

# 林冠ギャップ内に成立したブナ二次林の 林分構造と現存量

阪 上 俊 郎

Structure and Biomass of a Secondary Beech (*Fagus crenata*)  
Forest in a Canopy Gap

Toshio SAKAUE

**要旨:** 富山県下の有峰で、林冠ギャップ内に再生したブナ二次林の林分構造・現存量およびその生長量を調査した。

1) 相観によって、上層 ( $H \geq 8\text{ m}$ )、中層 ( $2\text{ m} \leq H < 8\text{ m}$ )、下層 ( $H < 2\text{ m}$ ) の3層に分け、各々の層の種組成を調べた。各層とも、ブナが優占するが、それ以外では、上層でケヤマハンノキ・ミズナラ等、中層でアズキナシ・ナナカマド等、下層でササ・ノリウツギ・イヌツゲ等が存在する。ウリハダカエデ・イタヤカエデなどのカエデ類は、中下層に多いが、上層にも達する。

2) この林分に攪乱が起きたのは、52年前であったと推察される。初期にヤマハンノキが侵入し、それと同時にブナが多数更新し始め、続いて、カエデ類が出現してきた。

3) ブナの分布様式は、上層では、疎な集中斑を持ち、その内部の個体は一様分布、中層では、密な塊を持つ集中分布、下層では、重複した集中斑を持つ分布を示す。また、下層のブナ以外の低木類は、重複した集中斑を持つ分布を示す。

4) ブナの各階層間の分布相関は、上層と中層、中層と下層の間では、共に正である。上層と下層の稚樹は独立的であるが、方形区サイズが小さい方で負になる。下層のブナと低木類およびササとの関係から、ブナの更新を阻害するのは、低木類よりササの方であると推察した。

5) 現存量の推定には、相対生長法を用いた。幹は乾重で82.92 ton/ha (材積では126.22 m<sup>3</sup>/ha)、枝が11.92 ton/ha、葉が2.92 ton/haであった。

6) 地上部の純生産量は、10.23 ton/ha・yr、幹材積生長量は7.26 m<sup>3</sup>/ha・yrであると算定された。これは、50年前後のブナ天然林としては、平均的な値である。

## I. はじめに

ブナは冷温帯の極相を形成する樹種であり、林業的にも重要な樹種の一つである。したがって、過去、ブナ林については、植物社会学的研究<sup>1)</sup>、天然更新を中心とした demographic な研究<sup>2)~4)</sup>、生産生態学的研究<sup>4)~12)</sup> など種々な分野で進められてきた。近年、極相林の更新に関して、gap dynamics 的な面から検討が加えられ、時間的・空間的な個体群動態が明らかにされつつある。<sup>13)~17)</sup>

ブナ林は人間の営みと深く係ってきたため、人為による影響を受けている林分が多くある。従って、林業としてブナ林を取り扱って行く場合、極相林だけでなく、人為を受けた後の森林の動態を解明することは、施業方針を確立する上で必要であろう。ここでは、人為的攪乱を受けてできた林冠ギャップ内に再生したブナ二次林の林分構造と現存量および生長量を解析した結果を報告する。

なお、調査にあたり、協力を頂いた富山県林業試験場の諸氏に深く謝意を表する。

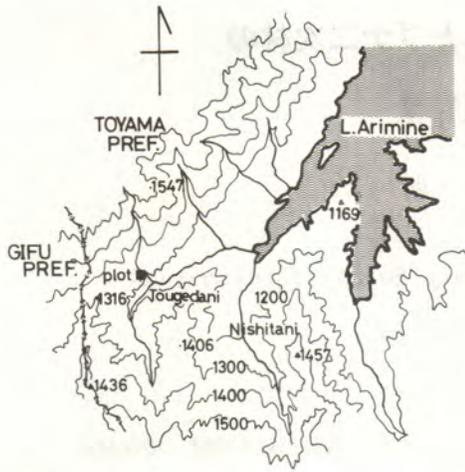


図-1 調査地の位置

Topographic map of the study area with a 100-m contour interval in Arimine, Toyama

## II. 調査地と調査方法

調査地は、富山県上新川郡大山町有峰の峠谷地内にある(図-1)。ほぼ南西向きに緩斜面で、地質は中生代手取層、崩積土で、土壌型はdBd型である。緩斜面にはブナ・ミズナラを主とした落葉広葉樹、尾根にはネズコ・ヒメコマツなどの針葉樹が優占している。

調査地から北西約6 kmにある有峰湖ダムサイトでの観測値(標高1,100m, 1965~1975年観測)は年平均気温7.1℃, 最高気温23.3℃, 最低気温-7.6℃, 年降水量2,579mm, 温量指数57.8℃である。最大積雪深は415cmにも達する豪雪地帯で、降水量の4割は、冬期間の雪である。

調査地は、伐採によって生じた林冠ギャップ内にあり、ギャップ周辺には樹高20m以上のブナ・ミズナラがあつてギャップの大きさは20m×30mほどの

表-1 各層ごとの種組成

Species composition of tree, shrub and herb on each stratum

(No./ha)

高木	Tree	H<2m	2m≤H<8m	H≤8m
ブナ	<i>Fagus crenata</i>	5,391	8,320	1,992
アズキナシ	<i>Sorbus alnifolia</i>	1,211	117	
ウリハダカエデ	<i>Acer rufinerve</i>	781	156	39
イタヤカエデ	<i>Acer mono</i>	78	78	39
ヤマモミジ	<i>Acer palmatum</i> subs. <i>Matsumurae</i>	156	39	
ミネカエデ	<i>Acer Tschonoskii</i>	78	39	
ミズナラ	<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	703		39
ウワミズザクラ	<i>Prunus grayama</i>	78		39
ケヤマハンノキ	<i>Alnus hirsuta</i>			39
低木	Shrub			
ササ	<i>Sasa kurilensis</i>	3,906		
ノリウツギ	<i>Hydrangea paniculata</i>	4,883		
イヌツゲ	<i>Ilex crenata</i>	1,019		
オオカメノキ	<i>Viburnum furcatum</i>	859	78	
ナナカマド	<i>Sorbus commixta</i>	156	39	
ヤマウルシ	<i>Rhus tricocarpa</i>	156		
タンナサワフタギ	<i>Symplocos chinensis</i>	39		
マルバマンサク	<i>Hamamelis japonica</i> var. <i>obtusata</i>	39		
ミヤマガマズミ	<i>Viburnum Wrightii</i>	39		
イワガラミ	<i>Schizophragma hydrangeoides</i>	39		
草本	Herb			
シシガシラ	<i>Struthiopteris niponica</i>	a few		

楕円形である。林分の全層にわたってブナが優占するが、その他上層にはウリハダカエデ等のカエデ類・ケヤマハンノキ・ミズナラ・ウワミズザクラなど中層には、アズキナシ・ナナカマド・オオカメノキ・カエデ類等、下層には、アズキナシやカエデ類の稚樹、ノリウツギ・イヌツゲ・チシマザサ等が存在する(表-1)。

1978年8月に、この林分内に16m×16mの方形プロットを設け、胸高直径(樹高2m以下の個体は根元径)と樹高を測定した。また、プロットを1m×1mのサブコドラートに分割し、各々のサブコドラートにはいる個体の本数を樹種別に数えた。林内照度を測定後、現存量測定のため、林分の各層から13本のブナの供試木を選び、層厚1mとして、層別刈取法を用いて、幹・枝・葉の生重量を測定した。全供試木について、層ごとに各々の部分の少量のサンプルを採り、研究室に持ち帰って、105℃で乾燥し、含水率を求め、生重量を絶乾重量に換算した。同様に各層から20~30枚の葉を採り、自動面積計を用いて、葉面積を算定した。また、樹幹解析用に、各層の下部から円盤を採取した。ブナ以外の主要樹種の年齢判読のため、各々の最大の個体の地際から、生長錐を用いてコアを抜き取った。

なお、この報告に用いた重量はすべて絶乾重量で表記してある。

### Ⅲ. 結果および考察

#### 1. 林分構造

##### (1) 種組成と直径階・樹高階分布

この林分を相観によって、樹高8m以上の上層、2~8mの中層、2m以下の下層の3層に分けた。上層林冠は、ほとんどブナによって形成されているが、陽樹であるケヤマハンノキが、上層林冠から突出して、いわゆる卓越層を形成している。陽樹のケハンノキ類は種子が軽く、その飛距離が大きいため、攪乱によって生じたギャップ内にいち早く侵入し、定着した(図-4)。そして、初期生長が早いため、他の樹種より抜け出し、上層林冠から突出する形で生き残ったのであろう。ここで、ケヤマハンノキなどの陽性の樹種が少数しか存在していないのは、<sup>18)</sup>発芽数は多いが、生存率が低いという繁殖戦略だけでなく、<sup>19)20)</sup>林冠ギャップの形成のし方が大きく影響していると考えられる。すなわち、陽樹が一斉に更

新し得るほど大きなギャップでなかったことと、攪乱を受けた時期がブナの豊作年であったため、いち早くブナが更新した、あるいは、既に林内に、低木類が繁茂して陽樹の侵入が妨げられたことなどが原因と考えられる。ブナとケヤマハンノキの中間的な耐陰性を示すカエデ類やアズキナシは、これらの中間的な繁殖戦略をとり<sup>18)</sup>、攪乱後ある程度経てから林内に侵入するようである(図-4)。このことはこれらの中間種が断続的に出現することからも理解できよう(図-2, 図-3)。

中層もブナが優占し、その中に、中間種であるカエデ類・アズキナシ等が混生しているが、本数的には少ない。これらの中間種は不連続な分布(図-2, 図-3)を呈している、更新は継続的ではないが、平面的には、ブナとすみ分けしており、これらの種がブナに置き替る傾向はいまのところ見られない。

下層は、高木の稚樹、カン木類および草本までが競合する層である。この層で最も数が多いのがブナであり、その他、上層を形成する樹種であるカエデ類もみられる。また、現在の林内にミズナラの稚樹もみられるが、4年生までのものが多く、中間層に全く存在しないことからいずれ消滅するものと思われる。ミズナラは陽樹に近く、初期に定着し、生長速度が早いことから、上層を占めるようになったものであり<sup>22)</sup>、閉鎖した林内では、発芽後数年間は生き残れるが、後断樹にはなり得ない。

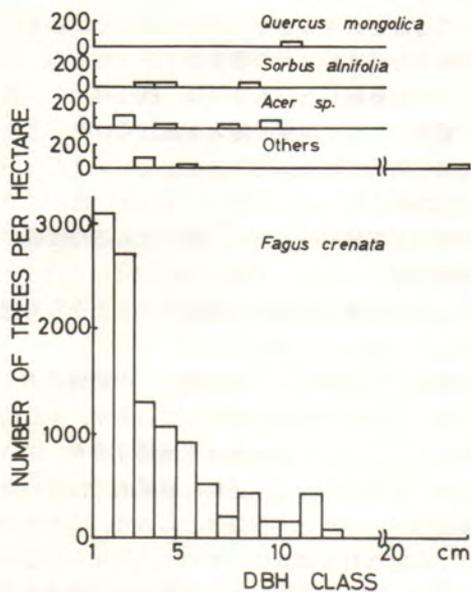
胸高直径の本数分布(図-2)に累乗式を<sup>23)</sup>あてはめると、ブナではあてはまりがよく、

$$\log_e N = 4.9033 - 1.3945 \log_e x$$

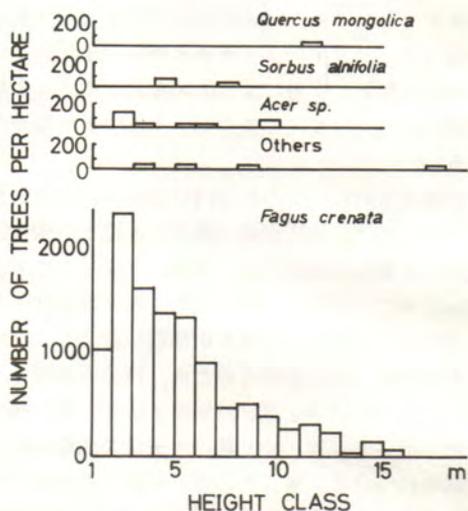
$$r = -0.9021 \quad P < 0.01$$

で表される。ここでNは直径階xの本数である。この累乗式が直線で回帰できるということは、ブナの更新が連続的で安定状態であることを示している。<sup>17)</sup>

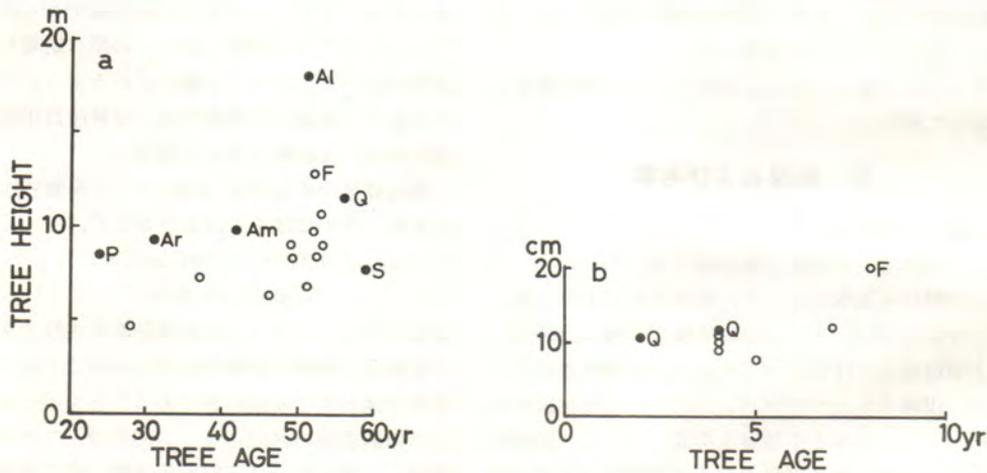
この調査地の林冠ギャップ内では、ブナの更新が継続し、攪乱を受ける以前の状態に戻る可能性が大きい。一般には、他との競争によって、ブナの更新が阻害されることが多い。そこで、ブナと競争関係にある樹種の特性を類型化すると、次のようになる。1) ケヤマハンノキ・ミズナラ等、耐陰性は低い、生長速度が早く、林冠が疎開されるとすぐに林内に侵入し、伸長を始め、やがて上層林冠を占めるグループ、2) ウリハダカエデ・イタヤカエデ等、生長速度は遅いが、林冠下でも生長できるほどの耐



図一 2 胸高直径の本数分布 ( $DBH \geq 1cm$ )  
Distributions of diameter at breast height ( $DBH$ ) above 1 cm in  $DBH$



図一 3 樹高の木数分布 ( $DBH \geq 1cm$ )  
Tree height distributions above 1 cm in  $DBH$



図一 4 試料木の樹高と年齢との関係  
a :  $H \geq 2m$     b :  $H < 2m$

Tree height against tree age of sample trees.

a : above 2m in height

b : seedlings of beech and oak.

Open circles (○) denote beech and closed ones (●) the others.

F : *Fagus crenata*    Q : *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*    Ar : *Acer rufinerve*

Am : *Acer mono*    Al : *Alnus hirsuta*    S : *Sorbus alnifolia*    P : *Prunus grayama*

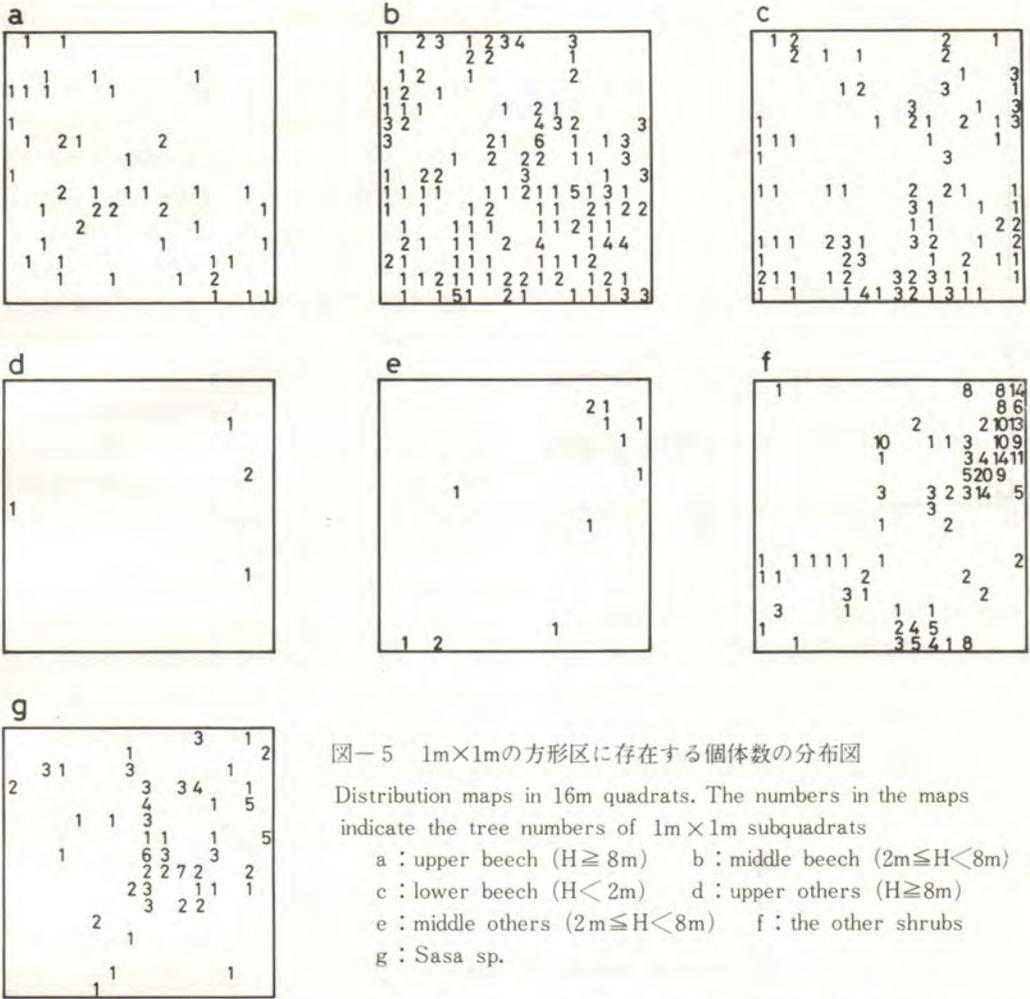


図-5 1m×1mの方形区に存在する個体数の分布図

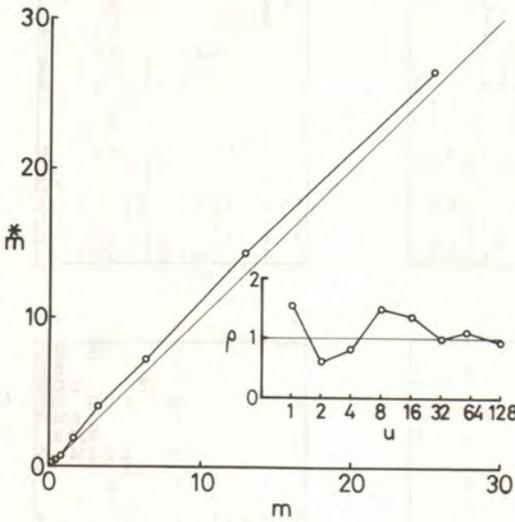
Distribution maps in 16m quadrats. The numbers in the maps indicate the tree numbers of 1m×1m subquadrats

- a : upper beech ( $H \geq 8m$ )    b : middle beech ( $2m \leq H < 8m$ )  
 c : lower beech ( $H < 2m$ )    d : upper others ( $H \geq 8m$ )  
 e : middle others ( $2m \leq H < 8m$ )    f : the other shrubs  
 g : Sasa sp.

陰性があり、やがて上層林冠に達するグループ、3) ナナカマド・オオカメノキ、ノリウツギ・イヌツゲ等、常に中下層で生活するグループに分けられる。これらの3つのグループは、それぞれ、ブナ林の種々な更新段階に影響を及ぼしている。

次に、樹高と年齢の関係(図-4)と階層構造から、この林分の動態を考察してみる。攪乱を受けた時期は、陽樹であるケヤマハンノキが侵入した52年前と推測される。それは、ケヤマハンノキと同時期にブナが多数発生していることから、この時期に攪乱が生じたことが示される。また、前生樹としてブナ・ミズナラ・アズキナシが存在していたが(図-4)、これは、これらの樹種が比較的暗い林内でも

発芽できるため、林冠の疎開後、伸長し始めたのであろう。このうちミズナラは、耐陰性のあまり強くないグループに属するが、現在の相対照度が7%前後の暗い林内でも、発芽後数年は生存している(図-4)ことから、攪乱を受ける以前の林内でも、ある程度稚樹が発生しており、これらが消滅する前に林冠の疎開が起こって伸長し始めたと考えられる。攪乱後、10年ぐらいたって、林内がある程度、植物で被われてから、カエデ類が侵入してきた。このカエデ類の侵入のし方は、Woods<sup>24)</sup>が北米のブナ・カエデ林で認めたように、この両者が相互交代しながら林冠層で共存している状態になる傾向は、いくぶん認められるが、それより、カエデ類は、上層にブナがない空隙に侵入し、ブナとは平面的にもすみ分ける傾向の方が強い。



図一六 プナ上層木 ( $H \geq 8m$ ) の  $\bar{m}^*$ - $m$  関係と  $\rho$  指数—枠サイズ関係  
 $\bar{m}^*$ - $m$  relation and the  $\rho$  index plotted against quadrat size of beech in the upper stratum ( $H \geq 8m$ )

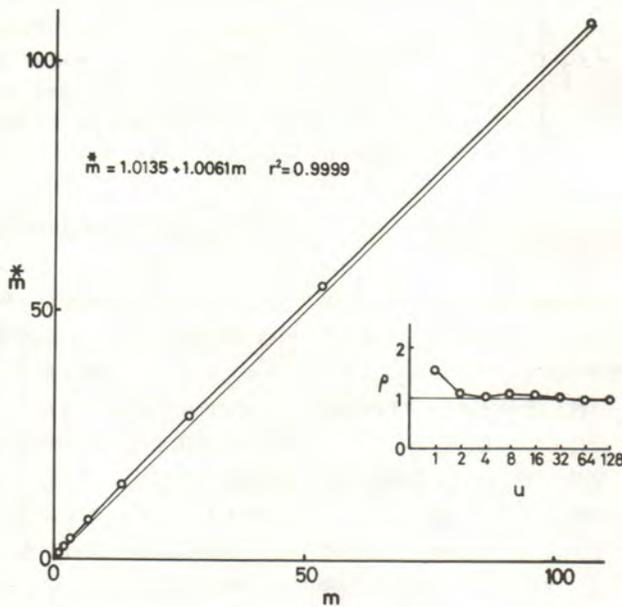
(2) 林分の分散構造

1. 平面分布

林分の構造を解析するにあたって、各樹種の種組成だけでなく、空間的な広がりとしてとらえることが有効である。そこで分布構造を解析する方法として LLOYD<sup>25)</sup> が提案して IWAO<sup>26)27)</sup> が発展させた平均こみあい度 (mean crowding,  $\bar{m}^*$ ) と平均密度 (mean,  $m$ ) の関係を用いた。IWAO は平均密度と平均こみあい度の関係を種々の確率分布モデルにあてはめると、何れも直線回帰を示すことを見出した。すなわち、

$$\bar{m}^* = \alpha + \beta m$$

の関係が成立する。 $\alpha$  は  $\bar{m}^*$  軸の切片で基本集合度指数 (index of basic contagion) と呼ばれ、無限小の密度における区画あたりの平均他個体数<sup>28)</sup> を示す。この値が  $\alpha > 0$  では、個体間に正の集合性であり、 $\alpha = 0$  では、各個体が独立に分布、 $\alpha < 0$  では、個体間に負の集合性があることを意味する。一方、回帰係数  $\beta$  は密度—集合度係数 (density-contagiousness coefficient) と呼ばれ、平均密度に対応した空間分布様式を示す。 $\beta > 1$  では集中分布、 $\beta = 1$  ではランダム分布、 $\beta < 1$  では一様分布を示す。



図一七 プナ中層木 ( $2m \leq H < 8m$ ) の  $\bar{m}^*$ - $m$  関係と  $\rho$  指数—枠サイズ関係  
 $\bar{m}^*$ - $m$  relation and the  $\rho$  index plotted against quadrat size of beech in the middle stratum ( $2m \leq H < 8m$ )

集中斑 (clump) の大きさを推定するために、Iwao<sup>27)</sup> の  $\rho$  指数を用いた。  $\rho$  指数は、

$$\rho_i = \frac{\bar{m}_i - \bar{m}_{i-1}}{m_i - m_{i-1}}$$

で表される。  $\bar{m}_i$ ,  $\bar{m}_{i-1}$ ,  $m_i$ ,  $m_{i-1}$  は、それぞれ、方形区の大きさ  $i$ ,  $i-1$  の平均こみあい度、平均密度の値である。

プロット内の全個体を層別に分けて、その平面分布を (図-5) に示した。上層と中層はブナと他の樹種、下層はブナとそれ以外の低木類およびササに分けて表示した。なお、図中の数字は  $1\text{m} \times 1\text{m}$  のサブコドラートに入っている個体数を示す。

上層のブナの分布は疎な集中斑を持つ分布であることを示している (図-6)。集中斑内部の個体は一律的で、集中斑自身の分布はランダムである。集中斑の平均の大きさは、 $\rho$  指数-棒サイズのグラフより、 $16\text{m}^2$  付近にあることが読みとれる。また、 $64\text{m}^2$  のところにも集中斑の存在があることを示しているが、これはブナが上層林冠すべてを被っているのではなく、プロット内の分布に切れ目があることを示している (図-5a)。

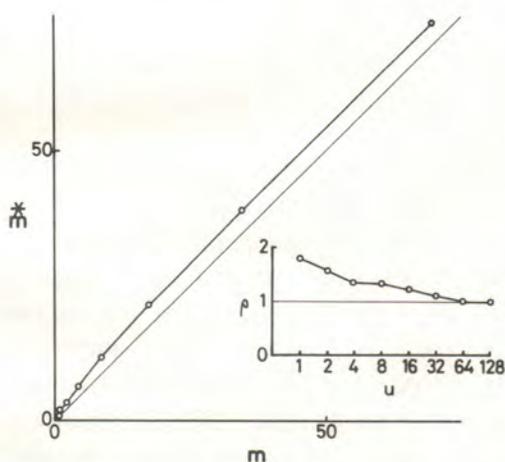


図-8 ブナ下層木 ( $H < 2\text{m}$ ) の  $\bar{m}$ - $m$  関係と  $\rho$  指数-棒サイズ関係

$\bar{m}$ - $m$  relation and  $\rho$  index plotted against quadrat size of beech in the lower stratum ( $H < 2\text{m}$ )

ブナ以外の樹種も含んだ上層木全体の  $\bar{m}$ - $m$  関係は、

$$\bar{m} = 0.1686 + 1.0076m \quad r^2 = 0.9995$$

で表され、わずかに集中性がみられるが、ほぼランダムに近い分布を示している。生育段階が進んだ天然林の上層木の分布は、一様か一様に近いランダム分布を示すが、比較的若い林分では集中性を残すようである。

中層のブナの  $\bar{m}$ - $m$  関係は (図-7)、

$$\bar{m} = 1.0135 + 1.0061m \quad r^2 = 0.9999$$

で表され、密な集中斑を持ち、集中斑自体の分布はランダムであることを示している。

下層のブナは重複した集中斑を持つ分布である (図-8)。  $2\text{m}^2$  の小集斑がランダムに集って  $8\text{m}^2$  の大集中斑を形成し、この大集中斑自体もランダムに分布している。

下層のブナ以外の低木類は、ブナと同様、重複した集中斑を持つ分布である (図-9)。  $1\text{m}^2$  の密な集中斑が集って、大きな集中斑を形成している。大きな方形区サイズで、 $\rho$  指数が除々に低下しているのは、密な集中斑が集った塊が、 $4-64\text{m}^2$  の範囲で種

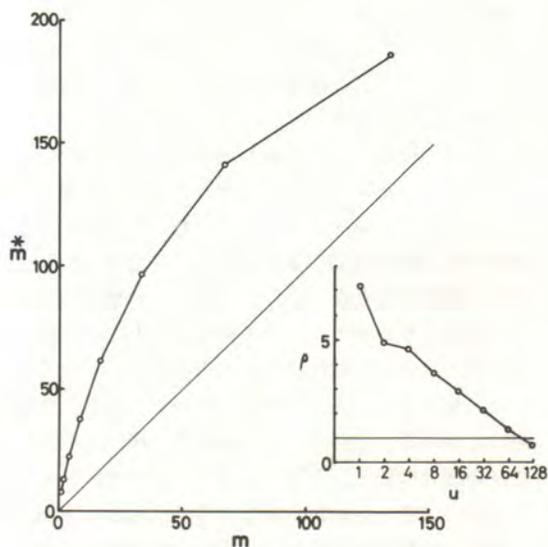


図-9 下層のブナ以外の低木類の  $\bar{m}$ - $m$  関係と  $\rho$  指数-棒サイズ関係

$\bar{m}$ - $m$  relation and  $\rho$  index plotted against quadrat size of shrubs except beech in the lower stratum ( $H < 2\text{m}$ )

々な大きさをとっていることを示している。

このように、上層から下層までのブナおよび低木類が種々な分布パターンをとる原因として、1) 初期の種子散布の不均一性、2) 岩石・切株・裸地などの林床のミクロな立地環境の違いによる発芽・定着の不均一性、3) 階層間の光のすみ分け、4) 個体の生長速度の差によって優劣がつき、それが分布型に反映したことなどがあげられる。攪乱を受けた直後の段階では、1), 2) の原因で稚樹の定着が不均一に起こる。この時期の不均一性は現在の上層林冠の構成にある程度反映する。その後、種子散布の繰り返すと、生長速度の違いによって優劣が生じ、また種によって、光のすみ分けをするために階層構造が発達したものと考えられる。

## 2. 階層間の分布相関

そこで、階層構造を形成する各々の層および種の分布にどのような関係があるかを、IWAOの $\omega$ 指数<sup>30)</sup>を用いて検討した。 $\omega$ 指数は+1と-1の間の値をとり、 $\omega=1$ で2つのグループは完全にかきなりあり、 $\omega=0$ で独立、 $\omega=-1$ で完全に排他的に分布することを示す。

ブナの階層間の分布相関は、上層と中層、中層と下層は両者とも正になるが、上層と下層は、ある方形区サイズで負となる(図-10)。方形区サイズの増加にともなって、 $\omega$ 指数が増加するのは、両者の分布が地域的にかきなっていることを示している。上層と中層の関係で、 $\omega$ 指数の増加がゆるやかなのはこの両者が、集中斑レベルの大きさで、かきなりあっていることを意味している。これは、上層木と中層木がほぼ同じ時期に集中斑を造って発生し、生長の差で優劣が生じたこと、あるいは、母樹からの種子の散布が集中的で、しかも何年かにわたって起こり、早く定着した個体が上層を占めるようになったことに起因すると考えられる。中層と下層は、地域的にはかきなっているが、個体や集中斑同士のかきなりの度合は低い。上層と下層とは、方形区サイズの小さい方で、 $\omega$ 指数が負になる。これは、上層木の周りに中層木が分布し、この中層の集中斑と下層の集中斑がかきなり合わずに分布しているため、上層木と下層の集中斑とはすみわけの状態を示す。すなわち、下層木は、上層木に比べて樹齢も若く、上層木が林冠をある程度形成した後、その空隙部に侵入したと考えていいであろう。このように、ブナ林

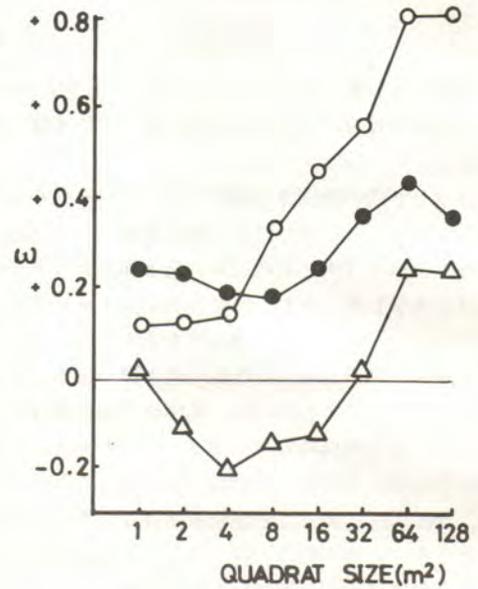


図-10 ブナ階層間の $\omega$ 指数-枠サイズ関係

$\omega$ -quadrat size relations between two strata in beech trees.

● the upper ( $H \geq 8m$ ) and the middle ( $2m \leq H < 8m$ )

○ the middle and the lower ( $H < 2m$ )

△ the upper and the lower

の階層構造は更新の連続性と個体の生長差がからみあって、複雑な構造を呈している。

次に、ブナとブナ以外の低木類の分布相関について検討する(図-11)。下層の低木類と、上中層のブナとは強いさけあい傾向を示す。特に、ブナの上層木とは地域的にもさけあって、プロット内のブナが存在しない場所にかたまっている。同じ階層のブナ下層木とは、集中斑同士はある程度正の分布相関を持つが、全体としては、独立的である。ブナ下層木と低木類はブナ上層木の林冠空隙部に分布するという傾向があるが、ブナ上層木に対して、低木類は強くさけあうが、ブナ下層木はある程度親和性を有するという点で異っており、この下層の両者は同一空間を共有できる面を持っている。

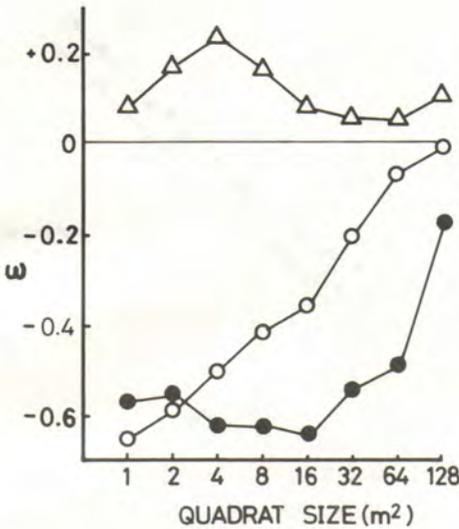


図-11 ブナとブナ以外の低木類の  $\omega$  指数  
一枠サイズ関係

$\omega$ -quadrat size relations between  
beech strata and shrubs except  
beech.

- beech trees in the upper stratum and shrubs except beech
- beech trees in the middle stratum and shrubs
- △ beech trees in the lower stratum and shrubs

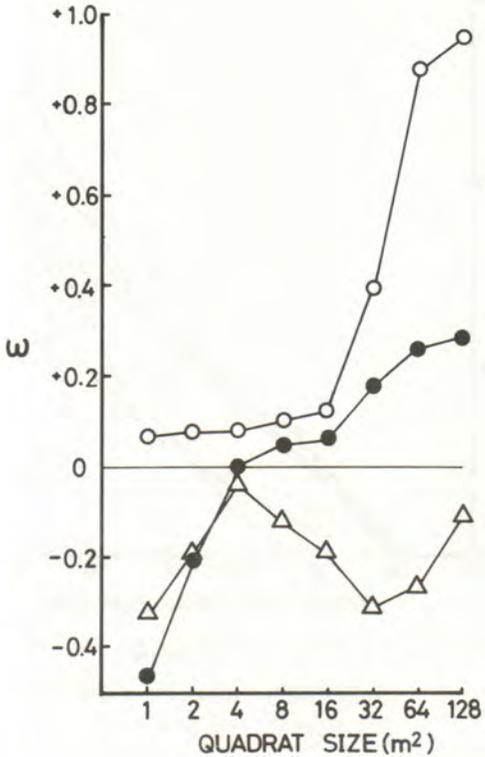


図-12 ササとブナおよび低木類との  $\omega$  指数  
一枠サイズ関係

$\omega$ -quadrat size relations between  
Sasa sp. and the other strata.

- Sasa and beech trees in the lower stratum
- Sasa and shrubs except beech
- △ Sasa and beech trees in the upper stratum

ブナの更新を阻害する<sup>3)</sup>ササとの  $\omega$  指数—方形区サイズは (図-12) に示す通りである。ブナ下層木とは、個体レベルでさけあいがあるが、この両者は地域的には同じ場所を占める傾向にある。これは、下層において、ブナとササは同じ場所を奪い合い、共存できないことを物語っている。一方、ブナ以外の低木類とササとは地域的には同じ場所を占めるが個体レベルではいくぶん正の相関があるものの独立的である。ブナ上層木に対して、ササと低木類は同じような分布相関を示すが、ブナ下層木と共存できるかどうかで決定的な差があり、ここではササはブナの更新の妨げとなることがわかった。

### (3) 林分の遷移

この林冠ギャップ内では、攪乱を受けた直後に侵入したケヤマハンノキやミズナラ・ブナの前生樹、攪乱後すぐに更新したブナ等がランダムに分布し、上層林冠を形成し、遅れてカエデ類等が空隙部やブナの下に侵入してきた。ブナのなかで生長の遅い個体や遅れて発生した個体 (図-13) は、上層木の周りや樹冠空隙部にかたまっており、現在、被圧を受けて梢端が枯れている個体はこの層に属する。ブナ以外の低木類は光を求めて、上層にブナが存在しな

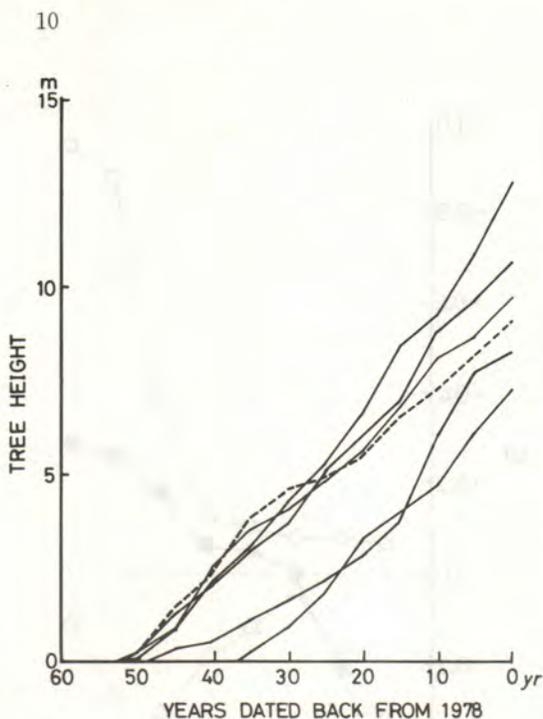


図-13 ブナ試料木の樹高生長曲線

Tree height curves of sample beech trees dated back from 1978.

い場所でミズナラ・ケヤマハンノキ・カエデ類の樹冠下やブナ上中層木の樹冠空隙部に集中的に侵入している。

この調査地内の林冠ギャップ内では、攪乱後、いち早くブナが更新して林地を覆ってしまったため、FORCIERが北米の極相林で示したカンパ→カエデ→ブナという系列にはならず、WOODSが示したカエデの下にはブナの若木が多く、逆にブナの下にはカエデの若木が多いという相互交替的な遷移系列とも異なっている。これは、攪乱時がブナの豊作年であったこと、攪乱が強度でなく、ブナの更新を阻害するほど林地が荒されなかったために他の樹種の侵入が抑えられたことなどによると考えられる。また、カンパ類は、調査地付近の一斉造林地や伐採跡地にはみられることから、カンパ類が侵入するためには、大面積で強度の攪乱が必要であることを暗示しているといえよう。これらのことから、この地域のブナの更新は、大面積で急激な林地の疎開を行わないこととササのコントロールを考慮すればよく、<sup>3)</sup>ブナ以外の樹種のコントロールは、あまり行わなくてもよいであろう。

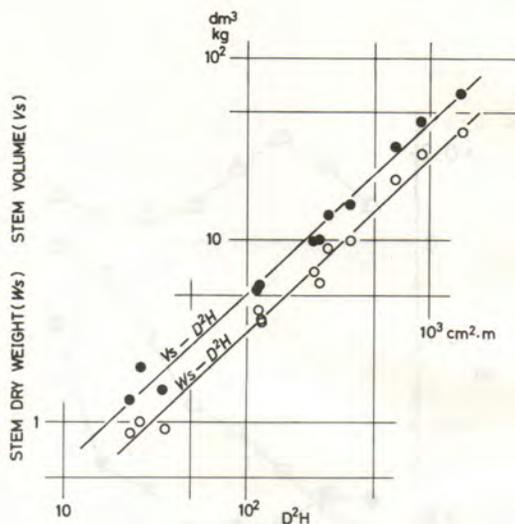


図-14 幹乾重 ( $w_s$ )、幹材積 ( $V_s$ ) と胸高直径の2乗×樹高 ( $D^2H$ ) との相対生長関係

Simple allometric relations between stem dry weight ( $w_s$ ) and  $D^2H$  and between stem volume ( $V_s$ ) and  $D^2H$

○ :  $w_s = 3.826 \times 10^{-2} (D^2H)^{0.9565}$  (1)

● :  $V_s = 6.489 \times 10^{-2} (D^2H)^{0.9404}$  (2)

$w_s$  : kg,  $V_s$  :  $\text{dm}^3$ ,  $D^2H$  :  $\text{cm}^2 \cdot \text{m}$

## 2. 林分の現存量と生長量

### (1) 現存量の推定

林分の現存量は供試木の樹体の各部分量と胸高直径の2乗×樹高 ( $D^2H$ ) との間に成立する相対生長関係と毎木調査のデータを用いて推定した。なお、ブナ以外の樹種については、本数も少なく、しかも混交林では一本の直線で表わせること<sup>10)</sup>から、ブナと同じ式を用いた。幹 ( $w_s$ )、枝 ( $w_B$ )、葉 ( $w_L$ ) と  $D^2H$  あるいは  $w_s$  との相対生長関係は、

$$w_s = 3.826 \times 10^{-2} (D^2H)^{0.9565} \quad (1)$$

$$w_B = 2.174 \times 10^{-3} (D^2H)^{1.0833} \quad (2)$$

$$w_B = 8.085 \times 10^{-2} w_s^{1.1403} \quad (3)$$

$$w_L = 1.182 \times 10^{-3} (D^2H)^{0.9856} \quad (4)$$

$$w_L = 2.879 \times 10^{-2} w_s^{1.0522} \quad (5)$$

$$w_s, w_B, w_L, : \text{kg}, D^2H : \text{cm}^2 \cdot \text{m}$$

で表される。また、幹材積 ( $V_s$ ) と  $D^2H$  とは

$$V_s = 6.489 \times 10^{-2} (D^2H)^{0.9404} \quad (6)$$

$$V_s : \text{dm}^3, D^2H : \text{cm}^2 \cdot \text{m}$$

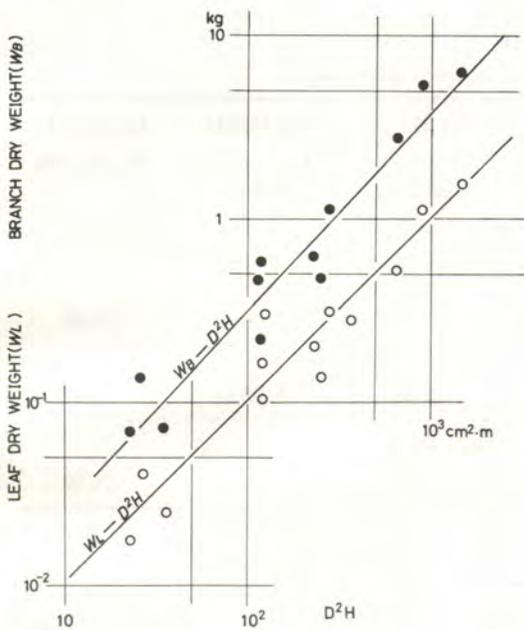


図-15 葉乾重 (WL), 枝乾重 (WB) と胸高直径の2乗×樹高 (D<sup>2</sup>H) の相対生長関係

Simple allometric relations between leaf dry weight (WL) and D<sup>2</sup>H and between branch dry weight (WB) and D<sup>2</sup>H.

$$\circ : WL = 1.182 \times 10^{-3} (D^2H)^{0.9856} \quad (4)$$

$$\bullet : WB = 2.174 \times 10^{-3} (D^2H)^{1.0883} \quad (2)$$

WL : kg, WB : kg, D<sup>2</sup>H : cm<sup>2</sup>·m

が成り立つ。幹に関しては直線のバラツキは小さい(図-14)が、枝や葉では大きい(図-15)。これはプロット内で局所的に立木密度・生育段階が違うために樹形の差が生じたためであろう。

供試木の葉面積 (u) と葉乾重 (WL) との関係は、

$$u = 22.9086 WL^{0.8112} \quad (7)$$

u : cm<sup>2</sup>, WL : kg

で示され、回帰性はよい(図-16)。

これらの相対生長式を樹高2m以上の全個体に適用して林分の現存量を算出した結果を表-2に示した。この林分の葉量は乾重で2.92ton/ha、葉面積指数(LAI)は7.04ha/haと推定された。50年生前後のブナ天然林の葉量としては、浅田ら<sup>4)</sup>が1.8~4.0ton/ha、角張ら<sup>9)</sup>が2.6~2.7ton/ha、LAIが4.3~

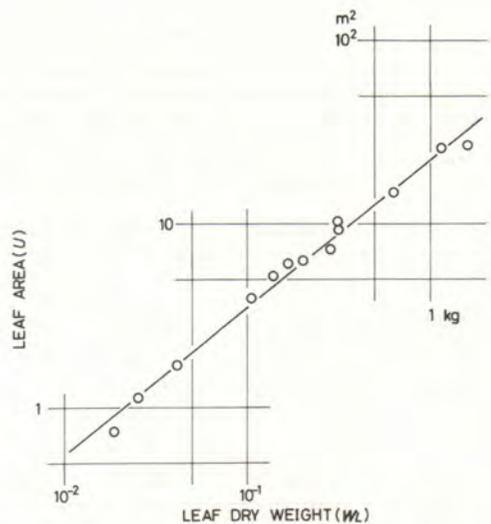


図-16 葉面積 (u) と葉乾重 (WL) との関係

Simple allometric relation between leaf area (u) and leaf dry weight (WL).

$$u = 22.9086 \times WL^{0.8112} \quad (7)$$

u : m<sup>2</sup>, WL : kg

4.5ha/haであるとし、また人工林<sup>8)</sup>では4.9ton/ha、LAIが7.8ha/haであるとしていることから、この林分の葉量は乾重では平均的な値であるといえるが、LAIは大きい方である。この林分の葉面積比(SLA u/WL)をみると、上層木では170~250cm<sup>2</sup>/g、中下層木では300~450cm<sup>2</sup>/gであり、林分全体の平均は241cm<sup>2</sup>/gであって、これまでのいろいろな林分の値が150~180cm<sup>2</sup>/g<sup>4),5),8)-12)</sup>にあることから、この林分の葉は比較的薄いといえる。これは、この調査地が林冠ギャップ内に設定され、周囲からある程度被圧を受けているため、陰葉の割合が多くなったことと、被圧された中下層木まで含めていることが原因だと考えられる。

幹は、ブナでは乾重で66.91ton/ha(材積では102.27m<sup>3</sup>/ha)であり、林分全体では乾重で82.92ton/ha(材積では126.22m<sup>3</sup>/ha)であり、同年齢の林分の6~8割程度で少ない方である。

枝乾重はブナが8.74ton/ha、林分全体で11.39ton/haであり、小さい方である。これは、立木密度が樹高8m以上で2,188本/ha、2m以上だと11,055本/haと高いためであろう。

表-2 林分の現存量 (H≥2m)  
Biomass of trees (H≥2m) in the survey plot

種類 Species	幹材積 Stem volume m <sup>3</sup> /ha	幹乾重 Stem weight ton/ha	枝乾重 Branch weight ton/ha	葉乾重 Leaf weight ton/ha	葉面積指数 Leaf area index ha/ha	胸高断面積 Basal area m <sup>2</sup> /ha
ブナ <i>Fagus crenata</i>	102.27	66.91	8.74	2.33	5.96	19.68
その他 Others	23.95	16.01	2.65	0.59	1.08	3.61
合計 Total	126.22	82.92	11.39	2.92	7.04	23.29

(2) 林分の生産量

幹の生長量は供試木の樹幹解析より最近5年間の材積生長量 (ΔVs) を求めて、次の順序で最近1年間の幹の重量生長量 (Δws) を求めた。

$$\Delta Vs = Vs (1 - e^{-r}) \quad (8)$$

$$r = \frac{1}{5} \ln (Vs' / Vs_{-5})$$

$$\Delta ws = \Delta Vs \times ws / Vs \quad (9)$$

$$\Delta Vs : \text{dm}^3/\text{yr}, Vs, Vs', Vs_{-5} : \text{dm}^3,$$

$$ws : \text{kg}, \Delta ws : \text{kg}/\text{yr}$$

ただし、Vs'は現在の皮なし材積、Vs-5は5年前の皮なし材積である。ΔVsとVs、Δwsとwsの相対生長関係は、

$$\Delta Vs = 3.016 \times 10^{-2} Vs^{1.1712} \quad (10)$$

$$\Delta ws = 3.870 \times 10^{-2} ws^{1.0709} \quad (11)$$

で示される(図-17)。

枝重量生長量 (ΔwB) は(3)式の両辺を時間で微分して、

$$\frac{\Delta wB}{wB} = 1.1403 \times \frac{\Delta ws}{ws} \quad (12)$$

が導かれ、この式と(11)式より、ΔwBとwsは

$$\Delta wB = 3.567 \times 10^{-3} ws^{1.2112} \quad (13)$$

の関係になる。

同様に葉重量生長量 (ΔwL) は(5)式より、

$$\frac{\Delta wL}{wL} = 1.0522 \times \frac{\Delta ws}{ws} \quad (14)$$

さらに、(11)式から

$$\Delta wL = 1.172 \times 10^{-3} ws^{1.1231} \quad (15)$$

となる。

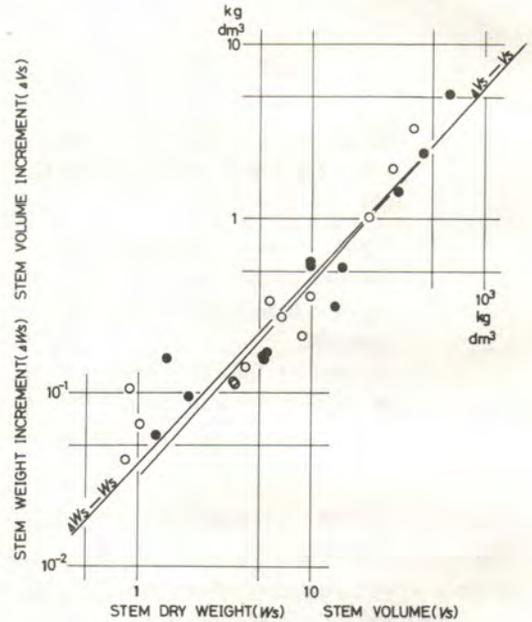


図-17 幹材積生長量 (ΔVs) と幹材積 (Vs)、幹重量生長量 (Δws) と幹重量 (ws) との関係

Relations between stem volume increment (ΔVs) and stem volume (Vs) between stem weight increment (Δws) and stem weight (ws).

$$\bullet : \Delta Vs = 3.016 \times 10^{-2} Vs^{1.1712} \quad (10)$$

$$\circ : \Delta ws = 3.870 \times 10^{-2} ws^{1.0709} \quad (11)$$

$$\Delta Vs, Vs : \text{dm}^3, \Delta ws, ws : \text{kg}$$

表-3 林分の生長量  
Annual increment in the survey plot

種 Species	幹材積 Stem volume m <sup>3</sup> /ha·yr	幹 Stem weight ton/ha·yr	枝 Branch weight ton/ha·yr	葉 Leaf weight ton/ha·yr
ブナ <i>Fagus crenata</i>	5.52	3.20	0.46	0.11
その他 Others	1.14	0.87	0.16	0.03
合計 Total	7.26	4.07	0.62	0.14

(10), (11), (13), (15)式と毎木調査の結果から、現存量の増加を計算すると表-3の通りになった。これから純生産力を概算するにあたって、小川ら<sup>7)</sup>やOGINO<sup>10)</sup>が用いたように次の仮定を設ける。

- 1) 最近1年間では、旧部分の増減はない。
- 2) 幹・枝の樹皮の増加は各々の重量生長量の15%とする。
- 3) 樹皮の剝離量は考慮しない。
- 4) 調査期間中は個体数の変動は生じない。すなわち、新たに生じる個体も枯死する個体もない。
- 5) 葉の被食量は、葉量の5%とする。
- 6) 調査時までの落葉量は調査時の葉量の15%である。
- 7) 落枝量は落葉量の1/2.5に等しい。<sup>6)</sup>

これらの仮定から、諸量を計算すると、

$$\begin{aligned} \text{幹生産量 } (\Delta Y_S) &= 4.07 \times 1.15 \\ &= 4.68 \text{ ton/ha} \cdot \text{yr} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{枝生産量 } (\Delta Y_B) &= 0.615 \times 1.15 \\ &= 0.71 \text{ ton/ha} \cdot \text{yr} \end{aligned}$$

$$\text{葉生産量 } (\Delta Y_L) = 0.14 \text{ ton/ha} \cdot \text{yr}$$

$$\text{Litter 幹 } (\Delta L_S) = 0$$

$$\text{葉 } (\Delta L_L) = 2.92 \times 1.15 = 3.36 \text{ ton/ha}$$

$$\text{枝 } (\Delta L_B) = 3.36 / 2.5 = 1.34 \text{ ton/ha}$$

$$\text{被食量 } (\Delta G) = 3.36 \times 0.05 = 0.17 \text{ ton/ha} \cdot \text{yr}$$

となる。したがって、地上部の純生産量 ( $P_n$ ) は、 $P_n = (\Delta Y_S + \Delta Y_B + \Delta Y_L) + (\Delta L_S + \Delta L_L + \Delta L_B) + \Delta G = 10.23 \text{ ton/ha} \cdot \text{yr}$

となった。この地上部の純生産の値は、同じような年齢のブナ林と比較すると、人工林での14.7—16.8 ton/ha·yr<sup>8)</sup>より少ないが、角張の10.4 ton/ha·yr<sup>9)</sup>と同程度である。また、算定方法は異なるが、浅田らは8—10 ton/ha·yrという値を報告している。

この調査林分は、林冠ギャップ内に成立しており周囲の母樹からいくぶん被圧を受け、かつ更新時期も多年にわたっているために(図-4, 図-13), 同齡のブナ林に比べて、蓄積量としては少ない方である。しかし、最近1年間の生産量としては、よくそろった人工林<sup>8)</sup>より少ないが、若いブナ天然林としては平均的な値といえる。

#### IV. おわりに

ここでは、伐採後自然放置されたブナ二次林の動態と生長を解析したが、この林冠閉鎖時までの過程は、天然更新論の主流であって、今日まで種々の林分について研究されてきた。しかし、林冠の閉鎖後の動態については、それほど注目されていない。

林分の階層構造が時間の経過と共にどのように変化するのか、その場合、現在の林分状態のような複雑な階層構造を維持していくのか、それとも、中下層木が枯死して一斉林状になるのか、あるいは、人為を加えた場合の林分の動きとかいった問題が林業としてブナ林を取扱っていく上で重要である。これは今後の研究が必要である。

## 引用文献

- 1) 吉岡邦二：八甲田山の山岳林，第一報，ブナ群叢，生態学研究，**3**，187～205，1937
- 2) 菊地捷治郎：ブナ林の結実に関する天然更新論的研究，山形大紀要，**5**，451—536，1968
- 3) ————：ブナノキ天然林の皆伐—天然生育に関する天然更新論的研究，山形大紀要，**6**，95—140，1972
- 4) 浅田節夫・赤井龍男：ブナ林の生産力と更新について，長野営林局，PP. 30，1965
- 5) MARUYAMA, K. : Effect of altitude on dry matter production of primeval Japanese beech forest communities in Naeba Mountains. Mem. Fac. Niigata. Univ., **9**，87—171，1971
- 6) NOMOTO, N. : Primary productivity of beech forest in Japan. Jap. Journ. Bot., **18**, 385—421, 1964
- 7) 小川房人・吉良竜夫：芦生ブナ林の純生産の試算，森林の一次生産測定法の研究班中間報告（吉良竜夫編），21—25，1967
- 8) 只木良也・蜂屋欣二・栩秋一延：森林の生産構造に関する研究XV，ブナ人工林の一次生産，日林誌，**51**，331—339，1969
- 9) 角張嘉孝：林令の異なるブナ林の現存量・生産力の変化について，27回日林関東支講，1—2，1975
- 10) OGINO, K. : A beech forest-biomass, its increment and net production. JIBP synthesis, **16**, 172—186, Univ. of Tokyo Press, Tokyo, 1977
- 11) MARUYAMA, K. : Beech forest in Naeba Mountains. Comparison of forest structure, biomass and net productivity between the upper and lower parts of beech forest zone. Ibid, **16**, 186—201, 1977
- 12) KAKUBARI, K. : Beech forest in Naeba. Distribution of primary productivity along the altitudinal gradient. Ibid, **16**, 201—212, 1977
- 13) 中静 透・沼田 真：ブナの再生過程—カヤノ平ブナ林の構造，26回日生態大会講演要旨集，176，1979
- 14) NAKASHIZUKA, T. and NUMATA, M. : Regeneration process of climax beech forest I. Structure of a forest with the undergrowth of Sasa. Jap. J. Ecol., **32**, 57—67, 1982
- 15) 田尻明彦・丸山幸平：ブナ林の生態学的研究35—赤柴山ブナ天然林における種個体群の構造について，新大演報，**14**，79—94，1981
- 16) 阪上俊郎：ブナ再生林の構造，30回日林中部支講，33—36，1982
- 17) VEBLEN, T. T., SCHLEGEL, F. H. and ESCOBAR, R. R. : Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forest in the Valdivian Andes, Chile. J. Ecol., **68**，1—31，1979
- 18) FORCIER, L. K. : Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. Science, **189**，808—810，1975
- 19) BREWER, R. and MERRITT, P. G. : Wind throw and tree replacement in a climax beech-maple forest. Oikos, **30**，149—152，1978
- 20) BARDEN, L. S. : Tree replacement in small canopy of a *Tsuga canadensis* forest in the southern Appalachians, Tennessee. Oecologia, **44**，142—152，1979
- 21) OLIVER, C. D. : Forest development in North America following major disturbances. Forest Ecol. Manage., **3**，153—168，1981
- 22) 菊沢喜八郎・浅井達弘：日高地方における広葉樹林の林分構造と生長量，北海道林試報告，**16**，1—17，1979
- 23) HETT, J. M. and LOCKS, O. L. : Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. J. Ecol. **64**，1029—1044，1976
- 24) WOODS, K. D. : Reciprocal replacement and maintenance of codominance in a beech-maple forest. Oikos, **33**，31—39，1979
- 25) LLOYD, M. : Mean crowding. J. Anim. Ecol., **36**，1—30，1967
- 26) IWAQ, S. : A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. Res. Popul. Ecol., **10**，1—20，1968
- 27) ———— : Application of the  $m^* - m$  method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. Ibid, **14**，97—128，1972

- 28) 紙谷智彦・丸山幸平：苗場山におけるオオシラビソ天然林の構造について (I), 閉鎖林分における階層構造と分布様式について, 新大演報, 11, 37-49, 1978
- 29) 赤井龍男・阪上俊郎・大野次朗：アカマツ・ヒノキ・広葉樹混交林の構造と二次遷移, 京大演報, 49, 64-80, 1977
- 30) IWAQ, S. : Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowding. Res. Popul., 18, 243-260, 1977

### Summary

The structure, biomass and growth of a secondary Japanese beech (*Fagus crenata*) forest which renewed in a canopy gap created by cutting overstory trees was investigated at Arimine, Toyama.

1) The crown layer of the stand was divided into three strata by physiognomy. The upper stratum, over 8 m tall, was occupied by *Fagus crenata*, *Alnus hirsuta*, *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* and so on. The middle stratum, from 2 m to 8 m tall, was occupied by *F. crenata*, *Sorbus alnifolia*, *Acer* sp. and so on. The lower stratum, below 2 m tall, was occupied by the seedlings and saplings of the upper trees, shrubs as *Hydrangea paniculate*, *Ilex crenata* and *Sasa* sp. *F. crenata* was dominated in all strata. *Acer* sp. as *A. rufinerve* and *A. mono* occupied the middle and lower strata, but some of those reached at the canopy.

2) It was estimated that the man-created disturbance had occurred 52 years before. Immediately after the disturbance had occurred and the stand had been open, the pioneer species as *Alnus hirsuta* invaded in the canopy gap and grewed rapidly. At the same time many beech trees established in it, and then after 10 years maple invaded.

3) In the upper stratum beech trees showed aggregated distribution with loose clumps and the individuals were uniformly within loose clumps, in the middle one aggregated with compact clumps. In the lower one beech and the other shrubs showed both double-clumped distribution.

4) The positive correlations were found between the upper and middle beech stratum and between the middle and lower one. The independent correlation was found between the upper and lower one, but in smaller quadrat the correlation indicated negative. From the association between the lower beech, the other shrubs and *Sasa*, it was estimated that the regeneration of beech trees would be inhibited by *Sasa* rather than the shrubs.

5) The estimation of tree biomass was based on the allometric method. The stem biomass, branch biomass and leaf biomass of the stand were amounted to 82.92 ton/ha in dry weight (126.22 m<sup>3</sup>/ha in volume), 11.92 ton/ha in dry weight and 2.92 ton/ha in dry weight respectively.

6) The total aboveground net production and stem volume increment were estimated at 10.23 ton/ha·yr and 7.26 m<sup>3</sup>/ha·yr respectively. Those values were about equal to other beech stands in about 50 year old.