

博士論文

温帯林の二次遷移と群集構造

平成7年3月

広島大学大学院生物圏科学研究科

和田秀次

①

博士論文

温帯林の二次遷移と群集構造

平成7年(1995年)3月

広島大学大学院生物圏科学研究科

環境計画科学専攻

和田 秀次

目次

第1章 序論	1
1-1. 温帯の落葉広葉樹林と二次遷移.....	1
1-2. これまでの研究.....	3
1-3. これまでの研究の問題点および未解明な課題.....	4
1-4. 研究の目的とアプローチ.....	5
1-5. 調査地.....	6
1-6. 論文の構成.....	6
第2章 遷移にともなう群集構造の変化.....	13
2-1. 目的.....	13
2-2. 調査地および調査方法.....	14
2-2-1. 調査地.....	14
2-2-2. 調査方法.....	14
2-3. 結果.....	15
2-3-1. 全層群落の種多様性.....	15
2-3-2. 高木種の個体群構造.....	16
2-3-3. 林床の個体群.....	17
2-4. 考察.....	18
2-4-1. 種多様性の変化.....	18
2-4-2. 高木集団の変化.....	19
2-4-3. 種個体群の存在様式.....	19
第3章 高木樹種を中心とした林分構造と高木樹種の個体群構造.....	31
3-1. 目的.....	31
3-2. 調査地および調査・解析方法.....	33
3-2-1. 調査地.....	33
3-2-2. 調査・解析方法.....	34
3-3. 結果.....	36
3-3-1. 3スタンドの関係.....	36
3-3-2. 種組成と種多様性.....	36
3-3-3. 群集構造.....	38
3-3-4. 個体群の空間構造.....	39
3-3-5. 種個体群の更新様式.....	40
3-3-6. 萌芽による個体群維持特性.....	41
3-4. 考察.....	42
3-4-1. 種組成の変化.....	43
3-4-2. 種数減少の原因.....	44
3-4-3. 林分の発達過程.....	45
3-4-4. 極相林のタイプ.....	46
第4章 高木樹種の動態.....	61
4-1. 目的.....	61

4-2. 調査地および調査方法.....	61
4-2-1. 調査地.....	61
4-2-2. 調査方法.....	62
4-3. 結果.....	62
4-3-1. 2年間の幹数の変化.....	62
4-3-2. 2年間の胸高断面積合計の変化.....	63
4-3-3. 死亡幹の死亡要因.....	64
4-3-4. 死亡幹の直径.....	64
4-3-5. 死亡幹の樹幹被度.....	65
4-3-6. 生存幹の直径成長.....	65
4-4. 考察.....	66
4-4-1. 死亡幹の特性.....	66
4-4-2. 林分の発達と構造.....	68
第5章 高木樹種の繁殖特性.....	79
5-1. 目的.....	79
5-2. 調査地および調査方法.....	79
5-2-1. 調査地.....	79
5-2-2. 調査方法.....	79
5-3. 結果.....	80
5-3-1. 開花・結実率の変動.....	80
5-3-2. 種別の開花結実幹数の割合.....	80
5-3-3. 繁殖と個体サイズ.....	82
5-3-4. 各群落構成種の繁殖特性.....	83
5-4. 考察.....	83
第6章 総合考察.....	91
6-1. 二次遷移過程での種組成および種多様性の変化.....	91
6-2. 個体群レベルでの林分の発達過程.....	93
6-3. 二次遷移パターン以外の地域との比較.....	95
6-4. 二次林の種組成に対する初期の種組成の影響.....	96
6-5. 二次遷移の終局相.....	97
6-6. 構成種の共存機構.....	98
6-7. 二次林に関わる諸問題.....	99
6-8. 問題の解決策.....	100
6-9. 二次林の維持管理の必要性.....	103
6-10. おわりに.....	103
謝辞.....	106
摘要.....	107
引用文献.....	113
Appendix.....	121

第1章 序論

1-1. 温帯の落葉広葉樹林と二次遷移

温帯（冷温帯）の落葉広葉樹林（以下本論文では温帯林という）は、北半球においてヨーロッパ、北アメリカ東岸、そして日本を含めた東アジアの3地域に存在する (Odum, 1971; Whittaker, 1975; Walter, 1979; Röhrig & Ulrich, 1991)。これらの地域で主要な構成種となっているのがブナ科ブナ属の木本植物 *Fagus* spp. である。しかし、同じブナ属の木本が主要な構成種であるといってもそれぞれの地域で特徴がある。中・西部ヨーロッパの温帯林では、林冠層にヨーロッパブナ *Fagus sylvatica* が優占し、林内に亜高木性樹木は少ない。また、林床に低木が発達せず、主に春植物を中心とした草本が優占する。北アメリカ東岸の温帯林では、林冠層のアメリカブナ *Fagus grandifolia* がカエデ属植物（例えばサトウカエデ *Acer saccharum*）などの夏緑高木と混交し、ヨーロッパと異なってこの種が優占することはない。しかし、林内に木本が少なく、林床に春植物が多いことはヨーロッパと共通する。東アジアの温帯林のうち、中国の温帯林はブナ属植物と常緑樹が混交することが特徴である。それに対して、日本の温帯林では林冠層にブナ *Fagus crenata* が優占し、林床の低木層も発達する。さらに草本植物も多い。その結果、森林群集内における種多様性も高くなっている。日本のブナ林は高木層のありかたに関しては、ヨーロッパと北アメリカの中間的な存在であり、林床まで含めた群集構造ではもっとも複雑な温帯極相林である。さらに、日本の温帯で主要な森林となっているブナ林の特徴として、林床にササ属植物 *Sasa* spp. が存在することも挙げられる (Sasaki, 1970)。

日本の温帯での主要な極相林はブナの分布から、大きく二つに分けられる。南は鹿児島県から北は北海道の黒松内低地までの温帯極相林は、林冠にブナが優占する森林であり、黒松内低地以北はブナ以外の落葉広葉樹と常緑針葉樹が混交する森林である。このうち、鹿児島県以北、北海道黒松内低地以南のブナの分布する温帯林も組成的、相観的な面から日本海型の森林と、太平洋型の森林に分けられる。日本海型のブナ林は日本海に面した、冬期の積雪

量が多い地方に発達する。林冠層にはブナが優占し、林床のササ類はそれほど多くない。また、日本海型のブナ林にはササ類の占める階層の下に第二低木層と呼ばれる匍匐性の常緑低木、例えばユキツバキ・ヒメアオキ・ハイイヌガヤなどが存在することも特徴的である。それに対し、太平洋型のブナ林は林床にササ類が密に存在することが特徴である。本研究の調査地は中国山地の中央部に位置する比婆山であるが、中国地方の温帯の極相林であるブナ林は、植物社会学的にはブナ・クロモジ群集に分類され、日本海型と太平洋型の両方の種組成上の特徴をもつとされている (Sasaki, 1970)。

温帯林域は世界的に見て、最も人口が多く人口密度も高い地域であり、人間の自然に対する影響も大きい。したがって北半球の温帯林を特徴づけるブナ極相林は、さまざまな人間活動の結果、現在わずかしか残っていない。極相林の多くは森林以外の植生に改変されたか、たとえ森林として残っていても二次的に成立した森林すなわち二次林となっている。この二次林は極相林がなんらかの人為的な攪乱を受けたあとに成立する森林で、その人為的攪乱の多くが森林伐採であると考えられる。森林の伐採は、人類の生存に密接にかかわる行為であるので、その後の森林の回復過程を理解し、将来を予測するためには現時点での二次林の研究は不可欠である。

二次林の形成過程は二次遷移と呼ばれる。ふりかえると生態学はその学問の成立初期から、植物群落の時間にもなう変化すなわち植生遷移の解明を主要な研究テーマとしてきた (Clements, 1916; Watt, 1947; Golley, 1977)。植生遷移も、植物が定着し始める立地の初期状態でいくつか分類される。植物の種子、孢子その他の繁殖体をまったく含まない基質、例えば火山の熔岩流、ボタ山などにはじまる場合を一次遷移と呼ぶ。根系や種子が含まれている基質に始まる場合を二次遷移と言う。また一次遷移のうち熔岩流などのように乾燥した立地から始まる場合を乾性遷移、湖に土砂や有機物が堆積して陸化するような場所や、川の中州などのように水のある場所でありながら土砂の堆積がいちじるしいところに始まる場合を湿性遷移という。このようなさまざまな場所に植物が侵入定着し成長すると、それらの相互作用によって最終的にはある気候条件のもとで安定な植物群落に収斂すると考えられており、その植物群落を極相という。それが森林の場合は極相林である。森林の伐採

に始まる遷移は、植物の種子や根系を含んだ土壌から始まるので二次遷移に相当する。遷移を解明するための研究アプローチも例えば日本では種組成の記載 (Yoshioka, 1966)、種組成と種個体群の記載 (Tagawa, 1964, 1965)、生理生態学的な要因分析 (Tang *et al.*, 1988) などがある。

1-2. これまでの研究

世界的に植物生態学の研究分野では、長くヨーロッパの植物社会学の影響を受けてきた。そのため植物の集団は種の目録として扱われ、標徴種を有する群集が植物社会の基礎的単位とされてきた (Braun-Blanquet, 1964)。この場合の群集は、種の組み合わせが少し変化したものとして下位単位に亜群集や変群集を置き、統合された上級単位としての群団、群目、群綱などの下に階級的に位置付けられるものとされた。しかし、この階層概念は元来形而上学的なものであり、現実には生起する生物界の現象を階層的に捕えることは本質的にできないものであった。その後これらの群集概念から脱却しようとする努力が重ねられた。すなわち、Rabotnov (1969) や Harper (1977) は植物個体群を対象として、生活史戦略や個体群統計を解明することで植物の種生物学的・集団生物学的な研究を発展させた。彼らは個体群の集合体を群集と考えた (Fig. 1-1)。

二次遷移と呼ばれる現象は、生態学の発展初期にそれまでの遷移の研究を集大成した Clements (1916) 以来、これまでに数多く研究されてきた。北アメリカでのブナ-カエデ林、ナラ-ヒッコリー林などの温帯林の攪乱後の二次遷移は Christensen (1977) や Bormann & Likens (1979) などによって詳しく調べられている。また、耕作地放棄後や山火後の遷移の研究も北アメリカでは多い。

それに対し日本での二次遷移の機構については、光条件と物質生産との関係から理論的な研究がなされてきた (Monsi & Oshima, 1955)。しかし、それ以後停滞が続き、最近になって新たな成果が発表されるようになった (Tang *et al.*, 1988, 1989, 1993)。植物社会学的な観点からは中越 (1983) の研究がある。それによると中国地方の温帯での二次遷移は次のように進む。森林を伐採す

ると、まずクマイチゴータラノキ群集が成立し、次にミズナラークリ群集、最後に極相のブナークロモジ群集にいたる。また、中越 (1983) は遷移に伴う構成種群の種子散布型との関連も明らかにした。

一方、森林が成立する温度・水分条件が整った地域で、遷移の結果最終的に到達する群落であると考えられている極相林に関してはよく研究され、その維持機構がわかりつつある。極相林の多くが生育段階の異なる小林分のモザイク構造となっていることは、熱帯林では Whitmore (1984)、日本のブナ林では Nakashizuka (1987)、イヌブナ林では Peters & Ohkubo (1990)、などが明らかにした。また、自然攪乱によって生じた林冠ギャップ内では小面積の遷移とも考えられる先駆種から極相種への交代が起こっていることは北アメリカのブナークエデ林で Forcier (1975) が、林冠ギャップ内での樹木個体群の発達過程が自然間引きの $-3/2$ 乗則 (Yoda *et al.*, 1963) に従うことは、日本の照葉樹林では Naka (1984)、ブナ林では Nakashizuka (1987) などが明らかにした。これらの研究から極相林の維持には自然攪乱が重要な役割を果たしていること (White, P. S., 1979) もわかってきた。

1-3. これまでの研究の問題点および未解明な課題

現在温帯林では、大部分が主に人為的攪乱によって形成された二次林であり、極相林は面積的にわずかしかなかった。それにもかかわらずこれまでなされてきたのは極相林の研究が主である。極相林の更新を扱ったこれらの研究では自然攪乱が中心となっているが、人為的攪乱も忘れてはならない。極相林の更新と対比させる形で、二次林の構造や発達過程を論じた研究は少なく、二次林を成立させる人為的攪乱と極相林の維持に重要な役割を果たしている自然攪乱の違いを議論した研究も少ない (頭山・中越, 1992)。

森林動態の研究の現状は、研究の進んでいる熱帯林でさえ、極相林の生態がわかりかけたところで、二次林の研究は手付かずであり、二次林から極相に移るのにどんな変化があるのか十分わかっていない。

従来の極相林の維持機構や二次遷移における林分の発達過程などの森林動態の研究は極相林の研究に偏っていたり、植生の分類といった面に重点が置

かれており、森林伐採後何がどのように侵入し、成長・死亡しながら林分全体が発達していくのかが不明である。言い替えれば二次遷移において種の個体群レベルでの挙動が不明である。また、森林伐採後の林分が発達過程での種個体群密度の変動は下層の個体が上層の個体に被陰されて枯死するといったような林分の構造に依存して生じるのか、それとも種の生活史特性の違いによって生じるのか、もしそうならどのような種特性が重要なのが明らかになっていない。

さらに、このような現状では生態学的知識あるいは林学的知識を森林管理計画などに応用するには、不確定要因が多すぎて難があると思われる。森林利用を考えるとときには林木の再生・成長・数・量・大きさといったものが問題となるが、天然更新した広葉樹林に関してのそのような研究例は少ない。

ブナ極相林についても、高木類の動態のみが扱われている研究が圧倒的に多い。その結果、高木性樹種に対する自然攪乱の影響と回復過程は明らかになってきた。しかし森林をつくる植物群落には林床の低木類や草本類なども存在している。これら林床の植物集団と攪乱との関連を解析した研究はこれまでなかった。

1-4. 研究の目的とアプローチ

本研究では生物界の階層構造を個体群の下位単位が個体、さらにその下に器官、個体群の上位単位が群集、さらにその上が景観とつづくと考え、その中で、器官（一部）から個体、個体群、群集までの段階を扱う（Fig. 1-1）。Harper (1977) の模式図の中で説明すれば、Fig. 1-2 に示した埋土種子、実生個体群、栄養個体群、繁殖個体群のうち栄養個体群、繁殖個体群の段階を扱う。

そこで本研究では、ギャップ形成等の自然攪乱と二次林を成立させるきっかけとなった人為的攪乱を一連の系列に並ぶものと考え、多くの種が存在する森林群集を成立させる上での、自然・人為を含めた攪乱の意味を明らかにすることと、人為的攪乱後の森林群集の発達過程を種個体群レベルで解明することを目的とした。森林群集を構成する部分集団とりわけ高木集団においては、侵入・成長・死亡の過程を押さえることにした。

また当然ではあるが、ブナ林にはブナだけでなく他の種も存在する。これらの種はいかに種個体群を維持しているのか、人為的攪乱といった自然攪乱に対し規模の大きな攪乱に対して種個体群はどのように反応するか、森林を構成する植物にとって攪乱はどのような意味があるのかといったことを明らかにすることを目的とした。ここで、人為的攪乱や種個体群レベルの研究に注目したのは、森林管理計画といった森林の保護・利用などの今日的課題に応用できる基礎的研究の完成を目指したからである。

1-5. 調査地

調査地は、これまで植物分類学的あるいは植物生態学的研究が多く蓄積されている中国山地の比婆山とした。ここでは Sasaki (1970)、中越 (1981)、Nakagoshi (1984) により詳細な植物社会学的研究が行われており、また森林植物の埋土種子 (Nakagoshi, 1984)、実生 (中越, 1984)、植物季節 (Nakagoshi, 1985b) も調べられている。植生図も Toyohara (1977) により作成されている。したがって当地域は新たな研究を展開するには予備的資料が整っている場所である。この比婆山における落葉広葉樹林の群集動態としては、Nakagoshi (1985a) により、伐採後の二次遷移、風倒木などによる林冠ギャップと更新、放牧圧 (中越, 1981) による退行・偏向遷移などがあることが明らかにされているが (Fig. 1-3)、そのうち本研究では二次遷移とギャップ更新のみを扱った。

調査地の比婆山は植生帯で言えば温帯林域に属する。複数設けた調査スタンドのうち、標高の最も低いスタンド (QC) と標高の最も高いスタンドに温度計を設置して、年平均気温および暖かさの指数 (WI)、寒さの指数 (CI) (Kira, 1977) を推定した。その結果、QCにおいて WI は 68、CI は -19 であり、FL において WI は 54、CI は -32 であった (Table 1-1)。このことから調査地はすべて潜在的にはブナの分布域に含まれる (Fig. 1-4)。

1-6. 論文の構成

本論文は本章である第1章と以下の第2章から第6章の合計6章からなる。

第1章では序論と論文の構成を述べ、第2章では、中国山地比婆山の遷移段階の異なる林分に複数の調査区を設置して、そこでの高木種あるいは低木種の種個体群の動きを把握した。それによって、森林の人為的伐採後に組成と構造がどのように変化していくかを概観する。具体的には種多様性や種個体群構造の森林の発達にともなう変化、樹木の生活型と形態の関係などを明らかにする。林分の大まかな発達過程を把握したところで、森林の主要な構成要素である高木個体群をより詳しく理解するために、極相林と二次林に面積のより大きな調査区を設置し、高木の動態を調査した。その結果を第3章から第5章の中で述べる。第3章では林分および個体群の構造を記載し、定着様式や空間分布も考察する。第4章で林分の動態つまり林木の定着・成長・死亡の過程を解析する。そして、第5章で構成種の開花結実特性から二次遷移に伴う樹種の交代現象の意味を明らかにする。最後に第6章で温帯林の攪乱の意味と群集構造および動態、人為的攪乱後の林分の回復過程を考察する。さらに本論文の結果から今後の森林施業のあり方について付記した。

なお植物名は、種子植物は大井・北川(1983)に、シダ植物は田川(1959)に従った。

Table 1-1. Climatic conditions of stand QC and FL.

Climatic condition	Stand	
	QC	FL
Altitude (m)	935	1,255
Annual mean temperature (°C)	9.1	6.9
warmth index (Kira, 1977)	68	54
coldness index (Kira, 1977)	-19	-32



Fig. 1-1. Hierarchical structure of stand levels in this study.

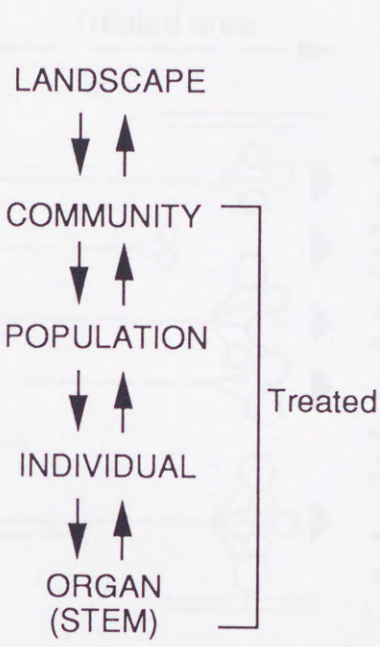


Fig. 1-1. Hierarchical structure of treated levels in this study.

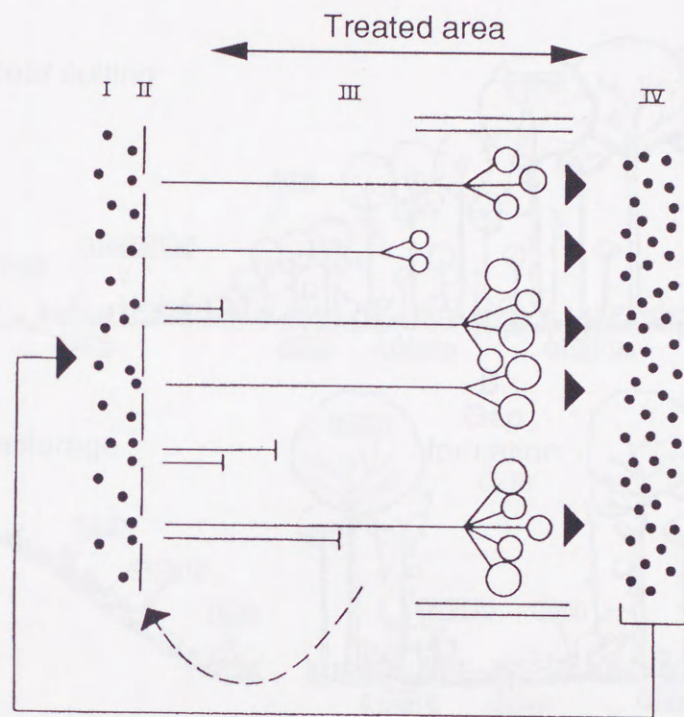
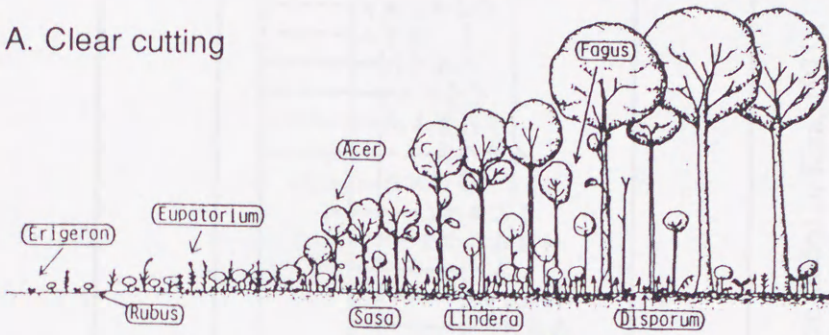


Fig. 1-2. Schematic diagram of tree population according to life history. I: Buried seeds in soil; II: Seedlings; III: Vegetative population; IV: Reproductive population. (added in Harper, 1977)

A. Clear cutting



C. Pasturage

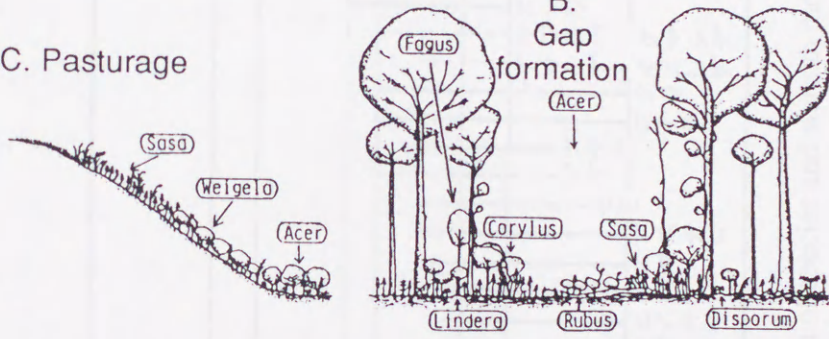


Fig. 1-3. Three kinds of community dynamics observed in Hiba Mts., the study area. Clear cutting (A) and gap formation (B) are common, but cattle husbandry is rare at the present. In this study, clear cutting and gap formation are studied intensively. (added in Nakagoshi, 1985a)

第2章 遷移にともなう群集構造の変化

2-1. 目的

北半球のブナ林域は東アジア、ヨーロッパ、北アメリカ東部に位置している。アメリカブナ *Fagus grandifolia* は他の広葉樹と一緒に生育していることが特徴である。この混交の機構は Woods (1979) や Runkle (1984) が個体群動態の観点から明らかにした。また、このような混交林での高木個体群の遷移は Williamson (1975) や Runkle (1982) によっても研究されている。一方、ヨーロッパのヨーロッパブナ *Fagus sylvatica* は、通常では純林の極相群落を作ることが知られている。Watt (1947) はこのブナ林で遷移および更新を記載し、森林植生のギャップとパッチ動態を議論、推測した。また、Falinski (1978) はポーランドの原生ブナ林で同様の研究を行った。それと比較して日本の温帯の極相林はブナ *Fagus crenata* がヨーロッパブナのように卓越した森林である。この種はアメリカブナとは異なって、自然条件下ではほとんど萌芽しない。また、アメリカの温帯林、ヨーロッパブナ林と日本のブナ林の主な違いは、日本のブナ林では木本植物の種類と量が豊富で、林床は低木類に密に覆われていることである。したがって種類の多さや群集構造の複雑さから、必然的に日本のブナ林における植物種の個体群動態は複雑で他の場所とは違ったものになることが考えられる。

日本のブナ林に関してはこれまで、種子バンクについて Nakagoshi (1984, 1985a)、実生バンクについて Hara (1987)、樹木個体群動態について Nakashizuka & Numata (1982a, 1982b)、Hara (1983)、Nakashizuka (1987)、ギャップ動態について Yamamoto (1989) などの研究が行われてきた。これらの研究ではブナ林は極相林として扱われているが、ブナ林はまた日本の温帯適湿域において、自然の極相林であるだけでなく、攪乱後の二次遷移における終局群落でもあるとされている。中国山地の温帯での二次遷移は中越 (1983) が植物社会学的な観点から明らかにした。すなわち、森林を伐採すると、まずクマイチゴータラノキ群集が成立し、次にミズナラークリ群集、最後に極相のブナークロモジ群集にいたることやその構成種の種子散布型が推

移してゆく事実である。このような二次遷移系列上の個体群構造についての論文は、先に挙げたようなブナ林の天然更新に関するものに比べて非常に少ない。

そこで本章では特に木本植物の個体群構造と植生遷移の発達過程における個体群動態を明らかにすることを目的とした。

2-2. 調査地および調査方法

2-2-1. 調査地

調査地は中国山地のほぼ中央の比婆山連峰（北緯35°00'-10'、東経133°00'-15'）に位置する。調査地は海拔935mから1,255mの範囲内に位置し、気候的極相がブナ林であるブナクラス域に属す (Fig. 2-1)。この地域は冬期に多量の積雪がある日本海型の気候下にある。年平均降水量は2,523mmで、年平均気温は山麓（海拔810m）で9.6℃である。主な土壌型は褐色森林土で、全ての調査スタンドに現れる。主な母岩は磁鉄鉱系の花崗岩で、17世紀頃から国内の製鉄業（通称たたら）のために盛んに採掘された場所である。植生はおもに木本植生からなるが、森林植生は鉄の精錬用の木炭を生産するための伐採によって過去に大きな影響を受けた。この製鉄業は場所をずらしながら伐採を行ったため、調査地は現在林齢の異なる林分がモザイク状に配置された景観構造となっている。

2-2-2. 調査方法

調査地にある木本植物のうち、低木類（大井・北川, 1983）の中で最も樹高の高い種はタンナサワフタギで、その高さは3.05mであった。そこで出現した木本種を成熟したときの樹高に従って、3つの生活型、すなわち高木 (T): 樹高8m以上、亜高木 (LT): 同3m以上8m未満、低木 (S): 同3m未満に分けた (Appendix 1)。林齢の異なった7スタンド（後述）に各1個の15m×15mの大きさの調査区を設け、樹高3m以上の樹木個体群を全て調査した。調査項目は幹の樹高、胸高直径である。樹高3m以下の木本個体群はそれぞれのスタンドの3m×3mの大きさの小調査区4個で調査した。調査項目は個体数（株数）

と幹数、個体の中で最も高い幹の高さである。高さについては、非常に小さいものを除いた。草本は同じ小調査区で個体数を計数した。これらの野外調査は1985年から1989年に行った。

各スタンドの攪乱後の植生の年齢は伐採年の情報から、または最大の樹木の年輪を数えることによって、あるいは年輪の年平均成長幅を基にして最大の樹木の年輪を計算することによって推定した。これらの7調査区はNakagoshi (1984) の植物社会学的な報告の植生調査資料と照合して分析した。その結果7スタンドは遷移系列の中で次のように位置づけられた。各スタンドの群集名の後ろに示した年数は1989年時点における最後の攪乱（伐採）からの経過年数である。

スタンドRA1: クマイチゴータラノキ群集（最後の攪乱後1年）

RA2: クマイチゴータラノキ群集（3年）

QC1: ミズナラークリ群集（19年）

QC2: ミズナラークリ群集（54年）

QF1: ブナーミズナラ群落（66年）

QF2: ブナーミズナラ群落（98年）

FL: ブナークロモジ群集（280年以上）ブナ極相林

各スタンドの植物群落の種多様性は木本植物と草本植物を分けて優占度一種順位曲線 (Whittaker, 1972) を描くことによって表し、また多様性指数、Shannon-Wiener (Shannon & Weaver, 1949) の H' と (Pielou, 1966) の J' も計算した。

2-3. 結果

2-3-1. 全層群落の種多様性

調査区は面積が等しいため、その種多様性の比較は重要な情報を与えてくれる。7調査区全体では121種の維管束植物が出現した。それらの内訳は61種の本木植物と13種のシダ植物を含む49種の草本植物、10種のつる植物、そし

てチマキザサ *Sasa palmata* であった。個体群密度に基づく7調査区の種多様性を Table 2-1 にまとめた。この表では構成種を2グループ、つまり木本種と、木本種を除く草本層の全ての種に分けた。種多様性は2グループ間で異なっていた。これらの違いは遷移段階でも違っていた。後者のグループすなわち草本層に存在する植物では種多様性は遷移が進むにつれて増加していた (Fig. 2-2)。伐採して間もないスタンドRA1、RA2ではミヤマカンスゲ *Carex dolichostachya* var. *glaberrima*、オカトラノオ *Lysimachia clethroides*、タケニグサ *Macleaya cordata* だけが優占していたが個体群密度はむしろ低かった。スタンドQC1はチマキザサの密な植被のために著しく多様度 (H'とJ') が低かった。種多様性はQC2とQF2で再び増加した。ブナ林では木本種を除く草本層の種数はやや高いが種多様性 (Whittaker, 1972) はむしろ低かった。この違いは個々の種の密度の違いのためで、共通種が少数あり、さらにその群落だけに存在する種が何種かあるためと思われる。林床の主要な種はチマキザサ、カンスゲ *Carex morrowii*、ミヤマカンスゲ、チゴユリ *Disporum smilacinum*、ミヤマカタバミ *Oxalis griffithii*、タチツボスミレ *Viola grypoceras*、トウゲシバ *Lycopodium serratum* であった。つる植物であるイワガラミ *Schizophragma hydrangeoides*、ツタウルシ *Rhus ambigua* の2種の個体群動態は草本植物と同様の傾向を示した。対照的に木本種の種多様性は遷移途中、特にQC1で相対的に高かった。

木本種の個体群密度を Table 2-2 に示した。優占種は低木類のイヌツゲ、クロモジの2種であった。密度の高い8種をみると、低木が4種と亜高木が2種であり、個体群密度の点で優占している種には高木種はなかった。このことは遷移を通じて全てのスタンドにあてはまる。スタンドRA1では耐陰性のある低木であるエゾユズリハ、ハイイヌガヤなどが一時的に生き残っていたが、これらは通常そのような開けたスタンドでは更新できず、伐採後しばらくして消滅すると考えられる。

2-3-2. 高木種の個体群構造

胸高断面積合計は遷移が進むにつれて増加していた。すなわちQC1では9.1m²/ha、QC2では21.9、QF1では27.5、QF2では61.3、FLでは71.5であった。

それに対し、幹密度は遷移が進むにつれて減少していた。また、幹密度と幹あたりの胸高断面積には直線関係が認められた (Fig. 2-3)。

Fig. 2-4 にスタンドごとに樹高3m以上の高木と亜高木個体群の胸高断面積合計を樹高階で分け樹高順に示した。高木と亜高木個体群の種数はスタンドQC1とQF1で非常に多かった。ブナ林に向かって起きている幹密度と種数の減少は、自己間引き (Yoda *et al.*, 1963) と高木と亜高木個体群での種間競争の結果であると思われる。

遷移途上に出現する種であるイタヤカエデ、ウリハダカエデ、クマシデ、イヌシデ、クリ、ミズキ、アオダモは若齢林の林冠層においては共存できていたが、遷移後期の群落QF2やブナ林FLでは個体群を維持できていなかった。亜高木種は同様に遷移途上の群落でのみ共存していた。

高木と亜高木の樹高の垂直分布を Fig. 2-4 に示した。QC1では伐採後の萌芽あるいは実生更新の結果、同齢の幹から密な林冠が形成されていた。林冠層での樹幹のかたまりはほぼQC段階の終わりまで見られた。幹密度はブナ林への発達過程で減少していた。森林群集の階層構造はスタンドQF2ではっきりとし始めていた。スタンドQC1、QC2およびQF1では中間的な樹高の木が林冠と低木層の間で生育していた。

高木林のスタンドにおいて、高木が多く、萌芽幹を持つ低木と同様に、しばしば複数の幹を持っていた。そこで十分な樹高の木本50種を選んで、最高樹高と幹数の関係を見た (Fig. 2-5)。その結果、幹数が多くなるほど樹高が低くなっていた。樹高の低い種の幹数は多いがばらつきも大きくなっていた。

遷移の初期段階での木本個体群の優占度-種順位曲線を見ると、遷移途中相の種の侵入のために多様性が高くなっていることがわかった (Fig. 2-6)。木本種の種数が最も多かったのはQC1であった (Table 2-1)。ブナ林への発達過程すなわち二次遷移においては、まず個体群構造の上で多様性の変化が起こり、最後には種数の変化のみとなる。

2-3-3. 林床の個体群

日本の温帯林では林床が木本植物によって密に覆われていることが多い。本研究では個体群密度で98.2%の木本個体群が林床で生育していることがわ

かった。さらに、79.5%は低木で通常は複数の幹からなっていた。これらの
個体群構造は連続した25cmごとの樹高階で幹の密度を求めることによって解
析した。個体群密度の点で優占する低木はイヌツゲ、クロモジ、タンナサワ
フタギ、ハイイヌガヤであった。遷移に伴った個体群構造の変化を Fig. 2-7
に示した。小低木であるイヌツゲは個体あたり平均2本の幹から成っていた。
この個体群密度は遷移の過程で増加し、極相林で定常状態に達していた。ス
タンドRA1とRA2ではクロモジの稚樹は同様に個体あたり平均2本の幹から
成っていた。その幹は樹高約2mに達するが、樹高の高い個体では個体あたり
の幹数は減少していた。低木のタンナサワフタギやハイイヌガヤは個体当り
の幹数が少ないが、個体群密度は高く、樹高も高くなっていた。亜高木の優
占種であるオオカメノキは遷移後期のスタンドであるQF1とQF2で個体群が
発達し、ブナ林では樹高約3mにまで成長していた (Fig. 2-4)。

成長して林冠を形成するようになるであろう高木の稚樹は、林床の群集の
一員である間は光、水、栄養分といった資源をめぐって低木と競争する関係
にある。高木の稚樹の密度は低木のそれより常に少なかった。しかし稚樹の
動態は、優占種であるブナ、ミズナラ、ウリハダカエデの間では幹数の点で
異なっていた (Fig. 2-7)。ウリハダカエデは、皆伐後の早く成長できる開けた
生育地において、被圧されていた実生から更新し、遷移途上の群落 (QC) で
は林冠を形成すると考えられる。それとは反対に遷移後期のスタンド特にブ
ナ林では、ウリハダカエデ実生は多数の幹を持った個体として存在しており、
実生バンクを形成しているものと考えられた。調査したスタンドの林床には
ミズナラの実生バンクはなかった。ブナの被圧された稚樹は1本の幹だけか
らなる個体で、QF2とブナ林に出現していた。

2-4. 考察

2-4-1. 種多様性の変化

伊藤・宮田 (1977) はそれまで論じられてきた遷移に伴う群落の種多様性の
変化の研究についてまとめた。それによると遷移系列の全体にわたる種多様
性の動きを定量的に解析したのは Tagawa (1964) が最初である。その結果は

遷移初期の100年間に種多様性指数の一つである α と β はいずれも急増し、その後は漸増が続くが、極相林ではやや低下する、ということであった。それに対し、比婆山の二次遷移では全種数は樹冠が鬱閉する前の初期の段階で飽和しそれ以後は遷移が進行してもほとんど変わらなかった（ただし、調査区QC2では草本類の種数が異常に多かったために調査区全体の種数も増えた）。この Tagawa (1964) の研究結果との違いは、遷移系列の違いであると考えられる。すなわち、Tagawa (1964) の場合は火山噴火にともなって流出した熔岩で調査を行ったもので、土地に植物の繁殖体がない状態から始まった一次遷移であるのに対し、本研究の場合は森林の伐採後の遷移であり、土壌が形成されている上に、土壌中には埋土種子が、土壌表面には根茎や伐採を逃れた稚樹の残存する状態から始まった二次遷移である。また、周囲には種子の供給源となる森林が存在する。そのために、木本類では遷移の初期の段階で出現種数がほぼ飽和したものと思われる。その後は林冠層の競争により枯死してなくなる種があり、また、林床でも定着できないために遷移の進行につれて種数が減る。一方、草本類は森林の発達につれて種数が増えるために全体では種多様性が増加すると考えられる。

2-4-2. 高木集団の変化

攪乱後の高木集団の回復過程はこれまで照葉樹林やブナ林の林冠層の攪乱によってできたギャップ内で定量的に解析され、高木集団は攪乱後、平均値レベルでは $-3/2$ 乗則に従って回復することが知られていた。本研究では日本の温帯林域の二次遷移における森林の回復過程でも $-3/2$ 乗則に従うことが明らかとなった。

2-4-3. 種個体群の存在様式

本研究で調べられた50種の木本植物を、Grubb (1985) が示した方法、すなわち異なった環境に対する植物個体群の反応を一般化する方法、を用いて生活型と出現した遷移系列上の位置で大まかに分類し、さらに埋土種子バンクタイプ (Nakagoshi, 1984; Nakagoshi, 1985a) によって細分した。そのようにして得られた、それらのいくつかのニッチを示したものを Fig. 2-8 に示した。

それぞれの種のグループは特定の遷移段階に分けられる傾向にあり、これはある種の更新ニッチ (Grubb, 1977) を表現しているものと考えられる。共存しているいくつかの種は、よく似ているが区別できる生態的な特性を示す。タラノキやクマイチゴのような先駆種は普通、新しい攪乱地で土壤中の休眠種子から更新する。遷移途中相の低木は一時的な種子バンクのみをもつにもかかわらず、攪乱後に盛んに萌芽する (Fig. 2-5)。常緑低木は全てブナ林で生き残ることができる。遷移途中相の高木や亜高木では3つの繁殖様式が容易に認められた。第一はウワミズザクラなどのグループで、動物被食散布型の種子を産生し、永続的な種子バンクを持っている。第二はウリハダカエデなどのグループで、翼のある散布体を持ち、小さい種子バンクを持つ。第三はミズナラやクリを含むグループで、遷移途中相の森林で優占し種子バンクも実生バンクも持たない。それらは、成長が良好で優占しているにもかかわらず、発達した森林には稚樹がなかった。重要な要因の一つはげっ歯類が種子や実生の新葉を被食することである。

被圧されたブナの実生や稚樹がブナ林で観察された。これは他の地域と共通した特徴である (Yamamoto, 1989)。高木の何種か、例えばホオノキ、アオダモ、カエデ属は実生バンクを作る (Hara, 1987; Yamamoto, 1989)。これらの個体群動態、樹形、伸長様式、繁殖様式、生理学的な耐性などの特徴はお互いに関連しているはずであるが、各々の関係はまだ定量的には分析されていない。今後の課題は植物種の共存がもたらされるときに、よく似た繁殖様式の植物によって引き起こされる場合にどのようにこの共存機構を検証するかである。

ともかくこれらのことから温帯林域の二次遷移系列上に出現する植物種個体群は時間的、空間的にすみわけながら同一地域に共存していることが結論として言える。

Table 2-1. Species diversities of the six successional stands and a beech stand. The dominance of *Sasa palmata* was indicated by the culm density. Plant and culm densities were calculated per 225m².

	Stand						
	RA1	RA2	QC1	QC2	QF1	QF2	FL
Woody species							
Number of species	20	21	34	30	29	21	16
Density of plants	620	525	883	1913	1842	1443	1246
H'(nat)	2.096	2.466	2.721	2.068	2.104	2.248	2.022
J'	0.700	0.810	0.772	0.608	0.625	0.738	0.729
Plants at herb layer (excluding woody species)							
Number of species	11	19	7	30	17	22	25
Density of plants	1232	1832	2512	2352	5210	4108	3901
H'(nat)	1.563	2.304	0.498	2.451	1.420	2.335	2.164
J'	0.652	0.783	0.256	0.721	0.501	0.755	0.672
Culm density of <i>Sasa palmata</i>							
	19	238	2225	-	38	575	900
Total number of species	31	40	41	60	46	43	41

Table 2-2. Population density of woody plants in the six successional stands and a beech stand.

Species	Stand						
	RA1	RA2	QC1	QC2	QF1	QF2	FL
<i>Ilex crenata</i>	19	38	12	700	825	238	356
<i>Lindera umbellata</i>	225	169	125	513	188	400	331
<i>Symplocos coreana</i>	.	.	82	31	144	144	19
<i>Cephalotaxus harringtonia</i> var. <i>nana</i>	6	13	119	56	163	19	12
<i>Viburnum furcatum</i>	.	6	.	6	113	189	69
<i>Hydrangea hirta</i>	150	.	169	.	.	19	.
<i>Lygustrum tschonoskii</i>	.	6	.	169	38	.	81
<i>Acer shirasawanum</i>	38	26	194
<i>Hydrangea macrophylla</i> var. <i>acuminata</i>	.	25	6	88	63	13	56
<i>Vaccinium japonicum</i>	13	.	38	.	31	100	13
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	13	.	12	2	57	75	25
<i>Acer micranthum</i>	31	100	19
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	63	31	.	.	1	37	13
<i>Clethra barbinervis</i>	13	13	64	.	25	.	.
<i>Meliosma tenuis</i>	.	44	.	19	25	.	.
<i>Euonymus alatus</i> f. <i>ciliato-dentatus</i>	.	.	12	69	6	.	.
<i>Fagus crenata</i>	.	.	1	7	5	40	21
<i>Euonymus lanceolatus</i>	13	6	50
<i>Deutzia crenata</i>	13	.	.	44	.	.	.
<i>Viburnum wrightii</i>	6	13	18	13	.	.	.
<i>Prunus grayana</i>	6	.	.	44	.	.	.
<i>Acer rufinerve</i>	6	.	7	2	3	6	25
<i>Corylus sieboldiana</i>	.	.	12	.	31	6	.
<i>Carpinus tschonoskii</i>	.	.	26	21	.	.	.
<i>Cornus kousa</i>	6	6	16	12	.	.	.
<i>Sorbus commixta</i>	25	.	6	.	7	1	.
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	.	.	22	.	9	3	.
<i>Rubus crataegifolius</i>	.	31
<i>Acer mono</i>	.	.	5	25	1	.	.
<i>Aralia elata</i>	.	25
<i>Callicarpa mollis</i>	.	6	6	13	.	.	.
<i>Prunus jamasakura</i>	.	.	19	.	6	.	.
<i>Magnolia salicifolia</i>	.	.	18	7	.	.	.
<i>Acer palmatum</i> var. <i>matsumurae</i>	.	.	.	20	.	.	.
<i>Daphniphyllum macropodum</i> var. <i>humile</i>	19
<i>Rubus palmatus</i>	.	19
<i>Ilex macropoda</i>	19	.
<i>Rhus trichocarpa</i>	6	6	6
<i>Skimmia japonica</i>	.	.	6	6	.	.	6
<i>Acer japonicum</i>	.	.	1	.	9	6	.
<i>Castanea crenata</i>	.	.	6	7	.	.	.
<i>Callicarpa japonica</i>	6	6
<i>Weigela hortensis</i>	.	6	6
<i>Sorbus alnifolia</i>	.	.	2	3	2	1	.
<i>Cornus controversa</i>	.	.	1	6	1	.	.
<i>Rhus javanica</i>	6
<i>Acer sieboldianum</i>	.	.	2	3	.	.	.
<i>Carpinus japonica</i>	.	.	1	3	.	.	.
<i>Tilia japonica</i>	.	.	1	.	2	.	.
<i>Magnolia obovata</i>	1	.
Others	6	56	6	24	18	.	6
Total (/225m ²)	620	525	883	1913	1842	1443	1246

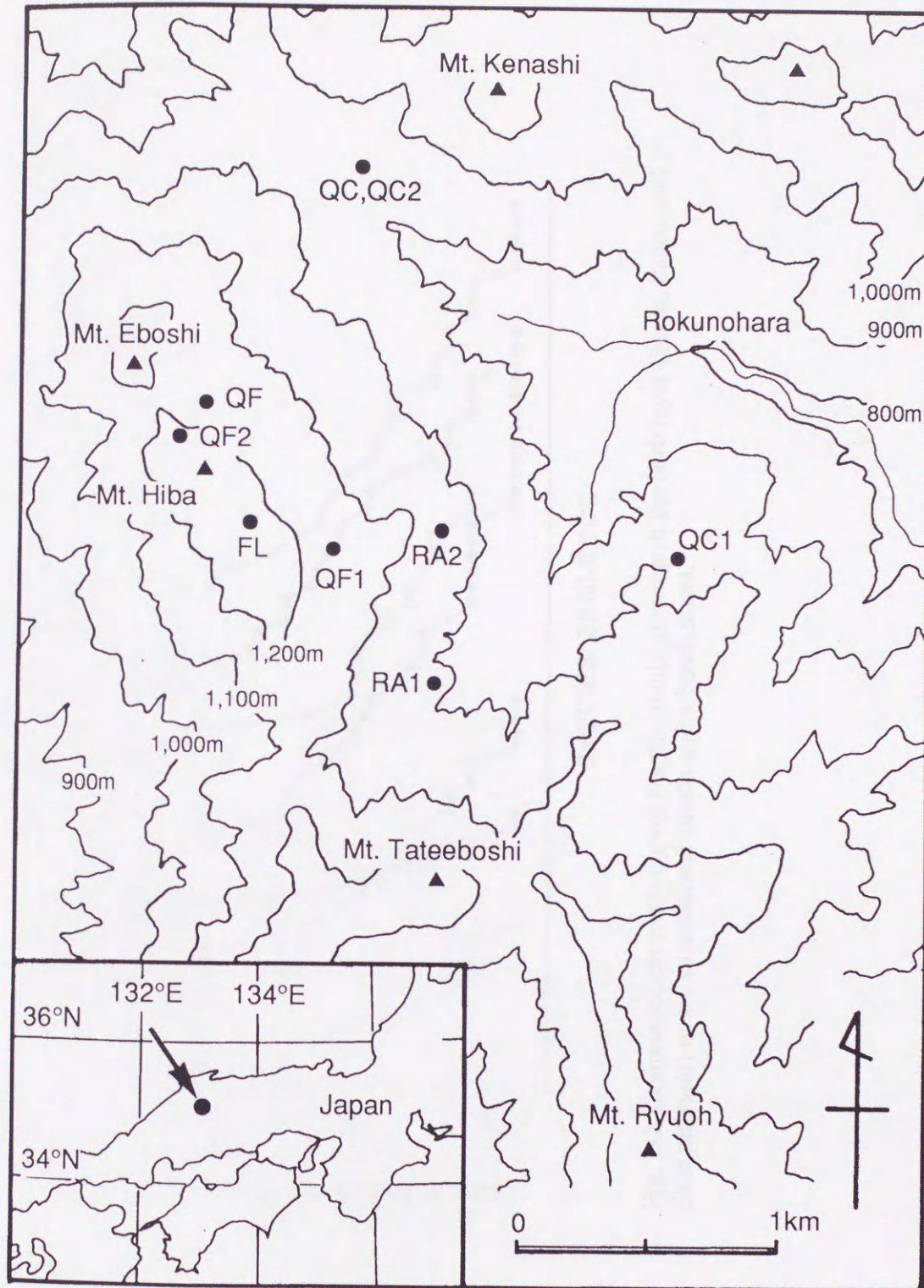


Fig. 2-1. Location of study area and the investigated quadrats.

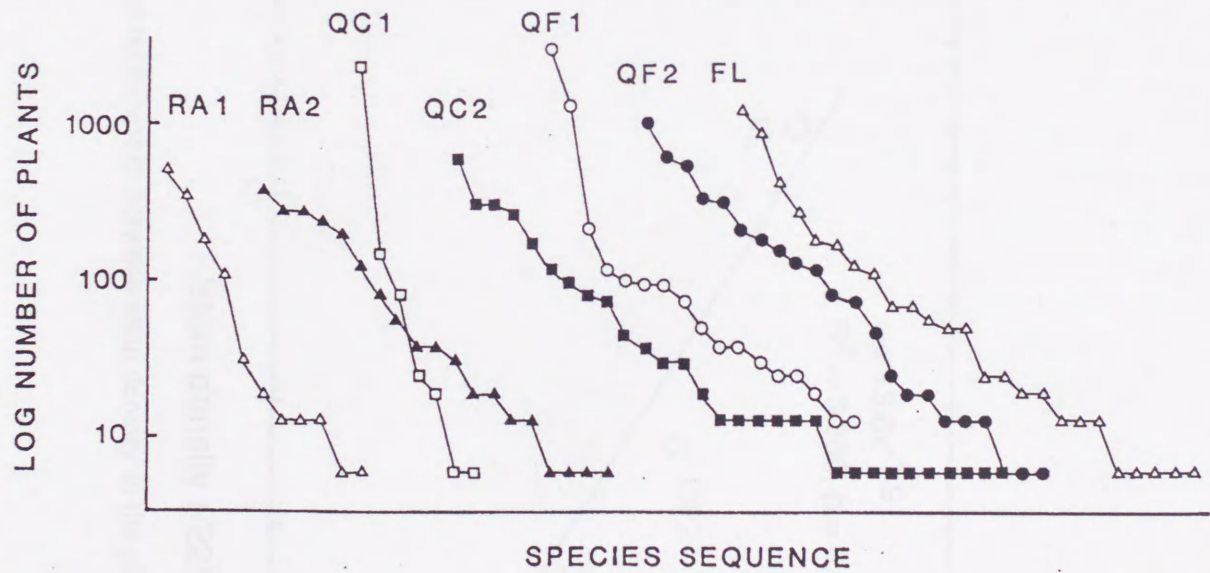


Fig. 2-2. Dominance-diversity curves for the plants growing in the herb layer (herbs, lianas, and a *Sasa palmata*) in six successional stands and a beech stand.

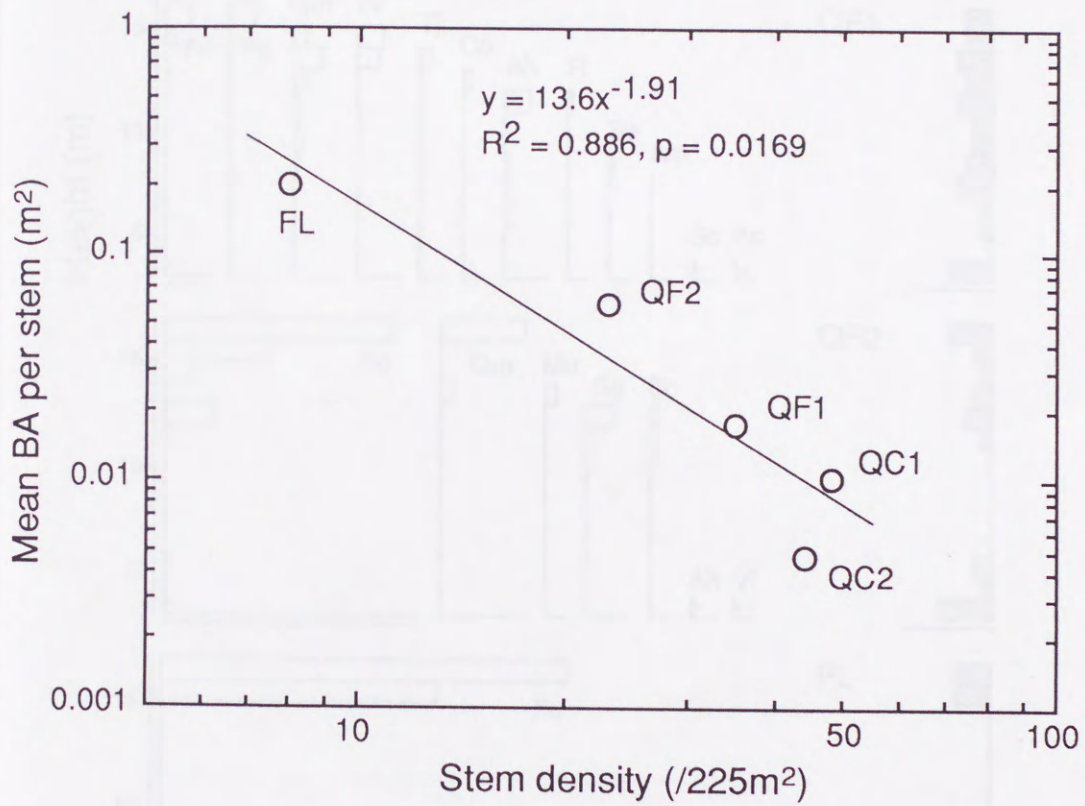


Fig. 2-3. The relationship between stem density in the plot and mean basal area of stem.

Fig. 2-4. Total basal area (left) and total standing height of the trees and lower size
 populations above 3 m in height (divided into successive 1 m height classes
 according to the height of each individual stem in six successional stands and a
 fourth stand). Total basal area 4.05 m²/225m² is indicated by triangle. The
 distribution of species is given compared to those in Appendix I.

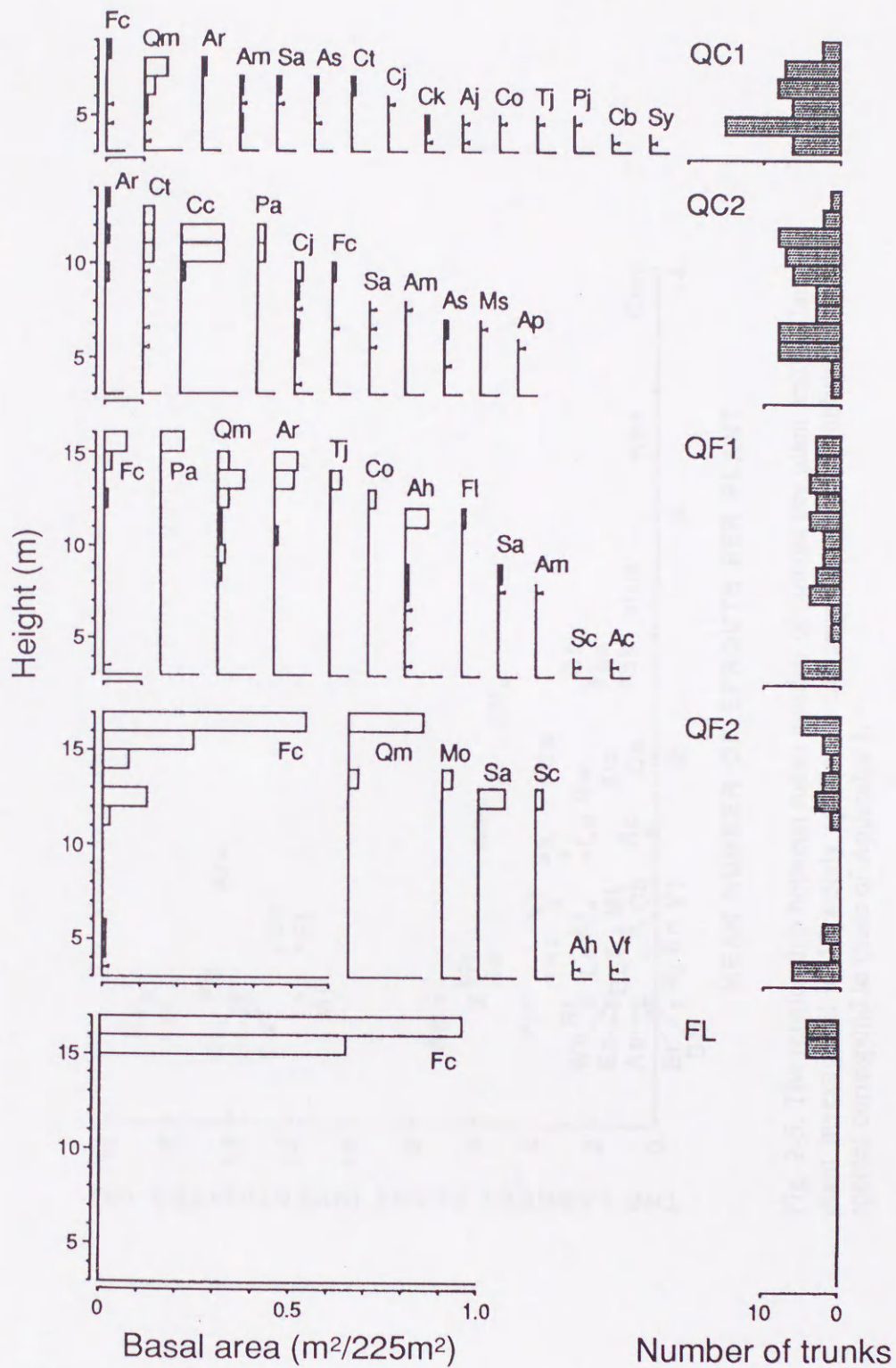


Fig. 2-4. Total basal area (left) and trunk density (right) of the tree and lower tree populations above 3 m in height divided into successive 1 m height classes according to the height of each individual stem in six successional stands and a beech stand. Value less than 0.05 m²/225m² is indicated by triangle. The abbreviations of species names correspond to those of Appendix 1.

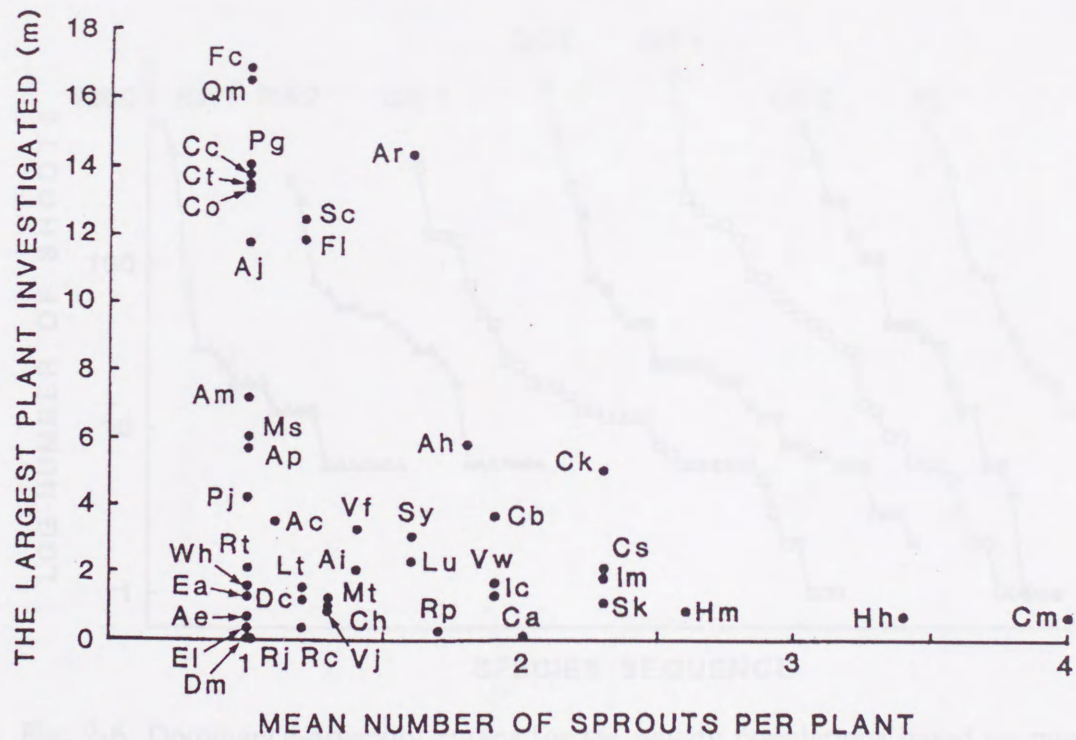


Fig. 2-5. The relationship between mean number of sprouts per plant and the largest plant investigated in 50 woody species in the seven stands. The abbreviations of species correspond to those of Appendix 1.

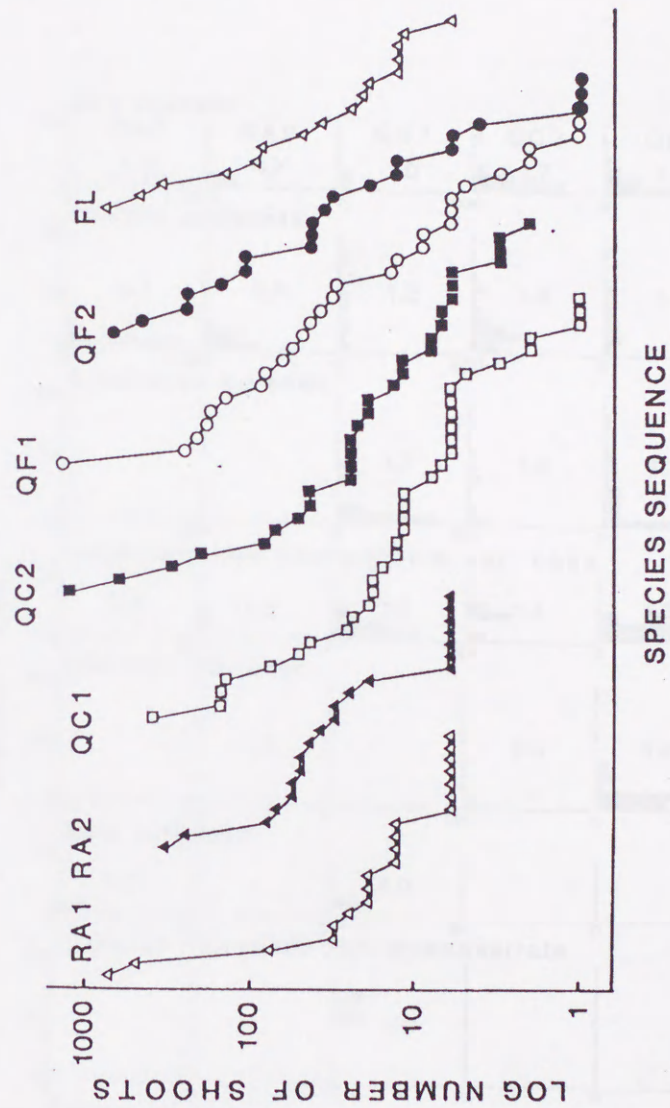


Fig. 2-6. Dominance-diversity curves for the woody populations based on number of shoots in six successional stands and a beech stand.

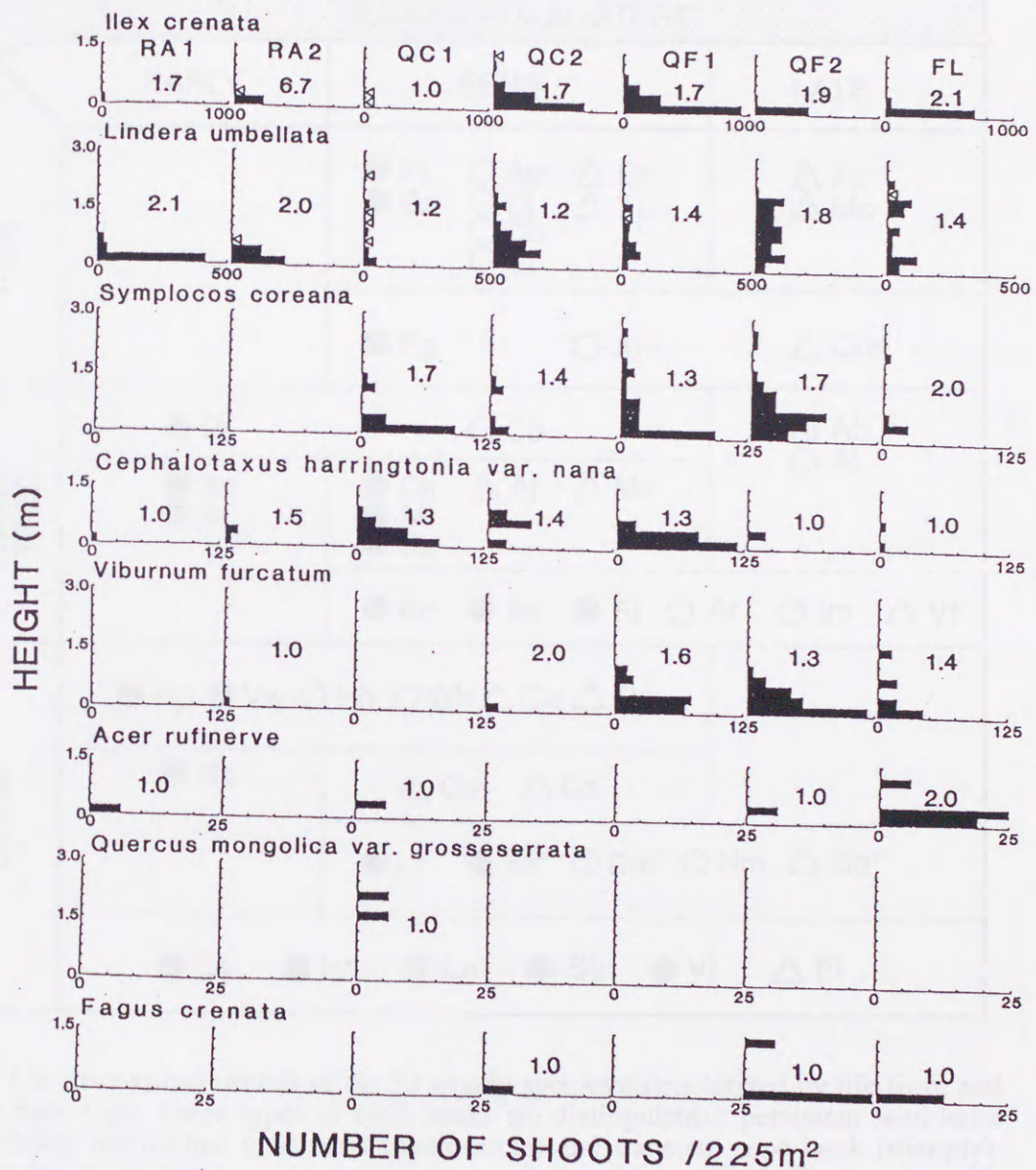


Fig. 2-7. The population structure of eight woody species divided into successive 25 cm height classes at the forest floor in the six successional stands and a beech stand. The numbers refer to the mean number of sprouts per plant in each stand.

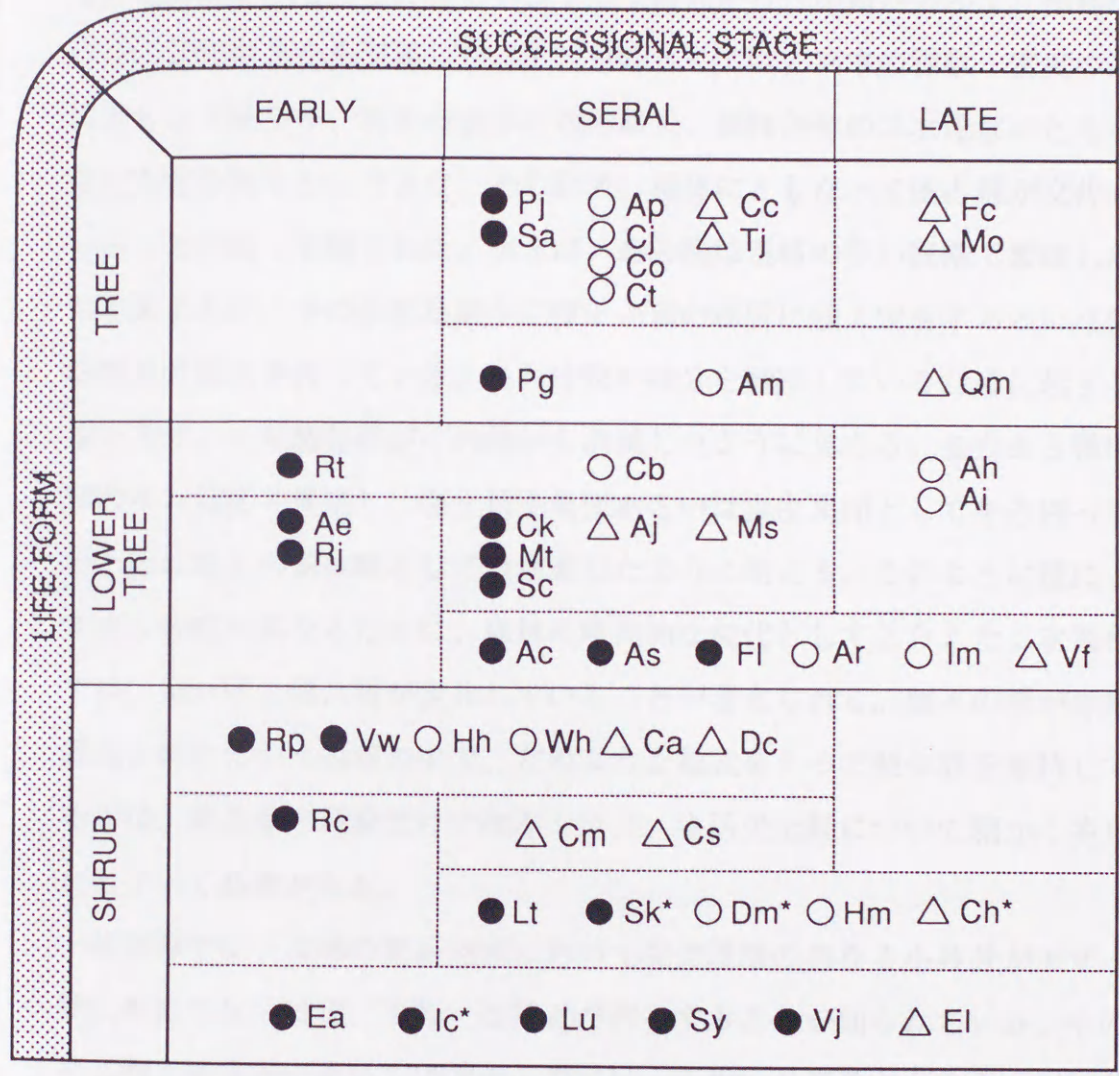


Fig. 2-8. The successional trends of the 50 woody species characterized by life form and soil seed bank type. Three types of seed banks are distinguished: persistent seed bank (closed circle), diminished seed bank (open circle) and transient seed bank (triangle). The abbreviations of species names correspond to those of Appendix 1. The species with an asterisk are evergreen shrubs.

第3章 高木樹種を中心とした林分構造と高木樹種の個体群構造

3-1. 目的

第2章では、中国地方のブナクラス域の森林伐採後の二次遷移を、それまでの種組成を中心とした植物社会学的な研究から一步踏み込んで、個体群レベルの研究結果から記述した。その内容としては、高木の種数・密度の遷移にともなう減少や、林床の低木の適応様式、森林全体の二次遷移にともなう変化などを明らかにできた。その結果、遷移にともなって優占種が交代していることが強く示唆された。例えば、ある種は遷移の早い段階で繁殖したのち消滅するが、その生育期間中に種子が別の場所に侵入定着するという個体群維持の様式を持っている。これは狭い林分を観察しているために起きる現象であり、一見個体群がその場から消滅したように見える。またある種は遷移の早い段階で繁殖し、埋土種子集団あるいは実生集団として生き残っているために地上の個体群としては消滅したように見える。このように種によって生存戦略が異なるために、森林の時間的な変化としてとらえた二次遷移上では、見かけ上優占種が変化していることが考えられる。個々の種が森林の攪乱と再生という過程の中で、どのような様式をとって個体群を維持しているかは、第2章の研究だけでは不十分で、生活史全般について細かく明らかにしていく必要がある。

極相林では、森林の更新過程において発達段階の異なる小林分がモザイク状に配置される結果、不均一な構造が存在することが知られている。そのため樹木個体群の更新を研究する際には、不均一な構造を十分含んだ面積で調査されてはいるが、それでも日本の成熟した森林の継続的なセンサスは少なく、いずれも調査面積の小さいものが多いので、寿命が長く広い範囲に個体群が展開する樹木の生活史をカバーできるものや群集レベルの動態を解析できるものはほとんどない(中静, 1991)。いわんや二次林の構造、あるいは遷移といったものを解明することが目的の研究では、二次林の種組成・構造上の均一性の方が強調され、調査面積はせいぜい100m²であった。第2章で示した研究でも調査面積は225m²で、今までに桁違いに広い面積(例えば

1000m²) で行われた二次林研究は Hong *et al.* (1993) などわずかである。

このような方法による研究では低木に比べ密度の少ない高木集団の動態を研究するには調査面積が小さくて、誤差も大きくなると思われる。このことは、他の調査地で行われてきた森林の高木樹種の動態を把握しようとした研究にも当てはまるとと思われる。

これらのことより、先に二次遷移の把握のために設定した15m×15mの方形区は、局所的な立地や遷移の大きな流れを把握するためには十分であっても、二次遷移途上に存在する樹木の高木・亜高木層での存在様式や、成長・死亡過程といった林分の動的な側面を把握し、二次遷移にともなって種数・密度が変化する機構を明らかにするには統計的にも幹数が少なく、十分な面積とは言えない。また、第2章で扱った調査区に存在する高木樹種の種類相は、いずれの調査区においても経験的に観察することが出来る種より少なく、中国地方のブナクラス域の極相林、二次林で普通に観察できるものを網羅しているとは言えない。調査面積を拡大すればギャップなどの森林の不均一な構造も含むことができ、初期相の植物が生存できる場所を見つけることができる。

そこで、本章(第3章)から第5章までの調査では、高木集団の個体数を十分確保するために、調査面積を5,000m²から1haに設定し、調査対象を高木に限定して極相林および二次林で研究を行った。これらの章では個体群生態学的な観点から高木集団の種ごとの成長・死亡過程といった動態を把握して、林分の発達過程および構成種の共存機構を明らかにすることを目的とする。まず本章では、森林伐採後の高木集団の種組成や種ごとのサイズ分布・階層構造、また、種の定着様式などに関わってくる空間分布といった群集構造を記載し、群集構造や種組成の変化を予測する。また、その変化の過程を北アメリカの温帯林の場合と比較して、森林の発達過程と種個体群の更新と共存に関する仮説を考えることを目的とする。なお、これまでの二次林の群落構造の研究で大面積のものは、二次林成立のきっかけとなった攪乱の推定を目的としており、本研究でのように構成種の個体群維持様式やその結果としての林分の動態を扱ったものではない。

3-2. 調査地および調査・解析方法

3-2-1. 調査地

調査地は、第2章と同じく広島県と島根県の県境に位置する比婆山連峰である。

調査区全体としてブナの優占しない二次林と調査区全体としてブナの優占する二次林、および調査区全体にブナが優占するブナ極相林計3カ所に方形区を設置した。調査面積は2個の二次林が各50m×100mで0.5ha(5,000m²)、極相林が100m×100mで1.0ha(10,000m²)である(Table 3-1)。

植生調査結果から植物社会学的に群落同定を行った結果、ブナの優占しない二次林は、ミズナラークリ群集 *Castaneo - Quercetum crispulae* HORIKAWA et SASAKI 1959であったので、略号をQC、ブナの優占する二次林はミズナラークリ群集 *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* - *Fagus crenata* community であったので略号をQF、極相林はブナクロモジ群集 *Lindero umbellatae* - *Fagetum crenatae* SASAKI 1970であったので略号をFL、とした。

これらの大面積方形区と第2章の小面積方形区との関係を述べる。QCは第2章のスタンドQC2を含んでおり、FLは同じく第2章のスタンドFLを含んでいる。QCはクリ、クマシデ属、ミズナラ、カエデ属の優占する二次林であり、かつては薪炭林として利用されていた。QFはブナが優占する二次林である。QFには方形区内に母樹として切り残したと思われるブナの大木が3個体存在した。また、QCとQFには方形区内あるいは方形区近くに炭焼き窯の跡を確認した。一般に炭焼き用に樹木を伐採する場合、伐採した木材の運搬距離を減らすために炭焼き窯の周辺の森林を伐採する。このことからQCおよびQFが炭焼きを目的として一斉に伐採されたことは疑いがない。FLはブナの優占する極相林で、林床はクロモジが広く覆っている。本調査地のブナ林は組成的にみて日本海型と太平洋型の中間であるとされている。3調査区ともササ(チマキザサ)の密度は全般に低かったが、FLの一部に密なところがあった。

調査方形区の標高はQCが935m、QFが1,190m、FLが1,255mである。QCは斜面下部に、QFは斜面中部に、FLは斜面上部に位置する。斜面方位はQCがS40°W、QFがN20°E、FLがN60°Eであり、斜面の平均傾斜角はQCが13度、QF-

が16度、FLが15度であった。QCの地形は斜面右側が比較的高く、尾根状になっており、斜面左側には幅数十cmの沢が流れている。QFはほぼ平らな斜面で、ところどころに水流がある。FLは多少起伏はあるが全体としてほぼ平らな斜面である。

3-2-2. 調査・解析方法

調査対象は、第2章で議論したように低木の多くが到達できる樹高3mを目安とし、これ以上が高木と考えて樹高3m以上の木本個体とした。それらの木本に対し、種を同定し、幹ごとに胸高直径、樹冠が存在する階層を、また個体の根元位置を地図上に記録した。

各幹の最高位の位置を記録するために、垂直方向に階層を区分した。この区分は Fig. 3-1 のように定義した。すなわち、いわゆる林冠層を第1層、その下に存在し樹冠が連続しているものを第2層、同じく第1層の下にあり、樹冠は連続していないものを第3層、低木層にあって、樹高3mを越えたものを第4層とした。ところで、林冠木の実際の平均樹高は調査地内でも調査地間でも明らかに異なるので、各階層は調査区内で相対的なものである。したがって、例えば同じ第1層木であっても樹高の絶対値は同じではない。しかし、各階層に存在する幹間の相互作用を重視するためには、樹高よりも各階層の相対的關係を重視した方がよい指標であると思われる。ここでの解析は、二次林でも極相林でも階層構造を認めた上で、林分全体や種ごとに分布様式を比較しようとするものである。それぞれの種の生活型は大井・北川 (1983)、Hara (1987)、Masaki *et al.* (1992) を参考にして高木 (T: tree の略)、亜高木 (LT: lower tree の略)、低木 (S: shrub の略) に分類した (Appendix 1)。調査は1989年10月から1990年10月に行った。

FLにおいてはギャップも調査した。なぜならFLは極相林であり、ここではいわゆるギャップ更新が起きていると考えられるからである。調査では全体で1haの方形区を5m×5mの大きさの400個の小方形区に分割し、それぞれの小方形区において林冠が存在しているか欠落しているかを調べた。その基準は小方形区のなかで林冠の覆っている面積が50%未満の場合ギャップとした。

種の分布の重なりを見るために森下の R_s 指数 (Morisita, 1959b) によって種

間の分布相関を計算した。この指数は次の式で与えられる。

$R'_\delta \geq 0$ のとき、

$$R_\delta = R'_\delta,$$

また、 $R'_\delta < 0$ のとき、

$$R_\delta = \frac{R''_\delta}{W_\delta},$$

ただし、

$$R'_\delta = C_\delta - W_\delta,$$

$$\delta_x = \frac{\sum_{i=1}^q n_{xi}(n_{xi} - 1)}{N_x(N_x - 1)},$$

$$\delta_y = \frac{\sum_{i=1}^q n_{yi}(n_{yi} - 1)}{N_y(N_y - 1)},$$

$$C_\delta = \frac{\sum_{i=1}^q n_{xi}n_{yi}}{(\delta_x + \delta_y)N_xN_y},$$

$$W_\delta = \frac{2}{(\delta_x + \delta_y)q}.$$

ここで q は方形区数、 n_{xi} および n_{yi} は i 番目の方形区における種 X および種 Y の個体数、 N_x および N_y は q 個の方形区全体における種 X および種 Y の個体数である。 R_δ 指数は N_x および N_y の大きさにほとんど依存せず、2種の分布型に関係なく相関が計算できる。さらに、この指数は相関係数ではできない方形区内での2種の密度の絶対数の違いも検出することができる (Morisita, 1959b)。3方形区間の R_δ の平均値の統計学的な差は Scheffé の方法を使って検定した。それに加えて、種の分布相関を表すために方形区ごとに多次元尺度法によって散布図を描いた。

各方形区内での種個体群の分散構造は森下の I_δ 指数 (Morisita, 1959a) によって計算した。計算式はつぎのように与えられる。

$$I_\delta = q \frac{\sum_{i=1}^q n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}.$$

ここで q は方形区数、 n_i は i 番目の方形区における種の個体数、そして N は q 個の方形区全体における種の個体数である。平均クランプサイズは $I_{\delta(s)} // \delta_{(2s)}$ で計算できる。ただし $I_{\delta(s)}$ は方形区サイズ s での I_δ 値、そして、 $I_{\delta(2s)}$ は方形区サイズ $2s$ での I_δ 値である。

3-3. 結果

3-3-1. 3 スタンドの関係

まず、3 調査区が林分の発達過程でどのような関係にあるのかを明らかにしておかなければならない。そこで、幹の密度と幹 1 本あたりの平均胸高断面積を調査区別にみた (Fig. 3-2)。ここでは、一般に使われる個体群密度のかわりに幹の密度を、平均個体重のかわりに平均胸高断面積を用いた。平均胸高断面積は平均個体重と完全に比例関係にあるわけではないが、ある程度反映していると思われる。直線で回帰した結果、3 調査区は同一直線上に乗った。調査区 QF は QC と FL のほぼ中間の位置であった。

林冠ギャップは極相林の維持に重要な役割をはたしていることが知られている。したがって、極相林の更新状態を考えるためにはギャップの特性を調査する必要がある。FL には調査区内に 23 個のギャップが存在した (Fig. 3-3)。その平均面積は 67.5 m^2 で、最小面積は 25 m^2 、最大面積は 275 m^2 であった。面積の分布型は L 字型であった (Fig. 3-4)。これらの特性は Yamamoto (1989) のものと大きな違いはなかった。

3-3-2. 種組成と種多様性

各調査区の種組成を概観するために、種ごとに個体数、幹数、胸高断面積合計を示した (Table 3-1)。種数は QC で 36 種、QF で 21 種、FL で 18 種と、調査した 3 林分の中で最も遷移段階の若い QC で最も多かった。そのうち QC にしか出現しなかった種は 16 種、QF にしか出現しなかった種は 1 種、FL にしか出現しなかった種は 2 種であり、QC で種数が多い理由は QC にしか出現しない種が他の調査区に比べ多いためであった。

調査区を個別にみると、QC の幹数は 1,518 本 ($/0.5\text{ha}$)、胸高断面積合計は $14.83\text{m}^2/0.5\text{ha}$ であった。そのうちクリが $5.62\text{m}^2/0.5\text{ha}$ (全体の 38.0%)、イヌシデが $2.78\text{m}^2/0.5\text{ha}$ (同 18.8%) と多く、ウリハダカエデ $1.16\text{m}^2/0.5\text{ha}$ (同 7.8%)、ミズナラ $1.07\text{m}^2/0.5\text{ha}$ (同 7.2%) と続いていた。幹数ではイヌシデ 241 本/ 0.5ha 、クリ 223 本/ 0.5ha 、クマシデ 156 本/ 0.5ha 、ヤマボウシ 133 本/ 0.5ha が多

かった。QFの幹数は642本 (/0.5ha)、胸高断面積合計は16.14m²/0.5haであった。そのうちブナが10.24m²/0.5ha (全体の63.4%) と多く、ミズナラ2.26m²/0.5ha (同14.0%)、ホオノキ1.40m²/0.5ha (同8.7%) と続いていた。幹数でもブナ360本/0.5ha、ミズナラ79本/0.5ha、ホオノキ38本/0.5ha、アズキナシ38本/0.5haが多かった。FLの幹数は468本 (/ha)、胸高断面積合計は43.48m²/haであった。そのうちブナが胸高断面積で33.71m²/ha (全体の77.5%)、密度で190本/haと最も優占しており、続いてミズナラ4.43m²/ha (同10.2%)・35本/ha、オオイタヤメイゲツ3.16m²/ha (同7.3%)・121本/haの順に胸高断面積合計が大きかった。本数ではブナが190本/haと最も多く、オオイタヤメイゲツ121本/ha、アオダモ45本/ha、コシアブラ38本/ha、ミズナラ35本/haの順であった。

これらのことから、FLおよびQFではブナが優占し、QCでは特に優占している種はないように思われる。そこで、種ごとの胸高断面積合計を比較することによって調査区内での種間の量的な関係を検討した。Fig. 3-5は、種ごとの胸高断面積合計から優占度—種順位曲線を描いたものである。縦軸は胸高断面積合計、横軸は種ごとの胸高断面積合計を多いもの順に並べたときの順位を表している。この優占度—種順位曲線は種多様性の2つの側面を表現することができる (Bazzaz, 1975; 伊藤・宮田, 1977)。すなわち、第一は種の豊かさ (種数) であり、これは曲線の幅で示される。第二は種間における優占度の均等性 (裏返せば集中性) であり、これは曲線の平均的な傾きで表わされる。曲線の傾きが急であるほど特定の種が優占しており、傾きが水平であれば全ての種の優占度は同じである。このように傾きがより水平に近い場合、均等度が高いという。昆虫群集などでこの様な図を描く場合縦軸には個体数を用いるが、この図では胸高断面積合計を用いた。それは次の2つの理由による。第一は木本植物の場合、個体が複数の幹で構成されていることも多く、かつ各々の幹が独立に生存していると考えられ得ること (White, J., 1979)、第二は木本植物の場合稚樹と成樹では幹の現存量に大きな差があり、両者を同一に扱うことは種間の量的な関係を比較するのに適当でないと思われるからである。それに対し、胸高断面積合計は幹の現存量をある程度反映していると考えられるので、本研究において用いるのは適当であると考えた。3調査

区とも調査本数が多いために非常になめらかな線が得られた。QCでは曲線の幅が他と比べ広く、種数が多いことがはっきり現れた。また、傾きが小さいことから均等度が高いことがわかった。それらのことから種多様性は他の調査区に比べ高いと判断された。それに比べてQFでは曲線の傾きが急で、均等度も低かったことから種多様性は低いと考えられる。FLではそのような傾向がさらに強かった。また、QF、FLで最も優占度の高い種はブナである。したがって、QC、QF、FLの順にブナの優占度が高く、そのために他の種が相対的に少なくなっていることがわかった。

3-3-3. 群集構造

もともと高木が存在していたところに人為的な伐採あるいは林冠ギャップの形成などで高木が存在しない場所ができると、新たな種の定着が始まる。定着当初は個体の大きさは小さいが、個体の成長につれて直径は大きくなる。このような過程は個体群あるいは幹集団の直径サイズ分布として現れる。Fig. 3-6a に3調査区の直径階別の幹数ヒストグラムを示した。横軸に直径階を、縦軸に幹数をとった。左からQC、QF、FLである。調査個体数が多いために2.5cm幅で区分してもなめらかな分布となった。大きな傾向をみると二次林QC、QFでは小さな直径で幹数が多く、大きな直径で幹数が少ない逆J字型の分布をしていた。逆J字型の分布型は二次林でよく見られる分布型である。ただ、QCよりQFの方が全体に幹数が少なく、30cm以上の大きい幹も少し多かった。それに対し、FLでは二次林のQCやQFと異なり、小さな直径で幹数が多く、20cm強の直径で幹数が最も少なくなった後、若干増加して再び減少するといった、二山型の分布をしていた。しかし、さらに詳しく検討すると別の構造が見てとれた。すなわち、QCやQFにもFLと同様のパターンが存在していたのである。QCでは10~12.5cmの階級で、QFでは10~15cmの階級で幹数の減少が見られた。その傾向はQCよりQFで顕著であった。

3調査区に共通してみられるこの分布構造は、階層構造と対応させた結果、階層構造との関係が認められた。Fig. 3-6b は Fig. 3-6a にそれぞれ対応する直径階の幹を存在する階層で区分し、その割合を見たものである。3調査区とも同じ様なパターンを示した。小さい直径階には第4層木や第3層木が多

く、直径が大きくなるにつれて上層の幹が多くなり、大きい直径階は第1層木のみで占められていた。直径分布の落ち込みが見られた直径階付近は下層木である第3層木から林冠木である第2・第1層木が増えていく大きさの直径であった。このことは下層木と上層木の生活型あるいはそのほかの性質が、不連続に異なることを示唆している。

次に種の個体群構造を検討する。Fig. 3-7は種個体群の平均胸高直径と直径分布の歪度の関係を示している。高木、亜高木、低木の生活型でも区別した。この関係はさまざまな分布型を持った種個体群の構造を要約したものである。平均直径が大きく、歪度が小さい場合、大きい直径に片寄ったベル型の直径分布構造を持っていると考えられるし、逆に、平均直径が小さく、歪度が大きい場合、小さい直径に個体が多いL字型の直径分布構造を持っていると考えられる。一般にL字型の直径分布構造を持っている種は時間的に安定した個体群であると言われている。QCでは種間の違いが明瞭ではなかった。クリのように右下に位置するものから、クマシデのように左上に位置するものまで連続的であった。特に平均直径、歪度とも中間的な種が多かった。極相林のFLでは大きく2つのパターンに分かれた。一つは耐陰性の高い亜高木、もう一つは耐陰性の低い高木であると思われた。

3-3-4. 個体群の空間構造

I_s 指数によって求めた個体の分散構造を Table 3-2 にまとめた。QCとFLではほとんどの種が集中分布を示した。FLのオオカメノキだけが均一分布であった。QCにおけるブナとミズナラは、いずれも集中分布をする。その結果から考えれば、QC内には部分的にミズナラ林やブナ林になると考えられるところもでてくる。

種間の共存機構を議論するときには当然他種との関係が考慮されねばならない。種が数多く存在しても微地形や土壌のわずかな差異などに応じてすみわけていけば遷移が進行してもすみわけの原理によって共存できる可能性が高くなると思われるからである。しかし、立地の要求が同じであれば何らかの競争が生じることになる。そのような観点から求めた R_s の平均と標準誤差はQC ($N = 171$) で 0.103 ± 0.024 、QF ($N = 55$) で -0.070 ± 0.046 、FL ($N = 21$) で

-0.174±0.083 となり、QC、QF、FLと平均値は小さくなっていった。これは林分の発達につれてすみわけ的になっていくことを示している。多重比較による検定の結果、QCとQF、QCとFLに危険率5%で有意な差があった。しかし、QFとFLには差がなかった。これらのことから立地の要求が同じ様な種が混在して不安定な状態から、遷移が進むにつれて、いくつかの種が消滅し、結果的にすみわけた状態になることが示唆された。

さらに、種間の分布相関を多次元尺度法によって二次元の散布図上に表した (Fig. 3-8)。種の同所的な共存という観点で考えると、生活型を同じくする種は生育場所が異なり、生活型が異なる種は、同所的に存在することができると思われる。さて、本調査区では高木性の種はお互い離れて分布していた。特にFLの高木3種ブナ、ミズナラ、ホオノキにおいて明瞭であった。このことは高木性の種はお互いにすみわけていることを示唆している。それに対し、QCでは亜高木性の種はウワミズザクラとウリハダカエデを除いて集中して分布していた。また亜高木性の種はQFとFLでは離れて分布していた。さらに、QFとFLでは高木と亜高木は近くに分布する傾向にあった。QFでは亜高木のコシアブラとウリハダカエデが高木のミズナラの近くに、亜高木のリュウブとナナカマド、ハウチワカエデが高木のアズキナシの近くに分布していた。FLでは亜高木のコシアブラが高木のブナの近くに、亜高木のオオカメノキが高木のミズナラの近くに分布していた。

3-3-5. 種個体群の更新様式

次に、3方形区の階層構造をみってみる。多くの森林では複数の種が、たとえば同一の場所に生育する種であっても、生活型に応じて存在する階層を異にし、垂直的にすみわけていることが知られている。本研究で調査した調査区にはどのような階層構造がみられるのであろうか。一つの仮説として、例えば二次林では階層分化が不明瞭であるのに対し、極相林では種によって階層がはっきりと分かれている、といったことなどが考えられる (第2章参照)。先の第2章で樹高分布より明らかになったのは、林分が成長するにつれて亜高木層を占める個体がなくなり低木層と高木層にはっきりと分かれていくということであった。

Table 3-3 は調査した幹を、Fig. 3-1 で定義した階層ごとに集計したものである。QCでは1,518本のうちほぼ半数の790本が第3層に存在し、残り508本が第1層、220本が第2層に存在していた。QFでは642本のうち半数弱の294本が第1層に、109本が第2層に、239本が第3層に存在しており、FLでは195本が第1層に、43本が第2層に、219本が第3層に、11本が第4層に存在していた。第1層木と第3層木の比率を比べると、QCでは第3層木が多く、QFでは第3層木が若干少ない。FLではほぼ同じであった。第2層木はいずれも第1層木の2割から4割であった。第4層はFLのみに存在した。その理由はFLでは第4層（低木層）の最大の高さが3mを越えていたのに対し、QCとQFでは3m以下であったためであった。

種ごとにその特徴をみると、種によって階層構造が異なっていた。QCではクリ、ミズナラが第1層に偏って存在していたのに対し、ヤマボウシ、クマシデ、アズキナシ、コハウチワカエデなどは第3層に偏っていた。イヌシデ、ウリハダカエデは調査区全体と同様の傾向であった。QFではミズナラ、ホオノキなど多くの種が第1層に偏っていた。個体数の多いブナは当然ながら調査区全体の傾向と同じであった。FLではオオイタヤメイゲツが第3層に偏り、ミズナラが第1層に偏っていた。

3-3-6. 萌芽による個体群維持特性

広葉樹の繁殖特性として萌芽することがあげられる。多くの高木性樹種あるいは亜高木性樹種は、自然あるいは人為攪乱によって植物体が損傷を受けた場合に萌芽する（紙谷, 1986）が、イヌブナのように攪乱のない条件下でも萌芽する種もある（Ohkubo *et al.*, 1988）。低木の多くは攪乱のない条件下でも萌芽する（山中・玉井, 1986）。人為的な伐採では、その後に伐根が残るので種によってはそこから萌芽を発生させ、個体維持をはかる。従って、萌芽した個体は個体当り複数の幹を持つと思われる。また、種子から発芽・定着し成長する場合、多くの場合個体当りの幹は1本であるのが普通である。二次林では伐採を経て森林が成立しているので萌芽した個体が多いことが予想される。このようなことから個体当りの幹数は繁殖における種の特徴が現れると思われる。Fig. 3-6c は直径階ごとに幹が単一の幹か、複数の幹を持った個

体の幹のなかで最大のものか、あるいはそれ以外のものかを示している。QCおよびQFでは約50%の幹が萌芽に由来すると考えられる複数の幹を持った個体の一部であった。FLではほとんどの幹が単一の幹であった。

個体当りの幹数を調査区あるいは種で比較した (Table 3-4)。個体当りの幹数は1本から最高9本 (樹高3m以上の幹のみ) と、ばらつきが見られた。個体当りの幹数が2本以上の個体の数を調査区ごとに比較すると、FLでは複数の幹を持つ個体の割合が8.7%であるのに対し、QCでは22.7%、QFでは23.6%であり、二次林では複数の幹からなる個体の割合が多かった。さらに、二次林では個体当りの幹数も極相林に比べ多い傾向にあり、二次林でもQFより遷移段階の若いQCで個体当りの幹数が多かった。種別に見ると、QCでは複数の幹を持つ個体の割合はクマシデが65.0%、ヤマボウシが45.9%と多かった。優占種ではクリが22.2%、イヌシデが12.2%であった。QCにおいてクリやイヌシデの萌芽力が大きいのに対して、ブナの萌芽力が低いことは注目される。ここがかつて薪炭林であったことなどから度重なる伐採によって相対的にクリやイヌシデがブナに対して優勢となったことを暗示させる。QFではホオノキが34.6%、ハウチワカエデ30.0%、ブナが27.8%、ミズナラが26.2%の順であった。FLではホオノキが40.0%、アオダモが29.4%、ミズナラが17.9%の順に多かったが、ブナは3.3%と少なかった。

3-4. 考察

調査は同一林分に対して経年的に行ったものではなく、同一地域の発達段階の異なる3林分に対して行ったので、3調査区を比較する前に、まず種組成も構造も異なるこれらの林分が遷移系列上でどのような関係にあるのかを明らかにしておかなければならない。2つの二次林は最後の伐採からの経過年数が違っているだけでなく、それ以前の人為的攪乱の履歴も異なっていると思われる。正確な記録がないために、それを定量化することはできなかった。したがって、過去の履歴に大きな影響を受けた種組成であるなら、同一の系列であるとして議論できないと考えられる。

しかしながら、群集レベルではこの大面積の3林分を同一の遷移系列に沿っ

たものとして考察することは可能であると思われる。まず一般に、伐採跡地あるいは裸地などの高木がない状態から森林が再生する場合、樹冠の閉鎖以後は林分の成長につれて個体密度は減少しながら、一方で個体あたりの平均重量は増加するという関係がみられ、その関係は x 軸に個体密度を y 軸に平均個体重をとった場合、両対数で直線関係となる。これは自然間引きの $-3/2$ -乗則と呼ばれる (Yoda *et al.*, 1963)。これまでに温帯の極相林のギャップでの再生、あるいは二次遷移が平均値レベルでは $-3/2$ 乗則に従うという報告がいくつもある。例えば、北アメリカ東南部の耕作地放棄後の遷移 (Peet & Christensen, 1980)、ブナ林のギャップ再生 (Nakashizuka, 1987) などである。したがって、逆に同一地域にある複数の林分での個体群密度-平均個体重関係が直線関係にあればこれらの林分は同一遷移系列上にあるものと解釈して良いと考えられる。しかも、幹の密度と幹 1 本あたりの平均胸高断面積を調査区別にみた図 (Fig. 3-2) では、3 調査区は同一直線上に乗っていた。この結果からも、群集レベルでは 3 林分を同一の発達系列に沿ったものとして比較し、議論することは可能であると思われる。ここでは、密度-BA 関係から QC、QF、FL の順に発達すると考えられる。さらに QC にのみ出現した種も潜在的には調査地の全域に生育可能であることが植生調査の資料 (Nakagoshi, 1984) から明らかとなっている。

3-4-1. 種組成の変化

種多様性は極相林より二次林で高かった。これは、極相林におけるギャップ形成より人為的攪乱の方が、空間や栄養塩など植物にとっての資源の利用可能性が高まるためであると考えられる。日本のブナ林においてギャップ内と閉鎖林冠下の種組成を比べても差は見られなかったことが知られている (Nakashizuka, 1984a; Hara, 1985)。一般に森林に対する攪乱によって光、水、栄養塩類などの資源は増加する (Bormann & Likens, 1979)。また、ギャップの面積が大きいほうが現存量や生産力の回復が早い (Phillips & Shure, 1990)。さらに、ギャップ面積が大きいほど、土壌、リターの状態、微地形など、地表面の不均一性が增大すると思われる。種によって定着が可能な立地が異なっているとすると、ギャップ面積が大きくなることによって定着できる種は増

える。なお種が異なった立地要求性を持っていることは二次林において集中分布をしていることから示唆されることである。一方、それぞれの種の生育立地が明瞭に区分されなかったことから、すみわけはないと考えられる。したがって二次林の種の多さは生育立地の分化によるのではなく、伐採によって資源の利用可能性が高まったことと確率的な要因によると思われる。

3-4-2. 種数減少の原因

構成種の種数減少の原因は種によって寿命が異なるためであるとも考えられる。Williamson (1975) は遷移系列上の種の位置が繁殖開始齢と関係することを報告している。先駆的な種は極相的な種に比べ、耐陰性が低く繁殖開始齢も早い。ただし、これだけのデータからは初期に消滅する種がほんとうに早く繁殖しているかどうかは不明である。寿命の問題を議論しようと思えば、個体群の繁殖を見る必要があると思われる。

多くの種が同時に更新したあと、いくつかは徐々に消滅し、適応した種のみが生き残る。種数が減少する際にどのような種が消滅したかを考える。生活史の違いによる種の片寄りはあるのだろうか。種順位曲線 (Fig. 3-5) のQCで見られた対数正規型曲線が、QFおよびFLではほぼ直線になったことや、種個体群の平均直径と直径分布の歪度の関係 (Fig. 3-7) で、平均直径・歪度いずれも中間的な種群がなくなっていることから、消滅する種は量的には中間的で、個体群構造では大きい直径に片寄ったベル型や小さい直径の多いL字・逆J字型いずれでもない種が消滅していると考えられる。二次林と極相林のもう一つの違いは種個体群の分散構造である。高木種同士のすみわけや高木種と亜高木種の共棲みは遷移初期の二次林では明確でなかったが、遷移後期および極相林でははっきりとしていた。二次林に存在する多くの種は消滅するといえる。

ただし、途中で侵入する種も存在すると考えられる。高木性の種が侵入して林冠層に達しそれまでに存在している高木種と入れかわったというようなことは見られなかった。しかし、オオイタヤメイゲツだけは遷移途中で侵入していた。この種はカエデ属の中で耐陰性の高い種である (Sakai, 1987)。ある時点での林冠木はその前の時点ですでに林冠木になっていた種である。

3-4-3. 林分の発達過程

極相林での二山型の構造がどのようにして形成されるかということから伐採後の森林の発達過程を考えてみたい。直径分布から中間サイズのDBHで落ち込みが見られた。この直径分布の中間サイズでの落ち込みは日本の他のブナ林 (Hara, 1983) や北アメリカの温帯林 (Harcombe & Marks, 1978) でも見られる現象である。この中間サイズでの落ち込みは極相林だけでなく二次林にも見られた。そして、これら3林分を比較するとDBHの落ち込みが林分の発達に連れて広がっていることがわかる。さらに、この落ち込みは階層と対応していた。大径木のほとんどは林冠層に小径木のほとんどは下層に存在していた (Fig. 3-6)。

落ち込みと階層との対応は、たまたまその階級で幹数が少ないのではなく、その前後で構造的に差があることを示唆している。また、その差が森林の発達に連れて広がっているということは、この二山型の構造が階層によって成長速度が異なるためにできると考えられた。林冠層での成長速度が大きいため林冠層と下層の差が広がることによって二山型の直径分布ができてゆく、ということである。いったん遷移の初期に林冠層が形成されると、全日射を受ける林冠層の個体が下層の個体より成長がよいために下層の個体は成長できず林冠層には達しない。林冠構成種の平均直径が増加することは、たとえ耐陰性の高い高木樹種や小径木であっても侵入して下層で成長することは不可能であることを示している。垂直構造 (Table 3-3) をみると、高木種の多くは小さい個体が下層に存在していなかった。このことも新たな個体が途中で侵入して成長できないという考えを支持している。

林分発達の過程では多くの個体が自然間引きにより死亡する (Peet & Christensen, 1987)。個体数密度が減少する際に種によって死亡率が異なることも考えられる。また、どのサイズの個体が死亡することによって密度が減るのだろうか。Christensen (1977) はナラーヒッコリー林において小さい直径階で死亡率が高いことを報告している。種数減少の原因は、生活型の分化と林冠層での競争ではないかと考えられる。林冠層のなかで相対的に小さいサイズの個体が競争によって死亡するのではないだろうか。群集構造の変化の

原因は林冠層での競争ではないかと考えられる。その結果、二山型の直径分布が形成されると思われるのである。

3-4-4. 極相林のタイプ

日本の温帯適湿地における気候的極相はブナ林であるとされている (Numata, 1974; Miyawaki, 1975; Kira, 1977)。しかし、本研究の結果は、大面積においては森林の発達が一世代経過しただけでは必ずしもブナ林にはならないことを示唆している。一世代でブナ林になるためには初期に十分なブナの更新が必要である。本研究で扱ったのはただの2例の二次林にすぎないが、それらの種組成は大きく異なっており、発達初期の組成も異なっていたと考えられる。このことから一つの発達系列をたどるとは考えにくい。今後QCは全体として落葉樹混交林として発達し、すぐにはブナ林にはならないと思われる。その理由は第一に、明らかにブナの密度が少ないこと、第二にブナの種子は主として重力散布であり散布距離が短いことからブナが侵入して定着するのは困難であると考えられることである。しかし、QCにおいてブナが集中分布することから、第2章で示したように小面積ならばブナ林に遷移する場所もあることを付記しておく。

一方、今後QFはブナ林になると予想される。その理由は林冠層のブナの密度が十分にあるからである。ブナの初期密度が高かったのは、QFにブナの母樹を残したことと、ブナの結実周期と伐採時期のがうまく重なったためであろう。もちろんブナがあるだけではなく、種々の条件が重ならなければならなかっただろう。森林伐採後、高木性樹種がうまく更新せずにササ草原になったところもあることが知られている (井田・中越, 1994)。ブナ林の皆伐後にミズナラ林やシデ類の森林になる場合があることは他にも知られており、伐採時期とブナの結実の豊作とが偶然に合った場合にはブナ林が再生することも言われている (四手井, 1977)。これらのことから伐採後、必ずしも一世代でブナ林になるとは限らず、多くの系列を経て発達することが考えられる。

遷移の過程で多くの系列を経ることは多くの例で知られており、それは初期の状態と確率的な過程に依存する (Glenn-Lewin & van der Maarel, 1992)。日本の温帯林でも同様のことが当てはまると考えられる。言うまでもなく、十

Table 3-1. Species composition of each plot.

Species	Plot								
	QC(/0.5ha)			QF(/0.5ha)			FL(/ha)		
	No. of individuals	No. of Stems	Basal area (m ²)	No. of individuals	No. of Stems	Basal area (m ²)	No. of individuals	No. of stems	Basal area (m ²)
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	8	8	0.04	18	18	0.44	36	38	0.08
<i>Acer japonicum</i>	-	-		10	13	0.03	2	2	0.00
<i>Acer micranthum</i>	-	-		4	4	0.04	2	2	0.00
<i>Acer mono</i>	30	30	0.22	6	6	0.36	2	2	0.28
<i>Acer palmatum</i>	1	1	0.00	-	-		-	-	
<i>Acer palmatum</i> var. <i>matumurae</i>	23	24	0.18	-	-		-	-	
<i>Acer rufinerve</i>	82	108	1.16	12	14	0.33	1	1	0.00
<i>Acer shirasawanum</i>	-	-		5	9	0.04	112	121	3.16
<i>Acer sieboldianum</i>	53	67	0.28	3	4	0.01	-	-	
<i>Alnus hirsuta</i>	3	3	0.10	-	-		-	-	
<i>Carpinus japonica</i>	60	156	0.69	-	-		-	-	
<i>Carpinus tschonoskii</i>	205	241	2.78	-	-		-	-	
<i>Castanea crenata</i>	171	223	5.62	-	-		-	-	
<i>Clethra barbinervis</i>	22	41	0.15	17	20	0.06	1	1	0.00
<i>Cornus controversa</i>	31	31	0.32	1	1	0.00	-	-	
<i>Cornus kousa</i>	74	133	0.23	1	1	0.00	-	-	
<i>Corylus sieboldiana</i>	1	1	0.00	-	-		-	-	
<i>Euonymus oxyphyllus</i>	5	5	0.01	-	-		-	-	
<i>Fagus crenata</i>	32	35	0.33	263	360	10.24	183	190	33.71
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	6	11	0.05	-	-		34	45	0.24
<i>Ilex geniculata</i>	-	-		-	-		1	1	0.00
<i>Ilex macropoda</i>	4	7	0.01	-	-		-	-	
<i>Ilex pedunculosa</i>	1	1	0.00	-	-		-	-	
<i>Kalopanax pictus</i>	2	2	0.00	-	-		4	4	0.37
<i>Lindera umbellata</i>	-	-		-	-		2	3	0.00
<i>Magnolia obovata</i>	6	10	0.05	26	38	1.40	10	14	0.87
<i>Magnolia salicifolia</i>	27	42	0.13	-	-		-	-	
<i>Phellodendron amurense</i>	21	21	0.45	3	3	0.11	-	-	
<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>laevis</i>	15	21	0.02	-	-		-	-	
<i>Prunus grayana</i>	21	21	0.24	-	-		-	-	
<i>Prunus jamasakura</i>	32	37	0.19	4	4	0.15	-	-	
<i>Pterostyrax hispida</i>	3	6	0.02	-	-		-	-	
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	53	66	1.07	61	79	2.26	28	35	4.43
<i>Salix sachalinensis</i>	-	-		1	1	0.02	-	-	
<i>Sorbus alnifolia</i>	54	78	0.27	29	38	0.50	-	-	
<i>Sorbus commixta</i>	42	59	0.12	16	17	0.13	2	2	0.15
<i>Stewartia pseudo-camellia</i>	1	9	0.05	-	-		-	-	
<i>Styrax obassia</i>	8	9	0.01	1	1	0.01	-	-	
<i>Symplocos coreana</i>	6	6	0.00	9	9	0.01	1	1	0.00
<i>Tilia japonica</i>	1	1	0.01	-	-		1	1	0.18
<i>Viburnum furcatum</i>	3	3	0.00	2	2	0.00	5	5	0.01
<i>Viburnum plicatum</i> var. <i>tomentosum</i>	1	1	0.00	-	-		-	-	
Total	1108	1518	14.83	492	642	16.14	427	468	43.48

Table 3-2. Distributional pattern and clump size of species.

Plot	Species	Distributional pattern*	Clump size**
QC (/0.5ha)	<i>Acer mono</i>	C	1/16-1/8
	<i>Acer palmatum</i> var. <i>matumurae</i>	C	1/16-1/8
	<i>Acer rufinerve</i>	C	1/16-1/8
	<i>Clethra barbinervis</i>	C	1/16-1/8
	<i>Cornus kousa</i>	C	1/16-1/8
	<i>Fagus crenata</i>	C	1/16-1/8
	<i>Magnolia salicifolia</i>	C	1/16-1/8
	<i>Prunus jamasakura</i>	C	1/16-1/8
	<i>Quercus mongolica</i>		
	var. <i>grosseserrata</i>	C	1/16-1/8
	<i>Sorbus alnifolia</i>	C	1/16-1/8
	<i>Sorbus commixta</i>	C	1/16-1/8
	<i>Phellodendron amurense</i>	C	1/8
	<i>Carpinus tschonoskii</i>	C	1/4
	<i>Carpinus japonica</i>	C	1/2
	<i>Castanea crenata</i>	C	>1/2
	<i>Acer sieboldianum</i>	R	-
	<i>Cornus controversa</i>	R	-
	<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>laevis</i>	R	-
	<i>Prunus grayana</i>	R	-
QF (/0.5ha)	<i>Fagus crenata</i>	C	1/32
	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	C	1/16
	<i>Symplocos coreana</i>	C	1/16
	<i>Acer shirasawanum</i>	C	1/16-1/8
	<i>Sorbus commixta</i>	C	>1/2
	<i>Acer japonicum</i>	R	-
	<i>Acer rufinerve</i>	R	-
	<i>Clethra barbinervis</i>	R	-
	<i>Magnolia obovata</i>	R	-
	<i>Sorbus alnifolia</i>	R	-
<i>Quercus mongolica</i>			
var. <i>grosseserrata</i>	R	-	
FL (/ha)	<i>Acer shirasawanum</i>	C	1/32
	<i>Quercus mongolica</i>		
	var. <i>grosseserrata</i>	C	1/32
	<i>Fraxinus lanuginosa</i>	C	1/16
	<i>Magnolia obovata</i>	C	1/16
	<i>Fagus crenata</i>	C	1/8, 1/32
	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	R	-
	<i>Viburnum furcatum</i>	U	-

* C: Contagious; R: Random; U: Uniform.

** Plot size = 1.

Table 3-3. Vertical structure of species. The definition of layers is shown in Fig. 3-1.

Plot	Species	Layer				Total	(1+2)/(3+4)
		1	2	3	4		
QC (/0.5ha)	<i>Phellodendron amurense</i>	20	1	-	-	21	-
	<i>Castanea crenata</i>	204	14	5	-	223	43.60
	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	51	11	4	-	66	15.50
	<i>Acer rufinerve</i>	45	31	32	-	108	2.38
	<i>Carpinus tschonoskii</i>	117	31	93	-	241	1.59
	<i>Fagus crenata</i>	12	6	17	-	35	1.06
	<i>Cornus controversa</i>	9	4	18	-	31	0.72
	<i>Prunus grayana</i>	4	4	13	-	21	0.62
	<i>Sorbus alnifolia</i>	7	18	53	-	78	0.47
	<i>Acer mono</i>	7	2	21	-	30	0.43
	<i>Carpinus japonica</i>	6	40	110	-	156	0.42
	<i>Clethra barbinervis</i>	2	9	30	-	41	0.37
	<i>Sorbus commixta</i>	1	14	44	-	59	0.34
	<i>Prunus jamasakura</i>	7	2	28	-	37	0.32
	<i>Magnolia salicifolia</i>	1	7	34	-	42	0.24
	<i>Acer sieboldianum</i>	2	9	56	-	67	0.20
	<i>Acer palmatum</i> var. <i>matumurae</i>	2	1	21	-	24	0.14
	<i>Cornus kousa</i>	-	5	128	-	133	0.04
	<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>laevis</i>	-	-	21	-	21	0.00
	Others	11	11	62	-	84	0.35
	Total	508	220	790	-	1518	0.92
QF (/0.5ha)	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	63	15	1	-	79	78.00
	<i>Acer rufinerve</i>	8	5	1	-	14	13.00
	<i>Magnolia obovata</i>	29	6	3	-	38	11.67
	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	7	5	6	-	18	2.00
	<i>Sorbus alnifolia</i>	9	16	13	-	38	1.92
	<i>Sorbus commixta</i>	2	8	7	-	17	1.43
	<i>Fagus crenata</i>	163	48	149	-	360	1.42
	<i>Acer shirasawanum</i>	-	2	7	-	9	0.29
	<i>Acer japonicum</i>	-	-	13	-	13	0.00
	<i>Clethra barbinervis</i>	-	-	20	-	20	0.00
	<i>Symplocos coreana</i>	-	-	9	-	9	0.00
	Others	13	4	10	-	27	1.70
	Total	294	109	239	-	642	1.69
FL (/ha)	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	29	5	1	-	35	34.00
	<i>Fagus crenata</i>	145	11	33	1	190	4.59
	<i>Magnolia obovata</i>	8	2	4	-	14	2.50
	<i>Acer shirasawanum</i>	5	21	91	4	121	0.27
	<i>Fraxinus lanuginosa</i>	-	2	39	4	45	0.05
	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	-	1	37	-	38	0.03
	<i>Viburnum furcatum</i>	-	-	3	2	5	0.00
	Others	8	1	11	-	20	0.82
	Total	195	43	219	11	468	1.09

Table 3-4. Number of stems per individual in each species.

Plot/Species	Number of stems per individual									Total (B)	A/B (%)		
	Single	Multiple (A)											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9			Total	
QC(0.5ha)													
<i>Stewartia pseudo-camellia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	100.0
<i>Pterostyrax hispida</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	2	3	66.7
<i>Carpinus japonica</i>	21	16	9	4	3	4	3	-	-	-	39	60	65.0
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	3	2	-	1	-	-	-	-	-	-	3	6	50.0
<i>Cornus kousa</i>	40	18	10	3	3	-	-	-	-	-	34	74	45.9
<i>Magnolia salicifolia</i>	17	7	2	-	1	-	-	-	-	-	10	27	37.0
<i>Sorbus alnifolia</i>	36	12	6	-	-	-	-	-	-	-	18	54	33.3
<i>Clethra barbinervis</i>	15	2	2	1	-	2	-	-	-	-	7	22	31.8
<i>Acer rufinerve</i>	58	22	2	-	-	-	-	-	-	-	24	82	29.3
<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>laevis</i>	11	3	-	1	-	-	-	-	-	-	4	15	26.7
<i>Ilex macropoda</i>	3	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	4	25.0
<i>Acer sieboldianum</i>	40	12	1	-	-	-	-	-	-	-	13	53	24.5
<i>Sorbus commixta</i>	32	5	3	2	-	-	-	-	-	-	10	42	23.8
<i>Castanea crenata</i>	133	27	8	3	-	-	-	-	-	-	38	171	22.2
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	42	9	2	-	-	-	-	-	-	-	11	53	20.8
<i>Magnolia obovata</i>	5	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	6	16.7
<i>Prunus jamasakura</i>	27	5	-	-	-	-	-	-	-	-	5	32	15.6
<i>Styrax obassia</i>	7	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	8	12.5
<i>Carpinus tschonoskii</i>	180	18	4	2	1	-	-	-	-	-	25	205	12.2
<i>Fagus crenata</i>	29	3	-	-	-	-	-	-	-	-	3	32	9.4
<i>Acer palmatum</i> var. <i>matumurae</i>	22	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	23	4.3
<i>Cornus controversa</i>	31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	31	0.0
<i>Acer mono</i>	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30	0.0
<i>Phellodendron amurense</i>	21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21	0.0
<i>Prunus grayana</i>	21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21	0.0
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	0.0
<i>Symplocos coreana</i>	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	0.0
<i>Euonymus oxyphyllus</i>	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	0.0
<i>Alnus hirsuta</i>	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	0.0
<i>Viburnum furcatum</i>	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	0.0
<i>Kalopanax pictus</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0.0
<i>Acer palmatum</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.0
<i>Corylus sieboldiana</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.0
<i>Ilex pedunculosa</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.0
<i>Tilia japonica</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.0
<i>Viburnum plicatum</i> var. <i>tomentosum</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.0
Total	857	164	50	18	9	6	3	0	1	251	1108	22.7	
QF(0.5ha)													
<i>Magnolia obovata</i>	17	6	3	-	-	-	-	-	-	-	9	26	34.6
<i>Acer sieboldianum</i>	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3	33.3
<i>Acer japonicum</i>	7	3	-	-	-	-	-	-	-	-	3	10	30.0
<i>Fagus crenata</i>	190	56	13	3	-	-	1	-	-	-	73	263	27.8
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	45	14	2	-	-	-	-	-	-	-	16	61	26.2
<i>Sorbus alnifolia</i>	22	5	2	-	-	-	-	-	-	-	7	29	24.1
<i>Acer shirasawanum</i>	4	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	5	20.0
<i>Clethra barbinervis</i>	14	3	-	-	-	-	-	-	-	-	3	17	17.6
<i>Acer rufinerve</i>	10	2	-	-	-	-	-	-	-	-	2	12	16.7
<i>Sorbus commixta</i>	15	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	16	6.3
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18	0.0
<i>Symplocos coreana</i>	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	0.0
<i>Acer mono</i>	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	0.0
<i>Acer micranthum</i>	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	0.0
<i>Prunus jamasakura</i>	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	0.0
<i>Phellodendron amurense</i>	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	0.0
<i>Viburnum furcatum</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0.0
<i>Cornus controversa</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.0
<i>Cornus kousa</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.0
<i>Salix sachalinensis</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.0
<i>Styrax obassia</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.0
Total	376	91	20	3	1	0	1	0	0	116	492	23.6	

Table 3-4. (continued)

Plot/Species	No. of stems per individual									Total (B)	A/B (%)		
	Single	Multiple (A)											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9			Total	
FL(/ha)													
<i>Lindera umbellata</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	50.0
<i>Magnolia obovata</i>	6	4	-	-	-	-	-	-	-	-	4	10	40.0
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	24	9	1	-	-	-	-	-	-	-	10	34	29.4
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	23	3	2	-	-	-	-	-	-	-	5	28	17.9
<i>Acer shirasawanum</i>	103	9	-	-	-	-	-	-	-	-	9	112	8.0
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	34	2	-	-	-	-	-	-	-	-	2	36	5.6
<i>Fagus crenata</i>	177	5	1	-	-	-	-	-	-	-	6	183	3.3
<i>Viburnum furcatum</i>	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	0.0
<i>Kalopanax pictus</i>	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	0.0
<i>Acer japonicum</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0.0
<i>Acer micranthum</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0.0
<i>Acer mono</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0.0
<i>Sorbus commixta</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0.0
<i>Acer rufinerve</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.0
<i>Clethra barbinervis</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.0
<i>Ilex geniculata</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.0
<i>Symplocos coreana</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.0
<i>Tilia japonica</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.0
Total	390	33	4	0	0	0	0	0	0	0	37	427	8.7

Fig. 51. The definition of layers in classification of competition among species and individuals. Trees were classified into 4 layers. Layer 1 is canopy layer. Layer 2 is sub-canopy layer in which trees located immediately beneath the canopy tree. Layer 3 is intermediate layer between canopy and shrub layers, and its trees did not reach the forest canopy. Layer 4 is shrub layer.

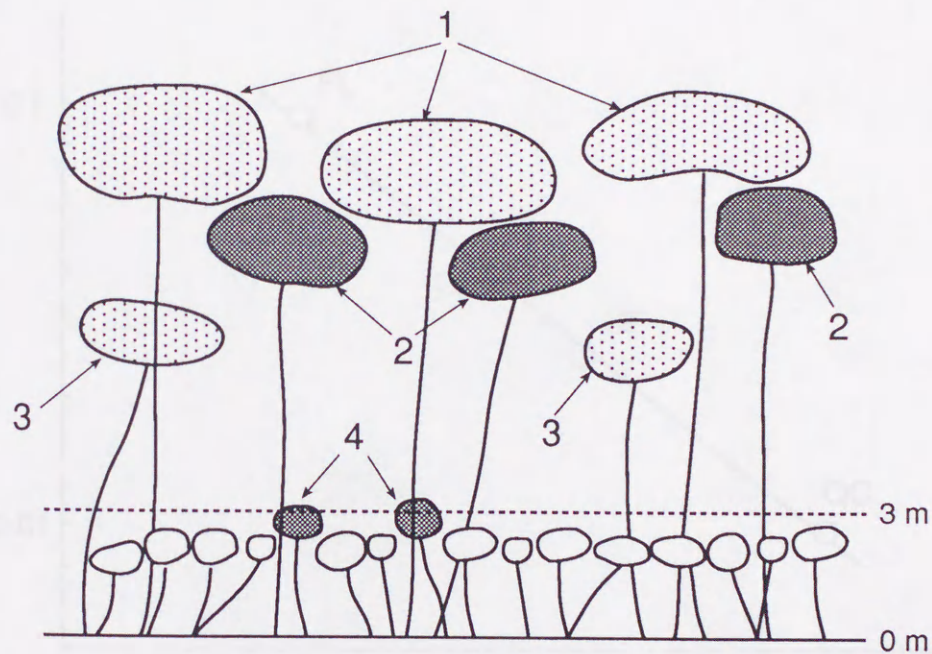


Fig. 3-1. The definition of layers. In consideration of competition among species and individuals, trees were classified into 4 layers. Layer 1 is canopy layer. Layer 2 is sub-canopy layer in which tree located continuously beneath the canopy tree. Layer 3 is intermediate layer between canopy and shrub layers, and its crown did not touch the forest canopy. Layer 4 is shrub layer.

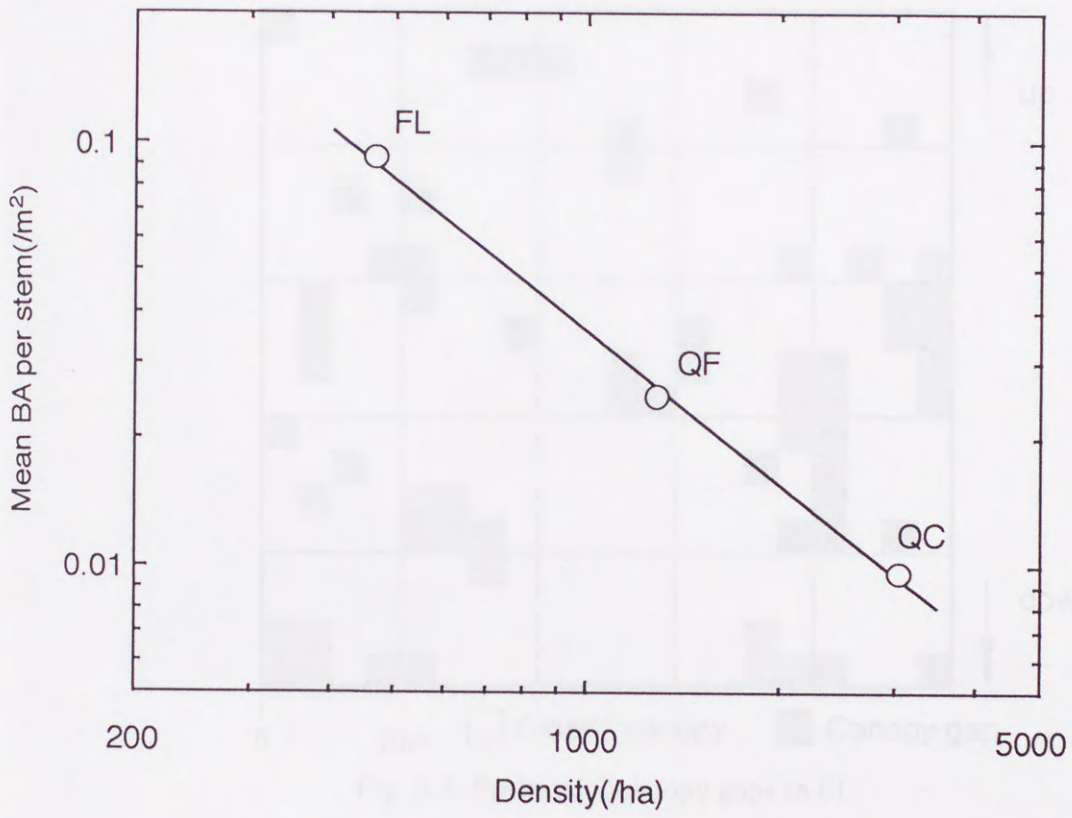


Fig. 3-2. The relationship between stem density in the plot and mean basal area of stem. This figure indicates seral position of three investigated plots.

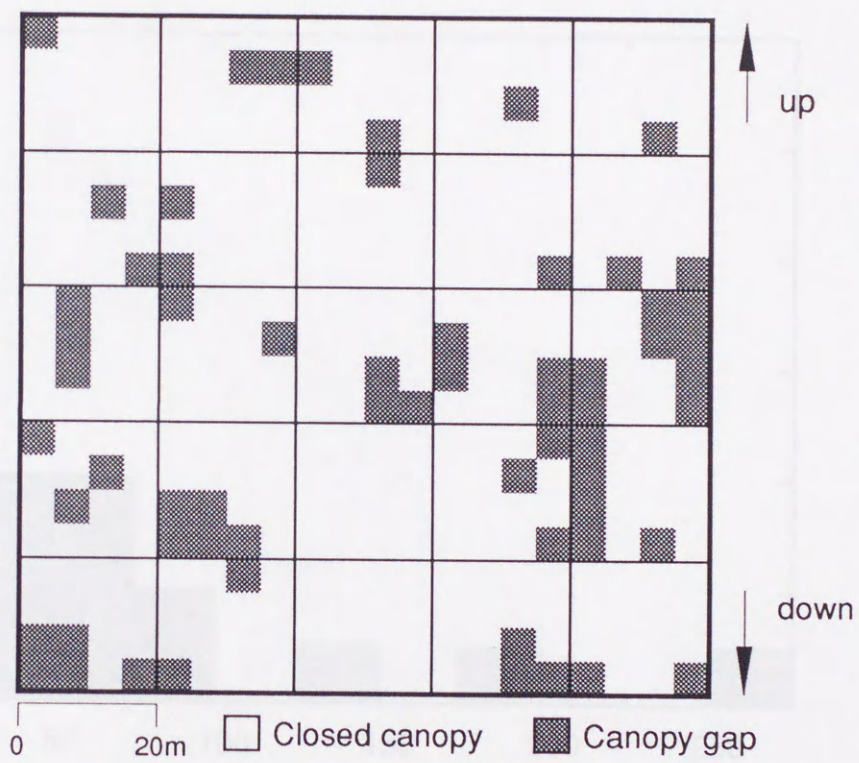


Fig. 3-3. Position of canopy gaps in FL.

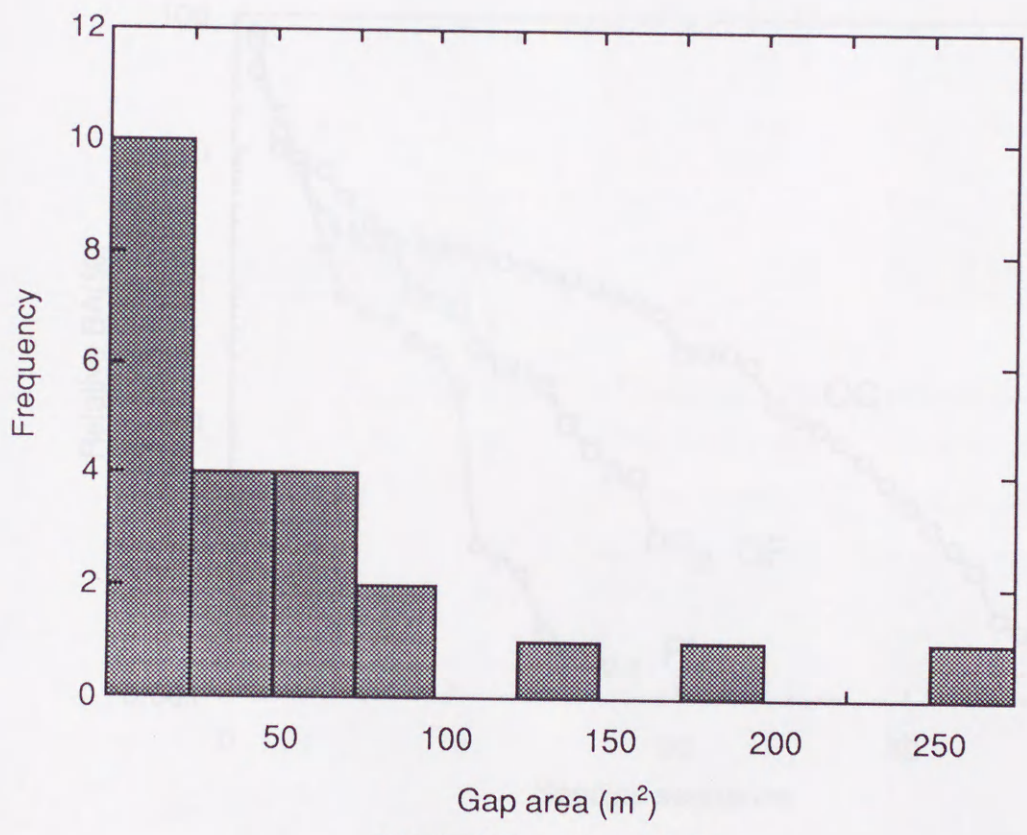


Fig. 3-4. Size of gaps in FL.

Fig. 3-5. Frequency distribution of gap areas in FL. The x-axis is labeled 'Gap area (m²)' and ranges from 0 to 300. The y-axis is labeled 'Frequency' and ranges from 0 to 12. The distribution is highly skewed to the right, with a peak frequency of 10 for gap areas between 0 and 25 m². The frequency drops to 4 for 25-50 m² and 50-75 m², then to 2 for 75-100 m². There are no gaps between 100 and 125 m² or between 200 and 250 m². There are single gaps between 125 and 150 m², 175 and 200 m², and 250 and 275 m².

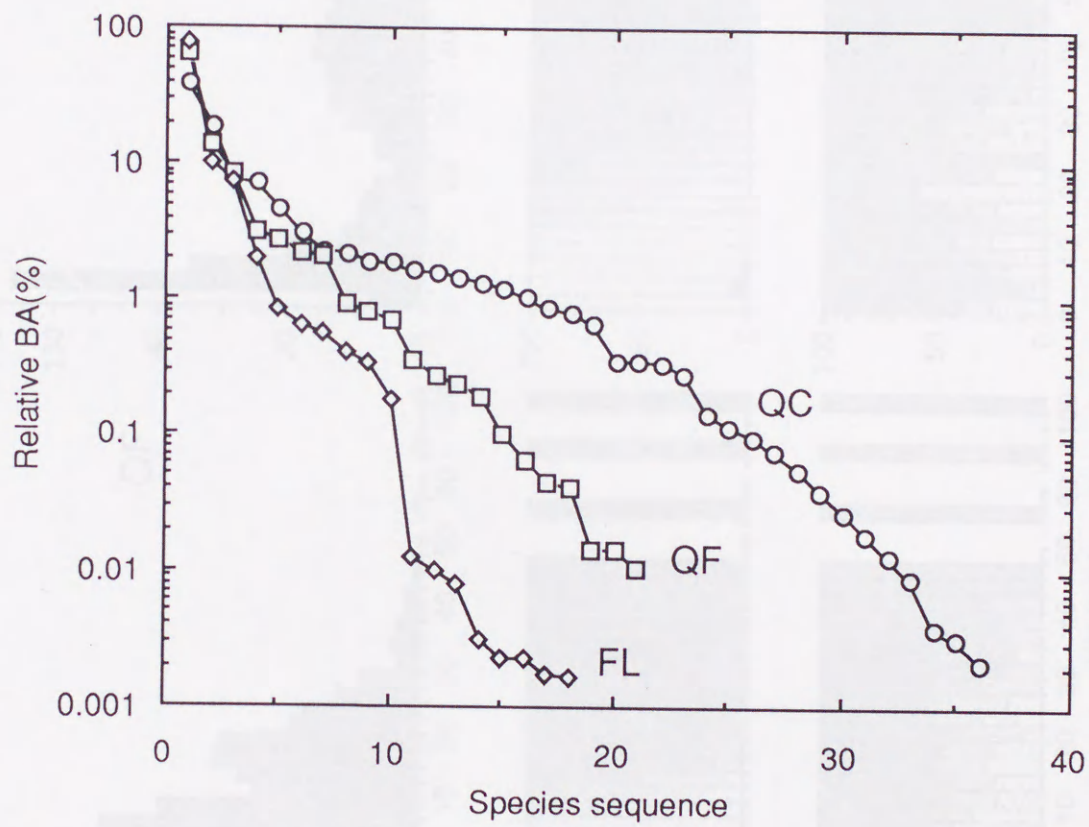


Fig. 3-5. Dominance-diversity curves for three plots. Y-axis shows relative basal area of species in each plot. Slope of curve in FL is steeper than that in QC. The range of curves indicating number of species in each plot became narrower from QC to FL.

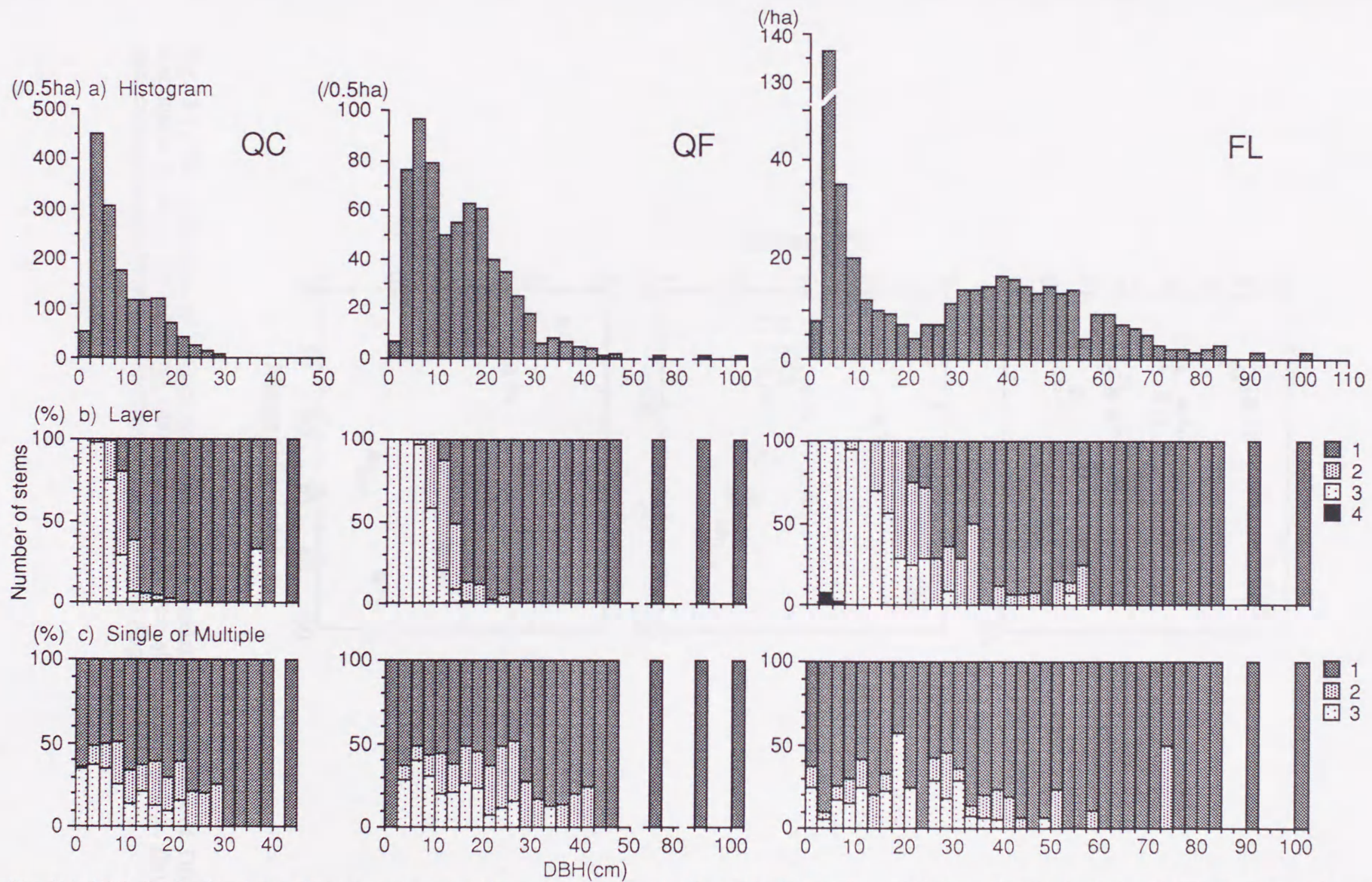


Fig. 3-6. DBH distribution, layer of stems, and regeneration pattern of stems in three plots. Upper figures (a) show size distributions of DBH as a view of forest structure. Middle figures (b) show layer that stems exist. The number of category correspond to the layer in Fig. 1. Lower (c) figures show condition of stem; category 1: single stem, 2: largest stem of DBH in an individual having multiple stem, and 3: not largest stem in an individual having multiple stem.

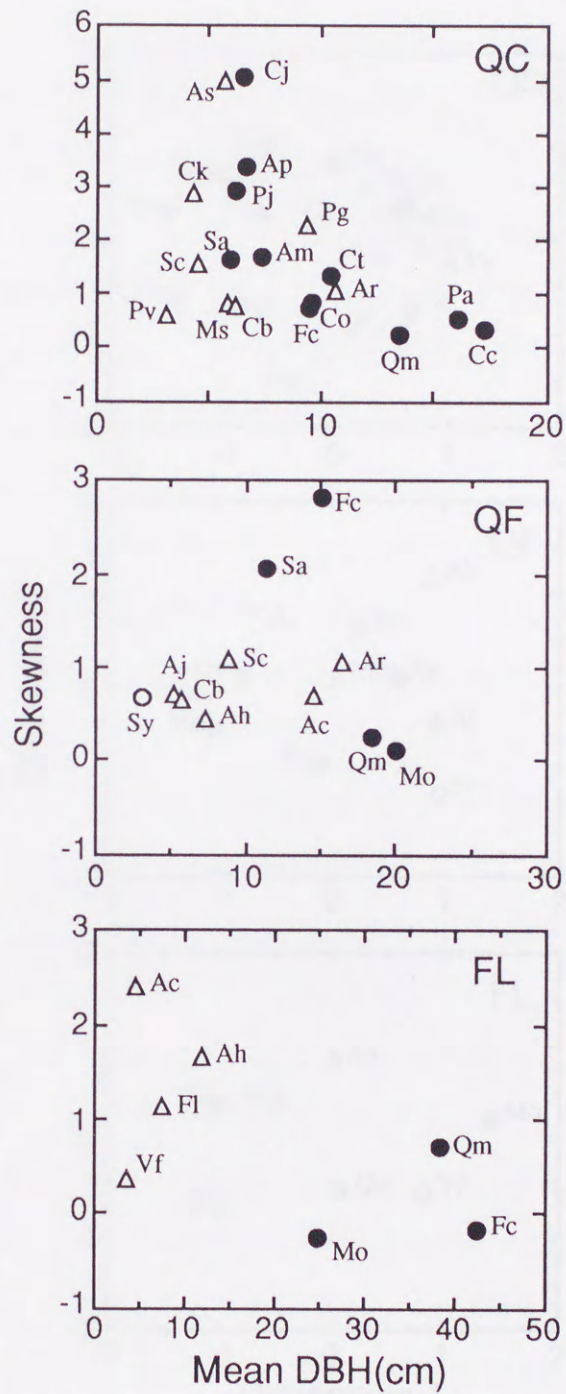


Fig. 3-7. The ordination of species by mean DBH (x-axis) and skewness of DBH distribution (y-axis). Closed circle, triangle and open circle show tree, sub-tree, shrub species respectively. Abbreviations of species are shown in Appendix 1.

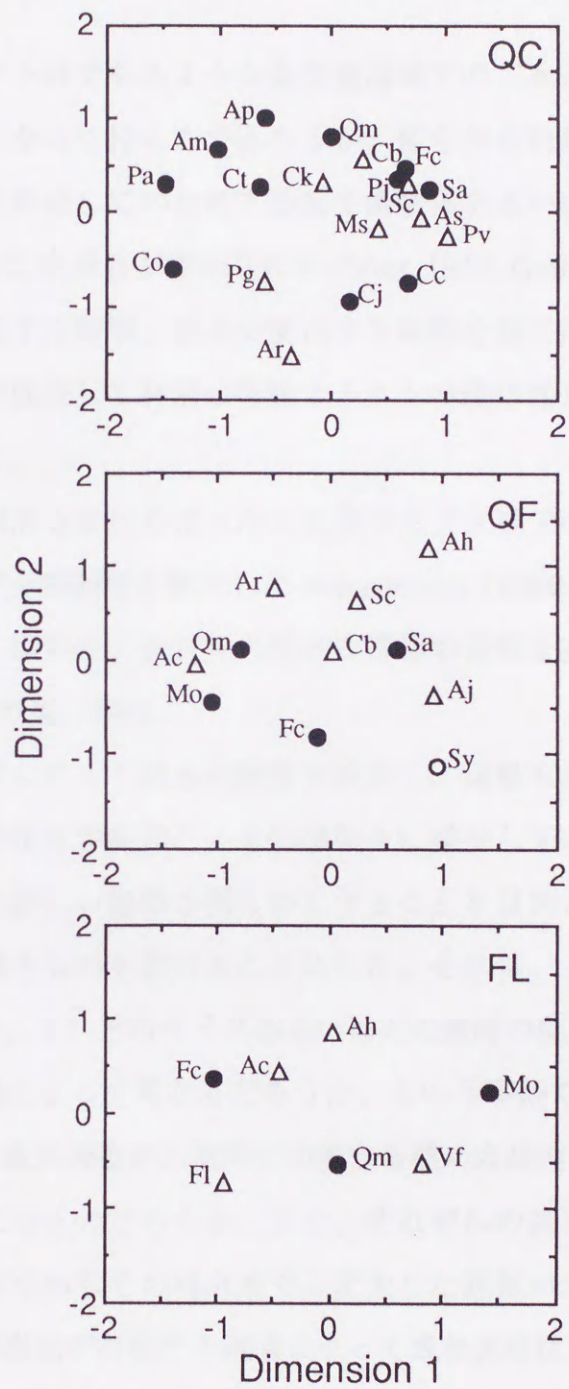


Fig. 3-8. Scatter plot showing species spatial correlation by Multi-Dimensional Scaling method. Closed circle, triangle and open circle show tree, sub-tree, shrub species respectively. Abbreviations of species are shown in Appendix 1.

第4章 高木樹種の動態

4-1. 目的

遷移の極相がブナ林であるような温帯適湿域での二次遷移はどのような過程を経て極相林になって行くのであろうか。何らかの自然あるいは人為的攪乱後、その場所に存在していた地下器官や繁殖体あるいは新たに侵入した繁殖体が成長を始め二次遷移が開始される (Watt, 1947; Golley, 1977)。日本の温帯では草本が優占する時期、低木が優占する時期を経て高木が優占する時期が訪れる。高木が成長して林冠が閉鎖するとその後は相互に影響し合いながらさらに成長する。

高木集団の時間的な変化を追ったこれまでのブナ林での研究には、ギャップ内で更新するブナの動態を解析した Nakashizuka (1984b) の研究があるにすぎない。しかも、温帯の二次林で具体的な遷移の過程を実証的に示した研究は少ない (井田・中越, 1994)。

第3章では遷移に伴って高木の密度が減少し、種数も減少することを述べた。本研究では幹密度が飽和し、その後徐々に減少していく過程における高木個体群のさらに詳しい動態を明らかにすることを目的とした。その際、いくつか重点的に扱うものを設けることにした。それは、1) どのような種がなぜ死亡するのか、2) どのサイズあるいはどの階層の個体が死亡するのか、3) 成長速度は種によって異なるだろうか、という事柄である。

例えば、ブナの成長速度が二次林に出現する種の成長速度より大きい場合、ブナが残るようになるのだろうか。また、それぞれの高木種の成長速度はそれまでの蓄積、すなわちその時点までに肥大した直径の大きさによって異なるのか、あるいは樹冠が存在する階層によって成長速度は異なるのだろうか、といったことを問題にした。

4-2. 調査地および調査方法

4-2-1. 調査地

前節で目的としたことを解明するために第3章で対象とした林分の全調査幹を対象に継続調査を行った。すなわち調査地は広島県比婆郡西城町比婆山で、調査区は第3章と同じ3ヶ所の調査区である。

4-2-2. 調査方法

調査は第3章の調査（1989年10月）から約2年後で、樹木の肥大成長が始まる前の1992年4月に、第3章と同じくその中の樹高3m以上の全樹木の幹の胸高直径を再び測定し、生死を記録した。

さらに第3章の調査時に生木の樹幹被度と枯死木の直径も同時に記録し、本章の解析に用いた。樹冠被度（coverage degree of crown の訳、訳は著者による）とは Sakai (1987) によるもので、ある樹木の樹冠が上層の樹木の樹冠に被われている度合をその樹木の樹冠面積に対する百分率で表したものである。これは各幹の光環境の指標となるものと考えられる。枯死木は直径4cm以上の、幹として認識可能なものをすべて測定した。樹皮の無い幹や不朽しているものも測定対象に含めた。直径は地表から1.3mの位置の直径を測定した。しかし、1.3m以下の部分で折れており上部が確認できないものは残っている部分の直径を測定した。

4-3. 結果

4-3-1. 2年間の幹数の変化

調査区QC、QFおよびFLにおける2年間の幹数および胸高断面積合計の変化を Table 4-1 に示す。QCでは初回調査時に存在した1,518本(0.5ha)の幹のうち4.2%にあたる63本が何らかの原因で死亡した。種別の死亡率は高いものから、ハリギリ50.0%、ヤマザクラ21.6%、ウワミズザクラ14.3%、カマツカ14.3%、コシアブラ12.5%、ナツツバキ11.1%、ナナカマド10.2%、ホオノキ10.0%、ウリハダカエデ6.5%、ミズキ6.5%、クリ5.8%、リョウブ4.9%、タムシバ4.8%、ミズナラ3.0%、クマシデ2.6%、イヌシデ2.5%、ヤマボウシ0.8%であった。これは1回目の調査時の出現種36種のうちの17種であった。また、2年間で新たに樹高3mを超えた幹はヤマザクラ、ウワミズザクラ、ナカ

マカド、クマシデ、ヤマボウシ、コハウチワカエデ、イタヤカエデ、ヤマモミジ、クロモジそれぞれ1本で合計9種9本であった。その結果、この2年間で調査区内の幹数は54本、割合にして3.6%減少した。

QFでは1回目の642本のうち4.8%にあたる31本が何らかの原因で死亡した。種別の死亡率はミズキ100%、コミネカエデ75.0%、ウリハダカエデ28.6%、コシアブラ22.2%、リョウブ20.0%、ナナカマド17.6%、タンナサワフタギ11.1%、ミズナラ5.1%、ホオノキ2.6%、アズキナシ2.6%、ブナ1.4%であった。これは1回目の調査時の21種のうちの11種であった。また、この2年間で新たに樹高3mを超えた幹はブナの4本とリョウブ1本であった。結果的に調査区内の幹数は26本減少した。

FLでは初期の468本のうち6.6%にあたる31本が何らかの原因で死亡した。種別の死亡率はウリハダカエデ100%、コミネカエデ50%、オオカメノキ20%、コシアブラ18.4%、オオイタヤメイゲツ9.1%、ホオノキ7.1%、アオダモ6.7%、ブナ3.2%であった。これは初期の18種のうちの8種であった。初期の幹数に比べて死亡幹の多い種は、コシアブラであった。また、この2年間で新たに樹高3mを超えた幹はオオイタヤメイゲツ16本、アオダモ4本、ブナ3本、オオカメノキ2本、ナナカマド2本、コミネカエデ1本で、6種合計28本であった。死亡幹数にほぼみあった分だけの新たな参入があった結果、調査区内の幹数にはほとんど変化がなく3本減で0.6%の減少にとどまった。

4-3-2. 2年間の胸高断面積合計の変化

胸高断面積合計にも2年間で変化があった (Table 4-2)。QCでははじめ $14.83\text{m}^2/0.5\text{ha}$ であったものが63本死亡したことにより $0.25\text{m}^2/0.5\text{ha}$ 減少したが、幹の成長によって $0.83\text{m}^2/0.5\text{ha}$ 増加し、またわずかな新規加入分を加え差引 $0.58\text{m}^2/0.5\text{ha}$ 、元の値に対して3.93%の増加となった。QFでははじめ $16.14\text{m}^2/0.5\text{ha}$ であったものが31本死亡したことにより $0.94\text{m}^2/0.2\text{ha}$ 減少し、幹の成長によって $0.42\text{m}^2/0.5\text{ha}$ 増加し、またわずかな新規加入分を加え差引 $0.52\text{m}^2/0.5\text{ha}$ 、元の値に対して3.20%の減少となった。これは、伐採されなかった大径木のブナが幹折れで枯死した影響が大きい。FLでははじめ $43.48\text{m}^2/\text{ha}$ であったものが31本死亡したことにより $1.02\text{m}^2/\text{ha}$ 減少したが、幹の成長によっ

て0.48m²/ha増加し、また新規加入分0.02m²/haを加え差引0.54m²/ha、率にして1.25%の減少となった。幹数の変化がほとんどないにも関わらず、胸高断面積合計が減少したのはブナの大径木が、おそらく冬の季節風のために幹折れで死亡したことと、加入した幹は直径が小さいので胸高断面積の増加には貢献しなかったためである。

4-3-3. 死亡幹の死亡要因

死亡した幹はその状態を詳しく検討すれば死亡要因がある程度推測できると思われる。Table 4-3 には死亡した幹の死亡要因（推定を含む）を種別に示した。QCでは63本の死亡のうち立ち枯れが56本で全体の88.9%を占めた。他には台風による幹折れでイヌシデが1本、伐採とその他不明の原因で5本が死亡した。QFでは31本の死亡のうち立ち枯れが23本で全体の74.2%を占めた。他には台風による幹折れあるいは根返りでコシアブラ1本とブナが1本死亡した。このブナの下敷、あるいは別のブナの折れた枝によってリョウブ3本、ウリハダカエデ・コシアブラ・タンナサワフタギ各1本の合計6本が死亡した。FLでは31本の死亡幹のうち、立枯れでホオノキが1本、台風による幹折れでブナが4本、その幹の下敷になって19本（全死亡幹の61.3%）が死亡した。その他に7本が死亡した。以上のように、QCとQFでは立枯れが多かったが、FLでは台風が原因となった攪乱が主な死亡要因であった。

4-3-4. 死亡幹の直径

QCとQFに多かった立枯れ、あるいはFLに多かった攪乱によって死亡した幹の、林分内での状態を詳しく検討すれば林分動態の特徴が把握できると思われる。まず死亡した幹の大きさを検討した。Fig. 4-1 に直径階ごとの死亡率を示した。QCでは胸高直径階0～5 cmで死亡率が最も高く、直径が大きくなるにつれて死亡率も下がっていた。同じ二次林でもQFではQCと若干傾向が異なっていた。QFでも全体的には直径の小さいものの死亡率が高く、直径が大きくなるにつれて死亡率も下がっていたが、最も死亡率が高かったのは最小の階級ではなく10～15cmの階級であった。FLでも全体的には直径の小さいものの死亡率が高く、直径が大きくなるにつれて死亡率も下がっていたが、

同時に直径の大きい階級の死亡率も高かった。

死亡した幹は、分解されてその形が認識できなくなるまでの間、林内に蓄積される。したがって林内に残る枯死木から、調査時まで死亡した枯死木の直径をある程度推定できると思われる。第1回目の調査時点で測定可能な枯死木の直径をまとめた結果、その分布型はQCおよびQFでは逆J字型、FLでは直径20cmを最頻値とするベル型の分布型を示した (Fig. 4-3)。

4-3-5. 死亡幹の樹幹被度

立枯れによる死亡の多くは被陰によるものではないかと推測できる。そこで各幹の樹幹被度をみた。Table 4-4 には全幹の樹幹被度を、Table 4-5 には死亡した幹の樹冠被度をそれぞれ種別に示した。樹幹被度はいずれの調査区でも、0~20%つまり樹幹がほとんど他個体に覆われていない幹と、80%~100%つまり樹幹がほとんど他個体に覆われている幹で占められていた (Table 4-4)。しかし死亡した幹の樹幹被度を死亡率で見ると、QCでは0~20%の階級で4/500で0.8%、以下、20~40%で0%、40~60%で13.6%、60~80%で13.2%、80~100%で5.5%となっており、40~80%の階級で死亡率が高かった。QFでも0~20%の階級で2.2%、20~40%で0%、40~60%で10.5%、60~80%で12.5%、80~100%で6.8%となっており、40~80%の階級で死亡率が高かった。FLでは0~20%の階級で2.9%、20~40%で6.7%、40~60%で0%、60~80%で0%、80~100%で11.3%となっており、20~40%および80~100%の階級で死亡率が高かった。

次に階層との関係を見ることにする。Table 4-6 には死亡した幹が存在した階層を種別に示した。全幹の階層ごとの死亡率を Table 3-2 と Table 4-6 から計算すると、QCでは第1層で4/508となつて0.8%、以下、第2層で5.9%、第3層で5.8%となり、第2層・第3層で死亡率が高かった。QFでも第1層で1.4%、第2層で11.9%、第3層で5.9%となり、第2層で死亡率が高かった。FLでは第1層で2.1%、第2層で0%、第3層と第4層合計で11.7%となり、第3層と第4層で死亡率が高かった。

4-3-6. 生存幹の直径成長

さまざまな大きさの直径を持った個体の集団ではその成長速度も直径によって異なることが考えられる。また、その結果時間の経過に伴って林分の直径分布も変化すると考えられる。そこで、直径階別の胸高直径の成長速度をまとめた (Fig. 4-2)。特に直径階ごとの中央値に着目すると二次林QCでは直径が大きくなるに連れて直径の相対成長速度も増加し、15~20cmで最大になったあと再び減少していた。QFでも同様のパターンが見られ、20~25cmで最大になっていた。ところが、極相林FLでは直径が大きくなるに連れて相対成長速度が減少し、その後わずかに増加して再び減少していた。

同時に、QCとQFで直径の相対成長速度が増加し始める直径、およびFLで直径の相対成長率が最小値をとる直径は、第3章で明らかとなった第1・2層木と第3層木が入れ替わる直径と対応がみられた。このことから、林分が成長するにつれて林冠木と下層木の直径の差が広がり林分全体の直径分布は2極化していくと思われる。

4-4. 考察

4-4-1. 死亡幹の特性

二次林において群集構造が遷移の終局相であるブナ林に連続的に近づいていくなれば、当該二次林ではブナ以外の種に何らかのストレスがかかって、先駆種といわれるような種やより早い遷移段階で優占するような種の死亡率が大きいか、あるいはその反対に極相種であるブナなどの死亡率が他より低いはずであろう。もし、そうではなく組成に変化が起きないのならば、1回目の調査時の生存個体数に比例した種ごとの死亡数が決まっているであろう。Table 4-1 を見ると、QCではウリハダカエデ、ヤマザクラ、ナナカマド、QFではウリハダカエデ、リョウブといった種の死亡率が高い傾向にあった。これらはいずれも亜高木性の種であるが、ブナ林の林冠にはそれほど多くない種なので、これら樹木の優占度が相対的に減ることは、極相林でブナが優占することと矛盾はない。しかし、QCの林冠層で優占しているクリ、イヌシデで死亡率が高いということではなく、この林分全体での優占種がただちに変わることはないと考えられる。したがって短期間の調査とはいえ、この結果か

らはQCがただちに遷移の終局相のブナ林に向かって連続的に変化しているとは考えにくい。ところが、QFではブナは死亡せずに、他種の亜高木の死亡が多い傾向にあった。QFではブナの幹密度がかなり高いので、これら亜高木種の優占度が相対的に減ることは極相林でブナが優占する方向に向かっていると考えられる。

死亡した幹には立枯れ、幹折れ、下敷などがあった。そのうち幹折れ、下敷は原因がはっきりしているが、立枯れというのは死んでいる状態であって原因ではない。そこで、さらに立枯れにいたった原因を検討する。

一般に森林内で樹木個体が枯死する原因としては被陰、寿命などが考えられる。寿命は、死亡した幹より大きなものが生存するので死亡要因としては考えにくい。立枯れの多かった二次林のQCとQFでは、死亡幹は第3層に存在しているものが多かった (Table 4-6)。また、死亡した幹の樹冠被度は80~100%のものが多かった (Table 4-5)。これらのことから枯死した幹は下の階層に存在することによって光環境が悪いために死亡したと考えられる。Christensen (1977) は、北アメリカの温帯林の追跡調査に基づいて下の階層ほど死亡率が高いことを報告しており、本研究の結果と矛盾しない。

階層別に死亡率を比較した結果から、第2層木において特徴が見られた。QCでのクリ、ウリハダカエデ、QFでのウリハダカエデにおいて、もともと幹数は少ないが、第2層木の死亡が多い傾向にあるという結果が得られた (Table 4-6)。第2層は第1層と樹冠が連続しており光をめぐる競争の激しいところであると考えられる。このことから、被陰された小さい個体が死亡するだけではなく、これらの種ではそれまで林冠層を占めていたものが、林冠層の他個体との競争によって成長がおくれ、被陰されて死亡したものであると考えられる。

また、QCのクリ、ウリハダカエデに着目すると、第3層木はそれほど死亡していない。そして、それら第3層木は林冠木より樹冠を広げていることが観察された。これらは、林分発達の比較的早い段階から下層木として存在するので、暗い環境にある程度適応して被陰というストレスに耐えられるものと思われる。

4-4-2. 林分の発達と構造

QCやQFのどちらの二次林でも幹の密度は減少していた。QCでは幹密度が減少しているにもかかわらず胸高断面積合計は増加していた。QFにおいても幹密度は減少しており、胸高断面積合計も残存していたブナ大径木の死亡の影響を除くと増加していた。このことから自己間引きが裏付けられたと思われる。それに対し、極相林FLでは死亡と加入がほぼ同じ数で幹数に関しては平衡状態に達していると考えられる。

第3章の調査で3林分における直径分布が得られた。第3章ではそれをもとにして、温帯での森林伐採後の植生の発達過程を次のように推定した。つまり、初期の段階で定着した個体に何らかの理由で成長速度の差が生じ、その中で成長のよいものが、林冠を構成する。その後、各個体が成長していくにつれ林冠層を形成した個体の中で、主として光をめぐる競争のために成長速度の差が生じ、成長の遅いものが被陰のため枯死する。一方、下層に存在する幹は林冠木ほど成長速度が大きくないために、林冠木との差は開くばかりである。その結果、QCでわずかに見られた直径分布の不連続部分が拡大し、最終的にFLのような上層木と下層木に二極化した分布型となる、という仮説であった。本研究の調査結果からこの発達過程が裏付けられた。

最も幹の密度から3調査区の中では最も遷移段階の早いQCでは、第3層木で直径が大きくなるほど成長率が低くなり、逆に、第1・2層木では直径が大きくなるほど成長率が高くなっていた。このことから第3層木と第1・2層木の入れ替わる直径を境にしてそれより直径の小さい幹は大きくなるほど成長は悪くなり、直径の大きな幹は大きくなるほど成長が良くなると考えられる。第3層木と第1・2層木の境は、ちょうどQCの直径分布が不連続な直径10~15cmのあたりであるので、この不連続は拡大すると考えられ、さらに自然間引きの効果で幹の密度も減少して、その結果、より発達段階の進んだQFになると思われる。QFの胸高直径の分布では実際、直径10~15cm付近が少なくなっており、予測と一致する。QFでも直径と成長率の関係は同様であったので、この不連続はさらに拡大すると考えられる。その予測はFLの二山型の直径分布型と一致する。以上のことから、直径と成長率の関係より二次林から極相林に向かうの直径分布の動態が説明できた。

Table 4-1. Changes of number of trees in two years.

Plot	Species	Initial	Dead (%)	Recruitment	Increment
QC (/0.5ha)	<i>Kalopanax pictus</i>	2	1 (50.0)	-	-1
	<i>Prunus jamasakura</i>	37	8 (21.6)	1	-7
	<i>Prunus grayana</i>	21	3 (14.3)	1	-2
	<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>laevis</i>	21	3 (14.3)	-	-3
	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	8	1 (12.5)	-	-1
	<i>Stewartia pseudo-camellia</i>	9	1 (11.1)	-	-1
	<i>Sorbus commixta</i>	59	6 (10.2)	1	-5
	<i>Magnolia obovata</i>	10	1 (10.0)	-	-1
	<i>Acer rufinerve</i>	108	7 (6.5)	-	-7
	<i>Cornus controversa</i>	31	2 (6.5)	-	-2
	<i>Castanea crenata</i>	223	13 (5.8)	-	-13
	<i>Clethra barbinervis</i>	41	2 (4.9)	-	-2
	<i>Magnolia salicifolia</i>	42	2 (4.8)	-	-2
	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	66	2 (3.0)	-	-2
	<i>Carpinus japonica</i>	156	4 (2.6)	1	-3
	<i>Carpinus tschonoskii</i>	241	6 (2.5)	-	-6
	<i>Cornus kousa</i>	133	1 (0.8)	1	0
	<i>Acer sieboldianum</i>	67	- (0.0)	1	1
	<i>Acer mono</i>	30	- (0.0)	1	1
	<i>Acer palmatum</i> var. <i>matumurae</i>	24	- (0.0)	1	1
<i>Lindera umbellata</i>	0	-	1	1	
Others	189	0 (0.0)	0	0	
Total	1518	63 (4.2)	9	-54	
QF (/0.5ha)	<i>Cornus controversa</i>	1	1 (100.0)	-	-1
	<i>Acer micranthum</i>	4	3 (75.0)	-	-3
	<i>Acer rufinerve</i>	14	4 (28.6)	-	-4
	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	18	4 (22.2)	-	-4
	<i>Clethra barbinervis</i>	20	4 (20.0)	1	-3
	<i>Sorbus commixta</i>	17	3 (17.6)	-	-3
	<i>Symplocos coreana</i>	9	1 (11.1)	-	-1
	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	79	4 (5.1)	-	-4
	<i>Magnolia obovata</i>	38	1 (2.6)	-	-1
	<i>Sorbus alnifolia</i>	38	1 (2.6)	-	-1
	<i>Fagus crenata</i>	360	5 (1.4)	4	-1
	Others	44	0 (0.0)	0	0
	Total	642	31 (4.8)	5	-26
FL (/ha)	<i>Acer rufinerve</i>	1	1 (100.0)	-	-1
	<i>Acer micranthum</i>	2	1 (50.0)	1	0
	<i>Viburnum furcatum</i>	5	1 (20.0)	2	1
	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	38	7 (18.4)	-	-7
	<i>Acer shirasawanum</i>	121	11 (9.1)	16	5
	<i>Magnolia obovata</i>	14	1 (7.1)	-	-1
	<i>Fraxinus lanuginosa</i>	45	3 (6.7)	4	1
	<i>Fagus crenata</i>	190	6 (3.2)	3	-3
	<i>Sorbus commixta</i>	2	- (0.0)	2	2
	Others	50	0 (0.0)	0	0
Total	468	31 (6.6)	28	-3	

Table 4-2. Growth of trees in two years.

Plot	Species	Basal area (m ²)					Growth rate(%) E/A
		Initial	Dead	Growth	Recruit- ment	Increment	
		A	B	C	D	E=-B +C+D	
QC (0.5ha)	<i>Castanea crenata</i>	5.62	0.13	0.29	-	0.16	2.80
	<i>Carpinus tschonoskii</i>	2.78	0.02	0.17	-	0.15	5.42
	<i>Acer rufinerve</i>	1.16	0.03	0.09	-	0.06	5.11
	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	1.07	0.01	0.06	-	0.05	4.78
	<i>Fagus crenata</i>	0.33	-	0.03	-	0.03	10.36
	<i>Cornus controversa</i>	0.32	0.00	0.03	-	0.03	8.68
	<i>Phellodendron amurense</i>	0.45	-	0.02	-	0.02	4.99
	<i>Acer mono</i>	0.22	-	0.02	0.00	0.02	9.83
	<i>Acer sieboldianum</i>	0.28	-	0.01	0.00	0.01	3.74
	<i>Carpinus japonica</i>	0.69	0.01	0.02	0.00	0.01	1.46
	<i>Sorbus alnifolia</i>	0.27	-	0.01	-	0.01	3.16
	<i>Acer palmatum</i> var. <i>matumurae</i>	0.18	-	0.01	0.00	0.01	3.80
	<i>Fraxinus lanuginosa</i>	0.05	-	0.01	-	0.01	12.13
	<i>Alnus hirsuta</i>	0.10	-	0.01	-	0.01	5.97
	<i>Cornus kousa</i>	0.23	0.00	0.01	0.00	0.01	2.28
	<i>Prunus jamasakura</i>	0.19	0.01	0.02	0.00	0.01	2.65
	<i>Magnolia salicifolia</i>	0.13	0.00	0.01	-	0.00	3.63
	<i>Stewartia pseudo-camellia</i>	0.05	0.00	0.00	-	0.00	3.99
	<i>Styrax obassia</i>	0.01	-	0.00	-	0.00	8.19
	<i>Clethra barbinervis</i>	0.15	0.00	0.00	-	0.00	0.67
	<i>Ilex macropoda</i>	0.01	-	0.00	-	0.00	6.69
	<i>Pterostyrax hispida</i>	0.02	-	0.00	-	0.00	3.19
	<i>Viburnum furcatum</i>	0.00	-	0.00	-	0.00	15.04
	<i>Lindera umbellata</i>	-	-	-	0.00	0.00	-
	<i>Symplocos coreana</i>	0.00	-	0.00	-	0.00	3.18
	<i>Magnolia obovata</i>	0.05	0.00	0.00	-	0.00	0.22
	<i>Ilex pedunculosa</i>	0.00	-	0.00	-	0.00	5.80
	<i>Tilia japonica</i>	0.01	-	0.00	-	0.00	1.64
	<i>Acer palmatum</i>	0.00	-	0.00	-	0.00	0.00
	<i>Viburnum plicatum</i> var. <i>tomentosum</i>	0.00	-	0.00	-	0.00	0.00
	<i>Corylus sieboldiana</i>	0.00	-	0.00	-	0.00	-0.75
<i>Euonymus oxyphyllus</i>	0.01	-	0.00	-	0.00	-0.83	
<i>Kalopanax pictus</i>	0.00	0.00	0.00	-	0.00	-54.49	
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	0.04	0.01	0.00	-	0.00	-4.40	
<i>Sorbus commixta</i>	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00	-1.56	
<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>laevis</i>	0.02	0.00	0.00	-	0.00	-14.72	
<i>Prunus grayana</i>	0.24	0.01	0.00	0.00	0.00	-1.79	
Total	14.83	0.25	0.83	0.00	0.58	3.93	
QF (0.5ha)	<i>Magnolia obovata</i>	1.40	0.01	0.02	-	0.01	1.06
	<i>Prunus jamasakura</i>	0.15	-	0.01	-	0.01	3.77
	<i>Phellodendron amurense</i>	0.11	-	0.00	-	0.00	1.40
	<i>Acer shirasawanum</i>	0.04	-	0.00	-	0.00	1.29
	<i>Acer mono</i>	0.36	-	0.00	-	0.00	0.12
	<i>Sorbus alnifolia</i>	0.50	0.00	0.00	-	0.00	0.07
	<i>Acer japonicum</i>	0.03	-	0.00	-	0.00	1.11
	<i>Acer sieboldianum</i>	0.01	-	0.00	-	0.00	1.39
	<i>Styrax obassia</i>	0.01	-	0.00	-	0.00	0.88
	<i>Cornus kousa</i>	0.00	-	0.00	-	0.00	2.58
	<i>Viburnum furcatum</i>	0.00	-	0.00	-	0.00	-0.96
	<i>Salix sachalinensis</i>	0.02	-	0.00	-	0.00	-1.37
	<i>Symplocos coreana</i>	0.01	0.00	0.00	-	0.00	-4.37
	<i>Cornus controversa</i>	0.00	0.00	-	-	0.00	-100.00
	<i>Clethra barbinervis</i>	0.06	0.01	0.00	0.00	0.00	-8.29
	<i>Sorbus commixta</i>	0.13	0.02	0.00	-	-0.01	-10.19
	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	2.26	0.06	0.04	-	-0.02	-0.67
	<i>Acer micranthum</i>	0.04	0.03	0.00	-	-0.03	-69.79
	<i>Acer rufinerve</i>	0.33	0.05	0.00	-	-0.05	-14.07
	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	0.44	0.08	0.01	-	-0.07	-15.84
	<i>Fagus crenata</i>	10.24	0.70	0.34	0.00	-0.36	-3.51
Total	16.14	0.94	0.42	0.00	-0.52	-3.20	
FL (/ha)	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	4.43	-	0.03	-	0.03	0.77
	<i>Acer shirasawanum</i>	3.16	0.01	0.03	0.01	0.03	0.98
	<i>Kalopanax pictus</i>	0.37	-	0.00	-	0.00	1.05
	<i>Acer mono</i>	0.28	-	0.00	-	0.00	1.31
	<i>Tilia japonica</i>	0.18	-	0.00	-	0.00	2.03
	<i>Fraxinus lanuginosa</i>	0.24	0.02	0.02	0.00	0.00	1.19
	<i>Sorbus commixta</i>	0.15	-	0.00	0.00	0.00	1.62
	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	0.08	0.01	0.01	-	0.00	2.17
	<i>Acer japonicum</i>	0.00	-	0.00	-	0.00	7.09
	<i>Lindera umbellata</i>	0.00	-	0.00	-	0.00	16.89
	<i>Ilex geniculata</i>	0.00	-	0.00	-	0.00	14.01
	<i>Viburnum furcatum</i>	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	1.78
	<i>Symplocos coreana</i>	0.00	-	0.00	-	0.00	3.37
	<i>Clethra barbinervis</i>	0.00	-	0.00	-	0.00	1.72
	<i>Acer micranthum</i>	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	-13.99
	<i>Magnolia obovata</i>	0.87	0.00	0.00	-	0.00	-0.09
	<i>Acer rufinerve</i>	0.00	0.00	-	-	0.00	-100.00
<i>Fagus crenata</i>	33.71	0.98	0.35	0.00	-0.62	-1.85	
Total	43.48	1.02	0.46	0.02	-0.54	-1.25	

Table 4-3. Mortality factor of dead trees.

Plot	Species	Mortality factor*						Total
		D	B	F	S	C	O	
QC (/0.5ha)	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	1	-	-	-	-	-	1
	<i>Acer rufinerve</i>	6	-	-	-	-	1	7
	<i>Carpinus japonica</i>	3	-	-	-	-	1	4
	<i>Carpinus tschonoskii</i>	4	1	-	-	-	1	6
	<i>Castanea crenata</i>	13	-	-	-	-	-	13
	<i>Clethra barbinervis</i>	2	-	-	-	-	-	2
	<i>Cornus controversa</i>	1	-	-	-	1	-	2
	<i>Cornus kousa</i>	1	-	-	-	-	-	1
	<i>Kalopanax pictus</i>	1	-	-	-	-	-	1
	<i>Magnolia obovata</i>	1	-	-	-	-	-	1
	<i>Magnolia salicifolia</i>	2	-	-	-	-	-	2
	<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>laevis</i>	3	-	-	-	-	-	3
	<i>Prunus grayana</i>	3	-	-	-	-	-	3
	<i>Prunus jamasakura</i>	7	-	-	-	-	1	8
	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	2	-	-	-	-	-	2
	<i>Sorbus commixta</i>	5	1	-	-	-	-	6
	<i>Stewartia pseudo-camellia</i>	1	-	-	-	-	-	1
Total	56	2	0	0	1	4	63	
QF (/0.5ha)	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	2	1	1	-	-	-	4
	<i>Acer micranthum</i>	3	-	-	-	-	-	3
	<i>Acer rufinerve</i>	3	-	1	-	-	-	4
	<i>Clethra barbinervis</i>	1	-	3	-	-	-	4
	<i>Cornus controversa</i>	1	-	-	-	-	-	1
	<i>Fagus crenata</i>	4	1	-	-	-	-	5
	<i>Magnolia obovata</i>	1	-	-	-	-	-	1
	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	4	-	-	-	-	-	4
	<i>Sorbus alnifolia</i>	1	-	-	-	-	-	1
	<i>Sorbus commixta</i>	3	-	-	-	-	-	3
	<i>Symplocos coreana</i>	0	-	1	-	-	-	1
	Total	23	2	6	0	0	0	31
	FL (/ha)	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	-	-	5	1	1	-
<i>Acer micranthum</i>		-	-	1	-	-	-	1
<i>Acer rufinerve</i>		-	-	1	-	-	-	1
<i>Acer shirasawanum</i>		-	-	11	-	-	-	11
<i>Fagus crenata</i>		-	4	-	-	-	2	6
<i>Fraxinus lanuginosa</i>		-	-	-	3	-	-	3
<i>Magnolia obovata</i>		1	-	-	-	-	-	1
<i>Viburnum furcatum</i>		-	-	1	-	-	-	1
Total		1	4	19	4	1	2	31

* D: Dead standing; B: Stem broken and uprooting; F: Fall down by broken stem; S: Fall down by snow; C: Cutting; O: Others.

Table 4-4. Coverage degree of crown.

Plot	Species	Coverage degree of crown (%)					Total
		0-20	20-40	40-60	60-80	80-100	
QC (/0.5ha)	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	3	-	-	-	5	8
	<i>Acer rufinerve</i>	37	8	6	6	51	108
	<i>Carpinus japonica</i>	5	7	2	4	138	156
	<i>Carpinus tschonoskii</i>	113	4	5	8	111	241
	<i>Castanea crenata</i>	204	3	2	4	10	223
	<i>Clethra barbinervis</i>	4	-	-	-	37	41
	<i>Cornus controversa</i>	8	1	1	1	20	31
	<i>Cornus kousa</i>	-	-	-	1	132	133
	<i>Kalopanax pictus</i>	-	-	-	-	2	2
	<i>Magnolia obovata</i>	1	-	-	1	8	10
	<i>Magnolia salicifolia</i>	1	1	-	2	38	42
	<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>laevis</i>	-	-	-	-	21	21
	<i>Prunus grayana</i>	4	-	-	-	17	21
	<i>Prunus jamasakura</i>	7	-	-	1	29	37
	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	52	2	2	1	9	66
	<i>Sorbus commixta</i>	1	2	1	3	52	59
	<i>Stewartia pseudo-camellia</i>	3	-	-	-	6	9
	Others	57	5	3	6	239	310
	Total	500	33	22	38	925	1518
QF (/0.5ha)	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	5	1	1	1	10	18
	<i>Acer micranthum</i>	2	-	-	1	1	4
	<i>Acer rufinerve</i>	7	3	2	1	1	14
	<i>Clethra barbinervis</i>	-	-	-	1	19	20
	<i>Cornus controversa</i>	-	-	-	-	1	1
	<i>Fagus crenata</i>	152	13	6	6	183	360
	<i>Magnolia obovata</i>	22	3	3	2	8	38
	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	63	5	3	1	7	79
	<i>Sorbus alnifolia</i>	9	1	-	1	27	38
	<i>Sorbus commixta</i>	1	-	3	-	13	17
	<i>Symplocos coreana</i>	-	-	-	-	9	9
	Others	12	0	1	2	29	44
	Total	273	26	19	16	308	642
	FL(/ha)	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	4	4	2	1	27
<i>Acer micranthum</i>		-	-	-	-	2	2
<i>Acer rufinerve</i>		-	-	-	-	1	1
<i>Acer shirasawanum</i>		11	6	4	11	89	121
<i>Fagus crenata</i>		139	10	2	2	37	190
<i>Fraxinus lanuginosa</i>		3	5	4	5	28	45
<i>Magnolia obovata</i>		8	1	-	-	5	14
<i>Viburnum furcatum</i>		-	-	-	-	5	5
Others		39	4	0	0	9	52
Total	204	30	12	19	203	468	

Table 4-5. Coverage degree of crown of dead trees.

Plot	Species	Coverage degree of crown (%)					Total
		0-20	20-40	40-60	60-80	80-100	
QC (/0.5ha)	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	-	-	-	-	1	1
	<i>Acer rufinerve</i>	-	-	1	1	5	7
	<i>Carpinus japonica</i>	-	-	-	-	4	4
	<i>Carpinus tschonoskii</i>	-	-	-	1	5	6
	<i>Castanea crenata</i>	3	-	2	2	6	13
	<i>Clethra barbinervis</i>	-	-	-	-	2	2
	<i>Cornus controversa</i>	-	-	-	-	2	2
	<i>Cornus kousa</i>	-	-	-	-	1	1
	<i>Kalopanax pictus</i>	-	-	-	-	1	1
	<i>Magnolia obovata</i>	-	-	-	-	1	1
	<i>Magnolia salicifolia</i>	-	-	-	-	2	2
	<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>laevis</i>	-	-	-	-	3	3
	<i>Prunus grayana</i>	-	-	-	-	3	3
	<i>Prunus jamasakura</i>	-	-	-	1	7	8
	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	1	-	-	-	1	2
	<i>Sorbus commixta</i>	-	-	-	-	6	6
	<i>Stewartia pseudo-camellia</i>	-	-	-	-	1	1
Total	4	0	3	5	51	63	
QF (/0.5ha)	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	2	-	-	-	2	4
	<i>Acer micranthum</i>	1	-	-	1	1	3
	<i>Acer rufinerve</i>	1	-	1	1	1	4
	<i>Clethra barbinervis</i>	-	-	-	-	4	4
	<i>Cornus controversa</i>	-	-	-	-	1	1
	<i>Fagus crenata</i>	1	-	-	-	4	5
	<i>Magnolia obovata</i>	-	-	-	-	1	1
	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	1	-	-	-	3	4
	<i>Sorbus alnifolia</i>	-	-	-	-	1	1
	<i>Sorbus commixta</i>	-	-	1	-	2	3
	<i>Symplocos coreana</i>	-	-	-	-	1	1
	Total	6	0	2	2	21	31
FL (/ha)	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	2	-	-	-	5	7
	<i>Acer micranthum</i>	-	-	-	-	1	1
	<i>Acer rufinerve</i>	-	-	-	-	1	1
	<i>Acer shirasawanum</i>	-	-	-	-	11	11
	<i>Fagus crenata</i>	4	-	-	-	2	6
	<i>Fraxinus lanuginosa</i>	-	2	-	-	1	3
	<i>Magnolia obovata</i>	-	-	-	-	1	1
	<i>Viburnum furcatum</i>	-	-	-	-	1	1
Total	6	2	0	0	23	31	

Table 4-6. Layer of dead trees. The definition of layers is shown in Fig. 3-1.

Plot	Species	Layer				Total
		1	2	3	4	
QC (/0.5ha)	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	-	-	1	-	1
	<i>Acer rufinerve</i>	-	5	2	-	7
	<i>Carpinus japonica</i>	-	-	4	-	4
	<i>Carpinus tschonoskii</i>	1	1	4	-	6
	<i>Castanea crenata</i>	2	6	5	-	13
	<i>Clethra barbinervis</i>	-	-	2	-	2
	<i>Cornus controversa</i>	-	-	2	-	2
	<i>Cornus kousa</i>	-	-	1	-	1
	<i>Kalopanax pictus</i>	-	-	1	-	1
	<i>Magnolia obovata</i>	-	-	1	-	1
	<i>Magnolia salicifolia</i>	-	-	2	-	2
	<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>laevis</i>	-	-	3	-	3
	<i>Prunus grayana</i>	-	1	2	-	3
	<i>Prunus jamasakura</i>	-	-	8	-	8
	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	1	-	1	-	2
	<i>Sorbus commixta</i>	-	-	6	-	6
	<i>Stewartia pseudo-camellia</i>	-	-	1	-	1
	Total	4	13	46	0	63
QF (/0.5ha)	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	2	1	1	-	4
	<i>Acer micranthum</i>	-	2	1	-	3
	<i>Acer rufinerve</i>	1	3	-	-	4
	<i>Clethra barbinervis</i>	-	-	4	-	4
	<i>Cornus controversa</i>	-	-	1	-	1
	<i>Fagus crenata</i>	1	-	4	-	5
	<i>Magnolia obovata</i>	-	1	-	-	1
	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	-	4	-	-	4
	<i>Sorbus alnifolia</i>	-	-	1	-	1
	<i>Sorbus commixta</i>	-	2	1	-	3
	<i>Symplocos coreana</i>	-	-	1	-	1
	Total	4	13	14	0	31
	FL(/ha)	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	-	-	7	-
<i>Acer micranthum</i>		-	-	1	-	1
<i>Acer rufinerve</i>		-	-	1	-	1
<i>Acer shirasawanum</i>		-	-	11	-	11
<i>Fagus crenata</i>		4	-	2	-	6
<i>Fraxinus lanuginosa</i>		-	-	3	-	3
<i>Magnolia obovata</i>		-	-	1	-	1
<i>Viburnum furcatum</i>		-	-	-	1	1
Total	4	0	26	1	31	

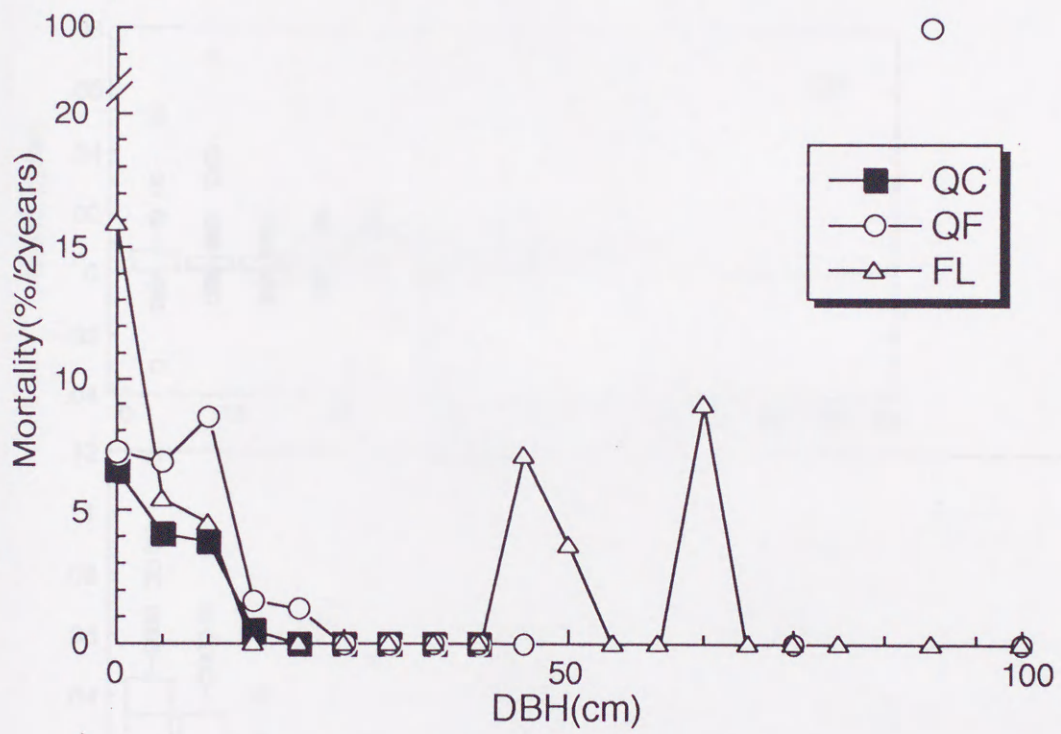


Fig. 4-1. Mortality of trees in different DBH classes.

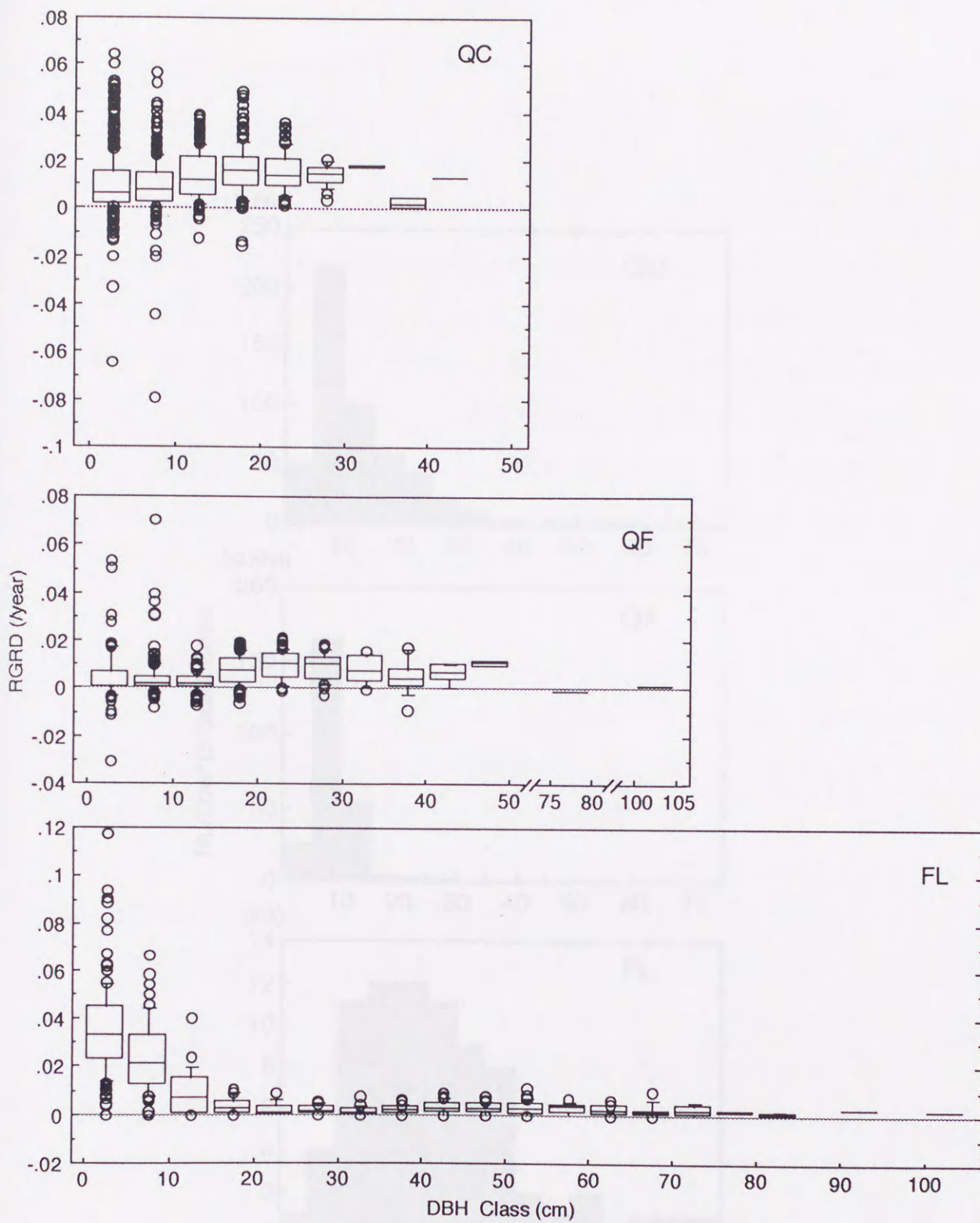


Fig. 4-2. Box plot of relative growth rate of DBH (RGRD) in all trees of three plots, classified in DBH classes.

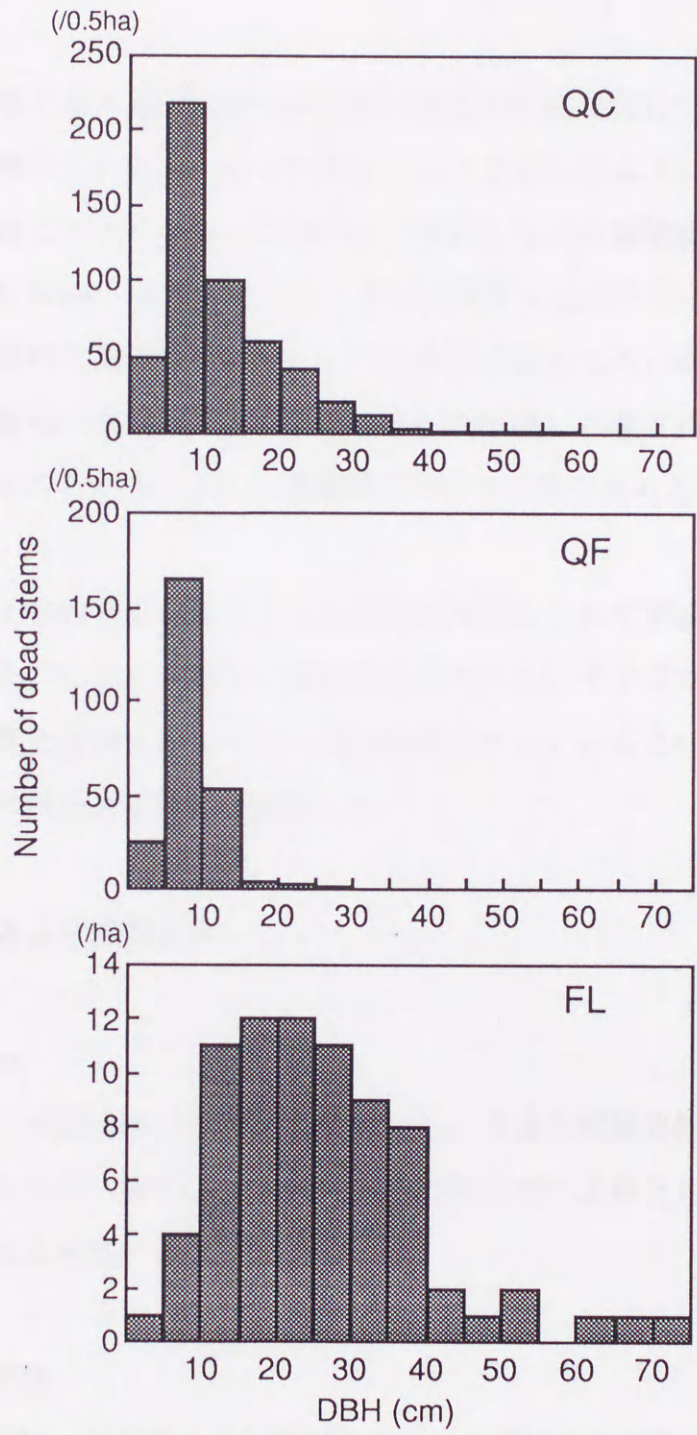


Fig. 4-3. Number of dead stems in different DBH classes.

第5章 高木樹種の繁殖特性

5-1. 目的

先の第3章と第4章では樹木個体群の構造や死亡要因について述べてきたが、次に繁殖について述べる。すなわちここで示したように、死亡をまぬがれ林分の発達につれて成長した樹木も、繁殖しなければ個体群を維持できない (Harper & White, 1974)。さらに、林冠が閉塞した林分から新たな入植地に侵入して個体群を発達させるためには繁殖が必要となる。逆に種個体群の側に立つと、繁殖の段階に入れば、仮にその後他種との相互作用の結果その個体が死亡することになっても、個体群の維持は可能であると思われる (Grubb, 1985)。

第3章および第4章の結果から、遷移の進行につれて消滅する種が多いことがわかった。これらの種は、極相種に比べ小さいサイズで成熟、種子散布して、個体群を維持するような生活史戦略をとっているという仮説をたて、高木個体群の開花結実特性を調査した。

5-2. 調査地および調査方法

5-2-1. 調査地

調査地は、中国山地の比婆山連峰である。当地の気候的極相はブナークロモジ群集であるが、薪や炭の生産のため大部分が二次林化しており、ヒノキなどの植林地も存在する。

5-2-2. 調査方法

調査方形区は、クリやイヌシデが優占しブナのほとんど存在しない二次林、ミズナラークリ群集の林分に縦50m、横100mのものを1カ所、伐採後ブナの更新が良好な二次林、ミズナラーブナ群落の林分に縦50m、横100mのものを1カ所、極相林で、ブナークロモジ群集の林分に縦100m、横100mのものを1カ所設けた。これらは第3章および第4章の調査区と同じものである。

調査対象としたのは樹高3m以上の全木本で、幹ごとに胸高直径と開花結実の有無を調査した。開花結実の有無は地上から双眼鏡か肉眼で確認し、1個でも認められればその幹は開花あるいは結実とみなした。調査は、胸高直径の測定を1989年から1990年に行った。開花結実については、当調査地ではすでに Nakagoshi (1985b) が主要木本の開花結実期を調査しているので、調査対象とした樹種の開花結実をすべて補足できるような時期を決めて、1991年の春から秋までに3期間、そして1992年の春から秋までに2ないし3期間行った。最終的な解析にあたっては調査期間中に死亡した幹は除いて計算した。

5-3. 結果

5-3-1. 開花・結実率の変動

木本植物では開花結実に周期性が見られることは良く知られている。そこで、まず調査した2年間で開花結実率の比較を行った (Table 5-1)。QCでは2年間を通して開花結実率が90.5%と高かったキハダをはじめとして、カマツカ、タムシバ、クリ、ミズキ、イヌシデ、クマシデ、ウリハダカエデなどほとんどの種がいずれかの年に片寄って開花結実が見られた。両年とも開花結実率が10%を超えたのはコシアブラ、リョウブなど少数であった。QFでは2年間を通して開花結実率が50%を超えたウリハダカエデ、タンナサワフタギ、ナナカマド、ミズナラ、ホオノキ、ハウチワカエデ、コシアブラの中で、タンナサワフタギ、ナナカマド、ホオノキ、ハウチワカエデはQCと同様の片寄りが見られたがウリハダカエデ、ミズナラ、コシアブラは両年とも30%を超えていた。FLではミズナラは両年とも高い開花結実率を示したが、ブナ、オオイタヤメイゲツではいずれかの年に片寄っていた。コシアブラ、ホオノキは開花結実率の高い年でも15%程度であり、アオダモは調査した2年間では開花結実が確認できなかった。

5-3-2. 種別の開花結実幹数の割合

Table 5-2 は種別、スタンド別の全幹数と開花結実幹数を階層別に表したものである。ここで開花結実率とは調査した2年間で開花あるいは結実が確認

された幹の割合を示す。全階層での開花結実幹数の割合を種別に見ると、QCでは主要な19種のうち42%にあたる8種の開花結実幹数の割合が50%をこえていた。それらの種名と開花結実幹数の割合を示すと、キハダが91%、カマツカ78%、タムシバ70%、クリ57%、ミズキ55%、イヌシデ55%、クマシデ55%、ウリハダカエデ52%であった。これらはいずれも、ウリハダカエデを除くと、上層にあるほど開花結実幹数の割合が多かった。ウリハダカエデはいずれの階層でも約半数が繁殖していた。開花結実幹数の割合が50%を切った種でもヤマボウシ、ナナカマド、ヤマザクラ、リョウブの値は比較的高く、ヤマザクラ除くと、上層ほど開花結実幹数の割合が多かった。ブナ、イタヤカエデ、ヤマモミジ、ミズナラ、アズキナシ、コハウチワカエデ、ウワミズザクラの開花結実幹数の割合は30%未満と低かった。なかでも、アズキナシ、コハウチワカエデ、ミズナラは幹数が多いにもかかわらず開花結実幹数の割合が低かった。

QFでは主要な11種のうち64%にあたる7種の開花結実幹数の割合が50%をこえていた。種別ではウリハダカエデ80%、タンナサワフタギ75%、ナナカマド71%、ミズナラ59%、ホオノキ57%、ハウチワカエデ54%、コシアブラ53%であった。このうち第3層にしか存在しなかったタンナサワフタギ、ハウチワカエデとウリハダカエデの1本しかない第3層木を除くと、上層ほど開花結実幹数の割合が多くなっていった。アズキナシ、ブナ、リョウブ、オオイタヤメイゲツは開花結実幹数の割合が50%を切っていた。そのなかでもアズキナシは42%と比較的高い値であった。ブナはこの調査区で幹数が最も多いにもかかわらず開花結実幹数の割合が低かった。

FLでは主要な6種のうち開花結実幹数の割合が50%をこえていたのはミズナラの97%のみで、続いてブナが48%となっていた。ブナは第1層木では60%と高い値を示したが、それより下の階層では低い値を示した。他の種はオオイタヤメイゲツ27%、コシアブラ19%、ホオノキ15%、アオダモ0%といずれも低い値であった。オオイタヤメイゲツは第2層でも81%という高い比率であった。このことからオオイタヤメイゲツは林冠下でも個体群の維持が可能であると考えられ、極相林において、ブナと共存が可能であると思われる。

QCのみに10%以上出現する種のうちイヌシデ、クリ、クマシデ、タムシバ、ミズキ、キハダ、カマツカの開花率が50%を超えていた。ヤマボウシ、コハウチワカエデ、イタヤカエデ、ヤマザクラ、ヤマモミジ、ウワミズザクラは50%を超えていなかった。開花率が50%を超えていた種には優占種のほとんどが含まれており、50%を超えていなかった種で幹数の最も多いヤマボウシも開花率は48.9%であることからQCのみに出現し、かつ優占している種はいずれも生育段階が繁殖段階まで達していると考えられる。

QCとQFの両方に出現する種のうちウリハダカエデはいずれの調査区でも開花率が50%を超えていた。ナナカマドはQFでは50%を超えており、QCでは47.2%とほぼ50%であった。アズキナシとリョウブは50%を超えていなかった。3調査区に出現するのはブナ、ミズナラのみであった。ミズナラはQC、QF、FLと開花率が高くなっていた。ブナはFLで他より高くなっていたが50%は超えていなかった。ただし第1層に限れば50%を超えていた。

QFとFLに出現する種ホオノキ、コシアブラはQFでのみ50%を超え、オオイタヤメイゲツは逆にFLでのみ50%を超えていた。

5-3-3. 繁殖と個体サイズ

木本植物で生育段階を考える場合、樹齢よりもむしろ個体の大きさが問題となるのがほとんどであると考えられる。したがって生育段階の一つである開花結実を始める段階を考えるにあたっては、第一に大きさとの関連が挙げられる。そこで種ごとに直径階ごとの開花結実率を計算することにした(Fig. 5-1)。

ここで開花結実率とは調査した2年間で開花あるいは結実が確認された幹の割合を示す。開花結実率だけでは、もとの幹数が少ない場合、開花結実率が大きく変動して傾向がつかめないことがあると考えられるので、図には直径階分布も併せて載せた。

QCでは開花結実率が50%を超えたキハダ、カマツカ、タムシバ、クリ、ミズ、イヌシデ、クマシデ、ウリハダカエデのいずれもが直径が大きくなるに連れて開花結実率も高くなっていた。そして、それは直径階分布の形とは無関係であった。他の開花結実率の低い種でも同様であったが、ヤマザクラと

ブナは他と異なり中間の大きさと開花結実率が高かった。ウワミズザクラはいずれの直径でも開花結実が見られなかった。

QFでは少数個体しかない階級を除くと、ナナカマド、ミズナラ、ホオノキ、ハウチワカエデ、アズキナシでは直径が大きくなるに連れて開花結実率も高くなっていった。それに対しブナは中径木までは直径が大きくなるに連れて開花結実率も高くなる傾向が見られたが、大径木では、少数個体しかない階級を除くと、再び開花結実率が下がっていた。ウリハダカエデ、コシアブラ、リョウブ、オオイタヤメイゲツは各階級の幹数が少ないため、はっきりとした傾向はつかめなかった。

FLではミズナラがいずれの階級でも高い開花結実率を示した。ブナはQFと同様中径木までは直径が大きくなるに連れて開花結実率も高くなる傾向が見られたが、大径木では、少数個体しかない階級を除くと、再び開花結実率が下がっていた。オオイタヤメイゲツ、コシアブラは直径が大きくなるに連れて開花結実率も高くなっていった。ホオノキは各階級の幹数が少ないため、はっきりとした傾向はつかめず、アオダモはいずれの直径でも開花結実が見られなかった。

ブナではQFで開花結実率が50%を超えた階級が25~30cm、FLで30~35cmとなっており、他種に比べ大きなサイズで開花結実をしていた。

5-3-4. 各群落構成種の繁殖特性

Fig. 5-2 はそれぞれの種の各方形区内での最大胸高直径と開花結実幹の平均直径との関係を見たものである。いずれの方形区でもX軸とY軸の間に高い正の相関関係がみられ、最大胸高直径が大きいものほど開花までの平均直径が大きくなっていった。相関係数はQCでは $r = 0.721$ 、QFでは $r = 0.716$ 、FLでは $r = 0.920$ というきわめて高い値であった。

5-4. 考察

樹木の繁殖開始までの時間に関する研究はいくつかある。Harper & White (1974) は樹木の生活史の長さや繁殖開始までの時間の関係を調べ、それらの

間には正の相関関係があることを明らかにした。本研究の解析からも同様の結果が得られた。つまり、時間を個体の大きさに置き換えるなら、生活史の長さが長いほど繁殖開始までの時間は長かった (Fig. 5-2)。

また、3 方形区のなかで最も林齢の短いQCにおいてもイヌシデ、クリ、クマシデをはじめとする優占種や他の多くの種の開花結実率は高い値を示した。生活史の長さで繁殖開始までの時間に正の相関関係があることから、QCに出現する種は生活史の長さが短いことが示唆される。このことは第3章と第4章で予測された二次林構成種が林分発達過程で消滅することとも一致する。

二次林構成種が遷移過程で消滅しても、すでに繁殖段階にあるので種子は散布できると考えられる。そして、その種子が定着できなくても土壤中で休眠し埋土種子として存在すれば個体群としては維持されるのである (Nakagoshi, 1984, 1985a)。

以上の結果より、「遷移中期以後に消滅する種は、極相種に比べ小さいサイズで成熟、種子散布して、個体群を維持しているという仮説」は妥当であると考えられ、遷移中期以後の種の交代は、開花結実特性にみられるような、種の生活様式の違いで説明可能であると言える。これは第2章で述べた研究結果およびその考察と一致するものである。

また、最小直径があまり変わらない種でも、最大直径は種によって幅がある。そのことは種による繁殖努力の違いであると考えられ、光合成によって得られた物質を繁殖にどの程度分配しているかによって決まる。繁殖への分配率の小さい種は最大直径が相対的に大きくなると思われた。また、Fig 5-2より、林分が成長すると、競争の結果、最大胸高直径の大きな種に移ってゆき、閉鎖林冠下で繁殖できる種を除いて、最終的には最も最大胸高直径の大きなブナに置き変わると考えられる。しかし、左下の種は遷移中期から、中程の種は遷移後期から開花をおこなっているため、これら遷移が進むにつれて消滅する種でも、攪乱がある程度の頻度で起こり繁殖体が定着できるような機会が得られれば、その場所でも個体群の維持が可能であると思われる。

Table 5-1. Number of reproductive stems in two investigated years.

Plot/Species	Total	Number of reproductive stems (%)					
		1991		1992		1991 or 1992	
		Flowering	Fruiting	Flowering	Fruiting	Flowering	Fruiting
QC(0.5ha)							
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	7	-	14.3	-	14.3	-	28.6
<i>Acer mono</i>	30	13.3	10.0	-	-	13.3	10.0
<i>Acer palmatum</i>	1	-	-	-	-	-	-
<i>Acer palmatum</i> var. <i>matumurae</i>	24	-	20.8	-	4.2	-	20.8
<i>Acer rufinerve</i>	101	43.6	5.9	-	3.0	43.6	7.9
<i>Acer sieboldianum</i>	67	9.0	1.5	-	-	9.0	1.5
<i>Alnus hirsuta</i>	3	-	66.7	-	-	-	66.7
<i>Carpinus japonica</i>	152	14.5	40.1	-	-	14.5	40.1
<i>Carpinus tschonoskii</i>	234	8.1	46.6	-	-	8.1	46.6
<i>Castanea crenata</i>	208	-	1.0	18.8	37.5	18.3	38.5
<i>Clethra barbinervis</i>	39	5.1	35.9	-	12.8	2.6	38.5
<i>Cornus controversa</i>	29	44.8	10.3	-	-	44.8	10.3
<i>Cornus kousa</i>	131	34.4	14.5	-	-	34.4	14.5
<i>Corylus sieboldiana</i>	1	-	-	-	-	-	-
<i>Euonymus oxyphyllus</i>	5	20.0	-	-	-	20.0	-
<i>Fagus crenata</i>	35	22.9	5.7	-	-	22.9	5.7
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	11	-	-	-	-	-	-
<i>Ilex macropoda</i>	7	-	-	-	-	-	-
<i>Ilex pedunculosa</i>	1	-	-	-	-	-	-
<i>Magnolia obovata</i>	9	-	-	-	-	-	-
<i>Magnolia salicifolia</i>	40	10.0	60.0	-	-	10.0	60.0
<i>Phellodendron amurense</i>	21	71.4	19.0	-	9.5	66.7	23.8
<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>laevis</i>	18	44.4	33.3	-	5.6	44.4	33.3
<i>Prunus grayana</i>	18	-	-	-	-	-	-
<i>Prunus jamasakura</i>	28	21.4	21.4	21.4	-	21.4	21.4
<i>Pterostyrax hispida</i>	6	33.3	50.0	-	-	33.3	50.0
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	63	-	-	-	19.0	-	19.0
<i>Sorbus alnifolia</i>	77	1.3	11.7	-	-	1.3	11.7
<i>Sorbus commixta</i>	53	39.6	7.5	-	-	39.6	7.5
<i>Stewartia pseudo-camellia</i>	8	-	37.5	-	-	-	37.5
<i>Styrax obassia</i>	9	33.3	-	-	-	33.3	-
<i>Symplocos coreana</i>	6	66.7	16.7	-	-	66.7	16.7
<i>Tilia japonica</i>	1	-	-	-	-	-	-
<i>Viburnum furcatum</i>	3	-	-	-	-	-	-
<i>Viburnum plicatum</i> var. <i>tomentosum</i>	1	100.0	-	-	100.0	-	100.0
Total	1447	15.8	19.9	3.1	7.2	18.2	26.5
QF(0.5ha)							
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	15	-	40.0	-	46.7	-	53.3
<i>Acer japonicum</i>	13	7.7	46.2	-	7.7	7.7	46.2
<i>Acer micranthum</i>	1	100.0	-	-	-	100.0	-
<i>Acer mono</i>	6	16.7	50.0	-	-	16.7	50.0
<i>Acer rufinerve</i>	10	40.0	30.0	-	60.0	10.0	70.0
<i>Acer shirasawanum</i>	9	-	11.1	-	-	-	11.1
<i>Acer sieboldianum</i>	4	-	-	-	-	-	-
<i>Clethra barbinervis</i>	16	-	18.8	12.5	-	-	18.8
<i>Cornus kousa</i>	1	-	-	-	-	-	-
<i>Fagus crenata</i>	358	5.6	14.0	0.6	0.3	6.1	14.0
<i>Magnolia obovata</i>	37	40.5	16.2	-	2.7	37.8	18.9
<i>Phellodendron amurense</i>	3	66.7	-	-	-	66.7	-
<i>Prunus jamasakura</i>	4	-	75.0	100.0	-	25.0	75.0
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	75	45.3	-	1.3	36.0	22.7	36.0
<i>Salix sachalinensis</i>	1	-	100.0	100.0	-	-	100.0
<i>Sorbus alnifolia</i>	36	5.6	36.1	-	-	5.6	36.1
<i>Sorbus commixta</i>	14	21.4	50.0	-	-	21.4	50.0
<i>Styrax obassia</i>	1	100.0	-	-	-	100.0	-
<i>Symplocos coreana</i>	8	75.0	-	-	-	75.0	-
<i>Viburnum furcatum</i>	2	-	-	-	-	-	-
Total	614	14.7	16.6	1.6	7.0	11.7	22.1

Table 5-1. (continued)

Plot/Species	Total	Number of reproductive stems (%)					
		1991		1992		1991 or 1992	
		Flowering	Fruiting	Flowering	Fruiting	Flowering	Fruiting
FL(/ha)							
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	31	-	9.7	-	16.1	-	19.4
<i>Acer japonicum</i>	2	-	-	-	-	-	-
<i>Acer micranthum</i>	1	100.0	-	-	-	100.0	-
<i>Acer mono</i>	2	-	100.0	-	-	-	100.0
<i>Acer shirasawanum</i>	110	2.7	23.6	0.9	0.9	3.6	23.6
<i>Clethra barbinervis</i>	1	-	-	-	-	-	-
<i>Fagus crenata</i>	184	7.6	38.0	2.2	4.9	8.2	39.1
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	42	-	-	-	-	-	-
<i>Ilex geniculata</i>	1	100.0	-	-	-	100.0	-
<i>Kalopanax pictum</i>	4	25.0	-	-	-	25.0	-
<i>Lindera umbellata</i>	3	33.3	66.7	-	-	33.3	66.7
<i>Magnolia obovata</i>	13	15.4	-	-	7.7	7.7	7.7
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	35	80.0	5.7	2.9	65.7	31.4	65.7
<i>Sorbus commixta</i>	2	-	100.0	-	-	-	100.0
<i>Symplocos coreana</i>	1	100.0	-	-	-	100.0	-
<i>Tilia japonica</i>	1	100.0	-	-	-	100.0	-
<i>Viburnum furcatum</i>	4	50.0	-	-	50.0	25.0	50.0
Total	437	12.6	24.5	1.4	9.4	8.7	31.1

Table 5-2. Number of mature stems in each layer. The definition of layers is shown in Fig. 3-1.

Plot/Species	Layer				Total
	1	2	3	4	
QC(0.5ha)					
<i>Phellodendron amurense</i>	19/20(95.0)	0/1(0.0)	-	-	19/21(90.5)
<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>laevis</i>	-	-	14/18(77.8)	-	14/18(77.8)
<i>Magnolia salicifolia</i>	1/1(100.0)	7/7(100.0)	20/32(62.5)	-	28/40(70.0)
<i>Castanea crenata</i>	117/200 (58.5)	1/8(12.5)	-	-	118/208(56.7)
<i>Cornus controversa</i>	9/9(100.0)	2/4(50.0)	5/16(31.3)	-	16/29(55.2)
<i>Carpinus tschonoskii</i>	102/116(87.9)	13/30(43.3)	13/88(14.8)	-	128/234(54.7)
<i>Carpinus japonica</i>	6/6(100.0)	36/40(90.0)	41/106(38.7)	-	83/152(54.6)
<i>Acer rufinerve</i>	22/45(48.9)	14/26(53.8)	16/30(53.3)	-	52/101(51.5)
<i>Cornus kousa</i>	-	3/5(60.0)	61/126(48.4)	-	64/131(48.9)
<i>Sorbus commixta</i>	1/1(100.0)	9/14(64.3)	15/38(39.5)	-	25/53(47.2)
<i>Prunus jamasakura</i>	4/7(57.1)	2/2(100.0)	6/19(31.6)	-	12/28(42.9)
<i>Clethra barbinervis</i>	2/2(100.0)	6/9(66.7)	8/28(28.6)	-	16/39(41.0)
<i>Fagus crenata</i>	4/12(33.3)	3/6(50.0)	3/17(17.6)	-	10/35(28.6)
<i>Acer mono</i>	5/7(81.6)	0/2(0.0)	2/21(9.5)	-	7/30(23.3)
<i>Acer palmatum</i> var. <i>matumurae</i>	2/2(100.0)	1/1(100.0)	2/21(9.5)	-	5/24(20.8)
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	12/50(24.0)	0/10(0.0)	0/3(0.0)	-	12/63(19.0)
<i>Sorbus alnifolia</i>	5/7(71.4)	2/18(11.1)	3/52(5.8)	-	10/77(13.0)
<i>Acer sieboldianum</i>	2/2(100.0)	2/9(22.2)	3/56(5.4)	-	7/67(10.4)
<i>Prunus grayana</i>	0/4(0.0)	0/3(0.0)	0/11(0.0)	-	0/18(0.0)
Others	4/11(36.4)	2/11(18.2)	16/57(28.1)	-	22/79(27.8)
Total	317/502(63.1)	103/206(50.0)	228/739(30.9)	-	648/1447(44.8)
QF(0.5ha)					
<i>Acer rufinerve</i>	6/7(85.7)	1/2(50.0)	1/1(100.0)	-	8/10(80.0)
<i>Symplocos coreana</i>	-	-	6/8(75.0)	-	6/8(75.0)
<i>Sorbus commixta</i>	2/2(100.0)	5/6(83.3)	3/6(50.0)	-	10/14(71.4)
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	41/63(65.1)	3/11(27.3)	0/1(0.0)	-	44/75(58.7)
<i>Magnolia obovata</i>	20/29(69.0)	1/5(20.0)	0/3(0.0)	-	21/37(56.8)
<i>Acer japonicum</i>	-	-	7/13(53.8)	-	7/13(53.8)
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	5/6(83.3)	1/4(25.0)	2/5(40.0)	-	8/15(53.3)
<i>Sorbus alnifolia</i>	7/9(77.8)	8/16(50.0)	0/11(0.0)	-	15/36(41.7)
<i>Fagus crenata</i>	62/162(38.3)	6/48(12.5)	4/148(2.7)	-	72/358(20.1)
<i>Clethra barbinervis</i>	-	-	3/16(18.8)	-	3/16(18.8)
<i>Acer shirasawanum</i>	-	1/2(50.0)	0/7(0.0)	-	1/9(11.1)
Others	10/13(76.9)	2/2(100.0)	1/8(12.5)	-	12/22(54.5)
Total	153/291(52.6)	28/96(29.1)	27/227(11.9)	-	208/614(33.9)
FL(/ha)					
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	28/29(96.6)	5/5(100.0)	1/1(100.0)	-	34/35(97.1)
<i>Fagus crenata</i>	85/141(60.3)	1/11(9.1)	1/31(3.2)	0/1(0.0)	87/184(47.3)
<i>Acer shirasawanum</i>	4/5(80.0)	17/21(81.0)	9/80(11.3)	0/4(0.0)	30/110(27.3)
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	-	0/1(0.0)	6/30(20.0)	-	6/31(19.4)
<i>Magnolia obovata</i>	2/8(25.0)	0/2(0.0)	0/3(0.0)	-	2/13(15.4)
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	-	0/2(0.0)	0/36(0.0)	0/4(0.0)	0/42(0.0)
Others	5/8(62.5)	1/1(100.0)	8/12(66.7)	1/1(100.0)	15/22(68.2)
Total	124/191(64.9)	24/43(55.8)	25/193(13.0)	1/10(10.0)	174/437(39.8)



Fig. 5-1. DBH distribution of species and number of reproductive stems in each DBH class (5cm interval).

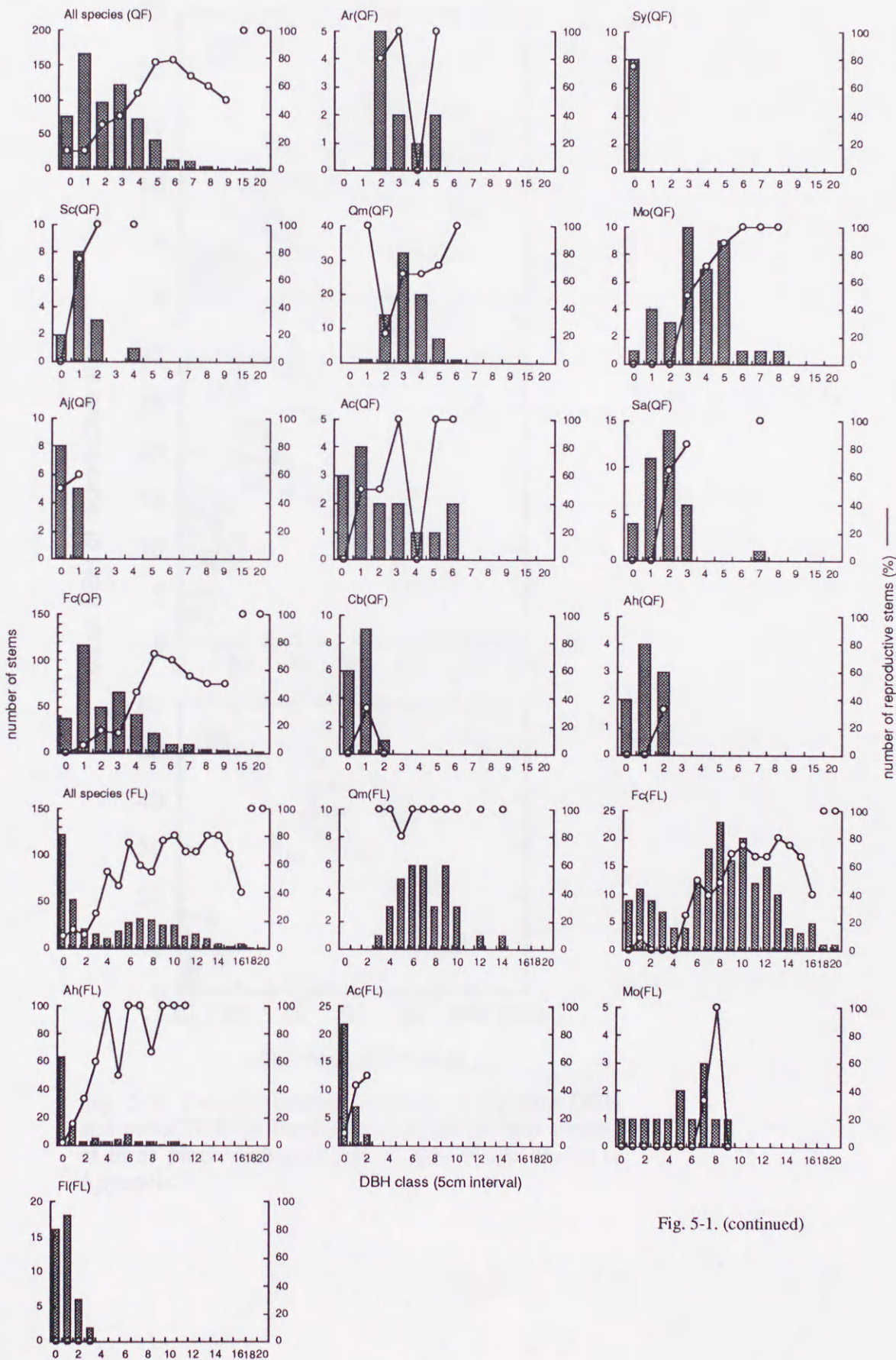


Fig. 5-1. (continued)

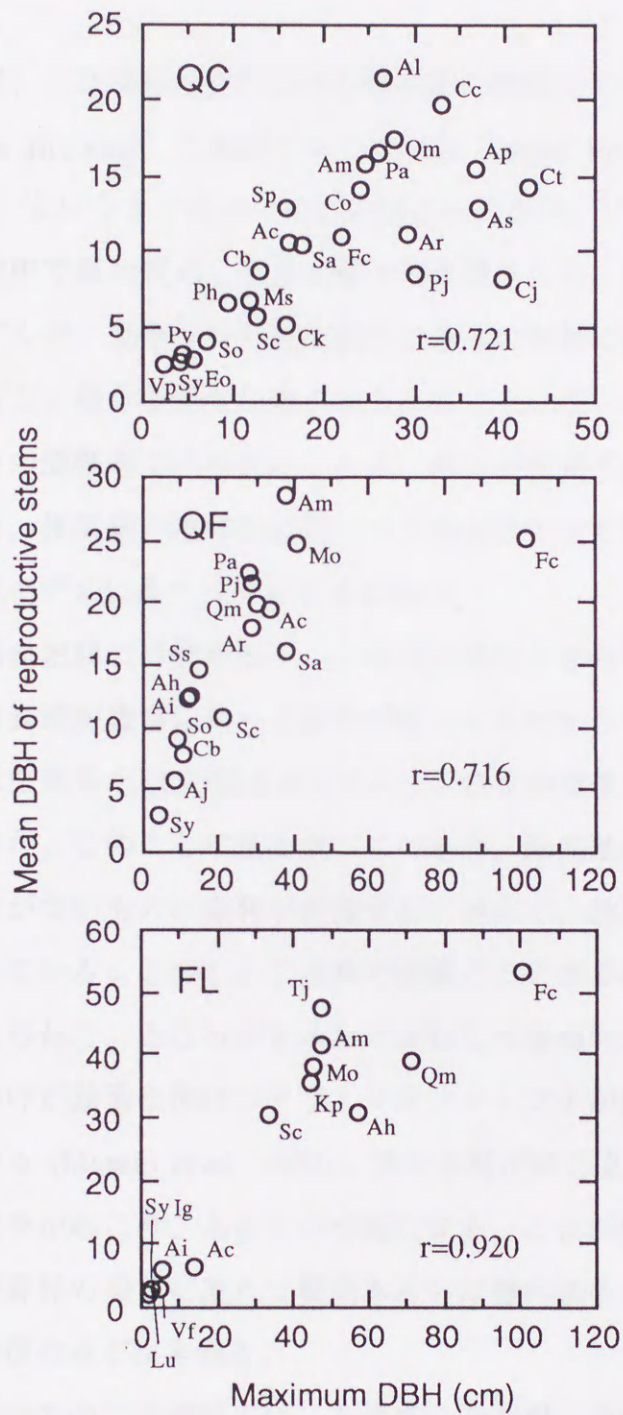


Fig. 5-2. The relationship between maximum DBH and mean DBH of reproductive stems in each species of three plots. Abbreviations of species are shown in Appendix 1.

第6章 総合考察

6-1. 二次遷移過程での種組成および種多様性の変化

従来、二次遷移過程における種組成の変化については、リレー遷移説 (relay floristics) と初期フロラ決定説 (initial floristic composition) (Egler, 1954) という2つのモデルが提唱されてきた。リレー遷移説とは優占種が遷移の途中で順次侵入してきた種で置き換えられ、最終的に極相に達するというモデルで、初期フロラ決定説とは遷移の初期に存在した種子が遷移の方向を決定し、途中で新たな種が侵入することはないというモデルである。北アメリカの温帯林での研究によれば、耕作放棄地の遷移はリレー遷移説に当てはまり、伐採後の遷移は初期フロラ決定説に当てはまる。本研究の結果は初期決定モデルにあてはまると思われる。

伐採の初期には種が多く、生活型の異なるものが同所的に存在している。それは資源が豊富にあって競争が激しくないからであると考えられる。種順位曲線を見るとQCの傾きが3プロットのなかで最も緩く、さらに平坦な部分があった。このことは優占度（この場合、胸高断面積合計）が、初期にはあまり差がないものの森林が発達するに連れて、種差が大きくなっていくことを示している。しかし、二次林では種ごとにすみわけをしているのではないと考えられた。ところがすみわけはむしろ極相林で顕著であった。極相林ですみわけが顕著な例はコナラ・イヌブナ・ブナが優占する温帯林でも報告されている (Masaki *et al.*, 1992)。異なる種が同じ立地に生育することによって種間競争が起こり、あるものは死亡する。これが種数減少の原因である。それらが森林の発達に連れて種間あるいは種内競争を受け消滅し、最終的にわずかな種のみが生き残る。

比婆山での二次遷移では二次遷移の初期相、途中相、終局相の各段階で優占する種は初期から出現する（第2章および3章）。その中でも極相林ではギャップ更新を行って個体群を維持していると思われる種（例えばウリハダカエデ、コシアブラ、アオダモ、ナナカマド）が極相林に比べ相対的に多く定着するためにこれらの優占度が高くなる。これらの種は林冠が閉鎖した初

期には林冠木に達するが、その後林分の発達につれて林冠木の密度が減少する際には、これらの種が先に枯死するためその優占度は相対的に下がってゆく。したがってその結果、見かけ上優占種が交代しているように見えて、遷移が起こっているものと考えられた。以上のことから、林冠木の種数が減少していく過程での相対的な優占種の入替わりが、遷移であると結論した。

種多様性の面では、大径木のブナがほとんどを占めるブナ林よりも小・中径木の多い二次林の方が多様性は高くなると思われる。

次に種組成について考える。ブナ林ではギャップでも閉鎖林冠部でも種組成は変わらず (Nakashizuka, 1984a; Hara, 1985)、ギャップの面積が大きくなっても特定の種が出現するといった傾向はなかった (Nakashizuka, 1984a)。それに対し、本研究では二次林でもブナが良く更新した場合には (QFの場合)、それほど種組成に差はなかったが、全体としてブナが更新しなかった二次林では (QCの場合)、極相林では出現しなかった種が現れてきたためにブナ林より種数はかなり多くなった (第3章)。その理由としては一つには面積そのものが伐採の場合ギャップより大きいことが挙げられる。ブナ林のギャップの面積が最大でも400m²程度である (Yamamoto, 1989) のに対し、伐採は明らかにこれよりも大きな面積で行われる。

一般に面積が大きくなると立地そのものの多様性が増す (伊藤・宮田, 1977) ため、定着できる種も多くなると考えられる。このような例は Phillips & Shure (1990) に見られる。極相林のギャップ内では種子の供給源が近くにあるのでブナが再生し優占することが多い。しかし、いったん広い面積で母樹となるようなブナ大径木が伐採されると、第一次散布が重力散布種子であるブナは容易に定着できないであろう。逆にブナ母樹が切り残されるとブナは容易に更新すると思われる。ブナが更新すると理由は不明であるが、多種の定着・成長が阻害されるようである。もう一つの理由としては攪乱後、種がどの様に定着するかで考えることができる。攪乱後の定着様式としては、1) 攪乱の影響を受けなかった稚樹 (稚樹バンク) から (Hara, 1987)、2) 切株からのぼう芽から (紙谷, 1986)、3) 発芽した埋土種子から (Nakagoshi, 1984)、4) 発芽した侵入種子から、再生することが考えられるが、ギャップの場合は1) と2) がほとんどであると考えられるのに対し、伐採の場合、1) に

対する影響は少なく、3)と4)が加わるために種数が増えることが考えられる。ただし、ギャップ形成の場合でも、根返りが生じた場合鉍質土壌が露出することによって先駆的な植物の定着が可能になることも知られている(Nakashizuka, 1989)。しかし、今回の伐採の場合では地表面を鉍質土壌が露出するまで攪乱することはないと思われるので、その意味ではギャップのみで定着できる種もあり、ギャップの方が種数が多くなることも考えられる。

これらのことから自然攪乱と人為的攪乱は平均値レベルの発達過程は同じであるが、種数や種多様性では、人為的攪乱の方が面積が大きいため、種多様性が高いと考えられる。

また、温帯林の林床の植物集団における種間関係、群集構造の維持に関しては日本の温帯林での特徴であるササ類(特に *Sasa* 属)の存在が重要であることがわかった。これまで、このササ類が高木の更新を阻害していることが報告されてきたが、本研究ではササ類がその固有な生活型のために、高木に限らず他の木本類や草本類をも被陰し、林床の植物群集の種多様性を低くしていることが明らかとなった(第2章)。

6-2. 個体群レベルでの林分の発達過程

まず、個体群の平均値レベルの再生過程を検討した。本研究から中国地方での温帯林の二次遷移系列上での林分の発達過程は-3/2乗則にしたがって進むことがほぼ明らかとなった(第2章、第3章および第4章)。Nakashizuka (1984b)の研究で、ギャップ内での再生過程は-3/2乗則に従うことはわかっていたが、本研究により二次遷移系列上でも同様に-3/2乗則にしたがって進むことがわかった。これらのことから、種にとらわれず、また攪乱面積にとらわれず個体群の平均値レベルでは自然攪乱と人為的攪乱の違いはないと考えられる。

本研究では、中国山地の温帯林の伐採後に成立した林分と極相林の森林構造と動態の比較により、個体群レベルでの二次遷移の過程を明らかにすることができた。その過程とは以下のようなものである。

当地での二次林は、伐採直後にほぼ同じ時期に定着した個体の集団が林冠

木集団を占める。QCではほとんどの高木・亜高木性樹種が逆J字型の直径分布をした個体群構造であり、種個体群ごとのばらつきは少なかった。しかし、この段階ですでに階層構造は種ごとに分化しており、それは生活型の差であると考えられた（第3章）。林冠木になった個体は、旺盛な成長を続けるが、被陰されたものは枯死してゆく。その死亡は林冠層で激しく、林冠層の個体の中でわずかに成長の遅れたものが枯死する。しかし、この段階では新たな侵入はない。したがって、林分の個体群密度は減少する。その過程は自然間引きの $-3/2$ 乗則として知られていたが、本研究ではそれを実証的に明らかにした。

極相林では大径木の攪乱その他の要因による枯死と、耐陰性の高い樹種の侵入で個体群の数的収支はほぼ等しいと考えられる。胸高断面積合計は、死亡するのが大径木、侵入するのが小径木であるので短期的には減少するが、個体の成長といった要因もあり長期的には変動しながらほぼ同じ値をとるものと思われる。そして、林冠木は直径が大きければ大きいほど成長がよく、逆に非林冠木は大きければ大きいほど成長率が低いため林冠木と非林冠木の成長差は縮まることなく拡大する一方となる。そのために当初全体としてほぼ逆J字型であった直径分布は中程に凹部の落ち込みができ、林冠木の成長につれてその凹部は拡大する。林分が十分に発達すると、結果的に林冠木と非林冠木の分かれた二山型の直径分布構造になる（第4章）。従来、ブナ極相林が二山型の直径分布をとることは知られていたが、その成立過程を個体の成長から、また二次林での個体群の追跡をも参考にしながら明らかにしたのは、本研究が初めてである。

次に極相林になるまでの考察を行う。ブナ極相林でのパッチモザイク構造の成立過程は以下のようなと考えられる。林冠木のうちわずかに成長の遅れたものがまわりの個体の樹冠の成長に押され被陰されて枯死してゆくという二次林で判明したのと同じ状態が続くと、より成長した個体では個体の樹冠そのものが大きくなるから、その成長した個体が死亡した場合まわりの個体の樹冠の成長ではギャップが修復できなくなる。するとその中で新たな個体が定着、成長し林冠木となってゆくという過程が生じることになる。林冠ギャップがランダムに発生すると、極相林では発達段階の異なるパッチの

集合、いわゆるパッチモザイク構造になると考えられる。

このような結果から、極相林でモザイク構造が生じるようになるまでの過程を推測すると次のようになる。初期の段階では樹冠の大きさはそれほど大きくないので、林冠木が林冠木間の相互作用によって成長が遅れ、被陰のため枯死しても、その開いた空間は周囲の林冠木の側方伸長によってふさがれる。しかし、しだいに林分が成長して個体そのものが大きくなると、被陰による枯死がなくなる。一方で、個々の樹冠も大きくなるために、今度は日本列島では数年に一度必ず襲ってくる台風の攪乱によって倒されるといったことが起きてくる。そして、個体の枯死後、周囲の林冠木の側方伸長だけでは開いた空間が埋められなくなる。すると、林床の光・温度環境が変化してそれまで被圧されていた個体の成長や、埋土種子の発芽などを促し、いわゆるギャップ更新が始まると考えられる。林分全体ではギャップは時間的・空間的にランダムに形成されるので、ギャップに由来し、発達段階の異なる小林分のモザイク構造が形成される。

以後は、これまでの研究 (Nakashizuka, 1987) で明らかになっているように、ギャップ内でこのギャップを埋めるように小林分が同じような過程を経て発達し、大径木になる。

ブナ極相林では大径木の攪乱その他の要因による枯死と、耐陰性の高い樹種の侵入で個体数の出入りはほぼ等しいと考えられる。断面積合計は、死亡するのは大径木、侵入するのは小径木であるので短期的には減少するが、個体の成長といった要因もあり長期的には変動しながらほぼ同じ値をとるものと思われる。

6-3. 二次遷移パターンの他の地域との比較

本研究の結果は、初期フロラ決定説 (Egler, 1954) にあてはまるという点では共通するものの、その後の種の交代過程では上記の研究と異なった結果が示唆された。北アメリカの場合、伐採後の遷移は、初期にほとんどの種が現れているが、成長速度が種によって異なり、この差によって成長の早い先駆性の種ほど先に優占することによって、見かけ上種の入替わりが見られる

とされている (Bormann & Likens, 1979; Bicknell, 1982)。同様のことは日本でも知られている。山地帯の土砂や熔岩で植生が破壊された跡の森林でミズナラやシデ類が上層に、下層にブナが存在していて遷移の様に見えるものの、樹齢を測定すると侵入時期はほぼ同時である(四手井, 1977)。本研究の場合、これらの例とは異なり成長量の差による見かけ上の種の入替わりがあるのではなく、初期の多様な種が構成する林冠から寿命の短い種が消滅することによって残りの種の優占度が高くなり、種が入替わっているように見えた。

北アメリカの二次遷移との違いが生じる理由は、ヤマナラシ属 *Populus*、マツ属 *Pinus* の様な侵入や成長が非常に早い種が調査区に侵入あるいは定着できなかったからであると思われる。フロラ的にはこの地域にはアカマツが分布しているが、山頂部の一部に限られ個体数も少ない (Nakagoshi, 1984)。しかも、本種は伐採跡地のようにリターが堆積したところでは定着できない (鎌田・中越, 1991)。また、ヤマナラシ属植物は本調査地には分布していない (Nakagoshi, 1984)。

遷移の過程で特定の種が消滅するために種数は減少する。これらの種は成熟した林分では生存できない。ということから、逆に生活史が短いことが考えられる。仮に生活史が短く林分の発達過程で消滅したとしても、これらの種は埋土種子として存在しているのなら個体群の維持は可能である。Nakagoshi (1985a) は本研究と同じ森林で種個体群を埋土種子の観点から研究し、種個体群の埋土種子段階の存在様式と森林タイプ別の埋土種子組成を明らかにした。それによると、遷移の初期に出現しすぐに消滅する種も成熟した林分内で土壤中に埋土種子として存在していることを確かめている。

6-4. 二次林の種組成に対する初期の種組成の影響

森林を人為的に伐採することは、自然攪乱により生じた単木あるいは数本程度の林冠ギャップより面積の大きな攪乱である。大面積伐採という人為的攪乱の場合、それを自然攪乱と比較したとき、極相林では出現しなかった種が現れてきたことがその特徴の一つとして挙げられる。言い替えれば、二次林で種多様性が高くなることになる。その理由は面積が大きいことによって、

立地の多様性が高まること、また侵入の可能性が確率的に高まるためであると思われた。

初期に種数が最大になった後、その後は種数は減少するばかりで、新たに侵入する種はほとんどないと考えられた。初期に侵入した種の中のあるものは林分の成長にともなう競争により消滅する。種の交代は生き残った種の優占度が相対的に増すことによって、見かけ上起きたように見える。したがってその後の遷移は遷移の初期に定着した種の中で決まる。そして、このパターンは、従来、北アメリカの温帯林の研究で示されてきた更新様式、すなわち伐採後に成長の速い陽樹が優占し、陰樹は陽樹とほぼ同時に侵入はするが成長が遅いため陽樹が死亡したあとに林冠木となって優占してゆくというものと異なっている。

6-5. 二次遷移の終局相

日本の温帯適湿地における極相林はブナ林であるとされている。宮脇(1977)は夏緑広葉樹林帯(ブナクラス域)の自然林のうち、気候的には中心部で局地的には適湿な場所にはブナ林が成立するとし、ブナの分布域の南限・北限・下限付近や、乾燥しやすい立地などでは、ミズナラが混生しているか、またはブナを欠いたミズナラ林となっていると述べている。そして、自然林の伐採後放置された場合には、東北地方では陽生の低木林を経て、クリーミズナラ林になり、ブナの侵入によりミズナラ・ブナ林になり最後にはブナ林に復帰するとしている。また、日本海側では二次林を経ないでブナ林が成立することがしばしばあると述べている。Numata (1974)、Miyawaki (1975)、Kira (1977)をはじめ著名な日本人研究者の論文では、温帯の気候的極相としてブナ林を挙げている。しかし本研究では、広い面積の伐採跡地においては少なくとも攪乱後一世代では伐採跡地全体がブナ林になるとは限らないことを示した。これまでの考察から本調査地のQCの落葉広葉樹二次林全体では現時点での優占種、イヌシデ・クリがさらに優占し、イヌシデ・クリ林へ、ブナ二次林はブナ林になることになる。すなわち、初期にブナ以外の種が侵入してブナが優占しない場合、その後ブナが侵入・定着することは極めて考え

にくく、ブナ林を潜在自然植生としていても、必ずしもすぐにはブナ林に遷移しない。しかし、第3章で示したようにQCにおいてブナは集中分布であり (Table 3-2)、林冠木となっている個体も存在した (Table 3-3)。このことから伐採後ブナが林冠木となったような局地的な立地では、小規模ながらブナが再生することも考えられる。これから先、時間が経過し林分が十分成長した後、広い面積内でギャップ更新が始まって何世代か繰り返すうちに小規模ながら存在するブナが拡大し、あるいは新たにブナが侵入し、ブナ林になっていく可能性は否定できない。

ところで、第2章で示したブナ林への遷移系列は、第3章および第4章で示したQCが全体としてはブナ林とならないことと大きな矛盾があるように思える。しかし、何度か議論したようにQCにはブナが更新した小面積の林分があり、第2章ではこのプロットを用いたためブナ林への遷移系列を推定できた。したがって、最も早く遷移が進行した場合に起きる現象を第2章で示したことになる。

一方、これは攪乱面積の問題であると考えられる。攪乱面積が大きいと、再生初期の不均一性がもとになって全体としてはブナ林にならないという議論になる。もちろんQCの初期条件が薪炭林で、もともとブナが少なかったであろうと思われることもブナ林にならない原因となっていると思われる。

6-6. 構成種の共存機構

構成種の共存を考える場合、群集を構成している種が個体群を維持できることが必要であり、そのための条件が群集に対する攪乱、攪乱からの回復といった時間的空間的流れあるいは循環の中で成立しなければならない。結論から言えば、構成種個体群の種子散布様式、埋土種子、稚樹バンクの有無、生活型を考慮すればいずれの種も種個体群の維持が可能である (Fig. 6-1)。

遷移の途中で消えていく高木・亜高木性樹種は相対的に早く繁殖している、言い替えれば生活史が短いので、個体群の維持は可能である。例えばウリハダカエデは遷移初期の二次林では密度が高いが遷移が進むにつれて小サイズの個体が枯死していた。さらに遷移が進むと大径木も消滅していた。ところ

がウリハダカエデは早い時期に繁殖を開始しているので個体群維持の可能性はある。さらに極相林において、ウリハダカエデは林床にかなりの実生が存在していたことから、この種は遷移途上で成熟木が枯死したあとで、実生バンクとして個体群が存在し、ギャップ形成や伐採などの攪乱を契機として再び成長を始めるタイプの種であると考えられる（第2章）。Hara (1987) によればウワミズザクラなどもそのような生存戦略をとる種である。

生活型の異なる種は、群集内に同時に生存可能であると考えられる。例えば低木類は自然な萌芽という性質によって個体を維持していた。遷移の過程で消滅する高木性・亜高木性の種も個体群の維持は可能である。それらの種は相対的に早く繁殖しており、林冠層での競争の結果枯死しても、その前に種子が散布され種子バンクあるいは実生バンクとして群集内に存在していると考えられた。したがって、ブナなどのような寿命の長い極相種とも共存は可能である。

6-7. 二次林に関わる諸問題

現在、日本各地の二次林ではさまざまな問題が起きている。これまでの考察では基礎的なことを述べてきたが、以後は応用的な側面を考えてみたい。

過去から現在に至る植生の変化を考えてみると、例えば中国地方の原植生は主に常緑広葉樹林と落葉広葉樹林であったと考えられる。人間の活動は極相林あるいは一次植生を利用し、別の植生に変えてきた。かつて農村では燃料、肥料、飼料など日常生活に必要な資材やエネルギーを森林から得ていた。その結果、1960年代までは利用形態の違いによるさまざまな植生要素がモザイク状に配置され、人間の利用と植生遷移によって循環していたと考えられる。このような二次林は里山と呼ばれている。例えば、同じアカマツ林でも利用のしかたはさまざまで、その結果異なる植生型が維持されてきた。山陽地方に広く分布するアカマツ林は長年にわたって持続してきたことがわかっている。花粉分析によれば2000年前頃からマツの花粉が増加し始めている（安田, 1989）。

ところが、こうして成立した二次林は、1960年代の燃料革命・肥料革命以

後の生活様式の変化によって人間の生活に直接的には必要のないものになった。このような二次林が放棄された結果、現在これらの中国地方の二次林では遷移が進行して、植生型の種類は減少し、植生要素の面積も拡大している(染矢ほか, 1989; 鎌田・中越, 1990; Kamada *et al.*, 1991; 鎌田・中越, 1991)。高橋(1986)も西中国山地の温帯域で同様の土地利用と森林変化を明らかにしている。この景観の単純化は地域植生の多様性の低下をもたらすと同時に、遷移の進行は生物群集の多様性の低下ももたらす(頭山・中越, 1994)。現状のまま森林を放棄した場合この流れを加速することになる。

人間の管理によって長年維持されてきた二次林にはそれぞれの植生型に生育地を持った種が生存するようになったと考えられ、そこには定期的な人為的攪乱によって維持されている種個体群が存在する(守山, 1988)。この場合、極相林と同様に、開発による生育面積の減少だけでなく、生活様式・産業構造の変化が人為的攪乱の停止を招き、植生の進行遷移が起きることでも、種個体群の減少や絶滅が起きている(我が国における保護上重要な植物種及び群落に関する研究委員会種分科会, 1989)。しかも、西日本の中国・近畿地方を中心に松くい虫被害が進んでおり、平成3年度には全国の被害量の52%にあたる60万 m^3 の被害が報告されている。マツ枯れは直接的にはマツノザイセンチュウによる病害であるが、暖帯林域を越えて温帯林域に拡大するきざしがある(著者の観察)。里山二次林にはまた、木材生産、燃料採取、飼料採取等さまざまな用途とそのための技術があり(市川, 1987)、またそれが複合的であることが特徴である(菅原, 1989)。これら伝統的森林利用法が人と森林の相互関係を作り上げてきた(Hong *et al.*, 1993)。また、例えばマツ林(只木, 1981; Nakagoshi & Ohta, 1992)にはいわゆる白砂青松という言葉に代表されるような、あるいはナラ林(守山, 1988)には武蔵野を代表とする文化的景観としての価値もあり、二次林が失われることによる伝統的利用法などの森林文化や文化的景観の消失も問題である。一方、スキー場やレジャーランドなどの大規模開発によって植生が完全に破壊されるということも起きている。

6-8. 問題の解決策

以上のような問題の解決策としては、まずさまざまな植生要素がモザイク状に配置された状態を復元し景観レベルの多様性を増すことが必要であると考えられる。現在、均一化に向かっている二次林では、伝統的な形態の管理を行い異なる多種類の森林を復元させる必要がある。また、希少な原生的自然は保護しなければならない(吉良, 1971; 四手井, 1993)が、極相林は絶対的な面積が少ないので、その面積を増加させる必要がある。さらに、管理不可能なまでに増えすぎたスギ・ヒノキの単統一斉人工林は他の森林型に転換させる必要もあろう。調査地の比婆山にはヒノキ人工林が広く分布しており、そこでの種多様性は低い(Nakagoshi, 1984)。

景観レベルの多様性を増す第一の理由は種の保全のためである。これらの種は現状のまま放置すると絶滅の可能性がある、それらの種を保全するためにはさまざまな植生要素がモザイク状に配置された従前の状態を復元する必要がある。生物多様性の維持には生態複合が重要である(東, 1993)。また、多様性を考える場合には、種数の多さなど群集レベルの多様性だけでなく、ある地域内の群集の多様性などいわば、景観レベルの多様性も含んだものである必要があるためである(鎌田・中越, 1990)。景観の多様性は、あとで述べる複合的な森林利用にもむすびつく。

第二に多様な植生を維持すると、木材などの林産物を適量にかつ持続的に利用できる。今後、人間活動におけるエネルギー・物質の需要と供給のバランスを考えた場合、森林資源は持続的な利用が可能な資源であり、今後ますます重要になってくると思われる。二次林の生産力は高く、二次林として維持して行けば持続的な資源の利用が可能である。

第三に伝統的な森林利用法が継承でき、文化的景観が維持できるという点である(高橋, 1986; 市川, 1987)。かつて二次林は薪炭の生産、落葉や下層植物の採取による堆肥や木灰の生産などに利用されてきた。これらを積極的に保護しなければ森林文化は消滅するが、人工林を含めさまざまな形で利用すれば造林技術、伝統的土地利用法といった森林文化は継承できる。また、かつての景観を維持することは伝統的景観あるいは文化の維持につながる。

最後に公益的機能に関する点である。森林には洪水防止、土砂災害防止、大気浄化、余暇活動・環境教育の場の提供等の多面的な効用があり、これら

は総称して森林の公益的な機能と呼ばれる。これからの森林のありかたを考
えていく上では、これらの機能が十分発揮されるかが重要となる。その能力
は放棄した二次林では低いと思われるが、極相林や目的に応じて管理された
二次林では高くなるであろう。特に中国山地においては水源涵養林となっ
ている地域は温帯林域であるため、なおさら健全な広葉樹林の維持が重要とな
ろう。

中国地方の温帯域では、具体的にどのような森林型が考えられるのであろ
うか。成熟したアカマツ林内ではリターの掻き出し、低木の伐採などが行わ
れ、高木のアカマツそのものが伐期に達するとそれも伐採された。また、広
葉樹が十分に侵入し、さらにリターの蓄積した林分を皆伐すると、アカマツ
が定着できず萌芽によって再生した広葉樹の林分が形成される。また、広葉
樹林においても、アカマツ林と同様に堆肥としてのリターの掻き出し、薪炭
材および椎茸等生産のための伐採などがおこなわれ、循環利用のシステムが
できていた。このような伝統的な森林の利用形態を参考にするならば、現在
の放棄二次林のうちアカマツ林および松枯れ跡の森林の一部は採草地、マツ
タケ山、柴刈山、薪炭林型のアカマツ林に整備することが考えられる。

しかし、中国地方の温帯域ではアカマツ林の面積もマツ枯れ跡地の面積は
あまり広くないのでそれほど重要でないかもしれない。アカマツ林内に広葉
樹が十分に侵入した林分では、むしろ落葉広葉樹林に推移させることがよい。
さらに、落葉広葉樹二次林の一部では薪炭林に転換することが生態学的視点
から期待される。しかし、圧倒的に面積を減らしてしまった極相林を復活さ
せるために、それらのかなりの部分はブナ極相林またはミズナラ林に誘導す
べきである。単純一斉人工林も維持管理が不可能な林分については落葉広葉
樹林への転換や、広葉樹の混交した人工林への転換 (由井, 1994)、極相林への
誘導が必要であろう。

極相林の面積を拡大する方法の一つとしては Miyawaki *et al.* (1987)によっ
て実践されている潜在自然植生の構成樹種を植栽し、極相林を造成するとい
う方法がある。この方法は裸地に速やかに森林を回復させる方法としてすぐ
れており、少なからず成功をおさめているが、すでに植生が森林として存在
する場合なるべくそれを活用する方がよいと思われる。

6-9. 二次林の維持管理の必要性

日本の気候条件の下では、ほとんどの場所が潜在的に森林になり得る。このような場所で森林以外の土地利用をすると、植物の侵入が可能な場所では遷移は進行していく。それに逆らってその土地利用を続けるためには遷移の進行を阻害するような干渉をし続けなければならないことはこれまでも言われてきた (Kamada *et al.*, 1991)。特定の樹種の生産を目的とした林業においても植物が多数侵入し得る場所では、造林して初期の間の施業は下刈り・除伐など造林地に侵入した不要な広葉樹を取り除く作業である。これも遷移の進行を阻害して目的樹種の育成を図る行為であることは認識されている。また、コナラ林や採草地 (中越, 1981) の維持も遷移の進行を止めることである。

本研究の結果から自然保護に関連した、種の多様性を維持するための植物群落の管理の仕方などに発展する可能性を秘めている。例えば、植物の種多様性を高くするなら全ての林木を伐採して、言い替えるとギャップの土地面積の対する比率を100%にして、遷移途中相の状態を維持するような管理がよいであろう。ただしそれでは、今度はブナのような極相種の個体群の維持が困難になるので、ギャップの比率をもう少し低くした状態が良いと思われる。

6-10. おわりに

本論文全体の結論として最後にもう一度遷移について記しておく。従来、遷移に関する概念はすでに確立したものとして使われてきた。例えば、一次遷移、二次遷移、乾性遷移、湿性遷移などの用語は生態学あるいは生物学の基本的な教科書で必ず触れられるものである。しかし、露崎 (1993) は火山遷移が一次遷移であるかを検討した論文の中で、一次遷移系列をひとつにまとめることに対して疑問をなげかけ、一次遷移系列に普遍性はないことを述べている。頭山・中越 (1992) は攪乱深度と攪乱面積が一次遷移と二次遷移の区分に有効であると述べているが、それはその場所が均一に破壊されるという条件のもとに起きることであり、全ての攪乱地でこの定義があてはまるわけ

ではない。以上のようなことも参考にして、本研究においては二次遷移に関しても確かな系列があるとはできず、むしろ、初期の攪乱の違いが複数の遷移系列を生じさせる可能性を示すことに成功した。今後、遷移に関する単純な諸概念と、代表的とされる二次遷移の事例に関して再検討が必要であるとする。

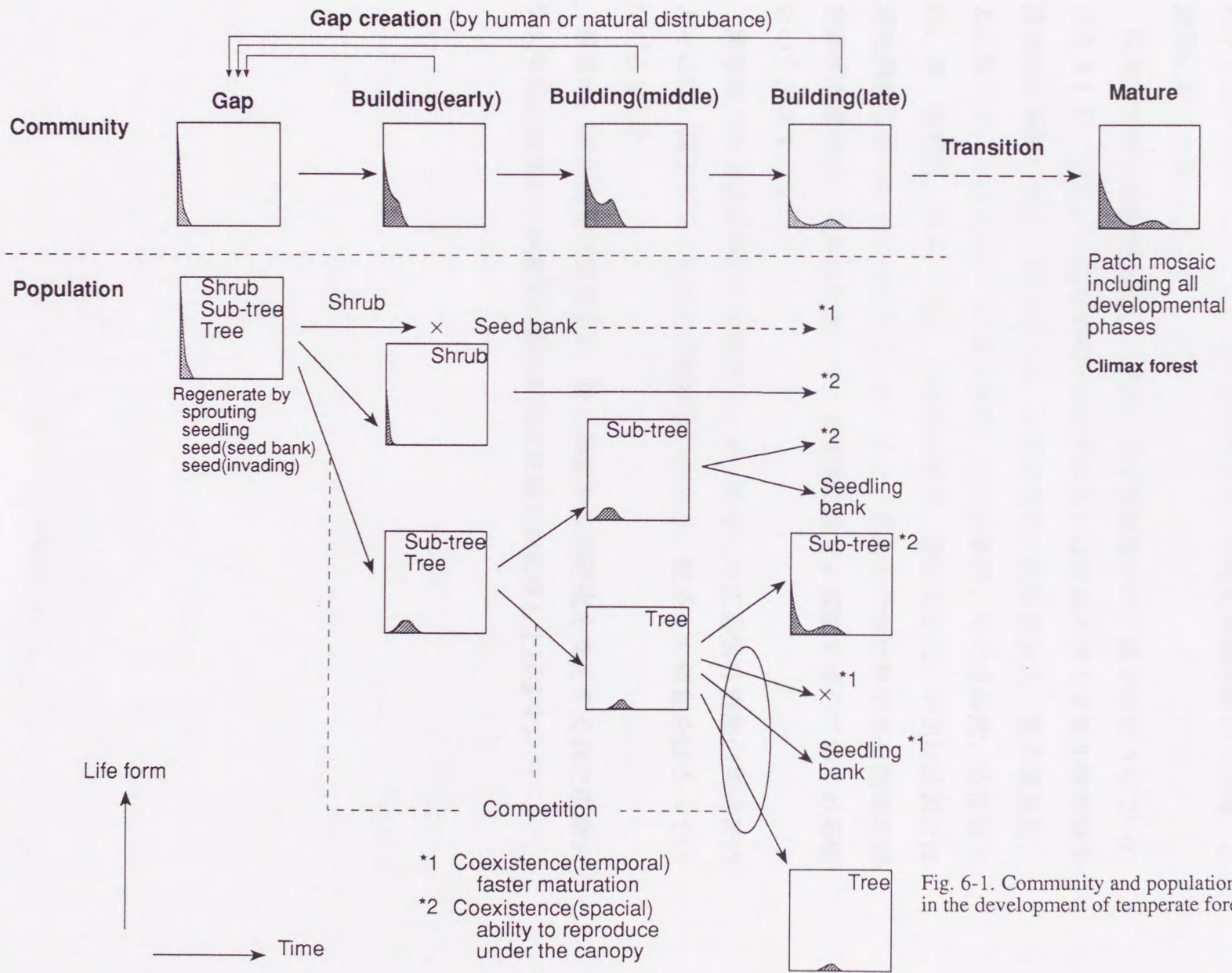


Fig. 6-1. Community and population processes in the development of temperate forest.

謝辞

本研究を行うにあたり、諸先生方をはじめ多くの方々の多大なご支援を賜りました。ここに記して深謝いたします。

広島大学総合科学部、根平邦人教授、高橋史樹教授、倉石 晉教授（故人）、中根周歩教授、堀越孝雄教授にはご指導、ご助言を賜りました。お礼申し上げます。また、広島大学総合科学部、中越信和助教授のご指導、ご助言に対して深くお礼申し上げます。

広島大学総合科学部の濱田 隆氏には未発表資料の一部を使用させていただきました。また、広島大学総合科学部あるいは広島大学大学院生物圏科学研究科の染矢 貴氏、鎌田磨人氏、足達伸司氏、曾宮和夫氏、笹木義雄氏、太田陽子氏、井田秀行氏、内藤和明氏、安田雅俊氏、中村克典氏、安部哲人氏、洪 善基氏、亀谷 仁氏、山崎新太郎氏、前田亜紀氏、平川法義氏には現地調査に協力していただきました。また、広島大学総合科学部自然環境研究講座の諸先生、学生諸氏からは、本研究に対する議論を通じて多くの示唆をいただきました。

調査地である広島県民の森管理センターをはじめ広島県林務部の関係者の方々には、調査研究に対するご理解をいただき、数多くの便宜をはかっていただきました。

最後に、現地調査の協力ほか、物心両面から本研究を支えてくれた広島大学大学院生物圏科学研究科の田中真澄氏に深くお礼申し上げます。

摘要

第1章 序論

植物群落時間が時間にもなって変化する現象すなわち植生遷移は、生態学における重要な研究課題である。中でも二次遷移は主要なテーマで、この問題について今日でも精力的に研究が展開されている。特に北アメリカを中心に耕作地放棄後の二次遷移、森林伐採後の二次遷移など数多くの研究例がある。

一方、森林の動態という点に着目すれば、極相林の更新という観点で研究が行われ、これまでに世界各地のさまざまな森林型において、その更新メカニズムが解明されつつある。日本の温帯の適湿地における極相林であるブナ林も、林冠ギャップ形成後の再生によって維持されていることがわかってきた。

このような、北アメリカにおける二次遷移の研究、日本における極相林の研究の進展に対し、日本における二次遷移の研究はあまり展開していないように思われる。そこで本研究では、日本の温帯において森林伐採後の植物群集の発達過程を種個体群および群集レベルで解明することを目的とした。今日、極相林の多くは伐採され二次林となっている。今後の二次林の維持・利用・管理等を考えても、このような基礎的な研究は必要不可欠である。

論文の構成は以下のようなものである。第2章では、森林の人為的伐採後の群集の種組成と構造の変化を概観する。第3章、第4章、第5章では森林の主要な構成要素である高木個体群をより詳しく把握するために、大面積の調査区で調査を行った結果を述べる。その内、第3章では特に林分の構造を記載し、第4章でその動態を解析する。そして、第5章で構成種の開花結実特性から種の出現段階と繁殖特性を明らかにする。最後に第6章で温帯における森林伐採後の二次遷移過程における群集構造およびその動態を考察する。

第2章 遷移にともなう群集構造の変化

本章では遷移にともなう群集構造すなわち種数、種組成、立木密度などの変化の概略を把握することを目的とした。調査地は、中国山地の比婆山連峰である。人為的な伐採によって始まった二次遷移系列上の6種類の植物群集と極相林に方形区を設置し、高木、低木、草本植物の個体群を調査した。

その結果、高木層の種数は林分が成長するにつれて減少し、極相林ではブナのみになっており、同時に種多様性も減少していた。低木性の種は個体数あたりの幹数を増やして個体を維持していた。草本の種多様性は遷移が進むにつれて高くなっていった。

これらの結果から、当地における遷移を概観すると、まず埋土種子に由来する低木性の木本類が優占し、その後林分が発達するにつれて初期の優占種は消えて行くが、高木性の種によって林冠層の種多様性は高くなる。さらに林分が成長するにつれて多くの種が脱落し極相林ではブナが優占する。日本のブナ林が世界的にみて特徴的なのは林床に低木類が豊富に存在することである。その林床の低木類は高木と生活型を異にすることによって、高木類と共存していると考えられた。

第3章 高木樹種の個体群構造

本章は高木個体群の構造を二次林と極相林で比較し、二次林の発達過程を推測することを目的とし、同じく比婆山の遷移中期二次林、遷移後期二次林、ブナ極相林に方形区を設置して調査した。方形区の大きさは二次林では50m×100mの面積のものを2ヶ所、極相林では100m×100mとした。この面積はこれまでの研究では例をみない大面積のものである。

中期の二次林に対し後期では、個体群密度は半分で胸高断面積合計は多くなっていった。二次林に比べ極相林では幹数は少なく、胸高断面積合計は最も多かった。群集の直径分布構造は二次林では逆J字型、極相林では二山型であった。ただし、二次林にも二山型の兆候が見られ、林分が発達するにつれてこの構造が顕著になることが示唆された。

直径分布から種の個体群構造を比較した結果、各調査区の特徴が把握できた。二次林では逆J字型の種から、直径の大きいものに個体が集中するベル型の種まで様々なタイプのものが連続的に見られたのに対し、極相林では逆J字型を示す種とベル型を示す種のグループに二分された。

これらの結果から、極相林と二次林の林分構造を考察した。伐採初期には植物にとって十分な資源があるために多くの種が定着し種多様性が高くなるが、林分の発達過程で種が消滅し、すみわけがより進んだ安定な状態になる

と考えられた。林分構造の発達過程は、林冠層において被陰された幹が枯死するために逆J字型から二山型へ変化すると考えられた。さらに、その発達過程から途中で個体が侵入して林冠層に達するとは考えにくく、途中相の種組成は伐採初期の種組成に左右されることが示唆された。

第4章 高木樹種の動態

本章では高木個体群の構造と群集構造の時間的な変化を明らかにすることを目的とした。調査区は前章と同じ場所で、最初の調査から2年後に全個体の胸高直径を再度測定し直径成長量および生死を把握した。

2ヶ所の二次林では全体の幹数が減少した。一方、胸高断面積合計は残存木が成長していたため林分全体としては増加した。死亡した幹の死亡要因をみると二次林では立ち枯れがほとんどであった。それに対し、極相林では自然攪乱がほとんどであった。死亡率は種によって違いが認められ、亜高木性の種の死亡率が高かった。林冠木の成長は胸高直径が大きい方が良いのに対して、下層木では直径が大きくなるほど成長は悪かった。

二次林での幹数の減少および胸高断面積合計の増加は、自然間引きを実証したことになった。また直径成長の結果から、初期の二次林で直径分布が逆J字型であったものが、林分が成長するにつれて林冠木と下層木の直径の差が広がり、林分全体の直径分布は2極化して二山型になったと考えられる。さらに、林分の発達過程で消滅するのは亜高木性の種であることが示唆された。

第5章 高木樹種の繁殖特性

遷移中期および後期で消滅する種が存在したことから、これらの種は極相種に比べ生活史の長さが短いものと推測した。それを確かめるために先と同一調査区の調査対象木について一個体ずつ開花結実の有無を2年間にわたって調べた。

直径と開花率の関係では、直径が大きいほど開花率が高くなっていた。このことから、サイズ依存的に開花しているものと思われた。また、この傾向は中期二次林にのみ出現する種で大きく、極相林で優占するブナで最も小さ

かった。つまり、中期二次林にのみ出現する種は相対的に小さいサイズで開花し、極相種のブナは他の種に比べて大きなサイズにならないと開花しないことがわかった。

これらの結果より、構成種の出現段階と開花結実特性の関係について以下のようなことが考えられる。二次林にのみ存在する種は時間的にみて相対的に早く繁殖を開始していたので、これらの種は当地でのような遷移が進行した場合、群集内部での競争により途中で消滅しても個体群は維持できると思われる。一方、極相種は繁殖を開始する時期が遅かった。つまり当地の温帯林の二次遷移は攪乱に対して適応した生活史の長さの短い種と、安定な環境に適応した生活史の長さの長い種が時間的にすみわけている結果であると考えられた。

第6章 総合考察

林分の直径分布構造は森林の内部構造に依存して決まると言える。本研究では、温帯林の伐採後に成立した林分および極相林の森林構造と動態の比較により、個体群レベルでの二次遷移の過程を明らかにした。すなわち、二次林はほぼ同じ時期に定着した個体の集団として成立する。森林が成長するにつれて個体間にサイズの差が生じ、その結果、直径分布は逆J字型となる。林冠木になった個体は、旺盛な成長を続けるが、被陰されたものは枯死し、その死亡率は林冠層の下部で高い。しかも、この段階では新たな侵入はない。したがって林分の個体群密度は減少する。その過程は自然間引きの $-3/2$ 乗則として知られていたが、本研究ではそれを実証した。また林冠木の成長がよいことが原因となって林分全体の直径分布は逆J字型から二山型へと変化して行き、極相林では二山型となる。すでに、ブナ極相林が二山型の直径分布をとることがあるのは知られていたが、本研究ではその成立過程を個体の成長から明らかにすることができた。

二次林の種組成は初期の種組成に大きく影響される。種数は初期に最大になった。その理由は面積が大きいことによって、立地の多様性が高まること、また種の侵入の可能性が高まるためであると思われる。また、初期に種数が最大になった後、その後は種数は減少するばかりで、新たに侵入する種はほ

とんどないと考えられた。初期に侵入した種の中で亜高木性の種は林分の成長にともなう競争により消滅する。生き残った種の優占度が相対的に増すことによって、種の交代が見かけ上起きたように見える。したがってその後の遷移は遷移の初期に定着した種によって決まる。そして、このパターンは、従来北アメリカの研究で示されてきた更新様式、すなわち伐採後に成長の速い陽樹が優占し、陰樹は陽樹とほぼ同時に侵入するが、成長が遅いため陽樹が死亡したあとに林冠木となって優占してゆく様式と異なっている。

これまで日本の温帯適湿地における極相林はブナ林であるとされてきた。しかし、本研究の結果から、少なくとも攪乱後一世代目にはブナ林になるとは限らないことが示唆された。すなわち、初期にブナ以外の種が数多く侵入してブナが優占しない場合、その後ブナが侵入・定着することもなく、たとえブナ林を潜在自然植生としていても必ずしもブナ林に遷移しないということが考えられた。

遷移の過程では、成熟個体が消滅し、見かけ上群落から排除されたように見える種も存在する。このような構成種でも遷移の過程で共存していると考えられた。まず、生活型の異なる種は、群集内に同時に生存可能である。例えば低木類は自然な萌芽という性質によって個体を維持していた。遷移の過程で消滅する高木性・亜高木性の種も個体群の維持は可能である。これらの種は相対的に早く繁殖しており、林冠層での競争の結果枯死しても、それ以前に種子が散布され種子バンクあるいは実生バンクとして群集内に存在していると考えられた。したがって、ブナなどのような寿命の長い極相樹種とも共存は可能である。

最後に、本研究における二次遷移の個体群・群集構造の動態についての結果から、温帯林の有効かつ適切な維持・管理・利用等について提言した。現在温帯二次林は均一化に向かっているが、その二次林を景観レベルや群集構造レベルで多様性を増すことが必要である。特に中国地方の温帯域では一部のアカマツ林を広葉樹林化する、広葉樹の放棄林はもう一度薪炭林としてモザイク状の配置となるように循環的に利用する、一斉植林地も可能なら広葉樹林化するべきことを提言した。また、本研究からも明らかなように広大な広葉樹二次林は必ずしもブナ林にはならない。この場合、ブナ林が広大な面

積で存在してはじめて、その平衡が維持されることが知られているので、積極的な生態学的植林などによってブナ林を創出させる必要もあると考えられる。

Upton, G. J. F. 1962. The spatial pattern of a field succession ecosystem in southern Illinois. *Ecology*, 43: 401-414.

Upton, G. J. F. 1969. Development of canopy stratification during early succession in German larchwoods. *For. Sci. Monogr.*, 4: 11-51.

Upton, G. J. F. & Fiebert, G. E. 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. 250pp. Springer-Verlag, New York.

Upton, G. J. F. 1984. *Flächenökologie, Grundzüge der Vegetationskunde*, 3rd ed. 300pp. Springer-Verlag, Wien.

Whittaker, R. H. 1977. Changes in structure, pattern and diversity associated with clonal tree succession in Fokland, North Carolina. *Am. Midl. Nat.*, 117: 176-183.

Whittaker, R. H. 1978. Plant association: An analysis of the development of vegetation. 512pp. Springer-Verlag, Wiesbaden, D. R.

Wiegand, P. H. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor which governs vegetation. *Vegetatio*, 6: 412-417.

Wiegand, P. H. 1956. Unimodal curves, their distribution and influence in the primary forest. *Vegetatio*, 31: 173-183.

Wiegand, P. H. 1975. Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. *Vegetatio*, 118: 881-893.

Wiegand, P. H., C. K. von der Mühlen & 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics: "Plant succession" (eds. Glenn Lawton, D. C., Peter, R. K. & Veldin, T. C.). 1-11. In: Glenn & Hall, (eds.).

Wiegand, P. H. 1993. *Ecological succession*. 372pp. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers.

Wiegand, P. H. 1995. Characterization of species richness in plant communities: the importance of the organization niche. *Biol. J. Linn. Soc.*, 53: 107-145.

Wiegand, P. H. 1998. Plant succession and vegetation in relation to habitat disturbance and competitive processes of succession. "The population structure of vegetation" (eds. Wiegand, P. H. & 1998). In: W. Junk Publishers, Dordrecht.

引用文献

- Bazzaz, F. A. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystem in southern Illinois. *Ecology*, 56: 485-488.
- Bicknell, S. H. 1982. Development of canopy stratification during early succession in northern hardwoods. *For. Ecol. Manage.*, 4: 41-51.
- Bormann, F. H. & Likens, G. E. 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. 253pp. Springer-Verlag, New York.
- Braun-Blanquet, J. 1964. *Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde*, 3rd ed. 865pp. Springer-Verlag, Wien.
- Christensen, N. L. 1977. Changes in structure, pattern and diversity associated with climax forest maturation in Piedmont, North Carolina. *Am. Midl. Nat.*, 97: 176-188.
- Clements, F. E. 1916. *Plant succession: An analysis of the development of vegetation*. 512pp. Carnegie Inst. Press, Washington D. C.
- Egler, F. E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation. *Vegetatio*, 4: 412-417.
- Falinski, J. B. 1978. Uprooted trees, their distribution and influence in the primeval forest biotope. *Vegetatio*, 38: 175-183.
- Forcier, L. K. 1975. Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. *Science*, 189: 808-810.
- Glenn-Lewin, D. C. & van der Maarel, E. 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. "Plant succession" (eds. Glenn-Lewin, D. C., Peet, R. K. & Veblen, T. T.), 11-59. Chapman & Hall, London.
- Golley, F. B. (ed.) 1977. *Ecological succession*. 373pp. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg.
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.*, 52: 107-145.
- Grubb, P. J. 1985. Plant population and vegetation in relation to habitat, disturbance and competition: problems of generalization. "The population structure of vegetation" (ed. White, J.), 595-621. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.

- Hara, M. 1983. A study of the regeneration process of a Japanese beech forest. *Ecol. Rev.*, 20: 115-129.
- Hara, M. 1985. Forest response to gap formation in a climax beech forest. *Jpn. J. Ecol.*, 35: 337-343.
- Hara, M. 1987. Analysis of seedling banks of a climax beech forest: ecological importance of seedling sprouts. *Vegetatio*, 71: 67-74.
- Harcombe, P. A. & Marks, P. L. 1978. Tree diameter distributions and replacement processes in southeast Texas forests. *Forest Sci.*, 24: 153-166.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. 24+892pp. Academic Press, London.
- Harper, J. L. & White, J. 1974. The demography of plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 419-463.
- 東 正彦. 1993. 生物多様性をどうとらえるか. *科学*, 63: 757-765.
- Hong, S.-K., Nakagoshi, N. & Nehira, K. 1993. Trends of *Pinus densiflora* under the traditional regimes of forest management in the rural landscapes of Korea and Japan. *Annali di Botanica*, 51: 5-20.
- 市川健夫. 1987. ブナ帯と日本人. 204pp. 講談社, 東京.
- 井田秀行・中越信和. 1994. ササ草原における温帯夏緑樹林の更新—ブナ林—ミズナラ林—ササ草原の帯状分布の形成過程. *日生態会誌*, 44: 271-281.
- 伊藤秀三・宮田逸夫. 1977. 群落の種多様性. 「群落の組成と構造」(伊藤秀三編), 76-111. 朝倉書店, 東京.
- 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. *日生態会誌*, 40: 137-150.
- 鎌田磨人・中越信和. 1991. 広島県中部の農村地域における二次植生の群落構造と動態. *日林誌*, 73: 276-282.
- Kamada, M., Nakagoshi, N. & Nehira, K. 1991. Pine forest ecology and landscape management: A comparative study in Japan and Korea. "Coniferous forest ecology, from an international perspective" (eds. Nakagoshi, N. & Golley, F. B.), 43-62. SPB Academic Publishing bv, The Hague.
- 紙谷智彦. 1986. 豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究(II) 主要構成樹種の伐り株の樹齢と萌芽能力との関係. *日林誌*, 68: 127-134.

- Kira, T. 1977. A climatological interpretation of Japanese vegetation zones. "Vegetation science and environmental protection" (eds. Miyawaki, A. & Tüxen, R.), 21-30. Maruzen, Tokyo.
- 吉良竜夫. 1971. 生態学からみた自然. 295pp. 河出書房新社, 東京.
- Masaki, T., Suzuki, W., Niiyama, K., Iida, S., Tanaka, H. & Nakashizuka, T. 1992. Community structure of a species-rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, central Japan. *Vegetatio*, 98: 97-111.
- Miyawaki, A. 1975. Outline of Japanese vegetation. "Studies in conservation of natural terrestrial ecosystem in Japan, Part I: Vegetation and its conservation" (eds. Numata, M., Yoshioka, K. & Kato, M.), 19-27. University of Tokyo Press, Tokyo.
- 宮脇 昭. 1977. 日本の植生. 535pp. 学習研究社, 東京.
- Miyawaki, A., Fujiwara, K. & Okuda, S. 1987. The status of nature and re-creation of green environments in Japan. "Vegetation ecology and creation of new environments" (eds. Miyawaki, A., Bogenrieder, A., Okuda, S. & White, J.), 357-376. Tokai University Press, Tokyo.
- Monsi, M. & Oshima, Y. 1955. A theoretical analysis of the succession process of plant community, based upon the production of matter. *Jap. Journ. Bot.*, 15: 60-82.
- Morisita, M. 1959a. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E (Biol.)*, 2: 215-240.
- Morisita, M. 1959b. Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E (Biol.)*, 3: 65-80.
- 守山 弘. 1988. 自然を守るとはどういうことか. 260pp. 農山漁村文化協会, 東京.
- Naka, K. & Yoneda, T. 1984. Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwestern Japan. III. Revegetation in gaps in an evergreen oak forest. *Bot. Mag., Tokyo*, 97: 275-286.
- 中越信和. 1981. 比婆山の草本植物群落の研究. *広島大学生物学会誌*, 47: 5-14.
- 中越信和. 1983. 森林植生の攪乱と植生の動態. 「日本植生誌中国」 (宮脇 昭

- 編), 375-379. 至文堂, 東京.
- Nakagoshi, N. 1984. Buried viable seed populations in forest communities on the Hiba Mountains, southwestern Japan. *J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B, Div. 2*, 19: 1-56.
- 中越信和. 1984. 冷温帯林植物の初期個体群動態. *種生物学研究*, 8: 52-63.
- Nakagoshi, N. 1985a. Buried viable seeds in temperate forests. "The population structure of vegetation" (ed. White, J.), 551-570. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Nakagoshi, N. 1985b. Phenology of temperate forests, southwestern Japan. *Jpn. J. Biometeor.*, 22: 55-65.
- Nakagoshi, N. & Ohta, Y. 1992. Factors affecting the dynamics of vegetation in the landscapes of Shimokamagari Island, southwestern Japan. *Landscape Ecology*, 7: 111-119.
- Nakashizuka, T. 1984a. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests IV. Gap formation. *Jpn. J. Ecol.*, 34: 75-85.
- Nakashizuka, T. 1984b. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests V. Population dynamics of beech in a regeneration process. *Jpn. J. Ecol.*, 34: 411-419.
- Nakashizuka, T. 1987. Regeneration dynamics of beech forests in Japan. *Vegetatio*, 69: 169-175.
- Nakashizuka, T. 1989. Role of uprooting in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan. *Ecology*, 70: 1273-1278.
- 中静 透. 1991. 森林動態の大面積長期継続研究について. *日生態会誌*, 41: 45-53.
- Nakashizuka, T. & Numata, M. 1982a. Regeneration process of climax beech forests I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. *Jpn. J. Ecol.*, 32: 57-67.
- Nakashizuka, T. & Numata, M. 1982b. Regeneration process of climax beech forests II. Structure of a forest under the influences of grazing. *Jpn. J. Ecol.*, 32: 473-482.
- Numata, M. (ed.) 1974. The flora and vegetation of Japan. 294pp. Copub. Kodansha and Elsevier Scientific, Tokyo and Amsterdam.

- Odum, E. P. 1971. Fundamentals of ecology, 3rd ed. 14+574pp. W. B. Saunders, Philadelphia.
- Ohkubo, T., Kaji, M. & Hamaya, T. 1988. Structure of primary Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) forests in the Chichibu Mountains, central Japan, with special reference to regeneration processes. *Ecol. Res.*, 3: 101-116.
- 大井次三郎・北川政夫. 1983. 新日本植物誌顕花篇. 1716pp. 至文堂, 東京.
- Peet, R. K. & Christensen, N. L. 1980. Succession: A population process. *Vegetatio*, 43: 131-140.
- Peet, R. K. & Christensen, N. L. 1987. Competition and tree death. *BioScience*, 37: 586-595.
- Peters, R. & Ohkubo, T. 1990. Architecture and development in *Fagus japonica* - *Fagus crenata* forest near Mount Takahara, Japan. *J. Veg. Sci.*, 1: 499-506.
- Phillips, D. L. & Shure, D. J. 1990. Patch-size effects on early succession in southern Appalachian forests. *Ecology*, 71: 204-212.
- Pielou, E. C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.*, 13: 131-144.
- Rabotnov, T. A. 1969. On coenopopulations of perennial herbaceous plants in natural coenoses. *Vegetatio*, 19: 87-95.
- Röhrig, E. & Ulrich, B. (ed.) 1991. Temperate deciduous forests. 635pp. Elsevier, Amsterdam.
- Runkle, J. R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology*, 63: 1533-1546.
- Runkle, J. R. 1984. Development of woody vegetation in treefall gaps in a beech - sugar maple forest. *Holarct. Ecol.*, 7: 157-164.
- Sakai, S. 1987. Patterns of branching and extension growth of vigorous saplings of Japanese *Acer* species in relation to their regeneration strategies. *Can. J. Bot.*, 65: 1578-1585.
- Sasaki, Y. 1970. Versuch zur systematischen und geographischen Gliederung der japanischen Buchenwaldgesellschaften. *Vegetatio*, 20: 214-249.
- Shannon, C. E. & Weaver, W. 1949. The mathematical theory of communication.

- 117pp. Univ. Illinois Press, Chicago.
- 四手井綱英. 1977. 林地管理と遷移. 「群落の遷移とその機構」(沼田 真編), 74-88. 朝倉書店, 東京.
- 四手井綱英. 1993. 森に学ぶ. 241pp. 海鳴社, 東京.
- 染矢 貴・鎌田磨人・中越信和・根平邦人. 1989. 山間農村における植生景観の構造とその変遷. 地理科学, 44: 53-69.
- 菅原 聰. 1989. 人間にとって森林とは何か—荒廃をふせぎ再生の道を探る. 252pp. 講談社, 東京.
- 只木良也. 1981. 森の文化史. 230pp. 講談社, 東京.
- Tagawa, H. 1964. A study of the volcanic vegetation in Sakurajima, south-west Japan I. Dynamics of vegetation. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E (Biol.), 3: 165-228.
- Tagawa, H. 1965. A study of the volcanic vegetation in Sakurajima, southwest Japan II. Distributional pattern and succession. Jap. Journ. Bot., 19: 127-148.
- 田川基二. 1959. 原色日本羊歯植物図鑑. 270pp. 保育社, 大阪.
- 高橋春成. 1986. 西中国ブナ帯山村における土地利用とそれに伴う森林景観の変化. 富山大学教育学部紀要(A文科系), 34: 1-14.
- Tang, Y.-H., Koizumi, H., Washitani, I. & Iwaki, H. 1993. A preliminary study on the photosynthetic induction response of *Quercus serrata* seedlings. J. Plant Res., 106: 219-222.
- Tang, Y.-H., Washitani, I., Tsuchiya, T. & Iwaki, H. 1988. Fluctuation of photosynthetic photon flux density within a *Miscanthus sinensis* canopy. Ecol. Res., 3: 253-266.
- Tang, Y.-H., Washitani, I., Tsuchiya, T. & Iwaki, H. 1989. Spatial heterogeneity of photosynthetic photon flux density in the canopy *Miscanthus sinensis*. Ecol. Res., 4: 339-349.
- 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: 113-127.
- 頭山昌郁・中越信和. 1994. 植林地と二次林における土壌動物相の比較. 日生態会誌, 44: 21-31.
- Toyohara, G. 1977. The vegetation and its mapping of the Hiba mountains, southwestern Honshu, Japan. Hikobia, 8: 150-164.

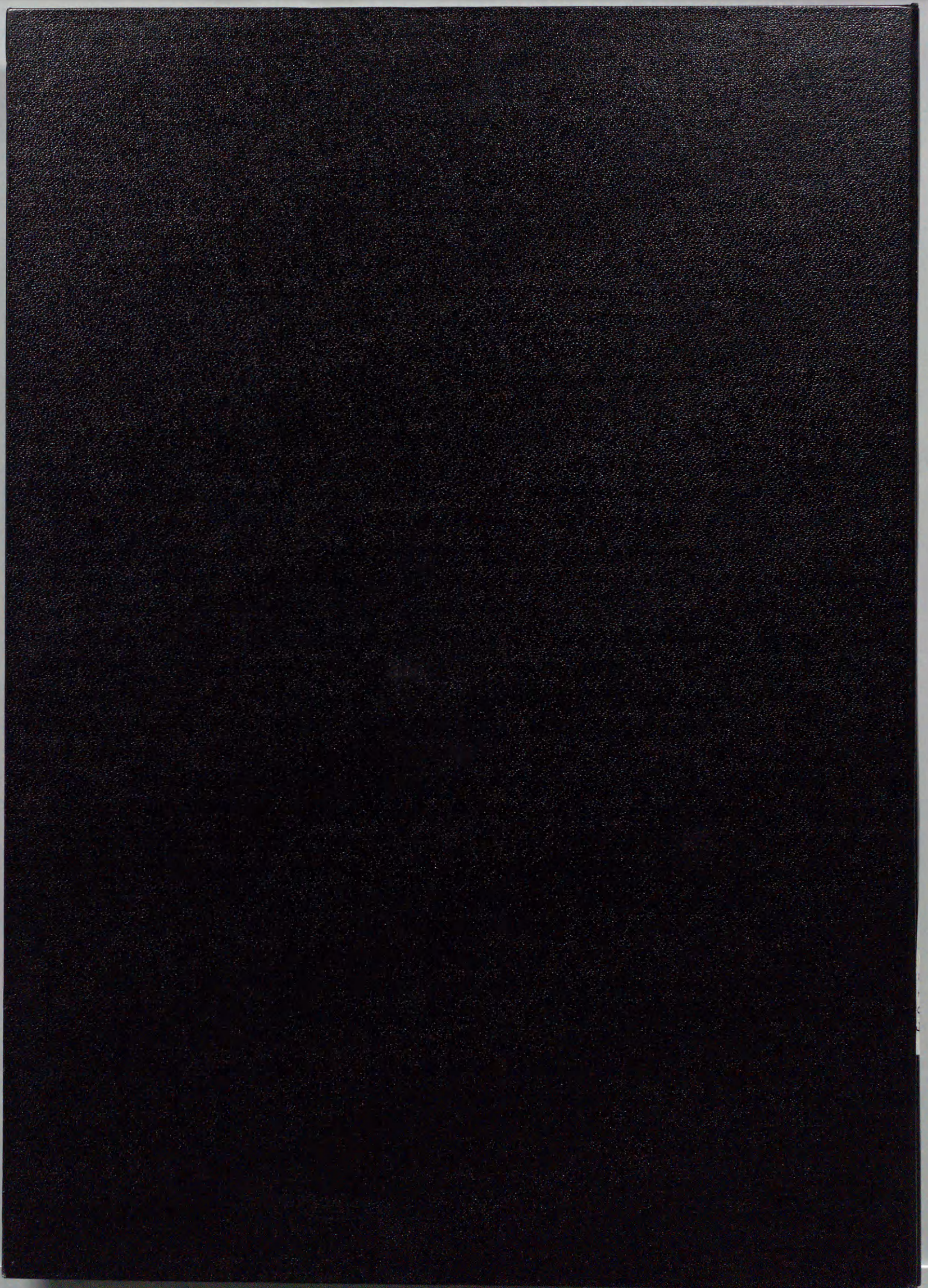
- 露崎史朗. 1993. 火山遷移は一次遷移か. 生物科学, 45: 177-181.
- 我が国における保護上重要な植物種及び群落に関する研究委員会種分科会.
(編) 1989. 我が国における保護上重要な植物種の現状. 320pp. 日本自然保護協会, 東京.
- Walter, H. 1979. Vegetation of the earth, 2nd ed. 20+274pp. Springer-Verlag, New York.
- Watt, A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. J. Ecol., 35: 1-22.
- White, J. 1979. The plant as a metapopulation. Ann. Rev. Ecol. Syst., 10: 109-145.
- White, P. S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. Bot. Rev., 45: 229-299.
- Whitmore, T. C. 1984. Tropical rain forest of the Far East, 2nd ed. 16+352pp. Oxford University Press, Oxford.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon, 21: 213-251.
- Whittaker, R. H. 1975. Communities and ecosystems, 2nd ed. 385pp. Macmillan, New York.
- Williamson, G. B. 1975. Pattern and seral composition in an old-growth beech-maple forest. Ecology, 56: 727-731.
- Woods, K. D. 1979. Reciprocal replacement and the maintenance of codominance in a beech-maple forest. Oikos, 33: 31-39.
- Yamamoto, S. 1989. Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. Bot. Mag., Tokyo, 102: 93-114.
- 山中典和・玉井重信. 1986. 京都大学芦生演習林のブナ天然林における低木種の個体群構造について. 京大演報, 57: 26-36.
- 安田喜憲. 1989. 文明は緑を食べる. 227pp. 読売新聞社, 東京.
- Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H. & Hozumi, K. 1963. Intraspecific competition among higher plants XI Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. J. Biol. Osaka City Univ., 14: 107-129.
- Yoshioka, K. 1966. Development and recovery of vegetation since the 1929 eruption of Mt. Komagatake, Hokkaido. I Akaikawa pumice flow. Ecol. Rev., 16: 271-292.

Appendix 1. List of treated species with abbreviation, life form and Japanese name.

Species	Abbreviation	Life form**	Family	和名(異名)
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	Ac	LT	Araliaceae	コシアブラ
<i>Acer japonicum</i>	Aj	LT	Aceraceae	ハウチワカエデ
<i>Acer micranthum</i>	Ai	LT	Aceraceae	コミネカエデ
<i>Acer mono</i>	Am	T	Aceraceae	イタヤカエデ
<i>Acer palmatum</i>	Aa	T	Aceraceae	イロハモミジ(タカオカエデ)
<i>Acer palmatum</i> var. <i>matumurae</i>	Ap	T	Aceraceae	ヤマモミジ
<i>Acer rufinerve</i>	Ar	T	Aceraceae	ウリハダカエデ
<i>Acer shirasawanum</i>	Ah	LT	Aceraceae	オオイタヤメイゲツ
<i>Acer sieboldianum</i>	As	T	Aceraceae	コハウチワカエデ
<i>Alnus hirsuta</i>	Al	T	Betulaceae	ケヤマハンノキ
<i>Aralia elata</i>	Ae	LT	Araliaceae	タラノキ
<i>Callicarpa japonica</i>	Ca	S	Verbenaceae	ムラサキシキブ
<i>Callicarpa mollis</i>	Cm	S	Verbenaceae	ヤブムラサキ
<i>Carpinus japonica</i>	Cj	T	Betulaceae	クマシデ
<i>Carpinus tschonoskii</i>	Ct	T	Betulaceae	イヌシデ
<i>Castanea crenata</i>	Cc	T	Fagaceae	クリ
* <i>Cephalotaxus harringtonia</i> var. <i>nana</i>	Ch	S	Cephalotaxaceae	ハイイヌガヤ
<i>Clethra barbinervis</i>	Cb	LT	Clethraceae	リョウブ
<i>Cornus controversa</i>	Co	T	Cornaceae	ミズキ
<i>Cornus kousa</i>	Ck	LT	Cornaceae	ヤマボウシ
<i>Corylus sieboldiana</i>	Cs	S	Betulaceae	ツノハシバミ
* <i>Daphniphyllum macropodum</i> var. <i>humile</i>	Dm	S	Euphorbiaceae	エゾユズリハ
<i>Deutzia crenata</i>	Dc	S	Saxifragaceae	ウツギ
<i>Euonymus alatus</i> f. <i>ciliato-dentatus</i>	Ea	S	Celastraceae	コマユミ
<i>Euonymus lanceolatus</i>	El	S	Celastraceae	ムラサキマユミ
<i>Euonymus oxyphyllus</i>	Eo	S	Celastraceae	ツリバナ
<i>Fagus crenata</i>	Fc	T	Fagaceae	ブナ
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	Fl	T	Oleaceae	アオダモ(コバノトネリコ)
<i>Hydrangea hirta</i>	Hh	S	Saxifragaceae	コアジサイ
<i>Hydrangea macrophylla</i> var. <i>acuminata</i>	Hm	S	Saxifragaceae	ヤマアジサイ
* <i>Ilex crenata</i>	Ic	S	Aquifoliaceae	イヌツゲ
<i>Ilex geniculata</i>	Ig	S	Aquifoliaceae	フウリンウメモドキ
<i>Ilex macropoda</i>	Im	LT	Aquifoliaceae	アオハダ
* <i>Ilex pedunculosa</i>	Ip	LT	Aquifoliaceae	ソヨゴ
<i>Kalopanax pictum</i>	Kp	T	Araliaceae	ハリギリ, センノキ
<i>Lindera umbellata</i>	Lu	S	Lauraceae	クロモジ
<i>Lygustrum tschonoskii</i>	Lt	S	Oleaceae	ミヤマイボタ
<i>Magnolia obovata</i>	Mo	T	Magnoliaceae	ホオノキ
<i>Magnolia salicifolia</i>	Ms	LT	Magnoliaceae	タムシバ
<i>Meliosma tenuis</i>	Mt	LT	Sabiaceae	ミヤマハハソ
<i>Phellodendron amurense</i>	Pa	T	Rutaceae	キハダ
<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>laevis</i>	Pv	LT	Rosaceae	カマツカ
<i>Prunus grayana</i>	Pg	T	Rosaceae	ウワミズザクラ
<i>Prunus jamasakura</i>	Pj	T	Rosaceae	ヤマザクラ
<i>Pterostyrax hispida</i>	Ph	LT	Styracaceae	オオバアサガラ
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	Qm	T	Fagaceae	ミズナラ
<i>Rhus javanica</i>	Rj	LT	Anacardiaceae	ヌルデ
<i>Rhus trichocarpa</i>	Rt	LT	Anacardiaceae	ヤマウルシ
<i>Rubus crataegifolius</i>	Rc	S	Rosaceae	クマイチゴ
<i>Rubus palmatus</i>	Rp	S	Rosaceae	ナガバモミジイチゴ
<i>Salix sachalinensis</i>	Ss	T	Salicaceae	オノエヤナギ
* <i>Skimmia japonica</i>	Sk	S	Rutaceae	ミヤマシキミ
<i>Sorbus alnifolia</i>	Sa	LT	Rosaceae	アズキナシ
<i>Sorbus commixta</i>	Sc	LT	Rosaceae	ナナカマド
<i>Stewartia pseudo-camellia</i>	Sp	T	Theaceae	ナツツバキ
<i>Styrax obassia</i>	So	LT	Styracaceae	ハクウンボク
<i>Symplocos coreana</i>	Sy	S	Symplocaceae	タンナサワフタギ
<i>Tilia japonica</i>	Tj	T	Tiliaceae	シナノキ
<i>Vaccinium japonicum</i>	Vj	S	Ericaceae	アクシバ
<i>Viburnum furcatum</i>	Vf	LT	Caprifoliaceae	オオカメノキ
<i>Viburnum plicatum</i> var. <i>tomentosum</i>	Vp	S	Caprifoliaceae	ヤブデマリ
<i>Viburnum wrightii</i>	Vw	S	Caprifoliaceae	ミヤマガマズミ
<i>Weigela hortensis</i>	Wh	S	Caprifoliaceae	タニウツギ

* evergreen

** T: tree; LT: lower tree; S: shrub.

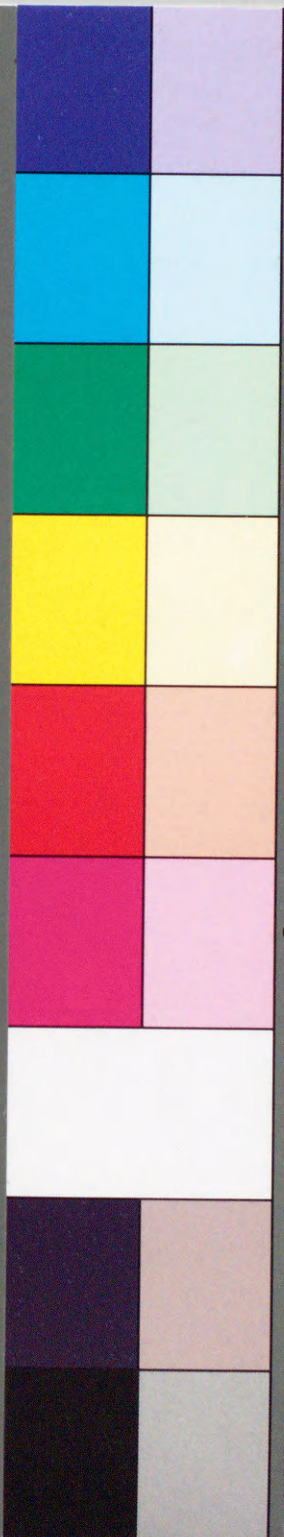


Inches 1 2 3 4 5 6 7 8
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black



Kodak Gray Scale



© Kodak, 2007 TM: Kodak

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19

