

磐梯山における、泥流丘形成による微地形変化と群落の動態

東海林 哲也・辻村 東國
山形大学理学部生物学科

はじめに

気候と土地では面的な空間変化のスケールが大きく異なるため、気候がほぼ同一な近接した場所でも植生の組成に異同が生じることになる。植物は種類によるサイズの違いが大きいので、このような土地的な不均一性の受けとめ方も、生育型によって異なる。森林群落を例にとれば、下層草本の組成に空間的な異同があっても、林冠木の組成がほとんど変わらない場合がある。しかし、環境傾度が大きい場所では、単木のサイズをわずかに超えるスケールでも群落の相観が全く変わってしまうことがある。

このような不均一な土地的条件の下での植生遷移の行方については、単極相説 (Clements 1916) と多極相説 (Tansley 1939) が対極的な仮説として唱えられ、実証的な研究がその後積み重ねられてきたが (Tezuka 1961, Tagawa 1964, Olson 1958)、土地的条件が異なる場所で群落構造の遷移的变化を直接比較した研究は少なく、特に森林期以降のそれを扱ったものはまれであった (Walker and del Moral 2003)。地形、あるいは微地形は、このような立地の不均一性を生み出す主要な要因の一つであり、群落との対応関係がこれまでも論じられてきたが (Yoshioka and Kaneko 1963, Kikuchi and Miura 1991)、遷移の観点に立って群落の変化を追跡研究した例はまだ少ない。

福島県磐梯山では、1888年の噴火の際に流出した泥流によって北側斜面の植生が破壊されたが、その後泥流上で遷移が開始され、アカマツ林が形成された (吉井 1939, Hiroki 1979)。この場所は、破壊を受けた後の植生変化の履歴がある程度明らかである点と、すでに森林期に達している点で、遷移研究の対象として都合がよい。一帯は現在もアカマツ林であるが、広い泥流の上をこのアカマツ林が均一に埋め尽くしているわけではない。特に、泥流内には泥流丘 (丸田 1968) と呼ばれる土地の起伏があり、これに伴う地形の異同と対応して、アカマツ以外の種が優占する群落がパッチ状に存在している。磐梯山においては、1954年に火口付近で起こった山崩れによる堆積物上でも同じような起伏が認められ (大矢 1955)、そこでの植生形成が微地形との関係で研究されているが (Makita 1974、広木 1978)、その植生は森林期に達する以前の初期的なものであった。1888年の泥流上に見られるような森林期に達した植生の動態を、微地形との関連の上で論じた研究はなかった。

本研究の目的は、磐梯山の1888年に流れた泥流上での、泥流丘形成に伴う微地形変化に応じた群落の異同を明らかにし、それらの群落における主要な林冠層構成種

の個体群構造を調べることにより、微地形ごとの群落の動態を推測することである。

調査地と方法

調査地

磐梯山(緯度 37°36'N、経度 140°5'E)は冷温帯に位置している。1888年の大規模な噴火の際に、主に北側の広範囲な部分に泥流を流したが、この泥流上には、泥流丘と呼ばれる起伏が見られる。この小丘は径が数 m にもおよぶ岩塊と、岩塊の粉碎物や火山灰より成る細粒物質によって構成され (Nakamura 1978)、その形態を観察した報告によると、長軸の方向が泥流の流下方向とほぼ一致し、山腹部では南北方向に配列している (丸田 1968)。本研究では、山麓部分の人為的な影響を避けるために、標高 1140m 付近(緯度 37°37'14"N、経度 140°04'7"E)において、南北方向に並列した 2 つの泥流丘によって作られた、三日月状に伸びる谷底とそれを囲む 2 つの尾根を調査地として定めた(図 1)。

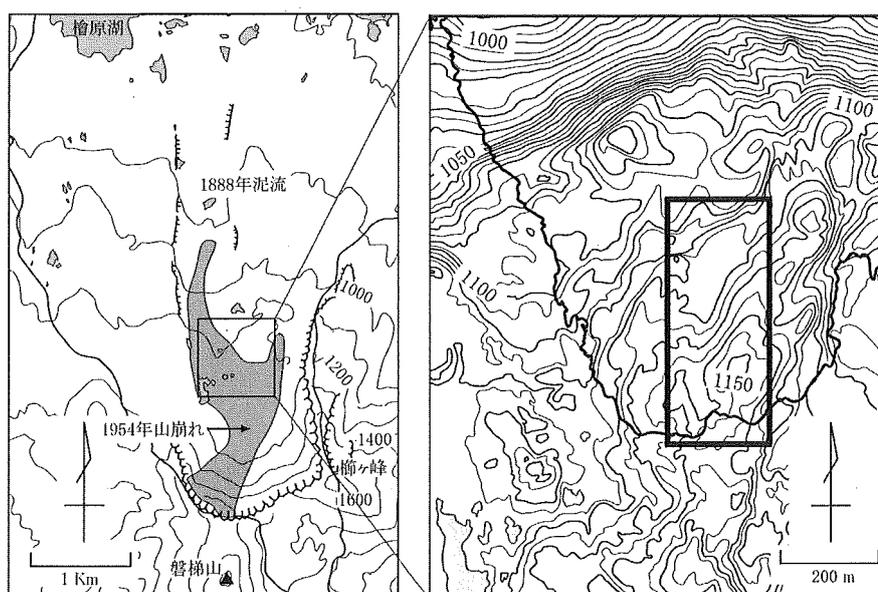


図 1 調査地図

右図中の太枠が調査地を示している。

野外調査

調査地を東西に横切る 4 本のライン・トランゼクトに沿って地形測量を行った。斜面方位と地表の起伏に基づいて、調査地内の地形を東向き斜面、谷底、西向き斜面、尾根の 4 つのタイプに区分し、5m×15m のコドラートを合計 12 個設置した(図 2)。

それぞれのコードラートに生育する、樹高 1.3m 以上の高木種の胸高直径と樹高を測定した。樹高 1.3m に満たない個体については、根元直径と高さを測定した。また、コードラートの中心に 5m×5m の小コードラートを配置し、林冠層、低木層、草本層の階層毎に、出現する植物の被度百分率を記録した。

また、コードラートの地形を、傾斜および起伏の指標となる IC 値 (Index of Convexity, Yamakura 1995) により数値化した。また、底質に占める岩塊の量の指標として、岩塊間の細粒物質表面から上方に露出している岩塊の体積を測定した。コードラート内で

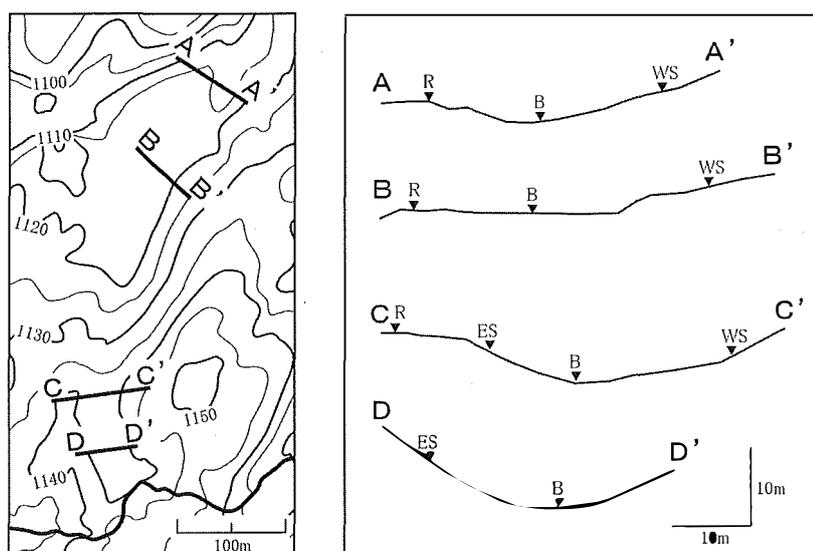


図 2 調査地におけるライントランゼクトの配置と、それに沿った地形断面図

右図の矢頭はコードラートの位置を表す。

ES 東向き斜面, B 谷底, WS 西向き斜面, R 尾根

露出する全岩塊について、表面の最長対角線の長さ、これとほぼ垂直な対角線の長さ、および細粒物質表面から岩塊表面までの高さを計測し、直方体に近似させることにより、露出した岩塊の体積を計算した。

データ解析

地形タイプごとの群落構造の比較をするために、主要樹木の基底面積(BA)および樹高階別の個体密度を地形タイプごとに比較した。低木層と草本層については、構成種の被度百分率を用いて除歪対応分析(DCA)を行った。この解析には CANOCO ver.4.5(Ter Braak and Smilauer 2002)を使用した。

次に、群落を構成する高木種の個体群構造を解析するために、主要な高木種の樹高を 3 クラスに分けた上で、コードラート当たりの個体密度を比較した。さらに、調査地で

林冠層を構成する樹木であるアカマツ、イタヤカエデ、ダケカンバの 3 種については、地形タイプ間の BA の違いを一元分散分析により、また、樹高 3m 以下の若木と実生の密度の違いを Kruskal-Wallis 法により検定した。さらに、これら 3 種の BA と若木・実生密度については、傾斜、IC 値、および露岩量との関係を一般化線形モデル(Glm)により解析した。これらの統計解析は R 2.12.1(R Core Development Team, [http:// www.r-project.org](http://www.r-project.org))を用いて行った。

結果

群落構造と微地形

表 1 に、微地形に係わる傾斜と IC 値、および露岩量の地形タイプごとの概要を表した。東向き斜面の方が西向き斜面より傾斜が大きい傾向があった。また、谷底の露岩量の値が小さかったが、その他の地形タイプ間では露岩量にはっきりとした違いは認められなかった。

表 1 地形タイプごとの、傾斜、IC 値、および露岩量の平均値とレンジ
括弧内にレンジが示されている。

| | 東向き斜面 | 谷底 | 西向き斜面 | 尾根 |
|--------------------------------------|-------------------|--------------------|---------------------|------------------|
| 傾斜(°) | 34.05 (26.9~41.2) | 2.95 (0.5~7.2) | 17.37 (11.7~26.9) | 1.43 (0.4~3.4) |
| IC値 | 0.81 (0.7~0.92) | -1.29 (-2.2~-0.05) | -0.34 (-0.79~-0.04) | 1.07 (0.25~1.7) |
| 露岩量 ($\times 10^4 \text{cm}^3$) | 59.90 (47.4~72.4) | 12.93 (0~45.6) | 109.82 (0~274.56) | 93.18 (0~273.83) |

表 2 では、群落を構成する主要高木の基底面積(BA)と最大樹高を地形タイプごとと比較した。この表から、調査地では、西向き斜面と尾根では樹高 20m におよぶアカマツが林冠層で優占するが、東向き斜面と谷底の群落ではダケカンバとイタヤカエデが林冠層で混交していることがわかった。アカマツの BA の値は微地形タイプ間で有意に異なっていた(一元分散分析, $P=0.0001$)。東向き斜面と谷底を比べると、東向き斜面でイタヤカエデ、谷底でダケカンバの BA が高い傾向が見られたが、有意な違いはなかった(一元分散分析; ダケカンバ $P=0.220$, イタヤカエデ $P=0.266$)。また、群落ごとに高木種の総 BA を計算すると、東向き斜面・谷底の群落と西向き斜面・尾根の群落の間には大きな開きがあり(東向き斜面 9.58, 谷底 6.43, 西向き斜面 39.80, 尾根 $54.37 \times 10^2 \text{m}^2 / 75 \text{m}^2$)、この違いのほとんどがアカマツの存在によることが分かった。

一方、低木層や草本層の組成を比較するために、それぞれの層を構成する種の平均被度百分率を地形タイプごとに計算し、上位 3 種の値を表 3 に表した。この表から、やや不明瞭ではあるが、低木層の優占種が東向き斜面・谷底と西向き斜面・尾根の間

で異なること、また、草本層ではどの地形タイプでもオシダとマルバフユイチゴが量的に抜きんでており、地形タイプごとの組成の違いは明確でないことが分かった。そこで、両層の全構成種を対象としてDCAによるコドラートの序列化を行った(図3)。その結果、草本層では西向き斜面・尾根のコドラートが東向き斜面のコドラートと第2軸に関して対

表2 主要高木の基底面積(BA)と最大樹高

BA、最大樹高ともに、地形タイプごとに計算されたコドラート当たりの平均値である。

| | 東向き斜面 | | 谷底 | | 西向き斜面 | | 尾根 | |
|---------|--|-------------|--|-------------|--|-------------|--|-------------|
| | BA ($\times 10^2 \text{m}^2/75 \text{m}^2$) | 最大樹高 (m) | BA ($\times 10^2 \text{m}^2/75 \text{m}^2$) | 最大樹高 (m) | BA ($\times 10^2 \text{m}^2/75 \text{m}^2$) | 最大樹高 (m) | BA ($\times 10^2 \text{m}^2/75 \text{m}^2$) | 最大樹高 (m) |
| ダケカンバ | 1.87 | 9.72 | 5.21 | 9.16 | | | 4.44 | 9.40 |
| イタヤカエデ | 4.08 | 9.14 | 0.36 | 4.45 | 0.87 | 10.98 | 0.02 | 2.13 |
| バッコヤナギ | 1.78 | 8.07 | | | | | | |
| ヒメヤシャブシ | | | 0.02 | 3.40 | | | | |
| ナナカマド | | | 0.62 | 7.93 | 1.13 | 9.53 | 0.89 | 4.21 |
| ヒツバカエデ | | | 0.13 | 3.14 | | | 0.00 | 1.90 |
| アオダモ | | | 0.04 | 2.30 | 1.75 | 6.98 | 0.02 | 3.00 |
| アズキナシ | | | 0.00 | 1.90 | | | 0.01 | 3.30 |
| ヤマモミジ | | | 0.01 | 2.60 | 0.00 | 1.70 | 0.00 | 1.90 |
| ミズキ | | | 0.00 | 2.60 | 0.01 | 2.30 | 0.96 | 10.46 |
| ヤマウルシ | | | 0.00 | 1.70 | | | 0.00 | 1.75 |
| ウリハダカエデ | | | | | | | 0.05 | 3.63 |
| アカマツ | | | | | 34.09 | 19.58 | 45.11 | 18.15 |
| ヤシャブシ | 1.85 | 4.56 | | | 1.82 | 8.77 | 2.38 | 8.38 |
| ウワミズザクラ | | | | | 0.13 | 2.40 | 0.47 | 10.99 |
| ハウチワカエデ | | | | | 0.01 | 2.20 | 0.01 | 2.05 |

表3 低木層(a)と草本層(b)を構成する主要種の被度百分率と種類数

種ごとの数値は地形タイプごとの平均被度百分率であり、各微地形タイプにおける第1位~3位の種の値に下線が引かれている。

a) 低木層

| | 東向き 斜面 | 谷底 | 西向き 斜面 | 尾根 |
|---------|-------------|-------------|--------------|-------------|
| ハナヒリノキ | <u>32</u> | 2.25 | 2.67 | <u>7.00</u> |
| タニウツギ | <u>14</u> | <u>7.75</u> | <u>4.67</u> | <u>6.00</u> |
| ノリウツギ | 4 | <u>5.5</u> | <u>26.67</u> | 0.75 |
| キツネヤナギ | <u>7.25</u> | 4.25 | | |
| ヒメヤシャブシ | | <u>6.25</u> | | |
| ミヤマガマズミ | | | <u>3.33</u> | |
| ウリハダカエデ | | | 1.00 | <u>4.67</u> |
| 平均出現種数 | 8.00 | 7.50 | 6.67 | 7.67 |

b) 草本層

| | 東向き 斜面 | 谷底 | 西向き 斜面 | 尾根 |
|----------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| オシダ | <u>24.00</u> | <u>32.63</u> | <u>32.67</u> | <u>31.67</u> |
| マルバフユイチゴ | <u>7.00</u> | <u>24.56</u> | <u>11.33</u> | <u>23.67</u> |
| ツルウメモドキ | <u>3.75</u> | 1.00 | 0.92 | 1.50 |
| イチャクソウ | 1.13 | <u>10.50</u> | 0.08 | 3.33 |
| ミヤマガマズミ | | | <u>7.42</u> | 0.00 |
| ツルアジサイ | 2.63 | | 1.92 | <u>3.75</u> |
| 平均出現種数 | 24.00 | 22.50 | 29.00 | 28.00 |

極的に位置しており、谷底のコードラートは両者と重なって配列することが分かった。低木層ではこのような傾向がなく、地形タイプによる明確な組成の違いがないものと考えられた。

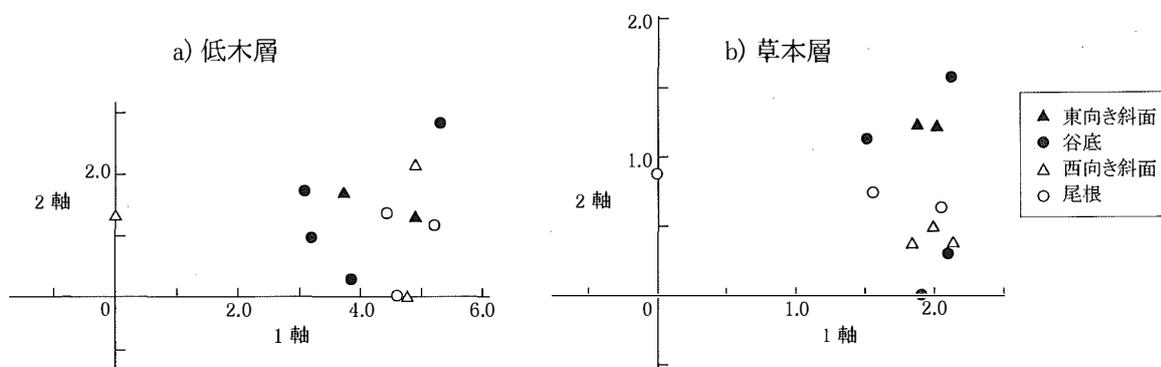


図 3 低木層 (a) と草本層 (b) の組成に関する DCA の結果

樹木の個体群構造

表 2 では、主要高木種の樹高クラス別個体密度を地形タイプごとに比較した。この表から、調査地では、アカマツの若木と実生がどの地形タイプにも全く出現せず、ダケカンバのそれは東向き斜面に遍在する傾向があることが分かった (Kruskal-Wallis 検定, $P=0.0122$)。

表 4 主要樹木の樹高階別個体密度

表中の数字は個体密度 (175m^2) である。

| | 東向き斜面 | | | 谷底 | | | 西向き斜面 | | | 尾根 | | |
|---------|-------|--------|-------|------|--------|-------|-------|--------|-------|-----|--------|-------|
| | >3m | 0.5-3m | <0.5m | >3m | 0.5-3m | <0.5m | >3m | 0.5-3m | <0.5m | >3m | 0.5-3m | <0.5m |
| ダケカンバ | 2.0 | | 2.0 | 2.5 | | | | | | 1.7 | | |
| イタヤカエデ | 1.0 | 3.5 | 53.0 | 1.25 | 8.25 | 12.5 | 0.3 | 18.0 | 83.3 | | 2.0 | 3.0 |
| バッコヤナギ | 0.5 | | | | | | | | | | | |
| ヒメヤシヤブシ | | | | 0.25 | 0.25 | | | | | | | |
| ナナカマド | | | 5.5 | 0.25 | 0.5 | 4.5 | 0.7 | 1.7 | 77.3 | 0.7 | 5.0 | 45.0 |
| ヒトツバカエデ | | | | 0.25 | 1 | 1 | | 0.3 | 2.3 | 0.3 | 0.3 | 0.3 |
| アオダモ | | 0.5 | 0.5 | | 1.5 | 1.25 | 0.7 | 2.3 | 3.0 | 0.7 | 2.3 | 2.0 |
| アズキナシ | | | | | 0.75 | 0.5 | | | | 0.3 | 0.3 | 0.3 |
| ヤマモミジ | | 0.5 | | | 0.25 | 1.75 | | 0.3 | 0.7 | | 8.7 | 10.0 |
| ミズキ | | | | | 1.25 | 0.5 | | 0.7 | 1.3 | 0.3 | | |
| ヤマウルシ | | | | | 0.25 | 0.25 | | 0.3 | 0.7 | | 0.7 | 0.3 |
| ウリハダカエデ | | | | | 1 | 1.75 | | 1.0 | 6.0 | 0.3 | 3.3 | 12.7 |
| アカマツ | | | | | | | 4.0 | | | 5.3 | | |
| ヤシヤブシ | 0.5 | | | | | | 1.3 | | | 1.0 | | |
| ウワミズザクラ | | | | | | 0.25 | | 1.0 | 1.3 | 0.3 | 0.3 | 0.3 |
| ハウチワカエデ | | | 0.5 | | | | | 0.3 | 0.7 | | 1.3 | 1.3 |

一方、イタヤカエデの実生は尾根で少なく、斜面では方位に関係なく豊富である傾向が認められたが、統計的に有意な違いではなかった (Kruskal-Wallis 検定, $P=0.211$)。

林冠種の量と立地要因の関係

調査地の主要な林冠層構成種であるアカマツとダケカンバの BA、ならびにイタヤカエデの BA と若木・実生密度について、微地形を傾斜と IC 値の 2 要因に分けて説明変数とし、さらに露岩量も説明変数に加えて、Glm による解析を行った (表 5)。この結果から、アカマツの BA に対して IC 値が有意に関係することが分かった。さらに、イタヤカエデの若木・実生密度の量に対しては、どの要因も有意に関係していることが明らかとなった。

表 5 Glm による、主要高木 3 種の量と立地要因の解析

モデルの推定は、BA についてはリンク関数 μ 、若木・実生密度についてはリンク関数ポアソンを用いて行われた。* $P < 0.05$, *** $P < 0.001$

a) アカマツ

| 説明変数 | BA | |
|------------|--------|--------|
| | 係数の推定値 | P |
| 傾斜 | 0.310 | 0.751 |
| IC値 | 35.738 | 0.014* |
| 露岩量 | 0.335 | 0.168 |
| 傾斜×IC値 | -3.929 | 0.048* |
| 傾斜×露岩量 | -0.003 | 0.822 |
| IC値×露岩量 | -0.292 | 0.093 |
| 傾斜×IC値×露岩量 | 0.031 | 0.126 |

b) ダケカンバ

| 説明変数 | BA | |
|------------|--------|-------|
| | 係数の推定値 | P |
| 傾斜 | -0.210 | 0.544 |
| IC値 | -1.041 | 0.730 |
| 露岩量 | 0.029 | 0.694 |
| 傾斜×IC値 | -0.045 | 0.930 |
| 傾斜×露岩量 | 0.000 | 0.932 |
| IC値×露岩量 | -0.021 | 0.678 |
| 傾斜×IC値×露岩量 | 0.003 | 0.663 |

c) イタヤカエデ

| 説明変数 | BA | | 若木・実生密度 | |
|------------|--------|-------|---------|-----------|
| | 係数の推定値 | P | 係数の推定値 | P |
| 傾斜 | -0.093 | 0.550 | 0.194 | <0.001*** |
| IC値 | -0.046 | 0.973 | 2.290 | <0.001*** |
| 露岩量 | -0.016 | 0.635 | 0.038 | <0.001*** |
| 傾斜×IC値 | -0.040 | 0.866 | -0.346 | <0.001*** |
| 傾斜×露岩量 | 0.002 | 0.213 | 0.001 | <0.001*** |
| IC値×露岩量 | 0.006 | 0.785 | -0.075 | <0.001*** |
| 傾斜×IC値×露岩量 | 0.002 | 0.477 | 0.004 | <0.001*** |

考察

調査が行われた一帯の群落構造は微地形により明らかに異なっていた。西向き斜面や尾根では林冠層でアカマツが優占する群落が形成されていたが、東向き斜面や谷底ではイタヤカエデとダケカンバが林冠で混交する林が見られた。アカマツ林の林冠の高さや総 BA はイタヤカエデやダケカンバの林のそれよりかなり大きな値を示し、また、前者の方が階層的にも複雑であった。微地形による群落の違いに関しては、単独峰の斜面方位、あるいは流水の解析作用によって生じた尾根から谷底に至る地形傾度に応じた植生変化の報告が多くある (Yoshioka and Kikuchi 1963, Kikuchi and Miura 1993, Nagamatsu and Miura 1997, 菊池 2001)。本調査地の微地形は噴火の際の泥流流出に伴うもので、流水によるものではないが (丸田 1968)、本調査地で得られた、尾根から斜面を経て谷底に至る植生変化には、解析谷の場合と共通する点も多い。

林冠層を構成する主要高木である、アカマツ、ダケカンバ、イタヤカエデの3種に絞って種ごとの個体群構造を比較した結果から、その動態を推測すると、西向き斜面や尾根で優占するアカマツは西向き斜面や谷底では全く見られず、どの微地形タイプでもアカマツが更新する可能性は殆どない。一方、東向き斜面や谷底で大サイズの個体が混交するイタヤカエデとダケカンバを見てみると、イタヤカエデは斜面で多く、ダケカンバは谷底で多い傾向があった。また、若木や実生の量にもイタヤカエデとダケカンバの間で明確な違いがあり、ダケカンバのそれが東向き斜面に少量存在するのみなものに対して、イタヤカエデの若木や実生はどの微地形タイプにも見られた。

ダケカンバは亜寒帯の寒冷多湿気候下では安定した林の優占種であるが (Tatewaki 1957, 渡邊 1967)、針葉樹林帯中では、破壊された森林跡地などで見られる非帯狀的な群落で優占するといわれる (神野 1973)。本調査地は針葉樹林帯に位置してはいないが、大きな攪乱やストレスを受ける立地に、より高い垂直分布帯に見られる種が下降して分布する例の一つと考えられる。本調査地では谷底で最もダケカンバが多い傾向が見られたが、そこでは周囲の斜面から泥流丘を構成する細粒物質が堆積して底質が平準化している様子が認められた。木村 (1984) や Kimura (1991) は、亜高山帯における斜面の崩壊によって細粒物質が堆積した場所で、ダケカンバが優占する林が形成された例を報告している。また、本調査地では、ダケカンバのサイズの大きい個体が斜面でも見られ、西向き斜面より東向き斜面でより多かった。日本の山地帯では、東向き斜面の方が西向き斜面より残雪量が多いといわれており (Yoshioka and Kikuchi 1963)、より雪圧 (酒井 1986) も強いと予想される。ダケカンバが雪圧に対して高い抵抗力を持つという報告もある (石塚 1978)。一方で、このようなダケカンバの優占する林は他の高木種が優占する林へと遷移するといわれている (大沢 他 1971)。本調査地におけるダケカンバの個体群にも若木や実生がほとんど見られないことから、新

たな斜面の表層崩壊などを受けて崩落物質が谷底に堆積するようなことがなければ、いずれ他種が優占する林に変わっていくものと考えられる。

一方、イタヤカエデは冷温帯に広く分布する樹木である。ブナ林の構成樹木でもあり、林冠でブナと共出現することもあるが(Cao and Ohkubo 1999)、優占することはなく(Peters et al. 1995)、森林内の中下層に多いといわれている(伊藤 1987)。イタヤカエデが林冠で優占する林は潮風にさらされる海岸で見られることが知られている(武田 他 2010)。一方で、山崩れ地でイタヤカエデが林冠木となっているという報告も多くあり(Nakamura 1978, Yamamoto et al. 1994)、溪畔では段丘上でブナ、水流に近い斜面でイタヤカエデが更新するという(Masaki 1992)。

本調査地は開析谷ではなく、谷底に常時水流を見ることはできないが、斜面に多く尾根に少ない点は共通している。イタヤカエデが崩壊地に多く分布することは、底質表層の動きに対して耐性を持っていることを示唆している。本調査地でもイタヤカエデが優占する東向き斜面の方が西向き斜面より強い傾斜を持っているので、表層の動きがこの種が東斜面で優占する一因となっているのかもしれない。

一方、東向き斜面は西斜面と比べて雪圧が強いと推測したが、それがイタヤカエデの優占に貢献しているかどうか明らかでない。確かに、雪圧に弱いと推測されるアカマツが存在しないことは、競争の観点からイタヤカエデにとって都合がよいが、ダケカンバと違って、イタヤカエデが雪圧に強いという報告は少ない。反対に、イタヤカエデの発芽時期は他の温帯林種と比べて早いので(Seiwa 1998)、長い積雪期間を持つ場所での更新は難しいという指摘があり(Masaki et al. 2007)、この点は今後の検討が必要である。

また、磐梯山の泥流特有の岩塊の露出に関して、Hiroki(1979)が山麓の泥流西側部分でイタヤカエデが多く、そこでは底質に占める岩塊の割合が高いと述べている。本調査地でも、確かに若木と実生の量が岩塊の露出と相関していたが、大サイズの個体に関しては、BA の値が大きい東向き斜面で特に露岩量が多い傾向は見られなかった(表 1)。この事実は、若木・実生段階の性質が必ずしも成体の分布を説明しない例を示しているのかもしれない(Nagamatsu et al. 2002, Masaki et al. 2007)。

このように、イタヤカエデの林冠木としての優占は、特殊なストレスやある種の攪乱が起こる場所に限られており、それ以外の場所では下層木として存在することは多くても林冠の優占種になれない。その原因の一つとして、光に対する性質が挙げられている。イタヤカエデの耐陰性は高く、林冠下でも連続的に更新すると言われるが(Namikawa 1996, Seiwa 2007)、ブナなどよりは耐陰性が低いという指摘もある(Hanba et al. 2002, Tanaka et al. 2009)。イタヤカエデが林冠で優占する海岸林でも、実生による更新はできずに萌芽更新を行っているという(武田 他 2010, 齋藤 2000)。本調査地でも、イタヤカエデの若木や実生が尾根を除いたどの微地形タイプでも比較的豊富に見られるにも関わらず、西向き斜面や谷底で優占できなかったのは、それぞれで先行して優占したアカマツやダケカンバによる被圧が原因であると考えられることもできる。

最後に、泥流丘形成による微地形変化に応じた群落の動態を総合的に考えてみると、本調査地では遷移初期から植生に微地形と対応した違いが見られ、西向き斜面にはアカマツが多く、東向き斜面や谷底にはダケカンバが多かった可能性が高い。1954年に火口で起こった山崩れ堆積地では、20年後の時点で既にアカマツやダケカンバ、ヤシャブシの侵入が報告されている(Makita 1978)。本調査地でも、主に斜面のコードラートで5mを超えるヤシャブシが見られることから、当初はヤシャブシが混在し、その後東向き斜面ではダケカンバ、西向き斜面ではアカマツがヤシャブシを抜いて林冠木になった可能性がある。一方、イタヤカエデの侵入はこれらの種より遅い。この種は侵入のために先行する樹木を必要とする可能性もある(横山 2010)。その結果、傾斜が比較的緩やかで雪圧が弱い西向き斜面では、先に侵入・定着した成長速度が速いアカマツの下で、高さ成長を抑えられたまま現在に至ったのであろう。一方、傾斜が急で雪圧が強い東向き斜面では、雪圧耐性はあるが雪の圧力を受けて樹冠の発達が悪い陽樹であるダケカンバやヤシャブシの下で耐陰性に優るイタヤカエデが成長を続け、それらの種を抜いて林冠で優占するに至ったものと推測される。また、谷底では斜面からの崩落物質の堆積が原因となって、現在でもダケカンバの優占が続いている可能性がある。さらに、これらの微地形タイプの将来を推測すると、アカマツとダケカンバには後継個体が殆ど見られないので、新たな攪乱がない限り、現在それぞれが優占する西向き斜面と谷底で、更新に成功することはないであろう。一方、イタヤカエデの若木や実生は尾根を除いた全ての微地形タイプで数多く見られるので、それらの場所で後継個体が準備されていることになるが、実際にその後継個体が林冠木となり得るかどうかは、将来新たな林冠層構成樹種が侵入する可能性もあり、明らかでない。

引用文献

- Abe, M., J. Izaki, H. Miguchi, T. Masaki, A. Makita and T. Nakashizuka. 2002. The effects of Sasa and canopy gap formation on tree regeneration in an old beech forest. *Journal of Vegetation Science*, 13: 565-574.
- Cao, K.F. and T. Ohkubo. 1999. Suppression and release during canopy recruitment in *Fagus crenata* and *Acer mono* in two old-growth beech forests in Japan. *Plant Ecology*, 145: 281-290.
- Clements, F.E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Inst., Washington, Publ. No.242.
- Hanba, Y., H. Kogami and I. Terashima. 2002. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant, Cell and Environment*, 25: 1021-1030.
- 広木 昭三. 1978. 裏磐梯における二次泥流上の植物群落. 吉岡邦二博士追悼植物生態論集, 346-355.
- Hiroki, S. 1979. Ecological studies of the plant communities on the Urabandai mud flows. *Ecol. Rev.*, 19: 89-112.

- 石塚和雄. 1978. 多雪山地亜高山帯の植生(総合抄録). 吉岡邦二博士追悼植物生態論集, 404-428.
- 菊池多賀夫. 2001. 地形植生史. 東京大学出版会, 東京.
- Kikuchi, T. and O. Miura. 1993. Vegetation patterns in relation to micro-scale landforms in hilly land regions. *Vegetatio*, 106: 147-154.
- Kimura, W. 1991. Revegetation Process on a Subalpine Mudflow. *Ecol. Res.*, 6: 63-77.
- 木村和喜夫. 1984. 亜高山帯における落葉樹林の位置. *遺伝*, 38:73-77.
- Makita, H. 1974. Plant invasion upon newly-born surfaces: An example from the Bandai-san Meiji Crater, Fukushima prefecture. *Sci. Rept. Tohoku Univ. 7th Series Geography*, 24: 11-24.
- 丸田英明. 1968. 裏磐梯泥流に関する若干の考察. *地理学評論*, 41(7):465-469.
- Masaki, T., W. Suzuki, K. Niiyama, S. Iida, H. Tanaka and T. Nakashizuka. 1992. Community structure of a species-rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, central Japan. *Vegetatio*, 98: 97-111.
- Masaki, T., K. Osumi, K. Takahashi and K. Hoshizaki. 2007. Effects of microenvironmental heterogeneity on the seed-to-seedling process and tree coexistence in a riparian forest. *Ecol. Res.*, 22: 724-734.
- Nagamatsu, D. and O. Miura. 1997. Soil disturbance regime in relation to micro-scale landform and its effects on vegetation structure in a hilly area in Japan. *Plant Ecology*, 133: 191-200.
- Nagamatsu, D., K. Seiwa, A. Sakai. 2002. Seedling establishment of deciduous trees in various topographic positions. *Journal of Vegetation Science*, 13: 35-44.
- Nakamura, T. 1984. Vegetational Recovery of Landslide Scars in the Upper Reaches of the Oi River, Central Japan. *J. Jpn. For. Sci.*, 66: 328-332.
- Nakamura, Y. 1978. Geology and petrology of Bandai and Nekoma volcanoes. *Sci. Rept. Tohoku Univ. Ser. III*, 14: 67-119.
- Namikawa, K. 1996. Stand dynamics during a 12 year period in an old-growth, cool temperate forest in northern Japan. *Ecol. Res.*, 11: 23-33.
- Olson, J.S. 1958. Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan. *Bot. Gazette*, 119: 125-170.
- 大矢 暁・羽田 忍. 1955. 磐梯山カルデラ壁の崩壊. *地質学雑誌*, 61: 87.
- 織戸明子・星野義延. 1997. 奥日光・奥鬼怒地方冷温帯林における種構成・構造の南北斜面間での差異. *植生学会誌*, 14: 77-89.
- 大沢雅彦・鈴木三男・渡辺隆一・入倉清次・阿部葉子. 1971. 富士山における垂直分布帯の形成過程. 富士山(津屋弘達ら編), pp. 371-421. 富士急行, 東京.
- Peters, R., H. Tanaka, M. Shibata and T. Nakashizuka. 1995. Light climate and growth in shade-tolerant *Fagus crenata*, *Acer mono* and *Carpinus cordata*. *Ecoscience*, 2(1): 67-74
- Sakai, S. 1986. Patterns of branching and extension growth of vigorous saplings of Japanese *Acer* species in relation to their regeneration strategies. *Can. J. Bot.*, 65: 1578-1585.
- Seiwa, K. 2007. Trade-offs between seedling growth and survival in deciduous broadleaved trees in a temperate forest. *Ann. Bot.*, 99:537-544.
- Seiwa, K. 1998. Advantages of early germination for growth and survival of

- seedlings of *Acer mono* under different overstorey phenologies in deciduous broad-leaved forests. *Journal of Ecology*, 86: 219-228.
- 斎藤新一郎. 2000. 栄養繁殖としての萌芽繁殖, 伏条繁殖および倒木繁殖について - 松前小島のイタヤカエデ林における諸事例 -. 専修大学北海道短期大学紀要自然科学編, 33: 11-22.
- 酒井 昭. 1977. 植物の積雪に対する適応. 低温科学. 生物篇, 34: 47-76.
- 神野展光. 1973. 亜高山帯(亜寒帯)の植物社会. 植物社会学(佐々木好之編), pp. 33-37. 共立出版, 東京.
- Tagawa, H. 1964. A study of the volcanic vegetation in Sakurajima, south-west Japan I. Dynamics of vegetation. *Mem. Fac. Sci. Kyusyu Univ., Ser.E(Biol.)*, 3: 165-228.
- Tanaka, H., M. Shibata, T. Masaki, S. Iida, K. Niiyama, S. Abe, Y. Kominami and T. Nakashizuka. 2008. Comparative demography of three coexisting *Acer* species in gaps and under closed canopy. *Journal of Vegetation Science*, 19: 127-138.
- Tansley, A.G. 1936. *British Islands and their vegetation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tatewaki, M. 1957. Geobotanical studies on the Kurile Islands. *Acta Horti. Gotoburgensis*, 21:43-123.
- Ter Braak C.J.F. and P. Šmilauer 2002. *CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Tezuka, Y. 1961. Development of vegetation in relation to soil formation in the volcanic island Ohshima, Izu, Japan. *J. Bot.*, 17: 371-402.
- 武田展也・夏目俊二・宮本敏澄・玉井裕・矢島崇. 2010. 桧山地方における海岸生イタヤカエデ林の林分構造と更新. *北海道大学演習林研究報*, 67: 25-33.
- 薄井 宏. 1955. 奥日光の森林植生 第一報 男体山の部. *宇都宮大学農学部学術報告*, 3(1): 18-30.
- Walker, L.R. and del Moral, R. 2003. *Primary succession and ecosystem rehabilitation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- 渡邊定元. 1967. 亜寒帯落葉広葉樹林. *北方林業*, 19:8-11.
- Yamakura, T., M. Kanzaki, A. Itoh, T. Okubo, E. O. K. Chai, H. S. Lee and P. S. Ashton 1995. Topography of large scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. *Tropics*, 5: 41-56.
- Yamamoto, S., N. Nishimura and K. Matsui. 1995. Natural disturbance and tree species coexistence in an old-growth beech - dwarf bamboo forest, southwestern Japan. *Journal of Vegetation Science*, 6: 875-886.
- 吉井義次 1939. 火山植物群落の研究(1) 生態学研究, 5: 204-217.
- 横山 翔. 2008. 火山泥流上の先駆高木ナナカマドに対する上層木の影響とその変化. 2009年度山形大学大学院理工学研究科学学位論文.
- Yoshioka, K. and T. Kaneko. 1963. The distribution of plant communities due to topography in a part of Mt. Hakkoda. *Jap. J. Ecol.*, 12: 26-31.