



# HOKKAIDO UNIVERSITY

|                  |                                                                                   |
|------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|
| Title            | 北海道における天然生海岸林の保全に関する基礎的研究：石狩海岸におけるカシワ林の構造と更新                                      |
| Author(s)        | 長谷川, 榮; HASEGAWA, Sakae                                                           |
| Citation         | 北海道大學農學部 演習林研究報告, 41(2), 313-422                                                  |
| Issue Date       | 1984-10                                                                           |
| Doc URL          | <a href="https://hdl.handle.net/2115/21118">https://hdl.handle.net/2115/21118</a> |
| Type             | departmental bulletin paper                                                       |
| File Information | 41(2)_P313-422.pdf                                                                |



# 北海道における天然生海岸林の 保全に関する基礎的研究

——石狩海岸におけるカシワ林の構造と更新——

長谷川 榮\*\*

Basic Studies on the Conservation of the Natural  
Coastal Forests in Hokkaido

—The structure and regeneration of *Quercus*  
*dentata* THUNB. forest in Ishikari—

By

Sakae HASEGAWA\*\*

## 目 次

|                                |     |
|--------------------------------|-----|
| 緒 言 .....                      | 315 |
| I. 研究目的 .....                  | 317 |
| II. 天然生海岸林の研究史 .....           | 319 |
| II-1 生理学的研究 .....              | 319 |
| II-2 生態学的研究 .....              | 320 |
| II-3 砂防学的研究 .....              | 322 |
| II-4 カシワ・ミズナラの天然更新に関する研究 ..... | 322 |
| III. 石狩海岸林の構造 .....            | 323 |
| III-1 目 的 .....                | 323 |
| III-2 調査地の概要 .....             | 324 |
| 1. 調査地の位置 .....                | 324 |
| 2. 石狩海岸林と人間のかかわり .....         | 325 |
| 3. 気 象 .....                   | 327 |
| 4. 地 形 .....                   | 328 |
| 5. 植 生 .....                   | 328 |
| III-3 地上部の構造 .....             | 329 |
| 1. 調査区の位置 .....                | 329 |
| 2. 調 査 方 法 .....               | 330 |
| 3. 調 査 結 果 .....               | 331 |
| 4. 樹 種 構 成 .....               | 336 |

\* 1984年2月29日受理 Received February 29, 1984.

\*\* 北海道大学農学部造林学研究室

\*\* Laboratory of Silviculture, Faculty of Agriculture, Hokkaido University.

|                               |     |
|-------------------------------|-----|
| 5. 林分構造 .....                 | 338 |
| III-4 樹齢構成 .....              | 343 |
| 1. 調査方法 .....                 | 343 |
| 2. 調査結果 .....                 | 344 |
| 3. 検討 .....                   | 349 |
| III-5 根株の形態 .....             | 350 |
| 1. 根株の形態の区分 .....             | 350 |
| 2. 調査方法 .....                 | 351 |
| 3. 調査結果 .....                 | 352 |
| 4. 根株のタイプと樹齢グループの関係 .....     | 353 |
| III-6 樹木の分散様式 .....           | 354 |
| 1. 調査方法 .....                 | 354 |
| 2. 調査結果 .....                 | 355 |
| 3. 検討 .....                   | 357 |
| III-7 樹幹析解 .....              | 359 |
| 1. 調査方法 .....                 | 359 |
| 2. 調査結果 .....                 | 360 |
| 3. 海岸林での樹木の生長 .....           | 363 |
| IV. 実生更新 .....                | 366 |
| IV-1 目的 .....                 | 366 |
| IV-2 林床での稚樹の分布 .....          | 367 |
| 1. 調査方法 .....                 | 367 |
| 2. 調査結果 .....                 | 367 |
| IV-3 カシワ・ミズナラの堅果の落下量 .....    | 371 |
| 1. 調査方法 .....                 | 371 |
| 2. 調査結果 .....                 | 372 |
| IV-4 林床での堅果の消失と稚樹の発生・生長 ..... | 373 |
| 1. 調査方法 .....                 | 373 |
| 2. 調査結果 .....                 | 375 |
| IV-5 実生更新の初期過程の実態 .....       | 378 |
| V. 萌芽更新 .....                 | 380 |
| V-1 目的 .....                  | 380 |
| V-2 天然生海岸林の株立ちの実態 .....       | 381 |
| V-3 根株の芽の分布 .....             | 382 |
| 1. 調査方法 .....                 | 382 |
| 2. 調査結果 .....                 | 382 |
| 3. 内陸のカシワの根株の芽 .....          | 384 |
| V-4 根株の芽の形態と生長 .....          | 385 |
| 1. 外部形態 .....                 | 385 |
| 2. 内部構造 .....                 | 386 |
| 3. 根株の芽の生長 .....              | 387 |
| 4. 根株の芽の植物形態学上の位置 .....       | 389 |
| V-5 子葉の腋芽について .....           | 390 |
| 1. 堅果の構造と発芽 .....             | 390 |

|                          |     |
|--------------------------|-----|
| 2. 子葉の腋芽の数の増加 .....      | 391 |
| 3. 稚樹の切断試験 .....         | 393 |
| V-6 検 討 .....            | 394 |
| VI. 総 合 考 察 .....        | 395 |
| VI-1 北海道の天然生海岸林の特徴 ..... | 395 |
| VI-2 石狩海岸林の空間的構造 .....   | 397 |
| VI-3 石狩海岸林の時間的構造 .....   | 400 |
| VI-4 実生更新の可能性 .....      | 404 |
| VI-5 萌芽更新の機構とその意義 .....  | 408 |
| VI-6 天然生海岸林の更新の特徴 .....  | 410 |
| 結 言 .....                | 413 |
| 摘 要 .....                | 414 |
| 引 用 文 献 .....            | 416 |
| Summary .....            | 420 |
| 写 真 .....                |     |

## 緒 言

日本の植生は、多様な環境を反映してきわめて変化に富んでいる。さらに四囲が海であることから、海岸地域には内陸と異なった森林が分布しており、このような海岸地域の森林は、一般に海岸林と呼ばれている。

日本人の海岸、あるいは海岸林に対するイメージは、古来から白砂青松として讃えられてきたように、マツ属を主体とするものであった。このクロマツを主体とする松林は海岸砂丘に広く発達しており、植栽によるものと考えられている<sup>119)</sup>。このことは水田を主体とした農業と関連して、日本の海岸林が古くから、農民の努力によって造成されてきたことを意味している。

しかし、北海道においては天然生海岸林が広く分布し、カシワ (*Quercus dentata* THUNB.) を主体とする落葉広葉樹からなっており、白砂青松のイメージとはまったく異なり、独特な景観を呈するとともに、海岸地域の厳しい条件下に特異な群落を形成している。

和人による本格的な開拓が行われる以前の北海道は、天然生海岸林に広く覆われていたと言われている。しかし開拓の歴史の過程で、多くの天然林が消滅した。とくに海岸林では、農業に先行した漁業、わけても鱈漁により天然生海岸林の破壊が進行した後、こんどは食糧増産政策の中で海岸林の必要性が痛感されるようになり、昭和10年代以降、北海道においても海岸林の造成に着手された。その代表的な事例として、現在はクロマツ海岸林として著名な砂坂海岸林があげられる<sup>21)</sup>。このように積極的に海岸林造成の努力が行われてきた反面、残された天然生海岸林の多くは保安林に指定されてはいるものの、積極的な保育等が行われないという形で、自然の推移にまかされてきた。このことは一面では天然生海岸林が多く残されてきた理由ともなったが、反面天然生海岸林の研究は、たんに海岸林あるいは防災林造成のための基礎的

な資料を得るという目的で行われた以外、積極的に研究の対象として取りあげられることは少なかった。

森林をより良く理解する上で重要な課題として、森林の成立・推移の問題があげられ、内陸の各種タイプの森林については比較的多くの研究例がある。しかし北海道の天然生海岸林について、その成立・推移の解明を目的とした研究はほとんどないと言える。そこで筆者は、北海道の天然生海岸林を対象とし、中でもっとも発達した典型的なものと考えられる石狩海岸林において、詳細な調査を行った。

北海道の天然生海岸林研究の課題として、①なぜ海岸林はカンワなのか、②どのようにして砂丘上に群落を形成しえたのか、③もし群落として安定しているなら、どのように更新しているのか、④内陸の森林と比較していかなる特徴をもち、それは何によるのか、という以上の4点に興味をもった。以上の課題のうち、本論文では北海道でもっとも広く分布しているカンワを主体とする天然生海岸林の構造と更新の機構を明らかにすることを目的とした。

北海道各地の海岸で積極的に海岸林造成が行われてきた一方で、これら海岸地域のカンワ林に対する評価は相対的に低く、近年は各種開発事業の進行に伴い、直接的あるいは間接的な破壊が憂慮されている。これらの天然生海岸林は、多様な森林の一つのタイプとして貴重であるとともに、人間の諸活動との関連においても、きわめて大きな意味をもっている。そのため天然生海岸林に対しては、十分な保全を図ることが緊急な社会的課題であり、その基礎として、天然生海岸林の構造と更新の機構を明らかにすることの意義は大きい。

なお本論文の直接の対象は、海岸という特異な条件下に成立する森林であるが、さらに敷衍して言えば、海岸林では環境条件が相対的に単純であると考えられることから、北海道の森林の構造と更新の機構を理解するための一つのアプローチとして位置づけられる。

本研究を進めるにあたって、終始懇切な御指導を賜った故北海道大学農学部林学科武藤憲由教授にたいし、これまでの御指導に感謝するとともに、哀悼の意を表する。

本論文の校閲を賜った北海道大学農学部林学科東 三郎教授、同大金永治教授、同五十嵐恒夫助教授に深く感謝する。北海道大学農学部林学科柴草良悦助教授、同藤本征司助手、北海道大学農学部附属演習林松田 彊講師、同船越三朗助手、北海道大学大学院環境科学研究科春木雅寛助手には、研究途上多くの有益な助言を受けた。また共通な関心をもつ同林学専攻大学院生・学生諸君からは、ゼミあるいは日常のディスカッションを通して適切な助言と刺激を受け、本研究を進める上で大きな励みとなった。さらにフィールド・ワークにおいては、多くの大学院生・学生諸君の援助をいただいた。さらに調査・観察に際しては、北海道大学農学部附属演習林札幌実験苗畑奥谷 昭技官および職員の皆様、中川地方演習林の関係者の皆様、苫小牧東部開発株式会社草刈 健氏、とくに石狩海岸林の調査に際しては北海道開発局石狩河川事務所の関係各位、現場での作業にあたられた皆様、石狩開発株式会社中村秀志氏、その他多くの皆様からは多忙な本務の中で、多くの便宜を与えられた。

本論文ができあがるまでに力添えをいただいたこれら多くの皆様に、心からの謝意を表する次第である。

なお、本論文は北海道大学審査学位論文である。

## I. 研究 方 法

本研究の目的は、天然生海岸林の構造と更新の機構を明らかにしようとするもので、生態学的研究であると言うことができる。

渋谷<sup>88)</sup>は、「生態学とは、生物の生活を対象とする科学」とであると定義し、さらに「生活とは、生物の具体的な存在様式である」と規定している。この定義に基づけば、たんに植物と環境との相互作用として捉えるのではなく、主体である植物あるいは樹木の具体的な生活、すなわち存在様式が重要であると言える。また生活しているものとしての規定から、必然的にその生活の展開として、各個体あるいは個体群それ自体が歴史をもっていると言える。森林をより良く理解するためには、単に現在という時間の一断面だけでなく、時間的構造をもったものとして理解することが重要である。

森林の分布を空間的あるいは時間的にマクロなスケールで考える場合には、温度あるいは降水量を第1の要因として解釈でき、その例として森林帯区分があげられる。しかし空間的には $10\sim 10^3$  m、時間的には $10\sim 10^2$  年程度の可視的スケールでの森林の分布においては、それを決定する要因として、生理的な要因よりも、生活様式あるいはそれをささえる体制がきわめて重要となり、さらに生育という個体維持の側面とともに、更新という種族維持の側面が重要であると考えられる。以上の視点に立脚して、天然生海岸林の研究を進めるものとする。

天然生海岸林の時間的構造を明らかにするために、皆伐による樹齢構成調査を行った。樹齢構成は、森林の時間的構造を解明するためのもっとも基礎的な調査である。しかし、カシワを主体とする天然生海岸林については、単木的な樹齢と生長解析の例はあるが、一定面積の全樹木を対象としたものは皆無である。これは一つには、これまでの天然生海岸林の調査・研究は、多くが防災林の造成を主目的としていたため、天然生海岸林の時間的構造、あるいは更新の問題についての評価が低かったことにあるとともに、他面天然生海岸林の多くが保安林として、その機能が一般に広く認められているため、伐採が困難であったことにもよる。しかし海岸林のおかれている環境条件が厳しいことから、樹齢と樹高あるいは直径との間に相関関係が低く、樹高あるいは直径から樹齢を推定することが困難であることが予想され、全樹木の樹齢を明らかにすることが不可欠であると考えた。本論文では、石狩海岸林において行われた放水路掘削のための伐採の機会を有効に利用することにより、皆伐による樹齢構成および根株の形態の観察から、その時間的構造を検討する。

以上の時間的構造は、歴史的産物としての森林をより本質に近づいて理解しようと言っても、具体的に森林を構成する樹木の生活を明らかにしたものではなく、その時間的構造に結果

として現れている樹木の存在様式を明らかにする必要がある。

海岸林の定義について若江<sup>110)</sup>は、海岸地帯に分布する森林であるが、つめていうと臨海砂浜地にある森林であると定義している。さらに海岸気象の特徴として、第一に砂漠的気候であること、第二に強風・多風地帯であり、さらにこの風の中に塩分を含むことであると述べている。また遠藤<sup>5)</sup>は、海岸に成立する森林であるとし、北海道の海岸地帯の土地的条件からみると必ずしも砂地とは限らないことから、塩風の環境のもとで成立している森林群落と定義している。

前述した海岸林の定義から、海岸地域の環境条件として塩分が重要な要因とされている。しかし、草本類ではアッケシソウのような塩生植物では好塩性を示し、塩分の欠如がかえって生長を抑制するような例があるが<sup>107)</sup>、高木類に限ってみればいずれも中生植物で、耐塩性に大きな差はないものと推定した。たとえ耐塩性に差があっても、その差をもって海岸林の構造あるいは動態を説明することは困難であろう。

海岸という厳しい条件下では、樹木の部分的な枯損あるいは枯死の発生が不可避であり、恒常的枯損を生じている。しかし塩分などによる生理的な阻害要因は生育条件としては重要であっても、更新に関しては二義的なものと考え。そこで海岸地域の条件として、大きなディスタージャンプ (disturbance<sup>113)</sup>) によって一斉に破壊を受ける空間であり、さらにこのようなディスタージャンプは突発的ではあるが、海岸地域においては必然的に発生するものと考えた。海岸林を構成する樹種は、この海岸地域に特有なディスタージャンプに耐えて生き残るのではなく、すみやかに回復あるいは更新しうる能力をもった樹種であると規定できる。

本研究で対象とするカシワは、実生と萌芽というまったく異なる更新様式をもち、各地の天然生海岸林では株立ちが多く観察されることから、萌芽が重要な役割をはたしているのではないかと推定された。

本研究では、北海道の天然生海岸林においてもっとも重要な構成樹種であるカシワをとりあげ、その生活様式とくに更新様式に注目した。そこでカシワのもつ二つの更新様式、すなわち実生更新、萌芽更新について検討するとともに、海岸地域という厳しい条件の中で、二つの更新様式を統一的にとらえることにより、北海道における天然生海岸林の更新機構の解明を試みる。

本論文の研究方法をまとめると以下のとおりである。

- ① 森林は歴史的産物であり、時間的構造を把握することが重要である。
- ② 森林の理解においては、それを構成する種の生活の面から理解することが重要である。
- ③ 具体的な対象としてカシワをとりあげ、実生と萌芽という二つの更新様式に注目した。
- ④ 海岸地域は突発的であるが、必然的に生ずるディスタージャンプを受ける空間であり、海岸という条件に対する適応については、このディスタージャンプに対する生態的適応として理解する必要がある。

- ⑤ カシワのもつ二つの更新様式を、海岸地域の条件の中で統一的にとらえることにより、天然生海岸林の更新の特徴を明らかにする。

## II. 天然生海岸林の研究史

北海道の天然生海岸林については、これまで多くの調査・研究が行われてきた。それらの研究の視点・方法は多岐にわたっている。研究史を検討するにあたっては、この多岐にわたる研究を整理する必要がある。なお日本は南北に長く、森林帯区分上南北端ではまったく異なり、海岸林もその例外ではない。そこで研究史では、カシワあるいはミズナラが海岸林の主要構成種となる北海道と本州北部の天然生海岸林を対象としたものを扱うこととした。

研究の対象の面から、主体である植物あるいは植生を対象としたものと、海岸地域に特有な環境を対象としたものに分けられる。すなわち、前者は植物学あるいは林学的研究であり、後者は海岸地域の特徴である、塩風・潮風およびそれに付随する現象を対象とするもので、微気候あるいは小気候の範囲に包含されるものである<sup>118)</sup>。さらに海岸林の研究に関しては、海岸林の防風・防潮・飛砂防止機能や、堆砂垣による砂の移動の抑制等の研究が後者の範疇に入る。北海道においても、これまで防風機能あるいは空中塩分の測定が行われている<sup>6,51,74)</sup>。本論文の対象は、海岸林あるいはそれを構成する樹木であって、海岸地域に特有な環境条件の解析を主体とした研究については言及しない。

植物あるいは植生に関する研究は、大きく植物学的研究と砂防学的研究に分けられる。このうち植物学的研究は、さらに生理学的研究と生態学的研究に分けられる。

以下では、天然生海岸林に関する研究を、生理学的研究、生態学的研究、砂防学的研究に分けて検討する。本論文ではカシワの更新様式の検討も大きな比重を占めているので、カシワ・ミズナラを中心としたコナラ属の更新に関する研究についても言及する。

### II-1 生理学的研究

海岸植生あるいは海岸林の構成種は、いろいろな形で海岸という厳しい環境条件に適応しているものと考えられる。海岸の環境条件として塩分・乾燥が重視され、塩分が植物の生育に与える影響や、耐塩性の実験・研究例が多い。その中でまとめたものとして、Boyce<sup>1)</sup>の研究があげられる。Boyceはsalt sprayによって運ばれたClイオンが植物体に侵入し、高濃度に蓄積されて被害を与えること、さらに樹幹の曲り(風衝樹形)は1つの頂端分裂組織に由来するシリーズではなく、多くの側生枝の分裂組織の複合物で、結果として非対称の樹冠が形成されること、このような樹形は海岸地域に生育する樹木の生態型(ecotype)であり、salt sprayによる直接的なselectionによること等を明らかにしている。

以上の研究から、塩分(Clイオン)が海岸地域の環境条件として重要であることは、ほぼ明らかである。一方、耐塩性・耐潮性に関しては、本州以南の海岸林の主要構成樹種であるクロマツ・アカマツ・その他の木本類・草本類についての耐塩性の比較を行った研究例は多い<sup>98)</sup>。

しかし、北海道の天然生海岸林の主要構成樹種であるカシワ・ミズナラ・イタヤカエデ等の樹種についての研究例はきわめて少ない。伊藤・今<sup>27)</sup>は、塩水処理による耐塩性試験を行い、クロマツが断然抵抗力があり、樹種により被害度、生長量に差のあることを明らかにしている。しかし供試樹種23種の中にカシワ・ミズナラ・イタヤカエデを欠いている点は、再検討の必要がある。

一方小川ら<sup>65)</sup>は、胆振・日高太平洋沿岸で6種の樹種の葉中塩分を測定し、葉中塩分は樹種によって異なり、カシワ・ミズナラ・コナラの葉中塩分が他に比べ少ない結果を得ている。また千葉ら<sup>3)</sup>は、苫小牧の海岸緑化試験地で14樹種の葉中塩分を測定し、葉中塩分が樹種により差があり、時期別の塩分量の推移に特徴のある傾向がみられることを明らかにしている。この点に関して倉内<sup>44)</sup>は、salt spray 実験と海岸林で採取した葉の付着塩分の測定および台風時の被害の観察から、付着型と侵入型の葉に分けた。侵入型の葉をもつ樹種(落葉樹に多い)は、付着型の葉をもつ樹種(常緑樹に多い)に比較して塩分に弱い、樹種によっては侵入型の葉をもつ樹種でも、多量のClイオンが侵入しても抵抗性のはなはだ強いものもあると述べており、葉内塩分が多いということは、侵入型の葉をもつとは言えても、耐塩性が低いとは即断できない。

以上のように、北海道の天然生海岸林を構成する樹種についての耐塩性に関する研究は少ないとともに、不十分な点が多いものと考えられる。

## II-2 生態学的研究

海岸林の研究においては、北海道独特なものがある。すなわち北海道においては、天然生海岸林の調査・研究の比重が非常に大きいという特徴がある。本州以南の地域のクロマツを主体とする海岸林の多くは植栽されたもので<sup>119)</sup>、とくに砂丘林ではほとんどが人工林となっており、その造成の歴史の古いものが多い。そのため、これらの地域での海岸林の調査・研究は、海岸林の造成技術・更新技術の研究、海岸林の防風・防潮・飛砂防止機能の研究が主体であり、前述した環境条件の研究あるいは砂防学的な研究を中心に進められてきた。天然生海岸林の研究の対象は、ウバメガシ林<sup>16)</sup>のような遺存的な風衝崖等の海岸林に限定されている。

それに対して、北海道で大規模な森林破壊が行われたのは江戸時代末期以降と比較的新しいため、天然生海岸林が多く残されており、天然生海岸林の研究の比重が大きくなっている。しかし、これらの調査・研究は、各地の天然生海岸林について個別に行われ、その地域の海岸植生あるいは海岸林の構造を明らかにしたものがほとんどで、北海道全体の海岸林を視野に置いたものではない。さらに天然生海岸林の動態あるいは更新に言及した研究例は少ない。

本項では、個別の天然生海岸林の調査・研究は割愛し、北海道全体の天然生海岸林の把握あるいは海岸林の更新の機構の解明を目的としたものに限定した。

まず北海道全体の海岸林を把握しようとしたものとして、OHBA et al.<sup>68)</sup>は日本の海岸砂丘の植生の植物社会学的研究を行っている。その中で日本の砂丘林として、本州以南ではクロ

マツ林 (*Pinus-Wälder*) を極相林とし、さらに林床植生によりいくつかの群集に区分している。それに対し本州北部と北海道の海岸地域にはコナラ属の林 (*Quercus-Wälder*) が分布するとし、さらにこれをエゾノヨロイグサーカシワ基群集 (*Angelico-Quercetum dentatae*) とエゾノヨロイグサーモンゴリナラ基群集 (*Angelico-Quercetum mongolicae*) に二分している。後者は北海道の北西部・北東部に分布し、コケモートウヒクラス (*Vaccinio-Piceetea*) に属し、前者は残りの北海道と本州北部に分布しており、ブナクラス (*Fagetea crenatae*) に属するとし、ともに海岸地域での遷移の最終のステージに位置すると述べている。

また伊藤・斎藤<sup>29)</sup>は、海岸林の造成成績調査・天然生林の解析結果から、寒さの指数を用いて、海岸林の造成対象地の地域区分を行っている。この区分は防災林の造成上の指針としては有効であっても、実際の海岸林の構造を反映しているとは言い難い点がある。

一方、北海道の天然生海岸林の動態に関する研究は少ないが、以下のものがあげられる。

伊藤<sup>34)</sup>は、野付崎の森林群落を調査し、風衝化の著しいミズナラ低木林においては、海側林縁から内陸にかけての 100 m の間で、ミズナラの胸高直径が 4 cm から 40 cm まで変化するが、この変化が樹齢の変化と相関をもつものかという点には疑問を示している。野付崎の森林群落の成立については、火山灰降下による森林の破壊によって開放化されたところに侵入したものと考えている。さらに先駆群落から安定群落への一義的な方向ではなく、むしろ初期状態における種の侵入、定着の chance とその後の耐性 (tolerance) によって群落の成立が規定されると述べている。

斎藤・東<sup>83)</sup>は、海岸砂丘上の針葉樹林の成立について、地文的要因に注目し、地表変動の一つとして火山灰の降下を重視することにより、火山灰降下に伴う地表植生の破壊による侵入条件の出現に基づき、針葉樹の一斉侵入が起きるという過程を想定している。

以上の研究に対して長谷川<sup>8)</sup>、長谷川ら<sup>13)</sup>は海岸地域のカシワ林あるいはミズナラ林が萌芽によって更新しているものと推定し、さらに長谷川<sup>9)</sup>は石狩海岸林での調査から、海岸林の成立・推移において実生更新とともに萌芽更新が重要な役割をはたしているものと推定した。また東野<sup>105, 106)</sup>は、十勝地方の浜大樹・ホロカヤントウでのカシワ海岸林の調査から萌芽性に注目し、さらに北海道東部地方の海岸林の調査を行って、林縁部ではギャップが小さくカシワが生長の早い萌芽によって群落を維持するのに対し、内陸側ではギャップが大きいため種が多様化すると述べている。これらの研究は、北海道でもっとも普通の海岸地域のカシワ林あるいはミズナラ林を対象とし、さらに萌芽という更新様式に注目することで、天然生海岸林研究の新たな方向を示したものと言える。

以上の植物社会学的研究・動態の研究とは異なるが、海岸という厳しい条件下での樹木の生活を明らかにするという点では、三村<sup>50)</sup>の研究があげられる。三村はカシワを対象として、結節点を境とする部位の円板を採取し、年輪数の判読を行うことによって、節を境とする年輪数の不連続性から生長の交互性、さらに交互性のズレを明らかにした。これは Boyce<sup>1)</sup> が風衝

樹形が多く、側生枝の分裂組織の複合されたものと述べたことを、実証的に検討し、風衝樹形の形成過程をより具体的に示したものとして評価できる。

### II-3 砂防学的研究

本項で扱う砂防学的研究は、防災林としての海岸林を造成する技術の確立を目的とする研究である。北海道の海岸地域は、漁業との関係で古くから開けたが、農業的な開拓は明治時代以降であると言える。海岸林あるいは防風林の重要性が認識されるのは、農業的土地利用がなされてからである。もちろん、えりも岬の場合のように、漁業の面からの緑化あるいは海岸林造成が計られた例<sup>52,67)</sup>もあるが、このような例はまれである。

北海道での海岸林造成は、当初は本州で成功してきた技術と樹種によって試行錯誤的に行われてきたが、砂坂海岸林のように成功した例もあるとはいえ、他の多くの海岸林造成事業は失敗に終わっていると言ってよい。以上の結果から、北海道の風土に適した海岸林の造成技術の確立の重要性が指摘されてきた。

このように北海道の風土に適した海岸林の造成技術の確立のために、多くの樹種の植栽成績の調査と、その基礎として天然生海岸林の調査・研究が多く行われている。この方面からの研究が、これまでの北海道の海岸林研究の主流をなしてきたと言ってよいであろう。しかしこれらの多くの調査・研究は、植栽成績調査あるいは天然生海岸林の記載に終わっており、天然生海岸林の更新という海岸林の造成あるいは保全に関する基礎的な問題に注目しているものは少ない。

それらの研究の中で特筆できるものとして、北海道立林業試験場のグループが行ってきた一連の防災林造成のための基礎的研究があげられる<sup>28,30,31,32,33,84,85)</sup>。この一連の研究のユニークさは、それ以前に発表された斎藤・東<sup>83)</sup>の研究に負うところが大きい。斎藤・東は、稚咲内と浜頓別の天然生海岸林の調査結果に基づいて、海岸林の成立を規定するものとして、一義的には地文的要因をおいた。海岸林の成立においては、火山灰の降下による先住植生の破壊ないしは衰退にともなう木本類の侵入を重視し、その海岸林造成への適用として、火山灰の客土と初期における草本類の除去、木本類の早期導入を提案しており、実際の海岸林造成に適用されている。さらに北海道立林業試験場の一連の研究ではこの基本的な考え方に加え、適用樹種、期待しうる樹高等の検討を行い、北海道の風土に適した海岸林あるいは防災林の造成技術を大きく進めたものと評価できる。

### II-4 カシワ・ミズナラの天然更新に関する研究

本研究は天然生海岸林の更新機構の解明を目的とし、カシワという種の生活様式、とくに更新様式に注目することから、海岸林に限定せず、広くカシワ・ミズナラを含むコナラ属の天然更新に関する研究についても検討する必要がある。

コナラ属の天然更新に関しては、欧米ではその材としての評価が高かったことを反映して、古くから研究がなされてきた<sup>111)</sup>。それらの研究の内容は、堅果の生産量・落下量、林床での

堅果の消失、稚樹の発生・生長と、それらの各段階で作用する要因等と多岐にわたっている。それに対して、日本でのコナラ属の天然更新に関する研究は、比較的最近になって行われるようになった。

カシワに関する研究例は少なく、新島<sup>60)</sup>は、カシワの実生稚樹の発生・生長、人工播種あるいは萌芽の生長量の調査を行い、カシワ林の造成方法を検討するとともに、さらに十勝地方でのカシワの更新と山火の関係についても言及している。

カシワと近縁で、北海道の天然生海岸林の主要構成種であるとともに、内陸部においても普遍的にみられるミズナラの実生更新に関しては、今田<sup>25)</sup>は堅果の落下量、稚樹の発生率とその生長等の調査を基礎として、ミズナラ構造材林施業の作業法を検討している。

また KANAZAWA<sup>36,37,38,39)</sup>は、ミズナラ林の天然更新について一連の研究を行い、落下堅果量、成立稚樹数を調査するとともに、全成木の分散様式、パーオキシダーゼ同位酵素の分画型による分散構造を検討するとともに、ミズナラの分布状態を調査した。以上の結果から、種子による更新のためには、林内に孔隙部を生じ、十分な種子と林床が明るくなることが必要であり、ミズナラのもつ長い寿命と強い萌芽能力が、種子による更新を補償しているものと推定している。

広木・松原<sup>20)</sup>は、ブナ科の19種2変種について、種子から実生期にかけての比較生態学的研究を行い、その分布とすみ分けを考察している。

一方カシワは、萌芽能力が高く、実生とは異なった更新様式をもっている。萌芽更新に関しては、薪炭林施業との関連で、多くの調査・研究がなされており<sup>47)</sup>、樹種による萌芽力の強さ、伐採時期・伐採高による違い等が調査されている。このような多くの萌芽更新に関する研究は、伐採にとまなうものである。萌芽による天然更新として、山火再生林が認められており、山火再生林の生長に関する研究は多い。しかし、萌芽が極相林の維持に重要な役割をはたしている<sup>116)</sup>と考えられながら、この面からの萌芽更新へのアプローチはきわめて少ないと言える。

### III. 石狩海岸林の構造

#### III-1 目 的

筆者はこれまで石狩海岸林をフィールドとして、調査・研究を行ってきた。しかし、現時点での森林の空間的な構造は明らかにしえても、時間的な構造をも含めた森林の構造については、推定の域を出ないものであった<sup>9)</sup>。これまでの天然生海岸林の研究においても、海岸林のほとんどが保安林に指定されており、機能上からも重要な役割をはたしていることから、伐採を伴うような調査・研究の例をほとんどみない。

しかし天然生海岸林の時間的構造、すなわち更新の機構を明らかにするためには、樹齢構成を明らかにすることが必要であると痛感してきた。また天然生海岸林の観察から、カシワが優占しているにもかかわらず、林床においてカシワの実生稚樹をほとんど見ることがないのに

対して、株立ちしているものが多いことから、萌芽が海岸林の更新において重要な役割りを果たしているのではないかと考えてきたが、この点も明らかにする必要があった。

そこで今回は、石狩放水路の掘削に伴う伐採の機会を積極的に利用することとなった。石狩放水路掘削のため、石狩海岸林の中央部の札幌営林署札幌事業区 67 林班の一部が保安林解除され、海側林縁から内陸側の林縁にかけて、幅約 80 m にわたって伐採された。

本節での目的は、この伐採地において調査を行い、多方面からの資料に基づいて、石狩海岸林の実態をその時間的構造をも含めて明らかにしようとするものである。

伐採予定地に 3 カ所の調査区 Plot 1, Plot 2, Plot 3 を設定した。伐採前に全高木類を対象として毎木調査を行い、「III-3 地上部の構造」では樹種構成、樹高・直径の分布および両者の関係を検討する。

森林の時間的構造の解明はきわめて重要で、そのためのアプローチの一つとして樹齢構成調査があげられ、これまで多くの樹齢構成調査に基づく研究がなされている<sup>77,93)</sup>。しかし天然生海岸林での例は少なく、「III-4 樹齢構成」ではこの点を明らかにする。

カシワを主体とする天然生海岸林の更新においては、萌芽が重要な役割をはたしているものと考えられるので、「III-5 根株の形態」では、萌芽の実態を明らかにすることを目的として、根株の形態を観察した。

「III-6 樹木の分散様式」では、森林の成立・推移を解明するアプローチとして、樹木の分散様式を検討した。

さらに「III-7 樹幹析解」では、樹木の生長経過を明らかにするとともに、発生初期の生長から更新の機構を明らかにすることを目的とした。

## III-2 調査地の概要

### 1. 調査地の位置

調査地は、Fig. 1 に示すように北海道の中央部に位置する石狩海岸林である。石狩海岸林は、石狩湾を弧状に取り囲む砂丘上に成立しており、海岸林は海岸線に沿って長さ約 20 km、幅はもっとも広い部分で約 500~600 m となっている。この石狩海岸林は、その林帯幅・個々の樹木の大きさ・海側林縁から内陸に向かっての林分構造の変化等からみて、カシワを主体とする天然生海岸林として、もっとも発達した典型的なものと考えられる。

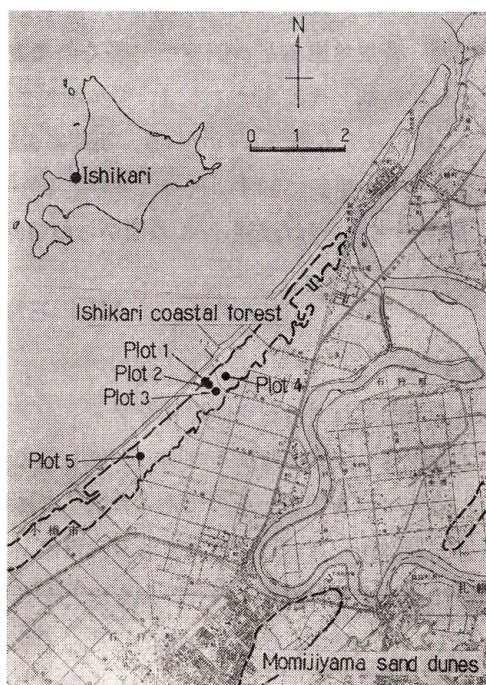


Fig. 1. Location of the study area.

また歴史的にみても、札幌という大都会の近郊に位置し、かつ古くから開かれた石狩場所に近接しながらも、これだけの天然生海岸林が現在も存在することは、積極的な保護を受けてきたことが理解でき、この点でも貴重な存在であると言える。

この石狩海岸林の全域は、札幌営林署札幌事業区 67 林班・182 林班として、国有防風保安林に指定されている。

今回の調査地は、この石狩海岸林のほぼ中央部の石狩町花畔五線付近で、海岸林としてもっとも発達している部分である。

## 2. 石狩海岸林と人間のかかわり

北海道への和人の進出とともに海岸林の破壊がはじまり、とくにその歴史の古い道南地方ほど顕著であった。この開拓に伴う海岸林の破壊に関しては、漁業わけても鯊魚の影響がきわめて大きかった。漁獲された鯊の多くは鯊粕に加工され、本州方面に輸出されていた。この鯊粕の製造過程では、生鯊を 10 時間程度煮る必要があり、そのための薪の消費量は膨大で、海岸地域の森林の破壊をもたらした<sup>23,86)</sup>。道南地方で現在クロマツが成林している砂坂海岸林では、漁業の繁栄に伴って海岸林が消滅した後、内陸の低湿地が水田として開拓されると、飛砂による被害が発生するようになり、それを防ぐために昭和 10 年代に逆に海岸林の造成に着手されることとなった<sup>21)</sup>。

以上の砂坂海岸林の造成の歴史的経緯に端的に現れているように、海岸林に対する漁業と農業の見方が、基本的にまったく異なっていることがわかる。すなわち単純化して考えると、漁業にとっては活動の場所が海岸林よりも海側の部分で、海岸林は薪の供給源として以上の積極的意義をもたないのに対して、農業にとっては生産活動の場は海岸林の背後であり、江戸時代から東北地方では、水田面積の拡大のために積極的に海岸林の造成が行われてきたことから理解できるように、海岸林の飛砂防止あるいは防風機能は経験的に知られており、農耕を保障するものとして、海岸林の存在は不可欠なものと考えられてきた。このように北海道で開拓が比較的早くから進んでいた地域では、漁業と農業との関連によって海岸林と人間のかかわりは大きく規定されてきたものと言える。

石狩での鯊魚についての十分な資料は今回は得られなかったが、程度の差こそあれ伐採の影響を受けていたことが推定される。しかし石狩では鮭魚を主体としており、鯊魚の最盛期には、石狩から高島等に漁民が出稼ぎにでていた<sup>29)</sup>といわれていることから、石狩海岸林に対する漁民による伐採の影響は、日本海沿岸の他の地域と比較して、相対的に小さかったものと推定される。

一方石狩海岸林と人間のかかわりを農業的な側面からみると、石狩河口に団体的移民が入ったのは、1881 年 (明治 14 年) がはじめとされている。それ以前から漁撈の人々が多く立ち入って乱伐したため、北海道庁によって 1893 年 (明治 26 年) に、銭函村から石狩町までの海岸沿いに幅約 200~500 間 (360~910 m) の防風林が設置され、禁伐とされた。さらに注目すべき

点として、開拓民みずからが風防林を保護するための取決めを行ったことがあげられる。以下その全文を引用する<sup>108)</sup>。

「風防林ハ単ニ風防ノ用ヲ為スノミナラス村里ノ風致ヲ高メ水源ヲ養ヒ且渉海ノ目標トモナルヘキモノナレバ最モ必要ナリトス

故ニ村民ハ一同其意ヲ体シ是等ノ目的ヲ完了センコトヲ要ス 依テ一統商議ノ上規約ヲ定ル事左ノ如シ

#### 風 防 林 保 護 規 約

第一条 風防林ノ地積内ハ枯木倒木下草ナリト雖モ之ヲ伐刈スルコトヲ得ス

第二条 村内ノ風防林ヲ数区ニ別テ各区又ハ数区ニ一名ノ風防林守ヲ置キ之ヲ監査セシム  
風防林守ハ本村ノ独立男子ニシテ此事務ニ堪ユヘキ者ヲ総代人及ビ組長協議之上指名撰挙ス

第三条 風防林守ハ時々其担当区ヲ巡見シ若シ加害者アリタルトキハ速ニ公私ノ訴ヲ為ス  
ヘシ 担当区域ハ三百間ヲ以テ各トスルモ場合ニ因リテ之ヲ伸縮スル事ヲ得ル

第四条 風防林守ハ名誉職ニシテ公私ノ訴等コレアル節ハ其実費を村内ノ共有金ヨリ支弁スルモノトス

第五条 此規約ハ明治二十九年四月ヨリ之ヲ施行ス

右ハ村民一統商議之上決定候也

明治二十九年四月

石狩国石狩郡花畔村

総代人 山本 多蔵 (以下略)」

この規約が実際のどの程度機能を果たしたかについては、その後1899年(明治32年)に北海道長官あて「風防林之儀ニ付願」として、調査の上適切な措置をはかるようお願い出ていることから、必ずしも完全に機能を発揮したとは言えないようである。しかし、明治時代にこれだけの見識をもち、開拓民自身で風防林の保護を計ったことは、画期的なことであると言える。

その後1897年(明治30年)に森林法が公布されたが、北海道では全面的には施行されず、保安林に関する事項のみが実施されることとなり、新川の西側の182林班が1897年(明治30年)、新川の東側の海岸林が67林班として1921年(大正10年)にそれぞれ保安林に指定された。開拓民に保護されてきた天然生海岸林は、そのまま保安林となり、保育等の施業も行われず、ほぼ自然状態のまま維持されてきた。

以上のことから、石狩は鮭漁を主体としていたため、鯨漁を主体とした日本海沿岸の他の地域と比較して、漁業による破壊を相対的にわずかしかなかったこと、開拓当初から開拓民によって積極的に保護され、その後も保安林に指定され施業の対象とならなかったことから、石狩海岸林は現在もきわめて自然性の高い海岸林として残っているものと言える。すなわち、

石狩海岸林がすぐれた樹林として残されたのは、石狩での漁業の特徴と農民による開拓当初からの保護の賜であり、海岸林を中心とした漁業と農業の関係として、きわめて興味深いものである。

しかし、近年では海岸林の存在を重視する農業的土地利用から、海岸林の存在を必ずしも考慮しない土地利用に変化しつつある。その結果、本研究でも対象とする石狩海岸林においても、石狩湾新港とその後背地での工業団地の造成に伴って、海岸林あるいは海岸植生の直接的な破壊とともに、間接的な海岸地域の生態系の攪乱が予想されているのが現状である。

### 3. 気 候

調査地の気象条件については、調査地から北東に約 4.5 km 離れた石狩町親舟町にある石狩地域気象観測所の資料に基づいて述べる<sup>61,62)</sup>。石狩での年平均気温は 7.9°C、年降水量は 1,089 mm で、Fig. 2 は典型的な日本海型の気候を示してはいない。これは、海岸地域での冬期の強い季節風による寡雪の結果である。

石狩海岸林での風の条件については、観測所が汀線から約 500 m ほど内陸に位置するが、海側の砂丘上の海岸林の発達は貧弱で、ほぼ海岸林の置かれている条件に近いものと考えられる。石狩での風の条件は Table 1 に示すように、年間の平均風速は 4.1 m/sec で、3.6~4.6 m/sec と年間を通して風が強い。最多風向は、冬期は NW~W の風が、夏期には SE の風が卓越しているが、最大風速時の風向に注目すると、WNW あるいは NW の風が吹き、このような強風は秋期あるいは春期においてもみられる。

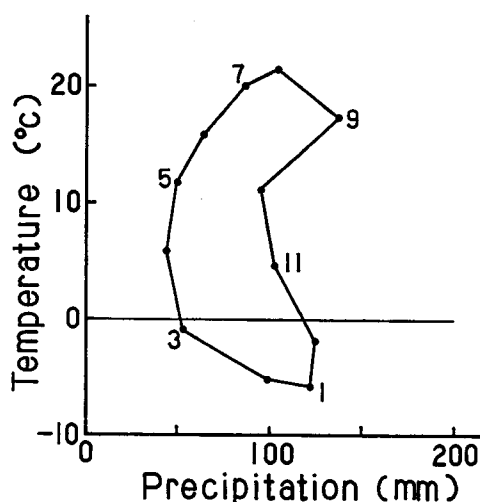


Fig. 2. Hythergraph in Ishikari<sup>61)</sup>. Average temperature is 7.9°C and total precipitation is 1,089 mm.

Table 1. Wind condition in Ishikari<sup>62)</sup>

| Month              | 1    | 2   | 3   | 4   | 5   | 6   | 7   | 8   | 9   | 10  | 11  | 12  | Ann. |
|--------------------|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|
| Wind speed (m/sec) |      |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |      |
| Mean               | 4.5  | 4.2 | 4.4 | 4.2 | 4.2 | 4.2 | 4.0 | 3.9 | 3.6 | 3.8 | 4.6 | 3.9 | 4.1  |
| Max. speed         | 16   | 13  | 17  | 14  | 19  | 15  | 13  | 16  | 15  | 17  | 14  | 16  | 19   |
| direction          | SSW  | WNW | SSE | SSE | SSE | SSE | SE  | SSE | NW  | NW  | WNW | SSE | SSE  |
|                    |      |     | WNW |     |     |     |     |     |     |     | NW  |     |      |
| ≥10 (day)          | 10.8 | 9.3 | 9.5 | 7.3 | 8.3 | 6.0 | 6.0 | 4.3 | 4.3 | 6.8 | 5.3 | 8.3 | 87.0 |
| ≥15 (day)          | 1.0  | —   | 0.8 | —   | 1.3 | 0.3 | —   | 0.3 | 0.3 | 1.0 | —   | 0.5 | 5.3  |

Bar (—) means that the phenomenon was not observed.

#### 4. 地 形

調査地付近の地形は Fig. 3 に示すように、汀線から 250 m までの砂丘と、250 m より内陸側の砂丘に明瞭に分けられ、両者の間には著しい相違が認められる。すなわち、前側の砂丘は標高 7~9 m と高く、起伏が激しいのに対して、汀線から 250 m より内陸側の砂丘は標高が 6 m 以下と低く、比高 1 m 前後の緩やかな凹凸を示している。

石狩砂丘の形成史は、上杉・遠藤<sup>109)</sup>によると以下のとおりである。縄文前期頃(約 6,000 年前)の縄文海進の海面高潮期に、現在は汀線から約 5.5 km 内陸に位置する紅葉山砂丘の母体をなす海成層が堆積し、続いて風成砂が累積していった。縄文海進後の緩やかな海退によって広大な花畔砂堤列が形成されるとともに、砂丘の固定期にはいる。その後擦文期の頃(約 1,000 ~1,500 年前)小海進に転じ、現在より 1~2 m 高い海面のもとで、海成および風成砂層からなる新期砂丘 I が形成された。その後、腐植層の発達と樽前山に由来する Ta-b あるいは Ta-a の降下後、海岸線は現在の汀線に近い位置となり、それに対応する形で風成砂からなる新期砂丘 II が形成された。

以上のことから、汀線から 250 m までの高く、起伏に富んだ前側の砂丘は上杉・遠藤<sup>109)</sup>の新期砂丘 II に、250 m より内陸側の低く、平坦な砂丘は新期砂丘 I に相当する。これらの砂丘の形成された時代は、新期砂丘 II では Ta-a (1739 年降下)、Ta-b (1667 年降下) よりも新しく、形成後 300 年程度しかたっていないものと考えられる。一方内陸側の新期砂丘 I についても、少なくとも今から 1,500 年前以降に形成されたものと言える。

#### 5. 植 生

今回の調査地である花畔五線付近においては、海岸植生は帯状分布を示し、その具体的な配列を Fig. 3 に示す。まず汀線から 30 m までは前浜で、無植生帯である。調査地付近でもっとも汀線に近い位置に出現する植生帯としては、テンキグサ群落 (*Elymus mollis* community) が認められる。本群落は汀線より 30~130 m の区間に分布し、テンキグサ・コウボウムギ・

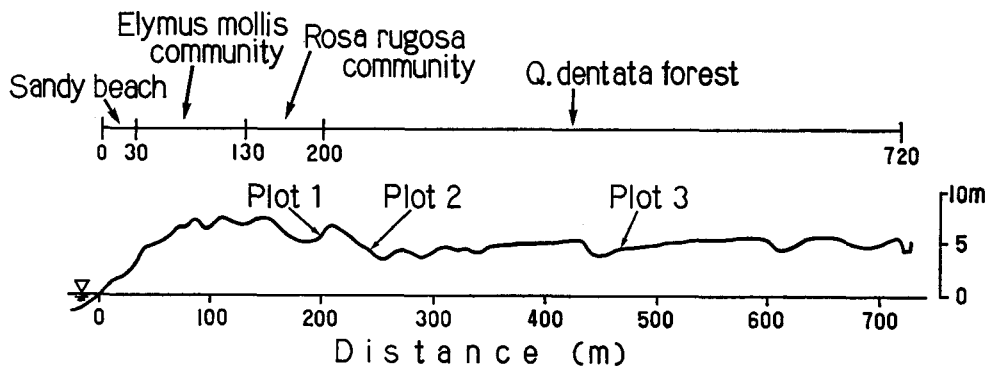


Fig. 3. Topography, vegetation and location of study plots (Plots 1-3). The profile shows that at a right angle to the beach line, and the distance indicates that from the beach line.

ハマヒルガオ等からなり、不安定～半安定立地に成立する多年生草本群落である。130～200 m にかけてはハマナス群落 (*Rosa rugosa* community) が分布している。ハマナスが優占し、部分的にはススキ・ヤマアワ等がみられ、半安定～安定立地に分布している。

このハマナス群落の内陸側に海岸林 (*Quercus dentata* forest) が形成されている。カシワが分布するもっとも海側の位置は、汀線から約 150 m 離れた砂丘の内陸向きの斜面で、各個体は基部から匍匐し、孤立しており、林分を形成しているとは言い難い。海岸林がはじまるのは、汀線から約 200 m 離れた位置で、Fig. 3 でみるように前側の砂丘 (新期砂丘 II) のうち、もっとも内陸よりの砂丘の海に面した斜面からである。海岸林は汀線から約 720 m の位置まで分布し、その内陸部はかつては耕地であったが、現在は耕作放棄地あるいは工業団地造成地となっている。この内陸側の林縁は人為によるもので、本来の海岸林はさらに内陸まで広がっていたものと考えられる。なお 1896 年 (明治 29 年) の仮製 5 万分の 1 初版の地形図では、汀線から約 2 km 離れた石狩川にかけての一带は、湿地あるいは樹林地として表現されている。

調査地付近の海岸林は幅約 520 m にわたって分布しており、石狩海岸林全体についてみるとその幅は約 200～600 m で、本調査地付近は幅の広い部分であると言える。石狩海岸林ではカシワが優占しているが、海側のほぼカシワのみからなる林分と、内陸よりのイタヤカエデ・ミズナラ等の多くの広葉樹が混生する林分に、大きく二つに区分することができる。

### III-3 地上部の構造

#### 1. 調査区の位置

石狩海岸林は、樹種構成の点から海側のカシワ純林と、内陸よりのカシワのほかイタヤカエデ・ミズナラ等の広葉樹が混生する林分とに分けられる。さらにカシワ純林についても、海側林縁の直接海からの風に曝されて樹高が低く、著しい風衝樹形を呈している部分と、高い前側の砂丘 (新期砂丘 II) 背後の比較的樹幹が通直で、森林としての相観を示している部分とに分けられる。以上の観察から、石狩海岸林では、ブッシュ状カシワ低木林—カシワ林—広葉樹混生林の 3 タイプからなる帯状構造をなしているものと考えられる。

以上の 3 タイプを考慮して、石狩放水路掘削に伴う伐採予定地に 3 調査区 Plot 1・Plot 2・Plot 3 を設定した。調査区の大きさは、各調査区付近での最大樹高が Plot 1 で 3 m、Plot 2 で 5 m、Plot 3 で 10 m 前後であることを考慮して、Plot 1・Plot 2 では (10×10) m<sup>2</sup>、Plot 3 では (20×20) m<sup>2</sup> とした。各調査区の位置は、Fig. 1 および Fig. 3 に示す。

Plot 1 (10×10) m<sup>2</sup> は、海岸林のはじまる砂丘の海に面した斜面に設定した。斜面の方位は N 40° W、傾斜 17° で海からの風に直接曝されている。Plot 1 は林分としてまとまった海岸林のもっとも海側の林縁で、汀線から約 200 m 離れている。

Plot 2 (10×10) m<sup>2</sup> は、Plot 1 を設定した砂丘の背後で、海からの風のかげに位置している。斜面の方位は S 40° E で、Plot 1 とは逆に内陸側に向いている。傾斜は 8° で Plot 1 と比較して緩やかとなっている。Plot 2 は汀線から約 250 m 離れ、海岸林の海側林縁から約 50 m の位

置である。

Plot 3 ( $20 \times 20$ )  $\text{m}^2$  は、花畔五線付近において幅約 500 m となっている海岸林のほぼ中央部に設定した。地形は平坦で、比高 1 m 前後の緩やかな凹凸が認められ、Plot 3 においても、中央部に北東から南西方向の凹地がある。Plot 3 は、汀線から約 470 m 離れ、海岸林の海側林縁から約 270 m の位置である。

以上の 3 調査区において、皆伐による調査を行ったが、さらに以下の 2 調査区 Plot 4・Plot 5 においても、林分構造の調査を行った。Plot 4 および Plot 5 の位置を Fig. 1 に示す。

Plot 4 ( $10 \times 15$ )  $\text{m}^2$  は花畔八線と九線の間で、Plot 3 から西方に約 1 km 離れ、汀線から約 450 m の位置である。Plot 5 ( $10 \times 20$ )  $\text{m}^2$  は花畔四線と五線の間で、Plot 3 から東方に約 300 m 離れており、汀線から約 400 m 内陸に位置している。以上の Plot 4・Plot 5 は、Plot 1~3 の 3 調査区のうち、海岸林の中央部の Plot 3 と、汀線からの距離がほぼ同じ位置にある。

## 2. 調査方法

以上の 3 調査区 Plot 1~3 において、伐採を含めた調査を行った。

まず伐採に先立って、各調査区において、稚幼樹を含むすべての高木類を対象として、位置・樹種・樹高・根元直径および胸高直径・枝張りを計測・記録した。さらに、各調査区内に汀線にはほぼ直角な方向に幅 5 m の帯状区を設定し、樹形をスケッチして樹冠投影図を作成するとともに、林床植生の調査を行った。林床植生の調査では帯状区を 5 m ごとに区切り、各小方形区 ( $5 \times 5$ )  $\text{m}^2$  について、出現種・BRAUN-BLANQUET<sup>2)</sup> の全推定法による優占度・群度を記録した。なお調査時期が 6 月初旬であったため、草本類ではまだ春季相を示しており、夏から秋にかけての時期と比較して貧弱なものとなっていることが考えられる。

海岸林においては株立ちしているものが多く観察される。そこで地上部の調査では、根元の接近している樹幹については地表の落葉層を剥いで、株立ちか否かの確認を行った。株立ちしているものについては、原則として個々の樹幹を個体として扱い、解析の段階ではその目的に応じて、個々の樹幹を個体として、あるいは株を個体として扱うこととした。ただし、主幹が生きているにもかかわらず、地際付近から直径が小さく、匍匐している萌芽枝を出しているものがミズナラに多く認められたが、これらは現状においては独立性が弱いため、毎木調査の対象からは除外した。またアズキナシ・ヤマグワ等では、一つの根株から場合によっては 10 本以上の樹幹が生じているものが観察された。これらの樹種は、亜高木類あるいは中低木類とされ、森林の最上層に達することなく、叢状となりやすいという性質をもっていること、また海岸林においては一般的にみられるものの、重要な構成樹種とは考えられないことから、主要な構成樹種であるカシワ・イタヤカエデ・ミズナラ以外の樹種については株を個体として扱い、樹高・根元直径・胸高直径については、その株の中での最大の樹幹の値を計測した。

以上の調査は、1979 年 6 月初旬に行った。

### 3. 調査結果

まず, Plot 1~Plot 3 の各調査区での結果について述べる。

(1) **Plot 1** ( $10 \times 10$ ) m<sup>2</sup> [Fig. 4. Table 2, 3, 4. Photo. 1]

Plot 1 での高木類の出現種はカンワ 1 種のみで, 総本数は 36 本である。このうち生立木は 27 本 (75%) で枯死木も多くなっている。この枯死木の中には, 地際に腐朽した根株だけが残っているものも多い。立木密度は 2,700 本/ha (枯死木を含めると 3,600 本/ha) と低い。このうち株立ちが確認されたのは 36 本中 18 本 8 株と多く, 1 株あたりの樹幹の本数のもっとも多いのは 3 本であった。さらに, 調査時に枯死した主幹から萌芽により生じたばかりの若い樹幹も観察されている。

樹高の最大は, 梢頭の枯損部分をも含めると 3.6 m であるが, Fig. 4 でみるように著しい風衝樹形を示し, 最大のものでは 1.6 m も樹高が低

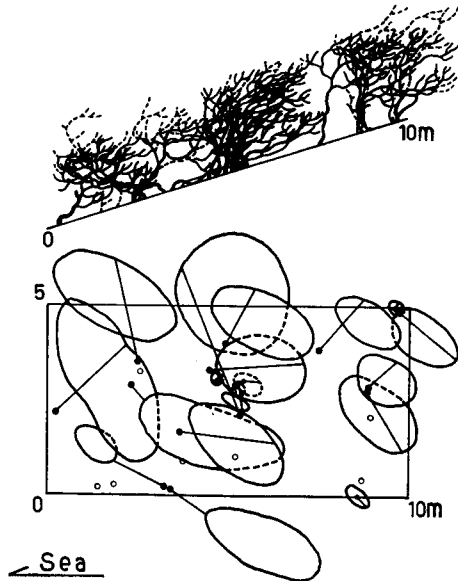


Fig. 4. Belt-transect in Plot 1. This figure indicates only the belt 5 m wide of Plot 1.

Table 2. Number of trees in each height class in Plot 1

| Species                | Height (m) | 0<br>} | 1.3<br>} | 2.0<br>} | 2.5<br>} | 3.0<br>} | Total  |
|------------------------|------------|--------|----------|----------|----------|----------|--------|
|                        |            | 1.3    | 2.0      | 2.5      | 3.0      | 3.5      |        |
| <i>Quercus dentata</i> |            | 2 (7)  | 11       | 5        | 7 (1)    | 2 (1)    | 27 (9) |

Parenthesized figures indicate number of dead trees.

Table 3. Number of trees in each class of diameter at ground level ( $D_0$ ) and DBH in Plot 1

| Species                | $D_0$ (cm) | 0<br>} | 2<br>} | 4<br>} | 6<br>} | 8<br>} | 10<br>} | 12<br>} | 14<br>} | 16<br>} | 18<br>} | 20<br>} | 22<br>} | Total  |
|------------------------|------------|--------|--------|--------|--------|--------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|--------|
|                        |            | 2      | 4      | 6      | 8      | 10     | 12      | 14      | 16      | 18      | 20      | 22      | 24      |        |
| <i>Quercus dentata</i> |            | 1      | 5      | 3 (1)  | 2 (1)  | 5      | 3 (1)   | 1 (1)   | 3 (1)   | 2 (1)   | 2 (1)   | • (1)   | • (1)   | 27 (9) |

| Species                | DBH (cm) | —     | 0<br>} | 2<br>} | 4<br>} | 6<br>} | 8<br>} | 10<br>} | 12<br>} | 14<br>} | Total  | BA<br>(cm <sup>2</sup> ) |
|------------------------|----------|-------|--------|--------|--------|--------|--------|---------|---------|---------|--------|--------------------------|
|                        |          |       | 2      | 4      | 6      | 8      | 10     | 12      | 14      | 16      |        |                          |
| <i>Quercus dentata</i> |          | 2 (7) | 8      | 1      | 5 (1)  | 4      | 3 (1)  | 1       | 2       | 1       | 27 (9) | 962.7                    |

Parenthesized figures indicate number of dead trees. Bar (—) of DBH means number of trees under 1.3 m in height. Basal area (BA) is calculated only by living trees.

Table 4. Vegetation on the forest floor in Plot 1

| Species                                              | Distance (m) | 0      | 5       |
|------------------------------------------------------|--------------|--------|---------|
|                                                      |              | ↓<br>5 | ↓<br>10 |
| <i>Lonicera morrowii</i>                             |              | 1・2    | 2・3     |
| <i>Euonymus alatus</i> forma <i>ciliato-dentatus</i> |              | +      | 1・2     |
| <i>Vitis coignetiae</i>                              |              | +      | +       |
| <i>Celastrus orbiculatus</i> var. <i>papillosus</i>  |              | ・      | +       |
| <i>Sasa palmata</i>                                  |              | 4・4    | 4・4     |
| <i>Angelica edulis</i>                               |              | 2・2    | 1・1     |
| <i>Miscanthus sinensis</i>                           |              | +      | 1・2     |
| <i>Asperula odorata</i>                              |              | +      | 1・2     |
| <i>Disporum smilacinum</i>                           |              | +      | ・       |
| <i>Vicia cracca</i>                                  |              | ・      | +       |

下しており、生きている部分の最高は3.0 mである。なお、樹高の数値の上ではその低下が現れない場合でも、太い主幹部が枯れ、萌芽枝が枯れた主幹部よりも高く伸長し、結果として枯損による樹高の低下が現れない場合も多く、実際には梢頭の枯損は著しいものとなっている。

直径については、Plot 1 では著しい風衝樹形を示し、また地際部のみの枯死木が多いので、Table 3 には、胸高直径 (DBH) とともに根元直径 ( $D_0$ ) をも示した。生立木の根元直径の最大は19.2 cmであるが、地際のみが残る枯死木では最大23.6 cmで、生立木よりも大きなものが多くみられた。胸高直径の最大は15.4 cmである。

林床植生での出現種数は10種と比較的少ない。このうちもっとも優占しているのはチマキザサであるが、優占度は4と完全には林床を覆ってはおらず、他にキンギンボク・コマユミなどの低木類とオオヨモギ・アマニュウが多くみられる。なお林床には、うっすらと砂の堆積が認められた。

(2) Plot 2 (10×10) m<sup>2</sup> [Fig. 5. Table 5, 6, 7. Photo. 2]

Plot 2 での高木類の出現種は、カシワ・

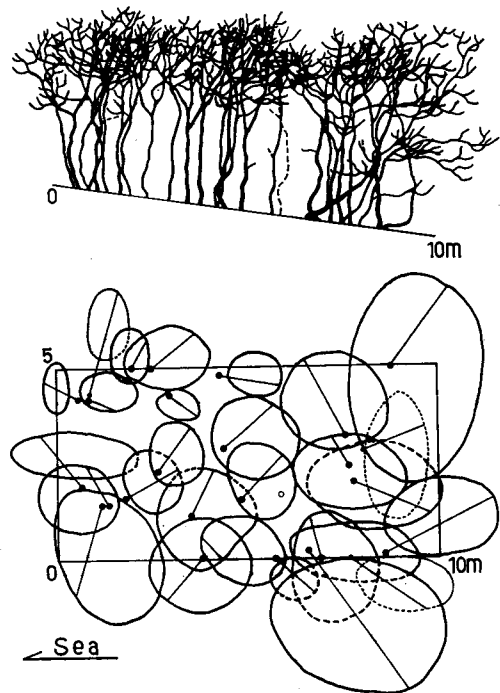


Fig. 5. Belt-transect in Plot 2. This figure indicates only the belt 5 m wide of Plot 2.

イタヤカエデの2種のみで、総本数62本のうち生立木は59本(95%)と枯死木が少ない。総本数62本のうちイタヤカエデ2本がみられるものの、カシワが60本(うち枯死木3本)と全体の97%を占め、ほぼカシワからなっていると言える。立木密度は5,900本/ha(枯死木を含めると6,200本/ha)で、他の調査区に比べると高くなっている。株立ちしているものは32本、15株で、全体の52%と株立ちの割合が高く、1株あたりの樹幹の最大は3本である。

樹高の最大はカシワの5.8mで、樹高4~5mに生立木のうち33本、56%、さらに樹高4~6mでは46本、78%が分布しており、ほぼ一層林をなしていると言える。それに対して、樹高1.3m(胸高)未満では1個体もみられなかった。

Table 5. Number of trees in each height class in Plot 2

| Height (m)             | 0   | 1.3 | 2                | 3 | 4                 | 5  | Total             |
|------------------------|-----|-----|------------------|---|-------------------|----|-------------------|
| Species                | 1.3 | 2   | 3                | 4 | 5                 | 6  |                   |
| <i>Quercus dentata</i> | •   | 2   | 4 <sub>(2)</sub> | 6 | 33 <sub>(1)</sub> | 12 | 57 <sub>(3)</sub> |
| <i>Acer mono</i>       | •   | 1   | •                | • | •                 | 1  | 2                 |
| Total                  | •   | 3   | 4 <sub>(2)</sub> | 6 | 33 <sub>(1)</sub> | 13 | 59 <sub>(3)</sub> |

Parenthesized figures indicate number of dead trees.

Table 6. Number of trees in each DBH class in Plot 2

| DBH (cm)               | — | 0 | 2                | 4  | 6                 | 8  | 10 | 12 | Total             | BA (cm <sup>2</sup> ) |
|------------------------|---|---|------------------|----|-------------------|----|----|----|-------------------|-----------------------|
| Species                |   | 2 | 4                | 6  | 8                 | 10 | 12 | 14 |                   |                       |
| <i>Quercus dentata</i> | • | • | 3 <sub>(2)</sub> | 13 | 23 <sub>(1)</sub> | 13 | 2  | 3  | 57 <sub>(3)</sub> | 2,462                 |
| <i>Acer mono</i>       | • | 1 | •                | •  | •                 | 1  | •  | •  | 2                 | 62                    |
| Total                  | • | 1 | 3 <sub>(2)</sub> | 13 | 23 <sub>(1)</sub> | 14 | 2  | 3  | 59 <sub>(3)</sub> | 2,524                 |

Parenthesized figures indicate number of dead trees. Basal area (BA) is calculated only by living trees.

Table 7. Vegetation on the forest floor in Plot 2

| Distance (m)                                         | 0   | 5   |
|------------------------------------------------------|-----|-----|
| Species                                              | 5   | 10  |
| <i>Euonymus alatus</i> forma <i>ciliato-dentatus</i> | +   | 2・2 |
| <i>Aralia elata</i>                                  | +   | +   |
| <i>Lonicera morrowii</i>                             | •   | +   |
| <i>Celastrus orbiculatus</i> var. <i>papillosus</i>  | 1・1 | +   |
| <i>Vitis coignetiae</i>                              | •   | +   |
| <i>Sasa palmata</i>                                  | 5・5 | 5・5 |
| <i>Asperula odorata</i>                              | +   | +   |
| <i>Angelica edulis</i>                               | •   | +   |

胸高直径の最大は、カシワの 13.6 cm である。胸高直径の分布では、胸高直径 6~8 cm に全生立木のうち 23 本、39% が分布し、樹高ほど顕著ではないが、やや集中的に分布している。

林床植生での出現種数は 8 種で、他の調査区と比較して少ない。このうち、チマキザサは優占度 5 で、完全に林床を覆っている。この他にコマユミ・ツルウメ・モドキ等の低木類あるいはツル性木本類が多く、草本類ではクルマバソウ・アマニュウがわずかに出現するのみで、きわめて単調である。

(3) **Plot 3** (20×20) m<sup>2</sup> [Fig. 6. Table 8, 9, 10. Photo. 3]

Plot 3 での高木類の出現種は 7 種と相対的に多くなっている。総本数は 195 本で、このうち生立木は 161 本、83% と枯死木もやや多くなっている。立木密度は 4,000 本/ha (枯死木を含めると 4,900 本/ha) である。

樹種構成では、カシワが 42 本 (他に枯死木 6 本) で総本数の 26% ともっとも多く、イタヤカエデ 38 本、24%、ミズナラ 28 本、17% とついで多い。なお、ハリギリ 5 本はいずれも枯死木であった。一方胸高断面面積合計に注目すると、カシワが全体の 69% を占め、本数割合での 26% よりもはるかに大きく、カシワが優占していると言える。

樹高の最大は、カシワの 10 m である。Plot 3 全体の樹高の分布をみると、樹高 0~1.3 m

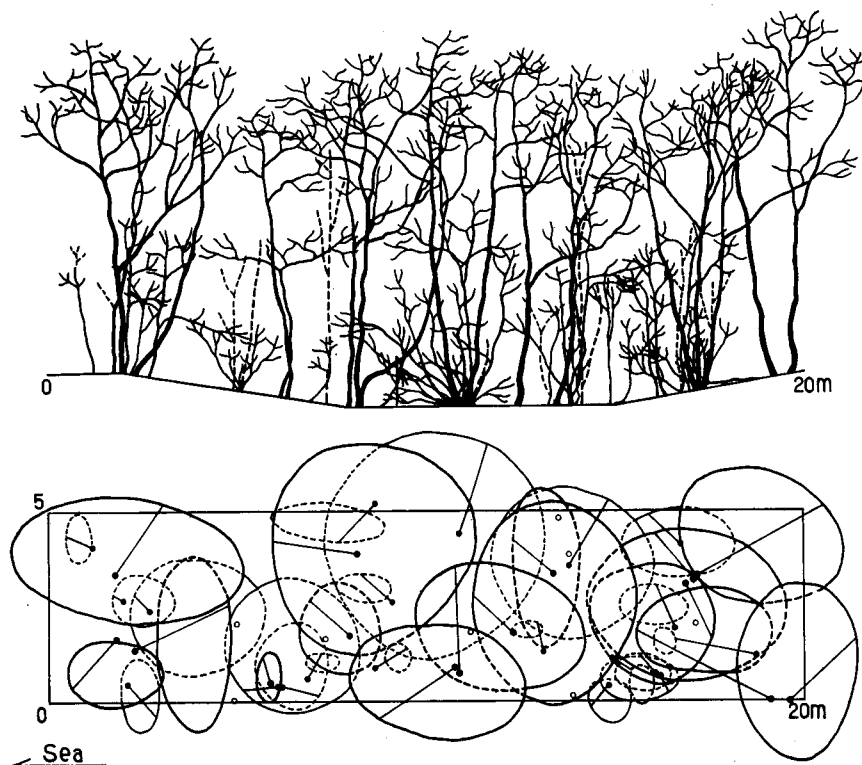


Fig. 6. Belt-transect in Plot 3. This figure indicates only the belt 5 m wide of Plot. 3.

の胸高未満, 4~5 m, 8~9 m の3つのピークをもっている。樹種別にみると, カシワは樹高1.5 m の例外的な1本を除くと, いずれも樹高5 m 以上である。とくに樹高8~9 m に21本とカシワ全体の50% が分布し, さらに樹高7 m 以上の高木層に注目すると, 全体の64% を占めている。他の樹種についてみると, イタヤカエデ・ミズナラ・イヌエンジュは高木層とともに, 亜高木層にも分布し, その本数も多い。とくにイタヤカエデは, 樹高1.3 m 未満の稚樹が多くみられ, イタヤカエデ全個体のうち樹高1.3 m 未満の稚樹が40% を占め, またPlot 3の全樹種についてみても, 0~1.3 m の全本数のうちイタヤカエデが50% を占めている。胸高直径の最大は, カシワの23.6 cm である。胸高直径の分布は, 全個体で胸高直径2 cm 未満と10~16 cm に多い。このうちカシワは, 胸高直径1.0 cm の1個体を除くと, すべて8 cm 以上である。

Table 8. Number of trees in each height class in Plot 3

| Species                                            | Height (m) | 0<br>1.3          | 1.3<br>2          | 2<br>3            | 3<br>4           | 4<br>5            | 5<br>6           | 6<br>7           | 7<br>8            | 8<br>9            | 9<br>10 | 10<br>11 | Total               |
|----------------------------------------------------|------------|-------------------|-------------------|-------------------|------------------|-------------------|------------------|------------------|-------------------|-------------------|---------|----------|---------------------|
| <i>Quercus dentata</i>                             |            | •                 | 1 <sub>(1)</sub>  | • <sub>(1)</sub>  | • <sub>(3)</sub> | •                 | 1                | 1 <sub>(1)</sub> | 6                 | 21                | 11      | 1        | 42 <sub>(6)</sub>   |
| <i>Acer mono</i>                                   |            | 15                | 2                 | 1                 | 2                | 9                 | 2 <sub>(1)</sub> | •                | 1                 | 5                 | 1       | •        | 38 <sub>(1)</sub>   |
| <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> |            | 8 <sub>(1)</sub>  | 8 <sub>(2)</sub>  | 2 <sub>(2)</sub>  | 2 <sub>(2)</sub> | 3 <sub>(1)</sub>  | • <sub>(1)</sub> | 2                | 2                 | •                 | 1       | •        | 28 <sub>(9)</sub>   |
| <i>Maackia amurensis</i> var. <i>buergeri</i>      |            | 2                 | •                 | 1                 | •                | 5                 | • <sub>(2)</sub> | • <sub>(1)</sub> | 3 <sub>(2)</sub>  | 3 <sub>(1)</sub>  | 3       | •        | 17 <sub>(6)</sub>   |
| <i>Sorbus alnifolia</i>                            |            | 5                 | 2                 | 3                 | 1                | 2                 | 5                | •                | 1                 | •                 | •       | •        | 19                  |
| <i>Morus bombycis</i>                              |            | •                 | 2 <sub>(1)</sub>  | 8 <sub>(1)</sub>  | 3 <sub>(3)</sub> | 2 <sub>(2)</sub>  | •                | •                | 2                 | •                 | •       | •        | 17 <sub>(7)</sub>   |
| <i>Kalopanax pictus</i>                            |            | •                 | •                 | •                 | •                | • <sub>(1)</sub>  | • <sub>(1)</sub> | • <sub>(2)</sub> | • <sub>(1)</sub>  | •                 | •       | •        | • <sub>(5)</sub>    |
| Total                                              |            | 30 <sub>(1)</sub> | 15 <sub>(4)</sub> | 15 <sub>(4)</sub> | 8 <sub>(8)</sub> | 21 <sub>(4)</sub> | 8 <sub>(5)</sub> | 3 <sub>(4)</sub> | 15 <sub>(3)</sub> | 29 <sub>(1)</sub> | 16      | 1        | 161 <sub>(34)</sub> |

Parenthesized figures indicate number of dead trees.

Table 9. Number of trees in each DBH class in Plot 3

| DBH (cm)                                              | 0     | 2      | 4      | 6      | 8      | 10      | 12      | 14      | 16      | 18      | 20      | 22      |         | Total   | BA<br>(cm <sup>2</sup> ) |
|-------------------------------------------------------|-------|--------|--------|--------|--------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|--------------------------|
| Species                                               | —     | 1<br>2 | 1<br>4 | 1<br>6 | 1<br>8 | 1<br>10 | 1<br>12 | 1<br>14 | 1<br>16 | 1<br>18 | 1<br>20 | 1<br>22 | 1<br>24 |         |                          |
| <i>Quercus dentata</i>                                | •     | 1      | •      | •      | • (1)  | 2 (4)   | 8 (1)   | 8       | 13      | 5       | 1       | 2       | 2       | 42(6)   | 7,016                    |
| <i>Acer mono</i>                                      | 15    | 3      | 7      | 6 (1)  | •      | •       | 2       | 1       | 2       | 2       | •       | •       | •       | 38(1)   | 1,261                    |
| <i>Quercus mongolica</i><br>var. <i>grosseserrata</i> | 8 (1) | 9      | 2 (2)  | 2 (1)  | 3 (1)  | 1 (2)   | 3 (1)   | • (1)   | •       | •       | •       | •       | •       | 28(9)   | 538                      |
| <i>Maackia amurensis</i><br>var. <i>buergeri</i>      | 2     | •      | 1      | 4 (3)  | 3 (1)  | 4 (2)   | 1       | 2       | •       | •       | •       | •       | •       | 17(6)   | 792                      |
| <i>Sorbus alnifolia</i>                               | 5     | 5      | 1      | 4      | 4      | •       | •       | •       | •       | •       | •       | •       | •       | 19      | 225                      |
| <i>Morus bombycis</i>                                 | •     | 12(3)  | 2 (3)  | • (1)  | •      | 1       | 1       | 1       | •       | •       | •       | •       | •       | 17(7)   | 313                      |
| <i>Kalopanax pictus</i>                               | •     | •      | •      | •      | • (2)  | • (1)   | • (1)   | • (1)   | •       | •       | •       | •       | •       | • (5)   | —                        |
| Total                                                 | 30(1) | 30(3)  | 13(5)  | 16(6)  | 10(5)  | 8 (9)   | 15(3)   | 12(2)   | 15      | 7       | 1       | 2       | 2       | 161(34) | 10,143                   |

Parenthesized figures indicate number of dead trees. Basal area (BA) is calculated only by living trees.

Table 10. Vegetation on the forest floor in Plot 3

| Species                                              | Distance (m) | 0   | 5   | 10  | 15  | F |
|------------------------------------------------------|--------------|-----|-----|-----|-----|---|
|                                                      |              | 5   | 10  | 15  | 20  |   |
| <i>Euonymus alatus</i> forma <i>ciliato-dentatus</i> |              | 3.3 | 2.2 | 2.3 | 2.3 | 4 |
| <i>Ilex crenata</i> var. <i>paludosa</i>             |              | +   | +   | +   | 1.2 | 4 |
| <i>Daphne kamtschatica</i> var. <i>jezoensis</i>     |              | +   | 1.2 | .   | .   | 2 |
| <i>Cephalotaxus harringtonia</i> var. <i>nana</i>    |              | .   | .   | +   | .   | 1 |
| <i>Rhus ambigua</i>                                  |              | 1.2 | 1.2 | 1.2 | 1.2 | 4 |
| <i>Schizophragma hydrangeoides</i>                   |              | .   | +   | +   | .   | 2 |
| <i>Vitis coignetiae</i>                              |              | .   | +   | .   | .   | 1 |
| <i>Sasa palmata</i>                                  |              | 4.4 | 4.4 | 3.4 | 4.4 | 4 |
| <i>Maianthemum dilatatum</i>                         |              | 1.2 | 1.2 | 4.4 | 3.4 | 4 |
| <i>Asperula odorata</i>                              |              | +   | 1.2 | +   | 1.2 | 4 |
| <i>Allium victorialis</i> var. <i>platyphyllum</i>   |              | +   | 1.2 | +   | 1.2 | 4 |
| <i>Disporum smilacinum</i>                           |              | +   | +   | .   | +   | 3 |
| <i>Polygonatum odoratum</i> var. <i>maximowiczii</i> |              | .   | +   | +   | +   | 3 |
| <i>Artemisia montana</i>                             |              | .   | +   | +   | .   | 2 |
| Gramineae sp.                                        |              | .   | +   | .   | .   | 1 |
| <i>Carex</i> sp.                                     |              | .   | .   | +   | .   | 1 |
| <i>Equisetum hyemale</i>                             |              | +   | 1.2 | +.2 | +.2 | 4 |

林床植生での出現種は17種で、他の調査区と比較すると多くなっている。このうち、チマキザサはいずれの区間とも優占しているが、優占度は3~4とやや低くなっている。Fig. 6 でみるように、調査区の中央部は凹地となっているが、チマキザサは凹地で優占度が高く、凸地で低い傾向がある。他の出現種ではコマユミ・ツタウルシ・マイヅルソウなどが多くみられた。

#### 4. 樹種構成

以上の調査結果から、各調査区での樹種別本数を立木密度として Fig. 7 に、胸高断面積合計を Fig. 8 に示す。なお胸高断面積合計は、調査区面積に対する割合として示した。

まず Plot 1 は、すべてカシワのみからなっている。Plot 2 では、カシワが総本数の 97% を占め、他にイタヤカエデがわずかに出現するのみで、ほぼカシワ純林とみなせる。Plot 2 周辺の林分の観察では、カシワが優占することには変りはないが、局所的にイタヤカエデあるいはヤマグワが多くなる部分も認められる。しかし、その他の樹種の出現はまれである。

以上の2調査区と比較すると、Plot 3 はカシワ・イタヤカエデ・ミズナラ・アズキナシ・イヌエンジュ・ヤマグワ・ハリギリの7種から構成されている。このうち、カシワは本数で26% ともっとも多いものの、イタヤカエデ24%、ミズナラ17%と両樹種の混交割合も高くなっている。さらに Plot 4 での高木類の出現種は、カシワ・ミズナラ・イタヤカエデ・アズキ

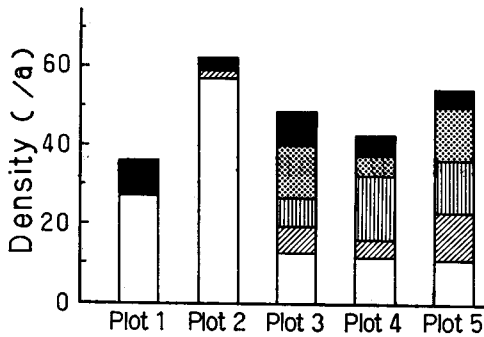


Fig. 7. Density in each plot. □: *Q. dentata*, ▨: *A. mono*, ▤: *Q. mongolica* var. *grosseserrata*, ▩: other species, ■: dead trees.

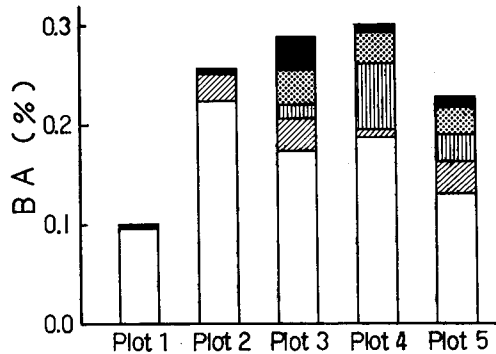


Fig. 8. Basal area (BA) in each plot. BA is indicated as the percentage to the study area. For species name, see Fig. 7.

ナシ・イヌエンジュの5種で、本数割合ではミズナラが43%、カシワ33%、イタヤカエデ9%となっている。また Plot 5 では、カシワ・イタヤカエデ・ミズナラ・イヌエンジュ・アズキナシ・ハリギリ・ヤマグワの7種が出現し、このうち本数割合ではミズナラが26%と最も多く、ついでイタヤカエデ24%、カシワ22%が多い。なお調査区周辺では、シナノキ・エゾヤマザクラ・ハルニレ・ヤチダモ・ヤナギ類等の高木類の混生が認められた。

Plot 3 および Plot 4, Plot 5 の結果から、海岸林の中央部では多くの樹種からなり、本数の上ではカシワ・イタヤカエデ・ミズナラはともに多く、調査区によりその順位は異なるものの、3樹種の間には大きな差はないものと言える。

胸高断面積合計に注目すると、Plot 1 では調査区面積の0.10%と非常に小さく、他の調査区の1/2以下となっている。一方 Plot 2 が0.25%であるのに対して、海岸林中央部の Plot 3 および Plot 4, Plot 5 は0.22~0.29%で、Plot 2 との間に大きな差は認められない。本数(立木密度)においては Plot 2 の値が大きいにもかかわらず、胸高断面積合計では差が認められないのは、海岸林中央部の Plot 3~5 が Plot 2 よりも相対的に胸高直径の大きい個体からなっていることによる。さらに、海岸林中央部の3調査区では、本数の上でカシワ・イタヤカエデ・ミズナラの間に優劣は認められなかったが、各樹種の胸高断面積合計に占める割合に注目すると、カシワは Plot 3, 4, 5 において各々69%、65%、60%を占めており、このことから3調査区ともカシワが優占しているものと言える。

以上の樹種構成の結果から、石狩海岸林では海よりの部分でカシワ純林となるが、内陸に向かうにつれて、しだいにイタヤカエデ・ミズナラ等の広葉樹が多く混生するようになる。しかし、優占種決定の指標として胸高断面積合計に注目すると、カシワがいずれも優占しており、石狩海岸林は全体がカシワ林とみなせる。

石狩砂丘の内陸に広がる花畔砂堤列をへだてて、海岸線から約5.5 km 内陸に位置する紅葉山砂丘(位置は Fig. 1 参照)では、もはやカシワは認められず、イタヤカエデ・ミズナラ等

からなっている。このような森林は、札幌市付近では丘陵から低山帯に広くみられる森林のタイプである。

### 5. 林分構造

本項では林分の静的あるいは空間的構造として、樹高および直径の分布と両者の関係について検討する。

#### (1) 樹高および直径の分布

各調査区での樹高の頻度分布を Fig. 9 に示す。図では樹高を 1 m ごとに区切ったが、2.0 m 未満のものについては 0~1.3 m (胸高未満) と 1.3~2.0 m (胸高以上) に区分した。さらに、各調査区での直径の頻度分布を Fig. 10 に示す。Plot 2・Plot 3 では胸高直径で示したが、

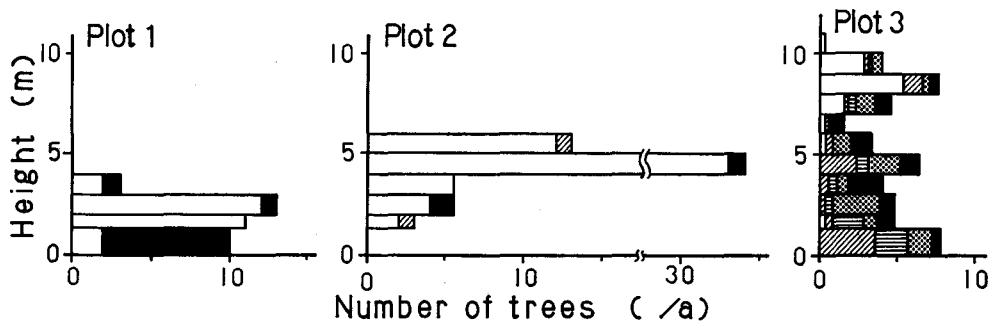


Fig. 9. Frequency distribution of tree height in each plot. 0-2 m in height is divided into two height classes, 0-1.3 m and 1.3-2.0 m. □: *Q. dentata*, ▨: *A. mono*, ▤: *Q. mongolica* var. *grosseserrata*, ▩: other species, ■: dead trees.

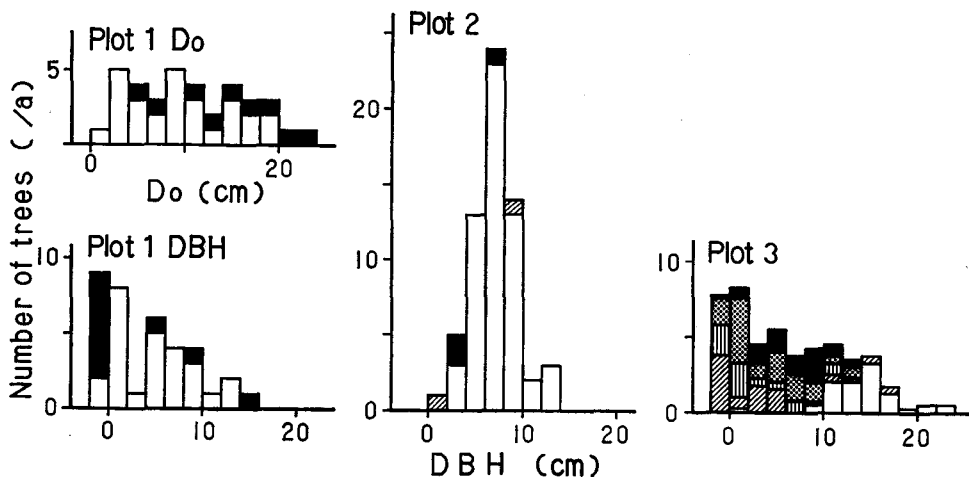


Fig. 10. Frequency distribution of diameter in each plot. Plot 1 is shown by DBH and  $D_0$  (diameter at ground level). Plots 2 and 3 only by DBH. Number of trees under 1.3 m in height is indicated on the left of 0 cm. For species name, see Fig. 9.

Plot 1 は著しい風衝樹形を呈しているので、胸高直径 (DBH) とともに、根元直径 ( $D_0$ ) の頻度分布をも示した。なお胸高直径の分布では、樹高 1.3 m 未満の本数を胸高直径 0 cm の左側に示した。

まず Plot 1 はカシワのみからなり、樹高においては平均 2.1 m、最高 3.0 m と他の調査区と比べると非常に低くなっている。樹高の頻度分布では樹高 2~3 m にモードをもつ一層林と言えるが、著しい風衝樹形を呈しているので、一層林という相観を顕著には示していない (Fig. 4)。Plot 1 の直径は、平均胸高直径 5.8 cm、平均根元直径 9.1 cm である。胸高直径と根元直径の頻度分布を比較すると、胸高直径では 0~2 cm にモードをもち、小さい個体が多いが、根元直径では顕著なモードを示さず、全体にわたってほぼ一様に分布している傾向があり、胸高直径と根元直径との間に大きな相違がある。この相違は、Plot 1 が著しい風衝樹形を示し、1.3 m (胸高) の高さの部位では分枝し、横走しているものが多く、根元直径と胸高直径の間の相関が低いことによっている。Plot 1 では樹高 1.3 m 未満の枯死木が全個体の 19% と多くみられるが、根元直径では大きい部分に偏って分布している。これらの多くは腐朽した根株である。

Plot 2 は最高樹高 5.6 m、平均樹高 4.4 m で、4~5 m に顕著な分布のモードを示し、この樹高階に全個体の 56% が分布している。また変動係数も小さく、その分布幅の狭いことがわかる。平均胸高直径は 7.0 cm で、胸高直径の頻度分布は樹高と同様に 6~8 cm に顕著なモードをもち、正規分布に近い型を示している。また樹高に比べると、胸高直径の分布幅がやや広くなっている。Plot 2 での樹高と胸高直径の分布から、両者とも分布幅が狭く、顕著な分布のモードをもち、樹高 4~5 m の典型的な一層林をなしていると言うことができる。

Plot 3 では最高樹高 10.0 m と高いが、平均樹高 4.9 m で Plot 2 との差は小さく、その分布幅は非常に広い。樹高の頻度分布は 8~9 m、4~5 m、0~1.3 m の樹高階にそれぞれピークをもっている。胸高直径は平均 7.9 cm でその分布幅が広く、直径の小さい個体が多い傾向がみられるが、樹高でのような明瞭なピークは認められない。Plot 3 では樹高 8~9 m、4~5 m、0~1.3 m の三つのピークが認められ、階層構造が発達している。この 3 層のうち樹高 1.3 m 未満の最下層は、ササ高 (高さ約 0.9 m) 以下の稚樹で、相観的には二層林となっている。

つぎに Plot 3 の各樹種ごとにその樹高・胸高直径の分布について検討する。カシワは Plot 1 では単独で、Plot 2 ではわずかにイタヤカエデを含むのみで優占しているのに対し、Plot 3 では前項でみたように、本数ではカシワ・イタヤカエデ・ミズナラの間に大きな差はないが、胸高断面積合計ではカシワが 60% 以上を占め、優占していた。Plot 3 でのカシワは平均樹高 8.3 m、平均胸高直径 14.1 cm で、他の樹種と比較すると大きく、いずれの樹種とも有意な差が認められる。カシワの樹高・胸高直径の分布は、樹高 1.5 m、胸高直径 1.0 cm の生立木と枯死木を除くと、いずれも樹高 5 m、胸高直径 8 cm 以上で、樹高においては 8~9 m、胸高直径では 14~16 cm という相対的に高い階級に顕著なモードをもつとともに、その分布幅も狭

く、上層木のみを構成している。イタヤカエデは平均樹高 3.5 m、平均胸高直径 6.5 cm で、カシワよりも非常に小さいとともに、分布幅が広がっている。イタヤカエデの樹高・胸高直径は、それぞれ 3 つのピークを示している。このうちもっとも大きなピークは、樹高 8~9 m、胸高直径 10~18 cm で、カシワの場合とはほぼ一致している。しかし、イタヤカエデがカシワと明らかに異なる点は、それ以下にも分布するとともに、その本数が多いことである。この点とはくに樹高の分布に明瞭に現れており、イタヤカエデでは樹高 1.3 m 未満にモードがあり、4~5 m、8~9 m の樹高階にも顕著なピークをもっている。樹高の分布におけるこの傾向は、やや不明瞭であるが胸高直径の分布においても同様に認められる。ミズナラは平均樹高 2.9 m、平均胸高直径 4.4 cm で、イタヤカエデよりもさらに小さくなっている。樹高・胸高直径の分布は、樹高では 0~2 m、胸高直径では 0~2 cm にそれぞれモードをもっている。ミズナラの樹高・胸高直径の分布をイタヤカエデと比較すると、やや連続的に分布しているとともに、そのモードが不明瞭となる傾向がみられた。その他の樹種では、イヌエンジュ・ハリギリの樹高・胸高直径の値が大きいものに対して、アズキナシ・ヤマグワの値が小さくなっている。

以上述べた樹高・胸高直径の分布から、Plot 3 を構成している樹種は大きく以下の 3 タイプの樹種に区分することができる。

上層のみに出現する樹種： カシワ・ハリギリ

全層にわたって出現する樹種： イタヤカエデ・ミズナラ・イヌエンジュ

中層以下に多く出現する樹種： アズキナシ・ヤマグワ

## (2) 直径と樹高の関係

つぎに、各調査区での根元直径と樹高との関係について検討する。各調査区での根元直径と樹高の関係を Fig. 11 に示す。図には生立木のみを示し、樹種についてはカシワ・イタヤカエデ・ミズナラ・その他の樹種に分けて示した。

Plot 1 では根元直径の分布幅が広いものに対して、樹高は低くその分布幅は小さくなっている。さらに根元直径 5 cm 以上の個体に注目すると、樹高 2~3 m で頭打ちとなっており、樹高

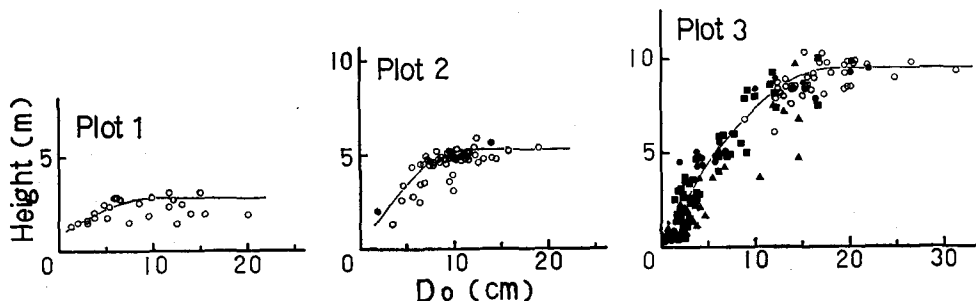


Fig. 11. Relationship between diameter at ground level ( $D_0$ ) and tree height in each plot. Dead trees are excepted. Smooth curves are written by hand. ○: *Q. dentata*, ●: *A. mono*, ▲: *Q. mongolica* var. *grosseserrata*, ■: other species.

は著しい凹凸を示している。この原因として、数年間順調な生長を行った後、急激に梢頭部の大きな枯損を生じ、その結果として樹高の低下を生じており、さらにこの著しい枯損が林分全体で同じ割合で発生するのではなく、個体を単位として生じているためと考えられる。これは三村<sup>50)</sup>が海岸のカシワにおいては生長の盛んな年次群と、比較的盛んでないかあるいは停滞している(梢頭あるいは枝の枯損を含む)年次群が交互に現れること、すなわち生長の交互性を認め、さらにこのような梢頭部の枯損がひとつの林分全体で一斉に生ずるのではなく、交互性のズレとして樹幹あるいは枝を単位として生ずると述べていることと関連しているものと考えられる。この点は、わずかな枯枝や障害物であっても空中塩分の量に大きく影響するとされていることからも明らかである。

Plot 2 では、直径の分布幅が広いのに対して、樹高 5 m 前後に多くの個体が分布している。小径木では傾き 0.5 程度の直線的な関係が認められるが、樹高が 4 m よりも低い個体はその生育状態が悪く、ほとんど枯死寸前のもの、あるいは基部が匍匐しているものであった。健全な生育を示しているもののみを対象とすると、直径の分布幅が広いにもかかわらず、ほとんどの個体が樹高 5 m 前後に集中しており、Plot 2 では樹高 5 m 程度で著しい樹高の頭打ちを示していると言える。

Plot 3 では根元直径・樹高とも広く分布している。根元直径 10 cm、樹高 7 m 前後の個体がやや少ないが、全体はほぼ滑かな曲線関係を示している。このうち、小径木ではほぼ傾き 0.8 前後の直線的な関係が認められるが、根元直径 15 cm 前後以上の個体では傾きが小さくなり、ほぼ横ばいとなっている。このことから、汀線から約 470 m、海岸林の海側林縁から約 200 m の位置にある Plot 3 においても、樹高の頭打ちの傾向が認められるが、その樹高は Plot 1・Plot 2 よりも明らかに高く、樹高 10 m 前後となっている。

Plot 3 の各樹種に注目すると、カシワでは根元直径 12~32 cm、樹高 7~10 m に集中的に分布しており、根元直径と樹高の関係は、傾きが非常に小さくなっている。カシワ以外の樹種では根元直径・樹高の分布幅が広く、やや直線的な関係を示している。このうちイタヤカエデは、根元直径と樹高の間には明瞭な関係があり、樹高の頭打ちが認められる。ミズナラでは相対的に大きな個体が少ないとともに、直径の大きな個体の樹高にバラツキがあり、両者の関係は不明瞭となっている。根元直径が 10 cm 以上の個体で樹高の低いものが多いが、それらは生育状態が悪く、頂部が枯死している個体である。

以上述べてきた根元直径と樹高の関係の検討から、石狩海岸林に設定した 3 調査区では、Plot 1 は根元直径 5 cm 以上で樹高 3 m、Plot 2 は根元直径 7 cm 以上で樹高 5 m、Plot 3 は根元直径 15 cm 以上で樹高 10 m となり、それ以上根元直径が大きくなっても、樹高の変化は横ばいとなり、顕著な樹高の頭打ちを示している。さらに、頭打ちが現れる根元直径とそれに対応する樹高は、内陸に向かうとともに増加してゆくことは明らかである。なお、調査地付近で確認された胸高直径 80 cm 前後のカシワでも樹高 10 m 前後と低く、周囲の樹木と同様な樹高を

示していることから、樹高 10 m 程度が石狩海岸林での樹高の上限であると考えられる。

### (3) 内陸性カシワ林における直径と樹高の関係

石狩海岸林での直径と樹高の関係を内陸部のカシワ林と比較するために、十勝地方のカシワ林について検討する。十勝平野はかつてカシワ林に覆われていたと言われているが、開拓あるいはその後のタンニン採取等により、現在では断片的に残っているにすぎない。今回は以下の4カ所のカシワ林で帯状区法による調査を行った(位置は Fig. 29 参照)。

Plot T-1 は河西郡中札内村の国道 236 号に面したカシワ林で、伐採あるいは山火による二次林と考えられる。Plot T-2 は河西郡更別村に位置し、国道 236 号によって分断される村有のカシワ林で、山火あるいは伐採の影響を受けてはいるが、それ以前のカシワも生き残って散生しており、現在は二層林となっている。このカシワ林は、北海道自然環境等保全条例に基づく環境緑地保護地区に指定されている。Plot T-3 は帯広市稲田町にある帯広農業高等学校構内にあるカシワ林で、筆者の知る限りでは十勝地方のカシワ林としてもっとも勝れたものの一つであり、前者と同様環境緑地保護地区に指定されている。Plot T-4 は河東郡池田町の見晴公園内のカシワ林である。非常に強い人為を受け林床は芝生となり、Plot T-1~Plot T-3 とは異質なものであるが、かつての原始林の参考として調査の対象とした。

十勝地方の4調査区での結果から、胸高直径と樹高の関係を Fig. 12 に示す。4調査区は、いずれも上層木がほとんどカシワからなる純林で、階層構造においては Plot T-2 で散生する大径木が林冠上に突出して二層林となっている以外、ほぼ一層林となっており、中・下層木を欠如している。これら4調査区はその直径の大きさから、Plot T-1→Plot T-2→Plot T-3→Plot T-4 という順に時系列上に並んでいるものと推定される。

以上の4調査区は距離的に離れており、上層木の高さが異なるにもかかわらず、胸高直径

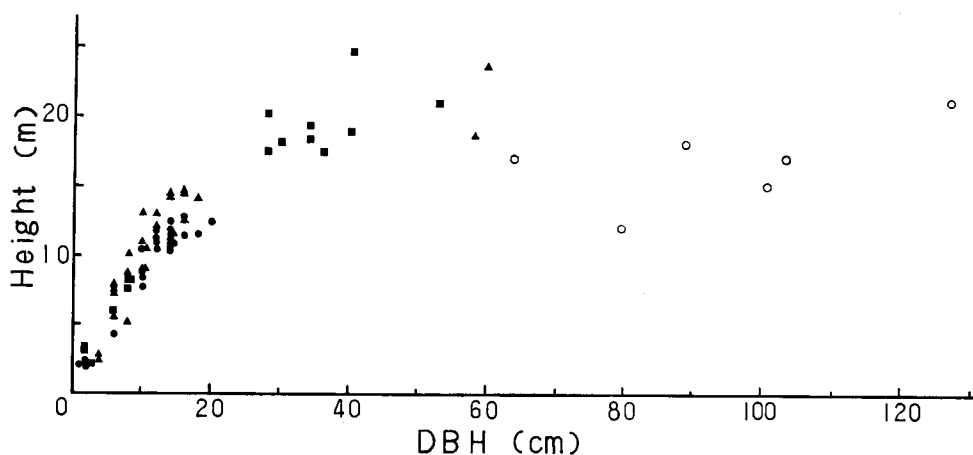


Fig. 12. Relationship between DBH and tree height of inland *Q. dentata* forests in Tokachi Province. Plot T-4 is located in a park under large influence by men and its density is very low (46/ha).  
●: Plot T-1, ▲: Plot T-2, ■: Plot T-3, ○: Plot T-4.

と樹高の間には、Fig. 12 でみるように明瞭な曲線関係があるとみなせる。胸高直径 20 cm 前後までは、胸高直径の増加とともに樹高は直線的に増加しているが、胸高直径 30 cm 以上では樹高が 20 m 前後とほぼ一定となり、樹高の頭打ちの傾向が現れている。すなわち Plot T-1 と、胸高直径 55 cm 以上の 2 個体を除く Plot T-2 では、胸高直径と樹高の間には直線的な関係があるが、Plot T-3 と Plot T-2 の胸高直径 55 cm 以上の 2 個体では樹高の頭打ちが明瞭に認められる。さらに Plot T-4 では、胸高直径が 100 cm 前後で Plot T-3 と比較して非常に大きいにもかかわらず、樹高は 12~21 m と Plot T-3 よりも低くなっている。これは Plot T-4 の立木密度が 46 本/ha と非常に低く、著しく疎開していることから、一層樹高が低下しているものと考えられる。

以上の結果から、内陸性カンワ林においても、前項で検討した石狩海岸林の場合と同様に、樹高の頭打ちの傾向が認められた。しかし頭打ちとなる樹高は、石狩海岸林の中央部の Plot 3 での 10 m と比較するとはるかに高く、樹高 20 m 以上となっているとともに、樹高の頭打ちが現れるのは胸高直径 30 cm 前後からである。この樹高 20~25 m という値は、他の調査例<sup>60,101)</sup> からしても、カンワの樹高の最大値であると考えられる。

### III-4 樹 齢 構 成

#### 1. 調 査 方 法

樹齢構成の調査は、放水路掘削のための伐採の機会を利用して、皆伐による方法で行った。Plot 1~Plot 3 の各調査区で、稚樹をも含む全高木類を対象に、地際の円板を採取した。なお伐採はチェーン・ソーで行ったため、実際の伐採面が地際より最大で 10 cm 程度高い場合もあった。しかし、後述する樹幹析解あるいは林床播種試験での稚樹の生長の観察結果から、10 cm 程度の伐採面の高さのズレは、樹齢査定上ほとんど無視できるものと考えられる。なお調査区全体の伐採に先だって、幼樹については手ノコで円板を採取し、稚樹については現地で根系ごと掘り取り、実験室で円板を採取した。

採取した円板については長径・短径を計測し、その平均値をもって根元直径とした。年輪数の判読は、双眼実体顕微鏡 (×8~×40) を使用して、長径・短径について行い、原則として四方向での一致を求めた。

カンワは典型的な環孔材で、春材部には大道管が 1~3 列並んで明瞭な環孔部を形式している<sup>90)</sup>。年輪数の判読は、一般的には春材部大道管の列により容易に行える。しかし、春材部大道管の密集部では、実体顕微鏡によっても年輪数の判読がきわめて困難であった。そこで大道管密集部のパラフィン切片 (厚さ 10~20  $\mu$ ) を作成して、光学顕微鏡により詳細に観察した。その結果春材部大道管の密集部は、不連続な春材部大道管の間に、その翌年に形成された大道管が入り込み、実際には数年分の春材部大道管によって構成されていることが明らかとなった。そこで春材部大道管の密集部では、光学顕微鏡による観察結果を考慮して、実体顕微鏡を用いて大道管の間に認められるやや色の濃い夏材部の線を手がかりに、年輪数の判読を行った。年

輪数の判読では、原則として四方向での一致を求めたが、春材部大道管の密集部をもつものは、もっとも大きな値をその円板の年輪数とした。

樹齢に関しては、樹幹を個体として扱い、地際での円板の年輪数をもってその個体の樹齢とした。

## 2. 調査結果

枯損・腐朽等によりすべての高木類の年輪数の判読を行うことはできなかった。年輪数の判読の行えなかった樹幹の割合は、Plot 1 で36本中11本 (31%)、Plot 2 で62本中1本 (2%)、Plot 3 では193本中33本 (17%) であった。これらの未判読木の内容についてみると、以下のとおりである。

Plot 1 の未判読木11本のうち9本が腐朽によるもので、さらにこのうち7本は地際のみが残る腐朽根株であった。Plot 2 で年輪数の判読が行えなかったのは、根元直径1.6 cm のイタヤカエデ1本のみであった。Plot 3 での未判読木を樹種別にみると、主要な構成樹種であるカシワ・イタヤカエデ・ミズナラの未判読木の割合は5~10%と少なくなっており、これら3樹種については、未判読木の存在はほぼ問題とはならないものと考えられる。樹齢構成の検討は、樹齢を判読しえた樹幹に基づいて行う。

### (1) 根元直径と樹齢の関係

本項では、根元直径と樹齢の関係から、樹齢を推定することの可能性について検討する。なお3調査区とも樹高の頭打ちの傾向が顕著であること、さらに樹高あるいは根元直径と樹齢の関係の比較では、根元直径の方が樹齢とより相関が高いことから、根元直径と樹齢の関係についてのみ検討する。各調査区での根元直径と樹齢の関係を Fig. 13 に示す。なお Plot 3 は多くの樹種によって構成されているが、樹種の区分は行わなかった。

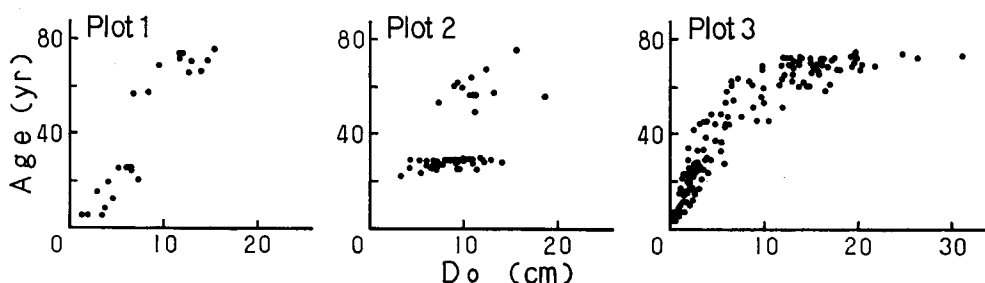


Fig. 13. Relationship between diameter at ground level ( $D_0$ ) and tree age in each plot. Species are not distinguished.

まず海岸林の中央部の Plot 3 では、根元直径と樹齢の間にロジスティック曲線とみなせる関係が認められ、根元直径から樹齢を推定することが可能であると考えられる。

Plot 2 では、根元直径と樹齢の間に直線的な相関が認められる。しかし全体は上下に並んだ2つのグループからなり、直線的な関係というよりも、2つのグループはまったく異なる根

元直径と樹齢の関係を示していると言える。さらに2つの樹齢グループの根元直径は5%の危険率で有意な差が認められるものの、2つのグループの根元直径は大きく重複しており、とくに根元直径7 cm以上の個体に限定すると、根元直径は同じであっても、樹齢では23年以上の差が存在している。このことからPlot 2では、根元直径7 cm以上の個体について根元直径から樹齢を推定することは不可能である。

Plot 1でも根元直径と樹齢の間に相関が認められ、直線的な関係を示している。しかし、根元直径7 cm前後に樹齢の差が25年と不連続な部分が存在しており、この空白部を考慮すると、上下に並んだ2つのグループは、それぞれまったく異なる根元直径と樹齢の関係を示していると考えるのが妥当であり、根元直径7 cm前後の個体については、樹齢の推定が困難であると言える。

3調査区での根元直径と樹齢の関係の検討から、海岸林中央部のPlot 3では比較的相関が高く、根元直径から樹齢を推定することが可能であるが、Plot 1・Plot 2では困難である。このことから、海岸林のような厳しい条件下に成立している森林においては、樹高あるいは直径と樹齢の間に必ずしも明瞭な相関が存在せず、少数個体の樹齢調査から林分全体の樹齢構成を推定することは、危険性が大きいことが明らかとなった。

## (2) 樹 齢 構 成

つぎに、各調査区での樹齢構成について述べる。Fig. 14に樹齢の頻度分布を示す。図では上段に各調査区の全個体の頻度分布を、下段にはPlot 3の主要構成樹種であるカシワ・イタヤカエデ・ミズナラの頻度分布を示した。

3調査区での最大の樹齢に注目すると、いずれも75年で、それより樹齢の大きい個体は確認できなかった。石狩海岸林全域の踏査においても、今回の調査地と同様あるいは貧弱な林相となっている。ただ筆者が観察した範囲では、今回の調査地に近い花畔六線付近で、胸高直径80 cm前後のカシワ大径木の存在を確認している。これらのカシワは、Plot 3と同様な林分内に散生しており、その直径の大きさから、樹齢75年よりも一段樹齢の高い個体と推定される。

3調査区の樹齢構成は、いずれも基本的に樹齢40年を境とする明瞭な2つのグループからなるという共通した構成を示している。そこで以下では、樹齢40年以上の古いグループ (older group) と樹齢40年未満の若いグループ (younger group) の2つの樹齢グループに分けて検討することとする。各調査区での古いグループと若いグループの割合をみると、Plot 1・Plot 2では若いグループがそれぞれ56%, 79%であるのに対して、Plot 3では古いグループが55%とやや多くなっている。

2つの樹齢グループを詳細に検討すると、各調査区間に大きな相違が認められる。すなわち、Plot 1はすべてカシワで、明らかに不連続な2つのグループからなり、両グループの間の時間的な空白は25年と大きい。また、若いグループでの樹齢の分布幅が広く、不明瞭ではあるが5~9年と25~29年の2つのピークをもっている。一方、古いグループでのモードは70~74

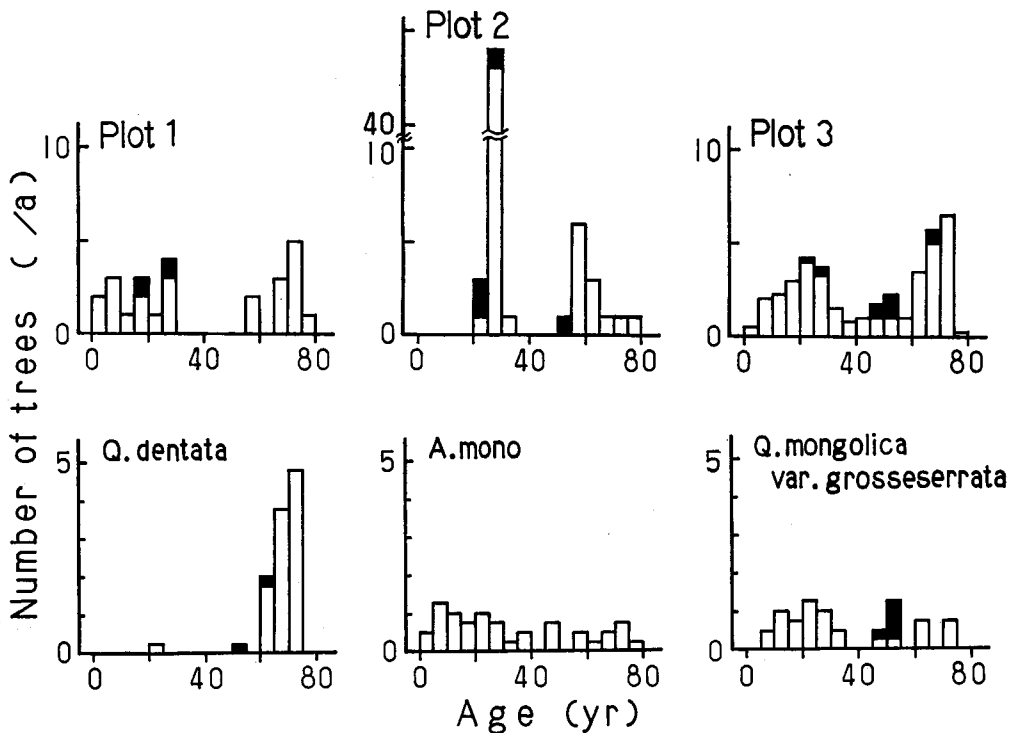


Fig. 14. Frequency distribution of tree age. The upper three histograms indicate those of total trees in each plot and the lower, those of main species in Plot 3. Solid columns show number of dead trees.

年である。また樹齢の判読の行えなかった枯損木9本の根元直径は9.7 cm以上で、根元直径と樹齢の関係 (Fig. 13) から樹齢を推定すると、明らかに樹齢40年以上と考えられ、頻度分布における古いグループの個体数はさらに多かったものと言える。

Plot 2はイタヤカエデ1本のほかはすべてカシワで、樹齢40年をはさんで23年の空白があり、Plot 1と同様に明瞭に区分できる2つの樹齢グループからなっている。しかし、樹齢25～29年の間に全個体の72%、若いグループの92%が集中的に分布し、他の調査区と著しい相違を示している。また古いグループでは、最高樹齢が他の調査区と同様に75年であるが、モードは55～59年と古いグループの分布幅の中の小さい樹齢階にみられる。

Plot 3は多くの樹種からなっており、樹齢を判読しえた全個体についてみると連続的に分布している傾向があるが、基本的には他の調査区と同様に2つのグループからなっているとみなせ、古いグループで70～74年に、若いグループでは20～24年にそれぞれモードをもっている。

さらに Plot 3 については、樹種別の頻度分布に基づいて樹種別に検討する。カシワでは樹齢22年と樹齢53年の枯死木の2個体を除くと、他はいずれも樹齢60年以上で、ほぼ古いグループのみからなっている。また樹齢の分布幅は狭く、70～74年に顕著なモードがある。カシ

ワが古いグループのみからなるのに対して、イタヤカエデ・ミズナラ・その他の樹種では、いずれも2つの樹齢グループからなり、全個体でみられる若いグループは、これらカシワ以外の樹種によって構成されている。このうちイタヤカエデでは、古いグループ12本、若いグループが24本と若いグループの個体数が多い。古いグループは樹齢70~74年にモードをもち、若いグループではやや不明瞭であるが、樹齢の小さい個体が多く、5~9年にモードをもっている。さらに樹齢の分布幅は、2つの樹齢グループとも広がっている。ミズナラも同様に2つのグループからなり、古いグループが13本に対して、若いグループは20本と多くなっている。また古いグループはやや不連続に分布し、顕著なピークを示さないとともに、古いグループの中でも相対的に樹齢の小さい個体が多い。一方若いグループでは樹齢の分布幅がイタヤカエデと比較してやや狭く、樹齢20~24年にモードをもつ凸型の分布を示している。

地上部の構造で検討したように、石狩海岸林では海側林縁から内陸にかけて带状構造が認められ、今回設定した3調査区においては樹種構成や樹高・直径・樹形等で大きな相違があることが明らかとなっている。しかし樹齢構成の調査結果から、3調査区とも基本的には2つの樹齢グループからなっていることが明らかとなった。そこでFig. 15に各調査区の全個体と2つの樹齢グループについて、樹齢の平均値と標準偏差を示した。さらに図ではPlot 3の主要構成樹種であるカシワ・イタヤカエデ・ミズナラについても示した。このうちカシワは、若いグ

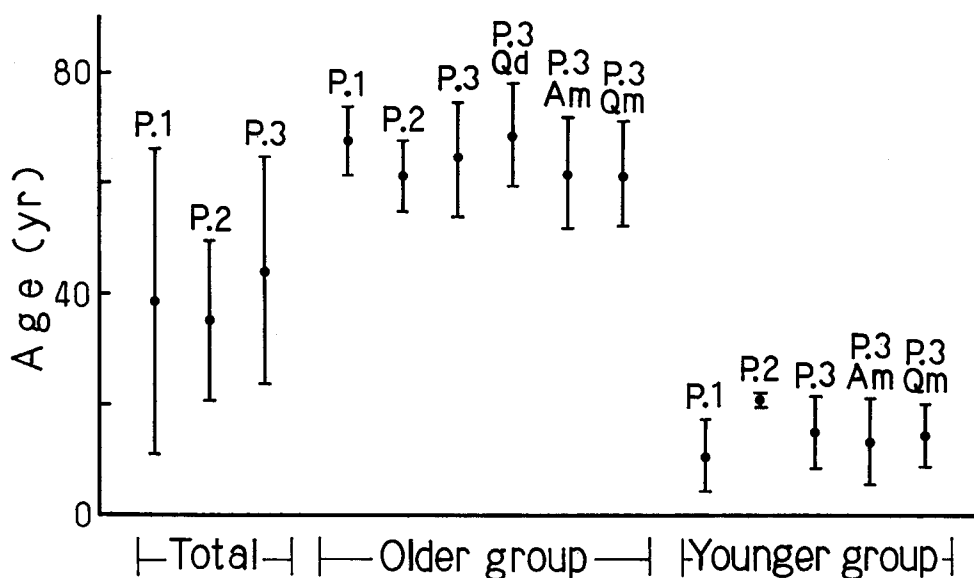


Fig. 15. Mean values of tree age. The vertical lines show the standard values of tree age. Every trees are divided into two age groups, the older and the younger groups, as the boundary of 40 years old. As Plots 1 and 2 consist of *Q. dentata*, mean values in Plots 1 and 2 indicate those of *Q. dentata*. Symbols mean as follows. Qd: *Q. dentata*, Am: *A. mono*, Qm: *Q. mongolica* var. *grosseserrata*.

グループに属するのが樹齢22年の1個体のみであったので、古いグループの値のみを示した。なお、Plot 1はすべてカシワであったので、Plot 1の値はカシワの値を示し、Plot 2では樹齢72年のイタヤカエデ1本を除くとすべてカシワであったので、ほぼカシワの値を示していると言える。

まず各調査区の全個体の樹齢に注目すると、Plot 1が $38.4 \pm 27.5$ 年、Plot 2が $35.1 \pm 14.5$ 年、Plot 3が $43.9 \pm 20.4$ 年となっている。この樹齢を比較すると、Plot 2が他の調査区よりも小さくなっており、とくにPlot 2とPlot 3の平均樹齢の間には有意な差が認められた。

2つの樹齢グループについてみると、古いグループでは、Plot 1が $67.5 \pm 6.2$ 年、Plot 2が $61.3 \pm 6.3$ 年、Plot 3が $64.3 \pm 10.5$ 年である。このうちPlot 2の樹齢が他の調査区よりも小さく、とくにPlot 1との間には有意な差が認められる。さらに古いグループのうち3調査区でともに優占しているカシワに注目すると、Plot 1が $67.5 \pm 6.2$ 年、Plot 2が $61.3 \pm 6.3$ 年、Plot 3が $68.8 \pm 9.2$ 年となり、Plot 3のカシワの樹齢がもっとも大きい。Plot 1との間には有意差が認められず、Plot 1とPlot 3のカシワはほぼ同齢であると考えられる。それに対してPlot 2はやや樹齢が小さく、Plot 1とPlot 3のカシワとの間には有意差が認められた。この点は樹齢の頻度分布 (Fig. 14) において、Plot 2の古いグループのモードが55~59年と小さい部分に偏っていることの結果である。またPlot 3の古いグループについて樹種別にみると、カシワ $68.8 \pm 9.2$ 年、イタヤカエデ $61.9 \pm 10.0$ 年、ミズナラ $61.8 \pm 9.6$ 年で、イタヤカエデ・ミズナラの樹齢はカシワよりも明らかに小さく、このうちとくにカシワとイタヤカエデの間には有意な差が認められる。以上のことから、古いグループは各調査区によって樹種構成や樹高・直径・樹形等の地上部の構造において大きな相違があるにもかかわらず、基本的には樹齢65~75年とほぼ同齢であると結論づけられる。

一方若いグループについてみると、Plot 2の樹齢が $27.7 \pm 1.6$ 年であるのに対して、Plot 1が $14.3 \pm 8.9$ 年、Plot 3が $20.1 \pm 8.7$ 年で、古いグループとは逆にPlot 2の値が明らかに大きいくともに、標準偏差は非常に小さく変動係数は6%で、他の調査区あるいはPlot 3の若いグループの各樹種の変動係数が31~62%であるのと比較すると、非常に小さくなっている。これはPlot 2の樹齢の頻度分布 (Fig. 14) で、樹齢25~29年に若いグループの92%が集中的に分布していることから明らかである。樹齢の平均値の有意差の検定を行うと、Plot 2はPlot 1・Plot 3と危険率0.1%でも有意な差が認められた。さらにPlot 1とPlot 3の間にも有意な差が認められた。このことから、若いグループでの樹齢は調査区によって異なり、Plot 2 > Plot 3 > Plot 1という明瞭な順序が認められる。Plot 3の若いグループを樹種別にみると、イタヤカエデ $17.6 \pm 10.5$ 年、ミズナラ $19.4 \pm 7.7$ 年で、イタヤカエデの方が樹齢が低いとともに、より広く分布している。以上のことから、若いグループの樹齢構成は調査区・樹種間に大きな相違のあることが明らかとなった。

### 3. 検 討

樹齢構成での2つの樹齢グループの存在から、今(以下調査を行った1979年を現在とする)から65~75年前および25~30年前に、石狩海岸林において更新が良好となった時期があったことが明らかとなった。

この2回の更新良好期のうち、古い更新期は65~75年前で、海側林縁のPlot 1と中央部のPlot 3の樹齢は、その立地あるいは林分構造での大きな相違にもかかわらず、ほぼ同じであることは注目すべき点である。しかしPlot 2の樹齢はやや小さく、樹齢の頻度分布では、古いグループのうち相対的に樹齢の小さい55~59年にモードをもっていた。このPlot 2の値がやや小さいものの、3調査区ともほぼ同時期に更新が良好となり、比較的長い期間にわたって更新したと言える。なお松井<sup>(48)</sup>によると、今回の調査地とは石狩川河口を挟んで対岸に位置する知津狩海岸保安林の林齢は46年生で、調査年が不明であるが、発表年からすると1979年で73年程度となり、ほぼ今回の調査区での樹齢と一致していることは興味深い。

この65~75年前の更新が良かった時期のあとしばらくは、比較的安定した状態が続くが、今から25~30年前に再度更新が良好となった。この更新の良好期は各調査区とも明らかに認められるものの、樹齢の頻度分布あるいは平均値の検討から、先の65~75年前の更新良好期とは明らかに異なり、調査区・樹種間に著しい相違が認められる。すなわちPlot 2では、若いグループの樹齢が相対的に高く、他の調査区・樹種と有意な差があるとともに、樹齢の分布幅が非常に狭く、樹齢25~29年にPlot 2の若いグループの92%が集中しており、きわめて短期間に一斉に更新している。それに対して、Plot 1は樹種構成の点ではカシワのみからなり、Plot 2と差はないが、樹齢の分布幅が広く、変動係数が62%と非常に大きくなっている。Plot 3の若いグループでは、Plot 1・Plot 2よりやや小さい樹齢20~24年に頻度分布のモードを示し、この時期を中心に更新がさかんに行われたことは明らかである。しかし、Plot 3の若いグループは多くの樹種から構成されており、上層木すなわち古いグループで優占するカシワはほとんどみられず、イタヤカエデ・ミズナラ・その他の樹種からなっている。若いグループの樹齢の頻度分布(Fig. 14)から、ミズナラは樹齢20~24年にモードをもち比較的まとまっているのに対して、イタヤカエデは樹齢5~9年にモードをもち、その分布幅は広がっている。Plot 3の若いグループの樹齢の頻度分布は凸型の分布を示し、最近稚樹の発生のみられるのはイタヤカエデのみで、その本数も少ないことから、若いグループの更新が良好となった時期の林分の状態は、現在とはかなり異なっていたものと推定される。

以上の石狩海岸林の樹齢構成の検討から、基本的には2回の更新良好期があったことは明らかであるが、調査区・2つの樹齢グループ・樹種の間それぞれ相違が認められ、これは更新が良好となった原因が異なることを意味するとともに、それに対応する各樹種の相違を示しているものと考えられる。

### III-5 根株の形態

#### 1. 根株の形態の区分

カシワを主体とする天然生海岸林では株立ちしているものが多く、更新において萌芽が重要な役割を担っているものと推定される。実際の海岸林において、林分を構成している樹幹が萌芽によるものか、実生によるものかを明らかにすることは、天然生海岸林の更新を考える上できわめて重要であると考えられる。そこで樹幹の起源を明らかにするために、石狩海岸林において根株の形態の観察を行った。

カシワの実生稚樹の根系は Fig. 16 に示すように、太い主根をもっている。苅住<sup>35)</sup>は稚樹の根系型の区分を行い、種子の大きい堅果状の樹種は主根が太く、側根がきわめて短い b 型を示すとしており、カシワの実生稚樹の根系も b 型とみなせる。一方成木については、根系の形態型を I~VIII の 8 タイプに類型区分しており、カシワは、根株の直下に少数の太くて長い垂下根がまっすぐ発達する根系の形態型 I に属するとしている。以上のことか

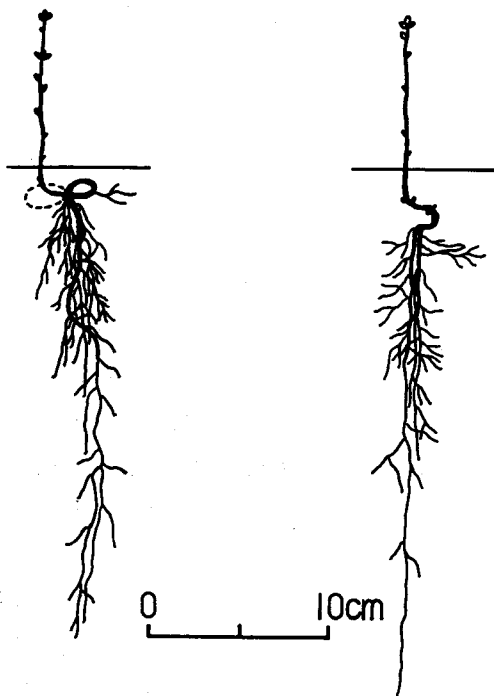


Fig. 16. The root system of *Q. dentata* of one-year-old seedlings. Samples were collected at a nursery.

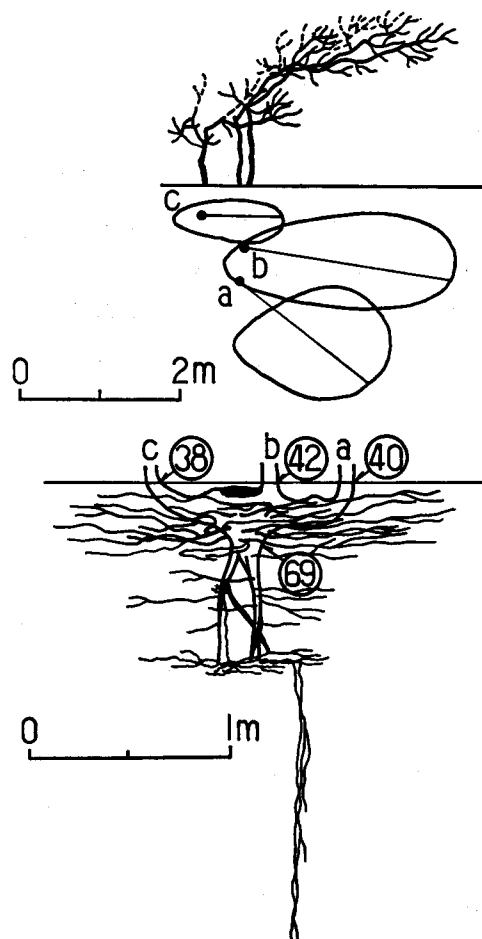


Fig. 17. The tree form and root system of *Q. dentata* of sprout-type. Figures in a circle indicate number of annual rings. This observation was carried out at Minato-machi, Rankoshi-cho, Isoya District.

ら、実生に由来するカシワの根系は、稚樹・成木とも太い根を直下に伸ばすという特徴をもっているものと言える。

一方萌芽については、根系とくに根株の形態において、実生とは著しい相違があるものと考えられる。Fig. 17 に示したのは、磯谷郡蘭越町港町の天然生海岸林で掘り取り調査を行ったカシワの地上部と地下部の例である。供試木は海岸林の海側林縁に位置し、地上部はお互いに 50 cm 前後離れている 3 本の樹幹からなるが、いずれも一つの根株に由来していた。根株の中央部に直径約 15 cm の空洞があり、現在の樹幹が根元直径 8 cm 程度であるのと比較すると明らかに大きくなっている。空洞部の真下に垂下根が伸び、2 m 以深まで達している。現在の 3 本の樹幹の年輪数は 38~42 であるのに対して、根株の下部の垂下根の部分での年輪数は 69 であった。以上の根株の形態・年輪数の観察から、70 年ほど前に実生で発生した後、今から 40 年前に枯死あるいは伐採により主幹を消失し、萌芽枝を形成したものと考えられる。すなわち Fig. 17 に示した例は、典型的な萌芽を行った根株の形態を示している。

以上の検討から、現在の樹幹が実生によるものか萌芽によるものかは、その根株の形態から推定できる。

すなわち実生起源の樹幹をもつ根株および樹幹の基部の形態の特徴として、以下の点があげられる。・樹幹は 1 本で、基部は通直である。・樹幹の位置は根株の中央部で、垂下根がある場合には樹幹の直下にあり、樹幹と垂下根は鉛直線上に位置する。・根株から樹幹にかけての直径の変化は連続的である。

一方、萌芽幹を生じた根株および樹幹基部の形態の特徴として、以下の点があげられる。・樹幹は複数の場合が多く、基部は曲がっている。・樹幹の発生部位は根株の中心からはずれ、場合によっては根株の側面から出る。・垂下根の真上には古い樹幹の痕跡があり、場合によっては腐朽し、空洞となっている。・樹幹の直径に対して根株の直径が大きく、不連続である。

以上の根株および樹幹の基部の外部形態の特徴に基づいて、根株の形態を実生タイプ (seedling-type) と萌芽タイプ (sprout-type) に区分できる。

## 2. 調査方法

調査区は前述の Plot 1~Plot 3 の 3 調査区で、すべての高木類を対象とした。伐採時に伐根の伐採面にナンバーを記入しておき、抜根作業の際に、ブルドーザにより根株をできるだけ丁寧に掘り取った。稚幼樹については、伐採前に掘り取りを行った。掘り取った根株については、その形態を観察し、前項で検討した根株の形態の区分の基準に基づいて、根株を実生タイプと萌芽タイプに区分した。なお前項ではカシワの根株についてのみ検討したが、基本的には他の広葉樹についても適用できるものと考えられる。

この 2 つの根株のタイプは、基本的には根株の形態についての区分であるが、たんにそれのみではなく、現在の樹幹の起源をも示す区分である。以下の検討では、樹幹についても、その由来する根株の形態に基づいて、実生タイプと萌芽タイプに区分した。

### 3. 調査結果

石狩海岸林での根株の形態の観察の結果、実生タイプと萌芽タイプの2つの根株のタイプの存在が確認された。なお調査の過程で根株の形態を観察しえなかったものが、とくに小径木で多く存在した。根株の形態を観察できなかった樹幹の本数は、Plot 1 で36本のうち15本(42%)、Plot 2 では62本中4本(7%)であった。Plot 3 では、195本のうち93本(49%)の樹幹について根株のタイプを確認できなかった。このうち天然生海岸林の主要構成樹種であるカシワ・イタヤカエデ・ミズナラに注目すると、根株のタイプの未確認木はカシワ25%、イタヤカエデ28%、ミズナラ44%と比較的少ないので、以下この3樹種について検討する。

根株のタイプ別の樹齢の頻度分布を Fig. 18 に示す。図では樹幹を個体として樹幹の本数を示し、その由来する根株の形態から実生タイプと萌芽タイプに区分して示した。なお前述したように、根株の形態を確認できなかったものが多かったため、未確認木をも示した。また樹齢を判読できなかった樹幹は除外した。Fig. 18 では上段に各調査区の全樹幹を、下段には Plot 3 の主要構成樹種であるカシワ・イタヤカエデ・ミズナラについて示した。

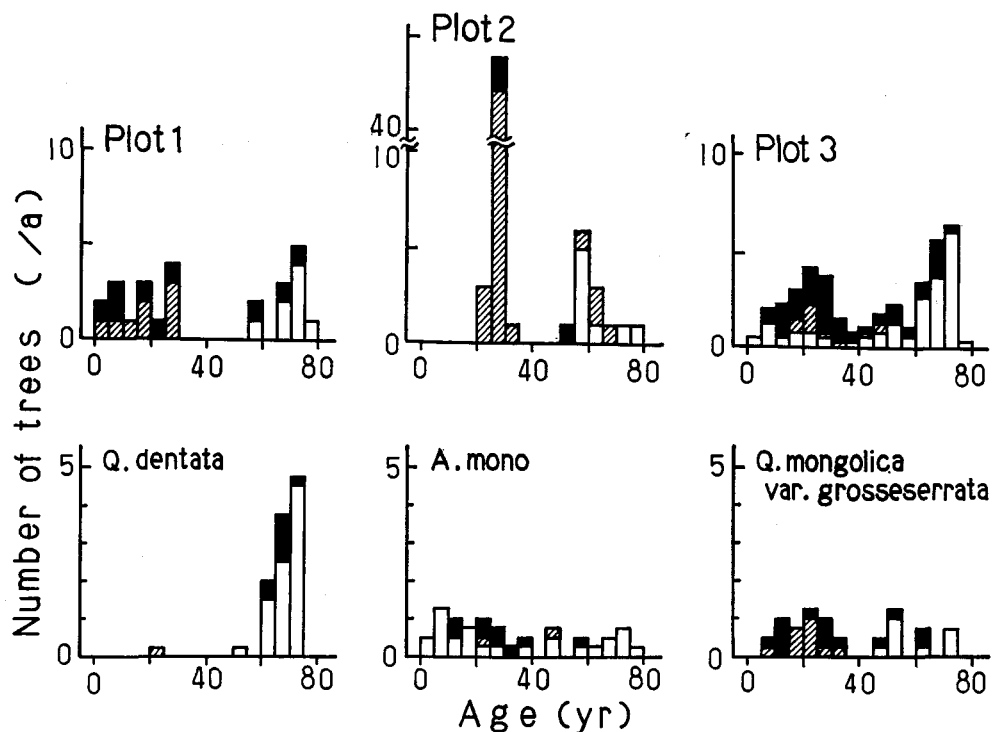


Fig. 18. Relationship between tree age and stump-type. Stump-type, seedling- or sprout-types, indicates the form of stumps from which each trunk was originated. Trees of which annual rings were not counted are excepted. The upper three histograms indicate those of total trees in each plot and the lower, those of main three species in Plot 3.   
 □: seedling-type, ▨: sprout-type, ■: unobserved.

Plot 1 では、根株の形態の観察を行えた樹幹 21 本のうち、実生タイプが 11 本 (52%)、萌芽タイプが 10 本とほぼ同じ割合で、このうち古いグループでは、すべて実生タイプであった。それに対して若いグループは、すべて萌芽タイプであった。このように Plot 1 では樹齢のグループと根株のタイプとは明瞭な関係を示し、古いグループが実生タイプ、若いグループが萌芽タイプとそれぞれ対応していた。

Plot 2 では、58 本のうち萌芽タイプが 49 本 (85%) と非常に多くなっている。このうち若いグループは、未確認のものを除くとすべてが萌芽タイプであった。一方古いグループでは、実生タイプ・萌芽タイプの両者がみられるが、実生タイプが古いグループ 12 本のうち 8 本と多くなっている。さらに、この古いグループのうち樹齢が 70~79 年と大きい部分では、本数は少ないもののいずれも実生タイプからなるのに対して、樹齢が 55~69 年と相対的に樹齢の小さい部分では両タイプに大きな差はなく、古いグループの内で樹齢の小さい部分に萌芽タイプが現れる傾向がある。なお Plot 2 の 2 本のイタヤカエデは、ともに実生タイプであった。このうち根元直径 1.6 cm のイタヤカエデについては、樹齢を判読しえなかったため Fig. 18 には示していないが、Plot 2 の若いグループで唯一の実生タイプであった。

Plot 3 の全樹幹では、102 本のうち実生タイプが 85 本と非常に多くなっているが、未確認のものが全個体の 49% と多いため、傾向については即断できない。古いグループでは、実生タイプが 95% とほとんどを占め、萌芽タイプは樹齢 40~49 年と小さい部分にわずかにみられるのみである。一方若いグループでは、実生タイプと萌芽タイプの両者が確認され、実生タイプが 60% とやや多くなっている。

さらに Plot 3 について樹種別に検討すると、樹種の相違が明瞭となり、カツワでは 36 本のうち 35 本 (97%) が実生タイプからなり、萌芽タイプは若いグループに属する 1 本のみで、カツワのほとんどを占める古いグループは、根株の形態が観察されたものはすべて実生タイプであった。イタヤカエデでは、根株のタイプが確認された 28 本のうち 26 本 (93%) が実生タイプであった。さらに樹齢グループに分けて検討すると、実生タイプは両グループにともに分布しており、とくに樹齢の分布域の両端の樹齢 0~9 年、60~79 年では未確認木はなく、すべて実生タイプであった。このことから、イタヤカエデは 2 つの樹齢グループとも実生タイプからなると言える。ミズナラは、21 本のうち萌芽タイプが 12 本 (57%) とわずかに多く、さらに樹齢グループに分けて検討すると、古いグループの 9 本がすべて実生タイプであるのに対して、若いグループでは 10 本すべてが萌芽タイプからなり、ミズナラでは古いグループは実生タイプ、若いグループは萌芽タイプによって構成されていた。

#### 4. 根株のタイプと樹齢グループの関係

石狩海岸林での根株の形態の観察から、根株をその形態に基づいて、実生タイプと萌芽タイプに区分し、樹幹がいずれの根株のタイプに由来するかを明らかにした。その結果、根株のタイプと 2 つの樹齢グループとの間に明瞭な関係が認められるとともに、調査区・樹齢グルー

ブ・樹種間に相違があることが明らかとなった。

樹齢構成の検討から、3調査区とも樹齢40年を境として古いグループと若いグループに分けられた。この2つの樹齢グループと根株のタイプとの関係に注目すると、各調査区とも古いグループの樹幹は実生タイプの根株に由来し、逆に若いグループの樹幹は萌芽タイプの根株に由来すると言える。しかし、樹齢グループと根株のタイプとの関係は、Plot 1・Plot 2では明瞭に認められるが、Plot 3では古いグループは実生タイプからなるものの、若いグループでは両タイプがともに認められる。これはPlot 3が多くの樹種によって構成されていることによるもので、樹種に注目するとその相違が明瞭となる。すなわち、カシワはほとんどが古いグループに属し、若いグループではまれである。ミズナラでは、根株の形態を観察しえたものでは、古いグループが実生タイプ、若いグループが萌芽タイプからなり、Plot 1・Plot 2と同様な関係を示している。それに対してイタヤカエデの若いグループは、古いグループと同様に実生タイプにより構成されている。またPlot 2ではイタヤカエデ2本(全個体の3%)と非常に少ないが、古いグループ・若いグループに各1本ずつみられ、両者とも実生タイプであり、Plot 3のイタヤカエデと同様な傾向を示していた。

2つの樹齢グループの根株の形態は明らかに異なり、古いグループが実生タイプ、若いグループが萌芽タイプからなっていることから、2つの樹齢グループの成立・更新時における林分の状態、あるいは更新が良好となった原因に質的な相違があったものと推定される。さらに多くの樹種からなるPlot 3の結果から明らかなように、樹種による更新様式の差をも示していると考えられる。

### III-6 樹木の分散様式

#### 1. 調査方法

各調査区における樹木の分散様式を把握するために MORISITA<sup>55)</sup> の分布集中度指数 (an index of dispersion of individuals) を用いて検討を行った。MORISITA の  $I_s$  指数は、個体の集中度、すなわち機会分布からの隔たりの程度を示す指数で、以下の式で求められる。

$$I_s = q \frac{\sum_{i=1}^q n_i(n_i - 1)}{N - 1}$$

[ $I_s$ : MORISITA の分布集中度指数,  $N$ : 総個体数,  $q$ : 区画数,

$n_i$ :  $i$  番目の区画での個体数]

$I_s$  の値は、個体がある調査区内に機会的に (random) 分布するならば  $I_s=1$  となるであろうし、個体が集中して (contagious) 分布するときは  $I_s$  が1より大きく、逆に一様に (uniform) 分布するときは  $I_s$  は1より小さくなる。区画の大きさを変えながら各区画の大きさごとの  $I_s$  指数を求め、その値から区画面積- $I_s$  曲線を描き、そのパターンから分散様式の検討を行った。

なお機会性 (randomness) の検討は、以下の式で求めた  $F_0$  を  $F_{\alpha}^{q-1}(\alpha)$  ( $\alpha$  は有意水準で本項では 5% とした) と比較することによって検定できる。

$$F_0 = \frac{I_s(N-1) + q - N}{q-1}$$

集中分布している場合の集中斑 (clump) の大きさは、 $I_{s(s)}/I_{s(2s)}$  曲線のピークを示している区画の大きさから推定できる。なお、 $I_{s(s)}$  は区画面積が  $s$  であるときの  $I_s$  の値、 $I_{s(2s)}$  は区画面積を 2 倍にしたときの  $I_s$  の値である。

分散様式の検討においては、株を個体として扱い、根株の位置については、株立ちをしている樹幹の位置から求めた重心の位置とした。さらに古いグループと若いグループに分けて検討した。なお 1 つの根株から出ている樹幹に樹齢 40 年以上と 40 年未満のものがある場合には、古いグループとして扱った。

なお枯損・腐朽等により樹齢の判読を行えなかった個体があったが、分散様式の検討に際しては、最小区画が  $(1.25 \times 1.25) \text{ m}^2$  と小さいため、樹齢の未判読木を無視することはできない。そこでまず、根元直径と樹齢の関係 (Fig. 13) から、未判読木が 2 つの樹齢グループのいずれに属するかを検討する。

Plot 3 では根元直径と樹齢は比較的明瞭な曲線関係を示し、古いグループと若いグループとの境界である樹齢 40 年は、根元直径 4 cm 前後であると推定できる。Plot 3 の未判読木 33 本 (Plot 3 全体の 17%) の根元直径をみると、3.0~5.0 cm の間には未判読木が分布しないことから、根元直径 5.0 cm 以上を古いグループ、3.0 cm 以下を若いグループと推定できる。Plot 2 では、根元直径 7 cm 以上の樹幹はまったく異なる樹齢グループからなり、根元直径から樹齢を推定することは不可能であった。しかし Plot 2 での樹齢の未判読木は、根元直径 1.6 cm のイタヤカエデ 1 本のみであり、この樹幹は明らかに樹齢 40 年未満と考えられる。Plot 1 では根元直径 7 cm 前後で樹齢は不連続となっているが、根元直径 3.0~9.7 cm の間には未判読木がみられないことから、根元直径 9.7 cm 以上を古いグループ、3.0 cm 以下を若いグループとして扱っても、問題はないものと考えられる。樹齢の未判読木については、以上の検討によりいずれの樹齢グループに属するかを推定して、分散様式を検討した。

本調査での最小区画の大きさは  $(1.25 \times 1.25) \text{ m}^2$  とし、Plot 1 および Plot 2 では 64 区画 (調査区の  $1/2^6$ )、Plot 3 では 256 区画 (調査区の  $1/2^8$ ) に分けて検討した。

## 2. 調査結果

まず Fig. 19 に各調査区における樹木の分布を示す。さらに Fig. 20 に、各調査区別の区画面積- $I_s$  曲線を、全個体と樹齢の古いグループ・若いグループについて示した。さらに Plot 3 については、主要な構成樹種であるカシワ・イタヤカエデ・ミズナラの区画面積- $I_s$  曲線も示した。

Plot 1 では、全個体で  $I_s=1$  から有意な差があり、集中分布をしている。集中斑の大きさ

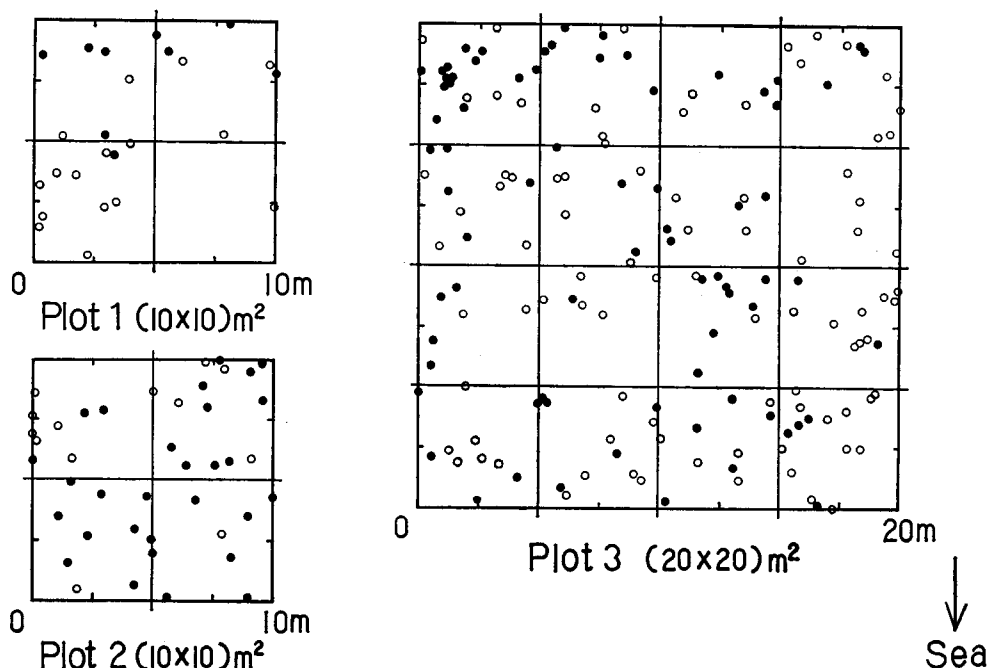


Fig. 19. Distribution of trees in each plot. ○: the older group (40 years old and above), ●: the younger group (under 40 years old).

は  $1/2^2$  ( $25 \text{ m}^2$ ) と大きく、集中班の中では一様分布の傾向がみられる。2つの樹齢グループについてみると、古いグループ・若いグループとも  $I_b=1$  から有意な差があり、集中分布を示している。しかし集中班の大きさについては、両グループ間に相違がみられ、古いグループでは集中班の大きさは  $1/2^2$  ( $25 \text{ m}^2$ ) と大きく、その集中班の内部では一様分布を示している。それに対して若いグループでは、古いグループと同じ  $1/2^2$  ( $25 \text{ m}^2$ ) の大きな集中班とともに、さらに最小区画  $1/2^6$  ( $1.56 \text{ m}^2$ ) 以下においても集中班が認められ、より集中傾向を示している。

Plot 2 では、全個体で機会分布を示している。2つの樹齢グループに分けてみると、古いグループは  $I_b=1$  から有意な差があり、顕著な集中分布を示し、その集中班の大きさは最小区画  $1/2^6$  ( $1.56 \text{ m}^2$ ) 以下と  $1/2^3$  ( $12.5 \text{ m}^2$ ) である。一方若いグループでは機会分布あるいは一様分布を示し、古いグループとはまったく異なる分散様式を示している。

Plot 3 では全個体で機会分布を示しているが、樹齢グループに分けてみると、古いグループは一様分布の傾向を示しているのに対して、若いグループは  $I_b=1$  から有意な差があり、顕著な集中分布を示しており、集中班の大きさは最小区画  $1/2^6$  ( $1.56 \text{ m}^2$ ) 以下と小さくなっている。

さらに Plot 3 でのカシワ・イタヤカエデ・ミズナラの分散様式に注目すると、カシワ・ミズナラはともに一様分布の傾向を示しているが、さらに両樹種を比較すると、カシワは顕著な一様分布であるが、ミズナラでは全体において一様分布を示しているものの、大きな区画に

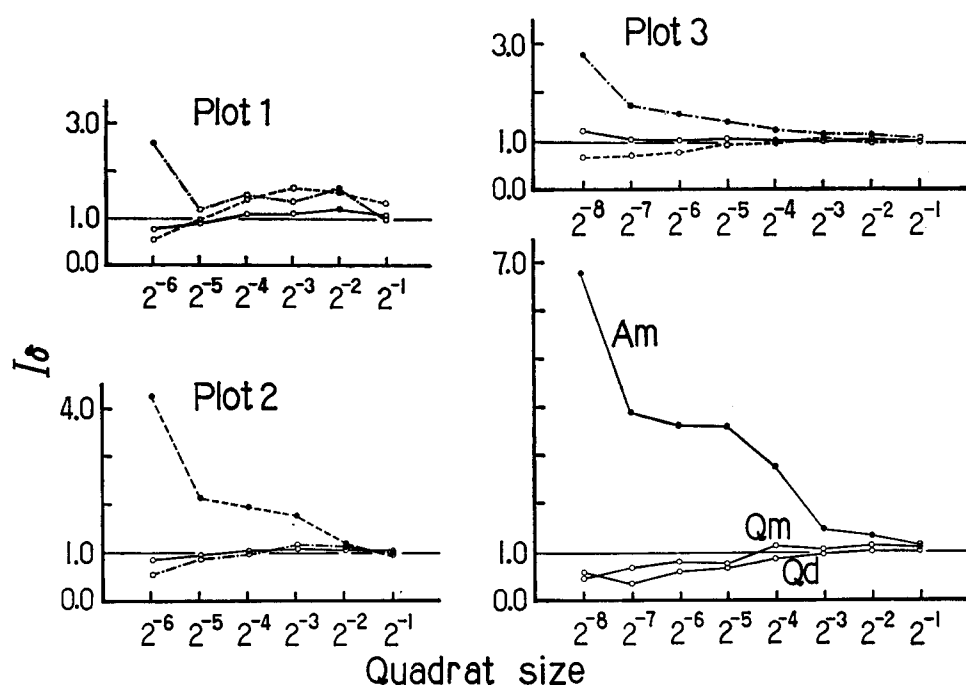


Fig. 20.  $I_b$ -quadrat size relation in each plot. Those of two age groups are indicated with that of total trees. —: total trees, ---: the older group, - - -: the younger group. Black circles represent that the departure from randomness is statistically significant ( $P < 0.05$ ). As for Plot 3,  $I_b$ -quadrat size relation of main three species, *Q. dentata* (Qd), *A. mono* (Am) and *Q. mongolica* var. *grosseserrata* (Qm), is shown right below.

においてやや機会分布の傾向が認められる。それに対してイタヤカエデでは  $I_b$  指数の最大は 6.78 ( $1/2^8$  区画) と非常に大きく、区画面積  $1/2$  ( $200 \text{ m}^2$ ) 以外ではいずれも  $I_b=1$  から有意な差が認められ、著しい集中分布を示している。集中斑の大きさは最小区画  $1/2^8$  ( $1.56 \text{ m}^2$ ) 以下と  $1/2^4$  ( $25 \text{ m}^2$ ) に認められる。このようにイタヤカエデは顕著な集中分布を示しており、さらにイタヤカエデが若いグループの全個体の 67% と多くを占めていることから、Plot 3 の若いグループでの集中分布は、イタヤカエデの分散様式に規定されているものと考えられる。

### 3. 検 討

以上の調査結果から、各調査区での樹木の分散様式をまとめて Table 11 に示す。3 調査区での全個体に注目すると、もっとも海側林縁に位置し、直接海からの風に曝されている Plot 1 では集中分布を示しているのに対して、Plot 2・Plot 3 では機会分布と見なしうる。この Plot 1 での集中分布は、樹木の分布図 (Fig. 19) で右下に空白部として明瞭に認められる。さらに 2 つの樹齢グループに分けて分散様式を検討すると、調査区によって古いグループと若いグループの分散様式の組合せはまったく異なっている。すなわち古いグループでは、海側の Plot 1・Plot 2 で集中分布を示し、とくに Plot 2 で顕著である。それに対して海岸林中央部の Plot 3

では一様分布を示している。一方若いグループでは、Plot 1 と Plot 3 が顕著な集中分布、Plot 2 が一様分布を示している。

Table 11. Distributional pattern in each plot and age group

| Plot | Total                                                           | Older group                                                                               | Younger group                                                                           |
|------|-----------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------|
| 1    | slightly contagious<br>$I_s$ max. = 1.6<br>(25 m <sup>2</sup> ) | contagious<br>$I_s$ max. = 1.8<br>(25 m <sup>2</sup> )                                    | remarkably contagious<br>$I_s$ max. = 2.6<br>(1.56 m <sup>2</sup> , 25 m <sup>2</sup> ) |
| 2    | random                                                          | remarkably contagious<br>$I_s$ max. = 4.4<br>(1.56 m <sup>2</sup> , 12.5 m <sup>2</sup> ) | uniform<br>$I_s$ min. = 0.5                                                             |
| 3    | random                                                          | uniform<br>$I_s$ min. = 0.6                                                               | remarkably contagious<br>$I_s$ max. = 2.8<br>(1.56 m <sup>2</sup> )                     |

Parenthesized area indicates clump size.

なお根株の形態で検討したように、Plot 3 のイタヤカエデを除くと、若いグループは萌芽に由来することが明らかとなっている。この点から、若いグループの樹幹の樹齢は40年未満であるが、それらが起源した根株の樹齢は、現在の樹幹よりも高いものと考えられる。これら萌芽タイプの根株の樹齢を古いグループとほぼ同齢であると仮定するならば、分散様式の検討では根株を個体としていることから、調査区全体の分散様式は、若いグループが萌芽により発生する直前の樹木の分散様式をある程度表現しているものと推定できる。また古いグループの分散様式は仮定される林分のディスタバンスに対して生き残った個体の分散様式を、若いグループの分散様式は地上部が枯死し、萌芽した個体と新たに実生により発生した個体の分散様式を示しているものと言えるであろう。

以上の全個体および2つの樹齢グループの分散様式から、各調査区の樹木の分布は以下のように考えられる。

Plot 1 では、調査区内の全個体・古いグループ・若いグループとも程度の差はあるが、いずれも集中分布を示している。全個体が集中性を示す例は、遷移の初期群落でわずかにみられる程度で、よほど立地条件が不規則に変化しているか、人為の影響が大きいのかのいずれかの場合が多いと理解される<sup>97)</sup>。Plot 1 が腐朽した根株をも含む全個体で集中分布を示すのは、調査区が海からの風に直接曝されているという厳しい立地を反映しているものと考えられる。さらに大きなディスタバンスを受けた際に一部は群状に生き残って、現在の古いグループを形成している。一方地上部が枯死したもののうち、新たに萌芽枝を生じた個体もあったが、腐朽した根株が多くみられることから、萌芽しなかったかあるいは萌芽しても初期に地下部をも含めて枯死してしまった個体もあり、結果として若いグループも顕著な集中分布を示すようにな

ったものと考えられる。

Plot 2 は全個体で機会分布を示しており、萌芽を生ずる直前の林分は同齢の一層林であったものと考えられる。この点は Plot 2 が海に近いにもかかわらず砂丘の背後に位置することから、生育条件としては比較的良好で、発芽・定着し成林する過程で大きな障害を受けることがなく、機会分布を示すようになったものと推定される。しかし、現在の古いグループは顕著な集中分布を示しており、これはディスターブンスが生じた際に、古いグループが群状に生き残った結果と考えられる。

一方 Plot 3 は全個体で機会分布を示し、2つの樹齢グループに分けて検討すると、古いグループが一様分布、若いグループが集中分布を示している。このような分散様式を示す林分は、更新後現在まで比較的安定した状態が続き、上層木が一様分布を示すようになったものと考えられる。樹齢構成では若いグループが認められるものの、根株のタイプでは Plot 1・Plot 2 と異なり、両タイプがみられる。ミズナラの若いグループは萌芽タイプであることから、この時期に枯死木が生じたものと推定されるが、Plot 3 全体での割合は小さく、分散様式が大きく変わることはなかったものと言える。それに対して Plot 3 の若いグループでは実生タイプが認められ、その多くをイタヤカエデが占め顕著な集中分布を示している。イタヤカエデは安定した上層木の林床のうち、比較的条件の良好な部分で集中的に実生により更新したものと推定することができる。

### III-7 樹 齢 析 解

#### 1. 調 査 方 法

今回調査を行った3調査区では、7種の高木性樹種が確認されたが、本項ではカシワ1種に限定して樹幹析解を行った。これは、海側林縁から中央部にかけて設定した3調査区ともカシワが優占していたこととともに、北海道の天然生海岸林を特徴づけ、その成立・推移を考える際の鍵となる樹種であると考えたからである。

樹幹析解を行った供試木を Table 12 に示す。Plot 3 ではカシワはほぼ古いグループのみであることから、若いグループの供試木を採取しえなかった。供試木の樹齢は、Plot 1 と Plot 3 の古いグループは60年以上で、Plot 2 が55年と低い。これは Plot 2 の樹齢の頻度分布で、55～59年の古いグループのモードと対応している。若いグループは樹齢25～29年とともに、Plot 1 では3～12年の供試木があり、これは Plot 1 の若いグループの分布の広さを示している。以上のことから、供試木の樹齢は、各調査区での樹齢構成を反映している。

各供試木については、0.0 m、0.3 m、以降1 m ごとに円板を採取した。なお Plot 1 の供試木の一部分については、0.3 m 以降0.5 m 間隔に円板を採取した。年輪数・直径の計測とその資料の整理は、基本的に中島<sup>56)</sup>の樹幹析解の方法によって行った。

なお、対象としたカシワでは主幹が明瞭でなく、とくに上部においては主幹を決定できない場合が一般的である。鈴木<sup>94)</sup>は樹冠群の生活形の類型化を行うなかでナラ型 (*Quercus*-type)

Table 12. Sample trees of stem analysis

| Plot | No. | D <sub>0</sub> (cm) | Height (m) | Age (yr) | Stump-type |
|------|-----|---------------------|------------|----------|------------|
| 1    | 562 | 15.22               | 1.90       | 75       | Se         |
|      | 573 | 6.40                | 2.65       | 25       | Sp         |
|      | 578 | 5.16                | 2.70       | 25       | Sp         |
|      | 579 | 5.99                | 2.70       | 25       | Sp         |
|      | 582 | 11.45               | 3.00       | 73       | Se         |
|      | 586 | 1.21                | 1.50       | 3        | Sp         |
|      | 596 | 3.58                | 1.70       | 8        | Sp         |
|      | 597 | 4.49                | 1.75       | 12       | Sp         |
| 2    | 612 | 5.31                | 4.37       | 28       | Sp         |
|      | 615 | 12.94               | 4.74       | 29       | Sp         |
|      | 617 | 6.30                | 4.52       | 28       | Sp         |
|      | 630 | 18.64               | 5.24       | 55       | Se         |
| 3    | 731 | 30.85               | 9.0        | 73       | Se         |
|      | 770 | 15.31               | 8.7        | 69       | Se         |
|      | 783 | 19.19               | 8.9        | 73       | Se         |
|      | 877 | 14.25               | 6.8        | 60       | Se         |

Stump-type represents seedling-type (Se) and sprout-type (Sp) mentioned in 'III-5'. No. 877 is *Q. mongolica* var. *grosseserrata* and the others are *Q. dentata*.

を設け、その特徴として葉群はクローネの外側に配置され、上下に重ならない傾向があり、パラシュート状であると述べている。さらにコナラ属本来の樹形に加え、海岸という厳しい条件下では著しい風衝樹形を呈し、これは主軸の交代が顕著であることによる<sup>1,50)</sup>。このような主幹が不明瞭であるものについては、複数の主要な枝から円板を採取し、もっとも年輪数の多いものを追跡して、それを主幹として扱った。また樹高と樹幹の長さの間に大きな差があり、とくに Plot 1 で顕著にみられる風衝樹形を呈する個体ではその差が大きい。本項では、鉛直方向の生長である樹高生長について検討することとした。

## 2. 調査結果

Fig. 21 に樹幹析解図を示す。図では5年ごとの樹齢階を示しており、このパターンから全体の特徴について述べる。

Plot 1 の供試木は、根元直径 3.6~15.2 cm、樹齢 5~75 年と大きな差があるにもかかわらず、樹高では 1.7~3.0 m と差は小さく、生長過程の相違を明瞭に示している。Plot 1 の供試木のうち No. 597 と 579 では、樹齢階の線は急で、樹高生長が良好であったことがわかる。一方 No. 562 では、全体が著しく偏平なパターンを示しており、樹高 1.3 m に達するのに 15 年と長い年数を要している。

Plot 2 の供試木は樹齢が 28~55 年であるのに対して、樹高は 4.4~5.2 m と大きな差はな

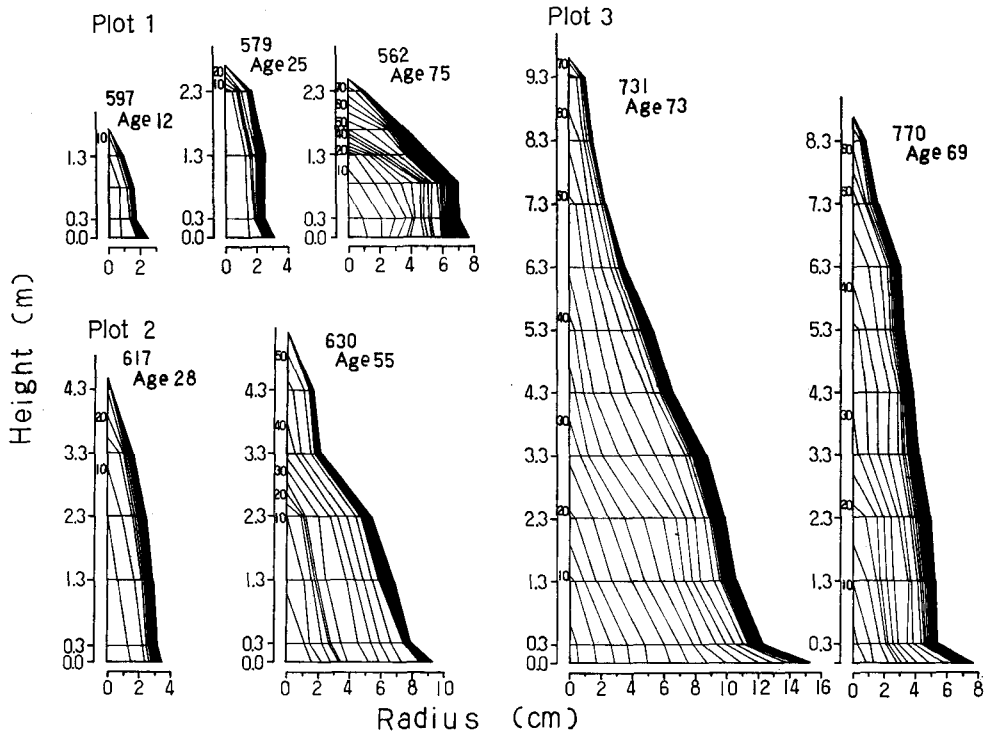


Fig. 21. Stem analysis of *Q. dentata* in each plot. Numbers of each tree correspond to those to Table 12.

い。全体のパターンにおいては、No. 617 はととのった円錐形を呈しているが、No. 630 では、樹高 3.3 m までの基部の円錐の上に、もう 1 つの円錐が乗るといふ二段の円錐形を示している。樹齢の点からみると、単一の円錐からなる No. 617 は若いグループに属するのに対して、二段の円錐からなる No. 630 は古いグループに属している。

Plot 3 の供試木は、樹齢の点からいづれも古いグループに属し、ほぼ同様な円錐形のパターンを示している。

以上の検討では、樹幹析解の結果をそのパターンとして概略的にみてきたが、以下では肥大生長と樹高生長について、より詳細に検討することとする。Fig. 22 に各調査区別の肥大生長の推移を示す。なお樹幹析解図から明らかなように、幹脚部では断面が不整形で、ナイロイド形態を示すので、その影響を避けるため、地上 0.3 m の部位での直径 ( $D_{0.3}$ ) を用いた。さらに樹高生長の推移を Fig. 23 に示す。

Plot 1 の古いグループ (No. 562, 582) の平均肥大生長量は各々 1.7 mm/yr, 1.3 mm/yr と非常に小さく、緩慢な生長を示している。若いグループのうち、樹齢 25~26 年の 3 個体 (No. 573, 578, 579) では、発生初期の 5 年間の連年生長量が 5.0~6.0 mm/yr と非常に大きい、それ以降は生長が衰えて、平均肥大生長量は 1.6~2.1 mm/yr と小さくなり、結果として古いグループと同様に緩慢な生長を示し、両者の間には生長量での大きな差はなくなっている。一方樹

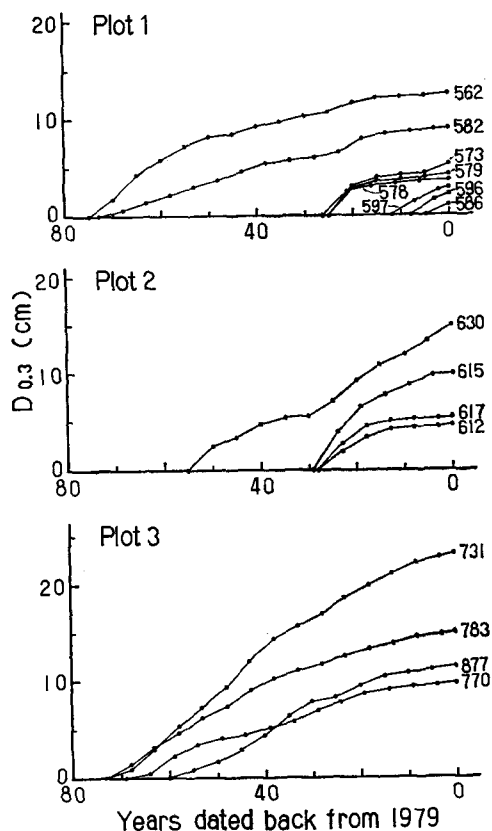


Fig. 22. Growth curves of diameter at 0.3 m above ground level ( $D_{0.3}$ ) in each plot. Numbers of each tree correspond to Table 12.

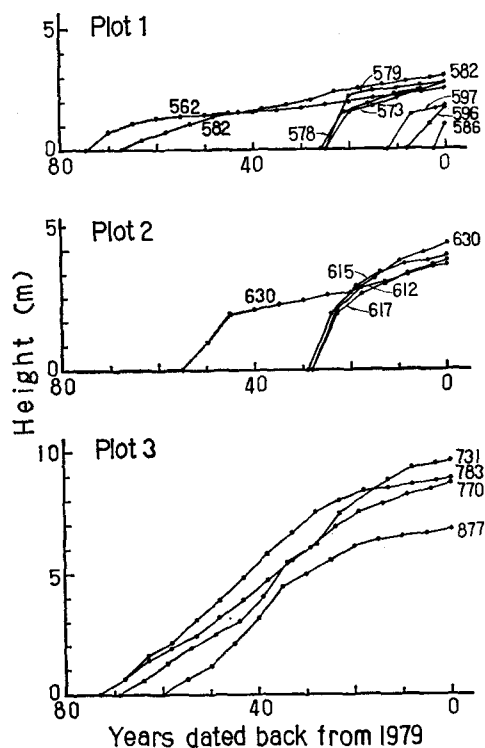


Fig. 23. Growth curves of tree height in each plot.

齢が12年以下の3個体 (No. 586, 596, 597) では、初期の5年間の肥大生長量は1.8~3.0 mm/yrで樹齢25~26年の個体に比べると小さくなっている。5年間の連年肥大生長の良かった時期に注目すると、古いグループのうち No. 562 では樹齢5~10年と45~50年、No. 582 でも樹齢45~50年で、これは若いグループの発生直後の時期とほぼ一致する。一方若いグループではいずれも樹齢0~5年と発生初期の肥大生長が良く、とくに樹齢25~26年の3個体で顕著である。樹高生長では、古いグループの生長が緩慢で、平均樹高生長量は各々 3.3 cm/yr, 4.1 cm/yr と非常に小さい。連年樹高生長量のもっとも大きいのは発生初期の5年間で、最低となるのは No. 562 が今から30~60年前の 1.3 cm/yr, No. 582 では今から3~8年前の 2.8 cm/yr と非常に小さくなっている。それに対して Plot 1 の若いグループのうち樹齢25~26年の3個体では、平均樹高生長量が10.4~10.8 cm/yr で、古いグループと比較してはるかに大きく、とくに連年樹高生長量では、発生初期の5年間は30.3~46.7 cm/yr と非常に大きくなっている。これら3個体は発生後5年で1.5~2.3 mに達し、先に発生している古いグループの樹高とほぼ同じとなっている。しかしそれ以降は生長が衰えて、古いグループと同様な生長経過をたどっている。

Plot 2 では、古いグループに属するのは No. 630 の 1 個体のみで、平均肥大生長量は 2.8 mm/yr、連年生長量の大きいのは樹齢 0~5 年と 30~35 年である。No. 630 の生長経過をみると、今から 55 年前に発生した後、肥大生長はしだいに衰え、とくに 30~35 年前 (樹齢 20~25 年) の 5 年間の連年肥大生長量は 0.3 mm/yr と極端に小さくなっている。しかし、30 年前以降は急に肥大生長量が増加し、これ以降の連年肥大生長量は 3 mm/yr 以上と大きくなっている。一方若いグループの 3 個体 (No. 612, 615, 617) は樹齢 28~29 年で、発生初期の 5 年間の肥大生長量は 3.7~7.5 mm/yr と大きい、しだいに生長は衰えてゆく。No. 630 では、今から 30~35 年前に肥大生長は著しく衰えるが、若いグループが発生するとともに、きわめて良好となっている。樹高生長では、古いグループと若いグループの平均樹高生長量は各々 9.5 cm/yr, 15.6~16.3 cm/yr で、明瞭な差が認められる。生長経過に注目すると、No. 630 は樹齢 10 年までの連年樹高生長量が 23.0 cm/yr で、10 年でようやく樹高 2 m 以上となり、それ以降樹齢 10~35 年の間の連年樹高生長量は 3.7 cm/yr ときわめて緩慢な樹高生長をしている。それに対して若いグループの 3 個体は、発生初期の 5 年間の連年樹高生長量が 46.0~51.0 cm/yr ときわめて大きく、5 年で樹高 2 m となり、10 年で先行する古いグループの樹高とはほぼ等しくなっている。

Plot 3 の 4 個体 (No. 877 のみミズナラ) はいずれも樹齢 60 年以上で、古いグループに属しており、平均肥大生長量は 1.5~3.3 mm/yr と大きい。肥大生長の経過をみると、いずれの個体も初期の生長はやや小さいがしだいに増加し、最近にいたってまた生長が衰えている。一方樹高生長では、その生長経過は肥大生長と同様にロジスティック曲線を示し、最近 10 年間の樹高生長は横ばいとなる傾向を示している。各個体の平均樹高生長量は 11.3~12.7 cm/yr で、3 調査区の古いグループのうちもっとも大きな値を示している。

### 3. 海岸林での樹木の生長

以上の樹幹析解の結果に基づいて、海岸林における樹木の生長について検討する。なお、Plot 1 の若いグループは生長の異なる 2 つのグループからなると考えられたので、Plot 1 の若いグループをさらに樹齢 22 年以上の若い第 1 グループと樹齢 12 年以下の若い第 2 グループに区分した。

全供試木について、樹齢と平均肥大生長量との関係を Fig. 24 に、樹齢と発生初期の 5 年間の連年肥大生長量との関係を Fig. 25 に示す。全供試木の平均肥大生長量は、 $2.1 \pm 0.6$  mm/yr、変動係数 30% で、調査区・樹齢グループの間に明瞭な差は認められない。一方、発生初期の 5 年間の連年肥大生長量は  $4.1 \pm 1.5$  mm/yr、変動係数 37% となっており、平均生長量の 2 倍と大きくなっているとともに、変動係数が大きくなっている。さらに調査区間の差はそれほど顕著ではないが、樹齢グループ間での差は明瞭で [Plot 1 の若い第 1 グループ, Plot 2 の若いグループ] > [Plot 1 の若い第 2 グループ] > [Plot 1・Plot 2・Plot 3 の古いグループ] > [Plot 1 の若い第 2 グループ] という関係を示している。

つぎに樹齢と平均樹高生長量との関係を Fig. 26 に、樹齢と発生初期の5年間の連年樹高生長量を Fig. 27 に示す。全供試木の平均樹高生長量は  $12.9 \pm 5.5$  cm/yr, 変動係数 43% で, [Plot 1 の若い第2グループ] > [Plot 2 の若いグループ] > [Plot 1 の若い第1グループ, Plot 2・Plot 3 の古いグループ] > [Plot 1 の古いグループ] という関係が認められ, 古いグループほど, あるいは同じ樹齢グループでは海に近いほど平均生長量が小さくなっている。一方, 初期の5年間の連年樹高生長量をみると,  $26.1 \pm 14.4$  cm/yr, 変動係数 55% で, 樹齢グループ間の差が明瞭に認められ, 古いグループが  $13.6 \pm 4.2$

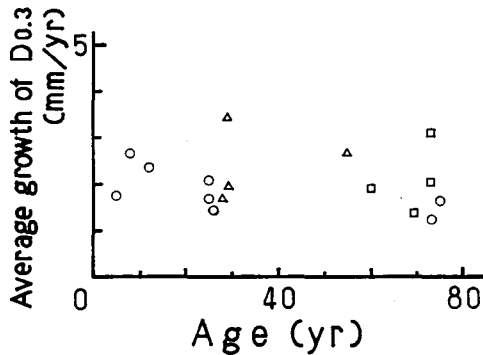


Fig. 24. Relationship between tree age and average growth of diameter at 0.3 m above ground level ( $D_{0.3}$ ).  
○: Plot 1, △: Plot 2, □: Plot 3.

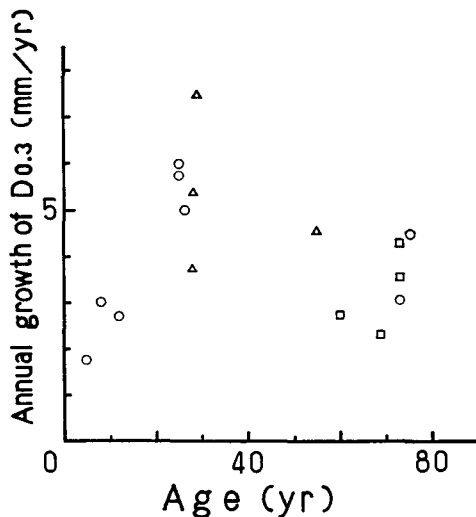


Fig. 25. Relationship between tree age and annual growth of diameter at 0.3 m above ground level ( $D_{0.3}$ ) for five years after establishment. Symbols are as in Fig. 24.

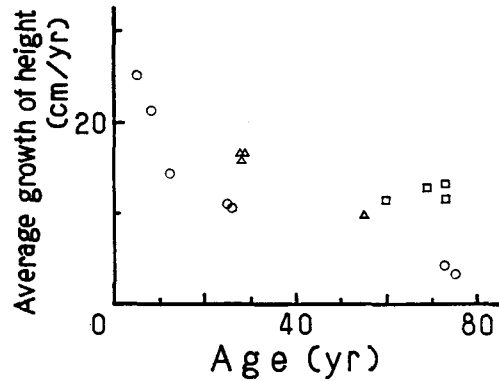


Fig. 26. Relationship between tree age and average growth of tree height. Symbols are as in Fig. 24.

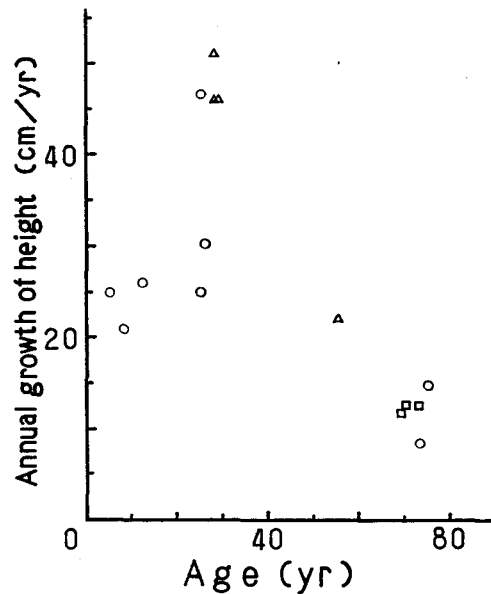


Fig. 27. Relationship between tree age and annual growth of tree height for five years after establishment. Symbols are as in Fig. 24.

cm/yr であるのに対して、若いグループは  $35.2 \pm 11.9$  cm/yr と明らかに大きくなっている。さらに詳細に検討すると、古いグループでは Plot 1 と Plot 3 の間に大きな差は認められない。海岸林の中央部の Plot 3 と直接海からの風に曝されている Plot 1 との間に差が認められないことから、初期の伸長生長量自体を反映しているものと推定できる。若いグループでは、Plot 1 と Plot 2 の間に差が認められる。Plot 2 の3個体は初期の連年樹高生長量が平均 47.7 cm/yr と非常に大きく、変動係数が6%とバラツキが少ない。Plot 2 は砂丘の背後に位置していることから、初期の樹高生長は伸長生長そのものを反映しているものと考えられる。一方 Plot 1 では、1個体の値が大きく Plot 2 と差がないが、Plot 1 の若いグループの3個体の平均は 29.0 cm/yr と小さいとともに、変動係数が32%と大きくなっている。これは Plot 1 では枝の枯損が多く観察されることから、著しい主軸の枯損を生じ、結果として樹高生長量が低下したものと推定される。この若いグループと古いグループの初期の5年間の連年樹高生長量の大きな差は、たんに量的な差ではなく、生長の質的な差を示しているものと考えられる。

以上の検討から、海に近いほど生長、とくに樹高生長が小さくなっている。また樹齢グループについてみると、若いグループの方が良く、この点は、古いグループの根株の形態はいずれも実生タイプであるのに対し、若いグループはいずれも萌芽タイプであり、両タイプの生長様式のちがいによる生長量の差を示していると言える。

さらに注目すべき点として、古いグループと若いグループの生長の関連性があげられる。すなわち肥大生長、樹高生長とも、若いグループが発生・生長するとともに古いグループの生長も良好となる傾向が認められた。とくにこの傾向は海に近い Plot 1 あるいは Plot 2 で顕著である。しかし、古いグループの生長が良好となる時期は、肥大生長と樹高生長とで若干のズレが認められ、肥大生長は若いグループの発生とはほぼ同時に良好となるが、樹高生長が良好となる時期はやや遅れていた。以上の結果は、若いグループの急速な初期生長に伴って、両グループ間に相互作用が働いているものと考えられ、海岸地域という厳しい条件下に樹木が生育する上で、群状に生育することの優位性を示すものとして興味深い。

以上で検討した石狩海岸林でのカシワの生長の特徴を明らかにするために、内陸部でのカシワの生長と比較する。内陸部でのカシワの生長として松井<sup>48)</sup>、松井・小野寺<sup>49)</sup>の作成したカシワ林の収穫表を用いた。Fig. 28 に樹幹析解の供試木のうち古いグループの7

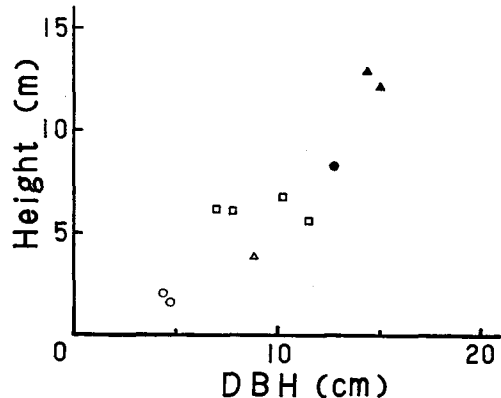


Fig. 28. Relationship between DBH and tree height of 40 years old in *Q. dentata* forests. ○: Plot 1, △: Plot 2, □: Plot 3, ▲: inland *Q. dentata* forest<sup>48,49)</sup>, ●: Shiratsukari coastal forest<sup>48)</sup>.

個体と、日高国振内地方、十勝地方御影および知津狩海岸林の林齢40年での胸高直径と樹高を示す。

内陸部のカシワ林では、林齢40年で胸高直径15 cm、樹高12 m程度となるのに対して、石狩海岸林でもっとも生長のよいPlot 3であっても胸高直径10 cm、樹高7 mであり、もっとも生長量の小さいPlot 1では、胸高直径5 cm、樹高2 mと非常に小さくなっている。このPlot 1の値は、内陸部のカシワ林の胸高直径で1/2、樹高では1/6と極端に小さくなっている。Fig. 28において樹齢40年での胸高直径に対する樹高の比率すなわち直線の傾きをみると、海岸林では内陸部のカシワ林と比較して小さく、とくにPlot 1・Plot 2で小さくなっている。これは海岸林で樹高の頭打ちが顕著に生じている結果である。

#### IV. 実 生 更 新

##### IV-1 目 的

森林の推移を理解する上で、更新の問題はきわめて重要な課題であり、これまで各種タイプの森林を対象に多くの研究がなされてきた。

樹木の繁殖様式は、草本植物での多様性と比較すれば相対的に単純であると言えるが、それでもいくつかの繁殖様式がある。その繁殖様式は、林業の面では、苗木養生における実生苗木あるいは挿木、緑化工における埋枝・埋根法、薪炭林施業における萌芽更新、スギ・ヒバ等の伏条更新等として、積極的に利用されている。

植物において分布域の拡大は、種子によることが多い。とくに裸地等の新たに生じた空間への侵入は、種子による繁殖以外にはありえない。海岸林の成立を考えると、新たに生じた砂丘という裸地への侵入において、種子による繁殖は重要な役割をもっていると考えられる。また長い時間的スケールにおいては、種子による繁殖すなわち有性生殖は進化の問題と関連して重要である。さらに、これまでの天然更新の研究においては、ほとんどが種子による実生更新をその対象として設定している。以上のことから、実生による更新が、森林の基本的な更新様式であると考え、本章ではまず天然生海岸林の実生更新について検討する。

森林の実生による更新を理解する上で、更新の過程には、種子の落下→(種子の成熟)→発芽→稚樹の発生・定着→幼樹→成木(種子の生産)→上層林冠の形成、という段階があり、各段階は質的に異なっているという理解が重要である。この各段階での質的な相違は、主体である樹木の発達段階に基づく相違と、樹木の生長あるいは枯死に作用する主要な要因が異なることを意味している。とくに発芽から定着までの初期の過程は、更新の成否に大きな影響を与えるものと考えられる。そこで実生による更新の初期の過程と、それを左右する要因を検討することが、本章における目的である。

まず、天然生海岸林および内陸部の森林の林床におけるカシワ・ミズナラの稚樹の調査を行って、カシワ・ミズナラの実生更新の実態を明らかにする。

コナラ属の堅果は非常に大きく、胚乳は退化して子葉が果実のほとんどを占め、貯蔵器官としての役割をはたしている。そのため栄養的な価値が高く、ネズミ類・リス類等の小型哺乳類のみならず、エゾシカ・エゾヒグマ等の大型哺乳類やカケスなどの鳥類の重要な食料となっている。以上のことから、林床に落下後発芽するまでの過程での動物による捕食による影響が、非常に大きいことが予想される。そこで動物による捕食による影響を十分考慮して、動物による捕食を阻止することを意図した試験区を設けて、石狩海岸林の林床で播種試験を行った。さらに実生更新の前提となる堅果の落下量を調査した。以上の結果により、海岸林の実生更新の初期の過程である堅果の落下から、稚樹の発生・定着までの過程を明らかにする。

#### IV-2 林床での稚樹の分布

##### 1. 調査方法

これまでの天然生海岸林の調査・研究においては、上層木の調査が主体で、林床の稚樹については十分に調査されてこなかった。しかし、海岸林の林床における稚樹の有無、その本数および分布は、天然生海岸林の実生更新の機構を解明する上で、きわめて重要であると考えられる。

筆者は、これまで北海道各地の天然生海岸林の調査・観察の際に、林床での稚樹の存在についても十分配慮して調査してきた。調査方法は带状区法により、上木の調査後、樹高1.3 m未満の高木類を稚樹として、その本数・大きさを記録した。さらに比較のため内陸のカシワ林・ミズナラ林についても、同様な稚樹の調査を行った。

林床における稚樹の調査を行った位置をFig. 29に示す。

##### 2. 調査結果

###### (1) 天然生海岸林の林床における稚樹

天然生海岸林の林床での稚樹の調査結果

を、Table 13に示す。なおここで言う稚樹は、樹高1.3 m未満の高木類をさすとともに、実生による稚樹 (seedlings) とともに萌芽 (sprouts) を含み、表では両者を区別するために、萌芽による稚樹には\*印をつけ、本数は株数で示した。また参考として、小川<sup>66)</sup>による石狩海岸林の調査結果から、稚樹が多くみられた例をPlot Kとして、その結果を引用した。

Table 13から、天然生海岸林でのカシワ・ミズナラの稚樹の本数についてみると、石狩海岸林のPlot Kを除き、カシワが上木で優占していても、実生稚樹は1本も認められなかった。



Fig. 29. Location of the study area on seedlings of *Q. dentata* and *Q. mongolica* var. *grosseserrata* on the forest floor. ●: the coastal *Q. dentata* forest, ▲: the coastal *Q. mongolica* var. *grosseserrata* forest, ○: the inland *Q. dentata* forest, △: the inland *Q. mongolica* var. *grosseserrata* forest.

Table 13. Number of seedlings on the coastal forests

| Place       | Plot | Quadrat size (m <sup>2</sup> ) | Distance from the beach line (m) | Dominant sp. (subdominant sp.) | Seedlings (sp., /ha)                       |
|-------------|------|--------------------------------|----------------------------------|--------------------------------|--------------------------------------------|
| Ishikari    | 1    | (10×10)                        | 200                              | Qd                             | Qd 200*                                    |
|             | 2    | (10×10)                        | 250                              | Qd                             | —                                          |
|             | 3    | (20×20)                        | 470                              | Qd (Am, Qm)                    | Am 375, Qm 200*, Ma 500, Sa 125            |
|             | 4    | (10×15)                        | 450                              | Qd (Qm)                        | —                                          |
|             | 5    | (10×20)                        | 400                              | Qd (Am, Qm)                    | Am 100, Kp 100                             |
|             | K**  | (5×45)                         | 500                              | Qd (Am, Qm)                    | Qd 748, Qm 12,628                          |
| Wakasakanai | 1    | (2×35)                         | 600                              | Qm                             | Qm 694.*                                   |
|             | 2    | (10×30)                        | 650                              | Qm (Am)                        | As 300, Am 167, Qm 67, Sc 67, Kp 33, Sa 33 |
| Tokoro      | 1    | (5×25)                         | 200                              | Qd                             | Am 200                                     |
|             | 2    | (10×20)                        | 210                              | Qd                             | —                                          |
|             | 3    | (5×20)                         | 230                              | Qd (Qm)                        | —                                          |
| Hamataiki   | 1    | (5×20)                         | 200                              | Qd                             | Qd 3,600*                                  |
|             | 2    | (5×25)                         | 300                              | Qd                             | Qd 1,280*                                  |
|             | 3    | (10×20)                        | 500                              | Qd                             | Qd 100*                                    |

Seedlings are less than 1.3 m in height. Asterisk (\*) shows number of sprouts. Double asterisk (\*\*) is quoted from OGAWA<sup>66)</sup>. Species name is as follows. Qd: *Q. dentata*, Am: *A. mono*, Qm: *Q. mongolica* var. *grosseserrata*, Ma: *Maakia amurensis* var. *buergeri*, Sa: *Sorbus alnifolia*, Kp: *Kalopanax pictus*, Sc: *Sorbus commixta*, As: *Abies sachalinensis*.

稚樹の多かった浜大樹では、いずれも萌芽による稚樹であり、密度は100～3,600本/haとなり、海側の調査区ほど多くなっている。また浜大樹では1根株あたり最高19本の萌芽枝を形成しており、林内放牧等の影響も考えられる。一方ミズナラでは、稚樹内のPlot 2で2本(67本/ha)の実生稚樹がみられたがきわめて少なく、それ以外の調査区では、ミズナラの実生稚樹を確認できなかった。

しかし小川<sup>66)</sup>の調査例(Plot K)では、ミズナラ12,600本/ha、カシワ700本/haときわめて多くの実生稚樹が存在しており、筆者も直接観察している。しかし、石狩海岸林の他の5調査区では実生稚樹を確認できなかった。また小川は予備調査として石狩海岸林の4カ所でライン調査をしており、Table 13に示したPlot Kを除く他の3調査区では、カシワ・ミズナラの実生稚樹を確認できなかった。またPlot K周辺の観察では、実生稚樹の多いのはきわめて狭い部分に限定されていた。以上のことから、石狩海岸林のPlot Kで実生稚樹が非常に多い事実は、天然生海岸林においてはきわめてまれな例であり、この結果を一般化することはできないであろう。しかし、カシワ・ミズナラの実生更新を検討する際の重要な手がかりを与えてくれるものと考えられる。

以上の結果から、現在の林分の状態では、天然生海岸林の林床でのカシワ・ミズナラの実生稚樹はまれであると言える。しかし、Plot K の例が示すように、まれには多数の実生稚樹を生ずることもあり、実生による更新が不連続に行われることが推定される。

なおイタヤカエデは、母樹の存在する調査区では、いずれも実生稚樹が認められた。この傾向は天然生海岸林のみならず、上層にイタヤカエデが存在する林分では、内陸部においても一般的にみられる。

## (2) 内陸性カシワ林の林床における稚樹

つぎに、十勝地方に分布するカシワ林の林床での稚樹の調査結果について検討する。調査地は、「III-3・5・(3) 内陸性カシワ林における直径と樹高の関係」で述べた4調査区のうち、人為のきわめて大きい池田の Plot T-4 を除く中札内、更別、帯広の3調査区 Plot T-1~Plot T-3 である (Fig. 29)。

稚樹の本数は、Plot T-1 が 16,400 本/ha、Plot T-2 が 660 本/ha、Plot T-3 ではカシワのみについてみると 7,800 本/ha となっており、前述した天然生海岸林の場合と比較すると非常に多い。各調査区の林床植生に注目すると、Plot T-1 はエゾヤマハギが優占するものの、全体の植被率は 60% 程度と低い。Plot T-2 はミヤコザサが優占し、完全に林床を覆っている。Plot 3 は調査区全体ではミヤコザサが優占するが、部分的にエゾヤマハギも多い。そこで Plot 3 をさらに  $(5 \times 5) \text{ m}^2$  の小方形区に分けて検討すると、エゾヤマハギが優占度 4 である区ではカシワ稚樹が 14,800 本/ha であるのに対して、ミヤコザサが優占度 4 となる区では 440 本/ha と極端に少なく、Plot T-2 での 600 本/ha と大きな差はなくなっている。

以上の結果から、わずかな調査例であるが、十勝地方のカシワ林においては比較的多くの実生稚樹が認められた。しかし林床植生との関係に注目すると、エゾヤマハギ型の林床での稚樹は 10,000 本/ha 以上と比較的多いが、ミヤコザサが優占するササ型林床では、440~660 本/ha と少ないことが明らかとなった。さらに上層木との関係についてみると、稚樹の多いエゾヤマハギ型の林床においても、階層構造の点から上層木とは不連続であり、また稚樹自体も樹高の増加とともに急激に本数を減じており、実生による更新は現状においては不可能と考えられる。

## (3) ミズナラ林の林床における稚樹

つぎに内陸部のミズナラ林での調査例について述べる。調査地は Fig. 29 に示す北海道大学農学部附属中川地方演習林の 186 林班である。まず帯状区 Belt N  $(10 \times 50) \text{ m}^2$  を設定して、上木の毎木調査を行った。Belt N での出現本数のうちミズナラは 20 本 (総本数の 74%) ともっと多く、胸高断面積合計では全体の 85% を占めて優占しており、他にダケカンパ・イタヤカエデ等がみられた。樹高の最大は 26 m と高く、ほぼ樹高 18 m 以上の高木層のみからなる一層林となっている。

稚樹の調査については、帯状区 Belt N の半分の Plot N-1  $(5 \times 50) \text{ m}^2$  について、5 m ごと

の小方形区に区切り、各小方形区内での林床植生と稚樹の本数を調査した。Plot N-1 の林床植生は、いずれの小方形区ともクマイザサを主に、一部チシマザサを混ざるササ類が優占度 5 と完全に林床を覆っている。他の出現種は 17 種と少なく、ツタウルシ・イワガラミ・ゴトウズルなどの木本性ツル植物が出現するものの、優占度は低く、全体としてきわめて単調である。

一方、前述した Plot N-1 と比較するために、Plot N-2 (3.5×4.0) m<sup>2</sup> を設定した。Plot N-2 は Plot N-1 と隣接し約 70 m しか離れておらず、上木の調査は行わなかったが、Plot N-1 あるいは Belt N と同様な林相となっている。Plot N-2 の特徴は、幅 3.5 m の林内歩道上で、ササ類に覆われていないという点にある。Plot N-2 の林床植生は植被率が 70% 程度と低く、コケ類が優占しており、他にダケカンバ・ゴトウズル・ミズナラ等が多い。それに対して陽性草本類はみられず、林内歩道ではあるが、上層林冠がうっ閉し、暗い立地であることがわかる。

Table 14. Number of seedlings (/a) in Plot N-1 and Plot N-2 at Nakagawa

| Species                                                 | Plot N-1<br>(5×50) m <sup>2</sup> | Plot N-2<br>(3.5×4) m <sup>2</sup> | Plot N-2<br>Plot N-1 |
|---------------------------------------------------------|-----------------------------------|------------------------------------|----------------------|
| <i>Abies sachalinensis</i>                              | 4.4                               | 42.9                               | 9.75                 |
| <i>Acer mono</i>                                        | 2.0                               | 14.3                               | 7.15                 |
| <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>      | 1.6                               | 400.0                              | 250.00               |
| <i>Sorbus commixta</i>                                  | 0.8                               | 28.6                               | 35.75                |
| <i>Ulmus laciniata</i>                                  | 0.4                               | —                                  | —                    |
| <i>Betula ermanii</i>                                   | 0.4                               | 1,578.6                            | 3,945.50             |
| <i>Picea jezoensis</i>                                  | —                                 | 21.4                               | —                    |
| <i>Phellodendron amurense</i> var. <i>sachalinensis</i> | —                                 | 21.4                               | —                    |
| <i>Picea glehnii</i>                                    | —                                 | 7.1                                | —                    |
| <i>Tilia japonica</i>                                   | —                                 | 7.1                                | —                    |
| <i>Cornus controversa</i>                               | —                                 | 7.1                                | —                    |
| Total                                                   | 9.6                               | 2,128.5                            | 221.72               |

以上の 2 調査区、Plot N-1・Plot N-2 での稚樹の本数を Table 14 に示す。高木類の稚樹として出現した種数は Plot N-2 が 10 種で、Plot N-1 の 6 種と比較して多くなっている。さらに Plot N-2 での発生した稚樹の本数が多いことは、Table 14 から明らかである。全稚樹の発生本数では、Plot N-2 が Plot 1 の 220 倍となっている。樹種別にみると Plot N-2 で出現しなかったオヒョウを除くと、いずれの樹種とも Plot N-2 の方が多い。とくにダケカンバでは Plot N-2 が Plot N-1 の 3,900 倍と極端に多く、ついでミズナラが 250 倍となっている。Plot N-1 の面積が (5×50) m<sup>2</sup> と広い影響も考えられるので、さらに小方形区 (5×5) m<sup>2</sup> に区切ってみると、もっとも稚樹の多い小方形区においても、その密度は 40 本/ha で、Plot N-2 の 1/53 と少なくなっている。

以上の結果から、ササ型の林床においては、ミズナラの稚樹はまれであるとともに、ササを欠く場合には多くの稚樹が発生することが明らかとなった。

#### IV-3 カシワ・ミズナラの堅果の落下量

##### 1. 調査方法

堅果の落下量の調査は、シード・トラップ (seed trap) によって行った。シード・トラップの構造は、本研究でも対象とするコナラ属のような大型堅果を対象とした調査例<sup>96)</sup>を参考として Fig. 30 に示すような装置を用いた。

まず4本の支柱の上に木枠を固定した。木枠の大きさは  $(0.8 \times 1.25) \text{ m}^2$  とし、木枠の内側の面積すなわち落下堅果の採集面積が  $1.0 \text{ m}^2$  となるようにした。木枠には1年目にはサラソネット、2年目には寒冷紗製の網を固定し、その下端をしぼって袋状とした。シード・トラップ内に落下した堅果などは、袋の下端のひもをほどいて回収した。木枠の上面には、小動物・鳥類による捕食を避けるために、 $3.5 \text{ cm} \times 3.0 \text{ cm}$  の亀甲形の金網で覆った。

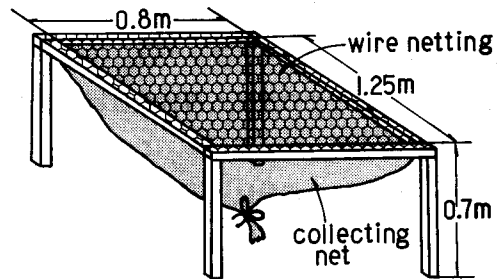


Fig. 30. Structure of a seed trap.

シード・トラップを設定したのは、Plot 1~Plot 3 を設定した伐採地の西方約 100 m の位置で、海側林縁 (Plot 2 と同様な林分) と汀線から約 450 m 離れた海岸林の中央部 (Plot 3 と同様な林分) を調査地とした。以上の2カ所において、汀線とほぼ平行な線上に 5 m 間隔に各 10 個のシード・トラップを設けた。なおシード・トラップは規則的に設置されたため、上木がまったく存在しないトラップも出現した。

シード・トラップによる落下堅果の調査は、1977 年と 1978 年の2年間行った。シード・トラップを設置した期間は、1977 年は9月5日~11月26日、1978 年は9月4日~11月18日の間である。

シード・トラップで回収された内容物は、以下のように区分された。

- 健全な堅果： 内容が充実しているもの。堅果は大きく、殻斗から容易に取り出せるもの。
- 未熟堅果： 雌花がふくらんだものから、堅果がまったく殻斗に埋まっている、あるいは外部から堅果が見えるが、殻斗から容易に取り出せないもの。
- 殻斗： 殻斗のみのものと、健全な堅果をもつ殻斗を含む。
- 雌花： 雌花の形態をそのままとどめているもの。
- その他： ハリギリ・イタヤカエデ・その他の木本類の種子、ススキ等の草本類の種子、カシワ・ミズナラの雄花序、落葉・落枝、虫のふんなど。

なおカシワとミズナラの堅果の区分については、殻斗の総苞片がそり返っているカシワと、総苞片が圧着しているミズナラとは、明確に区別できる。堅果のみが回収されたものでは、

一般的にはカシワの方が丸みをもっているとは言えるが、実際には両者の形状比(高さとの比)は重複しており、形状比から両種を区別することは不可能である。しかし、堅果の頂部に宿存している花柱に注目すると、Fig. 31に示すように、カシワでは花柱が長いとともに、果皮から花柱にかけての移行は連続的である。それに対してミズナラでは、花柱が短いとともに、花柱の基部に環状の付属体が認められ、不連続となっている。この点でのカ

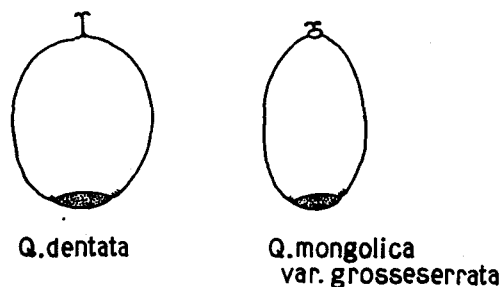


Fig. 31. Distinguishing marks of acorns of *Q. dentata* and *Q. mongolica* var. *grosseserrata*. There are remarkable differences in length and form of style between two species.

シワとミズナラの特徴は、筆者の観察した限りでは不連続であり、この花柱の形態を観察することにより、両種の堅果を明瞭に区別することが可能である。なお宮部・工藤<sup>53)</sup>によると、ミズナラの母種であるモンゴリナラにおいても、ミズナラと同様な付属体が認められる。花柱はとれやすいものの、花柱基部の付属体は宿存しており、カシワとミズナラの堅果を区別する鍵となる。

## 2. 調査結果

シード・トラップによる堅果の落下量調査の結果を Table 15 に示す。シード・トラップで採集された健全な堅果の数は、1977 年では海側 113 個 (11.3 個/m<sup>2</sup>)、中央部で 54 個 (5.4 個/m<sup>2</sup>) である。中央部の落下堅果のうちカシワが 43 個 (全個数の 80%)、ミズナラが 11 個であった。一方 1978 年では海側 7 個 (0.7 個/m<sup>2</sup>)、中央部では 6 個 (0.6 個/m<sup>2</sup>) と少なく、すべてがカシワ

Table 15. Dispersed acorns and other materials

| Plot         | species                                          | materials      | 1977 | 1978 |
|--------------|--------------------------------------------------|----------------|------|------|
| Seaward part | <i>Q. dentata</i>                                | acorn          | 113  | 7    |
|              |                                                  | immature acorn | 27   | 20   |
|              |                                                  | female flower  | 168  | 61   |
|              |                                                  | cup            | 85   | 15   |
| Central part | <i>Q. dentata</i>                                | acorn          | 43   | 6    |
|              |                                                  | immature acorn | 4    | 9    |
|              |                                                  | female flower  | 18   | 39   |
|              |                                                  | cup            | 31   | 19   |
|              | <i>Q. mongolica</i><br>var. <i>grosseserrata</i> | acorn          | 11   | 0    |
|              |                                                  | immature acorn | 1    | 0    |
|              |                                                  | female flower  | 3    | 0    |
|              |                                                  | cup            | 26   | 0    |

Figures indicate total number of ten seed traps (10 m<sup>2</sup>)

で、ミズナラでは健全な堅果のみでなく、未熟堅果・雌花・殻斗もまったく落下を確認できなかった。

種子の生産量には周期性があり<sup>97)</sup>、とくにコナラ属では豊凶の差が大きいと言われている<sup>25)</sup>。2年間の結果をみても、1977年と1978年の堅果の落下量の差が大きく、全落下量では1977年の方が12.8倍と多い。さらに1978年にはミズナラは堅果だけでなく、雌花・未熟堅果もまったく確認できず、堅果の生産量がきわめて少なかったものと考えられる。この2年間のみの結果では不十分であるが、1977年には落下量が5.4~11.3個/m<sup>2</sup>と比較的多く、更新のための十分な堅果が生産されているものと言える。

堅果の落下量の多かった1977年の結果では、海岸林の海側と比較して中央部で堅果の落下量が少なかった。これは海側はカシワの純林であるのに対して、中央部ではカシワ・ミズナラ以外に多くの樹種からなり、結果として単位面積あたりのコナラ属の本数あるいは樹冠の占有面積が小さくなっていることによる。

またシード・トラップ調査の結果から、雌花の落下数の多いことが特徴としてあげられる。カシワ・ミズナラの開花期は5月下旬から6月上旬で、当然これらの雌花は発達初期に枯死したものである。もちろんシード・トラップを設置した期間が9~11月のため、この期間に採集されたものは全落下雌花の一部にすぎず、全体の数はさらに多いものと考えられる。この雌花の落下量の多い点に関して WILLIAMSON<sup>114)</sup>は、white oakの雌花の約90%が受粉から受精の間に枯れてしまうこと(abscission)を明らかにしており、コナラ属での一般的特徴であると言える。

堅果の落下時期についてみると、1977年の結果からカシワでは10月上旬~中旬、ミズナラ9月下旬~10月上旬と、ミズナラの落下時期が早い傾向があった。しかし、本州の中部地方の調査例<sup>20)</sup>では、カシワの落下期がミズナラよりも約半月早いという報告もある。

#### IV-4 林床での堅果の消失と稚樹の発生・生長

##### 1. 調査方法

林床での堅果の消失と稚樹の発生・生長の過程と、それを左右する要因を明らかにするために、石狩海岸林において林床播種試験を行った。試験区としては、無処理区・ササ刈り区・金網区の3試験区を設けた。

無処理区は林床のササや低木類・その他の植物への影響を最小限とすることにより、自然条件での堅果の落下を想定した試験区である。ササ刈り区ではササを主体とする林床植生を、地際からすべて刈り取った試験区である。なお刈り取りは、地表の落葉層にできるだけ攪乱を与えないように、剪定バサミを用いて行った。

一方金網区は、上記2試験区とその目的が異なっている。すなわち、カシワ・ミズナラの堅果は小動物・鳥類等の重要な食料で、無処理区・ササ刈り区では堅果の消失量が多く、発芽とその後の生長を観察することは不可能となるものと予想された。そこで金網区では、小動物

による堅果の捕食を阻止することにより、林床での発芽と稚樹の生長の過程を観察することを目的として設定した。金網区の構造は Fig. 32 に示すように、角材の支柱の上に木枠をのせ、ネズミ等の侵入を防ぐために、その側面を 1 cm メッシュの金網で覆った。さらにネズミ類のうち重要な捕食者と考えられるエゾヤチネズミは半地下生活者で、匍匐潜行型<sup>75)</sup>であることを考慮して、側面の金網を約 30 cm まで延ばし、さらに外側に向かって水平に約 30 cm おりかえて、地中に埋めた。木枠の外縁部には、金網をつたって小動物が上部から侵入するのを防ぐために、幅約 15 cm のブリキ製のネズミ返しを設けた。さらに林床での発芽と密接な関係をもっていると思われる落葉の林床への落下を妨げないようにするために、金網区の上部は金網で覆わず開放状態にしておいた。

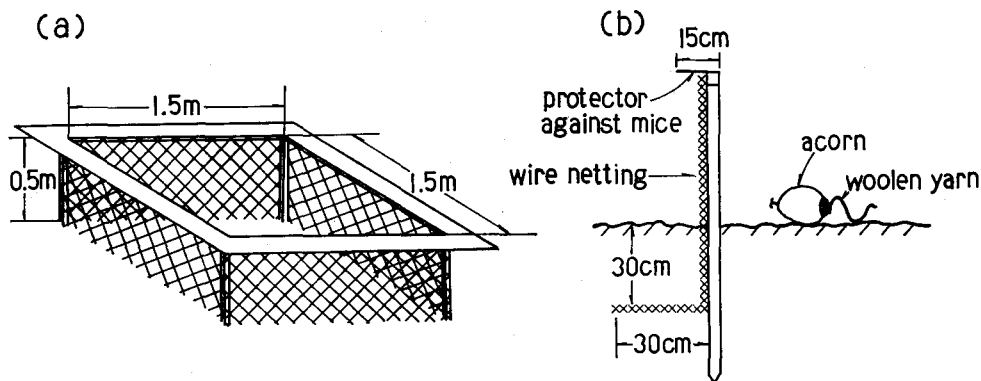


Fig. 32. Structure of a wire netting plot. This plot was intended to avoid predation of acorns by small mammals such as rodents. (a) the whole structure, (b) the vertical section and a sown acorn.

播種試験の調査地は、前述した堅果の落下量の調査地と隣接している。試験区の位置は、海側のカシワ純林 (Plot 2 と同様な林分) と海岸林の中央部の 2 カ所である。試験区の数 は 1 カ所につき、無処理区 2、ササ刈り区 2、金網区 4 の 8 試験区で、計 16 個の試験区を設定した。

試験区の大きさはいずれも  $(1.5 \times 1.5) \text{ m}^2$  で、その中央部の  $(1.0 \times 1.0) \text{ m}^2$  の部分について播種を行った。播種数は、海側ではカシワのみ 30 個 ( $13.3 \text{ 個}/\text{m}^2$ )、中央部ではカシワ 18 個、ミズナラ 18 個の計 36 個 ( $16.0 \text{ 個}/\text{m}^2$ ) を同じ試験区に播種した。この播種数は、前項で述べた海岸林での堅果の落下量調査の結果と比較するとやや多いが、大きな差はない。播種に用いた堅果はカシワ・ミズナラとも石狩海岸林で採集し、水漬等の前処理は行わず、明らかに未熟な堅果は取り除いた。林床での堅果の発見を容易にし、さらに自然落下の堅果と播種した堅果を区別するために、Fig. 32 に示すように、堅果の座の部分に長さ 10 cm 程度の赤い毛糸を接着した<sup>80)</sup>。

播種は自然の落下に近い状態を想定して、地上 20 cm 程度の高さから落とし、播種した堅果については、埋めたり落葉で覆う等の処理は行わなかった。

播種を行ったのは 1977 年 10 月 27 日で、この時期は前項の堅果の落下量調査の結果と調査地での観察から、堅果の落下がほぼ終了し、またミズナラの落葉期にあたっていた。

林床播種試験での測定項目は以下のとおりである。播種1カ月後の11月25日に、播種した堅果の林床での残存数とその状態を観察した。翌年の1978年6月10日に春期の堅果の残存数、発芽数を観察し、秋期には苗高・直径・着葉数を測定した。直径については、地際から2 cm 上の部位を計測した。それ以降の3年間は、秋期に苗高・直径・着葉数を計測した。

## 2. 調査結果

### (1) 堅果の消失

播種1カ月後の11月25日と翌年の6月10日での堅果の残存率を Fig. 33 に示す。

播種1カ月後の結果は、金網区では海側・中央部とも、いずれも残存率100%とすべての堅果の存在が確認された。金網区に対して無処理区・ササ刈り区では、残存率に差があるものの、いずれの試験区とも堅果の消失が確認された。このうち無処理区では、残存率が0~44%, 平均22%と低く、試験区によってはまったく消失していた。一方ササ刈り区では、残存率が17~94%, 平均65%と無処理区に比較して高い残存率を示し、最低でも17%の堅果が残っていた。

樹種のちがいに注目すると、中央部の無処理区とササ刈り区のカシワの残存率は0~89%, 平均45%とその幅が広いのに対して、ミズナラは83~100%, 平均91%と残存率が高く、その幅が小さくなっている。無処理区では同一試験区に2種を播種したにもかかわらず、残存率ではミズナラ83~89%, カシワ0%ときわめて大きな差が認められた。海側の無処理区のカシワも中央部と同様にすべて消失していることから、ミズナラの残存率が異常に高く、捕食の際に両種を強く選択したことがわかる。このミズナラの残存率がきわめて高い原因として、ミズナラは堅果の落下時期がカシワより1~2週間早いため、採集後低温で貯蔵しておいたが、その間に果皮の表面にカビが発生し、一部では発根をはじめていた。そのため捕食者の嗜好と関連して、ミズナラの堅果の残存率を異常に高くした可能性がある<sup>92)</sup>。

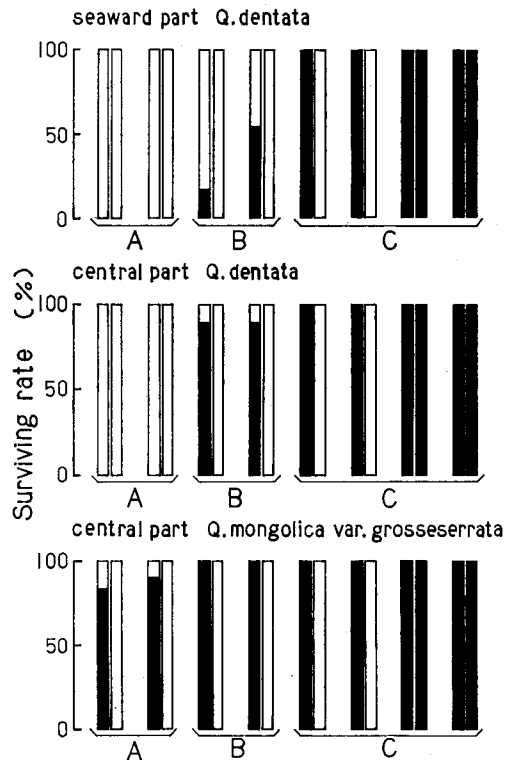


Fig. 33. Surviving rate (%) of sown acorns of *Q. dentata* and *Q. mongolica* var. *grosseserrata* on the forest floor. Only *Q. dentata* was sown at the seaward part and both species at the central part. Acorns were sown on Oct. 27, 1977. Solid columns indicate surviving rate (%). The left of a pair of columns is the result on Nov. 25, 1977 and the right on Jun. 10, 1978. Treatment means that A is a control plot, B a *Sasa* cutting plot and C a wire netting plot, respectively.

そこでカシワのみに注目して、無処理区とササ刈り区の残存率を比較すると、無処理区での残存率がいずれも0%であるのに対して、ササ刈り区では17~89%、平均62%と残存率が高く、 $\chi^2$ 検定の結果両試験での堅果の残存率には、0.05%の確率で有意な差が認められた。以上の無処理区とササ刈り区の比較の結果から、ササの存在が堅果の消失と密接に関係していることが明らかとなった。

雪解け後の1978年6月10日の堅果の残存率は、試験区による差が著しい。無処理区・ササ刈り区では、播種1カ後の11月25日には、試験区によっては堅果の残存が確認されたが、6月10日にはカシワ・ミズナラとも林床から消失し、まったく確認できなかった。このように捕食の可能な試験区の無処理区・ササ刈り区では、消失する時期に差はあるものの、一冬を経過する間にすべての堅果が消失してしまった。

一方金網区では、播種1カ月後の残存率がいずれの試験区とも100%であったが、翌年の6月10日には、金網区8試験区のうち半数の4試験区で残存率0%となった。なお残る4試験区では依然100%の堅果が確認された。すべての堅果が消失した金網区の地表には、直径2cm程度の穴が数個みられるとともに、無数の果皮の破片が散乱していた。これは、金網を地下30cmまで埋めたにもかかわらず、捕食者が地下から侵入し、高い密度で存在する堅果を食べつくしてしまったためと考えられる。

## (2) 林床での発芽

播種翌年の6月10日の観察では、発根している堅果が多く観察された。しかし、落葉上に裸出しているものでは、まったく発根していないもの、あるいは発根はしていても根の先端が黒変しているものが多くみられた。一方堅果に接着した毛糸を手がかりに落葉の下にある堅果をさぐると、健全な状態で発根していた。しかし、上胚軸の伸長はまだほとんど認められなかった。

林床に播種した堅果の発芽率と発生した稚樹の4年間の消長をFig. 34に示す。なお図での発芽(germination)は秋期の観察の際に発生が確認されたもの、稚樹(seedlings)

は秋期においても生存が確認されたものをそれぞれ示している。発芽率をみると45~89%と幅があり、中央部のカシワの発芽率が89%と高かった。一方海側でのカシワの発芽率は45%と低く、中央部のカシワとの差は非常に大きい。播種試験に用いた堅果の発芽試験は行わな

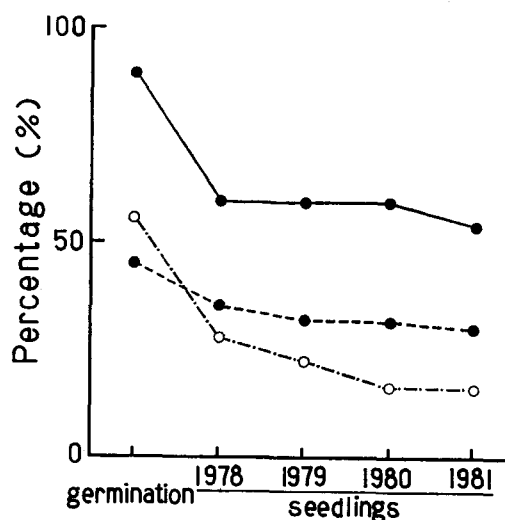


Fig. 34. Germination of sown acorns and change of seedlings on the forest floor. —●—: *Q. dentata* at the central part, --●--: *Q. dentata* at the seaward part, ---○---: *Q. mongolica* var. *grosseserrata* at the central part.

かったが、前年にほぼ同じ位置で採取した堅果の実験室、苗圃での発芽率は、カシワが各々85%, 83%, ミズナラが各々59%, 47%であったことから推定すると、海側のカシワの発芽率が低くかったことが考えられる。これは中央部ではカシワのほかイタヤカエデ・ミズナラ等の広葉樹も多く、落葉による堅果の覆いがあるのに対して、海側はカシワ純林で、カシワの葉は秋期に茶褐色に変色するものの落葉することではなく、そのため堅果の落下後落葉による保護を受けることが少ないことによると推定される。この点については、6月10日の観察の際に、海側では地表に裸出している堅果が多く、また発根していても根が黒変しているものが多くみられたことから、乾燥による影響と推定される。またミズナラの発芽率は56%で、一般的なミズナラの発芽率よりも低い、前年の発芽試験の結果も50%程度と低く、石狩海岸林でミズナラが優占種となりえないことと何らかの関係があるのではないかと推定される。

なお播種翌年の秋期までに発芽が確認できなかった堅果の観察では、胚は腐敗して黒色を呈し、萎凋していた。この点から、カシワ・ミズナラの堅果は林床で1年以上生存することはできず、埋土種子として残ることはないものと考えられる。

### (3) 林床での稚樹の生長

まず、発生後4年間の稚樹の消長について述べる。Fig. 34 でみるように、発生1年目に発芽した稚樹の53~78%が消失し、2年目以降での消失は少なくなっている。これら稚樹の消失すなわち枯死した時期は、枯死した稚樹の観察から多くの場合伸長生長を開始した後で、頂芽を形成した状態で枯死していることから、発芽1年目の生長期間中にその原因があるものと推定される。また枯死しなかったものでも、頂芽の枯死により輪生状の腋芽が新たなシュートを形成している場合や、より下方の腋芽が新たなシュートを形成している場合も多く、主軸の交代が認められる。

林床播種試験で発生した稚樹の4年間の伸長量の推移を Fig. 35 に示す。播種翌年の1978年の伸長量は、14.2~16.0 cm と大きな値を示している。しかし、2年目の伸長量は、もっとも大きな海側のカシワの場合でも5.9 cm で、非常に小さくなり、いずれも1年目の伸長量の1/2以下となっている。さらに3年目以降では、年間の伸長量が一層減少する傾向が明らかに認められる。

主軸の着葉数に注目すると、3年目ではカシワは海側・中央部とも平均3.0枚、ミズナラが3.4枚と少ない。これらの葉は、頂部に輪生状にみられ、頂部より下の主軸上にはほとんどついていない。林床で発生した稚樹の形態は、主軸の交代以外では分枝することがなく、主軸のみからなることから、主軸の着葉数は、稚樹1個体の全着葉数とほぼ等しい。

以上の林床での稚樹の生長との比較のために、苗圃で行った庇陰試験でのカシワ・ミズナラの生長について述べる。庇陰試験は寒冷紗を用い、まったく寒冷紗をかけない裸地区(相対照度100%)、寒冷紗を2枚かけた2枚区(相対照度30%)、寒冷紗を5枚かけた5枚区(相対照度9%)の3試験区を設けた。Fig. 36 に庇陰試験におけるカシワ・ミズナラの4年間の年間伸

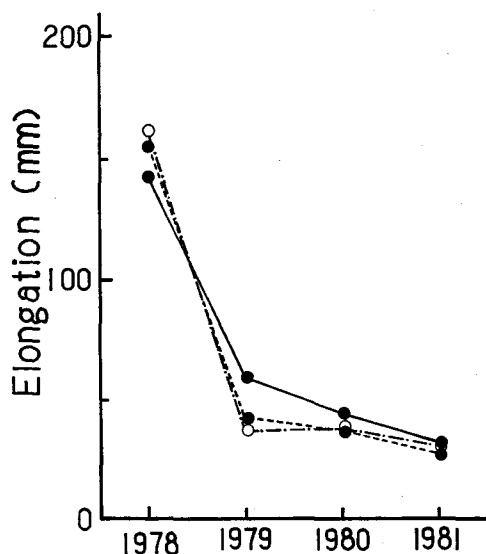


Fig. 35. Elongation of seedlings on the forest floor for four years. For symbols, see Fig. 34.

長量の推移を示す。なおミズナラの2枚区では、2年目の伸長量が非常に大きく、3年目では寒冷紗と接するようになったため、3年目以降の計測を中止した。1年目の伸長量は、カシワが92~141 mm, ミズナラが99~139 mmで、裸地区の伸長量がもっとも小さいが、2年目以降では差が明瞭となり、5枚区で伸長量が減少している。この伸長量の差は秋のびにあってい

るところが大きく、5枚区ではカシワの秋のびは3年目に33%の個体でみられたのみである。3年目の着葉数をみると、カシワでは裸地区・2枚区で各々11.9枚、11.8枚であるのに対して、5枚区では4.0枚である。しかし秋のび部分の主軸の着葉数をのぞくと、裸地区・2枚区が各々4.6枚、4.4枚に対して5枚区が3.3枚でその差は小さくなっている。

以上の林床播種試験と苗圃での庇陰試験での稚樹の生長の観察結果から、林床播種試験で2年目以降の稚樹の消失は少ないものの、伸長量・着葉数あるいは樹形から、生長がきわめて悪化していることは明らかである。林床での生長は、苗圃の庇陰試験での5枚区と同様な傾向を示していることから、この生長の悪化は、陽光量不足によるものと考えられる。

#### IV-5 実生更新の初期過程の実態

以上の結果に基づいて、カシワの実生更新の初期過程と、それに作用する要因について検討する。

まずカシワ・ミズナラの実生更新の初期過程を検討する前提として、カシワ林・ミズナラ

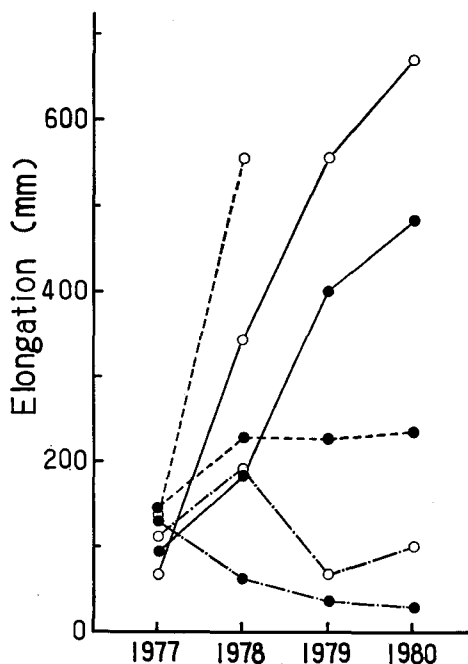


Fig. 36. Elongation of seedlings in a nursery for four years. ●: *Q. dentata*, ○: *Q. mongolica* var. *grosseserrata*. Treatment is as follows. —: an uncovered plot, ----: a plot covered with two sheets of cloth (30% in relative light intensity), -·-: a plot covered with five sheets of cloth (9% in relative light intensity).

林の林床での稚樹について調査した。その結果、カシワ林あるいはミズナラ林の林床での実生稚樹はきわめて少ないことが明らかとなった。さらに、林床植生のタイプ(優占種)の違いによって差が認められ、ササ型林床である海岸林では、石狩海岸林の一例を除くと、いずれも実生稚樹を認めることはできなかった。十勝地方の内陸部のカシワ林の調査では、ササが薄いエゾヤマハギ型林床で稚樹が多いものの、ミヤコザサ型の林床での実生稚樹は少なかった。またミズナラ林の例では、ササ型の林床で稚樹がきわめて少ないのと対照的に、上木では差はないもののササを欠く暗い林内歩道ではきわめて多くの稚樹が観察された。以上の結果から、林床でのカシワ・ミズナラの実生稚樹の発生はきわめて少なく、このことはカシワ林あるいはミズナラ林の林床で一般的なササ類の存在と密接に関係しているものと考えられる。

石狩海岸林で実生稚樹が非常に多い例が報告されており<sup>66)</sup>、実生稚樹の発生はまれではあるが、不連続に生ずるものと推定される。しかし、樹齢の増加に伴って本数が急激に減少していること、稚樹層と上木層との階層構造の不連続性から、後継樹となる可能性は低いものと考えられる。

以上の林床での稚樹の調査結果から、実生による更新はきわめて困難であると推定される。そこで石狩海岸林において、実験的方法により実生更新の初期過程について、実験・検討を行った。

まず実生更新の最初の過程である堅果の落下量に関しては、シード・トラップ調査の結果から、1977年では海側で11.3個/m<sup>2</sup>、中央部で5.4個/m<sup>2</sup>の堅果が落下しており、1977年の結果をみる限り、実生更新のために十分な堅果が落下しているものと言える。

実生更新の次の過程である堅果の落下から稚樹の発生・生長の段階については、石狩海岸林の林床で播種試験を行った。以上の結果から、林床においてほとんどの堅果が小動物によって捕食されるものと考えられる。さらに播種1カ月後の観察では、無処理区・ササ刈り区の堅果の残存率に明らかな差が認められ、ササ刈り区での残存率が高い傾向があった。ミズナラ林の例でも、ササ型林床とササを欠如する林内歩道での発生した稚樹の本数に大きな差があることから、ササ類の存在と堅果の消失は、密接な関連をもっているものと考えられる。

石狩海岸林で堅果の捕食の可能性のある小型哺乳類として、エゾシマリス・エゾヤチネズミ・ミカドネズミ・カラフトアカネズミ・ヒメネズミが確認されており、捕獲個体数では秋期にエゾヤチネズミが非常に多かった<sup>22)</sup>。このエゾヤチネズミは草原性で、草食性とされているが厳密なものではなく、植物繊維雑草性が強いものの、種子や無脊椎動物もよく食い、北海道産ネズミ類のうちではもっとも雑食性が強いと言われている<sup>76)</sup>。また播種翌年にすべての堅果が消失した金網区では、地下からの侵入穴が観察されていることから、エゾヤチネズミによる捕食の可能性が大きい。このような林床での堅果の消失については、多くの調査・研究がなされている<sup>37,87,111)</sup>。捕食による林床での堅果の消失は、稚樹発生の前提としてまず十分な堅果が存在する必要がある点を考慮すると、きわめて重要な阻害要因と考えられる。

実生更新の次の段階として、捕食を免れた堅果の発芽と稚樹の発生・生長の過程について検討する。金網区のうち捕食を阻止しえた試験区では、播種した堅果の発芽率は45~89%で、試験区による差が大きい。発芽した稚樹のうち発生1年目に多くが枯死し、1年目の秋期に生き残った稚樹は、播種した堅果の28~69%であった。堅果の落下量と稚樹の発生率から、捕食がなかった場合に1年目の秋期に生ずる稚樹の本数を推定すると、1977年では海側でカシワが4.0本/m<sup>2</sup>、中央部でカシワ2.9本/m<sup>2</sup>、ミズナラ0.3本/m<sup>2</sup>、計3.2本/m<sup>2</sup>となる。今田<sup>25)</sup>がミズナラ用材造成のために必要な最低限の稚樹の発生密度をhaあたり10万本(10本/m<sup>2</sup>)としているとと比較すると、石狩海岸林で推定された稚樹の発生本数はやや少ないものとなっている。しかし、ミズナラ用材林の造林では高密度に仕立てる必要があることを考慮すると、更新不可能な本数ではないものと考えられる。

発生した稚樹の2年目以降の減少は少ないものの、伸長量は1年目の1/2以下と非常に小さく、着葉数も3枚程度と少なくなっている。この伸長量は苗圃での庇陰試験で寒冷紗を5枚かけた試験区(相対照度9%)とほぼ同様で、陽光量不足による生長の低下と考えられる。林床播種試験での4年間の観察では、2年目以降の本数の減少は少なく、今後の推移については即断できないが、生長がきわめて悪化していることは明らかで、今後後継樹となる可能性は小さいものと考えられる。

以上の結果から、カシワ林あるいはミズナラ林での実生による更新は困難であり、その要因として、まず第1に小動物による堅果の捕食の影響が重要である。さらに捕食を免れて林床で生き残って稚樹となっても、上層林冠とカシワ林あるいはミズナラ林の林床で優占している場合の多いササ類の下では、陽光量不足による生長の悪化のため、発生した稚樹は後継樹とはなりえないものと考えられる。

## V. 萌 芽 更 新

### V-1 目 的

前章で検討した実生更新は、樹木の基本的な更新様式であると言える。しかし樹木の繁殖様式は多様で、種子による繁殖すなわち有性生殖とともに、各種の無性生殖の能力をもっている。萌芽は無性生殖の一つとして山火再生林や伐採二次林、あるいは薪炭林施業における萌芽更新等で認められ、樹木の更新様式として重要なものとされている。この点に関しては、種子による更新様式とともに、萌芽による再生産様式が極相林の維持機構に関して何らかの役割をはたしているものと考えられている<sup>116)</sup>。

天然生海岸林においては株立ちしているものが多く観察され、これらは萌芽によるものと考えられる。また石狩海岸林では、今から25~30年前に萌芽により更新したことが明らかとなり、天然生海岸林の更新において、萌芽という更新様式がきわめて重要な役割を担っていることが推定された。そこで本章ではカシワを対象として、その萌芽能力の高さを裏づける体制

と、その天然生海岸林の更新における生態的意義について検討する。

## V-2 天然生海岸林の株立ちの実態

これまで北海道各地の天然生海岸林において、地上部では独立した樹幹をなしているが、落葉層を取除くと、それらの樹幹が1つの根株に由来しているものが多く観察された (Fig. 17)。このような例を、Photo. 4 および 5 に示す。Photo. 4 は典型的な株立ちの樹形を示している。Photo. 5 は地表部の落葉層を取除いたもので、1つの根株に由来していることは明らかである。この株立ちは天然生海岸林の構造上の特徴であり、これらの観察から治山用苗木の育成のために、多幹型苗木のせん定育苗法が試みられてもいる<sup>59)</sup>。しかし、天然生海岸林において株立ちが多いという実態とその生態的意義、とくに更新上の意義について言及されることはほとんどなかった。筆者はこの株立ちが萌芽によるものであり、天然生海岸林においてカンワが優占するとともに、海岸地域において群落を維持する上で、萌芽更新が重要な役割をはたしているものと考えてきた<sup>8,9,13)</sup>。

そこで海岸林の調査の際には、株立ちについても十分配慮して調査を行ってきた。調査方法は带状区法により、毎木調査の際に互いに接近している樹幹については、地表の落葉層を取除いて同一の根株に由来するものか、あるいは別の根株に由来するものかを確認した。株立ちの実態の調査を行ったのは、石狩・稚内・常呂・浜大樹の4カ所である (Fig. 29)。以上の4調査地での株立ちの実態を Table 16 に示す。表では、調査時に1つの根株から2本以上の樹幹が生じていることが確認されたもののみを株立ちとして扱った。

Table 16 でみるように、いずれの海岸林においても株立ちをしているものが非常に多く、

Table 16. Actual condition of trees having many trunks in the coastal forest

| Place       | Plot | Distance from the beach line (m) | <i>Q. dentata</i> | <i>A. mono</i> | <i>Q. mongolica</i><br>var. <i>grosseserrata</i> |
|-------------|------|----------------------------------|-------------------|----------------|--------------------------------------------------|
| Ishikari    | 1    | 200                              | 25.0              | —              | —                                                |
|             | 2    | 250                              | 53.2              | 0.0            | —                                                |
|             | 3    | 470                              | 0.0               | 20.5           | 10.8                                             |
| Wakasakanai | 1    | 600                              | —                 | 78.0           | 90.0                                             |
|             | 2    | 650                              | —                 | 39.0           | 21.0                                             |
| Tokoro      | 1    | 200                              | 54.0              | 74.0           | 67.0                                             |
|             | 2    | 210                              | 81.0              | 80.0           | 25.0                                             |
|             | 3    | 230                              | 60.0              | —              | 73.0                                             |
| Hamataiki   | 1    | 200                              | 58.0              | —              | —                                                |
|             | 2    | 300                              | 45.0              | —              | —                                                |
|             | 3    | 500                              | 72.0              | —              | —                                                |

Figures show the percentage of stumps having many trunks. 0.0 means that there is no stumps having many trunks and bar (—) indicates that none of its species exists in the plot.

カシワでは石狩海岸林の Plot 3 で株立ちが認められなかった他は、いずれの調査区とも株立ちが認められ、常呂では80%の根株が株立ちを示していた。ミズナラでも最低は石狩海岸林の Plot 3 の11%で、稚咲内の Plot 1 では90%に達している。しかし、汀線からの距離と株立ちの割合の間には明瞭な関係が認められない。しかし石狩では海岸林の中央部の Plot 3 でカシワの株立ちは認められず、内陸ほど株立ちの割合が減少する傾向がみられる。また稚咲内においても海側の Plot 1 に対して Plot 2 で少なくなっている。これは石狩に設定した調査区が、顕著な風衝樹形を呈する Plot 1 から、海岸林中央部の Plot 3 のように多くの樹種が混生し、比較的安定した林分まで広い範囲に設定した結果と考えられる。また稚咲内では、Plot 1 は著しい風衝樹形を示すが、Plot 2 は50 m しか離れていないものの、砂丘間の低地に位置し、大径木のミズナラとともにトドマツも混生し、相対的に安定しているためと理解できる。それに対して常呂・浜大樹では、汀線からの距離に関係なく株立ちの割合が高くなっている。これは両海岸林とも低い海岸段丘上という平坦な地形上に成立しているため、環境条件が同じように厳しい位置にあるため調査区間の差が小さいものと考えられる。

以上の結果から、天然生海岸林においては株立ちの割合が高いことが明らかとなった。さらに環境条件の厳しい立地ほど株立ちの割合が高く、内陸へと向かって林分が安定してくると株立ちの割合が低下する傾向が認められた。なお株立ちしている樹幹は萌芽によることは明らかであるが、単幹状であっても萌芽ではないとは言えない。すなわち、石狩海岸林での根株の形態の観察では、萌芽タイプの根株で1本の樹幹のみのものも多くみられた。またカシワでは、萌芽後単幹状となりやすいと言われている<sup>60)</sup>。そのため、萌芽の割合は株立ちの割合より一層高いものと言える。

## V-3 根株の芽の分布

### 1. 調査方法

「III-5 根株の形態」で述べたように、石狩海岸林においてカシワ・ミズナラの根株を掘り取って直接観察した。その際、カシワ・ミズナラの根株の表面に多数の突出した芽が観察された。Photo. 6 はカシワの根株で、点々と見える突起が本項で対象とする根株の芽である。

筆者はこの根株の芽が萌芽の原基ではないかと考え、まず根株の芽の分布とその数について観察を行った。観察の対象とした根株は、石狩海岸林に設定した3調査区 (Plot 1~Plot 3) から採取した。供試木はカシワ15本を主体として、カシワとの比較のために、ミズナラ1本、イタヤカエデ2本の根株も同時に採取して、観察を行った。

供試木は掘り取った後実験室に持ち帰り、各部形態を観察し、根株の芽の有無を確認した。根株の芽が存在するものについては、根株の芽が多く分布する位置を記録した後、芽の個数、大きさを計測した。

### 2. 調査結果

カシワの根株における芽の分布を Fig. 37, 38 に示す。図は根株の中心に鉛直方向の線光

源を想定し、根株の周囲を囲む円柱の内面に根株の芽あるいは水平根、根株のふくらみ、萌芽幹の発生位置等を投影したものである。根株の芽の単位としては、根株の表面から独立性をもっているものを1個として扱い、それらの側方あるいは頂部で分枝している芽については、二次的・副次的なものとして、個数の対象とはしなかった。

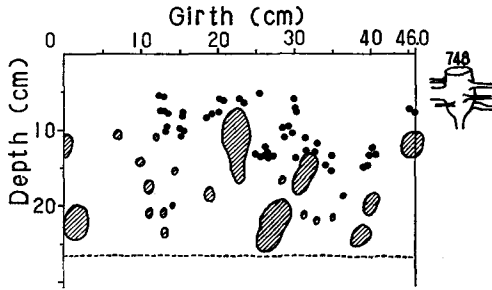


Fig. 37. Distribution of buds on a stump of seedling-type. ●: living buds, ○: dead buds, ⊗: horizontal root, .....: under edge of a stump.

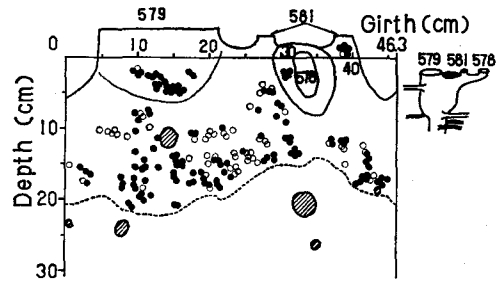


Fig. 38. Distribution of buds on a stump of sprout-type. For symbols, see Fig. 37.

Fig. 37 に示したのは、海岸林の中央部に位置する Plot 3 のカシワの根株で、根株のタイプは実生タイプである。根株の芽の数は49個で、地表下5~16 cmの間にやや集中的に分布している傾向がある。さらに太い水平根の下では少なく、深さ27 cm前後の根株のふくらみより下方では、芽の分布がまったく確認できなかった。

一方 Fig. 38 に示したのは、海岸林の海側林縁に位置する Plot 1 のカシワの根株で、顕著な萌芽タイプを示している。地上部では3本の樹幹があり、2本 (No. 578, 579) は樹齢25年と同齢で、残る1本 (No. 581) は樹齢4年ときわめて若くなっている。この根株の特徴として、枯れている芽の数の多いことがあげられるので、図では生きている芽を黒丸、枯れてしまった芽を白丸で示した。この根株では多くの芽が確認され、萌芽によって形成された樹幹の基部にも多数の芽が分布している。根株上の芽の数は、樹幹基部を除くと、生きている芽が99個、枯れてしまった芽が54個、計153個が確認された。根株の芽が分布する深さは4~21 cmで、さらに萌芽幹の基部では地上3 cmの位置にも複数の芽の存在が確認された。また芽の数が多いにもかかわらず、深さ20 cm前後の根株のふくらみより下方では、まったく確認できなかった。芽の分布は、深さ20 cmの範囲に広がっている傾向がある。この Fig. 38 に示した根株の特徴として、枯れてしまった芽の多いことがあげられる。それに対して現在の樹幹の基部の芽27個のうち、枯れてしまった芽は1個(4%)と少ないこと、また実生タイプの例 (Fig. 37) では、枯れてしまった芽を確認できなかったことから、根株の芽の活動と萌芽とは密接な関連があるのではないかと考えられる。

ミズナラの根株では、カシワと同様に根株の芽が観察されたが、その数は少ないものとなっている。またイタヤカエデでは、供試木が2本と少ないが、樹皮上に突出した芽は観察され

なかった。さらに樹皮を剥がしても、後に述べる木部の突起は確認できなかった。

Fig. 39 に、石狩海岸林で採取した根株の周囲長と芽の個数の関係を示す。図では生きている芽のみを示し、樹種とともに根株のタイプをも区分して示した。もっとも多いものでは 291 個の根株の芽が確認された。全体として周囲長が増すとともに、芽の数が増加している。また、実生タイプに比べて萌芽タイプの根株の方がより多くの芽をもつ傾向が認められる。樹種に関しては供試木の本数は少ないが、イタヤカエデではまったく認められず、ミズナラでは少なかった。

### 3. 内陸のカシワの根株の芽

以上で述べた根株の芽が海岸地域という厳しい条件に対応して、特異に発達したもの

ではないかと考え、内陸のカシワについても同様に根株の芽の観察を行った。調査地は苫小牧市柏原地区の苫小牧東部大規模工業基地内で、海岸線から約 7 km 内陸に位置し、標高 10 m 前後の低い丘陵地である。調査の対象とした林分は、牧草地と牧草放棄地にはさまれた幅約 15 m の耕地防風林で、カラマツ植林と天然生林からなっている。天然生林の部分は樹高 7 m、胸高直径 14 cm 程度のカシワが優占し、他にミズナラ・エゾヤマザクラ・イタヤカエデ・ハリギリ等を混ざる。なお供試木の根株の形態は、いずれも実生タイプを示し、胸高直径 18 cm のカシワの樹齢は 64 年であった。

調査方法はまず地上部について、樹高・胸高直径を測定した。根株の観察は、供試木の根株を掘り出してその形態を観察し、根株の芽の有無を確認した。根株の芽が確認されたものについては、芽の概略の位置を記録し、ついで根株の芽の個数、もっとも大きい芽の長さ、分布する深さの範囲を計測した。供試木はカシワ 19 本、ミズナラ 1 本である。

苫小牧での観察の結果、ミズナラ 1 本を含むすべての根株で、芽の存在が確認された。もっとも根株の芽の多かったのは 105 個、もっとも少ないのは 8 個とその幅は広く、平均 54.0 個となっている。胸高直径と根株の芽の数の関係をみると、相関は認められなかった。根株の芽の分布する深さについてみると、最大 25 cm と深いとともに、まれな例ではあるが、地表面から 3 cm 上でも樹皮上に突出した複数の芽が確認された。芽の長さは、最大 2.4 cm であった。

以上の結果から、根株の芽は海岸地域で特異に発達したものではなく、カシワ・ミズナラの本来の性質であり、さらに萌芽能力が高いとされているコナラ属のもつ特性ではないかと考

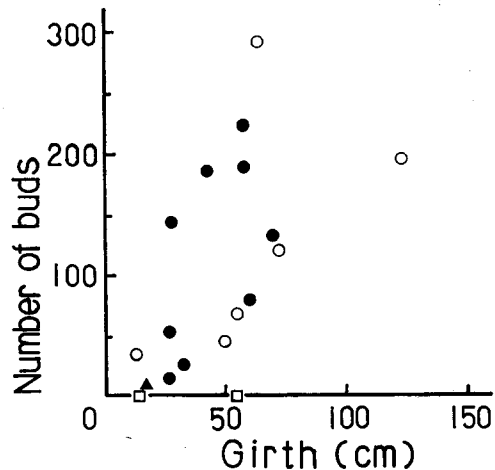


Fig. 39. Relationship between girth of a stump and number of buds on it. Circle indicates *Q. dentata*, triangle *Q. mongolica* var. *grosseserrata* and square *A. mono*. Blank and closed marks represent a stump of seedling- and sprout-types, respectively.

えられる。

#### V-4 根株の芽の形態と生長

##### 1. 外部形態

まず、石狩海岸林のカシワの根株から任意に採取した50個の根株の芽について、その直径と長さの関係を Fig. 40 に示す。なお直径については、その形態から基部での計測が困難なので、芽の全長の1/2の位置の芽鱗を含めた直径を計測した。

採取した50個の根株の芽のうち、明らかに開芽・伸長をはじめていたものが5個観察された [Fig. 41 (c)]。そこで Fig. 40 には、開芽・伸長をはじめていた芽を白丸、未開芽の芽を黒丸で示した。なお開芽・伸長をはじめていた芽については、根株の観察の際に見いだされたもので、とくにそのような芽を多く採取したため、実際の開芽・伸長をはじめていた芽の割合を示してはおらず、観察から本来の割合はきわめて低いものと言える。

Fig. 40 より、根株の芽の最大のものは長さ

28.9 mm、直径3.9 mmに達しており、その形態は Fig. 41 (c) に示すように、採取時にまだ伸長の途中であったものと考えられる。

開芽をしていない芽の長さは最大13.3 mmで、平均7.4 mm、平均直径4.9 mmとなっている。開芽・伸長をはじめていた芽を除いて、直径と長さの關係に注目すると相関が認められるものの、相関係数は小さな値となっている ( $r=0.47$ )。また直径と長さの平均値の変動係数に注目すると、それぞれ25%、45%であり、直径の変動係数が長さの1/2と小さく、長さの分布幅に対して直径の分布の幅が狭いことがわかる。

つぎに根株の芽の外部形態を Fig. 41 に示す。Fig. 41 (a) は典型的な根株の芽の形態を示し、その外部形態から基部・中央部・頂部の3つの部分に分けられる。まず芽の基部には黒色の鱗片が不規則に散見される。その縁辺は原形を留めておらず、容易に剥がれ落ちてしまい、ほとんど存在していない場合も多い。また基部の表面には、横方向の細い縞模様がみられる。

芽の中央部には、黒褐色の芽鱗が5列ラセンに配列している。これらは完全な芽鱗の形態を示しているが、やや容易に剥がれる。これら5列の芽鱗のすき間には、基部と同様に細い縞模様がみられる。この縞模様はその配列から、芽鱗痕と考えられる。

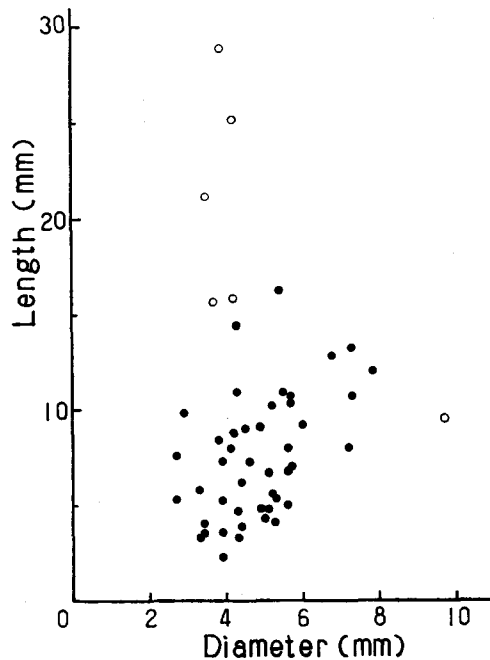


Fig. 40. Relationship between diameter and length of buds on a stump. Diameter was measured at a half portion of total length. Blank circles show sprouting or elongating buds and closed circles un-sprouting buds.

芽の中央部から頂部に向かうにつれて、5列の芽鱗の間隔は狭くなり、頂部は茶褐色の芽鱗に密に覆われている。また頂部の芽鱗は、中央部以下でのように容易に剥がれることはない。

以上の外部形態を記載したのは、典型的な根株の芽についてであった。芽の長さが短くなるとともに、基部の芽鱗の散生部がなくなり、さらに短いものでは頂部の芽鱗に密に覆われた部分のみが半球形を呈し、樹皮上に突出するという形態を示している。すなわち、全体が相似的に短くなるのではなく、芽の長さが短くなるとともに、基部から中央部、さらに頂部に向かってより下方の部分が欠如する、あるいは樹皮に埋没するという形態を示している。

Fig. 41 (b) では、芽の先端部で2つに分枝しているのが観察される。外観からこれらの分枝部も典型的な根株の芽と同様な形態を示している。

また Fig. 41 (c) に示した根株の芽は、採取時に開芽・伸長をしていたものである。芽を採取したのは伐採5日後で、伐採が根株の芽の開芽・伸長を促進させたのか、あるいは伐採と無関係であったのかは不明である。頂部はゆるく芽鱗すなわち托葉に覆われ、まだ伸長途中と思われる。伸長部の主軸には毛が密生し、全体が淡緑色である。この頂部の芽鱗をはがすと、鱗片葉あるいは普通葉の原基と思われるものが観察される。伸長部以下では芽鱗痕が認められ、典型的な根株の芽が伸長したことは明らかである。このほか芽の先端が鋭頭となり、開芽はしていないものの伸長をはじめているものもみられた。

## 2. 内部構造

まず根株の芽の縦断面のスケッチを Fig. 42 に示す。縦断面では、根株の芽の外側に芽鱗痕による波状の凹凸がみられる。表面には白色の明瞭な層が基部から頂部にかけて認められるが、頂部ではこの層は不明瞭となり、

もっとも頂部ではまったく区別できなくなる。頂部は外観では茶褐色の芽鱗に密に覆われているが、その内部にはより小形で厚く、淡緑色の芽鱗が多数みられる。髄は芽の内部の大きな部分を占め、基部から頂部に向かって延びているが、頂部にゆくにつれて髄と他の組織との分化

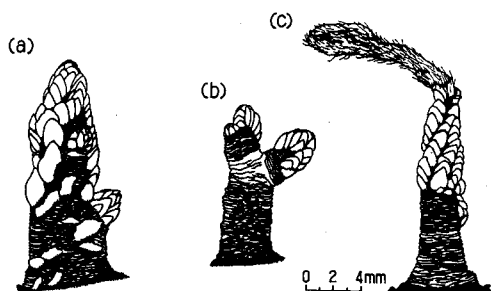


Fig. 41. Form of buds on a stump. (a) a typical bud, (b) a branching bud, (c) an elongating bud.

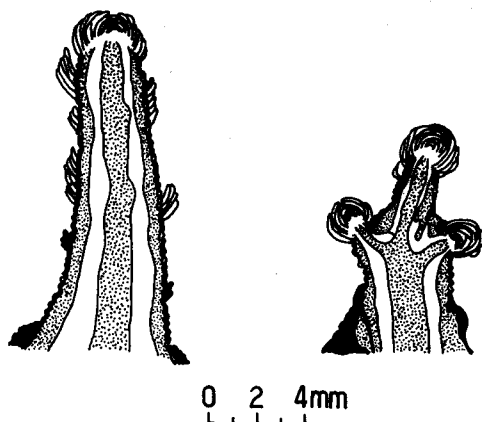


Fig. 42. Internal structure of a bud on a stump.

は不明瞭となる。

さらに根株の芽の頂端部の構造について、パラフィン切片の観察に基づいて述べる。根株の芽の頂部および頂端部の縦断切片を Photo. 7, 8 に示す。頂部の構造は、基本的には冬芽と同様である。中央部には頂端分裂組織が認められ、その周囲を葉原基が取り囲んでいる。カシワの冬芽の観察では、翌年に展開する普通葉の原基は冬芽内にすべて形成されており、冬芽内の普通葉の原基は、主脈を中心として葉の表面を内側にたたまれており、鋸歯も発達し、普通葉の形態を示しているため、その確認は比較的容易である。しかし根株の芽の葉原基は、いずれも芽鱗と同様な形態を示していた (Photo. 8)。観察に用いた根株の芽は6月初旬に採取したもので、この時期にはカシワの冬芽はほぼ開芽している。開芽期においても普通葉の原基が確認できないことから、根株の芽では普通葉が形成されていないものと考えられる。Fig. 41 (c) に示した開芽・伸長をはじめていた芽の観察では、堅果の発芽の際の上胚軸の発達の場合と同様に、普通葉を形成しながら伸長していることが観察されることから、根株の芽では普通葉が形成されていないことが推定される。

つぎに Fig. 41 で認められる側方の突起あるいは分枝について検討する。頂部の芽鱗を剥がしてゆくと、芽鱗の間に小さな芽が観察される。コナラ属の冬芽においては、托葉起源とされる芽鱗が頂部にかうとともに2枚対になり、その対になった芽鱗の間に挿入される形で、鱗片葉さらには普通葉が形成され<sup>46,71)</sup>、その葉腋に腋芽を生ずる。この側方の突起の着生部位を観察すると、芽鱗列の間隙にみられ、本来は芽鱗の間に形成されたものと考えられる。

さらに地上部の1年生シュートの基部には芽鱗痕があり、この部分は冬芽内では芽鱗のみをつけ、開芽後も節間生長をほとんどしていない。この芽鱗痕の部位に小さい芽が認められることがあり、これらは開芽することなく潜伏芽となる。後に検討するように、根株の芽は節間生長を行わず、芽鱗の形成に伴ってわずかに伸長していることから、根株の芽の側方の芽は、このシュートの芽鱗痕に認められる芽と基本的に同じものと考えることができる。

以上のことから、根株の芽の側方の突起あるいは分枝は腋芽に由来し、腋芽自体が発達するとともに、主軸の生長により芽鱗列の間が開き、さらにこれら芽鱗が剝離することによって表面から突出するようになったものと考えられる。

### 3. 根株の芽の生長

根株の芽の頂端部には、前述したように頂端分裂組織が存在し、頂端部のパラフィン切片の観察では細胞分裂が確認され、葉原基を形成していることは明らかである。また頂部では組織が未分化であるが、中央部以下では木部・髓が明瞭に分化している。さらに頂部から基部にかけての芽鱗の形態の変化に注目すると、頂端部では小形で厚く、淡緑色であるが、基部に向かうとともに茶褐色・褐色となり、さらに基部では黒色で原形を留めないものになっている。以上の観察から、毎年一定程度の芽鱗を形成しながら、伸長生長をしているものと考えられる。

しかし、縦断面においては不連続な部分を明瞭に認めることができず、また外部形態でも芽鱗痕が密に連続しており、不連続な部位を認めることは困難である。このことから、根株の芽が伸長生長をしているとしても、その伸長生長は一般のシュートのそれとは著しく異なっているものと言える。すなわち短枝のような場合を除くと、一般的なシュートは節間生長をするが、根株の芽での大きな節間生長はまれにしか認められない。カシワのシュートの伸長生長についてみると、その伸長生長量の大半を節間生長が占めているが、節間生長をしているのは鱗片葉あるいは普通葉を形成している部位に限定され、基部の芽鱗のみを形成している部位はほとんど伸長生長をしておらず、シュートの基部に芽鱗痕として残っている。節間生長をするシュートにおいては、芽鱗痕の部位の長さをほとんど無視しうるが、節間生長をほとんどしていない根株の芽においては、相対的にきわめて重要な伸長量であると言える。すなわち根株の芽においては、毎年芽鱗を形成しているものと考えられるが、頂端部での新たな芽鱗の形成のためにはそれを保障する空間が必要となる。根株の芽の伸長生長は、この芽鱗の形成に必然的に伴う伸長生長であると推定される。

根株の芽の伸長生長量については、後述するように年輪が形成されず、伸長方向に連続的で、明確に1年分を区切ることができないことから、今回の観察では直接明らかにすることはできなかった。そこで根株の芽の伸長量を間接的に求めると、冬芽内での芽鱗の着生部位の長さ2~4 mm程度と推定される。またこれらの芽が腋芽起源とすれば、根株の中心から根株の芽の先端までの長さの生長に要した年数は、樹齢と一致することから、年間の伸長量を求めると、ほぼ1~3 mm程度と推定される。このように推定された値から、根株の芽の年間の伸長量はきわめてわずかであると言える。

つぎに根株の芽の肥大生長について検討する。根株の芽の横断面のパラフィン切片をPhoto. 9に示す。Photo. 9に示した部位は根株の芽の中央部で、数年の生長を経ているものと考えられる。しかしPhoto. 9から明らかなように、年輪を認めることができない。詳細に観察すると、維管束はそれぞれ離れ、維管束間形成層の存在を確認できない。維管束間形成層が発達せず、その結果として二次木部が形成されず、年輪を認めることができないものと考えられる。

根株の芽を採取する際に、樹皮と芽が一体となって木部から剥がれることが多い。この場合、根株の芽の直下の木部にとがった突起がみられる。この木部の突起は、根株の芽と密接に関連しているものと考えられるが、表面は滑らかで先端がとがっており、採取時に切断された形跡は認められない。以上のことから、この木部の突起は根株の芽の内部には達しておらず、逆に根株の芽が二次木部を形成していないことを裏づけている。

以上の検討から、根株の芽においては二次木部が形成されず、肥大生長をほとんど行っていないものと考えられる。

#### 4. 根株の芽の植物形態学上の位置

以上の観察の結果から、根株の芽の特徴として以下の点があげられる。i) 茎的器官に葉的器官がラセン状に着生している。ii) 葉的器官は芽鱗のみで、普通葉の原基は認められない。iii) 芽鱗の形態・配列、内部構造等から、1年間に形成されたものではなく、数年を経ている。iv) 二次木部が形成されず、ほとんど肥大生長をしていない。v) 芽鱗を形成することに伴って、わずかずつであるが伸長生長をしている。vi) 新たな芽、すなわち腋芽を側生し、芽の数を増加させており、それらも i)~v) と同様な構造をもっている。

以上の特徴から、この根株の芽は、植物形態学的にはシュート (shoot) と考えられる。しかし一般的なシュートとは異なり、きわめて抑制されたシュートであると言える。すなわち根株の芽では、開芽こそしないが毎年芽鱗を形成し、わずかずつ伸長生長を続けているとともに、さらに腋芽を発達させている。これらの腋芽も主軸と同様に、わずかずつ伸長して分枝する。しかしその伸長量が非常に小さいため、根株の肥大生長に伴って、分枝部が樹皮中に埋没し、結果として分枝した頂部のみが樹皮上に露出することとなり、芽の数の増加となっている。これらの根株の芽は「潜伏芽」(dormant bud, latent bud, suppressed bud or inhibited bud) であると考えられる。

潜伏芽の定義について原<sup>14)</sup>は、「生長しない腋芽は休眠芽である。休眠芽は生長することなく休眠のまま終わってしまうことも多い。休眠芽が、茎の形成層の活動によって、植物体の中に埋めこまれてしまう場合も多く、このような芽は潜伏芽 (latent bud) といわれる。潜伏芽は長いあいだ生きていて、何んらかの機会に、たとえば樹木の上部が折れてしまったときなど、にわかに活動を開始して枝になることがある。」としている。四手井・斎藤<sup>9)</sup>も同様に定義している。以上の定義からは、潜伏芽は休眠芽であり生長することではなく、その結果として植物体あるいは木質部に埋まっているものと理解できる。しかし石狩海岸林で観察された根株の芽では、木質部に埋まることなく樹皮から突出しており、また毎年芽鱗を形成し、場合によっては腋芽を形成していることが明らかになり、生長を休んでいる芽すなわち休眠芽という定義とは明らかに異なる。

一方上記の定義とは異なる定義として、the Society of American Foresters の定義がある<sup>4)</sup>。それによると潜伏芽 (dormant bud) は “A bud connected to the pith but which remains undeveloped beneath the bark, and continues to grow throughout the life of the stem. Such buds break through the bark when stimulated as by fire, or when the stem above them is removed.” とされている。また WILSON<sup>115)</sup> は、red maple (*Acer rubrum* L.) でカシワと同様な根株の芽の観察を行っており、これらを “inhibited bud” と呼んでいる。さらに ZIMMERMAN and BROWN<sup>121)</sup> によると、“suppressed bud” は樹皮に埋まっており、萌芽枝 (epicormic branch) を形成するものとしているが、上記の the Society of American Foresters の定義と比較すると、その由来として腋芽だけでなく、不定芽 (adventitious bud)

に由来するものをも含んでおり、その起源においてより広い範囲を包含していると言える。

石狩海岸林のカシワ・ミズナラの根株で観察された芽は、the Society of American Foresters の定義する潜伏芽であると考えた。なお原<sup>15)</sup>は、最近のテキストで腋芽に由来し、生長していること、樹皮より少し内側に潜伏・待機しているものとしており、より定義として適切なものと言える。

#### V-5 子葉の腋芽について

前項では根株の芽は潜伏芽であると結論づけたが、潜伏芽の定義のように腋芽に由来するものとするれば、地表下 20 cm 程度の深い位置にもみられることから、このような地表下に腋芽があったことになる。このような低い位置の腋芽として、カシワ・ミズナラを含むコナラ属の発芽における地下子葉性と密接な関連をもっていると考えられるので、本項では子葉の腋芽等の基部の芽について検討する。材料は、カシワ・ミズナラの堅果および実験室での発芽個体、苗圃での 1~4 年生稚樹を用いた。観察は、実体顕微鏡とさらにパラフィン切片を作成して、光学顕微鏡で行った。それに加えて苗圃での稚樹の切断試験を行って、これらの子葉の腋芽が萌芽枝を形成することを確認した。

##### 1. 堅果の構造と発芽

コナラ属 (*Quercus*) の特徴の一つとして、発芽において子葉が地上で展開することなく、地中にとどまるという地下子葉性 (hypogeous) を示すことがあげられる。日本に分布するブナ科 (Fagaceae) のうち、ブナ属 (*Fagus*) のみが地上で子葉を展開するという地上子葉性 (epigeous) をもち、他の属はいずれも地下子葉性を示している。岡本<sup>70)</sup>は、ブナ科の実生の分類学的検討を行い、実生の形態を考えるにあたり注目すべき形質として、この地下子葉性か地上子葉性かという点をあげている。すなわちコナラ属の堅果では胚乳が退化し、そのほとんどを子葉が占めている。この性質はブナ科全体の特徴であるが、地上子葉性のブナ属では子葉が複雑にたたみこまれ、発芽後展開するが、コナラ属では、非常に厚い 2 枚の半球形の子葉からなっている。

コナラ属の堅果の構造は、その大半を 2 枚の子葉が占め、頂部すなわち花柱のある端には、2 枚の子葉にはさまれて幼根・胚軸・上胚軸が位置している。そのうち幼根は頂部向きに、上胚軸は中央部をむいている。これら胚の主要部である幼根・胚軸・上胚軸は、子葉の葉柄によって子葉と接続している。発芽に際しては、幼根がのびるとともに、子葉の葉柄も伸長して、上胚軸を果実の外におしだす。カシワ・ミズナラを含むコナラ亜属の堅果は休眠性がほとんどなく、落下後短期間のうちに発根する<sup>20)</sup>。果実の成熟期から発芽期にかけての上胚軸の構造の変化、とくに子葉の腋芽の発達について観察した。

まず Photo. 10 に、発根前の成熟した堅果の上胚軸の縦断切片を示す。子葉の葉柄にはさまれて、上胚軸のもり上がりとともに、葉的器官が認められる。この葉的器官は第 1 葉の托葉と思われる。上胚軸の基部の左右に、濃く染色されている部位があり、腋芽の発生部位に変化

がみられるが、腋芽としての分化はまだ認められない。

一方 Photo. 11 に示したのは、のびはじめた上胚軸の基部の横断切片である。外側を取り囲む葉柄の中に、丸い上胚軸が位置している。上胚軸の左右に子葉の腋芽を明瞭に認めることができ、写真から芽鱗が分化していることがわかる。

以上のように、成熟した堅果では子葉の腋芽の発達は不十分であるが、上胚軸の伸長とともに、急速に発達するものと言える。

## 2. 子葉の腋芽の数の増加

以上の発芽過程を経て当年生稚樹が発生し、1年生稚樹における芽すなわち腋芽は、Fig. 43 のように配列している。もっとも下部の芽は対になった子葉の腋芽で、子葉の葉柄に覆われて偏平となっており、外部からその存在を確認することはできない。この子葉の腋芽と  $90^\circ$  ずれた位置に一对の鱗片葉 (第1葉) とその腋芽がある。さらに第1葉と  $90^\circ$  ずれて第2葉が形成される。この第2葉も鱗片葉であるが互生で、これより上部の葉

はコナラ属の葉序である 2/5 のラセン配列を示している。第2葉以上の葉のうち、下部では鱗片葉が続くが、中央以上では普通葉となり、頂部には頂芽と輪生状の腋芽が形成される。このようにカシワ・ミズナラの1年生稚樹では、子葉・鱗片葉・普通葉が基部から頂部に向かって配列し、それぞれ腋芽を形成している。これらの腋芽のうち、普通葉の腋芽は頂芽と同様に大きく発達するが、子葉および鱗片葉の腋芽は小さい状態にとどまっている。

2年目の開芽においては、頂芽とともに輪生状の腋芽のうち数個がシュートを形成するが、下方の腋芽は開芽することはない。しかし主軸を切断した場合や、頂部の芽が枯死した場合には、普通の状態では開芽しない基部の芽も開芽・伸長し、新たなシュートを形成することから、これらの基部の芽も開芽能力をもっており、潜伏芽であることは明らかである。

苗圃での観察では、稚樹の基部の芽がその数を増加させていることが確認されたので、以下では稚樹の基部の芽の大きさとその数の変化について検討する。供試木は北海道大学農学部附属演習林札幌実験苗畑の稚樹である。

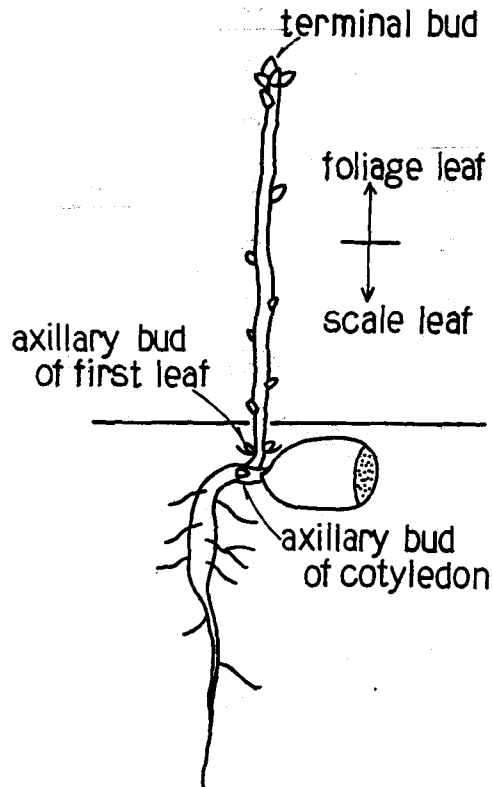


Fig. 43. Distribution of buds on a one-year-old seedling of *Q. dentata*. An axillary bud of cotyledon is opposite, and not observed as covered with petiole of cotyledon.

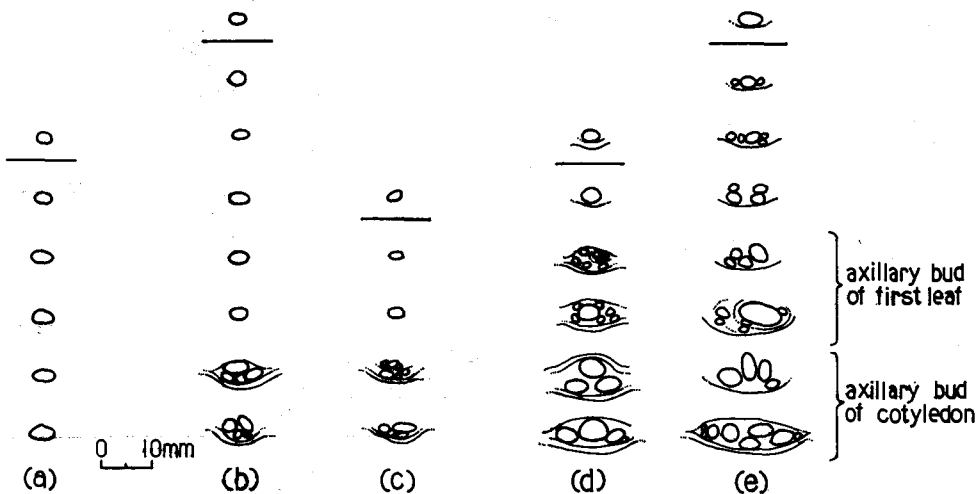


Fig. 44. Changes of size and number of buds on the base of seedlings. Interval of each bud is shown at random.  
(a) one-year-old seedling, (b) (c) two-year-old seedlings, (d) (e) three-year-old seedlings.

Fig. 44 に、1年生・2年生・3年生のカシワ稚樹における芽の大きさとその数の変化を示す。なお、本項では発芽後最初に形成された腋芽が、その数を増加させる過程を問題としているので、最初に形成された腋芽と、それらの分枝によって二次的に形成された芽を区別する必要がある。そこで最初に形成された腋芽とその分枝による一群の芽を「芽域」と表現し、その「芽域」を構成している個々の芽を「芽」と呼ぶこととする。そのため以下で検討するように、1年生稚樹では1つの「芽域」が1つの「芽」からなるのに対して、2年生以上の稚樹では1つの「芽域」が複数の「芽」によって構成されていると言える。Fig. 44 では、芽域の縦方向の配列が1本の稚樹を示し、上下の間隔は比較が容易なように任意に示したが、大きさ・形は実際の大きさ・形を表現している。芽域の配列は、最下段の2つが子葉の腋芽を、その上の2つの芽域が対をなす第1葉の腋芽を示し、下から5番目より上は2/5のラセン配列をしている第2葉以上の腋芽を示している。実際には基部から頂部にかけて多数の腋芽があるが(Fig. 43), 本項では地表下にある基部の芽域での芽の数の増加を問題としていること、また上部の芽の数は増加していないことが確認されていることから、上部の芽域については省略した。さらに Fig. 44 には地表面の位置も示した。

まず1年生稚樹では、各芽域はそれぞれ1個の芽から構成されている。

2年生稚樹では、2本の稚樹とも最下段の子葉の腋芽の芽域で芽の数が増加しており、1つの芽域で最大6個の芽が認められる。

さらに3年生稚樹では、2年生稚樹と比較して、より上部の芽域においても芽の数が増加している。すなわち Fig. 44 に示した例では、(d)は対をなす第1葉の腋芽、(e)は第4葉の腋芽で芽の数が増加している。1つの芽域あたりの芽の数の最大は8個となっている。

各芽域での芽の数に注目すると、3年生稚樹においても(d)では、子葉の腋芽の芽域はそれぞれ3, 4個の芽からなり、2年生稚樹での4~6個よりも少ない。しかし、芽域自体の大きさは、明らかに3年生稚樹の方が大きくなっている。この各芽域の芽の数と樹齢との間の一見不明瞭な関係は、芽の数の増加機構と密接な関係をもっているものと考えられる。

そこで、Fig. 44 で明らかになった芽の数の増加の機構について検討する。稚樹の地表下の芽の観察の際に、芽鱗が剥離しかけている芽がみられ、それらの芽では芽鱗の内側に小さな芽が認められる。根株の芽では、表面に芽鱗痕がみられた(Fig. 41)が、苗圃の稚樹では樹齢が若いとともに、主軸の肥大生長量が大きいため、芽が樹皮上に突出することではなく、根株の芽のような芽鱗痕は認められなかった。しかし場合によっては、芽域の周囲に楕円形の芽鱗痕の輪がみられ、その中央部に比較的大きな芽と側方に複数の小さな芽の分布が認められる。以上の観察から、各芽域における芽の数の増加は、新たな腋芽の発生によるものと考えられる。これらの腋芽は、主軸が開芽せず芽鱗を数年間つけているため、芽鱗に覆われており、外観からは認められない。しかし芽鱗の着生部には離層が形成され、芽鱗が剥離しやすい状態となっており、何らかの原因で外側の芽鱗が剥離した場合には、その内側に形成されていた腋芽が現れ、結果として芽の数の増加となる。以上のことから、外観から判断する限り、樹齢と芽の数の関係が不明瞭となることは明らかである。

また供試木が少ないため即断することはできないが、地表面の位置と芽の数の増加との間に一定の傾向が認められた。すなわちもっとも多くの芽域で芽の数が増加している3年生稚樹に注目すると、芽の数が増加している芽域は、その発生上の位置は異なるが、いずれも地表下に位置し、地上に出ている部分では、1芽域は1芽からなっている。このわずかな例から、より下方の芽域ほど芽の数の増加が顕著であるとともに、地表下という条件と芽の数の増加とが密接に関係していることが推定される。この点については、石狩海岸林での根株の芽の観察では、地表面上ではきわめてまれにしか根株の芽を確認できないことから言える。

### 3. 稚樹の切断試験

本項では、稚樹の基部の複数の芽が潜伏芽として生きており、さらに萌芽の原基であることを明らかにするために、稚樹の切断試験を行った。材料は、北海道大学構内の実験苗畑の4年生のカシワ稚樹を用いた。1981年5月23日に、稚樹の地際を剪定バサミで切断した。まず切断時にカシワ3個体を掘り取って、芽の数と内部構造を観察した。切断後、萌芽枝が十分に発生するまでの間、定期的に切断した根株を掘り取り、芽の状態、萌芽枝の発生部位とその変化を観察した。以上の観察に基づいて、萌芽枝の発生部位とその機構について検討する。

まず切断時の基部の芽の内部では、頂端部は瑞々しく、生長をしていることは明らかであるが、普通葉とみなせる葉原基は確認できなかった。切断2週間後の6月6日の観察では、子葉の腋芽等の基部の芽はふくらみはじめ、色も淡緑色に変化していた。さらに6月20日には開芽しており、普通葉を展開するまでにシュートが発達していた。

観察の結果、切断により新たなシュートを形成した部位は、子葉の腋芽等の基部の芽であることが確認された。しかし、前項でみたように稚樹の観察では芽の数を増加させており、多くの芽が認められたものの、新たにシュートを形成したのは1つの芽域で1~2本と少なかった。生長を停止した10月の段階では、稚樹1本あたりの萌芽枝数は最大で5本と少なく、多くの芽のうちわずかししか萌芽枝を形成しなかった。

なお、比較として子葉の腋芽を含めた地上部を切断したものでは、いずれも萌芽枝を発生しなかった。また未萌芽の個体の多くは、切断時にすべての腋芽の下方で切断したものであった。

以上の観察から、子葉の腋芽等の基部の芽は、地上部を切断されることによって萌芽枝を発生することが確認され、萌芽の原基であることが明らかとなった。

#### V-6 検 討

各地の天然生海岸林の調査から、株立ちの割合が非常に高いことが明らかとなり、天然生海岸林の更新において、カシワのもつ高い萌芽能力が重要な役割をはたしているものと考えられた。そこで、萌芽能力の高さを裏づける体制について検討する。

まず石狩海岸林でカシワ・ミズナラの根株に、多数の芽がみられた。その数はもっとも多いもので291個に達し、地上部ではまれであるが、地表下20 cm付近までも分布していた。さらに内陸のカシワにも同様な根株の芽が観察され、これらの根株の芽がカシワ・ミズナラの本来の性質であるとともに、高い萌芽能力と密接に関連しているものと考えられた。

この根株の芽の形態は、頂部は芽鱗に密に覆われているが、中央部では5列のラセン状に配列するようになり、基部では黒色で原形をとどめない芽鱗がわずかにみられるのみで、表面の大半は芽鱗痕に覆われている (Fig. 41)。これは頂部で形成された芽鱗が伸長生長に伴って、相対的に基部に移動するとともに、剝離する過程を示している。頂部には、冬芽と同様に頂端分裂組織が存在し、葉原基を形成していることは明らかであるが、普通葉の原基は確認できず、いずれも芽鱗の形態を示している。さらに腋芽を形成して、分枝していることが認められ、その結果、多数の芽が存在しているものと考えられる。

これらの根株の芽の芽鱗の形態・配列、内部構造から、生長していることは明らかであるが、年間の伸長量は数 mm ときわめてわずかで、その生長は節間生長によるものではなく、芽鱗の形成に必然的に伴うものである。一方肥大生長については、根株の芽の横断面の観察から、維管束間形成層が発達せず、結果として年輪を認めることができず、肥大生長をほとんどしていないものと考えられる。

以上の特徴から、これらの根株の芽は植物形態学的にはシュートと考えられるが、一般的なシュートとは異なり、きわめて生長を抑制されているシュートであると言える。さらにシュートの分類上は、潜伏芽 (latent bud) であると考えられる。潜伏芽は腋芽に由来するとされているが、地表下20 cm と深い位置にも分布している点は、稚樹の基部の芽である子葉等の腋芽の観察から明らかとなった。

すなわちカシワ・ミズナラ等のコナラ属は、発芽様式として地下子葉性を示し、その結果として子葉の腋芽の発生部位は浅い地中に位置し、年数の経過とともに落葉の堆積・土壌化により、地中に位置することとなる。さらに注目すべき点として、これらの子葉の腋芽等の基部の芽が、地中でさかんに分枝し、その数を増加させていることが明らかとなった (Fig. 44)。

以上の根株の芽、稚樹の子葉の腋芽等の観察から、カシワは地下子葉性により低い位置に腋芽を形成し、さらにこれらの腋芽はさかんに分枝してその数を増加させながら、わずかずつ伸長生長を続け、地中という相対的に緩和された条件下で、樹皮上に多数の芽を形成している。

成木での切断 (伐採) 試験は行えなかったが、根株の芽が子葉の腋芽などの基部の芽に由来すること、これらの稚樹の芽は切断試験により新たなシュートを形成することから、根株の芽は萌芽の原基であると考えられる。

以上の検討から、カシワ・ミズナラは、根株に多数の潜伏芽を形成するという体制をもち、伐採あるいは枯損に対して、すみやかにかつ確実に萌芽枝を形成しうる能力をそなえ、このような体制が、カシワ・ミズナラの萌芽能力の高さを示しているものと考えられる。

## VI. 総 合 考 察

総合考察においては、北海道各地での天然生海岸林の調査・観察に基づいて、その特徴を全体として把握するとともに、石狩海岸林の占める位置について検討する。石狩海岸林での調査、さらにカシワのもつ実生と萌芽という2つの更新様式に関する調査・観察の結果に基づいて、石狩海岸林の空間的・時間的構造を明らかにするとともに、それを担っている2つの更新様式を検討することにより、石狩海岸林、さらにはカシワあるいはミズナラを主体とする天然生海岸林の更新の特徴について考察する。

### VI-1 北海道の天然生海岸林の特徴

筆者のこれまでの観察を基に作成した北海道の天然生海岸林の地域区分を Fig. 45 に示す。海岸林の地域区分の指標として、海側林縁での優占種を用い、カシワタイプ・ミズナラタイプ・ミヤマハンノキタイプ・イタヤカエデタイプの4地域に区分した。

以上の4タイプの分布をみると、カシワタイプは天塩川以南の日本海沿岸、十勝地方以西の太平洋沿岸および両地域とは不連続にサロマ湖から斜里にかけてのオホーツク海沿岸に広く分布している。ミズナラタイプは天塩川以北の日本海沿岸からオホーツク海沿岸北部にかけてと十勝地方以东の道東地方に分布している。ミヤマハンノキタイプは、道東地方の太平洋沿岸の厚岸から浜中にかけてみられ、またイタヤカエデタイプは、知床半島部に認められる。

以上の4タイプのうち、北海道においてはカシワタイプとミズナラタイプが大きな割合を占めている。さらにカシワタイプとミズナラタイプは、立地の上では大きな差がなく、いずれも砂丘上あるいは低く平坦な海岸段丘上に典型的に発達し、マクロな緯度の違いのよう

な地理的条件に対応する分布分けであり、さらに両種がともにコナラ属で近縁であることを考えると、きわめて興味深いものと言える。

他の2タイプのうちミヤマハンノキタイプは、道東地方の海霧地帯に特異に発達しており<sup>103,104)</sup>、ミヤマハンノキという亜高山性あるいは亜寒帯性樹種が海側林縁で優占しており、著しい風衝樹形を示すミヤマハンノキ林からミズナラ林、ダケカンバ林さらに内陸よりの部分では針広混生林に変化し、明瞭な帯状構造を示している。ミヤマハンノキタイプは、標高差の大きい海岸段上の縁から段丘上に発達し、夏期の海霧による低温と密接に結びついているものと考えられる。

一方イタヤカエデタイプは、Fig. 45では知床半島部のみに認めたが、この地域に限定されず、カシワタイプの地域に属する道南地方の貝取淵、須築等でもみられ、各地に群落を形成している<sup>99)</sup>。海岸地域でのイタヤカエデ純林については、風衝地の森林とも考えられている<sup>34)</sup>が、必ずしも風衝樹形を呈していない場合もあり、急な海岸段丘斜面や海食崖等の不安定な斜面という立地の地形的要因と密接に関連しているものと考えられる。

以上4タイプのうち、カシワとミズナラは近縁であること、海岸地域の条件として相対的に安定している砂丘あるいは低く平坦な海岸段丘上に成立し、塩風の影響を強く受けて成立していることを考えると、北海道の天然生海岸林は、基本的にカシワタイプとミズナラタイプに区分されるものと考えられる。この点は、OHBA et al.<sup>68)</sup>が北海道の砂丘林を、カシワ林とモンゴリナラ林に区分していることと、モンゴリナラかその変種であるミズナラかの分類学上の問題を別にすれば、基本的には同じ結論となっている。

なお、Fig. 45でみるように北海道北部では、カシワの存在を確認できなかった。カシ

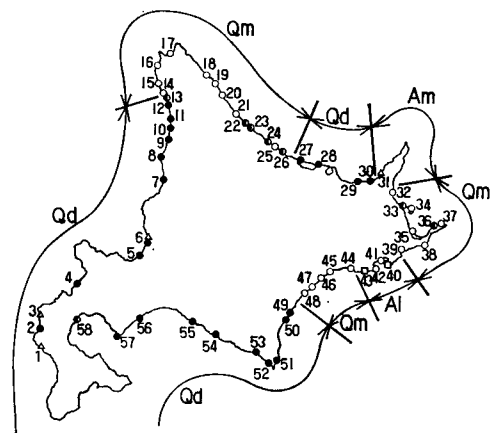


Fig. 45. Regional division of the coastal forests in Hokkaido. According to the dominant species at the coastal edge, they are divided into four types, *Q. dentata*-type (Qd), *Q. mongolica* var. *grosseserrata*-type (Qm), *Alnus maximowiczii*-type (Al) and *A. mono*-type (Am). Dominant species in each plot is as follows. ●: *Q. dentata*, ○: *Q. mongolica* var. *grosseserrata* mixed with *Q. dentata*, ○: *Q. mongolica* var. *grosseserrata* only, □: *A. maximowiczii*, △: *A. mono*. Location: 1. Kaitorima, 2. Futoro, 3. Sukki, 4. Minatomachi, 5. Ishikari, 6. Shiratsukari, 7. Sandomari, 8. Tomamae, 9. Ariake, 10. Kyowa, 11. Kanaura, 12. Saragishi, 13. Teshio, 14. Hamasato, 15. Wakasakanai, 16. Bakkai, 17. Mekuma, 18. Ontokitai, 19. Mobutausu, 20. Esashi, 21. Otoshibe, 22. Otoineppu, 23. Sawaki, 24. Saruru, 25. Tomioka, 26. Kawamukai, 27. Sanrihama, 28. Tokoro, 29. Yanbetsu, 30. Shari, 31. Onnebetsu, 32. Kunbetsu, 33. Chashikotsu, 34. Nokke, 35. Hashirikotan, 36. Nokkamappu, 37. Tosamporo, 38. Ochiishi, 39. Hamanaka, 40. Chinbe, 41. Aikappu, 42. Shireppa, 43. Konbumori, 44. Miuratsu, 45. Shiranuka, 46. Onbetsu, 47. Atsunai, 48. Tokachibuto, 49. Horokayanto, 50. Hamataiki, 51. Hyakuninhama, 52. Utatsuyu, 53. Samani, 54. Shizunai, 55. Monbetsu, 56. Shiraoi, 57. Muroran, 58. Oshamanbe.

ワ・ミズナラを含むコナラ属 (*Quercus*) は、北海道に3種1変種が分布している<sup>69,72)</sup>。これらコナラ属では多くの種間雑種が記録されている<sup>41)</sup>とともに、モンゴリナラ (*Quercus mongolica* FISCHER) とその変種とされるミズナラ [*Quercus mongolica* var. *grosseserrata* (BLUME) REHD. et WILS. Syn. *Q. crispula* BLUME] の問題とも関連して、これらの分類には不明確な点が多い<sup>72,82,117)</sup>。筆者はこれらコナラ属のうち、カシワは、葉および当年生枝の星状毛、殻斗の総苞片がそり返るという特徴から、ミズナラあるいはモンゴリナラと比較的容易に区別できるものとする。しかし、ミズナラとモンゴリナラについては区別せず、ミズナラとして一括して扱った。海岸林の観察から、これまでカシワが北海道全域に分布する<sup>17,24,43)</sup>とされているにもかかわらず、北海道北部では典型的なカシワを確認することができず、また北海道東部では確認ができないか、出現してもきわめてわずかであった。この北海道の海岸地域でのカシワの分布を考慮すると、前述したカシワタイプとミズナラタイプの関係は、カシワが北海道にその分布の北限をもち、その分布域の外あるいは限界付近では、カシワにかわって同じ生態的な位置を近縁なミズナラが占めていると考えることができる。以上の結果は短期間の現地での直接観察によるもので、コナラ属の分類学上の検討を含め、より詳細な調査・研究が必要である。

本論文で対象としているカシワを主体とする天然生海岸林は、Fig. 45 でみるように北海道で大きな割合を占めているとともに、さらに本州でも津軽半島<sup>73)</sup>、下北半島<sup>81)</sup>、男鹿半島<sup>54)</sup>、佐渡<sup>120)</sup>で認められている。このようにカシワは、天然生海岸林を考える際に、きわめて重要な位置を占めているものと言える。

北海道各地の天然生海岸林の観察から、砂丘および林帯の幅、構成する樹木の大きさ、海岸林の海側林縁から内陸にかけての林分構造の変化等から考えて、石狩海岸林はもっとも発達した、典型的な海岸地域におけるカシワ林であると言える。さらにその歴史的経緯からみても、日本海沿岸の海岸林の多くが漁業との関連で消滅した中であって、石狩では鮭漁を主体とし、海岸林の破壊をもっとも進行させた鯨漁は盛んでなかったこと、さらに農業との関連では開拓民による保護を受けたこと等から、乱伐の影響は少なかったものと考えられる。そのためカシワを主体とした天然生海岸林の更新の研究の場として、その自然性を重視するならば、石狩海岸林がもっとも適しているとともに、現在では石狩海岸林においては無いものと考えられる。この点から、石狩海岸林での結論は、カシワを主体とする天然生海岸林の更新の機構を明らかにする上で、きわめて重要な意義をもっているものと言える。

## VI-2 石狩海岸林の空間的構造

石狩海岸林に設定した3調査区での調査結果から、顕著な帯状構造が認められた。石狩海岸林の空間的構造を、Table 17 にまとめて示す。

樹種構成では、海側のカシワ純林から、内陸に向かうにつれて、カシワの他にイタヤカエデ・ミズナラ等の多くの樹種が混生するようになる (Fig. 7)。主要構成樹種であるカシワ・イタヤカエデ・ミズナラは、本数の上では優劣はないが、胸高断面積合計を優占性の指標とすれ

Table 17. Spatial structure of Ishikari coastal forest

|                        | seaward ←————→ inland         |                                                     |
|------------------------|-------------------------------|-----------------------------------------------------|
| species composition    | pure <i>Q. dentata</i> forest | <i>Q. dentata</i> dominant, mixed with many species |
| stratification         | monolayer                     | three layers                                        |
| maximum tree height    | 3 m                           | 10 m                                                |
| distributional pattern | contagious                    | random                                              |
| stump-type             | seedling-type                 | sprout-type                                         |

ば、カシワが優占していると言える (Fig. 8)。これは、直径あるいは樹高の頻度分布 (Fig. 9, 10) から、カシワが大きな個体のみからなっていることによる。さらに汀線から約 5.5 km 内陸に位置する紅葉山砂丘 (位置は Fig. 1 参照) は、今から 6,000 年前頃の縄文海進期にその骨格が形成されたとされており、石狩砂丘よりも明らかに古い砂丘である。この紅葉山砂丘では、カシワをほとんど確認できない。この紅葉山砂丘の森林は人為の影響を強く受けており、カシワが萌芽能力が高く、伐採等の人為の影響によく適応していると考えられるにもかかわらず、現在カシワがまれであることから、人為の影響を受ける前の森林においても、カシワがまれであったものと推定できる。これは紅葉山砂丘が海岸という条件下にあった時には、カシワが優占していたと推定されるが、海退に伴い必然的に海岸という条件が存在なくなり、内陸の森林として長い時間を経た結果、カシワが個体数を維持できなくなったためと考えられる。石狩海岸林の中央部でもカシワが優占していることから、調査区付近での林帯の幅が約 520 m と広いにもかかわらず、基本的にはカシワが優占する海岸林として、ひとつの大きな単位をなしているものと言える。

樹形に注目すると、Plot 1 では著しい風衝樹形を呈し (Fig. 4, Photo. 1)、梢頭の枯損が顕著に認められる。それに対して Plot 2・Plot 3 では樹幹が通直となっている。

階層構造では、樹高の頻度分布 (Fig. 9) から、Plot 1 で 2~3 m、Plot 2 で 4~5 m にモードをもち一層林となっているのに対して、Plot 3 では 0~1.3 m、4~5 m、8~9 m にピークをもち、階層構造が複雑になっている。

3 調査区での最大の樹高に注目すると、Plot 1 が 3 m、Plot 2 が 5 m、Plot 3 が 10 m となっており、海側林縁から内陸に向かうとともに樹高が増加している。樹齢構成の結果からは、3 調査区とも最大樹齢が 75 年で、古いグループがほぼ同齢であることから、各調査区での著しい樹高の差は、立地の相違に対応した生長の差を反映したものであると言える。この点は 3 調査区での樹高生長の経過に明瞭に現われており (Fig. 23)、海に近いほど樹高生長が停滞しており、さらに海岸林中央部の Plot 3 においても近年樹高生長の停滞が認められ、石狩海岸林での樹高の上限が 10 m 程度であること示している。このことは、Plot 3 付近で観察された胸高直径 80 cm 前後と大きな個体でも、樹高 10 m 程度となっていることからとも言える。この樹高

10 m という値は、十勝地方の内陸部のカシワ林では、樹高が 20 m 程度で頭打ちとなる (Fig. 12) のと比較すると、はるかに低い樹高で生長が頭打ちとなっている。以上の検討から、樹高生長が著しく抑制されていることが明らかで、とくに海側ほど著しい。なお樹幹析解で検討した樹齢はもっとも優勢な枝を主幹としたとともに、樹高を鉛直方向の高さとして扱った。海側林縁では多くの梢頭の枯損が観察され、Plot 1 では最大 1.6 m も樹高が低下していることから明らかなように、主軸の枯死とそれに伴う主軸の交代が顕著で、結果として風衝樹形を呈している<sup>1,50)</sup>。そのため各年の伸長量と樹高生長量とは異なり、樹高生長量は伸長量と枯損部の長さの差を意味している。海側林縁で測定した当年生枝の年間伸長量が 12 cm 程度であるのに対して、Plot 1 の古いグループの個体で連年樹高生長量が最低となった時期には、1.3~2.3 cm/yr と極端に小さくなっている。これは風衝樹形を呈していることから、主幹が傾斜している影響もあるが、それ以上に梢頭の枯死による主軸の交代の結果と考えられる。以上のことから、海岸林での樹高の頭打ちはたんに伸長量が小さいことによるのではなく、梢頭の枯損による樹高の低下の結果であると言える。

樹木の分散様式をみると (Table 11)、海からの風に直接曝されている Plot 1 では全個体で集中分布を示すが、Plot 2・Plot 3 では機会分布を示している。さらに樹齢グループに分けて分散様式を検討すると、古いグループは Plot 1・Plot 2 が集中分布であるのに対し、Plot 3 では一様分布を示している。この分散様式の結果から、海側で集中分布を示していることは明らかで、海側での厳しい立地条件を反映している。それに対して海岸林の中央部は比較的安定した林分であることを示している。

根株の形態に関しては、実生タイプと萌芽タイプに区分し、さらに樹幹についても、根株の形態から両タイプに区分した。根株の形態を確認しえたものでは、萌芽タイプの樹幹の割合が Plot 1 で 48%、Plot 2 で 85% であるのに対して、Plot 3 では 17% と実生タイプが多くなっている (Fig. 18)。

以上で述べたように、海側林縁に位置し直接海からの風に曝されている Plot 1、砂丘の背後に位置する Plot 2、さらに海岸林中央部の Plot 3 では、空間的な構造において著しい相違の存在することが明らかとなった。これらの空間的構造での相違は、海側から内陸に向かって連続的に推移し、明瞭な境界が認められず、また 3 調査区ともカシワが優占していることから、基本的には海岸林として一つの大きな単位を形成しているものと考えられる。

樹齢構成においては基本的に同一の構造を示し、とくに古いグループは今から 65~75 年前に、ほぼ全域で成立したものと考えられるのに対して、前述したように各調査区の空間的構造で顕著な相違が存在するのは、海岸地域においては環境の傾度が存在し、その変化が急である結果であり、さらにこの環境傾度に対して各樹種が対応して更新と生長を行っている結果であろう。

### VI-3 石狩海岸林の時間的構造

樹齢構成の調査結果から、3調査区とも樹齢の異なる2つのグループによって構成されていた (Fig. 18)。しかし Plot 2 は、直径あるいは樹高の点では明瞭な一層林をなしており、空間的構造から2つの樹齢グループの存在を認めることはできない。これは樹齢と直径あるいは樹高の間に必ずしも明瞭な相関が存在せず (Fig. 13)、さらに生長の経過 (Fig. 22, 23) から明らかなように、古いグループは発生後生長が著しく停滞するのに対して、若いグループは発生後急速に生長し、先行する古いグループに追いついてしまった結果である。以上のことから、海岸林のような厳しい条件下に成立する森林では、地上部の空間的構造のみから、時間的構造あるいは更新の機構を推定することは困難であることが明らかとなった。

樹齢構成の調査結果としてまず注目される点は、空間的構造での大きな相違にもかかわらず、3調査区とも基本的には同一の樹齢構成を示していたことである。すなわち、樹齢40年を境とする古いグループと若いグループによって構成されていた (Fig. 14)。さらに根株の形態の観察から、古いグループは実生タイプ、若いグループは Plot 3 のイタヤカエデを除くと萌芽タイプによって構成されており、樹齢グループと根株のタイプの間に明瞭な対応関係が認められた (Fig. 18)。古いグループは3調査区間に大きな差はないが、若いグループでは調査区間に大きな相違が認められる。すなわち Plot 1・Plot 2 の若いグループは、ともに樹齢25~29年に頻度分布のモードをもつが、Plot 2 ではこの樹齢階に若いグループの92%が集散的に分布するのに対して Plot 1 では0~9年にもピークをもち、樹齢の分布幅が広がっている。Plot 3 の若いグループは、樹齢の頻度分布のモードを20~24年にもち、凸型の分布を示している。

さらに樹種に注目すると、Plot 1・Plot 2 はほぼカシワのみからなり、両グループともカシワによって構成されているとともに、古いグループは実生タイプ、若いグループは萌芽タイプとそれぞれ対応している。それに対して Plot 3 は、ほぼ古いグループのみからなり、いずれも実生タイプである。カシワ以外のイタヤカエデ・ミズナラ等の樹種は両グループにみられ、古いグループはいずれも実生タイプであるが、若いグループでは、イタヤカエデは実生タイプ、ミズナラは萌芽タイプからなり、樹種間に相違が認められる。

以上の各調査区における樹齢グループ・樹種間の相違は、立地の相違を示すとともに、更新が良好となった原因、さらには樹種による更新様式の相違をも示していると考えられ、天然生海岸林の更新の機構を解明するための重要な鍵となるであろう。

以上の結果に基づいて、石狩海岸林の時間的構造を Fig. 46 に示す。なお、時間的構造は単なる樹齢構成ではなく、更新様式とその後の生長をも含めた森林全体の推移を意味している。

まず、今回の3調査区の最高樹齢は、いずれも75年で、古いグループは実生タイプからなっている。空間的構造では著しく異なるにもかかわらず、海側林縁から中央部にかけてほぼ全域で同時に、それも実生により更新していることは、非常に重要な点である。

コナラ属の堅果は大きく、種子の散布様式は基本的に重力散布で、樹冠下に大半の堅果が

落下する<sup>25)</sup>。この堅果の散布様式を考慮すると、古いグループが実生により更新しているという事実から、現在の古いグループの母樹が広範に存在していたものと考えざるをえない。なお、Plot 3 付近で胸高直径 80 cm 前後のカシワの大径木が散在しているのが観察され、胸高直径 30 cm 以下の周辺の個体とは、直径の点で大きな差がある。石狩海岸林全体の踏査の結果、このような大径木の分布は、狭い地域に限定されていた。この胸高直径の大きさから、樹齢 75 年以下の古いグループよりも樹齢が大きく、これらが母樹群の生き残りであると推定される。

実生起源である古いグループの発生初期の 5 年間の樹高生長量は、樹幹析解の結果から、3 調査区の平均が 13.6 cm/yr で、最低でも 8.5 cm/yr である (Fig. 27) のに対して、林床播種試験での 4 年間の樹高生長量は 6.6 cm/yr で、5 年目の計測は行っていないが、5 年目も前年程度の伸長しか行わないとすれば、さらにこの値は小さくなる (Fig. 35)。両者の比較から、古いグループの初期の樹高生長は、林床での稚樹の生長よりも明らかに良好であった。また、苗圃における庇陰試験での 4 年間の生長量と比較しても、寒冷紗 5 枚区 (相対照度 9%) の 6.6 cm/yr よりも明らかに良く、裸地区の 28.9 cm/yr、寒冷紗 2 枚区 (相対照度 30%) の 20.8 cm/yr に比べると小さくなっている (Fig. 36)。発生初期の樹高生長の比較から、古いグループの発生時の林床の状況は、現在とは著しく異なり、より疎開した明るい状態であったものと推定される。また古いグループの樹齢が比較的まとまっていることから、更新が良好となったのは、ある期間に限定されていたと考えられる。

Plot 1・Plot 2 の若いグループはカシワからなり、萌芽により生じていることから、カシワの萌芽能力の高いことは明らかで、古いグループの更新が伐採等の人為によるものであれば、萌芽個体を生じていると考えられる。しかし古いグループの根株のタイプは Plot 2 の古いグループのうち相対的に樹齢の小さい部分にわずかに萌芽タイプが認められるものの、多くが実生タイプである。もちろん初期に主幹を消失した場合には、萌芽幹の生長に伴って主幹の跡が巻き込まれ、結果として実生タイプの形態を示す場合も予想される。しかし、古いグループの発生初期の 5 年間の樹高生長量は 13.6 cm/yr で、萌芽タイプからなる若いグループの 35.2 cm/yr と比較して明らかに小さく (Fig. 27)、実生により発生したものとみなせる。また石狩海岸林の

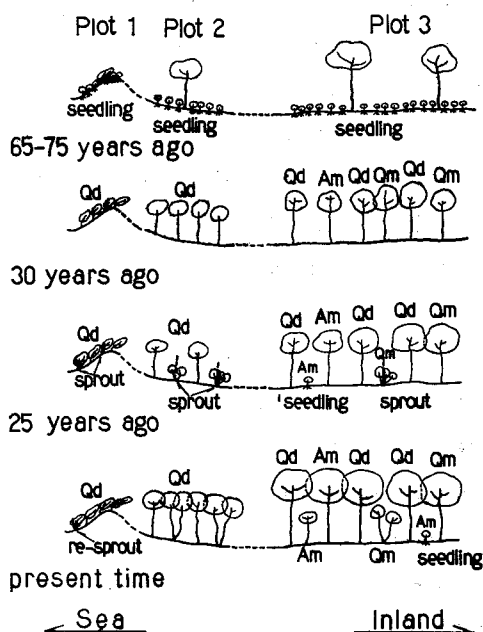


Fig. 46. Temporal structure of Ishikari coastal forest.

歴史的経緯をみると、1893年(明治26年, 86年前)に禁伐とされ、さらに1896年(明治29年, 83年前)には開拓民による風防林保護の取り決めがなされており、古いグループが発生した今から65~75年前には、一定程度の保護を受けていたものと判断できる。以上の検討から、古いグループの更新は、人為によるものではなく、天然更新であったと考えられる。

なお古いグループの樹齢の平均値では、海側林縁のPlot 1と海岸林中央部のPlot 3の間には有意な差は認められないが、Plot 2の値が小さく、とくにPlot 1との間に有意な差が認められた。これは樹齢の頻度分布(Fig. 14)でみるように、Plot 2では樹齢55~59年と古いグループの中で樹齢の小さい部分にモードをもっていることによる。また根株の形態では、Plot 2の古いグループのうち樹齢の小さい部分に萌芽タイプが認められる。Plot 2の樹幹析解の供試木の樹齢は55年で、初期の生長は22.0 cm/yrと古いグループの中ではもっとも良く(Fig. 27)、根株の形態は実生タイプであったが、萌芽により発生した可能性もある。以上のことから、55~60年前に小規模の更新があったことが推定される。

その後、樹齢40年前後の個体が少なく、とくにPlot 1・Plot 2では各々23年、25年の空白があることから(Fig. 14)、比較的安定した状態が続き、樹幹析解の結果から、今から30年前頃にはPlot 1が2 m、Plot 2が3 m、Plot 3が6~7 m程度の樹高を示す一層林となっていたものと考えられる。

今から25~30年前に、再度更新が良好となった。この時期に更新した若いグループは、Plot 3のイタヤカエデを除きいずれも萌芽タイプである。樹幹析解から得られた若いグループの発生初期の5年間の樹高生長量は、平均35.2 cm/yr、最大51.0 cm/yrと大きく(Fig. 27)、Plot 1・Plot 2では萌芽により更新している。このうちPlot 2では、樹齢25~29年の間に若いグループの92%が集中的に分布し、短期間に一斉に更新している。樹高生長はきわめて良好で、発生後5年で樹高2 mに達し、さらに10年後には生き残った古いグループの樹高に達するとともに、それまで樹高生長が停滞していた古いグループの生長も良好となり、以降両グループは同様な生長経過をたどっている(Fig. 23)。また樹木の分散様式では、全個体で機会分布を示すが、古いグループは顕著な集中分布を示し、群状に生き残った結果と考えられる。

一方、Plot 1でも同時期に若いグループが更新をはじめており、樹齢の頻度分布ではその分布幅が広がっている(Fig. 14)。Plot 1は直接海からの風に曝されており、梢頭の枯損が著しい立地に位置し、同じ萌芽起源であっても、Plot 2と比較すると初期の樹高生長量が小さくなっている(Fig. 27)。Plot 1の若いグループの樹齢の分布幅が広いのは、長い期間にわたって更新の良好期が続いたと理解するよりも、一斉に萌芽で更新した後、枯死と萌芽をくり返している結果と考えられる。Plot 1では腐朽した根株が多くみられたが、一部の個体では再萌芽ができず、地下部をも含めて枯死したものと想定できる。また樹木の分散様式では、全個体・古いグループ・若いグループとも集中分布を示し、環境条件の厳しいことが理解できる。

Plot 3の若いグループは、前述したPlot 1・Plot 2と著しく異なっている。Plot 3にお

いても基本的には2つの樹種グループからなるものの、古いグループは一様分布を示しており、大きなディスタバンスを受けなかったものと考えられる。しかし、若いグループが明らかに存在しているとともに、それらの頻度分布では20~24年にモードをもっていることから、Plot 1・Plot 2 と同時期にディスタバンスを受けたが、汀線から約470 m 離れているためその影響は軽微で、やや遅れて若いグループが発生している。さらに Plot 3 の若いグループの更新は樹種によって異なっており、カシワは古いグループのみからなり、萌芽能力が高い点を考慮すると、ディスタバンスの影響はほとんどなかったものとみなせる。それに対して、ミズナラでは若いグループの個体が多く、樹齢の頻度分布では凸型を示し、いずれも萌芽タイプからなることから、相対的に大きな影響を受け、地上部の枯死とそれに伴う萌芽により若いグループを形成した。一方イタヤカエデでは、若いグループで確認された萌芽タイプの個体が少なく、ディスタバンスの影響は少なかったと言える。イタヤカエデの若いグループは実生タイプからなり、分散様式では著しい集中分布を示していることから、林冠下の相対的に良好な部分に、集中的に実生稚樹を生じているものと考えられる。またイタヤカエデの若いグループは樹齢5~9年にモードをもち、その分布の幅が広く、この更新が良好となる以前と最近においても稚樹を生じていると言える。イタヤカエデの実生稚樹の多い点については、他の海岸林でも母樹が存在すれば、実生稚樹が認められ (Table 13)、内陸部の森林においてもイタヤカエデの実生稚樹の出現頻度は高い。この点はイタヤカエデの性質の一面を示している。以上の結果として、Plot 3 では Fig. 46 でみるように階層構造が複雑となっている。

以上で検討したように、若いグループは萌芽により更新したとは言うものの、調査区あるいは樹種により著しい相違が認められた。若いグループの更新はディスタバンスを受けたことによると考えられるが、これらの調査区・樹種間の相違は、海に近いほどその影響が大きかったことを示しており、この相違を伐採によって説明することは困難である。石狩海岸林の歴史的経緯からは、若いグループが発生した今から25~30年前は1949~1954年にあたり、調査地付近の海岸林は1921年(大正10年)にすでに国有保安林に指定されており、伐採等の施業はまったく行われていない。当時の担当区関係者の話では、一部で盗伐を受け、燃料用に枯木・枯枝が採取されたと言われているが、その程度はわずかで、この時期海岸林には大きな変化はなかったという。石狩海岸林全域の踏査結果から、今回の Plot 1~Plot 3 に認められたと同様な帯状構造を示しており、海岸林の周辺部で明らかに人為を受けている部分を除けば、基本的には同一の構造をなしているとみなせる。その面積の広いことから、伐採により萌芽したとするならば、全域にわたって伐採が行われたと想定しなければならず、この点でも伐採の可能性は低い。

各調査区での空間的・時間的構造の相違は、海岸地域においては海側から内陸にかけて環境傾度が存在していることを考えれば、容易に説明可能である。すなわち、海側からのディスタバンスを受けた場合、その影響は海側ほど強く、内陸に向かうにつれて小さくなる。汀線

からの距離による影響の大きさの違い、それに対する各樹種の対応のしかたの違いにより、樹齢構成、根株のタイプ、分散様式等での相違を生じたもので、若いグループの更新の契機も自然の作用による天然更新であると考えられる。

以上の石狩海岸林の時間的構造の検討から、石狩海岸林においては、現在の上層木すなわち古いグループの形成期と若いグループの形成期の2つの更新良好期が存在しており、それぞれの時期の更新様式がまったく異なっていることが明らかとなった。実生と萌芽という2つの更新様式は、海岸地域においてカンワが群落を維持する上で重要なものと考えられ、以下の項ではこの2つの更新様式について検討する。

#### VI-4 実生更新の可能性

「IV. 実生更新」では、海岸林あるいは内陸部のカンワ林・ミズナラ林の林床において、カンワ・ミズナラの実生稚樹の発生はきわめてまれであることが明らかとなった (Table 13)。また石狩海岸林での林床播種試験の結果から、播種した堅果は林床ですみやかに消失する (Fig. 33) とともに、金網で小動物による捕食を阻止しえた試験区では、稚樹は発生したものの、その生長は悪化していた (Fig. 35)。以上のことから、カンワ・ミズナラの実生による更新はきわめて困難である。WATT<sup>111)</sup> は oak 林の天然更新の阻害要因を、発達段階ごとに検討し、落下後発芽までの段階では動物による捕食の影響が大きく、主要な捕食者として、Rabbits, Mice, Voles, Pheasants, Wood pigeons, Jays をあげている。発芽の段階で影響するものとして、ゾウムシ等の堅果の食害、乾燥、さらに稚樹形成の段階では、動物・昆虫類による幹あるいは葉の食害、菌害、陽光の問題をあげている。石狩海岸林での調査結果から、コナラ属の天然更新を阻害する要因として、実生更新の最初のステージでの小動物による落下堅果の捕食と、それを免れて発生した稚樹の陽光量不足による枯死であると結論づけた。

ここでコナラ属の堅果の散布様式について検討する。林床に播種した堅果はすみやかに消失し、これは小動物による捕食の結果である。しかし、林床から消失した堅果のすべてが食べられたのではなく、一部は貯食され、冬期および春期の餌の不足する時期の重要な食料となっている<sup>40)</sup>。この貯食された堅果のうち一部は貯食者によって食べられることなく、落葉の下などに残る。その結果、自然落下の堅果に比べ浅い地中に置かれていることから、発芽にとってより好適な条件下に置かれることとなり、稚樹を発生する可能性が十分予想される。しかし、貯食された堅果のうち、どの程度が稚樹となるかという点についての研究は少ない。以上のことから、堅果は重力散布と動物散布の2つの散布様式をもっていると言える。しかし、この2つの散布様式は、コナラ属にとって重要であるものの、機能的に異なっていると考えられる。

重力散布はコナラ属の天然更新の研究において重視され、多量の堅果を母樹の樹冠下あるいはその周辺に散布し、更新のための条件が整った場合には、実生稚樹を多量に発生する。すなわち重力散布は、森林の更新のように、多数の稚樹を一斉に発生しうる点で有利である。とくにカンワ・ミズナラのように同齢林となる場合の多い樹種では、きわめて重要であると言え

る。一方動物散布は、その散布距離が相対的に大きく、母樹から離れた位置にも散布され、結果として母樹がまったく存在しない場所にも稚樹の発生をみる。しかしその量は少なく、単木のあるいは小群状に稚樹を発生させうるのみである。このように動物散布は、相対的に長い時間的スケールの中で、分布域の拡大として、きわめて大きな役割をもっているものと考えられる。少なくとも海岸林の問題に限定しても、石狩砂丘が形成されたのは、Plot 3 の位置する新期砂丘 I が 1,500 年以降、Plot 1・Plot 2 の位置する新期砂丘 II が今から 300 年前以降であることを考えると、これら新たに形成された砂丘という裸地への侵入の問題として、動物散布のはたす役割の重要性は明らかである。

本研究では、海岸地域のカシワ林の更新をテーマとし、対象とする時間的尺度を 100 年以下としていることから、2つの散布様式のうち重力散布が重要であり、小動物による堅果の捕食あるいは貯食は、実生更新の阻害要因として考えた。

各地の天然生海岸林あるいは内陸部のカシワ林・ミズナラ林での稚樹の調査、石狩海岸林での林床播種試験の結果から、実生による更新はきわめて困難であると結論づけた。しかし石狩海岸林での樹齢構成および根株の形態の観察結果から、古いグループが今から 65~75 年前に、ほぼ全域にわたって実生によって更新したことも事実である。前項で検討したように、古いグループが実生で更新したときの状況は、樹幹析解によって得られた古いグループの発生初期の生長量と、林床播種試験あるいは苗圃での庇陰試験から得られた生長量の比較から、現在の林相とは異なり、より疎開して明るい状態が推定された。実生更新が困難であるという否定的結論は、林冠が閉鎖し、林床をササ類が覆っている林分構造を前提としている。このような林分構造がカシワ・ミズナラの実生更新に対してもつ意味について検討する必要がある。

前述したように、実生更新のもっとも初期の過程での大きな阻害要因として、まず落下堅果の小動物による捕食をあげた。KANAZAWA<sup>37)</sup> は、ミズナラ堅果の落下量と稚樹の発生数の調査の結論として、ミズナラの実生更新のための必要な条件の 1 つとして、動物に持ち去られても十分な稚樹数が確保されるだけの種子が落下することをあげている。しかし、古いグループの樹齢の分布幅は広く、樹齢の分布を 1 年ごとに検討しても、ある年に集中している傾向は認められず、異常に多く堅果が生産された結果であることを示してはいない。また若いグループには、3 調査区とも実生によるカシワがみられなかった。堅果の生産量には 5~6 年の豊凶の周期が認められており<sup>25, 97)</sup>、豊作年に多くのミズナラの実生稚樹を生じている例<sup>19)</sup> もあるが、石狩海岸林では豊凶に対応するような実生稚樹の周期的な発生は必ずしも認められなかった。以上のことから、堅果の豊作が実生稚樹の発生の必要条件であっても、十分条件ではないことは明らかである。

堅果が林床で消失を免れ、実生更新の最初のステップを進みうる条件として、単に堅果の生産量(≡落下量)のみの問題ではなく、捕食者の個体数(≡捕食量)との関係として、動的に理解することが必要であると考えた。石狩海岸林での林床播種試験の結果から、自然状態を想

定した無処理区に比べ、ササ刈り区での堅果の消失が遅くなること (Fig. 33), また中川のみズナラ林ではササ型林床で稚樹がまれであるのに対して、暗い林内歩道上で多くの稚樹が認められたこと (Table 14) などから、ネズミ類とササの関係に注目した<sup>11)</sup>。ササはネズミ類に良いかくれ場と餌を提供するとされており<sup>78)</sup>, またネズミの林業防除として下刈作業を行うことからネズミ類とササは密接な関係にあることが理解できる。また林道法面などの裸地に、多くの堅果がまとまって残っているのがしばしば観察され、ササの自然枯死地あるいはササ枯し剤の散布地で多くのみズナラ堅果あるいは実生稚樹の発生が認められる。以上の調査・観察の結果から、第1にササ層あるいは林床植生の消失により、ネズミ類・リス類などの小動物の個体数の減少あるいは捕食活動の回避を生じ、その結果として多くの堅果が残るものと考えた。

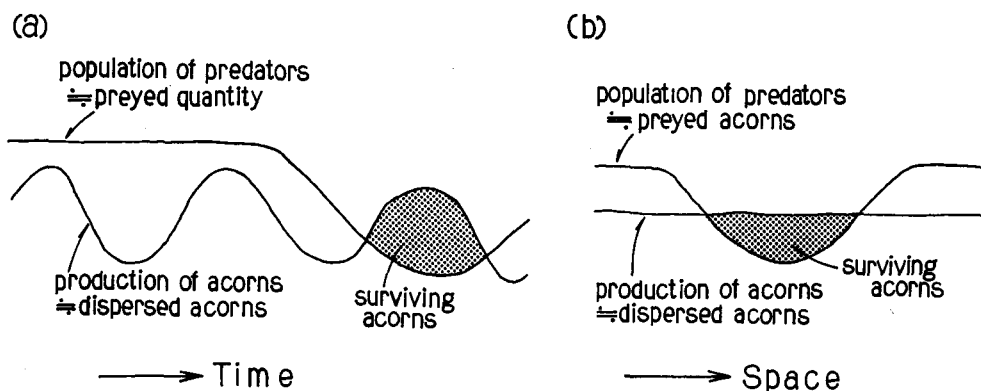


Fig. 47. Relationship between population of predators and production of acorns. These figures indicate conditions in which acorns survive on the forest floor. (a) means decrease of population of predators, and (b) avoidance of predation.

以上の検討から、林床で堅果が捕食を免れる条件を模式的に Fig. 47 に示した。Fig. 47 (a) では横軸に時間を示し、普通の状態では堅果の落下量は捕食量にカバーされ、堅果の消失により稚樹の発生はまれである。堅果の生産量には豊凶があるとともに、捕食者の個体数も時間とともに変動しており、両者の関係が、堅果の生産量 $\div$ 落下量 $>$ 捕食者の個体数 $\div$ 捕食量となった時、すなわち捕食者の個体数が非常に少なくなった場合、林床により多くの堅果が残存するものと考えられる。当然これが堅果の豊作年にあたる場合は、とくにその残存率が高くなると言える。一方 Fig. 47 (b) に示したのは、横軸に空間を示し、裸地等の捕食を回避する場所が生ずることにより、部分的に捕食者の個体数 $\div$ 捕食量が減少し、結果としてより多くの堅果が林床に残ることを示している。以上のようにして、多くの堅果が林床に残り、実生更新の最初のステップが進められるものと推定した。

つぎにもう1つの阻害要因としてあげた陽光量不足について検討する。林床播種試験において、動物による捕食を阻止しえた金網区では、稚樹となり秋まで生き残ったものは、播種した堅果の 28~69% で、この稚樹の発生本数と 1977 年での堅果の落下量 5.4~11.3 個/m<sup>2</sup> から、小

動物による捕食がなかった場合の稚樹の発生本数を推定すると、30,000~40,000/ha 本となり、実生更新のための十分な本数が発生していると言える。しかしその後の稚樹の消失率は少ないものの、生長量・着葉数から生長が悪化していることは明らかである (Fig. 35)。カンワ・ミズナラは一般に陽樹とされ、稚樹の消失の原因として、陽光量不足が重視されてきた。野本<sup>63)</sup>は、ブナ・ミズナラ林の遷移過程について、森林の発達に伴う照度の低下に対するブナ・ミズナラの樹高生長の関係を理論的に検討し、照度の低下に伴ってブナの生長はほとんど変わらないのに対して、ミズナラは急激に不利になることを明らかにした。また今田<sup>25)</sup>によると、ウツ閉じたミズナラ林下におけるミズナラ稚樹は、消失率が3年間で64~78%にも達し、さらに弱い庇陰下では残存稚樹は多いものの、大部分が衰勢稚樹となっており、庇陰状態が続けば、数年間に大部分が消失するものと推定している。カンワに関して新島<sup>60)</sup>は、天然下種では母樹下の稚樹の樹高生長は著しく悪く、幼時において著しく多量の陽光を要求すると述べている。そのため、カンワ林あるいはミズナラ林の施業方法の検討においてもその点が重視され、上木の疎開、林床植生の刈払いの必要性が指摘されている<sup>25,60)</sup>。

以上で述べた石狩海岸林での林床播種試験、苗圃での庇陰試験、あるいはこれまでの研究例から、陽光量不足がカンワ・ミズナラの実生更新の重要な阻害要因と考えられる。この陽光量不足に関しては、上層林冠の存在とともに、カンワ林あるいはミズナラ林の林床で一般的なササ層の存在が重要である。この陽光量不足という阻害要因が取り除かれる場合として、ギャップ (gap) の形成が考えられる。ギャップは一般的には上木の枯死あるいは倒木の発生により生ずる林冠欠所部とされ、極相林の更新に大きな影響を及ぼすことが指摘されている<sup>112,116)</sup>。ササ層の存在は、実生更新を考える際には、基本的に林冠と同じ作用をしており、ササ層が消失した状態についてもギャップの一形態と言える。とくに東北地方から北海道かけてのササ型林床の発達する地域においては、このササ層の喪失によるギャップは、天然更新を考える上できわめて重要な意味をもっているものと考えられる。ブナ林の更新とササの関係について NAKASHIZUKA and NUMATA<sup>58)</sup> は、ササの開花・枯死を重要な要因のひとつとしてあげている。

更新の過程には多くの段階があり、樹木自体の発達に伴って作用する要因も変化する。更新が完遂されるためには、全過程を通して阻害要因が作用しない状況の出現することが必要である。この点に関して、林業上はこれらの阻害要因を人為的に除去することが研究され、施業上にも適用されている。今田<sup>25)</sup>は、ミズナラ構造成材林造成において皆伐天然下種更新法が基本作業法であるとし、初期の密立更新樹確保期の育林手段として、下種地拵、補植 (落下堅果を更新筋に移すことをさす)、種子覆土、更新伐 (ミズナラ上木の皆伐) 等を提案しており、この育林手段はコナラ属の実生更新を阻害する小動物による捕食と陽光量不足という2つの主要な阻害要因の排除を意図していることは明らかである。しかし、天然更新において、この阻害要因がどのように除かれるかについては、これまであまり言及されてこなかった。

このようなコナラ属の実生更新の可能性をもった状況として、ササの自然枯死あるいは山

火等による林床植生の破壊を想定した。ササの自然枯死あるいは林床植生の破壊は、一般的に言われる陽光量の問題とともに、ササ類の存在と密接に関係している捕食者の個体数の減少あるいは部分的な捕食行動の回避を生じ、多くの堅果が林床に残ることとなり、これまで述べてきた主要な2つの阻害要因が両者とも同時に消失することとなり、カシワ・ミズナラの実生による更新の可能性が生じるものと考えられる。

以上の検討から明らかなように、カシワ・ミズナラの実生による更新の問題は、海岸地域の森林に限定された問題ではなく、内陸部の森林をも含めたカシワ林あるいはミズナラ林の更新の問題として、さらにササ地での更新不良の問題として位置づけられる。

#### VI-5 萌芽更新の機構とその意義

根株の形態の観察から、若いグループの樹幹は Plot 3 のイタヤカエデを除き、萌芽に由来することが明らかとなり、さらに天然生海岸林の更新において萌芽更新が重要な役割をもっていると考えられる。萌芽性については、薪炭林施業との関連で多くの試験・研究が行われてきた。これらの研究では施業との関連から現象面に注目し、樹種・伐採高・伐採時期による萌芽本数とその推移・生長量、さらに実際の施業法の検討が行われてきた。しかし萌芽能力の高さを裏づける体制あるいは天然更新における生態的意義についての検討は不十分であった。

カシワの萌芽能力の高さを裏づける体制として、石狩海岸林で観察された根株の芽の存在が重要であると考えた。コナラ属が発芽の際に示す地下子葉性と密接に関連して、子葉の腋芽等の基部の芽は地表あるいは浅い地中に位置している。これら稚樹の基部の芽は、毎年芽鱗を形成しながら、わずかずつではあるが伸長生長を行うとともに、さかんに分枝してその数を増している。その結果として、根株の樹皮上に突出する多数の芽となる。さらに稚樹の切断試験の結果から、これらが萌芽の原基であることが明らかとなった。これらの根株の芽は潜伏芽であると考えられるが、一般的な定義と異なり、樹皮上に突出している。このような根株の芽については、WILSON<sup>(15)</sup> が red maple (*Acer rubrum* L.) の根株で観察した inhibited bud と同じものと考えられる。ただし、石狩海岸林で観察したイタヤカエデの2例では、根株の樹皮上に突出している芽も、WILSON が観察した木部の突起も認められなかった。このような根株の芽は内陸部でも同様に確認され、カシワ・ミズナラ本来の性質と考えられる。

根株の芽は最高で291個ときわめてその数が多かった (Fig. 39)。しかし切断試験では、稚樹の基部の多くの芽のうち、新たにシュートを形成したのはわずかであった。また石狩海岸林でのカシワの萌芽タイプの根株1本あたりの樹幹の本数は、1本あるいは2本のものが Plot 1 で83%、Plot 2 で94%と大半を占め、わずかな萌芽幹しか形成していなかった。この点については、新島<sup>(60)</sup> がカシワの幼齢樹では萌芽本数が少なく、単幹状となりやすいと述べている点と一致している。さらに松井<sup>(47)</sup> が、カシワの萌芽の発生上の特徴として、萌芽叢 (1カ所から多数の萌芽枝を生ずる) を形成することが少ないとしている点とも一致している。一方ミズナラについて松井は、萌芽叢と1~3本の萌芽を発生するとし、萌芽の発生形態においてカシ

ワとミズナラの差を認めている。この点は、萌芽に際してカシワの方がミズナラよりもより主幹を形成しやすい性質をもち、とくに厳しい条件下でもブッシュ状にならずに主幹を形成しやすいという点は、より有利であると推定できる。さらにイタヤカエデでは、根株からの萌芽枝を多く生ずるとともに、地上部の潜伏芽からの萌芽枝も多く、一層ブッシュ状になりやすく、カシワに対して不利となるものと考えられる。

萌芽という性質は、一般に多くの広葉樹で認められ、林業上では薪炭林施業において積極的に利用されている。さらに萌芽による再生産様式が極相林の維持機構に関して何らかの役割をはたしていると考えられている<sup>116)</sup>。人為的な伐採によらない萌芽による天然更新の例として、山火再生林が一般的に認められている。北海道北部の山火再生林においては、種子による更新とともに、萌芽更新も行われていることが報告されている<sup>57)</sup>。カシワに関して新島<sup>60)</sup>は十勝地方が山火の多い地方で、樹皮が厚いことから山火に耐え、萌芽力の大きいカシワが純林を形成するようになったと述べている。この萌芽という能力の生態的意義は、ディスターバンスに対する適応戦略であると考えられる。薪炭林施業は人為的にディスターバンスを与えするという形で、この性質を積極的に利用しているものと理解できる。TABATA<sup>95)</sup>は、カバノキ属の生態と形態を統一的に検討し、生態的面で萌芽がその初期の生長量の大きいことからササ高を容易に脱出し、ササ類との種間競争の点で、他種よりも優位であると述べている。また藤本<sup>7)</sup>は、有珠山噴火後の森林の回復の過程で、潜伏芽に由来する不定枝の形成が重要な役割をはたしていることを明らかにした。

萌芽によるカシワ林は、伐採二次林あるいは山火再生林と理解されるのが一般的であり、海岸林でのカシワの萌芽について、その生態的意義を検討したものは少なく、更新上の意義については十分検討されてはこなかった。

本州北部の津軽・下北地方の海岸砂丘上にもカシワ林が分布しており、津軽半島基部の日本海に面した屏風山砂丘のカシワ林の観察では、多くが萌芽により更新しているものと考えられた。これらの地方の海岸地域のカシワ林については、かつて藩政時代に飛砂防止のために植栽したものが天然林化したもの<sup>64)</sup>、あるいは北海道に見られるような“自然”の林ではなく、人為的条件とつり合った二次林で、クルマバソウ・ミズナラ群集の代償植生<sup>73)</sup>とされ、東北地方の海岸地域のカシワ林については人為の影響が大きいものと推定されている。石狩海岸林の若いグループはいずれの調査区とも認められ、萌芽により更新していることから、その前提として伐採あるいは短期間に地上部の枯死が生じたものと想定される。「VI-3 石狩海岸林の時間的構造」では林分構造、歴史的経緯から、この萌芽更新は天然更新であったと結論づけた。この萌芽更新は、海岸地域に特有な突発的ではあるが、しかし必然的に生ずるディスターバンスによるものと推定した。この海岸地域のディスターバンスについては、次節で検討することとする。

## VI-6 天然生海岸林の更新の特徴

以上で検討したように、石狩海岸林の時間的構造においては、実生と萌芽という質的にまったく異なる更新様式の存在が確認された。さらにこの2つの更新様式は、2つの更新良好期とそれぞれ対応していることが明らかとなった。すなわち、今から65～75年前にほぼ全域で実生により更新しているとともに、今から25～30年前に、調査区・樹種による相違があるが、基本的には萌芽によって更新していた。以下では、実生と萌芽というまったく異なる更新様式が天然生海岸林の更新においても生態的意義について検討する。

Table 18. Characteristics of regeneration by seedlings or by sprouts

|                               | by seedlings                                                     | by sprouts                                          |
|-------------------------------|------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------|
| Distribution                  | positive expansion                                               | maintenance of the existing site                    |
| Certainty                     | difficult on the forest floor                                    | certain                                             |
| Growth                        | slow                                                             | rapid                                               |
| Opportunity                   | flowering and death of <i>Sasa</i> or destruction of undergrowth | disturbance; abrupt death of aerial part or cutting |
| Significance for regeneration | fundamental mode of regeneration                                 | adaptation for disturbance                          |

Table 18 に、実生と萌芽の特徴をまとめて示す。樹木にとっての基本的な更新様式は実生によるものと考えられる。しかし、更新の確実性に関しては、前述したように林床での実生による更新はきわめて困難である。それに対して萌芽は、ディスターバンスに対する適応戦略として、初期の早い生長速度と萌芽幹の発生本数から、確実性が高いという利点をもっているものの、分布の拡大については現状維持的であるという欠点をもっている。さらに薪炭林施業においては伐採をくり返すと萌芽能力が衰え、苗木を植栽する必要があることが経験的に知られていること、また石狩海岸林の萌芽タイプの根株では、腐朽の進行しているものが多く、不定根の発生が少ないことから、根株自体に寿命があり、萌芽更新を長期間くり返すことは不可能であろう。実生更新については、現在の林床での可能性はきわめて小さいものと言えるが、この結論はあくまで比較的安定した林分の状態を前提としており、樹木という長い寿命を考慮すれば、その寿命の間にはかならず実生更新の阻害要因が作用しなくなる時期があり、事実石狩海岸林では今から65～75年前に実生により更新した。

そこでまず、海岸地域の条件について検討する。これまで海岸地域の条件として、塩分あるいは塩風が非常に重視されてきた。塩分は植物体に高濃度に蓄積し、葉のネクロシスや枯れさらに枝、全体の枯死をもたらす<sup>1)</sup>。しかし塩分に代表される生理的な阻害要因は、生育条件としては重要であっても、更新の問題に関しては二義的な要因であると言える。すなわち草本類ではアッケシソウのような例があるが<sup>107)</sup>、木本類とくに高木類に限定すれば、いずれも中生植物で、耐塩性の差は小さく、塩分あるいは海水の大きな影響を受ければ、すべての樹木が枯れてしまうものと言える。

そこで筆者は、海岸地域の条件として、塩分あるいは塩風などにより生育条件が厳しい立地であるという以上に、大きなディスタバンスを受けて森林が一斉に破壊される空間であり、さらにこのようなディスタバンスは突発的に発生するものではあるが、海岸地域においては必然的に生ずるものであると考えた。この考えからすれば、海岸林を構成する樹種は、このディスタバンスに対して高い耐塩性をもって生き残るのではなく、枯死はするものの、すみやかに回復あるいは更新しうる能力をもった樹種であると規定できる。森林に対してのディスタバンスに関しては、規模の大きなものから小さいものまで、またその要因も枯死、倒木などの内因的ものと風や火事などの物理的作用による外因的もの等と多くのものが認められている<sup>113)</sup>。このディスタバンスは森林の動態に対して重要な役割をはたしている。

内陸部のカシワ林の更新を保障するディスタバンスとして、山火の影響が大きいとされている<sup>60)</sup>。しかし、カシワを主体とする天然生海岸林の大規模なディスタバンスの発生と更新についての報告はこれまでにない。倉内<sup>45)</sup>は、伊勢湾台風による東海地方の海岸林の被害とその回復について調査して、塩風害の激甚な部分では枯木の山と化し、その後根元萌芽あるいは稚樹の発生により林相が回復してくる過程を明らかにしている。さらに東海地方では、伊勢湾台風級の台風がほぼ40年おきに襲来し、相当大きな被害を海岸林に与えてきたものと推定している。

北海道北部の稚咲内海岸林(位置は Fig. 29 参照)では、海側林縁に著しい風衝樹形を呈するミズナラ低木林が分布するが、その幅は狭く、その背後にトドマツ林が接している。このトドマツ林は海側では純林で単層林となっているが、内陸側ではミズナラなどの広葉樹が混生するとともに、複雑な階層構造を示している。トドマツ林の海側の純林の一部で、上層木が群状に枯死し、林床にトドマツ稚樹が密生し、密度が高い部分では33本/m<sup>2</sup>に達する例が観察されている。さらに付近には上層木をまったく欠き、樹高4~5mのトドマツの高密度(2,3本/m<sup>2</sup>)な幼齢林がみられた<sup>13)</sup>。これらは上層木の一斉枯死に伴い、前生稚樹あるいは新たに生じた稚樹が生長し、さらに上層の枯死木が完全に消失し、高密度のトドマツ幼齢林を形成しているもので、ディスタバンスによる上層木の群状の枯死に伴って、一斉に更新したものと考えられる。このような更新は、その枯死の原因が異なるものの、北八ヶ岳の縞枯山等で認められるトウヒ属の縞枯れ現象での更新<sup>79)</sup>と、基本的には同一の更新パターンを示している。同じ海岸地域でのディスタバンスに対して、カシワとトドマツでは更新様式の違いを反映して、その対応のしかたが大きく異なっていることは明らかである。

以上のわずかな例からではあるが、海岸地域特有のディスタバンスの存在が推測される。

これまで海岸地域の条件に関して、この海岸地域で必然的に発生するディスタバンスに対する言及はなされていない。東野<sup>106)</sup>は十勝地方の海岸林の調査から、海岸林の中央部ではギャップが大きく、多くの樹種が侵入するが、海側ではギャップが小さく、萌芽によりすみやかに更新していると結論づけている。しかし前述したように、海岸地域の条件としてディスタ

ーパンスの発生を想定すれば、海側ほどギャップの規模が大きく、その結果として一斉に萌芽により更新しているものと考えられる。

つぎに実生更新について検討する。現在の海岸林の林床においては実生稚樹はまれで、実生更新の可能性に関しては、否定的結論となった。発達したミズナラ林<sup>100,102)</sup>、あるいはカシワ林<sup>60,101)</sup>は多くが一層林型を示し、更新は一斉に行われ、ほぼ同齢とみなせる場合が多い。また石狩海岸林の樹齢構成の結果でも、古いグループは比較的まとまっている (Fig. 14)。また実生稚樹が多く観察される場合には、短期間に一斉に発生したものと認められる<sup>66)</sup>。以上のことから、カシワ林の更新は断続的に行われていたと推定され、現在林床で実生稚樹が認められないことをもって、更新不可能と断定することはできないであろう。逆にカシワが実生で更新しうる状況がまれにしか生じないことを意味していると言える。このような状況として、ササの自然枯死あるいは林床植生の破壊を想定した。ササの自然枯死あるいは林床植生の破壊は、小動物による堅果の捕食圧を低下させ、堅果の林床での残存率を高めるととも、より多くの陽光が地表に達することとなり、発生した稚樹の生長を促進する。その結果として、コナラ属の実生による更新の阻害要因としてあげた小動物による堅果の捕食と発生した稚樹の陽光量不足が、両者とも作用しなくなる。

斎藤・東<sup>83)</sup>は、天北地方の砂丘上の針葉樹林の成立について、火山灰降下という地表変動により地表植生が破壊され、木本類・草本類が同時に侵入し、針葉樹が生き残ったものとし、さらに砂丘においては地表変動（降灰）がない限り、砂丘上の針葉樹林は衰退してゆくものとしている。しかしこの地表変動（降灰）は、林床植生の破壊として、実生更新の可能性が高くなることは十分考えられるものの、地表変動（降灰）のみでは、その発生頻度は一般的に樹木の寿命よりも長く、カシワはササの繁茂によって消滅するという結論となる<sup>18)</sup>。しかし、「VI-4 実生更新の可能性」では、実生更新が可能となる状況として、ササの自然枯死あるいは林床植生の破壊を考えたが、ササの自然枯死は植物の種間関係の問題であるとともに、その発生頻度は降灰と比較するとはるかに高く、本研究でとった時間的尺度である100年以下の範囲の中に入るものと推定される。すなわち、天然生海岸林での実生更新の問題は、内陸部の森林をも含めたササ地での更新の問題であると言えることができる。

最後に、カシワのもつ実生と萌芽という2つの更新様式が、天然生海岸林の更新においてどのように結びついているかを検討することにより、天然生海岸林の更新の特徴を明らかにする。萌芽はあくまでも地上部のみの枯死であり、根株自体は生き残って萌芽枝の生長のための貯蔵器官として機能するという点は重要である。この点に注目すると、萌芽は個体維持的側面を強くもち、更新様式としては副次的なものと言えるが、ディスタースによる地上部の枯死にもかかわらず、個体を確実に維持しうるという点で大きな優位性をもっている。一方海岸地域の条件は樹木の生育にとっては厳しく、寿命は相対的に短くなり、まれに生ずる実生更新の機会を積極的に利用することができなくなる。しかし、海岸の条件の特徴であるディスター

パンスに対して、カシワは萌芽によって対応して、実生による更新の機会が訪れるまで個体を維持してゆけるものと考えることができる。

海岸地域でのカシワ林の更新の特徴は、実生更新と萌芽更新を相補的に組合せることにより、海岸という条件の特徴であるディスタールパンスによる地上部の枯死に対して、個体維持的側面を強くもった萌芽更新を行いながら、断続的に生ずる実生更新の chance をまっていることにあると結論づけられる。

## 結 言

本論文は、天然生海岸林の保全に関する基礎的研究をまとめたものである。本研究では、天然生海岸林の構造と更新の機構を明らかにするために、東北地方北部から北海道にかけて広く分布するカシワを主体とする海岸林のうち、もっとも発達していると考えられる石狩海岸林を主な研究対象とした。

研究の基本的視点として、森林をより良く理解するためには、それを構成している種の生活という面から理解することが重要であること、さらに森林は歴史的産物であり、たんに空間的構造としてではなく、時間的構造を把握することが不可欠である。このような基本的視点から、森林の時間的構造を解明する上で重要である樹齢構成を明らかにするとともに、根株の形態の観察を行った。その結果、石狩海岸林では過去2回更新が良好となった時期があり、さらに各時期では、それぞれ実生更新と萌芽更新をしていることが明らかとなった。地上部の構造あるいは樹齢構成、歴史的経緯から、この2回の更新はいずれも天然更新であったものと考えられる。

さらに石狩海岸林の更新機構を解明するために、カシワがもつ実生と萌芽という2つの更新様式に着目して、実験・観察を行った。現状の林床においては、実生更新の可能性はきわめて低く、その阻害要因として小動物による堅果の捕食と、発生した稚樹の陽光量不足による枯死が考えられた。しかし石狩海岸林では、今から65~75年前に実生により更新していた。一方萌芽更新に関しては、各地の天然生海岸林で株立ちが多いことから、萌芽更新が重要な役割を果たしていることが推定され、石狩海岸林において高い萌芽能力を支える潜伏芽の確認をするとともに、これらの根株の樹皮上に突出した潜伏芽が、子葉の腋芽等の基部の芽に由来することを明らかにした。

海岸地域は塩風などにより、突発的なディスタールパンスの発生する空間であると規定した。海岸林を構成する樹種は、この海岸地域特有のディスタールパンスに対して、すみやかに回復あるいは更新しうる樹種であると言える。

海岸地域に特有なディスタールパンスに対して、カシワは萌芽によって、実生更新が可能となるまれな機会が生ずるまで、個体を維持するという形で、実生と萌芽を相補的に組合せているものと結論づけた。この基本的な更新機構は、カシワあるいはミズナラを主体とする他の天

天然海岸林に対しても、一般化できるものとする。

これまで海岸林の造成事業が積極的に進められてきたのに対して、天然生海岸林の社会的評価は相対的に低く、保育等の積極的な保全は行われず、逆に石狩海岸林に代表されるように、海岸林の破壊、あるいは消滅が憂慮されている。現在も各地に残る天然生海岸林は、多様な日本の植生の一つのタイプとして貴重な存在であり、積極的に保全する必要がある。さらに人間の生活あるいは生産活動を、精神的あるいは物質的に保障するものとして、その価値はきわめて大きいものと言える。とくに新たに海岸林を造成することが困難である点を考慮すると、残存する天然生海岸林を保全し、また衰退している林分に対して積極的に手を加えることにより、その質を高め、保全する意義は大きいと言える。

北海道の天然生海岸林を概観したとき、実生と萌芽を相補的に組合せるという基本的な更新機構を展開しうる林分は少なくなっており、多くは面積が狭く、衰退しつつある。このような海岸林に対しては、更新のための積極的な補助作業を実行する必要がある。現在の林床では実生更新は困難であり、その阻害阻因として重要と考えられた小動物による堅果の捕食と発生した稚樹の陽光量不足をとり除くことにより実生更新を促進することが不可欠で、場合によっては植栽も検討する必要がある。植栽樹種としては、カンワを主体として天然生海岸林の構成樹種が考えられるが、一般に生長が遅く、枯損も多い。しかし確実に回復してくる点は評価すべきであり、この点は海岸林での樹木の生活の実態であると言える。

さらに実生とともに萌芽が天然生海岸林の更新において重要な役割をはたしていることが明らかにされた。萌芽は、伐採という一見否定的行為により、空間をより確実に、かつすみやかに占有しうる点を十分評価する必要があるであろう。この点から、積極的に伐採することにより、逆に海岸林の機能を高めることの可能性が示された。また人工の海岸林についても、自然侵入した広葉樹あるいは植栽された広葉樹に対しても適用でき、砂坂海岸林のようにすでに成林した海岸林の質を高めるための一つの提案となるものとする。

天然生海岸林の保全の問題は、今後重要な社会的課題となることが明白であり、本研究で得られた天然生海岸林の構造と更新に関する知見は、その積極的な保全を行う場合の基礎として、重要な意義をもつものとする。

## 摘 要

本研究は、北海道の海岸地域に広く分布するカンワ林を対象として、更新様式に注目することにより、天然生海岸林の更新機構の解明を目的とした。本研究で行ったおもな調査・観察は以下のとおりである。

1. 北海道各地の天然生海岸林の観察を行った。
2. 石狩海岸林に Plot 1 (汀線から約 200 m, 海側林縁), Plot 2 (汀線から約 250 m), Plot 3 (汀線から約 470 m, 海岸林中央部) の 3 調査区を設け、林分構造調査・皆伐による樹齢調査・

根株の形態の観察を行い、空間的・時間的構造について検討した。

3. 石狩海岸林で堅果の落下量調査・林床播種試験を行い、実生更新の初期過程の実態を明らかにするとともに、実生更新の阻害要因について検討した。

4. 石狩海岸林での根株の形態の観察から、萌芽更新の実態を明らかにするとともに、根株の芽および稚樹での子葉の腋葉等の基部の芽の観察により、萌芽能力の高さを裏づける体制を明らかにするとともに、海岸地域でのカシワの優位性について検討した。

調査・検討の結果は以下のとおりである。

1. 北海道の海岸林は、海側林縁での優占種からカシワタイプ、ミズナラタイプ、ミヤマハシノキタイプ、イタヤカエデタイプの4タイプに区分される。このうちカシワタイプとミズナラタイプは、分布域が広く、海岸砂丘あるいは低い海岸段丘上と同一の立地に成立しており、北海道の天然生海岸林は、基本的に両タイプからなっている。両タイプの分布は、カシワの分布域の外で、その生態的位置をミズナラが占めている結果と考えられる。

2. 石狩海岸林は、海側林縁ではカシワ純林となり、中央部ではカシワが優占しているものの、イタヤカエデ・ミズナラ等の多くの樹種が混生するようになる。樹高は海側林縁で3mであるが、中央部で10m程度となり、樹幹析解の結果から、樹高生長が著しく抑制されていることは明らかである。樹木の分散様式は、海側で集中分布を、中央部では機会分布を示している。根株のタイプでは、海側で萌芽タイプが多く、内陸に向かうとともに実生タイプが多くなっている。石狩海岸林では帯状構造が発達し、これは海岸地域においては環境傾度が存在し、その変化が急であることによる。樹齢構成では、基本的に樹齢40年を境とする古いグループと若いグループからなっている。さらに樹齢と根株の形態の関係をみると、古いグループは実生タイプ、若いグループは萌芽タイプから構成されていた。

3. 石狩海岸林の時間的構造は、まず65~75年前にほぼ全域で実生により更新した。コナラ属の種子の散布様式から母樹が広範に存在したこと、また初期の生長が良いことからより疎開した状態であったことが推定される。その後25~30年前に再度更新が良好となったが、調査区・樹種間に相違が認められた。海側では萌芽により更新し、このうち海側林縁では一斉に萌芽更新した後、枯死と萌芽をくり返している。海岸林中央部ではカシワはまれであり、ミズナラは萌芽により、イタヤカエデは実生により更新した。石狩海岸林においては2回の更新良好期があり、カシワのもつ実生と萌芽という二つの更新様式が、天然生海岸林の更新において重要な役割をはたしていることが明らかとなった。

4. カシワ林の林床での実生稚樹はまれである。林床播種試験の結果、金網区以外では小動物による堅果の捕食のため、翌年の春にはすべての堅果が消失した。堅果の落下量と金網区での実生稚樹の発生率から、捕食がない場合の稚樹の発生数を推定すると、1977年では海側4.0本/m<sup>2</sup>、中央部3.2本/m<sup>2</sup>で、更新のための十分な稚樹が発生すると言える。しかし、林床での稚樹の生長は悪化しており、陽光量不足によるものであろう。カシワの実生更新は、堅果の

小動物による捕食と、発生した稚樹の陽光量不足により困難と考えられる。実生更新の可能性として、ササの自然枯死あるいは林床植生の破壊に伴って捕食者の個体数の減少を生じ、多くの堅果が残るとともに、十分な陽光量が得られることとなり、実生更新が可能となるであろう。

5. 根株の芽の観察から、これらは潜伏芽 (latent buds) で、開芽はしないが、芽鱗を形成しながら伸長し、さらに分枝して数を増加させている。根株の潜伏芽は、萌芽能力の高さを裏づけるものであり、萌芽更新において重要な役割をはたしていると考えられる。これらの潜伏芽はコナラ属の特徴である地下子葉性に関連し、子葉等の基部の腋芽に由来するものと考えられる。

6. 海岸地域は、突発的なディスタバンスが発生し、一斉に破壊を受ける空間であり、海岸林の構成種は、海岸地域特有のディスタバンスに対してすみやかに回復あるいは更新しうる能力をもった樹種であると言える。

7. 海岸地域の生育条件は厳しいため、寿命は短くなり、まれに生ずる実生更新が可能となる機会を利用できなくなる。それに対してカシワは、海岸地域特有のディスタバンスに対して萌芽で更新し、寿命を延ばすことにより、実生更新の機会を利用することが可能となる。海岸地域におけるカシワ林の更新の特徴は、実生と萌芽というまったく異なる更新様式を、相補的に組合せていることにありとえられた。

#### 引用文献

- 1) BOYCE, S. G. 1954: The salt spray community. *Ecol. Monogr.*, 24: 29-67.
- 2) BRAUN-BLANQUET, J. 1964: *Pflanzensoziologie*. Springer-Verlag, Wien. (鈴木時夫訳. 1971. 植物社会学. 朝倉書店).
- 3) 千葉 茂・小川 章・松平 昇・飯塚 修. 1976: 北海道胆振, 日高太平洋沿岸の緑化技術に関する研究 (3) 苫小牧海岸試験地における潮風と樹木の葉内塩分量. 王子林木育種研報, 3: 135-141.
- 4) CHURCH, T. W. and GODMAN, R. M. 1966: The formation and development of dormant buds in sugar maple. *For. Sci.*, 12: 301-306.
- 5) 遠藤泰造. 1976: サロマ湖海岸林の保全と修復. 北海道の林木育種, 19 (1): 26-30.
- 6) 藤原規一郎・梅島嗣郎. 1962: 海岸段丘上における潮風中の塩分分布について. 北大農演報, 21: 453-464.
- 7) 藤本征司・長谷川 榮・内田一朗. 1979: 有珠山の噴火後の森林の回復 (I) —特に天然生広葉樹林における不定枝形成について—. 日林北支講, 28: 59-62.
- 8) 長谷川 榮. 1974: 天然生海岸林の研究 —石狩海岸林の構造と更新—. 日林北支講, 23: 64-68.
- 9) 長谷川 榮. 1979: 天然生海岸林の研究 (IV) —石狩海岸林の構造—. 日林北支講, 28: 45-47.
- 10) 長谷川 榮. 1981: カシワの根株の芽について. 日林北支講, 30: 88-89.
- 11) 長谷川 榮. 1982: ササとネズミとドングリの関係. 日林北支講, 31: 189-191.
- 12) 長谷川 榮・狩野慎一. 1977: 天然生海岸林の研究 (III) —野付崎のミズナラの枯損について—. 日林北支講, 26: 83-85.
- 13) 長谷川 榮・春木雅寛・松田 彊. 1975: 天然生海岸林の研究 —稚内海岸林の構造と更新—. 日林講, 86: 235-236.
- 14) 原 襄. 1972: 植物の形態. 211 pp. 裳華房, 東京.
- 15) 原 襄. 1981: 植物のかたち —茎・葉・根・花—. 134 pp. 培風館, 東京.
- 16) 初島住彦. 1948: 我国におけるウバメガシの分布に就いて. 生態学研究, 11 (3, 4): 101-106.

- 17) 林 弥栄. 1969: 有用樹木図説 林木編. 472 pp. 誠文堂新社, 東京.
- 18) 東 三郎. 1975: 環境林をつくる. 205 pp. 北方林業会, 札幌.
- 19) 肥後睦輝. 1982: ミズナラ種子の生産量と動物による消失. 北大農学部卒業論文 (未発表). 52 pp.
- 20) 広木昭三・松原輝男. 1982: ブナ科植物の比較生態学的研究 III. 種子—実生期の比較生態学的研究. 日生態会誌, 32: 227-240.
- 21) 松山営林署. 1981: 砂坂海岸林. 49 pp.
- 22) 北海道. 1981: 石狩湾新港地域動物生育状況調査報告書. 64 pp.
- 23) 北海道水産協会. 1935: 北海道漁業志稿. 874 pp. 北海道水産協会.
- 24) HORIKAWA, Y. 1976: Atlas of the Japanese Flora II. 862 pp. Gakken, Tokyo.
- 25) 今田盛生. 1972: ミズナラの構造材林作業に関する研究. 九大演報, 45: 81-225.
- 26) 伊藤重右衛門・今 純一. 1968: 犠牲林の造成に関する一, 二の考察. 日林北支講, 17: 96-101.
- 27) 伊藤重右衛門・今 純一. 1970: 耐塩性樹種試験 (第一報). 昭和44年度林業研究発表大会論文集: 339-343.
- 28) 伊藤重右衛門・今 純一・新村義昭・斉藤新一郎. 1974: 後志, 松山および石狩地方における防災林造成法の研究. 北林試報, 12: 51-83.
- 29) 伊藤重右衛門・斉藤新一郎. 1971: 防災林に用いられる樹種について. 昭和45年度林業研究発表大会論文集: 331-338.
- 30) 伊藤重右衛門・新村義昭. 1975: 根室, 釧路地方における防災林造成法の研究. 北林試報, 13: 1-15.
- 31) 伊藤重右衛門・新村義昭. 1976: 日高地方における防災林造成法の研究. 北林試報, 14: 61-75.
- 32) 伊藤重右衛門・新村義昭・成田俊司. 1978a: 胆振, 渡島地方における防災林造成法の研究. 北林試報, 15: 27-45.
- 33) 伊藤重右衛門・新村義昭・成田俊司. 1978b: 網走地方における防災林造成法の研究. 北林試報, 16: 51-71.
- 34) 伊藤浩司. 1970: 根室国野付崎の植物生態的研究 (II) —森林群落について—. 北大農演報, 27: 1-48.
- 35) 刈住 昇. 1957: 樹木の根の形態と分布. 林試研報, 94: 1-97.
- 36) KANAZAWA, Y. 1975: Production, dispersal and germination of acorns in natural stands of *Quercus crispula* —A preliminary report—. J. Jap. For. Soc., 57: 209-214.
- 37) KANAZAWA, Y. 1982a: Some analyses 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.
- 38) NAKAZAWA, Y. 1982b: Some analyses of the reproduction process of a *Quercus crispula* BLUME population in Nikko. II. Analyses of spatial distribution of individuals based on differences in tree size and peroxidase isoenzyme bands. Jap. J. Ecol., 32: 463-471.
- 39) KANAZAWA, Y. 1983: Some analyses of the reproduction process of a *Quercus crispula* BLUME population in Nikko. III. Population distribution and stand succession of *Q. crispula* in area of 270 ha. Jap. J. Ecol., 33: 79-87.
- 40) KAWAMICHI, M. 1980: Foods, food hoarding and seasonal changes of Siberian chipmunks. Jap. J. Ecol., 30: 211-220.
- 41) KITAMURA, S. and HORIKAWA, I. 1951: On *Quercus* subgen. *Lepidobalanus* of Japan, Korea and North China. Mem. Sci. Univ. Kyoto, Ser. B., 20: 20-25.
- 42) 工藤哲也・鈴木孝雄. 1970: カシワ海岸林の若枝の枯死時期とその含水量の季節的变化. 昭和45年度林試北支場年報: 147-154.
- 43) 倉田 悟. 1964: 原色日本林業樹木図鑑. 217 pp. 地球出版, 東京.
- 44) 倉内一二. 1956: 塩風害と海岸林. 日生態会誌, 5: 123-127.
- 45) 倉内一二. 1971: 伊勢湾台風の被害と回復 (十年後の変化). 「愛知の植物」(愛知県高等学校生物教育研究会), 107-118.
- 46) 前川文夫. 1949: 托葉起源論. 生物科学, 1 (2): 65-74.
- 47) 松井善喜. 1951: 温帯北部地方の広葉樹の萌芽性について (二次林施業試験第3報). 北海道林業試験集報, 69: 132-151.

- 48) 松井善喜. 1952: カシワの生態とその経営. 北方林業, 4 (9): 9-11.
- 49) 松井善喜・小野寺 卯. 1954: 十勝地方のカシワ防風林の生長について. 林試北支場業務特別報告, 2: 191-195.
- 50) 三村龍門. 1976: 北海道磯谷における天然生カシワ海岸林の生長解析. 北大農学部卒業論文 (未発表). 49 pp.
- 51) 三島 懋・石川政幸. 1952: 天塩海岸防風林の周辺における風速の垂直分布及び空中塩分の測定. 日林北支講, 1: 53-55.
- 52) 三戸 充. 1980: えりも町の森林造成. 林, 297: 8-10.
- 53) 宮部金吾・工藤祐舜. 1925~1928: 北海道主要樹木図譜 II. 69 pp. 北海道.
- 54) 宮脇 昭・奥田重俊・佐々木 寧・井上香世子・原田 洋・鈴木邦雄・藤原一絵・大野啓一. 1973: 男鹿半島の植生. 「男鹿半島自然公園学術調査報告書」(日本自然保護協会), 101-145.
- 55) MORISITA, M. 1959: Measuring of the dispersion of individual and analysis of the distributional patterns. Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E (Biol.), 2: 215-235.
- 56) 中島広吉. 1931: 樹幹析解. 77 pp. 柴田書房, 東京.
- 57) 中尾考一. 1975: 山火再生林の研究. 北大農学部修士論文 (未発表). 115 pp.
- 58) NAKASHIZUKA, T. and NUMATA, M. 1982: Regeneration process of climax beech forests I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. Jap. J. Ecol., 32: 57-67.
- 59) 成田俊司・新村義昭・伊藤重右衛門. 1977: セン定育苗法による治山苗木の育成. 昭和51年度林業研究発表大会論文集: 317-318
- 60) 新島善直. 1940: カシハの造林学的研究. 北林試報, 13: 1-113.
- 61) 日本気象協会北海道本部. 1973: 北海道の気候. 283 pp.
- 62) 日本気象協会北海道本部. 1978~1981: 北海道の気象.
- 63) 野本宣夫. 1956: ブナ・ミズナラ林における遷移過程の解析. 日生態会誌, 6: 102-107.
- 64) 沼田 真・岩瀬 徹. 1981: 日本の植生. 178 pp. 朝倉書店, 東京.
- 65) 小川 章・松平 昇・飯塚 修. 1976: 北海道胆振, 日高太平洋沿岸の緑化技術に関する研究 (2) 潮風影響下の林分における葉中塩分と土壌塩分. 王子林木育種研報, 3: 129-134.
- 66) 小川紀一郎. 1980: 天然生海岸林における下種更新の初期過程 —ミズナラ・カシワの秋期発根について—. 北大農学部卒業論文 (未発表). 65 pp.
- 67) 小川紀一郎. 1982: 強風地帯の海岸林造成法に関する研究. 北大農学部修士論文 (未発表). 149 pp.
- 68) OHBA, T., MIYAWAKI, A. und TÜXEN, R. 1973: Pflanzengesellschaften der Japanischen Dünen-Küsten. Vegetatio, 26: 1-143, 157-236.
- 69) 大井次三郎. 1978: 改訂増補新版 日本植物誌 顕花編, 1,584 pp. 至文堂, 東京.
- 70) 岡本素治. 1976: ブナ科の分類学的研究—実生の形態. 大阪市立自然史博物館研究報告, 30: 11-18.
- 71) 岡本素治. 1978: ブナ科の分類学的研究—II. 冬芽の形態—. 大阪市立自然史博物館研究報告, 31: 81-92.
- 72) 岡本省吾. 1956: 京都大学農学部北海道演習林植物目録. 京大演報, 25: 35-87.
- 73) 奥田重俊・藤原一絵・宮脇 昭. 1970: 津軽半島・岩木山・十二湖の植生. 「津軽半島・岩木山自然公園学術調査報告書」(日本自然保護協会), 1-40.
- 74) 小野寺 卯. 1953: 天塩の海岸防風林. 北方林業, 5 (7): 140-142.
- 75) 太田嘉四夫. 1968: 北海道産ネズミ類の生態的分布の研究. 北大農演報, 26: 223-295.
- 76) 太田嘉四夫・阿部 永・小林恒明・藤巻祐三・樋口輔三郎・五十嵐文吉・桑原 勤・上田明一・高安知彦. 1977: 野ネズミ類の生物群集学的研究. 北大農演報, 34: 119-159.
- 77) 太田嘉四夫・五十嵐恒夫・藤原晃一郎. 1969: 北海道の森林における主要樹木の時間的・空間的分布その1. トドマツ天然林 (予報). 日林北支講, 18: 45-48.
- 78) 太田嘉四夫・高津昭三・阿部 永. 1959: 札幌藻岩山における小哺乳類の数の変動 I. 個体群の季節的变化. 北大農邦文紀要, 3 (2): 49-69.
- 79) OSHIMA, Y., KIMURA, M., IWAKI, H. and KUROIWA, S. 1958: Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. I. Preliminary survey of the vegetation of Mt. Shimagare. Bot. Mag. Tokyo, 71: 289-301.

- 80) RIM, Y. D. and SHIDEI, T. 1974: Animal influences of Japanese red pine seeds of the forest floor (I). J. Jap. For. Soc., 56: 122-127.
- 81) SAITO, K., YOSHIOKA, K. and ISHIZUKA, K. 1965: Ecological studies on the vegetation of dunes near Sarugamori, Aomori Prefecture. Ecol. Rev., 16: 163-180.
- 82) 斉藤新一郎. 1980: ミズナラ稚樹の形態について (II) 一道北地方における産地間の違い一. 日林北支講, 29: 86-88.
- 83) 斉藤新一郎・東 三郎. 1971: 天北地方における海岸砂丘の火山灰層と天然林成立の関係. 北大農演報, 28: 421-479.
- 84) 斉藤新一郎・伊藤重右衛門. 1971: 宗谷地方における防災林造成法の研究. 北林試報, 9: 1-32.
- 85) 斉藤新一郎・伊藤重右衛門・原口聡志. 1972: 留萌地方における防災林造成法の研究. 北林試報, 10: 11-48.
- 86) 関 秀志. 1978: 天売・焼尻両島の森林 一乱伐と植林の歴史一. 北方林業, 30 (12): 339-342.
- 87) SHAW, M. W. 1968: Factors affecting the natural regeneration of sessil oak (*Quercus petraea*) in North Wales 2. Acorn losses and germination under field condition. Journ. Ecol., 56: 647-660.
- 88) 渋谷寿夫. 1976: 生態学の諸問題. 254 pp. 理論社, 東京.
- 89) 四手井綱英・斉藤新一郎. 1978: 落葉広葉樹図譜 一冬の樹木学一. 375 pp. 共立出版, 東京.
- 90) 島地 謙. 1964: 木材解剖図説. 114 pp. 地球出版, 東京.
- 91) 新村義昭・浅井達弘・薄井五郎. 1982: 道北地方の天然生海岸林の生育と生存条件 一カシワ・ミズナラの枝条が形成される部位と死亡時期. 北方林業, 34: 273-276.
- 92) SMITH, C. C. and FOLLMER, D. 1972: Food preference of squirrels. Ecol., 53: 82-91.
- 93) 鈴木英治. 1982: ツガ天然林の更新. 鹿大理科報告, 31: 65-128.
- 94) 鈴木時夫. 1952: 東亜の森林植生. 129 pp. 古今書院, 東京.
- 95) TABATA, H. 1965: A contribution to the biology of Japanese Birches. Coll. Sci. Univ. Kyoto, (B), 32: 239-271.
- 96) TAGAWA, H. 1969: A preliminary investigation of seed fall in an evergreen broadleaf forest of Minamata Special Research Area of IBP. Sci. Rep. Kagoshima Univ., 18: 27-41.
- 97) 田川日出夫. 1977: 群落の構造. 「群落の組成と構造」(伊藤秀三編), 112-187. 朝倉書店, 東京.
- 98) 高橋啓二・堀江保夫. 1966: 耐塩水性 (I) 防潮林構成植物選定のための実験. 林試研報, 183: 131-150.
- 99) TATEWAKI, M. 1958: Forest ecology of the islands of the North Pacific Ocean. Fac. Agr. Hokkido Univ., 50: 371-486.
- 100) 館脇 操・五十嵐恒夫. 1971: 北大天塩・中川地方演習林の森林植生. 北大農演報, 28: 1-192.
- 101) 館脇 操・五十嵐恒夫. 1976: 1974年の自然林植生現況. 「国見山自然観察教育林の環境」(帯広営林局), 28-52.
- 102) 館脇 操・伊藤浩司・遠山三樹夫・横溝康志. 1966: 日本森林植生図譜 (X). 奥日光の森林植生. 北大農演報, 24: 291-498.
- 103) 館脇 操・中野 実・山本 肇. 1953: 防霧林の植生. 「防霧林に関する研究, 昭和27年度 (第3輯)」, 182-227.
- 104) 館脇 操・中野 実・山本 肇. 1954: 防霧林の植生. 「防霧林に関する研究, 昭和28年度 (第4輯)」, 167-204.
- 105) 東野 裕. 1980: 大樹町海岸林の森林構造の研究. 帯広畜産大学卒業論文 (未発表). 43 pp.
- 106) 東野 裕. 1982: 北海道東部における海岸林の生態学的研究. 帯広畜産大学修士論文 (未発表). 71 pp.
- 107) TSUDA, M. 1961: Studies on the halophic characters of the strand dune plants and of the halophytes in Japan. Jap. Journ. Bot., 17: 332-370.
- 108) 内田 実. 1975: 地域開発計画と防風林との関係. 「都市化地域防風林の整備調査報告書」(水利科学研究所), 149-162.

- 109) 上杉 陽・遠藤邦彦. 1973: 石狩海岸平野の地形と土壌について. 第四紀研究, 12: 115-124.
- 110) 若江則忠編. 1961: 日本の海岸林. 193 pp. 地球出版, 東京.
- 111) WATT, A. S. 1919: On the causes of failure of natural regeneration in British oakwoods. Journ. Ecol., 7: 173-203.
- 112) WATT, A. S. 1947: Pattern and process in plant community. Journ. Ecol., 35: 1-22.
- 113) WHITE, P. S. 1979: Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. Bot. Rev., 45: 229-299.
- 114) WILLIAMSON, M. J. 1966: Premature abscissions and white oak acorn crops. For. Sci., 12: 19-21.
- 115) WILSON, B. F. 1968: Red maple stump sprouts: Development the first year. Harvard Forest Paper, 18: 1-10.
- 116) 山本進一. 1981: 極相林の維持機構 —ギャップダイナミクスの視点から—. 生物科学, 33 (1): 8-16.
- 117) 山根八重子. 1976: 北海道のミズナラ天然林の変異を追って. 北海道の林木育種, 19 (1): 9-13.
- 118) 吉野正敏. 1961: 小気候. 274 pp. 地人書館, 東京.
- 119) 吉岡邦二. 1948: 日本松林の群落型の発達について. 生態学研究, 11 (3, 4): 204-216.
- 120) YOSHIOKA, K. 1964: A note on the forest vegetation in Sadogashima Island. Ecol. Rev., 16 (2): 121-136.
- 121) ZIMMERMAN, M. H. and BROWN, C. L. 1971: Trees structure and function. 336 pp. Springer-Verlag, New York.

### Summary

In this study, the natural regeneration process of *Quercus dentata* forests which are widely distributed over the coastal area in Hokkaido, was clarified through focussing on the mode of regeneration of *Q. dentata*. This study was undertaken in the following way.

- 1) The natural coastal forests in Hokkaido were surveyed.
- 2) Three plots (Plots 1-3) which were different from each other in the distance from the beach line, were settled in Ishikari coastal forest. The investigations were carried out by analyzing forest composition and counting number of annual rings of cutting trees, and by the observation of stump form. Its spatial and temporal structures were made clear.
- 3) The amount of dispersed acorns of *Q. dentata* and *Q. mongolica* var. *grosseserrata* was measured, and the sowing examination of these acorns were undertaken on the forest floor in Ishikari coastal forest. On the basis of these observation of the early stage of the regeneration by seedlings, the inhibiting factors of it were discussed.
- 4) The stump form was observed and the actual condition of the regeneration by sprouts was made clear. Moreover, the buds on a stump and axillary buds of cotyledon in seedlings were observed. It was revealed that these buds maintained the strong ability of sprouting and the dominance of *Q. dentata* in the coastal area.

The results obtained are as follows.

- 1) The natural coastal forests in Hokkaido are divided into four types according to the dominant species at the seaward part of the coastal forests. They are *Q. dentata*-type, *Q. mongolica* var. *grosseserrata*-type, *Alnus maximowiczii*-type and *Acer mono*-type. Among them, the former two types are distributed widely on the sand dunes or the lower coastal terrace, so the natural coastal forests in Hokkaido fundamentally consist of these two types. The distribution of these two types suggests that *Q. mongolica* var. *grosseserrata* possesses its habitat outside of the distribution of *Q. dentata*.

2) The spatial structure of Ishikari coastal forest is as follows. The pure *Q. dentata* forest is distributed at the seaward part, directly exposed to the wind from the sea. Although *Q. dentata* is dominant, many species such as *A. mono*, *Q. mongolica* var. *grosseserrata* get to be mixed with it as the distance increases from the beach line. The maximum tree height is 3 m at the seaward edge, but reaches 10 m at the central part of the coastal forest. The results of stem analysis show that the height growth is severely inhibited at the seaward part. The distribution of trees indicates remarkably contagious at the coastal part, but random at the central part. There are many trees of sprout-type at the seaward part, but those of seedling-type increase with the distance from the beach line. The development of the zonation suggests that the environmental gradient exists in the coastal area and its change is sharp. On the basis of the age distribution and stump form, each plot consists of the older group (above 40 years old) and the younger group (under 40 years old). The older group is formed by seedling-type and the younger group is formed by sprout-type.

3) The temporal structure of Ishikari coastal forest is as follows. The first regeneration is estimated to have been established by seedlings almost a whole area 65–75 years ago from the present time (1979). As the dissemination pattern of *Q. dentata* is clitochory, it is considered that parent trees widely existed at the time of the regeneration. The early growth of the older group was better than that of seedlings on the forest floor, suggesting that the condition of the forest floor was lighter. After that, the second regeneration occurred again 25–30 years ago. The condition of the regeneration was very different among plots or species. At the seaward part, the younger group composed of *Q. dentata* was regenerated by sprouts. At the edge of the seaward part, the death and re-sprouting were repeated. At the central part, the younger group of *Q. dentata* was rare, and *Q. mongolica* var. *grosseserrata* and *A. mono* were regenerated by sprouts and by seedlings, respectively. It is clear that there were two periods of good regeneration, 65–75 years ago and 25–30 years ago from the present time and two modes of regeneration, by seedlings and by sprouts existed in Ishikari coastal forest.

4) There are rare seedlings on the forest floor of *Q. dentata* forests. From the results of the sowing examination, all of sown acorns were diminished until next spring except for wire netting plots. The reason is considered that they were eaten or carried away by small mammals such as rodents. The number of seedlings are estimated to be 4.0/m<sup>2</sup> at the seaward part and 3.2/m<sup>2</sup> at the central part in 1977, according to the amount of dispersed acorns and established seedlings in wire netting plots. This number is considered to be enough for regeneration. But in seedlings established by the sowing examination, their growth became worse owing to the deficiency of light and they may not be expected as successors. The regeneration of *Q. dentata* by seedlings is very difficult at least on the present forest floor owing to the predation by small mammals and the deficiency of light. If the flowering and death of *Sasa* or the destruction of vegetation on the forest floor occurs, the decrease in the population of the predators and the increase of light on the forest floor may cause their regeneration by seedlings.

5) The buds on a stump are recognized as “latent buds”. They do not burst, but form bud-scales to elongate and branch to increase their number. They have the high ability of sprouting and have an important role in the regeneration. These latent buds are originated from axillary buds of cotyledon or of other basal leaves on the seedlings located under the ground. It is an important character of *Q. dentata* in relation to the hypogeous germination.

6) It is assumed that the coastal area is the space where an abrupt and inevitable disturbance causes the death of trees. Tree species forming the coastal forests are defined as those having the ability to recover or regenerate rapidly after this coastal disturbance.

7) The environment of the coastal area is so severe that the life of *Q. dentata* is shortened. On the other hand, when the disturbance occurs, *Q. dentata* can sprout and elongate its life to have the chance of the regeneration by seedlings. It is suggested that the characteristics of the regeneration of *Q. dentata* forests in the coastal area are the complementary combination of the two modes of regeneration by seedlings and by sprouts under the condition of the coastal area.



**Photo. 1.** Plot 1. It was on a coastal edge 200 m from the beach line.



**Photo. 2.** Plot 2. It was 250 m from the beach line and tree height reached 5 m.



**Photo. 3.** Plot 3. It was located at the central part of Ishikari coastal forest and tree height reached 10 m.



**Photo. 4.** The Form of a tree having many trunks.



Photo. 5. The base of a tree having many trunks. These trunks were originated from sprouting.



Photo. 6. Buds on a stump of *Quercus dentata*. These buds are latent buds.



**Photo. 7.** The vertical section of a bud on a stump. An apical meristem is surrounded by leaf primordia like a winter bud.

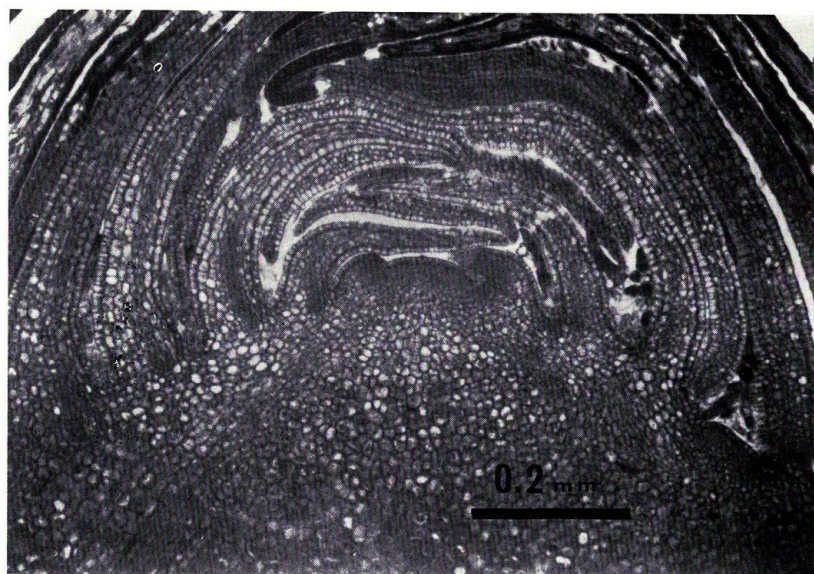


**Photo. 8.** The vertical section of an apex of a bud on a stump. Leaf primordia consist of bud scales, and no leaves are recognized.

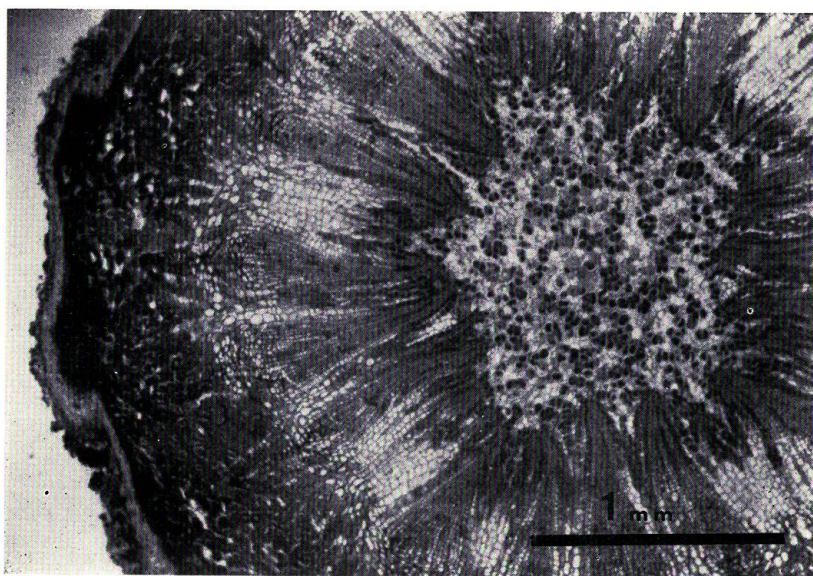


**Photo. 9.** The transversal section of a bud on a stump. Although this part passes several years, but annual rings are not recognized.

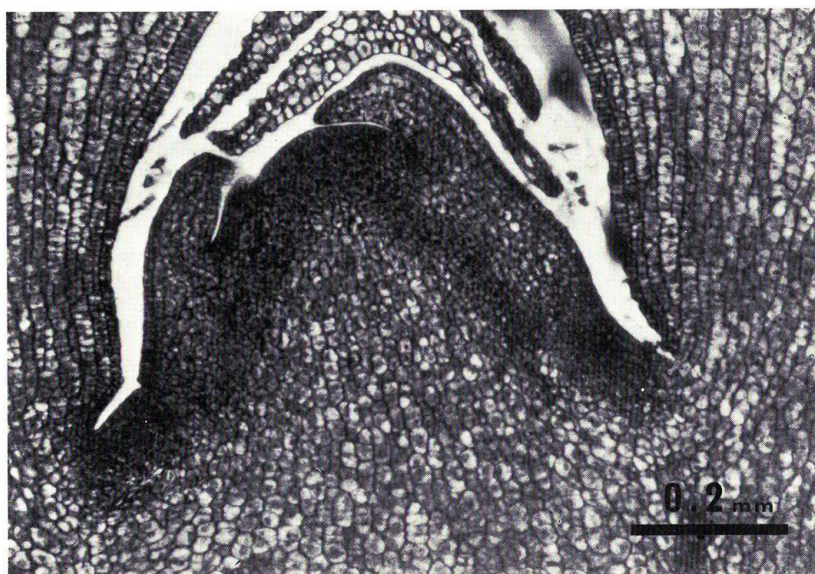


**Photo. 10.** The vertical section of epicotyl of a mature acorn of *Quercus dentata*. At the base of the epicotyl, axillary buds of cotyledon are not developed.

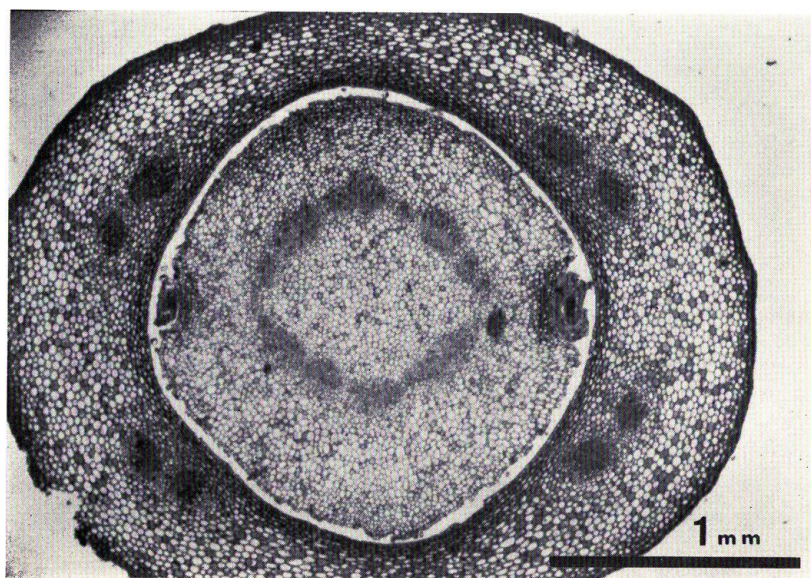


**Photo. 11.** The transversal section on the base of an elongating epicotyl of *Quercus dentata*. The epicotyl is surrounded by petiole of cotyledon. Axillary buds of cotyledon are recognized by the side of the epicotyl.