

原著論文

英虞湾沿岸の暖温帯常緑広葉樹林における樹木の分布と微地形の関係

The effect of micro-topography on tree distribution patterns

in a warm temperate evergreen broadleaved secondary forest in the coastal area of Ago bay, Japan

島田博匡¹⁾・野々田稔郎¹⁾Hiromasa Shimada¹⁾ and Toshiro Nonoda¹⁾

要旨：英虞湾の沿岸斜面に成立したウバメガシが優占する常緑広葉樹林において樹木の分布に及ぼす微地形の影響について解析を行った。ブートストラップ法により樹種ごとの微地形（頂部斜面（CS）、下部谷壁斜面（LS）、谷頭凹地（HH））に応じた分布の偏りを解析した。検出された偏在微地形に基づき、27種の出現種はCS群（1種）、LS群（2種）、HH群（3種）、普遍種（6種）、低頻度出現種（15種）の5群に分類された。いずれの微地形でもウバメガシを含む普遍種の個体数や胸高断面積合計に占める構成比率が大きく、微地形間で樹種構成の類似性が比較的高い傾向が認められた。

キーワード：ウバメガシ、海岸林、広葉樹、照葉樹林、地形

Abstract : We investigated the effect of micro topographic variation on trees distribution in a warm temperate evergreen broadleaved forest dominated by *Quercus phillyraeoides* in the coastal area of Ago bay, Japan. Species guild analysis, based on the identification of species preferred topographic units, performed by a bootstrap method showed a guild structure corresponding to each of the following topographic units: crest slope (CS), lower slope (LS), and head hollow (HH). We divided 27 species into 5 groups: CS group (1 species), LS group (2 species), HH (3 species), generalists (6 species), and infrequent species (15 species). Species composition was very similar among the 3 topographic units, because each topographic unit had a high proportion of the number of individuals and total basal area of generalists, which contain *Q. phillyraeoides*.

Key words: broadleaved trees, costal forest, lucidophyllous forest, topography, *Quercus phillyraeoides*

はじめに

英虞湾沿岸には急傾斜の海岸崖地が広く分布しており、その大半はウバメガシが優占する常緑広葉樹林で覆われている（谷口，1958）。この森林の状態は英虞湾への陸域からの有機物や土砂の供給に密接に関係すると考えられることから、海洋環境の悪化が問題となっている英虞湾の再生（国分，2009）を目指すうえで沿岸域の森林の状態を適切に保つことも重要となる。そのためには、森林の状態と海洋環境との関係を定量的に評価することのほか、現在成立している森林の樹種構成や林分構造、成立要因などを明らかにし、今後の森林管理手法を検討する必要がある。

一方、森林の構造や動態は攪乱や栄養資源の可給性に強く影響されるが（Whittaker, 1967）、小スケールでは微地形の違いが攪乱の頻度や養水分条件の不均一性をもたらすことで、山地の森林における樹

¹⁾ 三重県林業研究所

Mie Prefecture Forestry Research Institute

E-mail : shimah03@pref.mie.jp

木の分布を規定する主要因の一つとなっている (Ito *et al.*, 2007). 植生と微地形の関係に関する研究はこれまでも数多く行われており, 微地形ごとに樹木の分布や動態, 樹種構成, 種多様性などが異なることが報告されている (菊池, 2001). 英虞湾の沿岸斜面においても微地形ごとの樹種構成や林分構造を明らかにすることで, 群落特性あるいは構成種の種特性に合わせたより適切な森林の管理手法を検討することができると考えられる. そこで, 本研究では英虞湾の沿岸斜面に成立した常緑広葉樹林において毎木調査や微地形調査を行い, この結果をもとに樹木の分布や林分構造に及ぼす微地形の影響を検討した.

なお, 本研究は県単独事業「森林が閉鎖性海域の環境に及ぼす影響の解明 (平成 19 ~ 22 年度)」により実施した.

調査地と調査方法

1. 調査地

三重県志摩市阿児町立神の英虞湾に面する沿岸斜面に成立した常緑広葉樹二次林を調査地とした (図 -1). 調査地ではウバメガシが優占し, 林床の大部分にはコシダやウラジロが密生している. メッシュ気候値 2000 (気象庁, 2002) から求めた年平均気温は 16.0 °C, 年間降水量は 2,014.7 mm である. 暖かさの指数は 131.6 °C で照葉樹林帯に属する. 調査地付近は昭和 30 年代頃まで薪炭林として利用されるほか, 尾根近くの頂部斜面では耕作も行われていた (原条, 私信). 利用状況の詳細は不明である.

2008 年 4 月, 調査地内の標高 0 ~ 13 m の北向き斜面に 0.235 ha の調査区を設定した. 調査区はさらに 94 個の 5 m × 5 m の小方形区に区分した (図 -2). 調査区の上端は尾根部に位置し, 下端付近では海域に接している.

2. 調査方法

2.1. 毎木調査

2008 年 5 月, 調査区内に出現した胸高直径 (1.2 m 高) (DBH) 2 cm 以上の樹木を対象に, 樹種の



図 -1. 調査地の位置

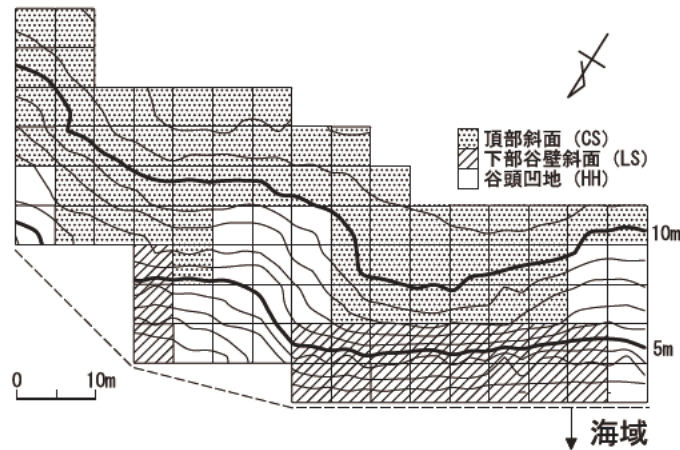


図-2. 設定した調査区と微地形. 調査区内は94個の5m×5m小方形区に区分した.

同定, 胸高直径および個体位置の調査を行った. このとき, 各個体の根元が位置する5m×5mの小方形区を個体位置とした. 同一個体にDBH2cm以上の幹が複数ある場合にはこれら全ての幹のDBHを測定した. また, 各小方形区の中から最大樹高の個体を選定し, 樹種の同定と測棒を用いて樹高の調査を行った.

2.2. 微地形調査

2008年5月にレベル測量により全ての小方形区の格子点121点の標高を求めた. 各小方形区の傾斜と凹凸度をYamakura *et al.* (1995)の方法により算出した. 傾斜は小方形区の4隅の格子点の座標の回帰平面式をもとに算出した(図-3(a)). 凹凸度は小方形区の4隅の格子点の平均標高とそれを囲む外枠上の12点の平均標高との差とし, このとき正の値であれば凸型, 負の値であれば凹型であることを示す. ただし, 凹凸度は調査区外周に接する小方形区では算出することができないため, それ以外の46個分についてのみ算出した(図-3(b)).

微地形区分は田村(1987)の方法に従って行った. 算出された傾斜や凹凸度, 現地踏査の結果をもとに, 調査区内の微地形を小方形区単位で頂部斜面(CS), 下部谷壁斜面(LS), 谷頭凹地(HH)の3つに区分した(図-2). 頂部斜面は平均傾斜15.2°の比較的緩やかな凸型斜面であり, 試験区の57%程度を占めている(表-1). なお, わずかに上部谷壁斜面(US)に分類される小方形区がみられたが,

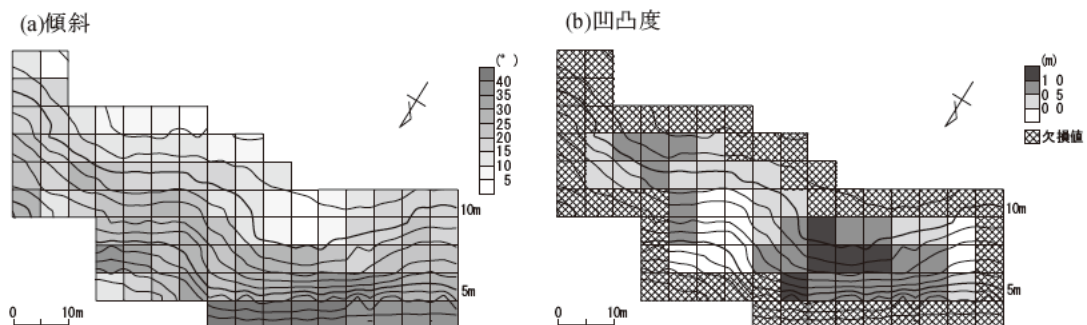


図-3. 調査区の傾斜, 凹凸度

表-1. 調査区の概要

微地形	面積 (ha)	面積割合 (%)	平均傾斜 (°)	出現種数 (種)	個体数 (本)	個体密度 (本/ha)	平均最大樹高 (m)
頂部斜面 (CS)	0.1350	57.4	15.2 ¹⁾	22	455	3370	8.02 ²⁾
下部谷壁斜面 (LS)	0.0475	20.2	33.3	19	191	4021	7.71
谷頭凹地 (HH)	0.0525	22.3	23.7	21	202	3848	8.89
計	0.2350		20.7	27	848	3609	8.15

1) 各小方形区の Yamakura *et al.* (1995) の方法で算出した傾斜の平均値

2) 各小方形区の最大樹高の平均値

本研究ではこれらについても頂部斜面に含めた。頂部斜面の下方には遷急線を境に下部谷壁斜面あるいは谷頭凹地が続いている。下部谷壁斜面はやや凸型斜面であり、平均傾斜が 33.3° と急峻である。谷頭凹地は平均傾斜が 23.7° のやや緩やかな凹型斜面で谷状の地形である。下部谷壁斜面あるいは谷頭凹地の下方は海域となっている。

2.3. 解析方法

Ito *et al.* (2006, 2007) の方法に従い、樹種ごとの微地形に応じた分布の偏りを、各微地形における各樹種の個体数データを用いてブートストラップ法 (Efron and Tibshirani, 1993) により検討した。この解析は、ある微地形におけるある樹種の個体数の期待値は、調査区内の全樹種を全て足し合わせた個体群のある微地形における個体数と比例関係にあるとの想定に基づくものである。各樹種について調査区内の全個体 (848 本) から解析対象種の調査区内の個体数と同数の個体を、重複を許してランダムに抽出する操作を 10 万回繰り返し行った。各試行について抽出個体が含まれていた微地形ごとに抽出個体数を数えた。このとき、各微地形において実際の個体数が、10 万回の繰り返し抽出から得られる個体数分布の 97.5 パーセンタイル値より大きければ、期待値よりも 5% 有意水準で多い。あるいは 2.5 パーセンタイル値より小さければ、期待値よりも 5% 有意水準で少ないといえる。同様に 99.5 パーセンタイル値より大きいか、あるいは 0.5 パーセンタイル値より小さければ 1% 有意水準。99.95 パーセンタイル値より大きいか、あるいは 0.05 パーセンタイル値より小さければ 0.1% 有意水準で差があるといえる。

解析の結果をもとに種群を分類した。特定の微地形への偏りが検出された樹種については偏在微地形に基づきそれぞれ CS 群、LS 群、HH 群と定義した。また、どの微地形にも偏在傾向を示さなかった樹種については GEN 群 (普遍種) とした。解析に不適であった全調査区内で 10 個体未満の個体は INF 群 (低頻度出現種) とした。なお、以上の解析には統計解析ソフトウェア R version 2.14.1 を使用した。

結果と考察

1. 各微地形区分の林分状況

調査の結果、調査区内には DBH2 cm 以上の樹種が 27 種 848 本確認され、個体密度は 3,609 本/ha であった (表-1)。微地形ごとの個体密度にはやや差異があり、下部谷壁斜面で 4,021 本/ha と最も多く、続いて谷頭凹地が 3,848 本/ha、頂部斜面が 3,370 本/ha であった。また、調査区全体の平均最大樹高は 8.15 m で、谷頭凹地が 8.89 m、頂部斜面が 8.02 m、下部谷壁斜面が 7.71 m であった。なお、各小方形区の最大樹高を示した樹種は大半がウバメガシであり、ウバメガシの最大樹高は 10.7 m であった。他種ではヤマモモとモチノキでそれぞれ 12.1 m の個体が確認され、これらは谷頭凹地に分布していた。

表-2. 調査区における各微地形の林分構造と樹種構成

種名	個体数 (本)	幹数 (幹)	平均DBH (cm)	最大DBH (cm)	BA計 (cm ²)	相対密度 (%)	相対BA (%)	乗算優占度 ¹⁾ (%)
頂部斜面(CS)								
ウバメガシ	168	284	9.6	24.5	25379.8	36.9	64.2	50.6
リョウブ	58	99	8.1	16.9	6220.3	12.7	15.7	14.2
ネジキ	44	54	4.9	11.5	1226.6	9.7	3.1	6.4
アセビ	40	48	4.2	9.9	729.8	8.8	1.8	5.3
ヒサカキ	39	46	4.2	8.6	732.6	8.6	1.9	5.3
ヒメユズリハ	28	28	5.1	23.7	1096.5	6.2	2.8	4.5
ソヨゴ	25	28	5.8	10.5	877.1	5.5	2.2	3.9
ヤマモモ	6	9	12.3	21.0	1388.4	1.3	3.5	2.4
オンツツジ	19	20	2.6	3.7	108.9	4.2	0.3	2.3
ヤブツバキ	6	10	5.0	11.4	252.6	1.3	0.6	1.0
その他	22	26	7.5	15.3	1508.5	4.7	3.9	4.3
計	455	652	7.5	24.5	39521.1	99.9	100.0	100.0
下部谷壁斜面(LS)								
ウバメガシ	71	105	9.5	23.0	8944.3	37.2	54.2	45.7
アセビ	35	40	4.7	25.3	1107.4	18.3	6.7	12.5
ヒサカキ	37	43	3.9	7.5	579.5	19.4	3.5	11.5
ヤマモモ	2	5	25.0	30.4	2530.6	1.0	15.3	8.2
モチノキ	2	4	18.6	30.2	1412.4	1.0	8.6	4.8
ソヨゴ	8	8	7.6	15.3	453.1	4.2	2.7	3.5
リョウブ	5	9	7.7	11.3	481.4	2.6	2.9	2.8
ヤブツバキ	5	6	5.6	12.8	210.2	2.6	1.3	2.0
シャシャンボ	5	5	5.8	6.5	135.0	2.6	0.8	1.7
クロバイ	2	3	9.6	13.6	276.7	1.0	1.7	1.4
その他	19	20	4.4	11.5	382.7	9.7	2.3	6.0
計	191	248	7.5	30.4	16513.4	99.6	100.0	99.8
谷頭凹地(HH)								
ウバメガシ	64	86	9.7	29.5	7831.4	31.7	27.4	29.6
ヤマモモ	3	22	23.9	36.1	10669.8	1.5	37.4	19.5
リョウブ	33	41	9.4	17.2	3307.0	16.3	11.6	14.0
ヒサカキ	29	34	4.7	7.9	654.8	14.4	2.3	8.4
ヒメユズリハ	18	18	4.9	13.3	470.2	8.9	1.6	5.3
モッコク	3	6	20.9	31.8	2552.0	1.5	8.9	5.2
ヤブツバキ	10	17	6.5	13.2	696.6	5.0	2.4	3.7
ネジキ	10	15	5.1	8.4	366.4	5.0	1.3	3.2
シャシャンボ	6	6	12.2	18.2	201.7	3.0	0.7	1.9
モチノキ	1	1	32.6	32.6	836.1	0.5	2.9	1.7
その他	25	31	5.1	16.0	973.5	12.5	3.4	8.0
計	202	277	9.1	36.1	28559.5	100.3	99.9	100.1

1) 乗算優占度: 相対密度と相対BAの平均値

全調査区内ではウバメガシの優占度が高く、個体密度が高かった樹種はウバメガシ（相対密度35.7%）、ヒサカキ（12.4%）、リョウブ（11.3%）、胸高断面積合計（BA）が大きかったものは、ウバメガシ（相対BA49.8%）、ヤマモモ（17.2%）、リョウブ（11.8%）であった。相対密度と相対BAの平均値として示す乗算優占度が大きかったものはウバメガシ（42.8%）、リョウブ（11.6%）、ヤマモモ（9.3%）であった。ヤマモモは個体数が少ないものの個体から株立ちした各幹のDBHがいずれも大きかったことから相対BAや乗算優占度が大きくなった。

表-2には調査区における林分構造と樹種構成を微地形ごとに示す。試験区に出現した高木種はヤマモモ、モッコク、モチノキ、クロマツの4種に過ぎなかった。乗算優占度が大きいものは頂部斜面ではウバメガシ（50.6%）、リョウブ（14.2%）、ネジキ（6.4%）、下部谷壁斜面ではウバメガシ（45.7%）、アセビ（12.5%）、ヒサカキ（11.5%）、谷頭凹地ではウバメガシ（29.6%）、ヤマモモ（19.5%）、リョウブ（14.0%）であった。谷頭凹地のヤマモモを除き、いずれの微地形でもウバメガシやリョウブ、

アセビなどの亜高木種あるいは低木種が優占していた。また、調査区内では株立ち状になった個体が多くみられたことから、いずれの微地形でも多くの樹種で個体数に対して幹数が多くなっていた。株立ちは萌芽更新に伴い発生すると考えられることから、調査区全体が過去に伐採された履歴を裏付けるものと考えられる。

2. 各樹種の分布パターン

ブートストラップ法により樹種ごとの微地形に応じた分布の偏りを解析した結果を表-3に、主要樹種の個体分布パターンを図-4に示す。特定の微地形に偏りを持つことが示された樹種は27種中6種に過ぎず、ネジキがCS群、ヒサカキとアセビがLS群、リョウブ、ヒメユズリハ、ヤブツバキがHH群に分類された。また、ウバメガシやソヨゴ、オンツツジ、シャシャンポ、ヤマモモ、カクレミノはどの微地形にも偏らないGEN群に分類された。その他の15種は調査区内に出現した個体数が10個体未満のINF群である。

図-5に各微地形における各種群に属する個体数割合とBA割合を示す。個体数割合ではいずれの微地形でもウバメガシを含むGEN群の割合が高く、頂部斜面と下部谷壁斜面では48%程度、谷頭凹地ではやや低く41.6%を占めていた。LS群は下部谷壁斜面(37.7%)、HH群は谷頭凹地(30.2%)で

表-3. ブートストラップ法による偏在微地形の検出と種群分類の結果

種名	個体数 (本)	種群	頂部斜面 (CS)		下部谷壁斜面 (LS)		谷頭凹地 (HH)	
			偏り	本/ha	偏り	本/ha	偏り	本/ha
ネジキ	58	CS ¹⁾	+++ ²⁾	325.9		84.2	()	190.5
ヒサカキ	105	LS		288.9	++	778.9	(+)	552.4
アセビ	80	LS	()	296.3	+++	736.8		95.2
リョウブ	96	HH	(+)	429.6		105.3	+	628.6
ヒメユズリハ	48	HH	(+)	207.4		42.1	+	342.9
ヤブツバキ	21	HH		44.4	(+)	105.3	+	190.5
ウバメガシ	303	GEN	(+)	1244.4	(+)	1494.7	()	1219.0
ソヨゴ	36	GEN	(+)	185.2	()	168.4		57.1
オンツツジ	26	GEN	(+)	140.7	()	84.2	()	57.1
シャシャンポ	12	GEN		7.4	(+)	105.3	(+)	114.3
ヤマモモ	11	GEN	(+)	44.4	()	42.1	(+)	57.1
カクレミノ	10	GEN	()	22.2	()	42.1	(+)	95.2
クロバイ	6	INF	()	22.2	(+)	42.1	()	19.0
トベラ	6	INF	()	7.4	(+)	42.1	(+)	57.1
ヤマウルシ	6	INF	(+)	37.0	()	21.1	()	0.0
ネズミモチ	5	INF	()	14.8	(+)	42.1	()	19.0
モッコク	5	INF	()	14.8	()	0.0	(+)	57.1
モチノキ	3	INF	()	0.0	(+)	42.1	(+)	19.0
タイミンタチバナ	2	INF	()	7.4	()	0.0	(+)	19.0
モチツツジ	2	INF	()	0.0	(+)	21.1	(+)	19.0
イヌマキ	1	INF	()	0.0	()	0.0	(+)	19.0
クチナシ	1	INF	()	0.0	(+)	21.1	()	0.0
クロガネモチ	1	INF	(+)	7.4	()	0.0	()	0.0
クロマツ	1	INF	()	0.0	()	0.0	(+)	19.0
ネズミサシ	1	INF	(+)	7.4	()	0.0	()	0.0
ハゼノキ	1	INF	(+)	7.4	()	0.0	()	0.0
ヤマハゼ	1	INF	(+)	7.4	()	0.0	()	0.0

1) CS, 頂部斜面; LS, 下部谷壁斜面; HH, 谷頭凹地; GEN, 普遍種; INF, 低頻度出現種(全調査区内で10個体未満)

2)「+」と「」はそれぞれ個体数を期待値と比較した場合の多少を示す。+++と , $p < 0.001$; ++と , $p < 0.01$; +と , $p < 0.05$; ()と(), n.s.

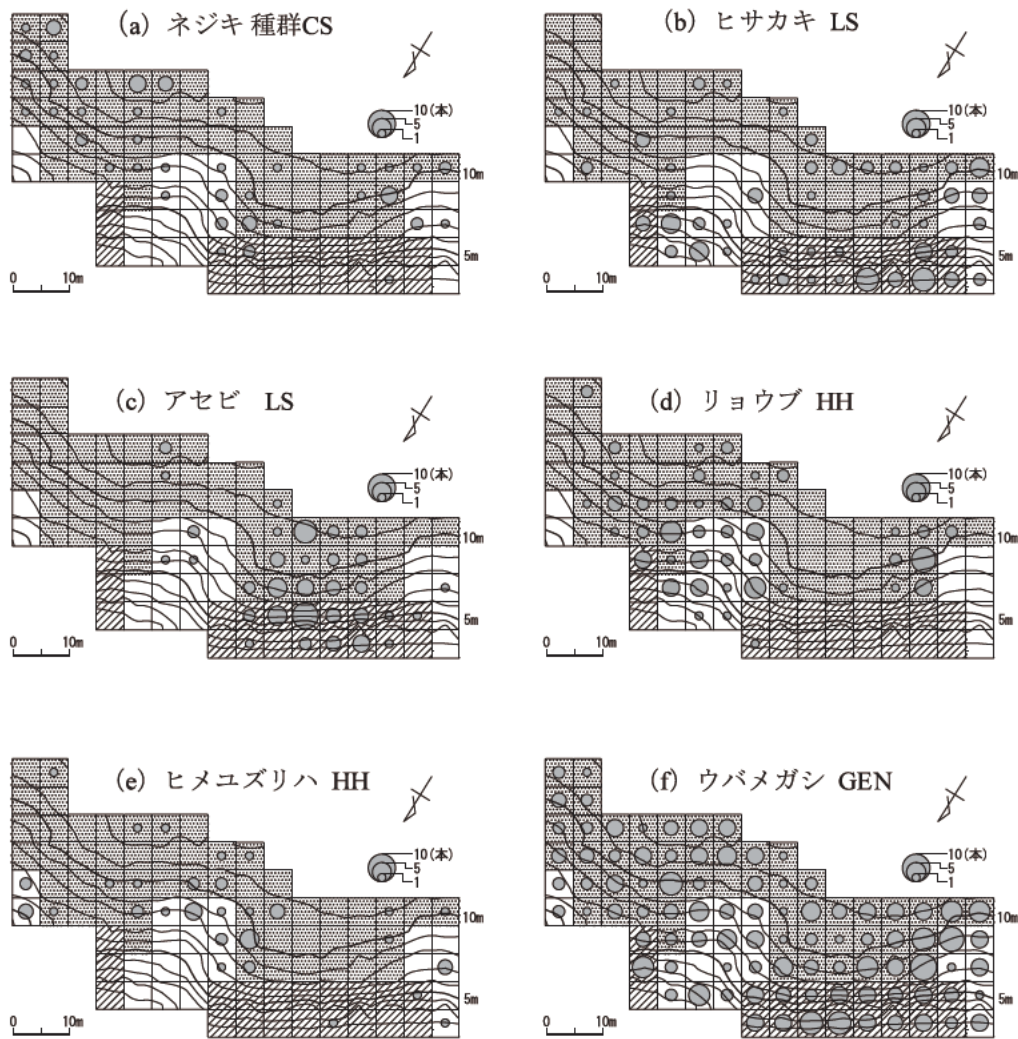


図-4. 主要樹種の個体分布パターン. 図中の○は各小方形区内における個体数を示す.

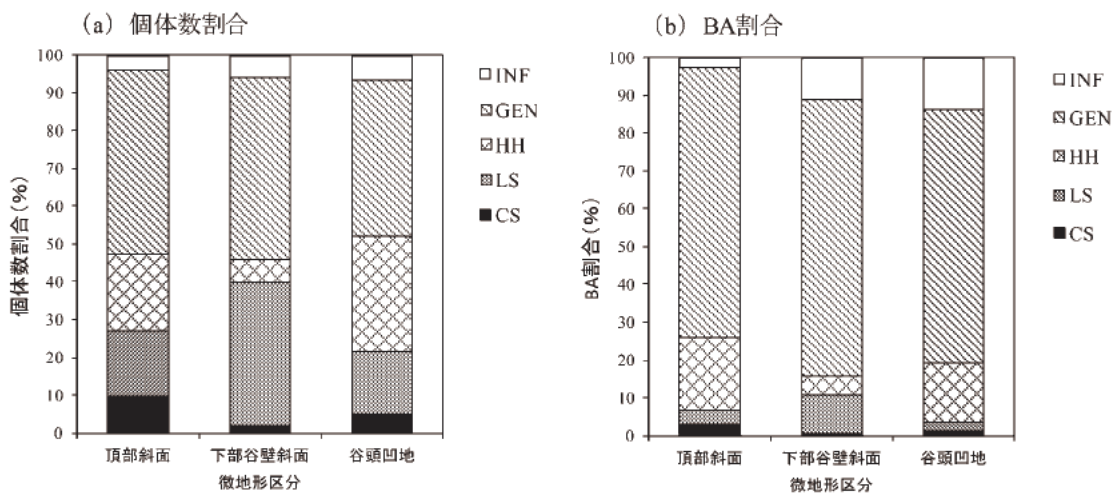


図-5. 各微地形における各種群に属する個体数割合とBA割合

割合が高かった。CS群とINF群の割合はいずれの微地形でも低かった。BA割合でも同様の傾向がみられたが、GEN群の優占がより顕著となり頂部斜面と下部谷壁斜面では70%を超え、最も低い谷頭凹地でも66.8%を占めていた。これはGEN群には最優占種のウバメガシのほかBAが大きいヤマモモが含まれることによる。つまり、優占するGEN群のなかに各偏在種群やINF群が各々の成育適地を中心にわずかに侵入している状態であるといえる。また、特定の微地形に偏在しない樹種の割合が多いことから、微地形間で樹種構成の類似性が比較的高いものと考えられる。

ウバメガシ林は一般的に海岸の露岩地か風当たりの強い乾燥地など厳しい土地的環境条件下に成立するが、少しでもこの条件が緩和されることでより高木性の樹種からなる照葉樹林に移っていく(山中, 1979)。志摩市内のやや内陸部の森林に設定した調査区では谷部ではウバメガシがほとんどみられない(島田・野々田, 未発表)。本試験区の谷頭凹地でもウバメガシの乗算優占度が他の微地形にくらべてやや小さく(表-2)、GEN群の割合も最も低かった(図-5)。しかしながら、ウバメガシが最優占種であることには変わりなく、ウバメガシが欠落する小方形区はほとんどみられなかった(図-4(f))。このことには、本試験区の谷頭凹地には樹種構成の大きな変化をもたらすだけの環境の差異が他の微地形との間に生じていない可能性がある。あるいは沿岸斜面に成立する本試験地では海域からの風や塩分など様々な外的影響が微地形よりも強い制限要因となって他の広葉樹の侵入を妨げていることも考えられる。また、薪炭林では過去の利用頻度が高いほど高木性の樹種が減少して樹種構成が単純になり、多くの個体が種子によらず萌芽により更新するようになる(紙谷, 1996)。本試験地でも同様にこのような人的要因がウバメガシの優占度を高めた可能性もある。これらの解明には、さらに英虞湾沿岸の複数箇所での調査を行い、詳細な検討を行う必要がある。

謝辞

調査地の使用にあたり便宜をはかっていただいた立神真珠研究会の原条誠也氏、調査地の選定や現地調査など様々な場面でご協力いただいた三重県水産研究所の国分秀樹博士に対し、厚く御礼申し上げます。

引用文献

- Efron B and Tibshirani R J (1993) An Introduction to the Bootstrap. Chapman & Hall
- Ito H, Ito S, Matsui T and Marutani T (2006) Effect of fluvial and geomorphic disturbances on habitat segregation of tree species in a sedimentation-dominated riparian forest in warm-temperate mountainous region in southern Japan. J For Res 11 : 405-417
- Ito H, Ito S, Matsuda A, Mitsuda Y and Buckley G P (2007) The effect of micro-topography on habitat segregation and tree species diversity in a warm temperate evergreen broadleaved secondary forest in southern Kyushu, Japan. Veg Sci 24 : 171-182
- 紙谷智彦 (1996) 雑木林の更新技術。(雑木林の植生管理～その生態と共生の技術～。亀山章編, ソフトサイエンス社)。147-158
- 菊池多賀夫 (2001) 地形植生誌。東京大学出版会
- 気象庁 (2002) メッシュ気候値 2000。CD-ROM, 気象業務支援センター
- 国分秀樹 (2009) 英虞湾干潟域の生物生息機能・物質循環機能の定量的評価と生態系再生手法に関する研究。三重水研報 18 : 1-91.
- 谷口森俊 (1958) 志摩半島南部の植物群落學的研究。植物分類・地理 17 : 155-160

田村俊和 (1987) 湿潤温帯丘陵地の地形と土壌. ペドロジスト 31 : 135-146

Yamakura T (1995) Topography of a large-scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. *Tropics* 5 : 41-56

山中二男 (1979) 日本の森林植生. 築地書館

Whittaker R H (1967) Gradient analysis of vegetation. *Biol Rev* 42 : 207-204