

ブナ、ミズナラ幼樹の生育型と生態的特性

林 一六 (筑波大学菅平高原実験センター) ・

坪本 なおみ (筑波大学生物学類)

Ichiroku Hayashi and Naomi Tsubomoto: Ecological characteristics and growth form of *Fagus crenata* and *Quercus mongolica* ssp. *crispula* saplings

Key words: 遷移、立地到達過程、立地占有過程、群落間散布、群落内散布

はじめに

わが国冷温帯の木本遷移においてはブナは極相群落の優占種であり、ミズナラはその一つ手前のステージの群落優占種であるとされている。

今までの、遷移の実験や観察によれば、ミズナラは、遷移のステージで先行するアカマツ林の林床に発生し、その中で成長することが知られている (林未発表)。しかし、ブナの実生をアカマツ林の中でみることはほとんどない。また、ミズナラ林の中ではミズナラの幼樹を観察することはめったになく、ミズナラ林にミズナラの幼樹を植栽した場合もミズナラは成長しない。一方、菅平のミズナラ林にブナを植えるとそのブナは成長する。これらの事実は、ミズナラ林からブナ林へ遷移するという仮説を支持する。

それではなぜ、この両種にこのような順序があるのだろうか。そのことを考察するために、両種の生活様式を比較した。

ここで、植物の生活様式とは、その種の「生態的特性の組み合わせ」のことで、それぞれの種は生態的特性を適切に組み合わせることによって、ある群落のなかに生態的地位を得ることができたのである。したがって、植物群落は、さまざまな生活様式の組み合わせた構造体とみることができる。ここで、生態的特性とは、種子 (果実) の質量、発芽行動、芽生えの耐陰性、生育型の量的側面、種子・果実の初産齢や散布型などのことで、

各種類はこの生態的特性をさまざまに組み合わせている。なぜ、特定の環境のもとでは特定の種の組み合わせ、すなわち特定の生活様式が組合わさるのかを解明することが重要な課題となる。その解明を通して生活様式の組み合わせの、時間に沿っての組み替えとしての遷移を説明することができるだろう。その一環として、ここでは、ブナ、ミズナラの幼樹の生育型の量的面について述べる。生育型の量的面とは、個体の地上部 (幹、枝、葉) と地下部分 (主根、細根) の質量比、地上部の葉と幹・枝の質量比などのことである。

方法

ブナとミズナラの幼樹を、菅平で自然に成立したアカマツ林内と、林外の草原に植栽した個体群から地下部を含め採取した。採取した個体数はミズナラは林外で6本 (このうち2本は長野県野辺山から採取した) 林内で13本、ブナはいずれも林外から22本であった。採取個体のサイズはミズナラで、樹高0.3mから3m、ブナでは0.23mから3.24mの間にあった。個体は流水中で根から土を洗い流し、幹の根元の直径をノギスで、樹高を物差しで測定したのち、幹、葉、主根、細根に分け、摂氏85度に保った乾燥器で48時間乾燥させたのち秤量した。林内から採取したミズナラ個体から、いろいろな大きさの葉を10枚採取し、秤量したのち、葉の長径、短径を測定し、画像解析装置で面積を測った。それを用いて、葉1gあ

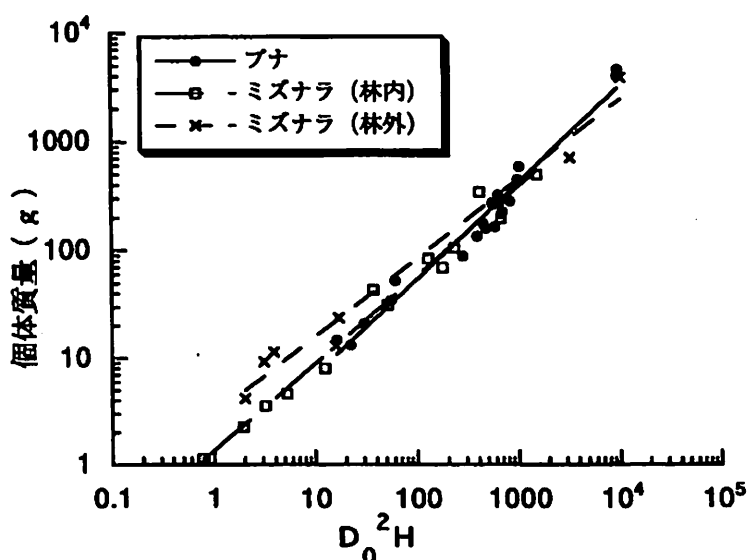


図1. ブナとミズナラの根元の太さ(D_0)の2乗と樹高(H)の積と個体質量(W)

たりの面積を算出した。ミズナラ個体の葉の質量にその値を乗じて、個体あたりの葉面積を算出した。

結果

ブナおよび、林内と林外のミズナラの幼樹の根元の直径の二乗と樹高の積(D^2H .cm)とそ

の個体の全質量(W :g)との関係を図1に示した。それぞれの場合について、次のような式で近似できた。

$$\text{ブナ} : W = 0.91(D^2H)^{0.88} \quad r = 0.99 \quad \dots(1)$$

$$\text{ミズナラ林内} : W = 1.34(D^2H)^{0.82} \quad r = 0.93 \quad \dots(2)$$

$$\text{ミズナラ林外} : W = 2.95(D^2H)^{0.73} \quad r = 0.96 \quad \dots(3)$$

このような、べき乗関数による近似はこの

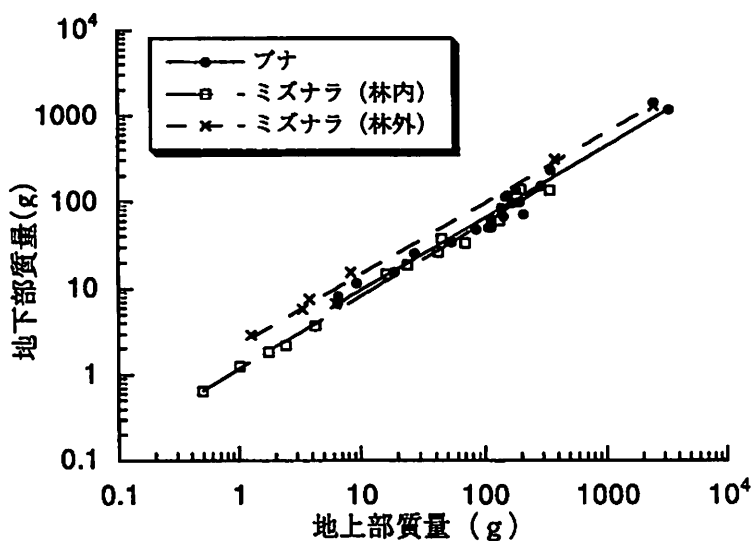


図2. ブナとミズナラの地上部の重さと地下部の重さ

ほか、地上部質量(T :g)と地下部質量(R :g)の間、地下部の主根(太根)(WR :g)、細根(Wr :g)、幹・枝(Wsb :g)と葉(Wl :g)の質量などの間にも可能であった(吉良1963, Kohyama 1987, King 1990, Yamamura et al. 1993)。このうち、地上部質量(T :g)と地下部質量(R :g)の関係、地下部の太根と細根の関係、地上部の幹・枝と葉の質量の関係を図2、3、4に示した。これらの図に示された関係式の係数部と指数部を表1に要約した。表1と図2が示すように、 R と T のあいだではブナと林内のミズナラでは指数部が0.82と0.81で、林外のミズナラは0.84となった。橋詰、野口(1977)は鳥取県大山において、ブナ稚樹の地上部と地下部の関係を調べ、この指数部を林縁では0.79、林内では0.93と報告している(橋詰・野口の論文では地上部を目的変数、地下部を説明変数としているが、ここではその逆になおした)。これらの数値から個体の地上部・地下部の関係は両種とも大きな違いはない。係数部はかなり違いがあるが、この部分はふつう測定者によって大きく変動する場合があるのでこれが差かどうかいまいのところ判断できない。ところが、地下部の太根(主根)と細根の関係をみると、

図3で示したように、林外のミズナラは同じ条件のブナに比べて太い根が多い。しかし、林内のミズナラは、個体が大きくなると、細根の割合がブナと同じようになる。このことを、図5に写真によって示した。この写真からも、ブナに比べてミズナラが太い根の割合が多いことがみてとれる。Harmer (1990)は *Quercus robur* の稚樹の根の成長を観察してまず主根が伸長し、やがて地上茎の3回目の伸長がおこるときには細根が6500本ほど形成されているとしている。図4に枝・幹の質量に対する葉の質量の関係を示したが、この図が示すように、ミズナラの方がブナよりも個体が小さいほど、幹・枝にたいする葉の量が多い。しかし、個体が大きくなると、ブナのほうが、幹・枝にたいする葉の割合を増すようになる。これは野外でミズナラとブナの芽生えや幼樹を観察した結果からも納得できることである(岡野・中井1992、岡部・沖津1992)。

個体のサイズを示す D^2H とその個体の葉の着ける質量(Wl)の関係を図6に示した。この関係は：

$$Wl = 0.33(D^2H)^{0.74} \quad r = 0.87$$

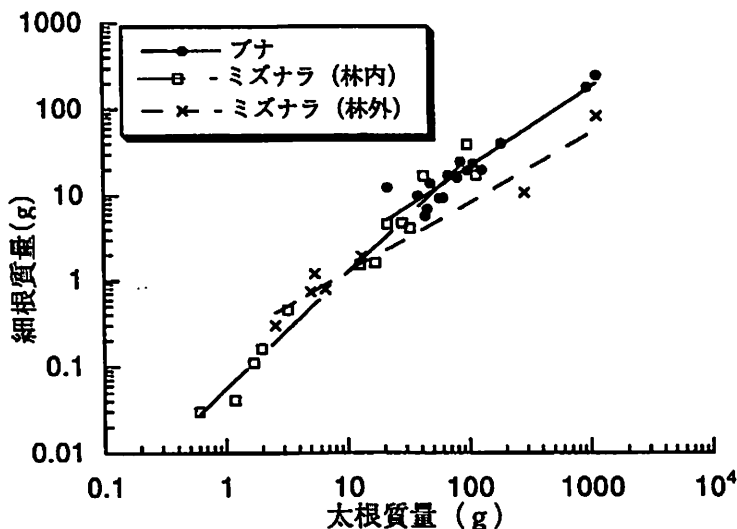


図3. ブナとミズナラの太根の重さと細根の重さ

で示すことができる。この関係から根元の直径と樹高を測るとその個体の着ける葉の質量を知ることができる。ミズナラの葉は1gで118cm²の面積の葉を形成するが、この値は林内で育った個体と林外の個体とは異なったものになる。例えば、図6に示したように、林外の個体は同じ重さの葉でもその面積は林内のものより小さい。光条件の暗い林の中では同じ質量でもより広い面積の葉を形成するという可塑性をもつのであろう。例えば、Yamamura et al. (1993) は茨城県北部のブナ林で1gの葉が、ブナで平均293cm²、イヌブナで313cm²の面積の葉をつくることを報告している。

以上のような幼樹の生育型の量的側面とほかの生態的形質を表1に要約した。ミズナラはブナに比べて重い果実を成長の早い時期から生産し、それが鳥などによって運ばれる。ブナは果実を生産する初産齢がミズナラより遅く、一粒の果実も軽い。同化産物の地上部と地下部への分配率はほぼ等しいが、ミズナラは地下部分に配分された産物から太い根を形成するのにたいして、ブナは細い根（吸収

根）を形成する割合が高い。このことが両種の萌芽性の違いに影響を与える。

考察

これらの結果から、ブナとミズナラの遷移における前後関係を考察する前に、特定の場における植物群落の成立についての条件を整理すると次のようになる。ある場に、ある種の群落が成立するプロセスは立地到達過程と立地占有過程に分けて考えることができる。ある場所に、群落が成立するには、そこに、他の場所から散布体が到着しなければならない。その散布に影響を与える要因が立地到達要因である。散布体が到達した後は、それから発芽した個体が立地を占有する特性が作動する。

立地到達過程を構成する特性は：

1. 種子・果実生産に関する諸量：種子・果実初産齢、1粒の種子・果実の重さ、一個体の生み出す種子・果実数及び質量、生涯種子・果実生産量

2. 種子・果実散布手段：重力、風、水、動物など。

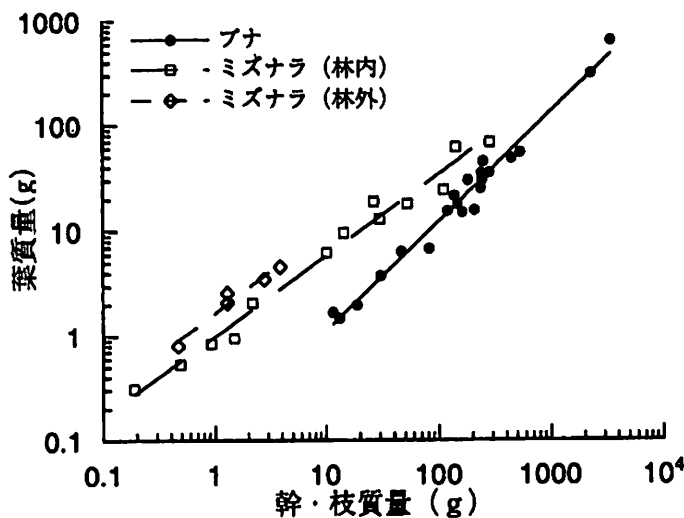


図4. ブナとミズナラの幹、枝の重さと葉の重さ

立地占有過程を構成する特性は：

1. 種子・果実の発芽行動
2. 個体の成長速度と同化産物の各器官への分配比

この内容を具体的に述べるために、ブナ、ミズナラの例について考察をしよう。

表1では、立地到達過程を構成する特性としては果実の重さ、初産齢と散布方法が示されている。これを両種で比べると、ブナの果実初産齢は40年以上にたいしてミズナラは10-20年である。これは、果実を食べる動物にとっては早く果実をつけるミズナラのほうが40年も経たなければ実をつけないブナよりも役に立つので親和力がある。しかも、一粒の果実はブナよりもはるかに重いので、動物の餌

としては評価が高い。これが、動物、特に鳥による散布において、ブナよりミズナラが早く、広い範囲に散布される原因となっている。ミズナラの果実の分散は鳥のほかに小ほ乳類によることがある。ここで、果実の散布について、群落内分散と群落間分散を区別することが必要である。鳥による分散は群落間散布であるのにたいして、ネズミなどによる散布は群落内分散である。前者はミズナラ林からアカマツ林へ散布される例のように、遷移を進めるのに効果があるのにたいして、後者は、ミズナラ林内部での移動が主なので、現在の群落を維持する効果を持つ。

果実の生産時期については、初産齢が若いと、若いうちから果実を着けるので、それだ



図5. ブナ（左）、ミズナラ（右）幼樹の地下部分の比較

表1. ブナとミズナラ幼樹の生育型の量的側面と生活様式

生態的特性	ミズナラ	ブナ
$W=a(D^2 H)^b$ W:個体質量(g), D:根元直径, H:樹高(cm)	a=2.95 b=0.73	a=0.91 b=0.88
$T=cR^d$ T:地上部, R:地下部の質量 (g)	c=2.22 d=0.81	c=1.41 d=0.83
$W_l=eW_{tb}^f$ W _l :葉, W _{tb} :幹, 枝の質量 (g)	e=1.70 f=0.67	e=0.10 f=1.04
$W_r=gW_R^h$ W _r :太根, W _R :細根の質量(g)	g=0.19 h=0.81	g=0.30 h=0.92
$S=iW_j$ S=個体葉面積 ((cm ²), W=質量(g))	i=67.1 j=0.89	i=20.0 j=1.00
葉1gあたりの葉面積 (cm ²)	118.0	184.3
果実の (g)	1.16	0.15
果実初産齢 (年)	10-20	>40
果実散布様式	重力、動物散布	重力散布
萌芽性	強	弱

け母樹の同化産物を成長の早い時期に体外に放出することになる。この点、ミズナラは、母樹の成長においてブナに劣る。早くから果実をつけることによって、他の場所に散布される機会が増すが、母樹自身の成長は不利になる。この場面で立地到達と立地占有とは拮抗する。

こうして、立地に到達したあと、果実は休眠せず発芽するが、両種とも果実集団の最適温度は摂氏10-15度付近にある。発芽した芽生えを摂氏10、20、30度の恒温で光条件下で生育させると、20度、30度の条件に保った個体は次々と葉を展開して秋になっても、個体は常緑樹ようになる。この予備的実験は6月か

ら開始したのだが、10度で生育させたブナの芽生えは秋になるとかれて落葉樹となった(図8)。

次に立地占有過程を構成する特性については、幼樹の生育型の量的側面が示されている。表1に示したように、地上部の質量と地下部のその関係は両方の種ともほぼ同じである。これは、成長の過程で、同化産物の两部分への分配率が等しいことを示すものである。しかし、地下部に分配された同化産物によってつくられる太い根と細根の比は異なる。ミズナラは太い根が多いのにたいしてブナはその産物で細い根を多くつくる。この生育型から、ミズナラはブナより地下部からの萌芽性が高

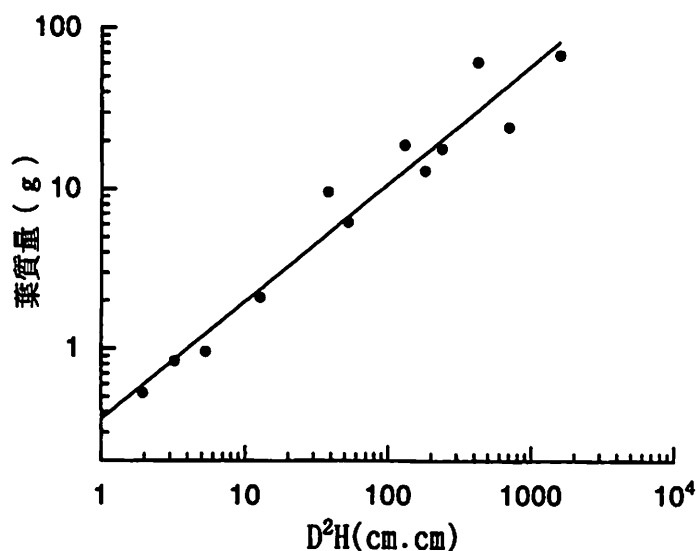


図6. 林内ミズナラ幼樹の幹の直径の2乗と樹高の積と葉の質量

く、ブナは養分の吸収力において優ることがうかがわれる。前者は萌芽したほうが有利な立地で、後者は細根が多いほうが有利な立地で優占するだろう。

こうして、立地到達過程の特性は、遷移の早い段階に果実を送り込む点において、ミズナラが有利なことがわかる。しかし、ブナが

その場に遅れて到達しても、途中で攪乱がなにかぎり、その場を占有する競争においてはミズナラをしのぎ、極相群落で優占種となる。

文献

Harmer, R. (1990) Relation of shoot growth phases in seedling oak to development of the tap root,

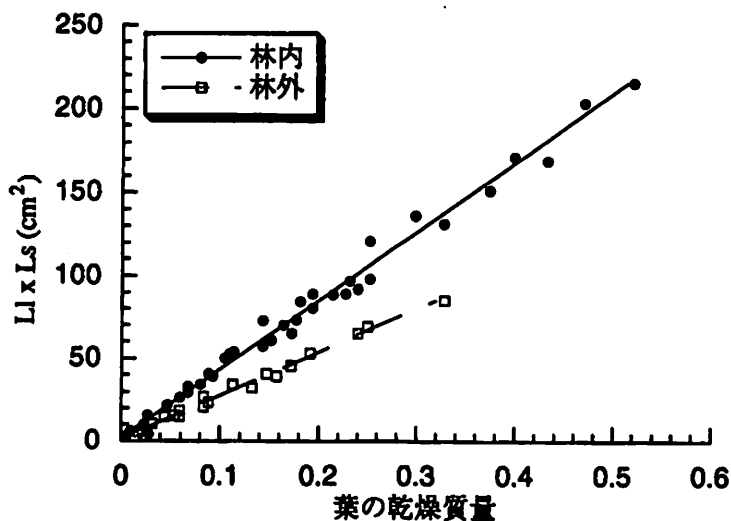


図7. ミズナラの葉の重さと葉の長径(Ll)と短径(Ls)の積

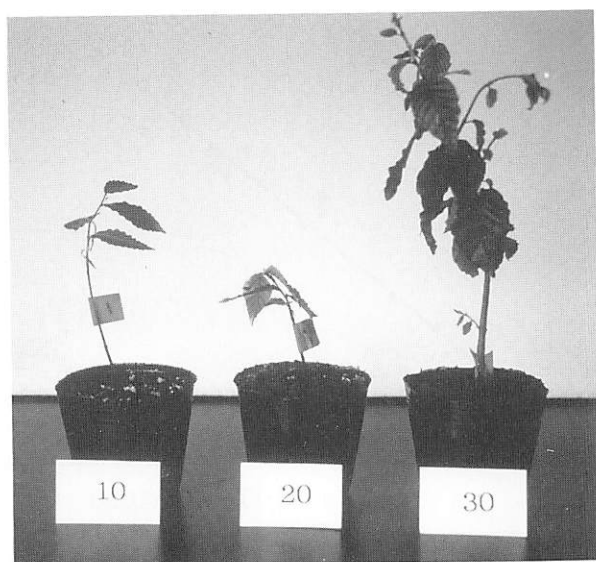


図8. ブナの芽生えを摂氏10度、20度、30度に保った植物生育箱で四ヶ月間育てた結果10度で育てたブナは10月には黄葉になって枯れたが、20度、30度で育てた芽生えは次々と新しい葉を展開し、常緑樹となった。

lateral roots and fine root tips. New Phytol.
115: 23-27

橋詰隼人・野口和年(1977) ブナ林の成立
過程に関する研究(III) 稚樹の成立状態
と生長について。鳥取大学紀要 10: 31-50

King, D.A. (1990) Allometry of sapling and
understory trees of a Panamanian forest.
Functional ecology 4: 27-32

吉良竜夫(1963) 相対生長 吉良竜夫編、植
物生態学2: 256-272pp

Kohyama T. (1987) Significance of architecture
and allometry in saplings. Functional ecology

1: 399-404

岡部耕太郎・沖津 進(1992) 落葉広葉樹の
幼樹期における樹型形成。千葉大学園学
報 46: 1-6

岡野哲郎・中井武司(1992) 北海道産落葉広
葉樹実生の生長および物質分配の季節変
化。九州大学演習林報告 65: 1-13

Yamamura, Y., Ishida, A. and Hori, Y. (1993)
Differences in sapling architecture between
Fagus crenata and *Fagus japonica*. Ecological
Research 8: 235-239.