

日本中部亜高山帯林の伐採後に成立した落葉広葉樹優占林 の実生の発生・定着におけるコケ群落の役割

誌名	日本森林学会誌
ISSN	13498509
著者名	佐原, 奈々美 中村, 俊彦 逢沢, 峰昭 大久保, 達弘
発行元	日本森林学会
巻/号	100巻4号
掲載ページ	p. 102-109
発行年月	2018年8月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



日本中部亜高山帯林の伐採後に成立した落葉広葉樹優占林の 実生の発生・定着におけるコケ群落の役割

佐原奈々美^{1,4}・中村俊彦^{*,2}・逢沢峰昭³・大久保達弘³

亜高山帯落葉樹林の実生の発生・定着におけるコケ群落の役割について明らかにするため、日本中部の亜高山帯において常緑針葉樹林の伐採約 60 年後に成立した落葉広葉樹優占林の森林構造および実生・稚樹の発生・生育状況についての調査を行った。その林分ではダケカンバ等の落葉広葉樹が高木層・亜高木層に優占し多量の種子を生産しているにもかかわらず低木層以下では落葉広葉樹よりシラビソやオオシラビソ等の常緑針葉樹が優占していたことから、今後この林分の常緑針葉樹林への遷移が示唆された。林床では地表面でカニコウモリ型とコマヤマカタバミ型の草本群落、また倒木上ではキヒシヤクゴケ型とタチハイゴケ型のコケ群落が存在した。倒木上の 2 種類のコケ群落では多くのシラビソとオオシラビソの実生・稚樹がみられ、その高さや年齢はキヒシヤクゴケ型よりタチハイゴケ型で高かった。シラビソとオオシラビソの実生・稚樹の成長を調べ、またシラビソの種子落下および播種試験を実施した結果、コケ群落による落下種子の捕捉および発芽床としての効果が確認され、亜高山帯林での常緑針葉樹の実生・定着に倒木上のコケ群落が大きな役割を果たしていることが明らかになった。

キーワード：ダケカンバ林、亜高山帯林、倒木更新、実生、コケ群落

Nanami Sahara,^{1,4} Toshihiko Nakamura,^{*,2} Mineaki Aizawa,³ Tatsuhiro Ohkubo³ (2018) Roles of Bryophyte Communities in Germination and Early Growth of Tree Species of a Subalpine Deciduous Broad-leaved Forest Established after Logging in Central Japan. *J Jpn For Soc* 100: 102-109 Roles of bryophyte communities in germination and early growth of tree species were studied in a subalpine forest dominated by deciduous broad-leaved tree species in central Japan where logging was conducted approximately 60 years ago. Tree to subtree layers of the investigated stand were dominated by *Betula ermanii* and these trees produced many seeds. However, *Abies veitchii* and *Abies mariesii* occupied the space under tree layers, implying that the *B. ermanii*-dominated forest was in a transition toward an evergreen coniferous forest dominated by *Abies* species. Analysis of undergrowth on the ground and fallen logs indicated that plant communities were classified into four types, namely, *Cacalia adenostyloides* type and *Oxalis acetosella* type on the ground, and *Scapania bolanderi* type and *Pleurozium schreberi* type on fallen logs. Many seedlings and saplings occurred in bryophyte communities of two types on fallen logs, and *Abies* species had the highest density in *P. schreberi* type. Height and age of *Abies* seedlings and saplings were higher in communities of *P. schreberi* type than in *S. bolanderi* type. We conducted field experiments on seed-retention effects of two bryophyte cover types (*S. bolanderi* and *P. schreberi*) and no cover on logs and on the survival rate of current-year *A. veitchii* seedlings until autumn in the four undergrowth types. These results suggest that bryophyte communities on a log can function not only as a seed trap but also as a seedling bed, and therefore, they have a driving role in forest succession.

Key words: *Betula ermanii* forest, subalpine forest, regeneration on fallen logs, seedlings, bryophyte communities

I. はじめに

北半球のユーラシア大陸北部から北米大陸北部にかけての亜寒帯域には、北方林 (boreal forest) とよばれるトウヒ属やモミ属等の針葉樹林の優占する森林植生が広がっている (Larsen 1980)。この植生は、日本や台湾など低緯度地方では主に山岳の亜高山域に成立し、針葉樹林のほかカバノキ属を中心とする落葉広葉樹林もみられる (Watanabe 1979; 沖津 2002; 藤森 2006; 逢沢・木佐貫 2014)。

日本の本州中部の亜高山帯針葉樹林の主要構成樹種はシラビソ (*Abies veitchii*)、オオシラビソ (*Abies mariesii*)、コマツガ (*Tsuga diversifolia*) で、標高約 1,500~2,500 m にみられる (沼田 1971)。この森林群落は、植物社会学においてコケモモ・トウヒクラス (*Vaccino-Piceetea*) のオオシラビソ・コマツガ群団と位置づけられ、林床の構成種を含めた種組成の違いによってオオシラビソ・シラベ群集とコマツ

ガ群集の二つに大別されている (栗田 1982; 宮脇 1985)。

日本中部の亜高山帯には、落葉広葉樹のダケカンバが優占する林分もみられる。これは、主にタカネノガリヤス・ダケカンバ群集 *Calamagrostio-Betuletum ermanii* に代表される尾根から斜面地の積雪の多い立地で幹が匍匐し萌芽枝が多く永続する群落 (大場 1973; 中村 1985; 沖津 1987, 1991, 1992) と、ネコシデ・ダケカンバ群集 *Betuletum corylifolium-ermanii* など、針葉樹林の林冠ギャップや林分崩壊後に成立する遷移の途中相と位置づけられる群落の 2 タイプがある (木村允 1977; 木村和喜夫 1984; 中村 1985; 石田ら 2014)。後者の遷移途中のダケカンバ林については、その林分の低木層にシラビソやオオシラビソ、またコマツガの実生や稚樹が多い状況が知られている (前田・宮川 1966; 宮川・前田 1966)。このようなダケカンバ林について、中村 (1980, 1991, 2017) は、一次遷移のバイオニアとしてのダケカンバ林や多雪等の立地条件により遷移が進めなくなった状況で

*連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: qqvq6tq9k@star.ocn.ne.jp

¹ 宇都宮大学大学院農学研究科森林科学専攻 〒321-8505 栃木県宇都宮市峰町 350 (Department of Forest Science, Graduate School of Agriculture, Utsunomiya University, 350 Mine-machi, Utsunomiya, Tochigi 321-8505, Japan)

² 東京大学大学院農学生命科学研究科森林植物学研究室 〒113-8657 東京都文京区弥生 1-1-1 (Laboratory of Forest Botany, Faculty of Agriculture, The University of Tokyo, Yayoi, Tokyo 113-8657, Japan)

³ 宇都宮大学農学部森林科学科 〒321-8505 栃木県宇都宮市峰町 350 (Department of Forest Science, Faculty of Agriculture, Utsunomiya University, 350 Mine-machi, Utsunomiya, Tochigi 321-8505, Japan)

⁴ 現所属：国土防災技術株式会社 〒105-0001 東京都港区虎ノ門 3-18-5 (JCE Co., LTD., 3-18-5 Toranomon, Minato-ku, Tokyo 105-0001, Japan) (2017 年 6 月 29 日受付：2018 年 5 月 30 日受理)

維持されているダケカンバ林を第1ダケカンバ林、一方、強風や人為伐採等による常緑針葉樹林の大規模な林冠疎開後に成立したダケカンバ林を第2ダケカンバ林と称し両者の成因および遷移上の位置づけの違いを示した。そして第2ダケカンバ林については、その構造的特徴および構成種の種特性から、将来は遷移の進行によりシラビソやコメツガが優占する林分に回帰すると推定した。

山火事後に成立した二次林としてのダケカンバ林はほぼ同齢の個体で形成されていることや (Takaoka 1993)、その中でも若い個体ほど成長率が低いこと (高橋・原 2015) が報告されている。しかし、これらの研究はダケカンバ林自体の林分発達や構造に着目したものであり第2ダケカンバ林の遷移・動態という観点からなされた研究はほとんどない。

亜高山帯林の林床植生については、優占種の違いによりコケ型、草本型、ササ型の3タイプの群落が認識されており、そのタイプによって林床の実生の分布が大きく異なることが知られている (前田・宮川 1966; 草下ら 1970; Franklin *et al.* 1979)。前田・宮川 (1975) は針葉樹林の林床において、針葉樹実生の本数はコケ型、草本型、ササ型の順で実生本数が多いと報告した。すなわち、イワダレゴケ (*Hylocomium splendens*) やタチハイゴケ (*Pleurozium schreberi*) をはじめとするコケ (蘚苔類および地衣類) が優占するコケ型の林床群落では針葉樹をはじめとする多くの実生・稚樹の生育がみられる一方で、ササ型林床の林分では、ササで覆われた地表面に実生・稚樹の生育はほとんどなく、その生育は倒木上などのコケ群落上に限られている (Franklin *et al.* 1979; 中村 2017)。しかし、これらの研究の多くは亜高山帯の常緑針葉樹林で行われており、落葉広葉樹優占林内の実生についての知見は少ない。

以上の中部日本の亜高山帯林に関する調査研究の知見を踏まえ、本研究では、亜高山帯針葉樹伐採後に成立した落葉広葉樹優占林について、その林分構造により遷移の方向性を推察するとともに、将来の森林群落を担うと想定される樹木の実生・稚樹の発生・定着状況、さらにそれに果たすコケ群落の役割を明らかにすることを目的とした。

II. 調査地および調査方法

1. 調査地概要

本研究は、群馬県利根郡片品村の菅沼南側の亜高山帯、標高約 1,800 m の落葉広葉樹が優占する林分で実施した。メッシュ気候値 2010 (国土交通省 2014) より得られた、調査地周辺 (北緯 36°82'23.8", 東経 139°36'30.0") の過去 30 年間 (1981~2010 年) の年平均気温は 2.9°C、平均年降水量は 1,701.2 mm、年最深積雪は 94 cm である。暖かさの指数 (WI) は 32.4°C、寒さの指数 (CI) は -58.0°C である。

調査対象の林分は、戦後間もない 1950 年代前半にはほぼ皆伐状態で約 30 ha が伐採され、その後は放置された場所である (田宝遼, 私信)。現在は、ダケカンバをはじめ、オガラバナ (*Acer ukurunduense*) やシウリザクラ (*Prunus ssiori*) 等の落葉広葉樹が優占し林冠を覆っている。しかし林内にはオオシラビソやシラビソ、コメツガ等の常緑針葉樹も多くみ

られ、さらに林床にはカニコウモリ (*Cacalia adenostyloides*) が特徴的にみられることから、植物社会学的にはコメツガ亜群集の下位区分にあるカニコウモリ変群集 (宮脇 1985) と位置づけられる。

調査林分内の倒木および根株の樹木組織から樹種同定を行ったところ、ツガ属とトウヒ属が確認されたため、伐採以前はこれらの優占する常緑針葉樹林であったと推定される。なお調査対象の林分の周辺には、コメツガおよびシラビソ、オオシラビソ、さらにトウヒ (*Picea jezoensis* var. *hondoensis*) などの大径木に、大径のダケカンバが所々に混生する、典型的な亜高山帯常緑針葉樹林が広がっている。

調査地の最大傾斜は 19°、斜面方向は SW70° で、一部くぼ地がみられる。土壌型は湿性弱ポドゾル化土壌 (PW(h) III) 型であり、落葉・腐植の下の黒色 A 層 (0~4 cm) から暗褐色 B₁ 層 (4~32 cm)、明褐色 B₂ 層 (32~54 cm) と各層いずれも比較的厚い土壌が認められた。

2. 調査方法

1) 毎木調査

調査対象の林分内に 30 m × 20 m の方形の調査区を 2015 年 9 月に設置し、胸高 (BH, 約 1.3 m) 以上のすべての樹木の胸高直径 (DBH) と樹高を測定し、その数値から胸高断面積 (BA) を求め、それを基に各樹種 *i* の胸高断面積合計 (BA) と胸高断面積比 (RBA) を求めた。

2) 林床植生調査

林床植生調査は、林床地表面および倒木上に設置した 0.1 m² のコドラート 57 個について行った。林床地表面の植生調査については、調査区 (30 m × 20 m) をさらに 10 m × 10 m の六つの方形区に区切り、各方形区で、倒木を外した中心付近および、中心からの四隅へ向けた対角線上の中心付近の 5 か所、計 30 個それぞれに 33 cm × 33 cm のコドラートを設置した。倒木上の植生については、50 cm × 20 cm のコドラートを、元口 30 cm 以上の倒木上に 27 個設置した。2016 年 7~8 月、そこにみられるコケ (蘚苔類と地衣類) および維管束植物の種名、各種の被度 (%) および高さ (cm)、さらに木本種については全ての実生 (当年生および発芽して数年の頂枝のみが伸長している状況の個体)・稚樹 (側枝が形成されている高さ 1 m 未満の個体) についてその種名と本数を記録した。なお、シラビソとオオシラビソの実生については種レベルの同定が困難であったため、属レベルまでの同定とし、「モミ属」として記載した。

3) モミ属 (シラビソ・オオシラビソ) の実生・稚樹の生育状況の調査・解析

モミ属実生の生育状況を明らかにするため、林床植生調査の際に出現したモミ属 (シラビソ・オオシラビソ) の実生・稚樹全てについて、現地でも各個体の高さを測定し、芽鱗痕を数えて各実生・稚樹の年齢を調べた。その後、根が切れないよう丁寧に引き抜き、チャック式のプラスチック製バックに入れて実験室に持ち帰り、地下部と地上部に切り分けてそれぞれの風乾後の重量を測り TR 比 (地上部重乾量 / 地下部乾重量) を算出した。

4) 落下種子量調査

六つの 10 m × 10 m の方形区の中心付近において、2015 年 9 月にシードトラップを一つずつ設置した。このシードトラップはナイロン製メッシュの網を漏斗状に成形したもので、開口部の断面積は 0.5 m² である。同年 11 月にトラップの内容物を回収し、採集された種子を同定して計数し、方形区内に落下した種子の種類と数を推定した。

5) 異なる林床群落におけるシラビソ実生の発生および生残試験

自然条件下でのシラビソ種子の発芽率と当年生実生の生残率を調べるため、調査区 (30 m × 20 m) の外において、倒木上でキヒシャクゴケ (*Scapania bolanderi*)、タチハイゴケがそれぞれ優占する場所、地表面でカニコウモリが優占する場所とコミヤマカタバミが多くみられる場所、計四つのタイプの群落に 0.1 m² のコドラートを各群落三つずつ計 12 カ所設置し、コドラート内の全ての種子を取り除いた。その後、シードトラップで採集し、精選したシラビソ種子を 2015 年 11 月に 50 粒ずつ播種した。播種後は、野鳥からの食害と他の種子の混入を防ぐためナイロン製メッシュを被せた。翌年 2016 年 7 月にナイロン製メッシュを取り外し、発生した当年生実生の数を記録し、同年 10 月にも再度、生残していた当年生実生数を記録した。

なお、精選したシラビソ種子の実験室条件下 (気温 25°C、湿度 100%) での平均発芽率は $12.4 \pm 5.2\%$ (平均値 ± 標準偏差、以下同様) であった。

6) 倒木上の異なるコケ植被でのシラビソの落下種子の着停実験

シラビソの落下種子がさまざま植被の倒木上に到達し、その場に停まる状況 (以下「着停」と表記) の違いを実験的に調べた。2015 年 9 月、調査区外から、シラビソ丸太 (元口直径 22 cm、長さ 50 cm) を採取し、また、キヒシャクゴケ優占群落およびタチハイゴケ優占群落をそれぞれ約 40 cm × 40 cm のマット状に切り取り、チャック式のプラスチック製パックに入れて宇都宮市の宇都宮大学構内の実験室に持ち帰った。採取したコケ群落の四隅と中心の 5 点の平均高は、キヒシャクゴケ優占群落で 1.10 ± 0.38 cm、タチハイゴケ優占群落で 3.90 ± 1.54 cm であった。

種子の落下場所を特定するため、大学構内の屋内にて、10 cm × 10 cm 四方の枠を 2 cm × 2 cm の 25 マスに区切ったメッシュを作成し、シラビソ丸太の表面から高さ 20 cm の位置に、伏せた状態で固定し、種子落下実験の装置を作製した (図-1)。この装置の丸太の樹皮上に、キヒシャクゴケ群落を乗せた場合とタチハイゴケ群落を乗せた場合および何も乗せない樹皮状態の場合の植被条件の異なる 3 タイプの着停基質においてメッシュ枠のマスからシラビソ種子を 1 マスにつき 5 粒を一つずつ落下させ、その上に種子が留まった回数を記録し、各植被条件での着停率を算出した。

7) 倒木上の異なるコケ植被でのシラビソ種子の融雪後の残存実験

倒木上の定着基質について、着停したシラビソ種子の雪解け後の残存状況を調べるため、以下の実験を行った。直

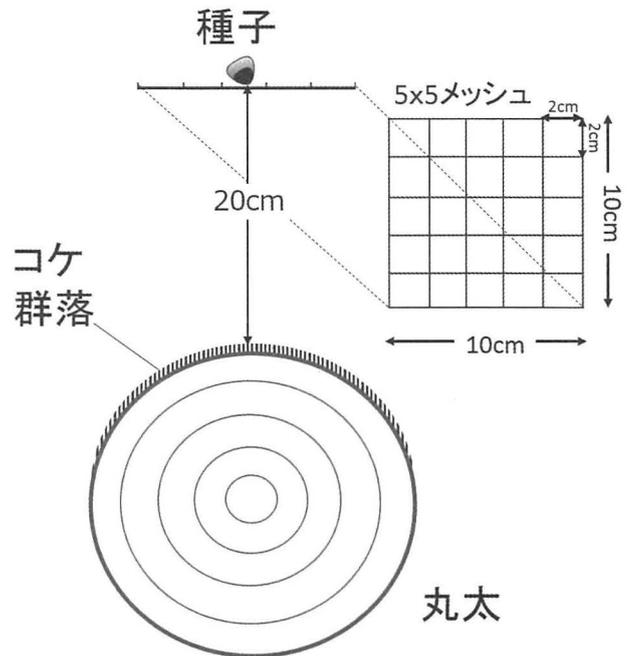


図-1. 倒木上のコケ群落とシラビソ落下種子の着停関係の実験装置

2 cm × 2 cm の間からシラビソ種子 5 粒を一つずつ落下させ、3 タイプの植被条件の基質における着停率を求めた。

径 20 cm の半円筒状に切断した土木建築用ボイドチューブ (エーワン・チューブ 米谷紙管製造製) を用意し、それを高さ 10 cm の木製の台上に固定した。そしてシラビソの着停実験に使用した二つのタイプのコケ群落のマットを 10 cm 四方に切り取り、ボイドチューブ曲面の中心に各タイプ 3 カ所ずつ乗せて固定した。さらに、シラビソ丸太上の曲面の中心線に沿ってタコ糸で枠を付けた 10 cm 四方の正方形を等間隔に三つ並べた。

この試験装置は宇都宮大学構内のコナラ林内に 2016 年 1 月に設置した。2016 年 1 月 29 日、3 タイプの異なる植被の基質の 3 カ所ずつ計 9 カ所それぞれに、用意したシラビソ種子を各 25 粒ずつ乗せ、種子に触れないように動物除けのネットを被せた状態で放置した。

同年 1 月 29 日夜から 30 日にかけて降雪があったため、この積雪が溶けた 2 月 1 日に試験装置を回収、各基質上に残存する種子の数を記録し、残存率を算出した。なお気象庁宇都宮気象台の記録では、そのときの最深積雪は 5 cm であった。

3. データ解析

林床植生の調査の地表面 30 カ所と倒木上 27 カ所のコドラートについて、各コドラート内で記録した各種の被度 (%) の値を使用して地表面と倒木上それぞれについてのクラスター分析を行った。分析は R3.2.2 (R Core Team 2015) の vegan パッケージ (Oksanen *et al.* 2015) を用い、各コドラート間の Bray-Curtis の非類似度 (Bray-Curtis 距離) を算出し、Ward 法を用いて結合した。

林床植生調査の際に採集したモミ属の実生・稚樹の生育密度、高さ、年齢、TR 比については、それぞれ多重比較検定 (Steel-Dwass 検定) により、クラスター分析で認識された群落タイプ (型) 間での違いを評価した。なお、こ

の Steel-Dwass 検定に際しては R3.2.2 (R Core Team 2015) を用いた。シラビソの落下種子の着停率についても Steel-Dwass 検定を実施した。なお、融雪後の種子の残存率および各林床群落でのシラビソ種子の発芽と当年実生秋までの生残率については、サンプル数が少なかった ($N=3$) ため、検定は実施しなかった。

III. 結 果

1. 林分構造

樹種別の幹密度 N (本/ha), 最大胸高直径階 D_{max} (cm), 最大樹高 H_{max} (m), BA (m^2/ha) とそれに基づく RBA (%) を表-1 に示した。

幹密度はオオシラビソが 533.3 本/ha と最も多く、オガラバナ、ダケカンバ、シラビソがそれにつづいた。しかし最大胸高直径はダケカンバの 28.6 cm, 最大樹高もやはりダケカンバの 20.5 m であった。

全立木の BA は $32.2 m^2/ha$ であり、ダケカンバの RBA は 30.9% であった。これにオガラバナ 19.6%, オオシラビソ 18.9%, さらにシウリザクラ、シラビソがつづいた。ダケカンバやオガラバナなどの落葉広葉樹の RBA は 66% であった。

樹高階頻度 (幹密度) 分布を図-2 に示した。高さ 16 m 以上ではダケカンバが相対幹密度 78% と優占していた。

表-1. 調査区内の樹種構成

種 名	Species	N (本/ha)	D_{max}	H_{max}	BA (m^2/ha)	RBA (%)
ダケカンバ	<i>Betula ermanii</i>	483.3	28.6	20.5	10.0	30.9
オガラバナ	<i>Acer ukurunduense</i>	516.7	21.5	15.8	6.3	19.6
オオシラビソ	<i>Abies mariesii</i>	533.3	28.0	18.4	6.1	18.9
シウリザクラ	<i>Prunus ssiiori</i>	183.3	25.9	17.5	4.6	14.1
シラビソ	<i>Abies veitchii</i>	250.0	25.0	17.7	4.4	13.6
タカネザクラ	<i>Cerasus nipponica</i>	50.0	15.7	14.5	0.5	1.7
コメツガ	<i>Tsuga diversifolia</i>	50.0	8.9	4.8	0.2	0.6
アスナロ	<i>Thujopsis dolabrata</i>	33.3	10.2	4.3	0.2	0.6
合計または (最大値)		2100.0	(28.6)	(20.5)	32.2	100.0

N , 幹密度; D_{max} , 最大胸高直径; H_{max} , 最大樹高; BA , 胸高断面積合計; RBA , 相対胸高断面積。

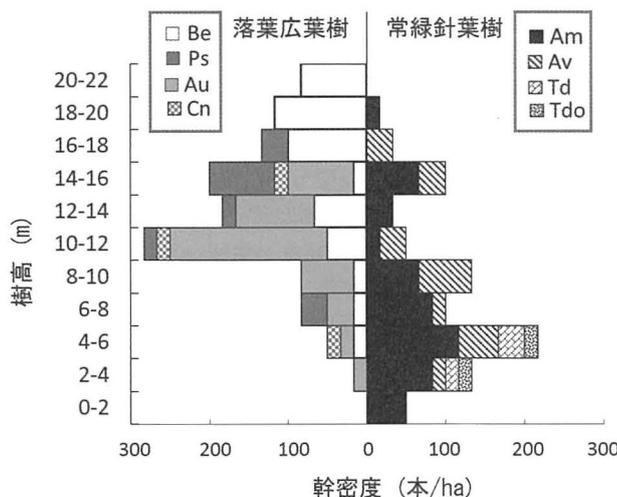


図-2. 樹高階頻度 (幹密度) 分布

Be, ダケカンバ; Ps, シウリザクラ; Au, オガラバナ; Cn, タカネザクラ; Am, オオシラビソ; Av, シラビソ; Td, コメツガ; Tdo, アスナロ。

10~16 m ではオガラバナとシウリザクラなどの落葉広葉樹が相対幹密度 59% と優占度が高かったが、常緑針葉樹のオオシラビソおよびシラビソもみられた。高さ 10 m 以下では、落葉広葉樹は少なく常緑針葉樹のオオシラビソとシラビソが相対幹密度 63% 優占し、コメツガとアスナロもみられた。

2. 地表面および倒木上の林床植物群落

調査データのクラスター解析の結果、地表面、倒木上、それぞれ大きく二つずつ計四つのタイプの林床群落が識別された (図-3, JSTAGE 電子付録付表-1, 2)。地表面では、カニコウモリが優占する群落のカニコウモリ型と、カニコウモリは少なく植被が小さく裸地が多いものの小型草本のコミヤマカタバミ (*Oxalis acetosella*) の出現頻度の高いコミヤマカタバミ型とが区分された。一方、倒木上では藓苔類等のコケ群落が樹幹表面を覆い、背の低いキヒシヤクゴケが優占するキヒシヤクゴケ型と、背丈のあるタチハイゴケが優占するタチハイゴケ型とに大別された。この倒木上コケ群落には、地表の群落と共通の木本種、草本種の生育もみられ、その種数、被度は、ともにキヒシヤクゴケ型に比ベタチハイゴケ型で高かった。

3. 種子落下量と林床の実生・稚樹の生育密度

落下種子量は、ダケカンバが最も多く 171.0 ± 39.8 粒/ m^2 , 次にはシラビソの 104.3 ± 47.6 粒/ m^2 で、そのほかにカエデ属 45.3 ± 28.3 粒/ m^2 , また少量ながらオオシラビソ 1.3 ± 2.2 粒/ m^2 やコメツガ 1.0 ± 1.0 粒/ m^2 , ネコシデ (*Betula corylifolia*) 0.7 ± 0.9 粒/ m^2 の種子も確認された。

林床の実生・稚樹 (高さ 1 m 以下) の高さ階別の生育密度を表-2 に示した。いずれの樹種とも 10 cm 未満の個体がほとんどで、15 cm 以上が確認されたのはモミ属と、わ

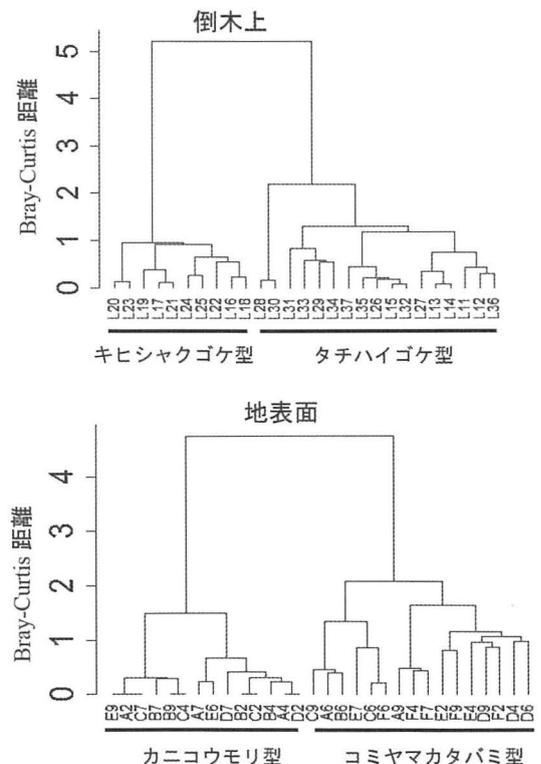


図-3. 林床植生、倒木上および地表面の出現各種の被度に基づいたクラスター解析結果

表-2. 樹種の実生・稚樹（高さ1m未満）の高さ階密度（本/m²）

高さ階 (cm)	ダケカンバ	オガラバナ	シラビソ・オオシラビソ	トウヒ	コメツガ	計
<5	1.2	4.4	5.6	0.5	0.5	12.3
5~10	0.2	1.2	3.7	-	0.4	5.4
10~15	0.2	-	3.7	-	-	3.9
15~20	-	-	0.5	-	-	0.5
20~25	-	-	0.5	-	-	0.5
25~30	-	-	0.0	-	-	0.0
30~35	-	-	-	0.2	-	0.2
35~40	-	-	0.2	-	-	0.2
40~45	-	-	-	-	-	0.0
45~50	-	-	-	-	-	0.0
計	1.6	5.6	14.2	0.7	0.9	23.0

表-3. 林床の倒木上および地表面の各群落タイプに生育する実生・稚樹（高さ1m未満）の平均密度（本/m²）

林床基質	群落タイプ	ダケカンバ	オガラバナ	シラビソ・オオシラビソ	トウヒ	コメツガ	計
倒木上	キヒシヤクゴケ型	6.0	6.0	16.0	3.0	3.0	34.0
	タチハイゴケ型	1.2	7.6	23.5	0.6	0.6	33.5
地表面	カニコウモリ型	-	1.4	9.3	-	-	10.7
	コミヤマカタバミ型	0.6	6.9	7.5	-	0.6	15.6

ずかにトウヒであった。また高さの平均はそれぞれ、モミ属の8.4 cmに対しオガラバナ3.2 cm, ダケカンバ1.0 cmであり、ダケカンバおよびオガラバナのほとんどは当年生実生と推察された。

実生・稚樹の群落タイプ別の樹種ごとの生育密度を表-3に示した。倒木上の群落タイプでは、地表面のタイプに比べ約3倍の実生・稚樹がみられた。最も多かったのはキヒシヤクゴケ型の34.0本/m²で、シラビソ・オオシラビソのモミ属ははじめダケカンバ、トウヒ、コメツガなど多様な樹種の生育がみられた。タチハイゴケ型では、モミ属の実生・稚樹の生育密度が23.5本/m²と他のタイプに比べ最も多かった。高さ5 cm未満の実生はキヒシヤクゴケ型で3.7本/m²と最も多かったが、5 cm以上の実生はタチハイゴケ型で多く、15 cm以上はタチハイゴケ型でのみみられた。

4. 各林床群落におけるモミ属(シラビソ・オオシラビソ)の実生・稚樹の生育状況

モミ属の実生・稚樹の密度(本/m²), 高さ(cm), 年齢, TR比と林床群落との関係については多重比較検定を行い、その結果を図-4に示した。

実生・稚樹の生育密度は4タイプの群落の中で倒木上のタチハイゴケ型が平均24本/m²と最も高く、これは地表のコミヤマカタバミ型の平均7本/m²と比べて有意な差がみられた。高さについては、倒木上のタチハイゴケ型の実生・稚樹が平均11.3 cmと最も高く、次いでキヒシヤクゴケ型の平均6.8 cmであり、地表面のカニコウモリ型の高さ2.8 cmと比較して有意に高かった。また実生・稚樹の年齢については、やはり倒木上のタチハイゴケ型の群落が平均7.7年と最も高く、次いでキヒシヤクゴケ型の平均5.5年であり、地表面カニコウモリ型の群落の実生・稚樹の年

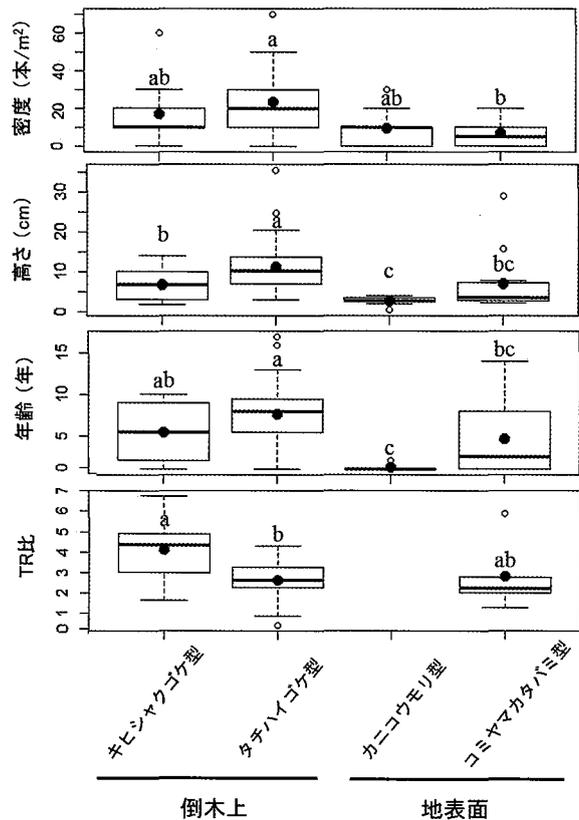


図-4. 群落タイプにおけるシラビソ・オオシラビソのモミ属の実生・稚樹（高さ1m以下）の密度、高さ、実生年齢、実生高およびTR比

異なるアルファベットは有意差があることを示す(Steel-Dwass検定; $p < 0.05$)。上部バーの上端は最大値を、上部箱はデータ範囲のうち中央値から75%を、下部箱はデータ範囲のうち25%から中央値を、下部バーの下端は最小値をそれぞれ示す。サンプル数N(密度はキヒシヤクゴケ型N=10, タチハイゴケ型N=17, カニコウモリ型N=14, コミヤマカタバミ型N=16。高さ・年齢・TR比はキヒシヤクゴケ型N=16, タチハイゴケ型N=40, カニコウモリ型N=13, コミヤマカタバミ型N=12)。●は平均値, ○は外れ値。

齢は他に比べ有意に低く平均1.2年とそのほとんどは当年生実生であった。実生・稚樹のTR比については、平均がキヒシヤクゴケ型で4.1, タチハイゴケ型で2.6, コミヤマカタバミ型で2.8であった。タチハイゴケ型のTR比は、キヒシヤクゴケ型より有意に小さく、タチハイゴケ型の実生・稚樹はキヒシヤクゴケ型の実生・稚樹よりも根系が発達している状況であった。

以上4タイプの林床群落におけるモミ属の実生・稚樹の生育については、倒木上のコケ群落、特にタチハイゴケ型の群落での良好かつ安定した生育が確認された。

5. シラビソ落下種子の倒木上での着停・残存と各林床群落での当年生実生の発生・生残

倒木上のタチハイゴケ群落, キヒシヤクゴケ群落, コケ無しの樹皮上の3タイプの基質におけるシラビソ種子の落下実験の結果, その着停率はタチハイゴケ群落で99.2%, キヒシヤクゴケ群落は78.4%, コケ無しの樹皮上では14.4%であり三つの基質間に有意差がみられた(図-5)。また融雪後のシラビソ種子の残存率はタチハイゴケ群落とキヒシヤクゴケ群落ではそれぞれ92.8%と88.8%であったのに対し, シラビソ幹のコケ無しの樹皮上の値は33.3%と低かった(図-6)。

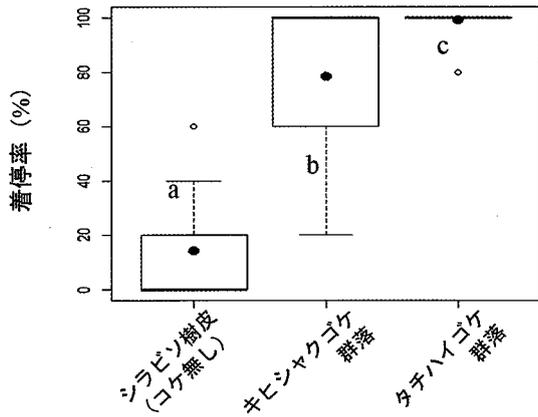


図-5. 倒木上の異なる植被でのシラビソの落下種子の着停状態
20 cmの高さから各植被条件で種子125粒を落下させた実験による種子の着停状況。異なるアルファベットは有意差があることを示す (Steel-Dwass 検定; $p < 0.05$)。上部バーの上端は最大値を、上部箱はデータ範囲のうち中央値から75%を、下部箱はデータ範囲のうち25%から中央値を、下部バーの下端は最小値をそれぞれ示す。試行回数は $N = 125$ 。●は平均値、○は外れ値。

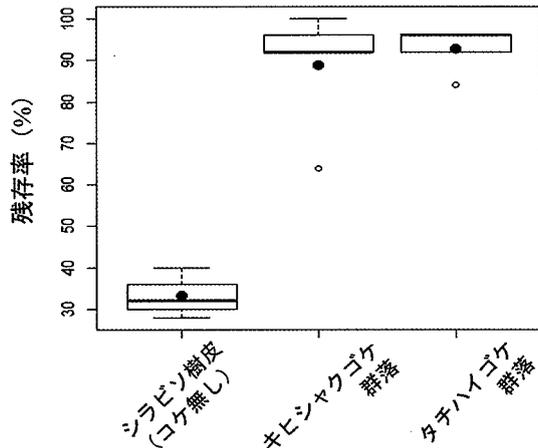


図-6. 倒木上の異なる植被でのシラビソ種子の融雪後の残存状態
三つの植被条件の各タイプ3カ所で25粒ずつ計75粒の種子を乗せ、野外の降雪後にその種子の残存状況を調べた。上部バーの上端は最大値を、上部箱はデータ範囲のうち中央値から75%を、下部箱はデータ範囲のうち25%から中央値を、下部バーの下端は最小値をそれぞれ示す。サンプル数 $N = 3$ 。●は平均値、○は外れ値。

各林床群落でのシラビソの前年度の種子からの当年生実生の発生率と秋までの生残率を図-7に示した。倒木上のキヒシヤクゴケ群落では、シラビソ実生の発生率は、実験室条件での発芽率とほぼ同等の12.7%と最も高い値を示した。タチハイゴケ群落ではばらつきが大きいものの発生率は10.0%であった。それに比べ地表面の群落でのシラビソ実生の発生率は低く、コミヤマカタバミ群落7.3%、カニコウモリ群落4.7%であった。

このように各群落で発生した当年生実生の秋までの生残率は、倒木上のタチハイゴケ群落で最も高く54.4%であった。キヒシヤクゴケ群落での生残率は46.7%、また地表面のカニコウモリ群落では29.2%であったがコミヤマカタバミ群落での当年生実生の生残率は0%であった。

以上、シラビソの落下種子の着停・残存から当年生実生の発生・生残の場として、倒木上のコケ群落が、地表面の草本群落に比べ、より良好な生育環境であることが確認できた。

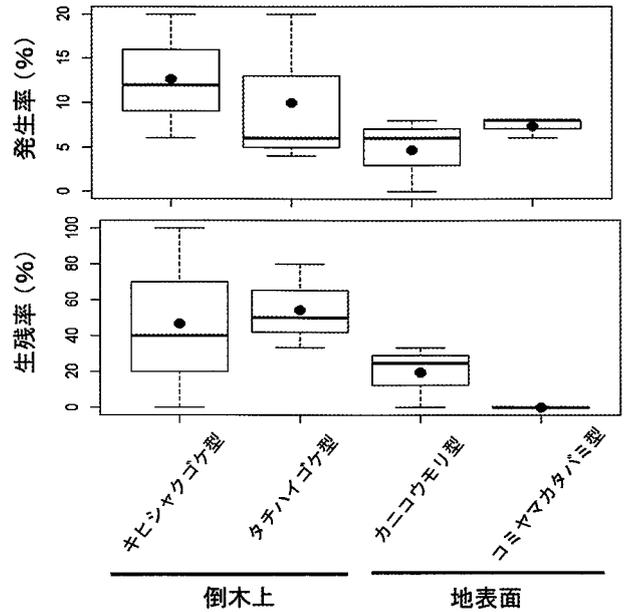


図-7. 異なる林床群落におけるシラビソ実生の発生および生残状態

前年度の秋に各群落3カ所に50粒ずつ計150粒のシラビソ種子を乗せ、翌年の実生の発生、生残を追跡調査した結果。上部バーの上端は最大値を、上部箱はデータ範囲のうち中央値から75%を、下部箱はデータ範囲のうち25%から中央値を、下部バーの下端は最小値をそれぞれ示す。サンプル数 $N = 3$ 。●は平均値、○は外れ値。

IV. 考 察

本調査林分は、約60年前にコメツガやトウヒの常緑針葉樹林の伐採跡地に成立した林分であるが、伐採直後に進入・定着した陽樹のダケカンバが、その後、順調に成長して優占するようになった、いわゆる第2ダケカンバ林と推察される。現在はダケカンバの胸高断面積比が約3割と最も高く(表-1)、高木層から亜高木層にかけてはダケカンバやオガラバナなどの落葉広葉樹が優占する(図-2)。しかし、樹高10m以下の低木層ではダケカンバ等の落葉広葉樹は少なく、シラビソ、オオシラビソ等の常緑針葉樹が優占していた(図-2)。また落下種子数はダケカンバが最も多いにもかかわらず、林床にその実生・稚樹は少なく、高さ10cm以上の個体はほとんどみられなかった(表-2)。これは、落葉広葉樹であるダケカンバやオガラバナは耐陰性が低いため、林冠を成木が覆っている状態では、種子が多量に供給され発生しても実生が成長できなかったためであると考えられる。また、地表面に比べて倒木上の実生密度が高かった(表-3)ことについては、林床地面では毎年堆積する落葉や、春から秋にかけて林床を覆うカニコウモリ等の草本が、林床の地面上で発生した実生を覆うことで、実生の生育を妨げていることが考えられる。

一般にコケ型林床では、シラビソやオオシラビソのモミ属の当年生実生の発生・定着は林床全域に及ぶ(中村・小幡 1985)。しかし草本型やササ型林床ではコケ群落が覆う倒木上に実生の発生・定着に限られる倒木更新が顕著となる(中村 1991; Nakamura 1992)。また、常緑針葉樹にとってコケ群落は水分保持能力の高い発芽床であり、さらにコケ群落の中に生育するシアノバクテリアや菌根菌からは実

生・稚樹への栄養供給も想定される（井上・飯島 2013；中村 2017）。

以上のことから、亜高山帯落葉広葉樹林では耐陰性の高いモミ属の実生が、落葉が堆積しづらく実生の生育に適したコケ群落が発達している倒木上に集中して生育し、耐陰性の高いモミ属の実生が生き残り成長していくことが考えられる。今後の森林動態については、モミ属の200～300年に及ぶ寿命の影響も想定される。したがって、このような落葉広葉樹優占林では、今回の調査研究で明らかになった林分構造およびその来歴、さらには構成樹種の長寿命当の種特性（Kanzaki 1984）により、今後、オオシラビソやシラビソが優占する常緑針葉樹林への遷移が予測される（Nakamura 1985）。

日本中部亜高山帯の倒木上のコケ群落の遷移については、倒伏後のカラクサゴケ（*Parumelia aquarrosa*）やカギカモジゴケ（*Dicranum hamulosum*）の群落からミヤマクサゴケ（*Heterophyllum affine*）群落、キヒシヤクゴケ群落、さらにイワダレゴケ・タチハイゴケが優占する群落への方向性が示され、それに伴う針葉樹の実生・稚樹の樹種や密度・高さの変化も明らかにされている（Nakamura 1987；中村 2017）。今回の調査では、ミヤマクサゴケ、またイワダレゴケの生育は少なかったが、それぞれ、キヒシヤクゴケ型とタチハイゴケ型の群落で見出された（JSTAGE 電子付録付表-1, 2）。倒木上のコケ植物生育は倒木発生から6年後あたりから始まるとの報告（井上・飯島 2013）もあるが、本調査地は60年以上前の伐採地であり、ミヤマクサゴケ群落のように倒木上コケ群落の遷移の初期ステージのものは少なかった。

今回の調査で分類された四つのタイプの林床群落（図-3）におけるモミ属の実生・稚樹については、地表面の2タイプよりも倒木上の2タイプのコケ群落上で密度が高く、良好な生育個体も多くみられた（図-4）。倒木上の遷移系列において、キヒシヤクゴケ群落に比べより遷移が進んだタチハイゴケの優占する群落では、実生・稚樹の高さおよび年齢ともに高く、さらに実生・稚樹のTR比では、キヒシヤクゴケ型よりタチハイゴケ型の群落でその値が小さく、より根系の発達した状態となっていた（図-4）。倒木発生後、時間がたつにつれて倒木は腐朽し、腐植部分が厚くなる（Harmon *et al.* 1986；Nakamura 1987；中村 2017）。本調査地において、タチハイゴケ型の群落の実生・稚樹の根系が倒木上から地表にまで伸びている個体も観察されたが、厚い腐植層をもつタチハイゴケ群落では実生・稚樹の根系も十分に発達できる条件が整っていると考えられる。

今回のシラビソの落下種子の着停・残存および当年生実生の発生・生残に実験により、倒木に密着し生育するキヒシヤクゴケ群落（厚さ約1 cm）よりも、隙間の多いタチハイゴケ群落（厚さ約4 cm）の方が落下種子をより効果的に捕捉し、さらにそれを融雪の後でも保持する能力が高いことがわかった（図-5, 6）。このことから、シラビソの落下種子の倒木上への着停と残存にとってはコケの有無のみならずその種類と群落構造が大きく関係していることが明らかとなった。さらにこの実験結果は、薄いコケ群落よ

り厚みのあるコケ群落の方が種子を保持する能力が高いとした Harmon *et al.* (1986) の結果と一致した。その一方で、シラビソの当年生実生の発生率がキヒシヤクゴケ群落よりもタチハイゴケ群落で低かった（図-7）が、これについてはコケ群落の厚みのために種子が湿潤な腐植層にまで達することができず、含水率の変動が大きく比較的乾燥しやすいコケ群落上層で、留まってしまったためと考えられる（林 1972；Nakamura 1987；Iijima and Shibuya 2010）。さらに地表面の草本群落で当年生実生の発生率および秋までの生残率が倒木上と比べて低かったこと（図-7）については、Cheng and Igarashi (1987) が指摘している病原菌の感染ほか、草本による庇陰、リター層による実生定着の阻害も考えられる。

富士山北面のコメツガ林において、シラビソ実生は様々なコケ群落上に生育するのに対して、コメツガ実生はミヤマクサゴケやキヒシヤクゴケといった比較的薄い倒木上のコケ群落に集中する状態が確認されているが、これは、当年生実生においてコメツガの胚軸（平均長1.7 cm）と幼根（平均長1.8 cm）が、シラビソの胚軸（平均高3.0 cm）、幼根（平均長2.8 cm）より小さいため、背丈の高いコケ群落では被陰され、さらに幼根がコケ群落下の腐植層へ到達しないことが原因と考えられている（Nakamura 1992；菊池ら 1996；高木・丸田 1996）。また、Harmon *et al.* (1986) は、シトカトウヒ（*Picea sitchensis*）では、コケが厚いと発生した当年生実生の生残率が低いと報告しているが、これもコメツガ実生と同様にトウヒ属の実生も胚軸の高さが2 cm前後とサイズが小さく（八田 2015）、幼根が倒木のコケ群落下の腐植層へ到達しにくいためと考えられる。以上のことから、本調査でシラビソの当年生実生の秋までの生残率が、とりわけタチハイゴケ群落で高かった要因は、シラビソ実生の幼根がコケ群落の腐植層へ到達し、安定した水分や養分を得られていたためと考えられる。

本研究における倒木上のシラビソ種子の落下実験と、地表面および倒木上群落でのシラビソ種子の播種試験による実生の発生と生残結果を基に、散布時のシラビソ種子を100とし、倒木上のコケ無し、キヒシヤクゴケ群落、タチハイゴケ群落、および地表面のカニコウモリ群落、コミヤマカタバミ群落それぞれでの種子散布から翌年秋までのシラビソ種子生残率を推定した（図-8）。なお、コケ無し倒木上のシラビソ種子の発芽率はキヒシヤクゴケ群落と同様の値とし、当年生実生の生残についてはMori (2005) の数値を使用した。100粒のシラビソの落下種子の林床基質への着停から残存、そして翌年の実生の発生、さらに秋までの生残に至る実生の個体数は、タチハイゴケ群落とキヒシヤクゴケ群落ではそれぞれ4.7個体と4.3個体、一方コケ群落を欠く倒木上や地表面では1.5個体以下と推定され、林床群落によるその消失・生残のプロセスの違いがより鮮明になった。

亜高山帯の常緑針葉樹林の大規模な伐採・林冠疎開後に成立する落葉広葉樹優占林では、今回の調査研究により、その林内には、落葉広葉樹に比べ耐陰性が高く長寿命の常緑針葉樹の実生・稚樹が多くみられることから、このよう

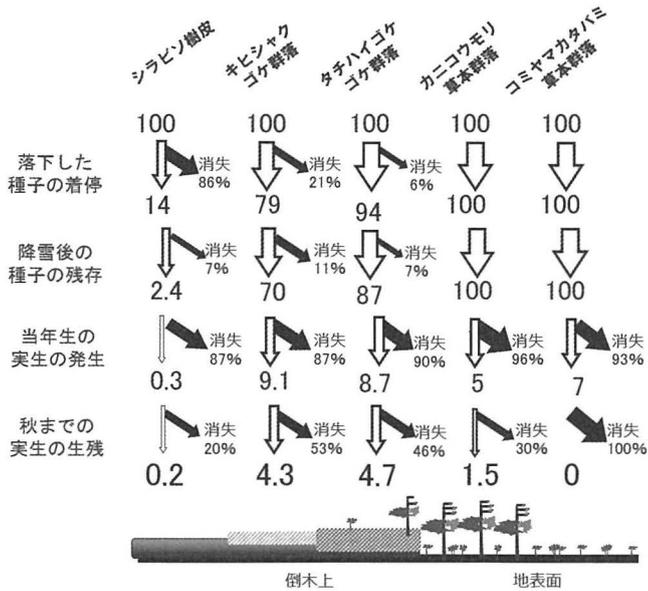


図-8. 異なる林床群落におけるシラヒソの落下種子の着停，生残から翌年の実生の発生，生残に至る個体数変化の推定
倒木樹皮上の発生率は便宜上キシヤクコケ群落と同様の値とし，生残率はMori (2005) の値を使用。

な落葉広葉樹優占林は亜高山帯の極相林として普遍的な常緑針葉樹林へ遷移・回帰していくと考察された。そして，この遷移・回帰においては倒木上のコケ群落が，常緑針葉樹の落下種子の捕捉から実生の発生また稚樹への定着を促す発芽床として大きな役割を果たしていることが明らかとなった。

謝 辞

本研究に際しては，土地所有者の株式会社丸沼のご好意により現地調査および試料採取を実施することができた。宇都宮大学大学院卒業生の田宝遼氏には，調査地の過去の施業履歴についての情報提供をしていただいた。本論文の執筆に際しては宇都宮大学附属雑草と里山の科学教育研究センターの西尾孝佳准教授から貴重なご助言をいただいた。また宇都宮大学農学部森林科学科森林生態学・育林学研究室の皆様から現地調査や学内での実験に多くのご支援をいただいた。皆さまに，心よりお礼申し上げます。

引用文献

逢沢峰昭・木佐貫博光 (2014) バイオームと森林—森にはどのような種類があるか—。(教養としての森林。井出雄二・大河内勇・井上真編)。71-73
 Cheng D, Igarashi T (1987) Fungi associated with natural regeneration of *Picea jezoensis* Carr. in seed stage: Their distribution on forest floors and pathogenicity to the seeds. Res Bull Coll Exp Hokkaido Univ 44: 175-188
 Franklin JF, Maeda T, Ohsumi Y, Matsui M, Yagi H, Hawk GM (1979) Subalpine coniferous forests of Central Honshu, Japan. Ecol Monogr 49: 311-334
 藤森隆郎 (2006) 森林生態学。全国林業改良普及協会
 Harmon ME, Franklin JF, Swanson FJ, Sollins P, Gregory SV, Lattin JD, Anderson NH, Cline SP, Aumen NG, Sedell JR, Lienkaemper GW, Cromack Jr K, Cummins KW (1986) Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. Adv Ecol Res 15: 133-302
 八田洋章 (2015) 樹木の実生図鑑・芽生えと樹形形成。文一総合出版
 林 敬太 (1972) トドマツ天然性稚樹苗の発生成長を左右する要因 (I) 種子の発生に関与する水分。日林講 83: 179-181
 Iijima H, Shibuya M (2010) Evaluation of suitable conditions for natural

regeneration of *Picea jezoensis* on fallen logs. J For Res 15: 46-54
 井上太樹・飯島勇人 (2013) 倒木上での樹木の更新における藓苔類群集の影響。日生態会誌 63: 341-348
 石田祐子・武生雅明・中村幸人 (2014) 南アルプス北岳におけるダケカンバ林の種組成と分布パターン。植生学会誌 31: 129-142
 Kanzaki M (1984) Regeneration in subalpine coniferous forests I. Mosaic structure and regeneration process in a *Tsuga diversifolia* forest. Bot Mag Tokyo 97: 297-311
 菊池なじみ・中村俊彦・丸田恵美子 (1996) 亜高山帯針葉樹林の遷移と更新コケの生産構造が実生の定着に及ぼす影響。第43回日本生態学会講演集: 67
 木村 允 (1977) 亜高山帯の遷移。(群落の遷移とその機構。沼田真編。朝倉書店)。21-30
 木村和喜夫 (1984) 亜高山帯の落葉樹林の位置。遺伝 38(4): 73-77
 国土交通省 (2014) 国土数値情報平年値メッシュデータ <http://nlftp.mlit.go.jp/ksj/gml/datalist/KsjTmplt-G02.html>
 栗田 勲 (1982) 亜高山帯針葉樹林の生態学的研究 (1)。森林立地 24: 1-9
 草下正夫・岡上正夫・松井光瑤 (1970) 亜高山帯の造林技術。創文
 Larsen AL (1980) The boreal ecosystem. Academic Press
 前田禎三・宮川 清 (1966) 亜高山帯の更新に関する研究 III: 天然林における稚樹の状態。77 回日林講: 522-524
 前田禎三・宮川 清 (1975) 尾瀬地方の亜高山帯森林植生と更新。森林立地 17(2): 18-33
 宮川 清・前田禎三 (1966) 亜高山帯の更新に関する研究 V: 更新に適した稚樹のおよび樹齡。77 回日林講: 531-535
 宮脇 昭 (1985) 日本植生誌: 中部。至文堂
 Mori A (2005) Season and substrate effects on the first-year establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. For Ecol Manage 210: 461-467
 中村俊彦 (1980) 富士山亜高山域の遷移。採集と飼育 42: 303-306
 Nakamura T (1985) Forest succession in the subalpine region of Mt. Fuji, Japan. Vegetatio 64: 15-27
 Nakamura T (1987) Bryophyte and lichen succession on fallen logs and seedling establishment in *Tsuga-Abies* forests of central Japan. Symp Biol Hungarica 35: 485-495
 中村俊彦 (1991) 亜高山帯針葉樹林の遷移と更新。植生史研究 7: 3-14
 Nakamura T (1992) Effect of bryophytes on survival of conifer seedlings in subalpine forests of central Japan. Ecol Res 7: 155-162
 中村俊彦 (2017) 日本中部亜高山帯林の遷移とコケ群落の動態。藓苔類研究 11: 247-259
 中村俊彦・小幡和男 (1985) シラベ，コメツガの生態学的特性に関する研究 II: 富士山コメツガ林のコケ型林床における実生の分布。東大演報 74: 67-79
 中村幸人 (1985) 亜高山帯夏緑低木林。(日本植生誌: 中部。宮脇昭編，至文堂)。335-339
 沼田 真 (1971) 日本の山岳の垂直分布帯と富士山植生の特性および研究史。(富士山。津屋弘達ら編，富士急行)。347-370
 大場達之 (1973) 日本の亜高山広葉草本-低木群落。神奈川県博研究報告・自然科学 6: 61-93
 Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2015) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.2-1. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
 沖津 進 (1987) ダケカンバ帯。(北海道の植生。伊藤浩司編，北海道大学図書刊行会)。168-199
 沖津 進 (1991) 本州中部山岳森林限界付近のダケカンバ萌芽株。千葉大園芸学術報告 44: 141-146
 沖津 進 (1992) 本州中部山岳森林限界付近に分布するダケカンバ林の更新。千葉大園学報 45: 1-6
 沖津 進 (2002) 北方植生の生態学。古今書院
 R Core Team (2015) A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria <https://www.r-project.org/> (2016年11月9日アクセス)
 高橋耕一・原登士彦 (2015) 自己間引き林分におけるダケカンバ個体の成長パターン。低温科学 73: 105-113
 高木勇夫・丸田恵美子 (1996) 自然環境とエコロジー。日科技連出版社
 Takaoka S (1993) The effect of missing rings on standage estimation of even-aged forests in northern Hokkaido, Japan. Ecol Res 8: 341-347
 Watanabe S (1979) The subarctic summer green forest zone in the Northeastern Asia. Bull Yokohama Phytosoc Soc Jpn 16: 101-111