

論文 (Original article)

御嶽山における密なチマキザサ林床をもつ 亜高山帯針葉樹林の構造と動態

杉田 久志^{1)*}・岩本 宏二郎²⁾・森澤 猛¹⁾・齋藤 智之³⁾・
壁谷 大介³⁾・岡本 透³⁾・酒井 寿夫⁴⁾

Structure and dynamics of a subalpine coniferous forest with dense undergrowth of *Sasa palmata* on Mt. Ontake, central Japan

Hisashi SUGITA^{1)*}, Kojiro IWAMOTO²⁾, Takeshi MORISAWA¹⁾, Tomoyuki SAITO³⁾,
Daisuke KABEYA³⁾, Toru OKAMOTO³⁾ and Hisao SAKAI⁴⁾

Abstract

Stand structure and its change during recent 8-years were investigated in a subalpine coniferous forest composed of *Tsuga diversifolia*, *Picea jezoensis* var. *hondoensis*, *Abies veitchii* and *Abies mariesii* with dense undergrowth of *Sasa palmata* in a 50 × 50 m plot on the southeast side of Mt. Ontake, central Japan. Canopy layer contained abundant openings (32 % in relative area). *Abies veitchii* and *A. mariesii* showed the L-shaped DBH distribution, while *T. diversifolia* and *P. jezoensis* var. *hondoensis* showed bimodal distribution: two peaks of canopy trees and suppressed trees. Most of *T. diversifolia* and *P. jezoensis* var. *hondoensis* trees had stilt-rooted growth form, or were established on uprooted mounds and buttresses, and few of these species were established on the ground. Two *Abies* species were often found on the ground more than *Tsuga* and *Picea*: however, the relative frequency was only 15% for *A. veitchii* and 35% for *A. mariesii*. The majority of *Abies* trees was established on uprooted mounds, buttresses, and rocks, or they were stilt-rooted. The preference for substrata other than the ground for the establishment microsites of *Abies* species was more conspicuous as compared to those reported for other subalpine stands with undergrowth without *Sasa*. The difference suggests that the inhibition of conifer establishment on the ground by dense undergrowth of *S. palmata* affects the stand structure in the study site. The mortality and recruitment rate for the stand during an 8-year period (1998-2006) was 0.60 %/yr and 1.44 %/yr, respectively, indicating that recruitment was higher than mortality. The loss and gain in total basal area was 0.91 %/yr and 0.96 %/yr, respectively, indicating almost balanced. As for values according to species, only *P. jezoensis* var. *hondoensis* showed higher mortality rate and loss in basal area than recruitment rate and gain in basal area, while the other species demonstrated an opposite relationship between these values.

Key words: *Abies mariesii*, *Abies veitchii*, dwarf bamboo, microsite, *Picea jezoensis* var. *hondoensis*, *Tsuga diversifolia*

要旨

御嶽山南東面の密なチマキザサ林床をもつコメツガ、トウヒ、シラビソ、オオシラビソの混交した亜高山帯針葉樹林において、50m × 50mの調査プロットを設置し、林分構造と8年間の動態を解析した。林冠層は隙間が多く、その面積比率は32%であった。シラビソとオオシラビソはL字型の胸高直径階分布を示し、コメツガとトウヒは一山型の林冠木集団とL字型の被陰木集団とが分離する分布を示した。コメツガとトウヒは根張りマウンドや根張り上で定着したもの、あるいはタコ足形態のものが多く、地表で定着したものはほとんどなかった。シラビソとオオシラビソは地表で定着したものが比較的多くみられたが、その割合はシラビソで15%、オオシラビソで35%にすぎず、大半は根張りマウンド、根張り、岩の上に定着したもの、あるいはタコ足状形態のものであった。モミ属樹種の定着場所が地表以外の基質に偏ることは、密なチマキザサによる地表での定着阻害が林分構造に影響していることを示唆する。1998～2006年の林分全体の死亡率、加入率(胸高直径5cm以上)、胸高断面積の減少率、増加率はそれぞれ0.60%/年、1.44%/年、0.91%/年、0.96%/年であった。樹種別にみると、トウヒのみで死亡率・減少率が加入率・増加率を上回り、その他の樹種は逆の関係を示した。

キーワード：トウヒ、コメツガ、シラビソ、オオシラビソ、ササ、定着マイクロサイト

原稿受付：平成19年12月3日 Received 3 December 2007 原稿受理：平成20年2月13日 Accepted 13 February 2008

1) 森林総合研究所東北支所 Tohoku Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute(FFPRI)

2) 森林総合研究所多摩森林科学園 Tama Forest Science Garden, Forestry and Forest Products Research Institute(FFPRI)

3) 森林総合研究所木曽試験地 Kiso Experimental Station, Forestry and Forest Products Research Institute(FFPRI)

4) 森林総合研究所北海道支所 Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute(FFPRI)

* 森林総合研究所東北支所 〒020-0123 岩手県盛岡市下厨川字鍋屋敷92-25 Tohoku Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute(FFPRI), Morioka, Iwate 020-0123, Japan; E-mail : sugitah@ffpri.affrc.go.jp

I. はじめに

日本の亜高山帯針葉樹林の構成樹種は地域的に異なっており、とくに中部地方では積雪環境傾度に沿ったちがいが顕著にみられる(今西, 1937; 落合, 1972; 杉田, 2002)。太平洋側と日本海側の中間に位置する御嶽山、八ヶ岳、南アルプスなどの内陸部の山域では、積雪環境が多雪と少雪の中庸であり、少雪山地で優勢なシラビソ、コメツガと多雪山地で優勢なオオシラビソがともに勢力をもち、さらにトウヒ、ダケカンバも加わって、多様な樹種が林冠層を構成する針葉樹林が広くみられる。

トウヒ属とモミ属樹種が混交した針葉樹林は北半球の亜寒帯および亜高山帯に広くみられ、さらにツガ属樹種も加わった混交林はアジア、北米太平洋岸にみられる。これらの混交林の動態や樹種の共存機構については、樹種の更新特性のちがいや攪乱の影響を考慮に入れ、多くの論議がなされている(Oosting and Reed, 1952; Day, 1972; Fox, 1977; Peet, 1981; Veblen, 1986; Aplet *et al.*, 1988; Kneeshaw and Bergeron, 1996; Takahashi, 1997; Antos and Parish, 2002)。本州産の樹種についても、トウヒ属・ツガ属樹種とモミ属樹種との間で異なる更新特性が報告されている。すなわち、コメツガ、トウヒは寿命が長く、大径木が長く種子散布を続けるが、小径木が少ない。一方、シラビソ、オオシラビソは寿命が短い、小径木に富む(Kanzaki, 1984; Miyadokoro *et al.*, 2003)。また、稚樹定着場所についても、コメツガ、トウヒは稚樹定着場所が倒木・根株上に集中する傾向が顕著であるが、シラビソ、オオシラビソはその傾向が明瞭ではない(Sugita and Tani, 2001; Narukawa and Yamamoto, 2001, 2002; Mori *et al.*, 2004)。内陸域の多様な樹種が混交した針葉樹林では、林分構造に関する調査が行われ(Kanzaki, 1984; Yamamoto, 1993, 1995)、また ha 規模の固定プロットによる各樹種の個体群構造(Miyadokoro *et al.*, 2003; Mori and Takeda, 2004a, b)や森林動態(Miyadokoro *et al.*, 2004; 西村・真鍋, 2006; Mori *et al.*, 2007)に関する解析も行われている。それらの結果から、トウヒやコメツガでは長寿命が後継樹の乏しいことによる更新チャンスの少なさを穴埋めし、シラビソ、オオシラビソでは後継樹の多さが寿命の短いことによる消失リスクを補っていることが指摘されている(Miyadokoro *et al.*, 2003, 2004; Mori *et al.*, 2007)。

樹木の更新特性に加えて、林床植生の状態も森林の更新に多大な影響を及ぼすことが知られている。日本の亜高山帯の林床型は、コケ型、草本型、ササ型に大別され、樹木の更新はコケ型で最も容易で、ササ型で最も困難である(前田ら, 1976; Franklin *et al.*, 1979; Sugita and Nagaike, 2005)。コケ型は太平洋側少雪山地に限られ、ササ型は内陸域から日本海側多雪山地にかけて広くみられる。ササ型のうち、チシマザサは日本海側多雪山地で優占し、チマキザサ節(チマキザサ、クマイザサ)やイブキザサ節(ミヤマクマザサ)のササは内陸域で広くみ

られ、ミヤマクマザサは内陸域の一部の少雪山地でみられる。内陸域の多様な樹種で構成される針葉樹林では、林床がチマキザサやミヤマクマザサに密に被われている場合が多く、そのような密なササ型林床が重大な更新阻害要因となっていると推察される。しかし、林分構造や動態に関する解析は主に林床にササを欠く林分(コケ型や草本型)を対象に行われており、ササ型林床の林分を対象とした解析例は北八ヶ岳のミヤマクマザサ林床の森林で稚樹の定着場所を解析した事例(Narukawa and Yamamoto, 2002)を除けば少なく、ササの密生した林床が林分構造や森林動態に対してどのような影響を及ぼしているのか、十分な検討が行われていない。

本研究では、密なチマキザサ林床をもつ亜高山帯針葉樹林の事例として、御嶽山南東面田の原のコメツガ、トウヒ、シラビソ、オオシラビソが混交した林分において各樹種の個体群構造と8年間の森林動態の解析を行い、ササを欠く林分における既往の調査報告との比較を行った。

II. 調査地

調査は御嶽山(3063m)の南東面、三笠山(2256m)との鞍部である田の原(2190m)の周辺で行った。長野県木曾郡王滝村、木曾森林管理署管内御岳国有林2453林班、北緯 $35^{\circ} 52.0'$ 、東経 $137^{\circ} 30.1'$ に位置する。御嶽山は中部地方の内陸部、日本海側と太平洋側との中間に位置しているため、積雪環境も中庸であり、森林立地懇話会編(1972)の最深積雪深分布図では150~200cmとされている。

御嶽山は成層火山であり、古期と新期の2つの火山体が重なっている。古期御嶽火山は約80~40万年前に活動した。その後休止期間をはさみ、約10万年前に新期御嶽火山の活動が始まり、溶岩の噴出は約2万年前まで続いた。数千年前に火山灰を噴出し、最近では1979年に水蒸気爆発を起こした(三宅・酒井, 2000)。

御嶽山の標高1600~2400mには発達した亜高山帯針葉樹林が広がっている。そのうち2200m以下はコメツガが多く、それ以上ではシラビソ、オオシラビソが多い傾向があり、全体的には太平洋側的な様相を示す。しかし、そのちがいは秩父山地(前田・島崎, 1951)などの典型的な太平洋側山地ほど顕著ではなく、両者の混交する針葉樹林が広く見られ、日本海側との漸移帯の相も示している(前田, 1958; 落合, 1972)。林床型は、コケ型とチマキザサが密生するササ型とがあり、ササ型が土の深いところを中心に広い領域を占める(前田, 1958; Franklin *et al.*, 1979)。

調査地点は、田の原から南西側に続く緩斜面上の密なチマキザサ林床の亜高山帯針葉樹林に設定した。標高は2130m、斜面方位は $S50^{\circ} W$ 、傾斜は12度である。地質は安山岩類の上に火山灰が堆積している。土壌は適潤性暗色系褐色森林土である(酒井ら, 2004)。調査地

における最深積雪深の実測値 (2004 ~ 2007 年) は、90 ~ 180cm、平均 128cm である (杉田ら, 未発表)。林床は高さ 1 ~ 1.5m のチマキザサが密生し、植被率はほぼ 100% で、その他の林床植物は種数、被度ともにきわめて乏しい (酒井ら, 2004)。

なお、御嶽山の北西面の濁河温泉付近 (1850m) に 2ha プロット (Miyadokoro *et al.*, 2003, 2004) が、北面の千間樽国有林 (2000m) に 1ha プロット (小見山ら, 1981; Mori and Takeda, 2004b; Mori *et al.*, 2007) がササを欠く亜高山帯針葉樹林に設置されており、林分構造や動態に関する多くの報告がある。

III. 調査方法

1. 野外調査

1998 年 10 月に 0.25ha (50m × 50m) のコドラートを設置し、胸高 (高さ 1.3m) 以上の生立木を対象に調査をおこなった。胸高部位にナンバーテープを付して個体識別を行い、樹種を同定し、樹幹の胸高周囲長をスチール製の巻尺を用いて測定し、階層、定着マイクロサイトを判定した。階層は、まず 10m 以上の林冠のあるところとそれを欠くところ (ギャップ) に分け、樹冠が最上層に達しているのか、他の樹冠に被陰されているのかを観察して、林冠木、被陰木、ギャップ内林冠木、ギャップ内被陰木の 4 つに区分した。林冠木についてはブルーメライスにより樹高を測定し、根元位置・樹冠投影図を作成した。定着マイクロサイトは、地表、岩、根張りマウンド、根張り、倒木に区分した。また、根張りが浮き上がってその下に空洞が生じてタコの足のような形状を呈している樹木を「タコ足木」として記載した。

その測定後の 8 年後の 2006 年 9 月に再調査を行った。生死の判定、胸高周囲長の測定を行い、枯死木については死亡形態を記録した。死亡形態は、立ち枯れ、幹折れ、根張り、下敷き (明らかに他の倒木の下敷きにされた) と判断されるものに区分した。

2. 動態パラメータの算出

胸高直径 5cm 以上のものについて動態パラメータを算出した。死亡率 m と加入率 r (% / 年)、回転時間 T (年) については以下の式 (Condit *et al.*, 1999) を用いて計算した。

$$m = [\ln\{N_0 / (N_0 - N_d)\}] / t \times 100$$

$$r = [\ln\{(N_0 - N_d + N_r) / (N_0 - N_d)\}] / t \times 100$$

$$T = 200 / (m + r)$$

N_0 : 期首の生存幹数 N_d : 死亡幹数

N_r : 新規加入幹数 t : 調査間隔 (年)

胸高断面積の変化 (% / 年) については以下の式 (Hoshino *et al.*, 2002) を用いて減少率 (Loss in basal area) と増加率 (Gain in basal area) を計算した。

$$\text{減少率} = \{\ln(BA_0 / BA_{s0})\} / t \times 100$$

$$\text{増加率} = [\ln\{(BA_{s1} + BA_r) / BA_{s0}\}] / t \times 100$$

BA_0 : 期首の胸高断面積

BA_{s0} : 期末に生存している個体の期首の胸高断面積

BA_{s1} : 期首に生存していた個体の期末の胸高断面積

BA_r : 新規加入木の胸高断面積

IV. 結果

1. 林分構造

1998 年における各樹種の幹密度 (DBH5cm 以上) と胸高断面積を Table 1 に示す。林分全体では 688 本 / ha、46.8m²/ha であった。本数ではシラビソが 47%、コメツガが 29% を占めたが、胸高断面積ではコメツガが 54%、トウヒが 31% を占め、両樹種で 85% に達した。オオシラビソは本数で 10%、胸高断面積で 2% を占めるにすぎなかった。

1998 年における林冠木の樹冠投影図を Fig.1 に示す。林冠層の占める面積比率は 68.2% であった。そのうちコメツガの樹冠が最も広い面積 (コドラートの 40.1%) を占め、高さ 10 ~ 16m のほぼ連続した林冠層を形成している。トウヒの樹冠がそれから抜け出すように点在しており (14.3%)、最大樹高は 22.7m であった (Table

Table 1. 各樹種の本数、胸高断面積、最大樹高

Density, basal area and maximum height of each component tree species

	1998			2006		
	本数 * (ha ⁻¹)	胸高断面積 (m ² /ha)	最大樹高 (m)	本数 * (ha ⁻¹)	胸高断面積 (m ² /ha)	
	Density	Basal area	Maximum height	Density	Basal area	
コメツガ <i>Tsuga diversifolia</i>	200 (29.1)	25.466 (54.4)	16.6	204 (27.7)	26.725 (56.9)	
トウヒ <i>Picea jezoensis</i> var. <i>hondoensis</i>	68 (9.9)	14.612 (31.2)	22.7	60 (8.2)	11.812 (25.1)	
シラビソ <i>Abies veitchii</i>	320 (46.5)	5.279 (11.3)	16.6	356 (48.4)	6.726 (14.3)	
オオシラビソ <i>Abies mariesii</i>	72 (10.5)	0.832 (1.8)	14.7	80 (10.9)	0.965 (2.1)	
ダケカンバ <i>Betula ermanii</i>	4 (0.6)	0.485 (1.0)	15.9	4 (0.5)	0.537 (1.1)	
ナナカマド <i>Sorbus commixta</i>	16 (2.3)	0.086 (0.2)		16 (2.2)	0.119 (0.3)	
サラサドウダン <i>Enkianthus campanulatus</i>	8 (1.2)	0.070 (0.1)		16 (2.2)	0.104 (0.2)	
ヒロハツリバナ <i>Euonymus macropterus</i>	0 (0.0)	0.003 (0.0)		0 (0.0)	0.004 (0.0)	
計 Total	688	46.833		736	46.992	

() : 相対値 (%) Relative value

* 胸高直径 5cm 以上の本数 Density of trees more than 5cm in DBH

1). シラビソの樹冠は集中してパッチを形成しており(12.0%)、高さもコメツガ樹冠より若干低い傾向があった。

1998年における各樹種の胸高直径階分布を Fig.2 に示す。シラビソは小径のものほど数が多いL字型の直径階分布を示した。10~40cm のものが林冠層を形成し、15cm以下に被陰木およびギャップ内のものがみられた。オオシラビソも類似のL字型の分布であった。一方、コメツガは、25~65cm の林冠木集団と小径の被陰木集団とに分離した胸高直径階分布を示した。トウヒでも、35~75cm の林冠木集団と10cm以下の被陰木集団とが明瞭に分離し、10~35cm の中間サイズのをまったく欠いていた。ダケカンバは、林冠木のみで、小径木はまったくみられなかった。

2. 定着マイクロサイト

各樹種の定着マイクロサイトおよびタコ足木の出現状況を直径階別に Fig.3 に示す。コメツガでは、大径木のほとんどはタコ足状の根元形態を呈しており、残りは根張りマウンド上に定着していた。小径木はほとんどが根張り上に定着していた。大径木・小径木を通して地表で定着したものはまったくなかった。トウヒでも、タコ足形態のもの、根張りマウンドや根張り上に定着したものが多く、地表で定着したものは小径木1個体しかなかった。

一方、シラビソとオオシラビソでは、地表で定着したものが比較的多くみられた。しかし、その割合(胸高以

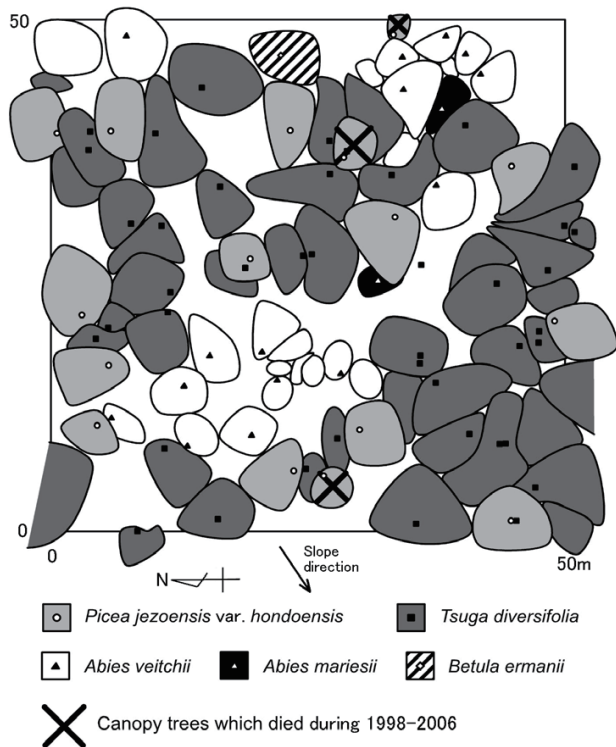


Fig. 1. 樹冠投影図
Crown projection map

上のものにおける本数比率)はシラビソで15%にすぎず、大半は根張りマウンド、根張り上に定着したものの、あるいはタコ足状形態のものであった。オオシラビソはその割合が35%で、シラビソに比べて高い値を示し、またガリー周辺に露出した岩の上に定着したものが多く(33%)ことも特徴的であった。地表の面積比率が85%に達すること(岩本ら, 1998)を考慮すると、地表に定着したものの比率はどちらの樹種でも、面積に応じて定着個体が出現すると仮定した場合の値よりも有意に低かった ($p < 0.0001$, χ^2 検定)。

3. 1998~2006年における死亡、加入、成長

1998~2006年の観測期間における死亡個体の頻度を直径階別に Fig.4 に示す。オオシラビソ、ダケカンバではこの8年間に死亡したものはまったくなかった。コメツガでも小径・被陰木にわずかに死亡がみられたのみである。シラビソでは小径の被陰木に多数の立枯れがみられ、1998年に胸高直径0~5cmであったものの21%、

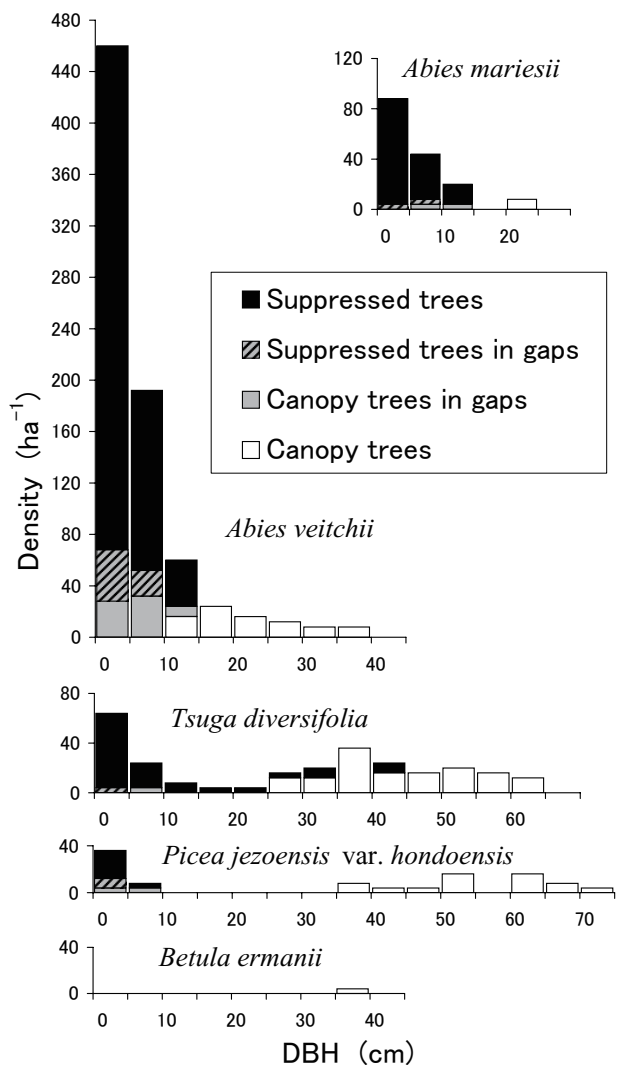


Fig. 2. 各樹種の胸高直径階分布
DBH distribution

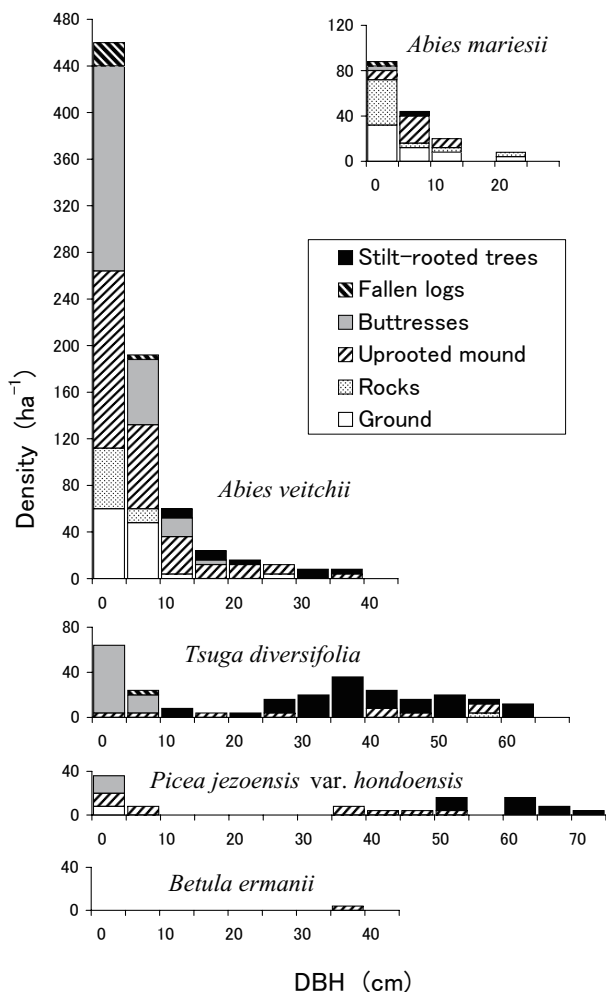


Fig. 3. 各樹種の定着マイクロサイト
Microsites for establishment

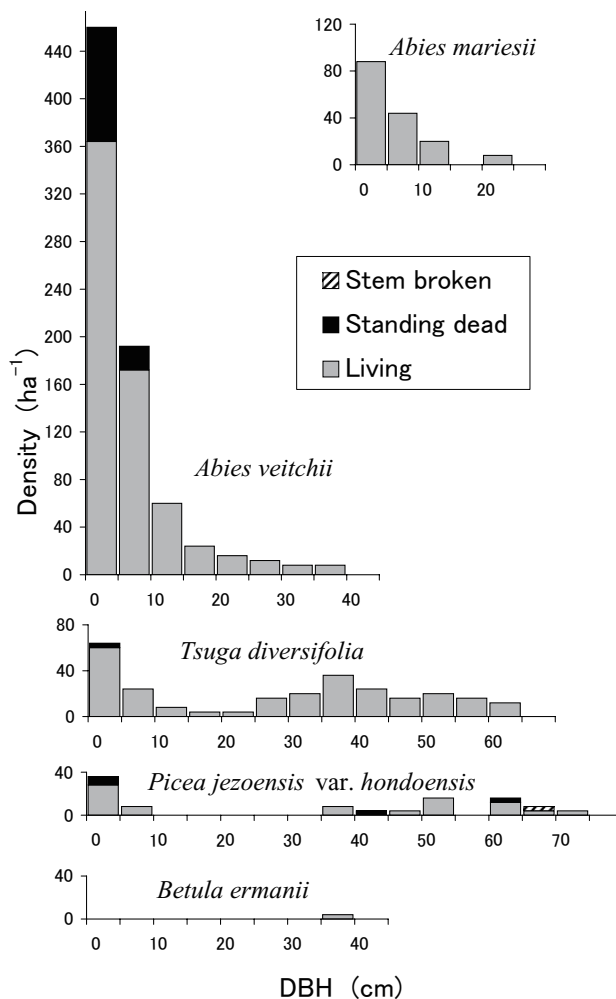


Fig. 4. 各樹種の死亡個体の出現
Occurrence of dead individuals during the 8-year period

5 ~ 10cm であったものの 10% がこの 8 年間に死亡したが、10cm 以上のものはまったく死亡していなかった。トウヒでは、小径の被陰木のみではなく林冠木にも死亡がみられ (Fig.1)、立枯れと幹折れがみられた。いずれの樹種でも根返り、下敷きにより死亡したものはなかった。

2006 年における各樹種の幹密度と胸高断面積を Table 1 に示す。1998 年の個体数 (DBH5cm 以上) が 10 本以上であった 4 樹種について、1998 ~ 2006 年における動態パラメータを Table 2 に示す。林分全体の胸高

直径 5cm 以上の死亡率、加入率はそれぞれ 0.60%/年、1.44%/年で、加入率のほうが高い値を示した。胸高断面積の減少率、増加率はそれぞれ 0.91%/年、0.96%/年で、ほぼ同じであった。樹種別にみると、トウヒの死亡率が 2.43%、シラビソの加入率が 2.14% と高いのが目立った。トウヒのみが死亡率・減少率が加入率・増加率を大きく上回った。その他の樹種は加入率・増加率が死亡率・減少率を上回り、とくにシラビソで顕著であった。

観測期間を通して生存した個体について、1998 年の胸高直径と 1998 ~ 2006 年の直径成長との関係を樹種

Table 2. 各樹種の動態パラメータ
Demographic parameters during 8 years (1998-2006)

	死亡率* Mortality rate (%/yr)	加入率* Recruitment rate (%/yr)	回転時間 Turnover (yr)	胸高断面積	
				減少率 (%/yr) Loss in basal area	増加率 (%/yr) Gain in basal area
コメツガ <i>Tsuga diversifolia</i>	0.00	0.25	808	0.00	0.60
トウヒ <i>Picea jezoensis</i> var. <i>hondoensis</i>	2.43	0.86	61	3.05	0.40
シラビソ <i>Abies veitchii</i>	0.81	2.14	68	0.32	3.35
オオシラビソ <i>Abies mariesii</i>	0.00	1.32	152	0.00	1.86
林分 Total	0.60	1.44	98	0.91	0.96

* DBH > 5 cm

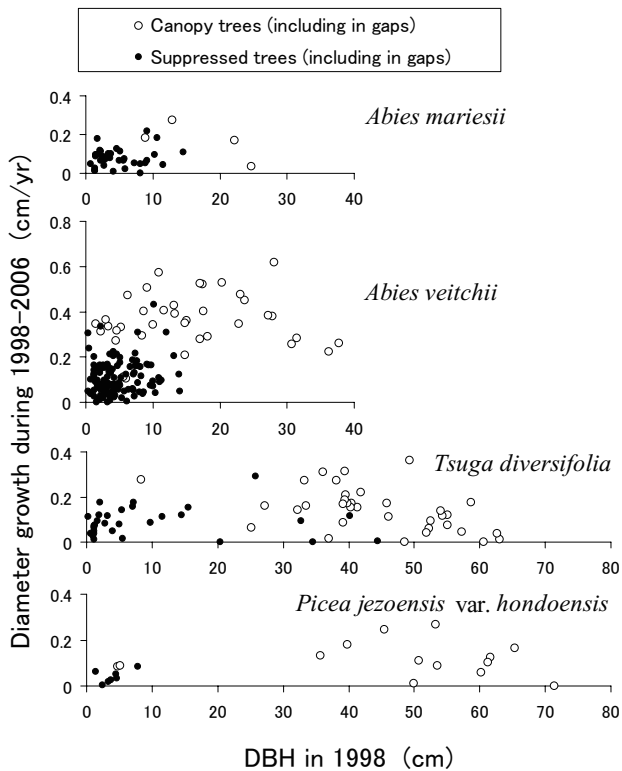


Fig. 5. 胸高直径と直径成長との関係
Relationship between DBH and diameter growth

別に林冠木と被陰木に分けて Fig.5 に示す。直径と成長との間には、コメツガ林冠木で負の相関 (Spearman の順位相関係数 $r_s = -0.481$, $p = 0.005$) がみられたのを除けば、有意な相関はなかった。オオシラビソ以外の樹種では、林冠木は被陰木より有意に高い成長を示した (シラビソ: $p < 0.0001$, コメツガ: $p = 0.0124$, トウヒ: $p = 0.0097$, Mann-Whitney の U 検定)。林冠木の成長量の平均値±標準偏差は、シラビソ 0.356 ± 0.124 cm/年、コメツガ 0.145 ± 0.095 cm/年、トウヒ 0.119 ± 0.077 cm/年で、シラビソは他の2種よりも有意に高い値を示した (ともに $p < 0.0001$, Mann-Whitney の U 検定)。

V. 考 察

1. 林床型による林分構造のちがい

密なチマキザサ林床をもつ本調査林分における各樹種のサイズ構造は、シラビソとオオシラビソは林冠木と被陰木とが連続し、全体として小径のものほど本数が多い L 字型を示したのに対し、コメツガ、トウヒ、ダケカンバでは林冠木と被陰木とが分離した二山型、あるいは被陰木を欠く一山型を呈した (Fig.2)。このように後継樹に恵まれたモミ属樹種とそれに乏しいツガ属、トウヒ属樹種の対照は、御嶽山北西面や北面の草本・コケ型林床の林分でも報告されており (小見山ら, 1981; Miyadokoro et al, 2003; Mori and Takeda, 2004b)、密なチマキザサ林床とササを欠く林床型との間の個体群構造のちがいは明瞭ではない。

本調査林分は林冠に隙間が多いことが特徴的であり (Fig.1)、隙間の面積比率は 31.8% に達した。垂高山帯針葉樹林の林冠ギャップの面積比率として、御嶽山北西面で 7.3%、8.5% (Yamamoto, 1993)、18.5% (Miyadokoro et al., 2003)、八ヶ岳で 5.6%、6.4%、南アルプスで 8.9% (Yamamoto, 1995) といった値が報告されているが、本調査林分の値はそれらに比べて圧倒的に高い。

2. 樹種の定着場所に及ぼすチマキザサ林床の影響

トウヒ属、ツガ属樹種は、定着マイクロサイトが倒木、根張りなどの地表以外の基質に依存する事例が多く報告されている (Christy and Mack, 1984; Harmon and Franklin, 1989)。本調査林分でも、コメツガ、トウヒは大径木のほとんどがタコ足状の形態を呈し、あるいは定着場所が根返りマウンドや根張り上にほとんど限られ、地表で定着したものがまったく、あるいはほとんどなかった (Fig.3)。タコ足状の根元形態の樹木は、根張り、倒木、枯株などの木質の基質の上に定着し、その後それが腐朽して空洞が生じたために形成されたと推定される (Sugita and Tani, 2001)。このような定着場所における地表以外の基質への顕著な依存性は、御嶽山北面 (Mori et al, 2004)、北八ヶ岳 (Narukawa and Yamamoto, 2002)、早池峰山 (Sugita and Tani, 2001) など、各地の草本型、ササ型林床で報告されている。ただし、富士山のコケ型林床では、コメツガの依存性が顕著でない事例が報告されている (Sugita and Nagaike, 2005)。

一方、モミ属樹種は特定の基質への依存性が顕著ではないのが一般的である (Knapp & Smith, 1982; Simard et al., 2003)。御嶽山北面 (Mori et al, 2004) や北八ヶ岳 (Narukawa and Yamamoto, 2002)、早池峰山 (Sugita and Tani, 2001) のコケ型、草本型の林床の林分では、地表の面積比率が高いことを反映して、シラビソやオオシラビソのほとんどの稚樹が地表に定着したものであることが報告されている。密なチマキザサ林床の本調査林分でも、シラビソとオオシラビソはコメツガ、トウヒに比べると地表に定着したものの割合が高かった (Fig.3)。しかしながら、その割合はシラビソが 15%、オオシラビソが 35% にすぎず、大半のものは根返りマウンド、根張り上に定着していた。密なササ型林床において地表に定着したシラビソやオオシラビソ稚樹の割合が低い事例は、北八ヶ岳麦草峠のミヤマクマザサ林床 (Narukawa & Yamamoto, 2002)、尾瀬沼のチシマザサ林床 (濱尾・大沢, 1984) でも報告されている。以上のように、密なチマキザサは他のササと同様に、トウヒ属、ツガ属樹種のみではなく、モミ属樹種の地表における定着をも阻害し、非地表基質への依存性を高めていることが示された。

ササの密な葉層は樹木の実生・稚樹を被陰し、地表に厚く堆積したササのリターは実生の根が鉱質土層に達するのを阻害し、さらに大量に供給されるササのリター

は実生・稚樹に覆いかぶさり、埋没させる。このように密なササ林床は地表における樹木の定着を阻害する(Nakashizuka and Numata, 1982; Taylor and Qin, 1988)。一方、根返りによって形成されたマウンドではササの被度が低く、またササのリターも溜まりにくく、また根返り木がもたらす倒木、根系などの木質の基質も含むので、樹木に好適な定着場所を提供すると考えられる。すべての樹種の定着場所が根返りマウンド等に集中したこと、また隣接する根返りマウンド間の距離が長いことは、更新樹の樹冠が連続せず、31.8%と隙間の多い林冠層の形成(Fig.1)をもたらしたと考えられる。

Takahashi(1997)は、北海道の密なクマイザサ林床のアカエゾマツ・トドマツ林において、ササは地表におけるトドマツの定着を著しく抑制するが、もっぱら倒木上で更新するアカエゾマツの定着にはあまり阻害効果を及ぼさず、むしろトドマツによるアカエゾマツの排除を阻止して両樹種の共存を可能にするはたらきをしていると考えている。本州のコメツガ、トウヒ、シラビソ、オオシラビソの混交する森林においても、密なササによる地表における定着阻害が多樹種の共存機構において重要なはたらきをしている可能性があり、そのメカニズムについて詳細な解析を行う必要がある。

本調査林分では根返りマウンドに定着したものが多くことが注目され、タコ足状形態のものや根張り上に定着しているものも、根返りマウンド上に所在している場合が多かった。根返りによるマウンドの形成は、倒木、根系、枯株などの木質の基質を提供するとともに、マウンドそのものが好適な定着場所となり(Nakashizuka, 1989)、針葉樹4種の定着に貢献していると考えられる。亜高山帯針葉樹の定着場所に関する従来の報告では、地表以外の基質のなかで木質の基質(倒木、根張りなど)の重要性が強調されていたが、根返りマウンドの重要性に言及したものはほとんどみられない。根返りマウンドは樹木の定着マイクロサイトとしてきわめて重要である可能性があり、その観点から根返りマウンドが亜高山帯林の動態のなかで果たす役割について論議する必要がある。

3. 森林動態

1998～2006年の8年間に死亡したものはほとんどが立枯れによるもので、根返りはまったくみられず、幹折れが1本みられたのみであった(Fig.4)。したがってこの期間は風倒などの攪乱が少ない年代であったと判断される。林分全体の死亡率0.60%/年、加入率1.44%/年という値(8年間, Table 2)は、御嶽山北西面の2.74%、1.02%(9年間, Miyadokoro *et al.*, 2004)、北面の3.30%、1.42%(25年間, Mori *et al.*, 2007)という値と比べると、加入率はほぼ同等の値であるが、死亡率は低い。御嶽山北西面および北面では、トウヒとコメツガで低い死亡率・加入率、シラビソとオオシラビソで高い死亡率・加

入率が報告され、前者では死亡率の低さが後継樹の乏しさを穴埋めし、後者では後継樹の多さが死亡率の高さを補うことにより個体群が維持されると解釈されている(Miyadokoro *et al.*, 2003, 2004; Mori *et al.*, 2007)。本調査林分でも、コメツガが低死亡率・低加入率を示し、シラビソが高死亡率・高加入率を示した点は従来の報告と調和的であった(Table 2)。しかしながら、トウヒが高い値、オオシラビソが低い値を示したことは従来の報告と異なっている。また、シラビソが高い死亡率(0.8%)を示したといっても御嶽山北西面の3.2%、北面の3.3%に比べると低い。胸高断面積の減少率と増加率のバランスをみると、北西面ではトウヒ、コメツガが減少率<増加率、シラビソ、オオシラビソが減少率>増加率である(Miyadokoro *et al.*, 2004)のに対し、本調査林分ではトウヒのみ減少率>増加率で他の3種は減少率<増加率であった。このような林分間の動態パラメータのちがいが林床型のちがいによるものなのか、観測期間が短いためたまたまそうなってしまったのか、あるいは別の条件のちがいによるのか、現時点では不明である。

観測期間を通じて生存していた樹木の直径成長(Fig.5)では、シラビソが他の樹種よりも際立って旺盛な成長を示し、トウヒの枯損によって生じた胸高断面積の損失を埋め合わせていた。コメツガ林冠木で直径と成長との間に負の相関がみられ、大径木で成長が減退傾向にあることが示唆される。

樹種の個体群構造や多樹種の共存には、過去の大規模な攪乱が大きく関与していることが指摘されている(Peet, 1981; Aplet *et al.*, 1988)。Mori *et al.*(2007)は御嶽山北面の針葉樹林における25年間の動態解析から、個体群構造や樹種間の競合関係は近年の攪乱体制のみではなく過去の大規模攪乱の影響も受けて揺らいでいると考えている。本調査林分でも、シラビソ樹冠がパッチを形成したモザイク構造が認められ(Fig.1)、過去の攪乱による破壊とその部分での修復が行われていることが示唆される。森林動態の動向は過去の攪乱からの時間の経過とともに変化していく可能性がある。この林分の今後の変化については、過去の攪乱履歴に関する知見を集積したうえでさらに長期間の観測を行い、林床の密なチマキザサが森林動態に及ぼす影響も考慮に入れて論議する必要がある。

謝 辞

森林総合研究所九州支所の梶本卓也博士、東北支所の星野大介博士には、草稿に対しご批判をいただいた。現地調査においては元森林総合研究所木曾試験地の原光好氏にご尽力をいただいた。長野営林局王滝営林署(現中部森林管理局木曾森林管理署)の各位にはさまざまな便宜を図っていただいた。以上の方々には深く感謝する。本研究の一部は、環境省地球環境研究総合推進費(B-11, S-4-2(4))によった。

引用文献

- Antos, J.A. and Parish, R. (2002) Structure and dynamics of a nearly steady-state subalpine forest in south-central British Columbia, Canada, *Oecologia*, **130**, 126-135.
- Aplet, G.H., Laven, R.D., and Smith, F.W. (1988) Patterns of community dynamics in Colorado Engelmann spruce-Subalpine fir forests, *Ecology*, **69**, 312-319.
- Christy, E.J. and Mack, R.N. (1984) Variation in demography of juvenile *Tsuga heterophylla* across the substratum mosaic, *Journal of Ecology*, **72**, 75-91.
- Condit, R., Aston, P.S., Manokaran, N., LaFrankie, J.V., Hubbell, S.P. and Foster, R.B. (1999) Dynamics of the communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots, *Phil. Trans. R. Soc. London*, **354**, 1739-1748.
- Day, R.J. (1972) Stand structure, succession, and the use of southern Alberta's Rocky Mountains forest, *Ecology*, **53**, 472-478.
- Fox, J.F. (1977) Alternation and coexistence of tree species, *American Naturalist*, **111**, 69-89.
- Franklin, J.F., Maeda, T., Ohsumi, Y., Matsui, M., Yagi, H. and Hawk, G.M. (1979) Subalpine coniferous forests of Central Honshu, Japan, *Ecological Monographs*, **49**, 311-334.
- 濱尾章二・大沢雅彦 (1984) 尾瀬におけるオオシラビソ林の更新, *森林立地*, **26**(1), 20-24.
- Harmon, M.E. & Franklin, J.F. (1989) Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forest of Oregon and Washington, *Ecology*, **70**, 48-59.
- Hoshino, D., Nishimura, N. and Yamamoto, S. (2002) Dynamics of major conifer and deciduous broad-leaved tree species in an old-growth *Chamaecyparis obtusa* forest, central Japan, *Forest Ecology and Management*, **159**, 133-144.
- 今西錦司 (1937) 垂直分布帯の別ち方について, *山岳*, **31**, 269-364.
- 岩本宏二郎・森澤 猛・酒井寿夫・原 光好 (1998) 御岳山亜高山帯ササ型林床針葉樹林試験地における稚樹の生育立地, *中部森林研究*, **46**, 119-120.
- Kanzaki, M. (1984) Regeneration in subalpine coniferous forests I. Mosaic structure and regeneration process in a *Tsuga diversifolia* forest, *Botanical Magazine, Tokyo*, **97**, 297-311.
- Knapp, A.K. and Smith, W.K. (1982) Factors influencing understory seedling establishment of Engelmann Spruce (*Picea engelmannii*) and Subalpine Fir (*Abies lasiocarpa*) in southeast Wyoming, *Canadian Journal of Botany*, **60**, 2753-2761.
- Kneeshaw, D.D. and Bergeron, Y. (1996) Ecological factors affecting the abundance of advance regeneration in Quebec's southwestern boreal forest, *Canadian Journal of Forest Research*, **26**, 888-898.
- 小見山章・安藤辰夫・小野 章 (1981) 御岳山・亜高山帯天然林の動態 (Ⅱ) —上層木の枯死状況—, *岐阜大学農学部研究報告*, **45**, 307-321.
- 前田禎三 (1958) 木曾御嶽の植物群落, 「御嶽研究 自然編」, 569-609, 御嶽駒ヶ岳総合調査委員会.
- 前田禎三・宮川 清・宮崎宣光・寺師健次 (1976) 富士山の亜高山帯の森林植生およびスバルライン沿線の森林破壊とその復元について, 薄井 宏編「鈴木時夫博士退官記念森林生態学論文集」, 77-132, 宇都宮.
- 前田禎三・島崎芳雄 (1951) 秩父山岳林植生の研究 (第1報) 亜高山帯及び高山帯群落について, *東京大学農学部演習林報告*, **39**, 171-184.
- Miyadokoro, T., Nishimura, N., Hoshino, D. and Yamamoto, S. (2004) Dynamics of forest canopy and major tree populations over nine years in a subalpine old-growth coniferous forest, central Japan, *Ecoscience*, **11**, 130-136.
- Miyadokoro, T., Nishimura, N. and Yamamoto, S. (2003) Population structure and spatial patterns of major trees in a subalpine old-growth coniferous forest, central Japan, *Forest Ecology and Management*, **182**, 259-272.
- 三宅康幸・酒井潤一 (2000) 御嶽火山 火山灰を降らした生きている信仰の山, 高橋正樹・小林哲夫編「フィールドガイド日本の火山6 中部・近畿・中国の火山」, 51-64, 築地書館, 東京.
- Mori, A., Mizumachi, E., and Komiyama, A. (2007) Role of disturbance and demographic non-equilibrium in species coexistence, inferred from 25-year dynamics of a late-successional old-growth subalpine forest, *Forest Ecology and Management*, **241**, 74-83.
- Mori, A., Mizumachi, E., Osono, T. and Doi, Y. (2004) Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan, *Forest Ecology and Management*, **196**, 287-297.
- Mori, A. and Takeda, H. (2004a) Effects of mixedwood canopies on conifer advance regeneration in a subalpine old-growth forest in central Japan, *Ecoscience*, **11**, 36-44.
- Mori, A. and Takeda, H. (2004b) Effects of undisturbed canopy structure on population structure and species coexistence in an old-growth subalpine forest in central Japan, *Forest Ecology and Management*, **200**, 89-100.

- Nakashizuka, T. (1989) Role of uprooting in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan, *Ecology*, **70**, 1273-1278.
- Nakashizuka, T. and Numata, M. (1982) Regeneration process of climax beech forests I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*, *Japanese Journal of Ecology*, **32**, 57-67.
- Narukawa, Y. and Yamamoto, S. (2001) Gap formation, microsite variation and the conifer seedling occurrence in a subalpine old-growth forest, central Japan, *Ecological Research*, **16**, 617-625.
- Narukawa, Y. and Yamamoto, S. (2002) Effects of dwarf bamboo (*Sasa* sp.) and forest floor microsites on conifer seedling recruitment in a subalpine forest, Japan, *Forest Ecology and Management*, **163**, 61-70.
- 西村尚之・真鍋 徹 (2006) 森林動態パラメータから森の動きを捉える, 「森林の生態学 長期大規模研究からみえるもの」(正木隆・田中浩・柴田銃江責任編集), 181-201, 文一総合出版, 東京.
- 落合圭次 (1972) 亜高山帯の森林 中部山岳のアオモリトドマツ群団域, *みどり*, **24**(1), 36-51.
- Oosting, H.J. and Reed, J.F. (1952) Virgin spruce-fir forest of the Medicine Bow Mountains, Wyoming, *Ecological Monographs*, **22**, 69-91.
- Peet, R.K. (1981) Forest vegetation of the Colorado front range, *Vegetatio*, **45**, 3-75.
- 酒井寿夫・仙石鐵也・原 光好・森澤 猛・埜田 宏・岩本宏二郎・荒井國幸・小澤孝弘 (2004) 酸性雨等の森林生態系への影響モニタリング ―木曾御岳山の亜高山帯上部2林分における毎木・植生・土壌断面調査報告―, *森林総研研報*, **3**, 319-326.
- Simard, M.J., Bergeron, Y and Sirois, L. (2003) Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stand of Canada, *Canadian Journal of Forest Research*, **33**, 672-681.
- 森林立地懇話会編 (1972) 日本森林立地図.
- 杉田久志 (2002) 亜高山帯林の背腹性とその成立機構 ―コメツガとアオモリトドマツの実生定着と積雪環境―, 「雪山の生態学 東北の山と森から」(梶本卓也・大丸裕武・杉田久志編), 74-88, 東海大学出版会, 東京.
- Sugita, H. and Nagaike, T. (2005) Microsites for seedling establishment of subalpine conifers in a forest with moss-type undergrowth on Mt. Fuji, central Honshu, Japan, *Ecological Research*, **20**, 678-685.
- Sugita, H. and Tani, M. (2001) Difference in microhabitat-related regeneration patterns between two subalpine conifers, *Tsuga diversifolia* and *Abies mariesii*, on Mt. Hayachine, northern Honshu, Japan, *Ecological Research*, **16**, 423-433.
- Takahashi, K. (1997) Regeneration and coexistence of two subalpine conifer species in relation to dwarf bamboo in the understorey, *Journal of Vegetation Science*, **8**, 529-536.
- Taylor A. H. and Qin Z. (1988) Regeneration pattern in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China, *Journal of Ecology*, **76**, 1204-1218.
- Veblen, T.T. (1986) Treefalls and the coexistence of conifers in subalpine forests of the central Rockies, *Ecology*, **67**, 644-649.
- Yamamoto, S. (1993) Gap characteristics and gap regeneration in a subalpine coniferous forest on Mt Ontake, central Japan, *Ecological Research*, **8**, 277-285.
- Yamamoto, S. (1995) Gap characteristics and gap regeneration in subalpine old-growth coniferous forests, central Japan, *Ecological Research*, **10**, 31-39.