

雑木林の植生管理と林床植物の生活史戦略の関係

深田健二¹・亀山章²・工藤岳³

Kenji Fukada・Akira Kameyama・Gaku Kudo

¹学生会員 地球環境科学修 東京農工大学大学院連合農学研究科(〒183-8507 東京都府中市幸町 3-5-8)

²農博 東京農工大学大学院連合農学研究科(〒183-8507 東京都府中市幸町 3-5-8)

³環境科学博 北海道大学大学院地球環境科学研究科(〒060-0810 北海道札幌市北区北10条東5丁目)

伝統的な植生管理手法によって維持されてきた二次林の雑木林や草原などの半自然生態系には、固有の種が生育しているが、近年、管理の放棄によって多くの種が絶滅、または激減している。それらの種の保全には、伝統的な植生管理の持っていた生態学的な意味やその種の生活史戦略を把握することが重要であると考えられる。

本研究では、二次林において、林床の光環境を操作することによって、林床植物の生活史戦略タイプごとの光環境に対する反応の傾向を明らかにすることを目的とした。

Key Words : *vegetation management, coppice forest, life history strategy, light condition, forest understory plant*

1. はじめに

かつて、二次林の雑木林は15年前後に一度の上層木伐採、落ち葉掻き、下草刈りといった作業が農作業の一環として行われていた¹⁾。そうした管理によって雑木林の林床の光環境は周期的に変動して、林床部には多くの林床植物が生育していた。しかし、高度成長時代のエネルギー革命により、薪炭が使用されなくなり、薪炭の原料となっていた上層木の伐採がなされなくなった。また、化学肥料の普及によって落ち葉は堆肥としての役割を果たさなくなった。このような事情を背景に、多くの雑木林では伝統的な管理が放棄されている。そうした雑木林では、アズマネザサや常緑性の木本植物が繁茂して、林内は鬱蒼として、林床植物の種多様性の減少などが指摘されている^{2),3),4)}。

また、雑木林や草原などの半自然生態系は急激に減少しており、それらの環境に固有の種が絶滅の危機に瀕している。実際、日本版の植物レッドデータブックにも半自然生態系に固有の種の多くが、絶滅の危機に瀕する種として掲載されている⁵⁾。

半自然生態系に固有な種は、人為的管理に依存しており、管理がなくなると急激に減少すると考えられる。半自然生態系に固有の種の保全には、個々の

種の生活史戦略に対する人為的管理の生態学的な意味を明らかにすることが重要であると考えられる。半自然生態系の代表である雑木林の伝統的な植生管理が持つ生態学的な意味と林床植物の生活史戦略を明らかにすることは、林床植物の生態学的な管理に欠かせない情報である。

そこで本研究では、二次遷移の途上にある落葉広葉樹林の林床植物を対象にして、様々な生活史戦略をもった種の、光環境の変化に対する反応を明らかにするために、春先の光の豊富な期間の長さを人為的に操作することにより、光環境の変化に対する林床植物の反応パターンのタイプ分けを試みたものである。

生活史戦略とは、生物の一生の全過程で、その種が生き残り、増殖するために、自然増加率、繁殖開始年齢、繁殖回数、寿命⁶⁾などを調整する戦略のことである。

落葉広葉樹林の林床部の光環境は、林冠を形成する上層木の葉の動態によって一年を通じて大きく変化する^{7),8)}。また、北海道の落葉広葉樹林では、林床部の光が豊富な時期は、春の雪解けから上層木の葉が茂るまでの時期と、秋に葉が落ちてから冠雪するまでの時期であり、これらの期間の長さは積雪時期や雪解けの年変動により、年によって異なる。林床部の光環境は、気候の年変化や林冠タイプにより大きく異

なることがあり、このような環境の変化は、そこに生育している林床植物の動態に大きく影響すると考えられる。

落葉広葉樹林の林床部に同所的に生育する植物は、種によって様々な開葉特性を持つことが知られている。表的なタイプとしては、春の光の豊富な時期に地上部の生活史を終える春植物、春先に地上部が出現し夏から秋まで展葉している夏緑植物、通年、葉をつけている常緑植物、林床部の光環境が悪い夏に落葉する冬緑植物などがあげられる^{9,10,11)}。

それぞれの種は出現時期や生育期間の光環境に適した光合成特性をもっており⁹⁾、展葉後も林内の光環境の変化に対応して、光合成特性を季節的に変化させていることが知られている^{10,12)}。

開葉時期や落葉時期は、それぞれの種にとって光合成産物の稼ぎを最大にするための重要な戦略である¹³⁾。一般に着葉期間は、個葉の製造コストならびに維持コストと、光合成による稼ぎとのバランスで常に正の光合成産物が得られるように決定されていると考えられ¹⁴⁾、上層木が常緑種で占められる熱帯雨林のように、年間を通して林内の光レベルが低くストレスの厳しい環境においては、葉への資源投資分を回収するのに時間がかかるので、着葉期間が延びることが報告されている¹⁵⁾。

林床植物群落は様々な高さに葉を展開する種によって形成されており、それは光環境に対するそれぞれの種の戦略を反映していると考えられる¹⁶⁾。林床においては、支持器官である茎への投資を増やして葉の位置を高くすることによって、より強い光を得ようとする戦略を持つ種と、支持器官への投資を抑えて弱い光しか得ることができなくても少ない光合成による稼ぎで個体を維持する戦略を持つ種に大きく二分できる。こうした適応的戦略を裏付ける生理生態学的な研究としては、遷移の初期に現れる種と後期に現れる種とで光補償点や光飽和点などを比較したものがある¹⁷⁾。また形態学的な研究では、同一種でも林外と林内といった生育場所の光環境の違いによって形態が異なることを明らかにした研究¹⁸⁾や、光環境を操作すると暗い環境下ではシュートの節間長が延びるという報告¹⁹⁾もある。

以上の観点から本研究は、林床植物をフェノロジーや草丈から生活史戦略タイプに分類して、春先の光の豊富な期間の長さを人為的に操作することによって生活史戦略タイプごとの反応の傾向化を試みた。

2. 目的

落葉広葉樹林の林床には、様々な生活史戦略を持

つ種が生育していると考えられる。このような林床植物のなかには光環境の変化に対して感受性の強い種があり、それらは光環境の変化に対して、次のような反応を示すと予測される。

- i 光環境の悪化に対して、着葉期間を長くする。
- ii 光環境の悪化に対して、草丈を高くする。
- iii 光環境の悪化に対して、個体数を変化させる。

予測されるこれらの反応が実際にあるかどうかを把握するためには、人為的な被陰処理実験を行うことが必要であると考えられる。そのため、本研究では、実際に落葉広葉樹林内で人為的な被陰処理を施す実験を行い、上記の3つの現象と出現種のタイプとの関連を把握することとした。

3. 方法

調査地は北海道苫小牧市の北海道大学苫小牧演習林(北緯 42 度 30 分、東経 141 度 36 分)の落葉広葉樹林内とした。調査期間は 1996 年と 1997 年の2年間である。年降水量は、1996 年が 1,190mm、1997 年が 1,389mm であった²⁰⁾。調査地の上層木は、ミズナラ、カツラ、イタヤカエデ、アサダが優占種となっている。林床の優占種は、ユキザサ、マイヅルソウ、オンダ、シラネウラボシである。

春先の光の豊富な期間の長さが、林床植物の着葉期間、草丈、個体数に及ぼす影響を明らかにするために、林床植物群落に寒冷紗をかけて、光環境を操作した方形区を設定した。

方形区は 1×1m のものを 8 個設置した。消雪と同時に寒冷紗をかけた方形区を被陰区(early shading plot)とし、消雪から 1ヶ月後に寒冷紗をかけた方形区を部分被陰区(late shading plot)として、それぞれ 2個づつ設置した。被陰処理によって、最も暗くなる夏の林内の光環境は、林冠が十分発達した 0.5-2% 程度の明るさとなった。対照区とした 4 個の方形区は、自然状態の光環境(control plot)のままとした。

方形区内に出現する 36 種のうち、比較的多く出現する以下の 8 種を主要構成種として、調査を行った(表 1)。本論文では地上部に出現したいずれの単位も便宜的に「個体」と呼ぶが、遺伝的な個体 genet を意味するものではない。また、以下に示すデータはすべて非繁殖個体のものである。

測定した項目と測定方法は以下のようである。

(1) 光環境

1996 年、1997 年の 4 月から 7 月までは 10 日に一度、それ以降は 20 日から 30 日に一度、林外と各方形区の

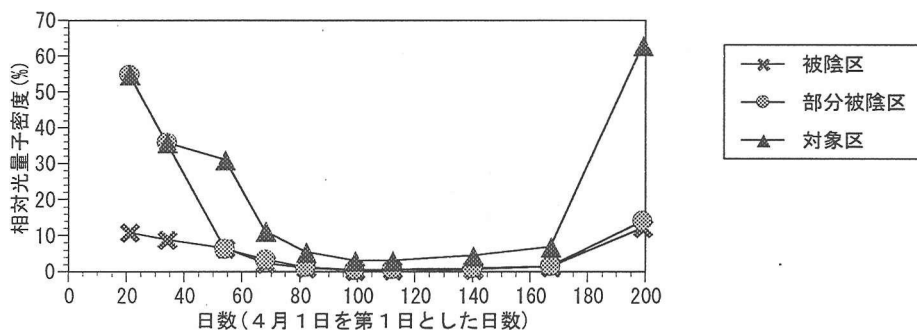


Figure1. Average ppfd of treatment in 1997
1997年の各処理区の平均相対光量子密度

Table1. Category of main composition 8 species
主要構成種8種のグループ分け

Japanese name	Scientific name	Phenology	emregence day	vanish day	Height type
フクジュソウ	<i>Adonis ramosa</i>	Spring ephemeral	31	61	heigh
ユキザサ	<i>Smilacina japonica</i>	Summer green	28	70	heigh
ミヤマエンレイソウ	<i>Trillium tschonoskii</i>	Summer green	36	91	heigh
マイヅルソウ	<i>Maianthemum dilatatum</i>	Summer green	28	90	low
オオウバユリ	<i>Lilium cordatum glehnii</i>	Summer green	36	88	low
アオチドリ	<i>Coelogolssum viride bracteatum</i>	Summer green	35	135	low
レンブクソウ	<i>Adoxa modchatellina</i>	Summer green	24	79	low
ハエドクソウ	<i>Phryma leptostachya asiatica</i>	Summer green	59	165	heigh

相対光量子密度を測定した。

(2) 展葉フェノロジー

1996年、1997年の4月から7月までは4日に一度、7月以降は7日から10日に一度、主要構成種8種の展葉フェノロジーを、すべての方形区で測定した。また、1997年は個体数が方形区当たり20個体以上の多い種は早く出現した個体から20個体、20個体以下の少ない種は、すべての個体をマークした。着葉期間は、マークした個体の地上部が出現した日から、すべての葉が完全に変色した日までの期間とした。

(3) 草丈

1996年は4月中旬から10月中旬まで、1997年は4月上旬から10月中旬まで、すべての方形区において、主要構成種8種の草丈を、4月から6月は7日に一度、7月以降は10日から14日に一度測定した。草丈は地面からその個体の一番高い葉の高さとした。また、1997年は、個体数の多い種には早く出現した個体から20個体、少ない種はすべての個体をマークして、毎回、同じ個体を測定した。

(4) 個体数

1996年、1997年は4月から11月まで、すべての方形区内において、主要構成種8種の個体数を、4月から6月は7日に一度、7月以降は10日から14日に一度測定した。

(5) 解析方法

着葉期間の検定には Mann-Whitney の U テストを使用した。また、草丈の平均値の比較には Welch の t テスト、草丈のサイズ構造の検定には Kolmogorov-Smirnov の 2 試料検定法を用いた。

4. 結果

(1) 方形区の光環境

林内の光環境は、上層木が展葉する 20 日前後から急激に暗くなり、80 日前後には 5% 前後にまで落ち込む (図1)。その後、上層木の落葉が始まる 170 日前後から急激に明るくなった。部分被陰区は 50 日前後に寒冷紗をかけたので、それ以降は急激に暗くなった。

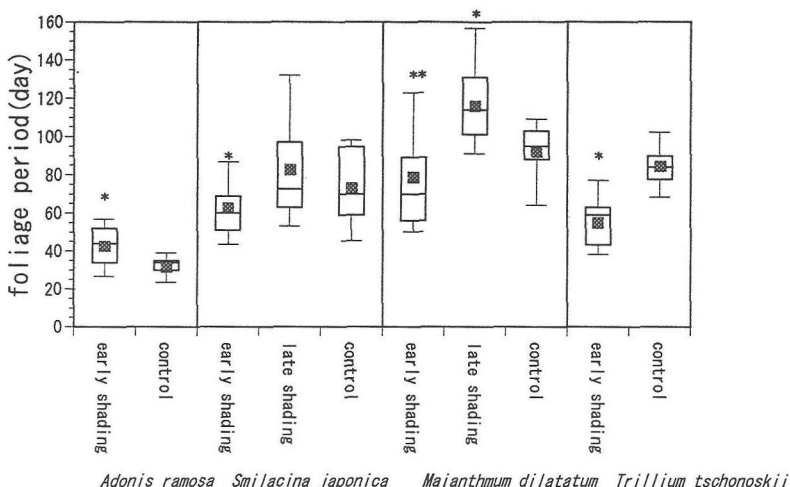


Figure2. Foliage period in treatment plots and control plot
各処理区における主要構成種の着葉期間
*: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$
対照区と比較したときの有意水準を示す

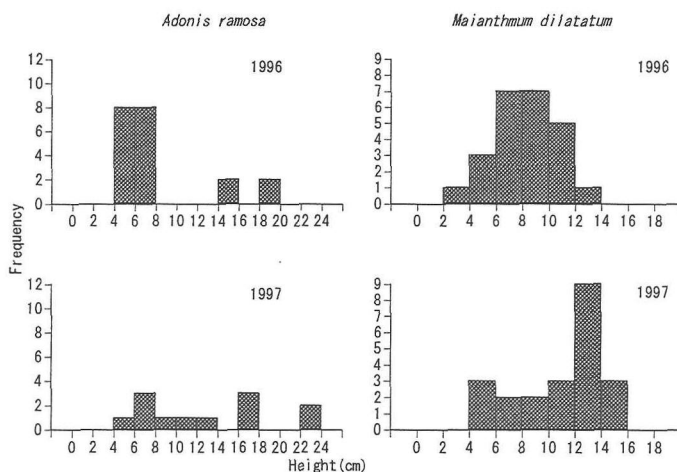


Figure3. Size class of *Adonis ramosa* and *Maianthum dilatatum* in early shading plot
フクジュソウとマイヅルソウの草丈の頻度分布

(2) フェノロジーと草丈

主要構成種8種のうち、フクジュソウを春植物（雪解けと同時に出現して、春先の光の豊富な期間だけに葉を展葉させているタイプ）、ユキザサ、マイヅルソウ、ミヤマエンレイソウ、オオウバユリ、アオチドリ、レンブクソウ、ハエドクソウを夏緑植物（雪解けと同時に出現して、林内が暗くなってもしばらく展葉しているタイプ）の2タ

イプに分けた(表1)。

さらに、フクジュソウ、ユキザサ、ミヤマエンレイソウ、ハエドクソウを草丈の高い種、それ以外を草丈の低い種とした。オオウバユリの成熟個体は大形となるが、今回の方形区に生育していたのはいずれも小形の未成熟個体であった。

Table 2. Number of main composition 8 species of treatments(1m²)各調査区における主要構成種8種の個体数(1m²あたり)

Scientific name	Japanese name	Shade E		Shade L		Control	
		1996	1997	1996	1997	1996	1997
<i>Adonis ramosa</i>	フクジュソウ	18	11			4	8
<i>Smilacina japonica</i>	ユキザサ	11	12	5	6	22	28
<i>Maianthemum dilatatum</i>	マイズルソウ	16	14	105	68	22	20
<i>Trillium tschonoskii</i>	ミヤマエンレイソウ	28	28			8	8
<i>Lilium cordatum glehnii</i>	オオウバユリ	6	6	2	2	6	8
<i>Coeloglossum viride bracteatum</i>	アオチドリ	9	9	53	53	28	28
<i>Adoxa modchatellina</i>	レンブクソウ	23	38	3	6	1	3
<i>Phryma leptostachya asiatica</i>	ハエトケソウ	20	13	19	10	18	17

(3) 被陰に対する植物の反応

a) 着葉期間

フクジュソウの着葉期間は、被陰区では対照区より長かった(図2)。ユキザサとマイズルソウの着葉期間は、被陰区では対照区に比べて短く、部分被陰区では長かった。ミヤマエンレイソウの着葉期間は、被陰区では対照区に比べて短かった。その他の種では、処理区間の違いはなかった。

b) 草丈

被陰区において、フクジュソウとマイズルソウの2種は、1996年から1997年にかけて、草丈に違いがみられた(図3)。草丈はいずれも2年目に高くなっていた。その他の種では、2年間で差はなかった。

c) 個体数

対照区では、主要構成種8種の個体数は、いずれもわずかに増加するか、あるいは安定していた(表2)。被陰区では、フクジュソウとハエドクソウの個体数の減少が大きかった。ハエドクソウは、部分被陰区でも半数に減少している。また、1個体から複数のシュートを地上部に展開するマイズルソウとレンブクソウでは、被陰区のレンブクソウで個体数の減少が大きかったが、他の4種の個体数は安定していた。また、部分被陰区でもマイズルソウとレンブクソウは、個体数の変化が大きかった。

5. 考察

着葉期間は基本的には、光合成産物の稼ぎと葉の維持コストのバランスで決定される¹⁴⁾。したがって、光環境が着葉期間にもっとも影響を及ぼし、光の少ない厳しい環境においては着葉期間を長期化することにより炭素バランスを維持する補償的反応が生じることが知られている¹⁷⁾。光合成産物の稼ぎがその年の葉や茎への投

資量を超えていなければ、個体維持に重大な影響を及ぼすと考えられる。つまり、葉を高い位置に付ける種は、より強い光を獲得できる代わりに、茎への投資が大きいため、葉を付ける位置が低い種より、多くの稼ぎがなくては個体の維持ができないことになる。

一方、地表付近に展葉する種は、弱い光しか獲得できないが、茎への投資が低い分だけ稼ぎが少なくても個体を維持できると考えられる。低い位置に葉をつける種は、高い位置に葉をつける種に比べて受光量自体は少ないが、地上部の乾重量あたりの受光量は差がないことが報告されている²⁰⁾。木本種においては前年度の光環境は翌年の葉の構造に影響を及ぼし、展葉時期の光環境は葉のクロロフィルの含有率に影響を及ぼすことが報告されている²²⁾。また着葉期間と光合成速度の間には負の相関があるので¹⁹⁾、1996年に被陰を受けた葉は、1997年には構造が変化して着葉期間が長く、弱光下に適した光合成特性を持っている可能性がある。

被陰実験の反応は、分類タイプごとに異なった傾向を示した。1997年のフクジュソウの着葉期間は、被陰区では対照区に比べて長かった。これは被陰区において、1996年の被陰効果によってフクジュソウの葉の構造が変化したことと、1997年の展葉時期の被陰処理により、クロロフィル含有率が上昇し、光合成特性がより弱光下に適するようになった可能性がある。この変化は弱光下で長い期間、葉をつけることによって、光合成の稼ぎを増やそうとする可塑的反応と考えられる。

また、草丈も被陰区において1997年で大きくなっており、これは、支持器官である茎への投資をより増やすことによって、より高い位置に葉をつけ、より強い光を得ようとする補償的反応である可能性がある。

このような補償的な反応を示しながらも、個体数は1年間の被陰で大きく減少していた。以上から、春植物のフクジュソウにとって春先の光の豊富な時期は、個体群を維持していく上で極めて重要であることがわかった。

ユキザサとマイヅルソウの1997年の着葉期間は、被陰区では対照区に比べて短かったのに対して、部分被陰区では長かった。また、ミヤマエンレイソウの1997年の着葉期間は、被陰区では対照区に比べて短かった。これら3種の反応は、多少の光環境の悪化に対しては、着葉期間を伸ばすことによって光合成産物の稼ぎを増やそうとする可塑性である可能性がある。しかし、さらに光環境が悪化すると、葉を維持することが出来なくなるために、着葉期間が短くなったと考えられる。これらのことから、これらの3種の着葉期間には、前年度の稼ぎと展葉時期の光環境が重要であると考えられる。

ハエドクソウの1997年の着葉期間は、対照区に比べて被陰区で差はなかった。また、草丈も差がなかった。しかし、ハエドクソウの個体数は被陰区において大きく減少していた。もともとハエドクソウは上層木の展葉が始まってから出現して、上層木が落葉する時期まで展葉している種であり、着葉期間を長期化させたり、草丈を高くすることによって光環境の悪化に対応するといった可塑性を持たず、林内の光環境が暗くなると光合成の稼ぎが減少して短期間で個体数に影響を与えられ、遅く出現するハエドクソウは、春先の光の豊富な時期の存在よりも、林冠層の被覆の程度が重要であると考えられる。

草丈の低い種は、被陰処理に対して反応を示さない傾向があった。これは、これらの種が、もともと暗い光環境に適した光合成特性をもった耐陰性に優れた種であり、着葉期間や草丈を変化させる可塑性をもっていない種であるためであると考えられる。

以上のことをまとめると、春先の光の豊富な期間が短くなると、草丈の高い種では着葉期間を長くすることによって光合成の稼ぎを増やそうとする傾向がみられ、光の豊富な期間がなくなると、フクジュソウを除いた草丈の高い種は、葉を維持できずに着葉期間が短くなった。

草丈の変化には明確な傾向は見られなかったが、光の豊富な期間が無くなると、支持器官である茎への投資を増やすことによって、草丈が高くなり、より高い位置に葉をつけて、より強い光を得ようとする反応を示した種があった。

個体数については、光の豊富な期間がなくなると、春植物であるフクジュソウと、上層木が展葉し始めてから出現して上層木が落葉するまで葉をつけているハエドクソウでは、大きく減少した。また、1個体から複数のシュートを地上部に展開する種は、個体数の変化が大きかった。

草丈の低いオオウバユリ、アオチドリ、レンブクソウなどの種と、上層木が展葉し始めてから出現して上層木

が落葉するまで葉をつけているハエドクソウでは、着葉期間や草丈を変化させる可塑性をもっていない傾向がみられた。

Grime(1977)は植物の成長を制限する要因としてストレスと攪乱の二つをあげ、生育環境のストレスと攪乱の割合によって、淘汰圧が決定されて、その環境に適した植物に進化していくC-S-Rモデルを提唱した²³⁾。この場合のストレスとは、光や栄養塩の不足といった要因によるものである。また攪乱とは、踏圧、草刈りや上層木の倒壊などといった生物個体を破壊する要因である。このモデルによると、ストレス、攪乱の割合がともに低ければ、競争型戦略者(Cタイプ)が、ストレスが強く攪乱の割合が低ければ、ストレス耐性型戦略者(Sタイプ)が、ストレスが弱く攪乱の割合が高ければ、攪乱依存型戦略者(Rタイプ)が選択される。ストレス、攪乱の割合がともに高い場合は、植物は生存できないとしている。

今回の結果をモデルに当てはめると、林床部に生育する草本植物は、草丈を大きくしてより強い光を得ようとする競争型戦略者と、草丈は小さく弱い光で個体を維持していくというストレス耐性型戦略者との二つのタイプに、大まかに分類できる傾向にあった。フクジュソウ、ユキザサ、ミヤマエンレイソウ、ハエドクソウが競争型戦略者で、マイヅルソウ、オオウバユリ、アオチドリ、レンブクソウがストレス耐性型戦略者であると考えられる。また、今回研究した調査地では、すでに遷移が進行していたために、攪乱依存種はほとんど出現しなかった。

一般的に植生は時間と共に遷移が進行して、遷移途中で出現種の数が増えピークとなり、その後、減少してゆくと考えられる。今回のモデルでいうと、遷移初期の林内が明るい段階では攪乱依存戦略者が侵入し、遷移が進行するにつれて競争型戦略者へ、最後にストレス耐性型戦略者へと林床植物も移行してゆくと考えられる。そのため、種多様性を維持するには、これら3タイプの植物が生育できる環境を作り出すことが重要であると考えられる。かつての雑木林では約15年ごとの上層木の伐採や落ち葉掻きや下草刈りといった管理が農作業の一環として行われており、それは攪乱要因として、攪乱依存種が生育できる環境となっていたと考えられる。また、この管理手法は周期的に遷移段階を二次遷移初期に戻すという役割を持ち合わせており、3タイプの植物がすべて生育できる環境を供給していたと考えられる。以上のことから、雑木林でかつて行われていた植生管理は、林床植物の生活史戦略を通じて、生物多様性の

維持にとって重要な役割を果たしていることが明らかにされた。

この研究は、今後、繁殖段階などといった他の要因の調査を加えることにより、さらに精度の高い種の特性の把握が可能であると考えられる。また、他

の環境下においても、応用することにより、対象となる群落の現状の把握や将来の予測が可能となり、植生管理にとって、より有効な知見を得ることができると考えられる。

参考文献

- 1) 亀山章, 1996, 雑木林の植生管理, ソフトサイエンス社
- 2) 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, 東京農工大学演習林報告 13:56-66
- 3) 奥富清, 奥田重俊, 辻誠治, 星野義延, 1987a, 東京都の植生, 東京都
- 4) 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
- 5) 日本植物分類学会 1993 日本の絶滅危惧種 農村文化社
- 6) 山田常雄ほか 1993 岩波生物学事典第3版 岩波書店
- 7) Kawano S. 1970 Species problem from productive and reproductive biology I Ecological life histories of some representative members associated with temperate deciduous forests in Japan. *Journal of college of Liberal Arts*, Toyama U. 16:181-213
- 8) Kikuzawa, K. 1983. Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forest. I. Tall trees. *Canadian Journal of Botany* 16: 2133- 2139
- 9) Kawano S, Masuda J and Takasu H. 1982. The productive and reproductive biology of flowering plant. IX. Further studies on the assimilation behavior of temperate woodland herbs. *Journal of college of Liberal Arts*, Toyama University (Natural Science). 15(2): 101-160
- 10) Kawano S, Masuda J, Takasu H, and Yoshie F. 1983. The productive and reproductive biology of flowering plants. *Journal of college of Liberal Arts*, Toyama University (Natural Science), 16(1):31-65
- 11) Uemura S. 1993. Patterns of leaf phenology in forest understory. *Canadian Journal Botany*. 72:409- 414
- 12) Kawano S. 1978. The productive and reproductive biology of flowering plants. IV. Assimilation behavior of some temperate woodland herbs. *Journal of college of Liberal Arts*, Toyama University
- 13) Harada, Y. and Takada T. 1988. Optimal timing of leaf expansion and shedding in a seasonally varying environment. *Plant Species Biology* 3: 89-97.
- 14) Chabot, B. F. and Hicks, D. J. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13:229-59
- 15) Bazzaz, F. A. and Pickett, S. T. A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11: 287-310
- 16) Givnish, J. T. 1982. On the adaptive significance of leaf height in forest herbs. *The American Naturalist*. 120: 353-381
- 17) Bazzaz, F. A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:351-71
- 18) Dudley, S. A and Schnitt, J. 1995. Genetic differentiation in morphological responses to simulated foliage shade between populations of *Impatiens capensis* from open and woodland sites. *Functional Ecology* 9, 655-666
- 19) Shibaike H, Ishiguri Y and Kawano S 1996. Plastic response to nutrient and light intensity gradients in population of *Oxalis corniculata* L. (Oxalidaceae). *Plant species biol.* 11:213-223
- 20) 北海道大学苫小牧演習林気象月報 1996・1997
- 21) Hirose T. and Werger, A.M.J. 1995. Canopy structure and photon flux partitioning among species in a herbaceous plant community. *Ecology*. 76(2): 466-474
- 22) Koike T, Miyashita N and Toda H. 1997. Effects of shading on leaf structural characteristics in successional deciduous broad leaved tree seedlings and their silvicultural meaning. *Forest Resource Environ.* 35:9-25
- 23) Grime J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194

RELATIONSHIP OF THE VEGETATION MANAGEMENT OF COPPICE FOREST AND LIFE HISTORY STRATEGY OF FOREST UNDERSTORY PLANTS

The United Grad. Sch. Tokyo Univ. of Agric. and Tech.
Grad. Sch. of Env. Eart. Sci. Hokkaido Univ.

The authors tried to categorize response pattern of understory plants to artificial shading in terms of life history strategy for vegetation management. An experimental plot located in Hokkaido University Tomakomai experimental forest, Hokkaido Prefecture, northern part of Japan. Phenological response of understory plants to artificial shading in broad-leaved deciduous forest was investigated in field plots over two growing seasons, 1996-1997. Two replicate plots were established for each of three treatments: early shading, late shading, and intact control. Foliage period, height and number of 8 species of herbaceous understory species were monitored non-destructively in the plots.

Changes in foliage period of *Smilacina japonica*, *Maianthum dilatatum* and *Trillium tschonoskii* in early shading plot were significant shortened, but foliage period of *Adonis ramosa* in early shading plot was significant elongated. And Change in foliage period of *Smilacina japonica* and *Maianthum dilatatum* in late shading plot were significant elongated. Changes in height of *Adonis ramosa* and *Maianthum dilatatum* in early shading plot were significant heighten. Changes in absolute abundance of *Adonis ramosa* and *Phryma leptostachya asiatica* in early shading plots were significant decreased, and *Phryma leptostachya asiatica* in late shading plots was significant decreased.