

エゾマツ・トドマツ・シナノキ・イタヤカエデ混交林における林木と樹冠の空間配置

誌名	日本林學會誌 = Journal of the Japanese Forestry Society
ISSN	0021485X
著者名	石塚,森吉 管原,セツ子 金沢,洋一
発行元	日本林學會
巻/号	71巻4号
巻号補足	
掲載ページ	p. 127-136
発行年月	1989年4月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



論 文

エゾマツ・トドマツ・シナノキ・イタヤカエデ混交林における
林木と樹冠の空間配置

石塚 森吉*・菅原セツ子*・金沢 洋一*

石塚森吉・菅原セツ子・金沢洋一：エゾマツ・トドマツ・シナノキ・イタヤカエデ混交林における林木と樹冠の空間配置 日林誌 71: 127~136, 1989 パッチ構造の異なるエゾマツ・トドマツ・シナノキ・イタヤカエデ混交林で、樹種間・階層間の分布の重なりパターンを、根元位置と樹冠と比較した。根元位置は、幹サイズを小さくするほど各樹種の独立性が強まり、2.5 m×2.5 mの幹サイズではシナノキ、イタヤカエデ、針葉樹群が生育地を異にしている傾向が認められた。林分のパッチ構造は、それぞれの樹種(群)が優占する生育地の広がりぐあいに依存しているようであった。シナノキの根元位置は、10.0 m×10.0 mの幹サイズでも他樹種と共存しない傾向を示していた。樹冠の重なりに見られるパターンの大部分は、根元位置の分布を反映したものであった。しかし、シナノキの根元位置は他樹種に排他性を示していたにもかかわらず、その上層木(18.0 m以上)の樹冠下には、トドマツ中層木(c. 4.0~17.9 m)がイタヤカエデ樹冠下より高い頻度で成立していた。シナノキ上層木の枝下高が高いことがこれの重要な一因と考えられ、中・下層木の分布に影響をおよぼす上層木の枝下高の重要性を強調した。

ISHIZUKA, Moriyoshi, SUGAWARA, Setsuko, and KANAZAWA, Yoichi: **Spatial association of trees and their crowns in *Picea-Abies-Tilia-Acer* mixed forests.** J. Jpn. For. Soc. 71:127~136, 1989 The spatial overlapping patterns of the stem positions and the crowns were compared among several species and strata in two natural mixed stands of *Picea jezoensis* CARR., *Abies sachalinensis* MAST., *Tilia japonica* SIMONKAI, and *Acer mono* MAXIM. with a different patch structure. In the distribution of stem positions, all four species became exclusive with a decrease in the quadrat size. On 2.5 m×2.5 m quadrats, *T. japonica*, *A. mono*, and conifers tended to occupy different sites comprised of trees of various sizes in both stands. The patch structure of the stands seemed to depend on the distribution of such growing sites of species or species groups. For *T. japonica* the distribution of the stem positions showed a strong exclusive pattern even on 10.0 m×10.0 m quadrats in both stands. The overlapping patterns of the crowns of the four species in three strata were similar to the patterns of the stem positions of them. Nevertheless, *A. sachalinensis* of an intermediate layer (about 4.0~18.0 m in height) could be found under the crowns of *T. japonica* in the upper layer (height ≥18.0 m) in both stands, irrespective of its exclusive distribution of the stem positions. A factor which makes this coexistence possible was considered to be the high crown-base of *T. japonica* in the upper stratum. The importance of the crown-base height, which influences the distribution and growth of lower-layer trees, was stressed.

I. は じ め に

エゾマツ (*Picea jezoensis* CARR.)・トドマツ (*Abies sachalinensis* MAST.)・シナノキ (*Tilia japonica* SIMONKAI)・イタヤカエデ (*Acer mono* MAXIM.) は、北海道の山地帯を特徴づける針広混交林の代表的な樹種である(23)。上記4種を含む混交林の林分構造はすでに数多く報告されており、林木の分散構造もよく解析されてきた(12~14, 16~18, 24)。しかし、従来

の林木の分散構造の研究は根元位置の分布に限られ、樹冠については重複面積率や樹冠下の稚幼樹の頻度を扱うだけで、樹冠の分布と根元位置の分布を統一的に解析・比較した例はほとんどなかった。根元位置の分布を樹冠の分布と同一視したり、林木の成長過程や林分の動態と関連づけて論じることが、林分によってはかなり無理があり混乱を招く原因にもなると考えられる。根元位置の分布は林分間でさまざまなパターンを示すにもかかわらず、樹冠の分布は階層構造や林分動

* 森林総合研究所北海道支所 Hokkaido Res. Center, For. and Forest Prod. Res. Inst., Sapporo 004

態を反映した統一的なパターンがあることが知られている(4)。また、北海道の針広混交林では、樹種(群)ごとに形成するパッチの広がりや林分によってさまざまであり、おおまかに樹種(群)がそれぞれ小林分をなし、モザイク状に混交した林分と単木的に混交した林分があるとされている(23)。しかし、このようなパッチの広がりやの違いに着目して、林木の分散構造を比較した例はなかった。

本研究の目的は、樹種ごとのパッチの分布に違いの見えるエゾマツ・トドマツ・シナノキ・イタヤカエデ混交林2林分を対象に、これらの林分で主要な4樹種の樹種間・階層間の分布の重なりを根元位置と樹冠で比較し、両林分間に共通してみられる空間的な配置のパターンを明らかにすることである。さらに、この報告ではそのパターンの成立要因の検討を試み、樹種間の関係についての既報の結果とその解釈についての問題点を提起したい。

II. 調査林分と方法

1. 調査林分の概要と調査方法

調査林分は、北海道営林局管内の定山溪と大夕張の2林分である。ここでは、それぞれをJZ2, OU267と名づけることにする。これらの林分における林木の根元位置の分散構造に関しては、JZ2については石塚(2)がOU267については千葉、永田(24)がすでに報

告しているが、ここでは樹冠の分布の解析を導入し両林分を統一的手法で解析する。

JZ2は定山溪国有林の標高530m付近の北東に面した山腹斜面(傾斜12°, B₀型土壌), OU267は大夕張国有林の標高420m付近の北東に面した山腹斜面(傾斜19°, B₀型土壌)に位置し、それぞれに50m×50mの調査区を設けた。調査はそれぞれ1979年9月に行った。つる類を除いた当年生の実生も含む識別可能な全ての木本植物を対象にして個体の根元位置と樹高を測定し、胸高直径(dbh)5cm以上の個体については、さらにdbh, 枝下高(樹冠基底面の高さ), 4方向の樹冠の広がりを測った。また、樹高から枝下高を引いたものを樹冠長とした。両林分の林床(低木層)は、いずれもクマイザサが優占するが密ではなく、林床に高木種の稚幼樹が多い。

JZ2は、エゾマツ・トドマツからなる針葉樹のパッチとシナノキのパッチ、イタヤカエデのパッチにおおまかに分かれ、比較的明らかなパッチ構造を持った林分である。一方、OU267はJZ2に比べると各樹種が入り混ざった林相を呈している(図-1)。葉層図(15)(図-2)に明かなように、4樹種は階層のほぼ全層に分布しているが、JZ2のエゾマツ・トドマツはOU267に比べて樹高がかなり高い。この樹高の高い個体群は、針葉樹のパッチをつくっているものである。林分材積は、それぞれ381m³/ha(JZ2), 354m³/ha(OU267)で

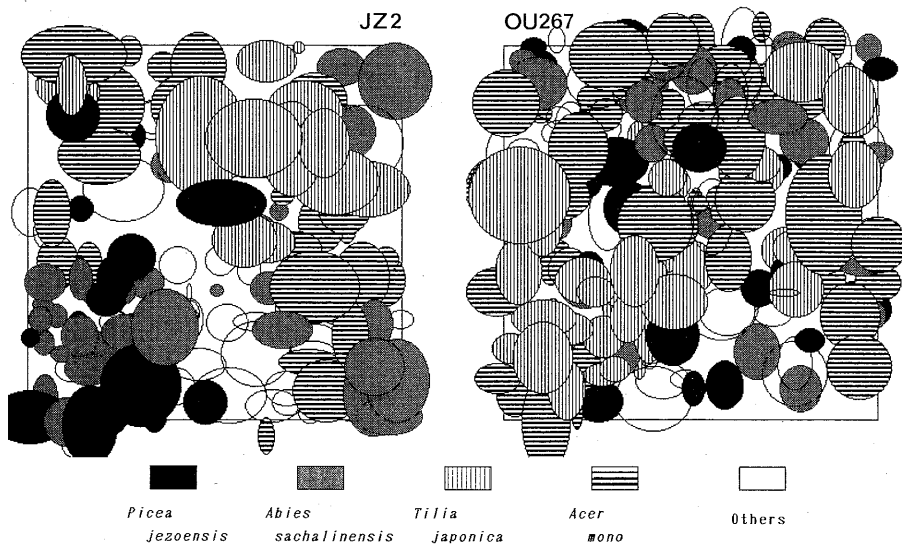


図-1. 真上からみた高さ10.0m以上の樹冠の配置
Map of crown projection of the two study plots
(≥10 m in height)

ある。上層木の樹齢は、両林分ともに 100~300 年で、JZ2 のエゾマツ・トドマツの高木層の個体が OU 267 に比べ比較的高齢である点を除いて、樹齢構成に大差はない (3, 25)。また、両林分に伐採・施業の記録は

ない。

2. 解析方法

階層間の分布の重なりを解析するため、樹高クラスを 18.0 m 以上, 17.9~8.0 m, 7.9~2.0 m, 1.9 m 以下の 4 つに分けた (図-3)。高さ 18 m は両林分で林冠を形成する上層木の樹高のおよその下限, 8 m はその上層木の枝下高の下限である。また、樹高 2 m のクマイザサやオオカメノキなどの低木類のおよその上限である。ただし、樹冠の分布の解析では樹高クラスを 18.0 m 以上, 17.9~8.0 m, 7.9 m~dbh $\geq$ 5.0 cm の 3 クラスにした。dbh=5 cm は樹高約 4 m に対応している。根元位置の重なりを解析には IWA0 の γ 指数 (5) を用いた。樹冠については、樹冠投影面を 4 方向の枝張り長をもとに楕円に近似し、0.5 m のメッシュを単位 (メッシュの中心が楕円内にあればそのメッシュは樹冠投影面の一部であるとする) に与えられた枠サイズにおける樹冠の被度 (%) をもとめ、MORISITA の $Cd(p)$ 指数 (11) を算出した。この方法の詳細は ISHIZUKA (4) にある。両指数は、与えられた枠サイズにおいて 2 個体群がまったく重ならないければ 0、すべて重なれば 1 となる。この 2 つの指数を、エゾマツ・トドマツ・シナノキ・イタヤカエデの 4 樹種 (以下、単に 4 樹種とする) を対象に各樹高クラスのすべての組合せにつ

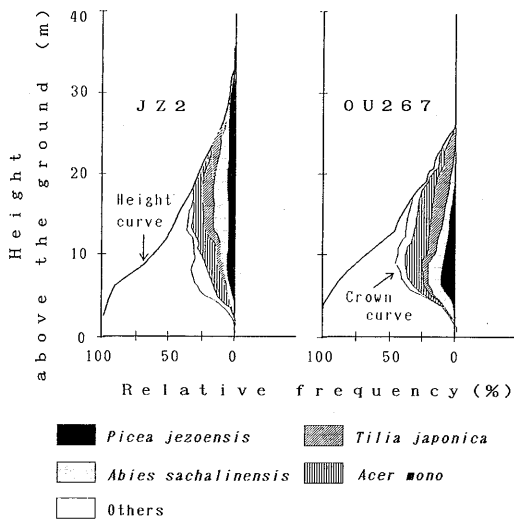


図-2. 調査林分の葉層図

Crown depth diagrams of the two study plots

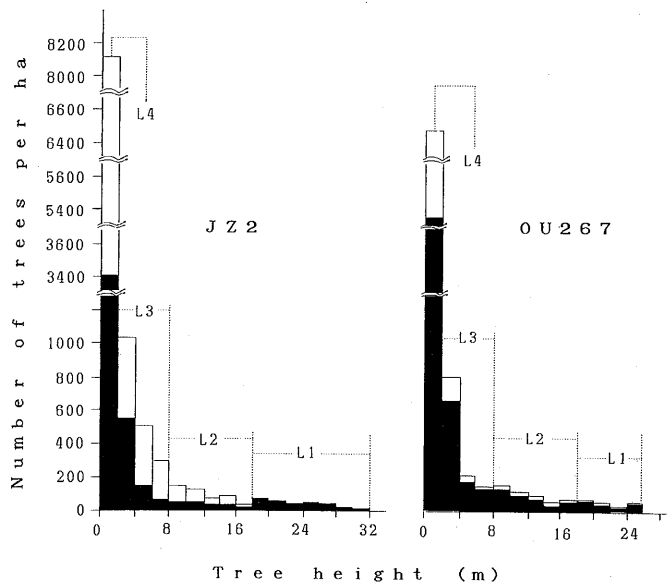


図-3. 調査林分の樹高のヒストグラム

Height histograms of trees on the two study plots

黒抜き部分は対象 4 樹種を示す。

Black shows the frequency of the four subject species.

いて、2.5 m×2.5 m, 5.0 m×5.0 m, 10.0 m×10.0 m の3段階に枠サイズを変えて算出した。そして、樹種別・樹高クラス別個体群間の重なり度の相互関係を見るために、得られた γ 指数と $C\delta(P)$ 指数の行列にKRUSKALの多次元尺度法(9, 20, 21)を適用し2次元解を求めた。多次元尺度法は対象間の(非)類似性の尺度を示す測度が与えられたとき、対象を多次元空間内の点として表し、点間の距離が観測された(非)類似性と最も良く一致するように点の布置を定める方法である。同時に、両指数の行列にクラスター分析の群平均法(22)を用いてクラスターの存在を確認し、それを多次元尺度法の2次元散布図に表示した。

根元位置については、さらに5.0 m×5.0 mの区画を単位に各樹種の優占度(Importance value)(相対密度+相対断面積合計+相対頻度(1 m×1 mを基準))を算出し、それを各区間の全樹種の優占度の総計で割った相対優占度(Relative importance value)(δ)の各樹種について求めた。そして、100の区画それぞれについて最大の相対優占度を持つ樹種をその区間の優占樹種とした。

樹冠下にある個体の定義は、上部個体の楕円に近似した樹冠投影面内に根元位置が存在する(dbh<5.0 cmの個体)か、または樹冠の中心(楕円の中心)が存在する(dbh $\geq$ 5.0 cmの個体)ものとした。シナノキとイタヤカエデの樹冠下にあるトマツ・エゾマツの樹高階別の樹冠投影面積内の本数密度をもとめ、林分平均本数密度との差を χ 乗検定した。また、同じ枝下高クラスのシナノキとイタヤカエデの樹冠下にある樹高4 m以上のトマツ・エゾマツの樹冠投影面積内の本数密度をもとめた。

III. 結果と考察

1. 樹種別・階層別個体群の根元位置の重なり

根元位置における4樹種の樹高クラス別個体群間の γ 指数行列に多次元尺度法を適用した2次元散布図を図-4に示した。実線と点線の楕円で囲まれた個体群は、それぞれ群平均重複度0.5以上、0.25以上のクラスターを示している。まず10.0 m×10.0 mの枠サイズをみると、JZ 2では針葉樹と広葉樹が別のクラスターを形成し生育地を異にしているのに対し、OU 267ではイタヤカエデは針葉樹と同じクラスターに属し混生している。シナノキだけが両林分で他樹種と重ならず強い独立性を示している。しかし、枠サイズを小さくすると両林分で各樹種の独立性が強まり、2.5 m×

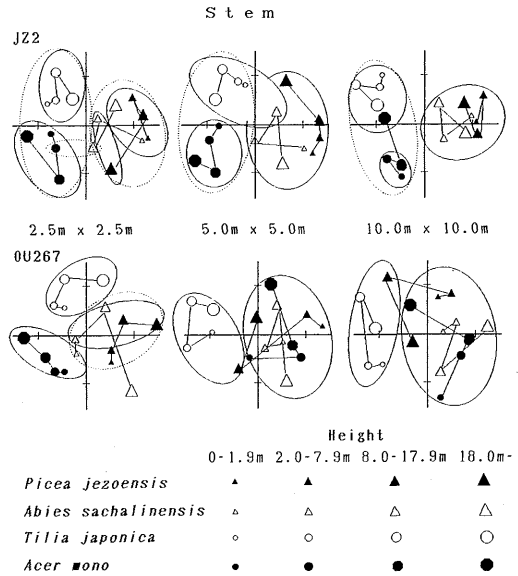


図-4. 根元位置の重なり度をもとにした樹種別樹高クラス別個体群の多次元尺度法による2次元配置

Two-dimensional NMDS ordinations of trees in four subject classes for the four species showing group average clustering based on stem-position overlapping

実線、点線の楕円はそれぞれ群平均重複度0.50, 0.25以上のクラスターを示す。

Ellipses drawn by solid and dotted lines indicate clusters with group average overlapping-index values of ≥ 0.50 and ≥ 0.25 , respectively.

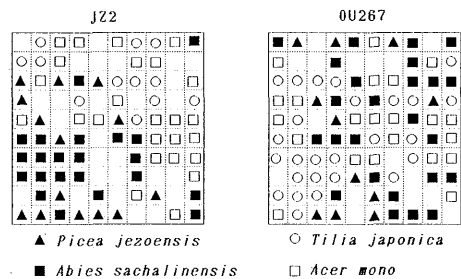


図-5. 5 m×5 mのメッシュに分割した区画において最大の相対優占度を持つ樹種の分布

Distribution patterns of species which have the maximum relative importance values in each 5 m×5 m quadrat

2.5 mの枠サイズではエゾマツとトマツは混生しているが、シナノキとイタヤカエデは種として独立したクラスターを形成している。この結果は、2.5 m×2.5

m程度の広がりで見るとエゾマツ・トドマツの針葉樹群、シナノキ、イタヤカエデの3樹種(群)の生育地の異なりが両林分に共通して存在していることを示している。

針広混交林では局所的な立地環境の違いによって優占する樹種が異なることが知られている(1, 19)が、上記の結果は、各樹種(群)が優占する立地環境が両林分に共通して存在していることを示唆しているように思われる。図-5は、4樹種の優占する場所の両林分における広がりぐあいを示したもので、5m×5mの区画において根元位置が最大の相対優占度を持つ樹種が図に示されている。この図をみると各樹種の優占する区画がJZ2では大きなパッチをつくっているのに対し、OU267では小さなパッチで入り交じっているのがわかる。これは、環境条件の異なる立地がパッチ状に、林分により広がりぐあいを異にして存在し、その立地の違いによって優占する樹種が異なる(1, 19)ためと考えられる。TATEWAKI(23)は北海道の針広混交林には針葉樹と広葉樹がそれぞれ小林分をなし、モザイク状に混交したタイプと単木的に混交したタイプがあるとしているが、以上の結果から、各樹種(群)が優占する立地環境は両タイプの林分に共通して存在し、林分のパッチ構造はその広がりぐあいに依存している可能性が高いと思われる。

2. 樹種別・階層別個体群の樹冠の重なり

樹冠投影面における4樹種の樹高クラス別個体群間の $C\delta(p)$ 指数行列に、多次元尺度法を適用した2次元散布図を図-6に示した。実線と点線の楕円の意味は図-4と同じである。この図-6を概観すると、林分JZ2の樹冠はOU267に比べて樹種(群)ごとに分かれた傾向を示しており、樹冠の重なりのパターンの全体的な様相は根元位置の配置を反映したものといえる。しかし、各樹種の間を根元位置と樹冠で比較すると、シナノキとトドマツの関係が根元位置と樹冠で対照的に異なっていることが注目される。

シナノキの根元位置は他樹種と重なり度が低く排他的な分布を示していた(図-4)のに対し、シナノキ上層木(樹高18.0m以上)の樹冠とトドマツ中層木(dbh 5.0cm~樹高17.9m)の樹冠は比較的高い重なり度を示し、各サイズでクラスターを形成している。これは両林分に共通した特徴で、シナノキの上層木の樹冠下にはトドマツ中層木が比較的高い頻度で成立していることを意味している。OU267では、トドマツの中層木はイタヤカエデの上・中層木とも高い樹冠の重

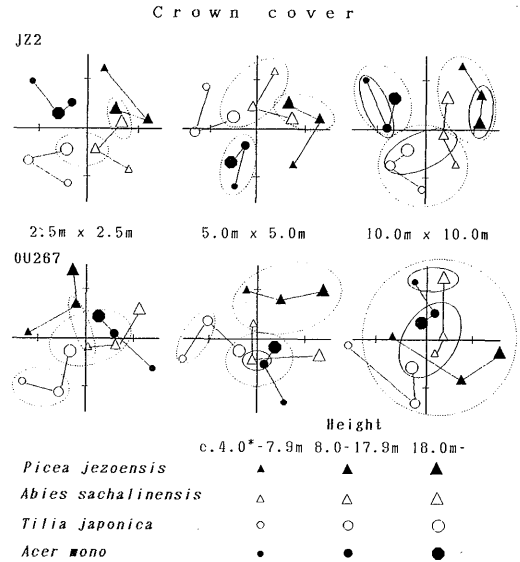


図-6. 樹冠の重なり度をもとにした樹種別樹高クラス別個体群の多次元尺度法による2次元配置

Two-dimensional NMDS ordinations of trees in four height classes for the four subject species showing group average clustering based on crown overlapping

実線、点線はそれぞれ群平均重なり度0.50, 0.25以上のクラスターを示す。*: dbh ≥ 5cm。

Ellipses drawn by solid and dotted lines indicate clusters with group average overlapping-index values of ≥0.50 and ≥0.25, respectively. *: dbh ≥ 5cm.

なり度を示しているが、これはOU267では両者の根元位置の分布が重なっている(図-4)ためである。また、トドマツとエゾマツの根元位置の重なり度が高かったのに、トドマツの中層木の樹冠だけがシナノキ上層木(両林分)やイタヤカエデ上・中層木(OU267)の樹冠と高い重なり度を示している点が気になるが、この原因もエゾマツとトドマツの根元位置の分布の差異にあると考えられる。根元位置の重なりを詳細にみると(図-4)、両林分でトドマツの方がエゾマツよりもシナノキやイタヤカエデと重なり度が高く、トドマツの生育地はエゾマツよりもシナノキやイタヤカエデの生育地と重なっている傾向があることがわかる。つまり、トドマツの生育地(根元位置)がエゾマツに比べてシナノキやイタヤカエデの生育地に接近しているために、樹冠を拡張したシナノキやイタヤカエデ上層木の樹冠下にトドマツの中下層木の方が存在しやすくなっていると考えられる。

いずれにしても、根元位置と樹冠の重なりのパターンに著しい違いがみられるのはシナノキとトドマツの関係である。シナノキの根元位置は10 m×10 mの枠サイズでも他樹種と重ならない傾向があるが、樹冠は開空部へと発達するために樹冠投影面の中心が根元位置から5 m以上離れることも稀でなく(2)、根元位置から離れた所の樹冠下にトドマツの中層木が成立できるのである。従来、シナノキは上層木の根元の周囲ばかりでなく樹冠下にもトドマツやエゾマツの稚幼樹あるいは中下層木が少ないといわれていた(16~18, 24)が、上記の結果はそれと一見矛盾するようである。もう少し詳しくシナノキ・イタヤカエデ樹冠下のトドマツ、エゾマツを見てみることにする。

3. シナノキとイタヤカエデの樹冠下に出現するトドマツ、エゾマツの樹高階別頻度

図-7は、シナノキとイタヤカエデの樹高18.0 m以

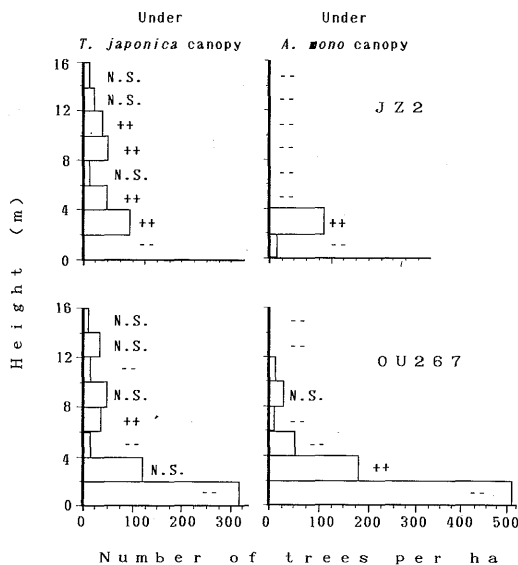


図-7. 樹高18.0 m以上のシナノキとイタヤカエデ樹冠下に出現するトドマツの単位面積当りの樹高階別本数

Number of *A. sachalinensis* in eight height classes under the crowns of *T. japonica* and *A. mono* $\geq$ 18.0 m tall

++, + : 有意水準1%, 5%レベルで期待度数より多い。--, - : 有意水準1%, 5%レベルで期待度数より少ない。

++, + : Frequency is significantly more than expected value at the 1% and 5% levels, respectively. --, - : Frequency is significantly less than expected value at the 1% and 5% levels, respectively.

N.S. : Not significant.

上の上層木の樹冠下における、トドマツの樹高クラス別の本数密度を示したものである。樹高4.0 m未満のトドマツの本数密度はイタヤカエデ樹冠下の方が高いが、樹高4.0~6.0 m以上とくに10.0 m以上のトドマツの本数密度はシナノキ樹冠下の方が高いことが両林分とともに認められる。エゾマツについても、林分OU267における樹冠下の成立状況はトドマツと全く同様の傾向を示している(図-8)。なお、林分JZ2ではシナノキ、イタヤカエデの樹冠下でのエゾマツの成立を見なかった。

この結果は既報の結果と若干異なっている。既報の代表的な例として同じOU267のシナノキ・イタヤカエデ樹冠下におけるトドマツの頻度の χ^2 自乗検定をおこなったものを見てみよう。千葉、永田(24)は上層木の下限の樹高を10.0 m、樹冠下のトドマツの樹高クラスを0.2 m以下, 0.3~1.0 m, 1.1~9.9 mの3層に分けて解析し、シナノキ樹冠下におけるトドマツを「忌避」的、イタヤカエデ樹冠下におけるトドマツを「親和」的とした。酒井ら(18)も同林分で上層木の下限の樹高を10.0 m、樹冠下のトドマツの樹高クラスを0.2 m以下, 0.3~2.0 m, 2.1~10.0 mの3層に分けて解析し、ほぼ同様の結論を導いている。

彼らの解析結果と筆者らの解析結果との差異は、上層木とする樹高の下限のとり方と樹冠下のトドマツの樹高クラスのとり方の違いによるものであるが、樹種間・階層間の関係は階層クラスのとおりによって異なる。

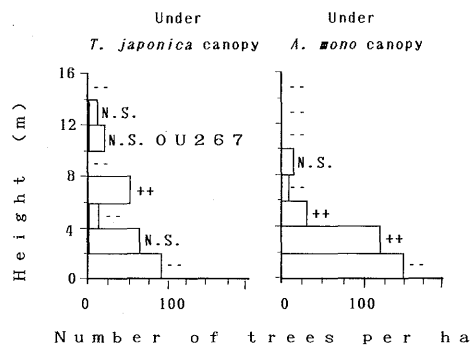


図-8. 林分OU267における樹高18.0 m以上のシナノキとイタヤカエデ樹冠下に出現するエゾマツの単位面積当りの樹高階別本数

Number of *P. jezoensis* in eight height classes under the crowns of *T. japonica* and *A. mono* $\geq$ 18.0 m tall in Stand OU267

記号は図-7に同じ。

Symbols are the same as in Fig. 7. No *P. jezoensis* could be found under the crowns in Stand JZ2.

ることに注意すべきである。イタヤカエデ樹冠下には樹高 4.0 m 以下のトドマツが多いので、今回の解析の方法でも樹高 1.1 (2.1)~9.9 (10.0)m を「中層木」にまとめた場合、OU 267 ではシナノキ樹冠下よりイタヤカエデ樹冠下の方がトドマツ「中層木」が多くなる。さらに異なる点は、彼らの解析では上層木の樹高の下限が 10.0 m であり、樹高 10 m をこえる樹冠下のトドマツは対象外にされていることである。今回の解析結果では、樹高 4.0 m 以上とくに 10.0 m 以上の中層木をみるとシナノキとイタヤカエデ上層木(樹高 18.0 m 以上)の樹冠下の本数密度が稚幼樹の傾向と逆転しているのである。この原因には、シナノキとイタヤカエデの上層木で樹冠下における更新樹の生育環境が違っていることが考えられるが、その違いは何であらうか。

4. 中・下層木の分布・生育に影響をおよぼす上層木の枝下高の重要性

図-9 は、シナノキとイタヤカエデの樹高(H)-枝下高(H_B)関係を示したものである。2 林分こみにして示してあるが、林分間にほとんど差はない。これらの 2 種の樹高-枝下高関係はつぎの式で表された。

$$\text{シナノキ: } H_B = H - 0.246 \cdot H^{1.18}$$

$$\text{イタヤカエデ: } H_B = H - 0.196 \cdot H^{1.30}$$

樹高 18.0 m 以下ではシナノキとイタヤカエデの樹高-枝下高関係にあまり違いはないが、樹高 18.0 m 以上ではシナノキの枝下高がかなり高くなっている。回帰式によると枝下高の差は樹高 10.0 m では 0.2 m であるが、樹高 18.0 m で 1.0 m、樹高 23.0 m で 1.7 m となる。実際には、シナノキの方が樹高が高くなるので、上層木における枝下高の頻度分布の差はさらに大きい(図-10)。イタヤカエデ上層木には 10.0 m 以上の枝下高を持つ個体がシナノキに比べ少ない(図-10)ことと、その樹冠下に 10.0 m 以上のトドマツやエゾマツがシナノキ樹冠下に比べて少ない(図-7)ことをあわせると、枝下高の高さと樹冠下のトドマツ・エゾマツ中層木の成立に何か関連があることが予想される。

表-1, 2 は同じ枝下高クラスのシナノキとイタヤカエデの樹冠下に生える樹高 4.0 m 以上のトドマツとエゾマツ (OU 267) の平均本数密度を示したものである。これらの表をみると、シナノキとイタヤカエデの枝下高がおよそ 8.0~10.0 m 以上の樹冠下に樹高 4.0 m 以上のトドマツ・エゾマツが成立すること、枝下高が高いほど樹冠下に成立する本数密度が高い傾向がうかがえる。ところで、孤立木や林分の樹冠層を通過し

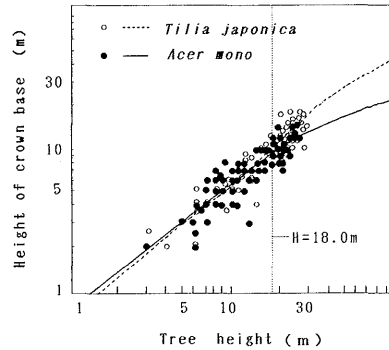


図-9. シナノキとイタヤカエデの樹高-枝下高関係
The relationships between tree height and crown-base height of *T. japonica* and *A. mono*

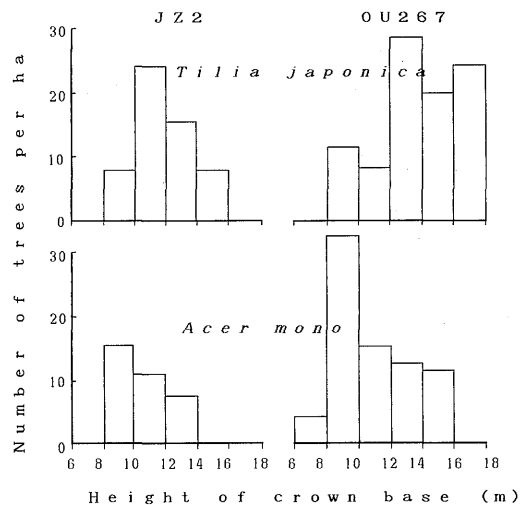


図-10. シナノキとイタヤカエデの樹高 18.0 m 以上の個体の枝下高の度数分布

Histograms of the crown-base height of the *T. japonica* and *A. mono* trees higher than 18.0 m

て来る光の量が同じならば枝下高が低いほど樹冠下の林床は暗くなることが知られている(6, 10)が、更新樹が樹高 4 m 以上に成長できる明るさが確保されるのはシナノキもイタヤカエデも枝下高が 8~10 m 以上必要であることを物語っているように思われる。これまで述べてきたように枝下高 8~10 m に対応する樹高はシナノキ、イタヤカエデともに樹高約 18 m であり、今回使用した上層木の下限の樹高と一致している。なお、同じ枝下高クラスで比べるとシナノキよりイタヤカエデの樹冠下の方がトドマツの本数密度が低い傾向があるが、OU 267 では樹種の違いよりも枝下

表-1. 同じ枝下高クラスのシナノキとイタヤカエデの樹冠下に生える樹高 4 m 以上のトドマツの本数密度ならびにその差の χ^2 -test

Tree densities of *A. sachalinensis* ≥ 4 m tall under the crowns of *T. japonica* and *A. mono* in the same crown-base height classes, and χ^2 -tests of differences between them

Crown-base height class (m)	Stand JZ2 Upper crown		χ^2 -test	Stand OU267 Upper crown		χ^2 -test
	<i>T. japonica</i> (No./ha)	<i>A. mono</i> (No./ha)		<i>T. japonica</i> (No./ha)	<i>A. mono</i> (No./ha)	
16.0~18.0	—	—		72	—	
14.0~15.9	318	—		249	201	*
12.0~13.9	117	0	**	277	112	**
10.0~11.9	179	0	**	104	105	N.S.
8.0~ 9.9	0	0		66	18	**
6.0~ 7.9	0	0		0	0	

— : No crowns were found in this crown-base height class.

**, * : Difference is significant at 1 and 5 % levels, respectively.

N.S. : Difference is not significant at the 5 % level.

表-2. 林分 OU267 における同じ枝下高クラスのシナノキとイタヤカエデの樹冠下に生える樹高 4 m 以上のエゾマツの本数密度とその差の χ^2 -test

Tree density of *P. jezoensis* ≥ 4 m tall under the crowns of *T. japonica* and *A. mono* in the same crown-base height classes and χ^2 -test of differences between them in Stand OU267

Crown-base height class (m)	Stand OU267 Upper crown		χ^2 -test
	<i>T. japonica</i> (No./ha)	<i>A. mono</i> (No./ha)	
16.0~18.0	145	—	
14.0~15.9(14.0~18.0)	0(145)	101(101)	**(*)
12.0~13.9	139	74	**
10.0~11.9(10.0~13.9)	0(139)	53(127)	** (N.S.)
8.0~ 9.9	66	55	N.S.
6.0~ 7.9(6.0~9.9)	0 (66)	9 (64)	** (N.S.)

— : No crowns were found in this crown-base height class.

**, * : Difference is significant at 1 and 5 % levels, respectively.

N.S. : Difference is not significant at the 5 % level.

Note : No *P. jezoensis* could be found under the crowns in Stand JZ2.

高による差の方が大きいようにみえる。また、OU 267 のエゾマツの分布はシナノキ樹冠下でむらがあり、上木樹種の違いによる差ははっきりしない(表-2)。しかし、いずれにしても枝下高が樹冠下に樹高 4 m 以上のトドマツ・エゾマツを成立させる重要な要因のひとつであることは、上記のように明らかであろう。

以上の結果から、樹冠下における中層木の成立過程を次のように考えることができる。シナノキ・イタヤカエデの上層木(樹高 18 m 以上)は、枝下高が 8~10 m 以上であり樹冠下で更新樹が 4 m 以上に成長する(表-1, 2)が、枝下高(樹冠基底面)に近づくほど樹冠下は暗くなる(7, 10)ので更新樹の成長は枝下高に近づくほど阻害される。さらに成長できたとしても樹冠層に物理的に伸長を阻害されるので、通常は樹冠下の更新樹の成長はせいぜい枝下高どまりと考えられる。したがって、枝下高の高いシナノキ上層木の樹冠下には枝下高の低いイタヤカエデ上層木の樹冠下よりも樹高の高い中層木が成立することになる。実際に筆者らが林分 JZ2 のシナノキ樹冠下のトドマツを伐倒調査した(2, 3)ときの観察では、樹冠に近づいたトドマツは伸長成長量が著しく少ないか梢頭が枯れるなど明らかな成長阻害を示していた。また、樹冠の直下まで成長したのち数年以内に枯れたと思われる個体があった。

林冠の間隙のある林分や孤立木では、樹冠層を通過する光の量が同じならば枝下高が高いほど樹冠下の林床が明るくなること(6, 7, 10)を考えると、シナノキの樹高 18 m 以上の上層木は、同じ樹高でもイタヤカエデより枝下高が高い(図-9)のために樹冠下の林床が明るいことが推測される。その点、酒井、千葉(17)が OU 267 でシナノキ樹冠下のトドマツ稚幼樹を「忌避」的としながらも、樹冠下のトドマツの年輪解析をおこなった結果から「むしろシナノキ(の樹冠下)が(イタヤカエデに比べて)針葉樹の生育を助けるような傾向も見られた」(括弧内は筆者による)と述べていることは示唆的である。シナノキ上層木の樹冠下は更新する稚幼樹の密度が低くても枝下高が高いために光環境が稚幼樹の成長に有利であるが、イタヤカエデはその逆と考えられるからである。また、表-1, 2 をみると同じ枝下高でもイタヤカエデの樹冠下の光環境がわずかに悪い可能性も示唆されるが、これらは今後実際に樹冠下の光環境が解析されることによって論議されるべきであろう。

5. エゾマツ・トドマツ・シナノキ・イタヤカエデ混交林における林木と樹冠の空間配置

図-11 は、エゾマツ・トドマツ・シナノキ・イタヤカエデ混交林における林木の根元位置と樹冠の配置関係を模式的に示したものである。根元位置は、2.5 m × 2.5 m 以上の広がり方でシナノキ、イタヤカエデ、針葉樹群が生育地を異にしており、その広がりぐあいで林分

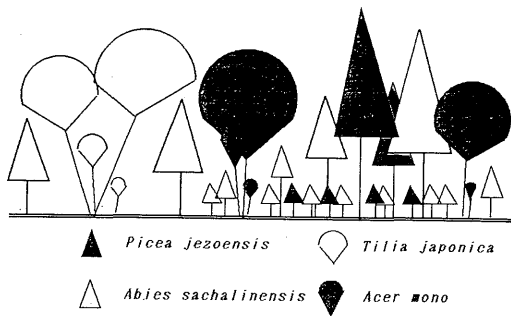


図-11. エゾマツ-トドマツ-シナノキ-イタヤカエデ混交林における林木の空間配置の図式

Schematic representation of the spatial association of trees and their crowns in *Picea-Abies-Tilia-Acer* mixed forests in Hokkaido

のパッチ構造が形成される。シナノキの生育地は、10 m×10 m 以上の広がりでは他樹種に対し排他性をもっている。また、エゾマツの生育地はトドマツよりさらに広葉樹と場所を異にする傾向がある。樹冠の配置関係の大部分は根元位置の分布を反映したものである。しかし、シナノキの根元位置は他樹種とほとんど重ならないが、樹冠は開空部へと発達する結果、根元位置から離れた所の樹冠下にトドマツが成立、成長する。イタヤカエデの樹冠下にはシナノキの樹冠下よりもトドマツの稚幼樹が多く更新している。両樹種の上層木の樹冠下ではトドマツの稚幼樹は中層木へと成長するが、その成長はせいぜい上層木の枝下高どまりである。その理由は枝下高より上になると葉層による庇陰が効いてきて、光環境が悪くなると考えられるからである。したがって、枝下高の高いシナノキ上層木の樹冠下には、枝下高の低いイタヤカエデ上層木の樹冠下より樹高の高いトドマツ中層木が多く成立する。

樹種間・階層間の分布の重なりからの従来の研究に、上層木の枝下高の影響を考慮した例はほとんどなかった。ISHIZUKA(4)は、北海道のさまざまな天然林を解析した結果、上・中層の枝下高で中・下層の高さが規定されていると考えた。本報では、トドマツの中層木の分布に上層木の枝下高が重要な影響を及ぼしていることを示した。しかし、これらは林分の静的な一段面にすぎず、パターンの成立過程やそれに関与する要因のデータは示されていない。今後は、樹冠下の光環境とトドマツの成長の関係を明らかにし、樹冠下におけるトドマツの成立過程を明らかにしていく予定である。

おわりに、本研究の発端は北海道営林局技術開発課題「天然林における樹群構造と更新の解析」(昭和54年度)として、北海道営林局技術開発室、(旧)定山溪営林署、(旧)大夕張営林署、林業試験場北海道支場(現森林総合研究所北海道支所)、王子製紙林木育種研究所が参画して進めてきたものである。当時の同局技術開発室・川崎舜平技官(現森林総合研究所北海道支所)をはじめ、関係各位の御尽力に心から感謝する次第である。

引用文献

- (1) ISHIKAWA, Y., HARUKI, M. and ITO, K.: Ecological studies of mixed forests in Nopporo National Forest, Central Hokkaido. *Jpn. Environ. Sci. Hokkaido* 9: 225~238, 1986
- (2) 石塚森吉: 針広混交林天然林の構造と動態。天然林における樹群構造と更新の解析(中間報告)。79~100, 北海道営林局, 札幌, 1980
- (3) ———: 針広混交林の形成過程。天然林における樹群構造と更新の解析(第2報)。89~101, 北海道営林局, 札幌, 1981
- (4) ISHIZUKA, M.: Spatial pattern of trees and their crowns in natural mixed forests. *Jpn. J. Ecol.* 34: 421~430, 1984
- (5) IWAIO, S.: Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowding. *Res. Popul. Ecol.* 18: 243~260, 1977
- (6) 金沢洋一: 熱帯地方の数種樹冠下の光環境。99回日林論: 415~416, 1988
- (7) 菊沢喜八郎・浅井達弘・水井憲雄: ヨーロッパトウヒ間伐試験林の林内照度。日林北支論 36: 118~120, 1988
- (8) KIMMINS, J. P.: Forest ecology. 531 pp, Macmillan Publishing company, New York, 1987
- (9) KRUSKAL, J. B.: Nonmetric multidimensional scaling: A numerical method. *Psychometrika* 29(2): 115~129, 1964
- (10) MONSI, M. and OSHIMA, Y.: A theoretical analysis of the succession process of plant community, based on the production of matter. *Jpn. J. Bot.* 15: 60~82, 1955
- (11) MORISITA, M.: Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)* 3: 65~80, 1959
- (12) 向出弘正: 個体の分布と集団構造。天然林における樹群構造と更新の解析(中間報告)。15~48, 北海道営林局, 札幌, 1980
- (13) ———: 個体分布の相関解析。天然林における樹群構造と更新の解析(第2報)。17~45, 北海道営林局, 札幌, 1981
- (14) ———: 点相関函数による樹種間親和性。天然林の生態遺伝と管理技術の研究。141~160, 北方林業会, 札幌, 1983

- (15) OGAWA, H., YODA, K., KIRA, T., OGINO, K., SHIDEI, T., RATANAWONGSE, D. and APASUTAYA, C.: Comparative ecological study on three main types of forest vegetation in Thailand I. Structure and floristic composition. *Nature and Life in SE Asia* 4: 13~48, 1965
- (16) 酒井寛一・千葉 茂: 天然林における樹種の分布と樹種間の親和性(予報). *日林誌* 61: 444~447, 1979
- (17) ———・—————: 広葉樹の樹冠下の針葉樹の生育. 天然林の生態遺伝と管理技術の研究. 141~160, 北方林業会, 札幌, 1983 a
- (18) ———・—————・永田義明: 樹種個体の分布とクローネの拡がりからみた樹種間の親和性. 天然林の生態遺伝と管理技術の研究. 65~95, 北方林業会, 札幌, 1983 b
- (19) 塩崎正雄: 微地形と土壤ならびに樹群. 天然林における樹群構造と更新の解析(第2報). 161~170, 北海道営林局, 1981
- (20) 杉本富利: 多次元尺度構成法. *Information* 2(6): 125~130, 1983
- (21) 高根芳雄: 多次元尺度法. 332 pp, 東京大学出版会, 東京, 1980
- (22) 田中 豊・垂水共之・脇本和昌: パソコン統計ハンドブックII. 多変量解析編. 400 pp, 共立出版, 東京, 1984
- (23) TATEWAKI, M.: Forest ecology of the islands of the North Pacific Ocean. *J. Fac. Agric. Hokkaido Univ.* 50: 371~486, 1958
- (24) 千葉 茂・永田義明: 針広混交林の樹群構造と更新に関する樹種間の親和性について一大夕張における解析から一. 天然林における樹群構造と更新の解析(中間報告). 49~78, 北海道営林局, 札幌, 1980
- (25) ———・—————: 針広混交林における林分構造と樹種間の親和性の時間的解析一大夕張国有林における解析から一. 天然林における樹群構造と更新の解析(第2報). 71~88, 北海道営林局, 札幌, 1981

(1988年5月2日受理)