

第6章 総合考察

第1節 冠雪害の発生要因と林内光環境変化

1. 冠雪害発生の気候的・社会的背景

北陸地方には、10年間に2～3回の割合で大規模な冠雪害が発生している(松田 1988, 矢野 1984)。降雪パターンからみて、地理的に北陸地方が最も冠雪害を受ける危険性が高い(森澤 2002)。

冠雪害は、標高400m以下の暖温帯地域に発生しやすい(第3章-第1節, 松田 1988)。標高400m以上の冷温帯地域に分布する人工林は、雪圧による自然枯死の過程で、積雪環境に対応した林分構造を造り上げている。それに対し、暖温帯地域の人工林は、当初からの雪圧による自然枯死が少ない反面、放置すれば過密状態を保った林分構造が形成される(第3章-第1節)。そのため、数年ごとに訪れる大雪は大きな被害をもたらす。

冠雪害は、15～30年生の比較的若い人工林に発生しやすい(矢野 1984)。これは、この時期での林分構造が関係し、込み合い度が高く(収量比数: $R_y=0.7$ 以上)、形状比の高い(70以上)状態で生じやすい(石井ら 1983abc, 嘉戸ら 1992, 嘉戸 2001, 松田 1988, 三代 1982, 山口ら 1982)。本研究においても、冠雪害は立地条件よりも林分の収量比数と平均形状比が被害に大きく関係し、手入れ不足の過密林分ではどこでも被害の可能性が高いことがわかった(第3章-第1節)。

戦後の拡大造林によって造成された人工林は1,000万haを超え、我が国の森林の約40%に達し、大半は間伐を行って適正密度に維持すべき林齢のもので占められている(森林・林業白書 2001)。しかしながら、近年の林業事情はこれらの間伐の遅れをもたらし、放置状態の林分が多数みられるのが実状である。間伐が必要な人工林は、まさに冠雪害を受けやすい状態に置かれている。

以上のように、北陸地方の暖温帯地域は、この地域特有の降雪パターンによって冠雪害の危険性が高いことに加え、間伐の必要な時期にある若齢の人工林が大半を占めていることが、冠雪害多発の根本的な原因として挙げられる。この時期の人工林は、造林学的にも過密状態である上に、社会的・経済的に十分な保育が行えないため、放置化され過密化が一層進んだ林分構造を持っている。

北陸地域では、様々な面で冠雪害が発生しやすい環境が創り出されていると言える。

2. 冠雪害によって形成されるギャップの光環境特性

常緑樹林と落葉樹林では、形成されるギャップの光環境特性に違いがみられる。落葉広葉樹林では、春先と晩秋に強い光が林床に照射される(Harrington *et al.* 1989, 加藤・小見山 1999, 小谷・矢田 1998, 小谷 1999a)のに対し、常緑のスギ人工林では年間を通じて変化が少ない(小谷・高田 1998)。したがって、スギ人工林では、落葉広葉樹よりもギャップと林内での光環境の差が大きいが考えられる。このように、常緑のスギ人工林のギャップは、落葉広葉樹林のギャップに比べて、林床の光環境に大きな影響をもたらすと考えられる。

冠雪害の発生しやすい時期(15～30年生)のスギ人工林は、成長の最盛期であり激しい競争によって閉鎖に向かい、林床は著しく暗い状態に置かれる(藤森 1994)。したがって、冠雪害によって林冠に崩壊が生じた場合には、劇的な光環境変化が起こりうる。しかも、より老齢(50～70年生)の人工林に比べて、相対的に樹高の低い時期に生じたギャップは、下層木の成長にとって好適な光環境条件を創り出す(第3章-第2節)。このことから、15～30年生時期に形成される冠雪害は、林内環境を大きく変化させ、広葉樹の侵入の機会を増加させる要因が多いと考えられる。

同じ樹高を持つ森林では、大きな面積を持つギャップほど中心部の散光相対照度が高くなる(Canham 1988, 加藤・小見山 1999, 小島・石塚 1998, Nakashizuka 1985, Poulson and Platt 1989, 谷口 1999, Yoshida *et al.* 1998, 第3章-第1節)。冠雪害は、単木的に発生する場合や集団で発生する場合などがあり、ギャップ面積の規模は様々である(石井ら 1983ac, 松田 1988, 第3章-第1節, 第5章-第4節)。単木的なギャップでは、面積が相対的に小さいため、散光相対照度は林内とほとんど変わらない(第3章-第1節)。スギの単木当たりの樹冠面積は、同じ幹直径を持つ広葉樹の5分の1程度であり(小谷 2001a)、10本程度の造林木に冠雪被害が生じても大きな面積のギャップが形成されることは期待できない。実際に調べたところ、スギ人工林では100㎡以下の小面積のギャップが多かった

(第5章-第3節, 小谷・高田 1999)。このことから、小面積のギャップが多い冠雪害跡地では、散光相対照度に大きな変化は生じないものと思われる。

それに対し、直射光は冠雪害跡地の場合、重要な意味を持つ(第3章-第2節)。直射光は、林床の稚幼樹に直接照射され、植物の光合成を活性化することが出来る。また、散光に直射光を加えた光量子束密度はギャップ内での方位によって異なり、25.9m²の小面積のギャップにおいても北側に強く継続して照射していた(第3章-第2節)。樹高16mの落葉広葉樹林に生じたギャップにおいて、方位による光量子束密度の違いを調べた結果によると、半径5m(面積78.5m²)以下の小さな面積のギャップほど、北側と南側の光環境傾度が大きくなるとされている(Ishizuka *et al.* 2002)。また、小さな面積のギャップでは、直射光が植物に与える高温障害(Cornelissen 1996, Gray and Spies 1996, 橋詰 1983, 1985, 水井 1985, 高原 1986)が生じにくいことが考えられる(第3章-第2節)。これらのことから、冠雪害跡地に形成されたギャップに照射される直射光は重要な光環境条件の変化をもたらし、小面積のギャップに存在する稚幼樹には生育場所によって大きな影響を与えるものと考えられる。

以上のことより、15~30年のスギ人工林に発生する冠雪害で生じたギャップは、林冠の閉鎖を開放し、林内の光環境を急変させる性質を持つ。この結果は、より老齢(50~70年生)のスギ人工林に生じたギャップよりも相対的に強い光が射し込む。林冠に生じる明るい環境は、とくに強光を必要とする陽樹の侵入に有利と考えられる。また、小さな面積のギャップが多い冠雪害跡地には、直射光が重要な光環境となる。

第2節 広葉樹の性質と侵入パターンとの関係

1. シュートの伸長パターンと耐陰性の関係

広葉樹の生育環境や遷移上の位置など生態的性質は、それぞれの樹種が持つシュートの伸長パターンに対応することが、これまでの研究で明らかとなっている(Kikuzawa 1983, 1984, Koike 1988, Kramer and Kozlowski 1979, Küppers 1989, 丸山 1978, 丸山・佐藤 1990)。明るい開放地を好み、遷移の初期段階に出現しやすいタイプは、年間を通じて伸長し続ける「順次型」の伸

長様式を持つことが多い。それに対し、暗い林内でも成立でき、遷移の後期段階に出現しやすいタイプは、春先の明るい光環境下で素早く同化体制を整えて短期間に伸長を終える「一斉型」の伸長様式を持つ。しかし、こうしたシュートの伸長様式からみた生態的性質は、季節によって林内の光環境が大きく異なる落葉広葉樹林の環境条件に適合するとされている(加藤・小見山 1999, 加藤ら 1999, Kikuzawa 1983, 1984, 菊沢 1986, 小谷・矢田 1998, 小谷 1999a, 清和 1994)。

四季を通じて林内の光環境が大きく変化しないスギ人工林の場合は、これらシュート伸長パターンと生育環境の関係は以下のものであった。スギ人工林に侵入した53種の広葉樹のシュート伸長パターンと生育環境の関係を調べたところ、「順次型」がギャップの明るい環境に適し、「一斉型」が林内の暗い環境に適したシュート伸長パターンであることが明らかとなった(第4章-第1節, 第2節)。本研究では、とくに2次シュートの伸長パターンに着目し、その伸長時期や光環境条件などから「順次型」と「一斉型」の性質の違いについて議論した(第4章-第1節, 第2節)。「順次型」は、シュート当たりの葉数が多い反面、葉の平均寿命は短い。このタイプは、ミズキやホオノキに代表されるように、ギャップの方が林内よりもシュート当たりの葉数やシュート伸長量は大きかった。これに対し、「一斉型」はシュート当たりの葉数が少ない反面、葉の平均寿命は長かった。後者の「一斉型」のタイプは、ウワミズザクラ・ケヤキ・ミズナラに代表されるように、1次シュートのみの伸長を基本とし、林内では2次伸長することはほとんどなかった。しかも、小さな面積のギャップと林内でのシュート当たりの葉数やシュート伸長量はほとんど変わらないことがわかった。

こうした伸長パターンの違いは、「順次型」が枝域を拡大するために、ギャップのような好適な光環境をいち早く占有する陽樹の性質を持つタイプであり、「一斉型」が枝域の拡大よりも林内で耐える性質を持つタイプであることを示している。スギ人工林のような常緑樹林では、侵入した広葉樹のシュートの伸長パターンは、樹種を持つ耐陰性と対応している。

常緑広葉樹は、ウラジロガシ・シロダモに代表されるようにほとんどが「一斉型」であり、シュエ

ト当たりの葉数は少ない反面、葉の平均寿命は長かった。しかも、ギャップと林内でのシュート当たりの葉数やシュート伸長量はほとんど変わらない。これは、林内の常緑広葉樹の多くが耐陰性の高い性質を持つことと関係している。

こうした広葉樹の性質が、スギ人工林における侵入場所や侵入時期とどのように関係するのかを調べたところ、広葉樹の侵入には主に2つのタイプがあった(第5章-第2節, 第3節)。1つは、ミズキに代表されるように、ギャップを中心とした場所で冠雪害の発生直後に侵入し、侵入直後から成長が早いタイプである。このタイプは、ギャップ形成に素早く成長が反応することができる。もう1つは、ウワミズザクラに代表されるように、林内に侵入が可能で、冠雪害発生直後だけでなくその後も継続して侵入し、成長は比較的遅いタイプである。このタイプは、生存率が高い反面、ギャップ形成に対し成長の反応が鈍い。

ミズキに代表されるタイプは、侵入に際し強い光を必要とし、ギャップをいち早く占有しようとする性質がある。それに対し、ウワミズザクラのタイプは、侵入に際してもその後の成長においてもギャップの光環境に敏感に反応しない性質がある。

以上のことより、スギ人工林に侵入した広葉樹の生育環境の偏りは、広葉樹のシュート伸長パターンから、樹種による耐陰性の違いとの関連性で説明できる。ギャップに侵入するタイプは「順次型」の伸長パターンを持ち、林内に侵入可能なタイプは「一斉型」の伸長パターンを持つ。また、侵入パターンにも関連性があり、「順次型」は冠雪害によるギャップ形成による環境の急変を期に侵入し、成長を早めるのに対し、「一斉型」はギャップ形成による環境変化の影響を受けにくく、徐々に侵入と成長を増加していくものと考えられる。

2. 周辺広葉樹林とスギ人工林へ侵入した広葉樹の関係

冠雪害の発生しやすい標高400m以下の暖温帯地域では、自然植生でタブノキ・スダジイ・ウラジロガシ・ケヤキなどの二次林が、また代償植生としてアカマツ・コナラ(一部に、ブナ・ミズナラ)を主とする二次林が分布している(第2章-第2節, 第3節)。これらの森林は、群生して人工林の周辺に残存していることから、人工林へ侵入する広葉樹の主要な供給源となることを予想し

た。しかし、スギ人工林に侵入した広葉樹の種組成は、周辺広葉樹林とは異なる傾向を示していた(第5章-第1節)。

スギ人工林に侵入した広葉樹の種組成を調べると、ウワミズザクラやミズキといった二次林に混交しやすい樹種や、オオバクロモジ・ムラサキシキブといった低木樹種で、鳥によって種子が持ち込まれたと思われるものが多かった(第5章-第1節)。また、スギ人工林に混交した近隣のケヤキ母樹が存在する場合には、そこから散布された種子を起源とする稚樹もみられた(第5章-第2節, 第3節)。侵入した広葉樹は、周辺広葉樹林からスギ人工林の内部へ向かうに従って、本数密度や種類数が減少し、種の多様性が低くなるとともに周辺広葉樹林との類似性が低くなる傾向があった(第5章-第1節)。このことは、スギ人工林の内部に入るにしがたい、主に光環境や散布型の影響を受けて、周辺広葉樹林とは異なった種組成に移行することを示している。

広葉樹は樹種によって、種子の散布様式が異なり、ミズナラなどの重力散布型樹種やケヤキやカエデ類のような風散布型樹種は、ミズキなどの鳥散布型の樹種に比べて、種子源からの距離による影響を受けやすく、距離が離れるにしがたい散布範囲が狭まることが予想される。このため、隣接広葉樹林から人工林の内部に向かうにしたがって、鳥散布型の種子を持つ樹種が多くなったものと考えられる。

スギ人工林に侵入した広葉樹には、ヤマグワ・タラノキ・クサギ・チャノキ・トウグミ・モミジイチゴなど、森林内ではほとんどみられない樹種が存在した(第2章-第4節, 第5章-第2節, 第3節)。これらの樹種は、主に山地の開放置や耕地、路傍などに発生する樹種である。これらの樹種の分布は、人工林の造成前の土地利用形態に関係する(伊藤・中山 2001)。休耕田や原野跡地など森林以外の場所にスギ人工林が造成されたことも、これらの樹種が侵入した原因と考えられる。

冠雪害は、過密林分に発生しやすい(第3章-第2節)。したがって、冠雪害発生以前のスギ人工林の林床は、強い閉鎖によって暗い状態に置かれ、林床植生の発達が抑えられる。にもかかわらず、豪雪地帯の不成績造林地では、前生樹であるミズナラやブナが侵入していることが報告されている(長谷川 1991, 1998, 小谷 1988, 小谷・矢

田 1989, 小谷 1990a, 前田ら 1985, 前田 1992, 阪上 1984, 横井・谷口 1989, 横井・山口 1992, 1998)。これらの場所は、造成時から繰り返し下刈りが行われたにもかかわらず、林分閉鎖が起きていない。

通常のスギ人工林では、下刈り終了後に林冠閉鎖が起こる。そのため、前生樹はほとんど消失していることが多い。冠雪害跡地に侵入する広葉樹は、ほとんどが冠雪害の発生した後に侵入する機会が多い(第5章-第2節)。このように、冠雪害の発生しやすいスギ人工林は林冠閉鎖期までに前生樹はほとんど消失してしまい、造林木を除けば無立木地に近い状態となっている。このことも、周辺広葉樹林とスギ人工林の広葉樹の組成が異なる原因の1つと思われる。

以上のことから、スギ人工林に侵入した広葉樹の種組成が周辺広葉樹林と異なる原因として、隣接広葉樹林の主要構成樹種の種子散布距離に限界があること、人工林の範囲が、休耕田や原野跡地など森林以外の場所に造成されたこと、人工林の林冠閉鎖によって前生樹が消失することが挙げられる。

3. 冠雪害の規模・頻度と広葉樹の侵入の関係

本研究の対象とした24~82年生のスギ人工林では、過去に冠雪害を受けて形成された拡張ギャップの面積は100m²以下の小さなものが多かった(第5章-第3節)。他の森林でも、倒木によって形成されるギャップ面積は200m²以下のものが多い(エゾマツ・トドマツ林: 山本 1984; 亜高山帯の針葉樹林: Yamamoto 1993ab, 1995; ブナ林: 中静・山本 1987; 針広混交林: 渡辺・久保田 1996; 熱帯林: Brokaw and Scheiner 1989, Van der Meer and Bongers 1996)。また、前掲の文献によると、針葉樹林では100m²以下の小さな面積のギャップが多い。針葉樹林のギャップが、広葉樹林のギャップよりも小さな面積を持つのは、針葉樹の樹冠面積が小さい(小谷 2001a)のが原因である。陽樹が陰樹の一次生産量を上回るのに必要な散光相対照度は30%以上とされる(Monji and Oshima 1955)。30%の照度を得るためには、樹高12.8mのスギ人工林で90.9m²の面積のギャップが最低必要である(第3章-第2節)。このことから、100m²以下のギャップ面積は、広葉樹の侵入にとって、極端な光環境の好機をもたらすものではないと考えられる。

「順次型」に属するタイプは、侵入場所がギャップに多く偏る傾向があり(第5章-第3節)、明るい所ほど稚樹の生存率が高い(第5章-第2節)。先駆的な樹種が、より大きな面積のギャップに侵入することは、アメリカ東部の落葉広葉樹林(Poulson and Platt 1989)やバロコロラド島の熱帯林(Brokaw and Scheiner 1989)、アメリカ北西部の針葉樹林(Spies and Franklin 1989)などで報告されている。ギャップの面積が大きいほど「順次型」のタイプの下層木の成立は有利になると考えられる。

「一斉型」に属するタイプの下層木も、拡張ギャップに侵入する(第5章-第3節)。しかし、このタイプはスギ主林木と重複的またはランダムな分布関係にあり、樹種によっては侵入場所が林内に偏る傾向がある(第5章-第3節)。また、小面積のギャップでは「順次型」に比べて稚樹の生存率が高い(第5章-第2節)。「一斉型」の下層木は、大面積のギャップを基本的な生育環境としていないと考えられる。

単木的な林冠ギャップ下において、耐陰性の高い種が侵入することは、前掲のアメリカ東部の落葉広葉樹林(Poulson and Platt 1989)やバロコロラド島の熱帯林(Brokaw and Scheiner 1989)、さらに日本のブナ林(Nakashizuka 1985)などで報告されている。耐陰性の高い樹種は、耐陰性の低い樹種に比べ、小さな面積のギャップ形成を通じて入ってくる僅かな付加的な散乱光に対しても成長が反応しやすい(Canham 1988)。したがって、面積の小さなギャップほど「一斉型」の下層木に有利であることが考えられる。このように、冠雪害の面積規模は侵入広葉樹の種構成に大きな影響を与えている。

ギャップが形成される時期と広葉樹が侵入する時期が同調した場合に、下層の広葉樹はギャップ内で豊かになることが考えられる。調査した人工林は、1981年から1998年の間に2~3回の冠雪被害(平均5.6年に1回)を被っており(第5章-第2節)、高い確率で冠雪害を被る危険性が高いと考えられる。ギャップへの樹木の侵入は、ギャップ形成後4年以内に集中し(Runcle 1989)、ギャップ形成前後に侵入した樹種は死亡率が低い(Denslow 1987)とされる。本研究においても、ギャップ形成後3~4年以内に侵入する広葉樹が多かった。このように、冠雪害の発生頻度もまた、

表 6-1 「順次型」と「一斉型」の性質

Table 6-1 Characteristics of "Succeeding type" and "Flush type"

タイプ Type	耐陰性 Shade tolerance	成長 Growth	光に対する要求度 Demand for light	攪乱に対する要求度 Demand for disturbance
順次型 Succeeding type	低い low	早い fast	高い great	高い great
	↑↓	↑↓	↑↓	↑↓
一斉型 Flush type	高い high	遅い slow	低い little	低い little

広葉樹の侵入や成長に大きな影響を及ぼすと考えられる。

「順次型」のタイプを示す樹種は、冠雪害の発生直後にのみ発生する傾向があった（第 5 章—第 2 節）。これは、埋土種子由来のものなど、環境変化による光や温度条件の改善が発芽を促進する個体が多かったためと考えられる。また、「順次型」のタイプの樹種はギャップの拡大に対し、素早く成長する性質があり（第 5 章—第 2 節）、このタイプは攪乱に対する反応性が強い性質を持っている。先駆性の樹種は、ギャップ形成前でも多数成立するが、生存に適した大きさのギャップに侵入しなければ、1 年のうちにその大部分が枯死する (Runckle 1989)。このために先駆性樹種は、ギャップ形成直後に侵入するものが多い (Whitmore 1989)。「順次型」はギャップが高頻度に形成されることで侵入機会を増やし、成長を促進させるものと考えられる。

つぎに、「一斉型」のタイプは冠雪害発生直後（一部、ギャップ形成 2 年前）ばかりでなく、その後も継続して侵入する傾向がみられた（第 5 章—第 2 節）。「一斉型」の樹種には、発芽や成長に関係する光や温度条件の改善に対する反応性が弱い樹種が多いと考えられる。遷移後期種には、低照度下でも発芽可能にするために種子に資源を貯蔵する大型種子を持つものが多い (Whitmore 1989)。また、「一斉型」の樹種は、ギャップの拡大に対し成長回復が鈍い傾向がある（第 5 章—第 2 節）。冠雪害の発生頻度が低い林分では、「順次型」の樹種に比べて、「一斉型」の樹種の生存率が高くなるものと考えられる。

冠雪害は、同じ林分でも数回発生する場合があります（第 5 章—第 2 節）、1 度発生した林分では枯死木が増し、ギャップが拡大する（石井ら 1983 a)。前述のように、若齢期で樹高の低い時期に

形成されたギャップは、高齢期で樹高の高い時期に形成されたギャップよりも光環境が良好である（第 3 章—第 2 節）。しかも、若齢期の人工林で冠雪害の発生頻度は高い。したがって、若齢期の人工林でギャップが発生すると「順次型」の広葉樹の侵入に有利な条件になることが考えられる。

「順次型」と「一斉型」の性質をまとめると、表 6-1 のとおりである。また、冠雪害の規模および頻度に対する両タイプの得失を図 6-1 に示

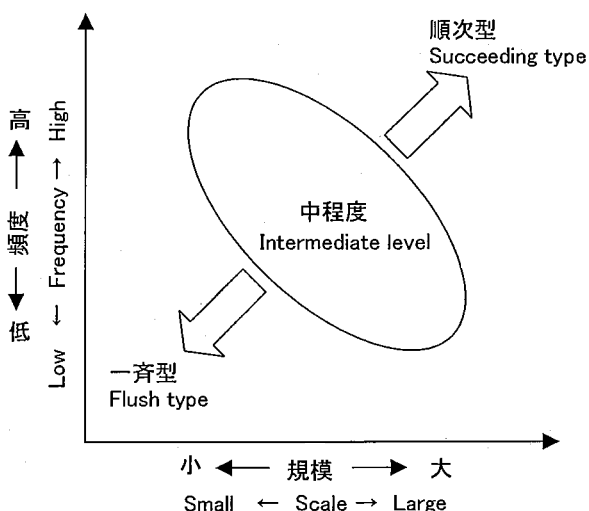


図 6-1 冠雪害の規模と頻度が広葉樹の侵入と成長に及ぼす影響

規模が大きくて、頻度が高ければ順次型が有利となる。逆に、規模が小さく頻度も低くなると一斉型が有利となる。規模・頻度が中程度であれば、順次型・一斉型ともに共存が可能。冠雪害の中間的規模・頻度としては100㎡の面積のギャップが10年に1度前後の割合で形成されることを想定している。

Fig. 6-1 Effects of the scale and the frequency of snow accretion damage on the invasion and growth of broad-leaved trees. "Succeeding type" is advantageous for large-scale and highly frequent damage. On the other hand, "Flush type" is advantageous for small-scale and less frequent damage. Both types can coexist under intermediate level damage, which means the occurrence of about 100 m² gaps about once every 10 years.

した。「順次型」の樹種は、耐陰性が低く、成長が早く、光や攪乱に対する要求度が高いことから、冠雪害の規模が大きくまた発生頻度が高いほど有利となる。逆に、「一斉型」の樹種は、耐陰性が高く、成長が遅く、光や攪乱に対する要求度が低いことから、冠雪害の規模が小さくまた発生頻度が低いほど有利になる。これらの規模および頻度の閾値は、規模で100m²の面積、頻度で10年に1度を想定した。ただし、耐陰性の高い樹種の稚樹にとって、ギャップの大きさよりも攪乱の頻度および抑圧期に対する解放期の長さに依存するという報告 (Canham 1989) もある。

以上のことより、冠雪害の発生による林冠ギャップの規模や頻度は、侵入する広葉樹の種類に影響を与え、ギャップの規模や頻度の違いによっては「順次型」の樹種と「一斉型」の樹種の侵入する割合が異なる。また、冠雪害の発生しやすい時期は規模および頻度とも陽樹性の強い樹種の侵入に有利であると考えられる。したがって、両タイプが共存的に侵入・定着するためには、規模・頻度とも中程度であるか、大小入り交じったギャップが形成されることが必要であると考えられる。

4. 冠雪害跡地に侵入した広葉樹の生態的特性と機能

冠雪害を受けたスギ人工林に侵入したそれぞれの広葉樹の生態的特性をまとめると表6-2のようになる。ここでは、シュート伸長パターンを調べた53種に、カラスザンショウとアカメガシワを加えて示した。アカメガシワは、好適な光環境を持つ場所に侵入しやすく、長期間にわたってシュートを伸長する「順次型」を示す (二宮ら 1990) ことで知られている。カラスザンショウも、同じ生育立地でクリやミズキよりも初期成長が早い (諸富 1983) ことから、同様の伸長パターンを持つことが考えられる。

いくつかの例外はあるものの、樹種の持つ伸長パターンと生態的特性はなんらかの法則性が認められる。伸長期間の長い「順次型」は、冠雪害直後にギャップを中心に侵入するタイプで、耐陰性が低い。これらの樹種は、主に鳥によって種子が運ばれるため、スギ人工林では比較的広い範囲で分布可能と考えられる。埋土種子期間は、カラスザンショウ・アカメガシワ・ミズキ・ホオノキ・エゴノキでは10年以上、オニグルミ・クサギも6~9年とされている (小澤 1950)。冷温帯地域で

は、ヤナギ類やカンバ類のように風散布型の種子を持つタイプが先駆性の性質を持つものに対して、暖温帯地域では風散布型の樹種が少なく、埋土種子になり易いタイプが強い先駆性の性質を持つ (渡邊 1994)。「順次型」は、長期間の埋土種子のうち、冠雪害をきっかけとして、いち早く空間を占有する遷移初期種 (先駆種) の性質を持っている。

それに対し、伸長期間の短い「一斉型」は、冠雪害後も継続して侵入し、場合によっては冠雪害発生以前にも侵入するタイプで、耐陰性が高い。コナラ・ミズナラ・ウラジログシの種子の活性は1年未満で、埋土種子を形成しない (中越 1981)。また、ハイヌツゲ・ヒサカキ・シロダモ・コシアブラ・ケヤキなどの埋土種子期間も1~3年と短い (小山 1925, 小澤 1950)。種子の散布様式は、ウラジログシ・コナラ・ミズナラは重力散布後にネズミなどの小動物により運ばれ、ヤマモミジやケヤキの種子は風により散布される (渡邊 1994)。これらの樹種のスギ人工林内での分布範囲は、母樹からの距離に強く影響される。「一斉型」は「順次型」よりも後から侵入するか、前生樹として待機することが可能な遷移後期種で占められている。

これらの中間的なタイプで、「順次型Ⅱ」を示したヒメアオキ・コアジサイ・オオバクロモジや「一斉型Ⅱ」を示したウワミズザクラ・サワフタギ・ウリノキなどは、広葉樹林からの距離に関係なく、スギ人工林に広く、しかも高密度で侵入する性質がある (第5章-第1節, 第2節)。また、中間的なタイプには高木よりも小高木ないし低木が多いのも特徴的である (表6-2)。伸長パターンが中間的であることは、ギャップと林内いずれの環境下にも対応した可塑性の強い生活様式を持つ遷移途上に出現しやすい性質を持っている。以上のように、各樹種の生態的特性は、樹種による成長や繁殖など生存方法の最適化に関係している。

一方、こうした生態的特性は、森林環境での機能としても関係が見出される。先駆性の強い樹種で構成される「順次型」の樹種群は、種子の散布範囲が広く、冠雪害跡地へいち早く侵入可能であることから、被害直後の林地被覆効果は大きいものと考えられる。とくに、明るい光環境下ほど侵入に有利であることを考えると、規模が大きく高頻度の冠雪害跡地でのこのタイプの持つ保全機能

表6-2 冠雪害を受けたスギ人工林に侵入した主な広葉樹の生態的特性

Table 6-2 Ecological characteristics of the broad-leaved trees invading into the Sugi (*Cryptomeria japonica*) plantation damaged by snow accretion.

生活型 Life form	伸長タイプ Elongation type			
	順次型 I Succeeding type I	順次型 II Succeeding type II	一斉型 II Flush type II	一斉型 I Flush type I
高木 Tall tree	オニグルミ(Jm)、ホ オノキ(Mo)、ミズキ (CcH)、クリ(CcS)、 エノキ(CsP)、カラス ザンショウ(Za)、ア カメガシワ(Mj)	ウリハダカエデ(Aa)、 イタヤカエデ(Am)、 ヤマグワ(Ms)、コブ シ(Mp)	ウワミズザクラ(Pg)、 シロダモ(Ns)、アオ ハダ(Im)、ケヤキ(Zs)、 ハクウンボク(So)	ウラジロガシ(Qsa)、 コナラ(Qse)、カキノ キ(Dk)、コシアブラ (AsF)、ミズナラ(Qc)、 ヤマモミジ(Aa)
小高木ないし低木 Small tree and shrub	ニワトコ(Sr)、イボタ ノキ(LoS)、ツノハシ バミ(CsB)、リョウブ (Cb)、エゴノキ(Sj)、 ウメモドキ(Is)	タラノキ(Ae)、ハナ イカダ(Hj)、ムラサ キシキブ(Cj)、トウグ ミ(Em)、ヤマアジサ イ(Hs)、ヒメコウゾ (Bk)、ヒメアオキ(Aj)、 ヤマウコギ(AsM)、 クサギ(Ct)、オオバ クロモジ(Lu)、ガマ ズミ(Vd)、コアジサ イ(Hh)、ケナシヤブ デマリ(Vp)	サンショウ(Zp)、ヒ サカキ(Ej)、ヤマウル シ(Rt)、ハイイヌツ ゲ(Ic)、ウスノキ(Vh)、 モミジイチゴ(Rp)、 ウリノキ(Ap)、チャ ノキ(CsO)、サワフタ ギ(Sc)、ダンコウバイ (LoB)、コマユミ(Ea)	ツリバナ (Eo)、エゾ ユズリハ (Dm)、フ ジ (Wf)
侵入場所 Invasion site	大ギャップ large gap			小ギャップないし林内 small gap or forest
侵入時期 Invasion period	冠雪害直後 immediately after snow accretion damage			冠雪害後(不定期) after snow accretion damage (continuous)
耐陰性 Shade tolerance	低い low			高い high
遷移段階 Successional stage	初期 early			後期 late
埋土種子期間 Period of buried seed	長期 long			短期ないし非埋土 short-buried or unburied seed
種子散布範囲 Range of seed dispersal	広範囲 broad			母樹周辺 around seed tree

太文字は、常緑樹を示す。

Thick letters show the evergreen trees. Species names are shown in Table 2-2.

は重要である。これに対し、遷移後期種で構成される「一斉型」の樹種群は、種子の散布範囲は狭く、侵入時期も遅いながらも林内での耐性的性質を持ち、先駆性樹種の中に混交することができる。そして、先駆性樹種の定着が困難な小規模な冠雪害跡地で徐々に優占度を高める。このタイプは、暖温帯地域の周辺自然植生での優占種が含まれることから、地域の安定した森林環境へ修復させる機能を持つ。これら以外の中間的な伸長パターンを示した樹種群は、周辺広葉樹林とスギ人工林いずれにも広く分布範囲を持つタイプであることから、種の多様性維持に貢献度が高く、両林分間でのつながりを保つ役割を持つものと考えられる。

冠雪害は、暖温帯の広い範囲で発生する可能性

があり、規模や頻度、隣接広葉樹林からの距離も様々である。したがって、地域により侵入する広葉樹の種組成に違いをもたらすことが考えられる。しかし、広葉樹の侵入パターンは、どの地域においても法則性に基づいてそれぞれの樹種の生態的特性との関係により成り立つことが明らかとなった。タイプや機能の異なるこれらの樹種の侵入は、冠雪害跡地の規模に応じた植生回復に貢献するとともに、樹種の多様性喪失を防ぎ、景観レベルで、生態系としてスギ人工林の果たす役割を高めるものと考えられる。