

茨城県筑波におけるアカマツ林から シラカシ林への遷移過程の解析

山下 寿之* 林 一六**

An analytical study on the successional process from *Pinus densiflora* to *Quercus myrsinaefolia* stands in Tsukuba, Ibaraki Prefecture.

Toshiyuki Yamashita and Ichiroku Hayashi

論文目次

I 序 文	60	1. 筑波地区のアカマツ林の種類組成	64
II 調査地概要	61	2. アカマツ林内でのシラカシ種子の 発芽および実生の消失	67
III 方 法	63	3. 調査区内のシラカシ, コナラの分 散様式	70
1. 植生調査	63	4. アカマツ, シラカシの1年間の成長	72
2. アカマツ・コナラ・シラカシの生 育と分散状態の調査	63	5. シラカシの樹幹解析および成長予測	75
3. アカマツ林内でのシラカシ種子の 発芽および実生の消失速度調査	64	V 考 察	78
4. シラカシの樹幹解析	64	VI 謝 辞	79
5. 調査区内の地温と日射量の測定	64	引用文献	80
IV 結 果	64	Summary	82

* 筑波大学環境科学研究科

** 筑波大学菅平高原実験センター

I 序 文

人間の生活にとって森林が重要な機能を果たすことは、近年強く認識されてきている。このことは、最近の森林保護のシンポジウムや「緑の文明学会」などの設立となって現れているように思われる。それは人々の生活域の近くに森林を持つことが、生活の質を高める上で重要であると考えようになったからであろう。それではどのような森林を作るべきかという、現在これについて十分な理解が得られているとはいえない。それに答えるためには自然としての森林がどのような構造をもち、どのような動態を示すかについての知識が必要と考えられる。

本研究では、茨城県筑波地区の平地林を対象に、森林群落を構成している樹種（アカマツ・シラカシ・コナラ）の生活様式を比較することによって、人為干渉が加えられない状態では平地林群落がどのように変化していくかを予測しようと試みた。

これによって、都市近郊の自然林をいかに管理・育成していくかの指針を得ることを目指した。

シラカシ (*Quercus myrsinaefolia*) 林については、横山他¹⁾によってこれが関東地方の潜在自然植生と報告されて以来、数多くの研究報告がある。関東地方におけるシラカシ林の分布は、吉野²⁾、奥富・辻³⁾、奥富他⁴⁾、大場⁵⁾によって記載されている。生理・生態学の立場から可知・古川⁶⁾は、アラカシとシラカシの稚樹の乾燥に対する抵抗性の違いを明らかにし、遠藤・及川⁷⁾はシラカシ幼樹の冬季の光合成速度・蒸散速度について検討している。また高橋⁸⁾は、茨城県北部におけるシラカシ稚樹群の動態について述べ、永野・加藤⁹⁾は埼玉県平野部のアカマツ林内に生育するシラカシ幼樹が、アカマツと交代して優占種となることを述べている。

吉岡¹⁰⁾によれば、シラカシ自然林の水平分布の北限は茨城県北部から福島県南部にあるという。しかし、関東平野におけるシラカシ林の出現のしかたは、スダイジ林など他の自然林の分布と比較して、人為的な立地に多いことが指摘されている¹¹⁾。例えば、関東平野では、シラカシはケヤキと共に屋敷林、社寺林、並木林などとして昔から植栽されてきた場所に多い。現在アカマツ林内で数多く見られるシラカシは、これらの植栽されたシラカシを起源として二次的に成立した実生個体である。自然林としてのシラカシ林は、それに先行するアカマツ林やコナラ林からの遷移によって成立すると考えられる。

筑波地区のアカマツ林は、研究学園都市建設以前は林床植生の下刈りなど人為が加えられていた。しかし、近年労働力の高齢化やアカマツ材の需要の減少などによる生産意欲の低下に伴い、また1975年頃から起きた松枯れにより、放置されているアカマツ林が多くなっている。

本研究では、これらのアカマツ林内に生育し、遷移における次の優占種と考えられるシラカシについて、特に種子の発芽と幼樹の成長に焦点をあて、アカマツ林からシラカシ林への遷移過程を解析することを主要な目的とした。

Ⅱ 調査地概要

調査地である筑波研究学園都市は茨城県南部の北緯 $36^{\circ}5'$ 、東経 $140^{\circ}5'$ に位置し、海拔 20 m ~ 35 m の丘陵の一部で、面積約 2,700 ha からなる(図-1)。その大部分は台地上に広がる平

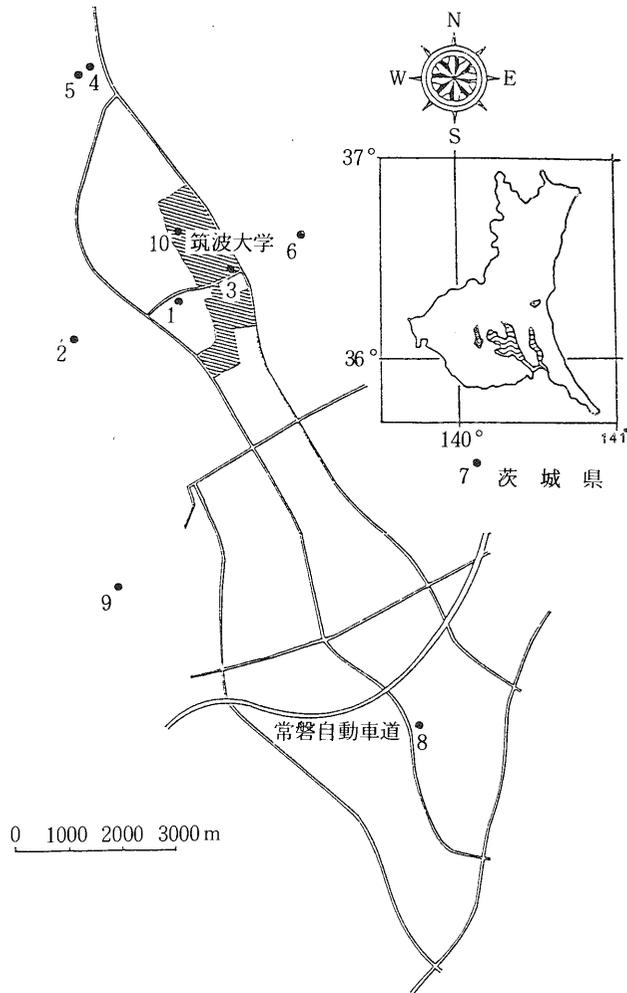


図-1. アカマツ林地調査地

● : 植生調査を行った場所

No.10は永久コドラートを設置した調査区。

担地形である。この台地は、関東一円に分布する下末吉台地の一部で、この地域では常総台地と呼ばれている。筑波研究学園都市付近の台地を構成する地層は第四紀系で、上位から関東ローム層、常総粘土層、竜ヶ崎砂礫層、下総層群となっている¹²⁾。土壌は一般に“淡色黒ボク土”と呼

ばれているもので、特にこの地域では“赤ノッポ”と呼ばれている¹³⁾。主な植生はアカマツ植栽林、クヌギーコナラ林、スダジイ林、シラカシ林、セイダカアワダチソウ群落、ススキ草原からなっている^{14,15)}。

筑波研究学園都市の気候は、年平均気温 14.0℃、年降水量 1274.8 mm (1985年1月～12月) 暖かさの指数 (W. I) は 115.4 で暖温帯に属する^{16,17)} (図-2)。

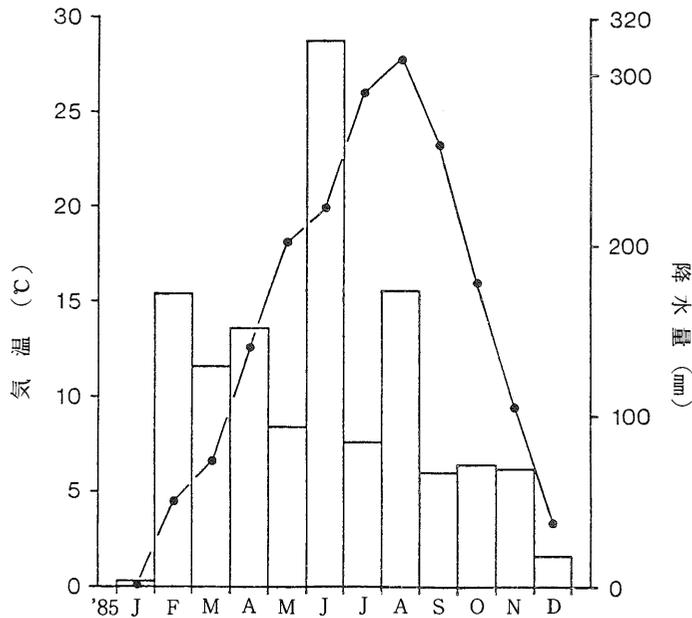


図-2. 筑波研究学園都市における月平均気温（折れ線グラフ）と月別降水量（棒グラフ）、
（筑波大学水理実験センター気象日報1985年観測による）

アカマツ林の植生調査は、筑波研究学園都市内の 10 カ所で行った（図-1）。植生調査を行ったアカマツ林No.1 からNo.10までの概要を以下に示す。

- No. 1. 松枯れの影響を受けた林分で、境界に植栽されていたスギの生育がよい。平均胸高直径 18.7cmで下刈りは行われていない。
- No. 2. 林床の下刈りが頻繁に行われた林分。平均胸高直径 20.9cm
- No. 3. 筑波大学構内自然保護緑地。人の手がほとんど入っておらず、アズマネザサの繁茂が目立つ。平均胸高直径 19.2 cm
- No. 4, No. 5, No. 6. 以前は林床の下刈りが行われていたと考えられるが、ここ数年は放置されている。平均胸高直径 13.6 cm～14.6 cm
- No. 7. 林床の管理は行われているが、その強度は弱い。アカマツの密度が高く、生育もあまりよくない。平均胸高直径 10.3 cm

- No.8. アカマツ林内にスギが植栽され、林床の管理も頻繁に行われている。平均胸高直径 16.2 cm
- No.9. 国立公害研究所圃場内。1977年まで下刈りが行われていたが、現在は放置されている。平均胸高直径 8.6 cm
- No.10. 筑波大学構内水理実験センター南側のアカマツ林。本研究の調査区。1979年まで下刈りが行われていた。平均胸高 11.8 cm

この No.10 のアカマツ林(約 4 ha)に 20 cm×20 cmの調査区を設けた。この林分は、1979年まで林床の下刈りが行われていたが、その後下刈りを中止し、ロープを張って人の出入りを制限している。このアカマツ林は植栽されたもので、樹齢およそ 30 年のアカマツからなる。アカマツの植栽密度は 2925 本/ha である。草本層の優占種はアズマネザサで、低木層にはヤマウルシ、サワフタギ、ヒサカキが多かった。また、林床には多くのコナラ、シラカシの芽生えがあったが、調査区のアカマツ林内には、母樹となるシラカシは存在しなかった。

Ⅲ 調査方法

1. 植生調査

筑波研究学園都市のアカマツ林について種類組成など基本的な構造を明らかにするために、枠法によるアカマツ林の植生調査を行った。調査は 1985 年 9 月に実施した。

先に述べた 10 カ所の調査地にそれぞれ 10 m×10 m のコドラートを設置し、その中に存在する植物を、高木層(5.0 m 以上)、低木層(0.6 m～5.0 m)、草本層(0.6 m 以下)に分け、以下の項目の測定を行った。

高木層 コドラート内に出現する各種の個体数と各個体の胸高直径

低木層 コドラート内に出現する各種の個体数

草本層 コドラート内に設置した 1 m×1 m の 5 個のサブコドラート内に出現する各種の被度と最大草高

2. アカマツ、シラカシ、コナラの生育と分散状態の調査

筑波大学構内の水理実験センター南側のアカマツ林(調査地番号 No.10 : 以下調査区と呼ぶ)に調査枠 20 m×20 m を設け、その中に出現するアカマツ、シラカシについて枠内の生育位置を図に記録し、各個体に識別番号を付けた。コナラについては、10 m×20 m の調査枠を 2 m×10 m のプロットに分け、同様の調査を行った。出現した個体について以下の項目を測定した。

アカマツ：樹高、胸高直径、測定月日 1985 年 2 月、10 月

シラカシ：樹高、分散状態、測定月日 1985 年 5 月、10 月

コナラ：樹高、分散状態、測定月日 1985 年 6 月、10 月

なお、調査区は 1979 年まで林床の下刈りが行われていたため、シラカシ、コナラは種子か

ら発芽した個体（実生個体と呼ぶ）と地下部から萌芽した個体（萌芽個体と呼ぶ）の両方を含んでいる。樹高は地表面から個体の最高の頂芽の位置までとした。

3. アカマツ林内でのシラカシ種子の発芽および実生の消失速度調査

本研究では、どれくらいのシラカシ種子が林内で発芽し、1年間で何個体が残存するかを知るために調査を行った。

実験で用いた種子は、筑波大学構内に植栽された母樹より、1984年10月20日、10月28日、11月5日、11月13日に採取した。これらを水洗し、虫害を受けていない種子を選び、1984年11月10日、11月20日に播種した。播種方法は、アカマツ林内にステンレス製のかご（32.3cm×25.3cm×5.0cm）を5個地面に埋め、その底にシラカシ種子を100粒ずつ合計500粒播種し、上から土をかけた。

発芽個体にはマークを付け、種子の発芽と実生の消失量をおよそ1週間毎に観察した。

4. シラカシの樹幹解析

調査区内のシラカシの齢構成、および樹齢と成長率との関係を知るために、1985年11月に樹幹解析を行った。樹幹解析に用いた実生個体は、調査区を設けたNo10のアカマツ林の調査区外に自生する樹高0.3m～5.0mの6個体である。伐倒した各個体を研究室に持ち帰り、地際から20cm毎に円板をとり、それぞれの円板を実体顕微鏡で観察し年輪を数え、円板の直径をノギスで測定した。

それをもとに樹高の成長を推定した。この結果を用いて、年間の樹高の成長と相対成長率を算出した。

5. 調査区内の地温と日射量の測定

調査区内の地下5cmに自記温度計（いすず電子式自記地中温度計1155型）のセンサーを入れ、1985年3月から9月まで測定した。

日射量はサンステーションを用いて、林内の9カ所で測定した。また、林外の日射量は理科系修士棟の屋上で測定した。

IV 結 果

1. 筑波地区のアカマツ林の種類組成

筑波研究学園都市にある10カ所のアカマツ林の植生調査の結果を表-1に示す。

高木層：調査した10カ所のアカマツ林の平均密度は18.9本/100m²、平均DBHは14.8cmであった。一方、クリは平均密度0.8本、平均DBHが6.6cm、コナラは同じく1.3本、9.3cmで生育していた。この両種の調査地への出現頻度はそれぞれ50%、20%であった。この他にヤマウルシ、スギ、ヒノキなどを含め全部で9種が高木層を構成していた。

低木層：低木層には10調査地点合計で36種、782個体が生育していた。クリ、コナラ、シラ

茨城県筑波におけるアカマツ林からシラカシ林への遷移過程の解析(山下ほか)

表一. 筑波学園都市周辺アカマツ林の種類組成表 調査区面積:10m×10m, M-DBH:平均胸高直径, M-SDR:全調査地の平均積算優占度, 出現本数:全調査地に出現した合計本数, 平均密度:100 m²当りの本数, 頻度:全調査地に対する出現調査地の割合

種名	出現本数	平均密度	M-DBH(cm)	頻度(%)
高木層 5.0 m以上				
アカマツ	189	18.9	14.8	100
コナラ	13	1.3	9.3	20
ク リ	8	0.8	6.6	50
ヤマウルシ	4	0.4	5.1	20
ス ギ	3	0.3	20.1	20
ヒノキ	2	0.2	11.4	10
ネムノキ	2	0.2	6.2	20
ハリエンジュ	1	0.1	7.0	10
シラカシ	1	0.1	13.5	10
低木層 0.6 m～5.0 m				
種名	出現本数	頻度(%)		
ク リ	50	100		
コナラ	111	100		
ガマズミ	113	90		
サワフタギ	23	80		
ヤマウルシ	131	70		
ヤマツツジ	161	70		
ウワミズザクラ	11	70		
ヒサカキ	17	60		
シラカシ	20	50		
ムクノキ	12	50		
ネムノキ	11	50		
ナツハゼ	28	40		
ムラサキシキブ	6	40		
ヤマウグイスカグラ	6	30		
ヤマコウバシ	4	30		
タラノキ	7	20		
ス ギ	5	20		
ハリエンジュ	13	20		
ニワトコ	8	20		
ウメモドキ	3	20		
ニシキギ	3	20		
イヌザンショウ	3	20		
ヤマザクラ	4	20		
コブシ	3	10		
ヤマグワ	3	10		
ヤマハギ	10	10		
ヒノキ	3	10		
カマツカ	3	10		
ツリバナ	3	10		
ヌルデ	1	10		
ゴンズイ	1	10		
アオキ	1	10		
イボタノキ	1	10		
ヒメウコギ	1	10		
ハシバミ	1	10		
ウツギ	1	10		

(表-1. 続 き)

草本層 0.6 m以下 種 名	M-SDR	種 名	M-SDR
アズマネザサ	87.35	ヒメジョオン	1.31
コナラ	20.64	ツ タ	1.27
ヤマツツジ	20.27	ウワミズザクラ	1.23
ノダフジ	16.02	ヤブラン	1.23
ヤマウルシ	15.39	ギンラン	1.22
ヤマノイモ	15.37	ハエドクソウ	1.11
ガマズミ	15.37	ヤマハギ	1.05
ヘクソカズラ	15.30	ツルウメモドキ	1.02
ノガリヤス	14.61	イヌザンショウ	0.97
チヂミザサ	14.30	キジムシロ	0.92
ススキ	9.39	ネムノキ	0.90
サルトリイバラ	6.03	ウメガサソウ	0.89
ネコハギ	5.52	ヌスビトハギ	0.87
ジャノヒゲ	5.29	イワハリガネワラビ	0.86
ノブドウ	4.98	ツリガネニンジン	0.84
シラカシ	4.96	ムラサキシキブ	0.80
シラヤマギク	4.94	ヨウシュヤマゴボウ	0.76
ヒサカキ	3.63	ヤマブドウ	0.76
ヒメワラビ	3.46	オトコエシ	0.64
ミツバアケビ	3.28	ヤマホロシ	0.63
アオツヅラフジ	3.28	ヤブマメ	0.62
テリハノイバラ	3.25	ヒメムカシヨモギ	0.61
ク リ	3.20	アキノキリンソウ	0.61
ヤマコウバシ	2.92	スイゼンジナ	0.60
ナワシロイチゴ	2.79	チゴユリ	0.58
サワフタギ	2.70	ゼンマイ	0.54
タラノキ	2.51	シシウド	0.50
ニシキギ	2.46	ヒノキ	0.47
エビヅル	2.41	オオバノトンボソウ	0.46
ヤマウグイスカグラ	2.37	ニガナ	0.42
ナツハゼ	2.27	タチツボスミレ	0.35
ウメモドキ	2.24	ヌルデ	0.33
ミツバツチグリ	2.24	コナスビ	0.26
ホソバヒカゲスゲ	2.08	オオチドメ	0.24
ヒメジソ	2.03	ドクダミ	0.22
コブナグサ	1.78	ワレモコウ	0.16
ムクノキ	1.76	サクラ属 S.P.	0.15
クサボケ	1.74	アキグミ	0.13
シロダモ	1.73	アカネ	0.09
オミナエシ	1.71	ヤブコウジ	0.08
アマチャヅル	1.44	イボタノキ	0.07
ス ギ	1.32	イチヤクソウ	0.06
クマヤナギ	1.32	サジガンクビソウ	0.05

カシなどの高木性の種を除くと、ガマズミ、サワフタギ、ヤマウルシ、ヤマツツジなどが70～90%の高い頻度で見られた。これに常緑性のヒサカキを加えた5種が、このアカマツ林の基本的な低木層構成種である。林床にはシラカシ、コナラの幼樹が生育していたが、下刈りをしていない場所でも4m以上の幼樹は少なかった。

草本層：草本層は全部で 86 種が生育していたが、人為の加わり方によって、出現種が異なっていた。まず、人為のほとんど加わっていない群落 (No. 3, No. 5, No. 9) では、アズマネザサが優占していた。また、蔓性植物 (ツタ、ノダフジ、ヤマノイモ、ヘクソカズラなど) が林縁部を覆い、さらに高木層にまで達している場合もあった。その他に、ヒサカキなどの耐陰性の強い木本の稚樹が見られた。

林床の下刈りが頻繁に行われている所では、木本種はあまり見られず、イネ科の草本が優占していた。特に、ススキ、ノガリヤス、チヂミザサなどが多かった。

以上のように、筑波地域のアカマツ林の積類組成面の特徴は高木層にアカマツ、低木層にガズミ、サワフタギ、ヤマウルシ、ヤマツツジ、ヒサカキを持ち、草本層にアズマネザサをもつものであることがわかる。

本研究の調査区である No. 10 の群落をみると、表-2 に示すように、高木層はアカマツで、低木層はヤマウルシ、ガズミなどが多数出現する。すなわち、本調査区の植生は、少なくとも種組成上は、筑波研究学園都市域のアカマツ林の典型とみなすことができる。また林床植生についても、6 年前まで林床の下刈りが行われていた影響が見られるが、木本の萌芽個体や新たに定着した実生個体 (特にコナラ) が多く出現する。

2. アカマツ林内でのシラカシ種子の発芽および実生の消失

1984 年 11 月 20 日に調査区のアカマツ林内に 500 粒のシラカシ種子をまいたところ、1985 年 5 月 11 日から 10 月上旬にかけて約 20 % (99 粒) の種子が発芽した (図-3)。このうち、もっとも発芽数の多かったのは、5 月から 6 月にかけてで、42 粒であった。また、その時の平均地温は 19 °C であった (図-4)。

一方、実生の消失は 1985 年 5 月から 9 月にかけて起こり、27 個体が枯死した。もっとも消失数の多かったのは、6 月から 7 月にかけてで、8 個体であった。

消失の原因は野ネズミによる食害と枯死である。このうち、野ネズミの食害による消失は全体の 42 % で、5 月から 7 月に多く見られた。実生の消失に関与していた野ネズミは、筑波大学農林学系草野忠治教授の御教示によれば、アカネズミ (*Apodemus speciosus*) であった。一方、枯死による消失は 7 月から 9 月に多く見られた。この期間中の林内の相対日射量は 9.8 % ~ 6.6 % であった (表-3)。

1985 年 10 月現在、生存している実生は 75 個体で、発芽した個体の 76 %、播種粒数の 15 % に相当する。東京都三鷹市のコナラ林で行われた Matsuda¹⁸⁾ の実験によれば、林床に落下したコナラ種子の 20 % が 1 年目の生育期間を全うしたとされている。

表-2. 調査区アカマツ林内の種類組成表 調査面積10m×10m
M-DBH: 平均胸高直径, M-SDR: 平均積算優占度

種名	出現本数	M-DBH(cm)	
高木層			
アカマツ	28	11.8	
低木層	出現本数		出現本数
ヤマウルシ	27	サワフタギ	2
コナラ	23	ヤマツツジ	2
ガマズミ	11	ムクノキ	1
シラカシ	5	ヤマコウバシ	1
ク リ	4	ウワミズザクラ	1
ヒサカキ	4	ウメモドキ	1
ヤマウグイスカグラ	4		
草本層	M-SDR		M-SDR
コナラ	100.0	ナワシロイチゴ	4.2
アズマネザサ	86.4	シラカシ	4.1
ガマズミ	51.4	クマヤナギ	3.7
チヂミザサ	25.4	ニガナ	2.8
ヒサカキ	23.7	ツルウメモドキ	2.5
ジャノヒゲ	22.3	ノコンギク	2.5
ヤマウルシ	21.5	ギンラン	2.5
ヤマツツジ	20.8	ノブドウ	2.3
ススキ	13.1	テリハノイバラ	2.2
ヤマノイモ	13.0	ヒメジョオン	2.1
サルトリイバラ	10.9	オトコエシ	2.0
ノガリヤス	10.4	ヤマコウバシ	1.7
ネコハギ	10.0	ウメガサソウ	1.6
ヤマブドウ	7.6	タチツボスミレ	1.5
ヤブラン	6.8	オオチドメ	1.3
ヤマハギ	6.8	ナツハゼ	1.1
ノダフジ	6.7	ミツバアケビ	1.1
ヘクソカズラ	6.5	オミナエシ	1.0
アキノキリンソウ	6.1	オオバノトンボソウ	1.0
サワフタギ	5.3	アオツズラフジ	0.8
エビヅル	4.9	サジガンクビソウ	0.5
ヤマウグイスカグラ	4.5		

表-3. アカマツ林内の日射量

測定月日	林外	林内	相対日射量
	(W・hrs / m ² ・day)		(%)
1985年 5月	4981	550	10.9
7月	2687	263	9.8
9月	2752	182	6.6
11月	2157	167	7.7

茨城県筑波におけるアカマツ林からシラカシ林への遷移過程の解析(山下ほか)

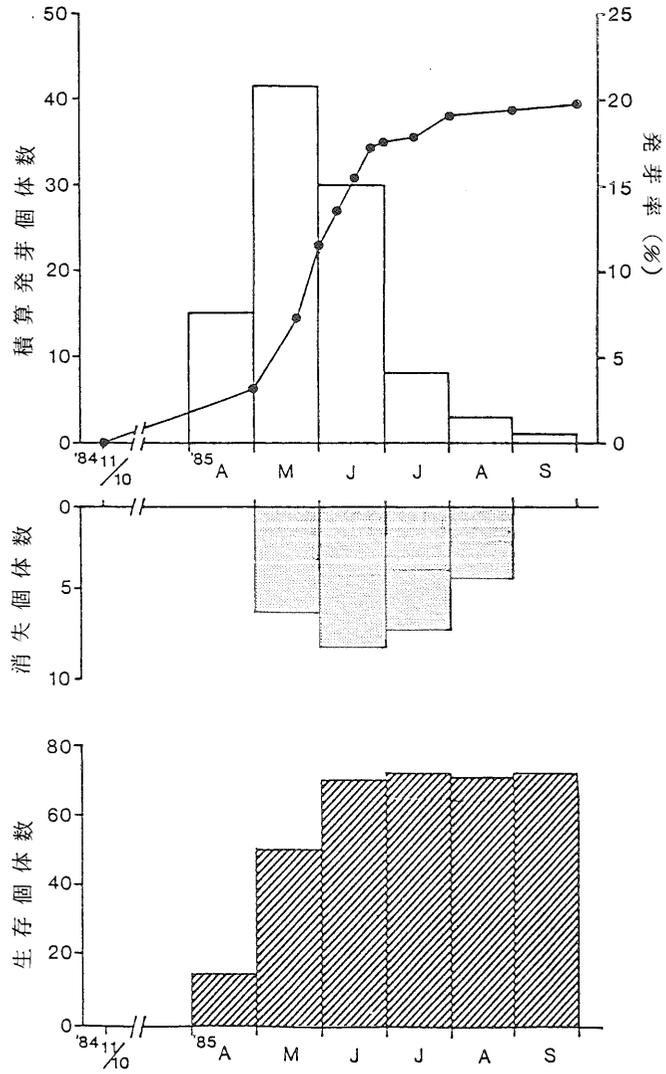


図-3. アカマツ林内におけるシラカシ種子の発芽率と実生の消失数および生存数, (上)月別発芽数(棒グラフ)と種算発芽率(折れ線グラフ), (中)月別消失実生数, (下)月別生存実生数

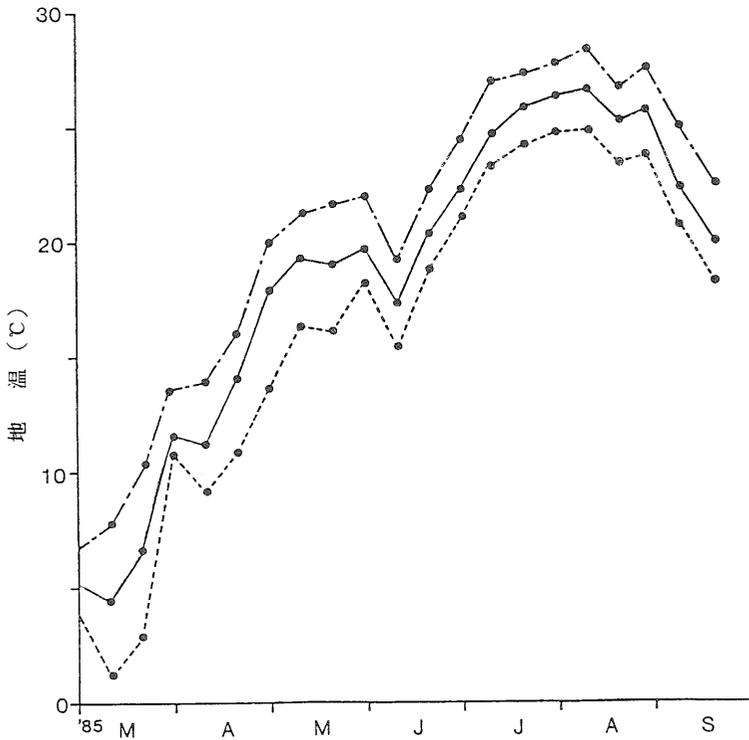


図-4. 調査区アカマツ林内の地温. 地下5cmに自記記録地温計のセンサーを設置し, 1985年3月から9月まで測定した. 平均地温(——), 最高地温(---), 最低地温(.....)

3. 調査区内のシラカシ、コナラの分散

調査区(20m×20m)内に平均樹高0.64mのシラカシ幼樹が202個体, 調査区の半分の面積(20m×10m)内に0.37mの平均樹高をもつコナラ幼樹が457個体存在していた(図-5, 6)。調査区におけるシラカシ, コナラの分散様式を把握するためにMorishita¹⁹⁾の分布集中度指数 I_{δ} (an index of dispersion of individuals) を用いて検討した(図-7)。

また, I_{δ} の値が1から有意にはずれているかどうかは, 以下の式で求めた F_0 と $F_{\infty}^{-1}(\alpha)$ (α は有意水準, 本研究では $\alpha = 5\%$ とした)と比較して検討した。

$$F_0 = \frac{I_{\delta}(N-1) + q - N}{q - 1} \dots\dots\dots (1)$$

N : 総個体数, q : 方形区数

その結果, シラカシの分散度を示す I_{δ} は1から有意な差が認められ, 集中分布の傾向を示した。集中班の大きさは 1 m^2 と小さく, 集中班のランダム分布の傾向がみられた。

コナラの方も I_{δ} は1から有意な差が認められ, 集中分布ということが出来る。集中班の大きさは 10 m^2 で, 集中班内の分布は規則的になっている。

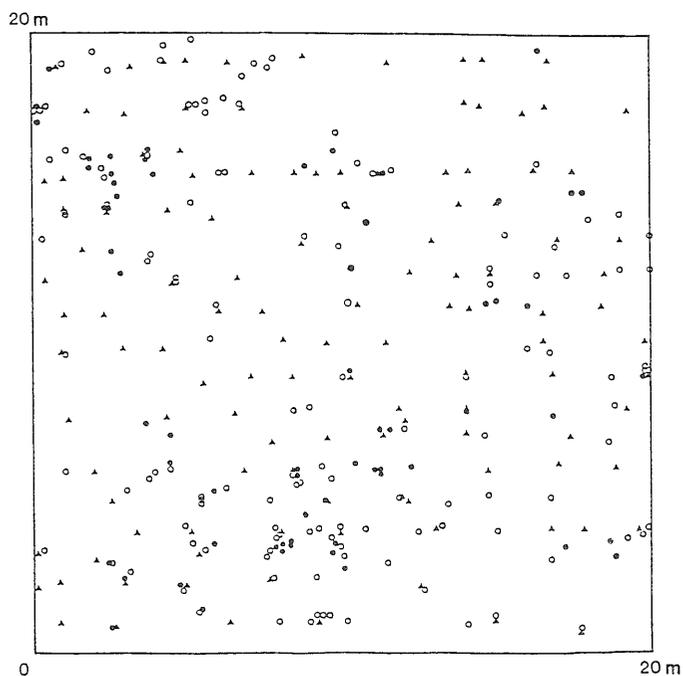


図-5. 調査区内のアカマツおよびシラカシ幼樹の分散図.
個体数はアカマツ117個体(▲), シラカシの実生67
個体(●), シラカシの萌芽135個体(○)

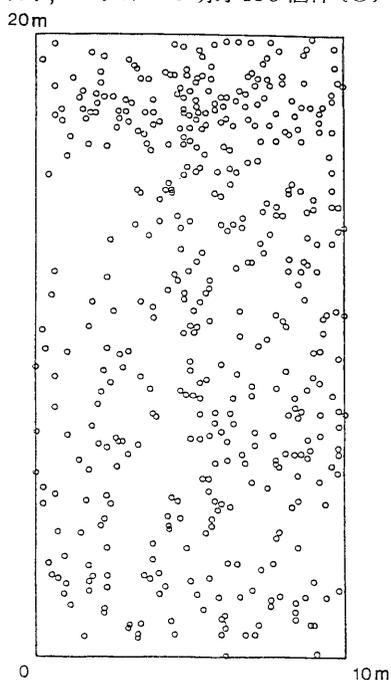


図-6. 調査区内のコナラ幼樹の分散図.
個体数は457(○)

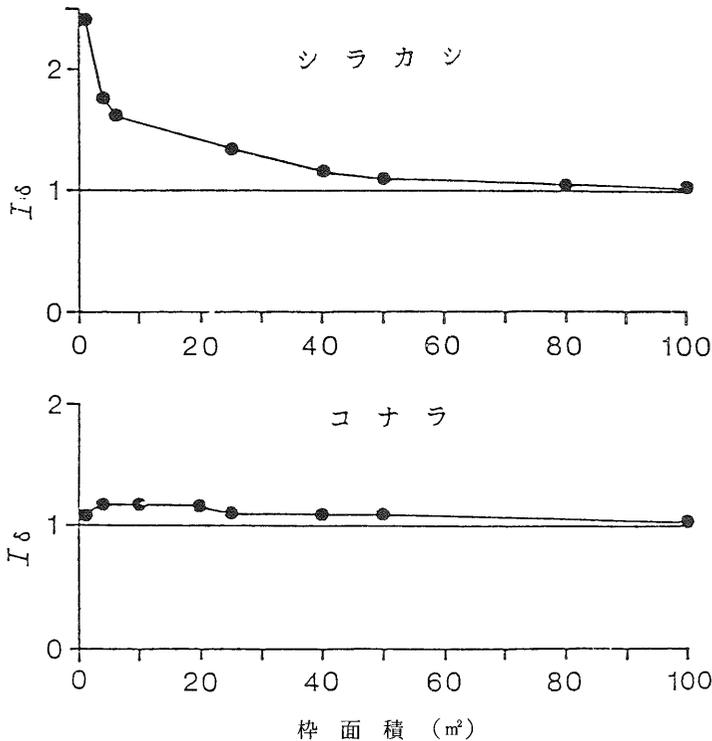


図-7. 調査区におけるシラカシ・コナラの分布様式

これらのことは、林内の幼樹の分布がランダムでなく、種子散布の際に動物による貯食行動が大きな役割を果たしていることを予測させるものである。また、コナラの場合は集中班の面積に対する実生の密度が高かったためであると考えられる。

4. アカマツ・シラカシの1年間の成長

アカマツは調査区内にある117本のうち7本が1985年中に枯死した。図-8および図-9には、枯死木を除く110本についての樹高およびDBHのヒストグラムを示した。1985年2月の平均樹高は10.0m、平均DBHは11.6cmであった。一方、同年10月の平均樹高は10.5m、平均DBHは11.8cmであった。2月から10月までの成長を、アカマツの1年間の成長と仮定すると、1年間に0.2cm肥大成長し、0.5m伸長したことになる。また、アカマツ110個体の平均相対成長率(RGR)は0.049 yr⁻¹であった。

筑波における6地点のアカマツ林と埼玉県本庄市の2地点のアカマツ林において測定した、高木層の個体数密度(N:本数/10m×10m)とその平均胸高直径(D)の関係を図-10に示した。この関係式は、次式によって近似される。

$$N = 110 e^{-0.11D} \dots\dots\dots (2)$$

すなわち、高木層の平均胸高直径が増すと、個体の枯死によって密度が指数関数的に減少することがわかる。

茨城県筑波におけるアカマツ林からシラカシ林への遷移過程の解析(山下ほか)

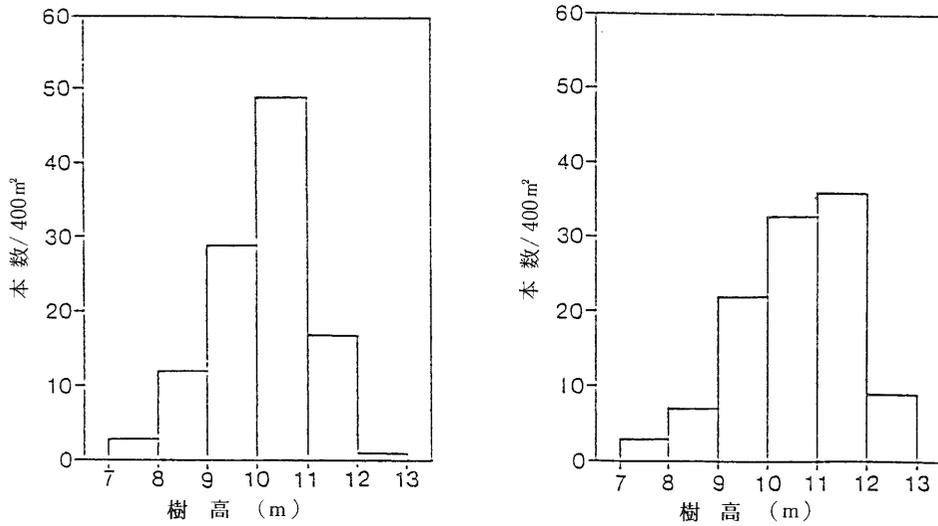


図-8. 調査区内のアカマツの1985年2月(左:平均樹高 10.04 m)と10月(右:平均樹高 10.55 m)の樹高ヒストグラム

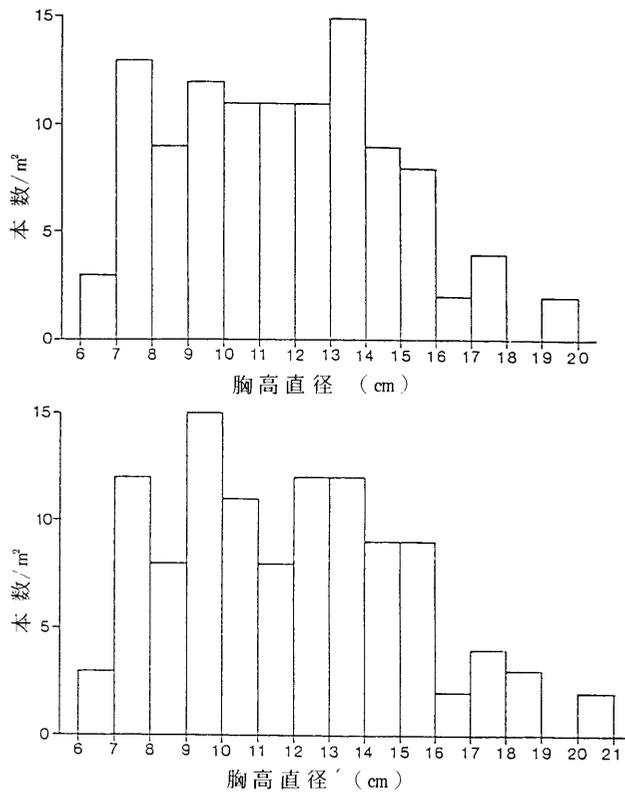


図-9. 調査区内のアカマツの1985年2月(上:平均DBH 11.6 cm)と10月(下:平均DBH 11.8 cm)の胸高直径ヒストグラム

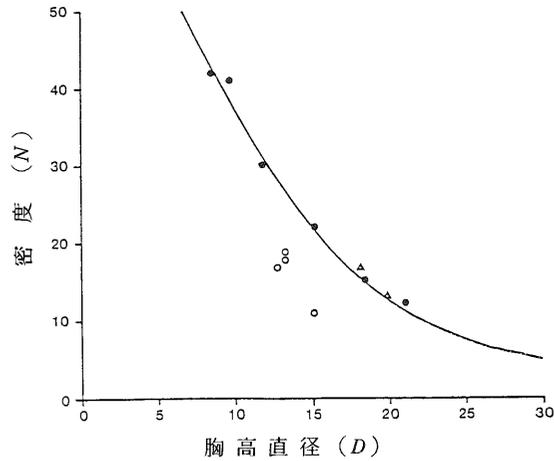


図-10 アカマツ林内高層木の平均胸高直径(cm)と密度(本/100m²)の関係
 ●：筑波地区，▲：埼玉県本庄市，○：筑波地区の松枯れ影響を受けた林分.

シラカシは調査区内に202本あり、そのうち1984年から1985年の間に13個体が枯死、あるいは落葉後に萌芽再生した。図-11にこれら13個体を除く189個体の樹高ヒストグラムを示した。この189個のうち、67個体は種子から直接生育した実生個体であった。

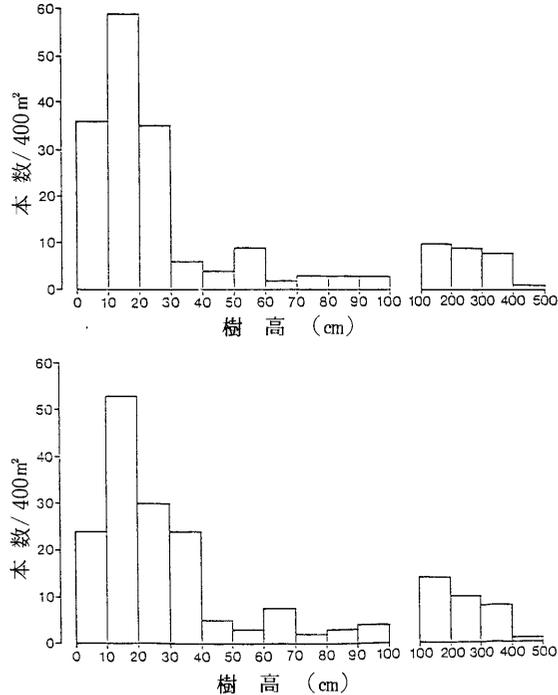


図-11. 調査区内シラカシ幼樹の1985年5月(上:平均樹高54.1cm)と10月の(下:平均樹高61.5cm)の樹高ヒストグラム

シラカシの平均樹高は1985年5月には54.1 cm, 同年10月には61.5 cmであった。1985年5月の測定時には, シラカシはちょうど葉の展開前であった。この時の樹高を前年10月の樹高と同じとみなすと, シラカシは1年間に平均7.6 cm, 最高51 cm伸びたことになる。また, 相対成長率をアカマツと同様に求めると, 0.193 yr^{-1} となる。竹中²⁰⁾によれば, 5%に被陰した条件下でのシラカシのRGRは 0.12 yr^{-1} であった。

コナラは10 m × 20 mの調査区内に457個体存在した。調査区面積の半分に当たる5個の2 m × 10 mのプロットに, コナラは235個体存在し, そのうち8個体が枯死したので227個体を調査した(図-12)。

1985年6月の平均樹高は33.1 cm, 同年10月の平均樹高は37.0 cmであった。しかしコナラでは6月の調査時にはすでに葉が展開しており, 伸長している個体も見られたので, 6月から10月にかけての成長とみなすことはできなかった。

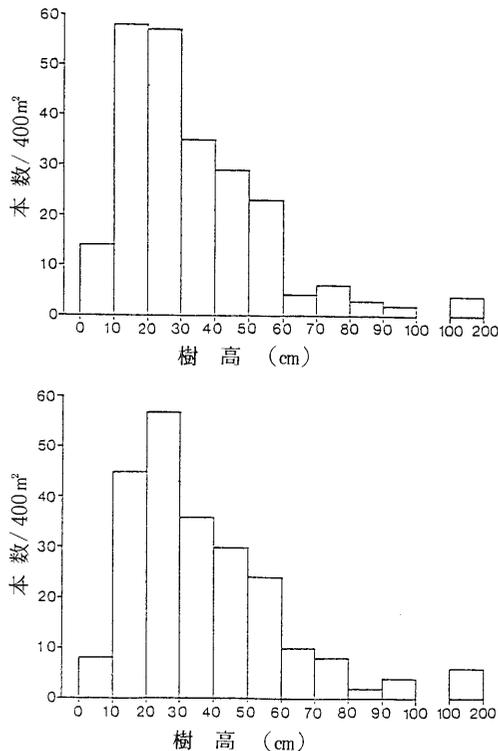


図-12. 調査区内コナラ幼樹の1985年6月(上:平均樹高33.1 cm)と10月(下:平均樹高37.0 cm)の樹高ヒストグラム

5. シラカシの樹幹解析による成長予測

シラカシ幼樹の樹幹解析を行った結果, 大個体では1年間に平均30 cm伸長し, 根元直径は0.2 cm肥大したことになる(図-13)。しかし, 小個体では1年間に5~10 cmしか伸長しなかった(表-4)。

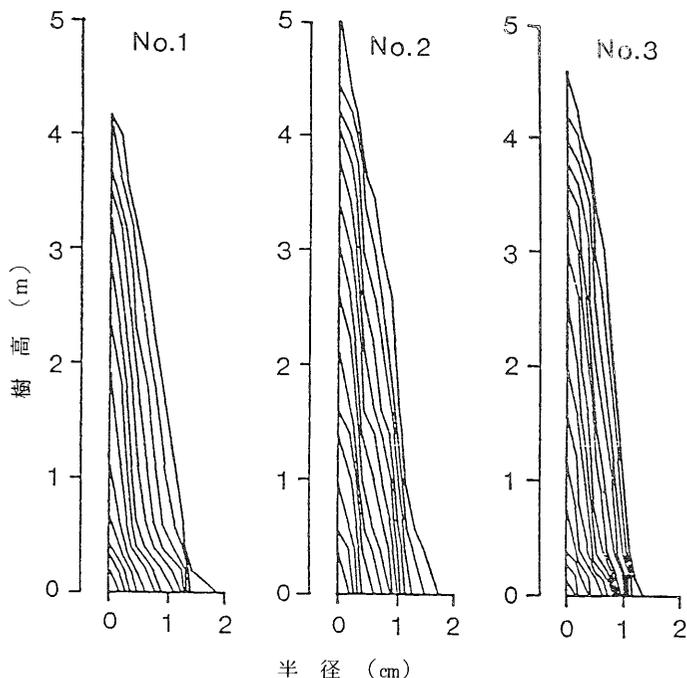


図-13. アカマツ林内のシラカシ幼樹の樹幹解析

表-4. アカマツ林内のシラカシの樹幹解析

樹 齢	No. 4	No. 5	No. 6
	樹 高(cm)	樹 高(cm)	樹 高(cm)
1	10	10	9
2	15	20	14
3	20	25	26
4	24	30	
5	30	34	
6	40	37	
7	47		
根元直径(cm)	0.58	0.42	0.25

アカマツ林内でのこの成長が穂積・篠崎²¹⁾のロジスティック式に従うものと仮定して、最小二乗法を用いて各パラメーターを計算すると次式のようになった。

$$h(t) = 476.2 / (1 + 22.8 e^{-0.42t}) \dots\dots\dots (3)$$

t : 発芽後の年数 (樹齢)

$h(t)$: t における樹高(m)

この式が示すように、このアカマツ林内ではシラカシの最大樹高は4.76 mであって、それ以上成長していない(図-14)。すなわち、現在のアカマツ林内の環境が続く限り、林床のシラカシはアカマツの林冠に達することができないと思われる。この推測は、他の10カ所のアカマツ林において、5 mを越すシラカシ個体がきわめて少ないという事実からも支持される。

次に(3)式を用いて、種子から発芽したシラカシ実生の樹高から樹齢の推定を行った。

図-15は調査区内に存在する67個体の実生の齢構成を示したものである。調査区において、樹高のもっとも高い実生個体(4.6 m)は15年生と推定された。

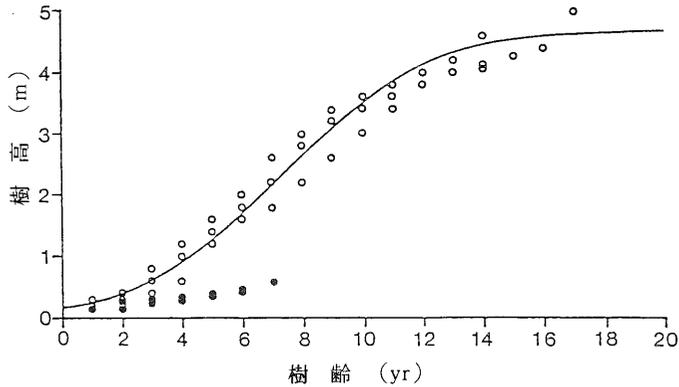


図-14. シラカシの樹幹解析の結果に基づく樹高の成長
 図中の曲線は(3)式による。
 ○はNo. 1～No. 3の個体を、●はNo. 4～No. 6の個体を示す。

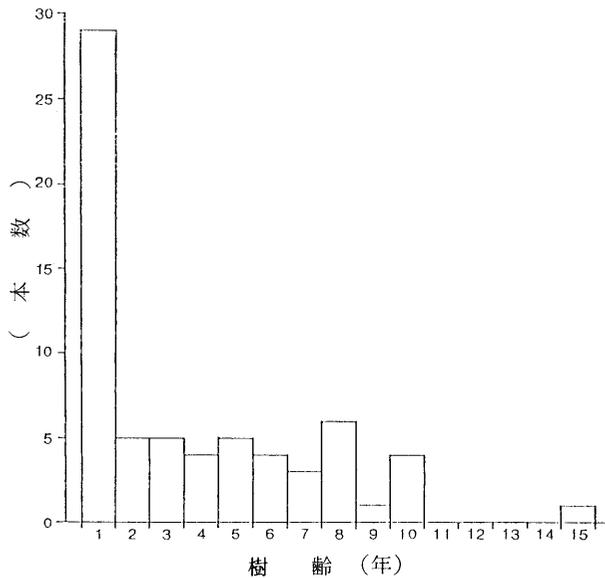


図-15. 調査区内シラカシ実生個体群の推定齢構成
 1年生個体には当年生個体も含む

V 考 察

植物群落は特定の環境に対応した特定の種類の組み合わせ、すなわち種類組成を持つ。筑波研究学園都市のアカマツ林の種類組成は、前述のように、高木層をアカマツが占め、低木層をガマズミ、サワフタギ、ヒサカキ、ヤマウルシが優占し、林床に多数のコナラ、シラカシの幼樹を含むという組成面の特徴をもっていた。このような構造をもった群落は、林床のコナラ・シラカシの成長によって、やがてコナラ林あるいはシラカシ林へと変化していくものと思われる。

ところで、上記の種類組成をもつ群落が成立するためには、まずシラカシやコナラの種子散布が行われなければならない。シラカシとコナラの種子は殻斗果(acorn)であり、重力散布型種子である。調査したアカマツ林では、母樹が近くにないにもかかわらずシラカシ・コナラの実生が生育していた事実から、動物が種子の散布に関与している可能性が考えられる。動物が種子散布に関与していることについてはPearson²²⁾、Mellanby²³⁾の報告がある。また、長野県菅平において、カケスがミズナラの種子をアカマツ林に運ぶことが中村²⁴⁾によって報告されている。筑波においても、カケスやネズミの生息が観察されており、シラカシやコナラの種子散布にこれらの動物が関与しているものと思われる。

こうしてシラカシの種子がアカマツ林に到達しても、その後発芽し、生育しなければシラカシ林への遷移は起こらない。アカマツ林林床に到達した種子はどのように発芽し、幼樹として定着するのだろうか。

筑波研究学園都市周辺において、シラカシ種子の成熟は10月下旬から11月上旬にかけて起こった。前述の実験結果から明らかなように、アカマツ林内に散布された種子の約15%が実生として定着している。したがって、1年生のシラカシ実生29本が現に存在している調査区内への種子散布量は、およそ193粒であったと推定できる。実生として定着できなかった164のシラカシ種子や実生は、ネズミに食べられたり、病虫害によって枯死したものと考えられる^{25,26,27,18,28,29,30)}。

アカマツ林床におけるシラカシ実生の成木までの成長過程は、前述のようにロジスチック式によって近似できる。(3)式から明らかなように、このアカマツ林内の環境下ではシラカシの“最大樹高”は4.76mと推定され、この環境が持続する限り、シラカシはこれ以上成長しないと考えられる。しかし、ロジスチック式で得られたこの“最大樹高”がシラカシの生育期間中変化しないと考えるのは適切ではない。なぜなら、シラカシ幼樹が生育しているアカマツ林の環境条件(例えば光条件)はアカマツの成長とともに変化するからである。すなわち、環境の改善と共にロジスチック式の“最大樹高”の値は増加すると考えるほうが自然である。

このような現象は、すでに成立している森林内に別の樹木が発芽・生育する際に、しばしば起こるものと思われる。発達した森林内部の環境条件下では、林床に発芽した幼樹の成長は制限され、その樹種が遺伝的にもっている最大樹高にまで到達しないことが多い。そして、この環境条件が上層木の成長と林冠の疎開に伴って改善されると、林床で成長する樹木の最大可能樹高や成

長率も増加すると考えられる。

たとえば、アカマツ林内に生育した5mのシラカシ幼樹を樹幹解析し、その樹高成長を最小二乗法を用いてロジスティック式にあてはめてみると、(3)式に示したように最大値は4.76mとなった。すなわち、シラカシは本来樹高25mに達する樹種であるが、このアカマツ林の環境下では約5m以上にはなれないのである。林床にたくさんあるシラカシ幼樹は、アカマツ林が現在の環境を保つかぎり、約5mで成長を停止し、その状態で待機していると考えられる。

いわゆる seedling bankとはこういう状態を指すものと思われる。しかし、上層のアカマツも成長しつづけると、自己間引きなどによって個体の枯死が起こる。この結果、林冠の疎開などによって林内には新しい環境が形成され、シラカシは再び新しい最大可能樹高に向かって成長を開始する。この林冠の疎開は、図-10に示したように、構成個体の平均胸高直径の成長に伴う個体密度の減少の過程で必然的に起こる。

この密度減少過程は林分全体としては連続的な現象であるが、局地的にみると個体の枯死は非連続的な現象である。上層木の枯死によって、その樹冠直下の局地的な光環境は急激に改善される。この際、ギャップ内に生育しているシラカシの再成長が開始されるだろう。このような過程を繰り返しながらシラカシはアカマツの林冠に到達するというのが、アカマツ林からシラカシ林への遷移の具体的なイメージである。

以上が、本調査地におけるアカマツ林内でのシラカシの成長に関する推論である。

しかし現実には、都市近郊のアカマツ林が長期間自然のまま放置されることはなく、この間様々な人為が加えられることであろう。そして、その人為干渉の質と強さによって、アカマツ林は様々な種組成をもつ森林群落に変化すると予想される。例えば、アカマツ林の上層を形成する樹木を全部伐採すると、コナラ、クヌギ、クリなどの萌芽林をへて、落葉広葉樹林(コナラ・クヌギ林)が成立するであろう。また上層のアカマツのみを択伐すれば、コナラ林をへてシラカシ林への移行が早まるだろう。もし、その場の樹木を根まですべて除去すると、ススキ草原をへて再びアカマツ林が成立するであろう。このように、アカマツ林からの遷移の方向は人間の管理の質と強さによって様々に変化するので、まず目標とすべき理想的な森林の姿を定め、それに向かって適切な管理技術を用いるべきであろう。

VI 謝 辞

本研究を行うにあたり、筑波大学生物科学系・岩城英夫教授、及川武久助教授、農林学系・中村 徹助手、生物科学系技官・小泉 博氏、環境科学研究科技官・腰塚昭温氏をはじめとする陸域生態研究室の皆さんには、貴重な御助言を頂いた。そして、調査区設置、種子の発芽実験にあたり、筑波大学農林技術センター苗畑管理事務所・内田煌二氏、大坪輝夫氏には多大な御助言を頂いた。以上の方々に対し、心から謝意を表したい。

引 用 文 献

- 1) 横山光雄・井手久登・宮脇 昭. 1967. 筑波地区における潜在自然植生図の作製と, 植物社会学的立地診断および緑化計画に対する基礎的研究. 研究学園都市における緑化計画. pp. 20. 日本住宅公団宅地事業部.
- 2) 吉野みどり. 1968. 関東地方における常緑広葉樹林の分布. 地理学評論, 41 : 674-694
- 3) 奥富 清・辻 誠治. 1975. 多摩地方における暖温帯自然林の植物社会学的研究. 東京農工大学演習林報告, 12 : 67-81.
- 4) ———・————・小平哲夫. 1976. 南関東の二次林植生. コナラ林を中心として. 東京農工大学演習林報告, 13 : 55-65.
- 5) 大場達之. 1986. シラカシ林ふたたび. 群落研究, 3 : 8-14.
- 6) 可知直毅・古川昭雄. 1985. 暖温帯北部縁辺部における常緑広葉樹の物質生産的特性と環境適応. 昭和59年度文部省科学研究費研究報告書 : 1-12.
- 7) 遠藤明男・及川武久. 1985. 生育光条件を異にするシラカシ幼樹の冬季の光合成. 蒸散特性. Jap. J. Ecol., 35 : 123-131.
- 8) 高橋孝之. 1982. シラカシ実生の確立過程に及ぼす温度と光の効果. 茨城大学大学院理学研究科修士論文.
- 9) 永野 巖・加藤静江. 1985. 埼玉東部平野におけるシラカシ林の遷移をめぐって. 群落研究, 2 : 15-25.
- 10) 吉岡邦二. 1956. 東北地方森林群落の研究. 第5報. カシ林北限地帯の森林植生. 福島大学理科報告, 5 : 11-23.
- 11) 前田禎三. 1985. シラカシ林が関東平野の原植生かをめぐって. 群落研究, 2 : 3-7.
- 12) 菅野三郎・鈴木淑夫・佐藤 正・藤井 隆・猪郷久義・青木直昭・本間久英・増田富士男. 1976. 筑波研究学園都市付近の地質. 筑波の環境研究, 1 : 1-9.
- 13) 永塚鎮男・大羽 裕. 1980. 稲敷台地における淡色くろぼく土(赤ノッポ)とくろぼく土(黒ノッポ)の成因. 筑波の環境研究, 5 A : 61-65.
- 14) 中村 徹・滑川 均・趙 賢一. 1980. 筑波学園都市および周辺の現存植生図. 筑波の環境研究, 5 A : 111-113.
- 15) ———・中村厚彦. 1982. 筑波学園都市および周辺の現存植生図. 筑波の環境研究, 6 : 135-142.
- 16) 筑波大学水理実験センター気象日報. 1985. (未発表資料).
- 17) 吉良竜夫. 1948. 温量指数による垂直的な気候帯のわかちかたについて. 寒地農学, 2 : 143-173.

- 18) Matsuda, M. 1985. Studies on the early phase of the regeneration of a Konara oak (*Q. serrata* Thunb.) secondary forest II. The establishment of current-year seedlings on the forest floor. Jap. J. Ecol., 35 : 145-152.
- 19) Morishita, M. 1959. Measuring of the dispersion of individual and analysis of the distributional patterns. Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E(Biol), 2 : 215-235.
- 20) 竹中明夫. 1986. シラカンの生理生態. 群落研究, 3 : 1-7.
- 21) 穂積和夫・篠崎吉郎. 1963. 植物生長のロジスチック理論. 吉良竜夫編. 植物生態学(2). 生態学大系, 2上 : 272-304. 古今書院. 東京.
- 22) Pearson, P. G. 1959. Small mammals and old field succession on the piedmont of New Jersey. Ecol., 40 : 249-255.
- 23) Mellanby, K. 1968. The effects of some mammals and birds on regeneration of oak. J. Appl. Ecol., 5 : 359-366.
- 24) 中村浩志. 1984. ミズナラ林をつくるのは誰か. カケスとミズナラの不思議な関係. アニマ, 140 : 22-27.
- 25) Shaw, M. W. 1968. Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales. III Acorn losses and germination under field condition. Ecol., 56 : 647-660.
- 26) 甲斐重貴. 1984. 暖帯性広葉樹の特性と施業に関する研究. 宮崎大学農学部演習林報告, 10. pp. 130.
- 27) Matsuda, M. 1982. Studies on the early phase of the regeneration of a Konara oak (*Q. serrata* Thunb.) secondary forest. I. Development and premature abscissions of Konara oak acorns. Jap. J. Ecol., 32 : 239-302.
- 28) Tagawa, H. 1979. An investigation of initial regeneration in an evergreen leaved forest. II. Seedfall, seedling population, survival and age distribution of seedlings. "Vegetation und Landschaft Japans", Bull. Yokohama Phytosoc. Soc. Japan, 16 : 379-391.
- 29) Kanazawa, Y. & Nishikata, S. 1976. Disappearance of acorns from the floor in *Quercus crispula* forests. Jap. For. Soc., 58(2) : 52-56.

SUMMARY

An analytical study on the successional process from *Pinus densiflora* to *Quercus myrsinaefolia* stands was carried out in Tsukuba, Ibaraki Prefecture, Japan.

Measurements of the growth of *P. densiflora* trees and *Q. myrsinaefolia* seedlings were made in a stand of *P. densiflora*.

Germination rate of the seeds of *Q. myrsinaefolia* was also determined in the same stand.

1. The *P. densiflora* stand included *Castanea crenata*, *Quercus serrata* and *Cryptomeria japonica* in the tree layer, and *Viburnum japonica*, *Rhus trichocarpa* and *Rhododendron obtusum* in the shrub layer. *Pleioblastus chino* was the dominant species in the herb layer, which included 38 species.

2. Mean diameter at breast height (DBH), mean tree height and tree number density (number of trees per 20 m × 20 m) of *P. densiflora* in the experimental stand were 11.6 cm, 10 m and 117, respectively.

3. Average growth of *P. densiflora* from February to October was 0.5 m in tree height and 0.2 cm in DBH. The relative growth rate (RGR) of tree height was 0.049 per year.

4. Seed germination rate of *Q. myrsinaefolia* in the *P. densiflora* stand was 20%. About 30% of the seedlings germinated from the sown seeds disappeared due to grazing by voles and decay during June to October 1985.

5. Height growth and RGR of the *Q. myrsinaefolia* seedlings was 7.6 cm and RGR 0.193 per year, respectively. Relative light intensities under the canopy of *P. densiflora* were 6.6–11.0%.

6. According to the stem analysis of the saplings of *Q. myrsinaefolia* in the *P. densiflora* stand, the height growth of this species was expressed by the following equation:

$$h(t) = 476.2 / (1 + 22.8 e^{-0.42t})$$

where t is years after germination and $h(t)$ is height at t .

This equation suggests that the maximum sapling height of *Q. myrsinaefolia* is about 5 m under the condition of reduced light intensity in the *P. densiflora* stand.