

温帯林の二次遷移と群集構造*

和田秀次**

広島大学大学院生物圏科学研究科

The Community Structure and Secondary Succession of Temperate Forests

Shuji WADA

*Graduate School of Biosphere Sciences, Hiroshima University
Higashi-Hiroshima 739, Japan*

要 旨

第1章 序 論

植物群落が時間にもなま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。

第2章 遷移にともなう群集構造の変化

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、広島県比婆山連峰である。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

広島大学総合科学部紀要Ⅳ理系編、第21巻（1995）

* 広島大学審査学位論文

口頭発表日 1995年1月27日、学位取得日 1995年3月2日

**現在の所属：株式会社広田造園 植物研究所

植物群集と極相林にそれぞれ15m×15mの方形区を設置した。林分内の木本植物は樹高3m以上のものを高木、それ以下のものを低木とした。木本植物については個体の樹高、胸高直径を測定し、草本植物については茎数を数えた。

その結果、高木個体群の種多様性は遷移が進むにつれて減少していたが、林床の木本類も含めて木本個体群として一括すると、種数ははじめ増加し、遷移の中期で最も高くなった後、極相林で最も少なくなっていた。草本個体群では林床にササが密に存在する林分で種数・種多様度が減少しており、林床の草本類に与えるササの影響が大きいことがわかった。

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いた。低木層では、伐採初期には木本個体群の間ではまだ樹高が低いために階層の分化が起きておらず、低木性の種と高木性の種が同一の空間で生活している。これが遷移して樹冠が鬱閉した後は、高木に被圧される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。高木性の種のうちいくつかの稚樹は閉鎖林冠下でも存在していた。

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

立木の直径分布、分散構造、直径成長などの解析を大面積で行なうことによって、これまで不明瞭であった種個体群の構造を極相林と二次林で比較し、二次林の発達過程を推測することを目的とした。

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た。方形区の大きさは二次林ではそれぞれ50m×100m、極相林では100m×100mとした。この面積はこれまでの研究では数少ない大面積のものである。調査対象は樹高3m以上の木本全てで、調査項目は種名、胸高直径、階層、位置とした。

構成種数は遷移中期の二次林で最も多かった。また、はっきりとした優占種が見られなかった。遷移後期の二次林での種数は中期に比べ減少していた。個体群密度は半減し、胸高断面積合計は逆に増加した。極相林は幹数は最も少ないが、胸高断面積合計は最も大きかった。また、ブナが優占していた。それ以外の種の胸高断面積合計は指数関数的に減少していた。

群集の直径分布構造は逆J字型から二山型へ変化していた。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。次に種個体群の直径分布構造を取り上げ比較した。出現した全種の胸高直径分布パターンを検討した結果、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、直径の大きいものだけに個体があるベル型の種までさまざま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字型の種とベル型の種に大きく分かれていることがわかった。

これらの結果から、極相林と二次林の林分動態を考察した。伐採初期には植物にとって十分な資源があると考えられる。そのために多くの種が定着し種多様性が高くなるが、水平分布からこれらの種がすみわけているのではないと考えられた。むしろ極相林ですみわけが見られ、林分が発達過程で種が競争によって消滅し、より共存が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、直径分布構造およびそれに対応する幹の階層構造より、林冠層において競争により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

高木個体群の構造が時間的にどう変化し、その結果、森林全体の構造がどのように変化するのかを明らかにすることを目的とした。調査区は前章と同じで、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を把握した。

2ヶ所の二次林では幹数が減少した。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。死亡した幹の特徴を見てみると二次林では立ち枯れがほとんどであった。上層の個体に樹冠が被われた林冠層の下部にある幹が、被陰が原因となって死亡していた。それに対し、極相林では立ち枯れはほとんどなく、死亡は台風によるブナ大径木の幹折れか、折れた幹の下敷きになって死亡したもの、つまり自然攪乱によるものであった。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。

直径と階層構造の関連をみると、3プロットに共通の傾向として、ある大きさの胸高直径で、おおよそ林冠木と下層木に分かれた。林冠木の成長率は胸高直径が大きくなる方が高いのに対して、下層木では直径が大きくなるほど成長率は低かった。

二次林での幹数の減少と胸高断面積合計の増加は自然間引きを実証した。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 高木樹種の開花特性

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調査区の極相林および二次林を構成する林木の開花結実特性を調査した。すなわち、先に調査したのと同じ調査対象木について一団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った。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、そ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た結果であると考えられた。

第6章 総合考察

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てゆく。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た。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ことが明らかとなった。したがって伐採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、従来北米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、成長が遅いために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、と異なっていた。

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。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・定着することは考えにくく、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である。

遷移の各段階に出現する構成種の共存は可能である。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、本研究から、温帯林の種多様性を維持するためには、適切な維持・管理が必要なこと、ブナ極相林を造成するためには、自然の遷移に任せるだけでは不十分であることを提言した。