

## 2つの被陰対応パターンと天然生林の動態

誌名	静岡大学農学部演習林報告 = Bulletin of the Shizuoka University Forests
ISSN	03899489
著者	藤本, 征司
巻/号	19号
掲載ページ	p. 33-38
発行年月	1995年3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



## 2つの被陰対応パターンと天然生林の動態 —岩見沢の針広混交林の解析から—

藤本 征司\*

Two Types of Shade Response Patterns and  
Natural Regenerated Forest Dynamics  
—An Analysis of a Mixed Forest Stand in  
Iwamizawa, Hokkaido Pref., Japan

Seishi FUJIMOTO\*

### Summary

A natural regenerated forest stand structure, especially age structure, was analyzed. A typical discrete distribution pattern was recognized in the age structure as well as in the size structure. There were many tall tree saplings not only below but above sasa height. But saplings aged 35 yrs above were absent. *Abies sachalinensis* and *Acer mono* saplings were dominant in number. These species are likely shade-tolerant ones. Relative light intensity (RLI) above sasa height indicated 7.1% (5 to 11%). It means that RLI below sasa height was extremely low.

*A. sachalinensis* saplings showed extremely low values of tree height / age ratio (H / A ratio). In addition, the values decreased with age. Many *A. mono* saplings showed low H / A ratios such as *A. sachalinensis* ones. But there are a few saplings showing high values of H / A ratios. In addition, the values increased with age dissimilar to that of *A. sachalinensis*. These facts suggest that *A. sachalinensis* and *A. mono* show different types of shade response patterns to each other. Such difference in shade response patterns is likely related to tree form diversity (eg., excurrent growth form and decurrent one). Relationships between tree form diversity and natural regenerated forest dynamics were discussed in particular reference to growth strategies.

キーワード：突出型樹種、沿下型樹種、天然生林分

Key words : Excurrent growth species, decurrent growth species, natural regenerated forest stand

これまで、冷温帯以北の高木類についての樹種による被陰対応パターンの違いや攪乱に対する対応パターンの違い、また、その遺伝的樹形との関係などについて解析してきた。そして、これらの結果に従って、冷温帯以北の高木類の生育・更新戦略を突出型樹形を呈する樹種（突出型樹種）が示す「非競合・非定着的戦略」と沿下型樹形を呈する樹種（沿下型樹種）が示す「競合・定着的戦略」に分ける類型区分を提案した。（FUJIMOTO &

MIYAKAWA, 1991；藤本, 1993-a, b）。これは、DELEUZE & GATTARI(1980)による社会科学理論（定住的なものと遊牧的なものを分ける考え方）にヒントを得て、GRIME(1977)による植物の3つの適応戦略類型を2つの類型にまとめた類型区分である。この考え方は、樹木、特に冷温帯以北の高木類の適応戦略の類型区分としては、GRIME(1977)も含めた既存の諸類型区分（BORMANN & LIKENS, 1979など）よりも、より多くの生態

\*静岡大学農学部附属上阿多古演習林 The Kamiatago University Forest, Faculty of Agriculture, Shizuoka University

学的事象の説明が可能な、より妥当性の高い区分と考えられる。しかし、いまだデータ量が少なく、必ずしも充分説得力のある理論となっていなかったことも確かである。そこで、本報告では、北海道岩見沢国有林内の天然生林での野外調査結果の整理・解析を通して、以上のような考え方の妥当性についての再検討を試みた。特に、提案した考え方に従うことで、天然生林の動態についての理解がどこまで深まるかに焦点を絞り、解析した。

野外調査に際し、北海道営林局の方々、特に川崎舜平氏（現森林総研北海道支所）と橋場功氏からは、様々な便宜をはかっていただいたほか、貴重な御助言をいただいた。また、調査当時の北海道大学農学部林学科（現森林科学科）造林学講座の在学生の方々には現地調査を手伝っていただいた。深謝の意を表する。

### 調査地と方法

調査地は北海道営林局岩見沢営林署管内の天然生林（317林班、標高360 m）である。調査地周辺は上層をミズナラ、トドマツなどが占め、下層にトドマツ、イタヤカエデが多い、典型的な複相林型を呈する針広混交林であった。ここに10 m×10 mの方形区（プロット-1）を設定し、プロット内に生育するすべての高木個体の樹種、位置、樹高、胸高直径（又は根元直径）を調べた。稚幼樹の生育環境を把握するため、林内10地点（地上高1.8 m）の相対照度も測定した。また現地調査の後、全個体を根元から伐倒し、円盤を採取して齢を査定した。年輪の明瞭なものは実体顕微鏡で、不明瞭で判読困難なものについては、平刃の彫刻刀で徒手切片を作成し、サフラニンとファストグリーンFCFで2重染色したのち、光学顕微鏡で齢査定した。

### 結果と考察

Fig.1にプロット-1の樹冠投影・個体位置図を示した。プロット内の林冠層は、プロット内に存在するミズナラ、トドマツの大径木各1本とプロット外から張り出していたトドマツ、ハルニレ、ミズナラの中径木によって構成され、これらの個体によって林冠閉鎖が進んでいた。

Table 1 に樹種別胸高直径階別本数を、Ta-

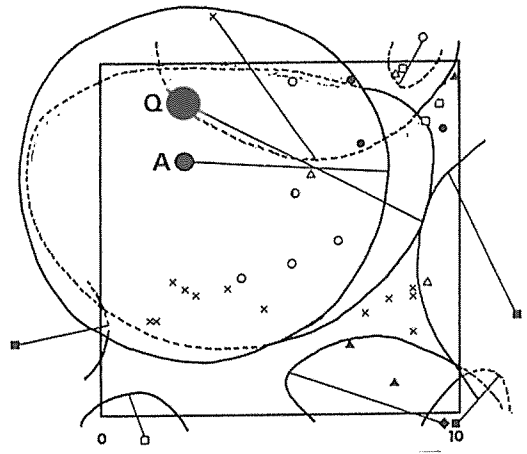


Fig. 1. Crown projection (above 6cm in DBH) and tree distribution (above 1 m in height) in Plot-1. Q and □, *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*; A and ■, *Abies sachalinensis*; ×, *Acer mono*; ○, *Tilia japonica*; △, *Acer japonicum*; ▲, *Acanthopanax sciadophylloides*; ●, *Kalopanax pictus*, ◆, *Ulmus davidiana* var. *japonica*.

ble2 に樹種別樹高階別本数を示した。ミズナラ、トドマツ大径木各1本の胸高直径はそれぞれ94 cmと45 cmであった。その他はすべて4 cm未満の稚幼樹であった。ミズナラ、トドマツ各大径木の樹高はそれぞれ20 mと25 m、その他の樹高は4 m未満であった。稚幼樹の本数はha当り10600本、ササ高を超える樹高1.5 m以上の本数でも2500本と算定された。多数の稚幼樹が生育していたことになる。その内、トドマツが3900本、イタヤが2200本で、これら2種で全体の6割以上を占めていた。これら両樹種の高い密度は、それらの耐陰性の高さを示すものといえる。林床植物の調査は独自には行なわなかったが、同一箇所を調査した鮫島・佐藤（1981）によると、クマイザサの被度が5と極めて高かったほか、ヤマブドウ、イワガラミが被度1～2、ミヤマスマレなどが+で認められた。クマイザサの高い被度は、ササにとっての光環境、すなわちササ高を超えた光環境が極度に劣悪とはいえなかったことを意味する。好陽性が高いヤマブドウが認められたことでも、このことはわかる。実際に、地上高2 m地点の林内相対照度は平均7.1%（最大10.8%、最低5.0%）と、必ずしも極度に低いとはいえなかった。しかし高いともいえず、またササ

Table 1. Number of trees in each DBH class of Plot-1 (10m×10m, Iwamizawa)

Species	DBH (cm)	0~1	1~2	2~3	3~4	45~46	94~95	Total
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>				2	1		1	4
<i>Abies sachalinensis</i>	38					1		39
<i>Acer japonicum</i>	2	5			1			8
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>			1	2				3
<i>Tilia japonica</i>	15	2	1					18
<i>Kalopanax pictus</i>			2	1				3
<i>Acer mono</i>	17	5						22
<i>Ulmus laciniata</i>	11							11
Total		83	15	6	2	1	1	108

Table 2. Number of trees in each height class of Plot-1 (10m×10m, Iwamizawa)

Species	Height (m)	0~1	1~2	2~3	3~4	20~21	25~26	Total
<i>A. sachalinensis</i>	38						1	39
<i>Q. mongolica</i> var. <i>g.</i>				1	2	1		4
<i>Ac. japonicum</i>	2			4	2			8
<i>Ac. mono</i>	10	6	5	1				22
<i>Aca. sciadophylloides</i>				2	1			3
<i>T. japonica</i>	14	1	3					18
<i>K. pictus</i>			1	2				3
<i>U. laciniata</i>	11							11
Total		75	8	17	6	1	1	108

Table 3. Age structure of tall trees in Plot-1 (10m×10m, Iwamizawa)

Species	Age (yr)	0~5	5~10	10~15	15~20	20~25	25~30	30~35	115~120	420~425	Total
<i>Q. mongolica</i> var. <i>g.</i>							2	1		1	4
<i>A. sachalinensis</i>	6	3	4	10	11	2			1		39
<i>Ac. japonicum</i>			1	1		2	4				8
<i>Ac. mono</i>			2	7	4	8	1				22
<i>Aca. sciadophylloides</i>						3					3
<i>T. japonica</i>	8	4	1	1	1	3					18
<i>K. pictus</i>					1	2					3
<i>U. laciniata</i>	11										11
Total		25	7	8	19	16	22	6	1	1	108

などの高い被度から考えて、ササ下の光環境は劣悪であったと推察される。

Table 3 に樹種別年齢構成表を示した。ミズナラ、トドマツ大径木は、それぞれ、420~425年、115~120年であった。それ以外はすべて35年未満で、樹種を通して見ると、5

年未満と15~30年に齢が集中していた。プロット周辺についても、個体のサイズ分布から考えて、同様の傾向がうかがえた。すなわち、天然生林は不連続的な年齢構成を示す場合が多い(太田ら, 1969; 石塚, 1983; 織田ら, 1984; 佐野, 1988など)が、プロットの林分

もその例のひとつといえる。

不連続的な齢構成は、時間の経過に伴う林内環境の変化によって生じる場合と攪乱によって生じる場合が考えられるが、前者と後者では、林分の推移が自発的に生じたか他発的に生じたか、すなわち autogenic な推移か allogenic な推移か (SPURR & BARNES, 1980) の違いがある。そのため、不連続的な齢構成の原因を特定することは森林の推移パターンを理解するうえで重要な意味を持つ。まず、5年未満への齢の集中は、ササ下の劣悪な光条件から推察して、稚苗の耐忍限界によると推察される。25~30年のピークについては、30年以上前に上層林冠や下層のササ層などに何らかの攪乱が起こった可能性が考えられる。攪乱を契機として天然生林が allogenic (SPURR & BARNES, 1980) に推移していく事例報告は少なくない (中静・山本, 1987; 佐野, 1988など)。しかし、これらの稚幼樹の多くが存在していたササ上の光環境も必ずしも良好とはいえないので、稚幼樹の耐忍限界に起因する可能性も考えられる。そうであれば、齢の集中は、むしろ autogenic な変化となる。これら外因と内因の双方が影響したことも考えられ、結局、林内環境条件との関連でのみ齢集中の原因を特定することは困難

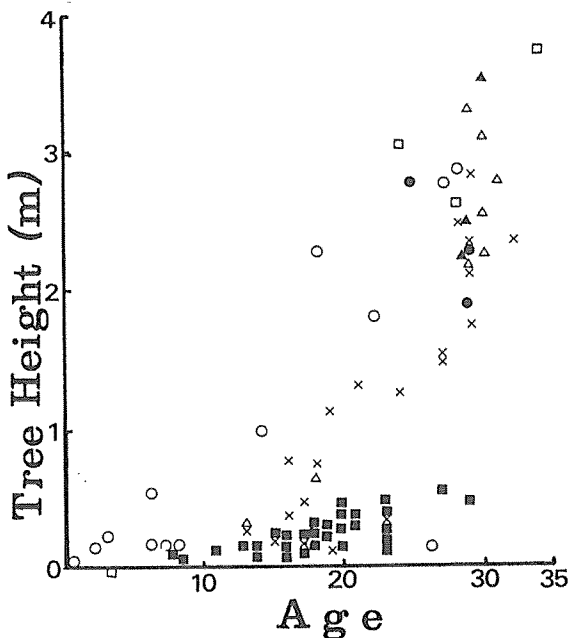


Fig.2 Age and tree height.  
For each symbol, refer to the notes of Fig.1.

と思われる。

しかし、齢と樹高の関係などの稚幼樹の生育パターンも考慮に入れると、ある程度まではその原因が特定可能となる。Fig.2にプロット内の上層木2本を除く全個体の齢-樹高相関図を示した。トドマツでは、どの個体も樹高/齢の値が小さく、また高齢のものほど、その傾向が大きかった。この樹種の場合は、成長が緩慢で、かつ、途々に樹高成長が衰えていたと思われる。また、25年を越える個体でもササ高は越えていなかったため、ササ下の光環境が劣悪であることも考慮に入れると、トドマツの場合は30数年程度が耐忍限界であり、そのため、35年を越す個体が認められなかった可能性が高い。イタヤカエデでは樹高/齢が極めて大きい個体も認められた。またトドマツとは逆に、齢とともに樹高/齢が増加していた。そのため、イタヤカエデは、トドマツより成長が盛んで、また、高齢個体ほどその傾向が大であったと考えられる。またこれら高齢個体は、ササ高は越えていたものの、再び光環境が劣悪化する上層木の枝下高に到達するサイズには程遠かった。そのため、さらに高齢な個体が存在しなかった理由を耐忍限界に求めることは困難である。すなわち、この樹種の齢の集中に関しては30年以上前に攪乱があったことを想定する必要がある。結局この集中は、何らかの攪乱を契機として他発的に生じた面と、時間の経過に伴う林内環境の変化によって自発的に生じた面の両面が関与して生じたと結論される。

次に、以上のような分析結果に沿って、プロットの林分の調査時点までの推移について考えていく。まず、耐陰性が極めて高いトドマツの侵入は、かなり以前から生じていたものと思われる。そして、30年以上前に、ササ層の消失や上層林冠の消失といった何らかの攪乱が生じ、おそらくそれを契機として、トドマツほどは耐陰性の高くないイタヤカエデなども数多く侵入・定着してくるようになったと考えられる。この時期に、トドマツの前生樹の成長が活発化するようになったことも考えられる。以上のように、30年以上前から、自発的かつ他発的にトドマツやイタヤカエデ稚幼樹が多数林床に侵入・定着してくるようになったと考えられるが、以下に触れ

るように、これら両者では、その後が生じたと思われる林床の光条件の再劣悪化に対する対応が異なるようになったのではないかと推察される。すなわち、トドマツでは劣悪な光環境条件下で、耐忍限界に到達した個体が増加し、途々に個体数を減らしていくと同時に、残った個体も小さなサイズのままササ下に取り残されるようになったと推察される。それに対して、イタヤカエデの場合は、このような条件下でも、一部の個体は同齡のトドマツをはるかに越えるサイズに到達し、盛んな成長を継続し、ササ高を越えるようになったと推察される。

次に、プロットのような林分のその後の推移について考えると、まず、トドマツの場合は、耐陰性は極めて高いが、ササ下に取り残された状態にあるので、その多くはいずれ耐忍限界に到達して枯死していくものと推察される。すなわち、何らかの攪乱がなければ、その後トドマツが高密度で上層木化してくる可能性はほとんどないと考えられる。また、林床に高密度にササ群落が発達する傾向は、冷温帯以北の天然生林に広く認められる事象であるので、以上のようなトドマツの挙動は冷温帯以北で、かなり一般的なものと考えられる。それに対して、イタヤカエデの場合は、トドマツほどの耐陰性はないものの、ササ高を越える個体が多いので、その一部は攪乱による環境条件の好転を待つことなく、徐々に上層木化する可能性があると考えられる。また、一般に冷温帯以北の天然生林の中層にはイタヤカエデが多いことに着目すると、このようなイタヤカエデの挙動も、冷温帯以北で広く認められる傾向と推察される。

ところで、以上のようなトドマツとイタヤカエデの被陰対応パターンの相違がこれら両樹種の樹形の違いに対応していることは極めて興味深い。すなわち、トドマツで認められたような、光条件が好転しない限り、上層木化できない対応は「非競争」的な対応であり、イタヤカエデで認められた、被陰下でもある程度まで成長を継続させ、結果的に上層木化していく対応は「競争的」な対応様式とみなせるが、このような対応様式は、それぞれ突出型樹種と沿下型樹種に特徴的な対応パターンといえる（藤本，1993-a，b）。すなわち、トドマツとイタヤカエデでは樹形が異な

っているため、違った被陰対応パターンを示しているものと推察される。このように樹形と関連付けることで、これら両樹種の被陰下での挙動の違いが体制的特性の違いから演繹的に説明可能となる。このことはまた、樹形に着目することで、天然生林の構造や推移の方向も、構成樹種の特徴から演繹的に説明できるようになることを意味している。樹形の違いに着目することで、説明が容易となる生態学的事象は少なくない。既報（FUJIMOTO & MIYAKAWA, 1991；藤本，1993-a，b）において指摘してきたように、冷温帯以北の様々な樹種の生態学的性質（適応戦略）が包括的に理解できるようになり、冷温帯以北の森林の基本構造や推移パターンについても、図式的にはあるが、より実態に即した解釈が可能となる。上述したように、樹形の違いは、具体的な林分の推移パターンの説明原理でもあり得る。このことは樹形の重要性を考えるうえで極めて興味深い。すなわち、これまでの解析や今回の解析結果から考えて、突出型樹形と沿下型樹形の違いの持つ意味は極めて大きく、突出型樹種と沿下型樹種を区分する考え方は冷温帯以北の天然生林の重要な認識枠組みのひとつとなり得ると考えられる。しかし、すでに触れた通り、この類型区分が充分実証されたものでないことも確かである。今回は、齡と樹高の解析のみに終わったが、被陰対応様式の樹種による違いを考えていく場合には、さらに、各樹種の示す樹高成長パターンや枝形成も含めた樹形全体の形成パターンの比較も重要となる。今後は、トドマツ、イタヤカエデ以外の樹種の解析も必要である。提案した類型区分が、暖温帯以南の天然生林や、里山といったような古くから人間の手が大幅に入り、多分に人工的な景観を構成するようになった森林の理解にも役立つかどうかなどについても検討を加えていく予定である。

#### 引用文献

- BORMANN, F. H. & G. E. LIKENS (1979): Pattern and Process in a Forested Ecosystem. Springer-Verlag.
- DELEUZE, G. & F. GATTARI (1980): Mille Plateaux. Minuit. [A Thousand Plateaus, trans. by B. Massumi (1987), Athlone Press]

- FUJIMOTO, S. & M. MIYAKAWA (1991): Growth characteristics of *Betula ermanii* in particular reference to response patterns at timber lines. J. Agr. Hokkaido Univ., 65, 219-228.
- 藤本征司 (1993-a) :1977年有珠山噴火後の森林植生の14年間の推移—特に高木類の対応パターン—. 日生態会誌, 43, 1-11.
- 藤本征司 (1993-b) :北海道の高木類の生育・更新様式に関する比較形態・生態学的研究. 静大演報, 17, 1-64.
- GRIME, J. P. (1977): Evidence for the existance of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. Amer. Natur, 111, 1169-1194.
- 石塚森吉 (1983) :上芦別ミズナラ林における構造と組成の維持機構. 天然林における樹群構造と更新の解析 (第3報), 63-71, 北海道営林局.
- 中静 透・山本進一 (1987) :自然攪乱と森林群落の安定性. 日生態会誌, 37, 19-30.
- 太田嘉四夫・五十嵐恒夫・藤原滉一郎 (1969): 北海道の森林における主要樹木の時間的・空間的分布, その1, トドマツ天然林 (予報). 日林北支講, 18, 45-48.
- 織田春紀・中戸川仁・近藤光春 (1984) :広葉樹林における世代の構造—夕張国有林513林班—. 天然林における樹群構造と更新の解析 (第4報), 73-88, 北海道営林局.
- 鮫島惇一郎・佐藤 謙 (1981) :針広混交林の林床植生. 天然林における樹群構造と更新の解析 (第2報), 145-157, 北海道営林局.
- 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.
- SPURR, S. H. & B. V. BARNES (1980): Forest Ecology. 3ed. John Willey & Sons.