

氏 名(本籍)	とみ 富 た 田 みず 瑞 き 樹
学位の種類	博 士 (農 学)
学位記番号	農 博 第 7 2 6 号
学位授与年月日	平 成 14 年 12 月 12 日
学位授与の要件	学位規則第 4 条第 1 項該当
研究科専攻	東北大学大学院農学研究科資源生物科学専攻 (博士課程)
学位論文題目	天然林における環境の不均一性がブナの更新成功に与える影響
論文審査委員	(主 査) 教 授 清 和 研 二 (副 査) 教 授 菅 原 和 夫 教 授 大 森 迪 夫

論文内容要旨

第1章 緒論

樹木は、開花・結実から種子の散布、実生の出現から稚樹の成長、そして林冠への加入といった長い生活史を持つ。その間個体数を減少させるとともに様々な死亡要因が空間的に作用することによって樹木の生育場所が決定されていく。特に樹木の生活史において最も死亡率が高いのは種子や実生の段階であり (Harcombe 1987)、その空間分布は林床での光量や捕食者 (散布者)、菌類などの分布に影響される。たとえば、熱帯林では母樹直下に種特異的な菌や捕食者が集中し種子や実生の死亡が増加するため、遠くに散布されるほど生存率が高くなることが知られている。これが同種個体の離散的分布を生み出し熱帯林の多様性が維持されていると考えられている (Janzen 1970, Connell 1971)。しかし温帯林では、ブナのように一般に同種個体群の密度が高く Janzen-Connell の仮説が成立するかどうかは検証例が無く不明であった。そこで、本研究では温帯を代表するブナ天然林において上記の仮説が成立するか検証を試みた。

近年、花粉や種子の分散を分子マーカーによって追跡できるようになった。しかも、果皮から抽出した DNA を種子親の DNA と比べることで、これまでの研究では不可能であった種子の散布場所や距離などの非破壊的な測定が可能になった (Godoy & Jordano 2001)。本研究では、樹木の生育場所の決定にとって最も重要なステージである種子散布の過程を、この手法を用いて検証した。

種子や実生の段階を経てさらに個体が成長すると、樹木の生育場所の決定には、捕食者や菌類などよりも光量などの非生物的な環境要因が大きく影響すると考えられる (Seiwa 1999, Nakashizuka 2001)。これまでも、暗い閉鎖林冠下と明るいギャップといった光環境の差は樹木の分布に大きく影響することが示されてきた (Clark & Clark 1992)。しかし温帯の落葉広葉樹林では、下層に生育する稚樹が利用できる光量は林冠構成種の開葉時期によって異なる。しかもブナ林の下層にはササが優占し、光量をさらに減少させる。つまり、ブナの更新は林冠を構成する樹木、ササ及びブナ稚樹の3者の関係から考察する必要がある。本研究ではこれらの関係に着目し、その検証を試みた。

このように、ブナの個体群の発達や空間分布パターンには生活史の各段階に異なった様々な環境要因が関わっていると考えられるため、どのような環境要因がどの生活史段階にどの程度に寄与しているのかを、生活史を通して明らかにする必要がある。しかしこれまでの、全ての生活史にわたる詳細な研究はなされてこなかった。

そこで本研究では、日本の冷温帯林を構成する落葉広葉樹であるブナ (*Fagus*

crenata Blume) を用いて、天然林におけるブナ個体群の更新過程ならびにその空間分布パターンの変化を、ほぼすべての生活史段階にわたって環境要因との関係から明らかにすることを目的とした。さらに本研究で得られたブナの個体群構造の維持メカニズムの知見から、ブナ林群集の維持、遷移機構についても検討した。

第2章 成木の分布に対応したブナ種子の空間分布の変化

樹木の生活史の中でも種子や実生段階は、最も死亡率が高いことが知られている。特に、移動可能な種子の段階は樹木の生育場所の決定にとって極めて重要であり、それには複数の死亡要因が関わる。しかし、温帯林において種子の空間分布の変化とそれを引き起こす要因およびその作用機構を明らかにした例はない。

そこで、豊作年の1995年に0.6 haの大面積調査区を設置し110個のシードトラップを一様に配置したうえで、散布前から発芽直前まで種子の密度分布の変化とそれに関わる死亡要因を調査した。

散布前の段階では、受粉の失敗や昆虫による食害などによって果実が落下したが健全種子の密度分布には大きな影響を与えず、成木の分布を反映したままであった (Fig. 1)。散布直後から翌春までの間に、種子の密度分布は劇的に変化した。特に、散布された健全種子の密度が高い所ほど種子の生存率は低い値を示した。種子密度が高いほど集中的に種子を探索し広い範囲に貯食するという、げっ歯類の行動が深く関わったためと推察された。さらに、菌類の感染による種子の死亡率は、ブナ成木から離れた場所よりもブナ成木の林冠下で高いことを明らかにした。種子密度依存的な捕食や散布、成木からの距離依存的な菌害によって、種子の密度分布はブナ成木の分布を反映したものから、独立的なものへと変化した (Fig. 2)。その結果、健全種子の密度は散布直後から発芽直前までにブナ成木下で大きく減少し、最終的にはブナ成木から離れた場所との密度の差は見られなくなった (Fig. 3)。本章は、ブナでもJanzen-Connell仮説が成立することを示した研究であり、温帯の同種個体群密度の高い森林でも成立することを初めて示したものである。

第3章 マイクロサテライトマーカーを用いたブナの種子散布の直接評価：豊作年と並作年の比較

本章では、ブナ実生に付着している果皮が母樹の組織に由来する (果皮と母樹が同

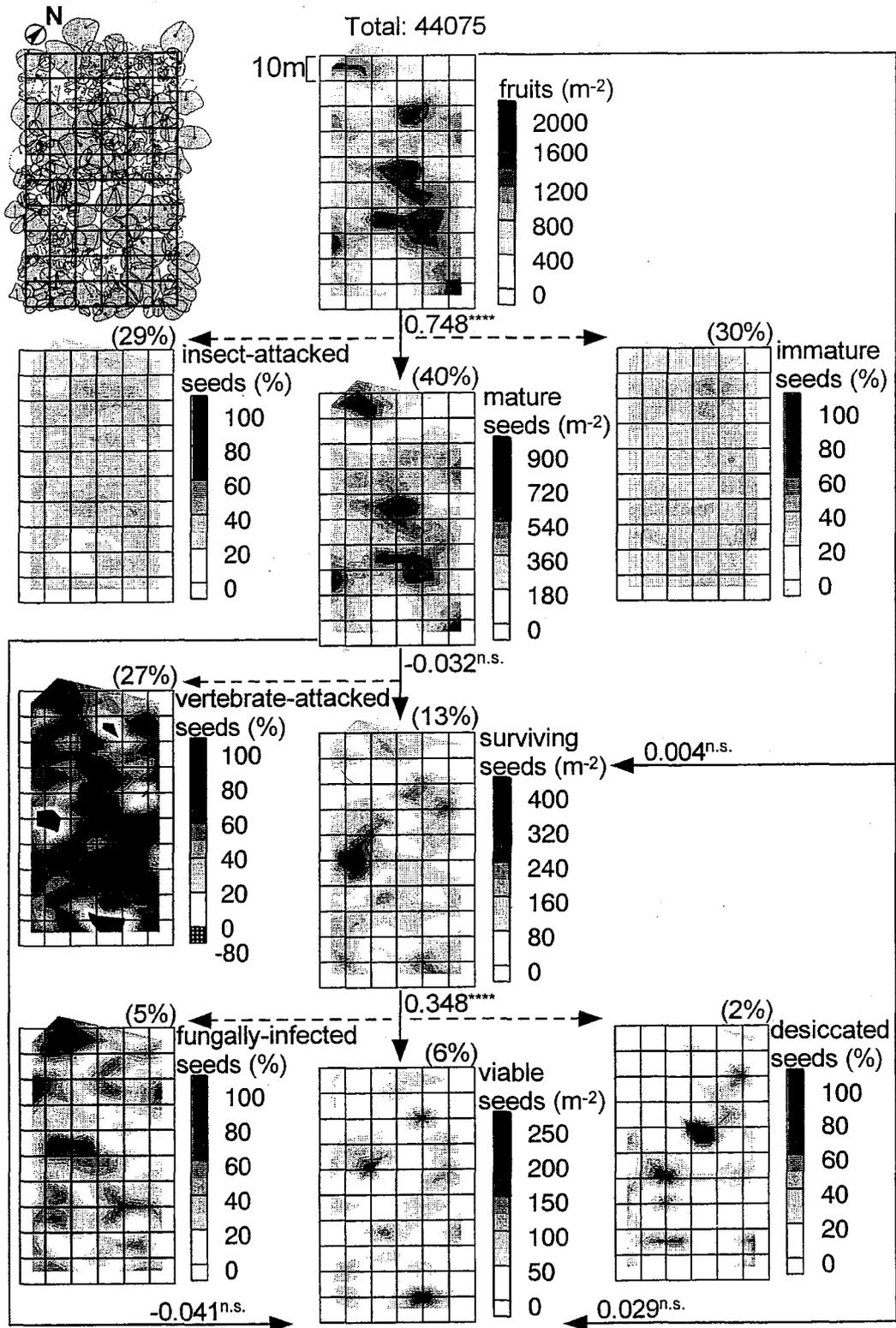


Fig. 1. Crown projection map (upper left), changes in the spatial patterns of undamaged seed density through time (arranged vertically in center), and the spatial patterns of percentages of unsound seeds in each dispersal stage (both sides) in *F. crenata*. Shaded crowns indicate conspecific adults. Numerals on the solid line show a partial Mantel correlation (^{n.s.}: not significant, ****: $P < 0.0001$). Numerals in parentheses indicate the proportion of sound or unsound seeds to the total number of fruit.

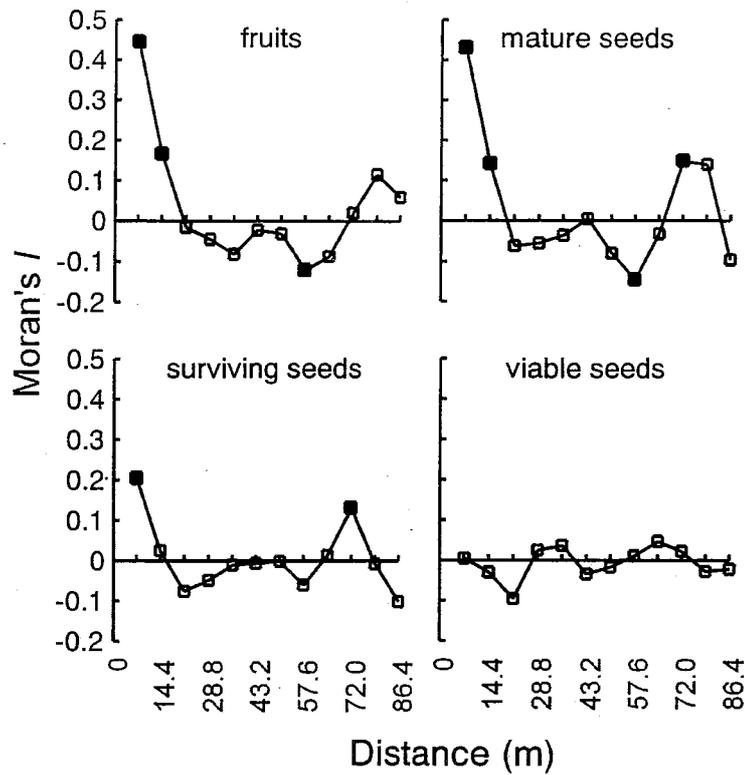


Fig. 2. Spatial correlograms for different dispersal stages in sound seeds. Solid and open squares represent significant and nonsignificant correlations, respectively, at the Bonferroni-corrected level ($P < 0.003$).

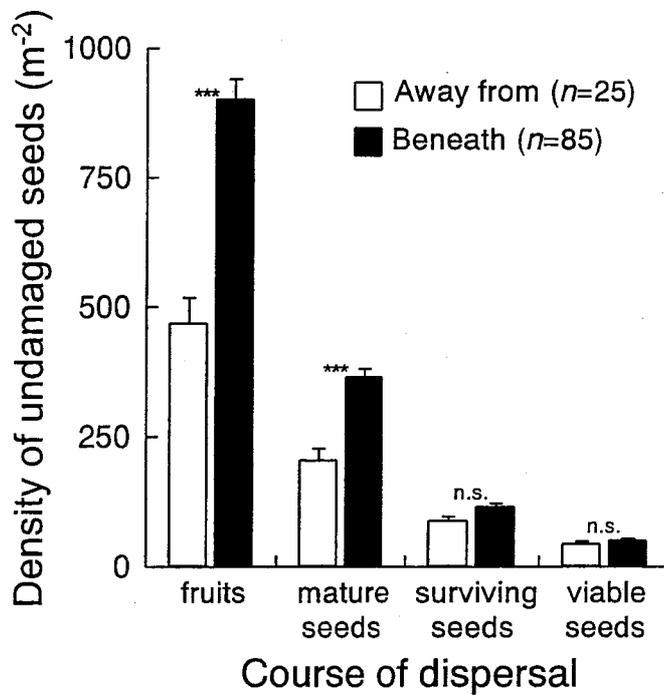


Fig. 3. Density of undamaged seeds "Beneath" and "Away from" the conspecific adults. Bar graphs show the means and error bars show the standard errors of the number of undamaged seeds (n.s.: not significant, ***: $P < 0.0001$).

じ遺伝子型を持つ) ことに着目し、これまではほぼ不可能だった「親から離れた実生についての親子鑑定」を、正確に行うことを試みた。親子鑑定は、出現した実生の果皮および結実個体からそれぞれ DNA を抽出し、マイクロサテライトマーカーを用いて行った。材料には、第 1 章と同じ大面積調査区において並作翌年 (2000 年) と豊作翌年 (2001 年) に出現したブナの実生を用いた。

その結果、並作年よりも豊作年において、より多くの当年生実生が種子親から離れた場所に出現することが示された (Fig. 4)。豊作年 (2000 年) に多く結実した種子親ほど前回の豊作翌年 (1996 年) から今回の豊作年までの成長速度は低い値を示した。個体サイズの大きい種子親ほど多くの実生を生産していた (Fig. 5)。さらに実生の生残を追跡することにより、母樹の適応度が実測可能になると考えられる。また、周囲に結実個体が多い種子親ほど、実生の出現場所は種子親から離れる傾向が認められた (Fig. 6)。これは、種子親は自らの栄養成長を犠牲にしてでも周囲とできるだけ同調して結実したほうが、種子の局所密度が高くなるため、より多くの種子がより遠くへと散布され得ることを示している。本章では、種子親の成長と繁殖に対する資源のトレードオフ、その対価として大きな繁殖成功 (散布距離の増加や生産実生数) が得られることを明らかにした。豊凶現象が自然選択されてきたメカニズムの一端を明らかにしたものと言える。

第4章 異なる林冠下におけるブナ実生の出現時期の重要性

種子の段階に加えて当年生実生の段階もまた死亡率が高く、散布された先の環境は個体群の動態や構造に強く影響することが知られている。特に、温帯落葉広葉樹林では林冠木と実生といった階層間の開葉時期の違いが、実生の生存・成長に強く影響することが知られている。しかし、ブナ林を構成する樹木の中でも優占種であるブナの開葉が最も早いことが知られているにもかかわらず、出現時期と出現場所の相互作用が実生の個体群動態にどのように作用しているかについて調査した例はない。

本章では、ブナ林を 3 つの林冠タイプ (ブナの林冠木、他樹種の林冠木、ギャップ) に分け、林冠タイプがブナ実生の動態にどう影響するかを調べた。さらに、当年生実生の出現時期の違いの影響も明らかにするために、各タイプ下で出現した実生を早期出現集団と後期出現集団に区分したうえで個体数の減少過程ならびに死亡要因を比較した。

ブナの当年生実生は、早く出現した個体ほど生存率が高く、また、ギャップ下や他樹

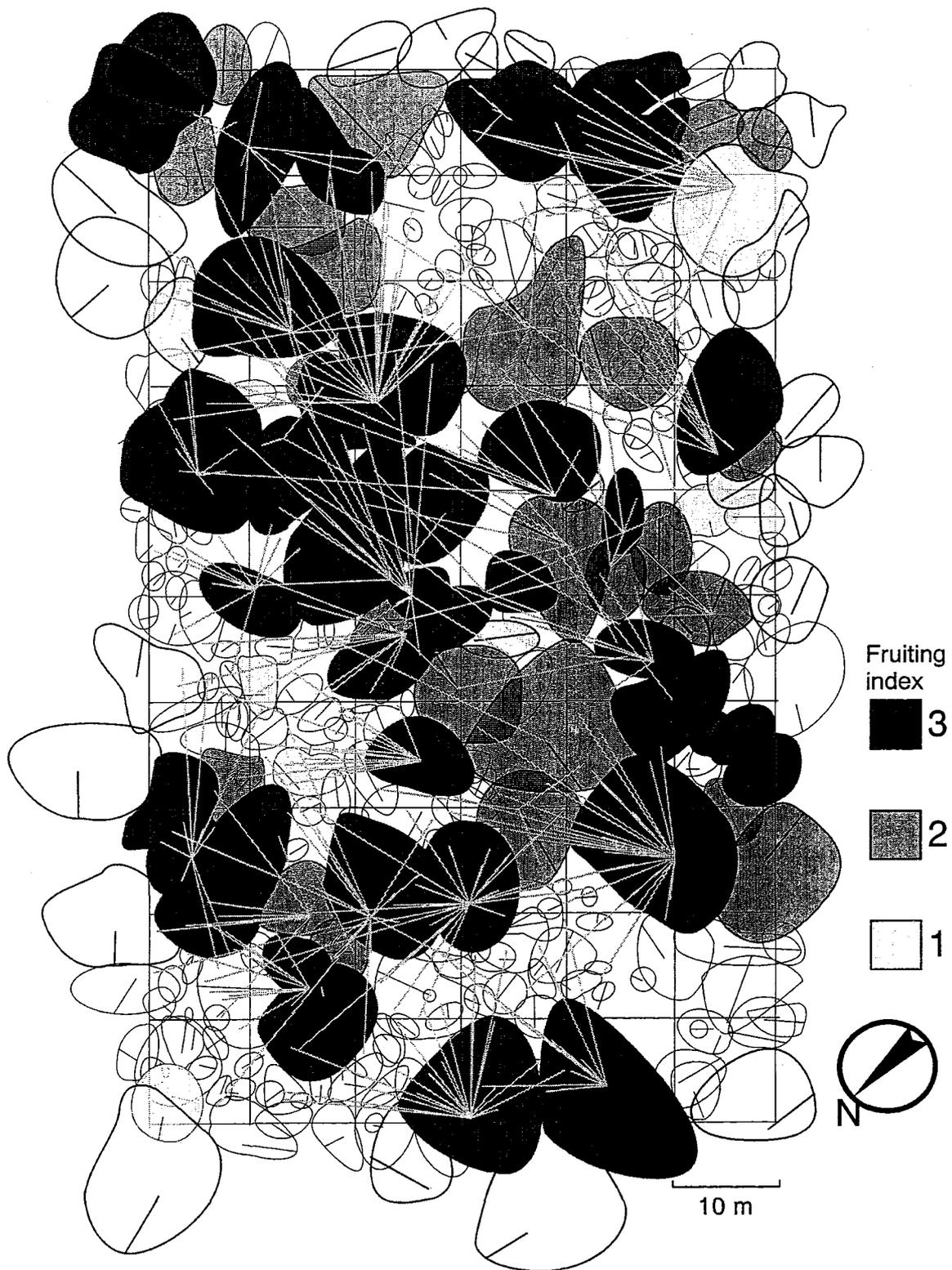


Fig. 4. Crown projection map of trees with DBH over 10 cm. Shaded crowns indicate fruited *Fagus crenata* in 2000. Lines connect identified seedlings and their maternal tree. Fruiting indices indicate the amount of fruit: 3, Large; 2, Middle; 1, Small.

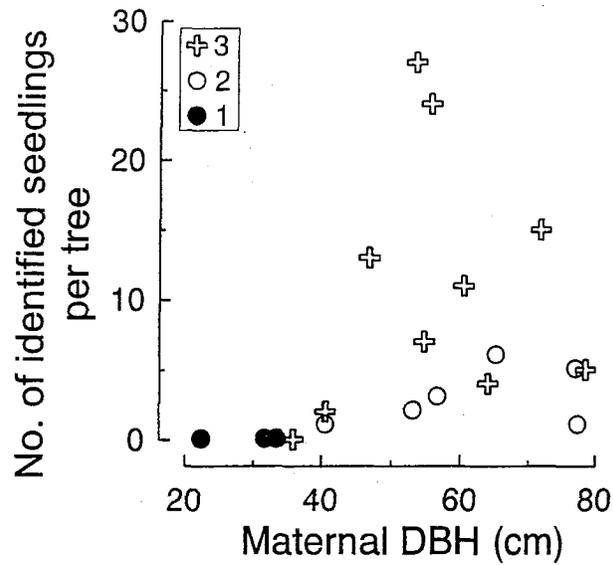


Fig. 5. Relationships between maternal DBH and number of identified seedlings. Fruiting indices are shown by different symbols.

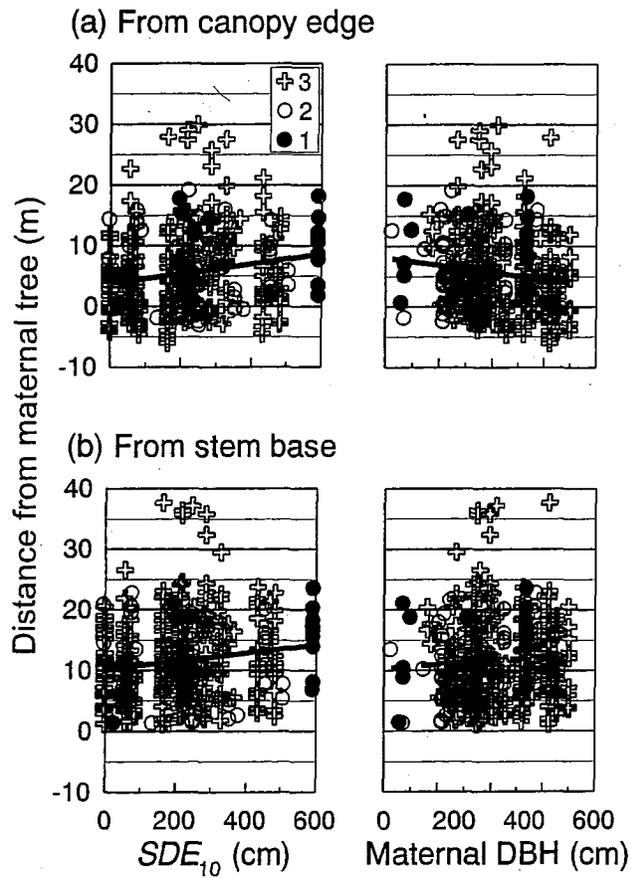


Fig. 6. Relationships between maternal characteristics (i.e. SDE_{10} and DBH) and distance of their seedlings from maternal canopy edge (a), from maternal stem base (b). Fruiting indices are shown by different symbols.

種の林冠下に比べてブナの林冠下で出現した実生の方が生存率は低い値を示した (Fig. 7)。なかでも、開葉の早いブナの林冠木の下で遅く発芽した実生の生存率は、最も低い値を示した。また、実生の主要な死亡要因は、各林冠タイプ下において異なり、ブナの林冠下では特に病原菌による死亡の割合が高かった (Fig. 8)。これらの結果から、開葉の早いブナの林冠下では、出現時期の違いが春先の利用可能な光量の大きな差を生み出しその後の生存率に影響したと考えられたのに比べ、他種の林冠下やギャップ下では、緩やかに光量が低下するので実生の生存に大きな差が見られなかったものと考えられる。

第5章 林冠層の構成と開葉フェノロジーがブナの更新に与える影響

第4章ではブナ林において、林冠木の枯死や倒木によって生じるギャップに加えて、林冠を構成する樹種ごとの開葉時期の違いが、春先の下層の光量を左右し実生の生存、成長に大きな影響を与えていることを明らかにした。本章ではさらに、ブナ林冠木および開葉の遅い他樹種の林冠木と、ブナの前生稚樹との関係を明らかにすることを目的とした。また、ブナ林では、下層に生育するササが、光量を更に減少させることで、樹木実生の成長や生存に強く影響していることが知られている。林冠を構成する樹種、下層のササ、ならびにブナの前生稚樹の3者間の光を介した相互関係を解明することによってブナの更新過程を明らかにすることを試みた。

開葉が最も早いブナの林冠木の下層では春先に利用可能な光量が少なく (Fig. 9, 10)、大サイズで高齢のブナ稚樹は少なかった (Fig. 11)。一方、開葉が遅いミズナラやホオノキの林冠の下では春先に利用可能な光量が豊富であり、大サイズで高齢のブナ稚樹が多く見られ、また、ササが優占するギャップ (Fig. 12)では大サイズ高齢のブナ稚樹は少なかった。

これらの結果は、林冠木ごとに異なる開葉フェノロジーと下層に生育するブナ稚樹の開葉フェノロジーの差が、ブナの前生稚樹の個体群構造に大きく影響しており、ブナの更新にとって重要であることを示している。また、ササの分布もギャップか閉鎖林冠下かという林冠層の組成に強く影響されており、ササの密度が低くかつ開葉時期の遅いミズナラやホオノキの林冠下で大サイズかつ高齢の前生稚樹が多かったことは、これまでブナの更新に関わる主要因としてみなされてきたササの一斉枯死やギャップダイナミクス理論はそれぞれ単独ではブナの更新を説明し得ないことを示している。ブナ天然林の

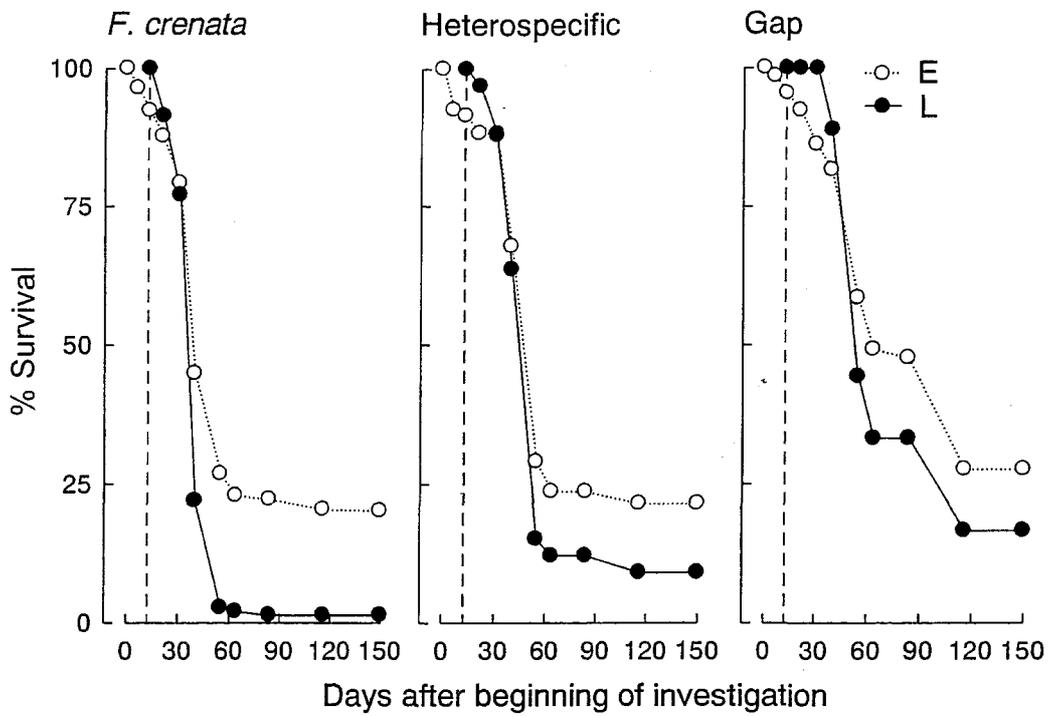


Fig. 7. Comparisons of the seedling survival between early (E) and late (L) emerging cohorts in the understories with different canopy components. Broken lines indicate the day that the canopy trees of *F. crenata* completed their leaf emergence.

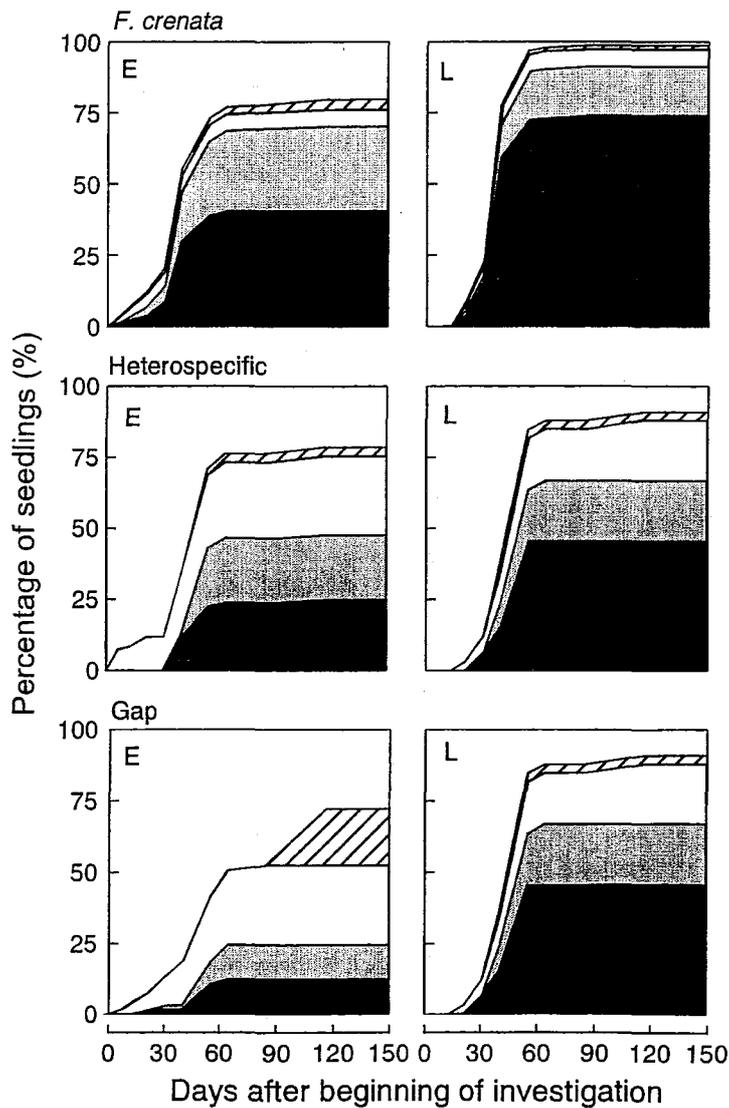


Fig. 8. Comparisons of the seedling fate between early (E) and late (L) emerging cohorts in the understories with different canopy components. (▧), gnawed by rodents; (▩), physical damage; (▨), insect herbivory; (■), disease.

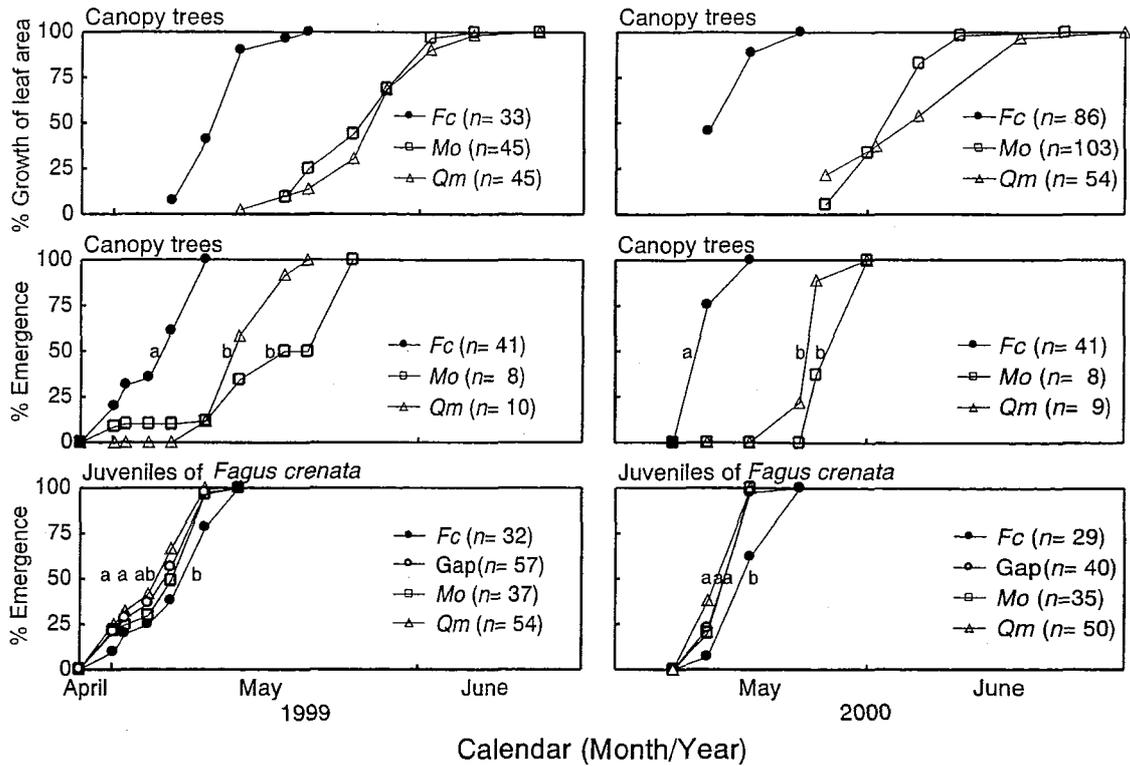


Fig. 9. Percent leaf emergence and leaf-area growth during the growing season for canopy trees and juveniles of *F. crenata* in 1999 and 2000. Curves indicate relative frequency of leaf emergence of individual saplings of *F. crenata* and canopy trees, and percent leaf-area growth of individual leaves of canopy trees. Timing of leaf emergence followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ by Dunn's test after Kruskal-Wallis test for the juveniles. Fc, Mo and Qm indicate *Fagus crenata*, *Magnolia obovata* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*, respectively.

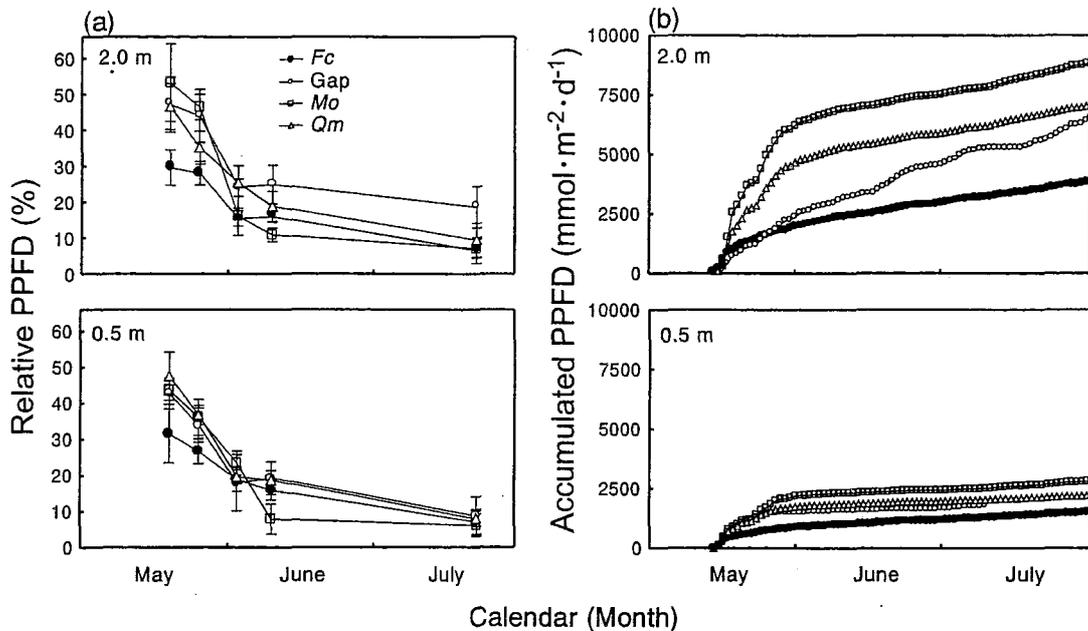


Fig. 10. Seasonal changes in the relative photosynthetic photon flux density (Relative PPFD: a) and accumulated photosynthetic photon flux density (accumulated PPFD: b) above the *Sasa* spp. layer (at 2 m) and below the *Sasa* spp. layer (0.5 m) above the ground in the four types of patch observed.

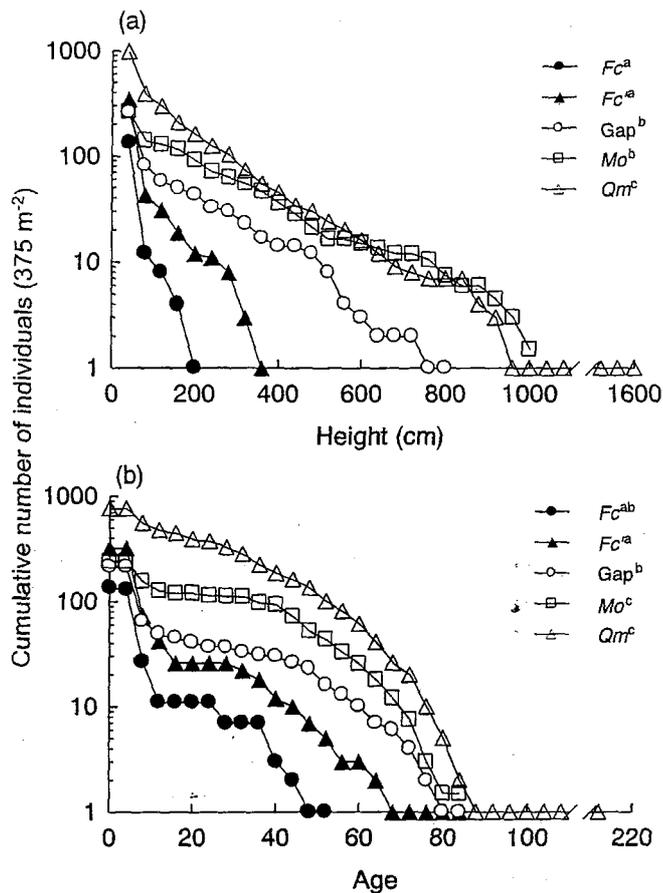


Fig. 11. Height and age structures of juveniles of *F. crenata* in all types of patch. (a) Cumulative distributions in height. (b) Cumulative distributions in age. The same letters are not significantly different by the Kolmogorov-Smirnov two-sample goodness-of-fit procedure (Bonferroni adjusted $P < 0.05$).

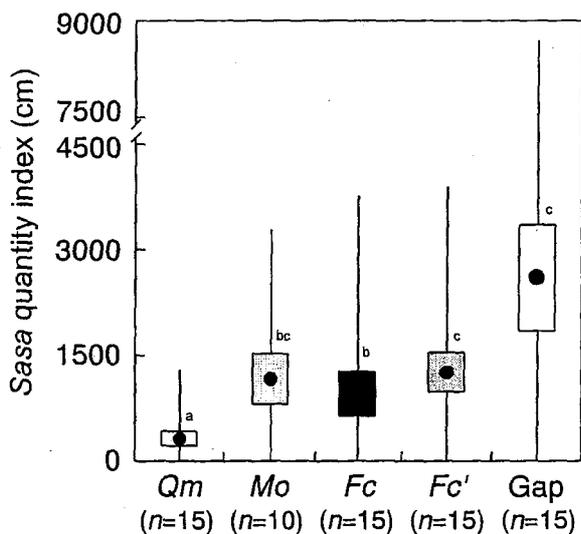


Fig. 12. Box plots of the *Sasa* quantity index in all patch-types. The upper and lower horizontal lines on the box indicate standard error. The vertical lines extending from the top and bottom of each box represent the maximum and minimum values, respectively. The dots are the arithmetic mean. The same letters are not significantly different at $P < 0.05$ by Tukey-Kramer HSD multiple comparison test after nested-ANOVA.

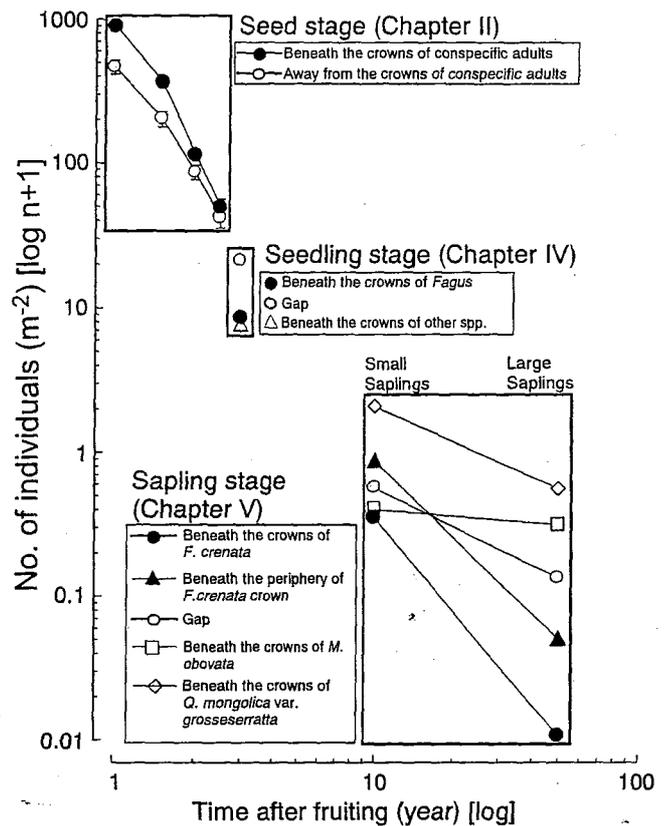


Fig. 13. Changes in demography of the *F. crenata* over their life cycle stages. From seed stage to seedling stage, demographic curves were drawn by the same cohort that fruited in 1995. For the sapling stage, demographic curves were drawn by the data that surveyed in the chapter 5. In the sapling stage, mean age and number of individuals were calculated from small saplings (shorter than 1.3 m in height) and large saplings (taller than 1.3 m in height), respectively.

更新や遷移過程の理解には、今後フェノロジー理論も加えて吟味する必要がある。

第6章 総合考察

本研究は、温帯の落葉広葉樹を代表する樹木であるブナにおいて開花・結実から種子の散布、実生の出現さらには稚樹の定着までの生活史のほぼ全般にわたる更新過程を明らかにした。各章で個々の生活史段階ごとに示した個体数の変化を生活史にしたがって並べ替え、生育場所別に Fig. 13 に示した。豊作年に落下し散布された種子の密度はブナ林冠下で高い値を示していたが、当年生実生の段階までに大きく減少し、その時点では他樹種の林冠下やギャップ下との差がなくなった (Fig. 13)。これは、生活史の中でも特に初期の段階に、空間分布が大きく変化したことを示す。さらに、樹高 1.3 m 未満の稚樹 (Small saplings) から樹高 1.3 m を超える稚樹 (Large saplings) に成長する間にもブナ林冠下とブナ林冠辺縁部において個体密度がさらに大きく減少したと考えられる。一方、この時期でもミズナラ、ホオノキ林冠下での減少速度は緩慢であり、前生稚樹の段階でもブナの分布の他種成木下へのシフトが継続すると考えられる。

このようなシフトは結果的に、ブナの前生稚樹における空間分布の不均一性を生じさせており、その後ギャップ形成がどこで生じるかによって、ブナの更新についてはブナ林の遷移過程が大きく変わり得ることを示唆している。たとえば、ミズナラの寿命は長くその優占度はブナよりも低いため、ギャップメーカーとしての寄与度はブナ林冠木よりも低いと考えられるが、ミズナラ林冠下ではブナ稚樹の個体数が多い上に、ギャップ形成以前にササの葉層を越えるサイズをブナ稚樹が獲得している。したがって、ひとたびギャップが形成されれば、その後の更新は速やかに進行すると考えられる。一方、ブナはミズナラよりも寿命が短く優占度が高いためギャップメーカーとしての寄与度は高いと考えられるが、ブナ林冠下ではブナ稚樹の個体数が少ない上に、ギャップ形成以前にササの葉層を越えるサイズを獲得しにくい。したがって、ギャップ形成後のブナの更新はササの成長速度との競争に左右されると考えられる。

本研究は温帯林を代表するブナにおいて、その種子散布過程を明らかにした。さらに、散布先での実生出現時期や林冠構成種の開葉フェノロジー、下層で繁茂するササの動態が前生稚樹の個体群構造に大きな影響を与えることを明らかにした。このような生活史を通じた研究を行うことによってはじめて温帯の落葉広葉樹林の維持・更新機構および遷移過程を明らかにすることができると考えられる。

論文審査結果要旨

樹木は、開花・結実から種子の散布、実生の出現から稚樹の成長そして林冠への加入といった長期にわたる生活史を持つ。その間、個体数が減少するとともに様々な死亡要因が空間的に作用することによって樹木の最適な更新場所が決定されていく。このような生活場所選択の解明は同時に森林群集の遷移ならびに種多様性形成メカニズム解明の糸口となる。しかし、特定の樹種において、生活史全般にわたって、個体群の空間分布パターン、デモグラフィーさらにそれに関わる環境要因を明らかにした研究はこれまでにはなく、どの生活史段階が生活場所選択にとって最も重要なのかといったことは、温帯・熱帯を通じて樹木ではほとんど明らかにされてこなかった。

そこで本研究は、日本の冷温帯のブナ (*Fagus crenata* Blume) の優占する天然林において、ブナの最適な更新場所ならびにブナ林群集の遷移機構を明らかにすることを目的とし、ほぼすべての生活史段階にわたってブナ個体群の空間分布パターンおよび個体数の変化とそれらに作用する環境要因を解析した。

1. 種子は秋に母樹の周囲に落下するが、母樹からの距離依存的な病原菌による死亡および密度依存的な齧歯類による捕食などによって、翌春の発芽直前の種子密度はブナ林冠から離れた所とブナ林冠下では同じになった。これは、個体群密度の高い冷温帯の樹木においても Janzen-Connell 仮説が成立することを初めて示した。

2. ブナ実生に付着している果皮が母樹の組織に由来すること、すなわち、果皮と母樹が同じ遺伝子型を持つことに着目し、種子散布後に母樹から離れて出現した実生の母樹の特定を正確に行う方法を開発した。この手法を用いて、並作年と豊作年の種子散布距離を比べた結果、豊作年の方が、より多くの当年生実生が種子親からより離れた場所（他樹種の林冠下、ギャップ）に散布されていることを明らかにした。

3. ブナの更新成功（実生の生存率、前生稚樹のサイズや数）は、林冠構成種の組成によって大きく異なることを明らかにした。ブナ実生・稚樹の更新成功はそれらと林冠構成種の間の開葉フェノロジーの差に起因する利用可能光量の違いや病原菌による死亡回避の程度の違いに大きく依存することを明らかにした。さらに、ブナの更新成功はササの繁茂するギャップで低く、ブナ天然林の動態ならびに遷移機構は、ギャップダイナミクス理論に加え、フェノロジー理論も加えて解析すべきであることを明らかにした。

これらの成果は、ブナ林の更新過程の研究としてばかりでなく多くの温帯林樹木の更新過程の解析や遷移機構の解明に貢献するものと考えられる。よって、審査員一同は、本研究に博士（農学）の学位を授与するに値するものと認定した。