

# 北八ヶ岳の亜高山帯シラビソ・オオシラビソ・ ダケカンバ混交林の動態

甲 山 隆 司\*

T. Kohyama\*: Dynamics of subalpine fir-birch forests in Northern Yatsugatake Mountains

昔を知る人にとってはかつての面影にはほど遠いだろうが、今でも北八ヶ岳はそのなだらかな山並みを被う豊かな亜高山性の針葉樹の森が大きな魅力である。その北八ヶ岳の森で、とくにモミ属のシラビソとオオシラビソの生活に興味を持って研究をはじめてから10年になる。20周年を迎える長野県植物研究会の歴史に比べると浅い研究歴だが、ここでは、木々が教えてくれるもう少し長い時間スケールの話をさせていただきたい。

いままでに、縞枯山の南西面に典型的に現れる縞枯れ状更新をするモミ属個体群の特性について (Kohyama & Fujita 1981, Kohyama 1982), モミ属の林床の稚樹・実生集団の特徴について (Kohyama 1980, 1983), そして同属のシラビソとオオシラビソの共存する機構について (Kohyama 1984 a), いずれも更新動態に注目して研究発表を行ってきた。モミ属二種の共存については、ダケカンバの混交の役割を指摘したが (Kohyama 1984 a), どちらかといういままでの発表はモミ属二種の生態に偏っており、ダケカンバ混交林の構造や動態についての論及は不十分だった。この小文では、この亜高山帯針広混交林の特徴を整理し、ダケカンバの亜高山帯林における役割について考えてみたい。

## 調査地域

私の調べてきた地域は北八ヶ岳の稜線沿いに南は高見石から北は縞枯山の山頂までの約 3.5 km, 東西幅約 2.5 km で、標高は 2,100 ~ 2,400 m の範囲にある (図 1)。西面にあたる諏訪側は諏訪営林署管轄の国有林で、東面の佐久側は臼田営林署管轄の国有林 (麦草峠付近より南侧) と与志本合資会社所有の私有林 (同, 北側) となっている。

この地域の基岩は更新世の溶岩由来の安山岩で、

もっとも遷移の進んでいない無植生のゴロから、コメツガの低木林, コメツガの高木林, そしてシラビソ・オオシラビソ林 (以降モミ属林) と土壌の発達系列に対応して植物群集が分布しており, そのなかではモミ属林がもっとも広い面積を占めている。基層の性格を反映して, カンバ類が出現するのは土壌の発達したモミ属林に限られており (Kimura 1963), スコリア質の基層で観察されるように (Ohsawa 1984) 一次遷移の途中相に現れることはこの地域ではない。また, 風衝性の植生として, モミ属の低

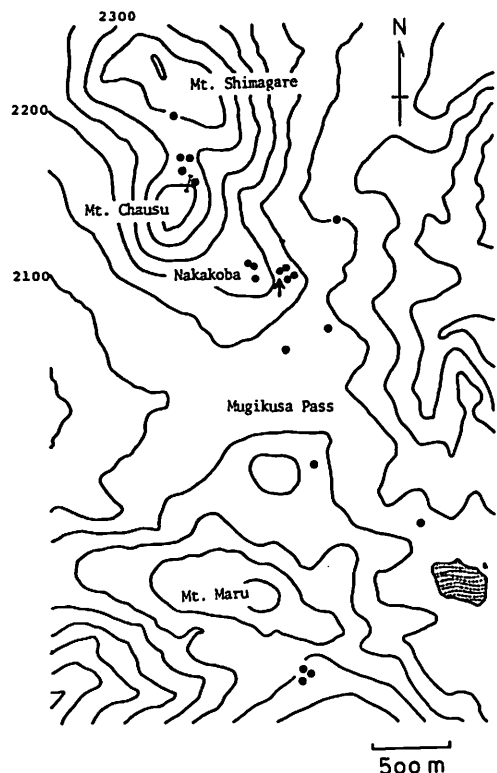


図 1. 北八ヶ岳の調査地。Kohyama (1984 a) の 20 の調査区の位置を点で示す。茶臼山北面の線が図 4 のベルト・トランセクト, 矢印が図 5 の混交林調査区。

\* 鹿児島大学教育学部  
Fac. Educ., Kagoshima University.

木林などが稜線部に出現する。

植生への人為的影響は無視できない。諏訪側では1959年の伊勢湾台風によってかなりモミ属成熟林が崩壊し、営林署ではその2～3年後に皆伐に近い風倒木処理を行っている。縞枯山南西面のいわゆる縞枯れ林でも斜面下部付近では枯死木帯に沿って集材している。佐久側では戦後の施業は行われていないが、1920年頃までは択伐が行われており、いまでも当時の伐跡や木馬道の跡を観察することができる。

### 森林のモザイク構造

調査地域のモミ属林はダケカンバとウラジロカンバの二種が林冠に混交して針広混交林の相観をとる場合とモミ属二種のみからなる純林状になる場合が

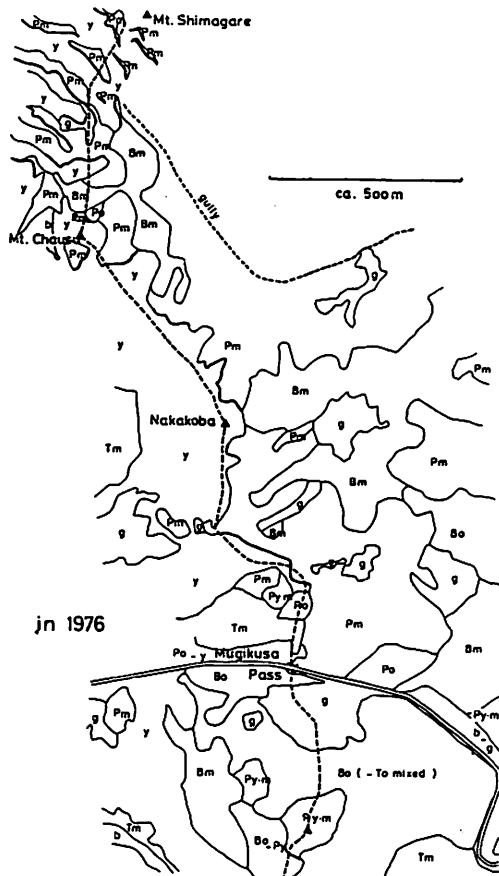


図2. 1976年撮影の航空写真から読み取った林相図。大文字は森林のタイプ：B、モミ属とカンバ属の混交林；P、モミ属の純林；T、コメツガ林。小文字は森林の発育段階など：y、更新林分；m、成熟林分；o、過熟林分；g、草地；b、裸地と風衝低木林。太い境界線は縞枯れ面を示す。

表1. 縞枯山・茶臼山周辺の林相の29年間の変化 (Kohyama 1984 a, Fig. 2より算出)

| 林 相            |        |        | 面積 (ha) | %    |
|----------------|--------|--------|---------|------|
| 裸地と風衝低木林       |        |        | 2.63    | 8.8  |
| 草地(森林からの移行を含む) |        |        | 1.26    | 4.2  |
| モミ属林           |        |        | 26.11   | 87.0 |
| 内訳             | 1947 年 | 1976 年 |         |      |
|                | Y → Y  |        | 2.24    | 7.5  |
|                | Y → C  |        | 4.52    | 15.1 |
|                | C → C  |        | 8.82    | 29.4 |
|                | C → Y  |        | 10.53   | 35.1 |

Y, 更新林分；C, 成熟林分

ある。モミ属以外のコメツガやトウヒのような針葉樹が混交することはまれである。また、縞枯れ状更新に明らかのように若い稚樹林から成熟林にいたる林分の発達段階の差異は明瞭である。

図2に示すように航空写真からこうした広葉樹混交率の違いや林分の発達段階の違いを読み取ることができる。図2は写真からそのまま作図しているの垂直投影図ではなく縮尺は歪んでいるが、林相分布の様子はうかがえる。図2の広葉樹混交林と純林の境界は写真で広葉樹の樹冠が面積の半分を占めるかどうかで決めているが、この境界値は林冠木の胸高断面積合計値で広葉樹が20%位を占める場合に相当する。更新林分と成熟林分の境界はモミ属の樹冠が分明かどうかで引いており、林分高5m位に相当する。写真からは更新林分における広葉樹混交率までは読み取れない。林相の境界線はかなり明瞭に識別できた。とくに縞枯れ面のように明らかに不連続な面も存在する。この縞枯れ面は純林の成熟林分のみ現われる。

図2で諏訪側に若齢林分が多いのは前述の伊勢湾台風とその後の風倒木処理のためである。これらの林相分布から混交林は北斜面に現れやすく、純林は南斜面に分布する傾向が認められる。ただしこの地形との対応はそれほど厳密ではない。調査地域ではおおそモミ属林の面積の半分が広葉樹との混交林タイプである。

表1はKohyama (1984 a) の Fig. 2 に示した垂直投影林相図から、縞枯山南西面と茶臼山北面の計30haについて、29年間の森林動態を整理するために更新林分と成熟林分の面積を算定したものである。この地域に限れば諏訪側の風倒木処理の影響はない。林冠の疎開した混交林の過熟林分は更新林分として扱っている。モミ属林における更新林分の面

積比は1947年で25.9%, 1976年で48.9%であった。伊勢湾台風前の1947年でもかなり高い値である。この更新林分ないしは未成熟林分（他の森林のようにギャップと呼ぶには広すぎる）の比率の高さが亜高山帯のモミ属林の特徴である（甲山 1984 b）。

私事になるが、かつてある研究集会で話題提供したときに、南アルプスの亜高山帯のモミ属林を歩いても若い林分はあまりなく、北八ヶ岳が特殊なのではないかとの質問を受けたことがある。しかし私が大峰山地、南・中央・北アルプス、奥秩父、浅間山地、志賀山地、苗場、日光白根など本州の多くの亜高山帯を（おもに登山の目的でだが）歩いてまわった印象では、未成熟林分の比率が高いのはモミ属林に共通する性質だと言えそうである。

森林が更新林分と成熟林分の二タイプの林分からなり、成熟林分は単位面積当りの崩壊速度  $e$  で更新林分に、更新林分は単位面積当りの更新速度  $r$  で成熟林分に移行する場合、安定平衡状態では更新林分の面積比は  $e/(e+r)$  となる（甲山 1984 b）。もし29年間に成熟林分から更新林分を経てふたたび成熟林分に戻るような場合がなかったと仮定すると表1から  $e$  と  $r$  が計算できる。それぞれの値は0.0118/年と0.0231/年で、更新林分の平衡面積比は33.8%となる。成熟林分と更新林分の平均寿命はそれぞれ  $e$  と  $r$  の逆数として求めることができ53.2年と43.3年である。両者を加えた96.5年が森林の更新の一周期の平均時間となる。ちなみに縞枯山の縞枯れ更新の場合、この時間は長めに見積っても70年である（Kohyama & Fujita 1981）。縞枯れ周期の70年と観察値の96.5年との差はダケカンバ混交林での更新周期の長さを反映していると考えられる。

注目している30 ha は縞枯山の縞枯れ斜面を広くふくむ地域であり、かつ伊勢湾台風をはさんだ期間の観察値であるので、平均よりは速い値であろうが、決して亜高山帯のモミ属林がゆっくりと更新している森林でないことは明瞭である。

調査地域にはそう多くないが、白駒池からニューにかけてはコメツガ林が広がる。コメツガ林ではモミ属林に比べてはるかに更新林分の比率は低く、また一更新林分の面積も狭くギャップと呼べるような代物が多い。これは明らかにコメツガ林の成熟林分の崩壊速度がモミ属林のそれより低いことと対応しているはずである。南アルプスの光岳のモミ属二種やトウヒを交えるコメツガ林の解析から、Kanzaki & Yoda (1986) はコメツガがもっとも死亡率が低いことを指摘している。

表 2. 北八ヶ岳のモミ属林における林冠の広葉樹混交率による成熟林分構造の違い（Kohyama 1984 a より）

| 測 値             | 混交率との相関 |
|-----------------|---------|
| 林冠の胸高断面積合計値     | -       |
| 林冠木の平均胸高直径      | +       |
| 林冠木の樹冠深度/樹高比    | +       |
| モミ属林冠木の過去の被圧歴   | 無相関     |
| 林冠のシラビソ/オオシラビソ比 | 無相関     |
| 林床のモミ属稚樹密度      | +       |
| 林床のシラビソ実生密度     | -       |
| 林床のオオシラビソ実生密度   | 無相関     |

稚樹、樹高 0.3 m 以上；実生、0.3 m 未満

混交林の構造特性と動態

成熟林分の構造は、広葉樹の混交率によってかなり違っている。広葉樹混交率と林分構造の関係は表2のように整理できる。広葉樹を交えた林分のほうが林冠の閉鎖率は低く、モミ属林冠木の枝下の枯れ上がりも少なく、崩壊しにくい構造となっている。図3に示すように、林冠木のサイズ分布も混交率の高い林分ほど小径木に偏り、一斉崩壊しにくい頻度分布になる。縞枯れ状更新でモミ属の純林が一斉林的に形成され、一斉枯死しやすい林分構造になっていく過程についてはすでに Kohyama & Fujita (1981) で述べたが、混交林では崩壊しにくい林分が形成されるため一斉枯死面も出現せず（図2）、平均的林冠木サイズも大きくなる（表2）といえる。林床のモミ属の萌生樹群では、被圧稚樹（ほとんどが

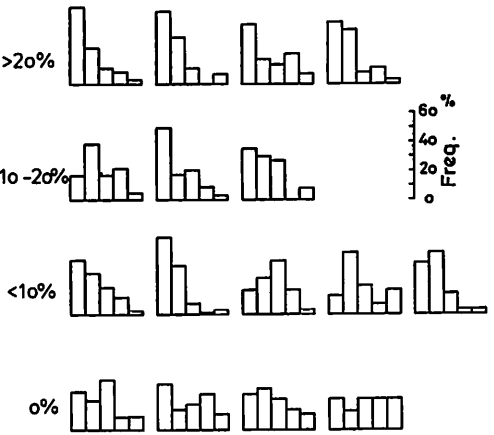


図 3. 15個の調査区での林冠木の胸高直径の頻度分布。広葉樹の混交率毎に示す。調査区については Kohyama (1984 a) を参照。

耐陰性に勝るオオシラビン)の密度が混交林でははるかに高い。純林では林分の発達する過程で林床の被圧稚樹は枯死してしまう (Kohyama & Fujita 1981)。

こうした広葉樹の混交率に対応した構造特性の違いの原因としては、ダケカンバなどが混入できる更新林分でははじめの林木密度が低いことと、落葉広葉樹の着葉期間がモミ属個体の光合成期間より短いため被陰効果が低いことが挙げられる (Kohyama 1984 a)。

広葉樹混交率と林分構造の対応は非常にはっきりしている。私が最初に北八ヶ岳に調査に入ったとき、

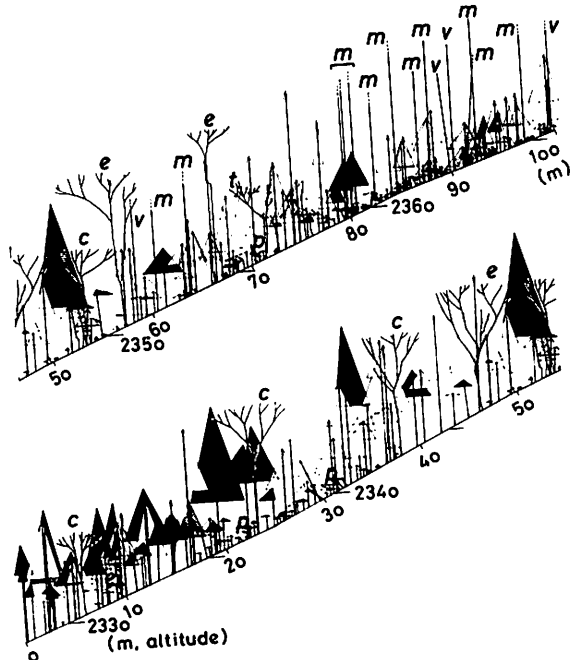


図4. 茶臼岳北面の100 mのベルト・トランセクトの森林断面図。位置は図1を参照。樹高0.3 m以上の樹木について示す。ベルトの幅は林相に応じて変えてある：トランセクトの0-10 m, 3 m幅；10-17 m, 2 m幅；17-75 m, 樹高1.7 m以上の樹木は5 m幅, 1.7 m未満の稚樹は2 m幅；75-100 m, 樹高1.7 m以上の樹木は3 m幅, 1.7 m未満の稚樹は2 m幅, 立枯れ木については5 m幅。針葉樹の樹冠は三角で示す：白抜きがオオシラビン, 黒塗りがシラビンで打点がトウヒ。立枯れ木ではmがオオシラビンでvがシラビン。広葉樹は枝振りを示す：eがダケカンバ, cがウラジロカンバ, pがコヨウラクツツジ, tがコミネカエデ。

ダケカンバの混交しない森林で、かつ縞枯れ林のような一斉林型でなく林床に被圧稚樹の多い択伐林型の林分を調べたいと考えて歩きまわり、結局見つけることができなかった経験がある。

図4は、縞枯山の縞枯れ斜面に向かいあう茶臼山北斜面の森林断面図である。この断面図は各出現個体について樹高、生枝下高とトランセクト方向の樹冠の広がりを実測したデータにもとづいて描いてある。航空写真から1947年にはこの100 mのほぼ全域が成熟混交林分に被われていたことがわかる。1978年の調査時には図のように下部の0-25 mが若いモミ属の純林型林分、25-70 mがカンバを混交する成熟林分、70-100 mが立ち枯れ木の多い、純林型林分に移行しつつある更新林分だった。混交林の林分高は稜線沿いなので14 mほどにとどまっているが、向い側の縞枯山の縞枯れ斜面では純林型の成熟林分の林分高がせいぜい9 mであるので、混交林のほうが高い林になる傾向がこの稜線沿いの森林の対比からもうかがえる。モミ属林冠木の樹冠深度も大きい。

図4の25 m地点より上部では、被圧稚樹として林床にあったオオシラビンが被圧から解除されて更新しつつある様子が読み取れる。このように、広葉樹混交林分では林冠が一斉に崩壊することなく、上層に広葉樹を残したままモミ属林冠木だけが枯死していき、被圧稚樹由来のオオシラビンが更新していく経過が観察できる。この更新の過程ではダケカンバが新たに侵入することはないので、最終的にはオオシラビンの純林に移行していくことになる。

図4の混交林部分の林冠層にはシラビンも混入しているが、シラビンは明らかに開所での初期生長ではオオシラビンに勝る (Kohyama 1984a; Kimura *et al.* 1986) ことから、これらシラビンがカンバ類の侵入したのと同じ時期に更新したものであると推測できる。カンバ類、とくにダケカンバの稚樹の侵入している場所はかならず純林型林分の一斉崩壊した後の、モミ属の後継樹密度の低い更新林分である。したがって、モミ属純林がなければ混交林ができず、また混交林は純林に移行するという循環的な林相の推移が予想できる (甲山 1984 b の図3参照)。さらに、北八ヶ岳ではこの混交林をはさむ更新動態は、縞枯れ状更新のように純林が交代していく更新動態のバイパスとして存在しており、森林動態の全体像を一層複雑なものにしている。

茶臼山の南東斜面の典型的な成熟混交林でモミ属構成木の樹冠解析をした結果を図5に示す。森林断面図は図4と同じように描いた。林分高は20 mを越

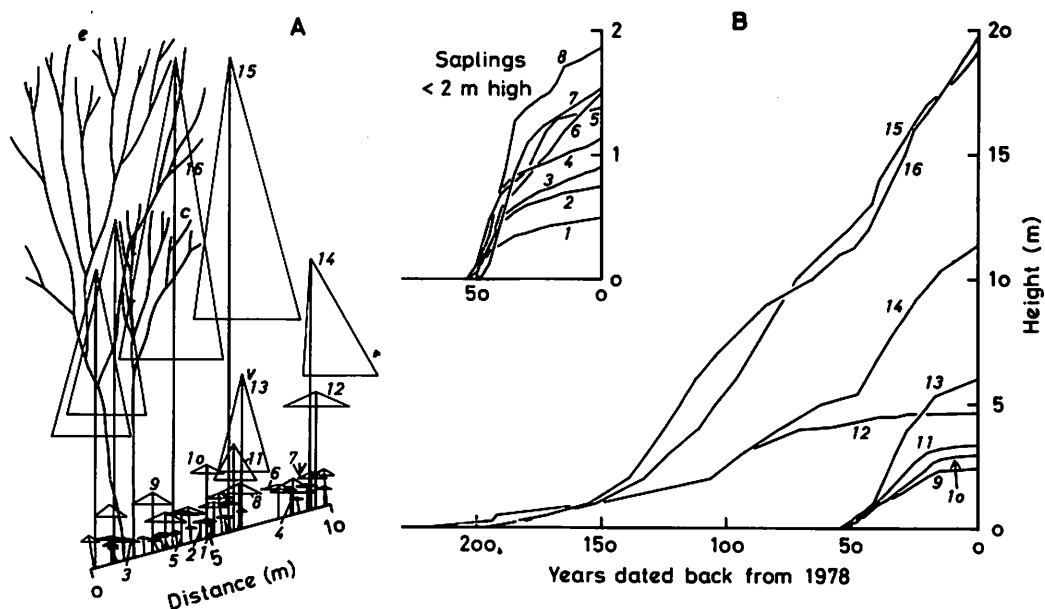


図5. A: 茶臼山南東面の中木場北東斜面の成熟混交林の森林断面（標高 2177 m; 図1 参照）。トランセクトの幅は樹高 2 m 以上の樹木については 6 m, 樹高 2 m 未満 0.3 m 以上の稚樹では 2 m。三角形はモミ属の樹冠, v で示した 2 本がシラビンで他はすべてオオシラビン。枝振りを示した 2 本はダケカンバ (e) とウラジロカンバ (c)。

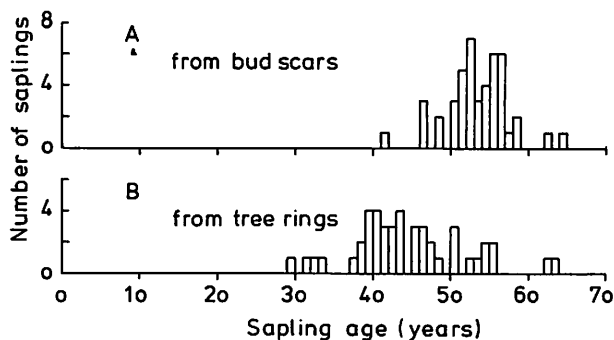


図6. 図5の調査区の林内稚樹（樹高 0.3–2 m）の樹齢推定値。A, 冬芽跡からの推定。B, 地際の年輪からの推定。

え, モミ属林冠木の樹冠深度も大きい。この林分ではオオシラビンが優占している。上層のオオシラビンの樹齢は 200 年程であるが, 調査時のおよそ 150 年前に被圧を解かれた稚樹から更新している。ダケカンバはそれ以前から存在していたものである。この例とよく似たオオシラビンの樹高生長の経過を, Kimura (1963) が報告している。図5のオオシラビン林冠木の生長率は縞枯れ林のそれ (Kohyama & Fujita 1981 参照) と大差ない。混交林で林冠が高く林冠木サイズも大きくなる原因はもっぱら経過時間が長いためであると判断できる。林床の被圧稚

樹は, ナンバー12のオオシラビンのように現在の林冠木と同じ樹齢のものもあるが, それ以外は50年位前に更新して, ここ20年ほどは被圧されるという経過をたどっている。調査区外には伐跡が認められたので, この50年前の更新は択伐による光条件の好転に対応したものと考えている。

この林分の例や図4の例にみるようにダケカンバの樹冠の下でモミ属が更新を繰り返すと, 林冠層の優占種がシラビンからオオシラビンに置き替わっていく。表2に示したモミ属林冠木の種組成や過去の被圧歴の有無と林冠の広葉樹混交率とのあいだの無

相関は、ダケカンバを上層に残したまま、混交林の形でモミ属林冠の世代が交代していくことに対応している。

余談になるが、図5の稚樹の樹高生長や林冠木の頂端から過去の被圧部分までの樹高生長は、主幹や側枝の年枝生長を冬芽跡から追跡して求めたものである。調査地域での観察から、モミ属の二種は年にシュートの二度伸びはせず、またある年に伸長しなかった頂芽が翌年に降伸長することもなかったため、冬芽跡からの推定は精度が高いといえる。ただし大径木になると過去の被圧部分についてはまったく樹皮からは推定できない。図6は図5を含む10m四方の被圧稚樹の地際部分での樹齢をこの冬芽跡から推定した場合と地際の年輪数から推定した場合の結果を比較したものである。年輪法によると被圧による年輪欠損によって樹齢が過小評価になり、かつ集団の樹齢のばらつきを大きめに見積ってしまう結果になる。

#### ダケカンバの役割

亜高山帯のモミ属林にダケカンバの混交することの生態的意味としては、風倒跡地や伐採跡地でモミ属前生樹密度が低い場合に速やかに侵入して土壌の侵食を防ぎ、生態系の生産力を保持することが挙げられる(木村 1977)。また、ダケカンバは崩壊跡地の二次遷移や、基質によっては一次遷移の過程にも侵入して貧栄養な立地で同様の役割を果たしている(木村 1984, Ohsawa 1984)。

このような侵入期の問題だけでなく、ダケカンバが混交した場合にはるかに構造的に安定した成熟林分が形成される点を見逃すことはできない。いままで述べてきたように、混交林では明らかに林冠の寿命が長くなり、地域全体の生態系の現存量を高める結果になっている。

さらに混交林の存在によって環境や更新様式が複雑になり、生物群集が多様化する。ダケカンバが介在することでモミ属二種の共存が可能になっている点についてはすでに指摘した(Kohyama 1984a)。群集構造の多様化と物質生産系としての生態系の安定化が北ハケ岳の森林でも密接に関連していることを、私たちはダケカンバの存在を通して明瞭に理解することができる。

#### おわりに

まだ亜高山帯の針広混交林についてはこれから調べるべきことが山積している。私の印象では日本海

側のモミ属林のほうがダケカンバの混交するケースが多い。北ハケ岳での地形分布からみても、混交林のしやすい気象的要因があるようだ。

本州の亜高山帯の混交林は北海道の針広混交林とはずいぶん森林構造も違っているようである。たとえば、ダケカンバとエゾマツ(トウヒの変種)・トドマツ(シラビソの類縁種)のつくる北海道の山地性の混交林では、ダケカンバが本州のように針葉樹の上に樹冠を広げるようなことはない。

また、シラビソとオオシラビソの関係同様、ダケカンバとウラジロカンバという同属二種が共存していることも興味深い課題である。20個の調査方形区での結果では広葉樹の胸高断面積合計値のほぼ6割がダケカンバで、残りの4割をウラジロカンバが占めている。ただダケカンバ混交林として捉えるのでは不十分だということになる。

最後に、これまでの調査で協力いただいた都立大学と京都大学の植物生態学研究室の皆さんと地元の諏訪営林署・与志本合資会社や麦草ヒュッテの皆さんにお礼申しあげる。図5は木村和喜夫さんと一緒に行った伐倒調査の未発表データによる。このときの調査では所有者の与志本合資会社にお願ひし、水源函養林や国定公園内での伐採に必要な許可もいただいて二か所のダケカンバ混交林で10m四方を皆伐して年輪解析を行った。この結果の全体はいまのところお蔵入りにになっているが、機会をみて発表したい。

#### 引用文献

- Kanzaki, M. & K. Yoda. Bot. Mag. Tokyo 99: 37-51.  
Kimura, M. 1963. Jpn. J. Bot. 18: 255-287.  
——, W. Kimura, S. Honma, T. Hasuno & T. Sasaki. 1986. Ecol. Res. 1: 229-248.  
木村 允. 1977. 群落の遷移とその機構(沼田真, 編), p. 21-30. 朝倉書店.  
木村和喜夫. 1984. 遺伝 38(4): 73-77.  
Kohyama, T. 1980. Bot. Mag. Tokyo 93: 13-24.  
——. 1982. Bot. Mag. Tokyo 95: 167-181.  
——. 1983. Bot. Mag. Tokyo 96: 49-65.  
——. 1984a. Oecologia (Berl.) 62: 156-161.  
——. & N. Fujita. 1981. Bot. Mag. Tokyo 94: 55-68.  
甲山隆司. 1984b. 遺伝 38(4): 67-72.  
Ohsawa, M. 1984. Vegetatio 57: 15-52.