



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	日本列島におけるブナの形質と林分構造の地理変異
Author(s)	日浦, 勉
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	甲第3244号
Issue Date	1993-03-25
DOI	https://doi.org/10.11501/3071540
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/32773
Type	doctoral thesis
File Information	3244.pdf



日本列島におけるブナの形質と林分構造の地理変異

林学専攻博士後期課程

日浦 勉

目次

第1章 序論

- 1・1 研究の背景
- 1・2 これまでの研究
- 1・3 研究の目的と方針

第2章 種子と実生の形態の地理変異

- 2・1 材料と方法
- 2・2 結果
- 2・3 考察

第3章 稚樹の成長パタンの比較

- 3・1 材料と方法
- 3・2 結果
 - (1) 太平洋側と日本海側の有効水分量の季節変化
 - (2) 葉形態の変異
 - (3) シュートレベルの解析
 - (4) 個体レベルの解析
- 3・4 考察

第4章 群落構造の比較と北限地帯におけるブナ林の動態

- 4・1 調査地と方法
 - (1) 群落構造の比較
 - (2) 北限地帯におけるブナ林の動態
- 4・2 結果と検討
 - (1) 群落構造の比較
 - (a) 種組成と階層構造
 - (b) サイズ分布

(2) 北限地帯におけるブナ林の動態

(a) 水平構造と齡構造

(b) 林分の発達過程

(c) 森林の回転時間

(d) サイズ依存的な成長率・死亡率と生残曲線

4・3 考察

第5章 ギャップ形成の特徴と種多様性の地理的解析

5・1 対象地

5・2 方法

5・3 結果と考察

結論

謝辞

付表

文献

第1章 序論

1・1 研究の背景

ところ変われば品変わる。この事実を目の当たりにしてきた探検家、旅行者は数しれない。同じく生物学者はこれまでに世界各地の生物相を枚挙し記載し続け、これを利用しようとする一方でそのあまりに多様な世界に驚愕してきた。1831年ビーグル号に乗り込んだC. ダーウィンもその中の一人であった。以来ある地域の群集の多様性はどの様に成り立ってきたかという進化の問題は、博物学的、応用的興味にとどまらず生物学・生態学の根本問題として常に論議の俎上に載せられてきた (Hutchinson 1959, MacArther 1972, 日浦 1973, May 1988)。地理的に変化する物理的環境条件や他の生物との相互関係は、おもに自然選択を通して生物の様々な適応を生み出し、そうして形成された新たな形質がまた次の相互作用を生み出すといった具合に、その地域特有の群集構造を発達させてきているはずである。日本列島の北海道から九州まで広い範囲にわたって分布するブナ林もまた、このような地理変異と群集の動態や多様性の関係が興味深い対象となると考えられる。

地理変異の研究は地理的に変化する選択要因に対する生物の適応的反応を明らかにするために有効な手段であり (Endler 1986)、これと結び付けて初めて比較群集生態学的なアプローチをとることの意義が深まると信じる。ここで群集間の地理変異を抽出するに当たって第一に注目したのはモジュールや個体のサイズである。多くの動植物個体群で、身体そのものの大きさや各器官の大きさ (以下サイズと略記) は重要な生態的属性となる (McMahon 1973, May 1988)。特に固着性で体節による成長で生育空間を獲得していく樹木のような生物にとっては、モジュールや個体のサイズが一義的にモジュール間および個体間の競争に効いてくることが多い。自然選択それ自体を人口統計学的 (demographic) な過程として捉える (Silvertown, 1987) ならば、このような生物の生態を理解する上で、モジュールサイズや個体サイズの進化とその適応的意義が鍵とな

るだろう。

森林を取り扱っていく上でもサイズ構造を持つ樹木群集の動態を把握することが肝要であり、その制御機構を理解することは森林施業上有益となる。これは種の多様性の維持機構にも関連するはずであり、遺伝子資源の保全にとっても重要な問題である。

1・2 これまでの研究

これまでも個体サイズの違いに着目した植物個体群の動態に関する研究は理論的、実証的なものを含めて非常に多い (ex; Koyama and Kira 1956, Aikman and Watkinson 1980, Westoby 1982, Hara 1984a,b, Kohyama 1989, 1991b, Yokozawa and Hara 1992)。何れも個体間の相互作用を機軸に、密度や空間分布が個体群の動態に与える影響を解析してきた。しかしこれまでの研究では各個体のもつ個葉サイズ及び葉群構造といった表現型の差は完全に無視されているかあるいは重要視されていない。葉は植物にとっての資源の獲得器官であり、この個体内の空間配置を含めた形態の違いは個体の成長パターンや個体間の競争効果に違いをもたらすことが予想される。さらに森林環境の構造そのものを形作っている高木種の場合には、林内光環境 (Canham et al. 1990) や再生過程にも影響を及ぼすことが考えられる。また乱流大気拡散抵抗を無視する、葉肉抵抗・気孔抵抗を一定と見なすなどいくつかの仮定のもとでは、個葉レベルの光合成速度は葉長の平方根の逆数に比例すると考えられ (矢吹 1985、小池 1988)、光合成を考える上でも葉のサイズは重要な要素である。植物個体群のサイズ構造の研究には個体が持つ幾何学的形態にも着目することが重要であろう (Ellison 1987)。

一方で生物には表現型に変異がみられることが普通であり、これは進化的に形成されてきたものである (Futuyma 1986)。このような植物の形態変異については地理変異を中心に膨大な知見が集積されている (河野 1973)。例えば日本に自生する植物の葉形態では草本植物ではユリ科のマイヅルソウ、ツクバ

ネソウやイヌヤマハッカ（シソ科）、キソチドリ（ラン科）、イブキトラノオ（タデ科）、モミジハグマ（キク科）等で、日本海側あるいは北日本に分布しているものほど個葉面積が大きい地理的クラインが存在する。またこの傾向は、落葉広葉樹でもスイカズラ科のゴマギ、ヤブデマリやブナ（ブナ科）、ハリブキ（ウコギ科）、マンサク（マンサク科）、カワラハンノキ（カバノキ科）でも認められており、図鑑の記載からカエデ科のイタヤカエデ、イロハモミジやカマツカ（バラ科）、クロモジ（クスノキ科）にもあることが予想される。このように近縁種群、亜種、変種などその分化の程度が様々であり、かつ特定の分類群に限定されず、一定の方向性が存在するということは個葉面積に関して一般理論の構築が可能であることを示しており、既に水分・熱収支の観点からの説明が試みられている（Parkhurst and Loucks 1971, Givnish and Vermeij 1976, Orians and Solbrig 1977）。

植物個体群の再生過程や森林群集の動態には自然撓乱が重要な役割を担っており、ギャップダイナミクスの視点からの研究も数多くなされてきた（山本 1981、中静・山本 1987）。日本においてもいくつかのタイプの森林で研究がなされ（Naka 1982, Nakashizuka and Numata 1982, Nakashizuka 1984, Kanzaki 1984, Kohyama 1987a, Yamamoto 1989）このような問題と絡めて生活史を捉えようとしたものもある（Kohyama and Fujita, 1981, Kohyama, 1984）。しかし群集の動態を考える上で現在のギャップダイナミクス理論は有効な方法論の一つであるが、地理的勾配にともなった同一種内での動態の変異という観点が欠如おり（Veblen, 1989b）、モジュールサイズや葉群構造といった表現型の差異が動態に与える影響を考慮に入れていないことに問題がある。森林群集の維持機構を理解する上でも上記のような表現型差がこれに与える影響を明らかにする必要がある。また林木育種の観点からこれまで行われてきた産地試験や地理変異の研究の大半は針葉樹についてのものであり（cf. Morgenstern and Mullin 1990）、広葉樹についての研究はわずかである。実際、Eucalyptus delegatensis (Bowman and Kirkpatrick 1984)、Tsuga canadensis (Kavanagh and Kellman 1986)、Pinus resinosa (Butson et al., 1987)、Nothofagus

dombeyi (Veblen, 1989b)、トドマツ・エゾマツ (佐野・日浦, 1989) などで、分布の中心部と周縁部で齢構成や更新パターンが異なることが報告されている。

種の多様性はマクロスケールでは一般に緯度の増減のような地理的勾配との関係で解析され、論じられてきた (e.g. Fisher 1960, Pianka 1966, Schall and Pianka 1978, Currie 1991)。一方で、よりミクロなスケールでは攪乱の頻度と強度が群集の種の多様度に及ぼす要因として強調されてきた (Levin and Pain 1974, Connell 1978, Huston 1979)。彼らはローカルなスケールでは中程度の攪乱が高い多様性を導くという仮説を提出した。例えば森林生態系では、異なったギャップサイズは異なった資源の利用可能性をもたらし、実生の定着や稚樹の成長に影響を及ぼす (Canham and Marks 1985) ので、その時間的・空間的分布は森林の再生や種の多様性に影響を及ぼすだろう (Denslow 1980, 1985)。これに加えて、*Nothofagus* 属のギャップに対する反応の地理的な違い (Veblen 1989) や、攪乱の地理的勾配についての推論 (Runkle 1990) は、一つの森林群落タイプの中でのギャップダイナミクスの地理的変化の存在の可能性を示唆する。それゆえ、樹木の死亡要因やギャップサイズの頻度、林冠ギャップに対する実生の反応、そしてこれらの結果としての種多様性の地理的変化が存在することが期待できるだろう。

以上のような点から葉形態に顕著な差の見られる広葉樹についての地理変異の解析とその生態的特性の解明が必要と考えられる。

1・3 研究の目的と方針

本研究では葉形態の変異がもたらす個体の成長や群落の構造あるいは動態の変化を明らかにすることを目的とする。そのため形態発現における体制 (Structural plan) による制約の違いを捨象する必要がある、同一種内で表現型に地理的変異の見られるブナ *Fagus crenata* Blume を対象に選んだ。日本列島のブナは葉のサイズに地理的なクラインが存在 (萩原 1977) する一方で、日本海側・太平洋側でブナ林の組成や構造が大きく異なっていることが既に知られて

いる（鈴木 1952, 藤田 1986, 1987）。このような問題を論議する際にはどの階層（level）を単位として捉え、それをどの程度のスケールで論議するかということが、樹木のような個体性の不明瞭な対象相手の場合特に重要であろう。ここでは個体をモジュールの集積体として捉え、個体群を個体の集積体として捉える（Shinozaki et al. 1964）立場を支持し、各階層での結果を整合的に解釈することを目指した。まずモジュール単位のサイズの違いに着目すると、親木の成長と繁殖への分配には特にシュートレベルで相補関係（Trade-off）が期待される（Law 1979, Cooper & McGraw 1988, Silvertown 1989）ので、葉面積すなわち栄養成長パターンに地理的変異がみられるブナにも、その種子サイズに何等かの変異が存在することが期待できる。

この問題について検討するために全国各地から種子を採取して個体群の平均値レベルで比較する（第2章）。第3章では異なった個体群から採取された種子を同一条件下で栽培し、モジュール単位の地理変異と個体レベルの成長パターンを異なった個体群間で比較検討した。第4章では個体群のサイズ構造を取り上げ、個体の成長パターンとの関係を論じる。成熟林でのサイズ構造の動態解析は実験的方法をとることが困難なため、葉サイズのクラインが最大となる北限地帯のブナ林を中心に行い、これを他地域と比較する方法をとった。第5章では、ギャップの特徴の地理的パターンと、種多様性との関係をオリジナルデータと既存の資料を基に検討した。

第2章 種子と実生の形態の地理変異

2・1 材料と方法

ブナの種子を全国各地から1990年9月から11月に採取し、水選・風乾の後原則として各産地100粒以上を秤量した。なお種子重については一部既存の研究報告からも引用した（橋詰 1991、橋詰・山本 1974、広木・松原 1982、鈴木 1989）。種子採取地を表2・1に示す。ブナ属の系統的な違いを検討する際、種子内部での子葉の折り畳まれ方が一つの重要な形質として挙げられる（岡本 1985）。そこで各産地についてサンプル種子を切断し、横断面を観察して子葉の折り畳まれ方を記載した。

札幌市にある北海道大学農学部附属演習林苗畑に原則的に1990年秋に播種した。全天照度下で各産地毎に10cm間隔で1 x 1 mに蒔き、種子表面が丁度覆われるように5mm程度の覆土を施した。一斉に発芽するか、順次発芽するかは種子サイズやその後の生残と密接に結び付いた重要な形質であると考えられる（Ng 1978, 小山・林田 1990, Seiwa and Kikuzawa 1991）ので、1991年に発芽してきたものを個体識別して、発芽曲線を作成した。発芽の確認は原則として3-4日毎に行ったが、1990年秋に播種できず、1991年4月に播種した産地については発芽曲線の解析からは除外した。

これらに加えて発芽してきた実生の下胚軸長・葉面積を1991年6月に測定した。

種子サイズが生育環境に影響されているかどうかの検討のため、種子採取個体の生育していた緯経度・標高から最寄りの気象観測所の気象データ（国立天文台 1991）を用いて生育場所の温量指数を求めた。なお採取標高が不明な場合は解析から除外した。またその地域の成木の葉面積を、萩原（1977）が示した国土地理院発行の1/200000図幅中で平均した値とした。

Table 2.1 Seed mass (fresh mass) of F.crenata in different populations.

Locality	Mean seed mass (mg)	refelence
Minamikayabe (41°50'N,140°55'E)	180	Current study(CS)
Aomori (40°40'N,140°50'E)	200	CS
Iwate (39°50'N,141°30'E)	116	CS
Morioka (39°42'N,141°10'E)	219	CS
Sagae (38°20'N,140°5'E)	230	Hashizume (1991)
Furukuchi (38°45'N,140°10'E)	261	Hashizume (1991)
Sado (38°10'N,138°30'E)	197	CS
Mt.Hisonokura (37°28'N,139°20'E)	260	CS
Mt.Iide (37°55'N,139°40'E)	180	Minoguchi and Maruyama (1984)
Arimine (36°25'N,137°25'E)	225	CS
Mt.Hakusan (36°18'N,136°43'E)	217	Hashizume (1991)
Ogawa (36°54'N,140°18'E)	170	Suzuki (1989)
Mt.Tsukuba (36°10'N,140°05'E)	246	Suzuki (1989)
Kohtoku (36°45'N,139°25'E)	184	Suzuki (1989)
Yamanashi (35°25'N,138°50'E)	248	CS
Gifu (35°40'N,137°10'E)	191	CS
Ashiu (35°18'N,135°45'E)	101	CS
Mt.Gozaisho (35°00'N,136°20'E)	190	Hiroki and Matsubara (1982)
Mt.Ohdaigahara (34°12'N,136°06'E)	176	CS
Wakayama (34°20'N,135°20'E)	280	Hashizume and Yamamoto (1974)
Mt.Hyonosen (35°20'N,134°30'E)	216	Hashizume and Yamamoto (1974)
Mt.Daisen	188	CS
(35°23'N,133°35'E)	238	Hashizume and Yamamoto (1974)
	215	Hashizume (1991)
	210	Hashizume (1991)
Mt.Hiruzen	234	Hashizume and Yamamoto (1974)
(35°20'N,133°40'E)	194	Hashizume (1991)
Mt.Ohginosen (35°19'N,134°00'E)	209	Hashizume and Yamamoto (1974)
Mt.Takahachi (35°20'N,134°05'E)	184	Hashizume and Yamamoto (1974)
Mt.Karaugayama (35°22'N,133°36'E)	260	Hashizume (1991)
Mt.Ibuki (34°00'N,130°10'E)	298	CS
Mt.Kusenbu (33°40'N,135°15'E)	245	CS
Shiiba (32°20'N,131°10'E)	317	Hashizume (1991)
Mt.Aso (33°00'N,131°10'E)	274	CS

2・2 結果

外部形態でみると、東北地方と日本海側の個体群では種皮に翼状突起が発達して稜も鋭くサイズが小さいのに対し、南西部太平洋側個体群ではこのような突起はなく、全体に丸みを帯びておりサイズも大きかった。子葉の折り畳まれ方は、日本海側のものが太平洋側のものに比べてしわが多いだけで基本的なパターンの違いはなかった（図2・1）。子葉面積は青森が 1.9 ± 0.49 ($n=10$)、盛岡 2.1 ± 0.27 ($n=9$)、日尊の倉山 2.7 ± 0.52 ($n=8$)、岐阜 2.2 ± 0.51 ($n=7$)、有峰 2.6 ± 0.53 ($n=10$)、芦生 1.5 ± 0.19 ($n=11$)、大山 2.4 ± 0.46 ($n=10$) (cm^2) であった。芦生を除いて大きな変異がなかったことから、しわの多少は子葉面積に変化がないにもかかわらずそれを包む種子のサイズが変化することによる。

各地域個体群の平均種子重は、成木の個葉面積と相関が高く ($r=-0.480, P<0.01, n=36$)、太平洋側産地のものが日本海側より大きい傾向があった（図2・2）。平均種子重と温量指数や年降水量との相関関係はなかった ($r=0.143, P>0.05, n=28$; $r=0.165, P>0.05, n=36$)。

積算発芽曲線を図2・3に示す。発芽日は個体群の位置する緯度とは関係なく、むしろ種子の大きさそのものに影響されているようで、最も種子重の大きかった富山産が初期に一斉に発芽し、最も種子重の小さかった芦生産が徐々に発芽してきた。しかし全体としてみると発生期間は何れも2－3週間と短く、一斉発芽型 (Ng 1978, 小山・林田 1990) を示す。

種子貯蔵養分のみで伸長すると考えられる下胚軸長は南茅部が 2.0 ± 0.38 ($n=27$)、青森 1.5 ± 0.71 ($n=10$)、岩手 1.5 ± 0.47 ($n=15$)、盛岡 2.0 ± 0.53 ($n=24$)、日尊の倉山 2.2 ± 0.56 ($n=26$)、佐渡 1.7 ± 0.56 ($n=11$)、有峰 2.4 ± 0.53 ($n=47$)、山梨 1.0 ± 0.21 ($n=3$)、岐阜 1.3 ± 0.22 ($n=3$)、芦生 1.6 ± 0.51 ($n=13$)、伊吹山 1.9 ± 0.43 ($n=19$) (cm) であった。種子重の関係を各産地毎の平均値でみると、ばらつきが大きく統計的な有意性はなかった ($r = 0.251, P>0.05$)。

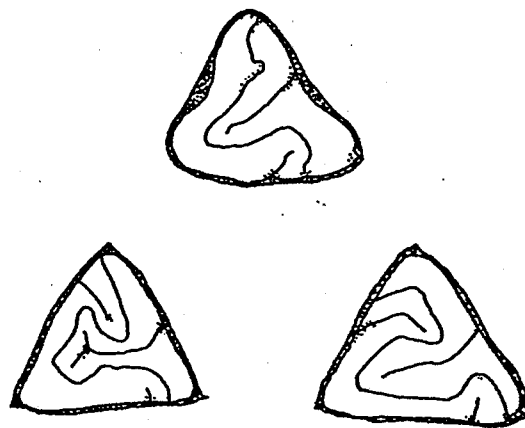


Fig.2.1 Cross section of seeds of F.crenata collected from 3 locations.
upper; Kohchi, left; Niigata, right; Aomori

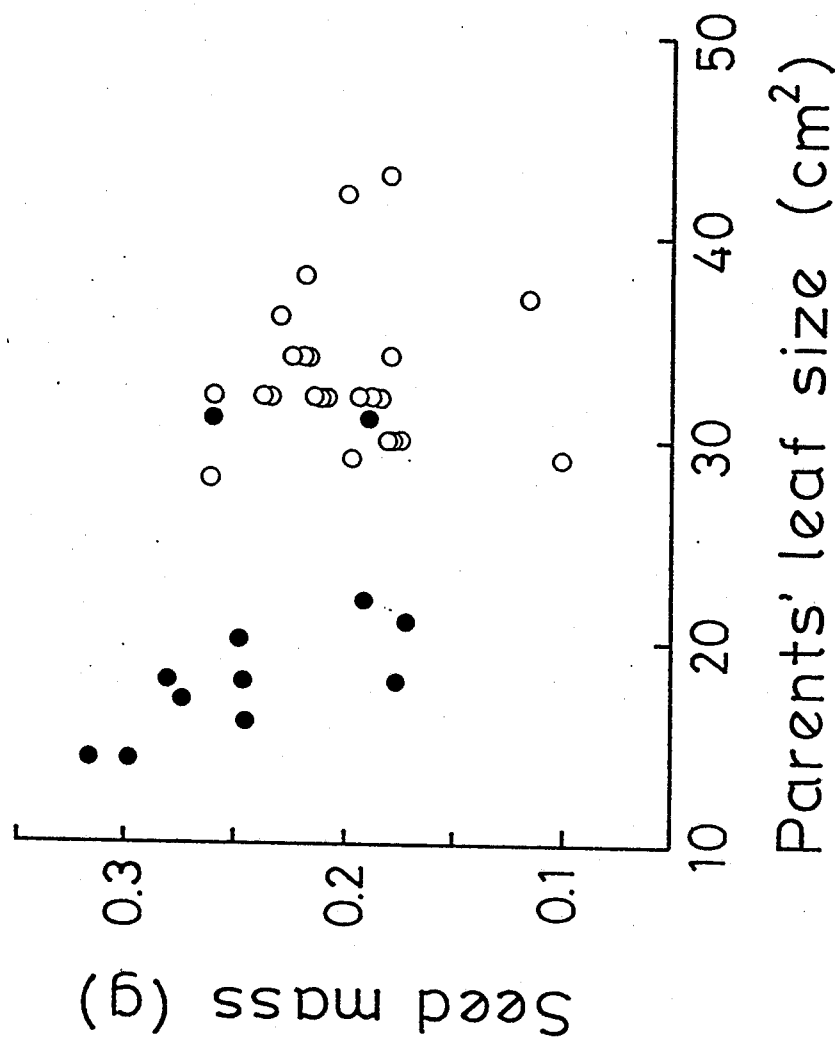


Fig.2.2 Relationship between mean leaf area of adult trees in its populations and seed mass.

Open and solid circles show Japan sea side and Pacific Ocean side, respectively.

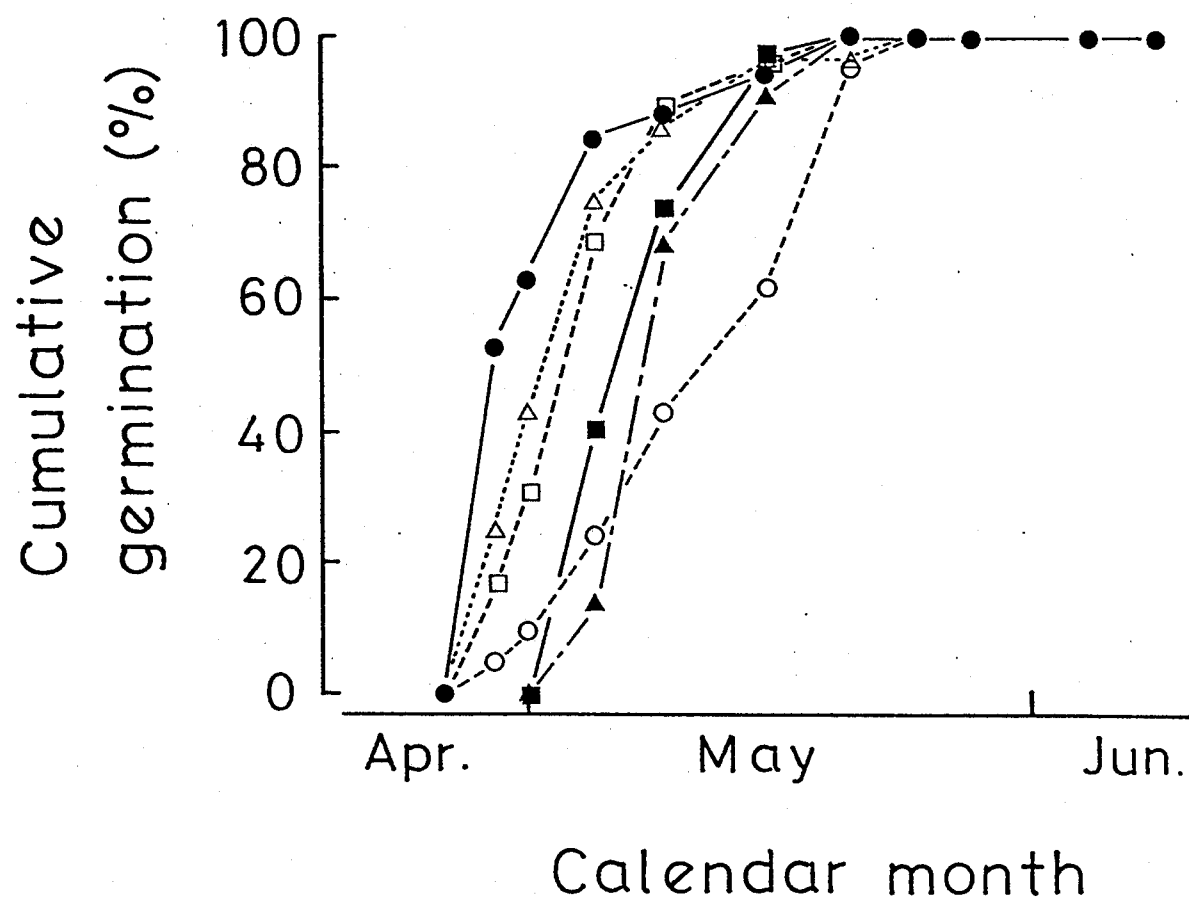


Fig.2.3 Cumulative germination curve of 6 population.
 open circle;Ashiu, solid circle;Toyama, open triangle;Niigata, solid triangle;Kohchi,
 open square;Donan, solid square;Iwate

2・3 考察

現在までに種子サイズの変異の経験的、理論的研究は生育環境の厳しい場所でより大きなサイズが選択されるであろうことを示してきた (Baker 1972, Smith and Fretwell 1974, Mazer 1989, Tripathi and Khan 1990)。実生の葉面積や下胚軸長が大きいほど初期競合能力が高く (Grime and Jeffery 1965, Stanton 1984)、種子サイズが大きいと水ストレスに対して有利となる (Weis 1982) と一般に考えられてきた。しかしブナの場合発芽のパターンや実生の葉面積・下胚軸長の変動幅は小さいことから、実生の潜在的初期競合能力には大きな差がないと考えられる。

しかし種子サイズには明らかな変動傾向が認められる。すなわち日本海側・北日本の方が太平洋側・南日本の個体群より種子サイズが小さく、しかも年降水量や温量指数といった環境因子との直接的な関係はなかった。これは東北日本で大きく、西南日本で小さいという個葉サイズの変動パターン (萩原 1977) と丁度逆である。実際図 2・2 のようにブナの種子重は親木の個葉面積と負の相関を持っている。形態的にもブナの雌花序は雄花序、葉と共に同一の冬芽内に前年の夏期に形成される (橋詰 1983) ため、限られた資源を花序と葉に分配させなければならない。これらのことからシュートレベルで考えた場合、栄養成長と繁殖成長との間に相補関係が成立 (Law 1979, Cooper and McGraw 1988, Silvertown 1989, Lovett Doust and Lovett Doust 1988, Newell 1991) していることを示唆する。南西日本の個体群は東北日本の個体群に比べて小さいシュートを数多く着生させる (第3章参照) ので、上記の関係が個体レベルでも保たれるなら、繁殖投資 (reproductive effort) が相対的に大きいことが期待される。しかしこの問題は今後詳細に検討されねばならない。

ブナの種子は産地間を通して100-300mgと大きく、また春先一斉に発芽することは基本的には安定した環境に出現する種の特徴 (Seiwa and Kikuzawa 1991) を示している。同じブナ科でもミズナラ堅果は生育期間中期から生育期間終了までその年の光合成生産の分配を受けて自由成長をするため、種子重は生育環

環境条件に強く依存すると考えられるのに対し、ブナでは前年度の貯蔵養分を利用して春先の短期間で堅果の外殻を形成してしまう（橋詰 1986）。したがってミズナラではその年の生育期間の環境条件の影響を直接的に受ると考えられるが、ブナではその影響が小さいと言え（日浦ほか 1991）、この違いは形態形成上の制約の違いによると考えられる。ミズナラにみられる生育環境条件によって種子サイズが変動するというこのような傾向は北米の多くの *Quercus* 属でも観察されている（Aizen and Woodcock 1992）。

日本海側のような多雪地帯では落果後まもなく降雪に見舞われるので乾燥によって種子が死亡する確率は低いだろうが、太平洋側南西日本では乾燥による死亡という選択圧によってより大きな種子が選択されてきたものと考えられる。種子の外部形態には東北日本と南西日本で翼状突起の有無という顕著な差がみられたが、子葉の折り畳まれ方には基本的な違いはなかった。日本のブナ林は、花粉分析等により最終氷期最寒冷期に日本海側と太平洋側に分布域が隔離されていたと考えられており（亀井他 1981）、その後気候の温暖化にともない約 9000年 B.P. にこれら地域集団が東北地方で合流し、現在見られるような分布域がほぼ確立された（Tsukada, 1982）とされている。種子の内部形態にみられる傾向は第四紀以降に出現したと考えられる気候の背腹性に対応してはいるものの、ブナが冷温帯林の普遍的な優占種であるために地理的隔離を受ける機会や時間が比較的少なかったことを示すものと考えられる。

第3章 稚樹の成長パタンの比較

3・1 材料と方法

全国17産地（表3・1）から採取した種子を東京大学北海道演習林苗畑に1987年播種して育苗した。先ず葉形態の変異を明らかにするために、1990年7月に各産地から主軸の第3－5葉を20枚以上採取し、葉面積、葉長、葉幅を計測した後、絶乾重量を測定した。種子採取地の環境条件を推定するために最寄りの気象観測所のデータから月別平均気温（気温遞減率0.6度/100m）・月別降水量を求め、これら環境条件と葉形態との相関を求めた。

個体の成長解析のために上記17産地の中から日本海側北部の北海道木古内（41°40'N, 140°20'E）、日本海側南部の京都芦生（35°18'N, 135°45'E）、太平洋側北部の山梨（35°25'N, 138°50'E）、太平洋側南部の九州矢部（32°40'N, 131°14'E）の4産地を各地域の代表として選定した。各個体が触れ合わないよう1m間隔で移植し、半数は全天照度下（対照区）に、半数は寒冷紗により被陰処理（被陰区）を施した。日本のブナ林は単木的なギャップ形成に依存して更新するため、稚樹の成長解析もこのような単木的なギャップ下と似た光条件とすることが望ましい。よって先ずブナ林林床の光条件を把握するため、単木的なギャップを含む成熟したブナ林（OQ；4章参照）で相対照度の測定を行った。OQの中央部30m x 30mを2.5m x 2.5mのグリッドに分割し、各グリッドの中央で相対照度の測定を行った。測定は'89年7月13日と14日のそれぞれ9時30分から14時の間に地上0m, 1.3m, 2.3mで各5回行った。1.3m, 2.3mはそれぞれササの葉層内、ササ層の直上に相当する。この相対照度の頻度分布を図3・1に示す。被陰区の相対照度は平均的な大きさ（約100m²）のギャップ下の地上約1mでの相対照度のモードとほぼ一致するように12%とした。計測に供したのは各産地各処理区で10個体ずつ、計80個体である。しかし栽培途中で枯死した木古内1個体、芦生1個体と、対照区で秋伸びしていた個体や梢端部の雪折れや凍害のため樹高成長に影響の出た個体は樹高成長の解析

Table 3.1 Provinces of analyzed saplings.

Provinces	Locality	Altitude(m)	Seed sampling date
Mt. Ohhira	42°40'N, 140°10'E	160	1986.9.29
Kuromatsunai	42°40'N, 140°20'E	150	unknown
Shiraikawa	42°40'N, 140°30'E	unknown	1986.9.27
Kikonai	41°40'N, 140°20'E	270	1986.10.3
Sannohe	40°40'N, 140°50'E	unknown	1986.Sep.
Sanbongi	38°30'N, 140°50'E	unknown	unknown
Morioka	39°42'N, 141°10'E	120	1988.10.4
Nikkoh	36°45'N, 139°30'E	unknown	unknown
Chichibu	35°55'N, 138°50'E	1600	1986.10.20
Yamanashi	35°25'N, 138°50'E	1050	1986.10.3
Numazu	35°10'N, 138°50'E	unknown	unknown
Amagi	34°52'N, 138°55'E	1040	1986.10.6
Fukui	35°55'N, 136°30'E	950	1986.10.11
Ashiu	35°18'N, 135°45'E	710	1986.10.3
Kohchi	34°00'N, 130°10'E	unknown	unknown
Takachiho	31°35'N, 130°45'E	unknown	unknown
Yabe	32°40'N, 131°14'E	1470	1986.10.17
Yatsushiro	32°30'N, 130°50'E	1500	1986.10.21

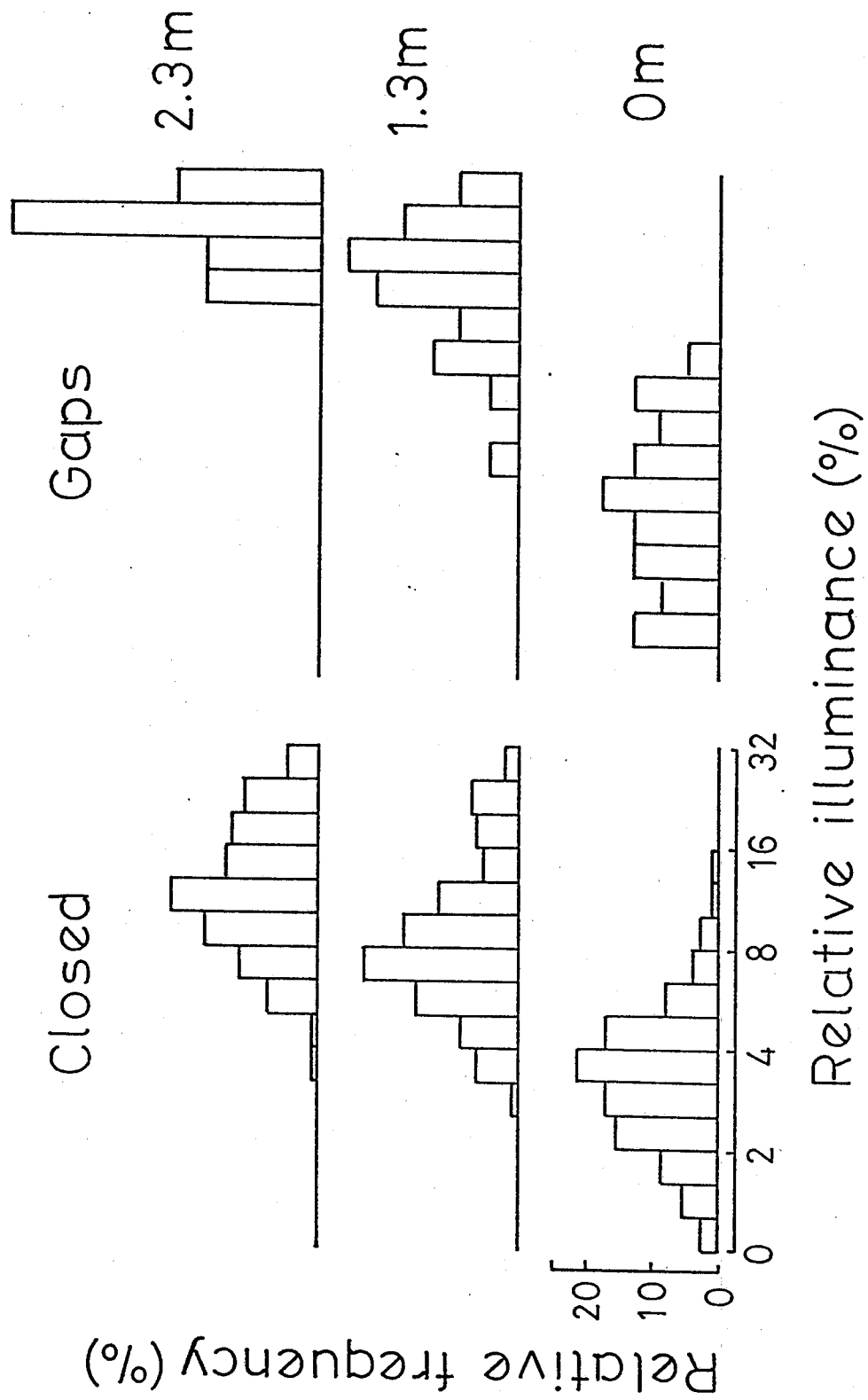


Fig.3.1 Frequency distribution of relative illuminance collected from beneath closed canopy and gaps in OQ.

から除外した。材料のサイズの概要を表3・2に示す。これら各個体について1990年、1991年、1992年の7月に枝下高、樹高、樹冠幅を計測し、根元直径、枝下直径を10月に測定した（1992年は7月の値）。また各個体の枝毎にマーキングし、毎年夏期に当年枝の生残を記録した。ここでいう当年枝とは葉を含まない枝部分そのものをさし、葉を含める場合にはシュートという言葉を使う。

1990年には各個体の全ての当年枝の長さを測定し、1992年に20本の当年枝から長さと重量の相対成長関係を求めて $(Wsh(g)=0.00008L(mm)^{1.5489}, R^2=0.951, P<0.001)$ 1990年の当年枝重を推定した。さらに1990年、1991年10月に光合成を阻害しないよう個体毎に目の荒いネットを掛け、落葉後にこれを回収して葉数と葉重を測定した。1992年7月に全個体を掘りとり、上記の測定項目の他主軸の葉面積、層位毎の葉数、当年枝数、葉重、当年枝重、枝重、幹重を測定した。92年時点で樹高1.0mを越えた個体については3-4層（各層約40cm）に分け、層位毎の葉面積や根元から5cmの高さの幹の比重、各当年枝重（各産地各処理区1個体のみ、ただし木古内対照区は欠測）も測定した。これら重量は乾燥器で重量が一定になるまで乾燥させ、24時間デシケータに入れた後の重量である。なおブナは一斉開葉一斉落葉タイプの樹種（Kikuzawa 1983, Koike 1988）なので、生育期間途中の葉の脱落はないものとして扱った。なお個体の成長を個体群間で比較する場合、葉の安定期間（小池 1985）が一致していることが前提となる。供試した個体の展葉時期は、南方の個体群ほど遅れる傾向にあり最大で約10日間の差があったが、落葉時期も同様に南方の個体群ほど遅かったため葉の安定期間に個体群間の差はなかった。

各地の水分環境を比較するために最寄りの気象観測所の気象データ（国立天文台 1992）から降水量の季節変化と可能蒸発散量を求め、この差を有効水量としてその季節変化を比較した。可能蒸発散量（Potential evapotranspiration）は下記のThorthwaite法（Thorthwaite 1947）によって算出した。

$$Et = 1.6 (10T/I) \cdot \quad (\text{cm/month})$$

$$I = \Sigma (Ti/5)^{1.514}$$

$$a = (492390 + 17920I - 77.1I^2 + 0.675I^3) \times 10^{-6}$$

Table 3.2 General description of sample trees at 1992.

	Height(cm)	D0.1(mm)	Crown area(m ²)
Kikonai (n=19)	71-175	19.4-29.7	0.22-0.93
Ashiu (n=19)	54-152	14.3-31.2	0.23-0.71
Yamanashi(n=20)	37.5-188	15.6-39.3	0.08-1.31
Yabe (n=20)	69-184	15.4-35.7	0.11-1.30

Table 3.3 Coefficients of correlations between environmental factor and leaf characteristics.

	SLA(cm ² /g)	Leaf form index	Leaf weight(g)	Leaf area(cm ²)
Latitude(°N)	0.903***	-0.631**	0.842***	0.905***
Warmth Index(°C)	0.045ns	-0.184ns	-0.213ns	-0.173ns
Annual precipitation(mm)	-0.555*	0.641**	-0.613**	-0.630**
Rain factor(mm/°C)	-0.484*	0.767**	-0.427ns	-0.469ns

*P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001

E_t : 月可能蒸発散量、 T : 月平均気温 ($^{\circ}\text{C}$)、 I : 熱指数

この方法は北米の気象データから経験的にあてはめられたものであり、日本に適用した場合冬から春にかけて過小、夏から秋にかけて過大となる（榎根 1989）が、ここでは正確な絶対量を求めることが目的ではなく、相対的な比較にとどめる。

3・3 結果

（1）太平洋側と日本海側の有効水分量の季節変化

図 3・2 にブナの北限である黒松内、典型的な日本海側の気候である芦生、典型的な太平洋側内陸の気候である秩父と山梨の降水量と可能蒸発散量の差の季節変化を示した。この差が大きいほど利用可能な水分量が多いことを示す。日本海側では冬季の有効水分量が 100mm 以上と大きいのに対し、太平洋側内陸では夏期にやや多いものの全般に 100mm 以下の低い値を示す。ここで特に注目されるのは黒松内で、ブナの開葉期にあたる 5、6 月に有効水分量がマイナスに転じていることである。実際にマイナスの値をとっているかどうかは検討の余地があるが、いずれにしてもこのことは植物がこの時期乾燥状態にさらされることを示している。

（2）葉形態の変異

表 3・3 に個葉面積・形状比・比葉面積 (SLA) と種子採取地の環境因子との相関係数を示す。個葉面積は緯度の増加に伴って指数的に大きくなり、萩原 (1977) と同様の傾向を示した (図 3・3)。一方 SLA は緯度と強い正の相関関係があった (図 3・4; $r=0.903, n=17, P<0.001$)。このため葉面積と SLA の積として表される個葉重は緯度と直線的な相関関係にあった ($r =$

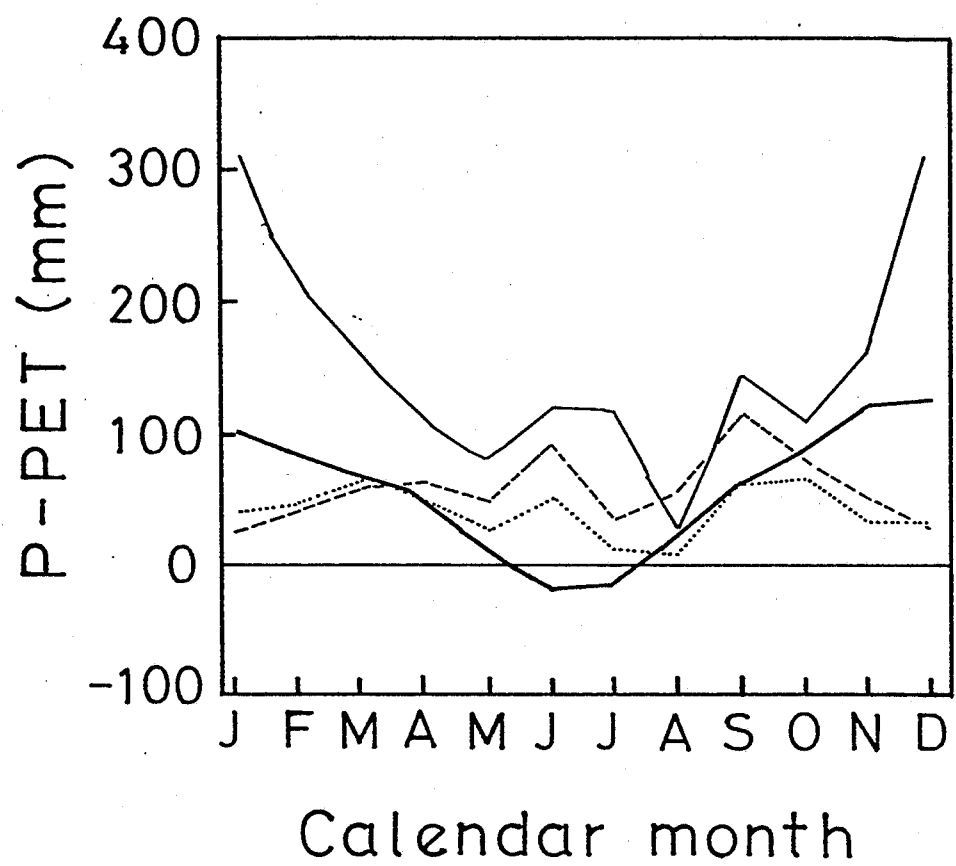


Fig.3.2 Seasonal changes of water-availability in 4 locations. Water-availability are represented by precipitation minus potential evapotranspiration. Thin line, thick line, broken line, and dashed line show Ashiu, Kuromatsunai, Chichibu, and Yamanashi, respectively.

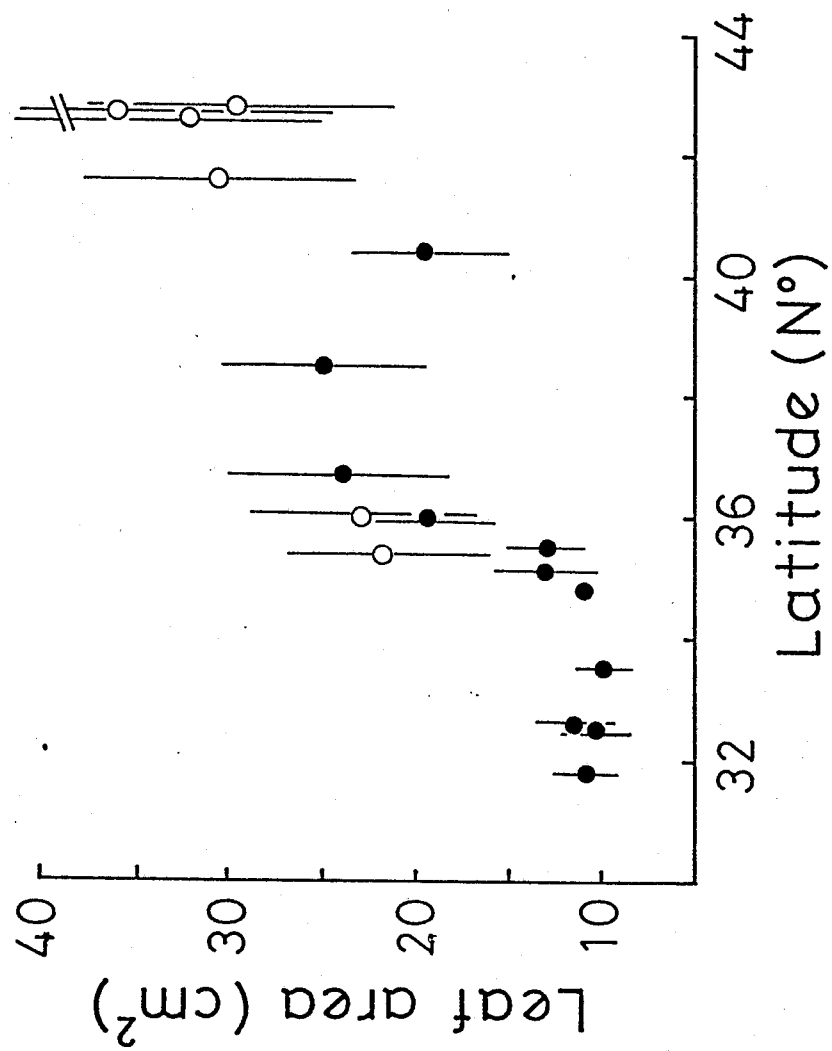


Fig.3.3 Relationship between latitude and leaf area of each population.
Open circles; Japan sea side, solid circles; Pacific Ocean side.

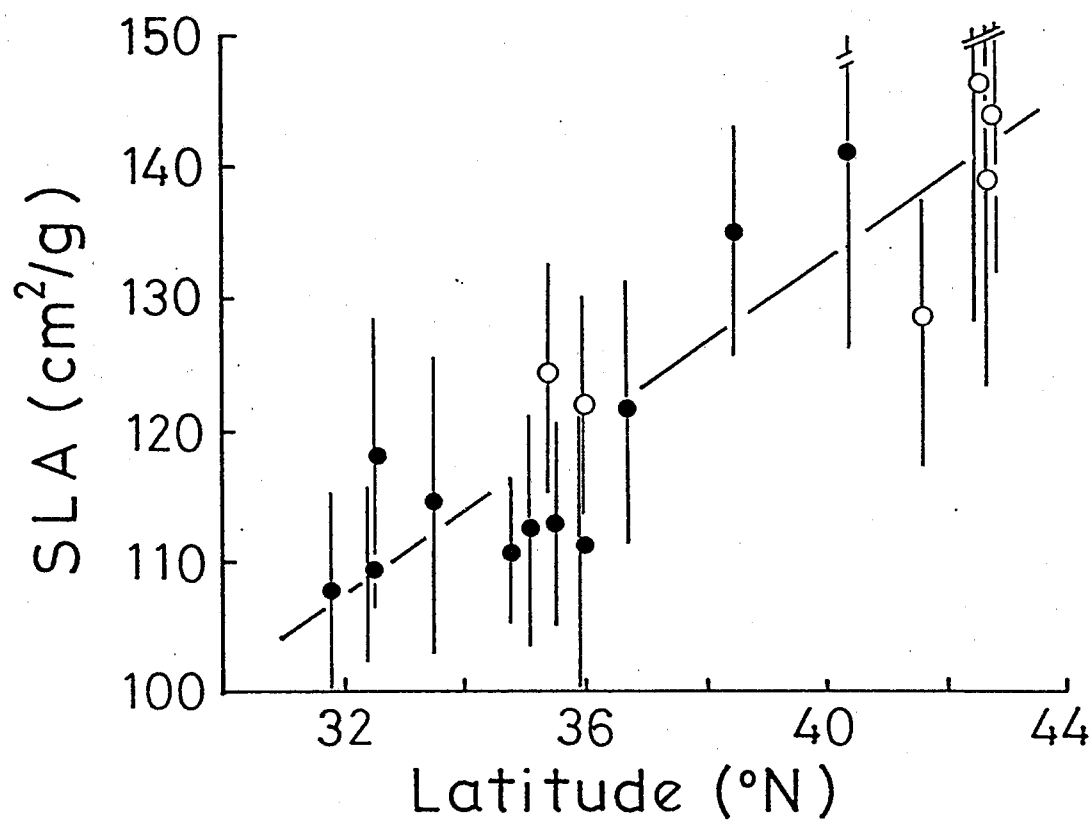


Fig.3.4 Relationship between latitude and SLA of each population.
Open circles; Japan sea side, solid circles; Pacific Ocean side.

0.842, $n=17$; $P<0.01$)。形状比は雨量因子(年降水量/年平均気温)との相関が最も高く、水分環境との関連を示唆する。これは萩原(1977)や小池ら(1990)にはみられなかった傾向である。このように同一環境で生育しても葉形態に顕著な地理的クラインが存在することが示され、ブナの個体群間の葉形質の表現型差は環境より遺伝的に規定される傾向が強いことを示す。

(3) シュートレベルの解析

1992年での個体の当年枝重の頻度分布の例を図3・5に示す。各産地とも対照区では対数正規分布を示すのに対し、被陰区では正に歪んだ分布となり、短枝状となるシュートが増加する。当年枝重の幾何平均はそれぞれ木古内被陰区: 0.086g ($n=122$)、芦生被陰区: 0.036g ($n=93$)、対照区: 0.176g ($n=118$)、山梨被陰区: 0.031g ($n=176$)、対照区: 0.086g ($n=520$)、矢部被陰区: 0.025g ($n=173$)、対照区: 0.057g ($n=360$)で、個葉サイズの大きな個体群のものほど対照区、被陰区とも平均が高い方にずれ、全体として大きな当年枝を着生させていることが分かる。個体当りのモジュール数を比較するために個体材積の指標である D^2H ($\text{cm}^2 \cdot \text{m}$)と着生する当年枝数、葉数の関係をそれぞれ図3・6に示した。個葉サイズの大きな個体群ほど個体当りの当年枝の着生数は少なく、これは葉数についても同様である。つまり南方の個体群ほど小さな葉・当年枝を多数着生させていることになる。同様に当年枝当りの葉数と葉面積の比較のために、木古内と矢部について当年枝の長さ与此に着生する葉数、総葉面積の関係を図3・7に示した。それぞれの回帰直線を比較すると、個葉サイズの小さい個体群で切片が大きく(木古内: $Y = 0.03X + 2.13$ 、矢部: $Y = 0.04X + 2.80$)、着葉数が多いことを示すが、当年枝あたりの総葉面積では個葉サイズの大きい個体群の方が傾きが大きい(木古内: $Y = 0.53X + 13.71$ 、矢部: $Y = 0.29X + 11.28$)。つまり当年枝当りでは葉数と面積の相補関係が崩れていることを示す。

次に上記のようなサイズを持つ当年枝の動態を比較する。2年間の個体当り

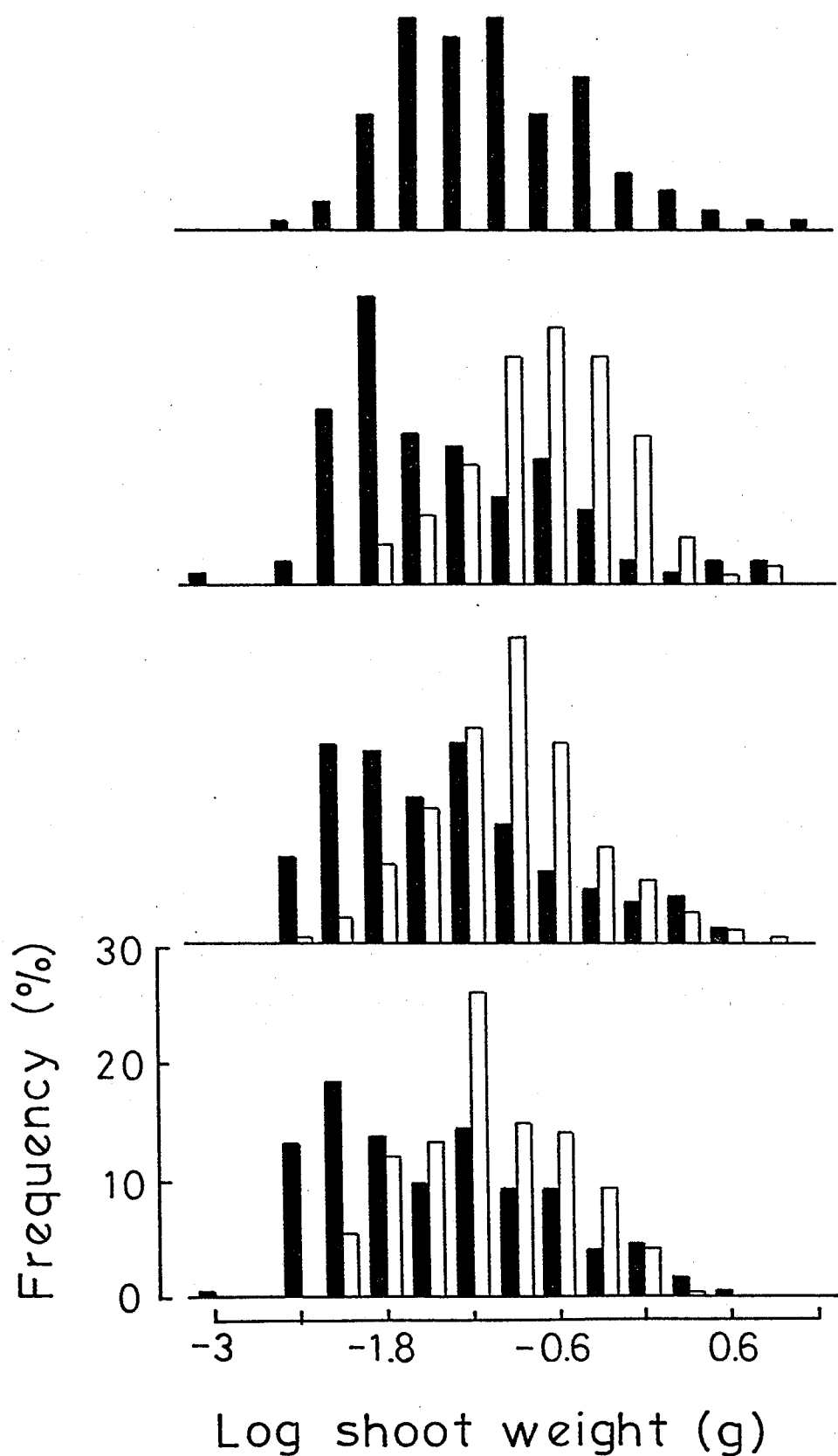


Fig.3.5 Examples of frequency distribution of shoot weight of a individual in 4 populations at 1992. Open bars and solid bars show open and shade grown. From upper to lower; Kikonai, Ashiu, Yamanashi, Yabe.

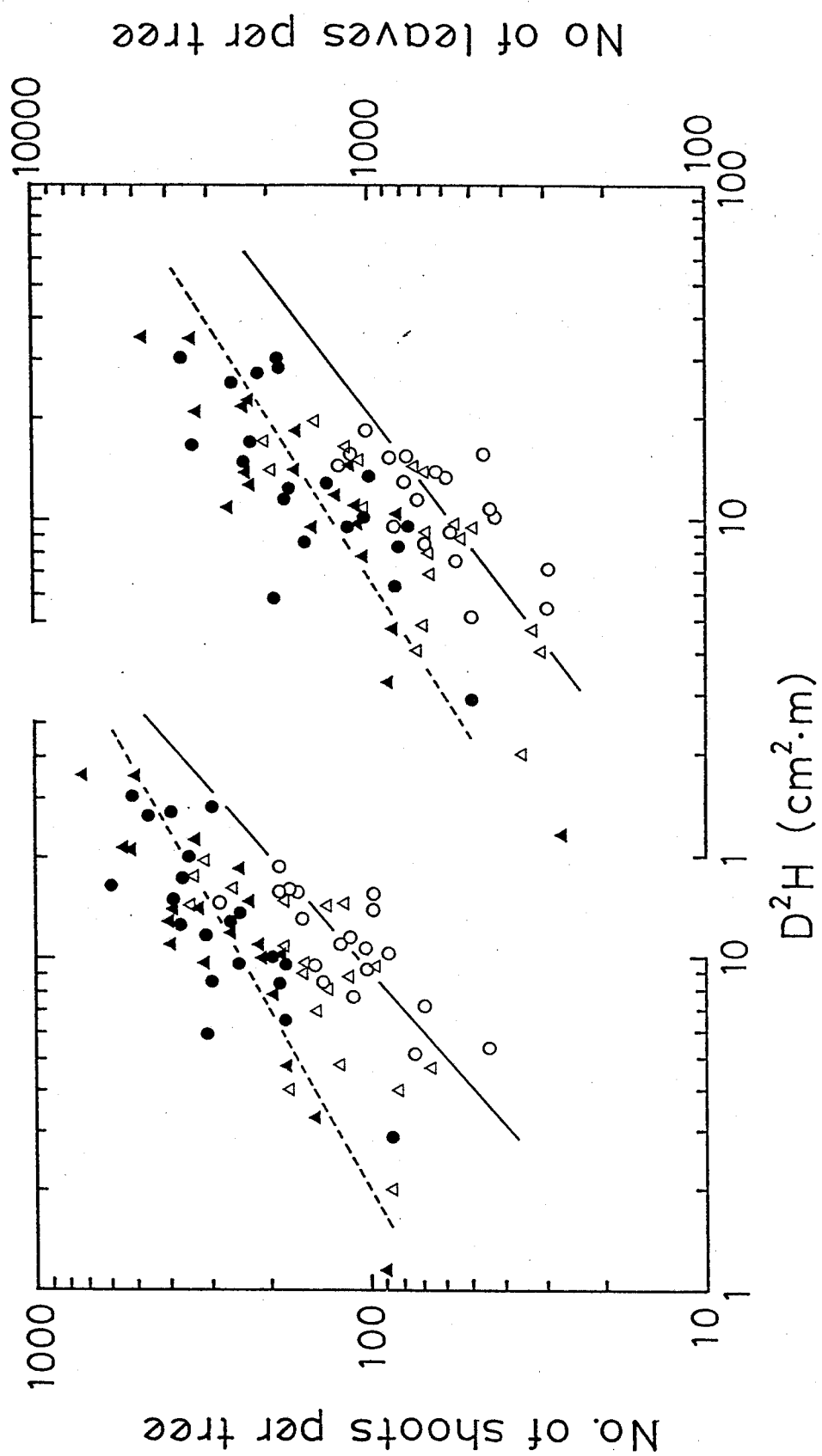


Fig.3.6 No. of shoots(left) and leaves(right) per tree.
 open circle;Kikonai, open triangle;Ashiu, solid triangle;Yamanashi, solid circles;Yabe.

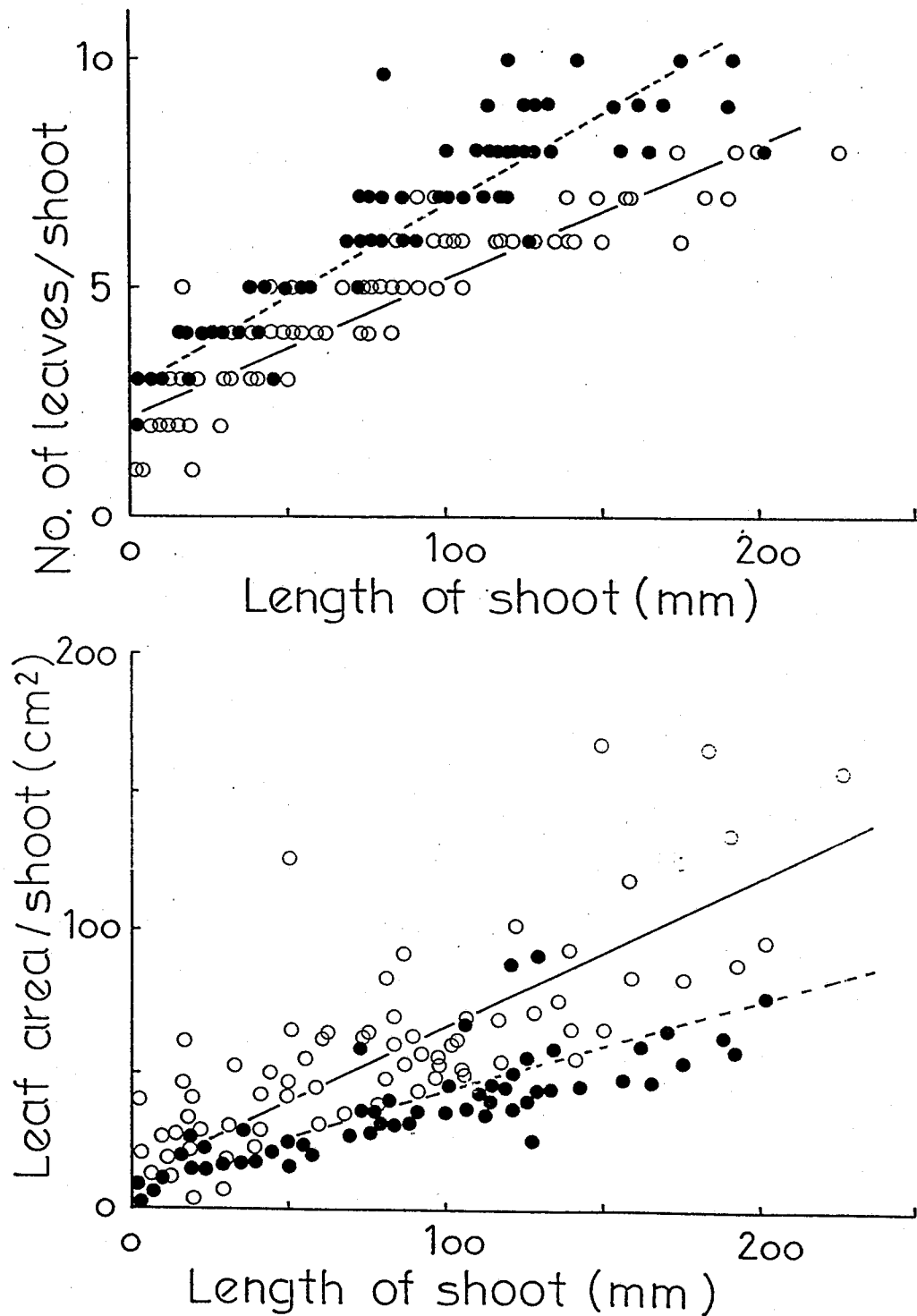


Fig.3.7 Relationships between length of current-year shoot and no. of leaves per shoot (upper). Open and solid circles show Kikonai and Yabe, respectively. Solid line (northern saplings): $(\text{no. of leaves}) = 2.13 + 0.03x(\text{shoot length})$ Dashed line (southern saplings): $(\text{n.l.}) = 2.80 + 0.04x(\text{s.l.})$ Relationships between length of current-year shoot and leaf area per shoot (lower). Solid line: $(\text{leaf area}) = 13.71 + 0.53x(\text{s.l.})$ Dashed line: $(\text{l.a.}) = 11.28 + 0.29x(\text{s.l.})$

の当年枝数相対増加率 = $(\ln N_2 - \ln N_1) / (t_2 - t_1)$ は葉の小さい太平洋側の個体群が対照区・被陰区ともに大きかった (図 3・8)。この平均当年枝重の階層的な変化のパターンは、ばらつきが大きく個体群間・処理間による差はないが、葉重で比較すると太平洋側の個葉サイズの小さい個体群で上部の階層が相対的に大きく、下部が小さいという傾向がより顕著で、その差は特に被陰区で明瞭となる (図 3・9)。SLA の最上層と最下層の差は、個体群による違いはなく、被陰区で約 105-115、対照区で約 40-55 cm²/g であった。このことは、少なくとも光条件に対する SLA の反応基準 (reaction norm) に個体群間の差はないことを示す。

一方当年枝死亡率は、それぞれ木古内が対照区で 2.5 ± 2.3 (n=9)、被陰区で 4.3 ± 3.2 (n=10)、芦生が対照区で 1.7 ± 1.2 (n=10)、被陰区で 6.9 ± 4.3 (n=9)、山梨が対照区で 1.7 ± 3.9 (n=10)、被陰区で 7.5 ± 4.7 (n=10)、矢部が対照区で 1.6 ± 2.1 (n=10)、被陰区で 8.4 ± 6.0 (n=10) (%/2 yr) であった。対照区では葉サイズの大きな個体群ほど当年枝死亡率が大きいのに対し、被陰区ではこれとは逆に葉サイズの小さい個体群ほど死亡率が高い傾向がある。これを階層別にみると、日本海側の個体群では対照区・被陰区にかかわらずどの階層でも当年枝の脱落が起こっているのに対し、太平洋側の個体群では被陰区では下層に限られる (図 3・10)。このような当年枝の脱落は、全ての個体群を通して樹冠内の葉量密度と正の相関を持っており、被陰区でその傾きが大きく (被陰区; $Y = 0.007 X + 0.0235$, $r = 0.367$, $P < 0.05$ 、対照区; $Y = 0.003 X + 0.0090$, $r = 0.482$, $P < 0.01$)、わずかな葉量密度の増加でも当年枝の枯死が起こりやすいことを示す (図 3・11)。次に樹冠内でのモジュール間の密度効果を検討するために個体毎の樹冠面積当りの樹冠内葉数密度と平均個葉重の推移 (図 3・12)、樹冠内当年枝密度と平均当年枝重の推移 (図 3・13) を比較した。葉面積の大きい個体群ほど葉数密度や当年枝密度が低く、この傾向は個体が成長しても変わらない。一方個体の成長にともなうどの個体群、処理間でも平均葉重、平均当年枝重ともに増大しているが、密度の推移には顕著な差がみられた。葉数密度は被陰区ではどの個体群でも一旦減

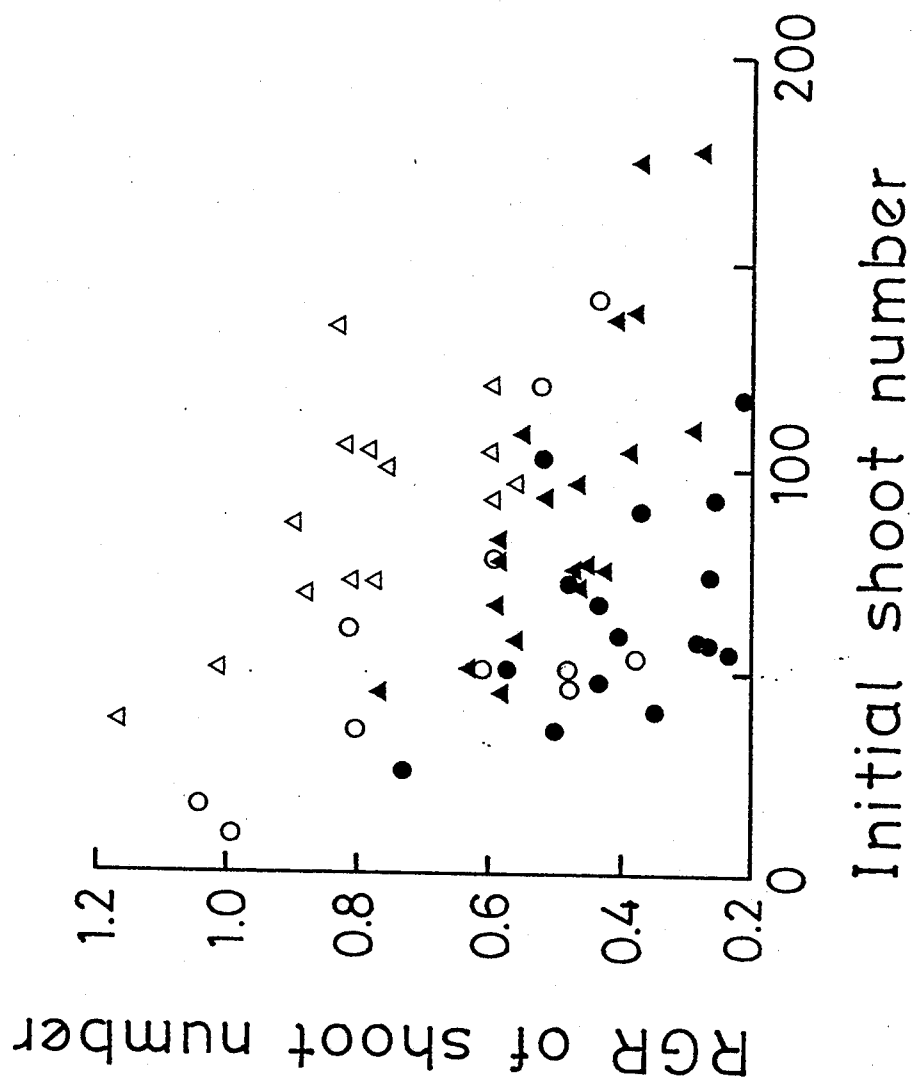


Fig.3.8 Relative growth rate of shoot number.
 circles;Kikonai and Ashiu, triangles;Yamanashi and Yabe
 open and solid symboles show open and shade grown, respectively.

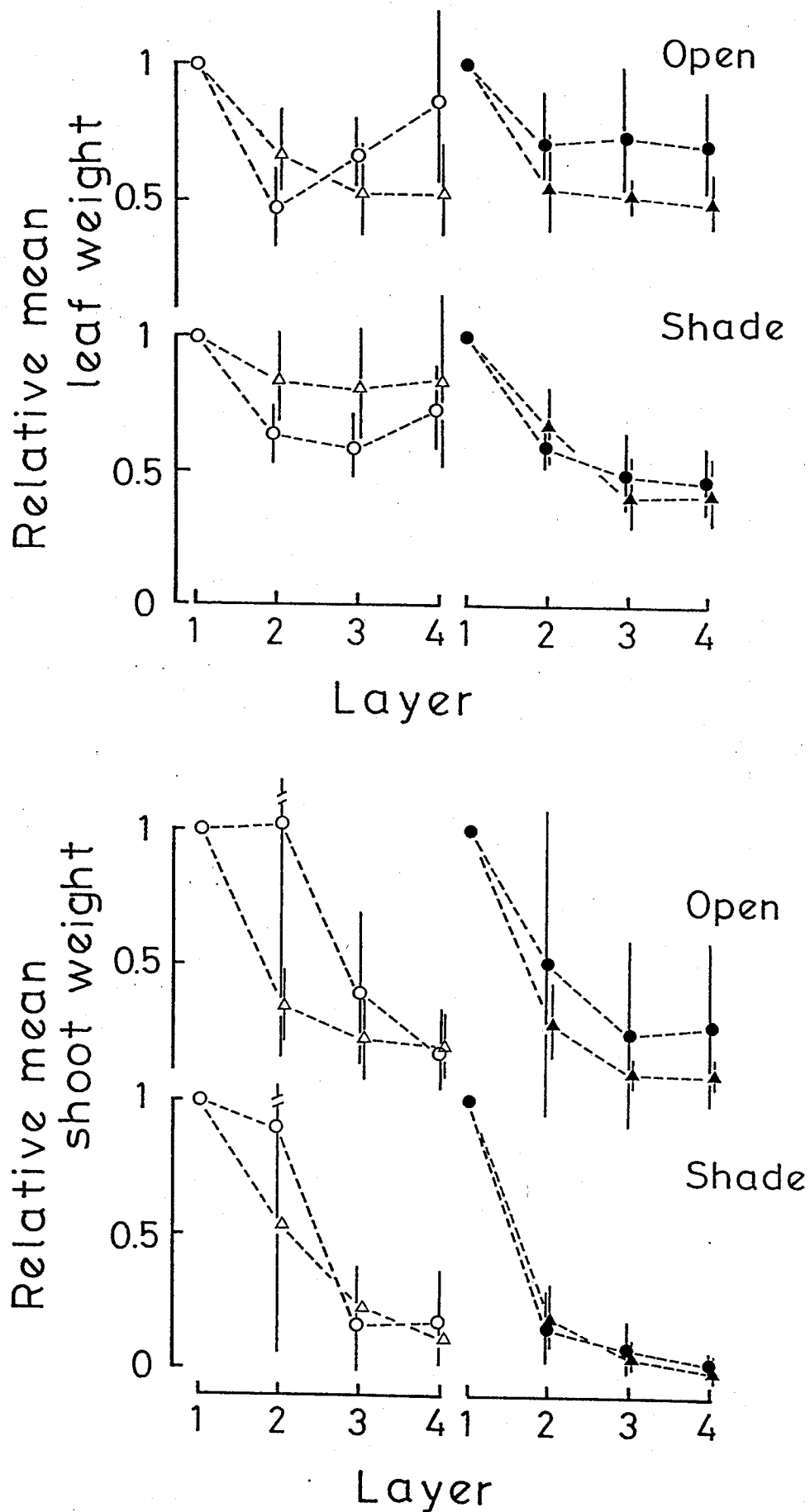


Fig.3.9 Stratifying changes of relative mean leaf weight(upper) and relative mean shoot weight(lower).
Open circle; Kikonai, open triangle; Ashiu, solid triangle; Yamanashi, solid circles; Yabe.

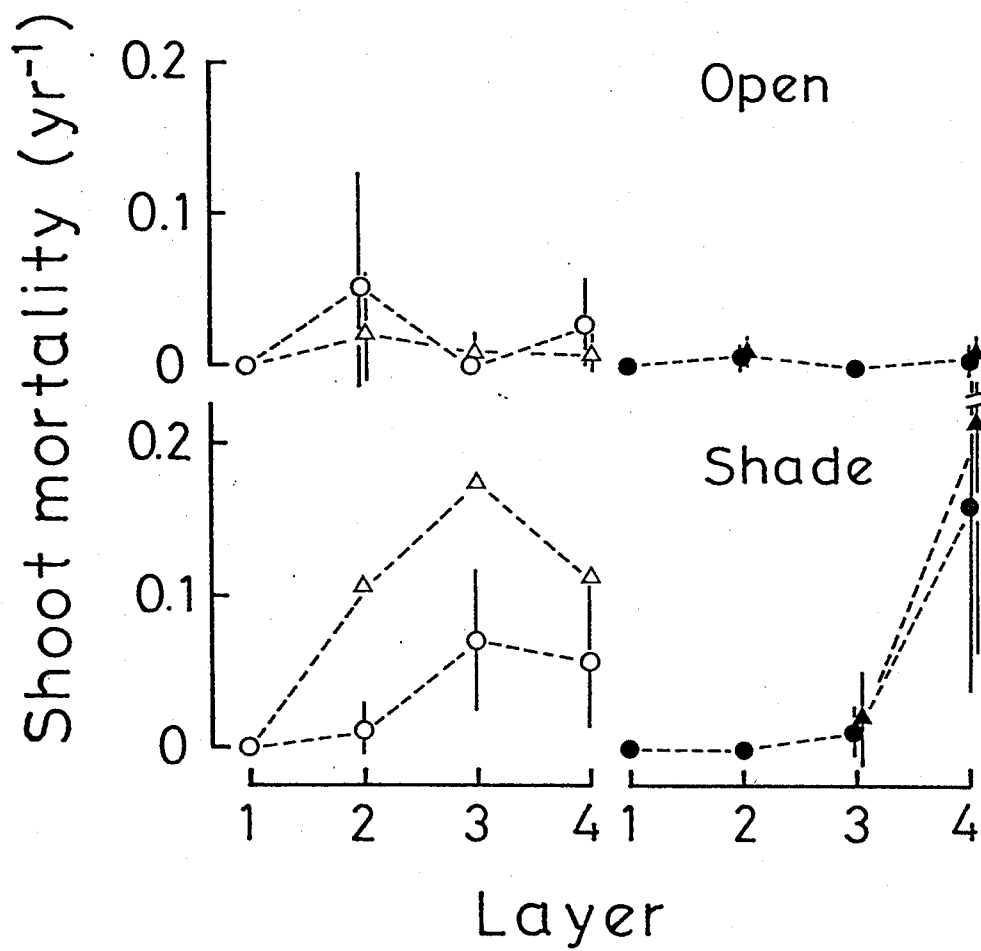


Fig.3.10 Stratifying changes of shoot mortality.
 Open circle; Kikonai, open triangle; Ashiu,
 solid triangle; Yamanashi, solid circles; Yabe.

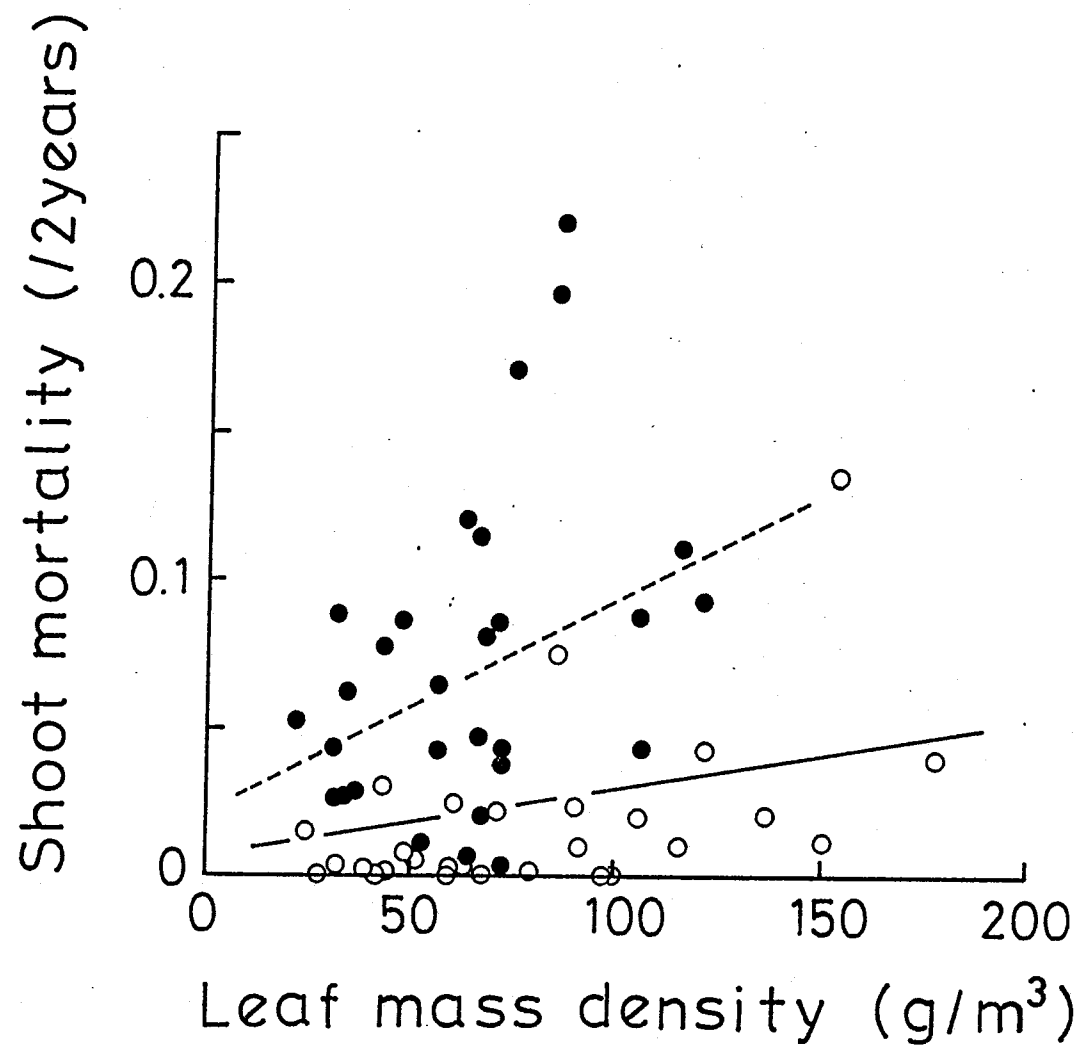


Fig.3.11 Relationships between leaf mass density of individual crown and shoot mortality.
Open and solid circles show open and shade grown, respectively.
Open; $Y = 0.003X + 0.009$, $r = 0.482$, $P < 0.01$.
Shade; $Y = 0.007X + 0.0235$, $r = 0.367$, $P < 0.05$.

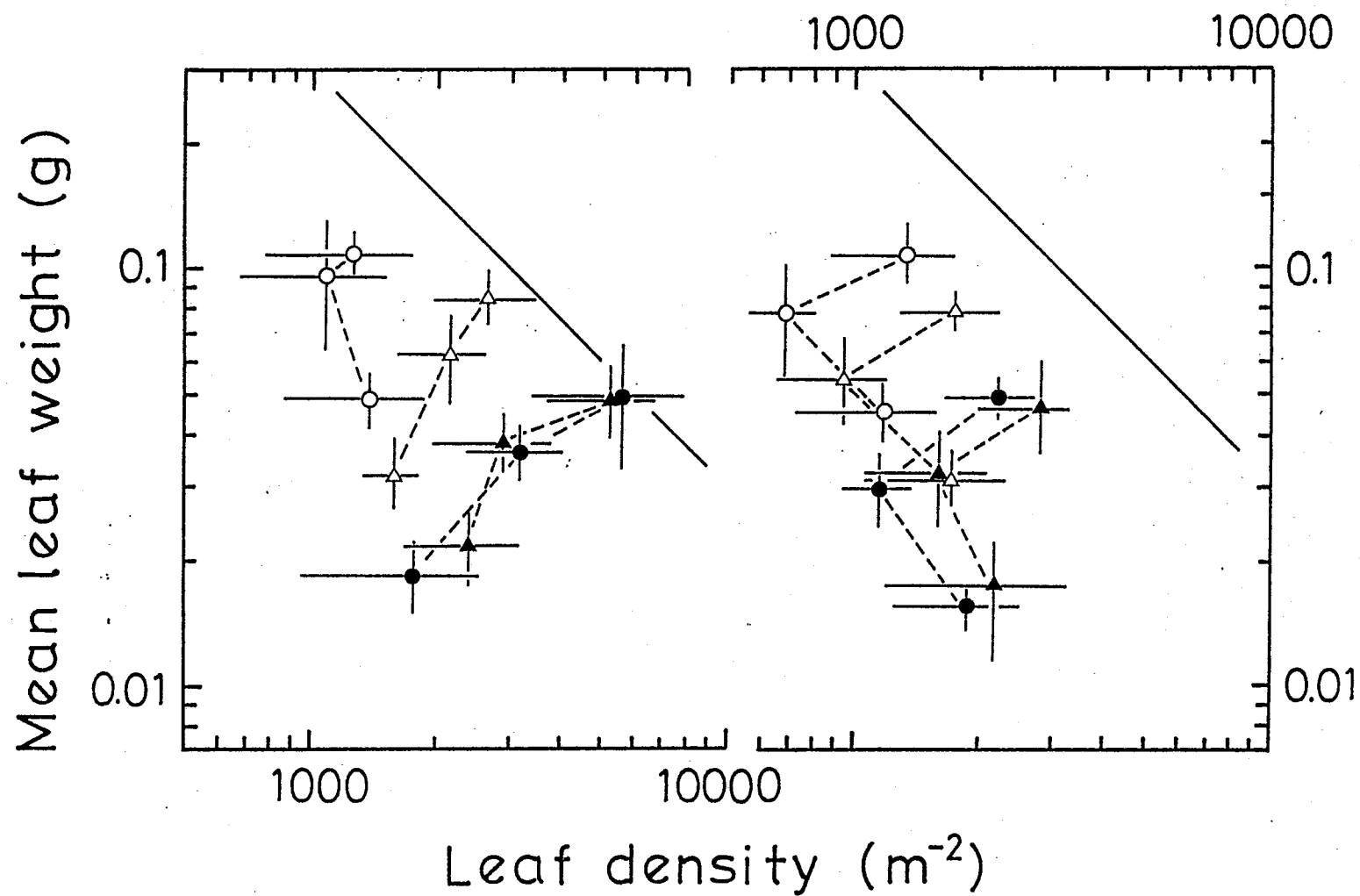


Fig.3.12 Transition of leaf density - mean leaf weight relation in individual crown.
 Left; open grown, right; shade grown.
 Solid lines indicate that leaf mass is equal with 3 ton/ha.
 Open circle; Kikonai, open triangle; Ashiu,
 solid triangle; Yamanashi, solid circles; Yabe.

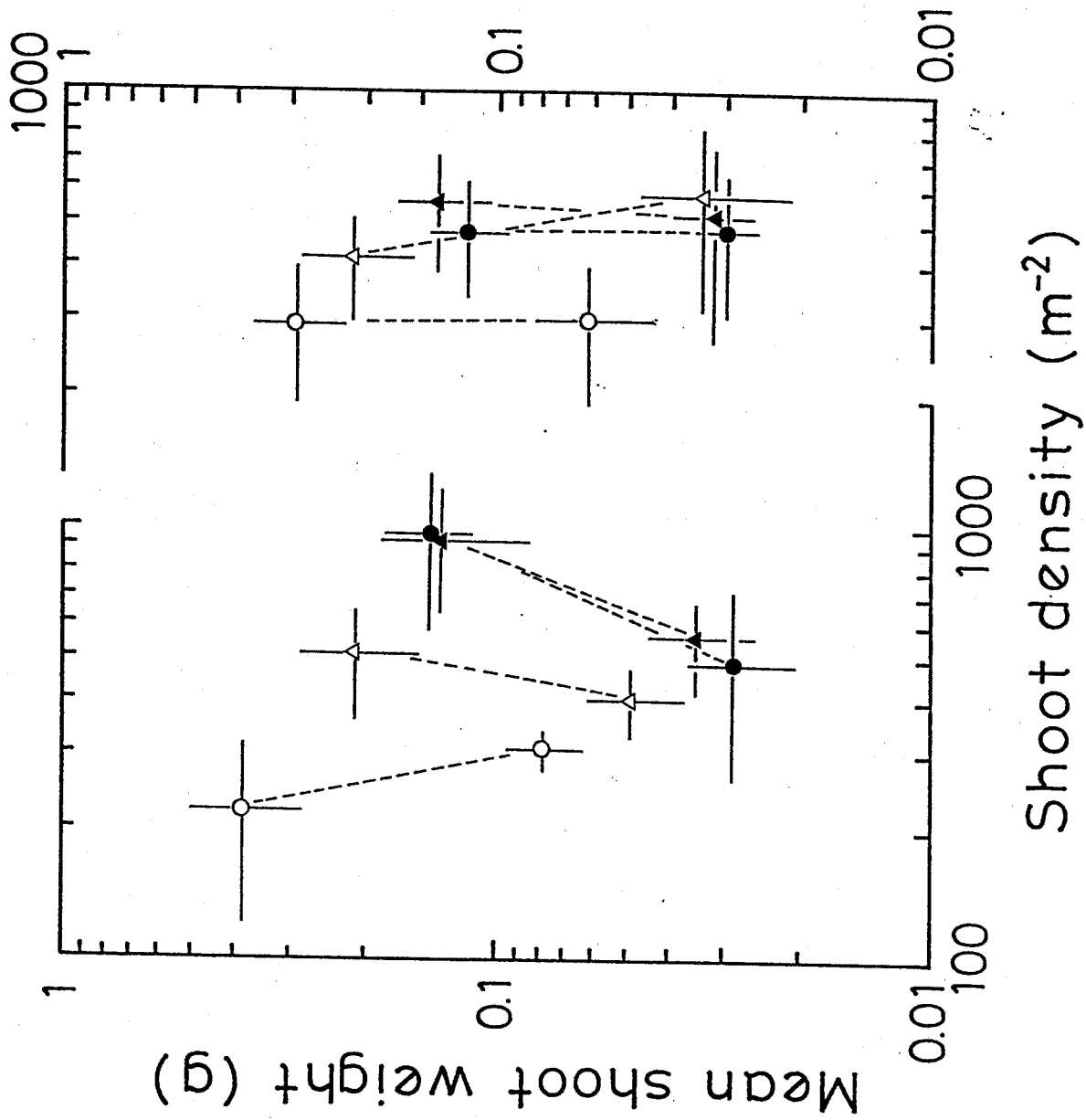


Fig.3.13 Transition of shoot density - mean shoot weight relation in individual crown.
left:open grown, right;shade grown. Symbols are the same in fig.3.5.

少して再び増加するのに対し、対照区では葉面積が小さいほど増加傾向が顕著で、葉面積のもっとも大きい木古内ではむしろ減少している。これらの傾向は当年枝でも同様であった。また個体群を通して葉数密度と平均個葉重の関係をみると、特に被陰区ではじめ急だった傾きがおよそ-1の値に近付き、葉サイズの異なった個体群を通して樹冠内葉量密度は一定値に収束するようになる。また樹冠内の単位面積当りで見ると個体レベルでも落葉広葉樹林の基本葉量の値3 ton/ha (Tadaki 1966) に近付いた。

(4) 個体レベルの解析

個体レベルでの成長比較のためイギリス流解析理論 (佐伯 1965) を基に成長解析を行った。これによると相対成長率と純同化率は次のように定義される。

$$\text{相対成長率 (RGR)} = (\ln w_2 - \ln w_1) / (t_2 - t_1)$$

$$\begin{aligned} \text{純同化率 (NARw)} &= (w_2 - w_1) \cdot (\ln F_2 - \ln F_1) \\ &\quad / (t_2 - t_1) \cdot (F_2 - F_1) \end{aligned}$$

w_1 , w_2 : 時間 1, 2 での個体重, F_1 , F_2 : 時間 1, 2 での葉重

ここでNARは重量ベースでの見かけの光合成量に近いと考えられる。NARはそれぞれ木古内が対照区で 5.13 ± 0.72 ($n=9$)、被陰区で 5.16 ± 1.03 ($n=10$)、芦生が対照区で 5.06 ± 0.73 ($n=10$)、被陰区で 4.78 ± 0.85 ($n=9$)、山梨が対照区で 5.96 ± 1.31 ($n=10$)、被陰区で 5.21 ± 0.29 ($n=10$)、矢部が対照区で 6.54 ± 0.97 ($n=10$)、被陰区で 5.49 ± 0.65 ($n=10$) (g/yr) であった。対照区で約5-6.5g/yrに対し、被陰区で約4.8-5.5g/yrとやや小さい傾向があるものの、個体群間での差はなく (Mann-Whitney U test, $P>0.05$) 小池ら (1990) の結果と一致する。ただし個体群毎に被陰区と対照区を比較した場合、葉面積の小さい個体群ほどその差は大きい傾向がある。一方、RGRは被陰区での差はみられないものの、対照区では太平洋側の個体群の方が大きい (図3・14) RGR

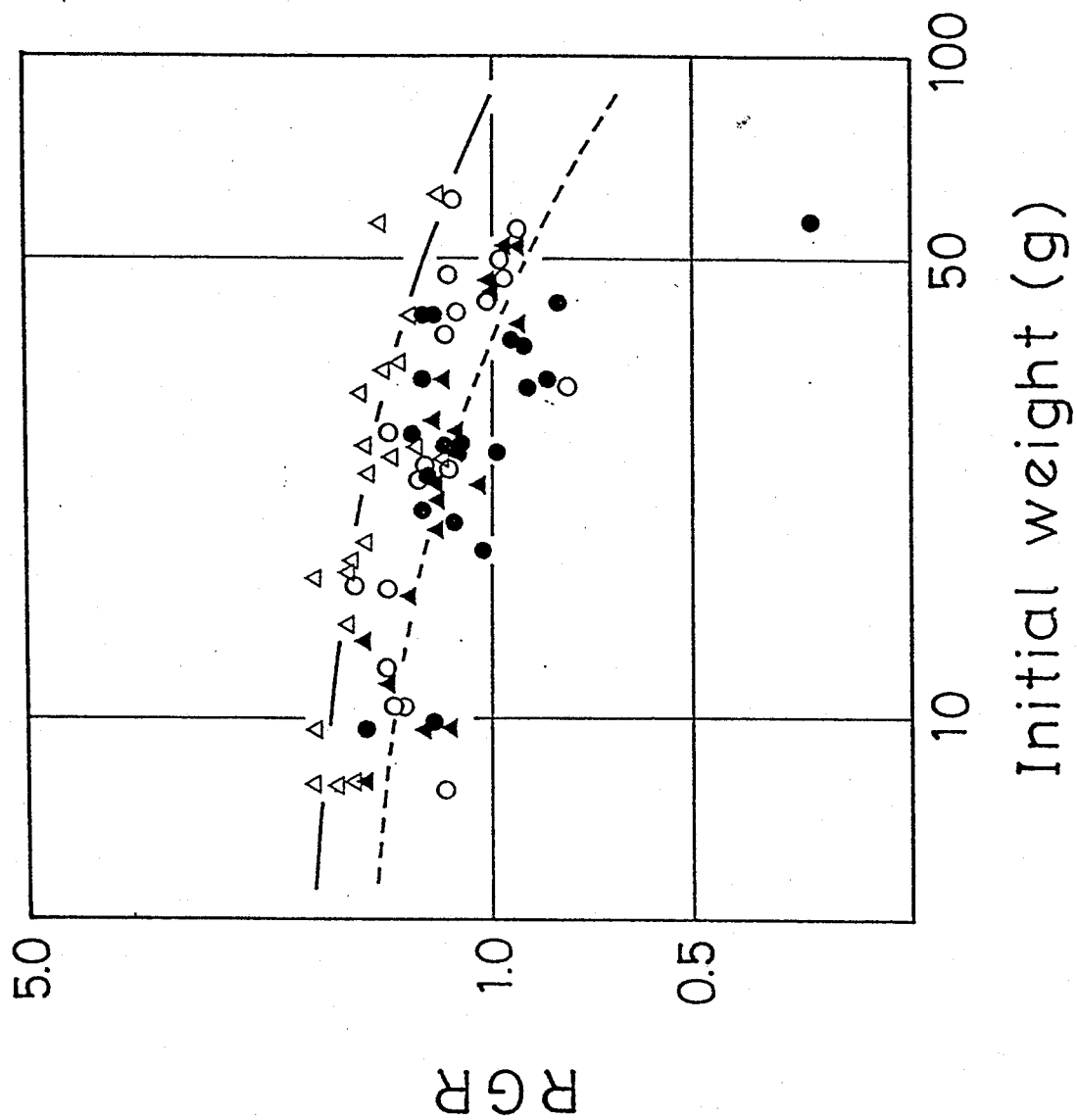


Fig.3.14 Relative growth rate of individuals.
 Symbols are the same in fig.3.7.
 solid line; Yabe and Yamanashi, open
 dashed line; others. These lines are fitted by C-D curve.

RはNARwと個体重に占める葉重の割合(LWR)の積なので個体当りの葉量は個葉面積の小さい太平洋側個体群で多いことになる。各器官の相対成長係数を個体群間で比較すると、個体サイズの増加にともなって個葉サイズの大きい個体群ほど枝への投資量が大きくなり、個葉サイズの小さい個体群ほど葉への投資量が多くなる(表3・4)。特に個体重と葉重の相対成長係数は、木古内と芦生で1より小さく個体重の増加ほどには葉重は増えないことを示すのに対し、山梨と矢部では1に近いかこれよりやや大きく、個体重の増加と同じかそれ以上の割合で葉重が増加することを示す。個葉サイズがそれぞれ最大、最小である木古内と矢部でこれを比較すると有意差があった($F_s=4.33$, $P<0.05$)。

光条件によって成長の配分がどう変化するかを検討するために、被陰区と対照区で、葉量の相対成長率と樹高の相対成長率を比較した。被陰すると何れの個体群でも樹高成長への配分が大きくなるが、この傾向は葉サイズの大きな個体群で特に顕著であった(図3・15)。

幹の比重は産地間・処理区の違いにかかわらず平均 0.580g/cm^3 (範囲 $0.491 - 0.654$)で差はみられなかった。

3・4 考察

日本列島には日本海側と太平洋側に気候の背腹性がみられ、南北間での違いと共に地理的な気候配置を規定している。すなわち東北部では冬季の降水量(積雪)が多く寒冷なのに対し、南西部では夏期の降水量が多く温暖である。また高緯度地域では低緯度地域に比べ太陽光の入射角が低く、光合成有効放射量(Photosynthetic active radiation)も少ない(Terborgh 1985, Canham et al. 1991)。ブナの形質を考える場合にもこれらの環境条件の違いは重要な意味を持つであろうが、生育に多量の水分を必要とするブナ(渡辺 1987)にとっては温度条件よりも水分条件や光条件が相対的に重要であると考えられる。一斉開葉型(Kikuzawa 1983, Koike 1988)で春先に展葉するブナにとっては

Table 3.4 Coefficients of allometric function, $Y=aX^b$, of 4 provinces in a plantation.

Locality	X	Y	a	b	R	N
Kikonai	D(mm)	Wl(g)	0.2270	1.740	0.804	19
	W(g)	Wl	0.453	0.881*	0.860	
	W	Wsh+Wbr(g)	0.030	1.432	0.906	
Ashiu	D	Wl	0.0461	2.254	0.921	19
	W	Wl	0.367	0.923	0.952	
	W	Wsh+Wbr	0.181	1.094	0.951	
Yamanashi	D	Wl	0.0179	2.528	0.974	20
	W	Wl	0.276	0.968	0.987	
	W	Wsh+Wbr	0.121	1.151	0.990	
Yabe	D	Wl	0.0194	2.498	0.934	20
	W	Wl	0.082	1.163*	0.974	
	W	Wsh+Wbr	0.236	1.048	0.935	

*; $F_s=4.33, P<0.05$

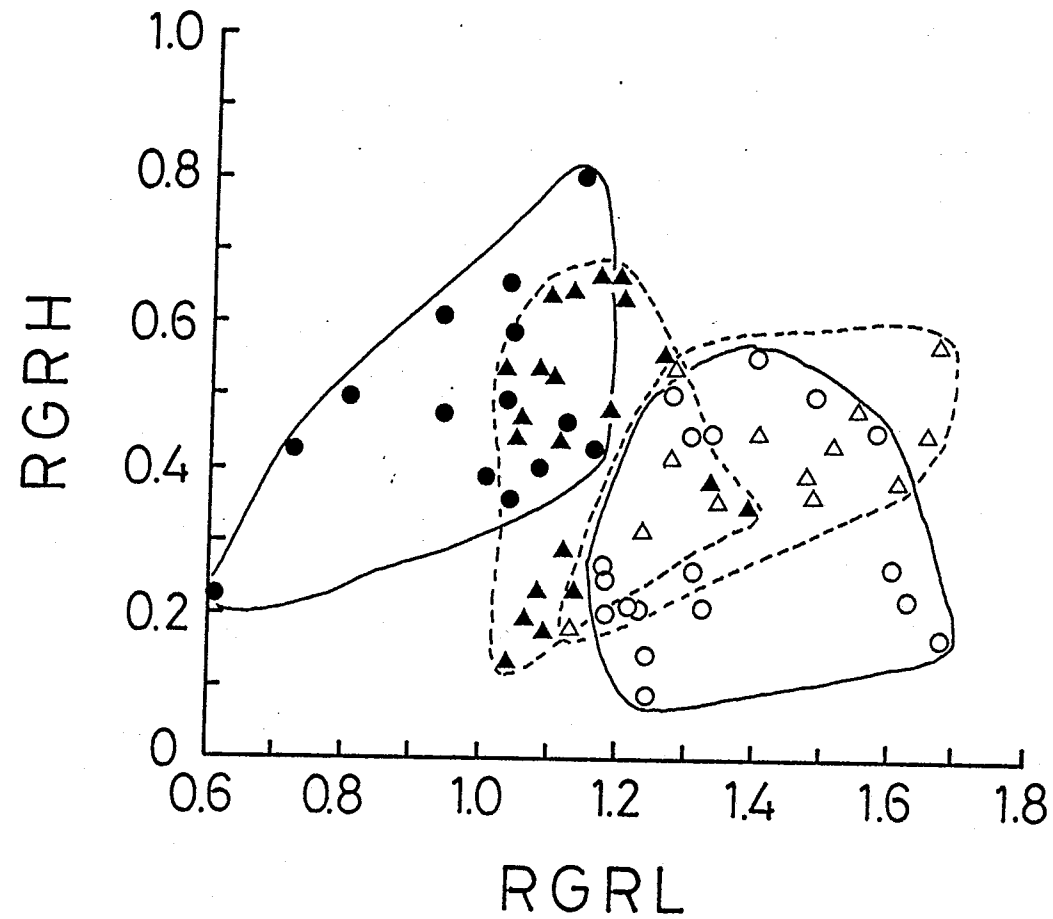


Fig.3.15 Relationships between RGR of leaf weight and RGR of tree height.
Open circles; Kikonai and Ashiu open, open triangles Yabe and Yamanashi open,
solid circles; Kikonai and Ashiu shade, solid triangles; Yabe and Yamanashi shade.

特にこの時期多量の水分を必要とすると考えられ、黒松内で5、6月に有効水分量がマイナスに転じていることは、北限を規定している要因として有効水分量が挙げられる可能性を示す。

実際ブナの葉形態にみられたクラインは、光量が少なく水分が豊富な場で葉面積が大きく、光量が豊富で乾燥した場で葉面積が小さいというGinvish and Vermeij (1976) やOrians and Solbrig (1977) が予測した水分(蒸散量)・光環境に依存した葉サイズの変化と対応しており、個葉サイズが水分利用効率を最大化するように決定されているとする彼らの考えを支持する。また蒸散量の大きいと考えられる地域の個体群では当年枝当りの葉面積が小さく、かつ小さな当年枝を数多くつけていた。このことも個体当りでの当年枝表面積に対する葉面積を相対的に低下させている。このような形質も蒸散量の高い場で水分利用効率を高めるのに都合がよい(Comstock and Ehleringer 1992)。さらに当年枝死亡率をみると、被陰区で葉サイズの小さな個体群の、対照区で葉サイズの大きな個体群の当年枝死亡率が高かった。被陰区は光条件は悪いものの、日陰になっているために対照区に比べ乾燥しづらい。対照区ではこの逆である。このことから上記のような光・水分環境に応じた光合成能の差が個体群間に存在し、個葉面積の大きな個体群が光量は少ないが有効水分量の多い東北日本でより適応的であり、葉面積の小さな個体群は光量は多いものの有効水分量の少ない南西日本で適応的であると考えられる。小池ら(1990)はブナの葉の解剖特性と光合成特性との関係を明らかにし、個葉面積の小さい個体群の葉は強光下での光合成に有利で、乾燥の回避能力に優れていると考察した。大きな葉をつける個体群ではこの逆である。以上のことから、日本列島のブナは個葉レベルだけではなく、シュートレベルや個体レベルでも水分利用可能性(water availability)に適応した形質を持っていると考えられる。

植物の成長率は、しばしば進化的に重要な生活史特性であると考えられている(McGraw and Garbutt 1990)。しかしこれまでの慣例的な成長解析は重量増加速度やその構成についての有益な評価をもたらしたはしたが、特にモジュール(葉や当年枝)の大きさと数に相補関係があるような異なる個体群同士を比較

する場合には不十分である。なぜなら生物重量よりもモジュール数の方が隣接個体の影響、種子の生産、生残、食害抵抗などの生態的能力との関連性が高い場合が多い (McGraw 1990) からである。またこの他にもモジュールの大きさや数は養分の転流や水分利用効率 (Givnish and Vermeij 1976) など生理学的にも影響を与えるだろう。このような観点から個体全体の成長率だけでなく、モジュールの動態も把握する必要がある。当年枝の脱落が起こる要因として呼吸量が光合成量を越え、収支のバランスが崩れた場合が考えられるが、シュートあたりの光合成量の低下をもたらす原因の一つとして上部の葉の自己被陰による光環境の悪化が想定される。個体群間に共通して存在する葉量密度に依存した当年枝の脱落はこれを示しているものと考えられる。葉数密度と平均葉重の関係や当年枝密度と平均当年枝重の関係の推移は、このような葉量密度に依存した当年枝の枯死の結果として現れている。Kays and Harper (1974) は草本がシュートの成長速度や方向を調節することによって、新たに形成されるラミート (ramet) の密度や位置が制御されていることを示唆しているが、ブナにみられる当年枝の脱落パターンもこれと同じく、密度依存的な当年枝の脱落によって自己被陰を避けていると考えられる。特に光資源が制限された場合空間当りの葉量が一定値に収束し、面積当りでみると落葉広葉樹の基本葉量 3 ton/ha (Tadaki 1966) に近づく。成熟した群落状態での葉量と稚樹の樹冠内での葉量がほぼ等しいという結果は驚きに値し、群落レベルでも個体レベルでも個葉面積の違いにかかわらず最適な葉群配置が行われていることを示唆する。個体レベルで考えると枚数が同じなら大きな葉をつけると葉量密度が増加し、自己被陰をもたらす。これを避けるには余分な当年枝を脱落させるか、長い枝で樹冠幅を広げるかであるが、葉量が変わらないのに樹冠幅を広げると葉の光合成による利得 (benefit) は増えず枝の経費 (cost) だけが増大してしまう。実際個体重量と枝重の相対成長関係を見ると、葉面積の大きい個体群で枝への配分が大きいことが分かる。よって各階層から収支の見合わない当年枝を脱落させる方が得であろう。個葉面積の小さい個体群では当年枝の死亡が下層に限られるのに対し、個葉面積の大きい個体群で当年枝の脱落が各階層から起こっているのはこ

のような生物経済学的 (Bloom et al. 1985) 理由によると思われる。

光環境の悪化は樹高成長 (高さ成長) への配分を促進することが予測される (Tilman 1988) が、本研究の結果はこれを支持する。葉サイズの大きい個体群は SLA も大きいことと、被陰区での当年枝死亡率が小さいことから、相対的に耐陰性が高いと考えられる。また個葉面積の大きい個体群では当年枝死亡率や相対葉重の階層間の違いが少ないのに対し、個葉面積の小さい個体群では下層の当年枝死亡率が高くて相対葉重も小さい。このことから個葉サイズの大きい個体群は葉器官を垂直的に分散させるのに対し、個葉サイズの小さい個体群は、これを上部に集中させる傾向が強いといえる。換言するとシュート単位の競争は葉サイズが小さいとより非対称的になり、葉サイズが大きいと非対称性の程度が弱まるといえよう。

Horn (1971) は深い樹冠形を持つ Multilayer (複層樹冠) タイプの樹種の特徴として個葉面積が小さく、耐陰性が弱いことを挙げ、Monolayer (単層樹冠) タイプではこの逆であるとした。しかし Horn のモデルでは葉群の分布のみを取り上げており、これを支持する枝のコストは組み込まれていない。これに対し Kohyama (1991) は個体重に対する葉の相対成長関係は樹種を通して一定で、枝重一個体重の相対成長式の切片のみを変化させ、林床での Multilayer タイプの有利性をシミュレーションによって示した。ブナの場合は葉重や枝重の相対成長関係も異なるため、さらにこの傾向が強まる可能性がある。Hara et al.

(1991) は自己間引きが起こっているような高密度樹木個体群でも、ダケカンバにみられるような相対的に樹高成長に多くを配分する樹高成長タイプとオオシラビソに見られるような葉量や直径成長に多くを配分する樹冠成長タイプが見いだされることから、これらは遺伝的に固定された成長パターンだとした。ブナでは葉サイズの大きい個体群は個体重一葉重の相対成長係数が小さく (表 3・4) 樹高成長に多くを配分する (図 3・15) ことから樹高成長タイプに、葉サイズの小さい個体群は相対成長係数が大きく、葉量成長に多くを配分することから樹冠成長タイプに対応する。厳密には反応基準の具体的検討が必要である (Futuyma 1986, Endler 1986, 伊藤ら 1992) もの、同一条件下で顕著

な差を示したことからこれらも遺伝的に固定されたものだと考えられる。個体の各器官の相対成長関係は群落状態におかれた場合、その林分構造に強く影響される（依田 1971）ので苗畑で観察された上記の結果をそのまま外挿することはできない。自然状態での比較が必要である。そこで既存の資料を用いて成熟した日本海型ブナ林（京都大学ほか 1963, 1965）と太平洋型ブナ林（森沢・平 1957, Nomoto 1964）について胸高直径と葉量の相対成長関係を比較した。葉面積の大きな日本海側より葉面積の小さな太平洋側個体群の直径－葉量の相対成長係数が大きいという傾向は、表 3・5 に示したように大径木を含んだ成熟した天然林でも変わらない。また第 4 章で具体的に述べるように、葉面積の違いにかかわらずどの地域のブナ林でも単木的なギャップ形成に依存した更新パターンを持っている。このことから、自然状態での光環境はおおよそ稚樹段階は被陰区に、林冠に達してからは開放区に相当すると考えられるだろう。よって苗畑で観察された上記のような特徴が自然状態の大径木にもあてはまると思われる。

Watson and Witts (1959) は、作物（ビート）の長い選抜と育種の歴史の結果は NAR の高い品種をつくるという形では現れず、相互被陰の影響を減ずるような形態を生み出したと結論した。ブナの場合も NAR_u は個体群間に差がなく、形態や成長の仕方に違いが現れていた。このように人為・自然選択は生理学的に与える効果よりも、生産物質の分配や形態に与える影響のほうが大きい（Fitter 1986）。ブナの個体群毎にみられる葉の形態や分配・成長パタンの違いも、それぞれに水分環境の異なった場で自己被陰を避けて最も効率よく成長するように自然選択されてきた結果だと考えられるだろう。

Table 3.5 Coefficients of allometric function, $WL(kg)=aD(cm)^b$, in 4 primary stands.

Locality	a	b	R	N	Data source
Sea of Japan	0.0163	1.718	0.984	16	Kyoto Univ.et al.(1965)
	(0.0162)	(1.720)	(0.979)	(14)	
	0.0199	1.566	0.976	19	Kyoto Univ.et al.(1963)
	(0.0194)	(1.623)	(0.983)	(17)	
Pacific Ocean	0.0122	1.966	0.987	8	Nomoto(1964)
	(0.0116)	(2.027)	(0.983)	(7)	
	0.0200	1.843	0.986	21	Morisawa and Taira(1957)
	(0.0160)	(1.951)	(0.987)	(15)	

() ; Data from trees dbh < 31cm.

第4章 群落構造の比較と北限地帯におけるブナ林の動態

4・1 調査地と方法

(1) 群落構造の比較

個葉面積が最大となる北海道と、これが最小となる九州で群落構造の比較を行った。北海道での調査区は渡島半島大千軒岳 ($41^{\circ}35'N140^{\circ}10'E$) の中腹に設けた。大千軒岳は渡島半島南部にある標高1071mの山岳で、一般に地形は急峻で地質は大部分が古生層よりなる。この地方の年平均気温は $8.5-9.5^{\circ}C$ 、年降水量は約1200mmで、調査区を設定した標高400m付近の温かさの指数はおよそ60である。付近ではブナが優占し純林状を呈しているが、林冠層にはミズナラ、ホオノキ、ハリギリ、シナノキ、イタヤカエデがわずかに混生する。亜高木層にはコシアブラ、ハウチワカエデ等がみられ、林床にはオオカメノキ、オオバクロモジ、クマイザサが優占する、典型的な日本海型のブナ林 (鈴木 1952、藤田 1986) で、植物社会学的には大部分がブナ-チシマザサ群集に属する (福島ほか, 1984) 地域である。この地域のブナの成木の葉面積は $43cm^2$ である (萩原 1977)。

1989年9月にOQに隣接する標高360m付近の平均斜度5度の成熟した林に、 $80m \times 150m$ の調査区 (YQ) をもうけ、 $10m \times 10m$ グリッドに分割して生存個体の胸高直径4cm以上の全個体をナンバリングし、樹種、胸高直径 (dbh)、グリッド毎の位置を記録した。dbhの測定にはスチールテープを用い、測定単位は1mmとした。

九州での調査を行った三方山は宮崎県の脊梁山地の中に位置する標高1479mの山岳で、概して地形は急峻で地質は四万十層群によってほとんどが占められている。西側にある大河内集落で年平均気温 $13.2^{\circ}C$ 、年間降水量3533mmである。調査を行った標高1300m付近の温かさの指数は約75である。ブナ林は山頂付近と尾根筋にみられるが、林冠層にも他樹種の混交が多く、林床にはスズタケが

優占する。植物社会学的にはブナ-シラキ群集のスズタケ型に属する（大森, 1986）、典型的な太平洋型のブナ林（藤田, 1986）である。この地域のブナの成木の葉面積は 14cm^2 である（萩原 1977）。ここでは1988年9月に Point - centered method (Cottum and curtis 1956) による胸高直径 ($\text{dbh} > 2\text{cm}$) の測定と、20個体の樹高の測定、ギャップ調査を行った（第5章参照）。調査面積は 1.7ha である。

また階層構造と樹形を視覚的に把握するため、大千軒岳の他種との混交が最も多い部分と、三方山の比較的ブナが優占している場所でそれぞれ $10\text{m} \times 120\text{m}$ のベルトトランセクトをとり、群落側面図を作成した。

上記二カ所との比較のために個葉サイズが中程度で毎木調査面積が 1ha 以上あるものとして栗駒山 (Hara et al. 1991) とカヤノ平 (渡辺 1985) の資料を用い、 dbh の頻度分布の解析を行った。

（2）北限地帯におけるブナ林の動態

大千軒岳の標高 510m 付近の成熟した林に $40\text{m} \times 50\text{m}$ の調査区 (OQ) をもうけ（平均斜度5度）、樹高 2m 以上の個体について樹種、 dbh 、樹高 (H)、樹冠幅、根元直径、根元位置についての毎木調査を行った。収穫伐採後の1989年8月に根元円盤を採取して1年毎の年輪幅を読み取り直径成長・樹齢の解析を行ったほか、根元位置から個体の分散様式を森下の $I\delta$ (Morishita 1959) を用いて解析した。

成熟に達する以前の林分構造を把握し、成熟林内の集中斑と併せて時系列化するため、付近のギャップ下に $2\text{m} \times 2\text{m} \sim 10\text{m} \times 10\text{m}$ の調査区を、大千軒岳に近い北大桧山地方演習林 ($41^\circ 45' \text{N}, 140^\circ 10' \text{E}$) の標高 250m にある50年生の二次林に $20\text{m} \times 20\text{m}$ の調査区を設定し、毎木調査を行った。

経時データからの森林の回転時間の推定値との比較のため、YQのギャップ形成木について dbh の測定を行った他、ギャップの長径・短径を測定し、楕円近似して面積を算出した。加えて各ギャップ内に存在する樹木数個体の芽鱗

痕の観察または成長錐によるコアの採取を行い、急激に成長が良くなっている時点でギャップ形成が起こったとし、これらの内最も古い年をもってギャップ齢とした。なおギャップの定義は、Nakashizuka (1984a) に従い、樹高15m以上の林冠木が欠落した10m²以上の面積のものとした。

即時的・小面積調査では、例えば死亡率など、直接観察によってしか確認することの出来ない現象の記述が欠落し、サイズ階毎のサンプル数も十分に得られないことなどから動態の解析は不十分となる。そこで本研究では大面積の継続調査も行った。YQについて1992年9月に生死の確認、d b hの再測を行った。またYQの中心部80x80mでは胸高直径2 cmから4 cmの個体についても同様の調査を行った。

4・3 結果と検討

(1) 群落構造の比較

(a) 種組成と階層構造

北海道大千軒岳と、九州三方山のブナ林の林冠木、低木層の胸高断面積比を表4・1、4・2に示す。大千軒岳ではブナが85-89%と純林状に近いのに対し、三方山では林冠層で59%、下層を含めると約54%と他樹種の混交比が高い。これはそれぞれ日本海型、太平洋型のブナ林の特徴である（鈴木 1952、浅野 1983、藤田 1986,1987、大沢ほか 1985）。胸高断面積は前者で35.32、後者が41.74m²/haで、これらの値は日本海型の森吉山（36.60m²/ha）、カヤノ平（33.18m²/ha）、太平洋型である大台が原（45.53m²/ha）（浅野 1983）といった他地域の成熟したブナ林とそれぞれ似通った値である。日本海側より太平洋側でやや高い値を示すが、この増分はブナ以外の樹種の胸高断面積とほぼ等しい。

群落側面図を見ると、種の多様性が互いに似通っている部分にもかかわらず

Table 4.1 Floristic composition of canopy trees with percentages of basal area at 1.3m high

Species	Northern area		Southern area
	OQ	YQ	
<i>Fagus crenata</i>	84.67	88.74	59.11
<i>Quercus mongolica</i>		0.50	16.28
<i>Magnolia obovata</i>	2.44	0.96	2.72
<i>Acer sieboldianum</i>			3.92
<i>Stewartia monadelpha</i>			6.06
<i>Kalopanax pictus</i>	3.84	1.36	0.26
<i>Cornus controversa</i>			0.09
<i>Pterostyrax corymbosa</i>			0.08
<i>Abies firma</i>			2.77
<i>Tsuga sieboldii</i>			0.38
<i>Carpinus tschonoskii</i>			3.08
<i>Betula grossa</i>			1.88
<i>Prunus buergeriana</i>			2.80
<i>Ilex macropoda</i>			0.40
<i>Clethra barbinervis</i>			0.04
<i>Acer mono</i>	0.60	2.67	
<i>Acer japonicum</i>	0.50		
<i>Tilia japonica</i>	7.28	4.20	
<i>Acanthopanax</i>	0.56	0.21	
<i>sciadophylloides</i>			
<i>Alnus hirsuta</i>		0.92	
<i>Ulmus laciniata</i>		0.42	

Table 4.2 Floristic composition of shrub trees with percentages of basal area at 1.3m high

Species	Northern area		Southern area
	OQ	SL	
<i>Trochodendron aralioides</i>			2.57
<i>Illicium religiosum</i>			1.47
<i>Lindera umbellata</i>	6.64		
<i>Parabenzoin trilobum</i>			4.58
<i>Neolitsea sericea</i>			0.14
<i>Pourthiaea villosa</i>			2.58
<i>Sorbus commixta</i>	9.92		
<i>Ilex macropoda</i>			2.50
<i>Ilex crenata</i>			0.57
<i>Euonymus macropeterus</i>	0.68		0.12
<i>Acer sieboldianum</i>			6.01
<i>Acer japonicum</i>	43.78		
<i>Acer ukurunduense</i>	6.85		
<i>Acer micranthum</i>			1.18
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>			0.16
<i>Cornus controversa</i>			0.39
<i>Clethra barbinervis</i>			19.60
<i>Rhododendron dilatatum</i>			1.29
<i>Pieris japonica</i>			32.53
<i>Lyonia ovalifolia</i>			1.84
<i>Symplocos coreana</i>			9.21
<i>Styrax shiraiana</i>			2.52
<i>Styrax obassia</i>			0.47
<i>Pterostyrax corymbosa</i>			0.43
<i>Fraxinus sieboldiana</i>			3.70
<i>Viburnum furcatum</i>	32.13		0.32
<i>Viburnum wrightii</i>			2.22
<i>Viburnum erosum</i>			0.02

大千軒岳では低木層との階層性の発達は悪いが、三方山では低木層の階層化が明瞭であることが読み取れる（図4・1）。側面図から樹形を比較すると、ミズナラには地域による大きな差は見られないのに対し、ブナの樹冠は大千軒岳で円筒型（cylindrical）を示し葉層の分布が深いのに対し、三方山ではこれとは逆に偏平（planar）で葉層が上部に集中している。これは第3章で検討した稚樹の成長の傾向と一致する。

このような階層性の発達差を定量的に把握するため、M-w図（Hozumi 1975）を用いて比較した。三方山と大千軒岳でd b hとHの間に拡張相対成長式（小川 1969）を適用し、以下の関係を非線形回帰分析によって得た。

$$\text{三方山} : 1/H = 1/1.47D^{1.00} + 1/23.70 \quad (\text{m, cm}) \quad (4 \cdot 1)$$

$$\text{大千軒岳} : 1/H = 1/0.57D^{1.23} + 1/37.58 \quad (\text{m, cm}) \quad (4 \cdot 2)$$

地上部重（WT）はIBPデータ（京都大学ほか 1963）から得られた式

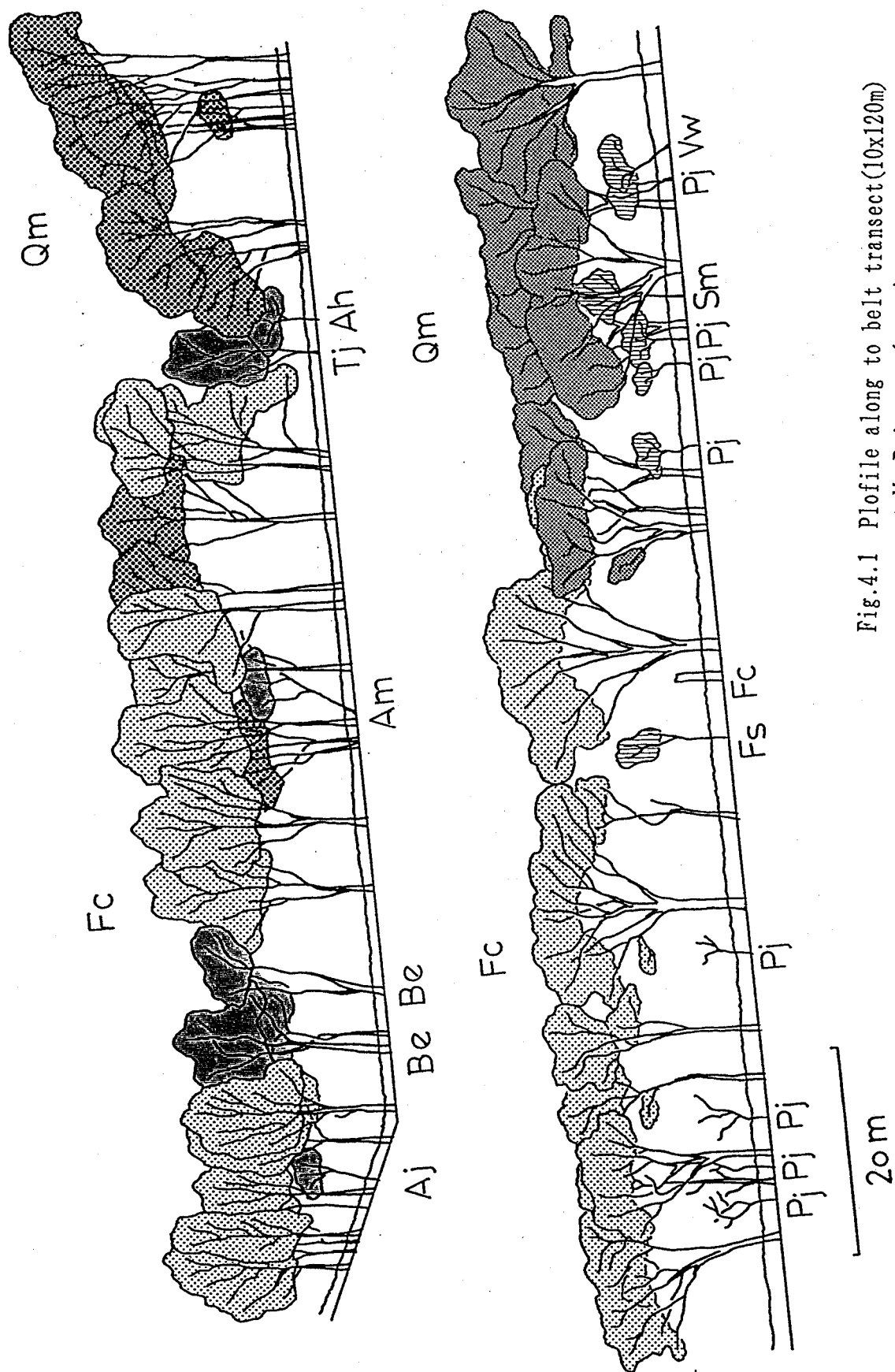
$$WT = 1.58 (D^2 H)^{0.865} \quad (\text{g, cm, cm}) \quad (4 \cdot 3)$$

で各個体の地上部重を算出した。

三方山では3層が認められたのに対し、大千軒岳では最大達成樹高が10 m以上も高いにもかかわらず2層しか認められなかった（図4・2）。同じ日本海型のブナ林である芦生でも2層しか認められなかった（Hozumi 1975）ことから、階層構造の発達の悪さは日本海型のブナ林の特徴であると考えられる。

（b）サイズ分布

成熟した森林は空間的に異質なモザイク構造を示す（Watt 1947, Naka 1981 Nakashizuka and Numata 1982a, Kanzaki 1984, Hiura et al. submitted）ので、サイズ構造の比較にはこれらのモザイクを複数含むような十分な面積から



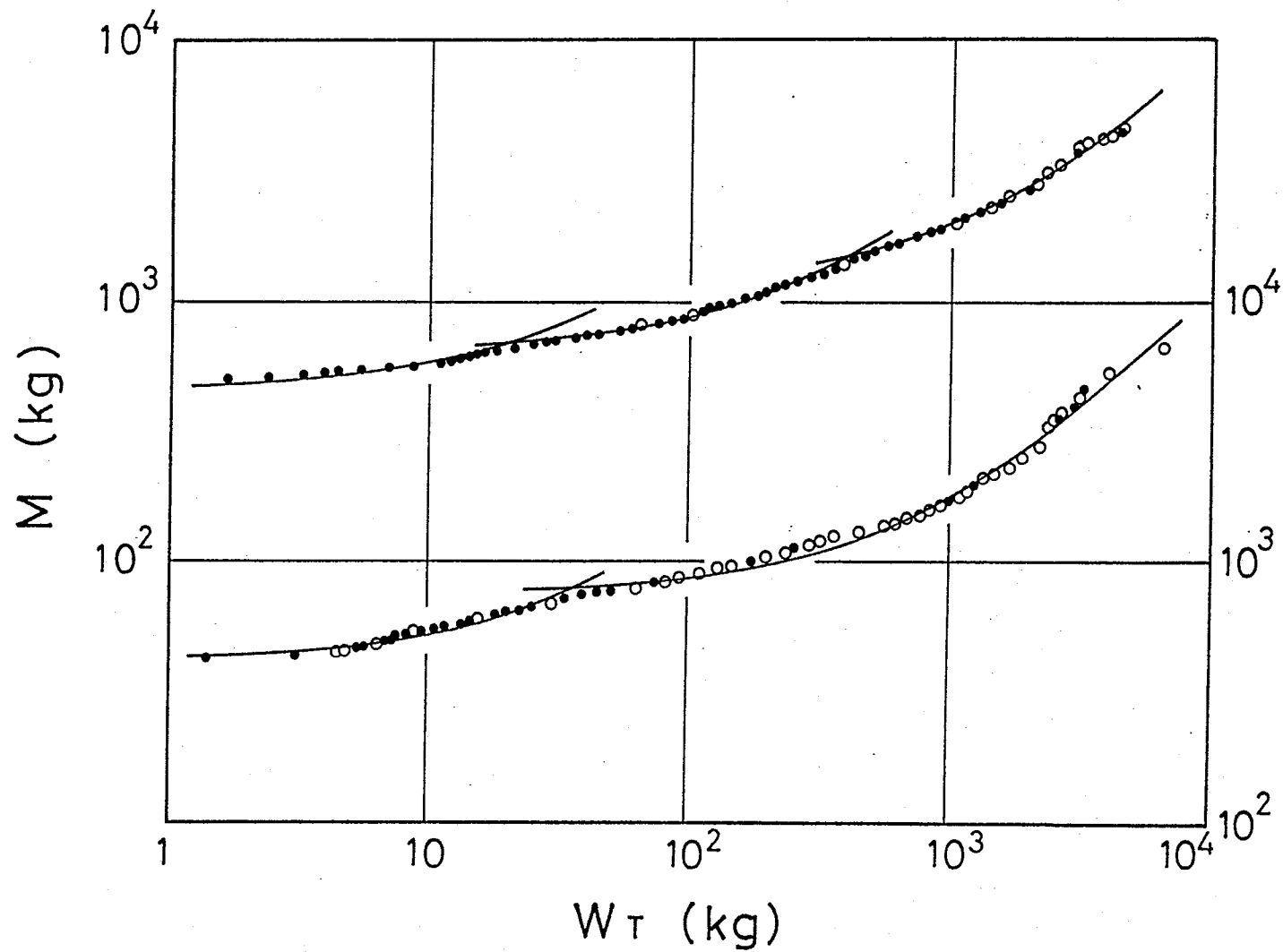


Fig.4.2 The M-w diagram of Japanese beech forests at Mt.Sanpo(upper) and Mt.Daisengen(lower). Open and solid circles show beech tree and other tree species, respectively. Symbols represented for every tenth individuals.

得られたデータとそのスケールの統一が必要である。ここでは対象面積を1 ha以上10 ha以下とした。調査面積は大千軒岳で1.2 ha (dbh>4cm)、三方山で1.7 ha (dbh>4cm) である。これらに宮城県栗駒山の1 ha (dbh>2cm) (Hara et al 1991)、長野県カヤノ平の6.25 ha (dbh>10cm) (渡辺 1987) を加えて検討する。なお栗駒山とカヤノ平のブナの成木の葉面積はそれぞれ36、31 cm²である (萩原 1977)。特に小面積で調査した場合には d b h の頻度分布は、樹種の成長・生残特性よりもその調査部分の攪乱履歴を反映すると考えられる。しかし後述のように単木的なギャップ形成によって更新が起こっているような成熟したブナ林では、上記のような広い面積で調査を行うことで d b h の頻度分布を定常状態として解析することが出来よう。ここではこのような仮定の元に、d b h の頻度分布をKohyama (1986) の用いたガンマタイプの分布密度関数に当てはめて比較を行う。

この分布密度関数は以下の形式を持っており、対数変換して重回帰分析にかけることによって最小二乗法で容易に係数値を求められることと、L字型分布へのあてはまりが良いことにその利点がある。

$$f(x) = a x^{a_2} e^{a_1 x} \quad (4 \cdot 4)$$

$$\ln f(x) = \ln a + a_1 x + a_2 \ln x \quad (4 \cdot 5)$$

ここで $\ln a$ は曲線全体の高さを、 a_1 はその傾きを、 a_2 は分布の歪みを表す (Kohyama 1986)。カヤノ平では測定対象が d b h 10 cm 以上であるためこれに合わせてどの林分も d b h 10 cm 以上を解析対象とした。これらの各係数値を表 4・3 に示し、分布密度曲線を現実データと共に図 4・3 に示す。

どの林分も林分全体としてはL字形の分布を示しており大きな差はない。最小階で曲線が落ち込んでいるのは、 a_2 が正の値をとった場合 $f(0) = 0$ となるこの関数の特性によるもので、5-10 cm 階をみても実際の頻度に落込みはない。一方ブナ個体群のサイズ構造には顕著な差がみられる。すなわち栗駒山以外では、 a_2 の値はいずれの林分でも似通った正の値を示すから、負の指数関数より

Table 4.3 Coefficients of eq.4.5 estimated by least square method.

Stands	a	a1	a2	R ²
Mt.Daisengen, all trees	-0.808	-0.104	2.215	0.937
F.crenata	-2.532	-0.110	2.692	0.925
Mt.Kurikoma, all trees	2.806	-0.067	0.743	0.900
F.crenata	-5.434	-0.122	3.590	0.918
Kayanodaira, all trees	-2.074	-0.071	2.087	0.940
F.crenata	-3.113	-0.074	2.391	0.934
Mt.Sanpo, all trees	3.335	-0.041	0.309	0.873
F.crenata	-5.576	-0.050	2.399	0.354

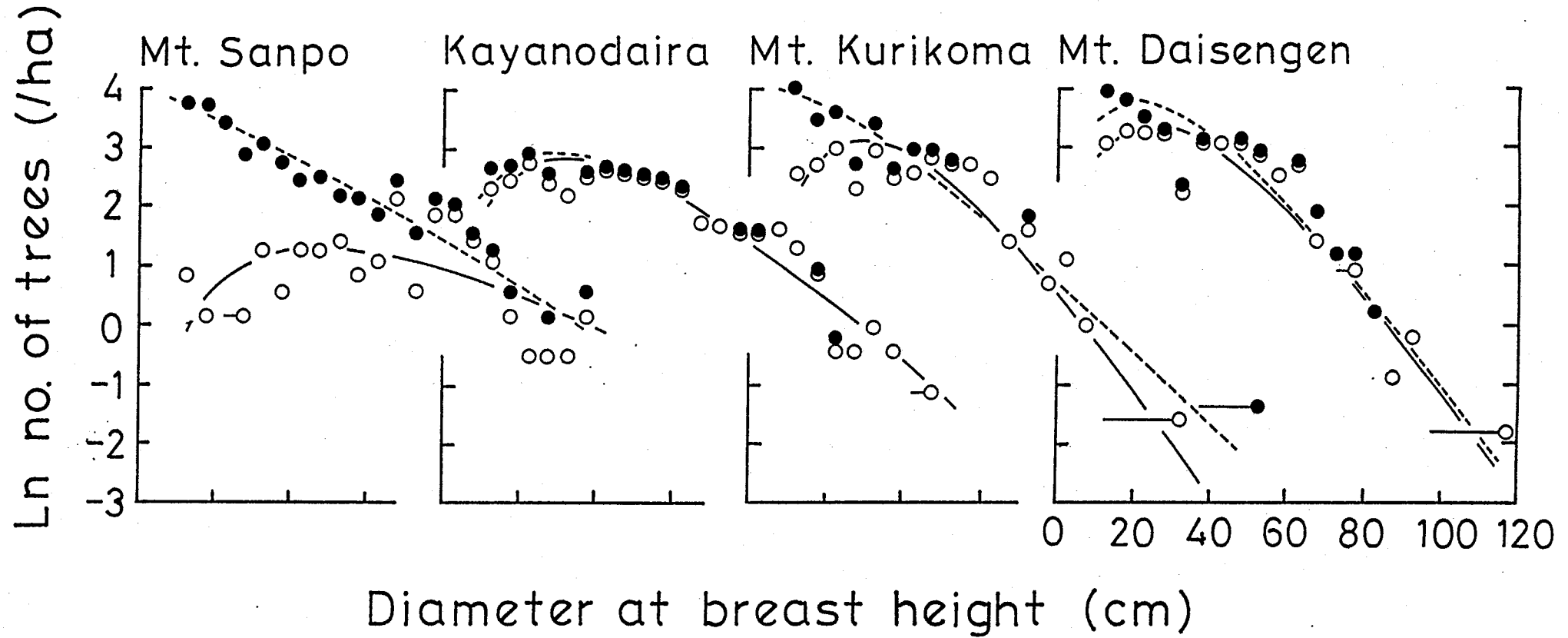


Fig.4.3 Frequency distribution of diameter at breast height in 4 different stands with distribution density function fitted by multiple regression. Open circles with full line and solid circles with dashed line show beech and total numbers, respectively.

も正の歪度が小さく林分による違いはないが、 $\ln a$ の値が大千軒岳>カヤノ平>三方山となっており、北方の個体群ほど曲線の位置が高く個体密度が高いことを示している。また a_1 の値は大千軒岳<カヤノ平<三方山となっており、北方の個体群ほど曲線の傾きが急で大径木の生残率が低いことを示唆する。栗駒山はこれらの傾向からやや外れるが、解析を $dbh \geq 5cm$ 以上とした場合には

$$\text{大千軒岳、ブナ: } \ln f(x) = 0.267 - 0.094x + 1.744 \ln x \quad R^2 = 0.918$$

$$\text{栗駒山、ブナ: } \ln f(x) = -0.841 - 0.094x + 2.016 \ln x \quad R^2 = 0.883$$

となり、さきに述べた傾向と一致する。

これら3つの係数値間には次のような直線的な関係がみられた。

$$a = -2.907 a_2 + 4.294, \quad n=8, \quad r=0.917; \quad P<0.01$$

$$a_1 = -0.021 a_2 - 0.038, \quad n=8, \quad r=0.743; \quad P<0.01$$

このことは林分のサイズ分布は一つの係数値だけで規定できる可能性を示している。また曲線の傾きを表す a_1 はその地域のブナの葉面積と負の相関を持っていた($r=0.882, n=4; P<0.05$)。つまり葉面積の大きな北方の個体群ほど、小径木密度が高いにもかかわらず大径木の密度低下が著しいことを示す。さらに a_1 は胸高断面面積比から計算した種多様度(H' : 5章参照)と相関を持っており($r=0.860, n=4; P<0.05$)、曲線の傾きが緩やかであるほど多様度が高くなることを示す。

(2) 北限地帯におけるブナ林の動態

(a) 水平構造と齡構造

I δによってOQにおける分散構造を見ると樹冠の小さい中径木が特に強い集中分布をしており、これは樹冠投影図によっても視覚的に捉えられる(図4

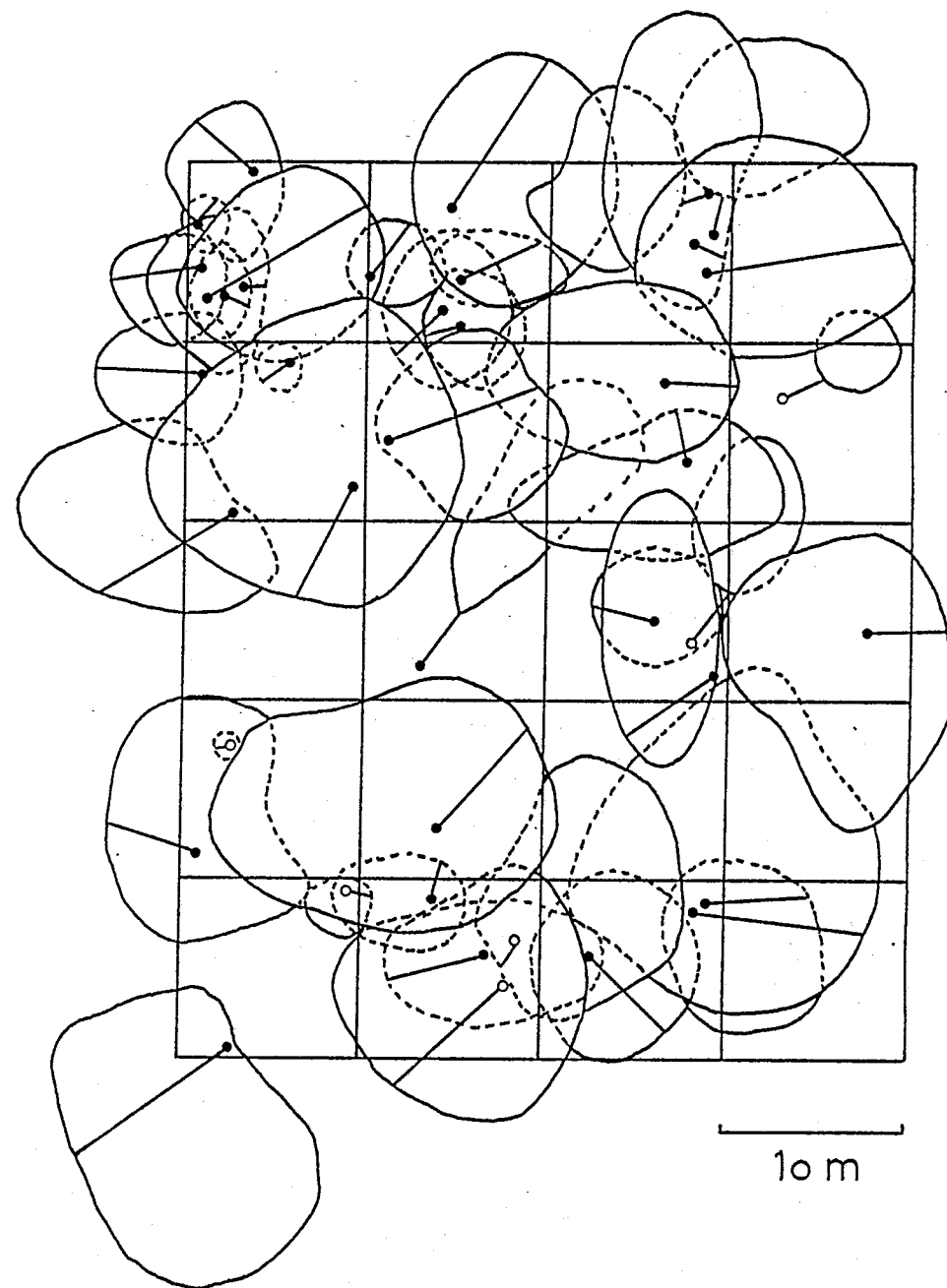
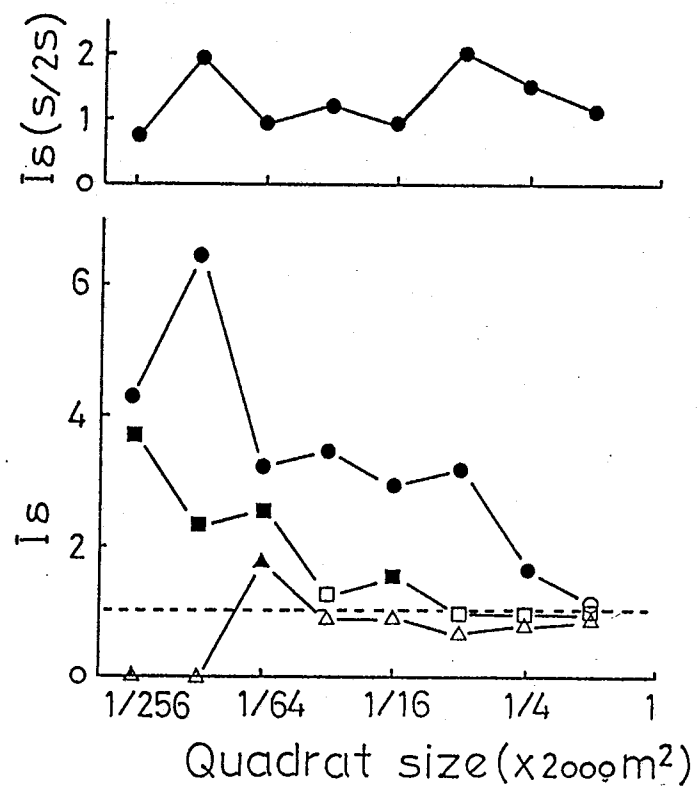


Fig.4.4 Values of the Morishita's index changed with quadrat sizes(left) and Crown projection diagram in QQ(right).
 Triangles:10cm>dbh, circles:10<dbh<30cm, square:30cm<dbh.
 Solid symbols are significantly >1.0($P<0.05$) according to an F test.
 Upper figure is $I\delta(s/2s)$.
 Solid and open circles are beech and other tree species above 10m high.

・4)。このような中径木の集中斑の林冠面積 (359m^2)、大径木の最大樹冠面積 (290m^2)、YQにおける最大のギャップ面積 (337m^2) がそれぞれ似た値を示したことから、この林分では単木あるいは数本の林冠木のギャップ形成が攪乱の主体となっていると推測できる (日浦, 1990)。このような構造は東北北部 (Nakashizuka and Numata 1982b)、東北南部 (Hara 1983, Hara et al. 1991)、長野県 (Nakashizuka and Numata 1982a, 渡辺 1985) のブナ林とも共通しており、葉面積の違いに拘らず単木的なギャップ形成に依存した更新パターンを持っていることを示す。

OQとこれに隣接した伐採地調査区における dbh 10cm以上の個体の樹齢の頻度分布を図4・5に、OQにおける樹高2m以上のブナの樹齢と dbh の関係を図4・6に示す。樹齢の分布は一山型を示し、そのモードは160-220年にある。浅野 (1983) はランダムに起こるギャップ形成と不連続なササの枯死によってこのような齢のピークが出来ることをシミュレーションによって示した。これと同じ様な現象が大千軒岳でも起こっているのかも知れない。これらの林冠木 (dbh>20cm) の平均樹齢はそれぞれ204年であった。この付近では直径1mを越える個体は非常に稀で、踏査によって確認できたのはYQに生育していた1本のみであった。しかし林冠の高さは30mに達する。式(4・2)によると林冠層 (樹高15m) に達したときの dbh は約20cmである。ブナの直径が指数的な成長をしていると仮定すると、樹齢と直径との間に以下の関係を得る。

$$\log D = 0.0073 \times \text{AGE} + 0.0176, \quad r=0.742, \quad P<0.001 \quad (4 \cdot 6)$$

図4・7にOQ内の2つの集中斑における個体の5年毎の直径相対成長率 (RG RD, $\ln D_{t+\Delta t} - \ln D_t / \Delta t$) の変化を示す。ほぼ同時に定着したと考えられるこのようなコホートでも各個体は様々な成長経過をたどる。林冠層に達している個体のRG RDは多少の振幅はあるもののほぼ指数関数的に減少していた。しかし林冠層に達していない個体では、70~90年で急激な低下がみ

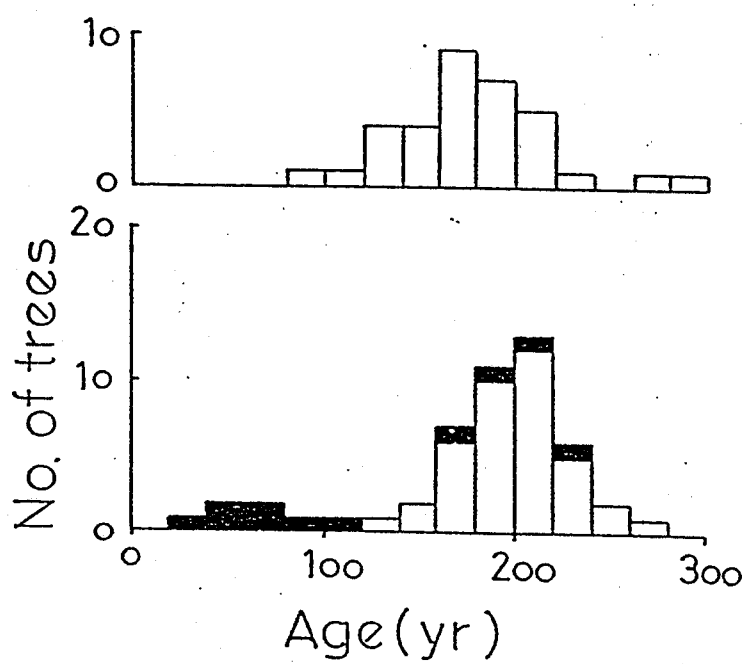


Fig.4.5 Age frequency distribution of trees(dbh>10cm) collected from OQ and HQ. Open and solid bars show beech and other tree species.

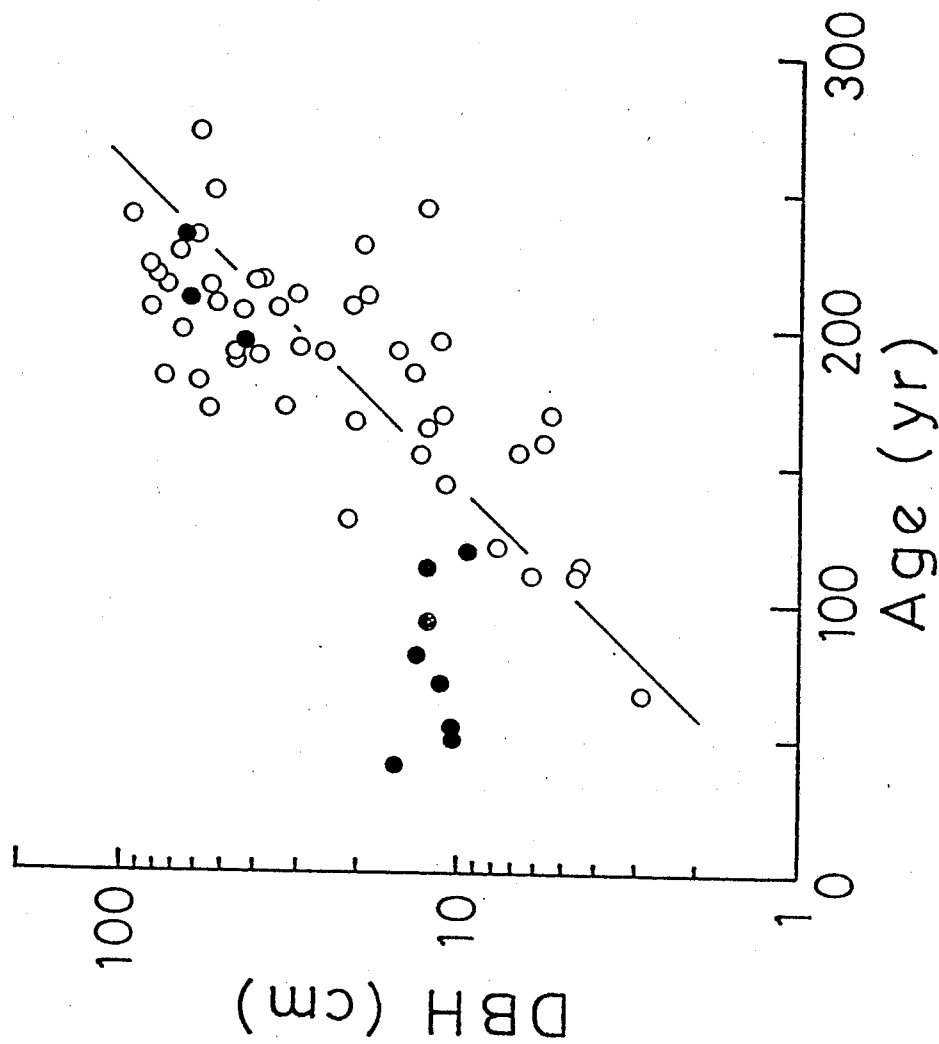


Fig.4.6 Relationships between tree age and diameter at breast height in OQ.
Open and solid circles show *F. crenata* and other tree species, respectively.

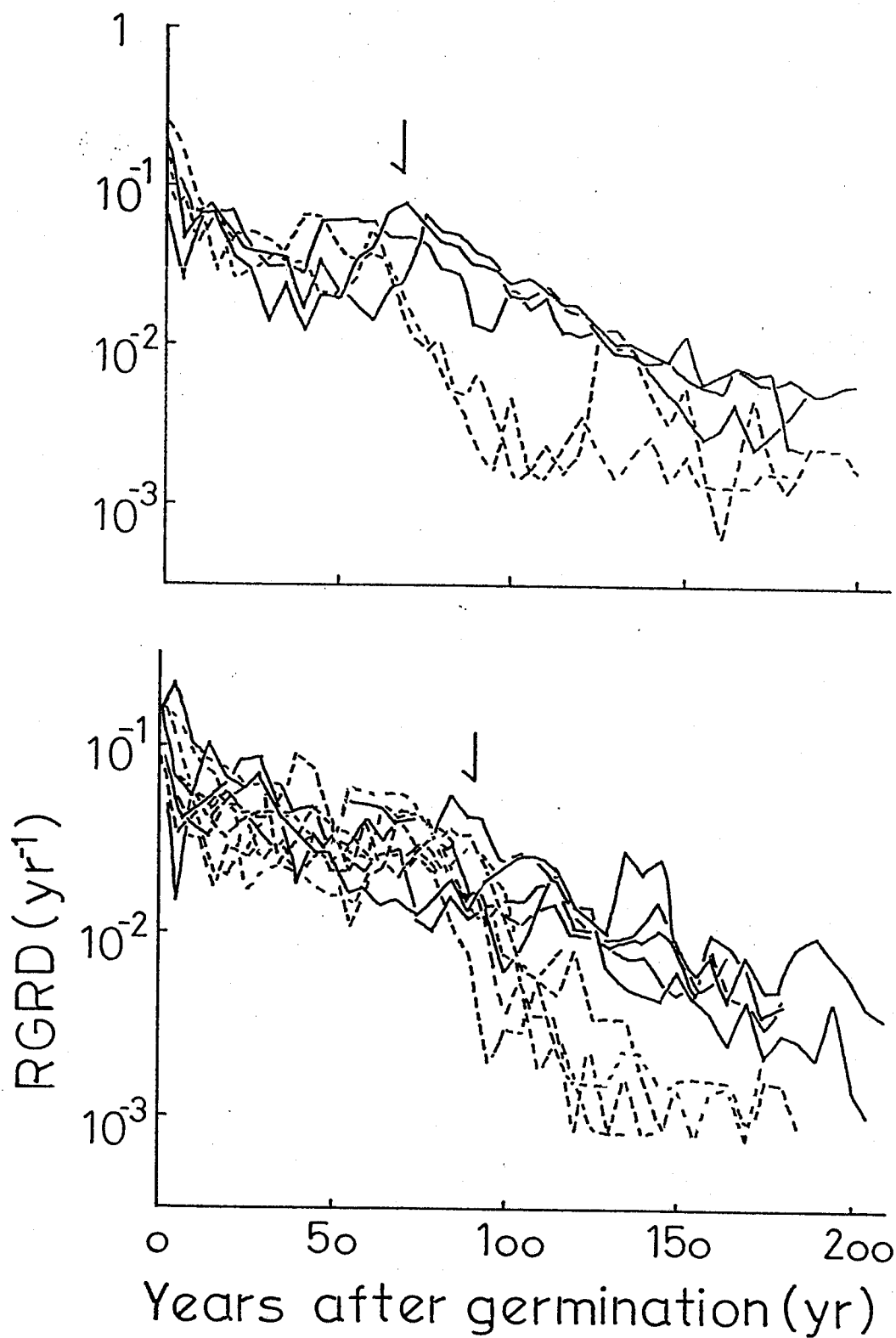


Fig.4.7 Time trends of relative growth rate tree diameter(RGRD) in two contagions in OQ.
Solid line; canopy, dashed line; subcanopy.

られ、林冠個体との分離がおこる。これが成長率のばらつきの主な原因であろう。

(b) 林分の発達過程

ギャップ下、二次林、成熟林の集中斑に設定した各調査区の平均樹齡、平均材積、密度、地上部現存量を表4・4に示す。地上部現存量は林齡80年前後まで急激に上昇し、その後頭打ちとなる。これを下記のロジスチック曲線で回帰した(非線形回帰分析、図4・8)。

$$Y_T = 5.98 \times 10^4 / 1 + 110 \exp(-0.097t) \quad (4 \cdot 7)$$

式4・2と4・6だけから林冠に達したときの樹齡を推定すると176年となる。林冠木の平均樹齡は204年であったから、林冠の平均滞在時間は28年となるが、式(4・7)の地上部現存量の推移からこれが頭打ちになっているときに林冠に達した時期だと考えると、この値は過小評価となっている。ギャップが形成されるまで下層に残り残っている期間がこの誤差(約50年)に相当すると考えられる。

一方下式のように平均樹齡の増加に伴って D^2H のばらつきは小さくなり、自己間引きによって成長の悪い個体が枯死していくことを示す。

$$CV \text{ of } \log(D^2H) = 33.76 - 0.16x(\text{Age}) \quad r = 0.688, P < 0.05 \quad (4 \cdot 8)$$

このような傾向はAbies属の純林でも観察されている(Mohler et al., 1978, Kohyama and Fujita, 1981)。

(3) 森林の回転時間

(a) 推定方法の検討

Table 4.4 Outline of studied plots and culculated mean aboveground biomass and stem density.

Plots	Altitude (m)	Surveyed area(m ²)	Enumerated trees	Age (yr)	Mean D ² H (cm ³)	Density (m ⁻²)	Aboveground biomass(cm ³ m ⁻²)
Q1	420	4	All	4	22.2	5.25	116.7
Q2	510	68	H>2m	11	437.5	0.64	281.2
Q3	520	57	H>2m	22	14.2x10 ³	0.45	6.5x10 ³
Q4	510	58	H>2m	25	5.2x10 ³	0.43	2.2x10 ³
Q5	250	1000	dbh>1cm	42	4.1x10 ⁴	0.91	3.8x10 ⁴
Q6	250	1000	dbh>1cm	47	6.9x10 ⁴	0.67	4.7x10 ⁴
Q7	250	400	H>2m	50	2.2x10 ⁴	0.69	1.5x10 ⁴
C1	420	95	dbh>10cm	91	5.7x10 ⁵	1.7x10 ⁻¹	9.5x10 ⁴
C2	400	360	dbh>10cm	108	2.0x10 ⁶	3.3x10 ⁻²	6.8x10 ⁴
C3	520	232	dbh>10cm	174	2.6x10 ⁶	8.6x10 ⁻³	1.2x10 ⁴
C4	520	160	dbh>10cm	181	6.9x10 ⁵	5.0x10 ⁻²	3.5x10 ⁴
C5	520	173	dbh>10cm	198	1.2x10 ⁶	2.8x10 ⁻²	3.4x10 ⁴
C6	520	268	dbh>10cm	205	4.6x10 ⁶	1.5x10 ⁻²	6.8x10 ⁴
C7	520	207	dbh>10cm	222	2.1x10 ⁷	4.8x10 ⁻³	1.0x10 ⁵
C8	520	136	dbh>10cm	271	9.3x10 ⁶	7.3x10 ⁻³	6.9x10 ⁴

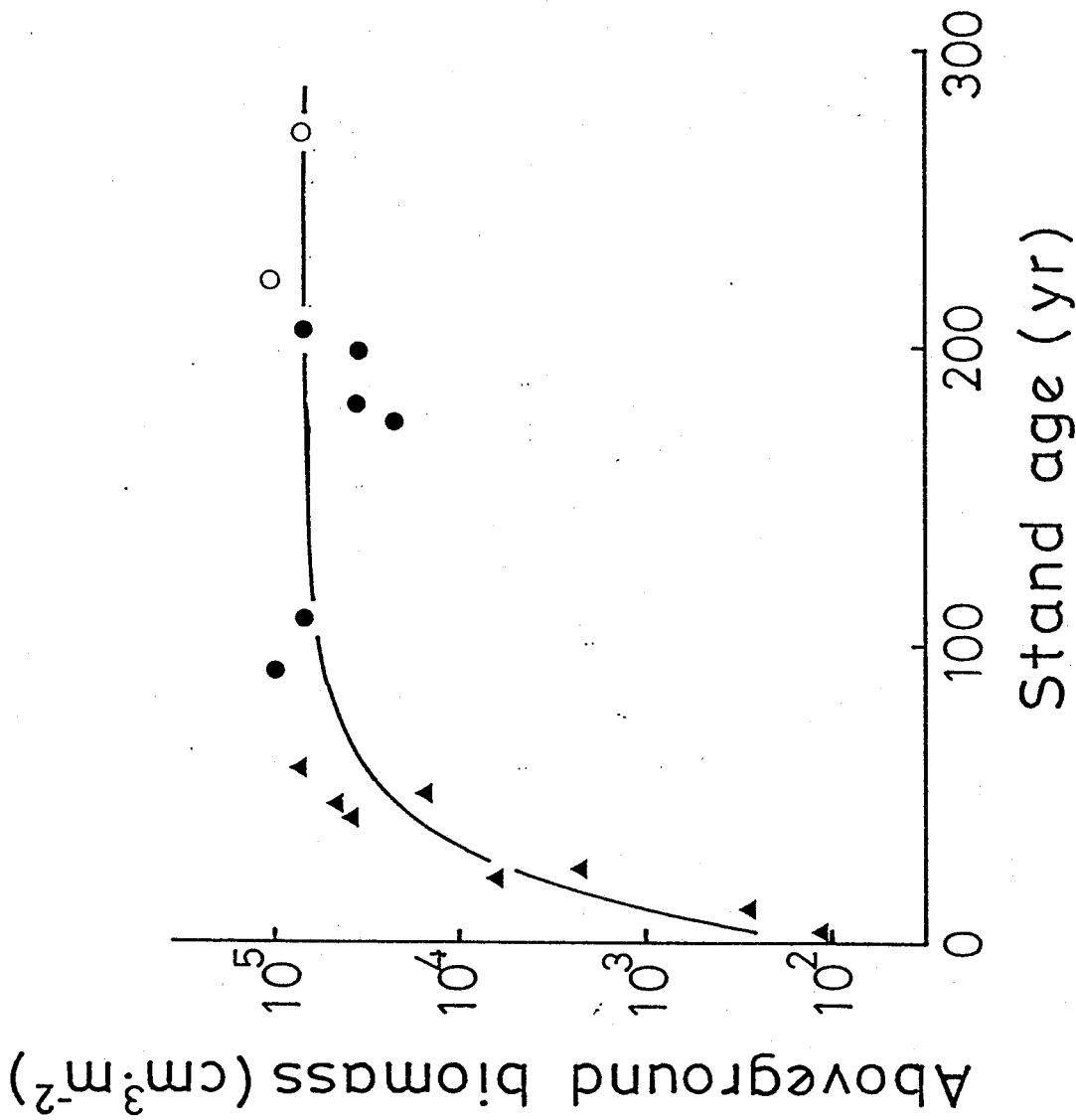


Fig.4.8 Change of the aboveground biomass with stand age.
 Triangle, solid and open circles show population in gaps,
 in contagions, and large trees.
 Smooth line: Aboveground biomass = $5.98 \times 10^4 / (1 + 110 \exp(-0.097 \times \text{stand age}))$

個体群や群集がどの程度の速さで入れ替わっており、これが群落タイプによって異なるのかという興味から現在までに世界各地の森林でその回転時間が推定されてきた (ex. Ashton 1978, Runkle 1982, White and Pickett 1985)。しかし回転率に大きく関与する個体の死亡のデータは、直接観察によってしか得ることが出来ないにもかかわらず、これを間接的に即時的な方法によって推定した研究が多い。このような方法には、大径木と小径木の分解速度が等しい、パッチの面積が等しいなど様々な仮定が必要であり、これは明らかに現実とそぐわない。よって対象範囲をどの様に設定するかで推定値も大きく左右されると考えられる。群集間の比較には当然正確な値が求められるので、まず方法論を検討するために現在までに世界各地で算出された森林の回転時間とその調査方法の関係を文献から調べた (図4・9)。

経時的に単木の成長・枯死を追跡調査した場合には調査スケールに依存せず、針葉樹林の約300年という値を除いてどの森林でも100年前後の値をとる。一方即時的なデータから推定した場合は、世界中のどの様なタイプの森林であっても推定値は調査スケールと共に増大し、推定値が調査スケール依存的であることを示す。以上のような理由から、即時的データによって群集間の比較を行う場合には調査スケールの統一が必要であるといえる。

(b) 即時データからの推定

YQにおける最も古いギャップ齢は26年であり、これ以降のギャップ齢は特定の年に集中することはなかった。そこで現存する枯損木の枯死が最近25年間に起こり、ギャップ形成速度は一定であると仮定して解析を行った。林冠木の枯損率は、サイズが大きくなるにつれ急激に増加し (図4・10)、大径木になるほど外的攪乱による抵抗性が弱く、枯損しやすいことを示唆する。調査した1.2ha内に約340m²を最大に18個のギャップが存在し、総ギャップ面積率は調査面積の17.0%、そのうち立ち枯れによるギャップの総面積は185m²であった。

YQが動的平衡状態にあり、林冠面積、現存量が一定と仮定すると、林冠面

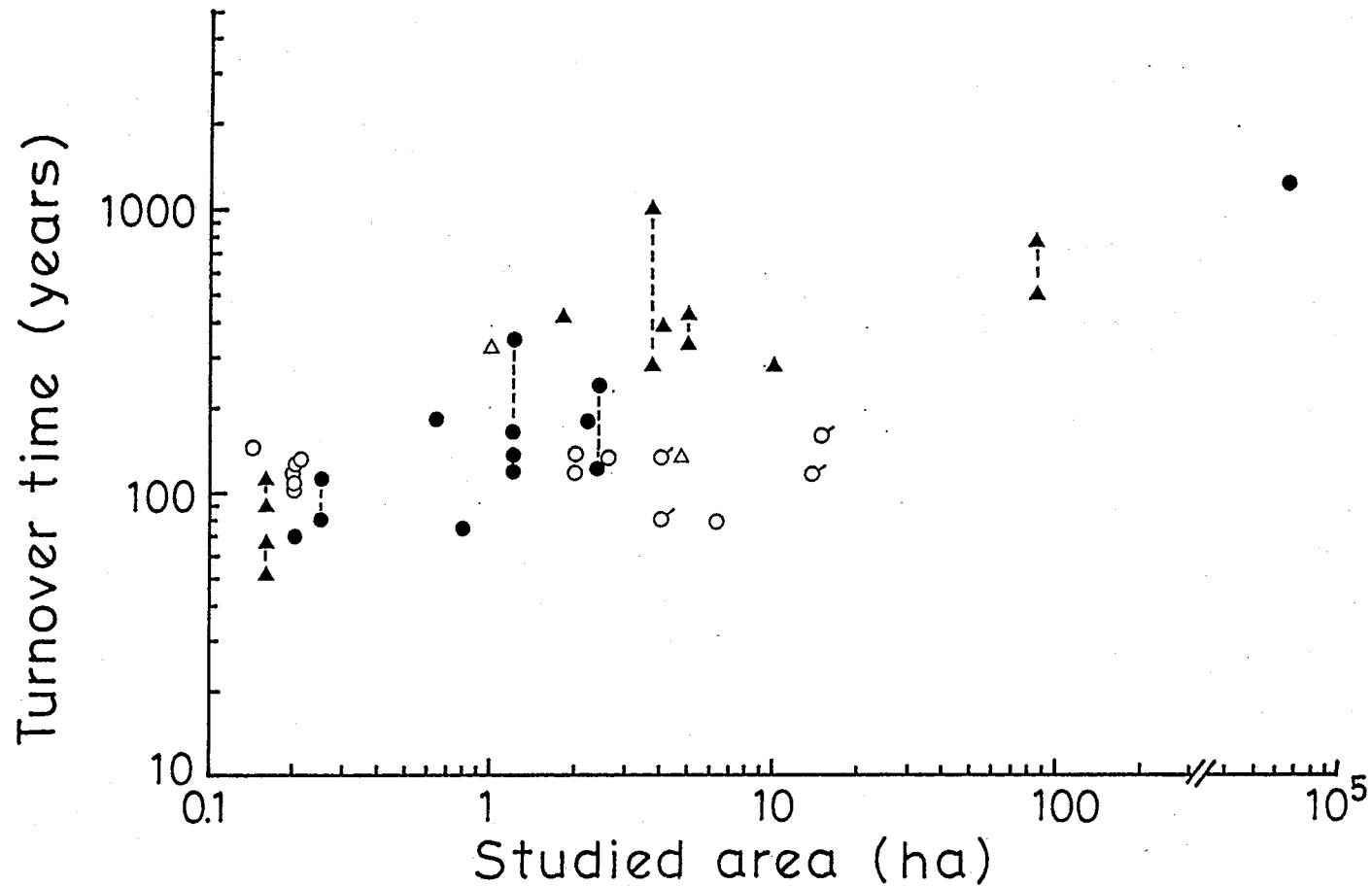


Fig.4.9 Scale dependent forest turnover time estimated from instantaneous data(solid symbols) and independent values from successive data(open symbols) in various ecosystems. circles;temperate, dashed circles;tropical, triangle;boreal
After Hiura et al.(1992), Nakamura(1991), Kohyama(1987), Naka(1982), Asano(1983), Kubta and Hiura(1991), Harcombe(1986), Hatshorn(1978), Taylor(1990), Brokaw(1982), Yamamoto(1989), Komiyama et al.(1984), Sano(1988), Ishikawa(1990), Kakubari(1980), Watanabe(1989), Canham and Loucks(1984), Franklin and Debell(1988), Spies et al.(1990), Lertzman(1991).

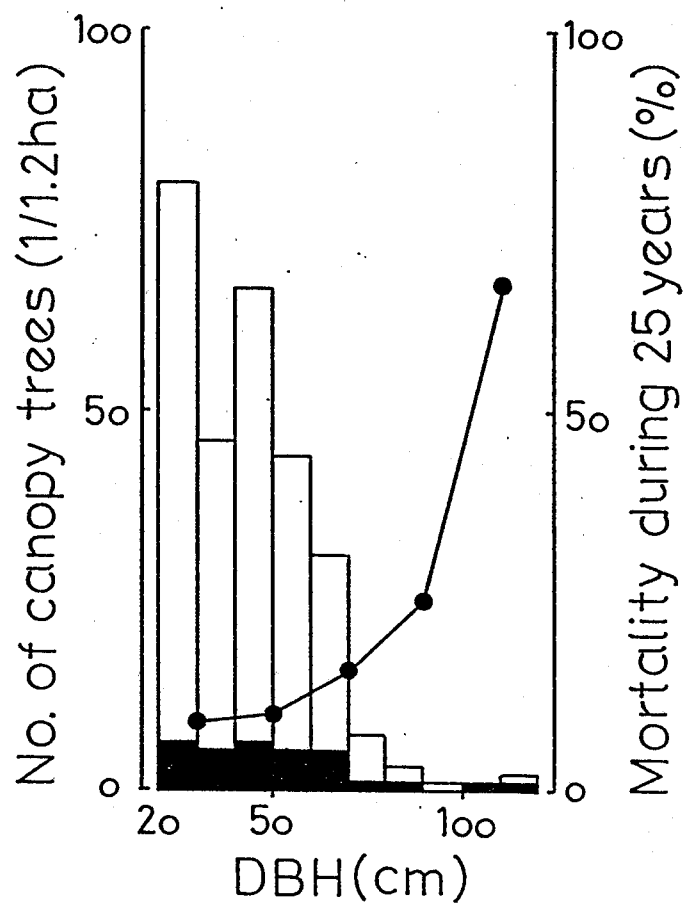


Fig.4.10 Frequency distribution of dbh of canopy trees with mortality rate in YQ.
Open and solid bars show living and dead trees.

積とギャップ形成速度、現存量と新生部分量や枯死量から森林の回転時間（平均林冠滞在時間）を算出できる。実際'83～'89年の6年間でのYQの中心部における枯死量と純生産量はほぼ等しかった（日浦，1990）。各推定方法は以下のように行った。

I) ギャップの形成速度と林冠面積

先ず次の4つの仮定を設ける。i) ギャップ面積は一定の速度で減少する。

ii) 新しいギャップ形成がなければギャップはT年で消失する。iii) 初期状態 $t = 0$ で総ギャップ面積はG。iv) 林分は平衡状態を保っている。

ある時間におけるギャップ面積を $S(t)$ とすると、

$$S(t) = -r \int dt = -rt + C \quad \text{ここに } r \text{ は減少速度 (4・9)}$$

$$\text{また } S(0) = G, S(T) = 0 \quad (4・10)$$

であるから、

$$r = G/T \quad (4・11)$$

式4・9、4・10、4・11から

$$S(t) = G(1 - t/T) \quad (4・12)$$

iv) より平均ギャップ形成速度を a とすると式4・10、4・12より

$$\Delta S = at = S(0) - S(t) = G/T \cdot t \quad (4・13)$$

Tを25年とし、Gは1730m²であったから、これらを式4・13に代入するとギャップ形成速度 a は69m²・ha⁻¹・yr⁻¹と算出された。

II) 年間枯死量と現存量

式4・2から枯死木の樹高を推定し、これとあわせて式4・3から枯死した地上部重を求め、これを25で除した値を年間枯死量とした。

YQにおけるこれら2種類の方法で回転時間は約120～133年となった（表4・5）。

日本のブナ林で同様の方法で回転時間が推定された森吉山（Nakashizuka 1984）と大台が原（浅野 1983）はそれぞれ97～194、132～263年で、大千軒岳での値に比べてやや大きな値をとる。なお上記3カ所はそれぞれ2.4ha, 1.2ha, 1.2haであり、スケールは同程度と見なせる。

Table 4.5 Turnover time of a forest in Mt.Daisengen, calculated from instantaneous data.
See the text for the calculation procedures.

Method for calculation	A	B	A/B(%)	Turnovertime(yr)
1)Annual death(A) and aboveground biomass(B)[t/ha]	1.47	195.67	0.70	133
2)Annual gap formation(A) and canopy area(B)[m ² /ha]	69	8270	0.83	120

Table 4.6 Turnover time of a forest in Mt.Daisengen, calculated from successive data.
See the text for the calculation procedures.

Method for calculation	A	B	A/B(%)	Turnovertime(yr)
1)Annual increment(A) and aboveground biomass(B);[t/ha]	3.27	208.60	1.57	64
2)Annual death(A) and aboveground biomass(B);[t/ha]	2.39	208.60	1.15	87
3)Annual gap formation(A) and canopy area(B)[m ² /ha]	120.2	8300	1.45	69

一回の強風が単木の幹折れ・根返りを必ず引き起こし立ち枯れとは独立であると仮定し、強風の再来間隔と地域別の平均ギャップ面積、立ち枯れ率（第5章参照）からギャップ形成速度の緯度傾斜を求めると（日浦 1990）、これらの推定値とほぼ一致し、緯度の上昇と共に回転時間は短くなった（図4・11）

（c）経時データからの推定

YQにおいて1989年から1992年の3年間、個体毎の成長・枯死の実測を行い、ギャップ形成速度、年間枯死量・成長量と現存量から算出した結果を表4・6に示した。回転率の厳密な定義（森下 1975）を考慮して現存量はこの期間の最大値を用いた。即時データから得た値と比べて小さい値となり、回転時間は50～70年となった。

（b）、（c）のどちらの推定方法によっても、より南のブナ林と比較して小さい値をとったことから、北限地帯のブナ林の林冠の滞在時間は本州以南のブナ林と比較して相対的に短いことが示唆される。

（4）サイズ依存的な成長率・死亡率と生残曲線

ここではYQでの3年間の経時データをもとにサイズ階毎の成長率・死亡率と新規加入率を求め、即時データと併せて成熟林の生残曲線を導く。dbhの頻度分布がL字形をしていたため、各クラス毎に十分なサンプル数を得るためにこれを2-4、4-8、8-16、16-32、32-64、64-128 cmの6クラスに分けて解析した。

相対成長率はサイズ階の増加にともない両対数軸上で直線的に低下する（図4・12）。

$$\ln \text{RGRD} = -0.478 \ln D - 1.515, r=0.994, P<0.001 \quad (4 \cdot 14)$$

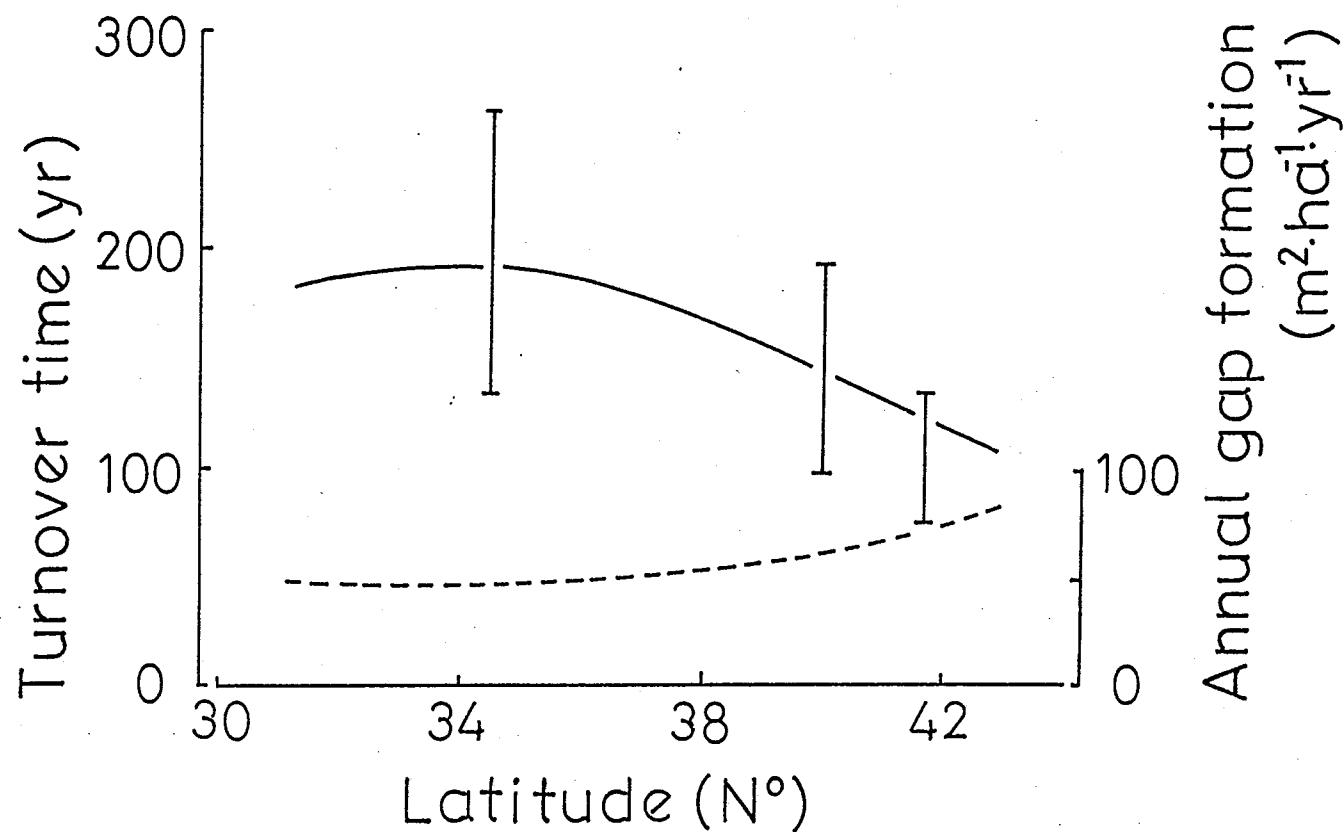


Fig.4.11 Change of the calculated mean turnover time(solid curve) and annual gap formation(dashed curve) with latitudinal gradient. Vertical bars indicate turnover time calculated from field survey after Asano(1983) and ordinal data.

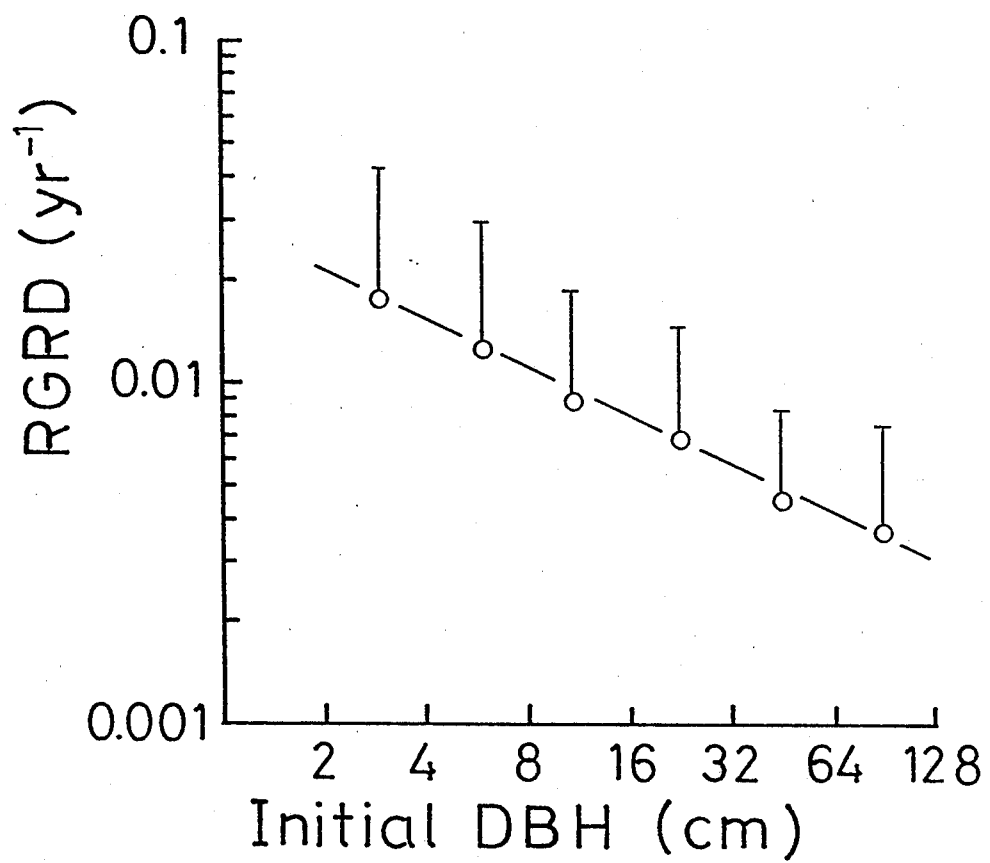


Fig.4.12 Relative growth rate of dbh in each dbh class, plotted against mean dbh of each class.
 $\ln \text{RGRD} = -0.478 \ln D - 1.515$, $r = 0.994$

これは直径成長量がサイズ増加にともない指数的に増えることを意味し、図4・6にみられた樹齢－直径間の関係と整合的である。死亡率は密度との明瞭な関係はみられずサイズのみ依存しており、即時データでのサイズ階毎の枯損率（M）は大径木で急激に高くなっていたことから（図4・10）、

$$M = c + c_1 \ln D + c_2 (\ln D)^2 \quad (4 \cdot 15)$$

とおいた。各係数を重回帰分析によって求めると、 $c = 0.0218$ 、 $c_1 = -0.0359$ 、 $c_2 = 0.0161$ （ $n=6$ 、 $R^2=0.910$ 、 $P<0.01$ ；図4・13）となった。なおd b hが16cm未満の個体の死亡はすべて被陰による立ち枯れで、16cm以上の個体の死亡はすべて幹折れによって起こった。実生から測定対象への新規加入率（R）は密度との明瞭な関係はみられなかったので、一定とした。

$$R = d \text{ (constant)} = 0.018 \quad (4 \cdot 16)$$

これらからサイズのみ依存した成長率・死亡率によって生残曲線を導くことが出来る。

（2）節で対象とした個体群は一定の期間に発芽した稚樹によって構成されているコホートだと考えられるから、個体密度の林齢に伴う変化は一種の生残曲線として捉えられる。発芽から林冠木までの全生活史を通じて死亡率が一定と仮定すると、下記のような負の指数関数で回帰できる。

$$\ln \rho = -0.0096 t + 0.127 \quad r=0.939, \quad p<0.001 \quad (4 \cdot 17)$$

しかしこれまでの結果から死亡率一定という仮定は成り立たない。よって式4・6、4・17より推定すると生残曲線は図4・14のようになった。100年程度までは急激に密度の減少がおり、その後数十年の安定期を経て200年前後か

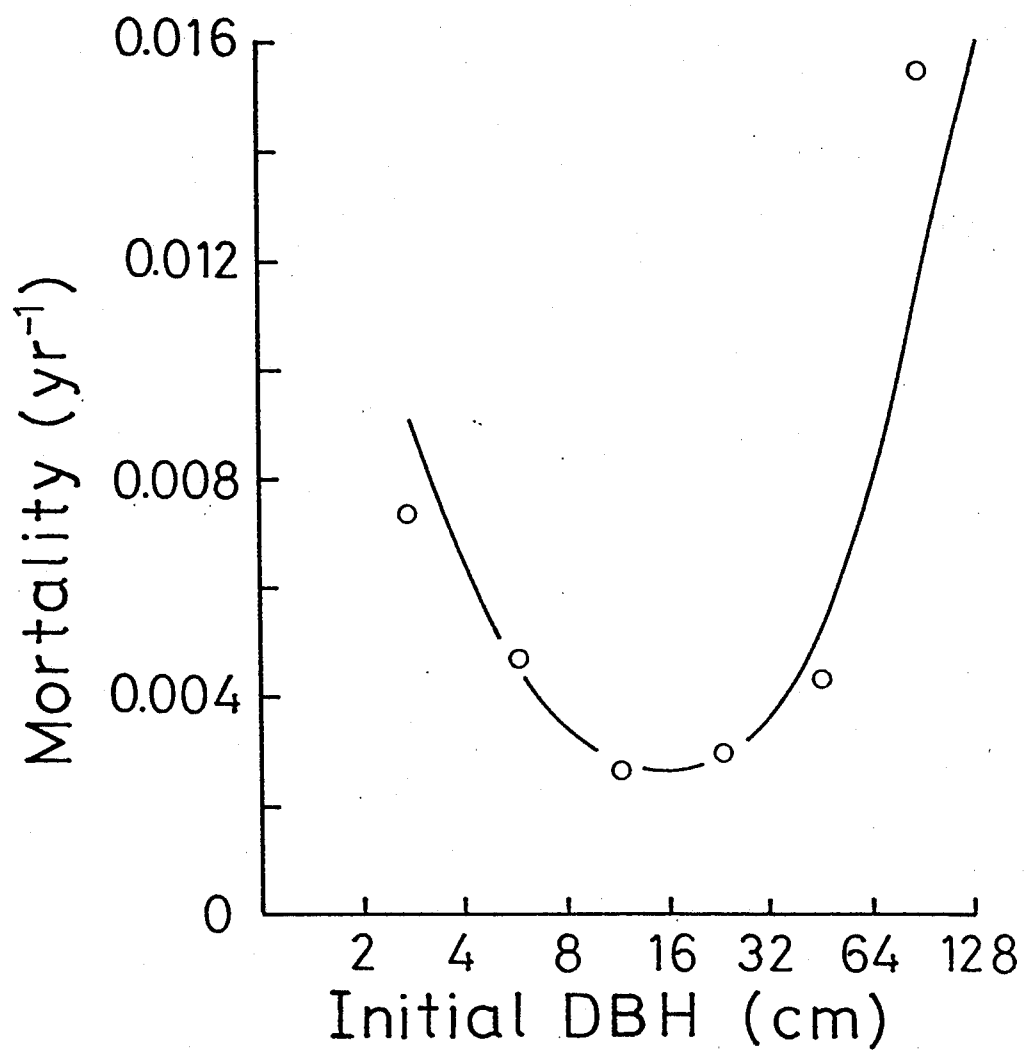


Fig.4.13 Tree mortality $M(t,x)$ in each dbh class,
 plotted against mean dbh of each class.
 $M(t,x) = 0.0218 - 0.0359 \ln x + 0.0161(\ln x)^2$, $R^2 = 0.910$

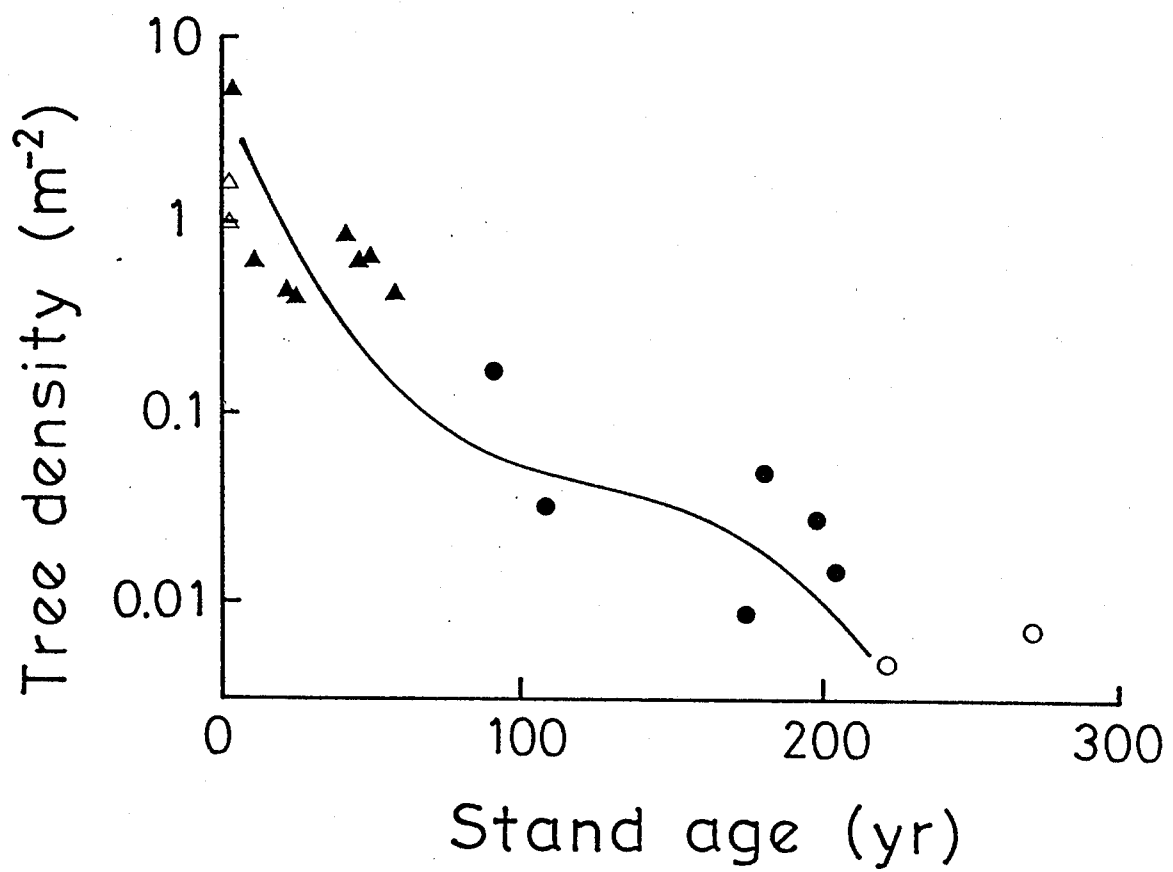


Fig.4.14 Change of the density with stand age.
 Triangle, solid and open circles show population in gaps,
 in contagions, and large trees.

らまた急激な密度低下が起こる。

4・3 考察

個体群の水平構造の比較から、個葉面積の違いにかかわらずどの地域のブナ林でも単木的なギャップ形成に依存した更新パターンを持っていると考えられる。第3章で述べたように生物経済学的な要請から、個葉サイズの大きなブナはギャップ内の光環境と近いと考えられる条件で樹高成長への配分が大きくて、どの階層からも枝の脱落が起こるために葉群を垂直的に分散させた細い円筒型 (cylindrical) 樹冠となる、樹高成長タイプである。一方個葉サイズの小さなブナは葉量成長への配分が大きくて、枝が下層から枯れ上がっていく傾向が強いために葉群を上部に集中させた偏平な (planar) 樹冠となる樹冠成長タイプであると考えられたが、成熟林での観察はこれを裏付けている。偏平な樹冠はそれより下層の散光による光条件を改善し、空間的にも間隙が出来ることで階層構造の発達を促し、種多様性を高めるだろう (Givnish and Vermeij 1976, Terbog 1985)。図4・1に見られたような樹冠形と階層構造の違いはこれに対応している。またSato (1989) はアマゾンで降水量の変化に伴う樹冠形の変化を調べ、降水量が増加するに従いより偏平な樹冠が増える傾向が種を越えて存在するを示した。このような樹冠形の変化はブナを含む樹木の光合成時における水分利用効率を高める結果としての収斂形態として捉えることができるかもしれない。

ブナ個体群のサイズの分布密度曲線は葉面積が大きくなるにつれてその位置が高く傾きが急になり、最も葉面積の大きな大千軒岳のブナ林では、小径木密度が高いにもかかわらず大径木密度の低下が著しい。直径成長量はむしろ指数的に増加していることから、成熟林のサイズ構造が安定的であると仮定するとこの大径木の密度低下は一方向的か二方向的かという競争様式 (Weiner 1990, Hara 1992) と死亡率の高さに起因していると考えられる。直径相対成長率の

経時変化が振動しながらもほぼ直線的に減少していること（図4・7）は、齢の増加にともなう直径の指数的増加（図4・6）や直径相対成長率の直径階毎の指数的減少（図4・14）と対応している。このように、成長率のサイズに対する依存性が強いことは葉面積の大きなブナ個体群の特徴であり、第3章で論議したような耐陰性の高さも小径木の個体密度の高さを間接的に保証していると考えられる。ただし個葉面積の小さな個体群でサイズ依存性が弱まるかどうかの判断材料はない。

Kohyama(1988,1989,1991)はサイズ構造を持つ樹木個体群において一方向的な競合を仮定し、ある個体の成長はそれより大きな個体の積算胸高断面積の影響を受けると考えて拡散モデル(Hara 1984a,1984b)を用いてサイズ構造の動態を解析した。サイズ x の成長率は

$$G(t, x) = x R_D(t, x) \quad (4 \cdot 18)$$

ここに R_D は直径の相対成長率である。拡散モデルは成長率の分散 $D(t, x)$ も問題とするが、安定した構造を持つ成熟林ではその効果は小さい(Kohyama 1991) のでここでは取り上げない。ここに成長率は経験的に

$$G(t, x) = x (a - a_1 \ln x - a_2 B) \quad (4 \cdot 19)$$

と与えた。ここに

$$B = \pi / 4 \cdot \int_x^{x_{\max}} x^2 f(t, x) dx \quad (4 \cdot 20)$$

で、あるサイズより大きな個体の積算胸高断面積を表す。YQを40m x 40m 6個と40m x 30m 2個に分割し、各グリッド毎にもとめると、 $a = 0.0334$ 、 $a_1 = 0.0070$ 、 $a_2 = 0.000125$ ($n=28$ 、 $R^2=0.596$ 、 $P<0.01$) となる。 a_2 の値は熱帯林(0.000655)や照葉樹林(0.000458)での値(Kohyama 1991)にくらべて非常

に小さく、このような解析からも個葉面積の大きい個体群のブナは成長率が個体サイズに強く依存していることが分かる。

競争の様式は個体、個体群、群集の各レベルでその構造を規定する重要な要因であり、選択圧としての理解が必要であろう (Weiner 1990)。Kohyama (1991) は降雨林において一方向的競争、二方向的競争、無競争の3つの仮定で定常サイズ分布をシミュレーションによって導き、一方向的競争が現実の分布を最もよく説明できるとした (ここでの一方向競争はWeiner (1990) の定義にしたがい、大きな個体がサイズの差以上に資源を獲得することを意味する)。またHara (1992) は一方向的競争が強いと定常サイズ分布の傾きが強いとし、Yokozawa and Hara (1992) は樹高成長タイプは樹冠成長タイプに比べてより一方向的な競争となることを予測した。既に述べたように個葉面積の大きな個体群は樹高成長タイプに、個葉面積の小さな個体群は樹冠成長タイプに相当する。これらのことから日本各地のブナ林のサイズ分布の違いは、葉面積の大きな個体群ほどより一方向的な競争が働いていることを示すものと考えられる。またサイズ分布密度関数の傾きが緩やかなほど種多様性が高いことから、このような一方向的な競争の程度は種の多様性にも影響していると考えられ、ブナの占めた後の空間に他の種がランダムに入り込んでいることを示唆する。ブナのサイズ依存的な死亡率もこのようなサイズ頻度分布の規定を助長しているのだろう。

Nakashizuka (1984) は森吉山のブナ林 (日本海型) の生残曲線を即時的データを元に解析し、林冠に達してからの死亡率はそれ以前に比べて低いとしたが、本研究の大千軒岳の経時的データによるとサイズ毎の死亡率は、中径木で最も低くなる2次曲線で近似された。これはNakashizuka (1991) が大台が原のブナ林 (太平洋型) で経時データによって得たパターンと似通っている。ただし大千軒岳と比較して小径木 ($dbh < 10\text{cm}$) の死亡率は3-4倍なのに対し、大径木 ($dbh > 61\text{cm}$) の死亡率は約1/2である。さらに最高樹齢を比較すると長野県で得られた435年 (長野営林局 1976)、森吉山での400年程度 (浅野 1983) という値に対し、渡島半島で現在までに確認されたブナの最高樹齢は283年 (日

浦 1990) である。また林冠の平均滞在時間(回転時間)は優占種の成木の死亡率に大きく影響されるので、大千軒岳での回転時間が相対的に短いことは林冠木の死亡率が他地域に比べて高いことを示している。一方新規加入率は1.8%/yrであり、スズタケの優占する太平洋型ブナ林の0.3%/yr (Nakashizuka 1991) に比べて高い。サイズ構造やサイズ階毎の成長率・死亡率と併せて考えると、個葉サイズの大きい北限地帯のブナの寿命は相対的に短く、個葉面積のような形質と共に個体群動態も地理的に変化していることを示唆する。分布域によって個体群動態が異なることはいくつかの樹種で既に報告されているが、その変化の仕方は樹種によって異なっている。Pinus resinosaは山火事に依存して更新するために分布の中央で更新時期が集中し、寿命が短く、樹齢とサイズの相関が低い傾向にあるのに対し (Butson et al.1987)、Tsuga canadensisでは成長率に変化はないものの北限付近での更新が不連続で寿命が短く (Kavanagh and Kellman 1986)、Eucalyptus delegatensisでは降水量の少ない場所での更新が不連続となり、直径成長率も低下する (Bowman and Kirkpatrick 1984)。これに対しブナの場合は寿命とサイズ構造に地理的变化が現れているといえよう。

このようにブナの表現型の違いは群落の組成や構造にも影響を与えていると考えられるが、群落の組成や構造に影響を与える他の重要な要因にギャップ形成が挙げられる (White 1979, Whitmore 1982, Pickett and White 1985)。しかし同一タイプの群落でギャップ形成パタンの地理的变化を扱った研究はほとんどなく (Veblen 1989, Runkle 1991)、次章でこの問題を扱う。

第5章 ギャップ形成の特徴と種多様性の地理的解析

5・1 対象地

解析対象としたのは、日本海型ブナ林が黒松内 (42°40'N, 140°20'E: Ku 150m alt.)、南茅部 (41°50'N, 140°55'E: Mi 350m alt.)、大千軒岳 (41°35'N, 140°10'E: Ds 360m alt.)、白神山 (40°30'N, 140°00'E: Sh 500m alt.)、森吉山 (40°00'N, 140°30'E: Mo 800m alt.)、鳴海山 (38°22'N, 139°41'E: Na 720m alt.)、日尊ノ倉山 (37°28'N, 139°20'E: Hi 900m alt.)、栗駒山 (38°57'N, 140°48'E: Kr 870m alt.)、朝日岳 (38°22'N, 139°41'E: A1 1280m, A2 1400m alt.)、飯豊山 (37°55'N, 139°40'E: I 450m alt.)、カヤノ平 (35°48'N, 138°30'E: Ka 1400m alt.)、白山 (36°18'N, 136°43'E: Ha1 1280m, Ha2 1400m alt.)、芦生 (35°18'N, 135°45'E: As1 750m, As2 660m alt.)、大山 (35°23'N, 133°35'E: D1 940m, D2 1150m, D3 930m alt.)、太平洋型ブナ林が小川 (36°54'N, 140°18'E: Og 650m alt.)、天城山 (34°52'N, 138°55'E: Am 1400m alt.)、大台が原山 (34°12'N, 136°06'E: Oh 1550m alt.)、三方山 (32°20'N, 131°10'E: Sa 1250m alt.) の計23林分である。以上の林分は四国地方を除いてほぼ日本全国に分布している。解析に用いた林分と強風の再来間隔を推定した場所の位置を図5・1に示した。解析した林分はすべて最近の伐採の記録のない成熟したブナ林で、植物社会学的にはササーブナ群集に属する (Sasaki 1970)。これらの森林は温かさの指数で45から85の範囲にある (Kira 1977)。これらの林分の林冠はブナ、ミズナラ、イタヤカエデ、シナノキのような遷移後期に現れる種 (Kikuzawa 1983, Koike 1988)、ホオノキ、コシアブラ、ハリギリ、キハダのような中期に出現する種とミズメ、ミズキのような遷移初期の種のうちのいくつかの組合せによって構成されている。これらの種は、東北日本に分布を欠くミズメを除いて地理的には全ての対象地に分布する (Kurata and Hayama 1971, Horikawa 1972)。またモミ、ウラジロモミやツガが日本列島の太平洋側南西部の地域でしばしば出現する (Shidei 1974)。

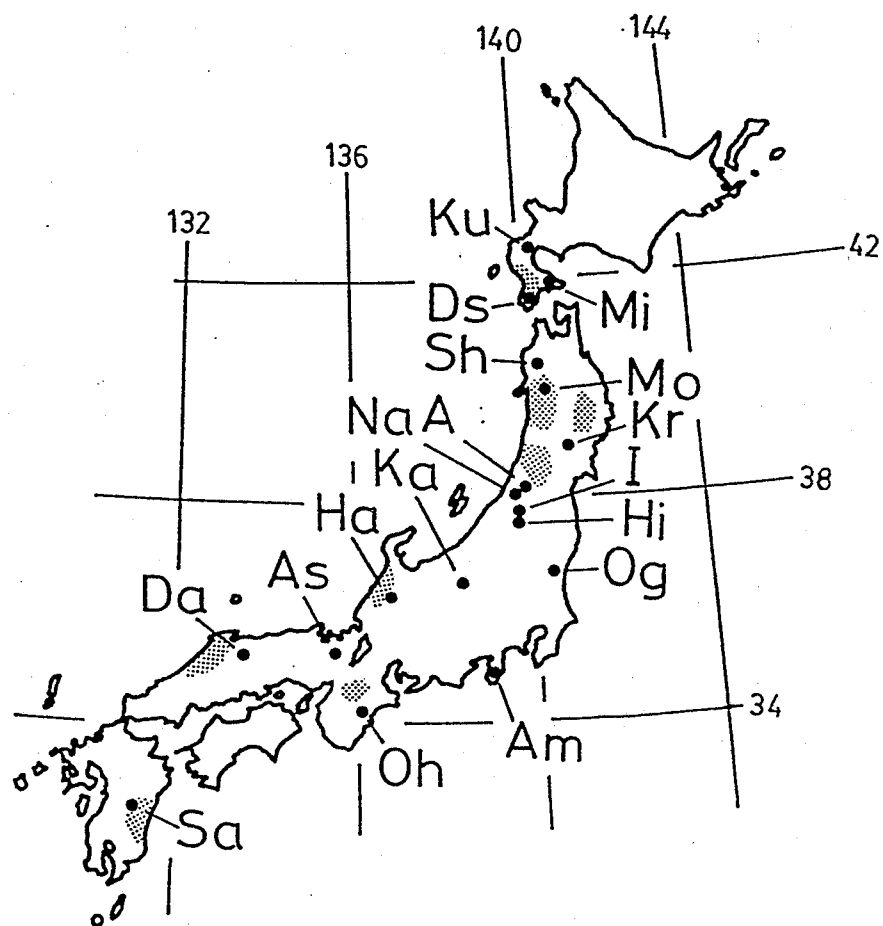


Fig.5.1 Analyzed stands for gap characteristics(solid circles) and locations for typhoon interval(mesh).

5・2 方法

KuとSaではPoint-centered method (Cottam and Curtis 1956) によって林冠木(胸高直径20cm以上)の個体の種名と胸高直径を記録した。コンパス線に沿ってランダムに20点以上を選定した。調査面積はそれぞれ約2.0ha、1.7haである。Dsでは80x150mの調査区を緩やかな山腹斜面に設定し、全ての林冠木の調査を行った(4章YQ)。林冠ギャップのサイズは、長径と短径を測定して楕円近似して面積を求めた。ギャップ形成木についてはその種名、胸高直径、枯損形状(幹折れ、根返り、立ち枯れ)を記録した。MiとAmではラインセンサス法(由井 1978)によりサンプル数が24以上となるまでギャップ形成木のみ調査した。これらKu、Ds、Mi、Am、Saの調査はそれぞれ、1992年5月、1989年9月、1990年6月、1991年8月、1988年9月に行った。

温帯林の自然攪乱体制は風倒によることが多い(e.g. Runkle 1982, Naka 1982, Nakashizuka 1984, Kohyama 1987)ので、この研究でも風倒を攪乱の主な要因とみなした。どの地域でも強風の再来がランダムなら、強風の再来間隔(x)の相対頻度分布は負の指数関数となる(Naka 1982)。攪乱の再来間隔のような選択圧を評価するためには長期間のデータを必要とする。よって各地域に何年間隔で強風が襲来したかの決定のために、西暦1670年から1900年までにおこった強風による災害の定性気象記録を用いた。再来間隔は二つの強風の間隔とした。平均再来間隔の推定のために次のような形式を持つMNY法(Hozumi and Shinozaki 1970)を援用した。

$$\phi(x) = \alpha \cdot e^{-ux} \quad (5 \cdot 1)$$

: 単位面積でのxの分布密度関数

$$M = \int_{x \min}^{x \max} x \phi(x) dx / \int_{x \min}^{x \max} \phi(x) dx = x + 1 / \mu \quad (5 \cdot 2)$$

： 最大値から x までの x の積算平均

ギャップの特徴と種の多様性を検討するための林分の概要を既存の資料からのデータと共に表 5・1 に示す。解析に用いた既存の資料は、調査面積が 1 ha 以上でデータセットが明確なものに限った（浅野 1983、Nakashizuka 1984, 1988, Yamamoto 1989, 渡辺 1989, 丸山ほか 1989, Hara et al. 1991）。これらのデータに各地域での葉面積（萩原 1977）と最寄りの気象観測所からの気象データを加え、各変数間の相関を解析した。温度環境は吉良の温量指数 WI （Kira 1977）で代表した。標高増加に伴う気温遞減は $0.6^{\circ}\text{C}/100 \text{ m}$ とした。種の多様性と強風の再来間隔の関係を検討するため、各林分と最も近い地域のデータを用いたが、 Mi , I , Hi , Og , Ka , Am は再来間隔を推定できた場所と離れすぎているか、データが欠けているためにこの解析から除外した。

5・3 結果と考察

ギャップの特徴と林冠木の種多様性は表 5・1 に示したように林分によって大きく異なっている。最小二乗法によって決定した各変数間の相関係数を表 5・2 に示した。

特に高緯度地域で、ギャップサイズが増大するほどギャップを通過して林床に到達する光量が、平均値、範囲ともに増加することが知られている（Canham et al. 1990）。よって緯度とギャップサイズがギャップ光環境に及ぼす効果は単一の森林群落タイプでも地域によって異なるだろう。平均ギャップサイズはギャップ形成木の平均サイズ（平均胸高直径）と高い正の相関を持つ（ $r =$

Table 5.1 Comparison of gap characteristics and species richness in cool-temperate forests, Japan.

Locality	PB*	Density (ha ⁻¹)	Gap area (%)	MGS (m ² , n)	MDGM (cm)	Multiple gap(%)	SDR (%, n)	SDI (H')	Number of species	Refelence ^b
Ku ^t	+	180	10.1	128.5 (24)	53.0	45.8	13.5 (37)	1.08	6	CS
Mi	+	NG	NG ^c	NG	NG	25.0	16.7 (24)	NG	NG	CS
Ds	+	208	17.0	113.0 (18)	53.1	38.9	12.9 (31)	0.79	9	CS
Sh	+	NG	8.0	94.0	NG	NG	NG	1.02	6	1
Mo	+	153	20.5	137.0 (36)	NG	55.6	14.1 (71)	1.47	5	2
Na	+	NG	11.4	53.0 (23)	NG	26.1	7.1 (28)	NG	NG	3
A1	+	181	9.9	105.9 (22)	68.6	9.1	29.2 (24)	1.37	6	4
A2	-	134	14.0	86.1 (24)	67.6	0	20.8 (24)	2.04	7	4
I	+	133	20.6	164.9 (18)	76.2	16.7	57.1 (21)	1.41	6	4
Hi	+	NG	9.0	174.0 (27)	NG	8.3	7.7 (26)	NG	NG	3
Kr	+	193	NG	NG	NG	15.6	38.9 (37)	1.58	14	7
Og	-	NG	6.2	98.0 NG	NG	NG	NG	3.75	35	1
Ha1	+	139	15.2	99.6 (18)	65.6	5.6	52.6 (19)	0.72	5	4
Ha2	+	190	11.2	53.1 (16)	54.4	0	81.3 (16)	0	1	4
Ka	+	139	37.3	361.0 NG	64.9	NG	40.2 (102)	0.84	6	1,5 ^d
Da1	-	430	4.1	60.8 (34)	46.6	26.5	63.8 (47)	1.84	6	4
Da2	-	162	10.3	58.9 (46)	44.8	10.9	41.2 (51)	2.06	7	4
Da3	-	100	21.1	141.5 (31)	89.8	16.1	32.4 (37)	2.01	11	4
As1	-	332	13.2	36.8 (43)	43.0	9.3	40.4 (47)	2.19	10	4
As2	-	198	18.3	112.5 (26)	69.6	3.8	33.3 (27)	3.60	17	4
Am	+	NG	NG	NG	NG	0	74.2 (31)	NG	NG	CS
Oh	-	NG	18.5	66.0 (34)	NG	48.5 ^e	17.2 (64)	2.31	13	6
Sa	-	174	10.1	68.7 (24)	70.8	4.2	33.3 (24)	2.11	15	CS

MGS;Mean gap size, MDGM;Mean dbh (F.crenata) of gap makers, SDR;Standing dead ratio, SDI;Species diversity of canopy trees (H'). *Percentage basal area of F.cranata in each stand more than 70.

^bCS = Current study; 1 Nakashizuka 1988; 2 Nakashizuka 1984; 3 Maruyama et al. 1989; 4 Yamamoto 1989; 5 Watanabe 1989; 6 Asano 1983; 7 Hara et al. 1991. ^cNG = No data given

^dPercentage gap area and mean size of gaps from 1, and SDR from 5. These data were neglected in the analtsis because of its irregularity. ^eThis data neglected in the analysis because this stand was dominated by Abies homolepis which have shallow roots for easy uprootings.

*Abbreviations are the same in Fig.1

Table 5.2 Coefficients of correlations between each variable

	WI	AP	LA	Ln SD	Ln MGS	Sr MGR	Ln MDGM	GAR	SDR	SDI	NS
LAT	-0.308	-0.710	0.860**	-0.096	0.477*	0.619**	0.152	0.006	-0.725**	-0.396	-0.466
WI		-0.148	-0.263	0.241	0.037	-0.221	0.199	-0.029	0.108	0.652**	0.465
AP			-0.627**	0.197	-0.442	-0.320	-0.066	0.106	0.513	0.378	0.524*
LA				-0.000	0.417	0.729**	-0.278	0.087	-0.627*	-0.476*	-0.518*
Ln SD					-0.593*	0.135	-0.748**	-0.632*	-0.268	0.141	0.040
Ln MGS						0.341	0.712**	0.498*	-0.442	-0.033	-0.023
Sr MGR							-0.231	0.090	-0.806**	-0.117	-0.088
Ln MDGM								0.626*	0.287	0.127	0.286
GAR									0.001	-0.021	0.291
SDR										-0.602	-0.740*

LAT;Latitude, WI;Warmth Index, AP;Annual precipitation, LA;Leaf area, MGR;Multiple gap ratio, GAR;Gap area ratio, NS;Number of canopy tree species. Other abbreviations are the same in Table 1.

Ln;Logarithm, Sr;Square root

Significance level: *;P<0.05, **;P<0.01

0.712, $P < 0.01$) 一方、ギャップ形成木のサイズは林分密度の影響を受けている ($r = -0.748$, $P < 0.01$)。しかし日本列島の冷温帯林における平均ギャップサイズの変動幅は小さいので、同一林分内のギャップサイズと種多様性の関係について Nakashizuka (1984, 1989) と Hara (1985) が示したと同様に、種多様性の変化の原因とはならない ($r = -0.033$, $P > 0.05$)。光の入射角と総光量は高緯度地域で低い (Terborgh 1985, Canham et al. 1990) が、高緯度地域でギャップサイズがやや大きい ($r = 0.477$, $P < 0.05$) ことがこの光量の低さを補償しているのだろう。

ブナの葉面積は緯度の増加と共に大きくなり ($r = -0.860$, $P < 0.01$)、年降水量とともに小さくなる ($r = -0.627$, $P < 0.01$)。平均気温は緯度の増加と共に低下するので、このことは各地域の環境で葉の水分利用効率が最大化している (Parkhurst and Loucks 1971) ことを示唆する (第3章参照)。マルチギャップ率 (複数のギャップ形成木によって形成されているギャップがギャップ数全体に占める割合; MGR) は、温量指数や年降水量とは相関がない ($P > 0.05$) が、ブナの葉面積と高い相関を持つ ($r = 0.729$, $P < 0.01$)。この事実は攪乱に対するブナの影響度は環境因子ではなくそれ自身の形態によって規定されていることを示す。これら低緯度から高緯度に向かって増加する攪乱の影響度がブナの葉面積に対して依存するのは、小さい葉を持つ個体群の樹形が扁平なのに対し、大きな葉を持つ個体群の樹形が細い円筒型をしている (3, 4章参照) ことに原因しているだろう。この円筒型樹形が強風攪乱に対する”ドミノ効果”を引き起こすのだろう。ブナの樹形形成パタンの違いが、攪乱体制の地理変異の仲介をしていると考えられるのである。

MGRと立ち枯れ率 (SDR; 立ち枯れ木が枯損木全体に占める割合) には負の相関がみられた ($r = -0.806$, $P < 0.01$)。このことからSDRは物理攪乱の影響を余り受けずに生物的影響によって枯死するものの割合と考えることが出来る。ブナの純林 (ブナが林冠の70%以上を占める) では、SDRは緯度の上昇と共に減少する ($SDR = -0.078Lat. + 3.325$, $r = 0.725$, $n = 12$, $P < 0.01$; 図5・2)。この回帰直線はブナの北限でSDR = 0、南限でSDR = 1の

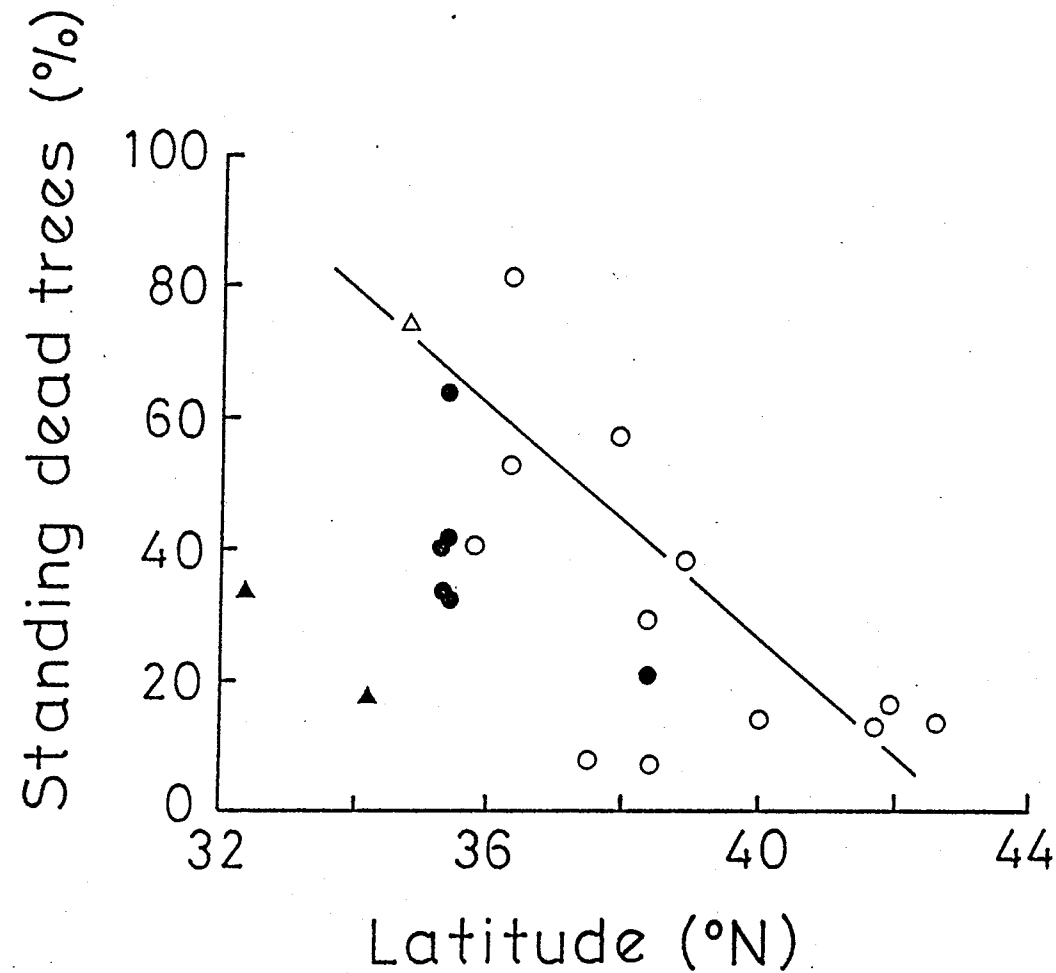


Fig.5.2 Relationship between latitude and standing dead ratio in primary beech forests in Japan. After Nakashizuka(1983,1988), Yamamoto(1989), Watanabe(1989), Maruyama et al.(1989), Hara et al.(1991), and ordinal data. Circles and triangles show Japan sea side type and Pacific Ocean side type(sensu.Fujita,1986),respectively. Open symbols indicate dominance value of beech are above 70% level.

2点を結ぶ直線と異ならない ($t_s = 0.509$, $0.6 < P < 0.7$)。これに加えてSDRは有意性は低いが、葉面積と相関を持つ ($r = -0.627$, $P < 0.05$)。これらのことはブナにとっての各地域の環境条件の善し悪しがSDRに反映されていることを推察させる。

最小二乗法で決定した式5・1の各地域での係数と強風の平均再来間隔 ($1/\mu$; MTI)を表5・3に示した。このMTIと緯度との相関はみられなかった (Kendallの順位相関; $\tau = 0.022$, $n = 17$, $P > 0.05$) のでMGRを攪乱の強度と見なし、MTIを攪乱の頻度と仮定してこの攪乱傾度に沿った各林分の種の多様性の変化を図5・3に示した。この図は二つの攪乱傾度に沿って種の多様性が山型の曲面を描くことを明確に示している。このことは種数で見ても同じ傾向が得られる (図5・4)。ブナの優占は高頻度低強度攪乱か、低頻度高強度攪乱地域で達成されている。多様度の高い ($H' \geq 2$) 林分では遷移初期種と中期種の胸高断面積に占める割合は17.1-50.7%であるが、多様度の低い ($H' < 2$) 林分では0-27.6%であった。このように日本のブナ林においても、中規模攪乱はカンバのような速い成長速度を持ち早くから繁殖を行う遷移初期種と、ブナやミズナラのように成長が遅く繁殖開始齢の遅い後期種 (小池ほか1992) の共存を可能にしていると考えられる。

種多様度・種数と、温量指数をのぞく各変数には明白な関係はみられなかった。温量指数と種多様度との正の相関 ($r = 0.652$, $P < 0.01$) は利用可能なエネルギー量がマクロスケールでの種多様度を決定しているという対抗仮説 (Wright 1983, Turner et al. 1987, Currie 1987, 1991) も部分的には支持する。特に地理的スケールでは種の多様度に及ぼす要因は複数の相互作用となってしまうため、観察された現象をたった一つの要因のみで統一的に説明するのは困難である。換言すればこれはスケール問題であろう。この研究で扱った風倒のような攪乱は、より大きなスケールでのエネルギー分布のもとで、ローカルな資源利用可能性の時空間的変動 (Denslow 1985, Pickett and White 1985) に影響を及ぼしていると考えることが出来る。

Table 5.3 Coefficients of eq.5.2 determined by the least square method.

Locality(Symbol)	α	μ	$1/\mu$	N	Refelence
Donan(Do)*	7.26	0.182	5.51	40	Sapporo Distr.Meteor.Observatory(1962)
Akita(Ak)*	1.30	0.072	13.81	18	Akita prefecture(1960)
Iwate(Iw)	9.09	0.202	4.95	45	Morioka Distr.Meteor.Observatory(1979)
Yamagata(Ya)*	12.80	0.267	3.75	48	Yamagata prefecture(1956)
Miyagi(Mg)	27.78	0.347	2.88	80	Sendai Distr.Meteor.Observatory(1963)
Gunma(Gu)*	3.53	0.101	9.92	35	Maebashi Distr.Meteor.Observatory(1982)
Saitama(Sa)	37.16	0.459	2.18	81	Saitama prefecture(1970)
Chiba(Ch)	21.50	0.312	3.21	69	Tyohshi Distr.Meteor.Observatory(1969)
Ishikawa(Is)*	20.56	0.282	3.55	73	Ishikawa prefecture(1961)
Gifu(Gi)*	8.68	0.136	7.37	64	Gifu Distr.Meteor.Observatory(1965)
Aichi(Ai)	48.13	0.535	1.87	90	Nagoya Distr.Meteor.Observatory(1970)
Nara(Na)	4.87	0.152	6.57	32	Naka(1982)
Shimane(Si)*	1.67	0.083	11.99	20	Matsue Distr.Meteor.Observatory(1968)
Yamaguchi(Yg)*	11.90	0.229	4.37	52	Yamaguchi prefecture(1972)
Kouchi(Ko)	28.13	0.306	3.27	92	Kohchi prefecture(1960)
Miyazaki(Mi)	6.42	0.121	8.25	53	Miyazaki Distr.Meteor.Observatory(1967)
Kagoshima(Ka)	5.16	0.136	7.37	38	Kagoshima Distr.Meteor.Observatory(1967)

*:Japan sea side

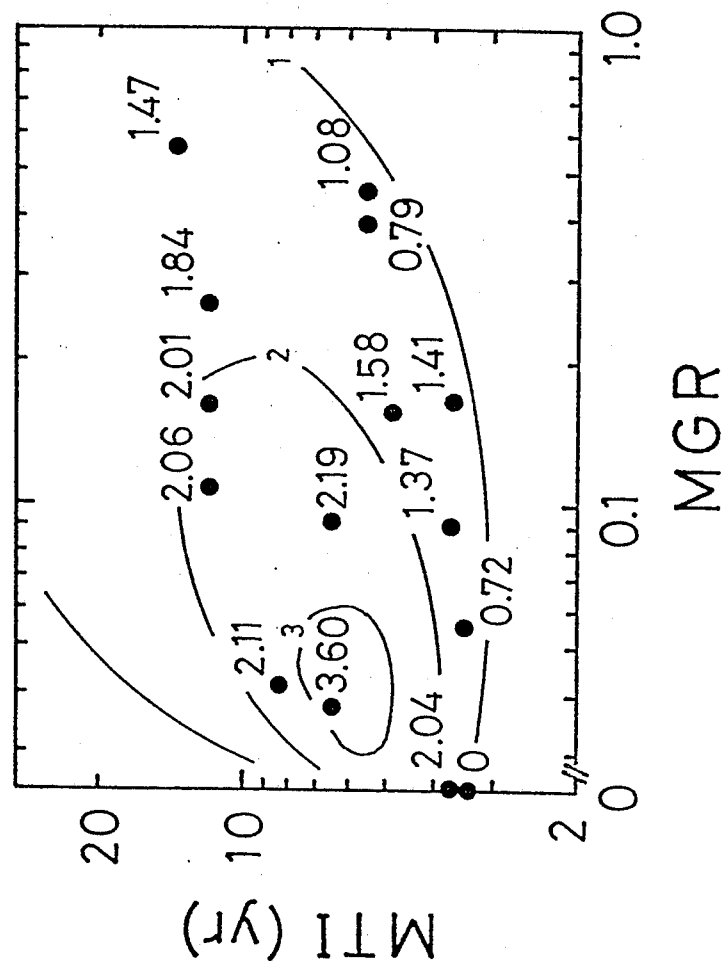


Fig.5.3 Species diversity pattern along gap formation characteristics, MTI and MGR. Numbers in the figure indicate Shannon's diversity index(H').

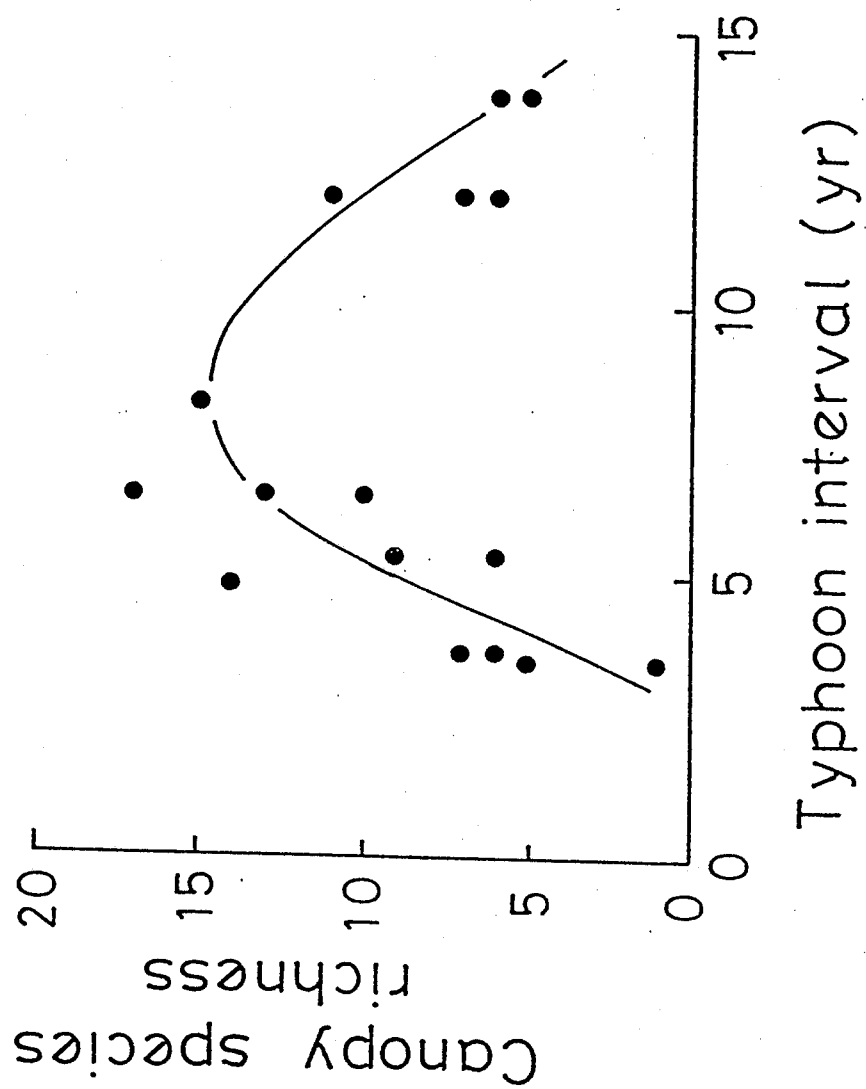


Fig.5.4 Canopy species richness plotted against typhoon interval of each stand.

結論

本研究は地理変異を詳細に解析することを通して樹木個体群を構成する個体の形質の変化によって個体群構造や群集構造がどの様に変化するかを明らかにすることを目的とした。そのために葉面積の地理的クラインが既に認められているブナを研究材料とした。

日本列島のブナには東北部で大きく、南西部で小さいという葉面積の地理的なクラインが認められている（萩原 1977）が、このような葉面積の違いだけでなく、様々なレベルで個体の形質や群落の構造に差が認められた。すなわち種子重は葉面積の大きい個体群で小さく、葉面積の小さい個体群で大きいという傾向があり、種子重の選択に対する物理的環境の直接の影響は少ないと考えられた（第2章）。モジュールレベルでは、葉面積の大きい個体群では当年枝も大きくその数が少ない。葉面積の小さい個体群ではこの逆である。また葉面積の大きい個体群に属する個体では相対葉重の階層間の差が少なく、どの階層からもシュートの枯死が起こり、樹高成長に多くを配分して葉群を垂直的に分散させる。以上の結果葉面積の大きな個体群では円筒型樹形を示す樹高成長タイプとして捉えることが出来る。一方葉面積の小さい個体群に属する個体では相対葉重の階層間の差が大きく、下層から枯れ上がり、相対的に葉量成長に多く配分し葉群は上部に集中する。この結果偏平な樹形を示す樹冠成長タイプとして捉えられる。以上の形質は苗畑の同一条件で比較したものであるから、遺伝的な影響を強く受けたものであると考えられる。シュートはいずれの個体群でも密度依存的に枯死し、結果的に樹冠内の葉群密度がすべての個体群間を通じて一定の値を保つようになっている。この値は面積当りでみた群落の基本葉量 3 ton/ha (Tadaki 1966) に近い。このことからこれらの形質は、単位面積当りの葉量を一定にしなければならないという資源の制限のもとで、生物経済学的な要請によって異なった光・水分条件下でそれぞれ適応的なものが選択されてきた結果であると考えられる（第3章）。群落レベルでは、大きな個葉面積を持つ個体群で階層構造の発達が悪く、大径木密度が低く小径木密度が高い。個葉面積の小さな個体群では階層構造が発達し、

大径木密度が高く小径木密度が低い。このようなサイズ構造の違いは一方向的か二方向的かという競争の様式を反映していると考えられ、ブナの樹体形成の違いに基づくものであると考えられた。また葉面積の最大となる北限地帯のブナ林の動態解析から、より南の葉面積の小さい個体群より寿命が短く、回転時間が速いと考えられた（第4章）。群落毎の種の多様性はおもに攪乱の頻度と影響度によって規定され、中程度の頻度・影響度で最も多様度が高まるが、この攪乱の影響度は個体の形態の差とも関係していると考えられた（第5章）。

以上の成果から、ある個体群の物理的・遺伝的形質の変化が他の個体群や群集構造に大きな影響を与えていることは明かであるが、今後は形質の変化に関与する選択要因と選択の過程をもっと詳細に解明していく必要がある。そして個体群の形質に与える群集からのフィードバックも検討していくべきであろう。上記のモジュール、個体レベルの形態の差はおもに生育場所の有効水分量の違いによって選択されてきたものと考えられるが、開葉期に乾燥が予想される北限でなぜ葉が大きいのかという疑問が残る。長期間の進化の産物である形態や生態を現時点の環境条件で説明することの限界（Futuyma 1986）がここにある。距離効果や隔離効果（Endler 1977）も考慮に入れていかねばならないだろう。そして今後はより詳細な変異性の記載と共にこれらのパタンのモデル化が必要である。

モジュールや個体の各レベルの表現型差が群落の構造や動態に大きな影響を与えるという現象は、本研究で取り上げたブナ林だけではなく他の森林でも見いだされるだろう。

謝辞

本研究を行う過程で本当に多くの方々にお世話になった。造林学教室五十嵐恒夫教授をはじめ矢島崇助教授、北大演習林・滝川貞夫教授には原稿の校閲をして頂き、御批判を頂いた。北大造林学教室渋谷正人助手、静岡大演習林藤本征司助教授には御指導御助言を賜った。

道南での野外調査にあたり、松前林務署岡繁署長をはじめ職員の方々、株式会社三国林業職員の方々、北大桧山演習林夏目俊二林長、工藤弘前林長をはじめ職員の方々には多大の御協力を頂いた。間野勉氏には宿泊調査ベースを提供して頂いた。九州での野外調査にあたっては、九大宮崎演習林林長薛孝夫氏、井倉洋二氏をはじめ職員の方々、九大演習林岡野哲朗氏に便宜を図って頂いた。樹形測定に際しては、東大北海道演習林前林長渡邊定元氏、大橋正林長、芝野伸策氏に栽培試験個体使用の許可を頂き、東大演習林倉橋昭夫氏をはじめ苗畑職員の方々には測定の便宜を測って頂いた。

以下の各機関の方々には種子の採取に関して多大な御協力を頂いた。道立林業試験場・寺沢和彦氏、柳井清治氏、青森営林局、岩手大学演習林、富山林業技術センター・石田仁氏、新潟大学演習林・中田誠氏、東京大学秩父演習林・梶幹夫氏、岐阜大学・肥後陸輝氏、京都大学芦生演習林・大畠誠一氏、山中典和氏、森林総合研究所・中静透氏、岡山大学・山本進一氏、奈良県林業試験場・柴田叡弑氏、高知県林業試験場、九州大学演習林・宮崎安貞氏、伊藤哲氏。

野外調査に御協力を頂いた方々は、道立林業試験場・小山浩正氏、佐藤俊彦氏、森林総合研究所・酒井武氏、帯広畜産大・久保田康裕氏、青年海外協力隊・斉藤哲氏、沖縄マングローブ財団・岸本司氏、陣内氏、日本エアシステム・田所和夫氏、旭川農業高校・今井直樹氏、北大・内海洋太さん、倉本恵夫さん、渡辺一郎さん、宮本敏澄さん、真坂一彦さん、宇山雄一さん、佐多康子さん、井上涼子さん、田中あずみさん、坂山志穂さん、遠藤聡子さん、近藤純子さんです。札幌稲北高校・佐野淳之氏、道立林業試験場・清和研二氏には有益な助言と常に叱咤激励を頂いた。また東大演習林・芝野伸策氏は研究当初から公私にわたって物心両面からの助力を惜しまれなかった。以上の方々に心からのお礼を申し上げます。

付表

本文中では植物名は和名で記した。以下に学名と図表で用いた略号を記しておく。学名は全て大井 (1975) に従った。

Af	モミ	<i>Abies firma</i> Sieb.et Zucc.
Ts	ツガ	<i>Tsuga sieboldii</i> Carr.
Ss	クマイザサ	<i>Sasa senanensis</i> Rehd.
Sk	チシマザサ	<i>Sasa kurilensis</i> (Rupr.) Makino
Sp	スズタケ	<i>Sasa borealis</i> (Hack.) Makino
Pr	サワグルミ	<i>Pterocarya rhoifolia</i> Sieb.et Zucc.
Ct	イヌシデ	<i>Carpinus tschonoskii</i> Maxim.
Be	ダケカンバ	<i>Betula ermanii</i> Cham.
Bg	ミズメ	<i>Betula grossa</i> Sieb.et Zucc.
Ah	ケヤマハンノキ	<i>Alnus hirsuta</i> Turcz.
Fc	ブナ	<i>Fagus crenata</i> Blume
Qm	ミズナラ	<i>Quercus mongolica</i> Fisher var. <i>grosseserrata</i> (Blume) Rehd. et Wils.
Ul	オヒョウ	<i>Ulmus laciniata</i> Mayr.
Ta	ヤマグルマ	<i>Trochodendron aralioides</i> Sieb.et Zucc.
Mo	ホオノキ	<i>Magnolia obovata</i> Thunberg
Ir	シキミ	<i>Illicium religiosum</i> Sieb.et Zucc.
Lu	オオバクロモジ	<i>Lindera umbellata</i> Thunb. var. <i>membranacea</i> (Maxim.) Momiyama
Pt	シロモジ	<i>Parabenzoin trilobum</i> (Sieb.et Zucc.) Nakai
Ns	シロダモ	<i>Neolitsea sericea</i> (Blume) Koidz.
Hp	ノリウツギ	<i>Hydrangea paniculata</i> Siebold
Hm	エゾアジサイ	<i>Hydrangea macrophylla</i> Ser. var. <i>megacarpa</i> Ohwi
Pb	イヌザクラ	<i>Prunus buergeriana</i> Miq.
Pv	カマツカ	<i>Pourthiaea villosa</i> (Thunb.) Decne.

Sc	ナナカマド	<i>Sorbus commixta</i> Hedl.
Pa	キハダ	<i>Phellodendron amurense</i> Rupr.
Ra	ツタウルシ	<i>Rhus ambigua</i> Lavallee, ex Dippel
Rt	ヤマウルシ	<i>Rhus trichocarpa</i> Miq.
Im	アオハダ	<i>Ilex macropoda</i> Miq.
Ic	イヌツゲ	<i>Ilex crenata</i> Thunb.
Em	ヒロハツリバナ	<i>Euonymus macropeterus</i> Rupr.
Asi	コハウチワカエデ	<i>Acer sieboldianum</i> Miq.
Aj	ハウチワカエデ	<i>Acer japonicum</i> Thunb.
Ap	オオモミジ	<i>Acer palmatum</i> Thunb. var. <i>matumurae</i> (Koidz.) Maki
Am	イタヤカエデ	<i>Acer mono</i> Maxim.
Au	オガラバナ	<i>Acer ukurunduense</i> Trautv. et Mey
Ac	チドリノキ	<i>Acer carpinifolium</i> Sieb. et Zucc.
Ami	コミネカエデ	<i>Acer micranthum</i> Sieb. et Zucc.
At	トチノキ	<i>Aesculus turbinata</i> Blume
Sm	ヒメシャラ	<i>Stewartia monadelphica</i> Sieb. et Zucc.
Tj	シナノキ	<i>Tilia japonica</i> (Miq.) Shimonkai
As	コシアブラ	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i> Franch. et Savat.
Kp	ハリギリ	<i>Kalopanax pictus</i> (Thunb.) Nakai
Oj	ハリブキ	<i>Oplopanax japonicus</i> (Nakai) Nakai
Cc	ミズキ	<i>Cornus controversa</i> Hemsley
Cb	リョウブ	<i>Clethra barbinervis</i> Sieb. et Zucc.
Rd	ミツバツツジ	<i>Rhododendron dilatatum</i> Miq.
Pj	アセビ	<i>Pieris japonica</i> (Thunb.) D. Don
Lo	ネジキ	<i>Lyonia ovalifolia</i> (Wall.) Drude var. <i>elliptica</i> (Sieb. et Zucc.) Hand.-Mazz.
Sco	タンナサワフタギ	<i>Symplocos coreana</i> (Leveille) Ohwi
Smy	ハイノキ	<i>Symplocos myrtacea</i> Sieb. et Zucc.
Ss	コハクウンボク	<i>Styrax shiraiana</i> Makino
So	ハクウンボク	<i>Styrax obassia</i> Sieb. et Zucc.

Pc	アサガラ	<i>Pterostyrax corymbosa</i> Sieb.et Zucc.
Fs	マルバアオダモ	<i>Fraxinus sieboldiana</i> Blume
F1	アオダモ	<i>Fraxinus lanuginosa</i> Koidz.
Vf	オオカメノキ	<i>Viburnum furcatum</i> Blume
Vw	ミヤマガマズミ	<i>Viburnum wrightii</i> Miq.
Ve	コバノガマズミ	<i>Viburnum erosum</i> Thunb.
Ase	コツクバネウツギ	<i>Abelia serrata</i> Sieb.et Zucc.

Refelence

- Aizen MA, Woodcock H (1992) Latitudinal trends in acorn size in eastern North American species of *Quercus*. *Can J Bot* 70:1218-1222
- 秋田県 1960 秋田県災害誌 45pp. 秋田県農業共済組合連合会
- 浅野 透 1983 ブナ林の再生過程 大阪市立大学博士論文 174pp.
- Baker HG (1972) Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53:997-1010
- Bowman DMJS, Kirkpatrick JB (1984) Geographic variation in the demographic structure of stands of *Eucalyptus delegatensis* on dolerite in Tasmania. *J Biogeogr* 11:427-437
- Brokaw NVL (1982) The difinition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14:158-160
- Brown James H (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *Am Nat* 124:255-279
- Butson RG, Knowles P, Farmer RE (1987) Age and size structure of marginal, disjunct populations of *Pinus resinosa*. *J Ecol* 75:685-692
- Cain AJ (1953) Geography, ecology and coexistence in relation to the biological definition of the species. *Evolution* 7:76-83
- Canham CD, Loucks OL (1984) Catastrophic windthrow in the presettlement forests of Wisconsin. *Ecology* 65:803-809
- Canham CD (1988) Growth and canopy architecturre of shade-tolerant trees:responce to canopy gaps. *Ecology* 69:786-795
- Canham CD, Denslow JS, Platt WJ, Runkle JR, Spies TA, White PS (1990) Light regimes beneath closed canopies and tree-

fall gaps in temperate and tropical forests. Can J For Res
20:620-631

Canham CD, Marks PL (1985) The response of woody plants to
disturbance: pattern of establishment and growth. In:
Pickett STA, White PS (ed) The ecology of natural
disturbance and patch dynamics. Academic press, Florida

銚子地方気象台 1969 千葉県気象災害誌 206pp. 銚子地方気象台

Comstock JP, Ehleringer JR (1992) Correlating genetic
variation in carbon isotopic composition with complex
climatic gradients. Proc Natl Acad Sci USA 89:7747-7751

Connell JH, Orias E (1964) The ecological regulation of
species diversity. Am Nat 98:399-414

Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and
coral reefs. Science 199:1302-1310

Cottam G, Curtis JT (1956) The use of distance measures in
phytosociological sampling. Ecology 37:451-460

Currie DJ (1991) Energy and large-scale patterns of animal-
and plant- species richness. Am Nat 137:27-49

Denslow JS (1980) Patterns of plant species diversity during
succession under different disturbance regimes. Oecologia
46:18-21

Doyle TW (1981) The role of disturbance in the gap dynamics
of a montane rain forest: An application of a tropical
forest succession model. In: West DC, Shugart HH, and
Botkin DB (ed) Forest succession. Springer-Verlag, pp 56-73

Endler JA (1986) Natural selection in the wild. Princeton
Univ. Press., Princeton, New Jersey.

- Fitter AH (1986) Acquisition and utilization of resources.
In; Crawley MJ (ed.) Plant ecology, 375-405. Oxford.
- France R (1992) The North American latitudinal gradient in species richness and geographical range of freshwater crayfish and amphipods. *Am Nat* 139:342-354
- 藤田昇 1986 日本海型のブナ林と太平洋型のブナ林の構造と組成 種生物学研究10:1-13
- 藤田昇 1987 ブナ林構成樹種の太平洋型分布と日本海型分布 *Acta Phytotax Geobot* 38:311-329
- 福嶋司・梨本真・渡辺至 1984 北海道のブナ林に関する植物社会学的研究 千葉大園学報33:117-131
- Futuyma DJ (1986) Evolutionary biology (2nd ed.) Sinauer Associates, Inc.
- 岐阜地方気象台 1965 岐阜県災異誌 122pp. 岐阜地方気象台
- Givnish TJ, Vermeij GJ (1976) Size and shapes of liane leaves. *Am Nat* 110:743-778
- Grime JP, Jeffrey DW (1965) Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *J Ecol* 53:621-642
- 萩原 信介 1977 ブナにみられる葉面積のクラインについて 種生物学研究 I, 39-51
- Hara M (1983) A study of the regeneration process of a Japanese beech forest. *Ecol Rev* 20:115-129
- Hara M (1985) Forest response to gap formation in a climax beech forest. *Jpn J Ecol* 35:337-343
- Hara M, Takehara A, Hirabuki Y (1991) Structure of a Japanese beech forest at Mt. Kurikoma, north-eastern Japan. *Saito Mus Nat Hist Res Bull* 59: 43-55
- Hara T (1984a) A stochastic model and the moment dynamics of

- the growth and size distribution in plant populations. J Theor Biol 109:173-190
- Hara T (1984b) Dynamics of stand structure in plant monocultures. J Theor Biol 110:223-239
- Hara T (1992) Effects of the mode of competition on stationary size distribution in plant populations. Ann Bot 69: 509-513
- Hara T., Kimura M. & Kikuzawa K. (1991) Growth patterns of tree height and stem diameter in populations of Abies veitchii, A. mariesii and Betula ermanii. J. Ecology 79:1085-1098.
- Harcombe PA (1986) Stand development in a 130-year old spruce-hemlock forest based on age structure and 50 years of mortality data. For Ecol Manage 14:41-58
- Hartshorn (1978) Tropical trees as living systems.
- 橋詰隼人 1986 自然林におけるブナ科植物の生殖器官の生産と散布 種子生態 16:17-39
- 橋詰隼人 1991 種子の形態と発芽 村井宏・山谷孝一・片岡寛純・由井正敏 編「ブナ林の自然環境と保全」59-61 ソフトサイエンス社399pp.
- 橋詰隼人・山本進一 1974 中国地方におけるブナの結実(2) 種子の稔性と形質について 日林誌56:393-398
- 日浦勇 1973 海をわたる蝶 蒼樹書房 200pp.
- 日浦勉 1990 ブナ林の林分構造の発達と成長量 日林北支論38:82-84
- 日浦勉・佐野淳之・紺野康夫 1991 北海道中央部 温泉山の亜寒帯針葉樹林の構造発達と攪乱の再来間隔 ひがし大雪博物館研究報告14:29-37
- 日浦勉・小山浩正・五十嵐恒夫 1992 ブナ、ミズナラの種子と実生の形態の地理変異 日林北支論40:53-55

- Horn HS (1971) Adaptive geometry of trees. Princeton Univ. Press., Princeton, New Jersey.
- Hozumi K, Shinozaki K, Tadaki Y (1968) Studies on the frequency distribution of the weight of individual trees in a forest stand.1.A new approach toward the analysis of the distribution function and the $-3/2$ th power distribution. Jpn J Ecol 18:10-20
- Hozumi K, Shinozaki K (1970) Studies on the frequency distribution of the weight of individual trees in a forest stand.2.Exponential distribution. Jpn J Ecol 20:1-9
- Hozumi K (1975) Studies on the frequency distribution of the weight of individual trees in a forest stand.5.The M-w diagram for various types of forest stands. Jpn J Ecol 25:123-131
- Hubbel SP (1979) Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. Science 203:1299-1309
- Hutchings MJ (1979) Weight-density relationships in ramet populations of clonal perennial herbs, with special reference to the $-3/2$ power law. J Ecol 67:21-33
- Ishikawa Y (1990) Mosaic structure of a mixed forest in Nopporo national forest, central Hokkaido. J Senshu Univ Hokkaido (Nat Sci) 23:135-180
- 伊藤嘉昭・山村則男・嶋田正和 1992 動物生態学 蒼樹書房 507pp.
- Johnson MP, Mason LG, Raven PH (1968) Ecological parameters and plant species diversity. Am Nat 102:297-306
- 角張嘉孝 1980 ブナ天然林標高別成長量固定試験地について一個体の枯死と成長量の動態— 日林論91:319-322
- 亀井節夫・ウルム氷期以降の生物地理総研グループ 1981 最終氷期における日本列島の動・植物相 第四紀研究 20:191-205

Kanzaki M. (1984) Regeneration in subalpine coniferous forests I. Mosaic structure and regeneration process in a Tsuga diversifolia forest. Bot. Mag. Tokyo 97: 297-311.

Kanzaki M, Yoda K (1986) Regeneration in subalpine coniferous forests. II Mortality and the pattern of death of canopy trees. Bot Mag Tokyo 99:37-51

Kavanagh K, Kellman M (1986) Performance of Tsuga canadensis at the centre and northern edge of its range: a comparison. J Biogeogr 13:145-157

河野昭一 1973 種の分化と適応 三省堂

榎根勇 1989 水と気象 朝倉書店 180pp.

Kays S, Harper JL (1974) The regulation of plant and tiller density in a grass sward. J Ecol 62:97-105

Kikuzawa K (1983) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. Can J Bot 61:2133-2139

King DA (1986) Tree form, height growth, and susceptibility to wind damage in Acer saccharum. Ecology 67:980-990

Kira T (1977) A climatological interpretation of Japanese vegetation zones. In; Miyawaki and Tuxen (ed.), Vegetation science and environmental protection. Maruzen, Tokyo

Kirkpatrick M (1988) The evolution of size in size-structured populations. In; Ebenman B, Persson L(ed.) Size-structured populations -Ecology and evolution-. Springer-Verlag

Knowles P. & Grant, M.C. (1983) Age and size structure analyses of Engelmann spruce, ponderosa pine, lodgepole

- pine, and limber pine in Colorado. Ecology. 64: 1-9.
- Kohyama T (1987a) Significance of architecture and allometry in saplings. Func Ecol 1:399-404
- Kohyama T (1987b) Stand dynamics in a primary warm-temperate rain forest analyzed by the diffusion equation. Bot Mag Tokyo 100:305-317
- Kohyama T (1989) Simulation of the structural development of warm-temperate rain forest stands. Ann Bot 63:625-634
- Kohyama (1991) A functional model describing sapling growth under a tropical forest canopy. Func Ecol 5:83-90
- Kohyama T (1991) Simulating stationary size distribution of trees in rain forests. Ann Bot 68:173-180
- Kohyama and Fujita (1981) Studies on the Abies population of Mt. Shimogare. 1. Survivorship curve. Bot Mag Tokyo 94:55-68
- 小池孝良 1985 弱い光、強い光を上手に利用する樹種—広葉樹の光合成特性— 「天然林を考える」 116-119 札幌営林局
- 小池孝良 1988 落葉広葉樹の光合成と葉形態との関係 日林北支論36:54-56
- 小池孝良・田淵隆一・藤村好子・高橋邦秀・弓場譲・長坂寿俊・河野耕蔵 1990 夏期における国産ブナの光合成特性 日林北支論 38: 20-22
- 小池孝良・長坂寿俊・岸田昭雄 1992 主要広葉樹の初産齡と成長特性との関係 北海道の林木育種34:22-28
- Koike T (1988) Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broad-leaved trees. pl sp Biol 3:77-87
- 小見山章・田口剛・石川達芳 1984 御獄山亜高山帯天然林の動態5. 航空写真判読による林冠の再生過程の解析 日林論95:381-382
- Koyama H, Kira T (1956) Intraspecific competition among higher plants. 8 Frequency distribution of individual plant

- weight as affected by the interaction between plants. J
Inst Poly Osaka City Univ 73-94
- 小山浩正・林田光祐 1990 高知県 高知県災害異誌 1960 160pp. 高知県
久保田康裕・日浦勉 1991 大雪山系東部における針葉樹林の構造とギャップ
形成パターン ひがし大雪博物館研究報告13:17-23
- Kuppers M (1985) Carbon relations and competition between
woody species in a Central European hedgerow. 4. Growth form
and partitioning. *Oecologia* 66:343-352
- Kuppers M (1989) Ecological significance of aboveground
architectural patterns in woody plants: A question of cost
-benefit relationships. *TREE* 4:375-379
- Lertzman KP, Krebs CJ (1991) Gap-phase structure of a
subalpine old-growth forest. *Can J For Res* 21:1730-1741
- Levin SA, Pain RT (1974) Disturbance, patch formation, and
community structure. *Proc Nat Acad Sci USA* 71:2744-2747
- Lovett Doust J, Lovett Doust L (1988) Modules of production
and reproduction in a dioecious clonal shrub, *Rhus typhina*.
Ecology 69:741-750
- MacArthur RH (1972) *Geographical Ecology*. Harper and Row,
Pub. New York.
- 前橋地方气象台 1982 群馬県気象災害誌 293pp. 群馬県
松江地方气象台 1968 島根県防災気象要覧 357pp. 松江地方气象台
- May RM (1988) How many species are there on earth? *Science*
241:1441-1449
- McGraw JB, Garbutt K (1990) The analysis of plant growth in
ecological and evolutionary studies. *TREE* 5:251-254
- McMahon TA (1973) Size and shapes in biology. *Science* 179:

- 南木睦彦・岡本素治 1985 ブナのきた道 「ブナ帯文化」 思索社 291pp.
- 宮崎地方気象台 1967 宮崎県災異誌 535pp. 宮崎地方気象台
- 盛岡地方気象台 1979 岩手県災異年表 401pp. 盛岡気象台
- 森下正明 1975 回転率と P/B および P/B_{MAX} との関係について 日生態会誌 25:173-184
- Morisita M. (1959) Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Series E 2: 215-235.
- 長野営林局 1975 ブナ林の天然更新を主体とする施業法 144pp. 長野営林局
- Nagano M (1978) Dynamics of stand development. In; Kira T, Ono Y, Hosokawa T (ed.), JIBP Synthesis 18.21-32
- 名古屋地方気象台 1970 愛知県災害誌 548pp. 愛知県
- Naka K (1982) Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwestern Japan. I. Wind damaged trees and canopy gaps in an evergreen oak forest. Bot Mag Tokyo 95:385-399
- Naka K (1984) Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southeastern Japan. 3. Revegetation in gaps in an evergreen oak forest. Bot Mag Tokyo 97:275-286
- Nakashizuka T (1984) Regeneration process of climax beech forests V. Population dynamics of beech in a regeneration process. Jpn J Ecol 34:411-419
- Nakashizuka T (1988) Gap formation pattern and species diversity of beech forests in Japan. IUFRO Buchensymposium Proceedings 169-181
- Nakashizuka T (1989) Role of uprooting in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan. Ecology 70:1273

- Nakashizuka T. (1988) Regeneration of beech (Fagus crenata) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (Sasa kurilensis). Ecol. Res. 3: 21-35.
- Nakashizuka T. & Numata M. (1982) Regeneration process of climax beech forests. I. Structure of a beech forest with the undergrowth of Sasa. Jpn. J. Ecol. 32: 57-67.
- Newell EA (1991) Direct and delayed costs of reproduction in Aesculus californica. J Ecol 79:365-378
- Ng FSP (1977) Strategies of establishment in Malayan forest trees. pp129-162. In; Tomlinson PB, Zimmerman MH (ed.) Tropical trees as living systems. Cambridge Univ. Press
- Nomoto N (1964) Primary productivity of beech forest in Japan. Jpn J bot 18:385-421
- Ogawa H., Yoda K., Ogino K. & Kira T. (1965) Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand II Plant biomass. Nature and life in southeast Asia 4: 49-80.
- 小川房人 1967 芦生ブナ林の立体構造と光分布 JIBP-PT-F 41:45-52
- 小川房人 1969 樹高・胸高直径関係による林型区分の試み JIBP-PT-F 3-17
- 大井次三郎 1975 日本植物誌顕花篇 1582pp. 至文堂、東京
- 大森哲朗 1986 九州の夏緑林に関する生態学的研究 九大農学部修論60pp.
- Oosting H.J. & Reed J.F. (1952) Virgin spruce-fir of the Medicine Bow Mountains, Wyoming. Ecol. Monogr. 22: 69-91.
- Orians GH, Solbrig OT (1977) A cost-income model of leaves and roots with special reference to arid and semiarid areas. Am Nat 111:677-690

- Parkhurst DF, Loucks OL (1972) Optimal leaf size in relation to environment. *J Ecol* 60:505-537
- Paine RT, Levin SA (1981) Intertidal landscapes: Disturbance and the dynamics of pattern. *Ecol Monogr* 51: 145-178
- Pianka ER (1966) Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. *Am Nat* 100:33-46
- Primack RB, Kang H (1989) Measuring fitness and natural selection in wild plant populations. *Ann Rev Ecol Syst* 20:367-396
- Runkle JR (1981) Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern united states. *Ecology* 62:1041-1051
- Runkle JR (1982) Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern north America. *Ecology* 63:1533-1546
- Runkle JR (1990) Gap dynamics in an Ohio Acer-Fagus forest and speculations on the geography of disturbance. *Can J For Res* 20:632-641
- 埼玉県 1970 埼玉県の気象災害 209pp. 熊谷地方気象台
- 札幌管区気象台 1962 北海道の気候 気象協会北海道地方本部
- 佐伯敏郎 1965 植物の成長解析 *Bot.Mag.Tokyo* 78:111-119
- 佐野淳之 1988 群落構造の解析による天然生ミズナラ林の更新様式に関する研究 *北大演研報* 45:221-266
- 佐野淳之・日浦勉 1989 北海道における天然林の樹齢分布とサイズ構造 36
回生態学会講演要旨
- Sasaki Y (1970) Versuch zur systematischen und geographischen Gliederung der Japanischen Buchenwaldgesellschaften. *Vegetatio* 20:214-249
- Sato T (1989) Vegetation "Agro-ecological condition of the oxisol-ultisol area of the amason river system" chap.6,

- Schall JJ, Pianka ER (1978) Geographical trends in numbers of species. *Science* 201:679-686
- Seiwa K, Kikuzawa K (1991) Phenology of tree seedlings in relation to seed size. *Can J Bot* 69:532-538
- 仙台管区气象台 1963 宮城県気象災異年表 120pp. 仙台管区气象台
- Shmida A, Wilson MV (1985) Biological determinants of species diversity. *J Biogeogr* 12:1-20
- Shinozaki K, Yoda K, Hozumi K, Kira T (1964) Aquantitative analysis of plant form - The pipe model theory. 1. Basic analysis. *Jpn J Ecol* 14:97-105
- Shinozaki K, Kira T (1977) Canopy structure and light utilization. *JIBP synthesis* 16, 75-86
- Silvertown J.W. (1987) Introduction to plant population ecology. 2nd. Ed. Longman, Harlow and New York.
- Spies TA, Franklin JF, Klopsch M (1990) Canopy gaps in Douglas-fir forests of the Cascade Mountains. *Can J For Res* 20:649-658
- Stanton ML (1984) Development and genetic sources of seed weight variation in *Raphanus raphanistrum*. *Am J Bot* 71 : 1090-1098
- Stevens GC (1989) The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. *Am Nat* 133:240-256
- 鈴木時夫 1952 東亜の森林植生 137pp. 古今書院
- 鈴木和次郎 ブナの結実周期と種子生産の地域変異 (予報) 森林立地31:7-13
- Tadaki (1966) Some discussions on the leaf biomass of forest

- stands and trees. Bull Gov For Exp Stn 184:135-161
- Taylor AH (1990) Disturbance and persistence of sitka spruce (*Picea sitchensis*) in coastal forests of the Pacific Northwest, North America. J Biogeogr 17:47-58
- Terborgh J (1985) The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. Am Nat 126:760-776
- Tilman D (1988) Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princetone Univ. Press., Princeton, New Jersey.
- Tripathi RS, Khan ML (1990) Effects of seed weight and microsite characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest. Oikos 57:289-296
- Turner JT (1981) Latitudinal patterns of calanoid and cyclopoid copepod diversity in estuarine waters of eastern North America. J Biogeogr 8:369-382
- Turner JRG, Gatehouse CM, Corey CA (1987) Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the British climate. Oikos 48:195-205
- Veblen TT (1989) Tree regeneration responses to gaps along a Transandean gradient. Ecology 70:541-543
- 渡辺隆一 1985 カヤノ平ブナ原生林の研究 1. カヤノ平学術参考林の毎木調査 信大志賀教育研究施設業績 21:7-17
- 渡辺隆一 1989 カヤノ平ブナ原生林の研究 III 1979-1988年の期間における林木の死亡 信大志賀教育研究施設業績 26:7-14
- Weiner J (1990) Asymmetric competition in plant populations. TREE 5: 360-364

- Weis IM (1982) The effects of propagule size on germination and seedling growth in *Mirabilis hirsuta*. Can J Bot 60: 1868-1874
- White P.S., MacKenzie M.D., & Busing R.T. (1985) Natural disturbance and gap phase dynamics in southern Appalachian spruce-fir forests. Can. J. For. Res. 15: 233-240.
- Wright DH (1983) Species-energy theory: an extension of species-area theory. Oikos 41:496-506
- 山形県農業改良課 1956 山形県災異年表 63pp. 浦山三盛堂
- 山口県 1972 山口県災異誌 (第三卷) 242pp. 下関地方気象台
- Yamamoto S (1989) Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. Bot Mag Tokyo 102:93-114
- Yokozawa M, Hara T (1992) A canopy photosynthesis model for the dynamics of size structure and self-thinning in plant populations. Ann Bot 70:305-316