

## ブナ林の植生動態と更新様式\*

井田 秀行\*\*

広島大学大学院生物圏科学研究科

## Regeneration Pattern and Vegetation Dynamics of Beech Forests

Hideyuki IDA

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

### 要 旨

### 第1章 序 論

日本の温帯を代表するブナ林の更新過程に関する研究はこれまでに数多くなされてきた。その結果、ブナ極相林では、様々な発達段階にある小林分がモザイク状に分布し、林分全体としては一定の状態を保つ平衡の状態にあることが明らかになりつつある。このような林分の時間的および空間的な不均一性をもたらす要因としては、様々な頻度や強度で生じる自然攪乱の重要性が指摘されている。また、このことはブナ林に限らず、成熟した他の様々なタイプの森林で認識されていることでもある。しかし、日本のブナ林における調査研究には、更新が停滞することなく起きるような立地の安定した場所で、しかも高木個体群のみかまたは特定の高木樹種のみを動態を対象とした例がほとんどである。したがって、広義の意味では日本のブナ林の維持機構や更新様式の全体像は未だ明らかにされてはいないと考えられる。

日本のブナ林は、欧米の温帯林に比べて複雑な群集構造を持つだけでなく、残存林分の多くが急峻な立地に分布していたり、老木の枯死による攪乱以外にも様々な攪乱を受けていることが多い。このような、従来研究対象外となっていた場所では必ずしも従前から提唱されてきたような更新過程が観察できるとはいえないが、その更新様式を解明することは大変重要であり、特に場所を選ぶことのできない森林施業の上では非常に意義があると考えられる。

本研究は、従来のギャップ更新説では説明が困難であるような場所でのブナ林の更新様式を明らかにすることを目的として、山頂尾根部のササ草原と、台風によって多大な攪乱を受けたブナ極相林で研究を行った。また、従来型の単木ギャップの攪乱体制を主とするブナ極相林でも比較のために研究を行った。

---

広島大学総合科学部紀要Ⅳ理系編、第22巻（1996）

\* 広島大学審査学位論文

口頭発表日：1996年2月5日、学位取得日 1996年3月26日

\*\* 現在の所属 長野県自然保護研究所

## 第2章 ササ群系における温帯夏緑樹林の更新動態

山腹の残存ブナ林から尾根部のササ草原に至る連続した植分において、樹木個体群の動態を中心にしてササ草原におけるブナ林およびミズナラ林の更新の可能性を論じた。

気温と風の実測により尾根部のササ草原は温量指数的にはブナ林の成立が十分可能であったが、生育期には平均4.9m毎秒の風が卓越する場所であった。

維管束植物の出現種の優占度と組成による類似性の分析から、ブナ林、ミズナラ林、ササ草原の3つの群落が集まりを持って帯状分布をしていることが判明した。また、胸高直径のサイズ構成の特徴や個体群の成長過程の解析、文献等から帯状分布の形成過程について検討した。この結果、ササ草原においては、ササの存在が主な原因となって木本実生の定着と発育を阻害し、強風や積雪の影響が高木の発育を阻害すると推察された。

帯状分布の植生動態における埋土種子集団の役割を明らかにするためにブナ林、ミズナラ林、ササ草原の3型の群落で埋土種子集団の組成を比較検討した。その結果、ブナ林ではこれらは林冠木の根返りのような土壌攪乱を伴うギャップ形成の際に速やかに群落を再構成すると考えられた。ミズナラ林では、その動態において重要な役割を果たすと考えられるのは、埋土種子集団よりもむしろミズナラやブナといった種子バンクを形成しない種子の動態であると考えられた。ササ草原では、樹木が種子バンクを形成していなかったことから、たとえササの一斉枯死が起きたとしても埋土種子による木本群落の更新はないと考えられた。したがって、ササ草原において森林が更新するための最低限の資源としては森林群落からの高木種の種子の散布に依存する他にはないといえよう。しかもその種子の多くは実生バンク形成前にほとんどが消失してしまうため、ササ草原における森林の更新は非常に困難であると考えられた。

実生の発生を仮定したときの実生の消失要因とそれに関与するササの影響を明らかにするために、ブナ林、ミズナラ林、ササ草原でブナとミズナラの実生を移植し、その初期のデモグラフィを解析し、それぞれの群落におけるササの影響と森林更新について調べた。その結果、実生の最も顕著な死亡要因は両種共にノネズミによる食害であった。ブナ林では、ササ葉層による被陰のあるところがないところよりも食害が生じやすいと認められたことから、ササ葉層による被陰はノネズミに格好の生息場所を提供していると推察された。また、ノネズミの行動様式は、種子の貯食による散布や消失、さらに実生の消失にも関連していることから、ササ草原の進行遷移の制限に関与していると考えられた。

以上、本研究によって得られたパラメータをもとにササの一斉枯死を想定した場合のブナ林の更新動態をシミュレーションモデルによって検証した。この動態モデルでは有限の個体を単位とし、樹木個体の生活史の各過程にそれぞれ局所的な密度依存性を導入した。このため実際の森林動態でみられるような相互関係に注目したモデリングが可能となった。

このモデルによって個体間の一方向的競争やササとの競争関係の影響を考慮したパッチの動態をシミュレートさせて、ササ型林床のブナ林のパッチダイナミクスについて検証した。ここでは、20m×20m方形区を単位とするブナ林およびササ草原のパッチ内の個体群動態のシミュレーションを試み、様々な仮定における植生動態を予測した。この結果、ブナ林の更新におけるササの役割を定量的に把握することができた。すなわち、ササ型林床を持つブナ林におけるパッチの更新に必要な条件は、主としてササの一斉枯死、ブナ種子の mastig、林冠ギャップ形成の3つであることが明らかにされた。林分の更新は、これらのパッチが再生複合体を構成することによってなされ、結果と

してブナ林が維持されているものと結論した。

### 第3章 ブナ林における風倒の攪乱体制

大型風台風による風倒によって極めて稀な大規模攪乱を受けたブナ極相林においてギャップ形成の機構と風倒の攪乱体制について論じた。

大ギャップの面積は4,100m<sup>2</sup>におよび、これまでブナ林で報告された中でも最大級であった。大ギャップ形成木のほとんどはサイズの大きな林冠木の根返りによるものであった。また、地形の影響によって取れんした風が既存のギャップから入り込んだことが大ギャップ形成の初動因であるとも考えられた。このようなギャップ拡大の危険性は、斜面が急であるほど高いと推測された。

以上から、大ギャップの形成には、風の強さ・向き、地形、斜面の向き・傾斜といった外的な要因と林分構造、既存のギャップの位置などの内的な要因が関与していることが明らかにされた。

また、林分構造の解析から、大ギャップの生じた場所は、個体サイズの大きい老齢木が集中的に分布する老齢集団のパッチで、しかも急斜面で古いギャップに隣接する場所であることが判明した。また、ギャップ攪乱体制は立地によって大きく異なることが示唆された。このため、従来ギャップによる攪乱体制は全く予測できないものと考えられていたが、先述のようなドミノ効果を生じさせるような場所（パッチ）は、事前の林分構造の把握によってある程度の予測が可能であると考えられた。

いっぽう、大ギャップ内では、ブナの小径木がいくらか残存していたことから、今後これらの個体群の肥大成長の促進が予測され、ギャップの修復に寄与すると考えられた。総括すると、1991年の台風19号のような稀に到来する非常に強い台風による大ギャップの形成は、一般のギャップ形成よりはブナ林のモザイク構造のパターンやプロセスに大きな影響を与えるが、百年単位の時間スケールでみればブナ林の更新の一型であると考えられた。

### 第4章 ブナ林の林床植生の存在様式と動態

大ギャップの対照として単木ギャップの形成された大面積調査区で林床植生の組成と動態を把握した。このようなブナ極相林の林床植生に関する研究はこれまでほとんどなされてこなかった。

調査の結果、林床群集は不均一であったが、モザイク状である林冠構造との対応は認められなかった。また、土壌攪乱のある場所では単位面積当たりの種数が多く、土壌が発達しササの優占する場所では種数が少ない傾向があった。これらのことから、単木ギャップの形成は林床植物群集の種組成を変化させるほどの影響を与えず、むしろ土石流などの地表の攪乱やササの存在の方が林床群集の動態や種多様性の保持において重要であると考えられた。

いっぽう、大ギャップ内では根返りが多数生じたため、マウンドーピットの形成に伴う表面土壌の攪乱に伴って陽性の先駆種の埋土種子が速やかに発芽して早い成長をしていた。ピットは周囲の崩壊土壌の流入の影響を受けやすい不安定な場所であると考えられるが、多くの種の実生が発生していた。これは、流入した土壌が種子を含んでいたり、新たに種子が侵入したためと考えられる。しかし、全体的な植被の回復はなかった。ギャップ内の土壌未攪乱地では、埋土種子起源の実生は少なく、種組成としては閉鎖林冠下の未攪乱地と顕著な違いはなかった。いっぽう、マウンドーピットでは、土壌が安定するまで植生の回復も順調に進まないと考えられる。以上から、林床群集の種多様性の維持および森林更新にはこのような土壌攪乱が重要な役割を果たしていることが明らかと

なった。

大ギャップのように巨大な（ササを欠く）ギャップの場合は、根返りに伴う土壌攪乱地では埋土種子や侵入種子による再生様式がみられ、その周辺の土壌未攪乱地では既存の植生による再生（あるいは競争）がなされるものと推察される。このように、巨大なギャップでは、ギャップ形成に伴って林床植生が何らかの反応を示し、前述の単木ギャップに対する反応とは全く異なる更新過程を持つものと考えられた。

## 第5章 総括

以上のような本研究の結果と従来の研究成果を踏まえて、ササの影響や攪乱体制などのブナ林の更新に及ぼす様々な要因を総括し、その更新様式について論じた。

まず、ブナ林のギャップ攪乱体制はその立地環境に大きく依存しているものであり、単純に一般化はできないと結論した。

ササ型林床のブナ林の場合、林冠ギャップのタイプが林床の種多様性を大きく変化させることはないことが明らかにされた。したがって、ササ型林床のブナ林におけるギャップ形成は、林分のギャップ面積を増加させ、結果としてササの鬱閉率が高くなって、種多様性を低下させることがあると考えられた。

いっぽう、ササ型林床ではないブナ林では、根返り、土石流などの地表攪乱によって種多様性を増大させることがある。また、そのようなブナ林において大きなギャップが形成された場合、種多様性はギャップ形成以前の個体群構造に依存することが推察された。

以上から、ブナ林の攪乱体制は立地環境によって規定され、さらに更新様式は群集構造および林床植生のタイプ・状態などに依存し、それらが林分の安定・不安定性や種多様性の維持において重要な役割を果たすものと考えられた。すなわち、ブナ林の更新様式は、主に立地環境、攪乱体制および初期動態に依存しているものと結論した。また、こういった様々な攪乱体制と更新様式が現在の日本のブナ林の群集構造の多様性を生じさせた一因でもあると考えた。

最後に、本研究の分析結果にもとづいて、ブナ林の持続的利用を目的とした森林施業計画における将来的なあり方について提言して本論文の結びとした。