

岩手県鶯宿地方のアカマツ人工林における亜高木層の落葉広葉樹の密度の違いが林床のクマイザサ、稚樹の密度に及ぼす影響

國崎 貴嗣^{*,1}

國崎貴嗣：岩手県鶯宿地方のアカマツ人工林における亜高木層の落葉広葉樹の密度の違いが林床のクマイザサ、稚樹の密度に及ぼす影響 日林誌 86: 258~264, 2004 林齢 31~39 年のアカマツ人工林を対象に、林冠層のアカマツ、亜高木層の落葉広葉樹、林床のクマイザサ、稚樹の間における密度（胸高断面積合計、本数密度、地上部現存量）の対応関係を調べた。アカマツと落葉広葉樹の密度との間に相関は認められなかった。一方、落葉広葉樹の密度は、着葉期のクマイザサ群落表面の相対光量（rPFD）やクマイザサの密度との間に負の相関を示した。クマイザサの密度は rPFD との間に正の相関を示した。また、稚樹の密度はクマイザサの密度と負の相関を示した。以上のことから、階層の発達したアカマツ人工林では庇陰効果により、亜高木層の落葉広葉樹の密度が林床のクマイザサの密度に対し負の影響を、クマイザサの密度が稚樹の密度に負の影響を与えていると結論される。

キーワード：階層構造、クマイザサ、樹木の更新、庇陰効果

Kunisaki, T.: Effects of the Density of Midstory Deciduous Hardwood Trees on Understory Vegetation in *Pinus densiflora* Plantations in Ohshuku District, Iwate Prefecture, Northern Japan. J. Jpn. For. Soc. 86: 258~264, 2004 I examined the correlations among density parameters (basal area, stem or culm density, and aboveground biomass per unit area) of overstory trees, midstory trees, and understory vegetation (dwarf bamboo *Sasa senanensis* and tree saplings) in closed and stratified young plantations of *Pinus densiflora* and deciduous hardwood species. The overstory tree density (*P. densiflora*) was not correlated with the midstory tree density (deciduous hardwoods). By contrast, the midstory tree density was negatively correlated with the dwarf bamboo density and the light intensity above the understory vegetation in September, when the deciduous hardwoods were leafy. The dwarf bamboo density was positively correlated with the light intensity above the understory vegetation in September. The dwarf bamboo density negatively affected the tree sapling density. In conclusion, the shading effect of midstory hardwoods regulated dwarf bamboo density. In turn, the dwarf bamboo inhibited tree regeneration in stratified *P. densiflora* plantations. **Key words:** *Sasa senanensis*, shading effect, stratification, tree regeneration

I. はじめに

今日、生物多様性に配慮した森林造成は世界的な課題であり（Hunter, 1999；Fujimori, 2001）、その一環として、針葉樹人工林の針広複層混交林への誘導が注目されている（Cannell *et al.*, 1992；Kerr, 1999；長池, 2000）。こうした針広複層混交林の造成施業では、人工林内に多様な広葉樹を天然更新させ、樹齢の違いや成長特性の種間差を利用することで、階層構造の発達した林分に誘導する（Kerr, 1999）。しかし、日本における針葉樹人工林の針広複層混交林への誘導技術は、不成績人工林の場合（豪雪地帯林業技術開発協議会, 2000）を除いてまだ十分に検討されていない。針広複層混交林の発達パターンは植栽樹種や育林作業履歴によって異なると考えられている（長池, 2000）。そのため、育林作業履歴の明らかな、様々な樹種の針葉樹人工林を対象に、広葉樹の天然更新や階層構造に関する基礎情報を収集していく必要がある（長谷川・平, 2000；杉田ら, 2003）。

木材生産を主目的としながら針広複層混交林に誘導する場合、植栽木が天然更新広葉樹との光を巡る競争によって

激減しないよう、保育作業により種間競争を制御することが重要である。また、多様な樹種の天然更新を促す場合にも、種間競争に注意を払う必要がある。こうした樹種間の光を巡る競争は、光の垂直分布と密接に関係する林分の階層構造によって強く影響される（隅田, 1996；石田, 2000）。それゆえ、針広複層混交林の各階層間における個体密度の対応関係を明らかにすることは、階層間での個体の競争関係を推定する上で極めて重要となる（Simmons and Buckley, 1992；Caccia and Ballare, 1998；McKenzie *et al.*, 2000）。

積雪寒冷地の岩手県ではスギ、アカマツ、カラマツが主要な植栽針葉樹種であり、特にアカマツの人工林面積は都道府県別で最も広い（農林水産省統計情報部, 2003）。アカマツ人工林の林内光量は、一般にスギ人工林より多いため（外館・野呂, 1991；國崎, 2002）、アカマツ人工林内には下刈りや除伐後に多くの広葉樹が再生、侵入し、亜高木層を形成する（Kunisaki and Mitsuishi, 2003；國崎・三石, 2003）。また、アカマツ人工林内には亜高木層の落葉広葉樹のみならず、林床ではクマイザサが繁茂しやすい（Higuchi, 1977；林野庁, 2003）。このように、岩手県下

* 連絡・別刷請求先（Corresponding author）E-mail: kunisaki@iwate-u.ac.jp

¹ (独) 岩手大学農学部 (020-8550 盛岡市上田 3-18-8)

Faculty of Agriculture, Iwate University, 3-18-8 Ueda, Morioka 020-8550, Japan.
(2004 年 3 月 9 日受付；2004 年 6 月 29 日受理)

ではアカマツを林冠層、落葉広葉樹を亜高木層、クマイザサや稚樹を林床植生層とするアカマツ人工林が一般的に見受けられる。しかし、アカマツ人工林における各階層の樹木密度がいかなる対応関係を示すのかについてはほとんど調べられていない。

同様な保育作業が施された岩手県鶯宿地方のスギ若齢人工林では、林冠層のスギの胸高断面積合計と亜高木層の落葉広葉樹の樹幹本数密度との間に負の相関が認められている（國崎・川村，2000）。アカマツ人工林でも同様に林冠層の樹木密度と亜高木層の樹木密度との間に負の相関が認められる可能性がある。また、ササの地上部現存量はササ群落表面の光量と密接な関係にある（河原・只木，1978；豊岡ら，1981；Agata and Kubota, 1985；土居・武田，1996）。そのため、アカマツや落葉広葉樹の密度がクマイザサの密度に影響することが予想される。しかし、いずれの階層の樹木密度が強く影響するのかは明らかでない。また、天然林においてはササが樹木の更新を阻害することはよく知られている（Nakashizuka, 1988；Gratzer *et al.*, 1999）。しかし、針葉樹人工林において、ササ群落表面の光量やササの密度と、林床の稚樹密度との対応関係を調べた例は見受けられない。

林冠が閉鎖し、落葉広葉樹が亜高木層として混交した林齢 31～39 年のアカマツ人工林を対象に、階層間の樹木密度とクマイザサの密度の対応関係を明らかにするのが本論文の目的である。まず、林冠層のアカマツの密度が亜高木層の落葉広葉樹の密度に及ぼす影響について検討した。次に、アカマツと亜高木層の落葉広葉樹の密度の違いがクマイザサの密度に及ぼす影響について検討した。さらに、クマイザサ群落表面の光量とクマイザサの密度の違いが、林床の稚樹密度に及ぼす影響について検討した。以上の解析から、アカマツ人工林における階層間の光を巡る競争関係について考察した。

II. 調査地と方法

1. 調査地

調査地は、岩手県雫石盆地から奥羽山脈への移行帯に位置する岩手大学農学部附属御明神演習林（39°40'N, 140°55'E）内のアカマツ人工林である。調査地の標高は 250～290 m である。調査地から約 500～1,400 m 離れた位置（標高 230 m）における気象観測資料（1990～2002 年）によれば、年平均気温 9.2°C、暖かさの指数 74.1、年平均降水量 1,706 mm である。また、調査地から約 600～1,500 m 離れた位置（標高 240 m）における気象観測資料（1977～1985 年と 2003 年）によれば、年平均最深積雪深は 82 cm である。御明神演習林における施業沿革簿と、林野庁が 1959 年に撮影した白黒空中写真を確認したところ、いずれの調査地もアカマツが植栽される前はアカマツ天然林であった。

施業沿革簿によれば、各調査地では、アカマツの植栽後、林齢 4～5 年まで下刈りが実施された。その後、林齢

7～13 年の間でつる切りや除伐が実施された。除伐以降、間伐を含む育林作業は調査時点まで実施されていない。各調査地において、アカマツ以外で常在度の高い樹種は高木種のコナラ、アズキナシ、カスミザクラ、小高木種のヤマウルシ、リョウブ、ヤマモミジ、マルバアオダモ、低木種のノリウツギ、タニウツギである（Kunisaki and Mitsuishi, 2003）。また、伐倒した試料木における地上高 0.2 m の円板年輪数の解析から、亜高木層を構成する落葉広葉樹の多くが除伐以降に再生または侵入したと推定される（國崎・三石，2003）。

2. 調査方法

2000 年 5～10 月と 2003 年 7 月に、ほぼ同齢級（林齢 31～39 年）のアカマツ人工林を対象に 0.04 ha（20 m×20 m）の調査区を計 16 個設定した（図-1）。調査区の設定にあたっては、調査区の周縁から外側 10 m を含めて林冠が閉鎖しており、かつ傾斜度が 5 度未満の平坦地を選んだ。調査区の設定数は 2000 年 10 林分、2003 年 6 林分である。調査区内の胸高直径 1 cm 以上の生立木について、樹種名を記録し、胸高直径を輪尺により 2 cm 単位で、樹高を超音波測高器（Vertex III, Haglöf 社）により 0.1 m 単位で測定した。なお、2000 年設定の調査区ではクマイザサの調査を翌年実施したので、2001 年のクマイザサ調査の直前に、調査区内で新規枯損木が発生していないことを確認した。

2000 年設定の調査区では 2001 年 8 月、2003 年設定の調査区では 2003 年 8 月に、各調査区の中央線上に、調査区の周縁を除いて 5 m 間隔で 1 m² のコドラートを三つずつ設定した。そして、コドラート内のクマイザサの稈高をコンベックスにより 5 cm 単位で測定した。また、2001 年には 2001 年設定のコドラート 30 個で、2003 年には全コド

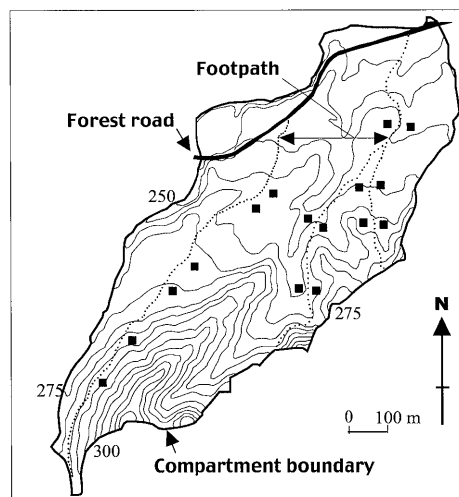


図-1. 調査地の地形と調査区の空間的配置
Location of plots and topographical features of study site.

数字は標高 (m) を、黒の四角は調査区を示す。
Numerals show the altitude (m) ; ■, Study plots.

ラート 48 個で光量子束密度 (PFD) を測定した。2001 年設定の 30 個のコドラートにおいて 2001 年と 2003 年に PFD を測定したのは、2001 年の PFD のデータではアカマツや亜高木層の落葉広葉樹の密度との対応関係を、2003 年の PFD のデータでは 2003 年に調査した稚樹密度との対応関係を、それぞれ検討するためである。8 月 (落葉広葉樹の着葉時) と 11 月 (落葉広葉樹の落葉後) に、ほぼ一様な曇天日をそれぞれ 1~2 日選び、各コドラートにおける地上高 1.5 m の位置に光量子センサ (IKS-27, 小糸工業) を 1 カ所設置し、PFD を 5 分間連続して測定した。クマイザサの最大稈高が 1.5 m 以上の場合はクマイザサ群落の表面にセンサを設置した。いずれの日も 10~14 時の間に測定を実施した。同日同時時間帯に、各調査区から約 500~1,400 m 離れた位置にある土場でも地上高 1.5 m の位置で PFD を測定した。なお、全天空写真により推定した土場の天空率 (Inoue *et al.*, 2002) は 93% であり、相対 PFD (rPFD) を求めるための疎開地として特に問題ないと判断した。

2003 年 8 月、全コドラート内の樹高 1.3 m 未満の樹木 (以下、稚樹とする) について、樹種名を記録し、樹種ごとに本数を数えた。なお、2003 年における稚樹の調査、クマイザサの調査および 8 月の PFD の測定については 2 週間以内に実施し、期間を極力空けないようにした。

2002 年 8 月、各コドラートにおけるクマイザサの地上部現存量を非破壊的に推定するため、調査区外で、クマイザサの繁茂状態の異なる地点に 1 m² の刈り取り区画を任意に計 20 個設けた。そして、区画内の生立したクマイザサの稈高を測定した後、地際から刈り取って、研究室に持ち帰った。各区画の試料ごとに恒温乾燥機により 85~90°C で全乾状態 (信田, 2000) になるまで乾燥させた後、重量を測定した。

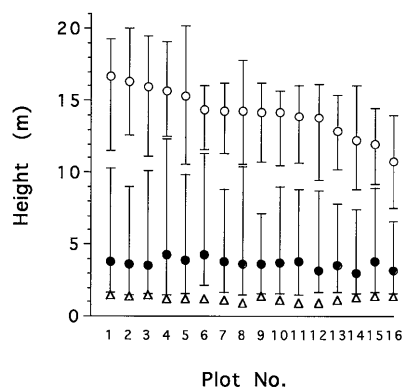


図-2. 16 調査区におけるアカマツと落葉広葉樹の樹高分布
Height distributions for *Pinus densiflora* and hardwoods in 16 study stands.

○, ●, △ はそれぞれアカマツの平均樹高, 落葉広葉樹の平均樹高, クマイザサの最大稈高を示す。エラーバーは最大樹高, 最小樹高を示す。
○, Mean height of *Pinus densiflora*; ●, Mean height of hardwoods; △, Maximum height of *Sasa senanensis*. Upper and lower vertical bars show maximum and minimum heights, respectively.

3. データ解析

刈り取ったクマイザサの地上部現存量と積算稈高との関係を (1) 式で近似した ($r^2=0.89$, $p<0.0001$, $n=20$)。

$$W=6.40H-15.69 \quad (1)$$

ここで, W は地上部現存量 (g/m²), H は積算稈高 (m/m²) である。(1) 式を用いて、各コドラートのクマイザサの地上部現存量を推定した。

すべての調査区において、アカマツの最小樹高は落葉広葉樹の最大樹高より高かった (図-2)。そこでアカマツを林冠層, 落葉広葉樹を亜高木層と定義した。各調査区における亜高木層の樹木密度パラメータの計算にあたっては、クマイザサの最大稈高より樹高の低い落葉広葉樹を除外した。また、林床植生層についてはクマイザサと樹高 1.3 m 未満の稚樹に分けて、密度パラメータを計算した。林冠層の樹木密度パラメータとしてアカマツの樹幹本数密度 (SDP) と胸高断面積合計 (BAP) を、亜高木層の樹木密度パラメータとして落葉広葉樹の樹幹本数密度 (SDH) と胸高断面積合計 (BAH) を用いた。林床植生層の個体密度パラメータとしてクマイザサの稈本数密度 (CDS) と地上部現存量 (ABS), 稚樹の本数密度 (SDS) を用いた。また、クマイザサ群落表面の光量の指標として、落葉広葉樹の着葉期 (8 月) と落葉後 (11 月) の rPFD (それぞれ PFDA, PFDN) を用いた (表-1, 2)。

2 変数間の変化傾向の関係を分析するため、各階層間の個体密度パラメータの対応関係、およびクマイザサ群落表面の光量と各階層の個体密度パラメータとの対応関係を Spearman の順位相関係数を用いて分析した。なお、林冠層の樹木密度および亜高木層の樹木密度パラメータと稚樹密度パラメータとの対応関係については、調査時期が 3 年

表-1. 各階層の個体密度と林内光量のパラメータの略称一覧

Abbreviations of density parameters and light intensity.

Overstory's parameters

SDP: The stem density of *Pinus densiflora* (trees/ha) (アカマツの樹幹本数密度)

BAP: The basal area of *Pinus densiflora* (m²/ha) (アカマツの胸高断面積合計)

Midstory's parameters

SDH: The stem density of hardwoods (trees/ha) (落葉広葉樹の樹幹本数密度)

BAH: The basal area of hardwoods (m²/ha) (落葉広葉樹の胸高断面積合計)

Understory's parameters

CDS: The culm density of *Sasa senanensis* (culms/m²) (クマイザサの稈本数密度)

ABS: The above-ground biomass of *Sasa senanensis* (g/m²) (クマイザサの地上部現存量)

SDS: The stem density of saplings (trees/m²) (稚樹の本数密度)

Light intensity

PFDA: Relative photon flux density above understory in August (%) (着葉期のクマイザサ群落表面の rPFD)

PFDN: Relative photon flux density above understory in November (%) (落葉後のクマイザサ群落表面の rPFD)

表-2. 各調査区における各階層の個体密度, 林内光量パラメータの値
Density parameters and light intensity used in each plot.

Plot No.	SDP (trees/ha)	BAP (m ² /ha)	SDH (trees/ha)	BAH (m ² /ha)	CDS (culms/m ²)	ABS (g/m ²)	SDS (trees/m ²)	PFDA (%)	PFDN (%)
1	1625	32.8	1700	2.3	26 (16)	148.7 (132.3)	(0)	6.7 (5.6)	16.8 (16.0)
2	1575	34.5	2150	2.3	27 (17)	140.2 (102.8)	(1)	7.8 (8.2)	17.4 (15.3)
3	1400	31.0	1275	2.4	24 (22)	137.7 (164.0)	(0)	8.9 (8.2)	18.1 (18.9)
4	1675	32.8	3025	3.1	17 (14)	74.8 (90.9)	(7)	5.7 (4.2)	17.2 (17.1)
5	1725	31.8	5925	8.0	8 (7)	33.3 (19.0)	(9)	2.1 (2.2)	17.0 (17.6)
6	1525	31.4	3200	2.7	16 (16)	91.5 (91.5)	(10)	5.3 (5.3)	21.3 (21.3)
7	1875	30.0	8725	7.7	9 (6)	29.0 (20.2)	(6)	1.2 (2.5)	17.1 (18.3)
8	1600	28.1	5875	5.1	12 (12)	80.6 (80.6)	(5)	2.8 (2.8)	25.5 (25.5)
9	2175	36.3	3575	2.1	15 (30)	71.6 (173.7)	(1)	4.8 (5.0)	17.8 (18.0)
10	2000	28.1	10450	5.2	9 (9)	30.6 (30.6)	(16)	2.0 (2.0)	20.5 (20.5)
11	1300	21.3	5175	4.0	13 (13)	64.8 (64.8)	(7)	3.2 (3.2)	23.8 (23.8)
12	1825	27.2	8925	6.7	8 (8)	34.9 (34.9)	(10)	1.1 (1.1)	21.3 (21.3)
13	1700	29.5	3475	4.2	19 (19)	118.5 (118.5)	(4)	4.6 (4.6)	23.9 (23.9)
14	1625	25.3	5700	2.9	18 (21)	88.0 (139.3)	(1)	5.0 (5.5)	21.1 (21.1)
15	2075	27.0	1650	1.9	29 (11)	154.5 (80.1)	(10)	10.5 (10.6)	23.1 (22.0)
16	2125	24.1	3575	2.9	37 (23)	203.4 (186.3)	(0)	8.9 (9.6)	21.8 (23.1)

SDP, アカマツの樹幹本数密度; BAP, アカマツの胸高断面積合計; SDH, 落葉広葉樹の樹幹本数密度; BAH, 落葉広葉樹の胸高断面積合計; CDS, クマイザサの稈本数密度; ABS, クマイザサの地上部現存量; SDS, 稚樹の本数密度; PFDA, 着葉期のクマイザサ群落表面のrPFD; PFDN, 落葉後のクマイザサ群落表面のrPFD。括弧内の数字は2003年の調査データである。

SDP, The stem density of *Pinus densiflora*; BAP, The basal area of *Pinus densiflora*; SDH, The stem density of hardwoods; BAH, The basal area of hardwoods; CDS, The culm density of *Sasa senanensis*; ABS, The above-ground biomass of *Sasa senanensis*; SDS, The stem density of saplings; PFDA, Relative photon flux density above understory in August; PFDN, Relative photon flux density above understory in November. Numerals in parenthesis indicate data collected in 2003.

表-3. 各階層の個体密度, 林内光量のパラメータ間における Spearman の順位相関係数 ($n=16$)
Spearman's rank correlation coefficients among parameters of density and light intensity.

	SDP	BAP	SDH	BAH	CDS	ABS	SDS	PFDA
BAP	-0.04							
SDH	0.33	-0.33						
BAH	0.12	-0.25	0.88**					
CDS	-0.07	0.02	-0.82**	-0.78**				
ABS	-0.13	-0.03	-0.80**	-0.75**	0.94**			
	(-)	(-)	(-)	(-)	(0.97**)			
SDS	-	-	-	-	-	-		
	(-)	(-)	(-)	(-)	(-0.71**)	(-0.75**)		
PFDA	-0.15	0.12	-0.91**	-0.85**	0.93**	0.89**	-	
	(-)	(-)	(-)	(-)	(0.67**)	(0.72**)	(-0.53*)	
PFDN	-0.08	-0.71**	0.08	0.02	0.09	0.22	-	-0.01
	(-)	(-)	(-)	(-)	(-0.01)	(-0.01)	(0.23)	(-0.07)

括弧内の数字は2003年の調査データに基づく Spearman の順位相関係数である。“-”は調査データがないため、計算できないことを示す。

Numerals in parenthesis indicate Spearman's rank correlation coefficients for data collected in 2003; -, Not computed because of no data. * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$.

離れていることを考慮し、分析対象から除外した。

2変数間の因果的関係を分析するため、クマイザサ群落表面の光量と各階層の個体密度パラメータの相関行列を用いてパス解析を行った。パス係数を最尤法により推定した。

III. 結 果

1. 個体密度, 光量パラメータの対応関係

各階層間における個体密度パラメータ, およびクマイザサ群落表面の光量と各階層の個体密度パラメータとの間で計算した Spearman の順位相関係数を表-3に示す。アカマツの密度パラメータ (樹幹本数密度 SDP, 胸高断面積合計 BAP) と他の階層の個体密度, 光量パラメータとの

間には, BAP と11月のrPFD (PFDN) との関係を除いて, 有意な相関は認められなかった (いずれも $n=16$, $p > 0.05$)。落葉広葉樹の密度パラメータ (樹幹本数密度 SDH と胸高断面積合計 BAH) については, クマイザサの密度パラメータ (稈本数密度 CDS と地上部現存量 ABS), 8月のrPFD (PFDA) との間に有意な負の相関が認められた ($n=16$, $p < 0.01$, $r_s = -0.75 \sim -0.91$)。CDS と ABS については, PFDA との間に有意な正の相関 ($n=16$, $p < 0.01$, $r_s = 0.67 \sim 0.93$) が (図-3), 稚樹の本数密度 (SDS) との間に有意な負の相関 ($n=16$, $p < 0.01$, $r_s = -0.71 \sim -0.75$) が認められた。また, SDS と PFDA との間にも有意な負の相関が認められた ($n=16$, $p < 0.05$, $r_s = -0.53$)。

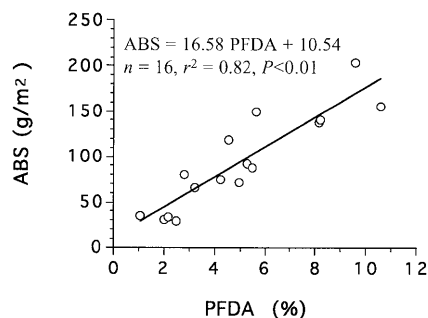


図-3. 着葉期におけるクマイザサ群落表面のPFDAとクマイザサの地上部現存量ABSとの関係

Relationships between relative photon flux density above understory in August and the above-ground biomass of *Sasa senanensis*.

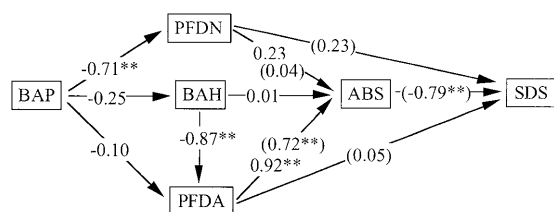


図-4. 個体密度、林内光量パラメータ間のパス図

Path diagram for density and light intensity parameters.

数字はパス係数であり、括弧内の数字は2003年の調査データに基づくパス係数である。

Numerals show path coefficients. Numerals in parenthesis indicate path coefficients for data collected in 2003. ** $p < 0.01$.

以上のパラメータの関係を、光を巡る一方向的な階層関係を考慮してパス図にまとめると図-4のとおりである。BAPとPFDNの間に負の関係が認められた($n=16$, $p < 0.01$)。また、BAHとPFDAの間に負の関係が、PFDAとABSの間に正の関係が認められた($n=16$, $p < 0.01$)。さらに、ABSとSDSの間に負の関係が認められた($n=16$, $p < 0.01$)。

2. 稚樹の組成と本数密度

1 m²のコドラート48個の調査により、林床では25種の樹木が確認された(表-4)。常在度が顕著に高かった樹種はヤマウルシ(88%:16調査区中14調査区)であった。平均本数密度が1本/m²以上の樹種もヤマウルシのみであった(2.67±2.90本/m²)。

IV. 考 察

國崎・川村(2000)はスギ人工林45林分で、林冠層のスギの平均胸高直径や胸高断面面積合計が大きくなるほど、亜高木層の落葉広葉樹の樹幹本数密度が有意に小さくなることを報告した。スギ人工林では、林冠ギャップ面積が大きいほど、ギャップ内の天然更新広葉樹の樹幹本数密度が有意に大きくなる(小谷・高田, 1999)。また、スギを林冠木とする複層林では、林内光量により雑草木の繁茂状態

表-4. 16調査区における稚樹の常在度と本数密度

Occurring frequency and density for the saplings of trees and shrubs.

Species		Frequency ^a (%)	Stem density ^b (trees/m ²)
<i>Rhus trichocarpa</i>	ヤマウルシ	88	2.67±2.90
<i>Clethra babinervis</i>	リョウブ	38	0.85±1.70
<i>Ilex rugosa</i>	ツルツゲ	25	0.58±1.75
<i>Styrax japonica</i>	エゴノキ	25	0.31±0.75
<i>Viburnum dilatatum</i>	ガマズミ	25	0.15±0.34
<i>Acer palmatum</i> var. <i>matsumurae</i>	ヤマモミジ	25	0.10±0.20
<i>Betula corylifolia</i>	ネコシデ	19	0.10±0.26
<i>Lindera umbellata</i>	オオバクロモジ	19	0.08±0.19
<i>Fraxinus sieboldiana</i>	マルバアオダモ	19	0.06±0.13
<i>Carpinus laxiflora</i>	アカシデ	19	0.06±0.13
<i>Pinus densiflora</i>	アカマツ	13	0.10±0.34
<i>Prunus levilleana</i>	カスミザクラ	13	0.06±0.18
<i>Acuba japonica</i> var. <i>borealis</i>	ヒメアオキ	6	0.10±0.42
<i>Rhododendron kaempferi</i>	ヤマツツジ	6	0.06±0.25
<i>Weigela hortensis</i>	タニウツギ	6	0.04±0.17
<i>Acer micranthum</i>	コミネカエデ	6	0.02±0.08
<i>Quercus serrata</i>	コナラ	6	0.02±0.08
<i>Aralia elata</i>	タラノキ	6	0.02±0.08
<i>Vaccinium oldhamii</i>	ナツハゼ	6	0.02±0.08
<i>Acer rufinerve</i>	ウリハダカエデ	6	0.02±0.08
<i>Sorbus alnifolia</i>	アズキナシ	6	0.02±0.08
<i>Hydrangea paniculata</i>	ノリウツギ	6	0.02±0.08
<i>Acer mono</i>	イタヤカエデ	6	0.02±0.08
<i>Cornus controversa</i>	ミズキ	6	0.02±0.08
<i>Symplocos chinensis</i>	サワフタギ	6	0.02±0.08

^a常在度(16調査区中当該樹種が確認された調査区の比)。^b平均±標準偏差。

^aThe number ratio of stands with a given species to 16 study stands.

^bMean±SD.

が異なることはよく知られている(藤森, 1989)。そのため、國崎・川村(2000)が報告したスギと落葉広葉樹の密度間における負の相関は、スギで構成される林冠層の光遮断により下層の落葉広葉樹の密度が低下したことを反映すると考えられる。一方、本論文で対象としたアカマツ人工林(以下、本アカマツ林とする)では、アカマツの胸高断面面積合計と落葉後(11月)のクマイザサ群落表面のrPFD(PFDN)との間に負の相関がみられたものの、亜高木層の落葉広葉樹の密度については、アカマツの密度との間に相関は認められなかった(表-3, 図-4)。PFDNは林冠層直下のrPFDに近い値を示すと考えられ、15.3~25.5%と(表-2)、多くの樹種が更新するために必要な光量(石田, 2000)に達していた。加藤・小見山(1999)は、ブナ林において林内散乱光の水平分布に関係なく均一に分布する樹種では、その樹種の更新、成長に必要な最低水準以上の散乱光が全体に分布していることを指摘している。本アカマツ林で常在度の高い広葉樹は、高木種のコナラ、アズキナシ、カスミザクラ、小高木種のヤマウルシ、リョウブ、ヤマモミジ、マルバアオダモ、低木種のノリウツギ、タニウツギであり(Kunisaki and Mitsuishi, 2003)、比較的耐陰性の高い樹種あるいは林冠下で萌芽に

より個体を維持する樹種である(石田, 2000; 紙谷, 1993)。これらのことから、アカマツと亜高木層の落葉広葉樹の密度が無相関だったのは、アカマツで構成される林冠層の光遮断性が低く、比較的耐陰性の高い落葉広葉樹の密度に影響しなかったためだと考えられる。

クマイザサの密度パラメータ(CDSとABS)は、PFDNではなく、着葉期のクマイザサ群落表面の光量(PFDA)との間に有意な正の相関を示した(表-3, 図-3, 4)。クマイザサの稈本数密度や地上部現存量がクマイザサ群落表面の光量もしくは林冠疎開度と正の相関を示すという報告は多い(豊岡ら, 1981; 樋口ら, 1984; 神長, 1985)。また、PFDAとCDS, ABSは林冠層のアカマツの密度パラメータではなく、亜高木層の落葉広葉樹の密度パラメータと負の相関を示した(表-3, 図-4)。そのため、亜高木層の落葉広葉樹の密度がクマイザサ群落表面の光量を規定し、それがクマイザサの密度に負の影響を与えていると考えられる。

林床の稚樹密度は、CDSとABSやPFDAと負の相関を示した(表-3)。ただ、相関係数やパス係数はPFDAよりもABSで高かった(表-3, 図-4)。これらのことから、林床の稚樹の密度はクマイザサの密度に強く影響されていると考えられる。落葉広葉樹林内では、ササの被度が高いほど林床の光量が有意に少なくなる(Wada, 1993)、あるいはササの被度が高いほどササ群落表面の光量に対する林床の光量の比は少なくなる(佐野, 1988)。ササによる林床の庇陰が任意の樹種の実生・稚樹の枯死に強く影響するとする報告は多い(Nakashizuka, 1988; 岩本・佐野, 1998; Gratzer *et al.*, 1999)。それゆえ、本アカマツ林でも、クマイザサの繁茂に規定される林床の庇陰効果が稚樹密度に関係していると考えられる。

Noguchi and Yoshida (2004) は、クマイザサの繁茂する北海道の針広混交天然林を対象に、針葉樹の胸高断面積合計の大きな林分ほど林床でのクマイザサの優占度が低くなり、その結果、6高木種の実生・稚樹の更新が促進されることを明らかにした。一方、本論文では、林冠層のアカマツの密度ではないものの、亜高木層の落葉広葉樹の密度が大きな林分ほど林床のクマイザサの密度が小さくなり、その結果、稚樹の密度が大きくなることを示した。これはNoguchi and Yoshida (2004) とほぼ同様な結果と考えられる。

以上のことから、一般的には、林冠層を構成する樹種の光遮断特性が亜高木層を構成する樹木の動態に影響し、それがさらに林床植生の動態を通して稚樹の更新動態に影響を与えられられる。初回の除伐以降、保育作業が施されず、階層が発達したアカマツ若齢人工林では、特に亜高木層以下の階層間における光を巡る一方向的な競争が林分構造あるいは樹木の更新動態に強く影響すると結論される。

アカマツ人工林における樹木更新のメカニズムを解明するためには、樹種ごとの生活史も考慮する必要がある。例えば、本アカマツ林において稚樹の常在度や本数密度が顕

著に大きかったヤマウルシ(表-6)は、亜高木層でも顕著に高い常在度や密度を示し(Kunisaki and Mitsuishi, 2003)、現地での観察から、すでに種子生産を行っている個体も見受けられた。また、ヤマウルシは加齢に関係なく萌芽枝を発生させる能力を持つ(紙谷, 1993)。こうした繁殖特性や萌芽能力と稚樹密度との関係について考慮する必要がある。また、クマイザサによる庇陰という直接的効果だけでなく、ネズミ類への生息地提供(Wada, 1993; Ida and Nakagoshi, 1996; Abe *et al.*, 2001) やりター供給(Parrotta, 1995; Caccia and Ballare, 1998) という間接的効果が樹木実生の生存・成長に及ぼす影響についても検討する必要があるだろう。

本研究を遂行するにあたり、岩手大学農学部青井俊樹教授、橋本良二教授、宮崎大学農学部の伊藤 哲助教授には数多くの有益なご助言をいただいた。また、岩手大学農学部森林経営学研究室の三石 麗さん、川村かの子さん、伊藤寛規さん、佐藤和樹さんをはじめ、学生諸氏には調査を手伝っていただいた。2名の審査者および編集委員の方々からは原稿改訂に関する大変有益な意見を多数頂いた。ここに記して深甚の謝意を表する。

引用文献

- Abe, M., Miguchi, H., and Nakashizuka, T. (2001) An interactive effect of simultaneous death of dwarf bamboo, canopy gap and predatory rodents on beech regeneration. *Oecologia* 127: 281-286.
- Agata, W. and Kubota, F. (1985) Ecological characteristics and dry matter production of some native grasses in Japan, IV. Influence of light intensity on the growth of *Sasa nipponica* and *Sasa borealis* in deciduous broad-leaved forest. *J. Jpn. Grassl. Sci.* 31: 272-279.
- Caccia, F.D. and Ballare, C.L. (1998) Effects of tree cover, understory vegetation, and litter on regeneration of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in southwestern Argentina. *Can. J. For. Res.* 28: 683-692.
- Cannell, M.G.R., Malcolm, D.C., and Robertson, P.A. (eds.) (1992) The ecology of mixed-species stands of trees. 312 pp, Blackwell, Oxford.
- 土居宏文・武田明正 (1996) ササ類の生育に及ぼす明るさの影響. 日林支論 44: 101-104.
- 藤森隆郎 (1989) 複層林の生態と取扱い. 96 pp, 林業技術科学振興所, 東京.
- Fujimori, T. (2001) Ecological and silvicultural strategies for sustainable forest management. 389 pp, Elsevier Science, Amsterdam.
- 豪雪地帯林業技術開発協議会(編) (2000) 雪国の森林づくり—スギ造林の現状と広葉樹の活用—. 189 pp, 日本林業調査会, 東京.
- Gratzer, G., Rai, P.B., and Glatzel, G. (1999) The influence of the bamboo *Yushania microphylla* on regeneration of *Abies densa* in central Bhutan. *Can. J. For. Res.* 29: 1518-1527.
- 長谷川幹夫・平 英彰 (2000) 多雪地帯のスギ造林地に侵入した広葉樹の種組成構造の特徴. 日林誌 82: 28-33.
- Higuchi, K. (1977) Studies on the weed-vegetation at the early stage of plantation (III) vegetational transition in *Pinus densiflora* forests planted every year in the Sasa area. *J. Jpn. For. Soc.* 59: 1-5.
- 樋口国雄・佐藤昭敏・森麻須夫・瀬川幸三・井沼正之・加藤亮介 (1984) 多変量解析によるクマイザサ群落の現存量の研究. 日林

- 誌 66 : 33-35.
- Hunter, M.R.Jr. (ed.) (1999) Maintaining biodiversity in forest ecosystems. 699 pp, Cambridge University press, Cambridge.
- Ida, H. and Nakagoshi, N. (1996) Gnawing damage by rodents to the seedling of *Fagus crenata* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* in a temperate Sasa grassland-deciduous forest series in southwestern Japan. Ecol. Res. 11 : 97-103.
- Inoue, A., Yamamoto, K., Mizoue, N., and Kawahara, Y. (2002) Estimation of relative illuminance using digital hemispherical photography. J. For. Plann. 8 : 67-70.
- 石田 仁 (2000) 光環境が温帯性主要樹種の更新樹の分布と伸長成長に及ぼす影響. 富山林技研報 13 : 1-96.
- 岩本慎吾・佐野淳之 (1998) 落葉性広葉樹二次林におけるササ現存量と稚樹の育成様式. 日林誌 80 : 311-318.
- 神長毎夫 (1985) 庇陰度とクマイザサの生育. 日林東北支誌 37 : 55-57.
- 紙谷智彦 (1993) 豪雪ブナ林地帯における薪炭林再生過程に関する生態学的研究. 新大農紀要 30 : 1-108.
- 加藤正吾・小見山章 (1999) ブナ林の上層木がもたらす散光環境と下層木の分布. 日生態誌 49 : 1-10.
- 河原輝彦・只木良也 (1978) ササ群落に関する研究 (III) 明るさとミヤコザサの現存量. 日林誌 60 : 244-248.
- Kerr, G. (1999) The use of silvicultural systems to enhance the biodiversity of plantation forests in Britain. Forestry 72 : 191-205.
- 小谷二郎・高田兼太 (1999) スギ人工林の林床での広葉樹の侵入および優占様式. 石川県林試研報 30 : 1-10.
- 國崎貴嗣 (2002) 落葉広葉樹の混交した針葉樹人工林における林内相対光量子束密度の推定. 岩大演報 33 : 1-10.
- 國崎貴嗣・川村かの子 (2000) スギ・落葉広葉樹同齡混交林の空間分布. 岩大演報 31 : 121-131.
- 國崎貴嗣・三石 麗 (2003) 落葉広葉樹の混交したアカマツ人工林の階層発達過程. 東北森林科学会誌 8 : 14-18.
- Kunisaki, T. and Mitsuishi, U. (2003) Community structure for mixed species stands of conifer and deciduous broad-leaves originating from *Pinus densiflora* plantations in northern Japan. Bull. Iwate Univ. For. 34 : 37-45.
- McKenzie, D. and Halpern, C.B. (2000) Overstory influences on herb and shrub communities in mature forests of western Washington, USA. Can. J. For. Res. 30 : 1655-1666.
- 長池卓男 (2000) 人工林生態系における植物種多様性. 日林誌 82 : 407-416.
- Nakashizuka, T. (1988) Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). Ecol. Res. 3 : 21-35.
- Noguchi, M. and Yoshida, T. (2004) Tree regeneration in partially cut conifer-hardwood mixed forests in northern Japan: roles of establishment substrate and dwarf bamboo. For. Ecol. Manage. 190 : 335-344.
- 農林水産省統計情報部 (2003) 林業センサス累年統計書 (昭和35年~平成12年). 321 pp, 農林統計協会, 東京.
- Parrotta, J.A. (1995) Influence of overstory composition on understory colonization by native species in plantations on a degraded tropical site. J. Veg. Sci. 6 : 627-636.
- 林野庁 (2003) 大型プロ研究成果 (No. 12) 混交林等多面的機能発揮に適した森林造成管理技術の開発. 498 pp, 林野庁, 東京.
- 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. 北大演報 45 : 221-266.
- 信田 聡 (2000) 水および乾燥. (木質科学実験マニュアル. 日本木材学会編, 280 pp, 文永堂出版, 東京). 164-171.
- Simmons, E.A. and Buckley, G.P. (1992) Ground vegetation under planted mixtures of trees. In The ecology of mixed-species stands of trees. Cannell, M.G.R., Malcolm, D.C., and Robertson, P.A. (eds.), 312 pp, Blackwell, Oxford, 211-231.
- 外館聖八朗・野呂忠幸 (1991) アカマツ林における林分構造と林内相対照度. 日林論 102 : 561-562.
- 杉田久志・猪内次郎・百目木忠之・田口春孝・岩根好伸・大石康彦・昆 健児 (2003) 天然更新によるカラマツ人工林の広葉樹林への誘導—小岩井農場山林における事例—. 東北森林科学会誌 8 : 1-9.
- 隅田明洋 (1996) 広葉樹群落の空間構造—個体レベルからのアプローチ—. 日生態誌 46 : 31-44.
- 豊岡 洪・佐藤 明・石塚森吉 (1981) クマイザサの生育におよぼす明るさの影響. 日林北支誌 30 : 139-141.
- Wada, N. (1993) Dwarf bamboos affect the regeneration of zoochorous trees by providing habitats to acorn-feeding rodents. Oecologia 94 : 403-407.