

ササ草原におけるブナ林の再生過程
—ブナとミズナラの個体群生長—

Regeneration process of beech forest in the *Sasa palmata* grassland
—Population growth of *Fagus crenata* and *Quercus mangolica* var. *grosseserrata*—

井田 秀行

中越 信和

樹木年輪 Vol. 6, March 1993

別刷：(24-30)

「樹木年輪」研究会

ササ草原におけるブナ林の再生過程 —ブナとミズナラの個体群生長—

Regeneration process of beech forest in the *Sasa palmata* grassland
- Population growth of *Fagus crenata* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* -

広島大学総合科学部自然環境研究講座 井田 秀行 *
広島大学総合科学部自然環境研究講座 中越 信和 **

Abstract

Population growth of *Fagus crenata* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* was discussed by analyses of size structure and radial growth in a beech forest-*Sasa* grassland series containing their ecotone near the top of Mt. Jippo, southwestern Japan.

In the ecotone dominated by *Q. mongolica* var. *grosseserrata*, some trends were shown toward the *Sasa* grassland: canopy tree height became shorter, size distribution of DBH changed from bell type to L-shape, and stand age assumed from the pattern of radial growth curve became younger. Their characteristics suggested that regeneration had been taken place near the remaining forest immediately after the disturbance, then forest gradually developed toward the *Sasa* grassland. The result implies the ecotone might have developed as the secondary forest dominated by *Q. mongolica* var. *grosseserrata*.

In the *Sasa* grassland, radial growth in the early stage of trunks of isolated trees was comparatively worse. It might be caused to be suppressed by *Sasa* leaves.

In the beech forest, growth rate of non-canopy trunks of *F. crenata* was low during the last 5 years (1986~1990). In the ecotone, growth rate of canopy and non-canopy trunks of *F. crenata* was higher than those of *Q. mongolica* var. *grosseserrata*. Trunks indicated high growth rate among the *Q. mongolica* var. *grosseserrata* population were isolated in the *Sasa* grassland and located in the forest gap. It seemed possible to develop a *F. crenata*-dominated forest in the ecotone here. Owing to low population density of beech trees, however, the regenerated forest by *Q. mongolica* var. *grosseserrata* would occupy during several or more decades.

I. はじめに

日本の温帯の代表的な夏緑樹林であるブナ林は、1960年代を中心に各地で大規模な伐採が行われ、その結果、全国的にブナ天然林の

面積は大きく減少した。こうした歴史を踏まえて、現在は豊富な生物相、多彩な環境保全機能などを備えたブナ林の重要性が唱えられるようになってきている。ブナ極相林の更新過程に関しては、Nakashizuka & Numata (8, 9),

* Hideyuki Ida, ** Nobukazu Nakagoshi

Department of Environmental Studies, Faculty of Integrated Arts and Sciences,
Hiroshima University, Higashi-Hiroshima 724, Japan

Nakashizuka (10, 11, 12), Yamamoto (13)などの研究によって、おおむね明らかにされたといえよう。しかしこれらの研究は主として自然現象による攪乱を前提としており、大規模な伐採といった人為的攪乱を前提とした研究は Nakagoshi & Wada (7)以外にはほとんどない。こういった人為的攪乱後の更新過程について検討することは今後のブナ林の保護、管理、育成、その他林業施行上重要であると思われる。以上のことを踏まえた上で、著者らはブナ極相林と伐採後二次的に生じたササ草原が連続して分布している場所をとりあげ、研究を行った。本報告では、このうちブナ帯の主要高木であるブナ、ミズナラの個体群の構造を把握し、標識個体の生長過程を解析することによって、ブナ林の再生過程を検討した。

本報告をまとめるにあたり、広島大学総合科学部の高橋史樹および根平邦人両教授には多大なご助言を頂いた。また野外調査にあたって同大学の大学院生・学部生の諸氏に多くの御協力を頂いた。ここに深く感謝する。

II. 調査地の概況

調査は広島県佐伯郡吉和村十方山(標高1318.9m)の山頂付近で行った(Fig.1)。十方山は、西中国山地の脊梁部分に当たり、隆起準平原の高位平坦面の面影を山頂部によく残している(3)。地質は流紋岩類を主としている(3)。山腹の斜面は植林地や伐採跡地が大部分を占めるが、北西斜面の標高約1100m以上の一部にはブナの天然林が残存している。山頂尾根部には伐採後二次的に生じたササ草原が広がっているが、風衝地であるために伐採後遷移が進んでいないものと考えられている。十方山山頂付近から約5km離れた内黒山雨量観測

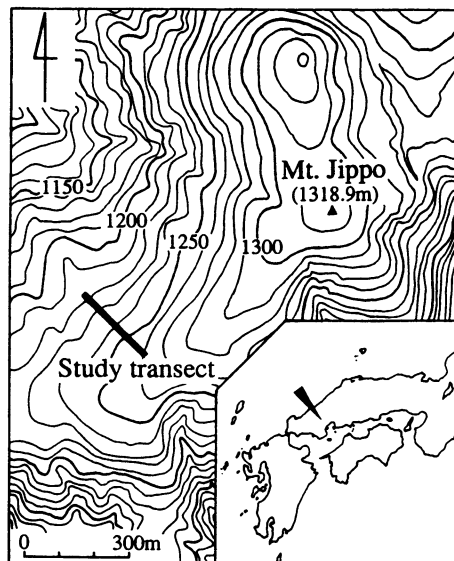


Fig. 1. Location of the investigated area.

所(標高935m)での1991年の年間降水量は2026mm(2)で、山頂付近のササ草原で実測した地上2mでの1991年1年間の平均気温は8.3℃、最寒月平均気温は-4.4℃、最高極温は28.2℃、最低極温は-14.9℃であった、また測定値から算出した温量指数(WI: 月・℃)は、65.2でブナ林が充分成立し得る値であり(5)、近辺の山頂部にはブナ林がみられることから、この場所の潜在自然植生はブナ林と考えられる。

調査区はブナ極相林とササ草原、およびそれらの移行帯を含むように20m×280mの帯状区とし、それを20m×20mのコドラート14個に分割した。コドラートにはブナ林からササ草原まで、1から14の番号を付けた。コドラート1(以下、Q1)からQ3、およびQ5は林冠層をブナが優占しており、Q4とQ6からQ9まではミズナラが優占していた。しかし、Q4では1個体のミズナラのみが林冠を占めており、Q6では付近の胸高直径約70cmのブナの

Table 1. Vegetation structure of quadrats.

| Quadrat | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
|--|------|------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|-----|-----|
| Max. DBH (cm) | 71.5 | 85.1 | 100.1 | 91.8 | 75.2 | 46.4 | 52.0 | 33.0 | 23.6 | 11.5 | 12.2 | 6.5 | 6.3 | 6.7 |
| Max. height (m) | 18.5 | 18.6 | 18.0 | 17.0 | 18.0 | 13.0 | 13.2 | 9.8 | 6.2 | 4.3 | 3.9 | 3.1 | 3.4 | 2.3 |
| Mean height of <i>Sasa palmata</i> (m) | 1.8 | 2.0 | 1.9 | 2.0 | 1.8 | 2.0 | 1.6 | 1.5 | 1.6 | 1.4 | 1.5 | 0.7 | 0.7 | 0.8 |

Table 2. DBH distribution of trunks and number of individuals of *Fagus crenata* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* in each quadrat. Trunks less than 2cm in DBH are excluded.

| Species | DBH class (cm) | Quadrat (Number/400m ²) | | | | | | | | | | | | | | Total |
|---|----------------|-------------------------------------|----|----|----|---|----|-----|-----|-----|-----|----|----|----|----|-------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | |
| <i>F. crenata</i> | 100- | | | *1 | | | | | | | | | | | | 1 |
| | 90-100 | | | | | | | | | | | | | | | |
| | 80-90 | | *1 | | | | | | | | | | | | | 1 |
| | 70-80 | *1 | | 1 | | | | | | | | | | | | 2 |
| | 60-70 | | 1 | | | 1 | | | | | | | | | | 2 |
| | 50-60 | | 2 | | | | | 1 | | | | | | | | 3 |
| | 40-50 | *2 | | *1 | | | | | | | | | | | | 3 |
| | 30-40 | | | | | | | | | | | | | | | |
| | 20-30 | *2 | | | | | | 1 | | | | | | | | 3 |
| | 10-20 | *1 | | | | | | | | *3 | | | | | | 4 |
| | 2-10 | | | | | | | | | *1 | 1 | | | | | 2 |
| Total trunks | | 8 | 2 | 3 | | 1 | | 6 | 1 | | | | | | | 21 |
| Individuals | | 7 | 2 | 3 | | 1 | | 5 | 1 | | | | | | | 19 |
| <i>Q. mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> | 90-100 | | | | *1 | | | | | | | | | | | 1 |
| | 80-90 | | | | | | | | | | | | | | | |
| | 70-80 | | | | | 1 | | | | | | | | | | 1 |
| | 60-70 | | | | | | | | | | | | | | | |
| | 50-60 | | | | | | | | | | | | | | | |
| | 40-50 | | | | | | | *1 | | | | | | | | 1 |
| | 30-40 | | | | | | | *2 | | 1 | | | | | | 3 |
| | 20-30 | | | | | | | *3 | 10 | 10 | 1 | | | | | 24 |
| | 10-20 | | | | | 1 | 1 | *28 | *22 | *15 | 1 | 2 | | | | 70 |
| | 2-10 | | | 1 | 2 | 2 | 1 | 2 | *17 | *36 | *39 | 57 | 5 | 2 | | 164 |
| | Total trunks | | 1 | 3 | 4 | | 8 | 40 | 50 | 52 | 40 | 59 | 5 | 2 | | 264 |
| Individuals | | 1 | 2 | 3 | | 6 | 25 | 24 | 17 | 8 | 7 | 1 | 1 | | 95 | |

*:Included core sampling trunks.

倒木によって林冠ギャップが形成され、後にそのギャップ内にミズナラが優占してきたものと思われる。なおQ1からQ5の最大樹高すなわち林冠の最上層の高さは18m前後で、Q6は13mであった(Table 1)。Q7からQ9は林冠最上層の高さが13mから6mと徐々に低くなり、Q10以降のササ草原に至る”移行帯”を形成していた。またQ1からQ9の林床には、チマキザサが繁茂していた。その平均的な高さはおよそ1.6~2.0mであったが、草原のチマキザサは0.7~1.5mと低くなっていた。

III. 材料および方法

調査区全体の胸高直径2cm以上の幹の胸高断面積合計はブナが5.23m²/0.56ha(9.34m²/ha)、ミズナラが5.19m²/0.56ha(9.26m²/ha)で、出現木本の上位2位で、しかも全42種での合計のうちそれぞれ35.9%、35.6%を占めていた。当地域では、これら2種が代表的樹種であることがわかったので、両種を対象とした個体別の調査と年輪解析を行った。材料としたブナ、ミズナラの胸高直径2cm以上の幹におけ

るコドラート別の胸高直径の頻度分布をTable 2に示す。年輪の試料はQ1からQ10にかけて、任意に抽出した幹(ブナ11本、ミズナラ20本)から成長錐を用いて胸高で生長のよいと思われる方向から採取した。それらの試料は表中の*印を付けた階級に含まれる。得られた試料は実験室に持ち帰り、実体顕微鏡下で1/100mm単位で年輪幅を測定した。

IV. 結果

成長錐が幹の中心あるいは中心近くまで届いた胸高直径30cm未満の小・中径の幹について、半径生長曲線をFig. 2に示した。

1990年現在、幹番号7aのブナの試料幹は林冠を構成しており、高さ約12mで、1a、1b、7b、および7cは林冠には達していない亜高木で、高さは10m前後であった。1a~cのブナは約70年前に半径約20mmと同じくらいだが、その後、半径に大きな差が現れはじめていた。1aと1bは生長速度は異なっていたが、生長のよくなるどころ、鈍化するところは同調していた。それに対して、1cはこれらの2つと生

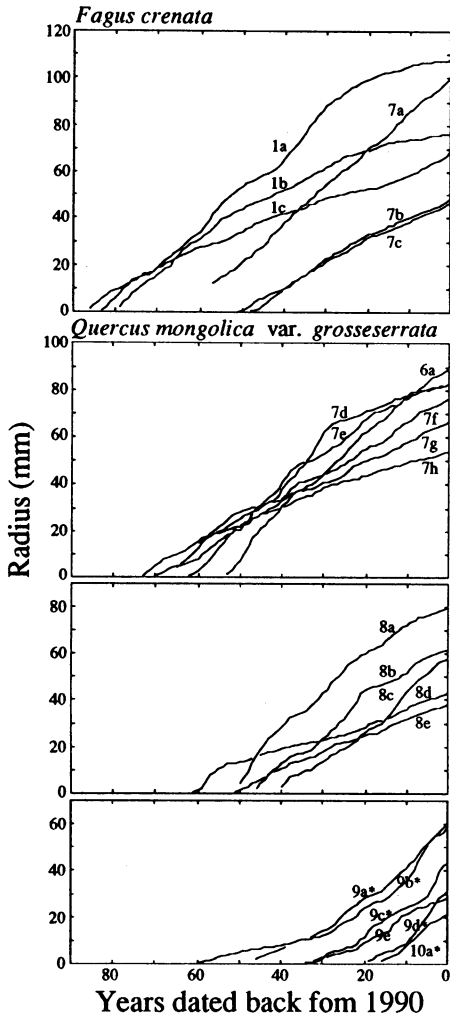


Fig. 2. Radial growth curves of *Fagus crenata* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* at breast height. Numeral shows quadrat number. Asterisk shows the trunk of isolated tree.

長速度の変化は異なり平均の成長速度も小さかった。移行帯の7aは、7b・7cよりも生長速度が大きかったが、7a~cは1a~cのような著しい生長速度の変化はみられなかった。また、1a~cは半径が0mmのときの年代のばらつきが10年以内の範囲に収まっており、胸高までの生長を考慮すると、これらは同時期に発生した幹であることが考えられる。同様の傾向から、7bと7cも同時期に発生した幹であると推察できる。

Q6とQ7のミズナラの試料幹は、7gと7h以外は林冠に達しており高さ約12mで、7gと7hは高さ約8mであった。6aは7d~hのいずれよりも後に胸高に達していたにもかかわらず、生長速度が大きかったため、1990年現在、半径が7d~hよりも大きくなっていった。これは、先に述べたようなブナの倒木によって形成された林冠ギャップで生長してきたためと考えられる。一方、7d~hは40~50年前頃に半径が20~30mmと同じくらいになった後、それぞれの生長速度の差が大きく現れはじめていたが、いずれも鈍化傾向にあり、7dの30~40年前の急激な増加傾向を除くと著しい生長の増加は認められなかった。この理由として、Q7ではミズナラ個体群の密度が比較的高いため(Table 2)、個体当たりの生長では小さいのではないかと考えられる。

Q8の試料幹は8b以外は林冠層に達しており、高さは約9mで、8bの高さは約7mであった。8dと8eは胸高に達したのが早かったにもかかわらず、その後の生長が鈍く、1990年には8a~cとの半径の差が大きくなっていった。また8a~cはそれぞれ生長速度に変化がみられた。Q8はQ7に比べてよりササ草原に近く、個体群密度も一段と高くなっているため、Q7よりもさらに個体当たりの生長が小さくなったものと考えられる。

Q9とQ10の試料幹のうち9eは林縁部にあり、上層は林冠(約5m)に達していたが、周辺は被陰されていた。9e以外は全てササ草原に点在している孤立木の幹で、高さ3~5mであった。9a~dと10aの5本はいずれも半径が約10mmになるまでは生長速度が小さく、その後は大きくなる傾向があった。また、これらの孤立木の幹は、約10年前から生長速度が急激に増加していた。9eは約15年前に生長速度が増加したが、以後は、鈍化の傾向にあった。

次に、小・中径木と同時に大径木の生長も比較するために、全試料幹の胸高直径と最近5年間(1986~1990年)の半径生長率との関係をFig. 3に示した。この際、最近5年間は樹高生長に著しい変化はない、すなわち林冠木、非林冠木、孤立木としての状況が5年間続いていたという仮定のもとに、それらも分類し

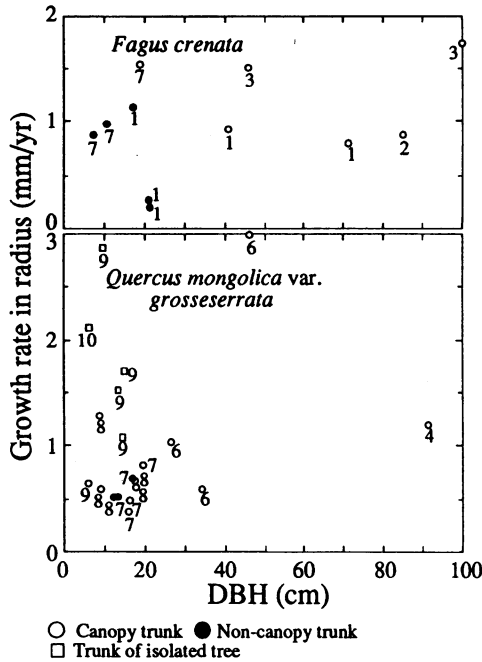


Fig. 3. Relationship between DBH (in 1990) and growth rate in radius during the last 5 years (1986-1990). Numeral shows quadrat number.

た。ブナは胸高直径と生長率の間にはっきりとした傾向は認められなかった。しかし、Q1の非林冠幹の2本は生長率が低く、これは隣接するブナの被陰の影響であろう。胸高直径100cmの幹の生長率がブナの試料幹のうちでは最も高く、移行帯のQ7でのブナの生長率は、林冠幹、非林冠幹ともQ7、Q8のミズナラよりも高い傾向があった。これは同所にある場合、ブナがミズナラよりも光合成の効率がよく、生長がよくなることを示唆している。

ミズナラにおいても胸高直径と生長率の間に傾向はみられなかったが、孤立木の幹は生長率が高くなる傾向があった。また、Q6では3mm/年と非常によい生長をしていた幹があったが、これはQ6のギャップ内で生長している幹であると考えられる。同じくQ6の他の2本の幹もギャップ内で生長してきたと思われるが、前述の幹ほどの高い生長率は示していなかった。Q7やQ8の幹は林冠幹、非林冠幹に関係なく、生長率が低かった。Q6

～8におけるこれらの生長率の傾向は、密度効果の影響であろう。すなわち、Q7やQ8では密度が高く個体当たりの樹冠面積が小さくなるため、光を受ける面積は相対的に少なくなり、林冠木でも生長率が低くなったものと考えられる。このように、ミズナラについてもブナと同様、直径サイズに関係なく光環境のよいところほど生長率がよくなる傾向がみられたが、ブナよりも光に対する感受性が高いことが推察された。

V. 考察

半径生長曲線の解析から、Q1のブナの胸高直径30cm未満の3個体(1a～c)は同時期に発生した個体であることが考えられた。また、Q2～6にはブナの大径木はあるがブナの小・中径木は全くなかった。これらのことは、Nakashizuka & Numata (8,9)のいうブナ極相林ではブナの樹齡構成にモードがあり、大径木はランダムあるいは一様に近い分布をし、小・中径木は集中分布をするといった傾向を示唆していた。またササ型の林床をもつブナ林はギャップ面積が全森林面積の約30%を占める(8)ことから、今回の調査面積を考慮すればQ4やQ6にブナの個体を欠くのはむしろ当然のことであろう。Q6近くにはブナ大径木の倒木があり、ギャップを形成していたことから、Q1からQ6までは、構造的には極相林的存在であることがわかった。

Q7以降は、伐採後の二次林であると考えられるが、Q7やQ8では、ミズナラの胸高直径のサイズ構成がすり鉢型の分布を示していた(Table 2)ことや、特にQ7では、半径生長曲線からみた発生時期が同時期と考えられることから、伐採後まもなくミズナラが優占したものであると思われる。ミズナラが伐採後林分の発達段階の初期から優占することは肥後・寺本(1)によっても報告されており、本調査地の場合も例外ではないと考えられる。したがって、攪乱後の遷移初期においてミズナラの優占を促進するような何らかの要因があったものと予想される。

次に、Q7からQ11にかけてみると、植生高は徐々に低くなっており、胸高直径のサイズ構成はつり鐘型からL字型に移行していた (Table 2)。また、半径生長曲線では各コドラートにおける林齢がQ7からQ10にかけて若くなっていることが推察された。これらのことから、残存する森林に近い場所から徐々に再生してきたと考えられる。

その再生機構としては、林縁部の残存母樹からの種子散布による分布拡大が考えられる。この場合、ササの一斉枯死、種子の豊作などの条件がそろった場合に可能であろう。しかし、Q7からQ10にかけてはミズナラの個体当たりの幹数が多くなっており、これは萌芽に由来していると考えられる。これらの萌芽再生が人為的攪乱によるものなのか、幹折れといった物理的要因によるものなのかは不明である。また、伐採後萌芽で更新した個体は、地上の幹の年齢と地下部の年齢は異なり、着果齢としては、地下部の年齢も考慮されるべきである(4)、といった見解もなされており、比較的小さなサイズでも萌芽個体による種子の供給が可能であると考えられる。したがって、調査地におけるミズナラにおいては、残存母樹からの種子の供給による実生更新、萌芽個体からの種子の供給といった再生産の様式が考えられる。この再生産様式は前述のミズナラの優占を促進するような要因の一つと思われる。

さらに、現段階においてササ草原中のミズナラ孤立木は初期生長が悪かったが、これはササによって過度に被陰された結果と考えられる。しかし、これらの孤立木もササの高さを越えたと思われる初期生長の後はよい生長を示し、また、著者らの観察では、秋に実を付ける個体も多くみられ、再生産が活発に行われていることが予想された。いずれにせよ、伐採後、最低数十年は経っているにもかかわらず尾根部のササ草原で遷移が進んでいないのは、Nakashizuka & Numata (8)がいうように、ササが強力な更新阻害要因となっているからであろう。今後の森林の再生は、ミズナラの孤立木の生長と、これらを母樹とした種子散布後の動態に依存する形で行われていくと推

察される。

Q7のブナ林冠木は、その生長過程から周りのミズナラと同時期に一斉更新したものと考えられる。またQ7の林冠下に生育するブナはその後の実生更新による個体と考えられるが、最近の生長は周辺のミズナラよりもよいことがわかった。このことは、ブナが優占する林分へ移行する可能性があることを裏付けていた。しかし、ブナの個体群密度はミズナラに対して相対的に低く、結実豊作年の周期もミズナラが一般に2~3年といわれているのに対して、ブナは5~7年(6)と長く、さらに実生の定着には、種子の豊凶、ササの一斉枯死、ギャップの形成などが関連してくる(8,9,11)ため、当分の間はブナの優占する林分への移行は困難であり、ミズナラを主とした森林再生が今後も続くであろう。

本報告では、胸高以下を考慮していないことから、林分の発達過程を厳密に示していない。また、樹高についての解析が不十分であった。今後、これらの問題点を補う意味で、実生の動態や、ブナやミズナラに加えて他種の個体群構造などのより詳細な調査資料の分析を急がなければならない。

引用文献

- (1) 肥後陸輝・寺本勉. 1989. ミズナラを優占種とする冷温帯広葉樹林の構造と動態. 岐阜大学農学部研究報告 54: 51~58.
- (2) 広島地方気象台. 1991. 広島県気象年報 46pp.
- (3) 今村外治・濡木輝一・沖村雄二. 1966. 西中国脊梁山地の地質概観. 西中国山地国定公園候補地学術調査報告. 広島県: 27~48.
- (4) 紙谷智彦. 1986b. 豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究(Ⅲ)平均胸高直径の異なるブナ二次林6林分における種子生産. 日林誌 68: 447~453.
- (5) Kira, T. 1977. A climatological interpretation of Japanese vegetation zones. In Vegetation science and environmental protection

- (Miyawaki, A. & Tüxen, R., eds.). 21~30, Maruzen, Tokyo.
- (6) 前田禎三. 1988. ブナの更新特性と天然更新技術に関する研究. 宇都宮大学農学部学術報告特輯 46 : 79pp.
 - (7) Nakagoshi, N. & Wada, S. 1990. Population structure and succession in temperate forest of southwestern Japan. *Vegetatio* 87 : 73~84.
 - (8) Nakashizuka, T. & Numata, M. 1982a. Regeneration process of climax beech forests I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. *Jap. J. Ecol.* 32 : 57~67.
 - (9) Nakashizuka, T. & Numata, M. 1982b. Regeneration process of climax beech forests II. Structure of a forest under the influences of grazing. *Jap. J. Ecol.* 32 : 473~482.
 - (10) Nakashizuka, T. 1983. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests III. Structure and development process of sapling populations in different ages gaps. *Jap. J. Ecol.* 33 : 409~418.
 - (11) Nakashizuka, T. 1984a. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests IV. Gap formation. *Jap. J. Ecol.* 34 : 75~85.
 - (12) Nakashizuka, T. 1984b. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests V. Population dynamics of beech in a regeneration process. *Jap. J. Ecol.* 34 : 411~419.
 - (13) Yamamoto, S. 1989. Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. *Bot. Mag. Tokyo* 102 : 93~114.