

多摩川源流域における「耕作跡地の二次草原」の
生物多様性とその時空間動態

2020年

今井 伸夫

東京農業大学 森林総合科学科・准教授

共同研究者

加藤 拓

下嶋 聖

町田 怜子

宮林 茂幸

目次

はじめに	…	2
方法	…	3
結果	…	7
考察	…	9
謝辞	…	12
引用文献	…	12
表	…	16
図	…	19

はじめに

かつて里山に広く見られたカヤ場などの草刈り管理下にあった「非耕作地」は、草原性希少種の宝庫であった。しかし、燃料革命や過疎化に伴って草原管理は放棄され、樹林化が進み、希少種の多くは見られなくなってしまった(Uematsu et al. 2010, 小柳ほか 2012, Uchida and Ushimaru 2014, Koyama et al. 2016, Uchida et al. 2016, 2019)。これまで多くの研究が、この非耕作地の半自然草地において、生物多様性に及ぼす管理放棄の影響を調べてきた(Normile 2016)。

しかし過疎化の前線では、半自然草地の管理放棄→即樹林化という単純なプロセスのみが進行しているわけではない。人々は、労働集約度の高い耕作はやめざるを得なくても、アクセス性の高い場所であればその耕作放棄地において労働集約度の低い草刈りは行い、山菜やマルチ用草本の採草地として利用し続ける。例えば、多摩川源流域の小菅村では過去 80 年で集落から遠い耕作地は放棄され樹林化した。集落の傍ではむしろ耕作放棄後に半自然草地が新規に成立・拡大し、現在みられる半自然草地の 9 割以上がこのタイプの草地となっている。カヤ場や畦など従来の「非耕作地」の半自然草地に研究が集中する一方、現実的に広がりつつある「耕作跡地」の半自然草地の生物多様性に関する詳細な研究はない。

本課題調査地である小菅村の耕作跡地の半自然草地では、希少種の維持にとって重要な草刈りが毎年行われ、多様な生物相の回復には十分な期間だと思われる耕作放棄後 50 年以上経過した草地や、希少種の宝庫である「非耕作地」の半自然草地と隣接している草地さえある。しかし申請者らは、「耕作跡地」の半自然草地には希少な植物種がほとんど存在しないことを見出した(中村 2011)。この「耕作跡地」の半自然草地における生物多様性の低さの理由として、次の 2 つの可能性がある。耕作による土壌攪乱が希少種に不可逆的な負の影響を(放棄後 50 年以上経ってなお)与えている、あるいは、(隣接しているにもかかわらず)希少種の種子が「耕作跡地」の半自然草地にまで散布されていない可能性がある。

本研究の目的は、耕作による土壌攪乱と希少種の種子散布制限が、「耕作跡地」の半自然草地の生物多様性低下の原因である可能性を検証することである。山梨県小菅村において、(1)過去約 80 年間の里山の筆レベル(後述)での土地利用履歴、(2)耕作履歴および草刈り管理の方法・頻度の異なる複数の半自然草地における埋土種子相と(3)植物の種組成と多様性を明らかにする。

近年、生物多様性の評価において、従来の種多様性ではなく、系統的多様性を指標とした研究が増えている(Van Meerbeek et al. 2014, Zheng et al. 2019)。系統的多様性は、種間の進化的な関係、すなわち系統情報を考慮した多様性指標である(佐々木ほか 2015)。本指標に基づき、保全を優先すべき群集の特定や、群集が何らかの制限環境下においてその環境に対して耐性を持つような近縁種群によって構成されているのかどうかを検証することができる(佐々木ほか 2015)。後者のようなある群集の系

統的構造を調べる際の指標として、「系統的クラスタリング」と「系統的過分散」の 2 つが挙げられる (e.g., Webb 2000, Webb et al. 2002, Verdú et al. 2009)。「系統的クラスタリング」は、群集がランダムに予想されるよりも近縁種で構成されていることを示し、群集に環境的制約がかかる場所において見られることが多い(Qian et al. 2014; Zheng et al. 2019)。「系統的過分散」は、群集がランダムに予想されるよりも系統的に離れた(遠縁)種で構成されていることを示し、安定した環境下で種間競争による近縁種の淘汰が起こりやすい場所においてみられることが多い(Culmsee and Leuschner 2013; Cavender-Bares J et al. 2004)。こうした系統的構造のパターンから、群集に与える進化の歴史、環境条件、種間相互作用の非ランダムな影響を検証することができるため(Kitagawa et al. 2015)、これを明らかにすることは群集集合メカニズムに洞察を与える(Qian et al. 2014)。しかし、半自然草地において系統的構造を調べた研究はほとんどない。Uchida et al. (2019)は伝統的な里山景観の半自然草地において、攪乱の強度・頻度が高い草地は環境的制約がかかり系統的クラスタリングを示し、逆にそれが低い草地では系統的過分散を起こすと示唆した。しかし、非耕作と耕作跡地の半自然草地間で系統的構造を比較した研究は無い。そこで目的(1)～(3)に加え、(4)耕作履歴が系統的構造に及ぼす影響を明らかにすることも目的とした。

方法

調査地

山梨県北都留郡小菅村(標高 530-2000m、35.760065°N、138.941225°E)を調査地とした(図 1)。小菅村は、多摩川の源流部に位置する山村で、森林が総面積の 95%を占める。小菅村の年平均気温と降水量は、それぞれ 12°C、1600 mm である。地質は、中生代白亜紀～新生代古第三期の四万十累層帯が広がり、四万十累層群の中でも北にある小河内層群及び小仏層群が分布する(小菅村源流景観計画 2012)。大菩薩峠を起点に、南東に熊沢山(1,991m)、北東に妙見の頭(1,975m)、熊沢山からは、東に狩り場山(1,441m)、オオマトイ山(1,409m)、奈良倉山(1,349m)三頭山(1,527m)と山地が連なる。ここにはブナやシオジの原生林が一部みられ、多くは二次林である。集落や幹線道路の周辺は、スギやヒノキの人工林が占める。

村内は急勾配なため、集落近くに水田はほとんどない。村特産のこんにゃくや家庭消費用の野菜のための畑地が、急斜面に直接張り付くように設けられる掛け軸畑という特異な景観を示している(図 2)。小菅村では山野の草や若葉を肥料とする伝統的農法が、江戸時代から今なお続いている。そのため、10-1000 m²ほどの採草用の草地が、集落の周りや畑のそばに点在している。本研究は、白沢集落(白沢夏地地区)、中組集落(マフジ久保、山沢、コセド地区)、橋立集落(上割間地区)、長作集落(倉骨、前原地区)、東部集落(余沢地区)、小永田集落(横道地区)の 6 集落 9 地区において調査を行った(図 1)。

土地利用履歴

中村(2011)により、白沢夏地(白沢)、マフジ久保(中組)、上割間(橋立)、倉骨(長作)の4地区において、1940-2010年頃までの土地利用の変遷について聞き取り調査が行われた。白沢夏地、マフジ久保、上割間、倉骨でそれぞれ9、10、9、9名(計37名)を対象に、耕作放棄地実態調査図を用いて約2時間、筆(ひつ)ごとの土地利用の変遷を聞き取った。筆とは、土地所有において使用される言葉で、田畑・宅地などを表す区画単位のことである。これに基づき、本研究では1940-1960、1960-1980、1980-2000、2000-2010年の4時期について、土地利用の変化を地図化した。

本研究でも2019年12月~2020年1月、上記4地区の約20世帯を対象に2010-2020年までの土地利用履歴についての聞き取り調査を行った。しかし、土地利用履歴を地図化するには聞き取り数が足りず、また引き続き2020年2月以降に予定していた聞き取り調査はコロナ禍のためできなかったため、2010年までのデータのみをまとめた。

プロット設置

現在みられる半自然草地の多くは、かつて耕作されていたものの、放棄されその後さまざまな草地管理が行われている場所か、あるいはそのまま放棄されている場所である(耕作履歴あり)。一方、土地の境界部や道祖神の周り、集落周辺の急斜面地などに、耕作履歴のない半自然草地が点在している(耕作履歴なし)。中には、耕作履歴のある半自然草地と隣り合っている草地もある。事前調査に基づき、半自然草地を以下の10タイプに分けた(図3);景観管理のために土地境界部などを綺麗に草刈り管理している場所で、過去に耕作履歴が有るあるいは無い場所(管理/あり、管理/なし)、ワラビなど山菜を採るために草刈り管理をしている場所で、耕作履歴が有るあるいは無い場所(山菜/あり、山菜/なし)、村特産であるこんにやく栽培のためのマルチ用のススキを採るために草刈り管理をしている場所で、耕作履歴が有るあるいは無い場所(ススキ/あり、ススキ/なし)、かつては耕作や草刈り管理をしていたが今はやめて遷移が進んだ放棄低木林で、耕作履歴が有るあるいは無い場所(放棄低木/あり、放棄低木/なし)、「放棄低木/あり」と似るが低木林にまで発達していない耕作放棄からまだ数年程度の草原(放棄草地)、及び現時点で畑作が行われている耕作地(耕作地)。

1×1mプロットを各タイプに12個ずつ設置した。ただし、「放棄草地」のみ22プロットとした。したがって、9タイプ×12プロット+22プロットで、計130プロットである。

植生調査

2019年3月27-9月18日まで2-3回、各プロットにおいて植生高、プロット全体の植被率、出現種を記録した。植生調査によって、130プロット全体で96科229属324種、被子植物は86科225属307種出現した。

埋土種子相

実生発芽法を用いて、埋土種子相を調べた。各プロットから1 m 以内の場所1 か所において、移植ゴテを用いて深さ5 cm、1.3 L の表土を採取した。調査地は礫が多かったため、採土の都度5 mm メッシュ篩を用いて礫を取り除いた。蒔き出し試験には、土壌中に含まれる植物体からの栄養繁殖を防ぐため、研究室でさらに2 mmメッシュ篩にかけた。採土は、2019年3月25-29日、4月15-18日、5月20-21日に行った。

直径21 cm、高さ21 cm のプラスチック製円形ポットに、バーミキュライト(NET 5KG、福島バーミ株式会社製:以下、人工培養土)を厚さ8 cm 入れ、その上に不織布(約0.4 mmメッシュ、クラーク株式会社製)を敷き、その上にサンプル土壌を厚さ1.6-2.3 cm 蒔き出した。周囲から侵入した種子や人工培養土に元々混入していた種子が無いかを確認するために、対照区として人工培養土のみのポットを28 個用意した(130 サンプル+対照区28 個=計158 個)。サンプルを蒔き出したポットは、周囲からの種子の混入を避けるために寒冷紗(遮光率22 %、ダイオ化成株式会社製)を掛けた。撒き出しは2019年4月12日、5月12日、6月30日に行い、水やりを土壌の乾燥状態を見ながら1-4 回/週行った。

発芽した芽生えの同定と各種の個体数のカウントを行うとともに、同定した個体はポットから速やかに取り除いた。しかし、イネ科やシソ科など同定が困難なものは、同定が可能になる大きくなるまで栽培してから行った。また、コケ類やシダ類はカウントしなかった。埋土種子相からは3964 個体31 科105 種が出現した。

解析

植生構造

各植生タイプにおける種数/プロット、総種数、最大植生高、最大植被率、帰化率、ラウンケルの生活型、レッドリスト・ポイントを求めた。種数/プロットは各プロットにおいて2-3 回の植生調査をした中で出現した種数の平均、総種数は各植生タイプに出現した総種数とした。最大植生高と最大植被率は、2-3 回の植生調査をした中で最も高い植生高および植被率を示した時期における植生高および植被率とした。帰化率は、各植生タイプにおける出現種に占める外来種の割合を、植生タイプごとに示した。

ラウンケルの生活型は、植物の生存にとって悪条件の重なる季節を、冬芽がどのような状態でどの位置にあるのかで生活型が分類されており、種の環境適応の程度の指標としてしばしば用いられる。ラウンケルの生活型は、地上植物、地中植物、半地中植物、地中植物、水生植物、1 年生植物の6 つに分類される。

レッドリスト・ポイントは、ある種について山梨県及び山梨県と隣接する静岡県、長野県、埼玉県、東京都、神奈川県のうち6 県において準絶滅危惧、絶滅危惧2 類、絶滅危惧1 類と認定された県の総数(最大6 点/種)を与えたものとした。例えば、ヒメニラは、埼玉県で準絶滅危惧、神奈川県で絶滅危惧2 類、東京都で野生絶滅、他の3 県

ではレッドリスト種として認められていないため、本種には 3 点が与えられる。各県のレッドリスト種は、日本のレッドデータ検索システム(<http://jpnrd.com/>)で調べた。レッドリスト種は 39 種みられた(図 4、表 1)。

種組成

プロット間での種組成の類似度を、多変量データから全体を特徴づける傾向を抽出することで次元数を減らし、解釈しやすくする統計手法(序列化)を用いて解析した。プロット間の種組成類似度の算出には、地上植生では在・不在データ、埋土種子相では個体数データを用いた。類似度指数は地上植生では Jaccard 指数、埋土種子相では Bray-Curtis 指数を用い、R ver.2.5-6 の *vegan* パッケージの *metaMDS* 関数を用いて算出した。算出した類似度から、非計量多次元尺度法(NMDS)を用いて図化した。NMDS の散布図では、種組成が似ている点(プロット)同士は互いに近くに、似ていない点同士は遠くに配置し、種組成類似度を 2 次元的に視覚化することができる。埋土種子相の解析の際は、対照区から出現したウラジロチチコグサ、クワクサ、ニガナ、タネツケバナの 4 種は解析から除いた。

分子系統樹の作成

地上植生のデータを用いて、分子系統樹を作成した後、系統的多様性と構造を解析した。分子系統樹は、調査で得られた 324 種中 307 種の被子植物(草本植物は 235 種)を用いて作成した。分子系統樹の作成において、シダ及び裸子植物のようなはるかに古いクレードに属する種を多く含む植物相を対象とする場合、系統的多様性が古い種のパターンの影響を強く受けてしまう可能性がある。そのため、15 種のシダ及び裸子植物は除外した。まず、YList(米倉・梶田 (2003), <http://ylist.info>)を用いて、307 種の被子植物について APG III (Angiosperm Phylogeny Group 2009)の植物分類体系に基づいた学名リストを作成した。次に、Zanne et al. (2014)の植物系統データに基づいて、枝の長さを持つ系統樹をソフトウェア *PhyloMatic 3.0* (<http://phylodiversity.net/phyloMatic/>, Webb and Donoghue 2005)内で直接組み立てた。*PhyloMatic 3.0* から得られた Newick 形式の系統樹を系統樹描写ツール *iTOL* (<https://itol.embl.de/>, Letunic and Bork 2019)を使用して円形系統樹を作成した(図 5)。

系統的多様性

上記の系統樹情報に基づき、各植生タイプの被子植物全種及び草本種のみを系統的多様性を、Faith の Phylogenetic Diversity (Faith's PD, Faith 1992) で評価した。Faith's PD は、系統樹の枝の長さの合計で求められ、本研究ではこれを各プロットの系統的多様性とした。群集に新たな種が加わると系統樹が大きくなるため、この指標は基本的に種数に相関する。ただし、異なる群集間の比較の場合、種数が同じであっても、一方の群集に含まれる種群の系統が偏っていれば、偏りのない群集の方が値が

高くなる。この Faith's PD は、様々な系統の種が共存する環境は保全価値が高いことから保全研究の系統的多様性の指標となっている(Faith 1992)。

次に、各プロットの系統構造が系統的クラスタリングあるいは系統的過分散のどちらにあるのかを検証するために、各プロットの NRI (net relatedness index, Webb 2000, Webb et al. 2002) と NTI (nearest taxon index, Webb et al. 2002) を求めた。NRI および NTI は、以下のように定義される。

$$NRI = - \frac{MPD - MEAN(MPD_{null})}{SD(MPD_{null})}$$

$$NTI = - \frac{MNTD - MEAN(MNTD_{null})}{SD(MNTD_{null})}$$

MPD (mean phylogenetic distance) はプロット内のすべての種間の平均遺伝距離、MNTD (mean nearest taxon distance) はプロット内の最も近縁な出現種間の平均遺伝距離、MEAN (MPD_{null}) および MEAN (MNTD_{null}) は 999 個のヌルコミュニティから計算された MPD および MNTD の平均、SD (MPD_{null}) および SD (MNTD_{null}) はそれらの標準偏差である。ランダムマイゼーションには、picante パッケージの「taxa.labels」ヌルモデルを使用した。「taxa.labels」は、指定された種プール内のすべての種を含む系統全体で種ラベルを並べ替え、コミュニティ構造を維持し、信頼性の高いランダム化を実行できる(Kitagawa et al. 2015)。R version 3.4.2 を用いて、R パッケージ picante (Kembel et al. 2010) で計算した。NRI および NTI が正の場合は系統的クラスタリング、負の場合は系統的過分散であることを示す。一般に、NRI と NTI は草本と木本で異なるパターンを示すことが知られていることから(Qian et al. 2014)、NRI と NTI は全種の系統と草本種のみで比較した。

結果

土地利用履歴

現在みられる草地の大半は、以前は畑であったが、年代は様々であるがその後耕作放棄されて草地になったものが大半であった(図 6)。自給用の畑は、1950 年代を境に面積が急減した後、2000 年代から再び減少し草地化された筆が多い。出荷用のコンニャクをはじめとする根菜類の畑も、1980 年代を境に減少し草地化された筆が多い。耕作履歴の無い筆は、牛や馬用の飼料、こんにゃく栽培のためのマルチ用草本の採草地として利用されてきた。その立地は、畑道の畔や急傾斜のため畑にすることが困難な場所に位置していることが多かった。

4 小字に共通して耕作放棄地が確認できたが、中組地区ではボサ地や植林が見られず、他の 3 小字よりも耕作地が多かった。コンニャク畑は、橋立・白沢・長作の 3 地区において耕作されていた。コンニャクは熱帯性の植物であり、芋の収穫までに 3 年

を要するため、冬期において土壌が凍る土地では栽培できない。そのため、小菅村においては南向きの立地が多い上記 3 地区のみにおいて栽培されてきた。

なお、調査した小字内において、屋根葺き用の草(ススキやカリヤスなどのイネ科草本)を採取するためや換金作物としてのカヤ(ススキなど)の採草地、いわゆる“茅場”として利用された場所は存在しなかった。これらは、集落よりさらに山側へ登った日当たりのよい斜面(山の中腹)にかつて存在していた。現在これらの場所は、全てスギ・ヒノキの植林地か広葉樹林になっている。

地上植生

植生高は、耕作履歴によらず、管理、山菜、ススキ、放棄草地、放棄低木の順で高くなった(データは示さない)。植被率も耕作履歴によらず、耕作地と管理/ありを除き、概ね 100%に近い値を示した。

種数/プロットとレッドリスト・ポイントは、耕作履歴なしの方が履歴ありよりも高かった(図 7a,e)。また一貫して、耕作地で最低、管理/なしで最高だった。帰化率は、これらと逆のパターンを示した(図 7c)。帰化率は、耕作履歴ありの中でも、管理草地(管理、山菜、ススキ)が放棄されると(放棄草地)と上昇し、その後低木林にまで遷移が進むと(放棄低木)顕著に低下した(図 7c)。種数とレッドリスト種数が特に高かった管理/なしでは、スズサイコ、カワラナデシコ、ワレモコウ、カタクリ、ヤマオダマキ、オミナエシ、リンドウなど里地里山にみられる草原性希少種が高頻度に見られた(図 4)。

ラウンケルの生活型において、レッドリスト種は地中植物、帰化種は一年生植物が多かった(表 2)。一年生草本の割合は、耕作履歴ありのほうが履歴なしより高かった(図 7g)。地上植物の割合も、概ね耕作履歴ありのほうが履歴なしより高く、特に放棄低木で特に高かった。地中植物の割合は、これらと逆のパターンを示した。地表植物はほとんど出現せず、半地中植物は耕作履歴と管理方法の違いの影響が見られなかった。

130 プロットの序列化分析の結果を、図 8a に示した。管理、山菜、ススキは、合わせて「草地管理」としてある。第 1 軸(X 軸)に沿って左から右に向かって耕作地、草地管理あり、放棄草地・低木あり、草地管理なし、放棄低木なしと分布していた。10 植生タイプについて序列化分析を行った結果(図 8b)、NMDS 1 軸に沿って耕作地は左端に非常に離れて分布し、それ以外の 9 タイプは右端に集中分布していた。そこで、耕作地を除く 9 植生タイプのみを、図 8c に示した。NMDS 1 軸に沿って左端から中央に耕作履歴あり、中央から右端に耕作履歴なしのプロットが分布していた。耕作履歴ありおよびなしの放棄低木は(△および▲)、どちらもそれぞれの中で NMDS 1 軸に沿って一番右側に分布していたが、草原植生(管理、山菜、ススキ、放棄草地)は概ね集中分布していた。

埋土種子

種数/プロットは、地上植生とは逆に、耕作履歴がない場所の方がある場所よりもやや少なかった(図 7b)。帰化率は、耕作地が最大で、耕作履歴がある場所の方がない場所よりも高かった(図 7d)。レッドリスト種は、ほとんど見られなかった(図 7f)。

ラウンケルの生活型は、一年生と半地中性の割合が非常に高く、地表植物や地上植物は見られなかった(図 7h)。一年生草本の割合は、耕作履歴ありのほうが履歴なしより高かった。半地中植物は、これと逆の傾向を示した。

埋土種子相から出現した多くの草本は、ハルジオン、メヒシバ、コナスビ、カラムシといった一年生や半地中型の路傍雑草であった(表 3)。地上植生で見られたワレモコウ、スズサイコ、オトギリソウなど草原性希少種のほとんどは、埋土種子相からは出現しなかった。耕作履歴のある場所において、埋土種子相には出現したが地上植生にはいなかった種(耕作跡地にまで種子散布されたが発芽定着までは出来ていない種)は、キランソウ、ツボスミレ、ヨツバムグラ、ミミナグサの 4 種であった。

NMDS 解析の結果を図 9 に示した。比較のため、地上植生(図 9a)と埋土種子(図 9b)を共に示す。埋土種子では、耕作地のみ左端に偏ったが、それ以外は耕作履歴、管理手法によらず種組成に差はなかった(図 9b)。

系統的構造

Faith's PD は、種数/プロットと正の相関を示した(図 10)。そのため被子植物全種の Faith's PD は、種数/プロットと同様に、耕作履歴なしの方が履歴ありよりも高かった。

NRI は、被子植物全種か草本種のみにかかわらず、耕作履歴や管理方法の違いによる差があまり無かった(図 11c,d)。被子植物全種の NTI は、耕作地と耕作履歴ありの 4 タイプの草地において正の値を示したことから、ここでは系統的クラスタリングが起きていることが分かった(図 11e)。耕作履歴なしの山菜とススキは、NTI はゼロに近い値か負の値を示し、系統的クラスタリングが弱まっていた。耕作履歴なしの管理と放棄低木(あり及びなし)は、負の値を示したことから系統的過分散が起こっていることが分かった。草本種のための NTI は、被子植物全種のパターンと比べて、樹木種の多く含まれる放棄低木/あり or なし、耕作履歴の無い管理/なしで値の変化が大きく、樹木種の少ない耕作地、耕作履歴ありの草地で変化が小さかった(図 11f)。

考察

地上植生

山梨県小菅村の半自然草地では、種・系統的多様性や希少種数は非耕作地の方が耕作跡地よりも高く、帰化率はこれと逆のパターンを示した(図 7)。種組成も、非耕作の半自然草地ではスズサイコ、カワラナデシコ、ワレモコウ、オミナエシ、リンドウなど

里地里山の在来植物種が見られる一方、耕作跡地の方には見られなかった(図 8)。希少種は地中植物が多い一方、帰化種は一年生植物が多いことを反映し(表 2)、非耕作地は地中植物が多く一年生植物が少なかった(図 7g)。小菅村の「耕作跡地」の半自然草地の中には、耕作放棄から 50 年以上経過した場所や、多様性の高い非耕作地の半自然草地と隣り合っている場所さえある(図 6)。それでも種多様性が非耕作地のレベルにまで回復していないことから、過去の耕作が希少種に不可逆的な負の影響を与えていると言える。耕作による富栄養化や乾燥化、新規移入種の分散制限、あるいは菌根共生の不在などが、耕作放棄から草原性希少種の定着までに数十年以上ものタイムラグを生じさせていると考えられる。以上のように、従来言われてきたように伝統的農地景観ならどこでも生物多様性が高いのではなく、その中でも土地利用履歴が駆動する重要なホットスポットがある事が分かった。

非耕作地の中でも種数と希少種数が最も高かった「管理/なし」は、農地までの道脇、道祖神の周りや神社へ続く参道といった場所に位置することが多く、古くから景観維持を目的とした管理が長期的になされている伝統的な草地であった(図 6)。Gustavsson et al. (2007)は、スウェーデンの農地景観の過去 270 年間にわたる土地利用を調べ、草本種の種多様性と希少種数は土地の利用・管理が長期的に持続している場所で最も高いことを示した。Uematsu and Ushimaru (2013)は、土地の利用方法や管理が長期的に持続している(伝統的な)場所は、希少種が多く、貧栄養で湿潤であることを示唆した。「管理/なし」以外の管理草地である「山菜/なし」と「ススキ/なし」は、非耕作地ではあるものの伝統的草地ではない。「山菜/なし」は、近年、農地縮小などによって使われなくなった「ススキ/なし」だった場所においてワラビを採るよう再利用している場所が多く見られた(聞き取り調査)。「ススキ/なし」は、農地所有者によって意図的にススキを植えられたり、それら以外の草を積極的に刈ってしまうような管理が行われている場所も見られた(聞き取り調査)。したがって、先行研究と同様に、「管理/なし」は長期的に管理がなされているため、「山菜/なし」や「ススキなし」よりも種・希少種数が高かったのではないかと考えられる。ただし、「管理/なし」が特に貧栄養で湿潤であるのかは本研究では調べられておらず、またなぜそうした環境において希少種数が高くなるのかは明らかではないため(Uematsu and Ushimaru 2013)、今後の研究が期待される。

埋土種子相

先述のように、種多様性や希少種数は、非耕作地の方が耕作跡地よりも高かった。しかし、埋土種子相では、耕作履歴によらずハルジオン・メヒシバ・ヒメジオンといった一年生や半地中型の路傍雑草が多く(表 3)、また非耕作地と耕作跡地間で種組成も似ていた(図 9b)。埋土種子相で希少種がほとんど出なかった理由として、1) 草原性希少種の生活型、2) 土地の管理手法、3) 実験環境、が考えられた。1) については、本調査地の草原性希少種の多くが、多年生の地中植物であった(表 2)。こうした草原

性種の多くは、地下部の塊茎や塊根による栄養繁殖によって個体を維持していて埋土種子相を形成しない可能性がある。実際、地上植生で見られたワレモコウやツリガネニンジン、アキノキリンソウといった多くのススキクラスの種が埋土種子からは出現しないことが報告されている(小柳ほか 2008, 小山ほか 2016)。2)については一般に、開花期や結実期の草刈り管理は、開花数や結実数を低下させることが知られている(Nakahama et al. 2016)。本調査地の管理草地でもこうした時期に草刈りが行われていたため、希少種の埋土種子が少なかった可能性がある(ただし、希少種は先述のように地中植物が多いため草刈りによって地上部を消失しても翌春に地上植生として出現できる)。3)については、野外とポットでは気象や土壌環境が異なり、特にポットの方が乾きやすいため、こうした厳しい環境に適応的な路傍雑草が多くなった可能性がある。

生物多様性の低い耕作跡地において、地上植生にはいなかったが埋土種子相には出現した種が4種(キランソウ、ツボスミレ、ヨツバムグラ、ミミナグサ)あった。これらは、耕作跡地にまで種子散布されたが発芽定着までは出来ていない種(あるいは偶然地上部ではサンプリングされなかった種)であると考えられた。ただし、希少種はこうした出現パターンを示さなかったことから、耕作跡地では希少種の種子がごく少量しか散布されていない可能性がある。このように、過去の耕作は希少種の定着に不可逆的な負の影響を与えていると考えられた。

本研究では埋土種子相は明らかに出来たが、草原性種の種子が非耕作地から耕作跡地に散布されているのかどうかは分からなかった。今後は、十分量の種子が散布されているのか、そもそもそうした草原性種の花は稔性のある種子を生産しているのか、もし散布されているならなぜ発芽しないのか、を明らかにする必要があるだろう。そのためには、草原性希少種の種子生産性、直接観察法による種子カウント、種子の耕作跡地への蒔き出し試験などが求められる。

系統的構造

耕作地や耕作跡地では、被子植物全種のNTIは正の値を示し系統的クラスタリング(群集がランダムに予想されるより近縁種で構成)が生じていた(図11e)。逆に、非耕作地(特に管理)では、NTIは負の値を示し系統的過分散(遠縁種で構成)が生じていた(図11e)。耕作跡地で系統的クラスタリングが生じていたのは、先述のように耕作に伴う不可逆的な負の影響があり(ただし現在の地上部への攪乱強度は非耕作地と変わらない)、それに適応した帰化種、イネ科やキク科などのr戦略的な特定の分類群が多い群集組成であると考えられた。逆に系統的過分散であった管理/なしは、希少種を含め最大種数を記録した場所で、伝統的草地管理に伴う中程度の攪乱強度によって、互いに遠縁で様々な生活型の種から成る群集であると考えられた。

放棄低木は、耕作履歴によらず負の値を示したことから、系統的過分散が起こっていることが分かった(図11e)。放棄低木において、草本種のみで解析すると、負の値

を示し過分散ではあるものの、その程度は被子植物全体の時よりも弱まった(図 11f)。したがって、放棄後にそれまでに無かった新しいクレードの種(木本やこれまで出現していなかった草本)が入るため系統的過分散を起こしていたと考えられた。

まとめ

「非耕作地」の半自然草地が、希少種を多く含む重要な生物多様性ホットスポットである事が分かった。一方、約 50 年前から急速に広がる「耕作跡地」の半自然草地は、希少種の代替生息地として現時点では機能していなかった。また半自然草地の群集集合は、このような耕作履歴だけでなく、管理手法や耕作放棄後の年数によっても制限されていた。少子高齢化が進む小菅村では、「非耕作地」の半自然草地は今後急速に放棄と断片化が進み、今後数-10 数年後には喪失してしまう可能性もある。そのため、地域の生物多様性の維持には、「非耕作地」の半自然草地(特に景観維持などを目的とした長期的な管理がなされている場所)の優先的な管理継続が必要と考えられる。

謝辞

小菅村役場の皆様、並びに石坂真悟、杉野卓也、矢野加奈子、盆子原武尊氏をはじめとする源流大学の皆様には、小菅村での現地調査に関する許可と便宜を図って頂いた。現地調査では山崎海都、笹沢優気、音川陽向、田村拓也氏をはじめとする東京農大森林生態学研究室の学生諸氏、プロット作成、情報・資料提供、現地調査の指導・協力では岡本(旧姓中村)淳美、現地調査協力では鈴木一聡と青柳博樹、研究議論やデータ解析で北川涼、山田晋、内田圭の各氏にご協力頂いた。心から御礼を申し上げます。

引用文献

- 小菅村役場 (2012) 小菅村源流景観計画
- 小柳 知代, 楠本 良延, 山本 勝利, 武内 和彦 (2008) 立地条件の異なるススキ型半自然草地における埋土種子相と地上植生の比較. ランドスケープ研究 71:589-592
- 小柳 知代, 富松 裕 (2012) 絶滅と移入のタイムラグ: 景観変化に対する生物多様性の長期的応答. 保全生態学研究 17:245-255
- 小山 明日香, 小柳 知代, 野田 顕, 西廣 淳, 岡部 貴美子 (2016) 都市近郊に位置する孤立草地の埋土種子相に隠されたリスク: 草原性植物の残存個体群の保全に向けた課題. 保全生態学研究 21:41-49
- 佐々木 雄太, 小山 明日香, 小柳 知代ほか (2015) 植物群集の構造と多様性の解析. 共立出版

- 笹沢 優気 (2020) 山梨県小菅村における耕作履歴が半自然草地の埋土種子相に及ぼす影響. 東京農業大学 森林生態学研究室 卒業論文
- 中村淳美 (2011) 山梨県小菅村における草地の利用目的と利用方法およびその変遷が群落の種組成に与える影響. 東京農業大学 森林生態学研究室 卒業論文
- 山崎 海都 (2020)耕作履歴が半自然草地の植物の種・系統的多様性に及ぼす影響. 東京農業大学 森林生態学研究室 卒業論文
- 米倉 浩司, 梶田 忠 (2003-) BG Plants 和名-学名インデックス (YList), <http://ylist.info>
- The Angiosperm Phylogeny Group (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121
- Cavender-Bares J, Ackerly DD, Baum DA, Bazzaz FA. (2004) Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist* 163:823-843
- Culmsee H, Leuschner C (2013) Consistent patterns of elevational change in tree taxonomic and phylogenetic diversity across Malesian mountain forests. *Journal of Biogeography* 40:1997-2010
- Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61:1-10
- Gustavsson E, Lennartsson T, Emanuelsson M (2007) Land use more than 200 years ago explains current grassland plant diversity in a Swedish agricultural landscape. *Biological Conservation* 138:47-59
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26:1463-1464
- Kitagawa R, Mimura M, Mori SA, Sakai A (2015) Topographic patterns in the phylogenetic structure of temperate forests on steep mountainous terrain. *AoB Plants* 7:134
- Koyama A, Koyanagi FT, Akasaka M, Takada M, Okabe K (2016) Combined burning and mowing for restoration of abandoned semi-natural grasslands. *Applied Vegetation Science* 20:40-49
- Letunic I, Bork P (2019) Interactive Tree Of Life (iTOL) v4: recent updates and new developments. *Nucleic Acids Research* 2:256-259
- 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

- Normile (2016) Nature from nurture. *Science* 351:908–10
- Qian H, Hao Z, Zhang J (2014) Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. *Journal of Plant Ecology* 7:154–165
- Uchida K, Ushimaru A (2014) Biodiversity declines due to abandonment and intensification of agricultural lands: patterns and mechanisms. *Ecological Monographs* 84:637–658
- Uchida K, Takahashi S, Shinohara T, Ushimaru A (2016) Threatened herbivorous insects maintained by long-term traditional management practices in semi-natural grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 221:156–162
- Uchida K, Hiraiwa KM, Cadotte MW (2019) Non-random loss of phylogenetically distinct rare species degrades phylogenetic diversity in semi-natural grasslands. *Journal of Applied Ecology* 56:1419–1428
- Uematsu Y, Ushimaru A (2013) Topography- and management-mediated resource gradients maintain rare and common plant diversity around paddy terraces. *Ecological Applications* 23:1357–1366
- 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 & Environment* 135:304–309
- Van Meerbeek K, Helsen K, Hermy M (2014) Impact of land-use intensity on the conservation of functional and phylogenetic diversity in temperate semi-natural plant communities. *Biodiversity and Conservation* 23:2259–2272
- Verdú M, Rey PJ, Alcántara JM, Siles G, Valiente-Banuet A (2009) Phylogenetic signatures of facilitation and competition in successional communities. *Journal of Ecology* 97:1171–1180
- Webb CO (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist* 156:145–155
- Webb CO, Donoghue MJ (2005) Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes* 5:181–183
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475–505
- Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, FitzJohn RG, McGlenn DJ, O’Meara BC, Moles AT, Reich PB et al. (2014) Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature* 506:89–92

Zheng Y, Dong L, Li Z, Zhang J, Li Z, Miao B, Jia C, Liang C, Wang L (2019)
Phylogenetic structure and formation mechanism of shrub communities in arid and
semiarid areas of the Mongolian Plateau. *Ecology and Evolution* 9:13320-13331

表 1. レッドリスト種のレッドリストポイント及び生活型

科名	和名	学名	レッドリストポイント	ラウンケル
イネ科	ハネガヤ	Achnatherum pekinense (Hance) Ohwi	2	半地中植物
ハナヤスリ科	フユノハナワラビ	Botrychium ternatum (Thunb.) Sw.	1	地中植物
イノモトソウ科	クジャクシダ	Adiantum pedatum L.	1	地中植物
メシダ科	ヤマイヌワラビ	Athyrium vidalii (Franch. et Sav.) Nakai	1	地中植物
ユリ科	アマナ	Amana edulis (Miq.) Honda	5	地中植物
ユリ科	カタクリ	Erythronium japonicum Decne.	4	地中植物
ユリ科	ヤマユリ	Lilium auratum Lindl.	1	地中植物
ユリ科	ヤマジノホトトギス	Tricyrtis affinis Makino	2	地中植物
ユリ科	ホトトギス	Tricyrtis hirta (Thunb.) Hook.	2	地中植物
ヒガンバナ科	ヒメニラ	Allium monanthum Maxim.	4	地中植物
ヒガンバナ科	ヤマラッキョウ	Allium thunbergii G.Don	2	地中植物
キジカクシ科	アマドコロ	Polygonatum odoratum (Mill.) Druce var. pluriflorum (Miq.) Ohwi	1	地中植物
メギ科	イカリソウ	Epimedium grandiflorum C.Morren var. thunbergianum (Miq.) Nakai	2	地中植物
キンボウゲ科	ヤマオダマキ	Aquilegia buergeriana Siebold et Zucc. var. buergeriana	2	地中植物
キンボウゲ科	ボタンヅル	Clematis apiifolia DC. var. apiifolia	1	地中植物
ユキノシタ科	チダケサシ	Astilbe microphylla Knoll	1	地中植物
バラ科	ワレモコウ	Sanguisorba officinalis L.	2	地中植物
ナデシコ科	カワラナデシコ	Dianthus superbus L. var. longicalycinus (Maxim.) F.N.Williams	2	地中植物
ナデシコ科	フシグロセンノウ	Lychnis miqueliana Rohrb.	2	地中植物
リンドウ科	リンドウ	Gentiana scabra Bunge var. buergeri (Miq.) Maxim. ex Franch. et Sav.	1	地中植物
リンドウ科	フデリンドウ	Gentiana zollingeri Fawc.	1	地中植物
リンドウ科	ツルリンドウ	Tripterospermum japonicum (Siebold et Zucc.) Maxim.	1	地中植物
キョウチクトウ科	スズサイコ	Vincetoxicum pycnostelma Kitag.	5	地中植物
シソ科	ヒキオコシ	Isodon japonicus (Burm.f.) H.Hara	1	地中植物
キキョウ科	ツリガネニンジン	Adenophora triphylla (Thunb.) A.DC. var. japonica (Regel) H.Hara	1	地中植物
キキョウ科	ツルニンジン	Codonopsis lanceolata (Siebold et Zucc.) Trautv.	1	地中植物
キク科	メタカラコウ	Ligularia stenocephala (Maxim.) Matsum. et Koidz.	2	地中植物
キク科	タムラソウ	Serratula coronata L. subsp. insularis (Ilijin) Kitam.	1	地中植物
スイカズラ科	オミナエシ	Patrinia scabiosifolia Link	2	地中植物
スイカズラ科	オトコエシ	Patrinia villosa (Thunb.) Juss.	1	地中植物
セリ科	シラネセンキュウ	Angelica polymorpha Maxim.	1	地中植物
ツツラフジ科	コウモリカズラ	Menispermum dauricum DC.	2	地上植物
バラ科	エゾノコリンゴ	Malus baccata (L.) Borkh. var. mandshurica (Maxim.) C.K.Schneid.	1	地上植物
バラ科	ズミ	Malus toringo (Siebold) Siebold ex de Vriese	1	地上植物
バラ科	ナンキンナナカマド	Sorbus gracilis (Siebold et Zucc.) K.Koch	1	地上植物
カバノキ科	ツノハシバミ	Corylus sieboldiana Blume var. sieboldiana	1	地上植物
ウコギ科	タカノツメ	Gamblea innovans (Siebold et Zucc.) C.B.Shang, Lowry et Frodin	1	地上植物
ツリフネソウ科	ツリフネソウ	Impatiens textorii Miq.	1	一年生植物
ハマウツボ科	コシオガマ	Phtheirospermum japonicum (Thunb.) Kanitz	1	一年生植物

表 2. 生活型別のレッドリスト種と帰化種の割合

	種数			%		
	全種	レッドリスト種	帰化種	全種	レッドリスト種	帰化種
一年生植物	63	2	14	19	5	47
地表植物	2	0	1	1	0	3
半地中植物	80	1	9	25	3	30
地中植物	102	30	4	31	77	13
地上植物	77	6	2	24	15	7

表 3. 埋土種子から出現した種と個体数

種名	個体数	ラウンケル生活型	種名	個体数	ラウンケル生活型
ヒメジオン	375	半地中植物	キュウリグサ	8	半地中植物
メヒシバ	321	一年生植物	ホトケノザ	8	半地中植物
コナスビ	301	半地中植物	ミドリハコベ	8	半地中植物
カラムシ	278	半地中植物	キンエノコログサ	7	一年生植物
カヤツリグサ	253	一年生植物	コブナグサ	7	一年生植物
ハキダメギク	164	一年生植物	ヨツバムグラ	7	地中植物
メマツヨイグサ	160	半地中植物	キジムジロ	7	半地中植物
スベリヒユ	154	一年生植物	ゴウシュウアリタノ	6	一年生植物
ハルジオン	140	半地中植物	ノゲシ	6	一年生植物
クサコアカソ	122	半地中植物	ノミノフスマ	6	一年生植物
チャガヤツリグサ	116	一年生植物	ゲンノショウコ	6	半地中植物
カタバミ	113	半地中植物	エノコログサ	5	一年生植物
オオイヌノフグリ	112	一年生植物	ヒキオコシ	5	地中植物
タチイヌノフグリ	100	一年生植物	アキノメヒシバ	4	一年生植物
エノキグサ	98	一年生植物	イヌナズナ	4	一年生植物
ヌカキビ	75	一年生植物	イヌホウズキ	4	一年生植物
コマツヨイグサ	70	半地中植物	キンエノコログサ	4	一年生植物
オニタビラコ	61	半地中植物	コオニタビラコ	4	半地中植物
オヒシバ	50	一年生植物	スズメノヤリ	4	半地中植物
トキンソウ	45	一年生植物	マツヨイグサ	4	半地中植物
ヒメオドリコソウ	45	地中植物	ヤブマオ	4	半地中植物
イヌタデ	44	一年生植物	ナギナタコウジュ	3	一年生植物
ツメクサ	42	半地中植物	ニシキンソウ	3	一年生植物
タチツボスミレ	40	半地中植物	ブタクサ	3	一年生植物
トキワハゼ	35	半地中植物	ママコノシリヌグイ	3	一年生植物
コハコベ	34	半地中植物	カントウヨメナ	3	地中植物
ヨモギ	34	半地中植物	ミミナグサ	3	半地中植物
タニソバ	32	一年生植物	オオニワホコリ	2	一年生植物
シロザ	31	一年生植物	ヤマアオミズ	2	一年生植物
ススキ	31	半地中植物	ポタンヅル	2	地中植物
ミチタネツケバナ	26	一年生植物	ヤエムグラ	2	地中植物
スズメノヒエ	25	一年生植物	ヤブジラミ	2	地中植物
タケニグサ	25	半地中植物	イヌビユ	1	一年生植物
チヂミザサ	23	半地中植物	オオバコ	1	一年生植物
アキカラマツ	22	地中植物	コケオトギリ	1	一年生植物
オオアレチノギク	21	半地中植物	タチタネツケバナ	1	一年生植物
ヒナタイノコヅチ	17	地中植物	チカラシバ	1	一年生植物
アキノエノコログサ	16	一年生植物	ツククサ	1	一年生植物
アオミズ	15	一年生植物	ハナイバナ	1	一年生植物
コニシキンソウ	13	一年生植物	ヒメミカンソウ	1	一年生植物
アカジソ	11	一年生植物	ミズヒキ	1	一年生植物
アレチノギク	11	半地中植物	ホタルブクロ	1	地中植物
スマレ	11	半地中植物	イワニガナ	1	半地中植物
ノミノツヅリ	11	半地中植物	オオジシバリ	1	半地中植物
ヘビイチゴ	11	半地中植物	オヘビイチゴ	1	半地中植物
メナモミ	10	一年生植物	オランダミミナグサ	1	半地中植物
カキドオシ	10	地中植物	カナムグラ	1	半地中植物
ニョイスミレ	10	半地中植物	クサイ	1	半地中植物
アオオニタビラコ	9	半地中植物	コウゾリナ	1	半地中植物
キランソウ	9	半地中植物	ナンブアザミ	1	半地中植物
ミツバツチグリ	9	半地中植物	ヤブタビラコ	1	半地中植物
アオジソ	8	一年生植物			

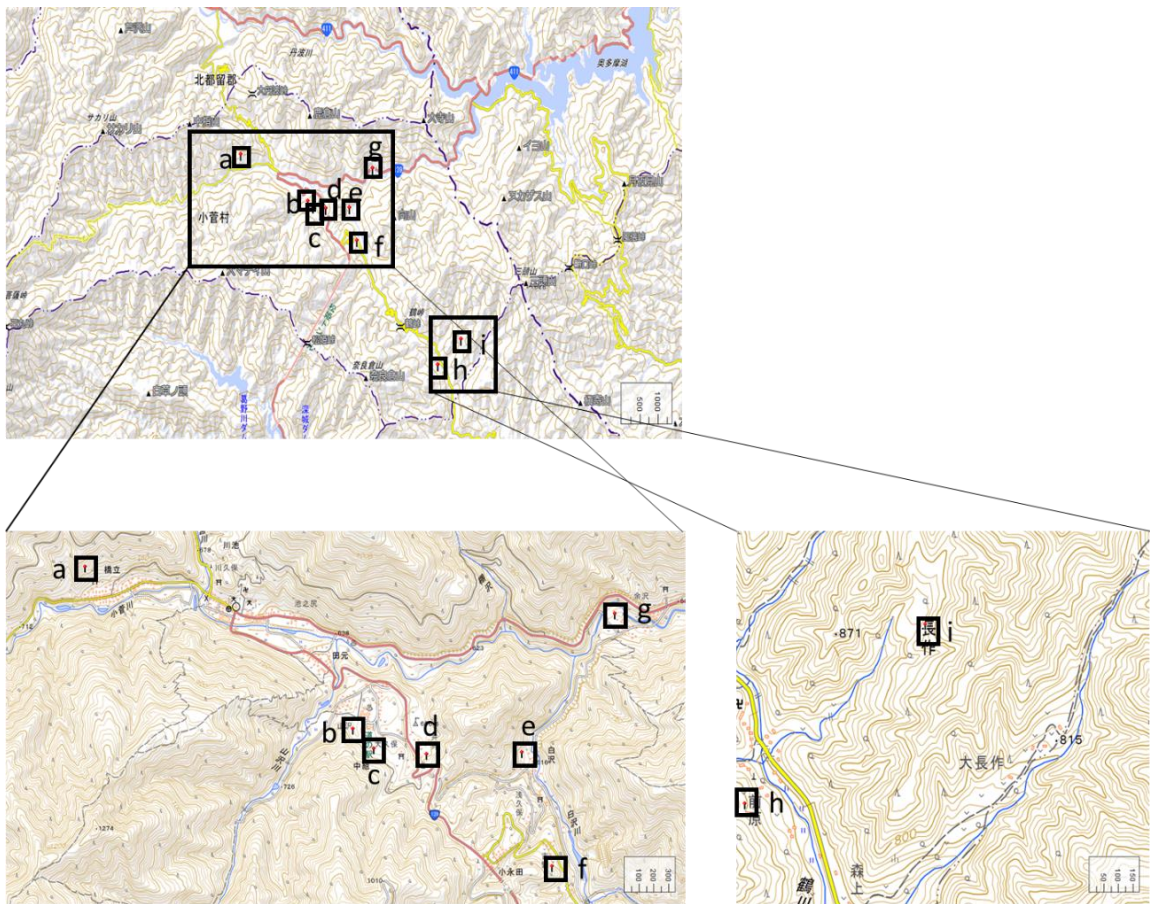


図1. 調査地位置図。a:上割間、b:山沢、c:マフジ久保、d:コセド、e:白沢夏地、f:横道、g:余沢、h:前原、i:倉骨



図 2. 小菅村の農地景観(掛け軸畑)。植えられている緑色の作物はこんにゃく。画面右側のイネ藁色のマルチは、ススキである。2019年橋立集落。

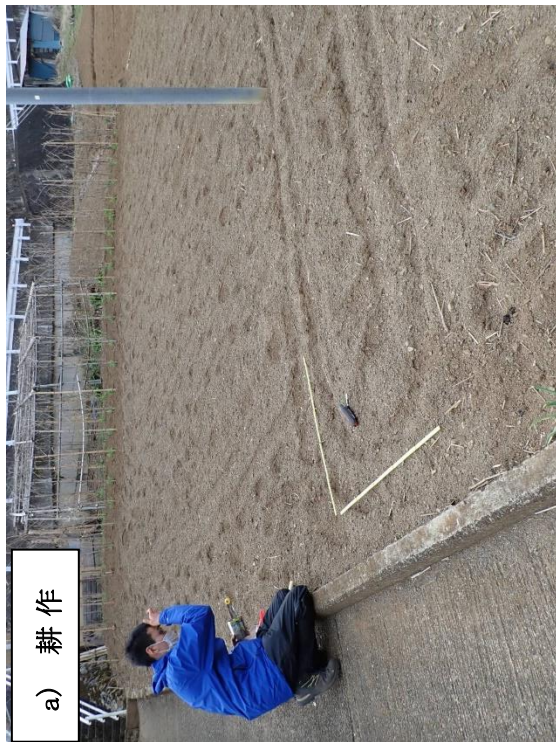
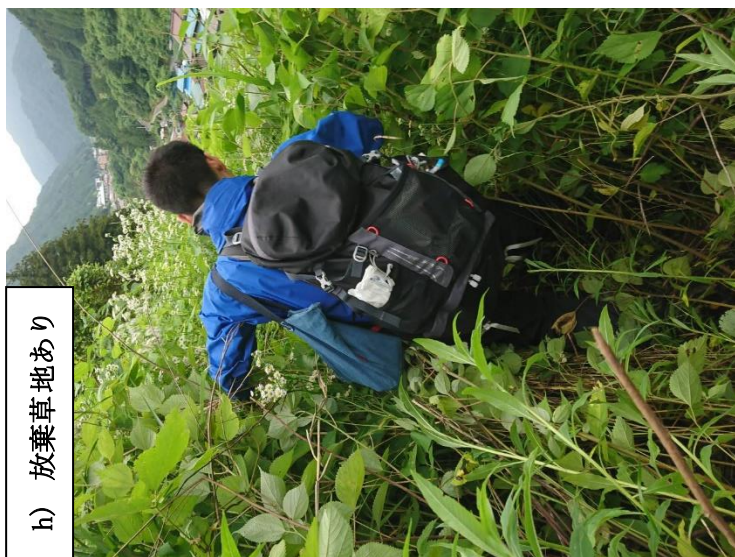


図 3. 10 の植生タイプ



図 3. 続き



放棄草地なし 存在しない

図 3. 続き

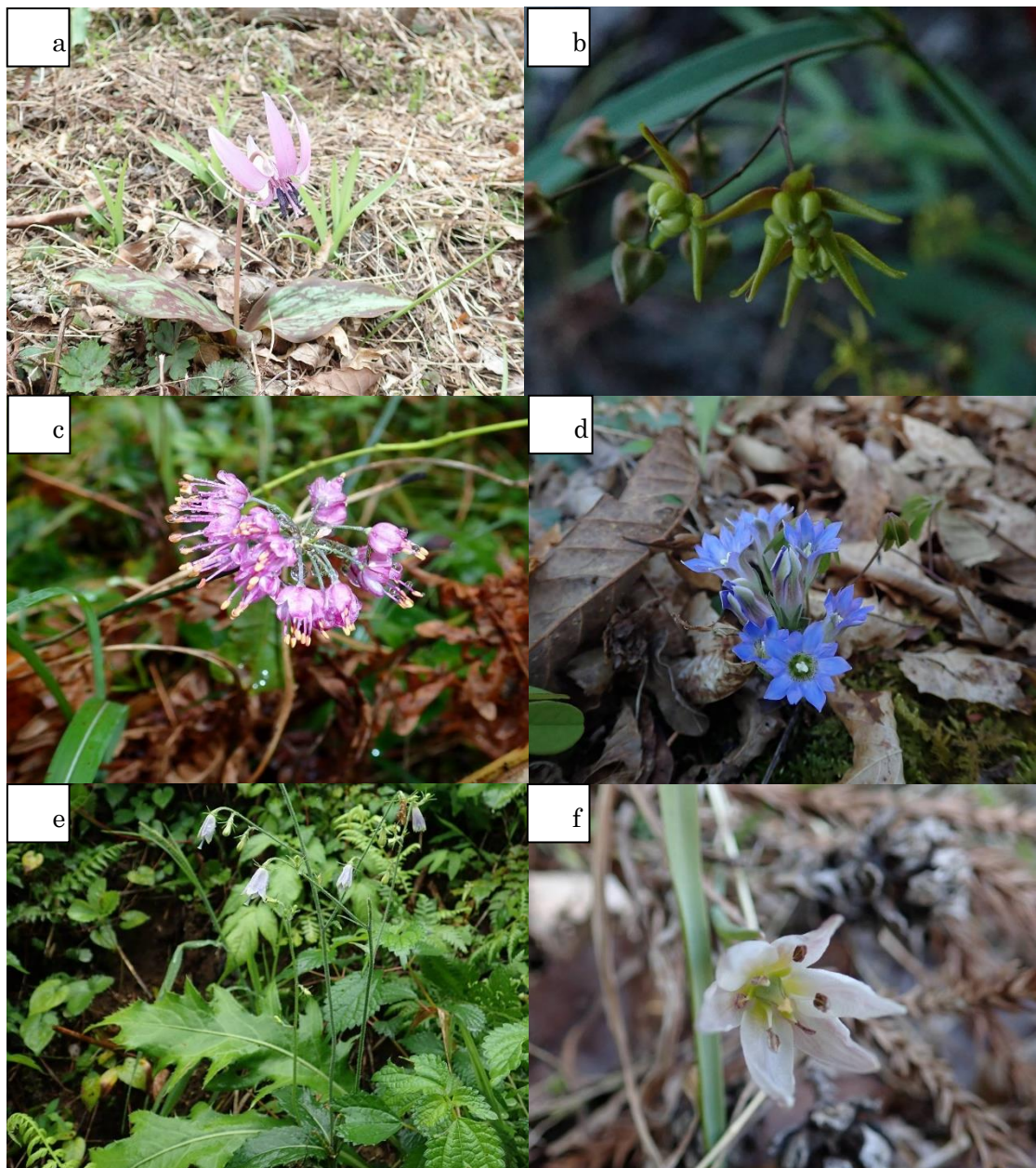


図 4. 小菅村の植物。a)カタクリ、b)スズサイコ、c)ヤマラッキョウ、d)フデリンドウ、e)ツリガネニンジン、f)アマナを示す。このうち、スズサイコはレッドリスト種である。

Tree scale: 100

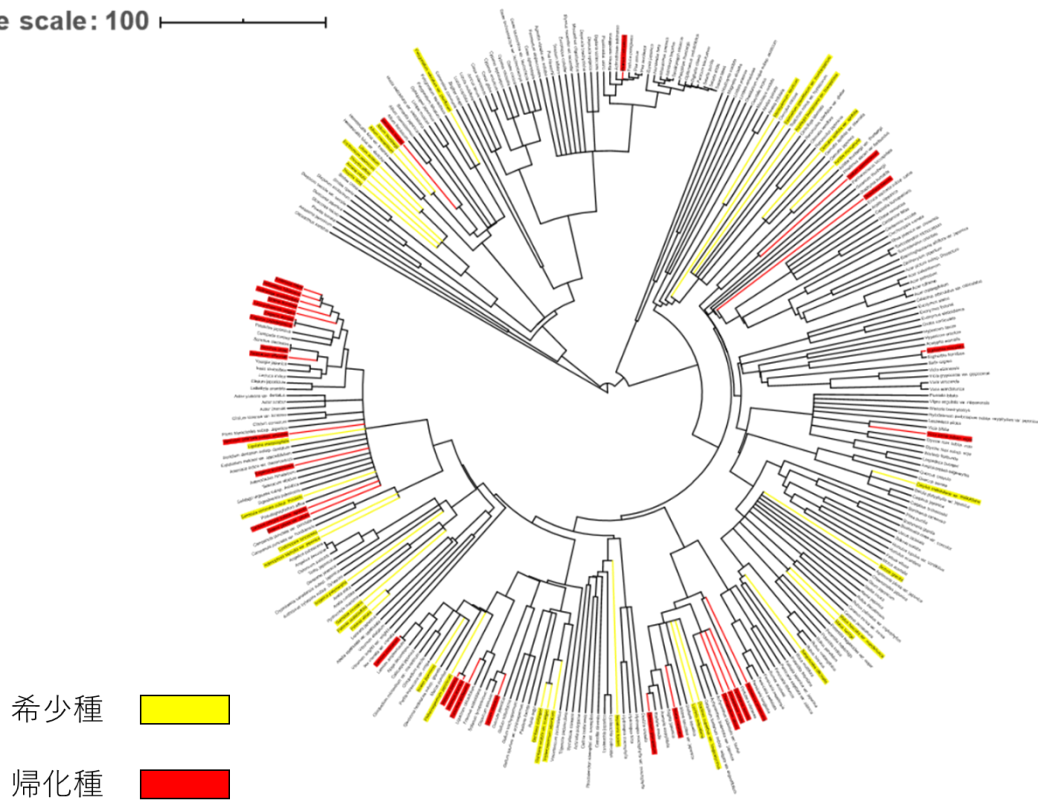
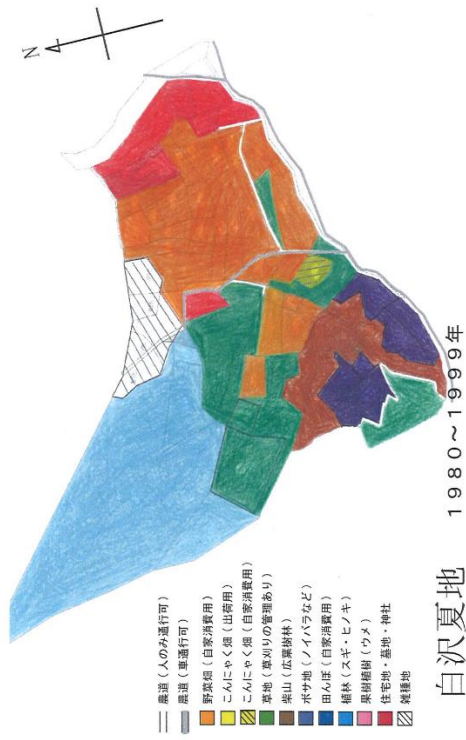
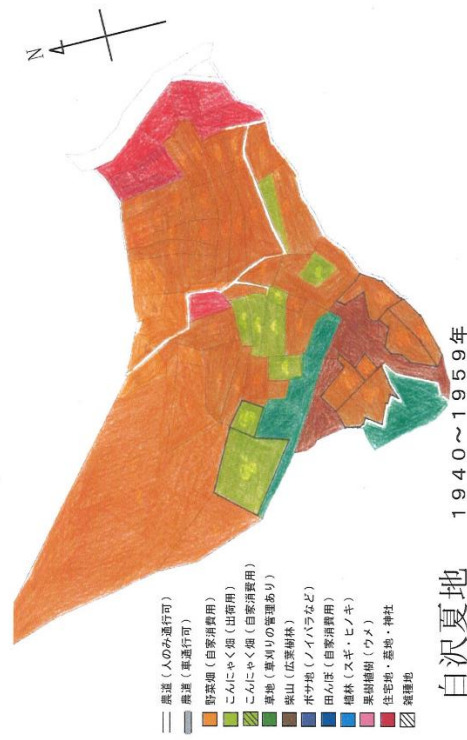


図 5. 全プロットの出現種による系統樹

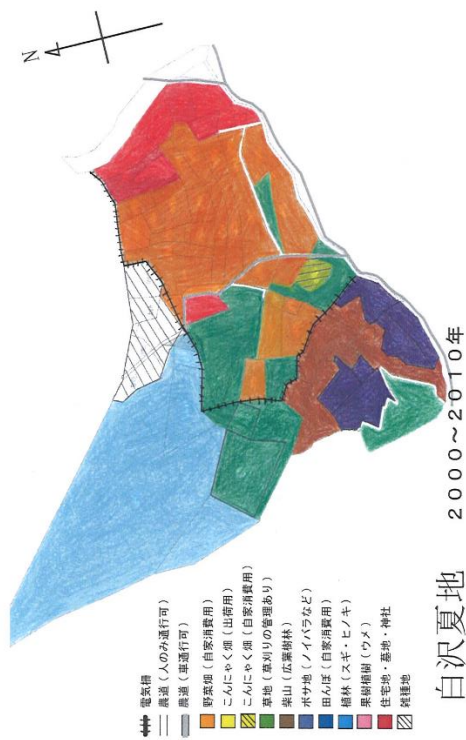
縮尺 1/2000



縮尺 1/2000



縮尺 1/2000



縮尺 1/2000

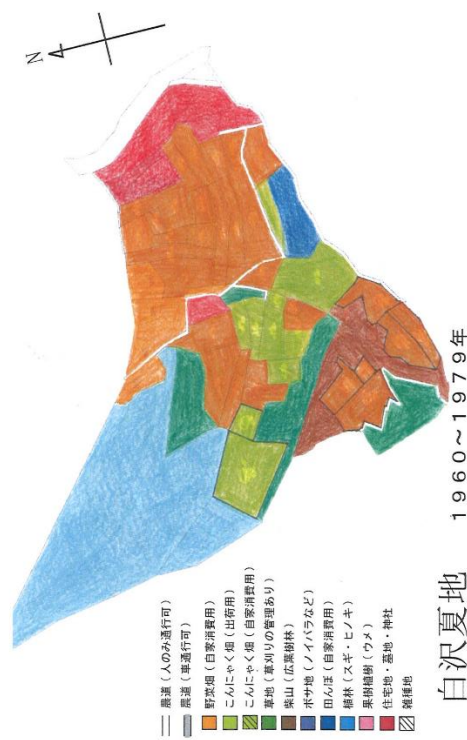
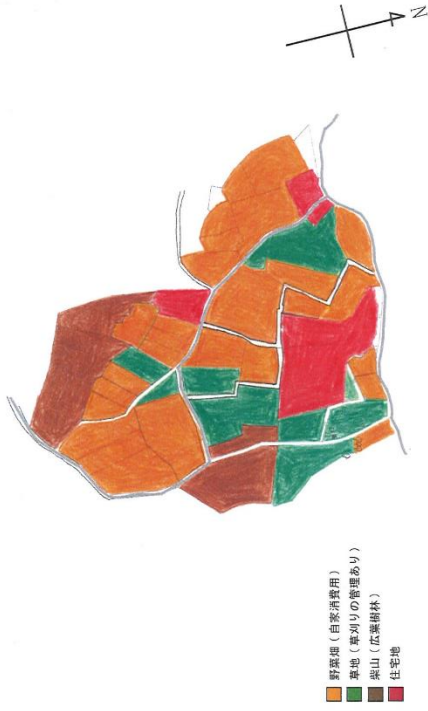


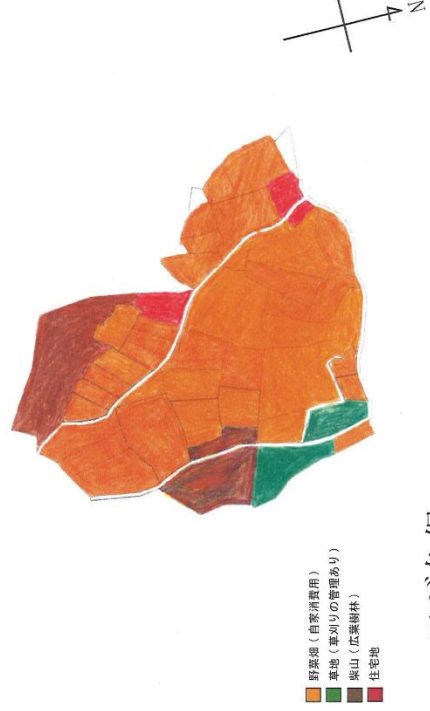
図 6.4 地区における土地利用変遷図

縮尺 1/2000



マフジ久保 1980~1999年

縮尺 1/2000



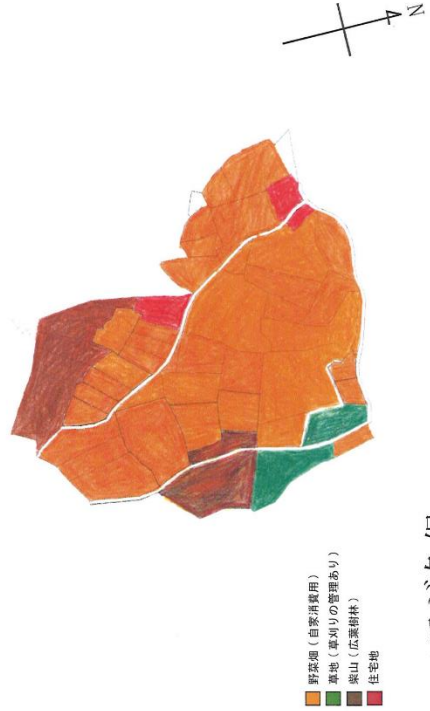
マフジ久保 1940~1959年

縮尺 1/2000



マフジ久保 2000~2010年

縮尺 1/2000



マフジ久保 1960~1979年

図 6. 続き

図 6. 続き

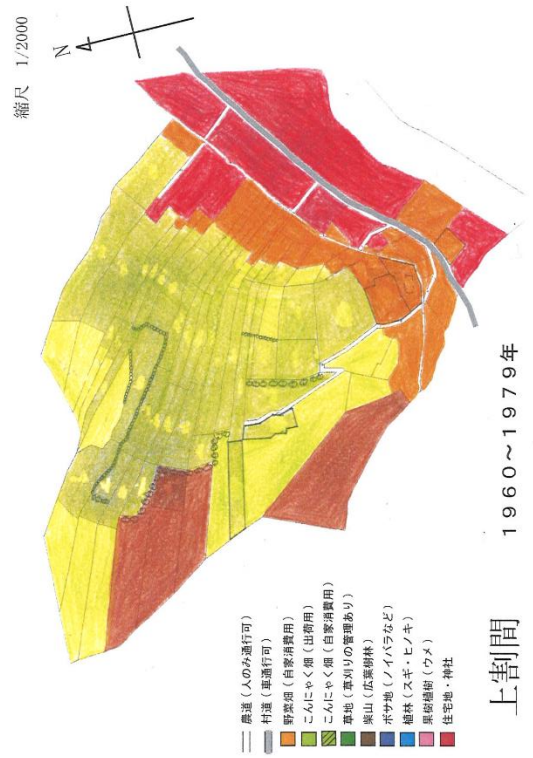
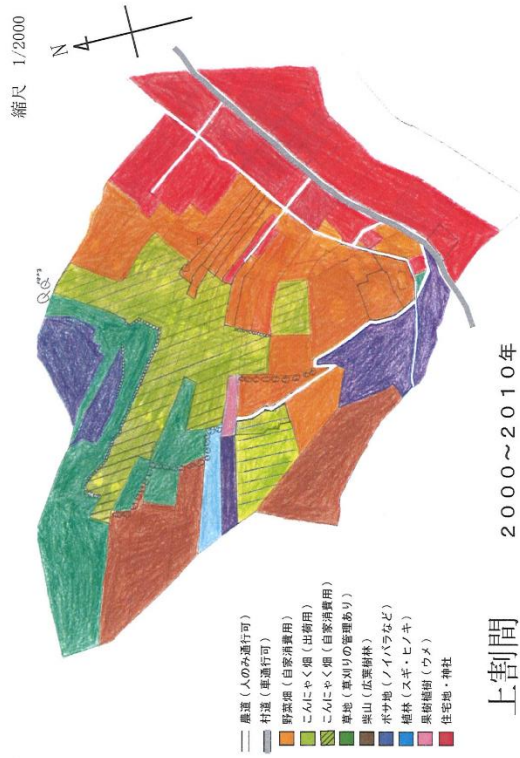
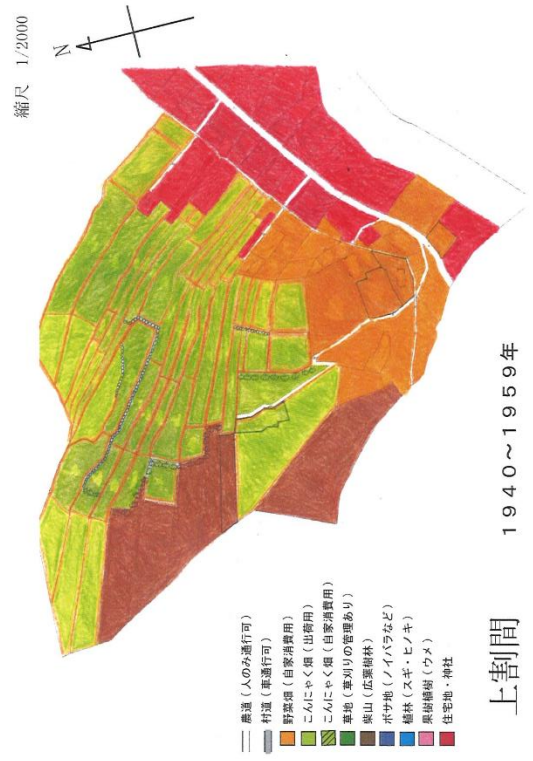
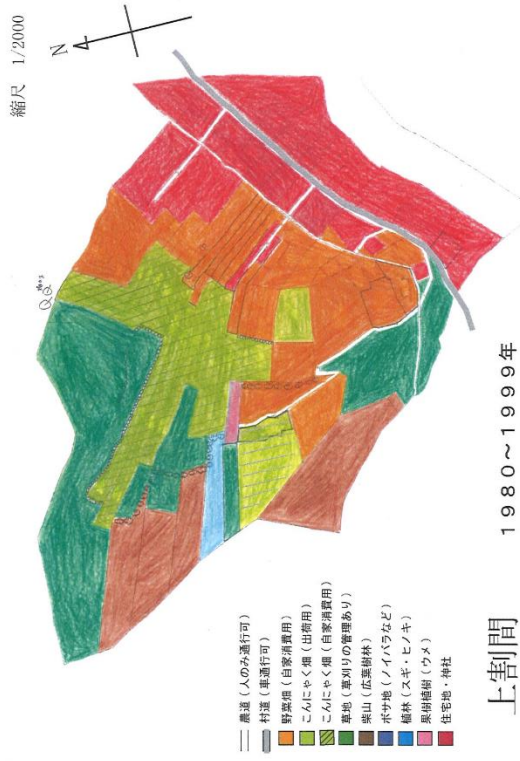
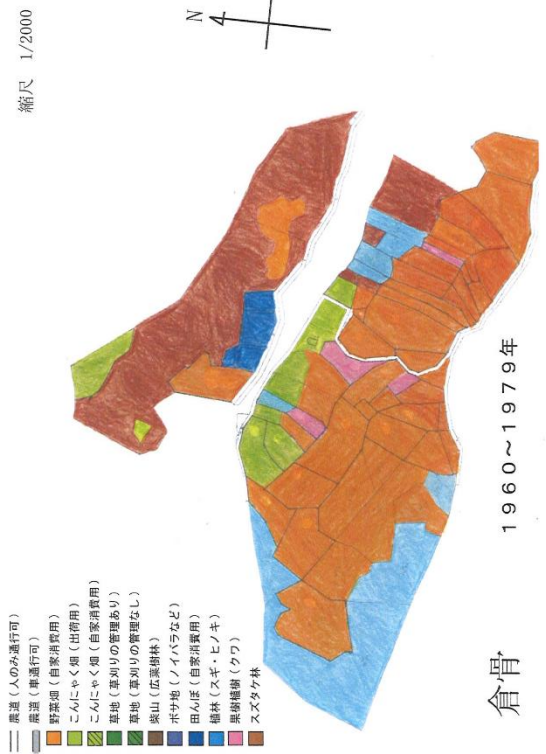
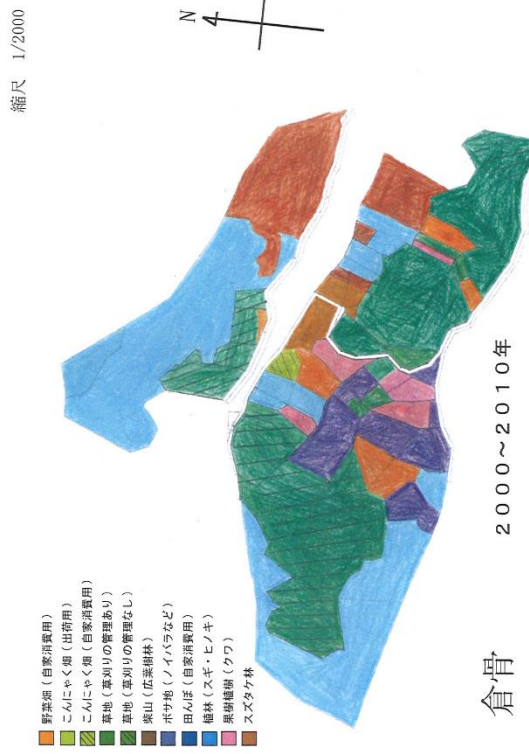
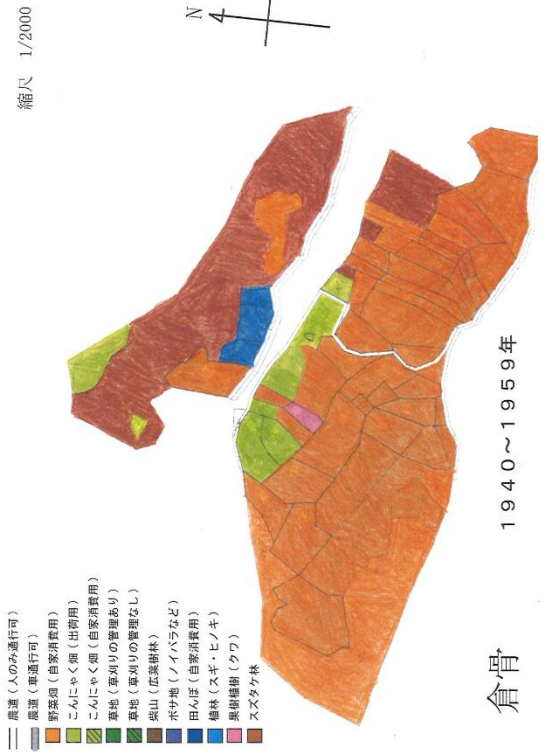


図 6. 続き



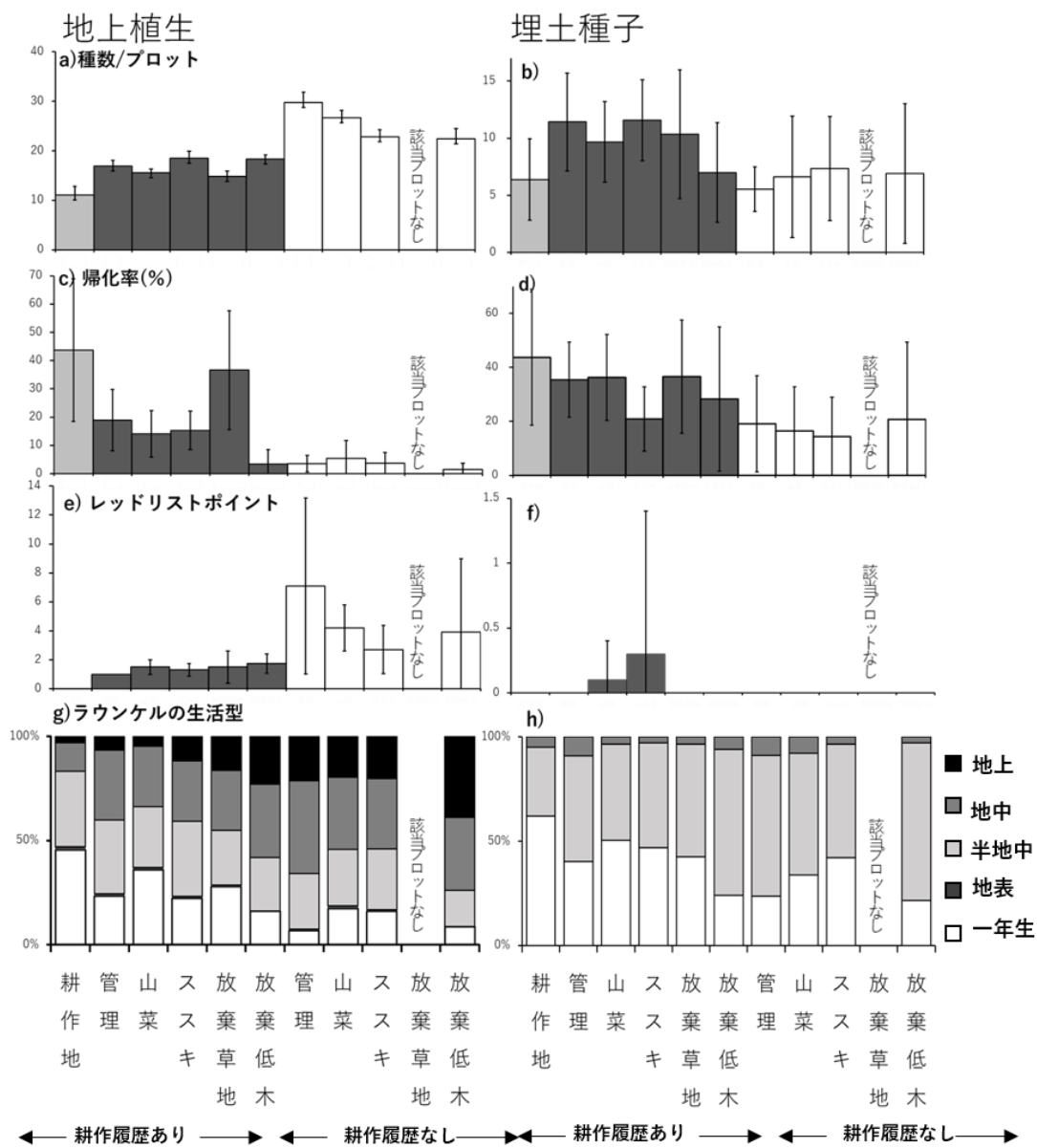


図 7. 種多様性と生活型の植生タイプ及び地上植生/埋土種子間の比較

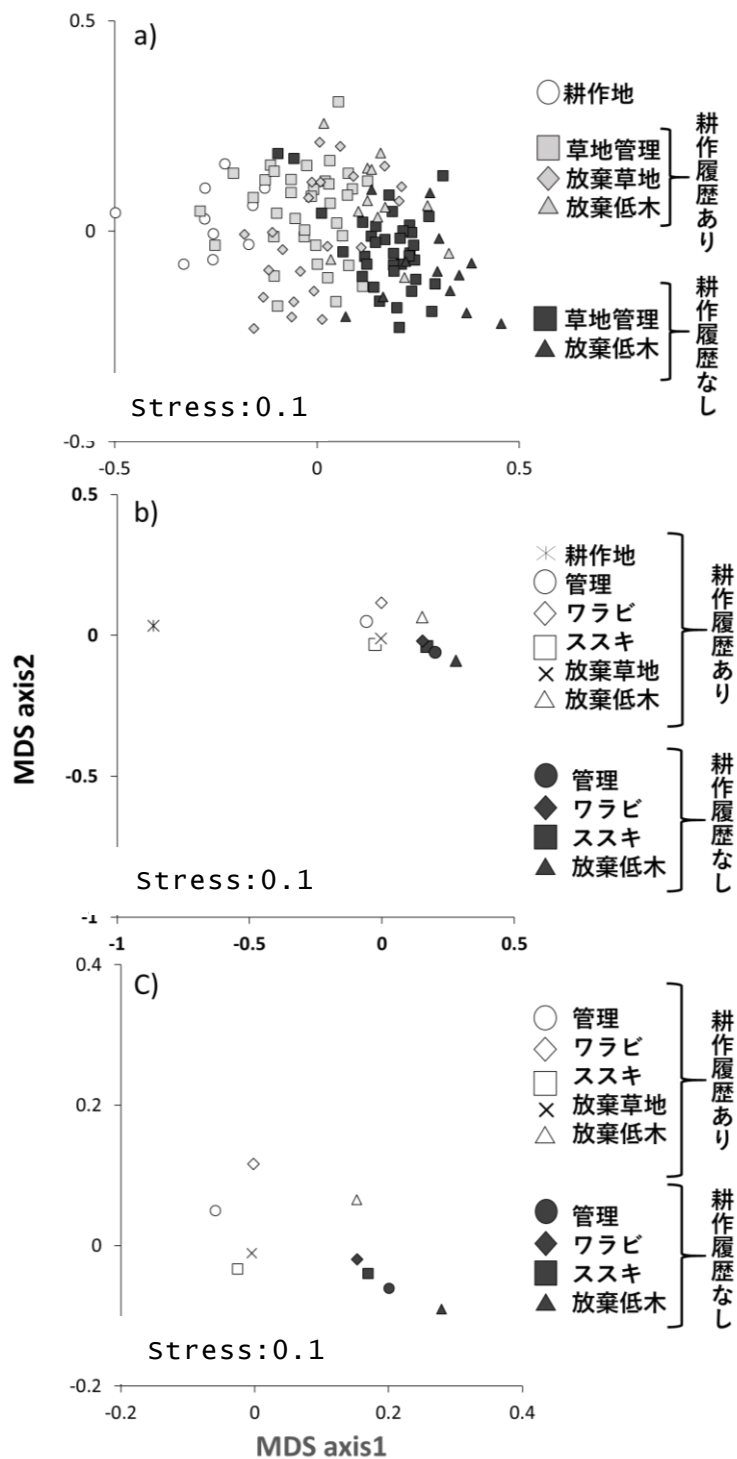


図 8. NMDS による地上植生の群集組成の序列化。a)130 プロットの結果、b)10 タイプ間の結果、c)耕作地を除いた b)の結果を示す

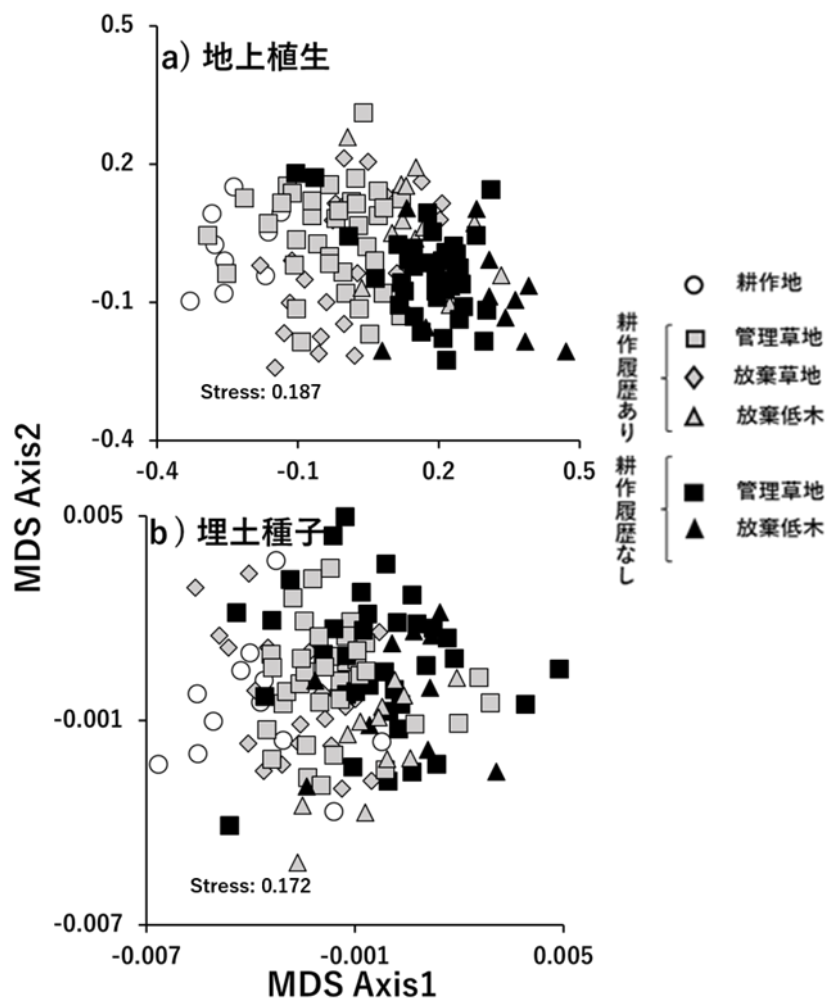


図 9. NMDS による地上植生(a)と(b)埋土種子の群集組成の序列化

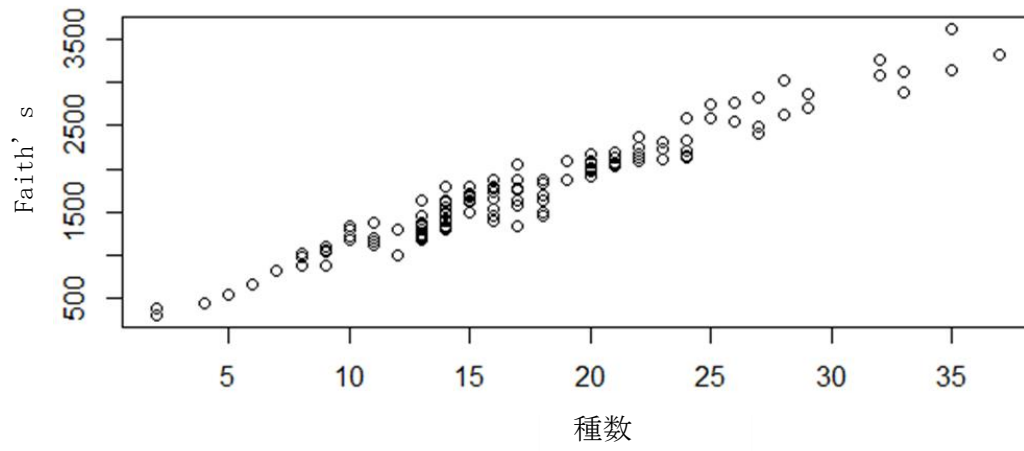


図 10. 系統的多様性(Faith's PD)と種数/プロットとの関係

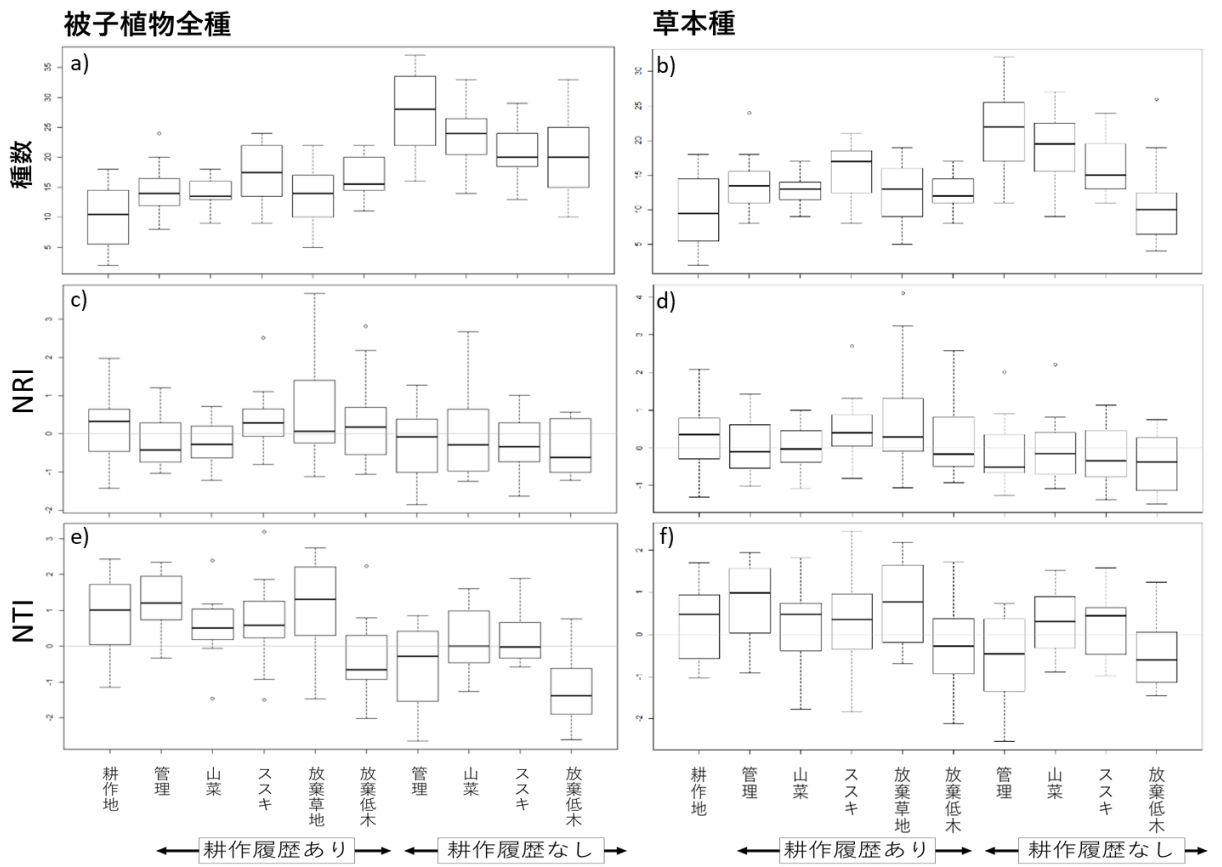


図 11. 各植生タイプにおける種多様性、NTI、NRI。被子植物全種と草本種のみを別々に示す。

多摩川源流域における「耕作跡地の二次草原」の生物多様性とその時空間動態

(研究助成・学術研究 VOL. 49—NO. 350)

著 者 今井 伸夫

発行日 2020年12月

発行者 公益財団法人 東急財団

〒 150-8511

東京都渋谷区南平台町5番6号

TEL (03) 3477-6301

<http://foundation.tokyu.co.jp>