都市近郊二次林におけるヤマザクラとウワミズザクラの成長に及ぼす環境要因

田端敬三^{*1)}・小宅由似²⁾・奥村博司¹⁾・若月利之³⁾・阿部 進¹⁾

1) 近畿大学農学部 Faculty of Agriculture, Kindai University

2) 京都大学大学院農学研究科 Graduate school of Agriculture, Kyoto University

3) 島根大学生物資源科学部 Faculty of Life and Environmental Science, Shimane University

摘要: 本研究は、都市近郊二次林の衰退による減少が懸念されている日本固有の野生サクラ類のヤマザクラ (*Cerasus jamasakura*) と近縁種ウワミズザクラ (*Padus grayana*) を調査対象として、両種の保全を図る上で重要となる基本的生態情報の取得を目的としている。そのため、奈良市郊外の二次林内に設置した観測プロット (面積: 2.21 ha) において、2006 年と 2011 年に毎木調査を実施し、この期間での胸高直径 (DBH) の差から上記 2 種の断面積成長量 (ΔBA) を求めた。さらに、 ΔBA の自然対数 ($\ln \Delta BA$) を目的変数とする成長予測モデルの構築によって、近隣個体間競争の他、地形条件 (凸状指数, 傾斜量, 斜面位置, 斜面方位) などの環境要因との関係性を検討した。その結果、2 樹種とも、2006 年から 2011 年にかけて幹密度、胸高断面積合計は低下した。また、この期間での断面積成長量は $2 \text{ cm}^2/\text{年}$ 未満の小さな値を示した個体が高頻度で見られ、成長量低下、個体群衰退傾向にあることが示唆された。ヤマザクラでは競争指数を説明変数とする成長予測モデルの説明力は 54% であり、近隣の競争個体からの被圧による成長への影響が強く見られた。しかし、ウワミズザクラの成長予測モデルでは説明力は 17% 程度にとどまり、他要因からの影響の可能性も考えられた。

キーワード: 競争指数, 成長モデル, 地形条件, 野生サクラ類

TABATA, Keizo, OYAKE, Yui, OKUMURA, Hiroshi, WAKATSUKI, Toshiyuki and ABE, Shin: **Environmental Factors Affecting Growth of *Cerasus jamasakura* and *Padus grayana* in a Sub-urban Secondary Forest**

Abstract: *Cerasus jamasakura* and *Padus grayana* are wild cherry species indigenous to Japan. These wild cherries have high values in secondary forests. However, their population declines due to forest degradation are concerned recently in sub-urban areas. To collect fundamental information on forest ecology, we conducted an assessment on all woody stems in a 2.21 ha research plot in a secondary forest of the sub-urban area of Nara, Central Japan in 2006 and 2011. Basal area increment (ΔBA) during 2006–2011, was calculated for each wild cherry species, based on the measurement of stem diameter at breast height in 2006 and 2011. Through the development of growth prediction models using ΔBA and its natural logarithm as objective variables, we examined the growth of the wild cherries as affected by environmental factors such as indices of neighborhood competition and topography (index of convexity, slope position and slope azimuth). The decrease in stem density and sum of basal area of *C. jamasakura* and *P. grayana* decreased from 2006 until 2011 and the highest frequency of both species in the smallest ΔBA class suggest that the population decline of these species in this site. Our results indicate that a model with a competition index used as an explanatory variable predicted the *C. jamasakura* growth well ($R^2=0.54$) and that their growth are significantly affected by the neighboring competitive trees. In contrast, a model developed for *P. grayana* didn't perform well ($R^2=0.17$), while suggests that there are other factors that affect the *P. grayana* growth.

Key words: competition index, growth model, topographic condition, wild cherry species

1. はじめに

ヤマザクラ (*Cerasus jamasakura* (Siebold ex Koidz.) H. Ohba) は、日本において野生のサクラ類を代表する樹種である。古くは「サクラ」とは本種を指したほど、古来より人々に親しまれてきた日本の固有種で、非常に高い文化的価値を

有する樹種である^{26, 31)}。日本書紀にその名が見られるだけでなく³⁾、万葉集、古今・新古今和歌集などの多くの詩歌にも詠われている^{3, 34)}。

ヤマザクラの個体群は、かつて各地の二次林内において広く見られた⁵²⁾。二次林内で美しい花を咲かせ、高さ 25 m にもなる高木種として、ヤマザクラは特に貴重な存在であっ

た。明治期以降に園芸種ソメイヨシノ (*Cerasus × yedoensis* (Matsum.) A.V. Vassil.) が普及するまで、「花見」とは、本種の観賞を主に意味していた^{33, 35)}。また、春季の開花は農作業の開始時期を知らせるシグナルとなるなど³⁵⁾、人々の生活に密接に結び付いてきた樹種でもあった。加えて、森林で結実する樹種が比較的少ない6月頃に果実が熟するため、貴重な食物資源としてその存在は野生動物にとっても重要であった²⁶⁾。

一方、ヤマザクラと同様に、二次林における主要な樹種として、ウワミズザクラ (*Padus grayana* (Maxim.) C.K. Schneid.) がある。ウワミズザクラは、同じバラ科に属する高木性の落葉広葉樹であり、4~5月にかけて、ヤマザクラとは異なり、穂状花序に白色の花を咲かせる。材は建築、彫刻、器具などに利用され、果穂は食用となり⁴¹⁾、またツキノワグマが好んで食すなど²⁵⁾、本種も二次林において人々や動物の生活に重要な役割を果たしてきた。

しかし、二次林の多くは、近年、化石燃料の使用や化学肥料の普及のため利用価値が消失し、管理が放棄されるようになっている²¹⁾。その結果、樹木密度の増大、高木林化が進み、林内の光量が低下するなど林内環境が変化しており¹⁷⁾、二次林内の従来の光環境に依存して個体群を維持してきた陽生の植物種の多くが減少していることが指摘されている¹⁷⁾。陽樹であるヤマザクラもその一つであり、着花不良、立ち枯れなど、その衰退が深刻化しており^{12, 32)}、その保全が望まれる。

特に都市周辺に位置する二次林は、都市住民のレクリエーション、散策、自然体験学習の場としての機能を有している。こうした都市近郊二次林の生物多様性、文化性、アメニティ性を高めてきた樹種であるヤマザクラ、ウワミズザクラの林内での個体群の保全は重要であると言える。その育成管理を行うには、これら樹種の成長特性とそれに影響を与える環境要因の把握が必要不可欠である。しかし、ヤマザクラ個体群を対象とした研究例は限られ (例えば、石井・中越²²⁾、中村・重松³²⁾、藤井ら¹²⁾)、ヤマザクラの単木レベルでの成長と環境要因との関係性を詳細に検討したものは無い。また、ウワミズザクラ個体群を対象とした研究についても、ブナ林内の幼木を対象とした例はあるが⁴³⁾、成木を対象とした研究は皆無である。

以上の理由から、本研究では奈良県奈良市の都市近郊二次林を事例として、ヤマザクラとウワミズザクラ個体が生育する立地環境、成長およびその環境影響要因を明らかにすることを目的とした。

2. 調査地概要

調査地 (N 34°40'19", E 135°43'57") のある近畿大学奈良キャンパス (面積約 110 ha) は、奈良市西南部に位置し、大阪府と奈良県の境をなす生駒山系の東側に並列する矢田丘陵の東斜面 (標高 150~250 m) に立地している。キャンパス内には、中生代白亜紀の花崗岩を母材とする乾性および湿性の褐色森林土壌が分布している。

過去 30 年 (1981 年~2010 年) の気象データによると²⁴⁾、

等高線は 2m 間隔。数値はプロット内の任意の 1 地点を基準高 (高さ 0 m) とする相対標高 (m)

図-1 生態観察プロット (面積 2.21 ha) の地形区分およびプロット内でのヤマザクラとウワミズザクラの空間分布

Fig. 1 Classification of slope position and spatial distribution of *Cerasus jamasakura* and *Padus grayana* in ecological research plot (2.21 ha)

奈良市内の気候は、年平均気温が 14.9℃ (最高: 26.9℃, 最低: 3.9℃), 年平均降水量は 1,316 mm である²⁴⁾。暖かさの指数²³⁾は 120.4, 寒さの指数²³⁾は -1.7 であり²⁴⁾、暖温帯常緑広葉樹林帯に属する。

近畿大学奈良キャンパス内には、管理が放棄されてから 50~60 年が経過した二次林が存在している。放棄前は、大部分を占めるコナラ林では薪炭利用がなされ、また一部のアカマツ林では落ち葉掻きが行われていた⁴⁾。この林内に 2 つの尾根筋と尾根に挟まれた谷底面を含む、総面積 2.21 ha の生態観察プロットを設置し (図-1)、2006 年 12 月から観察を継続している。

3. 調査方法

3.1 毎木調査

上記の生態観察プロット内において、胸高直径 5 cm 以上の全樹木に個体番号を付け、樹種、基部の位置 (プロット内の任意の 1 地点を基準とする三次元座標)、樹高 [m] を 0.01 m 単位で、地上 1.2 m の位置での胸高周囲長 [cm] を 0.1 cm 単位で測定した。同一株において幹が複数に分かれている場合は個別に測定した。測定は DBH が 2006 年 12 月から 2007 年 4 月と 2011 年 11 月から 2012 年 3 月、樹高が 2007 年 4 月から 9 月と 2011 年 11 月から 2012 年 3 月にかけてと、それぞれ 2 回実施した。

3.2 地形測量

生態観察プロット全域を 10 m × 10 m の方形区に分割し、水準測量により各格子点 (285 地点) のプロット内の任意の

1 地点を基準高（高さ 0 m）とする相対標高値を得た。同様に、プロット内の樹木 4,181 本の生育ポイントの相対標高値も計測した。これら相対標高値から、逆距離加重法¹³⁾による補間で 5 m ごとの格子点の相対標高値を求めた。更に、5 m × 5 m の各方形区に対する回帰平面の平均傾斜を 4 隅の格子点の座標の値から以下の式(1)~(4)を用いて算出し、斜面の傾斜量（GR, °）とした⁴²⁾。

$$S_x = \{(Z_{11} + Z_{21}) - (Z_{12} + Z_{22})\} / (2 \times D) \quad (1)$$

$$S_y = \{(Z_{11} + Z_{12}) - (Z_{21} + Z_{22})\} / (2 \times D) \quad (2)$$

$$S = \sqrt{S_x^2 + S_y^2} \quad (3)$$

$$GR [^\circ] = \arctan(S) \times 180 / \pi \quad (4)$$

[Z_{11} , Z_{21} , Z_{12} , Z_{22} : 5 m × 5 m 方形区の 4 隅の各相対標高値, D: 格子間隔 (5 m)]

また、地形の起伏程度に関する指標として、Yamakura et al.⁵¹⁾による凸状指数（IOC, m）を用いた。IOC は、調査対象とする 5 m × 5 m の方形区の平均相対標高と、その外側を取り囲む 15 m × 15 m の方形区の平均相対標高との差を算出することで求めることができる（式(5)）。IOC の正の値は凸地形、負の値は凹地形を表す⁵¹⁾。

$$\begin{aligned} \text{IOC [m]} &= (5 \text{ m} \times 5 \text{ m 対象方形区の 4 隅の平均標高値}) \\ &\quad - (\text{対象方形区を取り囲む } 15 \text{ m} \times 15 \text{ m 方形区の 4 隅の平均標高値}) \end{aligned} \quad (5)$$

また、斜面位置（POS）については、2.21 ha プロット全域を構成する全 884 個の 5 m × 5 m 方形区の平均相対標高値についての全体での四分位数を求め、第 1 四分位数以下の平均相対標高値を有する方形区を「谷」、第 2 四分位数以上、中央値未満を示した方形区を「斜面下部」、中央値以上第 3 四分位数未満である方形区を「斜面上部」、第 3 四分位数以上を「尾根」に分類した。さらに以上の区分結果を、地形図と照合し補正を行った（図-1）。

加えて、5 m × 5 m 方形区の斜面方位（SA）については、まず各方形区の北を 0° とする斜面方位角 α を式(6)によって算出し⁴²⁾、得られた各方形区の斜面方位角 α から、SA を「北」（0°-90° および 270°-360°）、「南」（90°-270°）のいずれかに区分した。

$$\alpha [^\circ] = \arctan(S_x/S_y) \times 180 / \pi \quad (6)$$

4. 解析方法

ヤマザクラとウワミズザクラの各個体のうち、単幹状のものを研究対象個体として選択した。調査期間内に枯死、あるいは生存していたが台風等により幹が途中で折損するなど、成長量が検出できなかった個体は対象から除外した。各研究対象個体について 2 回の調査時の胸高周囲長の値から胸高直径（DBH）を求め、式(7)により断面積（BA）を算出した。

$$BA [\text{cm}^2] = \pi (DBH/2)^2 \quad (7)$$

さらに、式(8)によりこの期間の一年あたりの断面積成長量（ ΔBA ）を算出した。

$$\Delta BA [\text{cm}^2/\text{yr}] = (BA_{2011} - BA_{2006}) / 5 \quad (8)$$

ここで、 BA_{2011} は 2011 年の調査時における断面積、 BA_{2006} は同じく 2006 年の調査時での断面積を示す。

次に、樹木の成長を規定する主な要因として、近隣に位置する個体との競争関係^{9, 36)}、地形条件³⁰⁾が挙げられていることから、断面積成長量と近隣個体による被陰の程度、生育する場所の地形条件との関連性を検討した。森林環境において樹木個体は光などの資源をめぐる、近隣に生育する他個体との競争関係にある。その競争の程度を定量的に示す指標として競争指数（CI）を用いた^{6, 8, 9, 14, 19, 27, 29, 37, 39, 45)}。CI は研究対象個体および競争個体のサイズ、加えて対象個体と競争個体間の距離の値から算出される。競争個体のサイズが対象個体に比べ、より大きく、競争個体が対象個体により近接した位置にあるほど、CI は高い値となり、対象個体の成長がより制限されていることを示す。

研究対象個体の幹を中心とする半径 2 m から 8 m まで 1 m 間隔で 7 通りの円形の探索圏域を設定し、各探索圏域内に生育し、頂部の相対標高（基部の相対標高 + 樹高）が研究対象個体頂部の相対標高値以上を示したヤマザクラとウワミ

表-1 本研究で使用した競争指数

Table 1 List of competition indices evaluated in this study

指 数	定 義	文献番号
距離・非依存的指数		
CI ₁	n	29)
CI ₂	$\Sigma \pi (d_i/200)^2$	45)
CI ₃	$\Sigma d_i/d$	28)
CI ₄	$\Sigma h_i/h$	28) を改変
距離・依存的指数		
CI ₅	$\Sigma d_i/(d \times \text{dist})$	19)
CI ₆	$\Sigma h_i/(h \times \text{dist})$	6)
CI ₇	$\Sigma (d_i - d)/\text{dist}$	37)
CI ₈	$\Sigma (h_i - h)/\text{dist}$	37)
CI ₉	$\Sigma (d_i/d)^2/\text{dist}$	39)
CI ₁₀	$\Sigma (h_i/h)^2/\text{dist}$	39) を改変
CI ₁₁	$\Sigma (d_i/d)/(\text{dist})^2$	39)
CI ₁₂	$\Sigma (h_i/h)/(\text{dist})^2$	39) を改変
CI ₁₃	$\Sigma \arctan(d_i/\text{dist})$	39)
CI ₁₄	$\Sigma \arctan(h_i/\text{dist})$	39)
CI ₁₅	$\Sigma (d_i/d) \times \arctan(d_i/\text{dist})$	39)
CI ₁₆	$\Sigma (h_i/h) \times \arctan(h_i/\text{dist})$	8)
CI ₁₇	$\Sigma (d_i/d)/\sqrt{(\text{dist}/r)}$	28)
CI ₁₈	$\Sigma (h_i/h)/\sqrt{(\text{dist}/r)}$	28) を改変
CI ₁₉	$\Sigma (d_i/d) \times [1/\exp(\text{dist})]$	14)
CI ₂₀	$\Sigma (h_i/h) \times [1/\exp(\text{dist})]$	14) を改変

n: 競争個体の本数 d_i : 競争個体の胸高直径（DBH）（cm）

d: 対象個体の DBH（cm） h_i : 競争個体の樹高（m）

h: 対象個体の樹高（m）

dist: 対象個体と競争個体の幹間の水平距離（m）

r: 対象個体を中心とする競争個体の探索範囲の半径（m）

ズザクラ以外の樹種も含む全ての個体を競争個体と定義した。競争個体の樹高 (h_i), DBH (d_i), 研究対象個体と競争個体との幹間の水平距離 ($dist$) を基に, 研究対象個体と競争個体間の水平距離の値を含んでいない距離-非依存的指数 ($CI_1 \sim CI_4$) と含んでいる距離-依存的指数 ($CI_5 \sim CI_{20}$) の計 20 を解析に用いた (表-1)。また, 既存文献では, 対象個体の直径と競争個体の直径の相対比を用いた指数 CI_5 , CI_6 , CI_{11} , CI_{17} , CI_{19} を, それぞれ樹高の相対比に改変した指数 CI_4 , CI_{10} , CI_{12} , CI_{18} , CI_{20} を追加して検討した (表-1)。生育する場所の地形条件としては, 研究対象個体が生育する $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ の方形区の GR と IOC を用いた。

まず, 近隣個体による被陰の程度の ΔBA に対する影響を検討するため, CI を説明変数, また, 非線形を示す樹木の成長を反映する最良な変数のひとつである ΔBA の自然対数変換値²⁾を目的変数とする式(9)による回帰分析を行った。

$$\ln \Delta BA = b_{CI} CI + e_1 \quad (9)$$

式(9)において, 2 樹種とも有意な回帰分析結果が得られた場合は, さらに回帰式の樹種間での相違の有意性 ($p < 0.05$) を共分散分析によって検討した。

また, 式(9)の回帰分析においては, 20 の CI すべてに対して, 半径 2 m から 8 m まで 1 m 間隔の 7 通りの競争個体の探索圏域, 計 140 の組み合わせをそれぞれ説明変数とした。CI 算出の際の競争個体の探索においては, 半径 2 m から 8 m までの各探索圏域が今回の調査範囲 2.21 ha の枠内に収まる研究対象個体のみ回帰分析のサンプルとして用いた (表-2)。式(9)で, ヤマザクラ, ウワミズザクラの各樹種について決定係数 (R^2) が最大およびそれに準ずる値を示した CI とその探索圏域を ΔBA の予測に最も適した変数として選択した。選択された競争個体の探索圏域における CI, GR, IOC, さらに POS および SA の各カテゴリーのダミー変数 (0 あるいは 1) である POS_i , SA_i を説明変数として用いた式(10)により, ΔBA への各要因の効果を総括的に評価した。これに加えて, ΔBA への影響の大きさを各説明変数間で比較するため, 式(10)での目的および各説明変数を標準化して回帰分析を行った。

$$\ln \Delta BA = b_{CI} CI + b_{GR} GR + b_{IOC} IOC + \sum b_{POS_i} POS_i + \sum b_{SA_i} SA_i + e_2 \quad (10)$$

ここで, b_{CI} , b_{GR} , b_{IOC} , b_{POS_i} , b_{SA_i} は説明変数, CI, GR, IOC, POS_i , SA_i それぞれの偏回帰係数または標準偏回帰係数, e_1 , e_2 は残差項を示す。また, 式(10)においては, ステップワイズ法により, 赤池情報量基準¹⁾が最小となる変数の組み合わせを選択した。

GR について, t 検定を用いて樹種間での平均値の差の有意性 ($p < 0.05$) を検証した。また IOC, POS, SA については Fisher の正確確率検定によって樹種間での比率の差異の有意性を検討した。

以上の回帰分析, 共分散分析, Fisher の正確確率検定については, 統計ソフト R version 2.15.0³⁸⁾を用いて実施した。

5. 結 果

5.1 林分構造

生態観察プロット内に生育する幹直径 5 cm 以上のすべての樹木を対象とした 2006 年の毎木調査では, 常緑広葉樹 11 種, 落葉広葉樹 21 種, 針葉樹 3 種の計 35 種の樹木が確認され, 全樹種での幹密度は 1767.0 本/ha, 胸高断面積合計は $34.1\text{ m}^2/\text{ha}$ であった。樹種別の胸高断面積合計は, コナラ (*Quercus serrata* Murray) が $14.7\text{ m}^2/\text{ha}$ と最大で, 全体の 43.0% を占めていた。ウワミズザクラは $1.1\text{ m}^2/\text{ha}$ (全体比 3.1%), ヤマザクラが $1.0\text{ m}^2/\text{ha}$ (全体比 2.9%) であった。また, 幹密度はリョウブ (*Clethra barbinervis* Siebold et Zucc.) が 329.0 本/ha と最も高い値を示した。ウワミズザクラは 64.7 本/ha (全体比 3.7%), ヤマザクラは 48.9 本/ha (全体比 2.8%) となっていた。

2011 年の全樹種での幹密度は 1,571.9 本/ha, 胸高断面積合計は $35.3\text{ m}^2/\text{ha}$ であった。2011 年においても胸高断面積合計の最大はコナラで, $15.8\text{ m}^2/\text{ha}$ (全体比 44.9%) であった。ヤマザクラは $1.0\text{ m}^2/\text{ha}$ (全体比 2.9%), ウワミズザクラが $1.0\text{ m}^2/\text{ha}$ (全体比 2.8%) と, ウワミズザクラは若干減少した。また, 幹密度はソヨゴ (*Ilex pedunculosa* Miq.) が 265.6 本/ha と最も高い値となっていた。ウワミズザクラは 54.3 本/ha (全体比 3.5%), ヤマザクラは 43.9 本/ha (全体比 2.8%) と, いずれも 2006 年から減少が見られた。

表-2 生態観察プロット (2.21 ha) の外縁までの最短距離が各条件を満たすヤマザクラ, ウワミズザクラの対象個体数
Table 2 Number of object trees that their shortest distance to the outer edge of the research plot (2.21 ha) meets each condition

樹 種	生態観察プロット外縁までの最短距離 (m)						
	≥2	≥3	≥4	≥5	≥6	≥7	≥8
ヤマザクラ	58	52	47	45	42	35	31
ウワミズザクラ	71	69	68	67	65	65	64

図-2 ヤマザクラ, ウワミズザクラの断面積成長量 (ΔBA) の度数分布

Fig. 2 Frequency distributions of basal area increment (ΔBA) of *Cerasus jamasakura* and *Padus grayana*

表-3 ヤマザクラとウワミズザクラの生育個体が確認された方形区 (5 m×5 m) の傾斜量 (GR), 凸状指数 (IOC), 斜面方位 (SA), 斜面位置 (POS)

Table 3 Gradient angle (GR), index of convexity (IOC), slope aspect (SA) and position of slope (POS) of research quadrats (5 m×5 m) that *Cerasus jamasakura* or *Padus grayana* stood in

樹種	GR (°)					IOC				POS								SA			
						<0		0<		尾根		斜面上部		斜面下部		谷		北		南	
	本数	平均	S.D.	最小	最大	本	%	本	%	本	%	本	%	本	%	本	%	本	%	本	%
ヤマザクラ	65	30.6	10.8	8.0	64.0	9	19.6	37	80.4	26	40.0	27	42	12	18	0	0.0	56	86.2	9	13.8
ウワミズザクラ	81	28.1	12.6	2.0	55.9	40	58.0	29	42.0	9	11.1	27	33	32	40	13	16.0	59	72.8	22	27.2
<i>p</i>	ns					***				***								ns			

(GR は *t* 検定, IOC, POS, SA については Fisher の正確確率検定の結果, ***: $p < 0.001$, ns: $p \geq 0.05$)

5.2 対象個体の生育状況

2006 年から 2011 年にかけての 5 年間での断面積成長量は, 本研究の研究対象個体のヤマザクラとウワミズザクラはいずれも, $2 \text{ cm}^2/\text{年}$ 未満の値を示した個体が最も高頻度で見られ, 次いで $2 \text{ cm}^2/\text{年}$ 以上 $4 \text{ cm}^2/\text{年}$ 未満のクラスの頻度が高い値を示した (図-2)。2 種間において断面積成長量の各クラスの度数に有意な相違は見られなかった。

ヤマザクラ, ウワミズザクラ 2 種が生育する $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ の方形区単位での斜面方位 (SA) については, 2 樹種の間で各カテゴリーの本数の比率に差はなかったが, 斜面位置 (POS) の各カテゴリーおよび凸状指数 (IOC) の正の値, 負の値を示した本数の比率には違いが見られた ($p < 0.05$, 表-3)。

5.3 競争指数と成長量の関係

研究対象個体を中心とする半径 2 m から 8 m までの 7 通りの競争個体の探索圏域について, 20 タイプの競争指数 (CI) を組み合わせた計 140 ペアのデータセットを説明変数として, 目的変数である $\ln \Delta \text{BA}$ への回帰分析を実施した。その結果, ヤマザクラでは, 競争個体の探索圏域の半径が 6 m での CI_{17} を説明変数とする場合で 0.543 と最も高い R^2 値が得られた。また半径 5 m および 7 m での CI_{17} , 半径 5 m および 6 m での CI_5 においても, 高い R^2 値が見られた (表-4, 表-5, $R^2 = 0.536 \sim 0.540$)。ウワミズザクラでは競争個体の探索圏域の半径が 7 m での CI_5 で R^2 が 0.168 と最も高い値であった。また半径 7 m での CI_4 , CI_{17} , CI_{18} それぞれにおいても高い R^2 値を示した (表-4, 表-5, $R^2 = 0.165 \sim 0.167$)。

また, 共分散分析により, 各樹種について高い R^2 値を示した競争個体の探索圏域の半径が 7 m での CI_3 および CI_4 , 半径 5 m および 6 m での CI_5 , 半径 5 m, 6 m, 7 m での CI_{17} , 半径 7 m での CI_{18} をそれぞれ説明変数とする回帰式について, 調査樹種間で比較した。その結果, 競争個体の探索圏域の半径が 7 m での CI_4 を除くいずれの場合においても, 説明変数 CI によって調整した $\ln \Delta \text{BA}$ の平均値に有意差が見られた (図-3, 図-4, 表-5)。また, 図-3, 図-4 において, $\ln \Delta \text{BA}$ 値のマイナス側への分布は ΔBA が自然対数の底であるネイピア数 (e) 未満であったことを示す。

5.4 成長量への影響要因の総合的評価

ヤマザクラ, ウワミズザクラについて, 式(9)での回帰分析において高い R^2 値が見られた競争個体の探索圏域での CI に加え, GR, IOC, および, POS, SA の各カテゴリーのダミー変数 (0 あるいは 1) である POS, SA を説明変数, $\ln \Delta \text{BA}$ を目的変数とする式(10)での重回帰分析を行い, 調査樹木 2 種の成長量への影響を総合的に検討した。その結果, ヤマザクラでは CI と GR, ウワミズザクラでは CI および IOC がそれぞれ選択された (表-6)。しかしヤマザクラでの説明変数 GR, ウワミズザクラでの説明変数 IOC はいずれも有意ではなかった。また, いずれの樹種についても, 説明変数 CI の偏回帰係数および標準偏回帰係数は有意であったが, 自由度調整済決定係数 (R'^2) はウワミズザクラ ($R'^2 = 0.153 \sim 0.175$) よりヤマザクラ ($R'^2 = 0.525 \sim 0.565$) で高い値が得られた。

今回, 説明力の高いモデルが得られたヤマザクラについてのみ言及すると, 例えば, DBH が 20 cm のヤマザクラ個体について $5 \text{ cm}^2/\text{年}$ 以上の断面積成長 ($0.2 \text{ cm}/\text{年}$ 以上の直径成長) を促すための必要条件は, 6 m 圏域の CI_{17} 値が 9.6 以下である。したがって, 対象個体から 6 m 圏域に位置する DBH = 20 cm の競争個体を 0 本にしなければならない。同様に, $10 \text{ cm}^2/\text{年}$ 以上の断面積成長 ($0.3 \text{ cm}/\text{年}$ 以上の直径成長) を得るための競争個体数は 0 本と試算された。

6. 考 察

本研究の研究対象個体のヤマザクラとウワミズザクラのいずれも, 2006 年から 2011 年にかけての 5 年間で幹密度, 胸高断面積合計は低下していた。また 0.1 cm 単位の精度での胸高周囲長測定値によって得られた, この期間で断面積成長量は 2 樹種とも, $2 \text{ cm}^2/\text{年}$ 未満の小さな値を示した個体が最も高い度数を示した (図-2)。ヤマザクラとウワミズザクラいずれも遷移中期に出現し, 後期には減少する落葉広葉樹種とされる^{35, 47)}。この期間での全樹種での幹密度は低下していたものの, 胸高断面積合計値は増大しており, 管理放棄後 50~60 年が経過し, 遷移の進行した二次林である今回の調査対象地において, 2 樹種とも, 成長量低下, 個体群衰退傾向にあることが示唆された。

表-4 各競争指数 (CI) を説明変数, 断面積成長量の自然対数値 ($\ln \Delta BA$) を目的変数とした回帰分析における決定係数 R^2
Table 4 Comparison of coefficient of determination (R^2) among results of linear regressions of log-transformed basal area increment ($\ln \Delta BA$) on competition index (CI) as explanatory variables

ヤマザクラ

指数	競争個体の探査圏域の半径 (m)													
	2		3		4		5		6		7		8	
	R^2	p	R^2	p	R^2	p	R^2	p	R^2	p	R^2	p	R^2	p
CI ₁	0.239	***	0.292	***	0.393	***	0.453	***	0.437	***	0.475	***	0.423	***
CI ₂	0.083	*	0.144	**	0.297	***	0.365	***	0.285	***	0.263	**	0.224	**
CI ₃	0.238	***	0.326	***	0.491	***	0.517	***	0.527	***	0.523	***	0.483	***
CI ₄	0.271	***	0.335	***	0.458	***	0.464	***	0.468	***	0.484	***	0.415	***
CI ₅	0.294	***	0.359	***	0.479	***	0.538	***	0.536	***	0.533	***	0.457	***
CI ₆	0.319	***	0.371	***	0.457	***	0.500	***	0.490	***	0.505	***	0.412	***
CI ₇	0.213	***	0.310	***	0.414	***	0.440	***	0.444	***	0.436	***	0.341	***
CI ₈	0.208	***	0.289	***	0.420	***	0.454	***	0.437	***	0.424	***	0.328	***
CI ₉	0.212	***	0.280	***	0.450	***	0.503	***	0.501	***	0.455	***	0.393	***
CI ₁₀	0.275	***	0.330	***	0.441	***	0.467	***	0.460	***	0.441	***	0.328	***
CI ₁₁	0.234	***	0.290	***	0.311	***	0.359	***	0.353	***	0.328	***	0.225	*
CI ₁₂	0.232	***	0.269	***	0.270	**	0.315	**	0.306	***	0.308	***	0.215	**
CI ₁₃	0.237	***	0.288	***	0.394	**	0.462	**	0.441	**	0.492	**	0.440	***
CI ₁₄	0.237	***	0.289	***	0.389	***	0.453	**	0.429	**	0.482	**	0.428	***
CI ₁₅	0.233	***	0.320	***	0.491	***	0.517	***	0.524	***	0.516	***	0.475	***
CI ₁₆	0.269	***	0.333	***	0.461	***	0.472	**	0.470	***	0.491	***	0.416	***
CI ₁₇	0.263	***	0.337	***	0.497	***	0.540	**	0.543	***	0.539	***	0.485	***
CI ₁₈	0.297	***	0.354	***	0.473	***	0.493	**	0.489	***	0.503	***	0.425	***
CI ₁₉	0.274	***	0.320	***	0.415	***	0.464	***	0.458	***	0.437	***	0.319	***
CI ₂₀	0.302	***	0.340	***	0.421	***	0.470	***	0.461	***	0.468	***	0.357	***

ウワミズザクラ

指数	競争個体の探査圏域の半径 (m)													
	2		3		4		5		6		7		8	
	R^2	p	R^2	p	R^2	p	R^2	p	R^2	p	R^2	p	R^2	p
CI ₁	0.024	ns	0.085	*	0.078	*	0.095	*	0.160	***	0.160	***	0.133	**
CI ₂	0.003	ns	0.002	ns	0.006	ns	0.004	ns	0.028	ns	0.043	ns	0.041	ns
CI ₃	0.027	ns	0.074	*	0.104	**	0.110	**	0.162	***	0.168	***	0.154	**
CI ₄	0.028	ns	0.083	*	0.111	**	0.126	**	0.161	***	0.167	***	0.151	**
CI ₅	0.019	ns	0.047	ns	0.067	*	0.091	*	0.126	**	0.139	**	0.146	**
CI ₆	0.026	ns	0.055	ns	0.072	*	0.099	**	0.127	**	0.142	**	0.149	**
CI ₇	0.000	ns	0.005	ns	0.016	ns	0.029	ns	0.051	ns	0.065	*	0.083	*
CI ₈	0.006	ns	0.020	ns	0.052	ns	0.070	*	0.076	*	0.086	*	0.103	**
CI ₉	0.015	ns	0.028	ns	0.047	ns	0.053	ns	0.076	*	0.080	*	0.091	*
CI ₁₀	0.027	ns	0.048	ns	0.078	*	0.096	*	0.103	**	0.108	**	0.121	**
CI ₁₁	0.008	ns	0.011	ns	0.014	ns	0.019	ns	0.019	ns	0.021	ns	0.026	ns
CI ₁₂	0.014	ns	0.018	ns	0.020	ns	0.026	ns	0.027	ns	0.029	ns	0.034	ns
CI ₁₃	0.023	ns	0.081	*	0.081	*	0.095	*	0.153	**	0.163	***	0.137	**
CI ₁₄	0.023	ns	0.079	*	0.080	*	0.093	*	0.146	**	0.151	**	0.127	**
CI ₁₅	0.026	ns	0.067	*	0.097	**	0.103	**	0.152	**	0.161	***	0.151	**
CI ₁₆	0.027	ns	0.077	*	0.110	**	0.122	**	0.150	**	0.158	**	0.148	**
CI ₁₇	0.025	ns	0.066	*	0.094	*	0.112	**	0.157	**	0.165	***	0.159	**
CI ₁₈	0.029	ns	0.074	*	0.099	**	0.124	**	0.157	**	0.167	***	0.159	**
CI ₁₉	0.018	ns	0.035	ns	0.045	ns	0.060	*	0.059	ns	0.060	*	0.071	*
CI ₂₀	0.025	ns	0.043	ns	0.052	ns	0.068	*	0.067	*	0.068	*	0.078	*

(回帰分析の F 検定結果 *** : $p < 0.001$, ** : $p < 0.01$, * : $p < 0.05$, ns : $p \geq 0.05$)

表-5 ヤマザクラとウワミズザクラで各々最適と判断された競争個体の探索圏域の半径における競争指数 (CI) を説明変数, 断面積成長量の自然対数値 ($\ln \Delta BA$) を目的変数とする回帰分析の解析結果

Table 5 Results of linear regressions of log-transformed basal area increment ($\ln \Delta BA$) on competition index (CI) as explanatory variable

樹 種	偏回帰係数			R ²	p
	推定値	標準誤差	p		
ヤマザクラ					
(N = 45)					
Intercept	1.863	0.152	<0.001	0.538	<0.001
CI ₅ (5 m)	-0.140	0.020	<0.001		
(N = 42)					
Intercept	1.873	0.166	<0.001	0.536	<0.001
CI ₅ (6 m)	-0.126	0.019	<0.001		
(N = 45)					
Intercept	1.885	0.153	<0.001	0.540	<0.001
CI ₁₇ (5 m)	-0.041	0.006	<0.001		
(N = 42)					
Intercept	1.927	0.170	<0.001	0.543	<0.001
CI ₁₇ (6 m)	-0.033	0.005	<0.001		
(N = 35)					
Intercept	1.926	0.193	<0.001	0.539	<0.001
CI ₁₇ (7 m)	-0.026	0.004	<0.001		
ウワミズザクラ					
(N = 65)					
Intercept	1.381	0.229	<0.001	0.168	<0.001
CI ₅ (7 m)	-0.035	0.010	<0.001		
(N = 65)					
Intercept	1.387	0.231	<0.001	0.167	<0.001
CI ₄ (7 m)	-0.039	0.011	<0.001		
(N = 65)					
Intercept	1.396	0.234	<0.001	0.165	<0.001
CI ₁₇ (7 m)	-0.027	0.008	<0.001		
(N = 65)					
Intercept	1.404	0.235	<0.001	0.167	<0.001
CI ₁₈ (7 m)	-0.030	0.009	<0.001		

生育する立地環境に関して, 今回の結果では, ヤマザクラは斜面の上部の凸状地および尾根部に, ウワミズザクラは斜面下部から谷部にかけての凹状地に, それぞれ生育する傾向が認められた (図-1, 表-3)。土壌養分や水分は地形条件によって大きく変化し¹¹⁾, 一般に, 凸状地では土壌は貧栄養状態となりやすく¹⁵⁾, 尾根や急傾斜地では土層が薄く, 土壌水分量が少ないことが多い¹⁸⁾。一方, 斜面下部では土壌層が厚く, 水分条件は良好である⁴⁴⁾。このことから, ヤマザクラは土層が薄く養分や水分の少ない環境に, 反対にウワミズザクラは土壌養分および水分の多い環境に生育するとも考えられる。他方, 丘陵地の微地形単位において, 斜面下部は表層崩壊等が発生しやすい不安定な環境にあり⁴⁸⁾, 結果として, 遷

図-3 ヤマザクラについて最適と判断された競争個体の探索圏域の半径での競争指数 (CI) と断面積成長量 ($\ln \Delta BA$) の関係

Fig. 3 Relationship between best competition index for *Cerasus jamasakura* and log-transformed basal area increment ($\ln \Delta BA$)

図-4 ウワミズザクラについて最適と判断された競争個体の探索圏域の半径での競争指数 (CI) と断面積成長量 ($\ln \Delta BA$) の関係

Fig. 4 Relationship between best competition index for *Padus grayana* and log-transformed basal area increment ($\ln \Delta BA$)

移後期の安定相の群落の構成種は尾根側に, 攪乱依存的な遷移初期の出現種は斜面下部から谷側に偏在する傾向がある⁴¹⁾。例えば, 石田ら²⁰⁾は, ヤマザクラ, ウワミズザクラと同じバラ科の落葉広葉樹種であるエドヒガン (*Cerasus*

表-6 ヤマザクラとウワミズザクラで各々最適と判断された競争個体の探索圏域の半径における競争指数、傾斜量 (GR)、凸状指数 (IOC)、斜面位置 (POS)、斜面方位 (SA) を説明変数、断面積成長量 ($\ln \Delta BA$) を目的変数とする回帰分析の解析結果

Table 6 Results of multiple linear regressions of log-transformed basal area increment ($\ln \Delta BA$) on competition index (CI), gradient angle (GR), index of convexity (IOC), position of slope (POS) and slope aspect (SA) as explanatory variables

樹種	本数	変数	標準偏回帰係数			偏回帰係数			R ²	p	AIC
			推定値	標準誤差	p	推定値	標準誤差	p			
ヤマザクラ											
	45	Intercept	0.000	0.102	1.000	1.863	0.152	<0.001	0.528	<0.001	−22.59
		CI ₅ (5 m)	−0.734	0.104	<0.001	−0.140	0.020	<0.001			
	42	Intercept	0.000	0.106	1.000	1.873	0.166	<0.001	0.525	<0.001	−20.77
		CI ₅ (6 m)	−0.732	0.108	<0.001	−0.126	0.019	<0.001			
	45	Intercept	0.000	0.102	1.000	1.885	0.153	<0.001	0.529	<0.001	−22.73
		CI ₁₇ (5 m)	−0.735	0.103	<0.001	−0.041	0.006	<0.001			
	42	Intercept	0.000	0.106	1.000	1.927	0.170	<0.001	0.532	<0.001	−21.40
		CI ₁₇ (6 m)	−0.737	0.107	<0.001	−0.033	0.005	<0.001			
	35	Intercept	0.000	0.112	1.000	0.875	0.558	0.127	0.565	<0.001	−18.85
		CI ₁₇ (7 m)	−0.683	0.116	<0.001	−0.024	0.004	<0.001			
		GR	0.231	0.116	0.055	0.029	0.014	0.055			
ウワミズザクラ											
	65	Intercept	0.000	0.113	1.000	1.571	0.256	<0.001	0.175	<0.001	24.23
		CI ₃ (7 m)	−0.521	0.134	<0.001	−0.045	0.011	<0.001			
		IOC	0.212	0.134	0.117	0.179	0.113	0.117			
	65	Intercept	0.000	0.114	1.000	1.387	0.231	<0.001	0.153	<0.001	24.93
		CI ₄ (7 m)	−0.408	0.115	<0.001	−0.039	0.011	<0.001			
	65	Intercept	0.000	0.113	1.000	1.579	0.262	<0.001	0.169	0.001	24.69
		CI ₁₇ (7 m)	−0.510	0.133	<0.001	−0.034	0.009	<0.001			
		IOC	0.202	0.133	0.135	0.170	0.112	0.135			
	65	Intercept	0.000	0.114	1.000	1.404	0.235	0.189	0.154	<0.001	24.89
		CI ₁₈ (7 m)	−0.409	0.115	<0.001	−0.030	0.009	<0.001			

( ) 内は対象個体を中心とする競争個体の探索圏域の半径

spachiana Lavalée ex H. Otto var. *spachiana* f. *ascendens* (Makino) H. Ohba) 個体のほとんどが斜面下部と谷底に生育し、尾根部では見られなかったことから、同種を「適湿性の陽地に好んで生育する攪乱依存種」として位置付けている。このような生育環境の攪乱という視点から考察すると、ヤマザクラ、ウワミズザクラとも、前述のようにいずれも遷移の中期に出現し、後期には減少する樹種とされるが^{35, 47)}、今回の結果で、ウワミズザクラが斜面の下部から谷底において多数見られたことから (図-1, 表-3)、ウワミズザクラはヤマザクラと比較して、湿潤な立地環境に生育し、更新には不安定な環境条件を必要とする攪乱依存的性質がより強い樹種であると思われる。しかしウワミズザクラの立地および更新条件については、生育地点における土壌養分および水分量の直接的な計測の実施、林内の攪乱状態や実生の発生定着状況との関連性について更に検討する必要があるといえる。

本研究においてヤマザクラで良好なモデルが構築できた CI₅ および CI₁₇ は、研究対象個体と競争個体の胸高直径サイズ比および研究対象個体と競争個体の距離による CI である

(表-1)。CI₁₇ はカナダ国ケベック州のクロトウヒ (*Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns and Poggenburg) の成長量予測にも適した指数であると報告されている²⁹⁾。この CI₅ および CI₁₇ は、競争個体の胸高直径サイズがより大きく、より近距離に位置するほど、研究対象個体の成長への影響が強まるという仮定に基づいて設定されている⁴⁹⁾。CI₅ は研究対象個体と競争個体間の距離を用いた指数であり、さらに、CI₁₇ は林齢の増大による林内での幹密度の低下の結果、個体間距離の平均値が拡大することを、個体間距離を探索圏域との相対値に変換することで補正を図った指数である²⁷⁾。一般的に、ヤマザクラは陽樹であり、生育に十分な光量が必要であるとされ^{16, 35)}、既存の研究においても隣接木による被陰が着花状況に負の影響を与えるという報告がなされている³²⁾。本研究の調査地におけるヤマザクラについて、周囲の競争個体からの被陰の1要因で、断面積成長量の54%程度が説明できた (表-4, 表-5, 表-6)。これまでヤマザクラの成長量に対する隣接木の被陰に関する影響を定量的に評価した研究例はなかったが、本研究で構築したモデルによって、二次林

内のヤマザクラについての、周囲の競争個体の適切な密度条件を推定することが可能となると思われる。

対象個体と競争個体の樹高の相対比を用いた指数 (CI_6 , CI_6 , CI_{10} , CI_{12} , CI_{18} , CI_{20}) を説明変数としたモデルは、直径の相対比を用いた指数の場合と比較して、ヤマザクラでは精度がやや低い結果となった (表-1, 表-4)。樹高の相対比を用いた指数のうち CI_6 は、ドイツトウヒ (*Picea abies* (L.) H. Karst.) 幼齢木の樹高成長量に対して 30~45% の説明力を示したと報告されている⁶⁾。森林での資源について、光に関しては、樹木個体間は 1 方向的な競争関係にあり、垂直方向において上層に位置する個体によって下層個体の成長は制限される^{28, 46)}。しかし、今回、検討したヤマザクラの断面積成長については、垂直方向において競争個体と対象個体のいずれの樹冠が上層に位置するか自体は問題となるが、競争個体の樹冠がどの程度、対象個体からより上層に位置しているかは、あまり影響しないものと考えられた。

ヤマザクラに対して、ウワミズザクラでは最も高い R^2 値が得られたモデルにおいても、その説明力は 17% にとどまり、上層木からの被圧が同程度の場合であっても成長量にかなりのバラツキが見られた (表-4, 表-5, 表-6)。今回は対象個体と競争個体の幹の位置関係および直径、樹高の相対比のみ検討したが、対象個体と競争個体、各々の幹の空間パターンからだけでは、対象個体の成長を十分に予測できない場合もあることが指摘されている²⁷⁾。また、広葉樹においては樹冠形態の非対称性が特に顕著であるため²⁷⁾、周囲の競争個体の幹が比較的低密度でも、対象個体は強い被圧を受ける場合もあれば、競争個体と対象個体の幹が互いに近接しながら共存可能な場合もある。したがって、ウワミズザクラの成長特性に関しては、対象個体と競争個体の樹冠構造についても考慮する必要があると思われる。他方、非対称的な形態である樹冠は、斜面の下部方向に拡大する傾向があるため⁴⁸⁾、競争個体と対象個体の斜面位置関係、競争個体が位置する方位も、対象個体の成長へ影響すると思われる。今回、これらの点は考慮せず一律に扱ったことが、ウワミズザクラの断面積成長量への上層個体の被圧の影響を明瞭に検出できなかった一要因となった可能性も考えられる。

研究対象個体の成長に及ぼす競争個体からの影響を検討する場合、どの範囲までに存在する周辺個体を「競争個体」と定義するかが重要である⁵⁾。本研究でのヤマザクラに関する結果では、研究対象個体から半径 5 m~7 m 以内、ウワミズザクラでは半径 7 m~8 m 以内に存在する上層木を競争個体とした場合に、精度の高い成長予測モデルが得られた (表-4, 表-5, 表-6)。樹木個体間で相互関係が生じる範囲は、森林内の樹木の幹直径、樹高、樹冠のサイズに依存するとされており¹⁰⁾、経験式として林冠木の樹冠半径の 3.5 倍値が提案されている²⁷⁾。本研究における 2008 年調査時の林冠木の樹冠半径は 2.1 ± 1.2 m であり (データ未掲載)、その 3.5 倍値は 7.4 m となるため、ウワミズザクラではこの経験式が適用できる可能性がある。しかし、本調査地は管理放棄されてから 50~60 年が経過しているが、林分は現在も発達途中にあり、

今後の上層木の成長に伴って今回得られた個体間の競争関係の範囲は若干変動する可能性がある。

本研究における CI の算出では、競争個体の生活型あるいは樹種を区別せず、一括して扱った。しかし、既存の研究 (藤井ら¹²⁾) では、スタジイ (*Castanopsis sieboldii* (Makino) Hatus. ex T. Yamaz. et Mashiba), クスノキ (*Cinnamomum camphora* (L.) J. Presl) などの常緑広葉樹種の被圧によるヤマザクラの衰退が顕著であることが指摘されている。また、樹木成長への影響は、競争個体の樹種により異なるという報告もあるため⁷⁾、ヤマザクラとウワミズザクラの成長に対する競争個体の生活型や樹種による影響の差異も、今後の検討課題になると思われる。

本研究の結果から、二次林において重要な役割を果たし、近年衰退が懸念されるヤマザクラ、および、その近縁種であるウワミズザクラは、いずれも周囲の上層木の被陰が成長に影響することが示唆された。しかし、ウワミズザクラでは成長に関する説明力が 17% 程度にとどまっているため、今回取り扱わなかった他の環境要因も影響している可能性がある。この点については今後の課題として検討する余地がある。

引用文献

- 1) Akaike, H. (1973) Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: Proceedings of the 2nd international symposium on information theory (eds. Petrov, B.N. and Caski, F.). pp. 267-281, Akadimiai Kiado, Budapest, [Reproduced from Breakthroughs in statistics Vol. 1 Foundations and basic theory (eds. Kotz, S. and Johnson, N.L.). pp. 610-624, Springer-Verlag, New York (1992)].
- 2) Andreassena, K. and Tomterb, S.M. (2003) Basal area growth models for individual trees of Norway spruce, Scots pine, birch and other broadleaves in Norway. Forest Ecology and Management, 180: 11-24.
- 3) 有岡利幸 (2007) ものと人間の文化史 137-I 桜 I, 法政大学出版局, 364 pp.
- 4) 馬場生織・岩坪五郎 (2001) 近畿大学奈良キャンパスの現存植生に関する生態学的研究, 近畿大学農学部紀要, 34: 113-149.
- 5) Biging, G.S. and Dobbertin, M. (1992) A comparison of distance-dependent competition measures for height and basal area growth of individual conifer trees. Forest Science, 38: 695-720.
- 6) Braathe, P. (1980) Height increment of young single trees in relation to height and distance of neighbouring trees. Mitteilungen der Forstlichen Bundes-Versuchsanstalt Wien, 130: 43-48.
- 7) Canham, C.D., LePage, P.T. and Coates, K.D. (2004) A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. Canadian Journal of Forest Research 34: 778-787.
- 8) Castagneri, D., Vacchiano, G., Lingua, E. and Motta, R. (2008) Analysis of intraspecific competition in two subalpine Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands in Paneveggio (Trento, Italy). Forest Ecology and Manage-

- ment, 255: 651-659.
- 9) Contreras, M.A., Affleck, D. and Chung, W. (2011) Evaluating tree competition indices as predictors of basal area increment in western Montana forests. *Forest Ecology and Management*, 262: 1939-1949.
  - 10) D'Amato, A.W. and Puettmann, K.J. (2004) The relative dominance hypothesis explains interaction dynamics in mixed species *Alnus rubra* / *Pseudotsuga menziesii* stands. *Journal of Ecology*, 92: 450-463.
  - 11) Enoki, T., Kawaguchi, H. and Iwatsubo, G. (1996) Topographic variations of soil properties and stand structure in a *Pinus thunbergii* plantation. *Ecological Research*, 11: 299-309.
  - 12) 藤井義久・志賀壮史・朝廣和夫・重松敏則 (2009) 都市内残存林における9年間のヤマザクラの着花状況と消長, ランドスケープ研究, 72(5): 523-526.
  - 13) 古谷知之 (2011) Rによる空間データの統計分析, 朝倉書店, 184 pp.
  - 14) Gea-Izquierdo, G. and Cañellas, I. (2009) Analysis of holm oak intraspecific competition using Gamma regression. *Forest Science*, 55: 310-322.
  - 15) Gessler, P.E., Chadwick, O.A., Chamaran, F., Althouse, L. and Holmes, K. (2000) Modeling soil-landscape and ecosystem properties using terrain attributes. *Soil Science Society of America Journal*, 64: 2046-2056.
  - 16) 橋詰隼人・中田銀佐久・新里孝和・染郷正孝・滝川貞夫・内村悦三 (1993) 図説実用樹木学, 朝倉書店, 214 pp.
  - 17) 服部 保・赤松弘治・武田義明・小舘誓治・上甫木昭春・山崎 寛 (1995) 里山の現状と里山管理, 人と自然, 6: 1-32.
  - 18) 林加奈子・山田俊弘 (2008) 竹林の分布拡大は地形条件に影響されるのか?, 保全生態学研究, 13(1): 55-64.
  - 19) *Hegyi, F. (1974) A simulation model for managing jack-pine stands. In: *Proceedings of IUFRO meeting S4.01.04 on Growth models for tree and stand simulation* (eds. Fries, J.), pp. 74-90, Royal College of Forestry.
  - 20) 石田弘明・浅見佳世・黒田有寿茂・青木秀昌・服部 保 (2009) 猪名川上流域における希少樹種エドヒガンの生育立地と個体群構造, 保全生態学研究, 14(2): 143-152.
  - 21) 石井 実・植田邦彦・重松敏則 (1993) 里山の自然を守る, 築地書館, 171 pp.
  - 22) 石井正人・中越信和 (1997) 森林公園計画における二次林の林冠木個体群構造と植生管理に関する研究, ランドスケープ研究, 60(5): 543-546.
  - 23) 吉良竜夫 (1948) 温量指数による垂直的な気候帯のわかちかたについて, 寒地農学, 2: 47-77.
  - 24) 気象庁. "過去の気象データ検索". 気象庁ホームページ. <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php> (参照: 2015年3月1日).
  - 25) 小池伸介・正木 隆 (2008) 本州以南の食肉目3種による木本果実利用の文献調査, 日本森林学会誌, 90(1): 26-35.
  - 26) 小池伸介 (2009) ヤマザクラ, 日本緑化工学会誌, 35(3): 217-220.
  - 27) Lorimer, C.G. (1983) Tests of age-independent competition indices for individual trees in natural hardwood stands. *Forest Ecology and Management*, 6: 343-360.
  - 28) Lorimer, C.G., Chapman, J.W. and Lambert W.D. (1994) Tall understorey vegetation as a factor in the poor development of oak seedlings beneath mature stands. *Journal of Ecology*, 82: 227-237.
  - 29) Mailly, D., Turbis, S. and Pothier, D. (2003) Predicting basal area increment in a spatially explicit, individual tree model: A test of completion measures with black spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 435-443.
  - 30) Meiners, T.M., Smith, D.W., Sharik, T.L. and Beck, D.E. (1984) Soil and plant water stress in an Appalachian oak forest in relation to topography and stand age. *Plant and Soil*, 80: 171-179.
  - 31) 茂木 透・高橋秀男・勝山輝男・石井英美・太田和夫・城川四郎・崎尾 均・中川重年・吉山 寛 (2000) 樹に咲く花(1), 山と溪谷社, 719 pp.
  - 32) 中村 敬・重松敏則 (2000) 都市内残存林におけるヤマザクラの着花状況と消長に関する研究, ランドスケープ研究, 63(5): 469-472.
  - 33) 西山松之助 (1974) 花見の文化史. 本田正次・林弥栄編, 日本のサクラ, 誠文堂新光社, pp. 39-42.
  - 34) 小川和佑 (1993) 桜と日本人, 新潮社, 221 pp.
  - 35) 大場秀章・秋山 忍 (2003) ツバキとサクラ, 岩波書店, 175 pp.
  - 36) Oheimb, G., Lang, A.C., Bruehlheide, H., Forrester, D.I., Wäsche, I., Yu, M. and Härdtle, W. (2011) Individual-tree radial growth in a subtropical broad-leaved forest: The role of local neighbourhood competition. *Forest Ecology and Management*, 261: 499-507.
  - 37) Paulo, M.J., Stein, A. and Tomé, M. (2003) A spatial statistical analysis of cork oak competition in two Portuguese silvopastoral systems. *Canadian Journal of Forest Research*, 32: 1893-1903.
  - 38) R Development Core Team (2012) R: a language and environment for statistical computing: R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
  - 39) Rouvinen, S. and Kuuluvainen, T. (1997) Structure and asymmetry of tree crowns in relation to local competition in a natural mature Scot pine forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 890-902.
  - 40) Sakai, A. and Ohsawa M. (1994) Topographical pattern of the forest vegetation on a river basin in a warm-temperate hilly region, central Japan. *Ecological Research*, 9: 269-280.
  - 41) 佐竹義輔・亙理俊次・原 寛・富成忠夫 (1999) 日本の野生植物 木本(1), 平凡社, 321 pp.
  - 42) 佐藤 淳・鈴木雅一 (2001) 東京大学北海道・秩父・千葉・愛知演習林における地形特性の50 m メッシュ数値標高モデルを用いた定量的比較, 東京大学農学部演習林報告, 106: 77-89.
  - 43) Seiwa, K., Miwa, Y., Sahashi, N., Kanno, H., Tomita, M., Ueno, N. and Yamazaki, M. (2008) Pathogen attack and spatial patterns of juvenile mortality and growth in a temperate tree, *Prunus grayana*. *Canadian Journal of Forest Research*, 38: 2445-2454.
  - 44) 島田和則 (1994) 高尾山における先駆性高木種5種の地形分布と樹形の意義, 日本生態学会誌(3), 44: 293-304.
  - 45) Steneker, G.A. and Jarvis J.M. (1963) A preliminary study to access competition in a white spruce-trembling aspen stand. *Forestry Chronicle*, 39: 334-336.
  - 46) 隅田明洋 (1996) 広葉樹群落の空間構造—個体レベルからのアプローチ—, 日本生態学会誌(1), 46: 31-44.
  - 47) 高橋由佳・長谷川幹夫・関子光太郎・相浦英春 (2013) 富山県のスギ人工林皆伐跡地における実生更新初期段階の稚

- 樹の動態, 日本森林学会誌, 95(3): 182-188.
- 48) 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.
- 49) Tomé, M. and Burkhardt, H.E. (1989) Distance-dependent competition measures for predicting growth of individual trees. *Forest Science*, 35: 816-831.
- 50) Umeki, K. (1995) Modeling the relationship between the asymmetry in crown display and local environment. *Ecological Modelling*, 82: 11-20.
- 51) Yamakura, T., Kanzaki, M., Itoh, A., Ohkubo, T., Ogino, K., Chai, E.O.K., Lee H.S., Ashton P.S. (1995) Topography of a large-scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. *Tropics*, 5: 41-56.
- 52) 山本 聡・高橋理喜男 (1991) 里山におけるヤマザクラ群生地の成立過程について, 造園雑誌, 54(5): 173-178.
- (*印を付したものは直接参照できなかった)

(2016. 3. 16 受理)