



山梨県東部のアカマツ林とコナラ林における 他感作用の強度と発現要因

Litter accumulation and allelopathic activity in the forest of
Pinus densiflora and *Quercus serrata* in Yamanashi Prefecture, Japan

桑原 大

Dai KUWAHARA

【要旨】

山梨県東部のアカマツとコナラが優占する林分において、土壌やリターと他感作用強度との関わりについて検討した。リターの他感作用強度を検定した結果、落葉に比べて、その分解物である腐葉は他感作用強度が弱く、リターから他感物質の溶脱が認められた。コナラのリターはアカマツのリターに比べて他感作用強度が強い傾向がみられた一方で、土壌の他感作用強度はアカマツ林下で強く、また、5cm 深と 20cm 深の土壌を比較すると、5cm 深の土壌で強かった。5cm 深の土壌ではリター堆積量が多いほど他感作用強度が強く、炭素含有率と他感作用強度には相関がみられた ($r^2=0.78$)。アカマツ林下の土壌で他感作用が強く発現したのは、厚く堆積したリターが他感物質を供給しているためであり、リターの堆積や分解などによる他感物質の供給量の違いが作用の他感作用の発現に大きく影響を与えることが示唆された。

キーワード：アレロパシー、リター、森林土壌、樹種、生長抑制

1. はじめに

森林内では、攪乱によって森林の一部にギャップ、あるいは大部分の消失が起こると、攪乱直後にはパイオニア種と呼ばれる陽樹が良好な光条件を求めて侵入する。その後、林冠が閉鎖していくことで林床の光条件が低下すると、被陰された環境においても更新が可能な陰樹へと遷移が進む(沼田・岩瀬 1975)。日本列島では温量指数に応じて、西南日本ではカシ、シイ類を主とした暖温帯常緑樹林に、東北日本ではブナを代表とする冷温帯落葉樹林が分布する(吉良 1971)。森林の更新が種間競争を通じて陽樹から陰樹へと進むため、その主要因としては光条件が考えられてきた。しかし、一方で、植物が持つ固有の化学物質

(藤井ほか 1991)によって、植物どうしは他感作用つまりアレロパシーで影響を及ぼし合っていることが分かってきた(藤井ほか 1990)。

他感作用(アレロパシー)とは、「ある植物から放出される化学物質が、他の植物や微生物に何らかの影響を与える現象」を意味する。セイタカアワダチソウ、アレチウリ、オオブタクサのように大きな群落を形成する外来植物に強い活性がみられる(浦口ほか 2003)ことから、他感作用は外来植物の分布拡大など、植物の生存戦略との関係の中で重要な役割を果たしている可能性も考えられる。

他感物質は葉や根から放出されることや(藤井 2000)、木本類の種類により他感作用に差があること(高橋 1999、猪谷ほか 1999)が報告されている。また、土壌やリターを介した

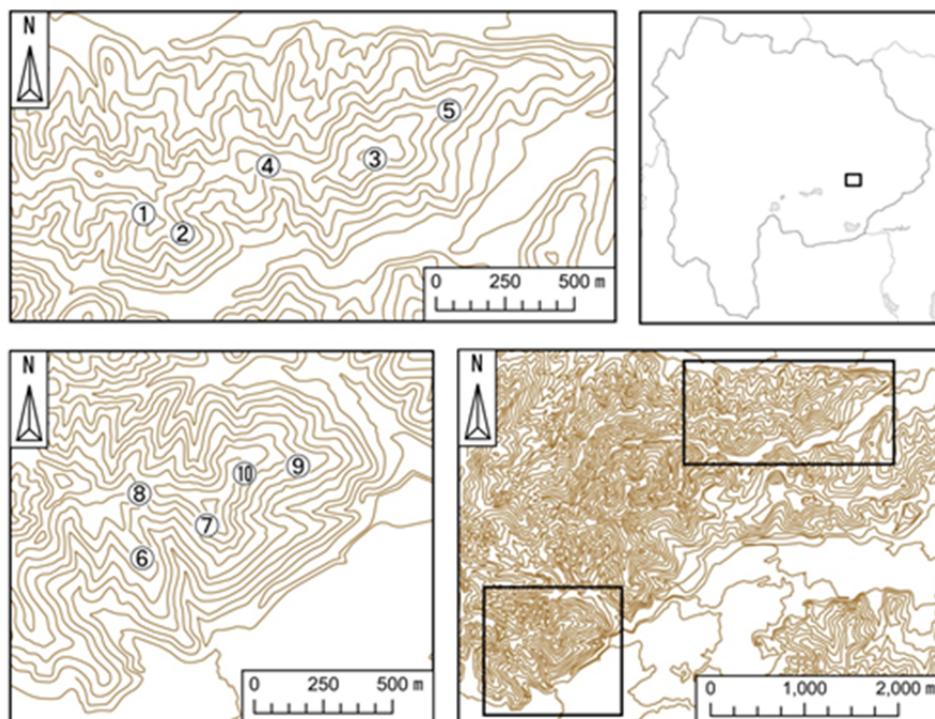


図1 調査地概要：山梨県都留市

他感作用の強度を調べた研究例として、エニシダ由来の他感物質の検定と作用経路と土壌の関係について(堀江ほか 1989)や、マサ土と黒ボク土を用いた場合のエニシダ(*Cytisus scoparius*)の他感作用の発現に及ぼす土壌要因の影響(渋谷ほか 1994)などがあり、樹幹流下土壌にも他感作用がみられること(伊藤ほか 2003)などが報告されている。土壌中での他感作用の発現に影響を与える作用経路は複数の要素が考えられ、さらに詳しい研究が必要であると考えられる。また、他感作用の研究は室内や圃場実験が多く、野外での他感作用に関する研究は少ない。

Lee and Monshi(1963)は、他感作用を持つ樹種として考えられているアカマツ(*Pinus densiflora*)に注目した研究を行っている。この研究では、まず日本と韓国の一部におけるアカマツ林下での下層植生の優占度を整理したうえで、アカマツの落葉や根の抽出液を用いた実験により、優占度の低い下層植生に対し生育阻害作用がみられることや、アカマツ林下で採取した土壌を用いた栽培実験で、野外

での下層植生の優占度と栽培実験での生育状態が対応していることなどを報告している。しかし、栽培実験に用いた土壌の抑制作用がどのような要素に規定されたかについては明らかになっておらず、他感作用の発現要因を明らかにする必要がある。

本研究ではアカマツに加えて、関東近縁部で優占する代表的な高木構成種であるコナラ(*Quercus serrata*)に注目して、この二種の樹林下の土壌および堆積するリターにおける他感作用の発現要因を明らかにし、樹種構成やリター堆積量、森林土壌などの林分環境が他感作用の強度に与える影響を明らかにすることを目的とする。

2. 調査地概要

調査地は、山梨県都留市の西部に位置する東西に伸びる尾根2ヵ所(北緯 35 度 33 分・東経 138 度 53 分、北緯 35 度 32 分・東経 138 度 50 分)である(図 1)。この地域ではアカマツ

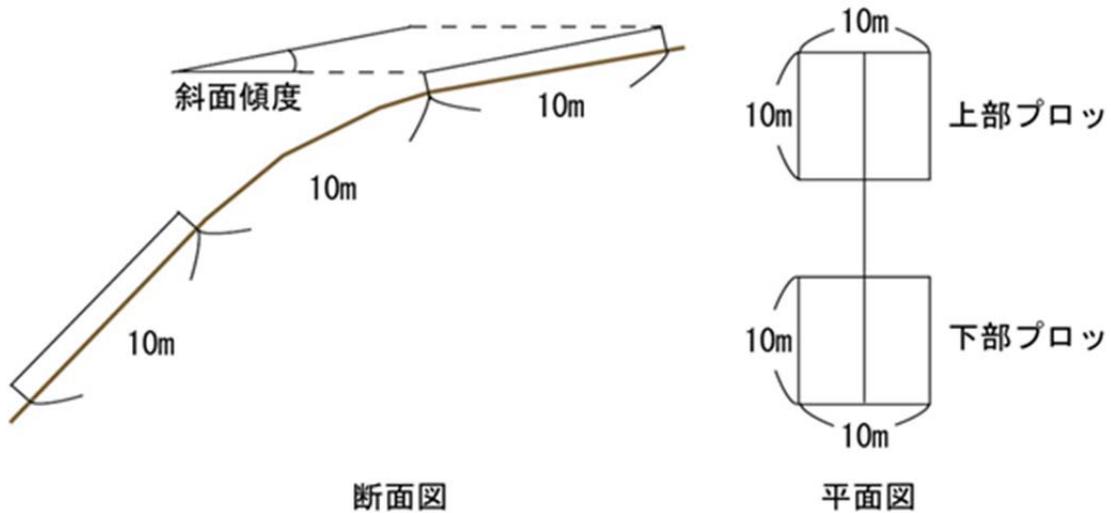


図2 地形断面とプロットの設置方法(模式図)

林が広く分布しており、調査地ではアカマツ林、コナラを優占種とした落葉樹林、スギとヒノキの植林がモザイク状に分布している。これらの林分から1カ所の尾根に対して5地点、合計10地点を選び、調査地点とした(図1)。調査地点は日射の影響を考慮し、南東から南西向きの斜面とし、また、ササ類が林床に繁茂している影響を避けるため、草本層にササが優占していない地点を調査地を選んだ。調査地点の標高は590m~660mであり、すべての調査地点の土壌は、褐色森林土壌に分類される(国土庁土地局国土調査課 1973)。調査地から北へ5km程度の位置にあるアメダス大月(標高364m)における2000年から2009年までの10年間の年平均降水量は1412mm、年平均気温は13.3°Cである。

10カ所の調査地点において、稜線付近から斜面下部に向かって30mのラインを設定した。ライン上部から10mと下部から10mに設定したラインを中心として10m×10mの調査プロットを設置した(図2)。プロット内における樹高4m以上の樹木について毎木調査を実施し、林層を高木層、亜高木層に分類した。樹高4m未満の樹木については樹高と個体数を測定した。各層に関して被度と群度を調査することで、優占種を特定した。また、プロット内における任意の点において1m×1mの

サブプロットを設置し、サブプロット内の草本層の被度と群度を調査したうえで、サブプロット上の高さ1.5mで魚眼レンズ(SIGMA社10mmF2.8 EX FISHEYE)を装着したデジタルカメラ(Nikon社D5000)によって全天写真を撮影し、解析ソフト(CanopOn2)を用いて、林冠植被率を求めた。

各ラインの種組成を表1、表2に、林冠植被率を表3に示す。高木層において被度が2以上となった樹種は、ライン1、2、6、7ではアカマツ、ライン3、8とライン9の斜面下部ではアカマツ、コナラ、ライン9の斜面下部ではアカマツ、コナラに加えホオノキ、ライン4、5、10ではコナラであった(表1、表2)。本研究では高木層の被度によって、ライン1、2、6、7をアカマツ林、ライン3、8、9を混交林、ライン4、5、10をコナラ林と定義した。林冠植被率は、各林分に大きな差はなかった。

設定したラインに沿ってハンドレベルを用いた簡易測量によって、プロットの平均傾斜を算出した。各ラインの地形断面を図3に、各プロットの平均傾斜を表4に示す。稜線に近い上部斜面の斜面傾度は多くの地点で緩く、2地点で10°以下、6地点で10~20°であり、20°以上であったのは、ライン5(24°)とライン7(22°)の2地点であった。一方、斜面下部では上部と比較して傾斜が急であり、6地点で

表1 ライン1~5の種組成

種名	ライン1		ライン2		ライン3		ライン4		ライン5	
	斜面上部	斜面下部								
アカマツ	5・5	4・4	5・5	5・5	4・4	3・3	4・4	4・4	5・5	5・5
コナラ	1・1	+			2・2	2・2	+	+		
ヤマザクラ	+						+	+		
高木層		+			+					
クリ		+								
ホオノキ		+								
スギ						+				
クスギ							+			
ガマズミ	+							+		
ツノハシバミ	2・2	+			+		+			
ヤマウルシ	+				+		+			
マルバアオダモ	2・2		+	3・3	+	1・1	+	+		
エゴノキ	+	2・2	3・3	+	+	+	+	+		
イロハモミジ		+			+					
ウリカエデ		2・2	+	+	+		+			
エンコウカエデ		2・2	+		+	+	+		2・2	
イスツグ		+								+
ホオノキ		+								+
ムラサキシキブ			+							
コナラ			+	+	+	3・3	3・3	+		
ヤマザクラ			3・3	3・3			2・2	2・2		
ヤマコウバイ					1・1					
クサギ					+					
ネムノキ					+					
ダンコウバイ					+			+		
クサギ						+				
クロモジ						+				
クリ							+			
クサギ							+			
ミズキ							+	1・1		
リョウブ								+		
フジ		+								
マンサク		+								
ヤマボウシ		+								
ヤマザクラ		+	+	+			+			
ツクバネウツギ		+	+				+			
コゴメウツギ		+		+		+	1・1	+		
クロモジ		2・2		+	1・1	2・2		+	+	
マルバアオダモ	1・1		+		+	1・1	+	1・1	+	
ムラサキシキブ	+			+			+		+	
エンコウカエデ	+			+		+	+		+	
ヤマツツジ	2・2	+	+	1・1	1・1	+	3・3	2・2	+	+
ツノハシバミ	+				1・1				1・1	2・2
ホツツジ		+								
イスツグ		+								
ノイバラ		+	+				+			
イスザンショウ		+					+			
エゴノキ		+	2・2	3・2				+		
キブシ		+						+		
ガマズミ		1・1		+	+	1・1	+		+	
ダンコウバイ		+			+	+			+	
ヤマコウバイ		+								+
コナラ			+	1・1						
アブラチャン			+							
イロハモミジ				+						
ネムノキ					+					
ミズキ					+	+				
エゾエノキ						+			1・1	1・1
サンシュユ								+		
ミヤマウグイスカズラ								+		
ネジギ								+		
ヤマハギ								+		
ウリカエデ								+		
オトコヨウゾメ									+	
ホオノキ									+	
ウツギ									+	
リョウブ									+	+
サンショウ									+	+
イロハモミジ	+									+
ヤマウルシ	+			+						
アズマネザサ	+	+			1・2					
クロモジ	1・1	2・1	2・1			2・2	+	+		
ウリカエデ	+	+				+	+			
ダンコウバイ	+	+		+		+	+			
コゴメウツギ	2・2	2・1		1・1	+	+	+	+		
コウヤボウキ	+		2・2	+	+	+	1・1	+		
ヤマツツジ	1・1	+	+	2・1		1・1	2・2	1・1		
ヒカゲスゲ	+	+		+				+		
エンコウカエデ		+								
ミヤマクマザサ		+					+			
ムラサキシキブ		+				+	+	+	+	
チゴユリ		+	+			+	+	+	+	
マルバアオダモ		+			1・1	+	+	+		
ヘクソカズラ		+		+		+	+	+		
ミツバアケビ		+				+	+	+		
タチドコロ			+				+	+		+
サルトリイバラ			+	+	+	+	+		+	+
ガマズミ				+		+	+			
ヤマノイモ					+	+				
コナラ					+	+			+	+
コナラ					+	+			+	+
ハンショウヅル						+	+			
アケボノスミレ							+		+	
ノイバラ								1・1		
エゴノキ								+		
クサギ								+	1・1	
ツクシハギ									+	+
フジ									1・1	
サンショウ									1・1	1・1
エゾエノキ									+	+
アケビ									+	+

- 1)表中の数字は被度・群度を示す
- 2)草本層はサブプロットにおける調査結果

20~30°、4地点で30~40°であった。上部と下部との傾斜の差は、5地点で10~20°、4地

点で20~30°であったが、ライン5のみ傾斜の差は1°と非常に小さかった。

表2 ライン6~10の種組成

種名	ライン6		ライン7		ライン8		ライン9		ライン10	
	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部
アカマツ										
コナラ	5・5	5・5	5・5	5・5	2・2	3・3	3・3	2・2	4・4	5・5
高木層					2・2	3・3	2・2	2・2	1・1	5・5
ホオノキ							+			1・1
クリ										
アズキナシ										
ネムノキ	+									1・1
アズキナシ	+									
ダンコウバイ	+							+		
コナラ	1・1	3・3			1・1	1・1		1・1		
マルバアオダモ	+		+	1・1		1・1			+	1・1
ウリカエデ	+								+	
ケヤキ	+									+
中高木層										
クマノミズキ			1・1	+	+					
エンコウカエデ			+							+
アオハダ					+					
ムラサキシキブ						+				
クロモジ						+				
ホオノキ										+
サンショウ										+
ウツギ										+
ウリカエデ	+									+
コナラ	2・2	2・2	3・3	3・3						
ヤマツツジ	3・4	3・4	2・2	+	1・1	3・3	3・3	3・3	1・1	1・1
アズキナシ		+	3・3	+	+	+		3・3		
マルバアオダモ		1・1	1・1	1・1	+	+	+			
ガマズミ		1・1	+	2・2	3・3	1・1	+	+		
クロモジ		1・1	1・1	+	1・1	+	1・1	+	2・2	
ノイバラ		+	+	+		+				+
ウツギ		+	+	+		+				1・1
クリ										
アオハダ			+							
クマノミズキ			+				+			
アブラチャン			+		+		+			
キブシ			+					+		
ツノハシバミ				+					+	
低木層										
ヤマコウバシ				+						
カマツカ				+						
フジ				+						
ダンコウバイ				1・1	+	+	+	+		
コゴメウツギ				2・2	1・1	1・1	+	+	+	+
ムラサキシキブ					+	+	+	+		
ケヤキ					+	+				
イヌシデ					+	+				
サンショウ					+					1・1
ウリハダカエデ					+					+
ツクバネウツギ					+	+				+
ニシキギ										+
イヌシデ										+
イボタノキ										+
クサギ										+
エンコウカエデ										+
イロハモミジ	+									
ウリカエデ	+									
ヤマハッカ	+									
ミヤマクマザサ	+	1・1								
ハクウンボク	+		+		+					
ツタウルシ	+	+			+		+			
チユウリ	+	+			+		+			
アズキナシ	+	+	+		+		+			
タネドコロ	+	+	+	+	+	+	+			+
ミツバアケビ	+	+	+	+	+	+	+			+
ガマズミ	1・1	+	+	+	1・1	+	+	+		1・1
コウヤボウキ	1・1	2・2	1・1	1・2		+	+	+	1・2	+
ケヤキ	+					+		+	1・1	+
クマイチゴ	+				+			+	1・1	+
ウリハダカエデ		+								
コナラ		+	1・1	+	+	+	1・1	1・1	+	
マルバアオダモ		+			1・1	2・2	1・1			
ダンコウバイ		+	+							+
ヤマツツジ		+	+			1・1				+
ヘクソカズラ			+			+				
ツクシハギ			+				+			
ムラサキシキブ			+		1・1			+		
ヒカゲスゲ			+	+	+			+		
クロモジ			+		1・1	1・1		+	1・1	
コゴメウツギ						1・2	+	+	1・1	
ウツギ				1・1						
ズシギ				+						
アブラチャン				+						
コナラ				+						
アケボノスミレ				+						+
フジ				1・1						+
オオバギボウシ					+					
シモツケ						+				
ヤマノイモ							+			
エンコウカエデ							+		1・1	+
サンショウ								+	+	
コマユミ									+	
イボタノキ									+	+

- 1)表中の数字は被度・群度を示す
- 2)草本層はサブプロットにおける調査結果

3. 現地調査および実験の方法

2010年10月にサブプロット内において、5cm深と20cm深における土壌と、土壌採取地点の表面20cm×20cmの範囲内に存在するリターを、L層(リター層)と、F層(腐葉層)に

表3 各ラインの斜面上部と下部における林冠植被率(%)

林冠植被率	ライン1		ライン2		ライン3		ライン4		ライン5	
	斜面上部	斜面下部								
	91	91	87	88	91	91	90	91	89	87

林冠植被率	ライン6		ライン7		ライン8		ライン9		ライン10	
	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部
	85	85	84	85	90	87	89	89	88	89

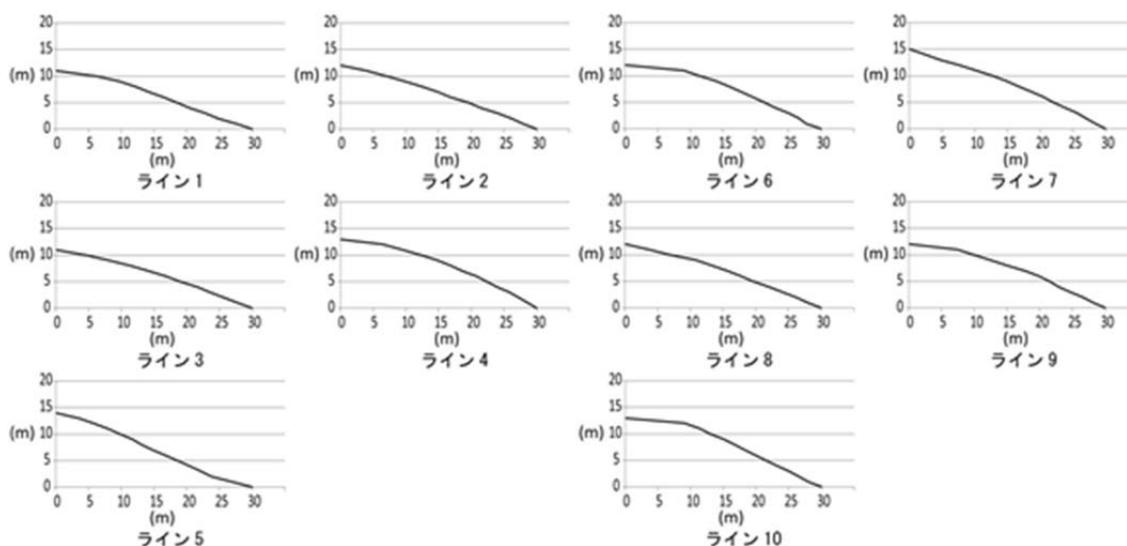


図3 各ラインの地形断面

表4 各プロットの平均傾斜(°)

平均傾斜	ライン1		ライン2		ライン3		ライン4		ライン5	
	斜面上部	斜面下部								
	12	25	18	28	15	27	13	40	24	25

平均傾斜	ライン6		ライン7		ライン8		ライン9		ライン10	
	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部
	9	35	22	38	16	29	9	25	12	35

分けて採取した。また、2010年11月下旬には、今年度のリターとみられる原型をとどめた落葉も採取した。採取した土壌は風乾後に1mmメッシュの篩で篩別し、礫と細根を除去し、リターについては風乾した試料を分析に用いた。

土壌の基本的な特性を検討するために、首都大学東京の実験室において、ガラス電極法(東興化学研究所、pH METER TPX-90i)によりpH(H₂O)を測定した。また、およびNCアナライザー(住化分析センター、Sumigraph NC-22F)を用いて炭素含有率を測定した。

他感作用の検定は、リターに関してはサンドイッチ法(藤井 1994)を、土壌に関しては根圏土壌法(古林ほか 2003)を参考にし、レタスを用いたバイオアッセイによって実施した。レタスは同法の検定植物としてもっとも適当であると報告されている(猪谷ほか 1998)。

リターの他感作用の検定に関しては、2010年11月に採取した原型をとどめたリターを落葉、2010年10月にF層として採集した原型をとどめていないリターを腐葉と定義した。ライン2、7におけるアカマツの落葉と腐葉、ライン5、10におけるコナラの落葉と腐葉を

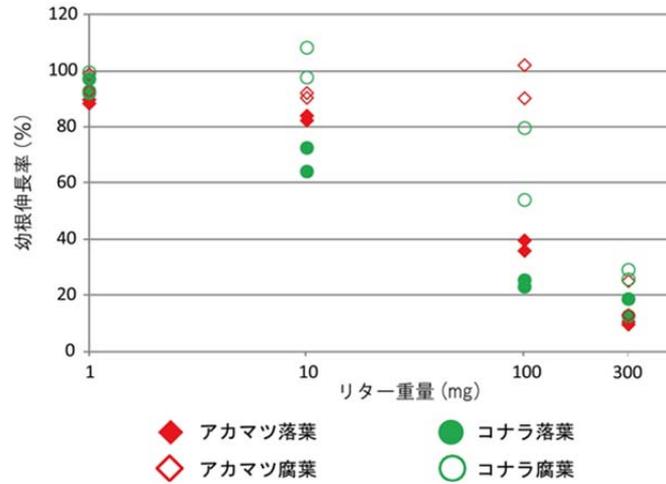


図4 リターの他感作用強度

試料とし、6穴マルチディッシュにそれぞれ1mg、10mg、100mg、300mgを秤取した。そしてオートクレーブにより滅菌した0.75%の寒天液5mlを添加し、葉を浮かせた状態でゲル化させ、寒天液を5mlさらに加えた。

土壌の他感作用の検定に関しては全プロットで採取した風乾土壌1.5gずつを秤取し、寒天液5mlを添加し、攪拌した後、懸濁状態にしてゲル化させ、寒天液をさらに5ml加えた。

寒天全体がゲル化した後、1穴に対し検定植物としてレタス種子(Great Lakes 366)を5粒ずつ播種し、25°Cに設定したインキュベーターにおいて暗黒下3日間(72時間)にわたって培養した後、幼根長を測定した。5個体の幼根長の平均を各試料の幼根長として、検定は3反復行った。実験ごとに比較対照として寒天のみを10ml加えたコントロールを3連作成し、3連の平均幼根長をコントロールの幼根長とした。そして、各試料の伸長量をコントロールの伸長量で割ったものを伸長率として算出した。

アカマツがもつ他感物質としてはアビエチン酸が知られている(長谷川 2000)。アビエチン酸を指標とした他感作用の検定を実施した。濃度が1ppm、3ppm、10ppm、30ppm、100ppm、300ppmとなるようにアビエチン酸を0.5%のジメチルスルホキシド10mlに混合し、さらに0.75%の寒天液を10ml加え攪拌した。寒天全体がゲル化した後、1穴に対し検定植物と

してレタス種子(Great Lakes 366)を5粒ずつ播種し、暗黒下20°Cでインキュベーターにおいて3日間培養後の幼根長を測定した。

土壌に含まれるアビエチン酸の量を特定するため、農業環境技術研究所の高速液体クロマトグラフィー(HPLC)を用いた分析を行った。土壌1gを、0.2%酢酸とメタノールを1:1の割合で混合した抽出液に入れ、超音波洗浄機で1分間攪拌した溶液をフィルタに通しろ過したものを試料とした。検出は254nmの紫外線検出とし、純品試薬のピークの面積から作成した検量線によって、土壌に含まれるアビエチン酸の定量を行った。

4. 結果

4-1. リターの他感作用強度

落葉と腐葉を用いた他感作用の検定結果を図4に示す。落葉を用いた場合、アカマツの落葉の供試重量が1mg、10mgではあまり抑制効果を示さないが、供試重量が100mg、300mgでは段階的に幼根伸長率は小さくなった。コナラは1mgでは抑制効果を示さないが、供試重量を増やすことで段階的に抑制効果が現れた。腐葉を用いた場合、アカマツの腐葉は1mg、10mg、100mgではあまり抑制効果を強く示さないが、300mgまで供試量を増やすことで抑制効果が強く現れた。コナラでは腐

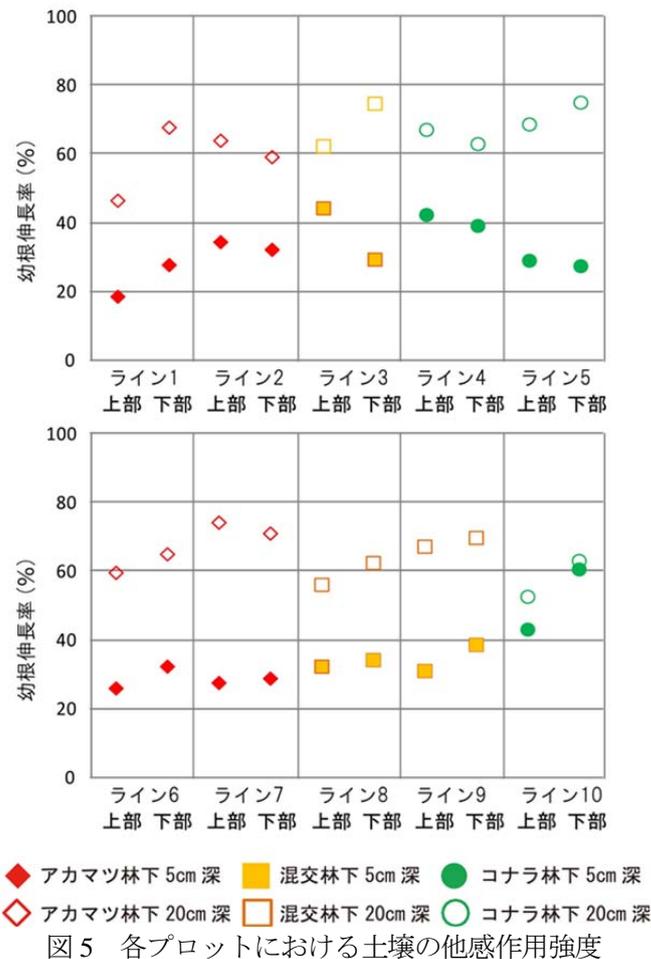


図5 各プロットにおける土壌の他感作用強度

葉の供試重量が 1mg、10mg ではあまり抑制効果を示さなかったが、100mg、300mg と段階的に幼根伸長率は小さくなった。供試量が 1mg の場合にはすべての試料を用いた場合でも抑制効果を示さない一方で、300mg の場合は全ての場で抑制効果が強かった。試料間の作用にばらつきがみられる 10mg、100mg ではアカマツ、コナラともに落葉が腐葉に比べて抑制効果が強くなった。

4.2. 土壌の他感作用強度

各プロットにおいて採集した土壌を用いた他感作用の検定結果を図5に示す。5cmの土壌を用いた場合には、ライン10の斜面下部のプロット以外の試料で幼根伸長が50%以下となり、強い抑制効果がみられた。一方、20cmの土壌を用いた場合にも、すべての試料が100%よりも小さい幼根伸長率を示したが、

50%以下の伸長率となったものはライン1斜面のみであった。斜面位置、土壌深度による違いが有意であるかを検定するため、t検定を用いて、同一ラインにおける斜面上部と下部についてと、同一採取地点での5cm深、20cm深における土壌の他感作用強度を5%有意水準で検定した。その結果、斜面位置に関しては5cm深ではライン1、ライン3、ライン9、ライン10で、20cm深ではライン1、ライン3で有意に差がみられた。

土壌深度に関しては、ライン10の斜面上部、下部以外の地点で有意な差が認められた。高木層の構成種と土壌を介した他感作用強度との関係を検討するために、高木層の構成種ごとに5cm深と20cm深の平均値と標準偏差を算出した。5cm深での平均値はアカマツ林下で29%、混交林下で35%、コナラ林下で43%、標準偏差はそれぞれ4.9%、5.5%、12.1%であ

表5 各サブプロットにおけるリター堆積量(g/m²)

	ライン1		ライン2		ライン3		ライン4		ライン5	
	斜面上部	斜面下部								
L層	238	415	498	645	375	553	315	150	298	315
F層	108	325	453	415	235	315	143	93	185	203

	ライン6		ライン7		ライン8		ライン9		ライン10	
	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部
L層	518	310	478	495	375	345	373	230	305	210
F層	500	300	465	363	228	235	183	93	58	98

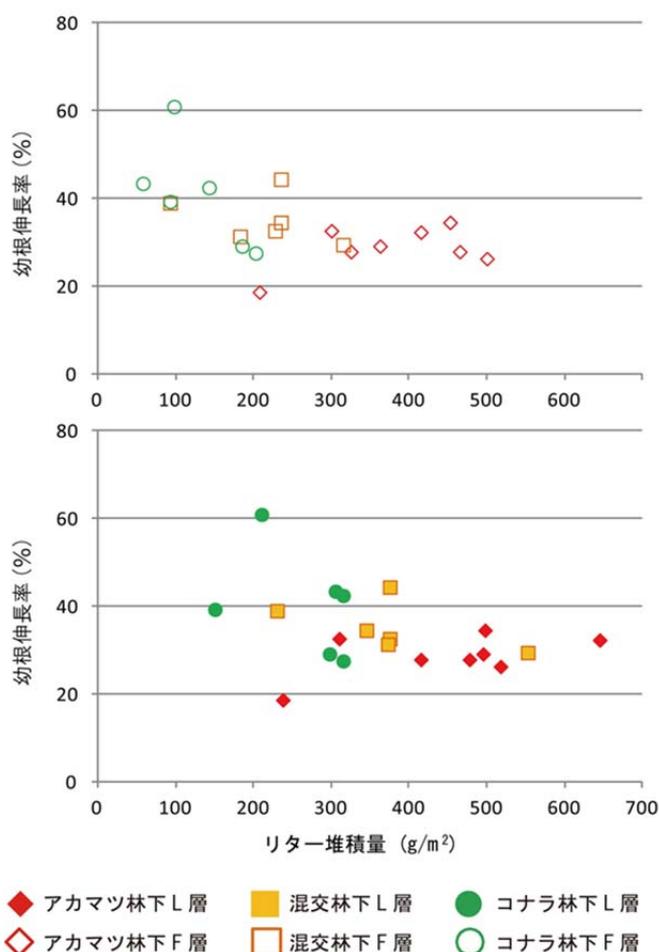


図6 リターの堆積量と土壌の他感作用強度との関係

り、20cm 深での平均値はアカマツ林下で 64%、混交林下で 67%、コナラ林下で 62%、標準偏差はそれぞれ 8.6%、6.5%、7.4%となった。表層付近ではアカマツの割合が増加するにつれ、土壌の他感作用強度は強くなり、場所によるばらつきも小さいが、土壌深度が深くなると高木層の構成種と土壌の他感作用強度と

の関係性は明確でなくなるという傾向がみられた。

4-3. リターの堆積量と土壌の他感作用強度

各プロットにおけるL層とF層のリター堆積量を表5に示す。アカマツ林下ではL層が238~645g/m²、F層が208~500g/m²、混交林

表6 各プロットの土壌における炭素含有率(%)

	ライン1		ライン2		ライン3		ライン4		ライン5	
	斜面上部	斜面下部								
5cm	12.8	10.2	8.7	7.6	7.0	5.8	7.6	6.9	11.6	10.0
20cm	3.9	4.9	2.8	2.8	3.7	2.0	3.7	3.5	5.2	3.6

	ライン6		ライン7		ライン8		ライン9		ライン10	
	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部
5cm	11.4	11.0	10.8	7.5	7.0	5.3	8.0	7.7	5.1	3.4
20cm	3.8	1.8	2.0	1.1	2.1	1.8	2.8	2.2	4.9	2.5

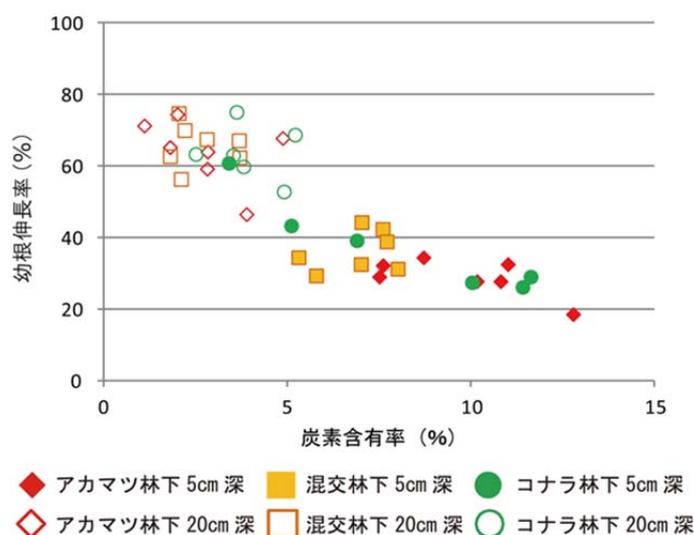


図7 土壌の炭素含有率と他感作用強度との関係

下ではL層が230~553g/m²、F層が93~315g/m²、コナラ林下ではL層が150~315g/m²、F層が58~203g/m²の範囲であった。リター堆積量はアカマツ林下で多く、コナラ林下では少ないという傾向があり、この傾向はL層の堆積量よりもF層の堆積量に対して強くみられた。表層に近い5cm深の土壌はリター堆積による影響を20cm深の土壌に比べ強く受けていると考えられる。リター堆積量と5cm深の土壌の他感作用強度との関係を図6に示す。リターの堆積量が多いアカマツ林下の土壌では他感作用強度が比較的一様に強く、コナラ林下土壌ではリターの堆積量が増加するにしたがって、他感作用強度が強まるという傾向がみられた。混交林下の土壌ではその中間的な傾向を示した。

4.4. 土壌の炭素含有率と他感作用強度

各プロットの土壌炭素含有率を表6に示す。炭素含有率は全ての調査地点で5cm深の方が20cm深に比べて高く、斜面上部の方が斜面下部に比べて炭素含有率が高い傾向がみられた。5cm深において炭素含有率が5%以下となったのは、ライン10の斜面下部(3.4%)のみであり、一方、20cm深において炭素含有率が5%以上となったのは、ライン5の上部(5.2%)のみであった。土壌の他感作用強度と炭素含有率との関係を図7に示す。高木層の種構成ごとに分けてみると、コナラ林下の5cm深と、アカマツ林下の5cm深においては炭素含有率が高くなるにつれ、他感作用強度も強くなるという傾向がみられた。一方で混交林下や20cm深ではこの傾向は明確ではなかった。これは地点間での炭素含有率の変動幅が小さかったためであると考えられる。高木の構成と土壌深度の分類を行わず、土壌の炭素含有率

表7 各プロットの土壤 pH

	ライン1		ライン2		ライン3		ライン4		ライン5	
	斜面上部	斜面下部								
5cm	4.9	5.4	5.0	5.2	5.4	5.3	5.7	5.8	6.6	6.1
20cm	5.1	5.5	5.5	5.7	5.1	5.4	5.3	5.6	6.2	5.9

	ライン6		ライン7		ライン8		ライン9		ライン10	
	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部	斜面上部	斜面下部
5cm	4.9	4.8	5.0	4.9	5.0	5.2	5.2	5.8	5.9	5.9
20cm	6.0	6.4	6.3	5.2	5.3	6.0	5.9	5.9	5.9	5.8

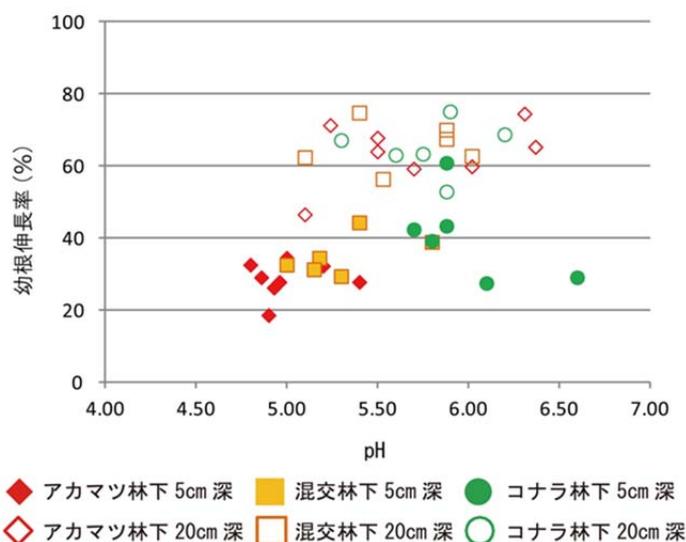


図8 土壤 pH と土壤の他感作用強度との関係

と他感作用強度のみに注目すると、炭素含有率が高くなるにつれ、他感作用強度が強くなるという明確な傾向がみられた($r^2=0.78$)。

4-5. 土壤の pH と他感作用強度

各プロットの pH を表 7 に示す。本調査地の土壤 pH の範囲は 5cm 深で 4.8~6.6、20cm 深では 5.1~6.4 であった。土壤の他感作用強度と pH を図 8 に示す。土壤 pH を高木構成種ごとに比較すると、アカマツ林下の土壤において pH の強い傾向がみられた。また、アカマツ林下では表層に近いほど pH が低く、他感作用も強い傾向がみられた。混交林下土壤ではこの傾向は弱まり、コナラ林下の土壤においては他感作用強度と pH の間には明確な傾向は認められなかった。

4-6. アビエチン酸の寄与

液体クロマトグラフィーを用いた分析によって、ライン 6 の各土壤に含まれるアビエチン酸の量を算出した結果、ライン 6 の斜面上部 5cm の土壤には 26ppm、20cm 深の土壤には 41ppm、斜面下部 5cm の土壤には 58ppm、20cm 深の土壤には 62ppm のアビエチン酸が含まれていた。アカマツのおもな他感物質はアビエチン酸とされている(長谷川 2000)が、本研究の検定結果では抑制効果は小さいという結果となった。これは、アビエチン酸が水には溶けにくい物質であり、溶媒に用いたジメチルスルホキシドの濃度が低かったためにアビエチン酸が溶解せず、寒天内の水を介した経路ではレタスに与える影響が小さかったためだと推察される。

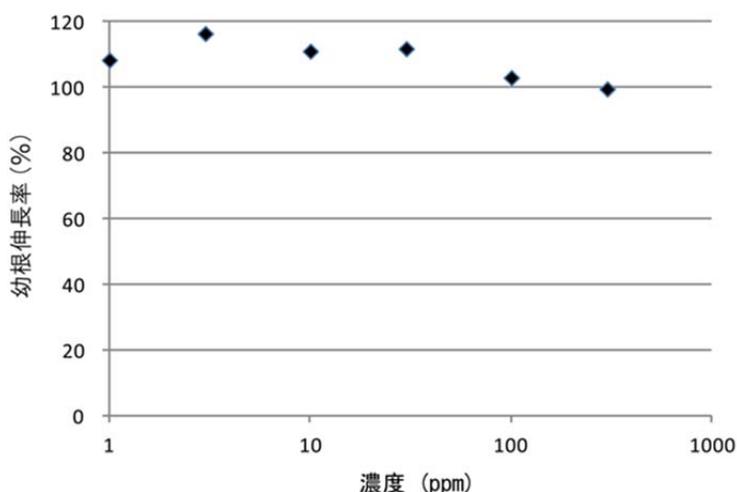


図9 アビエチン酸の他感作用検定結果

アビエチン酸を試料として他感作用の検定を行った結果を図9に示す。1ppm から300ppm までの検定結果は幼根伸長率がそれぞれ108%、116%、111%、112%、103%、100%となり、抑制効果がみられなかった。この結果から、アカマツ林下の土壤に含まれるアビエチン酸は、水を介した経路では抑制効果が顕著に現れる量には達していないことが明らかになった。実際の生態系においても、土壤を介した経路では水が他感物質の伝達を担っている可能性があり、アビエチン酸は土壤を介した経路での他感作用への寄与は小さいと推察される。

5. 考察

5-1. 土壤を介した他感作用の発現要因とその供給源

他感作用の強度に関しては、一般的に植物種によって強度が異なるとされている。猪谷ほか(1999)は、広島県に生育する248種の木本類の生葉の他感作用について、サンドイッチ法を用いて検定している。この研究ではアカマツ1個体とコナラ2個体に対して検定を行っており、アカマツの生葉による幼根伸長率を14.0%、コナラの生葉による幼根伸長率を25.4%、49.9%と報告している。また、高橋

(1999)は30種の木本種に対し、生葉からの抽出液を用いてレタスに対する発芽実験を行っており、水抽出でのアカマツ抽出液、コナラ抽出液の幼根伸長率はそれぞれ31.7%、42.0%であった。

生葉を用いた報告ではアカマツはコナラに比べて他感作用強度が高いとされてきたが、本研究の検定ではコナラのリターの方がアカマツのリターに比べ、他感作用強度が強いという傾向がみられた。また、藤井(1994)はサンドイッチ法を用いて落葉の他感作用強度の検定を行っており、供試重量を50mgとした場合の幼根伸長率はアカマツ54%、コナラ50%としている。このような結果から、生葉からリターへ移行している間にアカマツの他感作用強度はコナラと同程度からそれ以下まで弱まっているといえる。他感作用の検定では水溶性の性質を示すものも多いため(高橋1999)、アカマツとコナラのリターでは他感物質の溶脱速度が異なり、アカマツの方が溶脱が速い可能性が考えられる。供試重量が10mg、100mgのときには、落葉よりも腐葉を用いた場合に他感作用強度が弱かったことから、リターが地上で堆積している間にも他感物質が溶脱していることが推測された。リターを用いた検定結果からはリター自体にも他感物質が含まれていることが明らかになり、また、腐葉から他感物質の溶脱が推察されることか

ら、リターは他感作用の発現要因の一つであることが明らかとなった。また、この結果から、腐葉を用いた他感作用強度の種間比較を行う場合には供試重量を増やし、100mg から 200mg 程度の供試重量で検定を行うことで、試料間の差を確認できると考えられた。

サンドイッチ法を用いて同量のリターを用いて分析した結果では、アカマツよりもコナラのリターの他感作用強度が強いという結果となったが、土壌を用いた検定結果ではアカマツ林下における土壌の他感作用強度がコナラ林下よりも強いという逆の傾向を示した。その理由として、リター堆積量の違いが理由として考えられる。リターの分解速度は樹種によって異なり、アカマツ、コナラのリターはともに分解が遅い部類に属するものの、コナラの分解率が 38% に対してアカマツは 30% と、アカマツはコナラに比べ、より分解が進みにくい(石井ほか 1982)。また、急傾斜地における 40 年生以上の壮齢林では、アカマツ林下では年間を通じて堆積するリターによって林床が 100% 被覆されているが、落葉季の落葉広葉樹林下ではリター堆積による被覆率が 100% 近くになるものの、春から秋にかけては被覆率が 85~90% まで低下する(三浦 2000)。本調査地においてもアカマツ林下のリター堆積量がコナラ林下に比べて多いという一般的な傾向が認められた。

他感作用以外の抑制作用としては土壌 pH が考えられる。土壌 pH を林分構成種で比較すると、アカマツ林下の土壌において pH が低い傾向がみられた。また、アカマツ林下では表層に近いほど pH が低く、抑制効果も強い傾向がみられた。しかし、本調査地の土壌 pH は 5.5 から 6.2 の範囲であり、土壌 pH は 4.2 以上の場合には他感作用の検定に影響がないとされていること(藤井 2000)から、抑制効果に対する pH の影響はないと考えられる。アカマツ林下では、健全木、衰弱木、枯死木の順に林外雨、樹幹流の pH が低下し(藤本ほか 1996)、ブナ、モミ、アカマツの 3 種を比較すると、アカマツ樹幹流の pH は低い(井倉ほか 1994)。これらのことから、本調査地では、抑制作用に pH が直接影響を与えてはい

ないものの、アカマツ林下におけるリターの堆積は、他感物質の蓄積と同時に土壌 pH の低下をもたらし、アカマツ林下において土壌 pH の低下と他感作用強度との間に関係性が現れたと推測された。

土壌を用いた検定結果では、表層部分ではより強い他感作用を示し、土壌に含まれる他感物質の量が土壌深度によって異なることが示唆された。また、炭素含有率と他感作用強度との間に強い関係がみられた。つまり、土壌深度の違いによって抑制効果が異なり、土壌に含まれる他感物質の量が土壌深度によって異なることを示唆している。リター堆積量の多いアカマツ林下では比較的強い抑制効果を示し、土壌の炭素含有率と抑制効果の関係性が最も強かったことから、土壌を介した他感作用の経路ではリターをひとつの他感物質の供給源として抑制効果が発現していることが認められた。すなわち、アカマツ林では多く堆積するリターによって、強い他感作用を示していることが明らかとなった。一方で、アカマツの他感物質であるアビエチン酸であるが、土壌に含まれる量は少なく、また水を介しての抑制効果は小さかったことから、実際の生態系において、土壌を介した経路で作用が発現している可能性は低いと考えられる。しかし、生態系への他感作用の経路は土壌を介した経路のみではないと推測され、揮発性物質などとして大気を通じて生態系に作用している可能性は考えられる。

5-2. 他感作用の生態系への影響

本研究では、土壌中の炭素含有率が他感作用強度と大きく関係しており、それがリターに由来するものである可能性があることを明らかにした。このことから、植物の他感作用が土壌を介して発現する場合、生葉をはじめとする植物体のもつ他感作用物質の強度に加えて、リターや樹幹流を介した土壌への他感物質の蓄積が重要であることが示唆された。これまで他感作用の研究は、農学的な見地から主に植物種ごとの他感作用強度や他感物質の特定に主眼が置かれてきたが、他感作用が森林生態系に与える影響を明らかにするため

には、発現経路の特定や水分条件、地形条件、土壌の構造、リターの分解過程といった環境要素との関係性をより詳しく明らかにしていく必要があるといえる。

現在では、森林は植林地としての価値に加え、里山としての価値などの多様な役割が求められており、森林の管理は大きな課題である(長池 2002)。地方の高齢化が進み、林業従事者が減少するなかで、森林管理がされず、放棄される森林が増加している。本研究においては他感作用強度による植物の優占度への影響は明確にみられなかったが、リターの堆積が他感作用の発現に強く影響を及ぼし、土壌を介した他感作用が植物の生長に影響を与えていることを明らかにした。このことから、Lee and Monshi(1963)で報告されているように、広域的にみた場合の植物の優占度や、特定の環境に依存する種、競争力の弱い種などの生育に他感作用が影響を及ぼす可能性が示唆された。リターの堆積が他感作用の発現に強く影響を及ぼし、森林の種構成や遷移に対する要素になりえることから、林床の管理は林野管理にとって重要な要素であるといえる。

リターの堆積は表層土壌の浸食や流出を抑制する効果もある一方で、厚いリターの堆積は植物の発芽・初期生長の障害となり、林床植生の発達を妨げると言われている(川西 2008)。本研究の調査結果からは、過剰なリターの堆積は他感作用の面からも林床植生の衰退を引き起こす可能性が示唆された。林床植生の被度が小さくなるほど土壌侵食量は大きくなることから(若原 2008)、伝統的におこなわれてきた落葉掻きをはじめとする林床の管理は他感作用強度を適切に保つことにより、林床植物の保護や、生物多様性の維持、保全などをおこなっていくためにも重要である。これらの点から、他感作用に関する知見は今後の林野管理において重要な要素となる可能性があるといえる。

6. まとめ

アカマツ、コナラの優占する林分において林分状態の調査と深度別の土壌分析を行い、他感作用強度との関わりについて考察した。

1)リターの他感作用強度：腐葉と比べ落葉は他感作用強度が強く、また、アカマツのリターに比べコナラのリターは他感作用強度が強い傾向がみられた。

2)土壌の他感作用強度：土壌の他感作用強度は20cm深と比べ5cm深で強く、また、高木層の構成種に注目した場合、アカマツの割合が高いほど強く、地点間の作用のばらつきが小さくなるという傾向がみられた。

3)リター堆積量と土壌の他感作用強度：林分の構成種にアカマツの割合が高いほどリター堆積量は増加するという傾向があり、リター堆積量が多いほど他感作用強度が強まるという傾向がみられた。

4)土壌の炭素含有率と他感作用強度：土壌の炭素含有量は20cm深と比べて5cm深で高く、炭素含有率と他感作用強度には強い関係性がみられた。

5)検定におけるリターの供試重量：落葉を用いた場合には、50mg から 100mg 程度、腐葉を用いた場合には、100mg から 200mg 程度の供試重量において抑制効果の差がみられる。

6)アビエチン酸の寄与：土壌に含まれるアビエチン酸は抑制効果が発現する量には達しておらず、土壌を介した経路でのアビエチン酸の他感作用の寄与率は低いと考えられた。

7)土壌の他感作用強度と他感物質の供給源：各結果から、リターの堆積や分解などによる他感物質の供給量の違いが作用の他感作用の発現に大きく影響を与えることが示唆された。

謝辞

本論文は、2010年度に首都大学東京都市環境学部へ提出した修士論文の一部である。

本稿作成にあたり、渡邊眞紀子先生(首都大学東京)、大山修一先生(京都大学)には終始様々なご指導を頂きました。また藤井義晴先生(東京農工大)には他感作用に関しての貴重

な助言を頂きました。以上の方に厚く御礼申し上げます。

(首都大学東京 都市環境科学研究科 修士課程 2010年度修了; 有限会社植生技術 勤務)

参考文献

- 藤井義晴 1994. アレロパシー検定法の確立とムクナに含まれる作用物質 L-DOPA の機能. 農業環境技術研究所報告 10: 115-218.
- 藤井義晴 2000. 『アレロパシー』農文協.
- 藤井義晴・渋谷知子・安田 環 1990. 発芽・生育試験による雑草・作物からの他感作用植物の検索. 雑草研究 35: 12-25.
- 藤井義晴・渋谷知子・安田 環・大谷 卓・古川 衛・高橋佳孝 1991. 土壌・植物体中のフェノール性酸の高速液体クロマトグラフィーによる分析. 日本土壌肥料学会誌 62: 529-532.
- 藤本浩平・酒井佳美・西村武二・有光一登 1996. アカマツ枯死木樹幹流が土壌に与える影響. 森林立地 38: 98-108.
- 古林章弘・平舘俊太郎・荒谷 博・藤井義晴 2003. 根圏土壌を用いたアレロパシー活性測定法. 雑草研究 48: 142-143.
- 長谷川宏司 2000. 松かさ由来の農園芸用組成物. 特願平 11-24828. 日本国特許庁.
- 堀江秀樹・根本正之・西村 格 1989. エニシダ由来の他感物質の土壌中への異動と蓄積. 雑草研究 34: 47-56.
- 井倉洋二・吉村和久・久保田勝義・中尾登志雄・荒上和利 1994. 九州山地中央部における降水および樹幹流の pH と溶存成分. 九州大学農学部演習林報告 71: 1-12.
- 猪谷富雄・平井健一郎・藤井義晴・神田博史・玉置雅彦 1998. サンドイッチ法による雑草および薬用植物のアレロパシー活性の検索. 雑草研究 43: 258-266.
- 猪谷富雄・叶 英樹・青木祥子・井原直幸・佐野俊和・池田作太郎・藤井義晴 1999. 広島県で採取された樹木葉の他感作用. 雑草研究 38: 266-267.
- 石井 弘・片桐成夫・三宅 登 1982. 尾根筋にアカマツを混交した落葉広葉樹林の斜面位置による落葉種組成の相違と分解速度. 日本林学会誌 64: 66-71.
- 伊藤幹二・李家修・角龍市朗・伊藤操子 2003. 樹木のもつ雑草抑制機能. 雑草研究 48: 188-191.
- 川西基博・小松忠敦・崎尾 均・米林 伸 2008. 溪畔域のスギ人工林における間伐とリター除去が植物の定着に及ぼす影響. 日本森林学会誌 90: 55-60.
- 吉良竜夫 1971. 『生態学からみた自然』河出書房新社.
- 国土庁土地局国土調査課 1973. 土地分類図(山梨県).
- Lee, I. K and Monshi, M. 1963. Ecological studies on *Pinus densiflora*. I. Effects of plant substances on the floristic composition of the undergrowth. *Botanical Magazine* 76: 400-413.
- 三浦 覚 2000. 表層土壌における雨滴侵食保護の視点からみた林床被覆の定義とこれに基づく林床被覆率の実態評価. 日本林学会誌 82: 132-140.
- 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.
- 沼田 真・岩瀬 徹 1975. 『図説日本の植生』朝倉書店.
- 渋谷知子・藤井義晴・浅川征男 1994. エニシダの他感作用発現に及ぼす土壌要因の影響. 雑草研究 39: 222-228.
- 高橋輝昌 1999. 木本類における他感作用 ランドスケープ研究 62: 525-528.
- 浦口晋平・渡邊 泉・久野勝治・星野義延・藤井義晴 2003. 多摩川中流域の河川敷植生構成種の他感作用. 雑草研究 48: 117-129.
- 若原妙子・石川芳治・白木克繁・戸田浩人・宮貴 大・片岡史子・鈴木雅一・内山佳美 2008. ブナ林の林床植生衰退地におけるリター堆積量と土壌侵食量の季節変化:丹沢山地堂平地区のシカによる影響. 日本森林学会誌 90: 378-385.