

# 京都大学芦生演習林のブナ天然林における 低木の個体群構造について

山中典和・玉井重信

On the population structure of shrubs in a natural  
beech forest of Kyoto University forest in Ashiu.

Norikazu YAMANAKA and Shigenobu TAMAI

## 要 旨

京都大学芦生演習林のブナ天然林で、閉鎖林冠下における低木種の個体群構造と繁殖様式について調査を行い、閉鎖林冠下での低木種の個体群維持における栄養繁殖の役割について考察を行った。結果の概要は次のとおりである。

1) プロット当りの生存地上茎数は、コアジサイが最も多く、以下、リョウブ、イヌツゲ、クロモジの順であった。株数についても同様の傾向がみられた。10株以上出現した種についての株当たり平均生存地上茎数は、リョウブが最も多く次いでイヌツゲ、コアジサイ、クロモジ、ヤマアジサイ、マルバマンサクの順であった。

全体では82%の株が2本以上の生存又は枯死地上茎を有していた。

2) クロモジ、コアジサイ、マルバマンサクは、閉鎖林冠下で多くの開花地上茎がみられ、かつ開花地上茎は連続して生産されていた。リョウブ、エゴノキ、ヤマアジサイの開花地上茎は非常に少なかった。

3) 主要低木種6種（コアジサイ、リョウブ、イヌツゲ、ヤマアジサイ、クロモジ、マルバマンサク）の地際直径階別本数分布は、いずれもL型を示し、地上茎個体群は、栄養繁殖により連続的に維持されていた。

4) 萌芽により株を維持し、かつ株数の多かったコアジサイの株サイズ分布は、L型を示した。しかし林内に実生はほとんど存在せず閉鎖林冠下での実生の定着、生長は長い時間スケールの中で起っているものと考えられた。

## は じ め に

日本の冷温帯の極相と考えられているブナ天然林の更新過程については近年多くの研究がなされてきている<sup>1-4)</sup>。しかし、ブナ林を構成する低木を中心とした従属種の個体群に関する研究はほとんど行われていない<sup>5)</sup>。天然林の動態を考える上で低木は高木同様、森林を構成する一員であり、また高木の動態を考える際にも低木との相互作用を抜きにして考えることはできない<sup>6)</sup>。それに加えて、生活様式、繁殖様式をふまえた樹木の個体群の研究を行う上で低木は、樹高が低く、地上茎の寿命が短く、また比較的面積当りの個体数が多い等の点で有利である。

京都大学芦生演習林では1977年以来、個体生長追跡法等を利用した樹木の動態に関する研究が続けられているが<sup>7)</sup> 本研究は、芦生演習林のブナ天然林において、低木を中心に、種の個体群構造と繁殖様式の関係を明らかにすることを目的として調査を行った。

樹木の繁殖様式については、高木では主として有性繁殖により種個体群を維持している例が多いが、低木では有性繁殖と栄養繁殖の両方に依存しているものが多い。

多くの多年生草本のように栄養繁殖により生理的に独立しているが遺伝的には同一の個体を生産する植物の個体群構造を考える際には、単一の接合子に由来する個体 (genet;  $N_i$  で表わす) と, genet から栄養繁殖により生産された遺伝的に同一の個体 (ramet;  $n_{ij}$  で表示),  $N_i = n_{i1} + n_{i2} + n_{i3} + \dots + n_{ij}$  を区別した, 2つのレベルから解析を行うことが望ましく, 栄養繁殖を行っている植物の個体群構造は以下のように表わされている<sup>8,9)</sup>。

$$N = N_1 + N_2 + N_3 + \dots + N_i$$

$$N' = (n_{11} + n_{12} + n_{13} + \dots + n_{1j}) + (n_{21} + n_{22} + \dots + n_{2j}) + \dots + (n_{i1} + n_{i2} + \dots + n_{ij})$$

この概念は有効であるが多年生草本の場合は1つ1つの genet を区別することは特殊な場合を除いて不可能である<sup>10)</sup>。しかし、低木の場合、萌芽により更新を行い、いわゆる“株”を形成するものについては、1つ1つの genet を区別することは、多年生草本に比べると、ある程度可能である。

伏条を行う種については問題が残るが、今回は、お互いに地下部のつながりがある小パッチを便宜上1つの genet として取り扱った。

なお本論文においては、株を genet とほぼ同義に、そして、生理的に完全には独立していなくとも地際において区別できる地上茎を, ramet とほぼ同義にとり扱った。

低木という用語は定義が明確でないが、今回は、主として森林の中・下層を構成する種で林冠層を構成しえない種、という意味で使同した。

なお、本研究を進めるにおいて御指導いただきました、京都大学農学部森林生態学研究室の堤利夫教授に厚く感謝の意を表します。また終始、有益な助言をいただき、調査に際しても、多大な協力をいただきました、京都大学農学部森林生態学研究室の皆様、ならびに京都大学芦生演習林の皆様に深く感謝いたします。

## 調査地の概要

京都府北桑田郡美山町の京都大学芦生演習林第4林班内で東西に走る支尾根の北向き斜面中腹に調査地を設けた。調査地の標高は約 760 m, 地質は秩父古生層の B<sub>D</sub> 型ないし B<sub>D</sub>-d 型である。調査地から約 4 km ほど離れた、京都大学芦生演習林事務所 (標高 360 m) における年平均気温は 13°C, 年平均降水量は 2495 mm であり、1976年から1980年までの5年間の平均で最高積雪深が 95.4 cm に達する<sup>11)</sup> 裏日本型気候に属している。芦生演習林の植生は標高約 600 m を境として、暖帯落葉広葉樹林帯から温帯落葉広葉樹林帯へと移行し、またそれぞれの森林帯において、ほぼ斜面上の位置に対応して、いくつかの植生型が区分されている<sup>12)</sup>。

調査地の樹種構成 (D. B. H.  $\geq 3$  cm) を示したものが表-1である。立木本数の最も多いものはリョウブ (*Clethra barbinervis* Sieb. et. Zucc.) 以下、ブナ (*Fagus crenata* Sieb. et. Zucc.), マルバマンサク (*Hamamelis japonica* var. *obtusata* Matsum.), ハクウンボク (*Styrax obassia* Sieb. et. Zucc.) の順であった。胸高断面積合計でみるとブナが最も優占しており、次にコシアブラ (*Acanthopanax sciadophylloides* Franch. et. Savat.) が大きな値を示した。また上層が閉鎖し、多くのブナの大径木が存在することなどから本林分は、かなり長期にわたり大きな攪乱がなかつ

表-1 上層の種構成 (D. B. H.  $\geq 3$  cm)  
Table 1. Species composition of dominant trees (D. B. H.  $\geq 3$  cm)

| 種<br>Species | 本 数<br>No. of<br>trees/ha                          | 平均胸高<br>直径<br>Mean<br>diameter<br>(cm) | 平均樹幹長<br>Mean stem<br>length<br>(m) | 胸高断面<br>積合計<br>Basal<br>area<br>(m <sup>2</sup> /ha) |        |
|--------------|----------------------------------------------------|----------------------------------------|-------------------------------------|------------------------------------------------------|--------|
| ブナ           | <i>Fagus crenata</i>                               | 250                                    | 29.42                               | 14.88                                                | 27.829 |
| コシアブラ        | <i>Acanthopanax sciadophylloides</i>               | 67                                     | 14.90                               | 8.13                                                 | 2.234  |
| リョウブ         | <i>Clethra barbinervis</i>                         | 633                                    | 4.75                                | 4.99                                                 | 1.175  |
| クマシデ         | <i>Carpinus japonica</i>                           | 100                                    | 11.18                               | 8.52                                                 | 1.145  |
| コハウチワカエデ     | <i>Acer sieboldianum</i>                           | 67                                     | 11.47                               | 7.97                                                 | 0.713  |
| マルバマンサク      | <i>Hamamelis japonica</i> var. <i>obtusata</i>     | 117                                    | 6.35                                | 6.48                                                 | 0.381  |
| ハクウンボク       | <i>Styrax obassia</i>                              | 117                                    | 6.28                                | 5.86                                                 | 0.375  |
| イタヤカエデ       | <i>Acer mono</i>                                   | 67                                     | 6.35                                | 6.66                                                 | 0.252  |
| アカシデ         | <i>Carpinus laxiflora</i>                          | 33                                     | 8.05                                | 7.75                                                 | 0.219  |
| マルバアオダモ      | <i>Fraxinus sieboldiana</i>                        | 17                                     | 12.10                               | 7.56                                                 | 0.192  |
| ウワミズザクラ      | <i>Prunus grayana</i>                              | 17                                     | 12.00                               | 7.11                                                 | 0.188  |
| クロモジ         | <i>Lindera umbellata</i>                           | 83                                     | 4.30                                | 5.59                                                 | 0.126  |
| コミネカエデ       | <i>Acer micranthum</i>                             | 33                                     | 6.70                                | 6.28                                                 | 0.125  |
| エゴノキ         | <i>Styrax japonica</i>                             | 33                                     | 5.65                                | 4.78                                                 | 0.084  |
| ヤマボウシ        | <i>Cornus kousa</i>                                | 17                                     | 8.00                                | 5.37                                                 | 0.084  |
| クマノミズキ       | <i>Cornus macrophylla</i>                          | 17                                     | 6.30                                | 5.02                                                 | 0.052  |
| ハウチワカエデ      | <i>Acer japonicum</i>                              | 33                                     | 4.15                                | 5.93                                                 | 0.045  |
| オオカメノキ       | <i>Viburnum furcatum</i>                           | 33                                     | 3.65                                | 4.56                                                 | 0.035  |
| テツカエデ        | <i>Acer nipponicum</i>                             | 17                                     | 4.50                                | 5.19                                                 | 0.027  |
| ミズナラ         | <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> | 17                                     | 4.30                                | 5.28                                                 | 0.024  |
| ツリバナ         | <i>Euonymus oxyphyllus</i>                         | 17                                     | 4.10                                | 5.02                                                 | 0.022  |
| タンナサワワタギ     | <i>Symplocos coreana</i>                           | 17                                     | 4.00                                | 4.24                                                 | 0.021  |
| Total        |                                                    | 1802                                   |                                     |                                                      | 35.348 |

た安定した林分であると推定される。また調査地の林床には、ササは存在しなかった。

## 調 査 方 法

京都大学芦生演習林第4林班内の北向きで傾斜約35度のササを欠く斜面中部に20 m×30 mの調査地を設定し、調査地内を2.5 m×2.5 mのメッシュに区切り、各メッシュ毎に出現木本植物を記録し、種数-面積曲線を求めた。(図-1)。

またこの結果より、1982年8月に調査地内に新たに10 m×20 mのプロットを設定し、プロット内に存在するすべての木本植物(つる植物を除く)について、個々の地上茎の地際直径、樹幹長を測定し、かつ開花の有無を記録した。

また枯死地上茎についても、地際直径の測定を行った。調査の際には、個々の株を区別し、個々の地上茎が属する株を明確にした。

開花の有無の判定については、有性繁殖を行った何らかの痕跡のある地上茎を開花地上茎、そして開花地上茎を一本でも含む株を開花株とした。

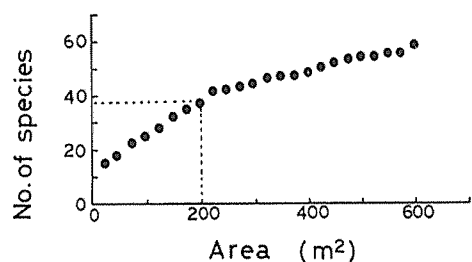


図-1 調査地の種数-面積曲線  
Fig. 1. Species-area curve in study area.

表-2 プロットの種構成  
Table 2. Species composition of plot

| 種<br>Species                                              | 株 数<br>No. of<br>stools<br>/200m <sup>2</sup> | 生存地<br>上茎数<br>No. of<br>alive<br>stems<br>/200m <sup>2</sup> | 株当たり生<br>存地上茎<br>No. of alive<br>stems<br>/stool | 開花株<br>の割合<br>% of<br>flower-<br>ring<br>stool | 開花地上<br>茎の割合<br>% of<br>flower-<br>ring<br>stem | 地際断面<br>積合計<br>B. A. of<br>stems<br>(cm <sup>2</sup><br>/200 m) |
|-----------------------------------------------------------|-----------------------------------------------|--------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------|------------------------------------------------|-------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|
| コアジサイ <i>Hydrangea hirta</i>                              | 181                                           | 973                                                          | 5.37                                             | 63.5                                           | 24.0                                            | 223.27                                                          |
| リョウブ <i>Clethra barbinervis</i>                           | 46                                            | 583                                                          | 12.67                                            | 26.0                                           | 2.7                                             | 1516.65                                                         |
| イスツゲ <i>Ilex crenata</i>                                  | 43                                            | 269                                                          | 6.26                                             | —                                              | —                                               | 43.28                                                           |
| ヤマアジサイ <i>Hydrangea macrophylla</i> var. <i>acuminata</i> | 31                                            | 149                                                          | 4.81                                             | 9.7                                            | 3.4                                             | 16.80                                                           |
| クロモジ <i>Lindera umbellata</i>                             | 30                                            | 147                                                          | 4.90                                             | 40.0                                           | 24.5                                            | 362.91                                                          |
| タンナサワフタギ <i>Symplocos coreana</i>                         | 24                                            | 64                                                           | 2.67                                             | 20.8                                           | 7.8                                             | 85.20                                                           |
| ハイイヌガヤ <i>Cephalotaxus harringtonia</i> var. <i>nana</i>  | 7                                             | 51                                                           | 7.29                                             | —                                              | —                                               | 18.37                                                           |
| マルバマンサク <i>Hamamelis japonica</i> var. <i>obtusata</i>    | 13                                            | 46                                                           | 3.54                                             | 61.5                                           | 21.6                                            | 379.21                                                          |
| ヤマボウシ <i>Cornus kousa</i>                                 | 5                                             | 45                                                           | 9.00                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 122.14                                                          |
| エゴノキ <i>Styrax japonica</i>                               | 21                                            | 40                                                           | 1.90                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 30.47                                                           |
| コミネカエデ <i>Acer micranthum</i>                             | 1                                             | 31                                                           | 31.00                                            | 100.0                                          | 3.2                                             | 183.25                                                          |
| ツルシキミ <i>Skimmia japonica</i> f. <i>repens</i>            | 2                                             | 29                                                           | 14.50                                            | —                                              | —                                               | 4.18                                                            |
| ウスギヨウラク <i>Menziesia ciliicalyx</i>                       | 6                                             | 21                                                           | 3.50                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 15.47                                                           |
| ムラサキシキブ <i>Callicarpa japonica</i>                        | 8                                             | 19                                                           | 2.38                                             | 12.5                                           | 15.8                                            | 5.98                                                            |
| ツノハシバミ <i>Corylus sieboldiana</i>                         | 5                                             | 17                                                           | 3.40                                             | 20.0                                           | 5.9                                             | 24.12                                                           |
| イボタノキ <i>Ligustrum obtusifolium</i>                       | 5                                             | 16                                                           | 3.20                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 0.39                                                            |
| ガマズミ <i>Viburnum dilatatum</i>                            | 2                                             | 15                                                           | 7.50                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 0.24                                                            |
| ウミズザクラ <i>Prunus grayana</i>                              | 4                                             | 14                                                           | 3.50                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 7.02                                                            |
| スギ <i>Cryptomeria japonica</i>                            | 3                                             | 10                                                           | 3.33                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 10.37                                                           |
| オオカメノキ <i>Viburnum furcatum</i>                           | 4                                             | 9                                                            | 2.25                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 2.82                                                            |
| ブナ <i>Fagus crenata</i>                                   | 8                                             | 8                                                            | 1.00                                             | 50.0                                           | 50.0                                            | 13956.70                                                        |
| アオハダ <i>Ilex macropoda</i>                                | 1                                             | 8                                                            | 8.00                                             | —                                              | —                                               | 8.93                                                            |
| ムラサキマユミ <i>Euonymus lanceolatus</i>                       | 7                                             | 7                                                            | 1.00                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 0.31                                                            |
| ミヤマハハソ <i>Meliosma tenuis</i>                             | 1                                             | 6                                                            | 6.00                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 11.17                                                           |
| コハウチワカエデ <i>Acer sieboldianum</i>                         | 4                                             | 4                                                            | 1.00                                             | 50.0                                           | 50.0                                            | 547.71                                                          |
| タムシバ <i>Magnolia salicifolia</i>                          | 2                                             | 4                                                            | 2.00                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 3.61                                                            |
| ナガバノモミジイチゴ <i>Rubus palmatus</i>                          | 2                                             | 4                                                            | 2.00                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 0.24                                                            |
| サワフタギ <i>Symplocos chinensis</i> f. <i>pilosa</i>         | 3                                             | 4                                                            | 1.33                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 0.96                                                            |
| ハクウンボク <i>Styrax obassia</i>                              | 3                                             | 3                                                            | 1.00                                             | 66.7                                           | 66.7                                            | 122.03                                                          |
| ナツツバキ <i>Stewartia pseudo-camellia</i>                    | 1                                             | 3                                                            | 3.00                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 0.81                                                            |
| アカシデ <i>Carpinus laxiflora</i>                            | 2                                             | 2                                                            | 1.00                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 286.93                                                          |
| コシアブラ <i>Acanthopanax sciadophylloides</i>                | 2                                             | 2                                                            | 1.00                                             | 100.0                                          | 100.0                                           | 214.82                                                          |
| タニウツギ <i>Weigela hortensis</i>                            | 2                                             | 2                                                            | 1.00                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 11.36                                                           |
| アキシバ <i>Vaccinium japonicum</i>                           | 1                                             | 2                                                            | 2.00                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 0.06                                                            |
| イスシデ <i>Carpinus tschonoskii</i>                          | 1                                             | 1                                                            | 1.00                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 0.89                                                            |
| ミズメ <i>Betula grossa</i>                                  | 1                                             | 1                                                            | 1.00                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 1.00                                                            |
| ミズナラ <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>   | 1                                             | 1                                                            | 1.00                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 34.51                                                           |
| ホオノキ <i>Magnolia obovata</i>                              | 1                                             | 1                                                            | 1.00                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 0.10                                                            |
| カナクギノキ <i>Lindera erythrocarpa</i>                        | 1                                             | 1                                                            | 1.00                                             | —                                              | —                                               | 0.14                                                            |
| アズキナシ <i>Sorbus alnifolia</i>                             | 1                                             | 1                                                            | 1.00                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 12.06                                                           |
| コマユミ <i>Euonymus alatus</i> f. <i>ciliatodentatus</i>     | 1                                             | 1                                                            | 1.00                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 0.20                                                            |
| ツリバナ <i>Euonymus oxiphyllus</i>                           | 1                                             | 1                                                            | 1.00                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 5.89                                                            |
| イタヤカエデ <i>Acer mono</i>                                   | 1                                             | 1                                                            | 1.00                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 298.50                                                          |
| テツカエデ <i>Acer nipponicum</i>                              | 1                                             | 1                                                            | 1.00                                             | —                                              | —                                               | 38.47                                                           |
| マルバアオダモ <i>Fraxinus sieboldiana</i>                       | 1                                             | 1                                                            | 1.00                                             | 0.0                                            | 0.0                                             | 0.11                                                            |
| Total                                                     | 491                                           | 2618                                                         | 5.32                                             |                                                |                                                 | 18609.65                                                        |

## 結 果

## 1 種構成

表-2にプロットの種構成を示した。プロットにおける木本植物（つる植物を除く）の総出現種数は45種であった。プロット当りの株数が最も多かった樹種は、コアジサイ (*Hydrangea hirta* (Thunb.) Sieb.) であり、全体の37%を占めた。

以下リョウブ、イヌツゲ (*Ilex crenata* Thunb.) ヤマアジサイ (*Hydrangea macrophylla* var. *acuminata* (Sieb. et. Zucc.) Makino) の順であった。プロット当りの株の総数は491株であった。

プロット当りの生存地上茎数は、コアジサイが最も多く、次いでリョウブ、イヌツゲ、ヤマアジサイ、クロモジ (*Lindera umbellata* Thunb.) の順であった。全体では2618本の地上茎がプロット内に存在した。

一株当りの生存地上茎数の平均を出現株数が10株以上の種についてみるとリョウブが最大で、次いで、イヌツゲ、コアジサイ、クロモジ、ヤマアジサイ、マルバマンサク、タンナサワフタギ (*Symplocos coreana* (Leveille) Okwi), エゴノキ (*Styrax japonica* Sieb. et. Zucc.) の順であった。なお株数は少ないものの当プロットでのブナ、コハウチワカエデ (*Acer sieboldianum* Miq.), ハクウンボク等の地上茎個体群はすべて種子起源と考えられる。全体では82%の株が2本以上の生存又は枯死地上茎を有していた。

開花した株の割合を、株数が多い樹種でみると、コアジサイ、マルバマンサク、クロモジ、で約半数の株が開花していた。リョウブ、タンナサワフタギでは全体の約25%、エゴノキ、ヤマアジサイでは、開花株は、ほとんど存在しなかった。上記の種について開花した地上茎の割合をみると、コアジサイ、マルバマンサク、クロモジでは、全体の約20%が開花していた。タンナサワ

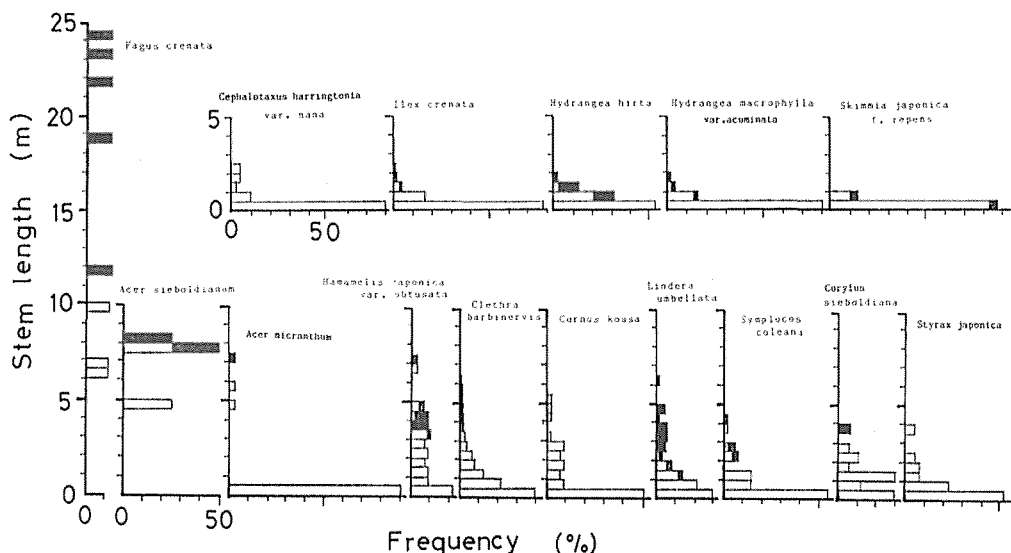


図-2 主要樹種の樹幹長別頻度分布。

黒ぬり部は開花地上茎、白ぬき部は非開花地上茎を示す。イヌツゲとツルシキミの開花地上茎は、雌の地上茎についてのみ示す。ハイイヌガヤの開花は調査していない。

Fig. 2. Frequency distribution of stem length of main species in the plot. Solid and open columns indicate flowerling stems and non-flowerling stems, respectively. Flowerling stems of *Ilex crenata* and *Skimmia japonica* f. *repens* indicate only female stems. Flowerling of *Cephalotaxus harringtonia* var. *nana* was not investigated.

フタギ、リョウブ、ヤマアジサイでは開花地上茎の割合も低かった。また調査が行われた1982年は、全体に樹木の開花状況が良好で、調査地周辺においても、多くの樹種で開花が観察された年であった。

プロット当りの断面積合計をみると、最も大きな値を示したものはブナで、次いでリョウブ、コハウチワカエデ、マルバマンサクの順であった。

## 2 樹幹長分布

プロット内で、比較的地上茎数の多い樹種について、樹幹長別本数分布を種毎に示したものが、図-2である。樹幹長は、樹高とは異なるが、樹幹長分布がほぼ林分の成層構造を示しているとするれば、図-2より、この林分は、25~25 m に達するブナからなる上層、コハウチワカエデ、コミネカエデ (*Acer micranthum* Sieb. et. Zucc.), マルバマンサク、リョウブ、ヤマボウシ (*Cornus kousa* Buerger ex Hance), クロモジ等からなる中層、そして2 m 以下のハイヌガヤ (*Cephalotaxus harringtonia* var. *nana* (Nakai) Rehder), イヌツゲ、コアジサイ、ヤマアジサイ、ツルシキミ (*Skimmia japonica* f. *repens* (Nakai) Hara) 等と中層を構成する樹種の後継木からなる下層の3層にわけることができる。

次に各々の階層における種の開花状況をみる。ブナは、樹高が25 m 前後に達し、当林分の最上層を構成しており、少数ではあるが、中層にも後継木が存在する。開花木は中層を構成する個

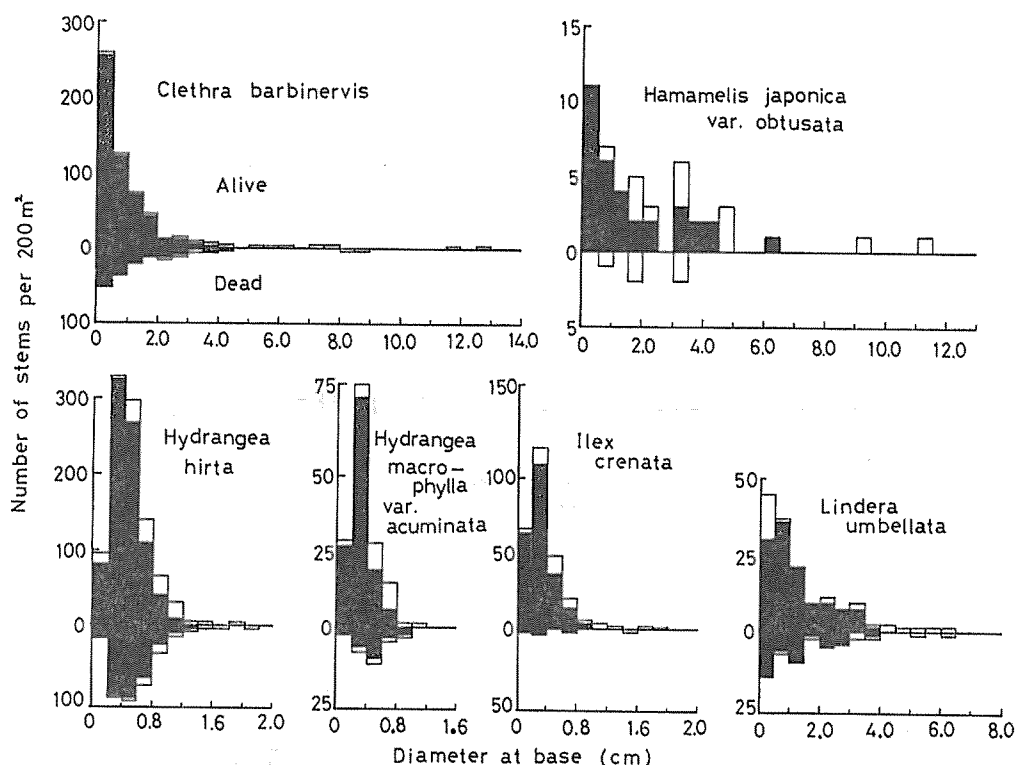


図-3 生存地上茎及び枯死地上茎の直径階別本数分布。

白ぬき部は株内で最大の地上茎を示す。黒ぬき部は株内で最大の地上茎を除いた残りの地上茎を示す。

Fig. 3. Diameter class distribution of alive and dead stems of main species. Open columns indicate the largest stem in a stool. Solid columns indicate stems except for the largest stem in a stool.

体にはみられず、樹幹長が 10 m 以上の個体はすべて開花木であった。

中層を構成する樹種群では、マルバマンサク、クロモジで多くの開花地上茎がみられた。

エゴノキ、ヤマボウシ等では、開花地上茎は、みられなかった。

しかし、この点に関しては、不作年の影響も考えられるので、より広範囲かつ長年月にわたる観察が必要である。

2 m 以下の下層では、イヌツゲ、コアジサイ、ヤマアジサイ、ツルシキミ等で開花地上茎が存在した。またクロモジ以外の中層を構成する樹種では、2 m 以下の後継木に開花地上茎は存在しなかった。

### 3 地上茎個体群の構造

調査プロットで優占する主要低木種 6 種（コアジサイ、リョウブ、イヌツゲ、ヤマアジサイ、クロモジ、マルバマンサク）について、生存地上茎、枯死地上茎の地際直径階別本数分布を示したものが図-3である。個々の地上茎は、地際直径が株内で最大の地上茎と、それよりも小さい地上茎にわけて示した。

株内で地際直径が最大の地上茎が、株内で最高齢の地上茎であると仮定すると、それよりも小さな地上茎は、すべて萌芽及び伏条等の栄養繁殖に由来する地上茎と考えることができる。生存地上茎の本数分布をみるとリョウブ、クロモジは、強い L 型分布を示した。マルバマンサクも L 型の分布を示したが、L 型の傾向はリョウブ、クロモジ、マルバマンサクの順に弱まっていく。これは、田尻ら<sup>5)</sup> のブナ天然林での結果と一致する。

ヤマアジサイ、コアジサイ、イヌツゲでは、地際直径で、0~0.2 mm の階級の本数が少く、そ

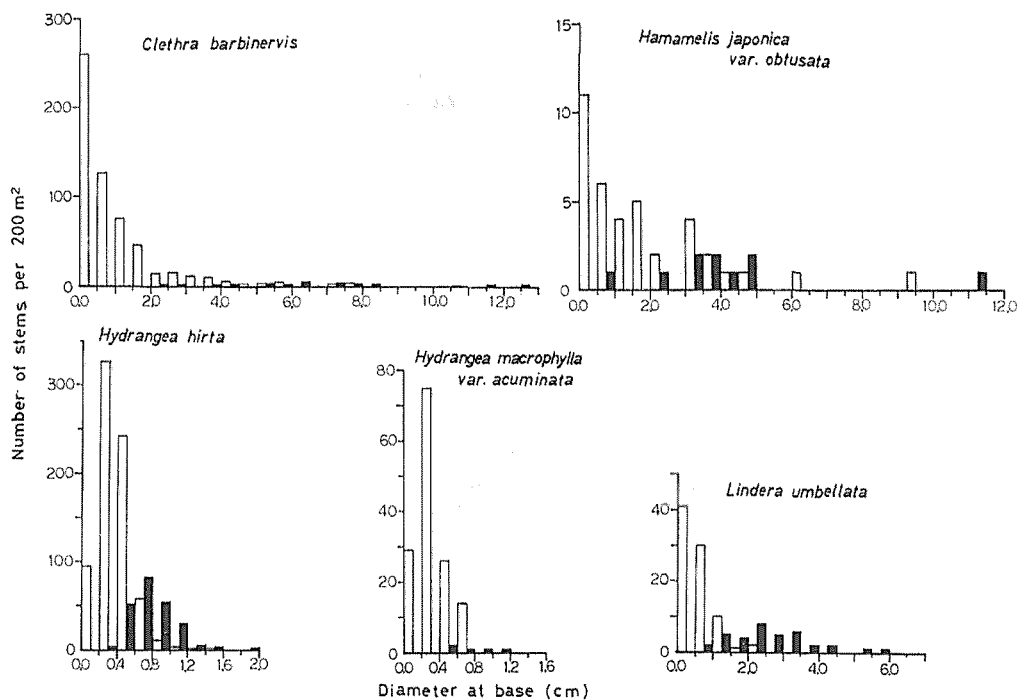


図-4 開花地上茎と非開花地上茎の直径階別本数分布。

白ぬき部は非開花地上茎を示す。黒ぬり部は開花地上茎を示す。

Fig. 4. Diameter class distribution of main species. Open and solid columns indicate non-flowering stems and flowering stems, respectively.

れ以上の階級では、強いL型の分布を示したが、これは当年の萌芽の生長が速く、大部分が測定時には既に 0.2 mm 以上に達しているためと思われる。

次に以上のような個体群構造の維持における萌芽等の栄養繁殖の役割をみると、リョウブでは、地際直径が 4 cm 以下の地上茎は、ほとんどすべて萌芽起源の地上茎であると考えられた。クロモジ、マルバマンサクでは、やや種子起源の可能性をもつ小さな地上茎もみられたが、それでも大部分は、萌芽起源と思われる地上茎によって占められていた。

コアジサイ、ヤマアジサイ、イヌツゲも同様に、栄養繁殖起源と考えられる地上茎が大部分をしめているが、これらの種では、萌芽起源の地上茎に加えて、伏条起源の地上茎もみられた。このように本調査区に優占する低木は、閉鎖したブナの林冠下で萌芽または伏条等の栄養繁殖により安定的に地上茎個体群を維持していると考えられる。

図-4は、コアジサイ、リョウブ、ヤマアジサイ、クロモジ、マルバマンサクの5種類について、開花地上茎と非開花地上茎の地際直径階別本数分布を示したものである。

開花地上茎の本数分布に着目すると、クロモジ及び、コアジサイでは、それぞれ地際直径で 2.5 cm と 0.6~0.8 cm の付近でモードをもつ正規型の分布を示し、クロモジでは地際直径で 2.5 cm 以上の地上茎はすべて開花地上茎であった。

クロモジ、コアジサイともに閉鎖林冠下で萌芽により安定した開花地上茎の供給がなされていた。マルバマンサクは、サンプル数は少ないが、地際直径が 3 cm 以上の地上茎で開花地上茎が多く存在した。

リョウブでは、地際直径が 2.0 cm 以上の地上茎で、不連続に少数、開花地上茎がみられた。しかし、かなり大きな地上茎でも非開花地上茎が存在することや、開花地上茎においても地上茎当りの花数が林外個体に比べて、極端に少なかったことから、閉鎖林冠下における種子生産はかなり困難なものと考えられる。

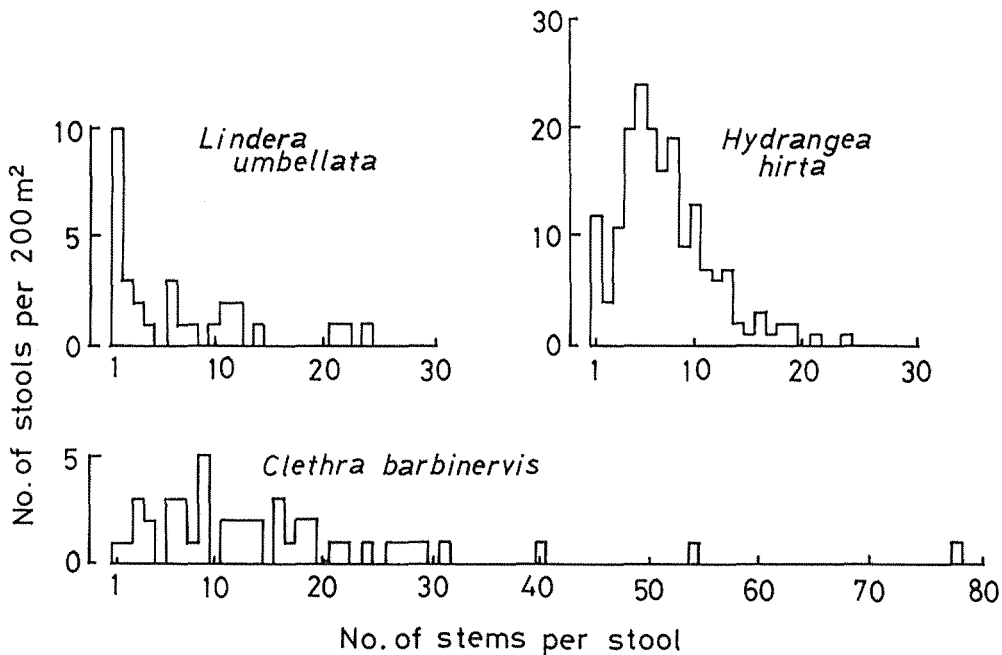


図-5 枯死地上茎を含めた株当たり地上茎数の頻度分布

Fig. 5. Frequency distribution of stems (include dead stems) per stool.

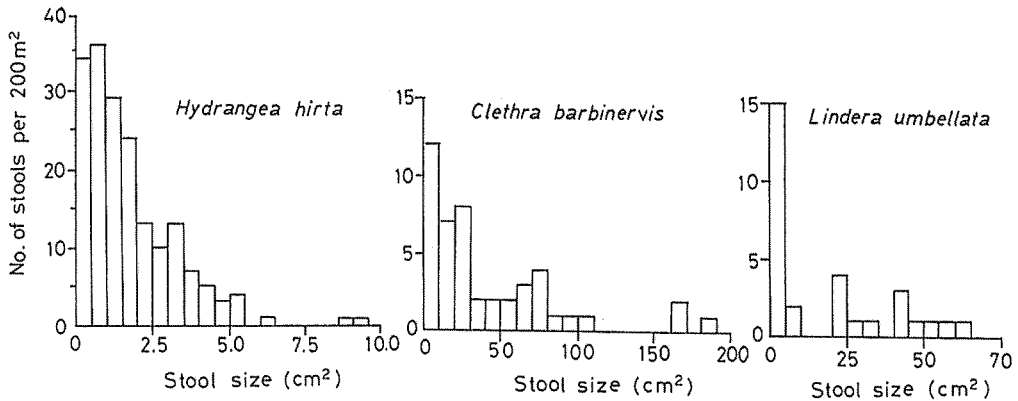


図-6 株サイズの頻度分布

株サイズは枯死地上茎を含めた株内地上茎の地際断面積合計

Fig. 6. Frequency distribution of stool size of main species. Stool size indicate basal area of stems per stool (include dead stem).

ヤマアジサイも開花地上茎が非常に少く、地際直径が 0.5 cm 以上の地上茎でごく少数みられるにすぎなかった。

#### 4 株個体群の構造

株個体群の構造を解析するために、ここでは、萌芽によって株を維持しており、かつ株数の多かったコアジサイ、クロモジ、リョウブの3種について結果を示す。

図-5は、上記3種について、枯死地上茎を含めた、株当たり地上茎数の頻度分布を示したものである。

クロモジの分布型はL型を示し、株当たり地上茎数が1本の株が最も多く10株存在した。

コアジサイは、株当たり地上茎数が5本の付近でモードをもつ正規型に近い分布を示した。

平均値は7.27本であった。株当たり地上茎数が1本の株は12株みられたが、これらは、いずれもプロット内に1ヶ所存在した小さな岩上にみられた実生であった。

リョウブは株当たり地上茎数が9本のところにモードをもつ分布型を示し、最高で78本の地上茎を持つ株が存在した。

株の大きさを示すものとして、株当たりの枯死地上茎を含めた地上茎数や、地下部の現存量などが考えられるが、ここでは、株サイズとして、枯死地上茎を含めた株内地上茎の地際断面積合計を使用した。

図-6に示したものが、コアジサイ、リョウブ、クロモジの3種についての株サイズ別株数分布である。クロモジは強いL型の分布を示し、コアジサイ、リョウブは、クロモジに比べて、弱いL型の分布を示した。

株の年齢は不明であるが、株のサイズが株の年齢と正の相関をもつと仮定すると、3種とも、閉鎖林冠下での株個体群は比較的安定して維持されているものと考えられる。クロモジでは種子のサイズも大きく、実際にプロット内で実生の存在が観察されたが、コアジサイ、リョウブでは実生がほとんどみられなかったことから、閉鎖林冠下における新しい株の定着、生長はかなり長い時間の中で生じているものと考えられる。

## 考 察

今回調査を行った林分では、閉鎖林冠下で優占低木種の地上茎個体群は、大部分が萌芽、伏条

等の栄養繁殖により維持されていた。

また、閉鎖林冠下でも多数の開花木が存在する種と、開花木がほとんど存在しない種が認められた。また今回の調査では、実生の存在は、ほとんど認められず、実生の定着と生長は長い時間スケールの中で起っている可能性が示された。

栄養繁殖起源の個体と有性繁殖起源の個体とでは、初期の死亡過程が異り、有性繁殖起源の個体の生存曲線は Deevey type III を、栄養繁殖起源の個体は Deevey type II を示すことが多年生草本で知られている<sup>10,13)</sup>。栄養繁殖起源の個体の初期死亡率が有性繁殖起源の個体に比べて低い理由としては、親個体に従属している期間が長く、また親個体から養分供給をうけて急速に生長を行うためであると考えられている<sup>9,10,14)</sup>。

このような定着の初期過程における栄養繁殖起源の個体の有利性は、植生やリターの被覆が密な、種子による定着が困難と思われるところで発揮されるところと考えられ<sup>14)</sup>、種子サイズの小さなリョウブ、コアジサイ、ヤマアジサイ等では特に林内の地上個体群の維持の上で重要と考えられる。

栄養繁殖の他の機能として、1つの遺伝子型の寿命がのびることがあげられる<sup>9)</sup>。この点に関しては閉鎖林冠下における種子生産と関連して考える必要がある。閉鎖林冠下でもよく開花し、種子生産を行っていると思われるクロモジ、コアジサイ等は株の寿命が長くなることにより、一生の間の総種子生産量が増大するであろう。一方閉鎖林冠下での種子生産が困難と思われる、リョウブ、エゴノキ等は、特に萌芽などで株の寿命が長くなることにより、上層が疎開して、種子生産が可能となる環境にめぐりあう確率が大きくなり、非常に重要である。

同様に被圧環境下において、栄養繁殖と地上茎の枯死をくり返すことにより、地上部現存量が小さく保たれるため、生育条件が好転するまで生き残ることも可能となる。<sup>15,16)</sup> この点で閉鎖林冠下の中・高木性の種の実生及び、若木段階での萌芽の持つ意味は大きいと思われる。

また年平均最高積雪深が 95.4 cm の京都大学芦生演習林の気候条件も栄養繁殖を促進する一つの要因と思われる。高橋<sup>17)</sup>も指摘するように積雪による地上部の枯損の危険性が大きい地域においては、伏条のように雪圧に逆らわない繁殖様式や、萌芽のように一本の地上茎が枯損してもすぐに新しい地上茎が再生産できる繁殖様式は有利と考えられる。

傾斜地等の積雪不安定地では、積雪による樹幹の上下運動や傷害等により、不定芽や潜伏芽が活性化して、萌芽が生じることも考えられ、また積雪により樹幹が倒伏することによって新生萌芽の頭上には親個体の樹冠が存在しなくなり、新生萌芽の生存に有利な状況が生じる。

このように種の繁殖様式は、種の個体群維持、さらには天然林の動態に直接関与する問題であり、天然林を構成する個々の種について栄養繁殖、有性繁殖の両面を含めた種の繁殖特性を明らかにする必要がある。さらに、このような種の繁殖様式や他の生活様式をふまえた上で、個々の種についての個体群動態の研究が天然林の動態研究の基礎となると考える。

## 引用文献

- 1) 浅野透：ブナ林の再生過程，大阪市立大学大学院理学研究科博士論文（1983）
- 2) 本間暁・木村允：ブナ林の構造と更新様式の解析，環境科学研究報告書，森林の環境調節作用，2：7-14（1982）
- 3) Hara, M.: A study of regeneration process of a japanese beech forest. Ecological review vol. 20：115-129（1983）
- 4) 前田禎三・谷本丈夫・宮川清：秋田県森吉山周辺のブナ林の植生と更新 Hikobia Suppl. 1：387-402（1981）
- 5) 田尻明彦・丸山幸平：ブナ林の生態的研究(35)——赤紫山ブナ天然林における種個体群の構造について——，新大演報，14：79-94（1981）

- 6) 柳谷新一・金豊太郎：ブナ天然林の林床植相と更新の特性——特に落葉低木植相について——. 21回日林東北支講, 35-38 (1969)
- 7) 玉井重信・岡部宏秋：京都大学芦生演習林の天然林における樹木の動態に関する研究(Ⅰ) 試験区設定時の林況, 京大演報, 51: 46-57 (1979)
- 8) Harper J. L. and White, J.: The demography of plants. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 416-463 (1974)
- 9) Abrahamson, W. G.: Demography and vegetative reproduction. in Solbrig, O. T. (ed.) Demography and evolution in plant populations. 89-106 Blackwell scientific publications (1980)
- 10) Harper, J. L.: The demography of plants with clonal growth. in Freysen, A. H. J. and Woldendorp (eds.) Structure and functioning of plant populations. 27-48 North-Holland publishing company (1978)
- 11) 京都大学農学部附属演習林, 演習林気象報告, (第9回) (1981)
- 12) 天然林の生態研究グループ：京都大学芦生演習林における天然林の植生について, 京大演報, 43: 33-52 (1972)
- 13) Sarukhan, J. and Harper, J. L.: Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. J. Ecol. 61: 675-716 (1973)
- 14) Grime, J. P.: Plant strategies and vegetation processes. 222pp. John Wiley and Sons, New York. (1979)
- 15) Hibbs, D. E. and Fischer, B. C.: Sexual and vegetative reproduction of striped maple (*Acer pensylvanicum* L.) Bull. Torrey Bot. Club, 106: 222-227 (1979)
- 16) Auclair A. N. and Cottam, G.: Dynamics of black cherry (*Prunus serotina* ERHR.) in southern Wisconsin oak forests. Ecol. monogr. 41: 153-177 (1971)
- 17) 高橋啓二：植物分布と積雪, 森林立地 vol. II No. 1: 19-24 (1960)

## Résumé

Studies on the population structure and reproductive mode of shrubs under closed canopy were made in a natural beech forest of Kyoto university forest in Ashiu, and the role of vegetative reproduction in the maintenance of stem population was discussed.

The results are summarized as follows.

1) *Hydrangea hirta* was most abundant in the number of alive stems per plot, and *Clethra barbinervis*, *Ilex crenata* and *Lindera umbellata* followed. Same tendencies were obtained in the number of stools per plot. For the species exceeding ten stools per plot, *C. barbinervis* was the highest in the mean number of alive stems per stool with *I. crenata*, *H. hirta*, *L. umbellata*, *Hydrangea macrophylla* var. *acuminata* and *Hamamelis japonica* var. *obtusata* following in order.

The number of stools excess of two stems (alive or dead) reached to the 82% of the total.

2) Flowering stems for *L. umbellata* and *H. hirta* and *H. japonica* var. *obtusata* were abundant and had successively produced under closed canopy. But flowerling stems for *C. barbinervis*, *Styrax japonica*, *H. macrophylla* var. *acuminata* were rare under closed canopy.

3) Diameter distributions of stems for main shrub species (*H. hirta*, *C. barbinervis*, *I. crenata*, *H. macrophylla* var. *acuminata*, *L. umbellata*, and *H. japonica* var. *obtusata*) showed L-shaped distribution pattern, and it is likely that a large number of stems were reproduced vegetatively. This indicate that stem population of these sepcies are successively maintained by vegetative reproduction under closed canopy.

4) *H. hirta*, *L. umbellata*, and *C. barbinervis* showed L-shaped distribution of stool size. But few seedlings were found on the forest floor for these species. Therefore, it is presumed that the establishment and growth of seedlings took long time.