

菅平におけるアカマツ群落の遷移

加藤 順^{1)*} 林 一六^{2),3)}

1) 長野県岩村田高等学校

2) 筑波大学菅平高原実験センター, 上田市菅平高原

3) 現住所: 上田市古里

Succession of a *Pinus densiflora* stand in Sugadaira, central Japan

Jun KATO and Ichiro HAYASHI

アカマツ群落からミズナラ群落への遷移過程を分析するため、菅平高原で永久調査枠を設定し28年間にわたってアカマツの胸高直径 (DBH) を測定し、下層木、草本の調査も行った。平均 DBH, $mDBH(t)$ の成長は1973年からの年数を t として $mDBH(t) = 26.6 / (1 + 2.4 \exp(-0.079t))$ で近似できた。また密度 (1 m²当りの個体数) は1977年からの年数を t として $N(t) = 0.387 \exp(-0.0342t)$ で近似することができた。林床に生育しているミズナラの稚樹の成長から予測すると2029年にはミズナラがアカマツと同じ樹高になり、優占種の交代が起こると推測できた。地上部、地下部の現存量、枯死木の質量、リター量、下層木の現存量を明らかにし炭素収支について考察した。種組成の時間的変化を予測できなければ将来の現存量の推測ができないことを明らかにした。

I はじめに

遷移は方向性を持った植生の時間的変化と言える (Cowles 1899, Clements 1916)。そのため遷移を詳細に研究するには一定の調査区での長期間の観察が必要となる。Clements (1928) は遷移について包括的な研究を行った。その後、溶岩流跡地の一次遷移はいくつかの研究例があり (Tagawa 1964, Tsuyuzaki 1989, Whittaker et al. 1989)、放棄農耕地での研究も多い (Smith 1939, Oosting 1942, Bard 1952, Bazzaz 1968)。1950年代以降、人工的に設定した裸地での実験も始まった (Numata and Yamai 1955, Bornkamm 1985, Hayashi 1991, Schmidt and Brubach 1993)。

しかし上記の研究は草本段階に焦点が当てられていた。木本に関しては山火事後 (Nakagoshi and Nehira 1982) やマツ枯れ病後 (Fujiwara 1995) のアカマツ群落の遷移の研究が広島県で行われた。しかし長期間にわたる森林の遷移に関する研究は少ない (Kenkel et al. 1997, Peet and Christensen 1980, Toyohara and Fujiwara 1998)。

遷移は植物群落構成種の相互作用によって起こるという仮説を検証するため、著者らはアカマツ群落で遷

移の実験的研究を行った。この報告では菅平のアカマツ群落について述べる。そして構成種の成長や相対成長率からミズナラがアカマツに置き換わる時期を予測する。また高木の個体群動態、物質生産、高木や低木のリター生産などの量的側面を報告し、炭素収支について述べたい。

II 調査地と方法

調査地は長野県上田市にある筑波大学菅平高原実験センター (北緯36度31分, 東経138度20分, 海拔1320m) にある。調査地の年平均気温は6.5℃, 年間降水量は1190mmである。土壌は火山灰を起源とする黒ボク土である。

ススキ群落より遷移した成立したアカマツ群落内に1977年、永久調査枠 (40m×20m) を設置し、2個の20m×20mのサブプロットに分けた。1977年から2004年まで樹冠木の胸高直径 DBH を測定した。1999年から2003年まで下層木の種類組成を記録した。下層木はすべてナンバープレートをつけて樹高を測定した。また調査枠内でのそれぞれの木の位置も測定した。草本層の種類組成は、5個の1m×1mの調査枠を設定して、v-value で定量化した (kawada et al 2005)。す

* 加藤 順 〒385-0022 佐久市岩村田1248

すべての樹木にナンバープレートをつけた。

アカマツの地上部と地下部の現存量の関係式は Karizumi (1974) の報告と著者らの測定から導いた。Karizumi (1974) の報告にある12本のサンプルの樹高は170cm から1770cm であった。著者らの計測した19本のサンプルの樹高は8.5cm から129.3cm で、調査地に隣接した場所から採取し、85℃ で72時間乾燥してから測定した。

地上部の現存量と DBH の関係式は Ando (1962) と Hong and Nakagoshi (1996) から最小二乗法を用いて導いた。

下層木の地上部現存量と樹高との関係式は、ヤマウ

ルシとミズナラ、ミズキを隣接地より採取し85℃ で乾燥した後重量を計測して導いた。10個のリタートラップを調査地内に規則的に配置した。1978年から1982年にかけて毎週、調査した。リターは、葉、枝、花、樹皮、球果、そのほかに分類し、85℃ で24時間乾燥したあと計測した。日射量は、菅平高原実験センターで測定した数値を用いた。

III 結 果

種類組成と分散

1999年のアカマツ群落の種類組成を表1に示した。

1999年、サブプロットの樹冠木層にはアカマツ63個体、

表1 1999年のアカマツ群落の種組成, 胸高直径 (cm), 密度 (stems/400m²), v-value (0.001m³/m²)

種	樹冠木層		下層木層	草本層
	密度	DBH	密度	v-value
<i>Pinus densiflora</i>	63	17		
<i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i>	8	12		
<i>Quercus mongolica</i> ssp. <i>crispula</i>	2	14	42	0.9
<i>Rhus trichocarpa</i>			88	9.1
<i>Prunus maximowiczii</i>			34	3.6
<i>Rhododendron japonicum</i>			24	
<i>Ligustrum tschonoskii</i>			15	5
<i>Lonicera gracilipes</i> var. <i>glandulosa</i>			12	2.7
<i>Cornus controversa</i>			7	
<i>Acer rufinerve</i>			6	2.2
<i>Malus toringo</i>			5	0.7
<i>Euonymus sieboldianus</i>			5	
<i>Prunus incisa</i>			5	
<i>Viburnum opulus</i> var. <i>calvescens</i>			5	
<i>Acer crataegifolium</i>			4	
<i>Sorbus commixta</i>			3	
<i>Prunus grayana</i>			3	
<i>Clethra barbinervis</i>			2	
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>			2	
<i>Fraxinus sieboldiana</i>			2	
<i>Juglans ailanthifolia</i>			2	
<i>Hydrangea paniculata</i>			2	
<i>Viburnum wrightii</i>			2	
<i>Fraxinus mandshurica</i> var. <i>japonica</i>			2	
<i>Ilex macropoda</i>			1	
<i>Toisusu urbaniana</i>			1	
<i>Fraxinus lanuginosa</i> f. <i>serrata</i>			1	
<i>Aralia elata</i>			1	11.3
<i>Acer ginnala</i> var. <i>aidzuense</i>			1	
<i>Prunus jamasakura</i>			1	
<i>Magnolia praecocissima</i>			1	
<i>Acer mono</i> f. <i>marmoratum</i>			1	
<i>Viburnum dilatatum</i>			1	
<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>laevis</i>			1	0.3

<i>Chaenomeles japonica</i>	1	
<i>Euonymus alatus</i> f. <i>ciliato-dentatus</i>	1	
<i>Abies veitchii</i>	1	
<i>Prunus apetala</i>	1	
<i>Rosa multiflora</i>	1	1.3
<i>Salix bakko</i>	1	
<i>Acanthopanax spinosus</i>	1	
<i>Vitis coignetiae</i>	1	10.6
<i>Hosta sieboldiana</i>		23.9
<i>Rhus ambigua</i>		18.6
<i>Schisandra chinensis</i>		12.2
<i>Celastrus orbiculatus</i>		5.4
<i>Solidago virgaurea</i> var. <i>asiatica</i>		1.8
<i>Miscanthus sinensis</i>		1.2
<i>Tripterospermum japonicum</i>		0.8
<i>Liparis kumokiri</i>		0.5
<i>Kalopanax pictus</i>		0.2
<i>Carex lanceolata</i>		0.2
unidentified sp.		0.2
<i>Sanguisorba officinalis</i>		0.1
<i>Epipactis thunbergii</i>		0.1
<i>Pyrola japonica</i>		0
Total	56 species	73
		290

シラカンバ 8 個体, ミズナラ 2 個体が存在した。平均 DBH は, アカマツが 17cm, シラカンバ 12cm, ミズナラ 14cm だった。ミズナラの稚樹は 42 個体あって, 平均樹高は 119cm だった。ミヤマザクラ (平均樹高, 263cm), ヤマウルシ (236cm), ミズキ (438cm), ズミ (227cm), リョウブ (427cm) は下層木層に多かった。下層木層に全部で 290 個体が成育していた。草本層ではオオバギボシ, ノイバラ, ヤマブドウが多かった。

アカマツ個体は十分種子生産ができる程度に成熟していたが, 下層木層にはアカマツの稚樹は観察できなかった。一方ミズナラの母樹は存在していなかったが, たくさんの稚樹が林床に観察された。Toyohara and Fujiwara (1998) は, 広島のアカマツ群落にはコナラ属の稚樹が生育していたと報告した。Nakamura (1984) は, カケスがミズナラの球果をアカマツ群落に貯食したと報告した (Mosandl and Kleinert 1998, Suyama and Nakamura 1988)。

図 1 に樹冠木層のアカマツ, シラカンバ, ミズナラの分散と下層木層に生育するミズナラの稚樹の分散を示した。分散のランダムさを二項分布の適合度で検定した。結果から, 樹冠木層の個体はランダムに分布していた (χ^2 -square = 0.34, degrees of freedom = 3, $p < 0.9$)。また 165 本あったミズナラの稚樹の分布も

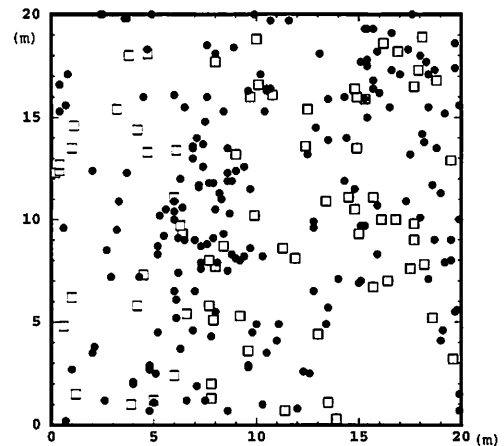


図 1 個体の分散図。○はアカマツ, シラカンバ, ミズナラの樹冠木。●は樹冠木層以外のミズナラ。左下の 10m×10m は図 2 に立体的に示した。

ランダムであった (Kenkel 1988, Mosandl and Kleinert 1998, Lookingbill and Zavala 2000)。

図 2 に下層木層の立体構造を示した。これによれば, 樹冠木層のアカマツの下にヤマウルシ, ミヤマザクラ, ミズキの下層木層があり, その下にミズナラの稚樹が生育していることがわかる。

アカマツの成長

表 2 に樹冠木の DBH の成長, 密度, 各要素の推測

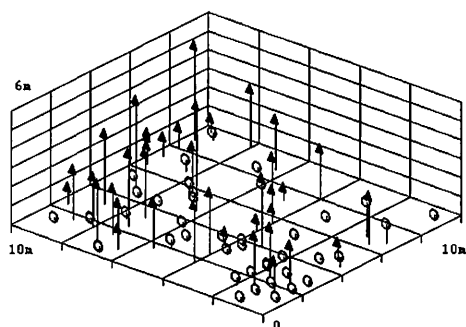


図2 図1の左下10m×10mを立体的に示した。▲は下層木。○はミズナラの芽生え。

値を示した。1977年316個体生育していたが、2004年には127個体になって184個体が27年間に消滅した（年平均7.0個体，標準偏差5.3）。1977年に平均DBHは7.3cmだったが、2004年には20.8cmになった（年平均0.50cmの肥大）。平均DBHの成長曲線を図3に示した。この成長曲線は次の式で近似できた

$$mDBH(t) = 26.6 / (1 + 2.41 \exp(-0.079t)) \quad \cdots(1),$$

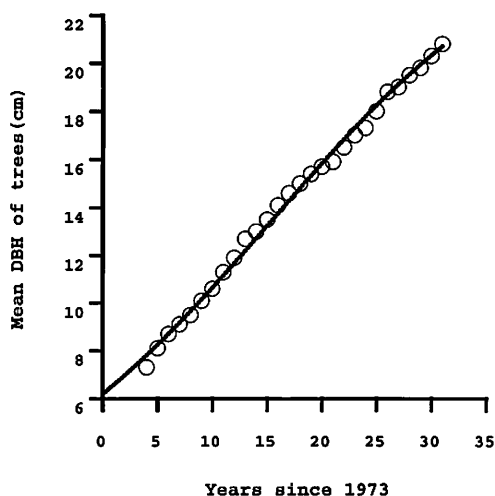


図3 平均DBHの成長

ここで $mDBH(t)$ は t 年におけるDBH (cm) で t は1977年からの年数である ($R^2=0.996$, $p<0.001$)。プロットにおける密度の減少は次の式で近似できた (図4)。

$$N(t) = 0.387 \exp(-0.0342t) \quad \cdots(2),$$

ここで $N(t)$ は t 年における密度 (trees m^{-2}) で t は1977年からの年数である ($R^2=0.990$, $p<0.001$)。

平均DBHと密度との関係式は次式の通りである

$$N = 537 \exp(-0.07mDBH) \quad \cdots(3),$$

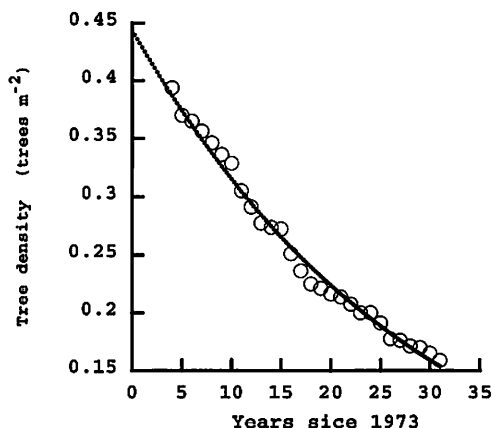


図4 密度 (個体数/ m^2) の経年変化

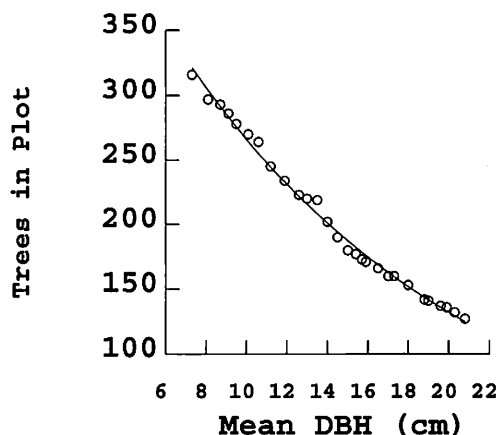


図5 平均DBHと密度の関係

ここで N は個体数， $mDBH$ は平均DBH (cm) である ($R^2=0.994$, $p<0.001$) (図5)。

DBHヒストグラムの経年変化

図6に1977年から1999年までのDBHヒストグラムの経年変化をしめした。1977年と1981年にDBHのヒストグラムは正規分布だったが (chi-square = 8.55, degrees of freedom = 7, $p>0.05$)，1982年，1985年，1989年は正規分布ではなかった。(1982年の場合，chi-square = 17.14, degrees of freedom = 7, $p<0.05$)。

成長や競争による小さい個体の枯死がヒストグラムを変動させる要因であろう。結果からDBHのヒストグラムは正規分布とそうでない分布との間で変動しながら成長していくことがわかる。

RGRの経年変化

DBHが太い方から20%の個体のDBHの経年変化

表2 アカマツ群落における密度, 胸高直径, 推定現存量の経年変化

年	実測値				群落あたりの推定量					
	密度	平均 DBH	枯死木数	枯死木 DBH	地上部現 存量	葉量	幹枝現存 量	地上部現存量の 増加量	地下部現存量の 増加量	現存量の増加量
	(800m ²) ⁻¹	cm	(800m ²) ⁻¹	cm	kg m ⁻²	kg m ⁻²	kg m ⁻²	kg m ⁻² y ⁻¹	kg m ⁻² y ⁻¹	kg m ⁻² y ⁻¹
1977	316	7.3	19	3.3	2.61	0.40	2.21	-	-	-
1978	297	8.1	4	4.5	3.01	0.41	2.60	0.52	0.19	0.71
1979	293	8.7	7	5.2	3.37	0.48	2.89	0.33	0.15	0.48
1980	286	9.1	8	4.8	3.58	0.50	3.08	0.25	0.11	0.36
1981	278	9.5	8	3.7	3.79	0.52	3.27	0.28	0.10	0.38
1982	270	10.1	6	3.0	4.12	0.54	3.58	0.41	0.14	0.55
1983	264	10.6	19	4.8	4.42	0.59	3.83	0.33	0.13	0.46
1984	245	11.2	11	6.3	4.53	0.58	3.95	0.40	0.15	0.55
1985	234	11.9	11	6.8	4.86	0.61	4.25	0.47	0.18	0.65
1986	223	12.6	3	4.5	5.16	0.67	4.49	0.45	0.17	0.62
1987	220	13.0	1	2.2	5.39	0.69	4.70	0.28	0.11	0.39
1988	219	13.5	17	8.9	5.78	0.71	5.07	0.38	0.14	0.52
1989	202	14.0	12	8.0	5.71	0.71	5.00	0.33	0.13	0.46
1990	190	14.5	9	10.3	5.72	0.71	5.01	0.31	0.12	0.43
1991	180	15.0	3	9.1	5.78	0.70	5.08	0.34	0.11	0.45
1992	177	15.4	4	12.0	5.97	0.73	5.24	0.24	0.09	0.33
1993	173	15.7	2	7.9	6.06	0.74	5.32	0.19	0.06	0.25
1994	171	15.9	5	11.5	6.13	0.73	5.40	0.15	0.04	0.19
1995	166	16.5	6	9.8	6.37	0.77	5.60	0.35	0.15	0.50
1996	160	17.0	0	-	6.50	0.76	5.74	0.34	0.12	0.46
1997	160	17.3	7	9.0	6.72	0.80	5.92	0.18	0.08	0.26
1998	153	18.0	11	11.2	6.92	0.80	6.12	0.46	0.17	0.63
1999	142	18.8	1	12.8	6.98	0.80	6.18	0.50	0.18	0.68
2000	141	19.0	4	10.4	7.07	0.81	6.26	0.12	0.05	0.17
2001	137	19.6	1	13.3	7.28	0.82	6.46	0.38	0.14	0.52
2002	136	19.9	4	9.8	7.43	0.85	6.58	0.17	0.07	0.24
2003	132	20.3	5	15.7	7.49	0.84	6.65	0.26	0.10	0.36
2004	127	20.8	-	-	7.54	0.84	6.70	0.30	0.11	0.41

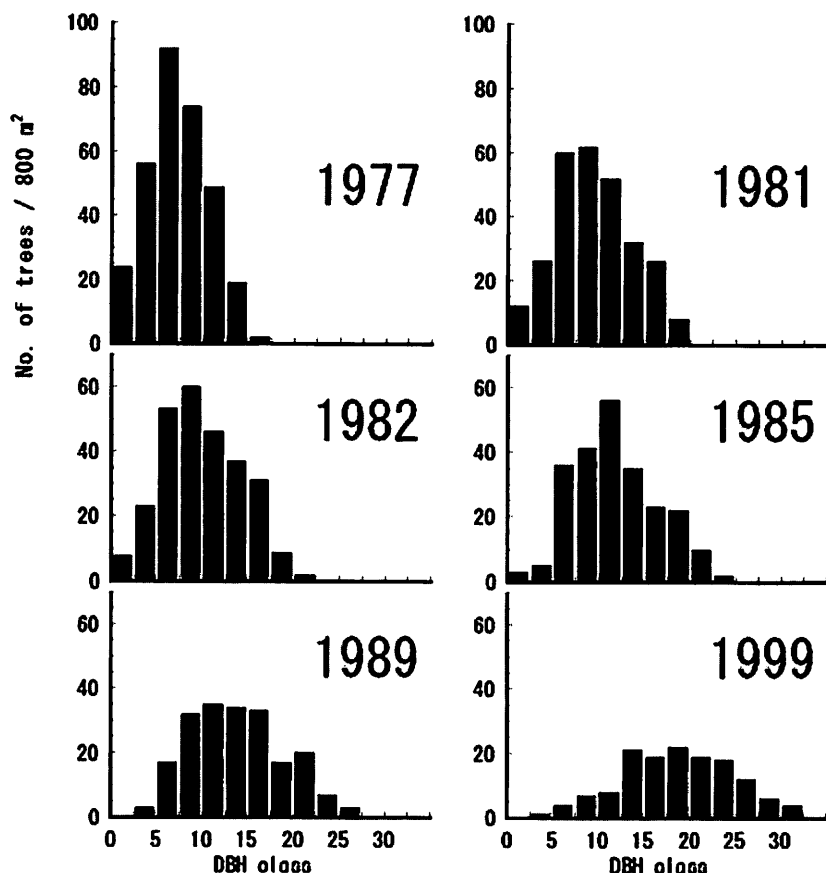


図6 1977年から1999年までのDBH度数分布の経年変化

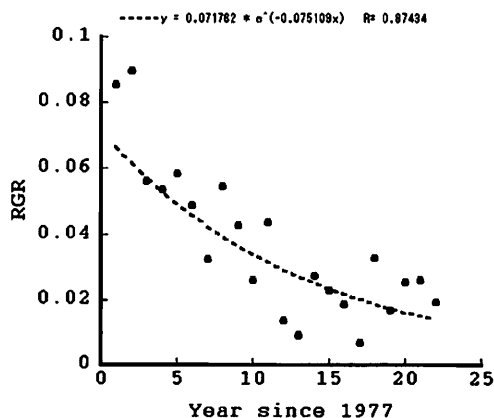


図7 1977年から1999年までの太い個体におけるRGRの経年変化

を図7に示した。1977年に0.078だったが、1999年に0.019に減少した。

平均RGRは次式で近似できた。

$$RGR(t) = 0.072 \exp(-0.075t) \quad \cdots(4),$$

ここで $RGR(t)$ は t 年における RGR で t は1977年からの年数である。RGRはこの間指数関数的に減少した。太い個体と細い個体の差は時間とともに拡大した。(4)式から予測されたRGRと観察されたRGRとの差 rgr と月別平均気温 (T : °C), 月別日射量 (E : MJ m⁻²), 月別降水量 (R : mm) との関係を多変量解析を用いて分析した。

次式の関係がわかった

$$rgr = 0.41T - 0.27E + 0.42P \quad \cdots(5),$$

重相関係数は0.76 ($p < 0.14$) だった (Coile 1936, Takahashi 1971)。

T は前年7月の平均気温であり、 E は当年8月の日射量であり、 P は当年4月から6月の3ヶ月間の降水量であり、それぞれ平均と標準偏差で正規化したものである。(5)式によれば、気温と降水量と正の相関があり日射量と負の相関があった。

ミズナラの稚樹の成長

1999年に400m²の調査地に165個体のミズナラ稚樹が生育していた。平均樹高は45cmだった。稚樹のほとんどが樹高45cm以下だったので、樹高のヒストグラムはし字形だった(図8)。21個体(樹高27cm以

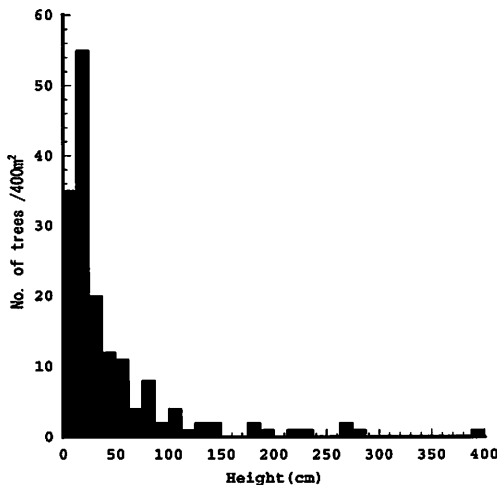


図8 1999年におけるミズナラ稚樹の樹高数分布

下)は1998年から1999年までの間に消滅した。しかし、16個体(平均樹高14cm)が1999年、あらたに記録された。このようにして、ミズナラ個体群は発生と消滅で維持されていた。

1998年から1999年までの稚樹の平均RGRは0.127y⁻¹だった。1998年と1999年のRGRは正の相関があった($r=0.336$, $p=0.004$)。このことからRGRは維持されてことを示している。

アカマツとミズナラの成長予測

アカマツのDBH成長は式(1)から予測できた。DBHから樹高を決定するために、Ando (1962), Hattaya et al. (1989) と林野庁 (1973) でデータを用いた式を導いた (Ogawa 1980)。

$$1/H = (0.98DBH^{1.28}) + 0.036 \dots (6),$$

この式を用いて著者らのDBHのデータから樹高を決定した。さらに樹高成長の式を導いた。

$$H(t) = 20.2 (1 + 0.407 \exp(-0.137t))^{-1} \dots (7),$$

ここで $H(t)$ は t 年における樹高(m)であり、 t は1977年からの年数である。

ミズナラの成長曲線は1998年から2002年までの測定に基づいて予測した。ロジスティック式の指数部は0.122(標準偏差0.039)であった。それゆえ次式で近

似できた

$$H(t) = 30 (1 + 20.7 \exp(-0.122t))^{-1} \dots (8),$$

ここで $H(t)$ は t 年における樹高(m)であり、 t は1998年を0とした年数である。

(7)式、(8)式に基づいたアカマツとミズナラの成長予

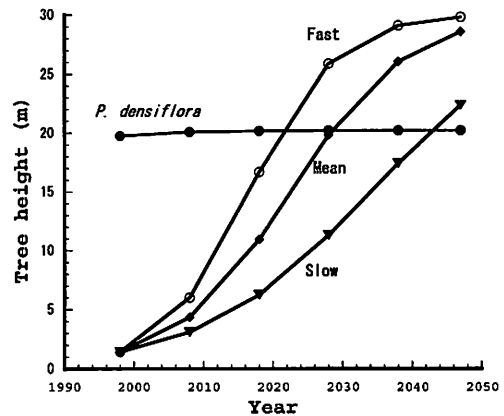


図9 アカマツとミズナラの樹高成長予測

測を図9に示した。1999年に樹高2mであったミズナラは、2029年(最も速い場合2022年, 最も遅い場合2043年)には樹高20mになると予測できた。この時点でミズナラはアカマツと同じ樹高になり、陽樹のアカマツは生育不可能となる。すなわちミズナラ群落へと遷移する。

樹冠木の現存量

Ando (1962) と Hong and Nakagoshi (1996) のデータを用いてDBHから地上部現存量を導く次式を得た。

$$w = 0.158D^{1.88} \dots (9),$$

ここで w は地上部現存量(kg), D はDBH(cm)である($R^2=0.968$, $p<0.001$)。

式(9)を用いて個体の地上部現存量を求め、すべての個体について合計し調査地の現存量を得た(表2)。1977年の地上部現存量は26.1t ha⁻¹で2004年には75.4t ha⁻¹だった。

調査地の現存量の増加曲線は次の式で近似できた

$$W(t) = 8.6 / (1 + 1.81 \exp(-0.095t)) \dots (10),$$

ここで $W(t)$ は地上部現存量(kg m⁻²)であり、 t は1977年からの年数である($R^2=0.984$, $p<0.001$) (図10)。

Osawa and Allen (1993) より葉とDBHの関係式は

$$wl = 0.0379D^{1.63} \dots (11),$$

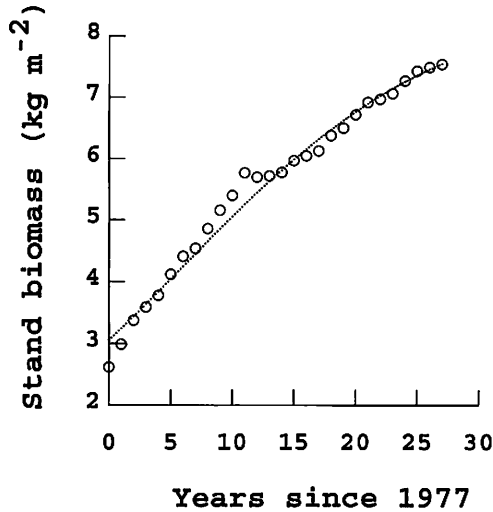


図10 現存量の経年変化

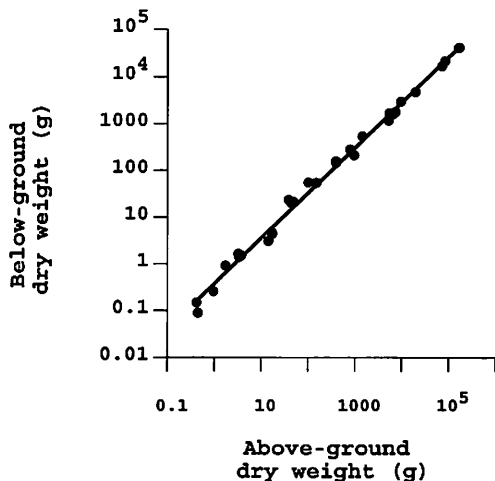


図11 地上部と地下部の現存量の関係

ここで w は葉量 (kg) であり D は DBH (cm) である。

①式より、調査地の葉量は1977年に800m²あたり320kgであり、2004年に800m²あたり672kgだった。

地上部と地下部の現存量の関係を図11に示した。この関係は次の式で近似できた

$$R = 0.38T^{0.97} \dots ②,$$

ここで T はアカマツの地上部現存量 (kg) であり、 R は地下部現存量 (kg) ($R^2=0.994$, $p<0.001$)。

⑨式と②式を用いて地下部現存量の増加量を算出した。

表3 枯死木の地上部現存量の累積値と比率

年	枯死木地上部現存量の 累積値 (kg m ²)	全地上部現存量に対す る比率 (%)
1977	0.04	1.4
1978	0.05	1.7
1979	0.08	2.4
1980	0.11	3.1
1981	0.13	3.4
1982	0.14	3.3
1983	0.21	4.7
1984	0.28	6.1
1985	0.36	7.4
1986	0.37	7.1
1987	0.37	6.8
1988	0.57	10.0
1989	0.69	12.2
1990	0.84	14.6
1991	0.87	15.1
1992	0.96	16.0
1993	0.98	16.1
1994	1.07	17.5
1995	1.16	18.2
1996	1.16	17.9
1997	1.25	18.6
1998	1.45	21.0
1999	1.48	21.2
2000	1.54	21.8
2001	1.57	21.5
2002	1.62	21.9
2003	1.80	24.0

1977年から2004年までの平均増加量は地上部で0.32kg m² y⁻¹地下部で0.12kg m² y⁻¹であった。

表3に枯死木の地上部累積重量を示した。2003年には、地上部現存量の24%に達した。しかし枯死木の分解を考慮していないのでこの数値は過大評価している。

下層木の現存量

樹冠木層は、ほとんどの個体がアカマツだった。下層木は様々な種類から構成されていた (表4)。樹高 (H , m) とミズナラ、ヤマウルシ、ミズキの地上部現存量 (Ws , kg) の関係を図12に示した。近似式は次の通りであった

$$Ws = 0.067H^{2.6} \dots ③,$$

ここで Ws は地上部現存量 (kg) であり、 H は樹高 (H , m) である ($R^2=0.956$, $p<0.001$)。

③式を使って、下層木の総現存量を推測した (表5)。表5に示されているとおり1999年に0.41kg m²だった下層部現存量は1999年0.60kg m²にまで増加した。

表4 1999年から2003年までの下層木層の種類組成

種	年				
	1999	2000	2001	2002	2003
平均樹高: cm (密度: サブプロット内の個体数)					
<i>Quercus mongolica</i> ssp. <i>crispula</i>	45 (164)	51 (163)	53 (164)	53 (172)	59 (167)
<i>Rhus trichocarpa</i>	237 (89)	257 (88)	266 (88)	275 (87)	278 (86)
<i>Prunus maximowiczii</i>	263 (34)	291 (32)	293 (32)	311 (31)	315 (29)
<i>Malus toringo</i>	227 (5)	226 (5)	226 (5)	298 (4)	294 (4)
<i>Cornus controversa</i>	344 (5)	365 (5)	359 (4)	382 (4)	431 (4)
<i>Prunus incisa</i>	160 (5)	181 (5)	220 (4)	229 (4)	241 (4)
<i>Euonymus sieboldianus</i>	160 (5)	164 (4)	170 (4)	152 (4)	141 (4)
<i>Acer rufinerve</i>	131 (4)	201 (4)	226 (4)	283 (4)	268 (4)
<i>Prunus grayana</i>	242 (3)	239 (3)	258 (3)	252 (3)	253 (3)
<i>Sorbus commixta</i>	250 (3)	290 (3)	294 (3)	295 (3)	309 (3)
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	150 (2)	202 (2)	240 (2)	286 (2)	284 (2)
<i>Acer</i> sp.	74 (2)	89 (2)	102 (2)	111 (2)	94 (2)
<i>Clethra barbinervis</i>	427 (2)	430 (2)	483 (2)	519 (2)	524 (2)
<i>Fraxinus sieboldiana</i>	116 (2)	162 (2)	218 (1)	228 (1)	225 (1)
<i>Acer ginnala</i> var. <i>aidzuense</i>	243 (1)	274 (1)	275 (1)	262 (1)	283 (1)
<i>Acer mono</i> f. <i>marmoratum</i>	60 (1)	56 (1)	63 (1)	65 (1)	0 (0)
<i>Aralia elata</i>	254 (1)	308 (1)	324 (1)	341 (1)	360 (1)
<i>Fraxinus lanuginosa</i> f. <i>serrata</i>	263 (1)	330 (1)	339 (1)	352 (1)	352 (1)
<i>Ilex macrospoda</i>	476 (1)	470 (1)	506 (1)	0 (0)	0 (0)
<i>Magnolia praecocissima</i>	83 (1)	96 (1)	83 (1)	70 (1)	58 (1)
<i>Prunus jamasakura</i>	142 (1)	142 (1)	209 (1)	210 (1)	236 (1)
<i>Toisusu urbaniana</i>	271 (1)	180 (1)	179 (1)	0 (0)	0 (0)
Total 22 species	(333)	(328)	(326)	(329)	(320)

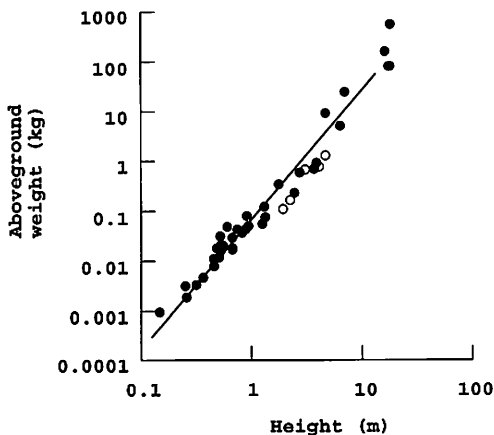


図12 下層木の樹高と質量の関係。●はミズナラ。○のそのほかの樹種。

アカマツ群落のリター

1978年から1982年までの落下物を表6に示した。この期間でリターの年平均増加量84.9g m²だった。ほとんどが葉のリターだった。平均年間リター747g m² y⁻¹, のうちアカマツの葉は470g m² (63%; 範囲53%

表5 樹冠木層と下層木層の現存量と比率

年	樹冠木層		下層木層	
	kg m ⁻²	(%)	kg m ⁻²	(%)
1999	6.98	(94.4)	0.41	(5.6)
2000	7.07	(93.6)	0.48	(6.4)
2001	7.28	(93.2)	0.53	(6.8)
2002	7.43	(92.6)	0.59	(7.4)
2003	7.49	(92.6)	0.60	(7.4)

—73%), 枝は134g m² (18%; 範囲9%—30%) だった。ほかの平均質量は次の通りだった: 樹皮 (39g m²; 5%), シラカンバの葉 (24g m²; 3%), pine cones (17g m²; 2%), カラマツの葉 (12g m²; 2%)。

表3から, 年間平均の枯死木の質量は69g m² (0.69t ha⁻¹) で, 年間平均のリターの質量は747g m² y⁻¹ (7.47t ha⁻¹ y⁻¹) であった。それゆえ, 合計で816g m² (8.16t ha⁻¹) が地上に供給されることになる。Olson (1963) は分解に関する指数関数を提案した。また Kawahara (1985) はその指数関数のアカマツの場合の係数は0.55y⁻¹になると報告した。これらを利用

表6 年間リター量 ($\text{g m}^{-2} \text{y}^{-1}$)

年	葉				枝	樹皮	花	球果	ほか	合計
	マツ	カンバ	カラマツ	ほか						
1978	400.0	15.8	14.7	11.8	97.9	28.1	7.1	16.3	31.1	623.3
1979	442.2	—	—	—	54.4	35.6	3.1	8.7	38.5	602.6
1980	509.0	—	4.9	14.1	85.2	29.1	4.8	10.7	44.4	702.7
1981	487.7	44.4	25.1	18.9	140.8	42.1	1.2	36.6	47.5	844.3
1982	511.7	10.8	4.1	12.8	291.7	58.7	0.7	14.8	57.6	962.8

すると、2003年に残存している量は 1929 g m^{-2} になった。もっと正確な量を確定するためには、当該実験地での係数を決める実験が必要になる。

IV 考察と結論

Hatiya et al. (1989) によれば、樹齢20年（平均 DBH5.2cm と3.4cm）のアカマツ地上部現存量は、 3.3 kg m^{-2} と 3.2 kg m^{-2} （それぞれ 33 t ha^{-1} , 32 t ha^{-1} ）。彼らの推測方法は、見本となる樹木を切ってその数値を元に推測してある。推測方法の違いにより著者らの値とわずかな違いがでると思われる。

Hatiya et al. (1989) は葉量を DBH5.2cm の調査区では 0.43 kg m^{-2} 、DBH3.4cm の調査区では 0.40 kg m^{-2} と報告している。これらは著者らの1977年の数値にほぼ等しい。

Saito et al. (1991) は DBH27.0cm のアカマツ林の年間リター量を $670 \text{ g m}^{-2} \text{y}^{-1}$ と報告した。また Tanabe et al. (2003) は DBH23.6cm 樹齢85年のアカマツ林の年間リター量を $531 \text{ g m}^{-2} \text{y}^{-1}$ と報告した。著者らの値の方が大きい。葉量の最大値は樹齢約20年ごろであるという (Hatiya et al. 1989) の報告で説明がつくと思われる。

アカマツ群落は異なった生活史を営むさまざまな種から成り立っている。それぞれの個体の群落内配置は、種子の分散、稚樹の成長、成長期の競争、台風などのような攪乱によって影響される。芽生えのステージでは、環境の物理的要素に大きく作用させられる。稚樹のステージでは、環境の物理的な影響は減少し、種内競争や種間競争に大きく作用させられる。群落が成熟していくと個体の分散はランダムになる (Stoll et al. 1989)。著者らの実験では、アカマツやミズナラは1981年と1999年にランダムになった (図2)。1981年以降の成長では小さい個体は近隣個体との競争に負けて消滅した。その相互作用の結果、個体の空間分布は変化する (He and Duncan 2000)。

図6に示されている DBH の度数分布の経年変化は、

小さい個体が消滅することを暗示している。密度は自己間引きにより減少した。1個体の樹冠木が消滅すれば、ギャップが生じ、日射が林床まで到達する。しかしながら、日射はミズナラの稚樹を利するだけでなく、林床に生育するササなどほかの個体の成長も促進する。それゆえ、ギャップはかならずしもミズナラの成長を促進しない。

多変量解析の結果、アカマツの RGR は前年7月の気温や、当年4月から6月までの降水量は正の相関があった。当年8月の日射は負の相関があった。後者の解釈は難しいが、強い日射は早魃の要素に結びつく影響かもしれない。

ミズナラの芽生えの空間分布は、まずカケスの貯食行動に決まる (Lookingbill and Zavala 2000)。(8)式を使えば、いつミズナラが発芽したのか予測がつく。式から計算すると1989年に発芽し樹高14cm のミズナラの芽生えが生育し始めたことになる。言い換えれば、1989年にアカマツは 800 m^2 、あたり253個体生育していた。このような高い密度では、林床にミズナラが生育するには十分な日射が到達しないことをさす。密度がそれより減少し、はじめてミズナラが生育可能な日射が確保できるようになったといえる。

著者らはアカマツが種子生産が可能なほどに成長しているが、下層木層にアカマツの稚樹を観察しなかった。それに対して多くのミズナラの稚樹が観察された。アカマツの林床で、ミズナラは成長可能であった。23年後から44年後の間にはミズナラはアカマツと同じ樹高になることが推測された (図9)。このとき、アカマツが優占している群落はミズナラが優占する群落へと置き換わることになる。優占種の変化はさまざまな発芽特性、成長特性、生存特性を持った種の持続した再生の結果である。

遷移は、構成種の個体群動態と大きな関わりがある。遷移段階にある優占種はだんだん減少し、次のステージの優占種が増加しはじめる。やがて、完全に優占する。今回の場合では式(2)に示されるような密度依存性

の樹冠木の消滅が起こる。一方では林床でミズナラが勢力を増す。その結果アカマツの密度が減少しミズナラが成長する。

いままでは生態系における植物の現存量生産は、日射、気温、降水量などの物理的ファクターによって定められると思われてきた。しかし、物理的ファクターだけで定めるのは難しい。とういのも、同じ物理的環境でも、樹冠木により物質やエネルギーフローが異なるので現存量生産決めるのが難しいからだ。それに加え、同じ樹冠木の元でも遷移段階により灌木や草本の現存量が蓄積していくということもある。

遷移の途上で、(2)式で記述したようにアカマツの密度は減少する。個体の消滅が一時的に光環境を良好にさせ林床のミズナラやほかの灌木の成長を加速する。結果として間隙はミズナラや他の種などアカマツ以外の種で再び占有される。そのとき改善された光環境はミズナラ以外の種の成長も加速させる。

式(9)と(10)を使用すれば、単位面積あたりの現存量増加を推測することができる。地上部現存量の総合計は、アカマツや下層木の現存量を合計すれば得られる。下層木は2003年には全体の7.4%を占めるまでになった。この比率は群落が成熟するに従って大きくなるだろう。著者らは純生産量を $0.37\text{kg m}^{-2}\text{y}^{-1}$ ($3.7\text{t ha}^{-1}\text{y}^{-1}$) と推測することができた。1977年から2004年までに固定できた二酸化炭素は 12.0kg m^{-2} ($4.4\text{t ha}^{-1}\text{y}^{-1}$) だった。この値は1年間に1haあたり2.07tの炭素と等価になる。Grace (2004) は温帯林と北方林の純生産(NPP)をそれぞれ $7.7\text{t C ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ と $1.9\text{t C ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ と報告した。著者らの値はいくぶん小さいが、多分著者らの調査地が冷温帯にあったからであろう。生態系の純生産(NEP)を決定するには、土壌中の微生物や根系の呼吸が必要である。

表3に示した調査期間中の枯死物の量は式(8)と(9)で計算した。枯死した樹木は森林の炭素収支で何かしらの役目を果たしている、というのは樹木中の二酸化炭素は微生物で分解されるまでその樹木に固定されているからだ。

同じ物理的環境でも遷移に準じて構成種がかわり現存量が変化する推測される。それゆえ、群落の現存量など量的予測をするには種組成の変化を予測する必要がある。

V 参考文献

- Ando T (1962) Growth analysis on the natural stands of Japanese red pine (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.). II. Analysis of stand density (In Japanese with English summary). Bull For For Prod Res Inst 147: 45-77.
- Bard GE (1952) Secondary succession on the Piedmont of New Jersey. Ecol Monogr 22: 195-215.
- Bazzaz FA (1968) Succession on abandoned fields in the Shawnee Hills, Southern Illinois. Ecology 49: 924-936.
- Bornkamm FH (1985) Vegetation changes in herbaceous communities. Handbook Veg Sci 3: 89-109.
- Clements FC (1916) Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst Washington Publication. 242. Washington, DC: Carnegie Institution of Washington.
- Clements FC (1928) Plant succession and indicators. Hafner Publishing Co. Inc., New York.
- Coile TS (1936) The effect of rainfall and temperature on the annual radial growth of pine in the southern United States. Ecol Monogr 6: 533-562.
- Cowles HC (1899) The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. Bot Gazette 27: 95-117, 167-202, 281-308, 361-391.
- Fujiwara M (1995) Succession of secondary pine forest after pine wilt disease in San-yo district, Western Japan. Nat Hist Res 3: 161-171.
- Grace J (2004) Understanding and managing the global carbon cycle. J Ecol 92: 189-202.
- Hatiya K, Takeuchi I, Tochiae K (1989) Productivity of high stands in *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. (In Japanese with English summary). Bull For For Prod Res Inst 354: 39-97.
- Hayashi I (1991) Secondary succession of herbaceous communities in Japan: a case study in Sugadaira, Central Japan. Bull Sugadaira Montane Res Center. 12: 1-12.
- He F, Duncan RP (2000) Density-dependant effects on tree survival in an old growth Douglas fir forest. J Ecol 88: 676-688.
- Hong SK, Nakagoshi N (1996) Biomass change of a human-influenced pine forest and forest management in agricultural landscape system. Korean J Ecol 70: 1153-1166.
- Japan Forestry Agency (1973) Manual of stand-density

- control diagram for *Pinus densiflora*: central district (In Japanese). Japan Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries, Tokyo, Japan.
- Karizumi, N (1974) The mechanism and function of tree root in the process of forest production I. method of investigation and estimation of the root biomass. Bull Gov For Exp Stn 259 : 1-99.
- Kawada K, Vovk AG, Filatova OV, Araki M, Nakamura T, Hayashi I (2005) Floristic composition and plant biomass production of steppe communities in the vicinity of Kharkiv, Ukraine. Grassland Science 51 : 205-213.
- Kawahara T (1985) Carbon cycling in forest ecosystems. Bull For For Prod Res Inst 334 : 21-52.
- Kenkel NC (1988) Pattern of selfthinning in jack pine : testing the random mortality hypothesis. Ecology 69 : 1017-1024.
- Kenkel NC, Hendrie ML, Bella IE (1997) A long-term study of *Pinus banksiana* population dynamics. J Veg Sci 8 : 241-254.
- Lookingbill TR, Zavala MA (2000) Spatial pattern of *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* recruitment in *Pinus halepensis* dominated woodlands. J Veg Sci 11 : 607-612.
- Mosandl R, Kleinert A (1998) Development of oaks (*Quercus petraea*) emerged from bird-dispersed seeds under old-growth pine (*Pinus silvestris*) stands. For Ecol Manag 106 : 35-44.
- Nakamura H (1984) What makes an oak forest (In Japanese). Anima 10 : 22-27.
- Nakagoshi N, Nehira K (1982) Regeneration of vegetation in the burned pine forest in southern Hiroshima Prefecture, Japan III. The control forest (In Japanese with English summary). Bull Biol Soc Hiroshima Univ 48 : 7-16.
- Numata M, Yamai H (1955) The development process of weed communities: Experimental studies on early stages of a secondary succession I. Jpn J Ecol 4 : 166-171.
- Ogawa F (1980) Structure and function of population (In Japanese). Asakurashoten. Japan.
- Olson JS (1963) Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology 14 : 322-331.
- Oosting HJ (1942) An ecological analysis of the plant communities of Piedmont, North Carolina. Amer Midl Natur 28 : 1-126.
- Osawa A, Allen RB (1993) Allometric theory explains self-thinning relationships of mountain beech and red pine. Ecology 74 : 1020-1032.
- Peet RK, Christensen NL (1980) Succession : a population process Vegetatio 43 : 131-140.
- Saito H, Jyohke T, Takeoka M (1991) Biomass, dead matter and litter fall in a 75-year-old Japanese red pine forest (In Japanese). Bull Kyoto Pref Univ For 35 : 41-47.
- Schmidt W, Brubach M (1993) Plant distribution patterns during early succession on an artificial protosoil. J Veg Sci 4 : 247-254.
- Shugart HH (1984) A theory of forest dynamics. The ecological implication of forest succession models. 278pp. Sprig-Verlag, New York.
- Smith CC (1939) Biotic and physiographic succession of abandoned eroded farmland. Ecol Monogr 10 : 422-481.
- Stoll P, Weiner J, Schmid B (1994) Growth variation in a naturally established population of *Pinus sylvestris*. Ecology 75 : 660-670.
- Suyama Y, Nakamura T (1988) The population dynamics of *Pinus densiflora* seedlings in artificial stands. J Jpn For Soc 70 : 510-517.
- Tagawa H (1964) A study of the volcanic vegetation in Sakurajima, South-west Japan I. Dynamic of vegetation. Mem Fac Sci Kyushu Univ Series E (Biol) 3 : 65-288.
- Takahashi H (1971) Studies on the growth of annual ring of Sugi (*Cryptomeria japonica*) stands (IV). Correlation between the annual ring growth in terms of diameter of some trees and the meteorological factor. J Jpn For Soc 53 : 315-318.
- Tanabe H, Nakano T, Miura M, Abe Y, Mariko S (2003) Biomass and net primary production of a *Pinus densiflora* forest established on a lava flow of Mt. Fuji in central Japan. J For Res 8 : 247-252.
- Toyohara G, Fujiwara M (1998) Succession of secondary forest affected by pine wilt disease in western Japan followed on vegetation maps. Appl Veg Sci 1 : 259-266.

Tsuyuzaki S (1989) Analysis of revegetation dynamics on the volcano Usu, Northern Japan, deforested by 1977–1978 eruption. *Amer J Bot* 76 : 1468–1477
Whittaker RJ, Bush MB, Richards K (1989) Plant

recolonization and vegetation succession on the Krakatau Islands, Indonesia. *Ecol Monogr* 59 : 59–123.