

秩父山地におけるシオジ林の林分構造と更新過程

木佐貫博光*・梶 幹 男**・鈴木和夫*

Structure and Regeneration Process of Ash (*Fraxinus spaethiana* Ling.) Stands in Chichibu Mountains

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

I. はじめに

日本海側のブナ林や亜高山帯のシラビソ林、オオシラビソ林からは、森林の構造および再生過程に関する数多くの情報が得られており（大沢, 1981; 浅野, 1983）、森林は発達段階の異なるモザイク構造をしているという再生複合体説（WATT, 1947）や更新の契機となるギャップ形成および更新単位となるギャップサイズの重要性（WHITMORE, 1975, 1990; 山本, 1981）が指摘されてきた。これらの研究の多くは山腹部分の緩斜面で行われたもので、立地環境の違いによる多様な群落の集合体としての森林の一面を見たものである。

一般に、山地における森林立地は地形に応じて、尾根、山腹、谷の3つに区分でき、それぞれが土地的極相群落（山中, 1979）を形成している。例えば、気候的極相としてブナ林に代表される太平洋側の山地帯では、尾根部にモミヤツガなどの針葉樹林、谷部にはシオジ、サワグルミの優占する落葉広葉樹林が環境傾度に沿って分布している（上原, 1969）。これらの土地的極相林はそれぞれの立地に特徴的な林分構造や更新様式を持つものと予想される。

そこで、今回谷部斜面に成立する土地的極相林として、太平洋側冷温帯林の谷部の群落を代表するシオジ・サワグルミ林（堀田, 1971）をとりあげ、その構造を調べ、林分の再生様式を推察した。

II. 調査地と方法

1. 調査地の概況

関東山地中央部に位置する東京大学秩父演習林（埼玉県秩父郡大滝村）内のシオジの優占する天然林および二次林を調査対象とした。

天然林については、栃本地区の滝川右岸、山腹中部谷筋の崖錐斜面（標高約 1,000 m, N2°E, 傾斜角 30°）に 30 m×80 m の大きさの調査区（QP; Quadrat of primary forest）を設置した。QP 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天然林であり、人為による攪乱の記録はない。さらに、QP 内のギャップに 4 m×10 m の小方形区（QG; Quadrat in the gap）を設置し、QP 内の林冠下に 5 m×10 m の小方形区

* 東京大学農学部林学科,
Department of Forestry, Faculty of Agriculture, The University of Tokyo.

** 東京大学農学部附属秩父演習林
University Forest in Chichibu, Faculty of Agriculture, The University of Tokyo.

(QC; Quadrat under the canopy) を設けた。

二次林については、大血川地区の大血川東谷左岸、山腹下部の崖錐斜面（標高約 700 m, N22° E, 傾斜角 14°）に、30 m×50 m の大きさの調査区 (QS; Quadrat of secondary forest) を設置した。QS は、秩父演習林の設置年の 1916 年以前に伐採され、現在シオジが優占する林分であり、その周囲の林冠層にはシオジの他にケヤキ、トチノキ、サワグルミ、カツラなどかみられた。調査区内では、立木密度が高いために林冠層で個体間の競合が起こっており、枯損木がしばしば見受けられた。

群落的にはシオジ、ミヤマクマワラビ、オオバアサガラを標徴種とするイワボタン-シオジ群集（宮脇，1984）と、ギンバイソウとミヤマタニタデを標徴種とするヤマタイミンガサ-サワグルミ群集のギンバイソウ亜群集（宮脇，1986）に相当する群落と考えられた。

2. 調査方法

群落の構造を知るために、QP および QS 内に出現する樹高 1.3 m 以上の全個体について、胸高直径 (DBH)、樹高 (H) の測定および立木位置図の作成を行い、樹高 18 m 以上の個体について、樹冠投影図を描いた。シオジとサワグルミの幼齢段階での成長速度を把握するために、QG および QC において、シオジとサワグルミ稚樹 ($H < 1.3$ m) 全個体の高さを測り、芽鱗痕を数え齢を調べた。

半径成長および樹齢を求める目的で、QP では DBH が 10 cm 以上の個体、QS では樹高 5 m 以上の個体について、山側 1.3 m の高さコアを成長錐を用いて抜き取り年輪数および年輪幅を測定した。この年輪数に樹高 1.3 m に達するまでの年数を加えた値が真の樹齢であるが、本論文では地上高 1.3 m の年輪数、すなわち齢数を単に樹齢 (Age_{1.3}) とした。また、シオジとサワグルミには大径木が多いため、成長錐（測定限界：45 cm）では年輪の芯までのコアを得られない場合や、成長錐が年輪の芯を外れた場合が生じた。これに該当する個体については、樹齢が確定した個体の DBH と年輪数の関係（相関係数 $r=0.812$ ）から樹齢の推定を行った。なお、樹齢とサイズの関係については、QS を天然林の若齢段階として据え QP に含めて解析した。本論文では、コアの山側から中心までの長さを便宜的に半径と呼ぶことにする。

なお、毎木調査は 1990 年 3~4 月、成長錐によるコアの抜き取りは 4~5 月、稚樹の調査は 1991 年 4 月にそれぞれ行った。

III. 結 果

1. 林分構造

天然林の林分構造について、QP 内に出現する各樹種の樹高 1.3 m 以上の樹高階分布、胸高断面面積 (BA: basal area) および立木密度を表-1 に示した。BA と本数密度からシオジ、サワグルミおよびチドリノキの 3 種が QP での主要構成樹種であった。全樹種の樹高階分布は、樹高階 2~4 m, 30~32 m に 2 つの山を持っていた。林内には樹高階 12~24 m の個体がほとんど存在しないため、階層は明瞭に 2 層に分かれていた。下層は主としてシオジとサワグルミの小径木と低木のまま生活史を遂げるチドリノキによって覆われていた。

QP の空間的な構造に関して、立木位置、樹冠投影図および地形を図-1 に示した。シオジ若木 ($1.3 \text{ m} < H < 10 \text{ m}$) は林内にはほぼ普遍的に存在していた。一方、サワグルミの若木はシオジの林冠

表-1 天然林調査区(QP)の樹高階分布および種組成 ($H > 1.3$ m)
 Table 1. Height class distribution and basal area of trees ($H > 1.3$ m) in the quadrat of primary stand (QP)

Spp.	Height class (m)																N (/ha)	BA (m ² /ha)	RD (BA%)	
	1.3 -2	2 -4	4 -6	6 -8	8 -10	10 -12	12 -14	14 -16	16 -18	18 -20	20 -22	22 -24	24 -26	26 -28	28 -30	30 -32				32 -34
<i>Fraxinus spaethiana</i>	10	62	47	32	3	1	1	1	1	1	3	4	4	4	6	4	1	750	37.09	83.6
<i>Pterocarya rhoifolia</i>	5	20	9	17	4	2					1	2	2	1				263	5.85	13.2
<i>Hydrangea petiolaris</i>													1					4	0.06	0.1
<i>Acer carpinifolium</i>	5	52	33	24	17	6												571	1.29	2.9
<i>Pterostyrax hispida</i>					1	1												8	0.02	+
<i>Fagus crenata</i>							1											4	0.01	+
<i>Acer mono</i>																		4	+	+
<i>Callicarpa japonica</i>																		13	0.01	+
<i>Carpinus cordata</i>																		8	0.03	0.1
<i>Meliosma tenuis</i>																		42	0.01	+
<i>Alangium platanifolium</i>																		42	0.01	+
<i>Zelkova serrata</i>																		4	+	+
<i>Acer sieboldianum</i>																		4	+	+
<i>Acer tenuifolium</i>																		4	+	+
Total	26	154	92	74	26	9	1	1	1	1	4	6	5	8	5	1	1	1721	44.38	100.0

N: 本数 (number), BA: 胸高断面積 (basal area), RD: 相対優占度 (relative dominance), 調査面積: 30 m × 80 m.
 BA については 0.01 未満, RD については 0.1 未満を + で示した.

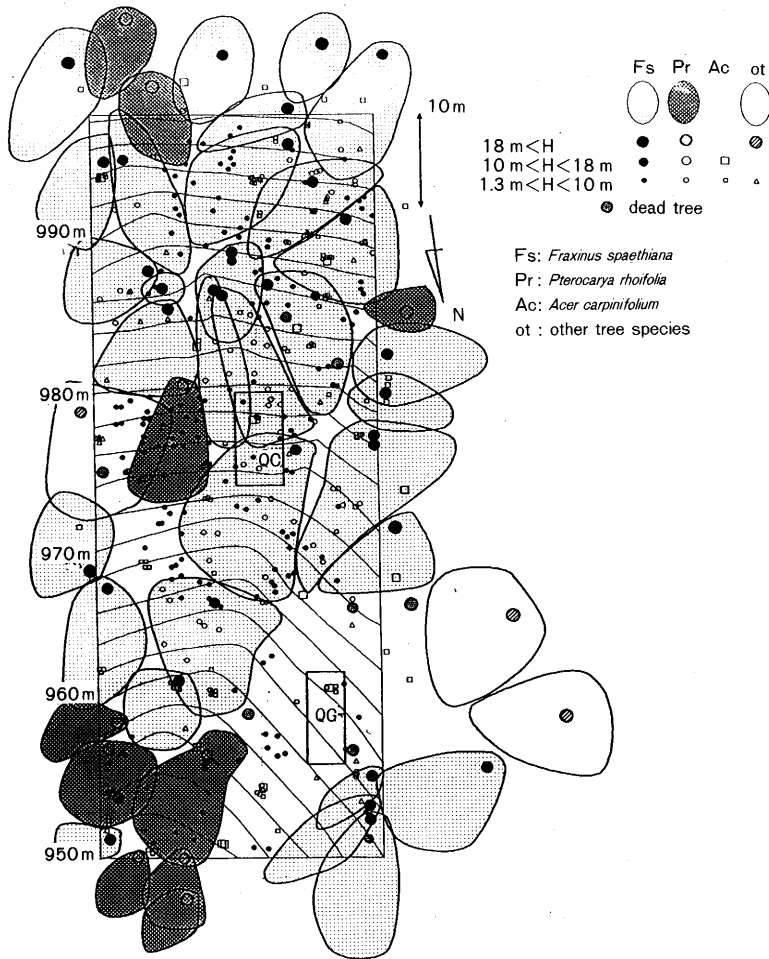


図-1 天然林調査区 (QP) の立木位置，樹冠投影および地形

Fig. 1. Distributional map of individuals and crown projection in the quadrat of primary stand (QP).

下には存在したがサワグルミ林冠下にはほとんど分布していなかった。

二次林の林分構造について，QSを構成する各樹種の樹高階分布，BAおよび立木密度を表-2に示した。QSは，高・亜高木層($H > 6$ m)でシオジが，低木層($H < 6$ m)でシオジとチドリノキがそれぞれ優占していた。シオジ以外の林冠木には，イタヤカエデ，サワグルミ，ケヤキおよびキハダが存在したが，イタヤカエデを除く3樹種の若齢木は下層にはごく小數存在していたに過ぎなかった。林分の階層構造は，林冠に達する直前の個体が数多く存在しており，未分化の状態であった。しかし，林冠直下の樹高18 m未満の個体には，林冠層の被圧によって先枯れ状態のものが数多くみられたので，今後林冠と下層が分化しQPに近い構造に推移していくものと考えられた。

QSの空間的構造に関して，立木位置，樹冠投影図および地形を図-2に示した。ケヤキとサワ

表-2 二次林調査区(QS)の樹高階分布および種組成(H>1.3 m) in the quadrat of secondary stand (QS)

Spp.	Height class (m)																	N (/ha)	BA (m ² /ha)	RD (BA%)
	1.2	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28					
<i>Fraxinus spaethiana</i>	4	4	2	6	8	10	6	8	10	3	16	18	8	4		673	19.40	75.3		
<i>Acer mono</i>			5			1			1	1		2				33	1.05	4.1		
<i>Pterocarya rhoifolia</i>		1										1				13	1.82	7.1		
<i>Zelkova serrata</i>	1	2									1					27	2.35	9.1		
<i>Phellodendron amurense</i>										1						7	0.49	1.9		
<i>Pterostyrax hispida</i>	4	3							1							47	0.01	0.0		
<i>Acer nikoense</i>									1							13	0.13	0.5		
<i>Hydrangea petiolaris</i>								1								13	+	+		
<i>Meliosma myriantha</i>								9								27	0.05	0.2		
<i>Acer carpiniifolium</i>	19	50	22	2	1											620	0.42	1.6		
<i>Callicarpa japonica</i>	1	8														60	0.01	+		
<i>Acer argutum</i>	3	5														53	0.01	0.1		
<i>Zanthoxylum piperitum</i>																13	0.01	+		
<i>Aesculus turbinata</i>	1															13	+	+		
<i>Acer palmatum</i>																7	+	+		
<i>Lindera obtusiloba</i>																7	+	+		
<i>Carpinus cordata</i>																7	+	+		
<i>Clethra barbinervis</i>																7	+	+		
<i>Clerodendron trichotomum</i>																7	+	+		
<i>Euonymus sieboldianus</i>																7	+	+		
<i>Hydrangea scandens</i>																7	+	+		
<i>Alangium platanifolium</i>	1															7	+	+		
<i>Acer micranthum</i>	1															7	+	+		
Total	35	86	29	9	19	6	8	7	12	5	16	19	11	1	1673	25.77	100.0			

N: 本数 (number), BA: 胸高断面積 (basal area), RD: 相対優占度 (relative dominance), 調査面積: 30 m × 50 m.

BA については 0.01 未満, RD については 0.1 未満を + で示した.

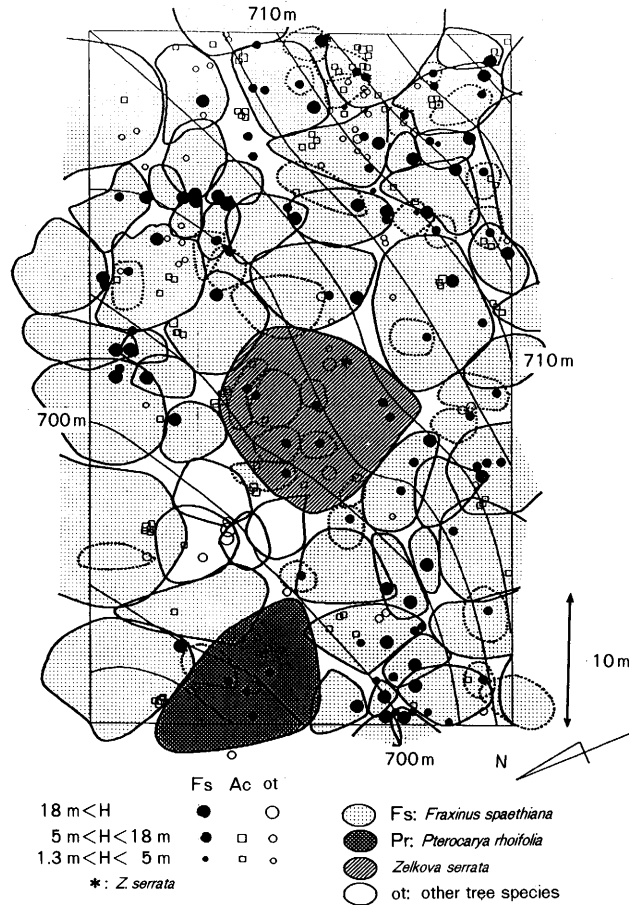


図-2 二次林調査区(QS)の立木位置、樹冠投影および地形

Fig. 2. Distributional map of individuals and crown projection in the quadrat of secondary stand (QS).

グルミが大きい樹冠を形成しており、その下層にはケヤキおよびサワグルミは存在せず、シオジの小径木のみが存在していた。林冠層のその他の部分はほとんどシオジによって構成されていた。

2. 樹齢構造

樹高 1.3 m に達する年数は、シオジで 4~11 年、サワグルミで 4 年の値が示されている (小池, 1965) が、シオジ 9 例、サワグルミ 1 例と試料数が十分でない。また、後で示すように同齡稚樹個体の高さに大きなばらつきが認められる。本論文ではこのような点を考察から省いた。

a) 樹齢の頻度分布

林分の齡構造を知るために、QP 内の DBH が 10 cm 以上の個体および QS 内の樹高が 5 m 以上の個体について、それらの樹齡階分布を図-3 に示した。

QP でのシオジの樹齡階分布は、樹齡階 150~160 年に山をもち、140~190 年まで連続した分

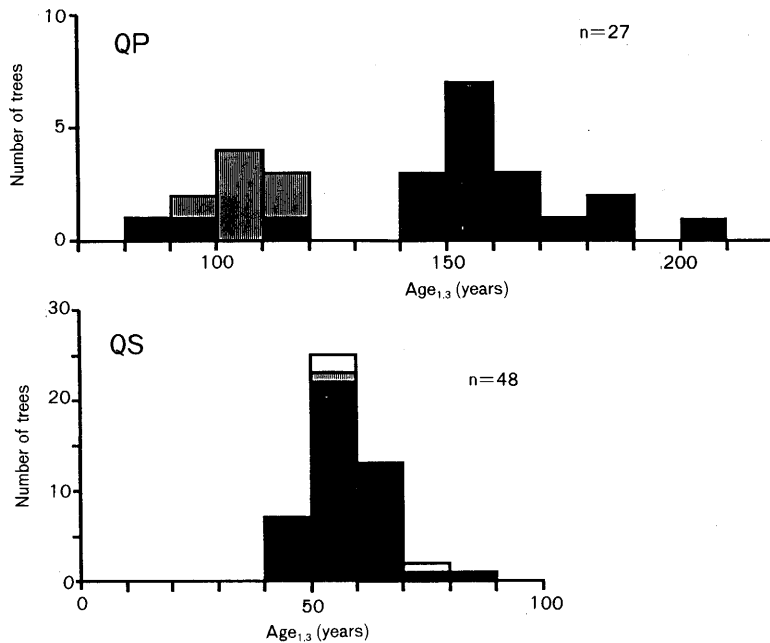


図-3 QP ($DBH > 10$ cm) および QS ($H > 5$ m) における樹齢頻度分布
黒塗り、縦縞および白抜きはそれぞれシオジ、サワグルミおよびその他の樹種を示す。

Fig. 3. Age structure of trees in QP ($DBH > 10$ cm) and QS ($H > 5$ m). Solid, striped and open columns show the ash, the wingnut and the other tree species, respectively.

布を示す一群と、個体数は少ないが樹齢階 80~120 年に分布する一群の 2 つの樹齢群が認められた。一方、サワグルミの樹齢階分布は、樹齢階 90~120 年に集中していた。

QS での全樹木の樹齢階分布は、約 80 年前に林冠木を伐採したために、樹齢 50~60 年に山をもつ一山型分布を示したが、樹齢 70~90 年の個体も小数であるが認められた。

b) 樹齢とサイズとの関係

樹齢とサイズの関係について、樹齢と樹高の関係を図-4 に示した。同図において、樹高 12 m のシオジの樹齢が約 150 年であった（この個体は、閉鎖したシオジ林冠下に位置し、形態的な傷害は認められない）ことから、シオジの耐陰性がある程度高いことが裏付けられた。約 60 年生までのシオジは、46 年生で樹高 28 m の個体が存在する一方、42 年生で樹高 6 m の個体が存在するなど、それぞれの個体の樹齢の幅に対する樹高のばらつきが大きかった。現在小さいサイズの個体は、発生年度のわずかな遅れによって被圧され、伸長成長に大きな影響が現れた結果と考えられた。

3. 稚樹群の構造

a) 種組成とサイズ構成

QG を設置したギャップは、面積が 400 m² 以上と比較的大きく、1987 年秋以降、1988 年の 6 月以前に形成されたものであった。形成後約 3 年経過したギャップ内稚樹群、および閉鎖した林冠下における稚樹群の樹種別樹高階分布を表-3 に示した。

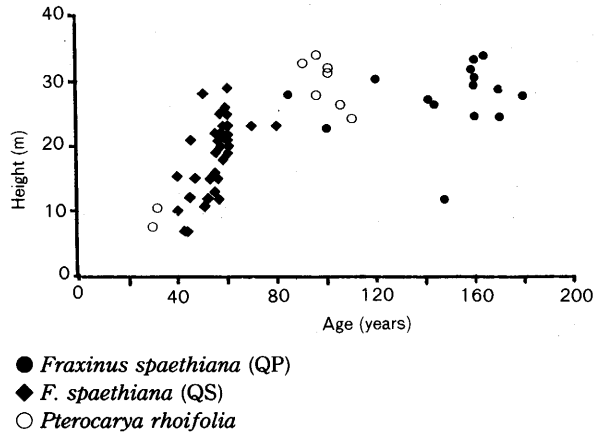


図-4 シオジおよびサワグルミの樹齢と樹高の関係

Fig. 4. Relation between age and height of trees of ash and wingnut.

表-3 ギャップ (QG) および林冠下 (QC) における稚樹の樹高階分布 ($H < 1.3$ m)

Table 3. Height class distribution of seedlings ($H < 1.3$ m)

Spp.		Height class (cm)									Total	
		0 -10	10 -20	20 -30	30 -40	40 -50	50 -60	60 -70	70 -80	80 -90		
QG	<i>Fraxinus spaethiana</i>	シオジ	71	58	13	4	2		1	3	2	154
	<i>Pterocarya rhoifolia</i>	サワグルミ	19	80	42	20	14	6	3		2	186
	<i>Alangium platanifolium</i>	ウリノキ			5		2					7
	<i>Acer carpinifolium</i>	チドリノキ			1							1
	<i>Betula grossa</i>	ミズメ			1							1
	Total		90	140	60	24	18	6	4	3	4	349
QC	<i>Fraxinus spaethiana</i>	シオジ	21	19	3			1	1			45
	<i>Pterocarya rhoifolia</i>	サワグルミ	1									1
	Total		22	19	3	0	0	1	1	0	0	46

QG: in the gap (4 m × 10 m), QC: under the closed canopy (5 m × 10 m).

ギャップ内稚樹群は林冠構成種であるシオジとサワグルミの両樹種がほとんどを占めており、ミズメなどの先駆樹種は極めて僅かであった。同表において、シオジは樹高階 0~10 cm に、サワグルミは樹高階 10~20 cm にそれぞれ最頻値があった。平均樹高はシオジが 13.8 cm、サワグルミが 22.3 cm で後者の方がサイズの大きい個体が多く存在した。

このギャップに出現した若木は、シオジが 12 本、サワグルミが 1 本で前者の方が圧倒的に本数が多かった。シオジの若木は全てギャップ形成以前から生育していた実生起源の前生樹であり、サワグルミの若木は幹折れ木 (gap maker のひとつ) からの萌芽であった。

一方、閉鎖した林冠下の稚樹群は、QG よりも本数密度が低く、ほとんどシオジが占めておりサワグルミは 1 本だけ存在した。樹高階分布では、シオジに樹高 20 cm を越す個体が少なかった。

b) 稚樹群の齢構成

稚樹群の齢構成を知るために、QG および QC の稚樹について、樹齢の頻度分布を図-5 に示した。

QG では、シオジの稚樹はギャップ形成前後の発生個体に本数のモードがあり、樹齢は9年まではほぼ連続していた。QC 内シオジ稚樹の樹齢の頻度分布は、樹齢3年の個体（1988年発生個体）に本数モードがあり、樹齢1~8年まで連続して分布していた。このように、シオジ稚樹の樹齢頻度分布はギャップと林冠下で同様の傾向を示した。なお、当年生の稚樹数が少ない原因は、シオジの種子生産に豊凶があり、調査前年の1989年が不作年に当たった（生原，1988；梶，1991b）ためと考えられた。

QG におけるサワグルミ稚樹のほとんどは、ギャップ形成後に発生した2年生および3年生の個体であり、樹齢5年以上の個体は極めて小数であった。サワグルミの種子生産にはシオジほどの年変動はみられないが、1989年は不作年（梶，1991b）であったため、当年生実生は存在しなかった。一方、ギャップと比べて暗い光条件下にあるQCにおいては、サワグルミ稚樹は2年生が1個体存在するのみであった。このように、サワグルミ稚樹は鬱閉した林冠下にはほとんど存在しないが、ギャップ内ではギャップ形成年以降に発芽した個体が数多く存在していた。

シオジとサワグルミの生育初期段階での伸長成長を比較するために、稚樹の樹齢と高さの関係を図-6 に示した。

QG において、サワグルミ稚樹群には著しく急成長を示す個体が存在し、同齢個体間のばらつきが大きかった。シオジ稚樹群の齢の増加に伴う樹高の伸びは鈍く、サワグルミ稚樹群のそれとは明らかな違いが認められた。林内シオジ稚樹群における同齢個体間の樹高のばらつきがごく僅かであるのに対して、ギャップ内シオジ稚樹群における同齢個体間の樹高のばらつきは明らかに大きかった。しかし、QG および QC のそれぞれの齢ごとの樹高の平均値の差は2 cm 前後であったので、平均樹高には大きな違いは認められなかった。

4. 半径成長

樹齢と空間分布の関係をj知るために、林冠木を樹齢群ごとに区分したQPの樹冠投影図を図-7に示した。斜面下部にまとまって分布するサワグルミ林冠木の周辺に位置するシオジ林冠木の樹齢は、樹齢に集中性が認められたサワグルミ林冠木群の樹齢に近く、斜面上部や西側に分布する

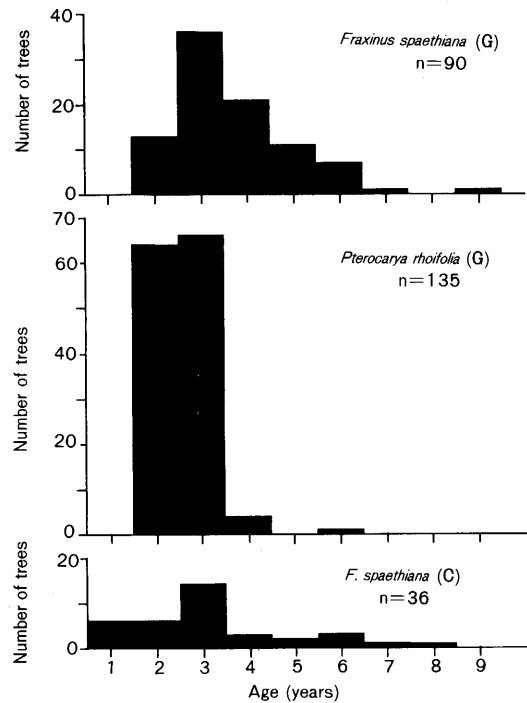


図-5 シオジおよびサワグルミ稚樹の齢分布
Gはギャップ内、Cは林冠下を表す。

Fig. 5. Age structure of seedlings of ash and wingnut.
G: in the gap, C: under the closed canopy.

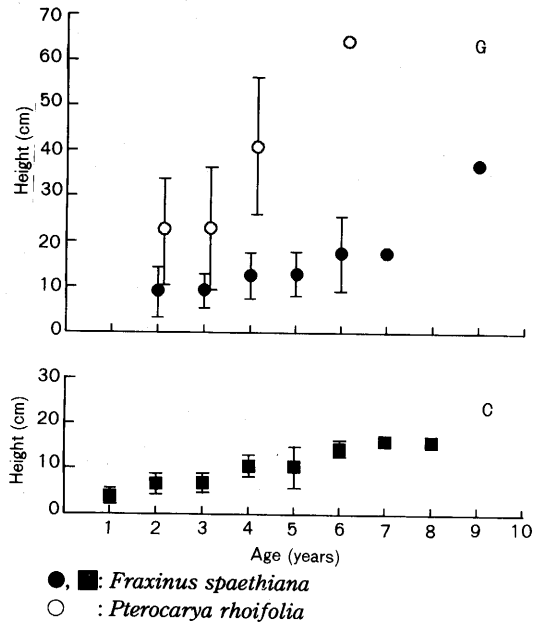


図-6 シオジおよびサワグルミの稚樹群の樹齢と高さの関係
G はギャップ内, C は林冠下を表す。縦線は標準偏差を示す。

Fig. 6. Relation between age and height of seedling groups of ash and wingnut.
G: in the gap, C: under the closed canopy. Data are means \pm SD.

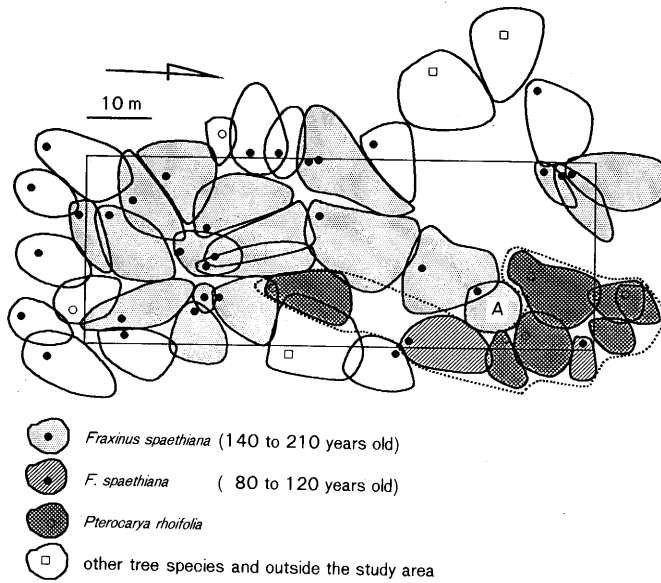


図-7 天然林調査区(QP)を樹齢階層別に区分した樹冠投影図
破線内は亜成熟相を示す。Aは図-8aのAと同個体である。

Fig. 7. Distribution of tree crowns classified by tree ages in the stand QP.
Inside the broken line is pre-mature phase. A is the same individual as A shown in Fig. 8a.

他のシオジ林冠木の樹齢とは隔たりがあった。従って、QP は空間的にギャップ相（ギャップ形成後約3年）、亜成熟相（樹齢80～120年）および成熟相（樹齢140～210年）の3相に区分された。

年輪幅が示す半径成長パターンによって、現在の林に至るまでに個体間競争や環境変化を推測することができる。そこで各相の成立過程を推測するために、QP 内の亜成熟相と成熟相の半径成長曲線を図-8a, b に示した。

成熟相のシオジは約1820年前後に発生・定着したものと推定された。さらに成熟相のシオジには、約40年の被圧期間をもち、1880年頃から急激な半径成長の増大を開始したシオジが存在していた（図-8a）。この成長量が增大した1880年とほぼ同時期に亜成熟相のシオジとサワグルミが定着していた（図-8b）。この事実は現在亜成熟相を構成する樹木の成立する箇所（図-7）に、1880年頃に比較的大きなギャップが生じたことを示唆している。

二次林の成立過程および個体ごとの成長経過を知るために、QS におけるシオジおよびその他

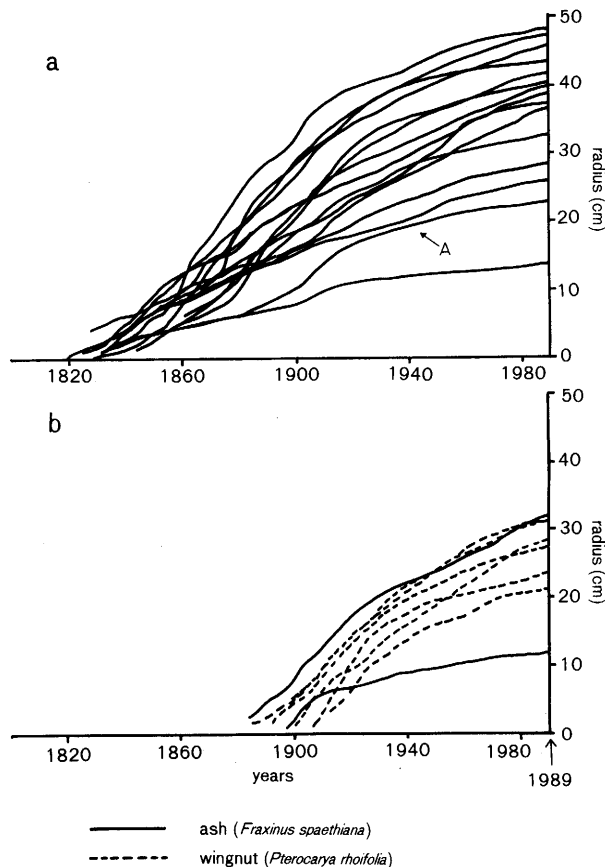


図-8a, b 天然林調査区(QP)におけるシオジとサワグルミの半径成長
 a: 成熟相, b: 亜成熟相, Aは図-8aのAと同個体である。

Fig. 8. Growth curves of ash and wingnut in the stand QP.
 a: mature phase, b: sub-mature phase. A is the same individual as A shown in Fig. 7.

の樹種の半径成長を図-9a, b に示した。a は林冠層のケヤキおよびサワグルミと、それらの樹冠下に生育するシオジのそれぞれの半径成長を示し、b は林冠層のケヤキおよびサワグルミに隣接する林冠層のシオジの半径成長を示す。図-9a から、サワグルミとシオジは現在ではそれぞれ林冠層と下層に分かれているが (図-2)、両種ともほぼ同時期に発生したことが分かった。林冠層のケヤキの樹冠下にはシオジの若木が多く存在していた (図-2)。ケヤキは地上高 1.3 m に達するのが、シオジよりも 10 年以上早かったために、ケヤキの樹冠下でシオジが被圧された状態にあることが分かった。サワグルミおよびケヤキの樹冠下に生育するシオジは、隣接する林冠層のシオジより数年遅れて発生し、早い時期からその半径成長は頭打ちとなっていた (図-9a, b)。以上のことから、QS では伐採後にケヤキやサワグルミが著しく成長し、その周辺にあったシオジは伸長成長が遅れたために生育初期から被圧されて下層に留まったが、それ以外の箇所ではほとんどシオジのみによって更新が行われ、現在のようなシオジの優占する林分に推移したものと推察された。

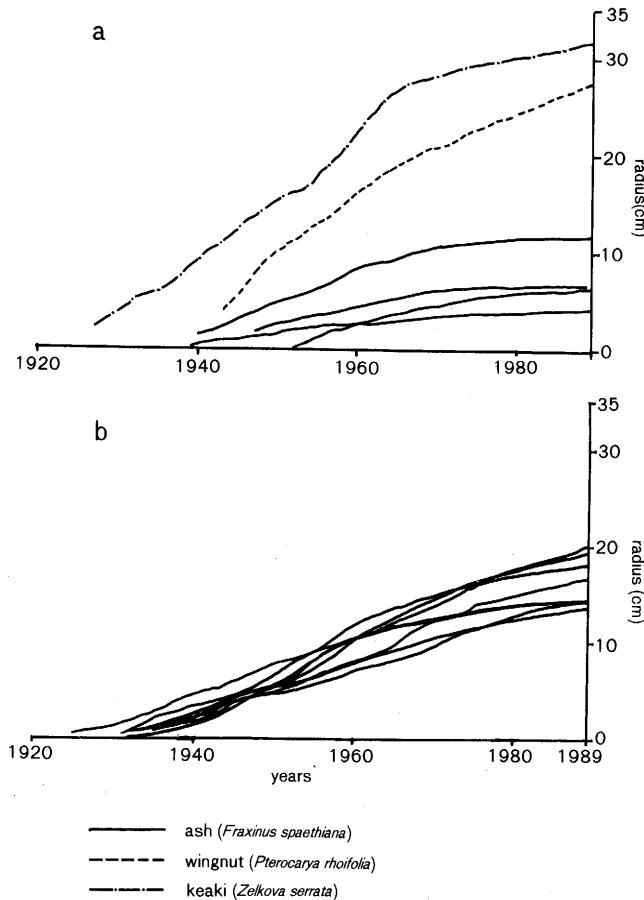


図-9a, b 二次林調査区 (QS) におけるシオジおよびその他の樹種の半径成長
Fig. 9a, b. Examples of growth curves of ash trees and the other species in the stand QS.

IV. 考 察

1. シオジ林の群落構造

シオジとサワグルミが優占する成熟した林分では、林冠に到達する直前の個体がほとんど存在せず、階層は2層に明瞭に区分された(表-1)。秩父山地のブナ、ツガ、シオジなどから成る温帯混交林では、シオジとサワグルミは、後継木の少ないいわゆる後継樹希少種である(TANAKA, 1985)と報告されているが、今回の調査では、シオジ林の下層には両樹種の稚幼樹がともに数多く存在していた(表-1)。この原因の一つとして、山地溪畔林は他の山地帯林と異なり後継稚樹の生残に大きな影響を及ぼすササ類を林床に欠く(山中, 1979)ことが考えられた。

天然林では、サワグルミ林冠木の樹冠下にはサワグルミの若木は全く存在せず、シオジの若木のみが数多く存在していた。一方、シオジの林冠下にはシオジとサワグルミの若木がともに数多く存在していた(図-1)。したがって、この現象は両樹種間の耐陰性の差だけから説明することは難しいと考えられる。そこで、このようなサワグルミ若木の分布の制限要因として、シオジとサワグルミの生物季節の違いが考えられた。両樹種の開葉時期についてみると、後者のそれは4月中旬から下旬、前者のそれは4月下旬から5月中旬で前者の方が開葉が遅い。さらに、林冠木の開葉に先立って下層の若木は開葉を始める。このためシオジの林冠下では、シオジ林冠木が開葉・展開し終わるまでの間に若木は光合成をある程度行うことが可能である。これに対して、サワグルミの林冠下では林冠木の開葉が早いために下層も早めに被陰され、特に耐陰性の低いサワグルミの若木の開葉期の光合成にマイナスの影響を及ぼすものと考えられた。

落葉時期についてみると、サワグルミはシオジよりも2~4週間早いことが今回の調査で観察された。この現象は丸山(1979)が、サワグルミを開葉も紅葉も早めで割合生育期間の短いタイプであるとしていることとも一致していた。したがって、サワグルミ林冠の下層では、林冠木の落葉後に、シオジ稚幼樹は光合成を行い冬芽を充実させることができると推測された。

以上のように両樹種の耐陰性の差異及び開葉時期と落葉時間のずれが下層の若木の分布様式に影響を及ぼしているものと推測された。

2. シオジ林の動態

以下、稚樹群の生育状況と林冠木の半径成長からシオジとサワグルミの耐陰性および伸長成長の差異について論じ、さらに樹齢構成に基づいて林分の成立過程および、ギャップ形成要因について考察を行う。

シオジ林の稚樹群の構成についてみると、既に述べたように、林冠下ではほとんどがシオジから成るが、ギャップではシオジおよびサワグルミによって構成されていた(表-3)。また、ギャップ内のサワグルミ稚樹個体群はギャップ形成後に発芽した(図-5)にもかかわらず、その速い伸長成長によりギャップ形成の数年前から存在していたシオジよりもサイズの大きい個体が多かった(図-6)。以上の点から考えて、サワグルミは光条件の良好なところでないとも稚樹の定着が難しい、いわゆるギャップ依存型の樹種であると考えられた。それに対して、シオジはギャップが形成されなくても稚樹の定着が可能であるから、サワグルミよりも耐陰性の高い樹種であるものと推測された。

高木の半径成長についてみると、シオジの中には成長が頭打ちの傾向を示し、被圧期間のある

個体が存在した (図-8a)。さらに、100年近くに及ぶ被圧に耐えている樹齢150年近いシオジ ($DBH=20$ cm, $H=12$ m) が存在していた (図-8a)。このことから、落葉広葉樹は一般に耐陰性が低いといわれるが、シオジは比較的被圧に耐えうる樹種であると考えられた。

一方、サワグルミの高木の半径成長には、数年間の成長の停滞はみられるものの顕著な被圧期間は認められなかった (図-8b)。さらに二次林においてサワグルミは林冠構成木だけで、若木がほとんど存在しないのに対して、シオジの若木は数多く存在していた (図-2)。これらの事実から、サワグルミはシオジほど長期間の被圧には耐えられない樹種であると考えられた。

樹高成長についてみると、地上高7.3 mに達した年数がサワグルミは22年であるのに対して、シオジは63年である (小池, 1965) こと、さらにギャップ内においてサワグルミの稚樹期の成長はシオジの成長よりも速いこと (図-6) から、より明るい環境下ではサワグルミがシオジよりも樹高成長が速くなると考えられた。従って、サワグルミは、光環境が良くなるとすばやく成長し林冠を占める生態的特性を有する、いわゆる早期成長樹種である (瀬川ら, 1974; 佐藤, 1988) と考えられた。

シオジ林冠木の樹齢分布は幅広いのに対して、サワグルミ林冠木のそれは集中している (図-3) ことと、サワグルミ林冠木およびシオジ林冠木の樹齢80~120年の個体は空間的にも集中分布している (図-7) ことから、同箇所は約110年前に大きなギャップが形成され、そこで一斉に更新したものと推定された。

上層木が伐採された後、稚樹によって再生した林分は、天然林にできたギャップからの再生とほぼ同様の再生過程をたどったものと考えられる。二次林の林冠層は現在その大半をシオジが占めている (表-2) ことから、稚樹が豊富に存在するところで林冠木の枯損あるいは幹折れギャップが形成されると、稚樹が更新パッチを形成し、ギャップの修復を行うものと推定された。

更新の契機であるギャップ形成をもたらす自然災害として、一般に台風などによる風倒が考えられるが、太平洋側の山地帯に生育するイヌブナに春の雨水害によって枝・幹が折損した被害木が数多く発生した例 (梶ほか, 1991a) があることから、原因をひとつに特定することは難しい。シオジの分布はイヌブナとほぼ同様に太平洋側に限られていることから、シオジも雨水害などの気象害を受けることが推測された。

調査した森林は大きい礫が堆積する崖錐斜面に形成されており、そこでは地際部に傷跡を有したシオジの個体がしばしば見られた。このことから、シオジ林においては土壤攪乱の頻度が高いものと考えられる。土壤攪乱の頻度、規模、およびその森林への影響力に関しては、今後継続して調査を行う必要がある。

その他、林冠木の寿命による枯死もギャップ形成要因のひとつとして重要である。樹木の寿命を樹種ごとに特定することは必ずしも容易ではないので、一定の地域における最高樹齢を便宜的に寿命とみなすと、調査区内で確認できたシオジの最高樹齢は201年であった (図-3) が、秩父山地における他の記録では、中津川の260年 (崎尾, 1988) がシオジの最高樹齢である。一方、サワグルミの最高樹齢は、115年であった (図-3)。サワグルミは樹齢80年を越すと心材腐朽が入る (小池, 1965) こと、松前半島の溪畔林における同種の寿命を約100年とする報告 (佐藤, 1988) があることなどから、サワグルミは比較的短命な樹種であると推測された。このように、シオジとサワグルミには大きな寿命の差が認められる。最高樹齢をシオジ260年、サワグルミ115年とすれば、サワグルミ林冠木の寿命による枯死にもなって生じるギャップの形成頻度は

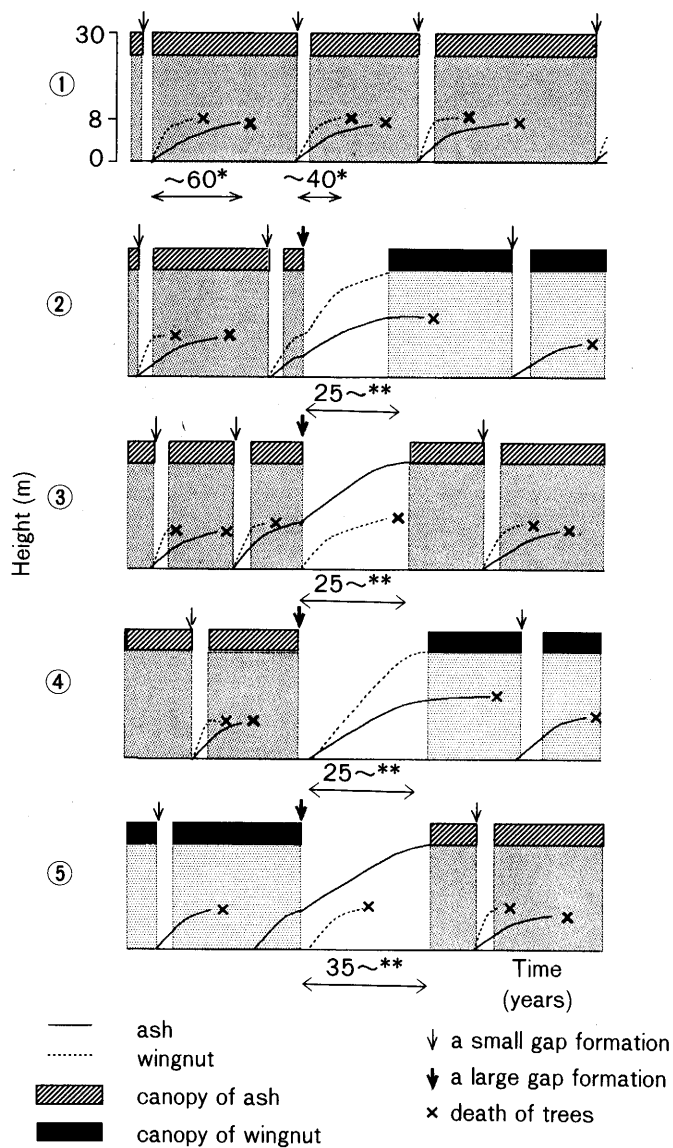


図-10 秩父山地のシオジ林の更新動態の模式図

Fig. 10. Diagrams of regeneration process of the ash stands in the Chichibu Mountains.
 1: When a large gap was formed in the canopy of ash-stand, seedlings of ash and wingnut would begin to grow but soon be suppressed by lateral branches of surrounding canopy trees. 2: When a large gap was formed within a short period after a small gap formation, the gap would be occupied by advance growth of wingnut trees. 3: When a large gap was formed within 20 years after a small gap formation, the gap would be occupied by advance growth of ash trees. 4: When a large gap was formed over 60 years after a small gap formation, the gap would be occupied by wingnut trees germinated after the large gap formation. 5: When a large gap was formed in the canopy of wingnut stand, the gap would be occupied by ash trees.
 *longevity of the advance growth, **shortest time to attain to the canopy layer.

シオジ林冠木の場合2倍以上となる。この寿命の差が、両樹種の混生する地域においてシオジが優位な生態的地位を占める一つの大きな原因であると考えられる。

以上の結果から、シオジ林は、既に存在している稚樹および若木が林冠層の疎開に対応し更新林分を形成するという様式で維持されているものと推定された。林床にすでに定着している実生・稚樹に由来する更新は稚樹バンク (seedling bank) 型の更新と呼ばれ (Grime, 1979), 稚樹層以上のサイズで更新にかかわる幼木個体群は幼木バンク (young tree bank) と呼ばれる (渡邊, 1986)。本論文では稚樹バンクと幼木バンクをあわせて稚幼樹バンクと呼ぶ。シオジ林の稚幼樹バンクの様相は、林冠木の種および稚幼樹が定着してからの経過時間に依存するものと推測された。すなわち、シオジの稚幼樹は比較的耐陰性が高く生存期間も長い。一方、サワグルミの稚幼樹はシオジよりも耐陰性が低く林内での生存期間も短い、伸長成長が早く、条件が整えばいち早く林冠に達することができる。さらにサワグルミに関しては、閉鎖林冠下に稚樹はほとんど存在しなかったが、若木は存在した。この若木は林冠に形成された小ギャップに起因するものと推測された。

以上のことを考えて、シオジ林の更新動態の模式図を図-10 に提案した。

①林冠に小ギャップが形成されると、下層では光環境の変化に対応してシオジとサワグルミの稚樹が伸長成長を開始し若木層に達する。小さなギャップは数年から数十年のうちに周囲林冠木の枝の伸長によって修復されるため、稚幼樹は被圧され始める。これらの稚幼樹は時間の経過にともない、まず耐陰性の低いサワグルミが枯死し、やがて耐陰性の比較的高いシオジも枯死するに至る。ある程度大きいギャップが形成されるまでは、林内ではこのような稚幼樹バンクの変動が頻繁に起こっているものと考えられる。このような変動を考慮して、ギャップ形成木 (gap maker) となる樹種の違いや、稚幼樹バンクの状態などによって、次のようなパターンを設定した。②~④はいずれもシオジが林冠木の場合で、林内の被圧期間について、②シオジとサワグルミの両稚幼樹が生存可能、③サワグルミは枯死するがシオジは生存可能、④両樹種の稚幼樹が枯死、の3段階を設定した。⑤はサワグルミが林冠木の場合の更新様式とした。

②被圧期間が短い場合には、稚幼樹バンクはシオジとサワグルミによって構成され、林冠が開くと樹高成長の速いサワグルミがすばやく林冠に達する。

③被圧期間が長い場合には、サワグルミの若木は枯れ、稚幼樹バンクはシオジのみとなり、シオジが次代の林冠木となる。

④ギャップ形成時に稚幼樹バンクがない場合 (長期間の被圧による稚幼樹の枯死、チドリノキや下層植生などによる被陰の影響) には、ギャップの修復はギャップ形成前後に発芽した実生個体によって行われる。この場合、樹高成長の速いサワグルミが林冠木になる。

⑤サワグルミが林冠木の場合、その林冠下にサワグルミはなく、シオジの稚幼樹バンクがあるのでシオジが次代の林冠木となる。

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教室の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。以上の方々に心よりお礼申し上げる。

要 旨

日本の太平洋側山地帯の代表的な溪谷林の一つであるシオジ林について、その更新過程を解析するために、秩父山地のシオジの優占する天然林について林分構造および構成木の成長経過を調査した。

林冠木の齡構成は 100~110 年と 150~160 年にモードをもつ 2 山型の分布を示し、前者は主にサワグルミが、後者はシオジのみが占めており、空間的にもそれぞれのグループがまとまって分布していた。このような齡構成と空間分布は、それぞれのグループがギャップから再生したことを示唆している。

シオジとサワグルミの若木 ($1.3\text{ m} < H < 10\text{ m}$) の分布様式を比較したところ、シオジの若木はシオジとサワグルミの林冠下のいずれにおいても広く分布していた。一方、サワグルミの若木は同種の林冠下には全く存在しなかった。この現象は、サワグルミの開葉がシオジよりも 2 週間ほど早いため、サワグルミの林冠下では耐陰性の低い稚樹の生存が難しいことに因るものと推測された。

シオジには数十年におよぶ被圧期間のある個体が存在することが年輪解析から明らかにされたが、サワグルミにはこのような被圧期間を持つ個体は存在しなかった。これはシオジの耐陰性の高さを示すものと考えられた。

閉鎖林冠下とギャップ内に設けたそれぞれ 1 個の小区画において稚樹 ($H < 1.3\text{ m}$) の個体数および樹齡を調べた。その結果、シオジの稚樹はギャップで多かったものの林冠下にも数多く存在した。一方、サワグルミの稚樹は林冠下にはほとんど存在しなかったが、ギャップ内では極端に稚樹数が多く、シオジに比べてその伸長成長は速かった。これらの事実は、サワグルミがギャップ依存型の樹種であり、シオジに比べて耐陰性が劣ることを示唆している。

シオジとサワグルミの耐陰性および伸長成長の差異に基づいて、シオジとサワグルミの混生する林分において、被圧期間が異なる場合の両樹種の更新様式について検討を加えた。

キーワード: シオジ, サワグルミ, 齡構成, ギャップ, 稚幼樹バンク

引 用 文 献

- 浅野 透: ブナ林の再生過程. 大阪市立大学学位論文, 174 pp., 1983.
- 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.
- 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・沢田晴雄・斉藤俊浩・斉藤 登・中山 勇・赤岩朋敏・伊藤幸也: 1989 年 2 月下旬秩父演習林で発生した人工造林地雨水害の要因解析. 東大演報, 85, 49-66, 1991a.
- : 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, 1991b.
- 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. 東京大学卒業論文, 93 pp., 1965.
- 丸山幸平: 高木層の主要樹種間および階層間のフェノロジーの比較-ブナ林の生態学的研究 (33)-. 新大演報, 12, 19-41, 1979.
- 宮脇 昭: 日本植生誌 近畿, 596 pp., 至文堂, 1984.
- : 日本植生誌 関東, 641 pp., 至文堂, 1986.

- 大沢雅彦：亜高山帯林の構造と成立。遺伝, 35, 39-47, 1981.
- 崎尾 均：秩父中津川のシオジ林V。第54回日本植物学会大会要旨, p. 274, 1989.
- 佐藤 創・伊藤浩司・春木雅寛：北海道西南部におけるサワグルミ林の構造。日林論, 98, 315-316, 1987.
- ：道南松前半島におけるサワグルミ林の構造と成立地形。森林立地, 30(1), 1-9, 1988.
- 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.
- TANAKA N.: Patchy structure of a temperate mixed forest and topography in the Chichibu Mountains. Jap. J. Ecol., 35, 153-167, 1985.
- 上原重雄：秩父山地の植生-環境変化に沿った樹種個体群の分布-。東京大学卒業論文, 39 pp., 1969.
- 渡邊定元：アカエゾマツ林の択伐による林型の変遷。日林論, 97, 295-297, 1986.
- WATT, A. S.: Pattern and process in the plant community. J. Ecol., 35, 1-22, 1947.
- WHITMORE, T. C.: Tropical rain forests of the Far East. 352 pp., Oxford University Press, 1975.
- ：An introduction to tropical rain forests. 226 pp., Oxford University Press, 1990.
- 山本進一：極相林の維持機構。-ギャップダイナミクスの視点から-。生物科学, 33, 8-16, 1981.
- 山中二男：日本の森林植生。219 pp., 築地書館, 1979.

(1992年4月22日受理)

Summary

In order to make clear the regeneration process of the ash (*Fraxinus spaethiana*) forest, the structure of the forest and the growth of trees were investigated in the Tokyo University Forest of Chichibu, Central Japan.

In the ash stands, there were abundant juvenile trees ($1.3\text{ m} < H < 10\text{ m}$) of ash and wingnut (*Pterocarya rhoifolia*). These juvenile trees would play a role of seedling and sapling banks.

No wingnut juvenile trees existed under the canopy of wingnut. Generally, the wingnut flushes about two weeks earlier than the ash does, which makes undergrowth of wingnut canopy dark earlier. The above phenomenon was thought to be the cause of this phenology.

The trees of the canopy layer showed a bimodal age-class distribution. Wingnut trees occupied the age-class of 100-110 years. Ash trees occupied at the age-class of 150-160 years. Trees standing close together were usually the same age. This relation between age structure and tree distribution suggests that seedlings established in gaps.

As to radial growth, some ash trees had periods of suppression for several decades, but no wingnut trees had such suppression periods. The high shade tolerance of ash trees is suggested by this result.

The components of seedlings ($H < 1.3\text{ m}$) were different between under the closed canopy and in gaps. Ash seedlings were distributed under the canopy and in gaps, but wingnut seedlings were distributed mostly in gaps. Most of the wingnut seedlings emerged after gap formation and showed rapid growth in height. These results show that the wingnut is a gap dependent tree species.

Schematic patterns of the regeneration process were proposed for the ash stands, based on the distribution of the advance growth, shade tolerance, and the height growth of trees.

Key words: Ash, Wingnut, Age structure, Gap, Seedling bank