

DB  
1453  
1225  
HG

常緑広葉樹林域における  
高木性カシ類の個体群動態

図	図
	平成
	年
	月
	日

田 内 裕 之

## 目 次

序 論 .....	4
1 研究の目的.....	4
2 研究の背景.....	4
3 研究の方針.....	5
3.1 成熟林の構造・動態とカシ類の位置づけ .....	5
3.2 攪乱後の遷移過程から見たカシ類の動態 .....	6
3.3 カシ類の生理生態的特徴.....	6
4 研究の構成.....	7
5 用語の定義等 .....	8
第1章 カシ成熟林の構造 .....	10
1 試験地および研究方法.....	10
1.1 試験地の概要 .....	10
1.2 調査方法.....	10
1.3 解析方法.....	11
2 結果.....	12
2.1 林分構造.....	12
2.2 DBH分布.....	13
2.3 ギャップの構造.....	15
2.4 空間分布.....	17
3 考察.....	20
第2章 成熟林におけるカシ類の個体群動態 .....	25
1 試験地の概要および調査方法 .....	25
1.1 試験地の概要 .....	25
1.2 調査方法.....	25
1.3 解析方法.....	26
2 結果.....	27
2.1 林分概要.....	27
2.2 空間分布.....	28
2.3 林内の光環境 .....	29
2.4 種子（堅果）生産.....	31
2.5 落下堅果と実生の定着 .....	33
2.6 閉鎖林冠下における実生・稚樹の成長.....	35

3 考察.....	37
第3章 二次林におけるカシ類の成長 .....	40
1 試験地及び調査方法 .....	40
1.1 冷水試験地.....	40
1.2 五女木第2試験地.....	40
2 結果.....	41
2.1 伐採後初期の成長動態（冷水試験地） .....	41
2.2 25年間の樹木の成長 .....	45
3 考察.....	46
第4章 林内でのカシ類稚樹の成長様式 .....	51
1 試験地及び調査方法 .....	51
1.1 試験地 .....	51
1.2 光環境の測定 .....	51
1.3 林内植栽試験 .....	51
2 結果.....	52
2.1 二次林内の光環境.....	52
2.2 植栽木の成長量変化 .....	54
2.3 樹型の変化と枯死率 .....	54
3 考察.....	57
第5章 カシ類実生の定着特性 —共存種との関係— .....	59
1 試験区および試験方法.....	59
1.1 試験区の設定 .....	59
1.2 試験方法.....	59
2 結果.....	61
2.1 シュート出現 .....	61
2.2 実生の生存と成長.....	63
2.3 バイオマスアロケーション .....	65
3 考察.....	67
第6章 カシ類実生の定着特性 —カシ類内の種間差— .....	69
1 試験および調査方法 .....	69
2 結果.....	69
2.1 実生の定着.....	69

2.2 実生の成長.....	71
2.3 形態の特徴.....	72
3 考察.....	75
総合考察 .....	77
要 旨 .....	82
終わりに .....	84
引用文献 .....	85

## 序 論

### 1 研究の目的

本研究の目的は、常緑広葉樹林において、その主要な構成種である高木性カシ類の個体群が維持されるメカニズムを明らかにすることである。

そのために、常緑広葉樹林帯内の成熟林および二次林に試験地を設定し、カシ類に注目しつつ、個体群の構造や動態に関する調査を行う。成熟林では、大面積試験地における立木の直径・樹高・位置等の調査から個体のサイズ・分布構造を、また堅果生産・実生発生量、実生・稚樹の生死・成長調査からその更新初期の動態を把握する。二次林では、伐採後の実生・ぼう芽の初期成長を調査し、攪乱後の森林群落の更新動態を解明する。また、林床への植栽実験や被陰下での播種実験によって、カシ類およびそれと共存する樹種の生存率や成長量などの種間差を明らかにする。これによって、カシ類の生態的特性を明確にする。

樹木は、さまざまな環境条件において機能する生態的特性を組み合わせながら、生育地の環境に適応し、他種との競争を経て成長し、ある群落内での構成種となり、時には優占種となる。ここでは、カシ類およびそれらと共存する樹種が、どのような場合に群落の優占種となったり消失したりするかを明らかにした後、それらの種の生態的地位が群落内で変化していく原因を、因果論的に説明することを試みる。

これらの結果をもとに、さまざまな樹種が共存する常緑広葉樹林の中で、カシ類が個体群を維持しているメカニズムを考察する。

### 2 研究の背景

東アジアの温帯－亜熱帯域には、シイ属 (*Castanopsis* spp.) やカシ類 (アカガシ亜属, evergreen *Quercus* spp.) の高木が優占する常緑広葉樹林 (照葉樹林) 帯が広がる。わが国では、この森林帯は南西日本低山帯を中心に広がり、通称シイ・カシ林とも呼ばれ、特に内陸部に発達する。九州においては、常緑広葉樹林帯は海岸部から標高 700m 位までに分布する。宮脇 (1981) によると、沿岸部低山帯にはシイ・タブノキ林 (トベラースダジイ亜群団) が分布し、高木種はスダジイ・マテバシイ・ヤブニッケイ・タブノキに代表される。やや内陸の低山地帯には、シイ・カシ林が広く分布し、スダジイのほかウラジロガシ・イチイガシ・アカガシなどのカシ類が混交する。標高が高い常緑広葉樹林帯上部には、アカガシ林が分布し、時にモミなどの針葉樹を含む。

この様に、九州の大部分の地域は常緑広葉樹林帯に含まれるが、天然林の多くは既に人間活動によって攪乱されている。現在では、人手の入っていない原生状態を保った森林は社寺の境内林、溪谷地帯の急斜面や急峻な山地にしか残存していない (Numata et al., 1972; 宮脇, 1981)。

天然林の多くは第2次世界大戦後の拡大造林政策により、スギ・ヒノキ林へと人工林化された。ところが、近年になって広葉樹材の需要が高まり、一方で水源かん養・土砂流失防備等、森林に対する公益的機能が一層期待されるようになり、天然林の保全・管理手法の新たな確立が求められている。過去において、常緑広葉樹林は薪炭林としてしか扱われておらず、昭和30年代まで続いた薪炭林施業時代に、三善（1959）がシイ・カシ類の更新や施業法についての研究を行った後、常緑広葉樹林の天然更新の仕組みや維持管理に関する研究はなされていなかった。

近年、自然撓乱と森林の更新動態に関する研究が重要視されるようになってきた（中静・山本, 1987）。樹木の個体群が維持されるには、どのような自然撓乱が有利もしくは不利に作用しているかを明らかにすることが必要である。加えて、伐採のような人為撓乱に対する個体群の反応を把握しておくことも重要なことである。特にカシ類は有用広葉樹として位置づけられ、潜在的な需要が高い。木材生産を目的とする森林では、伐採つまり比較的大きな人為撓乱がその動態に大きな影響を与え、通常自然撓乱体制下とは異なる再生動態（遷移）を示すに違いない。定期的に伐採を行い利用・管理する場合に、撓乱後のカシ類を含めた遷移系列を理解することは、森林管理技術の根本に関わることで、その技術改善のために大きく寄与するはずである。

一方で、従来から研究例の多い成長特性や耐陰性などの生理生態的特性を整理しておくことも重要である。カシ類については三善（1959）が、これら特性の一部を明らかにしたが、種間差や生態的意義を検討するまでに至っていない。

高木性カシ類においては、以上のような研究が少なく、個体群の維持メカニズムという観点からは殆ど行われていなかった。このような背景のもとに、既存の研究成果をふまつつ、次のような研究方針をたてる。

### 3 研究の方針

#### 3.1 成熟林の構造・動態とカシ類の位置づけ

近年、研究手法の変化・発展に伴い、森林（群落）動態や個体群動態の解明のために様々なアプローチがなされるようになった。ギャップによる更新が、森林の構造やその維持に大きな影響を与えることが指摘されて以来（Watt, 1919）、ギャップ形成やそれを引き起こす撓乱が、林分構造の異質性を促進し、それが森林群落の種多様性を維持している可能性がある」と議論されてきた（Whitmore, 1978; Bormann and Likens, 1979; Nakashizuka and Numata, 1982; Naka, 1982; Koop and Hilgen, 1987）。そして、自然撓乱が森林の更新に重要な役割を果たすことが明らかになってきた（例えば White, 1979; Denslow, 1980a; 中静・山本, 1987）。実際にそれらを証明するためには、樹木の寿命に相当する数100年以上の長期にわたる観察（モニタリング）が必要であるが、世界においてこれほど長期間モニタリングがなされた例はない。森林の研究では、ある時点での群落構造、数年程度の動態（結実量・実生の生存率・成長量等）から、その森林の世代交代の仕組みを推論する方法が一般的である。これらの推論を評価（検証）する意味か

らも、モニタリングサイトを設置し、長期間観察することが重要で、構成種の個体群動態および群落の動態を把握するためには、大面積の試験地が必要である（中静, 1991）。日本でもこの考えをもとに、針広混交林（芝野ら, 1996）、落葉広葉樹林（Masaki et al., 1992）、常緑広葉樹林（神崎, 私信）等に大面積長期モニタリングサイトが設置されてきた。

成熟した常緑広葉樹林については、僅かながらその構造に関する研究（Kohyama, 1986; Rao et al., 1990）や、動態に関する研究（Naka, 1982; Naka and Yoda, 1984; Naka and Yoneoka, 1984）がある。しかし、種多様性が高い森林において、構成種ごとのサイズ分布・空間分布・更新様式に関する種間差を調べた研究は殆どない。カシ類の個体群動態に関して、Omura et al.（1978）がシイ・カシ二次林におけるカシ個体群の構造を明らかにした。また常緑カシの発芽や実生成長に関する研究（Takenaka, 1986; 山下・林, 1987; Matsubara and Hiroki, 1989; Tripathi and Khan, 1990; 小野・菅沼, 1991）もあるが、カシ類内の種間差や、カシ類と共存する種の間の差を比較して種の位置づけを明確にした例はない。

本研究では、成熟林におけるギャップ調査・毎木調査・数年間の実生や稚樹の成長様式などのデータセットから、主要構成種の更新パターンを類型化し、カシ類の動態と他種のそれとを比較しながら、常緑広葉樹林の群落動態におけるカシ類の位置づけを図る。なお、ギャップ構造・樹木のサイズや分布構造を測定した試験地は、将来常緑広葉樹林の動態研究の成果が検証出来るようにデザインされた大面積試験地である。

### 3.2 攪乱後の遷移過程から見たカシ類の動態

大規模攪乱によって植物群落が破壊され、再び発達する過程が、植生遷移を把握するために研究されてきた。大規模攪乱後の植生遷移様式は、攪乱直後に存在する種（初期構成種）の組成によって大きく左右され（Egler, 1954; Finegan, 1984）、数種類の遷移モデルが提唱されている（Connell and Slatyer, 1977; Finegan, 1984; Osawa, 1992）。これらのモデルは、裸地化された場所での森林再生を考える際に重要な情報を提供してくれる。

森林群落の動的平衡を維持する上で、風などによる倒木がギャップを形成するような小規模攪乱と、土砂崩れや山火事のように大面積の裸地化を起こすような大規模攪乱とが、どの様に関係し合っているのかは、未だ十分に解明されていない。本研究では、成熟林で得られた通常のギャップ体制下での更新様式の調査結果と、伐採後における森林再生過程（遷移）の調査結果とを比較し、小規模攪乱と大規模攪乱との関係について考察を行う。

### 3.3 カシ類の生理生態的特徴

野外での観察的調査にはおのずと限界がある。そこで、実験的に播種・植栽した個体を使って、生理生態的な特徴を明確にすることを試みる。

斉一でない森林の環境下で、種がその実生の定着や初期成長のために、異なった環境条件を必要としていることは、森林群落の種多様性の維持に寄与する（Grubb, 1977; Ricklefs, 1977; Denslow, 1980b; Orians 1982）。例えば、光条件は植物の生存にとって大きな要因であり、耐陰

性の違いによってパイオニア種（遷移初期種）と遷移後期種に区分される（Hartshorn, 1980）ように、光条件が変われば同じ場所に異なる種が生育することになる。また、特に亜熱帯から熱帯地域において、同じ遷移段階に優占種となりうる多数の種が出現する理由は、環境が寒・温帯より多様であるために、各種が定着できる好適サイトが存在するからであろうとされている（Brokaw, 1987; Lawton and Putz, 1988）。自然攪乱後の再生動態については、ギャップ形成が引き起こす光環境の変化に対する成長特性を通じて、多くの研究が行われている（Denslow, 1980b; Swaine and Whitmore, 1988; Brokaw and Scheiner, 1989; Whitmore, 1989; Yamamoto, 1992）。いくつかの研究は、種の更新様式を明らかにする手段として、実生動態を把握することに精力を注いできた（例えば Matsuda, 1985）。しかし常緑広葉樹林においては、共存したり同一の遷移グループ内に属すると考えられている種群について更新様式に関する生態的特性の種間差が明らかにされていない。

生態的特性として重要な耐陰性に関して、光強度に対する形態的・生理的な反応を明らかにする研究が数多くなされてきた（例えば, McLeod, 1989; Matsuda, et al., 1989）。多くの研究が実生期の耐陰性や成長反応について考察しているが、殆どの場合 1 成長期の結果に基づいていたり、異なる種群（パイオニア種対遷移後期種等）を比較している。カシ類については、被陰・土壤水分・温度に対する発芽・実生定着期の成長反応を、他の共存種と比較した例がある（Rao, 1988; Khan and Tripathi, 1989）。しかし、カシ類は堅果中に多量の養分を含んでいるため、発芽後ある期間はその養分を使って生存する可能性が高い。そのため、カシ類の実生の定着に関する生態特性を把握するには、発芽から初期成長段階に入るまでの数年以上の動きを観察する必要がある。一方、常緑広葉樹林構成種のコジイ（Tagawa, 1979）やイチイガシ（小野・菅沼, 1991）においては、発根後シュートを地上に伸ばしたものの、葉を展開しない実生が存在する。このような生態的特徴が、種の生存に対してどのように有効なのかを検討することも重要である。

樹木の生活史における実生定着期の動態の重要性は広く認識されてきたが、似たような生活史を取ると考えられている種群の中で、各種が示す特性がそれぞれの種の生存にどのように有効なのか、また種ごとの特性差と種間の共存関係についてはあまり検討されていない。種の共存や種多様性の維持メカニズムを解きあかす鍵になるであろう、これらの特性について考察を行うことも必要である。

#### 4 研究の構成

第 1 章では、九州内陸部における常緑広葉樹林の実態を明らかにするため、カシ類が林冠を構成している成熟林に 4ha の試験地（宮崎県西諸県郡綾町、綾試験地；図 1）を設定し、構成種毎の直径分布や空間分布（サイズ別の面的な分布）等を求めた。そのうえで、各種の更新パターンを考察し、カシ類と他種との比較・類型化を行う。第 2 章では、成熟林（鹿児島県大口市五女木、五女木第 1 試験地）におけるカシ類の堅果生産量や実生・稚樹の生存・成長パターンについて、カシ類内の種間差や他種群との相違を明らかにする。第 3 章では、伐採後の二次林



(鹿児島県大口市冷水, 冷水試験地; 同市五女木, 五女木第2試験地)の成長過程を調査することにより, 常緑広葉樹林の遷移パターン及びカシ類の初期成長過程を明らかにする。

第4~6章では実験的手法によりカシ類およびそれと同様な更新パターンを取るとみられる種の発芽様式, 実生・稚樹の成長特性を詳細に把握し, これらを比較検討する。特に第4章では, 植栽実験(熊本県熊本市森林総合研究所九州支所内実験林, 立田山試験地)により稚樹の生育特性の種間差を, 第5, 6章では播種実験(熊本県熊本市森林総合研究所九州支所内苗畑)により発芽・実生定着様式の種間差について解析する。これらの結果をもとに, カシ類個体群の生態的特性, 更新動態(生活史特性)を整理し, 高木性カシ類が, 常緑広葉樹林の中でどのように個体群を維持しているかを総合考察する。

## 5 用語の定義等

本研究で用いる用語を以下のように定義する。

樹木個体に関する名称は以下のとおりとする。

- 立木(tree) : DBH  $\geq$  5cm, H  $\geq$  1.3mの幹を持つもの
  - 林冠木(canopy tree) : 樹冠が林冠層に達しているもの
  - 林内木(subcanopy or suppressed tree) : 樹冠が林冠層に達していないもの
- 幼木(small tree) : DBH < 5cmの幹をもつもの
- 稚樹(sapling) : H < 1.3m, 1年生以上の個体
- 実生(seedling) : H < 1.3m, 当年生芽生え

本研究では, それぞれの幹の水平的・垂直的位置関係の解析を行っているため, 同一株(個体)由来で, 高さ1.3m以下で分枝しているものを別立木とし, そのうちぼう芽由来のものはぼう芽幹(sprout)とした。

林冠構成種(canopy species) : 林冠木を持つ樹種

ギャップ : 林冠が空いた真下の部分のうち, Runkle (1981) の定義に従い「林冠と林冠孔隙下の再生層との深度(高低差)が10m以上ある箇所」とする。

種名は宮脇・奥田(1978)に従った。

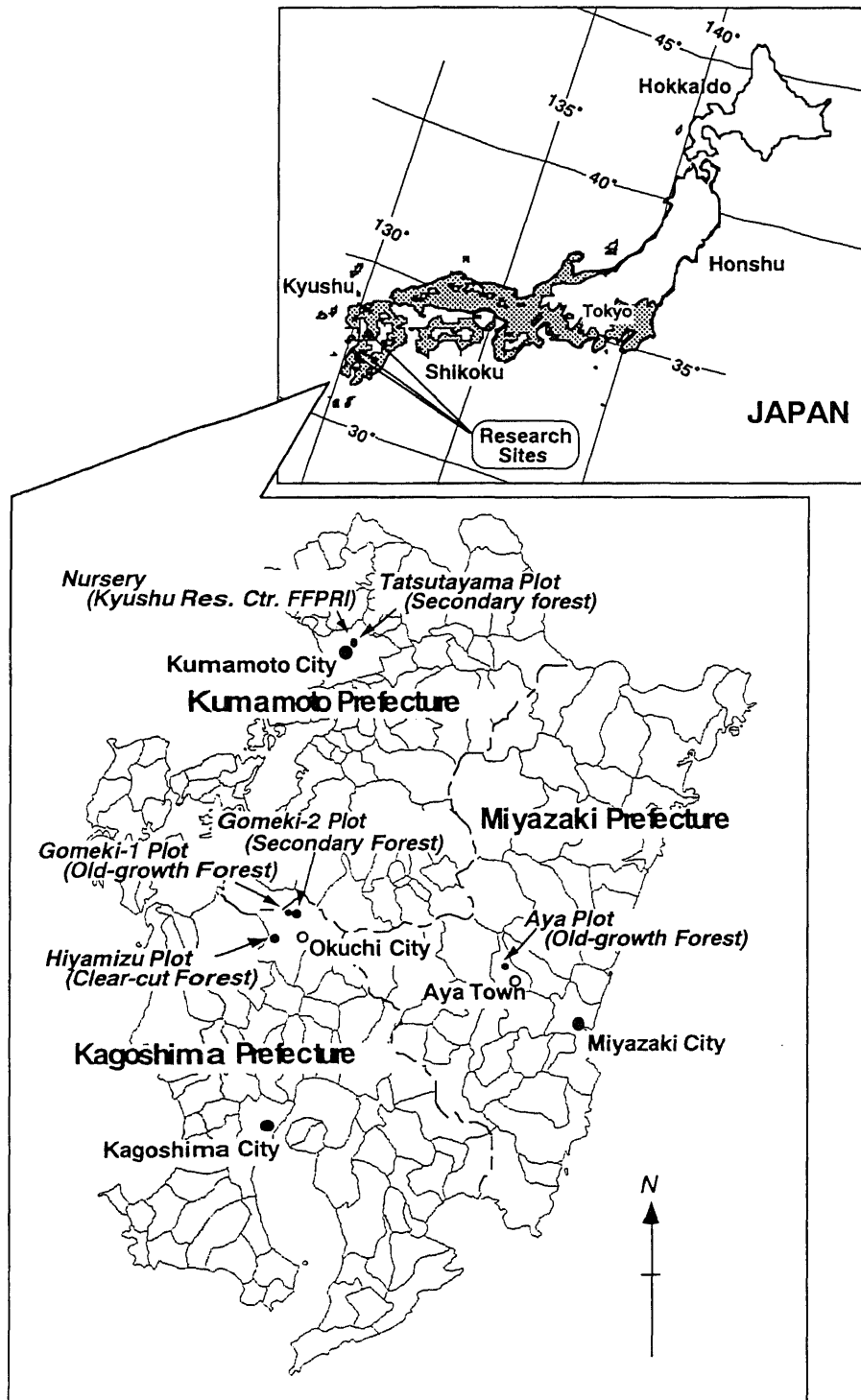


Fig.1. Location of the study sites, Kyushu, southwestern Japan. Evergreen broad-leaved forest is distributed potentially in dotted area of the upper map.

図 1 試験地の位置

## 第1章 カシ成熟林の構造

この章では、成熟したカシ林に設置した試験地内の構成樹種個体の胸高直径（DBH）や生育位置を測定した。その後、カシ類をはじめとする林冠構成種のサイズ分布や空間分布の違いを求めることにより、更新に関する各種間の違いを明らかにして、林冠構成種の生活史パターンを類型化し群落動態を予測した。

### 1 試験地および研究方法

#### 1.1 試験地の概要

1989年に、4ha（200m x 200m）の試験地を宮崎県西諸県郡綾町の九州中央山地国定公園内で、綾北川流域にある大森山（1109m a.s.l.）から東に伸びる稜線の北向き斜面（32°04'N, 131°09'E）に設置した（図1）。試験地付近一帯は国有林で、約300haの成熟した林分が広がっている。施業歴は綾営林署の記録にはないが、カヤノキの単木伐採があったとの証言がある。

試験地周辺の気候は、4km 南東方向にある綾測候所（40m a.s.l.）のデータによると、年平均気温が15.7℃（1961～1970）、年平均降雨量が2829mm（1941～1970）である。土壌は、弱褐色森林土壌ないし適潤褐色森林土壌（drier subset）である（土壌部、1976）。

試験地は、北～北西向き斜面上の傾斜15～35°（平均：22.1°）、標高390～510mの範囲に存在する。また、試験地内は、中心に尾根が走り2つのガリーと1つの小谷が存在するが、強雨時のみ表面流が出現する（図4参照）。調査地上部の谷頭と尾根部が谷部と比べるとより緩斜面となるが、全体的には急傾斜地といえる。

#### 1.2 調査方法

試験地内には目視によって確認できる伐採跡は存在しなかった。試験地は位置杭を打設し、400個の10m x 10m 枠（サブプロット）に分割し、根元位置の測定等が行いやすいようにした。試験地内のDBHが5cm以上の全立木について、そのDBH・根元の位置・樹高クラスを測定した。樹高クラスは樹冠が林冠に達しているか否かによって判断し、それによって林冠木と林内木とに区分した。林冠構成種については、幼木の本数も数えた。出現した3種のカシ類（*Quercus* spp.）については、幼木の根元位置も記録した。また、林冠構成種の立木については、樹型（幹の傾き）を区分した。その際、樹冠が根元位置の鉛直線上に存在する立木を直幹、それ以外を傾斜幹として記録した。

ギャップは、サブプロットを4分割した5m x 5m 枠（コドラート）単位で確認した。すなわち、コドラートの半分以上の面積がギャップである場合をギャップコドラートとした。

一つのギャップ（面積；350m<sup>2</sup>）内およびギャップの縁から20m以内の閉鎖林冠下に、それぞ

れ10および24個の2m x 2m 枠（小コドラート）をランダムに設置し、林冠構成種の実生・稚樹数を調査した。

なお、綾試験地ではコジイ（*Castanopsis cuspidata*）とスダジイ（*C. cuspidata* var. *shieboldii*）には、両種の雑種または中間形質を持つ個体があるため、全個体の種識別ができなかった。そのため、本章では両種を包括してシイノキ（*Castanopsis cuspidata*）とし、シイノキについての深い考察は行っていない。

### 1.3 解析方法

解析は、林冠構成種のうち試験地内に20立木以上出現した種を対象とした。空間分布は、 $m^*-m$  関係、 $\rho$  index と  $\omega$  index（Iwao and Kuno, 1968; Iwao, 1972）によって分析した。 $m^*-m$  関係は、平均込み合い度（ $m^*$ ）と平均密度（ $m$ ）との関係に基づいており、個体群の面積単位についての空間的なかたまり（クランプ）の大きさを示す。 $\rho$  index は、最小クランプサイズについての情報を与える。 $\omega$  index は二つの個群間の空間的な結びつきの強さを示す。この指数は1～-1の間の値を取り、1の場合は両個体群が完全に重複して同所的に存在すること、0の場合は互いに独立して存在すること、-1の場合は完全に排他的に存在することを示す（Iwao, 1977）。対象種の種間関係を明らかにするため、クランプサイズや  $\omega$  index を求めた。また同一種の林冠木、林内木との間でもこれらを計算した。

DBH 分布は個体群構造を理解する大切な情報として、様々な解析が行われている。Gini 係数（ $G$ ）は、いくつかの研究でサイズの不平等性（inequality）の指標として使われている（Weiner and Solbrig, 1984; Knox et al., 1989; Kohyama et al., 1990）。その係数は以下の式で求められ、

$$G = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n |x_i - x_j|}{2n^2 \bar{x}},$$

$G$  は0～1の間の値を取る。

Weibull分布もまた直径分布の形状を評価する方法として利用されてきた（Bailey and Dell, 1973; Rennolls et al., 1985; Knox et al., 1989）。この確率密度関数は2パラメーターの Weibull 分布式として次のように表される。

$$f(x) = (c/b)(x/b)^{c-1} \exp\{-(x/b)^c\},$$

パラメータ  $b$  は分布の中間値に関係があり、その分布の広がりやの尺度を意味する。パラメータ  $c$  は、分布型の非対称性（asymmetry）を示す。Weibull分布は、 $c$  が3.25～3.61のときにほぼ正規分布型を取り、これより値が小さいほどポジティブな（値の小さい方に分布の山が出来る）非対称型、大きいほどネガティブな（大きい方に山が出来る）非対称型となる（Dell et al., 1984）。 $c$  が1もしくはそれより小さいならば、Weibull分布は、減少する指数曲線か逆J字型を取る。本研究では、DBHを5cm間隔で区分し、各階級の立木数頻度を使用して、主な林冠構成種のWeibullパラメータを計算した。そして、観察値とそれにフィットさせたカーブの適合度をKolmogorov-Smirnov testによって調べた。

直径の中間点に対する直径分布型の歪度係数（coefficient of skewness to distribution about midpoint diameter, CS）は、世代交代が成功しているかどうか決めるためのインデックスとなり、更新の

可能性を評価するために有効である。一般に個体数が稀な種は、CS が正の値から 0 の値を取り、普通の種は負の値を取る (Hubbell, 1979)。

## 2 結果

### 2.1 林分構造

綾試験地(4ha)には、50 樹種、3,904 本の立木が存在し、胸高断面積合計(BA)は 48.3m<sup>2</sup>/ha であった。その内、林冠構成種は 22 種、2,222 本が存在し、その内訳は常緑広葉樹が 12 種、落葉広葉樹が 9 種、常緑針葉樹が 1 種であった(表 1)。林冠高は 25~32m であった。

立木数はイスノキ (*Distylium racemosum*) が最大で、全林冠構成種の立木に対する本数割合は 50%を越えていた。次いでホソバタブノキ (*Persea japonica*) とタブノキ (*Persea thunbergii*) であった。BA は、イスノキが最大値を示し、タブノキが第 2 位であった。シイ・カシ類はこれに続いた。ウラジログシ (*Quercus salicina*)、シイノキ (*Castanopsis cuspidata*)、アカガシ (*Q. acuta*)、イチイガシ (*Q. gilva*) は、立木密度で 5~8 位となり、BA は大きい値を示した。各種の立木数に対する林冠木の割合 (CR) は、密度が高い種ほど低下する傾向を示し、立木密度が高いイスノキ、ホソバタブノキ、マテバシイ (*Pasania edulis*) は低い CR を示した。一方で、*Quercus* 属は高い CR を示し、その値は 0.5 を越えていた。ミズキ (*Cornus controversa*)、イヌシデ (*Carpinus tschonoskii*) など、落葉樹種の多くは立木密度が低く、高い CR を示した。

表 1 綾試験地における林冠構成種の各生育段階における密度 (D), 胸高断面積合計 (BA) およ  
び林冠木のその種の全個体数に対する割合 (CR)

Table 1. Density (D), basal area (BA) and canopy tree ratio (CR) for each canopy species in Aya plot.

Species	Tree <sup>1)</sup>			Small tree <sup>2)</sup>	Seedling and Sapling <sup>3)</sup>		Life form <sup>4)</sup>
	D (n/ha)	BA (m <sup>2</sup> /ha)	CR <sup>5)</sup>	D (n/ha)	Beneath the canopy	In the gap	
					D (n/100m <sup>2</sup> )	D (n/100m <sup>2</sup> )	
<i>Distylium racemosum</i>	318.5	10.09	0.14	2005	30.2	30	E
<i>Persea japonica</i>	68	1.94	0.13	256	10.4	2.5	E
<i>Persea thunbergii</i>	37.3	8.42	0.67	143.3	100	60	E
<i>Pasania edulis</i>	34.3	1.28	0.21	32.5	0	0	E
<i>Quercus salicina</i>	32	6.27	0.74	8.3	25	20	E
<i>Quercus acuta</i>	21.5	7.91	0.91	4.3	8.3	7.5	E
<i>Castanopsis cuspidata</i>	15.8	2.15	0.54	82	9.4	10	E
<i>Quercus gilva</i>	8.3	1.43	0.76	2.8	17.7	2.5	E
<i>Daphniphyllum macropodum</i>	5.5	0.36	0.59	0.3	3.1	22.5	E
<i>Cornus controversa</i>	3.3	0.43	0.92	0	0	0	D
<i>Podocarpus macrophyllus</i>	2.8	0.31	0.36	1	0	0	C
<i>Carpinus tschonoskii</i>	1.5	0.41	1	0	0	12.5	D
<i>Diospyros japonica</i>	1.5	0.14	1	0	0	0	D
<i>Idesia polycarpa</i>	1	0.33	0.5	0	0	0	D
<i>Ilex rotunda</i>	1	0.12	1	2.3	2.1	0	E
<i>Sapindus mukorossi</i>	0.5	0.07	1	0	0	0	D
<i>Acer nipponicum</i>	0.5	0.05	1	0	0	0	D
<i>Cinnamomum camphora</i>	0.5	0.05	1	15.5	0	0	E
<i>Fagara ailanthoides</i>	0.5	0.03	1	0	0	12.5	D
<i>Quercus sessilifolia</i>	0.5	0.03	0.5	0	2.1	0	E
<i>Prunus jamasakura</i>	0.3	0.03	1	0	0	0	D
<i>Cornus brachypoda</i>	0.3	0.02	1	0	0	0	D
Total	555.4	41.87		2553.3	208.3	180	

1) Tree  $\geq 5$  cm DBH and 1.3m  $\geq$  height, 2) Small tree  $< 5$  cm DBH and  $\geq 1.3$  m height, 3) Seedling and Sapling  $< 1.3$  m height, 4) Life form: E = evergreen broad-leaved species; D = deciduous broad-leaved species; C = evergreen coniferous species, 5) CR = density of canopy trees / density of trees.

## 2.2 DBH 分布

綾試験地の立木の直径分布において, 多くの樹種で Gini 係数が 0.34 を上回った (表 2)。これは, 直径分布が強い不平等性を持つことを示している。その中で, ユズリハ (*Daphniphyllum macropodum*) だけは低い値 (0.20) を示し, 平等性を示した。

表 2 綾試験地における直径分布の統計量

Table 2. DBH structure statistics for main canopy species.

Species	Mean (cm)	Maximum (cm)	Gini coefficient	Weibull parameter		CS
				<i>b</i>	<i>c</i>	
<i>Distylium racemosum</i>	15.08	117.60	0.44	17.94	0.94 **	-0.27
<i>Persea japonica</i>	16.20	58.00	0.38	19.48	1.15 ***	-0.13
<i>Persea thunbergii</i>	44.69	119.70	0.39	50.73	1.25 **	-0.02
<i>Pasania edulis</i>	16.95	63.60	0.35	29.67	1.34 ***	-0.08
<i>Quercus salicina</i>	42.44	132.00	0.53	47.96	1.40 ***	-0.04
<i>Quercus acuta</i>	63.18	133.80	0.52	71.52	2.20	-0.02
<i>Castanopsis cuspidata</i>	32.04	122.80	0.45	38.29	0.99	-0.04
<i>Quercus gilva</i>	40.85	106.80	0.34	46.50	1.53	0.03
<i>Daphniphyllum macropodum</i>	27.18	42.50	0.20	30.77	2.76 ***	-0.01

CS, coefficient of skewness about midpoint of range of DBH. \*\* and \*\*\* indicate no differences between the observed and predicted distribution by Kolmogorov-Smirnov test at the 0.01 and 0.001 level of significance, respectively.

ワイブル分布の係数  $c$  はシイノキを除くと、立木密度の高い種ほど減少する傾向を見せた。立木密度で優占しているイスノキ・ホソバタブの  $c$  は 1 に近い値を示し、分布曲線に良く適合した ( $P < 0.01$ , Kolmogorov-Smirnov test; 図 2)。また、シイノキも  $c$  が 1 に近似した。これらの種は、ともにそのサイズ分布は逆 J 型を示し、サイズの増加と共に指数的にその個体数を減らした。密度の低いユズリハは高い  $c$  の値 (2.76) を取り、これはより正規分布に近い型を示すことを意味している。一方、ウラジロガシ・アカガシ・イチイガシは  $c$  の値が 1.40~2.20 で、ベル型分布を示したが、シイ・カシ類のうちアカガシ・シイノキ・イチイガシは分布曲線への適合度が低かった ( $P > 0.05$ )。

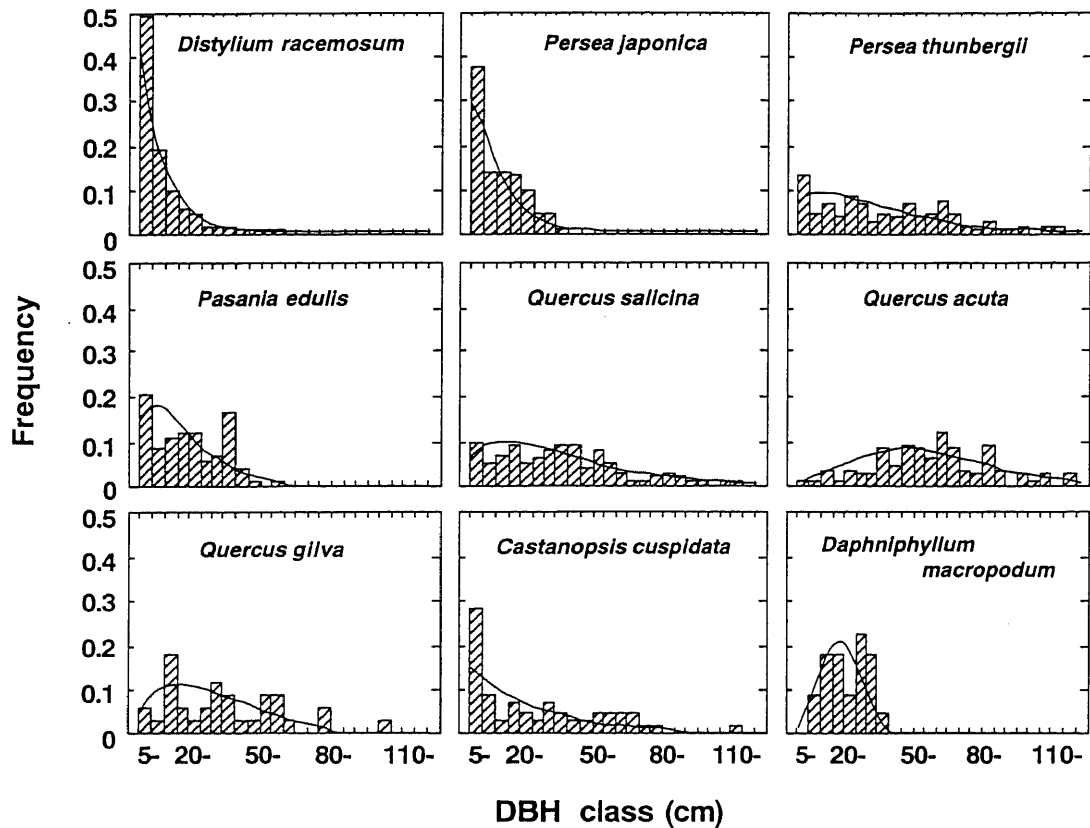


Fig.2. Size (DBH) distribution of the main canopy species in the plot. Curved lines show fitted Weibull distributions.

図 2 綾試験地における主要な林冠構成種の胸高直径分布

CS は全ての種でマイナス値を示した。高い立木密度をもつイスノキ・ホソバタブは、小さいサイズ程立木数が多くなるので、CS 値も-0.27・-0.13 と高いマイナス値を示した。

### 2.3 ギャップの構造

試験地内には41個のギャップが存在し、その大きさは、最大で400 m<sup>2</sup>、平均値は67.3 m<sup>2</sup>であった(図 3)。100 m<sup>2</sup>以下のギャップの多くは、単木の倒木によるものであった。

大きいギャップは、地形的には斜面下部に集中する傾向が認められた(図 4)。ギャップ面積の試験地面積に占める割合は6.9%であった。



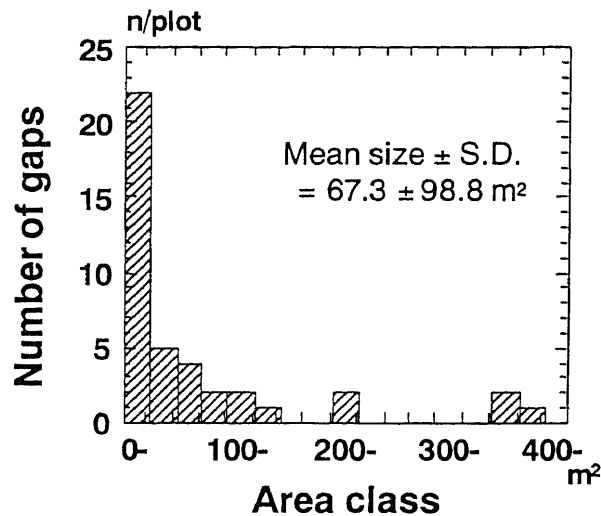


Fig. 3. Frequency distribution of gap size in Aya plot (4 ha). Gap was defined as the area under a canopy opening, which is equivalent to the canopy gap defined by Runkle (1981); gaps are taken to become indistinguishable from the background overstory when regeneration within the gap has reached a height of more than 10 m. A 5 m x 5 m quadrat was considered to contain a gap when the opening covered more than half of the sub-quadrat.

図 3 綾試験地におけるギャップのサイズ分布

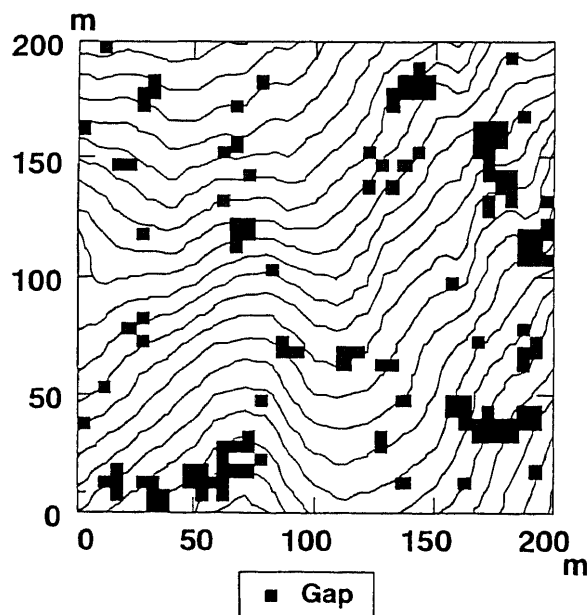


Fig. 4. Distribution of gaps and small trees ( $H \geq 1.3 m$ ,  $DBH < 5 cm$ ) of three *Quercus* species. Gaps are indicated when one unit of sub-quadrat (5 m x 5 m) in canopy layer is opened by more than half. The slope mainly faces north, and the elevation decreases from top to bottom. The contour interval is 5 m.

図 4 綾試験地におけるギャップの空間分布

## 2.4 空間分布

### 2.4.1 立木の空間分布

殆どの種の立木が集中分布を示した（図 5 参照）。唯一イスノキの林内木はランダム分布を示し、試験地内ではクランプが検出されなかった。

同一種における林冠木と林内木のクランプサイズの関係には 2 つのタイプが認められた（表 3）。イスノキ・ホソバタブ・タブノキは林冠木のクランプサイズ（50～800 m<sup>2</sup>）が林内木のそれ（200 m<sup>2</sup>以上）より小さく、立木全体では、タブノキが 800m<sup>2</sup> の大きなクランプサイズをもつ集中分布、イスノキ・ホソバタブはランダム分布（4ha ではクランプを持たない分布）を示した。他の種は逆に、林冠木（50～400 m<sup>2</sup>）が林内木（25～100 m<sup>2</sup>）より大きなクランプサイズを持った。

落葉樹各種の立木は低密度でそれぞれが点在して分布したが、落葉樹全てをまとめると 200 m<sup>2</sup>のクランプサイズを持って集中分布していた。マテバシイは林冠木と林内木が同所的な存在性

表 3 林冠木と林内木の空間的クランプサイズおよびアソシエーション

Table 3. Spatial distribution of main canopy species.

Species	Minimum clump size (m <sup>2</sup> )		Assosiation C vs. U
	C <sup>1)</sup>	U <sup>2)</sup>	
<i>Distylium racemosum</i>	800	- <sup>3)</sup>	o
<i>Persea japonica</i>	200	800	+
<i>Persea thunbergii</i>	50	200	-
<i>Pasania edulis</i>	100	25	+
<i>Quercus salicina</i>	800	50	o
<i>Quercus acuta</i>	400	100	o
<i>Castanopsis cuspidate</i>	50	25	o
<i>Quercus gilva</i>	50	25	+
<i>Daphniphyllum macropodum</i>	400	25	-
<i>Deciduous species</i>	200	none <sup>4)</sup>	

1) C = canopy trees, 2) U = understory trees, 3) no clumps in 4 ha plot size, 4) no trees. Minimum clump size and association were detected by using r and w indice (Iwao 1972, 1977). U value was used for calculation of association. + = positive ( $\omega > 0.05$ ), o = independent ( $-0.05 \leq \omega \leq 0.05$ ), - = negative ( $\omega < -0.05$ ).

を強く示した ( $\omega = 0.61$ )。他の樹種ではその関係は弱く ( $-0.11 \leq \omega \leq 0.21$ )，どちらかという独立して分布していた。

成育立地をみると，林冠構成種の立木の多くは谷部やガリーを除いた緩やかな斜面から尾根にかけて多く分布していた。カシ類は谷部には生育しておらず，その中でもアカガシは尾根付近に，イチイガシは斜面中下部に多かった。また落葉樹は谷やガリーの周辺に分布した（図 5）。

樹型においても，種間差が見られた。針葉樹であるイヌマキ (*Podocarpus macrophyllus*) が最も高い直幹率（直幹を持つ立木数／立木数）を示した。イスノキ・イチイガシも高い直幹率

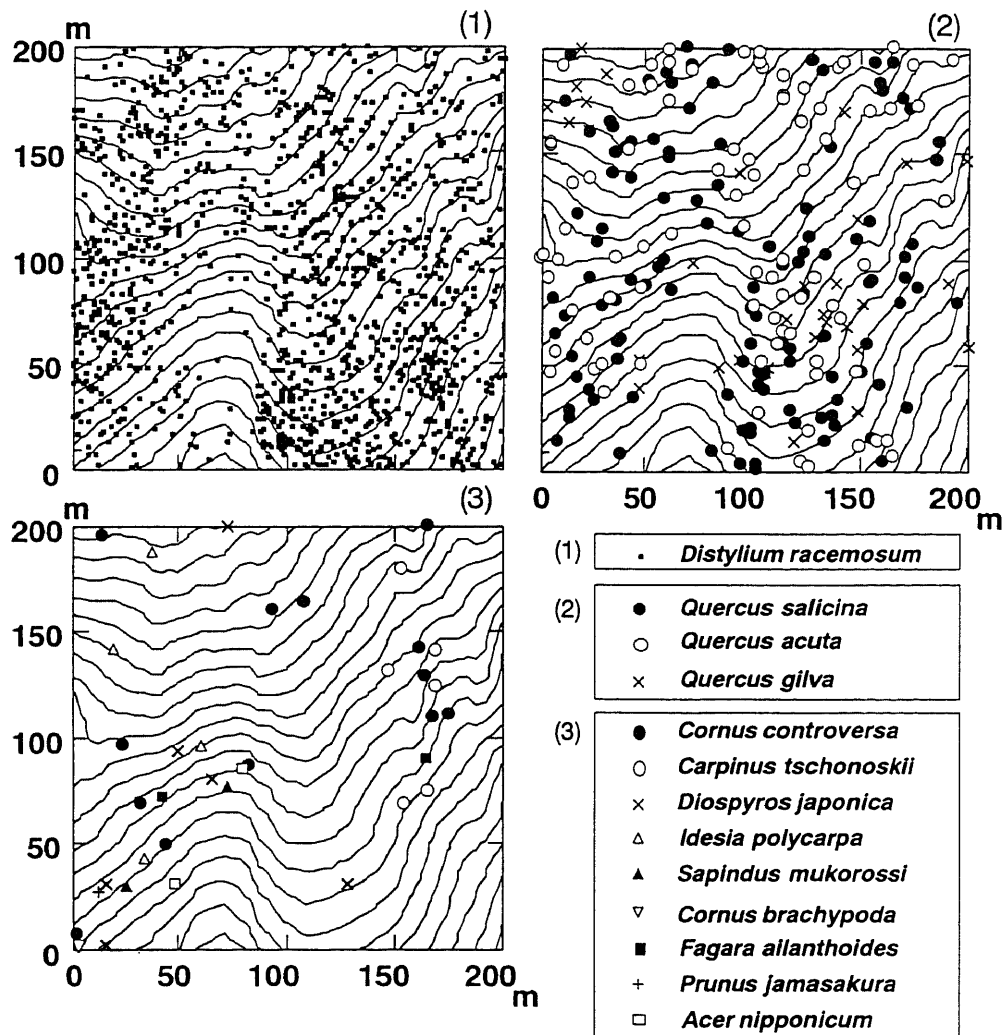


Fig. 5. Distribution of canopy species (dbh  $\geq$  5 cm) in Aya plot. The slope mainly faces north, and the elevation decreases from top to bottom. The contour interval is 5 m. (1), (2) and (3) indicate some species in groups A, B and C, respectively (see the text).

図 5 綾試験地 (200m x 200m) における林冠構成種の空間分布

を示した。特に、イチイガシは他のカシ類であるウラジログシ、アカガシに比べて有意に高い直幹率を示した ( $P < 0.05$ ,  $G$  test)。逆に、落葉樹は総じて低い直幹率を示し、特にミズキは傾斜幹を持つ率が高かった (図 6)。

#### 2.4.2 幼木の空間分布

幼木の密度および空間分布も種間で大きく違っていた (表 1)。イスノキ・ホソバタブ・タブノキはそれぞれ 2005・256・143 本/ha という高い密度を持ち、それらは広くランダムに分布していた。一方、立木密度の低い樹種、特に落葉樹ではその幼木が存在しなかった。カシ類においてはウラジログシ・アカガシ・イチイガシがそれぞれ、8.3・4.3・2.8 本/ha の幼木を持ち、特徴的な空間分布形態を示していた。すなわち、これらの幼木は同所的に集中分布し、特にギャップ内もしくは周辺に強く集中分布していた (図 7)。これは、試験地内に仮想的にランダム配置したダミー個体 ( $n=30$ ) と最寄りのギャップ間との平均距離 (11.58m) と、カシ類幼木とギャップ間の平均距離 (4.06~7.06m) との間に有意な差があることから明らかである ( $P < 0.05$ , Mann-Whitney test, 表 4)。一方で、カシ類の林内木がギャップ周辺に集中分布するような傾向は認められなかった。

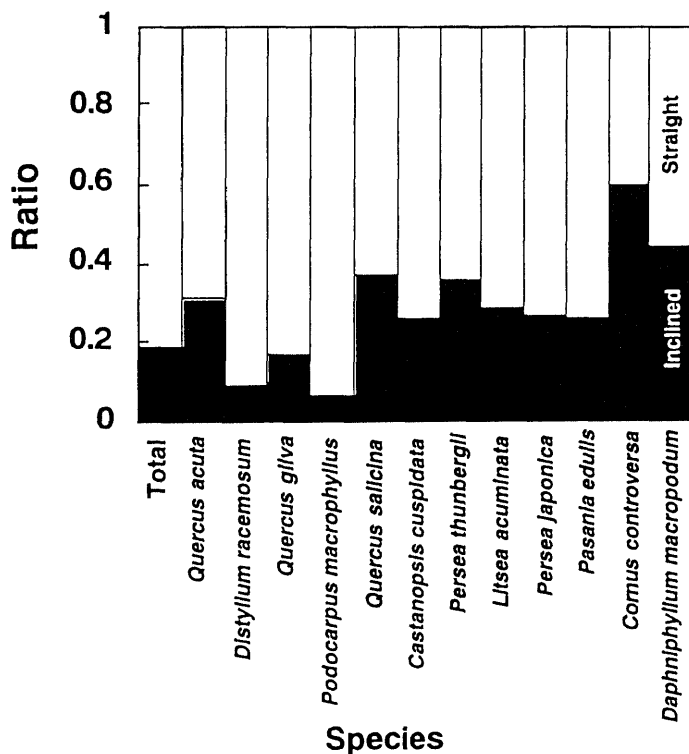


Fig. 6. Ratio of trees with inclined and straight stem in Aya plot.

図 6 主な林冠構成種における立木の傾斜幹率

### 2.4.3 実生・稚樹の空間分布

22 の林冠構成種のうち 12 種の実生・稚樹が試験地内に出現した（表 1）。マテバシイを除くと、CR が高い種ではその実生・稚樹が存在しなかった。ユズリハ・イヌシデ・カスザンショウ（*Fagara ailanthoides*）の実生・稚樹はギャップ内にのみ出現した。立木密度の高い種は、閉鎖林冠下およびギャップ内に実生・稚樹が存在した。

## 3 考察

綾試験地の林分構造には、他の同様に成熟した常緑広葉樹林の報告例と比べると、次のような特徴があった。BA の値（48.3 m<sup>2</sup>/ha）は、いくつかの同様な森林（30.5～38.1 m<sup>2</sup>；例えば、Naka, 1982; Hubbell and Foster, 1983; Bongers et al., 1988; Manokaran and LaFrankie, 1990）に比べると大きな値を取った。それは、綾試験地が他の森林に比べギャップ面積が小さく、林冠木の密度が高いもしくはサイズが大きいためであると考えられた。さらに、林冠高が高いため森林空間の容量が大きくなり、相対的に大きな個体が存在できるためであると考えられた。綾試験地の林冠高・ギャップ面積の値は、報告例のうち最も大きい BA を持つ森林（38.1 m<sup>2</sup>；Bongers et al., 1988）と似た値を示した。綾試験地のギャップの面積率は 6.9%であったが、これは日本の常緑広葉樹林で報告されている 20%（Naka, 1982）と 4.7%（Kohyama, 1986）

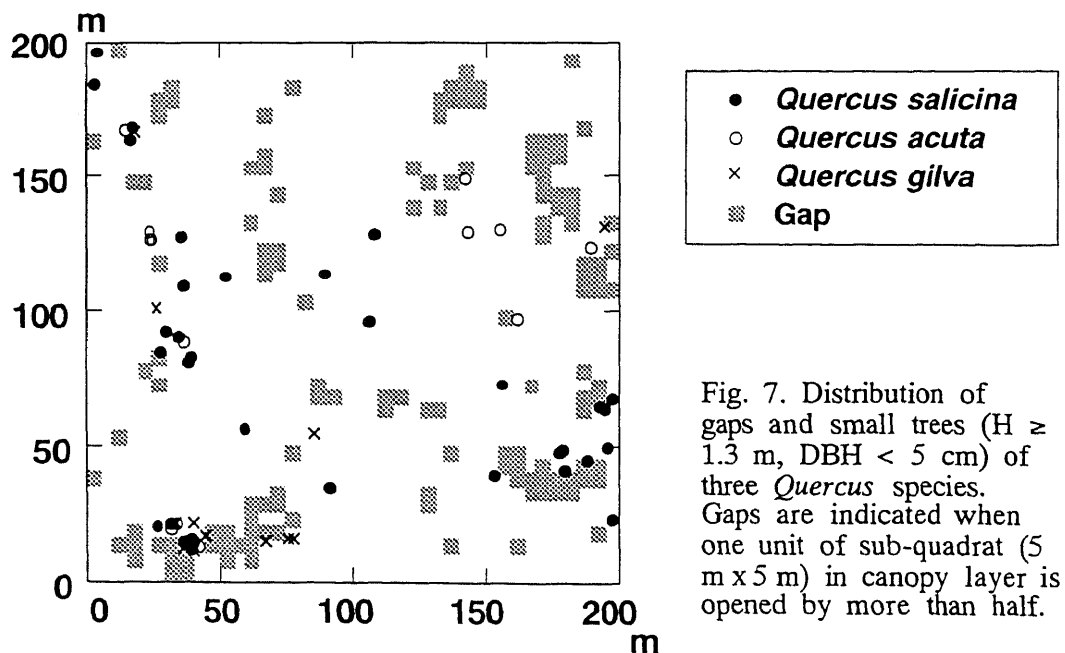


図 7 ギャップとカシ類の幼木の分布（綾試験地）

表 4 カシ類幼木とギャップとの位置関係

Table 4. Distances between the small trees (height  $\geq 1.3$  m, DBH  $< 6$  cm) of *Quercus* species and the nearest gap.

Species	Number of saplings	Mean distance (m)	Coefficient value
<i>Quercus salicina</i>	33	7.06 *	0.76
<i>Quercus acuta</i>	17	4.68 **	0.81
<i>Quercus gilva</i>	11	4.06 **	1.11
Dummy tree	30	11.58	0.5

Dummy trees were arranged randomly in Aya plot. Mean distance (m) shows the averages for the shortest distances between the position of small trees and the edge of the nearest gap. The significant difference between mean distance of each *Quercus* species and Dummy tree was shown as: \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ , Mann Whitney test.

の中間的な値であった。また、調査方法が違うが、同様な林分構造を持つシイ・カシ林でのギャップの面積率（10.3%および14.9%；Yamamoto, 1992）よりは小さかった。これらから、綾試験地は現存量の大きい、比較的良くうっ閉した森林であるといえる。

各樹種におけるサイズ構成や空間分布の特徴は、個体群動態の中で更新に関する有益な情報を提供してくれる。この結果に基づいて、林冠構成種22種を3つのグループに区分した（表5）。グループAは、CRが低く、DBH分布において高い不平等性と非対称性を持つ逆J字型を示し、大きなクランプサイズを伴うか、ランダム的な空間分布をする、立木数の多い種群である。グループBは、CRが高く、林内木の立木数が比較的少ない種群である。この種群のDBH分布は緩やかなベル型で、空間的にはクランプを持つ集中分布を示す。グループCは立木数の少ない種群で、高いCRを示し、林内木を欠き、DBH分布が正規分布型を示すことが特徴である。典型的な種としては、グループAにイスノキ・ホソバタブ・シイノキ、グループBにウラジロガシ・アカガシ・イチイガシ、グループCにユズリハおよび落葉広葉樹、が含まれた。

Canham (1989) は、ギャップの形成などによって、林内に差し込む光が相対光量値で1~2%程度増加すれば、耐陰性樹木の稚樹の被圧は解放され、成長が可能になるとしている。通常、小さなギャップは、ギャップ周辺の高木から発達した側枝によって比較的早く閉鎖される(Runkle, 1985)。綾試験地に存在する単木倒木による小さなギャップ（平均面積67.3 m<sup>2</sup>）の多くもこのようにして閉鎖するかもしれない。Yamamoto (1992) は、このような森林における主たるギャップサクセッサはイスノキであると報告している。イスノキは、林内木・幼木・稚樹の密度が高く、大きなクランプサイズを持つ集中分布かランダム分布をする種群（グループA）の1種である。Sato et al. (1994) は、イスノキの稚樹が閉鎖林冠下で高い生存率を保ちながらよ

表 5 密度・サイズ分布・空間分布などの特徴から分けた種グループ

Table 5. Classification of canopy species by characteristics of the density in each tree size, canopy tree ratio, and spatial and size distribution patterns in an old-growth evergreen broad-leaved forest, southwestern Japan.

Species group	Quantity			Distribution		
	Density		Canopy tree ratio	Space	Size	
	Tree	Sapling and small tree			Inequality	Asymmetry
A	High	High	Low	Random or large clump	High (inverse J-shape)	High
B	Intermediate	High or low	High	Clumped	High (gentle bell-shape)	Intermediate
C	Low	Low or none	High	Clumped or scattered	Low (normal shape)	Low

Typical species : Group A, *Distylium racemosum*, *Persea japonica*, *Castanopsis cuspidata*; Group B, *Quercus salicina*, *Quercus acuta*, *Quercus gilva*; Group C, *Daphniphyllum macropodum*, *Cornus controversa*, *Carpinus tschonoskii*, *Diospyros japonica*, *Acer nipponicum*, *Ilex rotunda*, *Sapindus mukorossi*, *Cinnamomum camphora*, *Fagaria aplanthoides*, *Prunus jamasakura*, *Cornus brachypoda*.

り大きなサイズクラスへとリクルートできる可能性を示唆した。このように、耐陰性が高く閉鎖林冠下で成長でき、小さなギャップ形成による光環境の変化にも反応し成長量を増加させることができるような種が、グループ A に属するのだろう。

グループ B に属する種の実生・稚樹は、個体密度が高く、林内木より大きなクランプサイズを持つランダム分布する（小南ら、未発表）にも関わらず、幼木の生育地はギャップに強く依存していることから、稚樹サイズから幼木サイズへのリクルートメントには光環境の好転が必要であることが強く示唆される。攪乱の頻度が低く規模が小さいため、小ギャップが点在するような森林において、グループ B のような種が林冠木まで成長するためには、複数のギャップ（multiple gap）形成が必要であろう（Runkle, 1985）。また、'hot spot'、つまり倒木およびそれに伴うギャップ形成が、特定の地点もしくはその周辺で繰り返し生じる場所（Young and Hubbell, 1991）があるなら、そこに存在するグループ B に属する種の稚樹は、大きなギャップが生じなくとも林冠木まで成長することが出来るかもしれない。しかし、林内木が現在のギャップと空間的に正の結びつきを持たないということは、過去の稚樹時代に周辺にあったであろうギャップが閉鎖したことを意味し、この林分には hot spot が存在しないか、存在していてもカシ類の更新には寄与していないことを意味する。

グループ B に属する種は、林冠木の割合が高く林内木が少ない一方で、稚樹や幼木の個体密度が高いため、これらを含めた全サイズでの分布型は、小サイズと大サイズに分布の山を持つ二山

型を取る。Bongers et al. (1988) は、更新に関する特性を、直径分布からいくつかのタイプに分けて考察している。そのタイプ群の中には、直径分布が逆 J 字型をとるタイプと二山型をとるタイプがあり、グループ A とグループ B がそれぞれ対応している。そして、前者は良好な再生産とより大きなサイズへの連続的なリクルートメントを意味し、後者は良好な再生産を示すが、不連続なリクルートメントを意味する。

グループ C に属する種には、カラスザンショウのようなパイオニア種 (Naka and Yoda, 1984; Shimoda et al., 1994) や、ミズキ (*Cornus controversa*) やイヌシデ (*Carpinus tschonoski*) のような耐陰性の乏しい (Masaki et al., 1992) 樹種が含まれる。これらの殆どは成長の早い樹種である。グループ C に属する落葉樹種群は、ガリーや谷の周辺に集中分布し、そのクランプサイズは平均ギャップサイズよりも大きかった。また、グループ C に属する種には林内木・幼木・稚樹が存在しないか、もしくは極めて少ない。これは現在のような小さなギャップのみが形成される攪乱体制下では、更新ができないことを意味している。

個体数の少ない樹種にとっては、まれで大規模な攪乱がそれらの更新に必要であるかもしれない (Hubbell, 1979)。土砂崩れは倒木による攪乱よりずっと稀な出来事であるが、ひとたび起こればその規模は大きい (Garwood, 1979)。土砂崩れの後では、パイオニア種が素早く群落を形成し、それらは 100 年もしくはそれ以上生き残るであろう (Mark et al., 1989)。Brokaw (1987) は、個体数の少ないパイオニア種のいくつかは高木になり、寿命が長く、過去の二次遷移の名残を残すことがあることを示唆した。さて、試験地周辺は急傾斜地で、落葉樹のクランプは谷頭一崩壊地形 (大貫ら, 1996) の土砂崩れ跡地に分布していた。また、落葉樹は他の高木種があまり定着していない谷部周辺に多く、かつ傾斜幹の割合が高かった。これは、ここに存在する落葉樹が、谷部上の空いた (高木種が生育していない) 空間に樹冠を広げることが出来ることを意味する。さらに、空中写真によると、試験地の周辺には、裸地状態の谷地形や土砂崩れ地が点在していた。グループ C の種は、全てが鳥散布もしくは風散布種子を持つ広域散布型である。以上より、この種群は、現在の試験地のようなギャップ体制下の成熟林内では更新できず、土砂崩れなどによる大規模攪乱地を転々としながら更新している可能性が高い。

Grubb (1977) は、種多様性が維持されるためには、更新に関する環境の要求性が種間で異なることが必要であることを強調した。もし、現在のような比較的小さいギャップが形成される攪乱体制が続くようであれば、林冠木は殆どグループ A の種、特にイスノキによって占められるであろう。しかし、試験地のある南九州内陸部では、イスノキが純林状になった成熟林は分布しておらず、多くが複数種が林冠を構成する混交林である。さて、南西日本では、台風が通常の原因であるとされている (Naka, 1982)。鈴木 (1979, 1980) は、年輪解析から林冠構成木が不連続な年齢構成を持つことを明らかにした。その林分は数百ヘクタールと広いため、台風等による複数回の大規模な攪乱があったのではないかと考察している。単木サイズのギャップは、通常台風等の風によって形成されるであろう。一方で、大きな面積を裸地化させるような大規模攪乱は、稀に襲来する強い台風、地震、山火事等によって引き起こされるものと考えられる。このような大規模攪乱が、樹木の一生 (100~数 100 年) の間に一度以上の頻度で起これば、一斉更新型の不連続な年齢構成を持つ森林が形成される。その様な森林では、ある樹種へ



の純林化が起らず、多様な樹種が共存することが出来るであろう。

## 第2章 成熟林におけるカシ類の個体群動態

前章では、一時点での林分構造から、カシ類および林冠構成種の動態を予測した。成熟林において、カシ類が更新している例は報告されていないが、林床にはその実生・稚樹が比較的高い密度で存在している。本章では、これら個体群が、どのように維持され、成長もしくは死亡していくかを数年に渡る追跡調査から明らかにしようと試みた。

### 1 試験地の概要および調査方法

#### 1.1 試験地の概要

試験地は、鹿児島県大口市五女木地区にある成熟した常緑広葉樹林である（五女木第1試験地）。試験地一帯は、二次林およびヒノキの植林が広がり、大部分の場所で一度以上の伐採が行われているが、本試験地は下流集落の土砂流失防備のために、過去から伐採が行われず保存されてきた林分である。試験地の位置は32°08'N, 130°32'Eで、標高485–495mである（図1参照）。最も近い気象測定地点（175masl.）の記録によると、年平均気温および降水量は14.9℃と2,371mm（いずれも1981–1991年）である。母岩はpyroxene andesiteで、土壌型は適潤褐色森林土壌（土壌部、1976）である。植物社会学的にはこの地域はイスノキ-ウラジロガシ群集の下部に当たる（宮脇、1981）。

試験地の大きさは、0.48ha（80m×60m）で、東向き斜面の緩やかな斜面である（図8）。試験地の中央には沢があり、常時水が流れている。試験地は良くうっ閉しており、面積約85m<sup>2</sup>の小さなギャップが一つだけ存在した。試験地を、実生や堅果落下量、立木位置を体系的に調査するために48個のサブプロット（10m×10m）に分割した。また、実生の発生や稚樹の成長調査のために、各サブプロットの中心に2m×2mの小コドラートを設置した。そのコドラートの横には、落下堅果を調査するために開口面積0.5m<sup>2</sup>のシードトラップを合計48個設置した。

#### 1.2 調査方法

1989年に、試験地内で樹高が1.3m以上の全ての立木および幼木の胸高直径と樹高を測定し、サブプロット単位での位置を記録した。各幹は林冠木と林内木に分け、母幹からぼう芽した幹はぼう芽幹として区分した。落下堅果の回収は1989年4月から1992年3月まで毎月末に行った。カシ類の堅果は、外部形態と、切断による内部胚の発達程度の観察によって、発芽可能なものを成熟、その他を未成熟に区別した。また、胚が動物や菌類によって損傷を受けているものは未成熟としてカウントした。1989年4月始めに実生・稚樹の調査を行った。林床におけるカシ類の発芽は5月以降であるため、その時に存在した稚樹を、前年に発芽した個体およびそれ以前からの個体に区別した。その後、1991年まで各年の11–12月（成長終了期）に、その年

に発芽して成長終了期まで生存した実生および稚樹の樹高・根元直径・葉数を測定した。測定対象となった実生・稚樹には、ラベルを付け、個体識別をした。なお、実生・稚樹を調査したコードラート数は、その位置が流水上や谷の母岩上にあたる5コードラートを除く43コードラートで行ったが、閉鎖林冠下での生存率や成長量を解析する場合には、更にギャップ下に位置した2コードラートを除く41コードラートで計算した。

1989年7月に、林分内の照度分布を調べるため、各サブプロット中央の高さ0.3mで照度測定を行った。測定は、曇天日の11-14時の間に、照度計（IM-3、トップコン製）を用いて、試験地内と林外とを、同時に3回測定した。光環境の日変化を調べるため、ギャップ内と閉鎖林冠下に、球状の受光面を持つ立体照度計（飯尾製作所製）を設置し、同年7月に1分間隔で1日間の照度測定を行った。1992年には、光合成有効光量子密度（400~700nm）を測定し、同時に照度も測定した。使用した光量子センサー（Li-Cor, LI-193SB）は受光面が球形で、その値はPhotosynthetic photon flux frequency rate（PPFFR）で表される。

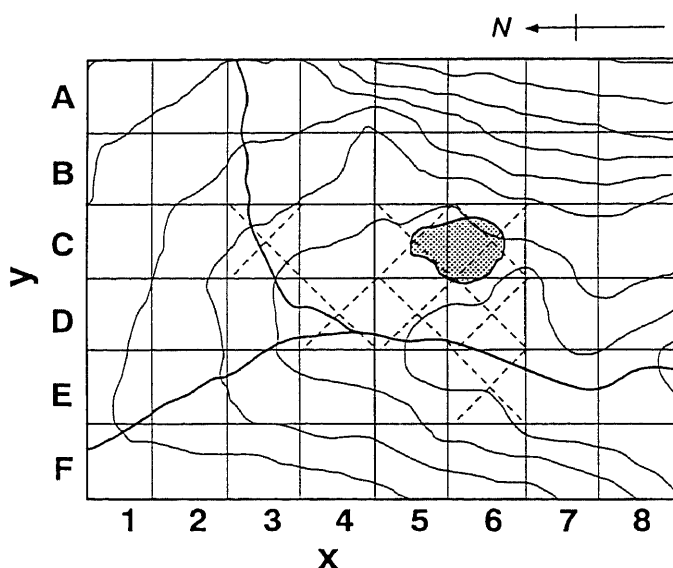


Fig. 8. Map of Gomeki 1 plot. Streams run through the plot from N to S. Contour interval is 1m each. The plot (80m x 60m) was divided into 48 sub-plots (10m x 10m), and the census of fallen acorns and established seedlings was taken in the center of each sub-plot. The dotted area shows gap. The sub-plots with X(dotted lines) show where the census has not been taken because of exposed bed-rocks in the streams or gap.

図 8 五女木第1試験地の地形およびコードラート配置

### 1.3 解析方法

カシ類個体の空間分布は、 $m^*$ -index,  $\rho$  index と  $\omega$  index (Iwao and Kuno, 1968; Iwao, 1972) を用いて分析した。この方法の詳細は前章に示したとおりである。

統計検定の手法は次の通りである。実生・稚樹の生死データより、生存曲線を Kaplan-Meier

(product-limit) 法で推定し、この曲線の形の違いを Log-rank test によって検定 (Pyke and Thompson, 1986) した。平均値の差の検定は Mann-Whitney test によった。また、生存率等の割合の差の検定は G test で行った。

## 2 結果

### 2.1 林分概要

五女木第1試験地 (0.48ha) には、63 種の木本種が存在し、立木密度 (D) は 3148 本/ha であった。胸高断面積合計 (BA) は 22.19m<sup>2</sup> (46.23m<sup>2</sup>/ha) であった。その内、林冠構成種 (16 種) の D および BA はそれぞれ 2197 本/ha, 34.88m<sup>2</sup>/ha であった (表 6)。イスノキでは、D が 1321 本/ha で、BA が林冠構成種合計値の 25% 以上を占め、いずれの値も第 1 位であった。BA はウラジロガシ・イチイガシ・ツクバネガシ・タブノキ・アカガシがこの順に 2~6 位を占めていた。カシ類の D や BA は綾試験地の値と近似していた。ツクバネガシ (Q.

表 6 五女木第1試験地における林冠構成種の諸量

Table 6. The values of each canopy tree species in Gomeki plot.

Species	Density (n/ha)	DBH (cm)		Height (m)		BA (m <sup>2</sup> /ha)	CR	SR
		Mean	Maximum	Mean	Maximum			
<i>Distylium racemosum</i>	1321	4.5	89.4	4.6	26.0	9.76	0.02	0
<i>Neolitsea sericea</i>	202	2.6	29.2	3.7	22.5	0.31	0.02	0
<i>Quercus salicina</i>	194	16.9	75.0	10.3	27.0	4.72	0.27	0.19
<i>Ilex rotunda</i>	131	2.7	60.5	2.8	20.6	0.98	0.02	0
<i>Persea thunbergii</i>	123	6.4	70.8	4.9	24.1	2.32	0.08	0.04
<i>Quercus sessilifolia</i>	65	24.0	73.5	12.5	23.1	4.63	0.42	0.06
<i>Quercus gilva</i>	54	38.0	111.6	20.1	25.7	7.71	0.77	0
<i>Quercus acuta</i>	38	19.7	82.7	10.9	22.0	1.73	0.33	0.18
<i>Styrax japonica</i>	27	7.3	25.2	7.2	18.0	0.01	0.08	0
<i>Litsea lancifolia</i>	15	9.8	19.8	9.5	16.6	0.19	0.14	0
<i>Castanopsis cuspidata</i>	14	16.2	62.5	9.7	20.8	0.85	0.29	0.50
<i>Cornus brachypoda</i>	6	26.7	27.2	19.2	19.5	0.35	0.67	0
<i>Idesia polycarpa</i>	2	59.7	59.7	22.8	22.8	0.58	1	0
<i>Quercus myrsinaefolia</i>	2	35.3	35.3	20.7	20.7	0.20	1	0
<i>Kalopanax pictus</i>	2	36.2	36.2	20.6	20.6	0.21	1	0
<i>Ulmus japonica</i>	2	44.0	44.0	18.0	18.0	0.32	1	0
Total	2197					34.88		

Values were calculated from trees (including small trees) more than 1.3m in height. BA, Basal area at breast height; CR, ratio of canopy trees to all trees; SR, ratio of sprouts elongating from the larger main stem to all trees.

*sessilifolia*) は、綾試験地では僅かであったが、本種は谷沿いの湿潤地を好む(鈴木, 1960) ため、本試験地では多数出現した。カシ類の DBH の頻度分布は、比較的大きなサイズに頻度の高いベル型もしくは不連続な分布傾向を示した。また、林冠木の割合 (CR, 0.27~0.77) が高かった(図 9, 表 6)。コジイは D で第 8 位であったが、CR はカシ類同様に比較的高い値 (0.29) を示した。

樹高は、カシ類 4 種共に 25m に達し、最大はイチイガシの 27m であった(図 9)。カシ類の樹高分布の特徴は、林内木・幼木の密度が低いことであった。特に、アカガシ・イチイガシは高さ 3~12m の樹高階に存在せず、ウラジログシ・ツクバネガシでは少数が存在した。イチイガシを除く 3 種のカシ類は、ぼう芽幹を持ち、ウラジログシ・ツクバネガシ・アカガシのぼう芽幹数の全幹数に対する割合 (SR) は、それぞれ 19・6・18% であった(図 10)。その高さの最大値は 3.4m (ウラジログシ) であった。しかし、枯れたぼう芽幹の観察から、殆どのぼう芽幹は 2~3m の高さに至るまでに死亡しているようであった。

## 2.2 空間分布

4 種のカシ類の立木および幼木は集中分布を示し、平均クランプサイズはアカガシ・ツクバネガシ・イチイガシで 50 m<sup>2</sup>, ウラジログシで 200 m<sup>2</sup> であった(表 7)。イチイガシとアカガシおよびウラジログシとイチイガシにおける分布の種間関係は、 $\omega$  index が 0.028 および 0.009 と極めて 0 に近い正の値であり、互いが独立して分布することがわかった。一方、他の種

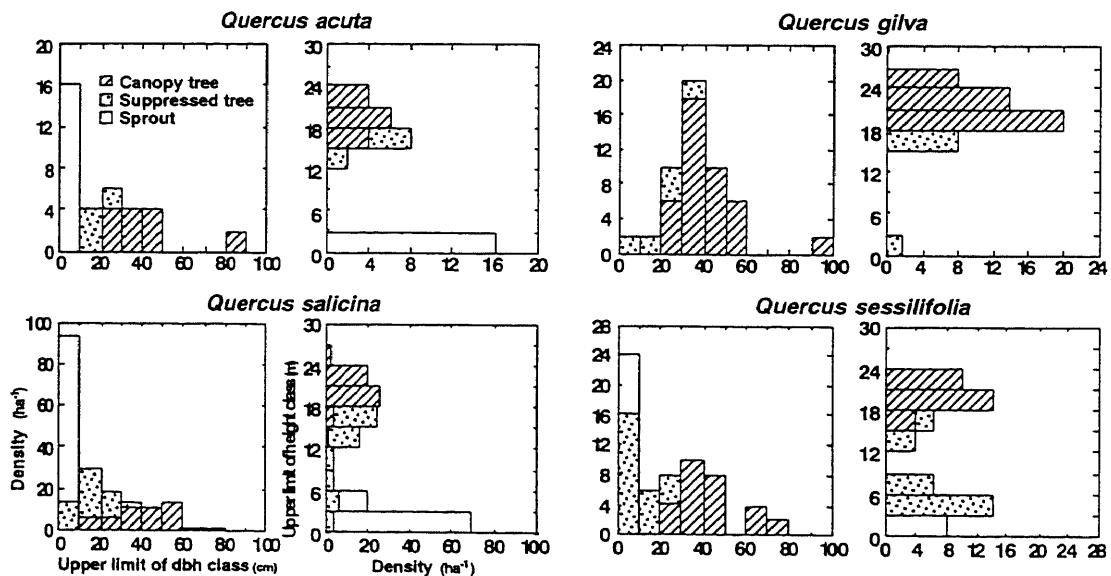


Fig. 9. DBH and height distribution for four *Quercus* species in Gomeki-1 plot. Included are stems taller than 1.3m.

図 9 カシ類 4 種のサイズ分布 (五女木第 1 試験地)

表 7 カシ類 4 種のクランプサイズ及びアソシエーション

Table 7. Spatial distribution for the *Quercus* species.

Species	Minimum clump size (m <sup>2</sup> )	Distributional association		
		<i>Q. gilva</i>	<i>Q. salicina</i>	<i>Q. sessilifolia</i>
<i>Quercus acuta</i>	50	0.028	-0.255	-0.226
<i>Quercus gilva</i>	50		0.009	-0.226
<i>Quercus salicina</i>	50			-0.424
<i>Quercus sessilifolia</i>	200			

Minimum clump size was calculated by  $m^*-m$  and  $\rho$  index (Iwao, 1970).  
Distributional association among the four *Quercus* species was detected by  
using Iwao's method (1977). Values show  $\omega$  indices.

における種間関係は排他的であること ( $\omega$  index が負の値), 特にウラジロガシとツクバネガシでは強い排他的分布 ( $\omega=-0.424$ ) を示すことが解った。

### 2.3 林内の光環境

閉鎖林冠下の相対照度 (瞬間値) は  $1.5 \pm 0.7\%$  であり, ギャップ内では  $7.8\%$  であった (図 10)。1992 年 7 月に同じ場所で照度と光量子 (PPFFR) を測定したが, ギャップ内に

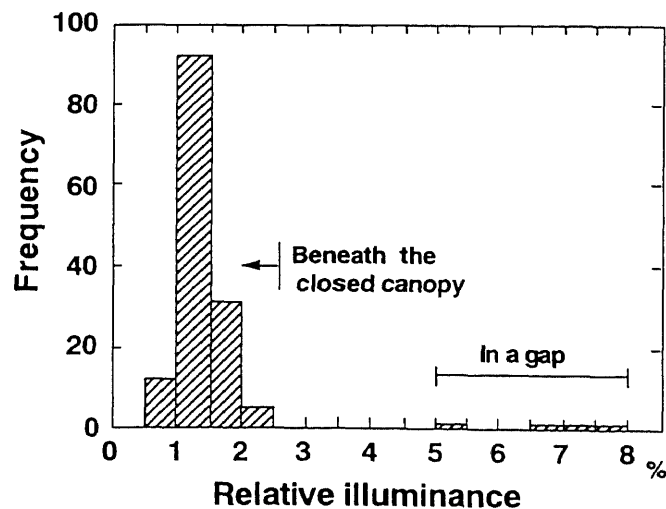


Fig. 10. Distribution of relative light intensity (illuminance) in Gomeki-1 plot.

図 10 成熟林の閉鎖林冠下及びギャップ内での光環境 (五女木第 1 試験地)

においては、相対 PPFFR が相対照度とほぼ同じ値（8.1%と 7.9%）を示し、閉鎖林冠下でも近似した値（2.0～4.5%と 1.5～4.1%）を示した（表 8）。

閉鎖林冠下における PPFFR の日変化を見ると（図 11）、快晴日には数回サンフレックが生

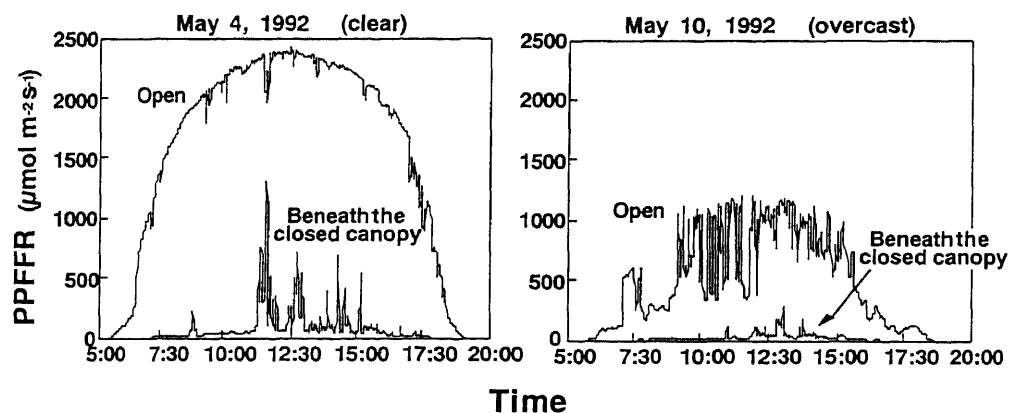


Fig. 11. Changes of light intensity (photosynthetic photon flux frequency rate, PPFFR) on a clear day and an overcast day in Gomeki-1 plot.

図 11 閉鎖林冠下およびギャップ内における光強度の日変化（五女木第 1 試験地）

表 8 成熟した常緑広葉樹林の林床の相対光強度（五女木第 1 試験地）

Table 8. Relative illuminance and photosynthetic photon flux fluence rate (PPFFR) on the forest floor.

Date	Sky condition	Site				
		Open	In a gap	Beneath the closed canopy		
				B3	E3	E4
Illuminance						
89/07/06	overcast	1	0.095	0.012	0.012	0.016
92/07/21	overcast	1	0.079	0.015	0.015	0.041
PPFFR						
92/05/01 - 05/10	-	1	0.146	0.055	0.050	0.090
92/05/04	clear	1	0.145	0.050	0.049	0.085
92/05/10	overcast	1	0.169	0.049	0.030	0.090
92/07/21	overcast	1	0.081	0.024	0.020	0.045

Illuminance and PPFFR were measured as instant and integrated values, respectively. Measurement heights in a gap and others are 1.3m and 0.2m, respectively. B3, E3 and E4 are sub-plot markers.

じ、その明るいものでは  $1302 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  に達し、林外値の 60% を越えた。

## 2.4 種子（堅果）生産

いずれのカシ類も、広木・松原（1982）の報告と同様に、10 月から 12 月に成熟堅果を落下させ、そのピークは 11 月であった（図 12）。未熟堅果の落下は 7 月から 10 月にかけてと、成熟堅果の落下より 3 ヶ月早かった。1989 年と 1990 年には、7 月に台風が試験地付近を通過したために多くの未熟堅果が落下

し、その中には落枝に付着したままの堅果の割合が高かった。ただし、1991 年は未熟堅果の落下時期が成熟堅果の落下時期と重なった。成熟堅果の落下量は、アカガシ・イチイガシ・

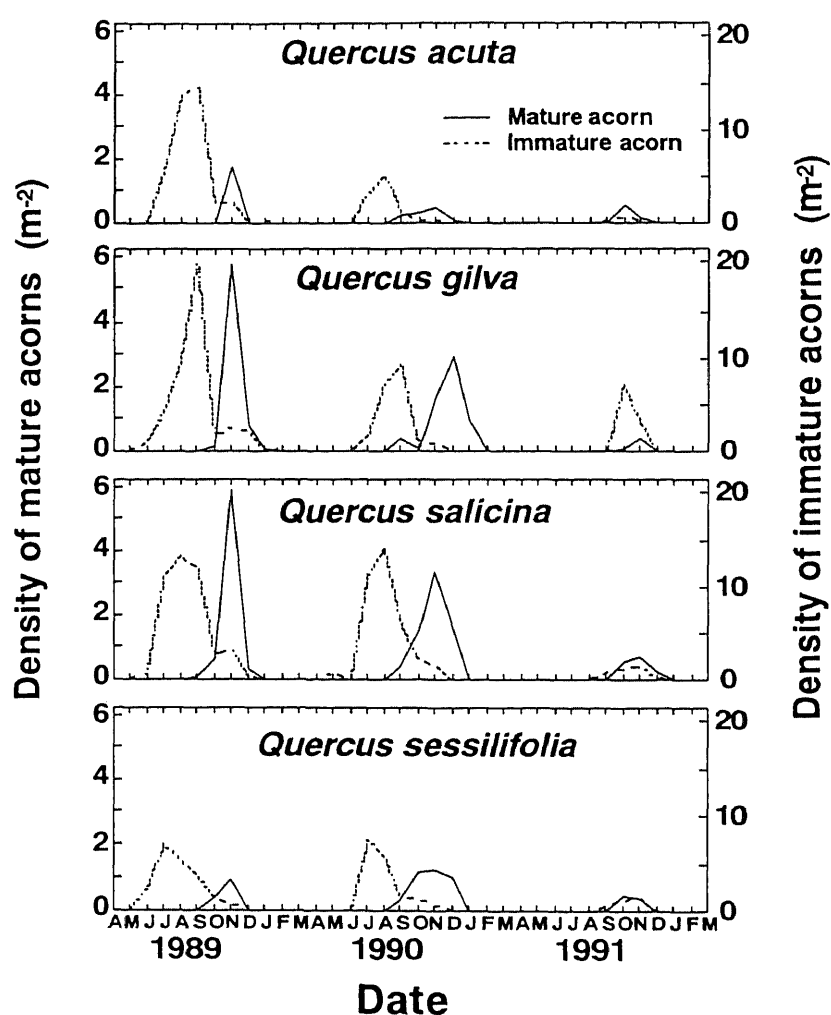


Fig. 12. Monthly amount of fallen acorns of four *Quercus* species for three years in Gomeki-1 plot.

図 12 カシ類 4 種の月別落下堅果量



ツクバネガシでは1989年が最大で、それぞれ1.88・6.83・6.96個/m<sup>2</sup>であった。ツクバネガシは1990年にも同量の堅果を落下させ、ウラジログシは同年に3.92個/m<sup>2</sup>の最大落下量を示した。一方、1991年の落下量が最も少なく、4種の中ではイチイガシが最少(0.63個/m<sup>2</sup>)で、ウラジログシが最大(1.54個/m<sup>2</sup>)であった(図13)。

堅果の年生産量(落下量)は、1991年を除いて種間の同調性が認められなかった。個体間で豊凶が同調したり、複数の種が一斉開花・結実したりする現象は知られているが、その理由については解っていない。ただ、カシ類の種間において、結実の同調現象が起こるのであるなら、開花についての同調は起こらないことになる。なぜなら、イチイガシは1年結実で、他のカシ類は2年結実(小林・緑川, 1959)であるからである。

このカシ類4種は、林冠木のみが開花および堅果生産を行うことが解っている(上中, 私信)。ここで、林冠木を母樹と考えた場合の、母樹あたりの堅果生産量を算出してみた(表9)。堅

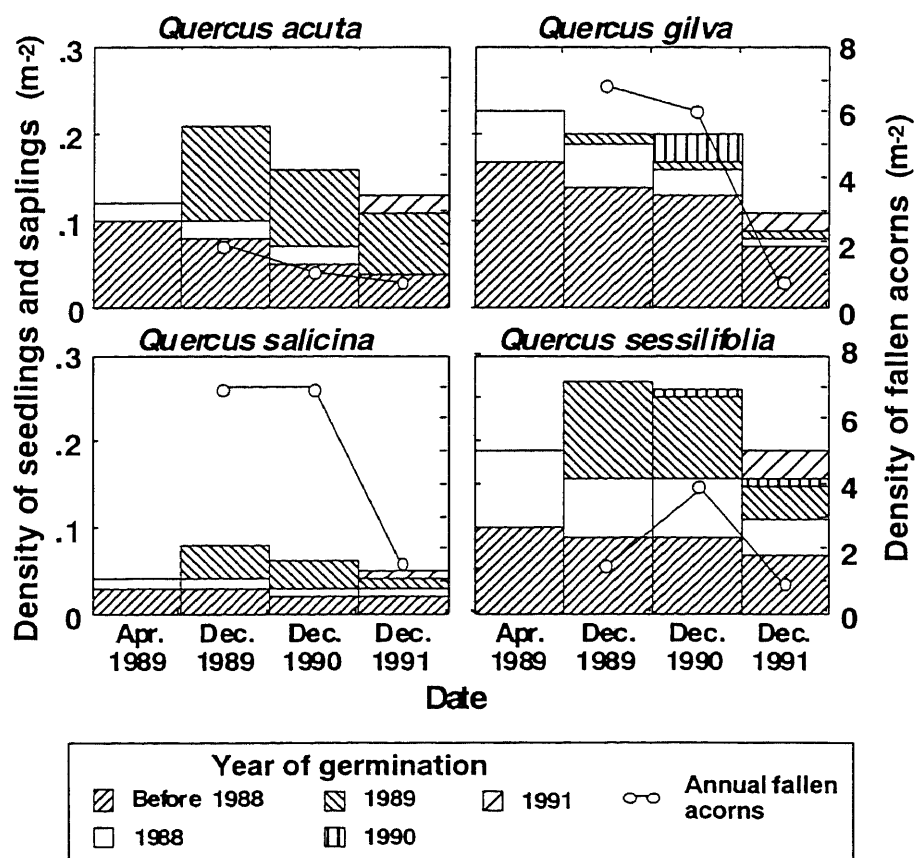


Fig. 13. Number of seedlings and saplings and amount of fallen mature acorns from 1989 to 1991 in Gomeki-1 plot. The number of seedlings and saplings are the values of four surveys, and the fallen acorns are totals per year.

図 13 カシ類4種の堅果生産と実生・稚樹密度の変化

果生産量は、トラップへ落下した成熟堅果数を試験地面積あたりに換算し、母樹数で除した値である。その値は最低の158個/年（イチイガシ，1991年）から最高の1747個/年（イチイガシ，1989年）まで大きな差があったが、各樹種の豊作年の生産量は1336～1747個/年と近似した

表 9 カシ類4種の母樹あたりの堅果生産量

Table 9. Annual amount of mature acorns per mother tree.

Year	<i>Quercus acuta</i>	<i>Quercus gilva</i>	<i>Quercus salicina</i>	<i>Quercus sessilifolia</i>
1989	1500	1747	1336	554
1990	900	1537	1336	1446
1991	633	158	296	338
Average	1011	1147	989	779

値を示した。また、3年間の平均値は779～1147個/年となり、母樹あたりの堅果生産量はカシ類の種間では大きな差は無かった。

## 2.5 落下堅果と実生の定着

堅果は、集中して落下し（図 14），落下場所は林冠木のあるサブプロット位置とほぼ重複していた。発芽して1成長期を経た当年生実生を定着実生とすると、全シードトラップ内へ前年に落下した成熟堅果数（m<sup>2</sup>あたり）に対する、全コドラート内の定着実生数（m<sup>2</sup>あたり）の割合（実生定着率，ER）は0～1.63%であった（表 10）。ERには幅があったが、ほとんどの種で1%未満であった。同一年における種間差および同一種内の年次間差には、共に有意な差が認められなかった（ $P>0.05$ ,  $G$  test）。しかし、カシ類4種を一括したERでは、1990年と1991年の間に有意な差が認められた（ $P<0.05$ ）。

定着した実生の位置は前年の堅果落下位置とは異なっていることが多かった（図 14）。前年に、そばにあるトラップ内へ堅果が落ちなかったのに実生が定着していたコドラート数の、全コドラート数に対する割合（R1）と、堅果が落ちた所に実生が定着していたコドラートの個数割合（R2）には、有意な差が認められなかった（ $P>0.05$ ）。しかし、明らかにいくつかコドラートでは、堅果が落下していないのに実生が定着しており、堅果が母樹から離れた位置で発芽し定着していることを示していた。

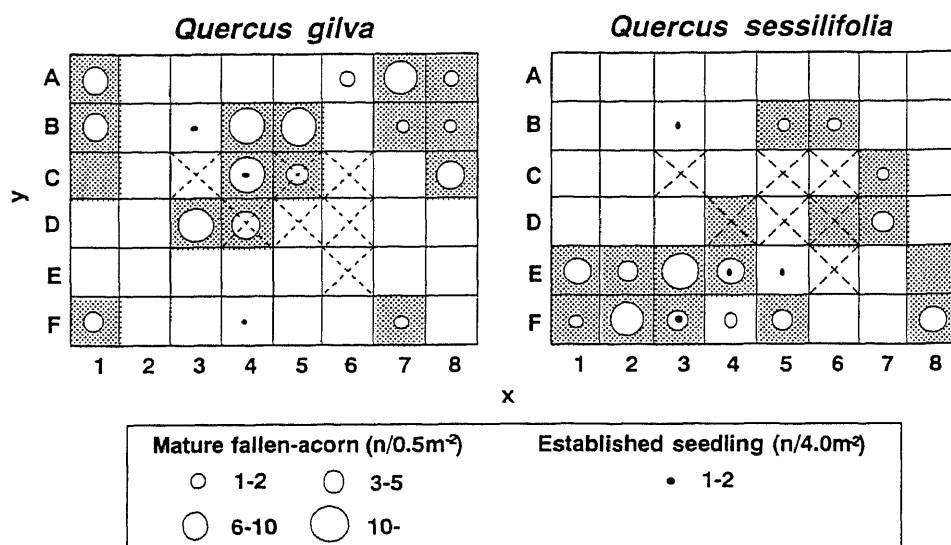


Fig. 14. Location of fallen acorns and established seedlings for two *Quercus* species in Gomeki-1 plot. The plot (80m x 60m) was divided into 48 sub-plots (10m x 10m), and the census of fallen acorns and established seedlings was taken in the center of each sub-plot. The sub-plots with X(dotted lines) show where the seedling census has not been taken because they located on exposed bed-rocks in the stream bed or in the gap. The dotted sub-plots show where the canopy of the species existed.

図 14 落下堅果と定着した実生の空間分布

表 10 カシ類 4 種の落下堅果量と実生の定着率

Table 10. Number of fallen acorns and percentage of seedling establishment for four *Quercus* species.

Species	Year	NA <sup>1)</sup> (m <sup>2</sup> )	ER <sup>2)</sup> (%)	R1 <sup>3)</sup> (%)	R2 <sup>4)</sup> (%)
<i>Quercus acuta</i>	1990	1.88	0		
	1991	1.13	1.63	4.9	0
<i>Quercus gilva</i>	1990	6.83	0.45	6.6	11.1
	1991	6.08	0.3	6.3	6.3
<i>Quercus salicina</i>	1990	6.96	0		
	1991	6.96	0.01	3.8	0
<i>Quercus sessilifolia</i>	1990	1.5	0.81	2.5	12.5
	1991	3.92	0.78	2.3	14.3
All four <i>Quercus</i>	1990	17.3	0.15	23.1	2.9
	1991	18.1	0.37	0	19

1), number of fallen mature acorns in the previous year; 2), ratio of the established seedlings at the late autumn to the acorns fell in the previous year; 3), Percentage of sub-plots where seedling established in the quadrats with no mature acorns fell to the adjacent trap in the previous year; 4), Percentage of sub-plots where seedling established with mature acorn fell.

## 2.6 閉鎖林冠下における実生・稚樹の成長

閉鎖林冠下には、カシ類 4 種の実生・稚樹が存在した。アカガシ・イチイガシ・ウラジロガシ・ツクバネガシの 4 年間の平均密度は、それぞれ  $0.16 \cdot 0.18 \cdot 0.06 \cdot 0.23$  個体/ $\text{m}^2$  であった。1988 年以前に発芽した稚樹と 1988 年以降（1988～1990）に発芽した稚樹の生存率には違いが認められた（図 15）。調査を開始した 1989 年 4 月には、アカガシ・イチイガシ・ウラジロガシ・ツクバネガシの稚樹がそれぞれ  $41 \cdot 48 \cdot 16 \cdot 51$  個体/ $164 \text{ m}^2$  存在した。このうち 1988 年以前に発芽した稚樹の 3 年後の生存率は、ウラジロガシ・ツクバネガシがアカガシ・イチイガシに対して有意に高かった（ $P < 0.05$ , Gtest）。この違いは、1988 年に発芽した稚樹においても同じであった（ $P < 0.05$ ）。また生存率と稚樹齢の関係をみると、1988 年以前に発芽した高齢の稚樹群の方が、どの種においても若い稚樹群（1988 年およびそれ以降に発芽）より高い生存率を示すことが解った（図 15）。一方、1988 年およびそれ以降に発芽した稚樹群では、イチイガシとその他の種間で、生存曲線の形に有意な違いが認められた（ $P < 0.05$ , Log-rank test）。1988 年以前発芽の稚樹群では、この生存曲線の形の違いは生存率の差と同じようにウラジロガシ・ツクバネガシと、アカガシ・イチイガシ間に有意な差が認められた（ $P < 0.05$ ）。

稚樹の樹高分布は、4 種間で大きな違いはなかった。1991 年における各種の平均稚樹高が、いずれの種でも 1989 年より高かった（図 16）のは、樹高の高い個体の死亡率が低かったためである。樹高の高い稚樹が多く死亡すると平均樹高は前年より低下する（例えば 1989 年のウラジロガシ）。3 年間の年平均樹高成長量は、4 種の間で有意な差がなかった（ $P > 0.05$ , Mann-Whitney test）。成長量には個体差が大きく、いくつかの稚樹は年間 10cm 以上の成長を示した。

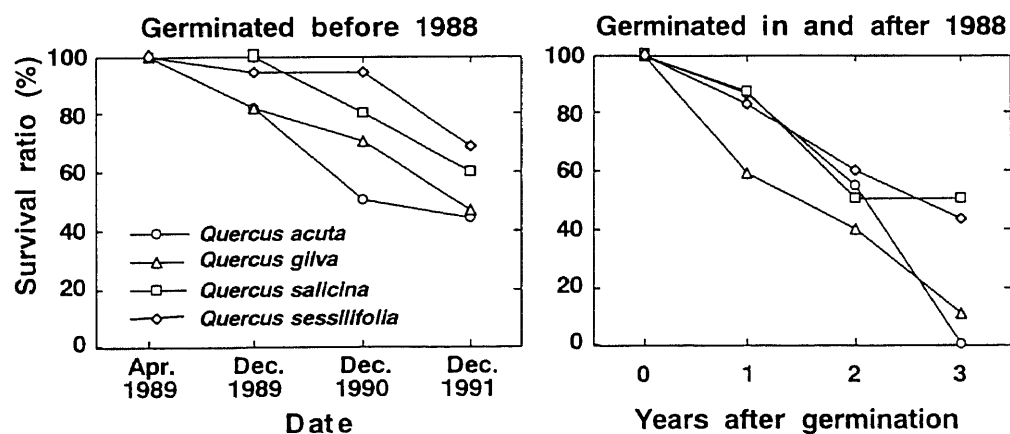


Fig. 15. Survival ratio of saplings under the closed canopy in Gomeki-1 plot. Right and left parts show on the saplings that germinated after and before the beginning of 1988 (the year before the start of the research), respectively.

図 15 閉鎖林冠下でのカシ類 4 種の稚樹の生存率

稚樹の1個体あたりの葉数にも違いがあった(図 17)。閉鎖林冠下では、稚樹は通常一年に一回主軸を伸ばし、2枚程度の新葉を展開したが、一部の稚樹は全く主軸を伸ばさず展葉しなかった。1個体あたりの平均葉数は3.5枚で、3年間に大きな変化はなかった。しかし、1989年から生存している個体の葉数は徐々に減少した。葉数の種間差は認められなかった( $P > 0.05$ , Mann-Whitney test)。

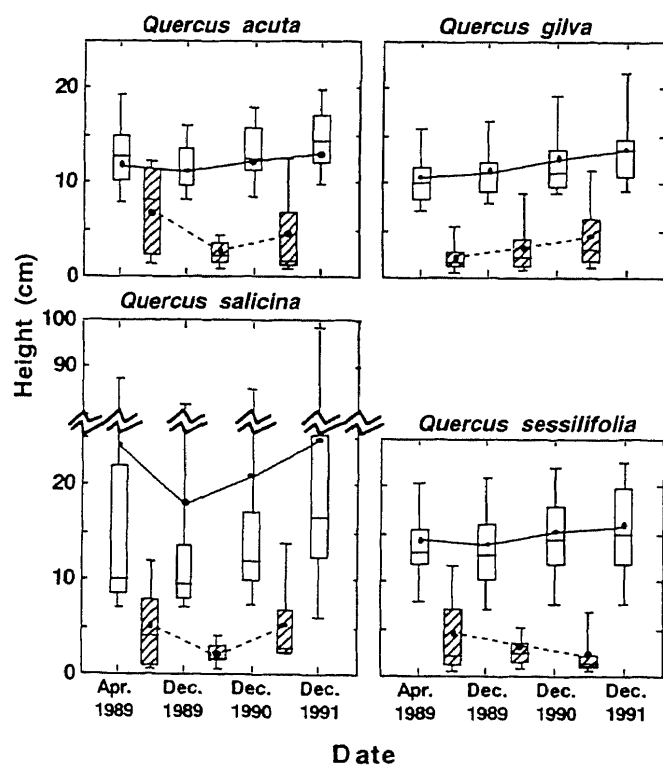


Fig. 16. Height and annual growth of seedlings and saplings of four *Quercus* species under the closed canopy in Gomeki-1 plot. The open and shaded boxes show the height and the annual increment of growth, respectively. The center bar in the box denotes the median of height distribution; upper and lower bars represent the 75th and 25th percentile, respectively; vertical lines connect adjacent values; the circle shows the average. Annual growth means values between dates.

図 16 閉鎖林冠下におけるカシ類稚樹の樹高成長量

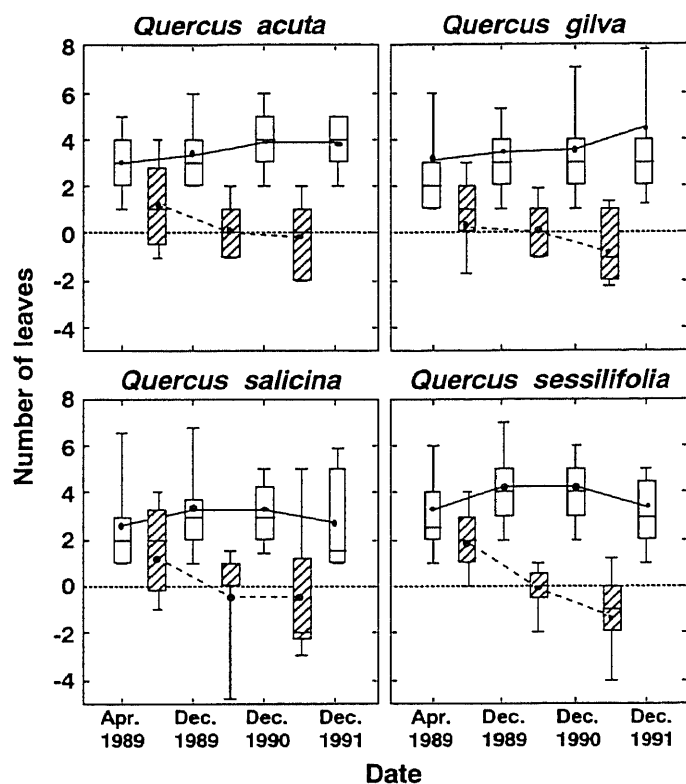


Fig. 17. Average number of leaves on each seedling and sapling of four *Quercus* species under the closed canopy in Gomeki-1 plot. The open and shaded boxes show the number and the annual increment of leaves per sapling, respectively. The center bar in the box denotes the median of height distribution; upper and lower bars represent the 75th and 25th percentile, respectively; vertical lines connect adjacent values; the circle shows the average. Annual change means values between dates.

図 17 閉鎖林冠下におけるカシ類稚樹 1 個体あたりの平均葉数の変化

### 3 考察

実生や稚樹が、母樹から離れて定着・生存する現象やその理由について、多くの研究が行われている (Augspurger, 1983; Clark and Clark, 1984; Howe et al., 1985 など)。Howe (1986) は、母樹周辺での不均一な堅果落下量や実生の生存率を明らかにした。本研究では、堅果の落下位置は母樹の周り、特にその樹冠下に集中分布することが明らかであった。この理由は、堅果の一次散布が重力散布であるためである。それに対して、落下位置と違う場所で実生が発生することは、2次散布が活発に行われていることを示唆している (図 14 参照)。堅果の二次散布については、齧歯類の役割が高いことが (Kanazawa and Nishikata, 1976; Price and Jenkins, 1986), また鳥によっても遠くへ移動させられること (Shaw 1968a) が知られている。Price and Jenkins (1986) は齧歯類が確保した堅果を地中に貯蔵することを、Kanazawa and Nishikata (1976) らもカシ類堅果を分散・貯蔵し更新に貢献する齧歯類の役目を強調している。この試験地でも、母樹が存在しない場所に発芽・定着した実生は、堅果が動物によって移動させられ発芽したものであろう。それ故、実生・稚樹の分布は林冠木の分布より広範囲 (より広いクランプサイズ) となり得る (第 1 章参照)。さらに、2次散布された堅果は、

より高い実生定着率を示す（表 10中の R1）。この事実は、発芽・定着に有利なサイトが堅果が落下する位置から離れたところにあることを示している。一方、Bran et al.（1990）は数種のカシ類では、自己アレロパシーが母樹下の堅果の発芽を阻害することがあると報告しており、このことも定着率に関与しているのかもしれない。

実生が定着する可能性は、採食者や菌類によって大きく影響される（Shaw, 1968b; Borchert et al., 1989; Briggs and Smith, 1989）。もし採食者や菌類が宿主特異性を持たないとしても、ある種の堅果の豊凶が他の種の実生定着に影響を及ぼすであろう。Briggs and Smith（1989）はマウスがカシ堅果を選択的に食べるが、それは堅果が地上に落ちている（目に見えやすい）からだと考えしている。それは、採食者が本来は種（食料）を選ばないジェネラリストであっても、状況によっては、スペシャリスト（宿主特異）的になることを意味する。この試験地では、カシ類 4 種間の実生定着率に違いが認められたが、有意差はなく（表 7）、種特異的な現象は認められなかった。一方、カシ類の実生定着率は低かったが、高齢稚樹の高い生存率（低い枯死率）により、結果的に実生・稚樹バンクは維持されていた（図 13, 図 15）。

4 種のカシは、その死亡率・生存曲線から二つのグループに分けられた。ウラジログシ・ツクバネガシはアカガシ・イチイガシより明らかに生存率が高く、耐陰性が高いことを示唆している。実生・稚樹密度は、林冠構成種のイスノキ・タブノキ（Sato et al., 1994）とカシ類との間に有意な差はないが、年次間の密度変動はカシ類の方が少なかった。1991 年には、5 年生以上の稚樹の割合が実生・稚樹バンク中の 25% 以上を占めていた。一方、1988 年以前に発芽した稚樹の生存率は若い稚樹よりも高かったが、平均樹高の伸びはあまりなかった（図 16）。これら高齢稚樹については、その起源がはっきりしていないが、ぼう芽由来で元株の地上部が死亡した個体や、ぼう芽を繰り返しながら生存している個体などは、地下部等の器官重量に違いがあるため、それらが高い生存率に寄与している可能性もある。

通常、実生・稚樹密度は、実生の発生・定着量とその後の生存率のバランスによって決定される。実生・稚樹密度は明らかな年変動を示した。そして、多くの場合、実生定着数の年変動の影響が個体群密度に対して最も大きかった（図 13）。ウラジログシとツクバネガシは低い死亡率を示し、他の 2 種より高い実生・稚樹密度を示していた。調査期間中、カシ類の実生定着率には年変動があったにも関わらず、種間差は認められなかった。しかし、もしアカガシ・イチイガシとウラジログシ・ツクバネガシの 2 グループ間に実生定着率の差がなければ、堅果落下量が定着量を規定する。この場合、アカガシ・イチイガシはより堅果を多産するか、実生定着率を上げるために有利な散布様式を持っているか、が考えられる。確かに、母樹あたりの年平均堅果生産量では、アカガシ・イチイガシがウラジログシ・ツクバネガシより多かった（表 9）。

林冠木の割合が高いことがカシ類に共通な特徴であるが、樹高分布の型から、4 種は上記と同じ 2 つのグループに分けられた。つまり、ウラジログシ・ツクバネガシの林内木・幼木数はアカガシ・イチイガシより多かった。この理由には、実生・稚樹の動態で明らかになった耐陰性の違い（アカガシ・イチイガシがより耐陰性が低い）が考えられ、アカガシ・イチイガシには、今後林冠層へ到達できる幹が少ないことを意味している。しかし、ウラジログシやツクバネガシの林内木でも容易にはギャップサクセッサーとなりえないようである。つまり、通常 of 自然攪乱体制

下では平均ギャップサイズは  $67 \text{ m}^2$  (綾試験地, 第1章参照) で, 多くの場合イスノキやタブノキがギャップサクセッサ (Yamamoto, 1992) となるからである。実験的にも, カシ類は閉鎖林冠下のような光環境では成長が困難であることが解っている (後述)。また, 大面積 (綾試験地) でのデータからも, カシ類は通常のギャップ体制を利用して幼木サイズまではリクルートできるが林冠木へと成長できず, 世代交代を完結するためには大きな攪乱が必要であることが示唆されている。

以上のように, 林冠がうっ閉している状態でのカシ類4種の林冠木サイズへのリクルートは困難である。しかし, 実生・稚樹バンクは常に一定量維持され, 攪乱が生じるのを待っている。実生・稚樹がどれだけサイズアップできるかは, 攪乱の程度に依存するであろう。相対的な比較をすれば, ギャップサイズがそれほど大きくない場合, ウラジログシとツクバネガシの稚樹がより高い可能性を持ってサイズアップできるであろう。なぜなら, 耐陰性の高い樹種は僅かな光環境の好転によってリクルートを果たす (Canham, 1989) からである。また, 大きなギャップ形成が起これば, イチイガシやアカガシに有利に働くであろう。つまりこの場合は, 光環境が大幅に改善されるのでイチイガシやアカガシにとっても成長できる環境となるからである。ウラジログシやツクバネガシのように耐陰性の高い樹種は成長スピードが遅いことが多く, そのためイチイガシやアカガシに有利になると考えられる。ツクバネガシはその立地が谷沿いで他のカシとは排他的な分布をしており, 同じグループに属するウラジログシと住み分けていた。しかし, アカガシとイチイガシは同所的に分布するため, どちらが優占するかは, リクルートできる攪乱が起きた場所での実生・稚樹密度 (その時のタイミング) に依存するのかもしれない。しかし, 共存できるということは, 両種の世代交代 (一生) 間に更新に有効な攪乱が起きることを示している。一方, ウラジログシとアカガシも同所的に分布するが, 耐陰性などの生理生態的特性の差が大きく, これが共存を可能にしている原因のようである。



### 第3章 二次林におけるカシ類の成長

カシ類は、成熟林の通常の攪乱体制下においては、更新が難しいことが明らかになった。一方で、二次林ではカシ類が良好な成長を示す林分も多く、何らかの攪乱によってカシ類の更新が促進される可能性が高い。本章では、皆伐跡地の森林再生過程を追跡して、この状況下でカシ類がどのような動態を示すかを明らかにする。また、成熟林の調査で得られたカシ類およびその他の種の成長特性を加味しつつ、攪乱後の再生過程（遷移系列）についての考察を行う。

#### 1 試験地及び調査方法

##### 1.1 冷水試験地

鹿児島県大口市冷水の皆伐された林分（32°02'N, 130°30'E; 350m a.s.l.）に、200 m<sup>2</sup>（10m x 10mを隣接して2箇所）の試験地を設置した（冷水試験地、図1参照）。試験地は、伐採前はコジイ（*Castanopsis cuspidata*）が優占する40年生の林分であり、薪炭林供給のために江戸時代もしくは明治初期から定期的に伐採されてきた（共有薪炭林）。皆伐が約20～40年間隔で繰り返されているが、施業に関する古い記録は残っていない。ただし、皆伐後は次の伐採まで施業が禁じられており、主伐以外の人為（除草や除伐等）は加わっていないと考えられる。

皆伐後3年目（1986年4月）に樹高1.3m以上の全ての幹に認識番号を付け、胸高直径（DBH）と樹高を測定した。以降1986～1991年の間、各年の成長終了期（11～12月）に同一項目を測定した。その際、新たに樹高1.3mを越した幹を新規加入として記載した。幹毎の生死判定により、それぞれの種の生存曲線をKaplan-Meier（product-limit）法で推定した。この曲線を求めるためのデータは、伐採後4年目に存在した幹のその後4年間の生死データに基づいた。その理由は、調査当初の伐採後3年目の時点では、幹数（サンプル数）が少なかったからである。

統計検定は以下の手法を用いた。DBHや樹高の種間差については、平均値の違いを検定するKruskal Wallis testを用い、その後Dunn procedureによって多重比較を行った。生存曲線の種間差を検定するためには、Log-rank test（第2章参照）を用いた。

##### 1.2 五女木第2試験地

鹿児島県大口市五女木にある、25年生の二次林に250 m<sup>2</sup>の試験地を設定した（五女木第2試験地、図1参照）。この試験地は、五女木第1試験地（成熟林）から南東方向に約300m離れた場所（32°08'N, 130°33'E; 400m a.s.l.）で、土壌条件は第1試験地と同じである。また気象条件は冷水試験地と最寄りの観測所が同一である（第2章参照）ため、互いの微細な差は解らない。この試験地にはコジイが優占し、林分内容は伐採前の冷水試験地とほぼ同じであった。

試験地では、最初に樹高1.3m以上の幹のDBHを測定した。次に、全幹を地上高0mで伐採

し、樹高を測定した。主要高木種の全ての幹について、地上高0mと0.3mで幹断面試料（円盤）を採取した。更にコジイ・イチイガシ・イスノキのうち17本については、地上高0.3mから更に1mおきに梢端まで円盤を採取し、研究室へ持ち帰った。持ち帰った円盤は、実体顕微鏡下で年輪の識別を行い、年輪幅の測定によって樹高成長曲線を求めた。

## 2 結果

### 2.1 伐採後初期の成長動態（冷水試験地）

伐採以前、この林分ではコジイが最も優占し林冠層を形成しており、アカガシ・イチイガシ・ウラジログシ・タブノキ・イスノキも存在していたが、それらの多くは林内木であった（埴田、私信）。伐採（攪乱）後3年目に、これらの種は初期構成種として試験地内に存在した（図18参照）。更に、タラノキ（*Aralia elata*）・アカメガシワ（*Mallotus japonicus*）・カラスザンショウ（*Fagaria ailanthoides*）が存在したが、これらは伐採前の林分には生育していなかった。

伐採後3年目に、最も優占していたのはコジイであり、その幹数は249本/200m<sup>2</sup>で、平均樹高は2.1mであった（図18）。樹高1.3m以上へのリクルートメントは、4年目に最も多かった。また、コジイは調査期間を通じて最も平均樹高が高かった。タラノキ・アカメガシワ・カラスザンショウの平均樹高は常に上位に位置し、8年目には2～4位を占めた。一方、アカガシ・イチイガシ・タブノキは8年目には、5～7位を占めた。

各年の樹高の相対成長率（RGR）を求めると、カラスザンショウ・タラノキは3～4年目に1.80以上の高いRGRを示したが、7～8年目には1.09以下と激減した（図19）。アカメガシワは4～5年目に最大のRGRを示したが、その後激減し、変化傾向はカラスザンショウ・タラノキと同様であった。アカガシ・ウラジログシ・イチイガシのRGRは、調査期間中1.04～1.47の間を変動した。アカガシは4～5および5～6年目に、イチイガシは6～7および7～8年目に高いRGRを示した。イスノキ・タブノキは、調査期間中その値が低く、変動幅が小さかった（1.06～1.29）。

タラノキ・アカメガシワ・カラスザンショウの、伐採後8年目における平均樹高には、有意な種間差はなかった（ $P > 0.05$ , Kruskal Wallis test; 表11）。コジイの樹高は、他の種より有意な差を持って高かった（ $P < 0.05$ ）。イチイガシ・アカガシ・ウラジログシ・タブノキには有意な種間差はなく（ $P > 0.05$ ）、イスノキはウラジログシを除いた伐採前の林冠構成種と有意な差（ $P < 0.05$ ）を示した。

生存曲線の検定では、タラノキがカラスザンショウ以外の樹種との間に有意な差を示した（ $P < 0.05$ , Log-rank test; 表11）。コジイは、タラノキ・アカメガシワ・カラスザンショウ・イスノキと有意な差を示した（ $P < 0.05$ ）が、カシ類・タブノキとは差がなかった（ $P > 0.05$ ）。カシ類・タブノキ・イスノキ間では、アカガシ・イスノキ間の関係を除いて、互いに有意な差はなかった（ $P > 0.05$ ）。

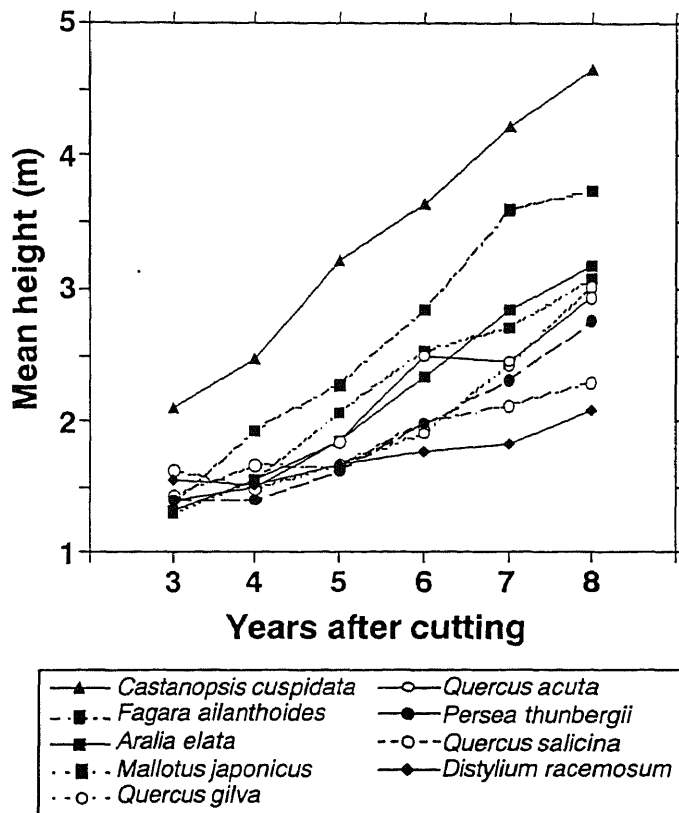


Fig. 18. Height growth of tree species from 3 to 8 years after clear cutting in Hi Yamizu plot. All shoots more than 1.3 m tall were measured.

図 18 主要樹種の 5 年間にわたる樹高変化（冷水試験地）

以上の結果をもとに、構成種をいくつかのグループに分類した（表 11）。その際、次の既知の見解も参考にした。タラノキ・アカメガシワ・カラスザンショウは成長の速いパイオニア (Itow, 1979) かギャップ要求性の高い種 (Naka, 1982; Shimoda et al, 1994) である。コジイ・アカガシ・イチイガシ・ウラジロガシ・タブノキ・イスノキは成熟林の林冠構成種である (Numata et al., 1972; 宮脇, 1981; Sato et al., 1994 および第 1, 2 章参照)。タラノキ・アカメガシワ・カラスザンショウの間には、8 年目の樹高差は認められなかったが、生存曲線はタラノキ・カラスザンショウ間を除くと、それぞれの間に差が認められた。つまり、種群として分ける場合はアカメガシワは別群に入れるべきかもしれないが、前生林分や、25 年生の二次林（大口第 2 試験地）にも存在しないパイオニア種群としてこの 3 種を一つにまとめた（グループ 1）。コジイの生存曲線には、カシ類・タブノキに対する有意差がなかったが、樹高は他種の全てと有意な差があったため 1 種で 1 グループとした（グループ 2）。アカガシ・イチイガシ・ウラジロガシ・タブノキは生存曲線・樹高に有意な種間差が認められなかったので 1 グループにまとめた（グループ 3）。イスノキは生存曲線でグループ 3 の種群と差がないが、樹高で差がある（ウラジロガシとの関係を除く）ので、1 種で 1 グループとした（グループ 4）。

これらをもとに、各グループの幹密度の経年変化を表した（図 20）。グループ1は調査当初の伐採後3年目には幹数が7本/200 m<sup>2</sup>であった。その後5年目に密度は最大になったが、6年目からは減少し、7年目に死亡数が最大となった。グループ2・3・4のほとんどの幹は、調査期間中生存した。特にグループ4の死亡率は5.4%と低かった。

量的な優占度を示す $\sum D^2H$ （各幹の $D^2 \times H$ の総和）から見ると、グループ1は、7年目まで第2位であったが、8年目に減少し、グループ3に追い抜かれた（図 21）。グループ2は、一貫して第1位を占め、8年目まで $\sum D^2H$ を増加させた。グループ3・4は全期間を通じて3、4位に位置したが、両グループ共に $\sum D^2H$ が連続的に増加した。

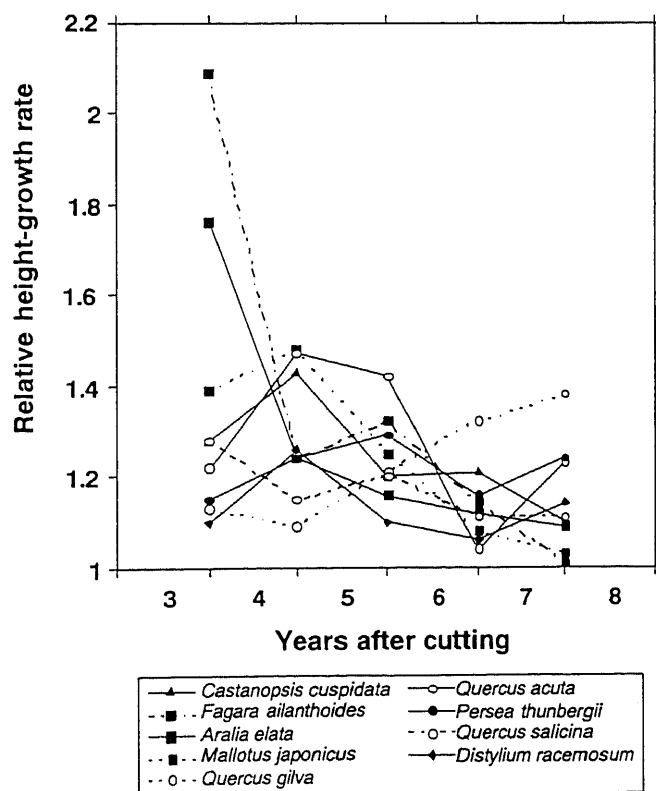


Fig. 19. Relative height-growth rate of tree species in Hi Yamizu plot. Values show the annual rate for the previous year. All shoots more than 1.3m were calculated.

図 19 主要樹種の樹高における年間相対成長率の変化

表 11 主要樹種における樹高および生存曲線の種間相違（冷水試験地）

Table 11. Significant differences of height and survival curve between main species in Hiyamizu plot.

Species		<i>Ae</i>	<i>Fa</i>	<i>Mj</i>	<i>Cc</i>	<i>Qa</i>	<i>Qg</i>	<i>Qs</i>	<i>Pt</i>	<i>Dr</i>
<i>Aralia elata</i>	<i>Ae</i>	•	ns	*	***	**	*	***	**	***
<i>Fagara ailanthoides</i>	<i>Fa</i>	ns	•	ns	***	*	*	***	**	***
<i>Mallotus japonicus</i>	<i>Mj</i>	ns	***	•	***	***	**	***	***	***
<i>Castanopsis cuspidata</i>	<i>Cc</i>	*	*	*	•	ns	ns	ns	ns	**
<i>Quercus acuta</i>	<i>Qa</i>	ns	ns	ns	***	•	ns	ns	ns	ns
<i>Quercus gilva</i>	<i>Qg</i>	ns	ns	ns	*	ns	•	ns	ns	ns
<i>Quercus salicina</i>	<i>Qs</i>	ns	***	ns	***	ns	ns	•	ns	ns
<i>Persea thunbergii</i>	<i>Pt</i>	ns	ns	ns	***	ns	ns	ns	•	ns
<i>Distylium racemosum</i>	<i>Dr</i>	ns	***	ns	***	**	*	ns	*	•
Species group		1			2		3			4

Upper right part shows significance of the survival-curve difference between two species from year 4 to 8 after cutting. Lower left part shows significance of the mean-height difference among the species in year 8 after clear cutting. The differences of survival curve and mean height were tested by log-rank test and by multiple-comparison test (Dunn procedure) with Kruskal-Wallis test, respectively. The difference is shown as: ns, no significance ( $P \geq 0.05$ ); \*,  $0.01 \leq P < 0.05$ ; \*\*,  $0.001 \leq P < 0.01$ ; \*\*\*,  $P < 0.001$ . Values in each box mean the relationships among species in a same group.

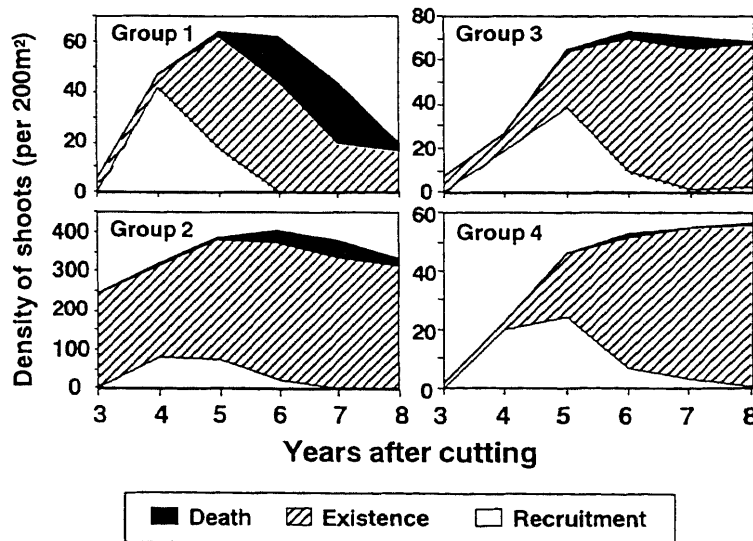


Fig. 20. Changes in shoot density for each species group after clear cutting in Hiyamizu plot. All shoots more than 1.3 m tall were measured. Death and recruitment show the number of shoots which died or established during the past year, respectively. Existence means the number of shoots surviving from the previous year. The summed value of existence and recruitment shows the density of living shoots at each year. Species in each group are presented in the previous Table.

図 20 皆伐後3-8年間の種グループの密度変化（冷水試験地）

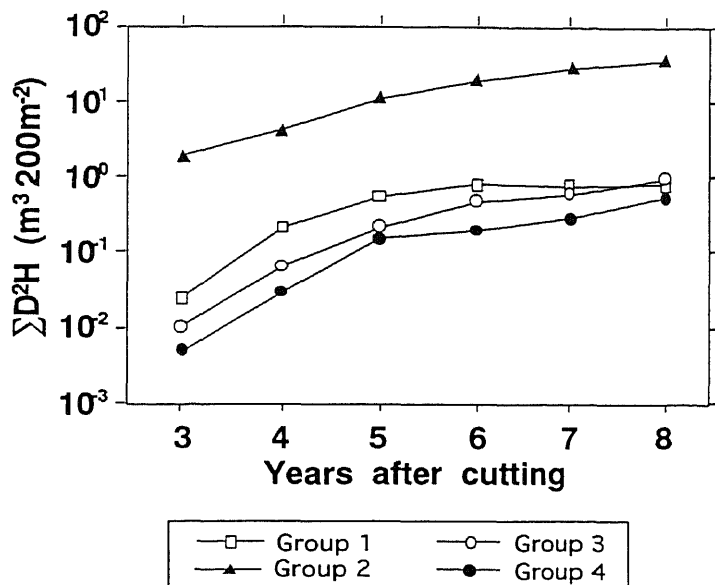


Fig. 21. Changes in abundance of each species group from 3 to 8 years after clear cutting in Hiyamizu plot. The abundance is shown by  $D^2H$  (diameter at breast height  $^2 \times$  height).

図 21 伐採後 3-8 年間の各種群の優占度変化 (冷水試験地)

## 2.2 25 年間の樹木の成長

伐採後 25 年を経た五女木第 2 試験地では、コジイが最も優占していた (表 12)。コジイの最大個体は、樹高 15.5m, DBH18.2cm に達していた。幹密度はコジイ・イスノキ・イチイガシ・ウラジログシ・ツクバネガシ・タブノキ・アカガシの順であった。これらの種は、すべて成熟林 (五女木第 1 試験地) の林冠構成種であった。コジイは平均樹高および DBH でアカガシ以外の樹種と有意な差を示した ( $P < 0.05$ , Kruskal Wallis test)。イスノキの平均樹高は、イチイガシを除く全ての種に対して有意に低かった ( $P < 0.05$ )。

これらの種のうち、幹密度の高い 3 種 (コジイ・イチイガシ・イスノキ) の年輪解析および樹幹解析の結果は次のとおりであった (図 22)。コジイは最大齢 12 年生までのぼう芽幹を含んでおり、その最大高は 4.2m であった。イチイガシとイスノキの細い幹には、年輪が不明瞭で齢を特定できないものがあった。特に地上高 0m の円盤には不明瞭なものがあったが、地上高 0.3m の円盤では、全サンプル数の 95% の齢 (芯腐れのために齢を足したものを含む) が判定できた。ぼう芽幹を除くと、全ての幹が 20 年生以上であった。コジイの樹高分布は、ぼう芽幹を除くとモードを 11~13m にもつ正規分布型を示した (図 22)。

齢が判別できた幹で樹高の最小値は 3.7m (22 年生) であった。イチイガシは、いくつかの幹が林冠層に達していた。これらの樹高成長曲線は、コジイのそれと同じパターンを示した。一方、イチイガシには被圧木も多く、1~5m の樹高クラスでその密度が高かった。この被圧木は、最初の 10 年間は優勢木と同じような樹高成長を示しているが、その後成長が落ち被圧されたもの

表 12 伐採後 25 年生の林分内容（五女木第 2 試験地）

Table 12. Height, dbh and density for main tree species in Gomeki-2 plot, 25 years after clear cutting.

Species	Height (m)		Dbh (cm)		Density (per 250m <sup>2</sup> )
	Mean	Max.	Mean	Max.	
<i>Castanopsis cuspidata</i>	8.9 <sup>a</sup>	15.5	7.5 <sup>a</sup>	18.2	109
<i>Quercus acuta</i>	6.0 <sup>ab</sup>	10.1	3.9 <sup>ab</sup>	7.0	6
<i>Quercus salicina</i>	5.5 <sup>b</sup>	12.5	3.0 <sup>b</sup>	7.6	33
<i>Quercus sessilifolia</i>	5.3 <sup>bc</sup>	12.6	3.7 <sup>bc</sup>	12.3	24
<i>Persea thunbergii</i>	5.1 <sup>bc</sup>	12.0	3.6 <sup>bc</sup>	11.8	16
<i>Quercus gilva</i>	3.9 <sup>cd</sup>	12.2	2.3 <sup>c</sup>	8.0	39
<i>Distylium racemosum</i>	2.5 <sup>d</sup>	5.7	1.3 <sup>d</sup>	3.4	48

Shared letters indicate absence of significant difference among species as determined by multiple-comparison test (Dunn procedure) with Kruskal-Wallis test ( $P \geq 0.05$ ).

である。齢が判定できた最小樹高の幹（24 年生）は 2.1m であった。イスノキは、最大高が 7m 未満であったが、全期間にわたってその成長率が余り変化せず、連続的かつゆっくりとした成長を示していた。最小の幹は、樹高が 1.8m であった。なお、イチイガシ・イスノキにはぼう芽幹は存在しなかった。

### 3 考察

初期構成種（Initial floristic composition）は攪乱後の再生動態を大きく左右する。土砂崩れによる土壌の流失や火山による噴火物の堆積等が伴わない攪乱の場合、攪乱直後に多くの植物が埋土種子、実生・稚樹、根系として存在し、それらが初期構成種になりうる。

タラノキ・アカメガシワ・カラスザンショウ（グループ 1）は鳥散布種子を生産して埋土種子バンクを形成し（林・沼田, 1968; Nakagoshi, 1985），天然林下ではそのバンクが長期間休眠できる種子群によって維持されている（Naka and Yoda, 1984; 竹下ら, 1991）。カラスザンショウは、ギャップ形成後、そこに発芽することが知られている（Shimoda et al., 1994）。また、二次林下にもバンクが維持されており（竹下・埴田, 1983; 竹下ら, 1986），皆伐直後にこれらの種は素早く発芽し定着する（田内, 1989）。Washitani and Takenaka（1987）は、皆伐跡地等の裸地における直射日光による地表面の温度上昇が、アカメガシワの発芽を引き起こすことを明らかにした。また、これらの種は、閉鎖林冠下では全く実生・稚樹が存在しない（竹下・田内, 1990）し、前生林分にも存在しなかった。以上の事実からグループ 1 は、伐採後に埋土種子から発芽して定着したものであるといえる。

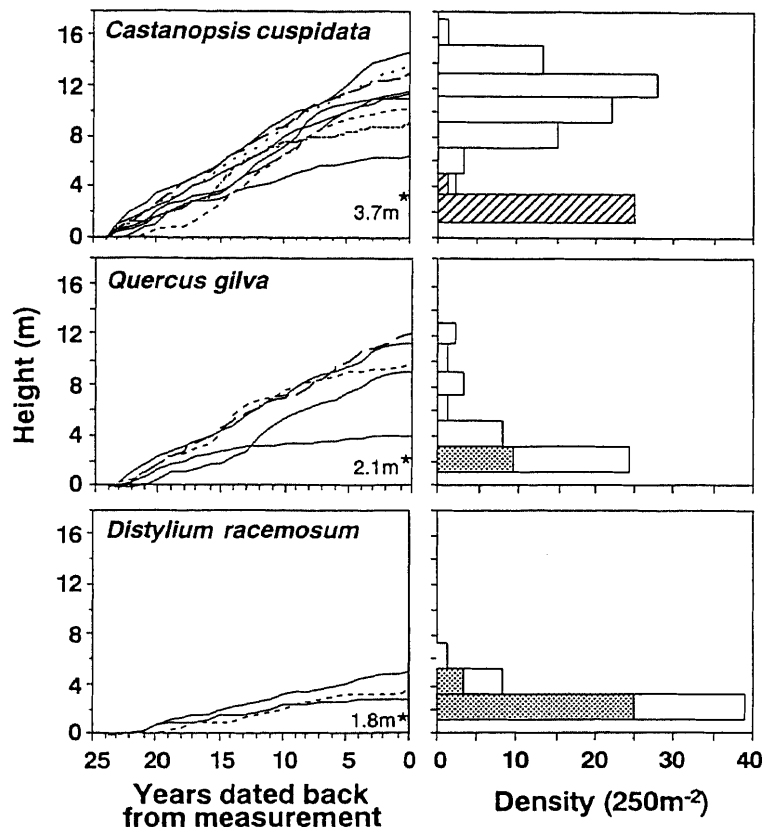


Fig. 22. Height growth pattern and distribution in a second-growth forest after clear cutting (Gomeki-2 plot). The only growth curves of sample trees are presented in left part. Asterisks show heights of shortest individual that age was able to be determined. Dotted parts and hatched parts show trees of unknown age and sprouts emerged within 12 years before measurement, respectively.

図 22 25 年生二次林における主要 3 種の樹高分布および樹高成長（五女木第 2 試験地）

コジイ・カシ類・タブノキ・イスノキ（グループ 2・3・4）は、ぼう芽再生が可能で（三善, 1959; Numata et al., 1972; Itow, 1979），成熟林内に実生・稚樹バンクを形成する（Tagawa, 1979; Naka, 1982; Sato et al., 1994 および 第 2 章参照）。特に、コジイ・イスノキは類似の施業履歴を持つ二次林内で稚樹バンクを良く発達させることが報告されている（埴田・上中, 1982; 竹下・埴田, 1983; 中村ら, 1986）。それゆえ、これらのグループの種はぼう芽もしくは前生稚樹からリクルートした可能性が高い。また年輪解析の結果（図 22 参照）も、これらの樹種が伐採前もしくは直後に定着していたことを示している。

グループ 1 では、伐採後 5 年生までは幹密度が増加するが、その後の死亡率の増加およびリクルート幹が無いために、その密度を急減させ始めた。しかし、平均樹高は 8 年生になっても増加しており、成長が良好で、林冠を形成している幹が存在することを示していた。森林総合研究所九州支所内実験林内の二次林では、タラノキ・アカメガシワ・カラスザンショウはそれぞれ、4・4・6 年生から種子生産が可能であることが確認されている（竹下, 私信）。このことから、グループ 1 の種は繁殖期に達し、種子生産を行えるものと考えられた。グループ 2, 3, 4 は低い死亡率で、連続的に優占度を上昇させた。コジイ（グループ 2）は前生林分の優占種であり、ぼう芽本数も圧倒的に多いために、優占度が最も高いものと思われる。コジイのぼう芽能力は高く、



35年生のコジイ林の場合、伐採後95%以上の切株からぼう芽が発生し、ぼう芽を出さなかった株（死亡個体）周辺の空間は、コジイの前生実生・稚樹の成長によって補完された（田内, 1989, 1990, 1991）。また、そのぼう芽発生率は母幹のサイズが小さいほど、また若齢であるほど良好である（埤田・上中, 1982; 中村ら, 1986）。一方でグループ3・4は、低死亡率による密度維持、連続的な優占度の増加を示したが、平均樹高はグループ1を越すことは出来なかった。ただしこれは、グループ1に比べてこれらの種群の耐陰性が高く、成長速度が遅いことを示唆した。グループ3のうちタブノキを除くアカガシ・イチイガシ・ウラジログシは成熟林における更新タイプが同一と考えられており（第1章参照）、イスノキ（グループ4）と比較すると、閉鎖林冠下での実生・稚樹の生存率の低さ（Sato et al., 1994）から、その耐陰性は低いと考えられる。グループ3・4間の耐陰性の差は、大口第1試験地における樹高成長パターン（第2章参照）からも確認できた。

以上のような初期更新パターンは、成熟した常緑広葉樹林内では確認できなかった。通常のギャップ体制下（サイズの平均67 m<sup>2</sup>, 最大400 m<sup>2</sup>）の森林（綾試験地）において、グループ1の種で幼木サイズ以上になった個体は確認されていない（第1章）。また、このような攪乱体制下でのギャップサクセッサは主にイスノキである（Yamamoto, 1992）ことから、現攪乱体制下のギャップ内では皆伐後と同じ更新が行われていないといえる。

ところで、1993年に宮崎県地方を襲った台風13号は、宮崎地方気象台で観測史上第1位の最大瞬間風速を記録するという、極めて強い台風であった。綾試験地の継続調査による（小南ら、未発表）と、それによって最大面積1000 m<sup>2</sup>以上の大きなギャップが複数形成された。台風後1~2年目には、ギャップ内およびその周辺部からグループ1に属するパイオニア種、つまりカラスザンショウ・アカメガシワが発芽・定着し、4年後も密度は減少したもののギャップ内で優占しているという。また、被圧状態でほとんど成長を示さなかったカシ類稚樹も樹高成長を始めた（リリースされた）。つまり、冷水試験地と同じような再生動態が観察されはじめ、これは極めて強い台風による大面積攪乱が皆伐という人為攪乱と同様なインパクトを森林に与えたことを意味する。

さて、裸地から始まる皆伐後の植生遷移が、既存のモデルに適合するかを検討してみる。既知のモデルによると、優占種の置き換えは各種の成熟期までの時間の長さの違いや耐陰性の違いによって引き起こされる（Connell and Slatyer, 1977; Gómez-Pompa and Vázquez-Yanes, 1981）。一般に、パイオニア種は皆伐後20年以上経たない林分には存在しないことが多い（例えば、埤田, 1984; 竹下・埤田, 1986）が、それらの種子は多量の埋土種子として地中に存在する（竹下・埤田, 1983, 1986）。この試験地においてもパイオニア種（グループ1）は存在しなかった。この種群の初産齢の低さから考えると、グループ1に属する種の繁殖生産は遷移初期、少なくとも20年生までに終了したと考えられる。

林冠構成種における成熟までの期間は良く解っていない。繁殖スケジュールは、個体1世代の時間軸の中に組み込まれている筈だが、寿命が長い樹木の繁殖パターンは、寿命が短い種よりサイズや環境条件に依存しやすいと考えられる。例えば、寿命が長いといわれるイスノキでは、民家の垣根に植え込まれた、つまり被陰されていないが刈り込み圧を受けている個体は15-20年

生程度で種子生産を行うが（竹下，私信），閉鎖林冠下では，林内木は胸高直径が25cmを越えても種子生産を行わない（5年間の綾試験地の調査による，小南ら，私信）。基本的には，耐陰性が高く，成長の遅い樹種は，初産齢が高いと考えられる。また林冠構成種は，林冠木になった時点で本格的な種子生産が始まるものと考えられる。

バイオニア種（遷移初期種）が林冠を形成し，遷移後期種が林内に生育する場合，風害・病虫害等が林冠木にダメージを与えれば，ギャップの形成により遷移後期種の成長がリリースされる。例えば，コジイは腐朽菌によって心材部が犯されやすく（河辺・橋本，1984；河辺ら，1986），風に対する耐性がカシ類よりも低い（三善，1959）。また，その初期成長はカシ類・タブノキ・イスノキよりも速い。コジイが林冠に優占し，カシ類・タブノキ・イスノキが林内木として存在する二次林では，1つの台風によって，コジイ林冠木が一斉に倒壊し，亜高木層のカシ類を含む他の種が林冠木（優占種）となった例がある（Taoda，1987）。これは，Abrams and Scott（1989）のいう，中庸な攪乱が遷移を著しく促進することを示す例といえる。いずれにしろ，コジイは若い二次林で林冠木として優占するが，林内木の密度が低いため，その林冠木は林内木を高い密度で持つ他の樹種に置き換わっていく可能性が強く示唆される。

耐陰性がより高いカシ類やタブノキにおいて，いくつかの幹は，25年生で林冠木となっていた。このことは，良好な条件下では，コジイ林冠木と同じスピードで樹高成長出来ることを示しており，このグループに属する種の潜在成長スピードがより陽樹といわれる種と同じであることを意味している。イスノキは樹高分布や樹幹解析の結果から，このように速い成長を示した幹の存在が認められなかった。しかし林内でも成長できる高い耐陰性と低い死亡率（Sato et. al., 1994）により，いずれ将来の林冠構成種となる可能性を持っている。

攪乱後に生じた裸地において，前生森林における構成種（遷移初期・後期種）の多くが存在していれば，その遷移はinitial floristic compositionに基づく遷移系列（Egler，1954；Finegan，1984）となろう。そしてその系列は耐性モデル（tolerance model），阻害モデル（inhibition model），平行モデル（pararell model）によって説明がつくかもしれない。耐性モデルとは，最初は高い初期成長速度を持つ遷移初期種が優占するが，遷移後期の種は耐陰性や資源の利用効率が強く，遷移初期種の存在によって侵入や成長に影響を及ぼされない。その後，遷移初期種の成長の衰えと共に遷移後期種が優占する遷移系列である。阻害モデルとは，遷移初期種も後期種もある土地に侵入したあとは，新たな侵入や成長が阻害される。上層を覆う，樹高成長速度が高く寿命の短い遷移初期種が何らかの原因で除去されることが何回か続くうち，死亡率が低く寿命の長い遷移後期種が優占していく系列である（いずれも Connell and Slatyer，1977）。平行モデルとは，遷移の初期種と後期種がほぼ同時に侵入し，互いに被圧されることなく同等の樹高成長スピードで「平行」して成長する系列（Osawa，1992）である。この時，初期種の密度や胸高断面積計が大きければ優占種として認識されるが，初期種は後期種に比べて最大の個体サイズ（樹高）が小さいため，やがて後期種の樹冠が初期種の樹冠よりも高くなる。その後，後期種の樹冠が横に広がって初期種を被圧し，後期種が優占する。遷移の初期と後期とでは，種の優占度が変わるだけで，必ずしも種組成が変化する（初期種が枯死する）わけではなく，両者の耐陰性の相違を考える必要はない。

これらの遷移モデルに、伐採跡地の遷移系列が適合するかを検討した。攪乱直後は、成熟林を構成する種やパイオニア種が、埋土種子、実生・稚樹、根系として存在している。既知の知見から、グループ間には耐陰性に差があり、時間と共に優占順位がグループ1から4の種へと移行して行きそうで、耐性モデルに適合する。一方、寿命の差はグループ1と他グループ間には明らかな違いがあり、パイオニア種であるアカメガシワ・タラノキ・カラスザンショウからコジイ・カシ類へと置き換わっていく過程は阻害モデルを支持する。但し、グループ2・3間、つまりコジイとカシ類・タブノキでは成長の良好な個体が同じスピードで成長するため、部分的に平行モデルに当てはまるかもしれない。Palik and Pregitzer (1993) は、耐陰性の低い種（遷移初期種）と耐陰性の高い種（遷移後期種）が、林冠から林内まで同じサイズ分布で共存していた場合、遷移初期種は林内では被圧されるために枯死し、結果的に後期種の林内木が成長し優占してくることを予想している。つまり、最適立地に定着した遷移後期種は、初期種と同等に成長することが出来、遷移初期から林冠木となれる。初期種は早い時期から優占できるが被圧された林内木は枯死していき、やがては後期種に置き換わる。本研究の結果からは、グループ1・2・3の間でこの考え方に適合するようである。特にコジイとカシ類との関係には、Palik and Pregitzer (1993) らのいう初期種（コジイ）、後期種（カシ類）の関係が認められた。

伐採後二次林の遷移系列は、以上のいろいろなモデルに部分的に適合すると考えられた。これらのモデルは、北方森林帯で提唱されてきたモデルである。つまり、種多様性の低い森林では、その遷移系列が1つのモデルで説明つくのかもしれない。常緑広葉樹林のように種多様性が高く、同じ生活史を営むように見える種が多数共存する森林では、その遷移系列も複雑で、様々なパターンの組み合わせでその系列が構成されると考えられる。

## 第4章 林内でのカシ類稚樹の成長様式

各森林での現地調査により、カシ類は皆伐のような比較的大きい攪乱地において更新が可能ながことが解ってきた。本章では、シイ・カシ林といわれるように、同所的に存在するシイ（ここではコジイ）とカシ類との成長特性の違いを、林内に稚樹を植栽することによって実験的に明らかにしようと試みた。

### 1 試験地及び調査方法

#### 1.1 試験地

試験地は、熊本県熊本市にある森林総合研究所九州支所内の実験林（32°49'N, 130°44'E, 65m a.s.l.）の南南西向きで傾斜角度約18°の山腹斜面上に設置した（立田山試験地、図1参照）。林齢は35年生で、過去の繰り返し伐採により成立した二次林である。コジイが優占しており、その最大樹高は14.0～15.5mで、胸高断面積合計値の86%を占めている。他の林冠構成種には、落葉樹であるコナラ・ヤマハゼが存在した。亜高木～低木層にはアラカシが多く、立木密度は第1位であった。

#### 1.2 光環境の測定

1987年4月から1988年11月にかけて、試験地内の5箇所（地上高：1.0 m）に日射型（サンステーション、旭光通商 K. K. 製）を設置し2～6カ月間の積算日射量を測定した。1989年6月には、林分内の照度分布のばらつきを調べるため、植栽稚樹（後述）の成長点上の照度測定を行った。測定は、曇天日の11～14時の間に行い、照度計（IM-3、トプコン製）で林外と同時に瞬間値を繰り返し求めた。

一方、太陽の位置変化による林内光環境の変化を検討するため、球状の受光面を持つ立体照度計（飯尾製作所製）で、太陽高度がほぼ同一となる1989年2月と10月の快晴日および曇天日に、1分間隔で1日間の照度測定を行った。得られた値を相対値で表すため、対照とする全天光の測定を付近の苗畑で行った。

また比較のため、九州各地の二次林内（林齢20～45年生、6林分、地上高：1.2 m）で、相対照度の瞬間値を上述の方法で求めた。測定点数は各林分とも50箇所、うっ閉した林冠下を選んだ。

#### 1.3 林内植栽試験

1982年秋に採取し土中に保存したアラカシ・イチイガシ・コジイ堅果を1983年3月に植木鉢へ播種し、4年間被陰下で育苗した稚樹を1987年5月に鉢土ごと、コジイ林内に植栽

した。各樹種 25 本ずつ、1.5 m 間隔で植栽した。活着した稚樹 73 本について、1989 年までの 3 年間、毎年成長終了期に樹高 (H)、根元直径 ( $D_0$ ) および樹型を測定した。

なお、一定条件で育苗した稚樹を確保することができなかったため、異なる光環境下で育苗したものを使用した。その内訳 (活着した本数) は、全期間 (4 年間) 相対照度約 40% で育苗したもの (アラカシ・イチイガシ・コジイの順に 6・8・6 本)、約 60% で育苗したもの (7・8・6 本)、全天下 (100%) で育苗したもの (6・4・7 本)、始めの 2 年間は約 5% でその後 2 年間は全天下で育苗したもの (5・4・6 本) である。これらを 4 つの前処理区とした。

## 2 結果

### 2.1 二次林内の光環境

試験地の相対積算日射量と相対照度を (表 13) に示す。1987 年の結果を見ると、相対積算日射量は 4~6 月が 1.7%, 6~9 月が 2.1%, 9~12 月は 2.5% であった。コジイの成長期は 4~11 月で、4 月下旬に展葉し、9 月以降に 2 度目の展葉・伸長を行う。また、コジイは 4~5 月に落葉のピークがあり、年間落葉量の 40% もしくはそれ以上がこの期間に集中する (只木・香川, 1968; 上中, 1990) が、展葉期と重複するため林冠が疎開することはない。コナラ・ヤマハゼの着葉期は、例年 4 月上旬~11 月中下旬 (以降この期間を着葉期、それ以外を落葉期とする) である。つまり、9~12 月に林内の相対日射量が高くなるのは、落葉期に入るためと考えられる。一方、コジイの成長期 (1988 年 5~11 月) における相対日射量は 1.9% であった。

表 13 コジイ林内の光環境 (立田山試験地)

Table 13. Light conditions in the understory of a *Castanopsis cuspidata* forest (Tatsutayama plot).

Date(Term)	Weather	Item	Relative value (%)
87/04/20 - 06/25		Insolation *	1.7
87/06/26 - 09/20		Insolation *	2.1
87/09/21 - 12/18		Insolation *	2.5
88/05/18 - 11/01		Insolation *	1.9
89/10/30	Overcast	Illuminance **	1.6
89/02/14	Clear	Illuminance ***	4.5
89/02/17	Overcast	Illuminance ***	2.8
89/10/29	Clear	Illuminance ***	1.2
89/10/31	Overcast	Illuminance ***	1.8

\*; Summed volumes of insolation measured by actinometers, \*\*; Mean instantaneous light intensity above the planted trees measured by photometers, \*\*\*; Continuous light intensity for one day measured by cubic photometers.

植栽した個所の相対照度のばらつきを求めると、最大 2.0%，最小 1.0%，平均 1.6%，変動係数 0.14 であった。比較した 6 林分の相対照度は、林分間の平均値が 2.1%，変動係数は 0.30 であり、これに比べると試験地内の平均値はやや低かったが、他の林分と有意な差を持たなかった ( $P > 0.05$ ,  $t$  test)。

一方、相対照度の日変化は、落葉期の曇天日（1989 年 2 月 17 日）には、林外の照度が雲の移動に伴って短い間隔で大きく変動したが、それに対応した林内の照度変化は小さかった（図 23）。例えば、南中時をはさむ 12:00～13:00 の照度の変動係数は林外で 0.22，林内で 0.17 であった。快晴日（1989 年 2 月 14 日）には、林外の照度が明確な円弧状を示すのに対して、林内ではサンフレックによる鋭いピークが生じ、最大時には相対値 59.8% となり、照度は 71000 lux に達した。着葉期を見ると、曇天日（1989 年 10 月 31 日）には落葉期同様、林内の照度は

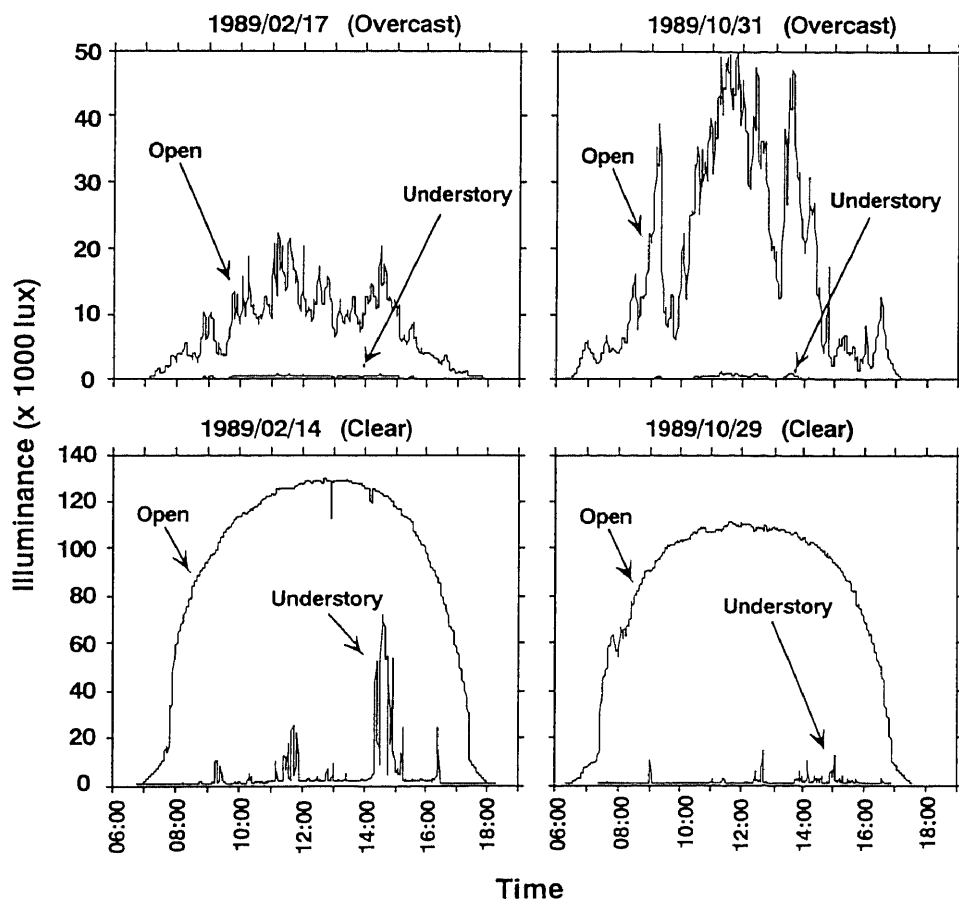


Fig. 23. Typical changes of daily light intensity beneath the closed canopy of a *Castanopsis cuspidata* forest (Tatsutayama plot). Right and left parts show the values in leaf-attached and leaf-fallen seasons, respectively.

図 23 コジイ林内の落葉期および着葉期における光環境の日変化

ほぼ一定していたが、快晴日（1989年10月29日）では、林内照度のピーク発生頻度が少なく、その強度も落葉期に比べて弱かった。

## 2.2 植栽木の成長量変化

相対照度の平均値が1.6%という光環境下で、植栽木の成長過程を生存稚樹の平均樹高で示した（図24）。イチイガシは植栽当時平均樹高が0.59mであったが、1～3年目までの間に0.57, 0.55, 0.61mと殆ど樹高が変化しなかった。アラカシも同様な成長パターンを示し、いずれの時点でも両種間に有意な差は認められなかった（ $P > 0.05$ , Mann-Whitney test）。両種ともに1ないし2年目に平均樹高の低下が見られるが、これは、主軸の先枯れ（ダイバック）を起こし、成長点が低くなった個体が多いためである。一方、コジイの場合は1年目から枯死する個体が生じ、先枯れ率も高かった。そのため平均樹高は1年後には植栽直後より有意に低くなり、その後連続的に低下し、アラカシ・イチイガシと比較しても全期間を通じ有意に低かった（ $P < 0.05$ ）。

根元直径の変化（図25）をみると、イチイガシとアラカシは同様の成長パターンをとり、樹高成長に比べると直径成長量の増加が明瞭であった。いずれの時点でも両者の間には有意な差は認められなかった（ $P > 0.05$ , Mann-Whitney test）。コジイには直径成長が認められず、1・2年目には僅かながら減少した。これは、先枯れ率・枯死率が高いためであった。コジイの直径は植栽当初、種間に有意な差がなかったが（ $P > 0.05$ ）、1年後にはイチイガシ・アラカシに対して有意に低くなり（ $P < 0.05$ ）、2・3年後にはその差はより広がった（ $P < 0.01$ ）。

## 2.3 樹型の変化と枯死率

植栽稚樹において、個体レベルの樹高および直径の変化は比較的少なかったが、樹型は植栽1年目から大きく変化した。そこで樹型をタイプ区分し、その形態変化の種間差を求めた。

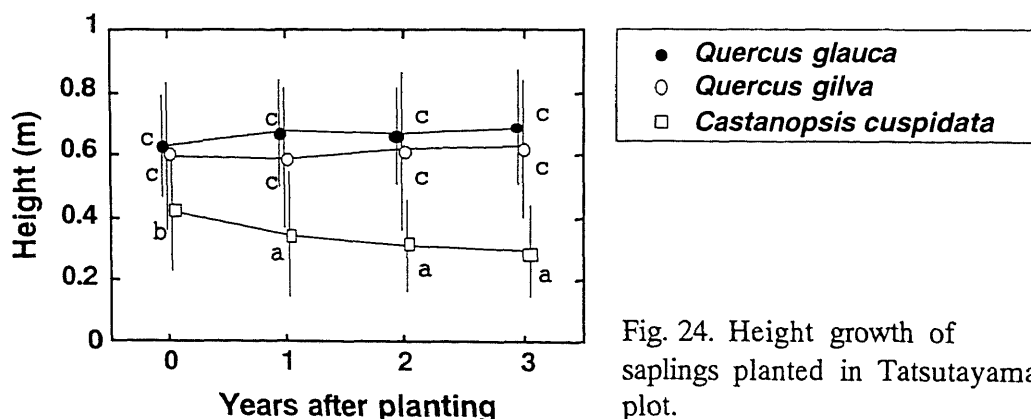


Fig. 24. Height growth of saplings planted in Tatsutayama plot.

図24 閉鎖林冠下における植栽稚樹の樹高成長（立田山試験地）

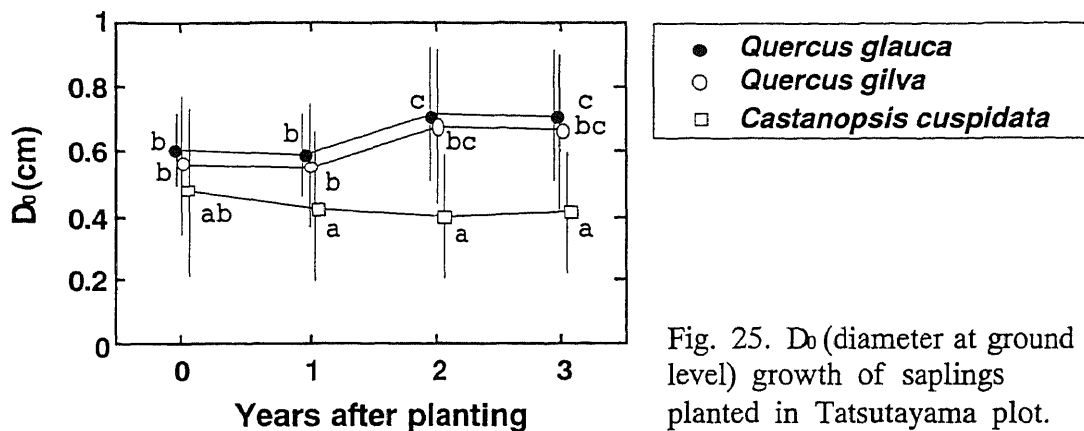


Fig. 25. Do (diameter at ground level) growth of saplings planted in Tatsutayama plot.

図 25 閉鎖林冠下における植栽稚樹の直径成長（立田山試験地）

育苗中の稚樹は、ほとんどの個体が明瞭な主軸を持っていたが、林内に植栽すると次の4つのタイプの樹型いずれかに変化した（図 26）。つまり、樹型の変化を起こさず主軸が上方に伸長している正常型（タイプ I）、主軸は伸びずに側枝のみが横方向に伸長する型（タイプ II）、主軸が枯死し、側枝の伸長も認められないもしくは枯死し始めるダイバック型（タイプ III）、枯死するもの（タイプ IV）に分かれた。

一般的な傾向を見ると、いずれの樹種も植栽後 1 成長期経つとタイプ II もしくはタイプ III が出現する（図 27）。ひとたびタイプ III となったものは、枯死部分が拡大し続け、再び主軸を上方成長させることはなかった。アラカシは植栽して 3 年後に 75% の個体が樹型の変化を起こし 8% が枯死した。イチイガシも同様の樹型変化を起こしたが、1 年目にはアラカシよりタイプ I からタイプ II もしくは III へとの変化する個体の割合（変化率）が高く、2・3 年目に変化率は減少した。コジイはこれらの変化率が最も高く、3 年目には全個体の 96% に樹型の変化が生じ、40% が枯死した。つまり、コジイは被陰下ですぐに樹型の変化（障害）を起こし、枯死にいたった個体が多かった。

タイプ III から IV（枯死）への変化速度は樹種間に差がみられ、コジイが最も速かった。イチイガシはタイプ III への変化率が年とともに減少した。また、タイプ II となった稚樹は葉群を横方向に広げ直径成長を行った。

これらの樹型変化が、各個体上の相対照度の違いに影響されたものか否かの検討を行った。各樹種ごとに樹型と相対照度の関係についてみると、植栽後 3 年間いずれの樹種にも有意な差は認められなかった（ $P > 0.05$ , Kruskal-Wallis test）。本来、光強度の違いは成長様式に大きな影響を与えるものであるが、試験地の光環境下（平均相対照度 1.6%，変動係数 0.14）ではその影響の差がみられなかった。次に、樹種間の樹型変化率の違いについて検討を行った。本研究では異なる光環境下で育苗した稚樹を用いたために、前歴の違いによって植栽後の成長に差が生じたのかも知れない。そこで、前処理区の光環境と先枯れ率・枯死率（III + IV）との関係をみると、全体的に育苗時の被陰度が高いほど先枯れ率・枯死率は低いようであった。前処理区別に



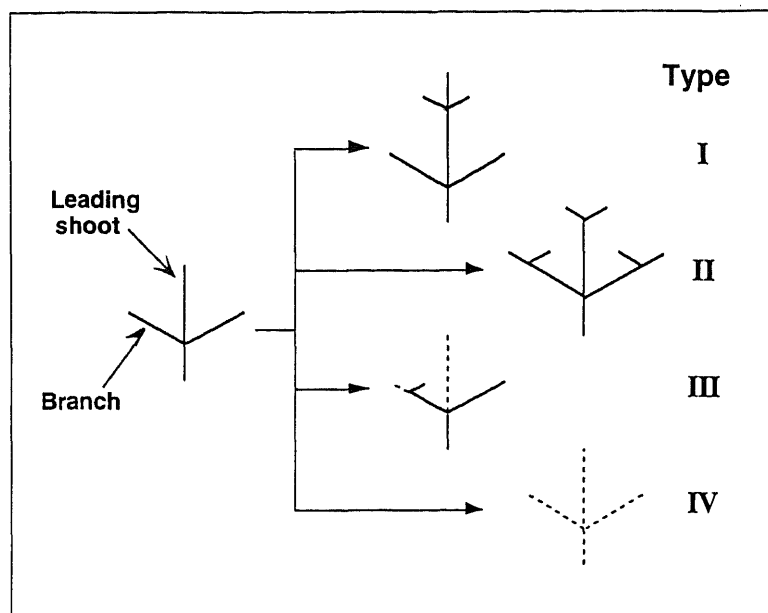


Fig. 26. Schema showing the changes of sapling forms after planting. I, grows upward with the leading shoot; II, grows horizontally with the lateral branches; III, causes die-back of the leading shoot; IV, dies. Dotted lines show the dead parts.

図 26 閉鎖林冠下に植栽した稚樹の樹型変化を示す模式図

樹種ごとの先枯れ率・枯死率を求め、Friedman 検定を行うとともに、Turkey の方法によって樹型変化率について樹種間の多重比較を行った。それによると植栽 1・2・3 年目の検定統計量 ( $\chi^2$ ) はそれぞれ 3.000・4.933・6.250 となり、 $\chi^2$  検定を行うと 3 年目に有意となった ( $P < 0.05$ )。つまり、より強い被陰下で育苗した稚樹ほど、3 年目に先枯れ率・枯死率が有意に低いという結果になった。しかし、本実験では、育苗中の光管理が厳密でなく、育苗途中で光り環境が急変した前処理区もあるため、その原因についての考察はしない。

樹種間の変化率の相違 (2・3 年目) を求める (表 14) と、2 年目は樹種間に有意な差は認められなかった ( $P \geq 0.05$ ) が、3 年目ではコジイとイチイガシの間に有意差が認められた ( $P < 0.05$ )。これは、イチイガシが 3 年目になるとコジイ・アラカシに比べて有意に低い先枯れ率・枯死率を示すことを意味している。

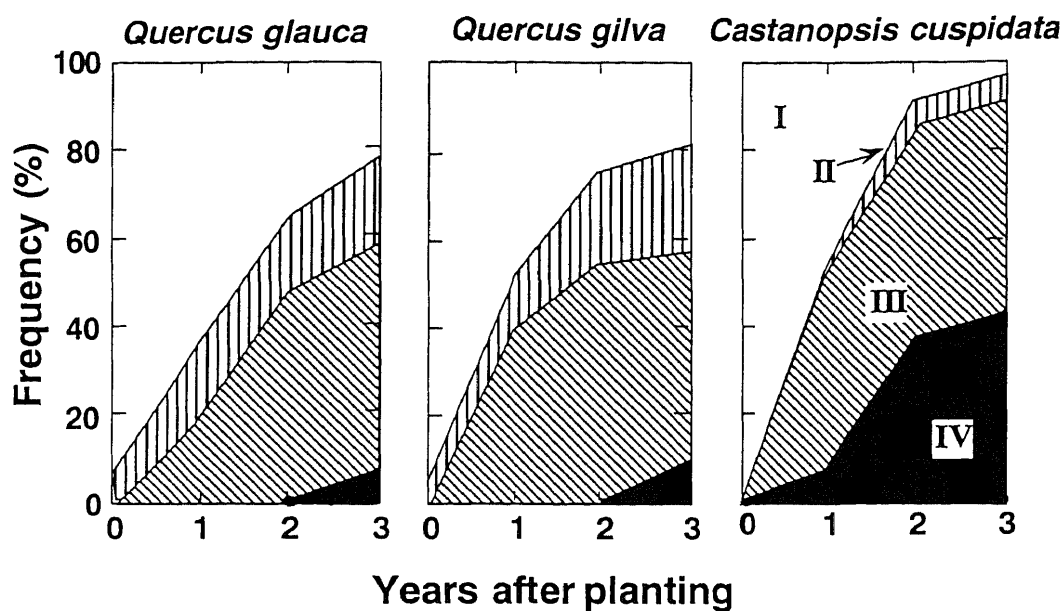


Fig. 27. Changes of tree forms after planting. I, growing upward with the leading shoot; II, growing horizontally with the lateral branches; III, causing die-back of the leading shoot; IV, dead (See the previous figure).

図 27 コジイ林下に植栽された稚樹の樹型変化（立田山試験地）

### 3 考察

常緑広葉樹林は別名シイ・カシ林と呼ばれるように、シイ類とカシ類が林冠構成種となる場合が多い。ここで扱ったアラカシ・コジイ・イチイガシは、植物社会学的にはイチイガシールリミノキ群集に高い常在度で出現し（宮脇, 1981），本試験地周辺に広がるコジイ林の現植

表 14 閉鎖林冠下に植栽した稚樹の先枯れ率・枯死率の種間差（立田山試験地）

Table 14. Difference of the die-back and death rates between three species.

Species	<i>Q. glauca</i>	<i>Q. gilva</i>	<i>C. cuspidata</i>
<i>Quercus glauca</i>	-	ns	ns
<i>Quercus gilva</i>	ns	-	*
<i>Castanopsis cuspidata</i>	ns	ns	-

\*, significant difference ( $P < 0.05$ ) determined by Figan's test. Upper right part shows the values three years after planting and lower left part shows the values after two years.

生は、同群集に含まれるとされている（藤原, 1981）。アラカシは伐採が繰り返し行われた立地でコジイに置き換わって優占するとされている（宮脇, 1981）。コジイとイチイガシは、前章でも述べたように、成熟林や二次林に同所的に出現する。伐採跡地の遷移系列ではコジイがイチイガシより遷移初期種として位置づけられており、コジイの耐陰性はイチイガシより低いだろうと推定されている（第3章参照）。ここでは特に同所的に出現するコジイとイチイガシについての特徴を実験結果から考察してみる。

川那辺・四手井（1965）は、被陰効果による稚樹の成長変化を葉面積指数や光合成量で評価した。一方、Grime and Jeffrey（1965）は形態的特徴に着目し、庇陰環境において葉を薄く広くし、葉身を水平方向へ伸ばすことで適応し、成長速度を落とすことが可能な種がより高い耐陰性を持つとしている。このような形態変化でも、耐陰性の評価が可能であると考えられる。被陰下では、イチイガシは樹高成長を余り行わず、側枝を発達させる樹型（タイプII）へと変化していく割合が高かった。タイプIIとなった稚樹は葉群を横方向に広げ直径成長を行った。また、タイプIIIへの変化率は年とともに減少し、植栽後に林内の光環境に適応したと考えられた。コジイは樹型変化のスピードがより早く、先枯れ率・枯死率がイチイガシより高かった。これらから、イチイガシは閉鎖林冠下での適応性が高く、耐陰性もコジイより強いことが明らかになった。

コジイ林内の相対照度は1.0～1.6％、平均値1.6％（6月、瞬間値）で、成熟林の閉鎖林冠下の $1.5 \pm 0.6\%$ （7月、瞬間値、第2章）とほぼ同じであった。イチイガシ稚樹が、成熟林（第2章）だけでなく二次林の閉鎖林冠下でも長期間生存できることは、本植栽実験で証明された。しかし、カシ類の実生・稚樹の生存最低相対照度が2～5％であるという指摘（中尾ら, 1988）からみても、林床でのイチイガシやコジイ稚樹の成長は困難であろう。実験では、一部の個体で主軸を伸ばす樹高成長を示したが、これは、育苗時に獲得したエネルギーを利用して伸長していたのかもしれない。

また、二宮・荻野（1987）によると、イチイガシの陰樹冠葉が落葉樹の落葉期（秋・冬季）でも光飽和に達する光合成を行っているという。実際、落葉期の相対照度は、着葉期に比べて2倍以上になり（表13）、直達光の強さも高くなる（図23）。このような季節的变化や、瞬間的な強光（サンフレック）をどのように利用できるかの生理生態学的研究も必要とされよう。

## 第5章 カシ類実生の定着特性 — 共存種との関係 —

前章では、似たような生活史を取ると考えられていた共存種、コジイとカシ類の稚樹の成長パターンを解析した。その結果、両種の耐陰性の違いが明らかになった。また、第3章ではコジイの初期成長スピードがカシ類より速いことが解ったが、イチイガシの一部個体はコジイと同等のスピードで成長することも明らかになった。しかし、若い二次林でコジイが優占できる理由は、単にぼう芽由来の個体が多いために初期成長が速いということのみならず、それ以前の発芽や実生定着様式にも特徴があると考えられる。そこで、これらの相違を明らかにするため、発芽及び実生期における成長動態についての実験を行った。

### 1 試験区および試験方法

#### 1.1 試験区の設定

試験は、熊本県熊本市黒髪町にある森林総合研究所九州支所内苗畑(32°49'N, 130°44'E, 50m a.s.l.)で行った(図1参照)。1987年に、光透過率の異なる黒色のスクリーンネットを張った3つの被陰格子(相対光強度で2・7・24%)を設置し、全天光下に対照区(100%)を設定した。翌年には、更に遮光度の高い被陰格子(0.5%)を追加設置した。格子内に、堅果を播種した直径33cmの植木鉢を埋め込み、発芽・定着・成長を調査した。被陰区名はその相対値より、 $RI_{.5}$ ・ $RI_2$ ・ $RI_7$ ・ $RI_{24}$ ・ $RI_{100}$ と名付けた。これらの光強度は、天然林内の閉鎖林冠下(相対照度1.5%,  $RI_2$ が相当)、平均サイズのギャップ内(7.8%,  $RI_7$ が相当)に対応させ(第2章参照)、さらにそれらに暗い区( $RI_{.5}$ )および明るい区( $RI_{24}$ )を加えた。本章では、設置の時期により $RI_{.5}$ 以外の4被陰区での実験データにより考察する。

正確な相対照度(Relative illuminance, RI)を1989年の成長期に照度計(飯尾製作所製)で測定した(表15)。光合成有効光量子密度(400~700nm)は球形の光量子センサー(Li-Cor, LI-193SB)で1993年春の快晴日に測定した。その値はPhotosynthetic photon flux frequency rate(PPFFR)で表される。全てのセンサーは、各被陰区の地上高0.3mに設定し、その値は積算値を記録できるデータロガーで収集した。

#### 1.2 試験方法

1987年11月の下旬、苗畑に隣接する立田山(152 m, a.s.l.)内で、コジイ・イチイガシの母樹各3個体から落下した堅果を採集した。堅果は、流水下に一晚浸け、沈水した健全なものを利用した。各樹種それぞれ約900個の試験用堅果を選び、3°Cの湿潤な条件下で播種時まで保存した。各樹種100個の堅果を子葉(cotyledon)の重量測定のために使い、残りを発芽や成長テスト(播種用)に使用した。1988年3月中旬に、各樹種とも直径33cm、深さ30cmの素焼き

表 15 設定した被陰格子（被陰区）内の光環境

Table 15. Light intensity in each shading frame.

	Open Plot	Shading plot			
	RI <sub>100</sub>	RI <sub>24</sub>	RI <sub>7</sub>	RI <sub>2</sub>	RI <sub>1.5</sub>
March-December 1989					
RI	100	24.04	6.79	2.07	0.47
April 1993					
RI	100	0	5.74	1.64	0.32
RPPFFR	100	0	7.24	2.18	0.52
(PPFFR/day)		(26.95)	(8.34)	(1.86)	(0.61)

The upper RI (relative illuminance) was measured at ten minutes intervals from 23, March to 10, December, 1989. The lower RI and RPPFFR (relative photosynthetic photon flux frequency rate) were the mean values of clear and overcast days for one week in late April 1993. Data in parentheses show PPFFR values in a clear day. Each relative value and PPFFR are expressed as percentage and  $\mu\text{mol day}^{-1}\text{m}^{-2}$ , respectively.

の植木鉢に 10 個ずつの堅果を播種した。堅果は、堅果幅（イチイガシ・コジイでそれぞれ  $11.82 \pm 0.63 \text{ mm}$ ・ $7.44 \pm 0.34 \text{ mm}$ ）の 3～5 倍に相当する約 3.5cm の深さに播種した。鉢土は立田山のコジイ林から採取したもので、リター層を除いて利用した。

被陰区 RI<sub>2</sub>・RI<sub>7</sub>・RI<sub>24</sub>・RI<sub>100</sub>に、各樹種 20 鉢ずつ、鉢内の土表面が周辺と同じ高さになるようにランダム配置して埋め込んだ。全ての堅果にはラベルを付け、シュートの出現・伸長・開葉について 2 日置きに初年度の 11 月まで観察した。試験期間中、灌水は行わず、雑草は実生・稚樹を被陰する前に、随時除いた。なお本章でいう、シュートとは主軸（上胚軸）を示し、シュートの出現とは、それが地上部に現れたことをいう。

各被陰区において、各種 6 個ずつの鉢（60 個体）を 1989～1991 年の毎年 1 月に掘り上げ、測定に供した。その際、シュートが地上に出ていたものを正常実生、シュートが地上に出ていないが発根しているものを shootless 実生として区別した。葉面積はイメージリーダー（Planimex 25, 日本 Regulator 社製）で測定した。またシュート長、ルート長を測定し、その後 85℃で乾燥させた後、各器官の乾重を測定した。

気象条件（熊本气象台、1961～1990 年のデータによる）は、年平均降雨量は約 2000 mm で、6 月初旬から 7 月下旬（梅雨期）に年間の約 35% の降水がある。その後暑くて乾燥した気候が 9 月中旬まで続く。各被陰区の 1988 年 8 月における、地温（地中 5cm）の日最高温度と日最低温度は、RI<sub>2</sub>・RI<sub>7</sub>・RI<sub>24</sub>・RI<sub>100</sub>の順にそれぞれ、 $26.1 \pm 2.0 \sim 23.0 \pm 1.0 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ・ $27.5 \pm 2.2 \sim 23.5 \pm 1.0 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ・ $29.9 \pm 3.0 \sim 24.0 \pm 1.1 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ・ $37.6 \pm 6.3 \sim 24.3 \pm 1.3 \text{ }^{\circ}\text{C}$ であった。年平均気温は 16.2℃で、月平均値の最大は 27.5℃（8 月）、最低が 4.9℃（1 月）である。

統計解析法として、死亡率やシュート出現率の検定のために G test を、平均値の差の検定には Mann-Whitney test を、生存曲線の相違の検定には Log-rank test（詳細は第 2 章参照）を用いた。

## 2 結果

### 2.1 シュート出現

コジイのシュート出現は、全ての被陰区で6月下旬から始まった(図 28, 図 29)。最初の展葉は、シュート出現からおおよそ7日後から始まった。シュート出現は、10月下旬ないし11月中旬まで続いた。シュート出現率は播種年の成長終了期で26~47%であった(図 28)。被陰区間では、 $RI_2$ を除き有意な差はない( $P>0.05$ , G test)ので、シュート出現は光強度に依存していないことが解った。積算出現率は、例年梅雨明け後、暑い晴天日が続く8月上旬までに、いずれの被陰区でも50%を越すことが出来なかった。その値は $RI_{100}$ で最も低かった(図 29)。一方、 $RI_{100}$ の出現パターンは明らかに他の被陰区と異なり、7月下旬からシュートが消失する(shoot disappearance; 地上部のシュートが枯死した状態、細い柔らかいシュートが萎縮した状態になるので消失したように見える)個体が増え、シュート出現実生の割合が減少した(図 28)。また、8月上旬から9月初旬までの間は新たなシュートの出現はなかった(図 29)。その後、10月中旬に再び集中してシュートが出現した。夏季(9月中旬まで)にシュートを消失した個体のうち、17.5%がその後再びシュートを出現させた。全ての被陰区で、大部分の実生が2回以上のシュート伸長と展葉(以後、この伸び数が2回の場合2回伸びという)を播種当年に行った。

イチイガシのシュート出現はコジイよりおおよそ2週間早く始まった(図 28, 図 29)。12月における総シュート出現率は、コジイより全ての被陰区で高かった。出現率は6・7月より高く、積算値は $RI_{100}$ を除くと8月以前に90%を越え、コジイと対照的であった(図 28, 図 29)。伸び数は光強度が高い被陰区ほど増え、 $RI_{100}$ では4回伸びした個体があった。 $RI_{100}$ の盛夏季におけるシュート出現率の低下やシュート消失個体の出現はコジイのそれと同様であった。イチイガシでは、 $RI_{100}$ において夏季に消失した個体のうち64%が9月に再び出現した。播種年の12月におけるシュート出現率は、被陰区間で有意な差はなかった( $P>0.05$ , G test)。

両種には、最初の成長シーズンの終わりに地上部にシュートを出さない実生(shootless seedling)がコジイで32~61%、イチイガシで0~13%存在した(図 30)。このshootless実生の割合は、全ての被陰区において、コジイがイチイガシより有意に高く( $P<0.01$ , G test)、 $RI_7$ ,  $RI_{24}$ ,  $RI_{100}$ では40%以上の個体がshootless実生であった。すべてのshootless実生は地中ではシュートを伸ばしていた。このような実生(稚樹)は $RI_{100}$ を除いて2年3年目には存在しなくなった。なお、1年目の終わりに、発芽しないまま生存している堅果は両種ともに存在しなかった。

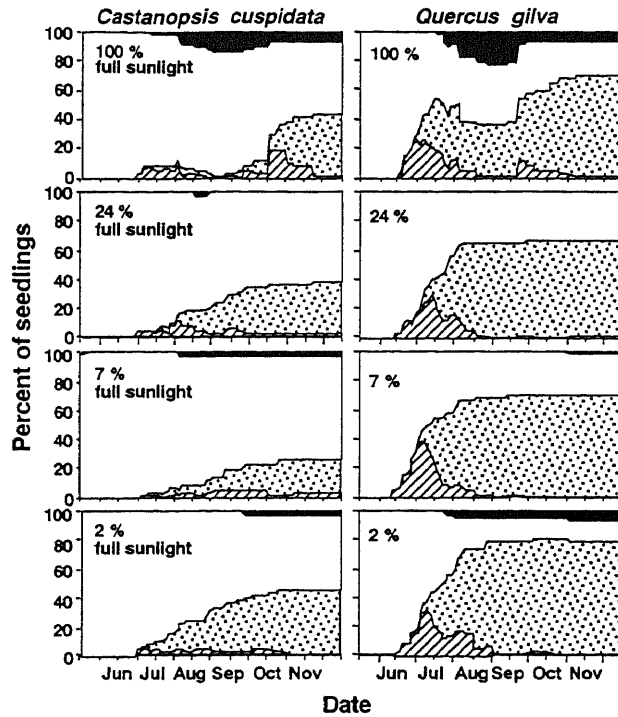


Fig. 28. Changes in percent of shoot and leaf emergence for *Q. gilva* and *C. cuspidata* seedlings sown at different relative light intensities from June to December in the first year. Each part shows as follows: hatched part, seedlings only which epicotyl emerges aboveground; dotted part, seedlings which flush leaves; solid part; seedlings which above-ground organs disappeared after emerging, open parts, seedlings which did not produce aboveground shoots.

図 28 異なる光条件下におけるコジイ・イチイガシのシュート出現および展葉パターン

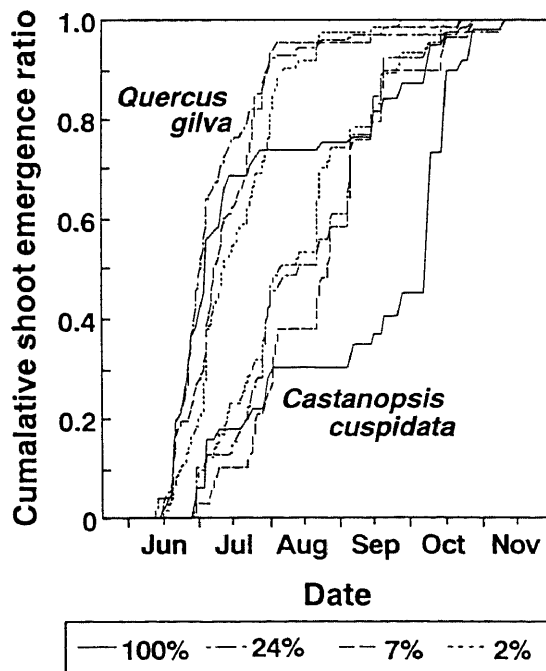


Fig. 29. Cumulative shoot emergence ratio of *Q. gilva* (group starting emergence from mid-June) and *C. cuspidata* (group starting emergence from late-June) seedlings sown at different relative light intensities from June to November at the end of first growing season. Values show ratios to total germinated populations

図 29 異なる光条件下におけるコジイ・イチイガシの積算シュート出現率

## 2.2 実生の生存と成長

コジイの播種数に対する死亡率は、 $RI_{100}$  で1年目から2年目にかけて増加し、 $RI_2$  では2年目から3年目に増加した（図 30）。3年後における死亡率は $RI_{100}$  で71%であった。各被陰区の2年後の死亡率は $RI_2$ を除いて1年後より有意に高かった（ $P<0.05$ , G test）。 $RI_{100}$  では2年目の終わりに61%が死亡していた。2年目および3年目の終わりには $RI_2$ を除くと死亡率に差はなかった（ $P\geq 0.05$ ）。

本研究では、1年目発芽当初からシュートを伸ばした実生群を通常グループ、shootless状態を経た後シュートを伸ばした実生およびシュート出現が2年目以降になった実生群を遅延グループと区分した。2・3年目にはコジイの通常グループと遅延グループの死亡率には有意な差はなかった（ $P\geq 0.05$ ）。

イチイガシは、 $RI_7$ を除くと1年目にコジイと同様な死亡率を示した（図 30）。被陰区間での違いは明瞭でなかった。2～3年目の $RI_{100}$ では、イチイガシとコジイ間に明瞭な差が生じ（ $P<0.001$ ）， $RI_2$ においては3年目でも差が生じた（ $P<0.05$ ）。Shootless実生は、 $RI_{100}$ を除くと、2・3年目には存在しなかったため、遅延グループの存在（成育）は認められなかった。

3年間の生存曲線を比較すると、イチイガシ・コジイ間で $RI_{100}$ 、 $RI_2$ において有意な差が生じた（それぞれ $P<0.001$ ・ $P<0.01$ , Log-rank test）が、種内では両種とも $RI_{100}$ の生存曲線が、

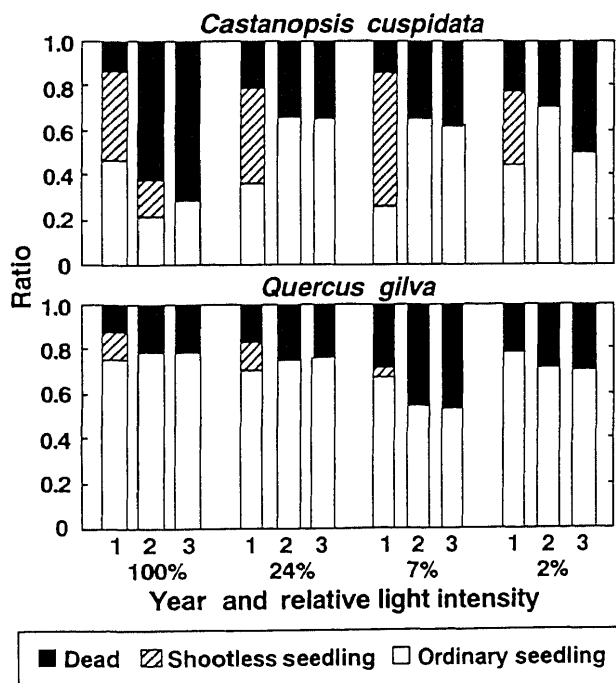


Fig. 30. Variations in the mortality and forms of *Q. gilva* and *C. cuspidata* seedlings sown at different relative light intensities. Ordinary seedlings are those with aboveground shoots, and shootless seedlings are those with no aboveground organs.

図 30 異なる光条件下におけるコジイ・イチイガシの播種後の死亡率および形態の異なる実生の出現率



他の被陰区のそれと有意な差を示した ( $P < 0.001$ , Log-rank test)。

堅果中の胚部分の平均乾重は、コジイ、イチイガシでそれぞれ0.27g, 0.80gであった。1年目において、イチイガシは $RI_{100}$ で有意に高い個体重成長を行った ( $P < 0.05$ , Mann-Whitney test; 図 31)。 $RI_2$ における両種および全ての被陰区での遅延グループの個体重は、1年目では低下した。しかし、2年目以降 $RI_2$ の遅延グループを除くいずれのグループでも、前年に対する個体重の増加量は有意であった ( $P < 0.05$ )。コジイの通常グループの個体重は2年目まで、どの被陰区でもイチイガシより有意に低かった ( $P < 0.05$ )。しかしその量は3年目には $RI_{100}$ や $RI_7$ でイチイガシに追いつくか追い越した (図 31)。

コジイでは、通常グループと遅延グループの間に同一被陰区間で常に有意な差があったが ( $P < 0.05$ )、2年目からの成長率は同一の傾向をたどった。

シュート高においても、イチイガシは全ての被陰区で2年目までコジイを有意に上回った (図 32)。しかし、3年後にはコジイの通常グループは、 $RI_2$ を除いてイチイガシに追いつき、もしくは追い越し、有意な差を持たなくなった ( $P > 0.05$ )。コジイの遅延グループは、その特徴からいって2年目から伸ばしたシュートが成長した実生群であるが、その成長は良好であったにもかかわらず、3年目でも未だ通常グループに追いつかなかった。

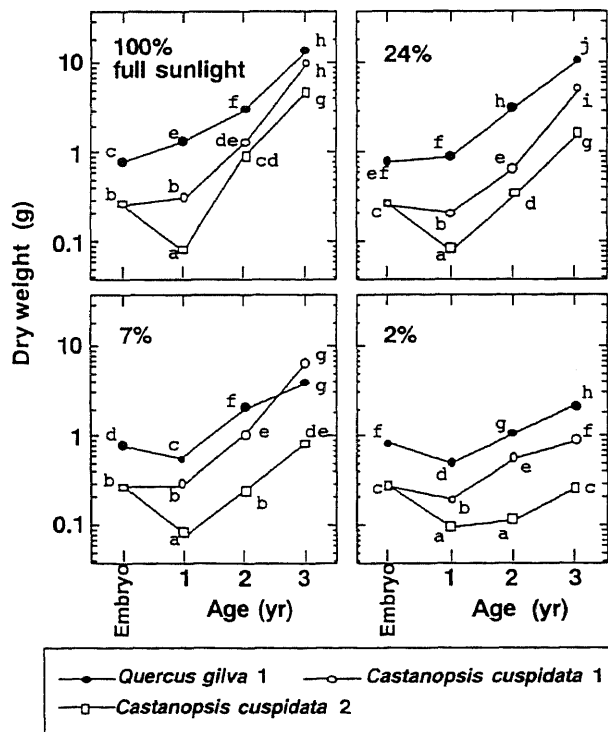


Fig. 31. Biomass increases of *Q. gilva* and *C. cuspidata* seedlings grown at different relative light intensities. Circles (*Q. gilva* 1 and *C. cuspidata* 1) show normal groups of seedlings in which the shoot emerged and which were established in the first year, and squares (*C. cuspidata* 2) show a delayed group of seedlings which required a period of two years for establishment though they germinated in the sown year. Shared letters indicate the absence of significant differences within and among seedling groups as determined by Mann-Whitney test;  $P < 0.05$ .

図 31 異なる光環境下におけるイチイガシとコジイ実生・稚樹の個体重増加

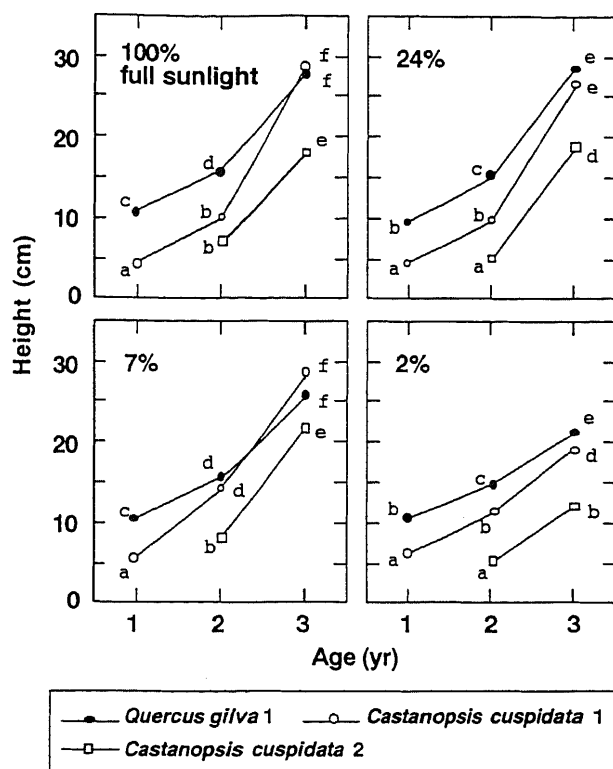


Fig. 32. Height increase of *Q. gilva* and *C. cuspidata* seedlings sown at different relative light intensities. Circles (*Q. gilva* 1 and *C. cuspidata* 1) show normal groups of seedlings in which the shoot emerged and which were established in the first year, and squares (*C. cuspidata* 2) show a delayed group of seedlings which required a period of two years for establishment though they germinated in the sown year. Shared letters indicate the absence of significant differences within and among seedling groups as determined by Mann-Whitney test;  $P < 0.05$ .

図 32 異なる光環境下におけるイチイガシ・コジイのシュート高成長

### 2.3 バイオマスアロケーション

地上器官・地下器官間のバイオマスアロケーション（重量の配分）は、被陰区間、種間で大きな違いを見せた（図 33）。地下器官に対する地上器官の割合（S/R 率）は、年と共に高くなる傾向が認められた。RI<sub>100</sub> は 3 年間を通じて変化が最小で、通常グループでは両種間に有意な差はなかった（ $P > 0.05$ , Mann-Whitney test）。そして、3 年目に S/R 率が 1 に近づいた（イチイガシとコジイでそれぞれ 0.93, 1.04）。RI<sub>24</sub> では、S/R 率は 2 年目まで 1 より小さかったが 3 年目で 1.5 近くまで増加した。強い被陰下、つまり RI<sub>7</sub> や RI<sub>2</sub> では、1 年目におけるイチイガシの値はコジイより高かったが、3 年目にはコジイが有意に高くなった（ $P < 0.05$ ）。コジイの遅延グループはいずれの被陰区でも低い値を示し、RI<sub>2</sub> では 3 年目に 1 を越した。

葉面積は、両種間でいずれの年も有意に異なっていた（ $P < 0.05$ , Mann-Whitney test）。1 年目の比葉面積（specific leaf area, SLA）は、両種ともより強い被陰下で増加する傾向を示し、RI<sub>100</sub> と RI<sub>24</sub> の間を除くと区間で有意差が認められた（図 34）。イチイガシの SLA は、RI<sub>100</sub> を除いてコジイより有意に高い値を示した（ $P < 0.05$ ）。同様な傾向は 3 年間続いたが、コジイの RI<sub>100</sub> を除くと、全ての被陰区で、2 年目の値が 1 年目の値に対して有意に高かった。また、遅延グループは 2 年目より展葉したが、その SLA は通常グループのそれと、いずれの被陰区においても有意な差は認められなかった。

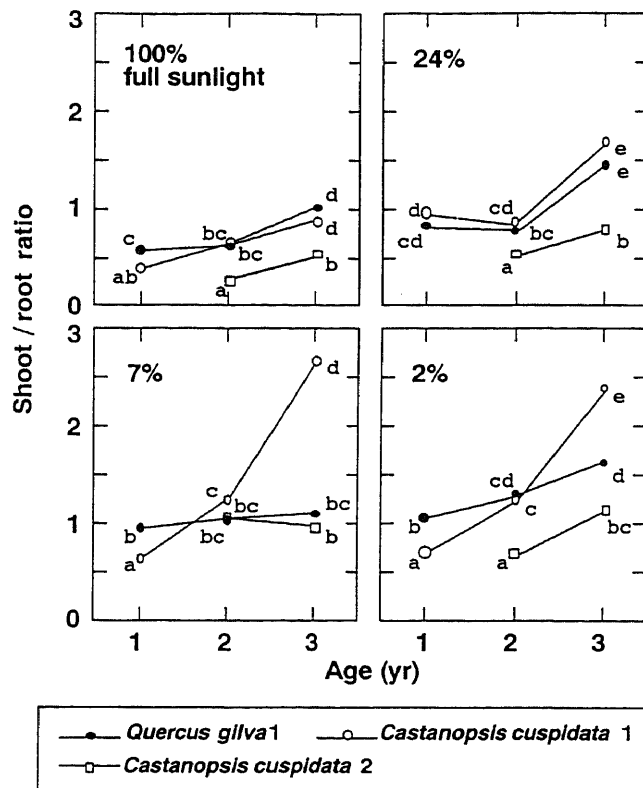


Fig. 33. Changes in shoot/root ratio of *Q. gilva* and *C. cuspidata* seedlings sown at different relative light intensities. Circles (*Q. gilva* 1 and *C. cuspidata* 1) show normal groups of seedlings in which the shoot emerged and which were established in the first year, and squares (*C. cuspidata* 2) show a delayed group of seedling which required a period of two years for establishment though they germinated in the sown year. Shared letters indicate the absence of significant differences within and among seedling groups as determined by Mann-Whitney test;  $P < 0.05$ .

図 33 異なる光条件下におけるイチイガシ・コジイの地上器官/地下器官率変化

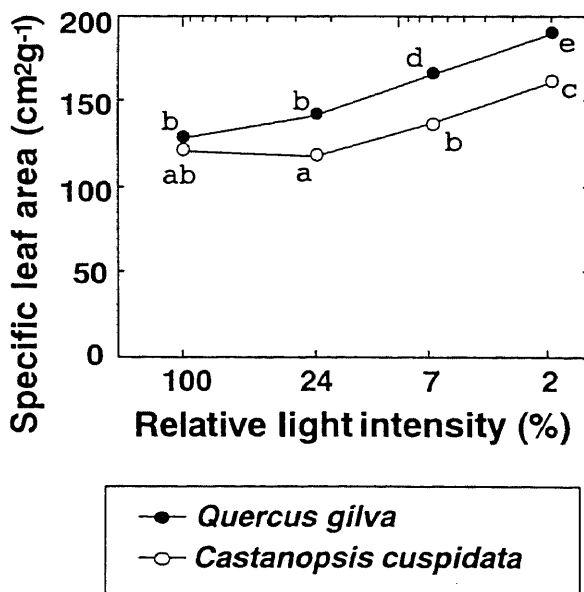


Fig. 34. Specific leaf area of *Q. gilva* and *C. cuspidata* seedlings one year after sowing at different relative light intensities. Shared letters show the absence of significant differences within and among species as determined by Mann-Whitney test;  $P < 0.05$ .

図 34 異なる光条件下におけるイチイガシ・コジイの比葉面積変化

### 3 考察

死亡率が高い時期にシュートの展開を避けるのは、実生が定着するための一つの手段といわれている (Streng et al., 1989)。このような、種に特徴的な行動様式は生存率向上に寄与しているであろう。シュート出現パターンはコジイとイチイガシで異なっていた。とりわけ、暑く乾燥するシーズンをどのように切り抜けるかの違いが大きかった。イチイガシはそのシーズン前に 90% を越える積算シュート出現率を示したが、コジイは 50% に満たなかった。この時期は、オープンな場所ほど地表温度が上昇し、乾燥する。コジイのシュート出現は、この要因がストレスとなって、特にオープンな場所で一時ストップし、残りの出現が後に遅れたものと考えられる。

しかし、1 年目におけるこのストレスは、シュート出現にのみ影響しており、死亡率を高めたりはしていなかった。言い換えれば、この時期に地上部シュートを切り捨てたり (イチイガシにより多い)、この時期のシュート出現を停止する (コジイにより多い) ことで、高温乾燥のストレスを回避しているようである。強光条件下では太陽光が地面温度を上げるために、一般的に発芽は促進され (Koller, 1972)、常緑 *Quercus* 属では強い光環境が実生定着を促進する (Khan and Tripathi, 1989) とされる。しかし、本研究では被陰区間の 1 年目における実生定着率 (生存率) には差が認められなかったことから、このような促進効果とストレスによる阻害効果が相殺されたとも考えられる。

いくつかのオーク類で、当年生実生が環境によって様々な形態をとることが知られている (Sutton and Mogensen, 1970; Tagawa, 1979; Matsuda, 1985; 小野・菅沼, 1991)。本研究でも正常な実生の他に shootless 実生が存在した。小野・菅沼 (1991) は、イチイガシの当年実生には、葉を展開しない実生 (彼らは failed seedling と定義) が存在するが、これらの大部分はそのうちに死亡することを観察している。さらに、彼らは、上胚軸の出現後、低温状態だとこのような実生が形成され、結果的には定着して稚樹ステージへと進めないとしている。本研究ではこのような failed seedling は存在しなかった。そのかわり、shootless 実生が存在したが、イチイガシの場合、この実生も稚樹ステージへと成長できなかった。

一方、コジイでは、多くの shootless 実生があったが、これら由来の遅延グループと正常グループの間に死亡率の差はなかった。遅延グループの存在は、実生定着率の向上に生態的にも重要であるといえるだろう。イチイガシより軽い堅果を持つコジイの実生定着にとって、暑くて乾燥する夏 (ストレス) を、どのように乗り切るかはより大きな問題であろう。実際 1 年目は、夏前にシュート展開した個体も、夏期に地上部シュートを枯死させ、shootless の状態で生き延びる個体が多い。しかし、明らかに 2 年目の方の死亡率が高いことは、地上部率 (S/R 率) が高くなる 2 年目の方がこの期間のストレスに弱いと考えられる。一方、自然状態ではこのような成長特性が有利に働くかもしれない。皆伐などによる大規模な攪乱地では、地表が広く露出するので、地表には強い高温もしくは乾燥ストレスがかかると考えられる。しかし、1 年目にはパイオ

ニア種といわれる、草本類のダンドボロギク・ベニバナボロギク、木本種のナガバモミジイチゴ・クマイチゴ、さらには高木種のアカメガシワ・カラスザンショウが埋土種子（竹下・埤田, 1983; 竹下ら, 1986）から、前生林分の構成種が落下種子から発芽する。2年目には、パイオニア種は旺盛な発育を始め（田内, 1989）、地表は植被に覆われる。このようなストレスが緩和された環境状態では、コジイは地下部への配分を高く保ったままストレス耐性を維持するよりは、他種との競争のために地上部成長を活発に行う方が得策であると考えられる。つまり、2年目に自らS/R率を高めるということは、自然状態では有利な生き延び方であると言える。

コジイは、その成長パターンもイチイガシとは異なっていた。コジイは堅果重が軽い、 $RI_2$ を除いて3年目には高さや個体重でイチイガシと同サイズになり、一部では追い抜くという初期成長の早さを示した。これは、相対成長率（前年のサイズに対して当年に成長した量の割合）が高いことを示し、パイオニア種に特徴的な特性であると考えられる。

被陰下での実生の生存期間もしくは生存率は種子重量に依存し（Grime and Jeffrey, 1965; Rao and Singh, 1985; Tripathi and Khan, 1990）、実生の生存や成長は基本的に光の強さによって左右される（Crow, 1992）。実際、強い被陰下（ $RI_2$ ）でのコジイの死亡率はイチイガシに比べ3年目に大きくなり、被陰の影響は3年間の成長量や死亡率へ影響を及ぼした。

Matsuda et al. (1989) および Callaway (1992) は、耐乾性の高い種のS/R率は、耐乾性の低い種より低いと示唆している。コジイが1年目に高い生存率を持って乾燥シーズンを乗り越えられることは、発芽後速やかに胚中のエネルギーを根へ移動させるためであるようだ。さらに、当年生実生のS/R率は遷移後期種（Monk, 1966; Rao and Singh, 1985）や耐陰性の高い樹種（Callaway, 1992）でより低い。コジイは当年生の実生時期は低いS/R率を示し、イチイガシと同じまたは低い値を示すが、3年目には明るい条件下で急激にS/R率を上昇させた。これらの特徴は、当年生時には乾燥ストレスに耐え、その後明るい場所では急速にパイオニア種的な性質に変化することを示唆している。

落葉 *Quercus* 属において、光強度の変化に対する適応がSLAの変化に起因していることが解っている（Koike, 1986）。この研究でも、強い被陰状態で、両種ともSLAの値を上げることが確認された。また、耐陰性はSLAの増加によって得られることが解っている（Jarvis, 1964; Callaway, 1992）。さらに、イチイガシはコジイに比べて閉鎖林冠下での死亡率が低かったこと（第4章）より、以上の結果はイチイガシがより高い耐陰性を持つことを鮮明にした。

コジイがshootless実生を存在させたり、発芽後種子中のエネルギーを根へ多く配分したりすることは、地上部の枯死による負担を少なくし定着率を高め、一方で光条件が良ければ素早く成長できる潜在的能力を有することを示す。イチイガシは被陰下で高い生存率を維持してゆっくりと成長する。両種は天然林で共存し、林冠木となる樹種（Naka, 1982）である。しかし、通常のギャップ体制下の林内では、更新できず、イスノキなど他の樹種が最終的に優占することが指摘されてきた（Yamamoto, 1992; 第1,2章）。このことから両種は遷移最終種とはいえないが、パイオニア種と遷移最終種との間に位置し、コジイがややパイオニアに近い種であると考えられる。しかし、皆伐など比較的大きな裸地化を伴う攪乱下においては、両者はそれぞれの更新様式を発揮しながら共に更新が出来るものと考えられる。

## 第6章 カシ類実生の定着特性 —カシ類内の種間差—

前章では、共存種であるコジイとイチイガシの発芽・実生定着様式を明らかにした。本章では、同様の被陰実験によって、共存するカシ類3種（アカガシ、ウラジロガシ、イチイガシ）の発芽・実生定着期の特徴を明らかにし、種間差が存在するかを検討した。

### 1 試験および調査方法

試験場所は、前章と同じ森林総合研究所九州支所内苗畑（32°49'N, 130°44'E, 50m a.s.l.）である（図1参照）。本実験では、前章で用いた被陰区2つ（7%、2%）と、追加設置した被陰区（0.5%）を用いた。各被陰区の正確な相対光強度は前述（第5章）のとおりである。

1988年はカシ類の豊作年であった。11月中下旬にイチイガシ（熊本市立田山）、アカガシ（福岡県背振山）、ウラジロガシ（鹿児島県えびの高原）の落下堅果を採取し、前述（第5章）と同じ処理をした。翌年3月始めに、各種の種子を1鉢に15粒ずつ播種し、相対光強度0.5%・2%・7%・100%の4被陰区（それぞれ $RI_{.5}$ ・ $RI_2$ ・ $RI_7$ ・ $RI_{100}$ ）に4鉢ずつ配置した。その年のシュート伸長や開葉を、12月上旬まで7~10日間隔で観察した。1990~1991年1月に各被陰区各種それぞれ2鉢（30個体）を掘り上げ、第5章と同じ処理と測定を行った。なお、その際シュート発生基部（種子の胚位置）から第1葉間（第1節間, first internode）の長さも測定した。この長さは、発芽後最初に光合成を始める葉の高さを意味している。

### 2 結果

#### 2.1 実生の定着

いずれの種も、シュート出現は6月上旬から始まった（図35）。アカガシ・ウラジロガシでは、展葉がシュート出現後7~10日後に始まったが、イチイガシは展葉が遅かった。

アカガシは、梅雨期終了（7月下旬）までに、全ての被陰区で70%以上の堅果がシュートを出現させた。乾燥した暑い日が続いた梅雨明け（8月上旬）には $RI_{100}$ で、シュート消失個体（出現個体中21%）が発生し、そのうち20%は9月上~中旬に再びシュートを出現させた。一方、 $RI_{.5}$ でも8月中旬にシュート消失個体が生じたが、この被陰区では再びシュートを出現させる個体は無く、消失個体が更に増加していった。 $RI_7$ ・ $RI_2$ では、消失個体は存在しなかった。シュートの伸長に伴う展葉回数は、明るい被陰区ほど多く、 $RI_{100}$ では4回伸びる個体もあった。

イチイガシもアカガシと同じような出現パターンを示した。7月下旬までに、全ての被陰区で50%以上の堅果からシュートが出現し、8月には $RI_{100}$ でアカガシより有意に高い割合の個体のシュートが消失した（ $P < 0.05$ , G test）。 $RI_{.5}$ でも、8月上旬よりシュートの消失が見られ、

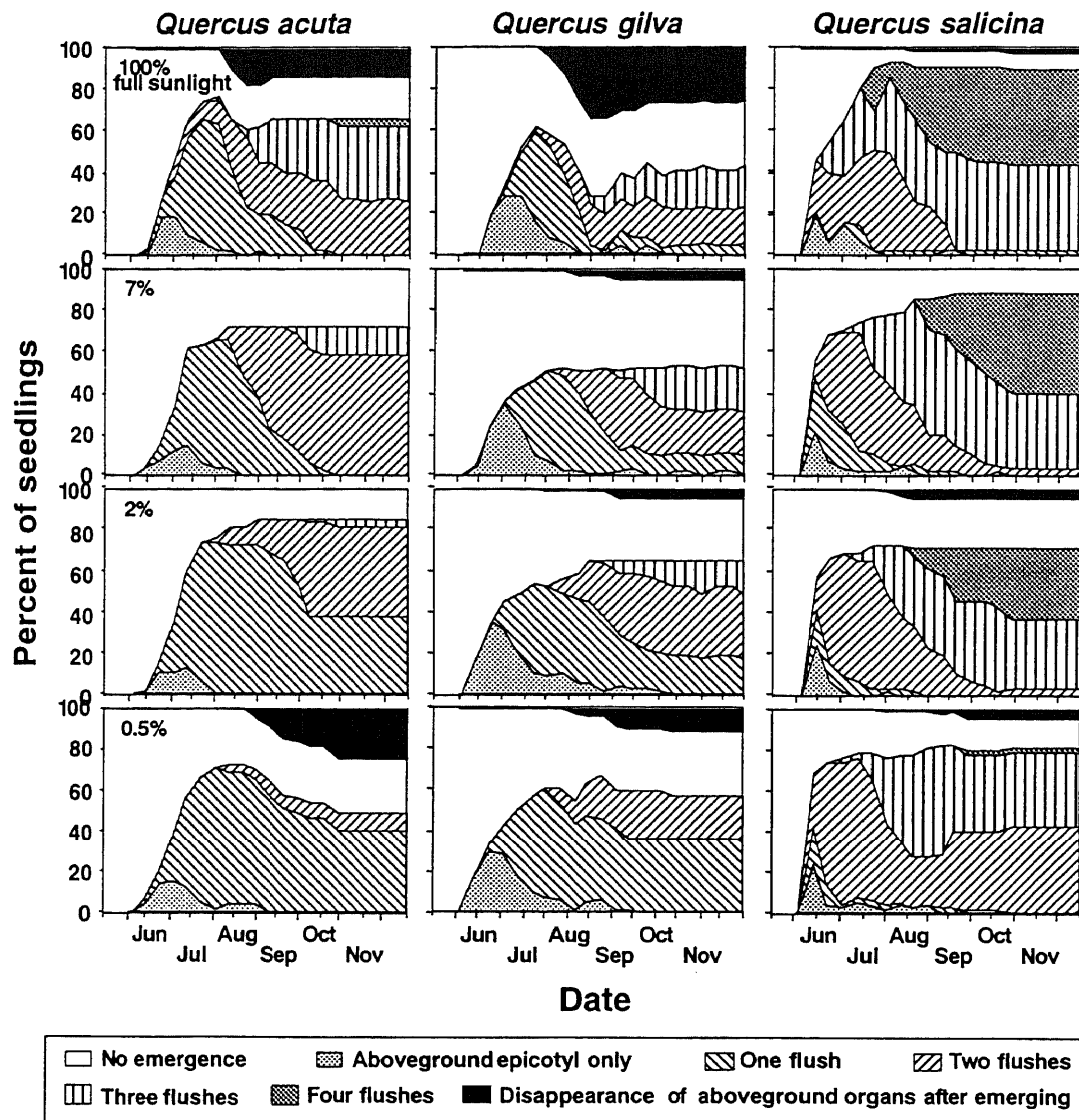


Fig. 35. Changes in percent of shoot and leaf emergence for three *Quercus* seedlings sown at different light intensities from June to December in the first year.

図 35 アカガシ・イチイガシ・ウラジロガシのシュート出現および伸長回数の変化

割合はアカガシよりは少なかった ( $P < 0.05$ ) が、成長シーズン終了までに再度シュートが出現することはなかった。展葉回数は、明るい被陰区ほど多く、 $RI_{100}$ では3回伸びる個体があった。成長シーズン終了後の実生定着率（シュート出現をした個体の割合）は43~65%でアカガシの同じ被陰区と比べると、 $RI_3$ を除いて有意に低かった ( $P < 0.05$ )。

ウラジロガシは、7月下旬までに全ての被陰区で、75%以上の個体がシュート出現をした。その時期は他のカシより早く、6月中旬に集中した。8月以降に新たに出てくる個体は少なかった。

展葉回数も多く、いずれの被陰区でも成長シーズン終了までに4回伸びた個体が見られたが、RI<sub>5</sub>では少なかった。一方シュートの消失はRI<sub>7</sub>以外で見られ、RI<sub>100</sub>のアカガシやイチイガシのように、再度シュート出現を示す個体はなかったが、その割合はRI<sub>100</sub>・RI<sub>5</sub>で他のカシより有意に低かった ( $P < 0.05$ , Gtest)。1成長期終了後のシュート出現率はいずれの区でも70%以上で、RI<sub>100</sub>・RI<sub>5</sub>では他のカシより有意に高かった ( $P < 0.05$ )。

1成長期終了後に shootless 実生 (前章参照) がイチイガシ、アカガシに僅かに生じたが、コジイのように2年目に地上部器官を確立させる遅延タイプの実生は存在しなかった。なお、いずれの種にも1年目の終わりに発芽しないまま生存している堅果は存在しなかった。

## 2.2 実生の成長

すべての種において、第1節間長は第2以降の節間長より長かった。いずれの種も相対光強度が低くなるほど第1節間長が長くなる傾向が認められた (図 36)。イチイガシの第1節間長は、RI<sub>100</sub>・RI<sub>7</sub>で他のカシより有意に長かった ( $P < 0.05$ , Mann-Whitney test) が、RI<sub>5</sub>・RI<sub>2</sub>ではその長さの種間差はなかった (例えば RI<sub>5</sub> で平均 8.3~9.6cm)。1成長期終了時 (1年目) には、いずれの被陰区でもウラジロガシのシュート長が長くなり、2成長期終了時 (2年目) には RI<sub>100</sub>を除いて、他のカシより有意に長くなった ( $P < 0.01$ )。イチイガシとアカガシの間のシュート長には、RI<sub>7</sub>を除く被陰区の多くの時点で、差がなかった (図 36)。

個体重の変化は、各被陰区間で明確な違いが現れた (図 37)。播種時点での各種の堅果中の平均胚乾重は、アカガシ・イチイガシ・ウラジロガシでそれぞれ、0.90・0.62・0.57gであった。アカガシは RI<sub>100</sub>を除いて、1年目に個体重が減少したが、2年目には増加した。RI<sub>5</sub>では、1年目に全てのカシが重量を減少させ、その重量はウラジロガシがアカガシ・イチイガシより有意

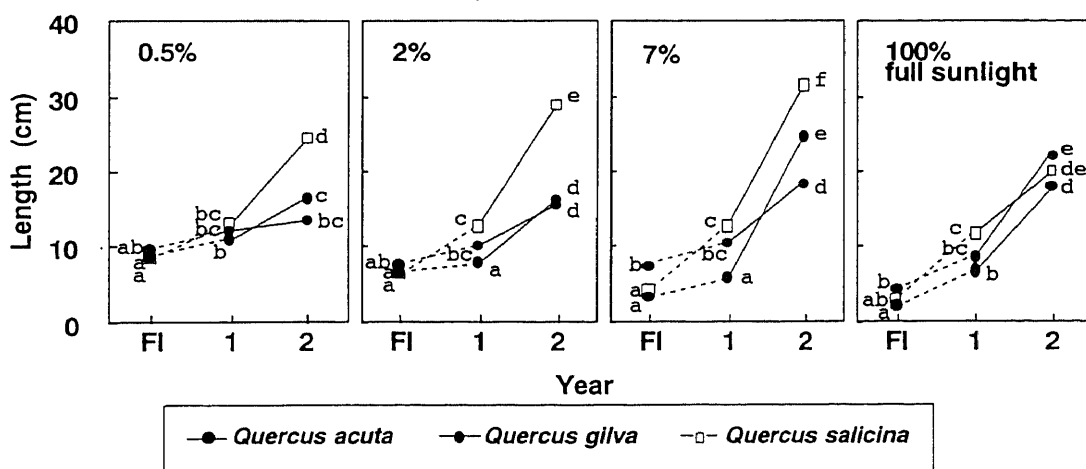


Fig. 36. Changes of shoot length for *Quercus* species sown at different light intensities. Shared letters indicate the absence of significant differences within and among species as determined by Mann Whitney test;  $P > 0.05$ . FI means the first internode after germination.

図 36 異なる光環境下におけるカシ類3種の2年間のシュート伸長



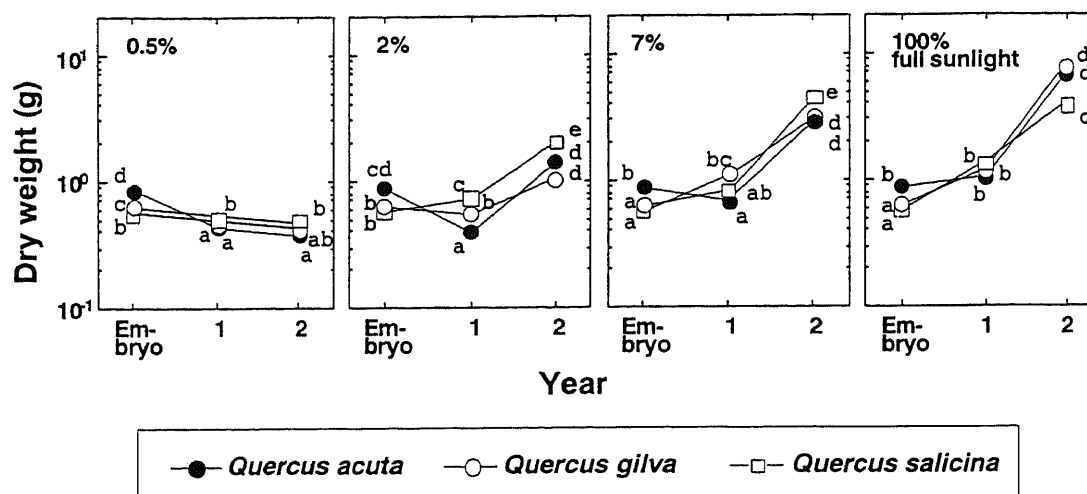


Fig. 37. Biomass changes of *Quercus* species sown at different light intensities. Shared letters indicate the absence of significant differences within and among species as determined by Mann-Whitney test;  $P < 0.05$ . Values at 'embryo' mean the dry weight before germination.

図 37 異なる光環境下におけるカシ類 3 種の 2 年間の個体重変化

に重くなった ( $P < 0.05$ , Mann-Whitney test)。RI<sub>5</sub>では、2年目にも全てのカシの個体重が減少した。RI<sub>2</sub>・RI<sub>7</sub>では、2年目にウラジロガシが他のカシより有意に重かったが、逆に RI<sub>100</sub>ではアカガシ・イチイガシがウラジロガシより有意に重かった。

1年目から2年目にかけての個体重の相対成長率 (RGR) を見ると、RI<sub>5</sub>では全てのカシで上述のようにマイナスの成長率を示し、その中でウラジロガシの減少率 (RGR = -0.08) が最も少なかった (図 38)。アカガシとイチイガシは相対光強度が増加すると共に RGR が増加し、RI<sub>100</sub>ではそれぞれ 5.32, 5.40 となった。一方で、ウラジロガシは RI<sub>100</sub> になると RGR が減少した。

### 2.3 形態の特徴

地下器官に対する地上器官の幹重比率 (S/R 率) は、いずれの種でも相対光強度が低くなるほど増加する傾向が見られた (図 39)。RI<sub>100</sub>においては、その値は 0.81~0.99 でいずれの種間にも有意な差は認められなかった ( $P < 0.05$ , Mann-Whitney test)。イチイガシは RI<sub>7</sub>でウラジロガシより、RI<sub>2</sub>でウラジロガシ・アカガシより有意に低い値を示したが、RI<sub>5</sub>では逆にアカガシより高くなった。アカガシとウラジロガシは RI<sub>2</sub>を除いて有意な差を持たなかった。

個体あたりの葉面積も、相対光強度が低くなるほど増加する傾向が見られた (図 40)。RI<sub>100</sub>では、アカガシ (平均 3.75 cm<sup>2</sup>) がイチイガシ (2.73 cm<sup>2</sup>) より広い葉面積を持ち、RI<sub>7</sub>, RI<sub>2</sub>でも同じ関係であった。ウラジロガシは RI<sub>5</sub>, RI<sub>2</sub>でアカガシとイチイガシの中間の値を取ったが、RI<sub>100</sub>で両種に対して有意に低い値を取った ( $P < 0.05$ , Mann-Whitney test)。

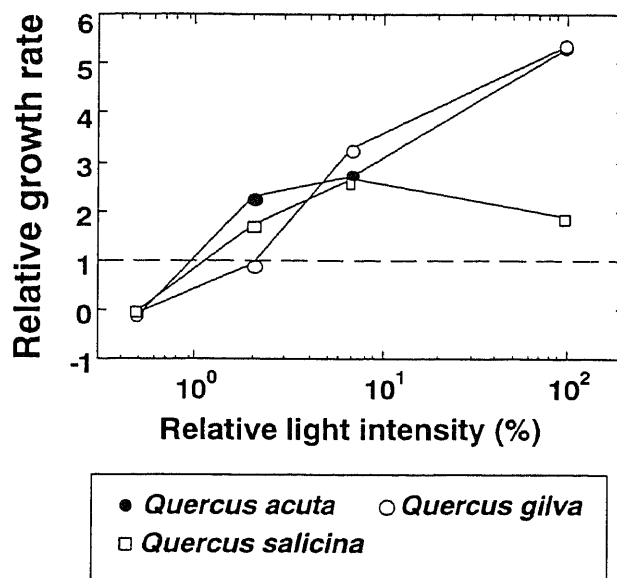


Fig. 38. Relative growth rate of dry weight at different light intensities. Values show the annual rates from one to two years-old saplings in three *Quercus* species.

図 38 異なる光環境下におけるカシ類 3 種の個体重の相対成長率

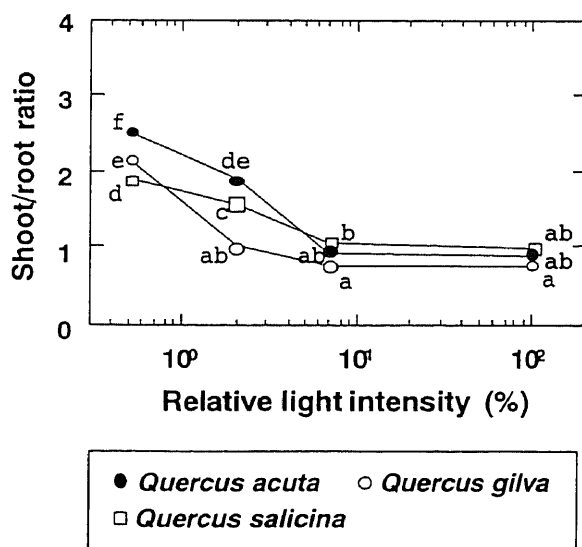


Fig. 39. Shoot/root ratio of current-year seedlings sown at different light intensities. Shared letters indicate the absence of significant differences within and among species as determined by Mann-Whitney test;  $P < 0.05$ .

図 39 異なる光環境下におけるカシ類 3 種の当年生実生における地上器官/地下器官率

比葉面積 (SLA) も光強度が低くなるほど、大きい値を取った (図 41)。アカガシは  $RI_{100}$  で他の種より高い SLA 値を取ったが、他の被陰区 ( $RI_{5}$  の対イチイガシ間を除く) では逆に有意に低かった ( $P < 0.05$ , Mann-Whitney test)。ウラジログシ・イチイガシは、 $RI_2$  を除いては、

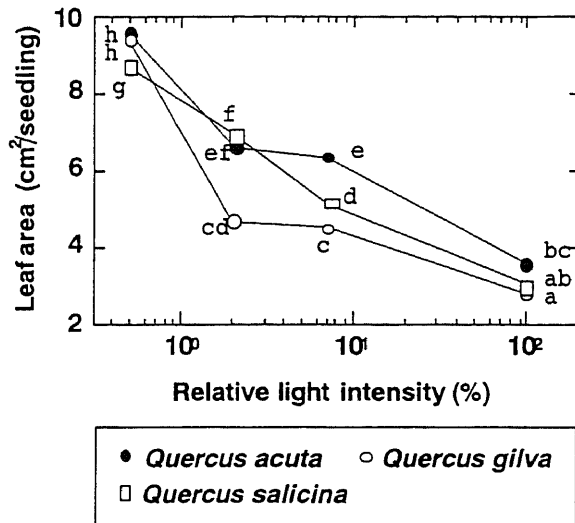


Fig. 40. Individual leaf area for current-year seedlings sown at different light intensities. Shared letters indicate the absence of significant differences within and among species as determined by Mann-Whitney test;  $P < 0.05$ .

図 40 異なる光環境下におけるカシ類 3 種の当年生実生における個体あたりの葉面積

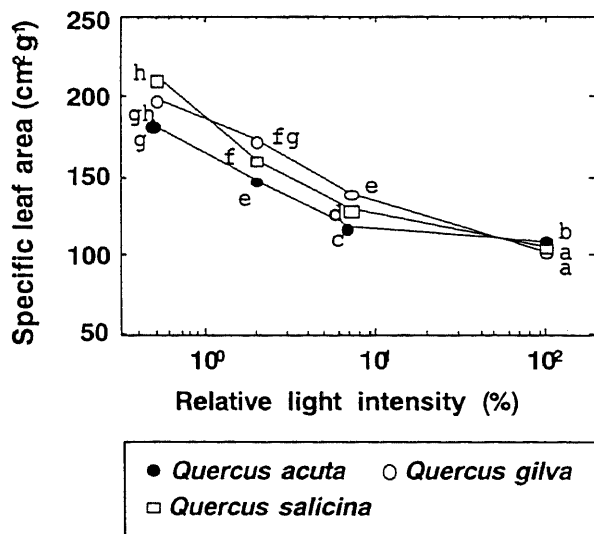


Fig. 41. Specific leaf area (SLA) for current-year seedlings sown at different light intensities. Shared letters indicate the absence of significant differences within and among species as determined by Mann-Whitney test;  $P < 0.05$ .

図 41 異なる光環境下におけるカシ類 3 種の当年生実生における比葉面積

有意な差を持たなかった。SLA の値は、 $RI_{100}$  ではアカガシ・イチイガシ・ウラジログシの順に  $108.5 \cdot 102.8 \cdot 105.2 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$  であったのに対し、 $RI_5$  ではそれぞれ  $180.5 \cdot 198.9 \cdot 212.9 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$  とほぼ倍増した。

### 3 考察

カシ類の実生定着期における動態の種間差は、コジイとイチイガシ間のそれと比べてあまり明確ではなかった。コジイとイチイガシ間では、発芽期における定着戦略の違いが際だっていた。カシ類の間では定着パターンを大きく分けるとアカガシ・イチイガシとウラジログシに二分できるが、コジイのように、shootless 実生によって危険回避をする（定着率を上げる）という手段はとらなかった。イチイガシとアカガシは8月において  $RI_{100}$  で地上部シュートの消失を起こしたが、その個体の多くは死亡したので、これらの存在が、定着率向上に寄与することは少ないと考えられた。Khan and Tripathi (1989) によると、常緑 *Quercus* 属は強い光環境下で実生定着が促進されるとしている。オープンサイトにおける1成長期終了後の定着率は、特にイチイガシ・アカガシでは低く、これは梅雨明け時の高温乾燥ストレスによってシュート消失・枯死を起こしたためであると考えられる。しかし、常緑広葉樹林内の相対照度は閉鎖林冠下で約1.5%（第2章参照）、平均サイズのギャップ内で約8%（第2章参照）であることから、 $RI_2$ ・ $RI_7$ での結果は、アカガシ・イチイガシが天然林の中で、良好な発芽定着を果たせることを意味している。しかし、より被陰された状態（0.5%）では、発芽できてもその後の死亡率が急増するといえる。一般に地表温度・乾燥度は暗い場所ほど低くなるので、 $RI_5$ での死亡要因は  $RI_{100}$ のそれとは異なり、光量不足が主たる原因であると考えられる。これは、個体重が  $RI_5$ でのみ、時間と共に減少したことからも説明が付く。

ウラジログシのシュート伸長（樹高成長）量や個体重成長量は、被陰下で大きかった。いずれの種もシュート出現後の第1葉までの高さ（第1節間長）に差異はなかった。しかし、ウラジログシは1成長期終了時（1年目）には全ての光環境下（ $RI_7$ の個体重を除く）において、シュート長が第1位となった。その後、2年目にはオープンサイトでイチイガシ・アカガシに逆転された。しかし、被陰下では殆どの場合他の種より有意にシュート長、個体重が高く、これはウラジログシが閉鎖林内やギャップ内の光環境下で成長できることを示唆している。そして、 $RI_{100}$ でのRGRの低下は、ウラジログシが強光下では成育に適しないことを示唆していた。アカガシやイチイガシも適度な被陰下なら成長が可能なことを示し、特に  $RI_7$ では成長が良く、ギャップが形成されれば上方成長が可能で、例えば稚樹から幼木サイズへとリクルート出来ることを意味している。だが、強い被陰下（ $RI_5$ ）においては樹高成長が出来ず、ウラジログシを加えた3種共に個体重の減少を起こしていることから、いずれは枯死するであろう。中尾ら（1988）は、同じような被陰格子実験で、カシ類の実生・稚樹の生存最低相対照度は2~5%であるとしているが、本結果では、イチイガシ・アカガシ・ウラジログシの実生は2%程度なら、いくらか成長可

能で、それ以下の光強度（1～2%）で個体重減少が起こることが明らかになった。いずれにしろ、閉鎖林冠下はカシ類の生存にとってぎりぎりの光環境であることは、前述の試験（第2章、第4章）からも明らかである。

オープンサイトでは、イチイガシ・アカガシはウラジログシより個体重成長量が多く、より陽樹的な性格を示した。当年生実生の S/R 率は、遷移後期種（Monk, 1966; Rao and Singh, 1985）や耐陰性の高い樹種（Callaway, 1992）でより低いとされているが、明るい環境下（ $RI_7 \cdot RI_{100}$ ）では種間差が見られず、これを支持する値はとらなかった。しかし、いずれの種もより強い被陰下（ $RI_5 \cdot RI_2$ ）で S/R 率を上昇させており、特に  $RI_5$  ではイチイガシとアカガシの値はウラジログシに比べて高かった。これは、ウラジログシの S/R 率変化の幅が相対的に小さいからで、強い被陰下でより低い S/R 率を保つことは、この種の耐陰性の高さを示す証拠の一つであろう。

個体あたりの葉面積は、いずれの種でも被陰の強さに対応して増加した。1 年目の実生の個体重は光条件に対する差があまりないが、強い被陰条件ほど個体あたりの葉面積や SLA が増加する。しかし、どの種も被陰に対する葉面積の増加率が SLA の増加率より高く、例えばウラジログシでは  $RI_{100}$  に対する  $RI_5$  の比率は葉面積と SLA で、それぞれ 2.90, 1.91 であった（図 40, 図 41 参照）。つまり、被陰の強さに対する個体あたりの葉面積増加率に比べ、SLA の増加率が低いことを示している。これは、被陰下では地上部器官へより高い重量が配分されることを示し、S/R 率が高いことを意味する。このような傾向の中、ウラジログシは他種と比べて  $RI_5$  における葉面積が最も少ないが SLA が最も高く、より薄い葉を展開させることによって低い S/R 率を保っているといえる。このように S/R 率を低く保ったまま、SLA を上げられることは、耐陰性は SLA の増加によって得られる（Jarvis, 1964; Callaway, 1992）という事実からも、強い被陰下で生存できる有利な特性である。

## 総合考察

森林の動態を明らかにするには、樹木の寿命以上の期間にわたるモニタリングを行うことが理想である。しかし、成熟した天然林に設定した大面積試験地における各種のサイズ分布や空間分布の特徴は、個体群動態の中で更新に関する有益な情報を提供してくれた。この結果より、林冠構成種は3つの種群にグループ分けできた。一つは、サイズ分布に高い不均等性（inequality）と非対称性（asymmetry）をもった逆J字型分布を示す種群で、個体密度が高く、大きなクラumpサイズを持つ集中分布、もしくはランダム的な空間分布をしていた。これには、イスノキ・ホソバタブが含まれた。二番目の種群は、林冠木の構成割合が高く、林内木の個体数が比較的少く、そのサイズ分布は緩やかなベル型となり、実生・稚樹サイズを含めると、二山型の分布型を示した。空間的には中庸なクラumpを持つ集中分布を示した。この種群にはウラジロガシ・アカガシ・イチイガシ等のカシ類が含まれた。3番目は個体数の少ない種群で、林内木を欠き正規分布型のサイズ分布を示すことが特徴であり、ユズリハおよびミズキ・イヌシデなどの落葉広葉樹が含まれた。

Bongers et al. (1988) のサイズ分布から見た更新特性によると、イスノキやホソバタブのサイズ分布型は良好な再生産および、より大きなサイズへの連続的なリクルートメントが可能なることを意味し、現状の体制下で十分更新できる考えられる。カシ類のサイズ分布型は、良好な再生産するもののリクルートメントが不連続であることを意味し、現体制下での連続的な更新が期待できないことが示唆される。

空間分布を見ると、特にカシ類の幼木は、ギャップ周辺に集中分布した。このように、生育地がギャップに強く依存していることから、より大きいサイズへのリクルートメントには光環境の好転が必要であることが強く示唆される。しかし、通常のギャップは単木倒木による小さな面積（60~70m<sup>2</sup>）であり、このような小ギャップでは、周辺の高木からの側枝発達によって比較的素早く閉鎖される（Runkle, 1985）。攪乱の発生頻度が低く規模が小さい森林では、周期的に複数回ギャップ（multiple gap）が形成される（Runkle, 1985）場所や近接部でギャップ形成が繰り返し（連続して）形成される場所（hot spot）が存在する（Young and Hubbell, 1991）なら、そこに出現した稚樹は、大きなギャップが生じなくとも林冠木まで成長することが出来るかもしれない。しかし、林内木が現在のギャップと空間的に正の結びつきを持たないということは、過去稚樹時代に周辺にあったギャップが閉鎖したことを意味し、この林分では multiple gap が形成される場所や hot spot が存在しないか、存在していてもこれがカシ類の更新に強く寄与していないことを意味している。

カシ類の落下堅果は、親木の周り、特に樹冠下に集中分布した。これは、堅果の1次散布が重力散布であるためである。それに対して、実生の定着は母樹の樹冠下から離れている場合が多く、2次散布が活発に行われていることを示唆している。堅果の2次散布については、齧歯類が採餌した堅果を地中に蓄えたり（Price and Jenkins, 1986）、鳥が遠くに移動させたり（Shaw, 1968b）して、動物がその発芽・更新に貢献している。この試験地でも、母樹が存在しない場所

に定着した実生は、堅果時代に動物によって移動させられたものが発芽したものであろう。それ故、実生・稚樹の分布場所は林冠木に比べて広範囲（より広いクランプサイズ）となる。さらに、2次散布された堅果はより高い実生定着率を示した。この事実は、定着サイトが堅果が落下するクランプから離れたところにもあることを示している。カシ類は、実生・稚樹バンクを発達させ、これら個体群は親木のクランプより大きなクランプもしくはランダムに分布をしている。しかし、前述のように幼木の分布がギャップ周辺に集中する事実から、稚樹群は閉鎖林冠下で、徐々に枯死し、光条件の良かった場所で次のサイズへとリクルートしていると理解できる。

ウラジログシ・ツクバネガシ・アカガシ・イチイガシは、実生の生存曲線や形態差により二つのグループに分けられた。ウラジログシ・ツクバネガシは閉鎖林冠下でアカガシ・イチイガシより明らかに生存率が高くより高い実生・稚樹密度を持っていた、これは耐陰性が高いことを示唆していた。ウラジログシのシュート伸長（樹高成長）量や個体重は、被陰下でより多かった。これは、ウラジログシが閉鎖林内やギャップ内の光環境下で成長できることを示唆している。アカガシやイチイガシも適度な被陰下（相対光強度、RI 7%）なら成長が可能なことを示し、ギャップが形成されれば上方成長が可能で、例えば稚樹から幼木サイズへとリクルート出来ることを意味している。強い被陰下（RI 0.5%）では樹高成長が出来ず、ウラジログシを加えた3種共に個体重の減少を起こすことから、いずれは枯死するであろう。カシ類にとって、成長できるかどうかの境界はRIで1~2%の間にあり、閉鎖林冠下（平均RI 1.6%）は生存にとってぎりぎりの光環境であると考えられる。

形態的にみると、カシ類は被陰度が強くなるほど地下器官に対する地上器官重の比（S/R率）を高くし、個体あたりの葉面積を広くして、耐陰性を高めた。その中で、ウラジログシは被陰度の違いによるS/R率の変化幅が小さく、強い被陰下（RI 0.5%）でアカガシ・イチイガシより低いS/R率を示し、比葉面積（SLA）はより高かった。これは、ウラジログシが薄い葉を展開させることによって低いS/R率を保ちつつ、一定の葉面積を確保できることを示している。この様にS/R率を低く保ったまま、SLAを上げられることは、ウラジログシが強い被陰下で生存・成長するための有利な特性となる。

攪乱後の初期構成種（Initial floristic composition）は、群落の再生動態を大きく左右する。土壌流失や火山堆積物等が伴わない攪乱の場合、多くの植物が埋土種子、実生・稚樹、根系として攪乱直後に存在する。皆伐という、比較的大きな攪乱の後の二次遷移はカシ類を含め、高木性樹種の更新動態についての有益な情報を提供してくれた。

皆伐後は、埋土種子から発達したパイオニア種群（タラノキ・アカメガシワ・カラスザンショウ）、前生稚樹やぼう芽由来の種群（コジイ・カシ類・タブノキ・イスノキ）が初期構成種となった。殆どがぼう芽由来のコジイは、攪乱後初期より優占したが、優占度の変化を見ると、まずパイオニア種が優占度を高め、繁殖サイズに到達し、その後カシ類・タブノキが優占度を高めた。また、イスノキはその傾きが緩やかながら、優占度を上昇させた。このような初期更新パターンは、成熟した常緑広葉樹林内では確認できなかった。通常のギャップ体制下（サイ

ズ平均 67 m<sup>2</sup>, 最大 400 m<sup>2</sup>) において、パイオニア種の幼木サイズ以上になった個体は存在しなかった。また、このような攪乱体制のもとでのギャップサクセッサーは主にイスノキであり (Yamamoto, 1992), ギャップ内では皆伐後と同じような更新が行われていなかった。

南西日本では、台風が通常の原因であるとされている (Naka, 1982)。Suzuki (1979, 1980) は、四国の針広混交林の年輪解析から構成木が不連続な年齢構成を持つことを明らかにした。その林分の広がり数百ヘクタールにもおよび、台風による大規模な攪乱があったのではないかと考察している。単木サイズのギャップは、通常の台風等の暴風によって形成されるであろう。一方で、土砂崩れや一斉倒木・枯死等大面積が裸地化するような大規模攪乱は、稀に襲来する強い台風、地震、山火事等によって引き起こされるものと考えられる。このような大規模攪乱が、樹木の一生 (100-数 100 年) の間に起これば、現体制では更新が困難と考えられる広葉樹やカシ類にも更新のチャンスが与えられ、多様な樹種が共存することが出来るであろう。

そうならば、大規模な攪乱は、稀であっても定期的に起こるのであるだろうか。1993 年に観測史上第 1 位の最大瞬間風速を記録するような極めて強い台風が襲来し、面積 1000 m<sup>2</sup> 以上の大ギャップが形成された。その台風後 1~2 年目には、ギャップ内およびその周辺部からパイオニア種である、カラスザンショウ・アカメガシワ等が発芽・定着したり、被圧状態でほとんど成長を示さなかったカシ類稚樹が樹高成長を始めた (小南ら, 未発表)。つまり、大面積皆伐後と同じような再生動態が観察され、これは極めて強い台風による大面積攪乱が、皆伐という人為攪乱と同様なインパクトを森林に与えたことを意味する。言い換えると、皆伐は、成熟した常緑広葉樹林で稀な種として存在するパイオニア的落葉樹や、更新が不可能と思われるカシ類等に、個体数を多くしたり、更新したりする機会を与えたことになる。常緑広葉樹林においても、人為攪乱はある種の個体群維持にとってプラスに作用していることは明らかである。

このように、それぞれの種は、その更新のために異なる環境条件を必要とする。種多様性の高い森林が保たれている原因は、サイズや時間のスケールの異なる攪乱が混在するために、各種の個体群が動的平衡を保ちながら共存できるからであろうと考えられる。

さて、裸地から始まる皆伐後の植生遷移について、それが既存のモデルに適合できるかを検討してみる。既知のモデルによると、優占種の置き換えは各種の成熟期までの時間の長さの違いや耐陰性の違いによって引き起こされる (Connell and Slatyer, 1977; Gómez-Pompa and Vázquez-Yanes, 1981)。攪乱後に生じた裸地において、前生森林における構成種 (遷移初期・後期種) の多くが存在していれば、その遷移は initial floristic composition model (Egler, 1954; Finegan, 1984) に沿うであろう。そしてその系列は、既に発表されている耐性モデル (tolerance model), 阻害モデル (inhibition model), 平行モデル (pararell model) によって説明がつくかもしれない。これらのモデルに伐採跡地の遷移系列が適合するかを検討してみると、攪乱直後には、成熟林を構成する林冠構成種の多くとパイオニア種が存在していた。各種には耐陰性に差があり、優占順位が陽樹から陰樹、つまりパイオニア種からカシ類・イスノキへと移行して行きそうで、耐陰性モデルに適合した。一方、寿命の差はパイオニア種と他種間には明らかな違いがあり、



アカメガシワ・タラノキ・カラスザンショウからコジイ・カシ類へと置き換わっていく過程は阻害モデルを支持した。一方コジイ・カシ類・タブノキでは成長良好木が同じスピードで成長するため、平行モデルに当てはまるかもしれない。Palik and Pregitzer (1993) は、耐陰性の低い種（遷移初期種）と耐陰性の高い種（遷移後期種）が、林冠から林内まで同じサイズ分布で共存していた場合、遷移初期種は林内では被圧されるために枯死し、結果的に後期種の林内木が成長し優占してくることを予想している。つまり、最適立地に定着した遷移後期種は、初期種と同等に成長することが出来、遷移初期から林冠木となれる。初期種は早い時期から優占できるが被圧された林内木は枯死していき、やがては後期種に置き換わる。コジイとカシ類との関係には、この考え方が適合した。伐採跡地の遷移系列ではコジイがカシ類より遷移初期種として位置づけられた。

伐採後二次林の遷移系列は、以上のいろいろなモデルに部分的に適合できた。これらのモデルは、主に北方森林帯で提唱されてきたモデルである。つまり、種多様性の低い単純化した森林では、その遷移系列が一つのモデルで説明つくのかもしれない。しかし、常緑広葉樹林のように種多様性が高く、同じ生活史を営むように見える種が多数共存する中では、その遷移系列は複雑で、様々なパターン組み合わせによって出来ていると考えられる。

若い二次林で同所的に存在するコジイとイチイガシの成長特性を比較すると、閉鎖林冠下に植栽した稚樹の場合、コジイは主軸枯れを起こしたり、主軸より側枝を伸ばすなどの樹型変化がより早く現れ、先枯れ・枯死率がイチイガシより有意に高くなることが解った。これらから、イチイガシは閉鎖林冠下での適応性が高く、耐陰性もコジイより強いことが強く示唆される。

また、実生の定着方法にも大きな差があることが解った。死亡率が高い時期にシュートが展開することを避けるのは、実生が定着するための一つの手段といわれている (Streng et al., 1989) . このような種特異的な行動様式は生存率向上に寄与しているであろう。シュート出現様式はコジイとイチイガシで異なっていた。まず、暑く乾燥したシーズンをどのように切り抜けるかの違いが大きかった。イチイガシはそのシーズンが始まる前に 90% を越える個体がシュートを出現させたが、コジイでは 50% に満たなかった。発芽年の夏季における高温もしくは乾燥ストレスは、シュート出現をストップさせたり、一度出たシュートを消失させた。そのために、新たなもしくは再発生したシュートが秋期以降に出現した。しかし、このストレスは死亡率を高めるには至らなかった。言い換えれば、この時期に地上部シュートを切り捨てたり（イチイガシにより多い）、この時期のシュート出現を停止する（コジイにより多い）ことで、実生は高温や乾燥のストレスを回避しているようである。

いくつかのオーク類で、当年生実生が環境に反応していろいろな形態を示すことが知られている (Sutton and Mogensen, 1970; Tagawa, 1979; Matsuda, 1985; 小野・菅沼, 1991) 。本研究でも、正常な実生の他に地上にシュートを出さない shootless 実生を、コジイとイチイガシで確認した。イチイガシの shootless 実生は 2 年目以降に枯死したため稚樹ステージへと成長できなかった。一方、コジイは多くの shootless 実生を出現させたが、この実生由来の遅延グループ（2 年目以降地上にシュートを出して定着した個体群）と正常グループの間に死亡率の差はなかった。遅延グループの存在は、実生の生存率の向上に生態的にも重要であると考えられた。コジ

イは2年目になると、地上部器官重の割合が高い（S/R 率が高い）形態となり、高温・乾燥ストレスには弱くなるが成長には有利となる。自然条件下では、このような特性は有効に働くと考えられる。なぜなら、攪乱後の裸地は、1年目は地表が露出するので、強い高温・乾燥ストレスを受けると考えられる。しかし、2年目には埋土種子から発芽したパイオニア草本や木本種が一斉に発育する。このように地表が他種の植被に覆われ、高温や乾燥ストレスが緩和された群落の中では、コジイは高い S/R 率をもって地上部成長を活発にしたり、shootless 実生群が成長を始めることが出来るようになる。コジイのこのような形態変化は、裸地から始まる遷移ではより有利な定着・成長戦略であると考えられる。

以上のように、本研究では常緑広葉樹林内でのカシ類の更新動態を、他種群と比較しながら明らかにしようとした。カシ類が林冠木を構成する成熟林の閉鎖林冠下では、カシは更新できず、一般に見られるギャップ体制下においても更新は果たせないことが解った。カシ類の更新には、比較的大きい攪乱が必要であり、皆伐という人為攪乱が、カシ類の更新に有効に働いていることが強く示唆された。森林の種多様性や水源かん養機能に代表される公益的機能を維持しながら、木材生産（収穫）を続けていくことは、困難に近いことかもしれない。しかしながら、人為攪乱が、木材資源を確保しながら、目的とする種の更新（個体群維持）に役立っているのであれば、人間活動を維持するために、適正かつ適量の人為圧力をかけることが必要とされよう。本研究では、人為攪乱の規模・頻度に対するカシ類の反応にまでは及ばなかったが、今後この方面での研究の深化を行い、森林維持と適正な管理法を明らかにしていく必要がある。

## 要 旨

カシ類が林冠を構成している成熟林内では、カシ類の更新は認められず、皆伐のような比較的大きな人為攪乱によって、その更新が促進されていることが明らかになった。

本研究では、南西日本に広がる常緑広葉樹林帯に優占する高木性カシ類の生態的特性を把握し、その更新動態を調査した。本研究では、成熟林の林冠構成種であるカシ類（イチイガシ・アカガシ・ウラジログシ）の生活史を明らかにしようとした。また、カシ類が伐採という人為攪乱のもとに成立した二次林において、どの様に成長しているかを調査した。これらから、カシ類の世代交代パターンを把握した上で、他種との競争・共存関係を明らかにし、今後の森林管理に有効な情報を得ようとした。

成熟した天然林における、各樹種のサイズ分布や空間分布から、3つの種群分けが出来、森林群落内での更新動態の特徴が明らかになった。一つは、立木密度が高く、サイズ分布が高い不均等性と非対称性を持った逆J字型を示す種群で、その空間分布は大きなクランプサイズを持つ集中分布、もしくはランダム分布を示した。これにはイスノキ・ホソバタブが含まれた。二番目の種群は、林冠木の割合が高い一方で林内木の立木数が比較的少く、そのサイズ分布は緩やかなベル型をとり、空間分布は集中分布を示した。この種群にはウラジログシ・アカガシ・イチイガシが含まれた。3番目は立木数の少ない種群で、林内木を欠く正規分布型のサイズ分布を持ち土砂崩れ跡地周辺に集中分布し、ユズリハ・ミズキ・イヌシデなど落葉広葉樹がこれに含まれた。

カシ類はすべて第2の種群に含まれた。この種群の特徴は、次の林冠木となる林内木が欠けており、その不連続なサイズ分布は、成熟林内での世代交代がスムーズに行われていないことを示唆していた。それに対して、イスノキは連続的に林冠木へとリクルートしていると考えられた。また、落葉樹は、崩壊地などの特殊な立地で生活史を回すことが予想された。

カシ類の実生定着サイトは、母樹の林冠下から離れた場所に広がり、動物によると思われる二次散布の効果が高いことが解った。カシ類の堅果生産の年変動（豊凶）は大きく、また実生定着率も低かったが、高齢稚樹の高い生存率により、うっ閉した林内で実生・稚樹バンクは維持されていることが解った。実生・稚樹の死亡率・生存曲線からカシ類は二つのグループに分けられた。ウラジログシ・ツクバネガシはアカガシ・イチイガシより明らかに生存率が高く、耐陰性が高かった。

一方、カシ類の幼木は、ギャップの周辺に集中的に分布し、稚樹が幼木サイズへとリクルートするためにはギャップ形成のような光環境の好転が必須であることが解った。しかしながら、通常の攪乱体制におけるギャップサイズ（平均 60-70m<sup>2</sup>）では、イスノキなど他の林内木がギャップサクセッサーとなって、林冠木へと成長出来ないことが解った。これらから、成熟林内でカシ類が更新を果たすためには、通常では起こらないような攪乱が必要であることが強く示唆された。

伐採後の植生遷移過程から、カシ類が遷移系列上で優占度を高める時期が明らかになった。カシ類は、比較的耐陰性が高く成長が遅い遷移後期種に含まれるとされてきたが、好適立地に定着した個体は、遷移初期種と同じように早い成長を示すなど、その成長速度は非常に可塑性が高い

ことが明らかになった。皆伐のように大面積攪乱が起こると、カシ類はシイと共に、パイオニア種群（アカメガシワ・カラスザンショウ）が優占した次のステージで、林冠を形成できると推察できた。一方で、成熟林内の主なギャップサクセッサであるイスノキは、皆伐跡地においてもその成長スピードは遅く、すぐに他の樹種に被圧される状態になったが、閉鎖した林内（閉鎖林冠下）でも成長できることから、この種はより遷移後期種であると考えられた。

閉鎖林冠下での植栽実験や被陰格子内での播種実験より、生態的に類似すると考えられたカシ類とコジイとの違いが、発芽・成長様式において明らかになった。コジイは、耐陰性でカシ類より劣るが、発芽および実生期に乾燥や高温ストレスを回避させる仕組みを持っており、伐採跡地などの裸地において有利に定着することが出来た。

カシ類の中で、ウラジロガシはアカガシ・イチイガシと異なる特徴を持っていた。ウラジロガシは強い被陰下で個体あたりの葉面積が小さく、比葉面積が大きく、より薄い葉を展開させることによって低い地下器官に対する地上器官重率を保っていた。このように地上器官/地下器官率を低く保ったまま、比葉面積を大きく出来ることは、強い被陰下での生存に有利と考えられた。これは成熟林において、他のカシより高い密度の林内木・幼木を持つことや、実生・稚樹が高い生存率を持つことを可能にする生態特性があることを裏付けた。

以上のことから、カシ類は成熟林内における通常の自然攪乱体制下では世代交代できないことが解った。一方で、皆伐地のように光環境が激変すれば、前生稚樹は成長でき、将来林冠木へとリクルートメント出来るであろう。。試験地付近で観測史上最大の瞬間風速を記録した 1993 年の台風 10 号は、例年にない大きなギャップを作り出し、そのギャップ内ではパイオニア種が定着するなど、皆伐地と同じような再生動態を示し始めた。このことは、通常のギャップ形成とは違った、大規模かつ稀な攪乱が更新のきっかけを作っていることを暗示している。また、このような稀な攪乱が、高木種の寿命内に繰り返し起こっているからこそ、遷移後期種のための純林が形成されず、種多様性の高い森林が動的平衡を持って維持されていると考えられた。

カシ類個体群を維持させるためには、比較的大きな攪乱が必要で、それが個体群維持に有利に働いていることが解った。このように、自然の大規模攪乱に相当する皆伐という人為攪乱は、高木種においても個体群維持・更新のために有効であることが解った。

## 終わりに

本研究は著者が、森林総合研究所九州支所暖帯林研究室在職中に従事した研究結果のいくつかをとりまとめたものである。研究は、歴代の研究室長である、埴田宏氏、高木哲夫氏、上中作次郎氏の指導のもとで行われた。また、データ解析・議論を通じて、研究室長の他、研究室のメンバーであった竹下慶子氏、中村松三博士、西山嘉彦氏、小南陽亮博士、佐藤保氏から有益な助言や資料を頂いた。試験材料の種子や苗木も同メンバーから頂いた。また現地でのデータ収集には、研究室のメンバーの他、坂口勝氏、九州支所各氏の協力を得た。試験地の設定にあたっては、大口営林署、綾営林署の理解・協力を得た。

本論文の作成にあたっては、熊崎実教授、林一六教授、荒木眞之助教授、餅田治之助教授、石塚森吉博士の指導・鞭撻を頂いた。既に公表された成果のとりまとめについては、林一六教授、山本進一教授、中静透教授、松田こずえ博士、石塚森吉博士、Dr. Rob Peters, Dr. David K. Yamaguchi, En Azman Hassan 各氏からの確な指導を頂いた。

特に綾モニタリングサイト(綾試験地)は、設定当時より岡山大学の協力を得て維持管理がなされ、現在も集中的な調査が行われている。設定から安定した継続調査が始まるまで、山本進一教授、西村尚之博士、真鍋徹博士の他、岡山大学の学生諸氏には、苦勞をいとわずに協力していただいた。

更に、文献整理を始め資料のとりまとめに関して田内しのぶ氏の援助を得た。

このように、以上の方々の多大な支援・協力のもとで、本研究をとりまとめることが出来た。ここに深く感謝の意を表します。

最後に本研究は、農林水産省大型別枠研究「生物資源の効率的利用技術の開発に関する総合研究」および「農林水産系生態秩序の解明と最適制御に関する総合研究」の成果の一部である。

## 引用文献

- Abrams, M.D. and M.L. Scott (1989) Disturbance-mediated accelerated succession in two Michigan forest types, *For. Sci.*, 35, 42-49.
- Augspurger, C.K. (1983) Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time, *Oikos*, 40, 189-196.
- Bailey, R.L. and T.R. Dell (1973) Quantifying diameter distributions with the Weibull function, *For. Sci.* 19, 97-104.
- Bongers, F., J. Popma, del J.M. Castillo and J. Carabias (1988) Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico, *Vegetatio*, 74, 55-80.
- Borchert, M.I., F.W. Davis, J. Michaelsen, and L.D. Oyler (1989) Interactions of factors affecting seedling recruitment of blue oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology*, 70, 389-404.
- Bormann, F.H. and G.E. Likens (1979) Pattern and process in a forested ecosystem, Springer-Verlag, New York, USA, 253p.
- Bran, D., O. Lobréaux, M. Maistre, P. Perret and F. Romane, (1990) Germination of *Quercus ilex* and *Q. pubescens* in a *Q. ilex* coppice, *Vegetatio*, 87, 45-50.
- Briggs, J.M. and K.G. Smith (1989) Influence of habitat on acorn selection by *Peromyscus leucopus*, *J. Mamm.*, 70, 35-43.
- Brokaw, N.V.L. (1987) Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest, *J. Ecol.*, 75, 9-19.
- Brokaw, N.V.L. and S.M. Scheiner (1989) Species composition in gaps and structure of a tropical forest, *Ecology*, 70, 538-541.
- Callaway R.M. (1992) Morphological and physiological responses of three California oak species to shade, *Int. J. Plant Sci.*, 153, 434-441.
- Canham, C.D. (1989) Different responses to gaps among shade-tolerant tree species, *Ecology* 70, 548-550.
- Clark, D.A. and D.B. Clark (1984) Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: Evaluation of the Janzen-Connell model, *Am. Nat.*, 124, 769-788.
- Connell, J.H. and R.O. Slatyer (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization, *Am. Nat.*, 111, 1119-1144.
- Crow, T.R. (1992) Population dynamics and growth pattern for a cohort of northern red oak (*Quercus rubra*) seedlings, *Oecologia*, 91, 192-200.
- Dell, T.R., T.G. Matney, and S.J. Zamoch (1984) Section on Mathematics and Statistics, In: *Forestry handbook*. Second edition, (K.F. Wenger ed.), John Wiley and Sons, New York, USA.
- Denslow, J.S. (1980a) Gap partitioning among tropical rain forest trees, *Biotropica*, 12, 47-55.
- Denslow, J.S. (1980b) Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes, *Oecologia*, 46, 18-21.
- 土壌部 (1976) 林野土壌の分類 (1975), 林試研報, 280, 1-28.
- Egler, F.E. (1954) Vegetation science concepts I. initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development, *Vegetatio*, 4, 412-417.
- Finegan, B. (1984) Forest succession, *Nature*, 312, 109-114.

- Forcier, L.K. (1975) Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species, *Science*, 189, 808-810.
- 藤原一絵 (1981) 日本の常緑広葉樹林の群落体系 1. 横浜国立大学環境科学センター紀要, 7(1), 67-133.
- Garwood, N.C. (1979) Earthquake-caused landslides, A major disturbance to tropical forests, *Science*, 205, 997-999.
- Grime, J.P. and D.W. Jeffrey (1965) Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *J. Ecol.*, 53, 621-642.
- Gómez-Pompa, A. and C. Vázquez-Yanes (1981) Successional studies of a rain forest in Mexico. In: *Forest succession, concepts and application* (West, D.C., Shugart, H.H. and Botkin, D.B. eds.), Springer-Verlag, New York, USA, pp246-266.
- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche, *Biological Review*, 52, 107-145.
- Hartshorn, G.S. (1980) Neotropical forest dynamics, *Biotropica*, 12, 23-30.
- 林一六・沼田真 (1968) 遷移から見た埋土種子集団の解析, V. マツ過熟林およびスダジイ極相林について, 2, 1-7.
- Hibbs, D.E. (1983) Forty years of forest succession in central New England, *Ecology*, 64, 1394-1401.
- 広木詔三・松原輝男 (1982) ブナ科植物の生態学的研究 III. 種子実生期の比較生態学的研究, 32, 227-240.
- Howe, H. F. (1986) Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. In: *Seed dispersal* (D.R. Murray ed.), Academic Press, London, UK, pp123-189.
- Howe, H. F., E.W. Schupp and L.C. Westley (1985) Early consequences of seed dispersal for a Neotropical tree, *Ecology*, 66, 781-791.
- Hubbell, S.P. (1979) Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 203, 1299-1309.
- Hubbell, S.P. and R.B. Foster (1983) Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation of tropical trees. In: *Tropical Rain Forest, Ecology and Management* (Sutton, S.L., T.C. Whitmore, and A.C. Chadwick eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, USA, pp.25-41.
- Itow, S. (1979) On the coppice of *Pasania edulis* Makino (Fagaceae) in western Kyushu, Japan. *Bull. Yokohama Phytosoc. Soc. Jpn.*, 16, 141-144.
- Iwao, S. (1972) Application of the  $m^*-m$  method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size, *Res. Popul. Ecol.*, 14, 97-128.
- Iwao, S. (1977) Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowding, *Res. Popul. Ecol.*, 18: 243-260.
- Iwao, S. and Kuno, E. (1968). Use of the regression of mean crowding on mean density for estimating sample size and the transformation of data for the analysis of variance, *Res. Popul. Ecology*, 10, 210-214.
- Jarvis, P.G. (1964) The aOkuda1989) Shade tolerance in seedlings of Chinese tallow tree, American sycamore, and cherrybark oak. *Bull. Torr. Bot. Club*, 116, 371-377.
- 上中作次郎 (1990) コジイ壮齡林の落枝葉量, 種子生産量の年変動, 日林九支研論, 43, 113-114.
- Kanazawa, Y. and Nishikata, S. (1976) Disappearance of acorns from the floor in *Quercus crispula* forests. *J.*

- Jap. For. Soc., 58, 52-56.
- 河辺祐二・橋本平一 (1984) シイ林の立木腐朽調査(2). 40年生シイ林の腐朽実態, 日林九支研論, 37, 183-184.
- 河辺祐二・清原友也・橋本平一 (1986 シイ林の立木腐朽調査(3). 川内・大口地方のコジイ4林分における実態被害, 日林九支研論, 39, 203-204.
- 川那辺三郎・四手井綱英 (1965) 受光量と樹木の生育に関する研究(I). 2, 3の落葉広葉樹苗木の庇陰効果について. 日林誌 47, 9-16.
- Khan, M.L. and R.S. Tripathi (1989) Effect of soil moisture, soil texture and light intensity on emergence, survival and growth of seedlings of a few sub-tropical trees, Ind. J. For. 12, 196-204.
- Knox, R.G., R.K. Peet and N.L. Christensen (1989) Population dynamics in loblolly pine stands: Changes in skewness and size inequality, Ecology, 70, 1153-1166.
- 小林義雄・緑川卓翁 (1959) 日本産ブナ科の樹木学的研究. コナラ属, シイノキ属, マテバシイ属果実の成熟期間について, 林試研報, 117, 11-55.
- Kohyama, T. (1986) Tree size structure of stands and each species in primary warm temperate rain forests of southern Japan. Bot. Mag. Tokyo, 99, 267-279.
- Kohyama, T., T. Hara and Y. Tadaki (1990) Patterns of trunk diameter, tree height and crown depth in crowded *Abies* stands, Ann. Bot., 65, 567-574.
- Koike, T. (1986) Photosynthetic responses to light intensity of deciduous broad-leaved tree seedlings raised under various artificial shade, Env. Control in Biol., 24, 51-58.
- Koller, D. (1972) Environmental control of seed germination, In: Seed Biology II (Kozlowski, T.T. ed.). Academic Press, New York, USA, pp.2-93.
- Koop, H. and P. Hilgen, (1987) Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited stands at Fontainebleau (France). For. Ecol. Manag., 20, 135-150.
- Lawton, R.O. and F.E. Putz (1988) Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind exposed tropical cloud forest, Ecology, 69, 764-777.
- Loach, K (1970) Shade tolerance in tree seedlings II. Growth analysis of plants raised under artificial shade, New Phytol., 69, 273-286.
- Manokaran, N. and J.W. LaFrankie (1990) Stand structure of Pasoh Forest Reserve, a lowland rain forest in Peninsular Malaysia, J. Trop. For. Sci., 3, 14-24.
- Mark, A.F., K.J.M. Dickinson and A.J. Fife (1989) Forest succession on landslides in the Fiord Ecological Region, southwestern New Zealand, N.Z. J. Bot., 27, 369-390.
- Masaki, T., Suzuki, W., Niiyama, K., Iida, S., Tanaka, H. and Nakashizuka, T. (1992) Community structure of a species-rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, central Japan, Vegetatio, 98, 97-112.
- Matsubara, T. and S. Hiroki (1989) Ecological studies on the plants of Fagaceae. V. Growth in the sapling stage and minimal participation of reserve materials in the formation of annual new shoots of the *Quercus glauca* Thunb, Ecol. Res. 4, 175-186.
- Matsuda, K. (1985) Studies on the early phase of the regeneration of a Konara oak (*Quercus serrata* Thunb.) secondary forest II. The establishment of current-year seedlings on the forest floor, Jpn. J. Ecol., 35, 145-152.
- Matsuda, K., J.R. McBride, and M. Kimura (1989) Seedling growth form of oaks, Ann. Bot., 64, 439-446.
- 宮脇昭・奥田重俊 (1978) 日本植生便覧, 至文堂, 東京, 850p.



- 宮脇昭 (1981) 日本植生誌 九州, 至文堂, 東京, 484P.
- 三善正市 (1959) カシ・シイの中心郷土地帯における常緑広葉樹の林分構成・生長・更新ならびに施業に関する研究, 宮崎大演報, 3, 4-145.
- Monk, C. (1966) Ecological importance of root/shoot ratios, Bull. Torr. Bot. Club, 93, 402-406.
- Nagano, M. (1978) Dynamics of stand development. In: Biological production in a warm-temperate evergreen oak forest of Japan (T. Kira, Y. Ono and T. Hosokawa eds.), JIBP synthesis, 18, 21-32.
- Naka, K. (1982) Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwestern Japan I. Wind damaged trees and canopy gaps in an evergreen oak forest, Bot. Mag. Tokyo, 95, 385-399.
- Naka, K. and Yoda, K. (1984) Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwestern Japan. II. Species composition and density of seeds buried in the soil of a climax evergreen oak forest, Bot. Mag. Tokyo, 97, 61-79.
- Naka, K. and Yoneda, T. (1984) Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwestern Japan. III. Revegetation in gaps in an evergreen oak forest, Bot. Mag. Tokyo, 97, 275-286.
- Nakagoshi, N. (1984) Ecological studies on the buried viable seed population in soil of the forest communities in Miyazima Island, southwestern Japan II, Hikobia, 9, 109-122.
- Nakagoshi, N. (1985) Buried viable seeds in temperate forests. In: The population structure of vegetation. (White, J. ed.), Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, 666pp.
- 中村松三・坪田宏・上中作次郎・竹下慶子 (1986) シイ林の天然更新(VI). シイ林主要更正樹種の萌芽力, 日林九支研論, 39, 107-108.
- 中尾登志雄・中倉博之・黒木嘉久 (1988) 人工庇陰下におけるカシ類実生稚樹の生長, 日林論, 99, 337-338.
- 中静透・山本進一 (1987) 自然攪乱と森林群集の安定性, 日生態会誌, 37, 19-30.
- 中静透 (1991) 森林動態の面積長期継続研究について, 日生態会誌, 41, 45-53.
- Nakashizuka, T. and Numata, M. (1982) Regeneration process of climax beech forests. I. Structure of a beech forest with the undergrowth of Sasa. Jpn. J. Ecol., 32, 57-67.
- 二宮生夫・萩野和彦 (1987) ケヤキ, イチイガシの陽樹冠, 陰樹冠における光合成速度. 愛媛大農演報 25, 115-135.
- Numata, M., Miyawaki, A. and Itow, S. (1972) Natural and semi-natural vegetation in Japan, Blumea, 20, 436-496.
- Omura, M., Miyata, I. and Hosokawa, T. (1978) Vegetation types and association analysis. In: Biological production in a warm-temperate evergreen oak forest of Japan. (T. Kira, Y. Ono and T. Hosokawa, eds.), JIBP Synthesis 18, University of Tokyo Press, Tokyo, Japan, pp.8-21.
- 小野由起子・菅沼孝之 (1991) A comparison of seed germination and initial growth of current seedlings of three species of *Quercus*. Jap. J. Ecol., 41, 93-99.
- 大貫靖浩 (1995) 綾照葉樹林における微地形, 九支研論, 48, 101-102.
- Orians, G.H. (1982) The influence of treefalls in tropical species on tree species richness, Trop. Ecol., 23, 255-279.
- Osawa, A. (1992) Development of a mixed-conifer forest in Hokkaido, northern Japan, following a catastrophic windstorm: A "parallel" model of plant succession. In: The Ecology and Silviculture of Mixed-Species Forests. (Kelty, M.J., Larson, B.C. and Oliver, C.D. eds.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands, pp.29-52.

- Palik, B.J. and K. S. Pregitzer (1993) The vertical development of early successional forests in northern Michigan, USA. *J. Ecol.*, 81, 271-285.
- Price, M. V. and S. H. Jenkins (1986) Rodents as seed consumers and dispersers. In: *Seed dispersal* (D. R. Murray ed.), Academic Press, London, UK, pp.191-235.
- Pyke, D.A. and J. N. Thompson (1986) Statistical analysis of survival and removal rate experiments, *Ecology*, 67, 240-245.
- Rao, P.B. (1988) Effects of environmental factors on germination and seedling growth in *Quercus floribunda* and *Cupressus torulosa*, tree species of Central Himalaya, *Ann. Bot.*, 61, 531-540.
- Rao, P.B. and S.P. Singh (1985) Response breadths on environmental gradients of germination and seedling growth in two dominant forest tree species of Central Himalaya, *Ann. Bot.*, 56, 783-794.
- Rennolls, K., D.N. Geary and T.J.D. Rollinson (1985) Characterizing diameter distributions by the use of the Weibull distribution, *Forestry*, 58, 57-66.
- Ricklefs, R.E. (1977) Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis, *Am. Nat.*, 111, 376-381.
- Runkle, J.R. (1981) Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States, *Ecology*, 62, 1041-1051.
- Runkle, J.R. (1985) Disturbance regimes in temperate forests. In: *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* (S.T.A. Pickett and P.S. White eds.), Academic Press, New York, USA, pp.17-34.
- Sato, T., Tanouchi, H. and Takeshita, K. (1994) Initial regenerative processes of *Distylium racemosum* and *Persea thunbergii* in an evergreen broad-leaved forest, *J. Plant Res.*, 107, 331-337.
- Shaw, M.W. (1968a) Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales I. A preliminary study of acorn production, viability and losses, *J. Ecol.*, 56, 565-583.
- Shaw, M.W. (1968b) Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales II. Acorn losses and germination under field conditions, *J. Ecol.*, 56, 647-660.
- 芝野伸策・岡村行治・高橋康夫・渡邊定元 (1996) 森林の動態解明のための針広混交林帯での大面積長期継続調査地設定の方法, *日生態会誌*, 46, 155-168.
- Shimoda, K. and Kimura, K., Kanzaki, M. and Yoda, K. (1994) The regeneration of pioneer tree species under browsing pressure of Shika deer in an evergreen oak forest, *Ecol. Res.*, 9, 85-92.
- Streng D.R., J.S. Glitzenstein, P.A. Harcombe (1989) Woody seedling dynamics in an East Texas floodplain forest. *Ecol. Monogr.*, 59, 177-204.
- Sutton, D.D. and H.L. Mogensen (1970) Systematic implications of leaf primordia in the mature embryo of *Quercus*, *Phytomorphology* 20, 88-91.
- 鈴木英治 (1979) ツガ天然林の更新 I. 樹幹解析によって推定した成熟林分の動態, *日生態会誌*, 29, 375-386.
- 鈴木英治 (1980) ツガ天然林の更新 II. 約260年前および50年前におこった2回の更新過程, *日生態会誌*, 30, 333-346.
- 鈴木時夫 (1960) イチイガシを中心としてみた森林立地, *森林立地*, 2(1), 1-6.
- Swaine MD, TC Whitmore (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests, *Vegetatio*, 75, 81-86.
- 只木良也・香川照雄 (1968) 森林の生産構造に関する研究 (XIII) コジイほか2, 3の常緑広葉樹林における落葉枝量の季節変化. *日林誌*, 50, 7-13.

- Tagawa H. (1979) An investigation of initial regeneration in an evergreen broadleaf forest II. Seedfall, seedling production, survival and age distribution of seedling, Bull Yokohama Phytosociol Soc. Jpn., 16, 379-391.
- Takenaka, A. (1986) Comparative ecophysiology of two representative *Quercus* species appearing in different stages of succession, Ecol. Res., 1, 129-140.
- 竹下慶子・田内裕之 (1990) Buried seeds and seedlings in *Persea thunbergii* forests and mixed *Quercus* forests, 日林九支研論, 43, 91-92.
- 竹下慶子・田内裕之・真鍋徹 (1991) Buried seeds in an evergreen broadleaf forest at Aya, Miyazaki, 日林九支研論, 44, 93-94.
- 竹下慶子・埴田宏・田内裕之 (1988) 隣接するヒノキ林とコジイ林の埋土種子, 日林九支研論, 41, 97-98.
- 竹下慶子・埴田宏 (1983) シイ林の天然更新(III). コジイ林と皆伐跡地の埋土種子集団, 日林九支研論, 36, 139-140.
- 竹下慶子・埴田宏・上中作次郎・中村松三 (1986) シイ林の天然更新(VII). 除伐されたコジイ林と皆伐跡地の埋土種子, 日林九支研論, 39, 109-110.
- 田内裕之 (1989) コジイ ぼう芽林の更新過程 (I). 伐採後2成長期間の実生群動態, 日林論, 100, 331-332.
- 田内裕之 (1990) コジイ ぼう芽林の更新過程(II). ぼう芽個体群の動態, 日林論, 101, 473-474.
- 田内裕之 (1991) コジイ ぼう芽林の更新過程(III). 伐採後4成長期間の動態, 日林論, 102, 423-424.
- 埴田宏 (1984) シイ林の天然更新 (IV), 下層にイスノキを混えるコジイ林, 日林九支研論, 37, 115-116.
- 埴田宏 (1986) コジイ林の天然更新と保育技術, 山林, 1229, 25-31.
- 埴田宏 (1987) 風害によるコジイ林植生遷移の促進, 中西哲博士追悼植物生態・分類論文集, 神戸群落生態研究会, 379-382.
- 埴田宏・上中作次郎 (1982) シイ林の天然更新 (II), コジイ皆伐地における稚樹の実態調査, 日林九支研論, 35, 87-88.
- Tripathi, R.S. and M.L. Khan (1990) Effects of seed weight and microsite characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest. Oikos, 57, 289-296.
- Washitani, I. and A. Takenaka (1987) Gap-detecting mechanism in the seed germination of *Mallotus japonicus* (Thunb.) Muell. Arg., a common pioneer tree of secondary succession in temperate Japan. Ecol. Res., 2, 191-201.
- Watt, A.S. (1919) On the causes of failure of natural regeneration in British oakwoods. J. Ecol. 7, 175-203.
- Watt, A.S. (1947) Pattern and process in the plant community. Journal of Ecology, 35, 1-22.
- Weiner, J. and O.T. Solbrig (1984) The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations, Oecologia, 61, 334-336.
- White, P.S. (1979) Pattern, process, and natural disturbance in vegetation, Bot. Rev., 45, 229-299.
- Whitmore, T.C. (1978) Gaps in the forest canopy. In: Tropical trees as living systems. (P.B. Tomlinson and M.H. Zimmermann eds.), Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK, pp.639-655.
- Whitmore, T.C. (1989) Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology, 70, 536-539.
- 山本進一(1981) 極相林の維持機構. ギャップダイナミクスの視点から, 生物科学, 33(1), 50-60.
- Yamamoto S (1992) Gap characteristics and gap regeneration in primary evergreen broad-leaved forests of

western Japan, Bot. Mag. Tokyo, 105, 29-45.

山下寿之・林一六 (1987) 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.  
筑波大学農林技術センター演習林報告, 3, 59-82.

Young, T.P. and S.P. Hubbell (1991) Crown asymmetry, treefalls, and repeat disturbance of broad-leaved forest gaps, Ecology, 72, 1464-1471.