

を意味している。

スギ人工林は、年間を通じて光環境が大きく変化せず、林内はいつも暗い。一斉型の樹種群は、枝域を拡大することはできず、林内での耐陰性を保ちながら、ギャップができて光環境が好転するまで林内で待機する性質を持つものと考えられる。

調査したスギ人工林には、落葉広葉樹の他に常緑広葉樹や半常緑広葉樹が混在した(表4-3)。林床の常緑広葉樹は、基本的に「一斉型」のタイプで、短い伸長期間を持つ。葉数は少なく、シュート当たりの葉の平均寿命は落葉広葉樹よりも長い。しかも、ギャップと林内の間で葉数や葉の平均寿命の差はほとんどない(表4-3, 図4-21)。これらのことから、林床の常緑広葉樹は、「一斉型」の落葉広葉樹よりもさらに耐陰性が高い性質を持つことが考えられる。ただし、例外としてヒメアオキは常緑広葉樹の中では最も伸長期間が長く「順次型」を示した。近縁種のアオキ(*Aucuba japonica* Thunb.)は、閉鎖林冠下よりもやや疎林ぎみの林内に群生しており(矢野1981)、ヒメアオキもスギ人工林内のギャップでの優占度が高い(小谷・高田1999)ことが知られている。

半常緑広葉樹では、イボタノキとトウグミが「順次型」に、コマユミが「一斉型」に分類された(図4-22)。イボタノキは「順次型I」を示し、シュートの伸長期間も葉の伸長期間も3種の中で最も長かった。イボタノキは、強い光環境下ほど顕著な順次開葉パターンを示す(甲斐ら1991)ことが知られていることから、ギャップを好む種であることが考えられる。

以上のことより、林床における各樹種の持つシュート伸長パターンは、侵入場所の光環境と関係することがわかった。「順次型」樹種は、ギャップをいち早くまた継続的に利用するのに適したタイプで、「一斉型」樹種は耐陰性を持ち林内で暮らすのに適したタイプであることがわかった。

第5章 冠雪害跡地への広葉樹の侵入パターン

第1節 隣接する広葉樹林からの距離と侵入広葉樹の出現パターンの関係

1. はじめに

針葉樹人工林に侵入する広葉樹の種類数や本数は、種子供給源(シードソース)からの距離、過去の攪乱の程度、林齢などによって異なることが指摘されている(宇津木ら2001, 林・長池2001, 伊藤・中山2001, 長池2000)。このうち、種子供給源からの距離は、種子散布に関係する主要な要因である。広葉樹の種子散布様式は、重力散布・風散布・動物散布に大別され、いずれの散布様式でも種子供給源からの距離が近いほど散布量が多い(田川1981)。スギ人工林の場合、種子供給源として最も機能するのは、隣接する広葉樹林である。隣接する広葉樹林からの距離が近いほど、侵入する広葉樹の出現種類数や本数が増えることが予想される。

この節では、種子供給源としての広葉樹林からの距離とスギ人工林における広葉樹の種類数と多様性、本数密度の関係について考察した。

2. 調査地および調査方法

調査地は、石川県林業試験場(石川郡鶴来町)および石川県森林公園(河北郡津幡町)周辺のスギ人工林およびそれに隣接した広葉樹林である(表5-1, 標高100~450m)。スギ人工林に隣接した広葉樹林は、コナラ、ミズナラ、ウラジロガシなどの二次林のほか、低標高では珍しいブナの天然林が存在する。これらの広葉樹林の上層木本数は、300~1,400本/ha、樹高は13~25mであった。調査の対象としたスギ人工林は、林齢が34~58年で、本数は640~1,520本/ha、樹高は18~25mである。

調査方法は、図5-1に示すとおり、広葉樹林からスギ人工林内に向かって直線に一定間隔のプロットを設定して出現広葉樹の種類数と本数を把握する手法を用いた。種子源となる広葉樹林からスギ人工林に向かって10mごとに50~100mの範囲でプロットを設定した。プロットは、5m×5m(25m²)の方形区と、その中に1m×1m(1m²)の方形区を5箇所設定した。5m×5mの方

表 5-1 調査した広葉樹林とスギ人工林の概要

Table 5-1 Altitude, inclination, stem density and H (mean tree height) of Sugi (*Cryptomeria japonica*) plantations and adjacent broad-leaved forests.

No.	標高 (m)	傾斜 (°)	広葉樹林 Broad-leaved forest			スギ人工林 Sugi plantation			測定距離 Distance from adjacent broad-leaved forest(m)
			林型 Forest type	本数(本/ha) Density (stems/ha)	樹高 H (m)	林齢(年) Age (yr)	本数(本/ha) Density (stems/ha)	樹高 H (m)	
1	220	26	コナラ・ミズナラ二次林 2nd. stand (Qse・Qc)	1,200	20	58	640	25	90
2	230	31	コナラ・ミズナラ二次林 2nd. stand (Qse・Qc)	1,200	15	51	720	24	100
3	210	28	コナラ二次林 2nd. stand (Qse)	1,100	16	53	960	24	50
4	210	28	ウラジロガシ・コナラ二次林 2nd. stand (Qsa・Qse)	1,400	12	53	720	25	50
5	450	12	ミズナラ二次林 2nd. stand (Qc)	1,000	18	34	1,200	19	50
6	450	13	ミズナラ二次林 2nd. stand (Qc)	1,000	18	34	1,520	19	50
7	100	8	コナラ二次林 2nd. stand (Qse)	1,200	13	42	1,040	22	50
8	240	12	ブナ天然林 Natural stand (Fc)	300	25	36	1,120	18	50

1～6は石川県林業試験場周辺，7・8は石川県森林公園周辺。

広葉樹林の本数密度と樹高は上層の優勢木のみである。測定距離の取り方は、図5-1で示されている。

No.1-6: at Ishikawa Prefectural Forest Experiment Station. No.7,8: at Ishikawa Prefectural Forest Park. Stem density and H of broad-leaved forest are values of upper-story trees. Distance from adjacent broad-leaved forest was measured as shown in Fig. 5-1. Species name are shown in Table 2-2, 2-3.

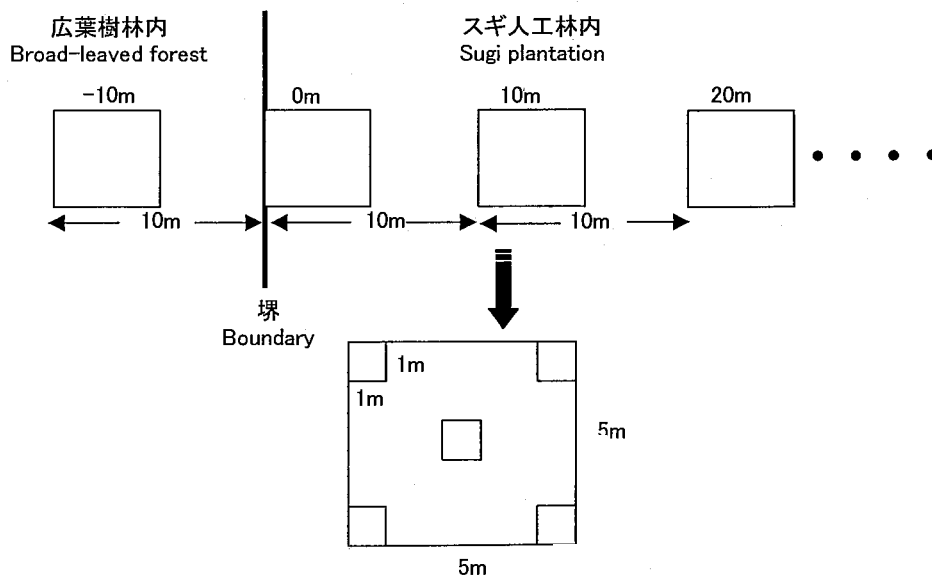


図 5-1 プロットの設定方法

5m×5m内は樹高1m以上を対象

1m×1m内は樹高1m未満を対象（5m×5mの枠内に5箇所設定）

Fig. 5-1 Setting of examination plots. Number of trees shorter than 1m was counted in five 1m×1m plots, and that of trees taller than 1m in 5m×5m plot.

表5-2 隣接広葉樹林からの距離ごとの広葉樹の総出現本数(1m以上)

Table 5-2 Number of broad-leaved trees ($\geq 1m$ high) in the plot at various distances from adjacent broad-leaved forest.

樹種 Species	広葉樹林からの距離 Distance from broad-leaved forest			合計 Total	χ^2 検定 χ^2 -test	主な生育環境 Habitat
	-10-10m	20-40m	50-90m			
高木 Tall tree						
ウラジロガシ (Qsa)	5			5	*	-10~10m
ウワミズザクラ (Pg)	21	28	40	89	***	-10~90m
クマシデ (CjB)	6			6	*	-10~10m
クリ (CcS)	4	12		16	*	20~40m
コシアブラ (AsF)	9	2		11	*	-10~10m
ミズナラ (Qc)	7	1		8	*	-10~10m
ヤブツバキ (CjL)	13	1	1	15	**	-10~10m
ヤマモミジ (Aa)	9	1		10	**	-10~10m
小高木 Small tree						
ヒサカキ (Ej)	18	3		21	***	-10~10m
低木 Shrub						
コアジサイ (Hh)		3	11	14	***	20~90m
ヒメアオキ (Aj)	23	7	10	40	**	-10~90m
モミジイチゴ (Rp)	1	11		12	**	20~40m

期待値—調査箇所数の比(24:24:9)で計算

*: 5%水準で有意 ($p < 0.05$)、**: 1%水準で有意 ($p < 0.01$)、***: 0.1%水準で有意 ($p < 0.001$)

Expected value was calculated by the ratio of the number of plot in the each section (24:24:9). Species name are shown in Table 2-2, 2-3.

表5-3 隣接広葉樹林からの距離ごとの広葉樹の総出現本数(1m未満)

Table 5-3 Number of broad-leaved trees (<1m high) in the plot at various distances from adjacent broad-leaved forest.

樹種 Species	広葉樹林からの距離 Distance from broad-leaved forest			合計 Total	χ^2 検定 χ^2 -test	主な生育環境 Habitat
	-10~10m	20~40m	50~90m			
高木 Tall tree						
アズキナシ (SaK)	5			5	*	-10~10m
ウリハダカエデ (Ar)	9			9	**	-10~10m
ウワミズザクラ (Pg)	31	39		70	***	-10~40m
シロダモ (Ns)	5			5	*	-10~10m
ヤブツバキ (CjL)	9	21	2	32	*	-10~40m
ヤマモミジ (Aa)	14	7		21	*	-10~40m
小高木 Small tree						
ウリカエデ (AeS)	9			9	**	-10~10m
ケナシヤブデマリ (Vp)	14	1	1	16	**	-10~10m
コマユミ (Ea)	19	10		29	*	-10~40m
マルバマンサク (HjS)	5			5	*	-10~10m
リョウブ (Cb)	84	33		117	***	-10~40m
低木 Shrub						
アクシバ (Vj)	10	2		12	*	-10~10m
ウリノキ (Ap)			2	2	**	50~90m
オオバクロモジ (Lu)	83	57	18	158	*	-10~90m
コアジサイ (Hh)	99	126	254	479	***	-10~90m
コバノガマズミ (Ve)	19			19	***	-10~10m
サワフタギ (Sc)	33		12	45	***	-10~90m
ノイバラ (Rm)		7		7	**	20~40m
ハイイヌツゲ (Ic)	53	10	2	65	***	-10~40m
ヒメアオキ (Aj)	197	183	104	484	**	-10~90m
ミヤマガマズミ (Vw)	45	11		56	***	-10~40m
ムラサキシキブ (Cj)	29	16		45	**	-10~40m
モミジイチゴ (Rp)	73	109		182	***	-10~40m
ヤマツツジ (Ro)	28	3		31	***	-10~10m
亜低木 Sub-shrub						
フユイチゴ (Rb)			8	8	***	50~90m
ヤブコウジ (AjB)	81	19	3	103	***	-10~40m
ツル性 Liana						
イワガラミ (Sh)	96	89	8	193	***	-10~40m
サルトリイバラ (Sc)	42	29	2	73	**	-10~40m
テイカカズラ (Ta)	52			52	***	-10~10m
フジ (Wf)	45	125	16	186	***	-10~90m
キヅタ (Hr)	20	7		27	**	-10~40m
ミツバアケビ (AtK)	43	29		72	***	-10~40m

期待値-調査箇所数の比(120:120:45)で計算

*: 5%水準で有意 (p<0.05)、**: 1%水準で有意 (p<0.01)、***: 0.1%水準で有意 (p<0.001)

Expected value was calculated by the ratio of the number of plot in the each section (120:120:45). Species name are shown in Table 2-2, 2-3.

形区では、樹高1 m以上の広葉樹を調査対象とし、1 m×1 mの方形区では樹高1 m未満の広葉樹を調査の対象とした。

解析方法として、スギ人工林における広葉樹の多様性は、多様度指数H' (Shannon-Weaver 1949) を用いた。広葉樹林とスギ人工林の出現種の類似性はパーセント類似度PS (Whittaker 1975) を用いた。

多様度指数 (H') は、以下の計算式で求めた。ただし、piは相対優占度を示す。

$$H' = - \sum pi \cdot \log_2(pi)$$

パーセント類似度 (PS) は、以下の計算式で求めた。ただし、paはプロットAでの相対優占度、pbはプロットBでの相対優占度を示す。

$$PS = 1 - 0.5 \sum |pa - pb|$$

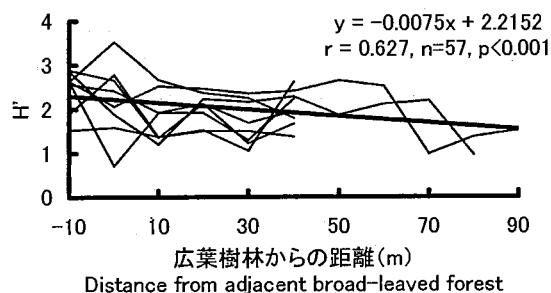
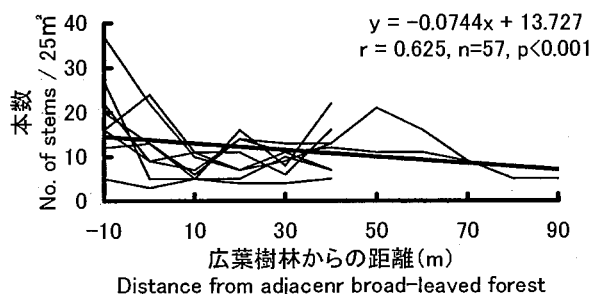
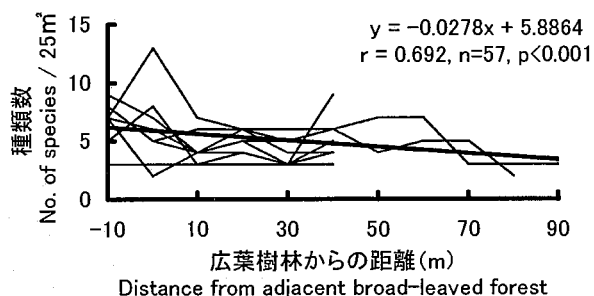


図 5-2 広葉樹林からの距離と出現樹種の種類数・本数・多様度指数の関係 (樹高1 m以上 - 25m²当たり)

Fig. 5-2 Relationship between the distance from adjacent broad-leaved forest and the number of species, stem density or H' (diversity index) of the trees (≥ 1 m high) in 5m \times 5m plots.

3. 結果

総計8箇所の調査地 (表5-1) に出現した樹高1 m以上の広葉樹の種類数は、高木25種・小高木12種・低木16種・ツル性樹種2種の合計55種であった。

樹高1 m以上の広葉樹に対して分布特性の偏りを調べるために、広葉樹林とスギ人工林までの距離を-10~10m、20~40m、50~90mの3箇所に区切り、出現箇所別の本数を観測値とし、調査した方形区の数比を期待値として χ^2 検定を行った (表5-2)。有意差が認められたのは12種 (ウラジロガシ・ウワミズザクラ・クマシデ・クリ・コシアブラ・ミズナラ・ヤブツバキ・ヤマモミジ・ヒサカキ・コアジサイ・ヒメアオキ・モミジイチゴ) で、それらは広葉樹林から林縁部分を中心として出現するものが多かった。ただし、高木のウワミズザクラ・クリ、低木のコアジサイ・

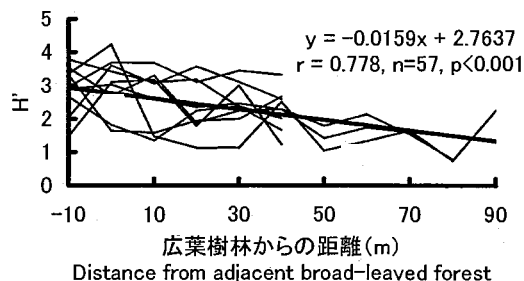
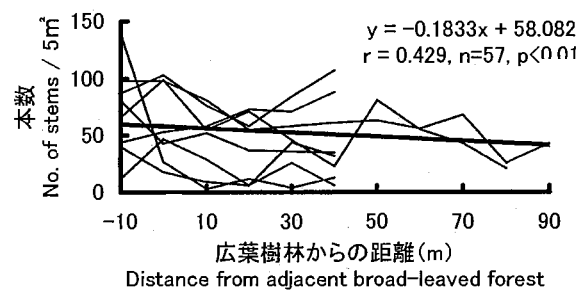
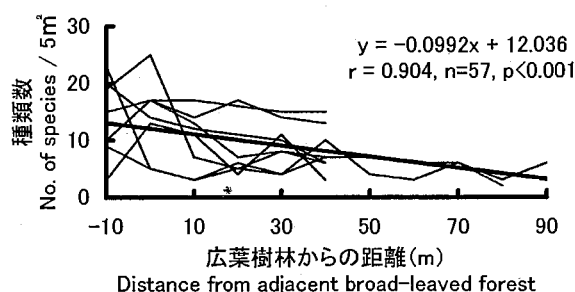


図 5-3 広葉樹林からの距離と出現樹種の種類数・本数・多様度指数の関係 (樹高1 m未満 - 5m²当たり)

Fig. 5-3 Relationship between the distance from adjacent broad-leaved forest and the number of species, stem density or H' (diversity index) of the trees (<1 m high) in 5m² (five 1m \times 1m) plots.

ヒメアオキ・モミジイチゴはスギ人工林の内部でも出現本数が多かった。

樹高1 m以上の広葉樹の出現種類数・本数密度・多様度指数が、スギ人工林と隣接広葉樹林の境界からの距離によってどのように変化するかを図5-2に示した。同じ場所にある一連のプロット群をひとつの線上に示した。どのプロット群も、距離が増すと種類数・本数密度・多様度指数とも、変動を繰り返しながら徐々に減少していた。すべてのプロット群をまとめて調べたところ、広葉樹林から遠ざかるにつれて、種類数・本数密度・多様度指数とも減少する傾向があった(一次回帰分析, $p < 0.001$)。

つぎに、出現した樹高1 m未満の広葉樹の種類数は、高木21種・小高木18種・低木30種・亜低木3種・ツル性樹種8種の合計80種であった。

樹高1 m未満の広葉樹の出現箇所の偏りを調べるために、前と同様に広葉樹林からスギ人工林までの距離を3区分し、出現箇所別の本数を観測値とし、調査した方形区の数比を期待値として χ^2 検定を行った(表5-3)。32種で、有意差が認められた。広葉樹林の内部およびスギ人工林との境界付近(-10~10m)で出現本数の多かった樹種は、アズキナシ・ウリハダカエデ・シロダモ、ウリカエデ・ケナシヤブデマリなど合計10種であっ

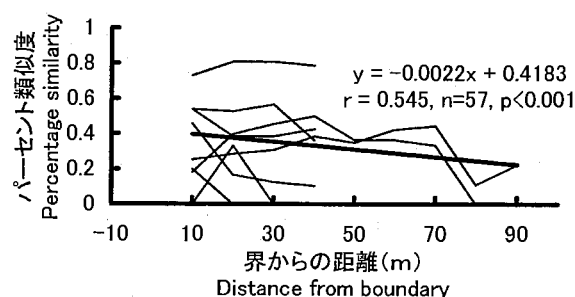
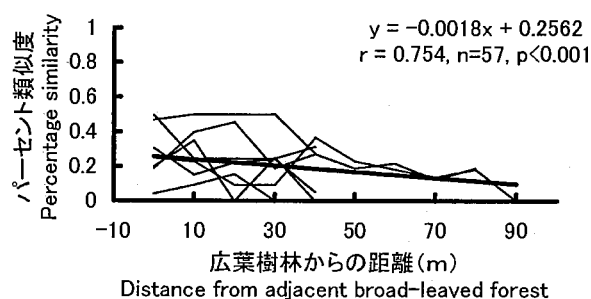


図5-4 樹高1 m以上の広葉樹のパーセント類似度(25 m^2 当たり)

Fig. 5-4 Similarity of broad-leaved trees ($\geq 1\text{m}$ high) in the plots 25 m^2 (5 $\text{m} \times 5\text{m}$) at various distance from the broad-leaved forest and boundary.

た。ウワミズザクラ・ヤブツバキ・ヤマモミジ・コマユミ・リョウブなど15種は、広葉樹林から40 mスギ人工林に入った場所まで出現がみられた。その他のウリノキ・オオバクロモジ・コアジサイ・サワフタギ・ヒメアオキなど7種は、スギ人工林の内部でも出現本数が多く、ウリノキ・フユイチゴは広葉樹林に近い場所では出現しなかった。

樹高1 m未満の広葉樹の出現種類数・本数密度・多様度指数が、スギ人工林と隣接広葉樹林の境界からの距離によってどのように変化するかを図5-3に示した。どのプロット群も変動を繰り返しながら、種類数・本数密度・多様度指数が徐々に減少している。すべてのプロット群をまとめて調べたところ、広葉樹林から遠ざかるにつれて、種類数・本数密度・多様度指数とも減少する傾向があった(一次回帰分析, $p < 0.001$)。樹高1 m未満の広葉樹の種類数・本数密度・多様度指数は、樹高1 m以上の広葉樹のそれらに比べて高い傾向があった(図5-3)。

広葉樹林とスギ人工林での出現樹種の類似性を、パーセント類似度を用いて解析した(図5-4, 5-5)。場所によって、プロット群が示す類似性の変化パターンが異なった。とくに林縁との類似性の変化パターンは変動が大きく、パーセント類似度0.8付近で推移するプロット群があったの

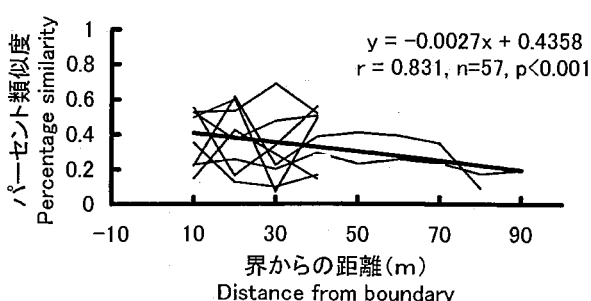
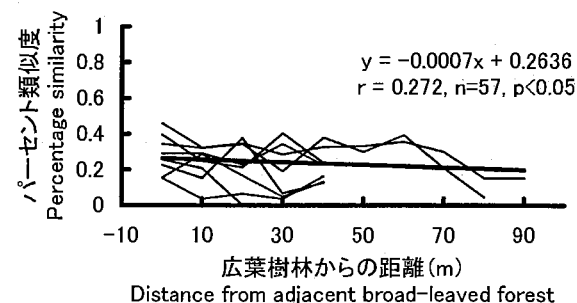


図5-5 樹高1 m未満の広葉樹のパーセント類似度(5 m^2 当たり)

Fig. 5-5 Similarity of broad-leaved trees ($< 1\text{m}$ high) in the plots 5 m^2 (five 1 $\text{m} \times 1\text{m}$) at various distance from the broad-leaved forest and boundary.

に対し、0.2以下で推移するプロット群もあった。広葉樹林および林縁からスギ人工林の内部へ向かうにしたがって、全体として類似性が低くなる傾向が樹高1 m未満の個体でも認められた ($p < 0.05$)。

4. 考察

広葉樹林からスギ人工林の内部へ向かうにつれて、種類数、本数密度ともに減少し、多様度指数も低くなる傾向があった(図5-2, 5-3)。一方、広葉樹林での出現樹種との類似性は、スギ人工林の内部ほど低くなる傾向があった(図5-4, 5-5)。これらのことは、種子の散布様式や稚樹の生存過程の違いにより、広葉樹林とスギ人工林の内部では樹種構成が異なることを意味している。

スギ人工林には、コナラ・ミズナラ・ブナ・ウラジロガシなど周辺にある広葉樹林の主要優占樹種や、カエデ科やニレ科などの高木種が少なかった。ブナ科の樹種の種子は重力、またカエデ科やニレ科のケヤキの種子などは風による散布様式を持っている(田川 1981)。これらの樹種群は、母樹から離れるにしたがって、散布量が著しく減少する(ブナ:橋詰ら 1984; ミズナラ:桜井ら 1988; イタヤカエデ:小笠原ら 1981; ケヤキ:山口・野中 1990)。

一方、スギ人工林で出現本数が多いのは、高木ではウワミズザクラ、低木ではオオバクロモジ・サワフタギ・ヒメアオキなど、小低木ではフユイチゴ、ツル性樹種ではフジなどであった(表5-2, 5-3)。これらの樹種は、いずれも種子散布が動物によるタイプである(田川 1981)。他の森林でも、高木のウワミズザクラや低木のオオバクロモジ・ヒメアオキは、ブナ科の広葉樹林で出現頻度が高い(古池 1983, 近田 1997, Nakashizuka 1984)。これらのことより、スギ人工林の内部に入るほど重力や風散布様式を持つ樹種に替わって、動物散布の樹種が優占度を高めることが考えられる。

樹高1 m以上のものに比べて、樹高1 m未満の樹種の出現種類数・本数密度・多様度指数が高い傾向があった(図5-3)。また、高木や小高木に比べ低木や亜低木やツル性樹種の本数密度が高く、スギ人工林の内部まで侵入する樹種が多かった(表5-2, 5-3)。これは、低木樹種が大

きなサイズにならなくても種子生産が可能であることや、高木や小高木でも稚幼樹のうち高い耐陰性を持つためと思われる。スギ人工林の内部に向かうにしたがって、高木や小高木樹種が減少し、低木樹種のみ偏る傾向があることも、多様性や類似性の減少に関係していると考えられる。

スギ人工林と隣接するブナ林の間で、樹種構成が異なることが他の地域でも報告されている(木佐貫ら 2002, 正木ら 2001)。また、針葉樹人工林でも場所によって樹種構成が異なる原因として、広葉樹林から離れるにしたがい風や鳥により種子が散布される樹種群が減少すること(肥後 2002, 宇津木ら 2001)、針葉樹人工林は人為的攪乱を受けやすく動物が運んできた埋土種子群がより早く発芽すること(木佐貫ら 2002)などが指摘されている。以上のことより、スギ人工林が隣接する広葉樹林から離れるにしたがって、多様性や類似性が低くなる原因は、距離の増加によって種子供給量の減少が起こること、種子散布型が動物によるタイプに移行することが主として関係し、母樹林たる広葉樹林とは異なった樹種構成を形成することが考えられる。

種類数・本数密度・多様性・類似性は、一連のプロット群としてみると、場所により変動していた(図5-1~5)。これは、スギ人工林の林内環境が一律でないことが、稚樹の定着に影響を及ぼしているためと考えられる。稚樹の定着過程には、林内の光環境が関係する。同じ動物散布型の種子を持つウワミズザクラとミズキでも、スギ人工林内での稚樹の死亡過程が異なり、ギャップではミズキに比べてウワミズザクラの生存率が高い傾向があった(本章-第2節, Kodani 2001)。林冠ギャップは、その面積と周辺立木の樹高の違いによって光環境が異なり、同じ林内でもギャップの有無によっては光環境が大きく異なる(第3章-第2節)。したがって、林内での場所による構成樹種や本数密度にそれぞれのプロット群で局所的な変動がみられる原因は、林冠の閉鎖状態の違いがもたらす光環境の違いの変動を反映しているものと考えられる。

以上のことより、スギ人工林に侵入した広葉樹は、種子供給源としての隣接広葉樹林からの距離が遠いほど種の多様性や類似性が減少し、広葉樹林とは異なった樹種構成となる傾向がある。また、スギ人工林内部でも広葉樹の種類や本数の場所に

表 5-4 調査したスギ人工林の概要

Table 5-4 Site, age, stem density, H (mean tree height), DBH (mean diameter at breast height), the year damaged by snow accretion and the distance from nearby broad-leaved trees of the Sugi (*Cryptomeria japonica*) plantation examined.

No.	場所 Site	林齢(年) Age(yr)	本数 (本/ha) Density (stems/ha)	平均樹高 H (m)	平均胸高 直径 DBH (cm)	冠雪害の 発生時期 Year of snow accretion damage	隣接広葉樹林および付近の広葉樹との関係 Distance from nearby broad-leaved trees
1	鶴来町 Tsurugi- town	24	1,600	17	22	1998	コナラ二次林と100m以上離れている。また、30m離れた場所にケヤキとキハダ(胸高直径30~50cm)が混交している。 More than 100m distant from Konara (Qsc) secondary stand. Keyaki (Zs) and Kihada (Pa) (DBH, 30-50cm) mixed 30m apart.
2	鶴来町 Tsurugi- town	43	600	26	33	1981 1985 1994	コナラ二次林と100m以上離れている。また、40m離れた場所にクリとケヤキ(胸高直径50~100cm)が混交している。 More than 100m distant from Konara (Qsc) secondary stand. Kuri (CcS) and Keyaki (Zs) (DBH, 50-100m) mixed 40m apart.
3	鶴来町 Tsurugi- town	50	591	25	32	1981 1985	コナラ二次林と100m以上離れている。また、60m離れた場所にケヤキ(胸高直径30~70cm)が混交している。 More than 100m distant from Konara (Qsc) secondary stand. Keyaki (Zs) (DBH, 30-70cm) mixed 60m apart.
4	鶴来町 Tsurugi- town	56	522	27	35	1981 1985 1994	コナラ二次林と50m以上離れている。また、20m離れた場所にケヤキ(胸高直径50~70cm)が混交している。 More than 50m distant from Konara (Qsc) secondary stand. Keyaki (Zs) (DBH, 50-70cm) mixed 20m apart.
5	鶴来町 Tsurugi- town	82	511	27	40	1981 1985	コナラ・ミズナラ二次林と200m以上離れている。 More than 200m distant from Konara (Qsc) Mizunara (Qc) secondary stand.
6	輪島市 Wajima- city	80	527	33	46	1984 1988	コナラ二次林と60m以上離れている。また、20m離れた場所にケヤキ(胸高直径50cm)が混交している。 More than 60m distant from Konara (Qsc) secondary stand. Keyaki (Zs) (DBH, 50 cm) mixed 20m apart.

Species name are shown in Table 2-2, 2-3.

よる変動が大きいことから、冠雪害による林冠ギャップの形成は、林内の光環境を変化させ広葉樹の侵入に影響を与えるものと考えられる。

第2節 広葉樹の侵入時期および成長過程

1. はじめに

針葉樹人工林では、造林木の植栽から林分閉鎖に到るまで、下層植生の種類相や密度が著しく変化する(樋口ら 1975, 樋口 1976, 佐倉・沼田 1976, 1980)。豪雪地帯の不成績造林地では、閉鎖状態になる前に、多くの前生広葉樹がすでに優占状態にある場合があることも報告されている(阪上 1984, 前田ら 1985, 小谷・矢田 1989, 長谷川 1991, 横井 1999)。しかし、一般的に、人

工林は下刈りを繰り返すため、林分閉鎖を迎えるまでに、下層植生は発達を抑制される。また、閉鎖した常緑針葉樹人工林の林内光環境は、相対照度にして6%以下と暗く、木本の成長が抑えられ(早稲田 1983)、前生稚樹の発生が少ない。

閉鎖したスギ人工林への広葉樹の成立は、周辺にある広葉樹林からの種子供給(本章-第1節)や林内にすでに存在している前生稚樹による。これらは、何らかの攪乱が生じたことを契機にして侵入し、成長したものが多。また、埋土種子の発芽(肥後 2002, 五十嵐ら 2000, 木佐貫ら 2002, 中越 1981, 酒井ら 2000)が光環境の好転時期に合った場合に、前生樹が出現する可能性もある。下層植生の種類数や本数密度および樹木の

表5-5 スギ人工林に侵入した主な広葉樹の本数密度と胸高断面積合計割合

Table 5-5 Stem density and the sum of basal area at breast height (BA) of broad-leaved trees invaded into Sugi (*Cryptomeria japonica*) plantation.

樹種 Species	生活型 Life form	調査プロット Plot examined											
		No. 1		No. 2		No. 3		No. 4		No. 5		No. 6	
		N	%	N	BA(%)	N	BA(%)	N	BA(%)	N	BA(%)	N	BA(%)
アカメガシワ (Mj)	DT	3,100	14.4										
ウラジロガシ (Qsa)	ET	1,200	5.6										
ウワミズザクラ (Pg)	DT	2,100	9.7			419	8.2			367	17.1		
エノキ (CsP)	DT	4,400	20.4					56	3.5				
オニグルミ (Jm)	DT			111	31.3								
カキノキ (Dk)	DT	800	3.7										
カラスザンショウ (Za)	DT	2,300	10.6										
クリ (CcS)	DT			33	3.3								
ケヤキ (Zs)	DT			56	13.5			111	32.7			75	39.2
コナラ (Qse)	DT	800	3.7										
コブシ (Mp)	DT	1,700	7.9										
シロダモ (Ns)	ET							44	1.5			200	23.7
ホオノキ (Mo)	DT					38	0.5						
ミズキ (CcH)	DT			44	9.4	105	69.1			67	3.0		
ミズナラ (Qc)	DT					38	0.2						
ヤマグワ (Ms)	DT					86	1.4					125	4.7
エゴノキ (Sj)	DST			33	3.4								
タラノキ (Ae)	DST									156	4.1		
ウリノキ (Ap)	DS					67	2.7	322	17.5			125	4.1
エゾユズリハ (Dm)	ES	1,000	4.6										
オオバクロモジ (Lu)	DS					52	0.2			311	17.6		
クサギ (Dt)	DS			222	1.2			311	4.4	56	8.0	125	4.6
ニワトコ (Sr)	DS	1,100	5.1										
ハナイカダ (Hj)	DS					80	0.1						
ヒメアオキ (Aj)	ES							211	0.4				
ムラサキシキブ (Cj)	DS					100	2.3			356	39	175	8.4
その他 Others		3,100	14.3	256	37.9	1,905	15.3	399	39.9	487	11.2	125	15.8
合計 Total		21,600	100	755	100	2,890	100	1,454	100	1,800	100	950	100

N : 本数密度 (本/ha)、BA : 胸高断面積合計割合 (%)、ただしNo. 1 の%は本数割合を示す。

No. 1 は出現樹種すべてを、No. 3 は樹高50cm以上を、No. 2 およびNo. 4 ~ 6 は樹高1m以上を対象としている。

DT : 落葉高木 Deciduous tall tree, ET : 常緑高木 Evergreen tall tree, DST : 落葉小高木 Deciduous small tree, DS : 落葉低木 Deciduous shrub, ES : 常緑低木 Evergreen shrub

N : Number of trees per hectare (ha). BA (%) ; % to total BA. % in plot No. 1 ; % of stem number to total stem number. Species names are shown in Table 2-2. In plot No. 1 all trees, in plot No. 3 trees taller than 50 cm, and in other plots trees taller 1 m were examined.

サイズは、林齢の増加とともに発達するとされている (藤森 1994, 谷口ら 1999, 頭山・中越 1994)。これらのことから、スギ人工林内で冠雪害の発生により林床の光環境が好転した時、広葉樹の発芽や成木が促進されることが考えられる。

本節では、冠雪害の発生した24~82年生のスギ人工林で、侵入した広葉樹の侵入時期や成長過程を調べた。また、冠雪害跡地に侵入する代表的2樹種 (ウワミズザクラとミズキ) について播種試

験を行い、それらの発芽とその後の生存および成長経過を解析した。そして、広葉樹の侵入時期や成長に対する冠雪害の影響について考察した。

2. 調査地および調査方法

1) 前生広葉樹の侵入時期と成長の経過

調査地は、石川県林業試験場内の24~82年生のスギ人工林5箇所および輪島市の80年生のスギ人工林1箇所の合計6箇所とした (表5-4)。ど

の林分も冠雪害が原因で林冠ギャップが生じていた。ギャップのほとんどは、1981年から1998年の間に生じたものである。また、隣接した広葉樹林との距離および付近にある広葉樹の位置関係を表5-4に示した。いずれの場所でも、隣接する広葉樹林はコナラを主とした二次林で、スギ人工林から50~100m離れている。

調査地内に面積100~2,100m²のプロットを設定し、スギおよび広葉樹の本数を調べるとともに胸高直径（調査地No.2~6）を測定した。本数の調査は、調査地No.1では出現した広葉樹のすべてを対象とし、それ以外の調査地では樹高1m以上（調査地No.3は樹高50cm以上）の立木を対象とした。また、胸高直径の調査（調査地No.2~6）は樹高2m以上の高木・小高木・低木を対象とした。

調査地No.1では、幹の芽鱗痕から侵入した年を推定した。調査地No.2~6では、各調査地で代表的な広葉樹種の個体をギャップおよび周辺林内からランダムに選び、伐採して年齢および直径成長経過を調べた。また、ギャップの周縁に存在するスギ上層木についても、成長錘によってコアを採取し、それらの成長経過を調べた。

2) 播種試験

試験を行ったのは、石川県林業試験場にある21年生のスギ人工林0.2haである。1995年12月にギャップ（面積4.3m²）区と林内区および林縁区を設け、それぞれ1m×2mの播種床を設定した。林縁区は、隣接部が約1haの畑地に面した場所である。播種床を2分して、一方にミズキ100粒と他方にウワミズザクラ80粒を播種した。播種直後の相対照度はギャップ区で8.7%、林縁区で56.8%、林内区で1.8%であった。また、播種3年後（1998年3月）に林内区で、また播種4年後（1999年3月）に林縁区とギャップ区で、上木を伐採し（それぞれ2本）人為的にギャップを拡大した。その結果、相対照度は林縁区で63.2%に、ギャップ区で13.8%に、林内区で4.5%に上昇した。

発芽後1年以内は2日から1ヶ月間隔で、2年目以降は雪解け時と成長終了期の2回にわたり、稚樹の生存個体数を数えた。また、成長終了期の12月1日に稚樹高を測定した。2000年3月に土中に残った種子を掘り起こし、半分に分けて種子の活性を調べた。なお、両種とも播種していない場所で稚樹の発生はなかった。

表5-6 No.1 (24年生)のスギ人工林での広葉樹の侵入時期

Table 5-6 Year of invasion of broad-leaved trees into 24-year-old Sugi (*Cryptomeria japonica*) plantation (plot No.1).

樹種 Species	平均 稚樹高 H(cm)	侵入時期 (西暦) Year of invasion			
		1999	1998	1997	1996
エノキ (CsP)	20.2	44			
アカメガシワ (Mj)	18.1	31			
カラスザンショウ (Za)	15.8	23			
ウワミズザクラ (Pg)	9.8	19	2		
コブシ (Mp)	9.3	17	1		
ウラジロガシ (Qsa)	11.2	12		3	1
ニワトコ (Sr)	17.8	11			
エゾズリハ (Dm)	8.2	10	1		1
コナラ (Qse)	12.2	8	1	2	
カキノキ (Dk)	13.5	8			

冠雪害は1998年1月に発生した。

表中の数字は100m²当たりの個体数を示す。

Snow accretion damage occurred in January 1998. Numerals into the table show the number of stems per 100m². "H" is mean height of seedlings. Species name are shown in Table 2-2.

稚樹の成長を、総成長量と相対樹高成長率 (HGR) を使って比較した。HGRは、 $\Delta H/H$ (ただし、Hは前年の樹高、 ΔH は当年成長量をあらわす) で求めた。

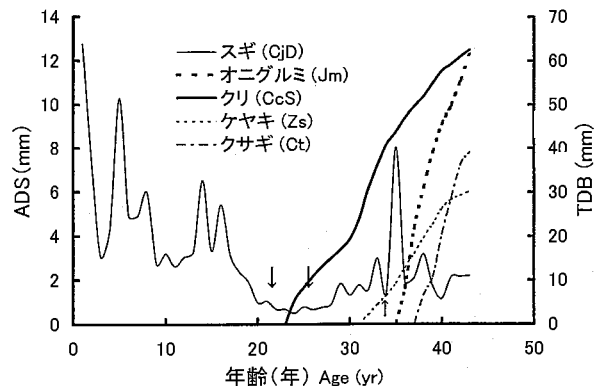


図5-6 No.2 (43年生)スギ人工林への広葉樹の侵入経過

矢印は冠雪害発生年を示す。ADS: スギの年直径成長量、TDB: 広葉樹の直径総成長量。

Fig. 5-6 Invasion process of broad-leaved trees into a Sugi (*Cryptomeria japonica*) plantation (plot No.2, 43-years-old). Arrows show the year of snow accretion damage. ADS: Annual increment in stem diameter of Sugi. TDB: Total increment in stem diameter of broad-leaved trees. Species name are shown in Table 2-2.

3. 結果

1) 広葉樹の侵入時期および成長経過

6箇所のスギ人工林で、侵入した広葉樹の本数密度と胸高断面積合計の割合（以下BA%とする）を調べた（表5-5）。ただし、調査地No.1ではBA%ではなく各樹種の本数割合を示した。調査地No.1は他の調査地に比べ侵入した広葉樹の本数密度が高かった。調査地No.1の本数密度割合はエノキが最も高く、ついでアカメガシワ・カラスザンショウなどが高かった。その他の調査地

でのBA%は、No.5で低木のムラサキシキブが高いほかは、オニグルミ・ミズキ・ケヤキ・シロダモなどの高木樹種が高かった。とくに、調査地No.3ではミズキのBA%が70%近くを占めた。調査地No.3とNo.5のウワミズザクラやNo.6のシロダモでは、本数の割にBA%が低かったのが特徴的であった。低木樹種では、クサギ・ムラサキシキブ・ウリノキ・オオバクロモジの本数密度が高かった。

つぎに、スギ人工林への広葉樹の侵入時期、およびその後の成長過程をスギの成長過程と比較して調べた（表5-6, 図5-6~10）。

スギの成長過程（No.2~6）をみると、冠雪害の発生後に成長量が増加している個体が多かった。どの調査地でも、ほとんどの広葉樹個体が、冠雪害の発生後に侵入しており、広葉樹の侵入が冠雪害の発生時期と関係することを示した。ただし、広葉樹の種によるパターンの違いもみとめられた。エノキ（表5-6, 図5-8）・アカメガシワ・カラスザンショウ（表5-6）・オニグルミ（図5-6）・クリ（図5-6, 5-7）・ミズキ（図5-7, 5-9）・エゴノキ・アオハダ（図5-9）・ヤマグワ（図5-10）・リョウブ（図5-9）は、冠雪害発生直後（3年以内）にのみ侵入がみられた。それに対し、ウワミズザクラ（図5-7, 5-9）・ケヤキ（図5-6, 5-7）・シロダモ（図5-7, 5-8, 5-10）・コ

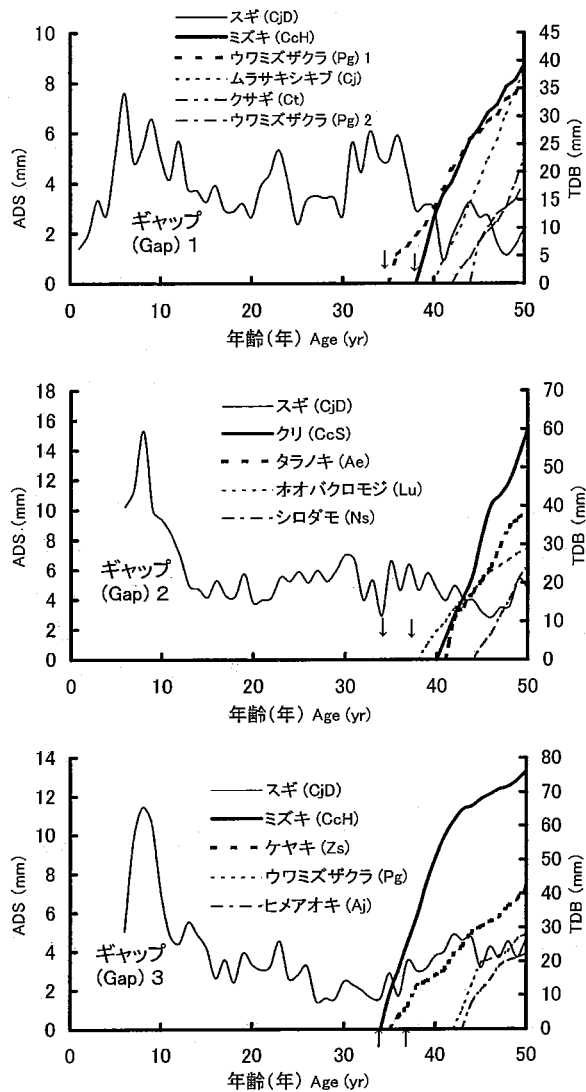


図5-7 No.3 (50年生) のスギ人工林への広葉樹の侵入経過
矢印とY軸の説明は、図5-6に示されている。

Fig. 5-7 Invasion process of broad-leaved trees into a Sugi (*Cryptomeria japonica*) plantation (plot No.3, 50-year-old). Explanation of arrows and the y-axis is shown Fig. 5-6. Species name are shown in Table 2-2.

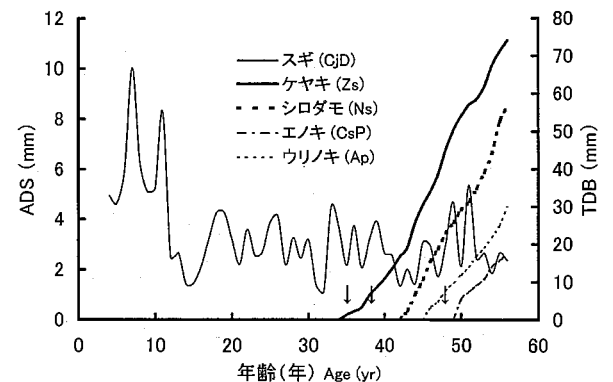


図5-8 No.4 (56年生) のスギ人工林への広葉樹の侵入経過
矢印とY軸の説明は、図5-6に示されている。

Fig. 5-8 Invasion process of broad-leaved trees into a Sugi (*Cryptomeria japonica*) plantation (plot No.4, 56-year-old). Explanation of arrows and the y-axis is shown in Fig. 5-6. Species name are shown in Table 2-2.

シアブラ (図5-9)・クサギ (図5-6, 5-7, 5-9)・ムラサキシキブ・ヒメアオキ・オオバクロモジ (図5-7, 5-9)・タラノキ (図5-7)・ウリノキ (図5-8, 5-10)・サンショウ (図5-9) は、冠雪害発生直後だけでなく、その後も侵入するものが存在した。また、調査地No.1のウワミズザクラ・コブシ・ウラジロガシ・エゾユズリハ・コナラ (表5-6) や、調査地No.4のケヤキ (図5-8)、調査地No.6のケヤキ・シロダモ (図5-10) で冠雪害発生以

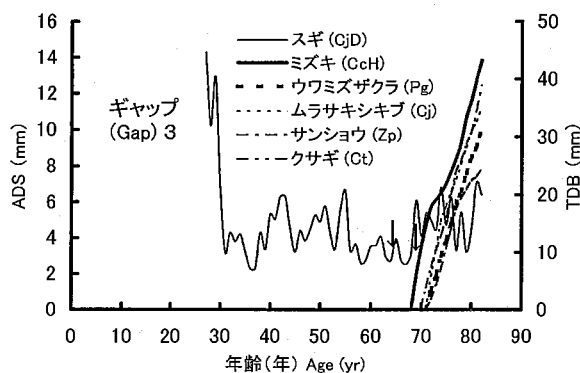
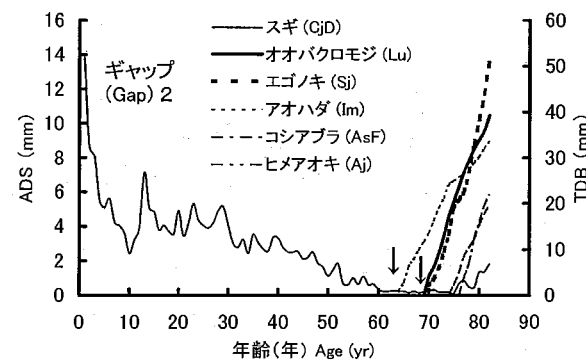
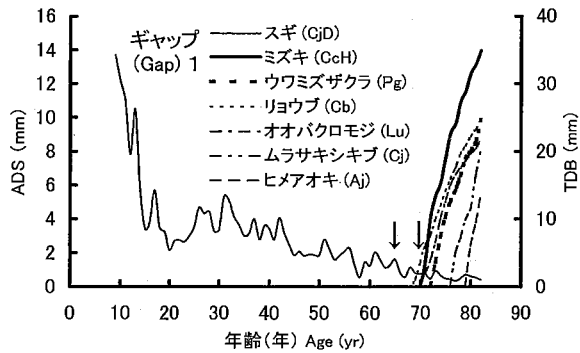


図5-9 No.5 (82年生) スギ人工林への広葉樹の侵入経過
矢印とY軸の説明は、図5-6に示されている。

Fig. 5-9 Invasion process of broad-leaved trees into a Sugi (*Cryptomeria japonica*) plantation (plot No.5, 82-year-old). Explanation of arrows and the y-axis is shown in Fig. 5-6. Species name are shown in Table 2-2.

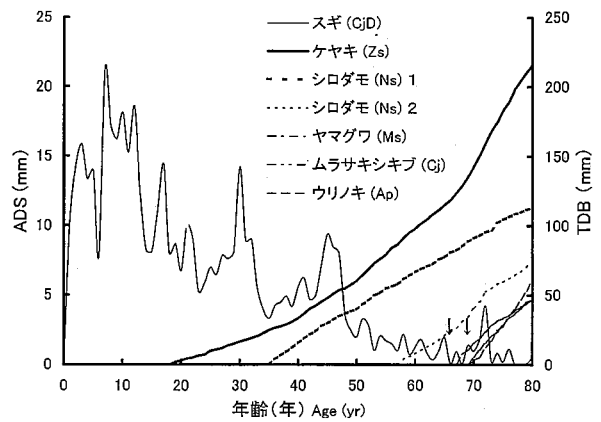


図5-10 No.6 (80年生) のスギ人工林への広葉樹の侵入経過
矢印とY軸の説明は、図5-6に示されている。

Fig. 5-10 Invasion process of broad-leaved trees into a Sugi (*Cryptomeria japonica*) plantation (plot No.6, 80-year-old). Explanation of arrows and y-axis is shown in Fig. 5-6. Species name are shown in Table 2-2.

前に侵入した個体がみられた。侵入した広葉樹の直径成長パターンをみると、高木のオニグルミ (図5-6)・ミズキ (図5-7, 5-9)・クリ (図5-6, 5-7)・ヤマグワ (図5-10) や、小高木または低木のクサギ (図5-6)・エゴノキ (図5-9)・ムラサキシキブ (図5-10) は、侵入後の直径成長が10年間で40mmを越える個体があり、成長量が大きかった。それら以外の樹種は、成長量が比較的小さかった。ケヤキ・シロダモ・ウリノキ (図5-6, 5-8, 5-10)・ウワミズザクラ・ミズナラ (図5-7, 5-9)・アオハダ (図5-9) の成長増加は、ギャップ形成から数年後に徐々に起こっていた。また、ケヤキ・シロダモは、No.3やNo.5の調査地でみられるように侵入初期の成長は遅く、その後形成されたギャップの影響で成長が回復する場合があった (図5-8, 5-10)。

侵入後3年以内の稚樹でも成長が異なり、エノキ・アカメガシワ・カラスザンショウ・ニワトコ・カキノキといった冠雪害発生の翌年のみに出現する稚樹は、それ以外の稚樹よりもサイズが大きかった (表5-6, ANOVA, Scheffeの多重比較, $p < 0.05$)。

2) 播種試験によるギャップでの広葉樹の発芽・生存・成長過程

ウワミズザクラとミズキについて、各区における稚樹の発芽数と4年後の生存数を示した(表5-7)。両樹種とも、林内で発芽率が有意に低かった(χ^2 検定, $p < 0.01$)。ウワミズザクラは、播種翌年の1996年にのみ発芽し、ミズキは翌年1997年だけに発芽した。すべての区で、播種数に対しミズキよりもウワミズザクラの発芽率が高かった(χ^2 検定, $p < 0.05$)。ウワミズザクラでは林縁区、ギャップ区の順に発芽率が高く(χ^2 検定, $p < 0.05$)、ミズキでは林縁区とギャップ区で発芽率

に差がなかった(χ^2 検定, $p > 0.05$)。

1998年の3月に林内区でギャップを拡大しても、両樹種とも新たに発芽した稚樹は存在しなかった(表5-7)。播種数から発芽数を差し引いた残留期待数に対し、土壌中に残留していた種子数はすべての調査区でウワミズザクラに比べミズキが多かった(χ^2 検定, $p < 0.001$)。ただし、両樹種とも残留種子に、発芽力はなかった(表5-7)。

表5-7に4年後の稚樹の生存数を、また図5-11, 5-12に両樹種の生存曲線を示した。ウワミズザクラは林縁区で最も生存率が高かった(χ^2 検定, $p < 0.05$)。林内区は、播種翌年の6月まで

表5-7 スギ人工林でのウワミズザクラ (Pg) とミズキ (CcH) の稚樹の発生 (1996または1997年)、土壌中の種子の生残数および当年生稚樹の生存数 (2000年)

Table 5-7 Number of emerged seedlings (1996-1997), surviving seed in soil and surviving seedlings (2000) of *Prunus grayana* (Pg) and *Cornus controversa* (CcH) in a Sugi (*Cryptomeria japonica*) plantation.

樹種 Species	場所 Site	播種数 No. of seeds sown	発生数 No. of seedlings emergence	残留数 No. of seeds remaining	稚樹の生存数 No. of seedlings surviving
ウワミズザクラ (Pg)	FE	80	43	0	31
	SG	80	34	7	19
	FU	80	9	0	0
ミズキ (CcH)	FE	100	17	9 (4)	17
	SG	100	18	15 (3)	4
	FU	100	6	4 (3)	0

ウワミズザクラは1996年のみに、ミズキは1997年のみに発芽した。()内は、殻は健全であったが中が腐敗していた数をあらわしている。FE: 林縁 in the edge, SG: ギャップ in the gap, FU: 林内 in the forest understory. Pg germinated only in 1996, and CcH only in 1997. Numerals in parentheses show the number of seeds with fresh husk but rotten inside.

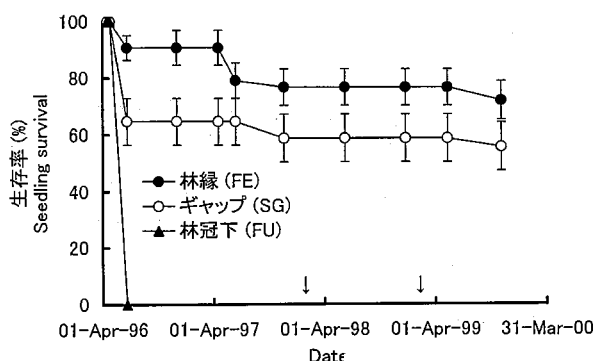


図5-11 スギ人工林でのウワミズザクラ稚樹の動態
↓はギャップ形成年をあらわす。
標準誤差はKaplan-Mayer法によって算出した。

Fig. 5-11 Survival pattern of *Prunus grayana* seedlings in a *Cryptomeria japonica* plantation. Arrows indicate the time of thinning. The standard error was calculated by the Kaplan-Mayer method. Sites are shown in Table 5-7.

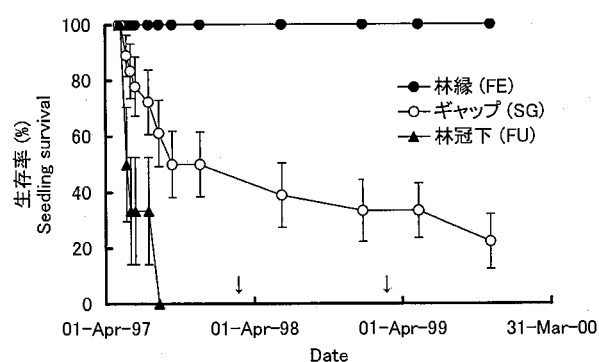


図5-12 スギ人工林でのミズキ稚樹数の動態
↓はギャップ形成年をあらわす。
標準誤差Kaplan-Mayer法によって算出した。

Fig. 5-12 Survival pattern of *Cornus controversa* seedlings in a *Cryptomeria japonica* plantation. Arrows indicate the time of thinning. The standard error was calculated by the Kaplan-Mayer method. Sites are shown in Table 5-7.

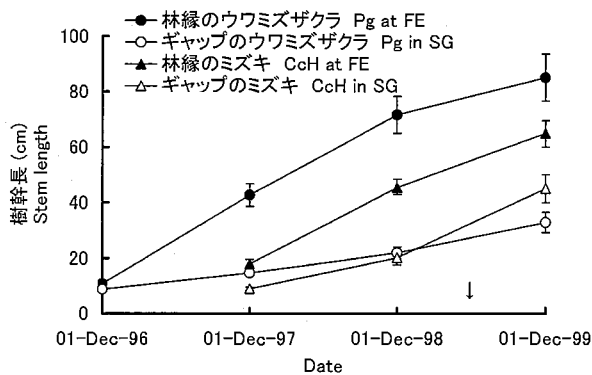


図5-13 スギ人工林でのウワミズザクラとミズキの樹幹の成長パターン
↓はギャップ形成年をあらわす

Fig. 5-13 Growth pattern of stem length of *Prunus grayana* (Pg) and *Cornus controversa* (CcH) in a *Cryptomeria japonica* plantation. Arrow indicates the time of thinning. Sites and species names are shown in Table 5-7.

にすべての稚樹が枯死した。ミズキの生存率は、場所により大きく異なった。林縁区は発芽稚樹すべてが4年間生存したのに対し、ギャップ区では発芽当年だけでなくその後も減少傾向を示した。林内区では、播種翌年の8月までにすべての稚樹が枯死した。

1999年3月に林縁区とギャップ区でギャップを拡大して両樹種の生存率を比較した。ウワミズザクラは、両区で生存率の変化に差がなかった。一方、ミズキではギャップ区での生存率が低下した。1999年12月での林縁区とギャップ区の枯死率は、ミズキの方が高かった (χ^2 検定, $p < 0.05$)。

図5-13, 5-14は、ウワミズザクラとミズキについて林縁区とギャップ区での稚樹高成長量および相対樹高成長率 (HGR) をあらわしている。林縁区では、ウワミズザクラとミズキの成長パターンに大きな差は認められなかった。ギャップ区では、1998年のギャップ拡大以降ウワミズザクラに比べミズキのHGRが急激に増加した。両樹種とも、1999年にギャップ区でHGRが高くなる傾向があり、とくにミズキの成長率は林縁区に対して有意に高くなった ($p < 0.001$)。また、ギャップ区のHGRはウワミズザクラに比べミズキの方が高かった ($p < 0.001$)。

4. 考察

1) 広葉樹の侵入時期

スギ人工林内で、広葉樹の侵入時期は冠雪害の発生時期と関係し、ほとんどの樹種が冠雪害発生

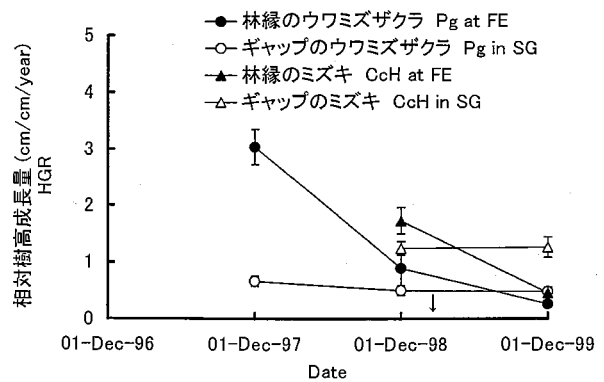


図5-14 スギ人工林でのウワミズザクラとミズキの相対樹高成長量
↓はギャップ形成年をあらわす

Fig. 5-14 Height growth rates (HGR) of *Prunus grayana* (Pg) and *Cornus controversa* (CcH) in a *Cryptomeria japonica* plantation. Arrow indicates the time of thinning. Sites and species names are shown in Table 5-7.

の直後に侵入していた (表5-6, 図5-6~10)。林内の暗く低温の環境下では、発芽数そのものが少なく (表5-7)、発芽して稚樹になっても即座に消失してしまう (図5-11, 5-12)。それに対し、ギャップや開放地の林縁など明るく高温の環境下では、発芽数が多く稚樹の生存率も高い (表5-7, 図5-11, 5-12)。冠雪害によるギャップの形成が、広葉樹の発芽を促進し、生存率を高めた可能性が高い。

広葉樹の侵入時期は、大分して2つのタイプがみられた。1つは、アカメガシワ・カラスザンショウ・ミズキ・オニグルミ・ヤマグワなどギャップ形成直後 (3年以内) で侵入が多いタイプ。もう1つは、ウワミズザクラ・ケヤキ・シロダモなどギャップ形成直後ばかりでなく、その後も継続して侵入がみられるタイプである (表5-6, 図5-6~10)。前者のタイプはギャップの形成による光や温度環境の変化に対し、素早く反応する発芽様式を持っていることを示唆している。調査地 No. 2 (43年生の人工林) と No. 3 (50年生の人工林) でオニグルミやミズキのBA%が高かったのは、それらがギャップ形成直後に侵入し旺盛な成長を遂げたことを意味している。また、アカメガシワ・カラスザンショウ (アハマッドら 1990, 市河ら 1987)・ミズキ (Masaki et al. 1998)・ホオノキ (肥後 1994) は埋土種子となりやすい性質を持ち、ともに林冠ギャップ地内で一斉に発芽することが多い。冠雪害発生直後に発生した樹種の中には、埋土種子の起源のものが多く存在す

ることも考えられる。

一方、ウワミズザクラ・ケヤキ・シロダモは、ギャップ発生直後ばかりでなく、その後も継続して侵入している。長期間にわたり、これらの樹種にとって発芽可能な光や温度条件が得られ、稚樹の生存が可能となったと考えられる。そのことが、調査地No. 3 (50年生の人工林) およびNo. 5 (82年生の人工林) のウワミズザクラや調査地No. 5 (80年生の人工林) のシロダモが、他樹種よりも高い本数密度 (表 5-5) をもたらした原因であろう。また、調査地No. 1 のウワミズザクラ・ウラジロガシ・コナラ (表 5-6) や、調査地No. 4 と調査地No. 6 のケヤキ・シロダモ (図 5-8, 5-10) でギャップ形成前に侵入している個体が存在したことは、これらの樹種が前生稚樹として光の改善まで待機する性質を持っていることを示している。

他の研究でもウワミズザクラやケヤキがギャップ形成による光環境の改善の後、生存率が向上する現象が認められている。ウワミズザクラは、ギャップを有するブナ林で高密度に出現している (Nakashizuka 1984, Hara 1985)。ウワミズザクラの近縁種であるシウリザクラ (*Prunus ssiori* Fr. Schm.) は、北海道の落葉広葉樹林でギャップ形成後に急激に個体数を増加している (Namikawa 1996)。スギ人工林に侵入したケヤキは、光環境の好転によって、生存率が増加した (藤田ら 1990)。

2) 広葉樹の成長経過

エノキ・アカメガシワ・カラスザンショウ・ニワトコ・カキノキといったギャップ形成直後のみ出現する樹種は、他の樹種に比較し稚樹サイズが大きかった (表 5-6)。また、ミズキ・オニグルミ・クリ・クサギ・エゴノキ・ヤマグワには、スギ人工林に侵入した後、直径成長が10年間で40 mmを越える個体が存在し、侵入後の成長量が大きかった (図 5-6~10)。播種試験地の結果でも、ミズキはギャップの拡大によって樹高成長が良好になった (図 5-13, 5-14)。北海道の汎針広混交林でも、ミズキはギャップ形成後直ちに成長を増加する (石田ら 1991)。これらの樹種は、ギャップ形成による光環境の好転を成長増加に利用する性質を持つものと考えられる。

ウワミズザクラ・ケヤキ・シロダモは、スギ人工林に侵入した後、直径成長量が小さい樹種であっ

た (図 5-6~10)。とくに、ウワミズザクラは、ミズキに比較してギャップの拡大に対し、成長量の増加も小さかった (図 5-13, 5-14)。ケヤキとシロダモは、ギャップ形成の数年後にしか成長量の増加は起こらず、しかも成長速度は遅かった (図 5-8, 5-10)。岐阜県で、スギ人工林に混交したケヤキは、間伐後に成長量を増加するのに数年を要することが報告されている (大洞・横井 2000)。ブナ (Kamitani and Yoshida 1991) やミズナラ (桜井 1994) の前生稚樹は、上層木を除去しても、すぐには成長を回復しない。ウワミズザクラ・ケヤキ・シロダモも同様に、ギャップ形成後に成長回復が即座には起こりにくいタイプであることが考えられる。

シュート伸長パターンの面で、ミズキ・オニグルミ・ヤマグワなどは、順次型の伸長パターンを持つ性質の樹種である (第4章-第2節)。これらの樹種が、冠雪害発生直後に侵入しやすいのは、耐陰性にシュート伸長パターンが密接に関係している (第4章-第1節) ことが考えられる。一方、ウワミズザクラ・ケヤキ・シロダモなどは、一斉型の伸長パターンを持つ樹種である (第4章-第2節)。冠雪害発生直後から継続して出現することや前生稚樹として出現することも、前述の耐陰性に関連する理由によって説明できる。

調査地No. 5 (82年生の人工林) では、広葉樹高木のBA%がきわめて低く、ほとんどスギの純林であった。これに対して、ほぼ同齢の調査地No. 6 (80年生の人工林) では、高木のケヤキやシロダモのBA%が高かった。調査地No. 5では、広葉樹の侵入時期が樹齢60~70年生時であった。この時期が遅かったことが広葉樹高木のBA%を低めた原因であると考えられる。また、調査地No. 5の人工林では、同じ面積のギャップでも相対的に高い樹高のために、暗い光環境条件であったことも考えられる。

以上より、スギ人工林への広葉樹の侵入時期とその後の成長には、冠雪害によるギャップ形成が大きな影響を与えていることが明らかとなった。侵入時期は、樹種によって異なり、ギャップ形成直後に侵入するタイプ (ミズキなど順次型のシュート伸長を示す樹種群) と、ギャップ形成後継続して侵入または前生稚樹として侵入するタイプ (ウワミズザクラなど一斉型のシュート伸長を示す樹種群) に分けられた。また、前者のタイプはその

後の成長も早い傾向があり、後者のタイプは成長が遅い傾向があった。これらは、耐陰性や枝の伸長状態など樹種による生態的性質と関係があると考えられる。

第3節 広葉樹の空間分布様式

1. はじめに

遷移初期に出現する樹種は大面積のギャップをその成立に必要とし、遷移後期に出現する樹種は小面積のギャップにも成立することができる(Whitmore 1989, Canham 1989)。ギャップでは、南側に比べて北側の位置が光環境の面で樹種の成立に有利とされている(Poulson and platt 1989, 第3章-第2節)。このように、ギャップのサイズ・形状・方位など、光環境の多様さに基づいて樹種毎に成立場所が特化し、林木の空間分布が決定されていることが考えられる。

スギ人工林への広葉樹の侵入は、冠雪害によるギャップ形成がきっかけとなって生じている(本章-第2節)。また、光環境に対する成長パターンが樹種によって異なり、ギャップ形成後急速に成長するタイプの樹種群と緩やかな成長を示すタイプの樹種群がある(本章-第2節)。これらのことから、スギ人工林に侵入した広葉樹では、陽性の強い樹種はギャップに侵入し優占度を高め、陰性の樹種は閉鎖林冠下を中心とした場所で優占度を高めることが予想される。

本節では、スギ人工林に侵入した広葉樹の空間分布様式を、林分に占める林冠ギャップの面積割合、およびスギ主林木との位置から解析した。さらに、広葉樹の樹種による侵入場所と分布パター

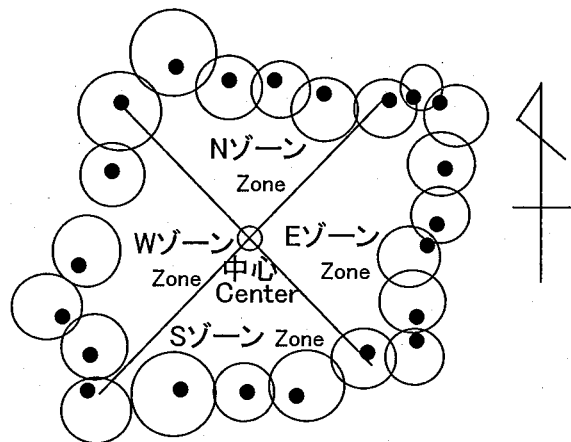


図5-15 ギャップ内の方位ゾーンの分け方

Fig. 5-15 Division of the directional zone within the gap.

ンを解析して、冠雪害を受けた人工林の生育環境の中でそれぞれの樹種の空間的な生育特性について議論した。

2. 調査地および調査方法

調査地は、前節と同じ石川県林業試験場内の24~82年生の人工林5箇所および輪島市の80年生の人工林1箇所とした。冠雪害発生時期や隣接する広葉樹林との関係、各調査地に侵入した広葉樹の本数密度とBA合計割合は、第2節の表5-4, 5-5を参照されたい。どの調査地も冠雪害が原因で、1981年から1998年の間に生じた林冠ギャップが存在している。

調査地内に面積100~1,600m²のプロットを設定し、スギ主林木および侵入した広葉樹の胸高直径・樹高を測定(ただし、調査地No.1の広葉樹は稚樹高のみ)した後に立木位置図を作成した。対象とした広葉樹は、調査地No.1(24年生)では出現した樹種すべて(樹高30cm未満)として、調査地No.2(43年生)・No.4(56年生)・No.5(82年生)では樹高1m以上、調査地No.3(50年生)では樹高50cm以上、調査地No.6(80年生)では胸高直径2cm以上(樹高3~11m)の高木・小高木・低木樹種である。

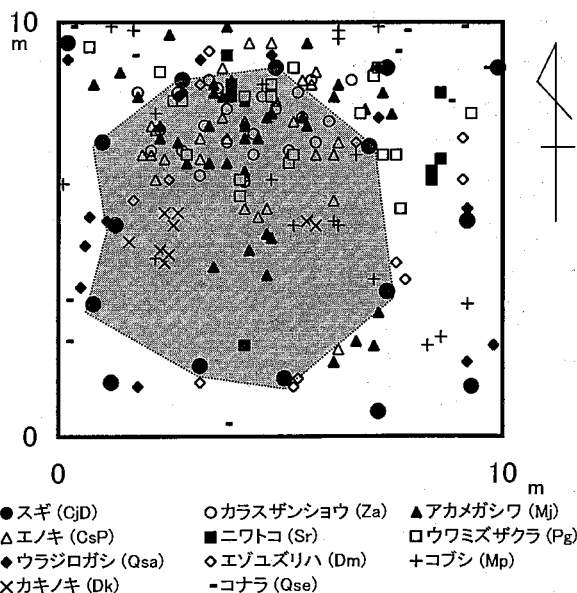


図5-16 No.1(24年生)のスギ人工林におけるスギと侵入した広葉樹(30cm未満の稚樹)の立木配置図

Fig. 5-16 Distribution map of the seedlings (<30 cm) of broad-leaved trees invaded into a 24-year-old Sugi (*Cryptomeria japonica*) plantation. Species names are shown in Table 2-2, 2-3.

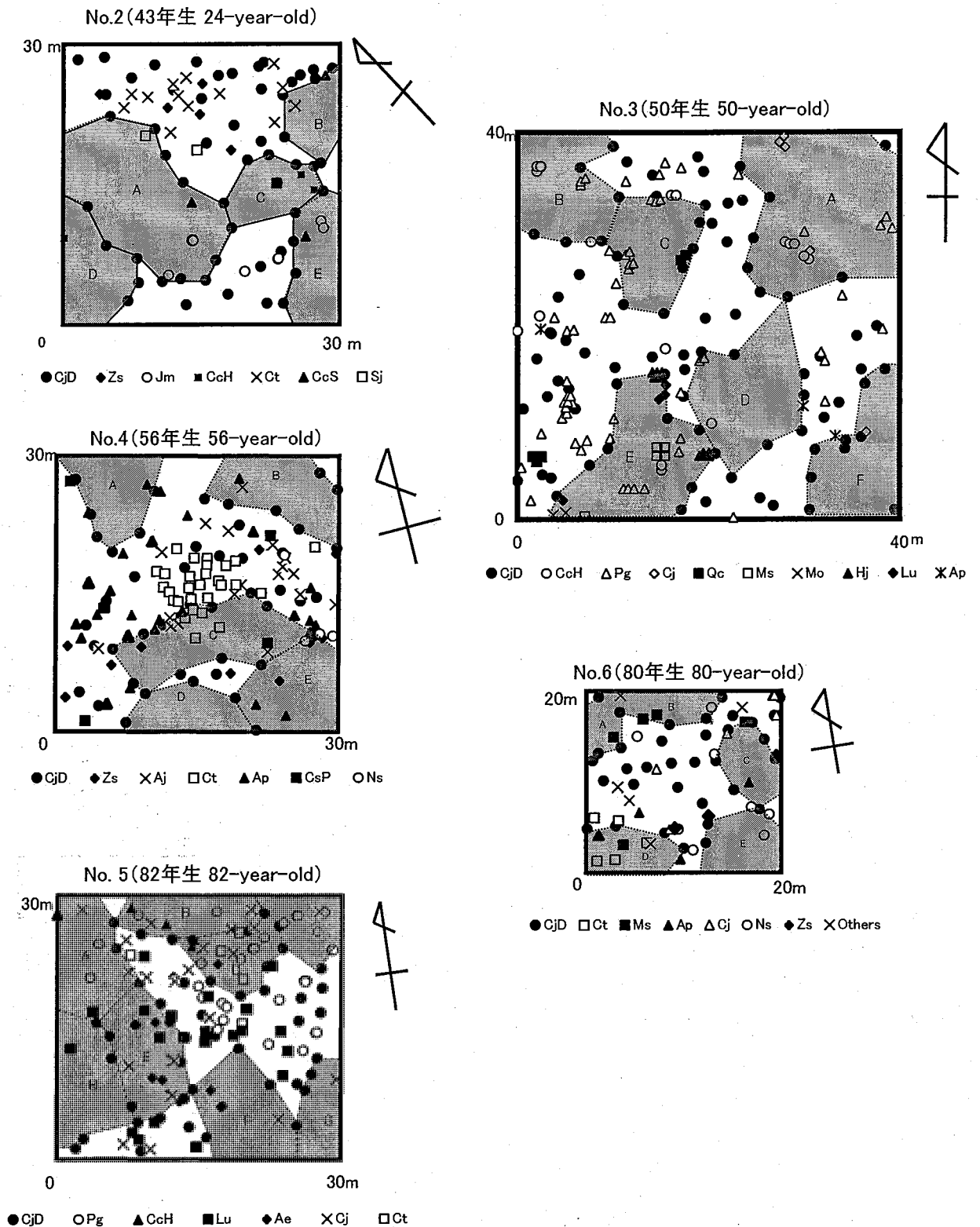


図5-17 5箇所のスギ人工林におけるスギと侵入した広葉樹の立木配置図

A~H : 拡張ギャップ Extended gap

CjD: スギ、Zs: ケヤキ、Jm: オニグルミ、CcH: ミズキ、Ct: クサギ、CsP: エノキ、Sj: エゴノキ、Pg: ウワミズザクラ、Cj: ムラサキシキブ、Qc: ミズナラ、Ms: ヤマグワ、Mo: ホオノキ、Hj: ハナイカダ、Lu: オオバクロモジ、Ap: ウリノキ、Aj: ヒメアオキ、Ns: シロダモ、Ae: タラノキ

Fig. 5-17 Distribution map of the sapling of broad-leaved trees invaded into Sugi (CjD) plantations. Species names are shown in Table 2-2, 2-3.

作成した立木配置図を基に、スギと広葉樹の空間分布様式を調べた。分布様式は、Iwao (1977) の m^*m^* による分布相関指数 ω を算出して解析した。 ω は、以下の計算によって求められる。

$$\omega(+)=\sqrt{\frac{m^*_{xy}m^*_{yx}-m_xm_y}{(m_x+1)(m_y+1)-m_xm_y}}$$

または

$$\omega(-)=\sqrt{\frac{m^*_{xy}}{m_x} \cdot \frac{m^*_{yx}}{m_y}} - 1$$

$$\left(\begin{aligned} m_x &= \sum_{i=1}^q x_i/q, & m_y &= \sum_{i=1}^q y_i/q \\ m^*_{xx} &= \sum_{i=1}^q x_i(x_i-1)/\sum_{i=1}^q x_i, & m^*_{yy} &= \sum_{i=1}^q y_i(y_i-1)/\sum_{i=1}^q y_i \\ m^*_{xy} &= \sum_{i=1}^q x_i y_i / \sum_{i=1}^q x_i, & m^*_{yx} &= \sum_{i=1}^q x_i y_i / \sum_{i=1}^q y_i \end{aligned} \right)$$

ただし、 x_i は i 番目の小区画における種 x の本数、 y_i は i 番目の小区画における種 y の本数、 q は小区画の数をそれぞれ示す。 $\omega = 1$ は完全に重複した分布、 $\omega = -1$ は完全に排他的な分布、 $\omega = 0$ は両者が独立した分布をそれぞれ示す。

広葉樹の樹種によるギャップへの特定化を調べるために、侵入した広葉樹の成立本数を 20m^2 以上の拡張ギャップ (第3章-図3-6) と林内で比

較した。比較方法として、拡張ギャップと林内の面積割合を期待値とし、それぞれの場所に侵入した広葉樹の本数を観測値とする χ^2 検定を用いた。さらに、ギャップ内での広葉樹の出現パターンを把握するために、ギャップの中心から拡張ギャップを4方位に分割し、それぞれ N・E・S・W のゾーンに分けた (図5-15)。ここでも各ゾーンの面積割合を期待値とし、それぞれのゾーンに侵入した広葉樹の本数を観測値とする χ^2 検定を行って解析した。

3. 結果

1) 広葉樹の空間分布様式

図5-16, 5-17は、6調査地 (No. 1~6) について、スギ主林木と侵入した広葉樹の分布図および拡張ギャップの位置を示している。調査地 No. 1 (24年生) は、3年生以下 (ほとんどが当年生) の稚樹で、他の調査地に比較し密度が高く (本章-第2節, 表5-5, 5-6)、調査地内全体に分布が広がっていた (図5-16)。それに対し、調査地 No. 2~6 は5年生以上の幼樹で (本章-第2節, 表5-5, 図5-6~10)、樹種よる分布の偏りが比較的判然としていた (図5-17)。図5-18, 5-19は、主な樹種の小区画面積と ω

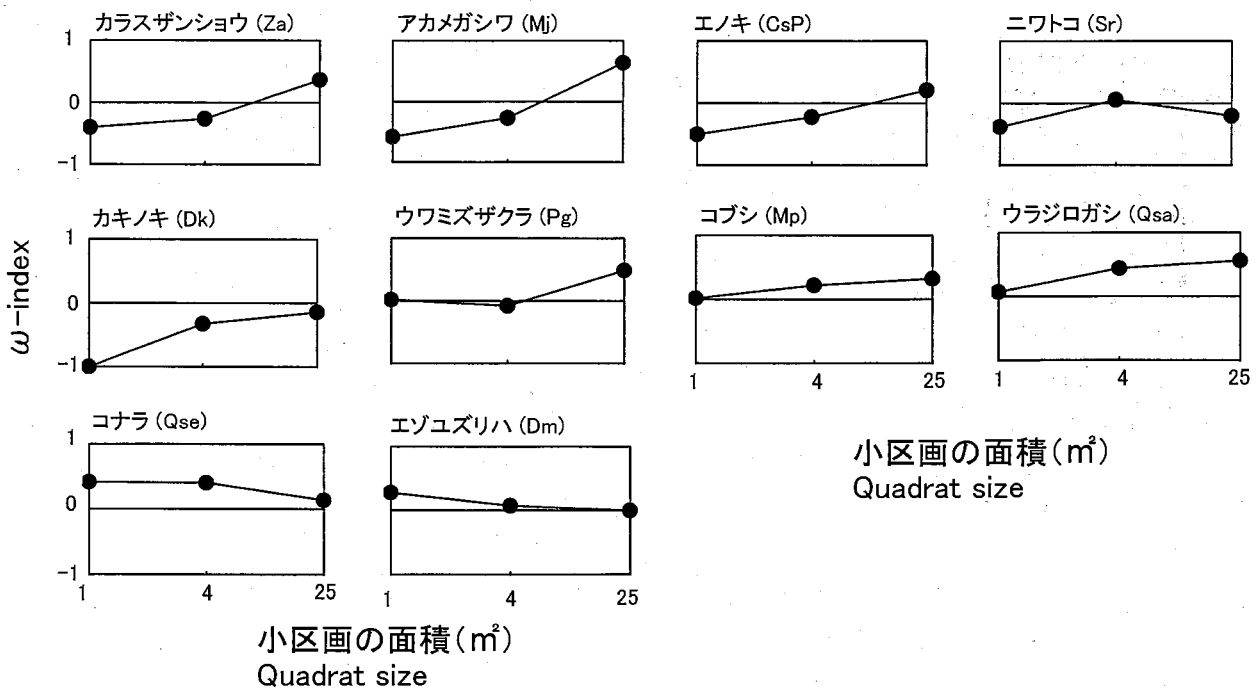


図5-18 No. 1 (24年生) のスギ人工林に侵入した広葉樹とスギの分布相関 (ω 指数)

Fig. 5-18 Spatial correlation (ω) index between the broad-leaved seedlings invaded and Sugi (*Cryptomeria japonica*) planted in a Sugi (*C. japonica*) plantation (Plot No. 1: 24-year-old). Species names are shown in Table 2-2.

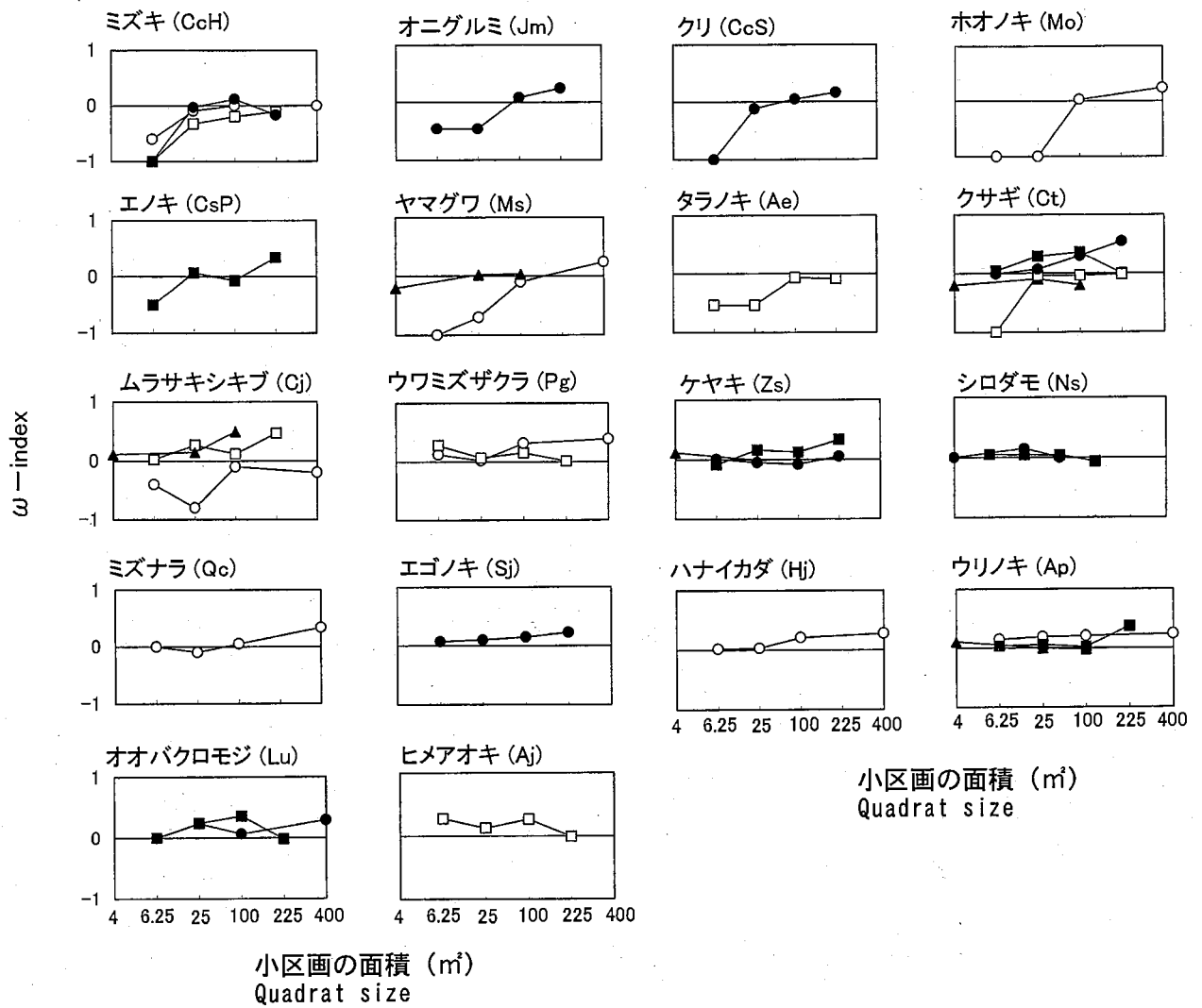


図5-19 5箇所のスギ人工林に侵入した広葉樹とスギの分布相関 (ω 指数)
 ● : 43年生 43-year-old、○ : 50年生 50-year-old、■ : 56年生 56-year-old、□ : 82年生 82-year-old、
 ▲ : 80年生 80-year-old

Fig. 5-19 Spatial correlation (ω) index between the broad-leaved saplings invaded and Sugi (*Cryptomeria japonica*) planted in five Sugi plantations. Species names are shown in Table 2-2.

表5-8 各調査地での調査面積と拡張ギャップ面積の頻度数

Table 5-8 Area examined and frequency of occurrence of extended gaps.

No.	林齡 (年) Age (yr)	調査面積 (m ²) Area examined			拡張ギャップ面積 (m ²) Area of extended gap						合計 Total
		合計 Total	林内 Forest	拡張ギャップ Extended gap	20~59	60~99	100~139	140~179	180~219	220~259	
1	24	100	62	38	1						1
2	43	900	461	439	2	2			1		5
3	50	1600	873	727		1	1	2	1	1	6
4	56	900	492	409	1	3	1				5
5	80	400	206	194	5						5
6	82	900	388	512	2	6					8
		合計 Total			11	12	2	2	2	1	30

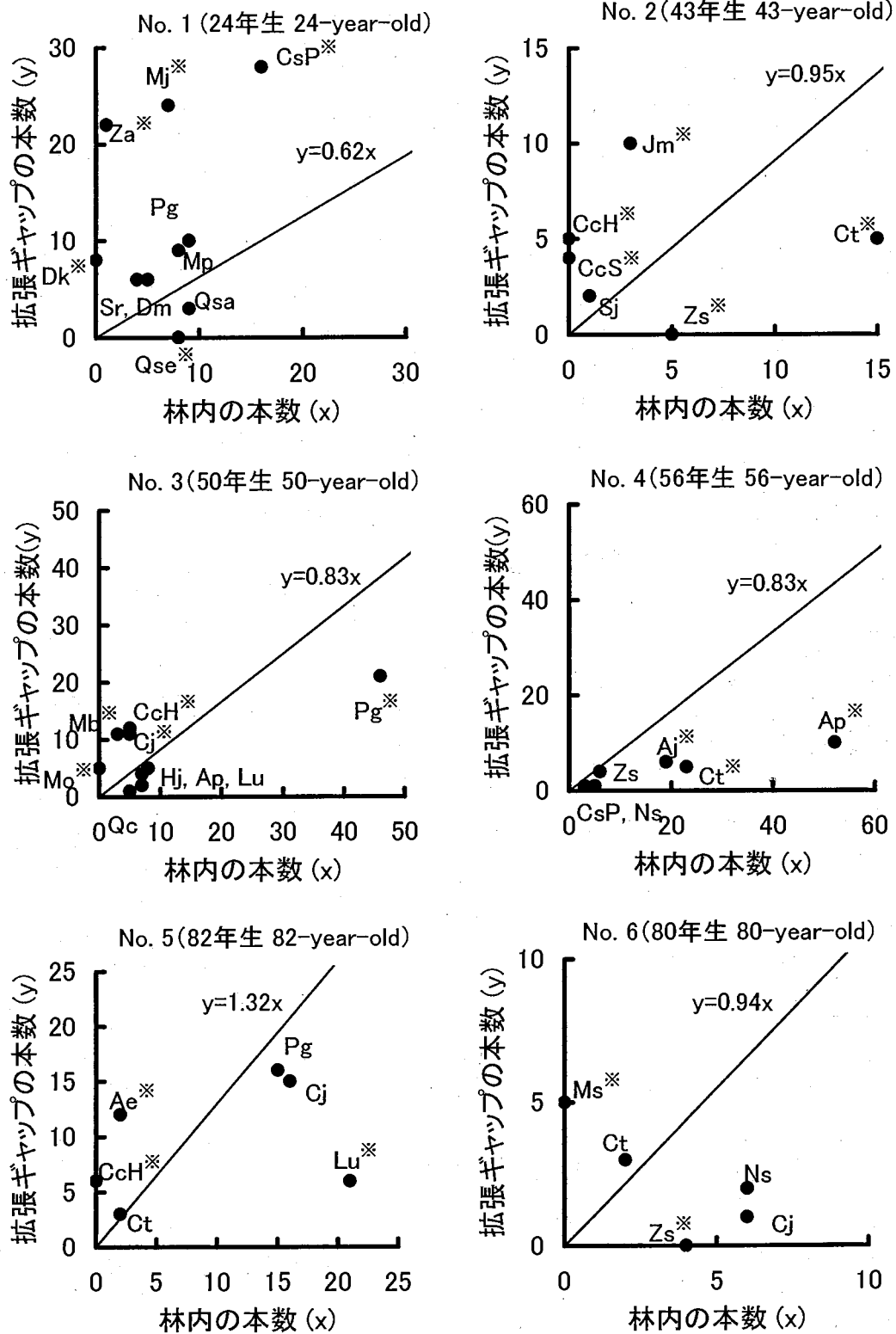


図5-20 林内と拡張ギャップの広葉樹の出現本数の関係

Zs: ケヤキ, Jm: オニグルミ, CcH: ミズキ, Ct: クサギ, CcS: クリ, Sj: エゴノキ, Pg: ウワミズザクラ, Cj: ムラサキシキブ, Qc: ミズナラ, Ms: ヤマグワ, Mo: ホオノキ, Hj: ハナイカダ, Lu: オオバクロモジ, Ap: ウリノキ, CsP: エノキ, Ns: シロダモ, Aj: ヒメアオキ, Ae: タラノキ, Mj: アカメガシワ, Za: カラスザンショウ, Sr: ニフトコ, Dm: エゾユズリハ, Qse: コナラ, Qsa: ウラジログシ, Mp: コブシ, Dk: カキノキ

※: 5%以下の水準で有意差のあったものを示す ($p < 0.05$)。

図中の直線は、林内とギャップの面積比に基づいた期待値を示す。

Fig. 5-20 Relationships between the number of stems in the forest (x) and that in the extended gap (y) for each broad-leaved tree species. Regression line in each figure shows the number expected from the ratio of gap area to forest area examined. Species names are shown in Table 2-2.

表5-9 スギ人工林の拡張ギャップに侵入した広葉樹の4方位での出現本数の違い
(χ^2 検定で5%以下の水準で有意差のみられたもの)

Table 5-9 Number of broad-leaved trees invaded into four directional (N, E, S, W) zones of extended gaps in *Cryptomeria japonica* plantations. The species which showed significant difference ($p < 0.05$) between directional zones in χ^2 test are shown in this Table.

樹種 Species	No.	N	E	S	W	主な生育場所 Main habitat
ウワミズザクラ (Pg)	1	10 (3.7)	1 (2.4)	— (2.2)	— (2.6)	N
エノキ (CsP)	1	23 (9.5)	— (2.7)	4 (5.6)	1 (6.7)	N
アカメガシワ (Mj)	1	14 (8.2)	6 (5.3)	— (4.8)	4 (5.8)	N
カラスザンショウ (Za)	1	21 (7.5)	— (4.8)	— (4.4)	1 (5.3)	N
クサギ (Ct)	2	5 (1.5)	— (1.1)	— (1.5)	— (0.9)	N
	4	3 (0.8)	1 (1.6)	— (1.1)	— (1.6)	N
ムラサキシキブ (Cj)	3	4 (1.2)	— (1.0)	1 (1.5)	— (1.3)	N
ハナイカダ (Hj)	3	5 (1.7)	2 (1.5)	— (2.1)	— (1.8)	N
カキノキ (Dk)	1	— (2.7)	2 (1.8)	— (1.6)	6 (1.9)	W
ホオノキ (Mo)	3	— (1.2)	— (1.0)	— (1.5)	5 (1.3)	W
タラノキ (Ae)	5	4 (3.4)	— (2.5)	2 (3.7)	6 (2.4)	W
ヤマグワ (Ms)	3	— (1.2)	4 (1.0)	— (1.5)	1 (1.3)	E

() は、各方位ゾーンの占める面積割合から計算した期待値を示す。「主な生育場所」は、4方位で最も出現本数が多かった場所を示す。

Numerals in parentheses show the numbers expected from the areas of four directional zones (Fig. 5-15). "Main habitat" shows the directional zone with the largest number of trees of each species. Species names are shown in Table 2-2.

指数の関係を示している。侵入した広葉樹の空間分布には2つのタイプが存在した。1つは、 ω 指数が小区画の面積が小さいほど0より小さい値を示し、小区画の面積の増大とともに0に近い値ないし0以上の値を示すタイプである。高木では、カラスザンショウ・アカメガシワ・エノキ・カキノキ・オニグルミ・ミズキ・ホオノキ・クリ・ヤマグワが、小高木および低木では、ニワトコ・タラノキがそれに属した。これらの樹種は、調査地No.1では25m²以下で、No.2~6では100m²以下でスギ主林木と排他的関係を示す傾向があった。

もう1つは、 ω 指数が小区画の面積に関係なく0に近い値ないし、0より大きな値を示すタイプである。高木では、ウワミズザクラ・コブシ・ウラジロガシ・コナラ・ケヤキ・ミズナラ・シロダモが、小高木および低木では、エゾユズリハ・エゴノキ・ウリノキ・ハナイカダ・オオバクロモジ・ヒメアオキがそれに属した。クサギ・ムラサキシキブは、前者と後者の両方のパターンが存在した。

2) 広葉樹の侵入場所

表5-8は、調査地No.1~6で特定された面積20m²以上の拡張ギャップ(図5-16, 5-17)の頻度数および合計面積を示している。調査地No.2~4では、100m²以上の大面積の拡張ギャ

ップが存在した。しかし、その他の調査地では100m²以下の小面積の拡張ギャップが多く、全体でも70%以上が100m²以下の面積であった。また、調査区画面積に占める拡張ギャップの面積合計の割合は、40~60%であった。

各調査地(No.1~6)で、侵入した各広葉樹の本数を拡張ギャップと林内で比較した(図5-20)。拡張ギャップと林内の両方で有意差を示した樹種はなく、拡張ギャップと林内のいずれかで有意差を示すか、いずれでも有意差を示さない樹種のみが存在した。

アカメガシワ・カラスザンショウ・エノキ・カキノキ(No.1)・オニグルミ(No.2)・ミズキ(No.2~4)・クリ(No.2)・ホオノキ・ムラサキシキブ(No.3)・ヤマグワ(No.3, 6)・タラノキ(No.5)は拡張ギャップで有意に本数が多かった(χ^2 検定, $p < 0.05$)。ただし、No.5, 6のムラサキシキブとNo.4のエノキでは、有意差は認められなかった(χ^2 検定, $p > 0.05$)。

それに対して、コナラ(No.1)・ケヤキ(No.2, 6)・クサギ(No.2, 4)・ウワミズザクラ(No.3)・ヒメアオキ・ウリノキ(No.4)・オオバクロモジ(No.5)では、林内で有意に本数が多かった。ただし、No.1, 5のウワミズザクラ、

No. 3のウリノキ・オオバクロモジ、No. 4のケヤキ、No. 5, 6のクサギでは有意差は認められなかった (χ^2 検定, $p > 0.05$)。

また、その他のニワトコ・エゾユズリハ・ウラジロガシ・コブシ・エゴノキ・ハナイカダ・ミズナラ・シロダモは、有意差は認められず (χ^2 検定, $p > 0.05$)、拡張ギャップにも林内にも偏りはみられなかった。

表5-9は、拡張ギャップ内のN・E・S・W各ゾーンでの広葉樹の出現パターンを本数の違いで示している。4方位に対して、有意に偏った出現パターンを示したのは、26種のうち11種であった。しかし、Sゾーンに偏って出現する樹種は存在しなかった。

高木樹種では、ウワミズザクラ・エノキ・アカメガシワ・カラスザンショウがNゾーンを中心に、カキノキ・ホオノキがWゾーンを中心に、ヤマグワがEゾーンを中心に出現する傾向を示した (χ^2 検定, $p < 0.05$)。小高木および低木では、クサギ・ムラサキシキブ・ハナイカダがNゾーンを中心に、タラノキがWゾーンを中心に出現する傾向を示した (χ^2 検定, $p < 0.05$)。しかし、高木では、調査地No. 3とNo. 5のウワミズザクラ、No. 4のエノキ、No. 6のヤマグワが方位による有意に偏った出現パターンを示さなかった (χ^2 検定, $p > 0.05$)。また、小高木および低木でも、調査地No. 5とNo. 6のクサギとムラサキシキブは有意に偏ったパターンを示さなかった (χ^2 検定, $p > 0.05$)。

4. 考察

冠雪害を受けたスギ人工林に侵入した広葉樹は、スギ主林木と排他的関係を示す樹種と、重複ないしランダムな関係を示す樹種に分けられた。それぞれの広葉樹とスギ主林木との分布パターンは、調査地の林齢とは関係が認められなかった (図5-16~19)。これらの広葉樹の侵入場所を拡張ギャップと林内に分けてその分布の偏りを比較すると、スギ主林木と排他的な位置関係にあった樹種は拡張ギャップに、スギ主林木と重複ないしランダムな関係にあった樹種は、林内に偏るか、拡張ギャップにも林内にも偏らない傾向を示した (図5-20)。このことから、侵入した広葉樹は特定の生育環境とくに光環境に特化する性質を持つものと、持たないものが存在することが推察される。

拡張ギャップを中心に侵入する樹種には、高木ではアカメガシワ・エノキ・カラスザンショウ・クリ・ミズキ・ホオノキ・オニグルミ・ヤマグワが、小高木および低木では、タラノキ・クサギ・ニワトコなどであった (図5-16~20)。これらは、拡張ギャップにしか成立せず、十分な光環境を必要とする樹種である。

拡張ギャップに侵入するタイプは、調査地No. 1では25m²以下の、それ以外の調査地では100m²以下の小区画でスギ主林木と排他的な関係を示す傾向があった (図5-18, 5-19)。このことは、広葉樹が侵入するのに、これらの面積以上のギャップを必要としていることを示している。調査地No. 1がそれ以外の調査地よりも小さな面積であったのは、スギが若齢で樹高が低く、相対的に明るい光環境条件が得られた (第3章-第2節) こと、広葉樹のほとんどがギャップ形成の翌年に侵入した稚樹の段階であった (本章-第2節, 表5-6) ことが関係していると考えられる。

アカメガシワとカラスザンショウは、埋土種子として伐採跡地や風害跡地で多数の種子が発芽する性質を持つ (アハマツドラ 1990, 市河ら 1987)。また、ミズキやホオノキもギャップで出現頻度が高いことが、ブナ林 (Hara 1985, 丸山ら 1989, Nakashizuka 1984)、北海道の広葉樹林や針広混交林 (肥後 1994, 石田ら 1991, 渡辺・久保 1996) などでも報告されている。ミズキは、ウワミズザクラに比べてギャップでの生存率が低い反面、ギャップの拡大に対し素早く成長を増加した (Kodani 2001, 本章-第2節)。拡張ギャップに侵入しやすいタイプは、ギャップ形成直後に侵入しやすく (本章-第2節)、侵入に際し強い光環境を必要とする先駆的性質を持った樹種群により構成されているものと考えられる。

林内を中心に侵入するタイプには、高木ではコナラ・ウワミズザクラ・ケヤキが、小高木および低木では、ウリノキ・オオバクロモジなどが存在した (図5-20)。また、林内にも拡張ギャップにも偏らずに侵入するタイプには、高木ではウラジロガシ・ミズナラ・シロダモが、小高木・低木では、エゾユズリハ・ヒメアオキなどが存在した (図5-20)。これらの樹種は、小区画の面積に関係なくスギ主林木と重複ないしランダムな分布関係を示している (図5-18, 5-19)。

ウワミズザクラは、ブナ林でギャップと林内と

もに多数出現する (Hara 1985, Nakashizuka 1984) ことが報告されている。ミズナラは、北海道の広葉樹林 (肥後 1994) や針広混交林 (渡辺・久保田 1996) で、林内全体にランダムに出現することが報告されている。ケヤキは、スギ人工林で林内を中心とした場所で更新することが報告されている (前田ら 1990, 大洞・横井 2000)。これらのタイプは、ギャップ形成直後ばかりでなくその後も継続的に侵入可能であり (本章-第2節)、さらに侵入に際し拡張ギャップの面積や位置に左右されない性質を持っていることを示している。調査地のスギ人工林に形成された冠雪害による拡張ギャップは、100m²以下の小面積に偏る傾向があった (表5-8)。これは、天然の針葉樹 (エゾマツ・トトマツ林: 山本 1984; 亜高山帯の針葉樹林: Yamamoto 1993ab, 1995) で倒木によって形成されるギャップ面積の出現頻度と同様な傾向を示している。したがって、拡張ギャップに侵入する広葉樹にとって、その出現位置は重要と考えられる。

拡張ギャップ内で、4方位ゾーンでの樹種による分布の偏りに違いがみられ、調査した樹種の約半数はN・W・Eゾーンに偏った分布を示した (表5-9)。とくに、Nゾーンに偏った分布を持つ樹種が多く、Sゾーンに偏った分布を持つ樹種は存在しなかった。この原因として、拡張ギャップ内ではN側が最も有利な光環境下に置かれ、対照的にS側が不利な光環境下に置かれることと関係している (第3章-第2節) と考えられる。また、調査地No.1 (24年生のスギ人工林) ではアカメガシワ・エノキ・カラスザンショウなどが拡張ギャップのNゾーンに集中する傾向があった。それに対し、それ以上の林齢を持つ調査地ではこれらの樹種は出現していない (本章-第2節, 表5-9)。このことは、樹高の低い調査地No.1のスギ人工林が同じ面積のギャップでも相対的に明るい光環境下に置かれ (第3章-第2節)、これらの強い光環境を必要とする樹種の侵入に好適な条件となったことが考えられる。それ以上の林齢を持つ調査地では、時間の経過にともないギャップの閉鎖による光環境の悪化で、アカメガシワ・カラスザンショウなどが消失してしまった可能性が高い。アカメガシワ・カラスザンショウは、大面積ギャップ以外では当年生稚樹の消失率が高い (市河・荻野 1988) とされる。このように、小面

積ギャップが中心のスギ人工林では、ギャップの閉鎖過程と広葉樹の耐陰性の関係がその後の侵入した広葉樹の樹種構成に影響を与え、ウワミズザクラ・シロダモ・ケヤキなど林内中心に侵入する樹種に有利な環境へ移行することが考えられる。

以上のことから、スギ人工林に侵入した広葉樹の空間分布様式を大きく2つに分けることができる。1つは、スギ主林木と排他的な分布で拡張ギャップを中心とした場所に侵入するタイプである。もう1つは、スギとランダムないし重複的な分布で林内を中心とした場所に侵入するか、拡張ギャップにも林内にも偏らずに侵入するタイプである。また、拡張ギャップ内でも方位によって樹種による分布の偏りに違いがみられた。これらは、スギ人工林の林齢による光環境の違いよりも侵入した広葉樹の樹種による光環境への要求性の違いを反映したものと考えられる。