

# 林冠木の開葉フェノロジーがブナの更新に及ぼす影響

今 博計\*・長坂晶子\*・小山浩正\*\*†

## Effects of canopy trees leaf phenology on regeneration of *Fagus crenata*

Hirokazu KON\*, Akiko NAGASAKA\*, Hiromasa KOYAMA\*\*†

### 要旨

ブナ稚樹は、ブナ以外の広葉樹の林冠下に分布が集中することがあり、この原因として林冠構成種の開葉時期の違いが関わっていると指摘されている。そこで本研究では、北海道南西部の3カ所のブナ林において、ブナの更新を上層の状態と関連づけて調べた。林内は林冠の状態からブナパッチ、ブナ以外の広葉樹パッチ（以後、広葉樹パッチ）、ギャップの3タイプに区分した。広葉樹パッチは日和山と宮越ではイタヤカエデとホオノキが、歌才ではミズナラが優占していた。ブナ下層木の個体数はパッチ間で有意な差があり、広葉樹パッチで最も多く、ブナパッチとギャップで少なかった。広葉樹パッチでの胸高直径階別本数分布は、ブナが他樹種の林冠下で更新していることを示していた。一方、イタヤカエデとホオノキはいくつかのギャップを修復していた。ササの現存量はギャップが最も多く、ササの現存量とササ層の下に出現するブナ稚樹の本数との間には、有意な負の関係があった。林冠下に植栽したブナ苗木のシュート伸長量は、ホオノキの林冠下が最大であり、次いでイタヤカエデの林冠下、ブナ林冠下が最小だった。これらの結果は、渡島半島のブナ林では、イタヤカエデ、ホオノキ、ミズナラなどがギャップで更新し、やがてその林冠下で更新したブナに置き換わっている可能性を示していた。

キーワード：開葉フェノロジー、ギャップ、更新、ササ、ブナ林

### はじめに

極相林では林冠木の枯死や倒木によってできる林冠を欠いた空間であるギャップを、下層から成長する実生や稚樹が埋める形で森林の維持がされており、更新段階の異なるパッチがモザイク状に分布している (Watt 1947; Pickett and White 1985; 中静・山本 1987)。このようなギャップの形成に起因して始まる更新過程はギャップダイナミクスと呼ばれ、日本のブナ林でもこのように部分的な破壊と再生が繰り返されることで、ブナ林が再生・維持されていることが明らかにされている (Nakashizuka and Numata 1982a, b; Nakashizuka 1983, 1984a, b)。ギャップにおけるブナの更新は、ギャップ形成前から存在している実生や稚樹群が、ギャップ形成で被圧から開放され成長することで行なわれる。このためギャップでは高密度のブナ稚樹個体群が成立しているとされる (Nakashizuka 1987)。

しかしながら、ブナの更新研究が各地のブナ林で行なわれていく中で、ブナ稚樹の分布がギャップではなく、それ以外の場に集中する場合があることが報告されている。例えば、奈良県大台ヶ原のブナ-ウラジロモミ林では、ブナ下層木の分布がブナ林冠下、ギャップよりミズナラ林冠下に集中すること (Akashi 1996)、北海道函館のブナ林ではブナ稚樹の分布がギャップではなくイタヤカエデ、ホオノキの林冠下に偏っていること (小山ら 2007)、また宮城県栗駒山ではブナ稚樹がギャップよりもミズナラ、ホオノキの林冠下に多く出現すること (Tomita and Seiwa 2004) などが報告されている。これらの研究においてブナ稚樹がブナ以外の広葉樹の林冠下に多い理由として、林冠構成種の開葉時期の違いが影響していると考えられている。すなわちブナの開葉は他のブナ林構成種に比べて早いため (丸山 1979; 大野 1992)、開葉が遅い樹種の林冠下では、早春の一時期にギャップのような明るい環

\* 北海道立総合研究機構林業試験場 Forestry Research Institute, Hokkaido Research Organization, Bibai, Hokkaido 079-0198

\*\* 山形大学農学部 †2016年3月10日逝去

[北海道林業試験場研究報告 第61号 令和6年3月, Bulletin of the Hokkaido Forestry Research Institute, No. 61, March, 2024]

境（フェノロジカルギャップ）が生じ、ブナ稚樹の生存、成長に有利に作用しているとされる（Tomita and Seiwa 2004；小山ら 2007）。

このようなブナ稚樹の空間分布構造から、小山ら（2007）はブナ以外の林冠木が攪乱等によりギャップを形成した場合にはブナが更新し、一方、ブナ林冠木がギャップを形成した場合にはブナより成長の早い広葉樹が更新する、相互置換的（サイクリック）な更新をしている可能性を指摘している。しかし、これまでの報告（Tomita and Seiwa 2004, 小山ら 2007）では、他樹種の林冠下がブナの更新にとって有利な理由は説明しているものの、稚樹調査はブナだけに限られ、ブナ以外の広葉樹については調査が行われていない。ブナと他樹種とのサイクリックな更新の存在を明らかにするためには、ギャップでの広葉樹の更新の様子を調べる必要があるが、先行研究では調査を行っていない（小山ら 2007）。さらに、他樹種の林冠下でブナ稚樹が多い現象は、大台ヶ原（Akashi 1996）、栗駒山（Tomita and Seiwa 2004）、函館（小山ら 2007）で報告があるのみであり、この現象が他地域のブナ林でも存在しているのか明らかにする必要がある。

そこで本研究では、北海道のブナ林での更新過程の把握およびブナ稚樹の空間分布の状況を明らかにするため、北海道函館のブナ林（小山ら 2007）と渡島半島の2カ所のブナ林で、①ブナ林冠下、②ブナ以外の広葉樹の林冠下、③ギャップ、でのブナを含む広葉樹の個体群構造と樹木実生の定着に影響を及ぼすササ類の調査を行った。また、上層の状態が下層のブナ稚樹の成長に及ぼす影響を明らかにするため、函館のブナ林の①～③にブナ苗木をそれぞれ植栽し、シュート成長量の調査、および光環境の測定を行った。そして北海道渡島半島のブナ林においてブナとそれ以外の広葉樹が置き換わるサイクリックな更新動態が存在しているのか検討した。

## 調査地と方法

### 1. 調査地

調査は北海道南西部の渡島半島の低山帯に位置するブナ天然林3カ所で行った（図-1、函館市日和山：標高200～240m、上ノ国町字宮越：標高280～320m、黒松内町歌才：60～100m）。調査地はいずれも道有林の保護林または国の天然記念物に指定されている。伐採等の記録は残っていないが、林冠木のサイズ構造から考えると日和山は二次林的な様相、宮越と歌才は自然林に近い状態を呈していた。各調査地に近い函館、江差、黒松内のAMeDAS観測データ（1991年～2020年）によると、調査地域の年平均気温は7.5～10.3℃、年間降水量は1,188～1,485mmである。積雪期間は12月から4月までで、最深積雪深は約1～2mである。ブナの開葉時期は4月下旬から5月上旬であり、開葉時には林床の雪は融けている。調査地全体の平均傾斜は4～13°でほぼ平滑な斜面上にある。各調査地とも林床には密度や高さが異なるがクマイザサ（以下ササと

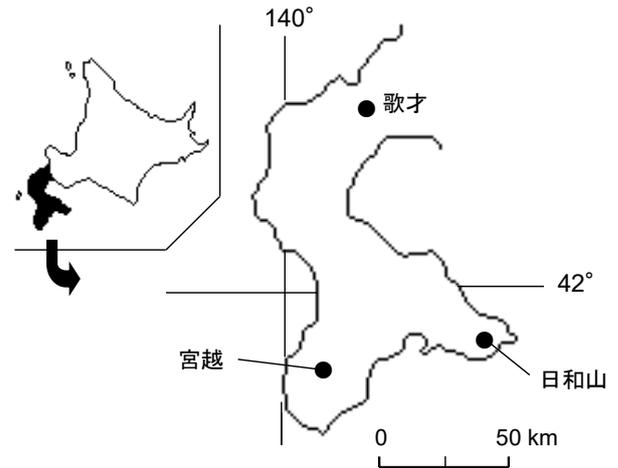


図-1 北海道南西部における3箇所の調査地の位置図

呼ぶ）が生育している。なお、日和山のブナ林は小山ら（2007）の調査地と同じ保護林内（面積8.96ha）に位置している。

### 2. 調査方法

#### (1) パッチサンプリング調査

いずれのブナ林とも林冠木が単木で倒れるギャップに起因して更新が生じていると考えた。歌才のブナ林での林冠木の平均樹冠面積が83.5m<sup>2</sup>程度であること（並川ら 2017）や、ブナ林でのギャップの多くが面積100m<sup>2</sup>未満であること（中静 2004）に基づき、ギャップに起因する更新のサイズをおおよそ100m<sup>2</sup>前後と仮定した。こうした100m<sup>2</sup>程度の範囲には、大径木なら1本、中径木なら数本が含まれる。このサイズでまとまった林冠を形成し、かつ見た目で幹直径サイズが揃っている範囲をギャップに起因する更新パッチとして認識した。これらの更新パッチについて、林冠木の有無と林冠の樹種からブナパッチ、ブナ以外の広葉樹パッチ（これ以降、広葉樹パッチと略す）、ギャップの3タイプに区分した。調査パッチは各林分で4～6haの範囲から無作為に各タイプ10個を抽出した。調査パッチの面積はパッチ中央部から8方位の距離を計測し8つの3角形により近似することで求めた。ギャップは樹高10m以上の上層木がなく、林冠の間隙の短径が5m以上の場所と定義した。1パッチあたりの面積は日和山が80±7m<sup>2</sup>（平均±標準偏差）、宮越が99±8m<sup>2</sup>、歌才が122±13m<sup>2</sup>であった。

各調査パッチで2002年8月に毎木調査と稚樹調査を行った。毎木調査は調査パッチを地面に投射した調査区を設定し、出現した樹高2m以上の高木性樹木について樹種と胸高直径および、林冠層を形成しているか否かについて記録した。稚樹調査は高木性樹木のうち当年生実生から樹高2m未満を稚樹と定め調査を行った。各調査パッチ内に2m四方の方形区を3個設置し、樹種と樹高を記録した。さらに、方形区内のササの植被率と群落高を測定した。解析では、ササの現存量は植被率（%）と群落高（cm）の積によって評価した。

更新の検討に際しては、林冠下にある個体は将来、林冠木と交代する可能性があると考え、出現個体すべてを後継樹として扱った。また、本論の中では後継樹をサイズに応じて、若木（樹高2m以上で林冠層に達していない個体）と稚樹に分けて示している。

## (2) 苗木の植栽と光環境の測定

ブナパッチ、広葉樹パッチ、ギャップでのブナ稚樹の伸長成長を比較するため、日和山の調査地に苗木を植栽した。2000年4月にブナパッチ2箇所、イタヤカエデパッチ（広葉樹パッチのうち、イタヤカエデが優占する林冠下）1箇所、ホオノキパッチ（広葉樹パッチのうち、ホオノキが優占する林冠下）1箇所、ギャップ1箇所に苗木を10本ずつ植栽した。苗木は林業試験場道南支場で2年間育成した実生苗で、植栽時の苗高は30~40cmである。植栽時にササによる被圧を避けるため苗木周辺のササを刈り払った。

苗木がササ群落高を越した2006年10月に樹高（自然高）、2生育期間（2005年と2006年）のシュート伸長量を計測した。計測シュートは自然高で最も高い主軸とした。伸長量調査は、枯損個体とエゾシカの食害を受けた個体は除き、ブナパッチ7個体、イタヤカエデパッチ7個体、ホオノキパッチ6個体、ギャップ9個体を対象とした。また、葉の形質が各パッチで異なっているか評価するため、各個体から3枚ずつ葉を採集し、実験室に持ち帰った後、葉面積と乾燥重量を測定しLMA (Leaf mass per area) を求めた。各パッチでの光環境を把握するため、伸長量調査を行った苗木29本の横と林外の裸地1箇所に自動記録式の照度計（HOBOペンダントロガー）をササの桿高を超える地上1mに設置し、2006年4月27日から7月20日の間、1時間間隔で照度を測定した。各パッチがブナパッチに比べてどの程度明るいかを評価するため、パッチごとに日平均値を求め、ブナパッチとの相対値を求めた。また、林外の裸地とブナパッチとの照度比較からブナの開葉日を、イタヤカエデパッチ及びホオノキパッチとブナパッチとの照度比較から両種の開葉日をそれぞれ推定した。

## 3. データ解析

まず、パッチを構成する林冠木のサイズ構造に調査地間で差があるか検証するため、一元配置の分散分析と多重比較（Tukey法）により林冠構成木の直径の比較を行った。解析はブナパッチ、広葉樹パッチごとに行った。次に、ブナ後継樹（若木、稚樹）の本数密度とササの現存量が、ブナパッチ、広葉樹パッチ、ギャップで差があるか検証するため、一般化線形モデルを用いてモデルを構築した後、多重比較を行った。検証は調査地ごとに行ったが、日和山の若木、歌才の若木と稚樹についてはデータが揃わなかったため、パッチ間の比較は行わなかった。ブナ後継樹（若木、稚樹）の本数については、誤差構造をポアソン分布、リンク関数をログとし、若木

についてはオフセット項に調査面積を入れた。ササ現存量（植被率×群落高）については誤差構造をガンマ分布、リンク関数をログとした。ササが出現しなかった宮越の2パッチ（ブナ林冠下1箇所、ギャップ1箇所）については、ササ現存量を0.1として計算した。第3に、ブナ稚樹の分布に及ぼすササの影響を評価するため、説明変数をササの現存量、応答変数を稚樹のうちササ層以下（各方形区でササ高は異なる）に出現したブナ稚樹数、誤差構造をポアソン分布、リンク関数をログとする一般化線形モデルを用いた。この解析は調査地3箇所分をまとめて行い、各パッチでの3個の方形区に出現したササ層以下のブナ稚樹数の合計、ササ現存量の平均値をデータとして用いた。ブナ稚樹数を説明するモデルの選択は、ササの現存量を含むモデルと切片のみのモデルとのAIC比較により行った。最後に、日和山におけるブナ植栽木の生育状態（樹高、2生育期間2005~2006年の平均伸長量、LMA）が上層の樹種（ブナ、イタヤカエデ、ホオノキ、ギャップ）で差があるかを検証するため、一元配置の分散分析と多重比較を行った。以上の解析はR4.2.2（R Core Team 2022）を用いた。

## 結果

### 1. パッチの樹種構成とサイズ構造

広葉樹パッチを形成していた林冠構成種は、日和山で6種、宮越で5種、歌才で8種であり、うちイタヤカエデ、ホオノキ、ハリギリの3種が共通していた（表-1）。胸高断面面積合計比は、日和山と宮越ではイタヤカエデとホオノキの割合が高く、2種で全体の77~83%を占めていた。一方、歌才ではミズナラ、ダケカンバ、シナノキの割合が高く、それぞれ43%、15%、14%であった。広葉樹パッチにおける林冠構成木の平均胸高直径（±SD）は日和山で21.9±6.9cm、宮越で30.9±13.8cm、歌才で36.9±18.4cmであり、日和山では他の2林分に比べてサイズの小さい個体がパッチを形成していた（Tukey検定、 $p<0.001$ ）。また、林冠構成木のパッチ面積当たりの平均胸高断面面積合計（±SD）は日和山（22.9±7.3m<sup>2</sup>/ha）、宮越（33.5±12.9m<sup>2</sup>/ha）、歌才（44.1±14.2m<sup>2</sup>/ha）の順に大きかった。

表-1 広葉樹パッチを構成する林冠木の胸高断面面積合計割合 (%)

樹種	日和山	宮越	歌才
イタヤカエデ	44.9	53.4	11.8
ホオノキ	38.3	23.7	10.0
ハリギリ	3.9	13.1	3.9
コシアブラ	7.4	5.9	
ヤマモミジ	3.9		1.8
エゾヤマザクラ	1.6		
ウダイカンバ		4.0	
ミズナラ			42.9
ダケカンバ			14.7
シナノキ			14.0
キハダ			0.9

ブナパッチでの林冠構成木の平均胸高直径(±SD)は日和山で43.1±9.7cm, 宮越で51.3±14.7cm, 歌才で71.7±13.5cmであり, 調査地間で互いに有意な違いがあった(Tukey検定,  $p<0.001$ )。また, 林冠構成木の平均胸高断面積合計(±SD)はいずれも成熟したブナ林の値35m<sup>2</sup>/ha(島野・沖津1994; Yamamoto et al. 1995; 松本ら 2012)を越えており, 日和山で45.5±7.2m<sup>2</sup>/ha, 宮越で54.6±11.2m<sup>2</sup>/ha, 歌才で44.1±7.5m<sup>2</sup>/haだった。

2. 各パッチにおけるブナ後継樹の出現状況とサイズ構造およびササ現存量

3調査地におけるパッチタイプごとのブナ後継樹の出現パッチ数と平均個体数を表-2に示す。ブナ後継樹の出現パッチ数は, すべての調査地で広葉樹パッチが最も多かった。特に歌才ではブナ後継樹の出現は広葉樹パッチに限られ, ブナパッチとギャップには出現しなかった。ブナ後継樹の平均本数密度もまた広葉樹パッチで最も高かった(表-2)。日和山でのブナ稚樹の平均本数密度は広葉樹パッチで16,583本/ha

であり, ブナパッチ, ギャップに比べ6~11倍の密度と有意に高かった(Tukey検定,  $p<0.001$ )。一方, 宮越でのブナ稚樹の平均本数密度はパッチ間で有意な差は認められないものの, 広葉樹パッチでの平均本数密度はブナパッチ, ギャップの平均本数密度の約2倍であった。また, 宮越でのブナ若木の平均本数密度は広葉樹パッチで1,564本/haであり, ブナパッチ, ギャップでの密度に比べそれぞれ8倍, 28倍と有意に高かった(Tukey検定,  $p<0.001$ )。また, 歌才でのブナ若木の平均本数密度は広葉樹パッチで146本/haであった。

広葉樹パッチに出現した樹高2m以上の高木性樹木の胸高直径階別本数分布を図-2に示す。ブナ後継樹のサイズ分布は調査地間で異なった。広葉樹パッチに出現したブナ後継樹は日和山ではすべて樹高2m未満であったため, 図中には示されていない。宮越ではブナ後継樹は胸高直径0~25cmまで連続的に出現し, 特にサイズの小さな個体ほど個体数が多いL字型の分布を示した(図-2, 表-2)。歌才ではブナ後継樹は胸高直径15~20cmにピークがある一山型の分布を示し, 胸高直径5cm未満の個体を欠いていた。

表-2 各パッチタイプにおけるブナ後継樹の出現パッチ数と本数密度, ササの植被率と群落高

調査地	パッチタイプ	出現数 (/10パッチ)	平均本数密度±SE (/ha)		ササ		
			稚樹(樹高2m未満)	若木(樹高2m以上)	植被率(%)	群落高(cm)	現存量
日和山	ブナ	8	2,750 ± 580 <sup>a</sup>	0	41	66	0.271 <sup>a</sup>
	ブナ以外の広葉樹	10	16,583 ± 3,633 <sup>b</sup>	0	28	70	0.193 <sup>a</sup>
	ギャップ	6	1,500 ± 806 <sup>a</sup>	0	56	95	0.527 <sup>b</sup>
宮越	ブナ	8	2,833 ± 768 <sup>a</sup>	55 ± 63 <sup>a</sup>	9	68	0.058 <sup>a</sup>
	ブナ以外の広葉樹	9	5,417 ± 1,709 <sup>a</sup>	1,564 ± 463 <sup>b</sup>	20	95	0.186 <sup>b</sup>
	ギャップ	8	2,167 ± 995 <sup>a</sup>	178 ± 37 <sup>a</sup>	23	118	0.270 <sup>b</sup>
歌才	ブナ	0	0	0	69	133	0.911 <sup>a</sup>
	ブナ以外の広葉樹	6	0	146 ± 53	79	144	1.133 <sup>b</sup>
	ギャップ	0	0	0	93	177	1.637 <sup>c</sup>

表中の異なるアルファベットは, 各調査地の中で, ブナ後継樹の本数とササ現存量が, パッチタイプ間で互いに有意に異なることを意味する(Tukey検定,  $p<0.05$ )。

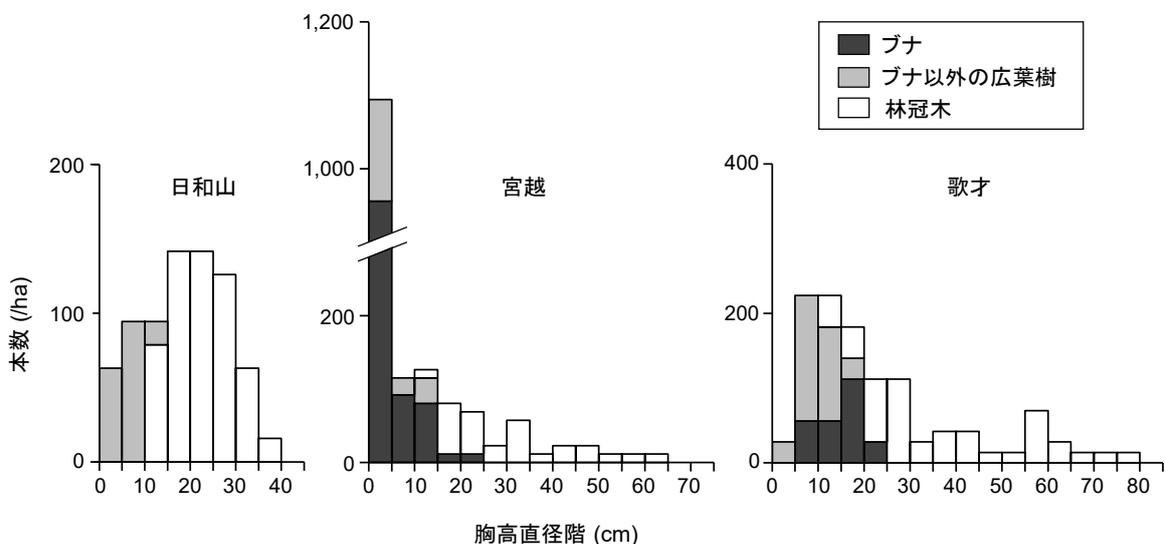


図-2 広葉樹パッチにおける樹高2m以上の高木性樹種の胸高直径階別本数分布

表-3 ギャップに出現した高木性樹木の若木（樹高：2-10m）の樹種別本数密度とその構成割合

樹種	日和山			宮越			歌才		
	本数(/ha)	SE	(%)	本数(/ha)	SE	(%)	本数(/ha)	SE	(%)
ホオノキ	51 ± 34		27	147 ± 46		15	42 ± 42		56
イタヤカエデ	129 ± 70		67	422 ± 160		44			
エゾヤマザクラ	6 ± 6		3						
キタコブシ	6 ± 6		3						
ブナ				178 ± 63		19			
コシアブラ				161 ± 51		17			
ハリギリ				28 ± 19		3			
ケヤマハンノキ				21 ± 21		2			
ダケカンバ							33 ± 23		44
合計	192			958			75		

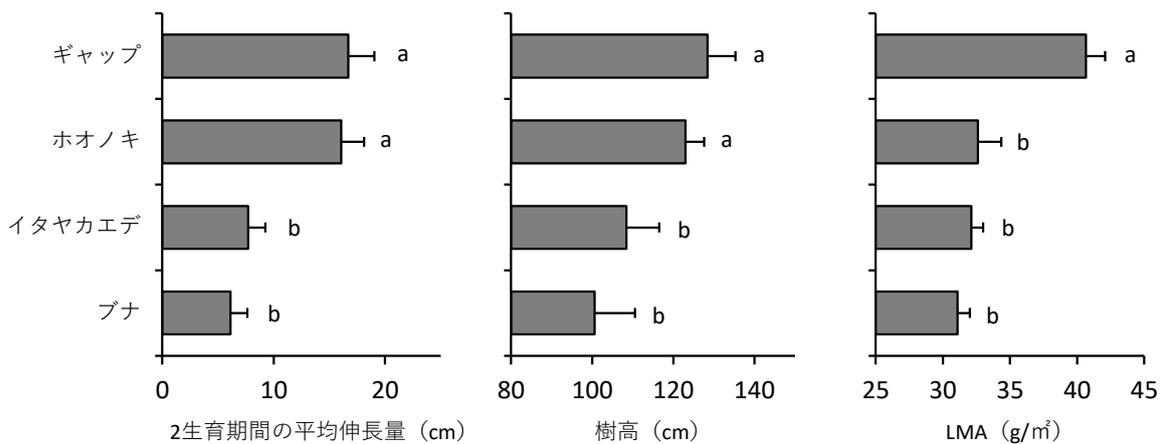


図-3 樹冠下とギャップに植栽したブナ苗木のシュート伸長量，樹高，LMAのパッチ間の比較

2000年4月に植栽，シュート伸長量は2005年と2006年の2生育期間を計測，樹高は2006年10月に計測  
 図中の異なるアルファベットは，各形質が各パッチ間で互いに有意に異なることを意味する（Tukey  
 検定， $p < 0.05$ ）

ギャップにおいて高木種の若木が出現したパッチ数は10個中，日和山で4個，宮越で9個，歌才で2個であり，ギャップでの平均個体数は日和山で192本/ha，宮越で958本/ha，歌才で75本/haであった（表-3）。また，ギャップに出現した高木種の若木の種数は日和山で4種，宮越で6種，歌才で2種であり，うちホオノキだけが共通していた。本数割合ではイタヤカエデとホオノキが多く，2種で全体の56~94%を占めていた（ただし歌才はホオノキのみである）。また，ギャップでブナ若木が出現した調査地は宮越だけであり，出現調査区数は6個，平均本数密度は178本/haであった（表-3）。

ササの植被率は調査地間で異なり，宮越（9~23%），日和山（28~56%），歌才（69~93%）の順に高くなった（表-2）。また，各調査地ともササの現存量はパッチ間で差があり，ササの現存量はブナパッチ，広葉樹パッチよりもギャップで高かった（Tukey検定， $p < 0.01$ ）。

### 3. ササ現存量とササ層以下に出現したブナ稚樹数との関係

各パッチでササ層以下に出現したブナ稚樹数の予測モデルとしては，説明変数にササの平均現存量を含むモデルが切片だけのモデルよりもAICが小さく（ $\Delta AIC = 122$ ），モデルとし

て選択された。また，ササ現存量の回帰係数は有意な負の値を示した（ $p < 0.01$ ）。

### 4. ブナ植栽木の生育とLMA，光環境

2000年4月にブナを植栽した日和山の各パッチにおけるブナ苗木の2生育期間（2005年と2006年）の平均伸長量は，ブナパッチで6.1cm，イタヤカエデパッチで7.7cm，ホオノキパッチで16.1cm，ギャップで16.7cmであり，ホオノキパッチとギャップでは，ブナパッチとイタヤカエデパッチに比べて，シュートの伸長量が大きかった（図-3， $p < 0.05$ ）。また，2006年10月における樹高は，パッチ間で有意な違いはなかったものの平均伸長量と同じ順で大きくなった（図-3）。ギャップにおけるブナのLMAは，他のパッチに比べて有意に値が高かった（ $p < 0.01$ ）。上層の種類別にみると，LMAはブナ，イタヤカエデ，ホオノキの順に大きくなったが有意な差はなかった（ $p > 0.05$ ）。

林外の裸地との照度比較から推定した樹種ごとの開葉日はブナが5月11日，イタヤカエデが5月21日，ホオノキが5月26日であり，ブナとイタヤカエデでは10日間，ブナとホオノキでは15日間の差があった（図-4）。また，5月中下旬では

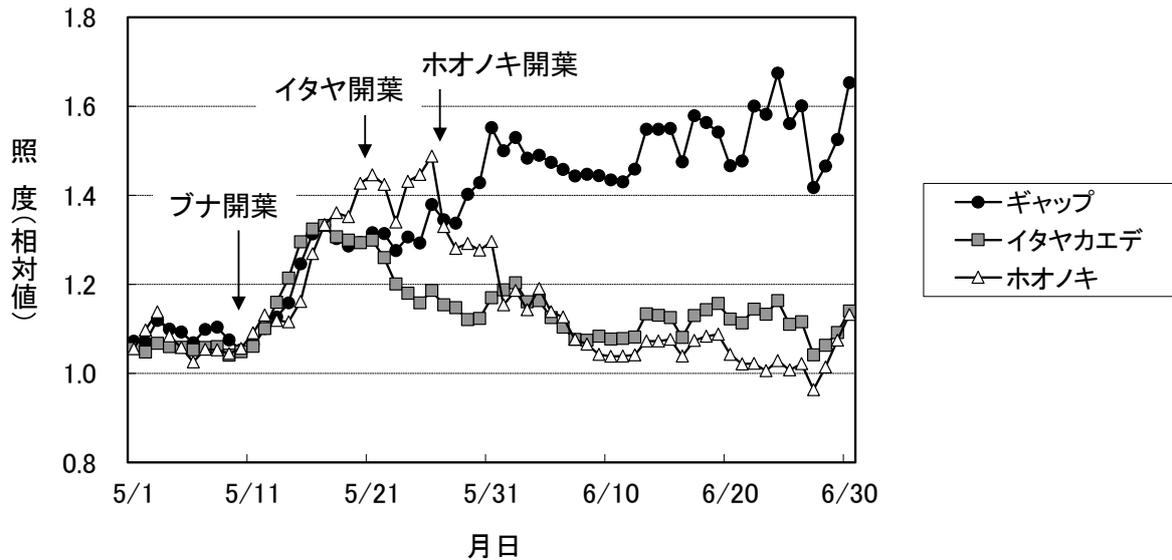


図-4 日和山ブナ林におけるイタヤカエデパッチ、ホオノキパッチ、ギャップでの照度の変化 (ブナパッチとの相対値)

縦軸の相対照度は、ブナパッチに比べて他パッチがいつどの程度明るいかを比較するため、ブナパッチの照度と対象パッチの照度との相対値 (対象パッチ/ブナパッチ) で示す。

イタヤカエデとホオノキの林冠下で照度が高く、ブナパッチに比べて1.2~1.4倍であった。さらに、開葉が終了した6月以降においても、イタヤカエデとホオノキの林冠下の照度はブナ林冠下よりも10%前後高い傾向があった。なお、ギャップの照度はブナ林冠下に比べ約50%高かった。

### 考察

#### 1. ブナ以外の広葉樹林冠下でのブナ後継樹の分布

北海道渡島半島のブナ林で林冠の状態をブナ、ブナ以外の広葉樹、ギャップの3タイプに区分し、各パッチでブナ後継樹の分布を調べた結果、ブナ後継樹の出現パッチ数と平均個体数はブナパッチ、ギャップよりも広葉樹パッチで多く、林冠の状態がブナ後継樹の定着に影響を及ぼしていることがわかった。この結果は宮城県栗駒山 (Tomita and Seiwa 2004) の報告と一致しており、他樹種の林冠下にブナ後継樹が多いことが北海道渡島半島のブナ林でも確認できた。

ブナ稚樹の分布がブナ以外の樹種の林冠下に偏る理由としては、林冠構成種の開葉時期の違いが関係していると考えられている (Tomita and Seiwa 2004; 小山ら 2007)。ブナ林ではブナの開葉は他の林冠構成種に比べて早く、ミズナラより10~14日、ホオノキより14~30日早い (丸山 1979; Tomita and Seiwa 2004)。本研究でもブナの開葉はイタヤカエデより10日、ホオノキより15日程度早く、ブナ以外の林冠下では5月中下旬に明るい環境が生じていることを確認できた。また、全ての樹種の開葉が終了した後もイタヤカエデやホオノキの林冠下はブナよりも明るい状態が続いていた。こうした林冠下でのブナ稚樹の年間獲得光量はブナ林冠下に比べミズナラ林冠下で約2倍、ホオノキ林冠下で約3倍になると試算されて

おり (Tomita and Seiwa 2004)、ブナ稚樹が受ける光量の違いがブナの生存率に影響を及ぼした結果、ブナ後継樹の分布が広葉樹パッチに偏ったとされる。

また、こうした結果は、植栽したブナ苗木の成長とも一致しており、ブナ林冠下の個体よりもホオノキ林冠下の個体が高い成長を示していた。このシュート伸長量はギャップと同程度であり、ホオノキ林冠下であればブナ稚樹は順調に成長できる可能性がある。実際、宮越と歌才のブナ林では、他樹種の林冠下ではブナが胸高直径20cmを越えるまで成長しており、耐陰性が高いとされるブナは他樹種の林冠下で育つことができると本研究の結果からも考えることができる。

ブナ後継樹の定着や成長に及ぼす林冠木の影響についてはさらに詳しい調査が必要である。本研究の林分調査では、広葉樹パッチは多くが複数種によって構成されていたためすべて同一に扱ったが、開葉時期はブナ以外の林冠構成種の間でも大きく異なっている。例えば、広葉樹パッチで構成個体の12~53%を占めたイタヤカエデは落葉広葉樹の中でも開葉の早い種でありミズナラよりも10日前後早い (加藤ほか 1999)。したがって、ブナ後継樹が利用できる明るい環境はミズナラ、ホオノキの林冠下に比べイタヤカエデの林冠下でより短いと予想される。今後、開葉フェノロジーに関係する光環境がブナ後継樹に与える影響を評価するためには、林冠構成木の種類、樹種の構成比などを調べていく必要があるだろう。また、光環境以外の要因としては、菌類などの影響も考慮する必要がある。宮城県栗駒山のブナ林でブナ種子と実生の生存推移を調べた研究によると (清和 2013)、ミズナラ・ホオノキ林冠下に散布された種子は、ブナ林冠下に比べて、種子や芽生えが病原菌による死亡率が低く、実生のセーフサイトになる

ことを報告している。こうした生物的要因の影響について検討することも今後必要である。

## 2. 渡島半島のブナ林の更新動態

調査地のいずれでも、ブナはギャップでは順調に更新していなかった。ギャップでブナ後継樹（若木）が出現した調査地は宮越に限られ、その本数割合も出現個体全体の19%と低かった。一方、ブナ以外の高木種は、ギャップでの若木の本数密度がブナに比べて高く、渡島半島のブナ林ではギャップがブナ以外の広葉樹によって修復されていた。若木が出現したギャップでは、各調査地を通じてイタヤカエドとホオノキの割合が高く、これらの広葉樹がギャップで更新しうことを示していた。ただし、日和山と歌才ではギャップの半数以上で修復が進んでいなかった。林床にササが優占するブナ林では、ギャップが形成されても樹木の更新が妨げられることが知られているが（Kobayashi et al. 2000；中静 2004）、本調査地でも、ササが繁茂する林では、ギャップの修復が遅れていた。したがって、更新動態の検討においては、ギャップ形成だけでなくササの存在にも考慮する必要がある。

ギャップ形成後に更新する樹種の違いを説明する要因の一つに、林床で繁茂するササの一斉枯死とのタイミングがあげられる。ブナ林でのギャップダイナミクスを研究した中静（2004）によると、ギャップでブナが更新するためには、ギャップ形成前にブナの前生稚樹が存在することが必要条件であり、稚樹の発生にはササの一斉枯死が契機となる。この時、ブナがギャップで更新する前提は、ササの一斉枯死が起こった後にギャップが形成される順である。この順番が逆になり、ギャップ形成後にササの一斉枯死が起こった場合には、ブナと他樹種の広葉樹が一斉に更新し、競合することとなる。例えば、1995年に林床のチシマザサが一斉開花した十和田湖畔のブナ林で、樹木実生の動態を追跡した研究によると、ギャップでササが枯死するとブナよりも光要求性の高い樹種が優占することが報告されている（Abe et al. 2004）。こうしたタイミングの違いがギャップでの更新樹種の違いを生んでいるのかもしれない。ただし、ここでの考察はあくまでもギャップ形成とササの一斉枯死のタイミングで単純化した仮説である。実際の更新動態では、幹折れや根返りなどギャップの種類や小面積で生じるササの枯死や、あるいはササ林床ではないブナ林など、状況は様々であり更新動態は複雑だろう。

ササの一斉枯死がブナの更新の契機となっていることは、本研究の結果からも示唆された。広葉樹パッチでのブナ後継樹の個体群構造は調査地間で異なり、日和山では樹高2m未満の稚樹が16,583本/ha、宮越では稚樹が5,417本/ha、胸高直径0～25cmのブナが1,464本/ha、歌才では稚樹が存在せず胸高直径5～25cmのブナが146本/haとなっていた。この結果は、ブナ以外の広葉樹林冠下で、ブナの後継樹が特定時期に発生し、かつそれらの時期が場所によって異なっていることを示

している。日和山では比較的最近になってブナの更新が始まったこと、宮越では日和山より前に更新が始まり比較的最近まで後継樹の加入が続いていたこと、歌才では宮越より前に更新が生じ、現在は後継樹の加入はないことを示している。各調査地とも10パッチだけの結果ではあるが、ブナ後継樹のサイズが各調査地内で揃っていたことは、ある一時期にブナがブナ以外の広葉樹林冠下で更新し始めていることを示しており、その契機としてササの枯死があった可能性がある。

本研究では、1) ブナ稚樹は広葉樹パッチで多く、2) 広葉樹パッチはブナ稚樹の成長に好適な光条件が存在し、3) ギャップではブナより他樹種が優占していることを明らかにした。この結果は更新の一時点を見たにすぎないが、ブナ林冠木が倒れギャップが形成された場所で他樹種の更新が始まり、他樹種が林冠を形成した下層でブナの後継樹が育つ、というサイクリックな相互置換が生じている可能性を示唆するものであった。この確証は得るためには、ギャップ形成やササ枯死後の更新木の追跡調査、樹木の齡調査など、詳細な調査が必要だろう。

## 3. 融雪時期とブナの更新

これまで開葉フェノロジーの違いを利用したブナの更新が、ほとんど報告されてこなかった。ブナの更新研究は、多くの場合、人為的影響の少ない林を対象に行なわれるため、調査地はブナの垂直分布域の中でも積雪量の多い高標高域に偏っていた。例えば、これまでブナの更新が調査されたブナ林での暖かさの指数は、秋田県森吉山で54～63℃・月（浅野 1983）、秋田県十和田湖で53℃・月（Abe et al. 2002）、長野県カヤノ平で46～54℃・月（浅野 1983；島野・沖津 1994）、福島県ブナ平で44℃・月（島野・沖津 1994）など、いずれも冷温帯中・上部にあたる。一般に、日本海側多雪地の高標高域では開葉に比べ融雪が遅いため（鎌田 2001；本間 2002）、埋雪状態にあるブナ稚樹は物理的に開葉ができず（丸山 1979；大野 1992）、ブナ稚樹は他樹種の林冠下に生じる更新サイトを利用できないと考えられる。このため、開葉に比べ融雪の遅い日本海側多雪地のブナ林でのブナの更新研究では、フェノロジーの影響を検出できなかったと考えられる。しかし、日本海側でも標高の低い地域では開葉に比べ融雪が早い（鎌田 2001；本間 2002）、こうした場所では開葉フェノロジーの違いを利用したブナの更新が存在する可能性がある。実際、開葉フェノロジーを介したブナの更新過程が、北海道渡島半島、宮城県栗駒山（Tomita & Seiwa 2004）のように豪雪地の周辺部や低標高地で観察されていることもそのことを支持している。

これまでのブナの更新研究では、ブナはギャップで更新するという認識のもと調査が行われてきたが、今回の調査結果からはそのような更新過程ばかりでないことが明らかにされた。今後、様々な林分で確かめる必要がある。

## 謝辞

山形大学農学部の小山浩正教授（故人）は本研究の遂行にあたり、顕著な貢献があったことから本論文では共著者として記載した。また、本研究の一部は、今（2004, 2007）で発表している。

## 引用文献

- Abe, M., Izaki, J. Miguchi, H., Masaki, T., Makita, A. & Nakashizuka, T. (2002) The effects of *Sasa* and canopy gap formation on tree regeneration in an old beech forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 565–574
- Akashi, N. (1996) The spatial pattern and canopy-understory association of trees in a cool temperate, mixed forest in western Japan. *Ecological Research* 11: 311–319
- 浅野 透 (1983) ブナ林の再生過程. 大阪市立大学理学研究科博士論文
- 本間航介 (2002) 雪が育んだブナの森—ブナの更新と耐雪適応—。「雪山の生態学—東北の山と森から」(梶本卓也・大丸裕武・杉田久志編著), 57–73. 東海大学出版会, 東京
- 鎌田直人 (2001). 変動する資源を利用する群集の共存機構—種子植性昆虫群集。「群集生態学の現在」(佐藤宏明・山本智子・安田弘法編著), 169–186. 東京大学学術出版会, 京都
- 加藤正吾・山本美香・小見山章 (1999). 落葉広葉樹林の上層と下層での葉フェノロジー—1997年の荘川村六郎における解析—. *森林立地*41: 39–44
- Kobayashi, T. Muraoka, H. Shimano, K. (2000) Photosynthesis and biomass allocation of beech (*Fagus crenata*) and dwarf-bamboo (*Sasa kurilensis*) in response to contrasting light regimes in a Japan Sea-Type beech forest. *Journal of Forest Research*5: 103–107
- 今 博計 (2004) フェノロジカルギャップを利用したブナの更新. *光珠内季報*136: 12–16
- 今 博計 (2007) ブナ北限域における森林の動態. 「ベシクマスター生態学」(南佳典・沖津 進編著), 185–204. オーム社, 東京
- 今 博計 (2009) ブナにおけるマスティングの適応的意義とそのメカニズム. *北海道林業試験場研究報告*46: 53–83
- 小山浩正・今 博計・紀藤典夫 (2007) ブナ林内における稚樹の空間分布と他樹種の上層林冠との関係. *植生学会誌* 24: 113–121
- 丸山幸平 (1979) 高木層の主要樹種間および階層間のフェノロジーの比較—ブナ林の生態学的研究 (33) —. *新潟大学演習林報告*12: 19–41
- 松本健太郎・逢沢峰昭・松本陽介・大久保達弘 (2012) 関東北部高原山におけるイヌブナ・ブナが優占する太平洋型

- ブナ成熟林の15年間の森林動態. *森林立地*54(2) : 73–80
- Nakashizuka, T. (1983) Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests III. Structure and development processes of sapling populations in different aged gaps. *Japanese Journal of Ecology* 33: 409–418
- Nakashizuka, T. (1984a) Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests IV. Gap formation. *Japanese Journal of Ecology* 34: 75–85
- Nakashizuka, T. (1984b) Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests V. Population dynamics of beech in a regeneration process. *Japanese Journal of Ecology* 34: 411–419
- Nakashizuka, T. (1987) Regeneration dynamics of beech forests in Japan. *Vegetatio* 69: 169–175
- 中静 透 (2004) 森のスケッチ. 東海大学出版会, 神奈川
- Nakashizuka, T. Numata, M. (1982a). Regeneration process of climax beech forests I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. *Japanese Journal of Ecology* 32: 57–67
- Nakashizuka, T. Numata, M. (1982b) Regeneration process of climax beech forests II. Structure of a forest under the influences of grazing. *Japanese Journal of Ecology* 32: 473–482
- 中静 透・山本進一 (1987) 自然撓乱と森林群集の安定性. *日本生態学会誌* 37: 19–30
- 並川寛司・斎藤 均・山田真矢 (2017) 歌オブナ自生北限地におけるブナ優占林の樹種構成と林分構造. *北海道教育大学紀要 (自然科学編)* 68(1) : 27–37
- 大野啓一 (1992) ブナ林の植物季節. 「ブナ林の自然誌」(遠藤泰彦・原正利・大場達之編), 67–71. 千葉県立中央博物館友の会, 千葉
- Pickett, S.T.A. White, P.S. (1985) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York
- R Core Team (2022) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- 清和研二 (2013) 多種共存の森. 築地書館, 東京
- 島野光司・沖津 進 (1994) 関東周辺におけるブナ自然林の更新. *日本生態学会誌* 44: 283–291
- Tomita, M. Seiwa, K. (2004) Influence of canopy tree phenology on understory populations of *Fagus crenata*. *Journal of Vegetation Science* 15: 379–388
- Watt, A.S. (1947) Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35: 1–22
- Yamamoto, S. Nishimura, N. Matsui, K. (1995) Natural disturbance and tree species coexistence in an old-growth beech-dwarf bamboo forest, southwestern Japan. *Journal of Vegetation Science* 6: 875–886

## Summary

*Fagus crenata* seedlings are sometimes concentrated under the canopy of deciduous broad-leaved trees other than *F. crenata*, and it has been pointed out that the reason for this is the difference in the leaf opening times of the canopy species. In this research, the regeneration of *F. crenata* was examined in relation to canopy condition for three old-growth beech forests in south-western Hokkaido, northern Japan. We designated three patch types based on forest canopy condition: Fc (under the canopy of *F. crenata*), Oth (under the canopy of other deciduous tree species), and Gap. In Oth *Acer pictum*, *Magnolia obovata*, and *Quercus crispula* were prevailed at the three study sites. The number of understory individual of *F. crenata* were significantly different among patch types, and were highest in Oth and lowest in Fc and Gap. Diameter class distributions in Oth suggested that *F. crenata* regenerates constantly under the crown of other deciduous tree species. In contrast, *A. pictum* and *M. obovata* filled some gaps. The abundance of *Sasa* was highest in Gap. There was a significant negative relationship between the abundance of *Sasa* and the number of *F. crenata* seedlings that appeared below the *Sasa* layer. Under the canopy, the shoot elongation of planted *F. crenata* seedlings were greatest under the canopy of *M. obovata*, followed by canopy of *A. mono*, and lowest under the canopy of *F. crenata*. These results indicated that in the beech forests of the Oshima Peninsula, broad-leaved trees other than *F. crenata*, such as *A. pictum*, *M. obovata*, and *Q. crispula*, may be regenerating in gaps and eventually replacing beech trees.

## Key words

beech forest, dwarf bamboo, gap, leaf phenology, regeneration