

河畔域におけるカツラの生育立地と更新特性*

久保満佐子

Habitat and Regeneration Traits of *Cercidiphyllum japonicum* in a riparian forest.

Masako KUBO

Summary : The purpose of this research is to clarify habitat and regeneration traits of *Cercidiphyllum japonicum* in a riparian forest. Study site is Ooyamazawa riparian forest of the Nakatsugawa branch of the Arakawa River, in Saitama prefecture. The canopy in this area is dominated by *Fraxinus platypoda*, *Pterocarya rhoifolia*, and *C. japonicum*. The topography includes a site with muddy sediment and a V-shaped valley. Especially I investigated 1) the distribution of three tree species in relation to the topographies, 2) germination sites and establishment conditions of *C. japonicum* seedlings, and 3) self-maintenance traits by sprouts of *C. japonicum*. From these results, I discuss how *C. japonicum* can maintain its populations.

C. japonicum was distributed in V-shaped valley mainly, and many young trees of *C. japonicum* were distributed under the canopy of *P. rhoifolia* in the alluvial fans. The ages of two species are same. The dominant tree species *F. platypoda* was distributed especially in a stable location such as sedimentation basin due to their shade tolerance. On the other hand, *P. rhoifolia* was distributed collectively in the alluvial fan area due to their successive traits. *C. japonicum* seedlings were adapted to germinate in the bare soil, and relative irradiance at the site of *C. japonicum* saplings were almost the same as that of *P. rhoifolia* (about 15-20%), and higher than that of *F. platypoda* (5-10%). *C. japonicum* with the roots exposed on ground had many sprouts, and such individuals were distributed in the V-shaped valley mainly. Sprout occurrence would be affected by stimulus from disintegration of soil surface and rocks. In a stool, *C. japonicum* produced numerous sprouts in various age classes, and sprouts that were relatively close in age tended to form clusters. Based on an increase in the width of annual growth rings, we estimated that gap formation occurred. This encouraged existing sprouts to grow more, and many sprouts were produced.

Distribution pattern of *C. japonicum* is established by seedling regeneration traits and self-maintenance by sprouting. *C. japonicum* seedlings emerge in bare soil and survive under bright light condition. Such sites are provided by large disturbances replacing soil and light conditions, where successive *P. rhoifolia* would have advantage. However, *C. japonicum* is able to maintain itself by sprouts for a long period than coexisting species. In V-shaped valley there are few disturbances to destroy the forest completely, and therefore many *C. japonicum* could exist. Consequently, *C. japonicum* is able to maintain its populations and dominate a stand by producing many sprouts, thereby compensating for sparse seedling regeneration.

* : 本論文は、横浜国立大学博士号(学術)学位請求論文である。

目 次

要 約	24
第1章 序 論	26
1.1 研究の背景	26
1.2 研究の目的	26
第2章 調査地概要	27
2.1 調 査 地	27
2.2 植 生	27
2.3 地 形	28
第3章 溪畔域におけるカツラの生育立地	28
3.1 はじめに	28
3.2 調査地および調査方法	28
3.2.1 地形の区分	28
3.2.2 樹木分布位置図の作成	28
3.3 結 果	28
3.3.1 地形の区分	28
3.3.2 樹木の分布	29
3.4 考 察	29
溪畔域におけるカツラの生育立地	31
3.5 ま と め	31
第4章 溪畔域におけるカツラ実生の発生サイトと定着条件	31
4.1 はじめに	31
4.2 調査地および調査方法	31
4.2.1 当年生実生の調査	31
4.2.2 当年生実生サイズの測定	32
4.2.3 稚樹の生育場所と照度	32
4.3 結 果	32
4.3.1 実生の発生サイト	32
4.3.2 実生の定着条件	33
4.3.3 当年生実生のサイズ	33
4.3.4 稚樹の生育状況	33
4.4 考 察	33
4.4.1 カツラ実生の発生条件	33
4.4.2 カツラ実生の定着条件	35
4.5 ま と め	35
第5章 苗畑におけるカツラ実生の発生サイトと定着条件	35
5.1 はじめに	35
5.2 調査地および調査方法	36
5.2.1 苗床の作成	36

5.2.2	発生および生存個体数の調査	36
5.2.3	実生サイズの測定	36
5.3	結 果	36
5.3.1	実生の発生	36
5.3.2	実生の生存	37
5.3.3	実生のサイズ	37
5.4	考 察	37
5.4.1	カツラ実生の発生条件	37
5.4.2	カツラ実生の生存条件	38
5.5	ま と め	39
第6章 地形と萌芽の発生様式からみたカツラの萌芽特性		39
6.1	はじめに	39
6.2	調査地および調査方法	40
6.2.1	萌芽発生様式の調査	40
6.2.2	萌芽発生様式と立地との対応	40
6.2.3	萌芽のサイズ分布の定量的評価	41
6.3	結 果	41
6.3.1	地形と萌芽発生様式の関係	41
6.3.2	地形と根系の状態との関係	42
6.3.3	根系と萌芽発生様式の関係	42
6.3.4	萌芽の発生様式	43
6.4	考 察	43
6.4.1	萌芽の発生様式	43
6.4.2	萌芽の発生様式の違いとその要因	43
6.4.3	萌芽によるカツラの個体維持	44
6.5	ま と め	45
第7章 年輪からみたカツラ萌芽の発生要因と特性		45
7.1	はじめに	45
7.2	調査地および調査方法	45
7.3	結 果	46
7.3.1	萌芽幹の樹齢分布	46
7.3.2	萌芽幹の分布	46
7.3.3	萌芽幹の成長	47
7.3.4	伐採後の萌芽の発生	47
7.4	考 察	47
7.4.1	光環境による萌芽の発生と成長	47
7.4.2	萌芽によるカツラの個体維持	48
7.5	ま と め	49
第8章 総合考察		50
謝 辞		50
引用文献		50

要 約

第1章 序 論

カツラ (*Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc.) は白亜紀から化石が出現する古い被子植物で、溪畔域や崩壊跡地といった攪乱を伴う場所でよく見られることから、溪流攪乱に適応した更新戦略をとることで、生き残ってきたのではないかと考えられている。しかし、溪畔域の攪乱と種特性に関する研究は、溪畔林構成種の中でもシオジ、サワグルミについての研究は進んでいるものの、同じ林冠構成樹種であるカツラについての研究例は少ない。カツラの生態を明らかにし、溪畔林の動態をより詳細に解明することは、今後の溪畔林の再生や管理を考える上でも重要な資料となる。そこで、本論において、カツラの生育立地、実生更新、および萌芽による個体の維持機構を明らかにし、溪畔域におけるカツラの生育立地と更新特性についてまとめる。

第2章 調 査 地

調査地は埼玉県大滝村を流れる中津川支流の大山沢に発達する溪畔林で、シオジ、サワグルミ、カツラ等が林冠を構成する。大山沢溪畔林の上流は谷底に砂礫などが堆積してできた緩やかな土石流堆積地、下流は急峻なV字谷になっている。

第3章 溪畔域におけるカツラの生育立地

大山沢溪畔林の林冠は主にシオジ、サワグルミ、カツラにより構成されており、これらの分布が地形とどのように対応するのかを調べた。その結果、シオジは溪畔林で最も優占し、幼木も多く、全域に分布するが安定した土石流堆積地では特に優占する。次に優占するサワグルミはV字谷には少なく、土石流堆積地の中でも沖積錐などの大規模攪乱跡地にまとまって分布している。それに対してカツラは、2種に比べると個体数は少なく、成木は2種の更新に適さないと考えられるV字谷に多く分布し、幼木は少ないものの流路沿いやサワグルミが優占する大規模攪乱跡地にも侵入していた。

第4章 溪畔域におけるカツラ実生の発生サイトと定着条件

林内でカツラの実生がどのような場所で発生しているのかを調べた結果、リター堆積地や砂礫地ではみられず、土壌の露出した場所で発生していた。それに対して、シオジとサワグルミはリター堆積地や砂礫地でも発生・生存が可能であった。カツラの種子は小型で、それに対してシオジとサワグルミは大型であるため、小さな種子から出るカツラの実生はリターに埋もれ、砂礫では乾燥することが考えられた。また、カツラの実生は照度が高い方がサイズが大きく、生存率も高かった。しかし、発生サイトが土柱のあるような土壌が主であることから、乾燥や雨による流失を受けやすく、秋には落葉に覆われ、当年のうちにほとんどが枯死した。稚樹にまで生育したカツラは、シオジより高く、サワグルミと同程度の照度で生育していた。

第5章 苗畑におけるカツラ実生の発生サイトと定着条件

苗畑で、相対光量子束密度 (RPPFD) 3、10.9、22.7、60.1、100%の光環境と、リター被覆のある土壤、被覆のない土壤、砂礫、の土壤環境を設定し、カツラの発芽実験を行った。発芽率はリターで0.01%、砂礫で0.16%と低く、土壤では2.57%と高かった。高低共に過度のRPPFDでは土壤でも発生は少なかった。発生から3ヶ月ほどを生存した実生は、RPPFD10%程度でも播種から21ヶ月後までほとんどが生存し、発生初期を生存した個体はある程度の耐陰性があると考えられた。しかし、RPPFD10%では当年生実生は調査期間を通して樹高、個体重量共に低かった。RPPFD60.1%では当年は樹高が低いものの、次の年では高い光環境を十分に利用して成長し、樹高、重量共に最大の値となった。

第6章 地形と萌芽の発生様式からみたカツラの萌芽特性

溪畔域に生育するカツラ個体の萌芽本数と生育する地形の関係、萌芽本数と萌芽を発生させている根系の状態の関係を調べた。その結果、カツラは溪畔林の中でも、立地の安定した土石流堆積地よりも、小規模な溪流攪乱が多く発生している不安定なV字谷でより多くの萌芽を持っていた。また、カツラの萌芽は根系部が地上より露出している個体が多く、そのような個体はV字谷に多かった。このため、カツラに損傷などの攪乱の跡は見られないものの、土壤浸食などの小規模な攪乱が萌芽の発生部位である根系への刺激となっている可能性が考えられた。

第7章 年輪からみたカツラ萌芽の発生要因と特性

カツラ1株内にある全ての萌芽を伐採してその年輪を調べ、株内での萌芽の動態を調べた。その結果、調査したカツラは樹齢228年で、その後92年前から様々な樹齢の萌芽をもつが、30年前と80年前は特に多く、それらは株の中でもまとまって位置していた。樹齢80年の萌芽は30年前に年輪幅が大きく成長しており、この時に光環境の変化が起こり、萌芽の発生も起こったと考えられた。また、主幹が若い頃に萌芽を持っていた形跡はなく、個体の老化と共に萌芽を発生させていると考えられた。伐採翌年は、小さな幹でも多くの新しい萌芽を発生させていた。

第8章 総合考察

カツラの実生は、主に土壤の露出した場所で発生し、生存には照度を必要とするため、先駆性の強いサワグルミや耐陰性のあるシオジに比べ実生更新の機会が少ない。しかしカツラは、個体の老化や損傷、土壤浸食、光環境の変化などによって萌芽を発生させ、一度定着すると萌芽により共存種よりも遙かに長い時間個体を維持できる。このため、カツラは比較的規模の大きな攪乱により実生更新するが、稀な大規模な攪乱が発生するような立地は、再び同様な攪乱により破壊されることが予想される。それに対して、V字谷のような比較的高頻度に攪乱が発生している立地では林分を完全に破壊する攪乱が発生しにくいと考えられている。このためカツラは、萌芽により長く個体を維持することができ、他の共存種が優占するには適さない、V字谷に多く分布しているものと思われる。

第1章 序 論

1.1. 研究の背景

カツラ (*Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc.) は主として日本と中国の温帯に分布する雌雄異株の落葉高木である (奥山 1983)。カツラは白亜紀から化石が出現する古い被子植物であり、溪畔域や崩壊跡地といった攪乱を伴う場所でよく見られることから、溪流攪乱に適応した更新戦略をとることで、生き残ってきたのではないかと考えられている (堀田 1974)。

溪畔域では他の斜面林などと異なり、規模・頻度の異なる溪流域特有の攪乱が発生し、それに伴い土壌・水分・光環境などの異なる多様な地形が形成されている (Kovalchik & Chitwood 1990, 伊藤・中村 1994)。こうした多様な攪乱やそれに伴って形成される地形と植物との関係に関しては、はやくから欧米などで研究が進み (Johnson et al. 1976, White 1979, Kalliola & Puhakka 1988, Duncan 1993)、溪畔林を構成する樹木が、その生活史の様々な段階において溪畔域特有の攪乱に適応して更新し、それにより群落が維持されていることが明らかにされてきた。

これまで日本における溪畔林の研究は主に、植物社会学的にその分布や組成が明らかにされてきた (鈴木 1949, 前田・吉岡 1952, 館脇ほか 1961, Kikuchi 1968, Ohno 1982, 1983)。特に、本論の調査対象となるシオジ林に関しては、関東地方はイワボタンシオジ群集 (館脇ほか 1964)、中部地方はイワボタンシオジ群集 (館脇ほか 1964) とミヤマクマワラビシオジ群集 (鈴木時 1949) に区分され、その林冠は主にシオジ (*Fraxinus platypoda* Oliv.)、サワグルミ (*Pterocarya rhoifolia* Sieb. et Zucc.)、カツラが構成していることが報告されている。

近年では日本でも、個々の種による攪乱や立地との関係に関する研究が進み、溪畔林の動態が解明されつつある (大嶋ほか 1990, 赤松・青木 1994, Sakio 1996, Kaneko et al. 1999)。こうした研究は、溪畔林構成種の中でもシオジ、サワグルミについての研究は進んでいるものの (佐藤 1988, 1992, 木佐貫ほか 1992, 1995, 崎尾 1993, Sakio 1997, Ann & Oshima 1996)、同じ林冠構成樹種であるカツラについての研究例は少ない (大住 1995, 1997)。このため、カツラがどのように更新し、溪畔林の中でもどのような立地で生育しているの

か、また他の樹種とどのように共存しているのかは不明のままである。カツラは主に溪畔域に分布するが、北海道を除いてはほとんど優占せず、また溪畔林でも中州から斜面まで幅広く生育していることなどから、その実態を把握することが困難であったと考えられる。そこで、カツラが溪畔域でどのような生育立地をもち、他の共存種のそれとどのように異なるのか、またそれはどのような更新特性によるのかを明らかにする必要がある。

これまで溪畔林は、コンクリートによる護岸や人工林への転換などにより断絶やその存在の減少が引き起こされ、生態的機能も低下していると考えられている。しかし近年、溪畔域に関する関心が高まり、水源涵養の機能や保養林として、また生物多様性の観点からその重要性が見直されつつある。溪畔域は水辺と森林をつなぐ空間であり、古来から人間が親しんできた景観である。こうした自然を人間の活動によって消滅することのないよう、今後の溪畔林のあり方を考えていく必要があるのではないだろうか。このため、カツラの生態を明らかにし、溪畔林の維持機構をより詳細にすることは、学術的な立場だけではなく、今後の溪畔林の保全や管理を考える上でも重要な資料となる可能性がある。

1.2. 研究の目的

本研究では、溪畔域に生育するカツラがどのような立地で生育し、それがどのような実生による更新特性、萌芽による個体維持機構により決定されているのかを明らかにする。調査地は埼玉県の奥秩父を流れる中津川上流に位置する大山沢溪畔林である。大山沢溪畔林は、長さ1 km以上にわたりシオジ、サワグルミ、カツラが優占する自然林で、他の溪畔林に比べカツラが多く生育している。地形は不安定な急傾斜地のV字谷や谷底部が堆積してできた緩傾斜地の土石流堆積地など、多様な地形をしており、地形に対応して植生や林冠木の分布、カツラの萌芽形態に相違がみられた。そこで、本溪畔林において、3つの目的から、カツラの生態を明らかにし、これにより大山沢溪畔林がどのような攪乱体制と樹木の更新特性により形成されているのかをより明確にする。

第一に、カツラが、溪畔域でどのような生育立地をもちているのかを明らかにする。カツラは個体数が少なく生育する立地の特性は不明であるが、他の共存種が持つように (大嶋ほか 1990, 赤松・青木 1994, Ann & Oshima 1996, Sakio 1997) 特有の生育立地を持っていることが考えられる。そこで、大山沢溪畔林の多様な地

形と、カツラおよびシオジ、サワグルミの分布との対応を調べ、溪畔域でどのような攪乱によりどのような地形が形成され、その中でカツラがどのような生育立地を持っているのかを、共存種との比較から明らかにする。

第二に、カツラの実生による更新特性を、林内の調査と苗畑の発芽実験から明らかにする。カツラは溪畔林でも個体数が少なく、稚樹も他の共存種に比べるとみかけるとは少ない。このため実生更新の機会が少ないと考えられるが、それではどのような機会に実生による更新が可能となるのか。カツラの実生が、溪畔域のどのようなサイトで発生し、どのような条件で定着が可能となるのか、共存種のそれとどのように異なるのかを明らかにする。さらに、林内での現象は様々な環境要因が複合的に存在するため、実生への要因を特定するのが困難である。このため、苗畑で発芽実験を行い、林内での結果と比較することで、カツラの潜在的な生存能力を調べる。

第三に、カツラの萌芽による個体維持機構を明らかにする。カツラは個体数が少なくとも、1個体で多くの萌芽を持ち、溪畔林の優占種として生育している(渡辺 1970)。そこで、溪畔域に生育するカツラの萌芽特性を、萌芽の発生様式と、萌芽の発生する器官である根系の状態および地形との対応から、推察する。さらに、特定の1株内における萌芽の年輪解析から、萌芽幹の発生年代、年代による成長量の違いを調べ、株内での萌芽幹の動態を明らかにする。これらにより、カツラが何を契機に萌芽を発生させ、どのような萌芽特性を持つのか、それにより溪畔域でどのように個体を維持しているのかを明らかにする。

最後に、以上の調査および実験結果をまとめて総合考察を行い、溪畔域におけるカツラの生育立地と更新特性について述べる。

第2章 調査地の概要

2.1. 調査地

調査地(北緯 35 度 57 分 30 秒、東経 138 度 42 分 32 秒、ただし調査地の中央)は埼玉県大滝村を流れる中津川支流の大山沢に発達する溪畔林で、秩父・多摩国立公園に位置する(Fig. 1)。本溪畔林はシオジ、サワグルミ、カツラ等が林冠を構成する典型的なシオジ林で(Sakio 1997)、周辺の山腹斜面はブナ(*Fagus crenata* Blume)やイヌブナ(*Fagus japonica* Maxim)を優占種とする冷温帯落葉広葉樹林である。溪流沿いの標高

約 1200m から上流は過去に伐採されていない自然林である。大山沢周辺の地質は秩父中・古生層分布地域で主に砂岩からなり、そのほかチャートや粘板岩などが分布している(石井 1962)。調査地から 6 km 離れた標高 700 m の中津川で測定した年平均気温は 10.7℃、年降水量は約 1100mm、最大積雪深は 1 月から 3 月にかけて 30cm ほどになる。気温の通減率を標高 100m で 0.6℃ とすると標高 1400m の調査地の年平均気温は 6.5℃ となる。また、調査地の温かさの示数は 53.1℃・月、寒さの示数は -35.2℃・月で、冷温帯の上部に位置する。

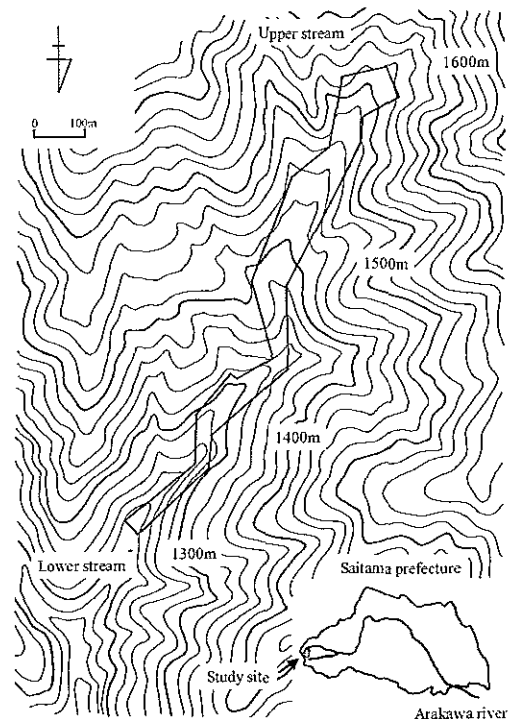


Fig. 1. Study site.

2.2. 植 生

秩父山地は尾根にツガ林、山腹斜面にブナ林、谷にシオジ林が成立していることが報告されている(前田・吉岡 1952)。秩父の溪畔林は前田・吉岡(1952)により、鈴木(1949)のヤグルマソウ(*Rodgeria podophylla*)、ザリコミ(*Ribes maximowiczianum*)、サラシナショウマ(*Cimicifuga simplex*)を群集標徴種及び区分種とするミヤマクマワラビシオジ群集に相当するとされたが、その後の検討により、カメバヒキオコシ(*Plectranthus kameba*)、ヨグソミネバリ(*Betula grossa*)、ムラサキシキブ(*Callicarpa japonica*)、イ

ワボタン (*Chrysosplenium macrostemon*)、アカショウマ (*Astilbe thunbergii*) などを群集標徴種及び区分種とするイワボタン-シオジ群集として整理された (大野 1986)。溪畔林の林冠は高さ 30m をこえ、シオジ、サワグルミ、カツラが優占し、亜高木層にはオオイタヤマゲツ (*Acer shirasawanum*)、イタヤカエデ (*Acer mono*)、サワシバ (*Carpinus cordata*)、低木層にはチドリノキ (*Acer carpinifolium*)、アサノハカエデ (*Acer argutum*) などが優占している。

2.3. 地 形

大山沢溪畔林の上流は谷底に砂礫などが堆積してできた緩やかな土石流堆積地 (傾斜 12 度程度)、下流は急峻な V 字谷 (傾斜 30 度程度) になっている。V 字谷は急峻で支尾根が谷まで入り込んでいるため、谷幅は 5 m 程度と狭く、崖錐、崩壊地、谷底や崖などから成る。一方、土石流堆積地は本流を上流から流れてきた土石流が谷底を埋めた地形で、さらにその上には小規模な沖積錐を形成しており、谷幅が 60m にもなる広い地形である。両地形とも、流路際では砂礫の浸食や堆積が高頻度で発生しており、台風による洪水のために大規模な攪乱も発生する。

第3章 溪畔域におけるカツラの生育立地

3.1. はじめに

溪畔域では様々な規模・頻度の攪乱が発生し (Kovalchik & Chitwood 1990, 伊藤・中村 1994)、そこに生育する樹木は生活史の様々な段階において、多様な攪乱に適応して更新している (Johnson et al. 1976, White 1979, Kalliola & Puhakka 1988, Duncan 1993)。このため、溪畔域の攪乱サイクルとそこに生育する樹木の更新サイクルが適合することで、溪畔林は維持されているといえる (赤松・青木 1994)。

近年では、溪畔林に生育する樹木の種特性と攪乱との関係に関する研究が進み、特に林冠を構成するシオジとサワグルミの種特性に関して明らかにされてきたが (佐藤 1988, 1992, 大嶋ほか 1990, 木佐貫ほか 1992, 1995, Ann & Oshima 1996, Sakio 1997)、同じ林冠構成樹種であるカツラに関する研究例は少ない (大住 1995, 1997)。カツラは溪畔域の攪乱に適応した更新戦略をとることで (堀田 1974)、シオジやサワグルミと共に溪畔林で生育しているのではないかと考えられるが、

どのような生育立地をとり、共存種のそれとどのように異なるのかは不明である。カツラは個体数が少ないが、溪畔林の林冠構成樹種であり、こうした種が溪畔林のどのような攪乱体制と関係して個体群を維持しているのかを明らかにすることは、溪畔林の動態を解明する上でも重要となる。

埼玉県大滝村にある大山沢溪畔林は、長さ 1 km 以上にわたりシオジ、サワグルミ、カツラが優占する自然林で、カツラが多く生育している (第 2 章)。そこで本章では、大山沢溪畔林でカツラがどのような立地で生育しているのかを、共存種の生育立地や種特性との比較から明らかにする。

3.2. 調査地および調査方法

3.2.1. 地形の区分

調査地は埼玉県大滝村を流れる中津川支流の大山沢に発達する溪畔林である (第 2 章)。溪畔域では渓流水による砂礫の浸食や堆積、山腹崩壊による土砂の供給など様々な攪乱が生じ、複雑な地形をしている。そのため、樹木の分布特性の違いを把握するためには、地形との対応を明らかにすることが重要となる。そこで、大山沢溪畔林の地形図に、現場の観察から支尾根、崖錐、崩壊地、沖積錐、崖、斜面などに分類された地形を合わせ、地形区分図を作成した。

3.2.2. 樹木分布位置図の作成

高木性樹木のシオジ、サワグルミ、カツラの分布特性を明らかにするため、大山沢溪畔林でコンパス測量を行い樹木の分布位置図を作成した。胸高直径 4 cm 以上の樹木を対象として測量を行った。位置図を作成した範囲は溪畔林を十分に含む範囲で、過去に伐採されていない、標高約 1200m から約 1520m、長さ 1170m、幅は広い場所で 60m、狭い場所で 30m ほどであった (Fig. 1)。胸高直径 4 cm 以上 20cm 未満のものを幼木、胸高直径 20cm 以上のものを成木として、それぞれの樹木の分布位置図を作成した。

3.3. 結 果

3.3.1. 地形の区分

大山沢溪畔林の上流は谷底に砂礫などが堆積してできた緩やかな土石流堆積地帯 (傾斜 12 度程度、沖積錐を含む) で、下流は急峻な V 字谷 (傾斜 30 度程度) になっていた (Fig. 2)。V 字谷は急峻で支尾根が谷まで入り

込んでいるため、谷幅は5m程度と狭く、遷急線下部にみられる不安定な堆積地形である崖錐、急斜面の表層崩壊によりできた崩壊地、溪流攪乱の発生しやすい谷底などの凹形要素の多い谷型斜面と、支尾根や浸食を受けていない山腹斜面などの凸形要素の多い尾根型斜面から成っていた。一方、土石流堆積地帯は本流を上流から流れてきた土石流が大山沢を埋めた地形で、幅が60mにもなる広い地形であり、部分的に本流の土石流堆積物が堆積段丘をつくる。さらに山腹斜面の沢から流れた土砂が土石流堆積地上に小規模な沖積錐を形成しており、V字谷に比べると傾斜は緩やかであった。

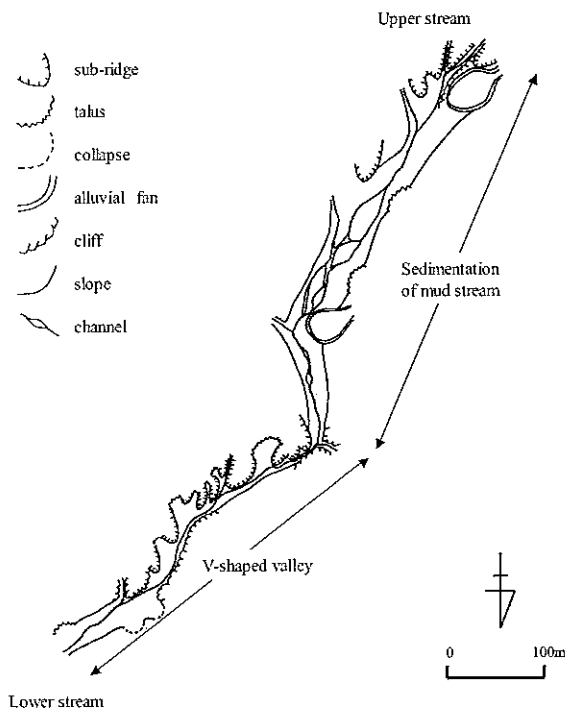


Fig. 2. Map of micro-topography.

3. 3. 2. 樹木の分布

大山沢溪畔林におけるシオジ、サワグルミ、カツラの幼木および成木の分布位置図を Fig. 3-a, b に示す。シオジは成木、幼木共に流路から斜面、支尾根まで場所を選ばず、V字谷、土石流堆積地の両地形に多く分布していたが、土石流堆積地では特に優占していた。サワグルミは成木、幼木共に、土石流堆積地に多く、V字谷には少なかった。成木は主にパッチ状に分布しており、地形は沖積錐や土石流が堆積したと思われる谷底など、いずれも大規模攪乱跡地と考えられる立地であった。幼木は

流路沿いや山腹斜面下部に所々まとまって生育し、サワグルミ林冠下には分布していなかった。カツラはシオジ、サワグルミに比べると個体数は少ないが、土石流堆積地よりもV字谷に多く分布していた。成木は土石流堆積地では主に流路沿いに分布し、V字谷では堆積地や崖錐など広く分布し、支尾根にも多く分布していた。幼木はサワグルミ林冠下や流路沿いに分布していた。

3. 4. 考 察

溪畔域におけるカツラの生育立地

カツラは、様々な規模・頻度の攪乱により形成された多様な地形の中でも、幼木は大規模攪乱跡地と流路沿いに、成木は主にV字谷に多く生育していることが明らかになった。これまで、シオジは耐陰性があり、サワグルミは先駆性が強く大規模攪乱跡地で更新することが明らかにされているが、これに加え、カツラもまた2種とは異なる種特性による生育立地をとることで溪畔林で共存している。

シオジは成木、幼木共に緩やかな土石流堆積地と急峻なV字谷の両地形に広く分布し、安定した土石流堆積地では特に優占していた (Fig. 3-a, b)。シオジはサワグルミに比べ耐陰性があり (Tanaka 1985, 崎尾 1993)、稚樹バンクを形成することが報告されている (木佐貫ほか 1992, 1995, Ann & Oshima 1996, Sakio 1996, 1997)。本溪畔林でも、林冠下で幼木が多く生育していることから、林冠ギャップ形成などの小規模な攪乱でも更新できると考えられる。さらに、後述するように、他の溪畔林樹種が地表や溪流による立地の攪乱を更新の契機としていることから、こうした攪乱が発生しにくい土石流堆積地では、シオジは特に優占できると考えられる。このためシオジは全域で高い優占度を示すが、特に安定した土石流堆積地を生育立地としているといえる。

一方、サワグルミの成木は、沖積錐や谷底など、大規模攪乱が発生したと考えられる立地にまとまって分布し、その下層にサワグルミの幼木は生育せず、カツラとシオジの幼木が生育していた (Fig. 3-a, b)。また、土石流堆積地のサワグルミの林分では、林冠を構成するサワグルミの樹齢は全て90から100年で、これは本地域において1890年の豪雨により発生した地滑りなどの大規模な攪乱により形成されたと考えられている (Sakio 1996)。同様に、サワグルミが大規模攪乱跡地で更新することや (佐藤 1988, 1992, Ann & Oshima 1996)、主として緩傾斜の斜面下部や段丘に分布していることが報告され

ている(館脇ほか 1961, Kikuchi 1968)。さらに、本調査地においてはサワグルミはV字谷に少なく、サワグルミとトチノキが優占する溪畔林においても、同様の報告がされている(大嶋ほか 1990)。これは、サワグルミが実生の定着に砂礫地や大規模な攪乱跡地を必要としているもの(佐藤 1992, 木佐貫 1995)、V字谷では支尾根が谷まで入り込むため、更新に適した谷底部平坦地を欠くことや(大嶋ほか 1990)、小規模の攪乱は比較的高頻度に発生するが大規模な攪乱は発生しにくいこと(赤松・青木 1994)などが原因として考えられる。それに対し土石流堆積地では、攪乱の頻度が少ない分、稀ながらV字谷に比べ大規模な攪乱が発生し、そうした大規模攪乱跡地に、成長の早いサワグルミ(崎尾 1993, Ann & Oshima 1996)がパッチ状に林分を形成したと考えられる(Sakio 1996)。このため、サワグルミは大規模攪乱跡地を生育立地とし、そうした立地は成立後は長期にわたり安定するのであろう。

それに対してカツラは、シオジやサワグルミに比べ個体数は少ないものの、地形の違いに対応した分布が認められた。カツラの成木は土石流堆積地よりもV字谷に多く、土石流堆積地では流路際に多く、また、V字谷では支尾根や、崖錐、谷底部など、広く分布していた(Fig. 3-a)。幼木は流路際や、サワグルミ林冠下に分布しており(Fig. 3-b)、サワグルミ林冠下のカツラの樹齢を調べたところ、サワグルミと同様に全て90から100年の間であった。このため、カツラは大規模攪乱跡地ではサワグルミと同様に侵入したものの、強い光環境で成長の早いサワグルミが林冠を構成するようになり、わずかに定着できたカツラはサワグルミの林冠下で生育していると考えられた。サワグルミは寿命が短く、120年程度と考えられており(木佐貫ほか 1992)、今後、林冠木のサワグルミが枯死すると、それに代わりカツラやシオジが林冠を構成するようになると予想される。カツラは、実生による定着には、攪乱によるリターの除去と適度な照度を必要とし(Seiwa & Kikuzawa 1996)、耐陰性のあるシオジや先駆性の強いサワグルミに比べ(Tanaka 1985, 佐藤 1992, 崎尾 1993)実生による更新の機会が低いであろう。しかしカツラは他の共存種にはない萌芽を多く持ち(大住 1995, 1997)、不安定な立地においても、一度定着すると萌芽により長期にわたり、その立地、空間を維持できる(渡辺 1970)。ここで、成木のカツラが多く分布するV字谷は、高頻度に攪乱が発生するため完全に林分を破壊するような大規模な攪乱は発生

しにくいと考えられ、逆に、大規模攪乱が発生するような立地は再び稀な大規模攪乱により林分が破壊されると考えられている(赤松・青木 1994)。このためカツラの幼木は比較的規模の大きな攪乱跡地に分布するが、その後立地が再び破壊されることの少ないV字谷では特に、一度定着すると萌芽により長期にわたり個体を維持することが可能となり、多く分布しているものと思われる。

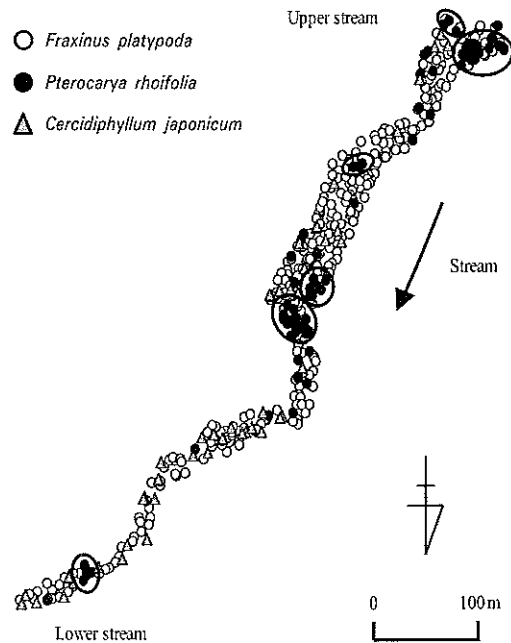


Fig. 3-a. Distribution map of adult trees.

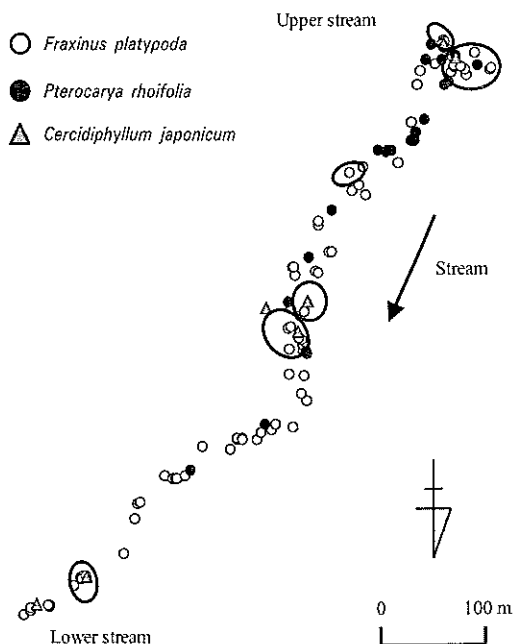


Fig. 3-b. Distribution map of young trees.

3.5. ま と め

シオジ、サワグルミ、カツラはそれぞれ特徴的な生育立地をもっていることが明らかになった。シオジは、低強度ながら高頻度で攪乱が発生するV字谷ばかりでなく、安定した土石流堆積地では特に優占し、サワグルミは稀に発生する大規模攪乱跡地で優占する。それに対しカツラは個体数は少ないが一度定着すると萌芽により長期にわたり個体を維持することができるため、幼木は主に大規模な攪乱跡地に分布するが、成木はV字谷に多く分布する。こうした分布の違いは樹種ごとの更新様式の違いに対応し、さらに、こうした溪畔林樹種の更新のサイクルと地表攪乱とのサイクルは適合している。溪畔域の多様な攪乱により形成される地形の中で、個々の種が特性に応じた立地で更新することで、溪畔林は維持されている。

第4章 溪畔域におけるカツラ実生の発生サイトと定着条件

4.1. はじめに

カツラはシオジ、サワグルミと共に、溪畔林の優占種として林冠を構成する樹種である。これまで、溪畔林の主要な構成種としてシオジとサワグルミについての研究が進められ、これらが実生の定着の段階から、溪畔域特有の攪乱に適応して更新していることが明らかにされている(佐藤 1988, 1992, 大嶋ほか 1990, 赤松・青木 1994, Sakio 1997)。シオジは耐陰性が強いいため、稚樹バンクを形成できるが(Sakio 1997)、サワグルミはギャップ下であっても草本層による被圧が実生の生存に影響を及ぼし(木佐貫ほか 1995)、稚樹は洪水による攪乱を受ける砂礫地にのみ生育していることが明らかにされている(佐藤 1992)。また、十分な照度の下では、サワグルミの方がシオジよりも成長が早いことが明らかにされている(崎尾 1993)。それに対し、カツラの更新動態に関する研究は必ずしも十分とはいえない。Seiwa & Kikuzawa (1996) は、林内における実験から、カツラの種子サイズが小型なため発生にはリターが抑制要因として働き、実生の定着には高い土壤水分が必要なことを述べている。しかしこれは、実験結果に基づいたもので、実際の溪畔林でカツラ実生の発生や定着条件を明らかにしてはいない。

第3章では、カツラが共存種のシオジやサワグルミに比べて個体数が少なく、不安定なV字谷や大規模攪乱跡

地で生育していることが明らかになったが、そうした分布はまずは、実生の発生・定着の段階に決定される。そこで本章では、カツラが溪畔林の中のどのようなサイトで発生し、どのような条件で定着が可能となるのか、また、共存種であるシオジやサワグルミの実生のそれとどのように異なるのかを明らかにし、その原因を予想的に議論する。

4.2. 調査地および調査方法

4.2.1. 当年生実生の調査

カツラがどのような立地で発生し、定着が可能となるのかを把握するため、大山沢溪畔林(第2章)でそれらの立地を調べた。森林の林床では、実生の発芽した数を正確に把握することは困難なため、確認できた実生の立地と発生数を調べた。まず、発生サイトを知るため、1998年の春(5月21日)に当年生実生がまとまって発生している場所を選択し、実生の分布に見合った大きさのプロットを設置し、実生の個体数、立地、プロットの面積、土質、リターの有無、傾斜を調べた。調査プロット数は109個で、プロットの大きさはおおむね30×30cm程度であった。比較のため、実生が見られない隣接地でも同様にその状態を調べた。

また、発生後、雨により実生がどれだけ流失するのか、乾燥や光不足により実生がどれだけ枯死するのかを明らかにするため、林冠木の開葉時期(5月21日)に調査を始め、梅雨後(7月30日)、台風後(9月17日)、秋(10月29日)に実生個体数を調べ実生の状態を観察した。さらに、光環境と実生の生存との関係を把握するため、プロットごとの照度をデジタル照度計(MINOLTA、T-1H)によって測定し、相対照度を求めた。測定時の林外照度は3.5klux程度であり、これを相対照度100%とした。また、サワグルミの当年生実生に関しても同様の調査を行った。シオジに関しては、1997年が種子の凶作で1998年時点の当年生実生がないため、1年生以上の実生について調査を行った。

カツラの実生は雌株で種子生産を行っている個体(胸高直径40cm以上、樹高20m以上)の周辺に出現し、それらの個体は調査地内に17個体あった。シオジやサワグルミも実生の発生サイトにかたよりはるが、これらの母樹はそれぞれ150本、80本程度と多くみられた。今回の調査では、カツラの実生の発生サイトと定着条件を明らかにすることを目的とするため、母樹との距離は考慮せず、上記の条件について報告する。

4. 2. 2. 当年生実生サイズの測定

照度の違いがカツラ実生の成長にどのような影響を与えるのか、またその成長の違いが実生の生存にどのような影響を与えるのかを明らかにするため、実生が十分に成長したと考えられる9月17日に、各プロットに生存している当年生実生個体の葉の長さ、葉の枚数、実生の高さについて測定した。測定は各プロット内に生存している個体について、実生が潜在的に成長できるであろうサイズをみるために、大きい方から3個体を対象に行った。

4. 2. 3. 稚樹の生育場所と照度

1年生以上の実生を稚樹とし、稚樹の段階まで生育した個体がどのような条件で生存が可能となったのかを明らかにするため、カツラの稚樹について、相対照度と生育場所を調べた。カツラの稚樹に関しては溪畔林内に個体数が少ないため、樹高1.3m未満の稚樹を対象とし、それぞれのサイトをプロットとして照度と立地を記録した。27個体が見つかったため、27のプロットを設置した。また、比較のため、シオジとサワグルミの稚樹が高密度に生育する場所を選び、プロットごとの立地特性と照度を記録した。様々な明るさや立地をランダムに選んだ結果、これらのプロット数は、シオジ14、サワグルミ9となった。シオジ、サワグルミとも、1プロットには5から10個体程度の稚樹が生育していた。そのため対象となったシオジ、サワグルミの総稚樹数は50から140個体程度である。

4. 3. 結 果

4. 3. 1. 実生の発生サイト

3種の発生サイトごとのプロット数をFig. 4に示した。ただし、シオジについては当年生実生はないので、1年生以上の実生（稚樹）の生育場所を発生サイトとして扱った。カツラの発生サイトは根返り倒木の根元に付着した土壌（根返り）、母樹の根元の土壌（カツラ根元）、小礫混じりの土壌斜面（礫混じり土）、腐朽の進んだ倒木上（倒木上）、岩の上、流路内のリターや土壌（流路）であった。土壌斜面の発生サイトは急斜面が多く、侵食のため大きな土柱が多く見られた。また、実生がみられなかった場所はリターの堆積した林床や砂礫地であった。カツラの当年生実生の発生が見られた立地の平均傾斜（土標準偏差）は $30.7 \pm 15.9^\circ$ であった。実生プロットは、ほとんどが母樹の周辺に分布し、多くは母樹から

40m未満にあった（Fig. 5）。特に、母樹から10mまでの地点で実生の発生したプロットが多かった。

サワグルミ実生の発生サイトはカツラとは逆に、砂礫地やリターの堆積した緩やかな林床に多く（平均傾斜 $11.9 \pm 9.1^\circ$ ）、カツラ実生の発生サイトのような急傾斜地には見られなかった（*t*-test, $p < 0.001$ ）。

シオジは主に砂礫地に多く、土壌にも生育していたが、カツラ実生の発生サイトの様な急傾斜地ではなかった。シオジのデータは1年生以上の実生のもののため、今回示したサイト以外でも発生していたことが考えられるが、少なくとも砂礫地で十分な密度の実生が発生したことが分かる。

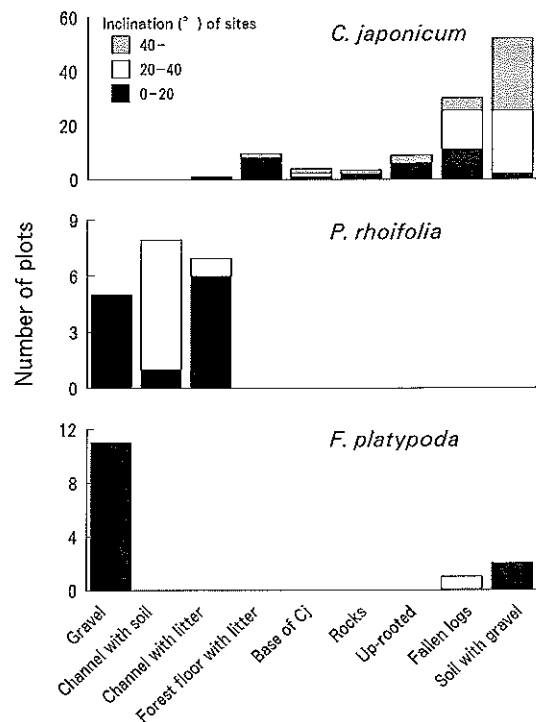


Fig. 4. Germination sites of seedling of three species.

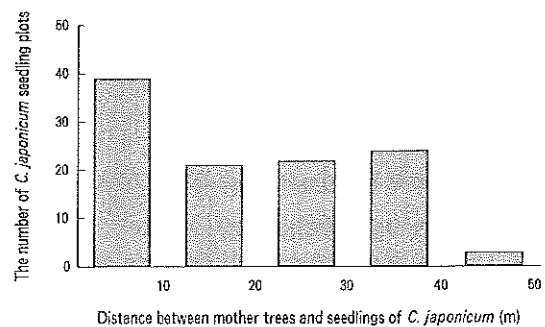


Fig. 5. Distance between *C. japonicum* seedling plots and the nearest mother trees.

4.3.2. 実生の定着条件

プロット内のカツラ実生の生存率と相対照度の関係を季節を追って示した (Fig. 6)。全般に、相対照度の高いプロットほど生存率が高い傾向を示した。特に、相対照度 10%未満のプロットでは早くから個体数が減少し、相対照度 10%以上で生存率が高かった。相対照度 10%未満のプロットの多くは林床に、相対照度 10%以上のプロットの多くはギャップ内に存在した。また、根返りの上のプロットは照度は高いものの、実生が乾燥で枯死する傾向が見られた。さらに、カツラ実生はリターの堆積しない急傾斜地を主な発生サイトとするため、雨で流失しやすかった。こうした土壤の露出したプロットの多くで、高さ 4 cm 程度の土柱が台風後に多く観察された。実生の生存率は相対照度が高いプロットで高かったが、こうしたところでは秋 (10月29日) にリターを被ったため、生存率が下がってしまった。

4.3.3. 当年生実生のサイズ

カツラについて、照度が当年生実生のサイズにどのような影響を与えるのかを Fig. 7 に示す。実生 1 個体あたりの最大の葉の長さ、葉の枚数、高さとも、照度が高くなることで値が有意に高くなり (いずれも $p < 0.05$)、いずれも正の相関があった (それぞれ $y = 0.429 + 0.0582x$; $r = 0.499$, $y = 3.7 + 0.0593x$; $r = 0.196$, $y = 1.64 + 0.0975x$; $r = 0.387$)。また、照度の高い条件下で成長した個体はサイズが大きいため流失しにくく、また秋の落葉期にはリターに被われにくい傾向が観察された。

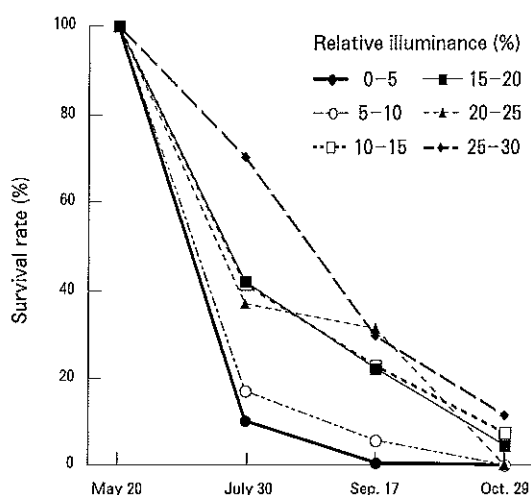


Fig. 6. Seasonal change of *C. japonicum* seedling survival with different relative light intensity.

4.3.4. 稚樹の生育状況

シオジ、サワグルミ、カツラの稚樹の生育場所と稚樹が生存できる相対照度の違いを Fig. 8, 9 に示す。カツラ稚樹の生育場所は発生サイトが土壤の露出したサイトであることもあり、土壤斜面、倒木上、岩の上に多く、砂礫地ではみられなかった。それに対しサワグルミ稚樹は、土壤が薄く草本層のない砂礫地に全て生育しており、サワグルミの林冠下でも草本層の発達した林床では全く見られなかった。シオジは砂礫地に多いが土壤や倒木上でも生育していた。また、カツラとサワグルミが生存できる相対照度はシオジの相対照度に比べ有意に高かった (Kruskal-Wallis, Scheffe 法, $p < 0.05$)。カツラとサワグルミの相対照度には有意差はなかった。

4.4. 考察

4.4.1. カツラ実生の発生サイト

今回の調査で、シオジ、サワグルミ、カツラは発生の段階から異なる発生サイトを持っていることが明らかになった。カツラの発生サイトは土壤が露出した斜面や倒木上に多く、砂礫地やリターの堆積した林床では見られなかった (Fig. 4)。それに対しサワグルミは土壤が露出した斜面では見られず、砂礫地やリターの堆積した林床で多くみられた (Fig. 4)。こうした発生サイトの違いは種子サイズの違いが一因であると考えられる (Fig. 10)。

カツラの種子は長さ約 3 mm、幅 2 mm 程度で翼を含めても長さ約 6 mm と小型で軽いため土壤が露出した斜面などにも付着できるが、リターや砂礫の立地では小型な種子や実生 (発生当初は 1.5 cm 程度) は埋もれてしまうため、たとえ実生が発芽しても地上部に達する事ができず、枯死してしまうことが考えられる。また、小山 (1998) は、小さな種子は粒子の細かな土壤において有利であることをシラカンバを例に考察している。この中で小山は小さな種子のメリットとして、1) 発芽に必要な水分が少なくすむ、2) 吸水速度が速い、3) 土壤の小さな隙間に入り込み、水分を含む土壤との接触面積が増え、乾燥した大気にさらされる面積を小さく押さえることができる、といったことを挙げている。小さな種子のカツラはこうした水分条件面でのメリットも受けていると考えられる。さらに、根が短く貯蔵養分の少ない種子がリター層の上に落下しても定着が困難であることが考えられており (Fenner 1985, 山本 1987)、これは今回の調査でカツ

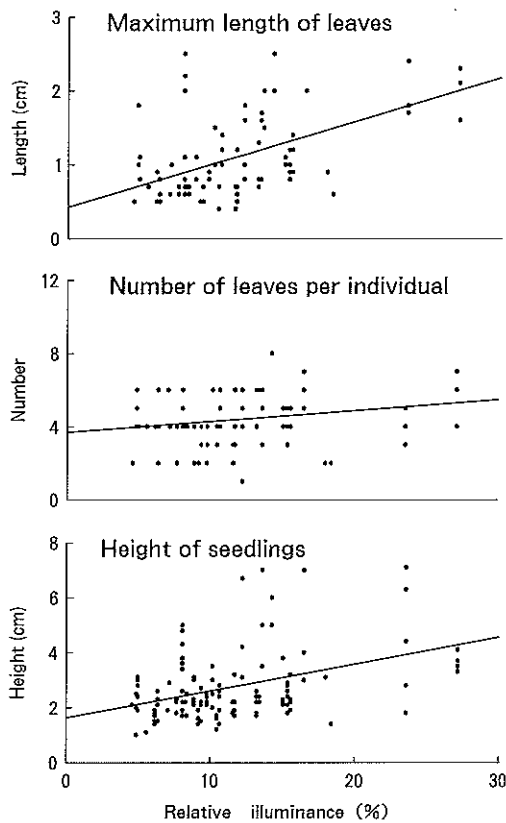


Fig. 7. Relationship between relative illuminance and the seedling size in *C. japonicum* in the year of germination.

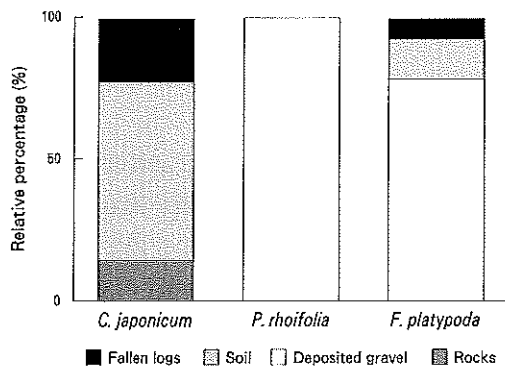


Fig. 8. Survival sites of seedlings of three species.

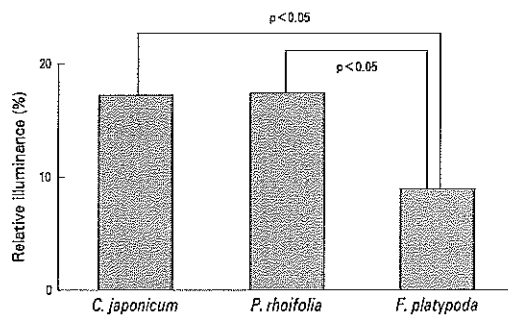


Fig. 9. Mean relative illuminance (%) of surviving seedlings of three species.

ラの実生がリターのない土壤の露出した地点で多くみられた現象と一致する。また、砂礫地ではカツラの实生が見られなかったが、これは砂礫地は土壤に比べ乾燥しやすく(権根 1980)、そのため、小さな種子、実生は乾燥してしまうことが考えられた。

それに対し、サワグルミの種子は円形で10mm、翼を含めて約22mmと大型なため種子自体がリターと同じ挙動を示し、カツラの発生が見られたような急傾斜地の裸地には種子は付着することはできず、砂礫地を含むリターのたまる場所でのみ発生すると考えられる。さらに、サワグルミの当年生実生のサイズは4cm程度あるため、相応の根の長さを持っていることが考えられ、発生した砂礫地やリターのたまる場所での乾燥にも耐えられるであろう。

シオジの1年生以上の実生は砂礫地や土壤に広く生育していたが(Fig. 4)、カツラの発生サイトのような急傾斜地では観察されなかった。これは、シオジの種子サイズは翼を含めて長さ約30mm、幅約8mmと大きく、当年生の実生も5cm程度と大型なため、サワグルミと同様の現象が考えられる。ここでいう傾斜は実生の発生サイトという意味でのマイクロハビタットのものであり、一般に平均傾斜30度程度の林地では、より緩やかなマイクロハビタットもあれば急なところもあり、シオジがマクロに見て平均傾斜30度の地形に生育できないと言うわけではない。またシオジについては、当年生実生がなかったため1年生以上の稚樹の生育場所を示しており、その他の立地でも実生が発生した可能性はある。

Seiwa & Kikuzawa (1996) による野外実験でも、カツラは種子サイズが小型なため、実生の発生にリターの存在が抑制的に働くのに対し、大型の種子はリターの存

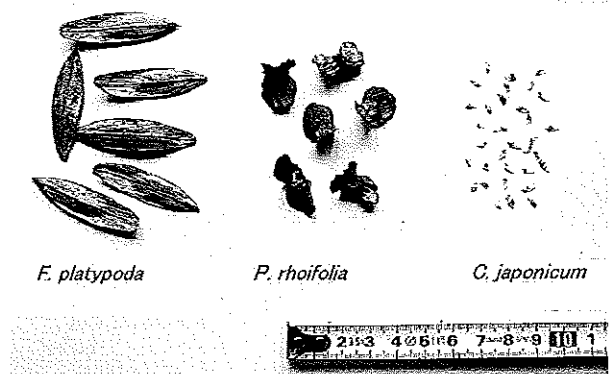


Fig. 10. Samara sizes of tree species.

在に影響されることなく発生できることが確認されている。リターの存在は実生の発生に抑制的 (Griffin 1971) にも促進的 (Sydes & Grime 1981a, 1981b) にも働くことが知られており、これまでの報告や今回の結果から、カツラ実生の発生には抑制的に働くことが確かめられた。このため、溪畔林内においてカツラが発生できるサイトは、砂礫やリターの存在しない土壌の露出した場所となり、そうした立地は溪流攪乱などにより発生した裸地や急傾斜地になる。このように種子や実生のサイズの違いにより、カツラは発生の段階で、シオジ、サワグルミとは異なる発生サイトを持っていることが明らかになった。

4.4.2. カツラ実生の定着条件

カツラの当年生実生は林冠下では発生できたとしてもほとんど枯死してしまい、生存にはギャップなどの十分な光環境が必要であった (Fig. 6)。また、カツラの当年生実生は光環境が良いほどサイズが大きかった (Fig. 7)。これは、カツラが順次展葉により当年の成長をその年の光合成に依存している種であるため (Kikuzawa 1983)、こうした種の定着は、林冠下や小ギャップに比べ、より疎開した場所に適していると考えられている (清和・菊沢 1989)。また、秋にリターに覆われて枯死する個体も多かった。このことから、カツラ実生の定着にギャップの存在が必要なことがうかがわれた。

しかしながら、照度が高くても根返りなど土壌水分を消失しやすいサイトでは乾燥により枯死してしまうカツラの個体もあり (Fig. 6)、特に当年の段階で乾燥に弱いことが考えられた。Seiwa & Kikuzawa (1996) も、野外実験において、カツラは大ギャップでは生存率が低いことが報告し、これは水分不足が原因であると指摘している。このため、カツラ実生は、大規模攪乱跡地ではサイズが大きく成長の早いサワグルミ実生 (崎尾 1993) に対し光条件においては不利になることと同時に、乾燥により排除される個体も多いのではないかと考えられる。

また、カツラ実生は発生サイトが倒木上や土柱のある土壌斜面など急傾斜地に多いため、雨による流失を受けやすかった。このように、カツラ実生の生存には、照度が高くても雨水による流失が抑制要因として働くことが考えられた。

実生に対しカツラの稚樹は、サワグルミやシオジに比べ個体数は少ないものの、分布は鈹質土壌の露出した斜面に多く (Fig. 8)、発生サイトと同様の傾向がみられた。

また、稚樹の生育する場所の照度はシオジのそれよりも高く、サワグルミと同程度に高い照度であった (Fig. 9)。これまで、サワグルミ実生の生存にはギャップ内でも草本による被圧が大きな影響となることが報告されており (木佐貫ほか 1995)、サワグルミが砂礫地に生育しているのは (Fig. 8)、砂礫地では草本の定着が妨げられ、その結果、光の遮断の影響を受けない立地であるからと考えられる。また、シオジは稚樹バンクを形成し、耐陰性があることが知られている (木佐貫ほか 1995, Sakio 1996, 1997)。今回の調査からも、シオジはサワグルミやカツラに比べ低照度の林床でも生育可能で (Fig. 9)、これらに比べ耐陰性があるといえる。

カツラは耐陰性が低く、サワグルミと同程度の照度を必要としながらも、定着サイトの特性から、ギャップ下でも雨に流されやすく、また乾燥害にさらされやすい。こうしたことから、カツラの実生の定着はシオジやサワグルミに比べ困難であると考えられる。

4.5. ま と め

カツラ実生はリターの堆積した林床や砂礫地では発生せず、鈹質土壌の露出した急斜面などを発生サイトとし、サワグルミやシオジとは発生の段階で異なる発生サイトを持っている。また、カツラのサワグルミやシオジとの更新特性の違いは以下のように考えられる。サワグルミはシオジと比べると耐陰性が低いものの、ギャップ下ではシオジよりも成長が早いため、溪流の攪乱に応じて更新できる。シオジはサワグルミやカツラに比べ耐陰性があるため、大きな攪乱が無くともある程度連続的な更新が可能であろう。これに対し、カツラは耐陰性が低く、サワグルミと同程度の照度を必要としながらも、定着サイトの特性から、ギャップ下でも雨に流されやすく、また乾燥害にさらされやすい。こうしたことから、カツラの実生の定着はシオジやサワグルミに比べ困難であると考えられる。

第5章 苗畑におけるカツラ実生の発生サイトと定着条件

5.1. はじめに

第4章では、カツラの実生が溪畔林の多様な微地形の中でも、主に鈹質土壌の露出した場所で発生し、生存には比較的明るい光環境を必要とするが、当年のうちに流失や乾燥で枯死しやすいことが明らかになった。しかし、

溪畔域では様々な規模・頻度の攪乱が発生し、光・水分・土壌など様々な環境が複合的に存在するため (Kovalchik & Chitwood 1990, 伊藤・中村 1994)、実生の発生や生存に影響を与える要因を特定することは困難である。それに対して発芽実験では特定の要因を設定することができ、それによる影響をより知ることが可能となる。

本章では、5段階の光環境と土壌、砂礫、リターの3つの土壌条件を設定した苗畑でカツラの発芽実験を行い、カツラ実生の発生や生存を制限している要因をより明確にした。特に、個体サイズが実生の生存に与える影響や、苗畑と実際の林内での影響の違いについて議論し、カツラ実生がもつ潜在的な生存能力を推察する。

5.2. 調査地および調査方法

5.2.1. 苗床の作成

播種実験は埼玉県寄居町にある埼玉県農林総合研究センター森林研究所の圃場 (al. 100m) で行った。1998年5月7日、3種類の土壌条件を5つの光環境に設定したため、15種類の立地環境で設定された播種床が設置された (Fig. 11)。偶然性を避けるために、1つの光環境にそれぞれの土壌条件を3回の繰り返しで設定した。5つの光環境は、実際の溪畔林で様々な光環境が存在することを想定して、異なる寒冷紗の組み合わせによって相対光合成光子束密度 (relative photosynthetic photon flux density; 以後 RPPFD と表記する) 3%、10.9%、22.7%、60.1%、100% が設定された。3つの土壌条件は、溪畔林にある土壌基質を代表すると考えられるもので、リターの被覆のある土壌、被覆のない土壌、砂礫である。土壌は畑地土壌を使った。砂礫は川砂を10cmの厚さに敷いた上に5-25mmの砂利を厚さ3cm敷き詰めた。砂礫のサイズは実際の溪畔林の流路で見られる平均的なサイズである。リターは畑地土壌の上に、大滝村の中津川の溪畔林から採取した落葉を厚さ約5cm (乾燥重量にして約200g/m²) に敷き、風で飛ばされないように24mmメッシュの防鳥網をかけた。各播種床のリターの総量は、前年に溪畔林内で同面積に落葉したリター量と同じ量とした。播種床のサイズは1×1mでその中に0.7×0.7mのコドラートを設定し、そのコドラート内に、前年採取したカツラ種子を、500粒ずつ播いた。播種後、直ちに散水を行い、その後散水は行わなかった。

カツラ種子の稔性に関しては、実験室でシャーレに水分を含んだ濾紙を利用した発芽実験を行った。1つのシャー

レに100粒のカツラ種子を播き、4回の繰り返しでその発芽率を調べた結果、平均16.2%の発芽率が得られた。

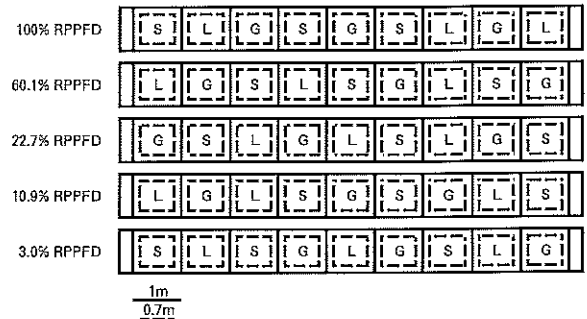


Fig. 11. Treatment layout within seedbeds in the nursery. Each seedbed, illustrated by a solid line, was 1×1m, but only the core 0.7×0.7-m quadrat, illustrated by the dotted line, was used for the test. RPPFD = relative photosynthetic photon flux density, S = bare soil, L = soil with litter, and G = gravel.

5.2.2. 発生および生存個体数の調査

カツラ実生の発生環境と生存条件を明らかにするため、播種した日 (1998年5月7日) から当年に16回、コドラート毎にカツラ実生の発生個体数と生存個体数を調べた。発生した個体には全て番号をつけ発生及び枯死の時期を記録した。翌年の春1999年5月25日には生存個体数と新しい実生の発生数を、調査最終日の2000年1月25日には生存個体数を調べた。播種床の水分条件は測定しなかった。

5.2.3. 実生サイズの測定

環境の違いにより個体サイズがどの様に異なるかを明らかにするため、1998年11月20日、調査最終日の2000年1月25日に、生存するカツラ実生の樹高を測定した。さらに、2000年1月25日には生存個体を細根まで掘取り、80℃で24時間乾燥後、乾燥個体重量を測定した。調査の対象は、1998年に発生した実生のみとした。

5.3. 結果

5.3.1. 実生の発生

RPPFD別、土壌条件別のカツラ実生の発生個体数の違いをTable 1に示した。全体の実生の発生率は0.92%であったが、土壌条件により発生率は異なり、土壌では最も高く2.6%、砂礫では0.16%、リターでは0.01%と低かった。またカツラの実生は全ての光環境で発生したが、RPPFDの違いにより発生個体数にばらつきが見られた。RPPFD10.9%、22.7%、60.1%の土壌での実生の発生個

体数は、全ての光環境のリターと砂礫での個体数に比べ有意に多かった (Two-factor factorial ANOVA, Fisher's PLSD, $p < 0.05$)。さらに、土壌だけで RPPFD による実生の発生個体数の違いをみると、RPPFD22.7% と 60.1% では、3%、10.9%、100% の発生個体数に比べ有意に多かった (Two-factor factorial ANOVA, Fisher's PLSD, $p < 0.05$)。

Table 1. The mean germination rate (%) of *C. japonicum* seedlings with different soil and light conditions, with data mean \pm standard deviation.

Relative photosynthetic photon flux density	3.0%	10.9%	22.7%	60.1%	100%	Average
The bare soil	0.67 \pm 0.31 ^d	1.73 \pm 0.50 ^{b,d}	4.67 \pm 0.42 ^{a,c}	4.87 \pm 2.50 ^{a,c}	0.93 \pm 0.23 ^d	2.57 \pm 2.13
Soil with litter	0 ^b	0 ^b	0 ^b	0.07 \pm 0.12 ^b	0 ^b	0.01 \pm 0.05
Gravel	0.53 \pm 0.76 ^b	0.27 \pm 0.46 ^b	0 ^b	0 ^b	0 ^b	0.16 \pm 0.40
Average	0.4 \pm 0.51	0.67 \pm 0.88	1.56 \pm 2.34	1.64 \pm 2.72	0.31 \pm 0.48	0.92 \pm 1.71

There are significant differences between a and b, c and d.

5.3.2. 実生の生存

1998年5月7日に播種してから2000年1月25日まで、カツラ実生の生存個体数の変化を Fig. 12 に示した。播種してから1ヶ月程(6月17日)にはほとんどの実生(当年発生個体のうちの98%)が発生し、3ヶ月程(8月20日)までは枯死する個体が多いものの、その後は当年では全く変化がなく、1999年から2000年の最終日まで個体数の変化は少なかった。RPPFD22.7%、60.1%で実生の生存個体が多い傾向があり、10.9%では生存個体は少ないが、発生から3ヶ月ほどを生存できた個体はその後にも生存した。RPPFD3.0%では発生から3ヶ月(8月20日)ほどで全て枯死し、100%では当年のうちに生存個体は3個体となり、2000年の調査最終日には1個体のみとなった。砂礫で発生した実生は発生から2ヶ月程(7月14日)には全て枯死した。リターで発生した1個体は調査最終日まで生存した。

播種から1年後の春、1999年5月25日に、カツラの実生が土壌の2プロットで4個体(RPPFD10.9%で3個体、22.7%で1個体)発生した(Fig. 12)。

5.3.3. 実生のサイズ

当年の1998年11月20日のカツラ実生の樹高と、調査最終日(2000年1月25日)に生存した個体の樹高と乾燥個体重量を測定した結果を Fig. 13 に RPPFD 別で示した。1998年11月20日、カツラの当年生実生の樹高測定の結果、実生の樹高は RPPFD22.7% が 60.1% に

対し有意に大きかった (ANOVA, Fisher's PLSD, $p < 0.05$)。2000年1月25日、2年生のカツラの樹高、RPPFD22.7%、60.1%が10.9%に比べ有意に高かった (ANOVA, Fisher's PLSD, $p < 0.05$)。乾燥個体重量は、Kruskal-Wallis ($p < 0.05$) によると RPPFD の違いにより有意差があることが確認されたが、データ不足のためか、Scheffe 法 ($p < 0.05$) では有意差がどこにあるのかを確認できなかった。しかし、RPPFDが高い光環境で生存した実生ほど乾燥個体重量も高かった。

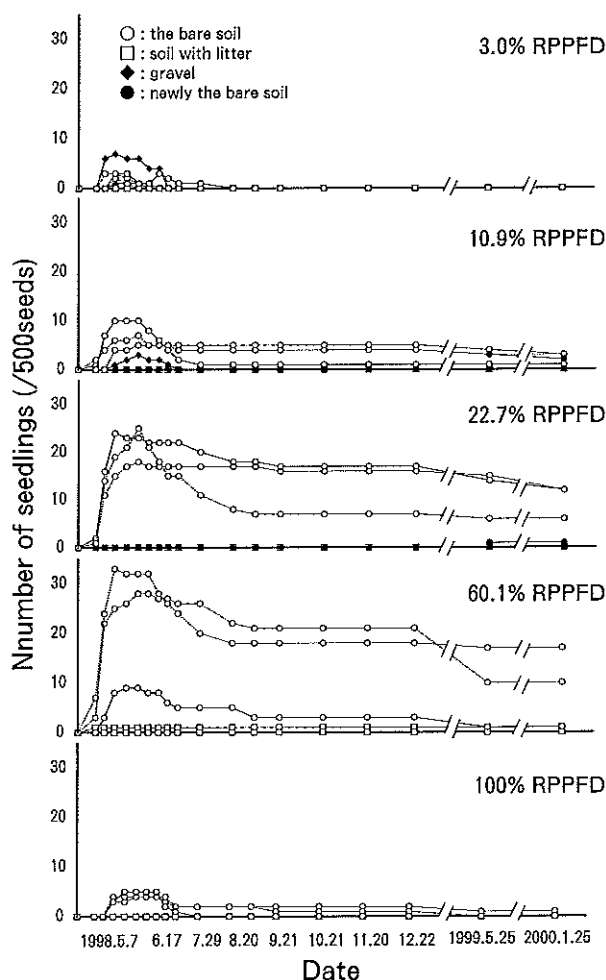


Fig. 12. Seedling germination and survival under experimental soil and light treatments over the seasons.

5.4. 考察

5.4.1. カツラ実生の発生条件

苗畑でのカツラ実生の平均発生率は0.92%で、シャーレの発芽試験での発芽率16.2%に比べ低く、光環境や、リター、砂礫の土壌条件により実生の発生が抑制されたためと考えられる。溪畔林内でも、カツラの実生は照度

の低い林床でも発生し、砂礫地やリターの堆積した場所では発生せず、主に土壌の露出した場所で発生した(第4章)。さらに、林内による発芽実験でも、リターが存在するとカツラ実生の発生は困難になり、露出した土壌でより多く発生することが報告されている(Seiwa & Kikuzawa 1996)。本実験でも、カツラの実生は、種子が小さいためリターが抑制要因として働き、砂礫は乾燥を引き起こし、そのため主に土壌で発生することが確認できた。

種子の休眠打破には光を必要とする種が多くあり、さらに光の質もまた重要な要因となることが知られている(Pons 1992, Bewley & Black 1994, Farmer 1997)。今回の苗畑の実験では、光の質は測定していないが、カツラもまた特定の光を実生の発生に必要としているのかもしれない。苗畑の土壌ではカツラの実生は全ての光環境で発生するものの、ある程度高い光環境が実生の発生には最も適していた(Table 1)。RPPFD100%のような光環境では実生の発生は少なく、ここでは土壌の表層が乾燥して固くなっていることが観察されたため、高い光環境がより乾燥を引き起こすとすると、実生の発生は乾燥により抑制されたと考えられる。露出した土壌は、小さな種子の定着に有利に働くものの、過度に高い光環境では逆に不利となる。

また、砂礫では土壌などに比べ乾燥が著しいが(樫根 1980)、低いRPPFDでは砂礫の播種床でも水分条件が高い様子が観察された。砂礫では2つの低いRPPFDで実生が発生したが、そこでは比較的水分条件が高かったことが予想される。そのため、種子は乾燥にさらされず砂礫でも実生が発生できたと考えられる。

カツラの種子は、2年間発芽力を保持するものがあることが報告されているが(竹内 1975)、今回の実験では実生の発生は翌春に4個体しか確認できず、埋土種子はごく一部であった。さらにカツラは、量に変動はあるものの毎年種子生産を行うことから、実生による更新は当年の種子生産に依存していると考えられる。

5.4.2. カツラ実生の生存条件

カツラの実生は発生から3ヶ月以内で多くが枯死したが、その後はRPPFD10.9%のような低い光環境でも生存した(Fig. 12)。RPPFD22.7%、60.1%で生存個体が多く、RPPFDが低すぎると光不足が原因、高すぎると乾燥が原因で枯死したのと考えられる。今回の実験で、生存個体はリターの1個体以外は全て土壌にあったが、

リターの被覆がない土壌では水分が欠乏しやすく、小さな種子からでた実生はその影響を受けやすい(Seiwa & Kikuzawa 1996)。そのため、RPPFD100%のような高い光環境では土壌は乾燥し、カツラの実生は枯死したと考えられる。

カツラの当年生実生はRPPFD60.1%では、生存個体数は多かったものの成長が悪く、しかし2年生にまで成長した個体は、十分にその光環境を利用して成長した。それに対し、低いRPPFD10.9%では、調査期間を通して成長量は少なかった。Seiwa & Kikuzawa (1996)は、カツラの当年生実生は大規模なギャップ下では生存が困難であることを報告しており、それに対して、藤本・俣野(1994)は、カツラの稚樹まで成長した個体は乾燥や被陰ストレスに対して耐性があると報告している。カツラは当年を生き抜いた個体はその後、強い光環境に対する耐性を持つことができるのであろう。

苗畑での実験に対し、溪畔林内ではカツラ実生の生存率は春の発生から秋まで全ての照度で低下し、相対照度10%未満の林冠下では特に顕著であった(第4章)。この違いとして、林内と苗畑での実生の生存に対する抑制要因の違いが挙げられる。溪畔林内でカツラの実生は、発生の段階でリターの堆積していない露出した土壌を必要とするため、乾燥にさらされやすく、さらにそうした場所は急傾斜地のため雨水による流出を受けやすく、また林内では秋の落葉による被圧をうける(第4章)。それに対し、苗畑では傾斜がなく、リターの堆積もないために個体数の減少はそれほど起こらないと思われる。このため苗畑での実験からは、光環境に関する限り、カツラの実生はある程度低い光環境でも生存が可能であるといえる。

実生の発生に適した場所がその生存にも適しているわけではなく(Farmer 1997)、溪畔林内でのカツラ実生の発生サイトも実生の生存には、特にサイズの小さな個体にとっては、不利になる。生存を抑制する要因に対する抵抗力は個体サイズにも依存するであろう。苗畑の播種床は林内で発生するような抑制要因は少ない。そのため、苗畑では低いRPPFDで成長した小さな個体(Fig. 13)でも生存できたと考えられる。

今回の苗畑の実験では、カツラはRPPFD10%程度でも生存し、耐陰性があると考えられた。しかし、溪畔林内ではカツラは比較的規模の大きな攪乱により更新すると思われる(第3章)。特に大規模攪乱跡地では強い光と裸地環境が主ではあるが、細かく見るとそこには多様で複合的な環境が存在する。こうした攪乱跡地でカツ

ラは更新に適した、限られた場所でのみ更新するものと思われる。そして、当年の乾燥に耐え生存した数少ないカツラ実生は、その後光環境を十分に利用して成長する。そうした実生は、林内で発生する抑制要因に対する抵抗も大きく、生存する可能性が高くなるものと思われる。

5.5. ま と め

苗畑の発芽実験で、カツラ実生は、林内と同様に主に土壌で発生した。土壌でも適度に高い光環境で多く、光環境が低すぎると光不足、高すぎると乾燥が抑制要因となったと考えられる。発生から3ヶ月ほどを生存した個体はその後も生存し、RPPFD10%程の低い光環境でも同様であった。また、カツラの当年生実生は乾燥に弱いが、2年生の実生は光を十分に利用して成長することができた。低い光環境では実生サイズは実験期間を通して小さく、こうした実生は実際の林内では光環境以外の抑

制要因により枯死しやすいと考えられた。カツラの実生はある程度の耐陰性があるものの、溪畔林内では成長して抑制要因を回避するために高い光環境が必要となる。溪畔域で発生する攪乱跡地では部分によって光環境や土壌条件は様々である。カツラはその中の限られた土壌サイトで発生し、明るい光環境で当年を生存できた数少ない個体がその後高い生存率を示すのであろう。

第6章 地形と萌芽の発生様式からみたカツラの萌芽特性

6.1. はじめに

カツラは溪畔域で生育する樹種で、一度定着すると萌芽により時間的、空間的に、その立地を占有する(渡邊 1970)。そのため、個体数は少ないにもかかわらず大きな樹冠を持ち、溪畔域で高い優占度を維持している(大住 1995)。カツラは攪乱などを受けなくても萌芽すると考えられているが、カツラの萌芽に関する研究例は少なく(大住 1997)、その特性や発生要因について不明な点が多い。

萌芽は多くの樹種にみられる樹木の重要な個体維持様式である。萌芽は、攪乱による根返りや損傷を受けて発生する場合と、無損傷で自然に発生する場合とがあり(Tabata 1966, Bellingham et al. 1994, 伊藤 1996)、その発生要因や萌芽力は樹種により異なる。一般に萌芽は、豪雪地や海岸林、崩壊地など、攪乱を伴う立地や実生更新が困難な厳しい環境条件で生育する樹種に多く(長谷川 1984, 沖津 1991, Ito 1993, 伊藤 1996, Ito & Gyokusen 1996, 谷本 1993, Sakai et al. 1995)、こうした萌芽は実生更新を補う機能として考えられている(Malanson & Westman 1985, Hara 1987, Ohkubo 1992, Kruger et al. 1997)。また、安定した森林においても、ギャップなどが形成された際には実生よりも成長の早い萌芽幹がいちはやく林冠を修復することなど、萌芽は群落の維持に重要な役割を果たしている(Koop 1987, Ohkubo et al. 1988, 1996, Peter & Ohkubo 1990, 園山 1997)。

第4、5章では、カツラの実生更新が他の樹種に比べて困難であると考えられたが、しかしカツラは個体数が少なくとも溪畔林で優占種として生育している(第3章)。そこで本章では、カツラが溪畔林において少ない個体数で個体群を維持するために、どのような立地でどのような萌芽を持つことで個体を維持しているのかを明らかに

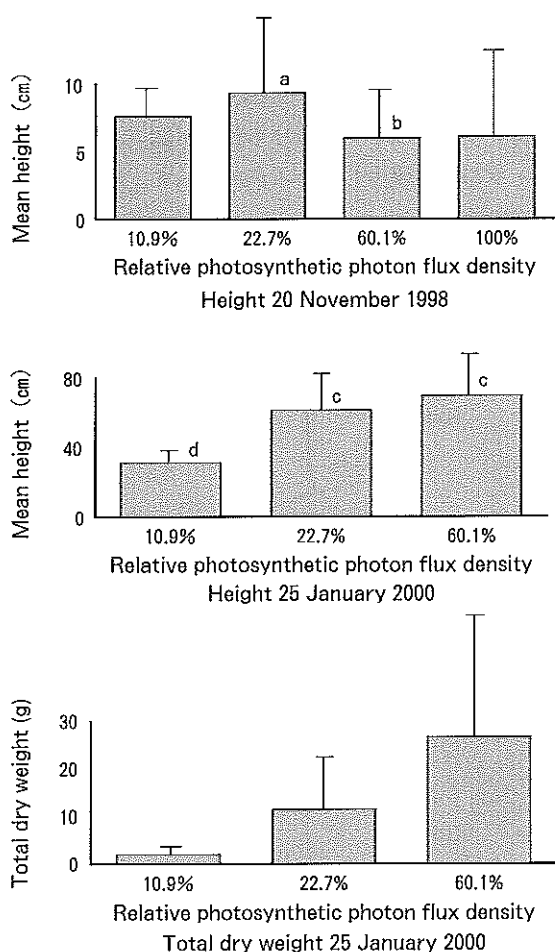


Fig. 13. Seedling height as influenced by light density. Vertical bars indicate standard deviation from the mean. The different letters (a to d) show significant differences in each figure.

する。調査地である大山沢溪畔林の地形は、急峻なV字谷や谷底部に砂礫が堆積してできた土石流堆積地など、多様な地形をしている。また、そこに生育しているカツラ萌芽の発生様式も、単木の個体から多くの萌芽幹を有する個体まで様々である。そこで本溪畔林において、カツラの萌芽特性を、(1)地形の違いによる萌芽発生様式の違い、(2)根元近くから発生する萌芽の発生に影響を与えると考えられる根系の状態と地形の関係、(3)根系の状態と萌芽発生様式の関係から明らかにし、溪畔域に適応した萌芽によるカツラの個体維持機構を明らかにする。

6.2. 調査地および調査方法

6.2.1. 萌芽発生様式の調査

カツラの萌芽特性を把握するために、カツラの萌芽発生様式の調査を行った。調査は、大山沢溪畔林(第2章)に生育する、胸高直径が4cm以上の幹を持つカツラ個体(計56個体)を対象に行った。全ての萌芽幹は、将来林冠に達し、そこから萌芽を発生させる母幹となる可能性をもつので、高さ1.3m以上の全ての萌芽幹の胸高直径を測定した。また、高さが1.3m未満のものはその本数のみを数えた。複数の萌芽幹を持つ個体については、そうした萌芽や母幹のなかで幹胸高直径が最大のものを主幹とした。観察では、母幹から分かれた萌芽が上方でさらに数本に分かれている場合が見られた。ここでは、萌芽幹の基部から高さ20cm未満で分かれているシュートは、サイズに関わらずそれぞれを別の萌芽幹と見なし、20cm以上の高さで分岐しているシュート群については、その中の最大のものを萌芽の主幹と見なし、胸高直径を測定した。また、カツラはイヌブナなどと同様の根頸萌芽(root collar sucker)を行い、萌芽は必ずしも母幹の根元からでているものだけでなく、母幹の下部に休眠芽魂(酒井 1997)と考えられるこぶ状の固まりが生じ、そこから発生している場合もあった。しかし、そうしたこぶ状の固まりも母幹の根元付近にあることが多かった。そこで今回は母幹の根元から1.3m未満の高さで萌芽しているシュートを測定の対象とした。

イヌブナのように順次発生する萌芽をもつ個体は、すでに枯死した大径木の周囲を次世代の母幹が取り巻くように立ち、さらにそれらの母幹から細い萌芽幹を発生させることが知られている(Ohkubo 1992)。こうした現象を確かめるため、また、個体(株)サイズと発生する萌芽本数の関係を把握するために、萌芽を含む幹の配置図を現地で描いた。幹は真円で近似し、幹の配置によっ

て描かれる一個体の株の断面を描いた。これを楕円と見なし、配置図の長径を求め、その中心から長径に直交する径を短径とし、楕円の面積を求め、これを一個体の大きさ(株サイズ)とした。

6.2.2. 萌芽発生様式と立地との対応

調査地内のカツラには、明確な根返りや損傷などの跡は認められなかったが、高頻度かつ小規模な攪乱(砂礫移動)を受け、根が地上に露出している個体が多かった。そこで、萌芽発生様式が異なる原因や萌芽の発生要因を明らかにするため、カツラの萌芽が立地に対し、どの様に対応しているかを調べた。そこで、カツラ個体の生育する地形および傾斜角度を調査した。次に、萌芽の発生が幹の基底部分で多かったため、根が完全に地中に張っている個体をランク0とし、根の中心部が地上にでているものをランク1、根が地上に浮き上がった部分のあるものをランク2に区分し(Fig. 14)、各個体の根のランクを調査した。個体ごとにランク0と2のものは比較的是っきりしていたが、特にランク1の根を持つ個体ではランク0や2の根を合わせて持っている現象が見られたので、個体がいずれのランクに分けられるかは、個体の中でどのタイプの根が優占しているかによって、個体の根のランクを判断した。

また、開花結実状況を双眼鏡で観察して雌雄を調べ、開花や結実が確認されない個体は幼木とした。

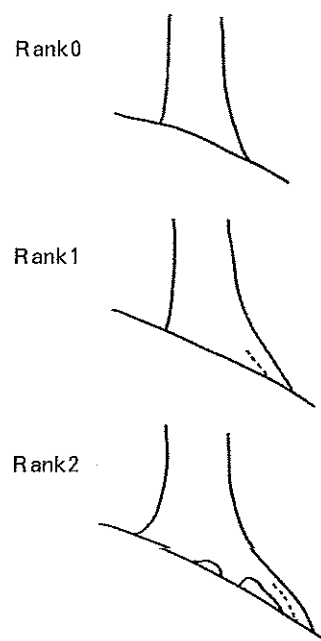


Fig. 14. Root condition of *C. japonicum*.

6.2.3. 萌芽のサイズ分布の定量的評価

土石流堆積地とV字谷で萌芽サイズが増加する際の枯死率を評価するために、Shimano (2000)、島野 (2000) によって提案された幹の直径階分布のべき乗回帰分析を行った。これは、幹が空間獲得競争でサイズの増加とともに密度が低下していくことを仮定しており、この結果、幹の直径階分布が逆J字型になるものをべき乗関数 ($y = ax^b$, x は幹の直径階、 y はその直径階の幹の密度、 a , b は定数) で回帰し、そのパラメータ a , b からサイズ分布の特徴を評価する方法である。このとき、パラメータ a は特に小径幹の密度の高さをあらわす。また、マイナスの値をもつパラメータ b は大きいほど (0 に近いほど) サイズが増大したときの密度減少率が低いことをあらわす。複数のデータセットがあった場合、それぞれの回帰結果のべき乗関数を線形変換によって直線のグラフとして扱い、 y 切片となる $\ln a$ 、傾きとなる b をそれぞれ切片の差の検定と傾きの差の検定でデータセット間で有意に異なるかどうかを知ることができる (Shimano 2000)。こうしたパラメータによって、異なる萌芽発生様式を定量的に比較することを試みた。

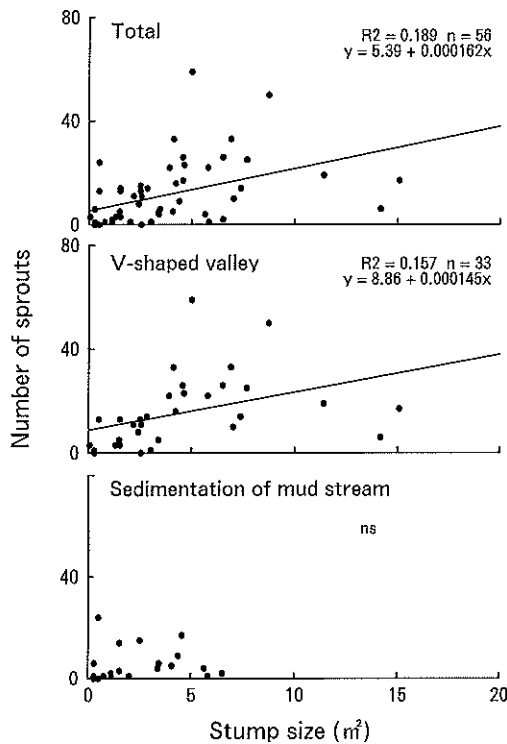


Fig. 15. Relationship between the stump size and the number of sprouts in each individual.

6.3. 結果

6.3.1. 地形と萌芽発生様式の関係

調査をしたカツラの全個体で見ると、カツラはほとんどの個体 (株) で萌芽が発生し、萌芽本数は、株サイズが大きくなるとともに多くなり、有意な正の直線関係があった ($p < 0.001$, Fig. 15 上)。しかし、V字谷と平坦な土石流堆積地という異なる地形に生育するカツラの萌芽発生様式には違いがみられた (Fig. 15 中、下)。雌雄による差は見られなかった。V字谷では、萌芽本数は株

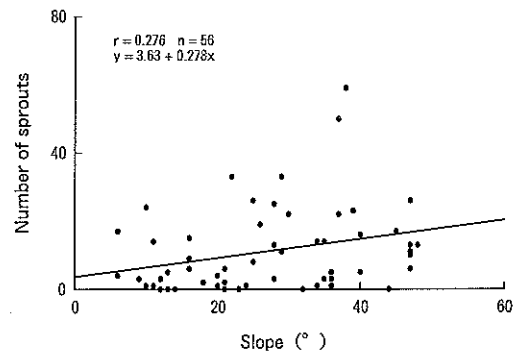


Fig. 16. Relationship between the slope where *C. japonicum* stood and the number of sprouts.

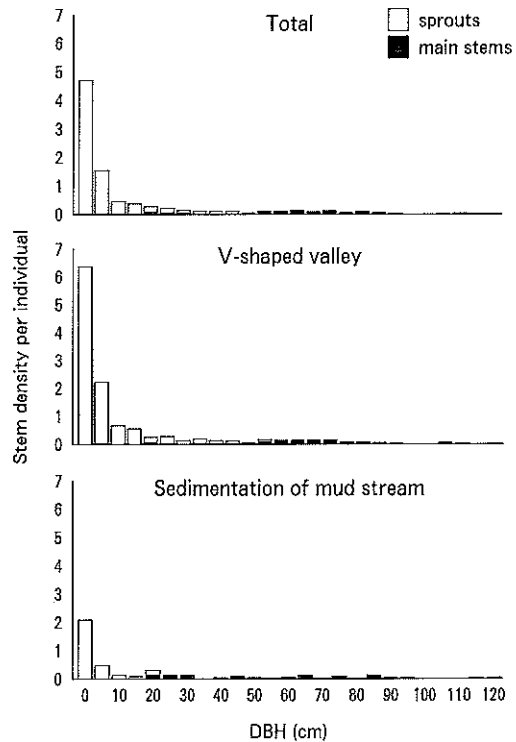


Fig. 17. Mean DBH-class distribution of *C. japonicum* of total individuals, that in V-shaped valley, and Sedimentation of mud stream, from top to bottom.

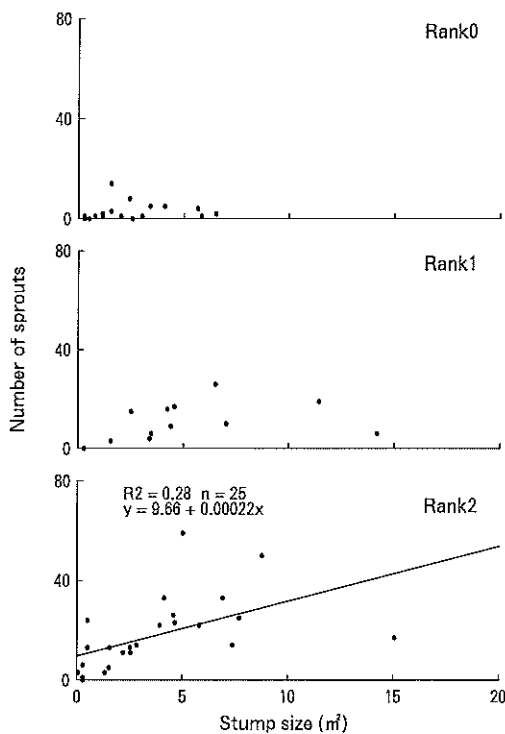


Fig. 18. Relationship between stump size and the number of sprouts of individual for each root condition.

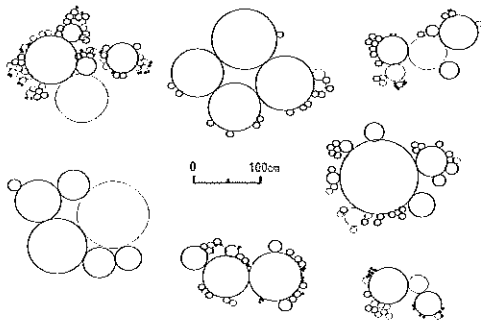


Fig. 19. Distribution pattern of *C. japonicum* stems in each individual (stump). Each stem is shown as circle. Closed and dotted circles show the sprout lower than 1.3m in heights and dead stems, respectively.

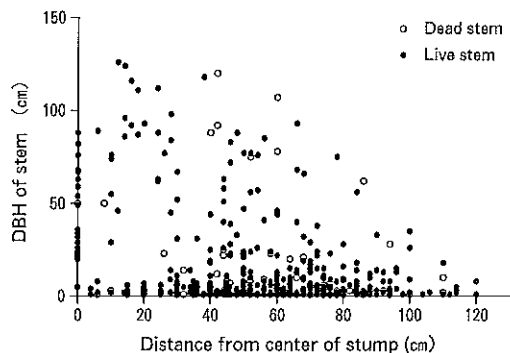


Fig. 20. DBH distribution of *C. japonicum* stems including sprouts.

サイズが大きくなるにしたがって多くなり、有意な正の相関があった ($p < 0.05$)。それに対し土石流堆積地では、株の大きさに関わらず萌芽本数は少なく、株サイズの大きさと萌芽本数の関係に有意な相関は得られなかった。また、カツラの生育する立地の傾斜と萌芽本数の関係については、急傾斜地に生育している個体に萌芽本数が多く、有意な正の相関があった ($p < 0.05$, Fig. 16)。

主幹、萌芽幹の直径階分布をV字谷、土石流堆積地、そして全地点に分けて示す (Fig. 17)。カツラは多くの萌芽幹を、特にV字谷で持っていた。Shimano (2000)、島野 (2000) による直径階分布のべき乗関数回帰の結果、全体では $y = 15.5 x^{-1.285}$ ($p < 0.001$, $r = -0.958$)、V字谷では $y = 21.0 x^{-1.591}$ ($p < 0.001$, $r = -0.954$)、土石流堆積地では $y = 2.3 x^{-0.651}$ ($p < 0.001$, $r = -0.855$) といずれも高い当てはまりを示し、逆J字型の直径階分布を示した。主幹、萌芽幹を含んだこの直径階分布を対数による線形変換後 ($\ln y = \ln a + b \ln x$) の二つのパラメータである $\ln a$, b を切片の差の検定、傾きの差の検定でそれぞれ検定する (Shimano 2000) と、ともに二つの地形間で有意に異なった (ともに $p < 0.001$)。

6.3.2. 地形と根系の状態との関係

カツラにおける根系の状態と地形との関係については、根の中心が地中に埋まっているランク0の根を持つ個体は傾斜が緩やかな場所に多く、根が完全に浮いているランク2の根を持つ個体は急傾斜地に多かった (ANOVA, Fisher's PLSD, $p < 0.05$, Table 2)。さらに、地形と根系の状態に関して地形ごとのランク0から2に属する個体数を二項検定で検定すると、土石流堆積地ではランク0の個体が有意に多く、V字谷では、それぞれ有意にランク0で少なく、ランク2の個体が多かった (いずれも $p < 0.01$, Table 3)。

6.3.3. 根系と萌芽発生様式の関係

カツラの根系の状態と萌芽本数については、ランク0とランク1の個体では、株サイズと萌芽本数との関係に有意な相関は得られなかったが、ランク2の個体では、萌芽本数と株サイズの間には有意な正の相関関係を示した ($p < 0.01$, Fig. 18)。また、ランク2の個体は株サイズが小さくても萌芽本数は多く、ランク0のそれに比べて有意に多かった (Kruskal-Wallis, Scheffe 法, $p < 0.01$)。

Table.2. Relationship between root system ranks and slope (mean ±SD).

Ranks of root system	Rank 0	Rank 1	Rank 2
Slope (°)	22.6±10.5 ^a	24.4±14.1 ^{ab}	32.3±10.6 ^b

Different letters present significant difference among three ranks ($p < 0.05$, ANOVA, Fisher's PLSD). Explanation of root system ranks (0-2) is shown in Fig. 14.

6.3.4. 萌芽の発生様式

個体(株)ごとの幹の配置をみると大きな個体では、中心部にすでに枯れた幹の痕がしばしば見られ、その周りを太い幹が取り囲むように配置されていた。さらにこれらを母幹として小径の萌芽が多数発生していた (Fig. 19)。また幹の DBH は株の中心に近いものが大きく、中心から離れるほど小さくなっていった (Fig. 20)。

6.4. 考察

6.4.1. 萌芽の発生様式

Ohkubo (1992) は、イヌブナの萌芽の発生様式を調べるなかで、個体(株)の中心部分にすでに枯れた幹の痕があることが多く、その周りを太い幹が取り囲むように配置されていること、さらにこれらを母幹として小径の萌芽が多数発生していたことなどからイヌブナの萌芽株が萌芽発生の際の繰り返しによって徐々に広がったものであろうと推察している。また、Ohkubo et al. (1996) は発生した萌芽の太さと齢との間には決定係数 (r^2) が 0.86 という非常に強い直線的な相関関係があることで、先の萌芽が順次に発生し、個体を維持してきたであろうという指摘(Ohkubo 1992)を確かめている。

カツラもまた、個体内での萌芽を含む幹の配置がイヌブナで報告されている状態 (Ohkubo et al. 1988, 1996, Ohkubo 1992) と同様 (Fig. 19) で、個体(株)の中心ほど太い幹が多く外へ向かうにつれて細くなっていった (Fig. 20)。こうしたことから、カツラもイヌブナと同様に、順次発生する萌芽で個体(株)サイズを広げつつ、個体を維持している可能性が考えられる。

6.4.2. 萌芽の発生様式の違いとその要因

母幹の基部から発生するカツラの萌芽は、地形の状態、さらには異なる根系の状態に関連があることが明らかに

Table.3. Relationship between root conditions and the number of sprouts.

	Number of <i>C. japonicum</i>		
	rank 0	rank 1	rank 2
V-shaped valley	5 ^{**}	7	21 ^{**}
Sedimentation of mud stream	14 ^{**}	5	4

^{**}There are significant differences ($p < 0.01$) from the mean number of individuals in each topography.

なった (Fig. 16, 18)。一般に萌芽は、損傷を受けて発生する場合と無損傷状態で発生する場合とがある (伊藤 1996)。無損傷での萌芽の発生要因は、サイズや光環境 (園山 1997)、樹齢 (Ohkubo 1992, Ito & Gyokusen 1996)、土壌条件 (Verwijst 1988) など樹種により様々である。以下に議論するようにカツラは、根返りや損傷などの痕はないものの、谷斜面では降雨などで高頻度に発生している小規模な地表の攪乱を受け、根が地上に露出することが多くの萌芽を発生させるきっかけになる可能性がうかがわれた。

まず、カツラの萌芽本数は個体のサイズと正の相関がみられた (Fig. 15 上)。フサザクラ (*Euptelea polyandra* Sieb. et Zucc.) やホオノキ (*Magnolia obovata* Thunb.)、モイワボダイジュ (*Tilia maximowicziana* Shirasawa.) などの樹種では母幹の胸高直径が大きいほど萌芽本数が多いことが確認されており (Sakai et al. 1995, 園山 1997)、今回カツラで個体が大きいほど萌芽本数が多いという傾向は同様のものと考えられる。しかし、カツラでは個体のサイズに関わらずほとんど萌芽を発生していない個体もあり、サイズ以外に萌芽の発生要因があると考えられた。

そこで、立地と萌芽本数との対応を検討した結果、V字谷では株サイズが大きいほど萌芽本数は多かった。平坦な土石流堆積地の個体は、V字谷のものほど株サイズは大きくなかったが、同程度の株サイズで萌芽の本数を比較しても、萌芽本数が少なかった (Fig. 15 中、下、Fig. 17)。このため、地形の違いが、カツラの萌芽の発生と関連があることが推察された。

母幹、萌芽幹を含んだ直径階分布のべき乗関数解析 ($y = ax^b$, Shimano 2000) の結果でも、V字谷では、特に小径木の密度の高さを指標するパラメータ a が 21.0 と土石流堆積地の 2.3 よりも高い値を示した。また、サイズの増加にともなう減少率を表すパラメータ b は V

字谷で-1.301、土石流堆積地では-0.855と、V字谷で高い減少率を示した。パラメータ b で表されるこれらの数値は、萌芽幹のDBHが2倍に成長する際、それぞれ密度が $0.41(=2^{-1.301})$ 倍、 $0.56(=2^{-0.855})$ 倍に減少することを意味している(Shimano 2000, 島野 2000)。パラメータ b と $\ln a$ は2地形間でそれぞれ有意に異なったので、これらの相対的な違いは明瞭なものといえよう。ここでカツラの萌芽の直径が、同様の萌芽発生様式を持つイヌブナと同じように齢とともに増加しているとすると、土石流堆積地では発生する萌芽は少ないものの、サイズ増加あたりの枯死率(size mortality, Shimano 2000)が低いことになる。一方でV字谷では多くの萌芽を発生させながらサイズ増加あたりの枯死率が高かった。そのため、上記の仮定のもとでは、相対的にカツラはV字谷では多産多死型、土石流堆積地では少産少死型の萌芽生産を行っていることになる。

さらに、根の露出している個体でのサイズに対する萌芽本数の増加の方が、V字谷での増加よりも明確な傾向が見られ、正の相関が高く、危険率も低かった(Fig. 15, 18)。地形と根系の状態にも対応が見られ、根が地表から浮いている個体はV字谷に多く、根が地中に張っている個体は土石流堆積地に多かった(Table 3)。

Koop (1987)は、機械的な損傷による部分的な根返りなどで萌芽が発生することを述べている。V字谷は急峻で地表の土砂移動など小規模な地表攪乱の発生しやすい立地で、カツラの生育している立地の平均傾斜(土標準偏差)は $30.7 \pm 15.9^\circ$ にもなった。それに対し、土石流堆積地は堆積段丘や沖積錐など、緩傾斜で台風などで地表水が流れたりしない限り安定した立地で、平均傾斜(土標準偏差)は $11.9 \pm 9.1^\circ$ であった。カツラの根は傾斜の急なV字谷(Table 2)では降雨などにもなう表面土壌の浸食などにより地上に露出する傾向があり、また、落石などによる損傷を受けやすい事が考えられる。今回の調査では、明確な根系部の損傷は見られなかった。しかし、表面土壌の流失などで根系部が浮き上がることが、Koop (1987)が萌芽の発生契機として指摘する根返りなどと同様の影響をカツラに与え、多数の萌芽を発生させるきっかけになる可能性が考えられる。それに対し土石流堆積地では、一度大規模な攪乱により立地が安定(赤松・青木, 1994)した後定着したカツラは長期にわたり損傷や土壌浸食の影響を受けず、根を地中に張れると考えられる。このため、地形と根系の状態によりカツラの萌芽の発生頻度も異なってくると考えられる。こ

うした現象には、根系で作られ萌芽を促す作用のあるサイトカイニン(山本 1988, 高橋 1994)など植物ホルモンの介在が考えられる。

6.4.3. 萌芽によるカツラの個体維持

大きく分けると、萌芽には、攪乱を受けた主幹や林冠の修復のために行われる一斉的な萌芽と、無攪乱状態で個体の維持のために行われる順次発生する萌芽とがある(Tabata 1966, Bellingham et al. 1994, 伊藤 1996)。しかし、イヌブナでも老齢による幹の交代と損傷による幹の交代の両方がおこっているとされており(Ohkubo 1992)、今回のカツラのように、降雨などにもなう小規模な土壌浸食が恒常的におこる立地で、順次萌芽を発生させている様に見える樹種については、なおさらどちらかの萌芽発生様式に位置づけるのは困難と考えられる。対極的な二つの萌芽発生様式の間位置し、基本的には順次に萌芽を発生させるが、そのためには弱いながらも何らかの刺激が必要なのかもしれない。こうしたことを明らかにしていくためには、まず萌芽の直径と齢の関係を明らかにすることで萌芽が順次発生していることをさらに確かに行うこと、また、カツラがどのような刺激にどの様に反応するのかを実験的にも明らかにしていく必要がある。

一般に、攪乱や損傷を受けずに発生する萌芽は、実生の定着が困難な樹種に多く、実生による更新を補う機能として、個体群維持に貢献していると考えられている(Malanson & Westman 1985, Hara 1987, Kruger et al. 1997)。カツラの萌芽が仮に様式の似ているイヌブナのように順次に萌芽を発生させていると仮定すると、同様のことが考えられる。イヌブナでは種子が乾燥や食害を受け、実生はササの被圧を受けるため実生更新が困難であるが、萌芽が林冠のギャップを修復する機能を持ち、個体群を維持することが明らかにされている(Ohkubo 1992, Ohkubo et al. 1988, 1996, Peters & Ohkubo 1990)。

カツラも、リターのある林床や砂礫地での実生の発生はみられず、生存には照度を必要としながらも乾燥に弱いこと、共存種のシオジやサワグルミに比べ実生更新は困難で、溪畔林内においてもカツラの稚樹は少ない(第3-5章)。しかし、カツラは萌芽により他の共存種よりはるかに長い寿命を持つことが推察されており、困難な実生更新を補償する機能として萌芽による個体維持を行い、他の共存種よりも長く個体を維持することにより、

個体群を維持していると考えられる(渡邊 1970, 大住 1995)。萌芽を含む一個体あたりの直径階分布も逆J字型を示し、さらにべき乗関数とのあてはまりが高かった。このことは、萌芽の様々なサイズがイヌブナのように齢によって増加した結果(Ohkubo 1992)だと仮定すると、カツラは順次発生する萌芽による定常的な個体維持が可能であることを示す(Shimano 2000, 島野 2000)。逆に一斉発生した萌芽がその後サイズを異にしたのだと仮定すると、こうした萌芽間で光をめぐる空間競争があり(Shimano 2000)、萌芽が母幹からは栄養的に独立していることになる。しかし、母幹よりも太く樹冠が大きかったと推定される幹の枯死が個体内にいくつかあるためにこの可能性は考えにくい(Fig. 19, 20)。なぜなら幹間の空間競争であれば太い幹が残ることが予想されるからだ。

溪畔域の谷に面した斜面などにおいてカツラは、大規模ではなくとも降雨などで生じる小規模な地表面の土砂流失などによって実生は定着しにくい、そうした小規模の攪乱によって根系が地上に露出し多くの萌芽を発生させる。このように、本調査地でのカツラは、実生更新を代償する機能として萌芽を行い、溪畔林の優占種として個体群を維持している可能性があると考えられた。

6.5. まとめ

カツラは溪畔林の中でも、立地の安定した土石流堆積地よりも、小規模な攪乱が多く発生している不安定なV字谷でより多くの萌芽を持っていた。また、カツラの萌芽は根系部が地上より露出している個体で多く、そのような個体はV字谷に多かった。このため、カツラに損傷などの攪乱の跡は見られないものの、土壌浸食などの小規模な攪乱が萌芽の発生部位である根系への刺激となっている可能性が考えられた。また、萌芽を含む一個体あたりの直径階分布は逆J字型を示し、カツラは順次発生する萌芽による定常的な個体維持が可能である。カツラは実生更新が共存種に比べ困難であるが、萌芽により長期にわたり個体を維持することでその機会を補っていると考えられた。

第7章 年輪からみたカツラ萌芽の発生要因と特性

7.1. はじめに

萌芽の発生要因は、幹のサイズや樹齢(Ohkubo 1992, Ito & Gyokusen 1996)、攪乱の頻度や強度(Malanson

& Westman 1986, Crow 1988, Keeley 1992)、光環境(Crow 1992, 園山ほか 1997)、土壌条件(Verwijst 1988)など様々で、萌芽力は樹種により異なる(Basnet 1993, Bellingham et al. 1994, Zimmerman et al. 1994)。また、萌芽の発生要因は一つの樹種でも様々であり、その発生要因はさらにまた別の要因によっても規定される(Verwijst 1988, Keeley 1992)。

カツラは物理的な損傷なしで基本的には順次萌芽を発生させるものの、その発生や成長は何らかの刺激に反応して起こるのではないかと考えられる。第6章において、カツラは損傷などを受けなくても萌芽を発生させるが、土壌浸食などの小規模な攪乱が契機となって萌芽を発生させ、萌芽により個体を維持している可能性を述べた。こうした萌芽の機能はその株内の個々の幹の樹齢や成長過程を確認することでより明確になる。そこで本章では、溪畔域で生育するカツラ1個体を対象に株内における萌芽の動態を明らかにする。株内の全ての萌芽幹の樹齢構成、幹の分布、成長過程、さらに伐採による萌芽力を調べ、カツラの萌芽が何を要因として発生し、成長するのか、カツラが萌芽によりどのように個体を維持しているのかを議論する。

7.2. 調査地および調査方法

調査は大山沢溪畔林(第2章)の攪乱頻度の高いV字谷(第3章)に生育するカツラ1個体を対象とした。カツラは谷底の流路際に位置し、多くの萌芽幹を持っていたが、2001年の秋にそのすべての萌芽幹が伐採された。伐採された萌芽幹をさらに円盤状に切断して実験室に持ち帰り、その年輪を調べた。まず、萌芽幹の発生年代を明らかにするため、実体顕微鏡を利用して年輪数を数え、全ての萌芽幹の樹齢を調べた。萌芽同士で癒着して1本の幹になっているものが多くあったが、それぞれに発生した萌芽なので別のデータとして扱った。次に、萌芽幹の成長に関して、それぞれの萌芽幹の年輪幅を5年間隔で調べ、年と共にその年輪幅の変化を調べた。年輪幅は円盤の長辺と短辺の計4ヶ所を測定して平均を出し、癒着している幹に関してはそれぞれに1-3ヶ所を測定して平均を出した。癒着している萌芽幹に関しては、その中で最も樹齢の古い萌芽幹の成長をその萌芽幹の成長として扱った。株の中で最も大きな2本の幹(これらを主幹とする)は伐採されなかったため、成長錐によりその樹齢のみを調べた。また、樹齢と幹サイズの関係を明らかにするため、萌芽幹の直径を調べた。直径は幹によ

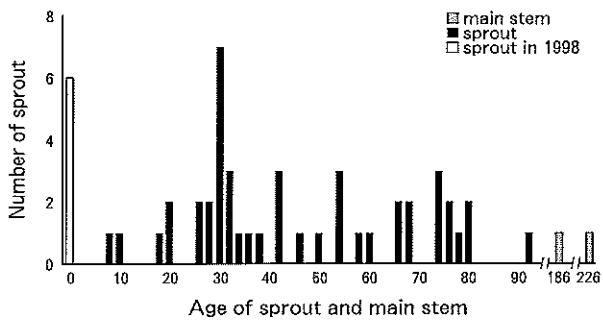


Fig. 21. Sprout number for each age in a *C. japonicum* stool.

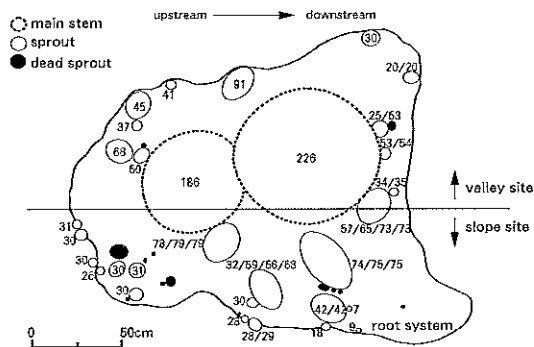


Fig. 22. Main stems and sprouts distribution with their ages in a *C. japonicum* stool.

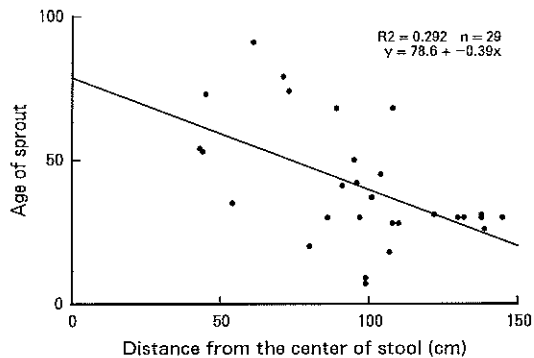


Fig. 23. Relationship between sprout age and distance from the center of stool.

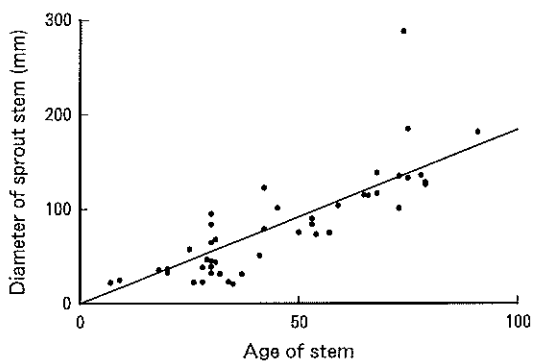


Fig. 24. Relationship between age and diameter of sprout.

て1-4ヶ所を測定した半径の平均値の2倍とした。

直径1 cmにも満たない小さな萌芽枝は、2001年の伐採により完全に除去されていたため測定が不可能であった。しかし、平常時に小さな萌芽をどの程度持っているのかを把握する必要があるため、1 cm未満の萌芽に関しては、伐採前の最も新しいデータである、1998年の調査データから本数のみを引用し、樹齢0-1年に仮定してデータに加えた。

さらに、萌芽幹が株内でどのように位置しているのかを明らかにするため、萌芽幹の分布を図化した。また、樹齢やサイズの分布を明らかにするために、それぞれの萌芽と株の中心との距離を測定した。距離は、大きな主幹の中心を株の中心とし、そこからそれぞれの萌芽幹の中心までの距離を図面上で測り、実寸に換算した。

翌年2002年9月には、伐採された萌芽ごとに新しく発生した萌芽の本数を調べた。

7.3. 結果

7.3.1. 萌芽幹の樹齢分布

カツラの萌芽幹の樹齢は7年から92年までであり、年代により本数も様々であった (Fig. 21)。成長錐による測定の結果、主幹は最も大きな直径70cmの幹が226年、直径50cmの幹が186年であった。萌芽幹の樹齢は30年が最も多く、30年前後と74-80年前に多い傾向があった。萌芽幹の樹齢は92年が最も古く、その前には萌芽はなく、枯死跡も見られなかったが、92年以降は約30年前、80年前でまとまってある以外にも連続的に萌芽が存在した。

1998年にあった直径1 cmにも満たない萌芽幹は6本あった。ここで、1998年の調査時には、調査対象としたカツラの周辺では攪乱を伴う環境の変化や損傷の跡は観察されていなかったため、自然状態でこの様な萌芽を発生させているとみなした。

7.3.2. 萌芽幹の分布

カツラの萌芽幹の配列は、主幹2本が中心に、その周りに多くの萌芽幹があった (Fig. 22)。カツラは大きな根系をもち、萌芽幹の多くは根から発生していた。また、株の中心と萌芽幹との距離を調べた結果、萌芽幹の樹齢と中心からの距離には負の相関があり ($p < 0.05$, Fig. 23)、古い萌芽幹が株の内側、新しい萌芽が外側にあった。萌芽幹の樹齢と発生位置には偏りがあり、発生年代の多い30年前後の萌芽は斜面上流側にまとまって位置

し、74-80年前の萌芽は斜面下流側に多かった。その他の萌芽幹は主幹の周りに点在していた。また、萌芽幹同士で癒着して1本になった幹が多く、29本のうち11本で癒着が確認された。多くは2本が癒着しており、多いものになると5本が癒着したのもあった。癒着している幹は齢に近い傾向があった (Fig. 22)。

カツラ株内に萌芽幹の大きな枯死跡や損傷などの攪乱を受けた形跡はなく、小さい枯死幹が点在しているだけであった。カツラは溪流沿いに位置しているが、流路の

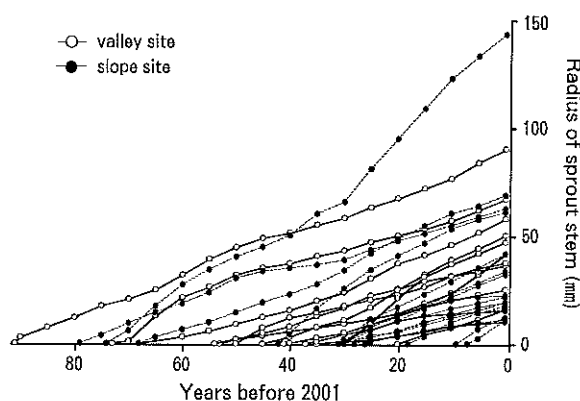


Fig. 25. Radius growth process of *C. japonicum* sprouts.

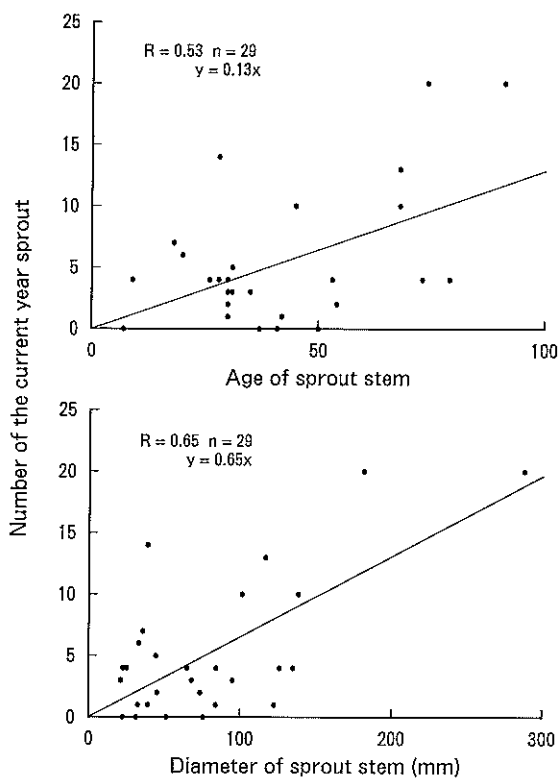


Fig. 26. Number of current year sprouts for each sprout stem.

位置と萌芽の分布には関係はなかった。斜面上流側のカツラの樹冠下に大きな倒木があり、過去に林冠が空いたであろう形跡が観察された。

7.3.3. 萌芽幹の成長

樹齢と萌芽幹直径は有意な正の相関があったが ($p < 0.01$, Fig. 24)、萌芽幹によりその成長量は異なり、また、1本の萌芽幹でも年代により成長量は変化し、樹齢の古い萌芽幹を追い抜いて成長するものもあった (Fig. 25)。データは、Fig. 22をもとに、主幹を中心として萌芽幹を流路側と斜面側に区分して表した。斜面側では約80年前に発生した萌芽幹で、約30年前から特に成長がよくなった幹があった。斜面側で30年前発生した萌芽幹の成長もよく、すでにあった谷側の萌芽幹よりも大きく成長するものも多かった。

7.3.4. 伐採後の萌芽の発生

2002年の9月に確認できた、伐採後の新しい萌芽は伐採されたほとんどの萌芽幹で確認できた。伐採された萌芽幹から150本、根系から18本、枯死幹から13本、全部で181本あった。主幹2本から新しい萌芽はなかった。樹齢と萌芽本数には有意な正の相関があったが ($r = 0.283$, $p < 0.01$, Fig. 26 上)、樹齢より幹の直径と萌芽本数の方が正の相関が強かった ($r = 0.436$, $p < 0.01$, Fig. 26 下)。しかし、小さな若い萌芽幹でも、伐採されたほとんどの幹で新しい萌芽が発生していた。

また、伐採されて林床に放置された丸太状の萌芽幹のいたるところから萌芽が発生していた。

7.4. 考察

7.4.1. 光環境による萌芽の発生と成長

カツラは様々な樹齢の萌芽幹をもち、近い樹齢の萌芽幹は株内でもまとまってあることが明らかになった (Fig. 21, 22)。斜面下流側に位置する約80年の萌芽幹は、約30年前に特に高い成長量を示しており (Fig. 25)、こうした急成長の際には多くの萌芽幹が癒着したのであろう (Fig. 22)。このため、株の斜面側で約30年前に光環境が好転し、同時に多くの萌芽が発生したことが考えられた。

はっきりとした攪乱や損傷などがなくても萌芽を発生させる要因は、光条件 (Crow 1992, 園山 1997)、土壌条件 (Verwijst 1988)、老化 (Peter & Ohkubo 1990, Ohkubo 1992) など、樹種により様々である。園山

(1997) は、アオダモ (*Fraxinus lanuginosa* Murata.) の萌芽形成はギャップの形成による光環境の好転が契機となり、萌芽幹の動態が個体群全体に及ぼす影響は光環境によって間接的に規定されることを示唆している。また、Crow は、red Oak (*Quercus rubra* L.) について、ギャップ下では林床に比べ実生の成長がよく萌芽も多く、被陰下では呼吸量を相殺するほど十分な CO₂ を固定する光環境が得られないことを原因としている。近年こうした萌芽の発生と個体が生産する CO₂ や炭素の量との関係についての報告がされている (Sakai et al. 1997, Bond & Midgley 2001)。カツラの萌芽は株の中でも部分的にあり、光環境の好転を契機に個体内で局所的な物質生産の増加や、萌芽発生要因の増加もしくは萌芽抑制要因の除去が起こり、それを原因として萌芽が多量に発生する可能性が考えられる。しかしその解明には今後、光環境とそれに対するカツラの化学的な物質に関するメカニズムの解析が必要となるであろう。

萌芽は、安定した森林群落においてもギャップの修復などで重要な役割を果たす (Koop 1987)。イヌブナは、母幹の枯死や老齢化の際にはすでにある萌芽が置き換わり (Peter & Ohkubo 1990, Ohkubo 1992)、Ohkubo et al. (1996) は、これらの萌芽を、'seed bank' に対して 'sprout bank' (Bellingham et al. 1994) とし、母幹の死亡に備えた稚樹バンクの一形態と見なしている。カツラもすでに存在する萌芽が、稚樹バンクと同様の役割を果たすといえる。30年前に一斉に発生した萌芽は強い光環境のもとで成長し生存できたが、林冠はすでにあった萌芽にふさがれたであろう。その後は、74-80年前の萌芽幹がそうであったように、樹冠下で次の光環境の好転の機会を待っていたと考えられる。

第6章において、カツラは溪畔域でもよりも攪乱頻度の高いV字谷でより多くの萌芽幹を持ち、土壌浸食などの小規模な攪乱が刺激を与えているの可能性を述べた。しかし、さらにそのような立地では、光環境の変化も多いことが予想される。それもカツラが不安定な立地でより多く萌芽を持っている一要因であろう。光環境の変化は周囲に生育する樹木の寿命やその立地の攪乱規模や頻度にも依存する。Verwijst (1988) は、*Betula pubescens* ssp. *tortuosa* の萌芽の形成が攪乱とは無関係で土壌のpHに依存するが、pHは積雪量に関係し、さらに地形がpHや積雪量を左右している可能性を述べている。萌芽の発生要因は一つの樹種でも様々であり、その発生要因はさらにまた別の要因によっても規定される。カツラ

の萌芽の構造や動態も光環境により規定されるが、さらにそれは、地形や地質に伴う攪乱の規模や頻度に規定されるのであろう。

さらに、地上部の更新のための萌芽では自己被陰を避けることが望ましい。イヌブナは樹冠下にあった萌芽は主幹の枯死により成長し (Peter & Ohkubo 1990)、萌芽株はドーナツ型に広がっていく (Ohkubo 1992)。フサザクラでは、大きな幹ほど斜面下方に傾いて空いた地際の上空を埋めるように若い幹がある (Sakai et al. 1995)。今回調査したカツラも、ギャップの形成によりすでに存在する萌芽は成長し、また癒着して大きな幹となる。さらに光を得るように株の外側で新しい萌芽が発生し (Fig. 22,23)、萌芽株内での被陰を最小限にする。これによりカツラは、新たに外部の光環境が好転した際や、自身の主幹が枯死した際には、その空間を他種に譲ることなく自身で修復し、1個体で大きな樹冠を形成する。

7.4.2. 萌芽によるカツラの個体維持

カツラは、株サイズが大きいものほど多くの萌芽を持つことから、樹齢や主幹サイズが萌芽の発生に影響を与えている可能性がある (第6章)。調査したカツラは大きな萌芽の枯死跡はなく、主幹 (226年、186年) と92年の間にも萌芽はないが、その後は30年前と74-80年前にまとまってある以外にも萌芽がある (Fig. 21, 22)。カツラの萌芽の発生要因が不安定な立地条件 (第6章) や前述した光環境のみならば、調査したカツラは、定着した当初は周囲の立地や光環境が安定した状態にあった

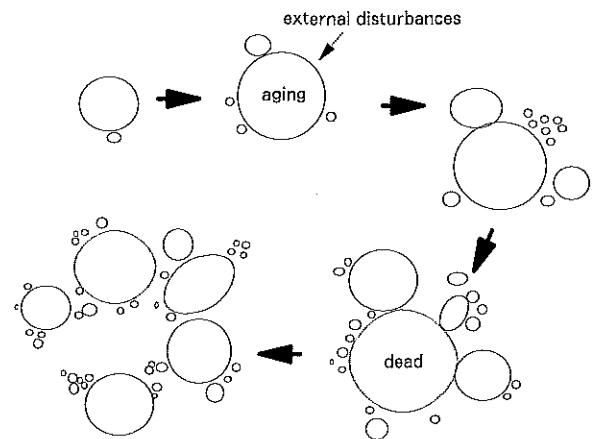


Fig.27. Pattern diagrams of *C. japonicum* sprouting.

ために、古い萌芽幹がないということが考えられる。しかし、安定した状態に加え、個体が若かったので萌芽が発生しなかったことも考え得る。若いカツラはその物質生産を自身の成長に費やしていたのであろう。こうした老齢化に伴う多くの萌芽は外部ストレスに対して自己維持のために有利となる (Peter & Ohkubo 1990, Ito & Gyokusen 1996)。

物質的な攪乱を伴う萌芽に関しては、伐採 (紙谷 1986, 伊藤 1996) やハリケーン (Basnet 1993, Bellingham et al. 1994, Zimmerman et al. 1994)、野火 (Malanson & Westman 1985, Crow 1988, Keeley 1992) などに関して研究がされてきた。例えば、紙谷 (1986) は、伐り株の樹齢と発生萌芽本数の関係について、ミズナラ (*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*) のように樹齢と共に増加する種、ブナのように樹齢によりピークを持つ種、樹齢に関わらず一定している小高木性樹種があることを報告している。萌芽の発生を攪乱に依存する樹種は特に、萌芽力と攪乱のサイクルとの関係が、個体や個体群の維持には重要となる。カツラは伐採により小さな個体でも萌芽を発生させるが、その本数は母幹のサイズに依存しており、萌芽の発生は母幹の物質生産量によるのかもしれない。

カツラは、光環境の変化や物理的ダメージといった外部的要因による一斉的な萌芽と、老齢化による内生的な要因による連続的な萌芽をもつ。一度定着した個体が林冠に達すると、樹齢に伴い少ないながら萌芽を発生させ、その長い年月の間におこる外部の光環境や立地環境の変化、主幹の枯死の際には、一斉的な萌芽を発生させる (Fig. 27)。このためカツラは、1個体で異なる樹齢の萌芽幹により世代交代を行い、1つのコロニーを形成する。

調査地の溪畔林の林冠は、シオジ、サワグルミ、カツラ等によって形成されている。最も優占しているシオジは溪畔林の極相種で、樹齢 200-220 年のものが多く、長いものだと樹齢 300 年ほどになると考えられている (Sakio 1997)。次に優占しているサワグルミは先駆種で林内でもまとまって生育し、その樹齢は 90-100 年である (Sakio 1996)。それに対し今回調査の対象としたカツラの個体は、大きな主幹で 226 年。同溪畔林内には枯死跡もわからないような大きな個体が多く生育している。こうして萌芽によりカツラは、1幹が枯死したとしても、他の多くの萌芽幹により 1株としては共存種よりも遙かに長い時間を生きると推察できる。

7.5. ま と め

カツラは様々な樹齢の萌芽をもち、近い齢のものは株の中でもまとまって位置していることが明らかになった。そのような萌芽は光環境の好転により一斉に発生し、同時にすでに存在していた萌芽は大きく成長する。こうしたサイクルで新しい萌芽は、光環境を得るため株の中心より外側へと広がっていき、1個体でも様々なサイズ・樹齢の萌芽幹から成る広大な樹冠を形成する。また、伐採により、小さな幹でも多くの新しい萌芽を発生させ、さらに、老化に伴う連続的な萌芽を持つ。カツラは、一度定着すると萌芽により 1個体で 1幹よりも、また共存種よりも、遙かに長い時間個体を維持し、個体群を維持してきたと考えられる。

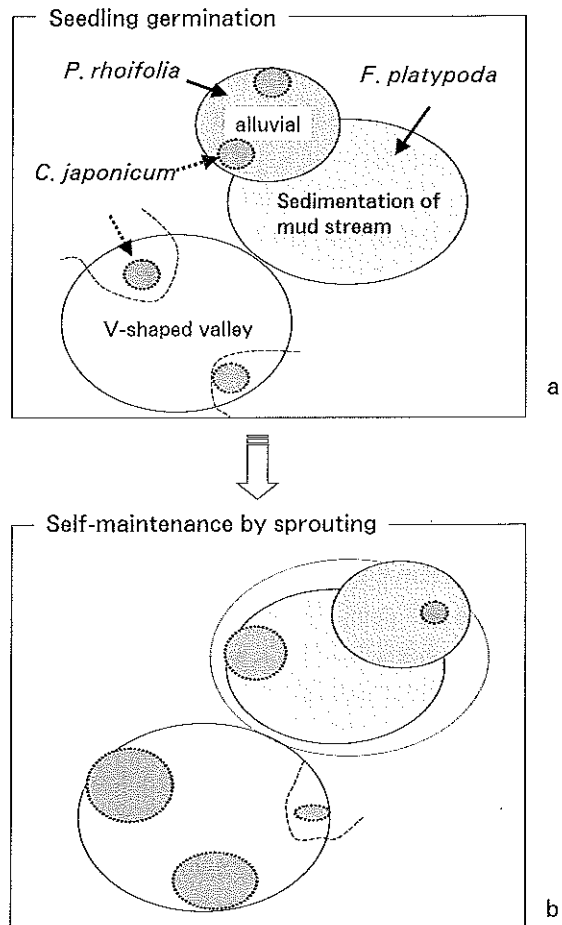


Fig. 28. Habitat and regeneration traits of *C. japonicum* in a riparian forest. *C. japonicum* seedlings rarely germinate in large disturbed area, *P. rhoifolia* and *F. platypoda* seedlings germinate to dominant in large disturbed and stable area, respectively (a). However, *C. japonicum* is able to maintain itself by sprouts. Many *C. japonicum* maintain for a long time in V-shaped valley since there are high-frequency disturbances, not destructive disturbances as those in sedimentation of mud stream (b).

第8章 総合考察

大山沢溪畔林は、土石流堆積地のような安定した立地や沖積錐のような大規模攪乱跡地、小・中規模の攪乱が高頻度に発生するV字谷など、多様な立地から成る。その中で、カツラの成木は主にV字谷に生育し、幼木はサワグルミが優占するような大規模な攪乱跡地で個体数は少ないながらも生育していた。こうしたカツラの分布特性は、実生による更新特性と他の共存種にはない萌芽による個体維持機構により決定される。

カツラの実生は、主に土壌の露出した場所で発生し、生存には照度を必要とするが、そのような環境が成立するためには立地条件を変えるほどの攪乱が必要となる。共存種に関しては、安定した土石流堆積地では耐陰性のあるシオジが優占し、沖積錐のような大規模攪乱跡地では先駆性の強いサワグルミが有利となる。このためカツラは、大規模攪乱跡地では成長の早いサワグルミの中に個体数は少ないが侵入し、また両者が優占するには適さないV字谷で発生する比較的大きめの攪乱跡地でも稀ながら実生により更新する(図28-a)。カツラは、溪畔林の中でも共存種の優占には適さない立地や共存種の優占林分に紛れて生育しているといえる。

しかしカツラは、一度定着すると萌芽により共存種よりも遙かに長い時間個体を維持できる。カツラの萌芽は、老化や個体の損傷、土壌浸食、光環境の変化などによって発生し、既にあった萌芽は空いた空間を他種にゆずることなく占有する。このため、共存種が枯死してもカツラは萌芽によりその立地を確保できる。

さらに長いスケールでは、通常安定している立地ではまた新たに大規模な攪乱が発生すると考えられており、森林の破壊と再生が繰り返される。それに対して、V字谷の様に比較的攪乱頻度の高い立地では、森林が完全に破壊されるような攪乱は発生しにくいと考えられる。このため、V字谷では、カツラが萌芽を発生させる機会も多く、また長期個体を維持するにも適した立地となる(図28-b)。こうしてカツラは、少ない個体数でも実生更新が可能となる攪乱サイクルに適合する機会を捕い、個体群を維持してきたのであろう。大山沢溪畔林のように広範囲に、数百年以上にわたり、溪流攪乱との相互作用により存続してきた溪畔林では、カツラが比較的多く生育しているものと思われる。

謝 辞

本研究をまとめるにあたって、多くの方々から多大なご支援をいただいた。横浜国立大学大学院環境情報学府の大野啓一教授には、植物の同定をはじめ植物社会学を基礎とした多岐にわたるご指導をいただいた。信州大学理学部の島野光司助教授には、現地での調査から本研究をまとめるまで、森林生態学を学ぶ上で重要となる、貴重なご指導をいただいた。埼玉県農林総合研究センター森林研究所の崎尾 均博士には、溪畔林およびカツラという樹木の研究を行うきっかけをいただき、奥秩父の大山沢溪畔林を調査地として提供していただいたうえ、終始貴重なご助言をいただいた。横浜国立大学大学院環境情報学府の菊池多賀夫教授には、溪畔域の地形に関して貴重なご意見をいただいた。同・環境情報学府の藤原一繪教授、持田幸良教授、小池文人助教授には本論をまとめる上で重要な多くのアドバイスをいただいた。建設環境株式会社の奥田重俊博士には植物の同定をはじめ多くのご助言をいただいた。

現地調査にあたっては、当時横浜国立大学植生生態工学研究室の池田 正、長岡総子、寺岡研悟、松間 充、下田彰子、川西基博、の各氏には多大のご援助を頂いた。同研究室の一澤麻子博士には終始あたたかい励ましをいただいた。親友の松田菜穂子、富阪恭子の各氏には不慣れな現地調査にもかかわらず心身削るご援助を頂いた。

また、山梨県森林総合研究所の各位には、本研究の継続と本論文の掲載にあたり、寛大なご配慮を頂いた。

以上の方々のご協力なくして、本研究を完成させることは不可能であった。これらの方々には心より厚くお礼申し上げます。本当に、ありがとうございました。

なお、本論文は、横浜国立大学大学院環境情報学府に提出した博士学位論文からまとめたものである。また、本論文の第4章は日本林学会誌第82巻、第6章は同誌第83巻に掲載された報告を引用したものである。

引用文献

- 赤松直子・青木賢人(1994) 秋川源流域ブナ沢におけるシオジ-サワグルミ林の分布・構造の規定要因- 地表攪乱と森林構造の関係について-。(小泉武栄編) 三頭山における集中豪雨被害の緊急調査と森林の成立条件の再検討, 東京学芸大学, 31-77.

- Ann, W.S. and Oshima, Y. (1996) Structure and regeneration of *Fraxinus spaethiana*-*Pterocarya rhoifolia* forests in unstable valleys in the Chichibu Mountains, central Japan. *Ecol. Res.*, 11:363-370.
- Basnet, K. (1993) Recovery of a tropical rain forest after hurricane damage. *Vegetatio*, 109:1-4.
- Bellingham, P. J., Tanner, E. V. J. and Healey, J. R. (1994) Sprouting of trees in Jamaican-montane forests, after a hurricane. *J. Ecol.*, 82:747-758.
- Bewley, J.D. and Black, M. (1994) *Seeds: physiology of development and germination*. 2th edition. Plenum Press, New York, 445pp.
- Bond W. J. and Midgley J. J. (2001) Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends Ecol. Evol.*, 16:45-51.
- Crow, T. R., (1988) Reproductive mode and mechanisms for self-replacement of northern red oak (*Quercus rubra*) -a review. *For. Sci.*, 34, 19-40.
- Crow, T. R. (1992) Population dynamics and growth patterns for a cohort of northern red oak (*Quercus rubra*) seedlings. *Oecologia*, 91:192-200.
- Duncan, R.P. (1993) Flood disturbance and the coexistence of species in a lowland podocarp forest, south Westland, New Zealand. *J. Ecol.*, 81: 403-416.
- Farmer, R.E. (1997) *Seed ecophysiology of temperate and boreal zone forest trees*. St. Lucie Press, Delray Beach, Florida, 253pp.
- Fenner, M. (1985) *Seed Ecology*. Chapman & Hall, London, 253pp.
- 藤本征司・俣野利一郎 (1994) カツラ稚幼樹の生育パターン—野外調査, 成長量および分枝様式—. 静大演報, 18:89-95.
- Griffin, J.R. (1971) Oak regeneration in the upper Carmel Valley, California. *Ecology*, 52: 862-868.
- Hara, M. (1987) Analysis of seedling banks of a climax beech forest: ecological importance of seedling sprouts. *Vegetatio*, 71:67-74.
- 長谷川 榮 (1984) 北海道における天然生海岸林の保全に関する基礎的研究—石狩海岸におけるカンワシ林の構造と更新—. 北大演報, 41(2):313-428.
- 堀田 満 (1974) 日本列島の原始的な植物. 「カラー自然ガイド 11」. 日本列島の植物, 保育社, 大阪, 112-121.
- 石井 醇 (1962) 関東山地奥秩父中津川地域の上部古生層. 秩父自然科学博物館研究報告, 11:1-21.
- Ito, S. (1993) Timing of sprouting in hamabiwa (*Litsea japonica* Juss.) growing in a coastal dwarf forest. *Bull. Kyushu University Forest*, 67:1-8.
- 伊藤 哲 (1996) 樹木の萌芽の生理的機能の解明による適正な森林動態制御に関する研究. 宮大演報, 13:1-76.
- 伊藤 哲・中村太士 1994 地表変動に伴う森林群集の攪乱様式と更新機構. 森林立地, 36:31-40.
- Ito, S. and Gyokusen, K. (1996) Analysis of the multi-stem clump structure of *Litsea japonica* Juss. growing in a coastal dwarf forest. *Ecol. Res.*, 11:17-22.
- Johnson, W.C., Burgess, R.L. and Keammerer, W.R. (1976) Forest overstory vegetation and environment on the Missouri River floodplain in North Dakota. *Ecol. Monogr.*, 46:59-84.
- Kalliola, R. and Puhakka, M. (1988) River dynamics and vegetation mosaicism: a case study of the River Kamajohka, northernmost Finland. *J. Biogeogr.*, 15:703-719.
- 紙谷智彦 (1986) 豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究 (II) 主要構成樹種の刈り株の樹齢と萌芽能力との関係. 日林誌, 68(4):127-134.
- Kaneko, Y., Takada, T. and Kawano, S. (1999) Population biology of *Aesculus turbinata* Blume: A demographic analysis using transition matrices on a natural population along a riparian environmental gradient. *Plant Species Biology*, 14:47-68.
- 榎根 勇 (1980) 「自然地理学講座全 5 巻 水門学」, 大明堂, 東京, 272pp.
- Keeley, J. E. (1992) Recruitment of seedlings and vegetative sprouts in unburned chaparral. *Ecology*, 73:1194-1208.

- Kikuchi, T. (1968) Forest communities along the Oirase valley, Aomori prefecture. *Ecological Review*, 17:87-94.
- Kikuzawa, K. (1983) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Can. J. Bot.*, 61:2133-2139.
- 木佐貫博光・梶 幹男・鈴木和夫 (1992) 秩父山地におけるシオジ林の林分構造と更新過程. *東大演報*, 88:15-32.
- 木佐貫博光・梶 幹男・鈴木和夫 (1995) 秩父地方の山地溪畔林におけるシオジおよびサワグルミ実生の消長. *東大演報*, 93:49-57.
- Koop, H. (1987) Vegetative reproduction of trees in some European natural forests. *Vegetatio*, 72:103-110.
- Kovalchik, B.L. and Chitwood, L.A. (1990) Use of geomorphology in the classification of riparian plant associations in mountainous landscapes of central Oregon, USA. *Forest Ecol. Managem.*, 33/34: 405-418.
- 小山浩正 (1998) シラカンバの発芽戦略. (IV)耐乾燥小種子有利仮説. *北方林業*, 50:276-280.
- Kruger, L. M., Midgley, J. J. and Cowling, R. M. (1997) Resprouters vs reseeders in South African forest trees: a model based on forest canopy height. *Functional Ecology*, 11:101-105.
- 前田禎三・吉岡二郎 (1952) 秩父山岳林植生の研究 (第2報). *東大演報*, 40:129-149.
- Malanson, G. P. and Westman, W. E. (1985) Postfire succession in Californian coastal sage scrub: the role of continual basal sprouting. *The American Midland Naturalist*, 113:309-318.
- 宮脇 昭・大場達之・村瀬信義 (1964) 丹沢山塊の植生. 丹沢大山学術調査報告書, 神奈川県, 75-79.
- Ohkubo, T. (1992) Structure and dynamics of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) stools and sprouts in the regeneration of the natural forests. *Vegetatio*, 101:65-80.
- Ohkubo, T., Kaji, M. and Hamaya, T. (1988) Structure of primary Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) forest in the Chichibu mountains, central Japan, with special reference to regeneration processes. *Ecol. Res.*, 3:101-116.
- Ohkubo, T., Tanimoto, T. and Peters, R. (1996) Response of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) sprouts to canopy gaps. *Vegetatio*, 124:1-8.
- Ohno, K. (1982) A phytosociological study of the valley forests in the Chugoku Mountains, south-western Honshu, Japan. *Jpn. J. Ecol.*, 32:303-324.
- Ohno, K. (1983) Pflanzensoziologische Untersuchungen über Japanische Flussufer- und Schluchtwälder der Montanen Stufe. *the Journal of Science of the Hiroshima University Series B, Div. 2 (Botany)*, 18:235-286.
- 大野啓一 (1986) 山地溪畔林. (宮脇 昭 編) *日本植生誌 関東*, 至文堂, 東京, 300-303. +付表.
- 大嶋有子・山中典和・玉井重信・岩坪五郎 (1990) 芦生演習林の天然林における溪畔林優占高木種—トチノキ, サワグルミ—に関する分布特性の種間比較. *京大演報*, 62:15-27.
- 大住克博 (1995) 個体群および個体の構造から読みとれるカツラの生態. 第106回 日本林学会講演要旨集, 日本林学会, p540.
- 大住克博 (1997) カツラ萌芽群の動態と親幹への依存. 第108回 日本林学会講演要旨集, 日本林学会, p146.
- 沖津 進 (1991) 本州中部山岳森林限界付近のダケカンバ萌芽株. *千葉大園学報* 44:141-146.
- 奥山春季 (1983) かつら. 「新訂増補 原色日本野外植物図譜 2 夏・高山植物」, 誠文堂新光社, p257.
- Peters, R. and Ohkubo, T. (1990) Architecture and development in *Fagus japonica*-*Fagus crenata* forest near Mount Takahara, Japan. *J. Veg. Sci.*, 1:499-506.
- Pons, T.L. (1992) Seed responses to light. In: Fenner, M. (ed.), *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Alden Multimedia Ltd, Trowbridge, 259-284.
- 酒井暁子 (1997) 高木性樹木における萌芽の生態的意味—生活史戦略としての萌芽特性—. *種生物学研究*, 21:1-12.
- Sakai, A., Ohsawa, T. and Ohsawa, M. (1995) Adaptive significance of sprouting of *Euptelea polyantra*, a deciduous tree growing on steep

- slopes with shallow soil. *Journal of Plant Research*, 108:377-386.
- Sakai, A., Sakai, S. and Akiyama, F. (1997) Do sprouting tree species on erosion-prone sites carry large reserves of resources? *Annals of Botany*, 79:625-630.
- 崎尾 均 (1993) シオジとサワグルミ稚樹の伸長特性. *日生態会誌*, 43:163-167.
- Sakio, H. (1996) Dynamics of riparian forest in mountain region with respect to stream disturbance and life-history strategy of trees. D. Sc. Thesis, Tokyo Metro. Univ., Tokyo.
- Sakio, H. (1997) Effects of natural disturbance on the regeneration of riparian forests in a Chichibu Mountains, central Japan. *Pl. Ecol.*, 132:181-195.
- 佐藤 創 (1988) 道南松前半島におけるサワグルミ林の構造と成立地形. *森林立地*, 30:1-9.
- 佐藤 創 (1992) サワグルミ林構成種の稚樹の更新特性. *日生態会誌*, 42:203-214.
- 清和研二・菊沢喜八郎 (1989) 落葉広葉樹の種子重と当年生稚苗の季節的伸長様式. *日生態会誌*, 39:5-15.
- Seiwa, K. and Kikuzawa, K. (1996) Importance of seed size for the establishment of seedlings of five deciduous broad-leaved tree species. *Vegetatio*, 123:51-64.
- Shimano, K. (2000) A power function for forest structure and regeneration pattern of pioneer and climax species in patch mosaic forests. *Pl. Ecol.*, 146:205-218.
- 島野光司 (2000) サイズ分布のべき乗関数モデルと森林樹木の更新動態の特性把握. *横浜国大環境研紀要*, 26:117-122.
- 園山 希・渡辺展之・渡辺 修・丹羽真一・久保田康裕 (1997) 針広混交林における林木種の萌芽特性と個体群動態. *日生態会誌*, 47:21-29.
- 鈴木時夫 (1949) 天竜川上流の温帯林植生に就いて. *技術研究 (東京営林局)*, 東京, 1:77-91.
- Sydes, C. and Grime, J.P. (1981a) Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. I. Field investigations. *J. Ecol.*, 69:237-248.
- Sydes, C. and Grime, J.P. (1981b) Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. II. An experimental investigation. *J. Ecol.*, 69:249-262.
- Tabata, H. (1966) A contribution to the biology of Japanese birches. *Memories of the college of science, University of Kyoto, series B*, 32(3):239-271.
- 高橋 清 (1994) 作物生産と植物生長調節物質. (石井龍一編) *植物生産生理学*. 朝倉書店, 東京, 145-164.
- 竹内虎太郎 (1975) 「緑化用樹木の実生繁殖法. <種子の扱い方と実生苗の仕立て方>」, 創文, 東京, 271pp.
- Tanaka, N. (1985) Patchy structure of a temperate mixed forest and topography in the Chichibu Mountains, Japan. *Jpn. J. Ecol.*, 35:153-167.
- 谷本丈夫 (1993) 萌芽によるブナの個体維持機構と立地環境. *森林立地*, 35(1):42-49.
- 館脇 操・辻井達一・遠山三樹夫 (1961) ブナ林帯北部の溪畔林. *日本森林植生図譜 (VII)*. 北海道大学農学部植物学教室, pp98.
- Verwijst, T. (1988) Environmental correlates of multiple-stem formation in *Betula pubescens* ssp. *tortuosa*. *Vegetatio*, 76:29-36.
- 渡辺定元 (1970) 北海道天然生林のサクセッションのパターンについて I. *北方林業*, 261:349-356.
- White, P.S. (1979) Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.*, 45:229-299.
- 山本良一 (1988) 成長. (増田芳雄編) *植物生理学入門*. オーム社, 東京, 125-172.
- 山本進一 (1987) 芽生えの定着様式. -実生の個体群統計学-. *北方林業*, 39:97-101.
- Zimmerman, J. K., Everham III, E. M., Waide, R. B., Lodge, D. J., Taylor, C. M. and Brokaw, N. V. L. (1994) Responses of tree species to hurricane winds in subtropical wet forest in Puerto Rico: implications for tropical tree life histories. *J. Ecol.* 82:911-922.

