

都市林における先駆性高木種の分布と動態

2011.3

島田和則

目次

第Ⅰ章. 序論	1
第Ⅱ章. 都市域の二次林と先駆性高木種について	3
Ⅱ-1. 都市域の二次林について	3
Ⅱ-1-1. 都市林の実態および問題	3
Ⅱ-1-1-1. 都市化による分断・孤立化	3
Ⅱ-1-1-2. 偏向遷移	4
Ⅱ-1-2. 都市域のコナラ二次林	5
Ⅱ-1-3. 放置によりできる二次林	6
Ⅱ-2. 先駆性高木種の二次林	6
Ⅱ-2-1. 先駆性高木種とは	6
Ⅱ-2-2. 先駆性高木種の群落	8
Ⅱ-2-3. 先駆性高木種と攪乱	9
Ⅱ-2-4. 都市域の先駆性高木種が優占する二次林	9
第Ⅲ章. 自然林における先駆性高木種の空間分布と種特性	11
Ⅲ-1. 本章の背景と目的	11
Ⅲ-2. 調査地	11
Ⅲ-3. 方法	12
Ⅲ-3-1. 地形区分	12
Ⅲ-3-2. トランセクト調査	13
Ⅲ-3-3. スタンド調査	13
Ⅲ-4. 結果	14
Ⅲ-4-1. 先駆性高木種の分布パターン	14
Ⅲ-4-2. 先駆性高木種のパッチ内での出現パターン	18
Ⅲ-4-3. 樹形からみた種特性	18
Ⅲ-5. 考察	19
Ⅲ-5-1. 地形型ごとの地表の安定性	20
Ⅲ-5-2. 地表攪乱と先駆性高木種の分布	20
Ⅲ-5-3. まとめ	22

第IV章. 二次林の再生過程における先駆性高木種の地形に対応した動態	23
IV-1. 本章の背景と目的.....	23
IV-2. 調査地.....	23
IV-3. 方法.....	24
IV-3-1. 毎木調査.....	24
IV-3-2. 地形区分.....	25
IV-3-3. 生活型区分.....	26
IV-3-4. 斜面に沿った優占型の経年変化の解析.....	26
IV-3-5. 地形区分ごとの生活型組成の変化と木本の消長.....	26
IV-3-6. 常緑高木種と先駆性高木種の地形区分ごと成長比較.....	27
IV-4. 結果.....	27
IV-4-1. 斜面に沿った優占型の経年変化.....	27
IV-4-2. 微地形区分ごとの生活型組成およびサイズ分布の変化.....	29
IV-4-3. 微地形区分ごとの木本の消長.....	30
IV-4-4. 常緑高木種と先駆性高木種の地形区分ごと成長比較.....	33
IV-5. 考察.....	34
IV-5-1. 生活型組成, サイズ分布及び動態の, 地形に対応したパターンの整理.....	34
IV-5-2. 各ゾーンごとの動態及び二次林の形成過程.....	35
IV-5-2-1. 低木ゾーン.....	35
IV-5-2-2. 先駆性高木ゾーン.....	35
IV-5-2-3. 常緑高木ゾーン.....	36
IV-5-3. まとめ.....	37
第V章. 都市林における先駆性高木種の動態 – 特に自然林と都市林で異なった挙動を示すイイ ギリを手がかりに –	38
V-1. 本章の背景と目的.....	38
V-2. 調査地.....	38
V-3. 方法.....	40
V-3-1. 既存データによる調査地全域での木本の動態の分析.....	40
V-3-2. イイギリを含む林分における調査区の設置.....	40
V-4. 結果.....	41
V-4-1. 調査地全域における木本の動態.....	41
V-4-1-1. 個体数変化と胸高断面積合計の推移.....	41

V-4-1-2. イイギリのサイズ分布の経年変化	43
V-4-1-3. イイギリの分布の変化, および立地地形ごとの出現傾向	43
V-4-2. イイギリを含む林分における群落構造と動態	44
V-4-2-1. 林縁部にイイギリが侵入した林分	44
V-4-2-2. 小ギャップにイイギリが侵入した林分	44
V-4-2-3. 樹冠下にイイギリが侵入した林分	44
V-4-2-4. イイギリの大径木を含む林分	48
V-4-2-5. 年輪解析による各樹種の推定定着年	48
V-5. 考察	49
V-5-1. 自然教育園におけるイイギリの動態	49
V-5-2. 都市林の変遷とイイギリの挙動	50
V-5-3. まとめ	52
第VI章. 総合考察	53
VI-1. 先駆性高木種の生態的位置づけ	53
VI-2. 自然林および攪乱をうけた林における先駆性高木種の時空間的位置づけ	55
VI-3. 都市林における先駆性高木種の評価と植生管理	57
謝辞	60
引用文献	62
摘要	72
SUMMARY	75
付表	77

第 I 章. 序論

多くの人口を抱える大都市及びその近郊地域に残された森林、いわゆる都市林は、多くの市民がアクセスしやすいことから、レクリエーション、環境形成機能、環境教育などのニーズが高い。一方、これら都市林は公園等の植栽樹群とは異なる、開発から逃れた貴重な自然であり、保全の観点からも非常に価値が高い。

都市域ではこれまで開発によって多くの林分が失われたが、残された林分については公有化、保全地域の設定、トラスト等により積極的に残そうとする動きがある。しかし都市林は、開発を逃れ残されたあとも、保全の観点から様々な問題を抱えている。中でも重要な問題は、孤立・分断化された林分が多いことと、利用が行われていた林分の放置による質的变化である。

東京都で、都市林の現状について 1994 から 98 年度の第 5 回自然環境保全基礎調査による集約群落別のメッシュ数(環境省自然保護局編 2004)から、森林群落について林相ごとの割合を集計して比較すると、常緑人工林が 51.4%と半数以上を占めており、森林群落の中で人工林率の高さが目立つ。ついで落葉二次林が 28.1%、常緑二次林が 18.8%を占め、自然林はきわめて少なかった。これらの地域的配分を 1987 年の植生図(東京都環境保全局 1987)からみると、常緑人工林の大半を占めるスギやヒノキの植林は山地部が中心であり、都市化の進んでいる丘陵から低地にかけては落葉二次林が多く、その大半はコナラ群落であった。

このように都市林の多くを占めているコナラ林は、生活燃料の採取等の目的で人の手によりつくられ維持されてきた林であり、自然成立したものではない。実際、これらコナラ林を放置すると、林冠構成種がミズキに置き換わっていき、コナラやクヌギは少なくなっていくことが指摘されている(畔上 2005)。

利用が行われなくなって放置されたところで自然に成立したと考えられる二次林には、アラカシのような常緑広葉樹二次林(勝木ほか 2003)や、ミズキなどによる先駆性高木種の二次林(手塚 1970, 中川 1983)などがみられる。このうち、落葉二次林である後者は、国立科学博物館附属自然教育園(手塚 1970, 以下自然教育園とする)や皇居吹上御苑(生物学御研究所編 1989)などの都心部や、郊外で水田や畑を放置したあとに成立した「元畑林」(中川 2004)などとして断片的に知られている。これらの林は人の手によりつくられ維持されてきたコナラ二次林とは成り立ちなどが大きく異なる。しかし、落葉二次林の中でコナラ二次林に関する研究は非常に多いが、先駆性高木種の二次林に関する研究は少なく、その特性に関する知見は十分でない。

都市林では前述したように孤立・分断化が進んでおり、さらに多様性の低下(山本 1987, 石田ほか 2002)、特定の樹種の特異的な増加による偏向遷移(戸島ほか 2004)が指摘されている。都市林で特異的な増加が指摘されている種には、シュロ、シロダモなどの耐陰性が高い低木～亜高木性の樹種と、イイギリのような先駆性高木種の一部が挙げられる(明田川ほか 1985)。前者に関しての研究(矢野 1980, 萩原 1977, 亀井・奥富 1992, 大山・福嶋 2001, 矢野ほか 2008 など)は多く、さまざまな知見が得られてきている。しかし、後者に関しての検討(明田川ほか 1985, 豊田・谷本 2000 など)は少なく、先駆性高木種の二次林の実態について

の知見は十分ではない。しかし、それらの林も都市域で重要な自然となっている現在、適切に管理していくためには、成り立ちやその特性、動態などについて十分に把握する必要がある。

都市林の理解や適切な植生管理を行うためには、その成林過程がほとんど明らかになっていない先駆性高木種の二次林について、初期動態を明らかにする必要がある。そして、その主要な構成種である先駆性高木種の位置づけは重要である。人為を受けた植生の構成種と扱われがちな先駆性高木種も、自然林でどこかに生態的地位をもち、個体群を維持していたはずである。しかもこれらは極相林の主な構成種とともに閉鎖林冠を構成し得るため、自然林の群落構造や種組成といった生態的な側面を考える上でも、攪乱による破壊後に林冠の早期の回復といった機能的な側面を考える上でも重要性が高い。したがって、自然林における先駆性高木種について、特に空間分布と種特性の関係について検討する必要がある。

本研究は、まず先駆性高木種の時空間的な位置づけを検討するために、自然林における分布特性、および攪乱後に自然成立する二次林での動態から、その本来の姿を明らかにすることを目指した。さらに、それをふまえて都市林における先駆性高木種の動態から都市林の特性の一端を解明し、都市林の保全や適切な管理に結びつけるための基礎的情報を得ることを全体の目的とした。

本研究は、東京の都市域において、以下の手順で行った。まず第Ⅱ章では都市域の二次林の実態および問題、先駆性高木種について既存の研究を整理した。第Ⅲ章では先駆性高木種を自然林の一要素として考え、地形分布と種特性との関係を分析することにより自然植生における空間的な位置づけを検討した。第Ⅳ章では、自然成立する二次林の成林過程や動態について継続調査を行い、その中で先駆性高木種の挙動を地形と対応づけながら分析した。第Ⅴ章では、先駆性高木種の中で自然林と都市林で異なった挙動を示すイイギリを手がかりに、都市域における先駆性高木種の動態を考察した。以上をふまえて第Ⅵ章の総合考察では、自然林および攪乱をうけた林における先駆性高木種の時空間的な位置づけ、都市林における先駆性高木種の評価および適切な管理のあり方について論じた。

なお、本論文での種名は原則として大井(1983)に拠った。

第Ⅱ章. 都市域の二次林と先駆性高木種について

Ⅱ-1. 都市域の二次林について

第Ⅰ章で述べたように、都市域で自然林はごくわずかで、都市林の多くは落葉二次林であることがわかった。そこでここでは、都市域の落葉二次林の大半を占める農用林・薪炭林として利用されてきたコナラ二次林と、ミズキ・イイギリ林などのような自然成立した先駆性高木種の二次林について、本研究の趣旨に添って既存の研究を整理する。

なお本研究では都市林の定義や概念について、次のように考えた。既存の研究において、都市林の概念は研究者によってまちまちである。また、類似の用語として都市近郊林がある。近藤(2007)は都市林の中に都市近郊林を包含した定義をしている。一方、山根(1992)では、都市近郊林と都市林とは、一部のオーバーラップは認めつつも、別にとらえている。土屋(1993)は両者を一括してとらえている。多くの文献でも個別に定義して使われているが、両者の関係はばらばらである。都市林と都市近郊林との違いが明瞭ではない場合も多い。実態としては、両者とも厳密な定義を持たず都市域の森林といった理解で扱われていることが多い。さらに、造園や都市工学の分野では、都市公園の植栽樹群などを都市林とする研究者もいる。

本研究では、都市化の進行した地域の森林を都市林として広くとらえて扱う。しかし、公園的な管理をされている樹群は対象とせず、森林群落の体をなすものを対象とする。

Ⅱ-1-1. 都市林の実態および問題

都市林の諸問題を特に二次林を中心に、分断・孤立化と偏向遷移の二点から既存の研究を整理する。

Ⅱ-1-1-1. 都市化による分断・孤立化

都市林の変貌について、坂本(1999)は特に都市化による森林の分断・孤立化を重くみている。都市域に見られる林分は断片化されたものが多く、自然教育園のように都市林の中では規模の大きいところでも 20ha ほどである。特に都市の中での孤立化は、林分の周囲が人工的なマトリクスに囲まれるため、次第に人工的な土地利用の影響を受けやすくなる(坂本 1999)。分断・孤立化による都市林への影響を、他の林分との隔離と、小面積化の 2 点から整理すると以下ようになる。

他の林分との距離が長くなると、散布体の相互の移出入が起こりにくくなる(山本 1987 など)。例えば、浜端(1980)は孤立化によって、堅果類のような重力散布(ネズミ等の貯食による移動を含む)型の種が減少することを指摘している。そのため、このような隔離の影響を受けやすい種が何らかの理由により失われると、都市林では再移入により補充される確率が低くなる傾向がある。また隔離されてからの期間が長くなると、同じ林分面積でも種数が少なくなり(石田ほか 2002 など)、隔離による影響が大きくなることが指摘されている。

小面積化による影響としては、まず種数の減少があげられる(山本 1987, 石田ほか 2002 など)。これは、樹林の面積が小さくなることによって、生育する種の個体群サイズも小さくなり、低頻度種を中心に偶然による

絶滅確率が増加することで説明されている(山本 1987)。また、面積が小さくなると、その中に含まれる立地の多様性が低下することで、ある特定の立地に依存している種が生育できなくなることもその原因とされている。多くの場合立地環境は均質ではなく、尾根－谷といった地形、乾性－湿性といった水分条件などの差異によって性質の異なる種が微環境に応じて棲み分けながら、結果として一つのエリアの中でより多くの種が共存しうると考えられる。しかし、植生が小面積の断片になると、本来多様な立地環境を含む土地の中から一部のタイプしか残されない。実際、開発から免れ森林が残される場所は、急斜面など土地利用がしにくい一部の地形タイプに偏る傾向がある。さらに、孤立林の面積が一定以上でないと、林縁効果による乾燥化により湿潤な林内環境が形成されなくなるため、好適湿性の種が欠落することが指摘されている(石田ほか 2002)。

以上をまとめると、林分の分断・孤立化によって出現種数は少なくなり、しかも出現する種が特定のタイプに偏ってくる(例えば重力散布の種や好適湿性の種が失われやすくなるなど)傾向がわかった。では、具体的にどのような種が都市林で卓越しているのか、次のⅡ-1-1-2で既存の研究を整理する。

Ⅱ-1-1-2. 偏向遷移

都市林は、人為の影響を受ける都市環境の下で、偏向遷移(守山ほか 1984, 戸島ほか 2004 など)が起こり、生態的に異なった特徴を示している。

まず、構造および組成に関して以下のようなことが指摘されている。奥富ほか(1975)は、都心部の常緑広葉樹林のうち比較的保存状態のよい群落について、組成と構造を房総の自然林と比較しながら自然林要素(自然林に生育の本拠をもった植物)と階層構造から都市林を特徴づけている。これによると都市林は、構成種数が少なく、出現種のうち自然林要素の占める割合が低く、階層分化が明瞭で、直径階分布は小径木が多く中径木が少ないL字型を示すとしている。また、草本層の発達の悪化(奥富ほか 1973, 坂本 1999)なども指摘されている。

また、福嶋・木村(2001)は自然教育園において、1966年と比較して1998年では森林タイプにかかわらず常緑広葉樹が増加し出現種数の著しい減少が見られ、都市林を自然の遷移に任せて放置しておいても、都市林の持つ特徴はむしろ明瞭になっていたことを示した。出現種については、Taoda(1979)は都市域のスタジイ林やタブ林で、周辺地域のものと比較してヤブコウジ、マンリョウ、ヤブランなどが減少すると述べている。一方で、一部の樹種の特異的な増加が日本各地の都市域で数多く指摘されている(Taoda 1979, 亀山 1981, 明田川ほか 1985, 坂本ほか 1985, 1989, 谷本 1992, Manabe et al. 2003, 石田ほか 2008 など)。また、園芸、緑化種の増加(石田ほか 2008, 窪山・藤原 2008 など)も指摘されている。

特定の種の増加が著しいことは、都市林の管理上問題とされることがある(小林ほか 2007 など)。代表的な都市林のひとつである自然教育園では、1950年より樹木の詳細な調査が行われており、常緑種のアオキ、シュロ、シロダモ、落葉種のイイギリ、ミズキ、イロハモミジなどといった一部の特定種の増加が報告されている(明田川ほか 1985 など)。特にいくつかの種については、以下のように詳細に調べられている。

アオキは早くから異常な繁茂が指摘され、1965年には何らかの対策の必要性が述べられている(国立科学博物館附属自然教育園 1965)。1979年には園内の分布図がつけられている(矢野 1980)、ほぼ全域で高い被度を示しており、すでに飽和状態にあったと考えられている。2000年ではやや被度が低下しているところも見られるが、相変わらず全域に分布している(矢野・桑原 2001)。アオキは近年胴枯病による衰退が見られたが(矢野・桑原 2001)、再び増加の兆しをみせている(矢野ほか 2008)。

シュロは本来東京都内に自生しないが、人家等で普通に植栽されており、小滝・岩瀬(1966)によると1965年当時から自然教育園内においてかなりの個体数が見られていた。当時は3m未満の小個体が多かったが、1983年には193個体、2001年には676個体の成熟個体が見られた(亀井 2002)。これらの種は耐陰性を持ち、林内でも繁殖する能力を持っている。

落葉樹についてみると、イロハモミジが1965年から1999年の間に個体数で約10倍、分布域で約8倍に増加した(大山・福嶋 2001)。

これらのほか、増加の指摘されている種には、先駆性高木種も含まれる(科学技術庁資源調査所 1971, 沼田 1974, 明田川ほか 1985 など)。先駆性高木種は林冠層に達し優占することもあるためその位置づけは重要だが、都市林での実態把握や、自然林における本来の生育状況についての知見は不足している。

II-1-2. 都市域のコナラ二次林

第I章で述べたように都市林の多くを占めるコナラ二次林は、日本の暖温帯で最も広い面積を占める落葉二次林であり、九州から北海道南部の暖温帯から冷温帯下部に広がっている(星野 2005)。コナラ林の植生については鈴木(2001)、辻(2001)により体系化が行われている。この中で都市域で見られるのは、関東ではコナラークヌギ群集、コナラーオニシバリ群集、コナラーイイギリ群落、中部以西ではコナラーケネザサ群集が主なものである。この中で、コナラーイイギリ群落(奥富ほか 1987)は、東京の都心部からのみ記載されている特異的な群落である。

これらコナラ二次林は、生活燃料の確保や農業的利用等の目的で数百年以上にわたって管理・利用されてきた(亀山 1996 など)。しかしコナラ二次林は、燃料革命や肥料革命により1960年代後半以降はそれまでの役割をほとんど失って、放置される林分が多くなってきた(奥富 1978, 服部ほか 1995, 亀山 1996 など)。コナラ二次林では、放置による高齢林化(奥富 1998)、常緑樹の侵入(奥富 1998, 大野 2003)、ササの増加(服部ほか 1995, 大野 2003)、草本層組成の変化や種数の減少(辻・星野 1992, Iida & Nakashizuka 1995, 奥富 1998, 大野 2003, 斉藤ほか 2003)などの質的な変化が起こることが指摘されている。放置されたコナラ二次林は、常緑樹の侵入による遷移の進行のほか、ミズギが侵入して林相が変化(畔上 2005)することも指摘されている。また、農業利用のための伝統的管理、行政やボランティア等による非伝統的管理といった管理形態の違いで、種数や群落構造などが異なることも明らかになっている(島田ほか 2008)。

このように、コナラ二次林は人為的管理により遷移の進行を抑え維持されてきた林である。畔上(2005)は八王子を例に、放置した雑木林では、林冠構成種が萌芽力を失ったコナラ、クヌギに替わり種子の散布量が

多いミズキに変わっていくことを指摘している。すなわち、コナラ二次林は少なくとも東京の都市域では人為的につくられ維持されてきたもので、自然に成立する二次林ではないと考えられる。

II-1-3. 放置によりできる二次林

前項のように、都市域の二次林の多くを占めるコナラ二次林は本来自然成立するものではなく、人為によりつくられ維持されてきたことがわかった。では、自然成立する二次林はどのようなものか、既存の研究から整理する。

放置により自然成立する二次林については、近年施業放棄された人工林が増加し問題となっていることから(吉田 2002, 新井ほか 2002 など)、放置人工林に自然成立する植生についての知見が集積しつつある(Yamagawa et al. 2010)。

放置された人工林や人工林跡地は、暖温帯域ではアカメガシワ、カラスザンショウ、クサギなど先駆性樹種が優占する低木群落(酒井 2001, 2006, 新井ほか 2002, 長島ほか 2003, 勝木ほか 2003 など)や前生稚樹由来の常緑広葉樹二次林(勝木ほか 2003)になっていることが報告されている。勝木ほか(2003)では、攪乱後放置された林は、初期は成長の速い先駆性高木種を中心とした落葉広葉樹が優占し、年数が経過した林では前生稚樹由来のアラカシが優占すると述べている。また、Yamagawa(2010)は、過去の土地利用と管理履歴に起因する前生稚樹の量の違いが、更新初期に前生稚樹由来の遷移後期種が優占するか、種子由来の先駆性樹種が優占するかを左右すると述べており、しかも遷移後期種の前生稚樹の量は地形などの環境要因より人為的要因の方が大きいとしている。また、ミズキなど先駆性高木種による二次林の存在も知られており(手塚 1970, 中川 1983 など)、中川(2004)は畑を放棄したところに成立したミズキの優占する林分を"元畑林"として報告している。

このように放置によって成立する二次林についての知見は集積されつつあるが、一時期に調査された林齢の異なる林分間の比較(井藤ほか 2008, Nagashima et al. 2009 など)や、インターバルのあいた二時期の比較(後藤ほか 2004, 伊東 2007 など)、短期のモニタリングによるものなどが多く、植生の年ごとの変化が激しい二次遷移の初期相において成林まで長期にわたり毎年調査したような研究はない。そのため、どのような立地にどのようにして先駆性高木種の二次林が成立するのかについては推測の部分が多く、確かなことはよくわかっていない。

II-2. 先駆性高木種の二次林

II-2-1. 先駆性高木種とは

森林群集の研究において、木本種は遷移(Clements 1916 など)や群落動態(Watt 1947 など)での挙動から先駆性樹種(または先駆樹種)と極相樹種とに分類されてきた。これはもともと、先駆的な相に出現する種を先駆者(または先駆種)と位置づける、相対的な概念から生じたものである。森林群集の動態の中で先駆性樹種に焦点をあてた研究には、攪乱に引き続いて起こる植生の変化の中で Pin cherry の動態や役割を論じ

た Marks(1974)や、熱帯林の林冠ギャップ内で先駆性樹種3種の更新特性を比較して論じた Brokaw(1987)などが挙げられる。

先駆性樹種は、空地でのみ発芽する、稚樹が樹冠下でみられない、種子は小さく風または動物により散布される、速い樹高成長、比較的短寿命などといった好適な光環境に適応した性質をもつ一連の種群として、概念的に認識はされ特徴の整理はされているものの(Swaine & Whitmore 1988 など)、明確な定義は共有されていない。

現状では、研究者ごとフィールドごとに先駆(性)樹種が認識されており、森林動態の研究においては、Swaine & Whitmore(1988)などの認識に近い、林冠下で更新するか否かで判断されることが多い。例えば、肥後(1994)は前生樹割合と閉鎖林冠部の稚樹密度を基準に両者とも低いものを先駆性樹種に位置づけたが、基本的にこの考え方の範疇である。

Swaine & Whitmore(1988)で代表される樹冠下で更新するか否かでの認識のもとで、Whitmore(1990)は熱帯林の研究において、遷移後期まで残るが樹冠下で更新できない高木種を、long-lived pioneer(長命な先駆種)として先駆種と位置づけている。しかしこの認識では、ウラジロモミのような long-lived seral species と呼ばれる、更新に攪乱を必要とするが長命のため長期間林冠で優占するような種(別所ほか 2009 など)も先駆性樹種になってしまう。実生や稚樹の光要求性が高く樹冠下で更新しない種でも、土地的極相群落を形成したり、極相林に主要な要素として混在するような長命の種は、遷移の中で先駆的な相に出現するという本来の意味での先駆種とは異なると考えられる。

石田(1996)は、「耐陰性」を「閉鎖林内の暗い環境に耐えて長期間生存する性質」と定義して、樹種の更新特性の整理を行った結果、Swaine & Whitmore(1988)による閉鎖林冠下での更新樹の有無に基づいた「先駆樹種」の認識に対して問題があることを指摘した。その上で、「先駆樹種的な高木性樹種」、「非先駆樹種的な小高木性樹種」などといった慎重な表現にとどめている。

以上のように、「閉鎖林冠下での更新樹の有無」による先駆性樹種の認識は、「先駆性」の本来の意味とは乖離する場合がしばしばみられる。したがって、本来の意味に立ち返ると、植物群落の成立あるいは再生過程においていち早く侵入する植物の総称を先駆植物とし、その中で木本種について先駆性樹種とするのが妥当と考えられる(砂防学会編 2004)。

「先駆性」を生活型の一型として認識し、具体的な出現種の中から先駆性樹種を区分することは、様々な研究で行われている(酒井 2006, Yamagawa et al. 2007 など)。しかし、具体的にどの種が先駆性樹種に該当するかについては、先駆性樹種の定義すら共有されていない現状のため、種を線引きする基準も共有されなく、既報では経験的に区分されている場合が多い。例えば Yamagawa et al.(2007)、山川ほか(2009)では図鑑の記載を参考に特徴的な生育地と生活型から先駆性樹種を区分しているが、図鑑の記載は種によって精粗があり客観性に乏しい部分がある。

服部・南山(2001)は、照葉樹林要素のリストをとりまとめる際に、植生学的な視点から基準を設け、ギャップ相に集中する種を除いているが、除かれた種に例示されている種はタラノキ、ヌルデ、アカメガシワ、カラスザ

ンショウ、イイギリと、経験的に先駆性樹種とされている種群であった。多くの種を同等に扱い特性を評価するという点では、植生学の知見が最も優れていると考えられる。そこで本研究も植生学の視点から以降の各章では、生活型や種特性などの情報が詳細で信頼性の高い千葉県史料研究財団編(2003)の記載から、林縁群落や先駆性二次林群落であるノイバラ群綱(主にクサギアアカメガシワ群団)に所属するものを先駆性樹種とし、うち高木種および亜高木種を先駆性高木種として扱う。高木・亜高木と低木の区分については、明瞭な単幹を形成するものを tree とし叢生するものを shrub とする考え方もあるが、本研究では種ごとの最大樹高によって判断する考え方に基づいた。なお、本研究のデータに出現した種のなかで先駆性高木種とした種のリストを、巻末の付表-1 に示す。

II-2-2. 先駆性高木種の群落

先駆性高木種の含まれる群落に関して体系的に整理を行ったものとしては、大場・菅原(1980)、鈴木・宮脇(1986)がある。しかし、先駆性高木種の群落に関する研究は、溪畔林を除くと限られている。

自然性の高い地域における先駆性高木種の群落としては、九州で山地の古い崩壊地や岩塊の堆積した水分条件のよい立地に成立するミズキーウリノキ群落(中西 2001)が報告されている。

人為の影響下のある地域では、中川(1983)は神奈川県の新炭利用されている地域でヤブツバキクラス上部の湿性の立地条件下に自然成立したミズキ林を、ミズキーミツバウツギ群落として報告している。ミズキーミツバウツギ群落は高木層にミズキが優占し亜高木層は欠如または発達の悪い、比較的単純な林相である。神奈川県内ではほかにシイ・タブ林域にミズキーイヌビワ群落、カシ林域にミズキムクノキ群落が報告されており(宮脇 1972)、いずれも湿性の不安定な立地にある。このほか多摩丘陵から記載されているケヤキコクサギ群集(宮脇・藤間 1975)には、ミズキが優占する林分が含まれる。また、青森県の海岸近くでは、伐採跡地に成林したと考えられるカラスザンショウ林が報告されている(斎藤 1974, 1979)。カラスザンショウの優占林については、許・大野(2005)が、群落の発達に伴って組成が変化することを報告している。

林冠層で先駆性高木種がしばしば混成する群落としては、暖地性のコナラ林であるコナラーオニシバリ群集(宮脇ほか 1971)、東京の都心部から記載されているコナラーイイギリ群落(奥富ほか 1987)などが挙げられる。これらにはミズキ、イイギリなどが混生する。

これら先駆性高木種の群落と立地環境との関係については、藤平(1978)が千葉県房総丘陵において、ミズキ、フサザクラ、アカメガシワ、イイギリについて、優占型と斜面方位および土壌深との関係を考察している。また、浅見・奥田(1999)は相模川の段丘崖において、新規表層崩壊面でカラスザンショウ群落が分布することを示している。大賀ほか(1972, 1974)は、ミズキの生育立地は斜面下部、谷筋などで、多くの場合人の手による作用が常に加わる部分としている。しかし、これらの多くは優占型の分布と立地との対応の議論にとどまる。

II-2-3. 先駆性高木種と攪乱

先駆性樹種は、攪乱(風倒、火山活動、山火事、河川氾濫、斜面崩壊など)による空地の形成により更新し、個体群を維持しているとされている。しかし、一方でこれらの種に定着立地をもたらす攪乱は、他方ではその場所で生育する個体の一部に枯死をもたらす(Denslow 1980)。攪乱に強く依存して更新機会を得る先駆性樹種にとって、このことはジレンマであり、特に高木性の先駆性高木種にとっては影響が大きいと考えられる。しかし、成長が早く攪乱地でいち早く更新する先駆性樹種は、斜面崩壊の起こりやすい急斜面では森林動態において重要な位置を占める。中でも先駆性高木種は、極相林の主な構成種とともに、閉鎖林冠を構成し得るため、森林の群落構造や種組成を考える上で重要性が高い。

Zimmernan et al.(1994)は、先駆性樹種は損傷を受けやすく再生能力も低いと報じている。しかし、先駆性高木種の中でも Sakai et al.(1995)で論じられているフサザクラのように、強い萌芽力を持ち不安定な立地で個体を維持している樹種もある。その結果フサザクラは、地すべり斜面のようなより攪乱の厳しい立地で生育している(Sakai & Ohsawa 1993)。また、Kikuchi & Miura(1991)や Nagamatsu & Miura(1997)は下部斜面域にイイギリの優占林ができることを報じている。

しかし、先駆性高木種が種ごとにどのような特性をもち、攪乱にどのように適応し、その結果どう分布に反映されているかといった検討は、前述したフサザクラや、溪畔林の研究(溪畔林研究会 2001, 崎尾・山本編 2002 など)を除くと少ない。

II-2-4. 都市域の先駆性高木種が優占する二次林

都市域の先駆性高木種が優占する二次林としては、ミズキ林が自然教育園(手塚 1970)や皇居吹上御苑(生物学御研究所編 1989)などの都心部や、郊外で水田や畑を放置したあとに成立した「元畑林」(中川 2004)などとして広くみられる。自然教育園では約 20ha の面積のうちかなりの部分をミズキ林が占め、まとまった広がりをもっている。ミズキ林にはこの他、放置されたクヌギ・コナラ・クリから成る雑木林が変化(畔上 2005)したものが指摘されている。このミズキ林については、自然教育園において、キアシドクガの異常発生によりミズキの大量枯死が起こったことが報じられている(矢野・桑原 2006 など)。

都心部では、小林ほか(2007)が皇居において樹勢が衰退した樹木が倒伏した跡にミズキやイイギリが侵入していることから、先駆性高木種を中心にする樹林に変わると予想し、このことを問題視している。沼田(1974)は自然教育園のミズキ林について、ミズキが優占した林は人の息がかかった林のように思われるが、都市でミズキが増えていることについて湿性の場所における湿性遷移系列なのか、都市林としての偏向遷移系列の一つとして考えられるのか、明らかでないとして述べている。

偏向遷移と関連づけたものでは、戸島ほか(2004)が、都市域において孤立化に伴って新たに出現した林縁やギャップ環境に対応して、先駆型の落葉樹(ヤマグワ、ヌルデ、クサギ)が有意に増加したと述べている。また、法面緑化のため移入されたオオバヤシバシがニュータウンで新しいタイプの都市林として広がっていることが報じられている(服部ほか 1996)。

この他都市域の先駆性高木種の二次林としては、東京都臨海部の埋立地において、クサギやアカメガシワの優占する林分が成立することが報告されている(奥富ほか 1979, 星野ほか 1996)。

都市域の先駆性高木種の二次林について既存の研究は以上のように限られ、これらの林の成り立ちや動態についての知見は十分でない。しかし、都市域における先駆性高木種の二次林の中には、自然教育園のミズキやイイギリのように大径木化し、発達した林分もみられる。これらの発達したミズキやイイギリの林分は長期間人の手を離れており、自然のプロセスをへて成立したものである。したがって、都市林を適切に取り扱うためには、これら先駆性高木種の林分を十分に理解することが重要である。特にその動態について、都市の特性と関連づけながらさらなる理解が必要である。

第Ⅲ章. 自然林における先駆性高木種の空間分布と種特性

Ⅲ-1. 本章の背景と目的

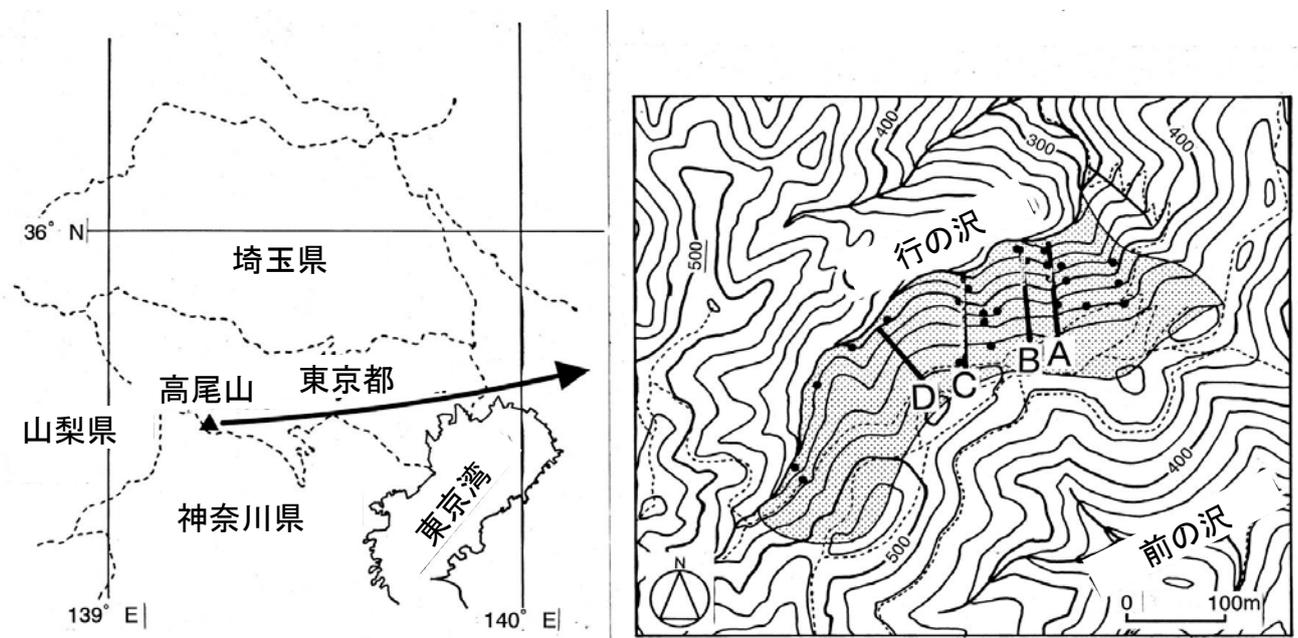
第Ⅰ章でふれたように、都市林において先駆性高木種は、2つの点で重要である。それは、一つは都市林で特異的な増加が指摘されている種群の一角を占めていること、もう一つは都市林で自然成立したと考えられる二次林の主要な構成要素であることの二点である。

先駆性高木種も自然林でどこかに生態的地位をもち個体群を維持していたはずである。しかし、人為を受けた植生の構成種との扱いから、自然林の研究において扱われることは限られていた。

そこで本章では、先駆性高木種の空間分布特性を山地部の自然林において、地形に対応した分布パターンと、各種ごとの樹形からみた種特性を解析し、両者の関係を比較することにより考察した。本章では、調査地とした高尾山において代表的な先駆性高木種5種(イイギリ、ミズキ、カラスザンショウ、フサザクラ、アカメガシワ)を対象とした。

Ⅲ-2. 調査地

調査は、地形的に斜面崩壊が起こりやすく、かつ自然性の高い林が残存している、東京都八王子市の高尾山中腹で行った(図Ⅲ-1)。山体の地質は、中生界白亜系の小仏層群に属する粘板岩+砂岩、粘板岩の互層から成る。また土壌は、尾根筋は乾性褐色森林土、山腹斜面は褐色森林土に区分され、表土層の発達是比较的良好とされている(国土庁土地局・東京都 1976)。斜面は、30度を越える急斜面がほとんどであ



図Ⅲ-1. 調査地位置図

網掛けは地形学図作成範囲, A~Dはトランセクト, ●はスタンド調査地点を示す。

る。調査地付近の気候は、山麓(標高 195m)における観測によると(新井 1988), 年平均気温は 12.9℃, 年降水量は 1400mm である。

本章では、先駆性高木種の自然分布をみるために、伐採、砂防工、人の立ち入りなどの人為が少ない、特に自然性の高い北斜面を選んで調査地域とした。この林分は標高約 300~500m に位置し、曾根(1985)によると、斜面の上部はモミーシキミ群集イヌブナファシース、斜面の下部はフサザクラータマアジサイ群集として記載されている。

Ⅲ-3. 方法

Ⅲ-3-1. 地形区分

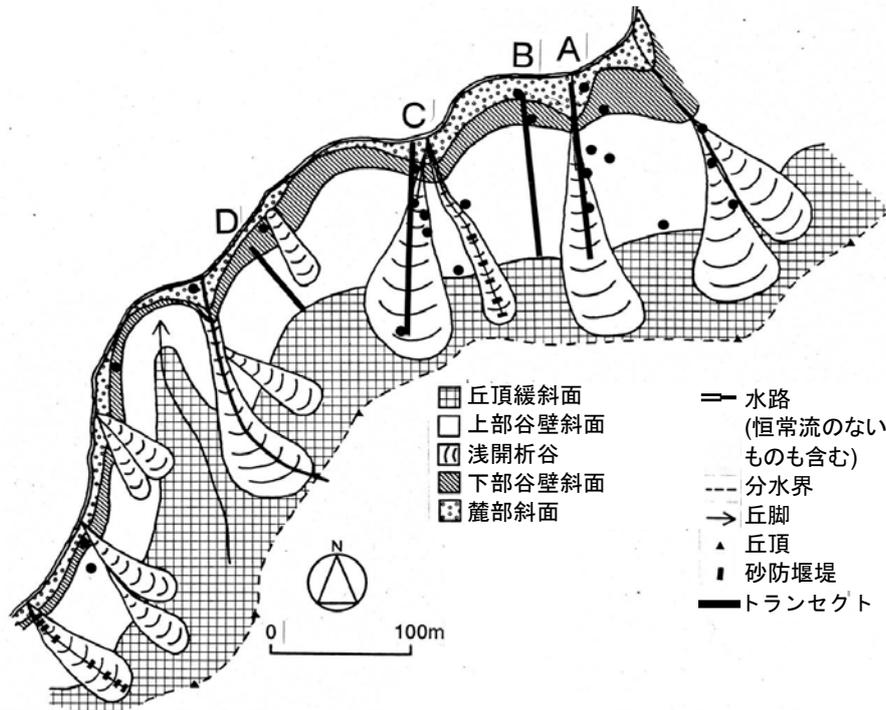
対象とした樹種の分布パターンと地形型との関係を解析するため、地形区分を行った。地形を区分する際、実際に地形をどのスケールでとらえて区分していくかは重要である。従来の地形分類を見ると、大地形から小地形スケールでは、農林省農林水産技術会議事務局(1964), 国土地理院発行土地条件図などにみられるような、統一的な分類体系が示されている。しかし、森林動態、特にパッチや個体レベルの動態と結び付けて考える場合、小地形スケールでは区分があらすぎる。そこで本研究では武内ら(1982)にならい、小地形単位の区分に一部微地形単位をも取り入れた、亜小地形スケールで地形区分を行った。

手順は、航空写真の判読などにより 1/2500 スケールの予察図を作成し、さらに現地踏査によって地形分類を行った。立地区分は、地形縦断及び横断面の凹凸、地表の礫・土壌などの状態、および稜線から谷底面までの斜面系列上の相対的位置により斜面を類型化し、これらを傾斜変換線により線引きし地形学図を作成した(図Ⅲ-2)。

認識された地形型は、丘頂緩斜面、上部谷壁斜面、浅開析谷、下部谷壁斜面、水路(恒常流のないものも含む)および麓部斜面である。各地形型の命名は主に武内ら(1982)を参考に、田村(1987)の丘陵地における微地形スケールの区分も考慮して行った。ここでいう谷壁斜面は武内ら(1982)の丘腹斜面に相当するが、明瞭な遷急線がみられ縦断面形も明らかに遷急線の上下で異なるので、田村(1987)にならって上部と下部に分けた。

上部谷壁斜面は、斜面の横断面形・縦断面形ともに直線形またはやや凸形である。浅開析谷は、横断面形が明らかに凹形で、上部谷壁斜面とは上方及び側方で遷急線により区分される。下部谷壁斜面は、縦断面形が凹形で上部谷壁斜面との間に明瞭な遷急線がみられ、基岩の露出が他の地形型と比べて多い。麓部斜面は下部谷壁斜面との間の遷緩線で区分され、礫や崩積土の堆積が多い。

これらの地形型のうち、丘頂緩斜面は 2 本の道に挟まれ林床が荒れるなどの人為影響が強く、スタンド調査及びトランセクト調査の対象に適した場所が得られなかった。また、水路は木本の植被がほとんどなく調査地とならなかった。そのため今回の調査スタンド及びトランセクトに対応するのは、上部谷壁斜面、浅開析谷、下部谷壁斜面、麓部斜面の 4 型である。これら 4 つの地形型は、斜面の上方から下方に向かい上部谷壁斜面→下部谷壁斜面→麓部斜面、あるいは浅開析谷→下部谷壁斜面→麓部斜面の順に配列していた。



図Ⅲ-2. 調査地の地形学図(亜小地形スケール)
A~Dはトランセクト, ●はスタンド調査地点を示す。

Ⅲ-3-2. トランセクト調査

地形と種の分布の関係を調べるため、トランセクト調査を4本行った(図Ⅲ-1)。まず斜面方向に沿ってラインを引き、ラインの斜距離 10m ごとに斜面傾斜および方位を記載し、ラインの両側各 10m の範囲内の胸高直径 10 cm以上の樹木の樹高および胸高直径を測定した。

また、斜面に沿った優占型の変化をみるために、各トランセクトに沿って 20m×20m の方形枠を仮想し、トランセクトの上端から下端まで 2m ずつ移動させて、主要樹種の胸高断面積合計比(%)を平準化して計算した。

Ⅲ-3-3. スタンド調査

極相林の内部は空間的に不均質であり(Watt 1947)、さまざまなパッチを含んでいる。特に遷移初期～途中種に位置づけられることの多い先駆性高木種の分布を考察するには、森林の動的な構造を十分意識した調査が必要である。そこで本研究では、ある階層に着目して自然の過程で成立した群落動態の上でのひとまとまりと考えられる部分を、パッチとして認識した。これは、大沢(1991)のパッチサンプリング法にならった動態単位を抽出する手法である。

現地で認識したパッチのうち、先駆性高木種を含むものを、調査地域より任意に 24 箇所調査した。調査内容は、調査したパッチの面積(楕円近似して算出した)およびパッチの上層の毎木調査(種名, 樹高, 樹冠下

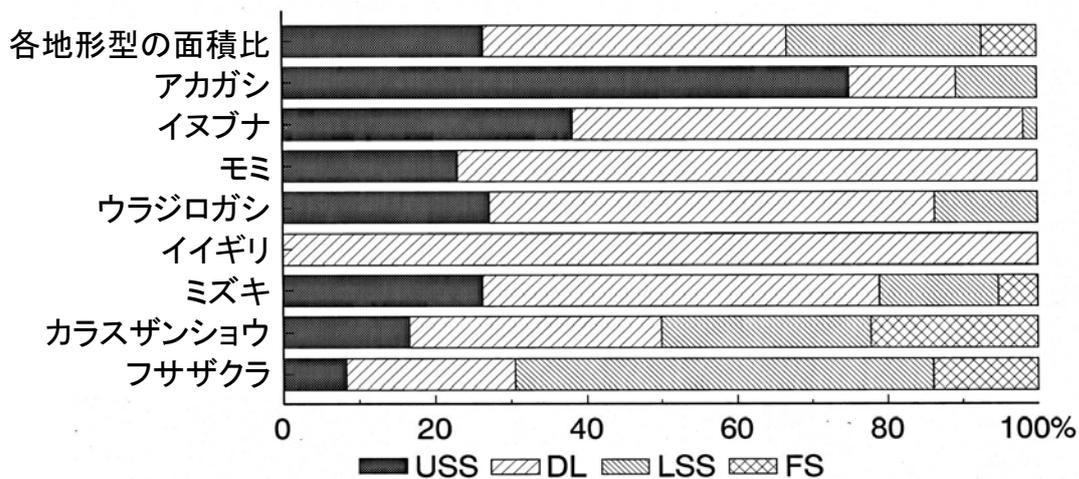
高、枝下高、主幹の胸高における鉛直方向に対する傾斜角、胸高直径、樹冠長径及び短径)である。また、パッチの下層で、高木種について種ごとに個体数のカウントを行った。

なお、対象とした5種については、種特性の解析を行うにあたり個体のサンプル数を増やすために、調査地域の周辺も含めて立地の記載を行いながら単木調査(項目は上記の毎木調査と同じ)を行った。この調査により得られたデータはスタンド調査のものと種特性に差が認められず同一母集団に属すると判断されたので、両者をひとまとめにして樹形の解析・考察を行った。

Ⅲ-4. 結果

Ⅲ-4-1. 先駆性高木種の分布パターン

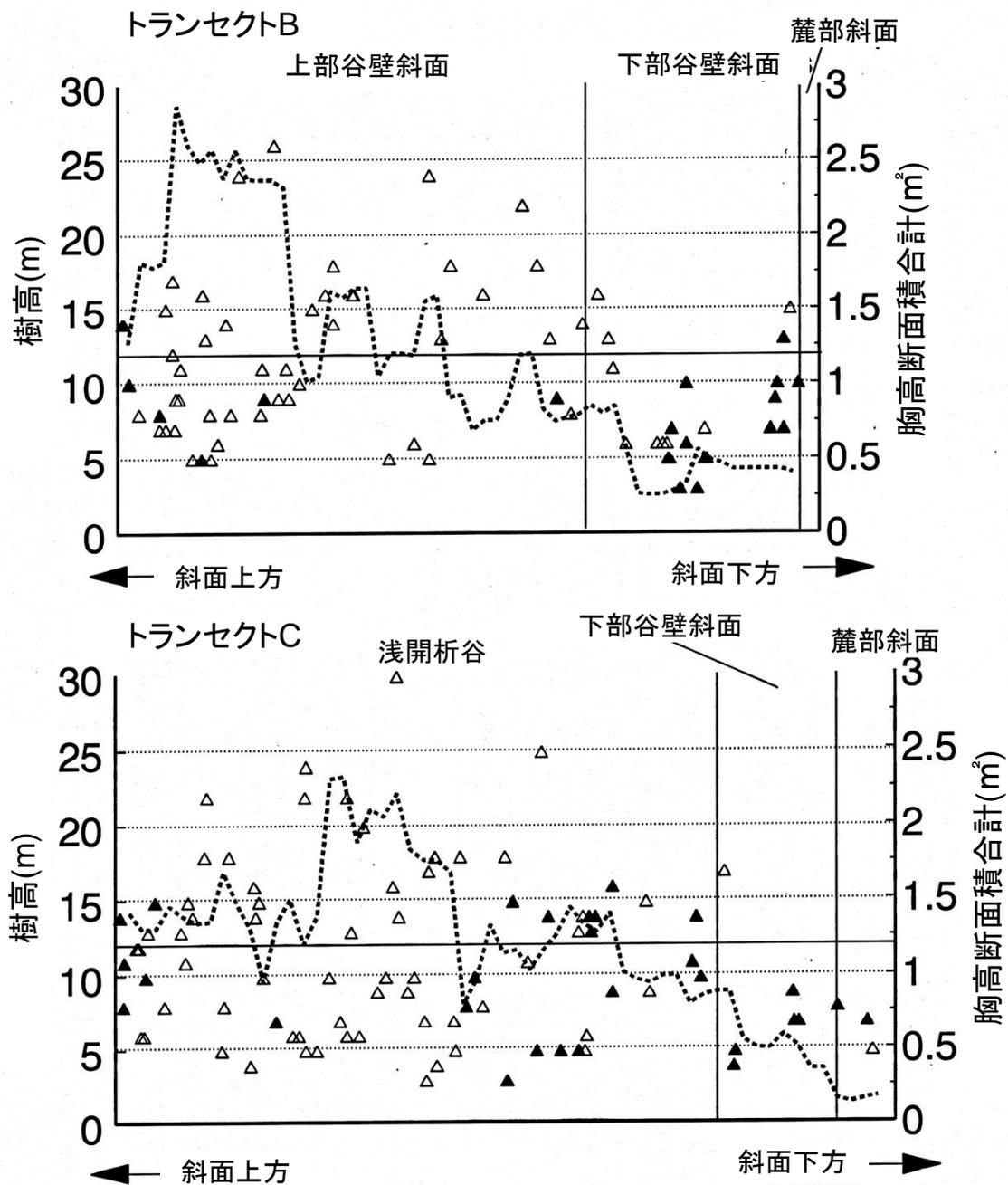
図Ⅲ-3に、4つのトランセクトを合計した、主な樹種の地形型ごとの出現個体数比を示す。図Ⅲ-3の1番上にはトランセクト調査の対象となった各地形型の面積比を示す。主な優占種であるイヌブナ、モミ、アカガシ、ウラジロガシは、斜面系列の下方に位置する下部谷壁斜面や麓部斜面に出現が少なかった。先駆性高木種では、イイギリは浅開析谷に集中し、フサザクラは下部谷壁斜面に偏り、ミズキやカラスザンショウは出現の偏りが小さかった。アカメガシワは、集計に用いたサンプル数が少ないため図中に示していないが、下部谷壁斜面や麓部斜面に出現が限られていた。



図Ⅲ-3. トランセクトで出現した主な種の、地形型ごとの個体数比
USS: 上部谷壁斜面, DL: 浅開析谷, LSS: 下部谷壁斜面, FS: 麓部斜面

図Ⅲ-4は斜面の上方から下方に向かって、胸高断面積合計(m²)の変化、及び樹木の分布と樹高を示したもので、4本のトランセクトのうち、地形型の配列が上部谷壁斜面→下部谷壁斜面→麓部斜面のものからトランセクトB(長さ120m)、浅開析谷→下部谷壁斜面→麓部斜面のものからトランセクトC(長さ140m)を代表させて結果を示す。図中には樹高12mのところ補助線を表示したが、これは後にふれるフサザクラ、アカメガシワの最大樹高にあたる。

胸高断面積合計は、図示しなかったA, Dを含め全てのトランセクトにおいて、斜面の下方に位置する下部



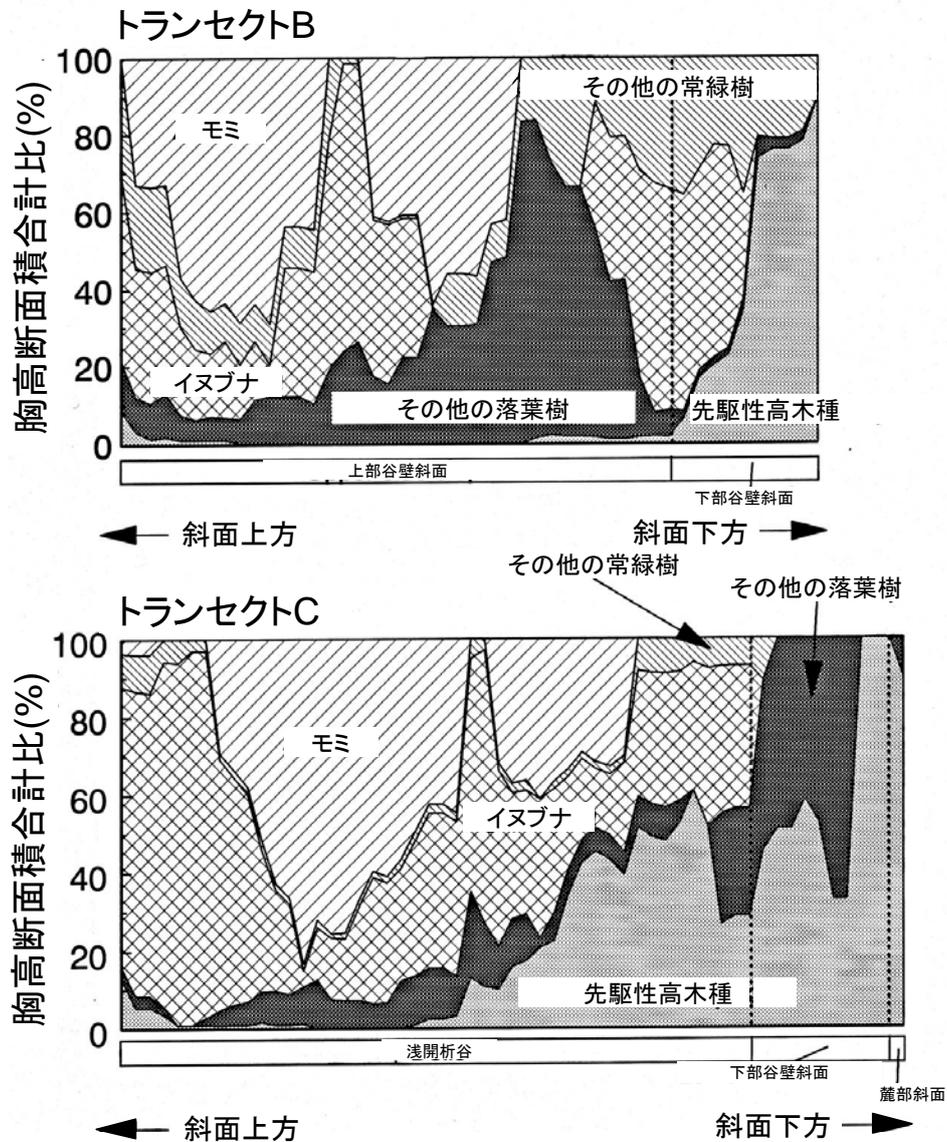
図Ⅲ-4. 斜面に沿った樹木の位置と胸高断面積合計の変化
破線は胸高断面積合計を示す。▲:先駆性高木種, △:その他の種

谷壁斜面や麓部斜面で小さかった(図Ⅲ-4)。

樹木の分布についてみると、トランセクトBでは、上部谷壁斜面と下部谷壁斜面の境界付近より下方では、樹高が12m以上の高木が少なくなり、下部谷壁斜面及び麓部斜面では全体として樹高の小さい個体が多かった。先駆性高木種は、下部谷壁斜面で多く、上部谷壁斜面では局所的に出現したのみであった(図Ⅲ-4)。同様の地形型の配列を持つトランセクトDでは、下部谷壁斜面の上部まで12m以上の高木が出現したほかは、Bと同様の傾向がみられた。トランセクトCでは、浅開析谷と下部谷壁斜面の境界付近より下方では、

樹高が 12m 以上の高木が少なかった。先駆性高木種は、浅開析谷の下部から麓部斜面の間に分布の中心がみられ、浅開析谷の上方では局所的に出現することどまった(図Ⅲ-4)。同様の地形型の配列を持つトランセクト A では、麓部斜面でカラスザンショウの 12m を越す個体がみられたほかは、C と同様の傾向がみられた。

次に、斜面の上方から下方に向かった優占型の変化を、トランセクト B 及び C の結果を代表として示す(図Ⅲ-5)。トランセクト B では、胸高断面積合計比からみると、上部谷壁斜面ではイヌブナ、モミや、その他の落葉樹(オオモミジ、ホオノキなど)の優占度が高く、先駆性高木種は低かった。下部谷壁斜面では、フサザクラを中心とした先駆性高木種の優占度が高かった(図Ⅲ-5)。同様の地形型の配列を持つトランセクト D では、モミを欠きイヌブナ、アカシデ、オオモミジ等の落葉広葉樹が多く、データを得られた下部谷壁斜面の上半ま



図Ⅲ-5. 斜面に沿った主な樹種の胸高断面積合計比の変化

・各スタンドの概要と先駆性高木種の階層ごと出現個体(100㎡あたりの本数)

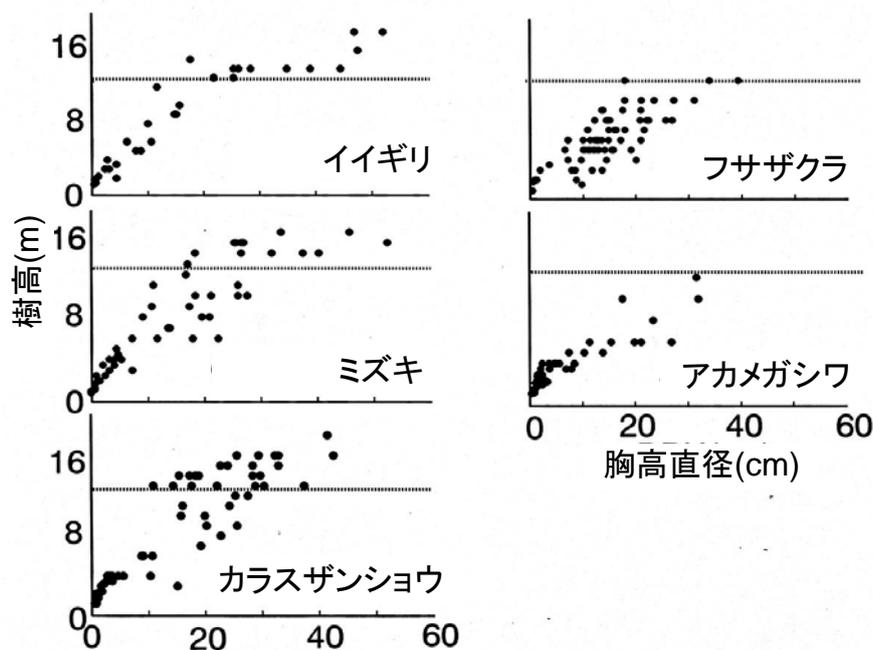
No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
ノ	36	32	41	151	100	82	181	48	188	50	111	78	87	47	31	178	31	23	61	53	13	201	56	22
高(m)	15	6	3.5	18	15	16	16	15	15	15	14	13	8	6	3	16	14	9	8	5	3	18	10	9
面積合計(㎡/ha)	84.1	7.6	3.8	31.3	45.6	35.8	18.3	26.5	33.7	41.2	25.6	11.9	3.6	7.2	5.9	29.6	80.4	25.8	30.2	14.8	1.8	29.6	25.2	26.4
	上部谷壁斜面												浅間析谷						下部谷壁斜面					麓部斜面
高木層	2.8	-	-	0.7	-	-	-	4.2	1.6	-	1.8	1.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
亜高木層	-	-	-	-	-	-	1.1	-	-	2.0	0.9	-	5.7	-	-	-	-	1.30	1.6	-	15.4	-	-	-
低木層	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.3	-	-	3.2	-	-	-	-	-	-	7.7	-	-	-
草本層	-	-	-	0.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
高木層	-	-	-	0.7	2.0	-	0.6	2.1	1.6	-	-	-	-	-	-	0.6	3.2	-	-	-	-	-	-	-
亜高木層	15.6	2.4	-	-	-	-	1.1	-	2.0	-	-	-	1.1	6.4	-	-	3.2	-	-	-	-	0.5	1.8	4.5
低木層	-	-	-	0.7	1.0	-	-	-	-	-	3.8	2.3	-	12.9	-	-	-	-	-	-	-	-	1.8	-
草本層	-	-	-	12.2	-	-	-	-	2.0	-	3.4	-	-	3.2	-	0.6	-	-	-	7.7	-	0.5	-	-
シンヨウ	2.8	-	-	-	1.0	2.4	0.6	2.1	-	12.0	2.7	2.6	-	-	-	2.2	-	-	-	-	-	1.5	-	-
高木層	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8.7	-	-	-	-	-	-
亜高木層	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	46.2	-	-	-
低木層	-	-	-	2.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
草本層	-	-	-	0.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ラ	2.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
高木層	2.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
亜高木層	-	-	-	1.3	-	-	0.6	0.5	-	1.8	-	2.3	-	-	-	2.2	-	6.6	5.7	-	-	1.5	5.4	13.6
低木層	-	-	-	2.0	-	-	-	-	-	0.9	-	-	-	3.2	-	-	4.3	-	1.9	-	-	0.5	-	-
草本層	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	16.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
シワ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
高木層	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
亜高木層	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.2	-	-	-	15.4	0.5	-	-
低木層	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7.7	-	-	-
草本層	2.8	-	-	-	-	-	-	-	-	1.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.9	7.7	-	-	1.8

ではBと同様の傾向がみられた。トランセクトCでは、浅開析谷の上部ではイヌブナ、モミの優占度が高かった。浅開析谷の下部、下部谷壁斜面、および麓部斜面では、モミ及びイヌブナの優占度は低く、先駆性高木種の優占度は高かった(図III-5)。同様の地形型の配列を持つトランセクトAでは、下部谷壁斜面でイヌブナの優占度が比較的高いことを除いて、Cと同様の傾向がみられた。

III-4-2. 先駆性高木種のパッチ内での出現パターン

先駆性高木種の100 m²あたりの出現個体数を、パッチごと階層ごとに示す(表III-1)。各種の出現傾向をみると、イイギリは、麓部斜面では出現せず、また草本層に含まれる実生・稚樹個体の出現頻度が少なかった。ミズキは、4つの地形型においてよく出現し、低木・草本層での出現頻度は比較的高かった。特に、同じパッチ内において複数階層にわたって出現個体を有することが、他種と比べて多かった。カラスザンショウは、4つの地形型に出現したが、低木・草本層での出現は少なく、2層以上にまたがった出現はみられなかった。フサザクラは、4つの地形型に出現した。そのなかで、群落高が大きいパッチでは、高木層などの最上層に出現することが少なく、第2層以下に下層木として比較的低密度で出現することが多かった。一方、群落高が小さいパッチでは、高木層などの最上層に比較的高密度で出現する傾向がみられた。同じパッチ内において、複数階層にわたって出現個体を有することもみられた。アカメガシワは、上部谷壁斜面や浅開析谷で出現が特に少なく、出現は下部谷壁斜面や麓部斜面に出現が偏る傾向にあった。

III-4-3. 樹形からみた種特性



図III-6. 先駆性高木種5種の胸高直径と樹高の関係

図Ⅲ-6に、胸高直径と樹高の関係を示す。イイギリ、ミズキ、カラスザンショウは、胸高直径が20cmから30cmまでは胸高直径の増加に比例して樹高も増加するが、以降は樹高が16m付近で頭打ちになっていた。フサザクラ、アカメガシワは、樹高が12m付近で頭打ちになっていた。図中には、樹高12mのところ補助線を示してあるが、調査した5種は、胸高直径の増加に対して頭打ちになる樹高、すなわち最大樹高が12mを超える種と越えない種に分かれた。この最大樹高の種間差をふまえて、群落内での種間関係をより明白にするため、樹冠下高と樹高の関係を示した樹冠深度図を作成した(図Ⅲ-7)。樹高12m、樹冠下高8m以上の個体グループが最も高い林冠層を形成するが、フサザクラ、アカメガシワはこの個体グループにほとんど入っていないことが読みとれる。

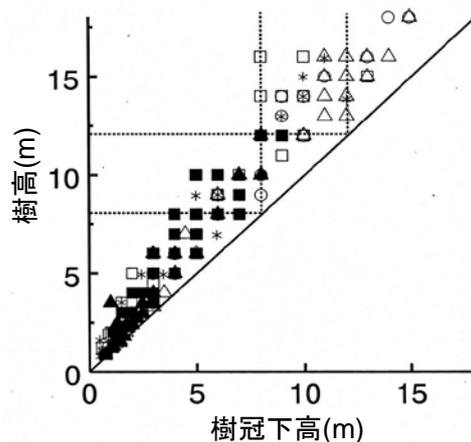
表Ⅲ-2に、主幹の傾斜角の頻度分布を示す。主幹の傾斜には地表変動の指標性があり(東 1979)、傾斜が大きい個体の有無は、地表変動を受けた場所における種ごとの生残力が反映されると考えられる。イイギリ、カラスザンショウでは、傾斜が大きい個体がみられなかった。一方、フサザクラは、傾斜が大きい個体がとくに多かった。

表Ⅲ-3に、萌芽性を指標する株立本数の頻度分布を示す。株立本数が2以上の萌芽個体がみられる種は、幹や枝が物理的な破壊を受けた後に萌芽による

回復力が相対的に大きいと考えられる。イイギリ、カラスザンショウでは、萌芽個体はみられなかった。ミズキ、アカメガシワでは、萌芽個体は少数みられたが、株立本数が6以上のものはみられなかった。フサザクラでは、萌芽個体がとくに多く、とくに株立本数が6以上の個体が多くみられた。

Ⅲ-5. 考察

以上の結果を受け、既存の地形学や砂防学の知見などをもとに、地形型ごとに地表の安定性を評価し、斜面崩壊による攪乱体制と先駆性高木種の分布について考察する。



図Ⅲ-7. 全スタンドを合わせた樹冠深度図
○:イイギリ, □:ミズキ, △:カラスザンショウ, ■:フサザクラ, ▲:アカメガシワ, *:その他の樹種

表Ⅲ-2. 主幹の傾斜角の頻度分布
Ip:イイギリ, Cc:ミズキ, Za:カラスザンショウ, Ep:フサザクラ, Mj:アカメガシワ

主幹の傾斜角(°)	Ip	Cc	Za	Ep	Mj
0-10	0	1	5	0	3
11-20	9	4	3	2	8
21-30	10	10	14	6	11
31-40	10	13	17	10	8
41-50	2	8	12	10	5
51-60	0	1	0	4	6
61≤	0	4	0	7	1

表Ⅲ-3. 株立本数の頻度分布
凡例は表Ⅲ-2と同じ。

株立本数(本)	Ip	Cc	Za	Ep	Mj
1	31	37	51	8	41
2-5	0	4	0	9	1
6≤	0	0	0	22	0

Ⅲ-5-1. 地形型ごとの地表の安定性

浅開析谷は、侵食谷としての成長過程にある0次谷に相当する。塚本(1973)は凹状をなした0次谷に崩壊が多発していることを指摘しており、奥西(1980)はこのことを、表層崩壊を誘発する表流水や浅い地下水の集水性が凹状の斜面で高いためと説明している。これより、浅開析谷で崩壊が起こりやすいことが示唆される。しかし、斜面系列上では相対的に上方にあり、どこかで崩壊が発生しても攪乱を受ける範囲は限定されると考えられる。すなわち崩壊により林冠ギャップは形成されやすいが、林がうける攪乱は局地的なものにとどまると考えられる。また、同じ浅開析谷の中でも下部で先駆性高木種が多いことは、斜面上で相対的に下方になるほど、どこかで発生した崩壊の影響を被りやすく、更新の機会を攪乱に依存する先駆性高木種にとって有利であると考えられることと説明できる。

下部谷壁斜面は、崩壊により形成・維持され、現在でも微小な崩壊は多いと考えられている(田村 1990)。さらに、斜面系列上で相対的に下方に位置する下部谷壁斜面は、自らの崩壊がないときにおいても上方での崩壊による崩積土や岩屑による影響を受けやすく、そのために群落高の大きい林の成立は困難であることも考えられる。

麓部斜面は、斜面系列上で相対的に最も下方に位置し、地表の状態からみても、上方からの崩積土や岩屑の堆積により形成・維持されていると考えられる。一般に、斜面の下部では土壌が厚く、水分条件がよく、さらに風の影響をうけにくいのために、樹高が高くなりやすいことが知られている。しかし、ここでは、上方で起こる崩壊の影響を最も受けやすいので、単木的には樹高が大きい個体が存在しても(図Ⅲ-4)、群落高の大きい閉鎖林冠は成立しにくいと考えられる。

上部谷壁斜面は、自ら崩壊しにくく、また斜面系列上で相対的に上方に位置するので、最も攪乱は軽度であると考えられる。

Ⅲ-5-2. 地表攪乱と先駆性高木種の分布

地表攪乱と植物群集については、Sakai & Ohsawa(1993)が、房総丘陵において植生パターンの解析を行った結果、崩壊が周期的に起こるところでは、植生パターンは土壌の厚さとあまり対応せず、崩壊による攪乱体制がより重要であると述べている。これより、強い攪乱のもとでは、植物群集に対して Denslow(1980)が述べた攪乱の働きの2つの面のうち、一部の個体の枯死という側面の方が強く現れ、その結果植生パターンに対して支配的となると考えられる。

また、パッチ内での出現パターンを比較した結果、イイギリ、カラスザンショウ、アカメガシワのように下層での出現が少ない種と、ミズキ、フサザクラのように下層でも出現がみられる種とが認められた(表Ⅲ-1)。調査した5種の種子散布型は、フサザクラは風による散布(風散布型)、他の4種は種実が動物に食べられて散布(被食散布型)であった(千葉県史研究財団編 2003)。風散布型は散布性が優れ広い範囲に種子がまき散らされる特徴があり(中西 1994 など)、被食散布型(主に鳥散布型)は風散布型ほどではないものの広範囲に散布される(中西 1994, 小南 1999 など)。少なくともフサザクラを除く4種は大きな攪乱後短期間に定着してい

ることが報告されており(勝木ほか 2003), イイギリ, カラスザンショウ, アカメガシワの3種がパッチの下層で出現がみられないことは種子の供給がないためではない。これら3種は, 高木層や亜高木層を欠いたスタンドでは低木層で出現している(表Ⅲ-1)。すなわち, パッチの下層で出現がみられない種は, 出現がみられる種と比較して相対的に耐陰性が低いためであると考えられる(石田 1996)。

以上より, 各種の本調査地域における出現傾向は次のようにまとめられる。

イイギリは, 樹幹の傾斜の大きい個体がみられなかった(表Ⅲ-2), 崩壊などにより傾斜した個体の生残力が乏しいと考えられる。また, 萌芽個体がみられなかった(表Ⅲ-3), 倒されたり枝を折られるなどの損傷を受けた際, 萌芽による回復力が乏しいと考えられる。したがって, 崩壊による崩積土や岩屑の影響を受けやすいと考えられる下部谷壁斜面や麓部斜面で生残は困難であろう。一方, 最大樹高が大きいので(図Ⅲ-6), 群落高が大きい閉鎖林冠に残り得る。しかし, パッチの下層での出現が少ない(表Ⅲ-1), 上部谷壁斜面のように崩壊による空地の形成が相対的に少ないと考えられるところでは, イイギリが更新できる機会は少ないと思われる。したがって, 崩壊は起こりやすいが攪乱を受ける範囲が限定されると考えられる, 浅開析谷に出現が集中すると説明できる。

ミズキは, 傾斜の大きい個体がみられた(表Ⅲ-2), 崩壊などのため樹幹が傾斜しても生残力があると考えられる。また, 萌芽個体がみられた(表Ⅲ-3), 損傷を受けた際, 萌芽による回復力を有すと考えられる。したがって, 下部谷壁斜面や麓部斜面のような, 崩壊による攪乱圧の高いところで生残できると考えられる。また, 最大樹高が大きい(図Ⅲ-6), 群落高が大きいところで林冠に残り得る。また, パッチ内で下層にもよく出現しており(表Ⅲ-1), 上部谷壁斜面のように崩壊による空地の形成が相対的に少ないと考えられるところでも, イイギリよりは更新しやすいと思われる。これらより, ミズキが4つの地形型においてよく出現したことが説明できる。

カラスザンショウは, 傾斜の大きい個体がみられなかった(表Ⅲ-2), 崩壊などのため樹幹が傾斜した個体の生残力が乏しいと考えられる。また萌芽個体がみられなかった(表Ⅲ-3), 損傷を受けた際, 萌芽による回復力は乏しいと考えられる。したがって, このような性質を持つカラスザンショウが, 下部谷壁斜面や麓部斜面で出現するのは, 一度侵入した個体が次に攪乱が起こるまでの間に, 成熟した大きさになれるような, 速い成長速度をもつためである(29ページのIV-4-2, 35ページのIV-5-2-1を参照)。また, 最大樹高が大きい(図Ⅲ-6), 群落高の大きい林冠に残り得る。しかし, パッチの下層での出現が少なく(表Ⅲ-1), 上部谷壁斜面のように崩壊による空地の形成が相対的に少ないと考えられるところでは, カラスザンショウが更新できる機会は少ないと考えられる。

フサザクラは, 傾斜の大きい個体が多かった(表Ⅲ-2), 崩壊などのため樹幹が傾斜しても生残力があると考えられる。また, 萌芽個体が特に多くみられた(表Ⅲ-3), 損傷を受けた際, 萌芽による回復力が非常に高いと考えられる。Sakai & Ohsawa(1993)は, フサザクラはダメージを受けたり, 幹が根返りをおこしても, 萌芽を形成しやすいと述べている。このように, 崩壊地に有利な性質をもった高木種は, 当地域のフロラではフサザクラに限られているため, 下部谷壁斜面や麓部斜面ではフサザクラが優占すると考えられる。一方,

最大樹高は前記の 3 種より小さかったので(図Ⅲ-6), 上部谷壁斜面や浅開析谷の群落高の大きいところでは林冠に残り得ない。しかし, 群落高の高いパッチ内で, 亜高木層以下での出現がみられるので(表Ⅲ-1), 耐陰性があると思われる。これらより, フサザクラが 4 つの地形型においてよく出現したことが説明できる。

アカメガシワは, 傾斜の大きい個体のみられたので(表Ⅲ-2), 崩壊のため樹幹が傾斜しても生残力があると考えられる。また萌芽個体のみられたので(表Ⅲ-3), 損傷を受けた際, 萌芽による回復力を有すと考えられる。一方, 最大樹高が小さいため(図Ⅲ-6), 上部谷壁斜面や浅開析谷の群落高の大きいところでは, 林冠に残り得ない。また, フサザクラのようにパッチの下層での出現が多くないので(表Ⅲ-1)耐陰性は乏しいと考えられ, 群落高が小さい下部谷壁斜面や麓部斜面に出現が偏るのであろう。

Ⅲ-5-3. まとめ

先駆性高木種は, 極相林内においても, 更新過程(磯谷・奥富 1991)や微地形などにより, 時空間的に生育立地を得て自然植生の中の重要な一構成員として, それぞれの種特性を發揮して生残し, その結果として個体群を維持していると考えられるが, 本章ではその一端を明らかにすることができた。すなわち, 更新を攪乱に大きく依存している先駆性高木種は, 攪乱によりそこに生育する個体を受けるダメージに対して, 種ごとに異なる適応形態をもっていた。攪乱圧がより高い場所においては, 大きく主幹が傾斜しても生残でき, かつ幹や樹冠部等が損傷を受けたとき萌芽による回復力をもつ種が有利であった。また, 攪乱圧がより低く群落高が大きい場所では, 最大樹高が大きく, かつ樹冠下で生残しやすい形態をとれる種が有利であった。地形型ごとに攪乱体制は異なるので, それらの結果分布パターンが種ごとに異なることがわかった。

従来先駆性高木種は, 更新に際して攪乱への依存度が高いことや比較的短命であることから荒れた林の種としての認識(近田 2007)にとどまり, それ以上の議論はあまりされてこなかった。しかし本章で明らかになったように, 先駆性高木種同士でも種特性が種ごとに異なり, そのことが自然林での分布特性の差異に反映されていることは, 都市域の人為環境下におけるそれぞれの挙動を理解する上でも有益な知見である。

第IV章. 二次林の再生過程における先駆性高木種の地形に対応した動態

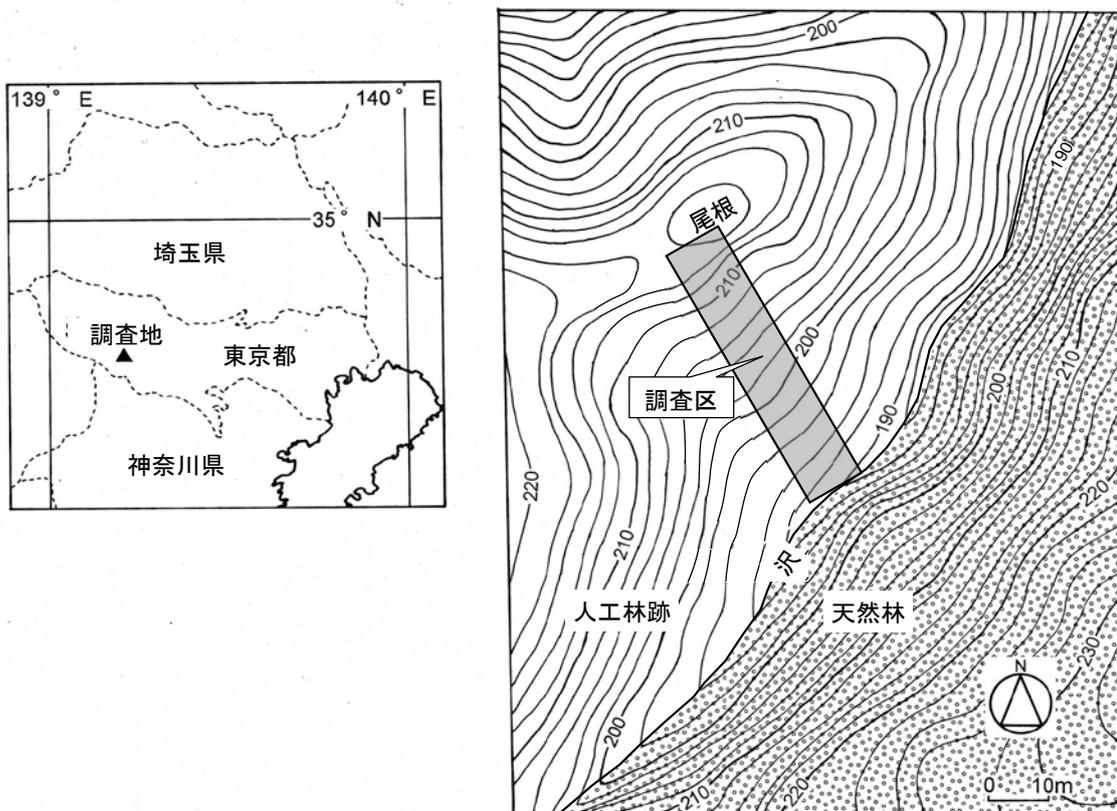
IV-1. 本章の背景と目的

第I章で述べたように都市林の多くを占める二次林はコナラ・クヌギ林が中心であるが、これらの林は人為管理の下で維持されてきた林であり、自然成立したものではない。放置によって成立する二次林には、アラカンなどの常緑広葉樹二次林やミズキなどの先駆性高木種二次林が知られている。しかし、これらの成林過程や立地環境については明らかになっていない。

そこで本章では大きな攪乱を受けた森林の再生過程を継続的に調査し、木本種の侵入初期の動態や生活型組成の経年変化について、地形区分ごとに解析した。その結果を整理して斜面に沿ったゾーニングを試み、ゾーンごとにどのような過程を経てどのような二次林が形成されるかを解明し、その中で先駆性高木種がどのような動態を示すかについて明らかにすることを目的とした。

IV-2. 調査地

調査は、東京都八王子市の森林総合研究所多摩森林科学園内の試験林で行った(図IV-1)。調査地は、関東山地の高尾山などを有する東京都、神奈川県境界尾根から派生する丘陵地帯の東端を占めている。



図IV-1. 調査地位置図

右図の右半の網掛け部は天然林、左半の白色部は気象害を受けた人工林跡。

また海拔高は最低 183m, 最高 287m で, 高低差は約 100m にすぎないが, 地形は急峻で尾根から谷への地形傾度は明瞭である。地質は, 北西部の高所には小仏層群に属する粘板岩を基岩とする岩石がみられ, 南東部の低所は 3m 余りに及ぶ関東ロームに覆われている(林ほか 1965)。調査地点の土壌は, 試験林内の大部分を占める適潤性褐色森林土に区分されている(林ほか 1965)。調査地の気候は, 1979 年から 2005 年間の年平均気温が 13.5°C, 年降水量が 1684.1 mm であり(森林総合研究所多摩森林科学園 2007), 暖かさの指数, 寒さの指数を計算すると, それぞれ 105.7, -3.9 で暖温帯域にあたる。約 57ha の敷地面積のうち自然林は 13ha ほどで, その大部分はモミ, アラカシ, スダジイなどが優占している(豊田・谷本 2000)。残りはケヤキやホオノキなどの広葉樹人工林, あるいはスギやヒノキなどの針葉樹人工林となっている。また敷地の周辺は住宅地や道路などに大部分が囲まれ, 孤立しつつある森林となっている(勝木ほか 2003)。

調査は 1986 年 3 月にスギ・ヒノキ人工林に冠雪害が発生し(斎藤ほか 1986), スギの大半の個体が被害を受け, これらが伐採・搬出された後放置された南東向きの斜面に成立した若齢二次林で行った。調査地周辺の伐採・搬出の作業状況について, 詳細な記録は残っていないが, 当時の現地職員からの聞き取りによると, 被災木の搬出の際に支障となる下層木は伐採したと考えられる。ここで稜線から沢までを含むように幅 10m×長さ 48m(斜距離では 10m×55m)の調査区を 1993 年(攪乱後 7 年目)に設置した。調査区は斜距離 5m 四方ごとにグリッドを設けている。調査区には, 被災を逃れたヒノキが尾根筋にまとまって残っており, また被災を逃れたスギが斜面にわずかに点在していた(図 IV-2b)。調査区内の斜面最上部のグリッドでは, ヒノキは 2006 年の時点で最上層を被度 100% で被っているが, スギは斜面の中央部分で単木的に点在するのみで, 樹幹の近くのグリッドでも被度は 30% 程度であった。また, 谷を隔てた南東側は, モミ, アラカシ, スダジイなどが優占する自然林に接している(勝木ほか 2003)。調査区全体の平均傾斜は 29 度であった。

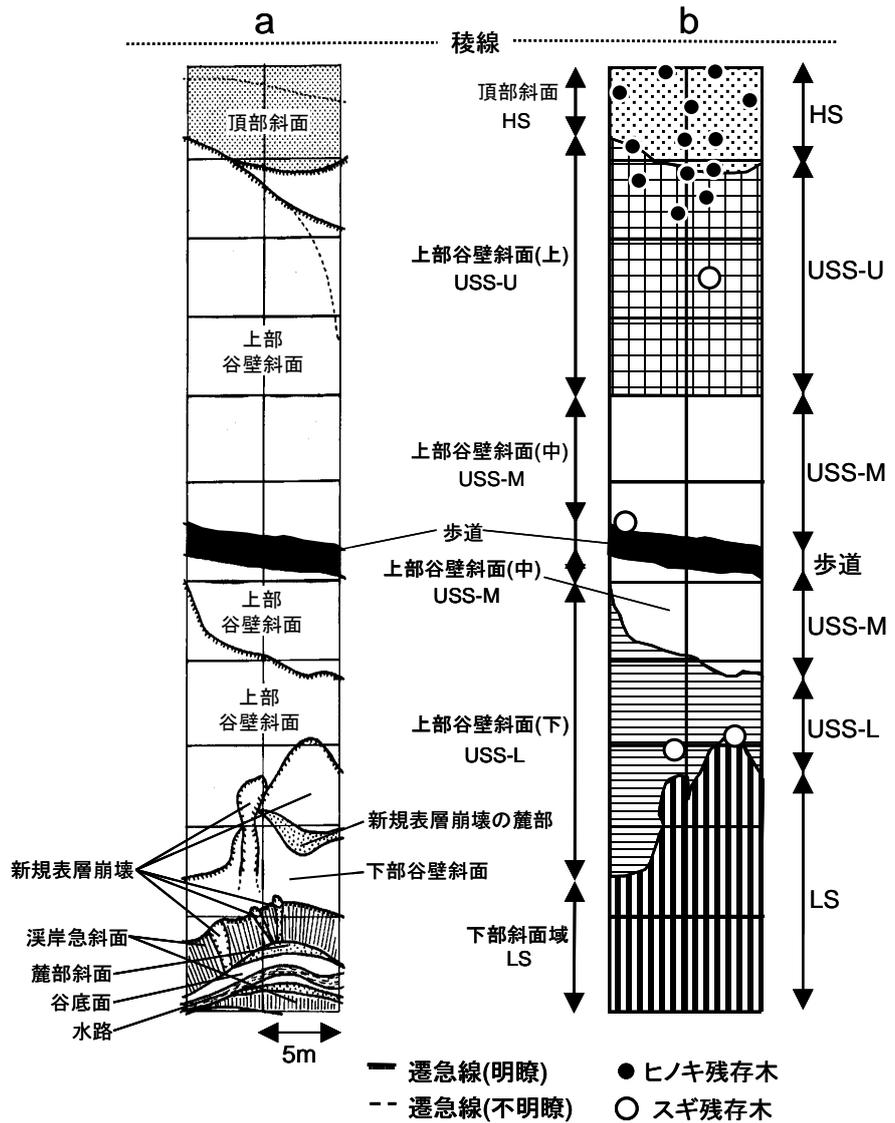
IV-3. 方法

IV-3-1. 毎木調査

調査区を設置した 1993 年から 2006 年(攪乱後 20 年目)まで毎年秋季に, 樹高が胸高以上に達した個体の毎木調査(位置, 種名, 胸高直径, 樹高, 外的損傷等の有無)を行った。損傷や先枯れ等により樹高が再び胸高未満になってしまった個体も, 生存が確認できる限り測定を行い, 集計の際には生存個体として扱った。また, スギ・ヒノキの残存木は集計の対象とはしなかった。

IV-3-2. 地形区分

斜面に沿ったパターンおよび林分構造についてより詳細に理解するために、斜面を田村(1996)に基づき第三章より細かい微地形スケールで区分した(図IV-2a)。認識された地形型は頂部斜面, 上部谷壁斜面, 下部谷壁斜面, 溪岸急斜面, 麓部斜面, 谷底面, 新期表層崩壊(麓部が明瞭な場合はさらに区分した), 流路, 歩道である。これらの区分にあたって, 最上部の頂部斜面と最下部の溪岸急斜面との間の谷壁斜面には, 下半部で遷急線がいくつか入っていたが, 次のように考えた。最も下方の遷急線より下の水路や谷底面に接する部分は特に急傾斜を示しており, この部分は田村(1996)の溪岸急斜面に相当する。溪岸急斜面とした部分とその一つ上の遷急線との間も, 浸



図IV-2. 調査区内の地形区分とスギ・ヒノキ残存木の位置

a: 田村(1996)による地形区分, b: 解析のための地形区分とスギ・ヒノキ残存木の位置。グリッドは斜距離 5 m 四方。

食が著しくかつ新規表層崩壊がいくつも生じていることから, 現在も上方に比べて浸食が活動的と考えられたので, この部分は田村(1996)の下部谷壁斜面に相当する。下部谷壁斜面, 溪岸急斜面, 麓部斜面, 谷底面, 新期表層崩壊, 小崖錐, 水路はそれぞれの占める面積が小さく, 今回の調査対象である胸高以上の出現種や林分構造が類似していたので, 解析の際はこれらを下部斜面域(以下 LS と略記する)として一括した(図IV-2b)。また, 図IV-2b の LS を区分した遷急線より下の部分は現在も浸食が活動的であることから, この遷急線は浸食前線(Kikuchi & Miura 1993, Nagamatsu & Miura 1997, Hara et al. 1996 など)であると考えられた。

上部谷壁斜面と区分した部分は斜面の大半を占めたので、この部分は解析に先立って以下のように下位区分を行った(図IV-2b)。まず最下部の、比較的明瞭な遷急線が認められるものの新規表層崩壊がみられないことで下部谷壁斜面とは異なる部分を、上部谷壁斜面下部(以下 USS-L と略記する)とした。また、USS-Lを除いた遷急線の上方は、歩道部分を除き比較的均質な斜面であったが、他の区分と比較して占める範囲が広く、種構成や林分構造が連続的に変化していた。そこで上部谷壁斜面の遷急線の上方を便宜上さらに中間付近のグリッド境界で分けて、上部谷壁斜面上部(以下 USS-U と略記する)と上部谷壁斜面中央部(以下 USS-M と略記する)に区分した。USS-M の部分には幅 1 m くらいの歩道が通っているが、歩道部分は地形区分ごとの集計からは除外した。また、斜面最上部の調査区外にも歩道が通っているが、2001 年と 2003 年に歩道に近接する部分で一部の低木個体が刈り払われたので、一部の解析ではこの部分を除いて行った。以下、本稿では頂部斜面(以下 HS と略記する)、USS-U、USS-M、USS-L、LS の区分で解析を行った。これらの調査区内で占める面積はそれぞれ 50(2001 年と 2003 年に刈り払いを受けた部分を除くと 30)、121、116、77、106 m²であった。

IV-3-3. 生活型区分

多くの出現種から構成される再生林をパターン化して整理するために、生活型に基づいて種を区分することは有効である。そこで、生活型情報についての記載がある既存の文献(沼田・浅野 1969, 1970, 沼田・吉沢 1978, 浅野・桑原 1990, 溪畔林研究会 2001, 千葉県史料研究財団編 2003 など)に基いて、生活型の区分を行った。文献情報のない種や文献により記載内容に差異がある種は、著者らの未発表データ、信頼性の高い私信などあらゆる情報を参考に生活型の区分を行った。今回は、まず出現樹種を最も基本的な生活型区分として常緑、落葉に分けた。さらにそれぞれを、林冠を構成する可能性があるかどうかの観点から高木性・亜高木性の樹種を高木(群落高は条件によって変わるので亜高木性の種は林冠を構成する可能性があると考えた)、低木性の樹種を低木種として、4 区分した。そのうち落葉高木種は、さらに「先駆性高木種」と「その他落葉高木種」とに分けた(6 ページの II-2-1 参照)。

IV-3-4. 斜面に沿った優占型の経年変化の解析

斜面に沿った再生群落全体の優占型の変化を見るために、斜面方向に沿って、スギ・ヒノキ残存木を除いた再生群落の胸高断面積合計を、1993 年(攪乱後 7 年目)、2000 年(攪乱後 14 年目)、2006 年(攪乱後 20 年目)の結果を代表として、生活型区分ごとに集計した。調査区の長辺に沿って 10m×10m の方形枠を仮想し、調査区の上端から下端まで 1m ずつ移動させて、生活型区分ごとに胸高断面積合計(ha 当たり換算)を計算し、斜面に沿った胸高断面積合計の差異を平準化した。

IV-3-5. 地形区分ごとの生活型組成の変化と木本の消長

地形区分ごとに木本種の個体の変化を検討するために、1993 年、2000 年、2006 年の結果を代表として、

生活型ごとの個体数の構成比を求めた。次に、同じく3ヶ年の地形区分ごとの各生活型の樹高階分布を集計し、この間の構成比と樹高階分布の変化について検討した。さらに、年ごとの各生活型の個体数及び種数について、調査期間全体を通じた延べの総数、新規加入数、枯死または消失数を集計した。また、各調査年と個体数および種数からケンドールの順位相関係数(τ)と有意確率(p)を求め(個体数および種数の延べ数が3以下のものは分析対象としなかった)、調査期間中の両者の増減について検討した。

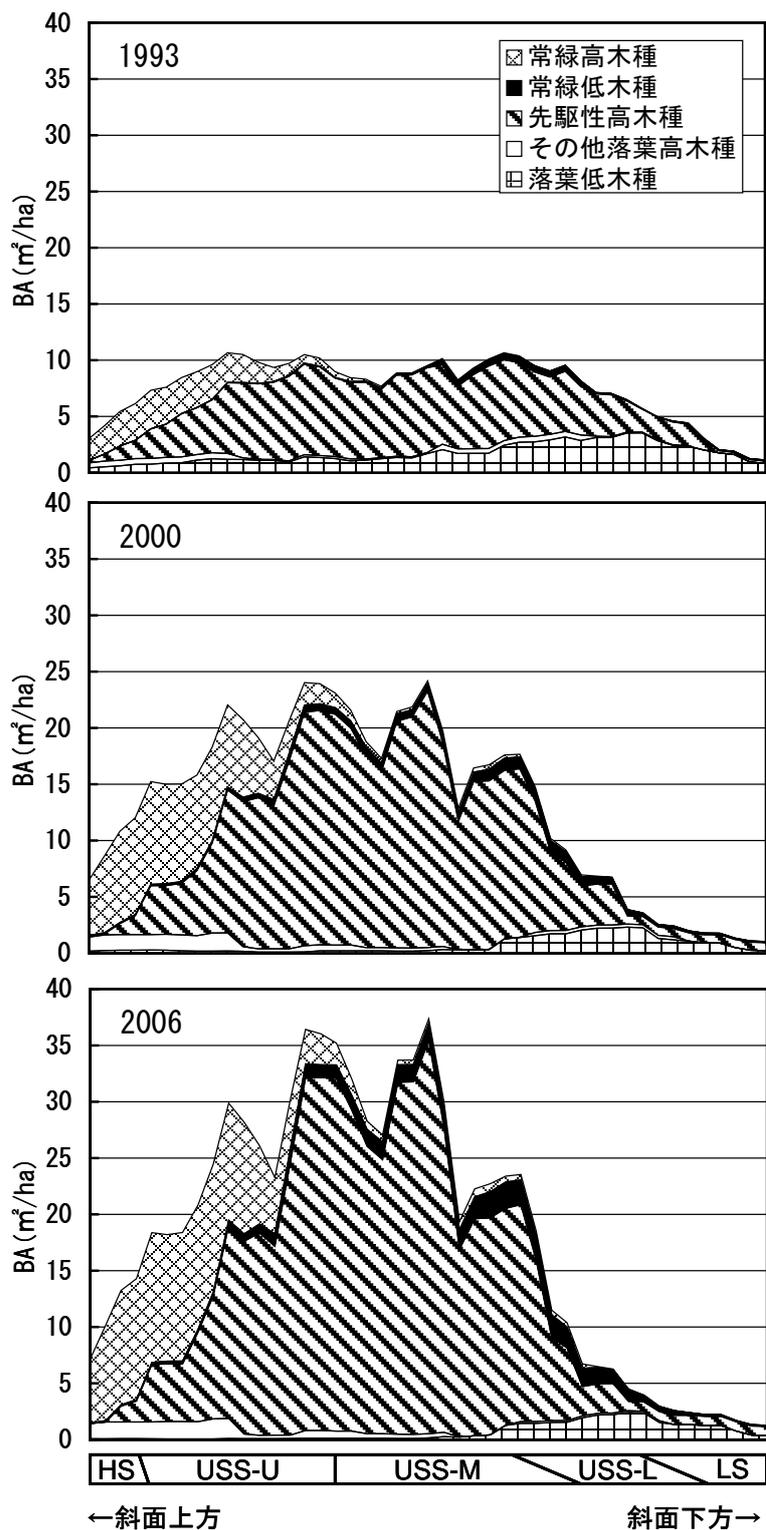
IV-3-6. 常緑高木種と先駆性高木種の地形区分ごと成長比較

生活型ごとに、地形に対応して成長パターンに差が生じる可能性が考えられる。そこで、本調査区における主な優占種の生活型である常緑高木種と先駆性高木種に対し、両者の優劣関係が入れ替わる USS-U と USS-M において、それぞれ2006年で樹高が上位5位までの個体について、個体ごとの樹高成長を比較した。

IV-4. 結果

IV-4-1. 斜面に沿った優占型の経年変化

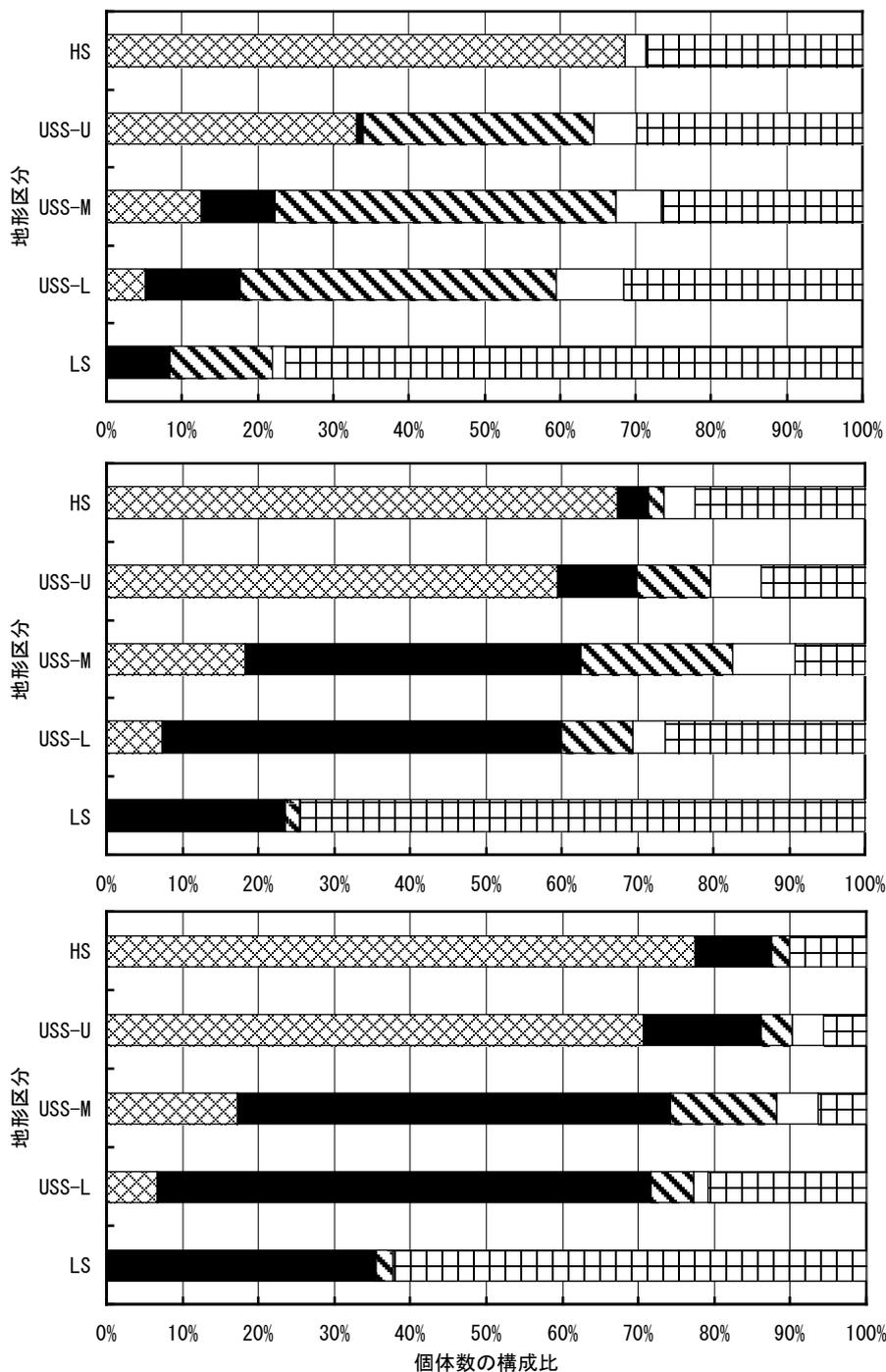
再生群落の全種を合わせた胸高



図IV-3. 再生群落の斜面に沿った胸高断面積合計(BA)の変化 おおよその地形区分との対応 を図の下部に示す。スギ・ヒノキの残存木は除く。

断面積合計は、各調査年も斜面の中央部と比較して最上部と最下部で小さかった(図IV-3)。3 調査年の比較から調査期間を通じた変化をみると、全種を合わせた胸高断面積合計は、斜面の中程からやや上方(USS-U, USS-M にあたる部分)で大きく増加した(USS-M でのピーク部分で 1993 年に 10.15 m²/ha, 2006 年に 37.36 m²/ha)。一方、斜面の最上方(HS にあたる部分)や斜面の下方(USS-L, LS にあたる部分)では増加はわずかであった(最上部では 1993 年に 3.04 m²/ha, 2006 年に 7.17 m²/ha, 最下部ではそれぞれ 1.12 m²/ha, 1.26 m²/ha)。

HS から USS-U にあたる斜面の上方では、常緑高木種が大きい割合を占めた(1993 年に HS で 88%, USS-U で 38%, 2006 年ではそれぞれ 97%, 57%)。常緑高木種はアラカシが大半(1993 年の HS で常緑高木種 24 個体中アラカシは 14 個体, USS-U では 80 個体中 68 個体)であった。また、斜面の最上部と最下部を除いた斜面の中程では、先駆性高木種の割合が大きかった(1993 年に USS-M で 78%, USS-L で 71%, 2006 年ではそれぞれ 91%, 65%)。これら常緑



図IV-4. 地形区分ごとの各生活型の個体数の構成比
(上：1993年(攪乱後7年目), 中：2000年(同14年目), 下：2006年(同20年目))
☒ 常緑高木 ■ 常緑低木 ▨ 先駆性高木 □ その他落葉高木 □ 落葉低木

高木種と先駆性高木種の胸高断面積合計の量的関係は、HS から USS-M の間で連続的に入れ替わった。また斜面の中程では、常緑低木種も割合としては小さいものの増加が著しく、特に USS-M から USS-L にあたる斜面の下方寄りで見立った(1993年にUSS-Mで1%、USS-Lで1%、2006年ではそれぞれ4%、16%)。常緑低木種は、イヌツゲがUSS-Uで1個体出現した他はすべてアオキであった。

LSにあたる斜面下方では、常緑高木種は出現せず、その他では先駆性高木種と落葉低木種以外は図にほとんど現れないほど小さかった。図に現れている先駆性高木種は、カラスザンショウ 1 個体によるものであった。

IV-4-2. 微地形区分ごとの生活型組成およびサイズ分布の変化

地形区分ごと生活型ごとの個体数の構成比を示す(図IV-4)。攪乱後7年目の1993年は、HSでは常緑高木種と落葉低木種が個体数の90%以上を占める構成となっており、LSでは66%を落葉低木種が占める構成となっていた。USS-U、USS-M、USS-Lでは先駆性高木種と落葉低木種の割合がいずれも30%以上と高く、USS-Uでは加えて常緑高木種の割合も33%と高かった。攪乱後14年目の2000年になると、USS-Uでは先駆性高木種の割合が30%から10%へ減じ常緑高木種の割合が59%に増してHSと似た構成になった。USS-MとUSS-Lでは先駆性高木種の割合がそれぞれ20%、9%へと減じて常緑低木種の割合が45%、53%へと増した。LSでは落葉低木種が60%以上を占める構成は変わらないが、先駆性高木種の割合が14%から2%へ減じ常緑低木種の割合が8%から23%へ増した。攪乱後20年目の2006年では、USS-Uで先駆性高木種の割合の減少と常緑高木種の割合の増加が続いたため、ますますHSと構成が近づいた。USS-MとUSS-Lでは先駆性高木種の割合の減少と常緑低木種の割合の増加、LSでは先駆性高木種の割合の減少と常緑低木種の割合の増加がさらに続いた。これらにより、2000年にみられた地形区分ごとの構成傾向がさらに強くなっていた。

次に、生活型ごとに集計した樹高階別個体数分布を1993年、2000年、2006年について示す(表IV-1)。階級は2m区切りであるが、2m以下の階級は調査対象に満たない個体は含まないため他の階級より階級幅が小さい。また、16mを超える個体は「16超」として一括している。

HSでは、1993年から2006年の間に常緑高木種が年々個体数を増し、またこれらの優勢木は4~6mの階級に年々移行していた。1993年にはみられなかった常緑低木種は2000年には2個体、2006年には4個体と年々増加していたが、2m以下の階級にとどまっていた。先駆性高木種やその他落葉高木種は個体数が少なく、最下の2m以下の階級に1個体ずつみられるのみであった。

USS-Uでは先駆性高木種の優勢木が上層に出現し、2000年には10~12mの階級に達していたが、2006年でもこの階級で停滞した。優勢木以外の先駆性高木種は下層にとどまって年々数を減らし2006年には消失した。その他落葉高木種は少数が残ったが個体数は減じていった。常緑高木種は優勢木が年々上位の階級に移行し、2006年には8~10mの階級まで達した。

USS-Mでは、先駆性高木種の優勢木が調査期間を通じ順調に成長して、2006年には16m超の階級まで

表IV-1. 地形区分ごとの各生活型の樹高階別個体数分布

樹高階級値(m)	1993年								2000年								2006年										
	2	4	6	8	10	12	14	16	16超	2	4	6	8	10	12	14	16	16超	2	4	6	8	10	12	14	16	16超
HS																											
常緑高木種	15	9	19	10	3	22	8	6
常緑低木種	2	4
先駆性高木種	1	1
その他落葉高木種	1	1	1
落葉低木種	8	2	7	4	4	3
USS-U																											
常緑高木種	15	61	5	17	46	23	4	16	34	31	3	3
常緑低木種	.	2	14	2	12	7
先駆性高木種	9	45	20	1	1	3	2	4	2	1	3	.	.	.
その他落葉高木種	7	6	.	1	2	2	1	1	.	1	.	.	.	1	1	1	1	.	1	.	.	.
落葉低木種	37	33	3	14	5	1	5	2
USS-M																											
常緑高木種	14	3	8	14	5	15	2
常緑低木種	14	46	8	40	34
先駆性高木種	7	15	26	10	2	1	3	1	2	3	6	5	1	.	.	2	.	1	4	5	2	1	3
その他落葉高木種	4	2	1	3	4	1	1	2	3
落葉低木種	11	19	6	8	3	5	3
USS-L																											
常緑高木種	3	1	4	3	4	1	2
常緑低木種	9	1	42	8	42	27
先駆性高木種	3	11	14	5	1	4	.	.	.	2	.	1	.	1	1	2	1	1
その他落葉高木種	4	2	1	2	2	1	.	1
落葉低木種	8	10	6	14	11	9	10	3
LS																											
常緑低木種	4	1	11	1	13	3
先駆性高木種	2	3	2	1	1	1	.
その他落葉高木種	1
落葉低木種	23	14	6	2	24	14	14	13	1

表中の数値は表示した樹高階級値以下で直下の階級値を超える樹高(m)の個体数を示す。ただし 2m 以下の階級は調査対象に満たない個体は含まない。

達した。これらの直下の亜高木層に相当する高さの階級も、先駆性高木種の個体が占めていたが、年々個体数は減っていった。その他落葉高木種は4~6m およびその下の階級でしかみられなかった。常緑高木種は、多くの個体が低木種と同じ2~4m およびその下の階級にとどまった。

USS-L では先駆性高木種の優勢木が2006年には16m超の階級に達した。亜高木層相当の高さの階級(6~8mの階級など)は、生活型を問わず個体の少ない状態が2000年以降続いた。4~6m およびその下の階級では、1993年には落葉樹が占めていたが2000年、2006年では生活型を問わず個体数が少なかった。常緑高木種は少数が2~4m およびその下の階級にみられ増減の傾向はみられなかった。

LS では1993年から2000年の間に、高木種は先駆性高木種(カラスザンショウ)1個体を除き残りは消失した。残った1個体は順調に成長し2006年には12~14mの階級まで達した。2000年以降に6mを超える階級に出現したのはこの1個体のみであった。

IV-4-3. 微地形区分ごとの木本の消長

各生活型の個体数及び種数について、年ごとの数、調査期間全体を通じた延べの総数、新規加入数、枯死または消失数を示した(表IV-2, 3)。また、各年の個体数または種数から求めたケンドールの順位相関係数(τ)と有意確率(p)を示した。

HS では、刈り払いの影響を受ける前の2000年までのデータで解析を行った。ここでは常緑高木種は個体数、種数とも調査年と正の相関を示した($p < 0.05$)。個体数は年々微増傾向で(表IV-2)、出現種は3種から4

種になった(表IV-3)。常緑低木種では個体数で正の相関を示した($p < 0.01$)。常緑低木種は 1993 年には 1 個体もなかったが、1996 年以降アオキが新規加入し 2000 年には 2 個体となった。落葉低木種では、2000 年までの間は個体数、種数とも変動がほとんどなかった。

USS-U では、常緑高木種の調査期間中の個体数は 81~92 個体で、新規加入が枯死を上回ったが、個体数の増減について有意な結果が得られなかった。常緑高木種の種数については、調査期間を通じてアラカシなどの 6 種で変化がなかった。常緑低木種は個体数の増減については正の相関を示した($p < 0.0001$)。1993 年はアオキとイヌツゲが 1 個体ずつのみであったが、アオキの新規加入が続き 2006 年には常緑低木種全体で 19 個体になった。常緑低木種はこの 2 種のみで種数の変化はなかった。先駆性高木種では、個体数、種数とも負の相関を示した($p < 0.0001$)。個体数、種数とも新規加入はなかった。先駆性高木種は、1993 年にはクサギを中心に 9 種 75 個体と全地形区分の中で最も多かったが、うち 37 個体を占めていたクサギは 1999 年までに全て枯死し、他の先駆性高木種も 2006 年までに多くの個体が枯死して、イギリスなど 3 種 4 個体のみとなった。その他落葉高木種でも、個体数、種数とも負の相関を示した($p < 0.0001$)。個体数、種数とも新規加入が見られたものの、枯死、消失が上回った。落葉低木種も、個体数、種数とも負の相関を示した($p < 0.0001$)。個体数では新規加入が見られたものの枯死が上回った。新規加入した種は 1 種で、

表IV-2. 地形区分ごとの各生活型の個体数の消長

	各年の個体数															延べ数			ケンドールの順位相関係数(τ)	有意確率(p)
	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	新規加入	枯死	出現総数			
HS																				
常緑高木種	24	26	29	31	33	34	33	32	34	36	37	37	36	36	17	5	41	0.69*	0.0178*	
常緑低木種	0	0	0	1	1	1	2	2	2	2	3	4	4	4	4	0	4	0.87*	0.0054*	
先駆性高木種	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1			
その他落葉高木種	1	2	2	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	3	3	4			
落葉低木種	10	10	9	10	10	10	11	10	8	8	8	8	8	7	5	8	15	0.00*	1.0000*	
USS-U																				
常緑高木種	81	85	87	88	90	92	92	90	91	91	92	90	89	87	16	10	97	0.29	0.1651	
常緑低木種	2	3	7	14	14	14	15	16	17	18	19	19	19	19	17	0	19	0.95	<0.0001	
先駆性高木種	75	56	38	31	29	22	15	11	11	10	9	7	6	4	3	74	78	-0.99	<0.0001	
その他落葉高木種	14	15	14	11	10	11	11	7	7	7	6	5	5	5	4	13	18	-0.87	<0.0001	
落葉低木種	73	61	49	34	29	26	22	20	18	16	13	9	8	7	5	72	78	-1.00	<0.0001	
USS-M																				
常緑高木種	17	17	18	18	19	20	21	22	23	23	23	22	22	22	6	1	23	0.73	0.0005	
常緑低木種	14	17	22	30	39	47	50	54	57	58	59	65	72	74	61	1	75	1.00	<0.0001	
先駆性高木種	60	49	31	29	28	26	25	22	21	19	19	19	18	18	0	42	60	-0.98	<0.0001	
その他落葉高木種	7	7	6	9	9	9	9	8	8	6	6	6	6	6	4	5	11	-0.41	0.0623	
落葉低木種	36	23	18	12	10	8	9	11	10	10	10	8	8	8	3	31	39	-0.70	0.0009	
USS-L																				
常緑高木種	4	5	5	6	6	6	6	7	7	7	7	7	7	7	3	0	7	0.83	0.0002	
常緑低木種	10	11	16	29	36	39	45	50	54	57	58	62	67	69	59	0	69	1.00	<0.0001	
先駆性高木種	33	20	13	10	10	10	9	8	8	7	7	7	6	6	3	30	36	-0.96	<0.0001	
その他落葉高木種	7	9	7	6	6	7	6	4	4	4	3	3	2	2	4	9	11	-0.87	<0.0001	
落葉低木種	24	21	23	28	27	26	25	25	25	24	23	23	23	22	14	17	38	-0.36	0.0833	
LS																				
常緑低木種	5	6	6	7	11	11	11	12	13	12	13	15	16	16	13	2	18	0.94	<0.0001	
先駆性高木種	8	7	3	3	3	3	1	1	1	1	1	1	1	1	0	7	8	-0.79	0.0004	
その他落葉高木種	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1			
落葉低木種	45	47	41	41	41	38	38	38	36	35	33	31	31	28	16	33	61	-0.94	<0.0001	

地形区分ごとの生活型ごとの個体数について、各年の個体数、調査期間全体を通じた延べの新規加入数、枯死数、総数を示す。各年の個体数から求めたケンドールの順位相関係数と有意確率を右端に示す。延べ出現数が 3 以下のものは解析の対象としなかったので空欄で示す。HS では 2001 年以降は一部が刈り払いの影響を受けており他と同等の比較ができないので、その期間の値をイタリックで示す。また、HS は 2001 年以降のデータを使わずに τ と p を求めた(値に*を付して示す)。

表IV-3. 地形区分ごとの各生活型の種数の消長

	各年の種数												延べ数			ケンドールの順位相関係数(τ)	有意確率(p)	
	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	新規加入			消失
HS																		
常緑高木種	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	1	0	4	
常緑低木種	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	
先駆性高木種	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	
その他落葉高木種	1	2	2	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	3	3	4	
落葉低木種	4	4	4	4	4	4	4	4	3	3	3	3	3	3	0	1	4	
USS-U																		
常緑高木種	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6	0	0	6		
常緑低木種	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	0	2		
先駆性高木種	9	8	8	8	8	8	6	5	5	5	5	4	3	3	0	6	9	
その他落葉高木種	8	9	9	9	8	8	8	6	6	6	5	4	4	4	2	6	10	
落葉低木種	14	13	13	12	12	11	9	8	7	6	6	5	4	2	1	13	15	
USS-M																		
常緑高木種	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4	4	4	1	0	4	
常緑低木種	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	
先駆性高木種	7	7	7	6	6	6	6	6	6	5	5	5	5	5	0	2	7	
その他落葉高木種	6	6	5	6	6	6	6	6	6	5	5	5	5	5	1	2	7	
落葉低木種	9	8	8	8	7	5	6	6	6	6	6	4	4	4	1	6	10	
USS-L																		
常緑高木種	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	1	0	4	
常緑低木種	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	
先駆性高木種	6	5	7	7	6	6	5	5	5	4	4	4	3	3	1	4	7	
その他落葉高木種	5	5	5	4	4	4	3	2	2	2	2	2	1	1	0	4	5	
落葉低木種	7	7	9	9	9	9	10	9	9	9	9	9	9	9	8	4	11	
LS																		
常緑低木種	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	
先駆性高木種	3	3	3	3	3	3	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	3	
その他落葉高木種	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
落葉低木種	12	12	12	11	11	11	11	11	11	11	10	9	9	8	0	4	12	

地形区分ごとの各生活型ごとの種数について、各年の種数、調査期間全体を通じた延べの新規加入数、消失数、総数を示す。各年の種数から求めたケンドールの順位相関係数と有意確率を右端に示す。期間を通じて種数が変わらないものは、ケンドールの順位相関係数が求められず、また延べ出現数が3以下のものは解析の対象としなかったので空欄で示す。HSでは2001年以降は一部が刈り払いの影響を受けており他と同等の比較ができないので、その期間の値をイタリックで示す。また、HSは2001年以降のデータを使わずに τ とpを求めた(値に*を付して示す)。

2006年には2種のみとなった。

USS-Mでは、常緑高木種について個体数、種数とも正の相関を示した(個体数 $p < 0.01$, 種数 $p < 0.001$)。常緑高木種は枯死より新規加入の方が多く、1993年の3種17個体から2006年には4種22個体になった。常緑低木種はアオキのみで、個体数については正の相関を示した($p < 0.0001$)。1993年の14個体から2006年には74個体に激増し、この間枯死は1個体のみであった。先駆性高木種では、個体数、種数とも負の相関を示した(個体数 $p < 0.0001$, 種数 $p < 0.001$)。個体数、種数とも新規加入はなかった。先駆性高木種では1993年にはクサギを中心に60個体あったが、2006年には18個体に激減し、特に1993年に19個体と多かったクサギは1995年までに全て枯死した。その他落葉高木種で個体数については有意な結果が得られず、種数については、負の相関を示した($p < 0.05$)。その他落葉高木種は、枯死と新規加入が同じくらいみられた。落葉低木種は個体数、種数とも負の相関を示した($p < 0.001$)。1993年は9種36個体であったが、2006年には4種8個体と減少した。消失した種数(6種)が新規加入した種数(1種)より多かった。

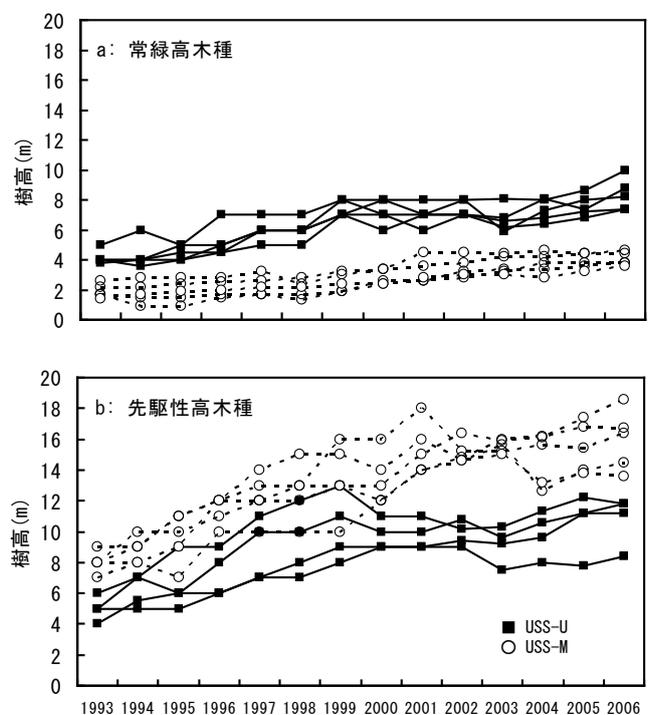
USS-Lでは、常緑高木種の個体数で正の相関を示した($p < 0.001$)。種数では有意な結果が得られなかつ

た。調査期間中に枯死個体はなかったが、1993年は3種4個体と少なく、2006年でも4種7個体と少数にとどまっていた。常緑低木種はアオキ1種のみで、種数については t を求めることができなかったが、個体数では正の相関を示した($p<0.0001$)。1993年の10個体から2006年には69個体に大きく増加し、枯死個体はなかった。先駆性高木種では、個体数、種数とも負の相関を示した(個体数 $p<0.0001$, 種数 $p<0.001$)。先駆性高木種は1993年には6種33個体あったものが、2006年には3種6個体に激減した。特に1993年に多かったクサギは1995年までに全て枯死した。先駆性高木種の新規加入は3個体あったが、途中で加入した3個体は2006年までに枯死した。その他落葉高木種でも、個体数、種数とも負の相関を示した($p<0.0001$)。その他落葉高木種は1993年には5種7個体あったものが2006年には1種2個体のみとなった。落葉低木種は個体数、種数とも有意な結果が得られなかった。1993年は7種24個体あったが、2006年までに2種が消失した。一方で新たに3種が加わり、2006年では8種22個体となった。

LSは調査期間を通じて常緑高木種は出現しなかった。常緑低木種はアオキのみで、個体数で正の相関を示した($p<0.0001$)。枯死(2個体)より新規加入(13個体)の方が多く、1993年の5個体から、2006年には16個体に増加した。先駆性高木種では個体数で負の相関を示した($p<0.001$)。先駆性高木種は個体数、種数とも新規加入はなく、1998年までにカラスザンショウ1個体を残して他は枯死した。その他落葉高木種は、1種1個体のみで、新規加入がないまま調査期間中に消失した。落葉低木種は個体数、種数とも負の相関を示した($p<0.0001$)。1993年には12種45個体出現したが、2006年には8種28個体となった。4種が消失したが、新規加入した種はなかった。

IV-4-4. 常緑高木種と先駆性高木種の地形区分ごと成長比較

USS-UおよびUSS-Mで、常緑高木種と先駆性高木種の2006年での樹高上位5個体の樹高成長を比較した(図IV-5)。なお、USS-Uの先駆性高木種は2006年では4個体のみであったので、上位4位までを示した。対象とした個体は、USS-Mの常緑高木種は上層の先駆性高木種に被陰されていたが、それ以外は被圧を受けていない優勢個体であった。台風や冠雪害による損傷などにより樹高の増加に波が見られたが、常緑高木種では、USS-Uでの各個体の樹高が調査期間を通じてUSS-Mより高かった(図IV-5a)。先駆性高木種は、USS-Mでは損傷により一時的に樹高が低下したあとも再び樹高の増加が見ら



図IV-5. USS-UおよびUSS-Mの常緑高木及び先駆性高木の2006年で上位5位までの個体ごとの樹高成長

れたのに対し、USS-U では 2000 年以降にほとんど樹高が増加していないことが特徴的であった(図IV-5b)。また、先駆性高木種では、USS-Mでの各個体の樹高がUSS-Uより高かった(図IV-5b)。また、先駆性高木種は、USS-M においては常緑高木種より樹高が高かった(図IV-5a, b)。USS-U でも同様の傾向が見られたが両者の差は小さく、一部では逆転もみられた(図IV-5a, b)。

IV-5. 考察

IV-5-1. 生活型組成、サイズ分布及び動態の、地形に対応したパターンの整理

斜面に沿った胸高断面積合計の変化(図IV-3)から、斜面の下方は落葉低木種の割合が大きく、斜面の中程は先駆性高木種の割合が大きく、上方はアラカンを中心とした常緑高木種の割合が大きかったといった斜面に沿ったパターンが読み取れた。これを手がかりに、個体数の構成比(図IV-4)、階層構造(表IV-1)、消長(表IV-2, 3)、などについて、地形区分との対応を検討した。

斜面最下部のLSでは、当初から常緑高木種は出現せず、1999年までに先駆性高木種1個体を除き低木種のみとなった(表IV-2, 3)。このように、この部分は他の部分とは種構成や構造が明瞭に異なるので、低木ゾーンとして他のゾーンと区分した。

低木ゾーンを除いた残りの部分についてみると、斜面最上部のHSとUSS-Uでは常緑高木種(主にアラカン)の胸高断面積合計が大きかったが、斜面の下方に向かって減じていき、これに代わって先駆性高木種が増大していった(図IV-3)。階層構造をみると(表IV-1)、最上部のHSでは調査期間を通じて上層は常緑高木種であったが、USS-MやUSS-Lでは上層を先駆性高木種が占め、USS-Uは中間的であった。以上のように、斜面最上部のHSと、低木ゾーンを除いた部分で最も下方のUSS-Lの両極を比較すると、明瞭に優占型や構造は異なるが、USS-MやUSS-Lにあたる斜面の中央部をみると変化は連続的であった。

しかし、個体数の割合でみると(図IV-4)、HSとUSS-Uは調査初年の1993年を除くと、アラカンを中心とした常緑高木種の個体数の割合が大きかったが、USS-MとUSS-Lではほぼアオキからなる常緑低木種の割合が大きかった。このように、生活型ごとの個体数の構成比から2つのグループに整理できることが示唆された。さらに、この部分で特に優占度の高い常緑高木種と先駆性高木種の優勢個体の成長を、2グループの隣接部で比較すると、先駆性高木種ではUSS-UよりUSS-Mで成長が良かった(図IV-5b)。先駆性高木種の樹高が上位の個体は、USS-UとUSS-Mいずれでも被圧を受けていない優勢個体であるため、両者の成長の違いは立地環境の違いによるものと考えられる。一方、常緑高木種は、USS-Mでは調査開始の攪乱後7年目の時点ですでに先駆性高木種に被陰され、成長がUSS-Uより劣っていた(図IV-5a)。これらのことから、USS-UとUSS-Mの間で、主要な構成要素の優劣関係が入れ替わることが示された。

以上から、低木ゾーンを除いた残りの部分を、先駆性高木ゾーン(USS-MおよびUSS-L)と常緑高木ゾーン(HSおよびUSS-U)とに区分した。

IV-5-2. 各ゾーンごとの動態及び二次林の形成過程

IV-5-2-1. 低木ゾーン

菊池(2001)は、地形が植生に与える影響は、起伏が気候や土壌の特性を制御する形で現れるものと、地形形成作用がもたらす地表攪乱の二つに大別している。

前者は微地形スケールでは、静的な土壌環境の差違として地形に対応している。例えば、Nagamatsu et al.(2002)は、谷、斜面、尾根の順で土壌中の水分含有量が少なくなることを示している。また、Tateno & Takeda(2003)は、斜面の上方ほど土壌中の利用可能な窒素が少なくなることを明らかにしている。

後者の地表攪乱に関しては、地形によって起こりやすさが異なり(菊池 2001 など)、特に浸食前線(本調査地では図IV-2bのUSS-LとLSの境界、方法の項参照)の下方の下部斜面域では、たび重なる地表攪乱によって植生の構造や組成が上方(上部斜面域)と異なることがすでに多くの研究により明らかにされている(Kikuchi & Miura 1993, Sakai & Ohsawa 1994, Nagamatsu & Miura 1997, Hara et al. 1996 など)。Sakai & Ohsawa(1993)では、再発性のある崩壊は、土壌厚よりも重要であることを述べ、静的な地位の効果を地表攪乱が上回ることを示している。また、第III章で述べたように、相対的に下方にあることによって、どこかで発生した崩壊の影響をより被りやすいということも考えられる。さらに、井藤ほか(2009)では、台風による幹折れや根返りも麓部斜面と谷底面を合わせた下部斜面で大きいことが示されている。

これらのような特性をもつ下部斜面域にある低木ゾーンでは、地形の動的な要因(菊池 2001)、すなわち地表攪乱が、土壌環境の差違などの静的な要因より、植生に対して支配的であると考えられる。

低木ゾーンでは高木種の新規加入は全くみられず、調査開始年にわずかにあった高木種の個体も1個体を除き消失した(表IV-2, 3)。低木ゾーンでは毎年、調査時に著しい地表の浸食が観察されている。低木ゾーンと上方で隣接する先駆性高木ゾーンの間ではこうした地表攪乱の頻度に差があると考えられる。実生の定着は表土の移動といった小規模の地表攪乱で影響を受けるので(島田 1999)、低木ゾーンは高木種が定着しにくく、短い周期で幹を入れ替えながら地表攪乱に耐性のある萌芽株(Sakai et al. 1995, 酒井 1997, 島田 1999)をつくる低木種を中心とした群落のまま、今後も持続するものと考えられた。

なお、LSの高木種は2006年までカラスザンショウが1個体だけ生残しているが、地表攪乱による影響はサイズに依存するので(島田 1999)、成長の早い本種は一部の個体が侵入後次の地表攪乱までの間に影響を受けにくいサイズに達して、生き残った可能性が高い(島田 1994)。

IV-5-2-2. 先駆性高木ゾーン

先駆性高木ゾーンの動態で最も特徴的な現象は、初期個体数の多かった先駆性高木種について、最上層の優勢個体はめざましい成長を示す一方で、中間層の個体は年々減っていったことであった(表IV-1)。この中間層の欠落現象は、攪乱後7年目にあたる1993年では、中間層を先駆性高木種のクサギが多く占めていたが、1999年までに全て枯死したことによっておきていた。クサギが当初中間層で多くの個体を占めていた間は、低木層以下の個体は被圧されていたと考えられる。初期個体数が多く下層を被圧していた樹種

が短期間で消失したことは、群落動態の中で大きな影響を与えたと考えられる。これと類似した例では、皆伐直後に優占したヌルデが虫害で一斉枯死し、その結果光環境が改善されヌルデの下層にあった樹種の個体が旺盛に成長し、その後の変化に大きな影響を与えたことが報告されている(小見山 2000)。

しかし本調査区では、クサギの枯死による光環境の改善によって勢力を上げたのは常緑低木種のアオキであった。アオキは落葉樹の樹冠下においては除伐をしても実生と萌芽の両方で再生できるほどの耐陰性が報告されている(矢野 1980)。一方、クサギの下層にあった落葉樹はクサギの一斉枯死後も旺盛な成長はみられなかった(表IV-1)。落葉樹はクサギとの競争下ですでに数を減らし、残った個体も樹勢が衰えていた可能性がある。また、このゾーンでは下層にアラカシなど常緑高木種の個体も見られ(表IV-1)、これら常緑高木種の個体数は増加傾向が認められるが(表IV-2)、これらも中間層が空いたにも拘わらず、年を経ても 6m を超える階級まで移行しなかった(表IV-1)。また樹高が上位の個体ですら成長は停滞していた(図IV-5)。常緑高木種の成長が停滞することについては、上層を先駆性高木種が被っていることによる被陰が考えられる。このように本調査地では、当面は常緑高木種が優占することはなく、アオキの繁茂により新たな高木種の侵入を妨げられ、その結果中間層を欠いたままの林分構造で推移していったものと考えられた(表IV-1)。

IV-5-2-3. 常緑高木ゾーン

常緑高木ゾーンでは、アラカシを中心とした常緑高木種が早期から優占状態を保ちながら成長し、そのまま常緑高木林として発達していく過程が確認された(図IV-3, 表IV-1)。常緑高木種の種数はほぼ横ばいであったが、個体数は新規加入が枯死を上回り、HS では明らかな増加傾向が認められた(表IV-2, 3)。常緑低木種も HS, USS-U とともに明らかな増加傾向が認められた。一方落葉樹についてみると、1993 年では USS-U の先駆性高木種は種数・個体数ともに最も多かったが、調査期間を通じて種数も個体数も明らかな減少傾向が認められた。落葉低木種についても明らかな減少傾向が認められた(表IV-2, 3)。これらの結果、常緑高木種が卓越する一方で落葉樹は劣勢の林分となっていった。このような落葉樹の多様性の低下はアラカシ林として発達する過程で起きたことが示唆された。

アラカシは特に西日本の二次林でよく優占し、関東でも丘陵から山地帯で急傾斜地を中心に二次林の林床によく侵入している(服部 1983, 藤原 1986 など)。また、関東から中国地方の二次林において、遷移に伴うアラカシの優占は広くみられるパターンであると考えられている(伊東 2007)。

本調査区におけるアラカシは、スギ・ヒノキ林が冠雪害を受ける前から前生稚樹があったと考えられる(勝木ほか 2003)。調査区の谷を隔てた斜面には前述したように常緑の自然林が隣接し(豊田・谷本 2000, 勝木ほか 2003)、これらがアラカシの種子供給源となったと考えられるので、HS や USS-U が USS-M より下方より種子の供給量が多いとは考えにくい。磯谷(1994)は尾根一谷の比較において、日当たりのよい尾根の方が日射条件がよく気温が高くなることから、冬季にも物質生産が可能な常緑樹に有利であることを述べている。おそらく本調査地でもアラカシの前生稚樹の密度が立地の影響を受け、スギ、ヒノキが上層を覆っていた時点から斜面の上方に偏在していたことが予想され、攪乱後これらが成長したことによって、林相や動態の違いと

してより明瞭に現れたものと考えられる。

常緑高木ゾーンと先駆性高木ゾーンの間での林分構造の差異は、両端で各生活型の個体数や樹高を比較すると大きく異なったが(図IV-4, 表IV-1, 2, 3), 隣接部では生活型の構成が徐々に入れ替わるような連続的なものであった(図IV-3)。このような生活型構成の差異については、表層崩壊のような動的な要因より、土壌環境の差異のような静的な要因が支配的であると考えられる。ここでは、先駆性高木種もアラカシに混じって混成し、アラカシより樹高が高い個体も見られる。しかし常緑高木ゾーンでの先駆性高木種の個体成長は先駆性高木ゾーンのものより劣り、しかも樹高成長がより低い高さで頭打ちになっている(表IV-1, 図IV-5b)。この地形区分ごとの成長速度の差異は、土壌環境などの効果が種ごとに異なった形で反応しておこるためと思われる。その結果として、地形に対応した動態や構造、優占型の差異が生じたと考えられる。

これらのことから、早期から常緑高木種が優占する二次林は、先駆性高木種の二次林とは異なった立地に異なったプロセスで形成されると考えられた。すなわち、少なくともここではアラカシなどの常緑二次林が、イイギリやミズキなど先駆性高木種を中心とした林分から遷移してできたわけではない。

なお、本調査区は、被災前はHSからUSS-Uがヒノキ、USS-MからLSがスギの人工林であった。これらの植栽木は他の部分では被災時に完全に失われるか単木状に点在するのみであったが(図IV-2b), HSにおいては被災前のヒノキが他と比較して多く残存し、ほぼ100%の被度で被っていた。このことからヒノキによる被陰により構造や動態に影響はあったものと考えられる。すなわちUSS-UよりHSで、樹高の発達がゆっくりであること、落葉樹が生育できず減少していった傾向がより顕著であることは、立地環境の効果とヒノキの残存木が多いことの複合的な要因によるものと考えられる。

IV-5-3. まとめ

第I章でふれたように都市域の二次林の多くはコナラ二次林であるが、自然成立した二次林の成林過程、特に従来ほとんど研究されてこなかった先駆性高木種の二次林の成林過程について、以下のことを明らかにすることができた。まず、今まで知られてきた常緑二次林と先駆性高木種の二次林は、微地形スケールで異なった立地に異なったプロセスで成立することを実証的に明らかにできた。また、群落が発達する過程において、地形に対応した林相の違いが年々明瞭化していくこと、常緑高木ゾーンでは落葉樹の種数が低下していくこと、先駆性高木ゾーンでは中間層が欠如していくことをデータで示した。これらのことは、すでに成林している様々な二次林を理解する上で貴重な情報となると考えられる。

特に、先駆性高木ゾーンでみられたような、上層を先駆性高木種が占め下層をアオキが覆うといった構造は、自然教育園や皇居吹上御苑などの、人為を排した状態で自然成立した都心部の二次林でよく見られるミズキ・イイギリ林と酷似している(手塚 1970, 生物学御研究所編 1989 など)。これら都心部のミズキ・イイギリ林の成立過程は明らかになっていなかったが、この先駆性高木ゾーンの動態は、このような林分の成立プロセスを再現している可能性がある。

第V章. 都市林における先駆性高木種の動態—特に自然林と都市林で異なった挙動を示すイイギリを手がかりに—

V-1. 本章の背景と目的

第I章, 第II章で述べたように, 都市林内で著しい増加や繁茂が指摘されている樹種には, 東京の場合, アオキ, シュロ, シロダモ, イロハモミジなど低木から亜高木性の耐陰性をもったものが多い(自然教育園 1965, 小滝・岩瀬 1966, 大賀ほか 1974, 萩原 1977, 1979, 明田川ほか 1985, 亀井・奥富 1992, 福嶋・木村 2001, 大山・福嶋 2001, 矢野ほか 2008 など)。しかし, 増加の指摘されている樹種には, ミズキ, イイギリなどのような光要求性が高い先駆性高木種も含まれている(科学技術庁資源調査所 1971, 沼田 1974, 明田川ほか 1985 など)。先駆性高木種の増加の要因や今後の推移などについては耐陰性の高い種とは異なると考えられるが, これらに関して十分なデータに基づく解析は行われていない。増加が指摘されている先駆性高木種のうちミズキは, 二次林や自然林でしばしば優占林をつくり, 都市域でも優占林がみられる(手塚 1970, 中川 1983, 生物学御研究所編 1989, 中西 2001 など)。また, 地形タイプを選ばず広汎な立地で出現する性質を持っており(第III章を参照), 都市域での優占が特異的とはいえない。一方イイギリは, 自然林では特定の地形タイプに出現が集中し, ミズキのように広汎に出現する種ではない(Kikuchi & Miura 1991, Nagamatsu & Miura 1997)。また, 群落的にみても常在度は低く, 出現しても随伴種である(奥富ほか 1987 など)。ところがイイギリは, 都市林では個体数の増加が特異的であることが指摘されている(明田川ほか 1985)。また都市域のコナラ林(コナラーイイギリ群落, 奥富ほか 1987)では, その群落を特徴づける識別種とされている。このイイギリのような, 自然林と都市林で異なった挙動を示す種について, 動態や生育状況など詳細に検討を行うことは, 都市林のもつ特異性の一端を解明する上で意義があると考えられる。

そこで本章では都市林でのイイギリの生態を明らかにするために, 東京都港区の都市化が進んだ地域内において, 約 20ha の面積で島状に残されている自然教育園で調査を行った。自然教育園は大名屋敷を起源とする東京都内の有数の大規模な林である。現在は人為を極力排除した状態で管理されている。ここでは 1965 年から園内全域に生育する全樹木に対しての毎木調査が継続的に行われており, 過去からの情報の蓄積も豊富である。そこで本章では, 他に例をみない都市林での長期モニタリング調査のデータに基づいて, イイギリの消長や出現傾向を分析した。さらにイイギリの出現する林分に調査区を設けて生育状況や動態を調べることで, 他群落内への侵入パターンを検討した。これらの結果から, イイギリの動態について都市林の変遷と関連づけながら考察した。

V-2. 調査地

調査地の自然教育園は, 東京都都心部のほぼ西南の武蔵野台地の一部を成す淀橋台上にあり(図 V-1), 海拔は 16~40m である。園内には 3カ所の湧泉があり, その流水は E 字型の谷を形成して集まり北流して, 渋谷川にそそいでいる。園内には平坦地, 斜面, 谷底など起伏があり, さらに平坦地上には中世に構築され

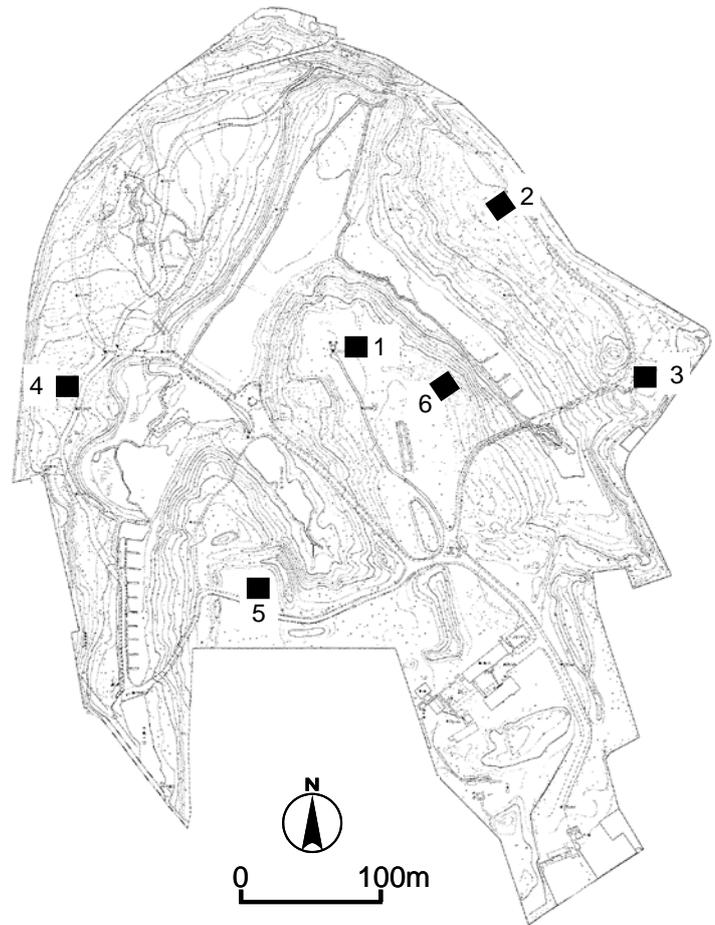
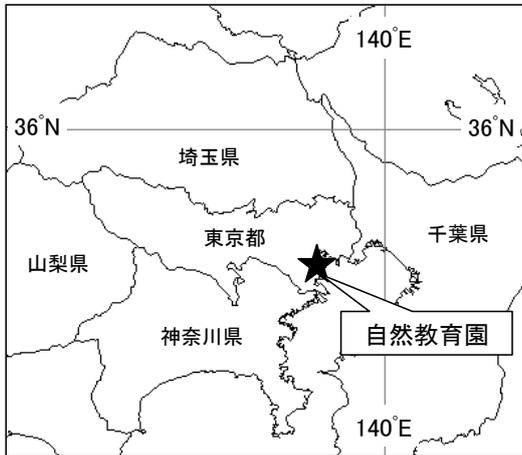


図 V-1. 調査地の位置

1-6 の■は各調査区を示す。

たといわれる土塁がある。

この場所の歴史は古く、中世には豪族の館が築かれ、江戸時代は松平讃岐守家の下屋敷として利用されていた(鶴田・坂元 1978)。明治維新の後は官有地となり、1913 年まで海軍の火薬庫として利用された。その後 1917 年には白金御料地になった。また、1915～1920 年の明治神宮の造営時にはクロマツほか 19 種 575 本の樹木が当地より献木として移植されている(坂元・山本 1978, 内田 1992)。第二次世界大戦中には、一部地域で畑利用が行われ、塹壕も掘られた。このように、しばしば大きな人為的攪乱、特に終戦直後は樹木の盗伐や開墾により森林はかなり荒れていたと推定されるが(自然教育園 1965)、1949 年には天然記念物に指定されて文部省に移管された。これにより、手を加えることなく自然の推移に任せる形で国立自然教育園として保護されることになった。しかし、1964 年から 1967 年にかけては、敷地の一部に高速道路が通ることになり、園内の別の場所に 4500 株の移植が行われた(国立科学博物館 1977)。

現在の植生をみると、自然教育園の面積約 20ha のうち、森林面積は約 80%に達している。土塁上にはスダジイを優占種とする常緑広葉樹林が帯状に分布し、その他斜面や平坦地などにはコナラ、イイギリ、ムクノ

キ、ミズキ、コブシ、ウワミズザクラなどの広葉樹が林冠を構成して広がっている。また、一部には植栽起源のクロマツやアカマツの林分も残存している。

V-3. 方法

V-3-1. 既存データによる調査地全域での木本の動態の分析

園内全域の木本種の動態については、東京農工大学植生管理学研究室所蔵(未発表)の、1965, 1983, 1987, 1992, 1997, 2002, 2007年の毎木調査データ(胸高直径, 位置)を用いて解析した。1965年の毎木調査は自然教育園, 1983年は千葉大学緑地保全学研究室の高橋啓二, 明田川晋ら, 1987年は東京農工大学植生管理学研究室の福嶋司, 宮崎裕子, 島田和則ら, 1992年は同福嶋司, 井上嘉久ら, 1997年は同福嶋司, 木村研一ら, 2002年は同福嶋司, 松永暁ら, 2007年は同福嶋司, 村山卓郎らにより行われ, データベース化された。これらより, 低木種およびシュロ類を除いた胸高直径 10cm 以上の高木種全個体について, 個体数および胸高断面積合計を集計し, 個体数の消長と発達度合いの解析をおこなった。さらに, 園内でのイイギリの分布傾向を知るために, 園所蔵の資料から1950年と1988年のイイギリの分布図を作成した。飛び地を除いた部分を, 平坦地, 土塁, 斜面, 谷底, 築堤に立地区分し, イイギリ個体をその区分ごとに集計した。その際, 植生タイプを統一して検討するため, 園内で最も広く分布しかつすべての立地区分を含むミズキ林(植生図からミズキ群落およびムクノキエノキ群集を抽出)を対象に集計した。なお, 高速道路工事の際につくられた人工地形である築堤は, この検討から除いた。

V-3-2. イイギリを含む林分における調査区の設置

群落内におけるイイギリの生育状況を知るために, 1988年にイイギリを含む林分で調査区を設置し, 2009年に追跡調査を行った(図V-1)。調査区は様々なタイプ(園に残る過去の植生図や立木位置などから推定したイイギリ侵入時の状況, 立地区分, 1988年調査時の優占型)が含まれるよう考慮して, 6地点を選定した(表V-1)。各調査区は面積を揃え方形でとることを目指したが, 微地形などの異質な部分や園路を含まないように位置を調整した。各調査区では, 木本種について, 胸高直径 10cm を超える個体について種名, 胸高直径, 樹高を測定した。また調査区内の林冠層をおおう個体の樹冠投影図を作成した。

表V-1. 各調査区の概要

調査区番号	1	2	3	4	5	6
イイギリ侵入時の状況	コナラ林の林縁	スダジイ林の林縁	コナラ林	クロマツ林	ウメ林	不明
立地区分	平坦地	斜面	斜面	平坦地	平坦地	斜面
1988年調査時の優占型	先駆性高木林	先駆性高木林	コナラ林	クロマツ林	先駆性高木林	先駆性高木林
調査面積(m ²)	400	529	400	351	310	310

また各調査区において, 最初の調査を行った 1988年にイイギリと, イイギリが侵入する前に優占していたと思われるもの, 同時に侵入したと思われるものなど主な個体から, 成長錐を採取した。また, 一部は調査区外の隣接個体から採取した。その中から中心部が確認できた個体のみから年輪解析をおこなって, 定着年

を推定した。なお、成長錐の採取は極力低い位置から採取するように努めたが、腐朽を避けた結果、採取位置は地表から20～50cmとなった。そのため、数年の誤差は含まれる。

なお、生活型区分は第IV章と同様にして行った。ただし、本章では針葉樹を分け、低木種は対象外とした。

V-4. 結果

V-4-1. 調査地全域における木本の動態

V-4-1-1. 個体数変化と胸高断面積合計の推移

胸高直径10cm以上の高木種の個体数の変化をみると(表V-2)、全種の合計は1965年から2002年までの間は2420個体から8296個体へと増加し続けたが、2007年に8282個体に微減した。その内訳をみると、針葉樹は1965年の298個体から2007年には271個体に微減し、反対に常緑広葉樹は1965年の396個体から2007年には3548個体と大きく増加した。落葉広葉樹は1965年から2002年までは5年間あたり200～300個体程度のペースで増加してきたが、2007年には4463個体に減少した。落葉広葉樹のうち、イイギリ、ミズキ、キハダ、アカメガシワなどの先駆性高木種の個体数変化をみると、落葉広葉樹全体の場合と同様な傾向にあり、1992年より減少

傾向が見られたキハダを除き、他はすべて2002年までは減少せず、2007年の時点で減少していた。このうち、イイギリは1965年には110個体であったが、1983年に322個体に急増し、以降2002年まで毎回20本前後の微増を続けて394個体になり、2007年に384個体に微減した。

次に、胸高断面積合計の経年変化をみると(表V-3)、全種の合計は1965年から2002年までの間は15.48 m²/haから34.30 m²/haへと増加し続けたが、2007年に33.99 m²/haに微減した。針葉樹は1983年以降、微増かほ

表V-2. 自然教育園全域における高木種の生活型ごとの個体数の変化(胸高直径10cm以上)

	個体数						
	1965	1983	1987	1992	1997	2002	2007
針葉樹	298	331	330	321	301	291	271
常緑広葉樹	396	1506	1782	2123	2648	3207	3548
落葉広葉樹	1726	3807	4038	4293	4599	4798	4463
先駆性高木種	815	1702	1782	1871	1949	1969	1571
イイギリ	110	322	341	361	381	394	384
ミズキ	645	1160	1212	1273	1361	1385	1027
キハダ	26	100	99	94	60	31	15
アカメガシワ	13	39	45	58	65	70	61
全種	2420	5644	6150	6737	7548	8296	8282

表V-3. 自然教育園全域における高木種の生活型ごとの胸高断面積合計の変化(胸高直径10cm以上)

	胸高断面積合計(m ² /ha)						
	1965	1983	1987	1992	1997	2002	2007
針葉樹	1.80	2.38	2.54	2.74	2.78	2.93	2.97
常緑広葉樹	6.25	7.00	7.56	8.03	8.54	9.19	9.75
落葉広葉樹	7.43	14.04	16.41	18.84	20.45	22.18	21.27
先駆性高木種	2.62	6.05	7.21	8.35	9.00	9.54	8.00
イイギリ	0.46	1.20	1.49	1.83	2.12	2.48	2.57
ミズキ	2.00	4.21	4.90	5.56	6.08	6.40	4.90
キハダ	0.11	0.41	0.55	0.64	0.43	0.24	0.13
アカメガシワ	0.02	0.09	0.10	0.13	0.15	0.17	0.15
全種	15.48	23.41	26.52	29.60	31.77	34.30	33.99

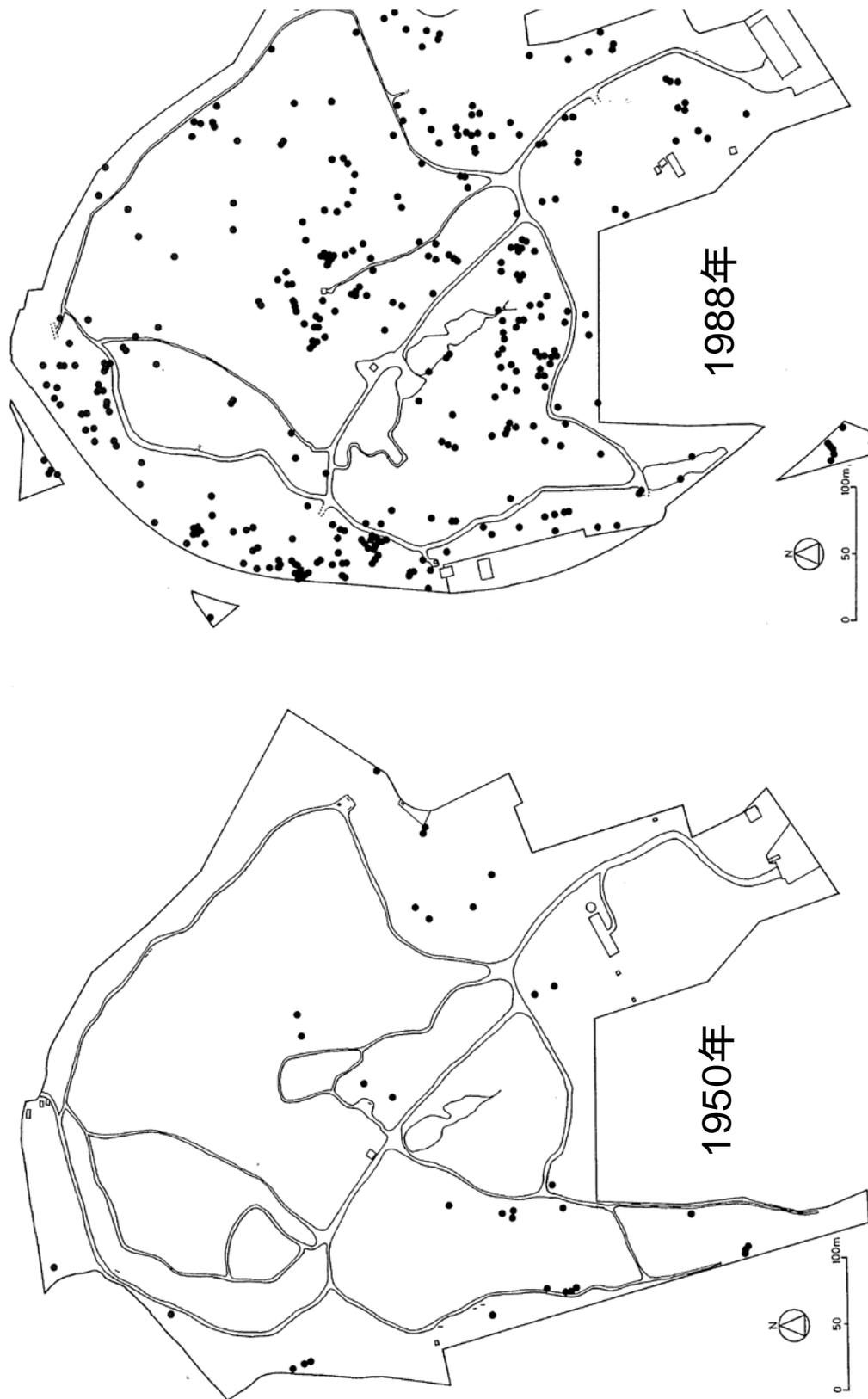


図 V-2. イイギリの分布の変化(胸高直径10cm以上)

ば横ばいで、常緑広葉樹は全期間を通じ増加を続けていた。落葉広葉樹は 1965 年から増加を続けてきたが、2007 年では微減した。先駆性高木種をみると、1997 年より減少傾向が見られたキハダを除き、落葉広葉樹全種と同様の変動がみられたが、イイギリは常緑広葉樹と同様に、1965 年から 2007 年まで増加し続け、0.46 m²/ha から 2.57 m²/ha になった。しかも、個体数の場合とは異なり、値の頭打ちはみられなかった。

V-4-1-2. イイギリのサイズ分布の経年変化

調査年ごとのイイギリの胸高直径階別個体数分布を示す表 V-4 をみると、1965 年と 1983 年ではサイズが最も小さい階級で個体数が最大であった。1987 年と 1992 年では 20~30cm の階級に個体数のピークが移っており、30~40cm の階級から 50~60cm の階級の個体も確実に増加していた。1997 年以降は 40~50cm の階級から 70~80cm の階級にかけての個体数が確実に増加しており、また不明瞭なピークが複数みられるようになった。このように、イイギリは急激ではないものの、個体数の増加と胸高直径の増加が確実に起こっていた。

表 V-4. 自然教育園全域におけるイイギリの胸高直径階別個体数分布変化

表中の数値は表示した胸高直径階級値以下で直下の階級値を超える胸高直径(cm)の個体数を示す。下線は各調査年の最大値を表す。ただし 20cm以下の階級は10cm以下の個体を含まない。

調査年	胸高直径階(cm)									合計
	20	30	40	50	60	70	80	90	100	
1965	43	21	27	8	2	7	1	1	・	110
1983	117	92	58	30	16	7	2	・	・	322
1987	96	98	71	45	21	5	4	1	・	341
1992	77	92	87	62	24	13	5	1	・	361
1997	84	82	85	70	33	19	6	2	・	381
2002	87	66	80	72	56	20	10	2	1	394
2007	84	63	67	74	56	22	16	1	1	384

V-4-1-3. イイギリの分布の変化、および立地区分ごとの出現傾向

イイギリの 1950 年および 1988 年の分布図を比較すると、1950 年ではわずかに散在していたイイギリが、1988 年では園内ほぼ全域で分布を拡大していた(図 V-2)。

立地区分ごとの胸高直径階別個体数分布(表 V-5)をみると、胸高直径 50cm までの個体はどの区分にも分布していた。しかし、胸高直径 60cm を超える個体の分布は斜面に限られていた。また、平坦地は全体の個体数が多いにも拘わらず、胸高直径 60cm 以下の個体しかみられず、しかも胸高直径の小さな個体が多い傾向にあった。

表 V-5. 自然教育園全域のミズキ林におけるイイギリの立地区分ごとの胸高直径階別個体数分布(1987年)

表中の数値は表示した胸高直径階級値以下で直下の階級値を超える胸高直径(cm)の個体数を示す。ただし20cm以下の階級は10cm以下の個体を含まない。また、表中には築堤と飛び地など未区分を含まないため、面積比の合計は100%にならない。

区分名	面積比(%)	胸高直径階(cm)									合計
		20	30	40	50	60	70	80	90	100	
平坦地	32.7	26	22	14	10	2	・	・	・	・	74
土塁	5.1	6	7	1	1	・	・	・	・	・	15
斜面	49.0	17	13	13	9	4	3	2	1	・	62
谷底	8.8	・	1	1	1	・	・	・	・	・	3

V-4-2. イイギリを含む林分における群落構造と動態

各調査区における1988年及び2009年の胸高直径階別個体数分布を表V-6に示す。表V-6では出現した個体を生活型ごとに表示し、落葉広葉樹については先駆性高木種を他から区分し、種ごとに表示する。また、各調査区での樹冠の変化を図V-3-1、図V-3-2に示す。

V-4-2-1. 林縁部にイイギリが侵入した林分

調査区1, 2は園に残る資料や聞き取りにより、イイギリがかつて林縁だった部分に侵入したものと考えられた(表V-1)。これらの調査区での胸高直径階別個体数分布(表V-6)をみると、1988年では、両調査区とも胸高直径50cm以下の各階級でイイギリなどの先駆性高木種がみられ、これより大きい階級にはイイギリが侵入する前の構成種と考えられる個体があった。2009年では、両調査区ともイイギリの一部の個体がよりサイズの大きいクラスに移行し、イイギリ以外の先駆性高木種は大きく減少した。また、両調査区とも10~20cmの階級では常緑広葉樹が倍増した。

樹冠の変化を見ると(図V-3-1)、1988年には両調査区の内外で多く見られたミズキやアカメガシワなどイイギリ以外の先駆性高木種が、2009年ではほとんど枯死した。イイギリは、調査区1で1988年に樹冠が集中していた部分では2009年に枯死が目立つが、隣接個体の枯死によって生じた空間に樹冠を大きく拡大していた。

V-4-2-2. 小ギャップにイイギリが侵入した林分

調査区3は小ギャップ跡にイイギリなどが侵入したところと考えられた(表V-1)。胸高直径階別個体数分布をみると(表V-6)、1988年はイイギリなどの先駆性高木種は胸高直径40cm以下の各階級にまとまってみられ、イイギリが侵入する前の優占種と考えられるコナラは胸高直径40~50cm以下の階級を中心にみられた。イイギリは1988年の2個体から2009年には1個体になったが、残った1個体は大きく成長した。他の先駆性高木種では、ミズキが個体数を減らし、キハダは消失した。また、最小の20cm以下の階級ではシロダモ、ネズミモチなどの常緑広葉樹と、主にイロハモミジなどその他の落葉広葉樹が増加した。

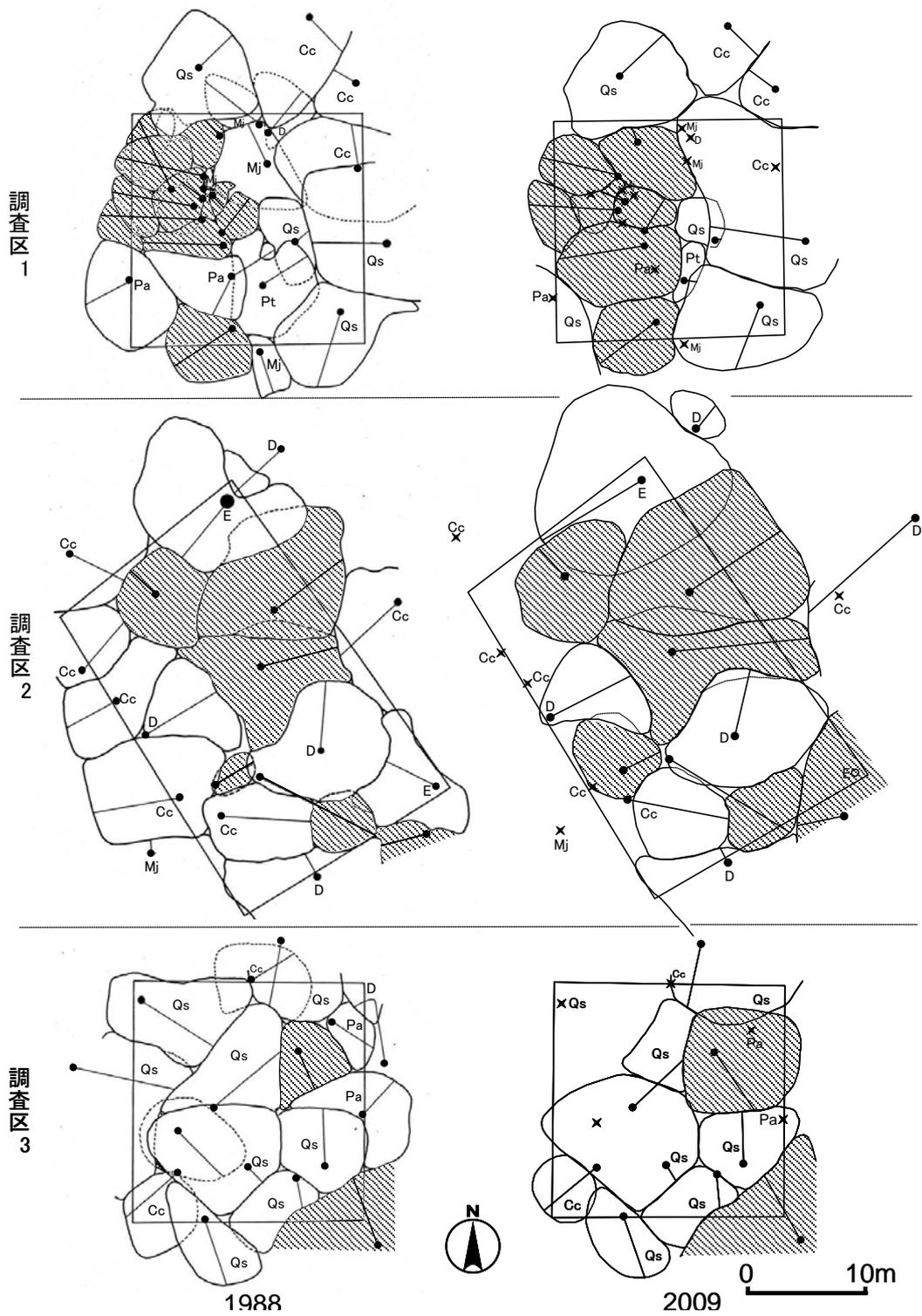
樹冠の変化を見ると(図V-3-1)、1988年ではコナラの樹冠の隙間にイイギリや他の先駆性高木種の樹冠がみられた。2009年では、キハダなどが枯死し、枯死個体に隣接して残ったイイギリの樹冠が拡大した。

V-4-2-3. 樹冠下にイイギリが侵入した林分

調査区4はクロマツの樹冠下にイイギリが侵入したものと考えられた(表V-1)。調査区5は1988年の時点ですでにウメは残っていなかったが、1950年の樹木分布図(自然教育園 未発表)からかつてはウメ林であったと推定された。また、1965年の植生図(奥田・宮脇1966)では刈り跡の低木群落であったことから、ウメ林が放置された後、衰退したウメの樹冠下にイイギリや他の樹種が侵入したと推定された。両調査区の胸高直径階別個体数分布をみると(表V-6)、どちらも1988年は各調査区内の最大の階級にイイギリが侵入する前

表 V-6. 調査区ごとの胸高直径階別個体数分布(1988年および2009年)
 表中の数値は表示した胸高直径階級値以下で直下の階級値を超える胸高直径(cm)の個体数を示す。ただし20cm以下の階級は10cm以下の個体を含まない。

	1988年										2009年									
	胸高直径階(cm)										胸高直径階(cm)									
	20	30	40	50	60	70	80	90	90超	20	30	40	50	60	70	80	90	90超		
調査区 1	針葉樹(クロマツ)	1	1	
	常緑広葉樹	10	20	1	
	落葉広葉樹																			
	先駆性高木種																			
	イイギリ	3	7	1	3	4	1	2	1	
	ミズキ	.	2	.	1	1	
	キハダ	.	1	
	アカメガシワ	1	1	.	1	
	先駆性高木種以外																			
	コナラ	1	1	
その他	5	.	1	3		
調査区 2	常緑広葉樹	.	.	.	1	1	2	1	.	1	1	
	落葉広葉樹																			
	先駆性高木種																			
	イイギリ	2	.	2	1	1	1	.	2	1	.	.	.	
	ミズキ	.	.	1	1	1	1	
先駆性高木種以外																				
その他	.	1	.	.	1	3	1	1	.	.	1	.	.	.		
調査区 3	常緑広葉樹	2	4	1	
	落葉広葉樹																			
	先駆性高木種																			
	イイギリ	1	1	1	
	ミズキ	2	.	1	1	
	キハダ	.	1	1	
先駆性高木種以外																				
コナラ	.	.	1	4	.	1	1	.	4		
その他	2	1	5		
調査区 4	針葉樹(クロマツ)	.	.	4	3	1	1	2	3	1	.	.	.	
	常緑広葉樹	7	11	1	
	落葉広葉樹																			
	先駆性高木種																			
	イイギリ	3	6	3	1	3	6	.	1	
	ミズキ	1	.	.	1	
先駆性高木種以外																				
その他	3	1		
調査区 5	針葉樹(クロマツ)	.	.	.	1	1	
	常緑広葉樹	1	
	落葉広葉樹																			
	先駆性高木種																			
	イイギリ	1	3	3	1	2	1	3	2	
	ミズキ	2	
	キハダ	1	.	.	.	1	
	アカメガシワ	1	
ハリエンジュ	.	2	1	1	.	1		
調査区 6	常緑広葉樹	9	
	落葉広葉樹																			
	先駆性高木種																			
	イイギリ	1	.	1	1	1	.	
	ミズキ	1	1	1	2	2	.	1	1	
	先駆性高木種以外																			
その他	6	.	1	15	2	.	1		



図V-3-1. 各調査区の樹冠投影図

斜線はイイギリの樹冠。その他は以下の記号で示す。Pt: クロマツ, E: 常緑広葉樹, Cc: ミズキ, Pa: キハダ, Mj: アカメガシワ, Rp: ハリエンジュ, Qs: コナラ, D: その他の落葉広葉樹。樹幹の位置を●で示す。2009年の×は1988年に林冠にあったが2009年までに枯死した個体の樹幹位置, 同じく○は生存はしているが完全に下層木となってしまったので樹冠を図示しなかった個体の樹幹位置(記号がないものはイイギリ)。

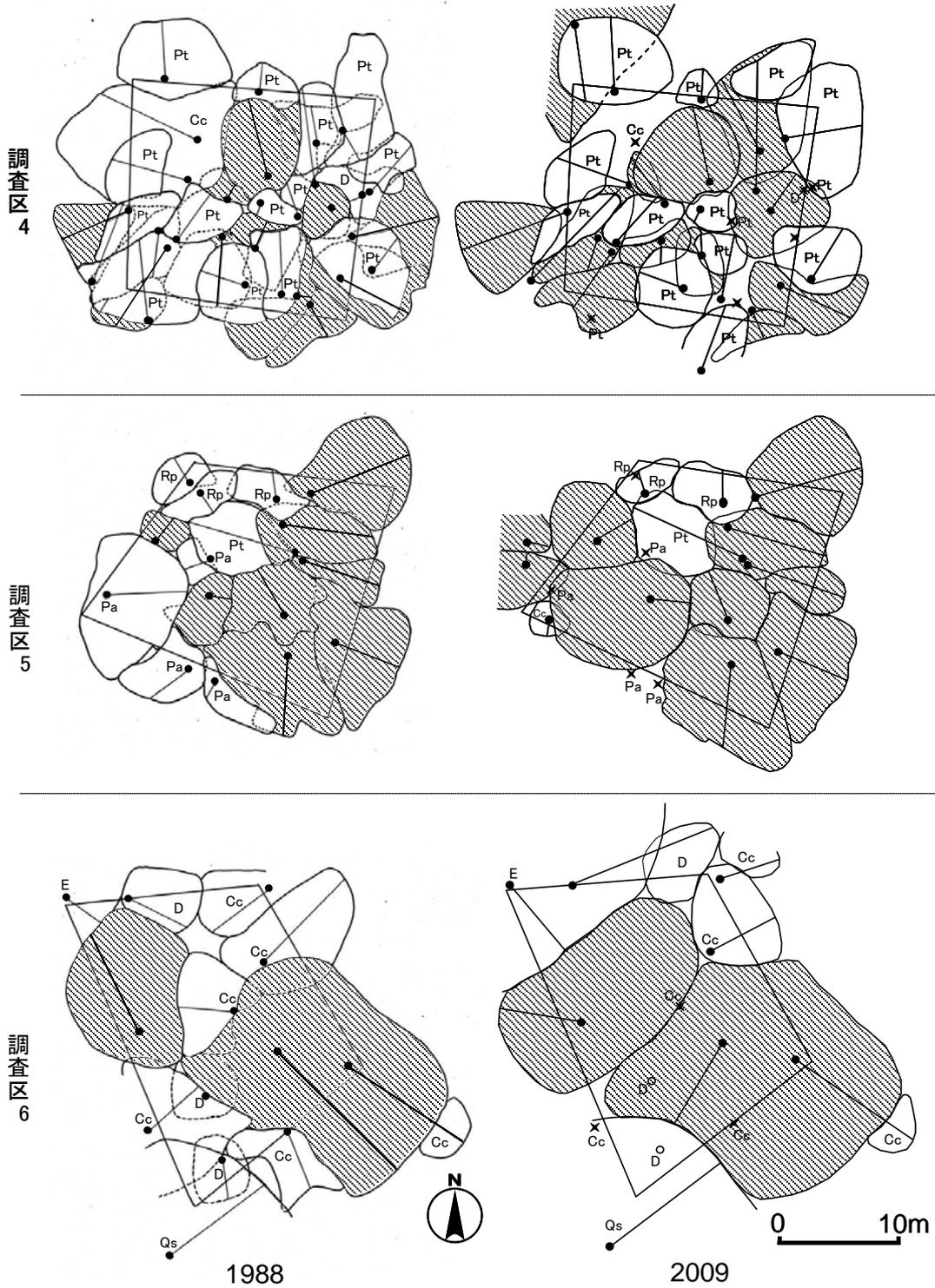


図 V-3-2. 各調査区の樹冠投影図

斜線はイイギリの樹冠。その他は以下の記号で示す。Pt: クロマツ, E: 常緑広葉樹, Cc: ミズキ, Pa: キハダ, Mj: アカメガシワ, Rp: ハリエンジュ, Qs: コナラ, D: その他の落葉広葉樹。樹幹の位置を●で示す。2009年の×は1988年に林冠にあったが2009年までに枯死した個体の樹幹位置, 同じく○は生存はしているが完全に下層木となってしまったので樹冠を図示しなかった個体の樹幹位置(記号がないものはイイギリ)。

の構成種と考えられる個体(クロマツなど)があり、胸高直径 50cm 以下の各階級でイイギリなどの先駆性高木種がみられた。2009 年では両調査区とも、クロマツとイイギリはそれぞれ大きい階級に移行したが、他の先駆性高木種は激減した。また調査区 4 では、最小の階級にシロダモなどの常緑広葉樹の個体が増加した。

樹冠の変化を見ると(図 V-3-2)、両調査区とも 1988 年から 2009 年までの間にイイギリ、ハリエンジュ以外の先駆性高木種はすべて枯死し、隣接していたイイギリ個体の樹冠が大きく拡大した。

V-4-2-4. イイギリの大径木を含む林分

調査区 6 は斜面の落葉樹林に設置したもので、イイギリの大径木が存在するミズキ林である。このイイギリのうち 1 個体は胸高直径が 89cm(1988 年)と園内最大である。胸高直径階別個体数分布をみると(表 V-6)、1988 年は 80~90cm および 60~70cm の階級にイイギリの大径木がみられた。ミズキはイイギリよりも小さく 50cm 以下の連続した階級で 5 本がみられた。20cm 以下の階級には、ウワミズザクラのような先駆性高木種以外の落葉広葉樹がまとまってみられた。2009 年では、イイギリの大径木のうち 1 個体は大きい階級に移行し、もう 1 個体は同じ階級にとどまった。ミズキは 1 本が消失したが、ほぼ同じ階級にとどまっていた。また、20cm 以下の階級で、シロダモを中心とする常緑広葉樹とイロハモミジ、ウワミズザクラを中心としたその他の落葉広葉樹が大きく増加した。特に、1988 年には 10cm 以上の毎木対象個体が 1 本もなかったイロハモミジの増加は著しい。

樹冠の変化を見ると(図 V-3-2)、1988 年から 2009 年までの間にミズキの一部が枯死した。枯死によって生じた空間にイイギリの樹冠が拡大した。一方で図の左上の調査区外の常緑広葉樹であるシラカシと隣接する部分では、シラカシの樹冠が拡大した分だけイイギリの樹冠が後退した。

V-4-2-5. 年輪解析による各樹種の推定定着年

年輪解析から推定した各調査区に生育する個体の定着年を、表 V-7 に示す。

まず各調査区でイイギリの侵入前からあったと考えられる主な樹種についてみると、調査区 1, 3, および調査区 6 に隣接してみられたコナラは、火薬庫だった時代の 1895~1910 年に定着していた。また、調査区 2 のコブシ(1897 年)、調査区 4 のクロマツ(1915 年)も戦前に定着していた。

先駆性高木種についてみると、調査区 6 のイイギリ (1917 年)、調査区 4 および調査区 1, 6 隣接のミズキ (1922~1938 年)、調査区 1 のアカメガンワ(1929 年)が戦前に定着していた。これらをのぞくと先駆性高木種は、戦後自然教育園となった後の 1947~1958 年に定着した個体と、高速道路工事の行われた 1964~1969 年に定着した個体がほとんどであった。

園内の大半のイイギリは戦後に侵入し定着したものであるが、これらの侵入当時は現在園内の林床を広く覆っているアオキが少なく(矢野 1981), そのため既存の林分への侵入・定着がしやすかったと推測される。

イイギリを含む林分の動態は、侵入パターンによらず以下のような傾向がみられた。イイギリは調査区 1 のような過密な部分での個体間競争による枯死を除けば、林冠に達した個体は比較的枯死しにくく、隣接個体が枯死すると大きく樹冠を拡大していた(図 V-3)。1988 年から 2009 年の 21 年の間で、特にイイギリの樹冠拡大に寄与したものとしては以下のようなことが挙げられる。一つは前述したキアシドクガの食害によるミズキの減少(矢野・桑原 2006)で、これは調査区 2, 4, 6 でみられた(図 V-3)。また、キハダは園全域で 1987 年をピークに個体数の減少が進行しており(表 V-2), これは調査区 1, 3, 5 でみられた(図 V-3)。また、調査区 1 では 1988 年では樹冠が大きかったアカメガシワが 2009 年に枯死し、イイギリが拡大した。このことは、アカメガシワの最大樹高がイイギリと比較して小さいため(第 III 章を参照), 隣接個体から徐々に被圧を受けて衰退したと考えられる(図 V-3-1)。

V-5-2. 都市林の変遷とイイギリの挙動

自然教育園では戦中戦後に平坦地が農地として耕作されていた(坂元・山本 1978)ため、イイギリの大径木はほとんどが斜面にあり平坦地にはみられなかった(表 V-5)。これらがその後のイイギリの母樹になったものと考えられる。イイギリを含む鳥散布型の樹種は、都市域の孤立林において増加することが多くの研究で指摘されている(守山ほか 1984, 戸島ほか 2004 など)。自然教育園においても、林ほか(1973)はイイギリの種子が多く供給されていることを報告している。自然教育園の周辺には断片化された林分が残っているが、多くは常緑広葉樹林で(奥田 1969, 1970), 自然教育園内のイイギリの多くは園内の大径木を母樹としたと推測される。

母樹がある状況下で、戦中・戦後の自然教育園内は、以下のようにイイギリが侵入および定着できる機会が何度か得られたと考えられる。すなわち、戦中戦後の混乱期にかかっていた耕作、下刈り、立木伐採などの人為が、1949 年に天然記念物指定を受けてからは止まり、空地が多く林床の刈られた状況下でイイギリを含む自然性の木本種が定着を始めた。関東南部の二次林においては、種子散布の機会が多く、かつ初期成長の速い鳥散布型落葉高木が発達初期で増加し優占することが指摘されているが(勝木ほか 2003), 自然教育園においても鳥散布型落葉高木の中で特に成長の速い先駆性高木種が厳正な保護のもとで成長したと考えられる。その後 1964 年から 1967 年には首都高速 2 号線の建設で敷地の一部を失うことにもない、工事や移植作業など再び大規模な人為的攪乱を受けたため、イイギリを含む先駆性高木種がまとまって定着する機会が再び訪れたものと考えられる。

このように自然教育園は、ある時期は長期間放置や保護される一方で、林床まで及ぶような攪乱を断続的に受けながら、現在に至っている。この断続的な林床まで及ぶ攪乱とその間に数十年くらいの安定期があることは、自然林におけるイイギリの生育立地と共通するところがある。第 III 章で述べたように、東京都八王子市高尾山の自然林では、イイギリの生育立地は浅開析谷であった。浅開析谷は崩壊により林冠ギャップが

形成されやすいが、相対的に上方にあるためどこかで崩壊が発生しても攪乱を受ける範囲は限定され、同じ場所が常に攪乱にさらされるわけではない。そのため、更新を攪乱に依存するものの損傷に対する耐性が強くない(表Ⅲ-2, 3)イイギリにとっては、定着の機会が得られつつ一定の安定期もある浅開析谷に分布が集中していた。自然教育園に出現した先駆性高木種の中で最も個体数が多かった種は、自然林で立地の選好性が強くないミズキであったが、自然林では限られた立地に局在するイイギリがミズキに次いで多かったことは、以上のように考えることで説明できる。

東京都内にみられる他の都市林においても、歴史的経緯において自然教育園と共通するところがみられる。江戸時代は、東京の都心部のほとんどが大名屋敷であった。明治維新によりこれらは全て新政府の所有するところとなったが、新政府が接收後、桑や茶畑としたり(小杉 1981a)、利用されず放置されたところも少なくなかった。その後、例えば自然教育園と同様にイイギリが主要な構成種となっている東京都文京区の小石川後樂園では、関東大震災と第二次世界大戦による火災に対応して、イイギリとミズキが発生したことが報告されている(亀山 1981)。また同様にミズキが優占しイイギリが林冠に記録されている東京都千代田区の皇居吹上御苑も、明治維新直後は荒廃し、1939~40年ころからは庭園的管理も停止しているが、1961年に吹上御所を建設するなどの工事が入っており(生物学御研究所編 1989)、先駆性高木種の侵入の機会となったと考えられる。また、東京都中央区の浜離宮恩賜庭園では震災や戦災で大きく被災し、1947年と1949年には占領軍が演習で使用し園内を車輛で走り回ることがあった(小杉 1981a)。東京都港区の旧芝離宮恩賜庭園でも震災や戦災で大きく被災し、また1962年の新幹線工事や1979年の歩道橋工事により敷地の一部を失っており(小杉 1981b)、その際に樹林の部分も工事の影響を受けたと考えられる。このように、自然教育園以外の都市林も、個々の出来事は異なるものの、震災や戦災の直接的(火災など)あるいは間接的(混乱に乗じた伐採)影響や、その後も開発・利用に由来する大きな攪乱を受けるといった共通の歴史的経緯をもっていた。

以上のように東京都心の林は、歴史的経緯や維持管理の状況が近郊の雑木林や自然林とは異なる。これら都市林は、都市域にある貴重な緑地であるが故に保護されてきたが、一方で高度な土地利用をされている地域の中の貴重な利用可能空間として利用圧にさらされ、工事にともなう伐採等の攪乱を受けてきた。このような放置・保護による適度な安定期と時々人為による大きな攪乱が繰り返されたような歴史的経緯は、先駆性高木種の更新にとって有利に働き、その中で、里山では稀で自然林では特定の立地に限られていたイイギリの、更新と成長の機会がともに得られた。イイギリは、アカメガシワのように最大樹高が低い(第Ⅲ章を参照)といった不利な種特性や、ミズキやキハダのような一斉枯死もなく、都市林で徐々に個体数を増やしていったものと考えられる。

なお、里山地域でイイギリが少ないのは、都心部のイイギリが庭園樹としての植栽起源で(飯島・安蒜(1974)などで、庭園樹としての利用があることが記されている)、庭園の少ない郊外域では山地部を除きもともとなかったと考えることもできる(小林ほか2007)。しかし、農地や薪炭林として1960年代前半まで高度に利用されていた里山地域では、森林の管理により有用性の低いイイギリは、発生しても柴として刈られ除去されて

いたと想像される。台地および低地部で、崖線や、湧水・中小河川・用水など水系の近くに点々と分布するイイギリ(島田未発表)のすべてが、本来の分布ではない逸出と結論づけるだけの根拠はまだない。

V-5-3. まとめ

都市林の特異性に関する研究では、多くの研究で自然林とは異なる様々な現象や問題が指摘されてきたが、環境の悪化(山家 1971, 埴田 1981 など)、開発などによる減少(田畑 2000 など)、孤立・分断化(第 II 章を参照)といった、一方的な劣化・破壊といった視点からの考察が多かった。本章では新たな視点で、放置・保護による適度な安定期と、人為による大きな攪乱が繰り返し起こったような都市林特有の歴史的経緯が、更新に大きな攪乱を必要とする一方で、定着した個体の損傷に対する耐性が低いいため成長には安定した立地を必要とするイイギリにとって有利であったことを明らかにした。さらに先駆性高木種の中でイイギリは、アカメガシワのような最大樹高が低いといった不利な種特性や、ミズキやキハダのような一斉枯死もなく、都市林で徐々に個体数を増やしていったことがわかった。このように、先駆性高木種のイイギリが自然林と異なる挙動を示した現象の一端が明らかになった。

東京の都市林は大名屋敷を起源にしており、利用の歴史は里山林とは異なる。例えば本章の調査地である自然教育園の場所は、中世に豪族の館が築かれたがその後長期間放置されたと推定される。江戸時代から明治維新までの間は松平讃岐守家の下屋敷として利用された(鶴田・坂元 1978)。下屋敷は今の自然教育園よりも広く、防火上の理由から屋敷林の伐採は幕府の規制を受けており(萩原 1985)、少なくとも庭園の外側や敷地の奥の方は林であったと推定されている(坂元・山本 1978)。なお、江戸時代の東京は、記録によると生き物の種類は多かったことがわかっている(野村 2002)。明治維新後は官有地となり(1871 年)、1913 年まで軍の火薬庫、1917 年には御料地になった。この間、利用されなかった水面や大土塁はほとんど手がつけられなかったと推定されている。自然教育園の場所はこのような経緯から、少なくとも太平洋戦争による混乱期まではある程度の自然性が長期にわたって保たれ、森林環境を必要とする多くの生き物が生息していたのではないかと想像される。これら森林生の生き物を保全する視点から考えると、破壊された林冠を短期間で復元する先駆性高木種は、森林環境の維持のために大きな役割を持っているともいえる。

いままで、人為のかかった林としての認識から深く議論されてこなかった都市林において、先駆性高木種の動態を都市林の変遷と関連づけて解明したことは、都市林の特性に対する理解を深化させ、適切な評価および管理を行う上で有益な結果であるといえる。以上の結果をふまえて次章の総合考察では、都市林における先駆性高木種についてさらなる議論を行う。

第VI章. 総合考察

VI-1. 先駆性高木種の生態的位置づけ

本研究は、第II章で概念整理を行った上で先駆性高木種の定義を行い、いくつかの検討を行ってきた。ここではそれらをふまえて先駆性高木種の生態的位置づけについて検討する。

都市域で頻出する樹種で先駆性高木種に近いものに、エノキやムクノキがある(坂本・吉田 1986, 坂本ほか 1989 など)。エノキやムクノキもイイギリなどと同様に、都市域の人為的攪乱の受けやすい立地によく出現し、第V章の調査地の自然教育園では増加が指摘されている(明田川ほか 1985)。

エノキやムクノキは、河川氾濫域において攪乱後に他の樹種に先駆けて侵入すること(松岡・佐野 2004)など、先駆的な動態が報告されている。達・大沢(1992)も、放棄マツ林の遷移の中で、増加種の中でもムクノキやエノキはシロダモより早く侵入すると述べている。実際、自然教育園の階層構造をみても、シロダモ等の常緑高木種より上層にムクノキがみられ、このことと矛盾しない(島田 1988)。

しかし、明田川ほか(1985)は、ムクノキやエノキはやや耐陰性にとむとみられ、寿命が長く大径木となり、自然教育園の動態でそれらの枯死木が少なかったことと、これらの種は関東平野部でも台地の北斜面にケヤキと共に混生することから(高橋ほか 1981,1983)、極相構成樹種としての性質があるのではないかと述べている。エノキやムクノキは花粉分析から過去には低地で優占度が高かったと推定されており(三宅・石川 2004, 北川ほか 2009 など)、これらは沖積低地の土地的極相種だったのではないかと思われる。都市林でみられるエノキやムクノキは、これらが社寺林・屋敷林などとして、都市化による土地利用の中で断片化しつつ残存したものと考えられる(吉田・坂本 1987)。

Ohsawa et al.(1986)は、先駆的な樹種を性質の違いから habit pioneer, habitat pioneer, undifferentiated canopy component, understory component と4つに整理した。これらは

habit pioneer:

生活型は shrub, 成長は速い, 耐陰性なし, 土壌の選好性なし, 群落でのふるまいは一時的, 短命

habitat pioneer:

生活型は tree, 成長は速い, 耐陰性なし, 裸出した鉱物質土壌を要求, 辺縁の極相要素, しばしば極相林で突出木になる, 非常に長命

undifferentiated canopy component:

生活型は tree, 成長速度は中庸, 耐陰性は中庸, 裸出した鉱物質土壌を要求, 中庸な立地の林冠構成要素, 非常に長命

understory component:

生活型は shrub, 成長は遅い, 耐陰性高い, 中庸な立地の下層構成要素, 長命

のように説明されている。

達・大沢(1992)は、エノキやムクノキを、強い種子散布力と速い初期成長速度をもって先駆種的であると

同時に、巨木になって寿命が長いという極相種的な特性をあわせ持つ *undifferentiated canopy component*(未分化型の林冠構成種)と位置づけた。この位置づけは、第Ⅱ章で述べた更新に攪乱を必要とするが長期間林冠で優占する *long-lived seral species* や *long-lived pioneer* と同じことである。すなわち、エノキやムクノキは第Ⅱ章で認識した先駆性高木種とは異なると考えられる。実際、本研究の結果でも、エノキは「その他落葉高木種」として少数が出現したが、成長は先駆性高木種と比較して遅く、他の「その他落葉高木種」とした種と同様の挙動を示した(表Ⅳ-1)。

本研究で先駆性高木種とした種の大部分は、先駆的に侵入し成長は速いが長命ではなく、いずれは遷移後期種に代わられていくことから、Ohsawa et al.(1986)の4区分の中では *habitat pioneer* に近いものと思われる。例えば第Ⅲ章で扱った種では、フサザクラ以外の4種はこれにあたると思われる。ただ、Ohsawa et al.(1986)による *habitat pioneer* の特徴とは異なり、基本は単幹の高木である。Ohsawa et al.(1986)の先駆性樹種の4区分は、先駆的な樹種間の種特性の差異を明快に示すために典型的なモデルとして示したと思われるが、現実的には全ての樹種がこれらの典型と合致するとは考えにくい。第Ⅲ章で対象にした種を例にとると、*habitat pioneer* と考えられた4種の中でも、ミズキは先駆性高木種の中では相対的に耐陰性があり高木林の林冠に混成しやすいことから *undifferentiated canopy component*(未分化型の林冠構成種)に近い性質をもった種と思われる。また、アカメガシワは最大樹高がやや小さく耐陰性が低いことから Ohsawa et al.(1986)の示した *habitat pioneer* の典型に近く、イイギリ、カラスザンショウはミズキとアカメガシワの中間に位置づけられると思われる。

フサザクラは土地的極相を形成する種のうち先駆的性格をもつ *habitat pioneer* に近いものと考えられるが、本種は多幹であることが Ohsawa et al.(1986)の示したものと異なる。典型的な *habitat pioneer* は高木、非常に長命、しばしば突出木になるとの記述(Ohsawa et al.1986)から、ウラジロモミのような *long-lived seral species*(別所ほか 2009 など)がこれにあたるのであろう。ただ、前述したように、達・大沢(1986)では成長が速い性質と長命で巨木になる性質を併せ持つ種を *undifferentiated canopy component* としていることから、土地的極相種または極相林の林冠層での随伴種にあたると思われる *habitat pioneer* と *undifferentiated canopy component* との違いには曖昧さがある。

以上から先駆性高木種は、実生・稚樹段階から光要求性が高いため更新には攪乱を必要とし、初期成長が速く同時に侵入した樹種の中でいち早く林冠を形成し、十分な最大樹高をもっており高い閉鎖林冠が形成されても遷移後期種と共存するが、長命ではないためいずれは脱落して遷移後期種と置き換わっていく、そのような種であるとまとめられる。土地的極相種あるいは極相林の随伴種との差異は、長命かどうかで識別するのが妥当と考える。

ただ、長命かどうかについて、具体的に何年で区切るかについては、そもそも樹木の種ごとの寿命が正確に認識されているわけではないこともあり、明示は難しい。本研究ではフサザクラを先駆性高木種としたが、この種は叢生し幹を入れ替えながら個体を維持するため(酒井 1997)、株としての正確な樹齢は把握しにくい。フサザクラが株として長命であれば、前の段落で述べた本研究における先駆性高木種の認識とはあわなく

なる。

また、別の観点でみると、例えば大洋島のような特殊な環境では、スカレシア林のように成長が速く短命の陽樹が 10 年程度で一斉枯死と一斉再生を繰り返しながら、持続的に群落を維持している場合がある(伊藤 1983)。スカレシアの仲間では最大樹高が高い種は樹高が 10m を超えるので、本研究における認識では先駆性高木種であるが、自生地で遷移後期種となるような性質をもった種(林冠下で発芽、耐陰性あり、長命など、Whitmore 1990)がフロラから欠けているため、形成する群落は土地的極相となる。

したがって、樹木を生活型の一型として先駆性の観点から区分することは森林群落の研究において有用ではあるが、その際に曖昧さを完全には排除できないことは十分に認識すべきである。その上で、個別の種特性が十分に分かっていない樹種を区分するにあたっては、6 ページの II-2-1 で述べたように、多くの種を同等に扱い特性を評価するという点で優れる植生学の知見をもとにすることは、実用的であると思われる。

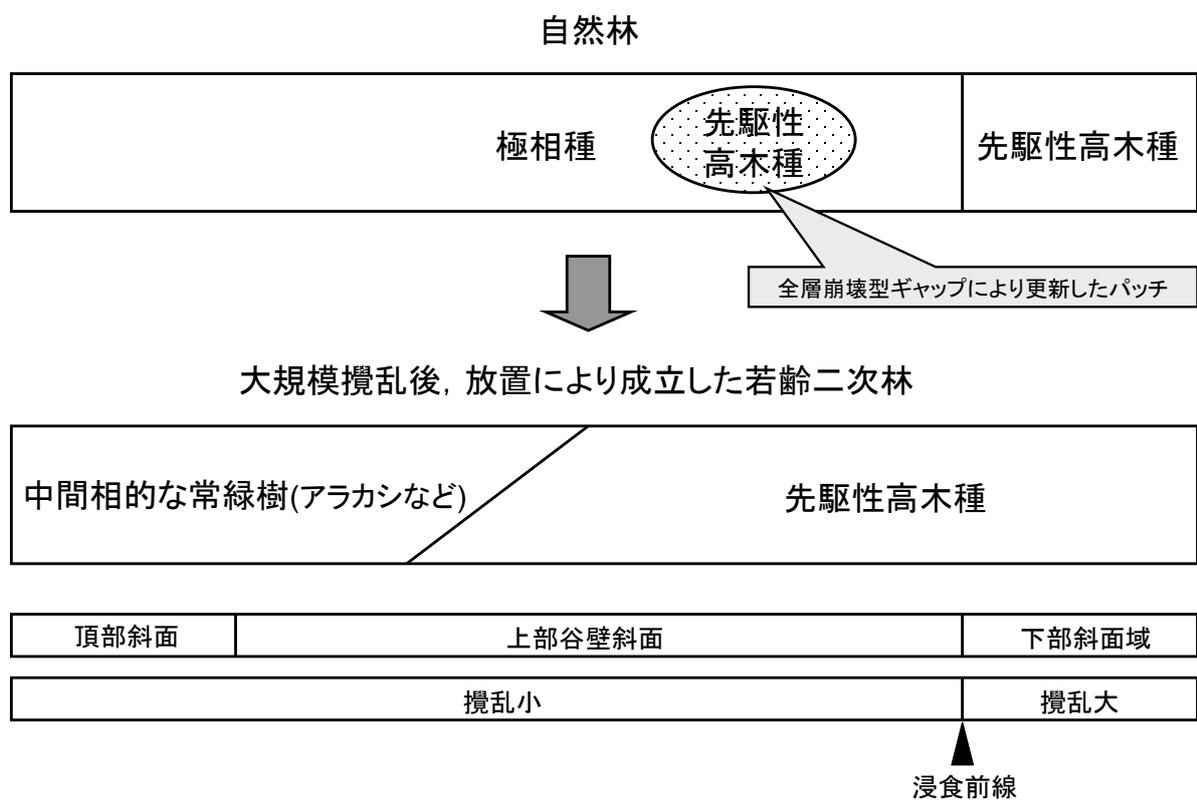
VI-2. 自然林および攪乱をうけた林における先駆性高木種の時空間的位置づけ

第 III 章より、先駆性高木種も自然植生の中の重要な一構成員であり、自然性の高い極相林内において更新過程や微地形などにより時空間的に生育立地をもっていることが確認された。さらにその中で、先駆性高木種は更新を攪乱に大きく依存しているが、攪乱によりそこに生育する個体が受けるダメージに対して、種ごとにそれぞれの適応形態をもっており、その種間差が分布パターンの違いを生んでいたこともわかった。

第 IV 章では、気象害跡の森林の再生過程から、自然林では先駆性高木種の優占度が低かった上部谷壁斜面において(図 III-5)、攪乱後放置により成立した二次林では上部谷壁斜面の中程まで先駆性高木種が優占することがわかった(図 IV-3)。

以上のような第 III 章、第 IV 章の結果より、地形に対応した優占型パターンを模式的に示す(図 VI-1)。自然林では基本的に、浸食前線より上方の頂部斜面から上部谷壁斜面にかけての範囲は極相種が優占し、先駆性高木種の優占は浸食前線より下方の下部斜面域(図 III-5, Kikuchi & Miura 1991, Nagamatsu & Miura 1997) に限定される(図 VI-1 上)。それ以外で先駆性高木種が優占することは、浅開析谷(図 III-5)または下層まで攪乱がおよぶ全層崩壊型ギャップにより更新したパッチ(磯谷・奥富 1991)に限定される。このような地形に対応した優占型パターンは、構成種の異なる奥多摩の冷温帯林において同様な解析(森廣ほか 2000, 島田ほか 2000)を行った場合にも認められた。これによると奥多摩の冷温帯林では、図 VI-1 上の極相種の部分をブナ科樹種が占め、先駆性高木種の部分は先駆的で高木性の溪畔林樹種が占めていた。

人為や気象害などによる大きな攪乱をうけると、自然林におけるパターンと比較して、先駆性高木種が優占する範囲が拡大し、上部谷壁斜面の中程～下部斜面域までを占める(図 VI-1 下, 図 IV-3)。この結果、自然林では極相林で占められていた上部谷壁斜面が、大きな攪乱を受けると上部と下部で別の林相に分かれることになるが、これは Ishizuka & Sugawara(1989)が述べた、攪乱によって気候的極相林の生態的収れんの退行現象(攪乱により樹種分布が乾湿傾度で分離化)と類似している。第 IV 章の結果をみると、常緑高木種が優占する斜面の上部と、先駆性高木種が優占する斜面の中央部において、特に先駆性高木種の樹



図VI-1. 地形に対応した優占型の比較

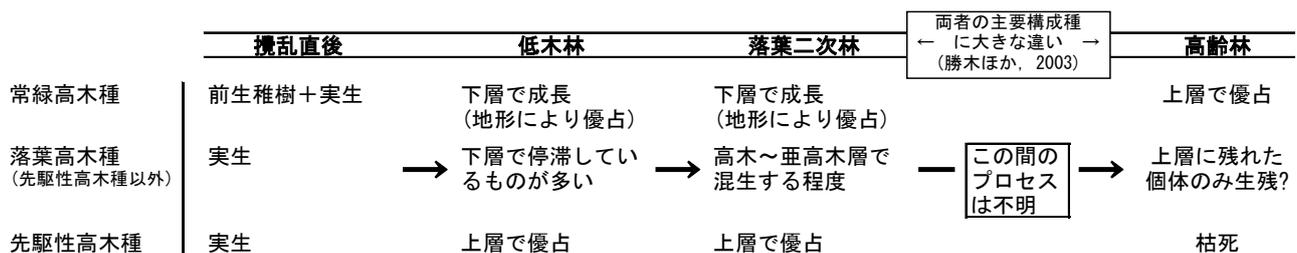
高成長が大きく異なった(図IV-5)。このように、遷移後期種より先駆的な樹種の方が土壌環境のような静的要因の傾度に対して成長速度の差異が大きいという結果と、Ishizuka & Sugawara(1989)が指摘した攪乱により樹種分布が乾湿傾度によって分離化する現象は整合する。このことは攪乱が間接的に林相に与える影響であり、その中で先駆性高木種の挙動が大きな役割を演じているといえる。

なお、よく見られる二次林の優占種であるコナラは、第IV章の継続調査では「その他落葉高木種」の一員として少数の個体がみられたが、これらの成長は停滞し(表IV-1)、年々個体数が減じていった(表IV-2)。すなわち、斜面中程より下方の比較的湿潤な環境下(第IV章の先駆性高木ゾーンに相当)では、先駆性高木種の優占林が本来の二次林であるのではないかと思われる。自然教育園や皇居吹上御苑のような都市林でみられるミズキやイイギリの林は、このような湿潤な環境下の二次林が発達したものと考えられる。

頂部斜面から上部谷壁斜面上部にかけての斜面の上方(第IV章の常緑高木ゾーンに相当)では、大きな攪乱を受けるとアラカシが優占する。遷移の観点から見るとアラカシは中間相的な常緑樹で、長期的にはさらに遷移後期の樹種に代わられていくと考えられる(田内 1990, 勝木ほか 2003 など)。

次に先駆性高木種の時間的位置づけについて考察を試みる。古典的な二次林の遷移についての研究では林相や林齢の異なる林分の比較からの推定で議論されることが多く、その中で先駆性高木種が優占する林分は、未熟な初期相としての扱が多かった。また、人為の関与についても深く議論されず、コナラークヌギ二次林が自然成立する様な誤解もあった(大賀 1977)。しかし、実際に長期間のモニタリングにより直接

調査した結果からは、自然成立する二次林は常緑高木林か先駆性高木種の優占林であった(第IV章)。そこで、斜面中程より下方の比較的湿潤な環境下(第IV章の先駆性高木ゾーンに相当)において自然成立する二次林の、成立から成林までの動態と先駆性高木種の挙動を図VI-2 に模式的に示す。林床まで及ぶ攪乱をうけると、Marks(1974)は、残存した根株からの萌芽、前生稚樹、埋土種子および新たに散布された種子による実生により更新すると整理している。本研究では、常緑高木種は多くが前生稚樹からの成長、落葉高木種、先駆性高木種は実生で侵入したと考えられる(第IV章)。その後、低木林期では侵入した樹種のうち成長速度のまさる先駆性樹種(高木種・低木種が混在)が優占するが、常緑高木もそれらの下層で残存する。やがてヤブ状態の低木林から先駆性高木種が上層に抜け出し、これらを中心とした落葉二次林が形成され、自然教育園や皇居吹上御苑のような発達した林分となると考えられる。このように発達した先駆性高木種二次林が、その後どのように推移していくのかについては興味深い。発達した先駆性高木種二次林の現在の群落構造(表V-6の調査区6)を見ると、下層に常緑高木種が増加しており、おそらく長期的にはこれらに代わっていくものと思われる。しかし、勝木ほか(2003)が指摘するように、途中相の林分と極相林との間では、主要構成種に大きな違いがある。発達した先駆性高木種二次林のゆくえについては、今後も継続して調査を行い検討していく必要がある。



図IV-2. 林床まで及ぶ攪乱後の動態と先駆性高木種の挙動

VI-3. 都市林における先駆性高木種の評価と植生管理

第V章の結果から、放置・保護と利用・開発といった両極端な状態を繰り返し経るような都市林に特徴的な歴史的経緯は、先駆性高木種の更新にとって有利だったことがわかった。その中で自然林では限られた立地に局在していたイイギリにとって更新と成長の機会がともに得られたことが、自然林と異なる挙動をもたらしたことを示した。すなわち、都市林で特異的にみえたイイギリの増加現象は、自然林における調査から得られた知見から説明ができた。以上のように本研究では、先駆性高木種の自然植生における地位、それをふまえた二次林や都市林での挙動を整理することができた。

本研究の結果、先駆性高木種は適地であれば、第IV章で示したように攪乱からわずか15年ほどで樹高が16~18mに達し(図IV-5)、早期に高木林をつくる。また、第V章で示したように、少なくともイイギリやミズキは、100年近い寿命を持ち(表V-7)、1m近い胸高直径に達する(表V-6)。このような性質をもつ先駆性高木種の役割や位置づけは、都市林の形成過程や動態において重要である。

そこで、都市林における先駆性高木種の評価について考察を試みる。都市林では鳥散布型の種が年々増えることがすでに多くの研究でわかっている(戸島ほか 2004, 窪山・藤原 2008 など)。先駆性高木種は多くの種が鳥散布型であるので、更新機会となる攪乱と一定年数安定した空地があれば増加すると考えられる。実際、第V章の結果、特に下層まで及ぶ攪乱をうけた後や強度に林床管理されていた状態から放置・保護に転じ、高木層を形成するまでの十分な放置・保護の期間があると先駆性高木種が増加することがわかった。こうして侵入した先駆性高木種のうち、ヌルデ、クサギなど相対的に短命で最大サイズの小さい種が消失し、最大サイズが大きく 90 年近く生きるミズキ、イイギリが旺盛になったと思われる。このように、断続的な攪乱により先駆性高木種が侵入・定着することは、自然林と同じように本来の種特性が反映した更新の結果であり、なるべくしてなった姿ともいえる。

しかし、先駆性高木種が林冠に混生した旧薪炭林が「雑木林モドキ」(畔上 2005)と称されたり、都市林で目立つようになった先駆性高木種が「ゴロツキ」(近田 2007)と称されるといったように、しばしば先駆性高木種の評価は低い。しかもこの評価の延長で、小林ほか(2007)はイイギリなどの先駆性高木種に対して樹林の更新を妨げるとし、管理方針では「グレーリスト」をつくって抑制するとしている。しかし、第V章で示したように、少なくとも常緑広葉樹やイロハモミジはイイギリの樹冠下で増加および成長しており(表V-6)、先駆性高木種が一概に樹林の更新を妨げているとはいえない。また、イイギリやミズキは樹齢が 100 年近くでも健全に生育しているものがあり、先駆性高木種が一概に短命とはいえない。また、試験的にイイギリを除伐しても意図した効果が必ずしも得られていないという結果もある(近田ほか 2000)。むしろ、成長が速くいち早く林冠層を復元し、その樹冠下で遷移後期種が前生樹として生育でき、時期が来れば空間を明け渡す先駆性高木種の特性は、都市の森林植生の復元や維持において有効であるとも考えられる。自然に侵入し早期に閉鎖林冠を形成することができる先駆性高木種を十分な検討をせずに排除して遷移後期種を植樹しても、効果的な自然再生につながるとは限らない。先駆樹種が植栽樹に対して保育樹としての役割を果たし、高い生存率を保つという指摘もある(Hattori et al. 2009)。むしろ、先駆性高木種を積極的に用いて速やかな樹林形成をねらった樹林再生試験も行われている(岡村ほか 2005)。先駆性樹種の中でも、低木種と異なり、低木林期のヤブ状態からぬけだして、早期に林冠を形成することが先駆性高木種の重要な特性である。先駆性高木種を含む群落の植生管理にあたっては、この点に留意すべきである。

また、先駆性高木種の中でも、最大樹高に種間差があり(第III章)、最大樹高の低い種は林分の発達にともない減少する(第V章)ことがわかった。林分の発達にともない減少するような種の中には、一時的に優占して上層を被い、成長が早くなく耐陰性も強くない落葉樹(先駆性高木種以外)を淘汰してしまうものがみられた。例えばIV章で、先駆性高木種が優占するゾーンは、当初中間層で最大樹高が劣るクサギが一時的に繁茂し、その間に先駆性高木種以外の落葉樹が被圧され衰退し、その後クサギが一斉枯死した後は中間層を欠いた単純な林相となってしまった。

これらのことから、管理を行おうとする場合は先駆性高木種をひとくくりにして扱うのではなく、種ごとの特性を考慮するべきである。前述したように、先駆性高木種でもミズキやイイギリは自然林の林冠に達すること

ができる十分な最大樹高があり(図Ⅲ-6), またこれらの下層には次の相の優占種と考えられる常緑広葉樹が着実に増えているので(表Ⅴ-6), 当面の林冠個体としてこれらを活かすことも考えられる。一方, クサギのように一時的に優占して他の高木種を圧迫するが短命で, 結果的に中間層の欠如といった歪んだ森林構造にしてしまうような種(第Ⅳ章)は, 更新初期に抑制することが落葉樹の多様性維持には有効である可能性がある。また, 林分の状況によっては, 特異的と指摘されるような増加をみせる先駆性高木種の扱い方も重要な検討点になるであろう。更新初期のヤブ状態に見える低木林期の適切な取り扱いは特に重要で, ここで適切な管理を行うか, 放置するか, 十分な検討を行わず一律に刈り払うかで, その後の行く末は大きく変わると考えられる。

第Ⅴ章で述べたように放置・保護による適度な安定期と, 人為による大きな攪乱が繰り返し起こったような独特の経緯をもった都市林は, 人工林や里山林のような管理にはなじまない。里山林は伝統的な管理のされている薪炭林をモデルにすればよい(島田ほか 2008)。しかし, 公園的な管理をうけず自然にまかせる形で成立した都市林には, 目標林型とすべきモデルがない。したがって, 都市林の植生管理を検討する場合, まずは対象林分の地理的位置や履歴, 現在の植生の状況を把握し, 望ましい姿や管理を行うことの妥当性を検討することから始める必要がある。亀井(1999)が述べているように, 現在わが国では非常に少ない自然植生への遷移の進行を認め, あえて管理しないという考えもできる。都市林の管理において, 自然に侵入し早期に高木林を形成する先駆性高木種は, 都市において環境を緩和する機能が期待でき, 自然再生を考える上でも重要な種であるといえる。例えば, 温暖化の進んだ市街地の中で, 都市内緑地では周辺よりも気温が低下するクールアイランド現象が指摘され, この現象は先駆性高木種二次林が大半を占める自然教育園でも観測されている(三上ほか 2010)。

以上のように, 都市林は自然林とは異なる生態的特性を有しているが, 都市の中では貴重な自然であることに変わりはない。たとえ小面積であっても, 自然性が多少低くても, 多くの人々が住んでいる都市の中に, 身近な緑, 身近な自然として「存在すること」自体が重要なのである。Ⅴ章で対象とした自然教育園のような, 里山林とも公園の樹群とも異なる自然成立した先駆性高木種の二次林は, 利用されていた土地の放棄などといった土地利用の変化など様々な要因で, 今後も増加していく可能性がある。その際, 先駆性高木種の生態的評価と適切な管理はますます重要性を増していくはずで, 本研究はそのために寄与したものと見える。すなわち, 今後も都市域で増える可能性のある先駆性高木種二次林を適切に取り扱うために, 本研究でその成立過程や動態を解明したことは都市林の保全・管理の上で意義がある。

謝辞

著者が研究の道に進み今日に至るまで、東京農工大学教授の福嶋司博士には長きにわたって暖かい励ましやご指導・ご助言を頂きました。また、東京農工大学准教授の星野義延博士には終始暖かいご指導やご助言を頂きました。また宇都宮大学教授の大久保達弘博士、茨城大学教授の佐合隆一博士、宇都宮大学准教授の西尾孝佳博士には本論文のとりまとめにあたって丁寧なご指導や暖かい励ましを頂きました。東京農工大学名誉教授の奥富清博士には、在学中から卒業後も多くのご指導やご助言を頂きました。また、池田浩明博士(現農業環境技術研究所)、野寄玲児博士(現神戸女学院大学教授)、森廣信子氏、磯谷達宏博士(現国士舘大学教授)、山下寿之博士(現富山県中央植物園)、武生雅明博士(現東京農業大学准教授)、小川みふゆ博士(現森林総合研究所)、上條隆志博士(現筑波大学准教授)、宮津裕子氏、正木裕子氏、荒田鉄二氏(現鳥取環境大学准教授)、高砂裕之氏(現鹿島技術研究所)、篠田茂之氏、松井哲哉博士(現森林総合研究所北海道支所)、野寄弘恵氏、宮崎卓氏、齊藤修博士(現国際連合大学アカデミック・プログラム・オフィサー)、常富豊氏、長島香代氏、上杉章雄氏(現日本水土総合研究所)、袴田伯領氏、常富純子氏、伊藤真氏、上野文明氏、吉川正人博士(現東京農工大学助教)、八木正徳氏、大山亮平氏をはじめ東京農工大学植生管理学研究室の皆様方からは、貴重なご意見を頂いたり、現地調査や論文とりまとめの際に多くの御力を頂きました。また、森林総合研究所の勝木俊雄氏とは長きにわたりともに研究を続け、多くのお力を頂きました。また、第Ⅳ章の調査にあたっては、森林総合研究所多摩森林科学園の大中みちる氏、別所康次氏、岩本宏二郎氏、伊東宏樹博士、西山嘉彦氏(現森林総合研究所木曾試験地)に多くのご協力を頂きました。また、森林総合研究所北海道支所の上村章博士からは、第Ⅳ章にあたって有益なご助言を頂きました。第Ⅴ章にあたっては、矢野亮氏、萩原信介氏、久居宣夫氏をはじめ国立科学博物館附属自然教育園の皆様、三浦雅人氏をはじめ財団法人野外自然博物館後援会の皆様には、現地調査の際にご協力や貴重な情報を頂くなど多くのお力を賜りました。また、東京都北区役所の亀井裕幸氏からは、都市林の研究に関して多くのご助言を頂きました。第Ⅴ章の解析に使用したデータは、井上嘉久氏、木村研一氏、松永暁氏、村山卓郎氏をはじめ東京農工大学植生管理学研究室の多くの方の手により、現地の追跡調査、データベースの維持管理がされてきたものです。このほか森林総合研究所の埴田宏博士、新田隆三博士、河合英二氏、新山馨博士、田中信行博士、杉田久志博士、坂本知己博士、後藤義明博士、田中浩博士、九島宏道氏、奥田史郎博士、柴田銃江博士、田中伸彦博士(現東海大学教授)、佐藤大樹博士、酒井敦博士、安部哲人博士、五十嵐哲也氏、村上亘氏、八木橋勉博士や、千葉県立中央博物館の大野啓一博士、横浜国立大学の奥田重俊名誉教授、菊池多賀夫名誉教授、酒井暁子准教授、宇都宮大学の前田禎三前教授、谷本丈夫名誉教授、明治大学の倉本宣教授、鳥取大学の永松大准教授など多くの方から研究上貴重なアドバイスを頂きました。また本研究のとりまとめの時期には、独立行政法人森林総合研究所エンカレッジモデルによる研究支援を受けました。本論文執筆に至るまで、まだここには書ききれないほど多くの方からお力を賜りました。心より御礼申し上げます。最後に、ここまでに至るまで、終始支え励ましてくれた家族のお

かげで頑張ることができました。特に、全てにおいて協力を惜しまず支えてくれた妻涼子に心より感謝申し上げます。

引用文献

*を付したものは直接参照できなかった。

- 明田川 晋・萩原信介・高橋啓二 1985. 自然教育園における樹木および森林群落の最近 18 年間の変化. 自然教育園報告 16:1-38.
- 新井二郎 1988. 高尾山の小気候(1). 東京都高尾自然科学博物館研究報告 13:7-38.
- 新井一司・久野春子・亀谷行雄・遠竹行俊 2002. 東京多摩山間部における放置林の実態調査. 日本林学会関東支部大会発表論文集 54:175-177.
- 浅野貞夫・桑原義晴編 1990. 日本山野草・樹木生態図鑑 シダ類・裸子植物・被子植物(離弁花)編. 664pp, 全国農村教育協会, 東京.
- 浅見和弘・奥田重俊 1999. 急傾斜地に発達する森林群落と表層土壌の安定性について—相模川右岸中津原台地段丘崖を例として—. 日本生態学会誌 49:247-257.
- 畔上能力 2005. 早春の雑木林. 植物の友 620:p2.
- 別所直樹・上條隆志・小川みふゆ・津山幾太郎 2009. 異なる立地におけるウラジロモミの更新様式の違いとその要因. 植生学会誌 26:89-102.
- Braun-Blanquet, J. 1964. Pflanzensoziologie. Dritte Auflage. (鈴木時夫訳:植物社会学 I. 339pp, 1971. 朝倉書店. 東京.)
- Brokaw, N.V.L. 1987. Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. Journal of Ecology 75:9-19.
- 千葉県史料研究財団編 2003. 千葉県の自然誌別編 4 千葉県植物誌. 1181pp, 千葉県, 千葉.
- *Clements, F.E. 1916. Plant succession: An analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington Publication 242:1-512.
- 達 良俊・大沢雅彦 1992. 都市景観域における放棄アカマツ植林の二次遷移とアカマツの一斉枯死による影響. 日本生態学会誌 42:81-93.
- Denslow, J.S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. Oecologia(Berl.) 46:18-21.
- 藤原一繪 1986. 常緑広葉樹二次林. (日本植生誌 関東, 641pp, 至文堂, 東京). 219-224.
- 後藤義明・玉井幸治・深山貴文・小南裕志 2004. 京都府南部における広葉樹二次林の構造と5年間の林分動態. 日本生態学会誌 54:71-84.
- 萩原信介 1977. 都市林におけるシュロとトウジユロの異常繁殖 I 種子の繁殖と定着. 自然教育園報告 7:19-31.
- 萩原信介 1985. スダジイ巨樹の肥大成長様式の解析. 自然教育園報告 16:47-66.

- 浜端悦治 1980. 都市化に伴う武蔵野平地部二次林の草本層種組成の変化—都市近郊の森林植生の保全に関する研究 I—. 日本生態学会誌 30:347-358.
- Hara, M., Hirata, K., Fujihara, M. & Oono, K. 1996. Vegetation structure in relation to micro-landform in an evergreen broadleaved forest on Amami Ohshima Island, south-west Japan. *Ecological Research* 11:325-337.
- Hattori, D., Kenzo, T., Kendawang, J.J., Irino(Okamura), K., Tanaka, S., Ichie, T., Ninomiya, I. & Sakurai, K. 2009. Effects of light intensity and soil physico-chemical properties on seedling mortality and growth of six dipterocarp species planted for rehabilitation of degraded grassland, secondary forest and logged forest in Sarawak, Malaysia. *Japanese Journal of Forest Environment* 51: 105-115.
- 服部 保 1983. シイ・カシ林の植生と植物. (日本の植生図鑑< I >森林. 中西 哲・大場達之・武田義明・服部 保著, 208pp, 保育社, 大阪). 45-76.
- 服部 保・赤松弘治・武田義明・小舘誓治・上甫木昭春・山崎 寛 1995. 里山の現状と里山管理. 人と自然 6:1-32.
- 服部 保・南山典子 2001. 九州以北の照葉樹林フロラ. 人と自然 12:91-104.
- 服部 保・澤田佳宏・小舘誓治・浅見佳世・石田弘明 1996. 都市林の生態学的研究 I. 宝塚市ニュータウン内のオオバヤシヤブシーセイヨウイボタ群落. 人と自然 7:73-87.
- 林 一六・矢野 亮・沼田 真 1973. 自然教育園内のスタジイ林およびコナラ林の種子落下と埋土種子集団. (都市生態系の特性に関する基礎的研究 1973 年度報告. 沼田 真編, 千葉大学理学部生態学研究室, 千葉). 83-86.
- 林 弥栄・小山芳太郎・小林義雄・井上浅五郎・峯尾林太郎・飯田重良. 1965. 浅川実験林内天然林の生態学的研究. 林業試験場研究報告 177:1-86.
- 東 三郎 1979. 地表変動論-植生判別による環境把握-. 280pp, 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 肥後睦輝 1994. 風害跡地二次林を構成する樹種の再生様式—前生樹割合, 成長速度, 閉鎖林冠部での稚樹密度にもとづいて—. 日本林学会誌 76:531-539.
- 星野義延 2005. 落葉広葉樹二次林(コナラ林). (新版図説日本の植生. 福嶋 司・岩瀬 徹編著, 153pp, 朝倉書店, 東京). 36-37.
- 星野義延・笠原 聡・奥富 清・亀井裕幸 1996. 東京湾臨海埋立地の草原植生への樹木の侵入と定着. 森林立地 38:62-72.
- 星野義延・八木正徳 2001. アズマネザサの分布と生態. (多摩丘陵の自然と研究—フィールドサイエンスへの招待—)(土器屋由紀子・小倉紀雄・安富六郎・内川 武編著, 134pp, けやき出版, 立川). 95-102.
- 福嶋 司・木村研一 2001. 自然教育園内植物群落の組成と構造. 自然教育園報告 33:93-111.
- Iida, S. & Nakashizuka, T. 1995. Forest fragmentation and its effect on species diversity in sub-urban coppice forests in Japan. *Forest Ecology and Management* 73:197-210.

- 飯島 亮・安蒜俊比古 1974. 庭木と緑化樹 2 落葉高木・低木類. 338pp, 誠文堂新光社, 東京.
- 石田弘明・戸井可名子・武田義明・服部 保 2002. 大阪府千里丘陵一帯に残存する孤立二次林の樹林面積と種多様性, 種組成の関係. 植生学会誌 19:83-94.
- 石田弘明・戸井可名子・武田義明・服部 保 2008. 都市域の孤立化した夏緑二次林における緑化・園芸樹木の逸出状況とその特徴. 保全生態学研究 13:1-16.
- 石田 仁 1996. コナラ-アカマツ二次林主要高木性樹種の樹高分布タイプと更新特性. 日本林学会誌 78:410-418.
- Ishizuka, M. & Sugawara, S. 1989. Composition and structure of natural mixed forests in Central Hokkaido (II): Effect of disturbances on the forest vegetation patterns along the topographic moisture gradients. Journal of Japanese Forestry Society 71:89-98.
- 磯谷達宏 1994. 伊豆半島南部の小流域における常緑および夏緑紅葉二次林の分布とその成立要因. 生態環境研究 1:15-31.
- 磯谷達宏・奥富 清 1991. 箱根山函南原生林におけるアカガシ林の動態. 日本生態学会誌 41:209-223.
- 井藤宏香・伊藤 哲・中尾登志雄 2009. 南九州の壮齢照葉樹二次林における主要構成樹種の台風被害の特徴——斉萌芽に由来する二次林構造と地形の影響——. 日本森林学会誌 91:35-41.
- 伊東宏樹 2007. 銀閣寺山国有林における広葉樹二次林の 12 年間の変化. 森林総合研究所研究報告 6:93-100.
- 伊藤秀三 1983. 新版ガラパゴス諸島—「進化論」のふるさと—. 212pp, 中央公論社, 東京.
- 科学技術庁資源調査所 1971. 自然教育園生物相 15 年間の比較. 都市環境保全 23:1-57.
- 亀井裕幸 1999. 生物多様性と植生学の取り組み. 植生情報 3:5-15.
- 亀井裕幸 2002. 自然教育園におけるシュロ成熟個体群の開花・結実動態(1980-2001). 自然教育園報告 34:85-105
- 亀井裕幸・奥富 清 1992. 自然教育園におけるシュロ個体群の形成過程とその生態的背景(I) シュロの分布拡大特性. 自然教育園報告 23:21-36.
- 亀山 章 1981. 小石川後楽園の植生. 応用植物社会学研究 10:19-38.
- 亀山 章 1996. 雑木林概説. (雑木林の植生管理—その生態と共生の技術—. 亀山 章編, 303pp, ソフトサイエンス社, 東京). 1-4.
- 環境省自然保護局編 2004. 日本の植生Ⅱ—第 5 回自然環境保全基礎調査植生調査報告書(全国版)—. 346pp, 財団法人自然環境研究センター, 東京.
- 勝木俊雄・島田和則・西山嘉彦 2003. 関東南部の人工林跡地に成立した放置二次林における高木種組成の変化. 日本林学会誌 85:265-272.
- 溪畔林研究会 2001. 水辺林管理の手引き—基準と指針と提言—. 213pp, 日本林業調査会, 東京.
- 建設省国土地理院 1991. 1:25,000 土地条件図 八王子. 建設省国土地理院, つくば.

- 菊池多賀夫 2001. 地形植生誌. 220pp, 東京大学出版会, 東京.
- Kikuchi, T. & Miura, O. 1991. Differentiation in vegetation related to micro-scale landforms with special reference to the lower sideslope. *Ecological Review* 22:61-70.
- Kikuchi, T. & Miura, O. 1993. Vegetation patterns in relation to micro-scale landforms in hilly land regions. *Vegetatio* 106:147-154.
- 北川陽一郎・吉川周作・瀬越君代・山崎秀夫 2009. 大阪城内堀堆積物の花粉分析から見た江戸時代末期以降における植生変遷と花粉飛散状態. *日本花粉学会会誌* 55:15-24.
- 小林達明・上杉哲郎・亀山 章・近田文弘 2007. 皇居の森の管理方針に関する提言－皇居は江戸・東京の母樹の森だ!－について. *ランドスケープ研究* 71(3):317-320.
- 国土庁土地局・東京都 1976. 土地分類図 13(東京都). 土壌図, 表層地質図.
- 国立科学博物館 1977. 国立自然教育園の併合と活動. 「国立科学博物館百年史」(国立科学博物館編), 417-428. 第一法規出版, 東京.
- 小南陽亮 1999. 鳥類に食べられて運ばれた種子の空間分布. (種子散布 助けあいの進化論<1> 鳥が運ぶ種子. 上田恵介編著, 109pp, 築地書館, 東京). 17-26.
- 小見山 章 1999. 森の記憶－飛騨・荘川村六所の森林史. 234pp, 京都大学学術出版会, 京都.
- 近藤哲也 2007. 都市近郊林の管理と保全. (北のランドスケープ 保全と創造. 浅川昭一郎編著, 環境コミュニケーションズ, 東京). 197-212.
- 近田文弘 2007. 皇居 吹上御苑、東御苑の四季. 189pp, NHK 出版, 東京.
- 近田文弘・西川 肇・藤井寿生・工藤勝輝・村井 宏・伊東忠夫 2000. 皇居吹上御苑の森林植生の更新. *国立科学博物館専報* 34:73-84.
- 小杉雄三 1981a. 旧浜離宮庭園. 98pp. 郷学舎, 東京.
- 小杉雄三 1981b. 旧芝離宮庭園. 120pp. 郷学舎, 東京.
- 窪山恵美・藤原一繪 2008. 関東地方における社寺林の現存状況と約 30 年間の種数・種組成の変化. *環境情報科学論文集* 22:169-174.
- 倉田 悟 1968. 原色日本林業樹木図鑑. 第 2 巻. 265pp, 地球出版. 東京.
- 倉田 悟 1971. 原色日本林業樹木図鑑. 第 1 巻(第二版). 321pp, 地球出版. 東京.
- Manabe, T., Kashima, H. & Ito, K. 2003. Stand structure of a fragmented evergreen broad-leaved forest at a shrine and changes of landscape structures surrounding a suburban forest, in northern Kyushu. *Journal of the Japanese Society of Revegetation Technology* 28:438-447.
- Marks, P.L. 1974. The role of pin cherry(*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. *Ecological Monograph* 44:73-88.
- 松岡 淳・佐野淳之 2004. 鳥取市域における千代川の氾濫とエノキ・ムクノキ林の成立. *植生学会誌* 20:119-128.

- 三上岳彦・菅原広史・成田健一・清水昭吾・萩原信介 2010. 自然教育園におけるクールアイランド. 自然教育園報告 41:85-94.
- 三宅 尚・石川慎吾 2004. 高知県中村市具同低湿地周辺における完新世の植生変遷. 日本花粉学会会誌 50:83-94.
- *宮脇 昭 1972. 神奈川県 の現存植生, 789pp, 神奈川県教育委員会, 横浜.
- 宮脇 昭・藤原一絵・原田 洋・楠 直・奥田重俊 1971. 逗子市の植生—日本の常緑広葉樹林について—, 151pp, 逗子市教育委員会, 逗子.
- 宮脇 昭・藤間熙子 1975. 多摩ニュータウン西部地区の植生と植生図. (多摩ニュータウン環境保全生態調査報告書. 東京都. 東京). 1-92.
- 森廣信子・島田和則・磯谷達宏・中 涼子・野上圭子 2000. 奥多摩雲取山の落葉広葉自然林における生態学的研究 (1)群落の水平構造と地形. 日本生態学会大会講演要旨集 47:217.
- 守山 弘・山岡景行・重松 孟・原田直国・榎本末男 1984. 都市における緑の創造第4報 都市区域につくり出した林にみられる植生遷移の歪み. 人間と環境 10: 14-24.
- 中川重年 1983. ミズキ自然成立林の植生と成長. 神奈川県林業試験場研究報告 9:1-8.
- 中川重年 2004. 森づくりテキストブック, 223pp, 山と溪谷社, 東京.
- 中西弘樹 1994. 種子はひろがる, 255pp, 平凡社, 東京.
- 中西弘樹 2001. 多良山系の植生. (多良山の生物. 長崎県生物学会編, 長崎出島文庫, 長崎). 49-56.
- Nagamatsu, D. & Miura, O. 1997. Soil disturbance regime in relation to micro-scale landforms and its effects on vegetation structure in a hilly area in Japan. *Plant Ecology* 133:191-200.
- Nagamatsu, D., Seiwa, K. & Sakai, A. 2002. Seedling establishment of deciduous trees in various topographic positions. *Journal of Vegetation Science* 13:35-44.
- 長島啓子・吉田茂二郎・今田盛生・村上拓彦 2003. 再造林放棄地における植生回復の現状. 第114回日本林学会大会学術講演集, 632.
- Nagashima, K., Yoshida, S. & Hosaka, T. 2009. Patterns and factors in early-stage vegetation recovery at abandoned plantation clearcut sites in Oita, Japan: possible indicators for evaluating vegetation status. *Journal of Forest Research* 14:135-146.
- 野村圭佑 2002. 江戸の自然誌—『武江産物志』を読む. 385pp. どうぶつ社, 東京.
- 農林省農林水産技術会議事務局編 1964. 土地利用区分の手順と方法, 432pp, 農林統計協会, 東京
- 沼田 真 1974. 都市環境下にある生物群集. (都市生態学. 中野尊正・沼田 真・半谷高久・安部喜也著, 126pp, 共立出版, 東京). 44-81.
- 沼田 真・浅野貞夫 1969. 日本植物生態図鑑 合弁類 1. 165pp, 築地書館, 東京.
- 沼田 真・浅野貞夫 1970. 日本植物生態図鑑 合弁類 2. 173pp, 築地書館, 東京.
- 沼田 真・吉沢長人編 1978. 新版日本原色雑草図鑑. 414pp, 全国農村教育協会, 東京.

- 小滝一夫・岩瀬 徹 1966. 自然教育園内の人里植物の分布と遷移. (自然教育園の生物群集に冠する調査報告 第1集. 自然保護研究会編, 財団法人野外自然博物館後援会, 東京). 49-61.
- 大場達之・菅原久夫 1980. ノイバラ群網の分類. 神奈川県立博物館研究報告 12:15-34.
- 大賀宣彦 1977. 木本期の遷移—山地帯と丘陵帯—. (群落の遷移とその機構. 沼田 真編, 306pp, 朝倉書店, 東京). 30-44.
- 大賀宣彦・矢野 亮・沼田 真 1972. 都市林における遷移 I. 都市生態系の特性に関する基礎的研究. 沼田 真編, 千葉大学理学部生態学研究室, 千葉). 12-32.
- 大賀宣彦・矢野 亮・沼田 真 1974. 都市林における遷移(II). 都市生態系の特性に関する基礎的研究 1973 年度報告. 沼田 真編, 千葉大学理学部生態学研究室, 千葉). 187-203.
- 大沢雅彦 1991. パッチサンプリング法によるブータン亜熱帯常緑広葉樹林の植生構造解析. 第 38 回日本生態学会大会講演要旨集, p165.
- Ohsawa, M., Shakya, P.R. & Numata, M. 1986. Distribution and succession of West Himalayan forest types in the eastern part of the Nepal Himalaya. Mountain Research and Development 6:143-157.
- 大井次郎・北川政夫 1983. 新日本植物誌 顕花篇. 1716pp, 至文堂, 東京.
- 岡村俊邦・杉山 裕・吉井厚志 2005. 生態学的混播・混植法による自然に近い樹林再生の評価. 日本緑化工学会誌 31:230-238.
- Okubo, S., Kamiyama, A., Kitagawa, Y., Yamada, S., Palijon, A. and Takeuchi, K. 2005. Management and micro-scale landform determine the ground flora of secondary woodlands and their verges in the Tama Hills of Tokyo, Japan. Biodiversity and Conservation 14:2137-2157.
- 奥田重俊 1969. 東京都内の残存植生 1. 自然教育園報告 1: 19-24.
- 奥田重俊 1970. 自然教育園を中心とする東京西南部の植生—東京都内の残存植生 2—. 自然教育園報告 2: 9-15.
- 奥田重俊・宮脇 昭 1966. 自然教育園の植生と現存植生図. (自然教育園の生物群集に関する調査報告 第1集. 自然保護研究会編, 財団法人野外自然博物館後援会, 東京). 1-14.
- 奥西一夫 1980. 崩壊・土石流と地形. (地すべり・崩壊・土石流. 武井有恒監修. 鹿島出版会, 東京). 231-262.
- 奥富 清 1978. 雑木林の岐れ路, 自然 33(10):64-73.
- 奥富 清 1998. 二次林の自然保護. (自然保護ハンドブック. 沼田 真編, 821pp, 朝倉書店, 東京). 392-417.
- 奥富 清・揚石 優・安西慎司 1975. 都市植生の構成的特性. 人間の生存にかかわる自然環境に関する基礎的研究. pp287-296.
- 奥富 清・揚石 優・高崎康隆 1973. 都市植生の特質に関する研究—とくに 都市林の組成的, 構造的性質について. (都市生態系の特性に関する基礎的研究, 1973 年度報告. 沼田 真編, 千葉大学理学部

- 生態学研究室, 千葉). 55-66.
- 奥富 清・奥田重俊・辻 誠治・星野義延 1987. 東京都の植生. (東京都植生調査報告書. 植生調査研究会編, 282pp, 東京都環境保全局, 東京). 1-249.
- 奥富 清・坂上寛一・中村 徹・亀井裕幸 1979. 品川第六台場の植生と土壌. (東京港臨海部緑化のための植生調査報告書. 東京都港湾局編, 東京). 97-127.
- 大野啓一 2003. 植物の生活から見た種の減少・消失過程－雑木林の林床草本を例として－. (野の花・今昔. 千葉県立中央博物館監修, うらべ書房, 木更津). 108-119.
- Owada, M., Yano, M. and Kuwahara, K. 2008. Dwarfism of lymantriid moths of *Ivela auripes* (Lepidoptera) breaking out in the Garden of the Institute for Nature Study, Tokyo, in 2007. *Miscellaneous Reports of the Institute for Nature Study* 39:39-45.
- 大山亮平・福嶋 司 2001. 自然教育園におけるイロハモミジの増加とその要因に関する研究. *自然教育園報告* 33:113-125.
- 砂防学会編 2004. 砂防用語集. 432pp, 山海堂, 東京.
- 斎藤幹夫・薬袋次郎・石戸忠五郎 1986. 昭和61年3月23日の降雪による浅川実験林内の被害. *日本林学会関東支部大会発表論文集* 38:125-128.
- 斎藤信夫 1974. 北限地, 松前神社におけるカラスザンショウ林の遷移. *採集と飼育* 8(7):23-26.
- 斎藤信夫 1979. 青森県夏泊半島のカラスザンショウ林. *採集と飼育* 13(2):33-35.
- 斉藤 修・星野義延・辻 誠治・菅野 昭 2003. 関東地方におけるコナラ二次林の20年以上経過後の種多様性及び種組成の変化. *植生学会誌* 20:83-96.
- Sakai, A. 1995. Effects of ground surface disturbances on pattern of mountain vegetation and tree strategies with special reference to a disturbance tolerant, *Euptelea polyandra*. D. Sc. Thesis, Chiba University, 95pp.
- 酒井暁子 1997. 高木性樹木における萌芽の生態学的意味－生活史戦略としての萌芽特性－. *種生物学研究* 21:1-12.
- Sakai, A. & Ohsawa, M. 1993a. Vegetation pattern and microtopography on a landslide scar of Mt Kiyosumi, central Japan. *Ecological Research* 8:47-56.
- 酒井暁子・大沢雅彦. 1993b. 房総丘陵の植生:崩壊の影響. 第40回日本生態学会大会講演要旨集, p94.
- Sakai, A. & Ohsawa, M. 1994. Topographical pattern of the forest vegetation on a river basin in a warm-temperate hilly region, central Japan. *Ecological Research* 9:269-280.
- Sakai, A., Ohsawa, T. & Ohsawa, M. 1995. Adaptive significance of sprouting of *Euptelea polyandra*, a deciduous tree growing on steep slope with shallow soil. *Journal of Plant Research* 108: 377-386.
- 酒井 敦 2001. 人工林皆伐が植物層に与える影響と伐採後放棄地の植生発達. 第112回日本林学会大

会学術講演集, 440

- 酒井 敦 2006. 針葉樹人工林伐採跡地の植生回復機構の解明とその応用に関する基礎的研究. 東京農工大学連合農学研究科学位請求論文, 122pp.
- 坂本圭児 1999. 都市林の保全と管理. 「環境保全・創出のための生態工学」(岡田光正・大沢雅彦・鈴木基之編著), 32-42. 丸善. 東京.
- 坂本圭児・石原晋二・千葉喬三 1989. 岡山における社寺林の研究(I) 市街地およびその近郊における全体構造. 日本緑化工学会誌 15(2):28-35.
- 坂本圭児・小林達明・池内善一 1985. 京都・下鴨神社の社寺林における林分構造について. 造園雑誌 48:175-180.
- 坂本圭児・吉田博宣 1986. 都市域におけるニレ科樹林(木)の残存とその形態. 造園雑誌 49(5):131-136.
- 坂元正典・山本正男 1978. "自然教育園"そのむかし. 自然科学と博物館 45(1): 35-41.
- 崎尾 均・山本福壽編 2002. 水辺林の生態学. 206pp, 東京大学出版会, 東京.
- 桜井信夫 1981. 自然教育園. 88pp. 郷学舎, 東京.
- 生物学御研究所編 1989. 皇居の植物. 546pp, 保育社, 大阪.
- 島田和則 1988. 自然教育園におけるイイギリの分布と侵入に関する研究. 東京農工大学卒業論文.
- 島田和則 1999. 神津島天上山低木林の火災跡地における群落再生と地表攪乱の影響. 植生学会誌 16:159-167.
- 島田和則・勝木俊雄・岩本宏二郎・齊藤 修 2008. 東京都多摩地方南西部におけるコナラ・クヌギ二次林の群落構造および種数の管理形態による差異. 植生学会誌 25:1-12.
- 島田和則・森廣信子・磯谷達宏・中 涼子・野上圭子 2000. 奥多摩雲取山の落葉広葉自然林における生態学的研究 (2)群落の垂直構造と種特性. 日本生態学会大会講演要旨集 47:217.
- 森林総合研究所多摩森林科学園 2007. 平成 17 年気象観測資料. 森林総合研究所多摩森林科学園年報 28:25-31.
- 自然教育園 1965. 自然教育園の植物. 43pp, 自然教育園, 東京.
- 曾根伸典 1985. 高尾山一帯の植生概観. 多摩の自然 82:6-17.
- 鈴木伸一 2001. 日本におけるコナラ林の群落体系. 植生学会誌 18:61-74.
- 鈴木進一・宮脇 昭 1986. イヌビワ-アカメガシワオーダーについて. 横浜国立大学環境科学研究センター紀要 13:91-98.
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-86.
- 高橋啓二・長谷川朋子・福嶋 司 1983. 都市地域の南・北斜面における二次林の群落構造の比較(1). 千葉大学園芸学部学術報告 32:107-117
- 高橋啓二・福嶋 司・高井光夫. 1981. 都市内二次林の群落構造と環境保全機能に関する研究. 環境科

学研究報告集 森林の環境調節機能 1:71-76.

- 武内和彦・田村俊和・宮城康一. 1982. 父島・八瀬川流域の現存植生とその成立環境. 小笠原研究 6:1-34.
- 田村俊和 1987. 湿潤温帯丘陵地の地形と土壌. ペドロジスト 31:135-146.
- 田村俊和 1990. 急傾斜地における下部谷壁斜面-その認定と現在の機能について-. 東北地理 42:p192.
- 田村俊和 1996. 微地形分類と地形発達-谷頭部斜面を中心に-. (水文地形学-山地の水循環と地形変化の相互作用-, 恩田裕一・奥西一夫・飯田智之・辻村真貴編, 267pp, 古今書院, 東京). 177-189.
- 谷本丈夫 1992. 植物学的にみた明治神宮の森. 「大都会に造られた森-明治神宮の森に学ぶ」(松井光瑤・内田方彬・谷本丈夫・北村昌美著, 143pp.), 65-97. 第一プランニングセンター, 東京.
- 田内裕之 1990. コジイぼう芽林内の光環境とそこに植栽したアラカシ, イチイガシ, コジイ稚樹の成長変化-耐陰性からみた遷移系列への位置づけ-. 日本林学会誌 72:435-440.
- Taoda, H. 1979. Effect of urbanization on the evergreen broad-leaf forest in Tokyo, Japan. 日本の植生と景観-チュクセン教授 80 歳記念論文集-(宮脇昭・奥田重俊編)pp.161-165. 横浜植生学会.
- 埜田 宏 1981. 都市林とその立地. 森林立地 23:24-30.
- Tateno, R. & Takeda, H. 2003. Forest structure and tree species distribution in relation to topography-mediated heterogeneity of soil nitrogen and light at forest floor. Ecological Research 18: 559-571.
- 手塚映男 1970. 自然教育園のミズキ群落の組成と構造. 自然教育園報告 7:1-7.
- 戸島久和・小池文人・酒井暁子・藤原一繪 2004. 都市域孤立林における偏向遷移. 日本生態学会誌 54:133-141.
- 藤平量郎 1978. 房総丘陵の沢植生(1) ツボイ沢を中心とした沢の斜面林について. 千葉生物誌 28(1):37-47.
- 東京都環境保全局 1987. 東京都現存植生図 1:100,000.
- 豊田武司・谷本丈夫 2000. 多摩森林科学園(旧浅川実験林)における森林遷移. 森林総合研究所研究報告 377:1-60.
- 土屋俊幸 1993. 特集のはじめにあたって(都市林・都市近郊林のあり方を考える). 北方林業 45:167.
- 塚本良則 1973. 侵食谷の発達様式に関する研究(I) -豪雨型山崩れと谷の成長との関係についての一つの考え方-. 新砂防 87:4-35.
- 辻 誠治 2001. 日本のコナラ二次林の植生学的研究. 52pp., 東京植生研究会, 東京.
- 辻 誠治・星野義延 1992. コナラ二次林の林床管理の変化が種組成と土壌に与える影響. 日本生態学会誌 42:125-136.
- 鶴田総一郎・坂本正典 1978. 自然教育園沿革史. 自然教育園報告 8:1-19.
- 鷺谷いづみ 2001a. 保全生態学からみた里地自然. (里山の環境学. 武内和彦・鷺谷いづみ・恒川篤史編,

- 東京大学出版会, 東京). 9-18.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and Process in the Plant Community. *Journal of Ecology* 35:1-22.
- Whimore, T.C. 1990. An introduction to tropical rain forests. 226pp, Oxford University Press, Oxford.
- 許 琴蘭・大野啓一 2005. 太平洋沿岸地域に分布するカラスザンショウ林に関する植物社会学的研究. *Hikobia* 14:315-337.
- Yamagawa, H., Ito, S. & Nakao, T. 2007. Edge effects from a natural evergreen broadleaved forest patch on advanced regeneration and natural forest recovery after clear-cutting of a sugi(*Cryptomeria japonica*) plantation. *Japanese Journal of Forest Environment* 49:111-122.
- Yamagawa, H., Ito, S. & Nakao, T. 2010. Restoration of semi-natural forest after clearcutting of conifer plantations in Japan. *Landscape and Ecological Engineering* 6:109-117.
- 山川博美・伊藤 哲・作田耕太郎・溝上展也・中尾登志雄 2009. 針葉樹人工林の小面積皆伐による異齢林施業が下層植生の種多様性およびその構造に及ぼす影響. *日本森林学会誌* 91:277-284.
- 山根正伸 1992. 森林の利用と保全の面からみた都市近郊林の現状と課題. *森林科学* 4:36-40.
- 山本進一 1987. 孤立林のダイナミクス. *生物科学* 39(3):121-127.
- 矢野 亮 1980. 都市林におけるアオキの生態学的研究 (I)分布. *自然教育園報告* 10:25-35.
- 矢野 亮 1981. アオキの繁栄と衰退. *植物と自然* 15(10): 2-6.
- 矢野 亮・亀井裕幸・桑原香弥美 2008. 自然教育園におけるアオキの最近 28 年間の変化. *自然教育園報告* 39:19-28.
- 矢野 亮・桑原香弥美 2001. 自然教育園におけるアオキの最近 20 年間の変化. *自然教育園報告* 33:81-92.
- 矢野 亮・桑原香弥美 2006. 自然教育園におけるキアシドクガの異常発生について. *自然教育園報告* 37:1-8.
- 山家義人 1971. 東京都内における樹木衰退の実態. *森林立地* 8:28-31.
- 吉田博宣・坂本圭児 1987. 市街地における土地利用とニレ科樹林(木)の残存形態ならびに残存過程. *造園雑誌* 50(5):78-83
- 吉田茂二郎 2002. 「再造林放棄地」、「未造林地」それとも「天然更新地」. *森林科学* 36:84-85.
- Zimmerman, J.K., Everham III, E.M., Waide, D.J., Taylor, C.M. & Brokaw, N.V.L. 1994. Responses of tree species to hurricane winds in subtropical wet forest in Puerto Rico: implications for tropical tree life histories. *Journal of Ecology* 82:911-922.

摘要

1. 都市域に残された貴重な森林である都市林の、多くは落葉二次林である。それらの多くを占めるコナラ林は人為的につくられ維持されてきたものである。都市域の落葉二次林で、放置により自然成立したと考えられるものは先駆性高木種の林である。しかし、これらを対象にした研究は少なく、これらの位置づけ、成り立ちや動態についての知見は十分ではない。また、都市林では一部の種の増加が指摘され、シュロ、シロダモなどの耐陰性が高い低木～亜高木性の樹種と、イイギリなどの先駆性高木種の一部が挙げられている。前者に関する研究は多く、さまざまな知見が得られているが、後者に関する研究は少なく、都市林で先駆性高木種の増加に関する実態や要因などについての知見は十分ではない。そこで本研究は、先駆性高木種の自然林における分布特性や自然成立する二次林での動態からその本来の姿を明らかにし、その上で都市林における挙動を分析し都市林の特異性の一端を解明し、都市林の保全や適切な管理に結びつけることを目的とした。

2. まず、先駆性高木種を自然林の一要素として考えその位置づけを検討するために、東京都高尾山の自然林で代表的な先駆性高木種である、イイギリ、ミズキ、カラスザンショウ、フサザクラ、アカメガシワの地形分布と種特性との関係を分析することを目的にトランセクト及びスタンド調査を行った。

亜小地形スケールで調査地域を地形型により区分し、うち人為影響の少ない上部谷壁斜面、浅開析谷、下部谷壁斜面、麓部斜面の4型について先駆性高木種の出現傾向を解析した。先駆性高木種は浅開析谷の下方、下部谷壁斜面、麓部斜面に分布の中心があった。種ごとにみると、イイギリは浅開析谷に集中し、フサザクラは下部谷壁斜面に多く、ミズキ、カラスザンショウは出現に偏りが認められず、アカメガシワは下部谷壁斜面や麓部斜面に限られた。さらに先駆性高木種の出現する各パッチ内で階層ごとの出現傾向を解析すると、種ごとにそれぞれの特徴が認められた。

先駆性高木種各種の樹形からみた種特性と分布の関係について考察した。地表の攪乱圧がより高い場所においては、大きく主幹が傾斜しても生残でき、かつ幹や樹冠部等が損傷を受けたとき萌芽による回復力をもつフサザクラのような種が有利であることがわかった。また、地表の攪乱圧がより低く群落高が大きい場所では、最大樹高が大きく、かつ樹冠下で生残しやすい形態をとれるミズキのような種が有利であることがわかった。

3. つぎに、放置後に自然成立した二次林の成林過程や動態、および先駆性高木種の挙動を地形と対応づけながら検討するために、1986年に冠雪害を受けた後放置されたスギ・ヒノキ人工林跡地において、斜面の稜線から沢までを含むように調査区を設置し継続調査を行った。

調査区では、微地形スケールで地形区分を行い、攪乱後7年目から攪乱後20年目まで木本個体の動態調査を毎年行った。その結果、下部谷壁斜面から流路までの下部斜面域では、高木種は調査期間中

に大部分が枯死し、低木林群落として推移した。斜面中程(上部谷壁斜面中央部及び下部)では常緑高木種は個体数、種数とも微増にとどまり、成長も停滞していた。常緑低木種のアオキの個体数が大幅に増加した。落葉高木種は、種数、個体数は大きく減じるものの先駆性高木種の優勢木が大きく成長して優占した。これらの結果、先駆性高木種の高木層とアオキの低木層が発達して中間層を欠く、単純な構造の群落となった。斜面最上部(頂部斜面及び上部谷壁斜面上部)ではアラカシを中心とした常緑高木種が初期から優占状態を保ちながら成長し、一方で落葉樹は種数、個体数とも減少し、常緑樹が密生した群落となった。

このような、再生群落の生活型組成及び動態の地形に対応した差異は、下部斜面域と斜面中程との間は明瞭で、斜面中程と最上部との間は連続的であり、地形に対応した差異は、年を追うごとに明瞭になっていった。またアラカシ二次林は、必ずしも先駆性高木種の二次林から遷移してできるわけではないことがわかった。

4. 最後に、先駆性高木種の中で自然林と都市林で異なった挙動を示すイイギリを手がかりに、都市域における先駆性高木種の動態を検討するために、代表的な都市林で現在は人為的管理が極力排されている東京都港区の国立科学博物館附属自然教育園において、本種の動態を都市林の変遷と関連づけながら考察した。

自然教育園内全域で生育するイイギリの個体数は、1965年から1983年の間は急増したが、以降は微増にとどまり、2002年から2007年の間は減少した。一方、胸高断面積合計は1965年から2007年まで増加し続けた。イイギリの胸高直径階別個体数分布は、1965年から1992年にかけては一山型、1997年以降は不明瞭なピークが複数現れていた。

イイギリの侵入時の状況や優占型が異なる6カ所に調査区を設置し、サイズ構造、樹冠の変化、一部の個体の樹齢の推定を行った。イイギリは侵入パターンによらず一度林冠に達すると枯死しにくく、周辺個体の枯死を機に樹冠を拡大させながら勢力を維持し続けたものと考えられる。

自然教育園に現在生育しているイイギリの多くは戦前からあった母樹、戦後自然教育園となってから定着したもの、1964年の高速道路建設の頃に侵入したものが認められた。自然教育園は戦前の火薬庫としての利用がなくなった後は、放置あるいは保護されている期間と、大きな攪乱を受ける時期を繰り返していた。このことは、更新に大きな攪乱を必要とする一方で、定着した個体の損傷に対する耐性が低いため成長には安定した立地を必要とするイイギリにとって有利だったと考えられる。放置・保護による適度な安定期と時々人為による大きな攪乱が繰り返し起こったような歴史的経緯は他の都市林からも報告されている。

攪乱により侵入の機会を得た先駆性高木種の中でイイギリは、アカメガシワのような最大樹高が低いといった不利な種特性や、ミズキやキハダのような一斉枯死もなく、都市林で徐々に個体数を増やしていったものと考えられた。

5. 以上から、自然林および都市林における先駆性高木種の評価や、都市林の特性および適切な管理のあり方について論じた。

森林の地形に対応した優占型パターンを、自然性の高い林と攪乱後自然成立した二次林を比較すると、先駆性高木種の優占する範囲が自然林では下部斜面域と全層崩壊型ギャップにより更新したパッチに限られていたものが、二次林では上部谷壁斜面の中程まで拡大した。すなわち、斜面中程より下方の比較的湿潤な環境下では、先駆性高木種の優占林が本来の二次林であるのではないかと思われる。自然教育園や皇居吹上御苑のような都市林でみられるミズキやイイギリの林は、このような湿潤な環境下の二次林が発達したものと考えられる。

本研究の結果、先駆性高木種は適地であれば攪乱からわずか 15 年ほどで樹高が 16~18m に達し、早期に高木林をつくる。また、少なくともイイギリやミズキは、100 年近い寿命を持ち、1m 近い胸高直径に達する。したがって先駆性高木種の位置づけや役割は、都市林の形成過程や動態において重要である。

都市林でイイギリなどの先駆性高木種は、樹林の更新を妨げるとされ問題視されることもあるが、イイギリの樹冠下で少なくとも常緑広葉樹やイロハモミジは増加および成長することから、先駆性高木種が樹林の更新を妨げているとは一概にはいえない。しかし、クサギのようにのちに減少するような種が一時的に優占することによって、先駆性高木種以外の落葉樹を淘汰し群落構造を歪めてしまうこともある。そこで都市林の管理を考える場合、先駆性高木種をひとくくりにして扱うのではなく、種ごとの特性を考慮するべきである。

東京の都市林は大名屋敷を起源にしており、利用の歴史は里山林とは異なる。独特の経緯をもった都市林は画一的な管理にはなじまない。里山林は伝統的な管理のされている薪炭林をモデルにすればいいが、上記のような経緯をもった都市林は、目標林型とすべきモデルがない。里山林とも公園の樹群とも異なる、自然成立した先駆性高木種の二次林は、利用されていた土地の放棄などといった土地利用の変化など様々な要因で、今後も増加していく可能性がある。自然に侵入し早期に高木林を形成する先駆性高木種は、都市において環境を緩和する機能が期待でき、自然再生を考える上でも重要な種であるといえる。その際、先駆性高木種の生態的評価と適切な管理はますます重要性を増していくと考えられる。今後も都市域で増える可能性のある先駆性高木種二次林を適切に取り扱うために、本研究でその成立過程や動態を解明したことは都市林の保全・管理の上で意義がある。

SUMMARY

Forests remaining in urban areas are invaluable. Many urban forests are secondary deciduous forests, and many of these are *Quercus serrata* woodlands, Eastern Japan. However, such forests are artificial and their maintenance must be managed. Naturally formed secondary deciduous forests seem to include pioneer trees, as do forests in urban areas, but the structure and dynamics of this process are not well known. It is known that some pioneer trees thrive in urban forests, but little research has examined for these trees. This study clarifies the natural behavior of pioneer trees and their dynamics in a natural secondary forest and then discusses conservation and appropriate management of urban forests.

First, patterns of topographic distribution of five pioneer trees (*Idesia polycarpa*, *Cornus controversa*, *Zanthoxylum ailanthoides*, *Euptelea polyandra*, *Mallotus japonicus*) and their tree forms were studied in a natural forest. The study area was divided into six landform types, four of which were free of human disturbance (upper sideslopes, dells, lower sideslopes, and footslopes). Patterns of topographic distribution of each species could be explained by tree-form properties (trunk angle, trunk number, and maximum tree height). This relationship between form properties and the distribution of trees was due to differences in disturbance regime (mainly by landslides) of each landform type. Species with higher ability to grow when the trunk is inclined and that develop sprouts were more tolerant of higher disturbance pressure. When taller stands suffered lower disturbance pressure, species with a larger maximum tree height and tolerant to grow below the canopy were at an advantage.

Next, changes in tree composition between 1993 and 2006 in an abandoned plantation forest were investigated following meteorological damage in 1986. The objective was to elucidate vegetation dynamics in the early phase of secondary succession. On the lower slope (from the lower sideslope to the channelway), almost all tree species died, and scrub dominated. On the middle part of the slope (middle and lower parts of the upper sideslope), the number of individuals and species of evergreen tree increased slightly, the number of individuals of the evergreen shrub *Aucuba japonica* increased greatly, and deciduous trees (especially pioneer trees) grew rapidly and dominated the vegetation, but there was a large decrease in the total number of species and individuals over time. Consequently, the community developed a simple structure consisting of a tree layer of pioneer trees and a shrub layer of *A. japonica*. On the upper part of the slope (the crestslope and upper part of the upper sideslope), evergreen trees of *Quercus glauca* dominated, but the number of species and individuals of deciduous trees and shrubs decreased. The differences in forest structure between the lower and middle parts of the slope were clear, but differences between the middle and upper parts of the slope were gradual. These differences in species composition and number related to slope micro-topography became clearer year after year. The

results suggest that *Q. glauca* secondary forest was not formed by succession from secondary forest of pioneer trees.

Finally, from 1965 to 2007, I examined the dynamics of the pioneer tree *I. polycarpa*, which has contrasting behavior in natural and urban forests. Here, I discuss *I. polycarpa* in relation to the transitions in a preserved urban forest. The number of *I. polycarpa* individuals increased rapidly between 1965 and 1983, leveled off between 1983 and 2002, and decreased from 2002 to 2007. Nevertheless, the basal area of *I. polycarpa* increased continuously from 1965 to 2007. The diameter at breast height (DBH) class distribution of *I. polycarpa* showed a single peak from 1965 to 1992, whereas at least two indistinct peaks appeared in and after 1997. *I. polycarpa*, which reaches the canopy, can survive by avoiding shading. In addition, *I. polycarpa* is thought to maintain growth by expanding the crown when a peripheral individual dies. It is suggested that urban forests repeatedly undergo periods that lack disturbance or provide protection and periods of severe disturbance, allowing *I. polycarpa* to regenerate and grow well.

The dominance type corresponding to the micro-topography of the forest was assessed, and natural forest was compared with secondary forest. The results showed that the range where pioneer trees dominate was limited to a specific niche in the natural forest; however, the range was expanded in the secondary forest. Hence, it seems that forests where pioneer trees dominate are true secondary forests in the lower part of the slope under a moist environment. Pioneer trees can form the canopy at the early stages and maintain it for a certain period. These findings indicate that the role of pioneer trees is important in urban forests.

Because pioneer trees grow naturally and form the high canopy in the short span of time, the environmental mitigation function in the city can be expected. Therefore, pioneer trees are an important species for the nature restoration. Secondary forest of pioneer trees may increase in the urban area. It is significant to have clarified these formation process and dynamics in this study for maintenance and the management of the urban forest.

付表-1. 本研究のデータに出現した先駆性高木種のリスト(判断の考え方は6ページのII-2-1を参照)

科名	和名	学名	出現した章
ヤナギ科	ヤマナラシ	<i>Populus sieboldii</i> Miq.	第V章
カバノキ科	シラカンバ	<i>Betula platyphylla</i> Sukatchev var. <i>japonica</i> (Miq.) Hara	第V章
カバノキ科	ヤマハンノキ	<i>Alnus hirsuta</i> Turcz. f. <i>sibirica</i> (Spach) H.Ohba	第Ⅲ, V章
クワ科	ヤマグワ	<i>Morus bombycis</i> Koidz.	第Ⅲ, IV, V章
フサザクラ科	フサザクラ	<i>Euptelea polyandra</i> Siebold & Zucc.	第Ⅲ章
マメ科	ネムノキ	<i>Albizia julibrissin</i> Durazz.	第IV, V章
マメ科	ハリエンジュ	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	第V章
ミカン科	カラスザンショウ	<i>Zanthoxylum ailanthoides</i> Siebold & Zucc.	第Ⅲ, IV, V章
ミカン科	キハダ	<i>Phellodendron amurense</i> Rupr.	第V章
ニガキ科	ニワウルシ	<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle	第V章
トウダイグサ科	アカメガシワ	<i>Mallotus japonicus</i> Mull.Arg.	第Ⅲ, IV, V章
ウルシ科	ヌルデ	<i>Rhus javanica</i> L.	第Ⅲ, IV, V章
アオギリ科	アオギリ	<i>Firmiana simplex</i> W.Wight	第V章
イイギリ科	イイギリ	<i>Idesia polycarpa</i> Maxim.	第Ⅲ, IV, V章
ミズキ科	ミズキ	<i>Cornus controversa</i> Hemsl.	第Ⅲ, IV, V章
ミズキ科	クマノミズキ	<i>Cornus macrophylla</i> Wall.	第Ⅲ, IV, V章
クマツヅラ科	ハマクサギ	<i>Premna japonica</i> Miq.	第V章
クマツヅラ科	クサギ	<i>Clerodendrum trichotomum</i> Thunb.	第Ⅲ, IV章
ゴマノハグサ科	キリ	<i>Paulownia tomentosa</i> (Thunb.) Steud.	第V章

付表-2. 学術誌掲載論文のリスト

論文名	著者	学術誌名	発行年月日	学位論文中の該当章
高尾山における先駆性高木種5種の地形分布と樹形の意義	島田和則	日本生態学会誌 44(3), 293-304	1994年12月15日	第Ⅲ章
人工林の気象害跡地における微地形に対応した森林群落の再生過程	島田和則, 勝木俊雄	森林立地 51(2), 93-103	2009年12月25日	第IV章
都市林の変遷からみた先駆性高木種イイギリ <i>Idesia polycarpa</i> Maxim.の動態	島田和則, 福島 司	植生学会誌 27(1), 21-33	2010年6月25日	第V章