

令和2年度修士論文

植生遷移における若木の分布戦略

—微地形と若木生育適地の関係

東京都立大学大学院都市環境科学研究科

地理環境学域

19850505 柿崎健士

指導教授 川東正幸 准教授

要旨

森林内の微地形は土壌および水分環境に変化を与え、若木の生育において重要な因子と考えられる。近年の微地形と若木の出現頻度についての研究から、倒木が引き起こす地表面の大きな攪乱によって生じる凸地形（マウンド）が、若木の個体数および種数の増加に関わり、森林遷移を大きく促進する役割を持つことが明らかとなった。一方、攪乱の小さい森林では、若木と微地形との関係性については、更なる研究の余地がある。このような背景を踏まえ、攪乱の少ない森林において、若木の種ごとの生育適地や、微地形が植生遷移を通して将来の森林形成に与える影響を考察することを、本研究の目的とした。

長野県上田市の筑波大学山岳科学センター菅平高原実験所内のアカマツ二次林、および山梨県南都留郡山中湖村に位置する東京大学富士癒しの森研究所内のカラマツ人工林を調査地に設定した。いずれも土壌は火山灰性の黒ボク土または火山放出物未熟土が分布する。菅平は 50~70 年前まで放牧地、採草地として利用され、自然遷移によって現在のアカマツ林が形成された。山中湖は、明治時代は薪炭林、農用林として利用され、約 80~100 年前にカラマツが植林された。これらの区において、樹高が 1.3 m 以上かつ胸高直径 5 cm 未満の樹木を若木として、樹種、樹高、位置情報を記録した。菅平では、高木性の広葉樹の若木のみ記録を行った。調査区内の成木の樹種、胸高直径、位置情報について、予め記録された観測データを用いた。微地形測量を行って等高線図を作図し、若木と成木の位置座標は散布図として分布を表した。この若木と成木の植生分布図は等高線図上にもマッピングした。若木の分布に沿った長さ 20 m のトランセクトに沿って傾斜横断面図を作図し、地表の凹凸や勾配の変化と、樹種ごとの若木の分布との関係性について考察した。

いずれの調査地においても、若木の分布には、緩やかな勾配や林床の盛り上がり起因する表層土壌の厚さが関係した。菅平では、ミズナラは勾配の緩やかな表層土壌が厚い地点に分布した。山中湖では肥沃な土壌を好むカジカエデやヒメシャラは、倒木付近の表層土壌が厚い、緩やかな傾斜地を好んで生育した。低木であるズミやマメザクラの若木は、ギ

トップの周辺や、勾配が 3° 未満の緩やかな地点に分布が集中していた。表層土壌は比較的腐植含量が高いため、植物の成長に必要な養分保持力が高く、保水力に優れ、硬度も比較的低い。若木の生存とその後の成長に有利である。樹種によって、表層土壌の厚さによる影響の大きさは異なることが推測された。山中湖では、比高約20 cmの地形図上の小規模な凹凸や、成木の周辺に形成される凹凸の凸部に若木の分布が集中した。この規模の凹凸は、適度な表層土壌の厚さをもたらし、養分や水分の確保をやすくすることで、若木の生存性を高めていることが考えられた。

菅平が位置する気候帯では、ミズナラはブナと共に極相林において優占する樹種と考えられている。微地形に起因する発芽や稚樹としての生育環境の違いが、将来的な極相林の樹木密度やその配置に影響する可能性が示唆された。山中湖では、高木性広葉樹の若木の多くは倒木の周辺に集中して分布することを踏まえると、今後菅平のように林床付近の植生が変化するには大規模な攪乱が必要であると考えられた。本研究の調査地のような比較的平坦な森林でも、斜面の傾斜の違いによって若木の密度や多様度が変化する傾向があることが示唆された。

Distribution Strategy of Young Trees in Vegetation Succession: Relationship
between Microtopography and Appropriate Location for Young Trees

KAKIZAKI Kenji

Abstract

Microtopography in a forest affects the soil and moisture condition and is considered to be one of important factors for growth of young trees. Recent studies have revealed that mound type topography formed by a large disturbance due to uprooting of fallen trees has advantages to increase a number of young trees and their species and plays a major role to promote vegetation succession. On the other hand, a relationship between young trees and microtopography in a forest is still unknown. This study surveyed distribution of young trees in a forest floor to reveal a significant role of microtopography on vegetation succession to a climax vegetation as a temperate forest in Japan.

The field survey has been conducted at two forests. The one was the secondary forest of Japanese red pine (*Pinus densiflora*, L.) at the Sugadaira Research Station, Mountain Science Center, University of Tsukuba, Ueda City in Nagano Prefecture. The other was the artificial forest of Japanese larch (*Larix Kaempferi*) at Fuji Iyashinomori Woodland Study Center, located in the Yamanakako village, Yamanashi Prefecture. The soil was Andosols or Regosols consisting of fresh volcanic products. The pine forest in Sugadaira was formed by natural succession from a pasture and meadow land around 50 to 70 years ago. The Japanese larch was planted about 80 to 100 years ago in the Lake Yamanaka to obtain fuel wood materials and other uses. In the two study sites, tree species, height, and positions in 20 x 20 m quadrats were recorded for saplings with a height exceeding 1.3 m and a diameter of less than 5 cm at breast height. The position of saplings were evaluated by comparing prerecorded data of mature trees in the quadrat. A contour map expressed as microtopography was used for the base map to confirm the position of saplings. Transects with a length of 20 m along the sapling distribution were

set in the quadrat to check the distribution of saplings according to each species.

In both study sites, the surface soil condition including the thickness can control the distribution of saplings. In Sugadaira, *Quercus crispula* was distributed on the foot slope with moderate gradient. In Lake Yamanaka, *Acer diabolicum* and *Stewartia monadelphica*, which prefer fertile soil, grew on the ground with the thick soil and gentle slope near fallen trees. Young shrubs of *Cerasus incisa* and *Malus toringo* were concentrated around a gap where tree crown has been opened due to death of the high tree and flatten areas. The surface soil on the gentle slope and along dead trees can promote germination and growth of seedlings due to advantages of nutritional condition supported by the accumulated soil materials with relatively suitable condition favorable for plant growth. Soil thickness on the ground is a key factor for survival and subsequent growth of saplings. Again, the distribution of saplings in the Yamanaka lake quadrat was concentrated on small mounds and pits with approx. 20 cm in height or depth. The small mounds formed around mature trees seemed to provide a space to grow for saplings. The ground irregularities can enhance probability of saplings to survive.

Microtopography is an important controlling factor for germination and growth of seedlings of dominant species such as *Q. crispula* and *Fagus crenata*, resulting that they occupy the forest as climatic vegetation in Sugadaira. The density and the distribution of saplings in the forest would be affected by its microtopography. In Lake Yamanaka, many saplings of tall broad-leaved trees are concentrated around fallen trees. However, they never occupy the forest crown. The process of vegetation change requires a large-scale disturbance in the forest in future. Microtopography on the forest ground can affect density and diversity of saplings even in the Japanese temperate forest with relatively flat ground.

目次

I. 序論	
1. 植生の遷移過程における若木の生態と生育条件	1
2. 若木の生育環境における微地形の重要性	3
II. 手法	
1. 調査地概要	6
2. 現地調査	8
3. 図表作成・分析	9
III. 結果及び考察	
1. 菅平における植生分布	
① 成木の分布状況	11
② 若木の分布とその特徴	12
③ トランセクトの斜面方位と若木の分布	14
2. 山中湖における植生分布	
① 成木の分布状況	16
② 高木性若木の分布とその特徴	17
③ 低木性若木の分布とその特徴	19
④ トランセクトから見る林床の凹凸と若木の分布	20
IV. 結論	22
V. 謝辞	24
VI. 参考文献	25

図目次

図 1 筑波大学菅平高原実験所の所在地および同実験所内における永久調査区と 本研究における調査区（菅平）の配置.....	28
図 2 東京大学富士癒しの森研究所（山中湖）の演習林の所在地と演習林の配置	29
図 3 東京大学富士癒しの森研究所（山中湖）内の演習林におけるカラマツ人工 林内長期試験地と本研究における調査区の配置.....	30
図 4 菅平調査区内に生育するミズナラの若木.....	31
図 5 菅平と山中湖の調査対象林分の樹木密度の比較.....	32
図 6 菅平と山中湖の調査対象林分の階層構造の比較.....	33
図 7 菅平調査区 2 区を通過する通路と周辺の植生.....	34
図 8 菅平調査区内におけるミズナラの成木と若木の分布.....	35
図 9 菅平調査区内におけるヒトツバカエデの成木と若木の分布.....	36
図 10 菅平調査区における地形図上植生分布図.....	37
図 11 陽樹や日照を好む種の母樹となり得る成木と若木の分布	38
図 12 菅平調査区 1 区におけるトランセクト①の傾斜横断面図	39
図 13 菅平調査区 2 区におけるトランセクト②の傾斜横断面図	40
図 14 菅平調査区 2 区におけるトランセクト③の傾斜横断面図	41
図 15 山中湖調査区 1 区における地形図上植生分布図.....	42
図 16 山中湖調査区 2 区における地形図上植生分布図.....	43
図 17 山中湖調査区 3 区における地形図上植生分布図.....	44
図 18 山中湖調査区 1 区におけるトランセクト④の傾斜横断面図.....	45
図 19 山中湖調査区 2 区におけるトランセクト⑤の傾斜横断面図.....	46
図 20 山中湖調査区 2 区におけるトランセクト⑥の傾斜横断面図.....	47

表目次

表 1 菅平調査区内の高木性広葉樹成木・若木の樹種及び個体数.....	48
表 2 日照要求性を考慮した若木の斜面方位に応じた出現頻度	49
表 3 山中湖調査区内の高木性・低木性広葉樹成木の樹種及び個体数.....	50
表 4 山中湖調査区内の高木性・低木性広葉樹若木の樹種及び個体数.....	51
表 5 山中湖調査区ごとのミツバウツギ成木密度と平均胸高直径およびその他の 広葉樹成木密度.....	52

I. 序論

1. 植生の遷移過程における若木の生態と生育条件

植生遷移は、自然災害跡地、植林地や土地利用転換地など、様々な植生域の初期化とその後の植物生育に係る日照、水分や地温などの環境変化に適応した植物が生育する過程において確認することができる。一般的には、草本種がパイオニア種として優占する初期段階に始まり、その後に先駆樹種の侵入による陽樹林の形成がみられる。陽樹林の林床には日照要求性が低い広葉樹が侵入し、次第に極相林となる陰樹林へと変化する(沼田 1977)。この植生遷移には、陽樹の枯死・倒伏によるギャップ形成が林内の照度増加に貢献し、多くの樹種に由来する種子発芽を可能にし、多様な樹種の生存競争を経て新たな林分の形成を促す過程も含まれており、様々な環境変化が動機となって植生遷移が生じる。これまでに、様々な林分の植生遷移が研究されているが、多くの研究では構成している成木の植生調査によって明らかにされている。一方で、成木にまで生育していない若木は植生遷移の現状をよく表していると考えられるものの、若木に着目した植生遷移の研究は極めて少ない。

例えば、高さが胸高以上である若木は、実生や稚樹の段階から淘汰されずに生き残っている個体であり、将来的に林内で攪乱が生じギャップが形成されると、林冠を形成する可能性があり、それらの分布は発芽当初からの良好な生育条件を示している。従って、林内の若木の分布は植物生育条件を地図化したものととらえることができる。また、陰樹の若木は、乏しい日照条件でも生育する性質を持っていることから、ギャップが形成されなくても樹冠下で成長し、亜高木層を形成する(友田 2015)。このように植生遷移を考察するうえで、将来的に森林を変化させる若木の分布の特徴を知ることは重要である(Timo 1994)。また、成木よりも根系が発達していないこと、葉数が限られていることから、若木は成木よりも日照や温度、土壤水分や養分といった環境要因の影響を強く受けて生育することが推測される。従って、若木に着目した植生調査から現状の植生遷移の状態と将来の植生分布の予測が可能となる。

国内の温帯域では代表的な陽樹林の構成種にマツ類が挙げられる。中でも、アカマツは先駆樹種の1つで、自然災害発生後の荒廃地における植生回復でも草原を経た植生遷移において最も早く侵入・生育し、数十年ほどで20 mを越える高さに成長することが報告されている（福嶋 2017）。アカマツやカラマツは自然林として広く分布するほか、人工林の造林にも用いられる。植林地では、一定の大きさに成長した苗木を定植し、雑草木の刈り取りや除伐を行い、成長を促進する。しかし、近年では植栽した樹木の市場価値の低迷や生育不良によって、管理を放棄された森林も多い。このような管理を放棄された植林地において、生育密度が過密でない場合や倒木の発生により林内に空間（ギャップ）が発生した場合は、林床に多様な樹種の種子が侵入して成長する余地があり、次第に日照や水分条件に適応した樹種が主体を成す森林へと遷移する（福嶋 2017）。陽樹は比較的寿命が短く、枯死などによりギャップが形成されるため、陽樹林では陰樹を中心とする多くの樹種が成長し林冠を占める機会を与えられている。このようなギャップの形成を含む植生遷移では日照が大きな制御因子となる。照度が高いほど、多様な樹種の生存が可能であることが知られている（友田 2015）。照度は、樹木の種類や密度、植生の階層構造や斜面方位など、多くの条件に依存して変化する。特に、陰樹林では階層構造の発達によって林内の照度は低くなりやすく、陽樹林の方が明るいとされる（沼田 1977）。従って、陰樹林では、耐陰性が高く寿命の長い限られた樹種が林冠を寡占するため、その他の樹種が成長してそれらを代替することが難しい（沼田 1977）。そのため、将来的に高木層を代替する植生遷移の過程が表れやすい若木に着目し、日照の変化が見込まれる陽樹林において調査することが望ましい。森林内の植生の変化が活発である陽樹林は、多くの種の若木が生育する可能性があり、若木の動態を調査するには最適な環境と考えられる。

植物の生育に必要な温度は、一般的に月平均気温で5°C以上であり、その期間の長さが植物の成長に大きく影響すると考えられる。それを定量化したのが、温量指数であり、月平均気温が5°C以上の月について、平均気温から5を引いた値を足し合わせて求める（吉良 1945）。日本国内には様々な気候帯が分布するが、この指数を用いて地域ごとの有効積算温

度を知ることができる。一般的に、植物体内で行われる光合成反応の速度は温度によって支配されているため、若木の成長量も温量指数に従って変化する（福嶋 2017）。すなわち、比較的寒冷な地域の若木は、温帯の樹木の若木よりも相対的に限られた温度で成長する必要があるため、日照を確保しやすい場所での生育が重要と考えられる。また、指数が小さい地域では積雪量が多い場合が多く、1年のうち積雪がある日数を示す平均根雪日数は100日を超えることもある。降雪期を含めて大量の積雪が解けるまで若木が成長できないため、気温が5°Cを越えたとしても成長可能な日数は制限される。このように、若木の生育において厳しい環境と考えられる寒冷地は若木の生育適地がより明確に現れることが推測される。

2. 若木の生育環境における微地形の重要性

森林内の微地形は土壤水分および養分に変化を与え、林地内植生の発芽から生育にまで影響することから、林分の植生遷移を理解するうえで非常に重要である。例えば、強風や枯損などで発生した倒木は森林地表に横たわり、腐朽する。倒木やそれに伴う根返りをきっかけに土壤の移動や堆積が起こり、地表面に凸地形（マウンド）、凹地形（ピット）といった、大小の凹凸が形成される。あるいは、胸高直径の大きい樹木の根元に、傾斜に沿って移動してきた土砂が堆積して斜面の勾配変化が生じ、勾配の急な箇所となだらかな箇所が生じる。また、勾配が一樣な斜面でも表層土壤の浸食されやすさの違いによって、傾斜に沿った筋状の起伏が形成される。このように、様々なメカニズムによって森林内の微地形は形成される。これらの微地形は、1/25,000などの縮尺の地形図には表現されないが、環境要因の影響を受けやすい実生や稚樹、若木の生育において重要な因子になるといわれている（Timo 1994）。例えば、林床の凹凸は水分環境を制御する要因になり得る。林床の凹みや斜度のなだらかな箇所では、土壤は植物生理における有効水を多く保持しやすい。植物は安定して水分を得られるため、若木が集中的に生息していることが知られている（Mary et al. 2013）。また、林床の凸地形では周囲と比べて日照を得やすく、こちらも若木などが集中的に生息することが知られている（Mary et al. 2013）。樹種ごとの水分や日照に対する要求性の違いによって、好む環境に違いが生じる。逆に、表層土壤に種子として存在する段階から、

稚樹，若木へと成長する過程で，生育に不適な場所に存在する個体は淘汰される可能性が高くなる．このように，微地形は森林内にパッチ状に環境条件の違いを作り出し，植生の構成種を偏らせる．この偏りは，将来の森林の種構成や，発達度などに，影響すると考えられる．

微地形と若木の出現頻度についての研究は，近年に至り，漸く世界各地の森林で取り組まれるようになった．Audrey et al. (2017) はアメリカのニューハンプシャー州とマサチューセッツ州において，ハリケーン被害に遭遇した原生林と，試験的に風害による根こそぎ倒木を再現した二次林のそれぞれで，倒木によって生じたマウンド，ピットに生息する若木などの個体数，種数を調べた．これらの研究は，温帯と亜寒帯の境界の近くに位置し，ブナ，ナラといった落葉広葉樹を主体とする森林で行われた．樹体が大きな倒木が認められた原生林では倒木で生じるマウンドの多くは比高 1 m 以上に達し，凸地形が不明瞭であった二次林よりも大きなマウンドが形成された．土壌の流出および流入によってマウンド，ピットが消滅し，地表面が均平化するまでの長い期間に先駆種を中心とする稚樹や若木の成長が促進され，倒木の影響で出現した多くの個体および種数の残留・生育が確認された．このように，大きな攪乱によって形成される微地形が植生遷移を促進することが示された．気候的に類似した東欧の落葉広葉樹林でも，同様の現象が確認された (Maija et al. 2016) ．また，Christel et al. (2019) はウィスコンシン州で同様に風害を受け，多数のマウンドが形成された広葉樹林を調査した．特に，光発芽種子である種や風を利用した種子散布を行う種子が軽い種の若木の分布について，マウンドのある区と対照区を比較した．その結果，マウンド区では，樹冠までの距離が短くなり日照を得やすくなるため，有意に個体数やその大きさが増加することが判明した．この 2 つの研究から，微地形として認識されるマウンドが若木の個体数および種数の増加に関わり，植生遷移を大きく促進する役割を持つことが明らかとなった．

これらの研究は，倒木が引き起こす地表面の大きな攪乱によって多くのギャップが形成された森林で行われた．一方，倒木の発生数が少ない，すなわち攪乱の小さい森林では，若

木の個体数や種数の急激な変化が引き起こす劇的な植生遷移の進展は考えにくく、耐陰性の高い樹種による若木の成長を経た植生遷移が生じると考えられる。この耐陰性樹種による植生遷移においても水分と日照は重要な因子となり、特に微地形との関係性については更なる研究の余地がある。また、先述の既往研究では比高が 50 cm 以上のマウンドやピットの直径や深さを個別に計測することによって微地形を捉えて植生分布との関係が研究されていた (Audrey et al. 2017)。しかし、攪乱の少ない森林では地形変化が微小であるため、既往研究よりも微細な地形変化に焦点を当てる必要がある。そのために、測量を伴う詳細な地形調査による等高線図作成から地形判読を行い、微地形を明らかにしてから若木分布との関係を検討する必要がある。このような微地形調査によると微細なマウンドとピットの地形変化点や数十 cm 程度の高低差が示すことができるため、細かな凹凸や勾配の変化を捉えられる可能性が高まる。しかし、このような手法で分析を行った事例は、これまでに認められない。より詳細に微地形を把握することで、小さな微地形変化で植生遷移に変化が生じる国内の林分において、若木の出現頻度、種の多様度や生存性に及ぼす影響を解明する余地は大きい。

このような背景を踏まえ、本研究では寒冷地において現在遷移が進行している陽樹林に焦点を当てて若木の分布調査を行い、若木の種ごとの生育適地や、微地形が植生遷移を通して将来の森林形成に与える影響を考察することを目的とした。

II. 手法

1. 調査地概要

長野県上田市の筑波大学山岳科学センター菅平高原実験所（以下菅平）内のアカマツ二次林を調査地とした。この実験林内の一部に植生の遷移を観察するために設置された永久試験区（図1）を試験地として利用した。実験所は標高約 1,300 m の高原に位置し、南西向きの傾斜角約 5° の緩傾斜地である。土壌は火山灰性の黒ボク土が分布し、保水力と腐植に富む。年平均気温は 6.4 °C(1981~2010 年)、年降水量は 1,220 mm、温量指数は 56.9 である。天候の変わりやすい山地気象の特性を備え、最低気温が-20 °Cを下回ることもあり、冬の冷え込みが厳しい。実験所開設以前は、放牧地、採草地として人為的に草地を維持していたといわれる。50~70 年前に草地としての利用を辞め、自然遷移によって現在のアカマツ林が形成された（石田 2016）。現在に至るまで人為的な刈り取り、伐採等の管理は行われていない。アカマツは常緑針葉樹であり、日照を好み、貧栄養な場所でも生育が可能な先駆樹種である。所内のアカマツの樹高は約 15~20 m、胸高直径は 20~35 cm である。樹木の肥大の度合いを示す指標である形状比は、樹高(m)を胸高直径(m)で除して算出する。形状比が大きいほど樹木は細目であり、一般的に 100 を超えると強度的に危険とされる。本調査地のアカマツの形状比には、ばらつきがあるが、個体によっては 100 を超える細いものも一定数存在する。湿性な土壌ではアカマツに代わり、高木性の落葉広葉樹の先駆樹種であるシラカバ、ヤマハンノキが高木層を占める。下層植生には高木性の落葉広葉樹であるミヤマザクラが最も多く、次いでミズナラ、ミズキ、ウリハダカエデなどが分布する。これらの樹高は約 5~15 m、胸高直径は平均 20 cm 未満で、低木層から亜高木層を形成する。アカマツの個体数は、2009~2018 年の間に約 10%減少しており、遷移を促進する一定数のギャップを形成する役割を果たし、長期的にミズナラなどの広葉樹に置換されると推測される。ミズナラは調査地周辺の極相林を構成する代表種とされており、その分布は将来的な遷移において重要と考えられる。この他にも、ツタウルシとクマイザサは遷移に関わる重要な植物である。つる性樹木のツタウルシは、主にアカマツにらせん状に巻き付いて成長し、締め付けるこ

とでアカマツの成長を阻害している。また、クマイザサは林床からの稈長は約 1.5 m あり、葉に覆われた範囲の日照を遮るため、本研究地においても実生や稚樹の成長を阻害することが報告されている（星野 2020）。しかし、本研究の調査対象である若木（定義などは後述）の成長を妨げる可能性は低いと考えられる。

山梨県南都留郡山中湖村に位置する東京大学富士癒しの森研究所（図 2, 以下山中湖）内のカラマツ人工林も調査地に設定した。研究所は富士山麓の標高約 1,000 m の高冷地に位置し、北西向き 5° 程度の緩傾斜地である。土壌は火山性の火山放出物未熟土であり、保水性は低い。未熟土は土層が薄いか、もしくは層位分化が進んでいない若い土壌を指す。一般に腐植含量が低く、肥沃ではない。年平均気温は 9.0 °C(1981~2010 年)、年降水量は 2,276 mm、温量指数は 70 である。太平洋側から湿った空気が流れ込みやすいため、降水量は比較的多い。研究所一帯の森林は、明治時代以前から薪炭林、農用林として利用されており、長年の管理の影響によりミツバウツギ、サンショウイバラ、ヌルデなどが低木林を構成していたと推測される。その後、約 80~100 年前にカラマツの植林が行われ、研究所内の土地利用において 8 割がカラマツ人工林で構成されている。落葉針葉樹のカラマツは、寒冷地での造林に広く用いられている。しかし山中湖周辺では、地域特有の火山放出物未熟土などの環境要因によって成長が芳しくないため、肥大成長が停滞する傾向にある。松枯れ病や樹幹の空洞化などの原因で枯損や倒伏する樹木も多い。そのため、木材としての品質は低いと考えられ、本調査地を含めて、保養地としての性格を強く持つ当地域への“癒し”効果を重視する方針に転換した。1999 年には長期試験地が設定され、以来その範囲内では人為的な管理は行われていない（西山ら 2013）。所内のカラマツの樹高は約 20 m、胸高直径は平均 40 cm 程度である（辻ら 2016）。下層には高木性の落葉広葉樹であるミズキ、オオモミジ、ヒコサンヒメシャラ、ウリハダカエデなどが分布し、亜高木層を形成する（辻ら 2016）。これらの亜高木層構成種は樹高が約 5~15 m、胸高直径は樹種により異なるが、最も大きいミズキでは平均 25 cm に及ぶ（辻ら 2016）。さらに下層には、樹高が最大 5 m、胸高直径が 10 cm 程度になる低木のミツバウツギが広く分布し、低木層を構成する（辻ら 2016）。こ

これらの低木は林冠をカラマツや高木性の広葉樹に覆われるが、日照を遮られた暗い林内で生育できる。そのため林内に満遍なく分布し、種ごとの個体数も最も多い。ミツバウツギのほかに、マメザクラ、ズミ、カマツカ、ニシキギ、ハギなどの低木が見られる。

菅平は、肥沃な土壌を有する二次林であり、アカマツも減少傾向にあるため、今後も高木層を含めた植生遷移が進行する可能性が高い。一方、山中湖は土壌が肥沃でなく、人工林として植栽されたカラマツが十分に成長してから管理を止めたため、林冠はすべてカラマツが形成している。そのため、カラマツを更新するような高木性広葉樹の成長が難しく、今後は低木を中心に遷移が進行すると考えられる。両調査地で予想される環境や成木の違いが、若木の生態に及ぼす影響に着目した。

2. 現地調査

菅平では2019年10月24日から31日の8日間にわたり調査を行った。山中湖では2020年9月28日、10月19日、10月26日、11月5日、11月20日に5日間で調査を行った。菅平では、永久試験区内に隣り合う20×20 mの方形区を2か所設け、それぞれ1区、2区とした。山中湖では、長期試験地内に隣接する20×20 mの方形区を3か所設けた。図3に示した植生遷移調査のために長期試験地として設けられた3か所の50 m方形区のうち、図示した一区画内に3か所の調査区を設置した。これらの区において、樹高が1.3 m以上かつ胸高直径5 cm未満の樹木を若木(図4)として、樹種、樹高、位置情報を記録した(Eric et al. 2002)。樹高は折れ尺(1 m)を用いて測定した。最も近い各方形区の頂点(以下基準点)から若木までの距離と方位を、巻き尺で計測した。基準点との間に倒木などの障害物があり測定が難しい場合は、次に近い基準点からの距離と方位を計測した。菅平では、アカマツ林内で植生遷移に積極的に関与する高木性の広葉樹に着目し、その若木に対して記録を行った。いずれの調査区においても、つる性樹木は記録しなかった。樹高1.3 m未満の実生や稚樹は記録を行わなかった。樹高に関わらず、胸高直径5 cm以上の樹木は成木と定義した。調査区内の成木の樹種、胸高直径、位置情報について、菅平では高原実験センターにおいて2018年に記録された定点観測データを用いた。山中湖では成木の樹種、胸高直径について

は癒しの森において 2019 年に記録された観測データを用いた。また、微地形を評価するために傾斜及び凹凸に着目し、基準点からの距離、高低差、方位を記録した。高低差 20~30 cm 程度の地形変化を把握し、方形区の四辺、地表面の起伏、樹木の根元で盛り上がる箇所を等高線図上に再現するよう、100 m²当たり 25~38 地点の密度、高低差~5 cm の精度で測定した。距離は 50 m 巻き尺で計測した。基準点からハンドレベルで樹高棒の先端が水平に見えるよう、樹高棒の高さを調整して高低差を測定した。基準点の標高が各測量地点に対して高い場合、各測量地点には高さ 12 m まで測定できる樹高棒を立てた。基準点の標高が各測量地点に対して低い場合、樹高棒を基準点に立て、各測量地点からハンドレベルで水平を確保した。高低差の測定値から、ハンドレベルを持つ人の身長を引いて、地表の高低差を算出した。また、方位の測定にはクリノメーターを用いた。

3. 図表作成・分析

微地形測量で得た距離と方位を用いて、各測量地点の位置座標を XY 座標に変換した。これらと高低差の記録から、図表作成ソフトである SigmaPlot 12.3 (Hulinks Inc.) の等高線プロット機能を用いて各方形区の等高線図を作図した。等高線間隔は 20 cm 毎とした。測点の過不足により不自然な地形変化が表現されることにより、実際の地形を反映していない場合は、補正データを挿入するスムージングを行ったり、測量地点を追加したりすることによって周囲の地形に適合させた。また、若木と成木の位置座標は Excel(Microsoft Inc.)の散布図として分布を表した。この若木と成木の植生分布図は等高線図上にもマッピングした(図 9, 10, 15, 16, 17 以後地形図上植生分布図とする)。地形図上植生分布図上の斜面上方から下方への若木の分布に沿った長さ 20 m のトランセクトを菅平で 11 本、山中湖で 3 本設定した。菅平では、20 m 当たりの標高差は 1.2~1.7 m であり、勾配は 3.4~4.9° であった。各トランセクトの斜面方位は北西から南南西であった。山中湖では、20 m 当たりの標高差は 1.2~1.5 m であり、勾配は 3.4~4.3° であった。トランセクトの斜面方位は、2 本は北向き、1 本は北東向きであった。これらのトランセクトに沿って、傾斜横断面図を Excel の散布図として作成した。傾斜角が変化する変曲点を平滑線で結び、傾斜横断面を示した。その

平滑線上に，トランセクトに分布する若木と成木の位置情報を記し，樹種も合わせて記載した．複数の傾斜横断面図において地表の凹凸や勾配の変化と，樹種ごとの若木の分布との関係性について考察した．

Ⅲ. 結果及び考察

1. 菅平における植生分布

① 成木の分布状況

2つの調査区1区および2区のアカマツの平均生育密度はそれぞれ950本/haおよび550本/haであった。長野県内のアカマツ人工林を調査した事例を参照すると、1,000本/haを越えると、過密ゆえに完満に成長することが難しく、持続的に健全な成長を維持できない可能性がある(片倉ら1995)。前者の密度は、健全な生育が難しいことを示唆している。1区の樹木密度を図5に示した。どちらの区も多くのアカマツは樹高15m以上であった。平均胸高直径は1区では23.8cm、2区では29.9cmであり、いずれの林分でも胸高直径が15~40cmの個体が多かった。一方、胸高直径15cm未満である個体の割合は、1区では21%、2区では9.1%確認された。それらの形状比は100以上に達し、将来的な折損、倒伏の可能性が高いと考えられた。実際、2009年からの10年間で枯死した樹木は1区では17.4%、2区では12%であり、1区は枯死率が高いことが認められた。1区は比較的密度が高いため、樹木の胸高直径が小さくなる。特に、胸高直径が15cm未満の樹木の割合が高かった。このような樹木は形状比が100以上と高く、倒伏などで枯死する可能性が増加するため、2区よりも枯死率が高くなったと考えられた。2区では比較的密度が低いため、樹木の胸高直径が大きくなり、倒伏などで枯死する割合が小さいと推測された。アカマツの倒木は合計2か所確認されたが、胸高直径の小さな個体の倒伏であったため、ギャップが形成されたのは両区で1か所のみであった。ギャップには高木や低木の若木が多く生育した。成木の高木性広葉樹は、ウリハダカエデ、ウワミズザクラ、オオヤマザクラ、コブシ、シラカバ、ハリギリ、ヒトツバカエデ、ミズキ、ミズナラ、ミネカエデ、ミヤマザクラ、リョウブの12種が確認された。個体数はミヤマザクラが12本と最も多く、ウリハダカエデ、オオヤマザクラ、ハリギリ、ミズキが2本ずつ、そのほかの樹種は1本ずつであった(表1)。山中湖との樹木密度と階層構造との違いを、図5,6に示した。

② 若木の分布とその特徴

高木性広葉樹の若木は、イタヤカエデ、オオヤマザクラ、コシアブラ、サワフタギ、ミズキ、ハリエンジュ、ヒトツバカエデ、ミズナラ、ミヤマザクラ、リョウブの9種が確認された。個体数はミズナラが19本と最も多く、次いでヒトツバカエデ、イタヤカエデ、コシアブラ、リョウブの順に多かった(表1)。ウリハダカエデ、ウワミズザクラ、コブシ、シラカバ、ズミ、ハリギリ、ヒトツバカエデ、ミズナラ、ミネカエデ、ヤマウルシは、成木は分布したが、若木は分布しなかった。

ミズナラは、唯一成木に対して若木が増加し、成木1本に対し、若木は19本も確認された。アカマツや各広葉樹が林冠を占有したが、陰樹のミズナラは倒木などの攪乱に頼らず、個体数を増加させたと考えられた。図8は、地形図にミズナラの成木と若木の分布を示したものである。種子を供給する母樹となり得る成木は2つの方形区で1本、方形区の外周から1m離れた箇所に1本確認された。その他の個体は、方形区外周から10m以内の範囲には存在しなかった。動物散布の可能性を考慮しなければ、この方形区に種子を供給する可能性がある個体は2本のみであり、いずれも2か所の対象区内とその付近に分布した。若木は1区で6本、2区で13本確認された。1区と2区の間でアカマツの密度は大きく異なったが、この密度の範囲では林床の相対照度は大きく異なることから(片倉ら1995)、日照は若木密度の違いに影響を及ぼす可能性は低いと考えられた。若木は母樹になり得る成木の近くに集中的に分布した。ミズナラは比較的重量や体積が大きい堅果を形成し、動物による被食、運搬のほかに、自由落下によって種子を拡散する。種子が重い平均的な散布距離は短く、大部分の種子は母樹の周辺5mに分布する(大場ら1989)。そのため、母樹の周辺に若木が多くなったと考えられる。また、2区では登山道のような園内通路(図7)に沿って、直線状に集中して分布した(図8)。通路の周辺には、斜面に沿って侵食されたりターや土壌が堆積しやすく、周囲より厚い表層土壌が形成されたと推測される。通路との高低差は最大で約10cmあった。また、方形区内で通路から離れて分布する個体もなだらかな斜面勾配に分布した。斜面勾配に沿って侵食されて移動してきた土壌が勾配の変化点

に堆積し、周辺よりも厚い表層土壌が形成されたと考えられる。調査区外の同一の森林において、数か所土壌深度を測定したところ、表層土壌にあたる A 層が厚さ 25~40 cm の範囲で確認された。表層土壌の厚さに富んでいること、地点によってその厚さは少なくとも 10 cm は異なることが示された。一般的に、表層土壌の厚さは若木の成長における重要な要素である (Mary et al. 2013)。表層土壌は下層土壌に比べて、概して腐植含量が高いために植物の成長に必要な養分保持力が高く、保水力に優れる、硬度も比較的低いいため、根系が未発達な若木は、表層土壌が厚いほど根系を発達させやすく、生存とその後の成長に有利である (大場ら 1989)。また、緩やかな勾配や通路の両側のような表土の盛り上がりは、斜面勾配に沿って重力散布された種子を捕捉しやすく、さらにそこから移動しにくいいため、種子が蓄積されやすい (Audrey et al. 2017)。その結果、単位面積当たりの種子数が多くなり、多種類の若木が生育しやすい環境が形成されているといえる。

ヒトツバカエデやイタヤカエデなどのカエデ類は陰樹に分類されるが、ミズナラより日照要求性が高いことが確認されている (友田 2015)。林冠のある森林内によくみられる樹種であり、成木は樹高 10 m 程度まで成長する亜高木である。ヒトツバカエデは、調査区内に母樹となり得る成木と若木の両方が確認された。若木は成木から同じ方角かつ 5~10 m 離れた距離に集中して分布した (図 9)。カエデの種子は翼果で大変軽く、風によって樹木から落下、飛散し、母樹から 20~100 m の広範囲に散布される (林 1985)。本調査地でも、種子散布の時期に一定方向の風向きの風に乗じて種子が散布され、成木から風向の方角に若木が分布している可能性がある。図の若木はいずれも勾配が約 4° の斜面に分布していることから、生育地点の勾配や表層土壌の厚さの違いによる分布の偏りは認められなかった。

それに対して、オオヤマザクラやミヤマザクラなどのサクラ類は、ミズナラやカエデ類と比較して日照要求性の高い種といわれる。ミヤマザクラは成木広葉樹の大半を占めており、胸高直径が 20 cm に達する個体もある。樹木は胸高直径が大きくなるほど生殖機能が発達し、種子生産が盛んになるとされる。この規模のミヤマザクラは種子の生産を行っている可能性が高く、林床に多くの種子が供給されると考えられる。しかし、調査区内にミヤマ

ザクラの若木は 1 本しかなく、その個体も倒木のあった比較的相対照度が高いと考えられる箇所を確認された。このことから、ギャップが形成された場所以外のアカマツの樹冠下は、ミヤマザクラの若木が生育に必要とする十分な日照を確保できない可能性が考えられた。このように、若木の分布には緩やかな勾配や林床の盛り上がり起因する表層土壌の厚さが関係し、樹種によってその影響の大きさは異なることが推測された。この影響の大きさを測るにあたり、光要求性や耐陰性を考慮した分類を行うことは有効であることが示された。

③ トランセクトの斜面方位と若木の分布

次に、作成した地形図上植生分布図(図 10)を基に、微地形と日照との関係性を考察するために傾斜方位に留意して設定したトランセクトに沿った若木の分布を調査した。それらの斜面方位(以下トランセクトの方位とする)が南側(西, 西南西, 南西, 南南西, 南)の側線と、北側(北西, 西北西, 西)の側線に分類し、若木の個体数やその種数について検討した。真西に向くトランセクトを 1 本設定したが、北側、南側の両側で重複して加算して考察することとした。南側のトランセクトは側線 10 m あたり 2.81 本で、1.96 本であった北側と比較して多かった。そのため、南側に分布した若木はより多くの日照を得やすく、生育に有利と考えられる。また、春の日照の大きさは融雪速度に大きく関係するため、北側は南側よりも融雪が遅くなることが推測される。降雪の多い寒冷地では、融雪速度の違いが若木の成長速度に影響を及ぼすことが報告されている(永井 2004)。融雪速度が早いと考えられる南側の個体がより長い発芽機会と日照を得られた結果、若木の密度の違いに影響していると考えられた。全ての傾斜横断面図の若木を合計すると、高木性の若木は 8 種が確認された(表 2)。このうちオオヤマザクラ、コシアブラ、ヒトツバカエデ、ミズナラの 4 種は北側、南側の双方で確認された。その他に、南側にはイタヤカエデ、ミヤマザクラ、リョウブが、北側にはハリエンジュが分布した。南側では比較的日照が大きいため、光要求性の高い種が生育しやすいことや発芽の機会が増加することから、若木の種数が多くなったことが推測された。すなわち、日照は若木の種数を制御する可能性が考えられた。このように、日照は

若木の分布を規定する重要な要素であり、種によってそれぞれの影響程度は異なると考えられた。これらの樹種を日照要求性に応じて、4組に分類した（表 2）。陽樹とされるコシアブラ、ハリエンジュは、北側に 1 本、南側に 3 本確認された。また、陽樹に分類されないものの日照を好むとされるオオヤマザクラ、ミヤマザクラ、リョウブは北側に 2 本、南側に 4 本確認された。多くの個体は南側に分布するため、日照を重視した生育地点を取ることが示唆された。日照を遮断されると、発芽後や成長過程で十分な日照を得ることができず、耐陰性の高い種との競争に不利になる（沼田 1977）。これらの樹種は母樹となり得る成木の分布に関わらず、方形区内で分布する範囲に偏りがあったことから（図 11）、南側であっても陽樹にとって十分な日照を確保できる地点は限定されるといえる。また、先述した樹種よりも耐陰性が高いイタヤカエデ、ヒトツバカエデを合計すると、北側に 3 本、南側に 2 本の存在が確認された。ミズナラは北側に 8 本、南側に 7 本生育し、トランセクトの方位による密度の違いは見られなかった。しかし、作成した傾斜横断面図では、ミズナラの若木は傾斜の緩やかな箇所によく分布した。特に分布に特徴があった 3 本のトランセクトをトランセクト①～③として、図 12, 13, 14 に示した。トランセクトの位置は図 10 に示した。勾配の小さい地点に特に多く分布することを考慮すると、ミズナラは日照よりも土壌の厚さを重視したニッチをとることが示唆された。先述の通り、ミズナラの分布には微地形の影響が大きいといえる。

このように、ミズナラのように、樹種ごとに微地形に対応するニッチが存在することも示唆された。一般的に斜面勾配が大きいほど、地下水の浸透や流出速度は大きくなり、地表面は乾燥しやすい。一方、緩やかな傾斜では地下水の浸透や流出速度は比較的小さくなるため、土壌の含水率は高くなりやすい。表層土壌が比較的厚く堆積し水分含量も高いことが予測されるため、傾斜のなだらかな場所が発芽や生育に十分な環境であったと考えられた。特にミズナラは、最も出現頻度が高い若木であったことから、緩傾斜に優占的に分布する樹種であると考えられた。

2. 山中湖における植生分布

① 成木の分布状況

3つの調査区1~3区におけるカラマツの平均生育密度はそれぞれ200本/ha, 275本/ha, 375本/haであった。平均胸高直径はいずれの区も38~41cmとほぼ同等で、最小、最大の個体の値もほぼ同等であった。樹齢は同時期の植林であり、すべて同程度と考えられる。樹高は約20mとされているが、いずれの区も完満な生育に支障のない密度であるとされる(片倉ら1995)。しかし、調査地概要の項で示した通り、本調査地はカラマツの生育に不向きであり、近年は肥大成長が停滞しているといわれている。調査区内でも、健全な固体と比較して針葉の少ないまたは見られない個体が一定数見られた。すでに立ち枯れているか、将来的に枯死し、高木性の広葉樹に交代されると考えられた。倒伏した枯死木が残存したものが3本あるほか、土壌中に長期間埋没し分解されたと推測される、地表面が盛り上がった形跡も複数確認された。カラマツの胸高直径はほとんどの個体は30~50cmであった一方、15cm未満である個体も複数確認された。

高木性の広葉樹として、アズキナシ、イタヤカエデ、イヌザクラ、ウリハダカエデ、オニグルミ、ヒコサンヒメシヤラ、ホオノキ、ミズキ、ヤマグワ、ヤマモミジの成木が14種確認された(表3)。個体数はミズキが8本と最も多く、イヌザクラ、ウリハダカエデ、ヤマモミジが2本ずつ、そのほかの樹種は1本ずつであった。低木性広葉樹の成木は、ミツバウツギが65本と圧倒的に個体数が多かった。クロウメドキ、マユミなども確認されたが、それぞれ1~3本に留まった。ミズキは沢沿いや谷筋を好んで生育する樹木として知られている(馬場1999)。また、ミツバウツギは日当たりの良い山地の沢沿いを好んで生育する(林2014)。すなわち、ミズキやミツバウツギは土壌水分の多い場所を好むため、成木を追跡することで林内の水分環境を推測する手段となる(馬場1999)。ミズキは調査区全体に満遍なく分布しており、生育地点について特筆すべき特徴は確認できなかった。一方、ミツバウツギは他の成木や若木よりも、勾配が緩やかな地点に多く分布した。このことから、ミツバウツギは他種よりも生育に水分を必要とすることや、他種より土壌水分の多い地点での生育

に有利であることが考えられた。また、ウリハダカエデ、ヤマモミジは前項でも触れた通り、耐陰性の高い種である。調査区では高木層としてカラマツが優占するため、亜高木層を担うこれらの樹種は日照の一部をカラマツに遮蔽され、成長速度の制限を受けてきた。一般的に、林冠下に生息する樹木は優占する個体が枯死するなどして林冠が開かないと、肥大した樹木体を維持するために十分なエネルギーが得られず、成長速度が頭打ちになる。この状況が長期間続くと、少ない日照でも樹木体を維持できる、光要求性の低い樹種ほど生存の可能性が高まる。このカラマツ林は定期的な倒木によるギャップ形成は起こるものの、倒木よりも大規模な攪乱が発生した形跡はない。すなわち、先述した樹種が生存に有利になる環境であり、カエデ類は若木にも多く見られる。ヒノキ、モミ、シラベなどの遷移が進むに従って出現するといわれている常緑針葉樹は、長期調査地には分布しなかったが、それ以外の研究所の森林には分布した。長期調査地外では、カラマツの生育を促進するため雑草木を定期的に除去している。そのため、高木性広葉樹、低木性広葉樹の成木の本数が少なく、針葉樹が生育できたと考えられる。調査区内ではミツバウツギをはじめとする低木が広く分布するため、針葉樹が生育するための十分な日照やスペースがない可能性が考えられた。以上のことから、本調査地の林内はカラマツが林冠を優占するため日照が少なく、土壌は湿度が高く、沢沿いや谷沿いに生息する樹種を中心に木本種が生育する環境であることが確認された。また、菅平との樹木密度と階層構造との違いを、図 5, 6 に示した。

② 高木性若木の分布とその特徴

高木性広葉樹の若木は、アオダモ、イヌシデ、イロハカエデ、オニグルミ、カジカエデ、ヒメシャラの 6 種が確認された（表 4）。個体数を調査区別に見ると、1 区に 13 本、2 区に 8 本、3 区に 4 本分布した。若木の分布の多い 1 区及び 2 区では、倒木が計 3 本確認された（図 15, 16）。倒木はいずれもカラマツで、過去の記録から胸高直径が 30 cm 以上あると推測された。倒木に起因するギャップは 1 区に 1 か所、2 区に 2 か所確認されたが、3 区では確認されなかった（図 15, 16, 17）。ギャップによって分布する個体数に差はあったが、多くの種類の若木が分布した。ギャップのない地点に分布する樹種も多かったが、イヌシデ、

カジカエデ、ズミ、ヒメシャラはほとんどの個体がギャップ周辺に分布するなど、ギャップが若木の多様度を高めている可能性が示唆された。

個体数はイロハカエデが8本と最も多く、次いでカジカエデの順に多かった(表4)。イロハカエデ、カジカエデといったカエデ類が多く確認された。どちらも陰樹であり、カラマツやミツバウツギが多く生育する森林の林床でも、攪乱に頼らず勢力を維持できたと考えられる。成木はイタヤカエデ、ウリハダカエデ、ヤマモミジが分布したが、若木との樹種の重複はなかった。カエデ類は風を利用して軽い種子を散布する戦略をとるため、半径20m以内に母樹となり得る樹木が存在しなくても、侵入、定着できたものと考えられた。カジカエデは温帯の山地の肥沃で緩やかな緩傾斜地を好んで生育する(茂木ら2000)。1区と2区にそれぞれ3本、3区に1本分布した。1区と2区では多くはギャップの周辺に分布し、倒木より斜面上部の南側に集中して分布した。倒木の山側では、斜面に沿って移動した表土は大きな倒木によってせき止められ、傾斜が緩やかになり、周囲より表層土壌が厚くなったと考えられた。前項でも述べた通り、厚い表層土壌は厚い腐植に由来する養分保持力と保水力に優れ、若木の成長に有利に影響する。そのため、肥沃で緩やかな緩傾斜地を好むカジカエデの若木は、倒木付近に集中して分布したと考えられた。同様に肥沃な土壌を好むといわれているヒメシャラ(福嶋2017)も、倒木付近の表層土壌が厚く堆積した箇所に分布した。一方、イロハカエデは寒冷地で広くみられる種であり、森林の亜高木層や低木層を構成することが多い。いずれの調査区でも、ほとんどの個体はギャップのない地点に分布したものの、1区の南側や3区の北側に集中していた(図15, 17)。このことから、母樹が種子散布を行った際の風向きによって散布の偏りが生じた可能性や、現在若木が分布している地点の日照が、イロハカエデの生育に適していた可能性が考えられた。また、オニグルミとヒメシャラは母樹となり得る成木が近くに存在したことから、母樹の周辺に分布したと考えられた。

カラマツやミツバウツギは日照を遮り、林床の照度を下げ、若木の生育しにくい環境を形成している可能性が考えられた。両種の密度が高い3区では、他区よりも高木性の若木

が少ない。3区よりもカラマツ密度の低い1区や2区では、高木性の若木の分布が確認されている。この両区にはギャップが形成されているため、林冠の密度が低い箇所にある種子が、ギャップの形成によって生育に十分な日照を得られるようになり、生育できるようになったと考えられた。

③ 低木性若木の分布とその特徴

低木性広葉樹の若木は、ミツバウツギが16本と最も多く、マメザクラが12本、カマツカが4本確認された(表4)。本研究において、成木と若木は胸高直径5cmを境に区分している。ミツバウツギの場合、成木でも平均胸高直径が8.1cmであり、全個体の78%が胸高直径10cm未満であった。若木のミツバウツギの樹高は1.3~2.5mの範囲であった。日照や土壌水分などの要因の違いによって個体の大きさに差が生じた可能性はあるが、発芽からの生育年数が異なる可能性もある。生育年数は不明であることから、現在の生育段階から判断して若木として断定することが難しい。そのため、本項において、ミツバウツギの成木と若木は同項目として扱うこととした。

2区は1区と3区より、成木のミツバウツギの密度が低く、平均胸高直径が大きかった(表5)。2区では成木の広葉樹の密度が高く、高木が日照を遮りやすかった。ミツバウツギはその他の低木と競合し、密度が小さくなった可能性が示唆された。ミツバウツギは密度の違いに関わらず、いずれの区でも広い範囲で分布した(図15, 16, 17)。マメザクラやズミの若木は、ギャップの周辺や、調査区平均と比較して勾配が約半分の緩やかな地点に分布が集中していた。勾配が緩やかな地点には表層土壌が蓄積しやすく、その養分保持力や保水力は若木の生育を助けるといわれている(Mary et al. 2013)。山中湖の火山性未熟土は一般に腐植含量に乏しく、肥沃度が低い。ミツバウツギは勾配や表層土壌の厚さに関係なく分布したため、肥沃度の高いと考えられる環境でなくても分布できることが示唆された。そのため、本調査地の土壌に適応して低木の最大勢力になった可能性が考えられた。

図15, 16, 17の一部では地表面が周囲より10~20cm窪んでおり、林床には多くのシダやコケが繁茂している。若木の個体数は少ないが、多数の稚樹が生育しており、その周囲と比

較すると目測で 10 倍以上の密度であった。シダやコケは周囲より土壤水分の多い環境を好み、沢沿いに生育する。土壤水分の変化が稚樹の発芽や生育に優位に関与していることが示唆された。現段階では若木は分布しなかったため、このような土壤水分の偏りが、若木の生育に与える影響については確認されなかった。このまま稚樹が成長すると多数の若木が生育する。このような地点が若木の多様度を増加させ、遷移において重要な役割を担う可能性が考えられた。

④ トランセクトから見る林床の凹凸と若木の分布

3本のトランセクト④～⑥の傾斜横断面図を、④は1区、⑤⑥は2区に設けた(図15,16)。トランセクトの斜面方位は、④⑤は北、⑥は北東でほぼ同じであったため、方位による分布の違いは考慮しなかった。④では、比高±20 cmほどの凹凸が複数形成され、その周辺にミツバウツギを除く若木が集中して分布した(図18)。周辺の樹木の根系の周辺に、斜面に沿って移動した表層土壌が堆積して、地表面の凹凸が形成されたと考えられる。この現象は林内で広くみられるが、この地点では特に顕著であった。⑤⑥では、成木の根元に形成された比高±20 cmほどの凹凸に、ミツバウツギを除く若木は集中して分布した(図19)。カラマツやホオノキなどの高木の根元に、斜面に沿って移動した表層土壌が堆積して、斜面上方の高木の根元が最も盛り上がり、斜面下方との比高が20～30 cmもある地表面の起伏が形成されたと考えられる。

アオダモ、カジカエデ、ズミ、ヒメシャラ、マメザクラなど、肥沃な環境を好む若木は、この凸部を中心に分布した。既往研究においても、このような凹凸の凸である地点は、その他の地点よりも若木の個体数が多いことが示されている(Audrey et. al. 2017)。凸部の比高が約50 cmあると、若木は日照を得やすくなり、生存に有利になることが示されている。しかし、50 cm未満の比高の凹凸がもたらす効果については言及されていない。一般的な森林では、ギャップのある地点とない地点で日照量が大きく異なるとされる(沼田 1977)。トランセクト⑤⑥はギャップ付近に若木が分布したが、④ではギャップは形成されていないにもかかわらず、⑤⑥と同様の密度で若木が分布した。そのため、この規模の凹凸は若木が得

られる日照強度に有意な変化を及ぼさないことが示唆された。一方、先に述べた凹凸によって生じた表層土壌の厚さは、若木の生育に必要な土壌水分や養分の供給に有利であったため、凸部を好んで若木が生育したと考えられた。すなわち、この規模の凹凸は、日照に良好な条件をもたらすのではなく表層土壌の蓄積を促すことで、若木の生存性を高めていると推測された。

同一の林内でも表層土壌の厚さの違いによって、ミツバウツギとその他の若木の生育範囲が異なることが示された。このように種ごとに分布の偏りが生じることで、将来の森林の種構成や、発達度などに、影響すると考えられた。病虫害によるカラマツの枯死や倒木による折損、火災などによる裸地化など、比較的規模の大きな攪乱が発生し、土壌環境や日照条件が大きく変化しない限り、両者のすみ分けは継続されることが考えられた。

IV. 結論

いずれの調査地においても、緩やかな勾配や比高約 20 cm の凹凸といった微地形は、若木の分布や生育に影響を及ぼしていることが確認された。菅平では、ミズナラが傾斜の緩やかな地点に多く生育していたことから、林床の勾配によって、ミズナラの若木の分布に偏りが生じたと考えられた。2区は1区よりミズナラの若木の分布密度は大きかったが、アカマツの密度の違いによる日照の大きさよりも、表層土壌の厚さが分布に強く影響することが考えられた。調査地のある地域では、ミズナラはブナと共に極相林において優占する樹種と考えられている。今後も若木が成木に成長する過程で若木の淘汰が進む可能性があるが、微地形に起因する発芽や稚樹としての生育環境の違いが、将来的な極相林の樹木密度やその配置に影響する可能性が示唆された。

山中湖では、カジカエデが斜面の傾斜の緩やかな地点に好んで生育したほか、アオダモ、カジカエデ、ズミ、ヒメシャラなどは、倒木によって生じたギャップに分布した。倒木は、若木の多様度を高める可能性があった。また、ミツバウツギは調査区の広い範囲に分布していたが、その他の若木は表層土壌の厚い範囲に集中し、それぞれの分布域が凹凸の有無によって分かれることが示唆された。調査区によって若木の密度に違いはあったが、この傾向は共通した。いずれの地点も周辺より表層土壌が厚いと考えられ、優れた養分保持力と保水力によって多くの若木が成長したと考えられた。山中湖は、菅平よりも単位面積当たりの高木性広葉樹の本数が少なかった。造林が行われる以前は長期にわたり低木中心の灌木林であったこと、火山性の火山放出物未熟土である土壌が養分保持力に乏しいことを鑑みると、自然遷移によって成長しうる高木を養う地力に乏しい可能性がある。すなわち、菅平のように高木層のカラマツが他の広葉樹と交代する可能性は低い。病虫害によるカラマツの枯死や倒木による折損、火災などによる裸地化など、比較的規模の大きな攪乱が発生し、土壌環境や日照条件が大きく変化しない限り、林床付近の植生の構成は大きく変化しないと考えられる。ただし、今後も倒木などでギャップが形成された箇所は、現在生育する若木が成長して林冠を形成する可能性はある。

菅平、山中湖の斜面勾配はいずれも 4~5° であり、国内の森林としては緩傾斜面に分類される。既往研究では、起伏に富む地形に成立した森林や、大規模な攪乱が発生し起伏が形成された森林において、本研究より大きなスケールで地形を対象に植生分布について調査することが多かった。本研究の調査地のような比較的平坦な森林でも、斜面の傾斜の違いがもたらす表層土壌の堆積状態（厚さ）の違いによって、種ごとの若木の密度や多様度が変化する傾向があることが示唆された。このような変化が森林内にパッチ状に展開することで、同一の森林内であっても植生に多様度を生み出している可能性が考えられた。更なる調査においては、地形変化点周辺の表層土壌の土壌深の変化を測定し、地表面の比高変化と若木分布との相関性を確かめる必要があると考えられた。

一般的に、降水量が菅平や山中湖と同等程度の地域であれば、気温が温暖であるほど植生の多様度は大きくなるといわれている（福嶋 2017）。若木と微地形を関連付けた調査は熱帯や亜寒帯でも行われており、若木と微地形との有意な関係性が示されている。また、土壌が未発達で肥沃度がさらに低く、生育環境が厳しいと考えられる森林では、若木の生育環境のうち微地形が果たす重要性が大きくなる可能性がある。同様の気候帯に位置する土壌が異なる森林などでは、同様の調査を行う意義は大きいと考えられた。また、気候帯が異なる森林においても、微地形と若木の分布とその多様度、成長状況との関連性を調査する余地があると考えられた。

V. 謝辞

筑波大学生命環境系菅平高原実験所 田中健太准教授および生命環境系陸域生態学研究室 廣田充准教授には、菅平における植生調査のデータ提供および調査区の説明・指導を賜り、研究の進め方について非常に有益な助言をいただきました。東京大学山中湖癒しの森研究所、藤原章雄助教、西山教雄技官には同演習林の植生分布データを提供いただきました。以上の方々のご協力により現地調査および考察を進めることができました。ここに深く感謝の意を表します。

環境地理学研究室の西倉瀬里さん、梶原拓人さんには、5回にわたる山中湖での現地調査に協力いただき、多大な力添えをいただきました。渡邊真紀子教授には、ゼミ発表の場では厳しくも親身なご指導を頂き、研究を進める励みとなりました。

最後になりましたが、博士前期過程の2年間、常に丁寧な粘り強いご指導を賜りました指導教員の川東正幸准教授に、心より厚く御礼申し上げます。

VI. 参考文献

- 飯田真一・濱田洋平・田中正 2001. 筑波大学陸域環境研究センターに隣接するアカマツ林の胸高直径と立木密度の変化について. 筑波大学陸域環境研究センター報告 **2**: 1-6.
- 池田豊 2008. 『葉っぱ・花・樹皮でわかる樹木図鑑』 池田書店.
- 石田健一郎 2016. 筑波大学菅平高原実験センター年次報告書. 1-27. 筑波大学菅平高原実験センター.
- 大場貞男・石塚森吉・金沢洋一 1989. 豊作翌年のミズナラ稚苗の成立. 日本林学会北海道支部論文集 **37**: 75-77. 日本森林学会.
- 片倉正行・遊橋洪基・大木正夫・古川仁 1995. カラマツ及びアカマツを上木とする二段林の管理技術に関する研究(複層林の造成管理技術の開発). 長野県林業総合センター研究報告 **9**: 16-29.
- 亀山章・馬場多久男 1988. 『冬芽で分かる落葉樹』 信濃毎日新聞社.
- 菊池多賀夫 2001. 『地形植生史』 東京大学出版会.
- 鈴木庸夫 2005. 『葉・実・樹皮で確実にわかる樹木図鑑』 日本文芸社.
- 辻和明・西山教雄 2016. 富士癒しの森研究所における LTER の林分動態. 平成 28 年度技術職員等試験研究・研修会議報告 31-34. 東京大学農学部附属演習林.
- 東京農工大学農学部森林・林業実務必携編集委員会編 2007. 『森林・林業実務必携』 朝倉書店.
- 友田敦・倉本恵生・飯田滋生 2015. 天然林での樹種の多様化を図る更新方法の開発. 国有林業務研究発表集 **2011**: 44-50. 林野庁.
- 永井健 2004. 豪雪地帯におけるブナ稚樹の定着. 日本林学会大会発表データベース **115**: 5058. 日本森林学会.
- 西山教雄・五十嵐勇治・吉田弓子・算用子麻末・斎藤暖生 2013. 富士癒しの森研究所維管束植物目録. 演習林年報 **54**: 253-280. 東京大学農学部附属演習林
- 沼田真 1977. 『群落の遷移とその気候』 朝倉書店.

- 馬場多久男 1999. 『葉でわかる樹木 625種の検索』 信濃毎日新聞社.
- 林将之 2014. 『葉っぱで見わけ五感で楽しむ樹木図鑑』 ナツメ社.
- 林弥栄 1985. 『山溪カラー名鑑 日本の樹木』 山と溪谷社.
- 福嶋司 2017. 『図説 日本の植生』 朝倉書店.
- 星野佑太朗 2020. 土壌環境に着目したササの分布規定要因および生育環境の検討. 首都大学東京都市環境科学科卒業論文.
- 三村徹郎・深城英弘・鶴見誠二 2009. 『植物生理学』 化学同人.
- 茂木透・太田 和夫・勝山輝男 2000. 『樹に咲く花 山溪ハンディ図鑑 4』 山と溪谷社.
- Audrey, B. P., Peter, S., Bennet, L. and David, F. 2017. Microtopography and ecology of pit-mound structures in second-growth versus old-growth forests. *Forest Ecology and Management* **404**: 14-23. Elsevier Science.
- Christel, C. K., John, S., John, K., Kathryn, G., Suzanne, B. and John, S. S. 2019. Mounds facilitate regeneration of light-seeded and browse-sensitive tree species after moderate-severity wind disturbance. *Forest Ecology and Management* **437**: 139-147. Elsevier Science.
- Eric, A. B., Steven, B. J. and Michael, G. M. 2002. Variation of the treefall gap regime in a bottomland hardwood forest: relationships with microtopography. *Forest Ecology and Management* **157**: 155-163. Elsevier Science.
- Gabriel, D., Sharad, K. B. and Gaetan, P. 2019. Effects of disturbance and site factors on sapling dynamics and species diversity in northern hardwood stands. *Forest Ecology and Management* **444**: 225-234. Elsevier Science.
- Maija, L., Jyrki, J., Iida, K., Markku, K., Topi, T., Annukka, V. and Harri, V. 2016. Ground surface microtopography and vegetation patterns in a tropical peat swamp forest. *Catena* **139**: 127-136. Elsevier.
- Mary, A. P., Robert, S. N., Ion, C. P. and Nicu, C. T. 2013. Gap disturbance patterns in an old-growth sessile oak (*Quercus petraea* L.)–European beech (*Fagus sylvatica* L.) forest remnant in the Ca

rpathian Mountains, Romania. *Forest Ecology and Management* **308**: 67-75. Elsevier Science.

Timo, K. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. *Annales Zoologici Fennici* **31**: 35-51. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.



図1 筑波大学菅平高原実験所の所在地および同実験所内における永久調査区と本研究における調査区（菅平）の配置（地理院地図より作成）
 永久調査区は200 m×50 mの方形区が2か所設置されている。
 東側の方形区に20 m×20 mの方形区を2か所設けて、本研究における調査区とした。
 標高はイタリックで示した。



図2 東京大学富士癒しの森研究所（山中湖）の演習林の所在地と演習林の配置（地理院地図より作成）

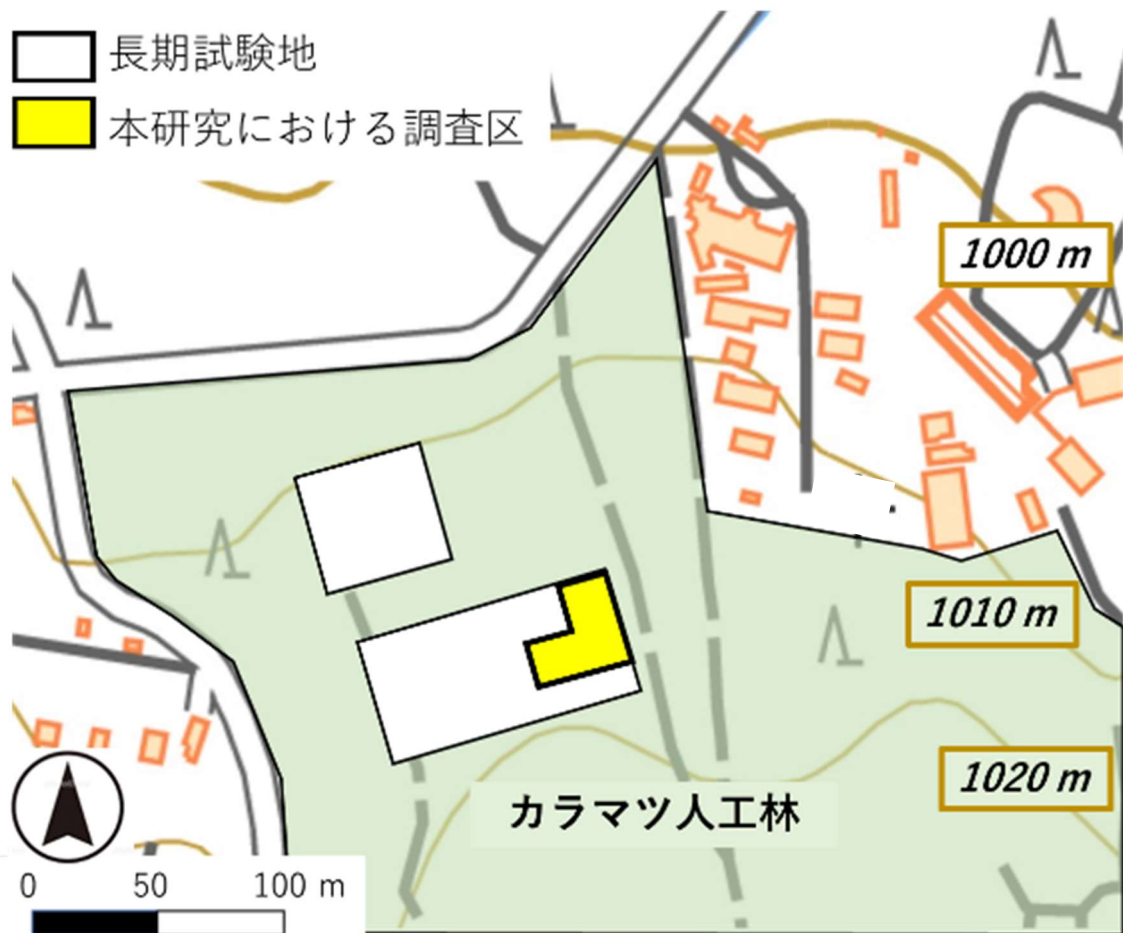


図3 東京大学富士癒しの森研究所（山中湖）内の演習林におけるカラマツ人工林内長期試験地と本研究における調査区の配置（地理院地図より作成）

長期試験地として、100 m×50 m の方形区と 50 m 方形区の 2 か所が設置されている。南側の方形区に 20 m×20 m の方形区を 3 区設けて、本研究における調査区とした。標高はイタリックで示した。



図4 菅平調査区内に生育するミズナラの若木（2019年10月28日，著者撮影）
樹高は1.5 m程である．この若木の周囲には同等の稈長を持つササが生育していた．



図5 菅平（上）と山中湖（下）の調査対象林分の樹木密度の比較

（菅平：2019年10月28日，山中湖：2020年9月28日，著者撮影）

菅平における林床付近の黄葉した樹木が若木である。

山中湖において地表面に対して傾斜した幹が低木のミツバウツギである。

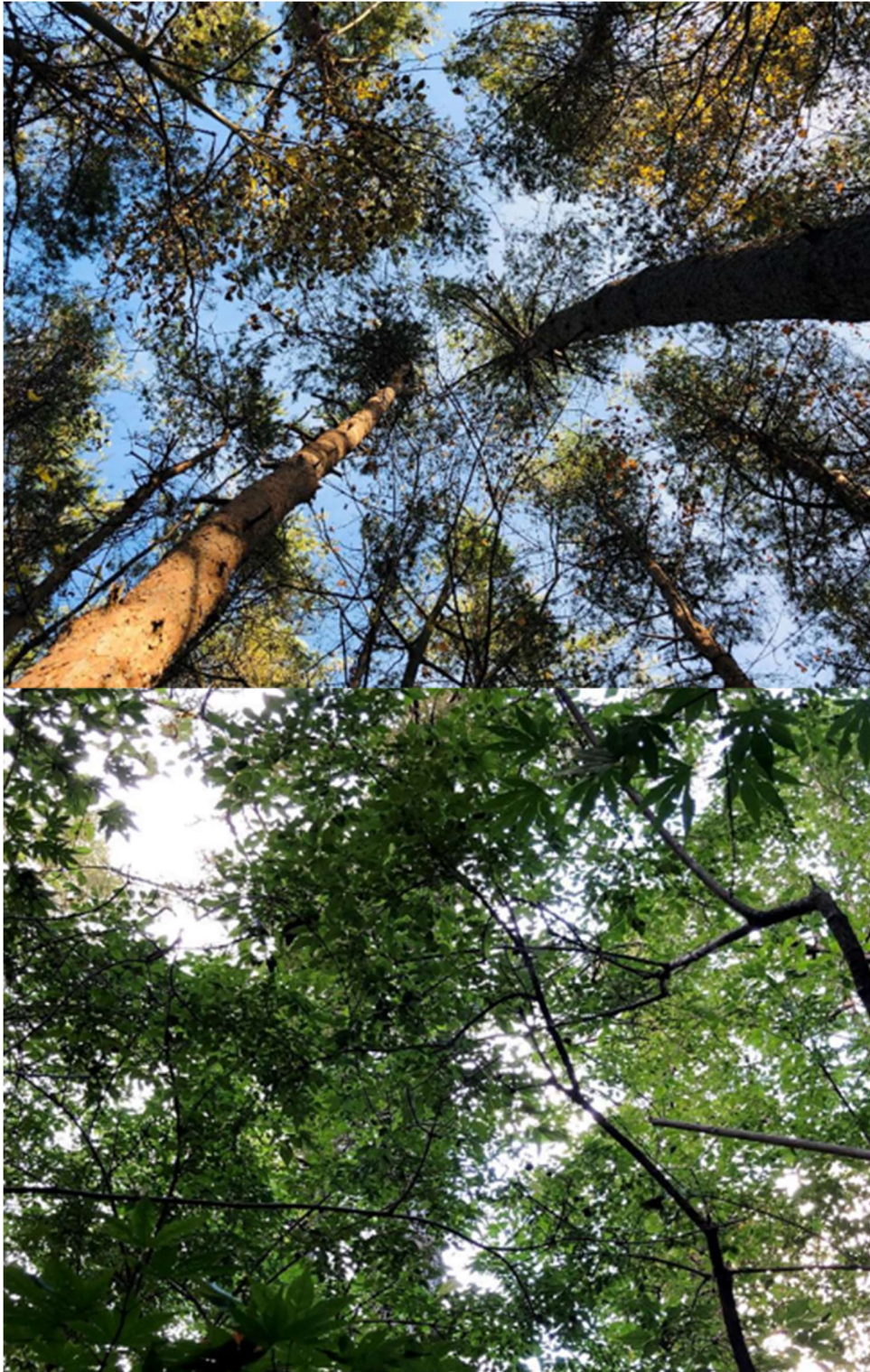


図6 菅平（上）と山中湖（下）の調査対象林分の階層構造の比較

（菅平：2019年10月28日，山中湖：2020年9月28日，著者撮影）

菅平では高木層はアカマツが主体として林冠を構成する。

山中湖では，カラマツ，高木性広葉樹，低木のミツバウツギが階層構造を形成する。



図7 菅平調査区2区を通過する通路と周辺の植生（2019年10月28日，著者撮影）

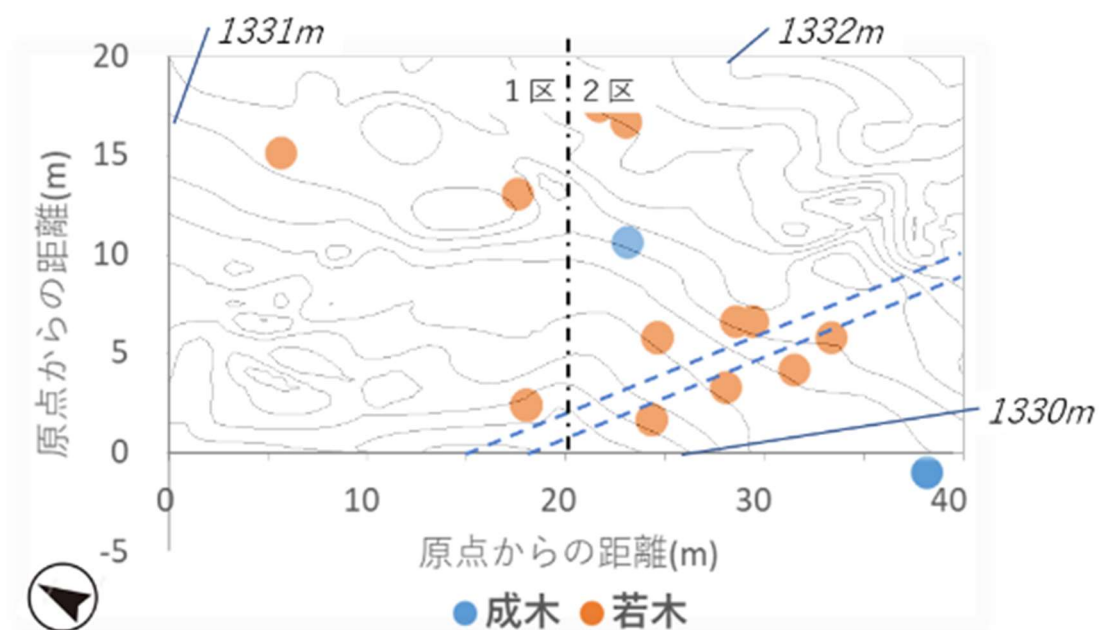


図8 菅平調査区内におけるミズナラの成木と若木の分布
 一点鎖線の区切りは1区と2区の境界を示す。
 等高線は20cm間隔で、標高はイタリックで示す。
 破線は園路内通路の路肩を示す。

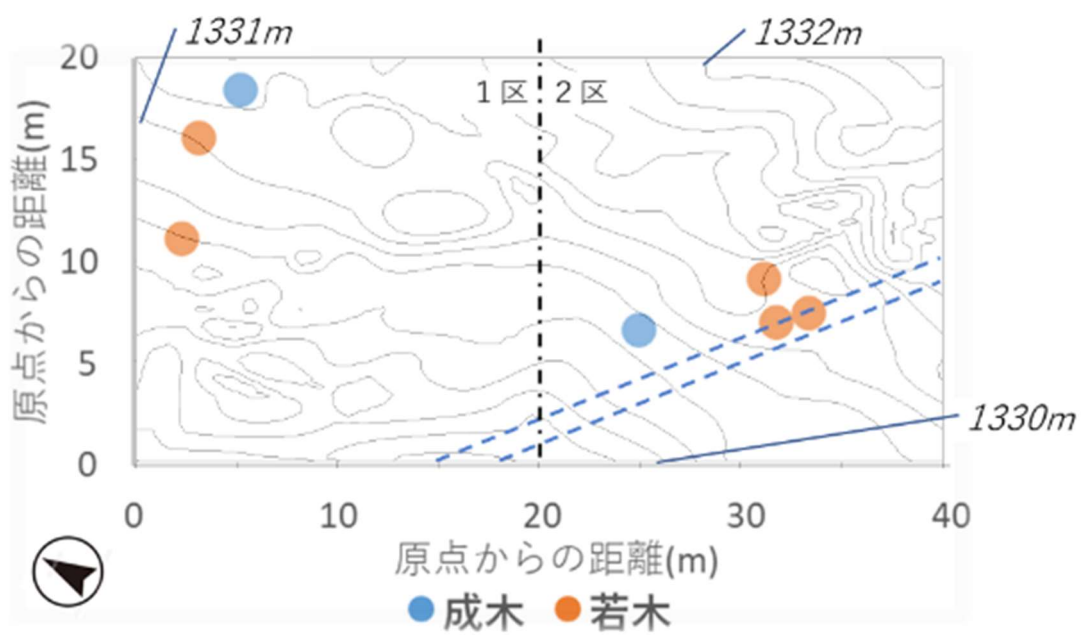


図9 菅平調査区内におけるヒトツバカエデの成木と若木の分布
 一点鎖線の区切りは1区と2区の境界を示す。
 等高線は20 cm 間隔で、標高はイタリックで示す。

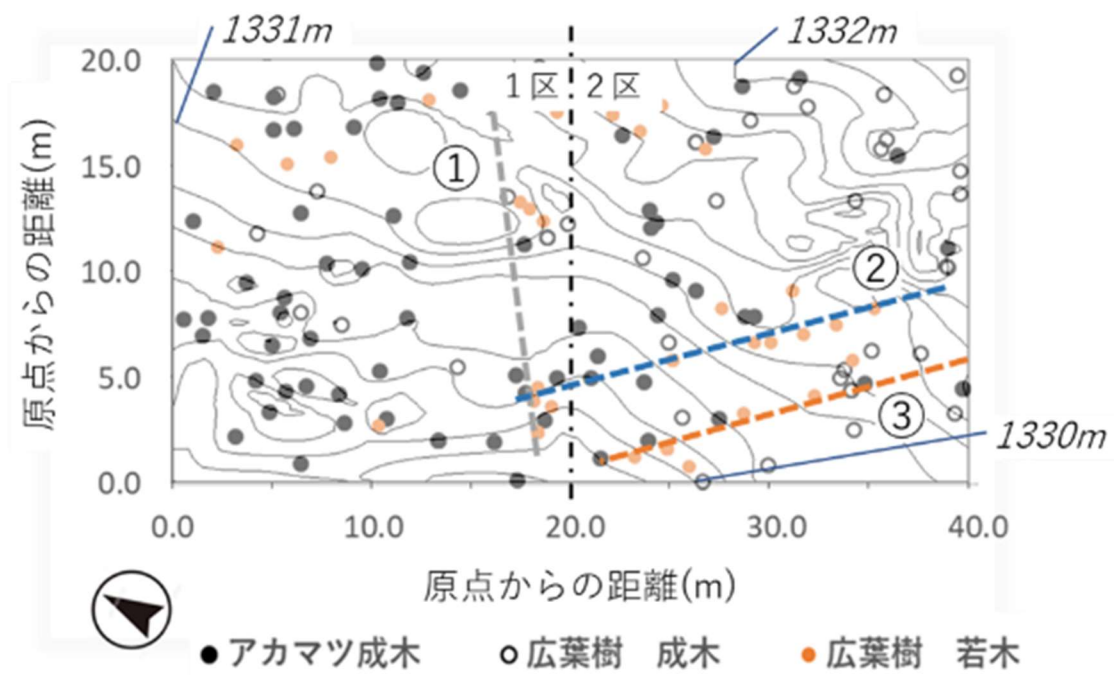


図 10 菅平調査区における地形図上植生分布図

一点鎖線の区切りは1区と2区の境界を示す。

等高線は20 cm 間隔で、標高はイタリックで示す。

灰破線はトランセクト①，青破線はトランセクト②，橙破線はトランセクト③を示す。

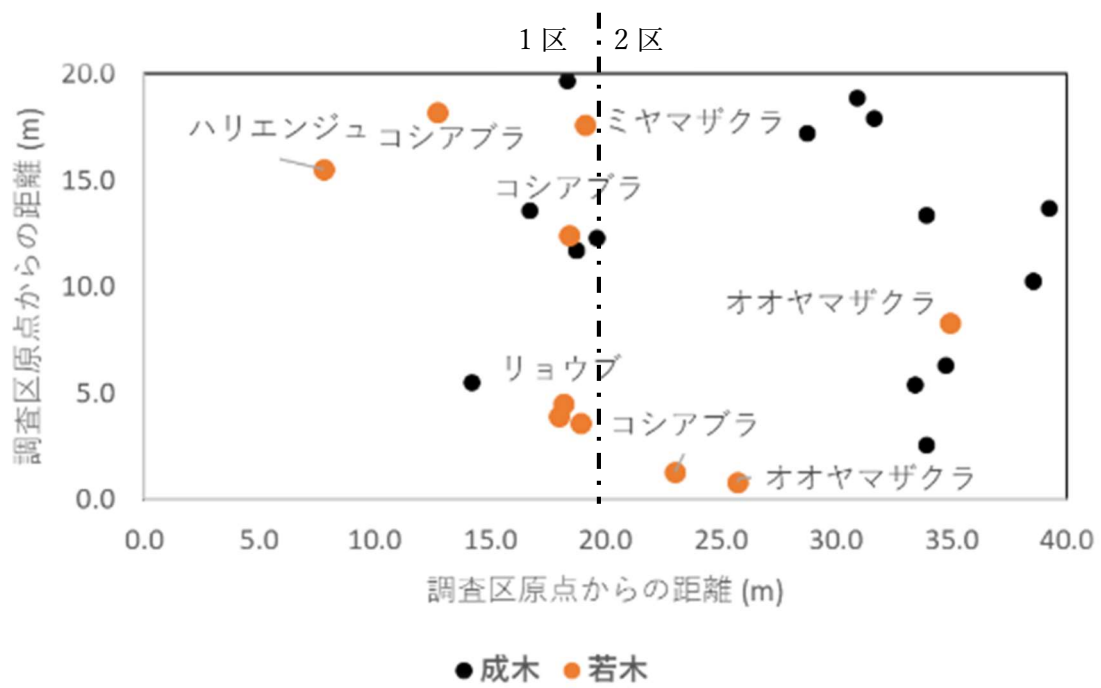


図 11 陽樹や日照を好む種の母樹となり得る成木と若木の分布
一点鎖線の区切りは1区と2区の境界を示す。

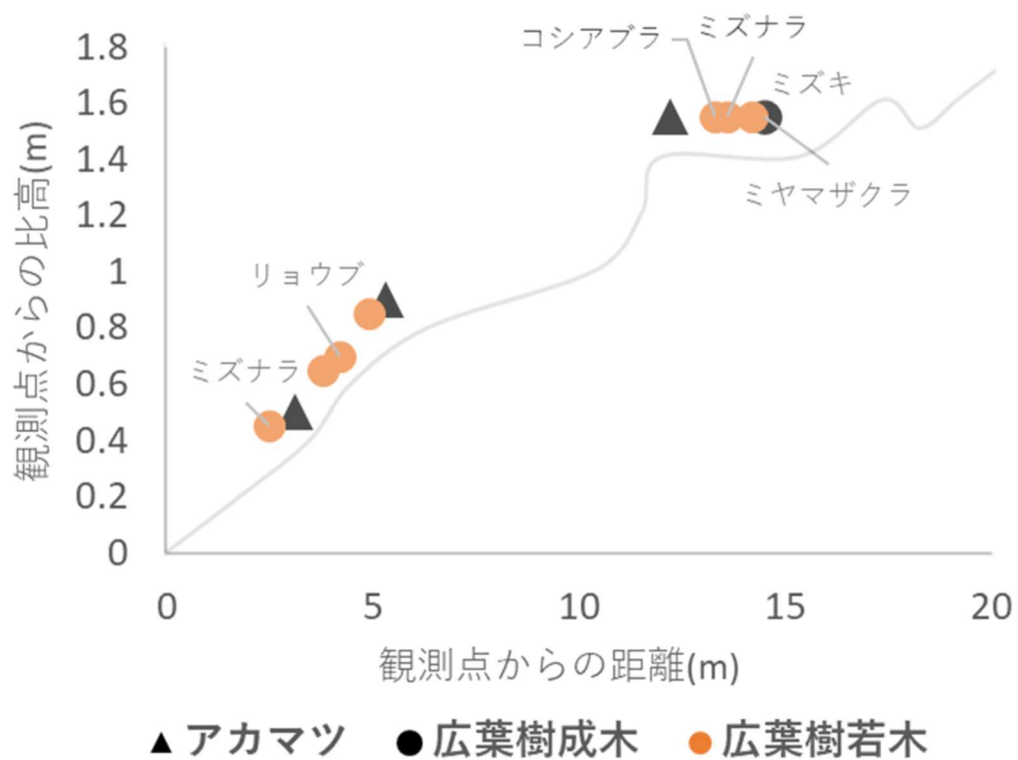


図 12 菅平調査区 1 区におけるトランセクト①の傾斜横断面図

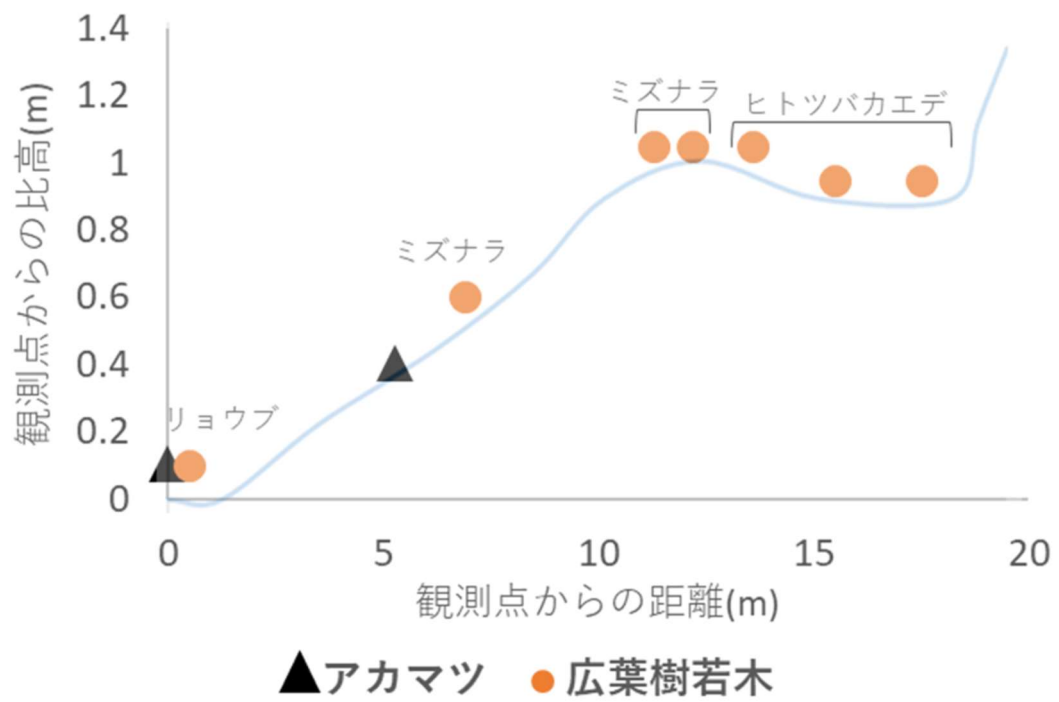


図 13 菅平調査区 2 区におけるトランセクト②の傾斜横断面図

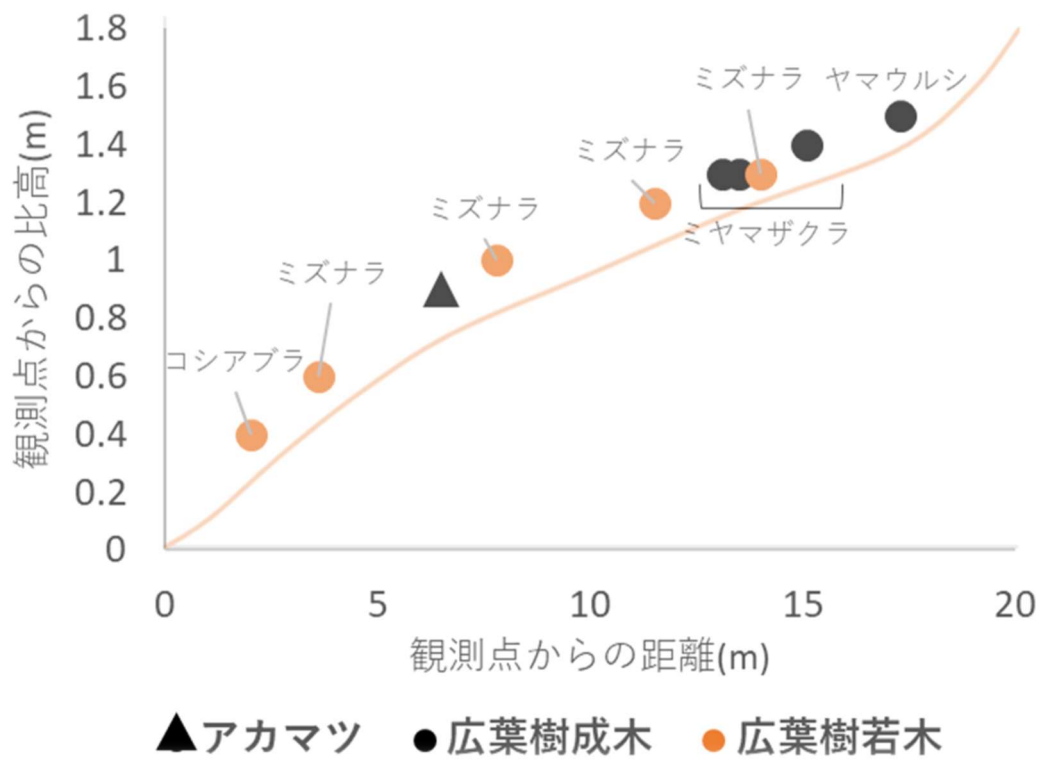


図 14 菅平調査区 2 区におけるトランセクト③の傾斜横断面図

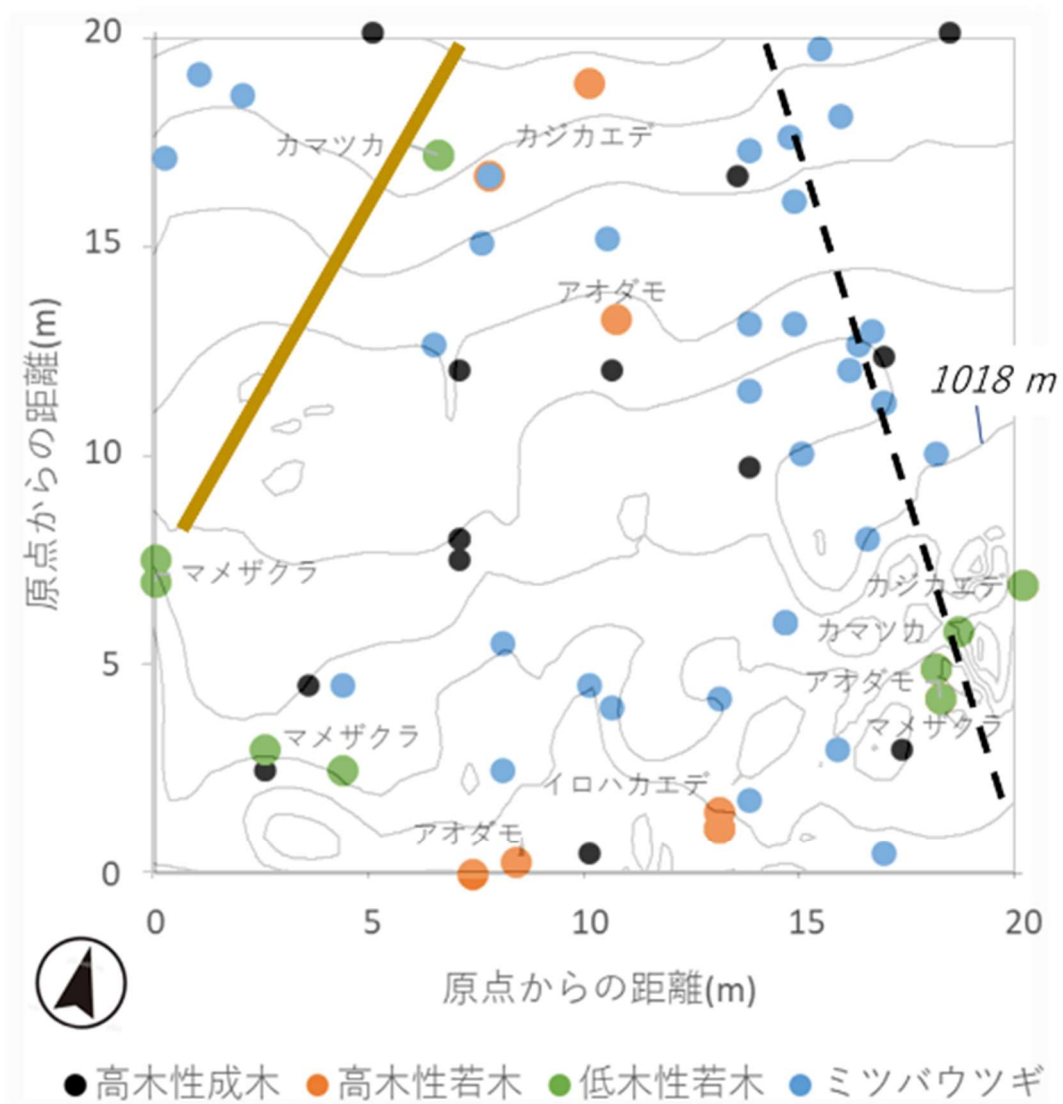


図 15 山中湖調査区 1 区における地形図上植生分布図
 等高線は 20 cm 間隔で、標高はイタリックで示す。
 茶色の実線は倒木、破線はトランセクト④を示す。

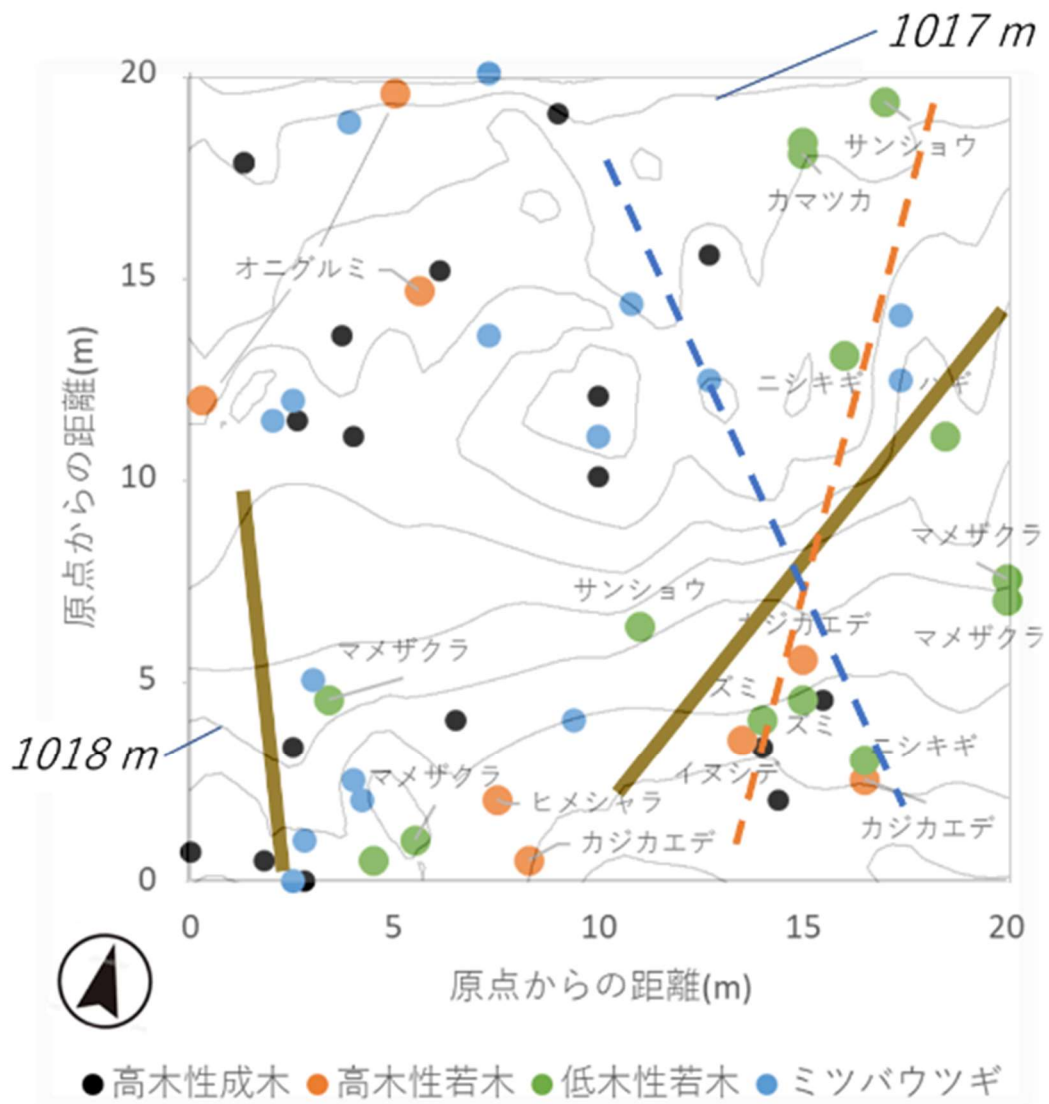


図 16 山中湖調査区 2 区における地形図上植生分布図
 等高線は 20 cm 間隔で、標高はイタリックで示す。
 茶色の実線は倒木、青破線はトランセクト⑤、赤破線はトランセクト⑥を示す。

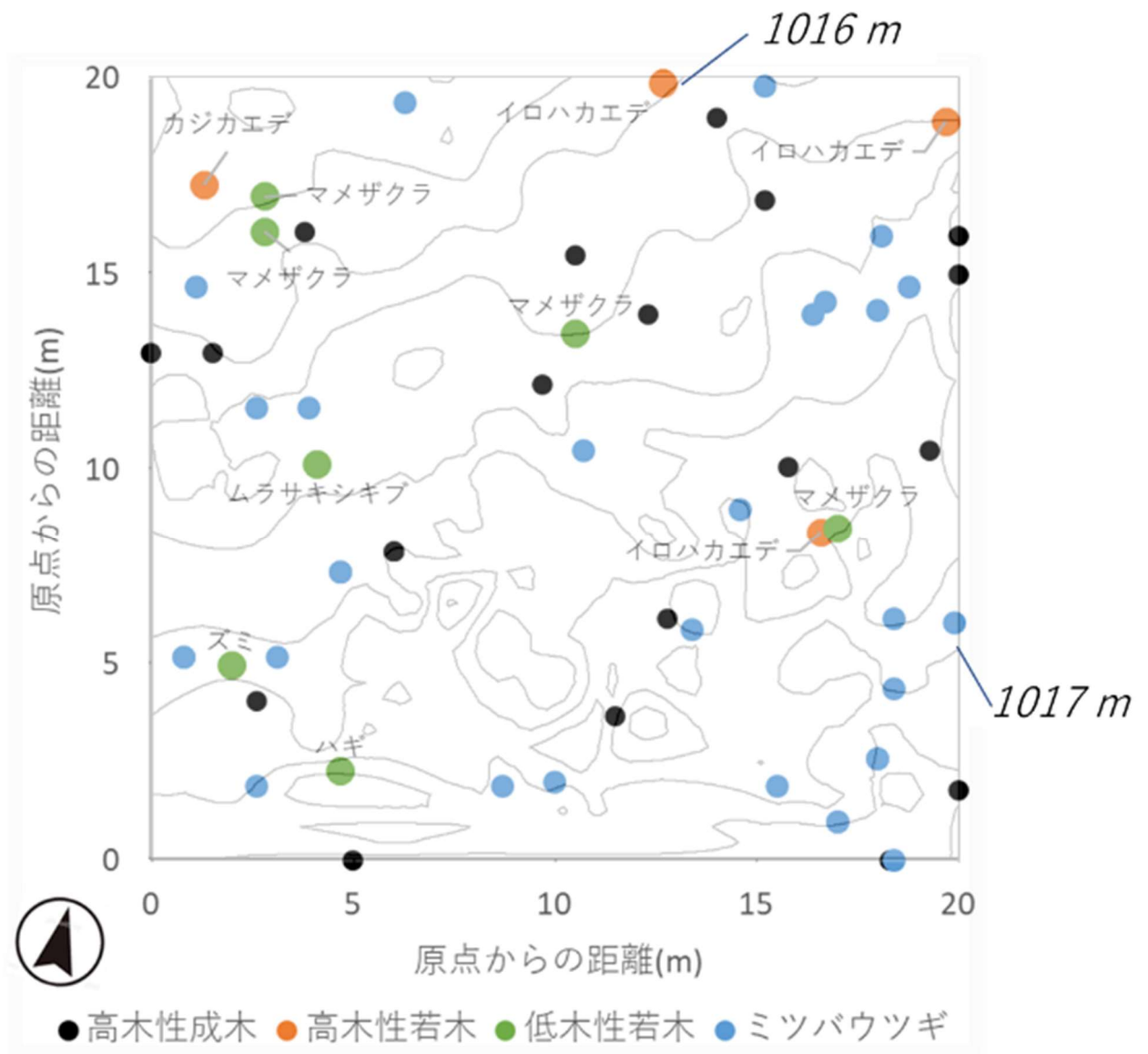


図 17 山中湖調査区 3 区における地形図上植生分布図
等高線は 20 cm 間隔で、標高はイタリックで示す。

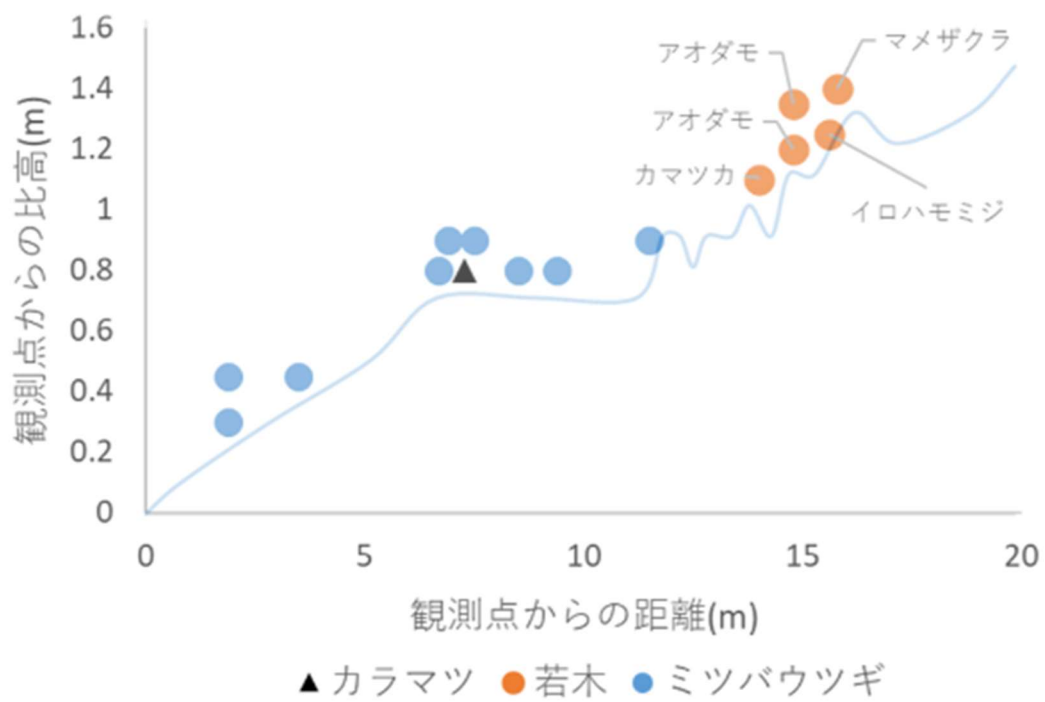


図 18 山中湖調査区 1 区におけるトランセクト④の傾斜横断面図

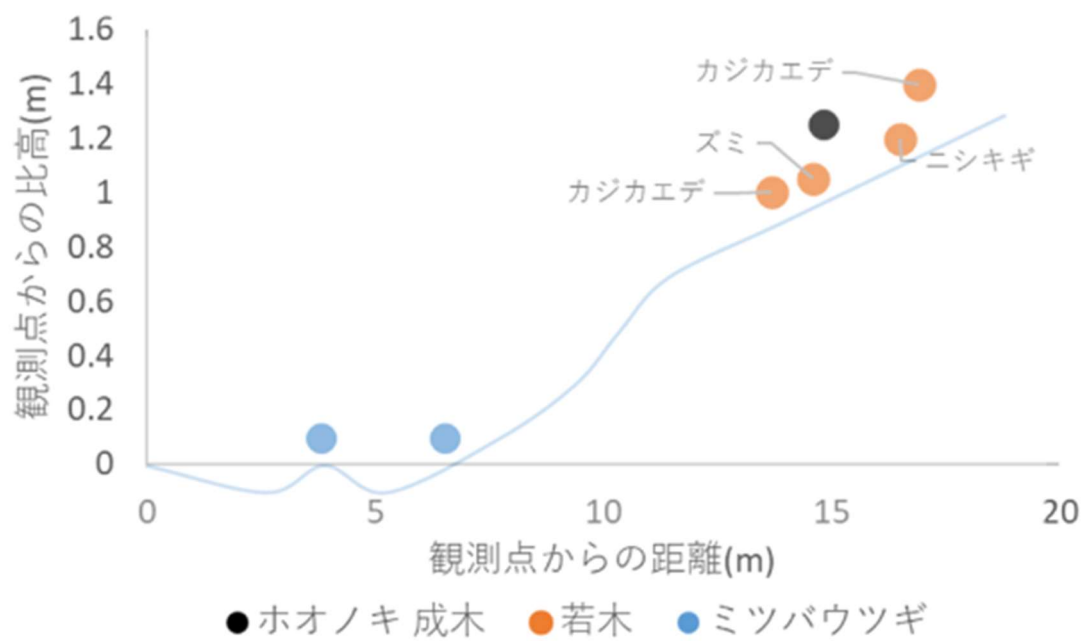


図 19 山中湖調査区 2 区におけるトランセクト⑤の傾斜横断面図

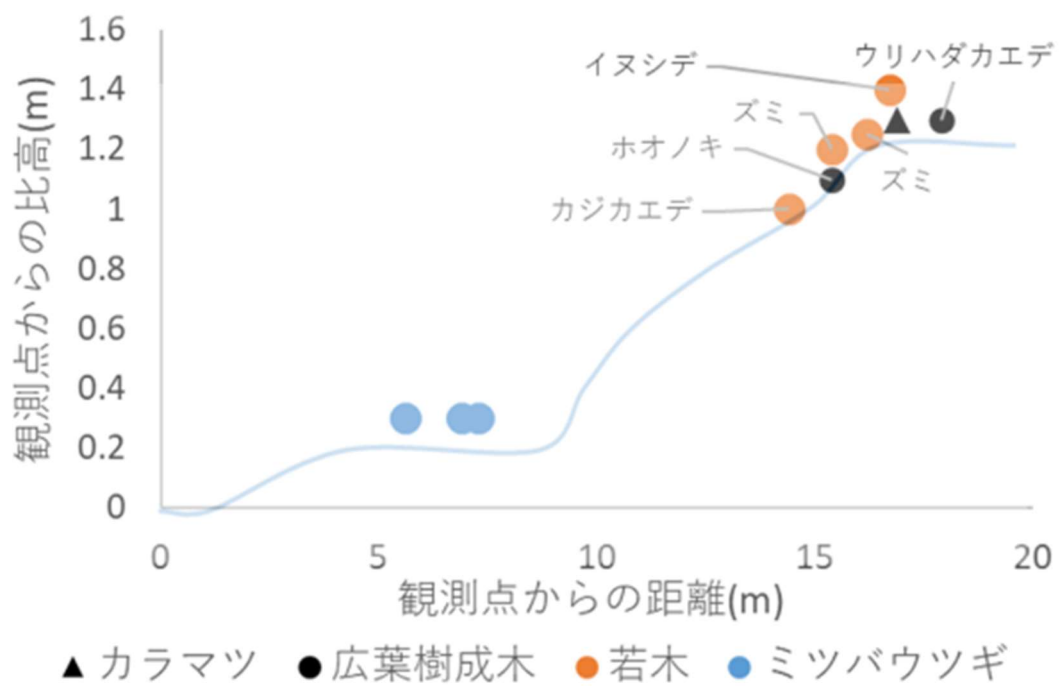


図 20 山中湖調査区 2 区におけるトランセクト⑥の傾斜横断面図

表1 菅平調査区内の高木性広葉樹成木・若木の樹種及び個体数

成木		若木	
樹種	個体数	樹種	個体数
ミヤマザクラ	12	ミズナラ	19
ウリハダカエデ	2	ヒトツバカエデ	5
オオヤマザクラ	2	イタヤカエデ	3
ハリギリ	2	コシアブラ	3
ミズキ	2	リョウブ	3
ウワミズザクラ	1	オオヤマザクラ	2
コブシ	1	ミズキ	2
シラカバ	1	ハリエンジュ	1
ヒトツバカエデ	1	ミヤマザクラ	1
ミズナラ	1		
ミネカエデ	1		
リョウブ	1		

個体数…20 m×20 m方形区×2か所当たりの個体数

表2 日照要求性を考慮した若木の斜面方位に応じた出現頻度

日照要求性	樹種	南側	北側
陽樹	コシアブラ	4	1
	ハリエンジュ		1
日照を やや好む	オオヤマザクラ	1	2
	ミヤマザクラ	2	
	リョウブ	6	
耐陰性が やや高い	イタヤカエデ	1	
	ヒトツバカエデ	1	3
陰樹	ミズナラ	7	8
	種数	9	5
	密度(本/10 m)	2.81	1.96

表3 山中湖調査区内の高木性・低木性広葉樹成木の樹種及び個体数

高木性広葉樹成木		低木性広葉樹成木	
樹種	個体数	樹種	個体数
ミズキ	8	ミツバウツギ	65
イヌザクラ	2	クロウメモドキ	3
ウリハダカエデ	2	マユミ	2
ヤマモミジ	2	クロツバラ	1
アズキナシ	1	ズミ	1
イタヤカエデ	1	マメザクラ	1
オニグルミ	1		
ヒコサンヒメシャラ	1		
ホオノキ	1		
ヤマグワ	1		

個体数...20 m × 20 m 方形区 × 3 か所当たりの個体数

表4 山中湖調査区内の高木性・低木性広葉樹若木の樹種及び個体数

高木性広葉樹若木		低木性広葉樹若木	
樹種	個体数	樹種	個体数
イロハカエデ	8	ミツバウツギ	16
カジカエデ	7	マメザクラ	12
アオダモ	5	カマツカ	4
オニグルミ	3	サンショウ	4
イヌシデ	1	ズミ	3
ヒメシャラ	1	ニシキギ	2
		ハギ	2
		ミヤマイボタ	1
		ムラサキシキブ	1

個体数...20 m × 20 m 方形区 × 3 か所当たりの個体数

表5 山中湖調査区ごとのミツバウツギ成木密度と平均胸高直径
およびその他の広葉樹成木密度

	1区	2区	3区	全区平均
成木（本）	27	12	23	20.7
成木の胸高直径(cm)	7.4	10.1	7.8	8.1
若木（本）	5	4	7	
高木性広葉樹成木（本）	5	9	7	
低木性広葉樹成木（本）	4	5	2	