

溪畔林稚樹群落における樹木の成長特性と個体 vs 個体の“勝敗”

秋田県立大学 生物資源科学部 森林科学研究室
○高橋智士 松下通也 星崎和彦

1. はじめに

森林には多様な樹種が存在している。しかしこれまでのところ、森林の多様性がどのように成立し維持されているのかは、明確な答えが得られていない。これまで主に、森林の多様性はニッチ分割説で議論されてきた (Hutchinson,1957; Grubb,1977)。これはすなわち、ある種が生存し得る好適な環境(ニッチ)は種ごとに異なっていて、その場の環境条件次第でそこを占める樹種が決定されるという考え方である。つまり、環境条件の多様な森林の樹木の共存を可能にするという考えである。

近年、ニッチ分割説とはまったく異なる中立説による議論がされ始め (Hubbell,2001)、注目され始めている。中立説では環境に対する樹種の反応に差が無いと仮定し、そのうえで、樹木種内の個体差や出現の偶然性をより重要視する。すなわち、森林内の空き地 (ギャップなど) にその周囲に存在している樹種が確率的に出現し、そこでの個体間の競争の結果によってその場を占める種も確率的に決定される。そして、この過程の連続により多様性が成り立つとする。こうした確率的過程や個体差はニッチ説ではほとんど考慮されていない。

そこで本研究では、中立説を踏まえたうえで、局所における樹木の競争関係がニッチ分割説に沿っているか検討した。まず、ニッチ分割説的な立場から、異なる明るさに対する個体の成長速度を推定し、樹種ごとに成長曲線を作成した。次に、稚樹同士の局所的な競争に着目した。局所の競争関係にある個体を「対戦個体」とし、その対戦の結果がどの程度成長曲線から予測される種間競争の優劣と一致するのか検討した。

2. 方法

調査地域は奥羽山脈焼石岳の南を流れる胆沢川の支流である大荒沢とカヌマ沢、これら 2 つの沢を繋ぐ林道を含む溪畔景観(16.38 ha;北緯 39° 06′、東経 140° 51′)である (図 1)。これらの調査地は、岩手県奥州市胆沢区の東北森林管理局岩手南部森林管理 116 林班および 117 林班に含まれる。稚樹の定着が旺盛な氾濫原と林道法面で、過去に樹高の測定された個体の継続調査と座標の記録を行った。調査地は明るさが異なっており、カヌマ沢氾濫原では開空度 1.0~12.2 %、林道法面では 1.5~19.1 %、大荒沢氾濫原では 9.5~45.5 %である。

調査区として、カヌマ沢では氾濫原全域 (1438 m²)、大荒沢氾濫原 (6066 m²) と林道法面ではベルト状調査枠 (大荒沢 100×3 m、150×3 m、林道法面 10×3 m×10 カ所) を選んだ。調査年は、カヌマ沢が 2007 年と 2011 年、大荒沢と林道が 2009 年と 2011 年である。個体レベルで樹高成長量が算出可能な稚樹の本数が多い 10 種 (1 属を含む) を解析の対象とした (表 1)。明るさは、調査枠を 2 m ごとに分割した中心で全天写真を撮影し、画像解析からその場の開空度を求めて推定した (n=657)。

次に、樹高の経年変化から幹ごとに樹高の成長速度を以下の式により算出した。調査間隔が調査地間で異なるため、稚樹の成長速度は毎年の樹高成長を加味した複利的成長を仮定した。

$$\text{成長速度}(\text{year}^{-1}) = \left(\frac{\text{n年目の樹高}}{\text{初年の樹高}} \right)^{\frac{1}{n-1}} - 1$$

稚樹の成長速度とその場の明るさから非線形回帰によって回帰曲線を作成し比較した。次に、任意の稚樹から半径 1m 以内の個体を「対戦個体」として、対戦例数を抽出し、個体間の成長優劣を比較した(成長が大きいものを“勝ち”、成長が小さいものを“負け”とした)。

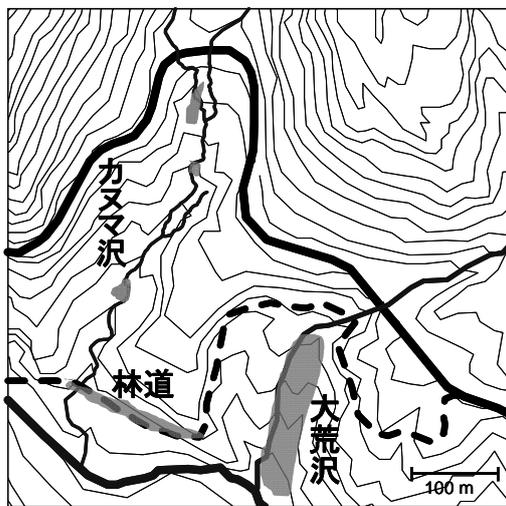


図1 調査地
網掛け部が調査を行った氾濫原と林道法面

表1 対象樹種 (解析幹数)

樹種	全体	カヌマ沢	林道法面	大荒沢
サワグルミ	158	132	4	22
ブナ	118	7	111	0
オヒョウ	118	114	4	0
イタヤカエデ	92	42	46	4
ヤナギ属	45	0	11	34
ヤマハンノキ	44	0	2	42
カツラ	41	13	19	9
ヤマモミジ	37	13	24	0
トチノキ	35	28	7	0
ミズナラ	13	12	0	1

3. 結果

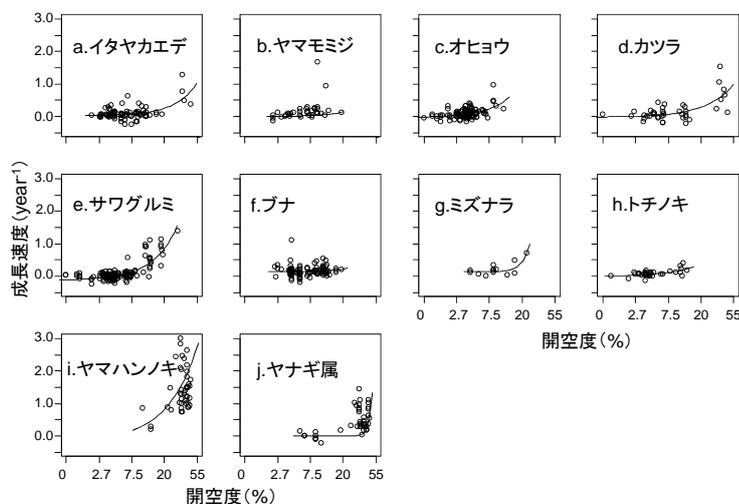


図2 光—成長速度の回帰曲線
開空度は対数軸で表示してある。

イタヤカエデ、オヒョウ、カツラ、サワグルミは明るさに伴ってゆるやかに成長速度が増加した(図2)。また、この4種は、暗い場所から明るい場所まで広く出現した。ヤマモミジ、ブナ、トチノキは、暗い場所と明るい場所での成長の差が小さかった。これらに対し、ヤマハンノキ、ヤナギ属、ミズナラは一定以上の明るさになると成長速度が大きくなる成長を示した。このうち、ヤマハンノキとヤナギ属(図2)は明るい環境に偏って出現していた。

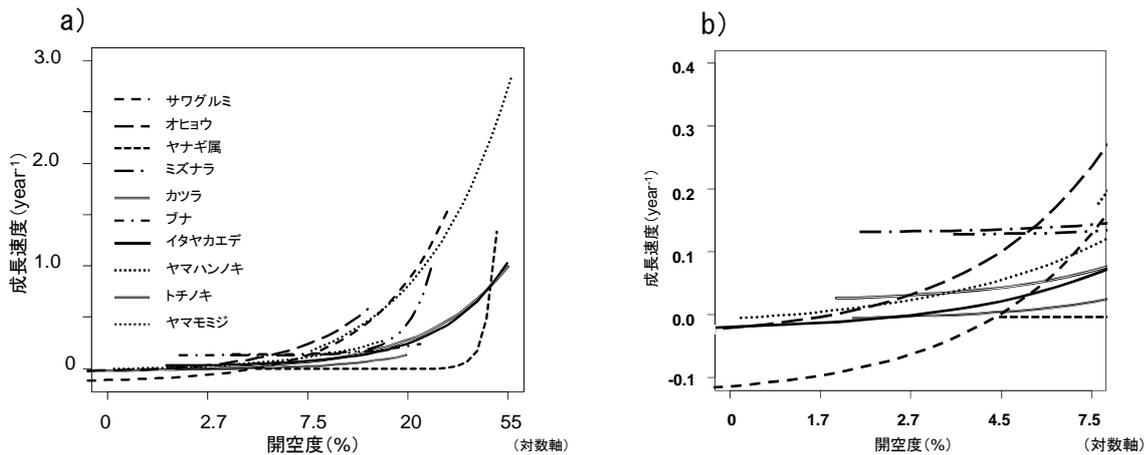


図3 成長曲線の比較

図bでは、左の図aの開空度0~7.5%の範囲を拡大表示した。

成長曲線の比較を行った結果、暗い環境において、ブナとミズナラは他の種よりも成長速度が大きかった(図3b)。すべての明るさにおいて成長速度が他種を上回る樹種は存在せず、開空度によって、成長の最も良い樹種が異なっていた(図3)。

局所的な個体の対戦においては、組み合わせごとの対戦数(表2)から、全10種による総当たり式の対戦は実現していなかった。イタヤカエデ、オヒョウ、サワグルミ、カツラは、7~9種と対戦していたが、ヤマハンノキは他種の対戦相手になる場合を含めても3種としか対戦していなかった。中心個体の周囲に1個体も他の個体が出現しない孤立個体も多く確認された。また、対戦が少ない組み合わせや対戦が実現していない組み合わせも多かった。孤立数は対戦数に対して多い種と少ない種があり、ヤマハンノキ、ブナ、ヤナギなどで孤立が多く、オヒョウ、イタヤカエデ、サワグルミで少なかった(表2)。同種対戦は、ヤマハンノキ、ブナ、オヒョウ、サワグルミで多く、ヤマモミジ、トチノキ、ミズナラで少なかった。このうち、ヤマハンノキ、ブナ、ヤナギ属の3種は孤立か同種対戦がその種の対戦の7割以上を占めていた。

表2 対戦組み合わせごとの対戦数

中心個体	ハンノキ	ブナ	ヤマモミジ	オヒョウ	イタヤ	トチノキ	サワグルミ	ミズナラ	ヤナギ属	カツラ	孤立数	孤立率	同種対戦割合
ヤマハンノキ	20								6		26	0.50	0.38
ブナ	82	6	7	11	3		5		4		69	0.37	0.44
ヤマモミジ	7	8	28	10	3	28	4			1	16	0.15	0.08
オヒョウ	7	25	194	64	11	135	2			10	24	0.05	0.41
イタヤカエデ	7	11	68	41	6	51	2			7	35	0.15	0.18
トチノキ	5	4	6	4	2	14	1			2	16	0.30	0.04
サワグルミ		28	133	52	13	476				31	25	0.03	0.63
ミズナラ		11	5	3	4	1			2		5	0.16	0.00
ヤナギ属	1	7		1				1	4		28	0.67	0.10
カツラ	4	1	2	10	7	4	31	1	1	3	14	0.18	0.04

対戦個体は調査枠の外縁部1mの範囲を除き、解析を行ったため、対角線の上下で対戦数が異なる場合がある。

勝率は、高い種(ヤマハンノキ、ブナ)から低い種(ヤナギ属、カツラ)まで存在した(表3)。ヤマハンノキとブナに着目すると、ヤマハンノキはヤナギのみとの対戦で対戦数は6回と非常に少なく、勝率は1.00(6勝0敗)であった。ブナは6種と対戦し、8割以上の勝率

(30勝6敗)であった(表3)。逆に、勝率の低いカツラ、ヤナギ属に着目すると、カツラは全種と対戦し、勝率は0.34(23勝42敗)であった。ヤナギ属は4種とのみ対戦して勝率は0.35(4勝7敗)であった。ただし、最も勝率の低いカツラであっても、サワグルミに対し19勝16敗と勝ち越す場合もあった。

成長曲線による対戦予測の的中率は、対戦数が20回以上の組み合わせ(n=12)について見たところ、最大0.67(イタヤカエデ対サワグルミ)、最小0.37(イタヤカエデ対オヒョウ)であった(表4)。

表3 勝敗結果

中心個体	対戦個体 (勝ち/負け)										勝率
	ハンノキ	ブナ	ヤマモミジ	オヒョウ	イタヤ	トチノキ	サワグルミ	ミズナラ	ヤナギ属	カツラ	
ヤマハンノキ									6/0		1.00
ブナ			3/3	7/0	11/0	3/0		4/1	2/2		0.83
ヤマモミジ		5/2		13/14	11/1	2/1	18/11	3/1		1/0	0.64
オヒョウ		0/7	13/11		39/25	9/2	92/63	2/0		6/4	0.59
イタヤカエデ		0/7	2/10	25/43		1/5	35/18	1/1		7/0	0.46
トチノキ		1/4	1/3	2/4	3/1		7/7	0/1		2/0	0.44
サワグルミ	0/1		11/18	47/72	19/36	6/7				16/19	0.39
ミズナラ		6/5	1/4	0/3	2/2	1/0			0/2		0.39
ヤナギ属	0/1	3/4			0/2			1/0			0.36
カツラ	0/4	0/1	0/2	4/6	0/7	0/4	19/16	0/1	0/1		0.35

表4 成長曲線による対戦の予測的中率 (全体の予測的中率 0.61)

中心個体	ハンノキ	ブナ	ヤマモミジ	オヒョウ	イタヤ	トチノキ	サワグルミ	ミズナラ	ヤナギ属	カツラ	的中率	異種対戦数
ヤマハンノキ									1.00		1.00	6
ブナ			0.50	1.00	1.00	1.00		1.00	0.50		0.86	36
ヤマモミジ		0.29		0.61	0.1	0.33	0.61	0.25		1.00	0.49	81
オヒョウ		1.00	0.52		0.39	0.18	0.66			0.60	0.56	254
イタヤカエデ		1.00	0.09	0.37		0.17	0.67	0.50		1.00	0.50	152
トチノキ		0.80	0.25	0.33	0.25		0.50	1.00		1.00	0.50	36
サワグルミ			0.61	0.66	0.65	0.54				0.58	0.64	257
ミズナラ		1.00	0.20		0.50	1.00					0.58	26
ヤナギ属		1.00	0.57			1.00					0.60	10
カツラ	1.00	1.00	0.50	0.60	1.00	1.00	0.58	1.00			0.68	61

対戦数が多い組み合わせ(対戦数>20以上)を斜体で表示している。

4. 考察

光と成長速度の関係から作成した成長曲線は明るさに対する反応が大きいものから、小さいものまで様々なパターンがあった(図2)。このことから光に対する反応に樹種ごとに差があることが分かった。さらに、開空度によって、成長の最も良い樹種が異なっていた(図3)。これらは一見、ニッチ分割が起こっていることを示唆するように見える。しかしながら、ニッチ分割説は決定論的な考えであり、予測が8割~9割が的中していればニッチ分割説が成り立つと考えられる。実際、成長曲線による局所の全対戦の勝敗の予測的中率は0.61しかなかった(表4)。つまり、局所における稚樹の対戦の勝敗結果を光と成長速度の関係からは十分に予測できず、全体としてはニッチ分割説が成り立っていないことが示唆された。

成長曲線による予測の的中率が高い種は、ニッチ分割的に対戦の結果が決定していると考えられる。ブナとヤマハンノキは非常に予想的中率が高かった(表4)ことから比較的ニッチが明瞭であると思われる。ブナは、6種と対戦し、30勝6敗であった。ブナが負けた対戦種は、ヤマモミジ、ミズナラ、ヤナギ属であった。ヤマモミジは勝率(0.64)がブナについて高く勝ちやすい種であった。また、ミズナラはブナに比肩する成長を持ち、明るい環境で

はブナを上回る成長速度を示した。ブナはヤマモミジと6対戦(3勝3敗)、ミズナラと5対戦(4勝1敗)と対戦数が少なかった。したがって、ブナがヤマモミジやミズナラとの対戦が少なかったこととミズナラの成長が良い環境で対戦していなかったことも、ブナの高い勝率に繋がったと考えられる。また、ヤナギ属との対戦のように予測にあわない対戦結果が少なかったことも勝率が高かった要因と考えられる。ヤマハンノキは種間対戦が6回のみでヤナギ属のみと非常に限られた対戦をしていた(表3)。また、総対戦数52回であったが、同種対戦が20回、孤立数が26回と非常に多かった(表1、表2、表3)。ヤマハンノキは種子の散布性に優れており、過去の研究から大荒沢ではヤマハンノキには種子散布制限があまりかかっていないことが分かっている(田中、2010)。このことによってヤマハンノキが好適な環境を独り占めできる可能性が考えられる。以上から、ニッチの分割によって対戦の結果が決定されるように見える場合であっても、対戦に強い種との対戦が少ない、対戦する樹種が極端に限られるといった偶然性の影響があることが示唆された。

ニッチ分割説では、ある環境条件の空き地が出現した場合、その場所にはその場に適した樹種が存在することを暗に仮定している。本研究の結果では対戦が無いまたは対戦が少ない組み合わせや孤立している個体が多く見られた(表2)。この結果は、稚樹段階以前の実生や種子の段階で競争が既に終わっているか、その場に出現した種によって限られた種間の競争か競争をせずにその場を占める種が決定されていることが多いことを示唆している。

以上より、種の平均的な光に対する成長からは局所における対戦の結果は十分に予測できず、局所の対戦の結果は、個体の成長速度と組み合わせによって左右されていると考えられる。Clark(2010)も、種間での競争よりも、個体レベルでの競争で成長量の差が検出されることから個体レベルでの競争が森林での他種共存に重要であるとした。このように、森林の樹木の多様性は、環境条件の多様性によるニッチの分割よりも、種内の個体差や偶然性により強く左右されていると考えられる。

引用文献

Clark JS (2010) Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees. *Science* 327:1129-1132

Grubb PJ (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of regeneration niche. *Biological Review* 52:107-145

Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415-427

Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton New Jersey

田中裕志(2010) 溪畔景観における主要樹木の分布に生活史特性と種子散布制限はどのように影響するのか?, 秋田県立大学卒業論文