

北海道南部のサワグルミ林の成立維持機構に関する研究

佐藤 創*

Studies on the dynamics of *Pterocarya rhoifolia* forest in southern Hokkaido

Hajime SATO*

抄 録

本研究は、北海道南部松前半島におけるサワグルミを主体とする溪畔林の現在の構造・立地を明らかにし、それがどのようにして成立し維持されているかを構成種の生残、成長、生育環境などの生態的特性および地表面攪乱から明らかにする目的で行った。

サワグルミ林の成立場所は、沢沿いの土石流段丘、洪水段丘、沖積誰、崖錐であった。

サワグルミ林ではブナ林に比べて、過去に林冠を破壊するような攪乱が大面積で起きていた。

サワグルミ林の中でも、林冠木の樹齢のばらつきが小さい林分ではサワグルミの占める割合が高かったが、ばらつきの大きい林分では、ハルニレ、トチノキ、イタヤカエデ、ブナなどが混生していた。

異なる照度下での主要構成樹種の発生、成長、生残、階層出現パターンの比較から、ケヤマハンノキは先駆樹種で、オヒョウ、イタヤカエデ、トチノキ、ブナは遷移後期種で、サワグルミならびにハルニレ、キハダ、オニグルミはその中間のギャップ依存種であると結論づけられた。

沢に沿った大面積の攪乱により裸地が生じた場合は、サワグルミ同齡林が成立することが多かった。そこは河幅の狭い谷底であるため光資源が少なく、先駆樹種であるケヤマハンノキは成林しにくいと考えられた。

サワグルミ林が成立した後、林冠木の倒壊がほとんどない状態で、サワグルミの寿命である100年が経過した後は、遷移後期種が林冠を占める割合が高いと考えられた。一方、少数の林冠木の倒壊によりギャップが形成されると、サワグルミと遷移後期種が同程度の確率で更新し、沢に沿った大面積で強度の攪乱により裸地が生じた場合は再びサワグルミの同齡林が成立すると考えられた。

Abstract

Purposes of this study are to investigate the structure and habitat of riparian forests dominated by *Pterocarya rhoifolia* in Matsumae Peninsula in southern Hokkaido and to clarify the mechanism of establishment and maintenance of those forests from ecological traits of component species such as survival, growth and environmental factors and from flooding disturbance.

Habitats of *Pterocarya* forests are mud flow terrace, flood terrace, alluvial cone and talus

* 北海道立林業試験場道北支場 Hokkaido Forestry Research Institute Dohoku Branch Station, Nakagawa, Hokkaido 098-28

[北海道立林業試験場研究報告 第32号 平成7年3月, Bulletin of the Hokkaido Forestry Research Institute, No. 32. March, 1995]

along the river.

Size of disturbance having such intensity as breaking canopy in *Pterocarya* forest was larger than that in *Fagus crenata* forest on the mountain slope.

Among *Pterocarya* forests, dominance of *Pterocarya* was high in stands which variance of canopy trees' age was low, whereas *Pterocarya*, *Ulmus davidiana*, *Aesculus turbinata*, *Acer mono* and *Fagus* coexisted in stands which variance of canopy trees' age was high.

From comparisons of growth, survival, emergence under different illumination conditions and emergence pattern into layers of principal component species, I concluded that *Alnus hirsuta* was pioneer species, *Ulmus laciniata*, *Acer*, *Aesculus* and *Fagus* were late-successional species and *Pterocarya*, *Ulmus davidiana*, *Phellodendron amurense* and *juglans ailanthifolia* were gap-dependent species.

After the large scale disturbance along the river generated open site, even-aged *Pterocarya* forest was established. The site was under low illumination condition because there was on the valley bottom where river width was narrow. It was therefore hypothesized that the landform did not favor the establishment of such pioneer species as *Alnus*.

After *Pterocarya* forest was established, late-successional species may become dominant in canopy layer after one hundred years that is life span of *Pterocarya* passed without canopy tree fall. If fall of a few trees formed a gap, *Pterocarya* and late-successional species were considered to establish by chance. If the large and intense disturbance along the river generated open site, even-aged *Pterocarya* forest was established again.

目 次

緒 言	57
第1章 研究史	58
第2章 調査地の概要	60
第3章 林分構造および立地環境	61
1 方 法	61
2 結果と考察	63
(1) 石崎川左股支流ネブサ沢	65
(2) 石崎川右股	67
(3) 知内川支流コモナイ川	67
(4) 木古内川	67
(5) 桧倉川支流館の沢	69
(6) 知内川	69
(7) 主要構成樹種の階層出現パターン	69
(8) 攪乱の規模と種組成の関係	69
(9) サワグルミの寿命	71
第4章 主要樹種の林冠木の成長	71
1 方 法	71
2 結果と考察	71

第5章 稚樹個体群の動態	73
1 方 法	73
2 結果と考察	74
(1) 稚樹の出現パターン生育環境	74
(2) 稚樹の成長	78
(3) 稚樹の発生	81
(4) 稚樹の生残	81
第6章 総合討論	82
1 立地環境と林分構造	82
2 主要樹種の発生, 成長, 生残特性と環境要因	84
3 サワグルミ林の成立・維持機構とそれに果たす攪乱の役割	88
第7章 結 論	89
文 献	91
Summary	94

緒 言

近年, 森林の成立や維持あるいは更新などに果たす台風, 暴風, 洪水, 火災といった自然攪乱の役割が重要視されている (GRUBB 1977, WHITE 1979, PICKETT&WHITE 1985, 中静・山本 1987)。すなわち, 自然攪乱が森林の正常な遷移を妨害するだけの役割ではなく, 森林の構造や組成を決定する傾度の一つとして認識されるようになってきたり, 優占種はそこでのメジャーな攪乱に適応していることが明らかにされている (DENSLOW 1980)。本研究では, このような森林構成種の個体群の成立・維持に洪水や土砂崩れなどの攪乱の果たす役割を明らかにするため, 暖温帯から冷温帯の溪流沿いに生育し, カツラ, トチノキ, イタヤカエデなどとともに溪畔林を構成する主要な樹種であるサワグルミに注目した。サワグルミ林は, 河岸段丘, 崖錐, 沖積錐, 山脚部の平坦地, 湖畔などに成立している (館脇ほか 1961, KASIMURA et al. 1965, SAITO 1971) が, これらの立地は洪水, 土石流, 土砂崩れなどの地表の攪乱が発生し易いという特徴を持っている (新谷 1971, 小橋ほか 1979)。これまで, 頻繁に洪水を受ける氾濫原上の河畔林や河畔植生の動態と洪水の関係については多くの研究が行われてきた (NANSON 1977, JOHNSON 1976, FONDA 1974, 酒谷ほか 1980, 柳井ほか 1980, 石川 1988, 1991, NIYAMA 1990) が, 攪乱の頻度が低い段丘, 沖積錐, 崖錐上の溪畔林の成立・維持機構についての研究はわずかしかな行われてこなかった (佐藤ほか 1987, 佐藤 1988, 1992, 広木 1987)。これまで, サワグルミ林の成立には, ギャップ形成や地表面攪乱などが不可欠で, 安定状態が続けばトチノキやブナの林に推移していく可能性が示唆されている (広木 1987, 堀川・佐々木 1959)。しかし, サワグルミが溪畔林の各階層に出現することから土地的極相を構成するという見解もある (KIKUCHI 1968, SAITO 1971)。このように, サワグルミ林の成立維持に関して矛盾した見解が存在するのは, それらの見解が階層構造からの類推によるもので, サワグルミ林構成種のデモグラフィック特性と環境条件との関係について定量的に明らかにされていないからである。

サワグルミの北限は, ブナの北限である北海道黒松内低地帯付近 (北緯 42° 50') よりもさらに南に約 80km 下った日本海側の熊石と太平洋側の大沼を結ぶほぼ北緯 42° 5' 付近であるとされている。このように北海道においてはその南端部にのみ分布が限られているため, サワグルミ林の構造についての研究 (佐藤ほか 1987, 佐藤 1988, 1992) や群落学的記載 (館脇ほか 1961) などの研究例があるのみ

でその成立・維持機構についてはほとんど明らかになっていない。

さらに、サワグルミは林業的には下駄材やマッチの軸木として価値が高いだけでなく、沢沿いに生育するため流域保全の面からも重要な種である。しかし、そういった利用のために必要な基礎的知見を欠いている。

本研究では、以上の観点に立ち、サワグルミ林の現在の構造・立地を明らかにし、それがどのようにして更新し成立してきたかを構成種の生残、成長、生育環境などの生態的特性および地表面攪乱から明らかにする。そして、サワグルミ個体群が、どのように地表面攪乱や他種からの影響を受けて維持されているのか、を明らかにすることを目的として行った。

本研究をまとめるにあたって多大なご指導をいただいた北海道大学農学部五十嵐恒夫教授、辻井達一教授ならびに矢島崇助教授に厚く感謝の意を表します。

本研究を進めるにあたってご指導をいただいた北海道大学大学院地球環境科学研究科伊藤浩司名誉教授に厚く感謝の意を表します。また、同研究科福田弘巳助教授、春木稚寛博士、東正剛教授、北海道立林業試験場菊沢喜八郎博士、北海道大学農学部工藤弘助教授には有益なご助言と励ましをいただいた。また、北海道大学桧山地方演習林、松前林務署、木古内営林署、北海道大学大学院地球環境科学研究科大学院生（当時）ならびに北海道立林業試験場職員の方々には調査に際し多大なご協力をいただいた。あわせて深く感謝いたします。

なお本論文は北海道大学審査学位論文である。

第1章 研究史

サワグルミ林については植物社会学的にはジュウモンジシダサワグルミ群集（鈴木ほか 1956）をはじめ多くの群集以下の植生単位が記載されており、これらはサワグルミ群団にまとめられている。北海道南部のサワグルミ林は SASAKI（1979）や持田・遠山（1984）などによって、ジュウモンジシダサワグルミ群集としてまとめられたが、その後宮脇（1988）によりヤマタイミンガサーサワグルミ群集と同定された。

宮脇ほか（1961）は渡島半島や東北地方北部で優占種の組合せにより群集を記載し、サワグルミ・トチノキーリョウメンシダ基群集、トチノキ・カツラ・サワグルミーリョウメンシダ基群集、サワグルミーシダ類基群集、サワグルミークマイザサ基群集、トチノキ、サワグルミーシダ類基群集、サワグルミーリョウメンシダ基群集などが斜面下部、溪畔平地、沢頭斜面などから記載された。亜高木層、低本層は種数、個体数ともに少なかった。林床ではシダ型とササ型があり、沢頭斜面、河岸段丘ではササが密生することが多かった。

サワグルミ林と立地の関係については次のような研究がある。KASHIMURA et al.（1965）は青森県宇曾利山湖湖畔において湿生林の擾占種の配列を調べ、湖に近い水位の高いところではハンノキ（*Alnus japonica*）、それより内陸の、水位が夏には地際より上、秋には地際付近にくるような所ではヤチダモ、さらにヤチダモ林の間の傾斜地で、水位が地際より 20～35cm の深さにあるような比較的排水の良いところではサワグルミが擾占している、とした。さらに同じ場所で SAITO（1973）は、サワグルミの擾占度は土壌のグライ層が 15cm の深さに達するところ付近で高く、それより湖に近づきグライ層が浅くなるにつれて DBH は小さくなることを示した。SAITO（1971）によるとサワグルミ林が成立する湿性褐色森林土は、成熟した厚い土壌と石が多く浅い土壌に分けられ、前者は緩斜面、凹地、湖畔の平坦地などにみられ、サワグルミの他にブナ、トチノキ、イタヤカエデを伴うことがあるが、後者は崖錐やその脚部の平坦地、谷底平地などにみられ、サワグルミが優占していた。宮脇（1983）によると、サワグル

ミ林は河岸段丘，崖錐，沖積錐，瞭質の凹状斜面など新鮮な流動する地下水に潤されているが不安定な立地に成立していた。

サワグルミ林の構造や動態に関する記述としては次のようなものがある。SAITO (1971) は成熟土壌，岩の多い土壌に成立する林はともに，直径が小さいものから大きいものまでみられ，サワグルミやトチノキの実生，稚樹が生育していることから，安定した地形的極相であるとしている。しかし，サワグルミの直径分布が大きい部分にピークを持ち，ブナの直径分布が幅広い一部の林分ではブナ林に移行する可能性が，また現在はサワグルミ・イタヤカエデ林であるが，サワグルミの後継樹が豊富でイタヤカエデの後継樹を欠いている林分では，将来サワグルミの純林に移行する可能性が示唆された。一方，堀川・佐々木 (1959) は広島県芸北地方の溪畔林の観察から，サワグルミは多くの場合二次遷移の系列上にある場合が多く，土壌化とともにブナ林へ移行する可能性があるが，洪水や土砂崩れなどの攪乱によりそれが妨げられると，トチノキ，ケヤキ (*Zelkova serrata*)，カツラなどの林に移移していくと推論している。宮脇 (1983) も同様に，溪畔の土砂の不安定地にサワグルミ林は成立するが，安定化に伴いトチノキの占める割合が増えてくるとしている。OHNO (1982) によるとサワグルミ，カツラ，トチノキの優占する林は多くの場合一樣な高さの林冠を有するが，亜高木層や低木層は未発達であった。それと対照的に草本層はシダ類を主体として量，種数ともに豊富であった。広木 (1987) は徳高岳右俣谷の凹型斜面と高位段丘上において7個の方形区を設け，そこに出現したトチノキとサワグルミの個体数を調べ，更新様式の違いを検討した。階層構造からはトチノキは更新が維持されているが，サワグルミは一部攪乱を受けた場所を除いて，更新は妨げられていること，また稚樹の生育場所からは，サワグルミの更新は大小の攪乱によって生じた林冠および林床のギャップにより行われていることを明らかにした。したがってギャップを生じさせるような攪乱がなければ，サワグルミはトチノキに置き換わっていくことが推察された。

成長については瀬川・加藤 (1974) が岩手県北上山系の林齢 41 年のサワグルミ林において調査を行い，サワグルミはケヤマハンノキやシラカンバと同様に早成樹であることを示した。東中国山地のサルマサ山の例では 15 年間で高木層の高さが 10m 成長した記録があった (OHNO 1982)。

サワグルミ林以外の溪畔林の動態を扱ったものは主に，川の蛇行により生じた高さの異なる段丘上に成立する林齢の異なる林分を時系列上に並べて遷移の様子を検討したものが多い。館脇ほか (1955) は北海道石狩川上流の河畔では，遷移初期に優占するヤナギ類と後期に擾占するエゾマツ (*Picea jezoensis*)，トドマツ (*Abies sachalinensis*) がほぼ同時に定着したが，成長速度と寿命の違いから遷移が進行したことを示した。いっぽう NANSON & BEACH (1977) はカナダのブリティッシュコロンビア川において最初の 50 年間はポプラ (*Populus balsamifera*) 一斉林が発達したが，その後樹冠下にトウヒ (*Picea glauca*) の実生が出現し，ポプラの寿命が尽き，トウヒの林ができた後はトウヒが衰退と更新を繰り返すことを示した。JOHNSON et al. (1976) はアメリカのミズーリ川においてヤナギ (*Salix amygdaloides*)・ポプラ (*Populus deltoides*) → トリネコ (*Fraxinus pennsylvanica* ver. *lanceolata*)・カエデ (*Acer negundo*) → エルム (*Ulmus americana*)・ナラ (*Quercus macrocarpa*) という遷移系列があり，ヤナギとポプラは後継樹がないために次第に環境に対する適応範囲の広いトネリコやカエデに置き換わり，その後土壌水分と栄養塩類が豊富な所でなくては生育できないエルムやナラに置き換わっていくことを示した。FONDA (1974) ワシントンにおいてハンノキ (*Alnus rubra*)・ヤナギ (*Salix scouleriana*) → トウヒ (*Picea sitchensis*)・カエデ (*Acer macrophyllum*)・ポプラ (*Populus trichocarpa*) → トウヒ・ツガ (*Tsuga heterophylla*) → ツガという遷移系列があり，初期の土壌は乾燥しているために初期にはそれに耐えられる種が生育していることを示した。HUGHES (1990) はケニアのタナ川の氾濫原において，森林タイプによって氾濫の頻度や期間が異なることを明らかにした。

第2章 調査地の概要

調査地域は渡島半島南西部の大千軒岳（1072m）を坤心とする一帯（松前半島）である（図-1）。松前半島は気候的には中緯度裏日本気候区（鈴木 1962）に属し、冬期に降水量が多い（表-1，札幌管区気象台 1982，増田 1983）。地形的には大千軒岳を主峰とする山脈を源に、各河川が日本海あるいは津軽海峡に注いでいるが河床勾配が急で延長は短く、また谷密度が高く谷斜面の傾斜角は大きい。

地質は、松前半島の西半分には新第三紀の火山角礫岩質岩石が分布しているが、さらに西端部には先第三紀の粘板岩が見られる。東半分は新第三紀の泥岩が広く分布するが、そのうちの南部には、新第三紀の安山岩質岩石や砂岩・泥岩互層などが見られる（国土庁土地局 1978）。



図-1 調査地域と林分調査区の位置

表-1 調査地域の気候

場 所	標高 (m)	年平均気温 (°C)	W.I. (°)	C.I. (°)	生育期間の月降水量 (mm)						平均最深積雪* (cm)
					5月	6月	7月	8月	9月	10月	
中 須 田	15	8.7	68.8	-25.9	89	91	121	155	180	124	86
知 内	5	8.6	68.9	-27.0	93	125	128	150	266	142	78
松 前	10	9.7	76.0	-19.2	82	93	103	121	152	127	71

(札幌管区気象台, 1982 ; * : 増田, 1983)

土壌は松前半島全体が褐色森林土で広く覆われているが、西部の海岸沿い、石崎川沿い、知内川沿いにはくろぼく土が分布している（国土庁土地局 1978）。

植生は標高 700m 以上はカンバ類を主とする広葉樹林が成立し、それ以下の山地斜面にはブナ林が成立しているが、土壌が湿潤な沢沿い、斜面下部、凹型斜面にはサワグルミ、トチノキなどの生育が見られる。また沢沿いでも氾濫原ではヤナギ類、ケヤマハンノキなどの生育が見られる。

本研究で用いた樹種名の略号をアルファベット順に以下に示す。表記は大井（1972）に従った。

- Ap : *Alnus hirsuta* (ケヤマハンノキ)
- Am : *Acer mono* (イタヤカエデ)
- Ap : *Acer palmatum* ver. *matsumurae* (ヤマモミジ)
- At : *Aesculus turbinata* (トチノキ)
- Cj : *Cercidiphyllum japonicum* (カツラ)
- Cl : *Carpinus laxiflora* (アカシデ)
- Fc : *Fagus crenata* (ブナ)
- Fl : *Fraxinus lanuginosa* (アオダモ)
- Fm : *Fraxinus mandshurica* ver. *japonica* (ヤチダモ)
- Ja : *Juglans ailanthifolia* (オニグルミ)
- Mb : *Morus bombycis* (ヤマグワ)
- Pa : *Phellodendron amurense* (キハダ)
- Pr : *Pterocarya rhoifolia* (サワグルミ)
- Ud : *Ulmus davidiana* ver. *japonica* (ハルニレ)
- Ul : *Ulmus laciniata* (オヒョウ)
- Qm : *Quercus mongolica* ver. *grosseserrata* (ミズナラ)

第3章 林分構造および立地環境

1 方 法

調査は1984年から1992年にかけて行われた。調査区は松前半島を流れる石崎川左股支流ネブサ沢(略号:I-1~8)、石崎川右股(H-1~4)、知内川支流コモナイ川(S-1, 2)、知内川(D-1, 2)、木古内川(K-1)、桧倉川支流館の沢(T-1)に沿って林冠の高さが10m以上あり、サワグルミあるいはケヤマハンノキが優占する林分に18カ所設けた(図-1)。またサワグルミ林を斜面上のブナ林との比較により特徴づけるために、上記調査地のうち石崎川右股、コモナイ川、知内川および木古内川の4河川では斜面上方のブナ林にも1カ所ずつ計4カ所(H-5, S-3, D-3, K-2)に設けた。調査方形区面積は、林分の広がりに応じて決めた(表-2)。以下これら成木から成る調査区を林分調査区と呼ぶ。

調査は調査区内の樹高2m以上の個体について、樹種、樹高、DBHの毎木調査を行い、林床の優占種を記載した。また、これらの林分の成立する地形について記載を行った。各調査区(D-1~3, T-1を除く)の林冠木については試料木を選定して成長鑑により高さ1.3mの年輪数を測定した。また、樹種ごとに樹高2m前後の稚樹を数本選び、高さ1.3mでの樹齢を芽鱗痕、葉痕、年輪数などから求め、その値を上記の年輪数に加えて、林冠木の樹齢とした。

代表的な調査区(I-2, I-6, H-1, H-2, H-4, H-5, S-1, S-2, S-3, K-1, K-2)については各1~3カ所の試孔を掘り、土壌断面を記載した。特に下層稚樹個体数の多かったI-2については幹の埋没状況や稚樹の樹齢を調査し、土砂の堆積と更新の履歴を検討した。

攪乱の規模と樹種構成の関係を知らるために、S-1 (900 m²) を囲むように S-1' (1500 m²) を設定して DBH 6 cm 以上も個体について樹種、樹高、DBH、位置を記録した。I-2 についても立木位置を測定した。

表-2 林分調査区の要約

調査区名	流域	標高 (m)	地形	面積 (m ²)	林冠 優占種	林種 優占種	高木種数	平均樹高(m)		平均DBH(cm)		幹本数/ha		材積(m ³ /ha)	
								最小-最大	最小-最大	Pr	Fc	Pr	Fc	Pr	Fc
I-1	ネブサ沢	240	土石流段丘	750	Pr	リョウメンシダ	10	22.5	27.4	493	13	213	664	0	31
I-2	ネブサ沢	150	土石流段丘	600	Pr	高葉草類	9	6.8	7.3	1317	0	1417	517	0	9
I-3	ネブサ沢	200	土石流段丘	300	Pr	シダ	10	16.3	24.8	233	33	333	583	26	70
I-4	ネブサ沢	180	土石流段丘	300	Pr	シダ	4	15.9	23.5	267	0	333	593	0	3
I-5	ネブサ沢	140	土石流段丘	160	Pr	クサノオノ	5	12.3	18.0	1063	0	313	418	0	17
I-6	ネブサ沢	130	土石流段丘	400	Pr	高葉草類	2	18.7	33.3	300	0	25	475	0	22
I-7	ネブサ沢	130	沖積	100	Pr	高葉草類	3	23.3	34.0	700	0	200	1353	0	10
I-8	ネブサ沢	130	洪水段丘	100	Ab	クサノオノ	6	6.2	5.2	900	0	1900	5	0	26
H-1	石崎川右股	200	沖積	1200	Pr	高葉草類	14	13.7	14.7	875	3	525	306	21	40
H-2	石崎川右股	200	沖積	400	Pr	ムカゴイラクサ	11	10.5	16.2	250	50	825	105	14	332
H-3	石崎川右股	200	沖積	225	Pr	チシマザサ	7	10.4	9.5	1733	0	2000	212	0	45
H-4	石崎川右股	210	崖	200	Pr	リョウメンシダ	7	11.0	12.8	650	100	600	186	1	13
H-5	石崎川右股	250	平衝斜面	400	Fc	オオバクロモシ	5	9.7	10.9	0	600	550	0	205	21
S-1	コモナイ川	60	洪水段丘	900	Pr	クマヤザサ	7	17.5	28.9	100	22	278	260	3	244
S-2	コモナイ川	70	崖	400	Pr	リョウメンシダ	10	13.5	18.1	200	125	550	430	64	85
S-3	コモナイ川	80	平衝斜面	100	Fc	ヒカゲスギ	10	8.7	10.3	0	1900	1700	0	336	65
K-1	木古内川	60	洪水段丘	625	Pr	クマヤザサ	7	14.2	22.4	144	0	416	533	0	68
K-2	木古内川	80	平衝斜面	225	Fc	ヒカゲスギ	7	8.7	10.4	0	667	1111	0	228	31
T-1	鯨の沢	260	土石流段丘	300	Pr	シダ	8	17.4	15.3	1567	0	367	400	0	142
D-1	知内川	330	土石流段丘	400	Pr	シダ	8	10.9	15.9	525	175	600	446	0	152
D-2	知内川	340	崖	400	Pr	リョウメンシダ	3	15.1	30.5	475	73	50	499	372	0
D-3	知内川	350	凸型斜面	100	Fc	オオカメノキ	6	11.1	18.3	0	1300	900	0	1068	34

2 結果と考察

調査区の位置 (図-1), 概要 (表-2), 樹高および DBH 頻度分布 (図-2, 3), 樹種の混交率 (図-5), 樹齢頻度分布 (図-6), 土壌断面 (図-7), 林分の成立地形 (図-8) を流域ごとにまとめると次のようになる。

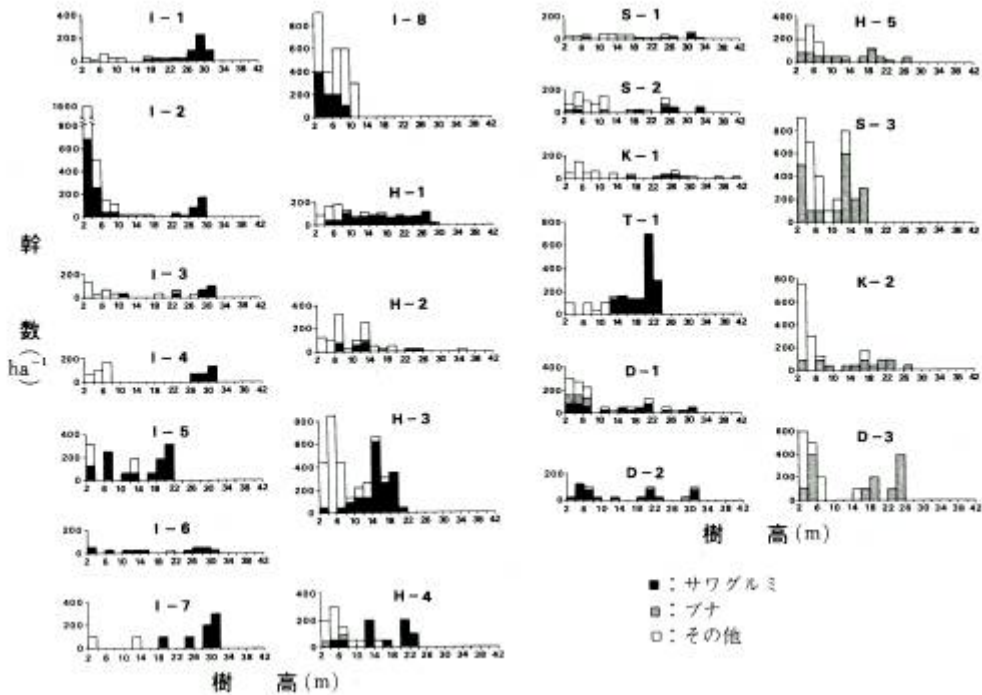


図-2 林分調査区の幹 (2m<樹高) の樹高頻度分布

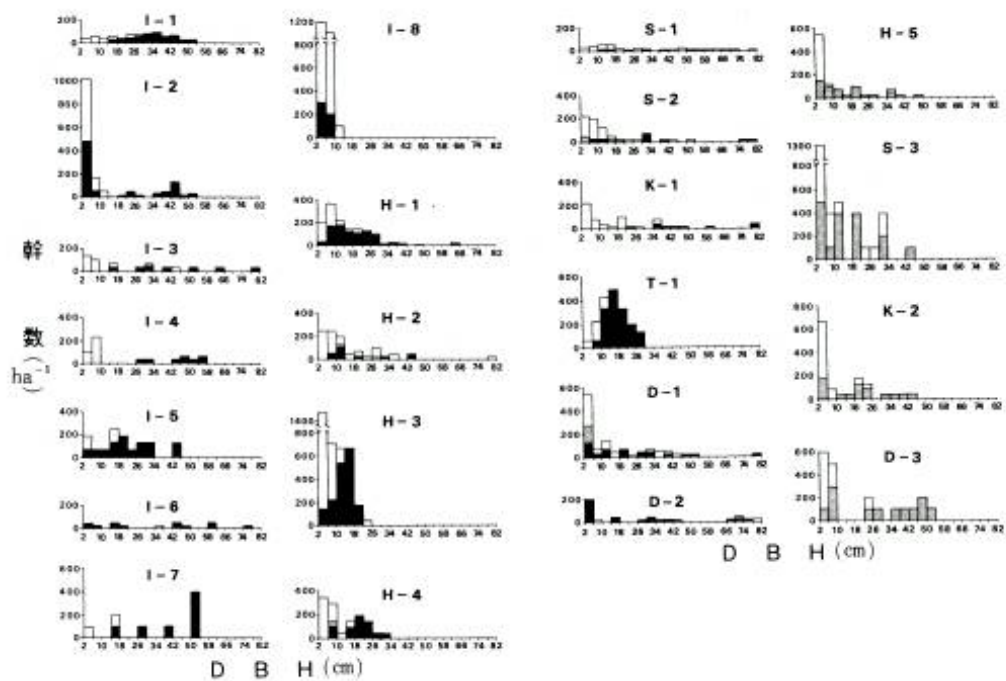


図-3 林分調査区の幹 (2m<樹高) の DBH 頻度分布図
棒のパターンは図-2に同じ。

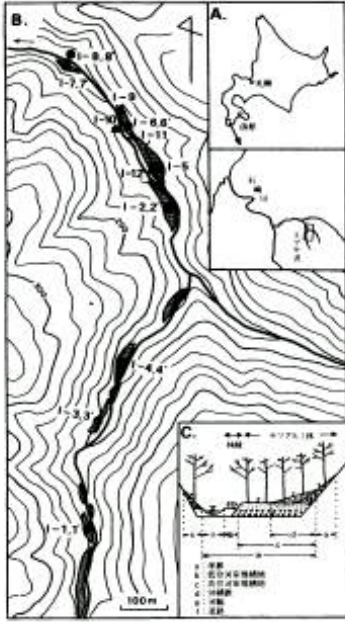


図-4 石崎川支流ネブサ沢 (A) およびネブサ沢に沿った調査区 (B) の位置ならびにサワグルミ林成土地の断面模式図 (C)

黒丸は高位河床堆積地 (土石流段丘と沖積錐) 上の調査区を、黒三角は低位河床堆積地上の調査区を、I-1~I-8 は林分調査区を、I-9~I-12 ならびにアポストロフィーを付した数字は稚樹調査区を、ドットはサワグルミ林の広がり をそれぞれ示す。

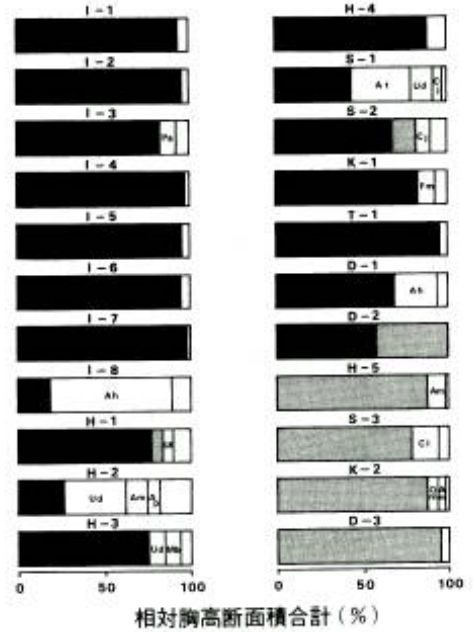


図-5 林分調査区における主要構成樹種の相対胸高断面面積合計 (各調査区の全個体の胸高断面面積合計に対する割合)

棒のパターンは図-2 に同じ。その他の種は略号で示す。

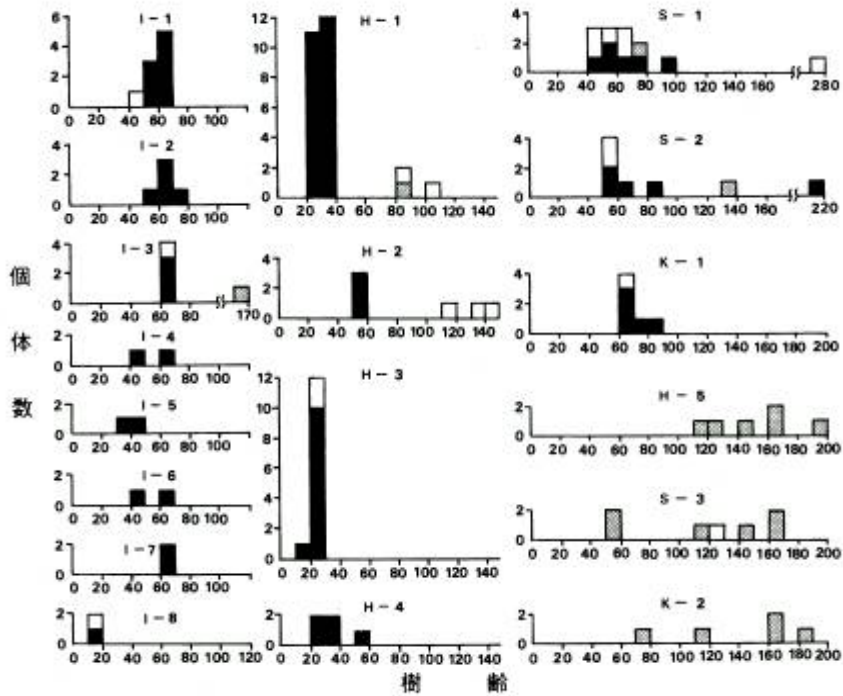


図-6 林分調査区における林冠木の樹齢頻度分布
棒のパターンは図-2 に同じ。

(1) 石崎川左股支流ネブサ沢 [I-1~I-8 調査区]

I-1~I-8 の調査区はネブサ沢の約 1 km の区間に位置し (図-4), I-1~I-6 は土石流段丘上に, I-7 は沖積錦上に, また I-8 は洪水段丘上に設けられた。この洪水段丘は約 50m 下流の砂防ダムの上流側に堆積した土砂により形成されていた。

I-1~I-7 調査区の上層木のほとんどはサワグルミであった (図-2, 5)。I-8 調査区ではケヤマハンノキが優占していた。I-5 および I-8 調査区を除いては, 最大樹高は 30m 前後で, 樹齢も 60~70 年の個体が多い (図-6) ことから, 60~70 年前に更新した同齢林であると言える。比較のために斜面中部に発達したブナ林のブナ上層木 9 個体の樹齢を調べたところ 100~240 年の広い幅を持っていた。したがって, ネブサ沢のサワグルミ林の成立には, 山地斜面とは異なった, 大規模な攪乱が関わっており, それは沢沿いに長区間に起きていることから洪水, 土砂崩れなどであることが推察される。I-5 調査区では上層木の樹齢は 30~50 年, I-8 調査区では 10~20 年であった (図-6) ので, ネブサ沢のサワグルミ林の一部は上記の大規模な攪乱以外によっても成立しているといえる。

上記調査区のうち I-2 調査区は下層に顕著なピークのみられる樹高・DBH 分布 (図-2, 3) を示し, そこではサワグルミとオヒョウが多かった。土壌は, 数層の砂疎層が認められ, 幹の埋没が深さ 60cm または 100cm 以下までみられ, 過去の腐植層が一部では 40cm の深さにみられた (図-9)。地際付近には不定根や, 樹齢が 10~20 年前後の稚樹の根がみられることから, 約 70 年前に現在の林冠木が更新した後, 土石流による砂疎の堆積が数回起こり, 現在の地表面は約 20 年前に起きた堆積以降安定していると考えられる。サイズクラスのより小さいモードの個体は後者の堆積後に更新してきたものと判断される。

I-6 調査区では, 土壌は砂と疎に富んでおり, 埋没土壌が見られた (図-7) ことから, 過去の土石流で土砂の堆積があったことが分かる。しかし, I-2 調査区のような多個体の稚樹の定着は起こらなかった (図-2)。これには, 母樹の豊作タイミングや土性が関係していると思われる。

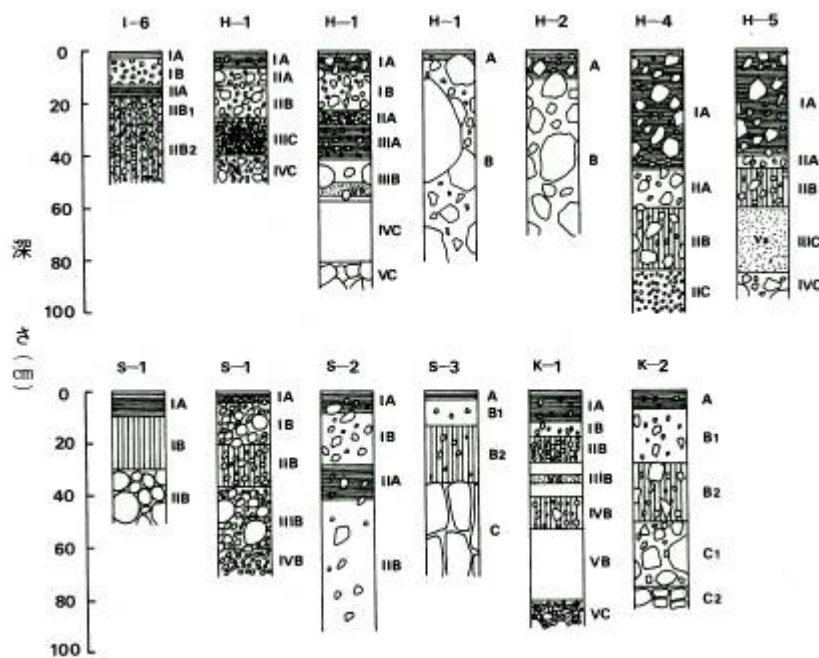


図-7 林分調査区における土壌断面図
Vs は火山灰を示す。縦縞および横縞は区分けを示す。

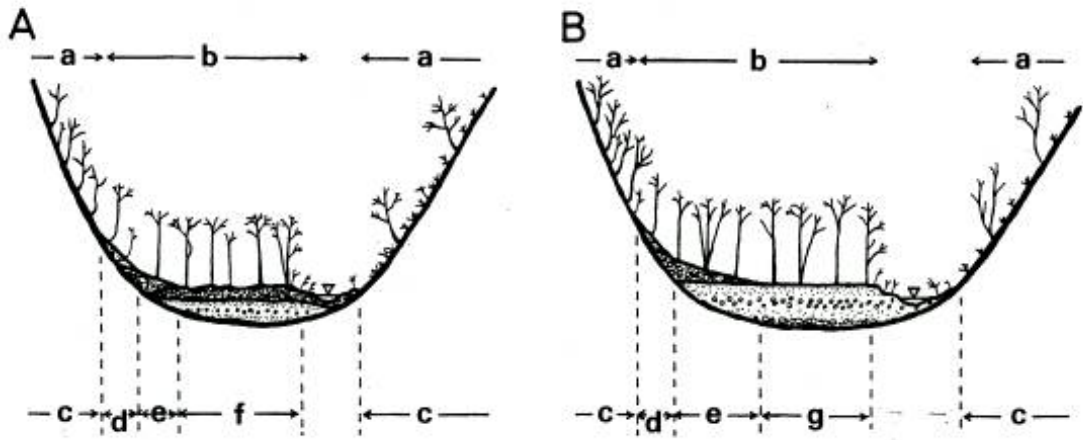


図-8 サワグルミ林が成立する地形の断面模式図

A: 土石流段丘タイプ (I-1~6, T-1, D-1)

B: 洪水段丘タイプ (I-8, S-1, K-1), 沖積錐タイプ (I-7, H-1~3), 崖錐タイプ (H-4, S-2, D-2)

a: プナ林, b: サワグルミ林, c: 平衡斜面, d: 崖錐, e: 沖積錐, f: 土石流段丘, g: 洪水段丘

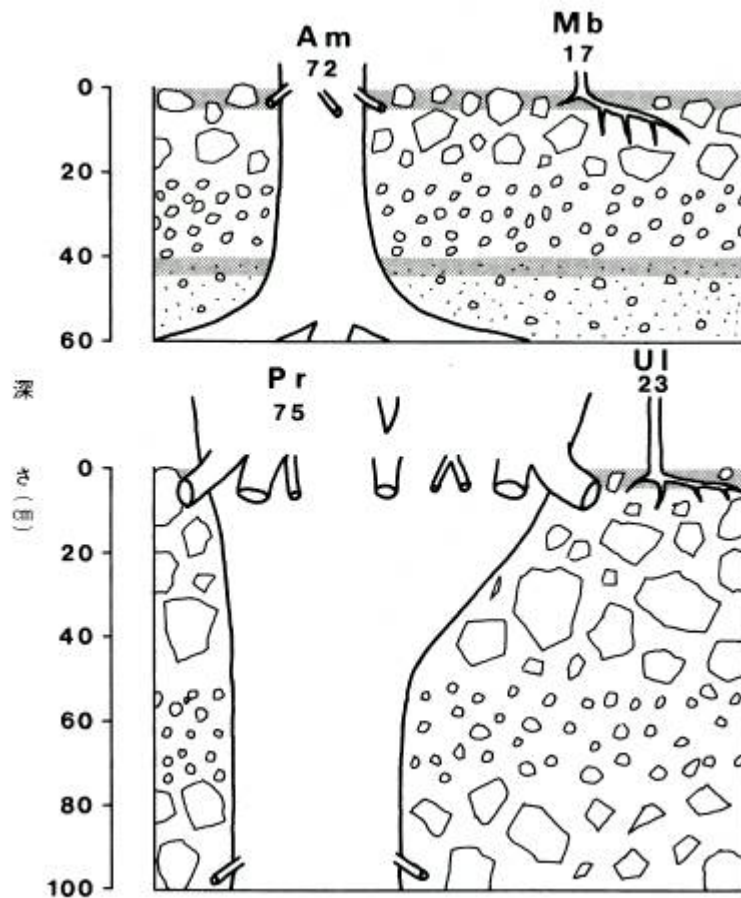


図-9 林分調査区 (I-2) における土壌と埋没した幹の断面図
数字は地際での個体の樹齢を示す。ドットは腐植層を示す。

(2) 石崎川右股〔H-1～H-5 調査区〕

H-1～H-3 の 3 調査区は隣接して沖積錐上に、H-4 調査区はその約 10cm 上部の崖錐上に、H-5 調査区はさらに 40m 上部の平衡斜面上に設けられた。

H-1, 3, 4 調査区では上層はほとんどサワグルミが占めていた(図-2, 5)。上層木の樹齢は H-1, H-4 では 20～40 年、H-3 では 20～30 年にピークがあった(図-6)。H-1 と H-3 は複数の幹を有する株立ち状の個体が多かったため、樹高や DBH の分布はばらつきが大きかった。土壌は H-1 では極めて石礫に富み、50cm の深さまでで 3 層の埋没土壌がみられ、H-4 では崩落、クリープによりたまった A 層とその下の埋没した層より成っていた(図-7)。したがって、これらの立地は攪乱頻度が高いと考えられる。H-1 と H-4 は同時期の、H-3 はそれ以前の攪乱により更新したと推察される。

H-2 調査区では上層および中層はサワグルミ、ハルニレ、イタヤカエデ、オニグルミやブナなど多種から成っていた(図-2, 5)。上層および中層の樹齢は 50～60 年、110～150 年に分散していた(図-6)ことから、50～60 年前の地表面攪乱によりサワグルミが更新したが、部分的には攪乱に耐え、100 年以上前に更新したブナやイタヤカエデが残っているものと考えられる。土壌は礫に富んでいる(図-7)ことから H-1 と同様、上部からの土砂堆積物から成っていると考えられる。

H-5 調査区では上層ではブナが擾占し、樹齢は 110～200 年に広く分散していた。土壌は火山灰層を含む埋没土壌がみられ(図-7)、頻繁に上部からの土壌の堆積があったと推察される。H-1～H-4 の沖積錐や崖錐と異なり、樹齢には幅があり、樹齢も大きくなっていることから、林冠木はより面積の小さい複数の攪乱により更新したと推察される。すなわち、林冠木の更新に関与した攪乱の面積はブナ林に比べてサワグルミ林では大きいといえる。

(3) 知内川支流コモナイ川〔S-1～S-3 調査区〕

S-1 は洪水段丘上に、S-2 は S-1 の 10m 土方の沖積錐上に、S-3 は 40m 上方の平衡斜面上に設けられた。

S-1, S-2 とともに上層はサワグルミ、ハルニレ、トチノキ、カツラなどが混生していた(図-2, 5)。S-1 では、上層木の樹齢は 40～80 年にやや広く集中するが、90～100 年、270～280 年の個体も見られ(図-6)、他のサワグルミ林に比べ集中度が小さいことが特徴的であった。S-2 では 50～60 年の個体が多いが、それ以上でも 210～220 年までの個体がいっつか見られた。S-1 の土壌は段丘の流路側のやや高いところでは礫が少なく、粘土質の土壌が上部を被っていたが、段丘の山側の低いところでは極めて礫の多い、多くの層から成り(図-7)、頻繁に洪水による土壌の堆積があったことが推察される。S-2 ではクリープによりたまった A, B 層とその下の埋没土壌より成っていた。

S-3 では上層はブナが優占していた(図-2, 5)。上層木の樹齢は 50～60 年、110～170 年に分散していた(図-6)。土壌層は極めて薄く、35cm 以下は母岩となっており(図-7)、乾燥傾向にあった。S-1 に比べると、林冠木はより規模の小さい複数の攪乱により更新したと推察される。ここでも、林冠木の更新に関与した攪乱の面積はブナ林に比べてサワグルミ林では大きいといえる。

(4) 木古内川〔K-1, K-2 調査区〕

K-1 は洪水段丘上に、K-2 は約 30m 上方の平衡斜面上に設けられた。K-1 では上層はサワグルミが優占するが、ヤチダモも混生していた(図-2, 5)。樹齢は 60～90 年であった(図-6)が、心材腐朽ため樹齢の測定が不可能な、DBH のより大きい 3 個体があった。土壌は多くの埋没層から成っており(図-7)、たびたび洪水に見舞われたが、その強度はあまり大きくはなく、一斉には更新しなかったと推察される。

K-2 では上層はブナが擾占していた(図-2, 5)。樹齢は 70～80 年、110～120 年、160～190 年にし

表-3 サワグルミ林17調査区における主要構成樹種の階層(2m以下層<8m, 8m以下層<15m, 15m以下層)別の個体数

樹種	サワグルミ			クヌギ/ハンノキ			ブナ			トチノキ			イタヤカエデ			オヒョウ			ハルニレ			キハダ			オニグルミ			
	下	中	上	下	中	上	下	中	上	下	中	上	下	中	上	下	中	上	下	中	上	下	中	上	下	中	上	
I-1	0	0	37	0	0	1	0	1	0	-	-	-	3	0	0	1	0	0	-	-	-	0	0	3	-	-	-	
I-2	58(8)	2(1)	19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	5	1	45	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
I-3	0	1(1)	6	0	0	1	0	0	1	-	-	-	3	0	0	-	-	-	-	-	-	-	0	0	1	-	-	
I-4	0	0	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
I-5	6(2)	2	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	0	2	0
I-6	3(2)	2	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	1
I-7	0	0	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
H-1	9(4)	35(10)	60	0	1	3	0	0	1	-	-	-	8(1)	0	0	11	1	1	0	2	0	0	1	2	-	-	-	-
H-2	3	5(1)	2	-	-	-	0	1	1	-	-	-	4	3	1	8	4	0	0	0	1	-	-	-	-	0	0	2
H-3	2(1)	11	26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	0	0	0	2	1	2(2)	2	1	-	-	-	-
H-4	2(2)	4	7	-	-	-	2	0	0	-	-	-	3	1	0	0	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
S-1	1(1)	0	8	-	-	-	1	0	1	1	4	5	-	-	-	-	-	-	0	0	2	-	-	-	-	-	-	-
S-2	1(1)	0	7	-	-	-	2	1	2	3	3	0	0	0	1	-	-	-	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-
K-1	0	0	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	0	-	-	-	3(1)	2	1	-	-	-	-	0	1	0
T-1	0	4	43	-	-	-	-	-	-	1	0	0	1	0	0	1	3	0	-	-	-	-	-	0	1	0	-	-
D-1	8(5)	1	12(1)	0	0	5	7	0	0	-	-	-	6	2	0	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D-2	10(10)	1(1)	8	-	-	-	0	0	3	-	-	-	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
平均	6.1	4	16.2	0	0.1	0.6	0.7	0.2	0.5	0.3	0.4	0.3	2.1	0.8	0.2	4.2	0.5	0.1	0.1	0.4	0.4	0.1	0.2	0.4	0	0.2	0.2	
標準偏差	13.4	8.5	16.1	0	0.2	1.3	1.7	0.4	0.9	0.8	1.1	1.2	2.3	1.4	0.4	10.6	1.1	0.2	0.7	0.8	0.6	0.5	0.5	0.8	0	0.5	0.5	
平均(萌芽)	2.1	0.8	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	0	0	-	-	-	0.1	0	0	0.1	0	0	-	-	-	
標準偏差(萌芽)	2.9	2.4	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	0	0	-	-	-	0.2	0	0	0.5	0	0	-	-	-	
相対密度	23	15	62	0	9	91	50	13	37	29	41	29	69	25	6	88	11	1	20	40	40	15	31	54	0	50	50	
相対密度(萌芽)	71	27	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	0	0	-	-	-	100	0	0	100	0	0	-	-	-	

括弧なしの数字は萌芽時(親個体の根元付近から発生していた幹のうち、樹高が親個体の半分以下の幹)を含む全幹数を表わす。
 括弧内の数字は萌芽幹を表わす。
 平均と標準偏差は全調査区について示す。相対密度は個体数平均の種内の階層間での百分率を表わす。

ていた(図-6)。土壌はA層からB層まで順序よく配列していた(図-7)。75cm以下は母材で土壌層は比較的薄かった。比較的攪乱頻度の少ない土壌であると推察される。

(5) 桧倉川支流館の沢〔T-1 調査区〕

土石流段丘上に設けた。上層はサワグルミが占めていた(図-2, 5)。

(6) 知内川〔D-1～D-3 調査区〕

D-1は土石流段丘上に、D-2は約10m上方の崖錦上に、D-3は約40m上方の凸型斜面上に設けられた。D-1では上層はサワグルミが優占していたが、ケヤマハンノキも混生していた(図-2, 5)。D-2では上層はサワグルミとブナが共優占していた。

D-3では上層はブナが優占していた(図-2, 5)。

(7) 主要構成樹種の階層出現パターン

サワグルミ林における各樹種の階層ごとの出現パターンを知るために、ケヤマハンノキやブナの優占する調査区を除く17調査区(I-1～7, H-1～4, S-1, 2, K-1, D-1, 2, T-1)を対象に、下り(2m以上8m未満)、中層(8m以上15m未満)、上層(15m以上)の3階層に分け、各階層内での個体数(幹数)を数えた。さらに17調査区の平均値と、各樹種の階層間の相対密度を併せて表-3に示した。サワグルミ、キハダおよびハルニレは上層で相対密度が高かったが、中層や下層にもかなりの個体数が見られた。それに対し、ケヤマハンノキはほとんどが土層で生育し、下層では個体が出現しなかった。ブナやトチノキは下層や中層で相対密度が高かったが、上層にもかなりの個体数がみられた。イタヤカエドとオヒョウは下層で相対密度が高く、上層にはあまり出現しなかった。オニグルミは上・中層に個体が集中し、下層では個体が出現しなかった。また、親個体の根元付近から発生していた幹のうち、その樹高が親個体の半分以下のものを萌芽とし、その本数を同様に示した(表-3)。サワグルミは下層では平均幹数の6.1本に対し平均萌芽本数が2.1本と多いことが特徴的であった。

(8) 攪乱の規模と種組成の関係

上記の林分調査区において、攪乱の規模とサワグルミの占有率の関係を調べた。攪乱の規模の指標としては、調査区内の林冠木の樹齢の集中度を表す標準偏差を用いた。サワグルミの占有率は、調査区内の全種の胸高断面積合計に対するサワグルミの胸高断面積合計の割合で表した。ただし、樹齢のデータを欠く林分とケヤマハンノキやブナの優占する林分を除いた14調査区(I-1～7, H-1～4, S-1, 2, K-1)を対象にした。サワグルミの相対胸高断面積合計は樹齢の標準偏差と有意な負の相関を示し、そのうち土石流段丘の林分はサワグルミの相対胸高断面積合計が大きく、樹齢の標準偏差が低い部分に集中していた(図-10)。すなわち、攪乱の規模が大きく、一斉に更新した場合にはサワグルミの占める割合が高くなる傾向がみられた。

そこで、樹齢の集中度が高く、サワグルミの相対胸高断面積合計の大きかった調査区のうちI-2調査区と樹齢の集中度が低く、サワグルミの相対胸高断面積合計が低かったS-1'調査区を例にとり、より詳しく比較した。I-2調査区では調査区全体がほぼ一斉に更新してきた(図-11)のみならず、I-2調査区を設定したネブサ沢に沿った林分がほぼ一斉に更新してきたことが分かっている(図-4, 6)。観察では、I-2の周囲の段丘にはI-2調査区内の林冠木よりもサイズの大きい個体はみられなかった。したがって、I-2調査区では攪乱により母樹の多くが死亡したため、残存した少数のサワグルミのみタネを散布し、サワグルミが優占した(図-12)と思われる。一方、S-1'調査区では調査区の右下の部分(約450m²)では樹齢が60～75年程度に集中しており、最低450m²程度の攪乱が生じたと推定されるが、それ以外の部分では樹齢の幅が大きく、まとまった面積の攪乱は起こらなかったと推定される。したがって、S-1'調査区では攪乱面積が小さいため攪乱後も各種の母樹が生存し、タネをギャップに散布することができたため多くの種が更新可能であった(図-12)と推察される。

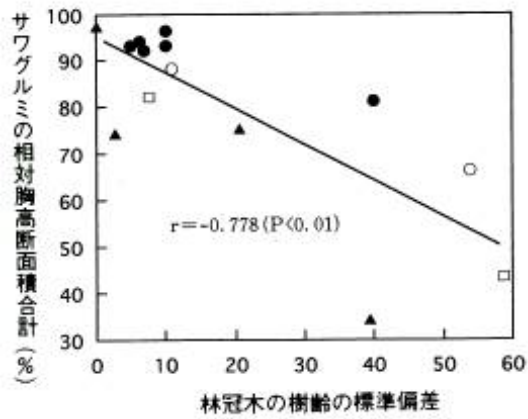


図-10 サワグルミ林 14 調査区における林冠木の樹齢の標準偏差とサワグルミの相対胸高断面積合計の関係
 黒丸は土石流段丘の、黒三角は沖積錐上の、白丸は崖錐上の、白四角は洪水段丘上の調査区を示す。

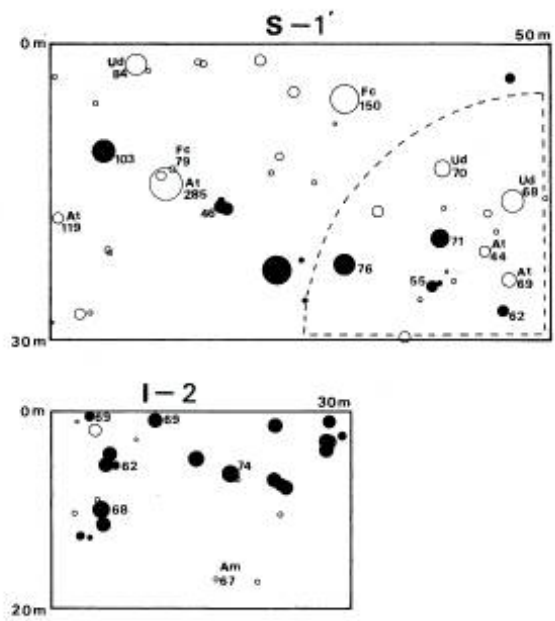


図-11 林分調査区 S-1' および I-2 における個体 (6cm < DBH) の位置
 黒丸はサワグルミを、白丸は略号で表した樹種を示す。丸の直径は胸高直径に比例して表す。数字は樹齢を示す。破線は約 450 m² の同齡集團の範圍を示す。

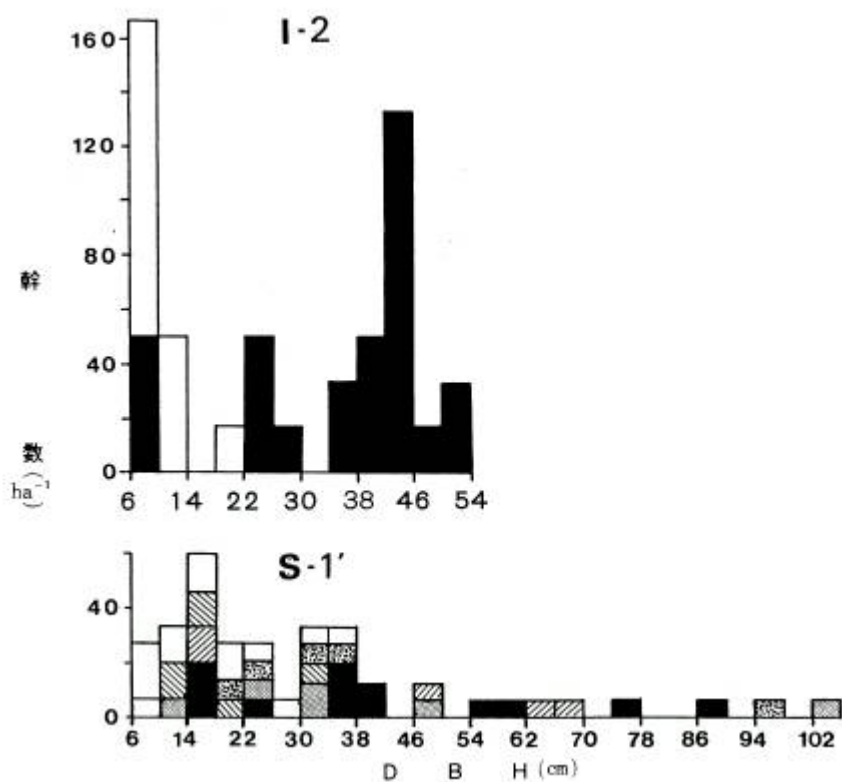


図-12 林分調査区 S-1' および I-2 における個体 (6cm < DBH) についての DBH 頻度分布

(9) サワグルミの寿命

本調査地域で最も大きな樹齢を示したサワグルミ個体はS-1'調査区における樹高34m, DBH75cm, 推定樹齢103年, また最も大きなサイズを示した個体はK-1調査区における樹高41m, DBH95cm, 推定樹齢83年であった。これまでの研究を通じて最大の個体は, 本調査地の松前半島の東方の茂辺地における樹高37m, DBH95cmであった(館脇ほか1961)ことを考慮すると, サワグルミの寿命はおおよそ100年前後であると推定される。

第4章 主要樹種の林冠木の成長

1 方法

3章で述べたように, 大きなギャップが生じた後, サワグルミ林が成立した理由の一つとして種間での成長速度の速いが考えられる。そこで, サワグルミ林を構成する主要な樹種間で成長速度を比較するために, また各調査区の動態の履歴を知るために主要構成樹種の林冠木の成長経過を樹幹析解の方法(中島1949)を用いて調べた。上記の調査区のうち, 林冠が複数の樹種より成る3調査区(I-3, H-2, S-1)を選んだ。1988年9月にI-3ではサワグルミ2個体, ブナ, キハダ各1個体の計4個体, H-2ではサワグルミ2個体, ブナ, オニグルミ, イタヤカエデ各1個体の計5個体, S-1ではサワグルミ2個体, ブナ, ハルニレ, トチノキ各1個体の計5個体をそれぞれ選び, 伐倒し高さ0.3m, 1.3mで, またそれ以上は2m間隔で円盤を採取した。それらを樹幹析解の方法で測定, 分析し, 樹高, DBH, 材積の成長曲線を表した。

2 結果と考察

図-13に調査区別に1988年を原点とした樹高, DBH, 材積の成長曲線を表した。

I-3では, 約160年前にブナが発生したが, 60~65年前に発生したサワグルミやキハダに樹高を追い越され, 現在はサワグルミやキハダの樹高がブナに優っていた。樹高の成長速度はサワグルミとキハダ

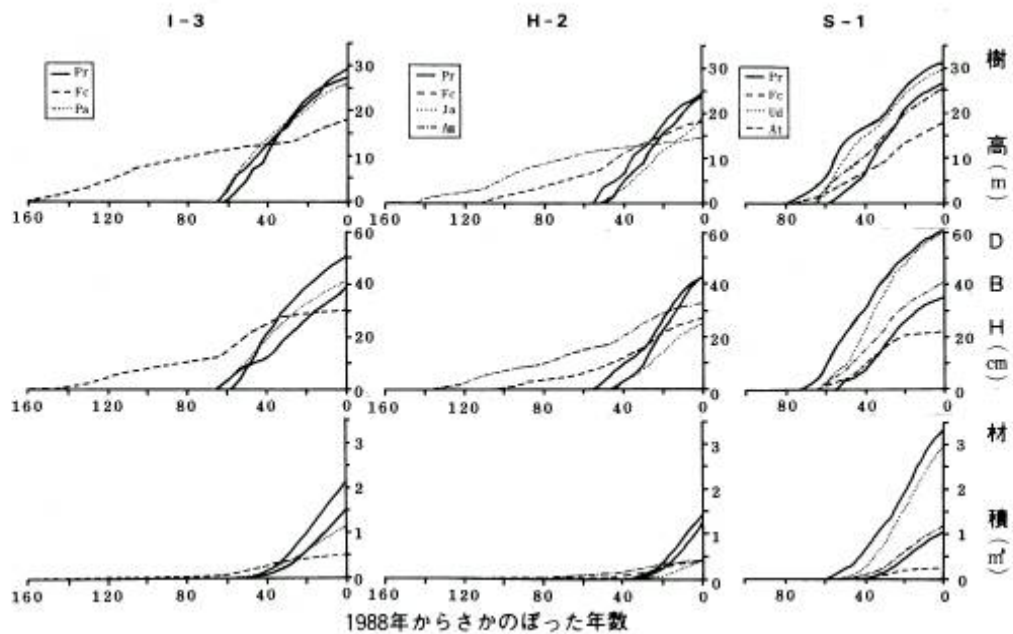


図-13 林分調査区 (I-3, H-2, S-1) の主要樹種の樹高, DBH および材積の変化
X軸の原点は1988年。

は同じであったが、生産量を表す材積の成長速度はサワグルミがキハダよりも大きかった。サワグルミとキハダが発生した60～65年前以降、ブナのDBH成長速度がそれ以前に比べて増加した。このことから、60～65年前に攪乱があり、それによってサワグルミやキハダが発生したことが推察される。

H-2では約140年前にイタヤカエデが、約110年前にブナが発生し、ゆっくりと成長した。その後、それらの樹高は50～60年前に発生したサワグルミやオニグルミにより追い越された。サワグルミの成長速度はオニグルミに優っているため、現在の樹高、DBH、材積はサワグルミの方がかなり大きかった。サワグルミが発生した50～60年前以降イタヤカエデとブナのDBH成長速度が以前と比べてやや増加した。したがって、サワグルミの発生には攪乱が関与していることが推察される。

S-1では約80年前から60年前にかけてサワグルミ、ブナ、トチノキ、ハルニレなどが順次発生した。詳しくみると、78年前に発生したサワグルミは樹高、DBH、材積とも現在では最大となっていた。75年前に発生したブナは樹高、DBH、材積ともその後更新した個体により追い越され、現在では最小となっていた。65年前に発生したトチノキは、それ以前に更新したブナの樹高、DBH、材積とも追い越したが、その後発生したハルニレに樹高、DBH、材積とも追い越され、またサワグルミに樹高を追い越された。64年前に発生したハルニレは図-14からわかるように樹高、DBH、材積ともに5個体中最大の成長速度を示しており、それ以前に発生したブナ、トチノキの樹高、DBH、材積ともに追い越した。58年前に発生したサワグルミは、樹高の平均成長量はハルニレに次いで大きいため、以前に発生したブナ、トチノキを追い越したが、DBH、材積についてはブナのそれを追い越すにとどまった。このように、ブナは他の調査区と同じく成長速度が遅かったが、それ以外ではハルニレが材積成長速度が最も速く、次いでサワグルミ、トチノキの順となっていた。

図-14には調査区別に発生年を原点とした樹高、DBH、材積の成長曲線を表した。樹高はハルニレ、サワグルミ、トチノキ、キハダの間では大きな違いはなく最も成長が速く、ついでオニグルミ、ブナ、イタヤカエデの順であった。DBHはハルニレが最も成長が速く、サワグルミは個体差があるがそれに

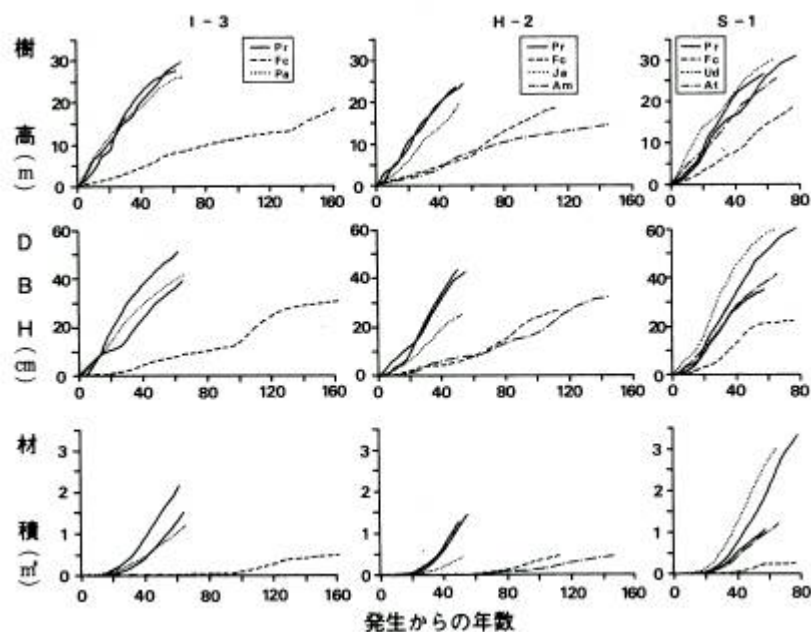


図-14 林分調査区 (I-3, H-2, S-1) の主要樹種の樹高、DBH および材積の変化
X軸の原点は書く個体の発生年。

次ぎ、ついでキハダ、トチノキ、オニグルミ、ブナ、イタヤカエデの順であった。材積はハルニレが最も成長が速く、次いでサワグルミ、トチノキ、キハダ、オニグルミ、ブナ、イタヤカエデの順であった。

以上のことから、サワグルミは溪畔林構成樹種の中でも、最も成長速度が速い樹種の一つであるといえる。

第5章 稚樹個体群の動態

1 方 法

大きなギャップが生じた場合に、多個体のサワグルミが発生し成長することが出来たことの原因として、4章で述べた成木に達するまでの成長特性に加えて、稚樹の段階での個体群動態の特性が考えられる。そこで、サワグルミ稚樹個体群の特徴を表す、発生、成長、生残がどのような環境（地形、土壌、照度）のもとで、どのように起こっているのかを、サワグルミと競合関係にある他種も含めながら調査した。調査は1984年から1991年にかけて行われた。なお、調査対象とした稚樹は樹高4m以下であったが、次に示すように調査目的に応じて稚樹のサイズの範囲は異なった。

はじめに、稚樹の分布と環境についての全体的な傾向を知るために、3・1節で示したサワグルミの優占する17の林分調査区に出現する高木樹種の稚樹（0.5m<高さ<2m）の個体数を数えた。

石崎川左股支流ネブサ沢の林分調査区の周辺において、稚樹個体数密度の異なる部分に11カ所の調査区を設けた（図-4）。そのうち7カ所（I-1'～4', 6'～8'：アポストロフィー記号は3・1節で示した林分調査区内に設定したことを示す）は土石流段丘や沖積錐（高位河床堆積地：用語は中村，1990による）上のサワグルミ林内（I-8'はケヤマハンノキ林）で、残りの4カ所（I-9～12）はサワグルミ林の林縁部に相当し、サワグルミやケヤマハンノキ稚樹の生育する低位河床堆積地（中村1990）であった。以下これら稚樹から成る調査区を稚樹調査区と呼ぶ。調査区面積は稚樹の生育する広がりに応じて、林内では各調査区ごとに1m²の小調査区をランダムに8ないし10カ所設け、林縁では1～4m²の調査区を1カ所ずつ設けた。

1987年9月に、各稚樹調査区に出現する2m以下のすべての木本の樹種と樹高を記録した。ただし、I-9の調査区では最大樹高が3m以下だったので調査区内の全木本について測定した。各調査区内に3～5個の試孔を掘り、各土層の厚さを測定した後、A層およびB層の土壌を5mmのふるいにかけて、5mm以上の腫を除いてから約100ccをビニール袋にサンプリングし持ち帰った。実験室で試料を110℃で24時間乾燥させたあと、絶乾土の重量に対する水重量の比（含水比）を求め、その後、絶乾土を700℃で1時間燃焼させ、絶乾土の重量に対する燃焼した有機物の重量の比（灼熱損量）を求めた。群落内の光環境については、1987年9月に各調査区の2mと0mの高さにおいて（I-9の調査区では3mと0m）、曇天時にTopcon デジタル照度計IM-3で照度を20点ずつ測定し、同時に測定した付近の開けた林道での照度に対する比率から相対照度（RI）を求めた。それぞれの環境測定値は調査区ごとに平均した。

サワグルミ林内では一般に稚樹の個体数が少ないが、I-2調査区では下層における個体数が多く（図-2, 3）、同一場所における継続したサワグルミ個体群維持の可陰庇を評価する重要な林分だと判断された。そこでこの20m×30mの調査区内をさらに2.5m×2.5mの96個のメッシュに分割し、1986年に詳細な調査を行った。8月に各メッシュ内で1個の試孔を掘り、各土層の厚さを測定した後、深さ5cmの土壌について前述と同様の方法で含水比、灼熱損量を測定した。また10月に曇天時に各メッシュで高さ2mでの照度を3点で測定し、前述の方法で相対照度を求めた。11月には樹高2～4mの稚樹の樹高、樹種、位置を記録した。これらの稚樹については、1991年秋に樹高と生残を調べた。

1986年11月には、上記の調査個体を含む樹高1~4mのサワグルミとオヒョウについて、それぞれ47本と36本を調査区全体からなるべく偏らないように選び、葉痕や芽鱗痕の位置により、1982年から1986年の5年間の主軸の伸長量を測定した。1991年秋には同一の個体について、同様の方法で1987年から1991年の5年間の主軸の伸長量を測定した。また、サワグルミとイタヤカエデの稚樹の成長を比較するために、1987年秋に、樹高2m以下の稚樹それぞれ9個体を選び、樹高と過去3年間の主軸の伸長量を測定した。

林縁の調査区ではサワグルミが優占する調査区(I-11; 1m×1m)とケヤマハンノキが優占する調査区(I-9; 2m×2m)を選び、1985年から1991年にかけて毎年秋に(1989年は除く)調査区内に出現したすべての木本個体(5.2m以下)の樹高を測定した。1985年秋には比較的大きな個体の樹齢を芽鱗痕や葉痕から測定した。

1991年6月には、稚樹調査区を設定したネブサ沢流域でサワグルミの実生の発芽が比較的多く見られた。林冠下(高位河床堆積地)と林縁(低位河床堆積地)に、それぞれ1m×2mの調査区を2カ所ずつ設定して、6月と10月に個体数を数えた。

サワグルミとサワグルミ林に混交することの多いトチノキの稚樹の成長速度を比較するためS-1の付近でS-1とほぼ類似した林相を示す林内(S-4)で1989年夏に調査を行った。サワグルミとトチノキの高さ2m以下の稚樹、それぞれ5本および6本の1987~1989年の3年間の主軸の伸長量を葉痕や芽鱗痕から測定し、さらに主軸の先端付近の相対照度を快晴時に10点測定し平均した。

また、サワグルミ、トチノキ、ケヤマハンノキの発芽後2生育期間の実生の成長パターン(ケヤマハンノキは1生育期間)を1991年に美唄市の北海道立林業試験場苗畑で、2年目には中川町の同試験場道北支場苗畑に移植して調査した。タネは発芽前年の秋に播種し、発芽後、全個体の樹高を1~2ヵ月おきに測定した。

2 結果と考察

(1) 稚樹の出現パターンと生育環境

表-4にサワグルミ林17調査区における主要樹種の胸高断面積合計当たりの稚樹の個体数を表した。サワグルミ、ハルニレ、キハダおよびオニグルミは胸高断面積合計に対する稚樹の個体数の割合は小さかった。ケヤマハンノキは稚樹はまったく出現しなかった。イタヤカエデ、オヒョウ、ブナおよびトチノキでは逆に個体数の割合が大きかった。

図-4に石崎川支流ネブサ沢の地形と林分調査区(I-1~I-8)やその周辺に設けた稚樹調査区(I-1'~4', 6'~8', 9~12)の位置を示した。表-5に稚樹調査区の土壤環境および相対照度の測定値の平均値を示した。サワグルミ林縁(低位河床堆積地)では林内(高位河床堆積地)に比べて土壤含水率が小さく、灼熱損量が小さく、A層の厚さが薄かった。これらの違いは林縁は水流に近く頻繁に氾濫の影響を受けるため、土壤が未熟で径5mm以下の腫が多いことに起因していると考えられる。高さ2mでの相対照度は林縁では群落の上面の値であるためサワグルミ林内での値に比べて大きかったが、サワグルミ林内と同じ程度の照度(11%)の場所もあった。このように、林縁は面積が狭く、周囲をサワグルミ林に囲まれているため、群落上面での照度も全天照度よりはかなり低かった。地表面での相対照度は林内、林縁の間で差はなかった。

表-6に主要な樹種について稚樹調査区ごとの個体数密度と調査区内の総稚樹個体数に対する百分率(相対密度)を表した。サワグルミ、イタヤカエデ、アオダモ、ハウチワカエデは林内と林縁に出現したが、サワグルミは林縁で個体数密度、相対密度とも高かったが、林内では林冠で優占するにもかかわらず、7カ所中5カ所では1個体も出現しなかった。イタヤカエデの相対密度は林縁より林内において

表-5 ネブサ沢沿いの林内および林縁の稚樹調査区 11 ヲ所における環境条件

調査区	立地	厚さ (cm)	含水比 (%)		灼熱損量 (%)		相対照度 (%)	
		A層**	A層**	B層**	A層**	B層*	2m**	0m
I-8'	林内	3.3	59.3	20.2	12.7	6.9	10.2	7.5
I-7'	林内	2.8	36.3	29.7	17.5	7.6	6.7	4.0
I-6'	林内	4.6	76.1	47.8	29.0	8.7	11.6	11.8
I-2'	林内	5.4	93.8	13.8	40.1	5.9	9.5	5.8
I-4'	林内	3.8	31.3	22.7	23.6	6.3	9.9	7.0
I-3'	林内	2.2	60.9	32.1	25.5	8.3	5.5	5.1
I-1'	林内	5.0	146.4	32.8	32.3	7.7	16.6	9.2
I-9	林縁	1.0	39.5	15.4	18.3	5.6	56.7§	5.9
I-10	林縁	1.0	17.8	13.6	13.4	6.3	11.2	4.4
I-11	林縁	1.0	19.4	12.2	14.6	5.5	25.2	10.4
I-12	林縁	1.0	20.3	14.9	24.4	6.6	11.6	7.3

§ : 高さ 3m での測定。

各種は反復測定間の平均値を表す。アスタリスクはt検定により林内と林縁間で有意差があったことを示す。

*, P<0.05 ; **, P<0.01。

表-6 表-5 と同様の 11 調査区における稚樹 (2m<樹高) 個体数密度

調査区	面積 (m ²)	立地	個体数 (／100 m ²)							合計
			Pr	Am	Fl	Aj	Ah	Ul	その他	
I-8'	10	林内	60(86)	10(14)	0	0	0	0	0	70(100)
I-7'	10	林内	0	10(100)	0	0	0	0	0	10(100)
I-6'	10	林内	0	50(71)	0	20(29)	0	0	0	70(100)
I-2'	10	林内	40(13)	60(20)	0	30(10)	0	80(27)	90(30)	300(100)
I-4'	10	林内	0	40(66)	0	10(17)	0	0	10(17)	60(100)
I-3'	10	林内	0	0	0	0	0	0	0	0
I-1'	8	林内	0	25(50)	13(26)	0	0	0	12(24)	50(100)
I-9*	4	林縁	1225(61)	225(11)	100(5)	0	275(14)	0	175(9)	2000(100)
I-10	4	林縁	2175(94)	50(2)	75(3)	25(1)	0	0	0	2325(100)
I-11	1	林縁	5500(87)	200(3)	300(5)	200(3)	0	0	100(2)	6300(100)
I-12	4	林縁	1150(78)	75(5)	50(3)	25(2)	125(9)	0	50(3)	1475(100)
合計			10150	745	538	310	400	80	587	12660

* : 3m 以下の稚樹について測定した。

括弧内の値は相対密度 (各調査区の総個体数密度に対する各種の個体数密度の百分率)

高かった。ケヤマハンノキは林縁のみに、またオヒョウは林内の 1 調査区のみ出現した。

I-2 の調査区内の 96 個のメッシュに出現した樹高 2~4m の稚樹の位置を図-15 に、また各メッシュ内における稚樹の個体数と、土壤環境および相対照度との相関係数を表-7 に示した。そ

他の樹種はタラノキ (*Aralia elata*), ミズキ (*Cornus controversa*), シナノキ (*Tilia japonica*) などであった。サワグルミの個体数と相対照度との間に弱い正の相関係数 ($r=0.26$, $P<0.01$) が認められた以外、稚樹の個体数と環境要因との間に有意な関係はみられなかった。

相対照度の等値線と稚樹の分布の関係をみると (図-15), サワグルミは相対照度が 25%以上のメッシュでは 49 個体, 25%未満のメッシュでは 16 個体と前者で多い傾向があったが ($\chi^2_1=5.9$; $P<0.05$),

表-7 林内調査区 (I-2) 内の 96 メッシュにおける環境条件と稚樹個体数の間の相関係数

樹種	個体数	含水比	灼熱損量	A層厚さ	高さ 2m での相対照度
サワグルミ	49	0.10	0.03	-0.00	0.26**
オヒョウ	43	-0.02	-0.19	0.00	-0.02
その他	20	-0.15	-0.09	0.07	-0.16

** , P<0.01

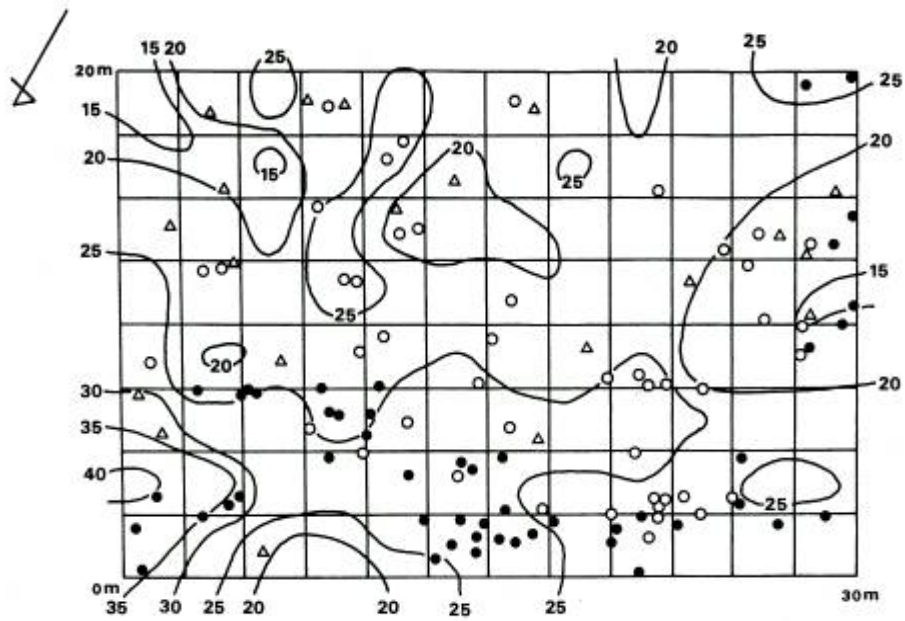


図-15 林分調査区 (I-2) における稚樹 (2m<樹高<4m) 位置と相対照度
 曲線は5%間隔の相対照度の等値線。黒丸はサワグルミ, 白丸はオヒョウ, 白三角はその他の樹種を示す。

オヒョウは前者では 24 個体, 後者では 21 個体と統計的に有意な差は認められなかった ($\chi^2_1=0.28$; NS)。稚樹の分布様式を $I\delta$ -面積曲線 (MORISHITA 1959) によって調べると (図-16), サワグルミは 2 m^2 と 9 m^2 程度の集中班をもち, この集中班が全体として集中した分布をしているのに対し, オヒョウは 5 m^2 程度の集中班を持ちこの集中班はランダムに分布していることが読みとれた。その他の樹種は 1.2 m^2 以下の面積では個体数が 1 または 0 となったので, $I\delta$ は 0 を示したが, それ以上の面積ではすべてランダム分布を示した。現地観察によると, サワグルミの集中班は小さな林冠ギャップの位置とよく一致していた。すなわち, サワグルミは明るい林冠ギャップに集中して分布するが, オヒョウは照度との分布相関は低く, 集中班はランダムに分布する傾向がみられた。

以上のことから, サワグルミ稚樹は林冠ギャップや林縁部などの光資源がやや多いところで個体数が多く, ケヤマハンノキはより光資源の多い林縁で個体数が多い, また, オヒョウやイタヤカエデは, 光資源が少ない閉鎖林下でも個体数が多いと結論出来る。

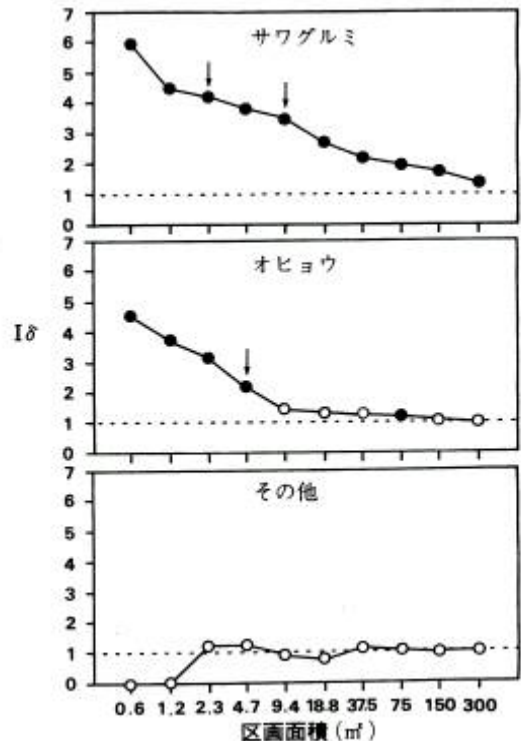


図-16 同様の稚樹の分布の $I\delta$ -面積曲線
 黒丸はランダム分布からの有意なずれを示す。(F 検定, $P<0.01$)。矢印は $I\delta(S)/I\delta(2S)$ -面積曲線における極大点。すなわちクランプサイズの平均あるいはモードを示す。

(2) 稚樹の成長

表-8 に I-2 において 1986 年に樹高が 2～4 m のサワグルミとオヒョウの林内稚樹について、5 年後の 1991 年まで生存した個体の樹高と DBH の成長量を表した。サワグルミはオヒョウに比べて樹高と DBH 成長量ともに有意に低かった。

また、同じ調査区におけるサワグルミとオヒョウの 1982 年から 1991 年までの 10 年間の主軸の年伸長量の年次変動を図-17 に示した。はじめの 4 年間は両者の間に有意な伸長量の違いはみられなかったが、その後の 5 年間はオヒョウがサワグルミに比べて有意に大きい伸長量を示した。主軸伸長量と樹高成長量の両方を調べた個体についての 1987 年から 1991 年までの 5 年間の伸長量に対する樹高成長量の割合は、サワグルミがオヒョウに比べて有意に小さかった (表-9)。これは、サワグルミでは被圧により頂枝が枯死し側枝が頂枝化する現象が多く起こり、伸長が樹高の増加につながらなかったためと思われる。

伸長量を調べたサワグルミの分布するメッシュとオヒョウの分布するメッシュにおける 1986 年 10 月の相対照度の平均値はそれぞれ 24.7% と 24.9% で有意な差はなかった。また、1986 年での樹高の平均値はサワグルミが 247cm, オヒョウが 242cm で有意な差はなかった。したがって、サワグルミとオヒョウの 2 種間の伸長量の違いは照度や樹高の違いによるものではなく、種の特性を反映したものと考えられる。

表-8 林内調査区 (I-2) における 1987 から 1991 年までに生存した稚樹 (2m < 1986 年秋の樹高 < 4m) の成長の平均値と標準偏差

樹種	個体数	成長	
		樹高*** (m)	DBH* (cm)
サワグルミ	33	0.04±0.04	0.41±0.37
オヒョウ	42	0.50±0.45	0.66±0.47

*** : P<0.01 ; * P<0.05 (2 種間の t 検定)

表-9 表-8 と同様の個体に関する 1987 年から 1991 年までの主軸の伸長量に対する樹高成長量の割合の平均値と標準偏差

割合 (樹高成長量/主軸の伸長量)	
サワグルミ	-0.10±0.94
オヒョウ	0.57±0.62

2 種の割合の間には有意差があった。(t 検定 ; P<0.01)

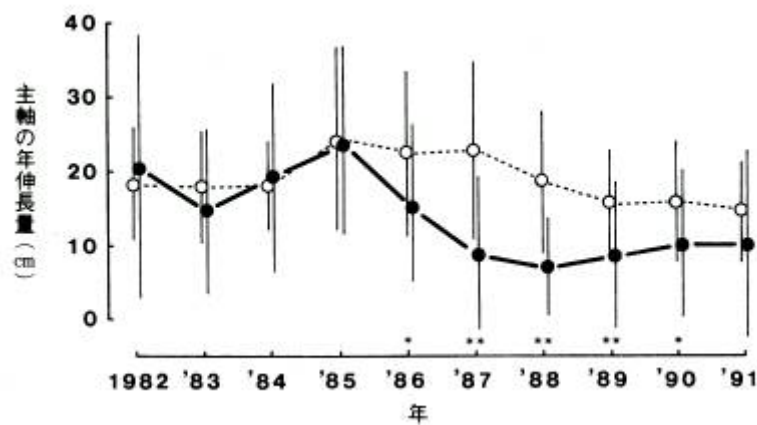


図-17 林分調査区 (I-2) における 10 年間のサワグルミ (47 個体) とオヒョウ (36 個体) の稚樹 (1m < 1986 年秋の樹高 < 4m) の年伸長量の推移

サワグルミの 1986 年秋の平均樹高は 247cm, オヒョウは 242cm であった。黒丸, 実線はサワグルミを, 白丸, 破線はオヒョウを, 縦線は標準偏差を示す。アスタリスクは 2 種の伸長量間に有意差があったことを示す。(t 検定 ; *, P<0.05 ; **, P<0.01)。

同調査区におけるサワグルミとイタヤカエデの 1987 年までの 3 年間の主軸の伸長量を比較すると (表-10), サワグルミの伸長量はイタヤカエデに比べて小さい傾向があった。調査個体の生育場所での照度のデータはないが, おおまかな傾向は表していると考えられる。

林縁のサワグルミが優占する調査区 (I-11) とケヤマハンノキが優先する調査区 (I-9) での樹高の頻度分布を図-18 に示した。サワグルミの優占する調査区 (I-11) ではサワグルミ, イタヤカエデ, アオダモなどが出現し, サワグルミの個体数の占める割合が多く, 特に上層は全てサワグルミが占めていた。1985 年から 1990 年にかけては全体的により大きい樹高クラスへと個体が移動し, 20cm 以下の個体数は顕著に減少したが, サワグルミが上層を占めるという傾向は変わらなかった。

ケヤマハンノキの優占する調査区 (I-9) においてはケヤマハンノキ, サワグルミ, イタヤカエデ, アオダモなどが出現し, そのうちサワグルミとケヤマハンノキの個体数が多く, 前者は下層を, 後者は上層を占めていた。1985 年から 1990 年にかけて, ケヤマハンノキはより大きい樹高クラスへと個体が顕著に移動したが, サワグルミでは大きい変化はみられなかった。

サワグルミの優占する調査区 (I-11) で 1985 年秋から 1991 年秋まで生存し続けた個体 (サワグルミ: 12 個体, アオダモ: 3, イタヤカエデ: 1, ブナ: 1) に関して, 同齡個体群ごとに樹高の変化を図-19 に示した。また, I-11 の調査区付近のサワグルミ (2 個体), アオダモ (2) について, さらにサワグルミの優占する I-10 の調査区付近のサワグルミ (9), イタヤカエデ (4) について同齡個体群ごとに主軸の伸長量をそれぞれ図-20 と図-21 に示した。

表-10 林内調査区 (I-2) における 1987 年からさかのぼった 3 年間のサワグルミとイタヤカエデ稚樹の主軸の伸長量の平均値と標準偏差

樹種	個体数	1986 年の樹高 (cm)	主軸の伸長量 (cm)
サワグルミ	9	116.9±25.4	26.5±15.8
イタヤカエデ	9	149.7±14.6	40.5±14.6

2 種の伸長量間にはやや有意差があった (0.05 < P < 0.1, t 検定)

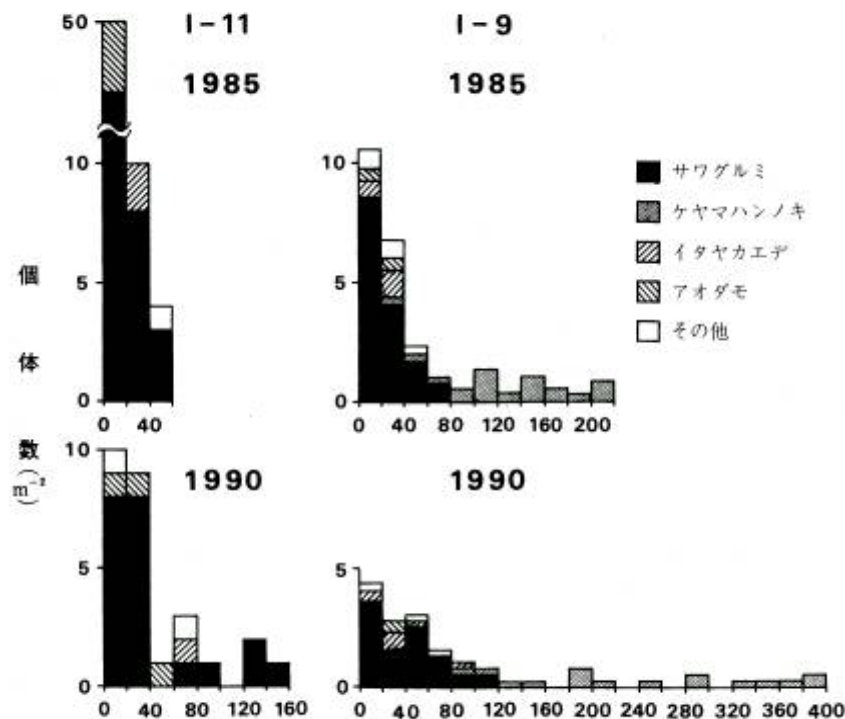


図-18 林縁の稚樹調査区 (I-11, サワグルミ優占; I-9, ケヤマハンノキ優占) における 1985 年と 1990 年の樹高頻度分布

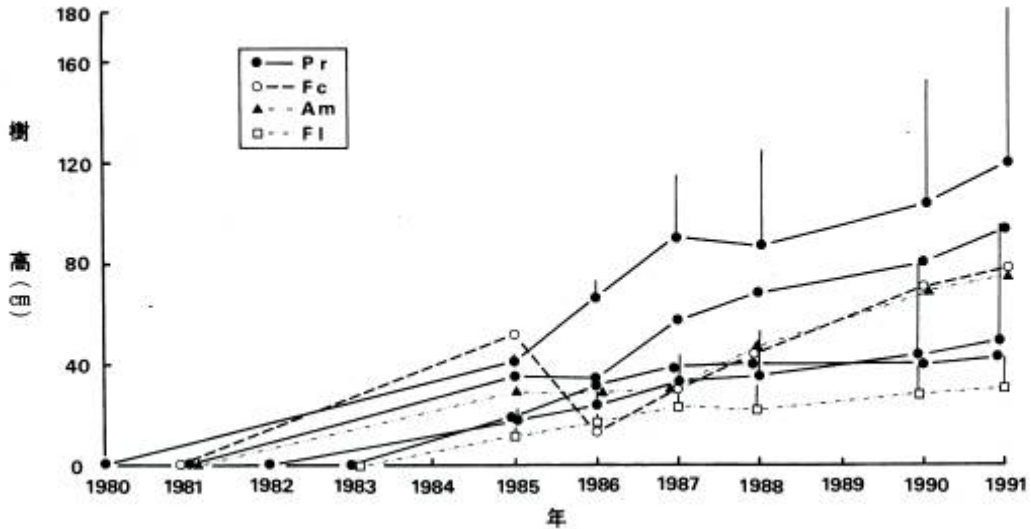


図-19 稚樹調査区 (I-11) における主要樹種のコホートの樹高の変化
1980年と1982年に発生したサワグルミならびにアオダモの線はそれぞれ3, 7, 3個体の
の平均値と標準偏差を, それ以外の線は1個体を表す。

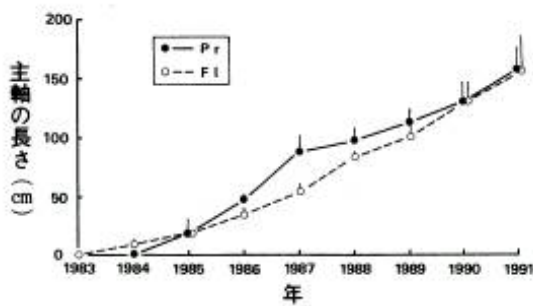


図-20 稚樹調査区 (I-11) 付近のサワグルミ (2 固体)
とアオダモ (2 固体) のコホートの主軸の長さ
の平均値 (標準偏差) の変化

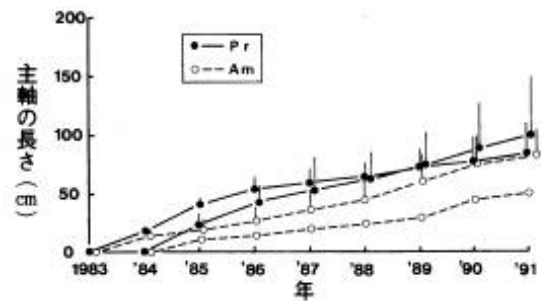


図-21 稚樹調査区 (I-10) 付近のサワグルミと
イタヤカエデのコホートの主軸の長さ
の変化

1983年と1984年に発生したサワグルミと1983年
に発生したイタヤカエデの線はそれぞれ3, 6, 3固
体の平均値と標準偏差を, それ以外の線は1固体を
表す。

ケヤマハンノキの優占する調査区 (I-9) において、最も古い1982年生の同齢個体 (サワグルミ: 12, ケヤマハンノキ: 13) に関して、同様に樹高の変化を図-22 に示した。サワグルミの優占する調査区 (I-10, 11) ではサワグルミはイタヤカエデとアオダモに比べてやや成長速度が速傾向がみられたが、統計的には有意な差はみられなかった。ケヤマハンノキの優占する調査区 (I-9) では最も古い同齢個体群は1982年生で、そのうちケヤマハンノキはサワグルミに比べて明らかに樹高成長速度が速かった。

S-1 調査区付近の閉鎖林下 (S-4) では、サワグルミとトチノキ稚樹の3年間の主軸の伸長量には大きな違いはみられなかった (表-11)。

表-11 閉鎖林冠下の S-4 調査区でのサワグルミとトチノキ
の1989年からさかのぼった3年間の主軸の伸長量

樹種	相対照度 (%)	固体数	伸長量 (cm)	幹の長さ (cm)
サワグルミ	1.0±0.3	5	26.7±15.3	70.2±24.4
トチノキ	1.6±1.0	6	20.3±7.0	52.2±10.4

2 種間に有意差はみられなかった。

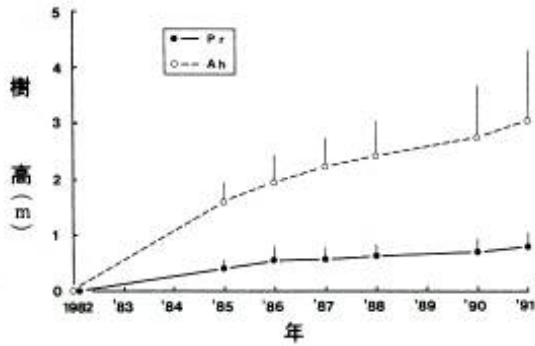


図-22 ケヤマハンノキ優占稚樹調査区 (I-9) おけるサワグルミ (13 固体) とケヤマハンノキ (12 固体) のコホートの樹高の平均値 (標準偏差) の変化

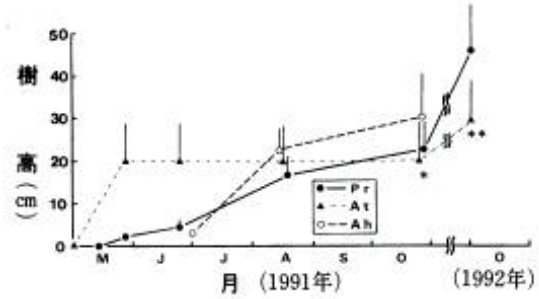


図-23 苗畑 (1991 年は美唄市の北海道立林業試験場, 1992 年は中川町の同試験場道北支場) におけるサワグルミ, トチノキ, ケヤマハンノキ実生の樹高の変化
アスタリスクは種間の樹高に有意差があったことを示す。(t 検定, *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$).

苗畑で発生した実生の樹高成長パターンをみると(図-23),トチノキは初期に急激に樹高を増加させ、その後一定で推移するのに対し、サワグルミは生育期間中徐々に樹高を増加させた。2 生育期終了時点ではサワグルミの樹高がトチノキに比べて有意に高くなった。ケヤマハンノキは、樹高の増加を開始する時期が最も遅かったが、その後急激に樹高を増加させ、1 生育期終了時点では最も樹高が大きくなった。

以上のことから、照度が高い場所ではサワグルミの成長速度はケヤマハンノキより遅かったが、トチノキよりも速かった。一方、照度が低い場所では、サワグルミの成長速度はオヒョウよりも遅いと結論できる。それに対し、サワグルミとイタヤカエデ、アオダモとの成長速度の違いは明瞭でなかった。

(3) 稚樹の発生

サワグルミが優占する調査区 (I-11) では、調査期間中に新たに発生した稚樹個体数は種子生産の豊凶を反映して年次変動が大きかったが、5 年間の累積発生数はサワグルミがそれ以外の種に比べて圧倒的に多かった(表-12)。ケヤマハンノキが優占する調査区 (I-9) でも稚樹の累積発生数はサワグルミがそれ以外の種に比べて多く、優占種であるケヤマハンノキの発生がみられないのが特徴的であった。

サワグルミの優占する調査区 (I-11) の群落上面 (2 m) での相対照度は 25.2%であるのに対し、ケヤマハンノキの優占する調査区 (I-9) の群落上面 (3 m) での相対照度は 56.7%であった(表-5)。これらの照度値は群落成立以前の地表面での照度を反映していると推察されることから、ケヤマハンノキが林縁で発生するには照度がかなり高いことが必要条件だと考えられる。

以上のことから、ケヤマハンノキは、低照度下(葉層下)では新たな稚樹の発生がないが、サワグルミは低照度下でも稚樹が連続的に発生すると結論できる。

(4) 稚樹の生残

林縁でサワグルミが優占する調査区

表-12 林縁のサワグルミ優占調査区 (I-11, 1 m²) とケヤマハンノキ優占調査区 (I-9, 4 m²) における 5 年間の主要樹種の実生の発生数

調査区	優占種	年度	Pr	Am	Fl	Ah	その他
I-11	サワグルミ	1986	110	1	1	0	0
		1987	0	0	0	0	2
		1988	5	0	0	0	0
		1990	0	0	0	0	0
		1991	0	0	0	0	0
		合計	115	1	1	0	2
I-9	ケヤマハンノキ	1986	0	0	0	0	0
		1987	3	2	0	0	1
		1988	11	0	0	0	0
		1990	0	0	0	0	0
		1991	0	7	1	0	1
		合計	14	9	1	0	2

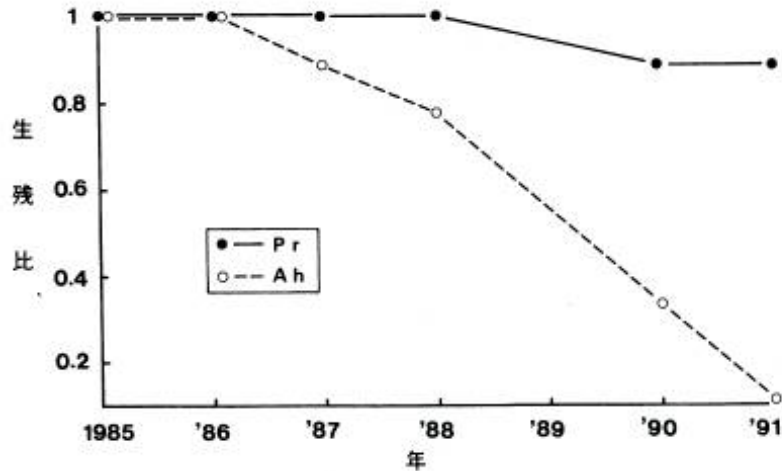


図-24 ケヤマハンノキ優占稚樹調査区 (I-9) における下層 (40cm<1985 年秋の樹高<120cm) のサワグルミ (9 固体) とケヤマハンノキ (11 固体) 稚樹の生残曲線
1991 年の 2 種間の生残比には有意差があった (χ^2 検定, $P<0.05$)。

表-13 1991 年におけるネブサ沢沿いのサワグルミ当年生実生の立地別の生残比

立地	7 月	10 月	生残比
林内-1	35	6	0.18a
林内-2	25	6	0.24ab
林縁-1	41	25	0.61 bc
林縁-2	65	43	0.66 c

同じアルファベットを付した比間には有意差はなかった ($P<0.05$, χ^2 検定)。

表-14 林内調査区 (I-2) における 1986 年から 1991 年までの 5 年間の稚樹 (2m<1986 年秋の樹高<4m) の生残比

樹種	固体数		生残比 (1991/1986)
	1986	1991	
サワグルミ	49	33	0.673
オヒョウ	43	42	0.977

2 種間の比には有意差はなかった ($0.1<P<0.2$, χ^2 検定)。

(I-11) では、1985 年の時点で確認された個体のうち 1991 年まで生残していた個体の割合は種間で有意な違いはみられなかった。ケヤマハンノキが優占する調査区 (I-9) でも、1985 年に生存していた個体のうち 1991 年にも生存していた個体の割合は種間で有意な差はみられなかった。しかし、群落の中層部分を樹高 40~120cm とし、1985 年に中層を占めていたサワグルミとケヤマハンノキの個体 (図-18) について 1991 年までの生残数の変化をみると、サワグルミの生残比はケヤマハンノキに比べて大きかった (図-24)。

林冠下 (I-2) では、サワグルミ稚樹の生残比は、オヒョウに比べて低い傾向を示した (表-14)。

サワグルミ当年生実生の生残比は林内に比べて林縁では高かった (表-13)。

以上のことから、サワグルミの生残比は高照度下では低照度下に比べて高く、低照度下ではオヒョウに比べて低かったが、ケヤマハンノキに比べると高いと結論できる。

第 6 章 総合討論

個体群がある場所で成立している要因は、第一にそれを成立せしめる静的な立地環境要因や動的な攪乱、種間関係、すなわち外的な要因があり、第二にその種の生態的性質、すなわち内的な要因があると考えた。そこで、サワグルミの個体群の成立維持機構をその二つの要因から論議する。

1 立地環境と林分構造

サワグルミ林の成立場所は、本調査地では主に沢沿いの土石流段丘、洪水段丘、沖積錐、崖錐であった。これに加えて、サワグルミ林はこれまでの研究 (館脇ほか 1961, KASHIMURA et al. 1965, SAITO

1971) から、湖畔、山腹緩斜面、凹地などにおいても成立していることが明らかになっている。土壌はヤチダモ林より排水が良好でブナ林よりも湿性の弱湿性～湿性褐色森林土であり (KASHIMURA et al. 1965, 大政 1951), 本調査地でも土壌断面図 (図-7) や地形断面図 (図-8) から同様の土壌条件であると考えられる。

これらの立地におけるサワグルミ林の林齢は、その上部の平衡斜面に位置するブナ林の林齢と比べて低かった (図-6)。さらに、土壌断面からみてサワグルミ林では、頻繁な土壌の堆積が起こったが、ブナ林では H-5 調査区を除いては起こらなかった (図-7)。H-5 調査区でも下部のサワグルミ林 (H-1~4) に比べると林齢が高く、しかも樹齢の幅が大きかった (図-6)。したがって、サワグルミ林はブナ林に比べて林冠の破壊を引き起こすような攪乱の面積が大きい所に成立し、たと結論づけられ、その攪乱は洪水、土石流、土砂崩れなどであると推察される。

しかし、同じサワグルミ林の間でも攪乱の履歴に違いがみられた。調査区全体の林冠木が倒壊するような大面積・強度の攪乱が一度に発生するとサワグルミの占める割合が高く、逆に調査区の一部を破壊するような小面積・強度の攪乱が断続的に発生するとサワグルミの占める割合が低く、トチノキ、ハルニレ、ブナ、ヤチダモなどの割合が高くなる傾向がみられた。さらに、この傾向は成立地形ともある程度関係を示した。すなわち、土石流段丘では、前者のサワグルミ優占林が成立していることが多かった。

攪乱の面積や強度が大きいと、面積が大きく光資源が多い均質な環境が一度に提供される。したがって、その環境に最も適応し、攪乱発生に種子散布のタイミングがうまく合った種がその場を占めると考えられる。光資源が多い場所では競争が激しく、早く定着した種の得られる資源量が遅く定着した種よりもかなり大きい (CANHAM & MARKS 1985) ため、その場所を占める種数は少なくなる。さらに、そこに種子を散布できる種は限られてくることから、その場所を占める種数は少なくなる (CONNELL 1978)。サワグルミの優占は、そういった要因で生じたと思われる。一方、面積や強度の小さい攪乱が間欠的に生じた場合には、光資源の乏しいギャップや鉍質土壌の露出した地表面が形成され、ギャップ間で異質の環境が提供される。したがって、ギャップによって定着する樹種が異なる可能性が考えられる。さらに、光資源が少なく競争が緩やかであることと、ギャップへの種子散布が可能な種も多いことから、その場所を占める種数が多くなると推察される (CANHAM & MARKS 1985, CONNELL 1978, HARA 1985)。ギャップの大きさによって散布方法の異なる種子が散布されるという報告もある (SCHUPP et al. 1989)。種数が林分によって異なったことの理由としては、土壌の物理化学性などの環境要因や調査区周囲の母樹の種数も考えられるが、現段階では有効なデータがないため、これらについて言及することはできない。

また、階層ごとの個体数の出現パターン (表-3) から、サワグルミの林冠木の個体数に対する中・下層木の個体数の割合はイタヤカエデ、オヒョウ、トチノキ、ブナなどに比べて少ない傾向にあった。下層木の樹齢は明らかに上層木に比べると小さかったが、イタヤカエデ、オヒョウ、ブナの中層木の一部はサワグルミ上層木と同じかそれ以上の樹齢を持つ場合もあった。調査林分には顕著なギャップはほとんど見られなかったため、中・下層木はほぼ上層木の林冠下にあった。したがって、中・下層木が相対的に多いイタヤカエデ、オヒョウ、トチノキ、ブナの4種は林内での生育に適した性質を持っており、今後大きな攪乱がない状態が継続した場合には、上層でのこれらの種の割合が増加することが推察される。従来、森林動態についての多くの研究で、後継樹の個体数がその後の土層の占有率を決めるとされてきたが、後継樹の段階での生残率、成長などを考慮しなければ、個体数のみでそれを論ずることはできない (CONNELL 1978, WHITE 1979)。サワグルミ林主要構成種の個体群のデモグラフィについて

は詳しく次節で論ずる。

また、林冠木の樹高成長ではイタヤカエデ、ブナなどが早い時期に発生しているにもかかわらず、サワグルミ、ハルニレ、トチノキ、キハダなどに樹高を追い越された（図-13）。I-3、H-2では後者のグループが一斉に発生していることから、後者のグループの発生時には、攪乱が関与していると考えられる。よって、前者のグループの個体を被圧する個体はなかったと推定される。したがって、イタヤカエデとブナの成長速度の遅さは、照度が低いためではなく、非先駆性（SWAINE&WHITMORE 1988）を持つことによると結論することができる。しかし、サワグルミとしばしば混生がみられたトチノキ、ハルニレ、キハダの間では林冠木の樹高成長に大きな違いはみられなかった（図-13, 14）。したがって、攪乱の面積が小さいことによりハルニレやトチノキが林冠に達するのは、種子の散布や発芽、定着、初期成長などの樹種特性が関与していると考えられる。

以上のことから、サワグルミ林の静的かつ外的な成立要因は湿性で、排水の良好な土壌環境であると結論できる。これに加えて動的要因としては攪乱が挙げられる。すなわち、サワグルミは攪乱により開放地が生じた場合には一斉更新が可能であり、その後、林を形成した後、大規模な攪乱が生じず、単木、あるいは少数の林冠木の倒木のような小規模な攪乱が生じた場合には他の樹種の混交割合が高くなるという可能性が示唆される。CONNELL（1978）は、群集の種多様性は攪乱の規模が大きい場合は種子散布可能な種が少ないため小さく、攪乱の規模が小さい場合は self-replacement が可能な種が優占するために小さくなり、攪乱の規模が中程度の場合に最も大きくなるという「中程度攪乱仮説」を提唱した。本研究結果はこの仮説を良く支持するものであるが、攪乱規模が小さく、種の多様性が小さくなる現象はサワグルミ林に関係した立地ではみられなかった。これは、サワグルミ林の成立地が攪乱頻度が高いため、self-replacing な種が優占する前に林分が破壊され、元の状態に引き戻されるためであると考えられる。また、HARA（1985）はブナ林におけるギャップ形成はギャップ依存種の存在を可能にすることにより種多様性を高めるのに役立っているとしている。サワグルミ林の成立地では前述のように攪乱頻度が高いことから、ブナ林のような種多様性の低い極相林は形成されないため、むしろ小面積の攪乱、すなわち少数の林冠木の倒壊によるギャップ形成や表土の移動が大面積の攪乱により生じた林の種多様性を高めるのに役立っているといえる（H-2, S-1）。

2 主要樹種の発生、成長、生残特性と環境要因

サワグルミ林の成立維持機構を知るためにはそれを構成する種の生態的性質すなわち分布、発生、成長、死亡などの個体群動態のパターンと環境要因との関係について検討する必要がある。個体群は一般に発達初期には死亡率が高く、その後は低い状態で推移する（HARPER 1977）。したがって、個体群の維持機構を知るための一つとして、その発達初期の個体群の動態を知ることは重要であることから、これについて多くの研究が行われている（NAKASHIZUKA 1983, KANAZAWA 1982, 山本・堤 1985, 1987, 陶山・中村 1988; 市河・小見山 1988）。それらの研究と比較しながら、高木をも含めてサワグルミ林を構成する主要な種の耐陰性や先駆性について考察する。なお、ここでは耐陰性を光資源の少ない環境において、相対的に成長速度・生残率の高い性質（SWAINE&WHITMORE 1988, BAZZAZ 1979）と定義する。

サワグルミはすべての林分調査区を通じてみると、他種に比べて林分の上層では個体数が多いが、中・下層では個体数が少ないという傾向が強く（表-3）、さらに胸高断面積合計当たりの稚樹個体数も少なかった（表-4）。サワグルミ稚樹の個体数は光資源が多く、土壌の未熟な林縁（低位河床堆積地）やサワグルミ林の林冠ギャップ下において多く、その逆の環境を示す林内（高位河床堆積地）では少ない傾向にあった（表-5, 6, 7, 図-15, 16）。これらの原因の一つとして、林内では、林縁に比べて発芽後の

死亡率が高かった（表-13）ことが挙げられる。このような更新初期の死亡原因について、他の種では次のような報告がある。

アカマツ (*Pinus densiflora*) やミズナラは林内において発芽後の当年ないし5年以内に照度不足や動物、昆虫による食害、病気などにより消失した (KANAZAWA 1982, 陶山・中村 1988)。食害や病害は照度不足で実生、稚樹の生育状態が不良なため、致命的になり易いのであろう。特に病害は林冠下のような照度や気温が低く、湿った、腐植の多い土壌で多く発生し、稚樹は発芽後1～2週間の組織が未発達な段階で多く死亡するが、林冠ギャップのような明るいところでは病害による死亡が少ないことが知られている (倉田 1979, AUGSPURGER 1984)。また、腐植層に生息する暗色雪腐病菌が、多くの北海道内の落葉広葉樹の種子の発芽率を低下させるという報告もある (遠藤ほか 1986)。ヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*) について調べた例では、相対照度が10～30%で土壌を攪乱したところで最も発芽数が多く、照度がそれ以下で土壌を攪乱しなかったところでは発芽数が少なかった (山本・堤 1985)。サワグルミについても低照度、多腐植条件下での低い生育密度や高い死亡率は、照度不足や病害に起因する可能性が十分に考えられる。

小ギャップの生じた林内のサワグルミ稚樹はオビョウやイタヤカエデ稚樹よりも成長速度や生残比が低かった (表-8, 10, 14) ことから、大きな攪乱が生じなければ、サワグルミが減少し、オビョウやイタヤカエデの樹高がより高くなり、林冠のサワグルミが死亡した後はオビョウやイタヤカエデの占める割合が高くなると推察される。

ブナ林ではギャップ形成後に発生したブナ稚樹は、徐々に成長が遅くなっている例が示されている (NAKASHIZUKA 1983)。また、皆伐後に天然更新したブナは年々樹高成長量を増加させたが、母樹を残したところでは年々樹高成長量は減少した (柳谷・金 1980)。林内の生育条件は時間の経過とともに攪乱発生時に比べて、ギャップの閉鎖や稚樹間の競争などにより悪化している可能性がある。シラビソ (*Abies veitchii*) とオオシラビソ (*Abies mariesii*) では明るい林縁では稚樹の初期成長量はシラビソがオオシラビソよりも大きかったが、暗い林内では初期成長、生残率ともにオオシラビソがシラビソよりも大きかったため、樹高が30cm以上に成長した段階ではオオシラビソの個体数が多くなった (KOHYAMA 1984)。また、林冠破壊後10数年を経過したシラビソとオオシラビソの前生樹の成長は両種とも個体差が大きくなっており、シラビソの成長は特に林冠の破壊や隣接木との影響に敏感であった (KIMURA et al. 1986)。このように同所的に発生した稚樹が耐陰性の違いにより成長量や生残数に差が出てくる現象は他の樹種でもみられる一般的な現象であった。

林縁のサワグルミとケヤマハンノキの同齢個体間 (I-9) ではサワグルミの成長がケヤマハンノキより小さかった (図-22) が、被圧された群落下層を占める個体間ではサワグルミの生残率はケヤマハンノキよりも大きかった (図-24)。さらに、林分の下層ではサワグルミの生育がある程度みられたのに対し、ケヤマハンノキは生育がみられなかった (表-3)。したがって、サワグルミの耐陰性はケヤマハンノキよりも高いと言える。サワグルミの果実は翼を有する (林 1969) 風散布型で、種子重は109mg (清和・菊沢 1989) とサワグルミ林構成種の中ではやや重い方であった。苗畑 (相対照度100%) での当年生実生の樹高成長パターンからは、ケヤマハンノキと、トチノキの中間的パターンを示した (図-23)。

以上のことから、サワグルミは照度の高い場所 (明るい林縁、開放地) では、照度の低い場所に比べて発生数、成長速度、生残率が高いものの、ケヤマハンノキより成長速度が低く、一方、照度の低い場所 (閉鎖林冠下) では、オビョウより成長速度や生残率が低かった。つまり、サワグルミはその中程度の照度を持つギャップで、より軽い種子を持つケヤマハンノキやオビョウなどに比べて母樹が近くにある場合に、稚樹が定着し、それらの樹種よりも成長速度や生残率の高い状態が実現されるものと推察さ

れる。

ケヤマハンノキは林分の下層では個体の生育がみられなかった(表-3)が、I-1 調査区では樹齢が 60 ~70 年生のサワグルミに混じって沖積錐上に 50 年生の樹高 27m の林冠個体も見られた。稚樹も林内では生育がみられず、一部の照度の高い林縁(低位堆積地)で優占したが、そのような場所でも新しく稚樹が発生するのはみられなかった(表-12)。種子重は 0.52mg (清和・菊沢 1989) とサワグルミ林構成種中最も軽く、苗畑での成長パターンは生育期間中樹高成長を続け、サワグルミやトチノキより高い樹高を達成した。以上より、ケヤマハンノキは林内のリターが堆積した、暗い環境では実生が発生することができず、新たに生じた開放地に種子を散布し、その場所を占拠するのに適していると考えられる。ケヤマハンノキは強光利用型の光合成特性を持つことが指摘されている(小池 1985)。

オヒョウはすべての林分調査区の下層での個体数が中・上層に比べて圧倒的に多かった(表-3)。稚樹の調査でも他の樹種に比べて光資源の少ない林内に多く、林縁には分布していなかった(表-4, 表-5, 表-6)。ただし、調査区域内(I-2)での観察からは母樹が確認できなかったことから、タネの散布場所が限られていた可能性もあり、林縁の低位河床堆積地で多く更新している例もある(鈴木和次郎 私信)ことから、林縁にも分布が可能であると考えられる。林内ではサワグルミに比べて成長速度、生残率ともに高かった(表-8, 表-14, 図-17)。以上より、オヒョウは耐陰性が高く、林内での生育に適した性質を持つと言える。オヒョウの光合成特性は稚樹段階では弱光利用型であることが知られている(小池 1986)。しかし、オヒョウは翼果を持ち(林 1969)、種子重は 31mg (久保田 1979) とケヤマハンノキに次いで軽く、耐陰性の高さとは一見矛盾する種子形態を持つことは興味深い。オヒョウは照度の低い林内ではあるが、洪水や土砂の移動などにより林床が攪乱された場所での定着に適しているのかも知れない。

トチノキは全ての林分調査区を通じてはサワグルミに比べると中・下層に偏った階層出現パターンを示した(表-3)。さらに、トチノキ稚樹の成木の胸高断面積合計当たりの個体数がサワグルミのそれよりも多かった(表-4)。一方、林冠木の樹高成長はトチノキはサワグルミとほぼ同様の速度を示した(図-14)。また、林内稚樹の主軸の伸長量もトチノキとサワグルミの間に大きな差は見られなかった(表-11)。しかし、苗畑での実生の樹高成長量はトチノキはサワグルミに比べて、小さかった(図-23)。種子重が 9820mg (清和・菊沢 1989) とサワグルミ林構成種の中で最も重く、発芽直後急激に成長し、その後成長を休止するという成長パターンは攪乱の少ない閉鎖林冠下や小ギャップ下などの環境で定着するために適している(SALISBURY 1942, 清和・菊沢 1989)。以上より、トチノキの耐陰性はサワグルミよりやや高い傾向が見られる程度で、むしろトチノキは照度が低くリターの堆積した林床では、種子サイズが大きく初期に急激な樹高成長を行い生残率を高めることができるため、林内での更新に適した性質を持っていると考えられる。その結果として中・下層木や稚樹の個体数比がサワグルミより多くなっていると考えられる。

イタヤカエデは全林分調査区を通じてはオヒョウと同様に個体のほとんどが下層で生育していた(表-3)。さらに、成木の胸高断面積合計当たりの林内稚樹個体数もサワグルミに比べて多く(表-4)、林内での相対密度が林縁よりも高かった(表-6)。一方、林冠木の成長はサワグルミより遅かった(図-14)が、林内稚樹の成長速度(表-10)はサワグルミより高かった。以上より、イタヤカエデはサワグルミより耐陰性が高く、林内での生育に適した種であると考えられる。イタヤカエデは光-光合成速度の関係からも弱光利用型の種として知られている(小池 1985, 1986)。イタヤカエデは翼果を持つが(林 1969)、種子重は 166mg (清和・菊沢 1989) とサワグルミと類似した値であった。

ブナはしばしばサワグルミ林の林冠に混生したが、上・中層に比べて下層で個体数が多く(表-3)、

胸高断面積合計に対する稚樹個体数の比が多かった(表-4)。林冠木の成長はサワグルミより遅かった(図-14)。ブナは、イタヤカエデと同様に光-光合成速度の関係から、弱光利用型の樹種として知られている(小池 1985, 1986)。種子重は 1351mg (公立林業試験研究機関共同研究グループ 1983) と重かったことも考え併せると、ブナは耐陰性が高く、極相林を構成するのに適した種であると言える。

ハルニレは上・中層での個体数が下層に比べて多く(表-3)、胸高断面積合計に対する稚樹個体数の比が小さい(表-4)というサワグルミに似た階層出現パターンを示した。林冠木の樹高成長はサワグルミと同様のパターンを示した(図-14)。光-光合成速度の関係からは、強光も弱光も利用できる全光利用型の種である(小池 1985)。オヒョウと同様に翼果をもつが(林 1969)、種子重は 11.9mg (久保田 1979) とより軽かった。したがって、ハルニレはオヒョウよりも攪乱を受けた場所を占める能力が高いと考えることができる。

キハダは上・中層での個体数が下層に比べて多く(表-3)、胸高断面積合計に対する稚樹個体数の比が小さい(表-4)というサワグルミに似た階層出現パターンを示した。林冠木の樹高成長もサワグルミと同様のパターンを示した(図-14)。光-光合成速度の関係からは、強光利用型の種とされている(小池 1985, 1986)。種子重は 9.3mg であるが、散布は鳥による(ネチャエフ 1970)。かき起こし後の開放地に稚樹が多量に発生することがある(豊田ほか 1973, 佐藤 1993)が、カンバ類よりも成長速度が小さい(菊地 1990, 佐藤 1993)ため成林するケースは少ない。

オニグルミは上・中層での個体数が下層に比べて多く(表-3)、胸高断面積合計に対する稚樹個体数の比が小さい(表-4)というサワグルミに似た階層出現パターンを示した。林冠木の樹高成長速度はサワグルミより小さかった(図-14)。光-光合成速度の関係からは、強光または全光利用型の種とされている(小池 1985, 1986)。種子重は 6960mg (清和・菊沢 1989) とトチノキについて重く、低照度下でも発芽当年の樹高成長が大きい。稚樹や下層個体数が少なかったのは、光合成特性やげっ歯類による核果の持ち去り(宮木 1988)が関係している可能性がある。

以上をまとめ、サワグルミ林構成種間のデモグラフィ特性を照度条件ごとに比較すると表-15 のとおりとなる。サワグルミは、閉鎖林冠下のような暗い場所では発生数はケヤマハンノキよりも多く、成長速度はオヒョウやイタヤカエデよりも遅く、生残率はケヤマハンノキよりも高いが、オヒョウよりも低かった。また、大ギャップ、開けた林縁部や開放地のような明るい場所では成長速度はケヤマハンノキよりも遅いが、トチノキ、イタヤカエデあるいはオニグルミよりも速く、ハルニレやキハダと同等であった。

以上のことから、ケヤマハンノキは先駆樹種でオヒョウ、イタヤカエデ、トチノキは遷移後期種であると考えられ、サワグルミ、ハルニレ、キハダ、オニグルミはその中間のギャップ依存種であると考えられる。

表-15 異なる光条件下での主要構成樹種のデモグラフィの比較の要約

デモグラフィ パラメーター	光条件	
	閉鎖林冠下	開放地 大ギャップ
発 生	サワグルミ ∨	
	ケヤマハンノキ	
成 長	オヒョウ	ケヤマハンノキ
	イタヤカエデ	∨
	∨	サワグルミ
	サワグルミ	ハルニレ
		キハダ
		∨ トチノキ イタヤカエデ ブナ オニグルミ
生 残	オヒョウ	
	∨	
	サワグルミ	
	∨	
	ケヤマハンノキ	

3 サワグルミ林の成立・維持機構とそれに果たす攪乱の役割

前節で論じた林分構造と各種のデモグラフィック特性からサワグルミ林の成立・維持機構について考察する。

はじめに、サワグルミ林の成立機構について論ずる。攪乱により河床堆積地が裸地化した場合の初期状態は、多くの同齢の林分調査区や石崎川支流ネブサ沢沿いの林縁部の稚樹調査区 1-10~12 に見られるようにケヤマハンノキが混生することはあまりなく、主にサワグルミが発生するが多かったと考えられる。ただし、林分調査区 D-1, 1-8 ならびに稚樹調査区 I-9 ではケヤマハンノキとサワグルミが混生しており、両者がほぼ同時に発生したと考えられる。ケヤマハンノキは寿命が 100 年前後とされているので、ケヤマハンノキの混生がみられないサワグルミ林において、サワグルミと同時に発生し成林した後、枯死したとは考えられない。したがって、ケヤマハンノキは更新当初に定着できなかったと考えるのが妥当であろう。

一般にケヤマハンノキ、ヤナギ類、ドロノキなどの耐陰性の低い樹種は、攪乱の面積が大きく頻度の高いような河川の中・下流部や、攪乱の規模は小さいが頻度が高く河幅の広い上流部の氾濫原を占めている（館脇ほか 1955, KIKUSHI 1968, 山中 1980）。本調査地は河幅が狭い谷底部にあるため氾濫や土石流などにより河幅部分（図-4）が開放地になった場合でも、その面積は狭く、太陽光が斜面に残存する林木に遮られるため光資源は少ないことが予想される。したがって、耐陰性の低いケヤマハンノキが優占群落を形成する確率が低かったのではないかと考えられる。

EGLER (1954) や CONNELL (1978) は森林構成種は初期の種子散布という確率的な要因で決定されるという説を提唱した。本調査地における各林分の種組成にも種子散布が大きく影響しているはずである。ケヤマハンノキは種子が散布されれば攪乱跡地に群落を形成する先駆的な性質を持つことが明らかになったため、そこで侵入しなかったことは種子が散布されなかったことを示すと考えられる。サワグルミ林の成立する谷底部ではケヤマハンノキは流路に最も近い低位河床堆積地に生育し、サワグルミ林は高位河床堆積地に成立する（図-4, 8）。このような谷底で、高位河床堆積地におよぶ大規模な洪水や土石流が発生した場合を考えてみる。サワグルミ林やケヤマハンノキ林は破壊されて開放地が生じてもケヤマハンノキは母樹がほとんどないので種子を散布することができない。しかし、サワグルミ母樹は攪乱を受けにくい崖錐や斜面の凹地などに残存する（館脇ほか 1961）ため、種子を散布することができるはずである。したがって、攪乱後には先駆樹種のケヤマハンノキではなくギャップ依存種のサワグルミが成林するケースが多かったという仮説が考えられる。ケヤマハンノキは攪乱を免れたわずかな母樹から散布された種子により、頻繁に攪乱を受ける低位堆積地に少しずつ分布を広げていったと考えられる。ケヤマハンノキは調査地内の低位堆積地で、9年生の樹高 4 m 前後の個体が結実を開始したのが確認された。繁殖開始年齢が早いことは頻繁な攪乱への適応を意味する（CLARK 1991）。砂防ダムに堆積した土砂上にケヤマハンノキ林が成立した（I-8）のは、その堆積が自然攪乱ではないため周囲が大きな攪乱を受けておらず、母樹が存在した可能性が高かったせいかもしれない。

ただし、ケヤマハンノキの種子が散布された場所や、やや開けた場所では上記の D-1, I-8 ならびに I-9 調査区のように、サワグルミとケヤマハンノキが同時に発生し、ケヤマハンノキの下層でサワグルミが待機した後、ケヤマハンノキの死亡によりサワグルミ林が成立することも可能性は小さいが、生じていると考えられる。

一方、その他の多くの種も種子が散布されれば定着が可能であるが、遷移後期種はサワグルミよりも成長速度が遅いためサワグルミよりも樹高が低く、林冠を占める可能性は低かったと考えられる。種子を散布するほ乳類は、開放地には侵入しないことが報告されている（LAYNE 1954）。したがって、動

物散布型の大型の種子を持つトチノキやオニグルミは、開放地である段階まで林分が形成された後に種子が散布される傾向があったかも知れない。一方、サワグルミと同様の成長速度を示すハルニレやキハダなどは混生する (I-3) 可能性もあるが、実際には混生することが少なかった。これには、今回調べた成長や生残特性以外の要因が関わっていると考えられる。

次にサワグルミ林の維持機構について論じる。上記のような条件でサワグルミ林が成林した後は、下層には遷移後期種であるオヒョウ、イタヤカエデ、トチノキなどの生育がみられるが、ギャップ依存種であるサワグルミがみられないことがしばしばあった (表-3, 4)。サワグルミが生育する場合でも、成長、生残などのデモグラフィのパラメータは遷移後期種より劣っていた (表-8, 10, 14) ため、林冠のサワグルミの寿命である約 100 年以上攪乱がないと、それら遷移後期種が林冠を占める割合が高くなることが予想される。

100 年以下の間隔で洪水や土石流などの攪乱が発生した場合には、そのような遷移が進行しなくなるであろう。すなわち、攪乱の強度が小さい場合には I-2 調査区のように林冠木は残存し、下層木が死亡するため、多種の稚樹の発生が再び開始する。その後、林冠木の寿命である 100 年までにサワグルミ後継樹が被圧により枯死すると、遷移後期種から成る林が形成され、枯死しない場合はサワグルミと遷移後期種との混交林が形成されるであろう。一方、攪乱の面積が大きく (1 方形区面積である約 20m×20m 以上) 強度も大きい場合には林冠木も死亡するため、上記の成立機構にしたがって、再びサワグルミが同齢林を形成する可能性が高いと考えられる。攪乱の面積が小さく (約 20m×20m 以下)、少数の林冠木によるギャップが形成され、周囲に種子供給源が存在するような場合には、サワグルミと遷移後期種が同程度の確率で更新する (S-1) 可能性が高いと推察される。ギャップの面積が小さくなるほど、また林床の攪乱が小さいほど、これまで論じたデモグラフィならびに種子特性から判断して、遷移後期種が更新する可能性が高くなると考えられる。

以上のことから、サワグルミの優占状態の維持には攪乱が大きな役割を果たしていることが明らかになった。

第7章 結 論

これまでサワグルミは沢沿いの土石流段丘、洪水段丘、沖積錐、崖錐などにおいて攪乱に依存した不安定な林を形成するという見方 (広木 1987, 堀川・佐々本 1959) や、トチノキなどととも安定した土地的極相林を構成するという見方 (KIKUCHI 1968, SAITO 1971) があった。本研究ではこのような定説のないサワグルミ林の成立維持機構を解明するために、サワグルミ林の構造、種組成、立地、主要構成樹種の稚樹の生残、成長、生育環境などの生態的特性および地表面の攪乱などについて調査を行い、サワグルミ個体群が維持される要因について考察した。

サワグルミ林はサワグルミの優占度の高い純林状林分からサワグルミ、トチノキ、ハルニレ、イタヤカエデ、ブナなどから成る混生林分までの系列がみられた。それらの林分の樹種構成は、上層と中層ではサワグルミの個体数がかなりの部分を占めていたが、下層ではサワグルミに加えて、オヒョウ、イタヤカエデ、ブナなども多かった。

サワグルミ林構成種の間での分布や、環境要因ごとの発生、成長、死亡などのデモグラフィ特性および種子特性の比較から、ケヤマハンノキは先駆樹種で、オヒョウ、イタヤカエデ、トチノキ、ブナは遷移後期種で、サワグルミならびにハルニレ、キハダ、オニグルミはその中間のギャップ依存種であることが判明した。

したがって、現在、下層で個体数の多いサワグルミは林冠の閉鎖した状態が続くと、オヒョウ、イタ

ヤカエデ、トチノキなどに比べて個体数が減少することが予測される。

サワグルミ林の中でも、サワグルミの優占度が高い林分では、林冠木の樹齢の集中性が大きかった。逆に、サワグルミ、ハルニレ、トチノキ、イタヤカエデ、ブナなどが混生する林分では、樹齢の集中性が小さかった。したがって、攪乱の面積・強度が大きく、開放地が生じるとサワグルミの優占する確率が高いが、面積が小さく、強度の攪乱により小面積のギャップが生じると遷移後期種も含めた多様な樹種からなる林が成立すると言える。

なぜ、大面積・強度の攪乱の後に先駆樹種であるケヤマハンノキではなく、ギャップ依存種であるサワグルミが優占する場合が多いのかについては次の仮説が考えられる。第一に、沢に沿った大面積・強度の攪乱の後に開放地が生じて、流路に近い低位河床堆積地に生育するケヤマハンノキは、母樹が失われるため種子を散布することが出来ないが、サワグルミ母樹は攪乱を受けにくい崖錐や斜面の凹地などにも生育すること、第二に、サワグルミ林が成立する河床堆積地が河幅の狭い谷底にあるため、攪乱により河幅部分が開放地になった場合でもその面積は狭く、太陽光が斜面の残存する林木に遮られるため光資源が少ないこと、である。

そのようにしてサワグルミ林が成立した後の維持機構については、攪乱の大きさや強度の違いにより次のようなパターンが見られる。①弱度の洪水や土石流により表土の移動が生じ、林冠木の倒壊がほとんどない場合には、稚樹が定着するが、オヒョウやイタヤカエデなどの遷移後期種がサワグルミに比べて成長、生残などが優っている。したがって、サワグルミの寿命である100年が経過し、林冠のサワグルミが死亡した後は、オヒョウやイタヤカエデなどの遷移後期種が林冠を占める割合が高い。②少数の林冠木の倒壊によりギャップが形成されると、サワグルミと遷移後期種であるオヒョウ、イタヤカエデ、トチノキなどが同程度の確率で更新する可能性が高い。さらに、ギャップの面積が小さくなるほど遷移後期種が更新する可能性が高いであろう。③大面積・強度の攪乱により開放地が生じると再びサワグルミの同齢林が成立する。以上のサワグルミ林の成立維持機構の概念図を図-25に表した。

以上のことからサワグルミ林が成立できる要因としては、第一に、河床堆積地において、表土の移動をとまなうギャップまたは開放地が約100年以下の間隔で生じる必要がある。表土の移動がなく、ギャ

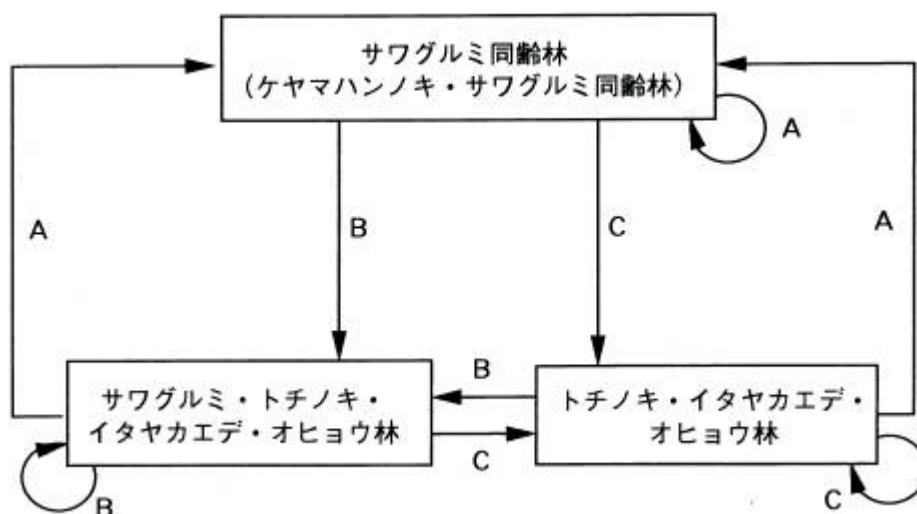


図-25 サワグルミ林の成立維持機構の概念図
攪乱のパターンは、Aは洪水、土石流などの大面積の攪乱、
Bはギャップの形成あり、Cはギャップの形成なしを表す。

ップが生じない場合は遷移後期種が優占する。第二に、成立する河床堆積地が河幅が狭い谷底部にあること。そこでは、ギャップ依存種であるサワグルミの定着が先駆樹種であるケヤマハンノキ、ヤナギ類などに比べて有利である。河幅が広い場所では、先駆樹種の林が成立する。

本研究は、サワグルミ林が、外的な攪乱に依存して成立し維持される不安定な林分である、という見方（広本 1987, 堀川・佐々木 1959）を定量的に証明した。加えて、河幅の狭い谷底部という地形的要因もサワグルミ林の成立維持の要因になっていることを示唆した。

文 献

- 新谷 融 1971 荒廃溪流における土石移動に関する基礎的研究. 北大演研報 28 : 193-258
- AUGSPURGER, C. K. 1984 Seedling survival of tropical tree species : Interactions of dispersal distance, light-gap, and pathogens. *Ecology* 65 : 1705-1712
- BAZZAZ, F. A. 1979 The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10 : 351-371
- CANHAM, C. D. and P. L. MARKS. 1985 The response of woody plants to disturbance : Patterns of establishment and growth. In PICKETT, S. T. A. and P. S. WHITS'S "The ecology of natural disturbance and patch dynamics" p197-216 Academic Press, San Diego, USA
- CLARK, J. S. 1991 Disturbance and tree life history on the shifting mosaic landscape. *Ecology* 72 : 1102-1118
- CONNELL, J. H. 1978 Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199 : 1302-1310
- DENSLOW, J. S. 1980 Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia* 46 : 18-21
- EGLER, F. E. 1954 Vegetation science concepts. 1. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4 : 412-417
- 遠藤克昭・岸田昭雄・真田 勝 1986 天然更新に関与する菌害. 日林北支論 34 : 104-105
- FONDA, R. W. 1974 Forest succession in relation to river terrace development in Olympic National Park. *Ecology* 55 : 927-942
- GRUBB, P. J. 1977 The maintenance of species-richness in plant communities : the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52 : 107-145
- HARA, M. 1985 Forest response to gap formation in a climax beech forest. *Jap. J. Ecol.* 35 : 337-343
- HARPER, J. L. 1977 Population biology of plants. 892p Academic Press London.
- 林 弥栄 1969 有用樹本図説 (林木編). 472p 誠文堂新光社 東京
- 広木詔三 1987 穂高岳右俣谷におけるトチノキとサワグルミの関係. 神戸群落生態研究会編「中西哲博士追悼植物生態・分類論文集」p319-323 神戸
- 堀川芳雄・佐々木好之 1959 芸北地方 (三段峡及びその周辺) 植生の研究. 三段峡と八幡高原 (総合学術調査研究報告) 85-107 広島
- HUGHES, F. M. 1990 The influence of flooding regimes on forest distribution and composition in the Tana River floodplain Kenya. *J. Appl. Ecol.* 27 : 475-491
- 市河三英・小見山章 1988 御岳山・亜高山帯常緑針葉樹林における稚樹固体群密度の年次変動. 日林

- 石川慎吾 1988 揖斐川の河辺植生 I. 扇状地の河床に生育する主な種の分布と立地環境. 日生態会誌 38 : 73-84
- 1991 揖斐川の河辺植生 II. 扇状地域の砂礫上の植生動態. 日生態会誌 41 : 31-43
- JOHNSON, W. C., R. L. BURGESS and W. R. KEAMMERER. 1976 Forest overstory vegetation and environment on the Missouri River Floodplain in North Dakota. Ecol. Monogr. 46 : 59-84
- KANAZAWA, Y. 1982 Some analysis of the reproduction process of a *Quercus crispula* BLUME population in Nikko. I. A record of acorn dispersal and seedling establishment for several years at three natural stands. Jap. J. Ecol. 32 : 325-331
- KASHIMURA, T., K. ISHIZUKA, K. YOSHIOKA, K. SUGAWARA and K. SAITO 1965 Notes on the vegetation in and around Lake Usoriyama. Ecol. Rev. 16 : 153-162
- 菊池 健 1990 火入れ地ごしらえ地における林木の成長. 日林北支論 38 : 79-81
- KIKUCHI, T. 1968 Forest communities along the Oirase Valley, Aomori Prefecture. Ecol. Rev. 17 : 87-94
- KIMURA, M., M. KIMURA, S. HONMA, T. HASUNO, and T. SASAKI 1986 Analysis of development of a subalpine *Abies* stand based on the growth processes of individual trees. Ecol. Res. 1 : 229-248
- 小橋澄治・中山政一・今村遼平 1979 土砂移動現象の実態. 武居有恒編著「地すべり・崩壊・土石流」 p28-64 鹿島出版会 東京
- KOBYAMA, T. 1984 Regeneration and coexistence of two *Abies* species dominating subalpine forests in central Japan. Oecologia 62 : 156-161
- 小池孝良 1985 弱い光, 強い光を上手に利用する樹種—広葉樹の光合成特性—. 北方林業会編「天然林を考える」 p116-119 北海道営林局 札幌
- 小池孝良 1986 夏期における有用広葉樹稚苗の光—光合成速度関係. 日林北支論 35 : 135-137
- 国土庁土地局 1978 土地分類図 (北海道 V ; 図 9, 付属資料). 東京
- 公立林業試験研究機関共同研究グループ 1983 有用広葉樹の増殖技術 (試験事例集). 226p 林野庁
- 久保田泰則 1979 広葉樹の実生による繁殖, 光珠内季報 49 : 16-26
- 倉田益二郎 1979 菌害回避更新論. 日林誌 31 : 32-34
- LAYNE, H. F. 1954 The biology of the red squirrel, *Tamiasciurus hudsonicus* loquax (Bangs).
- 増田久夫 1983 北海道積雪分布図 (平均最深). 新技術情報 6 林業試験場北海道支場 札幌
- 宮木雅美 1988 ナラ類堅果の散布様式. 北海道の林木育種 31 : 36-39
- 宮脇 昭 1983 日本植生誌 (4). 中国. 540p (付着色植生図 4, 別冊表) 至文堂 東京
- 1988 日本植生誌 (9). 北海道. 563p (付着色植生図 4, 別冊表) 至文堂 東京
- 持田幸良・遠山三樹夫 1984 北海道南西部の森林植生. 第 31 回日本生態学会大会講演要旨集 40
- MORISHITA, M. 1959 Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distribution patterns. Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E. (Biol.) 2 : 215-235
- 中島広吉 1949 樹幹析解. 88p 日本農林種苗株式会社 東京
- 中村太士 1990 河床堆積地の時間的・空間的分布に関する考察. 日林誌 72 : 99-108

- NAKASHIZUKA, T. 1983 Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* BLUME) forests. III. Structure and development processes of sapling populations in different aged gaps. Jap. J. Ecol. 33 : 409-418
- 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
- NANSON, G. C. and H. F. BEACH 1977 Forest succession and sedimentation on a meandering-river floodplain, northeast British Columbia, Canada, J. Biogeogr. 4 : 229-252
- ネチャエフ, V. A. 1970 (藤巻裕蔵訳, 1974) クナシリ島 (南千島) の鳥類の生活における木本植物の種子と果実の意義. 釧路博物館報 228 : 26-29
- NIYAMA, K. 1990 The role of seed dispersal and seedling traits in colonization and coexistence of *Salix* species in a seasonally flooded habitat. Ecol. Res. 5 : 317-331
- 大井次三郎 1972 日本植物誌 (改訂新版, 顕花篇). 1560p 至文堂 東京
- 大政正隆 1951 ブナ林土壌の研究 (特に東北のブナ林土壌について). 林野土調報 1 : 1-243
- OHNO, K. 1982 A phytosociological study of the valley forests in the Chugoku Mountains, southwestern honshu, Japan. Jap. J. Ecol. 32 : 303-324
- PICKETT, S. T. A. and P. S. WHITE 1985 Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. In PICKETT, S. T. A. and P. S. WHITE'S "The ecology of natural disturbance and patch dynamics" p3-13 Academic Press, San Diego, USA
- SAITO, K. 1971 Ecological approaches to the study of forest distribution in Mt. Hakkoda, Northeast Japan, with special reference to the soil condition. Ecol. Rev. 17 : 217-271
- 1973 Relations between vegetation and soil of swamp forest—Ecological studies of hygrophilous vegetation in Northeast Japan (I). Bull. of Yamagata Univ., Nat. Sci. 8 : 247-259
- 酒谷幸彦・小野寺弘通・柳井清治 1980 クラウンナイ沢における流路変動と河畔林の構造 (I). 日林北支講 29 : 188-190
- SALISBURY, E. J. 1942 The reproductive capacity of plants. 244p G. Bell & Sons, London.
- 札幌管区气象台 1982 北海道の気象. 312p 日本気象協会北海道支部 札幌
- SASAKI, Y. 1979 Der Verband Pterocaryion rhoifoliae in Japan. Bull. Yokohama Phytosoc. Soc. Japan 16 : 213-226
- 佐藤 創 1988 道南松前半島におけるサワグルミ林の構造と成立地形. 森林立地 30 : 1-9
- 1992 サワグルミ林構成種の稚樹の更新特性. 日生態会誌 42 : 203-214
- 1993 かき起こし後のキハダの更新初期過程. 日林北支論 41 : 196-198
- 伊藤浩司・春木稚寛 1987 北海道南西部におけるサワグルミ林の構造. 日林論 98 : 315-316
- SCHUPP, E. W. 1989 Arrival and survival in tropical tree-fall gaps. Ecology 70 : 562-564
- 瀬川幸三・加藤亮助 1974 新里地方におけるサワグルミ天然林の成長. 日林東北支誌 26 : 72-74
- 清和研二・菊沢喜八郎 1989 落葉広葉樹の種子重と当年生稚苗の季節的伸長様式. 日生態会誌 39 : 5-15
- 陶山住久・中村 徹 1988 アカマツ人工林におけるアカマツ当年生実生の固体群動態. 日林誌 70 : 510-517

- 鈴木秀夫 1962 日本の気候区分. 地理学評論 35 : 205-211
- 鈴木時夫・結城嘉美・大木正夫・金山俊昭 1956 月山の植生. 月山・朝日山系総合学術報告書 (1955) 144-199 山形県
- SWAINE, M. D. and WHITMORE, T. C. 1988 On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75 : 81-86
- 館脇 操・内田丈夫・石川俊夫・鈴木兵二・楠 宏・勝井義推・高橋啓二 1955 带状区調査. 石狩川源流原生林総合調査団編「石狩川源流原生林総合調査報告」p31-152 旭川営林局
- ・辻井達一・遠出三樹夫 1961 ブナ帯北部の溪畔林 (日本森林植生図譜VII). 98p 北海道大学農学部植物学教室 札幌
- 豊田倫明・原口聡志・斎藤新一郎 1973 道北地帯における森林の更新方法 (I) かき起こし造林地の木本の侵入. 日林北支論 22 : 96-101
- WHITE, P. S. 1979 Pattern and process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45 : 229-299
- 山本道一・堤 利夫 1985 ヒノキ人工林における天然生ヒノキ稚樹の個体群動態 (IV) 実生の発生過程. 日林誌 67 : 20-27
- ・———— 1987 ヒノキ人工林における天然生ヒノキ稚樹の個体群動態 (VII) 実生の初期生長. 日林誌 69 : 228-231
- 山中二男 1980 日本の森林植生. 219p 築地書館 東京
- 柳谷新一・金豊太郎 1980 ブナ皆伐母樹保残作業の更新初期の成績—落葉低木型植相ブナ林の例—. 日林東北支誌 32 : 66-69
- 柳井清治・酉谷幸彦・小野寺弘通 1980 クラウンナイ沢における流路変動と河畔林の構造 (II) —河畔林の生成と消滅—. 日林北支論 29 : 191-193

Summary

1. Structures, species compositions, environmental factors of *Pterocarya rhoifolia* forest ; survival and growth of principal component species ; and disturbance of ground surface were investigated to clarify the dynamics of *Pterocarya* riparian forest.
2. Eighteen quadrats were established in *Pterocarya* riparian forests, four quadrats in *Fagus crenata* forest on the slope and sixteen quadrats in habitats of saplings in the vicinity of *Pterocarya* forests along Nebusa Branch of Ishizaki Hidarimata River, Ishizaki Migimata River, Komonai Branch of Shiriuchi River, Shiriuchi River, Kikonai River and Tateno Branch of Hikura River. Size, location, age, growth, survival, emergence of individuals, land form, soil property and illumination were investigated from 1984 to 1992.
3. Habitats of *Pterocarya* forest were mud flow terrace, flood terrace, alluvial cone and talus along rivers.
4. Intra-quadrat average and variance of canopy tree's ages were less in *Pterocarya* forest than in *fagus* forest. Moreover frequent sedimentation of soil were found in soil profiles of *Pterocarya* forest. It is considered that disturbances such as flooding or mud flow that breaks canopy trees simultaneously occurs more frequently in *Pterocarya* forest than in *Fagus* forest.
5. Among *Pterocarya* forest, intra-quadrat variance of canopy tree's ages was low in stands

where the dominance of *Pterocarya* was high. Especially in stands on mud flow terrace, dominance of *Pterocarya* was high. On the contrary, variance of age was high in stand where *Pterocarya*, *Ulmus davidiana*, *Aesculus turbinata*, *Acer* mono and *Fagus* mixed. Therefore if opening is generated by large scale disturbance affecting whole quadrat area, *Pterocarya* is considered to become to dominate ; if gap which size is smaller than quadrat size is generated, forest consists of many species including late-successional species is considered to be established.

6. Ratios of number of individuals in three layers such as upper, middle and lower were calculated for principal trees. *Pterocarya*, *Phellodendron amurense* and *Ulmus davidiana* were more abundant in upper layer than in middle and lower layers. *Alnus hirsuta* was found mostly in upper layer but was not found in lower layer. *Fagus*, *Aesculus*, *Acer* and *Ulmus laciniata* were more abundant in middle or lower layer than in upper layer. *Juglans ailanthifolia* was found in upper and middle layers but was not found in lower layer.

7. Under the closed canopy where relative illumination (RI) was low, number of emergence of *Pterocarya* was more than that of *Alnus* ; growth rate of *Pterocarya* was lower than that of *Ulmus laciniata* and *Acer* ; survival of *Pterocarya* was higher than that of *Alnus* but lower than that of *Ulmus laciniata*. Under the large gap or open forest edge where RI was high, growth rate of *Pterocarya* was lower than that of *Alnus* but higher than that of *Aesculus*, *Acer* and *Juglans* and equal to *Ulmus davidiana* and *Phellodendron*. Therefore it is concluded that *Alnus* is pioneer species, *Ulmus laciniata*, *Acer*, *Aesculus* and *Fagus* are late-successional species and *Pterocarya*, *Ulmus davidiana*, *Phellodendron* and *Juglans* are gap-dependent species.

8. *Pterocarya* even-aged forest tended to establish after large opening was generated along the river. Next hypotheses were considered about why gap-dependent species *Pterocarya* becomes dominant instead of pioneer species *Alnus* in such open site. First, even if opening is generated after large disturbance along the river, *Alnus* that grows usually on lower flood plain deposits near the channel can not disperse seed because mother trees disappear by the disturbance ; but mother trees of *Pterocarya* grow on the talus or concave slope that is saved from such disturbance. Second, because the flood plain deposits where *Pterocarya* forest is established are in the valley bottom, light resource is deficit because the site is small and the sun light is intercepted by trees remaining on the slope even if flood plain deposits are cleared by disturbance.

9. Some patterns of maintaining mechanisms of *Pterocarya* forest were considered according to the size or the intensity of disturbance as follows : (1) if ground surface is moved and canopies trees are not fallen by flooding or mud flow that the intensity is weak, saplings of many species can be established. Late-successional species such as *Ulmus laciniata* or *Acer* are better in growth, survival or recruitment than *Pterocarya*. Therefore such late—successional species are most likely to become dominant in canopy layer after *Pterocarya*'s life span one hundred years passed and *Pterocarya* in canopy layer died. (2) If gap is created by falls of a few canopy trees, *Pterocarya* and late-successional species regenerate by chance. The smaller the gap size becomes, the higher the ratio of late-successional species becomes. (3) If large opening is generated by large and intense disturbance along the river, even-aged *Pterocarya* forest is established again.

10. From mentioned above, first for establishment of *Pterocarya* forest, gap or opening accompanying movement of ground surface must be generated at less than one hundred years intervals on flood plain deposits. Second, flood plain deposits where *Pterocarya* forest is established must be in narrow valley bottom. This topography favors the establishment of gap-dependent species such as *Pterocarya* compared to that of pioneer species such as *Alnus* or *Salix* spp. Forest dominated by pioneer species is established in wide river.