

40 周年記念シンポジウム「関西の自然の長期的な変化：長期モニタリングの結果から見える過去と現在」

春日山原始林の樹木動態－20 年間のモニタリングから－

大阪市立大学理学研究科
大阪市立大学理学研究科
京都大学農学研究科
大阪市立大学理学研究科

伊 東 明
名 波 哲
神 崎 護
山 倉 拓 夫

Tree dynamics of a warm-temperate evergreen forest at Kasugayama, Japan: results of a 20-year monitoring. Akira Itoh*, Satoshi Nanami (*Graduate School of Science, Osaka City University*), Mamoru Kanzaki (*Graduate School of Agriculture, Kyoto University*) and Takuo Yamakura (*Graduate School of Science, Osaka City University*)

春日山の森林動態調査

大阪市立大学・植物機能生態学研究室（旧植物生態学研究室）では、1980 年代から春日山で森林動態の研究を続けている。1980 年代には、主に林冠ギャップの形成年や樹齢データから過去の森林の状況を推定する方法が使われていたが（例えば、Naka, 1982 ; Naka & Yoda, 1984 ; Shimoda et

al., 1994）、1990 年頃から固定調査区を設置して、個体ごとに樹木の生死と成長を継続的に計測するようになった。

1991 年に完成した調査区は、春日山原始林内の尾根で囲まれた小さな集水域全体（面積約 13ha）に設置してあり（図 1）、全ての林冠木（胸高周囲長 60cm 以上の樹木）の根元位置、樹種、周囲長が測定されている（神崎, 1992 ; Mizuno et

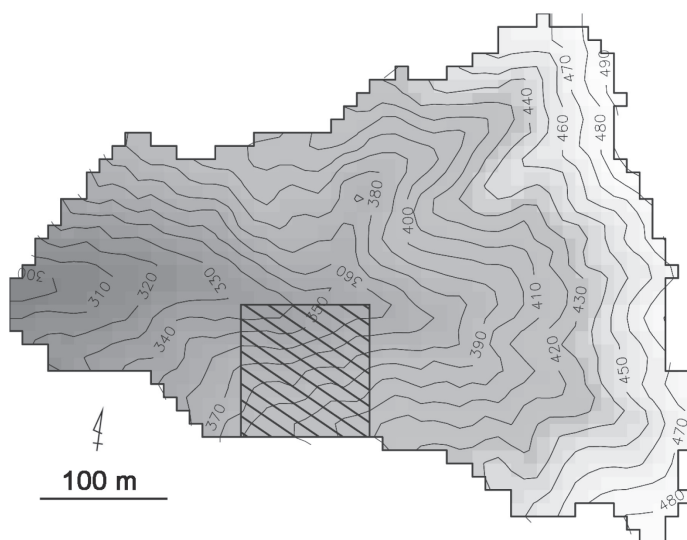


図 1. 春日山原始林に設置された面積 13ha の固定調査区。斜線部分は、環境省の「モニタリングサイト 1000」の調査区（1ha）。10m 間隔の等高線も示してある。

al., 1999)。1996 年からは、調査区内の一部の場所（約 5ha の範囲）で、胸高直径（DBH）1cm 以上の全樹木の調査が行われた（山倉ほか，2001）。2007 年からは、環境省の「モニタリングサイト 1000」に準コアサイトとして参画し（Ishihara et al., 2011），北向き斜面の 1ha（100 × 100m）の範囲にある胸高周囲長 15cm 以上の樹木の毎木調査が 5 年間隔で続けられている（図 1）。

ここでは、「モニタリングサイト 1000」の準コアサイトのうち、1996 年時点のデータも揃っている 0.92ha を対象に、20 年間の樹木動態を解析した結果について報告する。以下では、個体の幹サイズを周囲長ではなく、DBH で示す。なお、計測した最も小さい個体の周囲長は 15cm で、正確には DBH=4.8cm と換算されるが、簡便のために 5cm と表記する。

20 年間の変化

調査期間中に DBH5cm 以上の樹木が 45 種記録された。主な樹種の測定年ごとの幹数を表 1 に示す。Naka (1982) は、DBH20cm 以上の個体を春日山の林冠木と定義しており、これに従えば、サカキ（最大直径 29.5cm）やアセビ（最大直径 29.1cm）の最大個体も林冠に達していることになる。しかし、これらの種の個体はほとんどが DBH20cm 以下だったので、ここでは最大直径 30cm 以上の樹種を「林冠木種」、30cm 未満の樹種を「中低木種」とよぶことにする。

林冠木種には、ブナ科のツクバネガシ、コジイ、ウラジロガシとクスノキ科のイヌガシなど、常緑広葉樹が多く、これに、本数はそれほど多くないが、スギ、ツガなどの常緑針葉樹の大径木が混じっているのが特徴である。また、この調査区の尾根近くには、落葉樹のアカシデ（カバノキ科）も多く見られた。

中低木種には、サカキ、アセビ、シキミ、ヒサカキなどの常緑で耐陰性が高い樹種に加えて、常緑樹だが先駆性の強いクロバイが多いのが特徴といえる。

林冠木種、中低木種ともにやや先駆性の高いアカシデやクロバイが多く見られたことから、この調査区では過去に比較的大きな攪乱があった可能性がある。ただし、春日山の典型的な先駆樹種のカラスザンショウやアカメガシワが全く見られないため、最近では、林冠ギャップが形成されるような攪乱が起きていないと考えてよいだろう。

調査区内の総幹数は、1996 年～2016 年の間に 1206 本から 1104 本に減った（表 1）。しかし、直径階ごとに分けてみると、幹数を減らしたのは、DBH5 ～ 10cm の小さな個体のみで、DBH10cm より大きな幹の数は増えていることがわかる（図 2）。これは、大きな直径階では、死亡した幹の数

表 1. 春日山調査区（0.92ha）における主要樹種の計測年ごとの幹数.

種 名	最大直径 (cm)	側定年			
		1996	2007	2011	2016
スギ	158.7	16	18	14	13
ツクバネガシ*	93.7	83	79	79	73
ツガ	88.8	20	18	18	15
コジイ*	81.5	66	66	66	63
アカガシ	69.3	22	21	21	20
ウラジロガシ*	60.3	59	55	54	53
アカシデ*	59.6	53	44	44	43
ヒノキ	57.8	12	12	12	12
ホソバタブ	53.0	8	14	17	13
カナクギノキ	43.3	10	9	10	8
イヌガシ*	37.5	190	187	165	164
ウリハダカエデ	36.9	27	23	16	12
アラカシ	31.8	20	20	21	22
サカキ*	29.5	250	293	318	343
アセビ*	24.1	55	52	41	30
クロバイ*	22.3	103	61	56	46
シキミ*	19.4	87	88	90	91
シロバイ	16.3	7	7	5	6
ヒサカキ*	14.0	35	15	17	14
ムラサキシキブ	10.6	13	13	11	8
その他 (25 種)		70	60	60	55
合 計		1206	1155	1135	1104

最大直径順に並べてある。*: 個体数の多い主要 10 種.

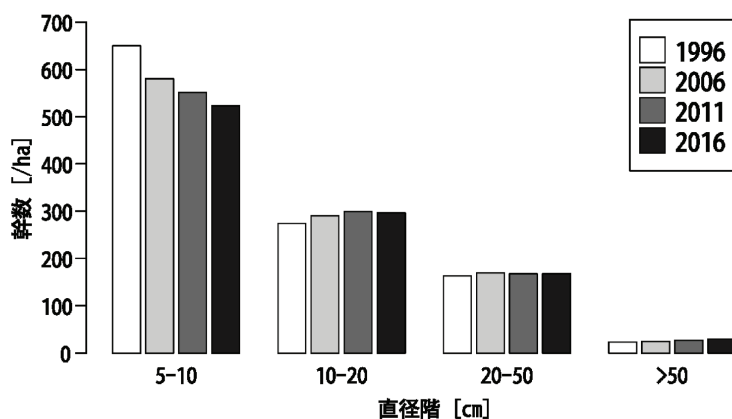


図 2. 春日山原始林の 0.92ha の調査区における直径階ごとの幹数の変化.

よりも、成長して小さな直径階から次の直径階に移った幹の数の方が多かったためである。つまり、本調査区では、この 20 年間で、大きな個体が増える一方で、小さな個体が大幅に減ったことになる。

小さな直径階で幹数を減らしたのは、どんな種だろうか。図 3 に、DBH5 ～ 10cm の幹数が多かった 9 種について、20 年間の DBH5 ～ 10cm の幹数の減少率を示した。幹数が増えたのは、サカキのみで、他の樹種はすべて幹数を減らしていた。幹数の減少率が小さいかったイヌガシ、シキミ、アセビは、いずれもニホンジカの嗜好植物とされている（橋本・藤木, 2014）。一方で、主要な林冠木種であるコジイ、ウラジロガシ、ツクバネガシの減少率は、全樹種の平均よりも高かった。また、ニホンジカが好んで食べるとされるヒサカキ（橋本・藤木, 2014）と先駆性のクロバイは、極めて高い減少率を示し、20 年間で幹数が半分以下になった。これらの結果は、20 年間でシカの嗜好好樹種の割合が増えたことを示しており、シカの採食が小さな幹の種組成に影響した可能性を示唆する。なお、クロバイの幹数が大きく減ったのは、林冠を占める大きな木の数が増えて林内が暗くなったことで、耐陰性の低いクロバイが死亡

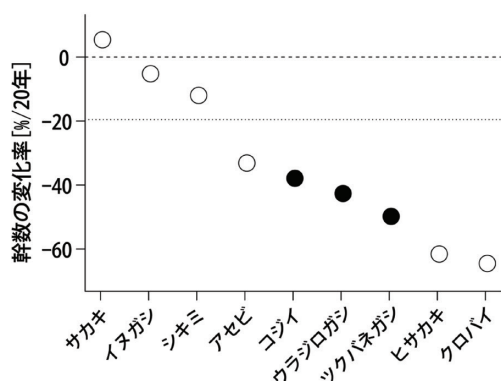


図 3. 春日山原始林の 0.92ha の調査区における主要 9 樹種の 1996 年～2016 年までの胸高直径 5 ～ 10cm の幹数の変化率。破線は変化率 0, 点線は全樹種の変化率。

したからかもしれない。

以上述べた 1996 年～2016 年の変化をまとめると、個々の幹の成長によって、DBH10cm 以上の大きな木が増える一方で、シカが好んで食べる種を中心に DBH10cm 未満の小さな幹が減ったことになる。春日山で林冠木とされる DBH20cm 以上の樹木だけを見れば、ブナ科などの林冠木種が順調に成長しており、過去の攪乱から遷移が進んで、クロバイやアカシデ等の先駆性樹種が減っている段階と見なすこともできる。なお、2013 年～2015 年に同じ場所の 7.7ha の範囲で DBH10cm

以上の個体を再調査した奈良女子大学の村田・松井も、春日山では1991年からの25年間にブナ科常緑樹の林冠木が増え、遷移が進んだとしている（「春日山原始林における樹木群集構造の変化及び地形に関連する分布・成長特性」日本生態学会第63回全国大会講演要旨、<http://www.esj.ne.jp/meeting/abst/63/P1-018.html> 2019.11 参照）。ただし、今回の DBH 5 ～ 10cm の幹数が大幅に減っていたことを考えると、こうした林冠木の状況が今後も長期的に継続するかどうか慎重に検討する必要があるだろう。

行列モデルによる将来予測

ここでは、今回得られた20年間の動態データを基に簡単な行列モデルを使ったシミュレーションで、春日山原始林の将来の予測を試みる。本来は、各樹種ごとに個別の行列モデルをつくるのが理想的だが、データ量が十分ではないため、今回は、最大直径30cm以上の林冠木種（12種）と30cm未満の中低木種（33種）の2つの種群に分けて行列モデルをつくった。それぞれの種群を4つの直径階（林冠木種：5 ～ 10cm, 10 ～ 20cm,

20 ～ 50cm, 50 以上, 中低木種：5 ～ 10cm, 10 ～ 20cm, 20 ～ 25cm, 20cm 以上）にわけて、直径階間の推移行列を3回の計測期間（1996 ～ 2007 年, 2007 ～ 2011 年, 2011 ～ 2016 年）それぞれについて作成した。なお、最も小さい直径階への更新率は、最大直径階の個体数に応じて決まるものと仮定した。

現状からの予測

まず、過去20年の状況が今後も続くとは仮定して、林冠木種と中低木種それぞれの今後200年間の森林動態を予測した。行列の値は測定期間によって異なるため、3つの行列が起きる順番をランダムに選ぶシミュレーションを1000回行い、各直径階に含まれる個体数の平均値と95%の予測値が含まれる範囲を計算した。

その結果、林冠木種では、過去20年間に見られた小さい直径の個体の減少がしばらく続くが、その後、大きな個体の数が増えるにつれて更新個体数も増加し、現在の個体数とそれほど変わらない状態が長期間にわたって維持されると予測された（図4a）。また、中低木種でも、小さな直径階の個体数が現在よりもずっと少なくなるが、やは

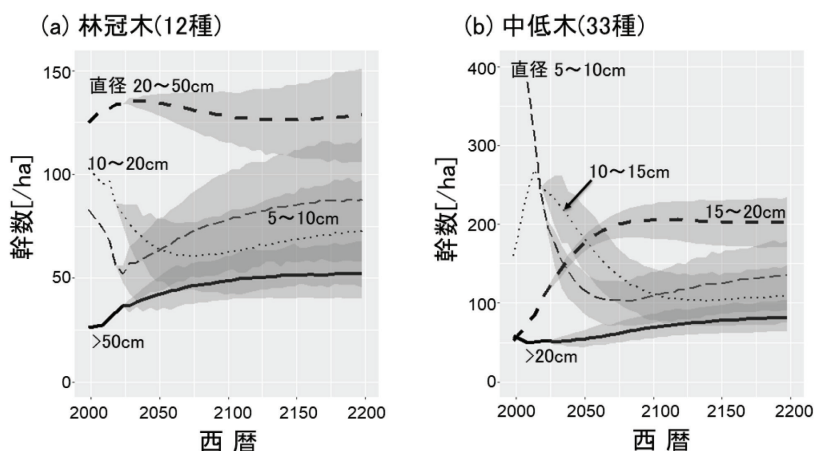


図4. 推移行列モデルで予測した春日山原始林の0.92haの調査区のエドヒメトウライ (a) と中低木種 (b) における4つの直径階の個体数変動。線は1000回のシミュレーションの平均値、灰色は95%の予測値の範囲を表す。

り大きな個体の数は十分維持されると予測された(図 4b)。

つまり、今回の動態データからは、春日山では、成熟個体の数が減るような大きな問題が起きる可能性は少ないことになる。しかし、今回の動態データを調べたのが 2016 年までのナラ枯れの影響がほとんど見られない時期であったこと、DBH5cm より小さな個体については調べていないことから、現在、春日山で問題になっているナラ枯れによるブナ科の大木の枯死とシカの採食による実生や稚樹の更新阻害の影響を十分に反映しているとは言えない。そこで、以下では、これらの問題を仮定した推移行列をつくって、林冠木種への影響を推定してみた。

ナラ枯れを考慮した予測

春日山では、2012 年にナラ枯れが確認されてから、コナラなどの落葉樹だけでなく、常緑のカシ類にもナラ枯れの被害が広がっている。奈良県による 2015 年の調査では、調査した常緑ブナ科樹種の大径木 322 本の 24.8% (80 本) にナラ枯れの被害(カシノナガキクイムシの穿孔等)が確

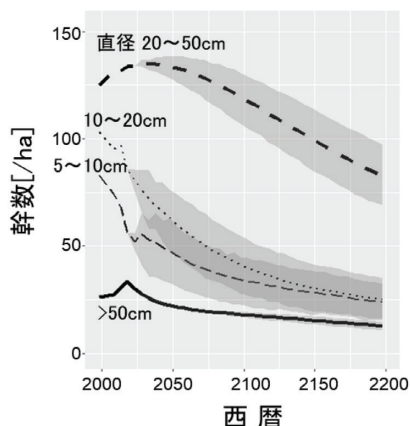


図 5. ナラ枯れを想定した推移行列モデルで予測した春日山原始林の 0.92ha の調査区の林冠木種における 4 つの直径階の個体数変動。線は 1000 回のシミュレーションの平均値、灰色は 95% の予測値の範囲を表す。

認され、そのうちの 2 本は調査時点ですでに枯死していた(「春日山原始林のナラ枯れ対策(奈良県)」, <http://www.pref.nara.jp/secure/145042/05.pdf> 2019.11 参照)。今回の調査区内でのナラ枯れが原因と思われる死亡個体は、2016 年の調査時に死亡していた DBH58cm のウラジロガシ 1 個体のみであったが、他にもツクバネガシの林冠木 2 個体でカシノナガキクイムシの穿孔が見つかった。今後、ナラ枯れによる枯死がどのくらい増えるかはわからないが、ブナ科の大径木で死亡率が上がる可能性は否定できないだろう。そこで、今回得られた林冠木の推移行列の DBH50cm 以上の直径階の生存率を観察された値の 80% に減らして、シミュレーションを実施してみた。

その結果、大径木の死亡率が高い状態が続くと DBH20cm 以上の現在の個体数は維持できず、ゆっくりとではあるが、徐々に大きな個体が減っていくと予測された(図 5)。もちろん、ナラ枯れの被害は将来にわたってずっと続くわけではなく、ある程度時間がたてば、徐々に終息していく可能性が高いだろう。そのため、このシミュレーションは現実的ではないかもしれない。しかし、大径木の生存率が今より 20% 下がるだけでも、林冠木の個体数は、安定的には維持できなくなることが、このシミュレーションから示唆される。

稚樹の更新阻害を考慮した予測

春日山におけるもう 1 つの問題に、シカによる植物の更新阻害がある。春日山では、シカが種子、実生、稚樹を採食することで、多くの樹種で更新阻害が起きていると報告されている(前迫, 2006, 2013)。九州の綾にある常緑広葉樹林では、常緑ブナ科樹木(ウラジロガシ、アカガシ、イチイガシ、スダジイ)の DBH20cm 以上の個体密度が各種 1ha あたり数本～十数本なのに対して、樹高 2m 以下の稚樹の密度は数百本～数千本もあ

り、どの樹種も高密度稚樹バンクを形成している（永松ほか，2002）。おそらく、ブナ科林冠木樹種の更新には、こうした稚樹バンクが不可欠と思われる。春日山で林冠木種の稚樹バンク密度や稚樹動態を調べたデータは見当たらないが、現地での観察やいくつかの実生に関するデータ（例えば、依田ほか，2014）から、春日山では林冠木種の実生や稚樹の密度が極めて低い状況にあることは間違いない。こうした状況が続けば、DBH5cm への更新個体数は、1996 年～2016 年に観察された値よりも、今後は大幅に減少する可能性が高い。

そこで、大径木の生産した種子の多くが DBH5cm に至るまでにシカによって食べられてしまうと仮定して、最大直径階の個体の DBH5cm の個体の更新率に対する貢献度が、観察された値の 1/10 しかないと仮定した行列モデルをつくって、600 年先までの林冠木種の動態を予測してみた。

その結果、DBH50cm 以上の最大サイズでは、約 100 年先までは、1996 年～2016 年に見られたのと同じように個体数の増加が続くが、その後は

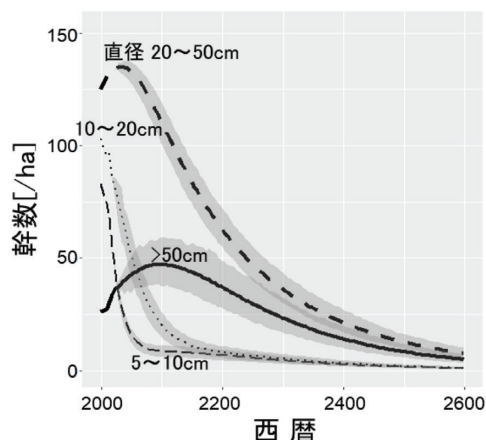


図 6. 更新障害を想定した推移行列モデルで予測した春日山原始林の 0.92ha の調査区のエドヒヤクサマ木種における 4 つの直径階の個体数変動。線は 1000 回のシミュレーションの平均値、灰色は 95% の予測値の範囲を表す。

減少に転じ、600 年後までには、林冠木種はほぼいなくなってしまうと予測された（図 6）。この結果は、強い更新障害があったとしても、個体数の減少はゆっくりとしか進まず、森林が壊滅的な状態になるまでには長い時間がかかることを示唆する。これは、林冠木樹種は、大径木の死亡率が低く寿命が長いためである。

山倉ほか（2001）は、春日山の 13ha 調査区で調べた先駆樹種カラスザンショウの詳細な動態データから、シカの食害による更新障害が原因で、カラスザンショウが 185 年後までに 13ha 調査区から絶滅すると推定した。また、他の樹種の死亡率もカラスザンショウと同じで、かつ、全く更新が起きないと仮定すると、280 年後までに、ほぼ全ての林冠木が絶滅すると推定した。この推定は、今回のシミュレーションでの絶滅までの推定期間よりも短い、それは、林冠木種の実際の死亡率が先駆樹種であるカラスザンショウよりずっと小さいためだろう。それでも、今回のシミュレーションも、現在の更新障害が続けば春日山の林冠木はいずれ絶滅するという山倉ほか（2001）の予測を支持する。ただし、今回のシミュレーションで、その速度が非常にゆっくりとしたものであることが示唆されたため、手遅れにならないうちに更新障害を緩和することさえできれば、春日山原始林のエドヒヤクサマの個体数を将来も維持することは十分に可能だろう。

まとめ

春日山原始林での 20 年間の樹木動態調査と簡単な行列モデルを組み合わせる将来の予測を試みた。その結果、すでに指摘されているように、シカの採食による更新障害とナラ枯れによる大径木の枯死が、長期的には春日山原始林に影響する可能性があることを、実際のデータに基づいて予測

できた。また、これもすでに言われていることではあるが、森林動態の進行は非常にゆっくりと進むことが確認でき、これから対策を進めれば春日山原始林を十分持続できることも示唆された。ただし、稚樹の正確な動態データがないこと、樹種別の予測をするにはデータ量が少なく詳細なモデルが作成できないこと等、複雑な森林動態をより正確に予測するためには、まだ課題も多い。こうした点を中心に、今後もデータを蓄積して、より詳細なモデルを使った解析を進めれば、さらに正確な動態予測が可能になるだろう。

謝辞

本調査の一部は、環境省の「モニタリングサイト1000」事業として実施しているものである。奈良県公園事務所には、春日山での調査許可と調査実施に際しての様々なご協力をいただいた。毎木調査では、大阪市立大学・機能植物生態学研究室の多くの学生と卒業生に手伝っていただいた。これら関係機関と関係者に深く感謝申し上げる。

引用文献

橋本佳延・藤木大介. 2014. 日本におけるニホンジカの採食植物・不嗜好性植物リスト. 人と自然, 25 : 133 – 160.

Ishihara, M. I., S. N. Suzuki, M. Nakamura, T. Enoki, A. Fujiwara, T. Hiura, D. Hoshino, K. Homma, K. Hoshizaki, H. Ida, K. Ishida, A. Itoh, T. Kaneko, K. Kubota, K. Kuraji, S. Kuramoto, A. Makita, T. Masaki, K. Namikawa, K. Niiyama, M. Noguchi, H. Nomiya, T. Ohkubo, S. Saito, T. Sakai, M. Sakimoto, H. Sakio, H. Shibano, H. Sugita, M. Suzuki, A. Takashima, N. Tanaka, N. Tashiro, N. Tokuchi, Yakushima Forest Environment Conservation

Center, T. Yoshida & Y. Yoshida. 2011. Forest stand structure, composition, and dynamics in 34 sites over Japan. *Ecological Research*, 26 : 1007-1008.

神崎 護. 1992. 地形測量を組み合わせた毎木調査の紹介：春日山照葉樹林からニューズレター標識, 2 : 1 – 4.

前迫ゆり. 2006. 春日山原始林とニホンジカ. 「世界遺産をシカが喰う シカと森の生態学」(湯本貴和・松田裕之編), pp. 147 – 165. 文一総合出版, 東京.

—— (編). 2013. 世界遺産 春日山原始林－照葉樹林とシカをめぐる生態と文化－. 292pp, ナカニシヤ書店, 京都.

永松 大・小南陽亮・佐藤 保・齊藤 哲. 2002. 綾照葉樹林の個体群構造と更新. 九州森林研究, 55 : 50 – 53.

Mizuno, T., N. Fujii, M. Kanzaki & T. Yamakura. 1999. Fractal nature of spatial patterns in Japanese evergreen oak forest trees. *Vegetation Science*, 16 : 103-113.

Naka, K. 1982. Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwestern Japan. I. Wind damaged trees and canopy gaps in an evergreen oak forest. *The Botanical Magazine Tokyo*, 95 : 385-399.

—— & K. Yoda. 1984. Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwestern Japan. II. Species composition and density of seeds buried in the soil of a climax evergreen oak forest. *The Botanical Magazine Tokyo*, 97 : 61-79.

—— & T. Yoneda. 1984. Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwestern Japan. III. Revegetation in gaps in an evergreen oak forest. *The Botanical Magazine Tokyo*, 97 : 275-286.

Shimoda, K., K. Kimura, M. Kanzaki & K. Yoda. 1994. The regeneration of pioneer tree species under browsing pressure of Sika-Deer in an evergreen oak

- forest. Ecological Research, 9 : 85-92.
- 山倉拓夫・川崎稔子・藤井範次・水野貴司・平山大輔・野口英之・名波 哲・伊東 明・下田勝久・神崎 護. 2001. 春日山照葉樹林の未来. 関西自然保護機構会誌, 23 : 157 - 167.
- 依田綾子・前迫ゆり・名波 哲・神崎 護. 2014. 春日山原始林におけるツクバネガシの種子および当年生実生の初期動態. 地域自然史と保全, 36 : 59 - 66.