

高木類の生育更新・樹形特性から見た
森林景観の基本構造の把握

Ecological Investigations on Forest Landscape Architecture
Especially from the Viewpoint of Growth Characteristics and
Tree Architecture in Tall Trees

課題番号：07660190

平成7～9年度科学研究費補助金（基盤研究C2）研究成果報告書

平成10年3月

静岡大学附属図書館



030850681 5

研究代表者

藤 本 征 司
(静岡大学農学部附属演習林)
Seishi FUJIMOTO
The Kamiatago Univ. Forests,
Fac. Agr., Shizuoka Univ.

はしがき

本研究は文部省科学研究費補助金（基盤研究 C2）の交付を受け展開されたものである。研究組織、交付額などは以下の通りである。

1. 研究組織

研究代表者	藤本 征司	(静岡大学農学部附属上阿多古演習林)
研究協力者	宮崎 仁志	(前・静岡大学大学院農学研究科)
〃	若木 哲	(前・静岡大学大学院農学研究科)

2. 交付額

平成7年度	1, 200千円
平成8年度	600千円
平成9年度	600千円
計	2, 200千円

3. 研究発表

(1) 学会誌など

藤本征司・越智 新・宮崎仁志・若木 哲 (1995.10) : 高木類のフェノロジーと枝条形成パターン—主に開芽, 開葉, 成長終了期について—. 日林論, 106.

(2) 口頭発表

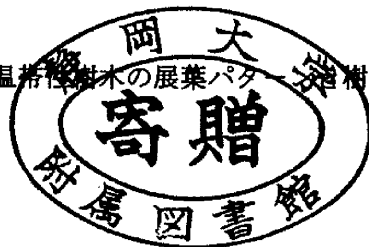
藤本征司・公平智史・宮崎仁志・若木 哲・松村仁実 (1996.4) : 高木類の展葉過程について—特にその展開葉数, 枝条長との関係—. 第107回日本林学会大会講演要旨集.

若木 哲・杉保和夫・藤本征司 (1996.4) : マツ人工林景観の推移—静岡大引佐演習林での事例—. 第107回日本林学会大会講演要旨集.

宮崎仁志・藤本征司 (1996.4) : ブナ, ミズナラ, コブシの枝条形成と樹形. 第107回日本林学会大会講演要旨集.

藤本征司・細倉民世・宮崎仁志 (1997.3) : ブナとミズナラの枝条形成パターンの相違. 第44回日本生態学会大会講演要旨集.

藤本征司・宮崎仁志 (1997.4) : 温帯樹木の展葉パターンと樹形. 第108回日本林学会大会講演要旨集.



目次

第1章 研究目的と課題	1
第2章 高木類の枝条形成特性と樹形特性	2
第3章 引佐演習林の森林景観の構造と推移	24
第4章 総合考察	45
あとがき	54
引用文献	54
ABSTRACT	57

第1章 研究目的と課題

1. 目的と考究課題

森林を理解し、その取扱いやこれからの森林文化の在り方などについて考えていくためには、それに先立って、生育・更新特性（生活戦略）などの面から、森林の主体である樹木（特に高木類）を体系的に理解し、その類型区分を行なっておく必要がある。また生育・更新特性の基本は、各樹種の遺伝的形態特性（体制）に大幅に規定されるので、樹種による生育更新特性の違いを理解するためには形態的特性の違いの分析も不可欠となる。筆者はこのような考え方にに基づき、これまでに冷温帯以北の高木類の被陰対応特性や攪乱対応特性、枝条形成特性、樹形特性などについて調査研究してきた。そしてその結果、冷温帯以北の高木類を突出型樹形(excurrent tree-form)を呈し、非競合・非定着的戦略を示す突出型樹種と、沿下型樹形(decurrent tree-form)を呈し、それゆえに競合・定着的戦略を示す沿下型樹種に2大分する類型区分を提案し(藤本, 1993; Fujimoto & Miyakawa, 1991)、この類型区分によって、各樹種の生育・更新特性のみならず、冷温帯以北での森林の構造や遷移パターンなどについても、より理解が容易となることなどを示した。

また5年ほど前からは、以上のような類型区分の暖温帯域での妥当性の検討も試みはじめた結果、提案された類型区分が、暖温帯域の樹木に対しても当てはまる可能性が高いことや、「森林景観」としての森林の生態学的基本構造を理解するうえでも、重要な意味を持つらしいことが示唆された。

しかし、提案した類型区分にまだ未解決な検討課題が残されていることや、森林景観の基本構造の理解に役立てるためには、実際の森林景観についての実地調査などが不足していることも明らかであった。また、理論的検討なども不十分であった。そこで本研究では、提案した高木類の類型区分の暖温帯系樹木も含めた妥当性のより詳細な検証と、得られた類

型区分に従った森林景観の基本構造の把握を目的として、暖温帯系高木類を中心とした温帯系樹木の生育・更新特性の分析や森林景観の構造と推移パターンについての調査研究などを行ない、包括的考察を加えることにした。

2. 本研究の学術上の意義

本研究の特色のひとつは、樹木が示す樹形の違い、特に樹形形成の基本にある枝条形成パターンの違いの分析から、暖温帯性樹木まで含めた様々な樹種の特性の包括的理解が目指されていることにある。また、得られた知見に従い、新たな視点から、森林景観の基本構造の解明を試みている点も本研究の特色のひとつである。森林景観は、ランドスケープ・エコロジーの観点からは、人工林や二次林なども含めた、様々な諸部分（部分生態系）の複合体として理解されてきた(杉村, 1993)。しかし、その解釈は、現在のところは、多分に現前する実空間としての森林の単なる言い換えに過ぎない面が強く、必ずしも、対象の持つ生態学的構造に依拠して、その基本構造が呈示されているとはいえない面があると推察される。それに対し本研究は、得られた知見に従って、森林景観の生態学的基本構造を明確化することを意図したものである。本研究により、景観としての森林の基本構造の解釈が、より明確で、より対象の有り様に即したものとなることが期待される。

また本研究は、生活戦略の研究との関連では、イギリスの Grime (1977) による植物の生活戦略の3類型区分の批判的継承を意図した研究としても位置付けられる。また樹形研究との関連では古く Brown ら(1967)によって指摘された突出型樹形と沿下型樹形の違いの重要性の再認識を意図した研究でもある。

3. 本報告の構成

本報告は目次の通り4章よりなる。この第1章では本研究の目的や課題などに触れている。第2章では温帯域の高木類の枝条形成特性と樹形特性の種に

よる違いの解析結果について詳述し、高木類を上述したふたつのグループに分ける考え方の妥当性やふたつのグループの形態形成上や生活戦略上の違いについて論議した。第3章では、全体で暖温帯域の森林景観のひとつを構成すると考えられる静岡大学引佐演習林の森林植生の現況や推移についての調査結果を取りまとめ、暖温帯域の森林景観の基本構造が上述した2類型区分でどこまで説明できるようになるかなどについて論議した。そして最後の第4章では、以上の結果や論議を前提にして、さらに包括的な総合考察を加えた。

第2章 高木類の枝条形成特性と樹形特性

1. はじめに

1. 目的と課題

樹木の形態は種によって異なるが、形態の違いは生活様式の違いと密接に関係している。特にそのトータルな表現である「体制」の違いは、渋谷(1960)が指摘しているように、生活様式の基本を規定していると考えられるため重要である。樹木の場合、この体制の違いは樹形の違いに帰着する(藤本, 1993)。そのため種による生活様式や生活戦略の違いを理解するためには、樹形の比較が必須である。さらに樹形の基本は毎年の枝条形成の積み重ねにより作られるため、樹形の違いは枝条形成パターンの違いを通して理解できる。そこで本研究では、上記のような考え方に従い、静岡大学上阿多古演習林と同大学大谷キャンパスに植栽された暖温帯を含む温帯系高木類の枝条形成パターンや樹形について調査・解析し、温帯域の高木類の種による生活戦略の違いやその樹形形成特性との関連などについて考察した。

2. 研究小史

1) 枝条形成

枝条形成パターンについてはこれまでに数多く報告がある。郡場(1947, 1948)の熱帯樹木の成長周期に関する研究は、枝条形成パターンの先駆的な研究である。丸山(1978)は、ブナ林を構成する木本植物50種について、当年性枝条の伸長パターンを調べ、短期間にのびる *Fagus*型と長期にわたって伸び続ける *Populus*型、および中間型の *Lindera*型に区分した。また菊沢(1986-a)は、冷温帯系樹木の枝条形成パターンを、葉の展開パターンに着目し、一斉開葉型、順次開葉型、およびその中間型(一斉+順次)に区分した。この区分は、一斉開葉型が *Fagus*型、順次開葉型が *Populus*型にほぼ対応しているが、多くの種の展葉過程(葉の出現過程)を詳細に比較

した点で、これまでの枝条レベルでのもっとも重要な研究成果のひとつといえる。来田・藤本(1992)、来田・坂上・藤本(1993)は、菊沢による類型区分をふまえ、さらに当年生枝条に着生する葉や節間の量的な成長も考慮に入れた、落葉広葉樹の調査・研究を行った。藤本・越智(1995)は、一斉開葉度合いの指標として、葉の重複率を提案した。これは一斉開葉性を成長の速さではなく、成長の同調性によって定義すべきと考える考え方であり、今後の枝条形成パターンの研究上重要である。また枝条形成パターンを含む樹木の季節変化であるフェノロジー研究としては、梶(1994)、倉橋・梶(1994)、藤本ら(1995)、藤本(1996, 1997)、中田ら(1995)、菊沢(1986-b, 1996)などが枝条形成パターンを理解するうえで重要である。

2) 樹形形成

樹形について考える場合、まず「かたち」の本性をどのようにとらえるかが問題となる。「かたち」の本性論の先駆けは、「かたち」の不変的側面を原型(体制)としてとらえる一方で、「かたち」を静的な shapeとしてみるより、形成過程も含む動的な formとして見ていこうとするGoethe(1817)に求められる。このような考え方は今日における Dynamic morphologyへと繋がっている。陸上植物の場合は、成熟段階に到達してからも、枯死するまで成長し続けるため、発生初期におよその体制構築を終え、成熟することでほぼ成長を終える動物より、環境の影響を受けて変形しやすい。このような変形過程をその不変的側面との関連で動的に把握していく研究分野が Dynamic morphologyであるが、これは樹木の生育パターンを比較解明していくうえでも重要な方法と考えられる。

樹形の類型区分としては、これまでに Raunkier(1934)による geotropicな樹形と fastigateな樹形に分ける区分、鈴木(1952)によるタブ型、シイ型、ブナ型、ヒノキ型、ツガ型に分ける区分などが提案されてきた。しかし上述した考え方に従うと、樹形という「かたち」も単なる外形的なものとしてではなく、遺伝的に原型的・体制的なものとして捉えるとともに、可変的な樹形形成様式の問題として捉える必要がある。Halleら(1978)は、熱帯性樹木の樹形を23の遺伝的樹形に類型区分した上で、それらの変形も考慮に入れて、それらの生態的意味の違いについて論議した。また藤本(1985, 1993)は、冷温帯以北の広葉樹と針葉樹の突出型樹形と沿下型樹形の持つ生態的な意味の違いについて検討した。また樹形形成の基本である分枝パターンの解析としては、藤本(1988)、藤本・嶋田(1991)、岡部・沖津(1992)、Kohyama(1980)、甲山(1996)が、突出型樹形の形成と深く関連する長枝と短枝の形成に関わる冬芽や

枝条レベルでの研究としては、藤本(1978)、熊田(1980, 1981)、熊田・藤本(1982)、茂田井・藤本(1982)などがあり、冬芽構造と長・短枝分枝の関係を理解する上で重要な観点を含む。コンピュータによる樹形解析であるニクラス(1986)、Fisher(1979-a, b)、本多(1981)、Hondaら(1981)などは、頂部支配の度合いと樹形との関係を考える上で重要である。

3) 生活戦略

これまでに提案されてきた戦略理論としては、まずその先駆けとなった、 $r \cdot K$ 理論(MacArthur & Wilson, 1967; Pianka, 1974)を最初に挙げる必要がある。また古くから指摘されている先駆樹種と後発樹種の区分や、陽樹と陰樹の区分も戦略理論と無関係ではない。またGrime(1977, 1979)による3つの戦略(Ruderal, Stress tolerantおよび Competitive strategy)に区分する考え方は、 $r \cdot K$ 理論を批判的継承した理論として、研究史的に重要である。

Kikuzawa(1983)、菊沢(1986-a, b)による葉の生存戦略に関する研究は、冷温帯以北の広葉樹に関する形態による生態の制約問題を重視した最初の戦略研究として重要である。藤本(1993)による2類型区分)突出型・非競合的戦略と沿下型・競合的戦略)はGrimeの3類型を突出型樹形と沿下型樹形の違いになどに着目して、Ruderal strategyと Stress-tolerant strategy をひとつの戦略範疇にまとめた試みである。またグールド(1987)によるプロジェネシスとネオテニーなどの議論は、生活戦略を進化の面から考える上で重要である。

II. 調査地、材料及び方法

1. 調査地概況

調査は、静岡大学農学部附属上阿多古演習林森林ステーション内見本林(図-1)及び同大学大谷キャンパスで行った。

上阿多古演習林内森林ステーションは、静岡県天竜市内の低起伏山地にあり、標高約340m、年平均気温13.5℃、年間降水量は約2510mm、降雪は年数回あるが、積雪はほとんどなく、冬季は北西の常風が強く、乾燥する。大谷キャンパスは、静岡市内の日本平西側斜面下部にあり、標高は30m~100m、年平均気温16.1℃、年降水量は2360mmである。

2. 材料と方法

1) 枝条形成調査

調査は94年から97年にかけて、上述した2カ所で行った。上阿多古演習林では約40種 約250本、大谷キャンパスでは同様に16樹種 約120本の成長の良好な当年生枝条(観察当初は冬芽状態)について、枝

条に着生するすべての葉と節間の長さを開芽から成長が終了するまで週2回、3~4日の間隔で測定した(図-2)。この報告では94年から96年にかけて行った、上阿多古演習林での5樹種16本、大谷キャンパスでは94年から96年にかけて14樹種31本(表-1)のデータを主な対象にし、展葉パターンについて解析した。また冬季に冬芽を採取し、冬芽内のすべての葉原基の長さや節間長も測定した。これらのデータより、成長終了後、枝条毎、樹種毎に、個葉と枝条の成長期間(G, G_s)、平均葉間期、葉の推定重複率、葉の平均着生位置などを算出した(図-3)。個葉の成長期間については、葉の成長開始以降の成長曲線をRichards成長関数(Richards, 1953)に当てはめ、その実質的成長期間を算出し、個葉の成長期間とした。実質的成長期間は、 $G(G_s) = (2 \cdot m + 2) / k$ (大隅・石川, 1983)で算定した。枝条の成長期間(G_s)については、枝条に着生する全ての葉と節間の長さの総計を枝条の成長量と考え、その成長曲線をRichards成長関数に当てはめ、同様に算定した。また、実質的成長期間の成長開始時点と終了時点は、この時点では成長速度が等しくなると考え、 R -成長関数から推定した。同様の方法で、枝条の成長開始日も求めた。なお、個葉の成長曲線の R -成長関数への当てはめに際しては、開芽以前に到達していたサイズ(d 、葉原基サイズ)を考慮に入れ、実際には d を入れた $Y = A(1 - b \cdot \exp(-k \cdot x))^{1/(1-m)} + d$ に当てはめた(図-4)。また、平均葉間期(P)は、枝条の隣接する2葉間で、上位の葉が下位の葉より平均何日成長が遅れていたかを、葉の成長が最終サイズの50%の時点で評価した値で、一斉開葉度合いを示すパラメータのひとつである。また、葉の平均葉間期が同じであっても、個葉の成長期間(G)が長いほど、また展開葉数(n)が少ないほど、枝条全体での葉の成長の同時性が高まるため、結局枝条全体の一斉開葉度合いは、最上位葉と最下位葉の成長期間の重複率によって評価されることになる。今回は、これを、葉位によって葉の成長期間が変わらないと仮定して、 $W = (1 - P(n-1)/G) \cdot 100$ で算定し、これを葉の推定重複率(W)とした。式の構造からも、葉の重複率は、平均葉間期(P)が短いほど、個葉の成長期間(G)が長いほど、展開葉数(n)が少ないほど高くなることがわかる。葉の平均着生位置については、枝条の中央に着生する葉が枝条の基部から何%の位置に着生していたかを算定して求めた。この値が大きいほど葉が枝条の上部に集中し、小さいほど葉が基部に多く着生していることになる。

2) 樹形調査

樹形については、上阿多古演習林森林ステーション内見本林に植栽された孤立木(1989~1990年植

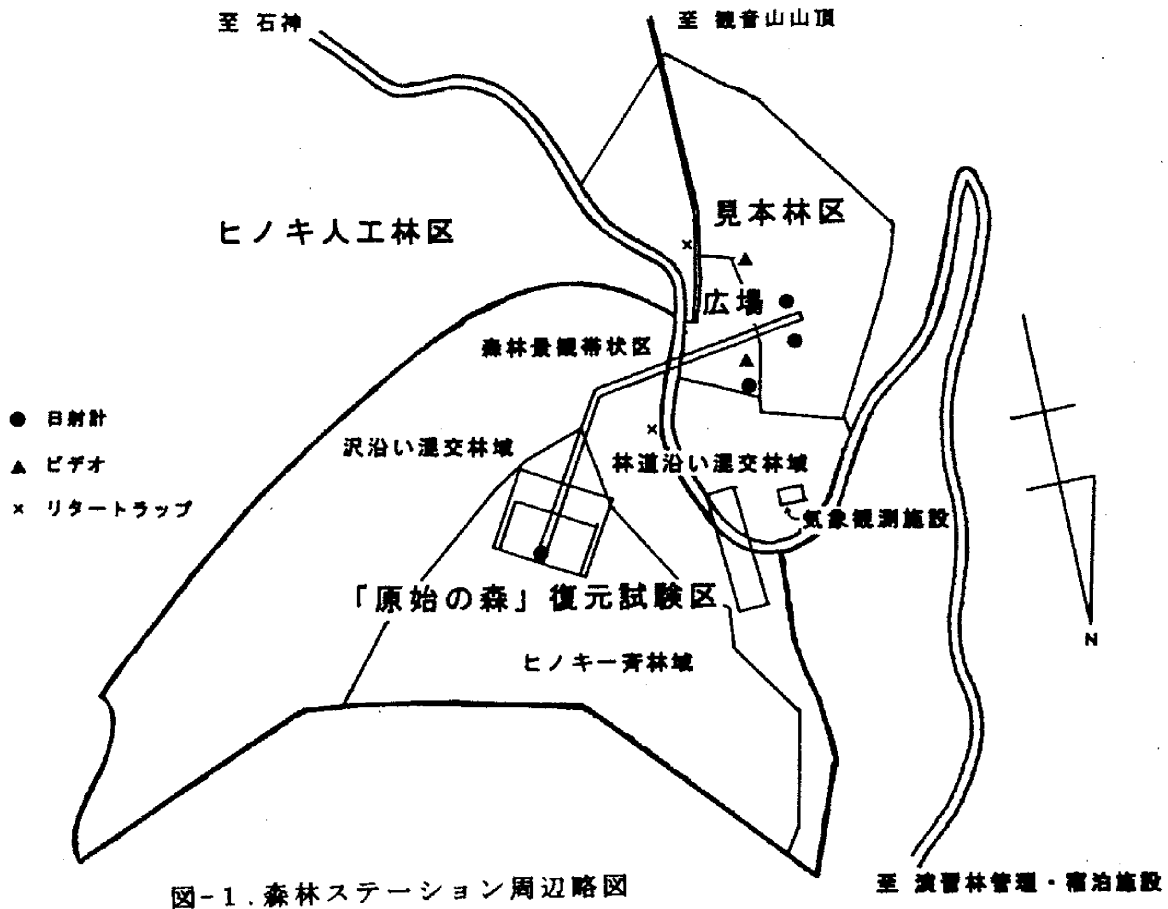


図-1. 森林ステーション周辺略図

表-1. 調査樹種一覧とサンプル数

場所	科	樹種	サンプル数
上阿多古 演習林	ブナ科	ブナ (<i>Fagus crenata</i> Bl.)	7
		ミズナラ (<i>Quercus mongolica</i> Fisch. var. <i>grosseserrata</i> Rehd. et Wils.)	3
	マテバシイ科	マテバシイ (<i>Pasania edulis</i> Makai)	2
		シリブカガシ (<i>P. globosa</i> Oerst.)	2
		コブシ (<i>Mangolia kobus</i> DC.)	2
大谷 キャンパス	モクレン科	ハクモクレン (<i>Magnolia denudata</i> Desr.)	3
		タイサンボク (<i>Magnolia grandiflora</i> L.)	2
		ユリノキ (<i>Liriodendron tulipifera</i> L.)	2
	ブナ科	シラカシ (<i>Quercus myrsinaefolia</i> Bl.)	2
		マテバシイ (<i>Pasania edulis</i> Makai)	3
	クスノキ科	クスノキ (<i>Cinnamomum Camphora</i> Sieb.)	1
		シロダモ (<i>Neolitsea sericea</i> Koidz.)	2
	マキ科	イヌマキ (<i>Podocarpus macrophylla</i> D. Don)	2
		ナギ (<i>Podocarpus Nagi</i> Zoll.)	1
	ユズリハ科	ヒメユズリハ (<i>Daphniphyllum taijunnanii</i> Zoll.)	2
	ウコギ科	カクレミノ (<i>Dendropanax trifidus</i> Makino)	4
	ニレ科	ケヤキ (<i>Zelkova serrata</i> Makino)	3
	ツバキ科	モッコク (<i>Fernstroemia gymnanthera</i> Badd.)	2
	マンサク科	モミジバフウ (<i>Liquidambar styraciflua</i> L.)	2

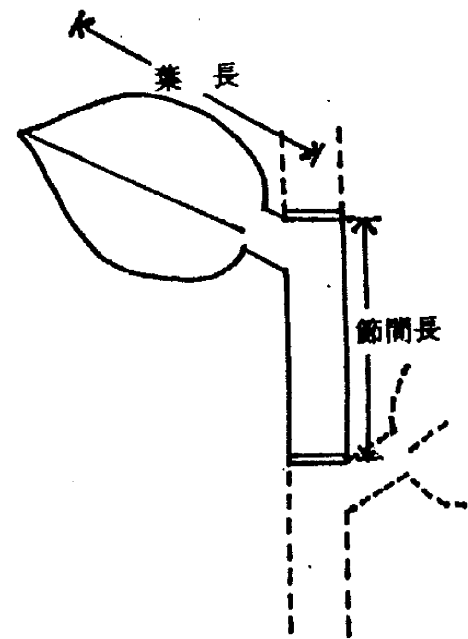
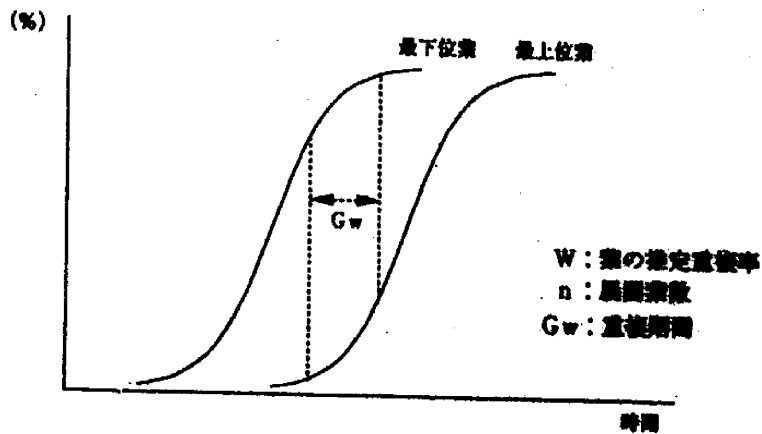
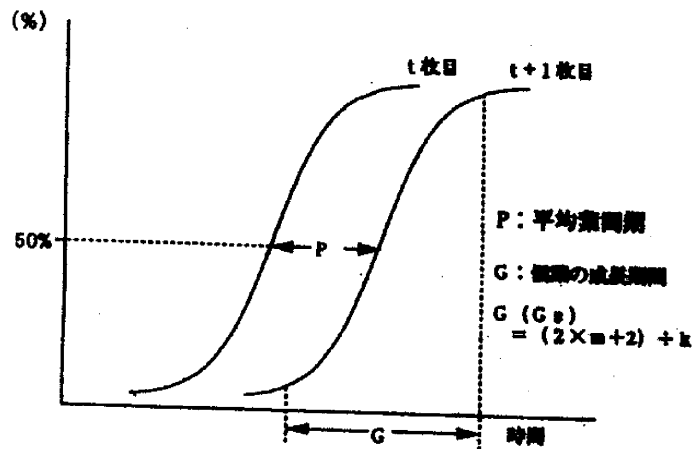


図-2. 葉と節間の模式図



$$W = [|G - P \times (n-1)| / G] \times 100$$

$$\therefore = |1 - P \times (n-1) / G| \times 100$$

図-3. 平均葉間期、葉の推定重複率説明図

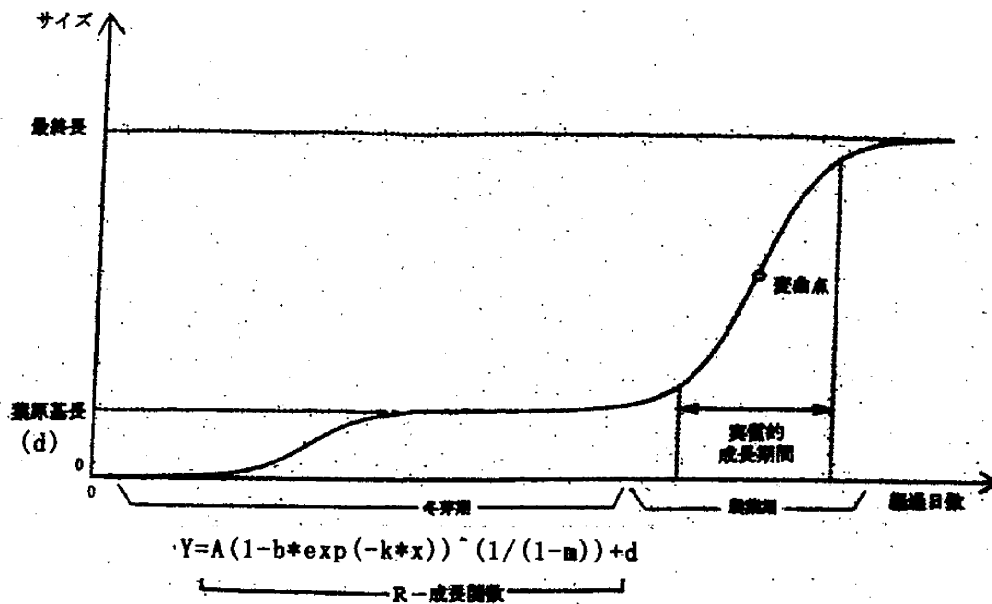


図-4. 成長曲線模式図

栽)を対象にして、95年から96年にかけてブナ、ミズナラ、コブシ、マテバシイ、シリブカガシの5樹種12個体について調査した(表-2)。成長終了後、個体を主軸、1次枝(主軸から直接出ている枝)、2次枝以上の枝に分け、2次枝以上のものについては、それに着生するすべての末端枝(ホルトンの1次枝)の年毎の累積伸長量、葉枚数、齢を調査した。1次枝については2次枝以上の調査項目に加えて、枝の位置、主軸との分枝角、ホルトンの次数別本数、1次枝の基部の直径(D₀)、葉枚数の層別分布について調査した。また主軸(樹幹)に関しては、樹高、胸高直径、根元直径、年毎の累積伸長量、主軸が不明瞭になるまでの高さ、1次枝着生部位上部直径を測定した(藤本・嶋田, 1991)。測定後、ホルトンの分岐比、層別葉枚数分布、主軸率、Du/D₀比、末端枝の年平均成長量の長さ別頻度分布などを求めた。層別葉枚数分布については、2通りの方法で示した。一つは実際の葉の着生位置で表したもので、樹体全体の実際の層別生産構造を示し、もう一つは、葉の帰属を1次枝の着生位置によって表したもので、生産構造をどの階層の1次枝が支えているのかを示したものである。主軸率とは、樹高に対する主軸が不明瞭となるまでの高さの割合である。Du/D₀比は、主軸と枝の相対成長関係を示す指標のひとつで、この値が高いほど、枝に対する主軸の成長が著しいこと(すなわち頂部支配の度合いが大きいこと)を意味する。

表-2. 樹形調査個体(平均)

	調査 個体数	平均樹高 (m)	平均胸高 直径(cm)	平均根元 直径(cm)
コブシ	2	2.26	1.40	3.53
ブナ	3	2.04	1.25	3.59
ミズナラ	2	1.23	0.37	2.35
シリブカガシ	3	2.03	0.95	3.61
マテバシイ	2	3.15	3.70	6.75

3) 冬芽内での葉原基の発達度合いと展葉パターンとの関係

上述した展葉パターンの解析に使った以外の樹種や枝条に着生する冬芽についてのデータも追加し、合計で、11樹種65個の冬芽内のすべて葉原基(421個)の長さを測定した。また、葉の最終サイズについてもデータを追加し、合計で11樹種55本の当年生枝に着生するすべての葉の最終長も測定した。

また、3樹種(ブナ、ミズナラ、コブシ)については、冬芽内の葉原基の組織構造の顕微鏡による観察も行った。プレパラートの作成はパラフィン切片法によって行ない、染色は、デラフィールドのヘトキシリン、サフラニン、ファストグリーン FCFによる3重染色とした。

III. 結果と考察

1. 枝条形成パターン

1) 成長曲線

図-5~6に、代表的な6樹種6枝条についての、枝条に着生する全ての個葉の成長曲線(葉が多数あるものは1枚おき)、枝条全体に着生するすべての葉の総伸長曲線、およびそれらの成長曲線(個葉の成長曲線については中位に着生する1枚のみ)をR-成長曲線に回帰させた結果を示した。なお個葉の成長プロセスや葉の総成長プロセスはR-成長曲線によく当てはまった($R > 0.99$)。

丸山(1978)は、当年生枝条の伸長パターンについて、短期間に伸びきるFagus型と長期にわたって伸び続けるPopulus型、及び中間型に区分した。また菊沢(1986)は葉の展開パターンを開葉のパターンには比較的長い期間にわたって、ほぼ順々に開葉していく順次型と、短期間に葉が一斉に開ききってしまう一斉型、および、その中間型である、一部を一斉に開き、その後順々に開いていく一斉+順次型3つに区分した。また来田・藤本(1992)は、一斉開葉型であっても、程度の差はあれ、上位に着生する葉や節間ほど成長が遅れることに着目し、この菊沢による3つの区分を葉や節間の成長の両面からとらえ直し、順次型と一斉型を、それぞれ、葉と節間が共に基部に着生するものから順次成長し、分節単位を1つ1つ積み上げていくように成長する傾向が明瞭に認められる「積み重ね型」の枝条形成パターンと、多少このような傾向は残存するものの、葉や分節単位の成長の同時化が進行している「同時化成長型」の枝条形成パターンに対応させる考え方を示した。図よりコブシでは、順次開葉型樹種に特徴的な積み重ね型の枝条形成パターンが明瞭で、より上位の葉ほど成長が遅れる傾向が顕著に認められることがわかる。他の順次開葉型樹種でも同様であった。それに対して一斉開葉型とされるマテバシイ、シリブカガシ、ミズナラ、ブナ、ケヤキなどでは、葉の成長の同時性が顕著であった。しかしこれらの樹種でも多少より上位の葉ほど成長が遅れる傾向があることも、図より明らかである。この傾向は、特にブナやケヤキで顕著であった。以上のことは、一斉開葉型と順次開葉型の違いが、展葉の同時性に関して考える限り、程度の差に過ぎないものであり、一斉開葉するものの中にも、かなり順次開葉に近いものがあることを意味している。

2) 個葉の成長期間

個葉の成長期間の一覧を表-3に示した。順次開葉型樹種では、最も短いユリノキ(23.6日)から、最も長いモミジバフウ(31.7日)まで樹種による差

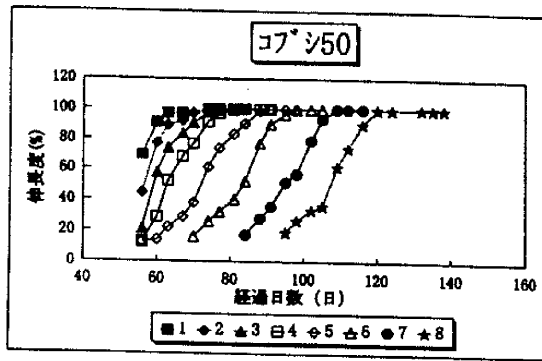


図-5 a. コブシ50 葉の成長曲線

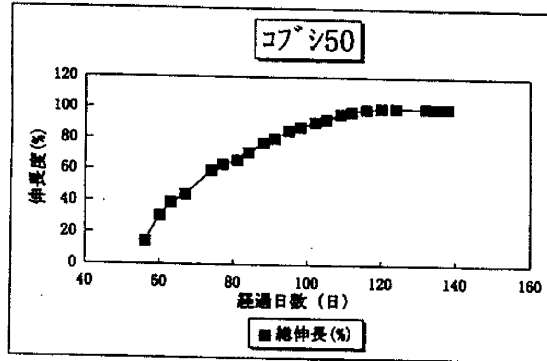


図-5 b. コブシ50 総伸長曲線

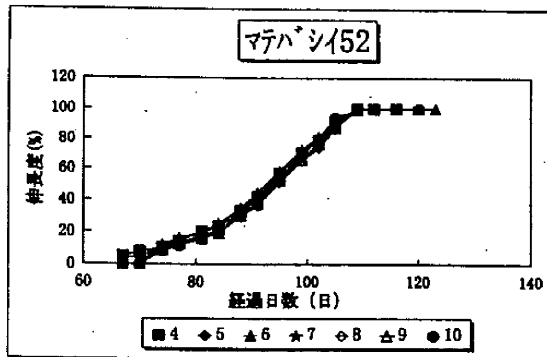


図-5 e. マテバシイ52 葉の成長曲線

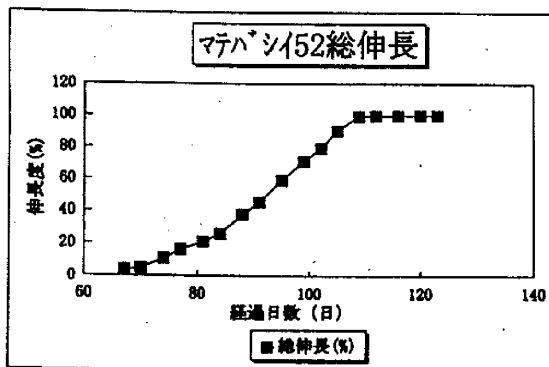


図-5 f. マテバシイ52 総伸長曲線

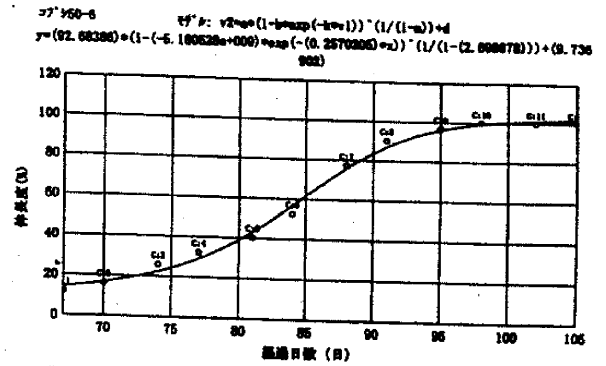


図-5 c. コブシ50 6枚目回帰曲線

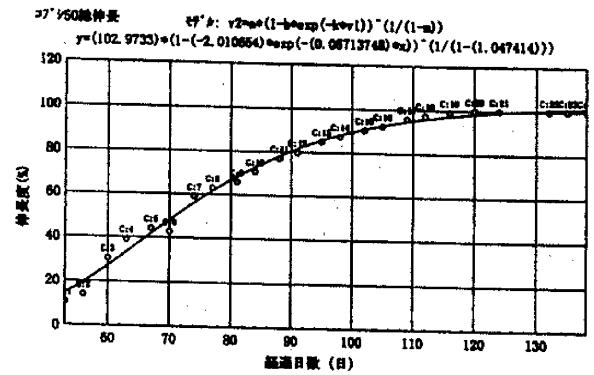


図-5 d. コブシ50 総伸長回帰曲線

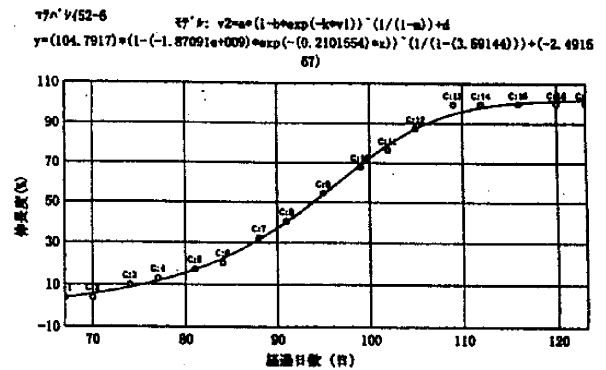


図-5 g. マテバシイ52 6枚目回帰曲線

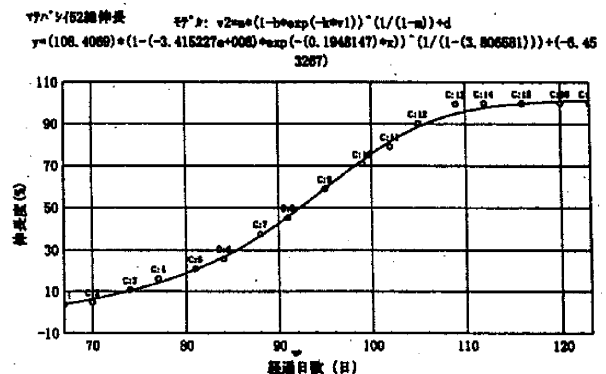


図-5 h. マテバシイ52 総伸長回帰曲線

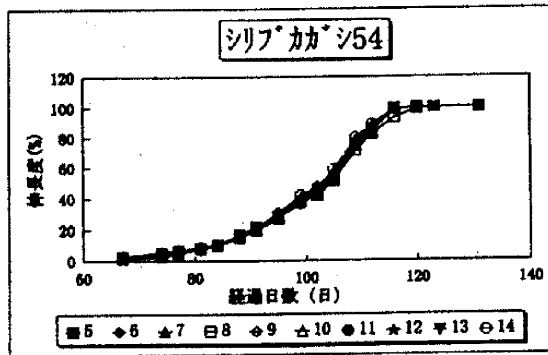


図-6 a. シリブカガシ54 葉の成長曲線

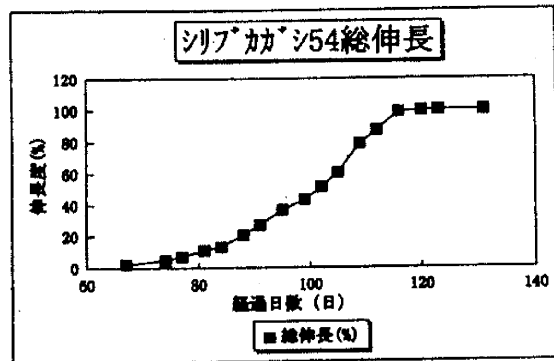


図-6 b. シリブカガシ54 総伸長曲線

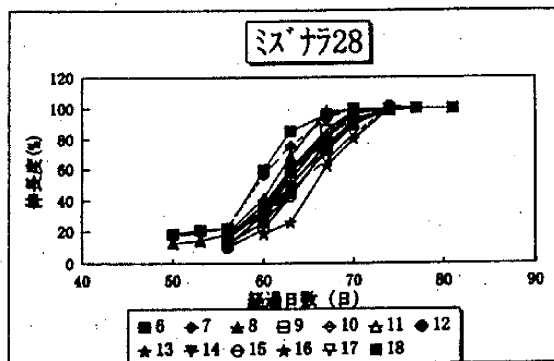


図-6 e. ミズナラ28 葉の成長曲線

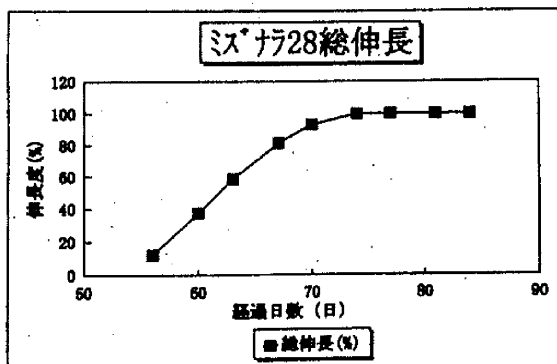


図-6 f. ミズナラ28 総伸長曲線

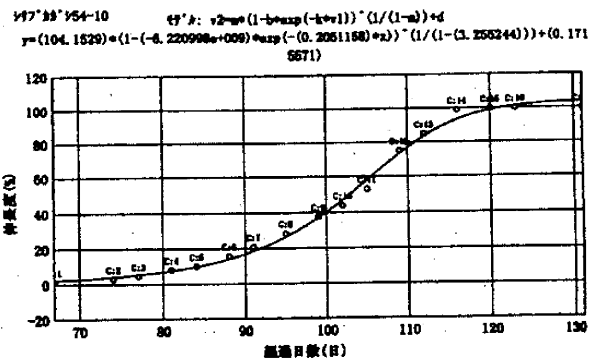


図-6 d. シリブカガシ54 総伸長回帰曲線

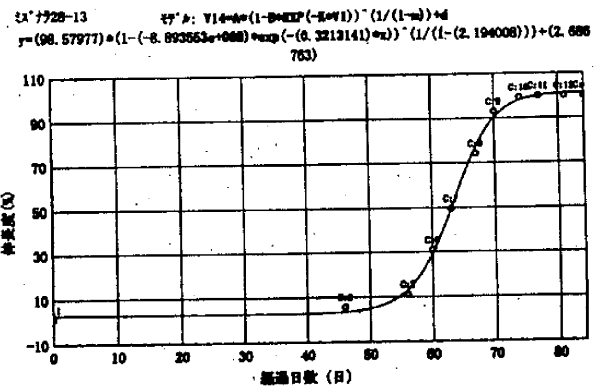
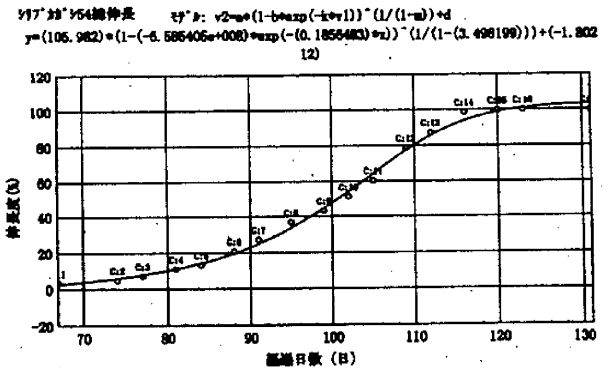


図-6 g. ミズナラ28 13枚目回帰曲線

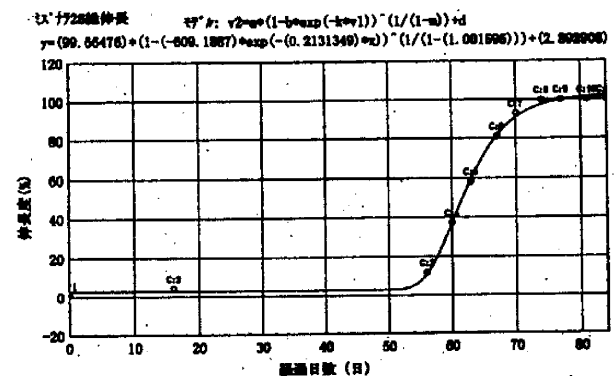


図-6 h. ミズナラ28 総伸長回帰曲線

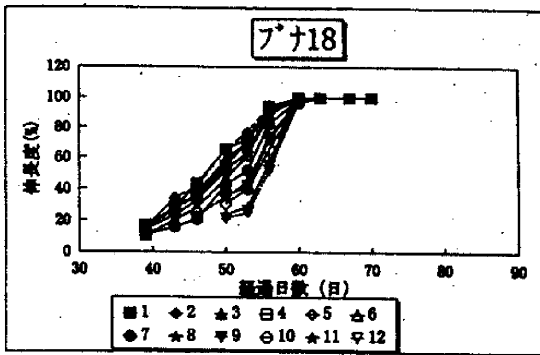


図-6 i. プナ18 葉の成長曲線

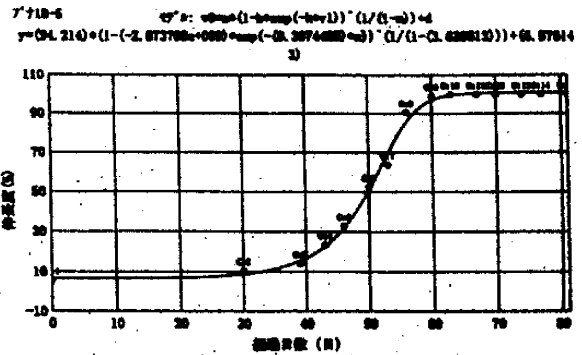


図-6 k. プナ18 5枚目回帰曲線

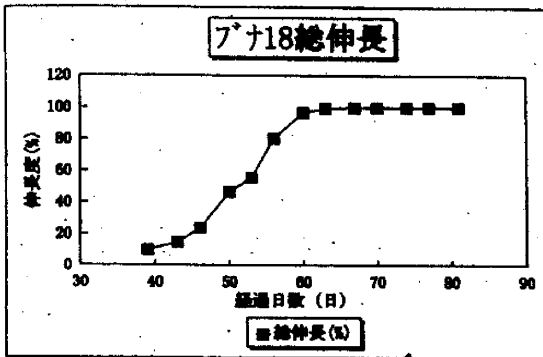


図-6 j. プナ18 総伸長曲線

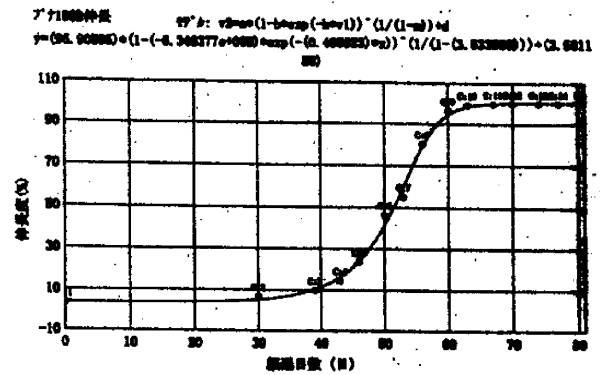


図-6 l. プナ18 総伸長回帰曲線

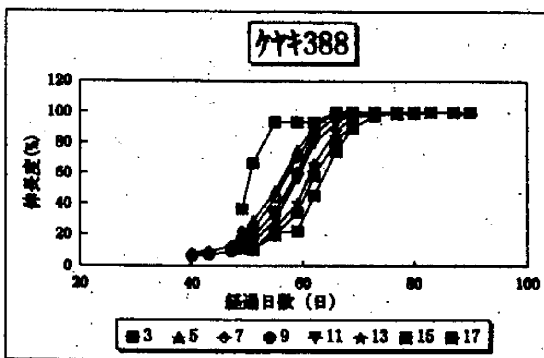


図-6 m. ケヤキ388 葉の成長曲線

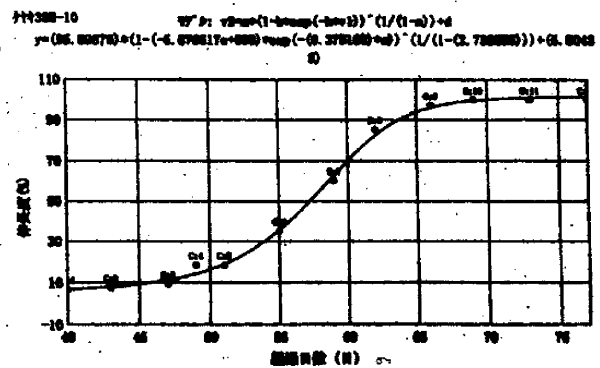


図-6 o. ケヤキ388 10枚目回帰曲線

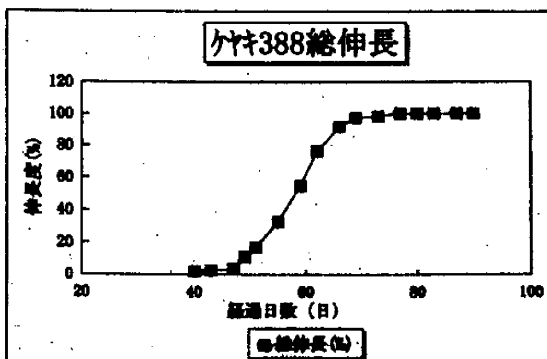


図-6 n. ケヤキ388 総伸長曲線

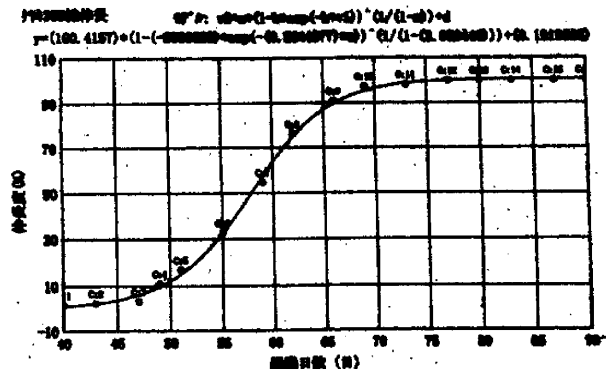


図-6 p. ケヤキ388 総伸長回帰曲線

がそれほどなかったが、一斉開葉型の間ではシラカシ(15.3日)、ケヤキ(17.9日)から長いシリブカガシ(42.8日)、マテバシイ(42.2日・上阿多古)まで様々で、樹種による差が大きかった。シラカシ、ケヤキ、ブナ、ミズナラなどは、すべての順次開葉型樹種よりも短く、逆に、シリブカガシ、マテバシイ、カクレミノ、クスノキなどは、すべての順次開葉型樹種より長い個葉の成長期間を示していた。

3) 枝条の成長期間と成長開始、終了日

表-4に枝条の成長期間と成長開始日、成長終了日を示した。成長開始日は、総体的に見て順次開葉型の方が速く、コブシ、ユリノキが、4月上旬、ハクモクレン、モミジバフウも4月半ばまでには成長を開始していた。それに対して一斉開葉型の多くは遅く、4月下旬から5月にかけて成長を開始した。特に遅かったのは、シロダモ、ナギ、イヌマキで、いずれも5月下旬に成長を開始した。しかし例外も認められ、タイサンボクは順次開葉型であるが、成長開始日が5月16日と著しく遅く、ブナ、クスノキは一斉開葉型であるが、いずれも4月9日と極めて早かった。成長終了日については、成長開始の場合以上に一斉開葉型と順次開葉型にあまり差が見られず、ほとんどの樹種が、5月の中旬から6月いっぱいにかけて成長を終了させている。しかしブナは例外的に4月30日と非常に早い時期に成長を終了させていた。ブナは成長開始や終了に関しても特異な樹種といえ、開始日に注目すると、この点でも順次開葉型樹種に似ていることになる。

枝条の成長期間については、一般的に考えられているように、全体を通して見ると、順次開葉型樹種は長く、一斉開葉型は短かった。しかし、一斉開葉型でも、個葉の成長期間の長いシリブカガシ、マテバシイなどでは、多くの順次開葉型樹種と同程度か、むしろ長い期間を示していたことがわかる。

一般に一斉開葉型は急速に開葉しきる性質を持つと考えられているが、一斉に開葉することと急速に開葉しきることは概念的に異なる(藤本・越智, 1994)。一斉性は、一義的には事象の同時性を意味する概念であり、同時ではあっても、その事象が生起する期間が長ければ、当然急速な事象とはならない。すなわち葉の成長で考えれば、すべての葉がほぼ同時に開いても、葉の成長期間が極度に長ければ急速に成長しきることはできないことになる。極端な例をひけば、ナミブ砂漠に生育する裸子植物であるウエルウィチアは枯死するまでに対生する1対の葉しか形成せず、千年以上もその葉を成長させ続けるが、2枚が同時に成長するという意味では一斉性を示していることになるものの、急速に開葉しきる性質を示す植物とは到底いえないことになる。以上のように

に、実際に個葉の成長期間が長いため、順次開葉型樹種よりもむしろ長い枝条の成長期間を示す一斉開葉型樹種が存在していたことは、一斉開葉型の展葉パターンが必ずしも高速開葉型であるとは限らないことを意味しており、一斉開葉型の展葉パターンの特質やその多様性を考える上で興味深い事項である。

4) 平均葉間期と葉の推定重複率

表-5に平均葉間期の一覧を示した。順次開葉型樹種の平均葉間期は長く、最低のモミジバフウでも3日以上、最長のユリノキでは1週間以上と長かった。それに対して一斉開葉型樹種では、順次開葉型樹種より明らかに短く、全ての樹種が1よりも小さかった。このことは葉間期の面からみても、順次開葉型樹種と一斉開葉型樹種の差がかなり大きいことを意味している。しかし樹種によるバラツキも大きく、調査種数の少ない順次開葉型樹種の場合でも、一番長かったユリノキと一番短かったモミジバフウの間にも2倍以上の開きがあり、一斉開葉型樹種の場合では、最も短いマテバシイと最も長いクスノキの間では6倍以上の開きがあった。それに対して最も葉間期の長い一斉開葉型樹種であったクスノキと最も葉間期の短い順次開葉型樹種であったモミジバフウの開きは4倍程度に過ぎなかった。このように考えていくと、クスノキ、カクレミノ、イヌマキ、ナギ、ブナなどは同じ一斉開葉型ではあっても、枝条の基部の方から順次求頂的に成長する順次開葉型が示すような性質がある程度まで残存している樹種とみなせることになる。モミジバフウやタイサンボクの場合にはちょうど逆のことがいえる。以上のことから、順次開葉型樹種と一斉開葉型樹種の差が大きいことは確かだとしても、多分に移行的な在り方を示す樹種も多く、ブナなどがそれに相当することがわかる。

表-6に葉の推定重複率を、平均葉枚数、平均葉間期、個葉の成長期間とともに示した。すでに触れたように、最下位葉と最上位葉の成長期間の重複率である葉の推定重複率は、一斉開葉度合いを示す重要な指標といえ、式の構造から、平均葉間期(P)が小さく、展開葉数(n)が少なく、個葉の成長期間(G)が長いほどこの値が大きくなる。

図より、重複率の値の樹種によるバラツキは必ずしも小さくないが、一斉開葉型とされる樹種はすべて60%以上であったのに対し、順次開葉型とされる樹種では、最大のハクモクレンでも20%未満であった。これは順次開葉型と一斉開葉型の境が重複率20~60%程度のところに求められることを意味する。

樹種別に見ていくと、まずコブシ、ユリノキでは平均葉間期が1週間以上と非常に長いうえに、展開葉数も比較的多かったため、個葉の成長期間が20日台とそれほど長くなかったが、葉の推定重複率は、

表-3. 個葉の成長期間一覽

樹種	個葉の成長期間 (日)
●シリブカガシ	42.8
●マテバシイ	42.2
カクレミノ	35.8
マテバシイ	35.4
クスノキ	34.9
○モミジバフウ	31.7
○タイサンボク	29.5
ナギ	29.3
イヌマキ	28.5
シロダモ	28.1
○●コブシ	26.8
○ハクモクレン	25.7
ヒメユズリハ	23.7
○ユリノキ	23.6
モッコク	20.5
●ミズナラ	21.0
●ブナ	20.4
ケヤキ	17.9
シラカシ	15.3

○は順次開葉型樹種

●は上阿多古演習林調査樹種

表-5. 平均葉間期一覽

樹種	平均葉間期 (日)
●マテバシイ	0.14
●シリブカガシ	0.17
シラカシ	0.18
●ミズナラ	0.27
シロダモ	0.29
マテバシイ	0.34
ヒメユズリハ	0.40
ケヤキ	0.52
●ブナ	0.65
モッコク	0.69
ナギ	0.77
イヌマキ	0.83
カクレミノ	0.87
クスノキ	0.88
○モミジバフウ	3.53
○タイサンボク	3.87
○ハクモクレン	5.18
○●コブシ	7.41
○ユリノキ	7.71

○は順次開葉型樹種

●は上阿多古演習林調査樹種

表-4. 枝条の成長期間, 成長開始・終了日一覽

樹種	成長 開始日	成長 終了日	枝条の
			成長期間 (日)
○●コブシ	4月 8日	6月 30日	83.0
●ブナ	4月 9日	4月 30日	20.9
○ユリノキ	4月 9日	5月 28日	48.7
クスノキ	4月 9日	5月 16日	36.6
○モミジバフウ	4月 11日	6月 10日	59.8
○ハクモクレン	4月 12日	5月 16日	34.1
●ミズナラ	4月 19日	5月 7日	17.8
マテバシイ	4月 19日	5月 30日	41.2
ケヤキ	4月 21日	5月 10日	18.9
カクレミノ	4月 23日	5月 31日	37.7
●マテバシイ	4月 30日	6月 17日	48.6
●シリブカガシ	5月 9日	7月 1日	52.3
○タイサンボク	5月 16日	6月 23日	37.4
シラカシ	5月 21日	6月 7日	17.0
ヒメユズリハ	5月 21日	6月 14日	23.8
モッコク	5月 22日	6月 9日	18.5
イヌマキ	5月 26日	6月 28日	32.9
シロダモ	5月 26日	6月 23日	27.5
ナギ	5月 27日	6月 22日	26.7

○は順次開葉型樹種

●は上阿多古演習林調査樹種

表-6. 葉の推定重複率一覽

樹種	平均 葉枚数 (枚)	平均 葉間期 (日)	個葉の 成長期間 (日)	葉の推定 重複率 (%)
●マテバシイ	8.5	0.14	42.2	97.6
●シリブカガシ	11.5	0.17	42.8	95.7
シロダモ	5.5	0.29	28.1	95.4
マテバシイ	10.7	0.34	35.4	90.8
シラカシ	9.0	0.18	15.3	90.1
●ミズナラ	10.0	0.27	21.0	88.6
ナギ	6.0	0.77	29.3	86.8
ヒメユズリハ	10.0	0.40	23.7	84.7
イヌマキ	7.0	0.83	28.5	82.5
クスノキ	8.0	0.88	34.3	82.0
モッコク	7.5	0.69	20.5	78.9
●ブナ	9.7	0.65	20.4	72.0
カクレミノ	13.0	0.87	35.8	71.4
ケヤキ	12.0	0.52	17.9	67.1
○ハクモクレン	5.3	5.18	25.7	14.7
○タイサンボク	9.5	3.87	29.5	-9.8
○モミジバフウ	13.5	3.53	31.7	-41.5
○ユリノキ	8.0	7.71	23.6	-136.9
○●コブシ	10.0	7.41	26.8	-156.5

○は順次開葉型樹種

●は上阿多古演習林調査樹種

-100%以下と非常に低い値となった。これらの樹種では順次開葉度合いが極めて高かったといえる。それに対し同じ順次開葉型とされる樹種でも、ハクモクレンの場合は比較的高い葉の推定重複率を示し、プラスの値を取っていた。重複率が低かった最も大きな理由は、今回調査した枝条の展開葉数が少なかったことが考えられる。もっと多くの葉を着生させる枝条をサンプルに加えておれば、もっと低い重複率を示していたものと思われる。次にタイサンボクやモミジバフウでは、展開葉数がかなり多く（モミジバフウは最も多かった）、個葉の成長期間も比較的長かったにもかかわらず、平均葉間期がコブシやユリノキの半分以下であったため、これらの樹種より葉の推定重複率が小さくなっていった。これは、展開葉数が多く、個葉の成長期間がそれほど短くなくても、葉間期を短くしさえすれば、やはりかなりの程度まで高い一斉開葉度合いを示し得るようになることを意味している。このことも一斉開葉と順次開葉の違いや、順次開葉型の一斉開葉型に向かう進化プロセスなどを考えるうえで興味深い事項といえる。

一斉開葉型の樹種については、マテバシイ、シロダモ、シラカシ、ミズナラでは、展開葉数が比較的多かったものの、平均葉間期が極度に短い上に、個葉の成長期間が約40日と非常に長かったため、葉の推定重複率は95%以上と極めて高い値を示していた。シラカシ、ミズナラでも、個葉の成長期間はマテバシイなどより、はるかに短かったが、平均葉間期がかなり短かったため、高い重複率を示していた。これらの樹種は極めて一斉開葉度合いが高い樹種といえる。シロダモもまたこのような樹種のひとつと考えられる。

しかし同じ一斉開葉型でもブナやケヤキの場合は、順次開葉型に比べるとはるかに短い、平均葉間期が0.65日、0.52日と一斉開葉型の中では比較的長い上に、個葉の成長期間が20.9日、18.9日と非常に短かったため、葉の推定重複率は72%、67.1%と低い値を示していた。以上のことから、同じ一斉開葉型ではあっても、ブナなどはマテバシイなどとはタイプが異なることが示唆される。

5) 枝条の展開葉数と葉の平均重複率、平均葉間期の関係

図-7に幾つかの樹種についての枝条毎の展開葉数（枝条の葉枚数）と葉の推定重複率の関係を示した。ここで、実線はその回帰直線であり、破線は葉間期が展開葉数に拘らず一定で、平均値の値を示すと仮定した場合の展開葉数と重複率の関係を示した直線である。

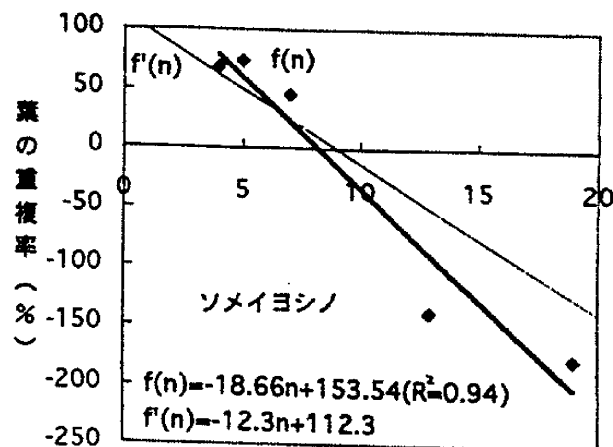
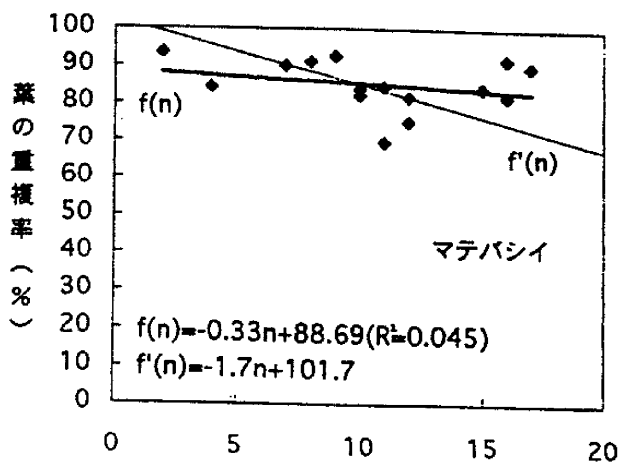
順次開葉型樹種では、展開葉数と推定重複率に強い負の相関があり、そのため、順次開葉するか一斉開葉するかが展開葉数に依存して決まり、展開葉数が極度に少ない枝条では順次開葉し、多い枝条では

順次開葉を示していたことがわかる。またそれは展開葉数によって葉間期が変化しないか、変化するとしても、展開葉数が多いほど葉間期も長くなるためであることもわかる。以上のことは順次開葉する展葉パターンの特徴が、葉間期が極度に長かったり、葉の重複率がある一定の値以下であったりといった順次開葉度合いの量的大きさよりはむしろ、枝条の成長単位（モジュール）としての独立性が低く、成長単位がまだ分節単位（ひとつの葉とその下の節間からなるユニット）にある傾向が強いことに帰着することを示唆している。それに対して、一斉開葉型樹種の場合は、展開葉数が多い枝条であってもあまり重複率が小さくならず、これらの樹種の一斉開葉性が展開葉数に依存しない事象であることがわかる。またそれは展開葉数が多い枝条ほど葉間期が小さくなるためと推察される。以上のように、これらの樹種では、葉間期を変化させることで、展開葉数によらず葉の重複率を一定の範囲内に保っていると考えられる。このことは、これらの一斉開葉型樹種では、順次開葉型とは逆に、その成長単位が分節単位から枝条に移行していることを示唆している。これは順次開葉型と一斉開葉型の展葉パターンの違いを考えていくうえで興味深い事項である。

しかし、図-8に示したように、ブナでは、順次開葉型樹種と同様に、葉間期が展開葉数に関わらずほぼ一定の値を示していた。このことは、ブナの順次開葉型樹種との枝条形成レベルでの類似が、単に枝条の成長の求頂的進行性が幾分か残存しているといった量的相違にあるだけでなく、上述したような成長単位が分節単位の方にあるといった質的相違に帰着することを示唆している。これはブナの一斉開葉の特徴を理解するうえで重要な事項と考えられる。

6) 枝条長と葉の平均着生位置

表-7に枝条長と葉の平均着生位置の一覧を示した。枝条長については、相対的に順次開葉型樹種の方が一斉開葉型樹種より長かった。葉の平均着生位置（%）については、順次開葉型樹種では、ほとんどの樹種が50%以下、特にモミジバフウでは15.5%と非常に低い値を示していた。それは、これらの樹種では、枝条全体に比較的葉を均等に展開させているうえに、枝条の基部に詰まった節間を持ち、そこに葉を密集させていることが多いためと考えられる。それに対してブナを除く一斉開葉型樹種では高い値を示し、特にモッコク（98.3%）、マテバシイ（94.6%）、シロダモ（92.1%）などで高く、その他の多くの一斉開葉型樹種も70%以上の値を示していた。これはこれらの樹種の多くが枝条の上部に詰まった節間を持ち、そこに葉を密集させる枝条形態を示していることを意味している。しかし一斉開葉型樹種でもブナ（33.5%）では、順次開葉型樹種と同様、葉の



展開葉数

展開葉数

図-7. 展開葉数と葉の重複率の関係

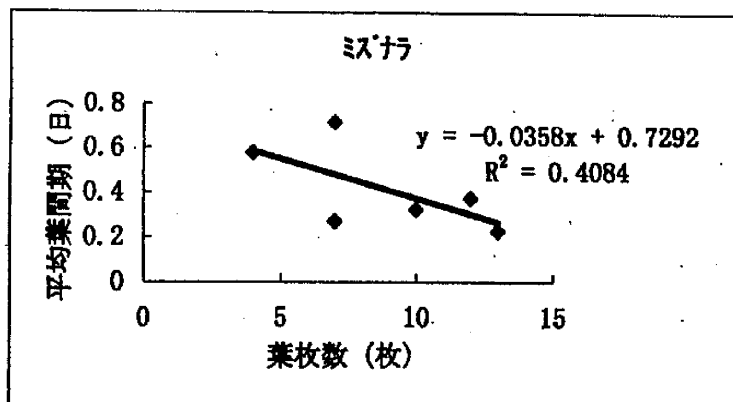
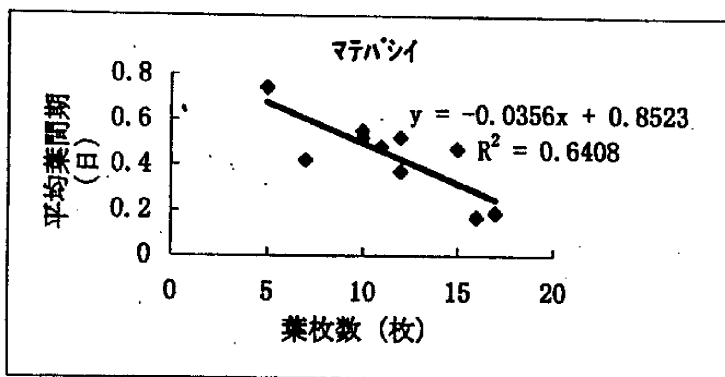
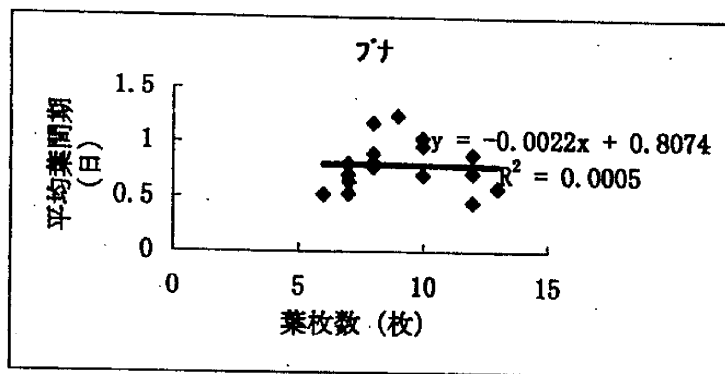


図-8. 葉枚数と平均葉間期の関係

平均着生位置が低かった。このように枝条形態からみても、ブナは一斉開葉型ではあっても、順次開葉型樹種に似ていることがわかる。多くの順次開葉型樹種やブナに見られる基部の節間が詰まり、そこに多くの葉は着生させる枝条の特殊化は、枝条が長枝と短枝に分化している樹種に一般に認められる特徴であり、またその意味で突出型の樹形形成を行う樹種の特徴でもある(藤本, 1993)。この点でも、ブナは突出型樹種に近いといえ、その順次開葉型樹種との類似の基本には、突出型の樹形形成を行なうことがあると推察される。

表-7. 葉の平均着生位置一覧

樹種	全枝条長 (mm)	中間葉	
		までの長さ(mm)	平均着生位置(%)
モッコク	72.7	71.4	98.3
●マテバシイ	131.8	124.1	94.6
シロダモ	32.7	32.9	92.1
●ミズナラ	167.4	144.9	86.4
マテバシイ	129.1	108.6	85.5
ヒメユズリハ	12.5	10.7	85.2
●シリブカガシ	131.2	106.9	81.5
イヌマキ	14.2	11.4	80.3
クスノキ	60.0	45.5	75.8
シラカシ	112.6	81.3	74.8
カクレミノ	88.9	64.8	73.2
ナギ	40.6	26.1	64.2
○ タイサンボク	70.5	37.4	54.2
○ ユリノキ	34.9	16.5	51.5
ケヤキ	177.3	72.5	42.1
○ ハクモクレン	147.5	57.5	39.1
○●コブシ	291.3	109.2	37.4
●ブナ	296.1	106.4	33.5
○ モミジバフウ	218.3	32.2	15.5

○は順次開葉型樹種

●は上阿多古演習林調査樹種

2. 樹形

1) 分岐比、主軸率、主軸と1次枝の直径の比

表-8に樹種毎の分岐比、主軸率、Du/Do比の一覧を示した。分岐比については、突出型樹種といえるコブシや突出型樹種に近いと考えられるブナだけでなく、沿下型樹種と思われるマテバシイやシリブカガシでも高い値を示していた。これは一般に沿下型樹種では分岐比が4未満の低い値を示すことが多いが、沿下型樹種ではあっても齢の若い被圧開放木の場合は、通常分岐比が高い値を取るため(藤本, 1993)と考えられる。今後より詳細に検討していく必要がある。

主軸率については、コブシ、シリブカガシが100

%, ブナも83.3%と高かった。ブナの2個体では元の主軸が風などのため折れ、主軸が交代していた。このような主軸が交代した個体を除く2個体の主軸率は100%であった。それに対しミズナラは75.2%、マテバシイは44.5%と相対的に低く、主軸が不明瞭化した樹形を示していた。突出型樹形を示す樹種は高齢化しても主軸を明瞭に残存させる傾向が強く、沿下型樹種ではしばしば若齢のうちから主軸が不明瞭となる。そのため、解析本数が少ないので確かなことはいえないが、コブシやブナの主軸率が高かったのは、これらの樹種が突出型樹形を呈する樹種であることの現われと考えられる。それに対し、ミズナラやマテバシイは、主軸率の面でも、すでに沿下型樹形の特徴を示しており、これらの樹種が典型的な沿下型樹種であることを示していると考えられる。シリブカガシの場合は沿下型樹種であっても、高い主軸率を示していたが、これはまだ齢が若かったためと思われる。この樹種の場合は、サンプル木の周辺に、主軸の先に花芽が形成され、主軸率が低下し始めていた個体も認められた。そのためこの樹種はいずれ早いうちに、主軸が不明瞭化すると考えられる。今後の十分な検討が必要である。

Du/Do比については、マテバシイ(2.86)、シリブカガシ(2.95)、ミズナラ(3.11)は低く、ブナ(4.76)、コブシ(6.64)は高い値を示していた。この比は頂部支配の度合いを示す指標といえ、この値が大きいほどより突出型に近い樹形形成を行っていると考えられる。Du/Do比からも、ブナが突出型に近い樹形形成を行なっている樹種であることがわかる。

以上のように、主軸率やDu/Do比の面からも、ブナがミズナラよりはコブシと似た特徴を持っており、これはブナがコブシと同様に突出型樹形形成を行う性質を示す樹種であることと深く関係していると考えられる。ただし、今回の解析はデータ数が不足している。よって今後、より多くの様々なサイズや齢の個体を対象にして、さらに詳細は比較を行う必要がある。

表-8. Du/Do比等一覧

	Du/Do比	分岐比	主軸率(%)	分枝角
コブシ	5.84	6.64	100.0	68.2
ブナ	4.76	4.22	83.3	48.7
ミズナラ	3.11	5.97	75.2	55.7
シリブカガシ	2.95	5.40	100.0	49.2
マテバシイ	2.86	4.17	44.5	34.5

2) 末端枝の年平均伸長量の頻度分布

図-9に末端枝(ホルトンの1次枝)の年平均伸長量(対数値)の頻度分布を示した。一般に突出型樹種では末端枝が齢が若く伸長成長量が著しく大きい長枝と、高齢で成長量が著しい短枝に二極分化し、

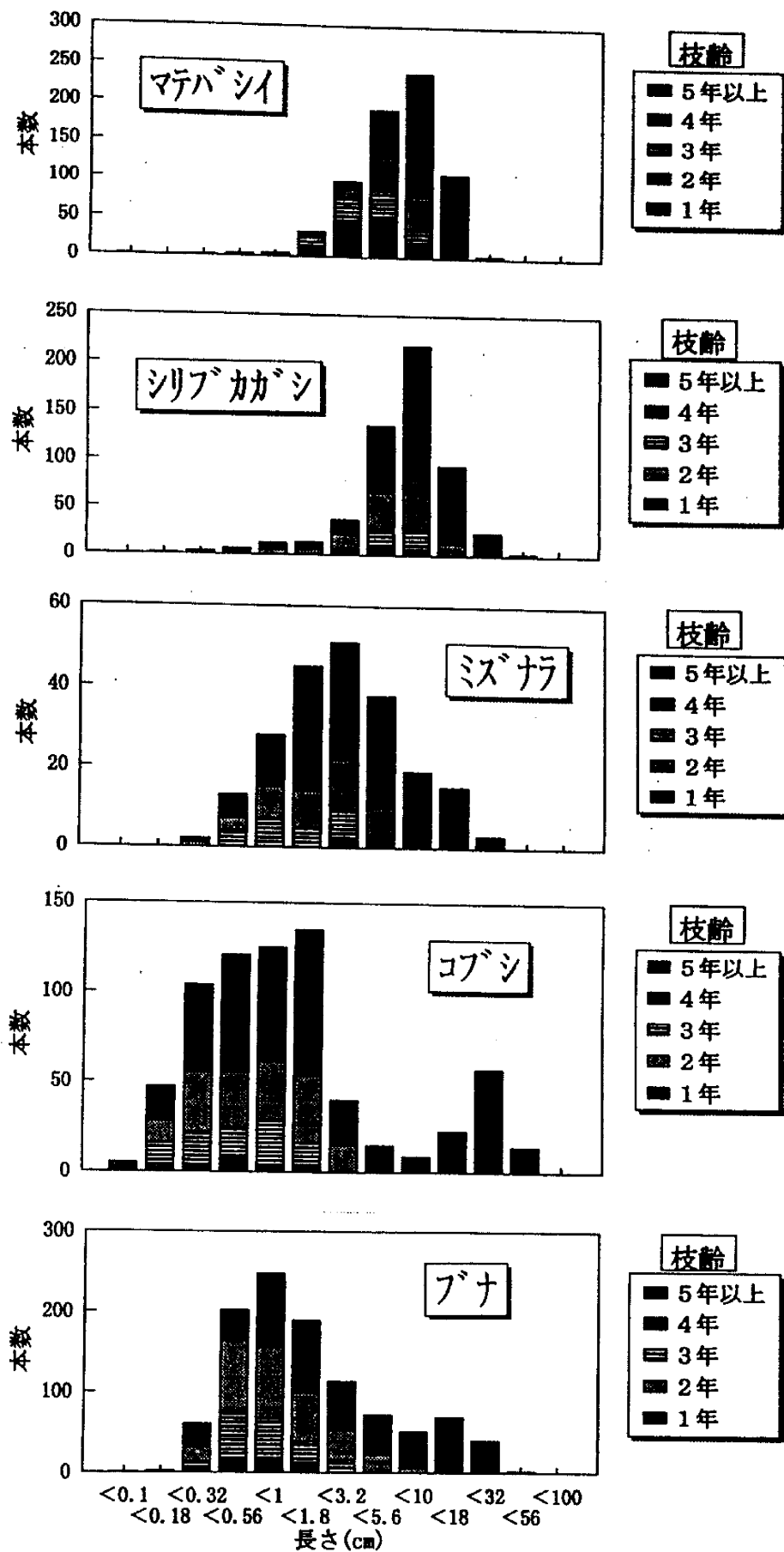


図-9. 末端枝の年平均伸長量の頻度分布(対数値)

年伸長量の頻度分布が対数値で二山型の分布を示すが、沿下型樹種は長枝と短枝の区別が見られず、中間的なサイズの枝条のみからなり、一山型の対数正規分布を示すことがわかっている(藤本、1993)。シリブカガシ、マテバシイは5.6~10cm、ミズナラは3.2~5.6cmにピークを持つ対数正規分布に近い一山型の分布を示していた。これは、これらの樹種が短枝と長枝を持たず、中間的なサイズの枝条のみで樹体が構成されている沿下型樹種であることを意味している。それに対してコブシは1cm前後と18~32cmの2つピークを持つ二山型を示し、ブナもそれほど明確ではないが、1cm前後と10~18cmの2つのピークを持つコブシと同様の二山型分布を示していた。またこれらの樹種の伸長成長量の大きい側の末端枝は当年生のものに限られ、小さい側には多くの高齢な末端枝が含まれていた。このことは、ブナがコブシとともに、その末端枝を伸長が良好な齢の若い長枝と、伸長量が著しく小さく齢が平均的に高い短枝に分化させた突出型樹種とみなせることを示唆している。なおブナはコブシに比べその二山型が多少不明瞭であったが、加齢するに従い、伸長成長が低下することから、伸長量が3.2~5.6cmクラスの中間的の枝が、いずれ、より伸長量の小さいモードの中に入り、より二山型が明瞭となってくると考えられる。以上のように末端枝の年平均成長量の頻度分布から見てもブナはマテバシイ、ミズナラよりもむしろコブシに似ており、またその類似の基本には樹形形成パターンの類似があると考えられる。

3) 層別葉枚数分布

図-10~11に層別葉枚数分布を示した。長枝と短枝をもつ樹種については1.8cm未満を短枝、5.6cm以上を長枝と考え、短枝葉と長枝葉の内訳も示した。1次枝の着生位置で見ると、どの樹種でも樹体の中・下部に着生する1次枝に多くの葉を着生していたが、実際の葉の位置で見ると、マテバシイ、シリブカガシ、ミズナラでは、分布パターンが幾分か変化し、葉を樹体のより上部に持ち上げるようなパターンを示していたのに対して、コブシやブナでは、分布パターンの変化が認められず、着生位置でみた場合と同様に、樹体の中部から下部にかけて多くの葉を着生させていたことがわかる。このことは、マテバシイなどでは、樹体の比較的下部に着生する1次枝でも、より上方へと成長する性質が顕著に認められ、そのため主軸と1次枝の主従関係がそれほど顕著ではないのに対して、ブナやコブシでは、樹体の相対的下部の1次枝が主軸を含めた樹体の上部を物質生産的に支える樹形形成を行っていることを示唆している。以上のように、コブシやブナの方が、ミズナラなどよりも、母軸と側軸の関係が明瞭な樹形形成を行っているものと考えられ、このことから

も、これら両者の相違点やコブシとブナの類似点が突出型樹形形成を示すか沿下型樹形形成を示すかに帰着する可能性が高いことを示唆している。また図より、コブシ、ブナでは長枝葉を樹体の相対的上部、短枝葉を相対的下部に、より多く着生させていたことがわかるが、突出型樹形形成を行うこれらの樹種の場合は、長枝と短枝を分化させ、それに着生する葉を以上のように配列することで、上述したような樹体の下部が上部を支える体制を物質生産の面から支えているものと考えられる。なおマテバシイなどで実際の葉層位置が持ち上げられていた理由としては、まず1次枝の分枝角の小さいことが想起されるが、実際には、表-8の通り、マテバシイが最も小さく、葉層を持ち上げていなかったコブシの分枝角が最も大きかったものの、ミズナラ、シリブカガシよりもブナのほうが分枝角が小さかったことから、分枝角のみによっては説明できないことがわかる。むしろこれらの樹種の方が1次枝が相対的に長いためと推察される。これらの樹種では、上述した通り、 Du/Do 比が大きいので、比較的太い枝を樹体のより上部にまで伸長させることができ、ブナでは、1次枝が細くて短いため、分枝角が小さくても、葉層あまり上方に持ち上げることができないものと考えられる。

今後より詳しく検討する必要があるが、以上のように、層別葉枚数分布からみても、ブナはコブシと類似しており、その類似の基本には突出型樹形形成を行うという樹形の一一致があると推察される。

3. 冬芽構造と展葉パターンの関係

1) 冬芽内の葉原基長と個葉の最終サイズの関係

樹種毎葉位毎の冬芽内の葉原基長と個葉の最終サイズの関係を表-9に示した。

順次開葉型樹種であるコブシは、葉原基長サイズ、その最終サイズに対する相対サイズとも、一斉開葉型樹種よりは相対的に大きく、下位で特に大きい傾向が認められた。また短枝ではすべての葉原基の絶対サイズや相対サイズが大きかった。このような独特の冬芽構造は、長枝と短枝を分枝する樹種に一般的に認められる特徴であり(藤本、1978; 熊田、1979; 藤本・茂田井、1982)、これらの樹種では、開芽以前から充分発達させた葉原基を一定量備えて置くことによって、これらを春先一斉に春葉として展開させる。短枝の場合はこれで1年間の展葉を終了するが、長枝ではさらに、長い節間を形成しながら多くの葉を順次夏葉として展開していく。このように長・短枝分枝を繰り返すことで、結果的に突出型の樹形を形成をしているものと考えられる。すなわちコブシもまた、長枝と短枝を形成する突出型樹種のひとつとして、このような長枝と短枝を形成する樹

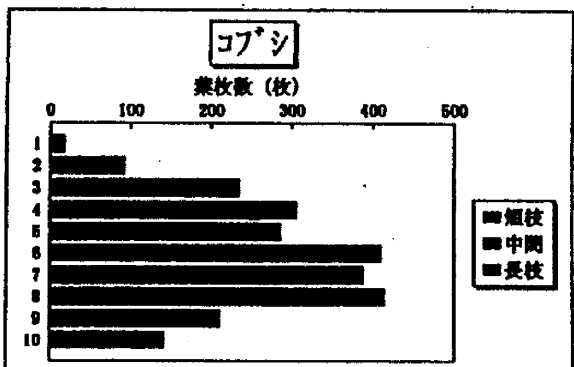
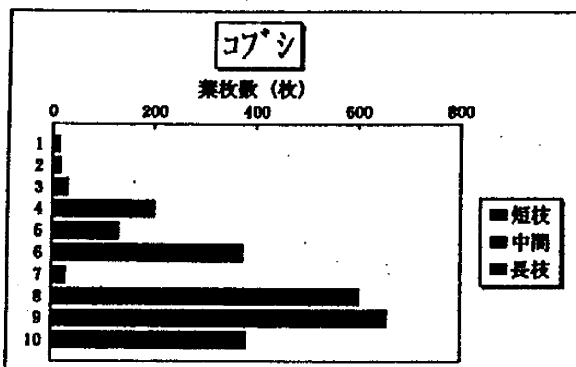
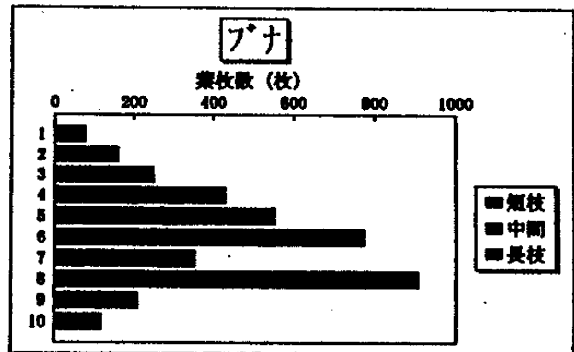
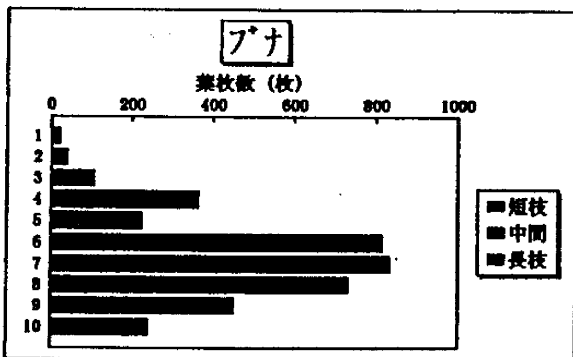
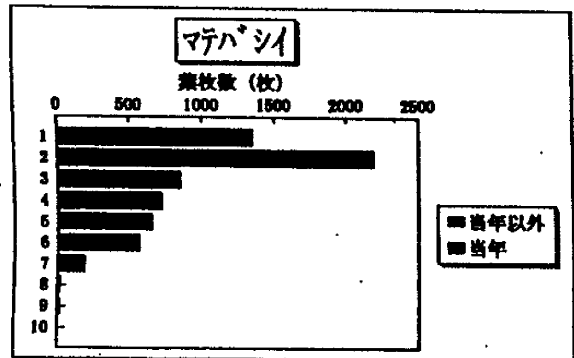
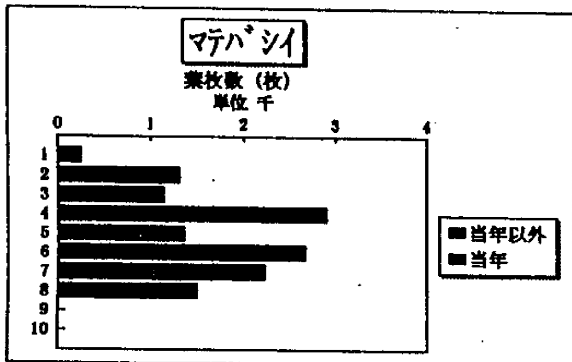
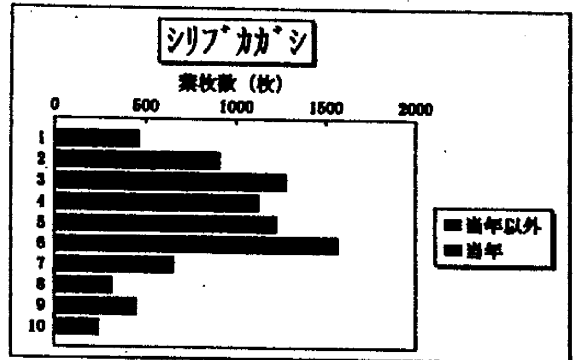
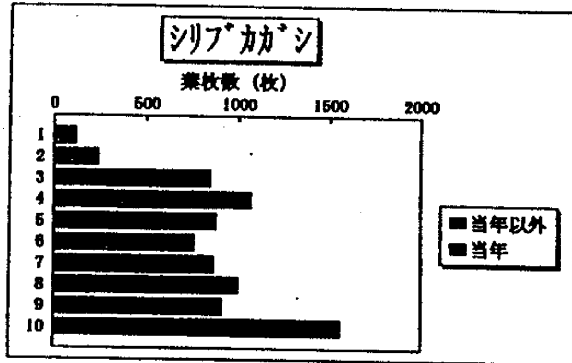
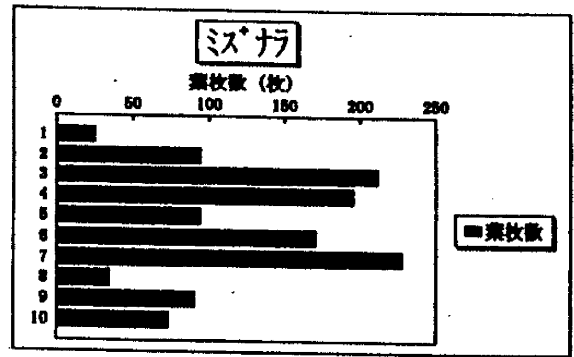
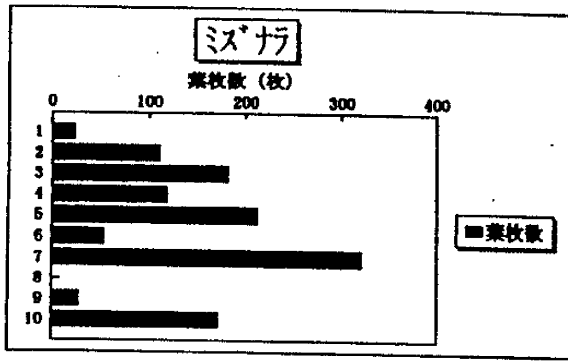


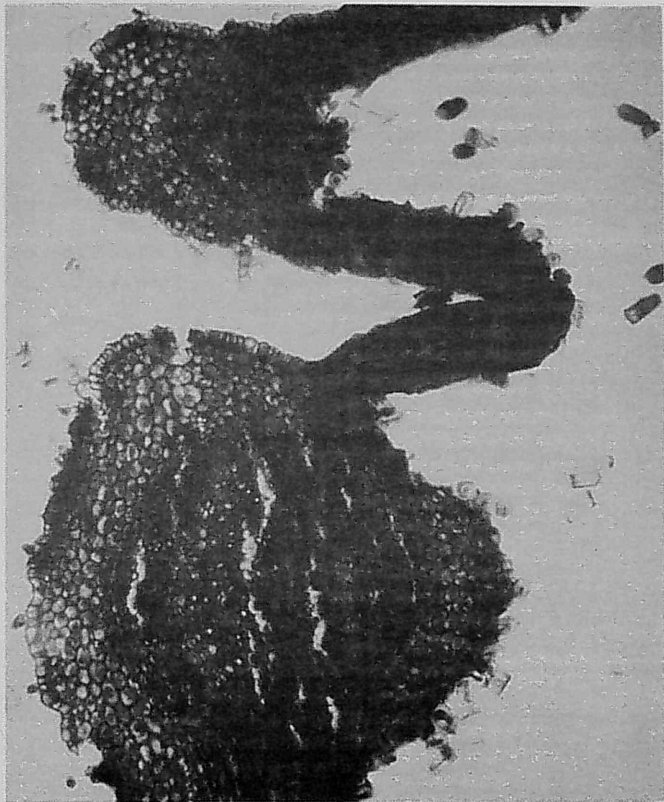
図-10 1次枝別層別葉枚数分布

図-11 層別葉枚数分布

表-9. 葉原基長と葉の最終長

樹種	葉位	葉原基長(mm)			最終長(mm)			葉原基の相対 サイズ (%)
		サンプル数	平均	(変動係数)	サンプル数	平均	(変動係数)	
ブナ	下位	10	5.53	(25.41)	28	72.31	(28.82)	7.64
	中下位	13	7.20	(25.50)	31	90.96	(17.27)	7.91
	中上位	15	6.70	(35.68)	33	86.83	(26.89)	7.71
	上位	11	5.36	(19.66)	26	59.58	(40.75)	8.99
	全体	49	6.19	(26.56)	118	77.42	(28.43)	7.99
ミズナラ	下位	14	1.52	(50.13)	16	79.88	(36.69)	1.90
	中下位	14	1.79	(41.07)	20	108.5	(22.26)	1.64
	中上位	14	1.64	(31.73)	22	110.6	(29.96)	1.48
	上位	12	1.81	(65.50)	18	99.04	(40.61)	1.82
	全体	54	1.69	(47.10)	76	99.52	(32.38)	1.69
カシワ	下位	6	1.42	(32.45)	2	132.9	(24.75)	1.90
	中下位	6	1.22	(14.56)	6	162.32	(21.83)	0.77
	中上位	6	1.02	(23.00)	4	178.25	(9.35)	0.58
	上位	3	0.50	(16.32)	4	137.25	(44.53)	0.35
	全体	21	1.22	(21.58)	16	152.68	(25.12)	0.90
ツバカシ	下位	15	2.11	(22.43)	12	67.60	(49.29)	3.12
	中下位	13	3.03	(14.30)	14	91.30	(19.71)	3.31
	中上位	13	2.56	(33.41)	13	98.33	(12.36)	2.60
	上位	12	2.28	(27.02)	13	89.83	(14.18)	2.53
	全体	53	2.49	(24.29)	52	86.74	(23.88)	2.87
アラカシ	下位	4	1.60	(18.22)	17	79.50	(13.71)	2.01
	中下位	6	1.55	(19.97)	22	87.66	(21.78)	1.76
	中上位	4	0.87	(32.70)	19	83.95	(18.07)	1.03
	上位	4	1.65	(12.49)	20	78.42	(16.56)	2.10
	全体	18	1.41	(20.84)	78	82.38	(17.53)	1.71
シラカシ	下位	4	1.45	(14.62)	16	71.31	(26.43)	2.03
	中下位	4	1.60	(26.51)	16	86.06	(13.47)	1.85
	中上位	5	1.65	(29.99)	14	84.63	(12.10)	1.94
	上位	5	2.95	(79.10)	17	73.40	(28.66)	4.01
	全体	18	1.91	(37.55)	63	78.85	(20.16)	2.42
シブカシ	下位	4	0.77	(37.06)	16	67.65	(42.98)	1.13
	中下位	5	0.87	(23.91)	18	88.93	(12.34)	0.97
	中上位	3	0.95	(7.44)	12	85.12	(15.10)	1.11
	上位	5	0.45	(66.66)	10	51.40	(68.29)	0.87
	全体	17	0.77	(33.76)	56	73.27	(34.67)	1.05
マテバシイ	下位	13	1.21	(14.10)	39	115.0	(33.90)	1.05
	中下位	7	1.15	(26.68)	39	130.4	(21.40)	0.88
	中上位	7	1.18	(30.47)	39	120.3	(23.64)	0.98
	上位	12	1.03	(19.93)	25	83.70	(54.46)	1.23
	全体	39	1.14	(22.79)	142	112.3	(33.35)	1.01
スタジイ	下位	7	1.01	(16.10)	29	74.10	(31.02)	1.36
	中下位	9	1.15	(13.44)	25	91.01	(18.92)	1.26
	中上位	9	1.28	(22.93)	31	87.52	(22.03)	1.46
	上位	9	0.74	(29.77)	24	79.34	(24.12)	0.93
	全体	34	1.04	(20.56)	109	82.99	(24.02)	1.25
コブシ	下位	20	6.80	(22.63)	33	117.5	(21.41)	5.78
	中下位	20	4.65	(21.46)	28	160.4	(8.00)	2.90
	中上位	15	2.02	(42.79)	21	148.3	(16.70)	1.36
	上位	4	0.60	(55.59)	10	151.8	(5.20)	0.39
	全体	59	3.52	(35.62)	92	144.5	(12.81)	2.43
イチヨウ	下位	18	1.92	(1.12)	32	82.40	(35.65)	2.33
	中下位	18	1.41	(1.36)	22	122.5	(12.68)	1.15
	中上位	15	0.94	(1.21)	16	78.77	(32.82)	1.19
	上位	8	0.81	(1.43)	12	70.70	(58.40)	1.14
	全体	59	1.27	(1.28)	82	88.58	(34.89)	1.43

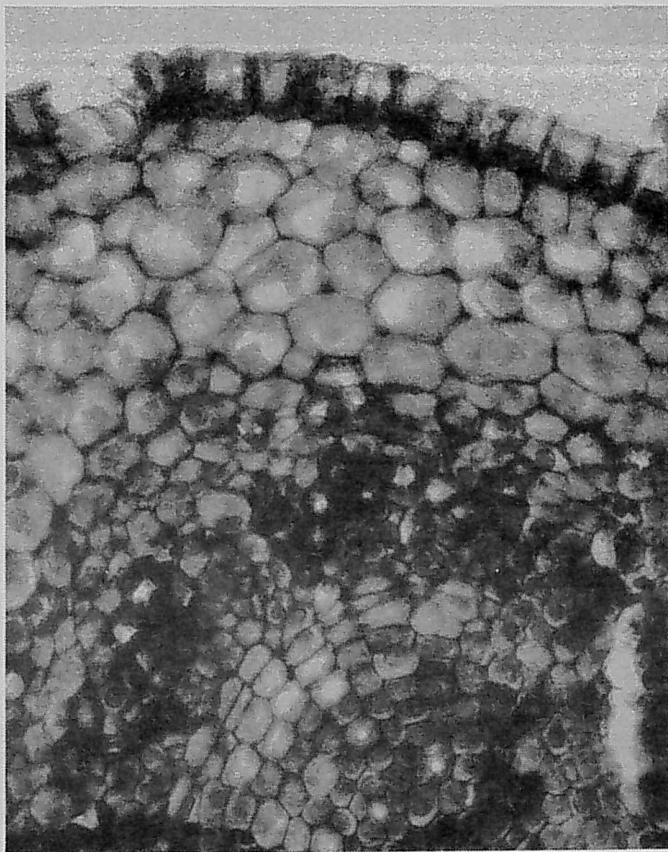
ブナ中位葉（葉身中位）、33倍



ミズナラ中位葉（葉身中位）、33倍



ブナ中位葉（葉身中位）、165倍



ミズナラ中位葉（葉身中位）、165倍

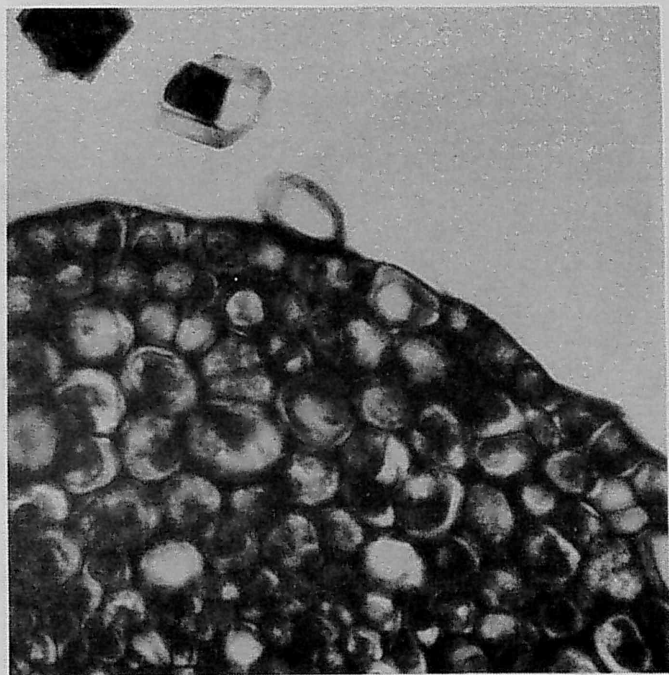
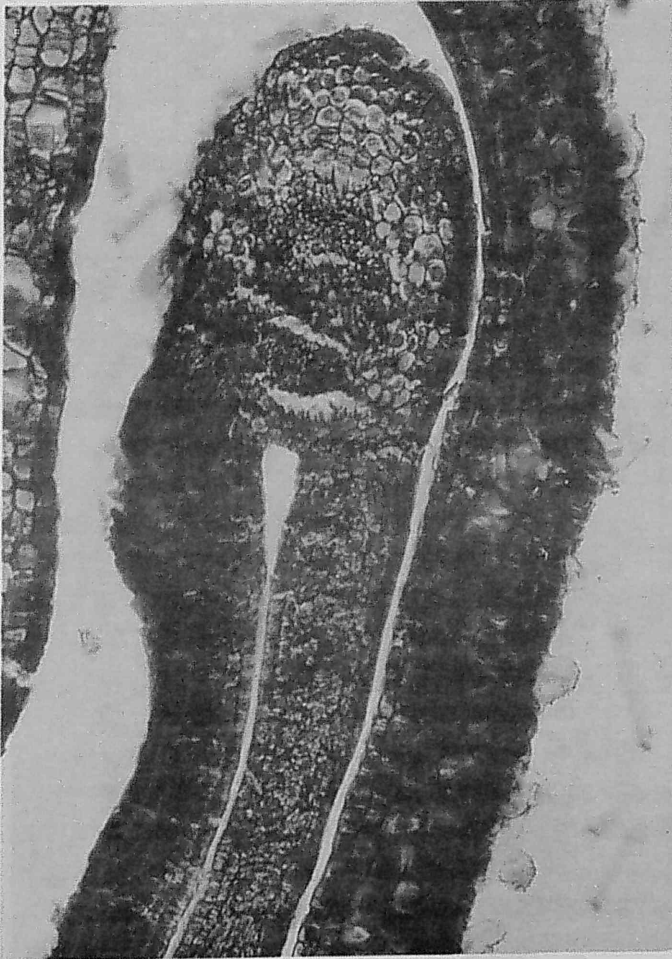
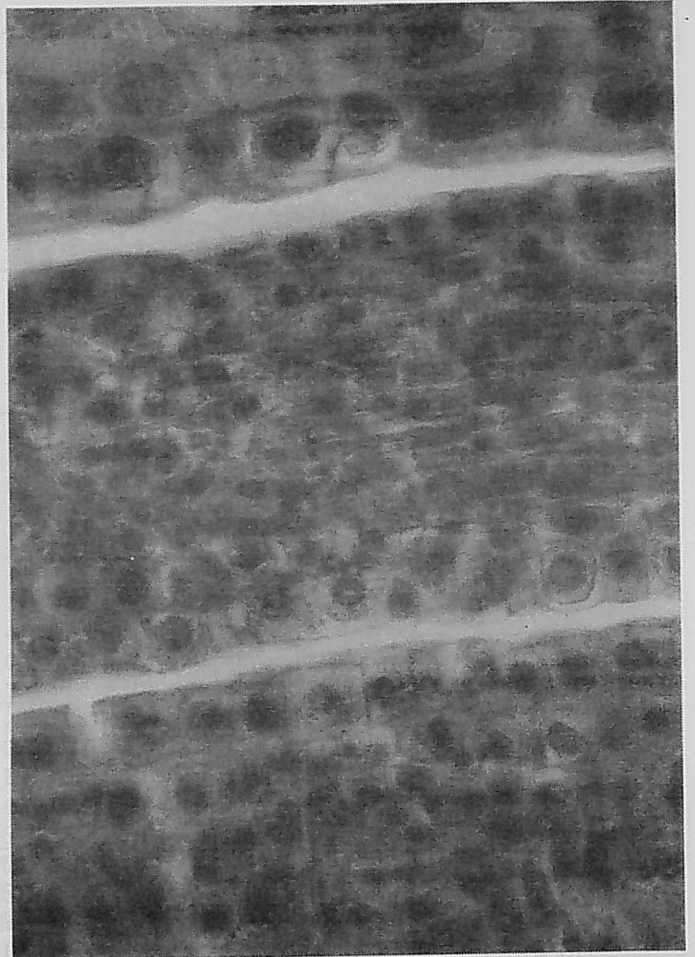


図-12. ブナ、ミズナラの葉原基の横断切片

コブシ下位葉（葉身中位）、33倍



コブシ下位葉（葉身中位）、165倍



コブシ下位葉（葉身下位）、33倍



コブシ中上位葉（葉身中位）、33倍

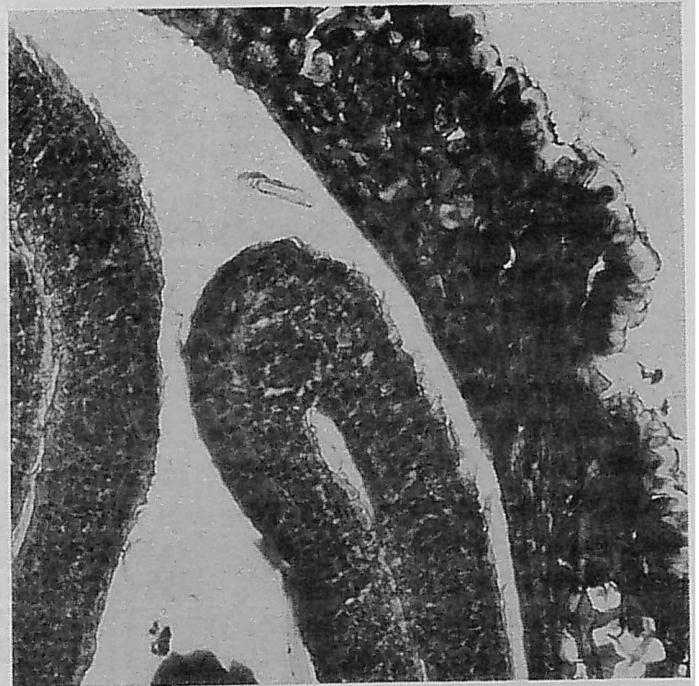


図-13. コブシの葉原基の横断切片

種に固有の独特の冬芽を形成することで、その特徴的な枝条や樹形を形成していると考えられる。

それに対して、ブナ以外の一斉開葉型樹種の場合は、葉原基の絶対サイズや総体サイズがコブシより相対的に小さく、また上位の葉位のものほど小さくなる傾向は認められなかった。このことは、これらの樹種では、順次開葉型樹種とは何らかの意味で異質な冬芽を形成することで、沿下型樹種に特徴的な分枝パターンや樹形形成パターンを示していることを示唆している。

しかし、ブナの場合は、一斉開葉型樹種ではあるが、コブシの下位の葉位の葉原基以上に、その下位の葉位の葉原基が長く、その最終サイズに対する相対サイズもより大きな値を示していた。短枝になる芽についても同様の傾向が認められた。またこの樹種の場合は、コブシとは異なり、短枝になる芽だけでなく、長枝になる芽についても、上位の葉原基まで大きなサイズに到達していた。従って、ブナもコブシなどと同様の独特の冬芽を形成することで、長枝と短枝を形成しているが、この樹種の場合は、長枝になる芽に関しても、開芽以前から、すべての葉原基を大きなサイズにまで到達させる方向へ特殊化していることになる。

ただし、同じ短枝と長枝を持つ樹種でも、イチョウの場合は、コブシと同様に、上の葉位のものほど小さくなる傾向は認められたものの、葉原基長やその相対サイズがブナやコブシよりかなり小さかった。このことは、たとえ長枝と短枝を持つ樹種が共通の冬芽構造を持ち、それに従って良く似た展葉パターンを示しているのだとしても、その冬芽構造の一致が必ずしも葉原基長の絶対サイズや相対サイズのみには帰着させえないことを意味している。しかしイチョウの葉原基はあまり長くないが、相対的に幅が広い傾向がある。また、古型の裸子植物であるため、葉脈が二又分枝するといった単純な葉の構造を示している。そのため、この樹種の場合は、葉原基が未発達の状態にあっても、葉原基の成葉に対する相対的な発達度合いは充分高い可能性も考えられる。従って、以上のような考え方の妥当性をより厳密に証明していくためには、今後、イチョウやブナも含めた多くの樹種間で、葉原基長だけでなくその幅の比較や、葉原基の組織の発達度合いの比較、さらには、その成葉との相対的な発達度合いの比較なども行なって、総合判断する必要がある。

2) ブナ、ミズナラ、コブシの葉原基の組織構造

図一12、13に、ブナ、ミズナラ、コブシの葉原基の組織構造を示した。ミズナラの葉原基（写真で示したのは中位の葉位のもの）はサイズが小さいだけでなく、その組織の発達も未熟な状態に留まり、維管束の分化も不明瞭であった。しかし、コブシでは、

下位の葉位の葉原基はサイズが大きく、そして組織レベルでの発達も相対的に進んでいた。すなわち、ミズナラより、より表皮細胞の特殊化が進行し、槽状組織に発達すると思われる細胞の特殊化も進み、葉肉に維管束系のもととなる前形成層の分化も明瞭に認められた。葉身下位では中肋の維管束系の発達がさらに進行していた。しかし、サイズの小さい、より上位の葉位の葉原基である中上位の葉位の葉原基では、下位の葉位の葉原基より組織の発達が不十分で、相対的に未熟な状態に留まっていた。そして、ブナでは、本報告では中位の葉位の横断切片しか示していないが、コブシの中上位の葉位の葉原基だけでなく、その下位の葉位の葉原基よりも、さらに組織の発達が進行していた。すなわち、中肋や側脈の維管束の木部と篩部への分化や維管束鞘の分化も進み、表皮細胞と基本組織の分化や2層の槽状組織の分化もある程度まで進んでいた。以上のことは、葉原基組織の発達度合いの面から見ても、ブナは、単に順次開葉型樹種にも多少類似した性質を持つというのではなく、このような樹種の延長線上に位置づけられる樹種であり、長枝と短枝を形成する樹種が示す、冬芽の中によく発達した葉原基をあらかじめ備えておく特性をさらに強化させ、それを下位の葉原基だけでなく、すべての葉原基にまで及ぼすようになるまで冬芽を特殊化させた樹種として位置づけられることを示唆している。

IV. 論 議

これまでの枝条形成パターンと樹形の解析から、一斉開葉型樹種にも、ブナに見られるタイプとマテバシイやミズナラなどに見られるタイプがあり、このふたつのタイプはかなり性質の異なるタイプであると考えられる。すなわちこれら両タイプの違いは、展葉の求頂的進行度合いの程度の差に過ぎないものではなく、枝条の成長単位が順次開葉型樹種と同様に分節単位にあるか枝条全体に移行しているかの違いに帰着し、その意味でブナの展葉パターンは、単に順次開葉型にも似た展葉パターンを示すというよりも、順次開葉型樹種の示す展葉パターンの一変形として理解できると考えられる。またこれら両者では形成される枝条の形態や樹形形成パターンも異なり、前者は長枝と短枝を分枝する突出型の樹形形成と関連の深い成長タイプであり、後者は長・短枝分枝を行わない沿下型樹形形成と関連が深い成長タイプであると考えられる。またブナとコブシなどの順次開葉型樹種との類似は、冬芽構造にも認められ、冬芽構造の面から見ても、コブシのような長枝と短枝を形成する突出型樹種の延長線上に位置づけられ、より具体的には、コブシのような樹種よりもさらに

冬芽内の葉原基の発達度合いを高める方向に特殊化したものとして位置づけられる可能性が高いことも示唆された。

以上のことは、同じ一斉開葉を示している、突出型樹種の場合と浴下型樹種の場合では、その一斉開葉化への進化プロセスやその生活戦略上の意味が異なる可能性が高いことを示唆している。

すでに触れた通り、一斉開葉型の展葉パターンは、必ずしも急速に展葉する展葉パターンであるとは限らず、一義的には展葉の時間的同調度合いが高い展葉パターンを指す。また、このように考えると、一斉開葉度合いは葉の重複率（最下位葉と最上位葉の成長期間の重複率）によって判断でき、その度合いは、葉の重複率の式の構造より、葉間期（P）が短く、平均展開葉数（n）が少なく、個葉の成長期間（G）が長いほど一斉開葉度合いが高くなるとみなせる。また葉の平均重複率が20～50%程度を順次型と一斉型のおおよその境となる。ただしこれは平均値での議論であり、順次開葉型樹種に認められたように、展開葉数が多い枝条ほど重複率が小さくなる場合は、単に葉の平均重複率を20～50%以上にするだけでは、すべての葉を一斉開葉することはできないことになる。

以上の諸点を考慮に入れて、順次開葉を示していた樹種が一斉開葉化するに至る進化プロセスについて考えていく。一斉開葉型化する以前（すなわちまだ順次開葉型樹種であったころ）の状態を厳密に想定することは困難だが、まず今回調査した樹種のうち最も重複率が高かったコブシをその祖型と考えて議論を進めていく。

コブシだと、 $G=26.8$ 、 $n=10$ 、 $P=7.41$ であるから、それぞれこれらのただひとつの変数のみが増減すると仮定すると、 $W>50$ となるのは、Gでは、

$$W = \{1 - (10-1) * 7.41 / G\} * 100 > 50$$

$$\therefore G \geq 133.4$$

となる。同様にnでは $n \leq 2.9$ と算定される。しかしこれらはともに実際的には実現不可能な値といえる。133日を超える個葉の成長期間は少なくとも広葉樹のそれとしては考えられないし、平均葉枚数が2.9枚では物質生産上支障をきたす。それに対してPの場合は $P \leq 1.48$ と算定され、これは今回調べた順次開葉型樹種と一斉開葉型樹種の示していたPの値の中間的な値であることから考えて実現可能な値と考えられる。もちろん上述したように、葉の平均重複率が展開葉数が多い枝条ほど小さくなる場合は葉の平均重複率がある値を超えただけでは、すべての枝条を一斉開葉させることはできない。そのため、完全に一斉開葉型化させるためにはさらにPを小さくする必要がある。例えば展開葉数15の枝条まで $W>50$ となるためには、 $P \leq 0.95$ となる必要がある。し

かし、この値も今回調べた順次型と一斉型のP値の間にあり、かなり小さくはあるが進化することで越えることのできる値と考えられる。

以上のことは、一斉開葉型への進化プロセスのひとつとして、順次開葉型のものが、ただ葉間期のみを徐々に短くしてだけで、一斉開葉型化していく方向があることを意味している。この方向は、変化させるのが葉間期のみであるという意味で、順次開葉性樹種が本来持っていた他の諸性質をあまり変化させない進化プロセスと考えられる。成長単位がまだ分節単位にあるという順次開葉性樹種が一般的に持っている性質も残存させたままの変化といえる。また、このプロセスは、急速に展葉させる方向への変化であり、その意味でまた成長全般を促進させる方向への変化でもある点に特徴があると考えられる。

順次開葉型の樹種であっても、短枝は一斉開葉し、短枝でなくても展開葉数の極度に少ない枝条の場合も一斉に開葉している。一斉開葉しなくても、展開葉数が少ないと、一斉開葉する葉の比率が高い。そして、葉間期が短くなると更にその比率が高くなる方向に変化していく。そして展開予定の葉のすべてを一斉開葉できるほど葉間期が短くなれば、結果的に一斉開葉型化するに至る。すなわち、ブナのようなタイプの一斉開葉は、順次開葉型樹種、特に長枝と短枝を形成する順次開葉型樹種との枝条形成や樹形形成パターン上の多くの類似から考えて、以上のように長枝と短枝を持つ順次開葉性樹種が成長速度全般を早め、葉間期を更に短くする方向に変化していくことで成立したのではないかと考えられる。また、ブナの冬芽構造は、長枝と短枝を形成する樹種が持つ、下位の葉位の葉原基の発達度合いはかなり進んでいるが、上位の葉原基ほど発達度合いが相対的に低い状態に留まっている独特の冬芽構造から2次的変形であり、上位の葉位の葉原基まで十分な発達を示す状態にまで変化した冬芽構造であると考えられた。このことも考え合わせると、ブナは、以上のような冬芽構造を成立させることで、葉間期を著しく短縮させることが可能となり、その結果、一斉開葉型化したのではないかと推察される。

それに対して、マテバシイのようなタイプの一斉開葉型化プロセスは、本研究で明らかにしたように、ブナとは異なり、成長の単位が分節単位から枝条に移行していることや、マテバシイやシリブカガシのように、比較的個葉や枝条の成長期間が長い樹種が含まれていたこと、またブナとはかなり異なる枝条形態や樹形形成パターンを示していたことなどから考えて、ブナとはかなり異質なものであった可能性が高い。その場合様々なプロセスが考えられるが、そのひとつとして、例えば、ある程度葉間期が短くなった時点で、展開葉数を制限して、一気に一斉開

葉化するような一斉開葉プロセスが想定できる。このようなプロセスは、ブナのように急速に葉を展開する方向への変化ではなく、一義的には展葉を同時化させる方向への変化であり、その意味で、葉の成長期間をある程度まで長い状態に保った状態で進められる形態変化であり、このように葉の成長に比較的長い時間をかけることで、結果で示したような、葉を上部に集中させといった集光効率のよい枝条や樹形を形成しているのではないかと考えられる。

以上のように、一斉開葉型樹種ではあっても、突出型樹種と沿下型樹種ではその一斉開葉化するに至る進化プロセスが異なっていた可能性がある。異なっていたかどうかは別にしても、ブナとマテバシイなどでは、その一斉開葉の方向性が異なると考えられる。このことは、これら両タイプや、さらには突出型樹種と沿下型樹種の生活戦略の違いを考えていく上で興味深い。

Grime (1977) は、 $r \cdot K$ 理論 (Pianka, 1974) を批判的に継承し、植物の適応戦略を Ruderal Strategy (攪乱耐性戦略), Stress tolerant st. (ストレス耐性的戦略), 及び Competitive st. (競合的戦略) の3つに区分し、その攪乱耐性戦略を r 戦略と、ストレス耐性戦略を K 戦略と結び付けて理解する考え方を示した。また藤本 (1993) は、この考え方をさらに批判的に継承し、攪乱耐性戦略とストレス耐性戦略を突出型樹形形成を行う樹種が示す非競合・非定着的戦略として一括し、沿下型樹形形成を行う樹種が示す競合・定着的戦略に対比させる区分を提案した。以上のような戦略類型に沿って、まずブナのタイプの一斉開葉の特徴を見ていくと、このタイプは短期間に展葉を終了させる方向を示しており、このような展葉パターンは高い耐陰性やその他の高いストレスに耐えることを可能にすると考えられることから、これはストレス耐性的 (K 的) な方向への変化とみなせる。長枝と短枝を分枝する樹木は、通常陽樹の性質が顕著で、長枝を順次開葉させる。このことは、これらの樹木が一般に攪乱耐性的 (r 的) な性質を持っていることを意味している。しかし、その一方で、これらの樹種が樹体に多数着生させている短枝は一斉開葉し、これは高いストレス耐性に繋がっていると考えられる (藤本, 1993)。すなわち、これらの樹種は攪乱耐性的な性質以外にも、それとは正反対のストレス耐性な性質もある程度まで併せ持っていると考えられる。このような考え方に従って考えると、ブナの場合は、すでに触れた通り、長枝と短枝を分枝させる突出型の成長パターンをあまり変化させることなく、長枝まで一斉開葉させるように特殊化した樹種といえ、その意味で、ブナは、長枝と短枝を分枝させる突出型樹種が持つ攪乱耐性的であると同時にストレス耐性な性質、す

なわちこれらを併せ持った非競合的で非定着的な性質を残存させつつ、長枝まで急速に開葉させるように変化することで、その元々持っているストレス耐性的な性質をさらに強化させる方向に変化した樹種ではないかと考えられる。Fagusが高い耐陰性を示す分類群であることは一般的なよく知られた事項であるが、極度の被陰下から上層木化する性質を持っているわけではなく、被圧木が上層木化するためには、上層の疎開が不可欠となる。従って、この樹種の耐陰性は競合的なものではなく、ストレス耐性的な性質であると考えられる。一般に、ミズナラなどが混交林などの競合圧が高いところで優占種となる性質があるのに対して、ブナはしばしば競合圧が低い裏日本側で純林を形成する性質を持つ。このような点からも、ブナの示す耐陰性が競合的な性質というよりも、ストレス耐性的な意味を持った性質であり、このような性質の背景に、以上のようなこの樹種の示す一斉開葉の特異性があると考えられる。

それに対し、マテバシイやミズナラの示す一斉開葉性は、以下に触れる通り、ブナのようなストレス耐性的な方向への変化ではなく、沿下型樹種が元々持つ競合的な性質を強化させる方向への変化ではないかと考えられる。まずこれらの樹種の中にマテバシイやシリブカガシのように、比較的個葉や枝条の成長期間が長い樹種が含まれていたことから考えて、これらの沿下型樹種の一斉開葉は、一義的には急速に成長を終了させる方向への特殊化ではなく、場合によっては個葉や枝条の成長期間を比較的長く保ったまま行われる特殊化であると考えられたが、このように比較的長い時間をかける個葉や枝条の形成特性は、光合成効率の高い個葉や枝条の形成を可能とするため、競合的な性質の強化に繋がると考えられる。成長の単位が分節単位から枝条に移行していることも、高い光合成効率を示すための前提条件となると考えられる。またこれらの樹種が示していた、枝条の上部に葉を集中させる有機的統合性の高い葉の配列パターンは、このような特性の具体的現われであると考えられる。以上の諸点は、これらの沿下型樹種の一斉開葉が、ブナとは異なり、競合圧の高い環境下で有利な方向への特殊化であり、競合的性質の強化の意味を持った変化であることを示唆している。ミズナラは、マテバシイなどとは異なり、個葉や枝条の成長期間が極めて短かった。しかし以上のような考え方に従うと、ミズナラは枝条形成や樹形形成上の他の特徴がマテバシイなどと似ていたことから考えて、競合的な性質を展葉期間を短くすることで更に強化した樹種として位置づけられるようになると思われる。

以上のように、今回の枝条形成パターンと樹形形成の解析によって、突出型の分枝パターンや樹形形

成を示すブナと沿下型樹種といえるマテバシイやミズナラなどでは、同じ一斉開葉型樹種ではあっても、その持つ特殊化の生活戦略上の意味が異なると考えられる。このことは、突出型樹種と沿下型樹種の生活特性の違いや樹木を突出型樹種と沿下型樹種に分ける筆者の類型区分の妥当性を考えていく上で興味深い事項といえるが、その詳細については、総合考察で取り上げることにする。

第3章 引佐演習林の森林景観の構造と推移

1. はじめに

1. 目的と課題

人間社会が地球環境全体に大きな影響を及ぼしていることは周知の事実である。このような状況下で近年では、人間社会の動態も自然界の構成要素の一つとして取り扱う動きがみられ始め、生態学分野でも、人間社会も含めた総体を研究対象と考える景観生態学(Landscape Ecology)的研究領域が注目され始めている。しかし、歴史が浅いこともあり、現在のところはその最も基本的な課題である景観全体の基本構造をどのように把握するか(全体の認識枠組み)などについても未解決な点が少なくない。そこで本研究では、全体として森林景観を呈する静岡大学農学部附属引佐演習林全域の実態調査やそれに関与する樹種の特長、特に生育更新・樹形特性の解析などを行ない、森林景観(特に暖温帯域の森林景観)の基本構造の捉え方について論議した。調査・分析に際しては、筆者が提起した高木類を突出型樹種と沿下型樹種に分ける類型区分に従うことで、森林景観構造がどこまで明確に把握可能となるかについて特に留意して検討した。

2. 景観研究の方法と研究小史

森林を「景観」としてとらえ、研究していく場合、最も重要な前提条件のひとつは、景観概念や方法論を明確にさせておくことである。しかし、すでにふれた通り、現在のところは、各人が試行錯誤の状況にあると考えられる。そのため、景観生態学的研究に対しては、それ以外の分野から、その問題の立て方や考え方などについての強い批判(菊沢、1994など)がよせられている。

もちろん、このことは、何もこれまでの景観生態学の景観概念や方法論に見るべきものがまったくないことを意味するわけではない。すなわち、このような状況下にあっても、古来からの地理学・相観学的な考え方の流れを汲み、景観管理学的方向性を持つ考え方(武内、1991-a, b; 沼田、1996)は比較的

明解かつ有効度が高い景観概念や方法論を提供しているように思える。この流れに従うと、景観(景相)は景色・風景などの外観的な要素に加え、その土地や地域の持つ文化、地勢、生物相、歴史なども含めて捉えられる。また、Landscapeを「ある一定地域内に存在する多様な要素からなる異質な諸部分の総体」と見なす「ランドスケープ論」(杉村、1993など)も同様の考え方であるが、地理学・相観学的見方よりさらに景観を客観的な知覚対象と考えている点に特徴がある。その意味で、この見方は、理解が容易なこともあり、現在の景観生態学の最もポピュラーな景観概念となっている。Forman & Godron(1986)の景観を母体(matrix)、パッチ(patch)、回廊(corridor)の複合体とみる考え方も基本的にはこのような考え方のひとつといえるが、この考え方は、異質な諸部分の関係を動的に把握しようとしている点に特徴があり、知覚対象としての景観の構造や動態の概略を理解するうえで重要な考え方といえる。

しかしすでに触れたように、以上のようなこれまでの景観生態学による景観概念が必ずしも万全ではないことも明らかである。以上のような考え方は、それぞれ景観の捉え方に多少の相違はあるものの、いずれにせよ景観を最終的には知覚対象と見ている点で一致している。景観について研究する場合、それを客観的に展開していくためにはある程度まで景観の知覚対象化が必要となる。しかしそのことは何も景観があらかじめ知覚対象として客観的に存在していることを意味しているわけではない。一般的に、景観は知覚主観との関わりで理解されることが多く、場合によっては、知覚主観の産物(各人の主観的イメージ)に過ぎないものと考えられる場合も少なくない。このことは、景観生態学におけるこれまでの景観概念のように、景観を知覚対象にのみ還元するだけでは、景観を十全に理解したことにはならないことを意味している。

もちろん景観は完全に知覚主観に還元可能な主観的事象でもない。すなわち、景観は知覚主観にも知覚対象にも還元され得ない何かであるが、現在のところは、このような考え方に沿った生態学的景観概念や生態学研究法については、残念ながら確立されていない。

景観生態学には様々な考え方がある。しかし、従来の生態学が人為インパクトの小さい自然生態系を好んで対象として扱う傾向が強かったのに対し、景観生態学では、どのような考え方を取るにせよ、人為インパクトがはつきりみられる区域を対象とする傾向が強いことは(杉村、1993)、景観概念を考えるうえで極めて興味深い事項といえる。すなわち、このことは、景観の恣意的成立性が景観生態学の共通認識であることを意味している。このような恣意

的成立性の射程をさらに深く見定めることでも、上述したような、知覚主観にも知覚対象にも還元されない景観概念の抽出が可能となると考えられる。しかしこの面でも、景観生態学においてはまだ十分な検討はなされていないと考えられる。

自然景観や森林景観は時空的に変化していく総体であるため、その構造を理解するためには、推移(遷移)論や動態論も重要な意味を持つてくる。またこのような推移論や動態論の基礎となる生活戦略理論も重要である。このような生態学理論としては、単極相説 (Clements, 1936)、多極相説 (Tansley, 1939)、極相パタン説 (Whittaker, 1974)、ギャップダイナミクス理論 (Pickett & White, 1985-a・b; 山本, 1981; 1984、中静・山本, 1987)などの極相理論、r・K理論 (MacArthur & Wilson, 1967)や Grime (1979)の3類型区分などの適応戦略理論などが古典的に重要な意味を持つ。しかし、現在のところは、ギャップダイナミクス理論が、自然景観を「互いに異質な諸部分の複合」と見る景観生態学的見方との関連で議論されている程度で、これら生態学理論の景観概念の理解に向けた検討についても不十分な状態にあると考えられる。

II. 調査地と方法

1. 調査地

調査地である静岡大学農学部附属引佐演習林は、浜松市の北北西約23km、静岡県引佐郡引佐町別所に位置する。気候は暖温帯に属し、年平均気温15.1℃、年間降水量は約2600mmで降雪はほとんどなく、冬季は北西の季節風が強く吹き乾燥する。周囲を国有林、民有林、民家、ゴルフ場などに囲まれた標高178~372mの丘陵地にあり、面積は37.00ha、そのほとんどが1962~63年に植栽されたアカマツ・クロマツ人工林分よりなる。しかし、1980年から、昭和45年頃から全国的に急速に蔓延しはじめたとされるマツ枯れ病(マツノザイセンチュウ病によると考えられている)による被害を受け始めた(稲川ほか, 1992)。そのため、1983年からその防除対策が行なわれてきたが、被害は現在も続き、一部の林分はすでに崩壊し、林分構造の多様化が進行している。また部分的にヒノキ人工林分やスギ人工林分、モミ人工林分などもあり、これらもマツ類と同様、1962~63年の植栽である。また、部分的にマツ類の植栽以前から生育していたと考えられる中・大径のスギやヒノキの天然更新木が比較的密に認められる箇所や、これらの稚幼樹の侵入・定着が盛んな林分もあり、演習林全体は、多くの異質な諸部分からなる複雑な森林景観を呈している。

2. 全域の踏査結果

まず調査区の設定に先立って、航空写真や全林踏査などによる予備調査を行った。踏査結果のメモを以下に示す(曖昧な表現も多いが、第1印象を重視して、字句の修正は行なわず、メモの文章そのままを再掲した)。

【1林班】

◎り小班：(西側)マツと広葉樹の密林。マツ樹高10~12m程度。つるが多く巻き付いており、広葉樹樹高6~8mで中層。下層には少ない。林内はやや暗い。演習林外と変わらない。マツが少ない。枯れ。広葉樹は本数多。胸高直径小。(北側)マツ並。スギ・広葉樹が細くととも密、林内はととも暗い。演習林外と変わらない。(演習林外)演習林内と変わらない。マツは細く、広葉樹はもっと細い。本数の比率は1:1.5程度(マツ:広葉樹)。樹高はマツが2~4m高い。

◎わ小班：アカマツが本数的には非常に多いが、樹高は低い。樹勢も弱く、盆栽のよう。マツと広葉樹の樹高はほぼ同じ。スギも結構入ってきている。林内は明るい、風が強い。林床には針葉樹の稚樹が結構侵入している。

◎か小班：マツは樹高15m程度、並、樹勢はまあまあ。スギも多い。下層は草本類が目立つ。水分条件良好。広葉樹5m。その下層にも多い。マツ枯れ強い?

◎よ小班：林道沿いにヒノキ・スギが樹高5m、胸高直径6cm程で多数ある。マツは所々崩壊、崩壊箇所には樹高5m位の広葉樹優勢。スギも混入。マツ枯れの被害多い。マツは大きい折れそう。

◎た小班：モミが多数存在。マツは枯れが多い。単木的に残っている。樹高はモミ6~10m、マツ15m程。樹高階層はマツ・モミ・広葉樹の順。混交林。モミの勢いが強い。

れ小班：マツは少なく広葉樹が多い。マツの樹高12~15m、広葉樹は樹高5~8m程度。

【2林班】

◎よ小班：(西側)光条件良好。マツは細く少なく、衰退ぎみ。下層にはツバキ、ホオノキ、キブシ、コブシなどの広葉樹が樹高1~2.5mで侵入。(中側)沢筋が湿っているが木本はあまりない。傾斜急。モミ少数あり。マツと細い広葉樹が混交。マツの枝は少ない(人為or自然?)マツは細いが本数は結構ある。広葉樹も多く、樹高はマツとほぼ同じ。上の方にサクラの大径木有り。ヒサカキ、ムラサキシキブ、キブシ、ツバキ、コナラ。草本類少。(東側)沢ぞいにスギ、モミの稚樹あり。マツとの混交が進んでいる。マツ低く、広葉樹と樹高同じ。本数少ない。上の方は伐開した感じ。スギは林道ぞいの光条件のよいところに多い。

◎た小班：ヒノキ密。下層はヒサカキ、ウルシ、ツバキ、カシ、キブシ、ムラサキシキブ等が樹高1～1.5mで存在。

◎れ小班：マツ枯れを強く受けた林分。崩壊している所が多く、太いマツはあまり無い。樹高1～3m位の広葉樹はたくさんあるが、高いものはない。

◎そ小班：マツの成長良好。しかし、広葉樹も中層まで成長してきている。マツと広葉樹の階層構造がみられる。アラカシ、ウラジロガシ、ツバキ。

◎わ小班：マツ太く、本数的にも多い。多種の侵入少ない。マツの優勢な林分だが、同サイズのスギも少しある。光条件は良好で、広葉樹も大きい。下層は草本と低木でブッシュ状。

◎を小班：マツの本数多い。スギ、ヒノキも結構ある。樹高的にもマツ、スギ、ヒノキに差はあまり無い。広葉樹はあまり無い。下層にはシダ類が生い茂っている。

◎る小班：沢ぞいは草本多くマツ少ない。広葉樹に推移している。(東山マツ側)中側も広葉樹が多く、マツが隠れるほど。太く、高い成長の良いマツだけ残ったようだ。コナラ、ネムノキ、ホオノキの樹高高い。スギも大きく、稚樹も多い。ムラサキシキブ、ヒサカキ、サクラ等の密林。

◎ぬ小班：マツの元気がない。かなり衰退している感じ。広葉樹の樹高1～3.5、5m位で、ブッシュ状というより広葉樹林。

◎り小班：マツの成長良好。スギも多少あるが樹高6～7m位でそれほど大きくない。下層に広葉樹が侵入しているが樹高1～2m位で低い。過去に整理が行われたと思われる。しかし、林床には草本類に混じって広葉樹も多数存在している。林内はやや暗い。

◎ね小班：(西側)整備されているが本数密。下草は刈られている。(東側)手があまり入っておらず、広葉樹が侵入。ヒノキの本数も多くなく、林内明るい。

◎ち小班：マツ本数並み。樹高はあまり高くない。広葉樹は細いが本数は凄く多い。樹高的には広葉樹とマツは同じ。低木(0.5m以下)はほとんど無い。ツバキ、ムラサキシキブ、ヒサカキ、キブシ、ウルシ、コナラ。

◎つ小班：霧島マツによくにている。

◎と小班：クロマツはほとんど無い。下層の広葉樹も低くブッシュ状。

◎へ小班：マツの本数は並みだが、太いのが目につく。スギも侵入しているが、胸高直径10～13cm位、樹高は結構高い。広葉樹も侵入してきており、樹高を伸ばしつつある(ムラサキシキブ、アラカシ、キブシ、その他)胸高直径30cm程のスギあり。マツも胸高直径25cm位数本あり。

◎ほ小班：マツ樹高12～13m、胸高直径12～15cm位

で広葉樹より5mほど高い。林内明るい。スギ樹高5～6m。広葉樹(樹高1～3m)が多数侵入しているが、まだまだマツが優勢である。しかし、マツ枯れが目につく。クリが少数あり。

◎に小班：サクラ胸高直径10～12cm、マツ少ない。下層にシダが多い為、広葉樹の侵入が少ないようだ。

◎は小班：屋島マツと同じ様子。胸高直径30cm程のスギあり(林道ぞい)。マツのかなり崩壊した所あり。マツは細く、高い。スギも結構ある。広葉樹は5m位でかなり侵入している。崩壊した所ではマツと広葉樹の樹高は同じ。シラカシ、アラカシ。演習林界沿い、ヒノキあり。林外は広葉樹林、結構大きく、いい所。

◎い小班：茂道マツと同じ様な感じ。

◎ろ小班：マツ本数密。スギも侵入してきている。(胸高直径10～20cm)。広葉樹細いがマツががんばっている。沢筋には草本類が多い。上にいくにつれてマツ減少。広葉樹増加。ヒイラギ、ムラサキシキブ。

以上の踏査の結果をForman & Godron(1983)の考え方に従ってとりまとめると、引佐演習林全体は、母体である様々なタイプのマツ人工林内にヒノキ人工林分やモミ人工林分がパッチ状に点在し、スギ天然生中大径木が多い回廊からなっていたことになる。

3. 方法

以上のような踏査結果を踏まえ、演習林内に以下のような調査区を設定した。図-1に設定した調査区の位置を示した。

まず演習林の自然景観全体の母体をなすアカマツ・クロマツ人工林全体の推移と現況の概略を把握するため、すでに1986年に施業基準試験区として設定されていた4つの試験区(稲川、1988)、プロット1(2林班そ小班内、30m×20m)、プロット2(2林班を小班内、40m×15m)、プロット3(2林班れ小班内、40m×25m)、プロット4(2林班り小班内、40m×30m)を標準調査区として設定し直し、その追跡調査を1994年と1996年に行なった。プロット1はクロマツの残存木が多く、その生育状況も比較的良好であるが、広葉樹も多数侵入していたクロマツ人工林分である。プロット2はアカマツの残存木は多いが広葉樹が少なく、代わりにスギの天然更新木が多く認められたアカマツ人工林分である。プロット3はマツ枯れ病により林分の崩壊が著しいクロマツ人工林分である。プロット4はアカマツの残存木が多く、スギの侵入・定着も比較的多く認められたアカマツ人工林分である。

これらの調査区では、胸高直径5cm以上の全個体を対象に毎木調査(ナンバリング、胸高直径)を行なった。また、各プロットにおいてそれぞれ5～6本

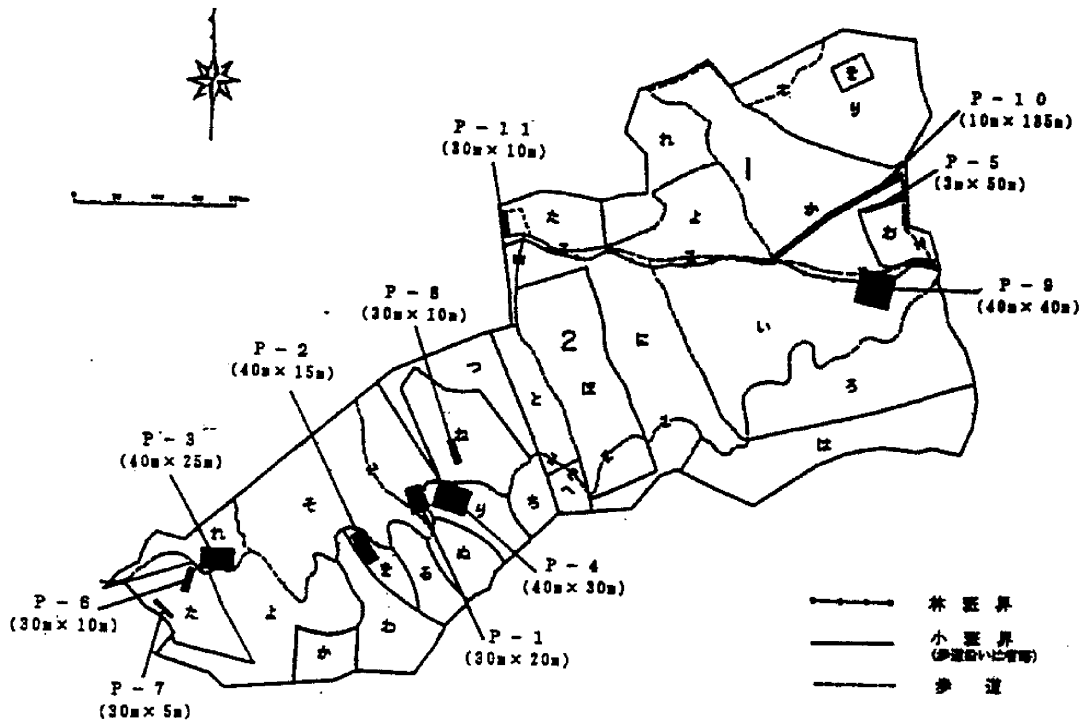


図-1. 調査区位置図

の標準木の樹高を測定した。常法によって林分材積も算定した。枯死木・衰弱木などの調査も併せ行った。

また、マツ枯れ病被害木本数と各調査区の現存本数との関係をみるために、1983年から当演習林の育林作業の一環として行われてきたマツ枯れ病被害木処理作業の年次記録資料についても取りまとめた。この資料には被害処理木の樹種・胸高直径・材積が年度毎・被害林小班毎にまとめられており、マツ枯れ病被害量の推移を示す上で貴重な資料といえる。

ほとんどのマツ人工林分ではマツ枯れ病被害を程度の差はあれ受けていたが、尾根筋には、生育は極度に不良であるが、被害をほとんど受けていないと思われる林分も認められた。そのためそこに新たにプロット5（1林班わ小班内、3m×50m）を設定した（1994年設定）。ここでは、下層木を含めたより詳細な林分構造の把握や視覚面も含めた景観構造の把握も目的に含め、樹高0.5m以上の木本全個体を調査対象として、その樹種と樹高を調べた。樹高1.3m以上の個体については胸高直径も調査し、5m以上の個体については位置や樹冠幅（4方向）、樹冠投影図・側面図を作成した。また、帯状区内に小帯状区（0.5m×50m）を設け、ここでは樹高0.5m未満の木本個体の樹種と樹高についても調査した。

パッチ状に点在する2ヶ所のヒノキ人工林分内には、プロット6（2林班た小班内、30m×10m）、プロット7（2林班た小班内、30m×5m）、プロット8（2林班ね小班内、30m×10m）を新設した（1995年設定）。これらの調査区では上記のマツ標準調査区

（プロット1～4）と同様の調査を行なった。また林分材積も算定した。

すでに触れてように、演習林内にはもともとマツ類が植栽された林分ではあるが、スギの天然更新木が多い箇所も少なくなかった。このような箇所である2林班い小班内にも調査区をひとつ設けた（プロット9、1995年設定、40m×40m）。ここはクロマツが植栽された箇所であるが、ほぼ中央に小沢が位置し、クロマツ植栽木に混じって天然生のスギ中大径木が多くみられ、その稚幼樹の侵入も認められた。ここでは母体、パッチとともに自然景観を構成するもうひとつの重要な要素である回廊の構造把握なども目的として、針葉樹全個体と胸高直径5cm以上の広葉樹を対象にして、標準調査区での調査項目に加えて位置・力枝下高・根元直径・樹冠幅（4方向）などを調査した。また調査区内にランダムに小方形区（5m×5m）16区画を設け、ここでは胸高直径5cm未満の広葉樹についても同様の調査を行なった。さらにプロット9の対照区としてプロット10も1996年に設定した（1林班か小班内、10m×185m）。この調査区はスギ天然更新木の多いプロット9に近い沢沿いからその上方の尾根筋にかけて設けた長い帯状区である。ここでは胸高直径5cm以上の全個体を対象に毎木調査を行った。またプロットの上部・中部・下部においてそれぞれ5～6本の標準木を選定し、これらの個体については樹高も測定した。

プロット11はヒノキ人工林と同様パッチ状に点在中のモミ人工林分内に設定したプロットである（1林班た小班内、30m×10m、1996年設定）。ここ

ではマツ標準調査区同様の毎木調査を行った。

また、マツとスギの環境条件による生育状態や樹形の違いなどの把握を目的として、2林班を小班と1林班を小班において、アカマツとスギをそれぞれ3個体伐倒し、樹幹解析と樹形調査（一次枝の数・枝位置・枝直径・年度毎の伸長量・枝齢・ホルトンの次数別本数・葉層位置など）を行った。2林班を小班のサンプル木は比較的生育状態の良い個体、1林班を小班のサンプル木は生育不良の個体であり、ともにそれぞれの小班を代表するサンプルである。樹幹解析については、2林班を小班では1m毎に、1林班を小班では0.5m毎に円盤を採取し、常法に従って解析した。また、1林班を小班では、比較対象として、ヒサカキ3個体についても0.5m毎に円盤を採取し、樹幹解析を行った。

III. 結果と考察

1. マツ標準調査区の推移

マツ標準調査区4区（プロット1～4）のha当たりの本数と材積、平均胸高直径と単木平均材積の10年間の推移（1986年と1996年の調査結果の比較。1994年にも調査したがここでは96年の結果を使った）を表-1に、それらの1996年の樹種別胸高直径階別本数を表-2～5に示した。

プロット1のクロマツ残存率は75.0%と比較的高い値を示していた。平均胸高直径は17.2cm、単木平均材積は0.126立方であり、生育状態も比較的良好であったといえる。またこのプロットでは、アラカシ、ウラジロガシなどの広葉樹の個体数が多く、ha当りの広葉樹本数(5cm上)はクロマツより多くなっていた。

プロット2のアカマツの10年後の残存率は60.1%とプロット1より幾分小さかったが、96年のha当り残存本数はむしろこのプロットの方が大きかった。そのためプロット2の低い残存率は、必ずしも、プロット1よりもマツの衰退が激しかったことを意味するわけではない。総体的に考えると、プロット1と同様、マツがまだかなり残存していた区画といえる。しかしアカマツの平均胸高直径は12.8cm、単木平均材積0.054立方と、プロット1に比べやや小さかった。またプロット1とは異なり、広葉樹が少なく、それに代わって、スギの天然生木が多く認められた。スギの残存率は89.6%とアカマツより遥かに高く、そのためアカマツに対するスギの本数比が10年間で大きく増加していた。また、胸高直径20cmを超える個体が認められなかったため、単木平均材積は0.037立方とアカマツより劣っていたが、平均胸高直径は12.6cmとアカマツとほぼ等しかった。スギの方が10年間での直径の増加が著しかったことも考

えあわせると、このプロット周辺の林分はマツ林からマツとスギを上層木とする混交林に推移しつつあるといえる。ヒノキについてはプロット内に3本しか認められなかったため、断定はできないが、スギ並みかそれ以上に生育良好であったと考えられる。10年後にも3本とも残存し続けていることなどを考えあわせると、この樹種も少数ながら上層を占める樹種のひとつとなることが予想される。なおアカマツの直径や単木材積がプロット1より小さかった理由としては、プロット1よりも多くの大径木がマツ枯れ病により枯死したことやスギとの競合などが考えられる。

プロット4のアカマツの残存率は62.9%と、プロット2と同様にプロット1よりは低かったが、やはりプロット2と同様に、96年のha当り残存本数はプロット1よりも多かった。そのためこのプロットでも、マツがまだかなり残存していたと看做せる。また、アカマツの平均胸高直径は18.2cm、単木平均材積0.132立方と4つのプロットで最も大きかった。プロット2と同様、このプロットでもスギの侵入・定着が認められ、その残存率は97.5%と高かったが、本数はプロット2ほどは多くなく、平均胸高直径は9.8cmとアカマツよりかなり小さく、プロット1のスギよりも小さかった。ヒノキについては、プロット2と同様にその生育状況は良好で、10年前の個体がすべて残存していたが、少数に留っていた。また、成長は良好であったが、まだサイズが小さく、そのためスギと同様に中・下層木に留っていた。広葉樹は少なく、ヤマザクラが1本認められたのみであった。以上のことから、このプロットでは、スギ（一部にヒノキ）の侵入・定着は見られるものの、アカマツのサイズが特に大きいこともあって、スギなどの上層木化は進んでおらず、アカマツが上層を優占し、その中・下層にスギ・ヒノキが若干入る林型を呈し始めていたといえる。

プロット3のクロマツは残存率31.1%と他のプロットと比較して著しく低く、96年のha当り本数も他のプロットの3分の1程度に過ぎなかった。このプロットはマツ枯れ病被害をもっとも強く受けたプロットといえる。しかし、平均胸高直径は16.5cm、単木平均材積は0.129立方と、プロット1やプロット4と大差なく、プロット2よりは大きな値を示していた。マツ枯れ病は大径木に集中する傾向がある。それにもかかわらずこのプロット内の残存個体のサイズが比較的大きかったのは、クロマツの個体数が激減したことや、プロット2のようなスギの侵入・定着がそれほど顕著には認められなかったため、これらからの競合圧をあまり受けなかったことも影響したと考えられる。スギの個体数は1プロット2や4に比べかなり少なかったが、6本中1本枯死した

表-1. マツ標準調査区 (P-1~4) の推移

プロット (面積)	樹種	1986年				1996年				残存率 (%)
		ha当り 本数(本)	ha当り 材積(m ³)	平均 DBH(cm)	単木平均 材積(m ³)	ha当り 本数(本)	ha当り 材積(m ³)	平均 DBH(cm)	単木平均 材積(m ³)	
プロット1 (30m×20m)	クロマツ	1267	113.7	12.1	0.090	950	119.4	17.2	0.126	75.0
	スギ					17		8.2		
	広葉樹					1200		6.4		
プロット2 (40m×15m)	アカマツ	1750	81.2	10.2	0.046	1067	67.3	12.8	0.064	61.0
	スギ	651		8.7		583	21.8	12.6	0.037	
	ヒノキ	50		11.3		50		14.7		
プロット3 (40m×25m)	クロマツ	1190	80.4	13.1	0.068	370	47.8	16.5	0.129	31.1
	スギ	70		9.3		60		13.5		
	ヒノキ					10		5.0		
プロット4 (40m×30m)	アカマツ	1708	124.9	12.2	0.073	1075	141.6	18.2	0.132	62.0
	スギ	367		4.2		358		9.8		
	ヒノキ	42		3.8		42		9.8		
	広葉樹					8		6.8		100.0

表-2. プロット1 (2林班そ小班、30m×20m) 樹種別胸高直径階別本数表

DBH(cm)	5	7	9	11	13	15	17	19	21	23	25	27	29	合計
樹種	~7	~9	~11	~13	~15	~17	~19	~21	~23	~25	~27	~29	~31	
クロマツ	1	1	6	11	5	8	3	4	7	5	2	2	2	57
ホオノキ						1								1
アラカシ	22	3	1											26
ウラジロガシ	5	2	1											8
ゴンズイ	5	1												6
エゴノキ	4	1												5
カキノキ	4	1												5
ウリカエデ	3	1												4
ヤマザクラ	2	1												3
シキミ	1	1												2
スギ		1												1
ヤブニッケイ		1												1
ヤブツバキ	3													3
リョウブ	3													3
コナラ	2													2
ネズミモチ	2													2
シラキ	1													1
合計	58	14	8	11	5	9	3	4	7	5	2	2	2	130

表-3. プロット2 (2林班を小班、40m×15m) 樹種別胸高直径階別本数表

DBH(cm)	5	7	9	11	13	15	17	19	21	23	25	27	29	合計
樹種	~7	~9	~11	~13	~15	~17	~19	~21	~23	~25	~27	~29	~31	
アカマツ	3	8	12	16	8	8	3	2	2	1			1	64
ヤマザクラ		1	2					1						4
スギ		5	5	8	10	5	2							35
ヒノキ					2	1								3
合計	3	14	19	24	20	14	5	3	2	1	0	0	1	106

表-4. プロット3 (2林班れ小班、40m×25m) 樹種別胸高直径階別本数表

DBH(cm)	5	7	9	11	13	15	17	19	21	23	25	27	合計
樹種	~7	~9	~11	~13	~15	~17	~19	~21	~23	~25	~27	~29	
クロマツ			2	3	13	5	5	5		1	1	2	37
スギ		2	1		1	1				1			6
ヤマザクラ	1	1	1										3
ヒノキ	1												1
合計	2	3	4	3	14	6	5	5	0	2	1	2	47

表-5. プロット4 (2林班り小班、40m×30m) 樹種別胸高直径階別本数表

DBH(cm)	5	7	9	11	13	15	17	19	21	23	25	27	31	33	合計
樹種	~7	~9	~11	~13	~15	~17	~19	~21	~23	~25	~27	~29	~33	~35	
アカマツ		1	5	12	16	20	20	17	20	9	5	2	1	1	129
スギ	10	7	13	6	6		1								43
ヒノキ		2	1	1	1										6
ヤマザクラ	1														1
合計	11	10	19	19	23	20	21	17	20	9	6	2	1	1	178

だけで、残存率85.7%と比較的高く、またサイズは平均胸高直径13.5cmと最も大きかった。広葉樹・ヒノキも認められたが、やはり少数にとどまっていた。なお広葉樹が少なかったのは、過去に整理伐が行われたためと思われる。以上のように、このプロット周辺では、マツ枯れ病によりマツ個体群が強い攪乱を受け、林分の崩壊が進行していた。いずれは、スギや広葉樹などの上層木化も起こると思われるが、本数が少なく、今後マツ枯れが進行しなかったとしても、当面はマツの疎林の状態が続くものと推察される。

2. 演習林全域のマツ枯れ病被害の実態

表-6に演習林全域の小班毎の年度別マツ枯れ病被害木処理本数を示した。また表-7に同様のha当たり本数を示した。その被害処理木の総本数は3364本、材積は475.88立方であった。同様にha当たりの被害処理木本数は96本、ha当たり材積は13.58立方であった。1994年からは1林班全小班と2林班い〜ほ小班で被害木処理を行っていないことや、マツ枯れ被害以前のha当り立木本数が異なるため、厳密ではないが、これらの表からも演習林内でのマツ枯れ病の被害の出方が一様ではなかったことがわかる。また、以上のことを考慮に入れ、1994年以降被害木処理をしなかった小班で処理を行なった小班と同じ割合でその後も被害が生じたと仮定して求めた演習林全域のマツ人工林(マツ林以外のヒノキ林・モミ林等は除いた)のha当たり被害木本数は115本、材積は17.78立方と算定された。これは、被害がまだほとんど出ていなかったと考えられる10年前の推定ha当たり本数(近畿地方赤松林収穫表二等地相当)の約7.5%、推定材積の約10.5%、10年後まで除間伐を行ったと仮定した場合の除・間伐本数の約18.4

%、除・間伐材積の22.2%、期末の予想立木材積の30.3%に相当していた。また同様に求めて、各小班におけるha当たりのマツ枯れ病被害木本数は0~861本、材積は0~105.25立方と算定された。以上の推定からも、全林が壊滅状態となったわけではなく、壊滅状態となった箇所もあれば、全く被害が出ていない箇所もあり、被害が一様でなかったことがわかる。

3. マツ人工林の推移とマツ枯れ病との関連

次に、マツ標準調査区(プロット1~4)毎のha当たりの生立本数と材積の推移、過去10年間の消失本数と材積およびマツ枯れ病被害木処理本数と材積、およびマツ枯れ率の一覧を表-8に示した。マツ枯れ率はマツの過去10年間の消失本数に対するマツ枯れ病被害木本数の割合を現わしている。

まず、1962年の植栽時には一様に3800本が植えられたが、その後の1986年までの24年間で、半分以下の本数に減少していた。表-8、9よりこの間にはそれほど被害木処理本数が多くないことから、これらの減少の殆どはマツ枯れ以外によるもので、プロット間での生立本数の差もマツ枯れ以外によるものと考えられる。しかしその後の10年間の推移には、この10年間に多くの被害木が生じたことから、マツ枯れ病が大きな影響を与えたと推察される。

この点に考慮を払ってその後10年間の各プロットの推移について再度見ていくと、まず、プロット1では、マツ枯れ率が97.5%と100%に近い値に算定されたことから、このプロットでのマツの消失の殆どがマツ枯れによるものであったと考えられる。このようにプロット1でその他の要因による枯死が殆どなかった理由としては、マツ枯れ病被害前のマツの密度が低く、他樹種個体の多くが広葉樹の小径木

表-6. 林小班年度別マツ枯れ病被害木処理本数・材積表

林小班	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1996	合計	ha内り
													本数	本数
1り		1											1	0.0
わ													0	0.0
か	13	19	20	4	26	16	22	8	12	25			165	43.3
よ	9	13	13	10	14	25	11	55	89	25			264	148.3
た	3	4	1	22		53		44	40				167	178.6
れ	2	1	4	7	7	14	10		10	10			65	57.5
2い	1			2		7		2	3				15	4.9
ろ		2				3			1				6	2.7
は		3		1		2							6	2.9
に			5	12		18		6	23				62	18.4
ほ		8	27	20		29		24	101				209	83.0
へ		1										9	10	33.3
と	3	17	21		54	40	19	24	36	40	22	22	298	327.5
ち						6			3				9	21.4
り		7	8	12		5		8	17	25	8	43	133	255.8
ぬ		5		2				2	8	3	3	4	27	43.5
る		1				2			5	3	1	3	15	30.6
を	1					4	4	15	10	5	10	20	69	276.0
わ		3				1		4	17	6	7	7	45	49.5
か	2	2	2		1			2	9		6	1	25	51.0
よ	1	13	13	7	16	51	13	22	72		1		209	83.3
た													0	0.0
れ	6	8	7	8	135	102	43	48	22				379	661.4
そ	4	11	18	52	62	111	111	169	143	96	69	113	959	316.5
つ	3	6		5		7	2	33	20	4	17	20	117	103.5
ね													0	0.0
合計	48	125	139	164	315	494	235	466	641	242	144	242	3255	
材積	6.00	12.19	16.07	22.50	40.13	71.15	33.44	69.25	91.65	38.65	30.37	44.28	475.66	
対象面積	35.68	35.68	35.02	35.02	35.02	35.02	35.02	35.02	35.02	35.02	11.78	11.78		
ha本数	1.35	3.50	3.97	4.68	8.99	14.11	6.71	13.31	18.30	6.91	12.22	20.54	114.59	
ha材積	0.17	0.34	0.46	0.64	1.15	2.03	0.95	1.98	2.62	1.11	2.58	3.76	17.78	

表-7. マツ標準調査区内におけるマツ枯れ病被害木本数・材積とマツ生立本数の推移

調査地	樹種	マツの生立本数 (本/ha) 及び材積 (m ³ /ha)			マツ枯れ病被害木本数 (本/ha) 及び材積 (m ³ /ha)	10年間の消失本数 (本/ha) 及び材積 (m ³ /ha)	マツ枯れ率 (%)
		1962年 (植栽時)	1986年 (被害前)	1996年 (現在)			
		プロット1	クロマツ	3800			
			113.7	119.4	60.7	48.1	126.2
プロット2	アカマツ	3800	1750	1067	150	683	22.0
			81.2	57.3	9.7	62.3	15.6
プロット3	クロマツ	3800	1190	370	690	820	84.1
			80.4	47.8	67.9	70.6	96.2
プロット4	アカマツ	3800	1708	1075	308	633	48.7
			124.9	141.6	40.3	42.4	95.0

注1) 10年間の消失材積は収穫表からの推定値

注2) マツ枯れ率は(被害量/10年間の消失量)

表-8. マツ標準調査区設定小班年度別マツ枯れ病被害木処理本数表

年度 林小班 (年)	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	合計
2そ	1	3	11	18	52	68	105	117	165	143	96	69	113	961
2を		1					4	4	15	10	5	10	20	69
2れ	1	5	8	9	6	166	71	47	44	22				379
2り			7	8	12		5	8		17	25	8	43	133
マツ林全体	12	35	125	150	255	261	446	533	280	641	242	142	242	3364

表-9. マツ標準調査区設定小班年度別ha当たりマツ枯れ病被害木処理本数表

年度 林小班 (年)	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	合計
2そ		1	4	6	17	22	35	39	54	47	32	23	37	317
2を		4					16	16	60	40	20	40	80	276
2れ	2	11	18	20	14	377	161	107	100	50				880
2り			13	15	23		10	15		33	48	15	83	255
マツ林全体	0	1	4	4	7	7	13	15	8	18	7	4	7	96

に限られていたため、競合圧が低かったことも挙げられる。しかし被害前の生立本数や材積からみて、同種個体間の競合圧をまったく受けない状態であったとは考えられないので、それよりはむしろ、マツ枯れ病が密度調節の役割を果たしたため、競合圧が低下したことよるところが大きかったと考えられる。マツ枯れ病によって密度調節予定量以上の個体が消失したことも考えられるが、期末の生立本数から考えて、特に過剰であったとは考えられない。このように考えていくと、このプロットでのマツ枯れ病の森林植生に与えた影響はそれほど大きなものではなかったといえる。いずれにせよ、このプロットでは、結果的にマツの密度が減少し、今後は下層多数侵入してきている広葉樹類が上層木化してくるようになると思われる。表-2の通り、このプロットの下層には、ゴンズイやヤマザクラなどの陽樹も見られるが、アラカシやウラジロガシなど比較的耐陰性の高い種の個体が多かった。このことは、今後この林分がマツの陽樹林からカシ類の陰樹林へ比較的急速に推移していく可能性があること示唆している。ただし、すでにマツ枯れにより過剰なマツの密度調節がなされていたり、今後なされるのであれば、今後陽樹個体が増加し、遷移の進行が遅れることも考えられる。従って、今後もその推移を見守っていく必要がある。

次にプロット2の場合を考える。ここではマツ枯れ率が22%と極度に低かったことから、マツの10年間の消失は、マツ枯れ病以外の要因によりもたらされたと考えられる。その理由としては、被害以前のマツの生立本数や材積などから考えて、同種個体間での競合が挙げられる。またスギとの競合も考えられる。いずれにせよ、このプロットでは、マツ枯れは密度調節の役割も殆ど果たさなかったといえ、植生に与えた影響はプロット1以上に小さかったといえる。プロット4でもほぼ同様のことがいえる。

それに対して、プロット3におけるマツ枯れの影響は、そのマツ枯れ率の高さから考えても大きかったことがわかる。このプロットでは、マツ枯れにより ha当たり680本も消失したことになり、マツ枯れ病が極度に過剰な密度調節を行なったことを意味している。

なおプロット1から4を設定した各小班の年度別の被害木処理本数表を表-8、そのha当たり本数表を表-9に示した。この表は表-6のうち、4つのプロットをそれぞれ設定した小班のデータと総計のみを抽出したものであるが、小班全体のha当たりの被害木本数と、表-8の各プロットの被害木本数がある程度まで対応していることがわかる。これは、それぞれのプロットがある程度まで、その小班を代表していることを意味している。

4. その他の調査区の結果

プロット5の樹種別胸高直径階別本数と樹種別樹高階別本数を表-10~11に、図-2にその樹冠投影図を示した。プロット5のアカマツはha当たり4533本と多く、植栽されたほぼ全個体が残存していたと推察される。しかし平均胸高直径は4.26cmと、生育は極度に不良であった。また、上木の胸高断面積合計は、本数は少なくないが、径級が小さいため4.02と極端に少なかった。そのため、特にサイズの小さいものを除けば、マツの生育不良は何らかの高いストレスに起因するものと推察される。その他、スギ・ヒノキ・広葉樹などの天然更新木も多く認められたが、マツの植栽以前からの残存個体と思われる直径25cmをこえる高齢のスギ1本以外は小径木が多く、その多くが低木や小高木であった。特にサイズの小さいものや、低木や小高木などには齢が低いものも多く認められたが、高木となる樹種個体の多くは比較的齢が高く、後で示すようにスギやヒノキの樹齢は植栽されたアカマツと同程度であった。そのため

表-10. プロット5 (1林班わ小班、3m×50m) 樹種別胸高直径階別本数表

樹種	DBH (cm)	0	1	2	3	4	5	6	7	8	10	11	25	合計
		~1	~2	~3	~4	~5	~6	~7	~8	~9	~11	~12	~26	
スギ		6	1	2	8		1	2			1		1	22
アカマツ		8	6	18	10	6	3	8	1	6	1	1		68
ヒノキ		35	21	8	5	2	2	3		1				77
ツゲ		10	8	6		3		2						29
ソヨゴ		9	10	8	4	4	1							36
ヒサカキ		216	224	99	15	4								558
ウリカエデ						2								2
ムラサキシキブ		10	6	1	3									20
ガマズミ		3	2		1									6
ゴンズイ					1									1
サカキ					1									1
コナラ		8	3	2										13
コバノトネリコ				2										2
ヤマウルシ		9	7	1										17
ネズミモチ		4	3	1										8
ガンピ		14	5											19
イソノキ		3	2											5
キブシ		19	1											20
アオハダ		6	1											7
コバノミツバツツジ		2	1											3
シラキ			1											1
ヤマザクラ		1												1
不明		1												1
合計		364	302	148	48	21	7	15	1	7	2	1	1	917

表-11. プロット5 (1林班わ小班、3m×50m) 樹種別樹高階別本数表

樹種	H(m)	0.5	1	1.5	2	2.5	3	3.5	4	4.5	5	5.5	6	13	合計
		~1	~1.5	~2	~2.5	~3	~3.5	~4	~4.5	~5	~5.5	~6	~6.5	~13.5	
スギ		2	3	1	1	3	5	2	2		1		1	1	22
アカマツ			9	8	8	14	7	9	1	7		3	2		68
ソヨゴ		6	1	3	3	5	6	4	4	2	2				36
ヒノキ		11	16	15	14	9	3	5	2	1	1				77
ウリカエデ									1		1				2
ヒサカキ		42	85	142	107	72	60	32	21	7					558
ムラサキシキブ		2	7	2	6	2	1			1					20
コバノトネリコ								1			1				2
ヤマウルシ		3	2	4	4		2	1	1						17
ガマズミ			1	2		1		1	1						6
ゴンズイ										1					1
ヤマザクラ									1						1
ツゲ		3	3	8	3	4	4	4							29
コナラ		7	1	2	1	1		1							13
イソノキ			1	2	3		1								7
サカキ							1								1
シラキ							1								1
ガンピ		4	4	5	4	2									19
キブシ		3	3	10	2	2									20
アオハダ		2		3	1	1									7
ネズミモチ		2		3	1										6
コバノミツバツツジ			1	2											3
不明			1												1
合計		87	138	212	167	116	81	60	35	19	5	3	3	1	917

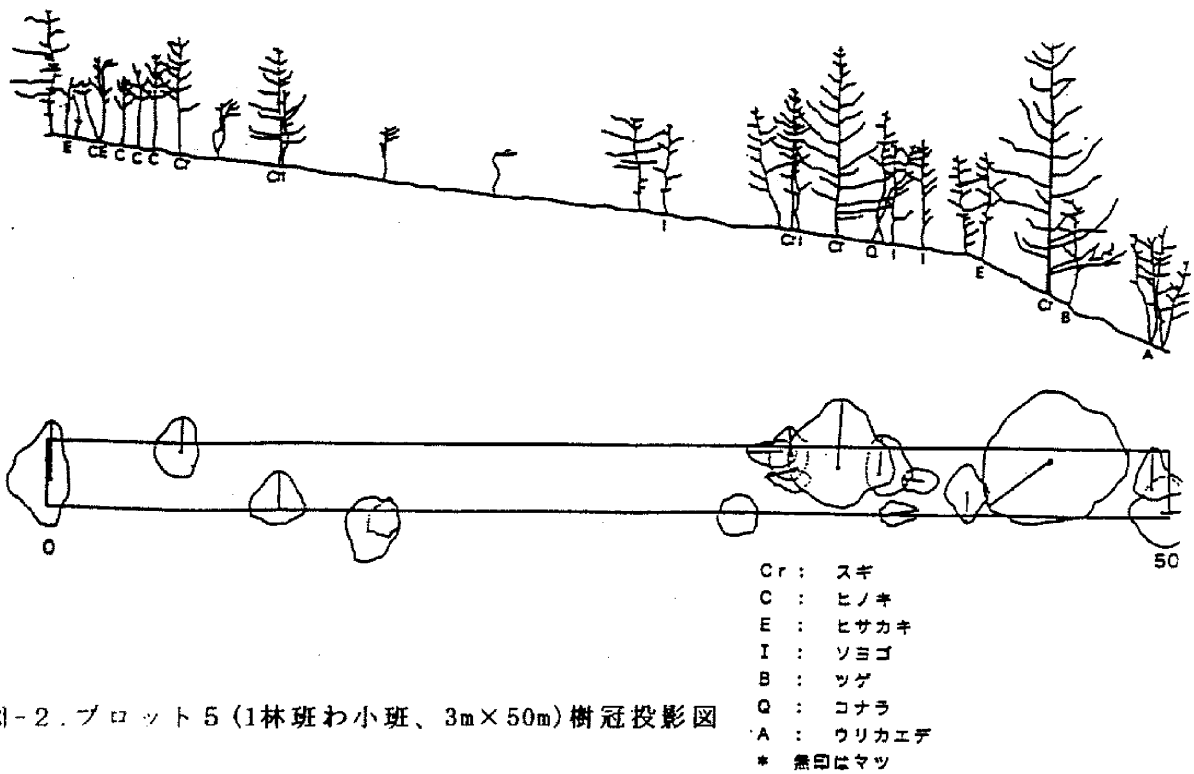


図-2. プロット5 (1林班わ小班、3m×50m) 樹冠投影図

アカマツ以外の高木も高いストレス下で成長が抑制されている可能性が高いと考えられた。また遷移の中期に出現する樹種と思われるコナラなどは侵入していたが、まだサイズも個体数も少なかった。また遷移の後期に出現するとされるシイ・カシ類などの常緑広葉樹類の侵入・定着は全く認められず、ヒサカキなど先駆性が顕著な樹種の数が多かった。このことから、この林分は、極めて長いタイムスケールでは、直線遷移系列に沿った遷移が進行していく推移していく可能性もあるが、当面は、未熟な状態に留まり、アカマツにスギやヒノキなどが混じるわい生林の状態が維持されるものと考えられる

プロット6～8のha当たりの本数と材積、平均胸高直径、単木平均材積と胸高直径階別本数を表-12～13に示した。プロット6のヒノキは平均胸高直径は13.2cm、単木平均材積は0.0885立方であった。林内はやや暗く、下層にはムラサキシキブ・ヤマウルシなどが侵入していたが密度は低かった。ヒノキの稚樹も認められなかった。プロット7のヒノキの平均胸高直径は14.7cm、単木平均材積は0.1503立方であり、プロット6よりは成長がやや良好であった。下層植生はプロット6以上に貧弱で、ここでもヒノキの稚樹は認められなかった。また、このプロット側方には平成7年に大型の配水タンクが建設されており、その影響を受けているためか林縁のヒノキには枯死木もみられた。プロット8のヒノキは平均胸高直径が14.3cm、平均単木材積が0.1208立方と、プロット7と同程度の生育状態を示していた。林床植生はプロット7と同様貧弱であり、やはりヒノキの稚樹は存在しなかった。以上のようにプロット6～

8のヒノキ人工林の生育は比較的良好であったことから、今後よほど大規模な攪乱が起きないかぎりヒノキ林が存続していくものと考えられる。しかしまだ年齢が低いこともあって、上木のヒノキは種子生産を行っていないようで、どのプロットにおいてもヒノキ稚幼樹は認められなかった。そのため、いずれはこれらのヒノキが母樹となり、周辺にヒノキの稚幼樹が侵入・定着していくようになることも予想されるが、それには長年月を要すると考えられた。

表-12. ヒノキ人工林 (P-6～8) 詳細

プロット (面積)	ha当り 本数(本)	ha当り 材積(m ³)	平均 DBH(cm)	単木平均 材積(m ³)
プロット6 (30m×10m)	2400	212.3	13.2	0.0885
プロット7 (30m×5m)	2867	430.9	14.7	0.1503
プロット8 (30m×10m)	2800	338.1	14.3	0.1208

表-13. プロット6～8ヒノキ胸高直径階別本数表

プロット	DBH(cm)											合計
	6 ~7	7 ~9	9 ~11	11 ~13	13 ~15	15 ~17	17 ~19	19 ~21	21 ~23	23 ~25		
プロット6 (30m×10m)		6	8	20	19	11	5				1	70
プロット7 (30m×5m)		1	4	7	10	7	12	1				42
プロット8 (30m×10m)	3		7	17	16	14	12	5	1			75

プロット9の胸高直径5 cm以上の樹種別胸高直径階別本数と、胸高直径5 cm未満の樹種別胸高階別本数と樹高階別本数を表-14~16に示した。クロマツの残存本数はha当たり1131本と比較的多かった。標準調査区と比較して径級の大きい個体が多かったが、30 cmを超える個体は天然木と考えられる。クロマツ以外にも、上層や中層にスギの天然木が多く、胸高直径40 cmを越える大径木も認められた。下層にはヒサカキ・ネズミモチ・ムラサキシキブなど多種類の広葉樹やスギ・ヒノキなどの針葉樹も侵入していた。その樹種数は約30種、合計本数はha当たり約1200本とかなり多かった。

スギとクロマツの森下のIδ法による分布パターンの解析結果を図-3に示した。クロマツは殆どが植栽木であったため規則分布を示していたが、スギは全個体、樹高1 m未満の個体、樹高1 m以上の個体とも、集中分布を示していた。

図-4~9にスギを全個体、樹高1 m未満の個体、樹高1 m以上の個体に分けた場合の集中斑の大きさとスギの分布を示した。集中斑の大きさは全個体では不明瞭であったが、樹高1 m未満の個体では6.2 m²、樹高1 mでは25 m²あたりにあることがわかる。またこれらの集中斑は、いずれの場合も比較的沢沿いに多かったこともわかる。

プロット10の樹種別胸高直径階別本数と、調査区全体を高標高域から低標高域にかけて4つに細分した小調査区A~D区の樹種別胸高直径階別本数を表-17~21に示した。プロット10全体で見ると、クロマツはha当たり1795本で、標準調査区よりかなり多く残存していたが、平均胸高直径は10.76 cmと標準調査区のクロマツより小さかった。スギ天然木も多く認められたが、P-9よりは少なかった(P-9では418.8本/ha、P-10では162.2本/ha)。

小調査区毎に見ていくと、まず、高標高域であるA区やB区ではクロマツの密度が全体より高く(A区ではha当たり2000本、B区で2260本)、直径が小さかった(A区では平均胸高直径9.98、B区で9.62)。またこれらの区画ではスギは少なく、広葉樹の小径木はかなり多かったが、低木や小高木が多かった。また耐陰性の強いカシ類なども少なかった。これらの区画でのクロマツの成長不良の原因としては、径級の特に小さいものについては、数の多い広葉樹との競合も考えられる。しかし、上層林冠を構成する他樹種の個体の多くも殆ど小径に留まり、それらの密度も比較的低位(直径9 cm以上を上層木とみてA区でha当たり1120本、B区で1000本)、全個体の胸高断面面積合計がA、B区それぞれ22.86 m²、24.4 m²と、それほど大きくなかったことなどから考えて、上層個体の生育不良の理由の大半は、プロット5(1林班わ小班)のアカマツと同様に、尾根沿いの立地に

しばしば見られる高いストレス(土壌条件によると思われる)によるところが大きいと推察される。

それに対して低標高域に位置するD区のクロマツの成長は平均胸高直径が13.35 cmと良好で、逆に本数密度はha当たり1485本とA区やB区に比べ少なく、スギが多かった。またA、B区と異なり、5 cmを越える広葉樹は殆ど認められなかった。C区については、クロマツの本数はha当たり1340本と最も少なかったが、平均直径12.2 cmと、A、B区よりは大きくD区よりは小さかった。スギは見られず、そのためクロマツが上層を占有していた。中・下層には広葉樹が比較的多かった。C区はクロマツの本数が少ない点ではD区と類似し、広葉樹が多く、スギが殆どない点ではA区やB区と類似し、クロマツの生育度合いではA、B区とD区の間位的状況を示していた。従って総体的には、A、B区とD区の間位的状況を示していたといえる。

プロット9とプロット10のA~D区の胸高直径5 cm以上のスギのha当たり生立本数を図-10に、これらの調査区と沢の位置関係を図-11に示した。この図からも沢沿いの低標高域にスギが多く分布していたことがわかる。スギ小~中大径木が沢沿いに多かったのは、この樹種の水分条件の良い立地を好む特性によるところが大きいと考えられる。しかし、尾根沿いに位置するA、B区にも、少数ではあるがスギの母樹が点在していることや、稚幼樹も認められること、また、沢沿いとはいえない標準調査区でも、P-2のようにスギの上層木化が著しい個所が認められたことなどから考えて、この樹種は必ずしも沢沿いのみ分布を限定している樹種とは考えられない。近くに母樹が存在し、林床条件が好適で、他樹種との競合などから回避された場合には、比較的水分条件の悪い立地でも、優占度合いの高い林分を形成する場合も少なくないと考えられる。このように考えると、高密度に分布する沢沿いは、スギにとっては、この樹種の限定された生育場所というよりも、回廊の意味を持つ空間であり、そこから分布を拡大していく場として位置づけられるようになる。すでに触れたように、プロット9には多くのスギ稚幼樹や小径木が存在していたが、このようなスギの若齢個体の分布は、沢沿いのみに見られるものでなく、尾根筋であるA区やB区やこれに隣接するP-5でも、少数ながら小径木が認められ、P-5では多くの稚幼樹も認められた(若木、1995)。これらの小径木や稚幼樹のほとんどは生育不良で被圧木化していたが、長いタイムスケールで考えると、何らかの攪乱を契機にして、スギ稚幼樹の上層木化が進み、スギの分布域が拡大していくことも充分予想される。

プロット11の樹種別胸高直径階別本数を表-22に

表-14. プロット9 (2林班い小班, 40m×40m) 樹種別胸高直径階別本数表 (DBH5cm以上)

樹種	DBH(cm)																合計	
	5 ~7	7 ~9	9 ~11	11 ~13	13 ~15	15 ~17	17 ~19	19 ~21	21 ~23	23 ~25	25 ~27	27 ~29	29 ~31	31 ~33	33 ~35	35 ~41		41 ~43
スギ	11	13	12	6	4	4	2	7	1	2		1		1	1	1	1	67
クロマツ	10	21	20	33	28	19	18	8	8	2	2	8	2	1	1			181
ヒノキ	3	1		2	1													7
コナラ	5	1	2															8
ネムノキ	1	2																3
アラカシ	1	1																2
ホオノキ	1	1																2
クスノキ			1															1
ツグ	5																	5
シラカシ	4																	4
リョウブ	2																	2
カキノキ	1																	1
ゴンズイ	1																	1
ソヨゴ	1																	1
合計	46	41	34	41	33	23	20	15	9	4	2	9	2	2	2	1	1	285

表-15. プロット9 (2林班い小班, 40m×40m)

樹種別胸高直径階別本数表 (DBH5cm未満)

樹種	DBH(cm)					合計
	0 ~1	1 ~2	2 ~3	3 ~4	4 ~5	
リョウブ		8	8	12	20	48
シラキ	64	68	28	4	4	168
シラカシ		4		8	4	16
ガマズミ		4	8		4	16
ソヨゴ	28	8			4	40
スギ	100	9	7	8	2	126
アラカシ	16	20	12	8		56
ハナイカダ	62	8	8	8		76
ウリカエデ	4		8	4		16
ヤマザクラ			4	4		8
ムラサキシキブ	60	60	16			136
ネズミモチ	128	76	8			212
コナラ	4	12	8			24
ヤブツバキ	20	12	4			36
ヒノキ	12	3	2			17
ヒサカキ	440	48				488
マルバウツギ	80	12				92
モチツツジ	48	8				56
コバノミツバツツジ	12	8				20
サカキ	24	4				28
サンショウ	12	4				16
イヌガヤ	1	1				2
ヒイラギ	62					62
アセビ	44					44
ツグ	8					8
ウラジロガシ	4					4
ガンピ	4					4
ゴンズイ	4					4
ヤブニッケイ	4					4
ヤマウルシ	4					4
不明	32	20	4	4		60
合計	1261	397	126	66	42	1881

表-16. プロット9 (2林班い小班, 40m×40m)

樹種別樹高階別本数表 (DBH5cm未満)

樹種	H(m)						合計
	0 ~1	1 ~2	2 ~3	3 ~4	4 ~5	5 ~6	
リョウブ				8			48
シラキ	12	20	52	40	24	20	168
アラカシ	12	4	4	16	12	8	56
ハナイカダ	8	44	4	4	8	8	76
シラカシ			4		4		8
ウリカエデ	4		4				8
スギ	72	31	7	9	3	4	126
ヒサカキ	192	204	64	24		4	488
ソヨゴ	8	12	8	8			40
ガマズミ			4	8			16
ヤマザクラ				4			8
マルバウツギ	12	44	32			4	92
コナラ		4	4	4	12		24
ネズミモチ	92	32	28	52	8		212
ムラサキシキブ	4	36	40	56			136
ヤブツバキ	12	4	8	12			36
コバノミツバツツジ		4	8	8			20
モチツツジ	24	20	4	8			56
ゴンズイ				4			4
ヒノキ	9	3	3	2			17
サンショウ		4	12				16
ヒイラギ	44	4	4				52
サカキ	24		4				28
ガンピ			4				4
ヤブニッケイ			4				4
イヌガヤ		1	1				2
アセビ	36	8					44
ウラジロガシ		4					4
ツグ	8						8
ヤマウルシ	4						4
不明	16	8	24	4	4	4	60
合計	593	491	331	271	75	120	1881

方形区の大きさ (m)	I δ 値			
	スギ全個体	マツ全個体	スギ(1m以上)	スギ(1m未満)
1.5625	3.6864	0.7168	6.7843	8.1826
3.1250	2.9184	0.8216	6.3602	6.1370
6.2500	2.3296	1.0496	5.6182	4.4810
12.5000	1.9328	1.0624	5.3002	2.9224
25.0000	1.6832	1.0816	4.9027	2.0944
50.0000	1.4560	1.0720	4.0612	1.6681
100.0000	1.2736	1.0608	3.4961	1.3881
200.0000	1.1200	1.0488	3.0609	1.2481
400.0000	1.0252	1.0232	2.9101	1.1126
800.0000	1.0126	0.9476	2.9036	1.0632
1600.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000

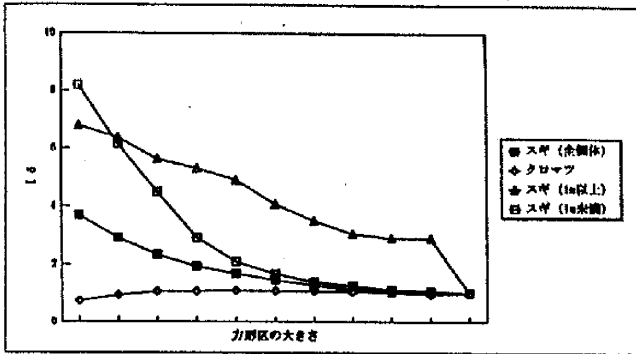


図-3. 方形区の大きさと I δ 値の関係

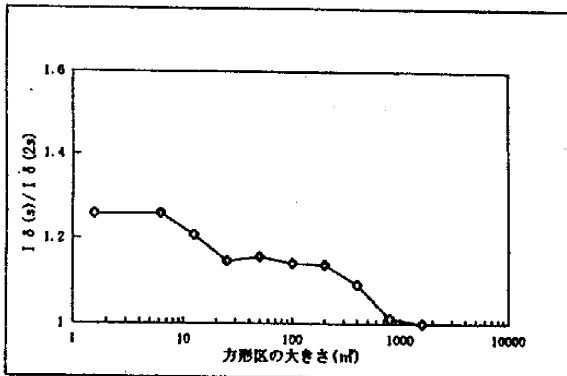


図-4. 方形区の大きさと I δ (s) / I δ (2s) の関係 (スギ全個体)

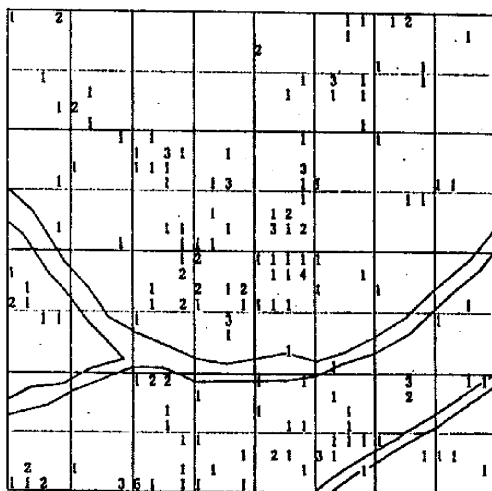


図-5. 調査区内のスギの分布 (全個体)

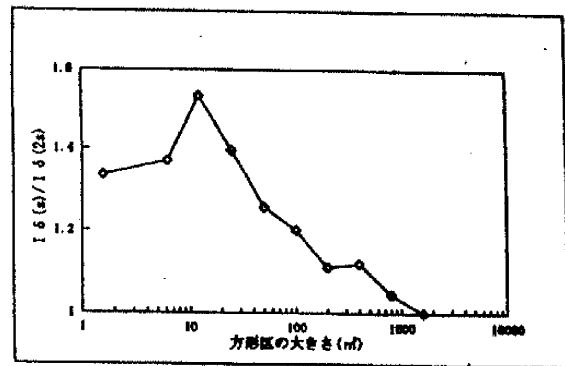


図-6. 方形区の大きさと I δ (a) / I δ (2a) の関係 (スギ樹高1m未満)

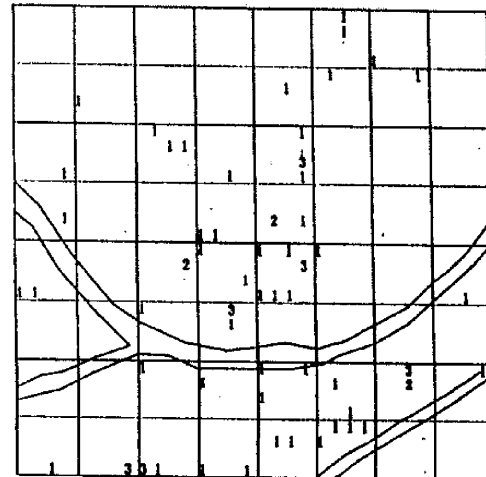


図-7. 調査区内のスギの分布 (樹高1m未満)

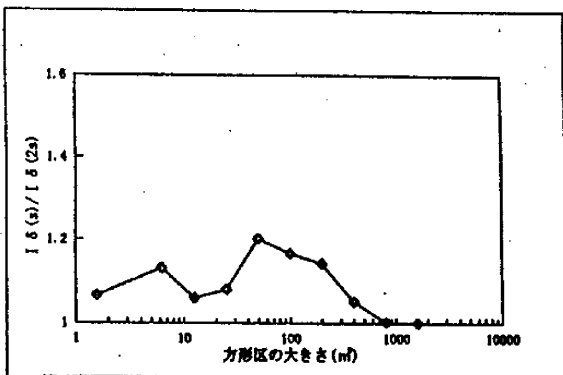


図-8. 方形区の大きさと I δ (s) / I δ (2s) の関係 (スギ樹高1m以上)

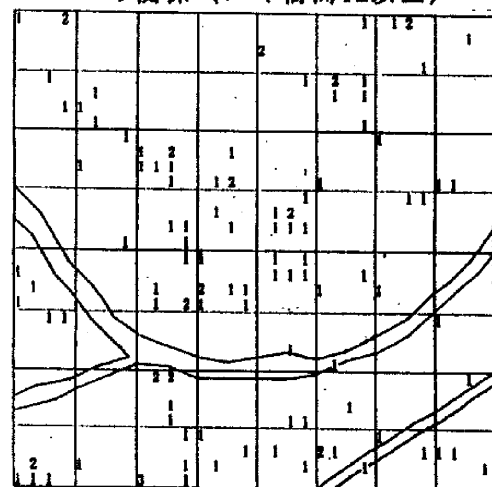


図-9. 調査区内のスギの分布 (樹高1m以上)

表-17. プロット10 (1林班か小班、10m×185m) 樹種別胸高直径階別本数表

樹種	DBH(cm)															合計	
	5 ~7	7 ~9	9 ~11	11 ~13	13 ~15	15 ~17	17 ~19	19 ~21	21 ~23	23 ~25	25 ~27	27 ~29	29 ~31	31 ~33	41 ~43		43 ~45
スギ	2	2	4	2	2	3	1	2	3	1	2	1		3	1	1	30
クロマツ	68	80	49	49	29	24	12	10	6	2	1	1	1				332
ヒノキ	2	5	3	1			1				1						13
ヤブニッケイ					2												2
ゴンズイ	11	5	2	1													19
ツグ	10	1	1														12
スダジイ	1			1													2
コナラ	6	7	1														14
ホオノキ	1		1														2
ソヨゴ	25	9															34
ヤマザクラ	2	5															7
アラカシ	8	4															12
アオダモ	1	2															3
ヒメシャラ	1	1															2
ヒサカキ	10																10
ヤブツバキ	8																8
ヌルデ	2																2
ネズミモチ	1																1
アカガシ	1																1
コバノトネリコ	1																1
ネムノキ	1																1
リョウブ	1																1
合計	163	121	61	64	33	27	14	12	9	3	4	2	1	3	1	1	509

表-18. プロット10-A (1林班か小班、0m~50m)

樹種別胸高直径階別本数表

樹種	DBH(cm)								合計
	5 ~7	7 ~9	9 ~11	11 ~13	13 ~15	15 ~17	17 ~19	19 ~21	
クロマツ	24	26	15	16	7	7	3	2	100
スギ				1	1	1			3
スダジイ	1			1					2
ヒノキ	1	1	1						3
ツグ	5		1						6
ソヨゴ	16	7							23
コナラ	6	4							9
ヤマザクラ			3						3
アラカシ			1						1
ゴンズイ			1						1
ヒサカキ	5								5
アカガシ	1								1
ヤブツバキ	1								1
合計	59	43	17	18	8	8	3	2	158

表-19. プロット10-B (1林班か小班、50m~100m)

樹種別胸高直径階別本数表

樹種	DBH(cm)										合計
	5 ~7	7 ~9	9 ~11	11 ~13	13 ~15	15 ~17	17 ~19	19 ~21	21 ~23	23 ~25	
スギ			1						1	1	3
クロマツ	34	29	16	14	10	4	2	3		1	113
ヤブニッケイ				2							2
ゴンズイ	5	1	2								8
ソヨゴ	7	2									9
アオダモ	1	2									3
コナラ		2									2
ツグ	5	1									6
ヒノキ	1	1									2
ヒメシャラ	1	1									2
ヒサカキ	5										5
コバノトネリコ	1										1
ネズミモチ	1										1
ネムノキ	1										1
ヤブツバキ	1										1
リョウブ	1										1
合計	64	39	19	14	12	4	2	3	1	2	160

表-20. プロット10-C (1林班か小班、100m~150m) 樹種別胸高直径階別本数表

樹種	DBH(cm)										合計
	5 ~7	7 ~9	9 ~11	11 ~13	13 ~15	15 ~17	17 ~19	19 ~21	21 ~23	23 ~25	
ヒノキ		3	2	1			1			1	8
クロマツ	9	15	9	7	7	10	2	2	5	1	67
ゴンズイ	6	3		1							10
コナラ	1	1	1								3
アラカシ	8	2									10
ヤマザクラ	1	2									3
ヤブツバキ	6										6
ソヨゴ	2										2
ヌルデ	2										2
合計	35	26	12	9	7	10	3	2	5	1	111

表-21. プロット10-D (1林班か小班、150m~185m) 樹種別胸高直径階別本数表

樹種	DBH(cm)														合計		
	5 ~7	7 ~9	9 ~11	11 ~13	13 ~15	15 ~17	17 ~19	19 ~21	21 ~23	23 ~25	25 ~27	27 ~29	29 ~31	31 ~33		41 ~43	43 ~45
スギ	2	2	3	1	1	2	1	2	2	2	1			3	1	1	24
クロマツ	1	10	9	12	5	3	5	3	1	1	1	1					52
ホオノキ	1		1														2
アラカシ		1															1
ヤマザクラ	1																1
合計	5	13	13	13	6	5	6	6	3	3	2	1	3	1	1	1	80

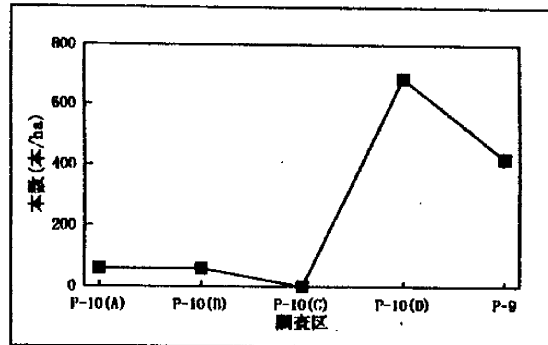


図-10. P-9、P-10(A)~P-10(D)内のスギ生立本数

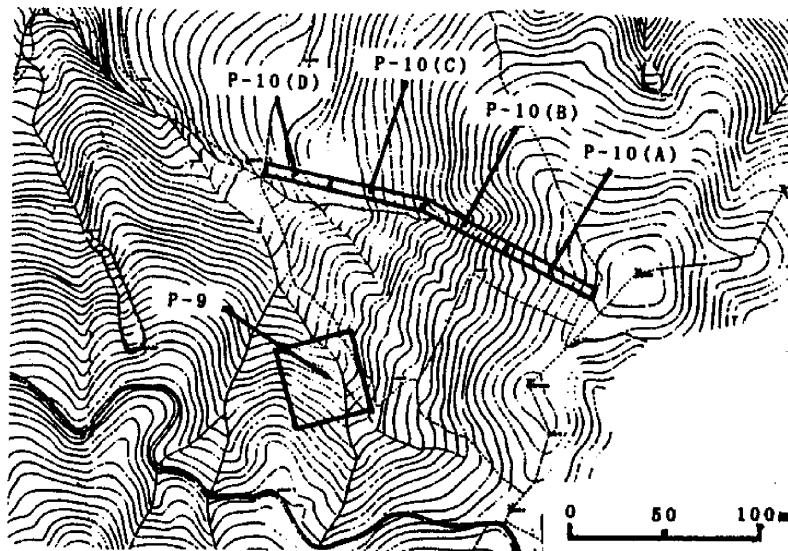


図-11. 調査区と沢の位置関係

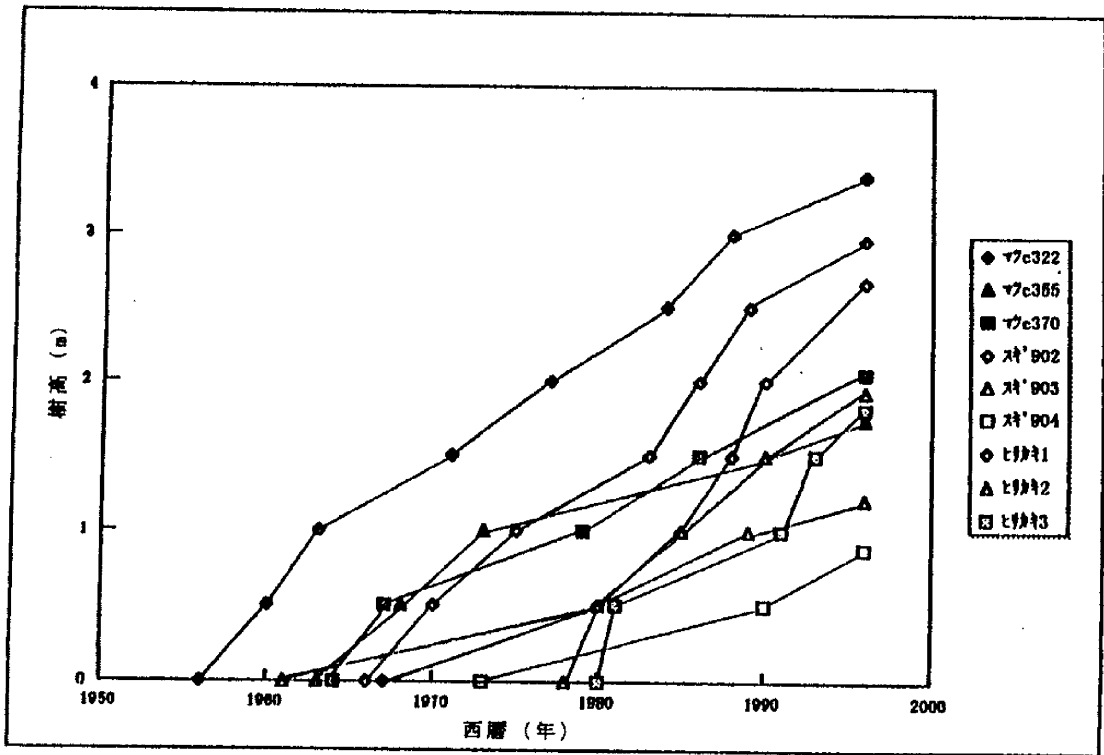


圖-12. 樹高成長曲線 (1 林班わ小班)

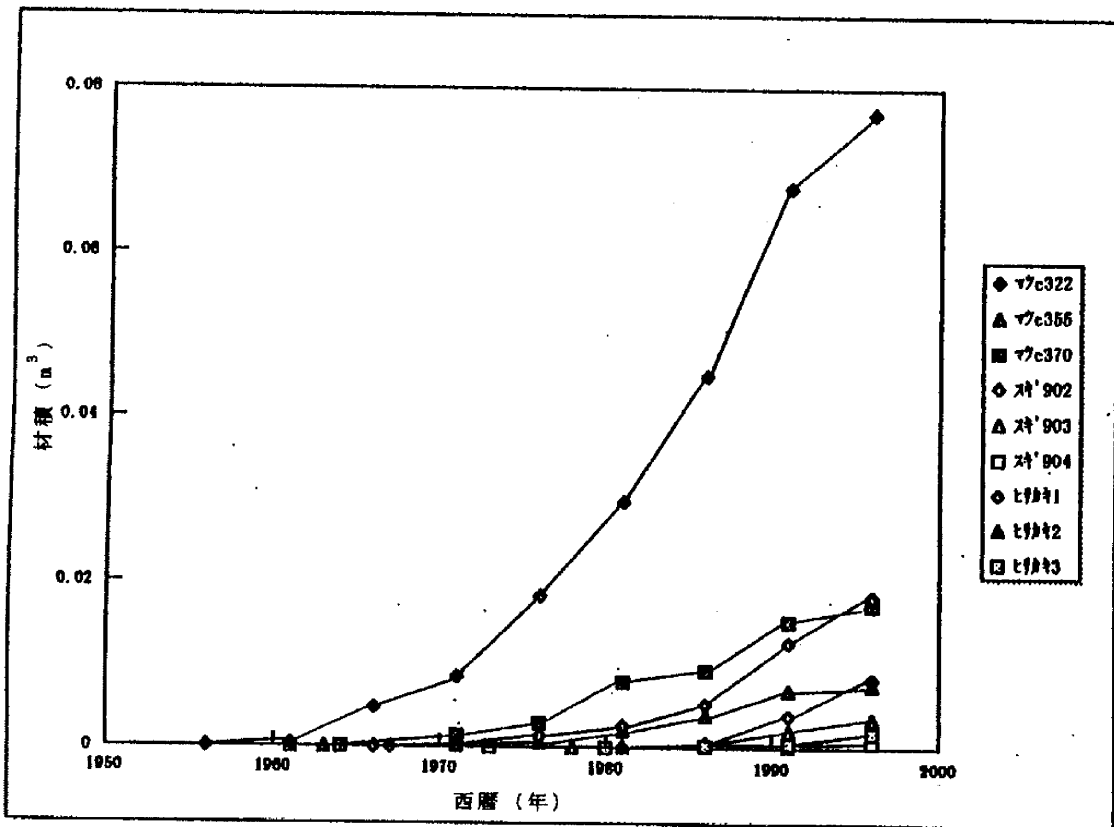


圖-13. 材積成長曲線 (1 林班わ小班)

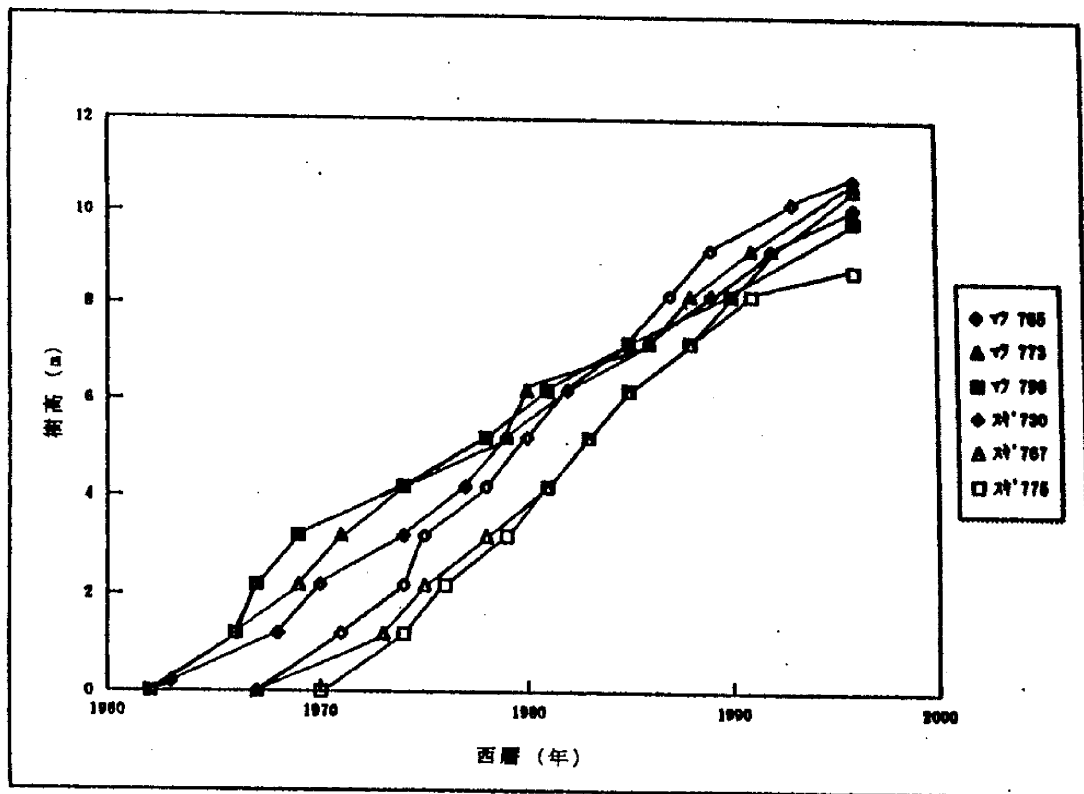


図-14. 樹高成長曲線 (2林班を小班)

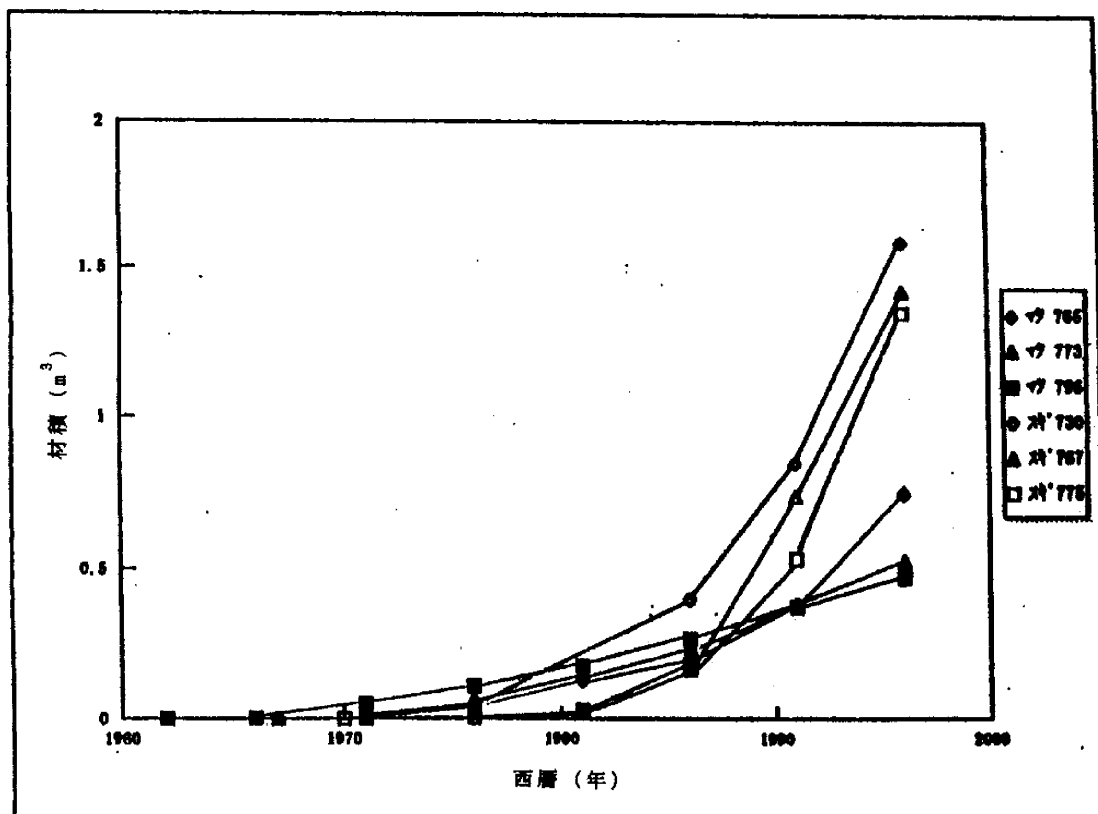


図-15. 材積成長曲線 (2林班を小班)

示した。プロット11のモミはha当たり1100本、平均胸高直径は12.77cmであった。林床にはアラカシなどの常緑広葉樹が見られたが、数、サイズとも小さかった。モミの稚幼樹もみられなかった。現時点ではモミの分布拡大は認められなかったことになる。

表-22. プロット11 (1林班た小班, 30m×10m)
樹種別胸高直径階別本数表

樹種	DBH (cm)										合計
	6	7	9	11	13	15	17	19	23	25	
モミ	6	3	3	4	5	5	3	4	1	33	
クロマツ	1	1					1	1		4	
合計	6	4	3	4	5	5	4	5	1	37	

3. アカマツ・スギの異なる環境下での生育パターンの比較

アカマツやスギなどの樹高成長曲線と材積成長曲線を図-12~15に示した。

2林班を小班のP-2周辺サンプル木については、スギの天然更新個体の侵入時期はアカマツより5年ほど遅れていたが、樹高成長速度は速く、陽樹とされるアカマツよりも幾分速かった。そのためアカマツと同程度の樹高に到達していた。スギが侵入したときアカマツの樹高はまだ2m未満と低く、そのため林冠閉鎖が殆ど進行していなかったと考えられる。以上のことは、スギがアカマツと同様、光ストレスから解放された空間で陽樹的に上層木化したことを意味している。これはスギの生育更新特性を考えていくうえで興味深い事項といえる。アカマツの成長はスギよりは幾分緩慢で、特に近年の材積成長では、スギよりもかなり緩慢化していた。しかし樹齢34年で胸高直径8.9~11.8cmと、総体的には良好な成長を示していたとみなせる。

それに対して、1林班わ小班のP-5周辺のスギやアカマツサンプル木の成長速度は極度に抑えられており、最も成長が良好であったアカマツの1個体でも、年平均伸長量が8.5cmに過ぎず、しかも近年は樹高成長が頭打ちとなっていた。スギの樹齢はそれぞれ23、29、35年、アカマツは32、33、40年であり、多少スギの方に若い個体が含まれていた。しかし年平均伸長量は、スギがそれぞれ4.0、10.2、3.5cmであるのに対して、アカマツは6.4、5.3、8.5cmと大差なく、両樹種とも極度に樹高成長が抑制されていたと判断できる。材積成長にも同様の傾向が認められた。アカマツは一般に陽樹・先駆樹種の性質が顕著な樹種とされている。しかし、P-5のような、ストレスの高い立地条件下で、スギと同様の極めて緩慢な成長を示し、すでに触れたように極めて高い残存率を示していたことは、この樹種が、スギなどの常緑針葉樹と同様の高いストレス耐性を樹種でもあることを示唆しており、この樹種の生活戦略を考えていくうえで興味深い事項といえる。なお、

先駆樹種とされるヒサカキの樹齢はスギやアカマツに比べ相対的若かったが(それぞれ16、18、30年)が、年平均伸長量はそれぞれ11.3、10.7、9.9cmと、スギやアカマツ程ではないが、かなり小さかった。このことから、P-5周辺が高いストレスのかかる劣悪な立地条件下に置かれていたことがわかる。

IV. 論 議

以上の調査結果を参考にして、森林景観の基本構造の捉え方について考えて行く。

今回の調査より、引佐演習林全域の森林景観は、大きく見ると、その母体であるマツ人工林分、ヒノキ人工林分やモミ人工林分などとパッチ、スギの天然更新が著しい沢沿いの回廊からなっていた。またマツ人工林分も、マツ枯れによる衰退が全体としてそれほど顕著とはいえず、また被害の出方が林分により様々であったことや、他樹種の侵入・優占・成長度合いなどが林分によって異なっていたため、著しく多様化していた。すなわち、マツ人工林分にも、マツ枯れにより崩壊したあと殆ど遷移が進行せず、疎林化していた林分(プロット3)、被害の度合いがそれほど顕著とはいえず、現在のところはマツが多数残存し、その後成長が著しくなった広葉樹と混交しはじめていた林分(プロット1)、同様にスギとの混交林化が進行していた林分(プロット2)、マツとスギ・ヒノキの2段林化がある程度まで進行していた林分(プロット4)、マツ類の残存率は極めて高いが生育が極度に不良であった林分(プロット5)など、様々なタイプの林分が認められた。このような人為的影響が大きく、極めて複雑で統一性の乏しい総体の構造を把握する場合は、それをひとつの生態系と考えるよりは、これまでの景観生態学の景観概念に従って、例えば「互いに異質な諸部分の複合」的なものとする方が、よりその実態に即した理解の仕方であると考えられる。

しかし、以下に触れるとおり、このような捉え方に問題がないわけではないことも明らかである。

まず、問題点のひとつは、このように捉えたとしても、それら諸部分相互間の関係が必ずしも明確ではないことにある。すなわち、森林景観はその全体がひとつのシステムとしてのまとまりをあまり示していないことから、諸部分相互間の関係は多分に希薄であると考えられる。もちろん、これら諸部分相互間に何らの関連性も認められないわけではない。例えば、今回の調査地は、Formann & Godron(1986)に従って、マツ人工林分を母体、ヒノキ人工林分などをパッチ、スギの中大径木が多く存在する沢沿いを回廊と考えることで、景観を構成する諸部分

の相互関係がある程度まで理解できた。また、このような考え方に従い、母体であるマツ人工林の今後の推移や、それにヒノキ人工林、モミ人工林パッチからの稚樹の侵入や、沢沿いの回廊からの様々な樹種の侵入などがそれにどのような影響を与えるていくのかなどについて詳細に調査研究していくことで、森林景観全体の動的実態もある程度まで理解できるようになると考えられる。今回は取り上げなかったが、ギャップダイナミクス理論などを取り込むことで、さらに詳細な推移パターンやその動態が理解できるようになると考えることもできる。すなわち、以上のことは、引佐演習林の森林景観を構成する諸部分がある程度までは互いに関連しあう関係にあることを意味している。しかしその諸部分間の関係は、それが自然に作り上げられた関係というよりも、多分に人為によって構成された恣意的関係であり、それゆえ事後的に生じるようになった関係に過ぎないことなどに着目すると、それは密接な関係とは到底いえず、関係し合っているとしても、その関係は、かなり希薄なものと考えられる。

また異質な諸部分の複合体とみる見方が必ずしも十分な景観構造の把握とはいえないことは、異質な諸部分への分割が必ずしも容易とはいえず、また、多分に恣意的になされる場合が多いことから明らかである。確かに引佐演習林の森林景観を構成する諸部分の中にも、ヒノキ人工林分やモミ人工林分など、種構成が異なるため、他の部分と明確に異なる個所も存在していた。しかし、その他の林分は明らかに順次移行的なもので、線引きは極めて困難である。マツ人工林分は一括不可能なまで多様であり、またその多様性に従って小分割しようとしても、必ずしも容易ではなく、多分に恣意的な線引きにしかない。また例え線引きが行えたとしても、その時は構成する諸部分の数が膨大に増え、それでは、全体の関係の理解をさらに困難にするだけに終わると考えられる。

以上のことは、森林景観を「互いに異質な諸部分の複合体」として捉えたとしても、それは、多分に現前する実空間としての森林景観の複雑な一側面の単なる言い換えに過ぎず、必ずしも、対象の持つ生態学的知見に依拠して、その基本構造が呈示されたとはいえないことを意味する。言い換えると森林景観はこのような考え方では捉えられない程度にまで複雑で実体化が困難な事象といえる。

もちろん、そのことは何も、景観に構造らしい構造がないことを意味するわけではない。実体が定かなものだけが構造を持つわけではない。このような実体化が困難な総体は、例えば、多様体やリゾーム（ドゥルーズ・ガタリ、1976、1980）と言い換えることができるが、多様体にもリゾームにも、不定形

で開放的なものではあるが、構造はある。また、このような実体化が困難な構造は、さらに様々な概念によって言い換えが可能であり、また様々に言い換えることで、その実態をより身近なものにしていくことが可能となると考えられる。

すなわち、以下に触れるとおり、筆者が提案した高木類の2類型区分（藤本、1993）も、このような実体化困難な森林景観の総体の、森林の主体である高木類の面からみた言い換えるのひとつである。そして、このように言い換えることで、複雑で実体化が困難な、森林景観の構造やその推移パターンの一面が、より実態に即したかたちで理解できるようになると考えられる。

まず、本研究の調査で、突出型樹種であるマツ類が必ず陽樹・先駆樹種としてもみ振る舞うのではなく、場合によってはむしろ後発性樹種と同様に、高いストレスに耐え、長期間優占状態を保つ性質を示す場合もあることや、このようなふたつ行動パターンを共に示すことで、広い立地に対応し、個体群を維持しているらしいことなどがわかった。また、逆に、やはり突出型樹種であるスギが、ストレス耐性が顕著な陰樹・後発樹種的性質を示すだけでなく、マツ類とほぼ同時に侵入し、先駆樹種的に上層木化するといった陽樹・先駆樹種的対応を示す場合もあることも明らかとなった。また、スギは、通常は水分条件の良好な沢沿いなどに分布が限られている樹種と考えられる場合が多いが、実際には、以上のような2つの特性を使い分けて、沢沿いなどを、固有の分布域としてそこに定着しているのではなく、それを回廊として利用して、そこから機会的に分布を拡大していくといった、より広い立地に対応していく性質を示しているらしいことも示唆された。以上のことは、これまでに筆者が展開してきた（藤本、1993）、突出型樹形形成を行う樹種が、陽樹・先駆樹種的性質（r戦略、Grimeのいう攪乱耐性戦略）と陰樹・後発的樹種性質（K戦略、Grimeのいうストレス耐性戦略）を機会的に使い分ける非競争的で非定着的な戦略を取る樹木（すなわち突出型樹種）として一括できるとする考え方が、マツ類やスギなどの暖温帯域にも分布する樹種の場合にも当てはまる可能性が高いことを強く示唆している。今後充分検討していく必要があるが、同じように突出型樹形を示す樹種であるヒノキについても同様の位置づけが与えられると考えられる。これに対して、沿下型樹形を示す広葉樹類一般は、今回の調査で、長いタイムスケールで考えると、その高い競合能力によって、いずれ優占するようになる個所も少なくないと考えられた。このことは、暖温帯系広葉樹の多くも、「競合」的で「定着」的な戦略を示す沿下型樹種として一括可能であることを示唆している。本研究で

は、主要樹種の樹形調査も行ったが、結果を分析するまでには至らなかった。そのため、本報告では、残念ながら、以上のような考え方の妥当性を樹形形成パターンの面から実証するまでには至らなかった。今後早急にデータを取りまとめ、実際にこの面での検討を行う必要があるが、外形的な樹形のあり方などから考えても、マツ類やスギ、ヒノキなどを突出型樹種、多くの広葉樹を沿下型樹種と見ることがも妥当な見方であると考えられる。

以上のように、暖温帯系樹木の場合でも、筆者が提案した2類型区分が当てはまると考えられるが、逆に、このような考え方を取り入れることで、今回の調査で見られたようなマツ人工林分の多様化やスギや広葉樹の挙動などの、森林景観の複雑で実体化困難な総体の説明もより容易となると考えられる。

まず、筆者の2類型区分を景観構造理論として捉え直すと、森林景観は生態学的には「非競合的で非定着的な突出型樹種と競合的で定着的な沿下型樹種がおりなす関係の総体」とみなせる。ここで定着的なものとはその場での適応度を高め、その場を住み場所としているものであり、その場の構成要素とみなせるものである。それに対して非定着的なものとは、定着的なものよりもはるかに広い範囲を生活の場とし、特定の場を必ずしも生活の場とはしていないものをさす。その意味で、非定着的なものとは、ある特定の場の構成要素とはみなせないものことであり、極端にいうとその場には無縁な要素だということになる。またそもそも彼らがその場の構成要素とは見做しえないのは、彼らがその場において明確な位置（役割）を持った存在ではないからでもある。すなわち、突出型樹種は陽樹・先駆樹種の性質と陰樹（ストレス耐性的）・後発樹種の性質を共に示す習性を持つが、先駆樹種としての役割を果たす樹種として固定化しているわけでもなければ、後発性樹種になりきっているわけでもない。いわば彼らは互いに異質な先駆樹種にも後発性樹種のどちらにも固定化（実体化）してしまうことなく、宙づり状態で、その双方の性質を機能的に示しているだけの存在であり、分裂状態で、実体が定まらないまま存在し続けている樹木であると言い換えることも可能である。これに関連して、ドゥルーズ・ガタリ（1994）は非定着者である遊牧民(nomad)を非実体的でスキゾフレニック（分裂病者的）なものに見なしているが、非定着的な樹木について考える場合にも同様の考え方が可能と思われる。すなわち、このような非実体的で分裂的な特性が突出型樹種の示す非定着的性質の最も重要な一側面を指し示しているのではないかと考えられる。

以上のように、森林景観には、かならずしもその構成要素とはいえない「無縁」な非定着的要素（突

出型樹種）も関与して、その全体構造が成り立っており、その推移過程も規制していると考えられることで、以下に触れるように、今回調査した引佐演習林全体の森林景観のような実体化が困難な総体のより鮮明に見えてくるようになるものと考えられる。

まず、森林景観には多くの沿下型樹種（沿下型広葉樹）が定着しているが、これら沿下型広葉樹中にも、ヒサカキなどのように陽樹性が明瞭なものや、シイ・カシ類などのように陰樹性が明瞭なもの、多くの落葉性広葉樹のように、その中間的な性質を示すものなど様々なものが存在している。しかし、これらの沿下型樹種は、その生理・生態的性質がどのようなものであれ、森林景観内部での適応度を高める方向に選択されて種を成立させて、その場で一定の生態的位置を定める方向に変化し、その場の構成要素となっているため、もし森林景観に関与している要素が沿下型樹種のみであるとするならば、森林景観の構造や推移パターンの実体化は比較的容易なものとなり、それは、先駆樹種から後発性樹種へと変化するような遷移パターンの繰り返すと、それぞれの樹種の生理・生態的特性の違いに基づく、すみわけ構造として、比較的容易に実体化、パターン化できることになる。

しかし、森林景観には、必ずしもその構成要素とは見なせない突出型樹種も関与しているため、それが森林景観の総体の実体化をより困難なものにしていることになる。引佐演習林全体の森林景観において、マツ人工林がそれを一括して捉える得ないほど多様化し、将来の推移の予測も必ずしも容易といえないことも、突出型樹種であるマツ類の非定着的な振る舞いによってある程度まで説明可能となる。マツ類がもし陽樹・先駆樹種の性質のみを示すのであるとすると、いずれマツ林はすべてより遷移の後期の森林に移り変わっていくことになる。しかしマツ類は、実際にはそれとは逆のストレスに耐える後発性樹種の性質も持っているため、森林景観にいつまでも存続していく場合も少なくないことになる。しかしもちろん、マツ類は、先駆樹種として定着しているわけではないのと同様に、後発性樹種として一定の位置を占めているわけでもないので、場合によっては、全面的に後退してしまう場合も少なくない。このように考えることで、マツ林の示していた複雑で実体化困難な総体の一面がより理解しやすくなると考えられる。

そして、やはり突出型樹種であるスギやヒノキの関与がさらに拍車をかけ、森林景観の実体化を困難なものにしていることになる。すなわち、スギやヒノキが陰樹・後発性樹種として固定化しているのであれば、いずれは耐陰性が顕著な沿下型樹種であるシイ・カシ類などと共に極相林を形成するようにな

ると見るだけで済み、複雑な現状は単なる過渡的な状態に過ぎないことになる。しかし、これらの樹種の場合も、突出型樹種の持つ習性に従って、先駆樹種の行動を示す場合もしばしば認められ、それが様相をより複雑化させていることになる。すなわち、このように見ていくことで、その複雑な総体の一面がより理解容易となり、今回調査地とした引佐演習林の森林景観で認められた、マツ類と共に先駆樹種的な振る舞いをするスギの出現パターンなどの理解もより容易なものとなると考えられる。

今回の結果や論議だけから、森林景観のその複雑な総体が十全に理解できるようになるとは考えられない。しかし、以上のように、森林景観を、前もってあらかじめ実体化可能な客観的空間と考えるのではなく、上記のように突出型樹種と沿下型樹種がおりなす関係の総体を考えることで、森林景観の複雑で実体化困難な総体の一面がより理解しやすくなるものと推察される。

また、最後に、森林を景観として把握する場合は、より包括的には、単にそれに関与する植生要素のみによってそれを理解するのではなく、それに関与する人間やその文化的諸営為にも充分考慮して理解する必要が生じてくる。そしてその場合には、人間を、上述したような考え方を考慮に入れ、森林景観の構成要素というよりも、多分にその空間にとっては無縁な非定着者の要素として位置づけことが重要な観点となるのではないかと考えられる。このように考えることで、人間や人間による文化的諸営為も含めた森林景観の構造の解釈が、より容易となってくると考えられる。しかし、ここではその可能性を指摘するのみにとどめ、実際の検討は総合考察に譲ることとする。

第4章 総合考察

1. 提案した戦略類型区分の概略

これまでの研究(藤本、1993)を通して、突出型樹形を形成する樹種と沿下型樹形を形成する樹種の被陰や攪乱に対する対応パターンや、樹形形成の前提となる冬芽・枝条形成パターンの違いなどについて検討してきた結果、樹形形成の違いは大幅な生態学的性質の違いをもたらすことがわかった。それ故、このような考え方に従って、筆者は高木類を非競合的・非定着戦略を示す突出型樹種と競合的・定着戦略を示す沿下型樹種に区分する類型区分を提案してきた(藤本、1993; Fujimoto & Miyakawa)。

通常樹木は針葉樹と広葉樹に区分されたり、落葉樹と常緑樹に区分されたりしている。しかし提案し

た類型区分では、このような区分よりも、突出型樹種と沿下型樹種に分ける区分の方がより本質的なものとされている。これがこの類型区分の最大の特徴のひとつである。Grime (1977) は、 $r \cdot K$ 理論(Pianka, 1974)を批判的に継承し、植物の適応戦略を Ruderal Strategy (攪乱耐性戦略)、Stress-tolerant st. (ストレス耐性的戦略)、及び Competitive st. (競合的戦略)の3つに区分し、その攪乱耐性戦略を r 戦略と、ストレス耐性戦略を K 戦略と結び付けて理解した。筆者による類型区分は、生活戦略理論との絡みで考えると、以上のような Grime (1977) 3 類型区分をさらに批判的に継承した理論として位置づけることができる。すなわち、Grime の考え方をさらに批判的に継承し、攪乱耐性戦略とストレス耐性戦略を突出型樹形形成を行う樹種が示す非競合・非定着戦略として一括し、沿下型樹形形成を行う樹種が示す競合・定着戦略に対比させた考え方として位置づけられる。ドゥルーズ (1973) は遊牧民を、結果的に大きな移動を行なう場合もあるが、必ずしも動き回る人々のことではないことを指摘している。提案した類型区分は、人間とのアナロジーで考えると、このようなドゥルーズやドゥルーズ・ガタリ (1980) による遊牧民論を参考にして組み立てられた考え方とみなせる。筆者による非定着戦略は、場合によっては移動しない戦略として捉えられている点だけでなく、その持つ生活能力を定着化するものとは異なった方向で利用するといった戦略として捉えられている点でもドゥルーズの遊牧民論に近い考え方であるといえる。

以下に触れる通り、この類型区分に従うことで、説明がより容易となる事象は少なくない。冷温帯以北の高木類の生育・更新特性の包括的理解が可能となるのみならず、冷温帯以北の森林の構造や遷移パターンなどの包括的理解や、亜寒帯林(亜寒帯生高木類)の起源の解釈もより容易となる。

まず、提案した類型区分に従うと、冷温帯以北の天然林の構造や推移のパターンの包括的理解が容易となる。すなわち提案した類型区分に従うと、冷温帯以北の森林は究極的には突出型樹種と沿下型樹種が示す遷移(時間的分布)と「すみわけ」的構造(空間的分布、帯状分布)として理解される。まず均質で限られた空間内においては、突出型樹種は競合圧が相対的に低く、それ故、物理的環境圧が相対的に高い時期により多く出現し、逆に沿下型樹種は競合圧が相対的に高く、それ故、物理的環境圧が相対的に低い時期により多く出現する。ここで出現とは上層木化を意味する。また、ここで物理的環境圧には、ストレス(恒常的環境圧、stress)と攪乱(disturbance)が共に含まれている。競合圧とは競合に伴う環境圧、つまりそれほど強度とは言えない被陰を意

味する。またストレスが高いとは、光、温度、水分、土壌条件などが恒常的または長期的に劣悪である状態を指す。被陰は強度なものでなければ競合圧であるが、これが強度で長期的なものとなると物理的環境圧の一種であるストレスに転化する。そして、このような時間的分布が空間に転化したものが、突出型樹種と沿下型樹種の「すみわけ」的構造となる。

このような「すみわけ」的構造は至るところで見いだされる。蛇紋岩地域などでは、突出型樹種が優占するが、これは土壌の影響によって突出型樹種から沿下型樹種への遷移が進行しないために生じる

「すみわけ」的構造の一例である。そして、その極めてマクロな表現が冷温帯以北に認められる垂直分布であり水平分布とみなせる。すなわち提案した類型区分は森林帯分布を説明する枠組みとしても有効と考えられる。

冷温帯以北の森林帯を落葉広葉樹林帯と常緑針葉樹林帯およびその移行帯に区別する、これまでの考え方には大きな問題がある。何故ならば、常緑針葉樹林帯の中にはカンバ類などの落葉広葉樹も含まれるため、構成要素から見ると、冷温帯以北の森林は必ずしも落葉広葉樹林帯と針葉樹林帯には区分できないからである。それよりも、突出型落葉樹を常緑針葉樹とともに突出型樹種として一括し、冷温帯以北の森林帯構造を突出型樹種と沿下型樹種の「すみわけ」的構造とみるほうがより明快な理解の仕方といえる。

高木類を亜寒帯・亜高山帯要素と冷温帯・山地低地帯要素に区分しても、一見同様に明快な森林帯構造の理解が可能のように思われる。しかし、この見方にも大きな問題がある。何故ならば、分布域と生活形を対応させて理解して始めて、森林帯構造が十分に理解されたことになるが、亜寒帯・亜高山帯に分布するものを亜寒帯・亜高山帯要素と捉えるだけでは、生活形の違いとして捉えたことにはならないからである。現実の森林帯分布には広い範囲に渡る移行帯があるが、通常このような移行帯では、競合能力など気温以外の要因によって何が優先するかが決まる傾向が大きい。このような移行帯が何故生じるかについても、以上のような生活形との対応を欠く解釈では十分な回答が不可能となる。それに対して、筆者の類型区分では、分布域と生活形を対応させて森林帯構造が理解されており、また移行帯における森林構造を説明する上でもより有効な考え方と思われる。

また提案した類型区分に従い、マクロな「すみわけ」的構造を歴史的な森林帯の成立過程として捉え直すことで、冷温帯以北の現生森林帯の起源の説明もより容易なものとなる。つまり現在の 亜寒帯林 (亜寒帯生高木類)は、本来に非競合的・非定着的習

性を示す突出型樹種による、本来的に競合的・定着的な行動を示し易い沿下型樹種からの半ば自律的な歴史的競合回避によって生じたものであるとする理論 (亜寒帯林の起源に関する突出型樹形説、略して「突出型樹形説」)も導かれる (藤本、1993)。

針葉樹を中心とする突出型樹種は主にその分布の中心を亜寒帯域に持っているが、なぜ針葉樹が環境条件が必ずしも良好とはいえない亜寒帯に主に分布しているのかに関しては、これまでおよそ二つの仮説が提案されていた。そのひとつは、樹木は様々な厳しい環境障壁を乗り越え進化してきたが、常緑針葉樹はその中でも最もこのような進化を進めてきたグループであったため、亜寒帯への進出が可能となったとする仮説である。しかし、この説では、それでは彼らは、何故、環境条件の劣悪な亜寒帯に対応していかなければならなかったのかという疑問が残る。もう一説は、樹木の多くは進化した被子植物であるが、亜寒帯系樹木の多くは進化段階の低い裸子植物だから、進化した広葉樹類との競争に負けたため、仕方なく辺境の地に逃げのびたのだとする説である。この説は、第一の説を補完する説でもあるが、進化しなかったからだという考えなので、ある意味では第一の説とは正反対の考え方でもある。

筆者の「突出型樹形説」は、その鍵を亜寒帯系針葉樹に典型的に見られる突出型樹形に求め、沿下型樹形を持つ温帯系樹木は、その樹形を活かして、競争を行ない、それを通してもともとその樹種が分布していた空間での適応度を高め、そこに定着していく性質を持っているが、それに対して突出型樹種は、樹形の作りから考えて、もともと競争を避ける性質を持ち、1箇所に住みつかず、遊牧民のようにどこへでも動きまわる性質を持つため、歴史の中で亜寒帯にまで進出するようになったと考える理論である。すなわち、この理論は、針葉樹を中止とする突出型樹種が亜寒帯に分布の中心を持つのは、広葉樹との競争に負けたからというよりも、もともと競争しない性質を持ち、遊牧民のように生活の場を固定する傾向が少なかったためであるとみる理論といえる。

以上のように筆者が提案した類型区分に従うと、冷温帯以北の高木類の生育・更新特性や北海道の森林の構造や遷移パターンなどの包括的理解が可能となるのみならず、亜寒帯林の起源の解釈もより容易となると考えられる。そのため、提案した類型区分は、冷温帯以北の森林の包括的認識枠組みとして極めて有効性の高い理論ではないかと考えられる。

以上が筆者がこれまでに提案してきた2類型区分の概略である。なお、この類型区分の詳しい説明については藤本 (1993) を参照願いたい。またここでは煩雑であるため文献の引用も行わなかった。文献についても藤本 (1993) を参照されたい。

II. 提案した類型区分の妥当性

今回は主に暖温帯を中心とした温帯系高木類や暖温帯林を主な研究対象として調査・研究を行ってきた。第2章では、静岡大学上阿多古演習林および同大学大谷キャンパスで行なった、暖温帯を中心とした温帯系樹木の樹種による枝条形成特性と樹形の違いについて解析結果に触れた。第3章では、静岡大学引佐演習林のマツ人工林を主体とする森林景観の構造やその推移パターン、これに関与する樹種の生育更新特性の解析結果に触れた。

結果より、ブナの場合は一斉開葉型樹種ではあるが、順次開葉型樹種であるコブシと同様に、末端枝が長枝と短枝に分化しており、その年平均伸長量が対数値で双峰分布を示していたのに対して、同じ一斉開葉型樹種でもマテバシイ、シリブカガシ、ミズナラでは、末端枝に長枝と短枝の区分がなく、その年平均伸長量が対数正規分布を示していた。また前者では頂部支配の度合いを示す指標となる $D0/Du$ 比が比較的大きな値を示していたが、後者の Do/Du 比は小さかった。以上のことから、ブナがコブシと共に突出型の樹形形成を行っているのに対して、マテバシイなどは沿下型の樹形形成を行っていることが明らかとなった。

また展葉パターンについても、ブナは一斉開葉型樹種としては異質で、様々な点で、むしろ順次開葉型樹種とよく似た特徴を示していた。また一斉開葉型樹種では一般に葉原基のサイズやその最終サイズに対する相対サイズが小さいが、同じ一斉開葉型ではあってもブナの場合は順次開葉型樹種であるコブシと同様にこれらの値が大きく、この点でもブナはむしろ順次開葉型樹種に近いことがわかった。また以上のブナとコブシに見られる展葉パターンと長枝と短枝を分枝する樹形形成特性が互いに深く関係していることも示唆された。

さらに、多くの暖温帯系の一斉開葉型樹種では競合圧が高い空間で高い集光効率を示すうえで有利な枝条の上部に葉を集中的に着生させる枝条形態を示していたのに対して、ブナは一斉開葉型ではあっても、順次開葉型樹種であるコブシやイチョウと同様の、競合圧の低い裸地的条件下やストレスが極度に大きい被圧下で有利となる、条件次第で多くの葉を展開させたり、逆に枝条を短枝化させたりすることのできる、枝条の基部に葉を集中させる枝条形態を示していたことがわかった。以上のことは、ブナは一斉開葉型樹種ではあっても、コブシなどと同様の攪乱耐性とストレス耐性を共に示す非競合的な性質を示す突出型樹種とみなせることを示唆している。それに対して、多くの暖温帯系広葉樹は競合的な性

質を示す沿下型樹種とみなせることも理解できた。また第3章の解析からは、暖温帯系の突出型要素といえるマツ類やスギが、基本的には互いによく似た突出型樹種に特有の陽樹・先駆樹種の性質と陰樹（ストレス耐性的）・後発樹種の特性をあわせ持つ非競合的な生育・更新特性を示していたのに対して、暖温帯系の広葉樹の多くは沿下型樹種に固有の競合的な生育・更新特性を示していることが示唆された。

以上のような研究結果は、暖温帯系樹木を含めても、高木類を突出型樹種と沿下型樹種に区分する考え方が有効であることを示唆している。

筆者が提案した類型区分は、適用範囲が広く、また妥当性の高い区分とは思われるが、この区分には解決すべきいくつかの重要な課題が残されていたことも確かである。すなわち、その最も重要な未解決課題のひとつが、展葉パターンに関わる問題であり、総合的に判断すると、確かに突出型樹種というひとつの類型が定立可能であるとしても、その中に、順次開葉性を示す樹種と一斉開葉性を示す樹種が共に含まれていることをどう解釈すればよいのかという問題であったといえる。突出型樹種の中にも、トドマツやエゾマツのような北方系常緑針葉樹などは一斉開葉を示すのに対して、カンバ類やドロノキなどの北方系広葉樹やカラマツ類は順次開葉性を示しており、前者と後者ではその生態的性質が大きく異なる。また温帯系要素についても、モミなどは一斉開葉性を示すが、同じ針葉樹ではあってもスギやヒノキは順次開葉性を示し、サクラ類などの突出型広葉樹も順次開葉性を示しており、これら両者の間にも大きな生態的性質の違いがあると考えられる。

しかし、第2章で示したように、同じ一斉開葉型樹種ではあっても、突出型樹種的なブナと沿下型樹種であるマテバシイなどでは、その一斉開葉の形態形成上の意味が異なり、前者の展葉パターンはその他の一斉開葉型のそれと順次開葉型の間位置づけられるというよりも、これらとは異質なものであり、順次開葉型の展葉パターンの特殊化したものであることが示唆された。そして、そのことは冬芽構造に関しても同様に考えられ、ブナの冬芽構造は、長枝と短枝を形成し、突出型樹形形成を行うコブシなど形成する冬芽が、その内部に形成される葉原基の発達度合いをさらに高める方向に特殊化したものとして位置づけられる可能性が高いこともわかった。またその持つ生活戦略上の意味も異なり、前者の場合は突出型樹形形成と関連の深いストレス耐性的な意味を持ち、後者の場合は沿下型樹形形成と関連の深い競合的な意味を持つらしいことも示唆された。以上のことは一斉開葉を示す突出型樹種と順次開葉を示す突出型樹種の相違がそれほど本質的なもので

はないことを示唆している。このことは、高木類を突出型樹種と沿下型樹種に分ける見方の妥当性を考えていくうえで、興味深い事項といえる。

しかし、今回解析対象とした一斉開葉性を示す突出型樹種は、突出型樹種といっても、それほど典型的な突出型樹形を示すとはいえないブナ1種に過ぎないものであった。従って、今後は、多くの一斉開葉性を示す突出型樹種、特に典型的な突出型樹種である針葉樹類なども含めて解析を進め、以上のような解釈の妥当性について、より詳しく検討していく必要がある。またその場合は、本研究でもブナなどで試みたような、葉原基組織の冬芽内での発達度合いの光顕レベルでの比較観察や、さらにはその成葉との比較、葉原基だけでなく冬芽内の胚的枝条全体の発達度合いと成長が終了した枝条の組織構造との比較などについても併せ行うことも必要となると考えられる。

Ⅲ. 突出型樹種と沿下型樹種の生活戦略から見た森林景観の生態学的基本構造

すでに触れたように、この類型区分は森林景観の基本構造を理解するうえでも、有効性の高い考え方であり、提案してきた類型区分に従うと、森林景観は、生態学的には、非競合的で非定着的な生活戦略を示す突出型樹種と、競合的で定着的な生活戦略を示す沿下型樹種との関係の総体として理解できるようになる。

森林景観はもちろん、これまでの景観生態学が示してきたような、「互いに異質な諸部分(部分生態系)の複合」といった空間概念で理解することもある程度までは可能である。しかしすでに指摘したように、このような考え方に問題がないわけではなく、このように捉えたとしても、それは、多分に現前する実空間としての森林景観の複雑な一側面の単なる言い換えに過ぎず、必ずしも、対象の持つ生態学的知見に依拠して、その基本構造が呈示されているとはいえないと考えられる。すなわち、森林景観はこのような空間概念では捉えられない程度にまで複雑で実体化が困難な事象であり、むしろ、上述したような関係概念によって捉えることが景観の基本構造を理解する第一歩となると考えられる。

すでに触れたように、このような考え方に従うことで、実際の森林景観の構造やその推移パターンなどがより包括的に理解できるようになる。以下では、このことについて、特に暖温帯域の森林景観の構造理解に的を絞ってさらに詳細に見ていくことにする。

まず筆者が提案した考え方に従って、冷温帯以北の森林景観の基本構造を考えると、すでに触れたように、亜寒帯には主に突出型樹種が分布し、冷温帯

に主に沿下型樹種が分布していることになるが、まず、ここで重要なことは、この考え方に従うと、沿下型樹種は冷温帯を生育の場として、そこに住み着いているが、突出型樹種は非定着的な樹木であるため、同じような意味で亜寒帯に住みついているわけではないことである。すなわち、突出型樹種はもともと特定の場に生活域を限らない樹木であるため、亜寒帯域に多く見られても、それは機会的に出現しているだけであり、その空間での適応度を高める方向に進化して、そこに定着しているわけではないことが、亜寒帯の森林景観を理解する上で最も重要な事項といえる。言い換えると、亜寒帯は高緯度地域を特徴付ける厳しい環境条件(積雪寒冷条件)に起因する攪乱をしばしば受けるため、競合圧が恒常的に低い空間となっている。そのため、この空間は基本的には高木類が住まない空間であり、ただ競合圧が低いために北方系針葉樹を中心とする突出型樹種が機会的にしばしば進出を繰り返すだけの空間として理解されることになる。

それに対して、亜寒帯域よりもよりマイルドな気候条件を持つ冷温帯域は高木類の住む空間であり、この空間には主に、競合的で定着的な沿下型樹種が定着していることになる。そして、そこを住み場所としているわけではないが、突出型樹種も、その分布域を限らない特性に従って、時空的にしばしば成立する競合圧の低下を捉え、機会的に進出・後退を繰り返すことで、冷温帯域に関与していることも重要な事項といえる(藤本、1993)。すなわち、冷温帯域の森林景観の生態学的基本構造は、そこに住む沿下型樹種と、そこに住まない突出型樹種がおりなす諸関係の総体として捉えられることになると考えられる。

そして以上のような考え方は、本研究である程度まで明らかにしたように、筆者の2類型区分が暖温帯系の高木類にも当てはまることから考えて、暖温帯域にまで適用可能と考えられる。このように考えて、暖温帯域の景観構造について見ていくと、まず暖温帯域も、その主要構成メンバーが落葉樹から常緑樹に変化しているものの、基本的には冷温帯と同様に沿下型樹種が定着する空間とみなせる。しかし、その一方で、暖温帯域にも、より広い範囲を分布域として持つ非定着的な樹木である多くの突出型樹種が機会的にはあるが進出・後退を繰り返してしていることになる。従って暖温帯域もまた、そこに住む沿下型樹種とそこに住まない(その場での役割が定かでなく、実体性が乏しく、従ってその場の構成要素とはいえない)突出型樹種がおりなす諸関係の総体として捉えられることになる。

冷温帯域と暖温帯域の中間に中間温帯域を設定して、ここに突出型樹種である温帯系針葉樹の分布が

限られていると見る考え方がある一方で、これらの樹種はもっと広い範囲に分布し、暖温帯域にも多く認められるとする考え方も一般的である（四手井、1976）。以上に展開した筆者の考え方に従うと、どちらかという後者の考え方の方が妥当だということになる。しかし、このように考える場合でも、以上に触れたように、このことが何もこれらの樹種が暖温帯域においても一定の位置を占め、その場の重要な構成要素となっていることを意味していないことには充分留意しておく必要がある。これらの突出型樹種は、非定着的な樹種であり、暖温帯域においても、そこに定着しているわけではなく、世代を通して、競合圧の少ない場を求めて、もっと広い範囲を動き回っているだけで、その構成要素となって定着しているわけではないことになる。

中間温帯域についても同様の考え方ができる。すなわち、筆者の考え方に従うと、中間温帯域は、このような植生帯が設定可能であるとしても、突出型樹種がそこにおける適応度を高めることによって獲得した定着域ではないことになる。冷温帯と暖温帯の移行帯であるこの区域では、冷温帯系の沿下型樹種（すなわち落葉樹広葉樹一般）と暖温帯系の沿下型樹種（すなわち常緑広葉樹一般）の双方からの競合圧から開放される機会が多いため、しばしば突出型樹種によって占められる機会が多い空間として位置づけられることになる。土壌条件や水分条件の劣悪な尾根筋などに、しばしばマツ類やモミなどの針葉樹が優占している。このような分布パターンについても同様の解釈が可能である。

以上のように、筆者の類型区分に従うと、暖温帯域の森林景観も、以上のような、そこに適応し、その場に定着している暖温帯系の突出型樹種と、そこを住み場所としているおらず、その意味で、極端にいうとその場に無縁な要素と見なすこともできる非定着的な突出型樹種の双方によっておこなされる関係の総体として理解できるようになる。そして、以上のように、その場の構成要素とは見なせないような非定着的なものの関与も考慮に入れることで、実際の複雑で実体化が困難な森林景観の推移パターンの総体の理解がより容易となることについては、すでに第3章の論議のところで触れた通りである。

IV. 人間も含めた森林景観論の抽出

提案してきた考え方を樹木に限らず生物一般、さらには人間にも当てはめて考えていくことで、以下に触れる通り、人間も含めた森林景観（森林風景）論の抽出も可能となる。なお以下の論述は藤本（1998）に一部手を加えたものの再録である。

まず以上の考え方は、それをより一般的なメッセ

ージとして読み替えると、「樹木の世界にも、農耕民のように定住的な生活をするものだけではなく、遊牧民や漂泊民（さらには都市生活者）のように、生活の場を限定せず、いつもどこかに流離していくような生活形態をとるものが少なからず存在すること。しかも、このような生活様式は決して消え去った過去のものではなく、けっこうしぶとい戦略であり、北方に大面積に広がるタイガの森も、実はこのような遊牧民的な戦略の産物なのだ・・・」といった考え方に読み替えられる。そしてこのように読み替えると、それは最早生物生態学内部のみに留るメッセージとはいえなくなり、それは、即、網野（1990）によって示された遷歴民（漂泊民）論などとも引きあってくる。さらには、ドゥルーズ（1974）やドゥルーズ・ガタリ（1976, 1981）、リオタール（1973）などの西欧現代思想の1潮流からのメッセージとも繋がってくる。

そしてこのような考え方を樹木以外の生物や人間などにも当てはめて考えていくことで、これからの時代のひとつの森林風景（森林景観、さらには自然風景全般）が開けてくるように思われる。

風景論（景観論）として読みかえると、筆者の類型区分は、森林空間や自然空間を競合的で定着的なものや非競合的で非定着的なものがおこなす関係の総体であるとする考え方に至りつく。そしてそのことは、森林や自然を、その場に住んでいるわけではないもの、その場にとって究極的には無縁なものも多数出入りする、賑やかで実体化困難な多交通的世界と考える必要があることを意味している。そしてさらに考えを進めれば、以下に触れるとおり、森林や自然は、最早ひとつの空間というよりも、実体化困難なひとつのリゾーム（ドゥルーズ・ガタリ、1976）であり、さらには様々な実体化される諸物に先立ってある、様々なものが出会いあう、そんな出会いの連続（様々な出来事の総体）のようなものとして捉えられるようになる。

このことについてもう少し詳しく見ていく。

これまでの森林風景（森林景観）は、たぶん以下のふたつの類型に区分できる。ひとつはモダン（近代）以前の森林風景である。そこには、のどかで原初的な山村があり、人間はそこに住みつき、風景と一体化して暮らしている。それは主客未分離の風景世界であり、構成する諸物はすべてそれぞれ固有の意味を持って存在している。もちろん様々な得体の知れないものも風景の中に登場してくる。しかしそれらも、人間にとっては非常に馴染み深いものであり、それらはあるいは魑魅魍魎と呼ばれ、あるいは神と呼ばれて、自然の諸物や人間と有機的に関連しあいながら存在しており、その総体がひとつの風景をかたち作っている。森林風景のひとつのタイプは、

遠い昔にすでに過去のものとなってしまった以上のような原初的な森林風景である。

そしてもうひとつはこれとは正反対のモダンな森林風景である。人間主観によって、外部から知覚され、所有され、コントロールされる「ものの集合」としての森林。知覚対象が知覚主観（人間）から完全に分離し、空間化され散文化された森林風景。むしろ森林景観と呼ぶ方がずっと馴染みやすい、実体化された風景。それを代表するような大面積一斉造林地、その整然とした機能美といかにも散文的な佇まい。それはまた本質的に生産空間（金儲け空間）であり、アメニティー空間としての森林空間もまたその例外ではない。このような空間もまた、金儲け、もしくは人間をリフレッシュさせ、ふたたび生産行為に向わせることを目的とした生産関連空間に過ぎない。このようなモダンな森林風景が、もうひとつの森林風景としてある。

しかしモダン以前の森林風景は遠い昔に過去のものとなり、そしてモダンな森林風景にも陰りが見られ始めてすでに久しい。しかしそうかといって、モダンな森林風景の主演である木材生産などを皆否定して、ただ過去を懐かしがっているだけでは少しも解決には至らない。第一木材生産活動などモダンな森林風景をすべて括弧の中に入れてしまうこと自体が不可能でもある。すなわち、過去には戻れず、モダンには確かに陰りが見られるが、それを簡単に乗り越えることも不可能だと考えたときに、以上に触れたような森林風景がこれからの風景として浮び上がる。

それは漂泊民的なものも出入りする世界であるから、それは必ずしも「住む空間（様々なものが住むだけの空間）」ではない。言換えると、それは最早ひとつのエコシステムではないことになる。そしてこのように考えて行くと、例えば、以下のような森林風景がイメージできるようになる。

「定着者（従来からの山村定住者、Uターン、定着の生物、現存している生活形態など）」に支えられつつも、様々な非定着者（実体が定かではない都会人、子供、非定着的生物など。そこに住んでいないものすべて、すなわち次世代の人間や逝去・消滅したもの、「過去の文化」や「神」など実体がないものなど）も交錯する賑やかで複雑な多交通的な森林風景」、「競争・排除もあるが、本来的には無主的で様々なものが自由に出入りする日本の原初的「にわ」（網野、1990）にも繋がるような原型的な自然風景」、こんな風景がこれからの森林風景（自然風景）のとしてイメージできるようになると考えられる。

このような森林風景は、これまでの林業の担い手であった山村定住民に支えられた風景であるという

意味で、モダンな森林風景の全面的な否定を前提として成立するものでは決してない。むしろ逆に、この風景の中では、例えば依然として木材生産のようなモダンな試みが継続されていくことになる。近代的な思考パターンの担い手であった都市住民が風景の一部をにない続けるであろうという意味でも、それは単なるモダンな風景の否定ではあり得ない。そして、この風景の中では、人間、特に都市住民は、例え、モダンな思考パターンの否定者として再登場する場合であっても、もはやその中に住み着き、溶け込んでいる定住者として登場するのではない。その場に基本的には無縁な非定着者として登場するに過ぎない。従って、このような風景は単なる過去の風景への回帰でもないことになる。なお今村(1991)は、モダンは簡単に乗り越え得ず、モダンを隅々まで横断することが大切だとして、このような試みをトランスモダンへの試みと呼んでいる。このような考え方に従うと、以上のような森林風景は「トランスモダンな森林風景」と呼ぶことができる。

そしてさらに考えを進めていくと、新たな森林風景は、最早空間というよりも、本来的には、ひとつの開かれた多様体、リズム（ドゥルーズ・ガタリ、1983）であり、多様なものが生成・消滅し、互いに出会い合い、そして離反しあう、そんな様々な出来事が繰り返される、錯綜する関係の総体として捉えられるようになる。

それは我々とはかかわりなく客観的に存在する「ものの集合体」でもなければ、人間（知覚主観、認識主観）によって捉えられた単純な対象イメージでもない。そうではなく、それはむしろそんな対象や主観に先立ってあり、事後的にそれらを産み出す「出会いの連続」、「出来事の集合」といった、イメージ化が困難な関係の総体となる。それは、近代以前にあったような、人間をその中に完全に包み込んだ牧歌的な風景ではない。そしてまた、それは、逆に、知覚主体としての我々の外部に客観的に存在し、利用されコントロールされるべく待機している知覚対象化された近代以降の散文的な風景でもない。そうではなく、それはたぶんそれらに先立ってあり、そこから我々や客観的な対象像がその度にリクリエイトされ、リフレッシュされていくような、そんな出会いの連続（出来事の集合）として捉えられる。そしてそれは多分、ドゥルーズ・ガタリ（1991）の被知覚態(percept)に相当する。

以上の筆者の考え方の人間の文化的営みも含めた森林景観への読み替えは、これまでに展開してきた生態学上の研究成果の人間社会への単なる外挿ではない。そうではなく、むしろ逆に、ドゥルーズらによって展開された人類の nomad(遊牧民)に関する理論などの森林景観理論への応用であり、導入といえ

る。そして、このような人間社会の理論を持ち込むことで、これまで見てきたように、森林景観の生態学的構造やその推移パターンもより包括的に理解できるようになるし、人間も含めた自然景観や森林景観の基本構造も理解が容易となると考えられる。

景観生態学は人為的影響が明らかな実空間を主な研究対象とするため、人間環境の総体的変貌が進む現代にあつては、その成果に大きな期待が寄せられている研究分野といえる。しかし、まだ比較的新しい分野であることもあって、これまでの景観生態学では、その学的対象である「景観」概念の明確化が、いまだ充分なされていない嫌いがある。菊沢(1994)は、景観生態学の問題の立て方などに疑問を呈しているが、問題点の多くは、このような景観概念のあいまいさに帰着するように思われる。景観生態学で最も一般的な景観概念は、すでに何度も触れたような「互いに異質な諸部分の複合体」(杉村、1993)と見る見方である。そしてこのような見方を取ることで、現実の森林空間の持つ非実体的で非統一的な一側面が理解できるようになる。しかし、諸部分の複合体と見ることは、結局は景観を何らかの実体的な空間として知覚対象化して捉らえていることを意味し、このような知覚対象化が本来景観概念が持っていた知覚主観的側面の捨象に繋がることは看過できない。一般に景観という言葉が使われるのは、各人が実際に触れているそれぞれの具体的な眺め(風景、景色)を指す場合か、それともそれらに触れた結果頭の中に描かれるようになった対象イメージを指す場合のいずれかであるが、どちらの場合でも多分にそれが知覚主観との係わりで考えられていることに相違はない。対象イメージが知覚主観との係わりで成立していることはいうまでもない。そしてさらに、実際に触れている眺め(風景)の場合でも、直接的には知覚対象を指しているとしても、その場合でもそれを見ている(触れている)主観がそれに先立ってあることは前提されている。このように景観概念は知覚主観との係わりなくしては成立しえず、またこのような用法の方が景観のより原義に近い用法でもある。すなわち、景観を問題にしようとする場合は、例え生態学といった客観的な科学の対象としてそれを問題にする場合でも、その対象を人間主観から完全に切り離して、客観的に存在する実在的空間のようなものとはみなせないと考えられる。

もちろん景観は単なる知覚主観の産物に過ぎないものでもない。景観を主観の感情的判断や意識構造に還元して、景観研究を行うことも、もちろん可能である。アンケート調査で「緑」に対する意識構造を分析するような研究がこれに相当する。しかし、少なくとも景観生態学のように、それを生物現象との関係で理解しようとする立場を取るのであれば、景

観は知覚対象以上に、知覚主観には還元できないはずである。このように考えていくと、景観生態学がまず第一に問題にしなければならないのは知覚主観や知覚対象に還元される前の何かだということになる。このような「何か」をまず対象領域として指定する必要が生じてくる。すなわち、上述してきた、景観を知覚対象や知覚主観に先立ってある出来事の集合(出会いの連続)と看做す考え方も、筆者の生態学的研究成果を前提としつつも、近年の知覚対象や知覚主体を非実体化して捉らえるような思考パターン(ドゥルーズ、1980;今村、1986;ベルグ、1990;丹生谷、1996など)も参考にして、このような「何か」を抽出しようとした試みであるといえる。そして、このような考え方によってはじめて、景観生態学の直接の対象領域の抽出が可能となると考えられる。

V. これからの森林景観生態学の方向とその課題

以上のような考え方に従うと、これからの時代のひとつの森林景観生態学の方向やその考究課題を提示することも可能となる。

上述した考え方に従えば、まず森林景観生態学の最も基礎となる研究課題は、抽出された直接の対象領域である「森林を巡る出来事の総体、出会いの連続」としての森林景観全体の観察や記述だということになる。この場合大切なことは、出来事の総体であることから、森林を巡るあらゆる事象が観察や記述の対象となることである。そのため、自然情報だけでなく、例えば、森林経営に係わる情報や来訪者情報などといった文化情報も重要な対象となってくる。また森林を様々なものに先立ってある「出会いの集合」とみることは、そこに住みついているものなど、その場に係わりが深く、実体が定かなもの、すなわちメジャーなもののみが対象となるのではなく、その場には住んでいないもの、たまたま出会わせただけのもの、殆どその場と無縁なもの、実体が不確かなものなど、マイナーなものにも充分目を向ける必要があることを意味している。極端に言えば、神などのように観測され得ないものも、ただ結果的にチェックされ得ないだけで、あらかじめ対象から省かれているわけではないことになる。言い換えれば、観測されえないものは、結果的に不在であったことが記録されることになる。

また出来事の総体、出会いの連続といった場合に意味する総体や連続は、以上のように事象の種別に関して開かれていると同時に、時間的にも開かれている。すなわち、ある限られた期間内での事象や経時的に変化しない事象だけでなく、例えば日々の気象変化などや開芽や落葉といった樹木のフェノロジ

一などのような、日々を通して、季節によって、また年次的に変化していく諸事象の総体も極めて重要な観測対象となる。このように考えていくと、森林景観生態学の最も基礎となる研究領域は、森林景観を巡る自然的営為と文化的営為の継時的変化の総体の記述だということになり、またその長期モニタリング観測でもあることになる。地球環境の危機が叫ばれる現代にあつては、このようなモニタリングの持つ意味は決して小さくないが(藤本、1996、1997；藤原、1996)、それは森林景観生態学の最も基礎的な研究課題でもあると考えられる。

以上のように、森林を巡る様々な出来事の総体の観察や記述が森林景観生態学の最も基礎的な研究課題となるが、上述した通り、それは膨大で雑多な出来事や情報の総体となる。従つて、その情報の総体を効果的に伝えていくための諸情報のシステム化についての検討なども重要な研究課題となると考えられる(藤本、1998)。

また、その総体を通して伝えようとする森林景観像を、以上のような森林景観の観察結果や、本研究で展開したようなより基礎的な生態学的研究を通して、よりの確に抽出・把握し、それを中心的メッセージとして森林景観を巡る情報群の中心に位置付ける作業も極めて重要な意味を持つてくる。このような作業は、森林景観の原初形態である「出来事の集合」の場に何度でも戻り、何度も繰り返して行く必要がある。本報告でも、このような過程を経て、ひとつのあるべき森林景観像を呈示した。しかし、筆者の森林景観像もまた、何度も「出来事の集合」としての森林景観」との対話の中で見直されていくことになると考えられる。

このように何度も以上のような作業を繰り返すことで、より明確で具体的な森林景観像が抽出できるようになると考えられる。しかしまた、森林景観が、究極的には、人間主観から切り離された知覚対象(認識対象)としてあらかじめ客観的に存在するものではないことにも充分の考慮を払う必要がある。すなわちこのことは、単に多分に知覚対象化された景観の観測・記述、またそれからの森林景観像の抽出などによってのみでは森林景観の何であるかは、結局、提示しえないことを意味している。そのため、単に対象の観測などに終始することなく、その結果などを参考にして、地域の森林景観のモデルとなるような空間の造成や整備を試みるなどといった実際の森作りも重要な課題となり、このような課題が森林景観生態学の究極的課題のひとつとなると考えられる。

上述したように森林景観はあらかじめその実体が定まった知覚対象として存在しているわけではないと同時に、逆に、森林景観は知覚主観が先行的して

構成される単なるイメージに過ぎないものでもない。このことは、単純に「あるべき景観イメージ」をわずかな体験などから抽出し、それを造景に活かしたとしても、それは単なる主観の主観性に気づかない、思い込みの産物の提示にしかならないことを意味する。従つて、実際の森作りによって、森林景観の呈示を行う場合は、その前提として、すでに触れたように、森林景観の何であるのかについての諸観測や諸研究が充分前提されていなければならないことになる。しかし、このような基礎的試みの十二分な展開を前提とするならば、結局は主観の産物にしか過ぎないものになる可能性はあるにせよ、主観の主観性にだけは充分気づいた造景が可能となつてくるともまた確かであると考えられる。

ベルグ(1990)は、地理学的景観学などに見られる、認識対象としての景観の主観による客観的把握を主観性をむなしく否定しようとした最早過ぎ去った過去の試みと見なし、むしろこのような主観の主観性を、構造主義以降のものと考え方に従つて、自明の前提として受け入れることで、主観から一定の距離が取れるようになり、そうすることでこれからの意味ある風景の創造が可能となるであろうことを指摘した。そして、このような考え方に従つて、風景の創造の時代、すなわち、造景の時代がすでに到来していることを指摘した。ベルグも指摘しているように、このような時代は、必ずしも本物の風景(景観)の創造の時代であることを意味しないが、様々な試行錯誤の延長線上にこれからの時代に耐える風景の創造が可能となつてくるともまた明らかであると考えられる。

このような造景の時代は、森林景観(森林風景、山村風景)においても現実的なものとなつてすでに久しい。すなわち、日本の暖温帯域でも、ポスト針葉樹大面積一斉造林地をめざして、すでに多くの森林景観の造成・整備(天然林の復元、郷土の森作り、ふれあいの森作りなど)が企画・造成されており、また、ログハウスなどを山林に建てるなどといった、個人レベルによる森林風景(山村風景)の創造なども、すでに盛んに行われている。そしてその内、どれだけがこれからの時代に耐える造景といえるかについては保証の限りではないが、単なる森林景観についての知識によってだけでは、究極的な森林景観の呈示には繋がらない以上、このような様々な試行錯誤的造景の試みが、いずれはこれからの時代の本物の森林風景を次々に生み出すようになってくると推察される。すなわち、ベルグが指摘しているような考え方に従つて、主観の主観性を明確に押さえた上で、充分な諸研究・諸事実を前提にした森林景観の試験的造成を行うことによって、森林景観の何であるかを提示していくことも不可能ではないと

推察される。

筆者や筆者らは、本報告で示したような基礎的研究と並行して、以上のような造景についての考えから従って、暖温帯域の自然景観モデル林の造成・整備に向けた対象予定地の現況調査や実際の森作りも試みてきた(藤本、1998; 松村、1998; 図-1 参照)。

この森作りの前提となる森林景観像の概略は、すでに触れた通りのものであるが、もう一度振り返っておくと、それはまず、関与する樹種の面からいえば、競合的で定着的な沿下型樹種と非競合的で非定着的な突出型樹種がおりなす諸関係の総体であり、より具体的には、沿下型樹種である広葉樹一般と突出型樹種である針葉樹一般が共に関与する空間の造成、すなわち、より簡単に言えば、針広混交林の造成だということになる。そしてそれは、人間も含めた生物の世界全体を対象にした造成として捉え直すと、定着的なものとは非定着的なものがおりなす生物世界の造成であり、さらに言い換えると、必ずしもその場の構成要素とはいえないもの(従ってその場での実体が定かでないもの)にまで出会える賑やかな森の造成、すなわち「賑わいの森(都市のように賑やかな森)」の造成であり、それゆえ「様々な出来事の集合、出会いの連続としての森」の造成・整備でもあることになる。またそれは、様々な出来事の集合であるという意味においては、訪れることによつて様々な情報を受け取ることでできる「情報発信基地としての森」の造成でもある。さらにまた、それは、実体が定かではないものにも出会える森の造成であるという意味においては、まだ人間の文化的営為が森林破壊に繋がっていなかったモダン以前に存在していたとされる、場合によっては神や魍魎魍魎なども出会えるような「原始の森」、「原始に出会える森」の復元も意図した造成・整備でもあることになる。そしてそれはまた、逆に、様々な出来事の集合であるという意味において、その中にモダンな時代の森林風景を代表する木材生産林も内包する「木材生産も行える森」の造成にも繋がる。すなわち、以上のような、互いに錯綜しあつた、全体としての実体化が困難な総体が造成の対象となる。従つて、その意味では、それは「多様体、リゾーム(ドゥルーズ・ガタリ、1976、1980)としての森」の造成であると言い換えることもできる。

もちろん以上のような互いに必ずしも一致せず、場合によっては多分に矛盾しあう森イメージのすべてを造成の目標にしていくためには、当然、対象地全体のゾーニングも必要となり、実際には、ゾーニングされたそれぞれの区画が以上のような様々な森イメージのひとつをその機能としてある程度まで担うことになる。従つて、例えば、上述した「原始の森」の復元も、造成整備の対象地の一部に「原始の

森」復元試験区(図-1)を設けて、主にここで「原始の森」の復元、すなわち、日本の暖温帯域で造成可能な、地質年代を通して最も古いタイプの森林の復元、さらに具体的には、進化史的に古型の要素であると同時に、生態学的に見ても、より本来的な生活形態といえる非競合的・非定着的戦略を示す針葉樹(藤本、1993)の巨木を多く含む針広混交林の復元が図られることになる。

しかし一方で、原始の森の復元は全体の造成・整備に関わるものでもある。すなわち全体では、網野(1990)が描いているような、日本の中世の終焉とともに消滅してしまったとされる、まだ人間による文化的営為もその中で充分活発に営まれていた時代に存在した原初的な自然生活空間(日本の原初的「にわ」)の森林版の復元が意図されている。そして、その意味での「原始の森」、「原始に出会える森」の復元は、同時に「賑わいの森」や「情報発信基地としての森」、また「木材生産も行える森」の造成でもあることになる。すなわちこのことは、この自然景観モデル林の造成が、対象地のゾーニングを前提とした機能分担を通してその全体を整備・誘導していこうとする試みであると同時に、その全体を、後者的意味における「原始に出会える森」であると同時に、「賑わいの森」、「情報発信基地としての森」、さらには「木材生産も行える森」でもあるといったような、全体としての実体化が困難な「多様体、リゾームとしての森」へと整備・誘導していこうとする試みでもあることを意味している。

実際の森作りを行う場合は、充分な基礎研究を前提として、あらかじめ、その作るべき森林のイメージを明確にさせておくだけでなく、さらに実際に造成・整備を進めていく森林空間の詳細な現況調査も重要な前提条件のひとつとなる。従つて、森作りによるこれからの時代の森林景観モデルの呈示は、必ずしも容易ではない。しかし、すでに触れたように、このような課題が、森林景観生態学の最終課題のひとつといえ、このような試みによって始めて森林景観の本当の意味での呈示が可能となることに相違はないと考えられる。

VI. まとめ及び残された課題

本研究の展開により、まず、筆者がこれまでに提案してきた高木類を突出型樹種と沿下型樹種に分ける類型区分が、暖温帯域の高木類に対しても適用できることがわかつた。また、突出型樹種が示す一斉開葉は順次開葉型の展葉パターンの2次的変形であり、また沿下型樹種の示す一斉開葉とはその生態学的意味が異なることなどが示唆されたことから、突出型樹種に見られる順次開葉型樹種と一斉開葉型樹

種の違いはそれほど重要な意味を持つものではないことなどがわかった。また、この類型区分に従うことで、暖温帯域も含めた森林景観の基本構造の記述や、さらに人間も含めた森林景観の構造についても、その重要な1側面の把握が可能になることなどもわかった。以上のことは提案してきた類型区分が、より適用範囲が広く、より妥当性が高い考え方であることを意味している。

しかしながら、時間的制約などから、本報告では、取りまとめられなかった課題や、当初計画していたものの手が付けられないまま終わった課題も少なくない。まず、本研究の中心となる解析テーマのひとつである、枝条形成パターンについても、本報告で取り上げたのはその展葉パターンに関するものが中心で、節間も含めた枝条全体の形成パターンについては、データは収集したものの、殆ど取り上げるまでには至らなかった。また、展葉パターンについても、本報告で解析対象としたのは、データを取ったものの一部に過ぎずなかった。また、冬芽構造と展葉パターンの関係や葉の着生パターンの解析については、上阿多古演習林森林ステーション内見本林からだけでなく、東大理学部附属植物園でも多くの冬芽を採取し、葉の着生パターンの観測を行ったが、取りまとめ得たのは、見本林の材料の一部に終わってしまった。北大植物園と北大苫小牧演習林で行った、冷温帯・亜寒帯系樹木の分岐調査の結果も取りまとめるまでには至らなかった。また、森林調査についても、本報告で取り上げ得たのは、静大引佐演習林での調査結果のみで、調査は行ったものの、上阿多古演習林や有珠山での調査結果については分析の対象とするまでには至らなかった。静大中川根演習林高海拔域と焼岳・上高地の調査については、当初は調査対象に予定していたが、計画のみに終わってしまった。

従って、本調査研究によって、当初の目的は達成されたものの、調査結果の分析など多くの未解決課題が残されることとなった。今後これらの課題の検討を早急に進め、再度取りまとめを行う必要がある。また、以上のような研究結果の分析を前提にして、生態学的に見た森林景観の基本構造や森林景観の原像をより一層明確なものにしていくことや、それに従った森作り（多様体としての森、賑わいの森、原始に出会える森、情報発信基地としての森）を行っていくことも、これからの重要な課題となると考えられる。

あとがき

本研究を遂行するにあたっては多くの方々からの協力をえた。静大農学部演習林森林学ゼミの越智新

(93年度卒業)、宮崎仁志(94年度卒業、96年度修士修了)、若木哲(〃、〃)、公平智史(95年度卒業)、松村仁実(〃、修士2年)、道脇桐雄(96年度卒業)、細倉民世(〃)、大江記代(4年)、中村朗子(〃)の皆さんとは、この研究を共同研究として進めた。特に本報告の第2章は宮崎仁志君の修士論文(宮崎、1997)の成果を中心に取りまとめたものであり、一部に公平智史君、細倉民世君、中村朗子さんの卒業論文(公平、1996;細倉、1997;中村、1998)の成果も取り入れている。また第3章は若木哲君の修士論文(若木、1997)の結果を中心に取りまとめたものである。また、その他以下の農学部卒業生、在学生諸氏にもデータの収集や整理を手伝っていただいた。生物生産科学の小杉明子(96年度修士修了)、森林資源科学の坂井ひとみ(修士2年)、濱田勝義(4年)、尾崎友昭(3年)、岩瀬明子(2年)、加藤珠里(〃)、桜井良樹(〃)、平岡梓(〃)、山田晋也(〃)の皆さん方。森林学ゼミの新メンバーである、生物生産科学科の有高泰行(3年)、森林資源科学の吉野知明(3年)、佐藤守俊(3年)の諸君にも色々手伝っていただいた。また同演習林杉保和夫技官には調査の際に御協力頂き、様々な便宜を計って頂いた。以上の方々から心から深謝する。

引用文献

- 網野善彦(1990):日本論の視座. 小学館.
ベルグ(1990):日本の風景・西欧の景観—そして造景の時代. 講談社現代新書.
Brown, C. L., R. G. McAlpine & P. P. Kormanik(1967): Apical dominance and form in woody plants: a reappraisal. *Amer. J. Bot.* 54, 153-162. F
Clements, F. E. (1936): Nature and Structure of the Climax. *The Journal of Ecology*, 4, 52 - 84.
ドゥルーズ(1973):ノマド的思考(立川健二訳、1984). 現代思想、1984年9月臨時増刊号、163-175、青土社.
ドゥルーズ・ガタリ(1976):リゾーム(尾崎光一訳、1977). エピステーメー(臨時増刊号)、朝日出版社.
ドゥルーズ・ガタリ(1980):千のプラトー(宇野邦一ほか訳、1994). 河出書房新社.
ドゥルーズ・ガタリ(1991):哲学とは何か(財津理訳、1997). 河出書房新社.
Fisher, J. B.・H. Honda(1979): Branch geometry and effective leaf area - A study of terminalia-branching pattern. 1. Theoretical trees. *Amer. J. Bot.*, 66, 633-644.
Fisher, J. B.・H. Honda(1979): Branch geo-

- metry and effective leaf area - A study of terminalia-branching pattern. 2. Survey of real trees. *Amer. J. Bot.*, 66, 645-655.
- Forman, R. T. T. and Godron M. (1986) : *Landscape Ecology*. Wiley & Sons.
- 細倉民世(1997) : ブナとミズナラの葉の生育パターン—特に冬芽内での発達度合いと展葉パターンの関係. 静大農学部卒論.
- 藤本征司(1978) : カラマツの枝条形成に関する研究. 北大演研報, 35, 1-28.
- 藤本征司(1985) : 樹形の生態学的意味について—北海道の高木類の生育・更新様式の類型区分に関する予備的解析および作業仮説. 北大演研報, 42, 733-768.
- 藤本征司(1993) : 北海道の高木類の生育・更新様式に関する比較形態・生態学的研究. 静大演報, 17, 1-64.
- 藤本征司(1996) : 広葉樹のフェノロジー—静岡大学上阿多古演習林での調査結果より. 平成5~7年度科研報告書「森林地域における酸性雨等地球環境モニタリング体制の確立」, 69-77.
- 藤本征司(1997) : 静岡大学上阿多古演習林におけるフェノロジー調査. 森林地域における地球環境モニタリング第4回研究会資料, 9-17.
- 藤本征司(1998) : 静岡大学における森林関連情報の資源化に関する研究. 平成8年度静岡大学特定研究成果報告書「広領域分野における学術・教育資料の情報体系分析と情報資源化に関する基礎的研究」.
- Fujimoto, S. & M. Miyakawa(1991): Growth characteristics of *Betula ermanii* in particular reference to response patterns at timber lines. *J. Agr. Hokkaido Univ.*, 65, 219-228.
- 藤本征司・越智 新(1995) : 一斉開葉型の枝条形成パターンについて. 日林中支論, 43, 95-96.
- 藤本征司・越智 新・宮崎仁志・若木 哲(1995) : 高木類のフェノロジーと枝条形成パターン—主に開芽, 開葉, 成長終了期について—. 日林論, 106, 371-374.
- 藤本征司・嶋田 理(1991) 常緑針葉樹3種の稚幼樹期における被圧対応様式. 北大演研報, 48, 271-292.
- 藤原滉一郎(1996) : 森林地域における酸性雨等地球環境モニタリング体制の確立. 平成5~7年度文部省科研報告書.
- Goethe, J. B. (1817) : *Die Metamorphose der Pflanzen*. Schriften zur Botanik und Wissenschaftslehre(1963), 16-45, Deutscher Taschenbuch Verlag.
- Godron, M. & R. T. T. Forman (1983) : *Landscape modification and changing ecological characteristics*. Disturbance and ecosystem. 12-28, Springer-Verlag.
- Grime, J. P. (1977) : Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Natur.*, 111, 1169-1194.
- Grime, J. P. (1979) : *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley.
- グールド, S. J. (1987) : 個体発生と系統発生 (仁木帝都・渡辺政隆訳). 工作舎.
- Halle, F., R. A. A. Oldeman & P. B. Tomlinson(1978) : *Tropical Trees and Forests*. Springer-Verlag.
- 本多久夫(1981) : 樹木の分岐. 数理科学, 221, 51-57.
- Honda, H., P. B. Tomlinson & J. B. Fisher (1981) : Computer simulation of branch interaction and regulation by unequal flow rates in botanical trees. *Amer. J. Bot.*, 68, 569-585.
- 今村仁司(1986) : 現代思想の系譜学. 筑摩書房.
- 稲川悟一(1988) : 植栽後2年目から3年間の連続施肥がクロマツおよびアカマツ造林木の生長に及ぼす影響. 静大演報, 12, 21-32.
- 稲川悟一・杉保和夫・磯部俊雄(1992) : 静大演習林におけるマツ材線虫病被害. 静大演報, 16, 77-96.
- 梶 幹男(1994) : 秩父演習林における産地の異なるブナの開芽比較. 「森林地域における地球環境モニタリング」第1回研究会報告集, 7-13.
- Kikuzawa, K. (1983) : Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Can. J. Bot.*, 61, 2133-2139.
- 菊沢喜八郎(1986-a) : 北の国の雑木林. 蒼樹書房.
- 菊沢喜八郎(1986-b) : 葉の生存戦略—森林樹木を中心として. 日本生態学会誌, 36, 189-203.
- 菊沢喜八郎(1994) : 北海道の森林と景観. ランドスケープ研究, 58(3), 35-38.
- 菊沢喜八郎(1996) : フェノロジーに基づいた樹種多様性の緯度・高度勾配. 日生態会誌, 46, 69-72.
- 来田和人・藤本征司(1992) : 落葉広葉樹数種の枝条形成について. 日林北支論, 40, 89-92.
- 来田和人・坂上志穂・藤本征司(1993) : 落葉性樹木の枝条形成—葉と節間の成長パターンと成長期間の関係. 日林論, 104, 491-493.
- Kohyama (1980) : Growth pattern of *Abies mariesii* saplings under conditions of open growth and suppression. *Bot. Mag. Tokyo*, 93, 13-24.
- 甲山隆司(1996) : 樹形はどのようにできあがるか. 植物の世界, 76(7), 126-128.

- 郡場 寛 (1948) : 熱帯樹木の習性より見たる落葉樹の由来と意義 (I~II). 生理生態, 2, 85-93, 130-139.
- 郡場 寛 (1947) : 馬來特にシンガポールに於ける樹木生長の周期について (1~2). 生理生態, 1, 93-109, 160-170, 1947.
- 公平智史 (1996) : 静大大谷キャンパスにおける高木類のフェノロジーと枝条形成パターンについて. 静大農学部卒論.
- 熊田ヒロ子 (1980) : シラカンバの長枝と短枝の生長と発達 (I). 日林北支論, 28, 99-102.
- 熊田ヒロ子 (1981) : シラカンバの長枝と短枝の生長と発達 (II). 日林北支論, 30, 90-92.
- 熊田ヒロ子・藤本征司 (1982) : シラカンバの長枝と短枝の生長と発達 (III). 日林北支論, 31, 74-76.
- 倉橋昭夫・梶 幹男 : ポプラ苗木のフェノロジー観測—東京大学北海道演習林・秩父演習林の事例. 森林地域における地球環境モニタリング (II), 全演協地球環境モニタリング委員会, 札幌.
- MacArthur, R.H. & E. O. Wilson (1967) : The Theory of Island Biogeography. Princeton Univ. Press.
- 丸山幸平 (1978) : プナ天然林を構成する主要木本植物の伸長パターンと生物季節について. 新潟大演報, 11, 1-30.
- 松村仁実 (1998、未発表) : 暖温帯域における森林景観モデル林の造成に関する生態学的研究. 静大農学部修論.
- 宮崎仁志 (1997) : 温帯系高木類の枝条形成パターンと樹形—上阿多古演習林と大谷キャンパスでの比較. 静大農学部修論.
- 茂田井勉・藤本征司 (1982) : ハリギリの年生長周期と芽の発達 (予報). 日林北支論, 31, 77-79.
- 中村朗子 (1998、未発表) : 温帯系樹木の冬芽の構造と展葉パターンの関係. 静大農学部卒論.
- 中田 誠・中山 昇 (1995) : 産地の異なるブナの成育状況とフェノロジー. 新潟大演研報, 28, 17-28.
- 丹生谷貴志 (1996) : 持続と記憶—砂漠のイメージ—. 現代思想, Vol. 24-1, 132-143, 青土社.
- ニクラス, K. J. (1986) : 植物進化のコンピュータ・シミュレーション (井上 浩訳). サイエンス, 5, 66-75.
- 沼田 真 (1996) : 景相生態学—ランドスケープ・エコロジー入門—. 朝倉書店.
- 岡部耕太郎・沖津 進 (1992) : 落葉広葉樹の幼樹期における樹形形成. 千葉大園芸学部学術報告, 46, 1-6.
- 大隅眞一・石川善朗 (1983) : 樹木の生長解析に対するRICHARDS生長関数の適用性について. 京都府立大学学術報告. 35, 49-76.
- Pianka, E. R. (1974) : Evolutional Ecology, 2nd ed. Harper .
- Pickett, S. T. A. & P. S. White, (1985-a) : Natural disturbance and patch dynamics. Academic Press.
- Pickett, S. T. A. & P. S. White, (1985-b) : Patch dynamics. A synthesis. Natural disturbance and dynamics. (ed. by Pickett, S. T. A. & P. S. White,). 371-384. Academic Press.
- Raunkier (1934) : The Life Forms of Plants and Plant Geography. Oxford Clarendon Press.
- Richards, F. J. (1959) : A Flexible Growth Function for Empirical Use. J. Exp. Bot., 10, 290-300.
- リオタール (1975) : 漂流の思想 (今村仁司ほか訳, 1987). 国文社.
- 四手井綱英 (1976) : 森の生態学. 講談社.
- 杉村 乾 (1993) : ランドスケープエコロジーの見方・考え方. 林業技術, 617, 34-36.
- 鈴木時夫 (1952) : 東亜の森林植生. 古今書院.
- 渋谷寿夫 (1960) : 理論生物学. 理論社.
- 武内和彦 (1991-a) : 自然と人工景観の生態学—ランドスケープ・エコロジーとその応用—. 遺伝, 45, 38-43.
- 武内和彦 (1991-b) : 地域の生態学. 朝倉書店.
- Tansley, A. G. (1935) : The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. Ecology, 16, 284-307.
- 若木 哲 (1995) : 暖温帯域における森林景観の生態学的基本構造—静大引佐演習林での調査結果から—. 静岡大学農学部卒業論文.
- 若木 哲 (1997) : 暖温帯域の森林景観の構造と推移—静大引佐演習林での事例. 静大農学部修論.
- 若木 哲・杉保和夫・藤本征司 (1996) : マツ人工林景観の推移—静大引佐演習林での事例—. 第107回日本林学会大会講演要旨集, 146.
- Whittaker, R. H. (1974) : (宝月欣二訳), 生態学概説—生物群集と生態系. 培風館.
- 山本進一 (1981) : 極相林の維持機構—ギャップダイナミクスの視点から—. 生物科学, 33, 8-16.
- 山本進一 (1984) : 森林の更新—そのパターンとプロセス—. 遺伝, 38, 43-49.

ABSTRACT

A few investigations as follows were carried out for the purpose of clarification of forest landscape architecture, especially from the viewpoint of growth characteristics and tree architecture in tall trees.

1. Morpho-ecological and phenological analyses on leaf expansion patterns and tree architecture of tall trees in Kamiatago University Forests and the Ohya Campus, Shizuoka Univ., the warm temperate zone, Japan
2. Ecological investigations on structure and vegetational changes of a forest landscape in Inasa University Forests, Shizuoka Univ. especially from the viewpoint of growth and regeneration characteristics of tall trees
3. Theoretical consideration on a few concepts of forest landscape

Fagus crenata, *Pasania edulis*, *Quercus mongolia* var. *grosseserrata*, etc. showed flushing leaf expansion patterns in contrast with *Magnolia kobus* showing a continual leaf expansion pattern. However, *F.crenata* was similar to *M.kobus* rather than another flush leafing species (*Pasania* type) in several growth habits (e.g., growth unit characteristics concerning an acropetal shoot growth, leaf arrangements within the parent shoot, strong apical control in tree architecture, tree construction with long and short shoots, etc.). From the results of this investigation, a few interesting suggestions concerning to morpho-ecological difference between *Fagus crenata* showing excurrent growth habits and *Pasania* type including many temperate broad leaved trees showing decurrent growth habits were obtained. For example, *Fagus* type likely evolved to a flush leafing type step by step from *Magnolia* type characterized by acropetal leaf expansion without any modification of tree architecture, only by means of gradual shortening of plastochrone. In the Inasa Univ. Forests, *Pinus densiflora* and *Cryptomeria japonica* with excurrent growth habits exhibited similar growth and regeneration patterns characterized by not only early successional but stress tolerant behavior in contrast with many warm temperate broad leaved tree species with decurrent growth habits showing competitive characteristics.

After all, it was concluded that the Excurrent and Decurrent Tree Form Theory proposed by the author was applied to the warm temperate forest zone as well as cool temperate and subarctic ones. Not only ecological forest landscape architectures but forest-mankind relationships in natural landscapes were probably represented with vivid figures by this theory.