

綾照葉樹林の個体群構造と更新*1

永松 大*2 · 小南 陽亮*2 · 佐藤 保*2 · 齊藤 哲*2

宮崎県綾町にある成熟した照葉樹林（綾照葉樹林）内の4 ha 固定試験地において1997-1998年に毎木調査と稚樹・実生調査を行い、林分の種組成・密度について過去の報告と比較した。主要構成樹種のサイズ分布型を整理し、更新に関して考察した。綾照葉樹林は22種の林冠構成種と28種の亜高木種で構成されており主な優占種はイスノキ、タブノキ、アカガシ、ウラジロガシであった。林分は1993年の13号台風によりダメージを受けたが、木本種構成と主要樹種の優占順位は台風以前と変化がなかった。主要構成樹種のサイズ分布型は3タイプにまとめられた。イスノキ、ホソバタブ等ではサイズに沿って個体密度が一貫して減少するパターン（A型）を示し安定した更新が見込まれた。3種のカシ等では稚樹期に密度が著しく低下するパターン（B型）を示し林冠下での更新の困難さが示唆された。不連続な分布型（C型）を示したイヌマキ等では更新の確率は低いと考えられた。

The population structure and regeneration of canopy and subcanopy species were studied in a 4 ha plot in an evergreen broad-leaved forest in the Aya Research Site (ARS) in southwestern Japan. The plot contained 22 canopy and 28 subcanopy species and *Distylium racemosum*, *Persea thunbergii*, *Quercus salicina*, *Q. acuta* were dominated. Although a strong typhoon caused severe damage to parts of the ARS on 1993, species composition and their dominance were not changed by the typhoon. Dominant canopy and subcanopy species were divided into three groups (A, B, C) based on size distribution patterns. Group A (typical species: *Distylium racemosum*, *Persea japonica*) showed an straight-line decrease along sizeclasses and are expected successful regeneration. Group B (typical species: *Quercus salicina*, *Q. acuta*, *Q. gilva*) showed an inverse J-shaped size distribution. Group B species appear to require gaps for regeneration. Group C (typical species: *Podocarpus macrophyllus*) had discontinuous size distributions. It seems that regeneration of group C species is difficult in a present situation.

I. はじめに

西南日本の山地帯以下の代表的な自然植生である常緑広葉樹林（照葉樹林）は古くから耕作地や薪炭林、植林地として人為の強い影響を受けてきたため、今日では原生状態で大規模に残っている場所はなく小面積のものが点在しているだけである（山中，1979；藤原，1997）。そのため、成熟した照葉樹林に関する研究例は少なく、照葉樹林の構造、動態についての知見は十分でない。一方、森林の構造や動態の研究には長期にわたる大面積の継続調査が必要であることが指摘されてもいる（中静・山本，1987）。

宮崎県綾町の綾北川流域には、伐採記録がなく原生状態がよく保たれた照葉樹林が300ha以上にわたって連続して残っている（綾照葉樹林）。成熟した照葉樹林の更新に関する知見を得ることを目的に、綾照葉樹林の核心部に大規模な長期固定試験地が設けられ、1989年から長期的な観測が行われている（Sato *et al.*, 1999）。本研究ではこの固定試験地で得られたデータから、綾照葉樹林を構成する主要樹種の個体群構造を明らかにすることを目的とした。本試験地初期の林分構造については田内・山本

（1991）によってすでにその概要が報告されている。しかし、1993年13号台風により林分が攪乱を受けたこと、上記報告後に試験地設計の改良とデータ精度の向上が行われたことを受け、本研究では、（1）台風攪乱後の綾照葉樹林の姿を明らかにし、あわせて（2）主要構成樹種の実生から成木までを通じた個体群構造（サイズ分布型）についてタイプ分けをすることを目的とした。綾照葉樹林の概要について先に報告している田内・山本（1991）およびSato *et al.*（1999）との比較を行い、今回明らかになった新たな知見について整理した。

II. 調査地と方法

調査は宮崎県綾町の成熟した常緑広葉樹林（宮崎森林管理署竹野国有林93林班）内に設置した4.0ha（200m×200m）の固定試験地（北緯32°04′，東経131°09′）で行った。試験地は標高380m～520mの北向き斜面で、年平均気温は14.2℃，暖かさの指数は111，年降水量は3070mmである（Sato *et al.*, 1999）。植生はウラジロガシ-イスノキ群集とイチイガシ-ルリミノキ群集の

*1 Nagamatsu, D., Kominami, Y., Sato, T. and Saito, S. : Population structure of dominant tree species in Aya evergreen broad-leaved forest

*2 森林総合研究所九州支所 Kyushu Res. Center, For. and Forest Prod. Res. Inst., Kumamoto 860-0862

表-1. 構成樹種の密度および胸高断面積と最大幹直径 (胸高直径 5 cm 以上)

Table-1. List of the 50 woody species that occurred in the study area

種名	Species 学名	Abbrevi- on 略名	Indiv. density 個体密度 (no. ha ⁻¹)	Stem density 幹密度 (no. ha ⁻¹)	Basal area 胸高断面積 (m ² ha ⁻¹)	Maximum dbh. 最大幹 (cm)
林冠構成種 Canopy species						
イスノキ	<i>Distylium racemosum</i> Sieb.et Zucc.	<i>Dr</i>	372.5	380.8	12.1	115.5
ホソバタブ	<i>Persea japonica</i> (Sieb.et Zucc.)Kosterm.	<i>Pj</i>	73.3	88.5	2.5	57.5
ウラジロガシ	<i>Quercus salicina</i> Bl.	<i>Qs</i>	31.0	34.0	5.5	135.1
タブノキ	<i>Persea thunbergii</i> (Sieb.et Zucc.)Kosterm.	<i>Pt</i>	29.5	30.8	8.1	114.3
アカガシ	<i>Quercus acuta</i> Thunb.	<i>Qa</i>	20.3	20.5	6.8	122.5
スタジイ	<i>Castanopsis cuspidata</i> (Thunb.)Shottky var. <i>sieboldii</i> (Makino)Nakai	<i>Cc</i>	18.3	22.3	2.6	125.5
マテバシイ	<i>Pasania edulis</i> Makino	<i>Pe</i>	11.8	26.0	0.7	52.0
イチイガシ	<i>Quercus gilva</i> Bl.	<i>Qg</i>	9.5	9.5	1.9	106.8
ユズリハ	<i>Daphniphyllum macropodum</i> Miq.	<i>Dm</i>	4.0	4.0	0.3	46.9
イヌマキ	<i>Podocarpus macrophyllus</i> (Thunb.) Lamb.	<i>Pm</i>	3.5	3.5	0.3	69.7
*ミズキ	<i>Cornus controversa</i> Hemsl.		1.8	1.8	0.2	51.5
*イヌシデ	<i>Carpinus tschonoskii</i> Maxim.		1.5	1.5	0.4	96.0
モチノキ	<i>Ilex integra</i> Thunb.		1.5	1.5	0.2	66.7
*リュウキュウマメガキ	<i>Diospyros japonica</i> Sieb.et Zucc.		1.5	1.5	0.2	46.6
*イイギリ	<i>Idesia polycarpa</i> Maxim.		0.8	0.8	0.2	75.7
*クマノミズキ	<i>Cornus brachypoda</i> C.A.Mey.		0.8	0.8	0.1	34.1
*ヤマザクラ	<i>Prunus jamasakura</i> Sieb.ex Koidz.		0.3	0.3	0.1	53.1
*ムクロジ	<i>Sapindus mukorossi</i> Gaertn.		0.3	0.3	0.0	50.3
クスノキ	<i>Cinnamomum camphora</i> (L.)Siebold		0.3	0.3	0.0	49.6
*カラスザンショウ	<i>Zanthoxylum ailanthoides</i> Sieb.et Zucc.		0.3	0.3	0.0	40.5
*テツカエデ	<i>Acer nipponicum</i> Hara		0.3	0.3	0.0	39.1
ツクバネガシ	<i>Quercus sessilifolia</i> Bl.		0.3	0.3	0.0	8.5
亜高木種 Subcanopy species						
サカキ	<i>Cleyera japonica</i> Thunb. pro p., emend. Sieb. et Zucc.	<i>Cyj</i>	250.0	260.0	3.1	42.6
ヤブツバキ	<i>Camellia japonica</i> L.	<i>Cmj</i>	86.3	86.5	1.5	46.3
ヤブニッケイ	<i>Cinnamomum japonicum</i> Siebold ex Nakai	<i>Cij</i>	48.0	49.8	0.5	35.3
ヒサカキ	<i>Eurya japonica</i> Thunb.	<i>Ej</i>	37.5	37.8	0.1	18.0
バリバリノキ	<i>Actinodaphne longifolia</i> (Blume) Nakai	<i>Alg</i>	27.8	28.0	0.8	46.6
イヌガシ	<i>Neolitsea aciculata</i> (Blume) Koidz.	<i>Na</i>	20.8	21.0	0.4	37.0
トキワガキ	<i>Diospyros morrisiana</i> Hance	<i>Dm</i>	6.0	6.3	0.2	26.8
ヤマビワ	<i>Meliosma rigida</i> Sieb. et Zucc.	<i>Mr</i>	5.3	6.0	0.1	26.4
カゴノキ	<i>Actinodaphne lancifolia</i> (Sieb. et Zucc.) Meisn.	<i>Alc</i>	4.0	4.0	0.2	45.0
モッコク	<i>Ternstroemia gymnanthera</i> (Wight et Am.) Beddome	<i>Tg</i>	3.8	3.8	0.1	42.8
クロバイ	<i>Symplocos prunifolia</i> Sieb. et Zucc.		2.8	2.8	0.0	16.1
ヒメユズリハ	<i>Daphniphyllum teijsmanni</i> Zoll.		2.5	2.5	0.0	20.8
*ハマクサギ	<i>Premna japonica</i> Miq.		2.0	2.0	0.0	19.2
シキミ	<i>Illicium religiosum</i> Sieb.et Zucc.		2.0	2.0	0.0	12.6
*イヌビワ	<i>Ficus erecta</i> Thunb.		2.0	2.3	0.0	12.5
シロダモ	<i>Neolitsea sericea</i> (Blume) Koidz.		1.5	1.8	0.0	14.1
アデク	<i>Syzygium buxifolium</i> Hooker et Arnott		0.8	0.8	0.0	8.8
ナタオレノキ	<i>Osmanthus insularis</i> Koidz.		0.5	0.5	0.0	12.8
*ホソバイヌビワ	<i>Ficus erecta</i> Thunb. var. <i>sieboldii</i> (Miq.) King		0.5	0.5	0.0	8.4
ミズバイ	<i>Symplocos glauca</i> (Thunb.) Koidz.		0.5	0.5	0.0	8.0
カンザブロウノキ	<i>Symplocos theophrastaefolia</i> Sieb. et Zucc.		0.5	0.5	0.0	6.8
オガタマノキ	<i>Michelia compressa</i> (Maxim.) Sarg.		0.5	0.5	0.0	17.7
ツゲモチ	<i>Ilex goshiensis</i> Hayata		0.3	0.3	0.0	18.1
カクレミノ	<i>Dendropanax trifidus</i> (Thunb.) Makino		0.3	0.3	0.0	12.4
サンゴジュ	<i>Viburnum awabuki</i> K. Koch		0.3	0.3	0.0	7.3
シロバイ	<i>Symplocos lancifolia</i> Sieb. et Zucc.		0.3	0.3	0.0	5.3
*ヒメシヤラ	<i>Stewartia monadulpha</i> Sieb. et Zucc.		0.3	0.3	0.0	22.0
クロガネモチ	<i>Ilex rotunda</i> Thunb.		0.3	0.3	0.0	9.3
全体計 Grand total			1089.5	1150.0	49.4	

*落葉広葉樹 Deciduous broad-leaved species, †針葉樹 Coniferous species

胸高直径5cm未満の種: クロキ, タイミンタチバナ, ニガキ, アカメガシワ, ヤマモモ, クサギ, コバンモチ, ヌルデ, ハマセンダン, ヤマグラ, シイモチ, シャシヤンポ, ハイノキ, ミサオノキ

両方の特徴を併せ持っており、九州の内陸低山帯と山地帯の照葉樹林の接点に位置する。

調査では最大到達樹高 2 m 以下の低木を除く全木本樹種を対象とした。胸高 (1.3m) 直径 5 cm 以上の個体について 4 ha 固定試験地の全域で1997年11月に毎木調査を行った。調査時に各個体の林冠への到達の有無を観察し、調査樹種を林冠構成種とそれ以外 (亜高木種) に区分した。胸高直径 5 cm 未満の個体については 4 ha 固定試験地内に等間隔 (10m)・格子状に配置した400個の方形区 (樹高 2 m 以上の個体については 4 m × 4 m 方形区、

樹高 2 m 未満の個体についてはその内部の 2 m × 2 m 方形区) で1998年11月に個体数を記録した。なお樹高0.3m 未満の個体については上記 2 m × 2 m 方形区400個のうち試験地中央部1.2haの範囲の143方形区のみを対象とした。当年生実生は数の変動が大きいため1998年に発生した実生はカウントせず、1年以上生存している個体 (1997年以前に発生) の数を記録した。

表-2. 主要樹種の立木密度および胸高断面積の6年間の変化
Table-2. Temporal changes of stem density and basal area in dominant species during 6 years. Abbreviations are shown in Table-1.

種名	Species (略名)	Stem density in 1991 幹密度 (no.ha ⁻¹)	Basal area in 1991 胸高断面積 (m ² ha ⁻¹)	Ratio of stem density between 1991 and 1997* 幹密度比 (%)	Ratio of BA between 1991 and 1997* 胸高断面積比 (%)
林冠構成種 Canopy species					
イスノキ	<i>Dr</i>	377.0	11.6	101	105
ホソバタブ	<i>Pj</i>	91.8	2.8	96	90
ウラジロガシ	<i>Qs</i>	38.0	6.6	89	84
タブノキ	<i>Pt</i>	35.5	9.1	87	89
アカガシ	<i>Qa</i>	25.3	8.7	81	78
スタジイ	<i>Cc</i>	18.3	2.7	122	95
マテバシイ	<i>Pe</i>	36.0	1.1	72	67
イチイガシ	<i>Qg</i>	9.5	1.9	100	101
ユズリハ	<i>Dm</i>	6.0	0.5	67	62
イヌマキ	<i>Pm</i>	3.3	0.3	108	105
亜高木種 Subcanopy species					
サカキ	<i>Cyj</i>	264.0	3.2	98	97
ヤブツバキ	<i>Cmj</i>	89.3	1.5	97	98
ヤブニッケイ	<i>Cij</i>	34.8	0.5	143	101
ヒサカキ	<i>Ej</i>	32.3	0.1	117	127
バリバリノキ	<i>Alg</i>	31.3	0.8	90	94
イヌガシ	<i>Na</i>	24.3	0.5	87	85
全体計 Grand total		1167.0	54.3	99	91

* 幹密度比と胸高断面積比は1991年の値を100としたときの1997年の比

*value in 1997/value in 1991 x 100

データは Sato *et al.* (1999) を使用 Value in 1991 is derived from Sato *et al.* (1999)

Ⅲ. 結果

1. 種組成

毎木調査の結果、胸高直径 5 cm 以上の構成種は50種、個体密度は1090本・ha⁻¹、胸高断面積は49.4m²・ha⁻¹であった(表-1)。林冠構成樹種は22種、林冠に達する個体がほとんどなかった亜高木種は28種であった。この他に胸高直径 5 cm 未満の稚樹・実生調査でのみ記録された種が14種あった(表-1参照)。個体密度・胸高断面積ともにイスノキが最も高い割合を占め、胸高断面積ではタブノキ、アカガシ、ウラジロガシがこれに続いた。これらの樹種では個体の最大直径が100cm以上に達していた。個体密度では亜高木種であるサカキ、ヤブツバキが第2, 3位となった。亜高木種では個体の最大直径が50cmを越える種はなかった。マテバシイを除く全ての種では単幹(胸高直径 5 cm を越える萌芽幹を持たない)個体が大多数であったが、マテバシイでは1個体あたり平均2.2本の幹数があった。生活型別にみると、林冠構成種のうち常緑広葉樹が12種、落葉広葉樹が9種、針葉樹が1種であった。落葉広葉樹種の優占度はいずれも低く、個体密度、胸高断面積ともに上位10種に入るものはなかった。

主要構成樹種の立木密度(幹密度)と胸高断面積の変化について1991年の値(Sato *et al.*, 1999)と比較した(表-2)。林分全体では、幹密度は1991年の値とはほぼ同じであったが、胸高断面積は1割近く減少した。樹種別にはアカガシ、マテバシイ、ユズリハで幹密度・胸高断面積ともに減少が目立った。スタジイ、ヤブニッケイでは幹密度の増加が著しかったものの胸高断面積はほとんど増加しなかった。

2. 個体群構造

林冠構成種、亜高木種それぞれ上位10種についてサイズ別に個体を樹高0.3m未満、樹高0.3-2 m、樹高2 m以上胸高直径 5 cm未満、胸高直径 5-20cm、胸高直径20-50cm、胸高直径 50cm以上の6サイズクラスに区分し、サイズ分布型についてタイプ分けを試みた。各種のサイズ分布型は、サイズが大きくなるにつれ一貫して密度が低下するもの(A型)、樹高2 m未満のクラスに比べて樹高2 m以上のクラスの個体密度が著しく低いもの(B型)、個体のないサイズクラスが存在し不連続な分布型を示すもの(C型)にまとめることができた(図-1, 表-3)。A型には林冠構成種であるイスノキ、ホソバタブ、スタジイが含まれた。また主要10亜高木種のうちサカキ、ヤブツバキ、ヤブニッケイなど8種がA型に区分できた。B型には林冠を構成する3種の主要なカシ類(ウラジロガシ、アカガシ、イチイガシ)とタブノキ、マテバシイ、ユズリハが属した。亜高木種ではトキワガキがB型の傾向を持っていた。C型には個体密度の低い種が属し、林冠構成種ではイヌマキと9種の落葉広葉樹全てがこれに含まれた。亜高木種のカゴノキもC型に分類された。

Ⅳ. 考察

綾照葉樹林は1993年の13号台風によりダメージを受け、林冠木の根返り、幹折れによって多数の新たな林冠ギャップが形成された(Sato *et al.*, 1999)。主要林冠構成種の中で、1991年から1997年にかけて幹密度および胸高断面積が減少した種が目立ったのはこの台風攪乱による影響が大きいと考えられる。しかし綾照葉樹林の木本種構成・主要樹種の優占順位に台風以前(田内・山本, 1991; Sato *et al.*, 1999)から目立った変化は見られなかった。

サイズ分布型はその種の生活史特性をある程度反映したものと考えられる。実生から成木までの各サイズに安定した個体密度を持っているA型の種、イスノキ、ホソバタブ、スタジイと8種の亜高木は耐陰性が強く、生存・成長に関して林冠ギャップへの依存度が比較的低い可能性がある。特に亜高木種は最大直径が50cm未満で一生涯を通じて林冠に到達しないにもかかわらず、サイズ分布型からは安定した更新が見込まれる点は光獲得競争と生活史戦略の点から非常に興味深い。B型に属する3種のカシとタブノキ、マテバシイ、ユズリハは稚樹期の顕著な密度低下が特徴であった。これらの種群では稚樹期の生存・成長率が低いことが考えられ、光環境の改善が更新のカギを握っている可能性が考えられる。閉鎖した常緑広葉樹林内でカシ類がほとんど成長できないとする報告(田内, 1990)はこれを裏付けるものである。これらの種群の更新には大きな林冠ギャップが必要との指摘もされている(Tanouchi and Yamamoto, 1995)。不連続な分布型を示すC型の種の更新はB型の種よりもさらに不安定で確率の低いものであることが考えられる。このような種群ではまれにしか起こらない大規模な攪乱が更新に重要な役割を果たしている可能性がある(Tanouchi and Yamamoto, 1995)。

これまで、西南日本の成熟した照葉樹林ではカシ類の稚樹密度が非常に低く、現状のままではカシ類の更新は期待しにくいことが報告されてきた(Yamamoto, 1992)。今回、綾照葉樹林の主

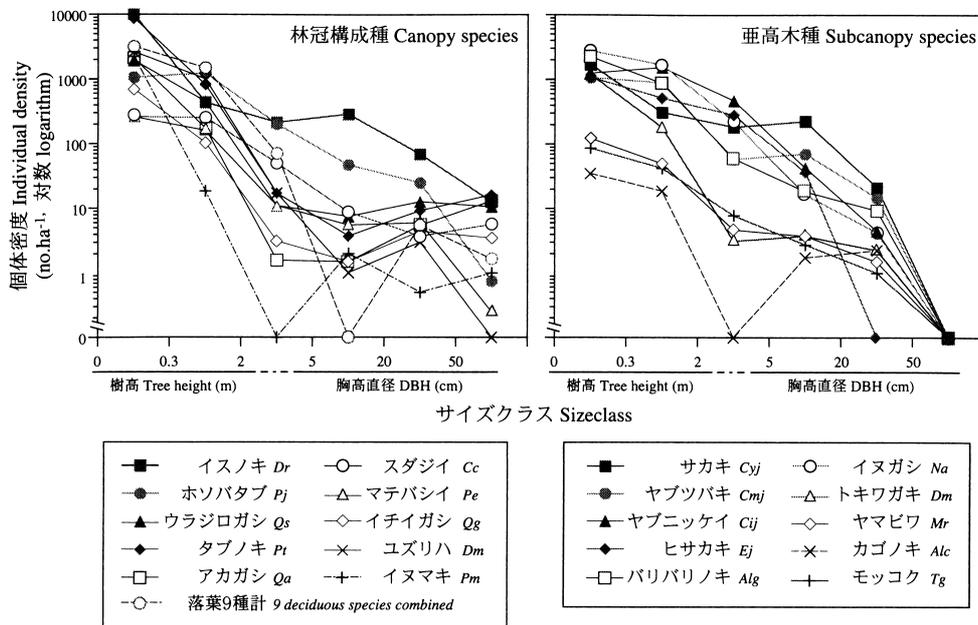


図-1. 主要林冠構成種, 亜高木種のサイズ構造
Figure - 1. Size distributions of dominant species. The abbreviation in the figure is the species name, shown in Table 1.

Type 分布型 タイプ	Species 種名
	イスノキ <i>Dr</i> サカキ <i>Cyj</i> ヒサカキ <i>Ej</i> ヤマビワ <i>Mr</i> ホソバタブ <i>Pj</i> ヤブツバキ <i>Cmj</i> バリバリノキ <i>Alg</i> モッコク <i>Tg</i> スダジイ <i>Cc</i> ヤブニッケイ <i>Cij</i> イヌガシ <i>Na</i>
	ウラジロガシ <i>Qs</i> アカガシ <i>Qa</i> トキワガキ <i>Dm</i> タブノキ <i>Pt</i> ユズリハ <i>Dm</i> イチイガシ <i>Qg</i> マテバシイ <i>Pe</i>
	イヌマキ <i>Pm</i> 落葉9種計 9 deciduous species combined カゴノキ <i>Alc</i>

表-3. 主要樹種のサイズ分布型
Table - 3. Size distribution types in dominant species. Abbreviations are shown in Table - 1.

要樹種について実生から成木までを通じたサイズ分布型をタイプ分けすることにより, 3種のカシでは稚樹期に個体密度の減少が起こっている可能性が高いこと, タブノキ, マテバシイ, ユズリハもまた3種のカシと同様のサイズ分布型を持っていることが新たに明らかになった。

引用文献

藤原道郎 (1997) 失われゆく森 (照葉樹林の生態学. 沼田真ら). 145pp, 千葉県立中央博物館, 千葉. 53-59.

中静 透・山本進一 (1987) 日生態会誌 37: 19-30.
 Sato, T. *et al.* (1999) Bull. Kitakyushu Mus. Nat. Hist., 18: 157-180.
 田内裕之 (1990) 日林誌 72: 435-440.
 田内裕之・山本進一 (1991) 日林論 102: 409-410.
 Tanouchi, H. and Yamamoto, S. (1995) Vegetatio 117: 51-60.
 Yamamoto, S. (1992) Bot. Mag. Tokyo 105: 29-45.
 山中二男 (1979) 日本の森林植生. 223pp, 築地書館, 東京.
 (2001年11月25日 受理)