

亜高木性樹種ハクウンボクの
生活史および攪乱依存性の評価

阿部 真

亜高木性樹種ハクウンボクの生活史および攪乱依存性の評価

阿部 真

目次

I. 樹木生活史の研究と森林群落のモニタリング	1
1.1 天然林の樹木個体群研究の必要性	1
1.2 木本種の研究の特性	2
1.3 固定試験地による長期観察	1
1.3.1 固定試験地のメリット	2
1.3.2 温帯林の固定試験地 ー小川リサーチステーションー	2
1.4 本論文の目的と構成	4
1.4.1 林冠の攪乱と亜高木	4
1.4.2 ハクウンボクのプロフィール	6
1.4.3 目的と構成	8
II. 試験地の概要と基本設定	10
2.1 調査地	10
2.2 植生およびデモグラフィックパラメータの測定手法	12
2.2.1 成木と若木	12
2.2.2 稚樹	13
2.2.3 2年生以上の実生	14
2.2.4 当年生実生	15
2.2.5 散布種子	16
2.2.6 ギャップと群集の反応	17
2.2.7 ギャップ形成と稚樹の更新	18
2.2.8 幹と萌芽	18
III. 試験地の林分構造・ギャップ形成と種の分布	20
3.1 方法	20
3.1.1 試験地の群集構造	20
3.1.2 ギャップ形成レジーム調査	20
3.1.3 ギャップ内稚樹調査	22
3.2 結果	22
3.2.1 試験地の木本种群集構造	22
3.2.2 ギャップ形成レジーム	27
3.2.3 ギャップ形成と稚樹の分布	31
3.3 考察	34
3.3.1 試験地の攪乱と種多様性	34
3.3.2 試験地のギャップ形成様式	34
3.3.3 ギャップ閉鎖と依存種	35

IV. ハクウンボク若木・成木の個体群動態と開花結実特性	37
4.1 方法	37
4.1.1 開花調査	37
4.1.2 結実過程調査	37
4.2 結果	37
4.2.1 若木・成木の個体群動態	37
(1) 個体群構造	38
(2) 個体群動態	43
4.2.2 繁殖特性	45
(1) 開花結実特性	45
(2) 花から種子までのデモグラフィ	47
(3) 種子生産と年変動	51
4.3 考察	54
4.3.1 若木・成木の個体群動態とギャップ形成	54
4.3.2 種子のサイズと生産数	55
V. 種子の個体群構造とデモグラフィ	57
5.1 方法	57
5.1.1 樹冠下種子量の変動の測定	57
5.1.2 種子の生存と被食圧の測定	57
5.2 結果	59
5.2.1 休眠埋土種子集団の形成	59
5.2.2 種子の現存量と動物の関与	62
5.3 考察	63
5.3.1 種子の休眠とギャップ	63
5.3.2 種子の休眠と被食圧のバランス	64
5.3.3 種子の分散への動物の関与	65
5.3.4 種子の生産と生存の戦略	67
VI. 実生と稚樹の個体群構造とデモグラフィ	68
6.1 方法	68
6.2 結果	68
6.2.1 実生の個体群動態	68
(1) 当年生実生の発生と死亡	68
(2) 2年生以上の実生の動態	73
6.2.2 稚樹の動態	74
6.3 考察	76
6.3.1 ギャップ形成後の時間と実生の反応	76
6.3.2 ギャップと実生・稚樹の生存および成長	76

VII. 推移行列モデルによる個体群動態シミュレーション	78
7.1 方法	78
7.1.1 推移行列モデル	78
7.1.2 モデルの基本的概念	79
7.2 ハクウンボクの行列モデルの設定	80
7.2.1 全個体群モデル	81
7.2.2 閉鎖林冠モデル	81
7.2.3 ギャップ内モデル	81
7.2.4 林冠交代モデル	82
7.3 結果	85
7.3.1 全個体群モデル	85
7.3.2 閉鎖林冠モデル	86
7.3.3 ギャップ内モデル	86
7.3.4 林冠交代モデル	87
7.3.5 異なった林冠攪乱状況によるシミュレーション	93
7.4 考察	94
7.4.1 林冠ギャップとハクウンボク	94
7.4.2 林冠の攪乱強度とハクウンボク個体群	94
7.4.3 森林の垂直構造の評価	95
VIII. ハクウンボクの生活史と林冠ギャップ	96
8.1 若木・成木の個体群構造と動態	96
8.2 種子期の動態	96
8.3 実生・稚樹期の動態	97
8.4 行列モデルによる検討	97
8.5 結論	98
8.6 研究の展望	98
謝辞	100
引用文献	101

本論文中の植物の学名表記は大井・北川 (1983) による。図表中で使用する学名の略号は、表3-1にまとめて記した。

1. 樹木生活史の研究と森林群落のモニタリング

1.1 天然林の樹木個体群研究の必要性

近年、木材生産の他に、水土保全、公害の抑制、レクリエーションなどの身近な公益的機能、また地域から惑星規模までの物質循環や熱収支に占める重要性など、森林の持つ数々の機能への関心が高まってきた。特に新たな知識や産業をもたらす豊富な遺伝子資源を擁する天然林は、生物の多様性を重んじる倫理観の浸透と相まって、その価値を再認識されるようになった。従来の産業の発達に伴って加速度的に減少を続けてきた天然林の保全は、今日世界的に大きな課題である。

人間が将来にわたって森林資源を利用し、またその様々な機能を楽しむためには、森林の多様な機能や潜在力をできるだけ損なわない形で資源を引き出す方法や、自然の森林を残し管理する方法を考えていかねばならない。そのためには天然林の群集動態や構成種の生活史 (life history) に関する正確な知識が必要不可欠である。森林を構成する主要な樹種の発芽、定着、成長、枯死、また開花・結実・種子散布といった繁殖特性など、種の生活史全般にわたる個体群特性の把握は、森林の維持機構を理解し、その動態を解明・予測するために極めて重要と考えられる (中静, 1994)。

1.2 木本種の研究の特性

上に述べたその重要性にもかかわらず、木本種の生活に関する知識の蓄積は少ないと言わねばならない。樹木は長寿命であるため個体をその一生を通して観察することが極めて困難であり、加えて天然林、特に広葉樹林は、森林の立体構造や種構成・齢構成が非常に複雑であるという点が、木本種の生活史やその個体群動態の包括的な把握を妨げてきた (Harcombe, 1987)。

生物の生活史や個体群の特性に関する研究は、伝統的な博物学的手法である現象の記載と推論が主な手段であったが、1970年代後半に個体群統計学 (demography : 人口統計学) の手法が導入されたことにより、組成の複雑な群集内での構成種の種特性・生活史が定量的に解析されるようになった。しかし、個体群統計学上の基本的な過程である、死亡と新規加入、個体の成長による現存量の増加と枯死による減少、といった動きを捉えるには実際に個体群を観察する他はなく (中静, 1991)。

長寿命で年を経るにつれて肥大や樹高成長、死亡のデモグラフィックなパラメータをつかみにくくなる木本種の研究は、やはり制約が多い。

一方、部分的な攪乱と修復の繰り返しによって構成されるモザイク状の構造が、安定した森林の広く一般的な姿であることが明らかになり、これも1970年代後半から、攪乱と群集の安定性や種の多様性との関係を重要視した研究が盛んになされるようになった（例えばHartshorn, 1978; White & Pickett, 1985; Spies & Franklin, 1989）。こうした攪乱の規模や頻度の実測データの蓄積には、やはり長期にわたる森林の観察が必要である。森林群集の構造と動態を把握する上で、個体群統計学的なデータと攪乱体制のデータを効率的に収集する体系的な手法が求められていた。

1.3 固定試験地による長期観察

1.3.1 固定試験地のメリット

1980年代になると、主に熱帯・温帯の天然林に、数haから数十haにわたる中へ大面積の試験地が設定され、森林の空間的な変動や構成種の個体群統計学的なデータを、長期にわたって整然と組織的に観察・採取する研究が行われるようになった（Hubbell & Foster, 1985; 中静, 1991）。こうした固定試験地は設定においても維持においても、多大な時間と労力・資金を必要とするが、見返りとして森林研究の上で多くのメリットがある：（1）大きな標本量を対象とすることでデータの信頼性が増し、（2）時間的・空間的に生ずる希な現象との遭遇機会が増え、森林の組成・構造・動態に深く関わる仕組みや法則の発見が期待できる。また（3）地形や林冠欠所（ギャップ）など局所的な変異による森林の細かなモザイク構造を把握し、（4）緩やかな傾度を持つ組成・構造変化の発見と理解を助ける。特に大面積の調査区では、（5）長期的な保全により公益的機能を維持し、（6）その地域の森林群落のプロトタイプとして、森林利用・管理の対照区となる。こうした固定試験地を用いた長期観察の手法により、木本種の個体群統計学的データは徐々に実測されてきた。

1.3.2 温帯林の固定試験地 一 小川リサーチステーション

近年、膨大なバイオマス、多様な種構成と豊富な遺伝子資源、またその急速な破壊と減少が注目され、熱帯林に寄せられる関心が強い。熱帯の固定試験地として

有名なものは、スミソニアン研究所が1980年に設定して以来調査を続けているパナマのBalo Colorado島 (Hubbell & Foster, 1986), FRIM (Forest Research Institute Malaysia) によるマレーシアのパソー (Manokaran *et al.*, 1992), 山倉ほかによる同サラワク州ランビル国立公園 (山倉, 1991) などで、この3ヶ所はいずれも50haの大面積プロットである。この手法の最適な計画面積については議論の余地が大きい。一般に熱帯の多雨・湿润林では面積当たりの種ごとの個体群サイズが小さく、何haもの土地に数個体しか生息しない種が多く存在する。そのため森林群落を構成種の個体群動態を含めて総合的に捉えようと意図すれば、熱帯での固定試験地は大面積のものがより望ましいと言える。しかし発展途上国であることが多い地域でこうした試験地を設けるには、創案から始まって現地関係機関との交渉、資金や労働力の確保、住民生活への配慮といったソフトウェア的な課題は多く、必然的に研究計画自体が大型のものになる。

一方、温帯から冷温帯にかけての森林は人類の多くが最も身近に親しみ恩恵に預かってきた森であり、その保護や利用の必要からも、維持機構の知識や研究はやはり重要である。しかし早くから開発が進められてきたため、まとまった面積の天然林自体が既に希少なものとなっており、研究が急がれるにも関わらず、広い面積の試験地は設定しにくい現状がある。その反面、温帯林は熱帯に比較すれば種数が少なく、面積当たりの種個体群サイズが大きいため、相対的に小さな面積あるいは短期間で群集構造や個体群の研究成果を期待することができる。また発展途上国と比較して情報入手や機材の手配に有利でもある。先進国中では多くの森林面積を持つ日本では、こうした利点から多くの研究計画が組まれてきた。1979～1981年に信州大学の渡辺隆一らが設置した長野県カヤノ平のブナ林の6.25ha試験地 (渡辺, 1989) をはじめ、岩手県カヌマ沢溪畔林の4.7ha試験地 (鈴木ほか, 1994)、奈良県春日山照葉樹林の10ha試験地 (神崎, 1992)、宮崎県綾の照葉樹林の4ha試験地 (Tanouchi & Yamamoto, 1995) など、数ha規模の試験地で研究が行われている。特に大面積のものでは山本博一ほか (1994) が報告した東京大学北海道演習林内の針葉樹林の36haの試験地があげられる。中静透, 山本進一, 神崎護らの元に情報が寄せられた試験地は、1994年現在50ヶ所を越えている。本研究の試験地とした北茨城市の小川リサーチステーションは、日本の温帯林の群集動態研究で成果をあげつつある代表

的な固定試験地である。

1987年、森林総合研究所の中静透らのグループが、茨城県北茨城市の小川学術参考保護林に6haの固定試験地を設定した。試験地はイヌブナ (*Fagus japonica*)、コナラ (*Quercus serrata*) を優占種とし、ブナ (*F. crenata*)、ミズナラ (*Q. mongolica* var. *grosseserrata*)、シデ類 (*Carpinus*) など多様な種が混生する天然林である。試験地内で起こる攪乱体制を捕捉し、また樹木の生活史全体を通じての個体群統計が可能のように、種子の散布パターンと散布量、実生の発生と生残、稚樹・幼木・成木の成長と生残などについて、各樹種ごとに追跡できるように設定がなされた。以後の継続的なデモグラフィック調査によって、群集の多様性の維持機構、群集の安定性と攪乱の役割、主要な森林構成種の生活史戦略、近縁種間の比較と共存機構などの解明を試みている (Nakashizuka *et al.*, 1992)。試験地とその研究成果が学会や専門誌のほか一般にも紹介され、動物や菌類の研究者もこの試験地を利用するようになり森林群集全体の理解のための研究が広がっている。

本論文において使用される個体群動態パラメータは、1990年より現在まで小川リサーチステーションの研究計画に参加した筆者が、当試験地でこれまで採取されたデータを集計、解析したものである。

1.4 本論文の目的と構成

1.4.1 林冠の攪乱と亜高木

林冠の攪乱は森林群落の構造や組成に大きく関わっている (例えば Whitmore, 1982; Foster, 1988; Veblen, 1989; Nakashizuka *et al.*, 1992)。林冠を構成する個体や枝の破壊ないし枯損によって林冠層に生じる欠所をギャップという (写真I-1)。ギャップの形成によってその直下および周辺部の下層では、光の量と質 (Canham *et al.*, 1990; Lawton, 1990)、気温や地温、水分条件 (Ochiai *et al.*, 1994) などに激しい変化が生じる。植物は基本的には水と光とを利用して物質同化を行う独立栄養生物であることから、物理的な環境の著しい変化を伴うギャップ形成に対応して繁殖や成長様式が変化するの自然であり、植物群集の発生・定着・成長はギャップ形成によって強い影響を受けている。

ギャップ形成とその修復の過程に対する反応は樹種ごとに異なる。ギャップの

大きさ (Runkle & Yetter, 1987; Brokaw & Scheiner, 1989; Whitmore, 1989), 形成後に経過した時間 (Brokaw, 1985; 1987), 林分における頻度 (Canham, 1989), 地形上の分布 (Arriaga, 1988), 林冠高 (Lawton, 1990; Welden *et al.*, 1991), ギャップ形成木 (gap maker) の樹冠形状 (Puts, 1983), 林冠が開く方位や斜面の傾斜 (Poulson & Platt, 1988; Takenaka, 1988) といった, ギャップの特性や形質のバリエーションに沿って, 多くの樹種が林分に共存している (Abe *et al.*, 1995). パイオニア種 (pioneer species) と極相種 (climax species) と呼ばれる種は, ひとつのバリエーションの両極に位置する (Swaine & Whitmore, 1988). 前者は林冠の攪乱 (時には広範囲の林分にわたって大面積で起きる) の跡地に 1~2 世代の短期間のみ存在し, 広域な種子散布やギャップ検知機能を持つ埋土種子集団などの空間・時間的な分散手段によって, 常に新しい攪乱地に定着していくことで個体群を維持し



写真1-1. 林冠ギャップ。

ていく。後者は閉鎖した光量の乏しい林冠下で定着・生育し、変動の少ない安定した個体群を維持していく。この性質の違いはしばしば、特に光量に着目して耐陰性 (shade tolerance) と呼ばれる連続した強度 (Canham, 1989) で説明される。

ところで林冠層に達することのほとんどない、種の特性として低木層・亜高木層を形成する種であっても、ギャップの特性や傾度のバリエーションに応じた適応は観察される。例えばある種は、ギャップ内で速やかに成長・成熟して種子を散布し、子世代は次々に他のギャップに繁殖していく一方で、各々の個体はギャップの閉鎖に前後して数十年ほどの短い寿命を終える。攪乱を追い、修復から逃げるように、森林群落のあちこちに現れては消えつつ個体群を維持するこうした「攪乱放浪種 (fugitive species)」は、種の特性として特に高いギャップ依存性を持っているといえる (Grime, 1979)。その対極として、ギャップに高い依存性を見せず、閉鎖林冠下で成長し、繁殖を行っている「耐陰性が高い種 (shade tolerant species)」も存在する。こうした多様さを持つ亜高木の生活や個体群動態にとって、森林の物理的な構造とその変動が及ぼす効果や意味は、成長すると林冠に達する高木種と同じに論ずることはできない。

亜高木種ならびに低木種は個体群の大きさにおいて森林群落の中で大きな位置を占めており、群集の種多様性の維持に高く貢献している。天然林の維持機構を解明するためにはそれらの種の生活史についての知識が強く求められるが、これまでの種生態的な研究例は非常に乏しい (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos, 1990)。亜高木がどのような戦略を持って森林内に位置を占め、他種と共存しているのか、本論文では林冠構造との関係を中心に、亜高木種ハクウンボク (*Stryax obassia*) が小川リサーチステーションにおいて個体群を維持していく方法を論じる。

なお、林冠の欠所を投影した場所を狭義に林冠ギャップ (canopy gap) と呼ぶのに対し、林床で林冠ギャップに隣接する林冠木の根元を結んだ範囲は特に拡張ギャップ (expanded gap) という (Runkle, 1982)。本論文で特に断らない場合、ギャップとは林冠ギャップを指すものとする。

1.4.2 ハクウンボクのプロフィール

エゴノキ科は北半球の暖帯から熱帯、一部アフリカに、11属・約150種が分布

する。日本に自生するのは2属5種、いずれも落葉性小高木の、エゴノキ (*Styrax japonica*)、ハクウンボク (*S. obassia*)、コハクウンボク (*S. shirasawana*)、アサガラ (*Pterostyrax corimbosa*)、オオバアサガラ (*P. hispida*)である。このうちハクウンボクは北海道北見・石狩以南、本州、四国、九州、朝鮮半島、中国大陸北部・東部の広い範囲に分布する種である。幹は淡黒色で材は淡黄白色(気乾比重約0.7)、ろくろ、将棋の駒などの器具、彫刻材などに用いられる。種子から絞った油をろうそくにし、また庭園樹にも用いられる(「原色日本林業樹木図鑑」, 1964; 「世界有用植物事典」, 1983)。

長さ8~20cmの大きな丸い葉が互生し、試験地では5月下旬から6月上旬に開花する(写真1-2)。枝先に総状花序を下垂させ、10から20の、花冠の径2cmほどの



写真1-2. ハクウンボクの葉と花序。

裂した白い雌雄同性花を一斉に咲かせる。その姿から白雲木の名が付けられたという。淡緑色で長径1.5cm前後の楕円形の果実(核果)をつける。果実は秋には薄い果肉が乾燥して縦裂し、試験地では10月以降、種子のみ、または種子と共に落下する。種子は褐色で長径1cm余りの大きさであり、通常各果実にひとつ、まれに二つ含まれる。胚乳を持つ種子で、種皮は非常に堅く、人間の爪では傷がつかない。

ハクウンボクの種特性を特に取りあげた研究例は見あたらないが、広い分布ゆえに、各所で森林群落構成を扱った報告の中に名前が散見される(最近では島野・沖津, 1993; 杉田ほか, 1994)。また、結実周期や広葉樹の種子保存・育苗技術の研究で、やはり他の種と共に記述が見られる(小澤, 1950; 水井, 1991; 佐藤, 1992)。小川リサーチステーションにおいては試験地全域にわたって分布し、閉鎖林冠下においても多くの稚樹集団が存在することから、上述の耐陰性の高い亜高木種の典型的な一種であると考えられる。しかしその一方、ギャップ内では高い出現頻度の稚樹と旺盛な成長も観察され、またMasaki *et al.* (1992)は胸高直径階分布の歪度(skewness)の解析からこの種を耐陰性が弱いグループに分類した。

1.4.3 目的と構成

本研究はハクウンボクのデモグラフィーの解析から、森林群落の中における耐陰性の高い亜高木の生活史特性を分析し、考察したものである。解析上のポイントは以下の点である：(1)ハクウンボクの生活史全体を通じたデモグラフィーの定量的解明。(2)各生活史段階(life stage)の個体群の維持・増殖に対する貢献度の評価。(3)攪乱としてのギャップ形成に対する依存性と依存様式の解明。(4)森林の攪乱体制の変化に対する個体群動態の予測。本論文では以下のような構成でこれらの問題点について答えていく。

II章で試験地：小川リサーチステーションにおける群集構造と動態調査の基本設定を述べる。III章からVI章では、各生活史段階ごとにデモグラフィックな現象を野外調査から明らかにしてゆき、VII、VIII章でそれらの結果を総合する。

III章では試験地の林相の概要を把握するための基本的な解析として、胸高直径(DBH)5cm以上の木本種の群集構造とギャップ形成状況、そして更新する稚樹の組成とギャップの特性との関係を説明する。IV章では胸高直径5cm以上の個体群を、ハ

クウンボクの生活史の上で若木および成木（繁殖段階）とみなし、その個体群構造および開花・結実特性を解析する。V章では散布された種子の密度や、その地上での動態を解説・考察する。VI章では発生した実生が定着し若木になるまでの動態を解析し、この生活史段階における高い耐陰性を明らかにする。III～VI章でクウンボクの生活環（life cycle）が完結する。

VII章においてはクウンボクの生活史全体を対象として、その特性を推移行列モデルを用いて分析する。林冠構造とその動態にいくつかの仮定をして個体群動態との関係を解析する。最後のVIII章で試験地におけるクウンボクの特性を総括するとともに、亜高木という生活型グループの森林群落における生態的地位についてデモグラフィックな観点から考察する。

II. 試験地の概要と基本設定

2.1 調査地

本研究で試験地を設定した茨城県北茨城市の小川学術参考保護林（以下、小川学参林と略記する）は、茨城県と福島県の県境に位置する総面積100haの落葉広葉樹林である（図2-1：写真2-1）。北緯36°56′，東経140°35′，阿武隈山地の南部に連なる小起伏の地形で、標高は600mから660mである。土壌は変成岩と一部花崗岩を母岩とし、USDAによる土壌分類に従えば、ほとんどがインセプティソル（Inceptisol；または褐色森林土）で、一部アンディソル（Andisol）に覆われる（高橋正通，私信）。推定年平均気温は9.0℃，暖かさの指数と寒さの指数はそれぞれ68と20で、推定年降水量は1750mmである。これらは最寄りの3ヶ所の気象庁観測所（茨城県花園，福島県上遠野および東白川。いずれも調査地より20km以内に位置する）におけるデータからの推定値である。またこの地方は夏から秋にかけての台風の他に、冬の

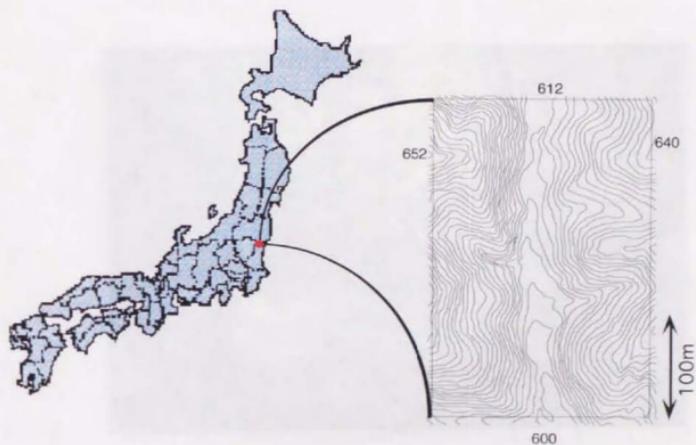


図2-1. 小川リサーチステーションの位置と地形図。
地形図の等高線は2m間隔。600～650の値は海拔高度（m）を示す。

終わりに生じる強い低気圧（いわゆる台湾坊主）のためにしばしば風速 $25\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ を越える強風にさらされる。

調査地は集落に近いにもかかわらず、県境争いの歴史もあって、長く保護林とされたために人為的影響が少ない。花粉分析によれば（池田重人、未発表）、数千年来、ナラ、クリ、シデ類がブナ類と共に混生しており、現在の胸高断面積ではコナラ、イヌブナ、ブナが優占する。林冠構成木の平均樹高は約 25m 、最高はブナの 34m で（Nakashizuka *et al.*, 1992; 1995）、スズタケ（*Sasamorph borealis*）、ミヤコザサ（*Sasa nipponica*）とアズマザサ（*Sasaella ramosa*）が林床の一部を覆う。しかし聞き取り調査によれば（鈴木和次郎、未発表）、明治時代（1930年代）までは周囲の私有地で馬の林内放牧が行われていたという。ササに覆われている面積が限られている点など、とくに林縁部では放牧の影響が残っていると考えられる。また尾根沿いの若い林分は、小・中径木が多いことや土壌中に炭化した木片組織が混ざることから、山火事（あるいは山焼きの延焼）後に成立したものと推測されている。



写真2-1. 小川学術参考保護林の景観。

2.2 植生およびデモグラフィックパラメータの測定手法

1987年に、農林水産省森林総合研究所の中静透らのグループが、森林動態の長期観察を目的として、小川学参林の中心部に6ha (200m×300m) の固定試験地「小川リサーチステーション」を設けた。以下に記す設定と調査により、試験地内に生育する木本種の生残や成長、繁殖というデモグラフィックな動態を、攪乱との関係も含め、種子から実生、稚樹、成木という生活史全体を通して定量的に把握することが可能になった(図2-2)。設定と群集構造についてはNakashizuka *et al.* (1992; 1995) と Masaki *et al.* (1992) に詳しい。筆者のプロジェクトへの参加は1990年からであり、造林学研究室から当初より参加している正木隆(1993年博士課程修了)と共に研究を行ってきた。

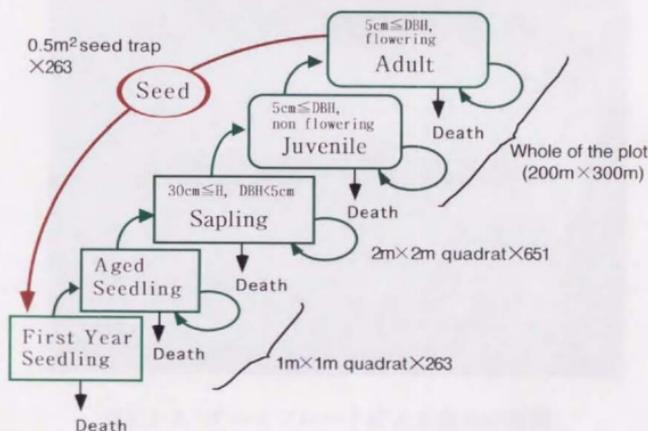


図2-2. 樹木の生活史と各生活史段階の調査方法。
調査方法として小川リサーチステーションにおける基本設定を簡単に記す。

2.2.1 成木と若木

1987年、試験地内に生育する胸高直径5cm以上のすべての立木の種を同定してビニール製のナンバリングテープを胸高位置にステープラーで打ちつけて標識した。

それらの胸高周囲を測定し、さらにコンパス測量により作成した地形図上に位置を5m×5mの小枠ごとに記録した。以来、1989年、1991年、1993年の4回にわたって各立木の生残と胸高周囲成長、および新規加入 (recruit) を記録してきた (ツル植物は除く)。ナンバリングテープは耐久性に劣り、また樹種によっては数年で樹皮に巻き込まれて判読困難になったため、1993年には、数字を刻印したアルミプレートをステンレス製の針金によって釘に巻き付けた標識に付け替えた (写真2-2)。以下の文章中ではこの追跡調査を「6ha毎木センサス」と呼ぶ。

主要な樹種については、開花の確認をもってその個体を成木 (繁殖個体) と認識した。ハクウンボクの開花調査についてはIV章に記す。

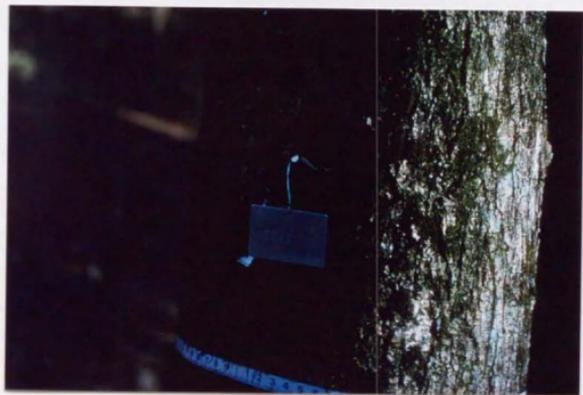


写真2-2. アルミプレートによる樹木の標識。
プレートの後ろに見えるのは樹皮に巻き込まれたビニール製ナンバリングテープ。

2.2.2 稚樹

6ha試験地の10mごとの格子点には、塩化ビニール製パイプを杭として、4m²の方形区 (2m×2m) を、1987年から1988年にかけて計651個設けた (図2-3)。その中に生育していた、樹高30cm以上かつ胸高直径5cm未満の木本種を同定し、ナンバ

リングテープで標識して樹高を記録した。樹高2m以上の個体については胸高直径を、直交する2方向についてノギスを用いて測定した。低木種については樹高2m以上の個体のみ標識・測定を行った。以来、1989年、1990年、1992年、1994年に再調査を行い、このサイズの群集の生残と成長、新規加入を記録してきた。以下の文章ではこの追跡調査を「2×2稚樹センサス」と呼ぶ。

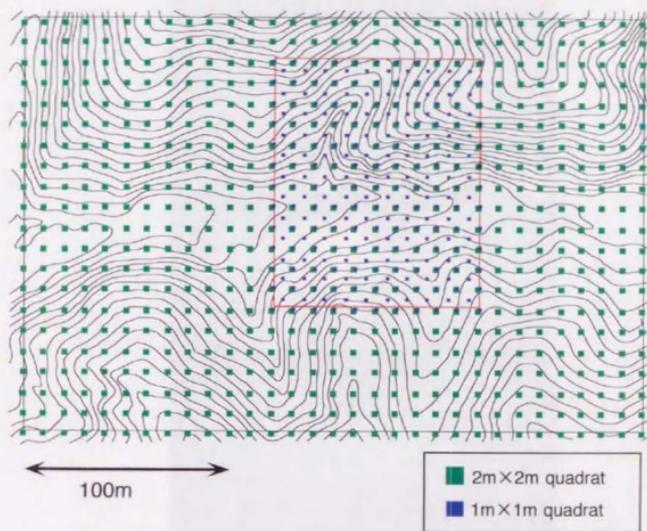


図2-3. 実生と稚樹の調査のため設定した方形区。

6ha試験地の全域の10m格子点に2m×2m方形区を配置し、さらに試験地の中心部1.2haには1m×1m方形区を、2m×2m方形区の内部および10m格子の中央点に設定した

2.2.3 2年生以上の実生

6ha試験地のほぼ中心部の1.2ha部分（100m×120m）では実生段階を調査した。上記の2×2稚樹センサスで設定した4m²方形区内と、さらに各10m格子の中央部に、計263個の1m²の方形区（1m×1m）を設けた（図2-3）。1990年に、その年に発

芽した個体（当年生実生）を除いて、樹高30cmに満たない木本種の実生を同定し、ナンバリングテープで標識して樹高を記録した。以来毎年5月または6月に再調査を行い、このサイズの群集の生残と樹高成長、新規加入を記録してきた。以下、この追跡調査を「30cm実生センサス」と呼ぶ（写真2-3）。



写真2-3. 方形区と実生の調査。

実生の調査の様子。右の漏斗状の構造は後述のシードトラップ。（撮影：正木隆）

2.2.4 当年生実生

当年生実生については、30cm実生センサスと同じ、試験地の中央部1.2haの263個の1m²方形区において、より綿密な追跡調査を行った。1988年から毎年、4月から2週間ないし4週間ごとに方形区内を観察して、発生した当年生実生を同定し、塩化ビニール製の細棒（ヒゴ）に巻き付けたナンバリングテープを実生の傍らに挿して標

識した(写真2-4)。各個体の生残と被食あるいは枯損の状況を10月下旬まで追跡し、さらに翌春の生残を記録した。ただし1988年のみ中心部1ha部分(100m×100m)の221方形区で観察し、また1993年からは10m格子位置の143方形区でのみ観察を行っている。以下、この調査を「当年生実生センサス」と呼ぶ。



写真2-4. 当年生実生の標識。

ビニール製のナンバリングテープを塩化ビニール製のヒゴに巻き付けて、標識用の旗としている。

2.2.5 散布種子

試験地に散布される種子の種類と量を調べるための設定を行った。実生のセンサスのために設定した263個の1m²方形区の、それぞれの隣に、寒冷紗とビニールパイプで製作した受け口面積0.5m²の漏斗状のトラップ(シードトラップ)を、地上高約1mに塩化ビニール製パイプを支柱として設置した(写真2-3; 2-5)。1987年から毎年、4月から12月上旬まで2週間ないし4週間ごとにトラップ内への落下物を回収し、木本種の種子を選別してきた。採取した種子は未熟であれば記録し、見かけ上健全であれば断ち割って、充実と虫害・しいなの率を調べた。ただし当年生実生センサスと同様に、1987年と1988年は中心部1ha部分の221方形区の隣にのみ、また1993年からは10m格子点における143方形区の隣にのみ、トラップを設置している。以下、

この調査を「シードトラップセンサス」と呼ぶ。

さらに地上へ散布された後のハクウンボク種子の動態を捕捉するために、樹冠下の林床の表土を採取して季節ごとの土中の種子量の変化を調べ、またステンレス製の網で作った袋（シードバッグ）に種子をいれて林床に設置し、時間と共に死亡または発芽する種子の割合を調べた。詳しい方法はV章に記す。



写真2-5. シードトラップの設置。
(1987年冬、撮影：田中浩)

2.2.6 ギャップと群集の反応

林冠の攪乱に対する反応は種ごとに異なり、さらにそれぞれの種の生活史段階によっても異なる (Harcombe, 1987; Martínez-Ramos *et al.*, 1989)。ギャップと群集の構成や成長との関係を調べるため、上の各調査（基本設定）を利用して各段階と林冠構造との関係を調査した。6ha毎木センサスでは、各々の個体が林冠木であるか否か、低・中層の場合はギャップ内であるかあるいは閉鎖林冠下で被陰状態であるかを記録した。2×2稚樹センサスでは、各4m²方形区が閉鎖林冠下であるかあるいは

林冠ギャップ下であるかを記録した。30cm実生センサスおよび当年生実生センサスで用いた1m²方形区と、シードトラップについては、試験地中心部1.2haの林冠高（最大植生高）の観測データ（Nakashizuka, *et al.*, 1995）から、林冠高が10m未満の方形区をギャップにあるとみなした。

さらに1988年から1991年にかけて形成された4ヶ所の比較的大面積（～220m²）のギャップ内に、1m²方形区とシードトラップのセットを合計44組設置して、30cm実生センサスおよび当年生実生センサス、シードトラップセンサスと同じ方法で実生と落下種子の観察を行った。ただし、この内1ヶ所のギャップ（方形区およびシードトラップ9組）については、1993年の大きなギャップ拡大に伴って設定が全壊したため、観測を中断している。以下ではこの4ヶ所のギャップに設けた設定を、特に「ギャップ内プロット」と呼ぶ。

2.2.7 ギャップ形成と稚樹の更新

樹木の分布や成長は、ギャップ形成だけでなく、地形（Masaki *et al.*, 1992）、土壌構造（Kapos *et al.*, 1990）、母樹からの距離（Foster & Janson, 1985）などの要因からも強い影響を受けている。ギャップ形成を含めこれらの様々な要因の組み合わせによって、多くのニッチが分化し、森林群落に多くの種が共存していると考えられる。したがって更新する稚樹に対するギャップの効果を解析するにあたっては、他の環境要因と連携させて調べる必要がある。稚樹段階の更新について、この視点に立った解析を特に行った。1990年と1992年に、6ha試験地内および周囲の森林で無作為に選んだ55ヶ所のギャップで、試験地でのギャップの形成のしかた（サイズ、齢、形成木、地形上の位置）と、更新する稚樹の群集構造とを調査した。以下、このそれぞれの調査を「ギャップ形成レジーム調査」および「ギャップ内稚樹調査」と呼ぶ。より具体的な調査方法はIII章に記す。主要樹種のギャップ内稚樹群集構造についての詳しい解析は、Abe *et al.* (1995) を参照されたい。

2.2.8 幹と萌芽

植物個体群にとり、根萌芽または分枝による栄養繁殖（vegetative reproduction）や個体維持は、非常に重要な手段である場合がある（Hara, 1987; Putz & Brokaw,

1989). 種子以外の生活史段階の各センサスでは、萌芽による幹 (shoot) はいずれもその旨記載し、単体の幹と、遺伝的に同一な幹集団 (clone) である個体すなわち株とを区別した分析が行えるようにした。

後述するように本研究ではハクウンボクの幹はほとんど (95.1%) が単幹で生育していたため (4.2.1節), 各生活史段階のデモグラフィーの解析は幹と個体との違いは考慮せずに幹単位で扱うことにした。

III. 試験地の林分構造・ギャップ形成と種の分布

3.1 方法

3.1.1 試験地の群集構造

本章では、次章以降の解析のために試験地の林相の概要を把握する。6ha毎木センサスから、胸高直径5cm以上の木本について、出現頻度、密度、最大直径と優占度、そして主要樹種の胸高直径階分布の特徴を調べ、立木の種組成を解析した。また、試験地のギャップ形成のレジーム（様式）を明らかにして、ギャップ依存性と種の適応を考察する。

3.1.2 ギャップ形成レジーム調査

1990年の夏から秋にかけて、小川学参林内で6ha試験地およびその周辺部の踏査によって、10m以上の林冠層をもたない面積5m²以上の53ヶ所を、ギャップとして識別した。それらをギャップの面積、ギャップ齢（形成後の年数）、周囲の成木組成、ギャップ形成木（倒伏や枯損によってギャップを作る原因となった林冠木）の構成と形態、地形上の位置の5つの性質によって分類した。1992年に再調査したときは2ヶ所のギャップがひとつに繋がっており、一方、種子・実生調査用にギャップ内プロット（2.2.6節）を設置した3ギャップを調査に追加して、計55ギャップとした。調査したすべてのギャップは、地形図上にその位置を記録した。

平均的なギャップの形状を楕円形と仮定し、最大径を長径、その中点における直交径を短径として測定し、ギャップ面積を計算した。ギャップの縁を方眼に投影すればより正確な面積の測定が可能だが、浅野（1983）によれば両方法の誤差は30%未満であり、目的とする現象の解析には十分な精度である。

ギャップ齢は、それぞれのギャップの内部および辺縁部に生育していた中・下層木の成長錐サンプルから推定した。ギャップ形成によって被陰から解放されたと思われる3~4本の中・下層木の年輪幅を測定し、それらが一齐に急な成長を始めた年をギャップ形成年と推定した（Nakashizuka, 1984; Rebertus & Veblen, 1993）。なお、この方法はギャップの形成季節や他の環境要因によって1年程度の誤差を見込む必要がある。

ギャップの最大径の中心から半径15m以内に生育していた、胸高直径10cm以上の立木を一律に成木とみなし、その種構成を調べた。これらの成木は各ギャップの位置する場所で種子の供給源として機能する。一方、その種構成や成長は、局所的な土壌や水分、地形などが複合する環境への、群集レベルの反応であるとも考えられる。53ヶ所のギャップごとの周囲の成木組成をクラスター分析 (cluster analysis; 田中ほか〔1984〕によるgroup average法) にかけた結果、導かれたギャップのクラスター (グループ) は、地形図上で斜面の上下に別れて分布していた。これに従い、調査したギャップを斜面の上部と下部とに分類した (Abe *et al.*, 1995)。

ギャップ形成木はその形態によって根返り、幹折れ、枝落ち、立ち枯れの4種類に分け、樹皮と分枝形態から樹種を推定した。また根返りについては特に根系の周辺の土壌を大きく掘り返しているかどうかを観察した (写真3-1)。これは土壌表面の攪乱によって、特にパイオニア種の種子の発芽や埋土種子の休眠解除が促進される例があるためである (Putz, 1983)。



写真3-1. 根返りによって掘り返されたギャップ形成木。根返りによって鉍物性の土壌が露出する。幹はマウンドの向こう側に倒れている。

3.1.3 ギャップ内稚樹調査

1990年のギャップ形成レジーム調査と同時に、対象の53ギャップの直下に25m² (5m×5m)の方形区を、各ギャップに1個から9個、計115個設置した。方形区内に生育していた樹高30cm以上の木本種を、2×2稚樹センサスと同じ方法によって同定・標識し、樹高を記録した(2.2.2節参照)。ギャップ形成レジーム調査によって得られた、ギャップ面積、ギャップ齢、ギャップ形成木、周囲の成木組成、地形の高低(斜面上の位置)の5要素によって、対象の53ギャップの稚樹群集の組成を要素ごとに解析した(以下、この解析をまとめて一変量解析: single factor analysisと呼ぶ)。1992年には標識した稚樹の生残と成長、また新規加入を再調査した。

一変量解析の中で、ギャップ形成木の組成とギャップ内に再生する稚樹構成との関係を調べるために、稚樹構成の主成分分析(PCA: principle component analysis)を行った。形成木を属レベルで分類し、そのグループによって53ギャップを分類した。このとき複数の形成木を持つギャップは、重複を認めて各グループごとに組み入れた。各グループ内での種ごとの稚樹密度を変数としてPCAプログラム(田中ほか、1984)を実行し、グループごとの稚樹組成に強く作用する主成分を考察した。

それぞれの一変量解析の結果、地形の高低とギャップサイズ、周囲の成木組成は、稚樹の分布と強い関係があった(後述)。この3要素の稚樹の分布への影響を同時に評価することを意図して、稚樹の出現頻度の高い12種について、それぞれの密度を目的変量に、多変量分散分析(MANOVA: multivariate analysis of variance)を行った。115個の各25m²方形区での対象樹種の密度を標本とし、説明変量にはその方形区が斜面の上部か下部かの2値、同種の成木が周辺にあるかないかの2値、そしてギャップサイズを連続変量として用いた。その結果、影響が有意と判断された要素を、一変量解析の結果と比較した。

3.2 結果

3.2.1 試験地の木本種群集構造

1993年の毎木調査の結果、6ha試験地では胸高直径5cm以上の立木は57種を数え、幹数5095本(849.2ha⁻¹)、胸高断面積合計は33.0m²・ha⁻¹だった(表3-1)。胸高断面積合計で最大の樹種はコナラであり、試験地全体の26.5%を占めた。続くイヌブナ

表3-1. 小川学術参考保護林の林相。1993年調査時の6ha試験地の、胸高直径5cm以上の立木組成を表す。学名表記は大井&北川(1983)による。種名の略号は本文中の他の図表において使用する。

Species	和名	略号	幹		個体(株)		BA cm ² /ha	最大 DBH cm	林冠木 本数
			本数	密度 n/ha	本数	密度 n/ha			
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	コシアナラ	APS	32	5.33	32	5.33	881.8	34.5	4
<i>Acer carpinifolium</i>	チドリノキ		5	0.83	1	0.17	51.4	12.3	0
<i>Acer cissifolium</i>	ミナヅキ	ACC	23	3.83	20	3.33	562.4	26.3	0
<i>Acer crataegifolium</i>	ウツギ		1	0.17	1	0.17	6.3	6.9	0
<i>Acer distylum</i>	ヒトバノミ	ACD	6	1.00	5	0.83	127.7	27.1	1
<i>Acer mono</i>	イヌミ	ACM	164	27.33	145	24.17	9629.0	78.2	28
<i>Acer nikoense</i>	メノスリノキ	ACN	31	5.17	28	4.67	801.7	35.8	2
<i>Acer palmatum</i> var. <i>amoenum</i>	オオミ	ACP	502	83.67	491	81.83	10647.5	62.8	21
<i>Acer rufinerve</i>	ウツギ	ACR	77	12.83	70	11.67	3431.6	31.7	27
<i>Acer sieboldianum</i>	コウノボ	ACS	72	12.00	67	11.17	1361.8	40.5	4
<i>Acer tenuifolium</i>	ヒナウツギ	ACT	86	14.33	81	13.50	1480.5	29.4	1
<i>Alnus hirsuta</i> var. <i>sibirica</i>	ヤナノキ		2	0.33	2	0.33	178.8	27.1	2
<i>Betula grossa</i>	ミズメ	BTG	38	6.33	37	6.17	6243.6	90.7	28
<i>Callicarpa japonica</i>	ムラサキツツミ		5	0.83	5	0.83	22.2	6.8	0
<i>Carpinus cordata</i>	カリンハ	CRC	544	90.67	535	89.17	7649.2	43.3	3
<i>Carpinus japonica</i>	クマノ	CRJ	61	10.17	56	9.33	2401.8	41.7	4
<i>Carpinus laxiflora</i>	アサノ	CRL	518	86.33	515	85.83	14713.5	59.1	61
<i>Carpinus tschonoskii</i>	イヌノ	CRT	96	16.00	93	15.50	6467.8	51.6	29
<i>Castanea crenata</i>	クリ	CSC	60	10.00	56	9.33	14051.8	82.9	57
<i>Clerodendron trichotomum</i>	クサキ		1	0.17	1	0.17	9.8	8.7	0
<i>Clethra barbinervis</i>	リョウブ	CLB	154	25.67	147	24.50	1273.7	15.4	0
<i>Cornus controversa</i>	ミズキ	COC	140	23.33	140	23.33	12365.1	52.2	60
<i>Cornus kousa</i>	ヤマノ	COK	67	11.17	63	10.50	1045.3	32.8	0
<i>Corylus sieboldiana</i>	フナノ		2	0.33	1	0.17	7.9	5.9	0
<i>Eaonymus oxyphyllus</i>	アヲハナ		1	0.17	1	0.17	3.4	5.1	0
<i>Eaonymus sieboldianus</i>	アヲミ		17	2.83	16	2.67	156.0	17.3	0
<i>Fagus crenata</i>	ブナ	FGC	114	19.00	114	19.00	28093.8	103.2	42
<i>Fagus japonica</i>	イヌブナ	FGJ	667	111.17	208	34.67	65493.8	94.2	220
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	アヲモ	FRL	68	11.33	64	10.67	822.4	19.9	1
<i>Humamellis japonica</i>	マンサク	HMJ	39	6.50	30	5.00	321.1	15.3	0
<i>Hydrangea paniculata</i>	ハクウアギ		4	0.67	4	0.67	23.6	8.8	0

前ページからの続き

Species	和名	略号	幹		個体 (株)		BA cm ² /ha	最大 DBH cm	林冠木 本数
			本数	密度 n/ha	本数	密度 n/ha			
<i>Ilex macropoda</i>	アホハダ	ILM	43	7.17	36	6.00	1117.5	32.5	2
<i>Kalopanax pictus</i>	ハリギリ	KLP	16	2.67	15	2.50	7033.6	121.4	15
<i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i>	ホシキ		3	0.50	3	0.50	24.1	11.1	0
<i>Magnolia obovata</i>	ホウノキ	MGO	14	2.33	14	2.33	738.0	35.0	5
<i>Malus tschonoskii</i>	ホトツツシロノキ		6	1.00	5	0.83	843.6	41.1	3
<i>Meliosma myriantha</i>	アヲノキ	MLM	102	17.00	92	15.33	1085.1	23.5	0
<i>Morus bombycis</i>	ヤマブナ		1	0.17	1	0.17	25.6	14.0	0
<i>Ostrya japonica</i>	アヲノキ	OSJ	70	11.67	67	11.17	8743.9	75.8	41
<i>Phellodendron amurense</i>	キハダ		3	0.50	3	0.50	256.3	37.4	2
<i>Pteris japonica</i>	アヒビ	PEJ	50	8.33	33	5.50	482.8	19.9	0
<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>laevis</i>	カマツハ		2	0.33	2	0.33	8.5	5.9	0
<i>Prunus buergeriana</i>	イヌノバラ	PRB	5	0.83	4	0.67	69.3	11.7	0
<i>Prunus grayana</i>	ウツミズノバラ	PRG	26	4.33	25	4.17	353.4	24.5	1
<i>Prunus verecunda</i>	オスノバラ	PRV	78	13.00	74	12.33	8288.7	65.4	28
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	ミズナラ	QRM	42	7.00	42	7.00	9983.7	101.5	28
<i>Quercus serrata</i>	コナラ	QRS	308	51.33	306	51.00	87708.0	113.1	279
<i>Rhus trichocarpa</i>	ヤマウロコ		1	0.17	1	0.17	39.5	17.4	0
<i>Sambucus sieboldiana</i>	ニリトコ	SBS	28	4.67	22	3.67	206.5	11.4	0
<i>Sorbus alnifolia</i>	アズキナシ	SRA	27	4.50	27	4.50	764.4	43.0	3
<i>Sorbus japonica</i>	ウツシロノキ	SRJ	41	6.83	41	6.83	2707.9	49.7	7
<i>Styrax japonica</i>	エドノキ	STJ	43	7.17	35	5.83	460.8	21.4	0
<i>Styrax obassia</i>	ハクウノキ	STO	549	91.50	534	89.00	8267.3	27.6	3
<i>Symplocos chinensis</i> forma <i>pilosa</i>	オウゴンノキ		3	0.50	3	0.50	17.0	7.1	0
<i>Vaccinium oldhamii</i>	ナツハヒ		3	0.50	2	0.33	10.1	5.2	0
<i>Viburnum plicatum</i> var. <i>tomentosum</i>	ヤマデマリ		6	1.00	5	0.83	35.4	8.6	0
<i>Zelkova serrata</i>	クナギ		4	0.67	4	0.67	714.9	67.1	2
Total			5071	845.2	4425	737.5	330312.1	121.4	1014

(19.8%)、ブナ(8.5%)の3種をあわせれば50%を越えた。最大胸高直径は、ハリギリ(*Kalopanax pictus*)で測定された121.4cmであった。

幹数で最多の種は667本(111.2本ha⁻¹)のイヌブナであり、549本のハクウンボク、518本のアカシデ(*Carpinus laxiflora*)が続いた。一方、根萌芽によるクローン(株)を一個体とすれば、大きく優占していたのはサワシバ(*Carpinus cordata*)、ハクウンボク、アカシデ、オオモミジ(*Acer palmatum* var. *amoenum*)の4種であり、やや離れて、コナイヌブナが続いた(表3-1)。

林冠木の位置を占めていた幹は1014本だった。胸高直径5cm以上の全個体のうち、80%強の幹が中層ないし下層で生育していることになる。また、林冠木の占める割合には種ごとにばらつきがあったが、57種中の26種の個体群には、林冠層に達する個体が存在しなかった(図3-1)。中層・下層を主な生活の場とする樹種は、個体群サイズだけでなく群落の種の多様性においても大きな位置を占めている。

試験地全体の胸高直径の頻度分布はL字型を示した(図3-2)。若木がコンスタ

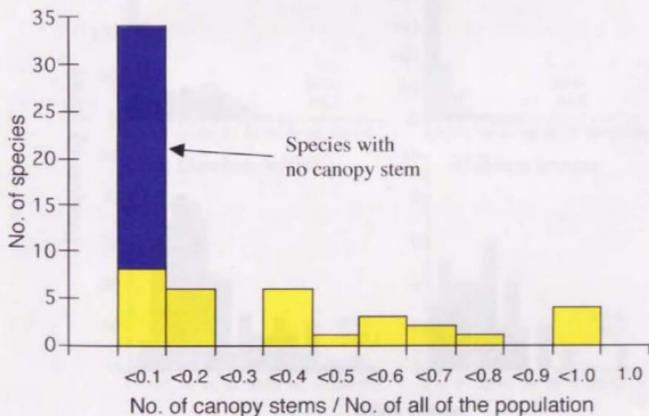


図3-1. 群集構成種の個体群と林冠木。

胸高直径5cm以上の幹を持つ57種について、それぞれの個体群内で林冠木が占める率の分布を表す。林冠木に達している個体は、多くの種において僅かである。

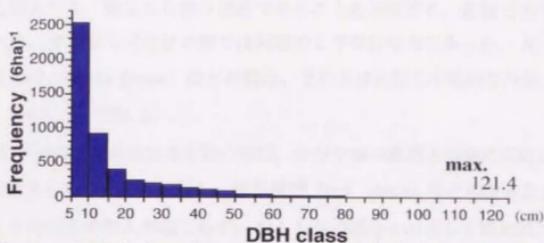


図3-2. 小川リサーチステーションの木本種のDBH頻度分布。
胸高直径5cm以上の木本種すべての、胸高直径階頻度分布を表す(1993年)。直径階の境界値は上の階級とした。

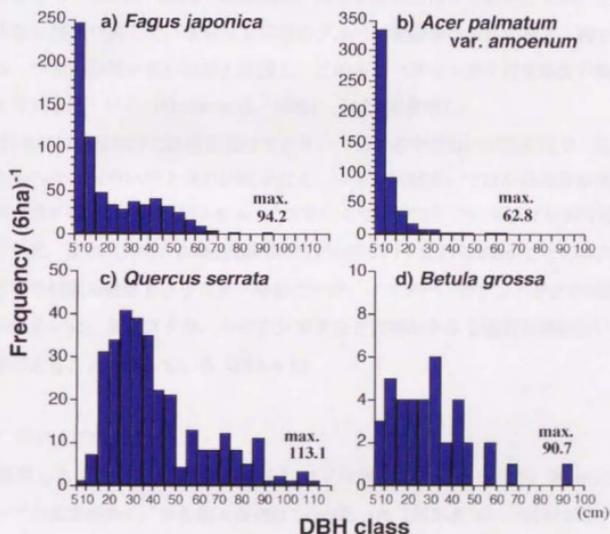


図3-3. L字型とベル型のDBH頻度分布。
代表的なL字型の胸高直径階頻度分布としてa)イヌブナ, b)オオモミジと、同じく、ベル型のc)コナラ, d)ミズメを表す。

ントに加入する、安定した林分構造であることを示唆する。樹種ごとで見ると、イヌブナ、ブナ、オオモミジなどの種では同様のL字型の分布であった一方、コナラ、ミズナラ、ミズメ (*Betula grossa*) などの種は、それとは異なる不規則な分布（釣り鐘型、ふた山型）を示した（図3-3）。

L字型の胸高直径分布を持つ種は、林分全体の構造と同様に安定した個体群構造であると考えられる。それに対し、釣り鐘型 (bell shape) などの分布を示した種は、コンスタントな若木の加入が起こらず、なんらかの機会を利用して断続的に更新しているとみられる。すなわち林床の平均的な環境では若木の集団を維持できていないことから、L字型分布の種に比較して、閉鎖林間下における生存能力（例えば耐陰性）が相対的に低いと考えられる。典型的な両分布型の間には連続的なバリエーションが存在するが、Masaki *et al.* (1992) および正木 (1993) は、Hubbell (1979) の方法で胸高直径階分布の分布中心からのゆがみ（歪度：skewness）の大きさを評価して境界を定め、この試験地の優占種31種を分類した。彼らはL字型のグループを耐陰性が高い種群、釣り鐘型などのグループを耐陰性が低い種群と推論し、この中でハクウンボクは耐陰性の低い亜高木として分類されている（Masaki *et al.*, 1992）（4.2.1節参照）。

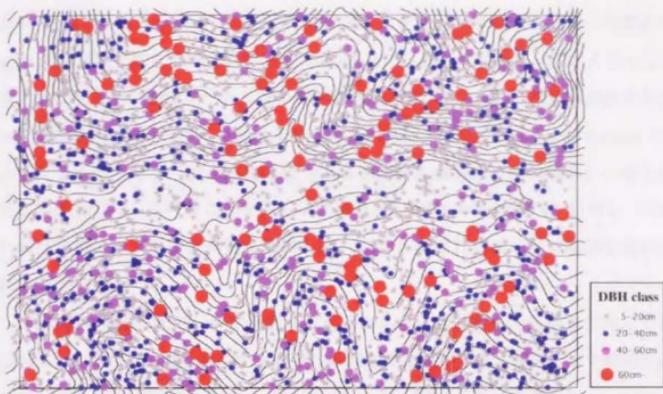
樹木の分布は地形の影響を受けており、一般に谷や沢沿いが低密度で、尾根筋が高密度であった。沢沿いで大径の幹は少なく、一方、尾根沿いでは小径の幹が特に多く全体が高密度になっていた（図3-4 a）。またいくつかの種については分布が特定の地形に偏っていた。正木 (1993) は6ha試験地の各10m格子内すなわち100m²ごとのユニットで、1991年の各樹種の密度をクラスター分析にかけ、イヌブナ、サワシバなどの4種からなる種群が沢沿いに、またコナラ、ハクウンボクなど18種からなる種群が尾根沿いに分布する傾向があることを示している（図3-4 b）。

3.2.2 ギャップ形成レジーム

観察したギャップ（面積5m²以上）の平均面積は70m²だったが、50m²に満たないギャップの頻度が多く、また最大面積は330m²だった（図3-5 a）。斜面下部グループのギャップ面積は87.7m²で上部グループのギャップ面積55.8m²よりも有意に大きかった（ χ^2 test, $p < 0.05$ ）。

ギャップ齢は1990年時点で1年から42年までの推定値が得られ、それらは一様に

a)



b)

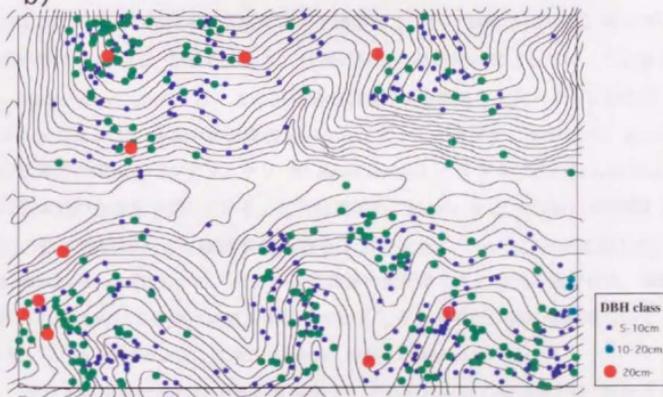


図3-4. 地形と樹木の分布.
a) 群集全体 b) ハクウンボク個体群

は分布せずに、いくつかの齡の前後に集中する傾向があった。試験地より25km東の、福島県小名浜で観測された気象庁測候所の気象データ（1966年以降）から、最大瞬間風速 $25\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ を越える強風を記録した年とギャップ齡とを比較した結果、強風の記録とギャップの形成時期が一致する傾向があった（図3-5 b）。また、ギャップ齡が大きくなるほど頻度と最大ギャップ面積が小さくなる傾向があり（図3-5 c）、推定齡が20年を越えて 100m^2 以上の面積を持つギャップはなかった。Runkle（1982）やFoster & Reiners（1986）が示したように、ギャップの閉鎖にはギャップ周囲の林冠木の枝の速やかな側方成長が大きな役割を果たしていることを強く示唆する。なおNakashizuka *et al.*（1992）は6ha試験地におけるギャップ面積を林冠面積の6.2%、毎年形成されるギャップ面積は林冠面積の0.4%と計算した。

1990年に確認したギャップ形成木は80本であり、そのうち、樹種まで同定できた個体は49%（39本）で、残り51%は属までしか同定できなかった。属レベルでの構成は、コナラ属（*Quercus*）が45%を占め、ブナ属（*Fagus*）15.0%、カエデ属（*Acer*）7.5%、シデ属（*Carpinus*）7.5%がそれに続いた。1990年時の林冠木の構成に比較して、ギャップ形成木すなわち林冠の枯死木に有意にコナラ属が多く（ χ^2 test, $p < 0.05$ ）、またブナ属が少ない傾向（ $p < 0.10$ ）を示しており、今後の林冠の優占種が交代していくことを示唆する。Masaki *et al.*（1992）は、この試験地の林冠の樹種構成の交代パターンから行ったシミュレーションで、将来の林冠構成種のうち、ブナ、イヌブナ、サワシバ、カエデ属などの個体群の増加と、コナラ、クリ（*Castanea crenata*）、ミズキ（*Cornus controversa*）などの個体群の衰退を予測している。これは前述の、Masaki *et al.*（1992）が分類した釣り鐘型の個体群構造を持つ種群が個体群サイズを減らしていくことを意味していた。Nakashizuka *et al.*（1992）は、死亡率と成長量の解析からこの傾向を裏付けた。成熟林とされる森林においても優占樹種が変遷していくこうした例は、他の森林でもいくつか報告されている（Parker *et al.*, 1985；Veblen, 1986；Lertzman, 1992）。

形成木の形態は幹折れと根返りが多く、それぞれ全体の37.5%と33.7%を占めた。枝落ちと立ち枯れはそれぞれ12.5%、16.3%だった。根返り27本のうち根回りの土壌を大きく掘り返した状態の形成木は13本あった。

根返り形成木のマウンド（mound：根系およびその周辺土壌）やピット（pit：

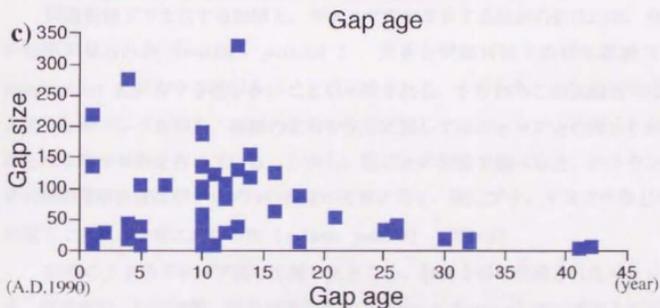
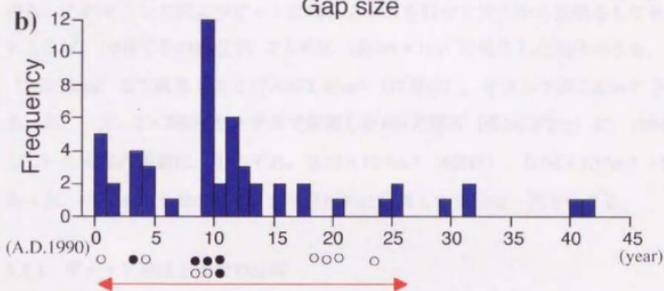
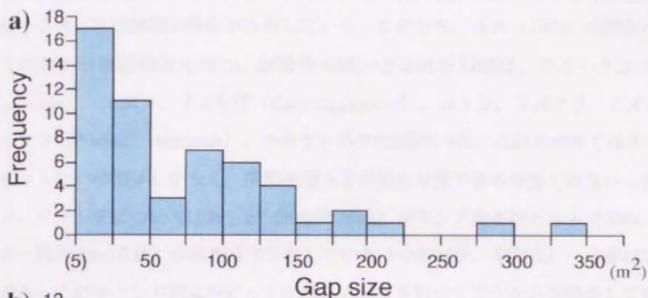


図3-5. ギャップの面積・形成時期の分布。

a) ギャップ面積と頻度, b) ギャップ形成時期の分布, c) 面積とギャップ齢との関係を表す。b) においては、矢印で示す期間中に福島県小名浜の測候所で記録された、強風の記録を記した。白丸は風速 $25m \cdot s^{-1}$ 以上、黒丸は同じく $30m \cdot s^{-1}$ 以上の記録を表す。

掘り返された穴)の表面は、倒伏直後には鉍物質土壌が露出したはずである。これらの微小サイトには20種の稚樹が生育していた。このうち、正木(1993)の解析によれば釣り鐘型の個体群構造を持つ、耐陰性の低いとされた樹種は、ウリハダカエデ(*Acer rufinerve*)、ミズメ、イヌシデ(*Carpinus japonica*)、コナラ、ミズナラ、ミズキ、カスミザクラ(*Prunus vesecunde*)、ハクウンボクの8種だった。これらの多くは各マウンド・ピットに1~3個体しかなく、閉鎖林冠下との差を考察できる密度ではなかったが、ミズメ、イヌシデについては新しい(1989年形成)マウンドおよびピットでのみ、実生(当年~樹高30cm未満)が高密度で出現していた(中静ほか、未発表)。中静ほかは1989年から、このマウンドおよびピットに特に方形区を設けて実生から観察をしてきた。それによれば、1995年春の時点で、7方形区(各1m×1m)に発生した実生のうち、稚樹段階(H \geq 30cm)まで成長したミズメが2.43m²(17個体)、イヌシデが0.86m²(6個体)であった。一方、2×2稚樹センサスで配置した651方形区(各2m×2m)に、1994年に生育していた両種の稚樹は、それぞれ、0.15×10⁻²m²(4個体)、0.04×10⁻²m²(1個体)であった。パイオニア種がギャップへ選択的に定着した明確な一例といえる。

3.2.3 ギャップ形成と稚樹の分布

閉鎖林冠下で生育する稚樹と、ギャップ内で生育する稚樹の組成には、全体では高い相関が見られた($r=0.88$, $p<0.001$)。更新を閉鎖林冠下の前生稚樹(advanced regeneration)に依存する種が多いことが示唆される。すなわちこの試験地では、林床に実生・稚樹バンクを持ち、稚樹の定着や生存に関してはギャップとの関わりが少ないとみられる種が多勢を占めている。しかし、種ごとの密度で調べると、ハクウンボクはじめ10種の稚樹密度はギャップ内の密度が有意に高く、逆にブナ、イヌブナなど4種は閉鎖林冠下で密度が有意に高かった(χ^2 test, $p<0.05$) (図3-6)。

斜面の上下のギャップ間で比較したところ、斜面上部に形成されたギャップにおける、稚樹密度、出現種数、種多様性指数H' (Shannon function)のいずれもが斜面下部に形成されたギャップよりも有意に高い値を示した(t test, $p<0.05$)。また、斜面の上部ではギャップサイズによる稚樹密度の偏りも強く現れていた(Abe *et al.*, 1995)。斜面に沿ってギャップの環境が大きく変化していることを意味するが、ハクウンボクの稚樹密度については地形による有意な偏りは見られなかった。また、ハクウンボクはじめ

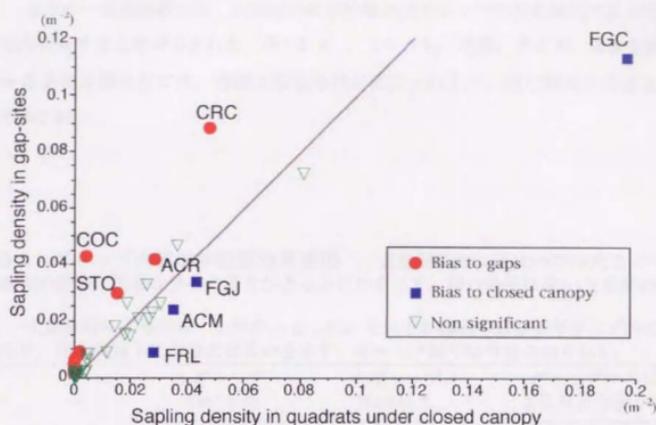


図3-6. ギャップ内と閉鎖林冠下における稚樹群集の密度。
種ごとの密度が有意に偏った種を、シンボルを分けて表す。種名の略号は表3-1に準じる

ギャップ内の10種の稚樹は、周囲に同種個体 (DBH ≥ 10 cm) のあるギャップで有意に密度が高かった (t test, $p < 0.05$)。稚樹の周辺に集中した種子散布があった結果と考えられるが、特定の散布様式 (風, 鳥, 自然落下など) を持つ種のみはこの傾向が見られたわけではない。各樹種にとって種特異的に好適な環境の場所で生存率が高い結果、このように同種個体の近接に結びついている可能性もある。

ギャップの形成木グループごとの稚樹密度分布を主成分分析にかけ、検出された主成分は、第二主成分までで寄与率が80%を超えた。第一主成分 (寄与率65%) は種ごとの稚樹密度の頻度分布と相関があり、このことから、各種樹の個体群サイズの傾度を表す要素と推測された。また第二主成分 (寄与率16%) は、形成木の樹冠の大きさを表し、その違いがギャップ面積の違いとなって間接的に稚樹密度に作用したものと考えられた (Abe *et al.*, 1995)。いずれの成分もハクウンボクの分布とは強い関係がなかった。またギャップ齢に関しては、各樹種の密度や種多様性との関係は明らかにならなかった。

以上の一変量解析から、試験地の稚樹群集にはギャップの形成様式によって分布の分化が存在することが示された(表3-2 a)。このうち、地形、サイズ、母樹を組み合わせた多変量分散分析では、有意になる条件が限定されたが、同じ傾向の分布となった(表3-2 b)。

表3-2. ギャップ内稚樹の密度決定要因。一変量解析およびMANOVAによって、主要樹種の稚樹に有意な分布の偏りがあるか否かを示す。種の略号は表3-1を参照のこと。

a) 一変量解析による結果。上付の+と-は、それぞれ稚樹の分布がギャップ内に有意に偏るか、閉鎖林冠下に有意に偏るかを示す。ギャップ齢では有意な偏りなし。

	小ギャップ 70m ² 未満		大ギャップ 70m ² 以上		ギャップサイズに よる有意な偏りなし		
斜面上部	CRL ILM	FGC- CLB	ACR+ CRT QRS+	COC+ QRM	SRJ	COK	FRL-
斜面下部			ACC	CRC+	ACT PRG	FGJ-	MLM
地形による有意な 偏りなし	APS HMJ	SRA	ACM BTG+	KLP STO+	ACP CSC OSJ	ACS PRV STJ	CRJ MGO+ PRB

b) MANOVAによる結果。ギャップサイズ、地形、近接する同種成木の有無、の3要素を説明変量とした。上付の*は、同種の成木が稚樹の近くに有意に存在することを示す。

	小ギャップ 70m ² 未満		大ギャップ 70m ² 以上		ギャップサイズに よる有意な偏りなし	
斜面上部	CRL	FGC	COC		ACP	ACR
斜面下部					MLM*	
地形による有意な 偏りなし	APS	ILM	ACM	CRC* STO	PRG	

3.3 考察

3.3.1 試験地の攪乱と種多様性

試験地の尾根沿いに生育する幹の密度が高く、また胸高直径が小さいものが多いのは、明治時代以前の火事のために二次林的な林相を残っているものと考えられる。この結果、胸高直径が小さい幹が密生する尾根沿いは、沢沿いと比較して幹あたりの樹冠面積が小さい傾向があるだろう。尾根にあるギャップの面積が小さい理由の一つと推測される。

試験地は多くの種が混生する森林である。イヌブナやコナラ、カエデの仲間と混生することが多い太平洋型のブナ林であることに加え（Shidei, 1974；山中, 1979；前田, 1991；島野・沖津, 1993）、暖温帯と冷温帯との推移地域にあたり、双方の気候帯の植物が自生できること、さらに様々な環境を提供するギャップ形成、そして火事などの大きな攪乱が多様な種構成を支えていると考えられる（Nakashizuka & Iida, in press）。

3.3.2 試験地のギャップ形成様式

試験地は温帯の他の森林と比較すれば、ギャップ面積比がやや少ないといえる。森林のギャップの形成状況を調べた多くの報告によれば、成熟した温帯林の林冠ギャップは、林冠面積のおよそ10～20%を占める（例えばYamamoto, 1981；1989；Naka, 1982；Runkle, 1982；Nakashizuka, 1984；Foster & Riners, 1986；Lertzman & Krebs, 1991）。ギャップ形成頻度には年変動が大きいので（3.2.2節）、今後ギャップ面積合計は大きく増大することもあるだろう。一方、ギャップが閉鎖していく速度は、周囲の林冠木の側方成長に強く依存するとみられるため、形成速度ほどには年変動がないと考えられる（田中・中静, 未発表）。したがってこれまで観測されていないような大面積のギャップがまれに形成されれば、長期間ギャップとして残る可能性がある。しかし最近数十年間に形成された特に大きなギャップは、1978年形成と推定され、調査時点（1990年）で330m²のものがひとつあるのみである（図3-5 c）。この森林では、大きなギャップを伴った攪乱は希であるといえる。台風などの強風によるギャップ形成は、少なくとも最近数十年間は中小ギャップの頻度を上げるように作用してきたといえる。

ギャップ齢が一様でなく、強風の記録のある年の前後に集中する傾向があったことは、ギャップ形成の直接の主因が風倒であることを強く示唆する。加えて、試験地設定

以後の継年的な林分の観察によって、台風の後新しいギャップが形成される現象がしばしば見られた。しかし、立ち枯れのギャップ形成木が占める率は過小評価されている可能性が高い。なぜなら根元を大きく攪乱しない根返りが約半数（14例）を占めていたからである。うち10本はギャップ齢が推定10年以上だったのだからマウンドが崩れピットが埋まった可能性も否定できないとはいえ、これらの形成木は立ち枯れて根系が腐朽した後根返りを起こした可能性が大きい（Lertzman & Krebs, 1991）。さらに、幹折れの形成木の一部は、枯死した後に幹が折れたものを含むと考えられる。

もっとも、ギャップ形成年は中・下層木の肥大成長促進をもとに推定したものであって、その解析からは、ほとんどの場合、林冠が短期間に開いたことは推測できた。一方、形成木が仮に何年もかけて樹勢が衰えていき最後に枯死した場合、ギャップもまたゆっくり林冠が開いていくことになる。実際、成長錐サンプルのうち3ギャップのものについては、他のギャップほど明瞭に成長の加速点を決定できなかった。ギャップとその閉鎖に対する反応の他に、こうした形成時の様式に対しても種ごとに反応が異なり（Kransy & Whitmore, 1991）、稚樹組成と林分の種多様性に影響を与えているかもしれない。

3.3.3 ギャップ閉鎖と依存種

ある林分において林冠を構成する樹冠がひと通り入れ替わる期間を、森林の回転期間（turnover time）という。試験地のギャップ形成速度として計算された、林分の面積比 $0.42 \cdot \text{yr}^{-1}$ （Nakashizuka *et al.*, 1992）が、仮に長期的にも安定した値であれば、それはギャップの閉鎖速度に等しい。そこで、一回転期間中に林冠の同じ場所は2度以上ギャップにならないと仮定すれば、林分面積比6.2%のギャップがすべて閉鎖（修復）するのに要する時間は、単純な除算によって約15年である。樹木の成長速度を考えると、この森林の多くの樹木は1回のギャップ形成によって林冠に達することは難しいと推測される。

Canham (1985) は北アメリカのサトウカエデ (*Acer saccharum*) で、また Revertus & Veblen (1993) はアルゼンチンの *Nothofagus* 属の樹種で、各個体が成熟するまでに、被陰とギャップとの数回の交代があることを示している。Canham (1985) は、特に耐陰性の高い樹種では、個体の周囲で何回かのギャップ形成と修復を経て成熟にいたるケースが多いと考えている。

このように多くのギャップは短い時間で修復されるので、樹木がこの環境で個体群を維持するためには、(1) 耐陰性を持ち、長期間かつ数回の被圧に耐える、(2) 樹高成長を早め、林冠に達する時間を短縮する、(3) 子孫が大ギャップに到達する能力を強化する、(4) 成熟までの時間を早めギャップが閉鎖する前に生活史を完結させる、などといった適応が考えられる。亜高木は最大サイズが小さいために、林冠に達することが希であって(2)の戦略を持たない。同じ理由で個体あたりの種子生産が相対的に少ないため、大ギャップの形成が偶然性の高い現象ならば、(3)にも大きなリスクを伴うだろう。したがって亜高木が森林環境内で個体群を維持するためには、(1)か(4)の戦略を持つものと考えられる。ハクウンボクがギャップの形成・修復の様式の中でどのような戦略を持つかについては、次章以下で詳しく解析していく。

IV. ハクウンボク若木・成木の個体群動態と開花結実特性

4.1 方法

6ha毎木センサスで得られたデータセットに基づき、この章では胸高直径5cm以上のハクウンボク個体群の構造と動態について、サイズと成長・開花との関係、および結実特性を分析した。第II章で述べた他に、以下の方法で調査を行った。

4.1.1 開花調査

1992年（豊作翌年）5月、試験地内の胸高直径5cm以上のハクウンボク545幹について、花序の有無と、また前年の果穂の痕跡の有無を、双眼鏡を用いて観察した。ハクウンボクの果穂は翌春まで残るものが多く、各個体の前年の結実状況を推測することができる。

4.1.2 結実過程調査

結実と落果の解析にはシードトラップセンサスのデータを主に用いたが、その他に、実際に枝に着果・成長する果実を経時的に観察した。豊作年（mast year）の1991年6月から10月まで、また同じく1995年の7月から11月まで、それぞれ開花した3個体の28花序、6個体の33花序に標識した。子房およびその痕の数を着花の総数とし、また肥大した子房を受粉により結果したものと認め、それらが2週間ないし4週間ごとに花序に残存しているかどうかを観察した（写真4-1）。9月下旬まで果実が健全に発育し、以降の観察で果肉部分が乾燥しはじめた時点で結実したとみなした。この観察およびシードトラップ法を併用しても、齧歯類や鳥類が行う樹上からの堅果の運搬・貯食による移動量は捕捉することができない。この移動量を把握するためには別の手法が必要だが、本研究では種子の総数に比較して無視できる数とみなした。

なお、本章で健全種子とは、子房が正常に発育して傷害のない種子となったものを意味し、必要に応じてその内で充実種子と胚が発育しなかった「しいな」とを区別する。

4.2 結果

4.2.1 若木・成木の個体群動態



写真4-1. 結実過程調査の様子。
地上から手の届かない花序に対しては梯子を用いて観察した。

(1) 個体群構造

ハクウンボクは、若木・成木の密度において試験地の優占種だった。1993年の毎木調査では、試験地で胸高直径5cm以上のハクウンボクの幹の密度は91.5ha⁻¹ (549本)であり、111.2ha⁻¹ (667本) のイヌブナに次ぐ優占樹種だった。根萌芽によって株立ちしていた幹数は27本のみであり、したがって全幹数の95.1%は単幹で生育していた。同一クロンの個体(株)の密度で優占度を比較すると、ハクウンボクが89.0ha⁻¹ (534個体) に対し、根萌芽を盛んに生じるイヌブナは34.7ha⁻¹ (208個体) にとどまった。個体密度では、試験地の木本種 (DBH \geq 5cm) 中でハクウンボクはサワシバなどと共に最も優占する樹種の一種である (表3-1 ; 3.2.1節)。

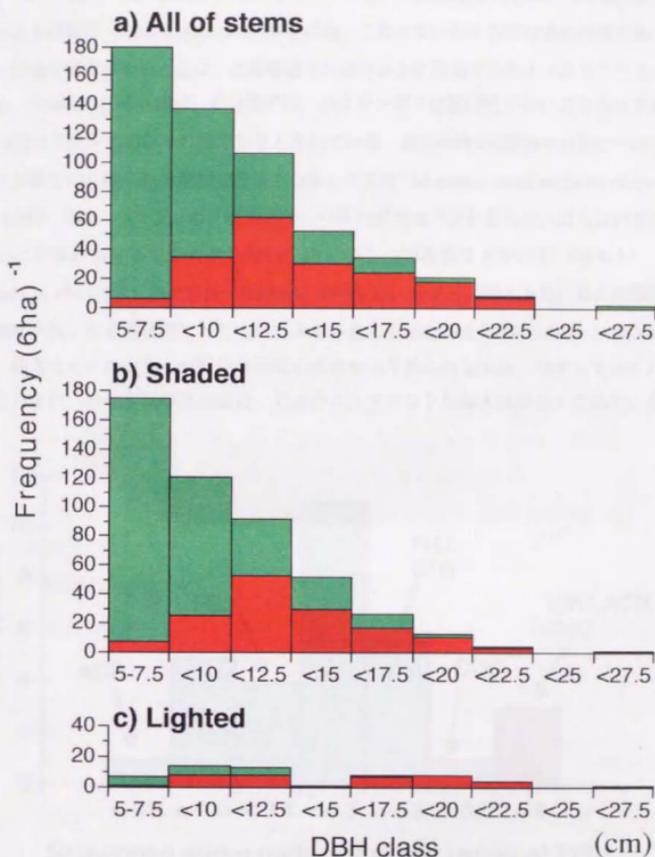


図4-1. ハクウンボクのDBH頻度分布。

a) 6ha試験地に生育する全個体 (DBH \geq 5cm), b) 閉鎖林冠下に生育していた個体, c) ギャップ内またはギャップに隣接して生育し樹冠に光が当たる個体の胸高直径階頻度分布を表す。各階級における成熟 (開花) 個体の頻度も示す。

胸高直径階の頻度分布は、やや直線的な推移ではあるが、L字型といえる（図4-1 a）。最大の胸高直径は27.6cmであり、また、胸高断面積合計は4.96m²ha⁻¹で、試験地の木本種総計（DBH≥5cm）の2.5%を占め、これは多い方から第12番めの種であった。細い幹ほど密度が高いことは、この種はコンスタントに加入する若木があることを示す。一方、Masaki *et al.* (1992) の分類では、ハクウンボクは耐陰性が低いことを示す釣り鐘型の胸高直径階頻度分布の種であるとされている。彼らが56ha試験地の31種について種ごとに計算した、胸高直径階頻度分布中心からの歪度（skewness about midpoint of the range of DBH）では、ハクウンボクはミズキ、ウリハダカエデなどと共に、最も負の歪度の小さい（すなわちL字型分布から遠い）種のひとつであることを示す（図4-2）。だがMasaki *et al.* (1992) の計算法（Hubbell, 1979）は、サイズの増大と共に負の指数関数的に歪度が低くなる個体群に対して最も大きい負の歪度を与えるが、ハクウンボクのように、最大サイズが小さく直線的な歪度の変化を示す種に対しては、必ずしも大きい値にはならない。ハクウンボクの場合、若木のコンスタントな加入は明らかであり、歪度を

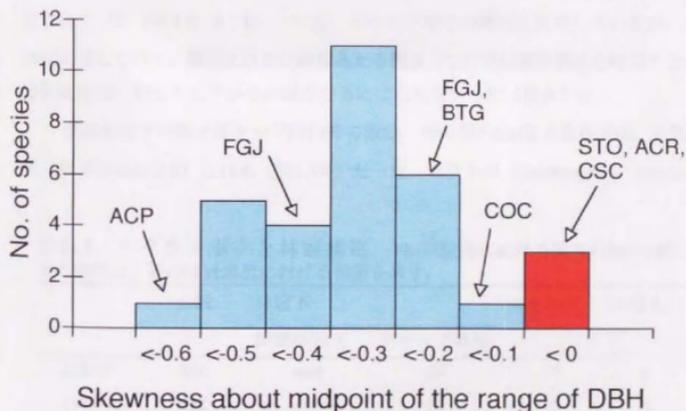


図4-2. 群集構成種のDBH頻度分布の歪度。

正木 (1993) より作成した。試験地の31樹種の胸高直径階頻度分布型の、分布中心からの歪度 (skewness) の分布を表す。負の歪度が大きい (x軸に沿って左方) ほど強いL字型のサイズ分布の種であることを意味する。ハクウンボク (STO) の位置を赤で表した。種の略号は表3-1に準じる。

耐陰性の指標として厳密に扱うには問題がある。

1993年の調査で林冠木となっていたハクウンボクは、6ha試験地内で3本のみだった(表4-1)。これは胸高直径5cm以上のハクウンボク幹数549本のうちの0.5%であり、また全林冠木数1014本の0.3%に満たない。樹冠が小さいため林冠に占める面積はさらに少ないと考えられる。林冠に達することはあっても、この種の生活が森林群落の中で林冠層に直接関わることは少ないことが推察される。林冠に達する個体が存在する種の中では、最もその比率が少なかった(図4-3 a)。試験地の樹木群集では、最大胸高直径と林冠に達している幹の比率との間に有意な正の相関があったが($r=0.819$, $p<0.001$)、ハクウンボクより大きな最大胸高直径を持ち、かつ林冠に達しない種はヤマボウシ(*Cornus kousa*)だけであった。また、アオダモ(*Fraxinus lanuginosa*)、ウワミズザクラ(*Prunus grayana*)、ヒトツバカエデ(*Acer distylum*)は、より小さな直径で、ハクウンボクより高い率で林冠木になっていた。これは樹形の違いを反映している。これらの種は、林冠層を生活場所とするか否かの境界付近にニッチを持って生活していると考えられる。

個体群全体のサイズ分布は、大多数を占める閉鎖林冠下の幹のサイズ構造でほぼ決定されていた(図4-1 a; b)。一方、ギャップやその周囲に生育しているか、あるいは林冠に達して、樹冠に日光が直接あたる個体(ここでは開放個体と呼ぶことにする)は胸高直径に対して右下がりの頻度分布にはならなかった(図4-1 c)。

閉鎖林冠下の幹とギャップ内の幹の数は、1993年の6ha毎木調査では、それぞれ494本(個体群の83.2%)と15本(同2.5%)だった。ニトコ(*Sambucus sieboldiana*)、

表4-1. ハクウンボクと林冠構造. 6ha試験地における胸高直径5cm以上の幹数と、その林冠構造における位置を表す。

	全数	林冠下		ギャップ	林冠木
		閉鎖林冠下	ギャップ隣接		
1987年	550	488	39	17	6
1989年	552	499	39	10	4
1991年	550	493	38	16	3
1993年	549	495	35	16	3
平均±S.D.	550.3±1.3	493.8±4.6	37.8±1.9	14.8±3.2	4.0±1.4

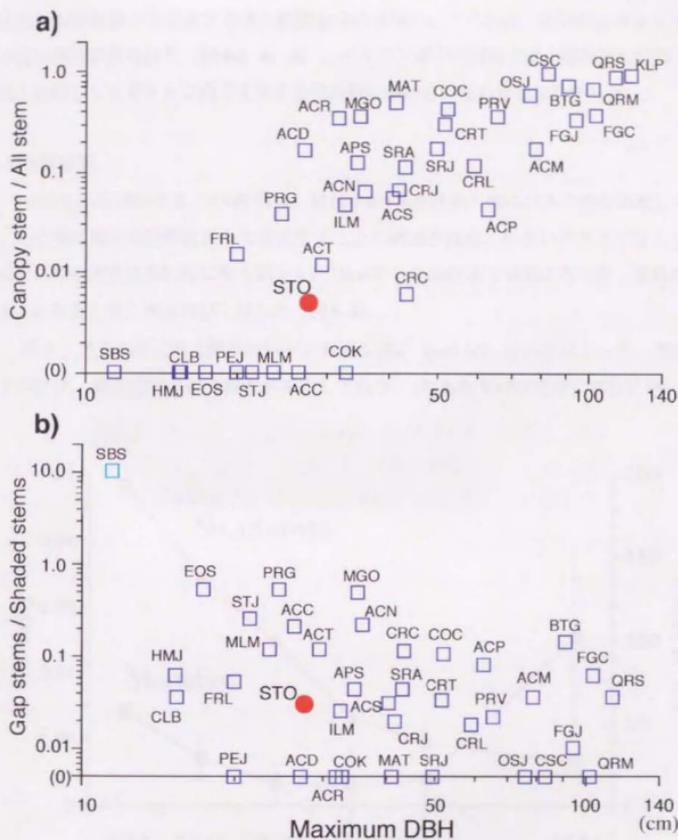


図4-3. 群集構成種と林冠構造。

試験地の構成樹種のそれぞれ最大胸高直径と、a) 林冠木の占める割合、b) 閉鎖林冠下に対するギャップ内で生育する幹の割合との関係を表す。y軸は対数目盛であるが、便宜的に0軸を表す。種の略号は表3-1に準じる。

マユミ (*Euonymus sieboldianus*) など、生活史のすべてを中・下層で過ごす種のいくつかは相対的にギャップ内に多く、逆にブナ属やコナラ属など、林冠木の比率が高く、林冠での生活が個体群の生活史に大きな位置を占める種のいくつかは、相対的にギャップ内に少ない傾向が見られた (図4-3 a; b)。ハクウンボクは順位では中間付近に位置し、他種と比較してもギャップ内で生育する幹が特に多いというわけではなかった。

(2) 個体群動態

1987年から1993年までの6年間に、林冠木の1本を含めてのべ31本の幹が枯死しており、死亡率は胸高直径階に沿って変化することが確認された。小さいクラスでは太くなるほど個体の減少と共に死亡率も低下し、10cmから15cm付近で最低となった。それ以上の太さになると死亡率は再び上昇した (図4-4)。

ギャップでの死亡率は閉鎖林冠下と有意な違い ($p < 0.05$) を示さなかった。閉鎖林冠下の幹は、調査期間中のべ28本が死亡しており、1年あたりの平均死亡率は $2.7\% \cdot \text{yr}^{-1}$

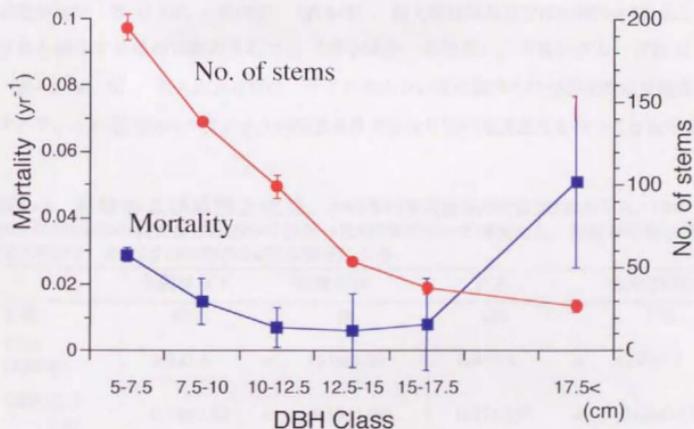


図4-4. ハクウンボクのサイズと死亡率。

ハクウンボクの胸高直径階に対する死亡率、および標本数を表す。共に調査期間中の平均値 (yr^{-1}) であり、誤差棒は標準偏差 (S.D.) を表す。

(指数関数的な計算による) だったのに対し、ギャップ内では調査期間中2本が死亡し、死亡率は $6.9\% \cdot \text{yr}^{-1}$ と高かった。しかしその差は有意ではなかった(林冠木を除いた母比率の検定)。完全に被陰された閉鎖林冠下の幹と、ギャップおよびギャップに隣接する幹、すなわち拡張ギャップ(1.4.2節)で生育する幹とで死亡率を比較すると、閉鎖林冠下 $2.8\% \cdot \text{yr}^{-1}$ に対し、拡張ギャップ $2.9\% \cdot \text{yr}^{-1}$ とほぼ等しい値になった。

一方、新規加入個体は6年間でのべ30本で、この期間では若木・成木の個体群サイズはほぼ一定である。ギャップ内での新規加入は閉鎖林冠下と顕著な違いを示さなかった。閉鎖林冠下で加入してきた幹は26本で、これは新規加入全体の86.7%にあたり、この生活史段階の幹のうち閉鎖林冠下の幹が占める比(上述)である83.2%に近い値である。ギャップ内で加入したもの、ギャップに面したその周囲(拡張ギャップ)で加入したものはそれぞれ1本(3.3%)、3本(10.0%)だけだった。林冠ギャップに限ればその推定面積比(6.2%; Nakashizuka *et al.*, 1992)に比較して少ないが、標本数が少ないため今後も観察を続ける必要がある。

樹冠に陽のあたる開放個体は閉鎖林冠下よりも有意に胸高直径が大きく、かつ成長速度が速かった(*t* test, $p < 0.005$) (表4-2)。最大相対成長速度は 0.0459yr^{-1} を示した。群集を構成する他の18種のうちでも(田中ほか, 未発表)、大きいグループに属する(図4-5 a; b)。最大成長速度は、サイズの小さい開放個体の持つ潜在的成長速度を表すので、この事実はハクウンボクが開放条件でかなり速い成長速度を持つことを示す。

表4-2. 被陰および成熟と成長。1992年の開花調査の対象545本のうち、1989～1991年の2年間の成長量の評価が可能だった537本について解析した。値は平均値±標準偏差を示す。DBHは1991年の6ha毎木調査による。

	閉鎖林冠下	開放個体	若木	成木(開花)
幹数	479	58	358	179
DBH (1991年)	9.5±3.6	< 13.0±5.00	8.4±3.3	< 12.8±3.7
GBH 成長 (cm)	0.35±0.52	< 1.35±1.00	0.37±0.57	< 0.62±0.85
相対成長速度 (yr^{-1})	0.0027±0.0044	< 0.0102±0.0078	0.0035±0.0050	ns 0.0038±0.0051

< : 左右の値が有意に異なる(*t* test, $p < 0.005$). ns : non significant ($p < 0.05$)

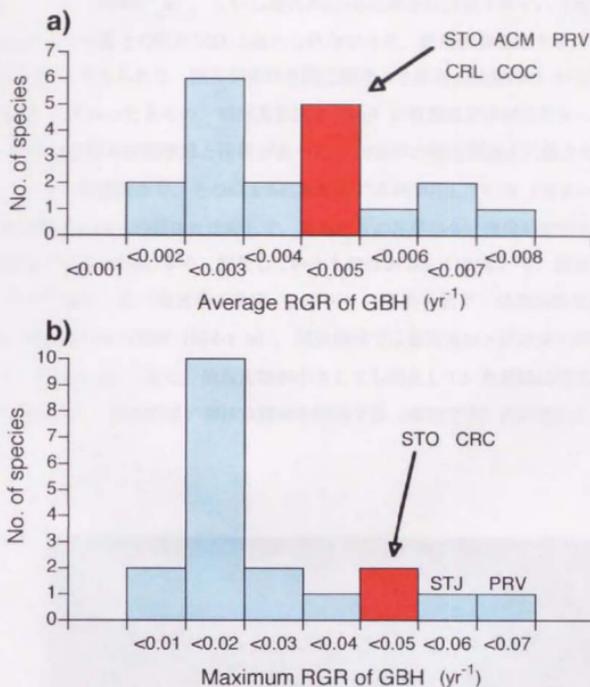


図4-5. 主要な群集構成種の成長速度。

田中ほか(未発表)より作成した。試験地の主要19樹種の、胸高周囲の相対成長速度(RGR)の分布を表す。a) 平均値, b) 最大値, を示す。ハクウンボク(STO)は最大値が他の多くの種より大きい。種の略号は表3-1に準じる。

4.2.2 繁殖特性

(1) 開花結実特性

成熟には幹の胸高直径階に沿ったサイズ依存性が観察された。1992年に行った開花調査の結果、開花した幹の密度は31本 ha^{-1} 、最小の開花個体の胸高直径は5.7cmだった。太い階級ほど開花個体の占める割合が大きくなり、胸高直径が10cmを越えると過半数が

開花していた(図4-1 a)。しかし最大の2個体に花序は確認できず、また他の個体でも幹の太さと花序数との間に関係は認められなかった。繁殖投資量はサイズ以外の要因と関係が強いと考えられる。開花個体は非開花個体より絶対成長量(cm)が有意に(t test, $p<0.005$)大きかったものの、相対成長速度(log)に有意な差は現れなかった(表4-2)。

開花は樹冠の被陰状態と関係があった。1992年の開花調査の対象となった545本のうち、58本が開放個体で、その63.8%にあたる37本が開花していた(写真4-2)。また開放個体は閉鎖林冠下の個体に比較して、幹あたりの花序が多い傾向が観察された。一方、閉鎖林冠下であった487本中、開花していたものは29.6%(144本)で、開放個体の開花率より有意に低かった(母比率の検定, $p<0.01$)。閉鎖林冠下では胸高直径が大きくなると開花率が高くなったが(図4-1 b)、開放個体では胸高直径と開花率との関係は不明瞭だった(図4-1 c)。また、胸高直径が小さくても開花していた個体は成長が早い傾向があり(図4-6)、成長の早い個体は繁殖を開始する(成熟する)のが早いことを示唆している。



写真4-2. ギャップ内で開花するハクウンボク。
ギャップ内プロットを設置したギャップ(1989年形成)における写真。

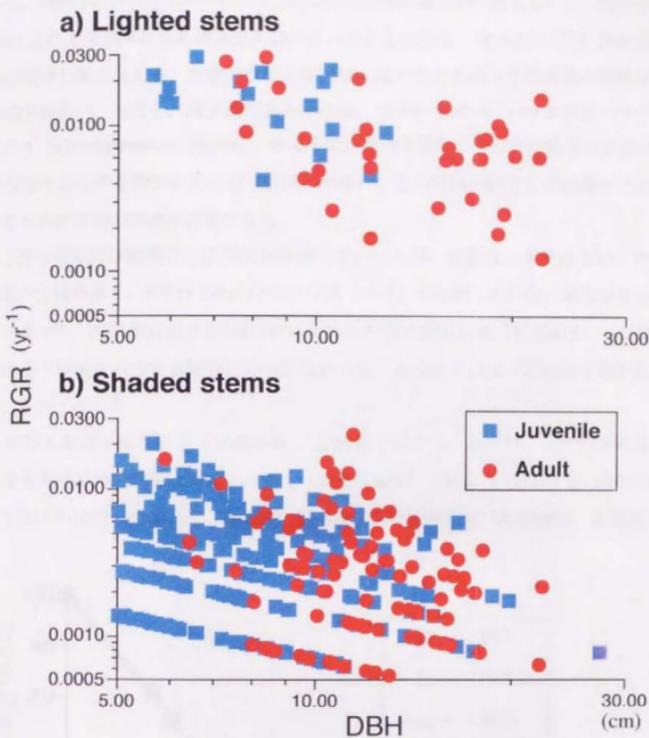


図4-6. 成熟とサイズ・成長速度。

ハクウンボクの a) 林冠木を除く開放個体, b) 閉鎖林冠下の個体 のそれぞれについて, 各幹の高直径と相対成長速度 (log), 成熟 (開花) の関係を表す。

(2) 花から種子までのデモグラフィ

開花後2ヶ月ほどの間に, 花と子房は大きく減少した。試験地での開花時期は5月下旬から6月上旬の2週間ほどの期間であり, 各々の花穂には5~30の (1991年, 1995年の平均はそれぞれ19, 15) 花が咲いた。1991年は7月4日までに実果は子房の総数の21.6%まで

減少し、1995年には7月6日の時点で子房総数の27.0%の果実が発育していた。兩年とも開花後1ヶ月ほどで70%以上が急速に失われていたことになる(図4-7)。この後の落果が急速に減少したことから、初期の落果の原因は、花の受粉失敗や生理的な未熟落果である可能性が高い。ただし、種子食昆虫の中には、ブナの実につくハマキガ科のブナヒメシクイ (*Pseudopanmene fagivora*) のように、発育初期の子房に高い被食圧を加える特異的な種が存在する例があるので(箕口, 1995)、この時期の捕食者の影響を正確に評価するためには別の調査が必要である。

7月中旬以降は観測ごとに果実が漸減していったが、原因は一定ではない。1991年は台風の上陸が多く、9月の記録的な強い台風(19号)で標識した花序の果実がすべて落ちてしまった。1995年には子房の総数の10.8%の57個が結実した(写真4-3)。この時は特定の落下原因を示唆する観察は得られなかった。充実種子の落下は10月上旬から11月下旬にかけてだった。

結実した種子は大型で(写真4-4)、試験地ではクリ、コナラ、ミズナラに次ぐ。健全な充実種子の絶対重は30種子の平均(±標準偏差)で0.25(±0.06)g、内容物は同じく0.12(±0.02)gであった。他の優占種の種子と比較すると(田中ほか、未発表)。

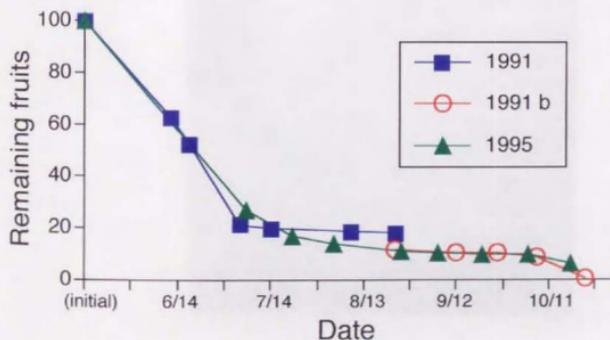


図4-7. 果実の落下。

標識したハクウンボクの果実(子房)の、経時的な落下を表す。1991年は8月の台風によって標識した18花穂がすべて落下してしまった。参考までにその時点で別の10花穂に標識した(1991 b)。

ブナ科の堅果に匹敵する重量であり、試験地の群集の中では大きく重い種子と言える(図4-8)。特に、亜高木・低木種の種子の中ではハクウンボクおよび同属のエゴノキの種子は群を抜いて大型である。



写真4-3. 健全に発育したハクウンボクの果実と種子.



写真4-4. ハクウンボクの種子サイズ。

上段がコナラ、中段がハクウンボク、下段が左から、ハリギリ、サワシバ、ミズキ、カスミザクラの種子。コナラを除いた5種は種子バンクを形成する。

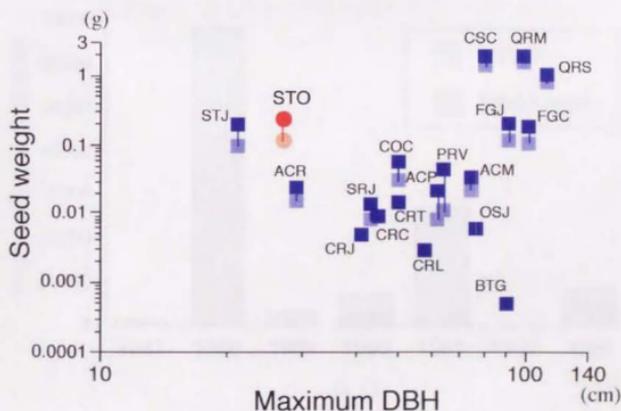


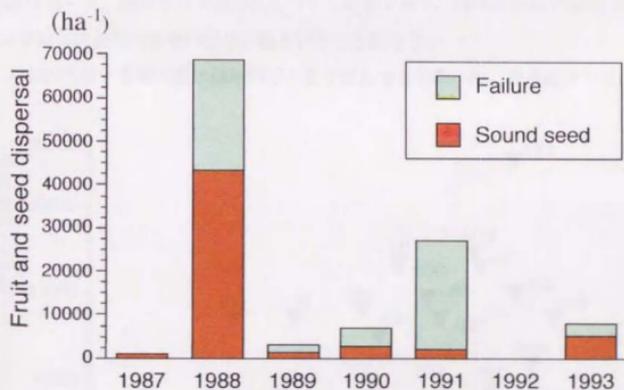
図4-8. 主要な群集構成種の最大サイズと種子重量。

田中ほか(未発表)より作成。試験地の主要19樹種について、シートトラップで捕捉した種子重量の平均を表す。種子の全重量を濃いシンボル、胚など内容物の重量を薄いシンボルで示す。種の略号は表3-1に準じる。

(3) 種子生産と年変動

種子の生産数には強い豊凶 (masting) が確認された (図4-9)。健全種子 (充実およびしいな) の他に未熟果実や虫害・食害を受けたものまでを含めた、落下種子 (果実) 総数では、6年間 (1988年～1993年) の平均で $1.9 \times 10^4 \text{ ha}^{-1} \cdot \text{yr}^{-1}$ の散布があった。うち健全充実の種子は $9.1 \times 10^3 \text{ ha}^{-1} \cdot \text{yr}^{-1}$ (46.3%) であった (表4-3)。総数、充実種子ともに、年変動は非常に大きかった。豊作年 (mast year) は1988年のみであった。ただし1991年は大量の開花がありながら、成熟しつつあった多くの果実が、8月以降に上陸した幾度かの台風によって未熟のまま落果したため、豊作に至らなかった。

6年間で凶作年は2回あった。1989年には8月以前に健全種子が落下しているが、この時期に健全種子にまで成熟することは考えられない。1988年に結実した種子の一部が、何らかの理由で樹上にとどまり、翌1989年に落下したものであろう。また1992年の開花調査では545本中33本 (6.1%) の幹に当年の花序を確認したが、いずれの幹においても花序のみであり (平均 3.9 ± 5.8 花序・本⁻¹)、その年にシードトラップで捕捉された種子



A.D.

図4-9. 種子生産の豊凶。

シードトラップセンサスで捕捉した、種子総数と健全 (sound) 種子の散布の年変動を表す。ただし1987年には種子総数のデータがない。また1991年に健全に発育した種子が少ないのは、この年は台風の影響が強く、多くの果実が未熟で落果したためである。

表4-3. 試験地におけるハクウンボクの種子散布. 1987年は総数と充実種子数のみ記録した. また1989年の健全種子は8月以前の落下であるため, 前年に生産されたものと推定される.

	落下総数	健全		未熟	虫害	割れ	カビ, 腐敗
	(ha ⁻¹)	充実種子	しいな				
1987年	3710	905	—	—	—	—	—
1988年	68869	43167	10769	12760	1991	181	0
1989年	452(+2624)	(1267)	(1357)	362	90	0	0
1990年	6968	2715	633	271	3167	181	0
1991年	27240	2172	6063	9774	6244	2534	452
1992年	0	0	0	0	0	0	0
1993年	8145	5249	1176	1538	0	90	90
平均 (yr ⁻¹)	19050	9095	3107	4118	1915	498	90

総数は0であった. 凶作年は大量開花年のすぐ翌年であり, 個体群全体では僅かながら開花するが結実が捕捉できないほどの数ということになる.

母樹が生産する種子数は個体間で大きなばらつきがあった. 幹あたりの花序の数は

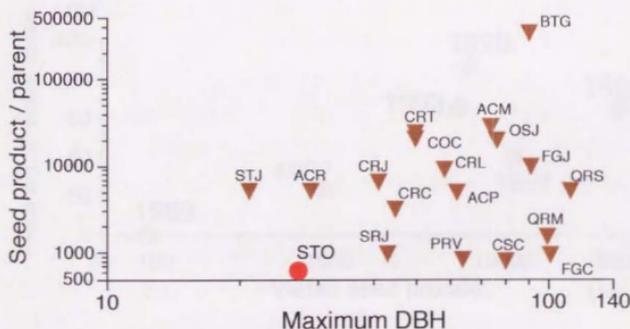


図4-10. 主要群集構成種の最大DBHと生産種子数.

田中ほか(未発表)より作成. 試験地における主要19樹種の母樹当たりの生産種子数を表す. ハクウンボク(STO)の種子生産は最も少ない. 種の略号は表3-1に準じる.

ひとつしかない幹もあれば樹冠が白く見えるほど鈴なりにつける幹もあり、シードトラップで捕捉された平均種子生産数 (1.9×10^4 個 $\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$)を1992年の開花個体密度 (31本 ha^{-1})で割ると、母樹1本あたりの種子散布は615個 yr^{-1} となった。他の群集構成種と比較して、種子生産数が少ない種であることがわかる (図4-10)。

種子の豊凶によって落下前の被食率は大きく異なっていた。動物による被食の割合は充実種子の落下密度の年変動と同調せず、前年より大量の種子が供給された年には種

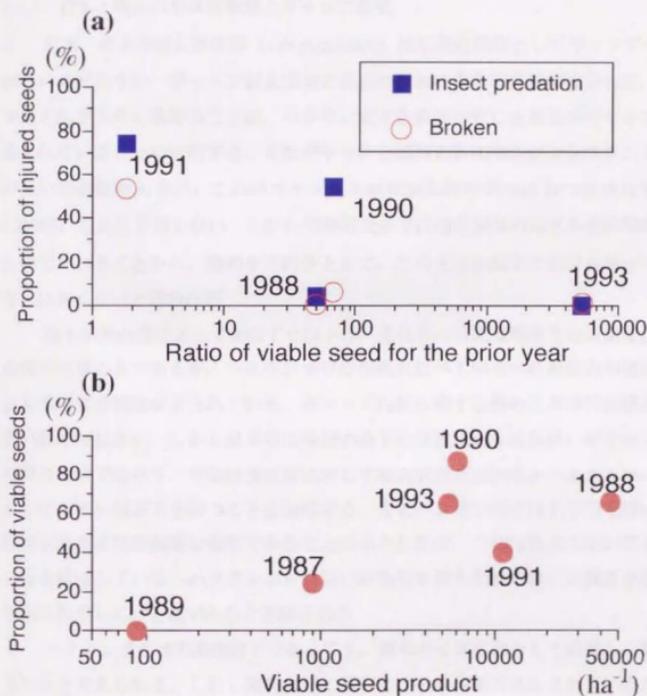


図4-11. 種子の豊凶と散布前被食・充実率との関係。

(a) 前年比種子生産量と被食率との関係、(b) 各年の充実種子生産量と充実率を表す。割れた種子は齧菌類による被食と考えられる。大量の種子が生産された年には被食率が下がり、またしいなの占める率が低い。

子全体の虫害率、割れ率が低い傾向が強く見られた(図4-11 a)。また、充実率は、その年の種子生産数と関係があった。すなわち、健全種子の生産数の多い年は、しいなの占める率が低かった(図4-11 b)。このことから、母樹の持つ資源量に応じて結実過程の初期に種子数のコントロール(abortion: 中絶)が存在する可能性が示唆される。

4.3 考察

4.3.1 若木・成木の個体群動態とギャップ形成

若木・成木の部分個体群(sub-population)は生活史段階としてギャップへの依存度が高いのだろうか。ギャップおよびその周辺の個体の胸高直径階頻度分布が、閉鎖林冠下のそれと大きく異なることは、ハクウンボク各個体の死亡と更新がギャップに強く影響されていることを示唆する。またギャップと周囲の新規加入がコンスタントに起きていない可能性があるが、これはギャップ形成頻度に経時的なばらつきが大きい(III章3.2.2節)ことと矛盾しない。しかし個体群全体では構成個体のほとんどが閉鎖林冠下で生活していることから、種の生活特性として、この生活史段階におけるギャップへの依存度は高くないと思われる。

樹木が光合成によって生活する以上は、光条件の好適な場所で成長速度が上昇するのは自然なことであるが、ハクウンボクは他種に比べて環境への対応力が優れていることを示唆する特徴が示されている。ギャップ内に生育する幹の比率は群落構成種の中で多いわけではない。しかし成長後に林冠の直下に位置する生活形は、ギャップでの光の獲得に有利であろう。平均成長速度に対して最大成長速度が高かったことは、好条件に対しては高い順応力を持つことを示唆する。またハクウンボクはL字型とはいっても直線的な胸高直径階頻度分布型であることが示されたが、これは若木が高い生存率を持つことを意味している。ハクウンボクは高い耐陰性を持ちながら林冠の攪乱を迅速かつ効果的に利用している種であると推測される。

ハクウンボクは閉鎖林冠下であっても、個体サイズに依存して成熟し、繁殖を行っていると考えられる。しかし開花の量に関してはその個体が被圧されているか否かに強い関係があった。また開放個体に見られたように、光条件の良い個体の成長は速く、開花も早い傾向があったことは、ギャップでの速やかな成長と成熟とを示唆する。このように、この種のギャップへの素早い反応は繁殖においても見られる。

4.3.2 種子のサイズと生産数

ハクウンボクは、他種と比較してかなり大型の種子を、少数生産するように進化してきた。大型の種子をつくる種は実生発生後の生存率が高いとされ (Grime & Jeffrey, 1965; Baker, 1972), 種子の大きさが実生の耐陰性と関係が深いことは容易に推測される (Foster & Janson, 1985)。また、大きな種子サイズは初期の絶対成長速度に貢献し、実生の競争能力を高めていると考えられる。ハクウンボクの場合、大型の種子は被圧条件下での高い生存率と、ギャップでの急速な成長の両方に有利な可能性が高い (VI章参照)。

しかし、種子の数と大きさは資源配分のトレードオフの関係にあり、また、植物体が小さい種ならば、繁殖に利用できる資源量には強い制限があるはずである。木本に限らず、大型の生活形を持つ種ほど種子が大きくなる傾向が報告されており (Rockwood, 1985; Foster & Janson, 1985), 高木種に比較して樹体が小さなハクウンボクが、光資源のとぼしい林冠下で、このように大きな種子を多数生産できないのは理解できることである。

一方、ハクウンボクは豊凶の適応的な意義を説明する理論を支持するだろうか。ハクウンボクの豊凶は水井 (1993) でも示されており、本研究に限らず、この種の一般的な性質であると考えられる。しかし、毎年繁殖しないことは個体群に対し、子世代が個体群へ加入するのが遅れる、繁殖と繁殖の間に死亡率がかかる、何年も繁殖のための資源を貯蔵するコストがかかる、というリスクを課す。理論上は、多年生植物にとっては繁殖を開始してからは毎年安定した種子生産を行うことが個体群の維持に最適なスケジュールであるという (Iwasa & Cohen, 1989)。これに対して古くから観察されてきた植物の豊凶は、Janzen (1971; 1975) の洞察によって生存戦略や進化における意義と結びつけられ、以来いくつかの理論が提出されてきた。総説は Kelly (1994)、田中 (1995) に詳しい。理論はおおまかに、資源制約説 (resource matching hypothesis: 資源適合仮説ともいう) と、量の経済説 (economy of scale) とに大別される (Norton & Kelly, 1988; 菊沢, 1995)。

ハクウンボクの種特性に関係して個体群レベルで資源制約説がなりたつとすれば、結実のために資源が枯渇し、その回復に何年もかかるという可能性がある (Matsuda, 1982; Silvertown, 1987)。また Sork (1993) は、果実の大型化の進化には、資源蓄積の

ために結実期間が伸びるように圧力が働く」と主張している。凶作年がいずれも大量開花の翌年にあたることは、これを部分的に支持する。1991年には台風のために8月から9月にかけてほとんどの果実が落下してしましたが、翌1992年は凶作だった。これについても、8月から9月の時点ですでに結実に大量の投資ををしてしまっており、翌年の開花誘導が行われなかったと考えれば、この仮説による説明は可能である。

量の経済説は、最初の個体ごとの豊凶が生じたきっかけ（至近要因）はともかく、大量の花や種子を一度に生産することが、空間的・時間的分散や生存率の上で有利になりうるために、個体群内でその波が同調するように選択圧が作用してきた、という、スケールメリットによって豊凶の意義を説明する一群の説である（Norton&Kelly, 1988）。個体群全体の大きな結実の豊凶差が捕食者個体群の増大を抑制し、豊作年に多くの健全種子を残すように働くという捕食者飽食（predator satiation）仮説（Janzen, 1971; 1975; Augspurger, 1981）や、受粉効率仮説、すなわち大量の着花が風による受粉効率を上げるという風送粉（wind pollination）仮説および同じく動物の誘因効果があるという動物送粉（animal polination）仮説、また、大量結実が鳥や貯食性の齧歯類などの捕食者を誘引したり、貯蔵後に飽食させたりして散布に有利であるという動物散布（animal dispersal）仮説などがある（田中, 1995）。

本研究で捕捉されたハクウンボクの豊凶は、前年より大量の種子が供給された年には樹上で被食される率が低くなっており、捕食者飽食仮説を支持する結果になった（図4-11 a）。個体あたりの種子数が少ないという繁殖に関するリスクは、個体群として捕食者飽食の戦略を採ることで大きく軽減されている可能性がある。

受粉効率仮説を支持する結果は本研究では得られていない。一方、Matsuda (1982) やSork (1993) は、コナラ属 (*Quercus*) が受精に失敗したときは、堅果へのエネルギー投資を行わずに中絶（abortion）によって大部分が初期落果すると報告している。こうした特性を持つ種は受粉効率が低くてもエネルギーの損失は抑えられるので（Smith *et al.*, 1990; 田中, 1995）、自家受粉を行わないなら、豊作によって受粉効率をあげるメリットは必ずしも大きくない。本研究ではハクウンボクが自家受粉を行うか否かを確かめられなかったが、観察された子房の初期の大量落果が受粉失敗によるならば、このような性質の存在を考慮する必要がある。

V. 種子の個体群構造とデモグラフィ

5.1 方法

この章では、地上に散布されたハクウンボク種子が発芽に至るまでの動態を解析した。この種の種子が土壤中で長期にわたって発芽力を維持しうることが過去の報告(小澤, 1950)にあるので、表層土壌のサンプル採取, 種子供給量, 発芽数, 捕食防御実験などを組み合わせることにより、実際の天然林における埋土種子集団の動態を解析し、動物との相互作用, 休眠性および種子サイズの適応的意義について論じた。

5.1.1 樹冠下種子量の変動の測定

埋土種子集団の動態は、基本的に種子の供給量と消失量とのバランスで決まる。供給量と発芽量は、基本設定のシードトラップと実生のセンサスから推定した。土壤中の種子集団のサイズ変動を調べるため、母樹の樹冠下で表層土壌のサンプルを継続的に採取した。採取時期は健全種子の落下直前と発芽直前の年2回で、1993年9月, 1994年4月, 同9月, 1995年4月, 同9月の5回である。試験地の中心部1.2ha部分で、1m²方形区およびシードトラップの上を樹冠が覆っていた3本の成熟個体を選び、それぞれの方形区に隣接して、土壌A層を50cm×50cm, 深さ3cmまで採取した。試料から流水によってハクウンボク種子を洗い出し、得られた種子を断ち割って、シードトラップセンサスと同様の方法で生存と被食痕を調べた。

5.1.2 種子の生存と被食圧の測定

散布された種子がすべて埋土種子となるわけではなく、散布後の死亡率はかなり大きいと考えられる。また休眠する埋土種子にも死亡率がかかる。種子が落下した後の死亡要因を知るため、シードバッグ法を行った。哺乳類はじめ比較的大きな動物による捕食や運搬の影響を防ぐための袋(シードバッグ)に種子を収め、土壤中で動物の関与がない状態でのデモグラフィを観察する。一方で、対照として、シードバッグに入れない種子セットも隣接して設置した。これによって、全体の種子死亡数から捕食による死亡を分離しようとするものである。こうした手法は、農場や屋内での実験のように環境条件を細かく制御することができない。しかし、動植物や菌類を含めた他種、および他

の生活史段階の個体すべてと同じ場所に種子を設置することは、群落全体の環境における個体群の動態を解析したり、同じく生活史の中で種子動態の位置づけを考察するのに有効である。

また、母樹の直下は同種の種子密度が高くなるために、捕食圧が大きくなったり、種特異的な病気などのために死亡率が高くなる可能性がある (Janzen, 1971)。このような密度 (あるいは同種個体からの距離) 依存型の死亡要因の検証のため、試験地では普通に見られるブナの樹冠下と、ハクウンボクの樹冠下とを対比させる実験を計画した。

シードバッグは約1.2mmメッシュのステンレスネットを加工して、20cm×20cmのものを54個製作し、ハクウンボク母樹の樹冠下、ギャップ内、ブナの閉鎖樹冠下にそれぞれ18の種子セットを埋めることにした。実験用の種子は、小川学参林の林内 (6ha試験地の外) と、茨城県稲敷郡の森林総合研究所構内に植栽されたハクウンボクから、1993年10月に合わせて約12000個採集した。1セットあたり100個の健全種子を収めたシードバッグ18セットを、1993年11月下旬に、前節の表層土壌サンプルを採取したのと同じ3本の母樹の樹冠下に、各6セットずつリター層の下に埋めた。紛失を防ぎ、また回収時に便利のように、各シードバッグは塩化ビニール製のパイプの杭に鋼線で固定した。また1セットあたり70個の種子を入れたシードバッグ36セットを、3ヶ所のギャップ内および3本のブナ樹冠下に、同様に6セットずつ設置した。母樹直下、ギャップ内、ブナ樹冠下のそれぞれ3ヶ所ずつ、計9ヶ所から、表層土壌サンプルの採取と同時に、1994年3月、同9月、1995年3月、同9月にシードバッグを各場所1セットずつ回収した。回収した種子は断ち割り、シードトラップセンサスと同様の方法で生存と被食痕を調べ、また発芽した種子を数えた。

一方、動物による被食圧を評価する対照実験として、ステンレスネットで包まない種子セット (無処理区) を、各シードバッグの隣のリター層の下に、シードバッグと同数だけ設定した。樹脂コーティングされた金属製のザルを表上から半分埋めて杭に固定し、実験用以外のハクウンボク種子が混ざらないよう、篩にかけた土を周囲の土壌表面と同じ高さまで満たしてから、標本のハクウンボク種子をシードバッグと同数 (母樹下100個、その他70個) まき、リターをかぶせた (写真5-1)。シードバッグの回収と同時にこの無処理区の種子セットもザルごと回収して種子の残留、生存を調べた。この実験の経過では、樹上からの種子落下による実験用以外の種子の混入を防ぐため、1994年お



写真5-1. シードバッグと無処理区の種子セット。

1994年3月撮影。第一回目の回収を行った後の設定の様子。5つ並んでいる丸いザルが無処理区で、その隣にシードバッグがリターの下に見える。

よび1995年の9月下旬から12月上旬までは、ザルの上に寒冷紗の覆いを接地しないようにしてかぶせた（写真5-2）。

5.2 結果

5.2.1 休眠埋土種子集団の形成

ハクウンボク種子は母樹から落下後、土壤中で休眠種子集団となっていることは、種子散布数と実生発生数の年変動からも推測できる。種子の散布密度（4.2.2節）と翌年の当年生実生の発生密度との年変動には大きな食い違いが見られ（図5-1 a）、落下種子の多くは落下翌年に発芽しないと考えられた。例えば、1988年には推定 432×10^2 個 ha^{-1} の



写真5-2. 新たな種子の供給を防ぐ覆い。

1995年11月撮影。樹上からの種子落下によって無処理の種子セットに実験用以外の種子が混入するのを防ぐため、種子の落下時期に寒冷紗の覆いをかけた。

充実種子の落下があったが、それに対する翌1989年の当年生実生の発生密度はわずか 1.1×10^2 個 ha^{-1} (0.3%)であった。一方1989年、1992年は充実種子の落下がそれぞれ 13×10^2 個 ha^{-1} 、 0×10^2 個 ha^{-1} (測定誤差を含む)であったのに対し、翌1990年、同1993年の当年生実生が、 21.7×10^2 個 ha^{-1} 、 10.5×10^2 個 ha^{-1} と前年の種子散布を大きく上回る密度で発生していた。また、特にギャップ内に設置したギャップ内プロットでも、そのうち2つのプロットでハクウンボクの種子落下と当年生実生の発生が観測され、同様に変動の食い違いが見られた(図5-1 b)。シードトラップセンサスおよび当年生実生センサスの精度は高く、試験地におけるハクウンボクのような大きな個体群に対して、これだけの食い違いが測定誤差によるものとは考えられない。ハクウンボクの種子は、特性として散布された翌春の発芽率がごく低く、土壌中で1年以上休眠する埋土種子集団を持っていると考えれば、この現象は説明できるし、後述の実験結果もこれを支持する。

ハクウンボクは樹冠が小さく、また種子は大型でかつ散布距離を伸ばすような器官を備えないので、落下する種子は母樹の近くに集中する。たとえば1993年に試験地に散布されたハクウンボクの健全種子は 81×10^2 個 ha^{-1} だったが、母樹下にあったシードト

ラップ (0.5m²) の中には21個の健全種子を捕捉したものがあつた。またギャップ内プロットの一部では非常に高密度で当年生実生が発生し、1993年には大量の種子が落下したが(図5-1 b)、これもギャップ内に母樹があつたためである。

母樹下には比較的安定した量の埋土種子集団が存在した。母樹直下の表層土壌サンプル中には、ハクウンボク種子は1993年秋から1995年秋まで5回の採取で2.0~6.7(平均

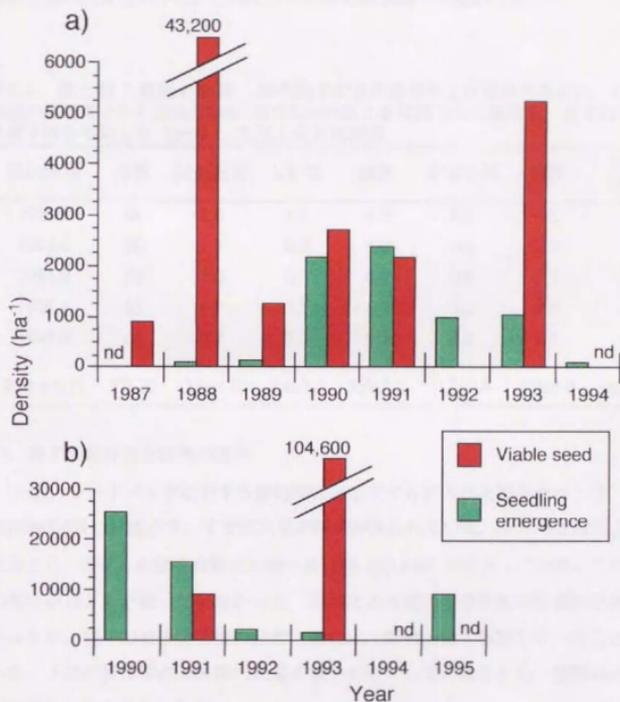


図5-1. 種子生産と実生発生数の年次変動。

a) 試験地中心部1.2haと、b) ギャップ内プロットのひとつにおける、各年の当年生実生の発生量と健全充実種子の散布量を表す。nd: no data.

なお、1989年の健全種子の散布はすべて8月以前であつたことから、1988年に生産された種子が何らかの理由で樹上にとどまっていたものが落下したと考えられる。

3.6) 個 m^{-2} の充実種子を数えた(表5-1)。1994年4月には2.7個 m^{-2} だったが、採取地点のシードトラップ(3ヶ所)には、1993年の秋(土壌サンプル採取以後)に42個 m^{-2} の充実種子が落ちたので、散布後翌春までに40個 m^{-2} 前後の種子が行方不明になったと推測される。土壌サンプルからは17~70個 m^{-2} 分の種子に相当する種皮の欠片も見つかった。しかしこれが発芽による種皮の欠片が何年も土壌中に残存しているのか、それとも動物に捕食された痕の欠片なのかは、このサンプルからは判断できなかった。

表5-1. 埋土種子集団の変動。健全種子の散布直前および発芽の直前に、3本の母樹の樹冠直下から50×50cm、深さ3cmの表土を試料として採取し、含まれていた種子数を平均した(m^{-2})。ただし欠片は概数。

採取時期	全数	健全充実	しいな	虫害	かじられ	腐敗	その他(欠片)
1993.9	84	2.0	4.0	4.0	0.0	4.0	70
1994.4	30	2.7	0.0	8.0	0.0	2.7	17
1994.9	50	4.0	0.0	4.0	0.0	2.7	39
1995.4	53	6.7	5.3	6.7	1.3	4.0	29
1995.9	66	2.7	2.7	5.3	0.0	6.7	49
平均±S.D.	57±20	3.6±1.9	2.4±2.4	5.6±1.7	0.3±0.6	4.0±1.0	41±20

5.2.2 種子の現存量と動物の関与

一方、シードバッグに対する無処理区としてザルに入れた種子セットは、設置後半の1994年5月13日時点で、すでに大量の種子が失われていた。リターを持ち上げて確認したところ、設定した種子総数3530個中3511個(99.6%)が消失していた。こちらでは種皮の欠片がほとんど残っていなかった。場所による違いや季節性の定量的な評価はできなかったが、種子の地上落下後の分散と死亡に、動物が強く影響していることは明らかだった。上述の豊作年の冬の間に大量の種子が消失していたことも、動物の大きな関与の結果であったと考えられる。

1993年に設置したシードバッグに収めた種子は、翌年には母樹直下、ギャップ内、ブナ樹冠下のいずれにおいても発芽が見られなかった。種子をとりまきして翌春に若干発芽するという報告はあるが(佐藤, 1992)、本研究では1.5年後の1995年春に至って発芽が確認され、したがってハクウンボク種子が休眠種子集団を形成することは実証され

た。閉鎖林冠下（母樹直下およびブナ樹冠下）では1995年9月の回収では試料の33%の数の種子が健全充実であり、休眠を続けていると見られる（表5-2）。

発芽率と虫害を受けた種子，腐敗した種子の占める率には設置場所による違いが観察された（表5-2）。1995年回収の試料の発芽率は，閉鎖林冠下の52.1%に対しギャップ内では78.4%と有意に高く，さらに閉鎖林冠下に限っても，母樹の直下では同じく44.8%に対しブナ樹冠下は58.7%と有意に高かった（母比率の検定，共に $p < 0.01$ ）。また，ギャップでは健全な種子は1995年にほとんど発芽してしまい，休眠を続けているものは試料の3.5%だけだった。また，ギャップでは閉鎖林冠下より虫害を受けた種子が有意に多かった（ $p < 0.01$ ）。また母樹直下はブナ樹冠下よりも腐敗していた種子が有意に多く（ $p < 0.05$ ），狭い範囲に密集することで菌類に感染しやすくなっている可能性がある。

表5-2. 埋土種子の発芽と死亡。シードバッグ実験の設定2年後の，1995年秋に回収した標本の結果を示す。母樹下は計数ミスにより2カ所，ブナ樹冠下とギャップは3カ所の合計である。標本はしいなを除いた種子数，その他は標本数における%で表す。

△，▽は上下の比率の差が有意であることを示す（ $p < 0.05$ ）。

	標本 (n)	発芽 (欠片)	健全	虫害	腐り
閉鎖林冠下 母樹下	181	44.8	36.5	0	18.8
		△			▽
ブナ下	201	58.7	29.9	1.5	10.0
計	382	52.1	33.0	0.8	14.1
		△		△	
ギャップ	199	78.4	3.5	4.0	14.1

5.3 考察

5.3.1 種子の休眠とギャップ

本研究でハクウンボクの休眠種子の動態は，ギャップと閉鎖林冠下とで異なる反応を見せた。種子休眠に植物の繁殖機会を広げるという生態学的な意義を求める解釈のひとつに，攪乱の検知機構（gap detecting mechanism）がある。生理的には，地温の変化や物理的な傷により休眠が解除されるもので，ギャップや山火事などの攪乱後，初期に侵

入する先駆植物の種子に見られる性質とされる (Roberts, 1982; Washitani & Takenaka, 1987)。ハクウンボクの種子が発芽までに実験開始後1.5年を要したことから、落下後の種子が発芽可能になるまでに、一定時間以上の湿層処理が必要である可能性がある。しかし、1/3の種子については閉鎖林冠下では休眠が解除されず、逆にギャップではその多くが発芽した。これはこの種の種子がギャップ検知機構を持つことを示唆する。大型の種子がもたらすであろう高い定着率と初期成長 (VI章参照; Howe, 1990) は、ギャップ内で予想されるパイオニア樹種との競争にも十分効果的に機能すると考えられる。

一般に種子が長期間にわたって休眠することは、親個体からの被圧や、兄弟個体が一度に発生して同じサイズクラスで起こる競争を避ける効果が期待できる。ハクウンボクの種子の1.5年目の発芽と休眠継続とを分ける要因は定かでないが、最大の休眠期間については、小澤 (1950) の研究によれば非常に長いことが予想される。彼が行った貯蔵実験では、地下30cmに埋めたハクウンボクおよびエゴノキの種子は20年以上を経てなお発芽能力を維持しており、その減少率からは40年以上発芽能力を維持するだろうと推測している。

5.3.2 種子の休眠と被食圧のバランス

一方で、一般に大型の種子は当年生実生の生存率が高い代わりに、哺乳類、特に齧歯類による高い被食圧を受けるため、地表付近で長期間存在することは不利である。試験地の他の優占種で1年以上の種子休眠が確認されている種は、ミズキ (正木, 1993)、サワシバ (Shibata & Nakashizuka, 1995)、カスミザクラ、ハリギリなどがあるが、その中ではハクウンボク種子は例外的に大きい (写真4-4参照)。他の優占種で大きな堅果を生産するブナ科の各種は、休眠する種子集団を持たず、健全かつ充実の落下種子は散布直後から翌春にかけてすべて発芽する。クリやコナラなどの種子は発芽してから種子本体 (子葉部分) が捕食者に喰い切られて持ち去られることも多いが (飯田, 未発表)、これらブナ科の種は速やかに種子の段階を通過する。ハクウンボクの種子も非常に高い率で持ち去られていたことを考えれば、最初の1.5年は無論、さらに長期間にわたる休眠埋土種子集団の存在は極めてリスクが大きい。これは前章 (4.3.3節) で支持した、散布前の捕食者飽食仮説の効果を大きく減じてしまう。また、ブナやコナラなどより個体あたり散布数のはるかに少ないハクウンボクにとって (図4-10参照)、繁殖に著しい不利

になると考えられる。

それでも現実には、少なくとも母樹の直下にはかなり安定した種子集団が存在し、現在までこの種は大型・少量・長期休眠の特徴を持つ種子で、広い範囲で個体群を維持してきた。被食圧のリスクが、種子の特徴がもたらすメリットより相対的に小さい、あるいは問題にならないような機構やバランスが存在することになる。数は少なくとも発生する実生の定着率が極めて高いとか（VI章参照）、捕食者飽食の効果が散布後を含めて大きい、といった要因がありうる。また種子の物理性や含有成分などに、哺乳類の嗜好に負に作用する機構が存在する可能性がある。すなわち運搬はされても捕食圧自体は高くないという都合の良い機構であるが、例えば胚や胚乳など種子の内容物の絶対量は、コナラが約0.81gであるのに対し（田中ほか、未発表）、ハクウンボクは約0.12gであり、そして種皮はハクウンボクの方がかなり堅い。捕食者にしてみればコナラなどの種子に対する嗜好性はハクウンボクより高いだろう。また、エゴノキの果実に含まれるエゴサポニン、東南アジアに自生するアンソクコウノキ (*Styrax benzoin* Dryand) の樹液が含む安息香酸のように、近縁種には毒や刺激性のある化学物質を含む例がある（「世界有用植物事典」、1983）。ハクウンボクの特異的な含有成分の記述は文献上見あたらないが、アイヌ人は乾燥した葉をタバコの代用とするという（上原、1961）。有毒成分が少量でも胚や胚乳に含まれるとしたら、捕食者にとってはクリやブナのように毒も灰汁もない種子のほうがよほど魅力的だろう（なお種子内容物の味に関しては、筆者と3人の同僚の味覚では渋い銀杏のようだということで意見が一致した。ゆでるとやや甘味が増すようである）。

5.3.3 種子の分散への動物の関与

捕食される種子の多くがその場所から運搬され、どこかに貯蔵されている可能性が高い。地上で（あるいは樹上から直接）種子を運搬し貯蔵する動物として、試験地にはヒメネズミ (*Apodemus argentreus*)、アカネズミ (*A. speciosus*)、ホンドリリス (*Sciurus* sp.) が生息する。実際にハクウンボクの種子がネズミの巣穴の中でみつかるので（安田、私信）、分散貯蔵による種子散布効果が存在するかもしれない。また、希ではあるが、数個体の実生が密生して発生する現象が観察されることも、分散貯蔵の可能性を支持する（写真5-3）。



写真5-3. 密集して発生した実生。

前述のようにハクウンボクは樹冠直下に種子が落下するので(5.2.2節)、分散貯蔵の効果がないとすれば空間的な分散能力は低い。ただしネズミによる種子の移動距離は研究例によってまちまちである。たとえばJansen(1985)はヨーロッパブナの種子で4m~12m、安田ほか(1991)はコナラで最大9.5mと報告したが、試験地でコナラは30m程度(飯田、未発表)、また東北の浜畔林のトチノキ(*Aesculus turbinata*)は最大100m以上(星崎、私信)、さらに北海道のチョウセンゴヨウ(*Pinus koraiensis*)では最大1kmを超えるという報告がある(Hayashida, 1989)。発芽までに移動する距離がどれほどであるにせよ、被食される危険と共に、動物による運搬と分散貯蔵の機能が大きければ、それは小さな樹冠と少数の種子というハクウンボクの種子散布の不利を補い、個体群の分布の移動や拡大にとって重要な貢献があると考えられる。また一方、ネズミの巣穴はしばしば地表から60cm以上の深さに及ぶので(安田ほか, 1991)、前節で小澤(1950)の実験に見たように、もし環境変化の穏やかな地中のある程度深くに埋まることで一部の種子が長期にわたる休眠を行うと仮定すれば、捕食者たちの行動はハクウンボクの時間的分散に対しても貢献すると考えられる。しかし、これらの点に関する定量化は現時点で難しく、今後の大きな課題と言える。

5.3.4 種子の生産と生存の戦略

ハクウンボクは、実生の生残や初期成長に有利な種子の大型化と同時に、おそらくギャップ検知機構を備えた、種子バンク形成による、時間的分散能力を獲得してきた。繁殖にかかるコストが有限である以上、種子の大きさと生産総数は多くの場合トレードオフの関係にある。少数となる種子に対する被食圧へは、豊凶による捕食者飽食と種子の「魅力の乏しさ」などを対抗処置として進化してきたと推測する。このような特性は従来言われてきたパイオニア（多産・小サイズ・休眠種子）と極相種（少産・大型・非休眠種子）のシンドローム（Ricklefs, 1990）では整理できない。この点については、他の生活史段階の性質を含めて、後で再び考察する。

VI. 実生と稚樹の個体群構造とデモグラフィー

6.1 方法

この章では、発芽した実生が胸高直径が5cmに達するまでの生存と成長を扱う。当年生実生、2年生以降の実生、稚樹のデモグラフィーを解析し、ギャップとの関係を中心に考察した。30cm実生センサス、2×2稚樹センサスに加えて、ギャップ内プロットおよびギャップ内稚樹調査(3.1.3節)のデータも用いた。

6.2 結果

6.2.1 実生の個体群動態

(1) 当年生実生の発生と死亡

1988年から1995年までの当年生実生の発生密度は1143個体 $\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ で、その変動は生産種子数の変動より小さい(図5-1 a参照)。休眠の効果によって、顕著な豊凶があるにもかかわらず、種子生産の年変動は縮小され、当年生実生の発生が各年に分散している。1988年から1993年までを平均すれば、充実種子の12.6%が当年生実生として地上に現れた。1992年の調査で開花していた31本 ha^{-1} を母樹として計算すると、この期間に母樹1本当たり36.9個体 $\cdot\text{yr}^{-1}$ の当年生実生を生産したことになり、主要構成樹種の中ではこの値が最も少ない種のひとつと言える(図6-1)。

実生の発生量において、ギャップ内と閉鎖林冠下とで有意な差は検出されなかった(表6-1)。当年生実生センサスの263方形区のうち、ギャップ内と認識された方形区は25個だった(1991年)。それら「ギャップ方形区」では、6年間に総数の10.4%(119個体 $\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$)の当年生実生が発生したが、単位密度では閉鎖林冠下の方形区で発生した実生と差はなかった(t test, $p < 0.05$)。試験地の中心部1.2haで確認されたギャップは相対的に小さく、形成後の時間も経過している。また次節で述べるように稚樹段階の分布は大きなギャップに偏っている。したがってギャップ内のハクウンボクの実生のデモグラフィーが、閉鎖林冠下のそれと比較して顕著な違いを見せるとすれば、大きな、形成後間もないギャップでの観察が必要だと考えられる。このことを考慮し、本章では以下、閉鎖林冠下に対するギャップ内でのデモグラフィーの比較については、形成直後の比較

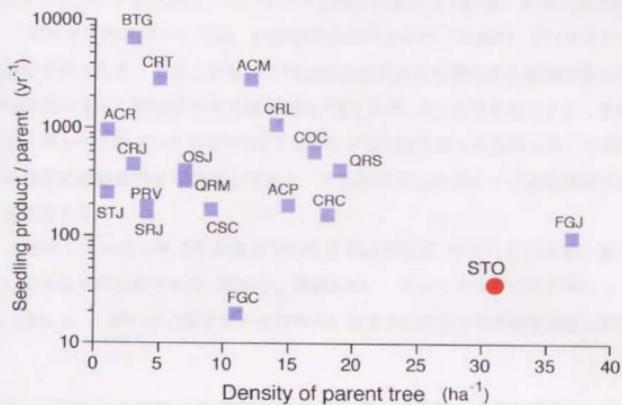


図6-1. 主要群集構成種の母樹あたりの実生生産数。
田中ほか(未発表)より作成。試験地の主要19樹種の母樹(幹)の密度と、母樹
あたりの当年生実生数を表す。種名の略号は表3-1に準じる。



写真6-1. 閉鎖林冠下の当年生実生。

の大きなギャップを対象とした、ギャップ内プロット (2.2.6節) のデータを用いる。

ギャップ内プロットでは、1989年形成のギャップ (220m²) でハクウンボク実生が高密度で発生した。また、ギャップ内ではかなり遅れて発生する個体があった。当年生実生は他の多くの樹種より半月ほど遅れて5月以降、6月上旬をピークとして発生していたが、ギャップ内プロットでは9月下旬に至って発生するものもあった。この結果は、種子の発芽には積算熱量が関係しており、それに依存したギャップ検知機構が存在することを示唆する。

発生した実生のその年の秋までの生存率は平均52.3%で、これは他の優占樹種と比較してかなり高い値である (表6-2 ; 写真6-1) 。ギャップ内での生存率はさらに高かった (表6-1) 。ギャップ内プロットでの当年生実生の秋までの生存率は86.4%で、閉鎖林

表6-1. 実生発生密度の年変動とプロットごとの動態。当年生実生センサスによる、ハクウンボク実生の発生と成長・生存の結果、およびそのギャップ内プロットとの比較を表す。ギャップ内プロットはハクウンボクの当年生実生が発生した1ギャップでの観察結果を記す。

*は閉鎖林冠下の方形区とギャップ内プロットとで、値の差が有意であることを示し (t test, $p < 0.05$) 。▲は同じく高い傾向があることを示す ($p < 0.1$) 。

	発生数 (ha ⁻¹)	方形区あたり 密度 (m ⁻²)	10月の 平均樹高 (cm)	10月の 最大樹高 (cm)	10月までの 生存率 (%)	翌春に至る 生存率 (%yr ⁻¹)
当年生実生センサス						
1988	90	0.009	10	10	50.0	50.0
1989	114	0.011	5.5	5.5	33.3	33.3
1990	2167	0.217	7.2	12	63.2	21.1
1991	2357	0.236	6.6	11	41.9	16.1
1992	989	0.099	7.6	12.5	65.4	11.5
1993	979	0.098	11.5	16	14.3	7.1
1994	70	0.007	10.5	10.5	100	0
1995	2378	0.238	8.1	11	50.0	-
全体	1143	0.114	8.4	11.1	52.3	19.9
閉鎖林冠下 方形区	1029	0.113	8.9	10.9	51.9	19.0
ギャップ 方形区	119	0.133	8.6	10.3	58.6	20.8
ギャップ内プロット	-	0.808	9.2	12.5▲	86.4*	40.2▲

表6-2. 主要樹種の実生の出現と10月までの生存率. 田中ほか(未発表)より作成した. ハクウンボク実生の秋までの生存率はクリに次いで高い.

	健全種子散布 ($\times 10^2 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{yr}^{-1}$)	実生の出現 ($\times 10^2 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{yr}^{-1}$)	10月までの生存率 (%)
イタヤカエデ	3397	339.7	34
オオモミジ	736	29.4	32
ウリハダ	51	9.7	37
ミズメ	10182	203.6	1
ミズキ	3463	103.9	29
サワシバ	579	29.0	10
クマシデ	198	13.9	3
アカシデ	1298	155.8	7
イヌシデ	1196	143.5	3
クリ	73	16.1	84
ブナ	103	2.1	32
イヌブナ	3684	36.8	3
アサダ	1409	28.2	7
カスミザクラ	33	7.6	49
ミズナラ	107	22.5	33
コナラ	990	79.2	27
ウラジロノキ	41	7.0	14
エゴノキ	51	2.6	29
ハクウンボク	120	11.4	52

冠下に発生した当年生実生の生存率 (51.9%) より有意に高く (t test, $p < 0.05$), 翌春にいたるまでの生存率もまた高い傾向があった (t test, $p < 0.1$). 当年生実生センサスのうちの「ギャップ方形区」に発生した実生についても, 生存率は閉鎖林冠下よりも高かったが (58.6%), 有意な差にはならなかった (t test). こちらはギャップが小さく, 形成後の時間も経過していたためと推測される.

ギャップ内では当年生実生の成長が速いと推測された. 当年生実生の10月下旬の樹高は, 閉鎖林冠下の調査期間の平均で8.9cm, 各年の最大個体の平均は10.9cmだった (表6-1). 秋の樹高について, 1988年から1995年に発生した全実生の平均では, 閉鎖林冠下

とギャップ内プロットとで有意な差は見られなかったが、各年の最大個体の平均では、ギャップ内プロット (12.5cm) はで閉鎖林冠下 (10.9cm) より高かった。ただし顕著ではない (t test, $p < 0.1$)。一方ギャップ内プロットで、2年目の5月までに最も成長した個体は26cmに達し、試験地の優占種の中ではクリ、コナラ、ミズナラの実生に次ぐ樹高だった。なお、シードバッグ試験 (V章) の1995年5月の回収の後、発芽したばかりの種子をポットの園芸用土に植えて日向に置いたところ、当年の秋までに最大50cmを越える成長を見せた個体があった (写真6-2)。これから、試験地のギャップでも条件によっては、26cmよりさらに大きな成長をみせる可能性が高い。



写真6-2. 日向に植えた当年生実生。

捕食防御実験 (シードバッグ法) の、実験後の余分の発芽種子を園芸用土に植え、日当たりの良い場所に置いた。写真中のメジャーの高さは50cm。

(2) 2年生以上の実生の動態

2年生以上で高さ30cmに満たない実生の密度には、実生発生数の年変動に継続した変動が観察された。調査期間の平均は798個体 ha^{-1} で、1990年の大量発生により、1991年には期間中で最大(1179個体 ha^{-1})になったが、新たな実生発生が少ないために、その後密度は減少傾向にあった(表6-3)。

生存率はギャップ内が閉鎖林冠下よりも有意に高く、5年間での調査でも樹高30cmを越えて稚樹段階に移行する個体が比較的コンスタントに観察された。1年間の生存率は林分全体では平均64.7%で、閉鎖林冠下よりもギャップ内プロットでの生存率(78.3%)が有意に高かった(t test, $p < 0.005$)。また、稚樹(樹高30cm以上)になった個体は、5年間の調査で1個体のみで、閉鎖林冠下の実生の $1.5\% \cdot yr^{-1}$ と計算された。これに対して、

表6-3. 実生密度の年変動とプロットごとの動態。30cm実生センサスによる、試験地のハクウンボクの2年生以上の実生($H < 30cm$)の個体群サイズと動態を表す。またそのギャップ内プロットとの比較を表す。RGRは樹高の相対成長速度(log)を表す。加入率・昇格率はそれぞれ、その年の個体数に占める、新規加入個体と翌年までに樹高30cmを超えた個体の率を表す。実生センサスのうちのギャップ内の方形区は、標本数が少なかったものでこの表からは省略する。またギャップ内プロットはハクウンボクの2年生以上の実生が捕捉された2ギャップでの観察結果を記す。

と*は閉鎖林冠下とギャップ内とで、値の差が有意であることを示す(t test, それぞれ $p < 0.01$; $p < 0.005$)。▲は同じく高い傾向を示す(樹高成長は t test; 昇格率は母比率の検定。共に $p < 0.1$)。

	個体数 (ha^{-1})	樹高平均 (cm)	最大樹高成長 ($cm \cdot yr^{-1}$)	RGR平均 (yr^{-1})	生存率 (yr^{-1})	加入率 ($\% \cdot yr^{-1}$)	昇格率 ($\% \cdot yr^{-1}$)
実生センサス	1990	875	13.0	5	78.3	—	0
	1991	1179	11.1	11	61.3	41.9	0
	1992	1027	11.8	11	59.3	29.6	0
	1993	798	11.6	1	47.6	23.8	0
	1994	494	11.0	5	76.9	23.1	7.7
	1995	418	11.8	—	—	18.2	—
全体	798	11.5	6.6	0.029	64.7	27.3	1.5
閉鎖林冠下 方形区	754	11.9	6.6	0.021	65.5	23.3	1.7
ギャップ内プロット	—	15.2***	13.9▲	0.079**	78.3***	24.2	9.1▲

ギャップ内プロットで稚樹段階へ移行した実生は平均 $9.1\% \cdot \text{yr}^{-1}$ と、高い傾向があった(母比率の検定, $p < 0.1$)。ただし移行した標本数が少ないことから、より観測面積の広い 2×2 稚樹センサスで、30cmを越えて稚樹段階に加入した個体と実生の平均密度とから計算したところ、閉鎖林冠下で稚樹段階へ移行した実生は $3.8\% \cdot \text{yr}^{-1}$ にであった。

また、ギャップ内では閉鎖林冠下に比較して成長が速かった(表6-3)。樹高の相対成長速度(log)は、閉鎖林冠下(0.021yr^{-1})よりもギャップ内プロット(0.079yr^{-1})が有意に高く(t test, $p < 0.01$)、また各年の最大成長量の平均は、閉鎖林冠下よりギャップ内プロットが大きい傾向があった(t test, $p < 0.1$)。調査期間中で、1年間の最大樹高成長量は、閉鎖林冠下で $11 \text{cm} \cdot \text{yr}^{-1}$ 、ギャップ内プロットで $24 \text{cm} \cdot \text{yr}^{-1}$ の個体が観察された。また平均樹高も、閉鎖林冠下(11.9cm)に対し、ギャップ内プロット(15.2cm)が有意に高い値を示した(t test, $p < 0.005$)。

6.2.2 稚樹の動態

稚樹($H \geq 30 \text{cm}$, $\text{DBH} < 5 \text{cm}$)の分布はギャップの影響を受けていた。 2×2 稚樹センサスによる1987年から1994年までの調査の結果、稚樹密度は 120.6 個体 ha^{-1} だった。そのうち閉鎖林冠下に 116.0 個体 ha^{-1} が生育しており、特にギャップへの大きな偏りを示していない。しかし一方、ギャップ内稚樹センサスの結果では、ハクウンボクの稚樹はギャップ内に有意に偏って高密度で分布していることが示された(表6-4; 3.2.3節)。また、新規に稚樹の段階へ加入してくる個体は、閉鎖林冠下よりもギャップ内で多かったが、これは有意な差ではない。ただし前節では、実生から稚樹段階への移行はギャップ内で多い傾向($p < 0.1$)が示されていた。また、検定と多変量分散分析のいずれによっても、特に 70m^2 以上のギャップに高密度で分布していることが示された(3.2.3節; 表3-2参照)。

稚樹の生存率について、ギャップ内稚樹センサスからは $81.6\% \cdot \text{yr}^{-1}$ と算出され、閉鎖林冠下における生存率 $89.1\% \cdot \text{yr}^{-1}$ よりも低かった。ギャップ内稚樹センサスの調査期間である1990年から1992年にかけての生存率を比較すると、その差は有意であった($p < 0.05$) (表6-4)。おそらくギャップでは、高い稚樹密度による個体間の競争によって、死亡率が高くなっていると考えられる。同様の、ギャップでの稚樹の高い死亡率は他の報告に

も見られる (Martínez-Ramos *et al.*, 1988) .

調査期間中、胸高直径5cmを超えた個体は1標本 (閉鎖林冠下) しか捕捉されなかった。そこで、胸高直径5cm以上の全個体を対象とした、6ha毎木調査における新規加入個体の頻度と、現在の稚樹の密度からの計算も行った。その結果、若木の生活史段階への稚樹の移行は $0.7\% \cdot \text{yr}^{-1}$ となった。同様の計算で、6ha毎木調査における新規加入個体がギャップ内であったとき、それがギャップ内の稚樹に由来すると仮定すれば、ギャップ内の稚樹の若木への移行は $2.7\% \cdot \text{yr}^{-1}$ となり、同じく閉鎖林冠下の稚樹で計算された $0.6\% \cdot \text{yr}^{-1}$ を大きく上回った。多くの個体が加入し、上の生活史段階へ移行し、かつ死んでいくと考えられ、ギャップ内の稚樹期の個体群は非常に高い個体回転率を持っていることになる。

表6-4. 稚樹密度の年変動とプロットごとの動態。2×2稚樹センサスによる、ハクウンボクの稚樹 ($H \geq 30\text{cm}$, $\text{DBH} < 5\text{cm}$) の個体群サイズと動態を表す。またそのギャップ内稚樹センサスとの比較を表す。加入率・昇格率はそれぞれ、その年の個体数に占める、新規加入個体と翌年までに胸高直径5cmを超えた個体の率を表す。ただし昇格した個体は1標本のみであるので、統計的な意義はない。また、2×2稚樹センサスのうちのギャップ内の方形区も標本数が少なかったため、この表からは省略する。

*, **はギャップ内稚樹センサスの調査期間 (1990年~1992年) に限ったの比較で、ギャップと閉鎖林冠下における値の違いが有意であることを示す。(それぞれ $p < 0.05$; $p < 0.01$, 密度は1990年の構成比による χ^2 検定; 生存率は母比率の検定) .

	個体数 (ha^{-1})	密度 ($\text{m}^{-2} \times 10^4$)	生存率 ($\% \cdot \text{yr}^{-1}$)	加入率 ($\% \cdot \text{yr}^{-1}$)	昇格率 ($\% \cdot \text{yr}^{-1}$)	
2×2稚樹センサス	1988	73	73.0	84.2	5.3	
	1989	119	119.0	93.5	51.6	0.0
	1990	150	149.8	82.1	30.8	0.0
	1992	138	138.2	91.3	37.3	0.0
	1994	123	122.9		35.4	
全体	121	120.6	87.8	38.8	1.3	
閉鎖林冠下 方形区	116	124.8	89.1*	36.7	0.0	
ギャップ内 稚樹センサス	-	240.0**	81.6	52.2	0.0	

6.3 考察

6.3.1 ギャップ形成後の時間と実生の反応

実生がギャップに鋭い反応を見せるのは、おそらくギャップ形成後早い時期に限られる。新しいギャップに一時的に多くの実生が発生しても、成長が速いため、多くの個体はごく短期間で樹高30cmを越えると考えられる。一方、形成後数年を経たギャップは、かならずしもハクウンボク実生の更新適地ではない可能性がある。形成後数年経ったギャップは、林床でしばしば植生が密生した状態になり、地表付近はギャップ内でありながら平均的な閉鎖林冠下よりも暗くなる (Nakashizuka, 1985)。ハクウンボク種子のギャップ検知機構が存在するとすれば、この環境では休眠が解除されにくくなることが予想され、発生する実生も少なくなるであろう。ハクウンボクの実生はギャップ環境で高い生存率と成長量を示すが、ギャップを利用する期間は短いといえる。

6.3.2 ギャップと実生・稚樹の生存および成長

ギャップ内に稚樹が偏って高密度に分布していたのは、閉鎖林冠下での高い生存率によってもともと前生稚樹が存在することに加えて、ギャップ内ではさらに高い率で生存する結果である。さらに、埋土種子にギャップ検知機能があるならば、実生が高い密度で発生すると考えられる。優占する19樹種について、種ごとの平均種子重量と当年生実生の秋までの生存率との間には相関があり (新山, 未発表)、ハクウンボクの当年生実生の高い生存率は、大型の種子によってもたらされている可能性が高い。

他の生活史段階と異なり、稚樹の段階における生存率だけはギャップ内の方が閉鎖林冠下よりも低い。稚樹が定着して数年の間に、林冠の閉鎖が進み、また上述のように年を経たギャップの地表付近が非常に暗くなる。この環境のストレスのためにエネルギー取支を狂わせたり病気や被食に対する抵抗力が落ちたりして死亡率を上昇させているのではないか (Ehrenfeld, 1980; Putz & Canham, 1992)。結果的にギャップでのハクウンボク個体はこの段階で淘汰され、胸高直径5cm以上の個体は、他種と比較しても、とくにギャップに偏って分布する訳ではない (IV章; 図4-3 b)。

しかし成長においては、実生から稚樹まで、ギャップの環境で強力に促進されている。ギャップ形成以前に閉鎖林冠下で発生した実生、閉鎖林冠下で成長してきた稚樹にとっては、ギャップ形成は個体間競争に有利であると考えられる。また、稚樹の段階で淘汰が起きているとしても、高い樹高成長を得ることで、ギャップを種間競争に有効に

利用している可能性もある。

2) 2) 2)

これは、この研究の目的を達成するために必要とされる、理論的・概念的・方法的な基礎を築くことである。この研究の目的は、日本の経済成長の要因を明らかにすることである。この研究の目的を達成するために必要とされる、理論的・概念的・方法的な基礎を築くことである。

3) 3) 3)

この研究の目的を達成するために必要とされる、理論的・概念的・方法的な基礎を築くことである。この研究の目的は、日本の経済成長の要因を明らかにすることである。この研究の目的を達成するために必要とされる、理論的・概念的・方法的な基礎を築くことである。

この研究の目的を達成するために必要とされる、理論的・概念的・方法的な基礎を築くことである。この研究の目的は、日本の経済成長の要因を明らかにすることである。この研究の目的を達成するために必要とされる、理論的・概念的・方法的な基礎を築くことである。

この研究の目的を達成するために必要とされる、理論的・概念的・方法的な基礎を築くことである。この研究の目的は、日本の経済成長の要因を明らかにすることである。この研究の目的を達成するために必要とされる、理論的・概念的・方法的な基礎を築くことである。

VII. 推移行列モデルによる個体群動態シミュレーション

7.1 方法

これまでの各章で、種の特性として耐陰性が高く、閉鎖林冠下の環境に適応しているとみられるハクウンボクの性質を述べてきた。本章ではハクウンボクの生活史を当年生実生から成木（繁殖段階）まで5段階に分け、個体群および各生活史段階のギャップ依存性の大きさを、推移行列モデル（transition matrix model）を用いて評価した。

7.1.1 推移行列モデル

人口統計学や経済学などの分野で生まれた推移行列モデルは、個体群や群集構造などを対象に、構成要素の動態を行列とベクトルの計算で表現する。個体群のデモグラフィの差異や変化を定量的に評価する有効な手法の一つであり、Leslie (1945) などの先駆的な研究以来、動植物の個体群動態の研究に多く使われてきた (Silvertown, 1987; Caswell, 1989; 高田, 1990)。

この手法の長所は以下のようなものである：(1) モデルの構造がシンプルで具体的であるため、結果の解釈がしやすい。(2) 人工林や1年生植物のように構成個体の生活史が同調している集団だけでなく、複数の世代が重複して齢や生活史段階が混在しているような個体群であっても適用できる (Hughes, 1984)。(3) 様々な要素の結果として個体群が受ける影響を、個体群の期間増加率 (asymptotic population growth rate または finite population growth rate) を指標として相対的に評価できる (Calvo, 1993)。(4) ひとつの個体群内でいくつかのグループを定義しても (例えばギャップ内の部分個体群と閉鎖林冠下の部分個体群)、ひとつの行列で同時に取り扱うことができる簡便性を持つ (Horvitz & Schemske, 1986)。

欠点は、生活史段階間の推移率が生活環の全体にわたって知られなければ構成できない点である。このため木本種については (特に天然林において)、必要なパラメータ測定の困難から適用された例は多くはない (Usher, 1969; Enright & Ogden, 1979)。また行列モデルは、ある環境において測定された数値から、個体群の環境への適応を評価し、特に感受性分析 (Caswell, 1978; 1982) や弾力性分析 (de Kroon *et al.*, 1986) という手法を併用することで、種の適応の様式や進化を考察することを目的としたモデルで

ある。時間経過に沿った個体群構造の変動を予測することはできるが、予測モデルとして扱うためには、種の密度効果や種間競争などの、パラメータを測定した環境そのものの変化を操作的に組み込む必要がある (Solbrig *et al.*, 1988 ; Alvarez-Buylla, 1994)。

7.1.2 モデルの基本的概念

個体群のすべての生活史段階について、単位時間における、ある段階からある段階への推移や成長 (G)、ある段階での滞在 (L)、成熟個体の繁殖能力 (F: fecundity) がわかれば、それらを要素とした推移率行列 (transition matrix) によって、時刻*t*における生活史段階構造から、時刻*t+1*における生活史段階構造を代数的に求めることができる。すなわち時刻*t*における個体群の生活史段階構造をベクトル $\mathbf{n}(t)$ で表し、推移行列を \mathbf{A} として、

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t)$$

となる。たとえば単純な例として種子・幼木・成木の3段階に分けた個体群を仮定すると、

$$\begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{bmatrix} (t+1) = \begin{bmatrix} L_{1-1} & 0 & F_{1-3} \\ G_{2-1} & L_{2-2} & 0 \\ 0 & G_{3-2} & L_{3-3} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{bmatrix} (t)$$

となる。これを繰り返して行くと、生活史段階構造のベクトルは、最終的に、段階間の比が一定のまま定数 (λ) 倍になっていく平衡状態に収束する：

$$\mathbf{n}(t+2) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t+1), \mathbf{n}(t+3) = \mathbf{A}\mathbf{n}(t+2), \dots \mathbf{n}(t+1) = \lambda \mathbf{n}(t)$$

この平衡状態の \mathbf{n} は代数的に (Caswell, 1978 ; 1982) 行列 \mathbf{A} の右固有ベクトルとして求められる。また λ は行列 \mathbf{A} の最大固有値であり、平衡状態における個体群サイズの増加率すなわち期間増加率を表す。この期間増加率は、個体群の内的自然増加率 (r) に対して

$$e^r = \lambda$$

の関係があり、個体群の増減のポテンシャルを表すと共に、環境への適応の強さを示す指標として用いることができる。

感受性分析 (sensitivity analysis) は、推移率の値を少し変化させた時に、 λ に対して与える効果の大きさの相対値を計算する手法である。段階*i*と段階*j*の間の推移率を a_{ij} として、その感受性 ($\partial \lambda / \partial a_{ij}$) は、平衡状態の生育段階構造 (行列Aの右固有ベクトル) の*j*番目の値と、行列Aの左固有ベクトル (これは各段階の繁殖値: reproductive valueを表す; Caswell, 1982) の*i*番目の値を乗じて得られる (Caswell, 1982; Silvertown, 1987)。すべての a_{ij} について感受性を求めれば、各推移の間で λ に与える影響の大きさを比較することができるが、さらに各 a_{ij} の大きさの違いを相対化して扱いやすくしたのが弾力性分析 (elasticity analysis) である。 a_{ij} の弾力性 e_{ij} は、

$$e_{ij} = \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} \cdot \frac{a_{ij}}{\lambda} \left(= \frac{\frac{\partial \lambda}{\lambda}}{\frac{\partial a_{ij}}{a_{ij}}} \right)$$

で定義される (de Kroon, 1986)。弾力性分析は生物個体群の生存率や繁殖能力などの評価にしばしば用いられており (Caswell, 1989; Åberg, 1992; Silvertown *et al.*, 1993; Enright *et al.*, 1995)、本研究でもこれを用いて各生活史段階が個体群におよぼす影響の大きさを評価した。

7.2 ハクウンボクの行列モデルの設定

本分析ではハクウンボクの生活史を、当年生実生、2年生以上の実生 ($H < 30\text{cm}$)、稚樹 ($H \geq 30\text{cm}$ かつ $\text{DBH} < 5\text{cm}$)、若木 ($5\text{cm} \leq \text{DBH}$ かつ 未開花)、および成木 ($5\text{cm} \leq \text{DBH}$ かつ 開花結実) の5段階に定義した。散布後の種子の動態は個体群にとって重要である可能性があるが、土壌中の全体の現存量や死亡率は明らかになっていない。このため種子段階の動態は前後の生活史段階との間の推移率に内包させ、成木1個体当たりの当年生実生数をもって繁殖の推移率 (繁殖能力; fecundity) とした。モデルの初期値である現在の生活史段階構造は、各回の調査の平均値をとって密度で表した。

成木（繁殖段階）の定義は無論、繁殖（開花）の有無によってなされるべきである。しかし現データセットの開花調査は1回だけであり、したがって推移率の算出ができないため、操作的に仮定せざるを得ない。すなわち胸高直径が5cm以上の部分個体群のうち、若木と成木との境界を胸高直径にして10.8cmと仮定した。これは胸高直径分布上で、この値より細い開花幹の累積数と、この値より太い非開花幹の累積数とが同数になった値である。一般に、多年生植物の繁殖開始には植物体のサイズが重要であると考えられており（Silvertown, 1987; Kohyama, 1982）、ハクウンボクの開花パターンも一義的にはサイズが重要であった（4.2.2節）、したがって、若木と成木とを胸高直径の大ききで区分して扱っても大きな誤差は生じない。

各生活史段階で観測されたデモグラフィックデータに基づき、以下に述べる4タイプの推移行列モデルを作成した。

7.2.1 全個体群モデル (whole population model)

6ha毎木センサス、2×2稚樹センサス、30cm実生センサス、および当年生実生センサスから得られたデータをすべて用いて行列を構成した（図2-2参照：種子段階は除く）。試験地全体のハクウンボク個体群を表すモデルである。各推移率は1年あたりの率に換算した。ギャップや林冠下などの環境も、森林におけるほぼそのままの頻度で平均化された状態と考えることができる。

7.2.2 閉鎖林冠モデル (shaded population model)

各センサスにおける、閉鎖林冠下にある個体のみでのデモグラフィーで行列を構成した（図7-1 左）。成木の繁殖能力は閉鎖林冠下に発生した当年生実生密度を被陰された成木の密度で割った商である。このモデルで表されるハクウンボク個体群は、個体群の生活史すべてを通して被陰条件におかれているものと仮定できる。すなわち、閉鎖林冠下においてギャップにめぐり会うことがないという仮想の個体群である。過去に開放個体であった個体内も含まれているが、本研究では現在被陰されている部分個体群の性質として把握し、過去の資源の蓄積の影響は考慮しない。

7.2.3 ギャップ内モデル (gap-site population model)

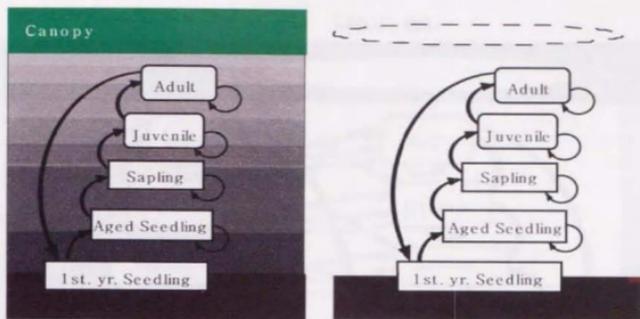


図7-1. 閉鎖林冠モデルとギャップ内モデル。

個体群の一部のデモグラフィーで構成したモデルとして、左) 閉鎖林冠モデルと、右) ギャップ内モデルは、それぞれ仮想的に、閉鎖林冠下で生活史を完結する個体群と、ギャップ環境で生活史を完結する個体群を表す。

閉鎖林冠モデルと対照的に、ギャップ内に発生・生育する個体のみでのデモグラフィーによって推移行列を構成したモデルである(図7-1右)。十分な標本数を確保するために、2×2種樹センサス、30cm実生センサス、当年生実生センサスのデータに加え、ギャップ内プロット、ギャップ内種樹センサスからのデータを用いた。繁殖能力はギャップ内に発生した当年生実生密度を拡張ギャップ(expanded gap)に生育する成木の密度で割った商である。このモデルで表されるハクウンボク個体群は、個体群の生活史すべてを通してギャップ環境におかれているものと仮定できる。過去の被圧を考慮しない点は閉鎖林冠モデルと同様である。

7.2.4 林冠交代モデル(compound population model)

このモデルは上記の閉鎖林冠モデルとギャップ内モデルを、実際に観察されたギャップ-閉鎖林冠の交代状況に則して、相互間の推移率を算出して組み合わせたものである(図7-2)。Nakashizuka *et al.* (1992)によれば試験地におけるギャップ面積は林冠面積の6.2%であり、毎年形成されるギャップ面積は林冠面積の0.4%と計算された。ここで、ギャップ面積比ならびに林冠のギャップ-閉鎖林冠の交代速度が長期的に安定し

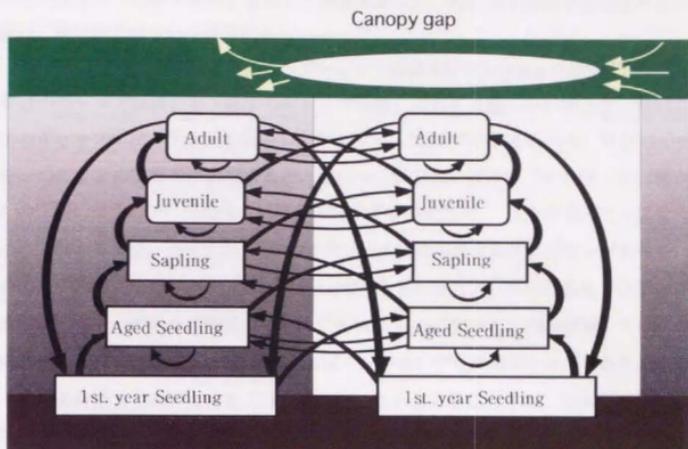


図7-2. 林冠交代モデル。

実際に観察されたギャップ形成・閉鎖速度を元に、閉鎖林冠モデルが表す部分個体群とギャップ内モデルが表す部分個体群の、相互の推移確率を想定し、個体群全体を表す推移行列を構成した。

ており、1回転期間の間に林冠の同じ場所が2回以上攪乱を受けないと仮定する。その場合、ある時点での林冠ギャップがすべて閉鎖するのに要する時間（以下、ギャップ閉鎖期間と呼ぶ）は、面積比を交代速度で割った商である。林冠攪乱強度の指標として、さまざまなギャップ面積比とギャップ閉鎖期間の組み合わせを想定し、異なった林冠攪乱様式のもとでのハクウンボク個体群の反応をシミュレートした。

ところで、天然林において樹冠高やその下層の植生の高さを走査的に観測すると、最大植生高が低い場所ほど面積が少ないことが報告されている。すなわち上空から俯瞰すればギャップには「深さ」の幅があり、「深いギャップ」ほど面積が少ないことを指摘するものである（Hubbell & Foster, 1986; Nakashizuka *et al.*, 1995; Lawton, 1990）。本試験地においても林冠高（植生高）2m以下の場所の面積は、林冠高15m以下の場所の面積に比べて1/13にすぎない（Nakashizuka *et al.*, 1995）。こうした森林の立体構造を考慮するとき、上述の各モデルの様に林冠だけの構造として把握したギャップが、ハクウ

ンボクの林床近くの幼木集団と成長した個体集団とに、同じ強さの効果を及ぼすという前提は、現実的ではない可能性がある。

そこで、林冠交代モデルにおけるギャップと閉鎖林冠下との相互の推移率に関して、「林冠のギャップ面積」と「林床のギャップ面積」の差を考慮しない場合と、林冠よ林床のギャップ面積が少ないと仮定した場合とで、2種類の計算を行った。林分のギャップを一つにまとめて簡単に表現すると、前者は「筒型」、後者は「すり鉢（逆円錐台）型」の空間になるので、そのように呼んで区別する（図7-3）。すり鉢型ギャップをモデルに当てはめるには、当年生ならびに2年生以上の実生段階におけるギャップ面積を、上位の生活史段階におけるギャップ面積の $1/n$ であると仮定した。すなわち実生段階の部分個体群サイズを、ギャップ内ではギャップ面積比で $1/n$ に換算し、閉鎖林冠下ではその分増加させた。 n の値が大きいかほど減衰（しぼり）の強いすり鉢型ギャップであり、林冠に比べて地表付近まで強い攪乱をうける割合が少ない林分を意味する。なお、ギャップ内プロットおよびギャップ内稚樹センサスにおける方形区はいずれもギャップの中心部に設定したので、それらで得られたデモグラフィックパラメータは筒型・すり鉢型ギャップのどちらの仮定を適用しても同一と仮定する。

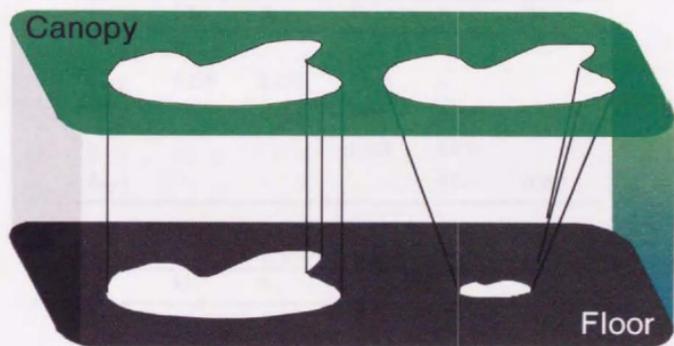


図7-3. ギャップの立体構造に関する2種類の仮定。

ギャップを林冠だけの構造と見ると、林分のギャップを一つにまとめて表現すると筒型の空間になる（図・左）。一方、下層の様々な植生高を考慮して、林冠より林床のギャップ面積が少ないと仮定した場合、林分全体のギャップはすり鉢型になる（図・右）。

7.3 結果

7.3.1 全個体群モデル

全個体群モデルを表す推移行列（表7-1 a）から、試験地におけるハクウンボク全個体群の期間増加率（ yr^{-1} ）は1.0077と算出された。生活史段階構造が平衡状態に達した後、年に約0.8%ずつ個体群サイズが増大していくポテンシャルを持つことを意味する。平衡状態における生活史段階構造は、現在の構造（モデルの初期値）とよく似た構成になった（図7-4 a）。推移率の弾力性が大きかったのは生存率（ここでは各段階にとどまる率を指すことにする）で、それも生活史の後の段階になるほど大きくなり、成木の生存率において最大になった（表7-1 b）。

表7-1. 全個体群モデルの推移行列と弾力性行列。全個体群モデルで構成した（a）推移行列と（b）弾力性分析の結果を表す。S1：当年生実生，S：2年生以上の実生（ $H < 30$ cm），P：稚樹（ $H \geq 30$ cm； $DBH < 5$ cm），J：若木（ 5 cm \leq $DBH < 10.8$ cm），A：成木（ 10.8 cm \leq DBH かつ開花結実），の各生活史段階を示す。

(a) 推移行列。数字は生育段階間の推移率（ yr^{-1} ）を示す。

	$S1_t$	S_t	P_t	J_t	A_t
$S1_{t+1}$	0				37.59
S_{t+1}	0.238	0.596	0.048		
P_{t+1}		0.038	0.858	0.001	
J_{t+1}			0.007	0.978	
A_{t+1}				0.011	0.993

(b) 弾力性行列。数字は各推移率の弾力性を示し、その変化が個体群の増加率に及ぼす影響の相対的な大きさを表す。#： $< 10^{-4}$

	$S1_t$	S_t	P_t	J_t	A_t
$S1_{t+1}$					0.0003
S_{t+1}	0.0003	0.0005	#		
P_{t+1}		0.0003	0.0018	#	
J_{t+1}			0.0003	0.0103	
A_{t+1}				0.0003	0.0211

7.3.2 閉鎖林冠モデル

閉鎖林冠下の部分個体群からのみ構成された推移行列（表7-2 a）から，期間増加率1.0045が導かれた。1よりも大きな値になったことは，この部分個体群が閉鎖林冠下においても増加の潜在力（potential）を持つことを意味する。増加率以外の点については，平衡状態における生活史段階構造ならびに弾力性分析は，全個体群モデルとよく似た結果を示した（図7-4 b，表7-2 b）。

表7-2. 閉鎖林冠モデルの推移行列と弾力性行列。
表中の記号・数字の意味は表7-1に準じる。

(a) 推移行列.					
	$S1_t$	S_t	P_t	J_t	A_t
$S1_{t+1}$	0				35.15
S_{t+1}	0.212	0.690	0.030		
P_{t+1}		0.030	0.866	0.001	
J_{t+1}			0.006	0.980	
A_{t+1}				0.009	0.993

(b) 弾力性行列. #: $< 10^{-4}$					
	$S1_t$	S_t	P_t	J_t	A_t
$S1_{t+1}$					0.0003
S_{t+1}	0.0003	0.0006	#		
P_{t+1}		0.0003	0.0016	#	
J_{t+1}			0.0003	0.0101	
A_{t+1}				0.0003	0.0217

7.3.3 ギャップ内モデル

ギャップ内の部分個体群からのみ構成された行列（表7-3 a）から得られた期間増加率は，1.0880という非常に大きな値になった。平衡状態における生活史段階構造は，現在とは異なり，2年生以上の実生が高い割合を占めた（図7-4 c）。若木と成木の生存

が特に大きな弾力性を持つ点は上の2つのモデルと同様であったが、当年および2年生以上の実生の生存と成長、ならびに成木の繁殖能力が相対的に、より大きな弾力性を持つ点が異なった（表7-3 b）。

表7-3. ギャップ内モデルの推移行列と弾力性行列。
表中の記号・数字の意味は表7-1に準じる。

(a) 推移行列.					
	$S1_t$	S_t	P_t	J_t	A_t
$S1_{t+1}$	0				53.04
S_{t+1}	0.502	0.682			
P_{t+1}		0.093	0.789		
J_{t+1}			0.027	0.958	
A_{t+1}				0.031	0.993

(b) 弾力性行列. #: $< 10^{-4}$					
	$S1_t$	S_t	P_t	J_t	A_t
$S1_{t+1}$					0.0012
S_{t+1}	0.0012	0.0020			
P_{t+1}		0.0012	0.0031		
J_{t+1}			0.0012	0.0082	
A_{t+1}				0.0012	0.0113

7.3.4 林冠交代モデル

ギャップの立体構造を考慮しない場合（筒型ギャップ）、閉鎖林冠下とギャップ内との相互の推移を組み込んだハクウンボク個体群全体を表す推移行列（表7-4 a）から、期間増加率1.0173が導かれた。全個体群モデルに比較すれば大きな値といえる。平衡状態では、現在の生活史段階構造に比較してギャップ内の部分個体群のサイズが大きく、特に2年生以上の実生が大きな割合を占めた（図7-5）。若木と成木の生存の弾力性が上記の各モデル同様に高く、閉鎖林冠下とギャップ内のそれぞれの部分個体群を見ると、

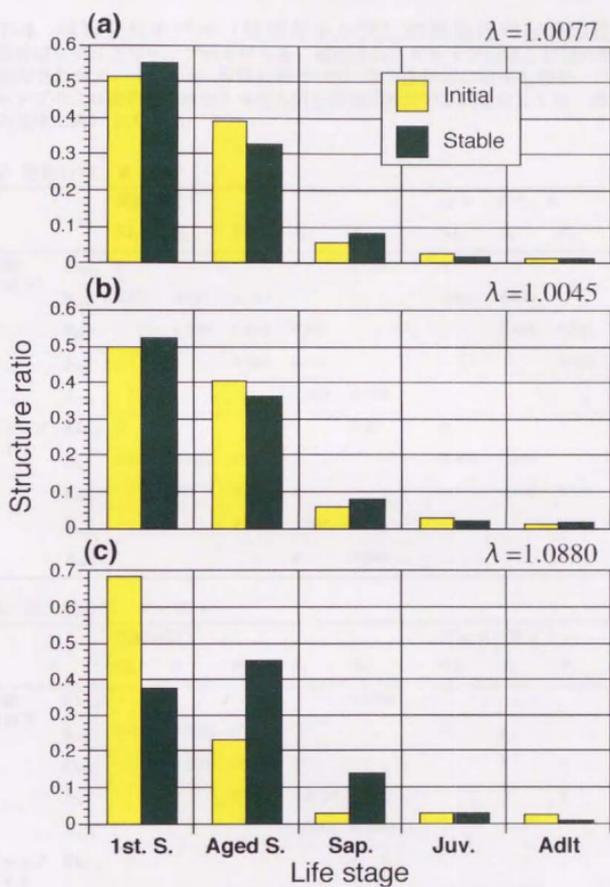


図7-4. 現在と平衡状態の生活史段階構造。

a) 全個体群モデル, b) 閉鎖林冠モデル, c) ギャップ内モデル, の各モデルにおいて, 現在の生活史段階構造と, 収束する平衡状態の生活史段階構造とを, 各段階の個体群における構成比で表す。1st. S.: 当年生実生, Aged S.: 2年生以上の実生。

表7-4. 林冠交代モデル（筒型ギャップ）の推移行列と弾力性行列。

閉鎖林冠モデルとギャップ内モデルを、観測されたギャップ面積と林冠の擾乱速度に則して組み合わせた。その (a) 推移行列と (b) 弾力性分析の結果を表す。この時、林分のギャップの立体構造を、林冠も林床も同じ面積の筒型の空間と仮定した。表中の 記号・数字の意味は表7-1に準じる。

(a) 推移行列. #: $< 10^{-3}$

		閉鎖林冠下					ギャップサイト				
		S_{1t}	S_t	P_t	J_t	A_t	S_{1t}	S_t	P_t	J_t	A_t
閉鎖 林冠下	S_{1t+1}	0				35.00	0				27.37
	S_{t+1}	0.211	0.687	0.030			0.032	0.044			
	P_{t+1}		0.030	0.862	0.001			0.006	0.051		
	J_{t+1}			0.006	0.976				0.002	0.062	
	A_{t+1}				0.009	0.989				0.002	0.064

ギャップ サイト	S_{1t+1}	0				0.15	0				25.67
	S_{t+1}	0.001	0.003	#			0.470	0.638			
	P_{t+1}		#	0.004	#			0.087	0.738		
	J_{t+1}			#	0.004				0.025	0.896	
	A_{t+1}				#	0.004				0.029	0.929

(b) 弾力性行列. #: $< 10^{-4}$

		閉鎖林冠下					ギャップサイト				
		S_{1t}	S_t	P_t	J_t	A_t	S_{1t}	S_t	P_t	J_t	A_t
閉鎖 林冠下	S_{1t+1}					0.0001					#
	S_{t+1}	0.0001	0.0001	#			#	#			
	P_{t+1}		0.0001	0.0004	#			#	#		
	J_{t+1}			0.0001	0.0024				#	#	
	A_{t+1}				0.0001	0.0045				#	0.0001

ギャップ サイト	S_{1t+1}					#					0.0003
	S_{t+1}	#	#	#			0.0003	0.0005			
	P_{t+1}		#	#	#			0.0003	0.0008		
	J_{t+1}			#	#				0.0003	0.0025	
	A_{t+1}				#	0.0001				0.0003	0.0038

その他の弾力性の分布パターンもそれぞれ閉鎖林冠モデルとギャップ内モデルに類似していた。しかし行列全体で見ると、ギャップ内部分個体群における弾力性は、閉鎖林冠下部分個体群の同じ推移部分の弾力性と比較して、同等ないし大きい値を持っていた（表7-4 b）。ギャップ内部分個体群は個体群のサイズが林冠下部分個体群より非常に小さいので、この結果の扱いには注意を要する。

一方、ギャップをすり鉢型と仮定した場合、 ρ が大きいほど、すなわち円錐の減衰が強く、幼木段階に影響するギャップが少ないほど、ハクウンボク個体群の期間増加率は減少した。また ρ を増加させていくと、平衡状態での生活史段階構造も現在の構造に近づき（図7-6）、同時に、ギャップ内部分個体群に比較して閉鎖林冠下部分個体群の弾力性が相対的に高くなった。表7-5に、 $\rho=10$ のときの推移率行列（表7-5 a）と弾力性行列（表7-5 b）を記す。

上記の4つのモデルすべてにおいて、成木個体の繁殖能力が持つ弾力性は、実生段

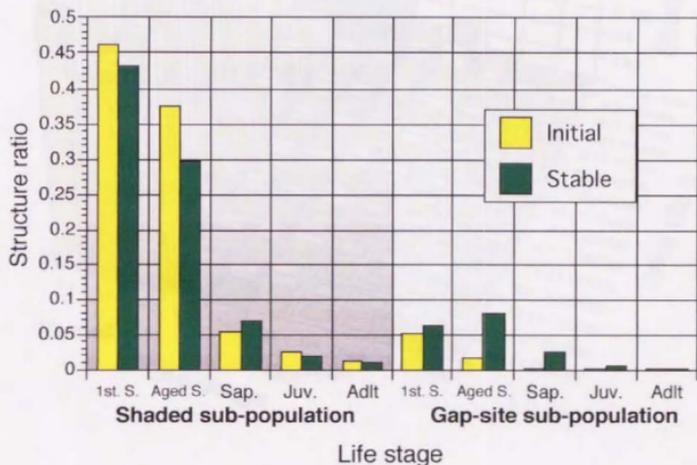


図7-5. 林冠交代モデル（筒型ギャップ）の平衡状態。

筒型ギャップの仮定による行列モデルの結果として、平衡状態での生活史段階構造と現在の構造を図7-4と同様に表す。期間増加率： $\lambda=1.0173$

階の生存率が持つ弾力性とほぼ等しい値を示しており、若木や成木の生存率が持つ弾力性に及ばなかった。ハクウンボク個体群にとって繁殖の過程はとりわけ大きな影響力を持つてはいることが示された。

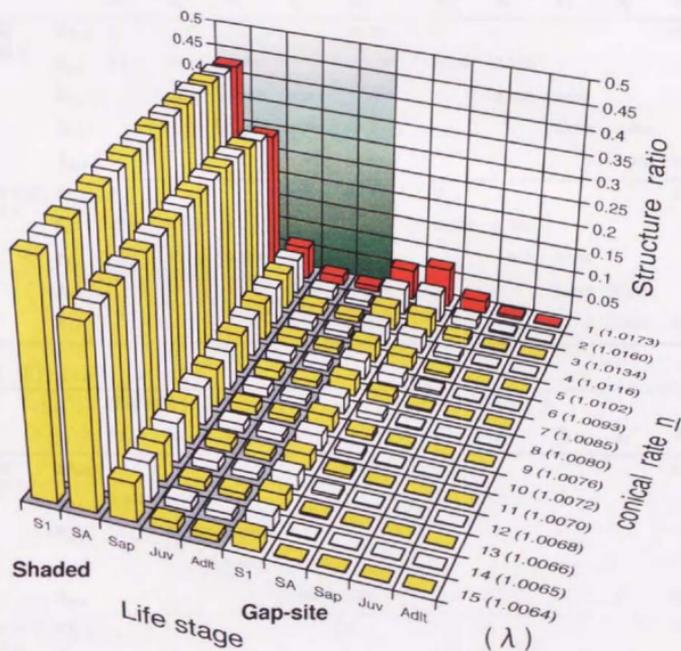


図7-6. ギャップのすり鉢型構造と平衡状態。

林床のギャップ面積が林冠のその1/ \underline{n} とした場合に、 \underline{n} の値によって、平衡状態の生活史段階構造と期間増加率： λ が変化することを示す。 $\underline{n}=0$ のとき、筒型ギャップの過程による結果に等しい。

表7-5. 林冠交代モデル（すり鉢型ギャップ）の推移行列と弾力性行列。
 閉鎖林冠モデルとギャップ内モデルを、観測されたギャップ面積と林冠の攪乱速度に則して組み合わせた。この時、林分のギャップの立体構造を、林床のギャップ面積が林冠のギャップ面積の $1/10$ のすり鉢型の空間と仮定した。この表では $\rho=10$ として計算した結果を表す。表中の記号・数字の意味は表7-1に準じる。

(a) 推移行列. #: $< 10^{-3}$

	閉鎖林冠下					ギャップサイト				
	S_{1t}	S_t	P_t	J_t	A_t	S_{1t}	S_t	P_t	J_t	A_t
閉鎖林冠下	S_{1t+1}	0			35.00	0				27.37
	S_{t+1}	0.211	0.687	0.030		0.324	0.440			
	P_{t+1}		0.030	0.862	0.001		0.060	0.051		
	J_{t+1}			0.006	0.976			0.002	0.062	
	A_{t+1}				0.009	0.989			0.002	0.064
ギャップサイト	S_{1t+1}	0			0.15	0				25.67
	S_{t+1}	0.001	0.003	#		0.178	0.242			
	P_{t+1}		#	0.004	#		0.033	0.738		
	J_{t+1}			#	0.004			0.025	0.896	
	A_{t+1}				#	0.004			0.029	0.929

(b) 弾力性行列. #: $< 10^{-4}$

	閉鎖林冠下					ギャップサイト				
	S_{1t}	S_t	P_t	J_t	A_t	S_{1t}	S_t	P_t	J_t	A_t
閉鎖林冠下	S_{1t+1}				0.0001					#
	S_{t+1}	0.0001	0.0004	#		#	#			
	P_{t+1}		0.0002	0.0010	#		#	#		
	J_{t+1}			0.0002	0.0056			#		
	A_{t+1}				0.0001	0.0111			#	0.0001
ギャップサイト	S_{1t+1}				#					#
	S_{t+1}	#	#	#		#	#			
	P_{t+1}		#	#	#		#	0.0001		
	J_{t+1}			#	#			#	0.0006	
	A_{t+1}				#	0.0001			#	0.0013

7.3.5 異なった林冠擾乱状況によるシミュレーション

林冠交代モデルではすり鉢型ギャップの仮定を適用すると、 $n=10$ 前後の時にその結果が、現在の個体群構造、ならびに全個体群モデルの増加率に近い値になった。そこで本研究ではすり鉢型ギャップを妥当な仮定と考え、擾乱状況のバリエーションと個体群の反応についてのシミュレーションを行った。 n の値は簡略に10とした。

様々なギャップ面積比およびギャップ閉鎖期間の値の元で、林冠交代モデル（すり鉢型ギャップ）の期間増加率を求めたところ、ギャップ面積比が大きいほど大きな増加率が得られ、またギャップ閉鎖期間が長いほど（林冠の交代速度が遅いほど）大きな増加率が得られた（図7-7）。全個体群モデルにより示された現在の試験地におけるハクウ

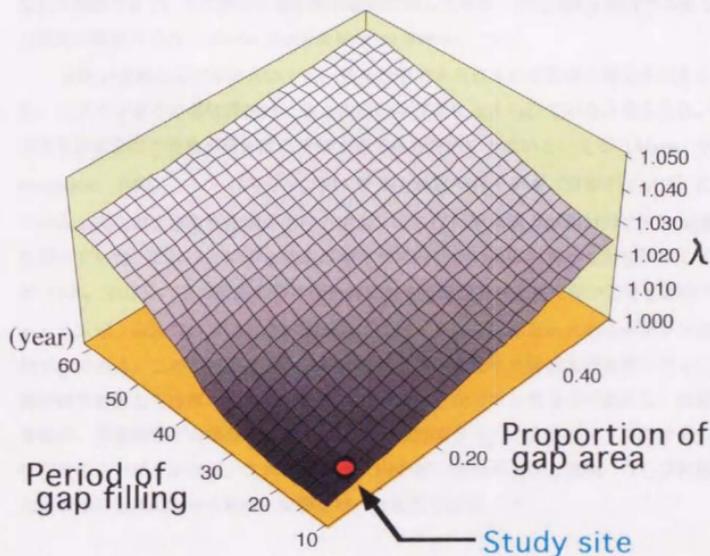


図7-7. 林冠擾乱強度の変化と個体群の増加率。

林冠交代モデル（すり鉢型ギャップ）において、林冠のギャップ面積比とギャップ閉鎖速度の様々な値に対する、個体群増加率の反応を表す。小川リサーチステーションの擾乱強度（Nakashizuka *et al.*, 1992）を图中に示す。

ンボク個体群増加率は、現実により得る攪乱強度の範囲の中では、相対的にかなり低い値であることが示された。

7.4 考察

7.4.1 林冠ギャップとハクウンボク

総じて、ギャップの影響を強く仮定したモデルほど、高い個体群増加率が得られている。ハクウンボクの生活にとってギャップが好適な環境であることはこれまでの各章で述べてきたとおりであるが、その一方で、閉鎖林冠モデルにおいても正の (≥ 1) 個体群増加率が得られた。この種が仮に生活史のすべてにわたって被陰条件下に置かれても、個体群の維持が可能な潜在力を持つことを強く示唆する。閉鎖林冠下では個体が成熟すなわち繁殖できず、したがって個体群の維持に関してギャップに大きく依存する種とは、対照的な性質である (Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos, 1990)。

またいずれのモデルにおいても、繁殖段階である成木の生存率の弾力性が大きかった。ハクウンボクの個体群維持は成木の高い生存率に支えられていると考えられ、繁殖能力や幼木段階の変動が個体群に及ぼす影響は相対的に少ないといえる (Åberg, 1992; Bengtsson, 1993)。しかしギャップ内モデルと林冠交代モデル (簡型ギャップ) においてのみ、実生および稚樹段階の生存と成長、ならびに繁殖能力が相対的に大きな弾力性を持っていた。これは、種子と幼木はギャップ内で強い反応をすることを反映しているが (V章, VI章)、その反応の個体群全体に対する影響力は大きくないことを意味する。ハクウンボク個体群の大部分は閉鎖林冠下にあり、さらに林冠に占めるギャップ面積がわずかである。このため、ギャップ内における種子や幼木の特異なデモグラフィーは、個体群全体としては覆い隠されて目立たないものになってしまうのであろう。対象とする種が、閉鎖林冠下の部分個体群をほとんど維持できない、よりギャップに分布の偏る依存度の高い種であれば、これらギャップ内の若い段階の生存と成長、ならびに繁殖能力は個体群全体にとっても強い影響を持つと推測される。

7.4.2 林冠の攪乱強度とハクウンボク個体群

林分のギャップ形成速度と林冠の交代速度 (ギャップ修復期間) とは、共に個体群増加率に大きく影響していた。現在の生活史段階構造と全個体群モデルの平衡状態におけるそれとが良く似ていたことは、現状でハクウンボク個体群のサイズ構成が安定して

いることを示唆する。しかし一般的に温帯林の林冠ギャップは林冠面積のおよそ10～20%を占め、観察ないし推定されたギャップ修復期間は25～50年かそれ以上であって（例えば Naka, 1982; Nakashizuka, 1984; Runkle, 1982; Foster & Liners, 1986; Lertzman & Krebs, 1991 など）、これに比較すれば試験地の攪乱（6.2%, 約15年; Nakashizuka *et al.*, 1992）は相対的に穏やかである。したがって試験地のハクウンボク個体群は優占種であるにも関わらず、必ずしも平均的な森林環境における増大の潜在力を発揮しているとはいえない。

しかし、ハクウンボクは分布は広いが、小川学参林ほど優占している他の森林はみあたらない。個体群として攪乱強度の増大にそって増加率を上昇させる潜在力は持っているが、群集レベルにおいてはより強い攪乱に適応した、すなわち大きな攪乱強度のもとで増加率が急上昇する種が存在し、優占するのではないかと考えられる。

7.4.3 森林の垂直構造の評価

林冠交代モデルについては、筒型ギャップとすり鉢型ギャップの2つの仮定で大きく異なる結果になった。このことは林冠下の群落にとって植生の立体構造の捉え方が重要であることを示唆する。

森林において植生の最大高の低い場所ほど（すなわち深いギャップほど）林分中の面積比が少なくなることは、熱帯でも（例えば Hubbell & Foster, 1986; Lawton, 1990）温帯でも（Nakashizuka *et al.*, 1995）報告例がある。これから、特に地表近くで生育する実生段階は、それがギャップ内のコドラートで強い反応を示しているが、構成比の少なさ故に、その生存や成長の個体群全体への弾力性は著しく弱められてしまっているのではないか。耐陰性の弱い樹種であったなら、このいわば「すり鉢効果」はより強く働くだろう。樹木の生活史全体を研究する際には特にギャップの垂直方向の構造を慎重に扱う必要があるといえる。

林冠の垂直方向の変動と個体群との関係は、本研究のデータでは捉えなかった。植生の最大高を林分全体にわたって走査的に測定する、vegetation profiling techniqueをある程度長期にわたって行うことが可能ならば、正確にその変動を捉えることができるだろう（Hubbell & Foster, 1986; Nakashizuka *et al.*, 1995）。

VIII. ハクウンボクの生活史と林冠ギャップ

8.1 若木・成木の個体群構造と動態

直径5cm以上の個体群構造から、ハクウンボクは高い耐陰性を持つ垂高木種であることが示唆された。胸高断面積では群集構成種中第12位であったが、幹数および個体数においてこの森林群集の第2優占種であった。胸高直径頻度分布は安定したL字型を示したが、林冠に達していた個体はわずか0.5%に過ぎず、閉鎖林冠下で安定な個体群構造を持つことを示していた。

一方では、ギャップ形成等の攪乱には鋭く反応することがわかった。ギャップなどで被圧から開放されている個体の胸高直径成長速度は被圧された個体より大きく、最大相対成長速度は主要な群集構成種の中でも3番目の大きな値を示した。また、開放個体は被圧個体より繁殖が旺盛で、個体あたりの種子生産量でも多いことが観察された。

以上のことから、若木・成木期のハクウンボクは、林冠下で待機しながら機動的なギャップに素早く反応して高い成長速度や開花に利用していると考えられた。

8.2 種子期の動態

ハクウンボク種子の特性は、従来認識されてきたパイオニア種の種子（多産・小型・休眠）、極相種の種子（少産・大型・非休眠）のどちらの類型にも当てはまらないものであった。

垂高木・低木種の種子としては群を抜いて大きく、ブナ科の堅果に匹敵する重量があった。逆に、一母樹が生産する種子数は少ない。その生産数には強い豊凶が確認され、開花から結実に至るデモグラフィの詳細な観察や、落下種子の分析からは、捕食者飽食仮説や資源制約説を部分的に支持するデータが得られた。

種子の発芽特性として、散布後土壤中で1.5年以上発芽せずに休眠する埋土種子集団を持っていた。実際に母樹下の表土中には常に3個m²前後の種子集団が存在した。種子を金網で被食から保護して休眠と発芽を追跡した結果、閉鎖林冠下であっても発芽するが、ギャップ内では有意に高い率で発芽した。メカニズムの詳細は明らかでないが、何らかのギャップ検知機構を持つことが推測される。一方、金網で保護しない種子試料は1年間で99.6%が消失し、地上動物の被食率は高かった。

大型の種子は、実生の高い生存率や、初期の大きな絶対成長量に関係があり、閉鎖林冠下での生存やギャップでのすばやい成長に貢献していると思われる。おそらく種子を大型化させた代償として、個体あたり種子生産数は少ないが、個体群レベルの強い豊凶によって高い捕食圧を回避したり、休眠とギャップ探索機構によって好適環境で効率的に定着していると考えられる。

8.3 実生・稚樹期の動態

当年生実生、1年生以降の実生 ($H < 30\text{cm}$) とともに、生存率は群集内の他種に比べて高く、林床での被陰に対して耐性が高いといえる。一方、ギャップ内では閉鎖林冠下よりさらに高い生存率が観察された。ギャップでの絶対成長速度は他の種よりも大きく、発芽当年で樹高26cmに達する個体もあった。また、ギャップ内では、実生や稚樹の成長が速いため、実生の新規加入はギャップ形成後数年に限られており、実生期の個体がギャップを効果的に利用する時間は短いことがわかった。

稚樹 ($H \geq 30\text{cm}$, $\text{DBH} < 5\text{cm}$) は閉鎖林冠下よりもギャップ内に高密度で分布し、とくに大きなギャップでは高密度で生育していた。このことは、前生稚樹の豊富さ、ギャップ探索型の発芽特性の仮定、およびギャップ内での実生の高い生存率・初期成長速度によって説明できる。しかし稚樹期にはギャップでの死亡率が大きく上昇していた。これは種間・種内の競争のためと考えられる。

8.4 行列モデルによる検討

ハクウンボクの生活史を推移行列モデルによって構成し、個体群および各生活史段階のギャップ依存性の強さを評価した。個体群の構造は安定的であったが、林冠の構造と変動量の仮定の仕方によって個体群の増加率は大きく異なった。

ギャップの環境を強調したモデルほど大きな増加率が得られた。これは各生活史段階で観察されたギャップへの順応を反映している。反対に閉鎖林冠下のみの仮想的なモデルであっても、個体群は正の増加率を持っており、これは各生活史段階の高い耐陰性の結果だといえる。一般的な温帯林の林冠ギャップの強度に比較すれば、試験地の攪乱は相対的に穏やかであり、ハクウンボクのギャップに対する反応の潜在力はかならずしも最大に機能していない。

繁殖段階である成木の生存率が個体群変動へおよぼす影響力（弾力性；elasticity）は

常に大きく、ハクウンボク個体群の盛衰にとって重要なのはこの段階の死亡率の低さである。一方ギャップを強調したモデルでは、成木の繁殖能力と実生・稚樹の段階の生存率との弾力性が相対的に大きかった。しかし林冠に占めるギャップ面積はわずかで、さらに幼木が生育する地表付近の実質的な攪乱面積は林冠よりも少ないため、ギャップ内でのデモグラフィーが個体群全体へ及ぼす影響は著しく弱められている。

8.5 結論

重高木層に生きるハクウンボクは、よく使用されるパイオニア種/極相種の二元論的概念には従わない。大きな種子サイズと、それに関係する高い実生の生存率を持ち、閉鎖林冠下でも個体群を維持することが可能であり、高い耐陰性が種の戦略上に重要な意味を持っている。その一方で、休眠と結びついたギャップ検知機構を持ち、ギャップ環境に対しても、実生・稚樹・幼木の生存率と成長速度、および繁殖能力を高めることで、他の優占種と比較してなお有利に対応している。しかしその個体群全体への効果は、閉鎖林冠下の部分個体群のサイズが大きいためには表面には現れにくい。ギャップ環境に対する先駆樹種の高い順応能力からは、林冠の攪乱強度の強い森林で個体群を大きく増加させることが示唆される。しかしハクウンボクが他の森林で優占する例はなく、これはおそらく、攪乱強度の強い森林ではより先駆樹種的な性質を持つ多くの種が優占するためである。ハクウンボクはそうした種より高い耐陰性を併せ持つことで、小川学参林のように攪乱強度の弱い成熟林においてこそ、機会的なギャップを利用しつつ効果的に個体群を発達させていくと考えられる。

8.6 研究の展望

本研究では重高木の生活史のひとつの典型的な特徴を明らかにすることができた。今後、重高木性樹種のもう一つの典型ともいえる攪乱放浪型的生活史を持つ樹種との同様なデータの比較により、さらに重高木樹種に対する理解が進むと考える。

ハクウンボクは試験地の優占種であるが、それでも変動量を把握するサンプル数を確保するためにはかなりの労力を要した。また、より時間のスケールを長くとれば、小川の6ha試験地にもならぬ原因で、特定の種の更新が妨げられていたり、あるいは森林群集として成熟期に達していない可能性はある。こうしたことから、継続的な調査は重要であり、投資を続けていける研究環境の維持が望まれる。

さらに、個体群の維持についてより一般的な知識を深め、また森林群集の維持の機構まで論を構築していくためには、他種および他の林分との比較が重要である。試験地により、また観察者によって、林冠攪乱体制の定義や観察・推定方法が異なるという問題が存在するが、本研究と同等の精度とサンプル数、そして個体群変動のパラメータが得られるならば、個体群増加率を種間や林分間で比較することは可能であろう。

従来、林冠の多くを占める優占種が研究の関心の中心となってきたが、森林を構成する樹木のうち林冠層を構成する個体数はわずかである。本研究では、胸高直径5cm以上の幹に限っても、すべての幹の8割が中・低層で生活していた。森林の機能を評価し、維持機構を解明していく上で、中・低層の植物の生態の定量的研究は、今後とも重要である。

謝辞

本研究は、東京大学農学部佐々木恵彦教授のご指導のもとに開始され、農林水産省森林総合研究所との共同研究である、小川リサーチステーション研究計画の一環として行われた。意義ある研究の機会を与えていただき、学部から6年間以上にわたり厚いご指導を賜った佐々木先生に最大の謝意を表します。

東京大学農学部八木久義教授、丹下健助教授、同学アジア生物資源環境研究センターの小島克己助教授には、年来の研究期間中、研究生生活全般にわたっての御指導と共に、常に暖かい支持と励ましをいただいた。深く感謝いたします。

一方、京大大学生態学研究センター中静（浅野）透教授には、氏が森林総合研究所在職時代に佐々木教授によって紹介していただき、全くの素人であった筆者に試験地でのデータの採取と解析の手法の極めて多くを直接に懇切丁寧に指導いただいた。森林総合研究所の正木隆博士には、氏が東京大学大学院在学中より丁寧な研究指導と助力をいただいた。同じく田中浩、柴田銃江、新山馨博士、小南陽亮博士、飯田滋生の各氏、および東京大学大学院生の茂田井英代氏は計画の共同研究者として、調査と試料解析ならびに本研究の構成に大変な助力をいただき、また必要な調査資料の利用を快諾していただいた。東京大学農学部造林学研究室の益守眞也博士、そして則定真利子ほか学生諸氏には、試料の採集ならびに解析と論文の編集・構成を多岐にわたって助力いただいた。

多くの方々の好意によってこの論文を完成できたという事実を深く認識し、改めて真摯なる感謝の意を表します。

引用文献

- Abe, S., Nakashizuka, T. & Masaki, T. 1995. Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio*, 120:21-32.
- Åberg, P. 1992. A demographic study of 2 populations of the seaweed *Ascophyllum nodosum*. *Ecology*, 73:1473-1487.
- Alvarez-Buylla, E.R. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests —Matrix models and applications to a tree species. *American Naturalist*, 143:155-191.
- Alvarez-Buylla, E.R. and Martínez-Ramos, M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia*, 84:314-325.
- Arriaga, L. 1988. Gap dynamics of a tropical cloud forest in Northeastern Mexico. *Biotropica*, 20:178-184.
- 浅野 透 1983. ブナ林の再生過程. 大阪市立大学, 博士学位論文.
- Augspurger, C.K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: Experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology*, 62:775-788.
- Baker, H.G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, 53:997-1010.
- Bengtsson, K. 1993. *Fumana procumbens* on Öland —population dynamics of a disjunct species at the northern limit of its range. *Journal of Ecology*, 81:745-758.
- Brokaw, N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, 66:682-687.
- Brokaw, N.V.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 75:9-19.
- Brokaw, N.V.L. & Scheiner, S.M. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology*, 70:538-541.
- Calvo, R.N. 1993. Evolutionary demography of orchids —Intensity and frequency of pollination and the cost of fruiting. *Ecology*, 74:1033-1042.
- Canham, C.D. 1985. Suppression and release during canopy recruitment in *Acer saccharum*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 112:134-145.
- Canham, C.D. 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology*, 70:548-550.
- Canham, C.D., Denslow, J.S., Platt, W.J., Rukle, J.R., Spies, T.A. & White, P.S. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 20:620-631.

- Caswell, H. 1978. A general formula for the sensitivity of population growth rate to changes in life history parameters. *Theoretical Population Biology*, 14:215-230.
- Caswell, H. 1982. Stable population structure and reproductive value for population with complex life cycles. *Ecology*, 63:1223-1331.
- Caswell, H. 1989. "Matrix population models." Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, U.S.A.
- de Kroon, K., Plaiser, A., Von Groendal, J. & Caswell, H. 1986. Elasticity: The relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology*, 67:1427-1431.
- Enright, N. & Ogden, J. 1979. Applications of transition matrix models in forest dynamics: *Araucaria* in Papua New Guinea and *Nothofagus* in New Zealand. *Australian Journal of Ecology*, 4:3-23.
- Enright, N.J., Franco, M. & Silvertown, J. 1995. Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycle stages. *Oecologia*, 104:79-84.
- Ehrenfeld, J.G. 1980. Understory response to canopy gaps of varying size in a mature oak forest. *Bulletin Torrey of Botanical Club*, 107:29-41.
- Foster, D.R. 1988. Disturbance history, community organization and vegetation dynamics of the old-growth Pisgah forest, south-western New Hampshire. *Journal of Ecology*, 76:105-134.
- Foster, J.R. & Reiners, W.A. 1986. Size distribution and expansion of canopy gaps in a northern Appalachian spruce fir forest. *Vegetatio*, 68:109-114.
- Foster, S.A. & Janson, C.H. 1985. The relationship between seed size and establishment condition in tropical woody plants. *Ecology*, 66:773-780.
- Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, Chichester.
- Grime, J.P. & Jeffrey, D.W. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *Journal of Ecology*, 53:621-642.
- Hara, M. 1987. Analysis of seedling banks of a climax beech forest: ecological importance of seedling sprouts. *Vegetatio*, 71:67-74.
- Harcombe, P.A. 1987. Tree life table. —simple birth, growth, and death data encapsulate life histories and ecological roles. *Bio-Science*, 37:557-568.
- Hartshorn, G.S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. pp. 617-638 In: Tomlinson, P.B. & Zimmermann, M.H. (eds.), *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hayashida, M. 1989. Seed dispersal by red squirrels and subsequent establishment of Korean pine. *Forest Ecology and Managements*, 28:115-129.

- Horvitz, C.C. & Schemske, D.W. 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and patch dynamics. pp. 169-186. In: Estrada, A. & Fleming, T.H. (eds.), *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Howe, H.F. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology*, 6:259-280.
- Hubbell, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 203:1299-1309.
- Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. pp. 76-96. In: Crawley, M. J. (ed.), *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hughes, T.P. 1984. Population dynamics based on individual size rather than age: a general model with a reef coral example. *American Naturalist*, 123:778-795.
- Iwasa, Y. & Cohen, D. 1989. Optimal growth schedule of a perennial plant. *American Naturalist*, 166:480-505.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2:465-492.
- Janzen, D.H. 1975. *Ecology of plant in the tropics*. Studies in Biology, No.58. Arnold, London.
- Jensen, T.S. 1985. Seed-seed predator interactions of European beech, *Fagus sylvatica* and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Oikos*, 44:149-156.
- 神崎 護 1992. 地形測量を組み合わせた毎木調査の紹介: 春日山照葉樹林から. ニューズレター「標識」, 2号. 森林総合研究所群落生態研究室.
- Kapos, V., Pallant, E., Bien, A. & Freskos, S. 1990. Gap frequencies in lowland rain forest sites on contrasting soils in Amazonian Ecuador. *Biotropica*, 22:218-225.
- Kelly, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends of Ecology and Evolution*, 9:468-470.
- 菊沢 喜八郎 1995. *植物の繁殖生態学*. 蒼樹書房, 東京.
- Kohyama, T. 1982. Studies on the *Abies mariesii* saplings under conditions of open-growth and suppression. *Botanical Magazine Tokyo*, 93:167-181.
- Kransy, M.E. & Whitmore, M.C. 1991. Gradual and sudden forest canopy gaps in Allegheny northern hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 22:139-143.
- Lawton, R.O. 1990. Canopy gaps and light penetration into a wind-exposed tropical lower montane rain forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 20:659-667.
- Lertzman, K.P. 1992. Patterns of gap-phase replacement in a subalpine, old-growth forest. *Ecology*, 73:657-669.
- Lertzman, K.P. & Krebs, C.J. 1991. Gap-phase structure of a subalpine old growth forest.

- Canadian Journal of Forest Research, 21:1730-1741.
- Leslie, R.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrics*, 21:1-18.
- 前田 禎三 1991. In: 森林群落としてみたブナ林. 村井 宏・山谷 孝一・片岡 寛純・由井 正敏 編「ブナ林の自然環境と保全」pp15-25. ソフトサイエンス社, 東京.
- Manokaran, N., La Frankie, J. V., Kochummen, K. M., Quah, E. S., Klahn, J. E., Ashton, P. S. & Hubbell, S. P. 1992. Stand table and distribution of species in the 50-ha research plot at Pasoh forest reserve. FRIM Research Data. No. 1. pp. 454.
- Martínez-Ramos, M., Sarukhán, J., & Piñero, D. 1988. The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics: the case of *Astrocarium mexicanum* at Los Taxtlas tropical rain forest. pp. 293-313. In: Davy, D.J., Hutchings, M.J. & Watkinson, A.R. (eds.), *Plant population ecology*. Blackwell, Oxford, England.
- Martínez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E. & Sárúkhan, J. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology*, 70:555-558.
- 正木 隆 1993. ミズキの生活史と個体群の維持機構 —とくに鳥による種子散布の評価— 東京大学大学院農学系研究科, 博士学位論文.
- 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.
- Matsuda, K. 1982. Studies on the early phase of the regeneration of a konara oak (*Quercus serrata* Thunb.) secondary forest. I. Development and premature abscissions of konara oak acorns. *Japanese journal of Ecology*, 32:293-302.
- 箕口 秀夫 1995. 森の母はきまぐれ —ブナのmastingはどこまで解明されたか— 個体群生態学会報, 52:33-40.
- 水井 憲雄 1991. 種子重 —種子数関数を用いた落葉広葉樹の種子の結実豊凶区分. *日本林学会誌*, 73:258-263.
- 水井 憲雄 1993. 落葉広葉樹林の種子繁殖に関する生態学的研究. 北海道立林業試験場研究報告, 30:1-67.
- Naka, K. 1982. Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwestern Japan. I. Wind damaged trees and canopy gaps in an evergreen oak forest. *Botanical Magazine Tokyo*, 95: 385-399.
- Nakashizuka, T. 1984. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests. IV. Gap formation. *Japanese Journal of Ecology*, 1984: 75-85.
- Nakashizuka, T. 1985. Diffused light conditions in canopy gaps in a beech (*Fagus crenata* Blume)

- forest. *Oecologia*, 66:472-474.
- 中静 透 1991. 森林動態の大幅長期継続研究について. 日本生態学会誌, 41:45-53.
- 中静 透 1994. 森林群集はどこまで解明されたか — 樹木個体群の解析から. 森林科学, 10:14-17.
- Nakashizuka, T. & Iida, S. in press. Composition, dynamics and disturbance regimes of temperate deciduous forests in Monsoon Asia. *Vegetatio*.
- Nakashizuka, T., Iida, S., Tanaka, H., Shibata, M., Abe, S., Masaki, T., & Niyama, K. 1992. Community dynamics of Ogawa Forest Reserve, a species rich deciduous forest, central Japan. *Vegetatio*, 103:105-112.
- Nakashizuka, T., Katsuki, T. & Tanaka, H. 1995. Forest canopy structure analyzed by using aerial photographs. *Ecological Research*, 10: 13-18.
- Norton, D.A. & Kelly, D. 1988. Mast seeding over 33 years by *Dacrydium cupressinum* Lamb. (rimu) (Podocarpaceae) in New Zealand: the importance of economies of scale. *Functional Ecology*, 2:399-408.
- Ochiai, Y., Okuda, S. & Sato, A. 1994. The influence of canopy gap size on soil water conditions in a deciduous broad-leaved secondary forest in Japan. *Journal of Japanese Forestry Society* (日本林学会誌), 76:308-314.
- 大井 次三郎・北川 政夫 1983. 新日本植物誌 顕花編 (改訂版). 至文堂, 東京.
- 小澤 準二郎 1950. 土中に埋もれた林木種子の発芽力. 林業試験集報, 58:25-43.
- Parker, G.R., Leopold, D.J. & Eichenberger, J.K. 1985. Tree dynamics in an old-growth deciduous forest. *Forest Ecology and Management*, 11:31-57.
- Poulson, T.L. & Platt, W.J. 1988. Light regeneration niches. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 69:264.
- Putz, F.E. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 64:1069-1074.
- Putz, F.E. & Brokaw, N.V.L. 1989. Sprouting of broken trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 70:508-512.
- Putz, F.E. & Canham, C.D. 1992. Mechanisms of arrested succession in shrublands: root and shoot competition between shrubs and tree seedlings. *Forest Ecology and Management*, 49:267-275.
- Rebertus, A.J. & Veblen, T.T. 1993. Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 4:641-654.

- Ricklefs, R.E. 1990. "Ecology", 3rd Ed. Freeman, New York, U.S.A.
- Roberts, H.A. 1982. Seed banks in the soil. *Advanced in Applied Biology*, 6:1-55.
- Rockwood, L.L. 1985. Seed weight as a function of life form, elevation and life zone in neotropical forests. *Biotropica*, 17:32-39.
- Runkle, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology*, 63:1533-1546.
- Runkle, J.R. & Yetter, T.C. 1987. Treefalls revisited: Gap dynamics in the Southern Appalachians. *Ecology*, 68:417-424.
- 佐藤 昭一 1992. 北海道産広葉樹30種の実生育苗 —北海道演習林における実際— 東京大学農学部演習林報告, 87:89-128.
- Shibata, M. & Nakashizuka, T. 1995. Seed and seedling demography of four cooccurring *Carpinus* species in a temperate deciduous forest. *Ecology*, 76:1099-1108.
- Shidei, T. 1974. Forest vegetation zones. pp. 87-124. In: Numata, M. (ed.), "The flora and vegetation of Japan" Copub. Kodansha, Tokyo & Elsevier Scientific, Amsterdam.
- 島野 光司・沖津 進 1993. 東京郊外奥多摩, 三頭山に分布するブナ・イヌブナ林の更新. *日本生態学会誌*, 43:13-19.
- Silvertown, J.W. 1987. 川野 昭一, 高田 壯則, 大原 雅 共訳 1992. 「植物の個体群生態学」東海大学出版会. (原著) *Introduction to Plant Population Ecology: second edition*.
- Silvertown, J.W., Franco, M., Pisnty, I. & Mendoza, A. 1993. Comparative plant demography: relative importance of demographic components to the finite rate of increase in perennial plants. *Journal of Ecology*, 81:456-476.
- Smith, C.C., Hamrick, J.L. & Kramer, C.L. 1990. The advantage of mast year for wind pollination. *American Naturalist*, 136:154-166.
- Solbrig, O.T., Sarandon, R., & Bossert, W. 1988. A density-dependent growth model of a perennial herb, *Viola fimbriatula*. *American Naturalist*, 131:385-400.
- Sork, V.L. 1993. Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.). *Vegetatio*, 107/108:133-147.
- Spies, T.A. & Franklin, J.F. 1989. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the pacific northwest. *Ecology*, 70:543-545.
- 杉田 久志・下本 晴夫・成松 眞樹 1995. 岩手大学御明神演習林大滝沢試験地における樹種の空間的分布とサイズ構成. 岩手大学農学部演習林報告, 26:115-130.
- 鈴木 和次郎, 大住 克博, 高橋 和規, 正木 隆 & 星崎 和彦 1994. 山地溪畔林および隣

- 接ブナ林の地形構造と樹種の分布特性. 第41回日本生態学会大会講演要旨集, pp81.
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75:81-86.
- 高田 壯則 1990. 植物個体群のサイズ構造モデル. 個体群生態学会会報, 46:52-61.
- Takenaka, A. 1988. An analysis of solar beam penetration through circular gaps in canopies of uniform thickness. *Agricultural and Forest Meteorology*, 42:307-320.
- 田中 浩 1995. 樹木はなぜ種子生産を大きく変動させるのか. 個体群生態学会会報, 52:15-25.
- 田中 豊, 垂水 共之 & 脇本 和昌 1984. パソコン統計解析ハンドブック. II 多変量解析編. 共立出版, 東京.
- Tanouchi, H. & Yamamoto, S. 1995. Structure and regeneration of canopy species in an old-growth evergreen broad-leaved forest in Aya district, Southwestern Japan. *Vegetatio*, 117:51-60.
- 上原 敬二 1961. 樹木大図説 III. 有明書房, 東京.
- Usher, M.B. 1969. A matrix model for forest management. *Biometrics*, 25:309-315.
- Veblen, T.T. 1986. Treefalls and the coexistence of conifers in subalpine forests of the Central Rockies. *Ecology* 67:644-649.
- Veblen, T.T. 1989. Tree regeneration response to gaps along a transandean gradient. *Ecology* 70:541-543.
- Washitani, I. & Takenaka, A. 1987. Gap-detecting mechanism in the seed germination of *Mallotus japonicus* (Thunb.) Muell. Arg., a Common Pioneer Tree of Secondary Succession in Temperate Japan. *Ecological Research*, 2:191-201.
- 波辺 隆一 1989. カヤノ平ブナ原生林の研究 III. 1979~1988年の期間における林木の死亡. 信州大学志賀研究教育施設業績, 26:7-14.
- Welden, C.W., Hewett, S.W., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1991. Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology* 72:35-50.
- White, P.S. & Pickett, S.T.A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. pp. 3-13. In: Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.), *Natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.
- Whitmore, T.C. 1982. On pattern and process in forests. pp. 45-59. In: Newman, E.I. (ed.), *The plant community as a working mechanism*. Blackwell Scientific, Oxford, England.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70:536-

- 山倉 拓夫 1991. サラワクの混合フタバガキ林における大面積調査区の設定. 熱帯生態学会報 (Tropical Ecology Letters), 4:1-6.
- 山本 博一・渡邊 定元・柴野 伸策・高橋 康夫・岡村 行治 1994. 北方針葉樹林の大面積プロットの設定. 日本林学会大会発表論文集, 105:391-392.
- 山中 二男 1979. 日本の森林植生. 築地書館, 東京.
- Yamamoto, S. 1981. Gap phase dynamics in climax forests. Biological Science (Tokyo), 33:8-16.
- Yamamoto, S. 1989. Gap dynamics in Climax *Fagus crenata* Forests. Botanical Magazine Tokyo, 102:93-114.
- 安田 雅俊・中越 信和・高橋 史樹 1991. 齧歯類による種子散布の定量法としての糸巻き法の検討. 日本生態学会誌, 41: 257-262.
- 「原色日本林業樹木図鑑」1964. 日本林業技術協会 編. 地球出版株式会社, 東京.
- 「世界有用植物事典」, 1983. 堀田 漢ほか 編. 平凡社, 東京.

図表リスト

表3-1. 小川学術参考保護林の林相	23
表3-2. ギャップ内稚樹の密度決定要因	33
表4-1. ハクウンボクと林冠構造	41
表4-2. 被陰および成熟と成長	44
表4-3. 試験地におけるハクウンボクの種子散布	52
表5-1. 埋土種子集団の変動	62
表5-2. 埋土種子の発芽と死亡	63
表6-1. 実生発生密度の年変動とプロットごとの動態	70
表6-2. 主要樹種の実生の出現と10月までの生存率	71
表6-3. 実生密度の年変動とプロットごとの動態	73
表6-4. 稚樹密度の年変動とプロットごとの動態	75
表7-1. 全個体群モデルの推移行列と弾力性行列	85
表7-2. 閉鎖林冠モデルの推移行列と弾力性行列	86
表7-3. ギャップ内モデルの推移行列と弾力性行列	87
表7-4. 林冠交代モデル(筒型ギャップ)の推移行列と弾力性行列	89
表7-5. 林冠交代モデル(すり鉢型ギャップ)の推移行列と弾力性行列	92
図2-1. 小川リサーチステーションの位置と地形図	10
図2-2. 樹木の生活史と各生活史段階の調査方法	12
図2-3. 実生と稚樹の調査のため設定した方形区	14
図3-1. 群集構成種の個体群と林冠木	25
図3-2. 小川リサーチステーションの木本種のDBH頻度分布	26
図3-3. L字型とベル型のDBH頻度分布	26
図3-4. 地形と樹木の分布	28
図3-5. ギャップの面積・形成時期の分布	30
図3-6. ギャップ内と閉鎖林冠下における稚樹群集の密度	32
図4-1. ハクウンボクのDBH頻度分布	39
図4-2. 群集構成種のDBH頻度分布の歪度	40
図4-3. 群集構成種と林冠構造	42
図4-4. ハクウンボクのサイズと死亡率	43
図4-5. 主要な群集構成種の成長速度	45
図4-6. 成熟とサイズ・成長速度	47
図4-7. 果実の落下	48

図4-8. 主要な群集構成種の最大サイズと種子重量	50
図4-9. 種子生産の豊凶	51
図4-10. 主要群集構成種の最大DBHと生産種子数	52
図4-11. 種子の豊凶と散布前被食・充実率との関係	53
図5-1. 種子生産と実生発生数の年次変動	61
図6-1. 主要群集構成種の母樹あたりの実生生産数	69
図7-1. 閉鎖林冠モデルとギャップ内モデル	82
図7-2. 林冠交代モデル	83
図7-3. ギャップの立体構造に関する2種類の仮定	84
図7-4. 現在と平衡状態の生活史段階構造	88
図7-5. 林冠交代モデル(簡型ギャップ)の平衡状態	90
図7-6. ギャップのすり鉢型構造と平衡状態	91
図7-7. 林冠攪乱強度の変化と個体群の増加率	93
写真1-1. 林冠ギャップ	5
写真1-2. ハクウンボクの葉と花序	7
写真2-1. 小川学術参考保護林の景観	11
写真2-2. アルミプレートによる樹木の標識	13
写真2-3. 方形区と実生の調査	15
写真2-4. 当年生実生の標識	16
写真2-5. シードトラップの設置	17
写真3-1. 根返りによって掘り返されたギャップ形成木	21
写真4-1. 結実過程調査の様子	38
写真4-2. ギャップ内で開花するハクウンボク	46
写真4-3. 健全に発育したハクウンボクの果実と種子	49
写真4-4. ハクウンボクの種子サイズ	50
写真5-1. シードバッグと無処理区の種子セット	59
写真5-2. 新たな種子の供給を防ぐ覆い	60
写真5-3. 密集して発生した実生	66
写真6-1. 閉鎖林冠下の当年生実生	69
写真6-2. 日向に植えた当年生実生	72

