冠が閉鎖される前に開花し、林冠閉鎖後に種子が成熟するエンレイソウでは、雪解け後から林冠が閉鎖されるまでの期間が短くなることによって、光合成量が減少し、その年の種子生産量や翌年の着花割合も減少したという（Ida & Kudo 2008）。また、林床植物の光合成特性は、季節に応じて変化する（Kawano et al.1983、Skillman et al. 1996）。Kawano et al. (1983) によると、東村山市のクヌギ林に生育するヤブランの光合成量は、6～8 月の夏期に比べて、秋～翌春に高く、特に 10 月と 4 月に高かったという。また、ジャノヒゲと同属であるオオバジャノヒゲの光合成量も、8 月に比べて 10～5 月に高いことから（Kawano et al.1983）、ジャノヒゲもヤブランと同じように、秋～翌春に光合成量が増えると考えられる。ただし、花序が 1 本の株における花では、刈り取りによる顕著な傾向は示されていない。

(4) ヤブランの結実量に及ぼすアズマネザサの刈り取りの影響

本項ではアズマネザサの刈り取りがヤブランの結実量に及ぼす影響について調べた。種子生産を制限する潜在的な要因には胚珠、花粉、資源があげられている（大原 2010）。本項では、花粉と資源（光合成量）獲得に着目し、ヤブランの結実量に及ぼす影響について考察した。

ヤブランの結実株率は刈り取り区で 56.7%（2014 年）、60.0%（2015 年）、69.6%（2017 年）、無刈り取り区で 57.1%（2014 年）、0%（2015 年）、25.0%（2017 年）となり、刈り取り区のほうが安定して結実する個体が多かった（表 28）。しかし、結果率（開花した花数のうち結実した数/花数）をみると、刈り取り区におけるヤブランは 2014 年で 5.9%、2015 年で 3.9%と極めて低くなった（表 31）。この条件下のもと、2016～2017 年に交配実験を行った結果、自然条件下における刈り取り区の結果率（結実数/花数；マーキングした花数）は 8.2%、無刈り取り区の結果率は 0%となった。強制他家授粉処理を行った場合、ヤブランの結果率は、刈り取り区では 61.1%、無刈り取り区では 41.7%となった（図 80）。このことから、自然条件下において、ヤブランはアズマネザサの林床下で結実するのは極めて少

ないことと思われる。また、アズマネザサの刈り取りを行うことで、両区において、自然条件下・強制他家受粉処理のいずれも刈り取り区の結果率が無刈り取り区に比べて高くなった。刈り取りを行うことによる光環境の変化によって、光合成量が増加したことによるものと思われる。

一方、強制他家授粉処理を行うことで、ヤブランの結果率は顕著に高まった。管理の有無に問わず、結果率が顕著に増加したことから、ヤブランの主な送粉様式は虫媒であり、当調査地のヤブランは、花粉制限の影響（花や胚珠を用意していたにも関わらず、昆虫の訪花頻度が低かったなどの影響により十分な花粉数が雄蕊の柱頭に運ばれていない）を受けているものと思われる。これまで、ヤブランに訪花した昆虫の記録としては、ルリマルノミハムシ (*Nonarthra cyaneum*)、ニッポンチビコハナバチ、クロマルハナバチ (*Bombus ignitus*) の訪花が確認されている (Kakutani et al. 1990、多田内・村尾 2014)。また、オオバジャノヒゲの訪花昆虫として、コハナバチ科の種が確認されている (齊藤ほか 1992)。本研究における訪問個体の観察で、多くの割合を占めた種はニッポンチビコハナバチとホソヒラタアブであり、ハナアブやハナバチが多くを占めた。さらに、個体数としては多くはないものの、トラマルハナバチを確認することができた (表 27)。齊藤・倉本 (2005) の生田緑地における調査において、トラマルハナバチは草本の自生種を選好することが報告されている。生田緑地においてはヤブランへの訪花は確認されていなかったが (齊藤・倉本 2005)、本研究の結果から、トラマルハナバチが訪花する自生する草本種の一つであることが明らかとなった。

Wyatt (1983)、加藤 (1993) は花の形態や信号、報酬との相関関係、いわゆる送粉シンドロームについて整理しており、昼 (稀に夜) に開花すること、色は多様であること、花の形は放射相称であることがハナアブ媒、ハナバチ媒の共通した植物の特徴である。花の深さや蜜源、報酬については両者で違いがあり、ハナアブ媒では、花の深さは稀にやや深い、蜜源はなし、報酬は花粉か濃い花蜜とされているのに対し、ハナバチ媒は花の深さは極めて多様、蜜源はあり、報酬は花蜜と花粉、稀に花油となっている (加藤 1993)。ヤブランの形は 6 枚の花弁からなる放射相称の形であり、ハナアブ媒、ハナバチ媒の送粉シンドロームに一致している。本調査の結果、各種のポリネータとしての貢献度については不明ではあるが、ハナアブやハナバチの仲間がヤブランの主な送粉者であると考えられる。但し、双翅目は、送粉効率は一般的に膜翅目に比べ、高い訪花頻度でも、少ない結果率を示すことが多いことから (Bischoff et al. 2013、Inouye et al 2015、Orford et al 2015)、ヤブランの結実に関わる影響をより詳細に把握する必要がある。Kudo et al. (2008) は北海道の落葉広葉樹林下に生育する林床植物について、生活史の違いから、結実に及ぼす光環境とポリネータとの関係について類型化している。それによると、春植物は光合成速度が高く、高い結実能力を有しているが、雪解け時期の年変動によって、開花時期が変化する。これ

により、マルハナバチ媒である植物は繁殖成功が変化するが、ハエ媒の植物は年変化は少なく、繁殖成功が安定する。初夏に咲く植物は送粉成功にも関わらず、低い結実能力で、結実時における利用できる光の減少により、深刻な資源制限に陥るといふ。晩夏に咲く植物は、光合成速度は低い、十分な送粉が行われれば、繁殖が成功するといふ。ヤブランの関東地域における開花時期は8~9月であり、晩夏にあたる。本研究における、強制他家受粉処理によって、顕著に結果率が増加したことからも、Kudo et al. (2008) の報告と一致する。本調査では送粉された花粉量の調査を行っていないため、訪問個体数と結果率までの議論はできないが、ヤブランの結実には送粉の成功度が大きく関わっており、着花した株の密度が多いほど、結実株数が増加するものと思われる。

本調査地における刈り取り区と無刈り取り区では単位時間あたりのヤブランの訪問個体数は著しく異なった。森林の中の比較的暗い場所で飛翔能力をもつ昆虫は、マルハナバチのようなごく一部の昆虫である (巖佐 1992)。ハナバチ類は概して明るい環境下で行動するといわれている (多田内・村尾 2014)。また、屋久島のヤクスギ林と風衝低木林の両方に出現する樹種に訪花した動物の比較では、ヤクスギ林下ではマルハナバチしか訪れなかった種でも、低木林では小型ハナバチやハナアブの訪花頻度が高くなったことから、小型ハナバチやハナアブは日のあたる林冠部にいて、日陰には入らないものと考えられている (Yumoto 1988)。コハナバチ属が比較的多く訪花していた *Claytonia virginica* L. においても林内の光環境がよいほど、訪問個体数が多いことを報告している (William & Winfree 2013)。このことから、アズマネザサの刈り取りによる林床の光環境の改善は、訪花昆虫の増加にも寄与するものと思われる。

5. ヤブランの生長量・着花量・結実量の相互関係

本項では、生活史における最終段階の結実量に及ぼす影響を探るために、本研究ではヤブラン、ジャノヒゲ、オオバジャノヒゲのうち、ヤブランについては、生活史の生長量（葉量）、着花量（着花率、着花回数、花序数、花数）、結実量（ポリネータ、結実株、結果率）の全ての知見を集めることができた。そこで、ヤブランを対象として生長量と着花量、着花量と結実量の相互関係について考察した。尚、生長量と着花量の関係については、葉数は結実率や種子重には影響しないことがあり（Smith et al. 1986）、ヤブランの場合は、貯蔵器官による影響も予想される。本研究では、葉量と結実量との関係は行わず、(1) 結実量と着花量、(2) 着花量と生長量（葉量）について述べる。

(1) 結実量と着花量

一般に、花数の多さはポリネータの訪花頻度を高める（Ohashi & Yahara 2001）。また、主なポリネータがヒメハナバチ類であるシロツメクサでは、開花中の頭花数が訪花頻度に影響するという（Sawada & Nishiwaki 1995）。一方で、着花量は必ずしも、繁殖成功の増加に寄与しない場合もあり、頭花数の多さは結実率には相関がなかったという報告もある（Sawada & Nishiwaki 1995）。ヤブランと同じく、総状花序をつけるキバナアキギリの結実率には、花序数以上に花序内の花数が影響する（Miyake & Sakai 2005）。また、ヤブランと同科で葉腋から複数の花柄をつけるアマドコロの結果率の調査では、花の除去によって、結果率が顕著に増加することが報告されている（Guitia'n et al. 2001）。花数の多さが却って資源制限に影響してしまい、結果率を減少させることも考えられる。

本研究における刈り取り区のヤブランの訪問個体の観察では、単位面積あたりの花序数が多いほど、観察個体数が多かった。また、自然条件下では極めて低い結果率を示したものの、隣接する個体間の距離が 15cm 以下の株において、結実株率が高くなる傾向を示した（表 30）。本実験で観察されたトラマルハナバチを含む、マルハナバチは、試行錯誤的な探索訪花の繰り返しによって、蜜や花粉の多い花を見つけ出し、集中利用するという（Heinrich 1976）。集中利用する花の決定は、最初にどんな花に出会ったかというような個体の探索過程の確率的要素や、舌の長さや体の大きさなどの個体の形態学的な差にも影響するという（Heinrich 1976）。このようにハナバチの訪花行動は、同じ種類の植物を連続して訪問する性質（Flower constancy：定花性）を示すことは広く知られている（Ishii 2005、Ishii 2006）。また、本実験でも観察されたホソヒラタアブについても、定花性を示すとの報告もある（Goulson & Wright 1998）。但し、定花性は花間の距離が離れることで減少することが報告されている（Gegear & Thomson 2004）。つまり、単位面積あたりの花序数がポリネータの訪問頻度の増加に寄与するものと思われる。

一方、本研究では花序内の花数の多さは結果率に影響しなかった。個体レベルの繁殖成功を議論する場合、花序数の多さは他殖率を増加させるが、却って訪花頻度を減少させる

という (Delmas et al. 2015)。また、一般に自家不和合性の種ほど、花粉制限の影響を受けるといふ (Larson & Barrett 2000)。ヤブランと同じくスズラン亜科に属するスズラン (*Convallaria keiskei* Miq.) では、本調査地のヤブランほど、自然条件下での結果率は低くないものの、強制他家授粉によって、結果率は増加しており、花粉制限を受けているものと考えられている (Araki et al. 2005)。そして、強制自家受粉をした場合の結果率は極めて低く、自家不和合性であると考えられている (Araki et al. 2005)。強制他家受粉により、顕著に結果率が増加したヤブランは、花粉制限の影響を受けていることから、自家不和合性である可能性が高い。本研究では、ヤブランの各花の開花期間について調査していないが、図 12 に示すように花序内の花は一斉に開花しているわけではない。花序内での同時期に開花している花は、同花序内での自家受粉を引き起こし、結果的に結果率が減少した可能性が考えられる。これは、同一花序内の隣花授粉を避ける戦略であると予想される。結果率や個体の種子生産量は個体群サイズに影響する (Ward & Johnson 2005)。従って、同一株内における複数花序は自殖率を高めることにつながることから、ヤブランの種子繁殖を増やすには、異なる遺伝子 (ジェネット) の着花株を増やすことが有効であることが示唆された。

(2) 着花量と生長量

前項 ((1) 結実量と着花量) で着花量 (着花株の増加、すなわち、着花回数や着花率の増加) が結実量を増加させると述べた。多年生草本の場合、葉数 (Smith et al. 1986、畠瀬ほか 2005) や草丈 (寺井 2008) は開花の目安となる。本節ではヤブラン、ジャノヒゲの着花量と葉数との関係についてみた。その結果、ヤブランは、深田・亀山 (2003) が述べるように、無刈り取り区の 2 株を除き、10 枚以上の葉数の株で着花を確認した。さらに 30 枚より多い葉数の株で 1 株を除き、2 年連続して着花した。GLMM 分析で示すように、葉数が多いほど、着花回数が多くなるものと思われる (表 20)。また、2014 年の花序数は、葉数の多い株ほど多かったことから (図 71)、葉数は花序数にも影響すると考えられる。

なお、ジャノヒゲは 50 枚より多い葉数の株の 90% が、刈り取り区と無刈り取り区の両区画で 1 回以上の着花回数となった (図 70)。100 枚より多くなると、刈り取り区では 95.7%、無刈り取り区では 63.6% が 2 回連続して着花した。すなわち、GLMM 分析で示すように (表 20)、ジャノヒゲの着花回数にも、葉数が大きく影響したものと考えられる。ジャノヒゲの花序数は GLMM 分析が示すように (表 20)、2014 年、2015 年ともに、葉数が多い株ほど増加し、特に刈り取り区で葉数と花序数に相関がみられた (図 72)。従って、刈り取りによる葉数の増加は着花回数と共に、1 株あたりの花序数の増加に寄与するものと考えられる。なお、オオバジャノヒゲについては、刈り取り区の葉量は、無刈り取り区に比べ多い傾向にあった。また、刈り取り区で 2014 年、2015 年で着花が確認されたのは同一の株であった。オオバジャノヒゲについても、葉数が着花率や着花回数に影響を及ぼすと考えら

れる。

ヤブランの光—光合成曲線に基づく純光合成量の推定値をみると、光—光合成曲線の季節変化と林床の光量の季節変化が相まって、10月から刈り取り区と無刈り取り区との差が大きくなりはじめ、林床の光量の増加と同調し、12月から翌年4月にかけて、さらにその差に増加がみられた（図 66）。すなわち、落葉広葉林下におけるヤブランは、この上層木の落葉期間に最も純光合成量が増加するとされる。従って、長期間の二次林の林床の管理放棄によるアズマネザサの繁茂は、その下に生育するヤブランの純光合成量を大きく減少させる要因になると推察される。深田・亀山（2001、2003）によると、多摩丘陵に位置する二次林で上層木を皆伐し、経過年数の異なる4箇所（0年・5~6年・14年・30年以上）の調査地で林床植物数種の生育・開花を調査したところ、ヤブランはいずれの地点でもほぼ等しい数値を示した。皆伐直後の林床は、皆伐後40年が経過した林床と夏期の光量は大きく異なる（深田・亀山 2003）。アズマネザサの刈り取りを行っても、夏期の光量は極めて少ない状態である。しかし、高木層が落葉樹の場合、冬季には本調査における刈り取り区のように、落葉によって、いずれの地点も光量は増加するものと思われる。このことから、上層木の落葉期間の光量の確保が純光合成量を増加させ、ヤブランの生長、着花、結実に影響を及ぼすと思われる。従って、低木層におけるアズマネザサの生育は、ヤブランの着花量を減少させる要因になっていると考えられる。

その着花量は葉量に起因し、さらにその葉量は特に10月以降から4月までのアズマネザサの刈り取った後の二次林の林床下における光量の影響が大きいことがわかった。一般的に葉数は開花の目安となるとされ、深田・亀山（2003）や本研究の結果からもヤブランの場合は10枚前後のようである。しかし、本研究では、アズマネザサが繁茂した林床に生育するヤブランについても10枚の葉数を超える株は存在していた。このことから、葉数が開花の目安となるが、葉数だけでなく、光量も開花に大きく影響するものと思われる。これらの結果から、オオバジャノヒゲ、ヤブラン、ジャノヒゲの順に着花のための光に対する要求度が高いものと考えられる。

V. 総合考察

本研究では、長年に亘り管理放棄されてきた多摩丘陵の二次林下において、低木層（特にアズマネザサ）の刈り取りを再開・継続した時の草本層について調べ、自然再生の可能性をみた。始めに関東西部の多摩丘陵の二次林の林床の植生を文献で調べて現地踏査を行った。その後、長年放棄された二次林の現地において刈り取り区と無刈り取り区を設置し、生育繁茂している低木層のササを刈り取った時の①草本層の光環境、②草本層の種と生育量、及び③常緑多年生草本のヤブランの生活史（生長・着花・結実）、及び④訪花昆虫を調べ、相互の関係から草本層（林床植物）の生長量や着花量、結実量に及ぼす要因について考察した。本研究の成果について、図 81 に示す。

アズマネザサの刈り取りによって、①上層木の落葉期（12～4月）における fAPAR（光合成有効放射吸収率）は減少した。これにより、草本層の種多様性は増加し、管理再開後 7 年を経た時の刈り取り区の草本層の出現種数は、無刈り取り区に比べて 2～3 倍多くなった。また、管理再開初期段階（3 年目）では、被覆面積に大きな影響を及ぼすことはなく、管理再開 7 年目の段階では、被覆面積の増加がみられた。アズマネザサの刈り取りは草本層の種多様性を高めるだけでなく、アズマネザサ林床下に生育しているヤブランの生長量・着花量・結実量にも増加した。葉数が多い株ほど着花量（着花回数）が増加すること、これらの要因として、低木層のササの刈り取り後に増加した落葉期の光量とその時期のヤブランの光合成速度の特性があげられた。さらに、刈り取り区ではポリネータが多く確認されたことから、ポリネータによる結実への影響も示唆された。

以上のことから、低木層でのササの刈り取りの再開・継続は、特に冬季の草本層の光量を増やすこと、このことが生育量や種多様性を高めるだけでなく、林床植物の代表種として調べられたヤブランの生長量（葉数）を高めること、そのヤブランの着花量や結実量（ポリネータを含む）に影響するという新知見を得た。以下に得られた知見の要点を述べる。

1. アズマネザサの刈り取りの効果

本研究では、実際にアズマネザサが繁茂している二次林で、林床植物がどのような生育量や種数を示すのか実験的に究明した。アズマネザサが繁茂し、草本層が著しく衰退した二次林の再生には、第一にアズマネザサを刈り取ることでありと思われる。現地踏査の結果、高木の本数そのものは、草本層の種数を減少させる要因となっていた。Iida & Nakashizuka (1995) も指摘するように、低木層のアズマネザサの存在が、草本層の光条件を悪化させる主要因であると思われる。光条件の改善は、埋土種子や林内外から散布された種子の発芽・生長を促進させることで草本層の種数や多様性指数も増加する（図 82）。特に刈り取りによって、短期間で増加した種は、動物散布による木本種の割合が多かった。また、刈り取り区では、刈り取りの継続によって被覆面積の増加がみられたが、無刈り取

り区では、被覆面積の増加はほぼ起きていない。無刈り取り区では、種数の増加についても僅かである。実生による更新を行っていくためには発芽後の定着、生長が重要となるが、アズマネザサの繁茂は偏向遷移の要因となり得る。

アズマネザサの刈り取りによって、植物の種多様性が増加したが、多様性の維持のためには、単年度の刈り取りだけではなく、持続する必要がある。現にアズマネザサを根際からの刈り取り後、1-2年で約30cm、4-6年で50-60cm、6年以上で100cm程度以上になることが確認されている（吉田ほか 2009）。そのため、維持管理のためのコスト等も考慮すると、「I. 1. 郊外の緑地の現状」で述べたように、放棄二次林を保全していく1つの方法として、二次林を放置することで、自然遷移に委ねることも一つの手段である。倉本(1996)は東京都の丘陵地公園の植生管理の手法として、極相林として、考えられるシラカシ林にするためには、種子供給源がなく、遷移が進まないため、人間が極相構成種の種子や苗木の導入をする必要があると言及している。本実験の現地踏査、現地実験において、草本層におけるシラカシの出現頻度は低かった。アズマネザサやクズが繁茂した林床下において、コナラ、シラカシ、スダジイの実生の生存率は、ギャップ区に比べて低かったことや（Tokuoka et al. 2015）、当調査地におけるクスノキの種子発芽、実生の初期生長に関する実験では、発芽した個体はアズマネザサの林床下では、全ての個体が枯死したことから（Kameyama & Nakajima 2018）、仮に林外から種子が散布されたとしても、低木層にアズマネザサが繁茂した林床下では、草本層の生育量を高めることは見込めず、高木層の構成種が定着・更新することは極めて困難であることを示唆している。そのため、将来的にシラカシ林などの極相林に遷移させる場合においても、シラカシやアラカシ等の実生個体を低木層まで生長するまで、播種や苗木の導入だけでなく（石坂 1982）、アズマネザサの選択的刈り取りを行う必要がある。

また、毎年夏にアズマネザサを刈り取ることで、上層木の落葉期間中の草本層の光量を増やすことは、ヤブランの生長量が増加する要因となることが示唆された。すなわち、長期間管理放棄された二次林で、アズマネザサが繁茂している状態で辛うじてヤブランやジャノヒゲの生育がみられれば、低木層に生育するアズマネザサの刈り取りを行うことで、着花量や結実量の増加につながるということが明らかとなった（図-83）。

本調査地のヤブランの結果率はアズマネザサの刈り取りによって増加するが、光合成量の影響より、むしろ、花粉制限の影響を受けているものと考えられた。すなわち、ヤブランの結果率にはポリネータによる送粉が大きく関わるということが明らかとなった。また、アズマネザサの刈り取りによって、着花量が増加し、その着花量（着花回数）には生長量（葉数）が関係していた。これは、図 84 で示すように、上層木の展葉と落葉によって、生じる光条件の変化とヤブランの光合成速度の季節変化が純光合成量を高めたことによるものと思われる。上層木の落葉期、管理が行われる二次林（落葉広葉樹林）であれば、図 85 で示

すように、林床に到達する光量は多くなるが、低木層にアズマネザサが生育することで、本来であれば、林床に到達するはずの光量が低木層上で吸収されてしまうことになる。つまり、この期間にのみ地上部を展葉させる春植物のうち、当年葉の光合成量が繁殖成功に影響する種（例えば、キバナノアマナ（Nishikawa 2009））の場合、この落葉期間にササに覆われていることは、有性繁殖はもちろん、生育を抑制する要因となる。常緑多年草であり、貯蔵器官をもつヤブラン（ジャノヒゲ、オオバジャノヒゲ含む）にとって、当年の光合成量がどの程度、生長量等に影響するかはさらなる検証は必要ではあるが、光環境の改善による純光合成量の増加は、生長・着花・結実に影響を及ぼしているものと思われる。

放棄二次林におけるアズマネザサの刈り取りが草本層植物の生長・着花・結実に及ぼす影響

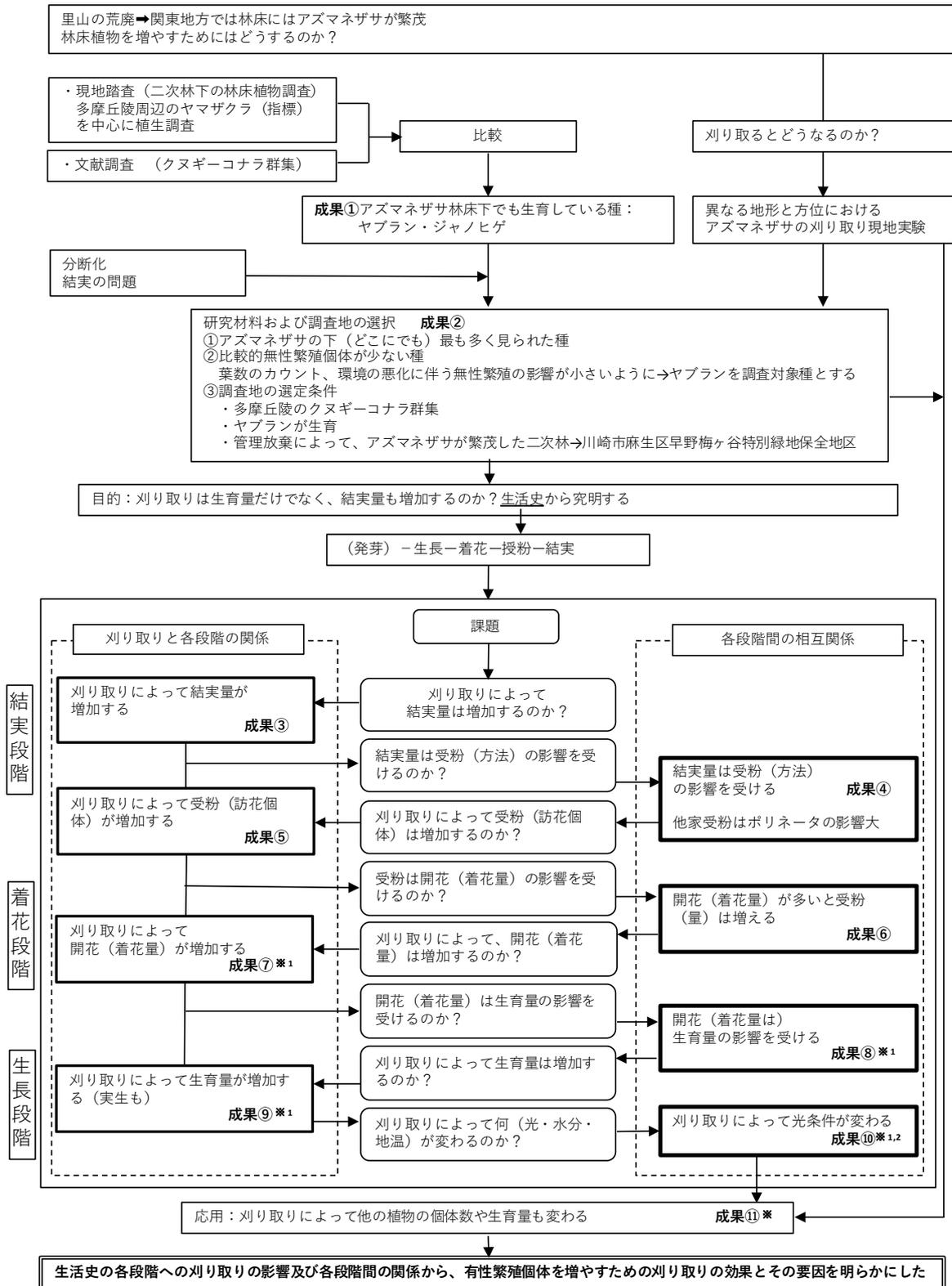


図 81 本研究の成果

※1（中島ほか 2016）、 ※2（中島ほか 2018） 発表論文を示す。

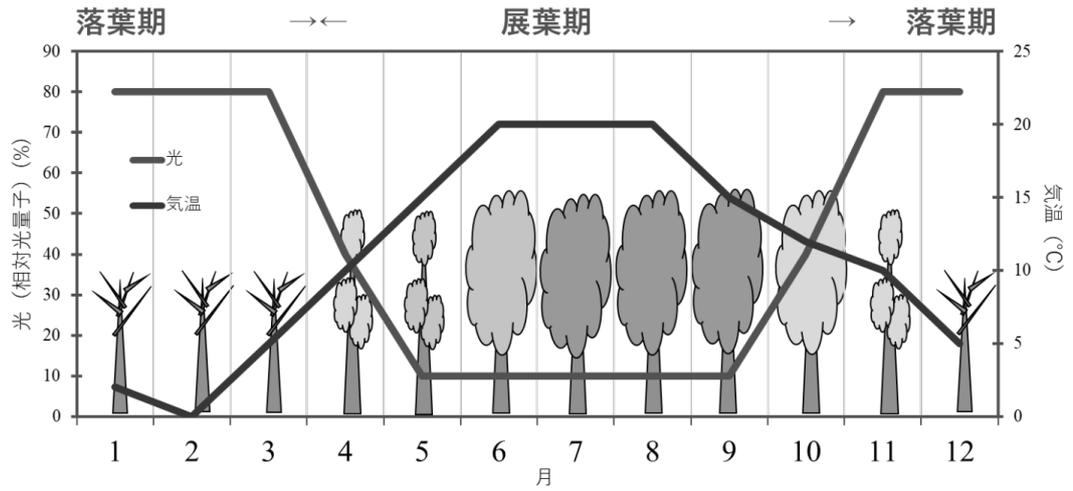


図 84 落葉広葉樹における林床環境の季節変化のモデル

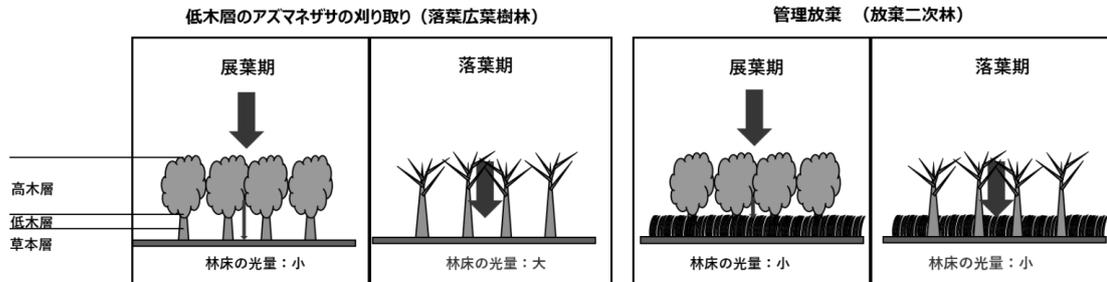


図 85 アズマネザサの刈り取りによる落葉広葉樹の展葉期と落葉期における林床の光環境の季節変化のモデル

2. 自然再生への応用

従来、管理放棄された二次林を再生するためにも対象とされてきた植物例には、ヤマユリやカタクリが挙げられる。例えば、夏緑生のヤマユリの開花数の増加のためには、下刈りの継続は9年以上が効果的である（根本ほか 2006）。また、カタクリも発芽後から開花までは、数年～10年前後の年数を要するという（Yokoi 1976、Kawano et al. 1982）。これらの種はアズマネザサの林床に生育することは少なく、その発芽には、埋土種子や他の生息地由来の種子の播種、または移植という手段が必要となる。また、本研究の対象としたヤブラン、ジャノヒゲ、オオバジャノヒゲ以外にも、本調査地の刈り取り区の調査プロット付近で、クサイチゴ、ホウチャクソウ、ミヤマナルコユリ、シュンラン、キンラン、タマノカンアオイ、キツネノカミソリ、エビネなどの草本層植物の開花が確認されている。これらの多くは埋土種子によるものと予想される。ただし、これらは過去の植生や管理履歴によって異なることから、管理再開後にどのような種が出現するかは確証されておらず、いわば、順応的管理が求められる（鷲谷 1998）。一方で、本研究で取り扱ったヤブランやジャノヒゲ（オオバジャノヒゲ含む）は、一般にヤブコウジースダジイ群集などの常緑広葉樹に生育する耐陰性があるとされる。ヤブラン、ジャノヒゲは常緑性であることから地被植物として広く利用され、これまでも生育可能な照度について研究されてきた（Ota 1982、増田ほか 1984、高橋ほか 1987）。しかし、開花に関する調査がほとんど行われてこなかった。アズマネザサの林床に生育していたヤブランは、アズマネザサなどを刈り取ることによって、着花量も増加することから、有性繁殖個体としてだけではなく、自生植物としても増え、短期間で確実に着花量を増やすことで、自然再生の一助となる。二次草地において、刈り取りを行う時期について、議論されている（Nakahama et al. 2016）。

本成果は多摩丘陵を対象とした現地実験であるが、これらの成果は多摩丘陵に限らず、他の都市近郊の緑地にも応用できる。例えば、多摩丘陵に近接する神奈川県鎌倉市の海拔 100m 前後の孤立林の調査において、アズマネザサは落葉広葉樹林の群落の全てで出現し（戸島ほか 2004）、ヤブラン、ジャノヒゲ類も多く出現している（戸島ほか 2004）。また、埼玉県比企丘陵においても、アズマネザサは多く生育する（石坂ほか 1986）。これらの生育、着花、結実をアズマネザサの刈り取りによって促すことができる。さらに、関西地方では、本研究で刈り取りの主たる対象としたアズマネザサに代わり、常緑のネザサ（*Pleioblastus argenteostriatus* (Regel) Nakai）が生育する（鈴木 1978、重松 1984）。また、本研究で対象としたヤブランは関西地域においても生育する（石田ほか 2002）。本研究の成果はネザサの生育地にも応用できるものと思われる。

刈り取り時期や頻度によって、ササの再生量は異なる（重松 1988）。重松（1984）による報告によると、ネザサに関する半年に一度の地際からの刈り取りでは、ネザサの再生を阻害させる効果はみられたが、木本植物の再生量が急激に減少したほか、その他の草本植物

も生長が抑制されている。よって、高頻度の刈り払い機による刈り取りは草本層の植物の生育量の抑制につながる。特に、落葉性の多年草において、地上部がなくなる冬に比べて、夏の刈り取りは、生育量に及ぼす影響が大きいものと予想される。春植物やヤブランの生育にとって、上層木の落葉期間の光環境は影響を及ぼす。従って、これらの種にとって、上層木の落葉期にアズマネザサ等が草本層を被陰しないように管理計画を立てなければならない。そのため、目標とする林床（草本層）を定めた後、下草刈りを行う際、時期、頻度と手法について検討していく必要がある。本研究ではササの再生量に関する既往の文献に基づき、夏期の刈り取りの効果を実験した。その際、手鎌を用いた手法を採用した。表 33 に研究成果を踏まえた放棄二次林の管理手法とその効果おけるメリットとデメリットについて、整理した。手鎌による刈り取りは、刈り払い機等を利用した場合に比べ、作業効率は悪くなる。谷崎ほか（2005）の市民団体の作業タイプごとの作業効率のまとめによると、定常管理（下草刈り）の場合、刈り払い機の使用で 0.6（人/100m²・日）、鎌の使用で 2.8（人/100m²・日）という（1日の活動は4時間で計算）。すなわち、鎌のみ使用は刈り払い機の使用に比べて4倍以上の労力となる。一方で、刈り払い機の使用は地際から十数 cm の高さの全植物の除去につながる恐れがある。

多摩丘陵周辺の現地踏査では、本実験で対象としたヤブラン、ジャノヒゲのほかにシュンラン、タマノカンアオイ（*Asarum tamaense* Makino）、キチジョウソウ（*Reineckea carnea* (Andrews) Kunth）、シャガ（*Iris japonica* Thunb）、オモト（*Rohdea japonica* (Thunb.) Roth）、セキショウ（*Acorus gramineus* Aiton）、ナキリスゲ（*Carex lenta* D.Don）、ノシラン（*Ophiopogon jaburan* (Siebold) Lodd.）の8種の常緑多年草が確認された。ヤブランやジャノヒゲは暗い林床でも生育できることは、本研究から明らかであるが、常緑多年草についても、クヌギやコナラの群落に比べて、常緑樹であるアラカシ群落のほうが出現種数は少ない（松村ほか 2007）。

キチジョウソウ、オモト、ノシランは、ヤブラン、ジャノヒゲと同様、スズラン亜科に属し、特にノシランはジャノヒゲ、オオバジャノヒゲと同属である。本研究で扱ったスズラン亜科3種と類似した生活史をもつものと考えられる。従って、上層木の落葉期の光量によって、スズランの生長量、着花量、結実量に影響する可能性が考えられる。

また、タマノカンアオイは絶滅危惧 II 類（環境省 2018）に指定される多摩丘陵とその周辺の緑地に生育する地域固有種である。本種は、都市開発などによる地形改変が個体数や分布域の減少要因と考えられており（小泉 2017）、現在、生育地として残る緑地では、林床の光条件の悪化で生育が困難になりつつある（小泉 2017）。カンアオイ属についても、カンアオイ（*Asarum kooyanum* Makino）、ヒメカンアオイ（*Asarum fauriei* var. *takaoui* (F.Maek.) T.Sugaw.）、*Asarum arifolium* Michx. などでも、冬季に光合成量が高くなることが報告されている（Kawano et al. 1983、Skillman 1996）。特に、タマノカンアオイは林冠が完全に閉鎖さ

れる前の4月に開花し（吉田 2008・大西 2018）、春のうちに結実する（大垣 2018）。タマノカンアオイは自家和合性であり、主なポリネータはキノコバエであることから（Sugawara 1988）、昼夜を問わず、訪花することが予想され（加藤 1993）、本成果がタマノカンアオイの保全にも応用できると思われる。

さらに、本研究成果は二次林などの自然再生に限らず、人為的につくられた造園空間にも応用できると考えられる。例えば、ヤブランの場合、常緑高木や常緑低木・ササ類で覆われた地表に植栽するのではなく、落葉性の樹木の下や園路周辺などに複数株（別ジェネット）を植栽することで、より確実に開花・結実景観を創出できることが予想される。

表 33 本研究の成果を踏まえた放棄二次林の下草刈りによる管理手法とそのメリットとデメリット

刈り取り時期	手法	作業効率	ササの再生量の抑制	草本層種数	草本層生育量	ヤブラン (常緑多年草)	ササの利用	利用用途
夏	手鎌 剪定ノコギリ	×	○	◎	◎	○	×	散策 植物観察 自然遊び
	刈り払い機	○	○	×	×	×	×	樹林散策
冬	手鎌 剪定ノコギリ	×	×	○	○	○	○	散策 自然遊び
	刈り払い機	○	×	×	×	×	○	ササ林地
夏・冬	手鎌 剪定ノコギリ	××	◎	◎	◎	◎	××	散策
	刈り払い機	×	◎	××	××	××	××	休息 滞留

※灰色で示した部分が本研究における管理方法

引用文献

- 阿部信之・橋本良二（2005）コナラ果実に対する落葉被覆が実生の発生と成長に及ぼす影響. 日本緑化工学会誌 30（4）：632-638
- 阿拉坦花・坂本圭児・三木直子・廣部宗・吉川賢（2009）異なる光条件下で生育させたケネザサ (*Pleioblastus pubescens* Nakai) 個葉の光合成特性. 日本緑化工学会誌 34（4）：636-640
- Araki K., Yamada E., Ohara M.（2005）Breeding system and floral visitors of *Convallaria keiskei*. *Plants Species Biology* 20 :149-153
- 荒木誠・加藤正樹・宮川清・小林繁男・有光一登（2002）ヒノキ林における皆伐および間伐が表層土壌水分状態に及ぼす影響. 森林立地学会誌 森林立地 44（2）：1-8
- 浅野貞夫（2005）日本植物生態図鑑. 全国農村教育協会 pp 636
- 恒川篤史 a（2001）日本における里山の変遷.（武内和彦, 鷺谷いづみ, 恒川篤史 編）里山の環境学, 39-50. 東京大学出版会
- 恒川篤史 b（2001）里山における戦略的な管理.（武内和彦, 鷺谷いづみ, 恒川篤史 編）里山の環境学, 204-218. 東京大学出版会
- 東季実子・小林達明（2003）アズマネザサ (*Pleioblastus chino* Makino) の生育に及ぼす植生・土壌・地形の影響. 日本緑化工学会誌 29（1）：131-134
- Beatty S. W., Sholes O. D.（1988）Leaf litter effect on plant species composition of deciduous forest treefall pits. *Canadian Journal of Forest Research* 18（5）：553-559
- Bloom A. J., Chapin III F. S., Mooney H. A.（1985）Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annual review of Ecology and Systematics* 16（1）：363-392
- Bischoff M., Campbell D. R., Lord J. M., Robertson A.W.（2013）The relative importance of solitary bees and syrphid flies as pollinators of two outcrossing plant species in the New Zealand alpine. *Austral Ecology* 38:169-176
- Bullock D. G., Anderson D. S.（1998）Evaluation of the Minolta SPAD-502 chlorophyll meter for nitrogen management in corn. *Journal of Plant Nutrition* 21（4）：741-755
- Campbell D.R., Halama K.J.（1993）Resource and pollen limitations to lifetime seed production in a natural plant population. *Ecology* 74（4）：1043-1051
- Carson W.P., Peterson C.J.（1990）The role of litter in an old-field community: impact of litter quantity in different seasons on plant species richness and abundance. *Oecologia* 85:8-13
- Delmas C. E. L., Escaravage N., Cheptou P-O., Charrier O., Ruzafa S., Winterton P., Pornon A.（2015）Relative impact of mate versus pollinator availability on pollen limitation and outcrossing rates in a mass-flowering species. *Plant Biology* 17:209-218
- Delta-T Devices Ltd.（2014）SM150 Soil Moisture Sensor Quick Start Guide Version 2.2.

- Dwyer L. M., Anderson A. M., Ma B. L., Stewart D. W., Tollenaar M., Gregorichl E. (1995) Quantifying the nonlinearity in chlorophyll meter response to corn leaf nitrogen concentration. *Canadian Journal of Plant Science* 75 (1) :179-182
- 藤村忠志 (1994) 多摩丘陵における農用林的利用衰退による二次林の植生変化. *造園雑誌* 57 (5) :211-216
- Evans J.R. (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78:9-19
- Hruska A.F., Dirr M.A., Pokorny F.A. (1982) Investigation of anthocyanic pigments and substances inhibitory to seed germination in the fruit pulp *Liriope muscari*. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 107 (3) :468-473
- Fujii E., Tatsumi S., Zinnai I. (1979) Studies on the relationship between the management of floor layers and the succession of pinus plain forests in Kanto Region (II) The dynamics of the life-forms. *Journal of the Japanese Forestry Society* 61 (8) :273-279
- Fujihara M., Hara K., Short K.M. (2005) Changes in landscape structure of “yatsu” valleys : a typical Japanese urban fringe landscape. *Landscape and Urban Planning* 70: 261-270
- 深田健二 (2007) 上層木を伐採しない雑木林における林床草本の開花要因. *環境システム研究論文集* 35:511-516
- 深田健二・亀山章 (2001) 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. *日本緑化工学会誌* 27 (1) :8-13
- 深田健二・亀山章 (2003) 雑木林における上層木の伐採が林床草本の生育に及ぼす影響. *ランドスケープ研究* 66 (5) :525-530
- 深田健二・亀山章 (2005) 雑木林における上層木の伐採が林床草本の種組成と開花に及ぼす影響. *環境システム研究論文集* 33 : 461-467
- 深田健二・亀山章・工藤岳 (2000) 雑木林の植生管理と林床植物の生活史戦略の関係. *環境システム研究論文集* 28 : 359-366
- 福井眞・荒木希和子 (2017) クローナル植物の繁殖様式と遺伝構造 一固着性生活をおくる上での空間不均一性への適応一. *日本生態学会誌* 67:147-159
- 古川昭雄 (1991) 個葉の光合成と環境要因. *日本生態学会誌* 41 : 279-297
- Gegeer R.J., Thomson J.D. (2004) Does the flower constancy of bumble bees reflect foraging economics?. *Ethology* 110 (10) 793-805
- Goulson D., Wright N.P. (1998) Flower constancy in the hoverflies *Episyrphus balteatus* (Degeer) and *Syrphus ribesii* (L.) (Syrphidae). *Behavioral Ecology* 9 (3) : 215-219
- Guitia'n J., Guitia'n P., Medrano M. (2001) Causes of fruit set variation in *Polygonatum odoratum* (Liliaceae). *Plant biology* 3:637-641

- Hamada S., Kumagai T., Kochi K., Kobayashi N., Hiyama T., Miyazawa Y. (2016) Spatial and temporal variations in photosynthetic capacity of a temperate deciduous-evergreen forest. *Trees* 30 (4) :1083-1093
- 浜田拓・倉本宣 (1994) 実生出現法によるコナラ林の埋土種子集団の研究及びその植生管理への応用. *ランドスケープ研究* 58 (1) : 76-82
- 浜端悦治 (1980) 都市化に伴う武蔵野平地部二次林の草本層種組成の変化—都市近郊の森林植生の保全に関する研究I—. *日本生態学会誌* 30:347-358
- 橋詰隼人・勝又章 (1985) 二次林の再生過程に関する研究 (I) コナラ二次林における稚樹の成立状態と生長について. *広葉樹研究* 3:63-74
- 島瀬頼子・藤原宣夫・小栗ひとみ・百瀬浩・宇津木栄津子・大江栄三・井本郁子 (2004) 国営みちのく杜の湖畔公園における森林管理計画のための林床植生と環境条件の関係解析. *ランドスケープ研究* 67 (5) : 543-546
- 島瀬頼子・藤原宣夫・小栗ひとみ・百瀬浩・宇津木栄津子・大江栄三・井本郁子 (2005) 国営みちのく杜の湖畔公園における森林管理と林床植物の開花状況の関係. *ランドスケープ研究* 68 (5) :659-664
- 島瀬頼子・大江栄三・小栗ひとみ・松江正彦・宇津木栄津子・井本郁子 (2006) 東北地方のブナクラス域, 国営みちのく杜の湖畔公園における森林管理と林床植生の変化. *ランドスケープ研究* 69 (5) :571-576
- 服部保・上甫木昭春・小舘誓治・熊懐恵美・藤井俊夫・武田義明 (1994) 三田市フラワータウン内孤立林の現状と保全について. *造園雑誌* 57 (5) :217-222
- 服部保・赤松弘治・武田義明・小舘誓治・上甫木昭春・山崎寛 (1995) 里山の現状と里山管理. *人と自然* 6:1-32
- Heinrich B. (1976) The foraging specializations of individual bumblebees. *Ecological Monographs* 46 (2) :105-128
- Hikosaka K. (2004) Interspecific difference in the photosynthesis–nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *Journal of Plant Research* 117:481-494
- Hikosaka K., Hirose T. (2000) Photosynthetic nitrogen-use efficiency in evergreen broad woody species coexisting in a warm-temperate forest. *Tree Physiology* 20:1249-1254
- 平山貴美子・山田勝俊・西村辰也・河村翔太・高原光 (2011) 京都市近郊二次林における遷移進行に伴う木本種構成および種多様性の変化. *日本森林学会誌* 93:21-28
- 廣木真理・小林達明・高橋輝昌 (2007) アズマネザサの植生管理と窒素動態の関係に関する研究. *日本緑化工学会誌* 33 (1) :71-76
- 広木詔三・松原輝男 (1982) ブナ科植物の生態学的研究III. 種子—実生期の比較生態学的研究. *日本生態学会誌* 32:227-240

- Hobbs R. J., Yates C. J. (2003) Impacts of ecosystem fragmentation plant populations generalising the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany* 51 (5) :471-488
- 細木大輔・久野春子・新井一司・深田健二 (2001) 都市近郊林の林床管理の有無による植生と環境の特徴 その 1 上層木の生育および林床植生の特徴. *日本緑化工学会誌* 27 (1) :14-19
- Ichinose T., Katoh K. (1998) Factors in influencing bird distribution among isolated woodlots on a heterogeneous landscape in saitama pref., Japan. *Ekologia (Bratislava)*17 (3) :298-310
- Ichikawa K., Okubo N., Okubo S., Takeuchi K. (2006) Transition of the *satoyama* landscape in the urban fringe of the Tokyo metropolitan area from 1880 to 2001. *Landscape and Urban Planning* 78:398-410
- Ida T. Y., Kudo G. (2008) Timing of canopy closure influences carbon translocation and seed production of an understorey herb, *Trillium apetalon* (Trilliaceae). *Annals of Botany* 101:435-446
- 井手任・原田直國・守山弘 (1994) 孤立二次林における種子供給が下層植生に与える影響. *造園雑誌* 57 (5) :199-204
- 井手任・守山弘・原田直國 (1992) 農村地域における植生配置の特性と種子供給に関する生態学的研究. *造園雑誌* 56 (5) :28-38
- Iida S., Nakashizuka T. (1995) Forest fragmentation and its effect on species diversity in sub-urban coppice forests in Japan. *Forest Ecology and Management* 73:197-210
- 稲垣栄洋 (2003) 里山構成植物ササユリ (*Lilium japonicum* Thunb.) の生態特性. *日本緑化工学会誌* 29: (1) 80-84
- Inoue T. (2003) Chronosequential change in a butterfly community after clear-cutting of deciduous forests in a cool temperate region of central Japan. *Entomological Science* 6:151-163
- Inouye D.W., Larson B.M.H., Ssymank A., Kevan P.G. (2015) Flies and flowers III: Ecology of foraging and pollination. *Journal of pollination ecology* 16 (16) :115-133
- 石田弘明・戸井可名子・武田義明・服部保 (2002) 大阪府千里丘陵一帯に残存する孤立二次林の樹林面積と種多様性, 種組成の関係. *植生学会誌* 19 (2) :83-94
- Ishii H.S. (2005) Analysis of bumblebee visitation sequences within single bouts: implication of the overstrike effect on short-term memory. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57 (6) :599-610
- Ishii H. S. (2006) Floral display size influences subsequent plant choice by bumble bees. *Functional Ecology* 20 (2) :233-238
- 石坂健彦 (1982) 大規模緑地における植生管理のための基礎的研究—群落の更新における稚樹の動態—. *応用植物社会学研究* 11:9-18

- 石坂健彦・武内和彦・岡崎正規・吉永秀一郎（1986）比企北丘陵における地形・土壌の配列と植生分布．応用植物社会学研究 15:1-16
- 石坂健彦（1987 a）大規模緑地における植生管理研究の課題と展望．造園雑誌 50（3）:167-180
- 石坂健彦（1987 b）植生管理下における二次林の群落構造の立地間差異について．造園雑誌 50（5）:102-107
- 巖佐庸（1992）送粉共生系を進化生態学から見て．シリーズ地球共生系 3 昆虫を誘い寄せる戦略 植物の繁殖と共生 平凡社：161-182
- 岩田朋子・吉田博宣（2005）落葉層から出芽したコナラ実生の初期生長過程．ランドスケープ研究 68（5）:701-704
- 岩田朋子・吉田博宣・森本淳子（2006）樹幹齢と密度の異なるコナラ二次林の種子生産と実生の成長に関する比較．ランドスケープ研究 69（5）:483-486
- Iwatsuki K.（2008）Harmonious co-existence between nature and mankind: An ideal lifestyle for sustainability carried out in the traditional Japanese spirit. *Humans and Nature* 19:1-18
- Kakutani T., Inoue T., Kato M., Ichihashi H.（1990）Insect-flower relationship in the campus of Kyoto university, Kyoto: an overview of the flowering phenology and the seasonal pattern of insect visits. *Contributions from the Biological Laboratory, Kyoto University* 27（4）:465-522
- 鎌田磨人・中越信和（1990）農村周辺の1960年代以降における二次植生の分布構造とその変遷．*日本生態学会* 40:137-150
- 鎌田正行・内山達也・中野直（2000）リュウノヒゲの効率的なマット状苗生産技術．*三重県農業技術センター研究報告* 27:45-52
- 亀山章（1996）雑木林概説．（亀山章 編）*雑木林の植生管理～その生態と共生の技術～*，1-4．ソフトサイエンス社
- Kameyama Y., Nakajima H.（2018）Environmental conditions for seed germination and seedling growth of *Cinnamomum camphora* (Lauraceae): the possibility of regeneration in an abandoned deciduous broad-leaved forest, eastern Japan. *Journal of Forest Research* 23(3):190-194
- 上甫木昭春（1996）生活環境形成のための既存樹林の保全活用に関する研究．*人と自然* 7:1-32
- Kanazawa Y., Abe J., Kobayashi S., Shibuya K., Suzuki K.（2018）Influence of temperature, moisture, and light conditions on the germination of seeds of *Erythronium japonicum* Decne. *Journal of Forestry* 8:105-116
- 環境省（2012）*生物多様性国家戦略 2012-2020 ～豊かな自然共生社会の実現に向けたロードマップ～* pp252
- 環境省（2018）*環境省レッドリスト 2018*. <https://www.env.go.jp/press/files/jp/109278.pdf>,

(2019年2月12日確認)

- 環境省 自然環境局 生物多様性センター「第6,7回自然環境保全基礎調査植生調査報告書」
<http://gis.biodic.go.jp/webgis/sc-025.html?kind=v67> (2017年12月25日確認)
- 加藤和弘・一ノ瀬友博・大久保悟 (1997) 都市近郊におけるコナラ林の組成および構造について. ランドスケープ研究 60 (5) :539-542
- Katoh K., Sakai S., Takahashi T. (2009) Factors maintain species diversity in satoyama, a traditional agricultural landscape of Japan. *Biological Conservation* 142:1930-1936
- 加藤和弘・谷地麻衣子 (2003) 里山林の植生管理と植物の種多様性および土壌の化学性の関係. ランドスケープ研究 66 (5) :521-524
- 加藤真 (1993) 送粉者の出現とハナバチの進化. (井上民二・加藤真 編) シリーズ地球共生 4 花に引き寄せられる動物 花と送粉者の共進化, 33-78. 平凡社
- Kato Y., Araki K., Ohara M. (2009) Breeding system and floral visitors of *Veratrum album* subsp. *Oxysepalum* (Melanthiaceae). *Plant Species Biology* 24:42-46
- 河部恭子・今野幸則・田中一登 (2015) 里山広葉樹林の管理技術に関する研究. 宮城県林業技術総合センター報告 24:22-31
- 河原輝彦・佐藤明 (1977) ササ群落に関する研究 (I) アズマネザサの現存量の季節変化とそのリターフォール量. 日本森林学会誌 59 (6) :225-227
- 河原輝彦 (1978) ササ群落に関する研究 (IV) ミヤコザサの刈取り時期と再生との関係. 日本森林学会 60 (12) :467-469
- 河野昭一 (1974) 植物の進化生物学II 種の分化と適応. 三省堂 pp407
- 河野昭一 (1984) 林床植物の生活史と進化. (河野昭一 編) 植物の生活史と進化 2 林床植物の個体統計学, 1-19. 培風館
- Kawano S. (1985) Life history characteristics of temperate woodland plants in Japan. In:White J.(ed), *The Population Structure of Vegetation*, 515-549. Kluwer Academic Publishers
- Kawano S., Hiratsuka A., Hayashi K. (1982) Life history characteristics and survivorship of *Erythronium Japonicum*. *The productive and reproductive biology of flowering plants V. Oikos* 38 (2):129-149
- Kawano S., Masuda J., Takasu H., Yoshie F. (1983) The productive and reproductive biology of flowering plants. XI. Assimilation behavior of several evergreen temperate woodland plants and its evolutionary-ecological implications. *Journal of College of Liberal Arts, Toyama University* 16 (1) :31-65
- 川崎市建設緑政局緑政部みどりの協働推進課 (2016) 早野梅ヶ谷特別保全地区 保全管理計画 pp73
- Kenzo T., Iida S., Shimizu T, Tamai K, Kabeya N, Shimizu A, Chann S. (2016) Seasonal and height-

- related changes in leaf morphological and photosynthetic traits of two dipterocarp species in a dry deciduous forest in Cambodia. *Plant Ecology & Diversity* 9 (5-6) :505-520
- 木場英久・勝山輝男・佐藤恭子・支倉千賀子・古川冷實 (2018) イネ科 (神奈川県植物誌調査会 編) 神奈川県植物誌 2018 電子版, pp.510-665. 神奈川県植物誌調査会
- Kim H.J., Jung J.B., Jang Y. L, Sung J.H., Park P.S. (2015) Effects of experimental early canopy closure on the growth and reproduction of spring ephemeral *Erythronium japonicum* in a montane deciduous forest. *Journal of Plant Biology* 58:164-174
- 木村恵・富松裕・井上みずき (2007) 「クローナル植物の適応戦略」企画趣旨. 日本生態学会誌 57:226-228
- 木下武司 (2010) 万葉植物文化誌. 八坂書房:pp654
- 北川淑子・大久保悟・山田晋・武内和彦 (2004) 陵地の谷津田に接する下部谷壁斜面下端の草本植生の種組成と種の豊かさ. *ランドスケープ研究* 67 (5) :551-554
- 北川淑子・山田晋・大久保悟 (2005) 谷戸地形における下部谷壁斜面下端の草本層の植物種多様性について—多摩丘陵を例として—. *神奈川自然誌資料* 26:9-14
- Kitazawa T., Osawa M. (2001) Patterns of species diversity in rural herbaceous communities under different management regimes, Chiba, central Japan. *Biological Conservation* 104:239–249
- Knight T. M., Steets J. A., Vamosi J. C., Mazer S. J., Burd M., Campbell D. R., Dudash M.R., Johnston M. O., Mitchell R. J., Ashman T. L. (2005) Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:467-497
- 小荒井衛 (2010) 時系列地理情報を活用して把握した多摩丘陵の土地被覆変遷の特徴. *国土地理院時報* 120:23-35
- 小林正明 (2008) 草花遊び図鑑. 全国農村教育協会:pp115
- 小林幹夫 (2017) 原色植物分類図鑑 日本のタケ亜科植物. 北隆館:pp437
- Kobayashi T., Saito A., Hori Y. (1999) Species diversity of the understory dominated by dwarf-bamboo *Pleioblastus chino* Makino in a secondary forest with different numbers of years after the last mowing. *Journal of the Japanese Society of Revegetation Technology* 24 (3・4) :201-207
- Kobori H, Primack R.B. (2003) Participatory conservation approaches for satoyama, the traditional forest and agricultural landscape of Japan. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 32 (4) :307-311
- 児玉卓也・小林達明 (2011) 千葉県北西部のアズマネザサ群落の刈り取りによる二次草原構成種の再生と維持. *日本緑化工学会誌* 37 (1) : 84-89
- Koike T. Kitao M., Maruyama Y., Mori S., Lei T.T. (2001) Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile. *Tree*

- Physiology 21 (12-13) :951-958
- Koike T., Kitaoka S., Ichie T., Lei T. T., Kitao M. (2004) Photosynthetic characteristics of mixed deciduous-broadleaf forests from leaf to stand. In: Shiyomi M., Kawahata H., Koizumi H., Tsuda A., Awaya Y. (eds), Global Environmental Change in the Ocean and on Land, 453-472. TERRAPUB
- 小泉博 (1984) 常緑多年生草本. 遺伝 38 (4) :19-25
- 小泉武栄 (2017) 多摩地域におけるカンアオイ属の植物 3 種の分布に関する植物地理学的研究:多摩地域の地形発達史からの考察. 学芸地理 (73) :3-15
- Koizumi H., Oshima Y. (1985) Seasonal changes in photosynthesis of four understory herbs in deciduous forests. The Botanical Magazine 98:1-13
- 小島和夫・横井洋太 (1982) 林縁部光環境に対応したキバナアキギリの生活史とその物質生産的構造. 種生物学研究 6:26-37
- 国土交通省 国土政策局 国土情報課 20 万分の 1 土地分類基本調査 東京都 <http://nr-www.mlit.go.jp/kokjo/inspect/landclassification/download/index.html> (2017 年 12 月 27 日確認)
- 国土交通省 国土政策局 国土情報課 20 万分の 1 土地分類基本調査 神奈川県 <http://nr-www.mlit.go.jp/kokjo/inspect/landclassification/download/index.html> (2017 年 12 月 27 日確認)
- Kolb A., Diekmann M. (2005) Effects of life-history traits on responses of plant species to forest fragmentation Conservation biology 19 (3) :929-938
- 小谷二郎 (2012) コナラの伐採齢が萌芽再生に与える影響. 石川県農林総合研究センター 林業試験場研究報告 44:18-22
- 久保満佐子・長池卓男 (2007) 山梨県甘利山におけるレンゲツツジ *Rhododendron japonicum* の開花と萌芽の生残に及ぼす要因. 日本緑化工学会誌 33 (2) :352-358
- Kudo G., Ida Y.T., Tani T. (2008) : Linkages between Phenology, Pollination, Photosynthesis, and reproduction in deciduous forest understory plants. Ecology 89 (2) :321-331
- Kume A., Nasahara K. N., Nagai S., Muraoka H. (2011) The ratio of transmitted near-infrared radiation to photosynthetically active radiation (PAR) increases in proportion to the adsorbed PAR in the canopy. Journal of Plant Research 124:99-106
- 倉本宣 (1984) 都市公園における春植物ニリンソウ保全のための基礎的研究. 造園雑誌 47 (5) :101-105
- 倉本宣 (1996) 都立公園の雑木林の植生管理. (亀山章 編) 雑木林の植生管理～その生態と共生の技術～, 242-247. ソフトサイエンス社
- Lapointe L. (2001) How phenology influences physiology in deciduous forest spring ephemerals.

- Physiologia plantarum 113 (2) :151-157.
- Larson B.M.H., Barrett S.C.H. (2000) A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. *Biological Journal of the Linnean Society* 69:503-520
- Loh F. C., Grabosky J. C., Bassuk N. L. (2002) Using the SPAD 502 meter to assess chlorophyll and nitrogen content of benjamin fig and cottonwood leaves. *HortTechnology* 12 (4) :682-686.
- 増渕和夫・上西登志子 (1996) 多摩丘陵における縄文時代晩期以降の古植生とモミーツガ林. 川崎市青少年科学館紀要 (7) :1-12
- 増渕和夫・上西登志子 (1997) 多摩丘陵における明治前期の植生景観. 川崎市青少年科学館紀要 (8) :1-24
- 増田拓郎・黄地正治・吉田重幸 (1984) 相対照度の違いがジャノヒゲの生育に及ぼす影響. 造園雑誌 48 (2) :123-127
- 松本和馬 (2005) 森林総合研究所多摩試験地および東京都立桜ヶ丘公園のゴミムシ類群集と林床植生の管理. *日本環境動物昆虫学会誌* 16 (1) :31-38
- 松村俊和・服部保・橋本佳延・伴邦教 (2007) 北摂地域の萌芽林における常緑植物の植比率と種多様性・種組成との関係. *植生学会誌* 24 (1) :41-52
- 松浦光明・東季実子・小林達明 (2004) 狭山丘陵のコナラ二次林における伐採・下草管理と草本層種組成の関係. *日本緑化工学会誌* 30 (1) :121-126
- Mason C. F., MacDonald S. M. (2002) Responses of ground flora to coppice management in an English woodland – a study using permanent quadrats. *Biodiversity and Conservation* 11 (10) :1773-1789
- Matsuda K. (1989) Survival and growth of konara oak (*Quercus serrata* Thunb.) seedlings in an abandoned coppice forest. *Ecological research* 4:309-321
- 南山典子・服部保・小館誠治・石田弘明・鈴木武・浅見佳世 (2002) 市民による里山林管理の報告II. 有馬富士公園における植生管理. *人と自然* 13:47-56
- 南山典子・小館誓治・石田弘明・鈴木武・藤井俊夫・田中寿加子・橋本佳延・竹内梨華・永吉照人・戸田耿介・服部保 (2001) 市民による里山林管理の報告. *人と自然* 12: 81-90
- Miyake Y. C., Sakai S. (2005) Effects of number of flowers per raceme and number of racemes per plant on bumblebee visits and female reproductive success in *Salvia nipponica* (Labiatae). *Ecological Research* 20: 395-403
- 宮本セツ (1961 a) マルハナバチ類の訪花性 日本産花蜂の生態学的研究XIX. *日本応用動物昆虫学会誌* 5 (1) :28-39
- 宮本セツ (1961 b) Megachile 属花蜂類の訪花性 (日本産花蜂の生態学研究XX). *日本応用動物昆虫学会誌* 5 (2) :92-97
- 宮脇昭 (1986) 日本植生誌 関東. 至文堂:pp641

- 宮脇昭・藤間熙子・奥田重俊・藤原一絵・木村雅史・箕輪隆一・弦巻久仁子・山崎惇・村上雄秀（1981）川崎市および周辺の植生 環境保全と環境保全林創造に対する植生学的研究. 横浜植生学会報告 24:1-211
- Miyazawa Y., Kikuzawa K. (2006) Physiological basis of seasonal trend in leaf photosynthesis of five evergreen broad-leaved species in a temperate deciduous forest. *Tree Physiology* 26:249-256
- Morimoto Y. (2011) What is Satoyama? Points for discussion on its future direction. *Landscape and Ecological Engineering* 7 (2) :163-171
- 守山弘（1993）農村環境とビオトープ.（農林水産農業環境技術研究所 編）農村環境とビオトープ, 38-66. 養賢堂
- 本江美智子・藤原道郎・山本聡・大藪崇司・美濃伸之・柴田昌三（2008）淡路島北部における竹林拡大の現状と竹林タイプ別管理. *Hikobita* 15:193-204
- 邑田仁・米倉浩司（2012）日本維管束植物目録. 北隆館:pp379
- 長池卓男（2002）森林管理が植物種多様性に及ぼす影響. *日本生態学会誌*: 52 35-54
- 長岡聡子（2017）多摩地域における植物相と立地環境—日野市における調査から—。お茶の水地理 56:49-58
- 永留真雄・根本淳・寺田（佐立）昌代・梅木清・小林達明（2014）武蔵丘陵森林公園におけるヤマユリ (*Lilium auratum* Lindley) の個体群動態に及ぼす林相と落葉かきの影響. *日本緑化工学会誌* 40 (2) :372-386
- Nakahama N., Uchida K., Ushimaru A., Isagi Y., (2016) Timing of mowing influences genetic diversity and reproductive success in endangered semi-natural grassland plants. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 221:20-27
- Nakajima H., Kojima H., Tachikawa K., Suzuki K., Rotherham I.D. (2018) Ecological and growth characteristics of trees after resumption of management in abandoned substitution forest in Japan. *Landscape and Ecological Engineering* 14 (1) :175-185
- Nakamura T., Short K. (2001) Land-use planning and distribution of threatened wildlife in a city of Japan. *Landscape and Urban Planning* 53 (1-4) :1-15
- 内藤俊彦・岩波悠紀・飯泉茂（1968）野火がチマキザサの再生にあたえる影響. *日本生態学会* 18 (2) :79-82
- 根本淳・永留真雄・佐立昌代（2006）武蔵丘陵森林公園におけるヤマユリ (*Lilium auratum* Lindley) の生育と植生, 林床植生管理及び光の関係. *日本緑化工学会誌* 32 (1) :9-14
- 根本淳・寺下史恵・石川真咲・内田利幸・逸見一郎（2005）比企丘陵コナラ二次林における希少種サクラスミレ (*Viola hirtipes* S.Moor) の生育環境特性. *日本緑化工学会誌* 31 (1) 57-62
- 根本淳・養父志乃夫（1997）武蔵野台地におけるコナラ二次林の林床植生と土壌硬度の関

- 係. ランドスケープ研究 60 (5) :531-534
- 根本淳・養父志乃夫・中島敦司 (1998) 都市近郊におけるコナラ二次林の林床植生と踏圧, 植生管理, 林分面積及び周辺環境の関係. 環境システム研究 26:1-11
- 根本淳・養父志乃夫・中島敦司 (1999) 都市近郊コナラ二次林の林床植生保全に関する研究—東京都・武蔵野台地における事例的研究—. 環境システム研究 27: 339-345
- 野口晴彦 (1988) 都市林の消長と水の涵養機能について—首都圏での一事例— 森林立地 30 (2) :33-40
- Nishikawa Y. (2009) Significance of intra-inflorescence variation on flowering time of a spring ephemeral, *Gagea lutea* (Liliaceae), under seasonal fluctuations of pollinator and light availabilities. *Plant Ecology* 202:337-347
- 沼田眞・浅野貞夫 (1978) 新版・日本原色雑草図鑑. 全国農村教育協会:pp414
- 沼田眞・浅野貞夫・桑原義晴 (1990) 日本山野草・樹木生態図鑑 シダ類・裸子植物・被子植物 (離弁花) 編. 全国農村教育協会:pp664
- 小椋純一 (1994) 明治 10 年代における関東地方の森林景観. 造園雑誌 57 (5) :79-84
- Ohashi K., Yahara T. (2001) Behavioral responses of pollinators to variation in floral display size and their influences on the evolution of floral traits. Chittka L., Thomson J. D. (eds), *Cognitive ecology of pollination*:274-296. Cambridge University Press
- 大久保悟・加藤和弘 (1994) 都市近郊の分断された平地二次林における高木種の補充に関する研究. 造園雑誌 57 (5) :205-210
- 大久保悟・加藤和弘 (1996) 分断された二次林の内部における植生の空間分布と遷移管理に関する研究. ランドスケープ研究 59 (5) :97-100
- Okonogi H., Fukuda K. (2017) The effects of previous land-use to herbaceous vegetation in *Quercus acutissima* stands before and after clear-cutting. *Journal of Forest Research* 22 (6) :363-374
- 大窪久美子・前中久行 (1993) 野生草花の保全を目的としたクマイザサ優占群落における刈取り管理に関する研究. 造園雑誌 56 (5) :109-114
- Okubo S., Kamiyama A., Kitagawa Y., Yamada S., Palijon A., Takeuchi K (2005) Management and micro-scale landform determine the ground flora of secondary woodlands and their verges in the Tama Hills of Tokyo, Japan. *Biodiversity and Conservation* 14: 2137–2157
- Okutomi K., Shinoda S., Fukuda H. (1996) Causal analysis of the invasion of broad-leaved forest by bamboo in Japan. *Journal of Vegetation Science* 7 (5) : 723-728
- 大西亘 (2018) ウマノスズクサ科 (神奈川県植物誌調査会 編) 神奈川県植物誌 2018 電子版, 221-227. 神奈川県植物誌調査会
- 奥田重俊 編 (1997) 生育環境別 日本野生植物図鑑. 小学館:pp631
- 奥富清・辻誠治・小平哲夫 (1976) 南関東の二次林植生—コナラ林を中心として—. 東京

- 農工大学農学部演習林報告 13:55-65
- 大原雅 (2010) 植物の生活史と繁殖生態学. 海遊舎:pp192
- 大石康彦 編 (2015) 都市近郊林管理の考え方 市民参加のための手引き. 多摩森林科学園 pp14
- 大久保悟・神山麻子・北川淑子・武内和彦 (2003) 多摩丘陵におけるコナラ二次林および林縁の草本層種構成と微地形との対応. ランドスケープ研究 66 (5) :537-542
- Ota S. (1982) Effects of shading on the growth and development of *Ophiopogon japonicus*. Journal of the Japanese Institute of Landscape Architects 45 (3) :168-174
- Osone Y., Tateno M. (2003) Effects stem fraction on the optimization of biomass allocation and maximum photosynthetic capacity. Functional Ecology 17:627-636
- R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reich P. B., Ellsworth D. S., Walters M. B., Vose J. M., Gresham C., Volin J. C., Bowman W. D. (1999) Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. Ecology 80 (6) :1955-1969
- 畷知智美・平吹喜彦・荒木祐二・宮城豊彦 (2002) 丘陵地谷頭の微地形構造に対応した土壌含水率と林床植生: 仙台市近郊のコナラ林の事例. 宮城教育大学環境教育研究紀要 5:19-27
- 齊藤有里加・倉本宣 (2005) 生田緑地におけるコマルハナバチ *Bombus ardens* SMITH とトラマルハナバチ *B. diversus* SMITH の発生消長及び訪花植物. 川崎市青少年科学紀要 16:5-9
- 齊藤法子・山根爽一・松村雄 (1992) 茨城大学水戸キャンパスにおけるハナバチの季節消長と訪花選好性, 茨城大学教育学部紀要 (自然科学) 41:153-172
- 斉藤修・星野義延・辻誠治・菅野昭 (2003) 関東地方におけるコナラ二次林の 20 年以上経過後の種多様性及び種組成の変化. 植生学会誌 20 (2) :83-96
- 佐野淳之 (2009) 火入れが森林植生に与える影響—蒜山地域における火入れ実験の試み—. 森林科学 55:14-17
- Sawada H., Nishiwaki A. (1995) Pollinator Behavior in White Clover (*Trifolium repens* L.) Patches and Its Consequences to Seed Set in a Zoysia-Type Sward Journal of Japanese Society of Grassland Science 40 85-94
- 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 (5) :194-199

- 重松敏則 (1984) ネザサ型林床の植生管理に関する研究. 造園雑誌 48 (5) :145-150
- 重松敏則 (1988) レクリエーションを目的とした二次林の改良とその林床管理に関する生態学的研究. 大阪府立大学紀要 農学・生物学 (40) :151-211
- 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ーアカマツ林における下刈りが現存量に及ぼす効果ー. 造園雑誌 45 (3) :157-167
- 重松敏則・高橋理喜男・鈴木尚 (1985) 二次林林床における光条件の改良が野生ツツジ類の着花に及ぼす効果. 造園雑誌 48 (5) :151-156
- 島田直明・藤原一繪 (2002) 二次林の管理計画のための植生の空間的分布と人為的管理の関係. ランドスケープ研究 65 (5) :557-562
- 島田和則・勝木俊雄・岩本宏二郎・齊藤修 (2008) 東京都多摩地方南西部におけるコナラ・クヌギ二次林の群落構造および種数の管理形態による差異. 植生学会誌 25 (1) :1-12
- 清水建美 編 (2003) 日本の帰化植物. 平凡社 pp337
- 品田穰・立花直美 (1975) 都市生態系の視環境評価について (1) おもに植生を対象として (沼田真 編) 都市生態系の構造と動態, 165-181.
- 篠宮佳樹・豊田信行・中岡圭一・奥田史郎・稲垣善之 (2006) 間伐・小面積皆伐がヒノキ林の表層土壌水分に及ぼす影響. 森林応用研究 15:93-99
- 篠村善徳・大久保悟 (2004) 多摩丘陵の里山における植生管理の違いが土壌の化学性と湧水の水質に及ぼす影響. ランドスケープ研究 67 (5) :547-550
- Skillman J.B., Strain B.R., Osmond C.B. (1996) Contrasting patterns of photosynthetic acclimation and photoinhibition in two evergreen herbs from a winter deciduous forest. *Oecologia* 107 (4) :446-455
- Sletvold N., Tye M., Ågren J. (2017) Resource-and pollinator-mediated selection on floral traits. *Functional Ecology* 31:135-141
- Small C.J., McCarthy B. C. (2002 a) Spatial and temporal variability of herbaceous vegetation in an eastern deciduous forest. *Plant Ecology* 164:37-48
- Small C.J., McCarthy B. C. (2002 b) Spatial and temporal variation in the response of understory vegetation to disturbance in a central Appalachian oak forest. *Journal of the Torrey Botanical Society* 129 (2) :136-153
- Smith B. H., Ronsheim M.L., Swartz K. R. (1986) Reproductive ecology of *Jeffersonia diphylla* (Berberidaceae). *American Journal of Botany* 73 (10) :1416-1426
- 園田陽一・倉本宣 (2008) 多摩丘陵および関東山地における非飛翔性哺乳類の種組成に対する森林の孤立化の影響. 応用生態工学 11 (1) 41-49
- 外館聖八郎 (1994) コナラ林の施業. (藤森隆郎・河原輝彦 編) 林業改良普及双書 118 広葉樹林施業, 76-97. 社団法人全国林業改良普及協会

- Steffan-Dewenter I., Klein A. M., Gaebele V., Alfert T., Tschardt T. (2006) Bee diversity and plant-pollinator interactions in fragmented landscapes. *Specialization and Generalization in Plant-Pollinator Interactions* : pp387-410
- Steffan-Dewenter I., Tschardt T. (1999) Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121:432-440
- Sugawara T. (1988) Floral Biology of *Heterotropa tamaensis* (Aristolochiaceae) in Japan. *Plant Species Biology* 3 (1) :7-12
- Suzaki T., Kume A., Ino Y. (2005) Effects of slope and canopy trees on light conditions and biomass of dwarf bamboo under a coppice canopy. *Journal of Forest Research* 10(2):151-156
- 鈴木貢次郎 (2006) 日本産ユリ科植物の種子繁殖に関する研究. 造園学論集 別冊 10 pp127
- 鈴木貢次郎・近藤三雄 (1999) ヤブランとジャノヒゲ (ユリ科ヤブラン亜科) の種子発芽特性. *ランドスケープ研究* 62 (3) :280-288
- 鈴木貞夫 (1978) 日本タケ科植物総目録. 学習研究社:pp 384
- 鈴木修二・堀繁 (1989) 森林風景における自然性評価と好ましさに関する研究. *造園雑誌* 52 (5) :211-216
- 鈴木武彦・加藤和弘 (1997) 皆伐後のコナラ林の植生回復過程に関する研究. *ランドスケープ研究* 60 (5) :535-538
- 社団法人日本植木協会 (2008) グラウンドカバープランツ 「生育特性」と「利用方法」の解説書. 経済調査会:pp355
- 多田内修・村尾竜起 (2014) 日本産ハナバチ図鑑. 文一総合出版:pp480
- Takenaka A. (1986) Comparative ecophysiology of two representative *Quercus* species appearing in different stages of succession. *Ecological Research* 1:129-140
- Taki H, Keven P.G., Ascher J. S. (2007) Landscape effects of forest loss in a pollination system. *Landscape Ecology* 22:1575-1587
- 高橋啓二・長谷川朋子・福島司 (1983) 都市地域の南・北斜面における二次林の群落構造の比較 (1). *千葉大学園芸学部学術報告* 32:107-117
- 高橋新平・多比良薫・近藤三雄・小澤知雄 (1987) 各種日照条件下における地被植物の生育反応について. *造園雑誌* 50 (5) :96-101
- 武内和彦 (1980) 多摩丘陵の緑地現況に関する植生学的考察. *総合都市研究* 10: 59-68
- 武内和彦・吉岡慎一 (1982) 東京大都市地域の住宅地開発に伴う地形改変. *総合都市研究* 15:49-58
- 田村実 (2015) クサスギカズラ科 (大橋広好・門田裕一・邑田仁・米倉浩司 編) 改訂新版 日本の野生植物:ソテツ科~カヤツリグサ科, 246-260, 平凡社
- 田村俊和 (1987) 湿潤温帯丘陵地の地形と土壌. *ペドロジスト* 31 (2) :29-40

- 田村俊和・山本博・吉岡慎一（1983）大規模地形改変の全国的把握．地理学評論 56（4）:223-242
- 田村剛・本田正次（1941）武蔵野．科学主義工業社:pp529
- 田中肇（2009）昆虫の集まる花ハンドブック．文一総合出版:pp80
- 谷本寿男・篠田真理子・漆畑智靖・荒又美陽（2013）多摩地域のめかい編みの伝承に向けて．多摩ニュータウン研究 15:132-141
- 谷脇徹・久野春子・岸洋一（2005）都市近郊林の林床管理区および短期・長期放置区における地表性昆虫相の比較．日本緑化工学会誌 31（2）:260-268
- 谷崎聡史・加我宏之・下村泰彦・増田昇（2005）市民参画型の里山管理における作業効率把握に関する研究．ランドスケープ研究 68（5）623-626
- 寺井学（2007）40年以上伐採されなかったコナラ二次林の林床植生の種多様性保全に関する事例的研究．ランドスケープ研究 70（5）:435-438
- 寺井学（2008）10年間の個体モニタリングによるキンランの生活史に関する基礎的研究．ランドスケープ研究 71（5）:585-588
- Thornley J.M.C.（1976）Mathematical models in plant physiology. Academic Press:pp318
- 戸島和久・小池文人・酒井暁子・藤原一繪（2004）都市域孤立林における偏向遷移．日本生態学会誌 54 133-141
- 藤間熙子・藤原一繪（1998）市街地公園内二次林の復元過程の研究．環境情報科学論文集 12:143-148
- Tokuoka Y., Ohigashi K., Watanabe K., Yamaguchi H., Ara T., Nakagoshi N.（2015）Removal of competitive native species combined with tree planting can accelerate the initial afforestation process: an experiment in an old field in Japan invaded by dwarf bamboo and kudzu. Journal of Forest Research 26（3）:581-588
- 東京農業大学地域環境科学部造園科学科（2011）かわさき多摩丘陵グリーン・コンソーシアム 川崎市早野梅ヶ谷特別緑地保全地区における里山保全－2010年度中間報告と今後の展開－ pp129
- 東京都環境保全局自然保護部（1987）東京都植生調査報告書
- Toma Y., Imanishi J., Yokogawa M., Hashimoto H., Imanishi A., Morimoto Y., Hatanaka Y., Isagi Y., Shibata S.（2015）Factors affecting the genetic diversity of a perennial herb *Viola grypoceras* A. Gray var. *grypoceras* in urban fragmented forests. Landscape Ecology 30:1435-1447
- 富松裕（2005）: 生育場所の分断化は植物個体群にどのような影響を与えるか？. 保全生態学研究 10（2）:163-171
- 富松裕・木村恵・井上みずき（2007）栄養繁殖と有性繁殖:クローナル植物をめぐる問題．日本生態学会誌 57:260-264

- 坪郷英彦 (1998) 在来技術の成立要因の分析—多摩丘陵における編組技術と自然・社会環境の関係性. デザイン学研究 45 (5) :51-60
- 津田智 (2001) 植生管理の手法としての火入れ. 環境技術 30 (6) :450-453
- 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
- 上田弘一郎・内村悦三 (1958) ササの生理、生態に関する考察. 京都大学農学部演習林報告 27: 112-129
- 上原三知・古賀俊策・杉本正美・齊木崇人 (2007) 林内活動後の放棄された二次林環境におけるリラックス効果と環境学習効果の複合評価. ランドスケープ研究 70 (5) 457-462
- Uematsu Y., Koga T., Mitsuhashi H., Ushimaru A. (2010) Abandonment and intensified use of agricultural land decrease habitats of rare herbs in semi-natural grasslands. Agriculture, Ecosystems and Environment 135:304-309
- Uchida K., Ushimaru A. (2014) Biodiversity declines due to abandonment and intensification of agricultural lands: patterns and mechanisms. Ecological Monographs 84 (4) :637-658
- Van Rossum, F. (2008) Conservation of long-lived perennial forest herbs in an urban context: *Primula elatior* as study case. Conservation Genetics, 9(1), 119-128.
- Wada N. (1993) Dwarf bamboos affect the regeneration of zoochorous trees by providing habitats to acorn-feeding rodents : Oecologia 94 (3) :403-407
- Walter C. A., Raiff D.T., Burnham M. B., Gilliam F.S., Adams M. B., Peterjohn W.T. (2016) Nitrogen fertilization interacts with light to increase *Rubus* spp. cover in a temperate forest. Plant Ecology 217:421-430
- Ward M., Johnson S.D. (2005) Pollen limitation and demographic structure in small fragmented populations of *Brunsvigia radulosa* (Amaryllidaceae). Oikos 108 (2) :253-262
- Washitani I. (2001) Traditional sustainable ecosystem 'SATOYAMA' and biodiversity crisis in Japan: Conservation Ecological Perspective. Global Environmental Research 5 (2) :119-133
- 鷲谷いづみ・矢原徹一 (1996) 保全生態学入門—遺伝子から景観まで. 文一総合出版:pp 270
- 鷲谷いづみ (1998) 生態系管理における順応的管理. 保全生態学研究 3 (2) :145-166
- William N.M., Winfree R. (2013) Local habitat characteristics but not landscape urbanization drive pollinator visitation and native plant pollination in forest remnants. Biological Conservation 160:10-18
- Wyatt R. (1983) Pollinator-plant interactions in the evolution of breeding systems. In (L. Real ed.) In: Pollination Ecology, 51-96. Academic Press
- 養父志乃夫 (1987) レクリエーション林におけるササユリ群落の育成と維持管理手法に関する生態的研究. 東京農業大学農学集報 32 (1) :29-37

- 養父志乃夫 (1988) カタクリ個体群の形成ならびにその個体群の育成管理上の指針. 造園雑誌 51 (4) :228-236
- 養父志乃夫 (1989) 自生種アキノキリンソウの増殖による野生草花の群生地形成とその育成管理上の指針. 造園雑誌 52 (5) 157-162
- 養父志乃夫・重松敏則・高橋理喜男 (1985) カタクリ群落の保全管理に必要な生態的諸条件. 造園雑誌 48 (5) :157-162
- 養父志乃夫・重松敏則・高橋理喜男 (1986) キツネノカミソリ群落の成立と育成管理に必要な生態的諸条件. 造園雑誌 49 (5) :137-141
- 山田晋・南貞雄 (2015) クロマツ二次林の林床・林縁植生における秋季の結実種数および種子数の経時変化. ランドスケープ研究 78:655-658
- 山田卓三・中島信太郎 (1995) 万葉植物事典 万葉植物を読む. 北隆館:pp 591
- 山本聡・高橋理喜男 (1991) 里山におけるヤマザクラ群生地の成立過程について. 造園雑誌 54 (5) :173-178
- 山本進一 (1987) 孤立林のダイナミクス. 生物科学 39:121-127
- Yamamura Y. (1984) Matter production processes of *Reineckia carnea* Kunth, an evergreen forest floor herb in the warm-temperate region of Japan. The Botanical Magazine 97:179-191
- 山崎寛・青木京子・服部保・武田義明 (2000) 里山の植生管理による種多様性の増加. ランドスケープ研究 63 (5) :481-484
- 山瀬敬太郎 (2000) 異なる伐採強度下での出現植物の生育環境区分と種子散布様式. 日本緑化工学会誌 25 (4) :547-550
- 山瀬敬太郎 (2010) 野生花木類の開花に適した光環境. 兵庫県立農林水産技術総合センター研究報告 森林林業編 56: 1-4
- 山瀬敬太郎 (2012 a) 里山管理 11 年後における選択的下草刈りの効果. 兵庫県立農林水産技術総合センター研究報告 森林林業編 57:8-11
- 山瀬敬太郎 (2012b) 暖温帯域での高齢化した里山構成種 7 種の萌芽能力. 日本緑化工学会誌 38 (1) :109-114
- 山瀬敬太郎・服部保・三上幸三・田中明 (2005) 兵庫方式による里山林の植生管理がその後の種多様性と種組成に及ぼす効果. ランドスケープ研究 68 (5) :655-658
- 山下寿之・林一六 (1987) 茨城県筑波におけるアカマツ林からシラカシ林への遷移過程の解析. 筑波大学農林技術センター演習林報告 13:59-82
- 八坂通泰・須永由紀・川崎文主・紺野康夫 (1994) 森林の孤立化が 3 種の多年草の結果率にあたる影響. 日本生態会誌 44 (1) :1-7
- 横浜市環境創造局みどりアップ推進課 (2013) 横浜市森づくりガイドライン. pp180
- Yokohari M., Bolthouse J. (2011) Keep it alive, don't freeze it: a conceptual perspective on the

conservation of continuously evolving *satoyama* landscapes. Landscape Ecological Engineering 7:207-216

Yokoi K. (1976) Growth and reproduction in higher plants II. Analytical study of growth and reproduction of *Erythronium japonicum*. The Botanical Magazine 89 (1) :15-31

吉田三夫 (2002) 林と草本. 川崎市青少年科学館紀要 13:37-47

吉田三夫 (2008) 横浜市寺家地区の花暦. 川崎市青少年科学館紀要 18:9-36

吉田元臣・葉山嘉一・吉田博宣 (2009) 都市および都市近郊樹林地におけるアズマネザサの生育状況の違いと鳥類の分布について. ランドスケープ研究 72 (5) 527-530

Yumoto T. (1988) Pollination systems in the cool temperate mixed coniferous and broad-leaved forest zone of Yakushima island. Ecological Research 3 (2) :117-129

要旨

放棄二次林におけるアズマネザサの刈り取りが草本層植物の 生長・着花・結実に及ぼす影響

中島宏昭

研究目的

東京近郊の多摩丘陵等、都市郊外の緑地は、高度経済成長以後、宅地開発などによる緑地面積の減少を引き起こした。これらのいわゆる「里山」の二次林の多くは、薪炭や肥料等の需要の低下によって管理放棄された。管理放棄によって二次林の種多様性や遺伝的多様性は、劣ってしまう。これまでも、種レベルでみた種の多様性の維持や稀少種の保全を目的とした林床管理に関する研究はみられる。しかし、管理再開後の長期的な草本層の変化や草本層の林床植物の有性繁殖量を検証した報告は少ない。特に有性繁殖（結実）には、光合成量や送粉様式なども影響するとされ、これらの関係を放棄二次林下で調べた報告はみられない。

本研究では、長年に亘り管理放棄されてきた二次林の再生を目的として、放棄二次林において低木層（特にアズマネザサ *Pleioblastus chino* (Franch. & Sav.) Makino）の刈り取りを再開・継続した時、アズマネザサの林床の草本層はどのように変化し、生長、着花（開化）、結実段階にどのような影響を及ぼすのか、現地踏査（文献調査含む）および現地実験を通して検証した。

論文の構成

本論文の構成は大きく、I. はじめに、II. 方法および材料、III. 結果、IV. 考察、V. 総合考察の全5章となっている。

本論文では、大きく、次の4項目について著者による現地調査や実験を行った。まず、多摩丘陵周辺部の緑地の現状について把握するために、①文献調査および現地踏査を行った（本文「1. 多摩丘陵の二次林の現状」）。次に、前項の結果に基づき、調査対象地、調査対象種を設定し、②林床の環境条件について調査した（本文「2. アズマネザサの刈り取りと異なる地形が光条件と水分、温度条件に及ぼす影響」）。また、③2013年から2017年まで、草本層の生育量を調べた（本文「3. アズマネザサの刈り取りと異なる地形が草本層の生長に及ぼす影響」）。さらに、高頻度で生育していた草本層の優占種であるヤブラン (*Liriope platyphylla* F.T.Wang & Tang) を主たる調査対象とし、④アズマネザサの刈り取りがヤブランの生長量・着花量・結実量に及ぼす影響について、現地実験を行った（本文「4.

アズマネザサの刈り取りが草本層の代表種（ヤブラン・ジャノヒゲ・オオバジャノヒゲ）の生長量・着花量・結実量に及ぼす影響」。

本論文で行った文献調査、現地踏査、現地実験の材料と方法、結果とそこから得られた考察を以下に述べる。

調査や実験で得られた結果ならびに考察

1. 多摩丘陵の二次林の現状

現在の多摩丘陵の二次林の現状（問題点や課題）を把握するために、既発表の植生調査に関わる報告書等を調べ、クヌギーコナラ群集における草本層の出現種とアズマネザサの生育の有無との関係を調べた。また、2014年3～7月にかけて、多摩丘陵周辺の緑地28地点、73か所の現地踏査を行い、アズマネザサの被度と草本層の出現種との関係、出現種と生活型、及び生育環境、種子散布様式との関係を分析した。

文献調査の結果、クヌギーコナラ群集に該当した75地点のうちの68.0%でアズマネザサの生育が確認された。アズマネザサが、草本層と低木層に生育している時や、低木層のみ生育している地点の他の草本の出現種数は、アズマネザサが草本層として生育している場合に比べて少なくなった。特に低木層としてアズマネザサが生育している地点では、草本層の出現種数は顕著に減少した。その中、低木層にアズマネザサが生育している半数以上の地点で、コチヂミザサ (*Oplismenus undulatifolius* (Ard.) Roem. & Schult.)、ジャノヒゲ、ジャノヒゲ (*Ophiopogon japonicus* (Thunb.) Ker Gawl.)、タチツボスミレ (*Viola grypoceras* A. Gray, 46.7%)、ヤブランが生育していた。なおアズマネザサが生育していない場合は、他の草本の出現種数も少なくなった。

現地踏査の結果、アズマネザサが出現なし、または被度1～3の時に草本層の出現種数が多くなった。出現頻度では、アズマネザサは70%以上の出現頻度であり、その林床下にはジャノヒゲやヤブラン、タチツボスミレ、シュンランが多く確認された。

以上の結果、関東西部のクヌギーコナラ群集の二次林において、アズマネザサは高頻度に出現し（約70%）、その草本層には、ジャノヒゲ、ヤブラン、タチツボスミレなどの草本種が多く生育することがわかった。但し、文献調査によってガマズミ、コナラなどの落葉広葉樹が草本層に生育しているのがわかったのに対し、現地踏査によってアオキ、マンリョウ、シュンランなどの常緑性の植物が生育するという違いが得られた。

2. アズマネザサの刈り取りや異なる地形が光条件、水分、温度条件に及ぼす影響

前項の1. 多摩丘陵の二次林の現状における文献踏査、現地踏査の結果をもとに、アズマネザサの刈り取りが、草本層の生育量やその代表種であるヤブランの生長量や着花量、結実量に及ぼす影響を明らかにするために、長年放棄された二次林の神奈川県川崎市麻生

区にある早野梅ヶ谷特別緑地保全地区（広さ 8,700m²）を調査地とした。早野梅ヶ谷特別緑地保全地区は、多摩丘陵の中央付近にあり、ヤブラン、ジャノヒゲが林床を優占するクヌギーコナラ群集である。また高低差もあり斜面の角度（方位）が複雑な地形を成す。

長期間に亘り管理放棄された二次林のアズマネザサを刈り取った時、環境がどのように変化するかを明らかにするために、調査地内に刈り取り区と無刈り取り区を、さらに異なる地形を有する 8 地点（谷、南向き斜面、北向き斜面、尾根）に 5m×5m の調査プロットを設置した。刈り取り区とは、手鎌とノコギリによってアズマネザサの刈り取りを初夏に行った。実験区の設置とあわせて光条件（PAR：光合成有効放射量、fAPAR：光合成有効放射吸収率）と土壌含水率、地表面温度を測定した。

その結果、低木層に繁茂するアズマネザサを刈り取ることで、特に光条件が大きく変化した。中でも落葉期の fAPAR は顕著に減少し、無刈り取り区では 80～90% 台であったに対し、刈り取り区では 60% 前後にまで減少した。一方、展葉期の fAPAR は刈り取り区、無刈り取り区のいずれも 90% を超えた。

土壌含水率は刈り取り区では、北向き斜面、谷の順に高く、無刈り取り区では谷、北向き斜面の順に高く、両区とも尾根と南向き斜面に比べて高くなる傾向が示された。

地表面温度は刈り取りの有無と地形による顕著な差はみられなかった。

以上の結果から、上層木の展葉期の fAPAR は、アズマネザサの刈り取りの有無に関わらず、90% 前後を示したことから、展葉期には、既に PAR の多くが高木層で吸収されている、すなわち、アズマネザサの上層で光量が吸収されている状態であるものと予想される。従って、アズマネザサの刈り取りの効果は、上層木の落葉期に大きいことが示された。

3. アズマネザサの刈り取りと異なる地形が草本層の生育に及ぼす影響

長期間にわたり、管理放棄された二次林のアズマネザサを刈り取った時、草本層の生育量はどのように変化するかを調べるために、前項で設置した調査プロット内に 1m×1m のコドラートを 4 つずつ、計 32 コドラートを設置し、草本層の出現種数、被覆面積を調査した。また、調査結果から、多様性指数 (D)、多様性指数 (H') を算出した。なお、出現種については、生活型、生育環境、種子散布様式もみた。

その結果、アズマネザサの刈り取りによって、管理再開後 3 年目で、草本層の種組成として、刈り取り区と無刈り取り区の両区ともにヤブランやジャノヒゲが優占していたものの、出現種数と多様性指数 (D)、(H') は無刈り取り区に比べて高くなり、特に動物散布型の種子の種が多くなることがわかった。一方、被覆面積は管理再開後 3 年の段階では、アズマネザサの刈り取りの影響は小さく、ヤブラン、ジャノヒゲの両種の被覆面積は、全ての調査プロットで半数以上の割合を占めていた。しかし、アズマネザサの刈り取り管理を継続することで、刈り取り区の被覆面積は増加し、優占していたヤブラン、ジャノヒゲの

2 種以外の種の被覆面積も増加した。出現種数についても刈り取りの継続で、刈増加したが、多様度指数の増加までには至らなかった。

以上の結果、手鎌を用いた低木層のアズマネザサの刈り取りによる光条件の変化は、短期間（3 年間）のうちに種数が増加することが示唆された。また、刈り取りを継続することで、草本層の植物の生育量を高めることにつながる事が明らかとなった。

4. アズマネザサの刈り取りと異なる地形が林床植物の生長量・着花量・結実量に及ぼす影響

文献調査、現地踏査、現地実験において草本層に共通して出現頻度が高かったヤブランを主たる調査対象種とし、刈り取りの有無と地形の違いが及ぼす生長量（葉量・実生の初期生長・乾物分配率・SPAD 値・光合成速度と純光合成量）や着花量（着花率、着花回数、花序数、花数）、結実量（ポリネータの訪問個体数・結実株率・結果率）について調査した。そのとき、近縁種とジャノヒゲ、オオバジャノヒゲ (*Ophiopogon planiscapus* Nakai) についても、補足的に調査した。

生長量（葉量）は成株の葉数変化を調査した。生長量（実生の初期生長）は、実生を対象に、葉数の変化と地上部生存率を調査した。生長量（乾物分配率）は、掘り取りを行った後、各器官に分けて乾燥後、乾物分配率を算出した。生長量（SPAD 値）は各調査プロットにおける調査対象株のヤブラン、オオバジャノヒゲの 4 月以降に展葉させた当年葉について、各株 5 枚ずつ 5 か所で測定を行った。

生長量（光合成速度と純光合成量）は刈り取り区と無刈り取り区に生育するヤブランの成株の光合成速度を測定した。結実量は刈り取り区と無刈り取りの両区と同大きさの区画内のヤブランの花序数とあわせて花序に訪花した昆虫をカウントした。また自然条件下、及び強制他家授粉処理による結果率と、自然条件下の株の結実の有無を調査し、結実株率を算出した。

その結果、アズマネザサの刈り取りによって、ヤブランの生長量（葉量、実生の初期生長、SPAD）が高くなった。生長量（光合成速度）の最大光合成速度は、刈り取り区のほうが無刈り取り区よりも高くなる傾向を示した。刈り取り区、無刈り取り区ともに、6 月、8 月に比べ、2、4、10 月に高くなる傾向を示した。光－光合成曲線から推定した純光合成量は、刈り取り区、無刈り取り区ともに 2 月が最も高い値を示した。両区とも、4 月以降、純光合成量は減少し、8 月が最も低くなった。着花量（着花率や着花回数）は、刈り取り区のほうが、無刈り取り区に比べて多くなった。一方、株あたりの花序数や花数は刈り取りによる顕著な差は示されなかった。結実量のうち、ヤブランの花への訪問個体数は、刈り取り区の方が多く確認され、さらに、花序数が多い地点ほど平均訪問個体数は多くなる傾向がみられた。訪問個体昆虫の種組成として、コハナバチ科が 50%以上の割合を占め、次いで、

ハナアブ科が約 20%の割合で確認された。また、少数ではあるが、ミツバチ科のトラマルハナバチ (*Bombus diversus diversus* SMIT) についても確認された。結実株率は刈り取り区のほうが安定して高かったのに対し、無刈り取り区では、結実しない年もあった。2017年(管理再開から7年)の結果率は、自然条件下の刈り取り区では 8.2%であったのに対し、無刈り取り区では結果がみられなかった。また、強制他家授粉を行うことで刈り取り区では、結果率が 61.1%になったのに対し、無刈り取り区では 41.7%であった。

以上の結果、アズマネザサの刈り取りによる光量の増加によってヤブランの生長が促進しただけでなく、着花率、すなわち株の着花量が増えたと思われる。またヤブランは主にコハナバチ科やハナアブ科のポリネータによって、送粉が行われており、花粉の送受粉がヤブランの結果率に影響しているものと考えられた。

生長量と着花量、結実量の相互関係をみたところ、花序数が多い時ほどポリネータの訪問個体数は多くなった。また結果率は、近くに別の開花株が生育していた時に高くなった。単位面積あたりの花序数の増加(株による花序数の顕著な差)がみられないヤブランの場合、各株の着花率を高めることが、結果率の増加に影響したといえる。その着花量(着花回数)は、葉数が多いほど、増える傾向がみられた。特に刈り取り区の場合、葉数が 10 枚を超える株の中の 7 割が、2 年間で最低 1 回は着花した。このことから、着花量(着花率や着花回数)には生長量(葉量)が影響しているものと思われる。この背景として、アズマネザサを刈り取ったことによる落葉期、すなわち、晩秋～初春における光量の増加とヤブランの光合成特性による純光合成量の増加が影響しているものと思われる。

まとめ

文献調査や、現地踏査、現地実験から、①大きな社会問題にもなっている関東西部の多摩丘陵の二次林では、アズマネザサやヤブラン、ジャノヒゲが高い頻度で出現した。ただし、文献調査ではコナラやガマズミなどの落葉樹が草本層に生育していたのに対し、現地踏査では、陰生植物が多くみられた。1970～'80年代から、現在(2010年代)にかけて、クヌギーコナラ群集の草本層の種組成は変化してきた。アズマネザサの林床でも生育可能な種で構成されるように種組成が変化していると思われた。②手鎌でアズマネザサを刈り取ったことによって光条件が変化し、草本層の種数も増加した。管理3年目において、多様性指数も刈り取り区のほうが全ての無刈り取り区の値を上回った。また、種数の多い地点の出現植物の種子散布様式として、動物散布の割合が高かったことから、光条件が改善された後、林内外から動物を通して、運ばれた種子の発芽、生長が促進されたと考えられた。③アズマネザサの刈り取りがヤブラン(放棄二次林の草本層の代表種)の生活史の各段階へ及ぼす影響について調べた。その結果、アズマネザサの刈り取りによって生じる上層木の落葉期における純光合成量の増加が、ヤブランの生長量(葉数や SPAD 値、光合成

速度) や、着花量、結実量に影響を及ぼしていた。④アズマネザサの刈り取りがヤブランの結実量に及ぼす要因として、アズマネザサの刈り取りによる光条件の改善だけでなく、ポリネータの影響も受けていた。

自然再生への応用

ヤブラン、ジャノヒゲは、地被植物として広く利用され、これまでも生育可能な照度について調べられてきた。しかし、開花に関する調査はほとんど行われてこなかった。アズマネザサの林床に生育していたヤブランは、アズマネザサなどを刈り取ることによって、着花量も増加することから、有性繁殖個体としてだけではなく、自生植物としても増えることで、自然再生の一助となる。また本研究の成果は二次林などの自然再生に限らず、人為的につくられた造園空間にも応用できる。

本成果は多摩丘陵を対象とした現地実験であるが、多摩丘陵に限らず、他の都市近郊の緑地にも応用できる。例えば、多摩丘陵に近接する神奈川県の鎌倉市や埼玉県の比企丘陵、あるいは関西地方のネザサ (*Pleiblastus argenteostriatus* (Regel) Nakai) の生育地にも応用できる。

多摩丘陵周辺に残存する二次林ではヤブランやジャノヒゲの他にシュンラン、タマノカンアオイ (*Asarum tamaense* Makino)、キチジョウソウ (*Reineckea carnea* (Andrews) Kunth)、シャガ (*Iris japonica* Thunb)、オモト (*Rohdea japonica* (Thunb.) Roth)、セキショウ (*Acorus gramineus* Aiton)、ナキリスゲ (*Carex lenta* D.Don)、ノシラン (*Ophiopogon jaburan* (Siebold) Lodd.) 等、絶滅危惧種や地域固有種等を多くみた。本成果を応用し、放棄二次林においてアズマネザサを刈り取った後に再生できる種として期待できる。

SUMMARY

NAKAJIMA, Hiroaki

Effects of mowing of *Pleioblastus chino* on growing, flowering, and fructification of herbaceous plants in abandoned substitutional forests

Introduction

The landscape of Tama hill from western Tokyo to Kanagawa prefecture has been changed by new town construction after the high economic growth rate in the 1960s. The substitution forests located there comprised some *Quercus* species and other trees that had been kept by traditional management, which included clear cutting or regeneration by sprouting at intervals of 10 to 20 years, and mowing and gathering of fallen leaves of every year for use in agriculture or for fire. However, these secondary forests have been in decreased demand as farm forests after people have begun to use fossil fuel, or with changed lifestyle. Vegetation types have changed due to abandonment of management, that is, underscrubbing or thinning. The biological diversity including animals and plants was decreased by abandonment management. Until now, many studies have been published on the management of forest floor plants to maintain plant diversity and conservation of rare species at the species level. However, there are few reports observing the changes in the herbaceous layer, photosynthesis, and pollination style for sexual reproduction (fructification) using long term experiments in abandoned substitutional forests. This study was performed to determine the influence of mowing *Pleioblastus chino* (Franch. & Sav.) Makino on the growing, flowering, and fructification of herbaceous plants in the shrub layer to revegetate a substitution forest abandoned for long time (over 20 years) by surveying with references, and experiments at a suburban field.

Study outline

This paper has the contents of five chapters: I. Introduction, II. Methods and Materials, III. Result, IV. Discussion, V. Conclusion. Four major survey and experiments were performed in this study. First, the author surveyed vegetation by references and experiments at a field on Tama Hill to observe the present substitution forest, "Section 1. Presence of substitution forest on Tama Hill". Second, the author determined the experimental places and plants after surveying the presence of the substitution forest. Further, light condition, soil water contents, and soil temperature were surveyed under the forest floor with different land types by field experiments, "Section 2.

Effect of mowing *P. chino* on the light conditions, soil water contents, and soil surface temperatures under different land types”. Third, the author checked the amount of herbaceous plants at forest floor after mowing *P. chino* compared to no-mowing plots from 2013 to 2017, “Section 3. Influence of mowing *P. chino* on the growth of herbaceous plants at the forest floor under different land types”. Fourth, field experiments were done to examine the growth, flowering, and fructification of *Liriope platyphylla* F.T.Wang & Tang, which was selected as the main material for this study after a survey of the vegetation present in the substitution forest and field experiments, “Section 4. Effect of mowing *P. chino* on the growth, flowering, and fructification of *L. platyphylla* under different land types”. The materials and methods, results, and discussion in the author’s study are as follows.

Study contents and results

1. Present situation of substitution forests at Tama Hill, western Tokyo

The author investigated the relationships between the number of species and the existence of *P. chino* with *Quercetum acutissimo-serratae* using many reports published regarding the vegetation there, to determine the present situation of substitution forests at Tama Hill located in western Tokyo in the past. The author also surveyed the vegetation in 73 quadrats over 28 locations at the substitution forests by a field study in Tama hills, western Tokyo from March to July, 2014. The results from these studies were used to analyse the relationships between the cover degree of *P. chino* and other herbaceous plants, life forms, light conditions, soil water contents, and dispersal type. *P. chino* was shown to be at 68% across 75 quadrats in the *Quercetum acutissimo-serratae* based on the references. *P. chino* grew under the forest floor as both a herbaceous layer (until 1.5 m height) and a shrub layer (around 2 to 4 m height), or as either one. When *P. chino* grew as both the herbaceous and shrub layer, other herbaceous plants were little. Particularly, the other herbaceous plants growing in the shrub layer were little. *Oplismenus undulatifolius* (Ard.) Roem. & Schult., *Ophiopogon japonicus* (Thunb.) Ker Gawl., *Viola grypoceras* A. Gray, and *L. platyphylla* were distributed at half of the quadrats where *P. chino* grew as a shrub layer in the reference survey. The quadrats where no *P. chino* was present showed few other herbaceous plants. According to the field study, when *P. chino* showed a 1 to 3 degree cover in the quadrats, the number of occurring species was high. The frequency of *P. chino* was found to be 70% in all the quadrats. *O. japonicus*, *L. platyphylla*, *V. grypoceras*, and *Cymbidium goeringii* (Rchb.f.) Rchb. f. were much distributed under the *P. chino*. These results showed that some herbaceous plants, e.g., *O. japonicus*, *L. platyphylla*, *V. grypoceras* were distributed under *P. chino*, which shows high growth under *Quercetum acutissimo-serratae* at the abandoned substitution forests in western Tokyo. However,

there were some different species in the results obtained between the references and field study. Deciduous broad-leaved trees such as *Viburnum dilatatum* Thunb. and *Quercus serrata* Murray were found in the references, whereas evergreen broad-leaved plants such as *Aucuba japonica* Thunb., *Ardisia crenata* Sims, and *C. goeringii* were found in the field study as the herbaceous layer.

2. Effect of of mowing *P. chino* on the light conditions, soil water contents, and soil surface temperatures under different land types

The author conducted experiments in the field with the Hayano Umegaya Special Conservation Green Area, located at the centre of Tama Hill, Kanagawa prefecture, western Tokyo, to observe the effects of mowing *P. chino* and different land types on the light conditions, soil water condition, and soil surface temperatures. The field study area was 8700 m². The land slopes faced east, west, and north. The land height was at around a 10 m difference from the bottom and top places. When this study began, *P. chino* was distributed with herbaceous plants after being abandoned for over 20 years in the Quercetum acutissimo-serratae vegetation type. The author set some experimental plots, mowing plots, and control (no-mowing) plots (5 m × 5 m) in the field. Mowing plots indicate that *P. chino* was mowed mainly by sickle every early summer for performing the experiments. Light conditions (PAR: Photosynthetically Active Radiation, fAPAR: The fraction of absorbed PAR), soil water contents, and soil surface temperatures were measured just after setting the experimental plots. The light conditions were increased widely by mowing the *P. chino* distributed as the shrub layer. Especially, the fAPAR decreased in winter, the period of fallen leaves on the tree, and the value was 80 to 90% in the control (no-mowing) plots, but 60% at the mowing plots. The fAPAR in the foliage period was over 90% at both the mowing and control (no-mowing) plots. Soil water contents were higher at the north facing slope and the bottom compared to the top and the south facing slope both at the mowing and control (no-mowing) plots. The soil surface temperatures were not different between the mowing and control (no-mowing) plots. These results indicated that mowing *P. chino* must take effect in the fallen season of the tree layer.

3. Effect of of mowing *P. chino* on the growth of herbaceous plants at the forest floor under different land types

To determine the amount of the herbaceous layer after mowing *P. chino* at the abandoned substitutional forest, the author set 32 small plots (1 m × 1 m) in same study field. The number of occurring species and cover degree with diversity (D), species diversity (H'), life forms, growth conditions, and dispersal types were measured regularly. The number of species and species diversity of the herbaceous layer at the mowing plots was higher than that at the control (no-

mowing) plots, three years after mowing. Mowing *P. chino* showed no effect on the cover degree in three years after mowing, but the effects appeared over three years. *L. platyphylla* and *O. japonicus* occupied much of the area of the faunistic composition at the herbaceous layer in both the mowing plots and control (no-mowing) plots in this time. The cover degree also occupied over 50% area in all plots. The cover degree of other species, which showed zoochory, was found to be high at the mowing plots. These results showed that the increasing light conditions resulted in high growth of herbaceous plants in a short time, around three years after mowing *P. chino* at the shrub layer. Further, mowing every year resulted in an increased amount of growing herbaceous plants.

4. Effect of mowing *P. chino* and different land types on the growth, flowering, and fructification of *L. platyphylla*

This section targeted *L. platyphylla*, which showed a high rate of species occurrence in reference surveys, field surveys, field experiments, and in a former study, 'effect of mowing *P. chino* on the amount of growing under different land types'. The author checked the growth (amount of leaves, seedlings growth, dry matter partitioning ratio, leaf greenness SPAD values, Photosynthetic rate, and net photosynthesis), flowering (flowering rate, the number of times of flowering, the number of inflorescences per stock, number of flowers per inflorescence), and fructification (pollinator activity: number of visiting pollinator individuals per 4 m², presence of fruits in stocks, fruit set), to observe the *L. platyphylla* distributed at both the mowing plots and control (no-mowing) plots. The related species *O. japonicus* and *O. planiscapus* Nakai were also checked to compare with *L. platyphylla* for this experiment. The results showed that the growth (amount of leaves, seedlings growth, SPAD, and maximum photosynthesis rate) of *L. platyphylla* at the mowing plots was higher than that in the control (no-mowing) plots. The maximum photosynthesis rate in February, April, and October was higher than that in June and August at both the mowing and control (no-mowing) plots. Net photosynthesis estimated by the light response curve was the highest in February at both the mowing and control (no-mowing) plots. It was decreased from April, and was the lowest in August at both the mowing and control (no-mowing) plots. The amount of flowering (flowering rate and the number of times of flowering) was much higher in the mowing plots than that in the control (no-mowing) plots. The number of the inflorescences per stock or the number of flowers per inflorescence were not different between the mowing and control (no-mowing) plots. The number of visiting individuals of pollinators per 4 m² to *L. platyphylla*, which indicated the amount of fructification, was much higher at the mowing plots than that at control (no-mowing) plots. Moreover, the average of number of visiting individuals of pollinator was higher at plots where the number of inflorescences per stock were higher. Halictidae formed over 50%, followed by

Syrphidae (around 20%) in the faunistic composition of insects, and *Bombus diversus* in Apidae formed a small part. The number of inflorescences per stock was higher at the mowing plots on end, but the *L. platyphylla* grown in control (no-mowing) plots sometimes did not show fructified seeds. The fruit set in 2017, seven years after mowing was 8.2% at mowing plots under natural conditions, but there was no fructification at the control (no-mowing) plots. The rate of fructification and fruit setting was 61.1%, and 41.7% at the mowing and control (no-mowing) plots, respectively, by artificial cross-pollination. These results showed that increasing the PAR after mowing *P. chino* was not effective in growing alone but also affected the flowering rate, or amount of flowering in *L. platyphylla*. The ability of fructification was high once the plant was pollinated by some insects, e.g., mainly Halictidae or Syrphidae. The number of pollinators were higher when numbers of inflorescences are high in *L. platyphylla* from the discussion on the relationships among the growth, flowering, and fructification. Fruit set was also increased when the flowering plants flocked in near places. Increasing the rate of flowering influenced the rate of fructification in *L. platyphylla* in case showing no differences in number of inflorescences per stock per unit area between mowing and control (no-mowing) plots. The number of leaves affected the amount of flowering (number of times of flowering). Especially, seventy percent in one *L. platyphylla* plant having beyond ten leaves blooming at a time per two years at least in the mowing plots. Thus, the amount of flowering (flowering rate and the number of times of flowering) is influenced by the amount of growth (amount of leaves). The light condition from late autumn to early spring, and the season of fallen tree effect on net photosynthesis contributed to increase the amount of leaves. Increasing the amount of growth under conditions of mowing *P. chino* was effective in increasing the amount of fructification.

Conclusion

These results are useful for the regeneration of abandoned secondary forests that have recently become a social problem based on reference studies, field surveys, and field experiments. The results obtained by the author were related to four points in this study. First, the species occurring in the abandoned substitutional forests included *L. platyphylla* and *O. japonicus* with *P. chino* as the shrub or herbaceous layer in the Kanto area. The plants in the faunistic composition of Quercetum acutissimo-serratae taken from the reference study were different from results of the field study. There were many fallen trees, e.g. *Q. serrata* and *V. dilatatum* distributed in the herbaceous layer from the 1970s to 1980s, based on data from the reference study. Recently, evergreen broad-leaved trees (shade requiring plants) were more found as the herbaceous layer. Second, the number of species in the herbaceous layer increased after the light condition was

changed by mowing *P. chino* manually using a sickle. Species diversity was also high at mowing plots compared to that at all control (no-mowing) plots in three years after mowing. The seeds from zoochory was dispersed from outside had germinated and grew after the light condition increased. Third, increasing the PAR at the fallen leaf stage of the canopy layer in deciduous forests after mowing *P. chino* was effective in increasing the growth (number of leaves, value of SPAD, and photosynthetic rate), amount of flowering, and amount of fructification of *L. platyphylla*, the representative species of the herbaceous layer. Fourth, pollinators were frequently effective in increasing the amount of fructification in mowing plots.

Application of this study to revegetate nature

L. platyphylla and *O. japonicus* have been widely used for landscaping. Some reports have published the effect of illuminance on growth. However, no data about flowering is available. Mowing *P. chino* increased the amount of flowering, effectively increasing the amount of sexual reproduction in native plant species. These results can be used for both natural forests including substitution forests and artificial landscapes in urban areas. This study was performed in Tama Hill, in the western suburbs of Tokyo. These results can also be used for other places that have problems in the management of abandoned substitution forests, e.g., Kamakura at the south of Tama Hill, Hiki Hill at the north of Tama Hill, and in western Japan where much *Pleioblastus argenteostriatus* (Regel) Nakai are distributed.

Some forest floor plants are distributed even under *P. chino* at abandoned substitutional forests in Tama hill and their neighbours, e.g., *C. goeringii* (Rchb. f.) Rchb. f., *Asarum tamaense* Makino, *Reineckea carnea* (Andrews) Kunth, *Iris japonica* Thunb, *Rohdea japonica* (Thunb.) Roth, *Acorus gramineus* Aiton, *Carex lenta* D. Don, and *Ophiopogon jaburan* (Siebold) Lodd.. Almost all of these plants belong to endangered species or indigenous species of Tama hills. We can apply this study to regenerate these above plants by mowing *P. chino* in the herbaceous or shrub layer at abandoned substitution forests.

謝辞

本論文をまとめるにあたり、多くの方々のご協力とご援助を頂きました。特に、東京農業大学 鈴木貢次郎教授には、終始ご指導ご鞭撻を頂き、心より感謝申し上げます。また、本論文の作成に当たり、副査としてご尽力いただき、多くの有用なご助言を賜りました、同大学 濱野周泰教授、高橋新平教授、亀山慶晃教授、明治大学 倉本宣教授に深謝致します。

さらに、本論文の執筆にあたって、東京農業大学造園科学科の教員の皆様にはご助言を頂く場を設けて頂き、論文のまとめ方や表現について多くのご指導を賜るとともに、研究以外の様々な場面に至るまで終始、叱咤激励していただきました。深く感謝申し上げます。

本研究の調査対象地である川崎市早野梅ヶ谷特別緑地保全地区は、川崎市と東京農業大学地域環境科学部の連携協定「かわさき多摩丘陵グリーン・コンソーシアム」に基づいて2010年より、8年間に亘る維持、管理が行われてきた場所であり、川崎市建設緑政局緑政部みどりの協働推進課には多大なご協力を頂きました。ここに深くお礼申し上げます。

なお、本研究の一部は、公益財団法人 小田急財団 2012年度研究助成、公益財団法人とうきゅう環境財団 2013年度研究助成、及び公益財団法人都市緑化機構 2016年度調査研究助成を受けました。また、東京農業大学総合研究所 2016～2018年度大学院博士後期課程研究支援制度の助成を受けました。ここに感謝御礼申し上げます。

本研究の成果は、多くの東京農業大学卒業生のご協力によるものです。特に現地踏査における植物調査においては、ランドスケープエコロジー研究室(現:造園植物・樹芸研究室)の野口翔氏、立川児太郎氏をはじめ、多くのご協力を頂きました。また現地調査では、同研究室の寺岡睦実氏のご協力を頂きました。深く感謝申し上げます。

最後に、常に励まし応援してくれた家族に、心から感謝申し上げます。