

アセビの生育立地と樹形の変異

池田 正¹⁾・大野 啓一¹⁾

Treeform Variation of *Pieris japonica* (Thunb.) D. Don on Various Habitats

Tadashi IKEDA¹⁾ and Keiichi OHNO¹⁾

Synopsis

As the reason of occurring of the *Pieris japonica* (Thunb.) D. Don on various habitats characterized with each environmental condition, it's thinkable that it corresponds to conditions sensitive. We studied about its survival strategy for difference of landform that are ridge and slope in Mt. Amagi. After that we found differences among their treeform. At the ridge it was single stem with tall and thick, on the other hand at the slope it was plural stems with short and thin though the volume of an individual was almost same. It means these differences of treeform were the survive strategy of *Pieris japonica* for different disturbances. Namely at the ridge it possess ability of compete by large stem, and at the slope it possess tolerance for disturbance by plural stem with sprouting.

1. はじめに

広い生育環境を持つ広布種は、その生存に最適な立地環境でなくても、そこでの生存を可能にする能力を有していると考えられる。Grime (1977) は、植物の適応力を適応戦略 (strategy) としてとらえ、競争型戦略、攪乱耐性型戦略、ストレス耐性型戦略の3つに類型区分した。植物種の環境に対する適応も基本的にこれらの3戦略に沿ったものと考えられ、植物の生存の阻害要因となる様々な外的ストレスや生育立地の攪乱に対して3

つのなかのいずれかの戦略をとると考えられる。

ストレスや攪乱に対する植物の適応の例に、個体の形態の変化が挙げられる(工藤, 1989; 1991; 島田, 1994; 久保, 1999)。萌芽幹の形成はその代表的な例であり、萌芽幹によって個体の修復や再生を行うことが報告されている(酒井, 1997)。

アセビ (*Pieris japonica*) は丘陵地から低山帯まで広い分布域を持つ代表的な常緑低木で、個体によっては根元から多数の萌芽幹を出して生育する (Fig. 1, 2)。



Fig. 1. Flowers of *Pieris japonica*

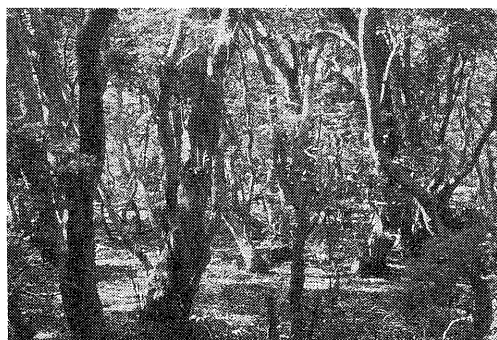


Fig. 2. Inner aspect of a forest floor of beech forest with *Pieris japonica*

1) 横浜国立大学 環境科学研究センター 植生生態工学研究室 〒240-8501 横浜市保土ヶ谷区常盤台 79-7
Department of Vegetation Ecotechnology, Institute of Environmental Science and Technology, Yokohama National University, Yokohama, 240-8501 Japan
(1999年11月1日受領)

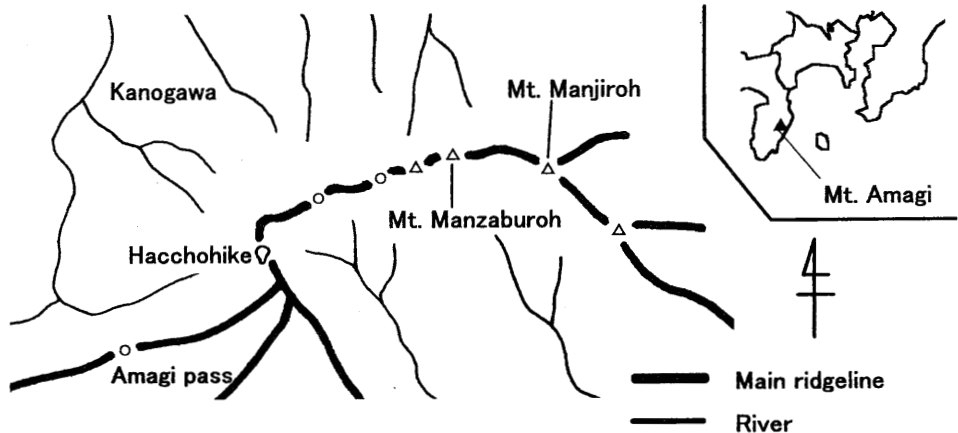


Fig.3. Key map of Mt. Amagi.

またアセビの生育する立地は多様で、乾燥した尾根や適度な斜面、陽性で温暖な林床や日陰で冷涼な林床など様々である。このような多様な立地条件下で生育可能なのは、アセビが様々なストレスや立地の攪乱に対する適応力を持っているため、萌芽幹の形成はその一つと考えられる。

筆者らは、伊豆半島天城山におけるこれまでの植生調査を通して、ブナ林の林床に生育するアセビの樹形が尾根と斜面で異なることを観察した。そこで本研究では、地形と樹形との関連に注目し、立地条件の異なる尾根と斜面に生育するアセビの萌芽形態にどのような相違があるのかを把握し、それぞれの立地におけるアセビの生存戦略について明らかにすることを目的とした。

2. 調査地および調査方法

調査は、伊豆半島の中央部に位置する天城山において行った (Fig. 3)。

天城山は標高 1,405.6m の万三郎岳を主峰とする連山である。第四紀の火山で、約 3 万年前には天城山本体の概形ができた (倉沢, 1959; 荒巻・葉室, 1977)。比較的新しい火山であるにも関わらず、本地域では年間降水量 (3575mm, 天城山, 1997) が多いことから山腹斜面には比較的多くの浸食谷が発達している。

天城山の標高約 1,000~1,400m の間にはブナ林など自然林が広く成立している。アセビは尾根から斜面にかけて広く生育しており、ブナ林の林床や低木林などに高常在度で出現する。この地域の森林は厳重に保護されているため人為的な攪乱が少なく、樹木の自然な状態を確認することができる。

万三郎岳から北東にのびる尾根とその側面の斜面に調査区を設けた (Fig. 4)。尾根には 30m×30m のコドラートを、斜面には 10m×70m のベルトトランセクトを斜面を構成する地形要素を含むように設置した。樹高 1.5m 以上のアセビの個体ごとの幹全てについて高さや胸高直径を計測した。尾根と斜面の調査区の攪乱の規模や頻度などの違いを調査区内の現状から判断し、簡易測量によって作成した調査区内の地形図によって確認を行った。

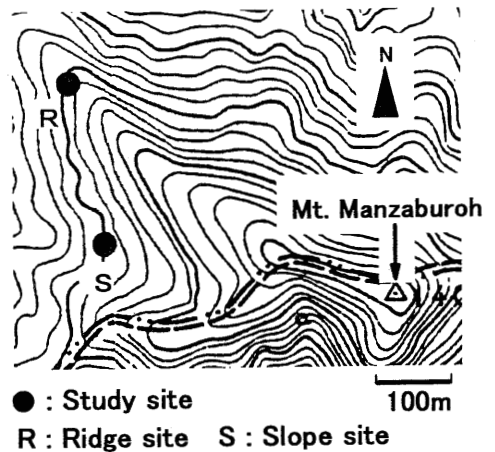


Fig. 4. Study sites.

Table 1. Size differences of *Pieris japonica* between ridge and slope

	Ridge	Slope	Significance
Individual density (individual/a)	6.56	4.71	
Average volume (m ³ /individual)	0.05 ± 0.04	0.04 ± 0.05	N. S.
Average height (m)	4.37 ± 1.18	3.19 ± 1.38	$p < 0.01$
Average dbh (m)	0.11 ± 0.03	0.08 ± 0.04	$p < 0.01$
Number of sprouts in an individual (No./individual)	1.08 ± 0.28	1.73 ± 0.84	$p < 0.01$

N. S. : Not significance

3. 結果

3.1 アセビの樹形と材積

Table 1 にアセビの個体サイズをまとめた。尾根では1アールあたり6.56個体、斜面では4.71個体が確認された。胸高断面積に高さをかけたものを材積とした。また、株の中で最も高い幹の高さを樹高とした。

1個体の平均材積は、尾根では $0.05 \pm 0.04 \text{ m}^3$ 、斜面では $0.04 \pm 0.05 \text{ m}^3$ で有意差は認められなかった。しかし、平均樹高は尾根では $4.37 \pm 1.18 \text{ m}$ 、斜面では $3.19 \pm 1.38 \text{ m}$ と、尾根で高く斜面で低かった ($p < 0.01$, t 検定)。また幹の平均胸高直径は尾根では $0.11 \pm 0.03 \text{ m}$ 、斜面では $0.08 \pm 0.04 \text{ m}$ と、尾根で太く斜面で細かった ($p < 0.01$, t 検定)。1株あたりの萌芽幹の平均本数は、尾根では 1.09 ± 0.28 本、斜面では 1.73 ± 0.84 本と、尾根ではほぼ単幹、斜面では萌芽幹が形成されていた ($p < 0.01$, t 検定)。

Fig. 5 に1個体あたりの萌芽幹の本数を尾根と斜面で比較したものをまとめた。尾根では91.2%の株が単幹であるのに対し、斜面では単幹のものは48.5%と半減し、萌芽幹を形成する個体は51.5%と多い。

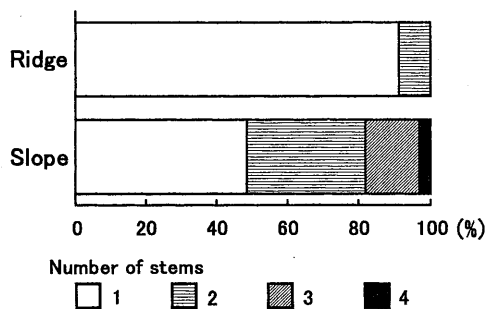


Fig. 5. Difference in the number of stems in an individual between ridge, and slope.

の樹形の違いを模式図で表した。

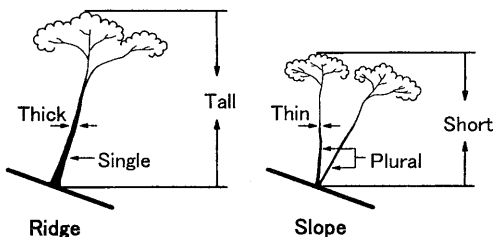


Fig. 6. Difference of treeform between ridge and slope.

3.2 尾根と斜面の地表面の状況

一般に萌芽幹の形成は、樹木に対する直接的あるいは間接的な影響を及ぼす生育立地の攪乱の後に顕著にみられることが知られている(頭山・中越, 1992; 酒井, 1997)。土壌浸食などの立地の攪乱に伴う樹木の損傷や外的ストレスが萌芽幹の形成の大きな要因になると考え、アセビの生育する尾根と斜面における土壌浸食の程度を比較した。調査区内の現状からは、尾根、斜面ともに斜面崩壊などの大きな攪乱のあとは確認できなかった。しかし、尾根は地表面の起伏が少なく比較的平坦であるのに対し、逆に斜面では谷が入り込むなど起伏に富んだ地形を呈していた (Fig. 7)。

Fig. 6 に、以上の結果をまとめ、尾根と斜面で

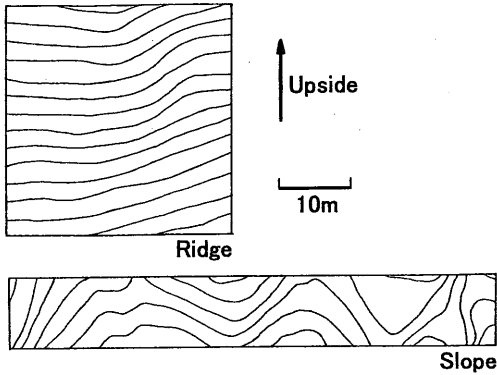


Fig. 7. Topographic map of study site.
Contour interval is 1m

4. 考察

4.1 アセビの生育立地と生育型

アセビの1個体あたりの材積は尾根と斜面では差がなかったにも関わらず、尾根のアセビは樹高が高く幹は太く単幹であったのに対し、斜面のアセビは樹高が低く、幹は細く萌芽するという結果になった (Table. 1, Fig. 6)。このようなアセビの生育状況から判断して、尾根では主幹の樹高・肥大成長を優先し、斜面では、萌芽幹の形成を優先すると推測される。

4.2 尾根と斜面の立地条件

アセビの生育に違いを生じさせる要因を把握するために、尾根と斜面での立地条件の違いについて検討した。

尾根と斜面の地表面の状況を比較した結果、尾根の地表面は比較的平坦であるが、逆に斜面は起伏に富んでいた (Fig. 7)。このことから、尾根は表土浸食が少なく安定した立地であるのに対し、斜面は表土浸食という小規模で定常的な攪乱が発生する不安定な立地を含むと考えられる。

植物の生育に影響を与える立地条件のうち、降雨起源の水の作用が尾根と斜面では大きく異なる。水は重力に従って時間とともに尾根から斜面に移動するが、その際に2種類の物理的作用が働く。乾湿の差をもたらす作用と、地表流による表土の浸食作用である。降雨後、尾根は時間的に早く乾燥し、斜面は遅くまで湿潤な状態が続く。従って、湿潤な環境下の斜面ではすぐに土壤中の水は飽和し、土壤に入らなかった水は表面流となり表土を浸食する (竹下, 1996)。

このような水の物理的作用によって、尾根では乾燥かつ安定、斜面では湿潤かつ不安定という相反する立地条件が成立する。アセビ1個体の材積に尾根と斜面で大きな差が認められなかったことから、水分ストレスがアセビの成長の阻害や萌

芽幹形成の要因になるとは考えにくい。

4.3 アセビの生育型と生存戦略

アセビの樹形が尾根と斜面で異なるのは、表土浸食の多少という攪乱の違いに対応して、それぞれ生育型を変える生存戦略をとった結果と考えられる。

表土浸食が少なく安定した尾根では主幹を高く太くすることで光獲得のための競争力を強化する。成長に対する水分ストレスの影響は低いと考えられることから、競争型戦略を選択することができる。逆に表土浸食が定常的に発生する不安定な斜面では主幹は傾斜しやすい。そこで萌芽によって主幹を交代し、少しでも上方に樹冠を広げて受光体制を整えることで攪乱に対する耐性を強化したと考えられる。これに関連して、酒井 (1995) は、谷沿いの急斜面や谷底部など頻繁に斜面崩壊などの攪乱の発生する立地に多く生育するフサザクラ (*Euptelea polyandra*) は自然状態でよく萌芽し株立ち樹形となることと、成長するにしたがって次第に母幹は傾いてゆき、萌芽は母幹が傾斜したことによって生じた地際上の空間を埋めるように成長していたことを述べている。アセビの生育立地はフサザクラと比較して安定していることや、アセビの成長速度はフサザクラと比較して遅いため、フサザクラのように樹形の形成過程を明確にするのは困難だが、斜面に生育するアセビは基本的にフサザクラと同様の生存戦略をとっていると考えられる。

4.4 萌芽幹の形成に関わるその他の要因

本研究は、アセビの萌芽幹の形成について尾根と斜面における立地の安定・不安定など定性的で間接的な要因に基づいて論じたものである。攪乱の規模や頻度など直接植物に作用する要因と萌芽幹形成との関係について考慮する必要がある。

園山ほか (1997) は、林冠下に樹冠を広げるアオダモ (*Fraxinus lanuginosa* f. *serrata*) について、萌芽幹形成はギャップ形成に依存しているとしている。このことから、萌芽幹形成の要因は攪乱だけでないと考えられ、光環境をはじめとする他の環境要因との関係についても考慮する必要がある。

アオダモ以外に適応戦略がみられる例としてウラジロタデ (*Pleuropteropyrum weyrichii*) が挙げられる。ウラジロタデにとって形態変異は、成長様式やフェノロジー、繁殖様式による適応を反映した結果であった (工藤, 1989; 1991)。萌芽の生態的な意義には、外部ストレスに対する個体の維持機構や母幹の死亡に備えた稚樹バンクとしての役割のほかに、無性繁殖の一種としての

役割が挙げられる(園山ほか, 1997)。ニワトコ (*Sambucus racemosa* ssp. *sieboldiana*) やノリウツギ (*Hydrangea paniculata*) など、萌芽株を形成して主幹はつねに若いシュートにおきかわっている樹種がある(渡邊, 1994)。生育型の変化を光獲得競争や個体維持のためとしてのみ捉えるのではなく、それ以外の繁殖戦略上の意義についても検討し、総合的に判断する必要がある。

本研究では、高さ 1.5m 以上の幹を成木と同等の機能を獲得し適応に成功した結果として考え、高さ 1.5m 以上の幹についてのみ検討した。しかし、生育型を正確に把握するには、稚樹バンクの役割を持つと考えられる高さ 1.5m 以下の萌芽の形成特性についても考慮する必要がある。

おわりに

植物社会学は、種組成、階層構造、分布、生育環境などの解析により、植物群落の社会的構造と生態的機能を明らかにする研究分野である(大野, 1999)。Braun-Blanquet(1964)は、植物社会学の主要な研究課題の一つとして生育型および生活形の分析を挙げている。一般に生育型の分析は、ある一つの群集の生育型特性を明らかとする目的で行われる。

森林など多層構造の群集では、構成種の大部分は標徴種や区分種以外の広布種である随伴種によって占められている。しかし、随伴種の中には、本研究で明らかにしたように、ブナ林の林床で広範に生育するアセビなど、尾根や斜面など微妙な生育立地の違いを反映して、樹形など生育型を変化させる植物もみられる。

従来の植物社会学では亜群集以下の下位単位は土地的一生態的要因に起因した種組成の変動により区分される(Tüxen & Kawamura, 1975)が、同じ種の生育型の違いを識別種として用いた研究は少ない。アセビの樹形の違いが土地的一生態的要因に起因していることから、アセビの生育型による下位単位の識別も可能である。このような植物の生育型や生活形が群集区分に有効とする考えは、群集生態学としての植物社会学的研究の課題であり、さらにこの分野での研究を深化させる契機となる。

謝辞

本研究を進めるにあたり、本学環境科学研究センターの島野光司研究員には有益な御助言を賜った。また現地調査には本学工学研究科の楠本良延、斎藤 均の両氏に御協力頂いた。以上の方々へ心から御礼申し上げる。

摘要

1. 天城山において尾根と斜面の生育立地の違いに対応したアセビの生存戦略について検討した。

2. 尾根と斜面では、アセビの樹形に大きな違いがみられた。材積は尾根と斜面では差がなかったにも関わらず、尾根では樹高が高く幹は太く単幹で、斜面では樹高が低く幹は細く萌芽していた。

3. 尾根と斜面の立地条件の違いとして、地表流による表土浸食が考えられた。尾根は比較的平坦で、表土浸食が少ない安定した立地であるのに対し、斜面は浸食谷や起伏があり、表土浸食が定期的に発生する不安定な立地を含んでいた。

4. アセビが立地条件に応じて樹形を異にする現象は、表土浸食という小規模で定期的な攪乱の違いに対し異なる生存戦略をとった結果と考えられる。尾根では主幹を大きくすることで光獲得のための競争力を強化し、斜面では萌芽によって主幹を交代し、表土浸食に対する耐性を強化するといったアセビの生存戦略として理解される。

引用文献

- 荒巻茂雄・葉室和親 1977. 東伊豆単成火山群の地質。-1975-1977 中伊豆の異常地殻活動に関連して-。地震研究所彙報, 52:235-275.
- Braun-Blanquet, J. 1964. *Pflanzensoziologie*. 3ed., Springer, Wien, New York, 865pp.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, 111:1169-1194.
- 久保満佐子・島野光司・崎尾 均・大野啓一 1999. 溪畔林域に適応したカツラの更新特性 (2) 地形と萌芽形態の対応からみたカツラの萌芽特性。第46回日本生態学会講演要旨集, p. 138.
- 工藤 岳 1989. ウラジロタデの生態的変異について。日本生態学会誌, 39:37-44.
- 工藤 岳 1991. ウラジロタデの生態的変異について(第二報)。日本生態学会誌, 41:25-30.
- 倉沢 一 1959. 伊豆・天城火山群の岩石学および化学的性質。地球科学, 44:1-17.
- 大野啓一 1999. 多次元的群落分類のすすめ。Actinia (横浜国立大学教育人間科学部 理科教育実習施設研究報告), 12:95-102.
- 園山 希・渡辺展之・渡辺 修・丹羽真一・久保田康裕 1997. 針広混交林における林木種の萌芽特性と個体群動態。日本生態学会誌, 47: 21-29.

- 酒井暁子 1995. 河谷の侵食作用による地表の攪乱は森林植生にどのように影響しているのか? 日本生態学会誌, 45:317-322.
- 酒井暁子 1997. 高木性樹木における萌芽の生態学的意味. -生活史戦略としての萌芽特性-. 種生物学研究, 21:1-12.
- 島田和則 1994. 高尾山における先駆性高木種5種の地形分布と樹形の意義. 日本生態学会誌, 44:293-304.
- 竹下敬司 1996. 3.7 植生, 土壌, 水と地形変形プロセスの制御. 「水文地形学. -山地の水循環と地形変化の相互作用-」 恩田裕一・奥西一夫・飯田智之・辻村真貴編. pp.151-163. 古今書院, 東京.
- 頭山昌郁・中越信和 1992. 森林攪乱の生態学的考察. 生物科学, 44(3):113-127.
- Tüxen, R. & Y. Kawamura, 1975. Gesichtspunkte zur syntaxonomischen Fassung und Gliederung von Pflanzengesellschaften entwickelt am Beispiel des nordwestdeutschen Genisto-Callunetum. *Phytocoenologia*. 2:87-99.
- 渡邊定元 1994. (4) 萌芽性クローン群の場の占有. 「樹木社会学」, pp.161-162. 東京大学出版会, 東京.