

## 植生遷移の考え方 ～生物基礎での指導にあたり～

東北大学生命科学研究科 中静 透

### 1. はじめに

平成 24 年度から高等学校の「生物 I・II」が「生物基礎・生物」に変わり、その「生物基礎」の中で、従来「生物 II」で扱われてきた「植生の遷移」が取り上げられ、新しい考え方も含まれている。

ここでは、最近の生態学的知見にもとづいて、そのポイントを説明するとともに、実際の指導にあたって考えてほしい点について述べてみたい。

### 2. 遷移の一般論とそのポイント

火山灰が積もった場所や山火事の跡地、造成した宅地など植生のない状態を放置すると、植物が侵入し始める。さらに、侵入した植物の種類も草本から、樹木へと変化する。こうした植生の変化を「遷移」とよぶ。厳密には、遷移には植生が発達する方向と衰退する方向の両方を含むが、現実的には発達する方向での変化が圧倒的に多い。

遷移の進み方や、そのメカニズムを考えると、一次遷移と二次遷移の区別は重要である。一次遷移は、土壌や植物の種子などの全くない状況から出発する遷移だが、二次遷移は、ある程度の土壌や植物の種子、さらには有機物や栄養分などを含んだ状況から出発する(表 1)。

この点が、遷移を起こすメカニズムにも関係する。二次遷移の場合には、すでに土壌中に植物体や栄養分などがある状態から出発するので、光条件がおもに問題になる。遷移の初期に優占する種(先駆種)は、明るい環境で高い光合成能力をもつが、光補償点が高い(陽樹)。一方、遷移後期に出現する極相林を構

表 1 一時遷移と二次遷移の例

	自然要因で起こる例	人為的な要因で起こる例
一次遷移	・火山の噴出物や溶岩の上 ・土石流や土砂崩れなどで表層の土壌が流されて岩盤が露出したような場所 ・氷河が後退して新たに岩盤が露出した場所	・埋立地や造成地などで種子や有機物などを含まない土を積み上げた場所
二次遷移	・山火事跡地 ・洪水堆積物の上	・伐採跡地 ・放置された草地、ゴルフ場、水田、畑など

成する種(極相種)は、光補償点が低いので、暗い環境でも生育することができる(陰樹)。そのため、先駆種の下に極相種は育つことができるが、先駆種は 1 代限りとなってしまふ。

一次遷移でも光条件は重要であるが、それに加えて栄養分が重要になる。一次遷移初期には土壌中に窒素などの栄養分がないため、根粒菌と共生して窒素を固定できるハノキなどが優占し、その落葉が土壌中の養分を豊かにした後、そうした栄養分を必要とするさまざまな植物が侵入してくる。さらにそれらが成長してくると、二次遷移と同じように光条件が問題となる。したがって、一次遷移のメカニズムは光と栄養分の 2 つを軸に考える必要がある。

生態学的な遷移の概念は、1910 年代に確立されるのだが、当初は非常にシンプルな考え方であった。つまり、どのような状況から出発しても、最終的にはひとつの気候条件下ではひとつの極相植生に至ると考えられていた。たとえ乾いた場所でも湿った場所でも、尾根でも谷でも、十分長い時間を経た後には、植物のもつ環境形成作用により、同じ極相に至ると考えられていた。もちろん、この考え方は、さまざまな修正を後に受けるのだが、考え方のシンプルさのために、かなり長い間こうした教え方がなされていたように思う。

現在では、環境形成作用にも限界があり、多様な環境に応じた極相が存在しうる、とするのが一般的である。また、遷移のさまざまな段階で出現する種も、栄養分や光条件、裸地からどれくらいの時間が経過したか、という多次元の連続的な環境の中で、

それぞれの生態的地位(ニッチ)をもつ。植物群集は、それらの種の集合体としてとらえられ、その連続的な変化を時間方向で見たのが、植生遷移である。

### 3. 自然攪乱の役割

1980 年代後半から 2000 年頃にかけて、遷移や植生の動き(動態)に関する大きな進展があった。それは、従来、生態系を破壊して遷移を引き戻すものと考えられてきた自然の攪乱に対して、生態系や生物多様性の維持について、もっと積極的な役割を認めたとする点である。

このことは、例えば極相林がどのように維持されているのか、という疑問も発端のひとつになっている。ブナ林を例にとると、年輪解析から見ると、1 本 1 本のブナはせいぜい 400 年くらいしか生きられない。しかし、花粉分析などからは、極相林としては 4000 年も続いていることがわかっている。そうすると、死んだ個体は新しい個体に替わる(更新する)必要がある。それでは、ブナの大木の下には、次の世代を担う若い樹木がたくさんあるのか、というと実際にはそうではないことが多い。ブナの場合で言えば、せいぜい高さ数十 cm くらいになった稚樹がまばらに生えている状況が多く、たくさんの若い樹木が大木の後を継ぐ機会を待っている状況からはほど遠い。それでも発芽してから 20 年から 30 年くらいの期間、毎年わずかな成長量で生き延びている状態であり、こうした稚樹が勢いよく成長するためには、大木が枯れたり倒れたりして、森林の中がもっと明るくなる(林冠ギャップができる)必要があるのだ。

大木は老衰などで死んでいく場合もあるが、多くは台風などの強風で折られたり、根ごとひっくり返ったりすることで死んでいる。こうした大木の枯死・倒木は、1 年間に林冠木全体の 0.5～1% の割合で起こっている。年間での割合であれば、逆に 100～200 年で林冠木がすべて交代するという推定もできる。つまり、台風などで、森林の一

部がときどき壊されるという「攪乱」により、極相林の維持されるきっかけがつけられている。

古典的な遷移の考え方では、先駆種は寿命が短く、極相種では寿命が長いというような説明がされてきたが、実は樹木のような長い寿命をもつ生物にとっても、攪乱が重要な場合があることがわかってきた。ブナ林の林冠ギャップのような攪乱は、最も穏やかな部類であり、森林によっては、相当大規模で稀にしか起こらない攪乱が重要な役割をもつ場合もある。

例えば、渓谷沿いに生えるカツラという樹木はおそらく最大 1000 年以上も生きると推定される、巨大な樹木である。この樹木は、風で散布される小さな種子をもち、その種子は、土石流や地滑りなど、地形を変化させるほどの大規模な攪乱が起こった後の、むき出しの土壌や岩礫の間に発芽する。ふつうの森林内のように、落ち葉が厚く堆積した土壌では、発芽しないか、発芽しても落葉層を突き抜けて根が土壌に達しないように、光条件が不十分で芽ばえが育たない。つまり、この樹木にとっては、大きな土壌攪乱が必要なのであるが、こうした大きな攪乱は稀にしか起こらない。おそらく数百年に 1 回というくらいの確率になるだろう(写真 1)。しかし、長い寿命と、小さな種子を風で大量に散布することで、この稀なチャンスをつかんでいる。

一方では、頻度の高い攪乱に頼っている樹木もある。典型的なものが、同じく川沿いに生えているヤナギである。ヤナギの多くは、数年に一度、必ず洪



写真 1 渓流に生えるカツラの木。岩礫がある場所は最近、土石流が起こったことを示す。この樹木はおそらく千年に近い年齢をもっているが、その間、土石流を経験していない。しかし、カツラの芽ばえが育つには土石流のような大きな攪乱が必要である。

水で水をかぶるような川岸に生えている。時には、ヤナギ類の樹木も洪水で流されてしまう。しかし、ヤナギは、発芽後数年で種子をつけ始め、綿毛に包まれた種子は風に乗って、あるいは川の水に流されて新しい場所へ届く。ヤナギ類の発芽は、雪解けの洪水で堆積した砂や土の上で、洪水でいったん上昇した川の水位が下がっていく時に、その水際で起こっている。つまり、ヤナギ類は頻繁な攪乱に適応して進化しており、次の攪乱までに種子も生産できるような短い寿命と、風や水によって発芽に好適な場所に散布される種子をもつ。

ブナ林にできた林冠ギャップにも、そうした環境に適応した樹木もいる。例えば、キイチゴ類などもそうで、こうした樹木はギャップができて明るくなった林床で発芽する。ギャップができて明るくなった数年間で大きくなり、何度か種子をつけるが、本来2mくらいにしか育たないので、数年後にはもっと大きくなる他の樹木との競争に負けていく。

ギャップであれ、洪水であれ、山火事であれ、こうした自然の攪乱は、それぞれ異なった形で植生を破壊するし、その頻度も規模も異なっている。こうしたさまざまな攪乱に対して、樹木はさまざまな進化をしてきた。言い換えれば、こうした多様な攪乱があるから、多様な植物が進化したり、極相林の中にも多様な植物が生育できたりする側面がある。

これらの現象をすべて理解することは、高校生のレベルを考えると難しいと思われるが、教科書で書かれていることは、こうした生態学的な背景の中で、理解しやすい部分を抜き出していると考えてほしい。

#### 4. 人間との関係

これまで述べてきたことは、人間の影響を考えない、自然の状態での話である。そういう意味で、自然攪乱と自然植生の関係を見たものである。森林の伐採や埋立地など、人間起源の攪乱(人為攪乱)と、その後起こる植生遷移は、これまで自然攪乱に対して適応してきた植物が、人為攪乱に対しても、その種類や頻度、規模に対してそれぞれ反応している、と見ることができる。

人為攪乱は、自然攪乱に似ているものもあるが、性質として根本的に異なっているものもあるし、仮に性質が同じでも、その頻度や規模が自然では起こりえないものもたくさんある。その結果、現在ある

二次的植生の中には、人間の管理の影響によって自然にはありえない特殊な姿になっているものもあるので、注意が必要である。

例えば、ブナ林を伐採した後、シラカンバ林、ミズナラ林を経てブナ林へという遷移をイメージすることが多い。現実にも、そうしたことが起こる可能性はありうるが、現在私たちが見ている二次林は、こうしたケースとは異なる場合も多いことを知っておくべきである。

現存するシラカンバ林の多くは、かつて牧場のような使い方をされていて放棄された場合や、森林を伐採したあとスギやカラマツの人工林を造成しようとして失敗した場所が多い。美しいシラカンバの純林は、草地を維持するために野焼きが繰り返し行われたりしたあと放棄されると形成されやすい。あるいは、森林伐採のあと、人工林を作るための地拵えや植え付け作業などで地表を攪乱した場合にできやすい。これは、シラカンバが土壌の露出したような場所でしか発芽しないと同時に、成長には強い光を必要とするためである。中には、植林されたスギやヒノキの手入れが悪く、人工林としては失敗だったが、きれいなシラカンバ林やダケカンバ林になっている場合も少なくない。

また、ミズナラやコナラの森林についても、ナラ類だけから構成されるような森林は繰り返し薪や炭を生産し続けてきた森林(薪炭林)が多い。コナラやクヌギ、ミズナラなどは薪や炭として非常に適しており、これらの樹木の薪や炭は他の樹木のものより、高い値段で取引された。したがって、薪炭の生産者は、森林を伐採して薪や炭として売却した後、萌芽だけを期待して二次林にしたわけではなく、こうした種以外の樹木を選択的に除いたり、場合によってはナラ類の種子(ドングリ)を埋めこんだり、自然の苗を補植したりしてきたのである。その結果、ナラ類だけから構成される二次林が形成されてきた。したがって、自然状態の遷移だけで、シラカンバやナラ類の純林ができていくわけではない。マテバシヤやクヌギ、アベマキなどの薪炭林は、人工的に植えられたものも多い。こうしたことに注意が必要である。

また、人間の利用のためには、遷移を進まないようにしておくことが必要な場合もある。かつての里山には、茅葺屋根のためのカヤ場などがたくさんあった。こうした草原を利用する立場からは、樹木

が侵入することで森林に遷移してしまうことは望ましくない。そのため、草刈りや火入れを毎年行い、森林への遷移を防いでいた(写真2)。現在、こうした草地はその必要性が低下したため、スギやヒノキなどの人工林に転換されたり、放置されることで二次林に遷移したりしている。薪炭林の利用も、伐採を繰り返すことで極相林に遷移することを防ぎ、人間が利用しやすい遷移段階でとどめている、ということもできるだろう。

一方、遷移を利用した緑化の例として明治神宮の森は有名である。この森林は、もともと陸軍の練兵場で、ほとんど裸地だった場所を神社にふさわしい森林に緑化するにあたって、当時の森林研究の第一人者であった本田静六が森林造成を行ったものである。いきなり、その土地の極相樹種を植えてもうまくいかないことを知っていた本田は、まず裸地でも育つアカマツなどを植樹し、その下層に将来林冠木となる常緑の広葉樹の稚樹を植栽したのである。はたして、数十年後には、指摘されなければわからないくらいの立派な常緑広葉樹林ができあがったのだ。

#### 5. おわりに

同じ場所を、10年、20年と意識して観察し続けないと、長い時間をかけて変化する遷移を実感することは難しい。私自身の経験でも、大学の卒業研究以来、同じ場所を何度も訪れ、実際にデータを手に解析をして、初めて実感できたことがたくさんある。ましてや、10代後半の高校生には、そうした長い時間の変化を理解するという事は難しいだろう。

遷移の実例を高校生に見せようと思えば、造成された工場用地が何らかの理由で放置され、その場所がスキの草地となったり、もっと長く放置され、アカマツなどの樹木が侵入してきて森林となったりする、というのが最も身近な例かもしれない。高校の近くに放置された造成地などがあれば、同じ場所で毎年写真を撮影するなどしておけば、イメージが湧きやすいだろう。あるいは、造成年代の違う場所が何か所かあれば、それらを比較することで遷移を実感できる。



写真2 草原の火入れ。草原に樹木が侵入しないように、毎年春、草原の火入れを行っている。

一方で、原生的な森林を見る機会は日常生活ではほとんどないかもしれない。白神や屋久島のような世界自然遺産を訪れた時や、国立公園などで保護された森林を歩く時などに、こうした森林がどのようにできあがったのかを知る機会を増やしてほしいと思う。また、里山の草原の維持や二次林の例、明治神宮の緑化などにみるように、人間がどのように遷移をコントロールして利用しているのかを知ることができれば、こうした生物学の必要性や応用に対する理解も進むだろう。

さらに、さまざまな植物が、光や水、栄養塩などに対してそれぞれの対応をしていると同じように、攪乱を受けることに対してもその対応が多様であり、そのことが植物の多様性の(ひいては動物の多様性も)保たれている原因のひとつであることを理解してもらえれば、申し分ない。