

## 論 文

風害跡地二次林を構成する樹種の再生様式  
 ——前生樹割合、成長速度、閉鎖林冠部での  
 稚樹密度にもとづいて——

肥後 睦輝\*

肥後睦輝：風害跡地二次林を構成する樹種の再生様式—前生樹割合，成長速度，閉鎖林冠部での稚樹密度にもとづいて— 日林誌 76：531~539, 1994 北海道苫小牧地方の風害跡地再生二次林を構成する樹種の再生様式について明らかにするために，二次林で上木 ( $H \geq 2.0$  m)，成熟林の閉鎖林冠部で上木 ( $H \geq 2.0$  m)，稚樹 ( $H < 2.0$  m) の本数を樹種別に調査するとともに，二次林を構成する個体の樹齡解析を行った。成熟林のギャップでも上木 ( $H \geq 0.4$  m) の本数を樹種別に調べた。1954年に起こった風害の跡地に再生した二次林を構成する個体における前生樹の割合，そして閉鎖林冠部での稚樹密度にもとづいて二次林の構成種を次の3グループに区分した。前生樹の割合が40%以上で，稚樹密度が30本/100 m<sup>2</sup>以上の樹種 (Aタイプ)，前生樹割合が5%未満で，稚樹密度が0.2本/100 m<sup>2</sup>以下の樹種 (Cタイプ)，そしてAタイプの樹種とCタイプの樹種の間的な前生樹割合と稚樹密度を示す樹種 (Bタイプ) である。Aタイプの樹種は二次林だけでなく閉鎖林冠部，ギャップでも上木の出現頻度が高かった。Cタイプの樹種の上木の出現頻度は閉鎖林冠部，ギャップで低かったが，二次林では高かった。Bタイプの樹種はAタイプとCタイプの中間的な出現パターンを示していた。Aタイプの樹種はCタイプの樹種に比べて成長速度が遅い傾向が認められ，樹種特性としての耐陰性と成長速度の間にトレードオフの関係が成り立つことが示唆された。以上の結果から，Aタイプの樹種は非先駆性樹種，Cタイプの樹種は先駆性樹種，そしてBタイプの樹種は中間的な樹種であることが示唆された。

HIGO, M.: Regeneration behaviors of tree species of secondary stands regenerated on sites disturbed by Typhoon 15—Based on the proportion of advanced regeneration, growth rate, and seedling density in closed mature stands—. J. Jpn. For. Soc. 76: 531~539, 1994 The number of trees ( $H \geq 2.0$  m) were investigated in secondary stands regenerated on sites disturbed by Typhoon 15 in 1954, and the number of trees ( $H \geq 2.0$  m) and the number of seedlings ( $H < 2.0$  m) were investigated in closed mature stands. The number of trees ( $H \geq 0.4$  m) were investigated in gaps created in the mature forest. For secondary stands 216 trees were cut and 156 trees were cored to determine tree age and to analyze growth patterns. Trees of secondary stands were composed of both advanced regeneration and second growth, and species composing secondary stands were different in the proportion of advanced regeneration (PARG). These species were different also in the density of seedlings in closed mature stands (seedling density). Three species groups could be classified based upon PARG and the seedling density. Species of Type A had PARGs of more than 40% and seedling densities of more than 30/100 m<sup>2</sup>. Species of Type C had PARGs of less than 5% and seedling densities of less than 0.2/100 m<sup>2</sup>. Species of Type B were intermediate in these two features; thus they were between Types A and C. Species of Type A had greater percentage occurrences in closed mature stands and in gaps, whereas species of Type C had smaller percentage occurrences in closed mature stands and in gaps. Species of Type C tended to occur more frequently in secondary stands than in closed mature stands. Species of Type B had intermediate patterns of occurrences between species of Types A and C. Species of Type A had slower growth rate than species of Type C, indicating that there might be trade-off relationships between shade tolerance and growth rate. It was concluded that secondary stands were composed of non-pioneer species such as Type A, pioneer species such as Type C, and intermediate species such as Type B.

\* 岐阜大学農学部 Fac. of Agric., Gifu Univ., Gifu 501-11

## I. はじめに

1954年の15号台風により北海道の森林は未曾有の被害を受けた。北海道大学農学部附属苫小牧演習林においても大規模な風害が発生し(19)、現在はその跡地に再生した二次林が広範囲に分布している。苫小牧演習林では1981年にも規模の大きな風害が発生しており(9)、大規模な攪乱が発生しやすい地域だと考えられる。

冷温帯広葉樹林の更新過程の解析としては、これまで比較的小面積のギャップでの更新を中心とする議論が展開されてきているが、大面積に攪乱を受けた跡地での研究は少ない(10)。比較的規模の大きな攪乱は、低い頻度であっても、森林の組成や構造に長期的な影響を与えると考えられる(6)。したがって、本地域の冷温帯広葉樹林の構造形成や多様性の維持機構について明らかにしようとするときには、面積的に大きな攪乱跡地での再生様式についても検討しておく必要がある。

攪乱跡地における樹木の再生様式は多様であり、攪乱の直前、直後に散布された種子や埋土種子の発芽、攪乱の前から被圧された状態で待機していた前生稚樹の解放、そして攪乱後に残存する株や根系からの萌芽がある(3, 18, 24, 25, 27)。しかし、基本的には前生樹(攪乱前に発生していた個体)なのか、後生樹(攪乱後に発生した個体)なのかといった、定着時期で再生様式を区分できる(23, 26, 28)。SWAINE and WHITMORE(23)は、再生様式の異なる樹種は、他のさまざまな樹種特性においても違いがあることを指摘している。このような樹種特性の違いは種の共存や多様性の維持機構に大きく影響していると考えられる。

本論文では、風害跡地で再生した二次林を構成する個体に占める前生樹の割合と成熟林内の林冠が閉鎖状態にある部分(以下、閉鎖林冠部)における稚樹密度にもとづいて二次林構成種を類型区分した。さらに二次林、そして成熟林内の閉鎖林冠部とギャップにおける各樹種群に属する樹種の出現パターン、そして成長特性について比較、検討した。これらの結果にもとづき、当地域における大面積攪乱跡地における再生上の特性について議論した。

なお、本研究を進めるにあたり有益なご助言をいただいた北海道大学農学部五十嵐恒夫教授、ならびに現地での調査にご協力いただいた北海道大学農学部附属

苫小牧演習林の石城謙吉教授をはじめとする職員の皆様、さらに論文に対して有益なご助言をいただいた千葉大学の沖津 進博士、北海道立林業試験場の清和研二氏に厚く御礼申し上げる。

## II. 調査地および調査方法

### 1. 調査地の概要

調査を行ったのは、北海道苫小牧市の郊外にある北海道大学農学部附属苫小牧演習林である。苫小牧演習林は年平均気温6.5°C、年間降水量1,450 mmで、積雪は12月上旬から3月下旬まで、積雪深は約50 cmと北海道においては比較的積雪が少ない地域である。現在の苫小牧演習林内の天然林の優占種は、ミズナラ(*Quercus mongolica* FISH. var. *grosseserrata* REHD. et WILS.), シナノキ(*Tilia japonica* SIMK.), イタヤカエデ(*Acer mono* MAXIM.), ヤマモミジ(*Acer palmatum* THUNB. subsp. *matsumurae* KOIDZ.), ハリギリ(*Kalopanax pictus* NAKAI), アオダモ(*Fraxinus lanuginosa* KOIDZ.)などである。林床はシダ類が優占し、ササ類は小面積に点在するのみである。したがって、ササ型林床に比べると広葉樹の更新がきわめて良好である。

当演習林においては、1954年の15号台風により大規模な風害が発生した。風害直後の調査により、全立木の38.5%が根返り、幹折れ、傾斜といった被害を受けたことが明らかにされている(19)。このような風害は演習林内の天然林全域で発生していたが、その程度は地形、斜面方位、斜面上の位置によって異なっていた(19)。その結果、現在の森林は風害の程度の異なる林分がモザイク状に組み合わせられた構造となっており、森林の中に胸高直径20 cm以上の個体の密度が高い部分、低い部分、そしてまったく欠如している部分が認められる。胸高直径20 cm以上の個体が少ない部分に代表されるのが風害後に再生した二次林で、根元直径30~90 cmの風倒木の根株が多数認められ、風害により大部分の樹木が失われたことを示唆している。二次林は樹高12 m程度で林冠層を構成する個体の樹高が揃っており、一斉林型を示していた。逆に、胸高直径20 cm以上の個体の密度の高い部分は、根株も少なく、しかも30~90 cmの個体が樹高20 m程度の林冠層を形成していたことから、風害による影響が少なかった部分と考えられた。このような林分を成熟林と定義した。さらに成熟林内で部分的に林冠構成木を欠く所をギャップとした。ギャップ内の個体

の樹高は8m程度までであった。

## 2. 調査方法

10m×10mの方形区を二次林に39個、成熟林内の閉鎖林冠下に19個設定し、各方形区に出現した樹高2m以上の個体(以下、上木)の樹種別の本数を記録した。閉鎖林冠下に設定した方形区のうち13方形区では、方形区内に出現した当年生稚樹を含む樹高2m未満のすべての稚樹の樹種別の本数を調査した。ただし、9方形区では0.4m以上の稚樹を10m×10mで調査し、0.4m未満の稚樹については10m×10mの中心に設けた5m×5mの小方形区で調査した。これら9方形区では0.4m未満の稚樹の25m<sup>2</sup>当りの本数を100m<sup>2</sup>当りの本数に換算し、0.4m以上の稚樹の本数に加えた値を稚樹密度とした。

成熟林内に認められた11カ所のギャップについて、大きさ(長径と短径)を測定するとともに、ギャップの中心に5m×5mの方形区を設定し、樹高0.4m以上の個体の樹種別の本数を調べた。ギャップの面積は、ギャップの形状を楕円とみなして長径と短径から求めた。ギャップでは、再生集団の上層を形成する個体の樹高が低い場合があったので、樹高0.4m以上の個体を上木とした。

本論文では、とくに断わらない限り、出現頻度、密度は上木の出現頻度、上木の密度を意味する。また、出現頻度は、調査した方形区数に対する1個体以上出現した方形区数の割合(百分率)である。

二次林に設定した方形区の内13方形区では1985年に全調査個体から216個体を選び地際で伐倒し、根元で円板を採取した。伐倒個体の選別にあたっては、さまざまな樹高階から伐倒するようにした。また、二次林に設定した方形区で伐倒による円板の採取を行わなかった20方形区から156個体を選び、1986年に地上10~20cmの高さで成長錐コアを採取した。円板、コアとも、1方向について年輪数と外側から5年ごとの年輪幅を記録した。

本論文では同じ生育条件下での成長速度を比較するために、成長速度としては風害発生後の直径成長速度を用いた(以下、本論文で成長速度は直径成長速度を指す)。風害後に発生した個体の成長速度は、年輪測定を行った半径を単純に年輪数で除した値を2倍した値である。風害前に発生した個体の場合は、風害の年(1954年)までの半径と現在(1985年、あるいは1986年)の半径の差を年輪数の差(伐倒個体では31、成長錐コア採取個体では32)で除した値を2倍して成

長速度とした。ただし、5年ごとの年輪幅しか測定していないので、風害の年における半径は以下の方法で推定した。

樹齢 $\geq 35$  :

$$R = R_{30} - (R_{30} - R_{35}) \times a / 5$$

樹齢 $< 35$  :

$$R = R_{30} - (R_{30} - R_{30+y}) \times a / y \quad (1 \leq y < 5)$$

ただし、 $R$ は風害発生年における半径、そして $R_n$ は $n$ 年前の半径である。また、 $a$ は伐倒個体の場合は1、そして成長錐コアを採取した個体の場合は2である。本論文で用いる成長速度は伐倒個体のデータと成長錐コア採取個体の両方のデータを合わせたデータから算出した。

## III. 結 果

### 1. 二次林における前生樹割合

伐倒個体の樹齢構成をみると、1954年以前に発生した前生樹が120本(34.9%)、1955年以降に発生した後生樹が224本(65.1%)であった。

前生樹と後生樹の割合は樹種によって大きく異なっていた(表-1)。前生樹の割合が高いのは、ヤマモミジ(100%)、アズキナシ(*Sorbus alnifolia* C. KOCH)(77.8%)、アオダモ(70.7%)、サワシバ(*Carpinus cordata* BLUME)(66.7%)、コシアブラ(*Acanthopanax sciadophylloides* FR. et SAV.)(63.6%)であった。

イタヤカエデ、エゾヤマザクラ(*Prunus sargentii* REHD.)、シナノキは前生樹の割合が52.0%、44.4%、40.0%で、前生樹と後生樹の割合が、ほぼ等しい樹種であった。

一方、前生樹の割合が低いのは、ミズナラ、シウリザクラ(*Prunus ssiiori* FR. SCHMIDT)、ミヤマザクラ(*Prunus maximowiczii* RUPR.)、ミズキ(*Cornus controversa* HEMS.)、ホオノキ(*Magnolia obovata* THUNB.)、キハダ(*Phellodendron amurense* RUPR.)で、いずれの樹種も前生樹の割合は30%未満であった。とくに、キハダでは前生樹の割合が2.7%と低かった。また、ダケカンバ(*Betula ermanii* CHAM.)、キタコブシ(*Magnolia kobus* DC var. *borealis* SARG.)、ケヤマハンノキ(*Alnus hirsuta* TURCZ.)、ウダイカンバ(*Betula maximowicziana* REGEL.)、エゾノバッコヤナギ(*Salix hultenii* FLÖDERUS)は、前生樹が1個体もなく、すべての個体が風害後に定着した個体であった。

表-1. 風害跡地に再生した二次林における前生樹割合  
Proportion of advanced regeneration in secondary stands regenerated after Typhoon 15

Species		n	Proportions of the advanced regeneration (%)
<i>Acer palmatum</i> subsp. <i>matsumurae</i>	[A]	7	100.0
<i>Sorbus alnifolia</i>	[S]	18	77.8
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	[F]	58	70.7
<i>Carpinus cordata</i>	[C]	6	66.7
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	[Ac]	11	63.6
<i>Acer mono</i>	[Am]	25	52.0
<i>Prunus sargentii</i>	[Ps]	9	44.4
<i>Tilia japonica</i>	[T]	20	40.0
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	[Q]	38	26.3
<i>Prunus ssiuri</i>	[Pss]	13	15.4
<i>Prunus maximowiczii</i>	[P]	35	14.3
<i>Cornus controversa</i>	[Cc]	7	14.3
<i>Magnolia obovata</i>	[M]	30	10.0
<i>Phellodendron amurense</i>	[Pa]	37	2.7
<i>Betula ermanii</i>	[Be]	14	0.0
<i>Magnolia kobus</i> var. <i>borealis</i>	[Mk]	5	0.0
<i>Alnus hirsuta</i>	[Al]	4	0.0
<i>Betula maximowicziana</i>	[Bm]	4	0.0
<i>Salix hultenii</i>	[Sh]	3	0.0

n: The total number of stems sampled by the cutting method and stems cored.

Notes: The proportions of advanced regeneration were calculated by using the data summed up, age data of stems sampled by the cutting method, and the age data of stems estimated by increment cores. Abbreviations of species are shown in brackets.

## 2. 閉鎖林冠部における稚樹の密度

前生樹割合と閉鎖林冠部における稚樹の平均密度の関係を図-1に示した。前生樹割合と稚樹の平均密度の間には有意な正の相関( $r=0.710$ ,  $p<0.01$ )が認められ、前生樹割合の高い樹種ほど、閉鎖林冠部での稚樹の平均密度も高いことが明らかになった。

稚樹の平均密度が高かった樹種は、ヤマモミジ、アズキナシ、アオダモ、イタヤカエデ、シナノキ、サワシバ、ミズナラ、ミヤマザクラで、平均密度が30本/100m<sup>2</sup>を越えていた。これらの樹種はサワシバ(61.5%)を除き、稚樹の出現頻度が100%であった。エゾヤマザクラ、コシアブラ、シウリザクラ、ホオノキ、ミズギ、キタコブシは、閉鎖林冠部での稚樹の平均密度が3~12本/100m<sup>2</sup>と低く、出現頻度は62~100%を示していた。また前生樹割合が5%未満で

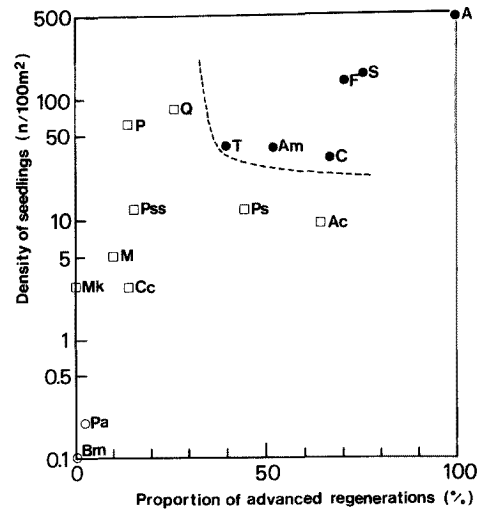


図-1. 二次林における前生樹割合と成熟林下層の稚樹密度

Proportion of advanced regeneration in secondary stands and the density of seedlings ( $H<2.0$  m) in closed mature stands (/100 m<sup>2</sup>) for each species

Notes: Different legends indicate different regeneration types that are defined in the text. Black dots, white squares and white dots indicate Types A, B, C, respectively. Abbreviations of species are shown in Table 1.

あったキハダ、ウダイカンバの稚樹の平均密度は0.2, 0.1本/100m<sup>2</sup>と極端に低く、ダケカンバ、ケヤマハンノキ、エゾノバッコヤナギの稚樹は閉鎖林冠部にはまったく見られなかった。

前生樹割合と稚樹の平均密度の関係から、これらの樹種を三つのグループに区分した(図-1)。まず、前生樹割合が40%以上で、閉鎖林冠部の稚樹の平均密度が30本/100m<sup>2</sup>以上の樹種、ヤマモミジ、アズキナシ、アオダモ、シナノキ、イタヤカエデ、サワシバを含むグループをAタイプとした。次に、前生樹の割合が10%未満で、稚樹の平均密度も0.2本/100m<sup>2</sup>以下の樹種、キハダ、ダケカンバ、ウダイカンバ、ケヤマハンノキ、エゾノバッコヤナギを含むグループをCタイプとした。最後に、Aタイプ、Cタイプのいずれにも属さない樹種のグループをBタイプとした。ただし、Bタイプは細かく見れば、さらに三つの下位グループ、前生樹割合が高く、稚樹密度の低い樹種(コシアブラ、エゾヤマザクラ)、前生樹割合が低く、稚樹密度が高い樹種(ミズナラ、ミヤマザクラ)、そして前生樹割合が低く、稚樹密度も低い樹種(シウリザクラ、ホオノキ、

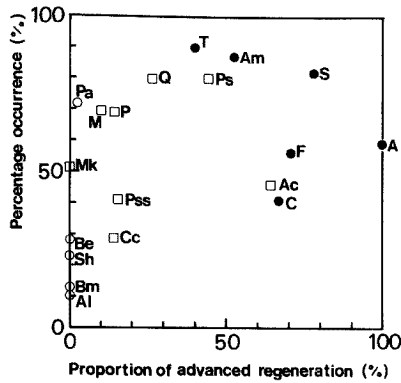


図-2. 二次林における前生樹割合と二次林における上木の出現頻度

Comparison of the proportions of advanced regeneration in secondary stands and the percentage occurrences of trees ( $H \geq 2.0$  m) in 39 secondary stands

Notes: Black dots, white squares and white dots indicate Types A, B, C, respectively. Abbreviations of species are shown in Table 1.

ミズキ, キタコブシ) から構成されていた。

3. 二次林での上木の出現パターン

前生樹割合と二次林での出現頻度の関係を図-2に示したが、とくに明瞭な関連性は認められなかった ( $r=0.432, p>0.05$ )。二次林での平均密度を樹種別に表-2に示した。Aタイプのシナノキ, イタヤカエデ, アズキナシ, Bタイプのエゾヤマザクラ, ミズナラ, ホオノキ, ミヤマザクラ, そしてCタイプのキハダは二次林での出現頻度が70%以上で, 平均密度も2.3~6.6本/100m<sup>2</sup>と高かった。アオダモは出現頻度は56.4%であったが, 平均密度は15.6本/100m<sup>2</sup>と最も高い値を示していた。Aタイプのサワシバ, Bタイプのコシアブラ, シウリザクラ, キタコブシは出現頻度(約50%), 平均密度(1~3本/100m<sup>2</sup>)ともに中程度の値を示していた。Cタイプのダケカンバ, エゾノバッコヤナギ, ウダイカンバ, ケヤマハンノキは出現頻度(10~30%), 平均密度(0.2~2.1本/100m<sup>2</sup>)ともに低い値であった。

4. 閉鎖林冠部, ギャップでの上木の出現パターン

前生樹割合と閉鎖林冠部での出現頻度の間には, 有意な正の相関が認められ ( $r=0.745, p<0.01$ , 図-3), 前生樹割合の高い樹種ほど閉鎖林冠部での出現頻度も高い傾向が明らかになった。Aタイプの樹種はサワシバ(47%)を除き, いずれの樹種も50%以上の出現頻度を示していたのに対して, Cタイプの樹種は5%

表-2. 二次林, 閉鎖林冠部における上木の平均密度  
Mean density of trees ( $H \geq 2.0$  m) in secondary stands and in closed mature stands

	Mean density of trees (/100m <sup>2</sup> )	
	Secondary	Closed mature
Type A		
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	15.64	6.89
<i>Sorbus alnifolia</i>	5.18	2.89
<i>Acer mono</i>	4.85	1.58
<i>Tilia japonica</i>	3.38	2.21
<i>Carpinus cordata</i>	2.77	2.37
<i>Acer palmatum</i>		
subsp. <i>matsumurae</i>	1.33	2.42
Type B		
<i>Prunus maximowiczii</i>	6.64	0.11
<i>Quercus mongolica</i>		
var. <i>grosseserrata</i>	3.92	3.37
<i>Magnolia obovata</i>	2.85	2.32
<i>Prunus sargentii</i>	2.33	0.68
<i>Prunus ssiiori</i>	2.33	0.89
<i>Acanthopanax</i>		
<i>sciadophylloides</i>	1.51	1.42
<i>Magnolia kobus</i> var.		
<i>borealis</i>	1.10	0.42
<i>Cornus controversa</i>	1.05	0.16
Type C		
<i>Phellodendron amurense</i>	3.87	0.0
<i>Betula ermanii</i>	2.13	0.0
<i>Salix hultenii</i>	0.44	0.0
<i>Betula maximowicziana</i>	0.33	0.1
<i>Alnus hirsuta</i>	0.18	0.0

下の出現頻度であった。

閉鎖林冠部における平均密度も, 前生樹割合の高い樹種ほど高くなる傾向が認められた ( $r=0.658, p<0.01$ , 表-2)。Aタイプの樹種の平均密度は1.6~6.9本/100m<sup>2</sup>であったのに対して, Cタイプの樹種の平均密度はウダイカンバが0.1本/100m<sup>2</sup>で, 他の4樹種は0.0本/100m<sup>2</sup>であった。Bタイプの樹種はミズナラ, ホオノキを除き, Aタイプの樹種とCタイプの樹種の間位置していた。ミズナラ, ホオノキは, 前生樹割合が低い(30%未満)にもかかわらず, 閉鎖林冠部での出現頻度, 平均密度ともにAタイプの樹種と同様の高い値を示していた。

成熟林に生じたギャップの面積は33~447m<sup>2</sup>であったが, ギャップの面積と種組成の間には明瞭な関連性は認められなかった。ギャップでの出現頻度と平均密度の関係を樹種ごとに図-4に示した。出現頻度が高い樹種ほど, 平均密度も高くなる傾向があった( $r$

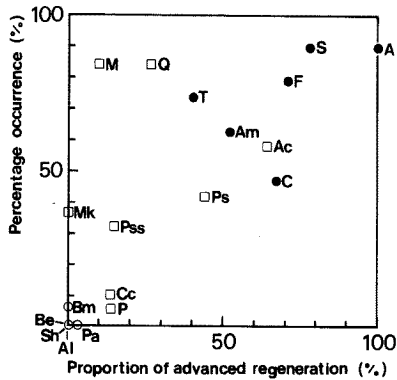


図-3. 二次林における前生樹割合と成熟林における上木の出現頻度

Comparison of the proportions of advanced regeneration in secondary stands and the percentage occurrences of trees ( $H \geq 2.0$  m) in 19 closed mature stands

Notes: Black dots, white squares and white dots indicate Types A, B, C, respectively. Abbreviations of species are shown in Table 1.

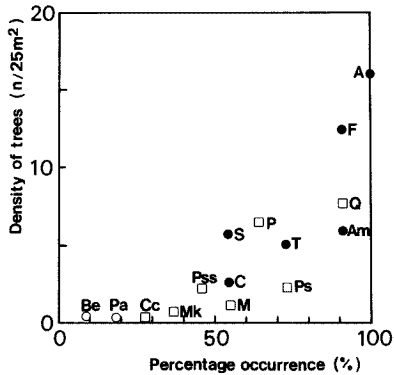


図-4. 成熟林内ギャップにおける上木の出現頻度と平均密度

Relationship between the percentage occurrences and the mean density of trees ( $H \geq 0.4$  m) in gaps created in mature stands for each species

Notes: Black dots, white squares and white dots indicate Types A, B, C, respectively. Abbreviations of species are shown in Table 1.

$=0.826$ ,  $p < 0.01$ ). また、前生樹割合の高い樹種ほどギャップでの出現頻度も高く ( $r = 0.616$ ,  $p < 0.01$ ), また平均密度も高かった ( $r = 0.714$ ,  $p < 0.01$ ).

A タイプの樹種はヤマモミジ, アオダモ, イタヤカ

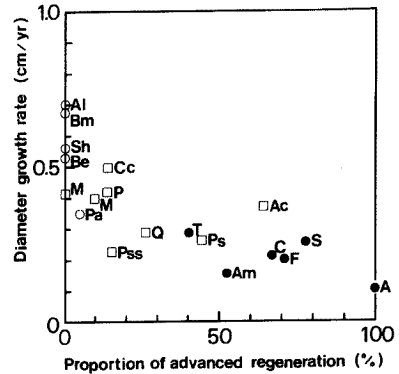


図-5. 二次林における前生樹割合と風害発生後の直径成長速度

Relationship between the proportion of advanced regeneration in secondary stands and the diameter growth rate (cm/year) after Typhoon 15 for each species

Notes: Black dots, white squares and white dots indicate Types A, B, C, respectively. Abbreviations of species are shown in Table 1.

エデ, シナノキが70%以上の高いギャップでの出現頻度を示し, サワシバ, アズキナシの出現頻度も55%であった。これらの樹種はギャップでの平均密度も2.5~16.2本/25m<sup>2</sup>の高い値を示していた。Bタイプの樹種は出現頻度, 平均密度がともに高い値(60%以上, 2~8本/25m<sup>2</sup>)を示すグループと, 両方の値ともに低い(0~55%, 0~2本/25m<sup>2</sup>)グループに分けられた。前者はミズナラ, ミヤマザクラ, エゾヤマザクラで, 後者はホオノキ, シウリザクラ, キタコブシ, ミズキ, コシアブラである。Cタイプの樹種は, いずれもギャップでの出現頻度が20%未満と低く, 平均密度も0.5/25m<sup>2</sup>未満であった。

### 5. 成長速度

成長速度は, 前生樹割合の高い樹種ほど低下する傾向が認められた ( $r = -0.769$ ,  $p < 0.01$ , 図-5)。ただし, コシアブラは, 前生樹割合が高いわりに, 成長速度が0.37 cm/yearと高く, 逆にシウリザクラは前生樹割合が低いのに成長速度が0.23 cm/yearと低くなっていた。

風害後の成長の速かった樹種は, Cタイプのケヤマハンノキ, ウダイカンバ, エゾノバッコヤナギ, ダケカンバ, Bタイプのミズキで, いずれも0.5 cm/year以上の成長速度を示していた(図-5)。また, 成長の遅

かった樹種はAタイプのヤマモミジ, イタヤカエデ, アオダモ, サワシバで, 成長速度が0.2 cm/year未満であった。3タイプ間で成長速度を比較した結果, Cタイプの樹種の成長速度の平均値(0.56 cm/year)が最も高く, Bタイプの樹種(0.36 cm/year), Aタイプの樹種(0.20 cm/year)の順に低くなっていた。

#### IV. 考 察

本論文では, 再生様式の最も基本的な区分, つまり前生樹か後生樹かという定着時期にもとづく区分(23, 26, 28)を考慮して, 樹齢のデータにもとづく前生樹の割合と閉鎖林冠部での稚樹の平均密度から風害跡地再生二次林の構成種を三つの樹種群(Aタイプ, Bタイプ, Cタイプ)に区分した(図-1)。

Aタイプの樹種は前生樹の割合が40%以上で, 閉鎖林冠部に稚樹が比較的高い密度(30本/100 m<sup>2</sup>以上)で生育していた。これらの樹種の稚樹が閉鎖林冠部に豊富に存在することは, 他のさまざまな地域でも報告されている(7, 11, 12, 22)。また, 小池(15, 16)によれば, Aタイプのアズキナシ, イタヤカエデ, シナノキ, サワシバは弱光利用型, そしてアオダモは中間型の比較的耐陰性の高い樹種である。したがって, Aタイプの樹種は閉鎖した林冠下であっても種子が供給されれば, 林床で発芽, 定着し, 稚樹バンクを形成する非先駆性樹種(non-pioneer species, 26)であると考えられる。

非先駆性樹種は小面積のギャップしか発生しない森林(26), 成熟林, 極相林(28)の主要な構成種となる。Aタイプの樹種も, 二次林だけでなく閉鎖林冠部やギャップでも高い頻度で出現していた。これらの樹種が小面積のギャップを利用して成長し, 成熟することは, 他の研究でも指摘されている(5, 12, 20, 21)。Aタイプの樹種は小面積のギャップを利用して成長, 繁殖することによって成熟林の構成種として存続していると考えられる。小面積ギャップの場合, 光条件の変化が小さく, しかも周辺木の側方への伸張, あるいはギャップ内個体の成長によって, かなり短期間にもとの光条件にもどると考えられる。したがって, ギャップ形成時にある程度のサイズに達した稚樹の存在が, ギャップでの再生により有利に作用する。

また, Aタイプの樹種はCタイプの樹種に比べて成長が遅いことが明らかになった。石田(10)や石田ら(11)も, 閉鎖林冠部に高い密度で稚樹の存在する樹種の成長が, 攪乱跡地でのみ高密度に分布する樹種の

成長より遅いことを指摘している。これらのことは, 早い成長速度をもたらし種特性と閉鎖林冠部での稚樹の生存を高める特性の間にトレードオフ関係があることを示唆している。

Bタイプの樹種はAタイプの樹種とCタイプの樹種の間中間的な再生様式を示す樹種群として区分された。しかし, 前生樹割合と稚樹密度の関係を細かく見ると, Bタイプの樹種はさらに下位グループに区分できる。ミズナラは稚樹の密度がAタイプの樹種に匹敵するほど高い(81本/100 m<sup>2</sup>)わりに, 前生樹の割合は26.3%と低かった。その理由として, 風害あるいは風害による環境の激変によって地上部が枯死した前生樹の地下部などから萌芽した個体が, 後生樹と判断された個体に含まれていることが考えられる(これらの個体は根元の円板の年輪数からは, 後生樹と判断される)。ミズナラでは, 風害直後の5年間に発生した個体の割合が高い(伐倒個体で65%, 成長錐採取個体で78%)こと, またミズナラは山火事跡地で一斉に萌芽して一斉林を形成する(13)ことから考えて, 風害跡地のミズナラの多くが風害直後に萌芽によって発生したことが予想される。前生樹がギャップ形成後に根元などから萌芽することで新しい環境に順応し, 生存率を高めていることがBlack cherry (*Prunus serotina* ERHR.)で報告されており(1, 2), ミズナラでも前生樹から新たに萌芽した幹の生存率が, 前生樹の生存率よりも高かった可能性がある。前生樹割合が14%と低いに対して, 稚樹密度が61本/100 m<sup>2</sup>と高かったミヤマザクラについても, 同様のことが予想される。

コシアブラ, エゾヤマザクラは, 稚樹の密度は低い(約10本/100 m<sup>2</sup>)が, 前生樹の割合はAタイプの樹種とほぼ同じ程度(コシアブラ, 64%; エゾヤマザクラ, 44%)であった。ミズナラ, ミヤマザクラ, コシアブラ, エゾヤマザクラはギャップでの出現頻度(コシアブラを除き), 閉鎖林冠部での出現頻度(ミヤマザクラを除き)においては, ほぼAタイプの樹種と同じ程度であった。したがって, これらの樹種(以下, B1タイプとする)の再生様式はAタイプの樹種に近く, 基本的には閉鎖林冠部で稚樹バンクを形成し, 小面積のギャップを利用して上層木化するタイプ(非先駆性樹種, 26)に属すると考えられる。

ホオノキ, シウリザクラ, ミズキ, キタコブシは前生樹割合が15%以下, 稚樹密度が2~12本/100 m<sup>2</sup>と, いずれの値も低く, Bタイプの樹種の中でもCタイプの樹種に近い再生様式をもつ樹種といえる(以下, B2

タイプとする)。ホオノキ、ミズキは鳥散布型の種子を生産し(13)、しかも伐採跡地で一齐に発生すること(8, 17)から、林床土壌中の埋土種子からの発生という再生様式をとっている可能性が高い。キタコブシもホオノキと同属であり、果実の形態も似ていることから埋土種子をもつことが予想される。

ミズキ、キタコブシ、シウリザクラの二次林、閉鎖林冠部、ギャップでの出現パターンはCタイプの樹種の出現パターンと似ていた。しかし、ホオノキの出現パターンは、むしろAタイプの樹種に近く、二次林、閉鎖林冠部、ギャップのいずれでも高い頻度で出現していた。ホオノキでは株立ちしている個体が多く観察されたことから、YAMAMOTO(27)が指摘しているように、埋土種子起源の個体ばかりではなく、風害によって倒れたりした樹木の根元から萌芽した個体も含んでいると考えられる。ホオノキが前生樹割合や稚樹密度ではCタイプの樹種に近いにもかかわらず、Aタイプの樹種に近い出現パターンを示したのは、このような再生様式の多様性に起因すると考えられる。以上みてきたように、Bタイプの樹種は異なる再生様式を示す二つの樹種群(B1, B2)から構成されていることが示唆された。

Cタイプのキハダ、ダケカンバ、ウダイカンバ、ケヤマハンノキ、エゾノバッコヤナギは前生樹割合が低く(5%未満)、稚樹は閉鎖林冠部にほとんど認められなかった(0.2本/100m<sup>2</sup>以下)。カンバ類やキハダの稚樹が閉鎖林冠部には認められずに、ギャップ内のマウンドに多く出現することは、石田ら(11)によって指摘されている。さらに、小池(15, 16)はCタイプに区分したキハダ、ダケカンバ、ウダイカンバ、ケヤマハンノキを強光利用型のパイオニア的樹種として分類している。したがって、これらの樹種は閉鎖林冠部で種子が発芽し、稚樹が定着する可能性のほとんどない先駆性樹種(pioneer species, 26)であると考えられる。

キハダは鳥散布型の種子を生産し(13)、しかも伐採跡地で一齐に発生すること(8, 17)から、Bタイプのホオノキやミズキと同様に、林床土壌中の埋土種子からの発生という再生様式をとっている可能性が高い。ダケカンバは、翼を備えた小型で軽量の種子を多量に生産し、風によって広範囲に種子が分散する樹種で、しかも種子の寿命が短いといわれている(13)。したがって、ダケカンバは攪乱直後に散布された種子が発芽して定着する樹種であり、ウダイカンバ、ケ

ヤマハンノキ、エゾノバッコヤナギが同じタイプに属すると考えられる。

キハダ、ダケカンバは、閉鎖林冠部、ギャップでの出現が希で、ほとんど風害跡地でのみ出現していた。本数は少なかったが、ウダイカンバ、ケヤマハンノキ、エゾノバッコヤナギもキハダ、ダケカンバと同じ出現パターンを示す樹種であった。これらの樹種は大規模な裸地(10)、洪水破壊跡地(29)、そしてかき起こし地(13)といった面積的に大きな攪乱跡地で優占する樹種であることが知られている。このような大規模な攪乱跡地では、光条件が閉鎖林冠部と大きく異なること、ギャップ形成後の光条件の良い期間が小面積ギャップより長いこと、そして定着した個体間での競争がかなり激しいことが予想される。このような生育条件下では、より高い位置に樹冠を形成できる成長の速い個体が有利になる(4, 14)ために、Cタイプの樹種は高い成長速度をもつようになったと考えられる。

非先駆性樹種と先駆性樹種が規模の大きな攪乱の跡地で同時に出現することは、土捨て場(10)や伐採跡地(3, 25)でもいわれている。1954年の15号台風による風害跡地に再生した二次林も、成熟林の構成種となる成長の遅い非先駆性樹種(Aタイプ, B1タイプ)と成熟林では存続できない成長の早い先駆性樹種(Cタイプ)、さらに中間的な樹種(B2タイプ)から構成されていることが明らかになった。

#### 引用文献

- (1) AUCLAIR, A. N. (1975) Sprouting response in *Prunus serotina* ERHR.: Multi-variate analysis of site, forest structure and growth rate relationships. *Am. Midl. Nat.* 94: 72~87.
- (2) AUCLAIR, A. N. and COTTAM, G. (1971) Dynamics of black cherry (*Prunus serotina* ERHR.) in southern Wisconsin oak forests. *Ecol. Monogr.* 41: 153~177.
- (3) BORMANN, F. H. and LIKENS, G. E. (1979) Pattern and process in a forested ecosystem. 253 pp, Springer-Verlag, New York.
- (4) GIVNISH, T. J. (1988) Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 63~92.
- (5) HARA, M. (1985) Forest response to gap formation in a climax beech forest. *Jpn. J. Ecol.* 35: 337~343.
- (6) HENRY, J. D. and SWAN, J. M. (1974) Reconstructing forest history from live and dead plant material—an approach to the study of forest succession in southwest New Hampshire. *Ecology* 55: 772~783.



- (7) 肥後睦輝 (1987) ミズナラ, シナノキ, およびイタヤカエデ稚樹の生育様式. 北大演研報 44: 139~152.
- (8) 肥後睦輝・森山京子 (1989) 冷温帯広葉樹林伐採跡地における更新初期の稚樹の動態. 日林論 100: 333~334.
- (9) 菱沼勇之助 (1989) 台風による苫小牧地方演習林の塩風害. 北大演研報 46: 111~124.
- (10) 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.
- (11) 石田 仁・菊沢喜八郎・浅井達弘・水井憲雄・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.
- (12) ISHIKAWA, Y. and ITO, K. (1989) The regeneration process in a mixed forest in central Hokkaido, Japan. *Vegetatio* 79: 75~84.
- (13) 菊沢喜八郎 (1983) 北海道の広葉樹林. 152 pp, 北海道造林振興協会, 札幌.
- (14) KOHYAMA, T. (1987) Significance of architecture and allometry in saplings. *Funct. Ecol.* 1: 399~404.
- (15) 小池孝良 (1982) 八月における北海道産有用広葉樹の光-光合成速度関係. 日林北支論 31: 85~87.
- (16) 小池孝良 (1985) 弱い光, 強い光を上手に利用する樹種—広葉樹の光合成特性—. 「天然林を考える」. 116~119, 北海道営林局, 札幌.
- (17) 小見山章・矢野尚子・脇 孝介 (1990) 落葉広葉樹林の皆伐初期における当年生稚樹の発生時期と死亡過程の関係. 岐阜大農研報 55: 279~291.
- (18) 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.
- (19) 三島 懋・谷口信一・谷口三佐男・菱沼勇之助 (1958) 苫小牧演習林における風害状態 (II) (天然生林について). 北大演研報 19: 1~40.
- (20) NAKASHIZUKA, T. (1989) Role of uprooting in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan. *Ecology* 70: 1273~1278.
- (21) SAKAI, S. (1987) Pattern of branching and extension growth of vigorous sapling of Japanese *Acer* species in relation to their regeneration strategies. *Can. J. Bot.* 65: 1578~1585.
- (22) 佐野淳之 (1988) 群落構造の解析による天然生ミズナラ林の更新様式に関する研究. 北大演研報 45: 221~266.
- (23) SWAINE, M. D. and WHITMORE, T. C. (1988) On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81~86.
- (24) 頭山昌郁・中越信和 (1992) 森林攪乱の生態学的考察. *生物科学* 44: 113~127.
- (25) WHITE, A. S. (1991) The importance of different forms of regeneration to secondary succession in a Marine hardwood forest. *Bull. Torrey Bot. Club* 118: 303~311.
- (26) WHITMORE, T. C. (1989) Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536~538.
- (27) YAMAMOTO, S. (1989) Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. *Bot. Mag. Tokyo* 102: 93~114.
- (28) YAMAMOTO, S. (1992) The gap theory in forest dynamics. *Bot. Mag. Tokyo* 105: 375~383.
- (29) 柳井清治・酒谷幸彦・小野寺弘道 (1980) クワウンナイ沢における流路変動と河畔林の構造 (II)—河畔林の生成と消滅—. 日林北支論 29: 191~193.

(1994年2月7日受理)