

論 文

地形と萌芽の発生様式からみたカツラの萌芽特性

久保満佐子^{1,2}・島野光司^{*3}・崎尾均⁴・大野啓一¹

久保満佐子・島野光司・崎尾均・大野啓一：地形と萌芽の発生様式からみたカツラの萌芽特性 日林誌 83：271~278, 2001 埼玉県大滝村・奥秩父の溪畔林で、カツラの萌芽更新の特性を、カツラが生育している立地の地形や萌芽の発生する幹の基部に近い根系の状態の違いから調べた。萌芽本数は、不安定な立地のV字谷ではサイズの大きい幹を持つ個体(株)ほど多く、安定した立地の土石流堆積地ではサイズに関係なく少なかった。また、根が地上に露出している個体は多く萌芽し、根が地中にある個体では萌芽が少なかった。V字谷では根が地上に露出している個体が多く、土石流堆積地では根が地中に張っている個体が多かったため、萌芽発生様式と地形の間に関連がみられたが、これは、急峻なV字谷では根が地上に露出していることと関連があるためと考えられた。カツラの萌芽は幹の配置から順次発生しているようにみえたが、V字谷で露出している根系が降雨などに伴う定常的な地表面の土砂流失などの刺激を受けて、萌芽が発生しているということが、可能性の一つとして考えられた。こうしたカツラの萌芽は実生の定着の難しい立地での個体維持に貢献していることが推察された。

キーワード：カツラ、個体維持、土石流堆積地、V字谷、萌芽

Kubo, M., Shimano, K., Sakio, H., and Ohno, K.: Sprout Trait of *Cercidiphyllum japonicum* Based on the Relationship between Topographies and Sprout Structure. J. Jpn. For. Soc. 83: 271~278, 2001 Sprout trait of *C. japonicum* was investigated in relation to the topography and root sprout condition in a riparian forest in Chichibu, central Japan. Almost all *C. japonicum* had many sprouts without scars caused by disturbances. In a V-shaped valley with constant disintegration of soil-surface and/or rocks, large-sized individuals (stools) had many sprouts, but individuals had few sprouts regardless of stem size at a stable mud-sedimentation site. Moreover individuals with the roots exposed on the ground had many sprouts, but those rooting into the ground had few sprouts. The phenomena that *C. japonicum* had many sprouts in the V-shaped valley would correlate with what root systems were exposed on the soil surface in the site. There the sprout germination would be affected by stimulus from disintegration of soil surface and rocks. Such a sprout trait of *C. japonicum* would help the self body maintenance instead of hard seedling establishment with constant soil disturbance.

Key words: *Cercidiphyllum japonicum*, mud sedimentation, self body maintenance, sprout, V-shaped valley

I. はじめに

カツラ (*Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc.) は溪畔域で生育する樹種で、一度定着すると萌芽により時間的、空間的に、その立地を占有する(渡邊, 1970)。そのため、個体数は少ないにもかかわらず大きな樹冠を持ち、溪畔域で高い優占度を維持している(大住, 1995)。カツラは攪乱などを受けなくても萌芽すると考えられているが、カツラの萌芽に関する研究例は少なく(大住, 1997)、その特性や発生要因について不明な点が多い。

萌芽は多くの樹種にみられる樹木の重要な個体維持様式である。萌芽は、攪乱による根返りや損傷を受けて発生する場合と、無損傷で自然に発生する場合とがあり(Tabata, 1966; Bellingham *et al.*, 1994; 伊藤, 1996)、その発生要因や萌芽力は樹種により異なる。一般に萌芽は、豪雪地や海岸林、崩壊地など、攪乱を伴う立地や実生更新が困難な厳しい環境条件で生育する樹種に多く、こうした萌芽は実生更新を補う機能として考えられている(長谷川, 1984; 沖津, 1991; Ohkubo, 1992; 谷本, 1993;

伊藤, 1996)。また、安定した森林においても、ギャップなどが形成された際には実生よりも成長の早い萌芽幹がいちはやく林冠を修復することなど、萌芽は群落の維持に重要な役割を果たしている(Koop, 1987; Ohkubo *et al.*, 1988; 園山ら, 1997)。

本研究では、カツラが溪畔林において少ない個体数で個体群を維持するために、どのような立地でどのような萌芽を持つことで個体を維持しているのかを明らかにする。奥秩父を流れる中津川上流に位置する大山沢溪畔林は、シオジ (*Fraxinus platypoda* Oliv.), サワグルミ (*Pterocarya rhoifolia* Sieb. et Zucc.), カツラが林冠を構成し、地形は急峻なV字谷や谷底部に砂礫が堆積してできた土石流堆積地など、多様である。また、そこに生育しているカツラ萌芽の発生様式も、単木の個体から多くの萌芽幹を有する個体まで様々である。そこで本溪畔林において、カツラの萌芽特性を、(1)地形の違いによる萌芽発生様式の違い、(2)根元近くから発生する萌芽の発生に影響を与えると考えられる根系の状態と地形の関係、(3)根系の状態と萌芽発生様式の関係から明らかにし、溪畔域に適応した萌芽に

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: absimano@criepi.denken.or.jp

¹ 横浜国立大学環境科学研究センター Inst. of Environ. Sci. and Technol., Yokohama National Univ., Yokohama 240-8501

² 現在: 屋久島観光センター Yakushima Sightsee. Ctr., Kamiyakucho, Kagoshima 891-4205

³ (財)電力中央研究所応用生物部 (270-1194 我孫子市我孫子 1646)

Biology Department, Central Research Institute of Electric Power Industry, 1646 Abiko, Abiko 270-1194, Japan.

⁴ 埼玉県農林総合研究センター森林支所 For. Res. Branch, Saitama Pref. Agric. and For. Res. Ctr., Yorii, Saitama 369-1224

よるカツラの個体維持機構を明らかにする。

II. 調査地と方法

1. 調査地概要

調査地(北緯35度57分30秒, 東経138度45分32秒, ただし調査地の中央部)は埼玉県大滝村を流れる中津川支流の大山沢に発達する溪畔林で, 秩父多摩国立公園に位置する。秩父山地は尾根にツガ林, 山腹斜面にブナ林, 谷にシオジ林が成立していることが報告されており(前田・吉岡, 1952), 本溪畔林はシオジ, サワグルミ, カツラ等が林冠を構成する典型的なシオジ林である(Sakio, 1997)。本溪畔林は長さ1 km以上にわたって伐採などの人為的影響を受けていない自然林である。周辺の山腹斜面はブナやイヌブナを優占種とする冷温帯落葉広葉樹林である。大山沢周辺は地質的には秩父中・古生層の分布地域で, 主に砂岩からなりその他チャートや粘板岩などが分布している(石井, 1962)。

調査地から6 km離れた標高700 mの中津川で測定した年平均気温は10.7°C, 年降水量は約1,100 mm, 最大積雪深は1月から3月にかけて30 cmほどになる。気温の遞減率を標高100 mで0.6°Cとすると, 標高1,400 mの調査地の年平均気温は6.5°Cとなる。また, 調査地の温かさの指数を推定気温から求めると53.1°C・月, 寒さの指数は-35.2°C・月で, 冷温帯の上部に位置する。

大山沢溪畔林の地形は, 上流は谷底に砂礫などが堆積してきた緩やかな土石流堆積地, 下流は急峻なV字谷になっている。調査地内の微地形は, 流路, 旧流路, 氾濫原, 山腹斜面などが入り組んでいる。土石流堆積地は本流を上流から流れてきた土石流が大山沢を埋めた地形で, 幅が60 mにもなる広い地形で, 河川は伏流水となっている。また, その上を山腹斜面崩壊に伴う堆積物が小規模な扇状地を作り, そこに一斉に進入したサワグルミがパッチを作っている(Sakio, 1996)。土石流によってこの堆積地が形成されたのは, シオジの最高樹齢から200年以上前(Sakio, 1997), また山腹崩壊が生じたのは約100年前(Sakio, 1996)と推定される。このような, 数百年に一度程度の頻度で起こる非常に大規模な土石流などの際にはほとんどすべての樹木が立地ごと破壊されてしまうが, こうした低頻度・大規模の攪乱を除けば, 堆積地部分は長期にわたって安定した立地といえる。一方, 常に河川水が流れているV字谷の流路際や, 流路をはさむ斜面では降雨に伴う侵食で砂礫の移動が高頻度で発生しており, 台風による洪水では大規模な攪乱も発生する。

上記のように土石流堆積地は, 大規模な土石流による大規模な堆積物の上に, 部分的に山腹からの崩壊堆積物が載っているが, その面積は小さいため, 以下, これを含めて土石流堆積地と呼ぶ。

2. 調査方法

1) 萌芽発生様式の調査

カツラの萌芽更新の特性を把握するために, カツラの萌

芽発生様式の調査を行った。調査は, 大山沢の上流から下流(距離1,170 m)にかけて幅30-60 m, 面積4.71 haの調査プロットを設定し, 胸高直径が4 cm以上の幹を持つカツラ個体(計56個体)を対象に行った。すべての萌芽幹は, 将来林冠に達し, そこから萌芽を発生させる母幹となる可能性を持つので, 高さ1.3 m以上のすべての萌芽幹の胸高直径を測定した。また, 高さが1.3 m未満のものはその本数のみを数えた。複数の萌芽幹を持つ個体については, そうした萌芽や母幹のなかで幹胸高直径が最大のもを主幹とした。観察では, 母幹から分かれた萌芽が上方でさらに数本に分かれている場合がみられた。ここでは, 萌芽幹の基部から高さ20 cm未満で分かれているシュートは, サイズに関わらずそれぞれを別の萌芽幹とみなし, 20 cm以上の高さで分岐しているシュート群については, その中の最大のもを萌芽の主幹とみなし, 胸高直径を測定した。また, カツラはイヌブナなどと同様の根頸萌芽(root collar sucker)を行うが, 萌芽は母幹の根元からでてくるものだけでなく, 母幹の下部に休眠芽塊(酒井, 1997)と考えられるこぶ状の固まりが生じ, そこから発生している場合もあった。しかし, そうしたこぶ状の固まりも母幹の根元付近にあることが多かった。そこで今回は母幹の根元から1.3 m未満の高さで萌芽しているシュートを測定の対象とした。

イヌブナのように順次発生する萌芽を持つ個体は, すでに枯死した大径木の周囲を次世代の母幹が取り巻くように立ち, さらにそれらの母幹から細い萌芽幹を発生させることが知られている(Ohkubo, 1992; Ohkubo *et al.*, 1998)。こうした現象を確かめるため, また, 個体(株)サイズと発生する萌芽本数の関係を把握するために, 萌芽を含む幹の配置図を現地で描いた。幹は真円で近似し, 幹の配置によって描かれる一個体の株の断面を描いた。これを楕円とみなし, 配置図の長径を求め, その中心から長径に直交する径を短径とし, 楕円の面積を求め, これを一個体の大きさ(株サイズ)とした。

2) 萌芽発生様式と立地との対応

調査地内のカツラには, 明確な根返りや損傷などの跡は認められなかったが, 先に述べた高頻度かつ小規模な攪乱(砂礫移動)を受け, 根が地上に露出している個体が多かった。そこで, 萌芽発生様式が異なる原因や萌芽の発生要因を明らかにするため, カツラの萌芽が立地に対し, どのように対応しているかを調べた。そこで, カツラ個体の生育する地形および傾斜角度を調査した。次に, 萌芽の発生が幹の基底部分が多かったため, 根が完全に地中に張っている個体をランク0とし, 根の中心部が地上にでてくるものをランク1, 根が地上に浮き上がった部分のあるものをランク2に区分し(図-1), 各個体の根のランクを調査した。個体ごとにランク0と2のものは比較的はっきりしていたが, 特にランク1の根を持つ個体ではランク0や2の根を合わせて持っている現象がみられたので, 個体がいずれのランクに分けられるかは, 個体の中でどのタイプの根

が優占しているかによって、個体の根のランクを判断した。

また、開花結実状況を双眼鏡で観察し、開花や結実が確認されない個体は幼木とした。

3) 萌芽のサイズ分布の定量的評価

土石流堆積地とV字谷で萌芽サイズが増加する際の枯死率を評価するために、Shimano (2000), 島野 (2000) によって提案された幹の直径階分布のべき乗回帰分析を行った。これは、幹が空間獲得競争でサイズの増加に伴い密度が低下していくことを仮定しており、この結果、幹の直径階分布が逆J字型になるものをべき乗関数 ($y = ax^b$, x は幹の直径階, y はその直径階の幹の密度, a, b は定数) で回帰し、そのパラメータ a, b からサイズ分布の特徴を評価する方法である。このとき、パラメータ a は特に小径幹の密度の高さをあらわす。また、マイナスの値を持つパラメータ b は大きいほど (0に近いほど) サイズが増大したときの密度減少率が低いことをあらわす。複数のデータセットがあった場合、それぞれの回帰結果のべき乗関数を線形変換によって直線のグラフとして扱い、 y 切片となる $\ln a$, 傾きとなる b をそれぞれ切片の差の検定と傾きの差の検定でデータセット間で有意に異なるかどうかを知ることができる (Shimano, 2000)。こうしたパラメータによって、異なる萌芽発生様式を定量的に比較することを試みた。

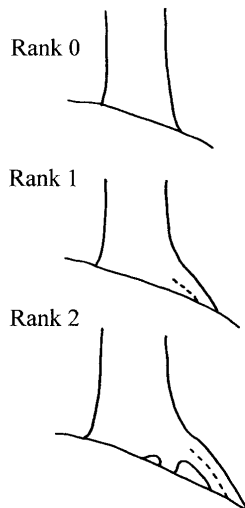


図-1. カツラの根系分類
Root conditions of *Cercidiphyllum japonicum*.

根の状態によって：ランク0, 根が地中に張っている；ランク1, 根系の中心部が地上にでている；ランク2, 根系が完全に浮いている。点線は根の中心を示す。
Rank 0, Rooting into the ground; Rank 1, Center of root is exposed above the ground; Rank 2, Lower side of root is exposed above the ground. Dotted lines mean the centers of roots.

III. 結 果

1. 地形と萌芽発生様式の関係

調査をしたカツラの全個体でみると、カツラはほとんどの個体(株)で萌芽が発生し、萌芽本数は、株サイズが大きくなるとともに多くなり、有意な正の直線関係があった ($p < 0.001$, 図-2上)。しかし、V字谷と平坦な土石流堆積地という異なる地形に生育するカツラの萌芽発生様式には違いがみられた (図-2中, 下)。V字谷では、萌芽本数は株サイズが大きくなるにしたがって多くなり、有意な正の相関があった ($p < 0.05$)。それに対し土石流堆積地では、株の大きさに関わらず萌芽本数は少なく、株サイズの大きさと萌芽本数の関係に有意な相関は得られなかった。また、カツラの生育する立地の傾斜と萌芽本数の関係については、急傾斜地に生育している個体に萌芽本数が多く、有意な正の相関があった ($p < 0.05$, 図-3)。

主幹, 萌芽幹の直径階分布をV字谷, 土石流堆積地, そして全地点に分けて示す (図-4)。カツラは多くの萌芽幹を、特にV字谷で持っていた。Shimano (2000), 島野 (2000) による直径階分布のべき乗関数回帰の結果、全体では $y = 15.5 x^{-1.285}$ ($p < 0.001, r = -0.958$), V字谷では $y = 21.0 x^{-1.301}$ ($p < 0.001, r = -0.954$), 土石流堆積地では $y = 2.3 x^{-0.864}$ ($p < 0.001, r = -0.855$) といずれも高い当てはまりを示し、逆J字型の直径階分布を示し

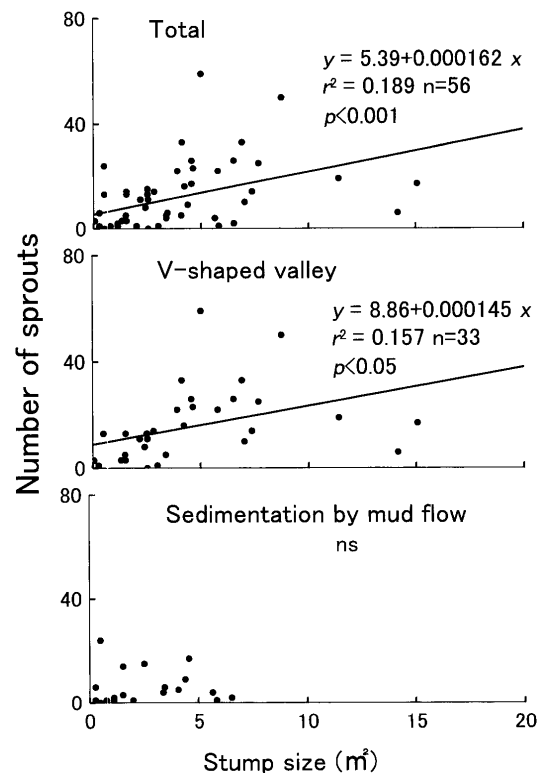


図-2. 全地点, V字谷, 土石流堆積地における株サイズと萌芽本数の関係
Relationship between the stump size and the number of sprouts in each individual.

た。主幹、萌芽幹を含んだこの直径階分布を対数による線形変換後 ($\ln y = \ln a + b \ln x$) の二つのパラメータである $\ln a$, b を切片の差の検定, 傾きの差の検定でそれぞれ検定する (Shimano, 2000) と, ともに二つの地形間で

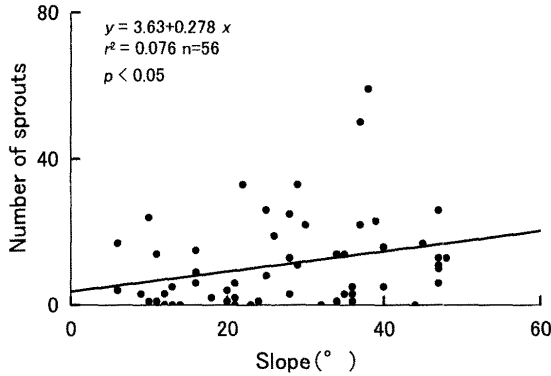


図-3. 各カツラ個体の生育する傾斜角度と萌芽本数との関係

Relationship between the slope where *C. japonicum* stood and the number of sprouts.

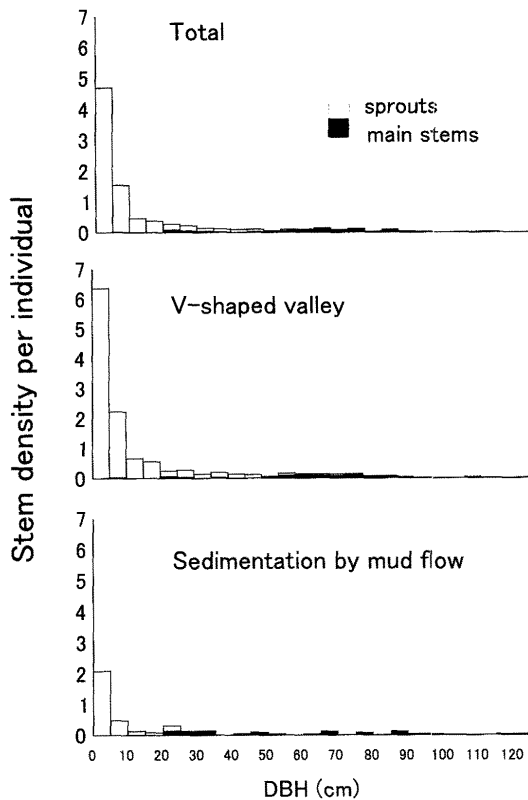


図-4. 全地点, V字谷, 土石流堆積地における一個体あたりの平均直径階分布

Mean DBH-class distribution of *C. japonicum* of total individuals, that in V-shaped valley, and on sedimentation by mud flow, from top to bottom.

黒は個体中最大の幹 (主幹), 白は萌芽幹。Solid and open columns show the largest stem in each individual (stool) and sprouts, respectively.

有意に異なった (ともに $p < 0.001$)。

2. 地形と根系の状態との関係

カツラにおける根系の状態と地形との関係については, 根の中心が地中に埋まっているランク0の根を持つ個体は傾斜が緩やかな場所に多く, 根が完全に浮いているランク2の根を持つ個体は急傾斜地に多かった (ANOVA, Fisher's PLSD $p < 0.05$, 表-1)。さらに, 地形と根系の状態に関して地形ごとのランク0から2に属する個体数を二項検定で検定すると, 土石流堆積地ではランク0の個体が有意に多く, V字谷では, それぞれ有意にランク0で少なく, ランク2の個体が多かった (いずれも $p < 0.01$, 表-2)。

3. 根系と萌芽発生様式の関係

カツラの根系の状態と萌芽本数については, ランク0とランク1の個体では, 株サイズと萌芽本数との関係に有意な相関は得られなかったが, ランク2の個体では, 萌芽本数と株サイズの間には有意な正の相関関係を示した ($p < 0.01$, 図-5)。また, ランク2の個体は株サイズが小さくても萌芽本数は多く, ランク0のそれに比べて有意に多かった (Kruskal-Wallis 検定, Scheffe 法 $p < 0.01$)。

4. 萌芽の発生様式

個体(株)ごとの幹の配置をみると大きな個体では, 中心部にすでに枯れた幹の痕がしばしばみられ, その周りを太い幹が取り囲むように配置されていた。さらにこれらを母幹として小径の萌芽が多数発生していた (図-6)。また幹のDBHは株の中心に近いものが大きく, 中心から離れるほど小さくなっていった (図-7)。

表-1. 根系の状態ごとの立地の平均傾斜 (±SD)

Relationship between root system ranks and slope (mean ±SD).

Ranks of root system	Rank 0	Rank 1	Rank 2
Slope (°)	22.6 ± 10.5 ^a	24.4 ± 14.1 ^{ab}	32.3 ± 10.6 ^b

異なるアルファベットの値の間には有意な違いがみられた ($p < 0.05$, ANOVA, Fisher's PLSD) 根系の説明は図-1に示す。

Different letters present significant difference among three ranks ($p < 0.05$, ANOVA, Fisher's PLSD). Explanation of root system ranks (0-2) is shown in Fig. 1.

表-2. 地形ごと, 根系ランクごとのカツラ個体数

The number of *C. japonicum* in relation to the root conditions and topography.

	Number of <i>C. japonicum</i>		
	Rank 0	Rank 1	Rank 2
V-shaped valley	5**	7	21**
Sedimentation by mud stream	14**	5	4

**各地形ごとにそれぞれのランクに属する個体数が $p < 0.01$ の確率で有意に平均から異なった (二項検定)。

** There were significant differences ($p < 0.01$) from the mean number of individuals in each topography.

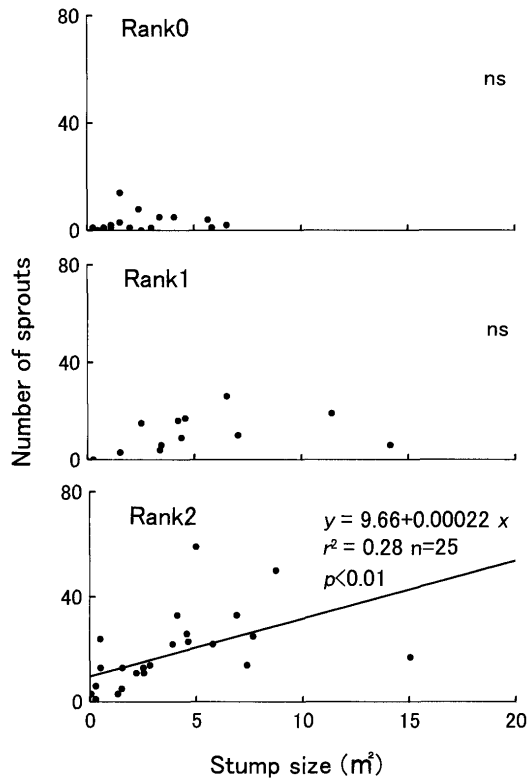


図-5. 根系タイプ別の株サイズと萌芽本数の関係
Relationship between stem size and the number of sprouts of individual for each root condition.

IV. 考 察

1. 萌芽の発生様式

Ohkubo (1992) は、イヌブナの萌芽の発生様式を調べるなかで、個体(株)の中心部分にすでに枯れた幹の痕があることが多く、その周りを太い幹が取り囲むように配置されていること、さらにこれらを母幹として小径の萌芽が多数発生していたことなどからイヌブナの萌芽株が萌芽発生の繰り返しのよって徐々に広がったものであろうと推察している。また、Ohkubo *et al.* (1996) は発生した萌芽の太さと齢との間には決定係数 (r^2) が0.86 という非常に強い直線的な相関関係があることで、先の萌芽が順次に発生し、個体を維持してきたであろうという指摘 (Ohkubo, 1992) を確かめている。

今回のカツラの調査では、萌芽の直径と齢の関係は明らかにできなかった。しかし、個体内での萌芽を含む幹の配置がイヌブナで報告されている状態 (Ohkubo *et al.*, 1988; Ohkubo, 1992; Ohkubo *et al.*, 1996) と同様 (図-6) で、個体(株)の中心ほど太い幹が多く外へ向かうにつれて細くなっていった (図-7)。こうしたことから、カツラもイヌブナと同様に、順次発生する萌芽で個体(株)サイズを広げつつ、個体を維持している可能性が考えられる。

2. 萌芽の発生様式の違いとその要因

母幹の基部から発生するカツラの萌芽は、地形の状態、

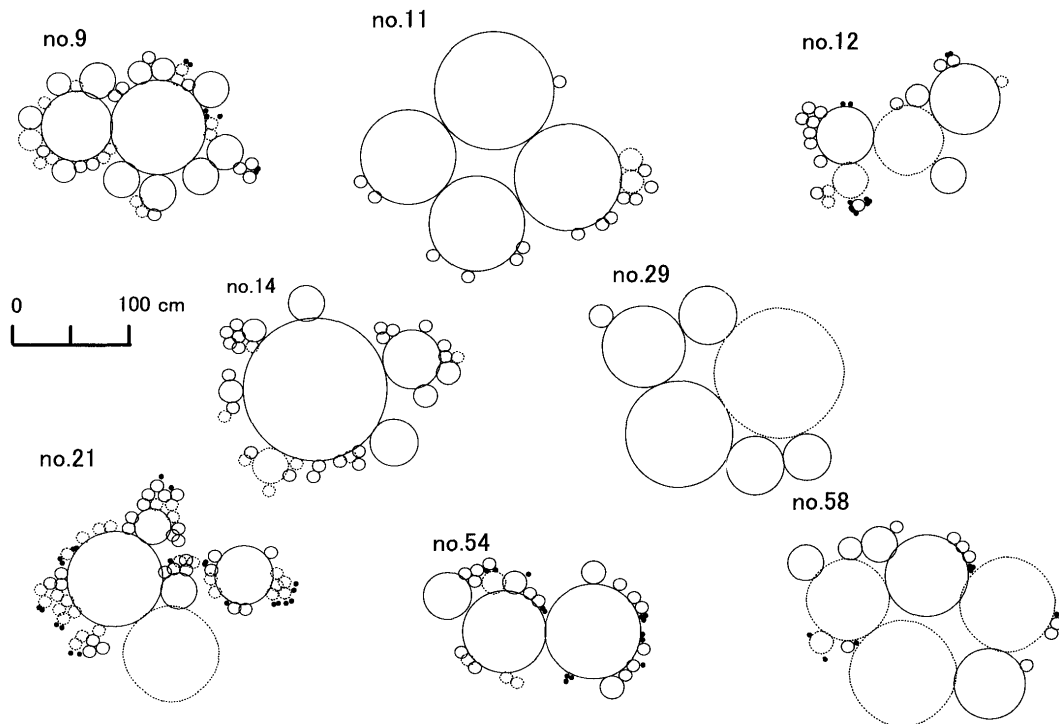


図-6. カツラの幹の配置
Distribution pattern of *C. japonicum* stems in each individual (stump).

56 個体のうち多くの幹を持つ、典型的な大個体を示す。それぞれの幹は円として示してあり、黒い円は高さ 1.3 m 未満の萌芽、点線の円は枯れた幹跡を示す。Eight typical large individuals are shown. Each stem is shown as circle. Closed and dotted circles show the sprouts lower than 1.3 m in height and dead stems, respectively.

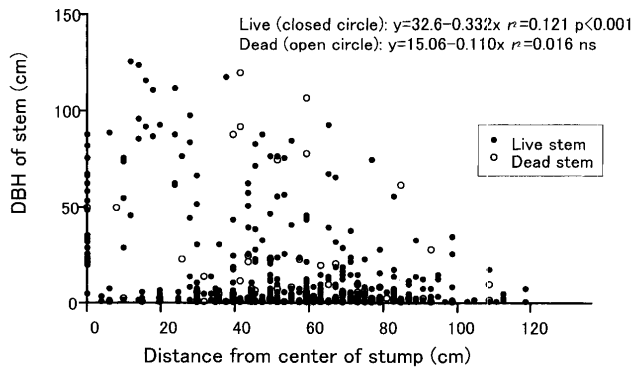


図-7. カツラの幹（萌芽を含む）の胸高直径と株の中心からの距離との関係

DBH distribution of *C. japonicum* stems including sprouts.

黒丸は生きている幹を、白丸は枯死した幹をあらわす。

Closed and open circles show live and dead stems, respectively.

さらには異なる根系の状態に関連があることが明らかになった（図-3, 5）。一般に萌芽は、損傷を受けて発生する場合と無損傷状態で発生する場合とがある（伊藤, 1996; 酒井, 1997）。無損傷での萌芽の発生要因は、サイズや光環境（園山, 1997）、樹齢（紙谷, 1986）、土壌条件（Verwijst, 1988）など樹種により様々である。以下に議論するようにカツラは、根返りや損傷などの痕はないものの、谷斜面では降雨などで高頻度に発生している小規模な地表の攪乱を受け、根が地上に露出することが多くの萌芽を発生させるきっかけになる可能性がうかがわれた。

まず、カツラの萌芽本数は個体のサイズと正の相関がみられた（図-2上）。フサザクラやホオノキ、モイワボダイジュなどの樹種では母幹の胸高直径が大きいほど萌芽本数が多いことが確認されており（Sakai *et al.*, 1995; 園山, 1997）、今回カツラで個体が大きいほど萌芽本数が多いという傾向は同様のものと考えられる。しかし、カツラでは個体のサイズに関わらずほとんど萌芽を発生していない個体もあり、サイズ以外に萌芽の発生要因があると考えられた。

そこで、立地と萌芽本数との対応を検討した結果、V字谷では株サイズが大きいほど萌芽本数は多かった。平坦な土石流堆積地の個体は、V字谷のものほど株サイズは大きくなかったが、同程度の株サイズで萌芽の本数を比較しても、萌芽本数が少なかった（図-2中, 下, 図-4）。このため、地形の違いが、カツラの萌芽の発生と関連があることが推察された。

母幹、萌芽幹を含んだ直径階分布のべき乗関数解析 ($y = ax^b$, Shimano, 2000) の結果でも、V字谷では、特に小径木の密度の高さを指標するパラメータ a が21.0と土石流堆積地の2.3よりも高い値を示した。また、サイズの増加に伴う減少率を表すパラメータ b はV字谷で-1.301、土石流堆積地では-0.855と、V字谷で高い減少率を示した。

パラメータ b で表されるこれらの数値は、萌芽幹のDBHが2倍に成長する際、それぞれ密度が0.41 ($=2^{-1.301}$) 倍、0.56 ($=2^{-0.846}$) 倍に減少することを意味している（Shimano, 2000; 島野, 2000）。パラメータ b と $\ln a$ は2地形間でそれぞれ有意に異なったので、これらの相対的な違いは明瞭なものといえよう。ここでカツラの萌芽の直径が、同様の萌芽発生様式を持つイヌブナと同じように齢とともに増加しているとすると、土石流堆積地では発生する萌芽は少ないものの、サイズ増加あたりの枯死率 (size mortality, Shimano, 2000) が低いことになる。一方でV字谷では多くの萌芽を発生させながらサイズ増加あたりの枯死率が高かった。そのため、上記の仮定のもとでは、相対的にカツラはV字谷では多産多死型、土石流堆積地では少産少死型の萌芽生産を行っていることになる。

さらに、根の露出している個体でのサイズに対する萌芽本数の増加の方が、V字谷での増加よりも明確な傾向がみられ、正の相関が高く、危険率も低かった（図-2, 5）。地形と根系の状態にも対応がみられ、根が地表面から浮いている個体はV字谷に多く、根が地中に張っている個体は土石流堆積地に多かった（表-2）。

Koop (1987) は、機械的な損傷による部分的な根返りなどで萌芽が発生することを述べている。V字谷は急峻で地表の土砂移動など小規模な地表攪乱の発生しやすい立地で、カツラの生育している立地の平均傾斜（±標準偏差）は $30.7 \pm 15.9^\circ$ にもなった。それに対し、土石流堆積地は堆積段丘や扇状地など、緩傾斜で台風などで地表水が流れたりしない限り安定した立地で、平均傾斜（±標準偏差）は $11.9 \pm 9.1^\circ$ であった。カツラの根は傾斜の急なV字谷（表-1）では降雨などに伴う表面土壌の浸食などにより地上に露出する傾向があり、また、落石などによる損傷を受けやすいことが考えられる。今回の調査では、明確な根系部の損傷はみられなかった。しかし、表面土壌の流失などで根系部が浮き上がることが、Koop (1987) が萌芽の発生契機として指摘する根返りなどと同様の影響をカツラに与え、多数の萌芽を発生させるきっかけになる可能性が考えられる。それに対し土石流堆積地では、一度大規模な攪乱により立地が安定（赤松・青木, 1994）した後定着したカツラは長期にわたり損傷や土壌浸食の影響を受けず、根を地中に張れると考えられる。このため、地形と根系の状態によりカツラの萌芽の発生頻度も異なってくると考えられる。こうした現象には、根系で作られ萌芽を促す作用のあるサイトカイニン（山本, 1988; 高橋, 1994）など植物ホルモンの介在が考えられる。

3. 萌芽によるカツラの個体維持

大きく分けると、萌芽には、攪乱を受けた主幹や林冠の修復のために行われる一斉的な萌芽と、無攪乱状態で個体の維持のために行われる順次発生する萌芽とがある（Tabata, 1966; Bellingham *et al.*, 1994; 伊藤, 1996）。しかし、イヌブナでも老齢による幹の交代と損傷による幹の交代の両方が起こっているとされており（Ohkubo,

1992), 今回のカツラのように, 降雨などに伴う小規模な土壌浸食が恒常的に起こる立地で, 順次萌芽を発生させているように見える樹種については, なおさらどちらかの萌芽発生様式に位置づけるのは困難と考えられる。対極的な二つの萌芽発生様式の間位置し, 基本的には順次に萌芽を発生させるが, そのためには弱いながらも何らかの刺激が必要なかもしれない。こうしたことを明らかにしていくためには, まず萌芽の直径と齡の関係を明らかにすることで萌芽が順次発生していることをさらに確かにする, また, カツラがどのような刺激にどのように反応するのかを実験的にも明らかにしていく必要がある。

一般に, 攪乱や損傷を受けずに発生する萌芽は, 実生の定着が困難な樹種に多く, 実生による更新を補う更新様式として, 個体群維持に貢献していると考えられている(Ohkubo, 1992; Bellingham *et al.*, 1994; Zimmerman *et al.*, 1994; 伊藤, 1996)。カツラの萌芽が仮に様式の似ているイヌブナのように順次に萌芽を発生させていると仮定すると, 同様のことが考えられる。イヌブナでは種子が乾燥や食害を受け, 実生はササの被圧を受けるため実生更新が困難であるが, 萌芽が林冠のギャップを修復する機能を持ち, 個体群を維持することが明らかにされている(Ohkubo, 1992; Ohkubo *et al.*, 1996, 1988; Peters and Ohkubo, 1990)。

カツラも, リターのある林床や砂礫地での実生の発生はみられず(久保ら, 2000), 耐陰性が低く乾燥に弱いため, 共存種のシオジやサワグルミに比べ実生更新は困難で, 溪畔林内においてもカツラの稚樹は少ない(久保ら, 2000)。しかし, カツラは萌芽により他の共存種よりはるかに長い寿命を持つことが推察されており, 困難な実生更新を補償する機能として萌芽による個体維持を行い, 他の共存種よりも長く個体を維持することにより, 個体群を維持していると考えられる(渡邊, 1970; 大住, 1995)。萌芽を含む一個体あたりの直径階分布も逆J字型を示し, さらにべき乗関数とのあてはまりが高かった。このことは, 萌芽の様々なサイズがイヌブナのように齡によって増加した結果(Ohkubo *et al.*, 1996)だと仮定すると, カツラは順次発生する萌芽による定常的な個体維持が可能であることを示す(Shimano, 2000; 島野, 2000)。逆に一斉発生した萌芽がその後サイズを異にしたのだと仮定すると, こうした萌芽間で光をめぐる空間競争があり(Shimano, 2000), 萌芽が母幹からは栄養的に独立していることになる。しかし, 母幹よりも太く樹冠が大きかったと推定される幹の枯死が個体内にいくつかあるためにこの可能性は考えにくい(図-6, 7)。なぜなら幹間の空間競争であれば太い幹が残ることが予想されるからだ。

溪畔域の谷に面した斜面などにおいてカツラは, 大規模ではなくとも降雨などで生じる小規模な地表面の土砂流失などによって実生は定着しにくい(久保ら, 2000), そうした小規模の攪乱によって根系が地上に露出し多くの萌芽を発生させる。このように, 本調査地でのカツラは, 実

生更新を代償する機能として萌芽更新を行い, 溪畔林の優占種として個体群を維持している可能性があると考えられた。

本論を作成するにあたり, 宇都宮大学助教授の大久保達弘博士, 東北大学理学部の酒井暁子博士には資料の提供の他, 有益なアドバイスをいただいた。編集委員並びに匿名の査読者のお二人には重要な指摘, 貴重な示唆をいただき, 原稿の改訂を促していただいた。これらの方々に記してお礼申し上げたい。

引用文献

- 赤松直子・青木賢人(1994) 秋川源流域ブナ沢におけるシオジ-サワグルミ林の分布・構造の規定要因-地表攪乱と森林構造の関係について-。(三頭山における集中豪雨被害の緊急調査と森林の成立条件の再検討。小泉武榮編, 109 pp, 東京学芸大学, 東京)。31-77。
- Bellingham, P. J., Tanner, E. V. J., and Healey, J. R. (1994) Sprouting of trees in Jamaican montane forests, after a hurricane. *J. Ecol.* 82: 747-758.
- 長谷川榮(1984) 北海道における天然生海岸林の保全に関する基礎的研究-石狩海岸におけるカシワ林の構造と更新-。北大演報 41(2): 313-428.
- 石井 醇(1962) 関東山地奥秩父中津川地域の上部古生層。秩父自然科学博物館研究報告 11: 1-21.
- 伊藤 哲(1996) 樹木の萌芽の生理的機能の解明による適正な森林動態制御に関する研究。宮大演報 13: 1-76.
- 紙谷智彦(1986) 豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究(II)主要構成樹種の刈り株の樹齡と萌芽能力との関係。日林誌 68: 127-134.
- Koop, H. (1987) Vegetative reproduction of trees in some European natural forests. *Vegetatio* 72: 103-110.
- 久保満佐子・島野光司・崎尾 均・大野啓一(2000) 溪畔域におけるカツラ実生の発生サイトと定着条件。日林誌 82: 349-354.
- 前田禎三・吉岡二郎(1952) 秩父山岳森林植生の研究(第2報)。東大演報 40: 129-149.
- Ohkubo, T. (1992) Structure and dynamics of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) stools and sprouts in the regeneration of the natural forests. *Vegetatio* 101: 65-80.
- Ohkubo, T., Kaji, M., and Hamaya, T. (1988) Structure of primary Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) forest in the Chichibu Mountains, central Japan, with special reference to regeneration processes. *Ecol. Res.* 3: 101-116.
- Ohkubo, T., Tanimoto, T., and Peters, R. (1996) Response of Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) sprouts to canopy gaps. *Vegetatio* 124: 1-8.
- Ohkubo, T., Tanimoto, T., Peters, R., Sawada, H., and Kaji, M. (1998) Growth dynamics during canopy recruitment of sprout-origin stems in Japanese beech (*Fagus japonica* Maxim.) stools in old growth forests of central Japan. *J. Sustain. For.* 6: 143-154.
- 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。千葉大園学報 44: 141-146.
- 大住克博(1995) 個体群および個体の構造から読みとれるカツラの生態。106回日林講演要旨集: 540.
- 大住克博(1997) カツラ萌芽群の動態と親幹への依存。108回日林講演要旨集: 146.
- Peters, R. and Ohkubo, T. (1990) Architecture and development in *Fagus japonica*-*Fagus crenata* forest near Mount Takahara, Japan. *J. Veg. Sci.* 1: 499-506.
- 酒井暁子(1997) 高木性樹木における萌芽の生態学的意味-生活史戦略としての萌芽特性-。種生物学研究 21: 1-12.
- Sakai, A., Ohsawa, T., and Ohsawa, M. (1995) Adaptive significance of sprouting of *Euptelea polyandra*, a deciduous tree

- growing on steep slopes with shallow soil. J. Plant Res. 108: 377-386.
- Sakio, H. (1996) Dynamics of riparian forest in mountain region with respect to stream disturbance and life-history strategy of trees. D. Sc. Thesis, Tokyo Metropolitan University, Tokyo.
- Sakio, H. (1997) Effects of natural disturbance on the regeneration of riparian forests in a Chichibu Mountains, central Japan. Plant Ecol. 132: 181-195.
- Shimano, K. (2000) A power function for forest structure and regeneration pattern of pioneer and climax species in patch mosaic forests. Plant Ecol. 146: 207-218.
- 島野光司 (2000) サイズ分布のべき乗関数モデルと森林樹木の更新動態の特性把握. 横浜国大環境研紀要 26: 117-122.
- 園山 希・渡辺展之・渡辺 修・丹羽真一・久保田康裕 (1997) 針広混交林における林木種の萌芽特性と個体群動態. 日生態会誌 47: 21-29.
- Tabata, H. (1966) A contribution to the biology of Japanese birches. Mem. Coll. Sci., Univ. of Kyoto, Series B 32(3): 239-271.
- 高橋 清 (1994) 作物生産と植物生長調節物質. (植物生産生理学. 石井龍一編, 184 pp, 朝倉書店, 東京). 145-164.
- 谷本丈夫 (1993) 萌芽によるブナの個体維持機構と立地環境. 森林立地 35(1): 42-49.
- Verwijst, T. (1988) Environmental correlates of multiple-stem formation in *Betula pubescens* ssp. *tortuosa*. Vegetatio 76: 29-36.
- 渡邊定元 (1970) 北海道天然生林のサクセッションのパターンについて I. 北方林業 261: 349-356.
- 山本良一 (1988) 成長. (植物生理学入門. 増田芳雄編, 178 pp, オーム社, 東京). 125-172.
- Zimmerman, J. K., Everham III, E. M., Waide, R. B., Lodge, D. J., Taylor, C. M., and Brokaw, N. V. L. (1994) Responses of tree species to hurricane winds in subtropical wet forest in Puerto Rico: Implications for tropical tree life histories. J. Ecol. 82: 911-922.

(2000年9月14日受付, 2001年7月2日受理)