

**光環境が温帯林主要樹種の更新樹の分布と  
伸長成長に及ぼす影響**

石田 仁

**Effects of light condition on distribution and  
shoot extension in regenerated trees of the  
main tree species in Japanese temperate forests**

Megumi ISHIDA

## 光環境が温帯林主要樹種の更新樹の分布と伸長成長に及ぼす影響

石 田 仁

## 目 次

第1章 序 論 .....	4
(1)研究の目的 .....	4
(2)研究の方針 .....	4
第2章 林内光環境の計測方法に関する検討 .....	8
§ 2. 1. 林内光環境の季節変化 .....	8
(1)調査地の概況と方法 .....	8
(2)葉数動態 .....	9
(3)林冠鬱閉度 .....	11
(4)日射量 .....	11
(5)相対日射量 .....	12
(6)林内光環境の季節変化の特性 .....	12
§ 2. 2. 相対散乱光の標準化 .....	13
(1)調査地と方法 .....	14
(2)計測値 .....	15
(3)相対散乱光の標準化の有効性 .....	15
第3章 更新樹の分布と伸長成長 .....	16
§ 3. 1. 針広混交林（北海道日高支庁平取） .....	16
(1)調査地の概況 .....	16
(2)方 法 .....	18
(3)分布密度 .....	18
(4)伸長成長 .....	19
(5)更新パターン .....	21
§ 3. 2. ブナ林（富山県大山町有峰） .....	22
(1)調査地の概況と方法 .....	22
(2)閉鎖林分の主要構成樹種 .....	23
(3)分布密度と樹高分布 .....	23
(4)伸長成長 .....	25
(5)更新パターン .....	25
§ 3. 3. コナラーアカマツ林（富山県立山町吉峰） .....	28
(1)調査地の概況 .....	28
(2)方 法 .....	29
(3)各調査区内の相対照度の垂直分布 .....	29
(4)出現樹種 .....	29
(5)樹高分布タイプ .....	31
(6)萌芽（伏条）幹割合 .....	31
(7)伸長成長 .....	32
(8)攪乱様式と更新林分 .....	34

(9) 樹高分布タイプと更新特性 .....	36
第4章 閉鎖林分における主要樹種の樹高分布特性 .....	37
(1) 調査地の概要と方法 .....	38
(2) 調査林分の林齢・最大樹高・優占樹種 .....	41
(3) 主要林分 .....	41
(4) 樹種分類 .....	41
(5) 年最大積雪深と林内更新樹の多様性 .....	45
第5章 光環境と稚樹の伸長成長 .....	45
(1) 調査地 .....	46
(2) 方法 .....	46
(3) DIRとDIFの相関 .....	48
(4) 稚樹の分布 .....	48
(5) 光-成長曲線 .....	50
(6) 最大伸長成長量 .....	50
(7) 実生の定着に要するpPAR .....	51
(8) 光-成長曲線の適合性と誤差 .....	52
(9) 説明変数としてのpPARの評価 .....	53
(10) 樹種特性 .....	53
(11) 光-成長曲線および最大成長曲線の活用 .....	55
第6章 更新初期林分の動態とその予測 .....	56
§ 6. 1. 更新初期林分の動態 .....	56
(1) 方法 .....	56
(2) 種数 .....	56
(3) 更新樹の加入 .....	57
(4) 鼠兎害 .....	58
(5) 被圧による枯死と枯れ下がり .....	58
(6) 更新樹の分布密度 .....	60
(7) 分布構造 .....	61
§ 6. 2. 更新初期林分の動態とその予測 .....	62
(1) 林内任意地点の光環境の推定 .....	64
(2) 林分動態シミュレーションの設定 .....	66
(3) 計算の実行 .....	68
(4) 林床のDiffuse site factor (DIF) .....	68
(5) 更新樹の分布密度 .....	68
(6) 樹高階別頻度分布 .....	70
(7) 林分の成長段階とモデルの適用範囲 .....	72
§ 6. 3. パラメーターの調整 .....	74
(1) 更新樹の分布にもとづく樹種分類 .....	74
(2) 樹種の耐陰性 - 実生の定着に必要な明るさ (MLL) - .....	76
(3) 光-成長曲線の調整および推定 .....	77
(4) 被圧枯死曲線とMLL .....	81
(5) 研究の成果 .....	81

第7章 終章 .....	82
(1)直達光の重要性 .....	83
(2)春先の光利用 .....	84
(3)今後の課題 .....	85
要旨 .....	85
謝辞 .....	87
引用文献 .....	88
Summary .....	95

## 第1章 序論

### (1) 研究の目的

近年、林業・環境保全・自然保護等の面から天然林の適正な管理と育成に関する技術の確立が強く求められて来ている。

天然林は、複数の樹種から構成されており、更新樹の分布や成長の特性は、樹種によって大きく異なる (Horn 1971; Marks 1974; Oliver 1980/1981; Puts 1983; 菊沢 1983; 肥後 1986ab, 1994; Asai *et al.* 1987; 紙谷・長江 1987; 小見山 1989; Nakasizuka 1989; Seiwa & Kikuzawa 1991; Masaki *et al.* 1992; Tanouchi & Yamamoto 1995; Higo *et al.* 1995;)。樹木は光合成によって生産された同化物を木部として貯えながら成長していく。従って、更新樹の成長や枯死は、更新樹の光環境と密接に関連している。更新初期林分の発達過程を明らかにしていくためには、個々の樹種で、更新樹が生育し得る光環境、また、更新樹の成長と光環境の関係を定量的に明らかにしていく必要があると考えられる。林分の発達過程では、樹木間の光獲得をめぐる競争が発生し、多くの個体が自然間引きによって消失していく (Kimura *et al.* 1986; Kikuzawa 1988)。植物の利用する光エネルギーは散乱光・直達光ともに太陽放射に由来し、そのほとんどは上方の天空から入射する (Anderson 1964a; Ter Steege 1993)。したがって更新初期林分内の光をめぐる競争において、樹高の高い更新樹は樹高の低い更新樹よりも有利であり、樹高は林分内における更新樹の優位性を示す一つの指標とみなされる。樹高は、胸高直径や材積とも密接な関連があり、木の大きさをしめす重要なパラメーターでもある (依田 1971)。このようなことから、本研究では樹高成長をもたらす主幹のシュートの伸長成長に着目する。

森林内の任意地点の光環境を予測することが可能となれば、個々の更新樹の受光量から推定された成長率と枯死率をもとに、更新初期林分発達過程が推定できるようになるであろう。このことは、天然林の維持機構を解明する上で有意義であるだけでなく、除間伐による目標林分への誘導、稚樹の刈出しによる森林更新の促進等を目的した天然林施業においても客観的な指針を与えるものとなると考えられる。

天然林構成樹種の耐陰性や伸長成長に関し、定性的な記述によって取りまとめられた報告は比較的に多くある (柳沢 1981; 谷本 1990など)。しかし、更新樹の耐陰性と伸長成長に関する定量的な野外調査は少なく (石塚ら 1988; 石塚・金沢 1989; Peters *et al.* 1995)、扱われた樹種も少ない。

本研究の目的は、光環境が温帯林主要樹種の分布と伸長成長に及ぼす影響を定量的に調査し、更新初期林分の動態予測モデルを作成することである。代表的な温帯林で、光環境と個々の樹種の更新樹の定着、伸長成長量および光不足によって枯死する頻度の関係について調査を行う。さらに樹木の位置関係から全天写真像を作成し、Anderson (1964a) の方法を基礎として林内任意地点の光環境を推定する手法について検討する。同手法を用い、更新樹の耐陰性と伸長成長特性から更新初期林分の発達過程の推定を試みる。最終的に、現場レベルでも容易に調査可能な毎木資料 (樹種、位置、樹高) から、複数の樹種が混交する温帯域天然林の幼齢期の発達過程を推定するシミュレーション・モデルを作成する。

### (2) 研究の方針

森林の更新機構を解明していく上で、光環境と更新樹の成長や生残との関連を明らかにすることが重要である。森林内の光環境は、太陽高度、天候、林分構造等の様々な要因によって大きく左右される。

温帯落葉樹林内の日射量は、林冠木が開葉する直前に年内の最大値を記録し、林冠の発達にともなって急激に減少する (Anderson 1964b; Hutchison & Matt 1977; Baldocchi *et al.* 1984)。また、樹木の葉数の季節変化パターンには、春に年間の全ての葉を展開するタイプ、生育期間を通して次々と新たな葉を展開していくタイプ、それらの中間的なタイプに大別され、樹種固有の特徴が観察される (Kozlowski 1964; 丸山 1978; Kikuzawa 1983)。森林内の光環境は、林冠層の鬱閉状態ひいては林冠木の葉の季節動態に強く影響を受けていると考えられる。しかしながら、これまでのところ、林冠木構成樹種の開葉様式と林冠鬱閉度や林内光環境の季節変化特性との関係について定量的に調査された事例はほとんどないといえる。

林内光環境の計測手法には、光センサーを用いる方法と全天写真を用いる方法 (Anderson 1964a; Chazdon & Field 1987; Ter Steege 1993) がある。

前者は、対照区と森林内の相対散乱光（照度、光子密度など）で明るさを評価する方法が一般的であり、多くの調査点数を効率的に計測する際に有効である。しかしながら、対照区の全天光に対する光の遮蔽程度は通常、対照区ごとに異なる（Anderson 1964a）。後者の方法では、天空輝度および太陽の軌道計算から、林冠の状態が一定の条件下で、長期間の散乱光（Diffuse light）および直達光（Direct light）の予測が可能である。また、完全な開放環境下との相対散乱光（Site factor; Anderson 1964a）を理論的に計算できる。ただしこの手法では、計測値を得るまでに全天写真の撮影、画像処理、計算の手続きを踏まなければならない、光センサーによる方法と比較して1点当たりの計測に多くの労力を要する。

光センサーによる相対散乱光の計測法の問題点は、対照区の散乱光が完全な開放環境下と比較して部分的に遮蔽され低くなっているにもかかわらず、その値を100%ととして相対散乱光を算出することにある。しかしながら、対照区の光の遮蔽率は、対照区の光センサーを設置した場所で撮影された全天写真を用いて求められたDiffuse site factorから得られる。つまり、光センサーを用いて計測した散乱光は、対照区のDiffuse site factor (DIF) によって補正することにより、Diffuse site factorに近似できる可能性がある。

第2章では、本論に入るに先立ち、林内光環境を正確に計測するための方法、および考慮すべき点を明らかにする目的で、落葉広葉樹林における林内光環境の季節変化の特性（§ 2. 1）、光センサーを用いて計測した散乱光のDIFへの補正（§ 2. 2）、の二点について焦点をあて検討する。

わが国の天然林主要構成樹種の更新特性については、これまで、稚幼樹の伸長成長（紙谷・長江 1987; 石塚ら 1988; 石塚・金沢 1989; Peters *et al.* 1995）、萌芽性（紙谷 1986; 嶋ら 1986; 長谷川 1991）、閉鎖林分の齡構造（鈴木 1979; Nakashizuka 1982; 小見山 1989; 玉井・天保, 1990）および樹高分布特性（Masaki *et al.* 1992; Sumida 1993; Tanouchi & Yamamoto 1995）などの面から多数の研究が行われてきている。

特定の樹種に焦点をあてて、実生の定着や消長および成長等を詳細に調べた例も多い（長谷川 1984; 桜井ら 1985; 陶山・中村 1988; Matsuda 1989）。ま

た、Koike (1988) は、落葉広葉樹約30種について光合成速度と葉の解剖形態学的な特徴について調査し、樹種の耐陰性および成長が各樹種の遷移系列上における序列と密接に関連していることを明らかにしている。

森林は攪乱を契機として断続的に更新する傾向があり、時間の経過とともに優占樹種や階層構造を変化させながら発達していく（Oliver & Larson 1980/1981; 山本 1984）。樹木は、更新特性の面から、耐陰性が高く林冠層が破壊された場合でも前生稚樹として存在する樹種と、明るい環境下でしか定着できない樹種に大別される（Swaine & Whitmore 1988）。一般的に、後者は前者よりも伸長成長量が大きく（肥後 1986a）、遷移初期で優占する性質がある。遷移系列上における出現傾向から、前者を先駆樹種、後者を非先駆樹種あるいは遷移後期樹種と呼ぶこともある。しかしながら、おおまかな傾向として樹種をこうした範疇に二分できるとしても、当然ながら個々の樹種には固有の更新特性がある。天然林の維持機構や、林分構造の成因を解明していく上では、個々の樹種の耐陰性や伸長成長量に関する定量的な情報が必要であろう。この目的のために、遷移初期と遷移後期の林分に対比される攪乱地と閉鎖林分で、更新樹の比較調査を行うことは意義があると考えられる。

第3章では、針広混交林（石田ら 1991）、ブナ林（石田 1992）、コナラ・アカマツ二次林（石田 1996）において実施された攪乱地と閉鎖林内における更新樹の分布と伸長成長の比較調査結果を示す。そして、更新樹の分布特性をもとに樹種の分類を行い、伸長成長および耐陰性との関連について考察する。

第4章では、第3章の結果を踏まえ、林冠層がよく閉鎖した48箇所の天然林において、実生稚樹を含めた構成樹種個体群の樹高分布の特性を調査し、樹種の耐陰性について検討する。

光環境は樹木の成長と密接に関連する環境因子の一つであることから、これまでに非常に多くの光環境と樹木の伸長成長の関数に関する研究が行われてきている。樹木の伸長成長に対する被陰（水井 1981; 高原 1986）、サンフレックに見立てた間欠照射、光の波長等（Morikawa *et al.* 1983; 丸山ら 1984）の影響が室内実験や圃場における試験で調査されている。

野外における樹木の伸長成長と光環境の関連を定量的に明らかにすることは、天然林の管理や動態の予測の上で重要であるといえる。Horn (1971) は、落葉広葉樹林の主要高木性樹種の伸長成長と散乱光の強度との関係について調査している。また、Bormann and Likens (1979) は、代表的な陰樹、陽樹および中間樹種の伸長成長量を示している。

全天写真による光環境の推定手法では、長期間の散乱光と直達光の推定が可能である (Anderson 1964a; Chazdon & Field 1987; Ter Steege 1993)。直達光は、林内に照射される光全体の約50%以上を占めており、その評価も重要であると考えられる (Chazdon 1988)。

全天写真によって計測された pPAR (potential photosynthetically active radiation) と更新樹の伸長成長率の関係について調査された事例は現時点でそれほど多くないが、我国の温帯落葉広葉樹林 (Peters et al. 1995)、マレーシアの熱帯多雨林 (Turner 1990) で実施された例がある。しかしながら、これらの研究では少数の限られた樹種について、閉鎖林内の暗い環境下に生育する稚樹を対象として調査されたものである。森林は、規模の大きな攪乱を契機として断続的に更新する性質がある (Whitmore 1989; Oliver & Larson 1990)。このことから、森林更新の機構を解明する上で、閉鎖林冠下から開放地まで広い光強度の範囲で、稚樹の伸長成長と光環境の関係について検討していくことが重要である。

第5章では、温帯林主要高木性樹種12種の更新樹に対して、pPARとシュートの伸長成長の関係について定量的な調査を行い、樹木の遷移系列上の位置と伸長成長の関連について考察する (Ishida & Peters 1998)。

更新初期林分の動態は、主に更新樹の当年生稚樹の発生、伸長成長、枯死によって説明される。特に、更新樹間の競争によって生じる自然間引きは、更新樹の密度変化をもたらす重要な因子である。個々の樹種で、更新樹の受光量と被陰の影響によって枯死する頻度との関係を明らかにすることは、更新初期林分の動態を予測していく上で重要であると考えられる。

第6章の最初に (§ 6. 1)、ブナ林内の孔状裸地に天然更新した更新初期林分 (§ 3. 2) の追跡調査の結果をもとに、同更新地における主要樹種の

更新樹の当年生稚樹の密度、伸長成長率、死亡要因別の枯死率を示す。また、各更新樹の受光量と被圧枯死率、被圧枯死に至る過程で発生する枯れ下がりとの関係についても検討を行う。次に (§ 6. 2)、更新樹の位置関係から林内の任意地点の全天写真像を求め、Anderson (1964) の方法によって更新樹の受光量 (diffuse site factor) を推定する手法について検討する。そして、その更新樹の受光量の推定手法を用い、光-成長曲線と被圧枯死曲線から林分動態を予測し、実際の調査結果との対比から同モデルの推定値の傾向や問題点について考察する。さらに、本研究で実施された各地の調査結果をもとに光-成長曲線や被圧枯死曲線、実生の定着に要する光量等に関するパラメーターの調整を試みる (§ 6. 3)。

第7章終章で、更新樹の分布や成長におよぼす因子として本論文で十分に検討することのできなかつた落葉広葉樹林における林内光環境の季節変化やサンフレック (直達光) の重要性について最近の研究例を引用しながら考察し、今後の課題について述べる。

なお、本論文の樹種の学名は、大井 (1975) によつた (表1-1)。

表 1-1 調査対象樹種

学名参照 大井 (1975)

List of trees dealt in the study

Nomenclature: Ohwi (1975)

和名 Japanese name	コード code	学名 Scientific name
モミ (MOMI)	(Af)	<i>Abies firma</i> Sieb. et Zucc.
トドマツ(TODO-MATSU)	(A)	<i>Abies sachalinensis</i> (Fr. Schm.) Masters
アカマツ(AKA-MATSU)	(Pd)	<i>Pinus densiflora</i> Sieb. et Zucc.
スギ (SUGI)	(Cj)	<i>Cryptomeria japonica</i> (Linn. fil.)D.Don
バッコヤナギ(BAKKO-YANAGI)	(Sb)	<i>Salix bakko</i> Kimura
オノエヤナギ(ONOE-YANAGI)	(Ss)	<i>Salix sachalinensis</i> Fr. Schm.
サワグルミ (SAWA-GURUMI)	(PTr)	<i>Pterocarya rhoifolia</i> Sieb. et Zucc.
ケヤマハンノキ (KEYAMA-HANNOKI)	(Ah)	<i>Alnus hirsuta</i> Turcz.
ミズメ (MIZUME)	(Bg)	<i>Betula grossa</i> Sieb. et Zucc.
ウダイカンバ(UDAI-KANBA)	(Bm)	<i>Betula maximowicziana</i> Regel
シラカンバ(SHIRA-KANBA)	(Bp)	<i>Betula platyphylla</i> Sukatchev var. <i>japonica</i> (Miq.) Hara
アカシデ(AKA-SHIDE)	(Cl)	<i>Carpinus laxiflora</i> (Sieb. et Zucc.) Blume
アサダ(ASADA)	(Oj)	<i>Ostrya japonica</i> Sarg.
クリ (KURI)	(Ccr)	<i>Castanea crenata</i> Sieb. et Zucc.
ブナ(BUNA)	(Fc)	<i>Fagus crenata</i> Blume
ミズナラ (MIZUNARA)	(Qm)	<i>Quercus mongolica</i> Fischer var. <i>grosseserrata</i> (blume) Rehd. et Wils
ウラジロガシ (URAJIRO-GASHI)	(Qsa)	<i>Quercus salicina</i> Blume
コナラ (KONARA)	(Qs)	<i>Quercus serrata</i> Thunb.
ケヤキ (KEYAKI)	(Zs)	<i>Zelkova serrata</i> (Thunb.) Makino
カツラ (KATSURA)	(Cej)	<i>Cercidiphllum japonicum</i> Sieb. et Zucc.
ホオノキ (HOHNOKI)	(Mo)	<i>Magnolia obovata</i> Thunberg.
シロダモ (SHIRODAMO)	(Na)	<i>Neolitsea aciculata</i> (Blume) Koidz.
ウワミズザクラ (UWAMIZU-ZAKURA)	(Pg)	<i>Prunus grayana</i> Maxim.
シウリザクラ (SHIURI-ZAKURA)	(Pss)	<i>Prunus ssiori</i> Fr. Schm.
アズキナシ (AZUKINASHI)	(Sa)	<i>Sorbus alnifolia</i> (Sieb. et Zucc.) C. Koch
ナナカマド (NANAKAMADO)	(Sc)	<i>Sorbus commixta</i> Hedl.
イヌエンジュ (INUENJU)	(Ma)	<i>Maackia amurensis</i> Rupr. et Maxim. var. <i>buergeri</i> (Maxim.) C. K. Schn.
キハダ ( KIHADA)	(Pa)	<i>Phellodendron amurense</i> Rupr.
ソヨゴ (SOYOGO)	(Ic)	<i>Ilex crenata</i> Thunb.
アオハダ (AOHADA)	(Im)	<i>Ilex macropoda</i> Miq.
ゴンズイ (GONZUI)	(Ej)	<i>Euscaphis japonica</i> (Thunb.) Kanitz
ハウチワカエデ (HAUCHIWA-KAEDE)	(Aj)	<i>Acer japonicum</i> Thunb.
コミナギ (KOMINE-KAEDE)	(Ami)	<i>Acer micranthum</i> Sieb. et Zucc.
イタヤカエデ(ITAYA-KAEDE)	(Am)	<i>Acer mono</i> Maxim.
ヤマモミジ (YAMA-MOMIJI)	(Ap)	<i>Acer palmatum</i> Thunb. var. <i>matsumurae</i> (Koidz.) Makino
ウリハダカエデ (URIHAD-AKAEDE)	(Ar)	<i>Acer rufinerve</i> Sieb. et Zucc.
コハウチワカエデ (KOHACHIWA-KAEDE)	(Asi)	<i>Acer sieboldianum</i> Miq.
トチノキ (TOCHINOKI)	(At)	<i>Aesculus turbinata</i> Blume
イソノキ (ISONOKI)	(Rc)	<i>Rhamnus crenata</i> Sieb. et Zucc.
シナノキ (SHINANOKI)	(Tj)	<i>Tilia japonica</i> (Miq.) Simonkai
ナツツバキ(NATSU-TSUBAKI)	(Sp)	<i>Stewartia pseudo-camellia</i> Maxim.
コシアブラ (KOSHIABURA)	(As)	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i> Franch. et Savat.
ハリギリ (HARIGIRI)	(Kp)	<i>Kalopanax pictus</i> (Thunb.) Nakai
ミズキ (MIZUKI)	(Cc)	<i>Cornus controversa</i> Hemsley
ヤマボウシ (YAMABOUSHI)	(Ck)	<i>Cornus kousa</i> Buerger ex Hance
リョウブ (RYOUBU)	(Cb)	<i>Clethra barbinervis</i> Sieb. et Zucc.
エゴノキ (EGONOKI)	(STj)	<i>Styrax japonica</i> Sieb. et Zucc.
アオダモ (AODAMO)	(FI)	<i>Fraxinus lanuginosa</i> Koidz.
マルバアオダモ (MARUBA-AODAMO)	(Fs)	<i>Fraxinus sieboldiana</i> Blume

## 第2章 林内光環境の計測方法に関する検討

### § 2. 1. 林内光環境の季節変化

林内の光環境は、全天写真によって映し出される林冠層の鬱閉状態から比較的の高い精度で推定される (Anderson 1964a)。一方、落葉広葉樹のシュート当たりの葉数は、生育期間内においても、樹種固有の季節変化パターンを持つことが知られている (Kozlowski 1964; 丸山 1978; Kikuzawa 1983)。落葉樹林内の光環境の季節変化とその成因を解明するために、林冠木の葉の動態と林冠層の鬱閉状態の関係を明らかにすることが重要である。

これまで、落葉広葉樹林において林内光環境の季節変化について調査された事例は多いが (Anderson 1964b; Hutchison & Matt 1977; Baldocchi 1984; 玉井・四手井 1972)、林冠層構成樹種の葉の生物季節学的な動態と光環境の関連について定量的に検討された例は少ない (玉井・四手井 1973)。

ここでは、林冠層構成樹種の葉数の季節動態が、林内の光環境 (相対日射量) に及ぼす影響を明らかにする目的で、わが国の代表的な二次林の一つであるコナラ二次林において、コナラの当年枝当たりの葉数と林冠鬱閉度との関係について検討した。また、全天写真法によって推定した相対日射量と、日射計によって実測した相対日射量との関係を調べ、コナラの葉数の動態と光環境の季節変化の関連について考察を行った。

#### (1) 調査地の概況と方法

調査は、1993年の4月上旬から12月下旬にかけて実施した。

#### 調査地

調査を行ったコナラ二次林は、富山県林業試験場内の北緯36°36′、東経137°20′、山腹上部の西北西向き緩斜面上の標高約300m地点に位置している。土壌は、中新世八尾累層に属する砂岩泥岩互層の固結堆積物に由来する森林褐色土壌である (富山県 1980)。当地の年平均気温、年降水量、年最大積雪深は、気候値メッシュ・ファイルから、それぞれ12.3°C、2728mm、122cmと推定される。当林分は約55年前に炭焼きのために伐採された後、萌芽更新したもので、地上13~15mの高さに林冠層を形成して

いた。林分の胸高断面積合計は22.7m<sup>3</sup>/haであり、このうちコナラが92%を占めていた。

また、同林分の対照区として、近隣の開放地に日射量と全天写真の観測点を設置した。以下では、コナラ二次林内の観測点を林内観測点、開放地内の観測点を林外観測点と呼ぶ。

#### コナラの葉数動態

コナラのシュート当たりの葉数の季節変化を Kikuzawa (1983) の方法に準じて調査した。コナラの葉が展開する以前の4月上旬に、調査林分周辺の5本の木から、1~5本の前年枝を選び、その前年枝上の冬芽を個々に識別した。そして、それらの冬芽が展開し、すべての葉が落葉するまでの期間、葉の展開時期と落葉時期では約1週間、それ以外の時期では約2週間間隔で、各シュート毎に葉の展開および生残数を記録した。なお、枝軸から葉身が離れた芽吹きの時点をもって、葉が展開した時と見なした。各調査時におけるシュート当たりの葉数は、調査期間を通じて健全であった45本のシュートの平均葉数とした。

#### 日射量

林内観測点と林外観測点で、地上高1.3mに日射計 (英弘精機産業株式会社、MS-61 分光特性: 300-3000nm) を設置し、10分間隔で積算日射量を記録した。林内観測点の日射計の設置に際しては、局地的な下層木の被陰による影響が少なくなるよう考慮した。この報告では、林外観測点の日積算日射量に対する林内観測点の日積算日射量の百分率を相対日射量と呼ぶ。

なお、日射量、積算日射量、光合成光量子密度の間には高い正の相関が認められる (図2, 1-1)。

#### 全天写真の撮影および解析

コナラの葉数調査と並行し、高曇りの日に林内と林外の両観測点で、カメラの水準と方位を固定し、以下の条件で全天写真を撮影した。

魚眼レンズ: Nikon Fisheye, 8mm f/2.8,

レンズ・フィルター (R60)

フィルム : ASA 400白黒フィルム

露光 : 通常露出

解析用の全天写真画像ファイルの作成に際しては、透過型イメージ・スキャナー (モノクロ256階調, 1000 DPI) によってネガ・フィルムを読み取り、市販の画像処理ソフト (ALDUS Photostylar) でトリミ

ングと二階調化を行った。さらに、全天写真解析ソフトHemiphot (Ter Steege 1993) を用い、個々の全天写真画像ファイルについて、林冠鬱閉度 (樹木の葉や幹等によって遮蔽されている部分の割合)、Total site factor (Anderson 1964a) を算出した。日相対日射量は、林内観測点と林外観測点のTotal site factorの比となる。散乱光の光エネルギーの算出に関するオプションでは、SOCモデル (Moon & Spencer 1942) を選択した。なお、ここでの林冠鬱閉度とは、魚眼レンズの撮影範囲となる画角180°の半球上の遮蔽物の面積割合として算出されたものである。

(2) 葉数動態

調査を行ったコナラの全シュートが4月23日から26日の間に展開し、その後、2次シュート (土用芽)

が発達するまで、この1次シュートに新たに葉が展開することはほとんどなかった (図2. 1-2)。シュート当たりの葉数は、開葉時から6月の下旬までほぼ一定であったが (4.7~4.5枚)、7月の中下旬に16%のシュートで土用芽 (Kozlowski 1964) が新たに展開し、7月の下旬から8月下旬にかけて調査期間中の最大値に達した (5.6枚)。9月に入ると台風14号 (9月4日、瞬間最大風速 30.1m/s) の強風による落葉の影響もあり、葉数は漸減し始め (-0.3枚/10日)、10月中旬、4.0枚になった。さらに10月下旬頃から、葉の紅葉が始まり、シュート当たりの葉数は急速に減少していった (-0.9枚/10日)。落葉のピークが過ぎた11月末以降になっても、一部の葉が枝についたままであったが、12月16日にはすべての葉が落葉した。

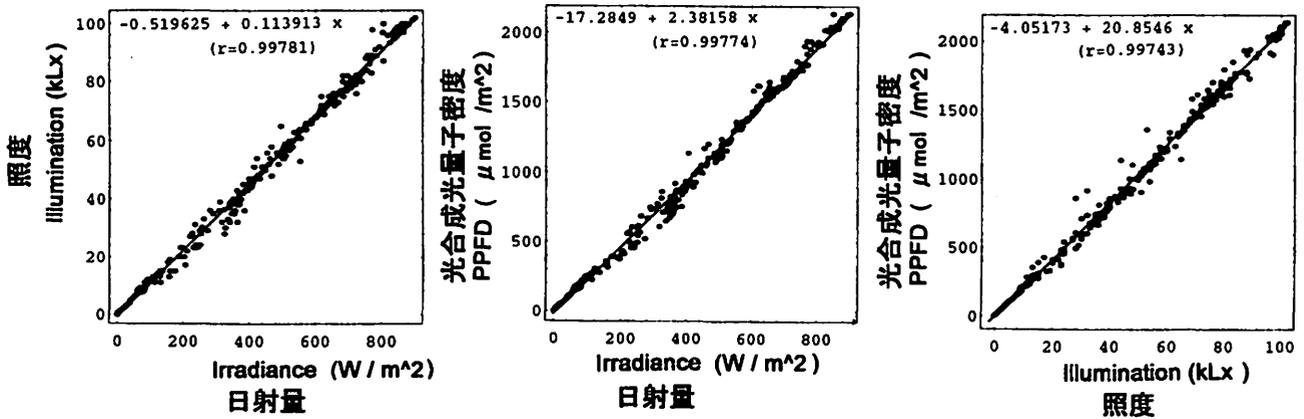


図2. 1-1 日射量・照度・光合成光子量子密度間の関係  
Correlation between irradiance, illumination and photosynthetic photon flux density(PPFD)

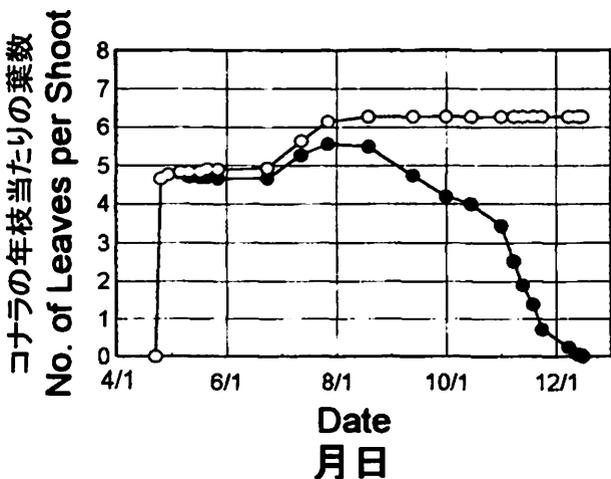


図2. 1-2 コナラの年枝当たりの葉数の季節変化  
(○)積算葉数, (●)観察解きの葉数  
Seasonal course of the leaf number of *Q.serrata*  
Legend: (○) cumulative number of leaves emerging on the shoot, (●) actual number of leaves attaching to the shoot.

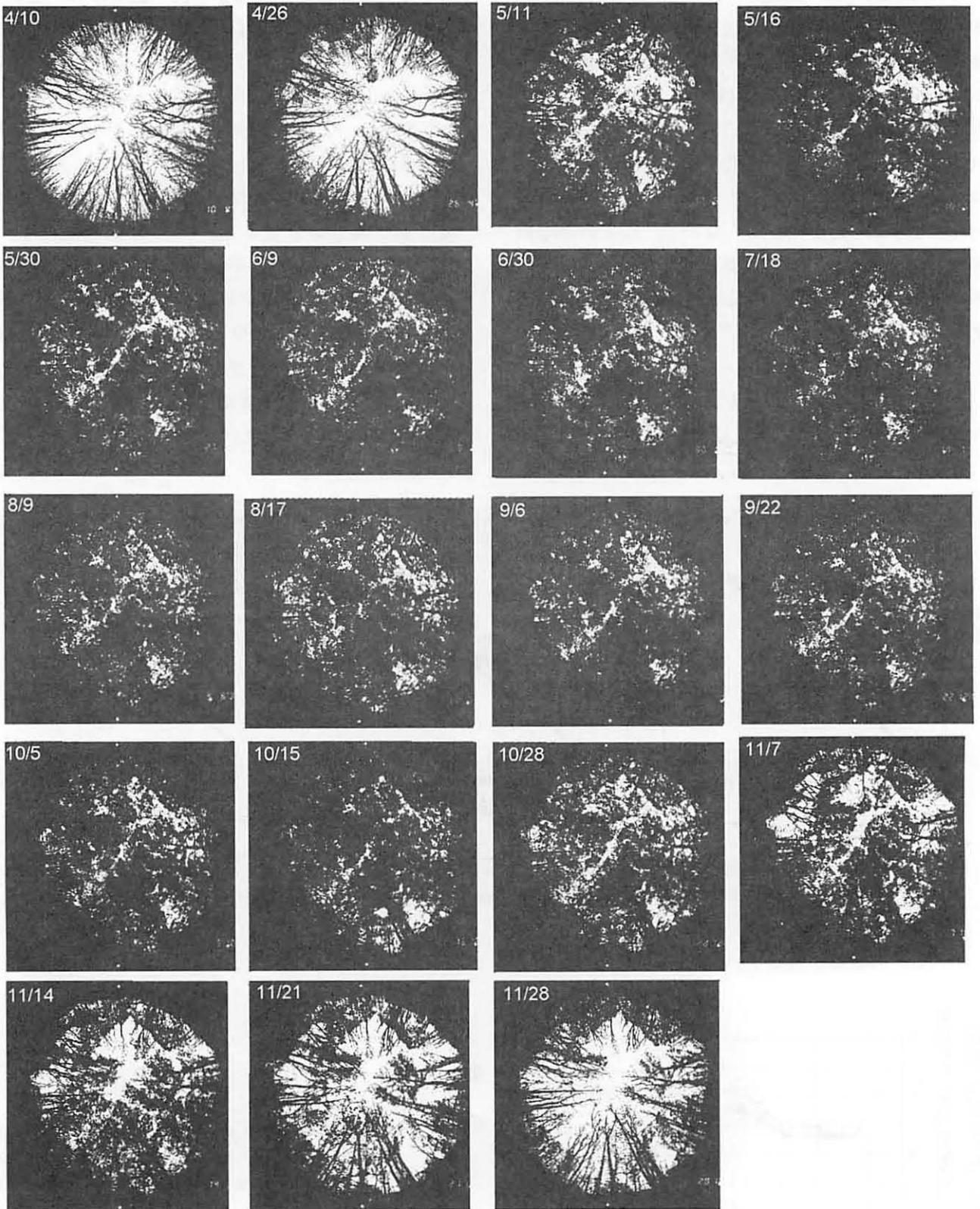


図2. 1-3 林内全天写真の季節変化  
Seasonal change of hemispherical photograph images

(3) 林冠鬱閉度

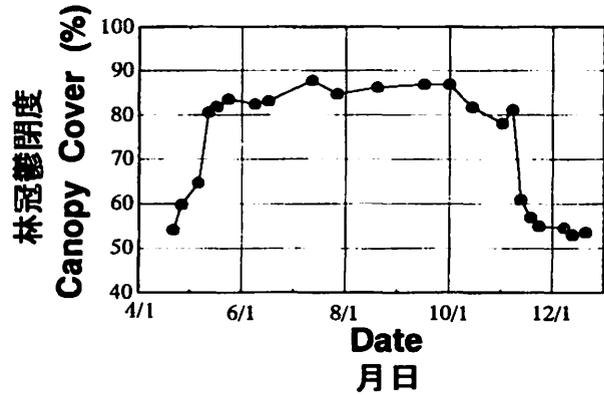


図2. 1-4 林内観測点における林冠鬱閉度の季節変化  
Seasonal course of the canopy cover in the forest site

林冠鬱閉度の季節的な変動は、コナラの葉数の変動とよく対応していた(図2. 1-3, 2. 1-4)。しかし、コナラの開葉が4月下旬に集中していたのに対し、林冠鬱閉度が安定したのは5月の初旬であった。開葉が始まってから、葉が十分に展開するまでに数週間を要した。また、葉が完全に展開してから、秋に紅葉し落葉する直前までの期間(以下では、この期間を「生育期間」と呼ぶ)、林冠鬱閉度はほぼ一定の値をとっていた。コナラの葉数と林冠鬱閉度との間には正の相関が認められたが ( $r=0.85, p<0.001$ )、ロジスティック曲線によってもよく関連付けられた ( $r=0.84, p<0.001$ , 図2. 1-5)。葉が完全に展開していなかった時期(図中矢印A)、および紅葉ピーク時(図中矢印B)を除くと、ロジスティック式の相関係数はより高くなった ( $r=0.99$ )。

よび紅葉ピーク時(図中矢印B)を除くと、ロジスティック式の相関係数はより高くなった ( $r=0.99$ )。

開葉直後は葉が通常よりも小さく、また下方方向に垂れ下がるような状態がしばらく続いたために、葉数に対する鬱閉度が低くなったものと推測される。また、紅葉のピーク時では葉の光透過率が下がり一時的に林冠鬱閉度が低下したものと考えられる(Baldocchi *et al.* 1984)。

(4) 日射量

林外観測点における日積算日射量の月別平均値は、4月 ( $12.4 \pm 6.5, 20.6, 2.5 \text{ MJ/m}^2 \cdot \text{day}$ ; 平均±標準偏差, 最大, 最小, 以下同じ) から5月 ( $14.1 \pm 6.7, 23.4, 1.2 \text{ MJ/m}^2 \cdot \text{day}$ ) にかけて上昇した後、5月以降、12月 ( $4.0 \pm 3.1, 9.9, 0.6 \text{ MJ/m}^2 \cdot \text{day}$ ) まで漸減した(図2. 1-6)。

林内観測点における日積算日射量の月別平均値では、4月の値が最も高く ( $8.1 \pm 4.5, 14.0, 1.4 \text{ MJ/m}^2 \cdot \text{day}$ )、以後、6月 ( $1.8 \pm 1.0, 3.8, 0.4 \text{ MJ/m}^2 \cdot \text{day}$ ) まで急速に減少した。6月以降は、最低値を記録した10月 ( $1.1 \pm 0.4, 1.8, 0.2 \text{ MJ/m}^2 \cdot \text{day}$ ) まで緩やかな減少に転じ、11月で  $1.7 \text{ MJ/m}^2 \cdot \text{day}$  ( $1.7 \pm 0.8, 2.9, 0.4 \text{ MJ/m}^2 \cdot \text{day}$ ) と、わずかに上昇した後、再び12月で ( $1.5 \pm 1.0, 3.3, 0.3 \text{ MJ/m}^2 \cdot \text{day}$ )  $1.5 \text{ MJ/m}^2 \cdot \text{day}$  へと若干減少した。

日積算日射量の変動量は、林外、林内の両観測点とも非常に大きく、各月の日積算日射量の最大値と最小値の比は、林外観測点で最大19.5(5月)から最小7.2(7月)に、林内観測点で最大30.5(5月)

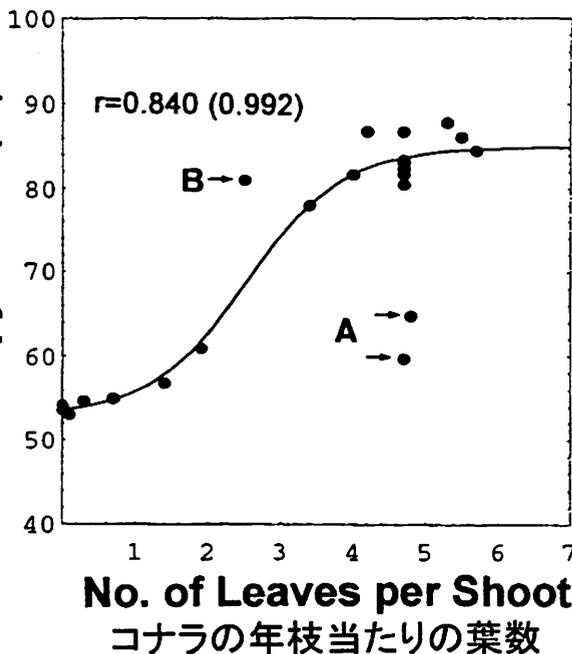


図2. 1-5 コナラの葉数と林冠鬱閉度の関係  
ロジスティック曲線を当てはめた際の相関係数を図内に示す。( )内の値は、矢印で示す資料を除いた場合の相関係数。A: 芽吹いた葉が展開途中の時期(4月27日と5月6日)、B: 紅葉のピーク時(11月2日)。

Relationships between the leaf number of *Q.serrata* and the canopy cover  
Correlation coefficient (in parentheses, except the data with arrows) and regression curve fitted by the logistic function are shown in figure. Legend: A; 27 April and 6 May in leaf expansion phenoseason, B; 2 November when the leaf coloring was the peak.

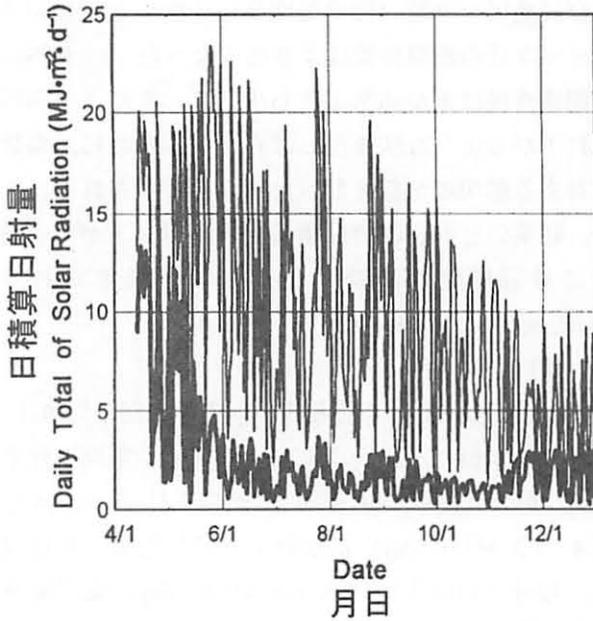


図2. 1-6 日積算日射量の季節変化  
 (—)林内観測点 (---)林外観測点  
 Seasonal course of daily total of solar radiation  
 legend: (—)in the forest site, (---)in the open site.

から最小8.3 (7月)に達した。

(5) 相対日射量

相対日射量の月別平均値は、調査期間を通じて4月で最も高く、63.8%であった(図2. 1-7)。5月に入ると、値は急減したが、6月から9月までの期間は、安定し16%前後(標準偏差 0.7~2.1%)を推移した。その後、10月にわずかに14.1%へと減少したが、11月に急増し、12月には43.7%に達した。月内の最大値と最小値の比は、5月、11月および12

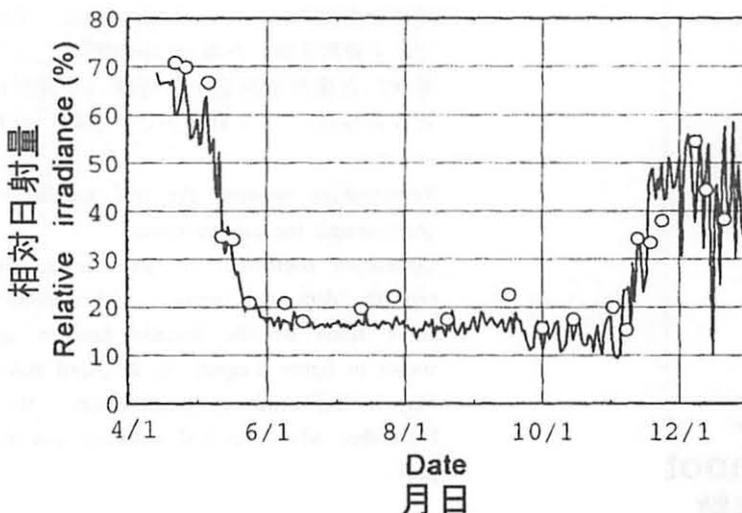


図2. 1-7 相対日射量の季節変化  
 (—)日射計によって計測された値  
 (○)全天写真によって推定された値  
 Seasonal course of the relative irradiance  
 Legend: (—)measured by the pycnometers, (○)estimated by the hemispherical photographs.

月で、それぞれ3.7, 5.4, 5.9と大きな値をとったが、その他の月では1.2から1.8の範囲にあった。なお、12月の比は、林内観測点の日射計センサーの上に積雪のあった12月15日の値を除けば2.3となる。

相対日射量の季節変動は、林冠鬱閉度の季節変化とよく対応し(図2. 1-7)、両者間には負の相関が認められた( $r = -0.76, p < 0.001$ )。生育期間中、林冠鬱閉度はほぼ一定の値を維持していたが(図2. 1-4)、相対日射量は前半が高い傾向にあった。Baldocchiら(1984)も同様の結果を得ており、その原因を太陽高度の低下によるものとみなしている。

日射計によって計測された相対日射量と全天写真から推定された相対散乱光は、比較的によく一致していた( $r = 0.90, P < 0.001$ )。両者間の平均誤差は、全調査期間を通じて±6.1%、林冠層が鬱閉していた6月から9月までの期間で±3.3%あった。なお、全天写真によって求められた日相対日射量が、日射計によって観測した日相対日射量と比較し、過大となる傾向が認められたが、これはHalo effect(太陽のある位置の林冠の葉や枝が写り難くなる現象、Anderson 1964a)によるものと推測される。

(6) 林内光環境の季節変化の特性

温帯落葉広葉樹林内の日射量は、春の開葉直前に年間の最大値に達し、秋には太陽高度が下がるため落葉後でもほとんど増加しない(Anderson 1964b; Hutchison & Matt 1977)。この傾向は今回の調査でも同様に認められ、調査を行った林分は、光環境の面から温帯落葉広葉樹林の標準的な林分の一つであるとみなされる。

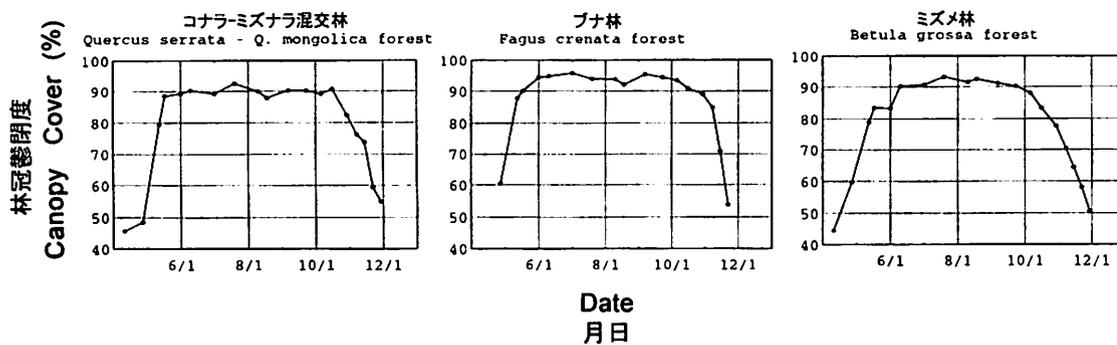


図2. 1-8. 3 林分における林冠鬱閉度の季節変化  
Seasonal course of the canopy cover in three stands

Anderson (1964a) は、任意地点の光環境が全天写真から高い精度で推定できることを示した。一方、Madgwick and Brumfield (1969) は、同手法では解析処理過程での誤差がかなり大きいことを指摘した。この問題はコンピューターによる画像処理技術の進歩によって大きく改善されたが (Madgwick & Brumfield 1969; Rich 1989; Ter Steege 1993)、空と遮蔽物を区別するための閾値の決定は依然として人間の判断によらざるを得ない (Chazdon & Field 1987)。全天写真から推定される林冠鬱閉度も、光環境の推定値と同様、画像処理上の誤差を持つ可能性がある。今回は、林冠鬱閉度の算出に用いた同一の画像ファイルを用いて相対日射量を推定し、日射計による実際の計測値と対比させた。両者間の平均誤差は、相対日射量の変動が大きかった落葉時期に高い値をとる傾向があったが、林冠が鬱閉している期間では±3.3%であり差は小さかった。このことは、今回の全天写真の画像処理がほぼ正しく実施され、林冠鬱閉度が調査期間を通じて適正に算出されていることを示唆するものといえた。

生育期間中、コナラのシュート当たりの葉数は、土用芽の発達や台風の影響で大きく変動しているが、林冠鬱閉度は比較的安定した値を取り続けた。

Monsi and Saeki (1953) は、植物群落内の任意地点の相対散乱光の対数値と、その高さ以上の葉面積指数との間にBeer-Lambertの法則が成立することをみいだした。この関係では、葉面積指数の増加とともに相対散乱光は減少するが、その減少率は葉面積指数の増加とともに頭打ちになる。このことは、葉数の増加に伴い葉相互の重なりが大きくなり、葉一枚当たりの光の遮蔽効率が下がることを示すものとも考えられる。林冠鬱閉度が、生育期間を通じて

ほぼ一定の値を取りつづけた理由として、一次シュートの展開後、林冠鬱閉度はほぼ上限近くにまで達し、その後の葉数変動にはほとんど影響を受けなかったことが考えられる。

今回、個々の葉の面積については調査しなかったが、土用芽の葉は一次シュートの葉と比較して小さい葉が多かった。このことも葉数変動が林冠鬱閉度に大きく反映されなかった一因になったと考えられる。

同様の方法を用いてコナラ-ミズナラの混交林、ブナ林、ミズメ林で林冠鬱閉度の季節変化を調査した (図2. 1-8)。コナラ-ミズナラ混交林とブナ林の林冠鬱閉度は、季節の始めと終わりの急激な増加と減少によって特徴づけられていた。一方、ミズメ林の林冠鬱閉度は、緩慢に変化し8月上旬をピークに左右対称の緩やかな曲線を描いた。こうした林冠鬱閉度の季節変化は、それぞれ一斉開葉型と順次開葉型の樹種の葉数変動とよく一致した (Kikuzawa 1983)。ミズメ林では、コナラ-ミズナラ林やブナ林と比較し林冠鬱閉度の安定期間が短い傾向があったが、6月から9月までの林冠鬱閉度の変動量は数パーセントであった。林冠鬱閉度の季節変化は基本的に葉数動態に対応するが、葉数が林冠鬱閉度に及ぼす影響は葉数の増加にともない減少すると考えられる。

これらの調査結果も、落葉広葉樹の生育期間中の葉数変動が、林分の林冠鬱閉度に極端に大きく反映されることがないことを示すものといえた。

## § 2. 2. 相対散乱光の標準化

任意地点の散乱光の強さは、その場所で撮影される全天写真内の被写体の天頂角別の面積に影響を受

ける (Anderson 1964a)。森林調査において相対散乱光を計測する際、対照区はできる限り開けた場所、例えば、大きなギャップの中央部や、林縁等に設置される。一般的に、対照区の光センサーを完全な開放地 (以下、完全対照区と呼ぶ) に設置することは困難である。このことは、森林調査で実施されている通常の相対散乱光の計測値が、完全対照区に対する相対散乱光と比較して過大であり、対照区の設置場所によって変動することを示唆するものといえる。

Anderson (1964a) が提唱した Diffuse site factor は、完全対照区の散乱光に対する相対散乱光であり、全天写真から推定することができる。対照区がまったく遮蔽されていない場合に光センサーが受けると予想される散乱光は、光センサーの記録値を、光センサーを設置した場所の Diffuse site factor で除した値として表される。従って、この補正を用い、完全に開けていない環境下に対照区を設置して計測した相対散乱光から、Diffuse site factor を推定することが可能であると考えられる。

対照区の Diffuse site factor を用いた相対散乱光の補正を相対散乱光の標準化と呼ぶことにする。

本章では、標準化した相対散乱光の有効性を、実際のデータを用いて検証する。

### (1) 調査地と方法

調査は、富山県林業試験場の試験林内の以下の3観測点A, B, Cで実施した (図2, 1-1)。観測点Aは、完全対照区、観測点Bは通常の対照区、観測点Cは森林内の計測点を想定したものである (図2, 2-1)。

観測点A (標高: 354m, 36° 36' 12"N, 137° 20' 19"E): 山頂に立つ地上高15mの塔の上部。

観測点B (330m, 36° 36' 13" N, 137° 20' 16"E): 林縁の地上高1.3mの地点。

観測点C (325m, 36° 36' 14" N, 137° 20' 17"E): 約60年生の旧薪炭林内の地上高1.3mの地点。林冠層の高さは約15m, 胸高断面積合計は22.7m<sup>2</sup>/haで、その内の92%をコナラ (*Q. serrata*) が占めている。

1996年7月5日の14:00から16:00にかけて、各観測点で日射量を一分インターバルで記録した (コーナースystem KK. KADEC-UP)。また、各観測点の Diffuse site factor (Anderson 1964a) を、解析ソフト "HEMIPHOT" (Ter Steege 1993) によって算出した。観測点A (完全対照区)、観測点B (通常の対照区)、観測点C (林内測点) の日射量をそれぞれ、 $I_A$ ,  $I_B$ ,  $I_C$ , Diffuse site factor を  $DIF_A$ ,  $DIF_B$ ,  $DIF_C$  とする。

Diffuse site factor は、その地点で全く遮蔽物が存在しない場合に入射する散乱光に対して、実際にどの程度の割合の散乱光が入射しているかを示す値である (Anderson 1964a)。

したがって、 $I_A$  は  $I_B$  を  $DIF_B$  で割った値で近似されるといえる。

$$I_A = I_B / DIF_B \quad (1)$$

ここでの目的は、 $I_A$  を得ることができない場合に、 $I_C / I_B$  を補正し、 $I_C / I_A$  の近似値を得ることである。式(1)に従い、 $I_A$  を  $I_B / DIF_B$  で置き換えることによ

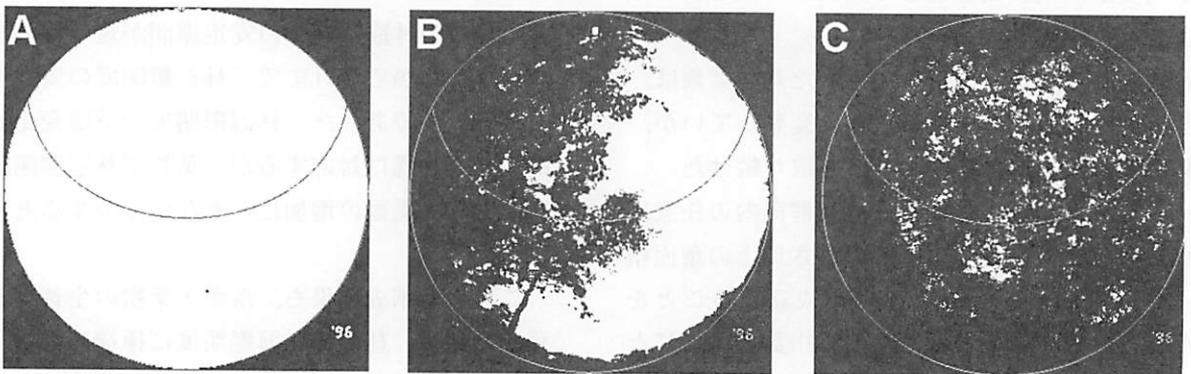


図2, 2-1 各観測点における全天写真  
写真上が北方向である。写真内に示されている太陽軌道は6月5日のもの。

The hemispherical photographs at each site

Upsides of the photographs are north direction. The sun trucks in 5 July are shown in each photograph.

て、 $I_C/I_A$ の近似値  $RI'$ は次のように表すことができる。

$$RI' = I_C/I_A = DIF_B \cdot I_C/I_B \quad (2)$$

以下では、 $RI'$ が $I_C/I_B$ と比較し、より $I_C/I_A$ に近いと見なされるかについて検討する。

表2. 2-1. 各観測点における日射量  
Irradiance at each site

	平均±標準偏差 mean ± s. d. ( $W\ m^{-2}$ )	変動係数 c. v. (%)	最小-最大 min. - max. ( $W\ m^{-2}$ )
$I_A$	226.4 ± 112.1	(49.6)	73 - 553
$I_B$	107.5 ± 67.5	(63.0)	34 - 530
$I_C$	25.6 ± 12.0	(46.1)	10 - 69

s.d.: standard deviation, c.v.: coefficient of variation, min.: minimum, Max.: maximum

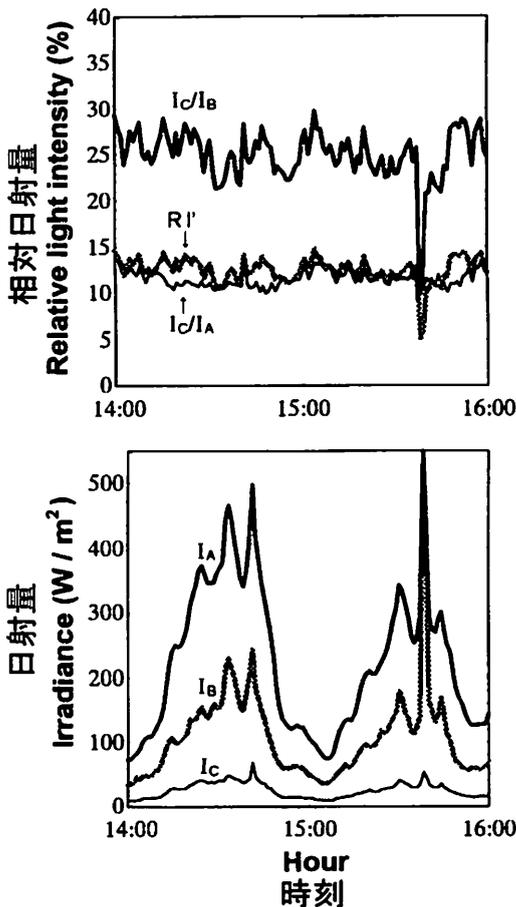


図2. 2-2 各観測点における日射量と相対日射量の時間変化  
The courses of irradiance and relative light intensity

(2) 計測値

Diffuse site factor (DIF)

観測点A, B, CのDIFは、それぞれ、100.0%, 49.8%, 12.4%であった。

日射量

観測点Aの日射量は、観測期間を通じて最小73  $W\ m^{-2}$ から最大553  $W\ m^{-2}$ の範囲で変動していた(図2. 2-2, 表2. 2-1)。この間、短時間の晴れ間が3回認められたが(14:32~14:34, 14:41, 15:38~15:39), その時を除けば曇天の気象条件であったとみなされる。観測点A, B, Cの平均日射量は、それぞれ、226  $W\ m^{-2}$ , 108  $W\ m^{-2}$ , 26  $W\ m^{-2}$ であった。観測点Aの日射量は、観測点Bの日射量と比較し有意に大きかった(Mann-Whitney U-test,  $p < 0.001$ )。

相対日射量 (RI)

期間中の $I_C/I_A$ ,  $I_C/I_B$ および  $RI'$ は、それぞれ、 $11.6 \pm 0.9\%$  (平均±標準偏差),  $25.5 \pm 2.2\%$ ,  $12.6 \pm 1.1\%$ であった(表2. 2-2)。これらの値は、短い晴れ間(15:38~15:39)における一時的な減少を除き、一定の値をとる傾向があった。 $I_C/I_A$ に対する $RI'$ の誤差は、 $I_C/I_A$ に対する $I_C/I_B$ の誤差と比較し有意に小さかった(Mann-Whitney test,  $p < 0.001$ )。

表2. 2-2 各観測点における相対日射量  
15:38から15:39までの計測値は除外して集計。

Relative light intensity at each site  
The data from 15:38 to 15:39 are omitted.

	平均±標準偏差 mean ± s. d. (%)	変動係数 coefficient of variation (%)	最大-最小 min. - max. (%)
$I_C/I_A$	$11.6 \pm 0.9$	(7.7)	10.0 - 13.9
$I_C/I_B$	$25.5 \pm 2.2$	(8.6)	20.7 - 29.7
$RI'$	$12.6 \pm 1.1$	(8.6)	10.3 - 14.8

(3) 相対散乱光の標準化の有効性

$I_A$ は、 $I_B$ より明らかに大きく、 $I_C/I_B$ は $I_C/I_A$ の約2.2倍であった(図2. 2-2)。また、 $RI'$ は $I_C/I_B$ と比較し、 $I_C/I_A$ に近い値を示した。

対照区が観測点Bと同程度に遮蔽されている場合、ここに示した相対光量の標準化は有効であると考えられる。

ただし、光センサーを用いて相対散乱光を計測する場合、雲の移動となう散乱光の変化によって相

対散乱光が変動する (矢田 1992)。今回の調査では、曇天時における相対散乱光の変動係数は、8～9%であった。光センサーを用いて計測された相対散乱光では、こうした誤差も含まれることを考慮すべきであると考えられる。

Messier and Puttonen (1986) は、相対光量の連続計測値の平均値は晴天時、曇天時ともにほぼ等しく、この値は完全な曇天環境下で瞬時的に計測できることを指摘した。彼らの報告は、高緯度のフィンランドで実施されたものであるが、本研究の日平均相対日射量についても、日射量の大きな変動にもかかわらず (図 2. 1-5), 6月から9月にかけてほぼ一定の値を示し (図 2. 1-6), 集計期間が比較的長ければ相対光量は天候にかかわらず一定の値を示すという彼らの調査結果とよく一致した。

植物は400～700nm付近の波長域の光をよく吸収し、葉を透過した光はR/FR比が小さくなる (Horn 1971; 森川ら 1983)。林外の光のR/FR比は1に近い値を示すのに対して、林内では1よりも小さい値をとる傾向がある (森川ら 1983; Ter Steege 1993; 尾高ほか 1998)。また、広葉樹林では針葉樹林と比較して葉を透過する光の割合が高いために、広葉樹林内のR/FR比は針葉樹林内のとそれと比較して小さい (森川ら 1983)。また、林内のR/FR比は日射量の増加とともに増加する性質があるが、晴天時では曇天時と比較してその傾向がより顕著になる (Messier & Puttonen 1986)。

一般的に、R/FR比の小さい光は更新樹の徒長を促すことが知られている (水井 1981; 丸山ら 1984; 森川ら 1983)。近年では、林分構造や日射量と林内光の分光特性の関係を定量化しようとする試みも進められてきている (Messier & Puttonen 1986; 尾高ほか 1998)。本研究では、光の波長特性については考慮できなかったが、将来的には、光環境と更新樹の成長との関係を検討していく際に、光量と同様に光質も考慮することが重要であると考えられる。

### 第3章 更新樹の分布と伸長成長

以下では、将来、林冠の構成樹となる可能性のある実生および稚幼樹を更新樹と呼ぶ。毎木調査では、地際付近から独立して成立する更新樹を個々に調査した。通常1本の更新樹は1個体に対応していたが、

萌芽や伏条枝に由来する更新樹もあった。萌芽や伏条枝に由来する更新樹に対しては、必要に応じて萌芽更新幹もしくは伏条更新幹と呼ぶ (§ 3. 3)。

#### § 3. 1. 針広混交林 (北海道日高支庁平取)

天然林の更新は、攪乱を契機として形成される林冠ギャップ内の更新樹が林冠木に到達することにより断続的に起こるとされている (Oliver 1980/1981; 山本 1984)。天然林の更新機構を解明するため、林冠ギャップ内の更新初期林分の発達過程を明らかにすることが重要である。特に、複数の樹種が混交する天然林においては、更新樹の分布や伸長成長の特性を閉鎖林冠下と林冠ギャップ内で比較することが、ギャップ更新の過程のみでなく、林分の樹種構成や林分の発達過程を解明する上で必要である。

このような観点から、北海道の森林でも森林の攪乱によって生じた林冠ギャップ内の更新樹の密度・年齢構成・成長等に関する多くの研究が行われてきている (Asai *et al.* 1987; 肥後 1986a; 夏目 1985)。しかし、これまで複数の樹種を対象に、分布と伸長成長の面から個々の樹種の更新特性について検討した例 (肥後 1986a) はほとんどなかった。

このような背景から、北海道日高地方の針広混交林において、林冠ギャップ (形成後7年) と、近接する閉鎖林分で各種更新樹個体群の密度と伸長成長の比較調査を行った。その結果、ギャップ形成時に生じたマウンド (鉱物質土壌がむき出しとなった倒木の根返り部分) 上にのみ分布していた種群、主に林冠ギャップ内で生育していた種群、閉鎖林内に多く林冠ギャップ内でまれな種群および閉鎖林内と林冠ギャップ内に多く見られた種群の4群があることを見いだした。以下では、これら4群の更新樹の分布密度と伸長成長の樹種特性について比較検討し、これらの樹種特性とギャップ更新との関連について考察する。

#### (1) 調査地の概況

調査を行った平取町小平団地の針広混交林は、北緯42°36'、東経142°12'、標高約100～200m付近に位置している (図 3. 1-1)。調査地から約6 km離れた平取町の気象観測所 (42°35'N, 142°08'E, 標高30m) の月平均気温 (1953年～1980年の累年平均値) から、気温通減率を0.6°C/100mとして換算し、調査地の気象条件を推定すると年平均気温は5.6°C、

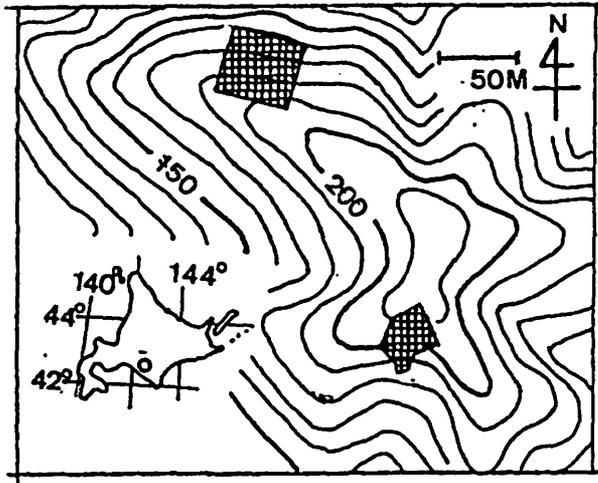


図3. 1-1 調査位置図  
Location map of study area

温量指数は $55.5^{\circ}\text{C}\cdot\text{month}$ である。また、気象観測所における年降水量は1120mm（1953年～1980年の累年平均値）である。当地域の森林は、トドマツ (*Abies sachalinensis* Mast.) の優占する針広混交林で、林内に抜き伐りした古い伐根が認められるが、全体としては自然状態のよく保たれた森林である。1981年8月の台風15号により、標高約200mの南東向き

斜面に発達していた森林の林冠木が群状に倒れ、規模の大きな林冠ギャップ（長径34m、短径27m、面積830 $\text{m}^2$ 、以下では単にギャップと呼ぶ）が形成された（図3. 1-2）。ここでギャップ内の高木性樹種の更新樹の密度と伸長成長の調査を行った。また、ギャップ内と閉鎖した林内の更新樹の密度と伸長成長を比較するため、ギャップに近接する閉鎖林分（図3. 1-3）において同様の調査を行った（以下では単に閉鎖林分と呼ぶ）。ギャップの林床には倒木が折り重なり、イワガラミ (*Schizophragma hydrangeoides* S. and Z.), サルナシ (*Actinidia arguta* Planch.), ツタウルシ (*Rhus ambigua* Laval.) などのつる植物やススキなどの草本類が繁茂していた。イワガラミ、ツタウルシは閉鎖林内の林床にも多少分布していたが、ギャップ内の明るい環境下で旺盛に生育していた。マウンドは当ギャップ内に8箇所認められ、ケヤマハンノキ・シラカンバなどの更新樹が生育していた。

閉鎖林分内に設けた調査枠内（面積2,165 $\text{m}^2$ ）に出現した胸高直径10cm以上の立木の樹種と胸高直径階の本数分布、および胸高断面積合計を表3. 1-

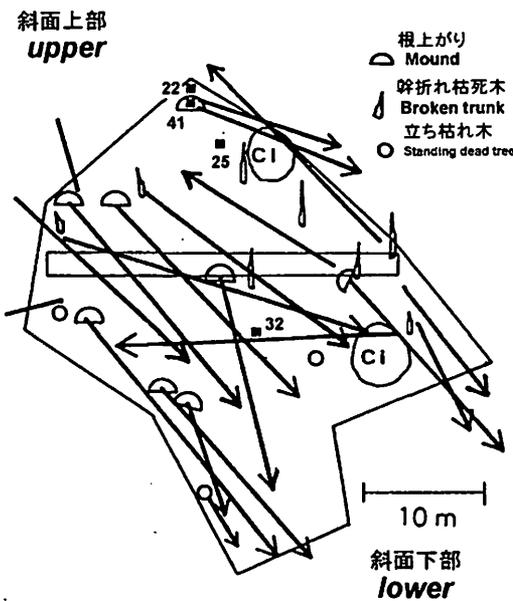


図3. 1-2 林冠ギャップ内の模式図  
矢印は倒木を示す。当林冠ギャップ内にベルト・トランセクトが設置された。  
“CI” は、アカシデの生木  
Schematic map to the gap  
Arrows show frees. The belt transect was located at the oenter of the canopy gap. Open circles with “CI” indicate living trees of *Carpinus laxiflora*.

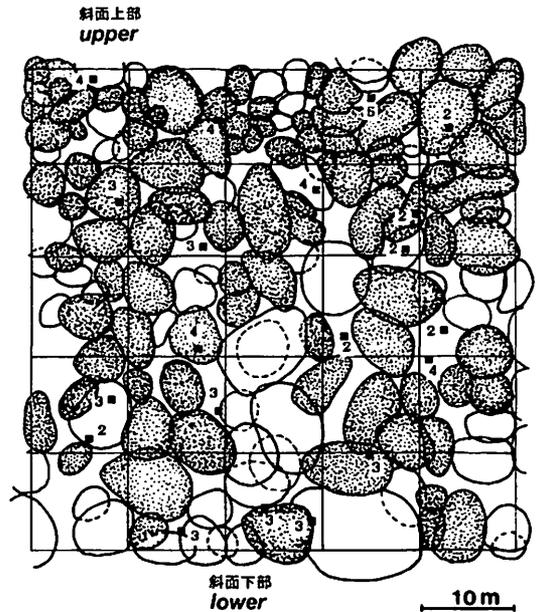


図3. 1-3 閉鎖林分の樹冠投影図  
数字は、相対散乱光を示す。打点された樹冠はトドマツ、白抜きの樹冠は広葉樹のものである。  
Crown map of closed stand  
Relative light intensities are shown at each measured point (solid square). *Abies mariesii*, open: broad-leaved tree species

表3. 1-1 閉鎖林分における主要樹種 (胸高直径10cm以上)

The number of stems in DBH classes (10cm< ) and basal area of each tree species in the closed stand (2,165m<sup>2</sup>)

樹種 Species	胸高直径 DBH classes in cm						本数密度		胸高 断面積
	10	20	30	40	50	60	No. of stems	No. of stems	Basal area
	-20	-30	-40	-50	-60	-70	(/2,165m <sup>2</sup> )	(/ha)	(m <sup>2</sup> /ha)
イタヤカエデ <i>Acer mono</i>					2	1	3	14	2.79
トドマツ <i>Abies sachalinensis</i>	18	28	41	9	2		98	453	34.28
アサダ <i>Ostrya japonica</i>	1	1	3	2			7	32	3.06
カツラ <i>Cercidiphyllum japonicum</i> Sieb. et Zucc.	1			1			2	9	0.64
イヌエンジュ <i>Maackia amurensis</i> Rupr. et Maxim. var. <i>buergeri</i>			3				3	14	0.72
コシアブラ									
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	2	1	2				5	23	1.2
ホオノキ <i>Magnolia obovata</i>	4		1				5	23	0.82
ミズナラ <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>		1	1				2	9	0.56
アカシデ <i>Carpinus laxiflora</i>	2	3					5	23	0.74
ナナカマド <i>Sorbus commixta</i>	2	3					5	23	0.76
アオダモ <i>Fraxinus lanuginosa</i>	4	1					5	23	0.47
ヤマモミジ <i>Acer japonicum</i>	5						5	23	0.46
シウリザクラ <i>Prunus sargentii</i>	3						3	14	0.42
ハリギリ <i>Kalopanax pictus</i>	2						2	9	0.19
アズキナシ <i>Sorbus alnifolia</i>	1						1	5	0.09
サワシバ <i>Carpinus cordata</i>	1						1	5	0.1
合計 Total	46	38	51	12	4	1	152	702	47.3

1に示した。林分の胸高断面積合計は47.3m<sup>2</sup>/haで、そのうちトドマツが34.3m<sup>2</sup>/ha (69.4%)を占めていた。林冠層は、およそ20~25mの高さに位置し、閉鎖していた。

森林外の開放地の照度を100%とし、アントラセン法 (Dore 1958) により推定した相対照度は、ギャップ内で22~41% (4箇所)の測定値、閉鎖林内で1~5% (20箇所)の測定値であった。ギャップ内の相対照度は、辺縁部から中央に向かって高くなる傾向があった。なお、ベンゼン中のアントラセンは波長範囲200~400nmで吸光度が高く、紫外線量の多い夏では、日射量に比べベジアントラセンの析出が多くなる傾向がある (真部ら 1969)。しかし、光合成有効日射計による計測値とアントラセン濃度には、片対数グラフ上で負の傾きを持つ直線関係が認められ、相対照度の算出では実用上十分な精度を得ることができるとされている。

## (2) 方法

この報告では、将来林冠木となる可能性のある高木性樹種の主に低木層以下に生育する実生から胸高直径10cm以下の更新樹を調査対象とした。林冠下で被圧され長期間生存している個体についても、便宜上これに含めた。閉鎖林分とギャップ内の林床における更新樹の分布密度を比較するため、閉鎖林内で2×2mの方形区を9箇所合計36m<sup>2</sup>、および林冠ギャップ内でギャップ中央を横断するように2×2m方形区12個と2×3m方形区1個を連結したベルト状調査区54m<sup>2</sup>を設け、その中の全更新樹の樹種と樹高を記録した。

## (3) 分布密度

閉鎖林内で15種 (96,100本/ha)、ギャップ内で16種 (25,200本/ha)、合計19種の更新樹を記録した。図3. 1-4に閉鎖林内とギャップ内における各樹種の更新樹の密度を示した。閉鎖林内とギャップ内両方で豊富に分布していた種群 (Aグループ; トド

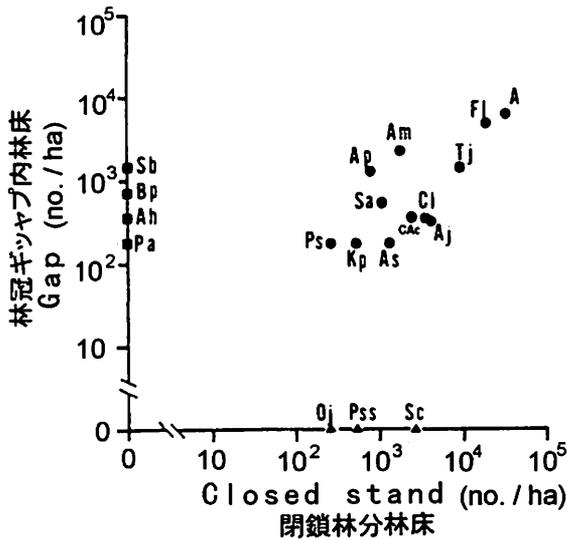


図3. 1-4 閉鎖林分とギャップにおける各樹種更新樹の密度

樹種略号 Aグループ ●：(Ap) ヤマモミジ, (Ps) エゾヤマザクラ, Bグループ ▲：(Pss) シウリザクラ, Cグループ ■：(Pa) キハダ。その他の樹種については表3. 1-2を参照。

Density for each tree species of seedlings and saplings in the closed stand and in the gap

Notes: Abbreviations for species names, A group ●：(Ap) *Acer palmatum*, (Ps) *Prunus sargentii*, B group ▲：(Pss) *Prunus ssiori*, C group ■：(Pa) *Phellodendron amurense*. For others see Table 3.1-2.

マツ・アオダモ・シナノキ・イタヤカエデ・ハウチワカエデ・オオモミジ・アカシデ・サワシバ・ハリギリ・コシアブラ・アズキナシ・エゾヤマザクラ), 閉鎖林内でのみ出現した種群 (Bグループ; アサダ, シウリザクラ, ナナカマド), 閉鎖林内に分布せずギャップ内のマウンドに多く出現した種群 (Cグループ; ケヤマハンノキ・シラカンバ・バッコヤナギ・キハダ), の3種群が認められた。また, 今回の分布密度の調査では記録されなかったが, ミズキ, ホオノキ, ミズナラは, 成長解析用の個体をギャップ内で, それぞれ, 2個体 (7年生と11年生), 1個体 (15年生), 1個体 (15年生) 採取した。この種群は, 樹齢から判断し, 林内でも短期間生存するが密度は低いと思われる。この種群をDグループとする。

Aグループでは, 林内で密度の高い樹種ほどギャップ内でも密度が高い傾向が認められた (Spearmanの順位相関,  $r=0.69$ ,  $p<0.005$ )。トドマツ (閉鎖林内: 34,200本/ha, ギャップ内: 6,300本/ha), アオダモ (20,800本/ha, 4,800本/ha), シナノキ (9,400本/ha, 1,500本/ha), イタヤカエデ (1,900本/ha, 2,200本/ha) は, 閉鎖林内とギャップ内で密度が高かった主な樹種で, その合計密度は閉鎖林内で69.1%, ギャップ内で55.8%を占めていた。北海道東部の音別のよく発達した針広混交林の林内でトドマツ, アオダモ, カエデ類の稚樹の密度が高いこと (Asai *et al.* 1987) が報告されており今回の調査結果とよく一致している。

ギャップ内に設置したベルト状調査地 (2×2m方形区12個と2×3m方形区1個を連結) で, 倒木に

よって以前の林床がさほど影響を受けていなかった方形区は4個 (18m<sup>2</sup>), マウンドの占める面積割合が大きかった方形区は3個 (12m<sup>2</sup>), 倒木の占める面積割合が大きかった方形区は6個 (24m<sup>2</sup>) であった。これら3立地における更新樹の密度は, それぞれ34,400本/ha, 52,500本/ha, 4,600本/haで, マウンドの面積割合が大きかった方形区で密度が最も高かった。

Cグループのケヤマハンノキ, シラカンバ, バッコヤナギの実生は, ギャップ内のマウンド上にのみ出現した。これらの稚樹についても, 北海道北部の天塩の針広混交林で, 特にマウンド上にかたよって発生するという報告がある (夏目 1985)。Cグループの樹種の種子はきわめて小さくメバエの初期伸長量が小さい (清和・菊沢 1989)。そのためリター層があるところではメバエが定着できず, 更新樹はマウンド上にかたよって分布するものと考えられる。ギャップ調査地内に出現した更新樹全体に対し, Cグループの更新樹は本数割合で10.3%を占めていた。

(4) 伸長成長

閉鎖林内での伸長成長

A, Bグループの種の多くは, 閉鎖林内で20年以上の長期間にわたって生存していた (表3. 1-2)。そのなかでも樹齢10~20年生の更新樹の割合が高い樹種が多く認められた。

伸長成長パターンは樹種によって特徴があった。トドマツは153個体すべてが樹高1m以下で, 最高で樹高66cm (22年生) に過ぎなかった。閉鎖林内での年平均伸長成長量を比較すると, イタヤカエデは  $7.7 \pm 4.1$ cm/yr, アオダモは  $6.2 \pm 3.9$ cm/yrと広葉樹

表3. 1-2 成長解析を行った更新樹の樹齢および樹高階別本数  
林冠ギャップ内で採取したサンプルは ( ) 内に示す。

The number of seedlings and saplings by stem analyse in each age class and height class

The sample numbers in the closed stand and the gap (in parentheses) are indicated respectively.

樹種 Species	樹齢クラス Age classes in year						樹高クラス Height classes in cm								合計 Total
	2	10	20	30	40	50	5	100	200	300	400	500	600	900	
	-10	-20	-30	-40	-50	-60	-100	-200	-300	-400	-500	-600	-700	-1000	
<b>A グループ group</b>															
トドマツ <i>Abies sachalinensis</i>	(A)	25	111	17				153							153
		(32)	(10)	(8)	(1)	(1)	(41)	(2)	(6)	(1)	(2)				(52)
アオダモ <i>Fraxinus lanuginosa</i>	(FI)	7	24	7	1	1	1	29	8	1	1		1	1	41
			(2)	(2)					(1)	(2)	(1)				(4)
イタヤカエデ <i>Acer mono</i>	(Am)	4	3	1		1		6	2		1				9
			(1)	(1)	(1)	(2)	(2)	(1)		(1)	(1)	(1)	(3)		(7)
ヤマモミジ <i>Acer japonicum</i>	(Aj)					1	2		2				1	1	4
				(1)					(1)						(1)
アズキナシ <i>Sorbus alnifolia</i>	(Sa)	1	10	4				5	9	1					15
						(1)					(1)				(1)
シナノキ <i>Tilia japonica</i>	(Tj)	1	4	1				3	2				1		6
		(1)		(2)	(1)						(1)	(1)			(4)
アカシデ <i>Carpinus laxiflora</i>	(Cl)	1	1		1	1	1	1	1		1	1		1	5
				(2)							(1)	(1)			(2)
サワシバ <i>Carpinus cordata</i>	(CAc)	(1)								(1)					(1)
ハリギリ <i>Kalopanax pictus</i>	(Kp)	1	1	1				3							3
				(2)							(1)	(1)			(2)
コシアブラ <i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	(As)	1			(3)	(2)		1		(1)	(1)	(1)	(2)		(5)
<b>B グループ group</b>															
ナナカマド <i>Sorbus commixta</i>	(Sc)	4	5					6	2	1					9
		(1)								(1)					(1)
アサダ <i>Ostrya japonica</i>	(Oj)		1	1						2					2
				(1)						(1)					(1)
<b>C グループ group</b>															
ケヤマハンノキ <i>Alnus hirsuta</i>	(Ah)	(7)							(1)	(2)	(3)	(1)			(7)
シラカ <i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i>	(Bp)	(1)									(1)				(1)
バッコヤナギ <i>Salix bakko</i>	(Sb)	(7)						(7)							(7)
カツラ <i>Cercidiphyllum japonicum</i>	(Cj)	(7)						(7)							(7)
<b>D グループ group</b>															
ホオノキ <i>Magnolia obovata</i>	(Mo)		(1)								(1)				(1)
ミズキ <i>Cornus controversa</i>	(Cc)	(1)	(1)								(1)	(1)			(2)
ミズナラ <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	(Qm)		(1)								(1)				(1)

では閉鎖林内においても緩やかに伸長成長する傾向があるのに対し、トドマツは  $1.8 \pm 1.4 \text{cm/yr}$  と伸長成長量は小さかった (図3. 1-5)。また、アオダモとアカシデは、1930年代に一時的によく伸長成長している個体があった。

ギャップ内で採取したミズキ・ホオノキの更新樹

はギャップが形成される以前には、それぞれ4年 (年平均伸長成長量:  $28.3 \text{cm/yr}$ ) と8年 ( $10.0 \text{cm/yr}$ ) 生存していた (図3. 1-5)。林内で発生するミズキの稚樹は生存率が低く、発生した当年のうちにほとんどが死滅してしまう (市河・荻野 1987)。また、北海道苫小牧の広葉樹二次林の上層木と下層木

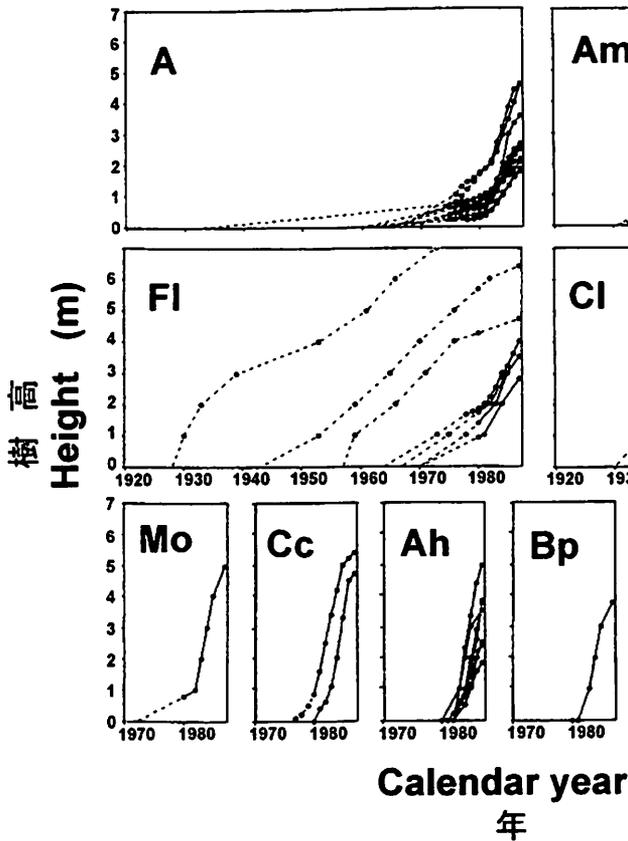


図3. 1-5 主要樹種の更新樹の樹高成長パターン  
 ●-●: 林冠ギャップ内における成長,  
 ○...○: 閉鎖林内における成長。樹種の略号については表3. 1-2を参照。  
 Relationships between ages and heights of seedlings and saplings for representative species  
 Notes: Differences of circles and lines; ●-●: growth in the gap, ○...○: growth in the closed stand. Abbreviations of species names are given in Table 3.1-2.

(DBH 6 cm以上と以下) の出現頻度の樹種比較において、シナノキ・イタヤカエデ・アオダモは下層木としての出現頻度が高く、ダケカンバは下層木としての出現がなかったの対し、ミズキ・ホオノキは上層木としての出現頻度が高かった (肥後 1986b)。Dグループのミズキ・ホオノキは、閉鎖林内でも短期間ならば生存が可能だが (図3. 1-5), 更新樹の成長に際して、ギャップの形成に強く依存していることが示唆される。

ギャップ形成以降の更新樹の伸長成長

ギャップ形成以前から林内に生育していた Aグループのトドマツ・イタヤカエデ・アオダモ・アカシデ, Dグループのミズキ, ホオノキはギャップ形成後ほとんどすべての前生更新樹で成長がよくなる傾向が認められた (図3. 1-5)。しかし、ギャップ形成後の伸長成長量の大きさは樹種によって差が認められた (図3. 1-6)。最もよく成長した個体の年平均伸長成長量はトドマツで41.0cm/yr, イタヤカエデで40.2cm/yr, アオダモで30.7cm/yrであった。ミズキ, ホオノキは、閉鎖林内で長期間生育していた他の樹種と比較し、ギャップ形成時に1m以下と

樹高が低かったが、ギャップ形成後の伸長成長量は、それぞれ65.0cm/yr, 59.2cm/yrで他の全ての前生樹よりも大きな値を示した。また、ギャップ形成後に発生した各樹種の更新樹のサンプル数と、その中で最もよく伸長成長した個体の年平均伸長成長量は、ケヤマハンノキが7個体中で76.6cm/yr (7年生), シラカンバが1個体で62.5cm/yr (6年生), ミズキが1個体で67.4cm/yr (7年生), トドマツが32個体中で4.2cm/yr (6年生) であった。

(5) 更新パターン

Aグループの樹種では、林内で伸長成長するか、もしくは長期間生存していた個体が多く記録され (表3. 1-2), ギャップ内でも前生稚樹として豊富に分布していた (図3. 1-3)。一方, C・Dグループの樹種は、稚樹の発生と生存の上で強くギャップの形成に依存していた。そのためC・Dグループの樹種はギャップ形成時点でAグループよりも相対的に樹高が低かったが、ギャップ形成後の年平均伸長成長量はAグループよりも総じて大きかった (図3. 1-6)。

北海道苫小牧の広葉樹二次林に形成されてから31

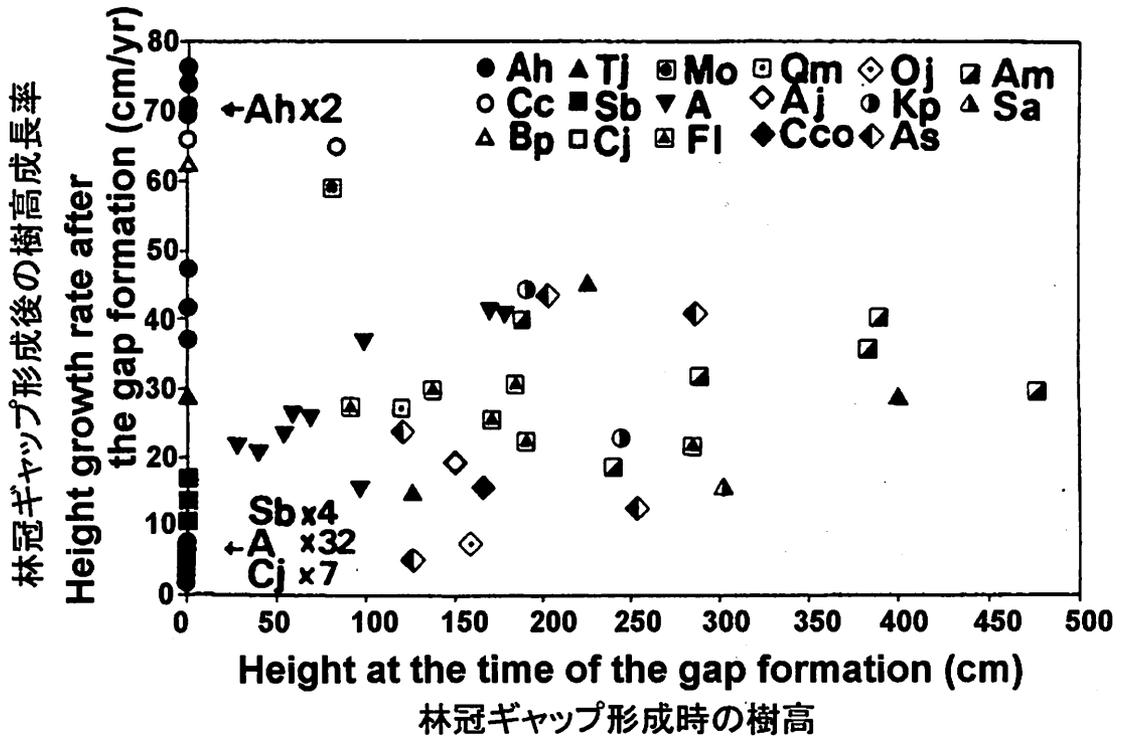


図3. 1-6 ギャップ形成時（1981年）の樹高と、ギャップ形成後の樹高成長速度の関係  
種の略号については表3. 1-2を参照。

Relationships Between heights at the time of the gap formation (1981) and height growth rates after the gap formation for each seedling and sapling.

Notes: Abbreviations of species names are given in Table 3.1-2.

年を経過した林冠ギャップ内では、ホオノキ、ダケカンバがイタヤカエデ、シナノキ、オオモミジ、アオダモを抜いて上木層を占めていた（肥後 1986a）。今回の針広混交林における調査でも、ギャップ形成後7年を経過した調査時点において、ケヤマハンノキ・シラカンバ・ミズキ・ホオノキの一部の個体は、ギャップ内の更新初期林分の中で上層（約5m）に達している（図3. 1-5）。今後、伸長成長量の大きいC・DグループがAグループを抜いて林冠木にまで成長する可能性は大きいと思われる。当地域の森林の林冠ギャップでは、林内で長期間生存できないか、ほぼギャップ内のマウンド上にしか定着しない陽樹類がまず次の世代の林冠木となり、その後、前生稚樹として存在していたより耐陰性の高い陰樹類へ置き代わるというプロセスをへると考えられる。これは典型的な群状更新タイプ（Oliver 1980/1981; 山本 1984）の一例と判断された。

### § 3. 2. ブナ林（富山県大山町有峰）

北海道や本州亜高山帯の森林で、山火事跡地やか

き起こし地等の裸地に、カンバ類に代表される陽樹類が一斉更新することはよく知られている（菊沢 1983; 山本 1984）。しかし、ブナ林内の裸地におけるこうした一斉更新についての詳細な報告はあまりない。

1977年に富山県有峰のブナ林内に林道が開設され、土捨て場が造られた。当地は緑化されることなく放置されたが、その後ウダイカンバ、ブナ等の高木性樹種が天然更新した。この土捨て場に更新した稚幼樹群の実態を明らかにすることは、ブナ林内の大規模で鉱物質土壌が一面にむき出しとなった裸地の森林更新様式を考察する上で意義があると考えられる。

以上のようなことから、当土捨て場と近隣の閉鎖林分内で稚幼樹の分布と伸長成長の比較調査を行い、各樹種の更新特性および、土捨て場での森林更新について考察した。

#### (1) 調査地の概況と方法

調査は富山県の有峰湖の北東に位置する小口川流域のブナ林（標高 1400m, 36° 30' N, 137° 26' E）内で行った。当地域の気候は、冬季間の積雪量が非常

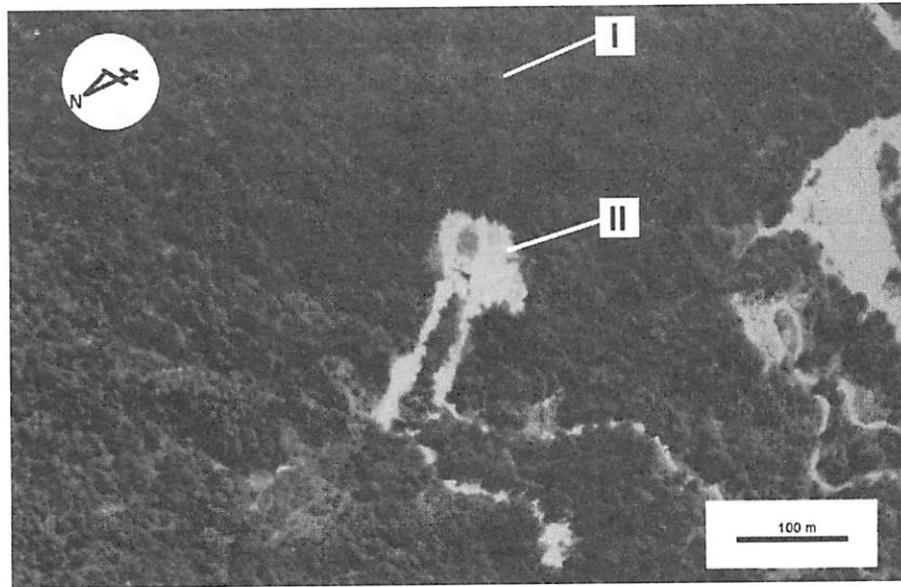


図3. 2-1 調査を行った閉鎖林分 (I) と林道土捨て場 (II) の空中写真  
Aerophotograph of the study sites in the closed stand (I) and on the spoil bank (II)

に多い典型的な日本海気候下に属している。気候値メッシュファイル (気象庁 1985, 1989; 岡村ら 1989; 石田 1991) を用いて推定した当地域の年平均気温, 年降水量, 年最大積雪深および温量指数は, それぞれ, 6.2°C, 2,883mm, 378cm, 52°C・monthである。

1977年に林道小口川線が開設され, その際, 林道わきに土捨て場が造られた (図3. 2-1)。土捨て場と林道を合わせた孔状の林冠ギャップの面積は約1.2haであった。土捨て場は緑化されることなく鉱物質土壌がむき出しのまま放置されたが, 土捨て場上部の平坦面では放置後13年を経過した調査時点でブナ, ケヤマハンノキ, ウダイカンバ等の高木性樹種が天然更新していた。この土捨て場上部の平坦面 (以下 "土捨て場" と呼ぶ) と, その近隣の閉鎖林分内 (以下 "閉鎖林分" と呼ぶ) に調査地を設置した。

閉鎖林分と土捨て場における高木性樹種の分布密度の調査は, それぞれ, 1989年と1990年の夏期に行った。閉鎖林分では大調査区 (面積1,590m<sup>2</sup>) と, その中に3箇所のベルト状の小調査区 (幅2m, 長さ16m, 14m, 14m, 合計面積88m<sup>2</sup>) を設け, 大調査区で胸高直径4cm以上の更新樹の樹種, 樹高, 胸高直径を, 小調査区ではすべての更新樹の樹種と樹高を記録した。土捨て場では12m×12mと7m×7mの2箇所の正方形調査区 (合計面積193m<sup>2</sup>) を設置し, すべての更新樹の樹種と樹高, 樹高1.3m以上の更新樹の胸高直径を記録した。

更新樹の伸長成長を, 芽鱗痕と年輪を併用した成長解析 (§ 3. 1) によって調べた。1990年の秋に, 閉鎖林分内の6種, 58個体, 土捨て場内の8種, 62個体の更新樹の成長解析を行った (表3. 2-1)。

### (2) 閉鎖林分の主要構成樹種

閉鎖林分の大調査区内に出現した胸高直径4cm以上の立木の胸高断面積合計は50.9m<sup>2</sup>/haで, このうちブナが33.9m<sup>2</sup>/ha (66%), ウダイカンバが11.3m<sup>2</sup>/ha (22%), ミズナラが3.7m<sup>2</sup>/ha (7%) を占め, 他の樹種はすべて2%以下であった (表3. 2-2)。林冠層は, 高さ20~25mに位置し, 閉鎖していた。

### (3) 分布密度と樹高分布

土捨て場での更新樹の最大直径は8.2cmであった。土捨て場と同サイズ・レベルの更新樹の種組成および樹高分布が, 閉鎖林分でどのように異なっているかを検討するため, 土捨て場の更新樹と閉鎖林内の胸高直径8.2cm以下の更新樹の対比をおこなった。

更新樹の分布密度は, 土捨て場では2箇所の正方形調査区の集計値であり, 閉鎖林分では3箇所の小調査区 (胸高直径4cm以下の更新樹) と大調査区 (胸高直径4cm以上8.2cm以下の更新樹) の集計値である。

更新樹は, 閉鎖林分で13種, 土捨て場で15種, 閉鎖林分と土捨て場の両方で8種が記録された (図3. 2-2)。分布密度は, 閉鎖林分で2,253本/0.1ha, 土捨て場で2,007本/0.1ha とほぼ等しかった。閉鎖林分と土捨て場における分布特性から, 土捨て場と閉鎖林分の両方に分布していた種群 (Aグループ:

表3. 2-1 成長解析を行った更新樹の樹齢および樹高階別本数

土捨て場で採取したサンプルについては, [ ] 内に示す。

The number of regenerated trees by stem analysis in each age and height class.

The sample numbers in the closed stand and on the spoil bank (in brackets) are indicated.

樹種 Species	樹齢クラス Age classes in year										樹高クラス Height classes in cm						合計 Total		
	-2	-4	-6	-8	-10	-12	-20	-30	-40	-50	79	-100	-200	-300	-400	-500		-600	-700
<b>A グループ group</b>																			
ブナ <i>Fagus crenata</i> (Fc)				5	5	5	2	3		2	1	18		2			2	1	23
	[1]	[10]	[8]	[1]								[20]						[20]	
イタヤカエデ <i>Acer mono</i> (Am)				3	2	1	2		1	1		8	1			1		10	
	[1]	[12]	[6]	[1]								[20]						[20]	
ハウチワカエデ <i>Acer japonicum</i> (Aj)							1		1			1	1					2	
	[1]											[1]						[1]	
ウリダカエデ <i>Acer rufinerve</i> (Ar)	1	4	1	4	3	1	3					15	1		1			17	
<b>B グループ group</b>																			
ウワミズザクラ																			
<i>Prunus grayana</i> (Pg)		1			1		1	1				1		1	1	1		4	
トチノキ																			
<i>Aesculus turbinata</i> (At)									2						1		1	2	
<b>C グループ group</b>																			
ウダイカンバ																			
<i>Betula maximowicziana</i> (Bm)				[4]	[2]									[1]	[3]	[2]		[6]	
オノエヤナギ																			
<i>Salix sachalinensis</i> (Ss)			[1]	[3]	[3]									[2]		[1]	[2]	[1]	[7]
ケヤマハンノキ																			
<i>Alnus hirsuta</i> (Ah)	[1]			[2]	[2]								[1]	[1]			[1]	[2]	[5]
シラカンバ																			
<i>Betula platyphylla</i> (Bp)				[1]										[1]					[1]
バツコヤナギ																			
<i>Salix bakko</i> (Sb)							[2]								[1]	[1]			[2]

表3. 2-2 閉鎖林分における出現樹種の胸高直径分布 (4 cm <) および胸高断面積

The number of stems in DBH classes (4 cm <) and basal area of each tree species in the closed stand

樹種 Species	胸高直径 DBH classes in cm										幹数 No. of stems (/1,590 m <sup>2</sup> )	幹数 No. of stems (/ha)	胸高 断面積 Basal area (m <sup>2</sup> /ha)
	4	10	20	30	40	50	60	70	80	90			
<i>Fagus crenata</i> ブナ		56	16	13	4	5	6	1	2	1	104	654	33.91
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> ミズナラ										1	1	6	3.69
<i>Betula maximowicziana</i> ウダイカンバ			2	3	13	3					21	132	11.32
<i>Acer mono</i> イタヤカエデ			2	1							3	19	0.67
<i>Acer japonicum</i> ハウチワカエデ		20	2								22	138	0.55
<i>Acer palmatum</i> var. <i>matsumurae</i> ヤマモミジ		5	1								6	38	0.2
<i>Acer sieboldianum</i> コハウチワカエデ		1	1								2	13	0.06
<i>Viburnum furcatum</i> オオカメノキ			11								11	69	0.12
<i>Hamamelis japonica</i> var. <i>obtusata</i> マルバマンサク		9									9	57	0.1
<i>Magnolia salicifolia</i> タムシバ		4									4	25	0.04
<i>Acer micranthum</i> コミネカエデ		2									2	13	0.02
<i>Magnolia obovata</i> ホオノキ		2									2	13	0.05
<i>Fraxinus lanuginosa</i> アオダモ		2									2	13	0.02
<i>Kalopanax pictus</i> ハリギリ		1									1	6	0.05
<i>Aesculus turbinata</i> トチノキ		1									1	6	0.03
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i> コシアブラ		1									1	6	0.02
<i>Euonymus oxyphyllus</i> ツリバナ		1									1	6	0.02
<i>Clethra barbinervis</i> リョウブ		1									1	6	0.01
Total 合計		116	24	17	17	8	6	1	2	2	194	1220	50.87

ブナ、イタヤカエデ、ハウチワカエデ、ヤマモミジ、ウリハダカエデ、リョウブ、ナナカマド、アオダモ)、閉鎖林分内のみ分布していた種群 (Bグループ: ミズキ、コシアブラ、ウワミズザクラ、ホオノキ、トチノキ)、土捨て場内のみ分布していた種群 (Cグループ: オノエヤナギ、ケヤマハンノキ、ウダイカンバ、バッコヤナギ、シラカンバ、シナノキ、ミズメ (密度順、以下同じ)) の三つのグループが認められた。土捨て場では、C、Aグループが、それぞれ総密度の67%、33%を、また、閉鎖林分では、B、Aグループが、それぞれ総密度の93%、7%を占めていた。Cグループは主としてカバノキ科とヤナギ科から成り、これらの樹種はCグループの総密度の98%を占めていた。ブナとイタヤカエデは、Aグループの主要樹種であり、この2種の合計密度は、土捨て場の総密度の29%、閉鎖林分の総密度の32%を占めていた。A、Cグループのブナ、カエデ類、アオダモ、ナナカマド、トチノキ、ウワミズザクラ、コシアブラの稚幼樹は、他の温帯林の閉鎖林内にも比較的豊富に分布することが報告されており (§ 3. 1; Hara 1985; 小見山 1989; Nakashizuka 1989)、これらの報告結果は今回の結果とよく一致していた。

閉鎖林分、土捨て場とも、最も樹高の大きい更新樹は、樹高7~8mであった (図3. 2-3)。しかし、樹高1m以下の更新樹の本数割合は、閉鎖林分で85%であったのに対して、土捨て場では42%であり、土捨て場では比較的樹高の高い更新樹も多かった。土捨て場の樹高1m以上の樹高階は、Cグループの樹種によって独占され、とくに、ケヤマハンノキ、オノエヤナギ、ウダイカンバの3種が優占していた。一方、樹高1m以下の樹高階ではブナ、イタヤカエデを主とするAグループの更新樹が70%を占めていた。閉鎖林分では、各樹高階ともAグループの更新樹が優占し、とくにブナは樹高3m以上の樹高階で高い割合を占めていた。

#### (4) 伸長成長

閉鎖林分のA、Bグループ6種の最高樹齢は、ブナ79年 (樹高608cm、以下同じ)、イタヤカエデ42年 (490cm)、ウリハダカエデ18年 (381cm)、ウワミズザクラ29年 (478cm)、トチノキ40年 (593cm)、ハウチワカエデ41年 (106cm、主幹が折れていた) であった (表3. 2-1)。これらの樹種は、閉鎖林分内においても長期間生存し緩慢に成長していた。

土捨て場内では、11年生のバッコヤナギ (樹高410cm) の更新樹が最も高齡であった。C、Aグループの伸長成長速度 (樹高を樹齡で割った値) の平均値は、それぞれ47.9cm/yr、4.0cm/yrで大きな差があった (表3. 2-3)。C、Aグループの平均樹齡は、それぞれ8.3年と6.2年で、Cグループの方がやや高齡であった。しかし、同齡の更新樹の伸長成長速度を比較しても、Aグループの樹種の方がCグループの樹種よりも明らかに伸長成長速度が速かった (図3. 2-4, 5)。

Cグループのウダイカンバの5年生時における樹高は、土捨て場の試料で227±32cm (6個体: 最大, 280cm; 最小, 186cm)、富山県林業試験場の苗畑 (標高230m) に植栽された試料で250±63cm (81個体: 最大, 378cm; 最小, 112cm) であり、大きな差はなかった。また、土捨て場のウダイカンバの伸長成長は、有峰に近接する長棟のスギ不成績造林地に侵入したウダイカンバの伸長成長 (12年生、樹高8m) (阪上1984) とよく一致していた。一方、Aグループのブナでは、人工造林された8年生の植栽木の平均樹高が1.7mに達したという報告 (橋詰・黒井1989) があるが、土捨て場では1mを超える更新樹はなかった。

#### (5) 更新パターン

土捨て場では、カバノキ科、ヤナギ科に代表されるCグループとブナ、イタヤカエデに代表されるAグループの樹種が比較的高密度に分布していた。カバノキ科、ヤナギ科の稚幼樹は、リターの堆積した閉鎖林内には分布せず、ギャップ内のマウンド上 (§ 2. 1; Nakashizuka 1989) やかき起こし地 (菊沢1983) 等の裸地でしか発生しないことが一般的に知られている。したがって、これらの樹種の実生が発生するためには、種子散布された場所の鉱物質土壌が裸出していることが重要であると考えられている。土捨て場は、鉱物質土壌が一面に裸出しているという点でかき起こし地とよく似た裸地状態であったため、Cグループの更新樹が多数発生したと推測される。また、母樹が小口川流域の森林に比較的豊富にあること、同グループには風散布型の小さい種子を大量につける樹種が多いこと (菊沢1983; 水井1991) もその原因の一つとしてあげられる。

A、Cグループの更新樹の多くは、閉鎖林分においても密度が高く緩やかに伸長成長していた。一方、

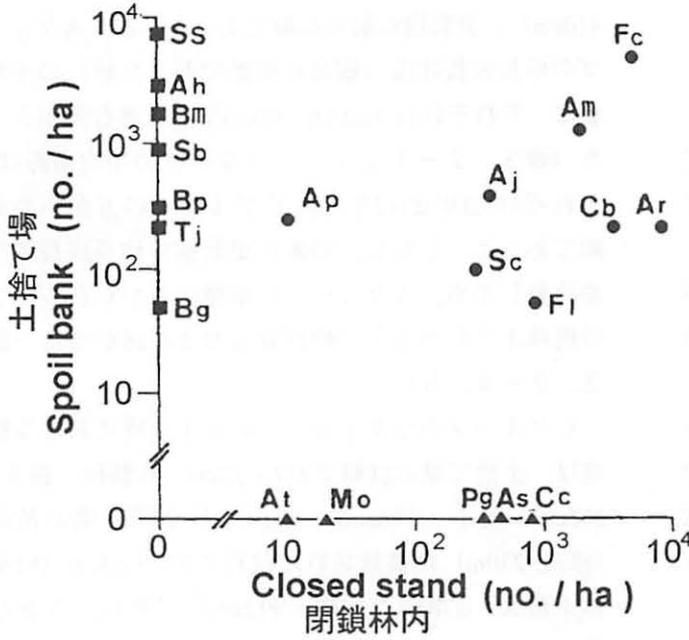


図3. 2-2 閉鎖林分と土捨て場における各種更新樹の密度  
 樹種の略号；Aグループ (●) 閉鎖林分と土捨て場の両方に分布していた種群：(Ap) ヤマモミジ, (Cb) リョウウブ, (Fl) アオダモ, (Sc) ナナカマド, Bグループ (▲) 閉鎖林内のみ分布していた種群：(Mo) ホオノキ, (As) コシアブラ, (Cc) ミズキ, Cグループ (■) 土捨て場にのみ分布していた種群：(Ti) シナノキ, (Bg) ミズメ, (Bp) シラカンバ, その他の樹種については表3. 2-1を参照。

Density of regenerated trees for each on the spoil bank and in the close stand

Legend: Symbols of species; Group A (●) distributed both on the spoil bank and in the closed stand: (Ap) *Acer Palmatum.*, (Cb) *Clethra barbinervis*, (Fl) *Fraxinus lanuginosa.*, (Sc) *Sorbus commixta*, Group B (▲) distributed only in the closed stand: (Mo) *Magnolia obovata*, (As) *Acanthopanax sciadophylloides*, (Cc) *Cornus coutoversa*, Group C (■) distributed only on the spoil bank: (Tj) *Tilia japonica*, (Bg) *Betula grossa*, (Bp) *Betula platyphylla*, For others, see Table 3.2-1.

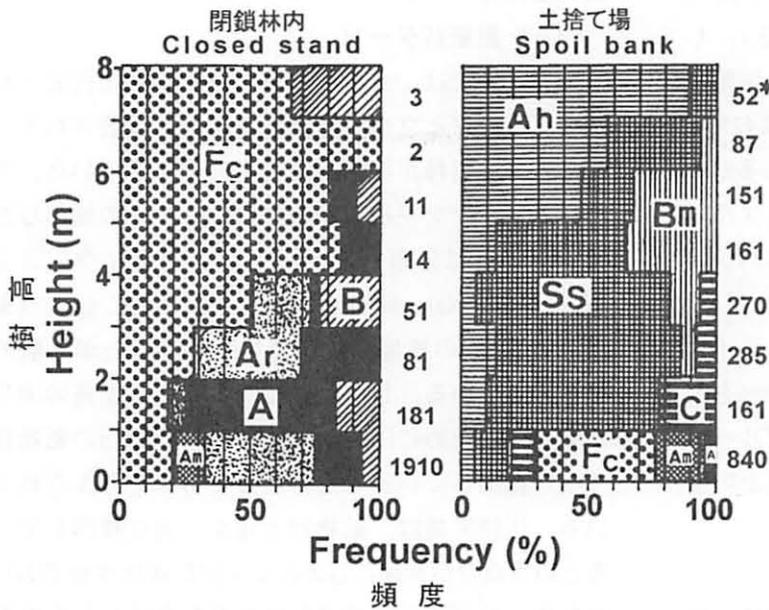


図3. 2-3 更新樹の樹高階別頻度分布  
 \*おのおのの樹高階における更新樹の密度 (本数/0.1ha)。種群および代表樹種の表示：Aグループ (打点もしくは塗りつぶし)：(Fc) ブナ, (Am) イタヤカエデ, (Ar) ウリハダカエデ, (A) Aグループのその他の樹種。Bグループ (斜線)：(B) Bグループ全種。Cグループ (縦横縞)：(Ah) ヤケマハンノキ, (Bm) ウダイカンバ, (Ss) オノエヤナギ, (C) Cグループのその他の樹種。

Height class distributions of regenerated trees for each species on the spoil bank and in the closed stand

Legend: \*density (no./0.1ha) of regenerated trees in each height class. Symbols of group names and species; Group A (dots or closed): (Fc) *fagus crenata*, (Am) *Acer mono*, (Ar) *Acer rufinerve*, (A) other species of group A. Group B (oblique): (B) all species of group B. Group C (stripes): (Ah) *Alnus hirsuta*, (Bm) *Betula maximowicziana*, (Ss) *Salix sachalensis*, (C) other species of group C.

表 3. 2-3 各グループ成長解析結果

Bグループの樹種については、土捨て場のサンプル (Bs) と閉鎖林内のサンプル (Bc) を別々に示す。

Regenerated trees by stem analyse for each group

Notes: (Bs) B group on the spoil bank, (Bc) B group in the closed stand.

	本数 N	樹齢 Age (yr) *	樹高 Height (cm) *	成長率 Growth rate (cm/yr) *
A	21	8.3 ± 2.0	396 ± 176	47.9 ± 18.0
Bs	41	6.2 ± 1.3	25 ± 14	4.0 ± 2.2
Bc	52	15.0 ± 13.9	92 ± 152	4.2 ± 3.8
C	6	22.7 ± 13.2	358 ± 160	18.6 ± 6.8

\* (平均 mean ± 標準偏差 standard deviation)

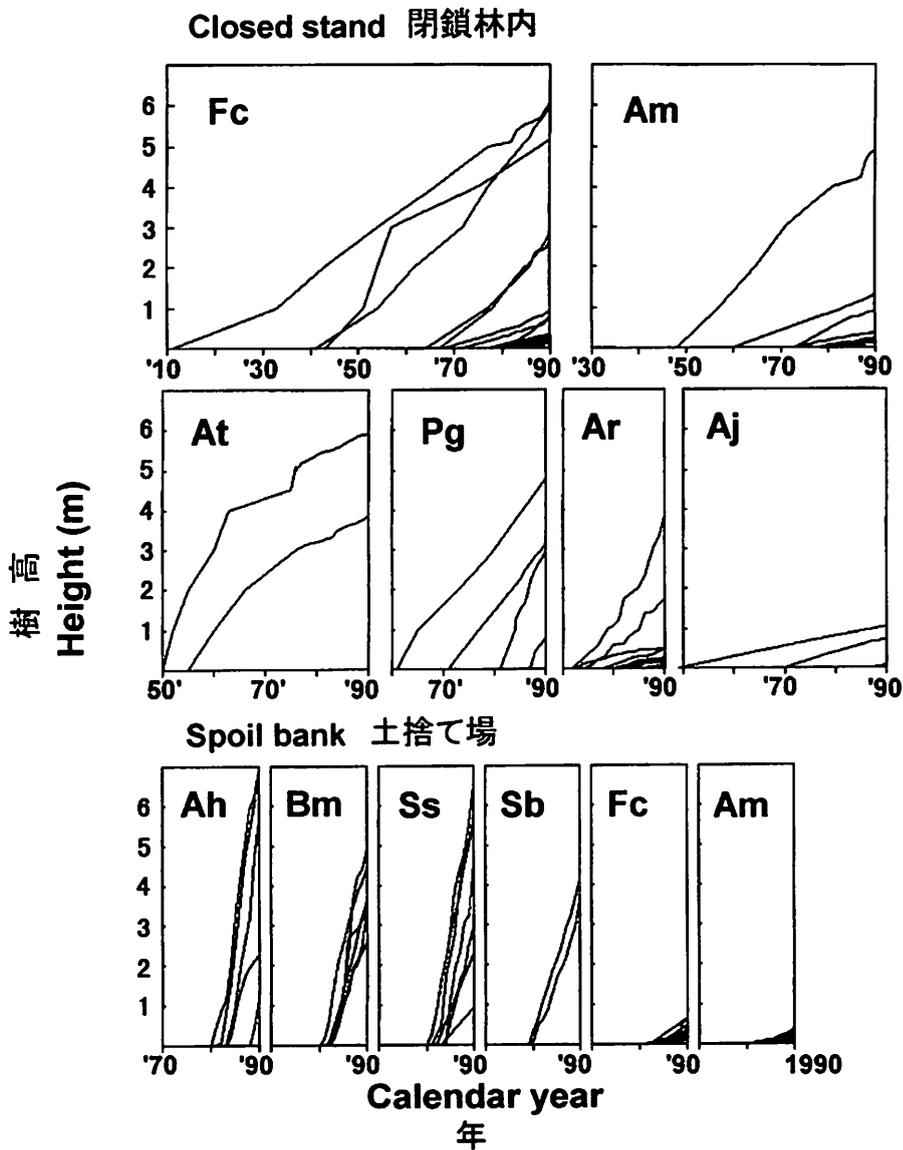


図 3. 2-4 代表樹種の更新樹の伸長成長パターン

略号については表 3. 2-1 を参照。

Height growth patterns of regenerated trees for representative species

Symbols of species names are given in Table 3.2-1.



石田 1991) は、それぞれ $12.5^{\circ}\text{C}$ 、 $2728\text{mm}$ 、 $122\text{cm}$ 、 $97^{\circ}\text{C}\cdot\text{month}$ 、 $-11^{\circ}\text{C}\cdot\text{month}$ である。以下の3箇所に調査区を設置したが、いずれの調査区もほとんど放置状態にあり、下刈りや落葉かき等の林床管理が行われた記録はない。

調査区1：栃山伊三松氏によって昭和初期に、炭焼きのための収穫伐採が行われた後、天然更新したとされる旧薪炭二次林。

調査区2：1973年に、調査区1を設置した旧薪炭林の一部を伐採した後、その伐採跡地に天然更新した20年生の若齢林分。

調査区3：1975年に山腹斜面上の積雪移動量を観測するために造成された実験斜面上に天然更新した18年生の若齢林分。実験斜面は、幅30m、長さ40m、傾斜角30度で、隣接する林分はなく、調査区1を設置した旧薪炭林の林縁から約30m離れた地点に位置する。実験斜面の造成に際しては、植生および表層土を完全に除去し、鉱物質土壌がむき出しの状態に整地した。

## (2) 方法

調査は主に1993年の夏から秋にかけて行われた。なお、この報告での高木性樹種とは、大井(1983)の分類に従うものである。

### 相対照度の垂直分布

1993年10月4日(高曇り)に、各調査区から約150m離れた山頂見晴らし台(地上高15m)における照度を対照照度とし、各調査区の地上高階別(50cm間隔)の相対照度を、測桿の先端に取り付けた光センサー(ミノルタカメラ株; T-1型)を用いて、無作為に選出した5カ所での計測の平均値から求めた。なお、対照照度計測地点で撮影された全天写真には地平線付近に北アルプスの山麓がわずかに映し出されていたが、その写真から推定されたdiffuse site factor (Anderson 1964; Ter Steege 1993) は100%であった。

### 更新樹の密度

調査区1で林内に0.15haの調査枠を設置し、その中に出現した胸高直径4cm以上の高木性樹種の樹種名、樹高、胸高直径を記録した。また、調査区1、2、3のそれぞれで、160m<sup>2</sup>の調査枠を設置し、その中に出現した高木性樹種の樹種名と樹高を記録した。また、各更新樹毎に萌芽更新もしくは伏条更新によって他の幹と連結して存在している幹であるか、

あるいは、単独で存在している個体であるかを記録した。伏条更新をする樹種では萌芽更新も同時に観察され、萌芽更新による幹と伏条更新による幹の区別が困難であったため、両者を分けて記録することはできなかった。ただし、以下では必要に応じて萌芽更新による幹を萌芽更新幹、伏条更新による幹を伏条更新幹と呼ぶこととする。

なお、根萌芽による更新は今回の調査では確認できなかった。

### 種子散布型の分類

各樹種の種子散布様式(菊沢 1983)について、堅果および果肉の発達した果実を生産する樹種を動物散布型、微小な種子、翼を有する果実もしくは種子を生産する樹種を風散布型に分類した。

### 樹齢および伸長成長パターン

各調査区の主要構成樹種の樹齢および伸長成長を、調査区内およびその周辺から、各樹種の樹高分布範囲を包括するよう考慮しながら選木し、成長錐(調査区1のみ、4種、38本)ないしは、芽鱗痕と年輪を併用した成長解析(§3.1)によって調査した(調査区1 7種、124本; 調査区2 16種、100本; 調査区3 6種、100本)。調査区1の伸長成長の調査は、原則的に樹高4m以下の更新樹を対象としたが、リョウブ(3本)とマルバアオダモ(2本)には樹高4m以上の調査木が含まれた(表3.3-1)。コシアブラとヤマモミジは、調査区2に出現していなかったが、明るい環境下での伸長成長パターンを知る目的で、調査区2の周辺からそれぞれ3本の更新樹を採取し、成長解析を行った。

### (3) 各調査区内の相対照度の垂直分布

相対照度は、各調査区とも、林冠上部で最も高く、地表に近づくほど減少する傾向が認められた(図3.3-1)。しかし、林冠上部から地表にいたるまでの相対照度の減少パターンは、若齢林の調査区2(減少率; 8.6%/m)と調査区3(同; 21.6%/m)で、ほぼ直線的であったのに対し、壮齢林の調査区1では、林冠層の発達する地上高15~13.5mの範囲の減少率(35.3%/m)と、それ以下の減少率(1.2%/m)の差が顕著であったため、地上高13m付近に林冠層があることを示していた。

### (4) 出現樹種

調査区1上層(樹高4m以上)、調査区1下層(樹高4m以下)、調査区2、調査区3で、それぞれ、

表3. 3-1 成長解析に用いた更新樹の樹齢および樹高

The number of regenerated trees by stem analysis in each age and height class

樹高 species	調査区 Site	樹齢 Age classes in year										樹高 Height classes in cm							total	
		-5	-10	-15	-20	-25	-30	-35	-40	-45	-50	-50	-100	-200	-300	-400	-500	-600		-700
<i>Pinus densiflora</i> アカマツ	(2)		1	10	6							3	4	3	1	3	2	1	17	
	(3)	9	22	17	1							22	11	8	5	2	1		49	
<i>Quercus serrata</i> コナラ	(1)	48										48							48	
	(2)	1	2	2	19	3						2	1	2	6	9	5	2	27	
	(3)	3			2							3	1		1				5	
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> ミズナラ	(1)	26										26							26	
	(2)																			
<i>Acanthopanax</i> <i>sciadophylloides</i> コシアブラ	(1)	3	9	5								8	2	4	2	1			17	
	(2)		1	1	1										1	1		1	3	
<i>Clethra barbinervis</i> リョウブ	(1)	3	4	2	2	2				1		2	1	3	5		3		14	
	(2)	8	2	2	7	1						1	1	8	2	4	4		20	
	(3)	9	6	2								9	1	4	2	1			17	
<i>Fraxinus sieboldiana</i> マルバマンサク	(1)	5	1	3	2	1				1	1	8	1	1	1	1	1	1	14	
	(2)		5	1	1							2	1	2	1		1		7	
	(3)			7	1									7	1				8	
<i>Acer palmatum</i> var. <i>matsumurae</i> ヤマモミジ	(1)				1			1						1	1				2	
	(2)				3										3				3	
	(3)		2									1	1						2	
<i>Cryptomeria japonica</i> スギ	(2)					1							1						1	
	(3)	7	8	4								18	1						19	
	(1)																			
Others その他		10	4	9	2							1	2	10	4	5	2	1	25	
Total 合計		125	71	53	50	10	0	1	0	2	1	154	28	46	26	23	23	8	5	324

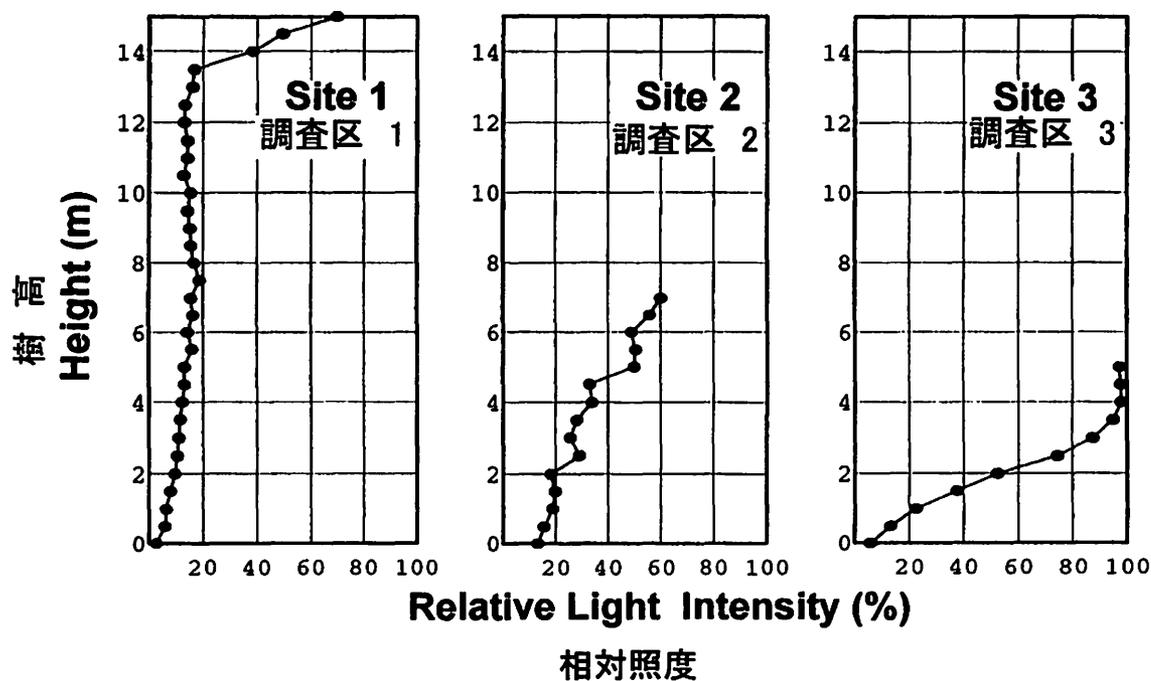


図3. 3-1 各調査区の相対照度の垂直分布

Height class distribution of relative light intensities

表3. 3-2 各調査区における更新樹の分布密度 (/ha)  
Densities (/ha) of regenerated trees for each tree species in 3 sites

樹種 Species	調査区 Site 1		調査区 Site 2		調査区 Site 3		**
	(h>4m)	(h<4m)	(h>4m)	(h<4m)	(h>4m)	(h<4m)	
<i>Pinus densiflora</i> アカマツ (Pd)	300				1940	32250 (1)	A
<i>Cryptomeria japonica</i> スギ (Cj)					120	11090	A
<i>Chamaecyparis obtusa</i> ヒノキ						70	A
<i>Quercus serrata</i> コナラ (Qs)	993 (64) *	810	11010 (32)	930			Z
<i>Clethra barbinervis</i> リョウブ (Cb)	240 (94)	19700 (84)	25300 (47)	28940 (87)			A
<i>Fraxinus sieboldiana</i> マルバアオダモ (Fs)	200	3190 (37)	4560 (22)	1260			A
<i>Acer rufinerve</i> ウリハダカエデ	13	690 (55)	130	70			A
<i>Cornus kousa</i> ヤマボウシ (Ck)		60	250 (100)	140			Z
<i>Castanea crenata</i> クリ (Cc)		60	1500 (8)	500			Z
<i>Acer palmatum</i>							
<i>var. matsumurae</i> ヤマモミジ (Ap)		1000 (13)	70				A
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i> コシアブラ (As)	100 (100)	11070 (1)					Z
<i>Prunus grayana</i> ウワミズザクラ (Pg)	7	1560 (16)	60				Z
<i>Quercus mongolica</i>							
<i>var. grosseserrata</i> ミズナラ (Qm)	180 (79)	940					Z
<i>Styrax japonica</i> エゴノキ	7	440 (29)	1380 (36)				Z
<i>Sorbus japonica</i> ウラジロノキ (SOj)	20 (100)	250 (50)	250				Z
<i>Quercus salicina</i> ウラジロガシ (Qs)		250 (100)					Z
<i>Neolitsea aciculata</i> シロダモ		190					Z
<i>Acer sieboldianum</i> コハウチワカエデ		130					A
<i>Sorbus commixta</i> ナナカマド		60					Z
<i>Acer mono</i> イタヤカエデ (Am)		60	60				A
<i>Amelanchier asiatica</i> ザイフリボク (Aa)			380 (67)				Z
<i>Stewartia pseudo-camellia</i> ナツツバキ (Sp)	20		120				A
<i>Prunus jamasakura</i> ヤマザクラ (Pj)			120				Z
<i>Euscaphis japonica</i> ゴンズイ			60				Z
<i>Ilex macropoda</i> アオハダ (Im)			60				Z
<i>Maackia amurensis</i> イヌエンジュ (Ma)	7		60				Z
<i>Rhamnus crenata</i> イソノキ			60				Z
<i>Sorbus alnifolia</i> アズキナシ	7						Z
<i>Magnolia obovata</i> ホオノキ	20						Z
Total 合計	2114 (53)	40460 (47)	47420 (34)	75320 (33)			

\*: 萌芽更新もしくは伏条更新による更新樹の割合(%) the percentages of trees regenerated by the sprout or the layering

\*\* : 種子散布型 the types of seed dispersion(A: 風散布 anemochory, Z: 動物散布 zoochory)

14種 (合計 2120本/ha), 17種 (合計 40460本/ha), 19種 (合計 47420本/ha), 10種 (合計 75320本/ha), 全体で29種の高木性樹種を記録した(表3. 3-2)。各調査区別の風散布型樹種の割合(風散布型の樹種の種数/全種数)は, 調査区1上層, 調査区1下層, 調査区2, 調査区3の順に36%, 35%, 37%, 70%であり, また, 本数割合(風散布型の樹種の全本数/全本数)は, 同順で36%, 61%, 68%, 98%であった。

(5) 樹高分布タイプ

調査区1における樹高分布タイプは次の3つに分けられた(図3. 3-2)。

- I型. 林冠層付近にのみ分布するもの(アカマツ)
- II型. 林冠層付近と林床に不連続的に分布するもの

(コナラ, ミズナラ)

III型. 樹高階が高くなるに従い分布密度が減少するもの(コシアブラ, リョウブ, マルバアオダモ, ヤマモミジ)

これらを除くホオノキ, ウリハダカエデ等の樹種は, 分布密度が低く明瞭なパターンの見いだせなかった。

なお, タイプ分けされた主要樹種のうち, 更新樹密度が高かったにもかかわらず林冠層に到達する更新樹が存在しなかったリョウブ, マルバアオダモ, ヤマモミジの3種を「小高木性樹種」とした。

(6) 萌芽(伏条)幹割合

萌芽更新は全出現樹種29種中15種で観察され, 調査本数の多かったほとんどの樹種で確認された(表

## Site 1 調査区 1

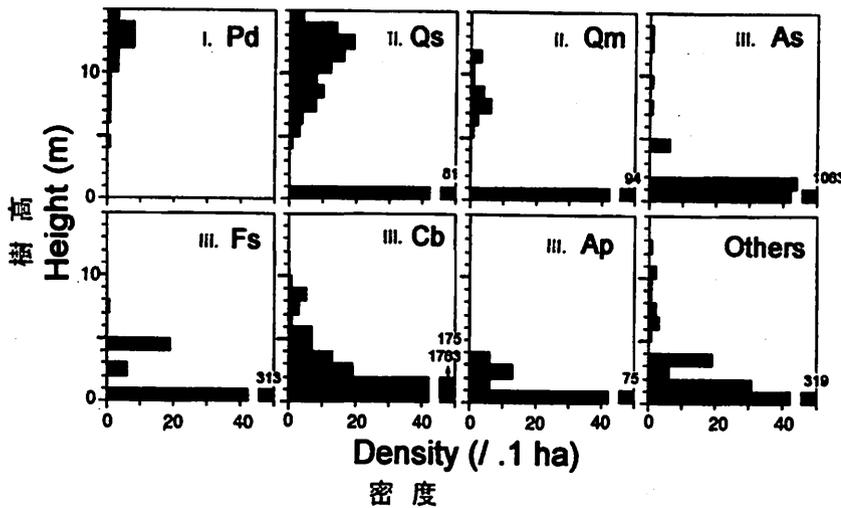


図3. 3-2 調査区1における主要樹種の樹高階別頻度分布

個々の樹種の樹高分布タイプが図内に示されている。樹種の略号については表3. 3-2を参照。

Height class distribution of densities for main tree species in site 1

3. 3-2)。伏条更新は、リョウブおよびウリハダカエデで認められた。

リョウブの典型的な伏条更新形態は、萌芽枝の多数発生した株と、そこから伏条枝で連結する複数の伏条更新幹から成っていた(図3. 3-3)。若い伏条枝には冬芽痕が認められ、伏条枝が匍匐した萌芽枝に由来することは明らかであった。若い伏条枝では、先端に近い冬芽痕付近から発根し、そこから伏条更新幹となるシュートが垂直方向に成長していた。

調査区1上層 林冠層の主要樹種であったコナラ、

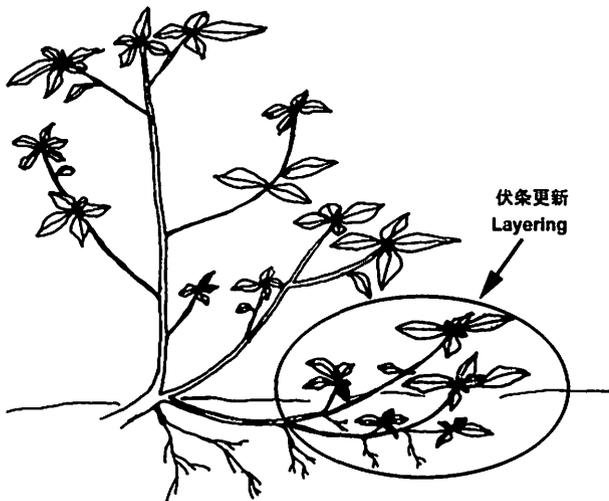


図3. 3-3 リョウブの伏条更新

表層土を除去した状態。不定根が節部より発生している。

Layering of *Clethra barbinervis*

Litter and surface soil are removed. The adventitious roots occur from nodes.

ミズナラおよびコシアブラでは、全幹数に対する萌芽更新幹の本数割合は、それぞれ、64%、79%、100%であった。アカマツでは萌芽更新幹が認められなかった。

調査区1下層 調査区下層のコナラ(萌芽更新幹割合; 0%)、ミズナラ(0%)、コシアブラ(1%)の萌芽更新幹はほぼ皆無であった。しかし、伏条更新を行っていたリョウブおよびウリハダカエデでは、萌芽更新あるいは伏条更新による幹の割合が高かった。なお、リョウブ以外の樹種では実生を確認した。調査区2 コナラの全更新樹に対する萌芽更新幹の割合は、樹高3m以下で22%、樹高3m以上で56%であった。コナラの萌芽更新幹と単幹の平均樹高は、それぞれ287cmと146cmであり有意差が認められた(分散分析  $p < 0.001$ , 図3. 3-4)。

アカマツでは、調査区1上層と同様、萌芽更新幹が観察されなかった。鉍物質土壌が露出したマウンド上で、リョウブの実生を確認した(1190本/ha)。調査区3 リョウブのみで、萌芽更新あるいは伏条更新による幹の割合が高かった。アカマツでは、調査を行った514個体中2個体で地際から2幹に分かれているのを観察した。地際から分枝したこれらの幹は、発生初期に主幹が損傷を受けた後、輪生枝が発達してきたものと推測されたことから萌芽更新幹に分類しなかった。

### (7) 伸長成長

#### 樹齢-樹高関係(調査区1)

アカマツおよび上層のコナラ、ミズナラの樹齢が35~55年生であったのに対して、下層のコナラ、ミ

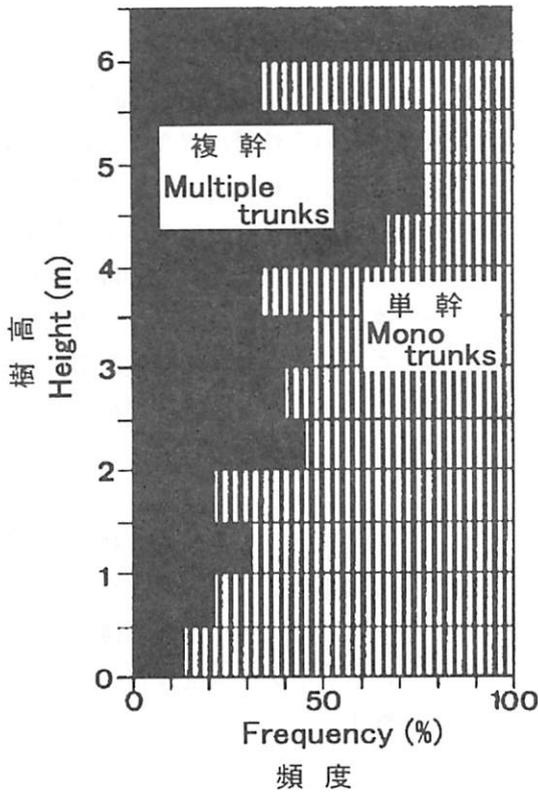


図3. 3-4 調査区2におけるコナラ幹の樹高階別頻度分布  
Frequency distribution of the trunks of *Q. serrata* in site 2

ズナラの樹齢は1~5年生で大きな差があった(図3. 3-5)。一方, III型のコシアブラ, マルバアオダモ, リョウブでは, 樹齢と樹高の間に正の相関が認められ ( $r=0.96\sim0.78, p<0.001\sim0.005$ ), 更新樹の樹齢は, I, II型の樹種と比較し特定の世代に集中することがなく連続的であった。

伸長成長パターン

各樹種の年伸長成長量を, 調査区1のコナラとミズナラでは当年生実生を除く更新樹の当年枝長の平均値によって, それ以外については優勢樹の最近5年間の主幹の年枝長の平均値で示した。なお, 樹種間の伸長成長量の平均値の差異について, 伸長成長量の頻度分布が正規分布にならない例が多かったことから, 観測値の分布型を無視できるノンパラメトリック検定法の一つであるWilcoxon検定(脇本ら, 1984)を用いて検定した。

調査区1 II型のコナラ(年伸長成長量;  $3.1\pm 2.2$  cm [平均±標準偏差], 供試木本数;  $n=44$ , 供試木の樹高範囲; 7~32cm)とミズナラ( $3.0\pm 2.6$ cm,  $n=44$ , 8~32cm)では, 伸長成長量が極めて小さかった。一方, III型のコシアブラ( $30.9\pm 21.9$ cm,  $n=3$ , 205~370cm), リョウブ( $15.5\pm 10.8$ cm,  $n=$

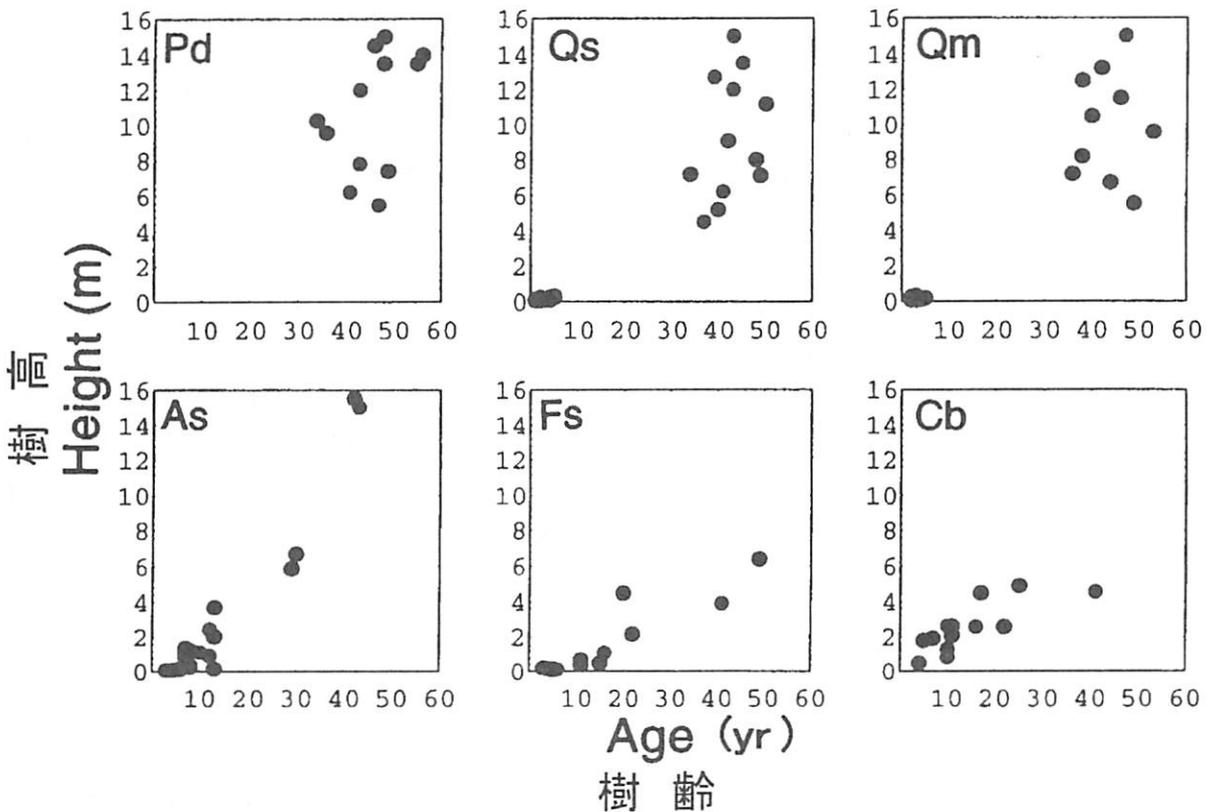


図3. 3-5 調査区1における主要樹種の樹齢と樹高の関係  
Relationships Between the ages and the heights of main tree species in Site 1

7, 209~490cm), マルバアオダモ ( $8.1 \pm 6.2$ cm,  $n=4$ , 220~642cm), ヤマモミジ ( $8.4 \pm 4.2$ cm,  $n=1$ , 290cm) は, II型の樹種と比較して閉鎖林冠下でも長期間生存し, 緩慢に伸長成長を持続していた(図3. 3-6)。リョウブやマルバアオダモでは林冠木とほぼ同等の樹齢を持つ更新樹も存在した(表3. 3-1)。

調査区2 より早い時期から発生した更新樹が林分の上層にまで成長する傾向が認められた。I型のアカマツ(年伸長成長量; $48.7 \pm 11.6$ cm)は, すべてのII型, III型の樹種よりも伸長成長量が大きかった(図3. 3-7,  $p < 0.05$ )。また, II型のコナラ( $30.7 \pm 10.4$ cm)は, コシアブラを除いて, III型のいずれの樹種よりも年伸長成長量が大きかった(Wilcoxon検定,  $p < 0.05$ )。なお, コシアブラは, 20~60cm伸長成長する年と, 数cm程度しか伸長成長しない年があり, 周期的に伸長成長を休止する性質(紙谷・長江, 1987)が認められた。アカマツが前生林分を伐採した1973年以降に発生していたのに対して, コナラ, リョウブ, マルバアオダモ, ヤマボウシ, ナツツバキ, スギでは1973年以前に発生していた更新樹が認められ, 伐採時期頃に一時的に大きく伸長成長する更新樹が目立った。

調査区3 調査区2と同様, 早い時期に発生したアカマツ, コナラ, リョウブが, 林分の上層に達していた。I型のアカマツの年伸長成長量( $31.6 \pm 15.3$ cm)は, II型のコナラの年伸長成長量( $27.5 \pm 9.6$ cm)とほぼ同じであったが, III型の樹種の年伸長成長量よりも大きかった(Wilcoxon検定,  $p < 0.05$ )。また, II型のコナラは, リョウブ( $25.4 \pm 9.9$ cm)以外のIII型の樹種よりも年伸長成長量が大きかった(Wilcoxon検定,  $p < 0.05$ )。コナラとアカマツでは, 森林更新開始直後の1975年頃に発生した更新樹があったのに対し, リョウブでは, 1980年に発生した更新樹が最も高齢であった。しかし, リョウブでは実生の発生定着後, 伏条し株を形成するに至るまでに時間を要し, また, 主幹の交代も比較的頻繁に起きる(山中・玉井, 1986)ことから, みかけ上の発生時期が遅れた可能性も高いと考えられる。スギは, いずれの樹種と比較しても年伸長成長量が小さく( $4.0 \pm 2.2$ cm), 樹高50cm以上に達する更新樹がほとんどなかったが, 最高齢の更新樹(14年生, 樹高73cm)の発生時期はアカマツやコナラと大きな差が

なかった。

#### (8) 攪乱様式と更新林分

旧薪炭林(調査区1)の伐採跡地(調査区2)と, 裸地(調査区3)という性質の異なる更新地に再生した林分の比較を行った結果, 伐採跡地に更新した林分では前生の旧薪炭林と林分構成がよく類似していたのに対し, 裸地に更新した林分では伐採跡地に更新した林分で優占していたコナラの出現頻度が低く, 小さい種子を大量に生産する風散布型の樹種の構成割合が非常に高かった。また, 裸地に更新した林分では, 伏条更新を高頻度で行っていたリョウブを除きほとんどの更新樹が単幹で成立していた。こうした更新林分の差異は, 主として森林更新の契機となった攪乱様式の違いによってもたらされたものと推測されるが, ここでは特に主要樹種であったコナラとアカマツに焦点をあて攪乱様式と更新林分の関係について考察する。

Marks (1974)は森林攪乱後の更新に関し, 1) 残存した根株等からの萌芽更新, 2) 前生稚樹更新, 3) 埋土種子更新, 4) 攪乱後に散布された種子からの更新, の様式が存在することを指摘した。

アカマツの実生は, 閉鎖林冠下では光不足のために定着できないという報告があるが(陶山・中村 1988; Higo *et al.* 1995), 今回の調査でも閉鎖林分の林床でアカマツの更新樹を確認できなかった。アカマツではごくわずかに株立ちしている個体が認められたが, 典型的な萌芽更新の形態を確認できなかった。また, 埋土種子による更新も観察されていない(Higo *et al.* 1995)。したがってアカマツは, 通常, 攪乱後に散布された種子のみによって更新する樹種であると考えられる。

コナラの更新樹は閉鎖林冠下で長期間生存していなかったが, 伐採跡地に更新した林分中に前生樹が含まれ, 閉鎖林冠下で短命なコナラの実生稚樹も伐採後の森林更新に寄与することが示唆された。また, 伐採跡地での萌芽更新幹の割合が高かったことから, 伐採後の森林更新に際して, 特に伐根からの萌芽更新(紙谷, 1986; 鳴ら, 1989)が重要な役割を果たしたと推測される。

伐採跡地では上述の4通りすべての更新様式(Marks, 1974)が存在するのに対し, 植生および表層土がほぼ完全に除去された裸地では, 裸地の造成以降に散布された種子のみによって森林更新すると

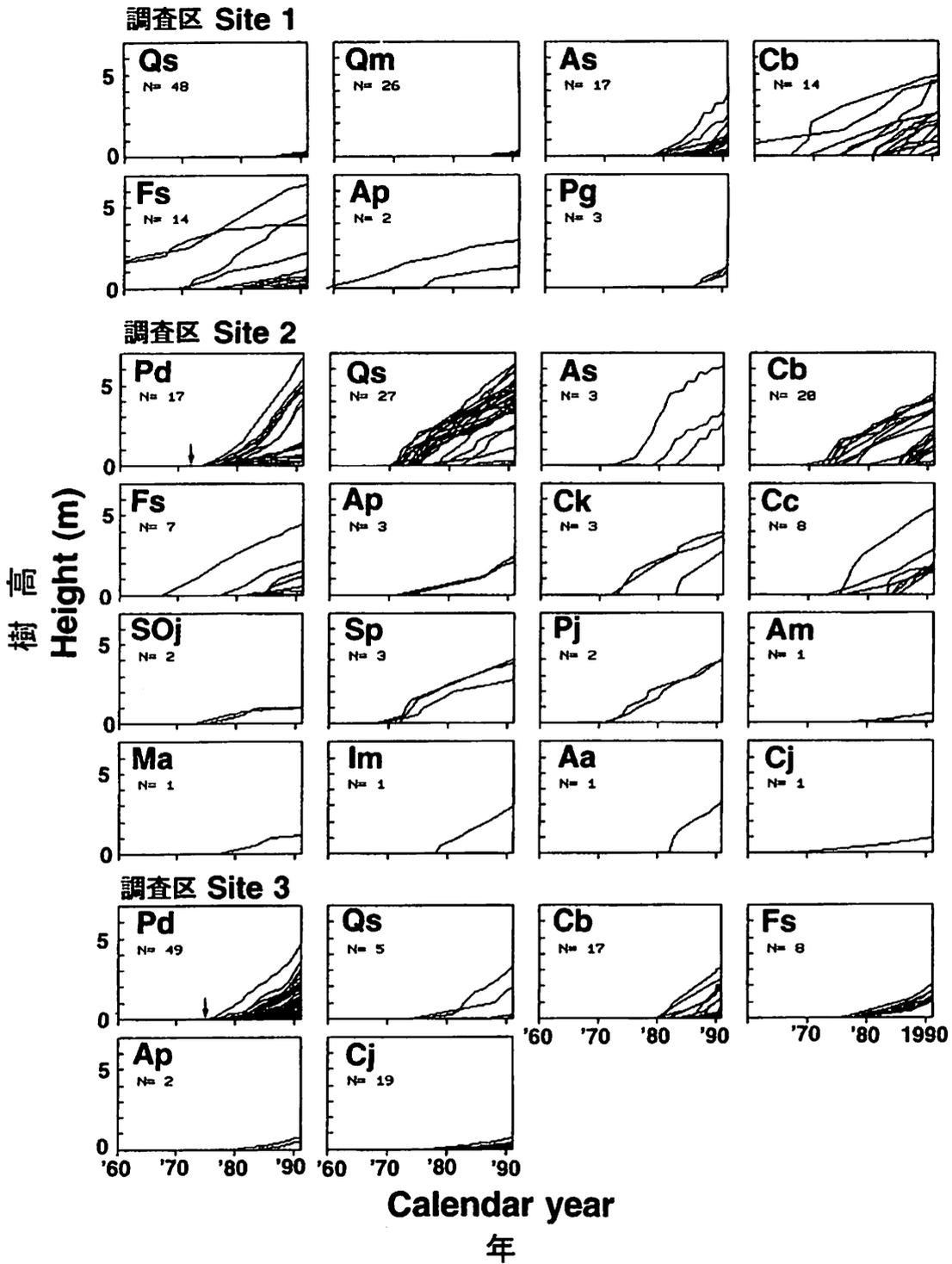


図3. 3-6 主要樹種の樹高成長パターン

樹種の略号は表3. 3-2を参照。図内の矢印は、調査区2では伐採時期を、調査3では整地された時期を示す。試料数を図内に示す。

Height growth patterns of regenerated trees for representative species

Notes; Symbols of species names are given in Table 3. Arrows show the time of the felling of forest in site 2 and the time when the bare land were made in site 3. The number of trees sampled was shown in each figure.

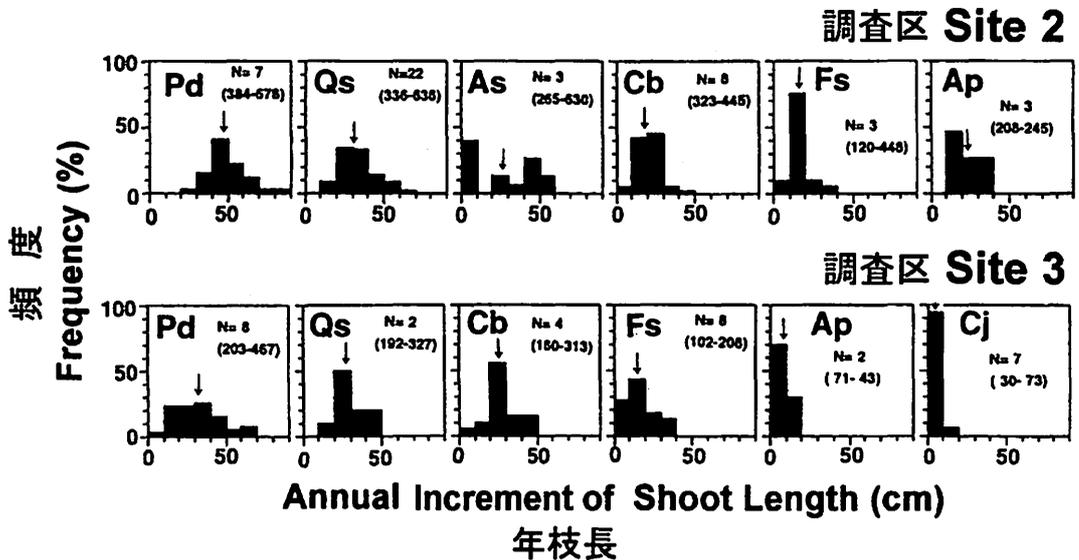


図3. 3-7 最近5年間の主要樹種の伸長成長量(調査区2, 3)

樹種の略号は表3. 3-2を参照。試料木のサンプル数を樹高範囲(括弧内, 単位はcm)を図内に示す。

Annual shoot length of main tree species in last 5 years in Site 2 and Site 3

Notes; Symbols of species names are given in Table 3.3-2. The number and the height range (in round brackets, unit; cm) of trees sampled was shown in each figure.

考えられる。コナラはアカマツと比較して種子が大型で種子生産量が少なく(水井, 1991)長距離散布され難いこと, 前生稚樹や伐根からの萌芽に強く依存して更新する特性を持つことにより, 裸地での出現頻度が相対的に低くなったものと思われる。

アカマツとコナラ以外の樹種においても, 両種の関係に端的に認められたように, 伐採跡地では閉鎖林冠下に更新樹が分布する樹種および萌芽更新をする樹種(リョウブ, マルバアオダモ, エゴノキ等)の割合が高く, 裸地では遠距離散布型の樹種(リョウブ, スギ)の割合が高くなるものと考えられる。また, 小さい種子を持つ樹種は一般的に鉍質土壌が露出した明るい環境下で実生が定着しやすい傾向にあることも(Oliver & Larson 1990), 裸地に更新した林分において風散布型の樹種の割合が高くなった理由の一つと考えられる。なお, 今回の調査では確認できなかったが, 伐採跡地ではウワミズザクラやコシアブラ等の更新に際して埋土種子(Higo *et al.* 1995)も少なからず森林更新に寄与したものと推測される。

#### (9) 樹高分布タイプと更新特性

アカマツ, コナラ, ミズナラ, コシアブラ, リョウブ, マルバアオダモ, ヤマモミジの主要7樹種について, 樹高分布タイプと, サイズならびに更新樹

の分布と伸長成長に関する諸特性との関係を表3. 3-3に示した。

閉鎖林内において, III型に属する樹種がすべて10年以上生存していたのに対して, I型のアカマツは更新樹を発生させることがなく, II型のコナラとミズナラも5年以上生存する更新樹が存在しなかった。樹高分布タイプと更新初期の伸長成長量との間にも密接な関係が認められ, コシアブラを除き, I型とII型の樹種はIII型の樹種と比較して調査区2, 3での伸長成長量が大きかった。I型のアカマツとII型のコナラの伸長成長量の最大値は, それぞれ, 81cm/yr, 65cm/yrであり, 耐陰性がかなり高い高木性樹種のスギの値(14cm/yr)より大きく, また, 温帯林の先駆樹種の値(約70-100cm, Bormann & Likens 1979; §3. 1, §3. 2)に準じていた。

このことは, 攪乱地内の明るい環境でしか更新できない樹種は, 閉鎖林内で長期間生存する樹種と比較し, 更新初期において成長が速いとするこれまでの報告(Bormann & Likens 1979; Oliver & Larson 1990; 肥後 1986a, 1994; §3. 1, §3. 2)とも矛盾しない。また, I型とII型の樹種は閉鎖林内で更新樹が長期間生存できず更新初期に伸長成長量が大きいことから先駆樹種的, III型の樹種は小高木性樹種主体であるものの, 閉鎖林内で更新樹が長期

表3. 3-3 樹高分布タイプと主要樹種の更新特性

耐陰性；閉鎖林冠下での更新樹の寿命，成長；開けた場所（調査区2，3）での伸長成長量，稚樹バンク；閉鎖林冠下での実生稚樹の有無。

Height distribution types and regeneration traits for main tree species

Notes: Persistence ; Life span of regeneration trees under the canopy, Growth ;Annual shoot length in the open (Site 2 or Site 3), Seedling bank; Occurrence of the seedling bank under the canopy.

特 性 Traits	型 樹 種 Type Sp.	I		II		III				備考 Legends
		Pd	Qs	Qm	As	Ap	Fs	Cb		
サイズ	Size	T	T	T	T	S	S	S		高木 tree (T)、亜高木 sub-tree (S)
耐陰性	Persistence	×	△	△	○	○	○	○		○;>10, △;5>, ×;0 年 yr.
伸長成長	Growth	○	○	?	○	×	×	△		○;速 fast, △;中 medium, ×;遅 slow
稚樹バンク	Seedling bank	×	○	○	○	○	○	×		あり occur (○)、なし or not (×)
伏条更新	Layering	×	×	×	×	×	×	○		"
萌芽	Sprout	×	○	○	○	○	○	○		"

間生存でき更新初期に伸長成長量が小さいことから非先駆樹種的な性質を持っている (Whitmore 1989) とみなされる。事実、コシアブラ、リョウブ、ヤマモミジは成熟したブナ林内や温帯性落葉広葉樹二次林内の亜高木層に多く分布していることが報告されている (Hara 1985; 小見山 1989; § 3. 2)。マルバアオダモについても、同属のアオダモと同様に (§ 3. 1)、自然状態のよく保たれた森林の構成樹種になり得る可能性は高いと思われる。

しかし、Ⅲ型に含まれたリョウブは、小さい種子を大量に生産する風散布樹種であり、実生が閉鎖林内で発生せず裸地で高密度に発生する点、明るい環境下で比較的年伸長成長量大きい点など、先駆樹種的な特徴 (Whitmore 1989) も多く備えていた。だが、同樹種では伏条枝もしくは萌芽枝から発生した更新樹が、発生初期に親株からの養分によって速やかに光環境の良い高さにまで生育することで (山中・玉井 1986)、林内での更新を可能にしていると推測される。また、多雪環境下の積雪圧は、リョウブの萌芽枝を匍匐させ、伏条更新を促進させる一因となっていると推測される。こうした先駆樹種と非先駆樹種の性質を兼ね備え、多雪環境下に適応したリョウブの更新特性は、県下の旧薪炭二次林に同種が多く分布する (石田 1994) 理由の一つと考えられる。

以上を要約すると、調査対象の旧薪炭二次林は、全体的な傾向として林冠層を先駆樹種的な高木性樹種、亜高木・低木層を非先駆樹種的な性質を有する小高木性樹種が構成しているということが出来る。こ

のことは、自然状態のよく保たれたてきた森林内で、非先駆樹種的な林冠層構成樹種が多く分布すること (§ 3. 1, § 3. 2; Hara 1985; Tanouchi & Yamamoto 1995など) と比較して対照的である。結論として、薪炭材採取のための短い周期の伐採が、森林を遷移初期段階の状態に長期間維持し、縄文時代に富山県の低地部に広く分布していたブナ (吉井, 1988) のような大高木性の非先駆樹種を駆逐した可能性が示唆される。

なお、アカマツ、コナラ、ミズナラなど、ここで扱われた樹種は旧薪炭林を代表する主要樹種であるが、タイプ分類を行った種数は7樹種であり多くなかった。Ⅰ型はPinus属、Ⅱ型はQuercus属のみの特徴である可能性も否定できない。次章では、多くの林分および樹種を対象として閉鎖林分における樹種固有の樹高分布の特性について検討する。

### 第4章 閉鎖林分における主要樹種の樹高分布特性

前章では、閉鎖林分における樹種の樹高分布が更新特性とよく対応することが示唆された。本章では、富山県下の天然林の林分資料を用い、より多く樹種の樹高分布特性の検討を行う。なお、前章 (§ 3. 3) の樹高分布タイプは頻度分布図から目で判断したが、この章では調査資料が多かったこともあり、林分の上層、中層、下層における各樹種の本数密度をもとに分類した。

### (1) 調査地の概要と方法

調査は、1987年から1992年にかけて、富山県の標高40mから1400mの範囲に分布する天然林48地点で実施した(図4-1, 表4-1)。全調査地点の年平均気温、温量指数、寒さの指数、年降水量、年最大積雪深は、それぞれ、平均9.8℃(最小値5.5℃, 最大値12.7℃, 以下同じ), 77℃・month(49, 99), -20℃・month(-7, -43), 2653mm(2264mm, 3463mm), 182cm(47cm, 397cm)と推定される(気象庁 1985, 1989; 岡村ら 1989; 石田 1991)。

調査対象は、林冠層が十分に発達し、かき起こしや下層植生の刈り払い等、明らかな攪乱を受けていない林分とした。調査対象となった林分の最大樹高の高さは最小14m(プロット39)から最大30m(プロット234)の幅があったが、林床の地表付近の散乱光の相対光量は多くのプロットで5%前後であったと推測される(図4-2)。

雪持林(雪崩防止林)として長期間、禁伐地となっている林分(調査地28, 29)や、人里から遠く過去に頻繁に伐採されたとは考えにくい林分(調査地23・5魚津市阿部木谷)が一部含まれているが、調査林分のほとんどは旧薪炭林である。コナラが最優占種であった調査林分が最も多く13地点、ついでアカマツ7地点、ミズナラ6地点、ブナ8地点、その他9種 合計14地点であった。なお、調査地番号は富山県天然林毎木調査資料(石田 1995)における通し番号である。

#### 毎木調査

各調査地点で、最小155m<sup>2</sup>, 最大788m<sup>2</sup>, 平均320m<sup>2</sup>の林分調査枠を設置し、胸高直径4cm以上の全立木の胸高部分にラベルを打ち、樹種、胸高直径、樹高の毎木調査を行った(表4-1)。また、同調査枠内に実生・稚幼樹を調査対照とした幅2mのベルト状調査区(平均35m<sup>2</sup>, 最小20m<sup>2</sup>, 最大80m<sup>2</sup>)を設置し、その中に出現した胸高直径4cm以下の更新樹の樹種と樹高の毎木調査を行った。胸高直径4cm以上の立木の樹高は、測桿もしくは測高器によって計測した代表木数本の値を参照しながら、目測によって1m括約で推定した。また、胸高直径4cm以下の更新樹の樹高は、測桿もしくはコンベックスによって計測した。

#### 林齢の推定

31地点の調査林分の林齢を、調査林分内もしくは

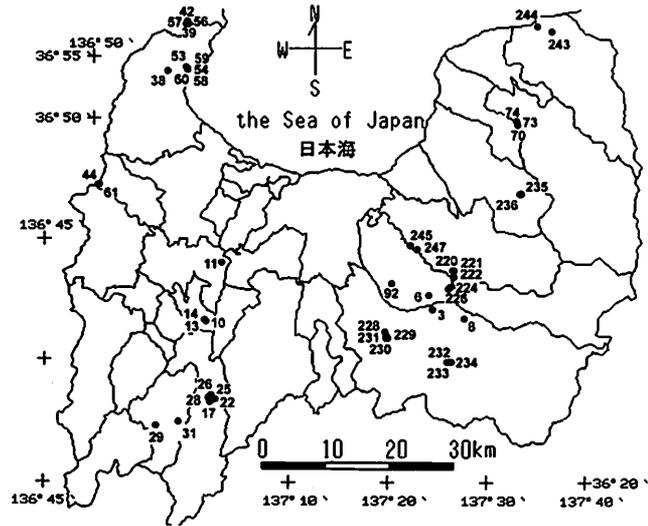


図4-1 富山県内における調査地の分布  
Distribution of plots in Toyama prefecture

調査林分周辺の林冠木数本の成長錐で得たコアサンプルもしくは樹幹の円板の年輪数から推定した(表4-1)。コアサンプルもしくは樹幹の円板は地際付近から採取し、サンプルの最大年輪数をその林分の林齢と仮定した。また、コアサンプルも樹幹の円板も採取することのできなかつた17地点では、県下の同一樹種の樹齢と胸高直径の関係(富山県 1995)から林齢を推定した。

#### 樹高分布タイプ

調査林分内の最大樹高をHとし、H/2以上をU層、地上高2m以上かつH/2以下をM層、地上高2m以下をL層とし、それぞれの層における樹木の本数密度をNU, NM, NLとした(図4-3)。そして、NUがNMよりも大きく、NLが0である樹種をタイプ1、NUがNMよりも大きく、NLが0でない樹種をタイプ2、NUはNMよりも小さいがNUが0ではない樹種をタイプ3、NUが0であり、NMが0でない樹種をタイプ4とした。また、L層のみに出現した樹種をタイプ5とした。以上の林分全層を対象とした分類を全層樹高分布タイプと呼ぶ。

さらに、下層樹高分布タイプとしてL層に出現した更新樹がすべて樹高20cm以下であった場合、タイプ"a", 40cm以下であった場合、タイプ"b", 100cm以下であった場合、タイプ"c", 100cmから200cmの更新樹を含んでいた場合にタイプ"d"と分類した。

表 4 - 1 調査地  
Study sites

No.	標高 Alt. (m)	林齢* Age (yr.)	胸高断面 BA (m <sup>2</sup> /ha)	林分高 Height (m)	区画1 Plot1 (m <sup>2</sup> )	区画2 Plot2 (m <sup>2</sup> )	気温 Temp. (°C)	温量指 数WI (°C × months)	寒さの指 数CI (°C × months)	年雨量 Precip. (mm)	積雪深 Snow (cm)	優占樹種 Dominant species
60.	40	55 a	76	25	368	40	12.7	99	-7	2264	47	Af-Qs-Mo
58.	50	65 a	35	20	294	36	12.6	98	-8	2264	47	Qs-Ct
54.	70	80 a	61	17	190	32	12.6	98	-7	2287	55	Im-Qs-Qj-Qa
59.	70	70 a	48	21	391	32	12.5	97	-8	2264	47	Pd
53.	75	45 a	38	20	371	36	12.5	98	-7	2287	55	Af-Qs-Pd
11.	130	45 a	23	18	280	30	12.2	97	-11	2397	118	Qs
44.	180	40 c	33	25	324	40	10.8	84	-15	2317	114	Qs
38.	180	35 c	46	18	385	40	12.0	93	-9	2325	60	Qs-Ci
244.	230	70 a	73	20	296	24	11.8	91	-11	2971	87	Pd
245.	230	35 c	40	16	244	20	11.9	94	-11	2582	98	Pd-Qs-lc-Im
61.	255	40 a	33	17	390	36	10.3	80	-16	2317	114	Qs
247.	300	70 a	29	16	241	36	11.0	87	-15	2695	123	Pd-Ps
92.	335	45 b	24	16	788	80	11.3	90	-15	2466	144	Pd-Qs
29.	350	100 c	63	25	331	46	11.1	87	-14	2419	204	Zc
243.	350	45 a	24	16	292	28	10.4	80	-15	3163	141	Cc-Ccr-Pg-Ar-Qs
14.	380	45 a	39	18	210	30	10.4	82	-17	2623	181	Ccr-Qm-Bg-As
10.	390	50 a	31	22	287	30	10.3	81	-17	2623	181	Cc-Fl-Ap-Ah-Qm-Am
13.	400	45 a	47	17	184	30	10.3	81	-17	2623	181	Qm-Am
57.	420	55 a	34	17	204	36	10.3	78	-15	2616	98	Qs
39.	420	35 c	30	14	236	32	10.3	78	-15	2616	98	Qs-Qm
56.	430	75 a	55	18	218	36	10.1	78	-17	2591	101	Pd
42.	440	40 a	38	16	280	32	10.2	77	-15	2616	98	Qs
228.	450	70 a	40	18	258	24	10.5	83	-17	2570	187	Qs-Asi-Qm
6.	525	45 a	32	19	380	40	9.8	78	-20	2646	197	Qs
231.	530	40 a	30	18	408	28	10.3	81	-18	2549	194	Qs
230.	530	45 a	39	18	344	40	10.3	81	-18	2549	194	Qs
229.	540	60 a	55	18	153	28	10.2	80	-18	2549	194	Qs
3.	610	45 a	77	22	184	28	9.9	79	-20	2685	187	Pg-Mo-Ar
28.	630	100 b	52	25	328	30	9.6	75	-21	2422	239	Fc
25.	650	35 c	27	18	180	36	9.4	74	-22	2422	239	Bm-Cc-PTr-Qm-At
26.	650	40 c	48	22	192	32	9.4	74	-22	2422	239	Qm-Fc-Ci-CAc
74.	680	80 c	47	21	231	40	8.8	69	-24	3252	185	Fc-Tj-Ar--Sa
73.	700	35 c	72	17	155	28	8.6	68	-25	3252	185	Pd
22.	710	35 c	30	17	224	32	8.9	72	-25	2356	240	Qm
221.	730	45 c	41	18	210	40	9.1	72	-23	2828	212	Fc
220.	740	65 a	70	28	376	40	9.0	71	-23	2828	212	Fc-Qm-Cj
31.	750	35 b	36	16	209	30	8.4	68	-27	2418	249	Bm-Qm-Ar-Pa-Am
236.	760	35 c	51	18	282	24	8.6	67	-24	3463	270	Fc-Cj
70.	780	40 c	26	19	534	50	9.0	71	-23	3384	208	Fc
235.	800	100 c	41	30	780	36	8.4	65	-25	3463	270	PTr-At
17.	800	35 a	25	17	289	34	8.6	70	-26	2399	248	Qm
222.	880	40 b	54	18	267	38	8.2	66	-26	2730	226	Qm-Fc-Ar
226.	930	50 a	33	23	417	40	7.8	62	-29	2630	243	Qm-Bm
224.	950	35 c	43	16	192	28	7.7	62	-30	2630	243	Fc-Cj
233.	1310	80 c	65	24	329	28	6.3	52	-37	2883	378	Fc-Qm
232.	1320	100 a	52	26	473	28	6.2	52	-38	2883	378	Bm-Fc
234.	1390	100 c	44	30	788	32	5.7	49	-42	2769	397	Fc
8.	1400	70 a	39	22	386	40	5.5	49	-43	3026	307	Bm-Fc
Max.	1400	100	77	30	788	80	12.7	99	-7	3463	397	
Min.	40	35	23	14	153	20	5.5	49	-43	2264	47	
Mean	551	55	44	20	320	35	9.8	77	-20	2653	182	

\*林齢の推定は、a ; 成長錐 b ; 樹幹の円板、もしくは c ; 県下の標準的な成長曲線(富山県 1995)から推定した。区画1で胸高直径4cm以上の立木、区画2で胸高直径4cm以下から実生稚樹にいたるまでの更新樹の調査を行った。気温は年平均気温、積雪深は年最大積雪深を示す。優占種は、出現樹種の胸高断面積割合をもとに大沢ら(1971)の方法を用いて求めた。樹種略号については、表 1-1を参照。

Notes: No.; number of sites, Alt.; altitude above sea level, Age; stand age(estimated from a ; core samples, b; disks of trunk, c; standard growth patterns (Toyama pref., 1995)), Height; maximum tree height, BA; basal area, Plot 1 and Plot 2; study areas for turnks with dbh >4cm and <4cm, Temp.; annual mean temperature, WI; warmth index, CI; coldness index, Precip.; annual precipitation, Snow; annual maximum snow depth, Dominant species; determined by relative basal area with the multi-indicator method (OHSAWA et al., 1971). The abbreviations for other species are given in Table 1-1.

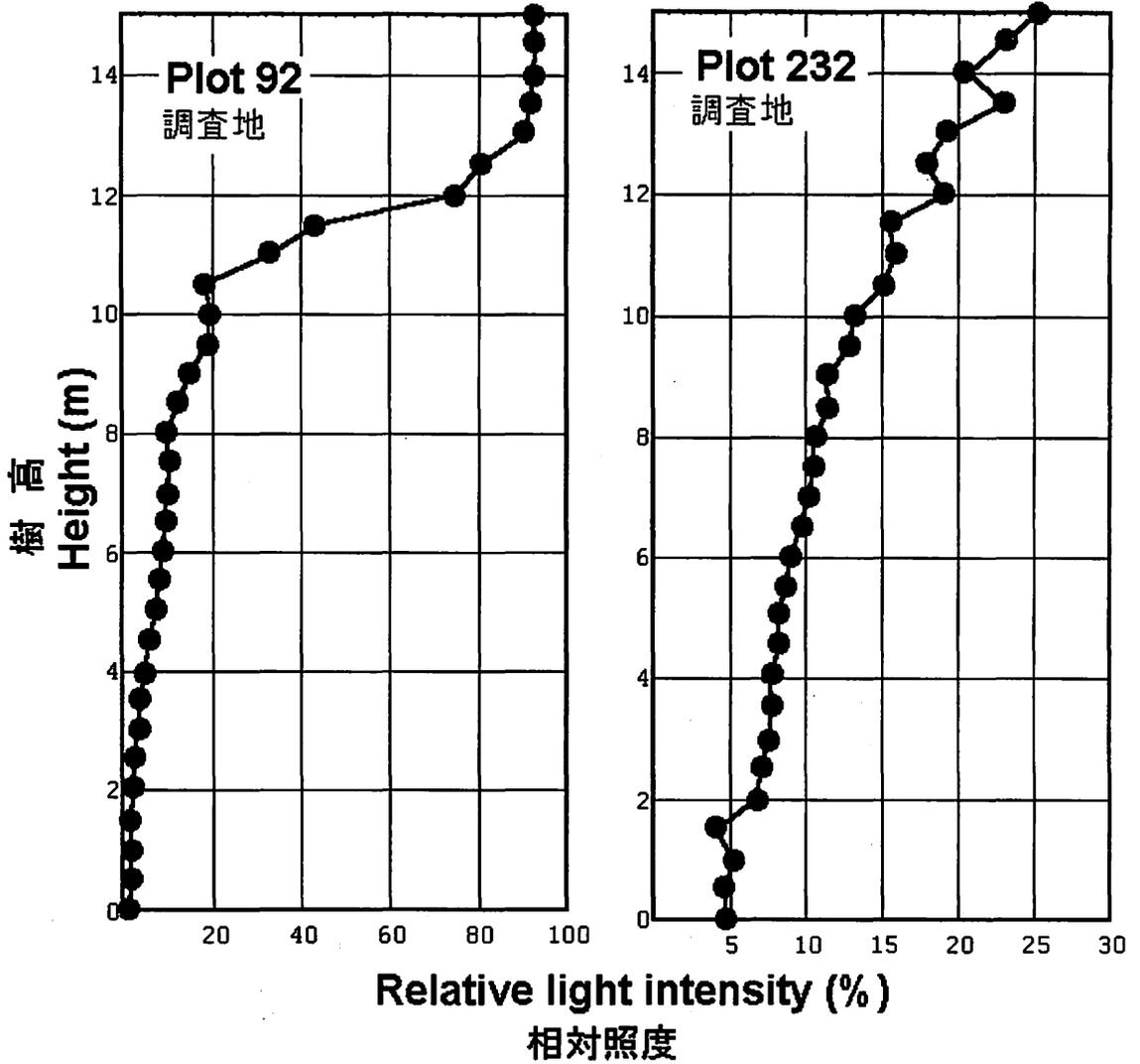


図 4-2 閉鎖林内における相対照度の垂直分布  
 プロット92は林分の樹高サイズが最小クラス、プロット232は最大クラスの調査林分。ともに、地表付近の相対照度は5%程度である。なお、プロット232では光センサーが林冠の上部に到達していない。  
 Vertical distribution of relative light intensity in the closed stand  
 Plot 92 and 232 were one of the smallest stand and the largest stand, respectively. The relative light intensities at the ground level were less than 5% in the both plots. The light censor did not reach up to the canopy layer in plot 232.

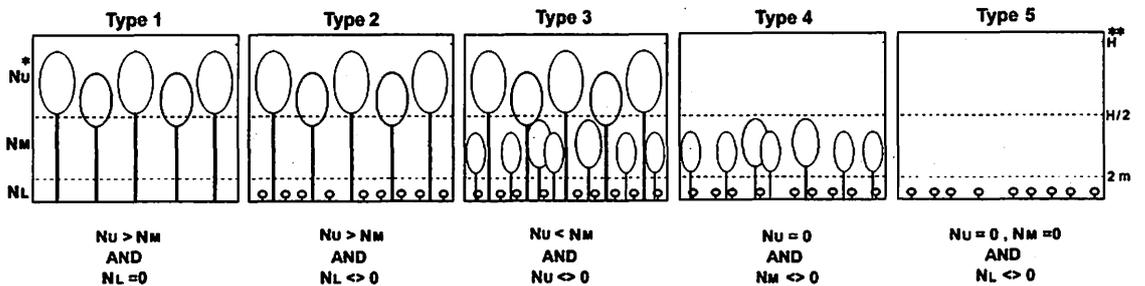


図 4-3 各階層の出現状況にもとづく樹種の樹高分布タイプの分類  
 H: プロット内の最大樹高, NU: H から H/2 の範囲を立木密度, NM: 地上 2m から H/2 までの葉に野立木密度, NL: 地上 2m 以下の更新樹 (実生を含む) の密度。  
 Height distribution types based on the density of trees in each layer  
 H: maximum tree height in the plot, NU: density of trees in the layer from H/2 to H, HM: density of trees in the layer from 2m to H/2. NL: density of seedlings and trees with < 2m height.

### 主成分分析

個々の樹種の全層樹高分布および下層樹高分布の各タイプの出現頻度をもとに、高齢林、若齢林をこみにし全林分を対象として主成分分析を用い、樹種分類を行った。個々の樹種の各タイプの出現頻度は、全層樹高分布タイプでは、タイプ1から4までの合計出現プロット数に対する百分率を、下層樹高分布タイプではタイプaからdまでの合計出現プロット数に対する百分率を用いた。

#### (2) 調査林分の林齢・最大樹高・優占樹種

調査林分の林齢、最大樹高、胸高断面積合計は、それぞれ、平均55年生（最小35年生、最大100年生）、平均20m（最小14m、最大30m）、平均44m<sup>2</sup>/ha（最小23m<sup>2</sup>/ha、最大77m<sup>2</sup>/ha）であった（表4-1）。コナラの胸高断面積割合が最大であった調査林分が最も多く13地点、ついでアカマツ7地点、ミズナラ6地点、ブナ8地点、その他9種合計14地点であった。調査林分を50年生未満の27地点（平均45.0年生）と、50年生以上の21地点（平均74.5年生）に分けて集計した場合、最大樹高はそれぞれ17.9±2.4m（平均±標準偏差、最小14m、最大25m）と、22.2±4.1m（16m、30m）であり、後者の方が大きかった（Wilcoxon検定、 $p < 0.001$ ）。

#### (3) 主要林分

U層もしくはM層、または両層に出現した林分が5地点以上あった26樹種と、出現頻度は低かったが優占林を形成していたモミ、サワグルミ、ケヤキ、そしてケヤマハンノキの4種を加えた合計30樹種について検討した（表4-2）。

コナラとアカマツは主に標高600m以下に分布し、両樹種の共存するプロットが多く認められたのに対して、ブナは標高600m以上の地帯に多く出現しコナラやアカマツと同一プロットに出現する例はまれであった。ミズナラは、コナラ・アカマツとブナが交替する標高帯を中心として200m～1300mの広い範囲に分布していた。コナラ・アカマツと分布域がよく重なっていた樹種として、ソヨゴ、アオハダ、マルバアオダモが挙げられた。また、ブナと同様に高い標高帯に偏って分布していた樹種として、ミズキ、シナノキ、イタヤカエデ、アオダモ、ウダイカンバなどがあつた。また、ほぼ全標高範囲に高頻度に出現した樹種としてリョウブ、ヤマモミジ、コシアブラ、ウワミズザクラなどがあり、コナラ・アカマツ

林、ブナ林の主要構成樹種となっていた。

#### (4) 樹種分類

主成分分析の第2軸までの累積寄与率は0.73であり、第1軸によって全分散の51%が説明された。第1軸と第2軸のスコアの散布図では、独立した種群は認められなかった（図4-4）。

第1軸のスコアは、タイプ1の頻度と負の相関があり、タイプ3と4および下層樹高タイプb、c、dの頻度と正の相関があつた（表4-3）。これらのことは、高木性樹種がU層に高頻度に出現する樹種とL層に高頻度に出現する樹種に大別され、U層に高頻度に出現する樹種は、タイプb、c、dになることが少なく、閉鎖林冠下での更新がまれであることを示唆している。閉鎖林冠下での更新樹の有無によって非先駆樹種と先駆樹種のカテゴリを行うWhitmore (1989) の分類に従えば、第1軸のスコアが小さい樹種ほど先駆樹種的、スコアが大きいほど非先駆樹種的な性質を有しているとみなされる。

第2軸のスコアは、特にタイプ2、およびタイプaの頻度と高い負の相関があつた。第2軸は、タイプ2のような不連続な二山型の分布を持つ樹種ほど低い値をとり、林分の上層ないしは下層に偏って分布する樹種では高い値をとる傾向があるといえた。また、タイプ2の頻度が高い樹種では、同時に多くがタイプaであることが示唆された。

第1軸と第2軸のスコアの散布図では、図左上にウダイカンバ、ミズメ、アカマツ、中央下にクリ、コナラ、ウリハダカエデ、中央付近にブナ、イタヤカエデ、ミズナラ、右上にリョウブ、ヤマモミジ、マルバアオダモが位置した。図左上にタイプ1の頻度が高い高木性樹種、図中央下にタイプ2の頻度が高い高木性樹種、図右中央から上にタイプ3および4の頻度が高い高木性樹種、そしてタイプ3と4の頻度が高くタイプ1、2になることがごくまれである小高木性樹種が配列している。

この配列は、タイプ1および2の出現頻度の和の大きさによって樹種を配列した結果とよく一致した（表4-4）。

各樹種のタイプ1、2の合計出現頻度にもとづく順位は、若齢林、高齢林ともにほぼ同様の傾向を示した（Spearmanの順位相関  $r = 0.67$ ,  $p < 0.01$ , 表）。全調査プロットを込みにした集計でタイプ1、2の頻度は、ウダイカンバ、ミズメ、アカマツ、コナラ、



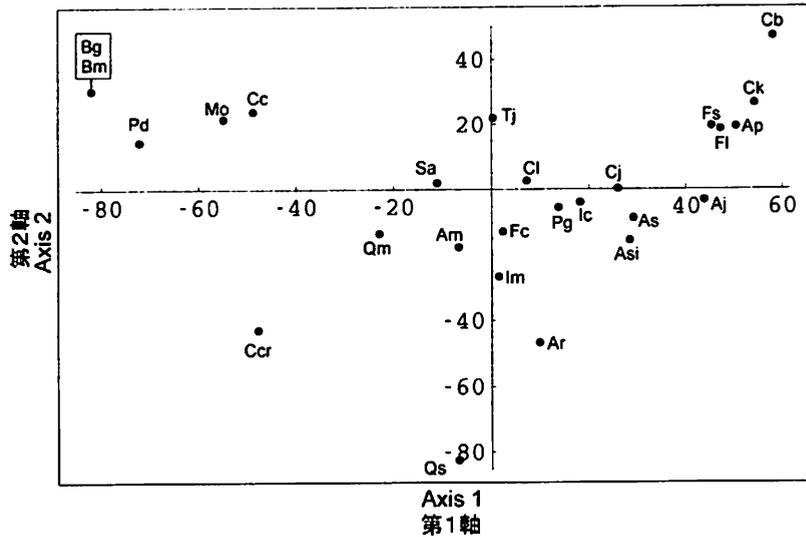


図 4-4 主成分分析 (PCA) による樹種の序列化  
 樹種の略号は表 4-2 を参照。  
 Ordination of tree species by PCA  
 Abbreviations for species name are given in Table 4-2.

表 4-3 各タイプの頻度と主成分スコアとの相関係数  
 Correlation coefficients between frequencies of each type and scores of principal components.

タイプ Type	第 1 軸 Axis 1	第 2 軸 Axis 2
1	-0.97**	0.21
2	0.01	-0.84**
3	0.41**	-0.10
4	0.83**	0.40**
a	0.17	-0.81**
b	0.59**	-0.23
c	0.73**	0.36
d	0.65**	0.44**

\*\* )  $p < 0.05$

クリ, ホオノキ, ミズナラで有意に大きく, ウリハダカエデ, イタヤカエデ, ウウミズザクラ, アオハダ, コハウチワカエデ, コシアブラ, スギ, ソヨゴ, ハウチワカエデ, ヤマボウシ, リョウブ, マルバアオダモ, ヤマモミジで有為に低かった (二項検定,  $p < 0.05$ )。代表的な極相樹種の一つであるとみなされるブナでは有意差がなかったが, 高齢林で下層に偏る分布傾向が認められた。

特定の樹種の樹高分布タイプが, その樹種が出現したすべての林分で同一であるということは無かった。これは, 閉鎖林内における更新樹の分布が, 更新樹の耐陰性以外に母樹の分布や林床植生等にも強い影響を受けるためであると考えられる。樹高分布タイプの出現様式には樹種固有の傾向が認められたものの, 主成分分析による分類では明瞭なグループ

が認められなかった。

種子の大きな樹種の当年生実生は, 閉鎖林内でも種子に含まれる栄養分によってある程度の大きさにまで成長するが, 樹高 1 m 以上にまで成長することはない (Seiwa & Kikuzawa 1991)。閉鎖林内で樹高 1 m 以上の更新樹が存在する樹種は, 閉鎖林内の光環境でも成長が可能であり, 更新樹が樹高 1 m 以上に達することのない樹種と比較し, 耐陰性が高いことを示唆する。閉鎖林内における更新樹の樹高に着眼して, 樹種の分類を行うと本研究で扱った樹種は以下の 4 タイプに分類することができた (表 4-4)。

- I. 地表の攪乱などがある場合を除き, 閉鎖林分内に実生稚樹が発生しない樹種
- II. 閉鎖林内で実生が発生するが樹高 1 m 以上に生育しない樹種
- III-1. 閉鎖林内で実生が発生し, 樹高 1 m 以上に生育する高木性樹種
- III-2. " 小高木性樹種

タイプ I に分類されたケヤマハンノキ, ウダイカンバ, ミズメ, アカマツは, アカマツの 1 プロットを除き, すべてでタイプ 1 の樹高分布をしていた。例外となったアカマツの 1 プロットにおいても, 実生の苗高は 20 cm 以下であった。これらの樹種の実生稚樹が閉鎖林内に分布していることは非常にまれであり, 実生が発生したとしても耐陰性が低く定着は不可能な樹種であると考えられる。

タイプ II に分類されたコナラ, ミズナラ, クリは,

表4-4 各樹高分布タイプの地点数と頻度

Number of plots for each type of tree height distribution

樹種 species	若齢林 young forests					N	老齢林 old forests					N	全体 all					下層樹高分類 sub types						
	N	1	2	3	4 5)		(%)	N	1	2	3		4	5	(%)	N	1	2	3	4	5	(%)	a	b
<b>I</b>																								
<i>Alnus hirsuta</i> ケヤマハンノキ (Ah)	1	1				100	2	2				100	3	3						100				
<i>Betula maximowicziana</i> ウダイカンバ (Bm)	2	2				100	4	4				100	6	6						100 <sup>+</sup>				
<i>Betula grossa</i> ミズメ (Bg)	4	4				100	2	2				100	6	6						100 <sup>+</sup>				
<i>Pinus densiflora</i> アカマツ (Pd)	5	4	1			100	4	4				100	9	8	1					100 <sup>+</sup>	1			
<b>II</b>																								
<i>Quercus serrata</i> コナラ (Qs)	15	3	12			100	9	7	1	1	88	24	3	19	1	1				92 <sup>+</sup>	17	4		
<i>Castanea crenata</i> クリ (Qc)	12	8	3	1		92	6	4	1	1	100	18	12	4	1	1				89 <sup>+</sup>	4	1		
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> ミズナラ (Qm)	21	6	7	4	2	2	62	9	6	2	1	67	30	12	7	6	3	2		63 <sup>+</sup>	8	6		
<b>III-1</b>																								
<i>Abies firma</i> モミ (Af)	1	1				100	2	1		1	100	3	2		1	100					2		1	
<i>Zelkova serrata</i> ケヤキ (Zc)	1			1			2	1		1	100	3	1		2	100					2		1	
<i>Magnolia obovata</i> ホオノキ (Mo)	12	10	2			83	2		2			14	10		4					71 <sup>+</sup>				
<i>Cornus controversa</i> ミズキ (Cc)	8	4	3	1		50	4	3		1	100	12	7		3	2				58			1	
<i>Tilia japonica</i> シナノキ (Tj)	4	1	2	1		25	3	1	1	1	67	7	2	1	2	2				43				1
<i>Fagus crenata</i> ブナ (Fc)	7	2	2	3		57	10	1	2	6	1	30	17	3	4	9	1			41	4	1	2	
<i>Acer rufinerve</i> ウリハダカエデ (Ar)	17	1	6	2	8	41	11		1	1	8	33	28	1	7	3	1	16		29 <sup>-</sup>	10	12	1	
<i>Acer mono</i> イタヤカエデ (Am)	11	3	1	5	2	36	7	1		3	1	20	18	4	1	8	1	4		28 <sup>-</sup>	7	3		
<i>Sorbus alnifolia</i> アズキナシ (Sa)	8	1	3	1	3	13	7	3		3	1	50	15	4		6	1	4		27	3	3	1	
<i>Carpinus laxiflora</i> アカシデ (Cl)	8		1	5	2	13	4	2		1	1	50	12	2	1	6	1	2		25			6	1
<i>Prunus grayana</i> ウワミズザクラ (Pg)	18	4	3	5	3	3	39	15			4	11	33	4	3	5	7	14		21 <sup>-</sup>	13	5	5	
<i>Ilex macropoda</i> アオハダ (Im)	5	1	2	2		20	8	1	1		6	50	13	1	1	3		8		15 <sup>-</sup>	5	3	1	
<i>Acer sieboldianum</i> コハウチワカエデ (Asi)	8		3	3	2		5	2	2	1	50	13		2	5	3	3			15 <sup>-</sup>	4	3	1	
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i> コシアブラ (As)	13	1		2	5	5	8	11	1	1	1	4	29	24	2	1	3	9	9	13 <sup>-</sup>	14	4	1	
<i>Cryptomeria japonica</i> スギ (Cj)	2		2				6	1	3	2		17	8	1	5	2				13 <sup>-</sup>	1	1	1	
<b>III-2</b>																								
<i>Ilex crenata</i> ソヨゴ (Ic)	3		3				6	1		1	2	25	9	1		4	2	2		11 <sup>-</sup>	3	2		
<i>Acer japonicum</i> ハウチワカエデ (Aj)	4		1	2	1		6	1	1	3	1	20	10		1	2	5	2		10 <sup>-</sup>	5	2	1	
<i>Cornus kousa</i> ヤマボウシ (Ck)	7		1	6		14	5			2	3		12		1	2	9			8 <sup>-</sup>	2	4	1	
<i>Clethra barbinervis</i> リョウブ (Cb)	13		1	2	7	3	8	10			7	3	23		1	2	14	6		4 <sup>-</sup>		5	5	
<i>Fraxinus sieboldiana</i> マルバアオダモ (Fs)	4		2	1	1		4			2	2		8		2	3	3				1	3	1	
<i>Acer palmatum</i> var. <i>matsumurae</i> ヤマモミジ (Ap)	19		4	10	5		7		2	3	2		26		6	13	7				8	4	4	
<i>Fraxinus lanuginosa</i> アオダモ (Fl)	9		4	2	3		8		1	6	1		17		5	8	4				3	6	3	
<i>Neolitsea aciculata</i> シロダモ (Na)	3				3		4				4		7				7				1	3	1	

N: total number of plots, (%) : (type 1 + type 2) / N, +: higher than half significantly, -: lower than half significantly(binomial test, p&lt;0.05).

タイプ1及び2の頻度が高く、閉鎖林内でも比較的に高密度に実生が分布していた。しかし、実生の耐陰性は高くなく、苗高が40cmを越えることはほとんどなかった。

閉鎖林内で樹高1m以上の更新樹が多く分布し、かつ林冠層の構成樹種ともなり得るタイプIII-1の樹種として、ミズキ、ホオノキ、モミ、ケヤキ、イタヤカエデ、ブナ、コハウチワカエデ、ウリハダカエデ、ウワミズザクラ、シナノキ、アズキナシ、ア

カシデ、コシアブラ、スギがあった。ミズキとホオノキは、タイプ1の樹高分布となるプロットの頻度が高かったが、林分の中下層に樹高1m以上の更新樹を確認した。この中には、萌芽に由来する更新樹も含まれている(菊沢 1983)と推測されるが、タイプIIの樹種と比較して耐陰性が高いことが示唆された。

また、タイプIII-1と同じく閉鎖林内に更新樹が多く分布しているものの林冠層に到達することがま

れであるタイプⅢ-2の樹種として、マルバアオダモ、アオダモ、ヤマモミジ、ハウチワカエデ、アオハダ、リョウブ、ソヨゴ、シロダモがあった。

(5) 年最大積雪深と林内更新樹の多様性

温帯落葉広葉樹林の林床植物にとって雪解けから林冠が発達するまでの春先の一時期が年間光合成生産にとって重要であることが指摘されてきている (Lassoie *et al.* 1983, Constabel & Liffers 1996, 橋本・青木 1996, Seiwa 1998)。また、積雪量の多い場所では融雪時期が遅いため林床植物が利用できる年間の光資源量が少なく、林床植物の種多様性が低い傾向が認められている (Uemura 1994)。こうしたことから、年最大積雪深がL層の更新樹の多様性 (Shannon-Wiener index) に影響を及ぼすことが予想された。しかし、予想に反し両者間に有意の相関は認められなかった (図4-5)。

温帯落葉樹林の林内日射量は、通常、林冠木が開葉する直前に年内の最大値を記録する (Anderson 1964b; Hutchison & Matt 1977; Baldocchi *et al.* 1984)。ブナ林では林床に積雪がある状態で開葉が始まり、林床の雪が消えるころには林冠層はほぼ鬱閉してしまうために林床上の年間積算日射量は少ない (Uemura 1994)。しかし、ブナ林内の更新樹の多様性は他の森林タイプと比較して低いとはみなされなかった (表4-1, 図4-5, Wilcoxon test)。

温帯落葉樹林における落葉後の林内日射量の増加は小さいが、この時期にアスナロやエゾユズリハといった常緑性の樹種では光合成が活発になり、年間

の物質総生産に大きく寄与することが明らかにされている (Hashimoto & Shirahata 1995; 角張 私信)。こうした秋の落葉後の光利用によって、ブナと共存する樹木の林内更新樹は光不足を克服しているのかもしれない。ただし、今回の調査で、ブナ林あるいは他の多雪地に生育する林分のL層の種多様性の増加に関与した樹種は、イタヤカエデ、ヤマモミジ、アオダモ、アカシデといった落葉高木性樹種であった。これらの樹種の更新樹は、林冠木の落葉期の光環境に依存せずとも林床で生存できる可能性も高いと考えられる。樹種および生育段階別の葉のフェノロジーを考慮した光合成生産の季節動態に関する情報が、林内更新樹の分布現象を解明する上で極めて重要と思われる。

第5章 光環境と稚樹の伸長成長

樹木のシュートの伸長成長は、光の増加とともに直線的 (Turner 1990) もしくは対数関数的 (Horn 1971) に増加する傾向がある。また、高い光レベルにおいて、光合成障害 (Koike 1988) や乾燥 (Horn 1971; 秋山ら 1989) によって、シュートの伸長成長量が減少する例も報告されている (水井 1981; 高原 1986)。樹木の稚樹は、強度な被陰下では定着が不可能であることから (Horn 1971)、光レベルと伸長成長量の関係式は必ず原点 (0, 0) を通過する式を用いるべきではないと考えられる。こうしたことから、ここでは、更新樹の受光量とシュートの

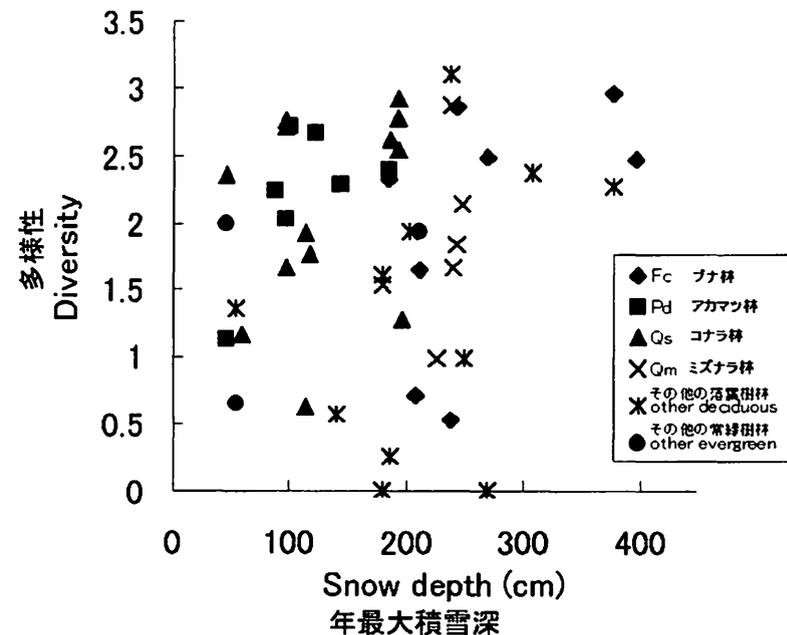


図4-5 年最大積雪深とL層に分布する更新樹の種多様性 (Shannon-Wiener index) との関係  
森林タイプは表4-1の優占樹種にもとづく。  
Relationship between yearly maximum snow depth and diversity (Shannon-Wiener index) of regenerated trees in L layer  
Forest type were based on the dominant species in each plot (Table 4-1).

伸長成長量との関係を、対数項を含む重回帰式による回帰分析によって検討した。全データを用いた光成長曲線に加え、各光レベルにおける最大の値に対して当てはめを行う最大成長曲線についても検討する。また、稚樹の分布の面から、稚樹の定着にとって必要な最低限度の光レベルについて考察する。さらに、光-成長曲線および最大成長曲線を用い、稚樹の受光量の履歴から樹高成長を推定する簡単なモデルを作成し、ギャップ下で更新していた稚樹の実際の成長パターン (§ 3. 1) との比較を行う。

### (1) 調査地

野外調査は、富山県の立山町吉峰（標高約200-300m, 36°36'N, 137°20'E）と大山町有峰（標高1100-1400m, 36°26-30'N, 137°25-27'E）周辺で実施した（表5-1）。両地域間の距離は約20kmである。吉峰の平均気温、年降水量、最大積雪深は、それぞれ、11.5°C, 2500mm, 150cm, 有峰では、同様の順番で、6.2~8.1°C, 2800~3000mm, 380~400cmと推定されている（松本ら 1985）。主な調査は、吉峰で褐色森林土壌（八尾2統）の分布域に成立するコナラ-アカマツ旧薪炭林とスギ人工林周辺で、有峰で暗色系褐色森林土壌（桝折3統）および湿性ポドゾル化土

壌（有峰統）の分布域に成立するブナの優占する天然林で実施した（富山県 1980, 1988）。

### (2) 方法

#### 樹種

陰樹5種、シロダモ (*Neolitsea aciculata* (Blume.) Koidz.), ブナ (*Fagus crenata* Blume), イタヤカエデ (*Acer mono* Maxim.), コシアブラ (*Acanthopanax sciadophylloides* Franch. et Savat.), トチノキ (*Aesculus turbinata* Blume.), 陽樹3種、ケヤマハンノキ (*Alnus hirsuta* Turcz.), ウダイカンバ (*Betula maximowicziana* Regel), アカマツ (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.), 中間樹種4種、ミズキ (*Cornus controversa* Hemsley), ミズナラ (*Quercus mongolica* Fischer var. *grosseserrata*), コナラ (*Q. serrata* Thunb.), クリ (*Castanea crenata* Sieb. et Zucc.), 合計12樹種の調査を実施した（表5-1）。各樹種の耐陰性は、Koike (1988), 菊沢 (1983) 等の報告を参照した。なお、ここに挙げた樹種は、いずれも富山県下の森林に多く分布している（石田 1994）。

#### 野外調査

1995年の8月から9月にかけて、稚樹の計測と全天写真の撮影を行った。すべての樹種について多様

表5-1 調査を行った稚樹の試料数、樹高、当年枝長

The number, stem height and current-year shoot length of juveniles studied

樹種 Species	本数 no.	苗高 Stem height (cm)			当年枝長 Current-year shoot length (cm)		
		平均±標準偏差 Mean± S*	(Max.- Min.)	平均±標準偏差 Mean± S*	(Max.- Min.)		
<b>陰樹 Tolerant species</b>							
<i>Neolitsea aciculata</i> シロダモ (Y (Na)	36	154.4± 23.7	(199 - 107)	14.9± 7.5	(36 - 3)		
<i>Fagus crenata</i> ブナ (A (Fc)	32	164.1± 28.2	(208 - 82)	20.6± 11.6	(45 - 1)		
<i>Acer mono</i> イタヤカエデ (A (Am)	33	152.8± 38.5	(230 - 80)	14.8± 14.1	(59 - 1)		
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i> コシアブラ (Y (As)	28	135.8± 24.1	(184 - 103)	35.1± 10.1	(59 - 14)		
<i>Aesculus turbinata</i> トチノキ (A (At)	30	160.3± 33.5	(220 - 90)	28.9± 16.8	(63 - 3)		
<b>中間樹種 Intermediate species</b>							
<i>Cornus controversa</i> ミズキ (A (Cc)	30	176.5± 28.9	(220 - 127)	28.0± 16.9	(62 - 2)		
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> ミズナラ (A (Qm)	29	161.8± 36.0	(210 - 100)	24.1± 8.8	(38 - 8)		
<i>Quercus serrata</i> コナラ (Y (Qs)	33	160.4± 24.9	(210 - 118)	31.0± 15.7	(68 - 10)		
<i>Castanea crenata</i> クリ (Y (Ccr)	31	163.6± 29.0	(203 - 108)	45.4± 18.8	(89 - 12)		
<b>陽樹 Intolerant species</b>							
<i>Alnus hirsuta</i> ケヤマハンノキ (A (Ah)	31	165.7± 29.3	(210 - 102)	54.0± 15.7	(103 - 18)		
<i>Betula maximowicziana</i> ウダイカンバ (A (Bm)	32	177.5± 30.0	(220 - 120)	43.2± 20.1	(92 - 14)		
<i>Pinus densiflora</i> アカマツ (Y (Pd)	33	160.5± 25.1	(213 - 108)	30.3± 16.3	(68 - 3)		

有峰 Arimine distric (A, 吉峰 Yoshimine district (Y. \*標準偏差 Standard deviation.

な光環境下から、約1.5mの樹高をもつ稚樹30本を選出し(表5-1)、個々の個体について樹高および主幹の当年枝長を計測した。

更新初期の若い林分では、稚樹の密度が高く、個体間競争が厳しいために、光環境が変化しやすいのに対し、成熟した閉鎖林分の林床では光環境が安定している(早稲田 1983)。こうした点を考慮して、それぞれの計測木が成熟林分の閉鎖林冠下に分布していたか、あるいは更新初期林分内に分布していたかを記録した。

樹種ごとのシュートの形態的特徴をもとにして、当年枝の識別を行った。アカマツの当年枝は、輪生枝によって識別した(図5-1)。調査を行ったすべての落葉広葉樹の樹種では、シュート上に冬芽痕が認められる。ブナとトチノキの冬芽の芽鱗跡は特に明瞭である。コシアブラの当年枝の基部は、葉痕が集中しシュート径が肥大化する傾向がある。冬芽痕の下部では皮目の密度が一般的に高密度になる傾向がある。特に、クリ、ケヤマハンノキ、ウダイカンバでは、冬芽痕周辺で皮目の密度が明瞭に変化する。シロダモ、ウダイカンバ、ケヤマハンノキでは、当年枝上に毛が認められる。

全天写真の撮影

全天写真は、魚眼レンズ(Nikkor 8 mm f/2.8 180° fisheye, コントラストフィルター内臓)を使用し、通常露出でASA400の白黒フィルムによって撮影された。撮影は、資料木1本につき1枚、カメラを三脚もしくは一脚で方位と水準を固定し、稚樹の樹冠上方で行った。全天写真の画像処理については第1章と同様の方法で行った。

pPAR (potential PAR) の計算

'site factor' は、ある場所に入射する日射量を、同地点においてまったく遮蔽物が存在しなかった場合に入射する日射量の百分率として表したものである(Anderson 1964a)。

二階調化した全天写真の画像データから、全天写真解析用のプログラムHEMIPHOT (Steege 1993)を用い、直達光成分のDirect Site Factor (DIR) と散乱光成分のDiffuse Site Factor (DIF) を計算した。林内における直達光は林冠層の空隙を通して、林床に達する太陽光線である。日(ユリウス日)  $d$ , 時刻  $t$  における太陽の高度と方位角を、それぞれ  $\alpha$  と  $\beta$  とすると、一定期間中のDIRは次の式によって表される。

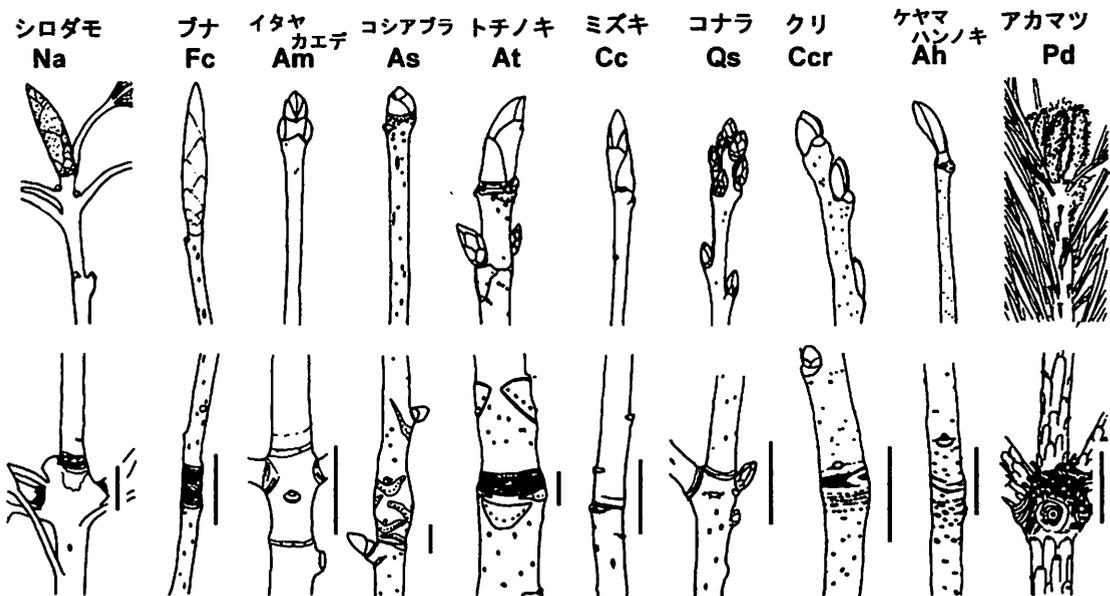


図5-1 調査樹種の冬芽(上段)と芽鱗痕

ミズナラとウダイカンバのスケッチは図にないが、それぞれコナラとケヤマハンノキに類似している。芽鱗痕横の縦線は1cm長のスケール。

Winter buds (the upper row) and d-scars (the lower row) of the tree species studied

*Q. mongolica* and *B. maximowizana* that are not shown in this figure are similar to *Q. serrata* and *A. hirsuta*, respectively. Vertical bar shown by bud-scars are 1 cm scales. Symbols of species name are given in Table 5-1.

$$DIR = \left\{ \sum_d \sum_t Sky(\alpha, \beta) PAR_{dir}(\alpha) \right\} / \left\{ \sum_d \sum_t PAR_{dir}(\alpha) \right\} \quad (1)$$

ここで、 $PAR_{dir}(\alpha)$  は、高度  $\alpha$  に位置する太陽から地表水平面上に入射する直達光である。 $Sky(\alpha, \beta)$  は、高度  $\alpha$ 、方位角  $\beta$  の天空が、遮蔽されている場合 0、空である場合 1 の値をとる。

散乱光は、直達光の一部が大気によって散乱したものであり、直達光に由来する。散乱光を推定するための天空輝度分布のモデル式は、天頂部の天空の輝度が地平線付近の天空の輝度に対して 3 倍明るいと仮定する Standard Overcast Sky model (SOC model; Moon & Spencer 1942) を採用した。一定期間中の DIF は、次式のように表される。

$$DIF = \left\{ \sum_d \sum_t PAR_{diff}(d,t) \sum_z A(z) SOC(z) \right\} / \left\{ \sum_d \sum_t PAR_{diff}(d,t) \sum_z SOC(z) \right\} \quad (2)$$

但し、

$$SOC(z) = (1 + 2 \sin z) \sin z \cos z$$

ここで、 $PAR_{diff}(d,t)$  は日  $d$ 、時刻  $t$  における天頂部の天空の輝度、 $A(z)$  は、 $0.5^\circ$  から  $89.5^\circ$  の範囲で  $1^\circ$  刻みに変化する天頂角  $z$  に位置する輪状の天空内での空隙の割合、 $SOC(z)$  は天頂角  $z$  から地表水平面に入射する散乱光成分の割合を示すものである。

DIR と DIF は、9 月 1 日から 9 月 30 日までの期間、毎日の計算を行い、その平均値を用いた。

GLI (gap light index; Canham, 1988b) は、以下の式から算出した。

$$GLI = (.66 DIR + .34 DIF) 100 \quad (3)$$

ここで、係数 .66 は、調査地域付近における (輪

島地方気象台, 1961 年 - 1990 年; 国立天文台 1993), 6 月から 9 月までの総日射量に占める直達光の割合である。

### 回帰分析

伸長成長量と pPAR (DIR, DIF, GLI) との関係について検討する際、以下の式を用いた。

$$f(x) = a \log[x] + b x + c \quad (x > 0) \quad (4)$$

ここで、 $a, b, c$  は個々の樹種に固有な係数である。

全データに対する回帰式である光 - 成長曲線に加え、各光レベルにおける最大の伸長成長量に対しても曲線を当てはめ、最大成長曲線として定義した。pPAR の最小値から最大値にまたがる範囲を約 10 のクラスに分割し、各クラスの伸長成長量の最大値を最大伸長成長量とした。ただし、データが存在しない場合や、光 - 成長曲線を下回っている場合は、曲線の傾向を考慮して最大伸長成長量を随意に決定した。最大成長曲線は、好適な環境下での良好な伸長成長を示すものとみなした。

### (3) DIR と DIF の相関

DIR と DIF の間の相関は、シロダモの例を除き ( $r^2 = 0.23, p < 0.05$ , 図 5-2), いずれの樹種でも非常に高かった ( $r^2 = 0.72 \sim 0.94, p < 0.001$ )。全資料の両者間の決定係数は 0.90 ( $p < 0.001$ ) であった。これまでにも DIR と DIF の間に、高い相関が存在することが報告されているが (Sasaki & Mori 1981; Turner 1990), 今回の調査でも同様の結果が得られた。

### (4) 稚樹の分布

成熟林分の林床で記録された pPAR の最大値は、

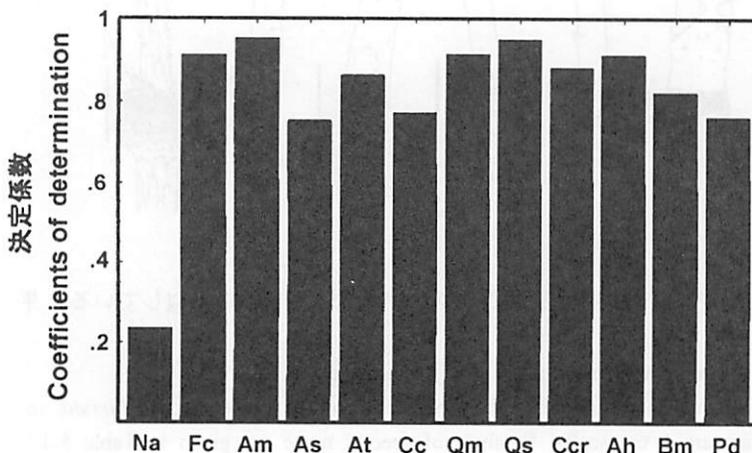


図 5-2 DIF (Diffuse site factor) と DIR (Direct site factor) の相関  
樹種の略号は、表 5-1 を参照。  
Coefficients of determination between DIR (Diffuse site factor) and DIR (Direct site factor)  
Symbols of species name are given in Table 5-1.

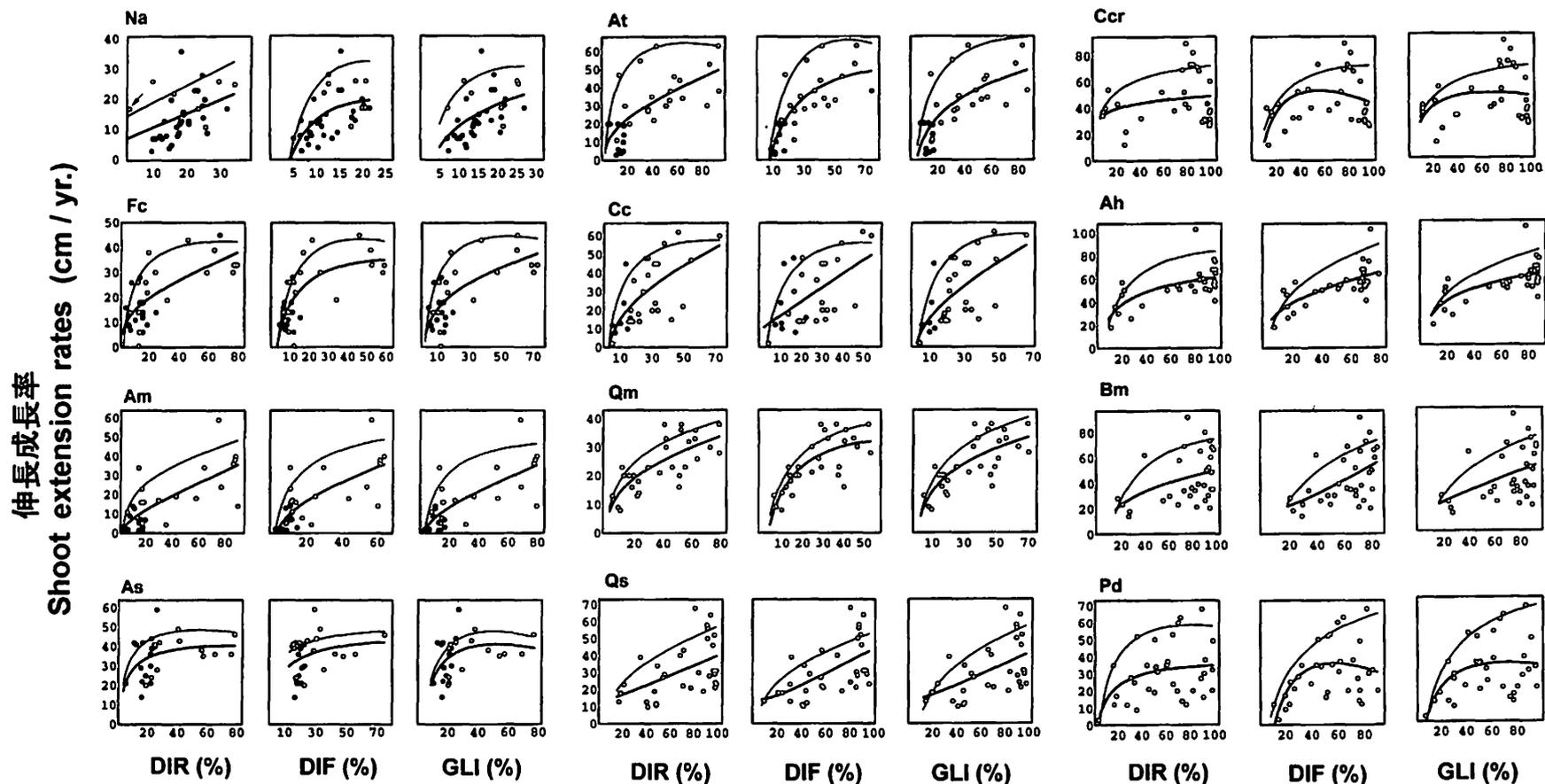


図 5-3 潜在光合成有効放射と伸長成長率との相関図

式(4)による光-成長曲線および最大成長曲線を図内に示す。種の略号については表 5-1 を参照。シロダモ (Na)-DIRの内図の矢印については本文参照。(●) 成熟した林分の閉鎖林冠下の個体, (○) 林縁および開放環境下の個体。

Correlation diagrams between potential PAR and shoot extension rates

The light-growth curves fitted by eqn(4) are shown in each figure. Symbols of species name are given in Table 5-1. See text for the arrow in the figure of *N. aciculata* (Nc)-DIR. The samples recorded under the canopy of mature stand (●) or not (○).

DIFで約20%, DIRとGLIで約30%であった(図5-3)。陽樹, 中間樹種に分類された樹種の稚樹は, ミズキを除いて, 成熟林分の林床で分布が認められなかった。個々の樹種で記録されたpPARの最低値の平均は, 陰樹, 中間樹種, 陽樹の順に, DIRで3.1%, 9.3%, 10.9%, DIFで7.3%, 8.4%, 13.2%, GLIで6.4%, 9.3%, 12.1%であった。

#### (5) 光-成長曲線

稚樹の伸長成長量とpPARの回帰式は, コシアブラのDIF, クリのDIRとGLIの回帰式の例を除き, 有意であった(表5-2, 図5-4)。pPAR間の比較では, DIFの回帰式の決定係数が相対的に高く, 12種中10種で最も有効な説明変数であった。コシアブラとミズキに関しては, DIFよりもDIRの決定係数が高い値を取ったが, 回帰式の当てはまりはよくなかった。

変数減少法(垂水ら1984)によって除外される説明変数は, 72個中(12樹種×3 pPAR×2), 4個のみであった(表5-2)。

DIR 1%, DIF22%という光環境下に生育していたシロダモの稚樹の伸長成長量は比較的に大きい値を示した(図5-3内矢印)。DIRが小さい値を示す場合でも, DIFが大きければ十分な伸長成長を示す例は, 他にもトチノキやコシアブラで認められた。

#### (6) 最大伸長成長量

最大伸長成長量の平均値は, 陰樹, 中間樹種, 陽樹の順に, それぞれ, 52.4cm/yr, 64.3cm/yr, 87.7cm/yrであった(表5-1)。陰樹の最大伸長成長量は陽樹の最大伸長成長量と比較して有意に小さかった(Wilcoxon test,  $p < 0.05$ )。Bormann and Likens (1979)は, 陰樹, 中間樹種, 陽樹の最大伸長成長量を, それぞれ, 25~45cm/yr, >40cm/yr, >70cm/yrとして報告しており, 本調査の種群別の最大伸長成長量と大きく矛盾しない。

個々の樹種の最大伸長成長量と, 記録したpPARの最低値の間には正の相関が認められた(DIR;  $r = 0.63$ , DIF;  $r = 0.53$ , GLI;  $r = 0.59$ ,  $p < 0.05$ )。また, 最大伸長成長量と最大伸長成長量が記録されたpPARの間にも, 正の相関が存在した(DIR;  $r = 0.66$ , DIF;  $r = 0.82$  図5-5, GLI;  $r = 0.71$ ,  $p < 0.05$ )。陰樹と中間樹種の最大伸長成長量がDIF 60%以下で記録されたのに対して, 陽樹70%ではDIF以上で記録された。

クリとアカマツの光-成長曲線では, 高い光レベルにおいて伸長成長量が減少する傾向があったが, 最大成長曲線ではこのような光の増加に伴う成長量の減少は認められなかった(図5-3, 表5-3)。以下の式によって定義される最大成長曲線に対する

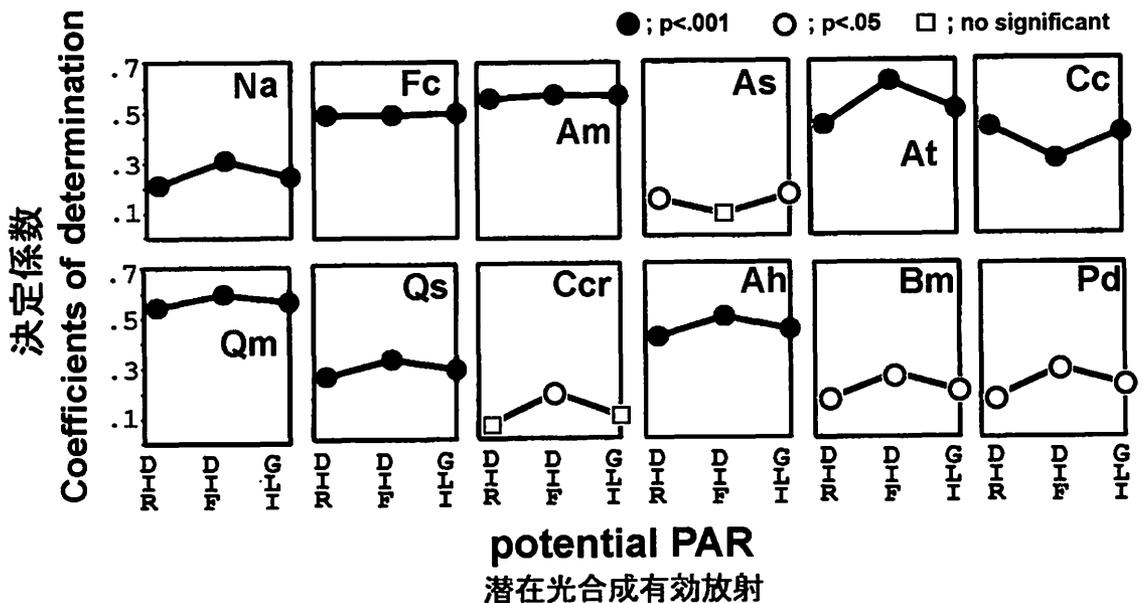


図5-4 各潜在光合成有効放射(pPAR)における光-成長曲線係数  
樹種の略号については表5-1を参照。

Coefficients of determination between potential PAR and shoot extension rates  
Symbols of species name are given in Table 5-1.

表 5-2 pPARと伸長成長量の回帰曲線の各係数

The coefficients of regression curves between potential PAR and shoot-extension growth rates for 12 tree species

	Direct light site factor			Diffuse light site factor			Gap light index		
	a Log[DIR] + b [DIR] + c			a Log[DIF] + b [DIF] + c			a Log [GLI] + b [GLI] + c		
	a	b	c	a	b	c	a	b	c
Na **		0.46	7.17	21.36	-0.86	-27.54	9.19	0.08	-11.02
Fc	3.86	0.22	3.92	16.65	-0.24	-18.59	6.96 (-)	0.14	-2.08
Am	2.06	0.29	0.03	6.83	0.26	-9.22	3.75	0.28	-3.47
As	10.59	-0.14	5.1	10.84	-0.11	3.48	21.66	-0.42	-22.77
At	6.05	0.24 (-)	-0.54	30.63	-0.28	-61.86	15.15	0.06	-23.67
Cc	10.39	0.31	-12.35	0.36	0.73	8.59	8.14	0.44	-8.66
Qm	6.16	0.11	-2.23	18.23	-0.25	-27.16	8.9	0.05	-8.47
Qs	-1.16	0.31	14.44	-2.89	0.4	16.93	-2.09	0.35	16.09
Ccr	6.26 (-)	-0.01	20.93	44.82	-0.82	-81.65	20.46	-0.31	-16.21
Ah	16.69	-0.04	-11.18	8.97	0.25	7.09	14	0.04	-4.78
Bm	14	0.06	-21.25	-6.81	0.68	28.54	2.11	0.36	8.74
Pd	12.43	-0.11	-11.71	41.69	-0.74	-90.26	24.55 (-)	-0.34	-45.83

\*\*Symbols of species names are shown in 表 5-1. (-)the coefficients that should be eliminated by the backward elimination method (F-out = 2.0, Tarumi et al. 1984).

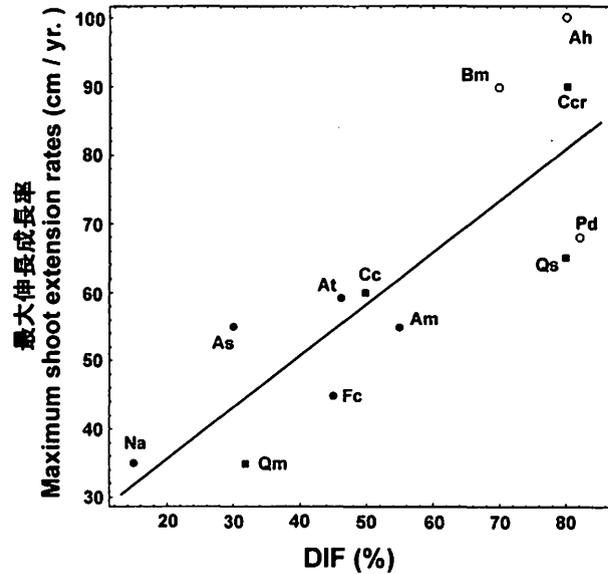


図 5-5 最大伸長成長率とDIFの関係  
 略号については表 5-1 を参照。(●)陰樹,  
 (■)中間樹種, (○)中間樹種。  
 Relationships between maximum shoot extension rates and DIF in which maximum extension rates were recorded  
 Symbols of species name are given in Table 5-1.  
 (●)tolerant species; (■)intermediate species;  
 (○)intolerant species.

光-成長曲線の比の平均値は、陰樹で0.69、中間樹種で0.75、陽樹で0.69、全樹種で0.71であった。

$$\int f(x) dx / \int f'(x) dx$$

(f(x): 光-成長曲線; f'(x): 最大成長曲線) (5)

(7) 実生の定着に要するpPAR

陽樹および、ミズキを除いた中間樹種の調査対象となる更新樹は閉鎖林内に分布していなかった。陽樹(先駆樹種)的な傾向が強い樹種は一般的に種子が小さく、実生の初期成長が小さい (Seiwa & Kikuzawa 1991, 1996)。このため、これらの樹種の実生は、リターが堆積している閉鎖林内で定着が困難 (Puts 1983; Nakashizuka 1989) であるとも考えられる。しかし、閉鎖林内でも、しばしば、部分的に鉱物質土壌が裸出した場所やコケの上などにカンバ類等の陽樹の実生を確認したが、調査対象となる樹高約1.5mの高さにまで成長した実生稚樹は確認できなかった。第4章の広域的な調査でも、これらの樹種の樹高1m以上の実生稚樹を閉鎖林内で見出せなかった。以上のことは、陽樹や中間樹種の実生は閉鎖林内で発生する機会はあるが、定着は通常困難であることを示唆するものと考えられる。閉鎖林内で記録したDIFは平均12.5±4.8 (標準偏差)、最小3.2

表5-3 最大伸長成長曲線の各係数

The coefficients of maximum growth curves between potential PAR and shoot-extension growth rates for 12 tree species

	Direct light site factor			Diffuse light site factor			Gap light index		
	a Log [DIR] + b [DIR] + c			a Log [DIF] + b [DIF] + c			a Log [GLI] + b [GLI] + c		
	a	b	c	a	b	c	a	b	c
Na **		0.56	14.6	40.09	-1.9	-49.6	21.95	-0.81	-19.58
Fc	15.93	-0.23	-9.02	25.63	-0.56	-28.97	19.6	-0.36	-14.02
Am	8.53	0.14	-2.68	18.13	-0.13	-18.36	17.63	-0.16	-18.33
As	15	-0.27	3.45	8.99	-0.08	15.15	27.33	-0.55	-31.57
At	26.96	-0.4	-21.67	56.53	-0.97	-107.21	31.12	-0.33	-42.81
Cc	27.01	-0.4	-29.25	33.17	-0.65	-41	32.99	-0.53	-42.6
Qm	9.63	0.03	-5.78	18.32	-0.2	-24.3	12.71		-13.79
Qs	11.82	0.18	-15.08	11.31	0.15	-13.23	19.15	0.11	-41.22
Ccr	16.64	-0.09	3.88	34.61	-0.33	-53.85	21.57	-0.12	-16.5
Ah	38.44	-0.31	-62.2	23.14	0.19	-25.79	19.59	0.13	-17.02
Bm	47.65	-0.34	-111.24	33.91	0.01	-78.01	27.7	0.08	-58.76
Pd	27.98	-0.35	-36.06	26.93	-0.06	-50.32	31.44	-0.14	-61.32

\*\*Symbols of species names are shown in Table 5-1.

%, 最大22.8%で、ほとんどがDIF20%のレベルにあった。閉鎖林内で定着できない理由が主に光不足によるものであると仮定すれば、DIFで20%以下の光環境が長期間持続する場所では、一般的に陽樹や中間樹種の多くは定着が困難であるといえる。

記録したDIFの最低値は、中間樹種で平均13.2%、陽樹で平均8.4%であり、20%よりも小さい値を取っていたが、これらの値はミズキを除いていずれの樹種も更新初期の林内で記録されたものである。更新初期林分でも、被圧木（植生）の直下ではDIFが低くなる傾向があった。更新初期の若い林分では、短期間で光環境が大きく変化し（早稲田 1983）、個体間の競争に負けた個体は短期間で光環境が著しく悪化すると推測される。しかし、陽樹の更新樹であっても被圧環境下で数年間は生存し続けるため（Kikuzawa 1988）、更新初期林分内で記録された最低のpPARが、その樹種の実生の定着にとって必要な最低限の光のレベルであるとは考えにくい。

閉鎖林内での光環境は、若い更新初期の林分と比較して光環境が安定している（早稲田 1983）。従って、閉鎖林内の被陰下で記録されたpPARの最低値は、その樹種の実生の生存と定着に必要な最低限の光水準とみなしてよいと考えられる。このような観点から、実生が定着に必要な最低限のDIFは、シロダモ、ブナ、イタヤカエデで5%、トチノキで10%、コシアブラ、ミズキで15%程度であると推測される。

また、陽樹およびミズキを除いた中間樹種では、少なくとも20%以上のDIFが実生の定着に必要と思われる。

#### (8) 光-成長曲線の適合性と誤差

3種類のpPAR, DIR, DIF, GLIそれぞれについて12樹種、合計36組の光-成長曲線のうち、33組が統計的に有意であった。また、ほとんどの説明変数が変数減少法（垂水ら 1984）によって除去されることがなかった。このことは、pPARから稚樹の伸長成長を推定する上で、単回帰式よりも対数項を含む重回帰式が有効であることを示唆するものと考えられる。

Turner (1990) は、マレーシアの熱帯降雨林において、主要5樹種の伸長成長量とDIRの関係について回帰分析を行い、1種 *Gluta curtisii* のみで有為の関係を認めている ( $r=0.40$ ,  $P<0.01$ )。彼の報告ではDIFを用いた回帰式の相関係数については記述がないが、DIR, DIF間の相関がきわめて高いことから ( $r^2=0.955$ )、DIRを説明変数とした回帰式とほぼ同等の値であったと考えられる。今回の調査結果は、Turner (1990) の結果と比較して、pPARと稚樹の伸長成長量の関係式の適合性が高かった。このことは、Turner (1990) が閉鎖林内でのみ調査を実施したのに対して、今回の調査では広い光の範囲で調査を実施し、回帰式に対数項をもつ重回帰式を使用したことが関係しているのではないと思われる。

しかしながら、今回の調査の回帰分析においても、決定係数は全体的に小さく回帰式から大きく外れる資料も多かった。

永津 (1987) は、クロマツ (*Pinus thunbergii*) の当年伸長成長量が、その年の光環境よりも、むしろ前年の光環境によってよく説明されることを報告している。林冠ギャップの形成の数年後から、前生稚樹の伸長成長量の増加が明瞭になる (§ 3. 1)。稚樹の伸長成長が光環境の増加に直ちに反応しないのは、稚樹がギャップ内の光環境に適合した形態 (Canham 1988a) に発達するまでに時間を要するためであると推測される。これらのことは、同一の pPAR 下でも稚樹の伸長成長量は一定の値を示さないことを意味するといえる。特に、更新初期の若い林分では短期間に光環境が大きく変化するので (早稲田 1983)、一定の pPAR に対する伸長成長量の分散が大きくなると推測される。

数種において、高い光レベルで pPAR の増加にともない伸長成長量が減少する傾向が認められた。pPAR が 100% に近い環境は、森林が伐開された尾根の上などの場所に限定されていた。このような環境下は、強風に曝される頻度が高く、土壌が乾燥しやすい (戸沢 1985)。高い光レベルにおける伸長成長量の減少は、強すぎる光環境下での光合成障害 (小池 1988) だけでなく、風害 (水井ら 1983; 清水 1983) や乾燥害 (Horn 1971; 秋山ら 1989) による影響も大きいと考えられる。

シュートの成長は、光の波長 (水井 1978; Morikawa *et al.* 1983; 丸山ら 1984) や土壌の肥沃性 (Ljungstöm & Stjernquist 1995) といった他の要因によっても影響を受ける。今回の調査では、広範囲の光レベルの下から試料を得るため、スギ人工林、天然林の林床、大きな林冠ギャップ、小さなギャップ、尾根、谷間など多様な環境下で調査を実施した。このような環境による違いも、一定光レベルにおける伸長成長量の分散の増加に寄与したであろう。また、個体間の遺伝的差異も伸長成長量の分散を大きくする一因となっていると考えられる (依田 1971)。

#### (9) 説明変数としての pPAR の評価

3 種類の pPAR を説明変数とした回帰式を対比した場合、コシアブラとミズキの例を除き、DIF の回帰式の決定係数が最も高かった。DIF は伸長成長量の説明変数として、日射エネルギー全体を評価した

GLI や、日射エネルギー全体に占める割合が DIF よりも高い DIR (Chazdon 1988) と比較し、わずかではあるが優れているといえた。GLI と DIR が陽樹においても利用することのできない強い光 (Koike, 1991) を含んでいるのに対して、DIF は連続的に利用できる光レベルの指標であるため、伸長成長量の良い説明変数になるのではないかと推測される。

#### (10) 樹種特性

今回の調査で唯一の常緑広葉樹であったシロダモの稚樹は、閉鎖林内から林縁にかけて多く分布していたが、開放地ではその分布をほとんど認めることができなかった。このため、他の樹種と比較し高い pPAR 域のサンプルを得ることができなかった。スギ人工林内の暗い光環境下においても更新状況は良好であり、亜高木層に達している個体も多かった。シロダモは、低い散乱光のもとで更新可能な樹種であり、今回調査した樹種の中で最も耐陰性が高いと考えられた。

ブナの光の増加に伴う伸長成長量の増加は、DIF 20% 以下で顕著であるが、それ以上の明るさでは緩やかであった (図 5-6)。このような低い pPAR 域での伸長成長の敏感な反応については、すでにアメリカブナ (*F. grandifolia*; Horn 1971; Canham 1988a)、ヨーロッパブナ (*F. sylvatica*; Ellenberg 1986)、そして我が国のブナ (Peters *et al.* 1995) において報告されてきている。

徒長した枝は多汁質となりやすく病虫害や乾燥害を受けやすい (Oliver & Larson 1990)。林内の光質は R/FR 比が小さく樹木の徒長を促進する傾向があるが (水井 1981; 丸山ら 1984; 森川ら 1983)、暗い林内でも徒長せず一定の低い伸長成長量を維持する性質は暗い林内で長期間生存していく上で重要であるとみなされる。従って、低い pPAR 域でのブナの低い伸長成長量は、暗い光環境下での稚樹の生存率を高める一因となっているとも考えられる (Peters *et al.* 1995)。

ブナとイタヤカエデの成長様式はよく類似しているが、イタヤカエデのほうが高い pPAR 域で、僅かに伸長成長量が大きかった。*Fagus* と *Acer* の属レベル間のこのような関係については、Canham (1988) と Peters *et al.* (1995) によって報告されている。

コシアブラの稚樹は、DIF 15% 以上の閉鎖林内で多く観察された。同種の伸長成長量は低い pPAR 下

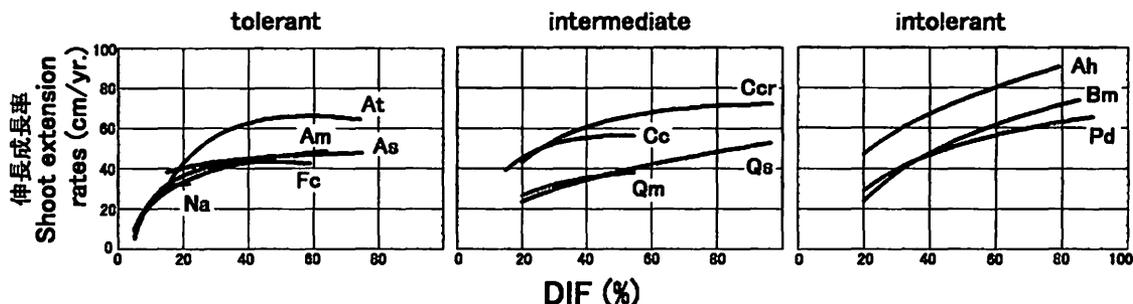


図5-6 DIRに関する最大成長曲線

個々の樹種のDIFのレンジは、定着に要する推定最低光量（MLL）から最大記録値の範囲。樹種の略号については表5-1を参照。

Maximum growth curves to DIF for each species

The curves range from minimum light level for seedling establishment to the DIF recorded. Symbols of species name are given in Table 5-1.

でも大きい値を示す傾向があるが、DIF 30%以上では光の増加に伴う伸長成長量の増加が顕著でなかった。伸長成長量の分散は、暗い環境下で大きい傾向があった。コシアブラは、大きく伸長成長する年と伸長成長量を著しく減少させる年があるが（紙谷・長江 1983; Seino 1998; § 3. 3），暗い環境下に分布する個体ほど伸長成長を休む年の頻度が高くなると考えられる。

トチノキの伸長成長量は、高いpPAR域でブナとイタヤカエデの伸長成長量を上回っていたが、DIF 10%以下では非常に小さい値を示した。トチノキの更新樹は、ブナやイタヤカエデと比較し、光要求度が大きい樹種であることが示唆される。

ミズキは、中間樹種に分類された樹種の中で唯一、閉鎖林内に分布していた。ミズキの伸長成長量は、コシアブラと同様、DIFよりもDIRによってよく説明された。同樹種は明るい環境下でシュートの伸展回数がより多くなり、高次のシュートほど高い光合成能を持つ傾向がある（小谷・富樫 1995）。このことは強い光を得られる場合、ミズキは伸展回数を多くすることによって柔軟に光資源を有効利用することができることを示唆している。このような性質から、DIRの光-成長曲線の決定係数が多少高くなったとも考えられる。なお、今回の調査では高いpPAR域に分布するサンプルを得ることができなかったため、伸長成長量は過小評価されている可能性が高い。

コナラの最大伸長成長量は、DIF 80%において記録された。最大伸長成長量が記録されるpPARは、

陰樹、中間樹種、陽樹の順に大きくなる傾向があったが、コナラの値は陽樹に匹敵していた。コナラとアカマツは暖温帯から中間温帯にかけての旧薪炭二次林の主要構成樹種であるが（伊藤・川里 1978; § 3. 3），両者の最大伸長成長量は近い値を示した。ミズナラとコナラの最大成長曲線は、DIF 20%から60%の範囲でよく一致していた。ミズナラの最大伸長成長量は、他の中間樹種と比較して低い値をとった。この結果は高いpPAR域でのサンプルが欠如していたためにもたらされた可能性が高い。

クリの最大伸長成長量は、中間樹種中最大で、アカマツよりも大きく、ウダイカンバやケヤマハンノキに近い値を示した。クリの稚樹の初期成長は、陽樹に匹敵することが示唆される。

ウダイカンバとケヤマハンノキの最大伸長成長量は、今回調査を行った樹種の中で最大であったが、後者の値が前者の値をやや上回った。光飽和点における光合成速度においても、同様の関係が報告されている（Koike 1988）。

常緑針葉樹のアカマツは、陽樹に分類された他の樹種と同様に高いpPAR域で最大伸長成長量を記録したが、最大伸長成長量は陽樹の落葉広葉樹と比較して低い値をとった。陰樹は、一般的傾向として最大伸長成長量をDIF 50%付近で記録したが、DIF 5~10%で伸長成長の増加が認められるシロダモ、ブナ、イタヤカエデと、DIF 10%以上から伸長成長が認められるトチノキ、コシアブラのグループに大別された。コシアブラの最大伸長成長量は、前者のグループの値に近かったが、DIF 15~20%の暗い環境

下でも、よく伸びる年に当たっている個体の伸長量は大きかった。一方、高いpPAR域でのサンプルを得ることのできなかったミズキとミズナラを除き、中間樹種と陽樹の最大伸長成長量はDIF 70%以上で記録した。また、中間樹種のクリとコナラの最大伸長成長量は、陽樹の最大伸長成長量に匹敵する値を示した。

樹種の耐陰性とは無関係に、最大成長曲線に対する光一成長曲線の比(式(5))は約0.7であった。好適な環境下での良好な伸長成長は、おおよそ光一成長曲線を0.7で序した値と推定される。

(11) 光一成長曲線および最大成長曲線の活用

高木性樹種の幼樹は、同一の光環境下において、ほぼ一定の伸長量で樹高成長するとみなされるという報告がある(石田 1974; Bormann & Likens 1979)。そこで、更新樹の受光量をもとに、光一成長曲線および最大成長曲線から年ごとの伸長成長量を求め、その値を積算しながら樹高成長を推定するという簡単なモデルについて検討した。比較対照は、平取の

針広混交林におけるギャップ更新の事例とした(§ 3. 1)。更新樹のサイズが伸長成長量におよぼす影響を無視した場合、 $yr1$ 年に $H_0$ の樹高を持つ更新樹の $yr2$ 年における樹高 $H$ は次のように表される。

$$H = H_0 + \sum_{t=yr1}^{yr2} F(DIF_t) \quad (6)$$

ここで、 $DIF_t$ は更新樹が $t$ 年に受けていたDIF、 $F(DIF_t)$ は光一成長曲線もしくは最大成長曲線とする。アントラセン法を用いて計測された散乱光は、林冠ギャップ内で25~40%、ギャップ周辺の閉鎖林分の林床で1~5%であった(図3. 1-2, 3)。このことから、ギャップ内のDIFは当ギャップが形成された1979年を契機として、5%から30%に上昇したものと仮定した。

回帰式から推定された樹高成長パターンは、実生段階では樹高をやや過大に推定する傾向があった(図5-7)。同モデルでは、更新樹のサイズが樹高成長におよぼす影響を考慮していないためにこのような結果となったと考えられる。しかしながら、

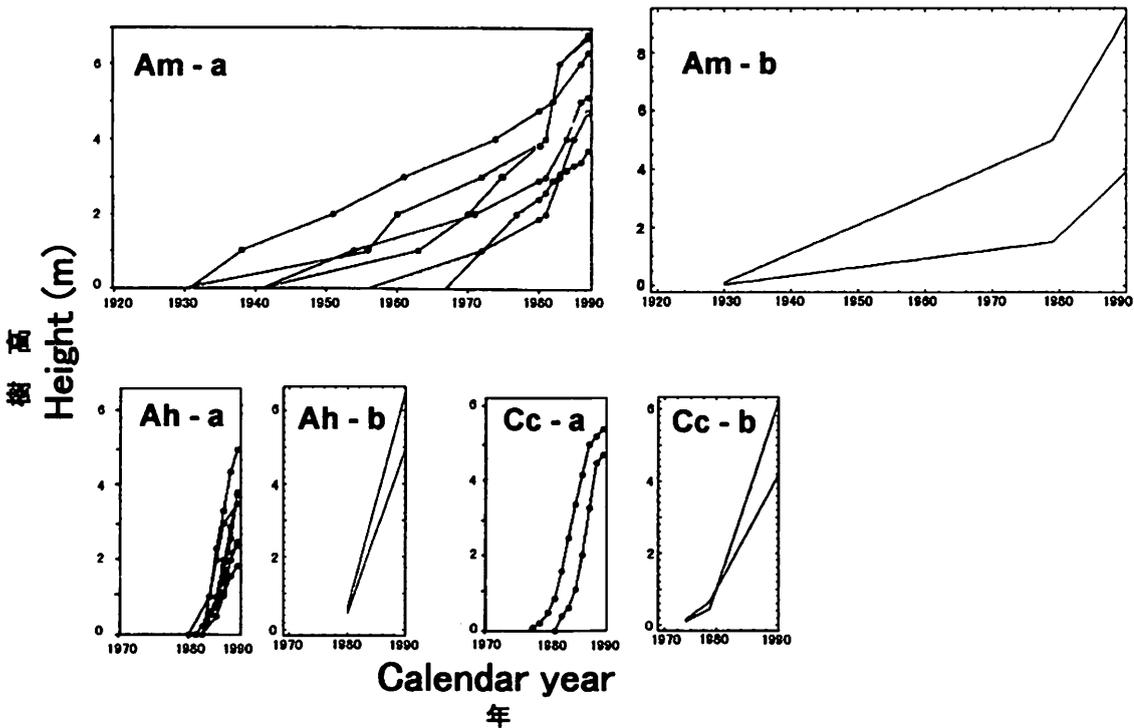


図5-7 林冠ギャップ内でのイタヤカエデ (Am)、ケヤマハンノキ (Ah)、ミズキ (Cc) の樹高成長  
ギャップは、1979年の台風15号によって形成されたものである。(a)樹幹解析(石田ら 1981)、  
(b)シミュレーションによる。

Height growth of *A. mono* (Am), *A. hirsuta* (Ah) and *C. controversa* (Cc) regenerated in the canopy gap

The canopy gap was formed by typhoon 15 in 1979. (a)by stem analyse(Ishida et al. 1981); (b)simulated.

1990年時点における実際の樹高は、いずれの樹種においても光-成長曲線および最大成長曲線によって推定された樹高の範囲内にほぼ収まっており、樹高成長は比較的によく推定された。ただし、樹木の樹高成長は壮年期以降で成長率が低下することも一般によく知られている (Mitscherlich 1970)。今後、ここで得られた成長曲線が具体的にどの成長段階にまで適応可能なのかということをも明らかにしていくことが重要と思われる (§ 6. 2. (7)参照)。

## 第6章 更新初期林分の動態とその予測

### § 6. 1. 更新初期林分の動態

森林は攪乱を契機として断続的に更新する性質がある (Oliver 1980/1981; 山本1984)。したがって、攪乱地における更新初期林分の動態を明らかにすることは、林分構造の成因を解明する上で意義があると考えられる。更新初期林分の動態は、主に更新樹の加入、成長、枯死によってもたらされる。前章では、更新樹の受光量と伸長成長の間に密接な関連があり、更新樹の樹高成長パターンは、更新樹の受光量の履歴からよく推定できることが示唆された。更新初期林分の発達過程では、更新樹相互の競合による自然間引きによって多くの更新樹が枯死していく (Kimura *et al.* 1986; Kikuzawa 1988)。更新樹が被陰下で枯死する確率は樹種の耐陰性と深く関係していることが予想される。

ここでは、§ 3. 2の調査地と同じ富山県有峰のブナ林内の孔状裸地 (人工的につくられた林冠ギャップ) に成立した更新初期林分の追跡調査から、更新樹の受光量と伸長成長および被圧枯死率の関係について検討した。また、同林分における更新樹の加入 (当年生稚樹の発生) の状況や更新樹の枯死や樹高の減少をもたらす光環境以外の要因についても調査を行った。

#### (1) 方法

##### 調査地

調査は、§ 3. 2と同じブナ林内林道土捨て場の更新初期林分で行った (図3. 2-1)。当土捨て場は、1977年に林道を開設した際の廃土を盛って造られたものであり、緑化のための実播は行われなかった (有峰管理事務所)。森林更新に際して、切り株からの萌芽や、埋土種子による更新はほとんど

存在せず、構成樹種のすべてが土捨て場造成後に侵入した実生に由来するものと推測される。

##### 更新樹の消長

調査では、地際付近から独立して成立する木本のすべてを調査対象とした。1990年に12m×12mの調査枠を設置し、更新樹の樹種、樹高、位置の毎木調査を実施した。その後、1994年まで、年1回秋に更新樹の生残、樹高成長の追跡調査を行った。更新樹の加入が認められた場合、随時記録に加えた。

被圧された更新樹では、樹冠の上部から葉を失い、枯れ下がる現象が多く認められた。枯れ下がりが認められた更新樹の樹高は、生きた葉のついてるところまでの地上高とした。更新樹の枯死および樹高の減少を認めた場合、その原因を被圧、もしくは鼠害 (坂口・伊藤 1965) に分類し記録した。被陰された環境下で枯れ下がり、立ち枯れた状態で枯死に至るものを被圧による枯死と判断した。

##### 更新樹の受光量の計測

1994年9月の曇天時に、光量子センサー (Prede 憐PAR-01 400-700nm) を用い、調査地内の全更新樹の受光量の計測を行った (図6. 1-1)。対照区では光量子センサーを三脚上に固定、計測区では測桿の先端に光量子センサーをとりつけ、ともに光量子密度を1秒間隔でデータロガー (KADEC-US, カデックKK.) に記録した。計測区では、データロガーとセンサーの間にスイッチを挿入し、計測時に電流を逆転させ電圧を記録した (図6. 1-2)。計測終了後、計測区の計測電圧が負に転じた際の相対散乱光を取得した。この方法では、一人で効率的に相対散乱光を計測することができる。

計測値をもとに、更新樹の受光量 (Diffuse site factor: DIF) を、次式によって算出した (§ 2. 2)。

$$DIF = DIF_0 \cdot PPF / PPF_0 \quad (DIF_0 = 0.84) \quad (1)$$

ここで、PPFは各更新樹の樹冠上部で計測された光量子密度、PPF<sub>0</sub>は対照区の光量子センサーで計測された光量子密度、DIF<sub>0</sub>は対照区の全天写真 (図6. 1-3) から推定されたDiffuse site factorである。なお、1994年の調査時点ですでに枯死した更新樹についても、生前の樹冠位置付近で同様の計測を行った。

#### (2) 種数

全調査期間を通じて高木性樹種17種、低木性樹種

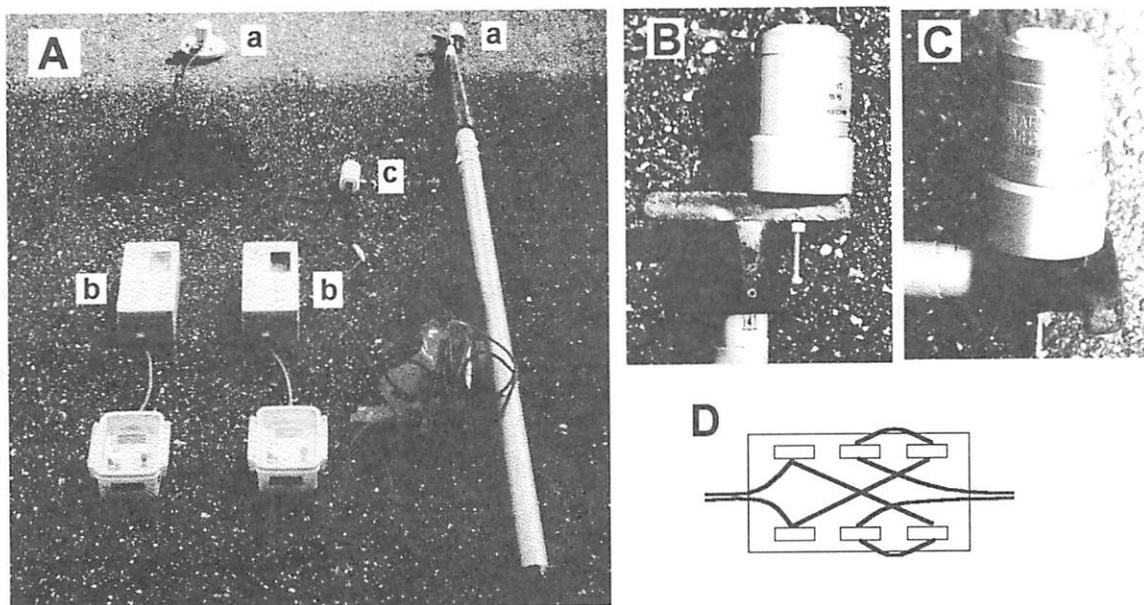


図6. 1-1 林内光環境の計測器のセット

A-左：対照区用，A-右：計測区用，(a)光合成光子密度センサー，(b)データロガー，(c)計測時に電流方向を変えるためのスイッチ，B：大きな更新樹を計測する際の光センサー位置，C：小さな更新樹用光センサー位置，D：スイッチ(c)の端子上的結線。

Instruments for light measurement

A-left: used at a control site, A-right: used on regenerated trees, (a) light sensors of photosynthetic photon density, (b) data loggers, (c) a switch to reverse an electric current, B: position of light sensor to measure on large trees, C: to measure on small trees, D: the connection of conducting wires in terminals of a switch(c).

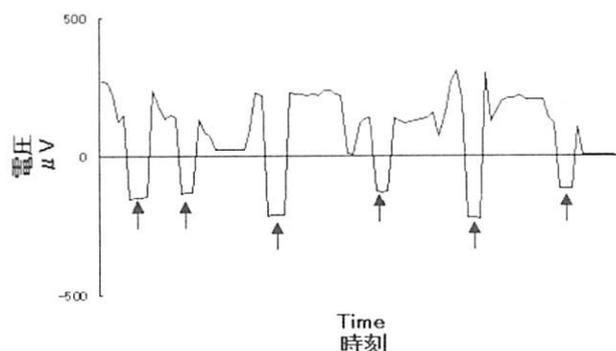


図6. 1-2 スイッチによる電流の逆転とデータ取り込みのタイミング (矢印)

Reverses of a electric current by a switch and timing of data input (showed by arrows)

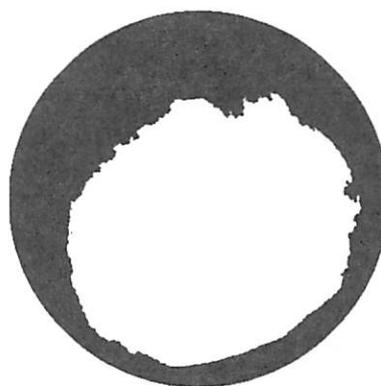


図6. 1-3 対照区センサー位置の全天写真  
Hemispherical photograph at control site

4種，合計21樹種を記録した(表6. 1-1)。調査開始時，枠内に7本生育していたシラカンバは1993年までにすべてが消滅し，サワグルミ，ハリギリ，コミネカエデの3種が調査期間中に新たに加入した。調査開始時19種であった出現種数は，1種が消滅，3種が追加されたことにより結果として調査終了時に21種へと増加した。途中で枯死した更新樹も含め，全調査期間中に記録された更新樹の総数は

616本であり，高木性樹種の上位4種であったイタヤカエデ，ブナ，オノエヤナギ，ケヤマハンノキが全体の81%を占めていた。

1個体から複数の幹を発生させていたタラノキ，タニウツギ，リョウブ以外の樹種では単幹で成立しており，更新樹の本数は個体数に相当していた。

(3) 更新樹の加入

調査期間中に8樹種で，実生の加入が観察された。

特に、イタヤカエデは、1993年を除くすべての年で加入があり、全加入本数の63%を占めていた。ブナは種子豊作年の翌年に当たる1991年と1994年に実生の加入が認められた。調査期間中のタラノキの加入は、すべてが根萌芽に由来するものであった。

表6. 1-1 調査期間中に記録した実生稚樹の本数  
Number of seedlings and saplings recorded during 4 years

(1990-1994; /144m<sup>2</sup>)

樹種 Species	本数 no.	(%)
<b>高木性樹種</b> Tree species		
<i>Acer mono</i> イタヤカエデ (Am)	168	(27.3)
<i>Fagus crenata</i> ブナ (Fc)	142	(23.1)
<i>Salix sachalinensis</i> オノエヤナギ (Ss)	137	(22.2)
<i>Alnus hirsuta</i> ケヤマハンノキ (Ah)	48	(7.8)
<i>Acer palmatum</i>		
<i>var. matsumurae</i> ヤマモミジ (Ap)	13	(2.1)
<i>Salix bakko</i> バッコヤナギ (Sb)	9	(1.5)
<i>Betula platyphylla</i>		
<i>var. japonica</i> シラカンバ		
<i>Acer rufinerve</i> ウリハダカエデ (Ar)	5	(0.8)
<i>Clethra barbinervis</i> リョウブ (Cb)	4	(0.6)
<i>Acer japonicum</i> ハウチワカエデ (Aj)	3	(0.5)
<i>Kalopanax pictus</i> ハリギリ (Kp)	2	(0.3)
<i>Tilia japonica</i> シナノキ (Tj)	1	(0.2)
<i>Sorbus commixta</i> ナナカマド (Sc)	1	(0.2)
<i>Fraxinus lanuginosa</i> アオダモ (Fl)	1	(0.2)
<i>Acer micranthum</i> コミネカエデ (Ami)	1	(0.2)
<i>Pterocarya rhoifolia</i> サウグルミ (PTr)	1	(0.2)
<b>小高木性樹種</b> Small tree species		
<i>Weigela hortensis</i> タニウツギ (Wh)	60	(9.7)
<i>Aralia elata</i> タラノメ (Ae)	9	(1.5)
<i>Hydrangea paniculata</i> ノリウツギ (Hp)	2	(0.3)
<i>Viburnum furcatum</i> オオカメノキ (Vf)	1	(0.2)
合計 Total	616	(100.0)

(4) 鼠兎害

主幹部分に鼠兎による食害を受けていた更新樹の割合は、年当たり平均1.4% (最小0.6%, 最大2.5%) であった (図6. 1-4)。また、食害を受けた更新樹の21.7%が枯死した。食害を受けた更新樹の樹高は、36.0±16.9cm (平均±標準偏差, 最小5cm, 最大64cm) であり、小さい樹高を持つ更新樹に偏っていた。

主幹が食害を受けた場合でも、側芽が主幹に変わり上長成長する例が多く観察された。樹高の大きい更新樹ほど、食害を受けた年の樹高の減少量が小さい傾向があった (図6. 1-5,  $r = -0.47, p < 0.05$ )。食害のダメージは小さい更新樹ほど大きく、大きい更新樹では食害を受けても、年内に前年の樹高を上回ることがあった。

(5) 被圧による枯死と枯れ下がり

1991~1994年の期間中、鼠兎害を受けなかった

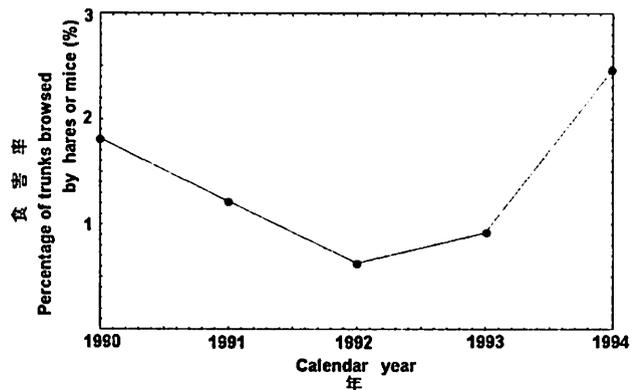


図6. 1-4 鼠兎による食害率  
Percentage of trunks browsed by hares or mice.

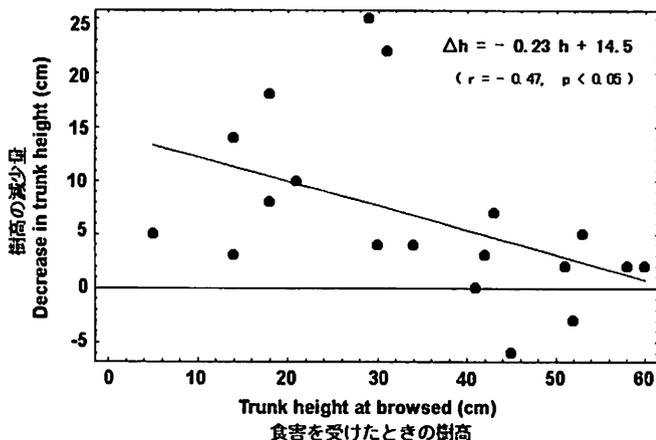


図6. 1-5 食害による樹高減少  
(前年末との差)  
Decrease in trunk height by browsing

表6. 1-2 調査期間中の実生および萌芽の新規加入数 (/144m<sup>2</sup>)  
 タラノキの新規加入はいずれも根萌芽による。他の樹種についてはすべて実生による。  
 Number of recruit seedlings or sprouts in each year (/144m<sup>2</sup>)  
 The recruits of *Aralia elata* were root sprouts. The recruits of the other species were seedlings.

樹種 Species	1990	1991	1992	1993	1994	合計 Total
<i>Acer mono</i> イタヤカエデ	27	37	10	0	21	95
<i>Fagus crenata</i> ブナ	0	18	0	0	16	34
<i>Acer palmatum</i> var. <i>matsumurae</i> ヤマモミジ	0	1	1	5	3	10
<i>Aralia elata</i> タラノキ	3	0	1	1	0	5
<i>Kalopanax pictus</i> ハリギリ	0	0	0	0	2	2
<i>Acer rufinerve</i> ウリハダカエデ	1	0	0	0	1	2
<i>Acer japonicum</i> ハウチワカエデ	1	0	0	1	0	2
<i>Pterocarya rhoifolia</i> サワグルミ	0	1	0	0	0	1
<i>Acer micranthum</i> コミネカエデ	0	0	0	0	1	1

表6. 1-3 被圧され枯死した更新樹とその樹冠部分の光環境  
 Regenerated trees died by suppression and their light conditions

樹種 Species	幹総数 Total trunks					被圧によって枯死した幹 Trunks died by suppression					死亡率 Death ratio (%)
	DIF					DIF					
	no.	mean	S.D.	min.	max.	no.	mean	S.D.	min.	max.	
<i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i> シラカンバ	7	4.3 ±	1.2	(2.5 -	6.7)	7	4.3 ±	1.2	(2.5 -	6.7)	100.0
<i>Salix bakko</i> バッコヤナギ	9	5.1 ±	1.5	(2.0 -	7.4)	6	4.4 ±	1.3	(2.0 -	5.9)	66.7
<i>Salix sachlinensis</i> オノエヤナギ	137	13.2 ±	19.7	(0.0 -	85.3)	69	4.4 ±	1.4	(0.0 -	8.6)	50.4
<i>Hydrangea paniculata</i> ノリウツギ	2	5.1 ±	0.1	(5.0 -	5.1)	1	5.0 ±	0.0	(5.0 -	5.0)	50.0
<i>Alnus hirsuta</i> ケヤマハンノキ	48	36.7 ±	37.7	(1.7 -	85.0)	19	4.8 ±	2.1	(1.7 -	8.4)	39.6
<i>Weigela hortensis</i> タニウツギ	58	5.7 ±	8.6	(1.3 -	67.7)	20	3.3 ±	1.1	(1.7 -	5.9)	34.5
<i>Acer rufinerve</i> ウリハダカエデ	5	2.7 ±	0.8	(1.7 -	3.9)	1	1.7 ±	0.0	(1.7 -	1.7)	20.0
<i>Fagus crenata</i> ブナ	123	3.3 ±	1.6	(0.7 -	7.0)	19	2.0 ±	0.9	(0.8 -	4.2)	15.4
<i>Acer mono</i> イタヤカエデ	157	3.1 ±	1.4	(0.0 -	8.5)	19	1.7 ±	1.0	(0.0 -	4.2)	12.1
<i>Aralia elata</i> タラノキ	9	3.9 ±	1.3	(1.7 -	5.8)						
<i>Acer japonicum</i> ハウチワカエデ	3	4.0 ±	0.8	(3.2 -	5.2)						
<i>Clethra barbinervis</i> リョウブ	4	3.1 ±	1.1	(2.3 -	5.0)						
<i>Acer micranthum</i> コミネカエデ	1	4.5									
<i>Acer palmatum</i> var. <i>matsumurae</i> ヤマモミジ	13	2.4 ±	1.0	(0.9 -	4.1)						
<i>Fraxinus lanuginosa</i> アオダモ	1	3.7									
<i>Kalopanax pictus</i> ハリギリ	2	1.8 ±	0.5	(1.3 -	2.3)						
<i>Pterocarya rhoifolia</i> サワグルミ	1	3.7									
<i>Sorbus commixta</i> ナナカマド	1	2.2									
<i>Tilia japonica</i> シナノキ	1	4.9									
<i>Viburnum furcatum</i> オオカメノキ	1	3.2									

584本の更新樹のうち、163本 (27.9%) が、被圧によって枯死した。被圧による枯死は、9 樹種で認められた (表6. 1-3)。本数の多かったほとんどの樹種で被圧による枯死が確認されたといえる。枯死率は、カバノキ科のシラカンバ、ケヤマハンノキ、

ヤナギ科のバッコヤナギ、オノエヤナギで高かった。ブナ、イタヤカエデの更新樹は、カバノキ科、ヤナギ科の樹種と比較し、被圧枯死する頻度、DIFともに低い値をとった。暗い環境下に生育する更新樹ほど被圧枯死する頻度が高く、ブナ、イタヤカエデ、

ケヤマハンノキ、オノエヤナギの主要高木性樹種4種では、受光量と被圧枯死率の間に負のべき乗数を持つ指数式が成立した(図6. 1-7)。

被圧による枯れ下がり、被圧枯死の発生する光強度の範囲で観察され、被圧による枯れ下がりが進行した後、枯死に至ることが示唆された。

ケヤマハンノキとオノエヤナギの被圧による枯れ下がりの量 $\Delta h$ は、次式で表された。

$$A.hirsuta \quad \Delta h = 1.02 DIF + 0.05 h - 30.0$$

$$(r = 0.58, p < 0.05) \quad (2)$$

$$S.sachalinensis \quad \Delta h = 1.10 DIF - 0.09 h + 19.7$$

$$(r = 0.64, p < 0.001) \quad (3)$$

ここで、 $h$ は樹高、DIFはDiffuse site factorである。なお、ブナとイタヤカエデの被圧による枯れ下がり量に関しては、同式において関係が見出されなかった。

その他の原因による更新樹の枯死

リョウブの2幹が、1991~1992年の冬期間に、積雪圧によって移動した石の下敷きになって枯死した。

(6) 更新樹の分布密度

更新樹の総本数は、調査区全体で、1990年の496本から1994年の443本へと緩やかに減少していた(図6. 1-8)。

実生の発生がなく被圧枯死率の高かったカバノキ科(シラカンバ ケヤマハンノキ)、ヤナギ科(オノエヤナギ バッコヤナギ)の樹種の更新樹密度は、調査期間中に減少した。一方、実生の発生があり被圧枯死率の低いカエデ科(イタヤカエデ、ヤマモミジ、ハウチワカエデ、コミネカエデ、ウリハダカエデ)、ブナ等の更新樹密度は増加もしくは一定傾向にあった(図6. 1-9)。

ケヤマハンノキとオノエヤナギでは、小さい樹高階で密度が減少する傾向があったが、上層木の伸長成長は旺盛で林分の上層を構成していた。1990年か

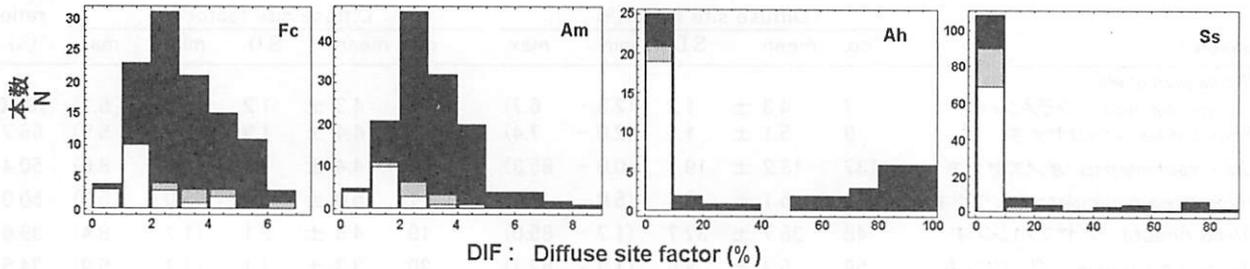


図6. 1-6 各DIFレベルにおける更新樹の分布頻度  
 食害を受けた更新樹は除外している。白抜き：調査期間中(1991~1994)に枯死した更新樹、灰色：枯れ下がりが認められた更新樹、黒：調査期間中健全であった更新樹。(Fc)ブナ、(Am)イタヤカエデ、(Ah)ケヤマハンノキ、(Ss)オノエヤナギ。

Number of regenerated trees in each DIF class  
 The regenerated trees browsed are eliminated. Open: died by suppression during the period (1991~1994), Gray: with the trunk died back, Closed: survived for the period. (Fc) *Fagus crenata*, (Am) *Acer mono*, (Ah) *Alnus hirsuta*, (Ss) *Salix sachalinensis*.

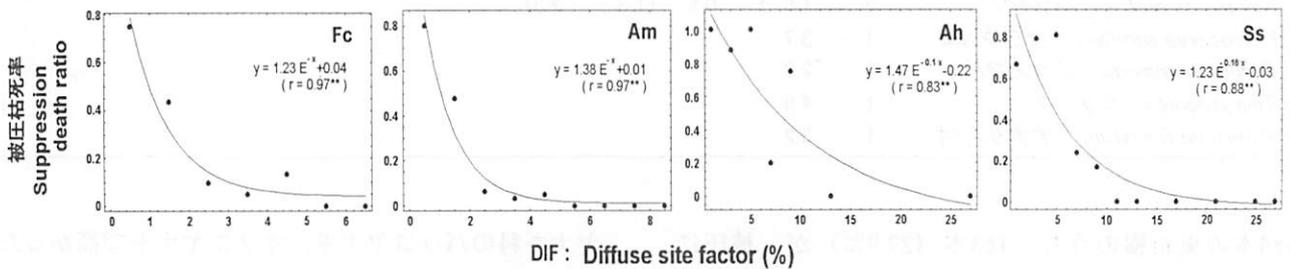


図6. 1-7 DIFと被圧枯死率の関係  
 回歸曲線と相関係数を図内に示す。  
 Relationship between DIF and suppression death ratio  
 Regression curves and correlation coefficients are shown in each figure. \*\*:  $p < 0.001$ .

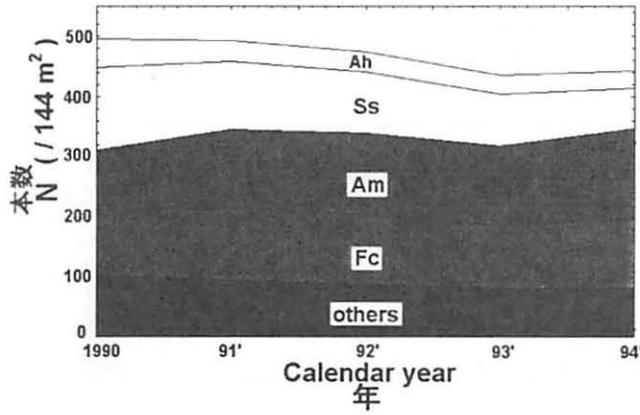


図 6. 1-8 更新樹のそす本数の経年変化  
樹種の略号については表 6. 1-1 参照。  
Total number of regenerated trees in each year  
Abbreviations of species name are given in Table 6.1-1.

ら1994年までの4年間でオノエヤナギの最大樹高は7 mから9 m, ケヤマハンノキの最大樹高は8 mから11mの樹高階へと進級した。ブナとイタヤカエデの更新樹は1994年に至っても1本のブナを除き樹高1 m以下であった。

(7) 分布構造

1994年時に調査区内に生育していた更新樹の根元の座標値をもとに、調査区を4分割、16分割、256分割した場合について、 $I\delta$  (Morishita 1959) を計算した。全更新樹の平面分布は、全ての分割基準でランダムであった (図 6. 1-10, F test,  $p < 0.05$ )。この傾向は、樹高1 m以上の更新樹を対象とした場合でも同様であった。

閉鎖林分では下層木が集中分布する傾向があることが知られているが (菊沢 1983), 今回の調査では林分の下層に高密度に分布していたブナ・イタヤカ

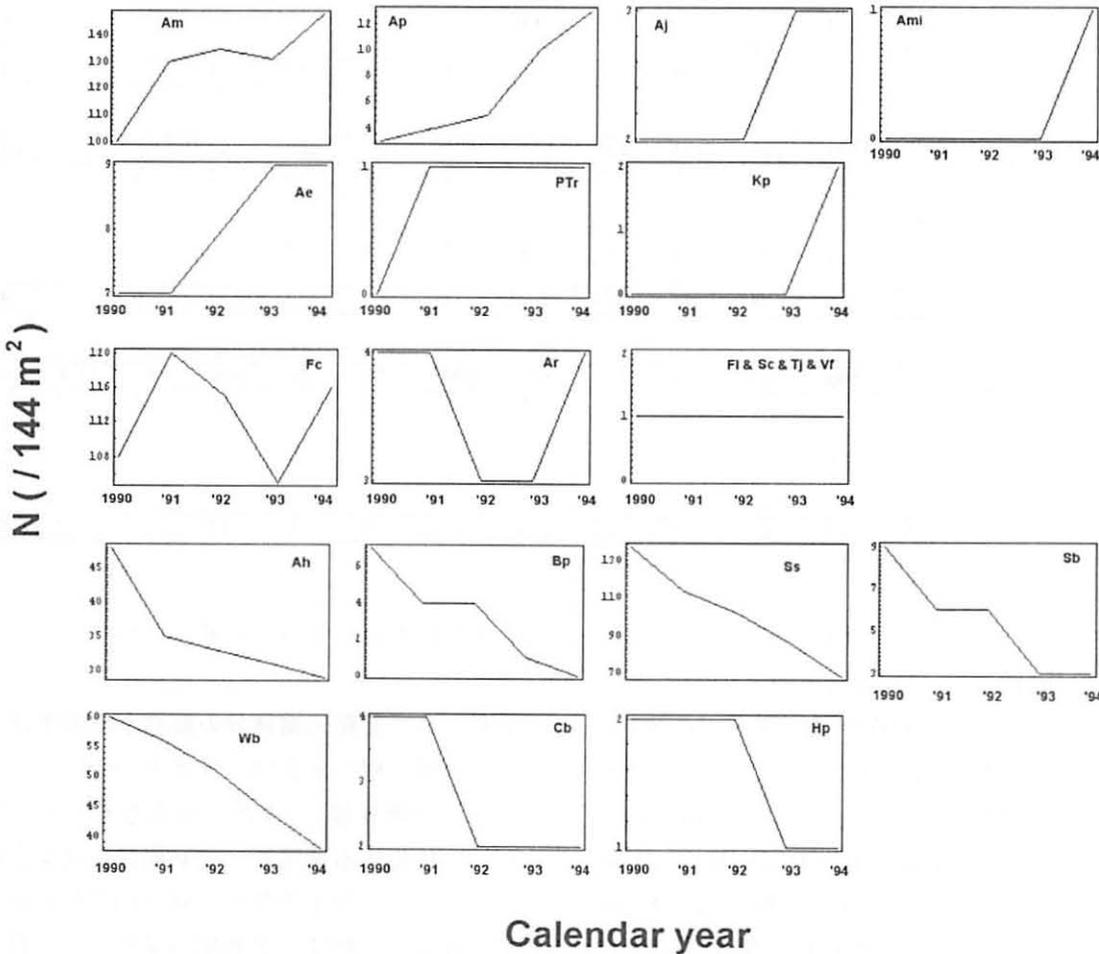


図 6. 1-9 更新樹の本数の経年変化  
樹種の略号については表 6. 1-1 を参照。  
Number of regenerated trees in each year (/144cm<sup>2</sup>)  
Abbreviations of species name are given in Table 6.1-1.

表6. 1-4 更新樹の樹高階別本数密度 (/144m<sup>2</sup>)  
Density of regenerated trees in each height class (/144m<sup>2</sup>)

樹種 species	樹高階 height class (cm)												合計 Total
	0	100	200	300	400	500	600	700	800	900	1000	1100	
1990													
Ah ケヤマハンノキ	7	2	5	3	4	6	10	9	2				48
Am イタヤカエデ	100												100
Fc ブナ	108												108
Ss オノエヤナギ	2	21	37	40	16	14	6	1					137
others その他	54	40	9										103
合計 Total	271	63	51	43	20	20	16	10	2				496
1991													
Ah			4	2	2	4	9	8	5	1			35
Am	130												130
Fc	119	1											120
Ss	2	10	25	33	20	11	9	3					113
others	47	36	11		1								95
Total	298	47	40	35	23	15	18	11	5	1			493
1992													
Ah		1	1	2	4	2	5	8	9	1			33
Am	135												135
Fc	114	1											115
Ss	2	8	22	27	17	14	6	4	2				102
others	39	36	14										89
Total	290	46	37	29	21	16	11	12	11	1			474
1993													
Ah			2	1	3	2	4	5	5	7	2		31
Am	131												131
Fc	104	1											105
Ss		8	11	24	16	14	7	4	2				86
others	40	25	15	2									82
Total	275	34	28	27	19	16	11	9	7	7	2		435
1994													
Ah			2	1	1	1	5	3	3	10	2	1	29
Am	148												148
Fc	115	1											116
Ss		1	6	21	18	7	6	5	3	1			68
others	41	21	19	1									82
Total	304	23	27	23	19	8	11	8	6	11	2	1	443

エデのいずれも、すべての分割基準でランダム分布をしていた(図6. 1-11, F test,  $p < 0.05$ )。ただし、オノエヤナギの分布密度が低い場所(x: 800-1200cm, y: 800-1200cm付近)で、ブナがやや高密度に分布する傾向があった。また、ブナでは、おそらく野ネズミによって貯蔵された種子(箕口 1996)に由来するものと推測されるが、1個所(x: 651cm, y: 1174cm付近)に8本の実生稚樹が集中して発生しているのを観察した。

オノエヤナギ、ケヤマハンノキの分布は、部分的に多少偏りが認められたが、集中度は高くなく、これらの樹種の更新樹もほぼランダムに近い状態で調

査区内に生育していると考えられた。

## § 6. 2. 更新初期林分の動態とその予測

更新樹の樹高成長は、受光量の履歴からよく推定できた(第5章)。また、前節§ 6. 1では更新樹が被圧枯死する頻度も、更新樹の受光量と密接な関連があることが示された。林分内の任意地点の光環境が推定できれば、更新樹の受光量と伸長成長量、被圧枯死頻度の関係をもとに更新初期林分の動態が予測できると考えられる。

任意地点の光環境は、その場所の全天写真像から推定することができる(Anderson 1964a)。樹木の

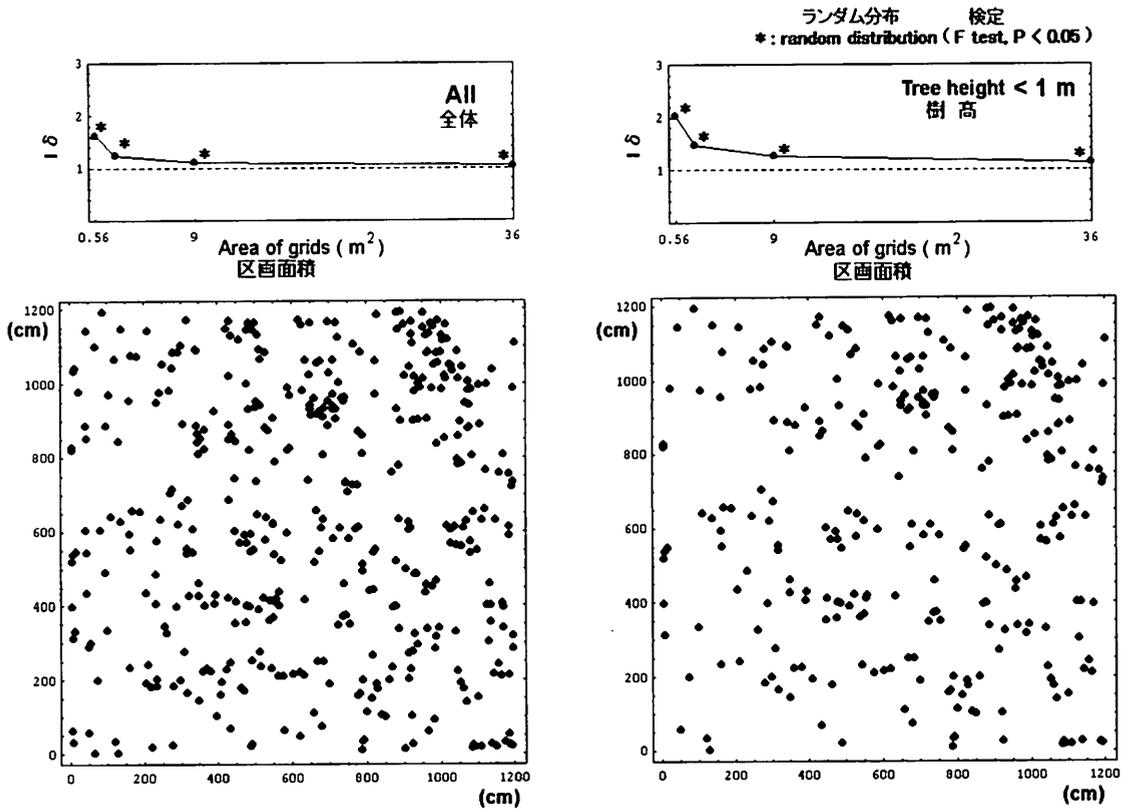


図 6. 1-10 森下 (1959) からみた更新樹の分布傾向  
I- $\delta$  index (Morishita 1959) for all tree species

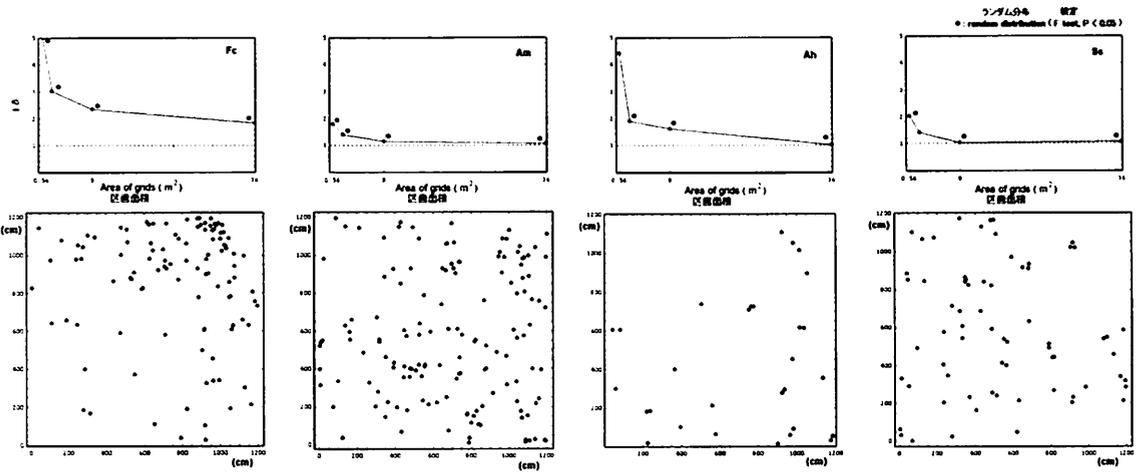


図 6. 1-11 森下 (1959) からみた更新樹の分布傾向  
I- $\delta$  index (Morishita 1959) for main tree species

形状は環境によって柔軟に変化する性質があるが、木の大きさと葉量には一定の関係があり、高木性樹種の幼木は主幹と樹冠からなる一定の形状を呈していると仮定することもできる (Horn 1971; 依田 1971)。樹形を単純化した各更新樹の位置関係から林内任意地点での全天写真像を作成し、Anderson (1964a) の方法を用いて林内任意地点の光環境を推

定できるのではないかと考えられる。

本節では、最初に更新初期林分の林内任意地点における光環境の推定手法について検討する。次に、その推定手法を用い、前節の調査林分の環境条件をもとに、同地点における更新林分の動態予測を行い、実際の調査結果と対比を試みる。

(1) 林内任意地点の光環境の推定

すべての更新樹の樹形を単一の単純な樹形で表し、樹木の位置関係から任意地点で撮影される全天写真の像を幾何学的に求めた。さらに、その全天写真の像から Anderson (1964a) の方法を用い Diffuse site factor (DIF) を推定した。

樹形

すべての更新樹の樹形を、樹高 1 に対し、樹冠高 2/3、樹冠直径 1/3 の形状に統一した (図 6. 2-1)。また、樹冠の形状は、上部 2/3 楕円形、下部 1/3 を半球形で構成した。この樹形は、平均的な樹形を想定し経験的に決めたものであるが、樹冠直径に関しては、後述の DIF の推定精度が最もよくなる値を stepwise 法で求めた。樹冠の中心を通る断面は、次

式によって表される。

$$ch = (2/3) h \quad (ch: \text{樹冠高}, h: \text{樹高}) \quad (1)$$

$$cw = ch/2 \quad (cw: \text{樹冠幅}) \quad (2)$$

$$tl = h - ch \quad (tl: \text{枝下高}) \quad (3)$$

$$UpperCrown(x) = (ch - cw/2) / (cw/2) \sqrt{(cw/2)^2 - x^2} + tl + cw/2 \quad (4)$$

$$LowerCrown(x) = -\sqrt{(cw/2)^2 - x^2} + tl + cw/2 \quad (5)$$

(Crown(x): 樹冠辺縁部の高さ, x: 幹軸からの距離,  $-cw/2 \sim cw/2$ )

全天写真像の推定

任意地点から観察される樹木のシルエットを、任意地点と樹木を結ぶ接線方向の球座標 (仰角, 方位角) の集まりとして求めた (図 6. 2-1)。但し、計算速度の向上を図るため、シルエットの最大仰角

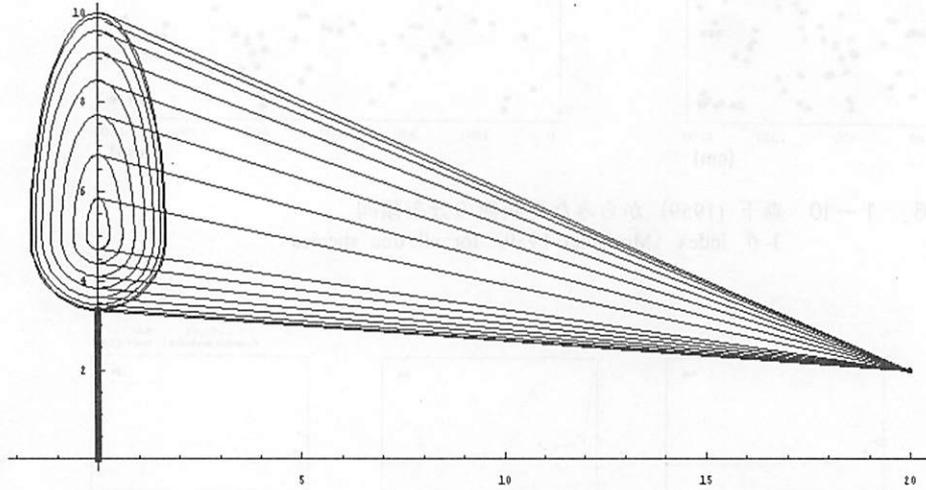


図 6. 2-1 樹形とシルエット  
Tree shape and silhouette

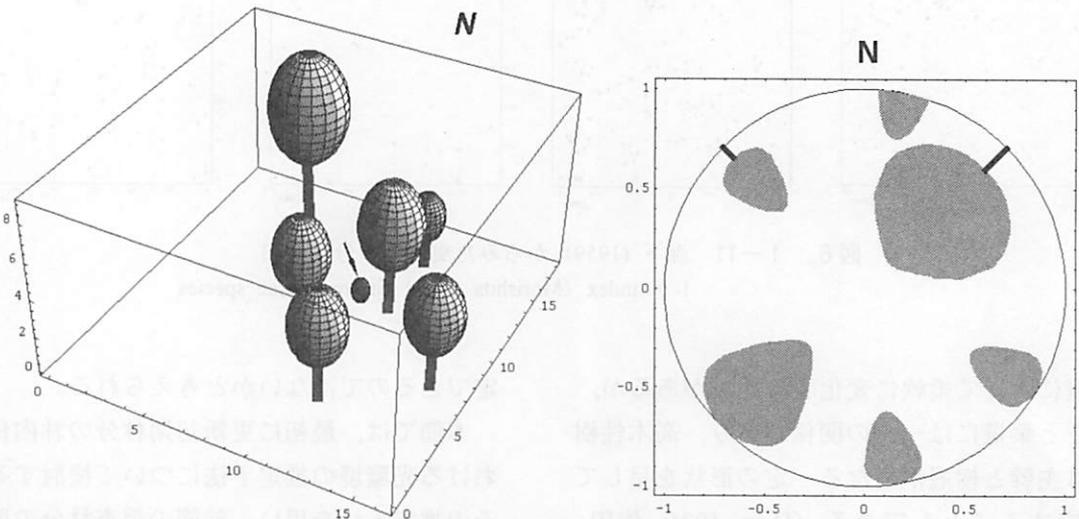


図 6. 2-2 樹木位置と推定された全天写真像 (矢印の位置から観察)  
Trees location and estimated image of hemispherical photograph taken from a point showed by an arrow

を樹冠との接線ではなく樹木の最高点に対する仰角として求めるなどの計算の簡略化を行った。全天写真の像を作成するため、球座標から平面座標へ、等距離射影法による座標変換を行った。等距離射影法は、距離と天頂角が比例する座標変換法であり、Nikkorの魚眼レンズ (8mm f/2.8 180° fisheye) が採用している。仰角  $\alpha$ 、方位角  $\beta$  の球座標上の点は、平面座標  $x, y$  へ、次式によって変換した。

$$x = cx + ((\pi/2 - \alpha) / (\pi/2)) (cr \sin \beta) \quad (6)$$

$$y = cy + ((\pi/2 - \alpha) / (\pi/2)) (cr \cos \beta) \quad (7)$$

( $cr$ : 全天写真の半径, ( $cx, cy$ ): 全天写真の中心座標)

なお、有峰の調査地では林冠ギャップ (約 1 ha; 図 2. 2-1) の林縁の影響が無視できないと考えられたため、更新林分の林冠層上部で撮影された全天写真を重ね合わせて、DIF推定に用いた (図 6. 2-3)。

DIF (Diffuse site factor) の計算

推定された全天写真像の画像データを用いて、Anderson (1964a) および Ter Steege (1993) の方法を参照してDIFの計算を行った。天球輝度の分布の

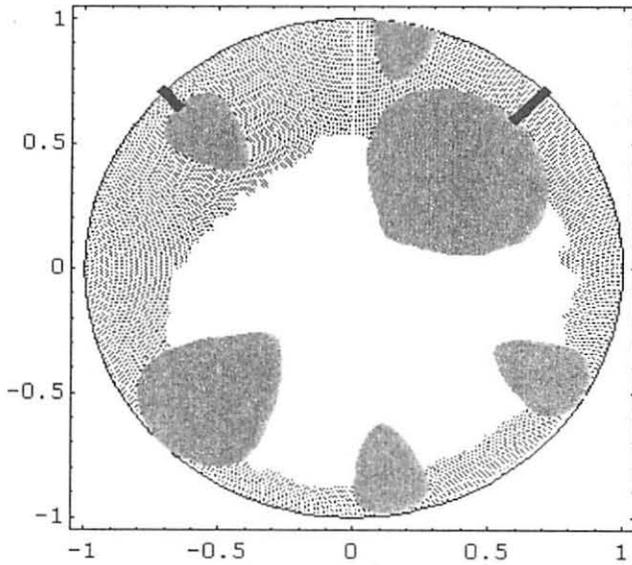


図 6. 2-3 林縁の全天写真像のオーバーラップ  
林縁で全天写真 図 6. 1-3) は図 2. 2-1 の土捨て場の中央で撮影されたもの。  
Estimated image of hemispherical photograph overlaid with the forest edge  
The hemispherical photograph was taken in the canopy gap (Fig. 2.2-1, 6.1-3).

推定にはSOC model (Standard overcast sky model; Moon & Spencer 1942) を用いた。

$$L\alpha = 1/3 Lz (1+2 \sin \alpha) \quad (8)$$

( $L\alpha$ : 仰角  $\alpha$  の天空輝度,  $Lz$ : 天頂部の天空輝度)

を用いた。仰角  $\alpha$  の空から水平面に入射する散乱光  $I(\alpha)$  は、仰角  $\alpha$  における天空輝度に仰角  $\alpha$  の天空面積を乗じ、垂直成分に変換した値として得られる。仰角  $\alpha$  の球の部分表面積 (半径  $r$ ) は、 $2\pi r^2 \int \sin \alpha \, d\alpha$  であるが、相対値は単純に、 $\cos \alpha$  となる。

$$I(\alpha) = (1+2 \sin \alpha) \sin \alpha \cos \alpha \quad (9)$$

天球を、天頂角0.5度から89.5度まで、1度刻みで90個のリング状のセグメントに分割し (Ter Steege 1993)、各セグメントで空の部分の面積  $A(z)$  を求めた。そして、DIF (Anderson 1964a) を、

$$DIF = \frac{\int_{z=0.5}^{89.5} A(z) I(z) \, dz}{\int_{z=0.5}^{89.5} I(z) \, dz} \quad (10)$$

として算出した。なお、樹冠の透過光は考慮しなかった。

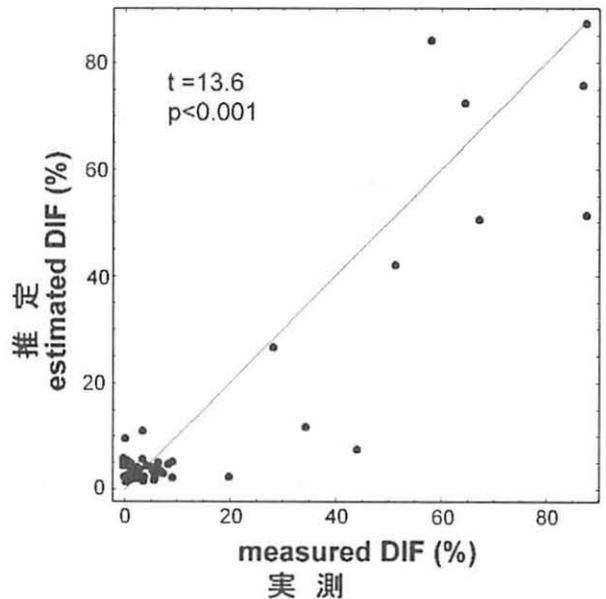


図 6. 2-4 DIFに関する推定値と実測値の相関図  
図内に  $y = x$  の直線を示す。  
Relationship between estimated DIF and DIF measured by sensor  
The line of  $y = x$  is shown in the figure.



当年実生の苗高

ブナとイタヤカエデの当年生実生は、本葉第1葉のみを展開した状態で生育期間を終えるものとし、それぞれの苗高を $8.9 \pm 1.7\text{cm}$  (平均 $\pm$ 標準偏差)、 $7.1 \pm 1.5\text{cm}$ とした (§ 6. 1 参照)。また、ケヤマハンノキとオノエヤナギの当年生実生の苗高については、Seiwa and Kikuzawa (1996) を参照し、ともに苗高を $5.0 \pm 1.0\text{cm}$ とした。

伸長成長量

個々の更新樹の伸長成長量を、それぞれの受光量から推定した。ブナ、イタヤカエデ、ケヤマハンノキの3種に伸長成長量の推定には、第5章の光-成長曲線 (表 6. 2-2) を用いた。オノエヤナギの

光-成長曲線については、固定調査地の調査結果 (§ 6. 2) をもとに作成した。

発生初期の実生の伸長成長量が小さいことを考慮し (第2章)、苗畑での育苗経験から便宜的に、2年生時で光-成長曲線の伸長成長量の1/3、3年生時で2/3、4年生以降では1倍の値を与えた (図 6. 2-6)。

成長阻害要因

a. 被 圧

更新樹の受光量DIFから被圧枯死率を求め (図 6. 1-7, 表 6. 2-3), 乱数 (0~1) が被圧枯死率を下回った場合、その更新樹は被圧によって枯死するものとした。

表 6. 2-2 光-成長曲線

$\Delta h$ : 伸長成長率 (cm/yr);  $x$ : DIF (Diffuse site factor).

Light-growth curves

$\Delta h$ : height growth rate (cm/yr);  $x$ : DIF (Diffuse site factor).

樹 種 species	光-成長曲線 Light-growth curve		
<i>F. crenata</i> ブナ      Fc*	$\Delta h =$	$16.6 \text{ Log}[x] - 0.24 x - 18.6$	
<i>A. mono</i> イタヤカエデ      Am	$\Delta h =$	$6.8 \text{ Log}[x] + 0.26 x - 9.2$	
<i>A. hirsuta</i> ケヤマハンノキ    Ah	$\Delta h =$	$9.0 \text{ Log}[x] + 0.25 x + 7.1$	
<i>S. sachalinensis</i> オノエヤナギ      Ss	$\Delta h =$	$33.4 \text{ Log}[x] + 0.09 x - 78.5$	

\* Abbreviations of species name

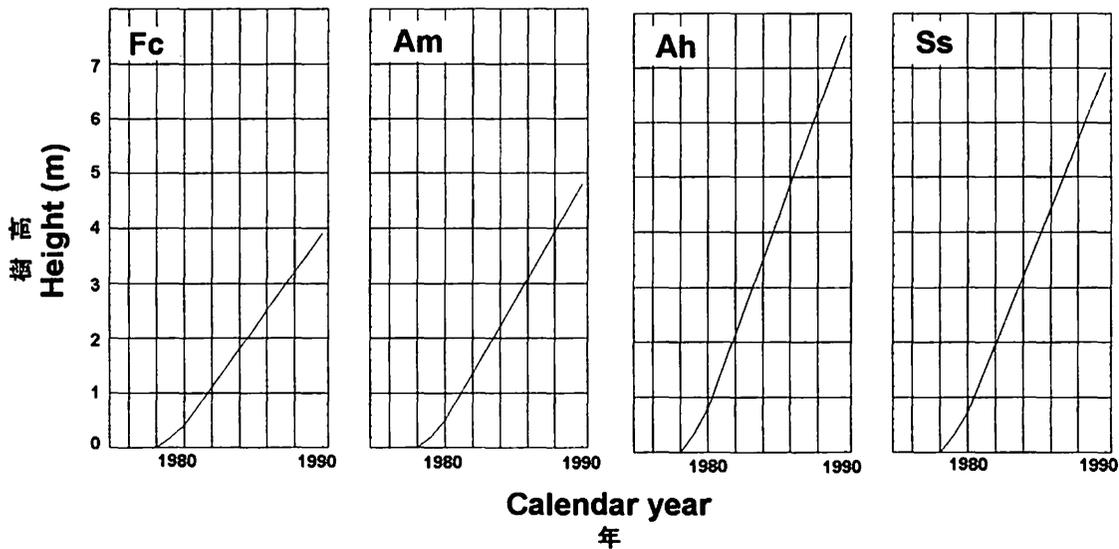


図 6. 2-6 ブナ、イタヤカエデ、ケヤマハンノキ、オノエヤナギの樹高成長パターン

樹高成長パターンはDIF 84%の一定光環境下での推定図 (図 6. 1-3)。図 3. 2-4 および § 5(11)を参照。

Height growth patterns for *F. crenata* (Fc), *A. mono* (Am), *A. hirsuta* (Ah), and *S. sachalinensis* (Ss)

Height growth patterns were estimated under 84% DIF constant (Fig 6.3-1). See Fig 3.2-4 and § 5(11).

表6. 2-3 被圧枯死率 (図6. 1-6. 1-7参照)  
Suppression death ratio (see Fig. 6.1-7)

樹種 species	被圧枯死率 Suppression death ratio				
<i>Fagus crenata</i>	ブナ	Fc*	1.23	$e^{-DIF}$	+ 0.04
<i>Acer mono</i>	イタヤカエデ	Am	1.38	$e^{-DIF}$	+ 0.01
<i>Alnus hirsuta</i>	ケヤマハンノキ	Ah	1.47	$e^{-0.1 DIF}$	- 0.22
<i>Salix sachalinensis</i>	オノエヤナギ	Ss	1.23	$e^{-0.18 DIF}$	- 0.03

\*樹種略号, x: DIF (光合成有効放射の散乱光成分).

\* Abbreviations of species name, x: DIF (Diffuse site factor).

ブナとイタヤカエデの伸長成長量は, DIF 3.5%以下で0 cm/yrとした。

ケヤマハンノキとオノエヤナギの更新樹は, 受光量がDIF 20%以下になると, DIFと樹高  $h$ を説明変数とする重回帰式 (§ 6. 1. (2), (3)) にもとづいて枯れ下がるものとした。樹高が負の値をとった場合, その更新樹は枯死するものとした。

#### b.動物による食害

毎年, 苗高50cm以下の更新樹が2%の確率で動物による食害を受け, 主幹長の減少 $\Delta h$ は次式で与えられるものとした (図6. 1-5)。

$$\Delta h = -0.23 h + 14.5 \quad (11)$$

また, 加害された更新樹の20%が枯死するものとした。

#### c.その他

雪害等その他の成長障害の影響は無視した。

#### (3) 計算の実行

科学技術計算用のプログラム言語の一つである Mathematica (Wolfram ver. 3.0) でプログラムを作成し, Pentium II (266MHz) を搭載したパーソナル・コンピュータ上で計算を実施した。シミュレーションの計算過程で最も時間を要したのは, 光環境の推定であった。計算対象となる周辺木の本数が千本以上になると, 一つの全天写真像を作成するのに数十分を要した。すべての個体の光環境を全天写真像から予測することは, 計算速度の面から不可能であった。林分内の更新樹が受光するDIFは樹高の増加とともに漸増する傾向があることから (図6. 2-5), 樹高階毎のサンプルのDIFの平均と標準偏差から個々の更新樹が受光するDIFを与えた。サンプルは, 樹高階を10クラス, 各樹高階のサンプル数を10本とし,

林縁の影響を受けない林分中央部の更新樹をランダム抽出した。また, 更新樹の受光量は, 樹冠中心部 (x, y, 2/3 h) の位置から推定される全天写真像によって評価した。

シミュレーションでは, 1年を単位として, 加入個体の追加, 個々の更新樹の光環境の推定, 生育期間終了時の樹高の推定, 枯死判定を順次実施し, 樹種, 位置, 樹高からなる毎木資料を毎年繰越しながら推定期間の動態を予測した (図6. 2-7)。なお, フローチャート (図6. 2-7) では, 計算開始直後に前生樹の毎木資料をとりこむこととなっているが, 今回の事例では前生樹がまったく存在しない状態からの森林更新であるため, データの存在しない毎木資料を入力した。平均値と標準偏差をもとにしたデータは, モンテカルロ・シミュレーションの方法に従い, 正規型乱数を用いて発生させた。

#### (4) 林床のDiffuse site factor (DIF)

更新開始後, 更新樹の密度の増加と成長にともなって, 林床のDIFは減少していった (図6. 2-8)。その減少速度は, ケヤマハンノキとオノエヤナギの発生密度が高いシミュレーションほど, 大きい傾向があった。林床の平均散乱光が20%を下回った時期は, 更新開始から, シミュレーション①, ②, ③の順に, 12年目, 6年目, 4年目であった。

#### (5) 更新樹の分布密度

ケヤマハンノキのピーク時における本数密度は, シミュレーション①90本/144m<sup>2</sup>, ②1400本/144m<sup>2</sup>, ③3500本/144m<sup>2</sup>であり, シミュレーション別の本数密度の差は大きかった (図6. 2-9)。しかし, 本数密度の高いシミュレーションほど, 更新樹の本数密度が減少する時期が早く急激に減少する傾向があり, 最終的な本数密度は, いずれのシミュレーショ

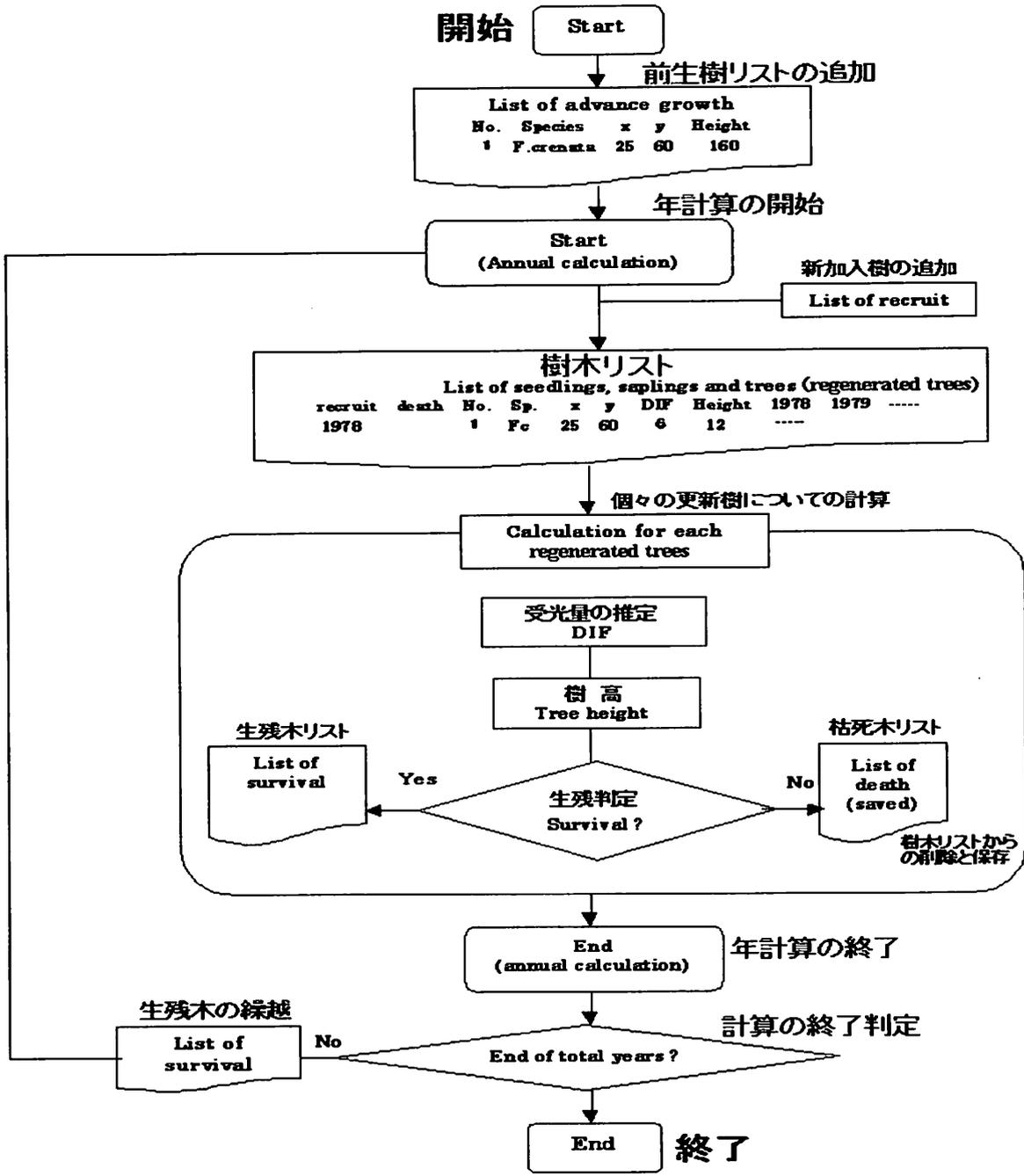


図 6. 2-7 フローチャート  
Flowchart of simulation

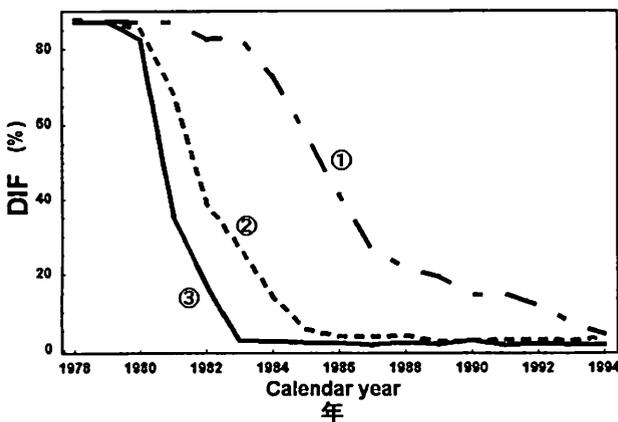


図 6. 2-8 林床の散乱光 (DIF) の経年変化  
各シミュレーション別に示す (表 6. 2-1)。  
Diffuse site factor (DIF) on the forest floor  
Series numbers of each simulation are shown  
in the figure (Table 6.2-1).

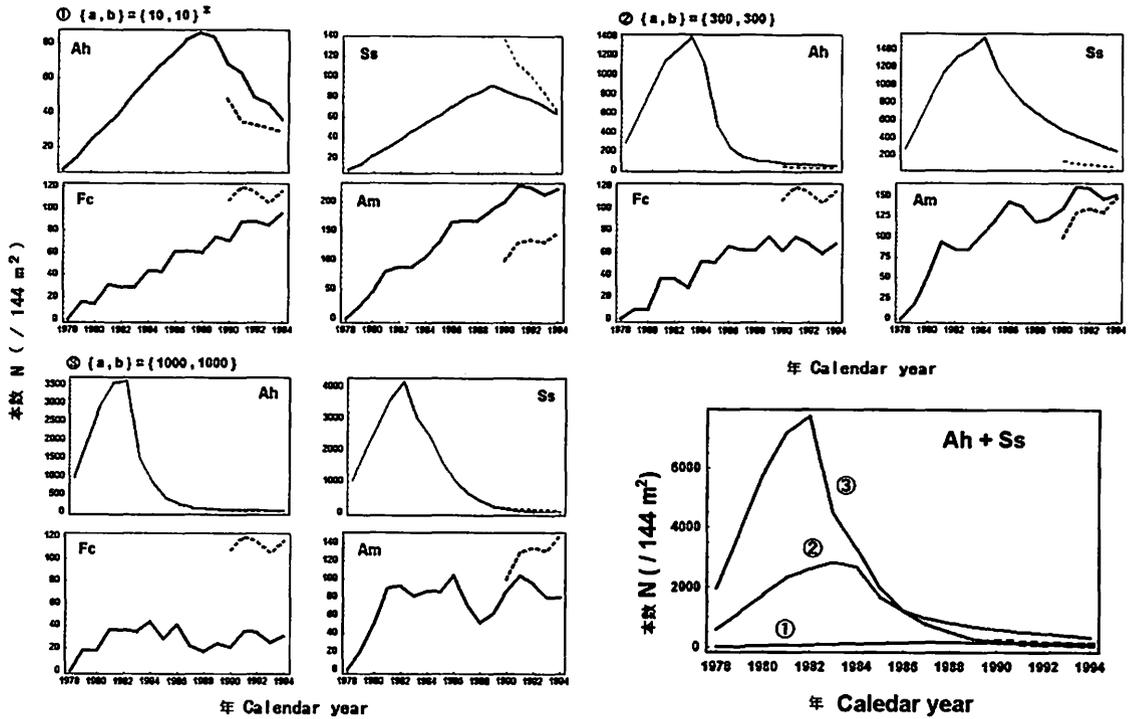


図 6. 2-9 更新樹の密度の経年変化

実線：シミュレーション，点線：実測値。(Fc) ブナ，(Am) イタヤカエデ，(Ah) ケヤマハンノキ，(Ss) オノエヤナギ・

Density of regenerated trees

Solid line: simulated, dash line: observed. (Fc) *F.crenata*, (Am) *A.mono*, (Ah) *A.hirsuta*, (Ss) *S.sachalinensis*.

ンにおいても実際の本数密度と近い値に近づく傾向があった。

オノエヤナギの本数変化はケヤマハンノキとよく類似していたが、自然間引きの速度はケヤマハンノキと比較して緩やかであった。両者間の本数密度の減少速度の差は、本数密度の高いシミュレーションほど大きくなる傾向が認められた。わずかな耐陰性の差(図 6. 1-7)が密度変化の特性に大きな影響を及ぼしていた。ともに林分の上層を構成していた両樹種の合計本数は、ピーク時においてシミュレーション間で大きな差があったが、いずれの場合も時間経過とともに実際の値に収束する傾向があった。イタヤカエデの本数密度は、シミュレーション①、②、③の順に被圧枯死する頻度が高く、本数密度が低い傾向があった。シミュレーション①と②における、予測期間終盤のイタヤカエデの本数密度は増加傾向にあり、実際の調査結果と一致していた。しかし、シミュレーション③では、イタヤカエデの本数密度は早い時期から平衡状態にあった。

ブナの密度は、すべてのシミュレーションで実測

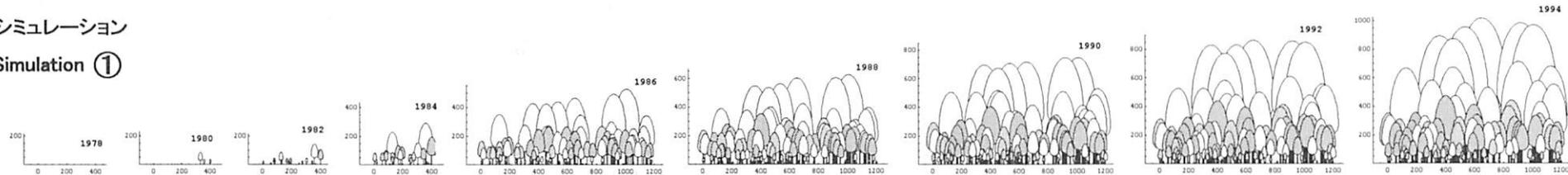
値を下回っていた。予測期間を通じて明瞭な増加傾向が認められたのは、シミュレーション①のみであった。ブナにおいても、イタヤカエデと同様、シミュレーション順に本数密度が小さくなる傾向があった。1990~1994年の実際の観察値では、イタヤカエデの本数密度が増加傾向にあったのに対し、ブナの本数密度は年毎に変動しながらもほぼ平衡状態にあった。このようなブナとイタヤカエデの差は、主にブナの実生の発生密度がイタヤカエデと比較して低く、年毎の変動が大きかったことに起因するものと思われる。

### (6) 樹高階別頻度分布

1990年から1994年の実際の林分の上層はケヤマハンノキとオノエヤナギによって構成され、ブナとイタヤカエデの更新樹は、1本のブナを除き、すべて樹高1m以下であった(表 6. 1-4, 図 6. 2-9, 10)。シミュレーション①では、1994年にブナとイタヤカエデの樹高が4~5mに達しており、現実と大きく異なっていた。これは、同シミュレーションでは実際の林分よりも更新樹の密度が低く、ブナ

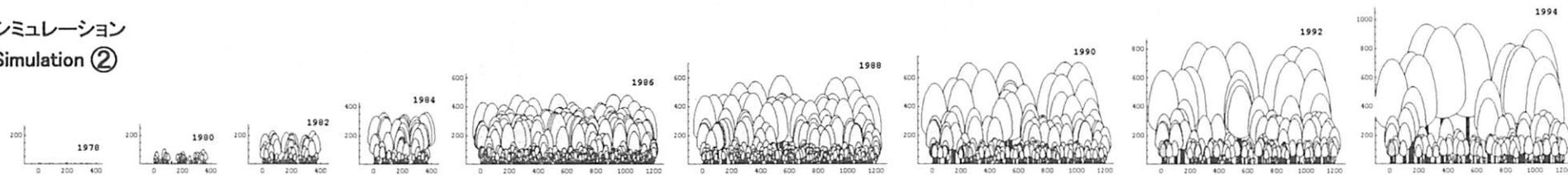
シミュレーション

Simulation ①



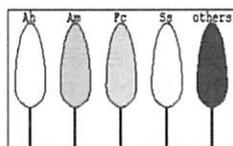
シミュレーション

Simulation ②



シミュレーション

Simulation ③



実際の林分  
- observed -

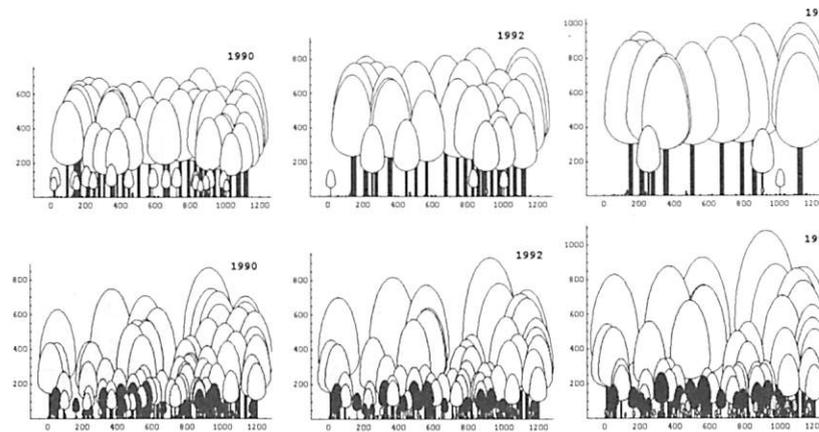


図 6. 2-10 更新初期林分の発達過程

(Ah) ケヤマハンノキ, (Ss) オノエヤナギ, (Fc) ブナ, (Am) イタヤカエデ

Fig 6.2-10 Early process of forest development in each simulation series

(Ah) *Alnus hirsuta*, (Ss) *Salix sachalinensis*, (Fc) *Fagus crenata*, (Am) *Acer mono*.

表6. 2-4 1994年における更新樹の本数 (/144m<sup>2</sup>)  
Number of regenerated trees in 1994 (/144m<sup>2</sup>)

実測値 Observed

species	height class (cm)												Total
	0	100	200	300	400	500	600	700	800	900	1000	1100	
Ah			2	1	1	1	5	3	3	10	2	1	29
Am	148												148
Fc	115	1											116
Ss		1	6	21	18	7	6	5	3	1			68
others	41	21	19	1									82
Total	304	23	27	23	19	8	11	8	6	11	2	1	443

シミュレーション Simulation ①

species	0	100	200	300	400	500	600	700	800	900	1000	1100	Total
Ah	1	3	3	3		6	5	2	6	5	2		36
Am	121	32	37	26	6	1							223
Fc	46	15	14	11	10								96
Ss	4	16	18	9	8	2	2		3	3			65
Total	172	66	72	49	24	9	7	2	9	8	2		420

シミュレーション Simulation ②

species	0	100	200	300	400	500	600	700	800	900	1000	1100	Total
Ah			1	2	3	4	12	13	12	8			55
Am	149	3											152
Fc	64	5											69
Ss		155	37	36	12	7	3	2	2	4			258
Total	213	163	38	38	15	11	15	15	14	12			534

シミュレーション Simulation ③

species	0	100	200	300	400	500	600	700	800	900	1000	1100	Total
Ah					3				18	24	2		47
Am	80												80
Fc	31												31
Ss		4		3	7				3	1			18
Total	111	4		3	10				21	25	2		176

とイタヤカエデに対する被陰の影響が少なかったためであると推測される。シミュレーション③では、中下層の更新樹の本数密度が低かった。これは、更新樹の分布密度が著しく高く林内が早い段階から被陰されたため、多くの更新樹が枯死、あるいは伸長成長を抑制されたことによるものと推測される。また、林分の上層ではオノエヤナギが消失しケヤマハンノキが優占していた。更新樹の分布密度が高く競争の厳しい環境下では、僅かな伸長成長速度の差(図6. 2-6)が林内での優占度を大きく左右することを示唆した。シミュレーション②の各樹種の樹高分布は、オノエヤナギの本数密度が高かった点を除けば、実際の林分とよく一致していた。

上層木の樹高はいずれのシミュレーションでも約10mで、実際の値とよく一致した(表6. 2-4)。

(7) 林分の成長段階とモデルの適用範囲

林分の上層を構成していたケヤマハンノキとオノエヤナギのピーク時の本数密度はシミュレーション間で大きな差があった。しかし、いずれのシミュレーションにおいても1994年の段階では、実際に観察された本数密度と近い値をとる傾向があった。このことは、モデルが林分の発達にともなう林分上層木の密度の変化を定量的に予測することができる可能性を示すものといえる。

また、いずれのシミュレーションにおいても、16年生時における林分の最大樹高が約10mで実際の林分の値とよく一致していた。今回の調査では、ブナやウダイカンバ等と比較して大高木とはいえないケヤマハンノキにおいても、この傾向を認めることができなかった。伸長成長パターンが樹種によって異

なる可能性もあるが、ここでの樹高推定のモデルは、高木性樹種であれば樹高約10m程度までは、大きな誤差なく利用可能であることが示唆された。

樹木の樹高には限界があり、樹高成長量は樹高の増加とともに減少する傾向がある (Mitscherich 1970)。こうした樹高成長パターンは、ゴンベルツ、ロジスティック、ミッチャーリッヒなどの成長曲線によって、しばしば表現される。特に、ゴンベルツ曲線は、ロジスティック式のような点対称性の制約がなく、初期成長にともなう成長量の増加を表現し得る点で樹高成長曲線としてよく用いられている。ゴンベルツ曲線は、次式によって表される。

$$H(t) = H_{max} e^{-e^{-p/q t}} \quad (12)$$

$(p = \log(H_{max}/H_0))$

ここで、 $H_{max}$ は最大樹高、 $q$ は成長率、 $H_0$ は初期サイズである。

また、その微分式は、

$$\frac{dh}{dt} = H_{max} e^{p - q t} e^{-e^{-p/q t}} \quad (13)$$

として表され、

$$t = \frac{p}{q} \quad (14)$$

において成長曲線は変曲する。図6、2-11はゴンベルツの樹高成長曲線と、本研究の樹高成長モデルの関係を示したものである。第5章の樹高成長モデル (§5(11))は、黒丸の部分に相当する幼齢段階において一定の割合で伸長成長すると仮定したものである。

ゴンベルツの成長曲線は、初期サイズ  $H_0$ 、最大樹高  $H_{max}$ 、および成長途中の1組の樹齢と樹高の関係が決まれば当てはめが可能である。例えば、ある森林において林冠木のブナの最大樹高は26m、50年生時の平均的な樹高が22mであったとすると、ゴンベルツ式による樹高成長曲線の各パラメーターは以下のように計算される (図6、2-11)。

$$p = \log \left[ \log \left[ \frac{H_{max}}{H_0} \right] \right] = 1.18 \quad (15)$$

$$q = \frac{1}{y_{r1}} (p - \log \left[ -\log \left[ \frac{H_1}{H_{max}} \right] \right]) = 0.059 \quad (16)$$

$$(H_{max} = 26, H_0 = 1, y_{r1} = 50, H_1 = 22)$$

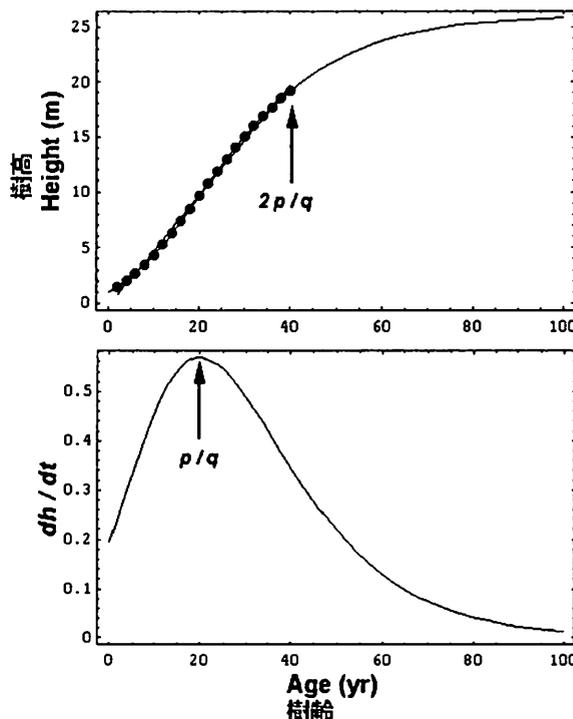


図6. 2-11 ゴンベルツ式による樹高成長曲線 (上) とその微分曲線 (下)

黒丸 (●) は、単回帰 ( $y = 0.50 x - 0.35, r = 0.998$ )。樹高成長曲線:  $y = 26 \exp [-\exp [1.2 - 0.06 x]]$ ;  $p/q$ ; 変曲点 (本文参照)

Height growth curve with Gompertz equation (upper) and it's derivative curve (lower)

Solid circles (●) show the young stage approximated by the simple regression ( $y = 0.50, x = -0.35, r = 0.9998$ ). Note: Height growth curve;  $y = 26 \exp [-\exp [1.2 - 0.06 x]]$ ;  $p/q$ ; inflection (see text)

樹高成長は一定の光環境下でゴンベルツの成長式によって近似可能であり、また、いずれの成長段階においても光環境の変化ともなう伸長量は光-成長曲線  $f$  (DIF) (第5章) に比例すると仮定した場合、更新樹の樹齢を考慮した光-成長曲線および更新樹の樹高サイズを考慮した光-成長曲線は簡便法として以下のように求められる。調査は樹種別である。

1. 調査対象の森林で記録(観察)した最も大きな個体を選び、その個体の樹高を最大樹高  $H_{max}$  とする。よく開けた平坦地形に一斉に更新した林分で、林冠層上部のdiffuse site factor  $DIF_0$ 、成長途中の1時点における樹齢  $Y_{r1}$  と樹高  $H_1$  を求める。樹齢

$Yr_1$ と樹高  $H_1$ は伸長成長が緩慢になり始める時期(通常40~50年生時)の値が望ましい。

1. 1の調査結果をもとにゴンベルツの成長曲線を作成する。初期サイズ  $H_0$ は1mとする。
2. 直線回帰可能な幼齢段階(0~2p/q)の平均伸長成長率  $G$ を算出する。
3. 光-成長曲線  $f$ から受光量  $DIF_0$ の伸長成長率  $f(DIF_0)$ を求める。
4. 樹齢  $Yr_1$ を  $2p/q$ , 樹高  $H_1$ を  $2p/q f(DIF_0)$ に改め, 再度, ゴンベルツの成長曲線を作成する。これによって  $G$ と  $f(DIF_0)$ は一致する。受光量  $dif$ と樹齢  $yr$ を考慮した光-成長曲線  $F(dif, yr)$ は,

$$F(dif, yr) = f(dif) H(yr) / G \quad (17)$$

また, 樹高成長の予測式は,

$$H = 1 + \sum F(dif, yr) H(yr) / G \quad (18)$$

となる(図6. 2-12)。

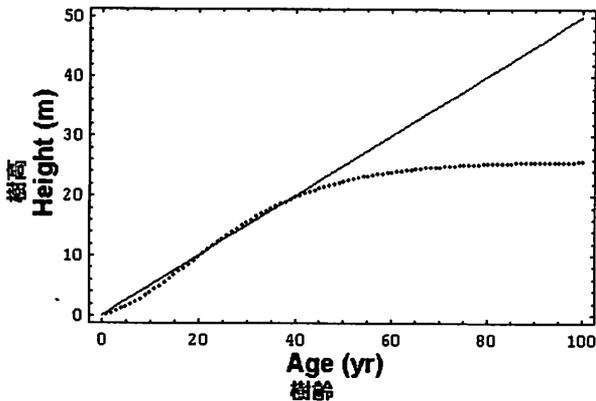


図6. 2-12 一定光環境下での樹高成長推定  
実線はサイズの影響を無視したモデル,  
 $H = H_0 + \sum f(DIF)$  (§ 11)。点線は, ゴン  
ベルツ式によって補正したモデル。サイ  
ズ依存型のモデル  $H = H + F'(dif, H)$  と樹  
齢依存型のモデル  $H = 1 + \sum F(dif, yr) H(yr) / G$  は同様の結果を示す。

Estimation of tree height growth under the constant light condition

Solid line is estimated by simple model disregarded size effect,  $H = H_0 + \sum f(DIF)$  (§ 5 (11)). Dash line is estimated by revision model with Gompertz equation. Size dependent type  $H = H + F'(dif, H)$  and age dependent type  $H = 1 + \sum F(dif, yr) H(yr) / G$  give the same result.

6. ゴンベルツ式の微分方程式,

$$\frac{dh}{dt} = qh (\log H_{max} - \log h) \quad (19)$$

から, 樹高サイズを考慮した光-成長曲線  $F'(dif, h)$  は,

$$F'(dif, h) = f(dif) qh (\log H_{max} - \log h) / G \quad (20)$$

となる。また, 樹高  $H$ は, 受光量  $dif$ と前年の樹高  $H$ (右辺)から,

$$H = H + F'(dif, H) \quad (21)$$

で表される。樹木の伸長量は, 樹齢よりも樹高サイズに依存する傾向があり(図5-7), 樹高成長のモデル式としては, 式(18)よりも同式の方が実用的であろう。ここに示した樹高成長の予測式では, 樹高1m以上から最大樹高に達するまでの期間を対象としており, その妥当性が明らかとなれば森林の動態予測を行う上で有用と思われる。

### § 6.3. パラメーターの調整

更新樹の受光量と伸長成長や被圧枯死率の関係式, 耐陰性に関するパラメーターは, 複数の樹種が混交する天然林の発達過程を予測しようとする場合に有用である。本節では, これまでの調査結果を踏まえながら各パラメーターの調整および暫定的な推定を試みる。

#### (1) 更新樹の分布にもとづく樹種分類

平取 (§ 3. 1)と有峰 (§ 3. 2)の調査では, 更新樹が攪乱地と閉鎖林分の両方で分布する樹種(タイプAおよびD), 閉鎖林分内のみ分布する樹種(タイプB), 攪乱地にのみ分布する樹種(タイプC)に樹種分類した(表6. 3-1)。この分類基準は攪乱地と閉鎖林内における更新樹の分布密度から, 主に樹種の耐陰性を評価することを目的としたものであった。しかし, 吉峰 (§ 3. 3)の調査で, 閉鎖林内の更新樹の密度が必ずしも耐陰性を反映するものではなく, 更新樹の樹高分布を考慮する必要があることが明らかとなった。耐陰性が高い樹種では, 閉鎖林内でも更新樹が長期間生存し緩慢に伸長成長を続けることから, 閉鎖林内でも樹高の大きい更新樹が分布すると推測された。そこで, § 3.

表 6. 3-1 樹種のタイプ  
Type of tree species

樹種 Species	§ 3.1	§ 3.2	§ 3.3	§ 4	§ 6.3
アカマツ <i>Pinus densiflora</i> (Pd)			I	I	I
バッコヤナギ <i>Salix bakko</i> (Sb)		C			I
オノエヤナギ <i>Salix sachlinensis</i> (Ss)		C			I
サワグルミ <i>Pterocarya rhoifolia</i> (PTr)				I	I
ケヤマハンノキ <i>Alnus hirsuta</i> (Ah)	C	C		I	I
シラカンバ <i>Betula platyphylla var. japonica</i> (Bp)	C	C			I
ウダイカンバ <i>Betula maximowicziana</i> (Bm)		C		I	I
ミズメ <i>Betula grossa</i> (Bg)		C		I	I
カツラ <i>Cercidiphllum japonicum</i> (Cej)	C				I
キハダ <i>Phellodendron amurense</i> (Pa)	C				I
ミズナラ <i>Quercus mongolica var. grosseserrata</i> (Qm)			II	II	II
コナラ <i>Quercus serrata</i> (Qs)			II	II	II
クリ <i>Castanea crenata</i> (Ccr)				II	II
モミ <i>Abies firma</i> (Af)				III-1	III-1
トドマツ <i>Abies sachalinensis</i> (A)	A				III-1
スギ <i>Cryptomeria japonica</i> (Cj)				III-1	III-1
アカシデ <i>Carpinus laxiflora</i> (Cl)	A			III-1	III-1
アサダ <i>Ostrya japonica</i> (Oj)	B				III-1
ブナ <i>Fagus crenata</i> (Fc)		A		III-1	III-1
ケヤキ <i>Zelkova serrata</i> (Zs)				III-1	III-1
ホオノキ <i>Magnolia obovata</i> (Mo)	D	B		II'	III-1
ウワミズザクラ <i>Prunus grayana</i> (Pg)		B		III-1	III-1
アズキナシ <i>Sorbus alnifolia</i> (Sa)				III-1	III-1
イタヤカエデ <i>Acer mono</i> (Am)	A	A		III-1	III-1
ウリハダカエデ <i>Acer rufinerve</i> (Ar)		A		III-1	III-1
コハウチワカエデ <i>Acer sieboldianum</i> (Asi)				III-1	III-1
トチノキ <i>Aesculus turbinata</i> (At)		B			III-1
シナノキ <i>Tilia japonica</i> (Tj)	A	C		III-1	III-1
コシアブラ <i>Acanthopanax sciadophylloides</i> (Kp)	A	B	III	III-1	III-1
ハリギリ <i>Kalopanax pictus</i> (Kp)	A				III-1
ミズキ <i>Cornus controversa</i> (Cc)	D	B		II'	III-1
シロダモ <i>Neolitsea aciculata</i> (Na)					III-2
ナナカマド <i>Sorbus commixta</i> (Sc)	B	A			III-2
アオハダ <i>Ilex macropoda</i> (Im)				III-2	III-2
ソヨゴ <i>Ilex crtenata</i> (Ic)				III-2	III-2
ヤマモミジ <i>Acer palmatum var. matsumurae</i> (Ap)	A	A	III	III-2	III-2
ハウチワカエデ <i>Acer japonicum</i> (Aj)	A	A		III-2	III-2
コミネカエデ <i>Acer micranthum</i> (Ami)					III-2
ヤマボウシ <i>Cornus kousa</i> (Ck)				III-2	III-2
リョウブ <i>Clethra barbinervis</i> (Cb)		A	III	III-2	III-2
エゴノキ <i>Styrax japonica</i> (STJ)					III-2
アオダモ <i>Fraxinus lanuginosa</i> (Fl)	A	A		III-2	III-2
マルバアオダモ <i>Fraxinus sieboldiana</i> (Fs)			III	III-2	III-2

3では、閉鎖林分内における樹高分布をもとに、林床に更新樹が分布せず林分の上層に偏って分布する樹種（タイプI）、林分の上層と林床付近に不連続に分布する樹種（タイプII）、林分の下層に偏って分布する樹種（タイプIII）に大別した。タイプIは、タイプCに対応し、タイプII、IIIは、タイプA、B、Dを閉鎖林内に更新樹が分布する樹種としてひとまとめにし、更新樹が閉鎖林内で伸長成長する樹種としない樹種に2分したものである。第4章では、複

数の閉鎖林分を対象として各樹種の樹高分布を調査し、最終的に、

- I. 地表の攪乱などがある場合を除き、閉鎖林分内に実生稚樹が発生しない樹種、
- II. 閉鎖林内で実生が発生するが樹高1m以上に生育しない樹種、
- III-1. 閉鎖林内で実生が発生し、樹高1m以上に生育する高木性樹種、
- III-2. " 小高木性樹種、

として樹種分類を行った。表6. 3-1は、この基準をもとに、本研究で扱ったほぼ全樹種のタイプを分類したものである。この簡略化された分類では各調査における結果がよく一致し、樹種のおおよその更新特性を評価する場合に有効であることが示唆された。Swain and Whitmore (1988) は、熱帯林における樹木の更新特性の調査において、閉鎖林内に更新樹が分布する樹種としない樹種の2つのグループ大別し、さらに、それらのグループを高木性と小高木性に分類した。本研究の分類基準も閉鎖林内における更新樹の分布および樹高サイズをもとにしていて彼らの分類法とよく一致していた。しかし、本研究では、耐陰性の高い樹種と低い樹種の境界を、林内稚樹の最大樹高(1m)によって定め、タイプIIに分類された樹種のように閉鎖林内に寿命の短い実生稚樹からなるシードリングバンクを持つ種群を分類した。

## (2) 樹種の耐陰性 - 実生の定着に必要な明るさ (MLL) -

II. の樹種では、閉鎖林内で樹高1m以上に生育することがなかった(表4-4)。これらの樹種では、通常閉鎖林内の光環境下で伸長成長に利用する十分な同化物生産ができないことが示唆される。III. の樹種では、閉鎖林内において樹高1m以上の更新樹が多く分布していた。種子の大きな樹種の実生稚樹では、発芽後、種子に貯蔵されている栄養分を利用し、閉鎖林冠下でもある程度の樹高にまで成長することができる(Seiwa & Kikuzawa 1991)。しかし、種子の貯蔵栄養を利用した実生発生初期の樹高成長も1mを越えることはなく、樹高1mを越える更新樹の存在は、更新樹にとって生育可能な光環境がその場所で確保されていることを示唆するものと考えられる。

平取(§3. 1)の閉鎖林分の林床の相対散乱光は約1~5%であった(図3. 1-3)。この閉鎖林分内で樹高1m以上の実生稚樹が分布していた樹種として、アオダモ、イタヤカエデ、ハウチワカエデ、アズキナシ、シナノキ、アカシデ、ナナカマド、アサダがあった(表3. 2-2)。これらの樹種では、5%の散乱光があれば実生が定着できる可能性が高いと推測される。同閉鎖林分の林床にはトドマツでは樹齢20~30年に達する実生稚樹も分布していたが、最大樹高は55cm、伸長成長量は3 cm/yr.以下

であった(表3. 2-2, 図3. 1-5)。トドマツの更新樹は、散乱光5%程度でも長期間で生存可能であるが、その伸長成長は著しく抑制されるものと推測された。

有峰(§3. 2)と吉峰(§3. 3)でも、閉鎖林内の散乱光はともに約5%であった。樹高1m以上の実生稚樹が閉鎖林内に多く分布していたトチノキ、ブナ、ウワミズザクラ、イタヤカエデ、ウリハダカエデ、コハウチワカエデ、ヤマモミジ、ウラジロガシでは5%程度の散乱光があれば、実生稚樹の定着が可能であると推測された。

一般的な閉鎖林分の地表付近の散乱光は5%程度になることが知られている(依田 1971)。本研究でも平取、有峰、吉峰のいずれの閉鎖林分において地表付近の散乱光は約5%であった(図3. 1-3, 図3. 3-1, 図4-2)。また、更新樹が密生していた有峰と吉峰(調査区3)の更新初期林分では、やはり地表付近の散乱光が5%ないしはそれ以下であった(図2. 3-1)。ただし、林縁部分に近づくにつれ、閉鎖林内の地表付近の散乱光は増加する傾向があり、20%近くにまで達することもあった(図3. 3-1, 図5-3)。林縁に位置していた吉峰の調査区2の若齢林分では、林床にイヌエンジュ、ゴンズイ、イソノキ、ナツツバキ、エゴノキ、ヤマボウシの実生稚樹が更新していた。同調査区における散乱光の分布傾向から、これらの樹種の実生は10~20%の散乱光があれば定着可能であると推測される。また、平取の閉鎖林分調査区近隣の稜線に近い明るい閉鎖林内でハリギリ、ホオノキ、ミズキの更新樹を確認した。これらの樹種では少なくとも20%の散乱光があれば更新可能であると推測される。なお、ギャップ内の散乱光30~40%の地点に生育していたミズキとホオノキの更新樹は旺盛な伸長成長を示していた(図3. 1-5)。

第4章の閉鎖林分内の更新樹の分布調査では、先に挙げた樹種に加え、モミ、スギ、ケヤキ、アオハダ、ソヨゴ、コハウチワカエデの樹高1m以上に生育した更新樹を閉鎖林内で確認した。同調査では、2箇所の林分(図4-2)を除き光環境の調査を実施しなかったことから、多くの調査林分の地表付近の散乱光は約5%程度であると推測される。従って、これらの樹種も約5%、最大でも20%の散乱光があれば、実

生の定着が可能であると推測される。

アカマツ、バッコヤナギ、オノエヤナギ、ケヤマハンノキ、シラカンバ、ウダイカンバ、ミズメ、カツラ、キハダ、リョウブの実生稚樹は閉鎖林内ではほとんど分布していなかった。すべての樹種が実生発生初期の伸長成長量の小さい軽量種子の樹種であった (Seiwa & Kikuzawa 1991, 1996)。これらの樹種でも閉鎖林内で実生の発生が認められることが報告されているが (陶山・中村 1988; Nakashizuka 1989; Seiwa & Kikuzawa 1996)、多くは強光利用型の陽樹であり (Koike 1988; 谷本 1990)、耐陰性が低いために林内で更新できないものと推測される。ただし、リョウブは、他の樹種と同様に実生稚樹の定着過程で表土の攪乱と十分な明るさが必要であると推測されるが、萌芽更新によって閉鎖林内でも新たな幹を発生させる性質を持っていた (§ 3. 3)。これらの樹種の実生稚樹が更新可能である散乱光は、閉鎖林内の明るさよりも明るい光環境という点から、20%以上であると予測される (§ 5. (7))。

以上の結果と考察をもとに、実生稚樹の定着に要する散乱光を樹種別にまとめた (表 6. 3-2)。

### (3) 光-成長曲線の調整および推定

更新初期林分の樹高成長や動態を予測していく上で、光-成長曲線の利用が有効であった (第 6 章)。ここでは、林業現場等での実用的な利用を考慮し、光-成長曲線 (第 5 章) の部分的な補正と、第 6 章で扱った樹種以外の樹種の光-成長曲線の暫定的な推定を試みる。なお、光成分は散乱光と直達光によって構成されているが、計測および推定が容易であり単独でも伸長成長量の説明変数として有効性の高い散乱光 (第 5, 6 章) の光-成長曲線について検討する。

#### 光-成長曲線の調整

第 5 章では、光環境と伸長成長量の単木的な調査から、12 樹種の光-成長曲線を求めた。野外調査では、できるだけ広い範囲の光強度下から稚樹をサンプルするように心がけたが、全光域下でまんべんなく資料を得ることは困難であった。また、すべての樹種で、一律に全資料を用いた回帰分析によって光-成長曲線を作成した。このようなことから、シロダモ、ミズキ、コナラ、ウダイカンバの 4 樹種の光-成長曲線で、外挿部分の誤差が大きくなる傾向が認められた (図 6. 3-1)。

本来、回帰式の外挿部分での利用は慎むべきだが、林分動態の予測等での利用に際し、計算が煩雑になったり、式の利用が著しく限定される可能性が憂慮される。そこで、資料の基本的な傾向を損なわないように考慮し、これらの樹種の光-成長曲線の係数の補正を行った。

シロダモとミズキでは、明るい環境下に生育する稚樹の資料が得られず、光-成長曲線の外挿部分で前者は過小、後者では過大に推定されることが、資料の傾向から推測された。第 5 章の最大成長曲線からは、一部の被陰試験で確認されている光量の増加とともに伸長成長量が減少する現象 (水井 1981; 高原 1986) を明瞭に認めることはできなかった。そこで、外挿部分でも記録された最大伸長成長量とほぼ等しい値を維持するものと仮定し、散乱光 100% における伸長成長量が上位 5 位の平均伸長成長量と一致するよう光-成長曲線の係数の補正を行った (図 6. 3-1)。

コナラとウダイカンバの光-成長曲線では、対数項の係数が負の値をとり (表 5-2)、低レベルの光環境下で光量の増加とともに伸長成長量が減少するという傾向を示した。光と樹木の伸長成長に関してこのような傾向は知られておらず、調査資料にもこうした傾向が明瞭に認められない。最大伸長成長曲線は光-伸長成長曲線の約 7 割の値を示すという結果をもとに (§ 5(6))、この 2 樹種の光-成長曲線を以下のように定義した。

$$f(x) = 0.7 f'(x) \quad (1)$$

( $f(x)$ : 光-成長曲線,  $f'(x)$ : 最大成長曲線)

#### 光-成長曲線の推定

第 5 章では、代表的な陰樹と陽樹、および中間樹種 12 樹種について、単木的な調査をもとに光-成長曲線を作成した。耐陰性の低い樹種ほど伸長成長量が大きい傾向があり、閉鎖林内における更新樹の分布は耐陰性を評価する上で良い指標となる (第 3 章, 第 4 章)。§ 6. 1 で、同一のタイプに分類された樹種は、互いによく類似した光-成長曲線を持っているものと予想される。そこで、ウダイカンバとケヤマハンノキの資料を合わせてタイプ I、コナラ、ミズナラ、クリ、ミズキの資料を合わせてタイプ II、ブナ、イタヤカエデの資料を合わせてタイプ III-1 の光-成長曲線を作成した。また、シロダモの光-

表6. 3-2 実生の定着に要する最低限の光レベル (MLL)  
Minimum diffuse light level for seedling establishment (MLL)

Species	§ 3.1	§ 3.2	§ 3.3	§ 4	§ 5	§ 6
アカマツ <i>Pinus densiflora</i> (Pd)				20%<	20%<	20%<
バッコヤナギ <i>Salix bakko</i> (Sb)		20%<				20%<
オノエヤナギ <i>Salix sachalinensis</i> (Ss)		20%<				20%<
ケヤマハンノキ <i>Alnus hirsuta</i> (Ah)	30%			20%<	20%<	20%<
シラカンバ <i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i> (Bp)	30%	20%<				20%<
ウダイカンバ <i>Betula maximowicziana</i> (Bm)				20%<	20%<	20%<
ミズメ <i>Betula grossa</i> (Bg)				20%<		20%<
カツラ <i>Cercidiphllum japonicum</i> (Cej)	30%					20%<
キハダ <i>Phellodendron amurense</i> (Pa)	30%					20%<
リョウブ <i>Clethra barbinervis</i> (Cb)			20%<	20%<		20%<
サワグルミ <i>Pterocarya rhoifolia</i> (PTr)				20%<		20%<
ミズナラ <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> (Qm)	25%		5%<	20%<	20%<	20%<
コナラ <i>Quercus serrata</i> (Qs)			5%<	20%<	20%<	20%<
クリ <i>Castanea crenata</i> (Ccr)				20%<	20%<	20%<
モミ <i>Abies firma</i> (Af)				5-20%		5-20%
スギ <i>Cryptomeria japonica</i> (Cj)				5-20%		5-20%
ウラジロガシ <i>Quercus salicina</i> (Qsa)			5-20%			5-20%
ケヤキ <i>Zelkova serrata</i> (Zs)				5-20%		5-20%
アズキナシ <i>Sorbus alnifolia</i> (Sa)				5-20%		5-20%
イネエンジュ <i>Maackia amurensis</i> var. <i>buergeri</i> (Ma)			10-20%			10-20%
アオハダ <i>Ilex macropoda</i> (Im)				5-20%		5-20%
ソヨゴ <i>Ilex crenata</i> (Ic)				5-20%		5-20%
ゴンズイ <i>Euscaphis japonica</i> (Ej)			10-20%			5-20%
コハウチワカエデ <i>Acer sieboldianum</i> (Asi)				5-20%		5-20%
コミネカエデ <i>Acer micranthum</i> (Ami)		5-20%				5-20%
イソノキ <i>Rhamnus crenata</i> (Rc)			10-20%			5-20%
ナツツバキ <i>Stewartia pseudo-camellia</i> (Sp)			10-20%			5-20%
ハリギリ <i>Kalopanax pictus</i> (Kp)	5-20%					5-20%
ヤマボウシ <i>Cornus kousa</i> (Ck)				5-20%		5-20%
エゴノキ <i>Styrax japonica</i> (STj)			10-20%			10-20%
ホオノキ <i>Magnolia obovata</i> (Mo)	5-20%			5-20%	15%	15%
コシアブラ <i>Acanthopanax sciadophylloides</i> (As)				5-20%	15%	15%
ミズキ <i>Cornus controversa</i> (Cc)	5-20%			5-20%	15%	15%
トチノキ <i>Aesculus turbinata</i> (At)		5%			10%	10%
トドマツ <i>Abies sachalinensis</i> (A)	5%<					5%<
アカシデ <i>Carpinus laxiflora</i> (Cl)	5%			5-20%		5%
アサダ <i>Ostrya japonica</i> (Oj)	5%					5%
ブナ <i>Fagus crenata</i> (Fc)		5%		5-20%	5%	5%
シロダモ <i>Neolitsea aciculata</i> (Na)					5%	5%
ウワミズザクラ <i>Prunus grayana</i> (Pg)		5%	5%	5-20%		5%
ナナカマド <i>Sorbus commixta</i> (Sc)	5%					5%
イタヤカエデ <i>Acer mono</i> (Am)	5%	5%		5-20%	5%	5%
ウリハダカエデ <i>Acer rufinerve</i> (Ar)		5%		5-20%		5%
ヤマモミジ <i>Acer palmatum</i> var. <i>matsumurae</i> (Ap)			5%	5-20%		5%
ハウチワカエデ <i>Acer japonicum</i> (Aj)	5%	5%		5-20%		5%
シナノキ <i>Tilia japonica</i> (Tj)	5%			5-20%		5%
マルバアオダモ <i>Fraxinus sieboldiana</i> (Fs)			5%	5-20%		5%
アオダモ <i>Fraxinus lanuginosa</i> (Fl)	5%			5-20%		5%

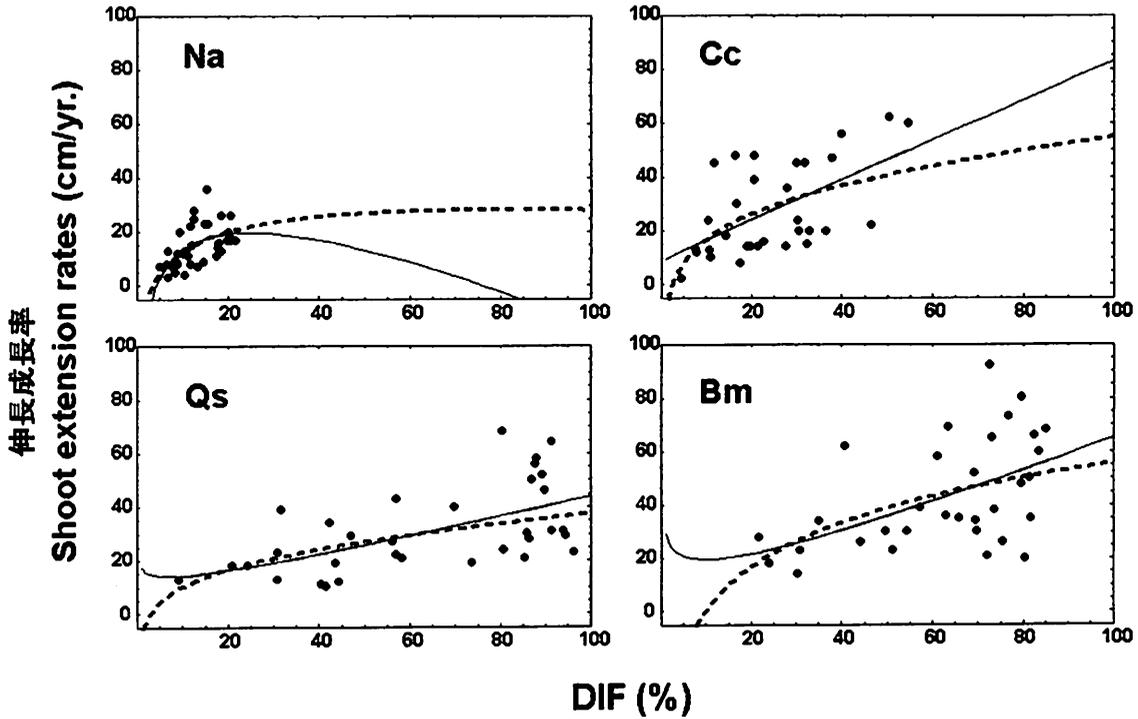


図6. 3-1 光-成長曲線の修正  
 実線：元の曲線，点線：修正後の曲線。Na：シロダモ，Cc：ミズキ，Qs：コナラ，Bm：ウダイカンバ。Revision of light-growth curves  
 Solid line: original curve, dash line: revised curve. Na: *Neoliteaa ciculate*, Cc: *Cornus controversa*, Qs: *Quercus serrata*, Bm: *Betula maxiowicziana*.

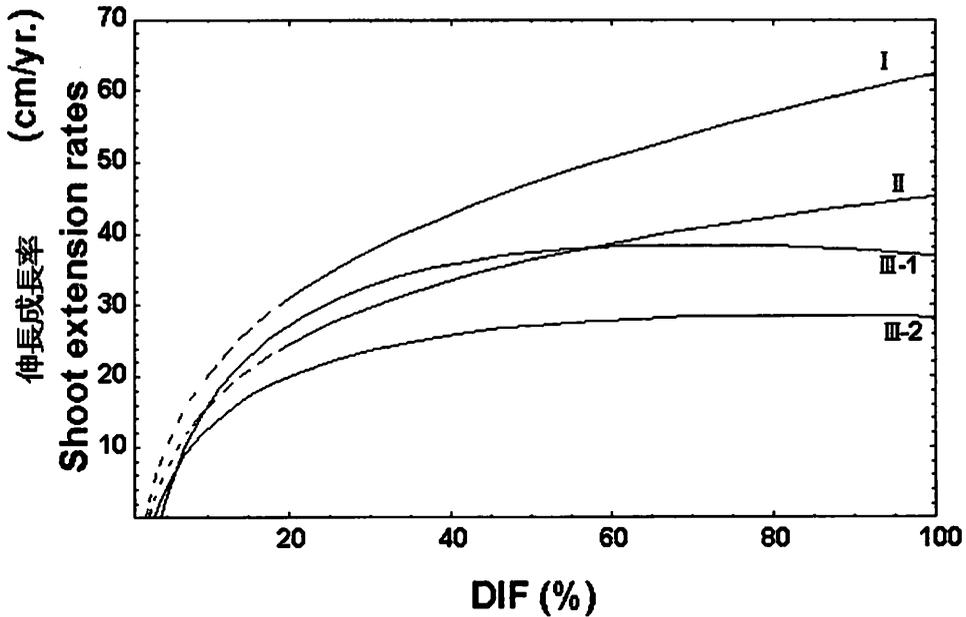


図6. 3-2 樹種タイプ別の光-成長曲線  
 点線は実生の定着に必要な最低限の光レベル (MLL) 以下であることを示す。  
 Light-growth curves for each type  
 Dash line: the ranges of light level under MLL.

表6. 3-3 主要樹種の更新樹の光 (DIF) -成長曲線, 分布タイプ, 定着に要する最低光量 (MLL)  
Light (DIF) -growth curves, tree types, and minimum light level for seedling establishment (MLL)

樹種 Species	光—成長曲線 Light-growth curve (x=DIF)	タイプ type	MLL
アカマツ <i>Pinus densiflora</i> (Pd)	-90.2-0.74 x+41.6 Log[x]	I	20%<
バッコヤナギ <i>Salix bakko</i> (Sb)	0.6 FSs[X] *	I	20%<
オノエヤナギ <i>Salix sachalinensis</i> (Ss)	-78.5+0.09 x+33.4 Log[x]	I	20%<
サウゲルミ <i>Pterocarya rhoifolia</i> (PTr)	-22.7+0.28 x+15.0 Log[x]	I	20%<
ケヤマハンノキ <i>Alnus hirsuta</i> (Ah)	7.1+0.25 x+9.0 Log[x]	I	20%<
シラカンハ <i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i> (Bp)	F1[X] **	I	20%<
ウダイカンバ <i>Betula maximowicziana</i> (Bm)	0.7 (-78.+0.014 x+33.9 Log[x])	I	20%<
ミズメ <i>Betula grossa</i> (Bg)	FBm[X]	I	20%<
カツラ <i>Cercidiphllum japonicum</i> (Cej)	F1[X]	I	20%<
キハダ <i>Phellodendron amurense</i> (Pa)	FPTr[X]	I	20%<
ミズナラ <i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i> (Qm)	-27.2-0.25 x+18.2 Log[x] ***	II	20%<
コナラ <i>Quercus serrata</i> (Qs)	0.7 (-13.2+0.149 x+11.3 Log[x]) ***	II	20%<
クリ <i>Castanea crenata</i> (Ccr)	-81.7-0.82 x+44.8 Log[x] ***	II	20%<
トドマツ <i>Abies sachalinensis</i> (A)	-19.6-0.02 x+13.4 Log[x]	III-1	5%<
モミ <i>Abies firma</i> (Af)	FA[X]	III-1	5-20%
スギ <i>Cryptomeria japonica</i> (Cj)	-8.6-0.04 x+10.3 Log[x] ****	III-1	5-20%
アカシデ <i>Carpinus laxiflora</i> (Cl)	0.8 F3-1[X]	III-1	5%
アサダ <i>Ostrya japonica</i> (Oj)	1.0 F3-1[X]	III-1	5%
ブナ <i>Fagus crenata</i> (Fc)	-18.6-0.24 x+16.7 Log[x]	III-1	5%
ウラジロガシ <i>Quercus salicina</i> (Qsa)	FNa[X]	III-1	5-20%
ケヤキ <i>Zelkova serrata</i> (Zs)	FAt[X]	III-1	5-20%
ホオノキ <i>Magnolia obovata</i> (Mo)	FCc[X]	III-1	15%
ウワミズザクラ <i>Prunus grayana</i> (Pg)	F3-1[X]	III-1	5%
アズキナン <i>Sorbus alnifolia</i> (Sa)	F3-1[X]	III-1	10-20%
イヌエンジュ <i>Maackia amurensis</i> var. <i>buergeri</i> (Ma)	1.0 F2[X]	III-1	5-20%
イタヤカエデ <i>Acer mono</i> (Am)	-9.2+0.26 x+6.8 Log[x]	III-1	5%
ウリハダカエデ <i>Acer rufinerve</i> (Ar)	1.1 F3-1[X]	III-1	5%
コハウチワカエデ <i>Acer sieboldianum</i> (Asi)	F3-1[X]	III-1	5-20%
トチノキ <i>Aesculus turbinata</i> (At)	-61.9-0.28 x+30.6 Log[x]	III-1	10%
シナノキ <i>Tilia japonica</i> (Tj)	F3-1[X]	III-1	5%
ナツツバキ <i>Stewartia pseudo-camellia</i> (Sp)	0.8 F2[X]	III-1	5-20%
コシアブラ <i>Acanthopanax sciadophylloides</i> (As)	3.5-0.11 x+10.8 Log[x]	III-1	15%
ハリギリ <i>Kalopanax pictus</i> (Kp)	FAt[X]	III-1	5-20%
ミズキ <i>Cornus controversa</i> (Cc)	-11.8+0.121 x+11.9 Log[x] ***	III-1	15%
シロダモ <i>Neolitsea aciculata</i> (Na)	-15.5-0.156 x+12.9 Log[x]	III-2	5%
ナナカマド <i>Sorbus commixta</i> (Sc)	F3-2[X]	III-2	5%
アオハダ <i>Ilex macropoda</i> (Im)	1.0 F3-2[X]	III-2	5-20%
ソヨゴ <i>Ilex crenata</i> (Ic)	F3-2[X]	III-2	5-20%
ヤマモミジ <i>Acer palmatum</i> var. <i>matsumurae</i> (Ap)	1.0 F3-2[X]	III-2	5%
ハウチワカエデ <i>Acer japonicum</i> (Aj)	F3-2[X]	III-2	5%
コミネカエデ <i>Acer micranthum</i> (Ami)	F3-2[X]	III-2	5-20%
ヤマボウシ <i>Cornus kousa</i> (Ck)	0.8 F3-2[X]	III-2	5-20%
リョウブ <i>Clethra barbinervis</i> (Cb)	1.1 F3-2[X]	III-2	20%<
エゴノキ <i>Styrax japonica</i> (STj)	F3-2[X]	III-2	10-20%
アオダモ <i>Fraxinus lanuginosa</i> (Fl)	0.8 F3-2[X]	III-2	5%
マルバアオダモ <i>Fraxinus sieboldiana</i> (Fs)	0.8 F3-2[X]	III-2	5%

\* : Fsp[x] 種spの光成長曲線を示す indicates the light-growth curve of the species with species code sp.

\*\* : Ftype[x] タイプ typeの光成長曲線を示す(表 6.3-3参照) indicates the light-growth curve of the species group of the type(Table 6.3-3.).

F1[x] = -12.5+0.12 x+13.7 Log[x]

F2[x] = -13.3+0.01 x+12.6 Log[x]

F3-1[x] = -28.8-0.30 x+20.7 Log[x]

F3-2[x] = -15.5-0.16 x+12.9 Log[x]

\*\*\* : 修正した曲線(図6.3-1) revised curves(Fig. 6.3-1). \*\*\*\* : 和田(1983)、安藤らの資料から作成(1983) from Waseda (1983) and Ando et al.(1983).

成長曲線（補正済み）をタイプⅢ-2の光-成長曲線とした（図6. 3-2, 表6. 3-3）。なお、アカマツとトチノキの資料は、同グループの樹種と傾向が異なっていたことから、使用しなかった。

散乱光  $DIF$  と伸長成長量  $L$  の資料が得られた樹種では、タイプ別の光-成長曲線  $F(DIF)$  と  $L$  の比から、以下の式に基づいて樹種別の補正係数  $a$  を求めた。

$$a = L / F(DIF) \quad (2)$$

バッコヤナギでは、オノエヤナギの光-成長曲線（第6章）に対して補正係数を求め、光-成長曲線を作成した。

トドマツでは、光環境の調査を実施した場所で採取した稚樹の伸長成長量から光-成長曲線を作成した。この光-成長式を用い、第5章(11)と同様の方法で伸長成長パターンを推定したところ実測の値とよく一致した（図6. 3-3）。

サワグルミの稚樹の伸長成長は、ケヤマハンノキとトチノキの中間的な性質があると報告されている（佐藤 1995）そこで、ケヤマハンノキとトチノキの資料を合わせて用い、サワグルミの光-成長曲線を作成した。また、富山県内の天然林で、サワグルミとキハダが共同優占種となっている林分があることから（石田 1994）、両樹種の成長特性は類似しているものと考え、キハダの光-成長曲線をサワグルミの光-成長曲線によって代用することとした。同様の理由で、ミズメをウダイカンバ、ハリギリをトチノキ、ケヤキをトチノキ、ホオノキをミズキ、ウラジロガシをシロダモの光-成長曲線によって代用した。

モミは近縁のトドマツと同様のニッチを占めており、成長パターンも類似していることから（鈴木 1979; 石塚 1981）、その光-成長曲線をトドマツの光-成長曲線によって代用した。

スギに関しては、第5章と同様の単木調査による資料（早稲田 1983; 安藤ら 1983）に対数項を含む重回帰式を当てはめて、光-成長曲線を作成した。

（4）被圧枯死曲線とMLL

ブナとイタヤカエデ、およびケヤマハンノキとオノエヤナギの被圧枯死は、それぞれ散乱光5%以下、散乱光 20%以下で発生し、それ以上での枯死の発生頻度は低かった（図6. 1-7）。これらの散乱光の値は、実生の定着に必要とする最低限の散乱光（MLL）と一致する（表6. 3-2）。更新樹の被圧枯死の現象は、呼吸量が光合成速度を上回り樹体内の養分を使い果たした段階で訪れると考えられる。MLL以下の光環境におかれた更新樹は、直ちに枯死には至らないくとも、成長が著しく鈍化し将来的には枯死していくものと推測される。

本研究では、上に挙げた4種以外の被圧枯死曲線を得ることができなかつたが散乱光0%で1, MLLで0付近を通る負のべき乗数をもつ指数式（図6. 1-7）を当てはめることで暫定的な推定が可能であると考えられる。

（5）研究の成果

近年、育成天然林事業や保安林整備事業等、天然林の更新促進や改良を目的とした事業が増加しつつある（富山県 1995）。このような事業に関連し、更新初期林分の今後の動向、不成績造林地に侵入した天然林樹種の扱い、植栽した苗木の成長見込み等に関する具体的な情報提供が求められるようになって

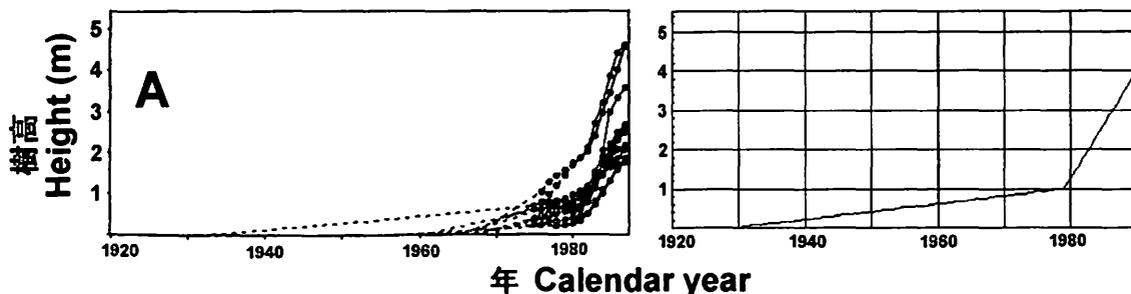


図6. 3-3 トドマツの樹高成長パターン  
 右：成長解析図（図2. 1-5）、左：光成長曲線を用いた推定による（表7-3）。  
 Height growth pattern of *Abies sachalinensis*  
 Right: by stem analyzed (Fig 2.1-5), ldf: estimated by light growth curve (Table 7-3).

きている。

本研究のシミュレーション・モデルでは、光環境をもとに単木レベルの伸長成長と枯死率を基礎として更新初期林分の動態を予測し、林分の成長にともなう自然間引きの現象を現実に近い状況で再現することができる。当モデルでは、現時点で、高茎草本、ツル植物、矮生低木などによる更新阻害 (Tang 1992; 長谷川 1996) の影響が十分に考慮されていない。しかしながら、天然更新が順調である林地や、下刈りを行い人為的に更新を阻害する植生を排除する施業地では、当モデルの適用が可能であると考えられる。例えば、どのような本数調整を行えばウダイカンバの林分にブナを混交させることが可能か? というような問いに対して、樹種・樹高・樹木位置に関する毎木資料があれば、伐採本数別に林分の発達過程を推定し得る。また、前生樹が存在しない状況からの林分の発達過程も、年毎の実生の発生密度から推定することができる。

全調査結果から、わが国の温帯林に広く分布する主要な46樹種について光—成長曲線、光—枯死率曲線等の更新初期林分の動態予測のためのパラメーターを推定した。調査対象とならなかった他の樹種に関しても、同資料をもとに更新樹の分布特性やニッチの類似性からパラメーターの暫定的な推定が可能であると考えられる。

本研究の調査は、主に日本海気候下に属する富山県で実施されたものであり、今後、太平洋側の温暖・少雪地域と結果の対比を行う必要がある。当モデルは、こうした地域性の問題、また、次の終章で取り上げる更新樹の直達光の利用やフェノロジー特性および樹形の問題など、補強していかなければならない要素も多く含んでいる。しかし、ここに示した更新初期林分の動態予測モデルは、わが国の温帯域の主だった森林で広く試行可能なモデルとして始めてのものであるといえる。

光成分は、直達光と散乱光に大別されるが (Anderson 1964a)、本研究の更新初期林分の動態予測モデルでは、主に散乱光のみを考慮した。しかし、林床の総日射量に占めるサンフレックの割合は50%を超え、林床に生育する更新樹の生育にも大きな影響を及ぼしていると推測される (Chazdon 1988)。落葉樹林の林内日射量は、林冠木の葉の展開や落葉にともなって季節的に大きく変動し、春先に年間の

最大値を記録する (§ 2. 1; Anderson 1964bなど)。混交林における林冠木の葉の展開時期の違いは (Kozlowski 1964; 丸山 1978; Kikuzawa 1983)、林床植物が一年間で利用できる日射量の空間分布に影響をおよぼしていることが予想される。林内光環境と更新樹の分布および伸長成長の関係をより一層明確にしていくためには、更新樹による直達光の利用状況や光利用の季節性の問題も考慮する必要があると考えられる。

## 第7章 終章

光環境は樹木の光合成を支配し、実生の定着、更新樹の成長、更新樹間の競争過程などに深く関与している (Horn 1971; Nakashizuka 1985; Kimura *et al.* 1986; Canham 1988; Koike 1987, 1988; Koizumi & Oshima 1993; Peters *et al.* 1995など)。このようなことから、本研究では主に光環境と更新樹の分布と伸長成長の係に注目して調査と解析を行ってきた。本研究の林内光環境の計測は、全天写真でpPARを推定した第5章を除き、すべてのケースで曇天時の相対光量によった。しかし、近年、光環境を人工的に制御した育苗試験、光合成、野外実験などによって、直達光も植物の成長にとって重要であることが明らかにされてきている (Percy 1983; 丸山ら 1984; Chazdon 1986, 1988; Percy 1988; Chazdon & Percy 1986ab; Riddoch *et al.* 1991; Gildner & Loarson 1992; Pfisch & Percy 1992; Koizumi & Oshima 1993)。

また、本研究では、原則的に生育期間中の1回の計測によって光環境を評価した。第5章で用いた生育期間中の散乱光 (DIF) と直達光 (DIR) も、生育期間中の林冠層の鬱閉状態が一定であるという仮定のもとに (§ 2. 2)、1枚の全天写真から推定されたものである。

林床に生育する植物は、林冠層に光を遮られ、その利用を著しく制限される。しかし、温帯落葉樹林内の日射量は、季節的に大きく変動し、春先の雪解けから林冠が発達するまでの期間に年最大値を記録する (§ 2. 2; Anderson 1964b; Hutchison & Matt 1977; Baldocchi 1984)。近年、樹種固有の開葉パターンが春先の光の利用効率に深く関与し、林内更新樹の成長や定着にとって重要であることが指摘されてきている (Seiwa & Kikuzawa 1991; Seiwa 1998; 小

見山ら 1998)。

ここでは、本論において十分に考慮することができなかった更新樹の直達光の利用、および春先の光利用の重要性を、最近の研究例を引用しながら考察し、今後の課題について検討する。

### (1) 直達光の重要性

光は直達光と散乱光の二つの成分に分けられる (Anderson 1964a)。直達光は太陽光線によってもたらされる光で、よく発達した森林の林床にも木漏れ日、サンフレックとして入射する (Evans 1956)。

サンフレックは林床に到達する全日射量の50%以上に達する (Chazdon 1988)。このようなことから林床植物に生育における直達光の重要性は古くから指摘されてきた (Evans 1956)。しかし、直達光は散乱光とくらべ計測が困難であることもあり、野外で直達光が植物の光合成や成長に及ぼす影響について詳細な研究が行われるようになったのは比較的最近のことである。

わが国のサンフレックに関する初期の研究では、丸山ら (1984) がサンフレックに見立てた間欠照射によってカンバ属の実生苗の成長が促進されることを明らかにしている。同じころPercy (1983) は、ハワイの森林の林床において、 $C_4$ 植物の *Euphorbia forbesii* がサンフレックを効率的に利用している可能性を示唆した。その後、光合成生産の面からも、多くの林床植物で、サンフレックの重要性について明らかにされてきている (Chazdon 1986; Riddoch *et al.* 1991; Gildner & Loarson 1992)。また、野外においても実験的手法が用いられるようになり、人為的にサンフレックを除去された *Adenocaulon bicolor* (ノブキ) は無処理の個体と比較して有意に光合成生産が小さくなることなどが実証されている (Pftisch & Percy 1992)。

林床の総日射量に占めるサンフレックの割合に比較して、サンフレックによる光合成生産の割合は比較的に小さい (Chazdon 1986; Koizumi & Oshima 1993)。このことは、気孔開閉とカルボキシル基を導入するための光合成誘導に時間を要し、暗い状況からサンフレックによって急激に光量が増加しても、直ちに安定した光合成レベルに到達できないことが一因となっている (Chazdon & Percy 1986a; Riddoch *et al.* 1991)。また、光合成誘導は光の前歴と関係があり、短時間で繰り返しのサンフレックが

光合成を誘導しやすい状況をもたらすことが知られている (Chazdon & Percy 1986b)。これらのことは、光合成誘導の時間を考慮せずに、林床の光変動パターンと光-光合成曲線のみから光合成生産量を推定すると過大になることを示唆するものといえる。

サンフレックとしての直達光は林床植物の光合成生産の増加に貢献するものと考えられていることが多い。しかし、強度の直達光は逆に高温と乾燥ストレスをもたらし、更新樹の成長を抑制したり (Cornelissen 1996)、実生の枯死率を高める (Ustin *et al.* 1984; Gray & Spies 1996)。また、強度の直達光に対する植物の反応様式の一つとして葉を傾けて入射光を緩和する昼眠性とよばれる性質が知られており、昼眠性は光合成生産を最大にする上で重要であることが指摘されている (Herbert 1991)。これらの研究は強すぎる直達光に対する耐性や反応様式は、樹種、更新樹の成長段階、生育する立地などによって大きく異なることも示している。

多くの被陰試験 (水井 1986; 高原 1986; Wayne & Bazzaz 1993など) が示すように直達光は稚樹の生育にとって不可欠なものではない。つまり、散乱光が十分に確保されていれば、更新樹はよく成長し、直達光をまったく受けないために更新樹が枯死するということはない (第5章)。同じ日射量のもとでは、散乱光のみによって育てられた稚樹の方が、直達光を含む環境下で育てられた稚樹よりも成長がよい (Wayne & Bazzaz 1993)。また、林床に成育する植物の成長にとって直達光は重要であると考えられているが、更新樹の成長と直達光の間に明瞭な相関が認められない場合が多い (Percy 1988; Temner 1990)。これは強度の直達光が光合成の光飽和点を超える光を含んでおり (Koike 1987, 1988)、しばしば光合成障害、高温障害、乾燥ストレスという成長に負の要因を引き起こす (Ustin *et al.* 1984; Gray & Spies 1996) ためと考えられる。

相対散乱光と更新樹の分布や成長との関連を調べた研究は、直達光に関する研究よりも古くから多くの研究がある。よく知られた研究の一つとして、Horn (1971) の相対散乱光と更新樹の分布や成長に関する調査例がある。この研究が実施された北アメリカの温帯落葉樹林では、わが国の温帯林と共通属が多く *Fagus*, *Acer*, *Betula* などの散乱光に対する分布傾向や伸長成長パターンは本研究のものと基本的

によく一致している。相対散乱光を用いた比較的最近の研究では、Nakashizuka (1985) が、ブナ林の林冠ギャップ内における相対散乱光の分布から、ブナ林内に形成される一般的な大きさの林冠ギャップ内に陽樹が更新することが困難であることを指摘した。このことは、人為的な攪乱をほとんど受けずに存続してきたブナ林で構成樹種が単純になる現象をよく説明している。相対散乱光が、比較的計測や予測が容易であり、植物の分布や成長をよく説明する優れた指標であることは将来もかわらないであろう。しかしながら、今後の森林更新の研究において、更新樹の成長、成長障害、枯死などの現象に深く関与している直達光の存在を無視することはできないだろう。散乱光と比較し直達光に関する研究がやや立ち遅れた第一の理由として、計測の困難さが挙げられる。一般的に、直達光は光センサーをデータロガーに接続して計測される。しかし、この方法では計測にコストと時間を要し、計測点を多くとれないという問題がある。全天写真法 (Anderson 1964a; Chazdon & Field 1987; Ter Steege 1993) は、全天写真から散乱光と直達光に分けて長期的な光環境が推定できるという点で非常に画期的であり、近年多くの研究で使用されてきている (Turner 1990; Peters *et al.* 1995など)。しかし、この全天写真法も、全天写真の二階調化作業にともない比較的大きな誤差が生じる (Madgwick & Brumfield 1969)。一般に全天写真解析法では、全天写真内の被写体を空と遮蔽物のいずれかに二階調化分類して計算を行う。しかし、実際には木の幹や林冠などの被写体の方向からも散乱光や透過光が入射している。また、それらの値は、相対値も含めて常に一定ではなく、被写体の光反射率、太陽の位置、天候などによって変化する。

林床のサンフレックは、半影 (penumbral effect) の影響を受けて、太陽光線が通過してきた空隙よりも大きく広がり辺縁部から中央部にかけて明るくなる (Miller & Norman 1971; Anderson & Miller 1974; Smith *et al.* 1989)。したがって、全天写真から半影を考慮せずにサンフレックの推定を行うと、サンフレック時の光強度は過大に、サンフレックを受けている時間の長さは過小に評価される。また、半影は、光合成に適度な光強度の時間帯を増加させる点で林床植物の光合成生産にとって有利に作用する

(Anderson & Miller 1974)。

## (2) 春先の光利用

春植物は地下貯蔵器官を持つ多年生草本植物でよく知られている (Lundegardh 1964; Kawano *et al.* 1978; Kawano & Nagai 1975)。近縁関係にある自生と外来の林床草本の比較試験では、自生種のほうが森林の光資源を季節的に効率よく利用しており、最適な植物季節パターンを遺伝的に獲得していることが示されている (Harrington *et al.* 1989)。春植物は草本だけでなく、木本植物にもその存在が認められている (DePamphilis & Neufeld 1989)。また、夏季に明瞭な休眠時期を持たない高木性樹種でも、光資源の制限された林床の更新樹にとっては、林冠木の落葉期、特に春先の光合成生産が年総生産の大半を占めている (Lassoie *et al.* 1983; Nilsen 1986; Constabel & Liffers 1996, 橋本・青木 1996; Seiwa 1998)。この時期は林床の日射量が増加するというに加え、気温が低いことによって呼吸量が低く保たれ日純光合成量は生育期間中最大となる (橋本・青木 1996)。冷温帯の代表的な極相樹種であるブナは比較的開葉が早く、ブナ林の上層木は通常林床の雪解けを待たずに開葉を始める。そのためブナ林の春先の林内日射量は他の落葉広葉樹林と比較して少なく、林床植物の種多様性も相対的に低いことが指摘されている (Uemura 1994)。ただし、本研究では、特にブナ林で林床の高木性樹種の種多様性が低いという現象は見出すことができなかった (第4章)。

樹木のシュートの成長や開葉様式には樹種に固有の季節変動パターンが認められている (Kozłowski 1964; 丸山 1978; Kikuzawa 1983; Sewa & Kikuzawa 1991)。Seiwa & Kikuzawa (1996) や Seiwa (1998) は、温帯落葉広葉樹林の林床において、融雪後より早く葉を展開する樹種の実生の生残率が高いことを明らかにした。また、混交林では樹種によって開葉時期が1ヶ月以上異なる場合があり、開葉時期の遅い上層木の下では、更新樹の定着が促進されることも示唆されている (小見山ら 1998)。

一般的な傾向として、冬期間の導管の水切れが少ない散孔材樹種の方が環孔材樹種よりも開葉時期が早い (Lechowicz 1984; 小見山 1991)。ブナやカエデ類など耐陰性が高いとされる典型的な非先駆樹種の多くは散孔材である。

温帯落葉樹林の林床に生育する植物にとって春先の林冠が発達するまでの期間は、短いながらも十分な明るさを確保できる期間として生育上きわめて重要であるといえる。

### (3) 今後の課題

林床の日射量は、太陽高度や天候、そして林冠の鬱閉状態によって大きく変化する。そして、林床の更新樹は、変動する光環境に巧みに対応して光合成生産を行っている。更新樹の成長や枯死に関する研究をすすめて行くうえで、林内光環境の時系列的な変化と更新樹の光-光合成曲線や光合成誘導などの光合成反応を考慮する必要があるといえる。

林内光環境の時系列的な変化の計測には、一般的に光センサーをデータロガーに接続して計測されるがコストや時間の面から測定点数が限定される。全天写真を用いた方法では、現時点で透過光、散乱光、半影を正確に評価することが困難である。ある地点に入射する光は、遮蔽物の空間分布と天空輝度によって決定される (Anderson 1964a)。樹木位置や樹形のような遮蔽物の3次元的な情報と、地域の天空輝度分布の季節的・時間的変動パターンを連動させて林内任意地点の入射光の変化パターンを推定する方法も検討していくべきだろう。第6章では、樹形を単純化して林内任意地点における Diffuse site factor (DIF) の推定を試みた。しかし、実際の樹木は、幹、枝、葉が存在し、その形状は個体、樹種によって大きく異なる。今後、分枝パターンや葉の形状など、より現実に近い樹形 (鈴木 1996) をもとに光環境の推定を行っていく必要があるだろう。

主要樹種の葉やシュートのフェノロジカルな動態についてはすでにほぼ明らかにされたといえるが (丸山 1978; Kikuzawa 1983, 1984)、時期の地域差については十分に解明されていない。さまざまな森林で、どの樹種はいつ芽吹き、葉を伸展させ、紅葉して落葉するのかといったことを推定できるようにするためには、シュートのフェノロジーと気象因子を定量的に関連付けることが必要であろう。このような情報と遮蔽物の空間分布から林内任意地点の光環境を予測する手法を併用し、林床の融雪と林冠の鬱閉のタイミングなど林床植物の光合成生産にとって重要な時期の日射量の推定も可能になると考えられる。

更新樹の成長と生残に影響をおよぼす要因は光環

境だけではなく、気温 (小池 1987; Koike 1995; 橋本・青木 1996)、二酸化炭素濃度 (Bazzaz & Williams 1991; Koike 1995)、乾燥ストレス (Ustin *et al.* 1984; 中尾 1989; Naidu & Delucia 1997)、土壌養分 (Ljungstom & Stjernquist 1995)、病虫害 (Senn *et al.* 1992; Seiwa 1998)、風や落枝等による物理的影響 (Clark & Clark 1994)、菌根菌の存在 (Gerbaye & Churin 1997) など非常に多様である。今後、森林の更新機構の解明をめざす上で、これらのことがらも十分に考慮していかなければならないだろう。

## 要 旨

天然林は、複数の樹種から構成されており、更新の様式は個々の樹種によって異なる。天然林の適正な管理や施業を実施していく上で、個々の樹種の更新様式を明らかにすることが重要であると考えられる。本研究では、特に、更新樹の分布と伸長成長に着目し、光環境との関係について定量的な調査を実施した。最終的に更新初期林分の動態予測モデルの作成を試みた。

林内光環境を正確に計測するために考慮すべき点を明らかにする目的で、落葉広葉樹林における林冠木のシュート当たりの葉数と林冠鬱閉度の季節変化、光センサーを用いて計測した散乱光のDIFへの補正方法についての検討を行った (第2章)。

コナラのシュート当たりの葉数は、春の開葉から秋の落葉に至るまでの生育期間、土用芽の発生や台風の影響によって大きく変動したが、その間林冠鬱閉度はほぼ一定の値を維持した。生育期間を通じて林冠鬱閉度は大きく変化しないという特徴は他の落葉広葉樹林 (ブナ林、ミズメ林、コナラ・ミズナラ林) でも認められた。樹木のシュート当たりの葉数は生育期間中に比較的大きく変動することが報告されているが (Kikuzawa 1983など)、林冠鬱閉度には大きく反映なかった (§ 2. 1)。

林縁を対照区とした相対散乱光と、完全な開放地を対照区とした相対散乱光とでは、前者が有意に高い値を示した。これは、林縁の散乱光が完全な開放地の散乱光と比較して低い値を取っていたためである。林縁の散乱光が100%の散乱光に対してどの程度減少しているかを示す値、同地点の Diffuse site factor (Anderson 1964a) を用いて相対散乱光を補正

したところ、完全な開放地を対照区とした相対散乱光との誤差は、補正を行わない場合より有意に小さくなった。森林調査の相対散乱光の計測では、通常、対照区は林縁や大きなギャップの中央などに設置されるが、完全な開放地を対照区とした相対散乱光と比較して計測値が過大となること、そしてこの誤差は対照区のDiffuse site factorによって補正可能であることが示された (§ 2. 2)。

森林は攪乱を契機として断続的に更新する傾向があるが知られている。したがって、攪乱地における稚樹群の実態を把握することが、樹種の更新特性を明らかにしていく上で重要であると考えられる。閉鎖林分と攪乱地内における更新樹の分布と伸長成長の比較調査から樹種分類を試みた(第3章)。

北海道日高支庁平取の針広混交林 (§ 3. 1)、富山県有峰のブナ林 (§ 3. 2)における調査では、閉鎖林内と攪乱地内の両方に分布する樹種と(平取: トドマツ, イタヤカエデ, アオダモ等, 有峰: ブナ, イタヤカエデ等), 攪乱地内, 特に表土がむき出しになった場所にもみ分布する樹種(平取: ケヤマハンノキ, シラカンバ等, 有峰: ケヤマハンノキ, ウダイカンバ, オノエヤナギ等)が認められ, 後者は明るい攪乱地内で前者と比較し大きな伸長成長量を持つことが示された。後者の樹種は, 強度な攪乱に強く依存して更新し, 森林の攪乱頻度が増加するに従い, 混交割合が高くなることを示唆された。また, 前者の樹種は, 閉鎖林内で長期間生存し緩慢に伸長成長することから, 後者の樹種と比較して, より小規模な森林攪乱で更新可能であると考えられた。分布と伸長成長の面から, 前者は陰樹, 後者は陽樹的性質を強く有する樹種であるといえた。比較的に自然状態のよく保存された森林の発達するこれらの調査地では, 閉鎖林内における更新樹の密度が, 樹種の更新特性を示す有効な指標となるものと思われた。

富山県の旧薪炭林で実施した調査では (§ 3. 3), 平取や有峰の調査結果と同様, 更新樹の耐陰性と伸長成長の間にトレードオフの関係が認められた。しかし, コナラとミズナラでは, 閉鎖林内に更新樹が高密度に分布するものの, それらは長期間生存できずほとんど伸長成長が認められなかった。閉鎖林分における樹高分布の面から, I. 林冠層付近にのみ分布する樹種, II. 林冠層と林床に不連続に分布する樹種, III. 樹高の小さい更新樹ほど分布密度が高

く, 閉鎖林内においても樹高成長する樹種の種群が大別され, I, II, IIIの順に閉鎖林冠下で長期間生存する傾向があり耐陰性が高かった。閉鎖林内における更新樹の密度は必ずしも更新樹の耐陰性の尺度とはならず, 閉鎖林内における更新樹の樹高分布が樹種の耐陰性を判断する上で重要であると考えられた。ただし, リョウブなどのように, 伏状更新によって林内更新を可能としている樹種も存在していた。

48地点の閉鎖林分で, 1. 林分の上層(最大樹高の2分の1以上)に偏って分布し下層(地上2mまで)に分布しない, 2. 林分の上層に偏って分布し林床に樹高の小さなシードリング・バンクを持つ, 3. 林分の上層・中層(地上2mから最大樹高の2分の1の高さまで)・下層に分布する, 4. 林分の中下層に分布する, 5. 下層にのみ分布する, という5つの樹高分布タイプを設け, 出現樹種の樹高分布がいずれのタイプに属していたかを調査した(第4章)。個々の樹種は, 特定の樹高分布タイプをとる性質があり, この結果は50年生以上と以下の林分ではほぼ同様の傾向を示した。タイプ2の頻度が高い樹種は, タイプ1の樹高分布を持つ例も多く認められた。タイプ1, 2の頻度が高い樹種の林内更新樹は, ほとんどが樹高20cm以下であった。閉鎖林内で樹高1m以上の更新樹が分布する樹種は, タイプ3あるいはタイプ4となる頻度が高かった。樹高分布タイプの頻度をもとにして行った主成分分析の第1軸の序列結果では, タイプ1の頻度が高い樹種, タイプ2の頻度が高い樹種, タイプ3の頻度が高い樹種, タイプ4の頻度が高い樹種の順に序列化された。

樹木が光合成によって同化物生産を行うことから, 光環境は更新樹の分布や伸長成長を決定する重要な要因であると考えられる。更新樹の受光量と伸長成長や生残確率等の関係を定量的に明らかにすることは, 森林更新の機構を解明していく上できわめて重要であると考えられる。

陰樹5種(シロダモ, ブナ, イタヤカエデ, コシアブラ, トチノキ, ), 陽樹3種(ケヤマハンノキ, ウダイカンバ, アカマツ), 中間樹種4種(ミズキ, コナラ, ミズナラ, クリ)の稚樹の受光量と当年伸長量の関係について調査した(第5章)。受光量は, 稚樹の樹冠上部で撮影された全天写真から算出したdirect site factor (DIR), diffuse site factor (DIF), gap

light index (GLI) の 3 種類の pPAR (potential photosynthetically active radiation) によって評価した。当年伸長量を目的変数、pPARを説明変数とし、対数項を含む重回帰式による回帰分析を行ったところ、36組の回帰式 (12樹種×3 pPAR) のうち33組が有意であった。また、12樹種のうち10樹種で、DIFを説明変数とした重回帰式の決定係数が最も高かった。最大当年伸長量の平均値は、陰樹、中間樹種、陽樹の順におおの52.4cm/yr, 64.3cm/yr, 87.7cm/yrであった。最大当年伸長量は、陰樹と中間樹種でおおよそDIF 50%、陽樹でDIF 70%以上において記録された。稚樹の分布から中間樹種と陽樹の実生の定着には、DIF 20%以上の明るさが必要であると推測された。ギャップ更新における更新樹の樹高成長パターンを、今回得られた散乱光を説明変数とする重回帰式 (光-成長曲線) と受光量の履歴から推定したところ、樹幹解析から得られた実際の樹高成長パターンとよく一致した。光-成長曲線は、複数の樹種が混交する更新初期林分の更新樹の樹高成長を推定する上で有効であることが示唆された。

更新初期林分の発達過程を予測していく上で、更新樹の伸長成長と密度の動態を明らかにすることが重要であると考えられる。富山県有峰のブナ林内の裸地に天然更新した更新初期林分において固定調査地を設置し、更新樹の発生、枯死、伸長成長に関する4年間の追跡調査を行った (§ 6. 1)。また、最終年次に、被圧枯死した更新樹も含め全ての更新樹の受光量を計測し、受光量と伸長成長量、被圧枯死する確率の関係について検討した。林分の主要構成樹種であったブナ、イタヤカエデ、オノエヤナギ、ケヤマハンノキの4樹種について、受光量と更新樹の被圧枯死確率の関係式を作成した (光-被圧枯死曲線)。

林内の任意地点で観察される全天写真像から散乱光を推定する方法について検討した (§ 6. 2)。推定された林内任意地点の散乱光は、実測値と有為の相関が認められた。この散乱光推定法と光-成長曲線および光-被圧枯死率曲線から、固定調査地と同じ更新条件で、ブナ、イタヤカエデ、オノエヤナギ、ケヤマハンノキの4樹種からなる更新初期林分の成長過程をシミュレーションした。ケヤマハンノキとオノエヤナギの実生が低密度に発生するシミュレーション①、高密度に発生するシミュレーション

③、中間のシミュレーション②の3種類の計算を実施した。更新開始後16年を経過した時点の実際の林分では、ケヤマハンノキ、オノエヤナギが樹高約10mに達していたのに対して、ブナとイタヤカエデは被圧され樹高1m以下であった。シミュレーションにおける同時期の林分の最大樹高は全シミュレーションで約10mとなり、実際の林分の値とよく一致した。シミュレーション①では、林床の光環境が明るく保たれたためブナとイタヤカエデで樹高4mに達する個体が存在した。シミュレーション③では、林床が強度に被陰されたため林分の中下層の更新樹の密度が低くなり、更新樹間の厳しい競合の結果、樹高成長が勝るケヤマハンノキの優占林分が発達した。シミュレーション②では4樹種の樹高分布および密度に関し実際の林分とよく類似した林分が発達した。いずれのシミュレーションでも、林冠層を構成していたケヤマハンノキとオノエヤナギの本数密度は現実の林分と近い値に収束する傾向が認められた。全調査結果をもとに46樹種の光-成長曲線および耐陰性に関するパラメーターの調整を行った (§ 6. 3)。当モデルは、温帯域の主たる森林で、複数の樹種が混交する更新初期林分の発達過程の推定に適用可能である。

終章 (第7章) では、直達光と林内光環境の季節変化が更新樹の分布や成長に及ぼす影響について最近の研究例を引用しながら考察し、今後の課題について述べた。

## 謝 辞

本論文を取りまとめるにあたり、岐阜大学農学部小見山 章教授のご指導を仰いだ。また、岐阜大学農学部小泉 博教授、静岡大学農学部角張嘉孝教授、および信州大学農学部川崎圭造助教授には、ご専門の立場からの貴重なご意見を賜った。§ 3. 1「更新樹の分布と伸長成長 - 針広混交林 -」は、北海道林業試験場育林課での天然林施業技術に関する研修成果であり、本研究を行っていく契機となった。当時、同育林課に所属していた京都大学生態学研究センター菊沢喜八郎教授、北海道林業試験場研究主幹浅井達弘博士、故 水井憲雄博士、東北大学演習林清和研二教授には、研修以後も本研究の実施にあたって多くのご指導を仰いだ。森林総合研究所の斎

藤昌宏博士には、林内光環境の調査法に関し多くのご教示をいただき学会論文の作成に際し懇切丁寧な指導をしていただいた。

また、佐藤 創博士、梅木 清博士を始めとして北海道林業試験場の方々に、資料の取りまとめ等に関する有益な助言をいただいた。第4章の調査の際には、富山県林政課計画係（1987年～1992年）の諸氏のご協力を願った。第5章「光環境と稚樹の伸長成長」は、Wageningen大学のRob Peters博士と共同して行った研究成果である。最後に、富山県林業試験場の各位には、日頃の討議の場とご厚情を賜っている。以上の方々に、特に記して、厚く御礼申し上げる。

### 引用文献

- 秋山邦夫・川崎圭造・野村恵美（1989）乾・湿条件下での数樹種の成長量。日林論 100: 407-410.
- ANDERSON M.C. (1964a) Studies of the woodland light climate I. The photographic computation of light conditions. *J. Ecol.* 52: 27-41
- ANDERSON M.C. (1964b) Studies of the woodland light climate. II. Seasonal variation in the light climate. *J. Ecol.* 52: 643-663
- ANDERSON M.C. & MILLER E.E. (1974) Forest cover as a solar camera: penumbral effects in plant canopies. *J. of Appl. Ecol.* 11: 691-697
- 安藤 貴・宮本倫仁・竹内郁雄・桜井尚武・谷本丈夫（1983）林内の光環境と下木の樹高成長。林試研報 323: 108-110
- ASAI T., KIKUZAWA K., MIZUI N. & SEIWA K. (1987) Regeneration of coniferous and broadleaved trees in natural mixed forest in eastern Hokkaido, Japan. In Human impacts and management of mountain forests, *For. and For. Prod. Res. Cent.* : 351-359.
- BALDOCCHI D., HUTCHISON B., MATT D. & McMILLEN R. (1984) Seasonal variation in the radiation regime within an Oak-Hickory forest. *Agr. and for. meteorol.* 33: 177-191.
- BAZZAZ F.A. & WILLIAMS W.E. (1991) Atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations within a mixed forest: implications for seedling growth. *Ecology* 72: 12-16
- BORMANN F. H. & LIKENS G. E. (1979) Patter and process in a forest ecosystem. Springer Verlag, 253pp.
- CANHAM C.D. (1989) Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70: 548-550.
- CANHAM C.D. (1988) Growth and canopy architecture of shade tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology* 69: 786-795.
- CHAZDON R.L. (1986) Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. *J. Ecol.* 74: 995-1012.
- CHAZDON R.L. (1988) Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Adv.Ecol.Res.* 18: 1-63.
- CHAZDON R.L. & PEARCY R.W. (1986a) Potosynthetic responses to light variation in rainforest species. I. Induction under constant and fluctuating light conditions. *Oecologia* 69: 517-523.
- CHAZDON R.L. & PEARCY R.W. (1986b) Potosynthetic responses to light variation in rainforest species. II. Carbon gain and photosynthetic efficiency during sunflecks. *Oecologia* 69: 524-531.
- CHAZDON R.L. & FIELD C.B. (1987) Photographic estimation of photosynthetically active radiation: evaluation of a computerized technique. *Oecologia* 73: 525-532.
- CONSTABEL A. J. & LIFFERS V. J. (1996) Seasonal patterns of light transmission through boreal mixedwood canopies. *Can. J. For. Res.* 26: 1008-1014.
- CORNELISSEN J.H.C. (1996) Interactive effects of season and light environment on growth and leaf dynamics of evergreen tree seedlings in humid subtropics. *Can. J. Bot.* 74: 589-598.
- DePAMPHILIS C.D. & NEUFELD H.S. (1989) Phenology and ecophysiology of *Aesculus sylvatica*, a vernal understory tree. *Can. J. Bot.* 67: 2161-2167.
- DORE W.G. (1958) A simple chemical light meter. *Ecology* 39: 151-152.
- ELLENBERG H (1986) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Eugen Ulmer, Stuttgart.\*\*
- EVANS G.C. (1956) An area survey method to investigate the distribution of light intensity in wood lands, with particular references to sunflecks. *J. Ecol.* 44:

- 391-428.
- FARNSWORTH E.J., NUNEZ-FARFAN J., CAREAGA S.A. & BAZZAZ F.A. (1995) Phenology and growth of three temperate forest life forms in response to artificial soil warming. *J. Ecol.* **83**: 967-977.
- GARBAYE J. & CHURIN J.L. (1997) Growth simulation of young oak plantations inoculated with the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* with special reference to summer drought. *For. Ecol. and Mang.* **98**: 221-228.
- GILDNER B.S. & LOARSON D.W. (1992) Photothintetic response to sunflecks in the desiccation-tolerant fern *Polypodium virginianum*. *Oecologia* **89**: 390-396.
- GRAY A.N. & SPIES T.A. (1996) Gap size, within-gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. *J. Ecol.* **84**: 635-645.
- HARA M. (1985) Forest response to gap formation in a climax beech forest. *Jpn. J. Ecol.* **35**: 337-343.
- HARRINGTON R.A., BROWN B.J. & REIGH P.B. (1989) Ecophysiology of exotic and native shrub in Southern Wisconsin. I. Relationship of leaf characteristics, resource availability, and phenology to seasonal patterns of carbon gain. *Oecologia* **80**: 356-367.
- 長谷川幹夫 (1991) スギ不成績造林地での下刈り、除伐が広葉樹の定着に与える影響. *日林誌* **73**: 375-379.
- 長谷川幹夫 (1984) 広葉樹二次林の更新に関する研究 (I) 明るさの異なる2立地に生育したミズナラ天然生稚樹の消長. *日林中支講* **32**: 147-150.
- 長谷川幹夫 (1996) ユキツバキの生育するブナ林において上層木の部分的な伐採と刈りはらいを行ったときの天然下種更新の成果. *日林論* **107**: 193-196.
- 橋本良二・青木享宏 (1996) 冷温帯コナラ二次林の林冠下で枯死する同種稚樹の炭素収支. *日緑工誌* **21**: 164-176.
- HASHIMOTO R. & SHIRAHATA M. (1995) Comparative study of leaf carbon gain in saplings of *Thujaopsis dolabrata* var. *hondai* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* in a cool-temperate deciduous forest. *Ecol. Res.* **10**: 53-64.
- 橋詰隼人・黒井 大 (1989) ブナ人工造林に関する研究 (I) 植栽後10年間の成績と造林地内への他樹種侵入状況. *広葉樹研究* **5**: 1-12.
- 橋詰隼人 (1991) ブナの種子生態. 「ブナ林の自然環境と保全 (村井ほか編)」, ソフトサイエンス社, 53-82.
- 肥後睦輝 (1986a) 落葉広葉樹林の動態 - 小面積ギャップにおける更新木の成長 -. *日林論* **97**: 327-328.
- 肥後睦輝 (1986b) 落葉性広葉樹林の動態 - 二次林の種組成と林分構造 -. *日林北支論* **35**: 141-143.
- 肥後睦輝 (1994) 風害跡地二次林を構成する樹種の再生様式 - 前生稚樹割合, 成長速度, 閉鎖林冠部での稚樹割合にもとづいて -. *日林誌* **76**: 531-539.
- HIGO M., SHINOHARA A. & KODAMA S. (1995) The regeneration behavior of major component species in the secondary forest dominated by *Pinus densiflora* and *Quercus serrata* in central Japan. *For. Ecol. and Manag.* **76**: 1-10.
- HORN H. S. (1971) *The adaptive geometry of trees.* Princeton University Press: MPB **3**: 144pp.
- HUTCHISON B.A. & MATT D.R. (1977) The distribution of solar radiation within a deciduous forest. *Ecol. Monog.* **47**: 187-207.
- 市河三英・萩野和彦 (1987) モミ・ツガ天然林における稚樹個体群の消長. *日林論* **98**: 337-338.
- 石田正次 (1974) 森林の保全と自然環境の変化に関する統計的研究 - 天然林の生長モデルとそのコンピュータシミュレーション (その1) -. *統数研彙報* **22**: 69-86.
- 石田 仁 (1991) 富山県における気候値メッシュファイル (気温・降水・積雪深) の特性. *雪氷* **53**: 45-51.
- 石田 仁・菊沢喜八郎・浅井達弘・水井憲夫・清和研二 (1991) ギャップと閉鎖林内における高木性各種稚幼樹の分布と伸長成長 - 北海道日高地方の針広混交林 -. *日林誌* **73**: 145-150.
- 石田 仁 (1992) ブナ林内土捨て場に更新した高木性樹種の分布と伸長成長. *日林誌* **74**: 337-341.
- 石田 仁 (1994) 富山県二次林の主要樹種の資源量 I. 推定結果. 富山県林業技術センター研究報告 **8**: 6-13.

- 石田 仁 (1996) コナラーアカマツ二次林主要高木性樹種の樹高分布タイプと更新特性. 日林誌 78: 410-418.
- ISHIDA M. & PETERS R. (1998) Effects of potential PAR on shoot extension in juveniles of the main tree species in a Japanese temperate forest. Ecol. Res. 13: 171-182.
- 石塚森吉 (1981) 針広混交林の形成過程 一定山溪における解析から. 北海道営林局: 91-101.
- 石塚森吉・金沢洋一 (1989) 針広混交林におけるエゾマツ・シナノキ・イタヤカエデ樹冠下のトドマツの成長過程. 日林誌 71: 281-287.
- 石塚森吉・菅原セツ子・金沢洋一 (1988) 林内照度と広葉樹数種の伸長量. 日林北支論 36: 48-50.
- 伊藤秀三・川里弘孝 (1978) わが国における二次林の分布. 吉岡邦二博士追悼植物生態論集: 281-284.
- 紙谷智彦 (1986) 豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究 (II) 主要構成樹種の伐り株の樹齢と萌芽能力との関係. 日林誌 68: 127-134.
- 紙谷智彦 (1987) 薪炭林としての伐採周期の違いがブナ・ミズナラ二次林の再生後の樹種構成におよぼす影響. 日林誌 69: 29-32.
- 紙谷智彦・長江良明 (1987) 豪雪地帯におけるブナ・ミズナラ二次林主要構成樹種の成長パターン. 日林誌 69: 184-187.
- 金沢洋一・九島宏道・石橋 聡・佐野 真・猪瀬光雄 (1993) 空沼天然林樹下植栽木の成長 (II) エゾマツ植栽木の樹高成長と光環境. 日林北支論 41: 12-14.
- KAWANO S. & NAGAI Y. (1975) The productive and reproductive biology of flowering plants I. Life history strategies of three Allium species in Japan. Bot. Mag. Tokyo 88: 281-318.
- KAWANO S., TAKASU H. & NAGAI Y. (1978) The productive and reproductive biology of flowering plants IV. Assimilation behavior of some temperate woodland herbs. J. Coll. Lib. Arts. Toyama Univ. Nat. Sci. 11: 33-60.
- 菊沢喜八郎 (1983) 北海道の広葉樹林 北海道造林振興協会, 152pp., 札幌.
- KIKUZAWA K. (1983) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forest 1. Tall trees. Can. J. Bot. 61: 2133-2139.
- KIKUZAWA K. (1984) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forest 1. Small trees and shrubs. Can. J. Bot. 62: 2551-2556.
- KIKUZAWA K. (1988) Intraspecific competition in a natural stand of *Betula ermanii*. Ann. bot. 61: 727-734.
- KIMURA M., KIMURA W., HONMA S., HASUNO T. & SAKAI T. (1986) Analysis of development of a subalpine *Abies* stand based on the growth processes of individual trees. Ecol. Res. 1: 229-248.
- 気象庁 (1985) 気候値メッシュファイル (降水量) 作成調査の報告. 測候時報 52: 357-378.
- 気象庁 (1989) 気候値メッシュファイル (積雪) 作成調査について. 測候時報 56: 297-305.
- 小谷二郎・富樫一巳 (1995) ミズキの葉の展開とシュート伸長. 日生態会誌 45: 237-245.
- KOIKE T. (1986) Photosynthetic responses to light intensity of deciduous broad-leaved tree seedlings raised under artificial shade. Environ. Cont. Biol. 24: 51-58.
- KOIKE T. (1987) Photosynthesis and expansion in leaves of early, mid and late successional tree species, Birch, Ash, and Maple. Photosynthetica 21: 503-508.
- 小池孝良 (1987) 落葉広葉樹数種の温度-光合成速度関係. 日林論 100: 391-392.
- 小池孝良 (1988) 落葉広葉樹の生存に必要な明るさとその成長に伴う変化. 林木の育種 148: 19-23.
- KOIKE T. (1988) Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broad-leaved trees. Pl. sp. biol. 3: 77-87.
- 小池孝良 (1991) 落葉広葉樹の光の利用の仕方 - 光合成特性 -. 森林総研北支研究レポート. 25: 1-8.
- KOIKE T. (1995) Effects of CO<sub>2</sub> in interaction with temperature and soil fertility on the foliar phenology of alder, birch, and maple seedlings. Can. J. Bot. 73: 149-157.
- KOIZUMI H. & OSHIMA Y. (1993) Light environment and carbon gain of understorey herbs associated with sunflecks in a warm temperate deciduous forest in Japan. Ecol. Res. 8: 135-142.
- 国立天文台編 (1993) 理科年表. 丸善, 1046pp.
- 小見山 章 (1989) 落葉広葉樹二次林の樹齢構成と

- その再生過程. 日林誌 71: 374-379.
- 小見山 章 (1991) 落葉広葉樹の幹肥大成長の開始—  
休止時期と着葉期間の相互関係, およびそれらに  
関係する環境要因—. 日林誌 73: 409-418.
- 小見山 章・寺西美樹・加藤正吾・川村毅 (1998)  
落葉広葉樹林における上層木の開葉フェノロジー  
と下層木の分布. 日本生態学会講演要旨集 45:  
31.
- KOZLOWSKI T.T. (1964) Shoot growth in woody  
plants. Bot. Rev. 30: 335-392.
- KOZLOWSKI T.T. & WARD R.C. (1957) Seasonal  
height growth of deciduous trees. For. Sci. 3: 168-  
174.
- LASSOIE J.P., DOUGHERTY P.M., REICH P.B.,  
HINCKLEY T.M., METCALF C.M. & DINA S.J.  
(1983) Ecophysiological investigation of understory  
eastern redcedar in central Missouri. Ecology 64:  
1355-1366.
- LECHOWICZ M.J. (1984) Why do temperate decidu-  
ous trees leaf out at different times? Amer. Natul.  
124: 821-842.
- LJUNGSTOM M. & STJERNQUIST I. (1995) Growth  
and nutrient dynamics of beech (*Fagus sylvatica* L.)  
seedling in acid soils. Plant and soil 176: 171-181.
- LUNDEGÅRDH H. (門司正三・山根銀五郎・宝月  
欣二訳) (1964) 植物実験生態学. 岩波書店  
549pp., 東京.
- MADGWICK H.A.I. & BRUMFIELD G.L. (1969) The  
use of hemispherical photographs to asses light cli-  
mate in the forest. J. Ecol. 57: 537-542.
- 真部辰夫・荒木武夫・浅沼晟吾 (1969) アントラセ  
ンによる日射量の測定. 日林誌 51: 164-167.
- MARKS P.L. (1974) The role of Pin cherry (*Prunus*  
*pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in  
northern hardwood ecosystems. Ecol. Monogr. 44: 73-  
88.
- 丸山幸平 (1978) ブナ天然林—とくに低木層および  
林床—を構成する主要木本植物の伸長パターンと  
生物季節について. 新潟大学農学部演報 11: 1-  
30.
- 丸山 温・森川 靖・井上敏雄 (1984) 光質, 光量,  
間けつ照射条件をかえて育てたカンバ属 3 種のメ  
バエの生長. 日林誌 66: 361-367.
- MASAKI T., SUZUKI W., NIIYAMA K., TANAKA H.  
& NAKASHIZUKA T. (1992) Community structure  
of a species rich temperate forest, Ogawa Forest  
Reserve, central Japan. Vegetatio 98: 97-111.
- MATSUDA K. (1989) Survival and growth of konara  
Oak (*Quercus serrata* Thunb.) Seedlings in an aban-  
doned coppice forest. Ecol. Res. 4: 309-321.
- MESSIER C. PUTTONEN P. (1986) Spatial and tem-  
poral variation in the light environment Scots pine  
stands: the basic for a quick and efficient method of  
characterizing light. Can. J. For. Res. 25: 343-354.
- 箕口秀夫 (1996) 野ネズミからみたブナ林の動態—  
ブナの更新特性と野ネズミの相互関係—. 日生態  
会誌 46: 185-189.
- MITSCHERLICH G. (1970) Wald, Wachstum und  
Umwelt. 1. Form und Wachstum von Baum und  
Bestand. Sauerlaender's Verlag, Frankfurt am  
Main.\*\*
- 水井憲雄 (1981) 人工庇陰下におけるトドマツ芽バ  
エの生育段階. 日林誌 63: 169-172.
- 水井憲雄 (1991) 種子重—種子数関係を用いた落葉  
広葉樹の種子の結実豊凶区分. 日林誌 73: 258-  
263.
- 水井憲雄・畠山末吉・山根玄一・阿部信行 (1983)  
天北地域の異なる風環境下における造林木の生長.  
日林北支講 32:52-54.
- MONSI M. & SAEKI T. (1953) Über den Lichtfactor  
in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für  
die Stoffproduktion. Jpn. J. Bot. 14: 22-52.
- MOON P. & SPENCER D.E. (1942) Illumination from  
a non-uniform sky. Trans. Illum. Engng. Soc. N.Y. 37  
: 707.\*\*
- MORIKAWA Y., ASAKAWA S. & SAKAI S. (1976)  
Growth of Pine and Birch seedling under lights with  
different spatial compositions and intensities. Jpn. For.  
Soc. 58: 174-178.
- 森川靖・佐々木恵彦・浅川澄彦 (1983) 林床の光の  
性質と稚樹の成長. 森林立地 25: 1-7.
- MORISHITA M. (1959) Measuring of the dispersion of  
individuals and analysis of the distribution patterns.  
Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E. (Biol.) 2: 215-  
235.
- 永津雅人 (1987) クロマツ幼樹の新梢成長 (Ⅲ)・

- 新梢の成長量と相対照度との関係. 日林中支論 35: 3-4.
- 中尾登志雄・須崎民雄 (1981) 九州におけるツガ群団 (IV) モミ・ツガ林域に分布する種の水分特性. 日林論 92: 299-300.
- 中尾登志雄 (1989) ナンゴウヒの光合成・蒸散に及ぼす土壤水分前歴の影響. 日林論 100: 431-432.
- NAKASHIZUKA T. & NUMATA M. (1982) Regeneration process of climax beech forests II. Structure of forest under the influences of grazing. Jpn. J. Ecol. 32: 473-482.
- NAKASHIZUKA T. (1984) Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests IV. Gap formation. Jpn. J. Ecol. 34: 75-85.
- NAKASHIZUKA T. (1985) Diffused light conditions in canopy gaps in a beech (*Fagus crenata* Blume) forest. *Oecologia* 66: 472-474.
- NAKASHIZUKA T. (1989) Role of uprooting in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan. *Ecology* 70: 1273-1278.
- 夏目俊二 (1985) エゾマツ更新の立地条件と初期成長に関する研究. 北大演報 42:47-107.
- NILSEN E.T. (1986) Quantitative phenology and leaf survivorship of *Rhododendron maximum* in contrasting irradiance environments of the southern Appalachian mountains. *Amer. J. Bot.* 73: 822-831.
- 尾高尚子・山口恵理佳・角張嘉孝 (1998) 苗場山ブナ林床の分光特性. 日林中支講演要旨集 47: 10.
- 大井次三郎 (1975) 新日本植物誌 顕花篇 至文堂, 東京, 1716pp.
- 岡村敏夫・和田高秀・林 泰彰 (1989) 気候値メッシュファイル (気温) 作成調査について. 測候時報 56: 1-16.
- OLIVER C.D. (1980/1981) Forest development in North America following major disturbances *For. Ecol. Manage.* 3: 153-168.
- OLIVER C.D. & LARSON B.C. (1990) Forest stand dynamics. McGraw-Hill, 467pp.
- PEARCY R.W. & CALKIN H. W. (1983) Carbon dioxide exchange of C3 and C4 tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* 58: 26-32.
- PETERS R., TANAKA H., SHIBATA M. & NAKASHIZUKA T. (1995) Light climate and growth in shade-tolerant *Fagus crenata*, *Acer mono* and *Carpinus cordata*. *Ecoscience* 2: 67-74.
- PETERS R. (1997) Beech forest. *Geobotany* 24: Kluwer: Dordrecht.
- PFTISCH W.A. & PEARCY R.W. (1992) Growth and reproductive allocation of *Adenocaulon bicolor* following experimental removal of sunflecks. *Ecology* 73: 2109-2117.
- PUTS F.E. (1983) Treefall pits and mounds, Buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado islands, Panama. *Ecology* 64: 1069-1074.
- RICHI P.M. (1989) A manual for analysis of hemispherical canopy photography Los Alamos: LA-117733-M manual, 80pp., New Mexico.
- RIDDOCH I., GRACE J., FASEHUM F.E., RIDDOCH B. & LADIPO D.O. (1991) Photosynthesis and successional status of seedlings in a tropical semi-deciduous rain forest in Nigeria. *J. Ecol.* 79: 491-503.
- 阪上俊郎 (1984) ブナ林伐採跡地の更新 (I) スギ不成績造林地に成立したウダイカンバ林について. 日林中支論 32: 155-158.
- 桜井尚武・斉藤勝郎 (1985) ミズナラ稚樹の成立過程に関する研究 (IV) 落下種子と成立したメバエ. 日林論 96: 361-362.
- SASAKI S. & MORI T. (1981) Growth responses of *Dipterocarp* seedlings to light. *Malaysian Forester* 44: 319-345.
- 佐藤 創 (1996) 北海道南部のサワグルミ林の成立維持機構に関する研究. 北海道立林業試験場研究報告 32: 55-96.
- 清和研二・菊沢喜八郎 (1989) 落葉広葉樹の種子重と当年生稚苗の季節的伸長様式. 日生態会誌 39: 5-15.
- SEINO T. (1998) Intermittent shoot growth in saplings of *Acanthopanax sciadophylloides* (Araliaceae). *Ann. Bot.* 81: 535-543.
- SEIWA K. & KIKUZAWA K. (1991) Phenology of tree seedlings in relation to seed size. *Can. J. Bot.* 69: 532-538.
- SEIWA K. & KIKUZAWA K. (1996) Importance of seed size for the establishment of seedlings of five deciduous broad-leaved tree species. *Vegetatio* 123:

- 51-64.
- SEIWA K. (1998) Advantages of early germination for growth and survival of seedlings of *Acer mono* under different overstorey phenologies in deciduous broad-leaved forests. *J. Ecol.* **86**: 219-228.
- SENN J., HANHIMAKI S. & HAUKIOJA E. (1992) Among-tree in leaf phenology and morphology and its correlation with insect performance in the mountain birch. *Oikos* **63**: 215-222.
- 嶋 一徹・片桐成夫・金子信博 (1989) コナラ二次林における伐採後2年間の萌芽の消長. *日林誌* **71**: 410-416.
- SUMIDA A. (1993) Growth of tree species in a broad-leaved secondary forest as related to the light environments of crowns. *J. Jpn. For. Soc.* **75**: 278-286.
- 陶山佳久・中村徹 (1988) アカマツ人工林におけるアカマツ当年生実生の個体群動態. *日林誌* **70**: 510-517.
- 鈴木英治 (1979) ツガ天然林の更新 I. 樹幹解析によって推定した成熟林分の動態. *日生態会誌* **29**: 375-386.
- 鈴木悌司 (1996) 森林の景観施業に関する基礎研究—コンピュータグラフィクスによる樹形生成モデル—. 北海道林業試験場研究報告 **33**: 1-43.
- SWAINE M.D. & WHITMORE T.C. (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* **75**: 81-86.
- 高原 光 (1986) コナラ属の稚苗の生育におよぼす被陰の影響. *日林誌* **98**: 289-292.
- 玉井重信・天保好博 (1990) 冷温帯天然林の齡構造. *日林誌* **72**: 292-303.
- 玉井重信・四手井綱英 (1973) 森林構造と光環境に関する研究 (I) ヤマハンノキ苗を用いた模型林分実験 (1). *日林誌* **55**: 195-201.
- TANG Y., WASHITANI I. & IWAKI H. (1992) Seasonal variation of microsite light availability within a *Miscanthus sinensis* canopy. *Ecol. Res.* **7**: 97-106.
- 谷本丈夫 (1990) 広葉樹施業の生態学. 創文, 245pp.
- TANOUCHI H. & YAMAMOTO S. (1995) Structure and regeneration of canopy species in an old-growth evergreen broad-leaved forest in Aya district, southwestern Japan. *Vegetatio* **117**: 51-60.
- Ter STEEGE H. (1993) HEMIPHOT a programme to analyze vegetation indices light and quality from hemispherical photographs *Tropenbos Documents* **3**, 44pp., Wageningen.
- 富山県 (1983) 土地分類基本調査 (富山), 富山県農地林務部, 50pp.
- 富山県 (1983) 土地分類基本調査 (五百石) 富山県農地林務部 51pp.
- 富山県 (1988) 土地分類基本調査 (有峰) 富山県農地林務部 39pp.
- 富山県 (1995) 育成天然林・保安林整備技術指針検討報告書. 富山県農地林務部, 76pp.
- 戸沢俊治 (Tozawa S.) (1985) 森林植生と表層土の有効水分 (4) 同一斜面におけるpF水分の動態. *日林講東北支部* **37**: 115-117.
- TURNER I.M. (1990) Tree seedling growth and survival in a Malaysian rain forest. *Biotropica* **22**: 146-154.
- UEMURA S. (1994) Patterns of phenology in forest understory. *Canadian Journal of Botany* **72**: 409-414.
- USTIN S.L., WOODWARD R.A., BARBOUR M.G. & HATFIELD J.L. (1984) Relationships between sunfleck dynamics and red fir seedling distribution. *Ecology* **65**: 1420-1428.
- 脇本和昌・垂水共之・田中 豊編 (1984) パソコン統計ハンドブック II. 多変量解析., 共立出版, 308pp.
- 早稲田 収 (1983) 林内光環境とスギ稚樹の生長. *林試研報* **323**: 105-107.
- 早稲田 収 (1983) 林内光環境の経年変化. *林試研報* **323**: 74-78.
- WAYNE P.M. & BAZZAZ F.A. (1993) Birch seedling responses to daily time courses of light in experimental forest gaps and shade houses. *Ecology* **74**: 1500-1515.
- WHITMORE T.C. (1989) Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* **70**: 536-538.
- 矢田 豊 (1992) 林内光環境の測定法の検討 (I) 全天光の測定条件. *石川県林試研報* **23**: 14-22.
- 山本進一・堤 利夫 (1980) ヒノキ人工林における天然生ヒノキ稚樹の個体群動態 (II) 当年生稚樹の死亡要因. *日林誌* **62**: 343-349.

- 山本進一 (1984) 森林の更新 - そのパターンとプロセス-. 遺伝 38: 43-50.
- 山中典和・玉井重信 (1986) 京都大学芦生演習林のブナ天然林における低木の個体群構造について. 京大演報 57: 26-36.
- 柳沢聡雄 (1981) 広葉樹林とその施業. 「広葉樹林の施業」, 地球社 117-173.
- 依田恭二 (1971) 森林の生態学. 築地書館, 331pp.
- 吉井亮一 (1988) 縄文の植生像. 富山市考古資料館報 17: 1-6.

\*\* ) 直接参照できなかったもの。

## Effects of light condition on distribution and shoot extension in regenerated trees of the main tree species in Japanese temperate forests

### Summary

It is important for management and conservation of the natural forest to understand the regeneration behaviors of each tree. The purpose of this study is to clarify the regeneration behaviors of the main tree species in Japanese temperate forests based on effects of light condition on distribution and shoot extension of the regenerated trees.

We made the comparative study about species composition and height growth of the regenerated trees in the closed stand and the stand disturbed.

We studied in the coniferous and broad-leaved trees mixed forest, Biratori, east Hokkaido. The canopy gap was formed by a typhoon. The relative light intensity of diffuse light were 25-45% in the gap, and 1-5% in the closed stand. The regenerated trees of *Abies sachalinensis*, *Acer mono*, *Fraxinus lanuginosa* and other shade tolerant species could persist for many years under the closed canopy and were distributed abundantly in both the gap and the closed stand. The seedlings of *Magnolia obovata* and *Cornus controversa* were short-lived under the canopy in compare with the seedlings of the shade tolerant species, and were rarely distributed in the closed stand. Although the regenerated trees of *Alnus hirsuta* and *Betula platyphylla* were not distributed in the closed stand, they occurred only on the mounds made by uprooting in the gap. The shade tolerances of these tree species were presumed to be low. In addition, it seemed to be necessary for the seedling establishment of these tree species to germinate on the mineral soil exposed. The tree species with lower shade tolerance tended to have higher shoot extension rates. The regenerated trees of the shade intolerant species reached to upper layer of the young stand regenerated in the gap, and compensated for their disadvantage that they couldn't have the advance growth with the higher growth rates.

We surveyed subsequently in the beech forest, Arimine, Toyama prefecture. The spoil bank made by the construction of the forest road. The relative light intensity of diffuse light were 1-5% in the close stand, 50-85% on the canopy layer of the young stand regenerated on the spoil bank and 1-5% in the young stand. The forest regeneration on the bank depended upon only the seeds dispersed from the peripheral forest after the time when the bank was prepared. The large number of regenerated trees of *Fagus crenata* and *Acer mono* were recorded in both the closed stand and the bank. The young stand regenerated on the bank was dominated by the shade intolerant species such as, *Alnus hirsuta*, *Betula maximowicziana* and *Salix sachalinensis* whose regenerated trees were not distributed in the closed stand. The highest ages of regenerated trees of *Fagus crenata* and *Acer mono* were similar to ones of the shade intolerant species in the young stand regenerated on the bank. The shade intolerant species suppressed the tolerant species because of the rapid height growth. The suppression seemed to enlarge the difference of the tree height between the two species groups.

These results suggested that the density of regenerated trees in the closed stand reflected the shade tolerance of the species. However, *Quercus serrata* and *Q. mongolica* var. *grosseserrata* showed the behaviors of shade intolerant species with respect to shade tolerance and height growth in spite of the abundance of the seedlings in the closed stand of the charcoal secondary forest, Yoshimine, Toyama prefecture. Based on the patterns of the tree height distributions in the closed stand, the main tree species were classified into 3 types, namely: species type I; with trees only in the canopy (*Pinus densiflora*); species type II with trees

distributed discontinuously in the canopy and on the forest floor (*Q. serrata* and *Q. mongolica* var. *grosseserrata*); and species type III with tree distributed continuously in each height class and with higher density in lower height classes (*Acanthopanax sciadophylloides*, *Fraxinus sieboldiana*, *Acer palmatum* var. *matsumurae* and *Clethra barbinervis*). All of species type I and II were large tree species, on the other hand species type III were small tree species except 1 species (*Acanthopanax sciadophylloides*) and were known as the species of mature forest also. On the forest floor of the closed stand, the seedlings of species type II were not more than 5 years old, whereas species type III seedlings persisted for the long periods and continued to grow slowly. The shoot extension rates of species type I and II was more than one of species type III and was equal to pioneer tree species' in temperate forest. The tree height distribution types correlated profoundly with the shade tolerance, and were suggested to be available for the estimation of the height growth traits of the regenerated trees. The types about 30 tree species were investigated from 48 closed stands in Toyama prefecture.

We studied the relationship between potential PAR (photosynthetically active radiation), estimated from hemispherical photographs, and shoot extension rates of juveniles of 12 seral tree species (the shade tolerant species *Neolitsea aciculata*, *Fagus crenata*, *Acer mono*, *Acanthopanax sciadophylloides*, and *Aesculus turbinata*; the intermediate species *Cornus controversa*, *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*, *Q. serrata* and *Castanea crenata*; and the shade intolerant species *Alnus hirsuta*, *Betula maximowicziana* and *Pinus densiflora*). We distinguished between direct light site factor (DIR), diffuse light site factor (DIF), and gap light index (GLI). We used a log-linear model to relate growth to DIR, DIF and GLI. Potential PAR explained shoot growth rates significantly in 33 cases out of 36 (12 species x 3 PAR). DIF explained the shoot extension rates better than DIR and GLI for 10 of the 12 species. The mean values of maximum shoot extension rates of the tolerant, the intermediate and the intolerant species were 52.4cm/yr., 64.3cm/yr. and 87.7cm/yr., respectively. The maximum shoot extension rates of the tolerant and the intolerant species were recorded in about 50% DIF and more than 70% DIF, respectively. The minimum light level for seedling establishment of the intermediate and intolerant species was more than 20% DIF. We explained distribution characteristics and shoot extension of the species in relation to light in terms of shade tolerance. Prediction based on light-growth curves and maximum growth curves were similar to field observations made elsewhere, suggesting that these models may be useful to predict extension growth of juvenile trees in mixed species stands.

We monitored a young stand regenerated on the spoil bank made in the beech forest for 5 years, to evaluate population dynamics and competition among the regenerated trees. The suppression death ratios of the regenerated trees were related to DIF on the trees by the exponential curves. We examined the simulation model for the development of the regenerated stand on the basis of the effects of DIF on the suppression death ratio and the shoot extension rates of the regenerated trees. We estimated the parameters for 48 species' light-growth curves, the minimum light level for seedling establishment and the suppression death ratio from the results of the present study. Finally, the subjects for the future from the viewpoints of the ecological importance of direct light and seasonal change of light condition were discussed.