下鴨神社紬の森において樹木の枯死に隣接個体与える影響

田端敬三¹⁾・橋本啓史²⁾・森本幸裕³⁾・前中久行¹⁾

1) 大阪府立大学大学院農学生命科学研究科 Grad. Sch. of Agric. and Biol. Sci.,
Osaka Pref. Univ. k-tabata@envi.osakafu-u.ac.jp

2) 京都大学大学院農学研究科 Grad. Sch. of Agric., Kyoto Univ.

3) 京都大学地球環境学大学院 Grad. Sch. of Glob. Envi. Stud., Kyoto Univ.

摘要: 下鴨神社紬の森において胸高直径10 cm以上を対象とする毎木調査を行い、11年間での樹木の個体間競争による枯死状況を、各々の樹木に隣接する上層個体との距離およびサイズの差に基いて検討した。その結果、全体では、小径木(直径10-15 cm)では庇陰樹木が極めて近接しているよりも5-10 mに存在している場合で枯死率が高くなった。また大径木(直径30 cm以上)では庇陰樹木との距離が10 mを超えると枯死率への影響が非常に小さくなった。またクスノキ、ムクノキ、エノキ、ケヤキの優占4樹種では反応が異なりエノキ、ケヤキの中径木(直径15-30 cm)が庇陰個体の影響を強く受けており、両種の新規加入個体が林冠層まで達するためには、上層木の影響がない低密度の空間を必要とするものと考えられた。

キーワード: 隣接個体間競争, 枯死率, 都市林

TABATA, Keizo, HASHIMOTO, Hiroshi, MORIMOTO, Yukihiro and MAENAKA, Hisayuki: **The effect of neighboring tree size and distance on mortality of trees in Tadasu-No-Mori Forest.**

Abstract: We measured all woody stems 10 cm DBH in the whole area(9.08 ha) of Tadasu-No-Mori Forest in 1991 and 2002, and examined the effect of neighboring tree size and distance on mortality rate of trees during 11 years. Small size class trees with 10-15 cm DBH at 5-10 m distance from their nearest upper trees had higher mortality rates than those at 0-5 m distance. Large size class trees with larger than 30 cm DBH had lower mortality rates when they were over 10 m distant from their nearest upper trees. Medium size class trees with 15-30 cm DBH of *Celtis sinensis* and *Zelkova serrata* were much influenced by their nearest upper trees. This result suggested these species required the space with low density of the upper trees in order to reach the canopy layer.

Key words: neighborhood competition, mortality rate, urban forest

1. はじめに

森林群集において、主に光を中心とする資源をめぐる樹木個体間の競争が常に起こっている。樹木間の成長量の差から、次第に上層の優勢個体と下層の劣勢個体とが生じ、劣勢個体はやがて枯死に至る。対して残った優勢個体は林冠を占有して長期間生存する。このような隣接する個体間の競争によって引き起こされた枯死現象は、森林のダイナミクスにおいて、以降の森林構造を方向づける非常に重要な過程である。

しかし森林における樹木の隣接個体間競争による枯死の状況は林分全体での研究例はあるが^{1, 6)}、個体単位での樹木相互の位置関係、サイズの差に基づいて検討した例は少ない。

また近年、都市緑地においても自然の過程を重視した樹林管理が求められつつあり、その前提となるのはその地域に存在する樹林地における生態的な過程の把握である。しかしその情報は非常に不足しているのが現状である。

京都市内に位置する紬の森は成立から長期間が経過した成熟林である。また都市域に位置する大規模な森林として非常に稀有な存在であり、都市緑地の目指すべき理想的なモデルといえる。

このような紬の森において樹木の隣接個体間競争による枯死の状況を検討することは、今後の都市緑地における樹林管理あるいは当初の植栽樹木の配置に関する貴重な基礎資料となるものと思われる。

そこで本研究は、各々の樹木について隣接樹木との距離およびサイズの差と枯死率との関連性を検討した。

2. 調査地の概要

調査地紬の森は下鴨神社(京都市左京区)の神社林で、樹林面積は9.08 haである。ちょうど高野川、賀茂川の合流地点に立地しており、そのために古来より両河川の度重なる氾

濫による被害を受けてきた。こうした攪乱の作用によって植生遷移の進行が止まり、極相林化が妨げられ、結果的に、平安京が建設され都市化する以前の山城原野の原植生に類似しているとも言われる、ムクノキ、エノキ、ケヤキなどのニレ科樹種が優占する落葉広葉樹林が維持されてきた^{7,8,9)}。

3. 調査方法

胸高直径10 cm以上を調査対象として毎木調査を行った。調査項目は樹種、樹高と胸高直径(地上1.3 m)である。また位置の地図上への記録も行った。調査範囲は今回の調査で本殿内のごく一部が除かれている他は、糺の森全域であり、2002年7月から9月にかけて調査を行い、1991年8月の調査資料と比較した。

以上の調査結果を基に、生活型別(常緑広葉樹、落葉広葉樹、針葉樹)、樹種別での枯死率を算出し、それぞれの区分間での枯死率の違いを検討した。また1991年の測定結果に基づいて直径階(10-20 cm, 20-30 cm, 30-40 cm, 40-50 cm, 50-60 cm, 60 cm以上)別、樹高階(0-5 m, 5-10 m, 10-15 m, 15-20 m, 20-25 m, 25 m以上)別での枯死率を生活型ごとに算出し枯死率とサイズとの関連性を検討した。また対象木を中心とする半径10 mの円内に存在する上層木(対象木以上の樹高を持つもの)の胸高断面積合計別での枯死率を算出し、枯死率と上層木の密度との関連性を検討した。

表-1 糺の森における樹種別の枯死率

Table 1 Mortality rates of main species in Tadasu-No-Mori Forest.

樹種名	1991年 本数	2002年 生存数	2002年 枯死数	枯死率(%)
モチノキ	74	55	19	25.7
ヤマザクラ	26	20	6	23.1
シイ	116	92	24	20.7
ナナメノキ	106	87	19	17.9
イロハモミジ	188	155	33	17.6
スギ	72	60	12	16.7
シラカシ	88	74	14	15.9
シリブカガシ	66	56	10	15.2
ケヤキ	298	253	45	15.1
ヒノキ	51	44	7	13.7
エノキ	394	340	54	13.7
ツバキ	110	95	15	13.6
サカキ	63	55	8	12.7
アラカシ	496	436	60	12.1
タラヨウ	97	87	10	10.3
カクレミノ	21	19	2	9.5
イチイガシ	86	78	8	9.3
クロガネモチ	26	24	2	7.7
クスノキ	404	381	23	5.7
ムクノキ	311	300	11	3.5
イチョウ	53	52	1	1.9
その他	173	126	47	27.2
計	3319	2889	430	13.0

(1991年に20本以上存在した樹種のみ)

さらに隣接する上層個体との距離、あるいは上層個体との相対的なサイズの差がどの程度、樹木個体の枯死率に対して影響を及ぼすかを検討するため以下の解析を行った。

各樹木個体を中心に距離が5 m未満, 5 m以上10 m未満, 10 m以上15 m未満である3つの圏域を設定した。各圏域内で、対象樹木と同株のものを除く、樹高が最大で、かつ対象樹木以上の樹高を有する個体のうち最も対象樹木から近距離の圏域に存在するものを選定した。これを本論文では以後、底陰樹木とする。

各樹木それぞれについて底陰樹木を探索し、底陰樹木の存在する圏域別、底陰樹木と対象樹木との樹高差(5 m未満, 5 m以上10 m未満, 10 m以上)別での枯死率の違いを、対象樹木を直径階10-15 cm(以後、小径木とする)、15-30 cm(以後、中径木)、30 cm以上(以後、大径木)の3段階に区分して検討した。さらに生活型別および優占4樹種(クスノキ、ムクノキ、エノキ、ケヤキ)別での解析を行い、枯死率の相互比較を行った。

枯死率の比較について、 χ^2 検定法を行い、3グループ以上の比較においては組み合わせ数に応じてBonferroniの補正を行った。

4. 結果

4.1 全体での枯死の状況

1991年に確認された胸高直径10 cm以上の樹木は56種3,416本であった。このうち人為的に伐採されたものを除外した3,319本について見ると、今回2002年の調査では42種430本が枯死しており、11年間での全体の枯死率は13.0%であった(表-1)。

1991年に20本以上存在した樹種について最も枯死率が高かったのはモチノキの25.7%,次いでヤマザクラの23.1%,シイ20.7%,ナナメノキ17.9%であった。高い枯死率を示した上位10種の内訳は常緑広葉樹5種、落葉広葉樹3種、針葉樹2種でいずれかへの極端な偏りは見られなかった。

生活型別では常緑広葉樹が12.6%,落葉広葉樹が13.5%,針葉樹12.6%であり、全体での枯死率に大きな差は見られなかった。

糺の森の優占樹種はクスノキとニレ科のムクノキ、エノキ、ケヤキの4種であるが¹⁰⁾、これらの中ではケヤキが最も枯死率が高く15.1%,次いでエノキが13.7%とこれら2種では高い枯死率が見られた。対してクスノキ、ムクノキはそれぞれ5.7%,3.5%と低い枯死率であった。

4.2 サイズ別および上層木胸高断面積合計別での枯死率

サイズと枯死率との関連性を検討するため、直径階別の枯死率を図-1に、樹高階別の枯死率を図-2に示す。サンプル数が20以上の階級について表示した。直径階と枯死率の関係を見ると、常緑広葉樹、落葉広葉樹とも10-20 cmの階で枯死率が最も高かったが、常緑広葉樹と落葉広葉樹では大き

図-1 直径階別の枯死率

Fig. 1 The relationship between DBH and mortality rate

図-2 樹高階別の枯死率

Fig. 2 The relationship between tree height and mortality rate

図-3 上層木胸高断面積合計別の枯死率

Fig. 3 The relationship between basal area of upper trees and mortality rate

な差が見られた。また常緑広葉樹、落葉広葉樹いずれも直径階が大きくなるにつれて枯死率が低下する傾向が見られたが、

直径階が 40 cm 以上になると枯死率は低下せず、ほぼ一定であった。

樹高階別においても、常緑広葉樹、落葉広葉樹とも樹高が大きくなるにつれて枯死率は低下し、またほとんどすべての階で落葉広葉樹が常緑広葉樹より高い枯死率を示していた(図-2)。1991年、2002年それぞれの樹高階の頻度分布を見ると、樹高15 m以上の階では落葉広葉樹の割合が高かったが、それ以下の階では、逆に常緑広葉樹の割合が高くなっていた(図-4)。

次に周囲の上層木の胸高断面積合計別の枯死率を図-3に示す。針葉樹では上層木胸高断面積合計と枯死率との間には関連性は見られなかった。これに対して常緑広葉樹、落葉広葉樹では上層木の胸高断面積合計が高くなるにつれて枯死率が上昇し、このことから近隣の上層個体によって被圧されることにより枯死が生じていることが推察された。

4.3 底陰樹木が存在する圏域および樹高差による影響

4.3.1 直径階ごとの比較

底陰樹木の存在する圏域、あるいは対象樹木と底陰樹木との樹高差がどの程度枯死率に影響するかを、3つの直径階(10-15 cm, 15-30 cm, 30 cm 以上)に分けて検討した(表-2)。

まず底陰樹木が存在する圏域と枯死率との関係について

図-4 生活型別の樹高階別頻度分布

Fig. 4 Frequency distribution of tree height

表-2 直径階別での庇陰樹木の存在する圏域およびその樹木との樹高差と枯死率との関係

Table 2 The relationship between the distance from the nearest upper trees and mortality and that between neighboring tree size and mortality

小径木(直径階10-15cm)								
庇陰樹木が存在する圏域(m)								
樹高差(m)	0-5		5-10		10-15		0-15	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	103	12.6	4	25.0	1	0	108	13.0
5-10	139	19.4	12	25.0	0	-	151	19.9
10以上	307	13.7	61	27.9	0	-	368	16.0
計	549	14.9	77	27.3	1	0	627	16.4

中径木(直径階15-30cm)								
庇陰樹木が存在する圏域(m)								
樹高差(m)	0-5		5-10		10-15		0-15	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	406	14.5	88	15.9	7	0	501	14.6
5-10	343	18.4	78	12.8	1	0	422	17.3
10以上	363	17.1	90	23.3	2	50.0	455	18.5
計	1112	16.5	256	17.6	10	10.0	1378	16.7

大径木(直径階30cm以上)								
庇陰樹木が存在する圏域(m)								
樹高差(m)	0-5		5-10		10-15		0-15	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	446	6.7	369	5.1	125	2.4	940	5.5
5-10	86	15.1	88	10.2	23	4.3	197	11.7
10以上	31	9.7	18	22.2	6	0	55	12.7
計	563	8.2	475	6.7	154	2.6	1192	6.9

総計								
樹高差(m)	0-5		5-10		10-15		0-15	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	2224	14.0	808	12.1	165	3.0	3197	13.0
5-10								
10以上								
計								

(太字: サンプル数20以上)

見ると小径木では、5 m 未満の場合、枯死率は 14.9 %, 5・10 m では 27.3 %であり、庇陰樹木が極めて近接している場合より若干離れた圏域に存在する場合で、より高い枯死率を示す傾向が見られた ($p < 0.05$ で有意差)。対して中径木では 5 m 未満で枯死率が 16.5 %, 5・10 m では 17.6 %と圏域によってそれほど大きな差は見られなかった。大径木では庇陰樹木が 5 m 未満に存在している場合、枯死率が 8.2 %, 5・10 m では 6.7 %であったが、10・15 m では 2.6 %と圏域が対象樹木より離れるにしたがって枯死率が低下する傾向が見られた。

次に対象樹木と庇陰樹木の樹高差と枯死率との関係は、小径木、中径木、大径木いずれも樹高差が 5 m 未満で最も低い枯死率を示していた。小径木だけが樹高差 5・10 m で最も高い枯死率を示したが、中径木、大径木は樹高差が大きくなるにともなって枯死率が高くなっており、大径木の樹高差 5 m 未満と樹高差 5・10 m の間で有意な差が見られた ($p < 0.05$)。

庇陰樹木が存在する圏域および対象樹木と庇陰樹木の樹高差と枯死率との関係を総合的に見ると、小径木、大径木いずれにおいても庇陰樹木が存在する圏域が 5・10 m、庇陰樹木との樹高差が 10 m 以上の場合で 27.9 %, 22.2 %といずれもそれぞれの中で最も高い枯死率を示していた。

4.3.2 生活型間での比較

生活型別(常緑広葉樹、落葉広葉樹)での庇陰樹木の影響による枯死率の比較を表-3 に示した。小径木の場合、常緑広葉樹では、庇陰樹木の存在する圏域が 5 m 未満で枯死率が

表-3 生活型別での庇陰樹木の存在する圏域およびその樹木との樹高差と枯死率との関係

Table 3 The relationship between the distance from the nearest upper trees and mortality and that between neighboring tree size, and mortality in evergreen trees and deciduous trees.

常緑広葉樹

小径木(直径階10-15cm)								
庇陰樹木が存在する圏域(m)								
樹高差(m)	0-5		5-10		10-15		0-15	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	80	11.3	3	0	1	0	84	10.7
5-10	120	15.8	10	10.0	0	-	130	15.4
10以上	235	8.1	41	22.0	0	-	276	10.1
計	435	10.8	54	18.5	1	0	490	11.6

中径木(直径階15-30cm)								
庇陰樹木が存在する圏域(m)								
樹高差(m)	0-5		5-10		10-15		0-15	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	218	14.2	28	10.7	1	0	247	13.8
5-10	219	14.2	36	11.1	0	-	255	13.7
10以上	232	15.5	50	20.0	2	50.0	284	16.5
計	669	14.6	114	14.9	3	33.3	786	14.8

大径木(直径階30cm以上)								
庇陰樹木が存在する圏域(m)								
樹高差(m)	0-5		5-10		10-15		0-15	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	198	7.1	151	5.3	42	0	391	5.6
5-10	48	16.7	29	6.9	7	0	84	11.9
10以上	13	7.7	7	28.6	4	0	24	12.5
計	259	8.9	187	6.4	53	0	499	7.0

総計								
樹高差(m)	0-5		5-10		10-15		0-15	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	1363	12.3	355	11.0	57	1.8	1775	11.7
5-10								
10以上								
計								

落葉広葉樹

小径木(直径階10-15cm)								
庇陰樹木が存在する圏域(m)								
樹高差(m)	0-5		5-10		10-15		0-15	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	19	21.1	1	100.0	0	-	20	25.0
5-10	14	35.7	1	100.0	0	-	15	40.0
10以上	65	32.3	17	29.4	0	-	82	31.7
計	98	30.6	19	36.8	0	-	117	31.7

中径木(直径階15-30cm)								
庇陰樹木が存在する圏域(m)								
樹高差(m)	0-5		5-10		10-15		0-15	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	130	12.3	42	14.3	4	0	154	12.5
5-10	103	27.2	34	17.6	0	-	103	24.8
10以上	119	17.6	39	25.6	0	-	127	19.6
計	352	18.5	115	19.1	4	0	384	18.2

大径木(直径階30cm以上)								
庇陰樹木が存在する圏域(m)								
樹高差(m)	0-5		5-10		10-15		0-15	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	226	6.2	197	3.6	74	2.7	497	4.6
5-10	34	11.8	52	13.5	12	0	98	11.2
10以上	13	0	11	18.2	2	0	26	7.7
計	273	6.6	260	6.2	88	2.3	621	5.8

総計								
樹高差(m)	0-5		5-10		10-15		0-15	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	723	15.6	394	11.4	92	2.2	1209	13.2
5-10								
10以上								
計								

(太字: サンプル数20以上)

10.8 %, 5・10 m では 18.5 %であった。これに対して、落葉広葉樹では 5 m 未満で 30.6 %, 5・10 m で 36.8 %と非常に高い

表-4 樹種別での底陰樹木の存在する圏域およびその樹木との樹高差と枯死率との関係

Table 4 The relationship between the distance from the nearest upper trees and mortality and that between neighboring tree size, and mortality in dominant four species.

クスノキ

中径木(直径階15-30cm)

樹高差(m)	底陰樹木が存在する圏域(m)							
	0-5		5-10		10-15		15-20	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	20	5.0	4	0	1	0	25	4.0
5-10	10	10.0	3	0	0	-	13	7.7
10以上	13	23.1	6	16.7	0	-	19	21.1
計	43	11.6	13	7.7	1	0	57	10.5

大径木(直径階30cm以上)

樹高差(m)	底陰樹木が存在する圏域(m)							
	0-5		5-10		10-15		15-20	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	126	3.2	106	3.8	32	0	264	3.0
5-10	18	5.6	13	0	4	0	35	2.9
10以上	4	0	2	0	2	0	8	0
計	148	3.4	121	3.3	38	0	307	2.9

総計	202	5.0	134	3.7	39	0	375	4
----	-----	-----	-----	-----	----	---	-----	---

ムクノキ

中径木(直径階15-30cm)

樹高差(m)	底陰樹木が存在する圏域(m)							
	0-5		5-10		10-15		15-20	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	14	0	9	0	0	-	23	0
5-10	20	10.0	3	0	0	-	23	8.7
10以上	19	10.5	1	0	0	-	20	10.0
計	53	7.5	13	0	0	-	66	6.1

大径木(直径階30cm以上)

樹高差(m)	底陰樹木が存在する圏域(m)							
	0-5		5-10		10-15		15-20	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	79	1.3	67	1.5	25	4.0	171	1.8
5-10	11	9.1	17	5.9	3	0	31	6.5
10以上	7	0	5	20.0	0	-	12	8.3
計	97	2.1	89	3.4	28	3.6	214	2.8

総計	150	4.0	102	2.9	28	3.6	280	3.6
----	-----	-----	-----	-----	----	-----	-----	-----

(太字: サンプル数20以上)

枯死率を示しており、圏域 5 m 未満で常緑広葉樹と落葉広葉樹の間で有意な差が見られた ($p < 0.05$)。中径木では底陰樹木の存在する圏域が 5 m 未満の場合、常緑広葉樹で 14.6 %、落葉広葉樹 18.5 %、5-10 m の圏域で常緑広葉樹 14.9 %、落葉広葉樹 19.1 %と、底陰樹木との距離と枯死率との関係は、中径木においては落葉広葉樹が若干高い枯死率を示していたものの、常緑広葉樹と落葉広葉樹の間で大きな差はみられなかった。大径木では底陰樹木の存在する圏域が 5 m 未満の場合、常緑広葉樹で 9.6 %、落葉広葉樹 7.3 %、5-10 m の圏域で常緑広葉樹 6.9 %、落葉広葉樹 6.1 %と、常緑広葉樹、落葉広葉樹とも低い枯死率であったが、常緑広葉樹で比較的高い枯死率が見られた。

4.3.3 優占4樹種間での比較

社の森で優占している4樹種それぞれの底陰樹木の存在する圏域別、対象との樹高差別での枯死率を表-4に示す。4種とも小径木のサンプルは少数であったので中径木、大径木のみ

エノキ

中径木(直径階15-30cm)

樹高差(m)	底陰樹木が存在する圏域(m)							
	0-5		5-10		10-15		15-20	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	46	15.2	11	0	1	0	58	12.1
5-10	27	48.1	8	12.5	0	-	35	40.0
10以上	20	35.0	4	25.0	0	-	24	33.3
計	93	29.0	23	8.7	1	0	117	24.8

大径木(直径階30cm以上)

樹高差(m)	底陰樹木が存在する圏域(m)							
	0-5		5-10		10-15		15-20	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	97	6.2	79	5.1	21	0	197	5.1
5-10	15	6.7	21	14.3	6	0	42	9.5
10以上	4	0	2	0	0	-	6	0
計	116	6.0	102	6.9	27	0	245	5.7

総計	209	16.3	125	7.2	28	0	362	11.9
----	-----	------	-----	-----	----	---	-----	------

ケヤキ

中径木(直径階15-30cm)

樹高差(m)	底陰樹木が存在する圏域(m)							
	0-5		5-10		10-15		15-20	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	50	18.0	17	17.6	3	0	70	17.1
5-10	29	20.7	16	12.5	0	-	45	17.8
10以上	13	30.8	8	37.5	0	-	21	33.3
計	92	20.7	41	19.5	3	0	136	19.9

大径木(直径階30cm以上)

樹高差(m)	底陰樹木が存在する圏域(m)							
	0-5		5-10		10-15		15-20	
	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)	本数	枯死率(%)
0-5	40	7.5	45	4.4	22	4.5	107	5.6
5-10	5	20.0	9	22.2	1	0	15	20.0
10以上	1	100.0	2	0	2	0	5	20.0
計	46	10.9	56	7.1	25	4.0	127	7.9

総計	138	17.4	97	12.4	28	3.6	263	14.1
----	-----	------	----	------	----	-----	-----	------

表示した。

底陰樹木が存在する圏域と枯死率の関係は、中径木の場合、5 m未満に底陰樹木が存在するとエノキでは29.0 %、ケヤキで20.7 %といずれも高い枯死率が見られた。これに対して、クスノキは11.6 %、ムクノキでは7.5 %であり、前2種と比較して低い枯死率を示した。底陰樹木が存在する圏域が 5-10 m になるとエノキでは枯死率が8.7 %に低下したのに対して、ケヤキでは19.5 %と、5 m未満の場合とほぼ同じ高い枯死率を示していた。大径木では5 m未満の圏域に底陰樹木が存在する場合エノキ6.0 %、クスノキ4.0 %、ムクノキ2.1 %といずれも低い枯死率を示した。対してケヤキでは10.9 %と他の3種に比べて高い枯死率を示していた。

底陰樹木との樹高差と枯死率の関係は、エノキの中径木では、樹高差が 5 m 未満の場合では枯死率は 12.1 %であったが、樹高差が 5-10 m になると 40.0 %と枯死率が非常に高くなっていた。ケヤキの中径木では樹高差が 5 m 未満の場合で

は枯死率は17.1%,樹高差が5-10 mで17.8%とほぼ同じ値であったが、樹高差が10 m以上になると33.3%と枯死率が上昇した。ムクノキの中径木では樹高差が5 m未満の場合では枯死は見られず、樹高差が5-10 mになると枯死率は8.0%となったが、エノキ、ケヤキと比較すると低い枯死率であった。

5. 考察

樹高階別の枯死率は、常緑広葉樹では樹高階が5 m未満においては高い値を示していたものの、5 m以上の階になると枯死率は低い値であった。これに対して落葉広葉樹では樹高階が15 m未満では高い枯死率を示しており、下層に位置する落葉広葉樹は他の個体によって樹冠が被陰されることによって枯死する可能性が非常に高くなることが示された。

植物の個体間競争において、一般的に隣接する上層個体との距離がより短く、また上層個体がより大きな個体であるほど、対象個体が受ける影響は大きなものとなると言われている⁴⁾。底陰樹木との距離と枯死率との関係を全体的に見ると、対象個体のサイズによって違いが見られた。また中径木では底陰樹木との距離が10 mまでの範囲では距離によって枯死率は変化しない傾向が見られた。大径木では底陰樹木との距離が遠くなるほど枯死率が低くなる傾向を示していた。また底陰樹木との距離10 m以上では枯死率が低く、対象個体への影響は非常に弱いことが推察される。

また底陰樹木との樹高差と枯死率との関係は中径木、大径木では樹高差が大きくなるにしたがって枯死率が高くなっていた。また小、中、大径木とも樹高差が5 m未満では枯死率が低くなっていた。樹冠が同じ階層にある樹木間では1方向的な競争ではなく、双方向的な競争が起こる²⁾ことが指摘されており、5 m未満の樹高差では対象個体と底陰樹木の樹冠が近い位置に存在し、樹冠が底陰樹木によって被圧されておらず、大きな影響をもたらす1方向的競争はまだ生じていないと考えられる。

底陰樹木から受ける影響を生活型ごとに検討すると、落葉広葉樹の小径木では、10 mまでの範囲内に底陰樹木が存在している場合、非常に高い枯死率を示していた。よって落葉樹の新規加入個体が途中で枯死することなく林冠層まで到達するためには少なくとも半径10 m以上程度の林冠ギャップを必要とするように思われる。対して常緑広葉樹の小径木は10 mまでの圏域内に底陰樹木が存在していても、底陰樹木の影響をそれ程受けていなかった。これらの樹種の中にはサカキ、ツバキなどの亜高木樹種が含まれている。この両種は耐陰性が高く、また樹冠をより横に広げる形質によって、暗い照葉樹林の下層において長期間の生育が可能になっていることが報告されている¹⁾。糸の森の下層においても、同様の戦略を取ることによって、適応しているように思われる。

次に糸の森の優占種であるクスノキとニレ科のムクノキ、

エノキ、ケヤキについて底陰個体から受ける影響を検討すると、中径木ではエノキ、ケヤキが底陰個体の影響を非常に強く受けていた。しかしエノキは、底陰個体と極めて接近している場合、非常に高い枯死率であったが、距離が少し離れると枯死率は低下し、影響が弱くなったのに対して、ケヤキでは上層個体との距離は10 mまで枯死率が高いまま低下せず、エノキとケヤキでは底陰個体の影響を受ける範囲が異なっていた。したがってエノキ、ケヤキとも新規加入した個体が林冠層まで達するには、上層木の影響を受けない低密度の空間を必要とする。しかしケヤキはエノキよりさらに広い面積の空間を必要とするものと考えられる。

今回は底陰樹木との距離あるいは相対的なサイズの差に基づいて各樹木の枯死の状況の検討を行った。今後はさらに樹冠相互の結びつきの関係などを詳細に検討していくことが重要になると思われる。

本研究にあたり、下鴨神社からは境内での調査を許可戴いた。大阪府立大学緑地環境保全学研究室、京都大学環境デザイン学研究室、京都ビオトープ研究会の皆様には調査にご協力戴いた。本研究の一部にはニッセイ財団より助成を戴いた。また本研究の一部は科学研究費基盤研究C(14560029)の助成を受けたものである。以上の皆様にお礼申し上げる。

引用文献

- 1) Aiba, S. and Kohyama, T. (1997) Crown architecture and life-history traits of 14 tree species in a warm-temperate rain forests: significance of spatial heterogeneity: *Journal of Ecology* (85): 611-624
- 2) Hara, T. (1993) Mode of competition and size-structure dynamics in plant communities: *Plant Species Biology* (8), 75-84
- 3) 穂積和夫 (1973) 植物の相互作用, 共立出版, 124pp
- 4) 岩城英夫 (1979) 競争現象と物質生産: 岩城英夫編「群落の機能と生産」, 朝倉書店, 205-241
- 5) Kikuzawa, K. (1988) Intraspecific competition in a natural stand of *Betula ermanii*: *Annals of Botany* (61), 727-734
- 6) Mohler, C.L. Marks, P.L. and Sprugel, D.G. (1978) Stand structure and allometry of trees during self-thinning of pure stands: *Journal of Ecology* (66): 599-614
- 7) 森本幸裕 (1994) 糸の森の樹木学, 四手井綱英編「下鴨神社 糸の森」, ナカニシヤ出版, 180-215
- 8) 森本幸裕・吉田博宣・小橋澄治 (1984) 糸の森の樹木および土壌調査 (1), 斜面緑化研究6: 157-176
- 9) 四手井綱英 (1994) 糸の森のことなど, 四手井綱英編「下鴨神社 糸の森」, ナカニシヤ出版, 6-31
- 10) 田端敬三・橋本啓史・森本幸裕・前中久行 (2004) 糸の森におけるクスノキおよびニレ科3樹種の成長と動態, ランドスケープ研究67 (5), 499-502

(2004.6.19 受理)