

京都大学芦生演習林における天然生林の植生について

「天然林の生態」研究グループ*

Vegetation of the Natural Forest of Kyoto University Forest in Ashiu

Group for the Study on Ecology of Natural Forest

目 次

要 旨.....33	変 化
1. はじめに.....34	4-3. 下層植生について
2. 調査地および調査方法.....34	5. 芦生の植生.....46
3. 測定結果の整理方法について.....35	6. 総 括.....50
4. 調査結果および考察.....38	文 献.....51
4-1. 高度にともなう植生の変化	Résumé51
4-2. 水分環境の勾配にともなう植生の	

要 旨

1. 京都大学芦生演習林の植生を Whittaker の環境傾度分析に準じて分析した。
2. 本地域は海拔高差で 500 m 程度の巾をもつにすぎないが、温帯落葉樹林帯の代表であるブナの下限と温量指数からみて、約 600 m を境として温帯落葉樹林帯と暖帯落葉樹林帯とに区分しうる。ただし、600 m を境として交代するのはブナとウラジロガシ、ミズナラとコナラなど少数に限られ、大多数の種はほとんど全域に分布する。
3. 乾湿度勾配に対応して種はそれぞれ特有の二項分布型の分布曲線を示す。ピークの位置、曲線の型は種によってそれぞれ違い、相互に広く重なりあっている。それ故、植生は湿性から乾性に向って環境の変化に対応して連続的に変化していく。
4. 分布曲線のピークが違うことは種のスミワケを示すが、同時に相互に重なりあい、トモズミの関係を示す。このことから、森林は個体一環境系の連鎖として成立しているものだといえる。
5. 下層の種もまた乾湿度勾配に応じて連続的に変化しており、上層木との組合せもまた環境の変化に対応して連続的に変化する。
6. 少数の種ないし陽性の種の存在様式からみて、天然生林はモザイク状、部分的に破壊と再生を含む動的平衡系である。
7. 高木の優勢な種に注目すれば、水分環境に対応して、最も湿った側から、トチ、ブナ、スギをそれぞれ代表とするグループと最も乾性のネジキ、クロソヨゴ、ヒノキ、ヒメコマツを主と

* この報告は 1970 年度、林学科 4 回生の自主講座の一つとして行なわれたグループ研究の報告を堤の責任において再編、要約したものである。このグループに参加したのは石田一雄、大神邦男、緒方政次、小林健次郎、鈴木正年、藤原己一の 6 名の学生と堤利夫の合計 7 名であった。

するグループに分類できる。本地域では海拔 700 m をこえると準平原地形となり、弱乾性のスギを代表とするグループの占める割合が多くなる。

1. は じ め に

Clements によれば 群集とはある与えられた生活場所に生活する生物のすべてであって、それは個体に似た性質をもつ統一体としての超有機体である。従って、それはそれを構成する個々の生物をはなれた、それ特有の法則性と性質をもち、植物的自然を構成する一つの明確な単位としてとり出せるものである¹⁾、といえる。チューリッヒ・モンペリエ学派によって完成された植物社会学はこのことを前提とし、その基本的な単位を群集 (Association) においた。鈴木²⁾ もまた“植生はこれを構成する植物の種類のうちから単位性をもってくる。植物の集団生活で何らかの単位性をもつものを群集 (Association) とよぶ”としている。

様々の種が様々にいりまじった植物共同体をその組成面から統一的に解釈し、秩序づけていくためには、それを何らかの単位に区分して、それぞれ相互に比較してみることは必要である。

しかし、群集は実際に存在する植物群落を比較検討して、共通性を抽出してえられた抽象的な類型であって、それ自身具体性をもたないものである。群落を他と明確に区別しうる単位として外から枠組みして整理するという従来のやり方に対して、それを構成する種の分布の重なりとしてとらえようとする考えが、今西³⁾、Curtis⁴⁾、Whittaker⁵⁾ らによって展開された。

天然生林は一般に様々の種を混えた混交林である。そしてそれを構成している個々の種はそれぞれ特有の性質、形態をもち、それ故に環境に対する反応も異なっている。その結果、種の分布区域は種に特有のものとして決まっているのである。森林とは、それぞれの地域、場所で見出される様々の種が、その種に相応しい密度で混交している、そういう一つの組合せなのである。種が環境の変化に対応してその分布を決めているとすれば、そしてまた環境の変化が漸变的であれば、それに対応して種の組合せの変化もまた徐々に移り変っていく。

こうしたものの中から共通性を抽出し、典型的に分類することの必要性を否定する訳ではないが、芦生演習林のように、気候的に大差のない限られた地域の中で、様々の種より構成され、しかもそれが尾根、斜面、谷などという微細な地形の変化にともなって微妙に移り変っていく組成の変化を解析する手段として適切ではない。この場合、種組成の変化を環境との関係において、共軌的にとらえることが必要なのだと考えられる。

この研究は、このような視点から、京大芦生演習林において、地形、高度の変化に対応して変化する森林群落の変化をとらえ、芦生にみられる様々の種の分布区域とその重なりあいの結果としてみられる森林のありようを明らかにしようとしたものである。

2. 調査地および調査方法

調査地は京都府北桑田郡美山町所在の京大芦生演習林である。この地域は中央部を中心として人工林化が進行しているが、西半分、東部には天然生林が残されている。調査はこのようなほぼ極相にあると推定される天然生林を対象とした。

この地域の植生については演習林が設定されて以来、多くの調査が行なわれたにも拘らず、まとまって報告されたものは少ない^{6,7)}。

吉村は無作為に方形区を多数設置して、種組成を比較した結果、ブナ・チシマザサ群集、トチ

ノキージュウモンジシダ群集など6つの群集に区分した。しかし、一つ一つの群集がどういう場所にあらわれ、他の群集とどう関係しているのかは明らかではない。

芦生は海拔高 350~950 m の巾をもつが、450 m 以下は谷部分よりなり、天然生林はほとんど存在しない。従って海拔高差は 500 m 程度にすぎないから高度にともなう気温の変化は本地域の植生をみるうえで重要な要因とはいえない。しかし、後述するように、ブナとウラジロガシが海拔高 500~700 m を境として交代することにみられるように、気温の問題を無視することもできない。

本地域で植生を支配する最も大きな要因は地形の違いに基づく土壌ないしは水分環境であろう。

本調査は高度と地形との関係において種組成の変化を解析した。そのため、様々の高度、地形を選び、原則として 20 m×20 m の方形枠を設置し、胸高直径 5 cm 以上の樹木を対象として毎木調査を行なった（総数 40）。別に方形枠を設置せずに、各地点ごとに種の出現本数を調査した（総数 137）。

海拔高は高度計 2 個の平均値と地形図を併用して求めた。

地形は谷平坦地、斜面下部（凹型ないし平衡斜面）、斜面上部（凸型斜面）、平尾根（円頂部を含む）、鞍部、瘠尾根の 6 つに区分した。

下層植生については方形枠の中央部で巾 3 m のベルトを設置し、胸高直径 5 cm 以下の亜高木、低木の個体数を記録した。

3. 測定結果の整理方法について

合計 177 のサンプルについて、地形、高度、別に整理した。ここで地形は定性的に区分されているにすぎない。山地の地形は相互に連続して変化しており、それに対応して水分環境も連続的に変化している。そこで地形で示された各サンプルの環境を水分環境として数量化することができればよい。そこで、Curtis⁴⁾、Whittaker⁵⁾ らの方法を参考として、つぎの方法を用いた。

まず、谷平坦地を最も湿潤であり、瘠尾根を最も乾いた環境にあるとし、残りの部分を順位をつけて両者の中間に配列した。その順序は谷平坦地、斜面下部、鞍部、斜面上部、平尾根、瘠尾根である。地形ごとに区分して種ごとに出現頻度を比較すると、種によって、頻度分布の型が異なっていた。そこで、種をつぎの 4 つの類型に分類した。

- (i) 湿性 (mesic) な種：谷平坦地、斜面下部に最も多く、乾性側に向って減少、消失するもの。
- (ii) 弱湿性 (submesic) な種：斜面下部、鞍部に最も多く、両側に向って減少、消失するもの。
- (iii) 弱乾性 (subxeric) な種：斜面上部、平尾根に最も多く、両側に向って減少、消失するもの。
- (iv) 乾性 (xeric) な種：平尾根、瘠尾根に最も多く、湿性側に向って減少、消失するもの。

種によって反応は様々であり、すべてが明確にこの類型に分類できる訳ではないが、便宜上、測定したすべての種について、この 4 者のいずれかに位置づけた。その結果を表-1 に示した。

ついで、湿性を 0、弱湿性を 1、弱乾性を 2、乾性を 3 としてそれぞれ評点を与えた。このようにして、すべての樹種は水分環境に対する反応に応じて 0 から 3 までの数字であらわされる。

表-1. 水分環境に
 Table 1. Classification of tree

湿性な種 (Mesic)	弱湿性な種 (Submesic)
<i>Pterostyrax hispida</i> S. et Z. (オオバアサガラ)	<i>Meliosma myriantha</i> S. et Z. (アワブキ)
<i>Cercidiphyllum japonicum</i> S. et Z. (カツラ)	<i>Acer mono</i> MAXIM. f. <i>dissectum</i> REHD. (アサヒカエデ)
<i>Stachyurus praecox</i> S. et Z. (キブシ)	<i>Carpinus tschonoskii</i> MAXIM. (イヌシデ)
<i>Clerodendron trichotomum</i> THUNB. (クサギ)	<i>Acer mono</i> MAXIM. (イタヤカエデ)
<i>Carpinus cordata</i> BLUME. (サワシバ)	<i>Prunus grayana</i> MAXIM. (ウミズザクラ)
<i>Pterocarya rhoifolia</i> S. et Z. (サワグルミ)	<i>Styrax japonicum</i> S. et Z. (エゴノキ)
<i>Lindera obtusiloba</i> BLUME (ダンコウバイ)	<i>Acer palmatum</i> THUNB. var. <i>amoenum</i> OHWI (オオモミジ)
<i>Acer carpinifolium</i> S. et Z. (チドリノキ)	<i>Lindera erythrocarpa</i> MAKINO (カナクギノキ)
<i>Euonymus oxyphyllus</i> MIQ. (ツリバナ)	<i>Lindera umbellata</i> THUNB. (クロモジ)
<i>Acer parviflorum</i> FRANCH. et SAV. (テツカエデ)	<i>Carpinus japonica</i> BLUME (クマシデ)
<i>Aesculus turbinata</i> BLUME (トチノキ)	<i>Hovenia dulcis</i> THUNB. (ケンボナシ)
<i>Cornus controversa</i> HEMSL. (ミズキ)	<i>Aralia elata</i> SEEMANN. (タラノキ)
<i>Fraxinus longicuspis</i> S. et Z. (ヤマトアオダモ)	<i>Rhus japonica</i> LINN. (ヌルデ)
	<i>Styrax obassia</i> S. et Z. (ハクウンボク)
	<i>Kalopanax pictus</i> NAKAI (ハリギリ)
	<i>Acer japonicum</i> THUNB. (ハウチワカエデ)
	<i>Fagus crenata</i> BLUME (ブナ)
	<i>Betula grossa</i> S. et Z. (ミズメ)
	<i>Cornus kousa</i> BUERGER, ex HANCE (ヤマボウシ)

対応した種の分類
species with moisture condition

弱乾性な種 (Subxeric)	乾性な種 (Xeric)
<i>Sorbus alnifolia</i> K. KOCH (アズキナシ)	<i>Ilex macropoda</i> MIQ. (アオハダ)
<i>Acer rufinerve</i> S. et Z. (ウリハダカエデ)	<i>Sorbus japonica</i> HEDL. (ウラジロノキ)
<i>Carpinus laxiflora</i> BLUME (アカシデ)	<i>Pinus densiflora</i> S. et Z. (アカマツ)
<i>Cyclobalanopsis salicina</i> OERST. (ウラジログシ)	<i>Malus tschonoskii</i> C. K. SCHN. (オオウラジロノキ)
<i>Mallotus japonicus</i> MUELL. ARG. (アカメガシワ)	<i>Daphniphyllum macropodum</i> MIQ. var. <i>humile</i> ROSENTHAL (エゾユズリハ)
<i>Acer crataegifolium</i> S. et Z. (ウリカエデ)	<i>Acer micranthum</i> S. et Z. (コミネカエデ)
<i>Acer sieboldianum</i> MIQ. (コハウチワカエデ)	<i>Ilex sugeroki</i> MAXIM. subsp. <i>longipedunculata</i> MAKINO (クロソヨゴ)
<i>Viburnum furcatum</i> BLUME (オオカメノキ)	<i>Ilex pedunculosa</i> MIQ. (ソヨゴ)
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i> FRNACH. et SAVAT. (コシアブラ)	<i>Rhododendron metternichii</i> S. et Z. var. <i>pentamerum</i> MAXIM. (シャクナゲ)
<i>Quercus serrata</i> THUNB. (コナラ)	<i>Magnolia salicifolia</i> MAXIM. (タムシバ)
<i>Castanea crenata</i> S. et Z. (クリ)	<i>Sorbus commixta</i> HEDL. var. <i>wilfordii</i> SUGIMOTO (ツシマナナカマド)
<i>Prunus incisa</i> var. <i>kinkiensis</i> OHWI (キンキマメザクラ)	<i>Evodiopanax innovans</i> NAKAI (タカノツメ)
<i>Cryptomeria japonica</i> D. DON. (スギ)	<i>Tsuga sieboldii</i> CARR. (ツガ)
<i>Tilia japonica</i> SIMONKAI (シナノキ)	<i>Lyonia ovalifolia</i> DRUDE var. <i>elliptica</i> HAND-MAZZ. (ネジキ)
<i>Symplocos coreana</i> OHWI (タンナサワフタギ)	<i>Chamaecyparis obtusa</i> S. et Z. (ヒノキ)
<i>Stewartia pseudo-camellia</i> MAXIM. (ナツツバキ)	<i>Pinus parviflora</i> S. et Z. (ヒメコマツ)
<i>Fraxinus japonica</i> var. <i>angustata</i> BLUME (ホソバアオダモ)	<i>Hamamelis japonica</i> S. et Z. var. <i>obtusata</i> NATSUM. (マルバマンサク)
<i>Magnolia obovata</i> THUMB. (ホオノキ)	<i>Abies firma</i> S. et Z. (モミ)
<i>Quercus mongolica</i> FISCHER var. <i>grosseserrata</i> REHD. et WILS. (ミズナラ)	<i>Clethra barbinervis</i> S. et Z. (リョウブ)
	<i>Rhus trichocarpa</i> MIQ. (ヤマウルシ)
	<i>Populus sieboldii</i> MIQ. (ヤマナラシ)
	<i>Trochodendron aralioides</i> S. et Z. (ヤマグルマ)
	<i>Cyclobalanopsis sessilifolia</i> NAKAI (ツクバネガシ)

各サンプルについて、種をこの数字におきかえ、個体数を乗じて合計値を求め、総個体数で割ると、0 から 300 の間の数字がえられる。これを乾湿度指数とよぶことにし、各サンプル地点の水分環境を表示するものと考えた。この場合、水分環境というのは地形の変化にもとづくすべての環境要因の変化を含めた複合要因である。

乾湿度指数を30ごとに区分して各サンプルをまとめ、それぞれについて種の出現頻度を個体数を基準として求めた。

なお、海拔高に関してはブナの分布下限に注目して、湿性側で 520 m、乾性側で 680 m をもって上下2つの帯に区分し、別々に整理した。この区分については後にふれる。

下層植生については、各サンプルごとに種の個体数出現頻度を求め、上層木についてえられた各サンプルの乾湿度指数によって整理した。

4. 調査結果および考察

4-1. 高度にともなう植生の変化

高度 50 m ごとに区分して、各高度ごとの個体総数に対する種の本数割合を求めたものが図-1である。ただし、出現頻度の少ない(5%以下)ものは省いた。この場合、乾湿度指数の違いを考慮するべきであるが、資料が多くないことのために、これを無視した。このため、乾湿度指数

の高度による偏りによって、高度に対応する種の分布は歪められている。

ブナの分布曲線は、高度 680 m 前後にピークをもち、高度が高くなるに従って減少し、スギは増加している。この傾向は高度の増大にともなう気温の低下によるものとは考えられず、おそらく他の要因、すなわち地形の変化によるものである。

後述するように、ブナは弱湿性で、スギは弱乾性でその分布のピークをもつ。そして本地域は高度約 700 m 以上は準平原地形となり、尾根、斜面上部の割合が増える。高度

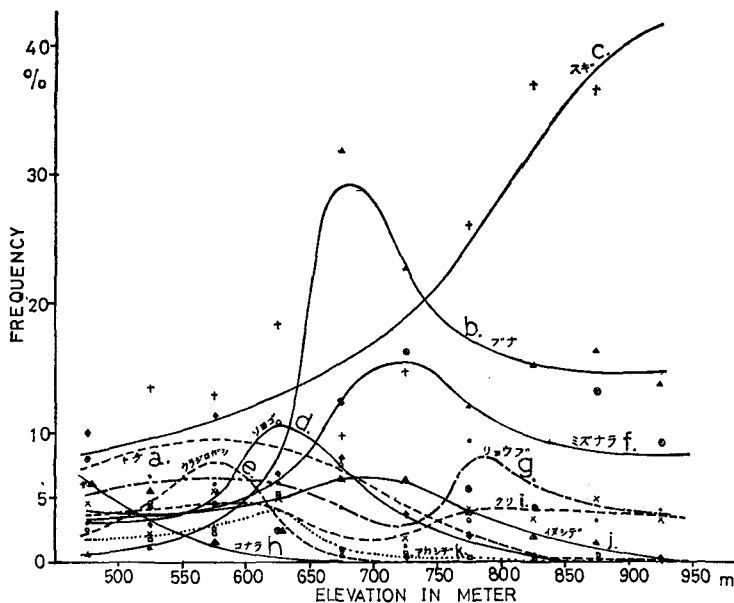


図-1. 高度の変化にともなう種の分布

Fig. 1. Distributions of tree populations in relation to elevation.

- | | |
|--|---------------------------------------|
| a: <i>Aesculus turbinata</i> (トチノキ) | b: <i>Fagus crenata</i> (ブナ) |
| c: <i>Cryptomeria japonica</i> (スギ) | d: <i>Ilex pedunculosa</i> (ソヨゴ) |
| e: <i>Cyclobalanopsis salicina</i> (ウラジロガシ) | |
| f: <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> (ミズナラ) | |
| g: <i>Clethra barbinervis</i> (リョウブ) | h: <i>Quercus serrata</i> (コナラ) |
| i: <i>Castanea crenata</i> (クリ) | j: <i>Carpinus tschonoskii</i> (イヌシデ) |
| k: <i>Carpinus laxiflora</i> (アカシデ) | |

700 m 以上でのブナの減少とスギの増大はおそらくこのような地形の違いを反映したものであろう。

この傾向は他の種の分布にもあらわれている。たとえば、ヒメコマツは本地域で 600 m 以上にはみられない。それはヒメコマツの成立しうる突出した瘡尾根、岩石地が 600 m 以上の地域にはみられないということと対応しており、またトチノキが 800 m 以上でほとんどみられないのは谷平坦地がみられなくなるということによるものだといえよう。

このように、図-1 に示された結果は地形の影響を強くうけている。しかし、種の分布の上、下限についてみると、たとえば、約 600 m でブナとウラジロガシが交代し、約 550 m でミズナラとコナラが交代していることが示されている。この交代は地形的要因によるというよりも、おそらく温度に強く依存したものであろう。

本地域の高度 350 m, 640 m の 2 地点での観測結果を用いて、高度別に温量指数を推定すると表-2 のようである。

表-2. 温 量 指 数
Table 2. Warmth and coldness index.

海拔高 (m)	350	400	500	600	700	800
暖かさの指数 °C	108.4	105.4	99.4	93.4	87.3	81.3
寒さの指数 °C	-7.5	-8.8	-11.4	-14.0	-17.5	-20.1

註：芦生演習林の観測点における定時観測に基づく月平均気温を用いた。

吉良⁸⁾によれば、ブナを代表とする温帯落葉樹林帯は暖かさの指数 85°C 以下であるから、本地域では約 700 m 以上の部分にあたる。一方寒さの指数からカシ類の成立をみると、450 m で -10.1°C, 640 m で -14.9°C であるから、この範囲内で上限をもつということになる。温量指数からいえば、本地域では約 700 m 以上が温帯落葉樹林帯、700~450 m が暖帯落葉樹林帯、それ以下が照葉樹林帯となる。

本地域でのブナとウラジロガシの交代はこの変化に対応しており、おおよそ 500~700 m を境として両者が交代している。この変化はおそらく上述のような気温の変化に対応するものであろう。

芦生は海拔で約 400~900 m の間を中心とするから、暖帯落葉樹林帯と温帯落葉樹林帯とが接する地域であるといえることができる。

これを区分する明確な境界はもともと求め難いものではあるが、ブナとウラジロガシの交代を尺度として区別するとおおよそ 500~700 m の線をもって、2つの森林帯にわけられる。

ここで 500~700 m 附近をもう少しくわしくみるために、乾湿度指数によって4つに区分して、ブナの分布曲線を求めた。(図-2)

すなわち、図-2によればブナが5%以上出現する高度は乾湿度指数によって異なり、乾湿度指数で 91~150 の範囲で約 520 m, 151~210 で 660 m, 211~300 で 760 m, 0~90 で 630 m である。ここで、0~90 の範囲内ではブナの個体数が少ないため、精度が低いことを考慮して、おおよそ、乾湿度指数 150 以下の部分では 520 m, 150 以上の部分では 680 m をもってブナの分布下限とすることができる。

このように水分環境によって分布限界が変わることが一般に妥当かどうかはわからない。

ここではこのことを認めたくえて、上記の高度をもって2帯に区分し、乾湿度の勾配に対応する種の分布はそれぞれ別々に整理した。

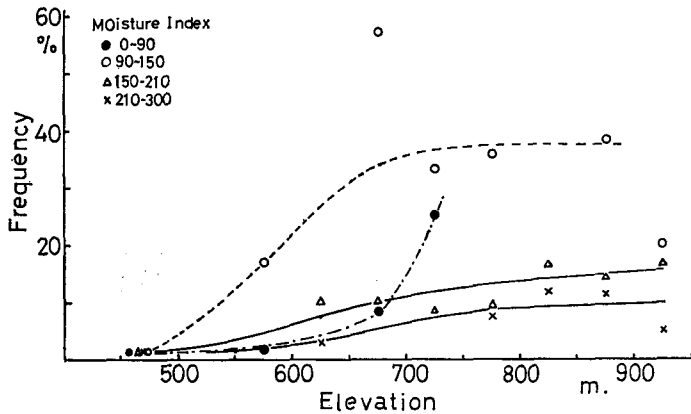


図-2. 乾湿度指数別にみたブナの垂直分布
Fig. 2. Distributions of *Fagus crenata* populations in relation to elevation and moisture condition.

ただし、この区分はブナとウラジロガシの交代のみを尺度としたものであって、その他の種もまたこの境界を中心として相互に交代し、2つの森林帯はすっかり種が入れ代っているということはない。僅かにミズナラとコナラの約550 mでの交代、コミネカエデが約700 m以下に分布しないこと、極めて小数しか存在しないが、モミ、ツガが約600 mを上限とす

るらしいことを除けば、大部分の種はブナの下限と関係なく、それぞれ特有の分布範囲をもっているといわねばならない。すなわち、森林帯が異なるといっても、その内容はブナとウラジロガシが交代するということ、あるいはウラジロガシの個体数が大きくないことを考慮すれば、結局、ブナの存否ということだけである。他の種についてみれば500~700 mという線がとくに重要な意味をもってはいない。

すなわち、温量指数、ブナとウラジロガシの交代を根拠として本地域を2つの森林帯に区別し、あるいは本地域をこの2つの森林帯の推移帯として位置づけることは可能であるとしても、それは種組成として明確に区別されうるものではない。実体としては相互に連続しており、高度の勾配に応じて漸変していく過程を、とくにブナの下限に注目することによって、人為的に区別したものにすぎないというべきである。

4-2 水分環境の勾配にともなう植生の変化

温度による歪を少なくするため、前章で述べた高度区分により2分して、図-3, 4に示した。なお、出現頻度5%以下のものはこの図から省いた。

個体数が多く、普遍的に分布するものは、本地域ではトチノキ、ブナ、スギ、ネジキ、リョウブ、ソヨゴ、クロソヨゴ、などである。これらはそれぞれに出現頻度のピークを違えており、トチは最も湿性の谷平坦地に多く、ついでブナが主に斜面下部に、スギが斜面上部、尾根にそのピークをもち、脊尾根にはネジキ、リョウブなどが多くなる。

全般に、種はそれぞれ乾湿度の勾配に沿って二項分布型の分布曲線を描いている。乾湿度の両極付近でピークをもつ種、たとえばトチ、ネジキなどはこれを半分に割った片流れの分布曲線を示している。この分布曲線の形はWhittaker⁵⁾、吉良ら⁹⁾の結果と一致する。

分布曲線のピークはその環境が個体維持と種族維持といった生活の総和におけるその種の最適地を示していると考えられる。そして種がそれぞれピークを別々にもっているということは、それぞれ有利な環境が別々であるということであり、種が異なればその生活の場も異なるというすみわけの現象であるといえよう。

ところで、ある種がその最適地からはなれていくということは、他種の最適地に近づいていくということを意味するから、その過程において隣接する他種との間に関係を生ずる。この場合、

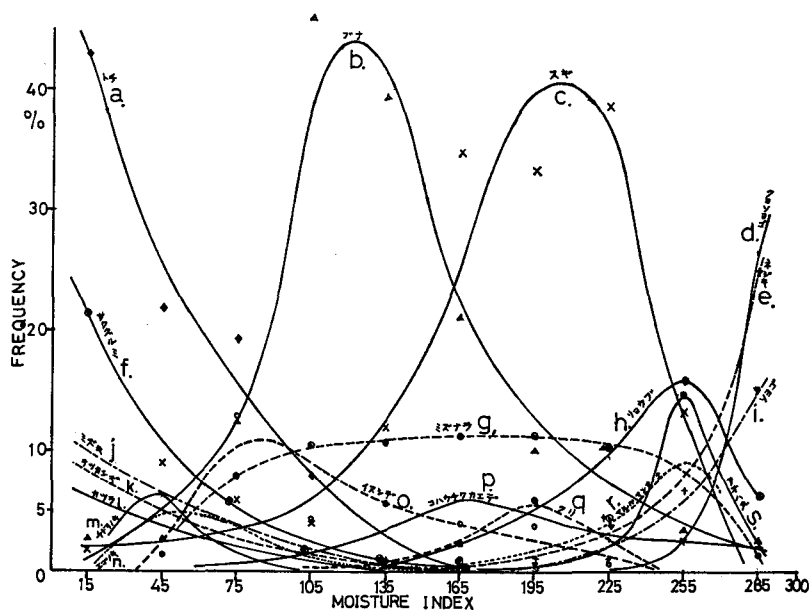
隣接する他種と相互排除の関係にあれば、両者は交錯することなく、一線をもって境されねばならない。

実際はピークを別々にしながらも、広く重なりあって漸変している。図-3にみられるように、湿性から乾性に向って、トチが次第に減少するのに対応してブナが増加し、さらにブナが減少しはじめるとスギが増加しはじめる。そしてトチとスギでさえ重なりあっている。これらの各種の各個体が極めて確率的に空間を占有している植生のありようから考えて、この重なりあいは微細な土壌条件の違いによる「すみわけ」というより、どちらの種にとってみても生活可能な環境へのいはば「ともずみ」の関係を示すものと解すべきであろう。この関係は他のすべての種についていえることである。

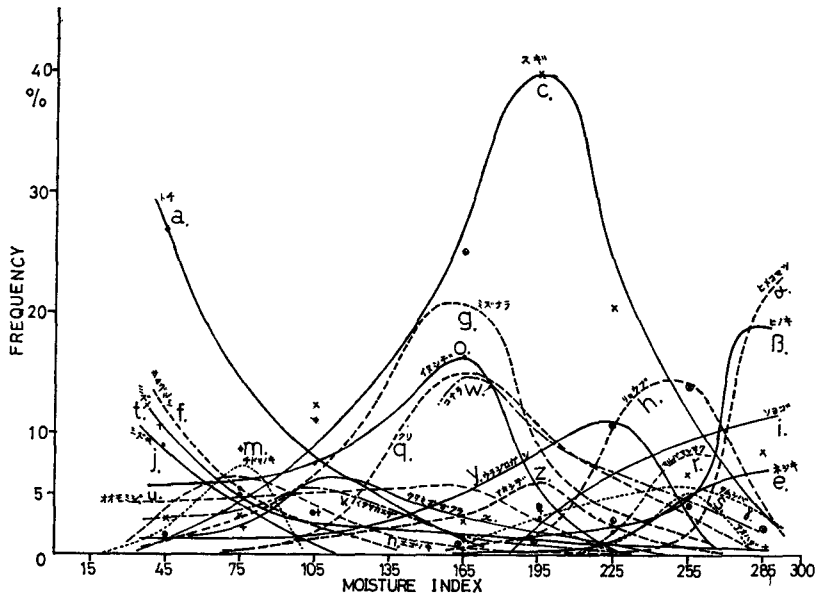
すなわち、分布のピークに注目すれば「すみわけ」関係が、分布の広がり注目すると「ともずみ」関係があらわれる。このことを次のように考えておきたい。「種間の関係」といっても、位置そのものを移動しない植物にとっては相隣る個体との関係でしかない。そして、それは常に生活空間の広さ、環境を媒介として作用する。従って、個体を中心としてみると、森林は、こうした個体—環境系の連鎖として成りたち、それ故に様々な種が共存しうる機会があるのだといえよう。逆に、ある特定の種で全面が被われるためには、その全面にわたってその種が成立し、それがそれぞれの位置において、他の種を圧倒、排除するという条件が与えられねばならない。このためには環境条件が比較的均一でなければならない。しかし、環境が漸変しており、それに対応して種の多様化があるのだとすれば、純林を形成しうる条件は限られていて、その種の最適地点からはずれるに従って次第に他の種を混える機会を増してくる。そして次第に、それに接続する種の優占する部分へと移り変っていくといえることができる。

その結果として、乾湿度の勾配につれて種組成は漸変していき、どこにもはっきりと区別できる境目というものを認めることはできないのである。

ところで、図-3, 4にみられるように、ミズナラは個体数も少なくはなく、本地域のどこでもみ



(図-3: 海拔約 600 m 以上、温帯落葉樹林帯 Fig.-3. above 600 m in altitude, cool temperate deciduous broad-leaved forest)



(図-4: 海拔約 600 m 以下, 暖帯落葉樹林帯 Fig.-4. below 600 m in altitude, warm temperate deciduous broad-leaved forest)

- a: *Aesculus turbinata* (トチノキ) b: *Fagus crenata* (ブナ) c: *Cryptomeria japonica* (スギ)
d: *Ilex sugeroki* subsp. *longipedunculata* (クロソヨゴ) e: *Lyonicia ovalifolia* var. *elliptica* (ネジキ)
f: *Pterocarya rhoifolia* (サワグルミ) g: *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* (ミズナラ)
h: *Clethra barbinervis* (リョウブ) i: *Ilex pedunculosa* (ソヨゴ) j: *Cornus controversa* (ミズキ)
k: *Acer parviflorum* (テツカエデ) l: *Cercidiphyllum japonicum* (カツラ)
m: *Acer carpinifolium* (チドリノキ) n: *Styrax japonicum* (エゴノキ)
o: *Carpinus tschonoskii* (イヌシデ) p: *Acer sieboldianum* (コハウチワカエデ)
q: *Castanea crenata* (クリ) r: *Hamamelis japonica* var. *obtusata* (マルバマンサク)
s: *Ilex macrospora* (アオハダ) t: *Betula grossa* (ミズメ)
u: *Acer palmatum* var. *amoenum* (オオモミジ) v: *Acer mono* (イタヤカエデ)
w: *Quercus serrata* (コナラ) x: *Prunus grayana* (ウミズザクラ)
y: *Cyclobalanopsis salicina* (ウラジロガシ) z: *Carpinus laxiflora* (アカシデ)
α: *Pinus parviflora* (ヒメコマツ) β: *Chamaecyparis obtusa* (ヒノキ)
γ: *Magnolia salicifolia* (タムシバ)

図-3, 4. 乾湿度勾配と種の分布

Fig. 3, 4. Distributions of tree population in relation to moisture gradient.

られる種であるが、他種を凌いで優占的であるところはない。この種は比較的若い二次林を除けば、トチ、ブナ、スギなどの優占するなかに単木的に混生している。ミズナラとこれら3者との関係を、それぞれの分布中心域における直径配分から調べてみよう(表-3)。

トチ、ブナ、スギの3種はそれぞれその分布の中心域において小径木に富み、自己維持的であるように見える。これに対し、ミズナラはスギの中心域において小径木を含むとはいえ、一般に大径木に対し、小径木を欠くかまたは乏しい。

今西³⁾が指摘したように、ミズナラが極相種でない、とすれば、そして充分の時間が与えられればすべて気候的極相へと遷移するとすれば、やがてミズナラは他の種にとって代られ、本地域から追放されてしまうということになる。そうだとすれば、現在ミズナラが存在するということはこの地域の天然生林が極相ではなくて、遷移の途中段階にあるということになる。しかし、これは实际的ではあるまい。ミズナラその他の非優占的な種もそれぞれに相応しい仕方で参加し、

表-3. トチノキ、ブナ、スギ、ミズナラ・直径階別分布表
Table 3. Diameter distribution of four dominant tree species in Ashiu forest.

Site.	Diameter. species cm.	5 10	~ 15	~ 20	~ 25	~ 30	~ 35	~ 40	~ 45	~ 50	~ 55	~ 60	~ 65	~ 70	~ 75	~ 80	~ 85	~ 90	120<
A	<i>Aesculus turbinata</i> (トチノキ)	2	1	1	2	1	2	1				1	2			1			
	<i>Fagus crenata</i> (ブナ)													1					
	<i>Cryptomeria japonica</i> (スギ)																		
	<i>Quercus mongolica</i> <i>v. grosseserrata</i> (ミズナラ)																		1
B	<i>A. turbinata</i> (トチノキ)	1					2												
	<i>F. crenata</i> (ブナ)	25	23	8	13	5	5	3	2	1	1		1	1		1			
	<i>C. japonica</i> (スギ)	11	1	2				1	1										
	<i>Q. mongolica v. grosseserrata</i> (ミズナラ)							3	1	1	1	1	2						3
C	<i>A. turbinata</i> (トチノキ)																		
	<i>F. crenata</i> (ブナ)	8	7	10	12	3	7	4	5	3	4	2		3	1			1	
	<i>C. japonica</i> (スギ)	56	41	18	17	7	5	1	4	2									
	<i>Q. mongolica v. grosseserrata</i> (ミズナラ)	15	7	8	2					1	1	2		1					
A: Moisture Index		1~80			(plot number 3			トチノキの分布中心域)											
B: "		110~140			(" 7			ブナの分布中心域)											
C: "		180~230			(" 14			スギの分布中心域)											

自己維持的なのであろう。そうでなければ、陽性の、遷移の初期段階にあらわれる種はすべて消滅して、種組成はより単純になっていなければならないからである。

そこで、こうした動的平衡に達した天然生林において、ミズナラのような陽性の種はどのようにして種族維持しているかを考えてみよう。たとえば完全に林冠閉鎖されている、その下に陽性のミズナラが生育するということはまずありえないとみてよい。しかし、林冠には絶えず破壊された疎開部分を生ずる。そこはミズナラなど陽性の種が侵入しうる可能性がある。ブナの中心域では確率的にブナが更新することが多いということがあっても、他種の侵入の可能性を完全には拒否していないと考えられよう。極相が一般に耐陰性の大きいものによって構成されていることを認めると、トチ、ブナおよびサワグルミ、サワシバ、クマシデなどによって、本地域の溪谷林は構成されるはずで、事実、相観としてそうである。

ところが一方で、頻度は多くはないが、オオバアサガラ、カナクギノキ、ハクウンボク、エゴノキ、カエデ類、ウワミズザクラなどの陽性のものを混えていることも事実である。陰樹の下に陽樹の成立しうる余地はないから、これらの陽樹は陰樹と場所的にすみわけていると考えるのが妥当であろう。

樹木の一生という時間単位でみれば、谷は崩壊や洪水によって不安定であるということができ。不安定な部分では極相への遷移が阻止される機会が多くなるであろう。谷はこうした様々の段階のものが極めて局所的な地形的条件に支配されて、いりまじっていると考えてよいであろう。従って、比較的安定した場所でトチの優勢な群落が発達し、常に変動しやすいところではオオバアサガラ、タラノキ、エゴノキ、カエデ類などの陽樹が成立しえているのである。

乾湿度指数80以下のサンプルについて、陰樹(トチ、ブナ)の出現頻度と陽樹群の出現頻度を比較してみると、図-5のように、ある程度、一方が増えれば他方が減るという関係がみられ、両

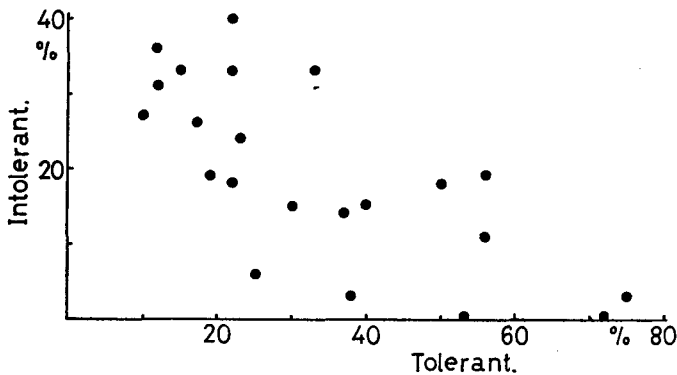


図-5. 湿性領域における陽樹群と陰樹群の出現頻度の関係
Fig. 5. Relationship between tolerant and intolerant tree populations in mesic site.

Tolerant : *Fagus crenata*, *Aesculus turbinata*.

Intolerant: *Cornus controversa*, *Pterostyrax hispida*, *Styrax obassia*,
Lindera erythrocarpa, *Prunus grayana*, *Hovenia dulcis*,
Styrax japonicum, *Clerodendron trichotomum*, *Aralia elata*.

者はグループとして別々のものであるらしいということを示している。

すなわち、個体の枯死、倒壊などによる林冠疎開のほかに、谷では洪水、崩壊などによって周期的にある規模の遷移の循環がおこっており、そこは常に陽性種の種族維持の場となっている。

このようにみえてくると、極相は静的に安定したものではなく、常に部分的、モザイク状に破壊と再生をその中に含む動的な平衡系である。その中につくられ

た様々な環境に様々な種の生活が成りたち、それらの様々な種の複合として天然生林が成りたっているものといえよう。そしてその中で種はそれぞれに相応しい環境において個体数のピークをもち、たがいにオーバーラップしながら変化していく。森林をその種組成や量的測度に従って類型分類してみても、環境勾配に沿って変化する、その変化の度合をあわせて示すのでなければ、具体的にある地域の植生を表現しえないといえよう。

前に、種はすべてそれぞれ特有の分布曲線を示すとのべた。ところが、図-3, 4によれば、湿性領域でトチ、サワグルミ、ミズキ、カツラなどが、乾性領域の極においてはネジキ、クロソヨゴが、ヒノキ、ヒメコマツなどが分布のピークの位置、範囲などにおいて極めてよく似た形を示している。すなわち、乾湿度指数の両極部分において、数種のものが同じように、同一場所をわけあい、従ってそれらは一つのまとまった単位として強固な結びつきをもっているかのようにみえる。この現象はどう解釈されるのであろうか。

一つにはつぎのように考えたい。すなわち、図-3, 4の両極は本地域で実際に存在するものとしての両極である。しかし、他の地域ではさらに極端な湿潤、乾燥がありうる。従って、この両極を外側へ押しひろげることができれば、現在みられる分布曲線はある程度異なってくるであろう。すなわち、両極端では乾湿度指数の拡がりがある程度圧縮されており、そのことが分布曲線の重なりを結果したものと考えることができる。

経験的にいえば、スギが瘠尾根で消失するのと交代にヒノキが増加し、さらに突出した岩石地においては代ってヒメコマツが成立する。すなわち、乾湿度指数をさらに詳しくみることであれば、これらの種の分布の違いをより明らかにしうるであろう。

二つには、谷にみられるように、微細な地形の違いに対する種の反応の違いがあるのではないかということである。谷では地形は変化にとんでおり、それに対応して種は変化するであろう。前述したように、トチ、サワグルミなどに対して陽性種が場所的、時間的に生育地を異にしているということも、この一例である。従って、一つのプロットにおいて個体数の調査を行なうにしても、充分な本数をえようとすれば、かなり条件の違った部分をも含み、それらを含んで平均化

された乾湿度指数が与えられる。従って、谷、斜面、尾根といったレベルでの比較にはたえたとしても、谷や尾根のそれぞれにおいて微細な地形、土壌条件の違いを表現しえないのである。

4-3 下層植生について

下層植生について、同様に、乾湿度指数と個体数出現頻度との関係を求めた。結果は図-6に示した。

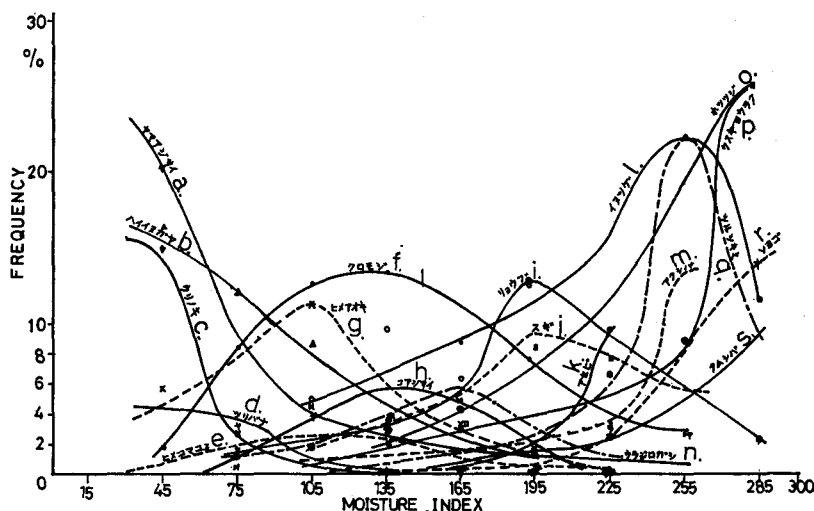


図-6. 乾湿度勾配と下層の種の分布

Fig. 6. Distributions of tree and shrub species populations in relation to moisture gradient (undergrowth).

- | | |
|---|--|
| a: <i>Hydrangea macrophylla</i> f. <i>cuspidata</i> (ヤマアジサイ) | d: <i>Euonymus oxyphyllus</i> (ツリバナ) |
| b: <i>Cephalotaxus harringtonia</i> var. <i>nana</i> (ハイイヌガヤ) | f: <i>Linera umbellata</i> (クロモジ) |
| c: <i>Marlea plataniifolia</i> var. <i>triloba</i> (ウリノキ) | g: <i>Aucuba japonica</i> var. <i>borealis</i> (ヒメアオキ) |
| e: <i>Euonymus alatus</i> f. <i>microphyllus</i> (ヒメコマユミ) | h: <i>Hydrangea hirta</i> (コアジサイ) |
| i: <i>Clethra barbinervis</i> (リョウブ) | j: <i>Cryptomeria japonica</i> (スギ) |
| k: <i>Pieris japonica</i> (アセビ) | l: <i>Ilex crenata</i> (イヌツゲ) |
| m: <i>Hugeria japonica</i> (アクシバ) | n: <i>Cyclobalanopsis salicina</i> (ウラジログシ) |
| o: <i>Tripetaleia paniculata</i> (ホツツジ) | p: <i>Menziesia tubiflora</i> (ウスギヨウラク) |
| q: <i>Skimmia japonica</i> f. <i>repens</i> (ツルシキミ) | r: <i>Irex pedunculosa</i> (ソヨゴ) |
| s: <i>Magnolia salicifolia</i> (タムシバ) | |

サンプル数が少なく、精度が低いが、高木層の場合と同様に、種ごとにピークを離れた二項分布型の分布曲線を示す。

この結果をもとに大きく4つに区分してみると、湿性のものとしてヤマアジサイ、ハイイヌガヤ、ウリノキ、ツリバナがあり、クロモジ、ヒメアオキ、ヒメコマユミも存在する。弱湿性のものとしてはクロモジ、ヒメアオキ、コアジサイ、ヒメコマユミなどが、弱乾性のものとしてはリョウブ、乾性のものとしてイヌツゲ、ツルシキミ、アクシバ、アセビ、ホツツジ、ウスギヨウラクなどがある。

これらは相互に重なりあって漸変していくのであるが、前述した優占的な上層木との間に、おまかにある一定の組合せができる。トチの優占する林分の下ではヤマアジサイ、ハイイヌガ

ヤ、ウリノキ、ヒメアオキ、ツリバナ、クロモジ、ヒメコマユミなどがみられる。ブナ林の下層は主にクロモジ、ヒメアオキ、コアジサイ、ヒメコマユミなどが、スギ林の下層は主にリョウブ、アセビなどからみられることになる。

しかし、この組合せは固定され、他と明らかに区別されうるものとはいえない。たとえば、ヤマアジサイやウリノキなどはトチの優占する部分に多いが、ブナの優占する部分で消失することはない。また、ブナの優占する部分にピークをもつクロモジは広く、トチ、スギの優占する部分にまでひろがっている。これらのことから、上層木が一方的に下層木のありようを決定しているとはいえない。下層植生は上層木の存在という条件の下で、主に低木という生活型をもつものが独立に一つの社会を形成しているとみるのが妥当である。それらは乾湿度の変化に対応して連続的に変化し、結果として、上層木との間にある組合せを生ずる。従って、その組合せ自身が乾湿度の勾配に応じて漸変しているのである。

5. 芦生の植生

すでにのべてきたように、本地域の植生は地形を媒介とした水分環境と温度の勾配に対応して漸変している。そこで、まず本地域を 100 m ごとに区切って各高度帯の面積比を求めた。さらに、地形を谷平坦地、斜面下部（凹型斜面）、斜面上部（凸型斜面）、尾根の 4 つの部分に、等高線から判定してタイプわけし、各高度帯ごとの各地形タイプの面積比を求めた。なお、この場合の尾根部分は平尾根、脊尾根を含んでいる。その結果は表-4 に示した。

表-4. 高度別の面積及び地形区分比率
Table 4. Area and relative distribution of each topographic types.

Altitude m	Area		Topographic types %			
	ha	%	谷平坦 ⁽¹⁾	斜面下部 ⁽²⁾	斜面上部 ⁽³⁾	尾根 ⁽⁴⁾
~400	17	0.4				
400~500	230	5.5	34.0	27.2	34.4	4.4
500~600	520	12.4	19.5	29.5	45.7	5.3
600~700	1290	30.8	18.8	31.3	41.0	8.9
700~800	1559	37.2	9.8	26.5	46.4	17.3
800~900	511	12.2	3.7	35.4	33.9	27.0
900~	63	1.5	0	22.1	17.2	60.7

(1) 谷平坦: Bottom (plain)

(2) 斜面下部: lower part of slope.

(3) 斜面上部: upper part of slope.

(4) 尾根: Ridge

すなわち、面積的にみて 600~800 m の部分が約 2/3 を占め、500 m 以下、900 m 以上の部分はともに極めて少ない。そして、高度を増すにつれて谷平坦地は減少し、尾根は逆に増加する。高度 600~700 m で谷平坦地が高度の割に減少しないのは、上谷に広く分布する湿地帯のためである。

つぎに、本地域の地形図 (1:20,000) を 1 cm 方眼に分割し、各々について平均傾斜度と起伏量を求めた。その結果を表-5 に示した。

すなわち、低高度から中高度に向けて傾斜が増し、さらに高高度に向けては逆に減少する。中腹で最も急峻で、尾根を主とする高高度部分では緩やかな地形を示し、準平原地形となる。従って、尾根についていえば、高高度の部分ほど平尾根が多く、低高度の部分ほど傾斜度の大きい、

瘠尾根が多くなる。

地形解析の精度は粗であるから、ここで分類された4つの地形タイプに対応する形で植生の方も、便宜的に、乾湿勾配に対応して典型的に分類してみる必要がある。

優占的な種の分布に注目して類型分類を行なうと表-6のようになる。

トチを代表とするグループは湿性領域にあって谷平坦地に対応し、ブナを代表とするグループは弱湿性領域にあって斜面下部に、スギを代表とするグループは弱乾性領域にあって斜面上部に、クロソヨゴ、ネジキを代表とするグループは乾性領域にあって尾根部分に対応しているものとした。

これに基づいて植生、地形の各タイプの高度別の出現頻度を対応させると表-7のようである。

植生と地形との対応関係は乾性領域での違いがあるため、部分的なズレがあるが、全般的にみ

表-5. 平均傾斜、起伏量の高度別の分布
Table 5. Inclination and relief.

Altitude 高度 m	Inclination 平均傾斜 (s)	Relief 起伏量 (m)
~400	65	100
400~500	90	119
500~600	98	145
600~700	87	125
700~800	79	127
800~900	78	95
900~	71	80

$$S = \frac{n \times h}{d} \times 100 \quad \left(n : \text{等高線数}, h : \text{等高線間隔}, d : \text{一辺の長さ} \right)$$

表-6. 芦生演習林の植生の類型
Table 6. Types of vegetation in Ashiu forest

	Dominant species	
海拔高 600 m 以上	<i>Aesculus turbinata</i> トチノキ	<i>Pterocarya rhoifolia</i> (サワグルミ), <i>Cornus controversa</i> (ミズキ), <i>Acer parviflorum</i> (テツカエデ)
	<i>Fagus crenata</i> ブナ	<i>Quercus mongolica</i> v. <i>grosseserrata</i> (ミズナラ), <i>Cryptomeria japonica</i> (スギ), <i>Carpinus tschonoskii</i> (イヌシデ)
	<i>Cryptomeria japonica</i> スギ	<i>Fagus crenata</i> .(ブナ), <i>Quercus mongolica</i> v. <i>grosseserrata</i> (ミズナラ), <i>Castanea crenata</i> (クリ), <i>Clethra barbinervis</i> (リョウブ) <i>Acer sieboldianum</i> (コハウチワカエデ)
	<i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i> ネジキ	<i>Ilex sugeroki</i> subsp. <i>longipedunculata</i> (クロソヨゴ) <i>Ilex pedunculosa</i> (ソヨゴ), <i>Clethra barbinervis</i> (リョウブ)
海拔高 600 m 以下	<i>A. turbinata</i> トチノキ	<i>P. rhoifolia</i> (サワグルミ), <i>C. controversa</i> (ミズキ), <i>Betula grossa</i> (ミズメ), <i>C. tschonoskii</i> (イヌシデ),
		<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> (ミズナラ), <i>Q. serrata</i> (コナラ), <i>C. tschonoskii</i> (イヌシデ), <i>Castanea crenata</i> (クリ), <i>Cryptomeria japonica</i> (スギ), <i>Prunus grayana</i> (ウワミズザクラ), <i>Acer mono</i> (イタヤカエデ), <i>Acer palmatum</i> var. <i>amoenum</i> (オオモミジ)
	<i>Cryptomeria japonica</i> スギ	<i>Q. mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> (ミズナラ), <i>Q. serrata</i> (コナラ), <i>Cyclobalanopsis salicina</i> (ウラジロガシ), <i>C. crenata</i> (クリ) <i>Carpinus laxiflora</i> (アカシデ)
	<i>Pinus parviflora</i> ヒメコマツ <i>Chamaecyparis obtusa</i> ヒノキ	<i>Rhododendron metternichii</i> var. <i>pentamerum</i> (シャクナゲ), <i>Daphniphyllum macropodum</i> var. <i>humile</i> (エゾユズリハ), <i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i> (ネジキ), <i>Evodiapanax innovans</i> (タカノツメ)

表-7. 地形と植生のタイプの出現比率 (%)
Table 7. Types of vegetation and topography.

		mesic	submesic	subxeric	xeric
~500 m	植生 (V)	18	30	34	18
	地形 (T)	34	27	35	4
500~600	植生 (V)	13	19	38	30
	地形 (T)	20	30	45	5
600~700	植生 (V)	14	40	29	17
	地形 (T)	19	31	41	9
700~800	植生 (V)	6	30	46	18
	地形 (T)	10	27	46	17
800~900	植生 (V)	0	23	62	15
	地形 (T)	3	37	33	27
900~	植生 (V)	2	17	72	9
	地形 (T)	0	22	17	61

mesic: 湿性・谷平坦部 submesic: 弱湿性・斜面部分
subxeric: 弱乾性・斜面上部, 緩斜尾根 xeric: 乾性・ヤセ尾根
V: Vegetation, T: Topography

て両者はほぼ対応関係にあるといえるであろう。そして、本地域は、4-1でのべたように、主として地形的な要因によって、高度を増すにつれてトチを代表とするグループからブナを代表とするグループへ、さらにスギを代表とするグループへと移り変っていくことがわかる。また、低高度の尾根部分は瘠尾根が多く、面積比率の小さい割合に乾性の植生タイプの比率が大きい。高高度では比較的緩やかな尾根をもつ準平原地形となり、そのことを反映して弱乾性の植生タイプの比率が大きく、乾性のそれは地形タイプの面積比率の割合には増大していない。

本地域の植生のより具体的な表現は種ごとに、乾湿度指数、高度を両軸とする分布領域を求め、それらを重ねあわせることによって求められよう。主なものについて要約するとつぎのようである。

トチは湿性の極にピークをもち、次第に減少しながら乾湿度指数 165 附近まで分布している。海拔高では約 800 m 以上で消失してしまう。これは明らかに地形的要因によるものである。サワグルミ、ミズキ、テツカエデ、カツラなども、前述したように、トチと同様の分布を示している。

ブナ、スギ、ミズナラは谷には少ないが、次第に出現頻度を高め、ブナは乾湿度指数 120~130 で最高値の約 40% に達する。従って、芦生の約 600 m 以上の地域でブナは主に斜面部分に最も優勢である。乾性に傾くにつれて減少していくが、リョウブ、アオハダ、ネジキなどの分布する乾いた尾根にも少数ながら分布し、極端な湿地、乾燥地を除けば、ほとんど全域にわたってみられる。従って、ブナは海拔約 600 m 以上の地域でほとんどすべての樹種と共存することになる。

スギは乾湿度指数 200 附近でピークに達する。海拔 600 m 以下の地域ではブナが存在しないことのために、いくらか湿性側に向ってふくらんだ分布曲線を示しているが、そのピークはやはり 200 附近にある。このことから芦生の斜面上部、なだらかな尾根は主にスギが優勢であり、海拔高を増すほど多くなる。スギがこの地域で優勢なのは、おそらくその伏条による更新¹⁰⁾というこ

と、豊富な降水量などによるのであろう。あるいは、人為によって天然スギの保育が行なわれたということも考慮されねばなるまい。

スギが乾湿度指数 250 付近で消失すると、それに代ってリョウブ、アオハダ、タムシバなどがピークを示し、さらにそれらはネジキ、ソヨゴ、ヒノキ、ヒメコマツなどに代られ、これらが芦生の最も乾燥した地域を占有することになる。

ミズナラについては前にのべたとおりである。この種は谷から尾根まで全域にわたって分布するが、図-3ではピークがなく 10% 程度の台形分布を示し、図-4では乾湿度指数 160~180 にピークをもっている。

ミズメ、ウワミズザクラは海拔 600 m 以下の地域で、湿性側でゆるやかなピークをもつが、乾性領域にまでひろく分布している。これらの種がいずれも陽樹¹¹⁾であることを考慮すると、その分布、存在様式はミズナラと同様のことが考えられよう。

シデ類のうち、個体数の最も多いのはイヌシデ (10~15%) であり、アカシデが低高度でこれについており、クマシデ、サワシバは少ない。イヌシデは海拔 600 m 以上の地域で乾湿度指数 100 をピークとするなだらかな分布を示し、低高度の地域では約 160 をピークとした分布を示している。いずれにしても、湿性側に多く分布し、乾性領域では少なくなる。これに対し、アカシデはむしろ乾性側に多い傾向がある。クマシデ、サワシバについては、個体数が少なく明らかなではないが、概して湿性側に多いとすれば、シデ類の間では水分環境に対して、サワシバ、クマシデついでイヌシデ、最も乾性に偏してアカシデという系列があるようにみえる。

カエデ類についても同様に、出現頻度は高くはなく、分布は種ごとに必らずしも明らかなではない。コミネカエデが高度約 700 m を境としてそれ以下に分布しないという傾向があった以外、他のものは高度にかかわりなく分布している。水分環境についておおまかにみると、テツカエデ、チドリノキが最も湿性で、ついでオオモミジが斜面下部に多く、イタヤカエデ、ハウチワカエデが斜面中、下部に多い。コミネカエデ、コハウチワカエデは概して斜面上部から尾根に多く分布し、同属内で水分環境をすみわけているようにみえる。

なお、海拔 600 m 以下の地域ではトチとスギの中間で優勢なブナが存在しない。そしてこれに代って優占する種もあらわれない。出現頻度 5% 以上の種の数がこの地域に多いのもブナの消滅とそれに代る種がないということの反映であろう。

この地域でブナに代るものはミズナラ、イヌシデ、クリなどであるが、ミズナラは垂直分布の南限に近く次第にコナラと入れ代る傾向を示し

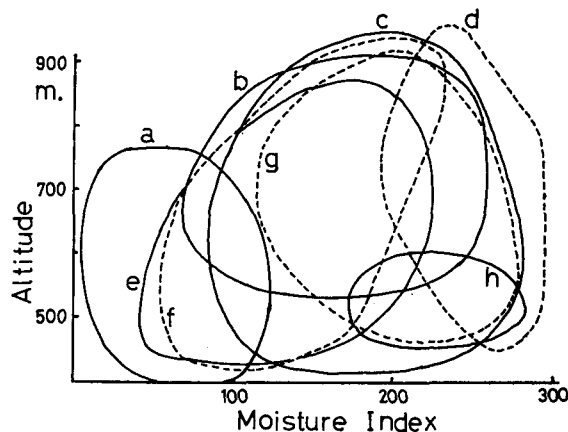


図-7. 海拔高および乾湿度勾配と種の分布 (出現頻度 10% 以上)

Fig. 7. Distributions of tree species in relation to elevation and moisture gradient

- a: *Aesculus turbinata* (トチノキ)
- b: *Fagus crenata* (ブナ)
- c: *Cryptomeria japonica* (スギ)
- d: *Lyonia ovalifolia* var. *elliptica* (ネジキ)
- e: *Carpinus tschonoskii* (イヌシデ)
- f: *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* (ミズナラ)
- g: *Clethra barbinervis* (リョウブ)
- h: *Cyclobalanopsis salicina* (ウラシロガシ)

ている。この両者をあわせると、スギのピークに接していくらか湿性側に一つのピークをつくる。

クリはこの地域でかつて集中的に伐採利用されたというから、その影響を無視することができない。

結局のところ、低高度ではミズナラ、コナラのほかにクリ、イヌシデなどがブナに代ってその位置を占めているといえよう。

図-7は本地域で比較的に個体数の多い数種のものについて、高度と乾湿度指数を軸として分布を示したものである。

6. 総 括

天然生林を構成する多数の種はそれぞれ高度ないし乾湿度の勾配に沿って、それぞれに適した生活環境において個体数のピークをもつ二項分布型の分布をしている。

下層植生についても同様に、環境勾配に沿った二項分布型の分布がみられる。下層植生の生活は上層木の存在という環境の下で成りたつではあるが、上層木の完全な支配の下にあるのではない。種の組合せは質的にも量的にも環境勾配に沿って漸変していくのである。

植生が環境勾配に沿って漸変するとすれば、その解析は環境との共軛的な関係において行なわれねばならない。本地域ではおおまかにいって、高度と地形を媒介とした水分環境の変化を軸として整理することができる。

温量指数からみると、高度約 600 m をもって暖帯落葉樹林帯と温帯落葉樹林帯とが接続することになる。ブナの存否もこれとよく一致していることから、本地域をこの2つの森林帯の推移帯だといえることができる。しかし、谷や尾根の相観を決定づけるトチ、サワグルミ、スギをはじめとして多くの種は高度にかかわりなく分布している。ただし、地形的要因の影響をうけて、高度を増すにつれて湿性な種は次第に減り、弱乾性で優勢なスギが多くなる。

乾湿度勾配に沿って、優勢な種に注目すれば、トチからブナへ、ブナからスギへの変化が明らかにみられる。最も乾いた瘠尾根は低高度地帯ではヒノキ・ヒメコマツ・リョウブ・ソヨゴが多く、高高度地帯ではネジキ、ソヨゴ、リョウブ、局所的にクロソヨゴによって占められている。これらは乾湿度の勾配に沿って、たがいにそのピークをかえながら広く重なりあって漸変していくのである。

この場合、種の重なりあいとは実体として、それぞれの種の個体が極めて確率的に共存しているということなのである。このことから、森林はおそらく、個体一環境系の連鎖として成立していると考えることができよう。個々の個体についてみれば、場所を移動しえない、従って隣接者を自ら選択しえない植物の場合、現在の場所に成立しえたのはかなり偶然の機会に恵まれた結果である。

しかしながら、種の組合せを単に偶然の積み重ねといいきってしまうのはいきすぎであろう。たとえば、ブナが個体数頻度において40%を占める場所というのは、長い目でみれば、そこは常にブナが40%、成立しうるということが、その場所の環境との対応において、そこに共存する他の種との間に、いわば契約関係として成立しているのだといえよう。このいわば契約関係の成立が自然のバランスあるいは動的平衡と呼ばれるものであり、それはその環境において、共存する他の種との相互関係の下に維持されているものなのである。

この意味において、本地域で優勢なスギの取扱いについて考えておきたい。スギは皆伐、植つけ造林が一般で本地域でも人工造林が進んでいる。ところが、この地域は多雪であり、人工林の

幼時の保育が厄介であるという難点をもっている。スギの人工造林における適地が図3,4に示された生活場所より、湿性側にずれるのが一般である、とすれば、スギが自己維持的である弱乾性領域においてまで人工造林することは得策と思えない。

この地域でスギが優勢であるのは、一つにはその伏条性によるものとみることができよう。伏条は上層木を一斉に皆伐すると、急激な環境変化の下で枯死してしまうが、広葉樹の巻枯らしによって生長が促進され、また現在の天然スギの多数がかつて伏条であった歴史をもっているという事実¹⁰⁾に注目すると、本地域でスギの優占する部分において、その伏条による更新を目的とした、いわば択伐式の保育体系をつくることは不可能ではないと考える。この場合、伏条の育成のための単木的な伐採、集材の技術が問題となろう。

すでにのべたように、植生は環境の変化に沿って漸変するから、どこにも明確な一線をもって区別できる境目というものはなく、連続的に変化していく。環境の変化が急激で非連続となった場合にはじめて、明らかに他と区別しうる境界を認めうるであろう。

このことを認めたとえで、便宜上、本地域の植生を類型に区分することも可能である。優勢な種(高木)に注目すれば、トチ、ブナ、スギをそれぞれ代表とするグループ、ヒノキ・ヒメコマツ・ネジキ・ソヨゴなどを代表とするグループに分類しうる。高度600 m以下の地帯ではブナが消失し、ナラ類、イヌシデなどが混生するグループに代る。

文 献

- 1) 沼田 真：生態学方法論 古今、(1969)
- 2) 鈴木時夫：森林植生単位の決定、林、解、シ、No. 53、(1953)
- 3) 今西錦司：日本アルプスの垂直分布、137-216、日本山岳研究、中央公論、(1969)
- 4) Curtis, J. T.: A Prairie Continuum in Wisconsin. Ecol. **36** (4), 558-566. (1955)
- 5) Whittaker R. H.: Vegetation of the Great Smoky Mountains. Ecol. Monographs. **26** (1), 1-80, (1956)
- 6) 岡本省吾：芦生演習林樹木誌、京大演報 No. 13, 1-112, (1941)
- 7) 吉村健次郎：京都大学芦生演習林における森林植生の植物群落学的研究と種間の分布相関についての考察、京大演報 No. 37, 125-148, (1965)
- 8) 吉良竜夫：日本の森林帯、林、解、シ、No. 17. (1951)
- 9) 吉良竜夫・吉野みどり：日本産針葉樹の温度分布、自然(生態学的研究)、133-161, 中央公論、(1967)
- 10) 四手井綱英・中江篤記・堤 利 夫・小池祐策：京都大学 芦生演習林における スギ 伏条性稚樹について、第1報、天然生スギ林の成立経過について、京大演報 No. 27, 20-31, (1958)
- 11) 林 弥栄：有用樹木図説(林木編)、誠文堂新光社、(1969)

Résumé

1. The study on the vegetation of natural forest was conducted in Kyoto University forest located at Ashiu (Kyoto Prefecture).
2. The elevation of the area ranged from 350 to 950 m in altitude, and cover about 4000 ha. About a half of the area is covered by climax natural forest.

In view of vertical distribution, it can be divided into two forest zones, that is, the warm temperate deciduous broad-leaved forest below 600 m altitude, and the cool temperate deciduous broad-leaved forest above 600 m. The boundary was decided based on the lower limit of distribution of *Fagus crenate* and the warmth and coldness index. But the boundary is significant for only few species such as *Fagus crenate*, *Cyclobalanopsis salicina*, *Quercus serrata* and *Quercus mongolica* var *grosseserrata*. Many of tree and shrub

species distribute almost every elevation.

3. When the stands were arranged in the order of moisture gradient, all species were found to form binomial curves of occurrence, and curves for different species overlap broadly, but peaks for species and limits of their distribution were well scattered along gradient. Consequently, the stands formed continuous series, and there were no distinct groups of species which could be differentiated from other groups on the basis of floristic composition.

It is presumed that each of tree and shrub species distribute essentially independently, and the forest stand is organized as a complex chain of individual tree-environment system.

4. The distribution pattern of shrub species growing as understory was quite similar to that of overstory tree species. There was no distinct evidence that distribution of shrub species of understory were unilaterally regulated by overstory tree species.
5. Climax forest include some intolerant species though low in their population. It would be concluded that the climax forest is the system in dynamic equilibrium including destruction and regeneration in locally or mosaically.
6. It is able to classify the vegetation in this area into several types on the basis of dominant species.

On mesic site, the group represented by *Aesculus turbinata*; on submesic site the group represented by *Fagus crenata*; on subxeric site the group represented by *Cryptomeria japonica*; on xeric site the groups represented by *Lyonia ovalifolia* var. *elliptica*, *Ilex sugeroki* subsp. *longipedunculata* and *Chamaecyparis obtusa*, *Pinus parviflora*.

The peneplain develop above about 700 m in altitude in this area, and the percentage of occurrence of subxeric group is increase at higher part of the area.