

## 秩父地方の山地溪畔林におけるシオジおよび サワグルミ実生の消長

木佐貫博光\*・梶 幹男\*\*・鈴木和夫\*\*\*

### The Survival Process of Ash (*Fraxinus spaethiana* Ling.) and Wingnut (*Pterocarya rhoifolia* Sieb. et Zucc.) Seedlings at the Riparian Forest at Chichibu Mountains

Hiromitsu KISANUKI\*, Mikio KAJI\*\* and Kazuo SUZUKI\*\*\*

#### 1. はじめに

地表攪乱の頻度が比較的高い森林において、地形と植生との関係についての解明が試みられているが(佐藤, 1992; SAKAI and OHSAWA, 1994), そのなかで、森林を構成する各々の樹種に関する種特性の把握が必要とされる。安定した森林においてもその更新にはギャップ形成が必要である(中静・山本, 1987) ために、ギャップ形成後に各々の種がどのような挙動を示すかを把握することが、森林動態の解明に要求される。更新に関与する樹種特性には、種子ではサイズ、散布様式、散布距離、寿命、発芽条件および発芽時期、植物体では成長速度、耐陰性および若齢個体の形態、繁殖様式では初産サイズ、結実周期、性比、送粉様式、種子繁殖価および栄養繁殖率などが考えられる。これらのなかで種子の発芽から実生の定着にかけての時期は、菌害、霜害や乾燥害、動物や昆虫による食害などが加わるため、植物の生活史のなかで最も死亡率の高い不安定な段階にあたる。このため、実生の発生パターンおよび減少要因を知ることは、これらの樹種による天然更新を考えるうえで重要である。

シオジおよびサワグルミは太平洋側山地帯の溪畔林を代表する(堀田, 1971) 高木性樹種である。シオジは、関東の足尾山地を北東限(生原ほか, 1988), 宮崎県石堂山を南限(小池, 1965) とし、主に太平洋側の山地帯に分布する。また、シオジの分布は古生層などの古い地層地帯に集中しており、地史的影響が大きいとされる(倉田, 1964; 小池, 1965)。一方、サワグルミの分布中心は日本海側の山地帯で、太平洋側ではほぼシオジの分布域と重なっている。サワグルミは、北海道渡島半島南部を北限、鹿児島県北部山地を南限に分布する(倉田, 1964)。

今回、太平洋側の山地溪畔林において、シオジおよびサワグルミ実生の定着様式を解明するために、実生の追跡調査を行った。

\* 東京大学農学部附属北海道演習林

University Forest in Hokkaido, Faculty of Agriculture, The University of Tokyo.

\*\* 東京大学農学部附属秩父演習林

University Forest at Chichibu, Faculty of Agriculture, The University of Tokyo.

\*\*\* 東京大学農学部林学科

Department of Forest Science, Faculty of Agriculture, The University of Tokyo.

本論文の作成にあたり，東京大学農学部林学科森林植物学研究室の教官および学生諸氏には有益な助言と励ましを頂いた。また，同農学部附属秩父演習林の職員の皆様には，調査を行うにあたって多大なる便宜を図って頂いた。ここに厚くお礼申し上げる。

## 2. 調 査 地

東京大学秩父演習林（埼玉県秩父郡大滝村）内の栃本地区の滝川右岸の山腹中部崖錐斜面の凹地（標高約 1,000 m, N2°E, 傾斜角 30°）に成立するシオジ林に，30 m×80 m の大きさの調査区を設置した（図-1）。今回調査を行った秩父山地は，シオジの分布北東限に近い。調査区を含む斜面の林相は，尾根にツガ，山腹にブナとイヌブナ，谷筋にシオジとサワグルミがそれぞれ優占する冷温帯林である。調査区の階層別優占樹種は，林冠層はシオジおよびサワグルミ，下層はシオジ，サワグルミ，チドリノキであった（木佐貫ほか，1992）。林床にはササ類がなく，ミヤマクマワラビなどのシダ類，ギンバイソウ，フタリシズカ，ウワバミソウ，ハシリドコロ，イワボタンなどの草本によって覆われていた。

## 3. 調 査 方 法

シオジの結実には豊凶がみられる（梶，1991；木佐貫，1993）。サワグルミの結実にも頻度は低いものの凶作年が認められる（木佐貫，1993）。1990 年はシオジの結実豊作年にあたり，翌年の

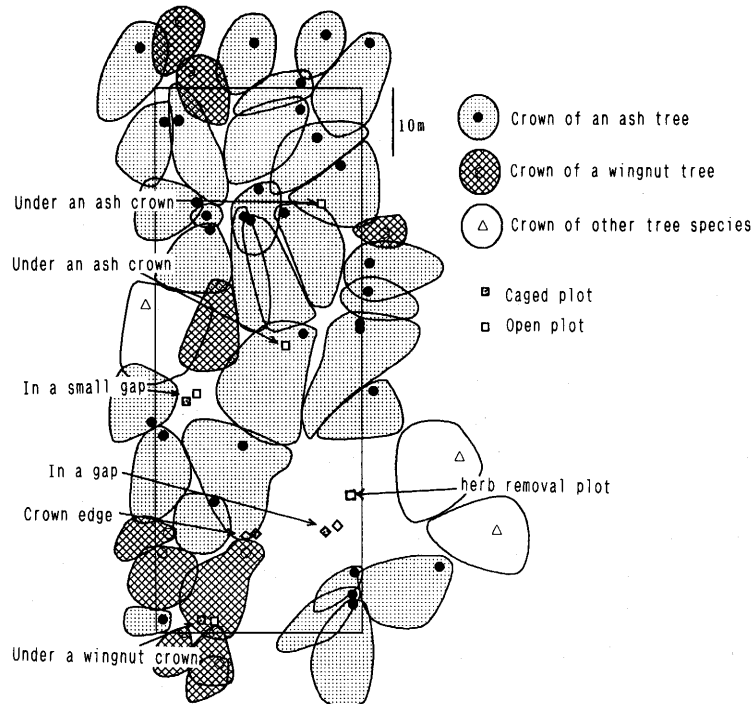


図-1 東京大学秩父演習林のシオジ優占林分内に設置したシオジ林調査区。

Fig. 1. Study plot in the stand dominated by ash tree in the Tokyo University Forest at Chichibu, the central part of Japan.

実生の大量発生が予想された。そこで、実生の発生パターンおよび実生の発生総数を把握するために、1991年5月、調査区内の6カ所に $1\text{m}^2$ の小方形区（開放区）を設け、実生を発生時期別にマーキングし、発生数および生残数を月2回の割合で調査した。開放区はギャップ、小ギャップ、林縁およびサワグルミ林冠下に各1カ所、シオジ林冠下に2カ所設置した。また、1990年に林床植生のシカによる食害が観察されたことから、シカ害を防ぐために面積 $1\text{m}^2$ を高さ1mの金網で囲った金網区をギャップ、小ギャップ、林縁、サワグルミ林冠下の4カ所に各1個設け、開放区と同様に実生の追跡調査を行った。さらに、草本による被圧がサワグルミ実生に及ぼす影響を知るために、1992年5月に草丈が実生高を上回る前に草本の刈り取りを数回行った草本除去区を設け実生高の測定を行った（図-1）。なおシオジ実生については、1992年の発生がほとんど皆無であったために草本除去区における調査対象にできなかった。

林床の光環境の季節変化を捉えるために、放射エネルギーセンサー（小糸 IKS-35）をギャップ、シオジ林冠下、サワグルミ林冠下それぞれの地上50cmに設置した。データ記録装置（KADEC-UP）を用いて10分間の日射量積算値を測定し、日積算値を算出した。さらに、ギャップにおける草本層による被圧が実生の消長に及ぼす影響を把握するために、地上5cmに日射センサーを設置した。地上高50cmは、大型草本であるギンバイソウやウワバミソウの草丈のほぼ上限に相当する。シオジおよびサワグルミ実生の発芽直後の高さは3~6cmである。

実生調査は1991年5月から1992年10月にかけて、日射量の計測は1992年4月から11月にかけて行った。

#### 4. 結 果

##### 1) 林内日射量の季節変化と実生発生パターン

シオジとサワグルミ実生の発生パターンに違いはあるのか、またそれは林内日射量とどのような対応関係にあるのかについて、実生の発生本数および林内日射量の日積算値の季節変化を図-2に示した。林床の日射量は林冠木の開葉にともなって5月中旬から低くなり始め、6月中旬の林

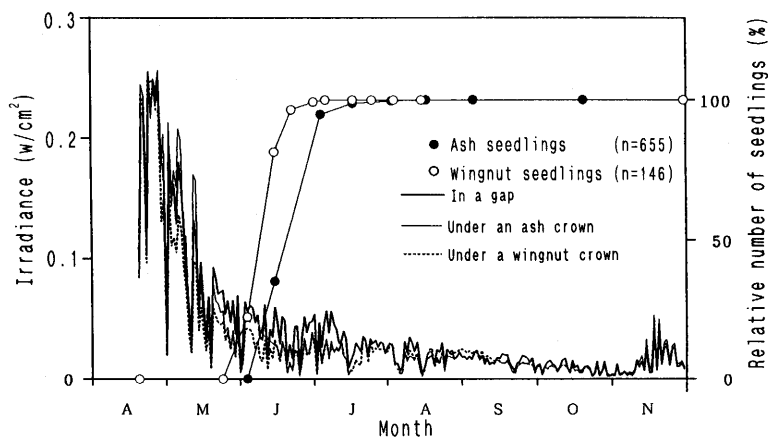


図-2 シオジとサワグルミ実生の相対発生本数(%)および林内日射量の季節変化。

Fig. 2. Seasonal change of the relative number (%) of ash (*Fraxinus spaethiana*) and wingnut (*Pterocarya rhoifolia*) seedlings and the daily cumulative irradiance.

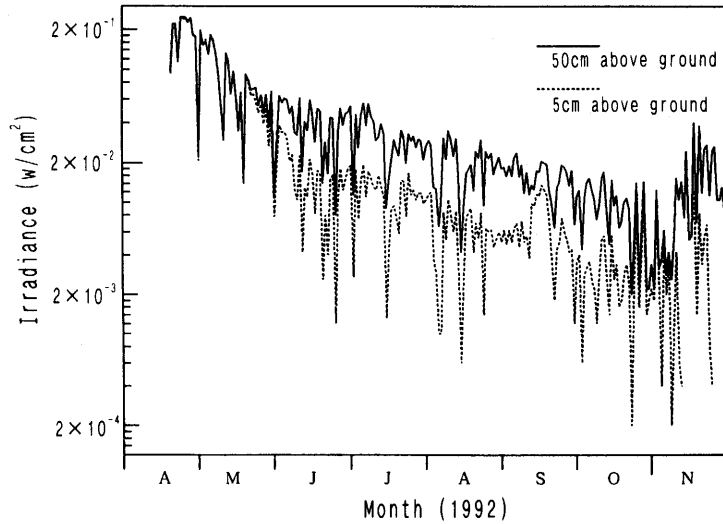


図-3 ギャップにおける地上高5cmおよび50cmにおける日射量の季節変化.

Fig. 3. Seasonal change of daily cumulative irradiance at the height of 5cm and of 50cm above ground in a canopy gap in 1992.

冠の展葉完了後はほぼ安定した値をとった。実生の発生時期についてみると、シオジの実生は6月中旬から下旬にかけて一斉に発生し、サワグルミ実生は6月中旬に一斉に発生した。このように、両樹種の実生の発生時期には、サワグルミ実生の発生時期がやや早いものの、大きな違いは認められなかった。さらに両樹種の実生発生期間は、林冠木の葉の展開後の約1カ月間に集中していた。

実生の生育に及ぼす草本層による被圧について、ギャップ内の地上高5cmおよび50cmにおける日射量の日積算値の季節変化を図-3に示した。5月下旬から草本の成長にともなって、地上5cmと50cmにおける日積算日射量に差が現れ始め、その差は6月上旬から顕著になった。この差は、6月以降の実生の生育期間中常時認められた。

## 2) 実生の消長過程

実生の消長過程について、1991年春に発生した実生の生残曲線を図-4に示した。シオジ実生の生残曲線について、開放区と金網区との間に顕著な違いが認められた。開放区において、シオジ実生は発生直後から8月上旬にかけて全体の40%近くが死亡したが、金網区においては実生の発生直後の急激な減少は認められなかった。この急激な実生の減少の有無により、発生当年の10月中旬におけるシオジ実生の生残率は開放区で51.8%、金網区で82.1%と両区間に顕著な差が認められた。同年8月以降の実生の生残率の推移についてみると、開放区では実生個体数にはほとんど変化は認められなかったが、金網区でのそれは10月中旬まで徐々に減少した。発生翌年秋のシオジ実生の生残率についてみると、開放区(30.0%)の方が金網区(27.9%)よりも高かった。一方、サワグルミの実生数は金網区、開放区ともに発生後急激に減少した。発生当年の10月中旬のサワグルミ実生の生残率は、開放区で35.6%、金網区で10.0%と、開放区の方が高かった。

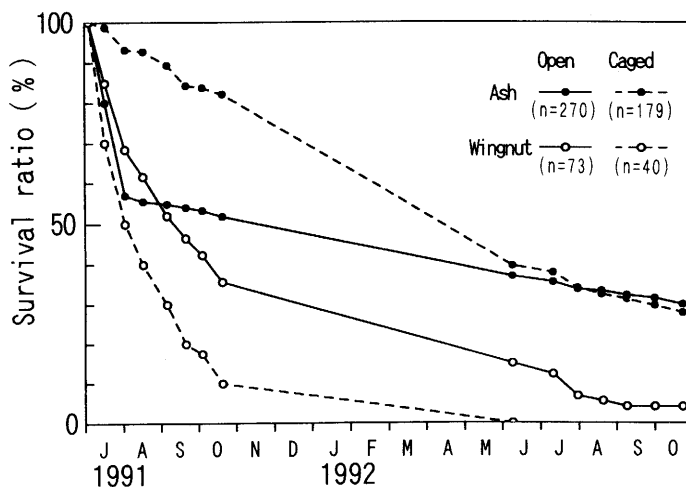


図-4 1991年6月に発生したシオジおよびサワグルミ実生の生残曲線。

Fig. 4. Survivorship curves for ash and wingnut seedlings germinated in June, 1991. Each number in parenthesis is the total number of seedlings at four plots; in a small gap, in a gap, crown edge and under a wingnut crown.

た。発生翌春の金網区におけるサワグルミ実生の生残率は0.0%であった。また開放区では、実生発生翌年の10月中旬の生残率は4.1%と低いものの、実生の生残が認められた。

草本層の被度についてみると、ギャップおよび小ギャップではサイズの大きいウバミスウやギンバイソウが高い被度で生育しており、すべて90%を上回った。一方、シオジ林冠下では各々4%と40%、サワグルミ林冠下では50%と比較的低めだった。被度の高さは林床の明るさとはほぼ正の相関があるものと考えられた。シオジおよびサワグルミ実生の生残率がプロットの違いによってどのように違うかを知るために、プロットごとの実生生残率を表-1に示した。金網の有無によるシオジ実生の生残率については、すべてのプロットにおいて、金網区における実生の生残

表-1 1991年に発生したシオジとサワグルミ実生のプロットごとの発生数および生残率  
Table 1. Seeding number and survival for ash and wingnut germinated in 1991

Plot	Survival rate (Seedling number)			
	Ash		Wingnut	
	Caged	Open	Caged	Open
Under a wingnut crown	94.2 (52)	43.9 (107)	0.0 ( 7)	0.0 (16)
Crown edge	78.2 (55)	66.0 ( 94)	3.8 (26)	35.2 (34)
In a gap	52.0 (50)	30.6 ( 49)	18.1 (11)	48.1 (27)
In a small gap	65.2 (46)	32.0 ( 50)	11.1 ( 9)	22.2 ( 9)
Under an ash crown		57.1 ( 70)		40.0 ( 5)
Under an ash crown		26.8 ( 82)		0.0 ( 2)

Survival rate is the percent of number of seedlings of October 13 in 1991 to that of July 2 in 1991. Seedling number is the sum of seedlings germinated in 1991.

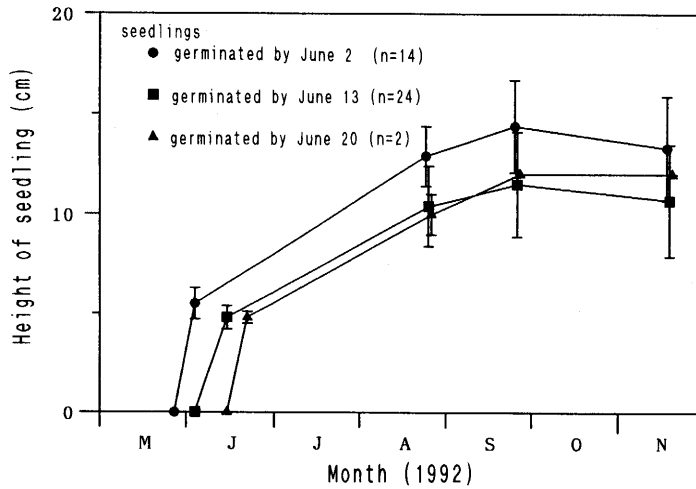


図-5 草本除去区におけるサワグルミ実生の樹高成長。

Fig. 5. The height growth of wingnut seedlings in the plot to which herb removal treatment was given in 1992.

率が開放区よりも高かった。開放区において1991年6月にシカによる草本層の食害が観察された。開放区におけるシオジ実生の生残率はシオジ林冠下(26.8%)およびギャップ(30.6%)で低く、林縁部で高かった(66.0%)。金網区におけるシオジ実生の生残率はギャップにおいて低く(52.0%)、サワグルミ林冠下で高かった(94.2%)。このように、林床の明るさは直接シオジの実生の生残率に影響を及ぼさなかった。一方、金網の有無によるサワグルミ実生の生残率は、すべてのプロットで開放区における値が金網区における値よりも大きかった。サワグルミ実生の発生当年10月中旬までの生残率は、開放区ではギャップで高く(52.0%)、サワグルミ林冠下およびシオジ林冠下では0.0%だった。金網区においても開放区と同様の結果を示し、とりわけサワグルミ林冠下においては、金網の有無によらず、秋までにすべての実生が消滅した。実生の減少に関する要因には、7月に菌害が多く、7月下旬にかけて乾燥害が多く観察された。消失個体のほとんどは、消失前に乾燥や菌害によって子葉および本葉が脱落し、主軸と茎頂だけがかろうじて生きている状態であった。

サワグルミ実生の生残に及ぼす光の影響について、草本除去区における実生の成長経過を図-5に示した。林内およびギャップ内無処理区におけるサワグルミ実生の低い生残率とは対照的に、ギャップ内草本除去区におけるサワグルミ実生の生残率は81.6%とかなり高かった。さらに、発生時期別の成長を見ると、6月2日までに発生した実生の9月下旬における実生高が、6月3日~13日までに発生した実生のそれに比べて約3cm高かった。なお、9月から11月にかけての実生の高さに減退が認められるが、これはシュートが枯れ下がった個体によるものである。このことから春の発芽時期のわずかな差が、発生年秋における実生高に少なからず影響することが分かる。

## 5. 考 察

種子発芽から実生定着までの段階は、死亡率が最も高い不安定な段階である。この不安定な段階における実生の危険回避手段のひとつとして、発芽時期に集中や分散がみられ、樹種によって実生の発生パターンが異なる。すなわち、林内などの比較的環境が安定している立地で生育するトドマツやアカエゾマツなどの種子の発芽は、ある時期に一斉に起こる。一方、環境変動が大きいギャップに生育するカンバ類などの樹種の種子の発芽は、春から晩秋までの長期間をとおして起こる(小山・林田, 1990)。ある樹種について発芽期間が長期に及ぶことは、種子の休眠打破に要する期間に大きな差があることを示唆している。

シオジとサワグルミの実生の発生についてみると、シオジ実生の発生は林冠木の展葉が終わった6月にほぼ集中していた(図-2)。シオジが属するトネリコ属の種子には発芽阻害物質が含まれ、その休眠打破には低温湿層処理が必要であると考えられる(畑野・佐々木, 1987)が、この発生時期の集中は、冬期の低温によってすべての種子の休眠が打破されたことを示唆している。サワグルミの種子の特性に関する報告はないが、サワグルミ実生の発生が林冠閉鎖後の6月にほぼ集中していた(図-2)ことから、サワグルミの種子の休眠打破は種子落下翌春までに完了するものと考えられる。シオジおよびサワグルミの種子の発芽パターンは、一斉型であることから比較的安定した環境下に適合しているものと考えられる。秩父山地におけるシオジの生育立地は、一般に河岸や崖錘斜面で、その林床に広く存在する礫は一面が苔類に覆われていることから、礫の移動がほとんど無い安定した立地であると考えられる。サワグルミ林の立地については、その更新地に強度あるいは弱度の攪乱がみられる(佐藤, 1992)。しかし、実生の発生パターンから、サワグルミは典型的な先駆樹種ではない(佐藤, 1992)ことが示された(図-2)。

閉鎖林冠下において、シオジ実生は比較的高い率で生残し(表-1)、稚樹( $H < 1.3$  m)として数年間生存する(木佐貫ほか, 1992)が、サワグルミ実生のほとんどは発生当年に死亡した(図-4, 表-1)。このために林冠下の稚樹バンク(Grime, 1977)には、サワグルミは存在せず、ほとんどがシオジの稚樹のみによって構成されていた。このことから、シオジは耐陰性が比較的高いものと考えられる。一方、林冠下の若木層( $1.3 \text{ m} < H < 10 \text{ m}$ )にみられるサワグルミについては、その樹高成長経過から林内小ギャップに由来するものと考えられる(木佐貫, 1993)。

ブナの実生の生残過程において、主な減少要因には、ササなどの植被による被圧(Nakashizuka, 1982)、菌害による立枯(前田, 1988; Sahashi *et al.*, 1994)などが報告されている。ササを欠くシオジ林の林床では、草本類や鮮苔類の繁茂がみられ、なかでも、シオジやサワグルミ実生よりもサイズがかなり大きいウワバミソウやギンバイソウなどは、実生の発生とほぼ同時に地表を覆い始めるため、林床の日射量の急激な減少が起こる(図-3)。これらの大型草本を除去した草本除去区において、サワグルミ実生の生残率がかなり高く良好な成長経過を示した(図-5)。このことから、草本による被圧がサワグルミの実生の生残に大きな影響を及ぼしているものと考えられた。

1991年7月における実生の急激な消失は、当年生のシオジ実生で著しかったが、サワグルミ実生では顕著ではなかった(図-4)。調査区においては腐植層が厚いため、シオジとサワグルミの発芽後間もない実生は非常に抜けやすい。このため、消失した実生の大部分は動物による被食を受けた際に抜かれたものと考えられる。1992年に発生したサワグルミ実生の減少要因について

も消失が最も多かった。しかし、消失したサワグルミ実生については、葉が萎れるなど葉数が著しく減少した後に消失したことから、動物による食害に起因する減少であるとは考えにくく、生理的な枯死によるものと考えられた。光要求性が比較的高いとされるサワグルミ（瀬川ほか、1974; 佐藤, 1992）の実生の発生年秋における生残率については、開放区での生残率が金網区での生残率よりも顕著に高かった（図-4）。したがって、草本が動物によって食害を受けた場所では、地表面の明るさが増すため、食害を受けなかった実生のその後の生残率は高いものと考えられた。シカによる適度の食害は単に実生の個体数を減少させるだけではなく、草本層が除去されることによって実生を被圧から開放することになり、生残した実生の定着に対して有効に働くものと考えられた。実生の発生翌春における生残率についてみると、シオジ実生の生残率は開放区と金網区との間にはほとんど差が認められなかった（図-4）。金網区のシオジ実生は動物による食害を回避したため発生当年では開放区よりも高い生残率を示したが、草本による被圧は開放区よりも大きいために生残率が低下したものと考えられた。一方、サワグルミの金網区における実生は、発生翌春までに全個体が死亡した。これは、金網区のシオジと同様に、サワグルミ実生が草本による被圧によって物質生産を行えなかったためと考えられる。また、開放区および草本除去区における生残率の高さならびに金網区における生残率の低さは、サワグルミ実生の定着には、ギャップ内であってもシカなどの草食獣などによる規模の大きい草本層の破壊が必要であることを示唆するものと考えられる。

## 要 旨

東京大学秩父演習林内の山地帯溪畔林において、森林更新の初期過程を推察するために、優占樹種であるシオジとサワグルミについて、その実生の発生様式および消長について追跡調査を行った。さらに、実生の消失要因について検討するために、林床の日射量測定ならびに金網区の設置によるシカ食害回避試験を行った。

シオジおよびサワグルミの実生は、林冠木の開葉完了直後に集中して発生した。シオジ実生は、発生年秋には金網区での生残率(82.1%)が開放区(51.8%)よりも高かったが、翌年秋には金網区での生残率(27.9%)が開放区(30.0%)よりも低かった。サワグルミ実生については、発生年秋は開放区での生残率(35.6%)が金網区(10.0%)よりも高かったが、発生翌春までに両区ともにほとんどが死亡した。

シカによる食害はシオジの実生の減少圧となるが、上層を覆う草本の除去の効果もあるため、生残個体にとってはその後の定着率の高さに寄与するものと考えられる。一方、サワグルミの実生の定着には、さらに規模の大きい草本層の消失が必要であるものと考えられる。

**キーワード:** シオジ, サワグルミ, 実生, 生残過程, 食害

## 引 用 文 献

- GRIME, J. P.: Plant strategies and vegetation processes. 222 pp., John & Sons, Chichester, 1979.  
 生原喜久雄・相場芳憲・井上一彦・カダール ソエトリスノ: 北関東地方におけるシオジの更新に関する研究. 東京農工大演報, 26, 9-45, 1988.  
 畑野健一・佐々木恵彦: 樹木の生長と環境. 383 pp., 養賢堂, 1987.  
 堀田 満: 植物の分布と分化. 植物の進化生物学 III. 400 pp., 三省堂, 1974.



- 梶 幹男: 秩父地方山地帯天然林の更新に関する基礎的研究. 83 pp., 平成2年度科研費研究成果報告書, 1991.
- 木佐貫博光・梶 幹男・鈴木和夫: 秩父山地におけるシオジ林の林分構造と更新過程. 東大演報, 88, 15-32, 1992.
- 木佐貫博光: 秩父山地溪畔林におけるシオジおよびサワグルミの個体群動態. 東大修論, 77 pp., 1993.
- 小池由紀男: シオジの花部構造, 分布およびシオジ林の生態学的研究. 東大卒論, 93 pp., 1965.
- 小山浩正・林田光祐: 北海道の針広混交林におけるかき起こし地の更新初期の動態 (II)—当年生実生の発生パターン—. 日林論, 101, 449-450, 1990.
- 倉田 悟: 原色日本林業樹木図鑑第1巻. 331 pp., 地球出版社, 1964.
- 前田禎三: ブナの更新特性と天然更新技術に関する研究. 79 pp., 宇大農学術報告特輯, 46, 1988.
- NAKASHIZUKA, T. and NUMATA, M.: Regeneration process of climax beech forests. I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. Jap. J. Ecol., 32, 57-67, 1982.
- 中静 透・山本進一: 自然攪乱と森林群集の安定性. 日生態会誌, 37, 19-30, 1987.
- SAHASHI, N., KUBONO, T. and SHOJI, T.: Temporal occurrence of dead seedlings of Japanese beech and associated fungi. J. Jpn. For. Soc., 76(4), 338-345, 1994.
- SAKAI, A. and OHSAWA, M.: Topographical pattern of the forest vegetation on a river basin in a warm temperate hilly region, central Japan. Ecol. Res., 9, 269-280, 1994.
- 佐藤 創: サワグルミ林構成種の稚樹の更新特性. 日生態会誌, 42, 203-214, 1992.
- 瀬川幸三・加藤亮介: 新里地方におけるサワグルミ天然林の成長. 日林東北支誌, 26, 72-74, 1974.  
(1995年1月19日受付)  
(1995年5月9日受理)

### Summary

Survival rate of ash (*Fraxinus spaethiana*) and wingnut (*Pterocarya rhoifolia*) seedlings was studied to make clear the early stage of regeneration process at the riparian forest in the Tokyo University Forest at Chichibu, the central part of Japan. Some caged plots were also set to estimate the deer grazing damage on seedlings.

Most of ash and wingnut seedlings germinated just after the flushing of the canopy trees had completed. The survival rate of ash seedlings in caged plots was higher than one in open plots in the first year, but became lower in the second year. The survival rate of wingnut seedlings was higher in open plots than in caged plots, but most of the seedlings died by the beginning of next spring.

The deer grazing would make diminution of herbs as well as the number of ash seedlings decrease. So it is probable that moderate grazing by deer may contribute to the establishment of ash seedlings escaped from grazing. The removal of herb layer may be necessary for the establishment of wingnut seedlings as well as canopy gap.

**Key words:** Ash, Wingnut, Seedling, Survival process, Grazing

# Genetic Variations of Glycerate Dehydrogenase in Japanese Spruces (*Picea* spp.)

Tshio KATSUKI, Yuji IDE and Kazuo SUZUKI

To advance classification and identification in Japanese spruces based on morphological characteristics, genetic variations were studied intraspecifically and interspecifically. The genotype which consisted of 5 genes for the isozyme of Glycerate Dehydrogenase (G2DH) was decided about 394 individuals of 7 populations of natural forests and 12 populations of planted trees. As to gene frequencies, 19 populations were divided into 3 types. These types are considered to be reflected on genetic variations of each species, therefore G2DH is an useful means for identification of spruces in Japan. The result indicated clear difference between *Picea shirasawae* and *P. bicolor*, but did not show any considerable difference between *P. shirasawae* and *P. koyamai*.

# The Survival Process of Ash (*Fraxinus spaethiana* Ling.) and Wingnut (*Pterocarya rhoifolia* Sieb. et Zucc.) Seedlings at the Riparian Forest at Chichibu Mountains

Hiromitsu KISANUKI, Mikio KAJI and Kazuo SUZUKI

Survival rate of ash (*Fraxinus spaethiana*) and wingnut (*Pterocarya rhoifolia*) seedlings was studied to make clear the early stage of regeneration process at the riparian forest in the Tokyo University Forest at Chichibu, the central part of Japan.

Most of ash and wingnut seedlings germinated just after the flushing of canopy trees had completed. The survival rate of ash seedlings was higher in caged plots than in open plots. Most wingnut seedlings died by the next spring.

Moderate grazing by deer may contribute to the establishment of seedlings escaped from grazing, because this would make the number of herbs diminish.