

霧島モミ・ツガ林における種子生産量と稚樹密度の年変動*

水永博己^{*2}・石井 弘^{*2}・辻野 聡^{*3}・原口曜江^{*3}・川畑佳子^{*4}

平成10年8月3日 受理

抄 録

霧島モミ・ツガ林において、アカマツ、モミ、ツガの種子生産量と稚樹密度の年変動を調べた。1990年から1996年まで落下種子数を16個のシードトラップにより測定した。また稚樹密度を1989, 1990, 1994年に5つのプロットで、1996年に2つのプロットで測定した。モミの稚樹の生存率は高く、落下種子数は少量で安定的であったため、稚樹密度の年変動は他の樹種に比べて小さかった。ツガの落下種子数は花芽分化期の気温と密接に関係しており、年変動はモミよりも大きかった。また、その変動は全てのトラップで同調した。ツガの稚樹は1996年に林内に一斉に大発生したが、こうした発生は不連続的に生じている可能性が指摘できた。アカマツの稚樹の生存率はモミ及びツガに比較して低かった。

キーワード モミ, ツガ, 種子生産, 稚樹密度

はじめに

モミあるいはツガが優占する林は、日本の暖温帯上部から冷温帯下部にかけて分布し、主に西日本の太平洋側に認められる(吉良ら, 1976)。モミ・ツガ林の更新過程については、鈴木(1982)、中尾(1985)、増沢・近田(1986)、Agetsuma(1992)の研究があり、林分構造、齡構造、更新木の分布構造などについてあきらかにされている。またモミ、ツガの生理生態的特性についても調べられている(中尾, 1985, Mukhtar et al., 1990, 徐ら, 1992)。しかし、更新初期段階において重要な因子である種子生産量や稚樹の発生产消長については、汰木・荒上(1973)の研究があるほかは報告例が少ない。

霧島屋久国立公園内にはアカマツ、モミ、ツガが林冠層を構成する天然林が残されている。このうちの一部で択伐が行われていたが、その択伐形態は抜き切りの要素の強いもので問題が多いとされ(吉田1990)、適切な森林管理方法の確立が求められている。天然更新施業を行う場合、母樹の結実や稚樹の分布密度に関する情報は重要であり、本天然林の取り扱いを考えるうえで、林冠構成樹種であるアカマツ、モミ、ツガについて、こうした更新初期段階の特

性を知る必要がある。本稿では、霧島モミ・ツガ林において、アカマツ、モミ、ツガの針葉樹三種について種子生産量と稚樹密度の年変動について報告する。

材料と方法

(1) 調査地

調査地は鹿児島県北部の牧園町にあり、霧島山系の大浪池南西斜面(標高975~1000m)に位置している。この調査林分は林冠層をモミ、ツガ、アカマツが優占しアカガシ、ウラジロガシ、ホオノキ、ヒメシャラが混在する林齡約200年生の針葉樹天然林である。下層はハイノキ、シキミ、サカキなどによって優占されている。汰木・荒上(1973)はモミ、ツガ稚樹の成長阻害要因としてスズタケによる被圧をあげているが、本林分の林床ではスズタケの分布密度は小さい。しかしながらハイノキの分布密度が高くハイノキによる稚樹の成長阻害がみられる。本調査地の林分構造及び過去の施業歴については吉田(1990)の報告に詳しい。

(2) 種子生産量の測定

1989年に調査地内に一辺50cm四方で、高さ130cmの方形

*MIZUNAGA, H., ISHII, H., TSUJINO, S., HARAGUCHI, A. AND KAWABATA, Y.:

The annual variation of seed production and seedling density at *Abies-Tsuga* forest in Kirishima.

*2 鹿児島大学農学部生物環境学科

Department of Environmental Sciences and Technology, Faculty of Agriculture, Kagoshima University, Kagoshima 890-0065

*3 広島県庁 Hiroshima Prefectural Office, Hiroshima, 730-8511

*4 鹿児島県庁 Kagoshima Prefectural Office, Kagoshima, 890-8577

シードトラップを17カ所設定した(図-1)。このうち、トラップNo 6のシードトラップは1990年に壊れ、その後再設置は行わなかったため、本稿では解析の対象としなかった。1989年晩秋と1991年から1996年まで毎春にトラップ内の種子を回収し、アカマツ、モミ、ツガの種子数を数えた。なお、シイナと充実種との区分など種子の健全性に関する測定は行わなかった。

シードトラップ内の種子は小型の野生動物により被食される場合があり、モミ、ツガの種子についても小型動物によって被食される可能性が指摘されている(吉野1986)。本調査では小型動物に対する被食の防止策は講じられておらず、しかも回収頻度が年1回のみであることから、実際の種子生産量はシードトラップによる回収量より大きい可能性が高い。しかし、これらの種子の被食はブナ科堅果などの広葉樹に比較して小さいと考えられること、春における回収量は発芽時点での種子の残存数に相当し、更新上での実用的意味があることなどから、本調査では落下後から春の回収時までのトラップ内における種子の減少を無視した。なお、種子落下年を回収時ではなく、結実時の年で表すことにする。

図-1に示すように、シードトラップの位置によって5つのグループ(A地域:トラップNo 3~7; B地域:トラップNo 13~17; C地域:トラップNo 8~10; D地域:トラップNo 11, 12; E地域:トラップNo 1, 2)に区分した。地域ごとの母樹の分布状況の違いを知るために、各地域内で1~3個のトラップを中心に半径15mあるいは20mの円形プロットを設置して、プロット内の胸高直径10cm以上のモミ、ツガ、アカマツについて胸高直径を測定した。

(3) 稚樹密度の測定

林内の4カ所に実生稚樹測定用のプロットI(5m×10m)、II(10m×10m)、III(5m×10m)、VI(7m×10m)を1989年に設定した(図-1)。それぞれのプロットは前述のトラップによる位置区分で、I-E地域、II-D地域、III-B地域、VI-A地域に属する。それぞれのプロットを1m×1mのコドラートに区分し、コドラート内に分布するアカマツ、ツガ、モミの稚樹の位置、樹種名、苗高を1989年、1990年、1994年の秋に記録した。また1990年と1994年には前回測定時に確認された稚樹の生死を記録した。またプロットI、IIにおいて、1994年に新しく加入した稚樹の発芽年を輪生枝痕により推定した。

またプロットIおよびVIにおいて、1996年に以下のような簡易調査を行った。プロットIでは、1994年時点に確認された稚樹についてプロット内の全コドラートを対象として生死を確認し、1996年に新しく加入した稚樹についてプ

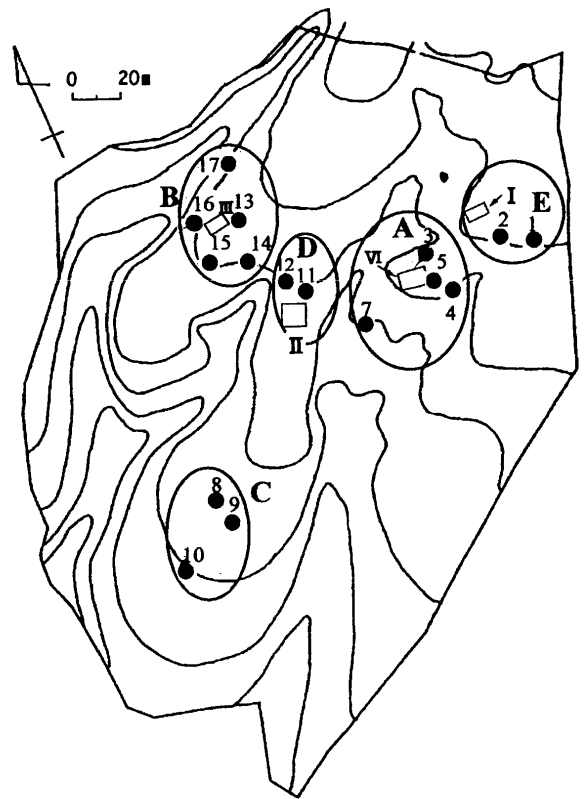


図-1 シードトラップと稚樹測定プロットの位置

黒丸とアラビア数字はシードトラップの位置とトラップ番号、四角とローマ数字は稚樹測定用のプロットとプロット番号を示す。楕円とアルファベットはシードトラップの位置による地域区分を示す。なお、1990年に破損したシードトラップ6については図示しない。

ロットの周囲の26コドラートのみを対象に位置と樹種名、苗高を記録した。プロットVIでは、プロットの周囲の30コドラートのみを対象に新しく加入した稚樹について同様の測定を行った。

(4) 気象条件

種子生産量や稚樹の発生長は気象条件と密接に関連していると考えられる。そこで、以下の方法で気象データを得た。気温は宮崎地方気象台加久藤観測所(標高228m)の観測値をもとに気温の低減率を用いて標高1000mの値に換算した。降水量は同気象台えびの観測所の観測値を用いた。図-2に1988年から1995年までの月平均気温と月降水量の変化を示す。降水量は1993年が最も多く、一方1994年が最も少ない。夏の平均気温は1994年と1990年が高く、1993年が低かった。すなわち測定期間中に、1993年の低温多雨と1994年の高温小雨の対照的な気象条件が出現した。

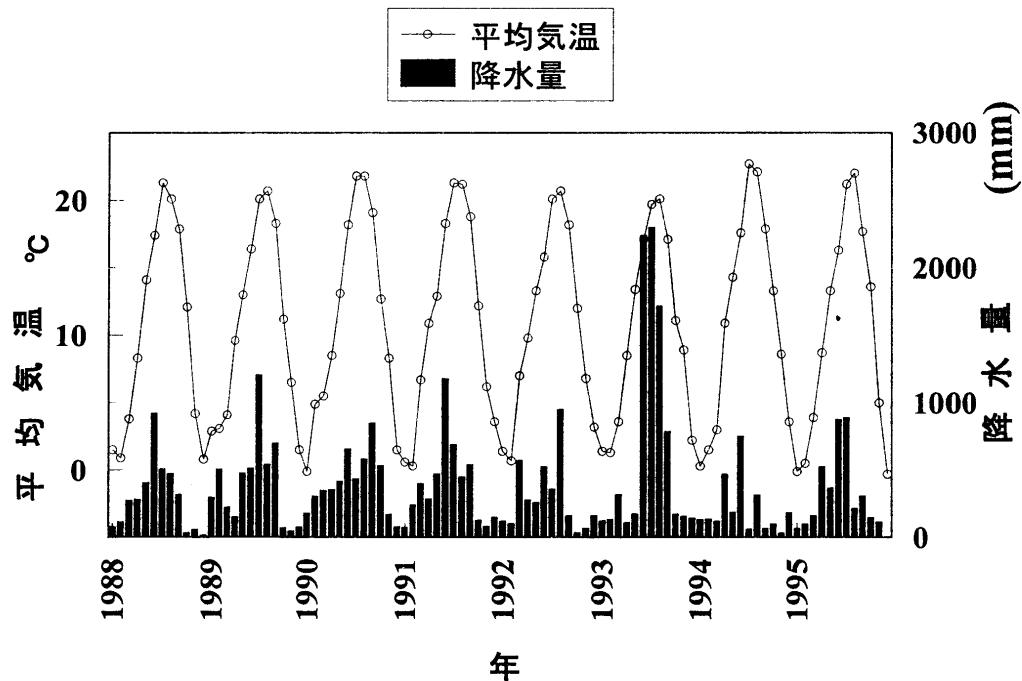


図-2 測定期間中の気象条件

結果と考察

(1) 種子生産量

地域ごとの各樹種の胸高断面積密度を図-3に示す。アカマツの胸高断面積密度はA地域を除くと $2 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ 以下（胸高断面積比10%以下）と小さく、特にC, E地域にはアカマツは出現しなかった。モミはC, D, E地域で大きく、A地域で出現しなかった。ツガはどの場所でも大きい胸高断面積密度を示したが、A地域で最も大きく、C, D地域は比較的小さかった。このように場所ごとに樹種別の胸高断面積密度は大きく異なった。

各樹種の1990年から1995年までの6年間の平均落下種子数はトラップの位置によって大きな違いが見られ（図-

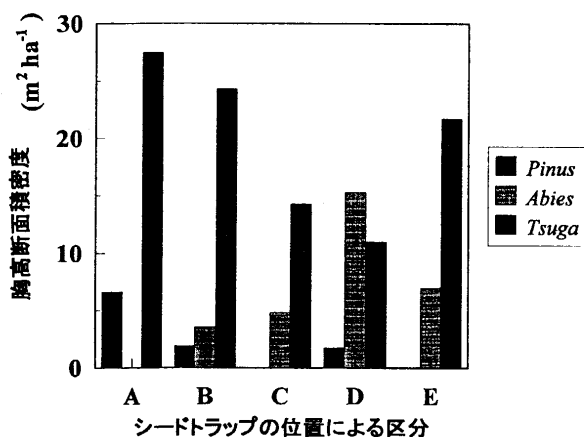


図-3 シードトラップの位置による地域区分ごとの樹種別胸高断面積密度

4), それぞれの場所の胸高断面積密度の違いに一致した。すなわち、アカマツはA地域のトラップで多くの落下種子が得られたが、C, D, E地域のトラップの落下種子は著しく少なかった。一方、モミはC, D, E地域のトラップで落下種子が得られたが、A, B地域のトラップではほとんどみられなかった。ツガはどのトラップでも多くの落下種子がみられたが、特にA地域のトラップで最も多く、C, D地域は比較的少なかった。このように種子生産量はトラップ周囲の局所的な母樹密度に大きく影響を受けた。特にA地域とE地域は隣接しているにもかかわらず、モミとア

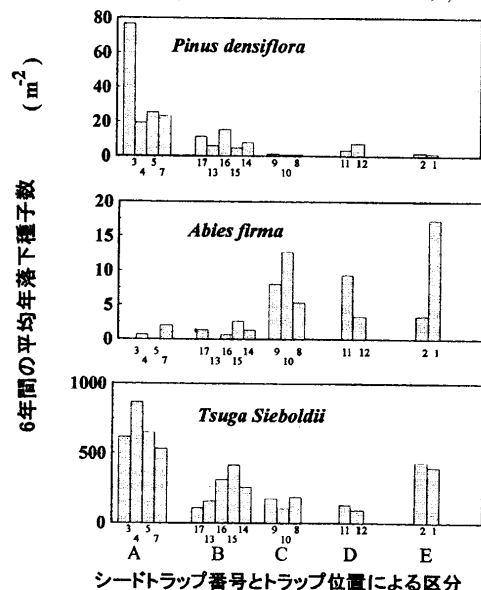
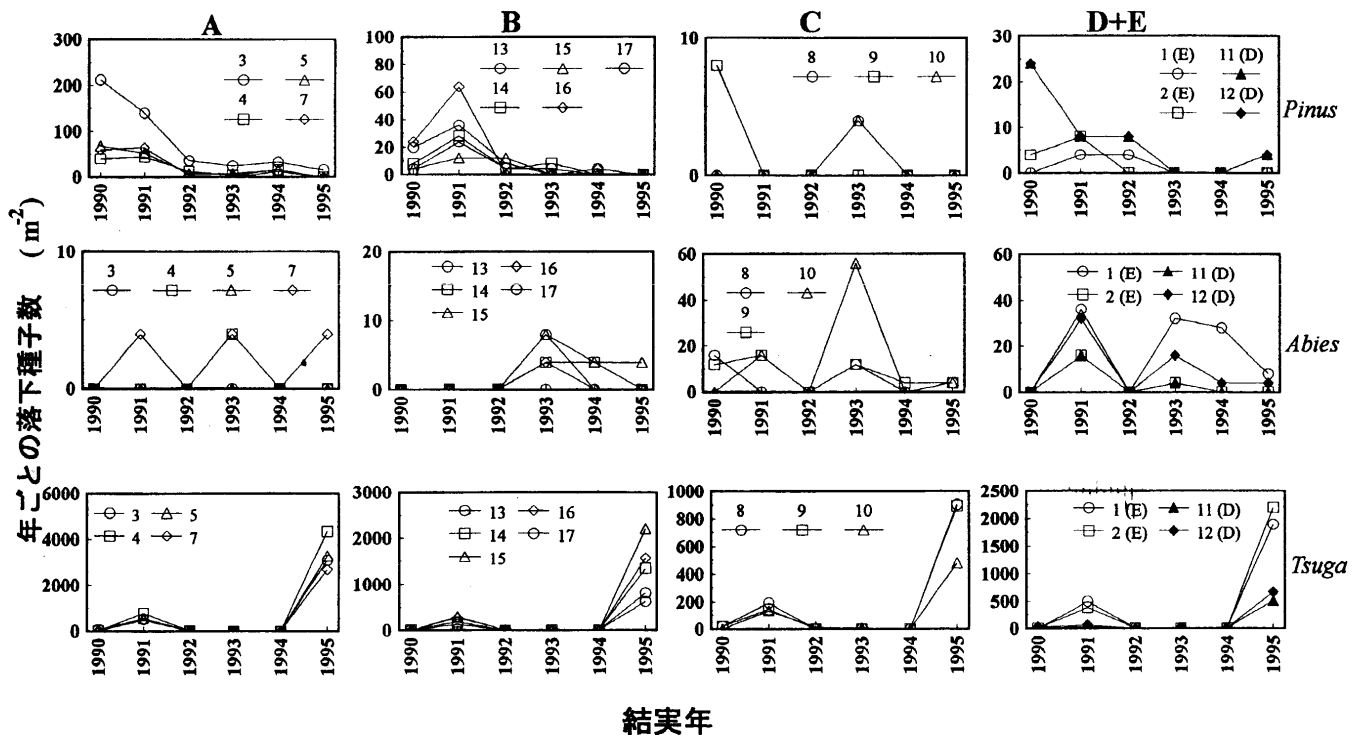


図-4 シードトラップの位置による地域区分ごとの樹種別落下種子数



図－5 落下種子数の年変動

図中の数字はトラップ番号を示す。

カマツの落下種子数は母樹密度と同様に著しく異なった。両種の種子は風散布型種子であり散布距離は長いと考えられるが、30mしか離れていない両地域で落下種子数に大きな違いがみられたことは、これらの種子の大半が母樹の近くに散布されることを示している。このように風散布種子においても母樹の近くへ散布される種子の割合が多いことはシラカンバ（函館営林局、1968）やミズメ（清野・河原、1989）などで知られている。

調査期間中のツガの種子数は他の樹種の種子数に比較して30倍以上で著しく多かった。ここでトラップ周囲の母樹密度による影響をのぞくため、トラップを中心とする円形プロットの樹種別母樹密度あるいは胸高断面積密度とトラップから求めた落下種子密度の比から、一母樹あたりあるいは胸高断面積1m²あたりの落下種子数を計算して樹種間の比較を行った。アカマツ10,000～14,000個 tree⁻¹ (26,000～49,000個 m⁻²)、モミ300～4,900個 tree⁻¹ (3,400～16,000個 m⁻²)、ツガ24,000～79,000個 tree⁻¹ (120,000～290,000個 m⁻²)で、ツガの種子生産量は母樹あたりに換算しても大きかった。ただし、後述するように樹種ごとに豊凶間隔の違いがあることや、個体密度の違いが受粉効率に影響を及ぼす可能性があることなどから、ここで得られた1母樹あたりの種子生産量の樹種間の違いがただちに樹種特性を示すとは言えない。

各樹種の落下種子数の年変化を地域区分別に図－5に示

した。アカマツの場合、1990年あるいは1991年にA、B地域で落下種子数が多かった。しかし1992年以降ではいずれのトラップにおいても顕著な結実は見られなかった。A地域とB地域では結実パターンが異なり、A地域では1990年の落下種子数が1991年より大きいほぼ等しいのに対して、B地域では1991年の落下種子数が1990年より多かった。その他の場所では落下種子数が少ないため、結実パターンを特定することはできなかった。

モミは、トラップNo10で1993年に56個 m⁻²（トラップあたり14個）の種子が得られたのが最多で、落下種子数は総じて少なかった。本測定期間の落下種子数の変化から考えれば、今回用いたシードトラップのサイズはモミの種子生産量の変化を調べる場合には小さいと考えられる。ここで、1年間で16個 m⁻²（トラップあたり4個）以上の落下種子がみられた場合が11例あり、このうち9例が1991年と1993年にみられた。年間16個 m⁻²に満たない場合でも、1991年と1993年の落下種子数は他の年に比較すると多かった。この傾向にトラップの設置場所による違いがみられなかったことから、1991年と1993年はモミの結実年と位置づけられる。吉野（1986）は13年間の測定によってモミがほぼ隔年に結実したことを報告している。また汰木・荒上（1973）も着果痕の測定からモミの結実周期を1～2年おきと考えている。本調査においても、モミは1～2年おきの結実周期を示すと考えられた。またモミの豊凶は林内の

地域間で同調するものの、トラップによってはその他の年にも比較的多くの種子が認められ（トラップ1：1994年、トラップ8，9：1990年など）、豊凶が同調しない個体があることを示している。汰木・荒上（1973）も豊作年でなくとも結実する個体がみられたことを報告し、本調査の結果と一致した。

ツガはトラップの設置場所に関係なく、全てのトラップで1991年に結実が見られ、1995年には大豊作で500～4000個 m^{-2} の種子がみられた。しかし、その他の年にはほとんど結実が見られなかった。吉野（1986）は通常ツガの結実量は少なく、ほぼ5年に1回の間隔で結実年が見られたことを報告している。本調査でみられた結実の間隔は4年でモミの場合より長く、豊凶の差はモミより著しかった。またツガの豊凶のリズムはどのシードトラップとも完全に一致し、豊凶が個体間で林内広く同調したことを示している。すなわち、ツガは通常ほとんど結実せず、数年に一度林内一斉に大量の種子を結実するものと考えられる。

以上のことから、モミはツガに比較して少数の種子を安定的に林床へ供給するのに対して、ツガの結実間隔は長く結実時には一斉に大量の種子を林床に供給する不連続な結実パターンを示すと言える。こうしたモミとツガの結実パターンの違いは両樹種の稚樹発生パターンに違いを及ぼす

ものとする。

種子生産量は花芽の分化時や開花から結実までの球果の成長期の気象条件に影響を受けると考えられるので、花芽分化時及び球果の成長期の気象条件と落下種子数との間の順位相関係数 r を調べた（表－1）。この結果、有意な相関がみられたのはツガの落下種子数と花芽分化期の最高気温及び平均気温だけであった。ツガは花芽分化期の気温が高いほど結実が多く、1994年の夏期の高温が1995年の種子の大豊作の引き金になったと考えられる。しかし、ツガを除くこうした気象条件による結実への影響はみられなかった。気象条件の影響の有無は6年間という短い期間ではなく、長期間にわたる測定で確認すべきであろう。

結実量は樹木内の物質収支によっても影響を受けることが知られている。Isagiら（1997）は開花から結実に至る物質収支をモデル化することで、風媒花のように受粉効率が周囲の開花量に強く影響される樹種では気象条件とは無関係に豊凶パターンが生じ、そのパターンが個体間で同調することを説明した。本調査では樹木内の物質収支と豊凶パターンとの関係について明らかにすることはできなかった。こうした樹木内の物質収支の影響を確かめる意味でも長期にわたる年変動の測定が必要である。

表－1 年ごとの種子落下数（16トラップの合計）とその年の気象条件の順位相関係数 r

樹種	花芽の分化期			果実の成長期			
	平均気温	最高気温	降水量	平均気温	最高気温	最低気温	降水量
アカマツ	-0.41	-0.20	-0.06	0.27	0.64	0.14	0.20
モミ	-0.07	-0.07	-0.07	-0.06	-0.06	0.60	0.47
ツガ	0.79 *	1.00 **	-0.33	-0.07	0.20	-0.20	0.20

*5%レベルで有意 ** 1%レベルで有意

(2) 稚樹密度の経年変化

アカマツの稚樹密度はいずれのプロットにおいても1989年の調査時に0.1本 m^{-2} 以下ときわめて小さかった（図－6）。1990年に当年生稚樹が発生したが、そのうち多くの稚樹は1994年の調査時点では枯死していた。しかし1994年にはいずれのプロットも新規に確認された稚樹（以下、加入稚樹と呼ぶ）が多く、結果として1994年の調査時点で稚樹密度が激増した。

モミの稚樹密度は1989年の調査時に0.1～0.6本 m^{-2} で、1989年時点でのモミの稚樹密度は他の樹種に比べて大きかった。その後調査期間中の加入稚樹が少ないプロットⅢ、Ⅵでは稚樹密度が漸減し、1994年に加入稚樹がみられたプロットⅠ、Ⅱでは稚樹密度はほぼ一定で推移した。

ツガの稚樹密度は1989年の調査時にはプロットⅢを除き、きわめて小さかった。しかし全てのプロットで1994年

に多くの加入稚樹が見られ、1994年の調査時点で激増した。また1996年の加入稚樹はプロットⅠ、Ⅵとも多かった。

このように、生存稚樹の樹種組成は1994年の測定を境に大きく変化し、ツガ、アカマツの本数割合が著しく増加した。これはモミの加入稚樹に比べて、ツガ、アカマツの加入稚樹が著しく多かったためである。こうした加入稚樹密度の違いは種子生産量の違いによってひきおこされたものとする。

そこで1994年の加入稚樹について輪生枝痕により発芽年を推定した結果を表－2に示し、発芽年別の稚樹数の変化と落下種子数の年変動（図－5）と比較した。モミは1992年と1994年に発芽した個体が多く、1991年、1993年がモミの結実年であったことと一致した。ツガは1992年発芽の個体がほとんどで、1991年にツガの結実が見られたことと一

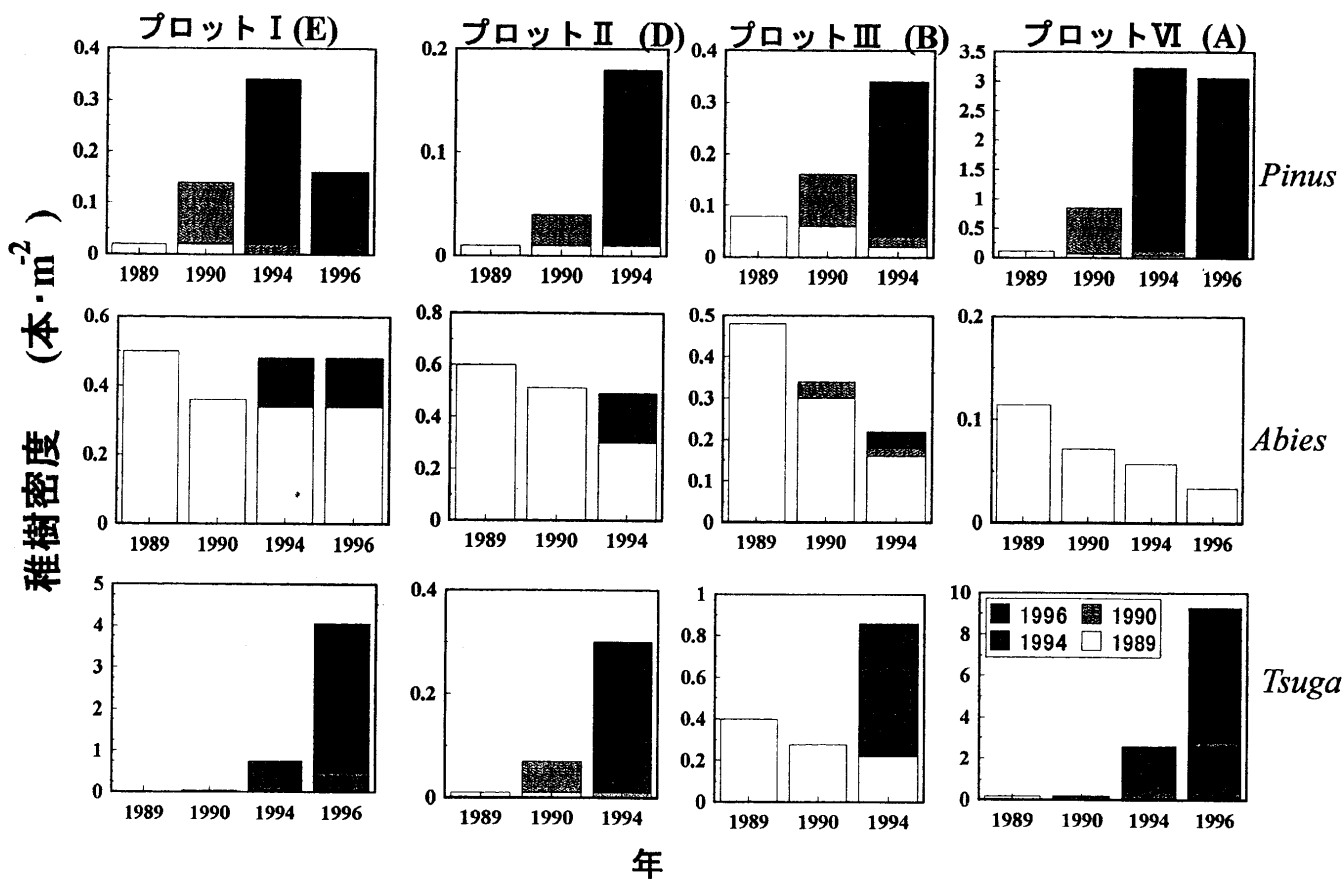


図-6 加入年別の稚樹密度の変化

凡例の数字は稚樹の加入年を示す

表-2 1994年加入稚樹の発芽年別固体数

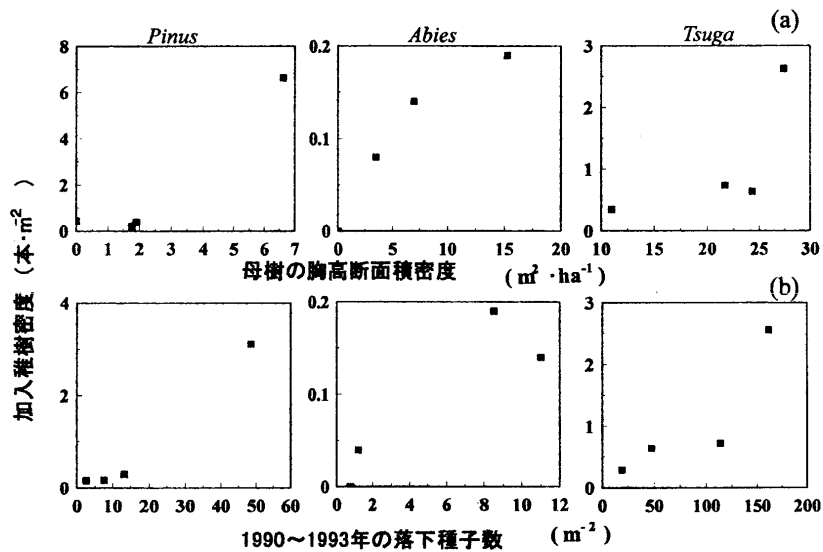
発芽年	プロットI (E地域)			プロットII (D地域)		
	アカマツ	モミ	ツガ	アカマツ	モミ	ツガ
1991	0	0	1	0	1	0
1992	4	5	31	3	12	8
1993	5	0	3	6	3	0
1994	6	1	0	0	10	0
不明	1	1	1	8	1	21
合計	16	7	36	17	27	29

致した。また、ツガの1996年加入稚樹は全てが当年生稚樹であった。これは1995年が種子の大豊作年であったことに一致した。このようにモミとツガの加入稚樹数の年変化は種子生産量の年変動と密接に関係していた。しかし、アカマツの場合には種子の結実と発芽年別の本数に関係はみられなかった。

プロットごとの1990年と1994年の加入稚樹密度の合計と母樹の胸高断面積密度の関係を図-7 aに、1994年の加入稚樹密度と1990～1993年の総落下種子数の関係を図-7 bに示す。プロット別の加入稚樹密度は全ての樹種ともにその場所の種子生産量や母樹密度が大きいほど大きい傾向がみられた。すなわち稚樹の加入密度は局所的な種子供給量に強い影響を受けており、空間的(図-7)にも、時間的

(表-2と図-5)にも種子生産量に依存していると言える。なお、1990年から1993年の落下種子数に対する1994年加入稚樹数の割合はアカマツが2～6.5%, モミ0～3%, ツガ0.6～1.6%で、アカマツが最も大きかった。

通常、稚樹の生存率は稚樹の年齢に依存し、若い稚樹ほど枯れやすいことが知られている(中尾, 1985, Nakashizuka, 1988, Leeman, 1991)。このため生存率は稚樹の年齢別に区分して計算する必要がある。しかし本調査は測定間隔が不規則であったため、発芽年別の枯死パターンなどの詳しい解析ができなかった。稚樹の年齢を知り得たのは、1994年加入稚樹のうち輪生枝痕によって発芽年が推定できた稚樹と1990年加入稚樹についてのみであった。これらの稚樹について当年生稚樹とそれ以外の稚樹



図－7 胸高断面密度及び落下種子数と加入稚樹密度の関係

(a) の加入稚樹密度は1990年と1994年の合計、(b) は1994年時のみの値で示した。

表－3 1990～1994における発芽年別の稚樹の生存率(%)

樹 種	発芽年	プロットⅠ	プロットⅡ	プロットⅢ	プロットⅥ	合計
アカマツ	1990年	16.7 (6)	0.0 (3)	20.0 (5)	9.3 (54)	10.3 (68)
	1989年以前	0.0 (1)	100 (1)	33.3 (3)	60.0 (5)	50.0 (10)
	小計	14.3 (7)	25.0 (4)	25.0 (8)	13.6 (59)	15.4 (78)
モ ミ	1990年	—	—	50.0 (2)	—	50.0 (2)
	1989年以前	94.4 (18)	58.8 (51)	53.3 (15)	80.0 (5)	66.3 (89)
	小計	94.4 (18)	58.8 (51)	52.9 (17)	80.0 (5)	65.9 (91)
ツ ガ	1990年	0.0 (1)	16.7 (6)	—	40.0 (5)	25.0 (12)
	1989年以前	100 (1)	33.3 (3)	78.6 (14)	25.0 (8)	57.7 (26)
	小計	50.0 (2)	22.2 (9)	78.6 (14)	30.8 (13)	47.4 (38)

() 内の数字は1990年調査時の生存稚樹数を示す。

に区分して、生存率を比較した。

1990年に生存した稚樹の1994年時における生存率を1990年発芽稚樹と1989年以前に発芽した稚樹に分けて計算した(表－3)。全てのプロットを込みにした場合、いずれの樹種も1990年発芽稚樹の生存率は1989年以前に発生した稚樹より低い傾向にあり、アカマツで有意な違いがみられた($P < 0.05$, Fisherの正確確率検定)。次に樹種による生存率の違いをみる。発芽年をこみにするとアカマツの生存率はモミ、ツガより低かった($P < 0.01$, Fisherの正確確率検定)。発芽年別に区分すると試料数が少ないため統計的な検定は行わなかったが、1990年加入稚樹も1989年以前に発芽した稚樹もアカマツの生存率はモミ、ツガの生存率より低い傾向にあった。

プロットⅠの1994年加入稚樹について、発芽年別に1996年の生存数を調べた(図－8)。モミが全て生き残ったのに対して、アカマツは若い段階での枯損数が多い傾向にあった。この場合も発芽年をこみにするとモミ>ツガ>アカマツの順に生存率に有意な違いが見られた($P < 0.01$, Fisherの正確確率検定)。発芽年別に区分すると試料数が

少ないため統計的な検定は行わなかったが、1年生以上の稚樹でアカマツの生存率はモミ、ツガより低い傾向にあった。

1990年に生存した稚樹と1994年加入稚樹のいずれの場合にも当年生稚樹の生存率が低く、これまでの報告と一致した(ブナー Nakashizuka, 1988, 水永・中島, 1997, ドイツトウヒー Leemann, 1991)。アカマツの生存率はモミ、ツガの生存率より低い傾向にあった。モミとツガの稚樹の耐陰性は高いことが知られており(中尾, 1985), 一方アカマツは陽樹であり耐陰性は低いことが知られている。ここでみられた樹種間の稚樹の生存率の違いはそれぞれの樹種の耐陰性の違いに起因するものかもしれない。アカマツの1994年加入稚樹の発芽年別割合が種子生産パターンと対応していなかった(表－2)ことは、アカマツの生存率が低く、発芽後から1994年までに枯れる稚樹が多かったことによるものと類推した。

なお、ツガの当年生稚樹の4年後の生存率が約25%であった(表－3)。このツガの4年間の生存率を一定だと仮定すれば、1989年の調査時にプロットⅢを除きツガの生存

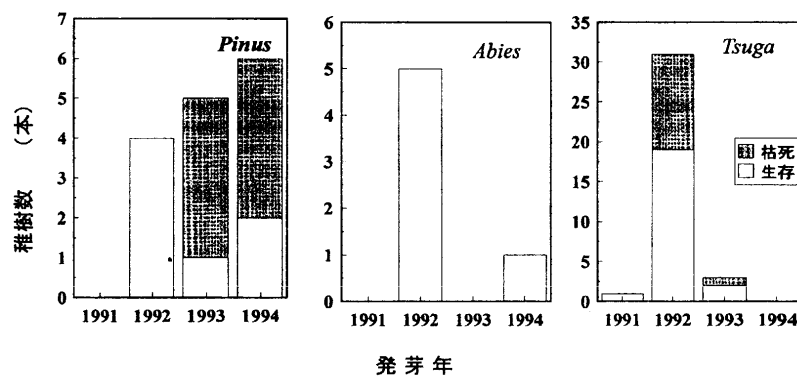


図-8 1994年加入稚樹の発芽年別の生存数と枯死数

稚樹密度が著しく小さかったこと（図-6）から1989年以前の数年間はツガ稚樹の大発生はみられなかったものと類推できる。すなわち、もし稚樹の生存率の年変動が小さいものと仮定すると、1992年と1996年におけるツガ稚樹の大発生（あるいは、1991年と1995年における結実）のような現象は連続的に生じているのではなく、むしろ、こうした現象が生じる頻度は低い可能性がある。このことは吉野（1986）の長期にわたる種子落下量の調査結果とも一致する。ここで示唆したツガの更新特性はより多くの林分における長期にわたる観測によって確かめられる必要がある。

(3) 稚樹の苗高成長

1990年と1996年に出現した当年生稚樹の苗高階級頻度分布を図-9に示す。いずれの樹種も苗高6 cm以上の当年生稚樹の出現割合はきわめて小さかった。多くの当年生稚樹が出現したアカマツとツガについて苗高を比較したところ、アカマツはツガより有意に苗高が高かった（ $P < 0.01$, Mann-WhitneyのU検定）。

調査期間中に出現した稚樹のうち複数の調査時で苗高が記録された稚樹について、年平均苗高成長量（伸長量と呼

ぶ）を求め、伸長量階級頻度分布を樹種別に図-10に示した。伸長量はほとんどの稚樹が $25\text{mm} \cdot \text{yr}^{-1}$ 以下と小さかった。また食害や枯れ下がりなどにより伸長量がマイナスとなっている稚樹がみられ、アカマツではそのような稚樹の割合が10%以上に達した。樹種別の平均伸長量はツガ>アカマツ>モミの順で、ツガとモミの間に有意な差がみられた（ $P < 0.01$, Mann-WhitneyのU検定）。

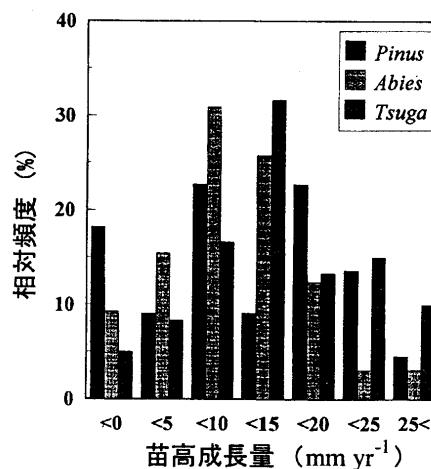


図-10 苗高成長量階別頻度分布

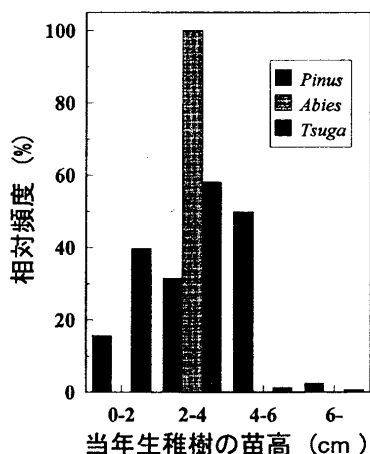


図-9 当年生稚樹の苗高階別頻度分布

おわりに

モミとツガで結実パターンに違いがみられ、こうした種子供給の違いは稚樹の発生を通じて稚樹密度の年変化に大きく影響を及ぼした。モミは安定的な少数の種子の供給と高い生存率により、稚樹密度は比較的安定していた。ツガは測定期間中に種子の大豊作がみられ、著しい稚樹密度の増加がみられたが、1989年の測定時におけるツガの稚樹密度は小さく、ツガ稚樹の大発生はかなり不連続に生じている可能性を指摘できる。アカマツは落下種子数に対する加入稚樹数の割合が大きく、多くの加入稚樹数がみられたが、生存率が低いため、出現しては消失することを繰り返

していると考えられる。このような3樹種の更新初期段階の特性の違いは、林冠層の攪乱を待機する戦略の違いとして理解される。

またツガの稚樹が低い頻度で大量発生する可能性があることから、稚樹の分布密度や発生活長に関する研究は、一時点における観察や2-3年の短期間の測定では不十分であることが指摘できる。

ここで得られた種子生産量の年変動は6年間のみの測定の結果であり、さらに長期間にわたる測定によって検証する必要がある。また稚樹密度の調査は不定期に行われているため、発芽個体数の把握や、樹齢別の稚樹の生存率等の発生活長について詳しい解析を行うことができなかった。こうした点を今後の問題点として調査を継続する必要がある。

本調査に際し、ご理解とご協力をいただいた加治木営林署職員の皆様に感謝いたします。

引用文献

- Agetsuma, N. (1992) Distribution pattern and age structure of *Abies firma* saplings in a mature mixed forest of *A. firma* and *Fagus japonica*. *Ecol. Res.* 7 : 387-389
- 函館営林局 (1968) カンパ類の下種更新—ダケカンバを主として—。函館営林局・林業試験場北海道支場共同研究報告書
- Isagi, Y., Sugimura, K., Sumida, A. and Ito, H. (1997) How does masting happen and synchronize? *Journal of theoretical biology* 187 : 231-239
- 吉良竜夫・四手井綱英・沼田真・依田恭二 (1976) 日本の植生—世界の植生配置のなかでの位置づけ—。科学 46 : 235-247
- 清野嘉之・河原輝彦 (1989) ミズメ埋土種子の母樹周囲における分布。日林論 100 : 327-328
- Leeman, R. (1991) Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two-old-growth coniferous forests in central Sweden. *Vegitatio* 93 : 157-161.
- 増沢武弘・近田文弘 (1986) 南アルプス南部のツガ天然林の構造Ⅱ。森林立地 28(1) : 18-23
- 水永博己・中島嘉彦 (1997) ブナ・ホノキ林分の林分構造とホノキ実生稚樹の生存。森林立地 39(1) : 21-28
- Mukhtar, E., Ninimoya, I. and Ogino, K. (1990) The water permeability and sap flow rate of several tree species in a Fir-Hemlock forest. *Bull. Ehime Univ.* For. 28 : 1-17
- 中尾登志雄 (1985) 九州におけるモミ・ツガ林の生態学的研究。宮大演報 11 : 1-162
- Nakashizuka, T. (1988) Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kulilensis*). *Ecol. Res.* 3 : 21-35
- 鈴木英治 (1982) ツガ天然林の更新。鹿児島大学理科報告 31 : 65-128
- 徐国林・二宮生夫・荻野和彦 (1992) 異なった光環境のもとで生育した数種の樹木の光合成能—光—光合成曲線の解析—。日緑化工会誌 17 : 94-101
- 吉田茂二郎 (1990) 霧島山系におけるモミ・ツガ天然林の施業に関する研究 (I)—新床国有林について—。鹿大演報 18 : 29-40
- 吉野東州 (1986) 和歌山演習林におけるモミ、ツガ林の生産力調査 第8報 13年間のリターフォールについて。京大演報 58 : 35-50
- 汰木達郎・荒上和利 (1973) モミ、ツガの天然更新に関する研究 (I)。九大演報 470 : 77-124

Summary

The annual variations of seed production and seedling density of *Pinus densiflora*, *Abies firma*, and *Tsuga sieboldii* were investigated for an *Abies*-*Tsuga* forest in kirishima. Fallen seeds were collected by sixteen seed traps from 1990 to 1996. Seedling density was measured at five plots in the autumns of 1989, 1990 and 1994, and at two plots in the autumn of 1996. The annual variation of seedling density of *Abies firma* was smaller than those of *Tsuga sieboldii* and *Pinus densiflora*, because of high survival rate of seedlings and little but continuous seed production. The annual amount of fallen seeds of *Tsuga sieboldii* related closely to the temperature in the period of flower bud differentiation. The annual variation of seed production of *Tsuga sieboldii* was, therefore, larger than that of *Abies firma* and was synchronous among all seed traps in the forest. Hence, the large and simultaneous recruitment of seedling of *Tsuga sieboldii* as observed in 1996, is considered to occur at a longer interval. The survival rate of *Pinus densiflora* seedling was lower than those of *Abies firma* and *Tsuga sieboldii* seedlings. Key words. *Abies firma*, *Tsuga sieboldii*, seed production, seedling density