

論 文

岩手県鳴宿地方のミズナラ-ヒバ林におけるヒバ稚樹の出現パターンと伏条繁殖

橋本良二*・高橋清隆**,**

橋本良二・高橋清隆：岩手県鳴宿地方のミズナラ-ヒバ林におけるヒバ稚樹の出現パターンと伏条繁殖 日林誌 80 : 189～195, 1998 岩手県鳴宿地方のミズナラ-ヒバ林におけるヒバ稚樹（高さ < 200 cm）の出現パターンについて、落葉広葉樹林冠木の空間的分布や伏条繁殖との関連で検討した。稚樹の密度は $22,000 \text{ 本 } \text{ha}^{-1}$ で、地下部の調査で確認された伏条稚樹の割合は 14% であったが、他の多くの稚樹でも長く匍匐する埋土幹をもっていたことなどから、実際にはその割合はもっと高いと推察した。林床相対日射量は、春先でヒバの樹冠下では 5% 以下、落葉広葉樹の樹冠下では 10% 前後あるいは 15% 以上であった。分布相関の解析より、ヒバ稚樹は、ヒバ林冠木との間では弱い負の相関、落葉広葉樹との間では明らかな正の相関を示した。伏条繁殖がみられた場所のほとんどは、落葉広葉樹の樹冠下であった。分布様式の解析より、稚樹はランダム分布するクランプを形成し、大きさは小さいもので 1 m^2 以下、大きいもので約 100 m^2 と示唆された。落葉広葉樹の空間的分布と結びついた林床光環境の不均一性が大きなクランプを、そこで伏条繁殖が小さなクランプをもたらしていると考えた。

キーワード：出現パターン、天然更新、ヒバ稚樹、伏条繁殖、林床光環境

Hashimoto, R. and Takahashi, K. : Occurrence pattern of *Thujopsis dolabrata* var. *hondai* saplings as related to their layering in a *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* and *T. dolabrata* var. *hondai* forest in Ohshuku district of Iwate Prefecture. J. Jpn. For. Soc. 80 : 189～195, 1998 Occurrence pattern of hiba (*Thujopsis dolabrata* var. *hondai*) saplings in a *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* and *T. dolabrata* var. *hondai* forest was examined in connection with their layering property and the spatial distribution of deciduous broad-leaved trees. Density of hiba saplings (height < 200 cm) was $22,000 \text{ ha}^{-1}$ but extremely low for those more than 100 cm. Although ratio of saplings generated from layering was obtained by the underground survey to be 14%, it was assumed that the ratio would have been much higher since the other saplings also had long buried-stems. Relative photon flux density on the stand floor was around 10% or more than 15% beneath the canopy of deciduous broad-leaved trees, while less than 5% beneath the canopy of hiba trees. The saplings were distributed more densely beneath the canopy of deciduous broad-leaved trees, in which the layering was found more often. The saplings formed small-sized clumps less than 1 m^2 in area and large-sized clumps around 100 m^2 . It was concluded that the small clumps would be associated with the layering and the large ones with the spatial distribution of the deciduous broad-leaved trees.

Key words: layering, light climate, natural regeneration, occurrence pattern, saplings

I. はじめに

ヒノキアスナロ (*Thujopsis dolabrata* Sieb. et Zucc. var. *hondai* Makino) は、わが国の林業分野では昔からヒバと呼ばれている。青森営林局管内の森林植生を精査した村井（1951）は、ヒバ-ネズコ群叢の分類細別のなかで、ヒバあるいはヒバとネズコがブナ-ミズナラ林に混入する林分が津軽・下北半島や奥羽山脈周辺を中心に最も広く分布するとしている。このタイプの林分では、林床にヒバ稚樹が多数みられる場合がほとんどで、このことから村井はヒバの天然更新施業の適地が多いと述べている。

ヒバの天然更新施業の歴史は古く、主に択伐作業による施業が青森県の両半島や岩手県の早池峰山麓を中心に行われている。ヒバの天然更新では、前生稚樹を後継樹とする更新法がより確実と考えられており、前生稚樹が豊富にあるか否かが更新作業の難易を決めるときられている（山崎ら, 1975；阿部ら, 1983；青森営林局技術開発室, 1988）。ヒバでは、小径木や稚樹の下枝がしばしば下垂あるいは匍匐し、枝の接地部分や埋土部分から発根する。これらの枝はしばしば栄養的に独立し、伏条繁殖が起こる。ヒバ稚樹が群生するところでは、かなりの稚樹が伏条繁殖によってもたらされていると考えられている（藤島, 1926；高村, 1935；山内, 1936）。このように、伏条繁殖が前生稚樹を確保する一手段となりうことから、更新作業法を検討するうえで伏条繁殖に関する理解は重要である。

落葉広葉樹と常緑のヒバの混交林では、落葉広葉樹に着葉期と落葉期があり、落葉広葉樹の着葉期における樹冠の光透過性もヒバのそれに比べ高いと推察されることから（Kira et al., 1969；Hagihara et al., 1982），林床の光環境は落葉広葉樹林と類似して季節的に大きく変動する（Hutchinson and Matt, 1977；Baldocchi and Collineau, 1994）だけでなく、落葉広葉樹の空間的分布と結びついて場所的にも大きく異なるであろう。落葉広葉樹の樹冠下やその周辺では、少なくとも天空散乱光の透過量は大きく、おそらく稚樹はそこで高い光合成生産を行えるとみられる。したがって、林床光環境のこのような場所的不均一性

* 岩手大学農学部 Fac. of Agric., Iwate Univ., Morioka 020-0066

** 岩手大学農学研究科 Grad. Sch. of Agric. Sci., Iwate Univ., Morioka 020-0066

*** 現勤務先：岩手県二戸地方振興局 Ninohe Region. Dev. Dept., Iwate Pref., Ninohe 028-6101

がヒバ稚樹の分布状態や伏条繁殖場所に深くかかわっていると予想される。

落葉広葉樹とヒバの混交林において、ヒバ稚樹の出現パターンが落葉広葉樹の空間的分布あるいは林床光環境の不均一性とどのように対応しているか、それに伏条繁殖はどうかかわっているかを検討するのが、本研究の目的である。岩手県鳴鹿地方のミズナラ-ヒバ林を対象とし、林床に生育するヒバ稚樹の分散構造や林冠木との分布重なり合いを調べるとともに、林床光環境の測定そして伏条繁殖の起きている場所や形態に関する調査を行った。

II. 調査地および調査方法

1. 調査地

調査地は、盛岡市の西約40 km、零石盆地から奥羽山脈への移行帶に位置し、鳴鹿川の支流赤沢川の上流域にあたり、岩手大学農学部附属御明神演習林の所管となっている。調査地の標高は450 mで、斜面方位は南西、斜面傾斜角は26°であった。調査地から約5 km離れた演習林庁舎前（標高240 m）での気象観測資料（1977～1985年）によると、暖かさの示数79°C・月、寒さの示数-25°C・月、年平均降水量1,662 mmであった。調査地の最深積雪深は、著者らによる観測（1989～1993年）で70～120 cmであった。

調査地一帯の森林は、旧藩時代に厳重な管制下にあったとされているが、幕末から明治時代にかけて強度の伐採が行われたようである（杉田、1993；高橋・橋本、1996）。明治末に盛岡高等農林学校の演習林に編入され、以来大規模な伐採はないとみられるが、施業の沿革を伝える古い資料は残されていない。

2. 調査および解析方法

1) 稚樹および伏条繁殖に関する用語

ヒバ稚樹の多くは匍匐形をとり幹が地表や地中をはうことから（糸屋、1989；橋本・石井、1990），本研究では地上部の幹を「地上幹」、地下部の幹を「埋土幹」と呼ぶ。一次枝（幹から分岐する枝）の接地部分あるいは埋土部分から多量の発根（数10本以上）が認められる場合、その一次枝を「伏条」、その一次枝が着ける葉や根系などを含めた全体を「伏条稚樹」と定義し、その一次枝を着けていた稚樹を「伏条親稚樹」と呼ぶ。伏条はさらに新たな伏条をもたらす場合があるので、それぞれ「一次伏条（稚樹）」「二次伏条（稚樹）」のように呼ぶ。このような伏条繁殖により連繋する複数の稚樹のそれを「連繋稚樹」と呼び、連繋していない稚樹を「非連繋稚樹」と呼ぶ。

2) 立木および稚樹の分布状況

方形（50 m×48 m）の調査区（調査区A）を設け、各立木（樹高≥4 m）について、種名を記し胸高直径と樹高を測定し、区内における地際位置を調べた。ヒバでは、前述の芽生えを除く樹高2 m未満のものを稚樹とし、樹高と地上幹長を測定し、地際位置を調べた。高さ2 m未満のものとしては、ヒバのほかヒメアオキやハイヌガヤな

どがそれぞれ数カ所にまとめてみられたが、おのおのの占有面積は1 m²以下であった。また、ヒバやミズナラの芽生えがみられたが、ヒバでは発芽後1年あるいは2年で、ミズナラでは4年前後でほとんどすべてが消失することが数年以上にわたる観察を通じ明らかであった。

3) 稚樹の分散構造と立木との分布重なり合いの解析

稚樹の分散構造の解析には ρ 指數（Iwao, 1972）、稚樹と立木との分布重なり合いの解析には ω 指數（Iwao, 1977）を用いた。これらの指數は、区画（枠）法にもとづいて計算される。石橋ら（1989）の方法にならない、区画の形を正方形とし、区画面積が1段階大きくなるにつれ区画面積が等倍になるように区画の大きさを定めた。なお、分布重なり合いの解析では、立木についてはヒバと落葉広葉樹に分けて行った。

区画面積の変化に対する ρ 指數の変化（ ρ 指數-区画面積曲線）により、分布の基本単位（個体もしくはクランプ）や分布型（ランダム、集中および規則分布）が判定でき、クランプの大きさも推定できる。 ω 指數は、二つの異なる集団間の分布相関の尺度であり、2集団の分布が完全に重なる場合は+1、まったく独立の場合は0、完全に分離する場合は-1の値をとる。

4) 稚樹の形態および連繋に関する調査

調査区Aの中央部に細長い方形（48 m×4 m）の調査区（調査区B）を斜面の上下方向に沿って設け、区内のすべての稚樹の地下部を掘り出し、稚樹の連繋に関する調査を行った。この調査では、伏条が基部の方で途切れていても、土中に木部組織などの痕跡があり、過去に連繋していたと判断できる場合には、そのように取り扱った。伏条については、伏条長（伏条となった一次枝の分岐部から先端までの長さ）を測定した。掘り出したすべての稚樹について、埋土幹の匍匐方向を調べた。その際、埋土幹が斜面真下に匍匐している場合を90°、その直角左方向に匍匐している場合を0°とした。

5) 日射量の測定

ミズナラなどの落葉広葉樹林冠木が開葉を始める前の4月中旬と全林冠木がほぼ開葉を終了し林冠葉量が安定したとみられる7月中旬に、調査区B内の林床相対日射量を調べた。調査区Bを方形の小区画（2 m×2 m）に細分し、測定は各区画の四隅で行い、4点の平均を各区画の測定値とした。測定点の高さは地上約1 mとしたが、測定点付近にそれ以上の樹高の稚樹がある場合はその樹高より上の位置とした。日射量の測定には光量子センサー（IKS-25、小糸、東京）を用い、測定は曇天日や晴天日の夕方など直達光をほぼ含まない天空散乱光の下で行い、繰り返し数は各時期3回とした。約400 m離れた林道脇の土場でも同時に日射量を測定し、林床日射量を相対日射量として評価した。

以上の調査および測定は、1995年4月～1996年11月にかけて実施した。

表-1. 林分の立木構成

Composition of the stand trees (height ≥ 4 m).

Species	Density (trees ha^{-1})	Basal area ($m^2 ha^{-1}$)
<i>Thujopsis dolabrata</i> var. <i>hondai</i>	1482	31.3
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	196	24.8
<i>Magnolia obovata</i>	107	2.2
<i>Carpinus laxifolia</i>	48	2.2
<i>Ilex macropoda</i>	125	2.0
Other broad-leaved species	327	7.4
Total	2285	69.9

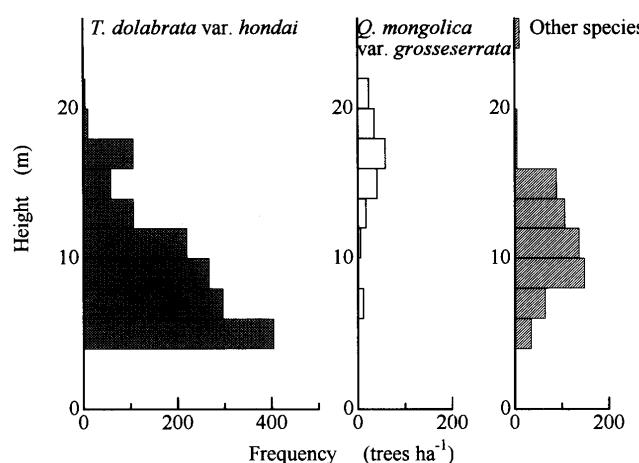


図-1. 立木の樹高階別本数分布

Height class distribution of the stand trees (height ≥ 4 m).

III. 結 果

1. 立木の構成と稚樹の本数密度

各樹種の立木密度と胸高断面積合計 (BA) を表-1に示す。全樹種の立木密度は約 2,300 本 ha^{-1} と高く、ヒバがその 65%を占めた。全樹種の BA も $70 m^2 ha^{-1}$ と大きく、ヒバが 45%近くを占めた。広葉樹ではミズナラの本数が最も多く広葉樹全体の 24%, BA では 64%を占めた。ミズナラ以外の広葉樹では、ホオノキ、アカシデ、アオハダなどで BA が大きかった。ヒバと広葉樹の樹高階別本数分布を図-1に示す。ヒバでは樹高 20 m を超えるものはわずかであり、樹高が低くなるにつれ本数が増し、4~6 m にピークがあった。広葉樹では、ミズナラの樹高が高く大半が 16 m 以上であるのに対し、他の樹種ではほとんどが 16 m 以下であった。

ヒバ稚樹の樹高階別本数分布を図-2に示す。稚樹の本数密度は約 22,000 本 ha^{-1} であり、10~20 cm のものが最も多く、それ以上では樹高の上昇につれ指標関数的に本数は低下した。樹高 100 cm 以上の稚樹は、わずか 70 本 ha^{-1} であった。

2. 稚樹の分散構造と立木との分布相関

稚樹の ρ 指数-区画面積曲線を図-3に示す。 ρ 指数は、区画面積が大きくなるにつれ減少し、最終的には 1 に収束した。

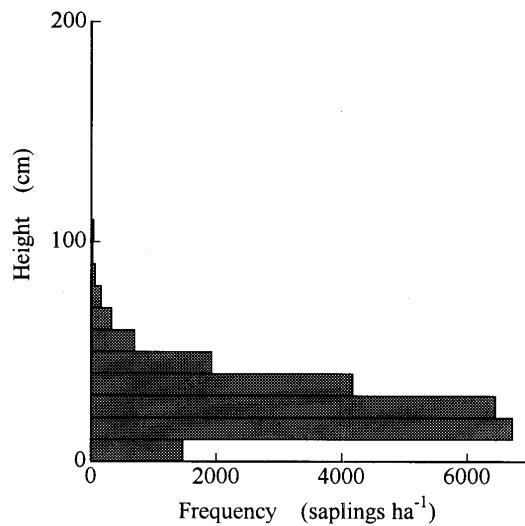
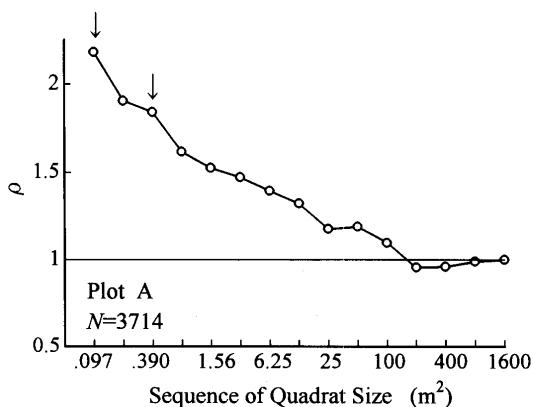


図-2. 稚樹の樹高階別本数分布

Height class distribution of *T. dolabrata* var. *hondai* saplings (height < 2 m).図-3. 調査区 A における稚樹の ρ 指数-区画面積曲線Spatial correlograms with ρ -index for the saplings in Plot A.The arrows indicate relatively sharp decreases of ρ with an increase of quadrat size.

た。これにより、分布の基本単位はクランプでそれがランダムに分布すると判定された。ここで、 ρ 指数は、区画面積が $0.097 m^2$ と $0.390 m^2$ のところで急な減少を示し、 $100 m^2$ 付近で 1 に収束した。このことから、 $1 m^2$ 以下の小さなクランプと $100 m^2$ 付近の大きなクランプの存在が示唆された。

稚樹と広葉樹立木間および稚樹とヒバ立木間の ω 指数を図-4に示す。 ω 指数は、稚樹と広葉樹立木間では正值をとるのに対し、稚樹とヒバ立木間では負値を示した。区画面積が $400 m^2$ ではどちらとも ω 指数は 0 に近い値であったが、これより小さい区画面積では区画面積の増大につれて、広葉樹立木との間では上昇の傾向、ヒバ立木との間では 0 に収束する傾向を示した。とくに、広葉樹立木との間では $50 m^2$ を超えるいくつかの区画面積で 0.5 以上の高い分布相関が得られた。

表-2. 連繋タイプ別の稚樹本数と地上幹、埋土幹および伏条に関する諸量

Number of the saplings and attributes of the above-ground stems, buried stems, and layers in each type of the sapling-connection.

Type	Composition of saplings	Number of saplings	Stem length		Direction ¹ (degree)	Layer length (cm)	Distance ² (cm)
			Above-g. (cm)	Buried (cm)			
I	P	1	24	53 ^b ± 24	43 ^b ± 18	94 ^a ± 26	
	L ₁	≥1	28	24 ^c ± 10	69 ^a ± 18	94 ^a ± 27	93 ^b ± 26
II	P	1	12	96 ^a ± 24	42 ^{bcd} ± 15	83 ^a ± 46	
	L ₁	≥1	25	41 ^{bcd} ± 14	70 ^a ± 14	89 ^a ± 31	112 ^a ± 24
	L ₂	≥1	17	27 ^{cde} ± 12	64 ^{ad} ± 20	89 ^a ± 43	90 ^b ± 29
III			390	27 ^c ± 17	29 ^c ± 17	96 ^a ± 42	49 ^b ± 19
	Total	496					

The connection of the saplings was classified into three types. The saplings connected by the primary layer (L₁) are Type I and those by the primary and secondary layers (L₂) are Type II. Symbol P represents the parent sapling in the layering. The saplings non-connected are Type III. The multiple comparisons were made by Scheffe's method (Ogata *et al.*, 1983), and means followed by different letters were significantly different at $p < 0.05$. ¹ Creep direction of the buried stem or layer. Lower direction on the slope is 90°. ² Distance on the slope between ground positions of P and L₁ or L₁ and L₂.

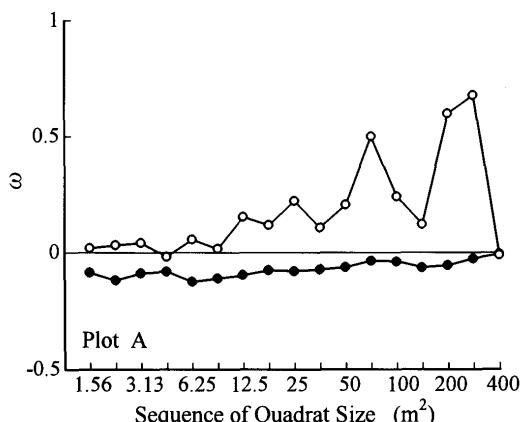


図-4. 調査区 A における稚樹と立木との分布相関 (ω指数)

Distributional correlation (ω -index) between the saplings and the stand trees in Plot A.

Closed and open circles show the *T. dolabrata* var. *hondai* and deciduous broad-leaved trees, respectively.

3. 稚樹の連繋

1) 連繋タイプと伏条稚樹本数

調査区 B における稚樹の地下部の掘り出し調査の結果、伏条繁殖による稚樹の連繋が合計 36 組（1 組は 1 繫がりのこと）観察された。連繋については、伏条親稚樹から一次伏条 (L₁) のみがもたらされている連繋 (タイプ I) と、一次伏条からさらに二次伏条 (L₂) がもたらされている連繋 (タイプ II) とがあった (表-2)。連繋の数は、タイプ I が 24 組、タイプ II が 12 組であった (伏条親稚樹 (P) の本数が組数に相当する)。伏条稚樹の本数は、タイプ I で 28 本、タイプ II で 42 本であった。1 伏条親稚樹がもたらした伏条稚樹本数は、タイプ I で平均 1.2、タイプ II で平均 3.5 であった。伏条稚樹の合計本数は、全稚樹 (496 本) の 14% を占めた。また、連繋稚樹と非連繋稚樹 (タイプ III) の本数は、それぞれ合計 106 本と 390 本で、連繋稚樹が全体の 21% を占めた。

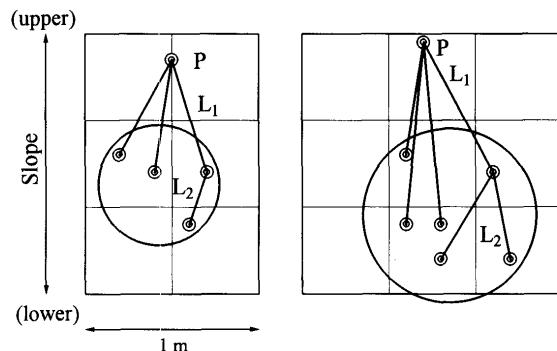


図-5. 稚樹の連繋例

Examples of the sapling-connection.

Ground positions of the saplings are plotted on horizontal coordinate system. Straight lines show the layers and circles the clumps of the layer saplings. See the explanation in Table 2 for symbols P, L₁ and L₂.

2) 連繋タイプ別の形態諸量

表-2 には、連繋タイプ別に各稚樹の地上幹長、埋土幹長、伏条長など形態諸量が示されている。地上幹長の平均は、タイプIIの伏条親稚樹で最も大きく、次いでタイプIの伏条親稚樹やタイプIIの一次伏条稚樹で大きかった。伏条をもたらしたこれらの稚樹に比べ、タイプIの一次伏条稚樹やタイプIIIの稚樹で地上幹長の平均は小さかった。

タイプIとIIの伏条親稚樹とタイプIIIの稚樹については、伏条稚樹と同様、埋土幹からの発根により根系が形成されており、根系の形態から実生とみなしうるものは一つもなかった。埋土幹の匍匐方向は、変動は大きいが、平均すると各タイプの各稚樹でおおよそ 90° 前後であった。

伏条長は全伏条を通じて 30~160 cm の範囲にあり、タイプIIの一次伏条がタイプIの一次伏条やタイプIIの二次伏条に比べ長かった (表-2)。連繋稚樹間の距離 (地際部間斜距離) は、タイプIとIIの伏条親とそれぞれの一次伏条稚樹との間で平均約 70 cm、タイプIIの一次伏条稚樹と二次伏条稚樹間で平均約 50 cm であり、前者で長かった。図-5 は、稚樹の連繋の実例である。伏条親稚樹が相当数

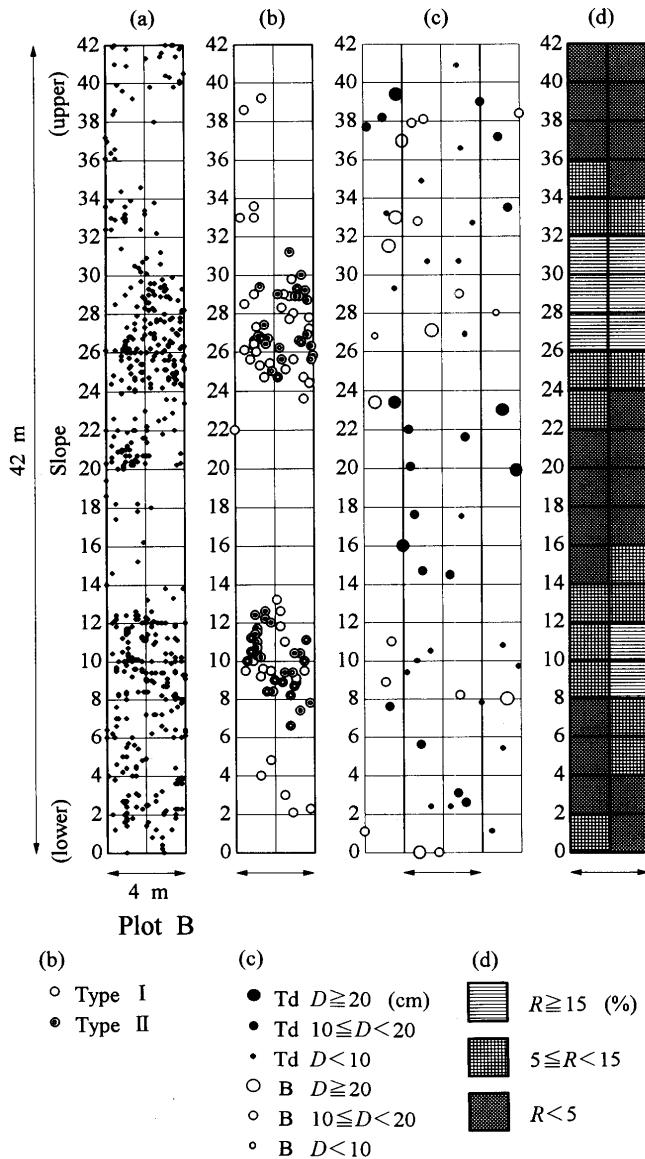


図-6. 調査区 B における全稚樹、連繫稚樹および立木の分布位置と林床相対日射量

Distribution of the saplings and the stand trees and relative PFD (photon flux density) on the stand floor in Plot B.

(a) the whole saplings, (b) connected saplings, (c) *T. dolabrata* var. *honrai* trees (Td) and deciduous broad-leaved trees (B). Symbols D and R in the equations represent DBH and relative PFD, respectively. As for relative PFD the data measured in April are shown.

の伏条稚樹をもたらす場合、伏条稚樹どうしが伏条親稚樹の下方でクランプをつくる傾向があった。

4. 林床相対日射量と稚樹の分布状況

調査区 B におけるヒバ全稚樹および連繫稚樹の分布位置、林床相対日射量（4月）の場所的变化、さらに調査区 B とその周辺の立木の分布位置を示したのが、図-6 である。稚樹はクランプを形成しており、とくに調査区下端から 10 m の付近と 26 m の付近に大きなクランプがあった。これら大きなクランプは、連繫稚樹と非連繫稚樹で構成さ

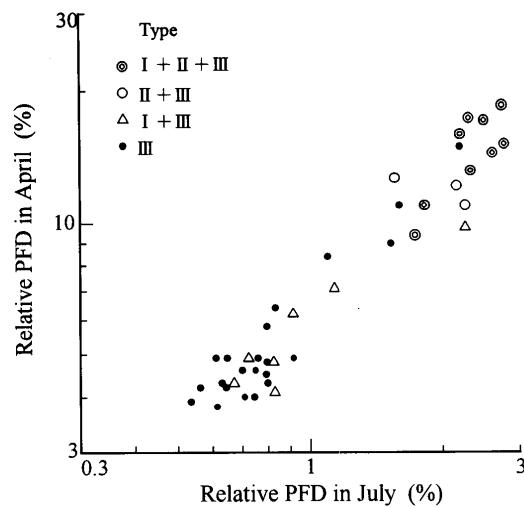


図-7. 調査区 B の小区画 ($2 \text{ m} \times 2 \text{ m}$) に出現する稚樹連繫タイプと林床相対日射量

Occurrence of the sapling-connection types on each small-sized quadrat in Plot B as related to the relative PFD values in April and July.

れていたが、合計 36 組の連繫のほとんどはこれら大きなクランプの中にあり、外にあるのはわずか数組であった。タイプ II では、すべての連繫がこれら大きなクランプの中にあった。

林床相対日射量は、場所により大きく異なり、局所的に主に落葉広葉樹が林冠をつくる場所で高く、10%前後か 15%以上であり、周囲に比べ高かった。上述の大きなクランプは、このような相対日射量の高い場所にあった。これに対し、主にヒバが林冠をつくる場所の相対日射量は、5%以下であった。相対日射量が 5%以下のところでもかなりの稚樹がみられたが、ほとんどが非連繫稚樹であった。なお、成長期で林冠葉量が安定している時期の相対日射量は、落葉広葉樹の開葉前で 15%以上のところは 2%以上、同じく 5%以下のところは 1%以下であった（図-7）。

図-7 は、調査区 B の各小区画 ($2 \text{ m} \times 2 \text{ m}$) に出現する連繫タイプについて、小区画の 4 月と 7 月の相対日射量との関係でプロットしたものである。タイプ I は、相対日射量が春先で 4~20%，夏場で 0.6~3%の広い範囲で出現した。これに対し、タイプ II の出現は、春先で 9~20%，夏場で 1.5~3%の区画であり、相対日射量の高い区画に限定された。タイプ III はどの区画にも出現したが、相対日射量が春先で 5%以下、夏場で 1%以下の区画では、タイプ III のみ出現する区画が大部分であった。

IV. 考察

1. 稚樹集団の形成と伏条繁殖

高橋・橋本（1996）は、本林分で林冠木の樹幹地際部の年輪数を調べ、調査時点のヒバ小・中径木の大部分および落葉広葉樹のほとんどすべては、約 130 年前の伐採を契機に、発生あるいは旺盛な成長を開始したとしている。本林分では、ヒバの芽生えは、リターが厚く堆積する場所でき

わめて少なく、鉱質土層が裸出する場所やコケ類が地表を覆う場所で多かったが（佐藤, 1994），いずれの場所でも長く生存できず発芽後数年で消失するとみられた（山口ら, 1996）。以上のことから、林床における高密度の稚樹については、約130年前の伐採にともなう林冠と土壤表層の攪乱によって芽生えが定着し、伏条繁殖をともなって形成されたと考えられる。Moriyama and Yamamoto (1994) は、サワラ老齢林におけるサワラ下層木の伏条繁殖に関して、伏条親稚樹の定着は、同様の観点から、広葉樹林冠木の更新をもたらした攪乱を契機になされたと推論している。

伏条稚樹の比率は掘り取り調査を行った全稚樹（496本）の14%であった。伏条稚樹以外の稚樹でも、伏条稚樹のように埋土幹からの発根により根系が形成されており、実生と断定できるものは一つもなかったが、実生の主軸が伸長にともない地表下を長く匍匐するうちに本来の根系が脱落したともみられる（藤島, 1926），実生の可能性は否定できない。しかし、本林分で行ったアイソザイム分析（5酵素種6遺伝子座）による稚樹の遺伝変異の調査によれば、同じ遺伝子型組み合わせの稚樹がさまざまな大きさの集団をつくっており、各集団の重なり合いはほとんどみられなかった（佐藤・橋本, 1993）。したがって、伏条稚樹の比率は、14%を大きく上回る可能性がある。なお、藤島（1926）は、津軽半島内真部地方のヒバ施業林で前生稚樹の約70%は伏条稚樹であるとしており、山内（1936）も同様の調査結果を得ている。

ある伏条親稚樹からかなりの数の伏条稚樹がもたらされる場合、伏条稚樹どうしがクランプをつくる傾向がある（糸屋, 1989）。本調査では、クランプは1m²以下の広がりをもつ場合が多かった（図-5）。稚樹のρ指数-区画面積曲線で、1m²以下の小さい面積のクランプを検出したが（図-3），これらは伏条繁殖により形成されたクランプと考えられる。このように、伏条繁殖は、稚樹の本数密度を単に高めるだけでなく、小さなクランプを分布単位とする分布様式をもたらす。

2. 林床の光環境と伏条繁殖

本林分の林床相対日射量は、林冠葉量の安定する7月で平均して1%強であり、同じ冷温帯のブナやミズナラなどの落葉広葉樹林のそれに比べかなり低い（片岡, 1982；桜井・斎藤, 1983）。しかし、ミズナラなどの落葉広葉樹が開葉する前では、林床相対日射量は平均で10%前後と高く、15%を超すところもあった（図-7）。Hashimoto and Shirahata (1995) は、融雪後から落葉広葉樹の開葉が終了するまでの期間は多量の光エネルギーが林床に到達し、これがヒバ稚樹の年間の炭素収支の維持さらには余剰生産量の確保に大きく貢献するとしている。したがって、ヒバ稚樹がほぼ林床全域にわたって生育可能なのは、落葉広葉樹との混交によるところが大きい。

調査区Aを対象としたρ指数による分布重なり合いの解析によれば、ヒバ立木とヒバ稚樹間では弱い負の相関な

のに対し、落葉広葉樹立木とヒバ稚樹間ではとくに大面積の区画で高い正の相関が認められた（図-4）。また、同じく調査区Aを対象としたヒバ稚樹のρ指数-区画面積曲線では、100m²付近の大きさのクランプが示唆されたが、これは落葉広葉樹の樹冠下のクランプを検出したとみられる。これら調査区Aでの解析結果は、調査区Bでみられた落葉広葉樹樹冠下における高い稚樹密度と活発な伏条繁殖（図-6）が調査区Bに限られるものではなく、林分全体に広くあてはまることを示す。林床相対日射量が落葉広葉樹の樹冠下で高いことから（図-6），ヒバと落葉広葉樹との混交林では、落葉広葉樹樹冠下やその周辺が光資源の獲得の場となって一次枝の旺盛な成長が起こり、それが伏条繁殖を促し稚樹の分布密度を局所的に高めると考えられる。Moriyama and Yamamoto (1994) は、サワラ老齢林の閉鎖林冠下ではサワラの伏条繁殖は落葉広葉樹の樹冠下でよくみられるとしている。

伏条繁殖は林床相対日射量の低い場所ではまれにしかみられなかったことから（図-7），ある光条件以下では稚樹は生存できても伏条繁殖は起こりにくい。一方、光条件が十分良ければ、稚樹は樹高成長が促進され幼木さらには林冠木へと向かうであろう。したがって、伏条繁殖は強度的にある範囲の光条件の下で活発化すると考えられる。先に、伏条稚樹の比率が実際にもっと高いのではと述べたが、伐採後の更新にともなう林冠閉鎖の前の比較的林床の明るい段階で、伏条繁殖がヒバ立木の近傍を含め各所で起った可能性がある。

以上、落葉広葉樹とヒバの混交林では、落葉広葉樹の空間的分布が伏条繁殖への影響を通してヒバ稚樹の出現パターンに大きく関与している。ヒバ林の更新法を検討するうえで、今後は、稚樹集団の確保について落葉広葉樹の混交率や樹冠配置との関連を踏まえたより実践的な試験研究が求められる。

引用文献

- 阿部利行・工藤国光・佐々木八弥・木村節郎 (1983) ヒバ天然林抜伐施業指標林の追跡調査の結果について. 青森局林技研集35: 8-14.
- 青森営林局技術開発室 (1988) 天然林施業について. 青森林友375: 6-23.
- Baldocchi, D. and Collineau, S. (1994) The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies: spatial and temporal attribute. In Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants. Caldwell, M. M. and Pearcy, R. W. (eds.), 429 pp, Academic Press, Inc., San Diego, 21-71.
- 藤島信太郎 (1926) ひば林ノ更新ニ就テ. 林学会雑誌36: 58-66.
- Hagihara, A., Ninomiya, I., and Hozumi, K. (1982) Evaluation of the light climate in a *Chamaecyparis obtusa* plantation by a chemical light-meter. J. Jpn. For. Soc. 64: 220-228.
- 橋本良二・石井謙次 (1990) 広葉樹-ヒバ林のギャップにおけるヒバ稚樹の成長発達様式. 日林論101: 441-442.
- Hashimoto, R. and Shirahata, M. (1995) Comparative study of leaf carbon gain in saplings of *Thujopsis dolabrata* var. *hondai* and *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* in a cool-temperate deciduous forest. Ecol. Res. 10: 53-64.
- Hutchinson, B. A. and Matt, D. R. (1977) The distribution of solar radiation within a deciduous forest. Ecol. Monogr. 47:

- 185-207.
- 石橋整司・芝野伸策・高橋康夫 (1989) 天然林における樹木の分布様式. 日林誌 71: 503-510.
- 糸屋吉彦 (1989) ヒバ伏条稚樹の形態特性. 日林東北支誌 41: 120-122.
- Iwao, S. (1972) Application of the m^*-m method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. Res. Popul. Ecol. 14: 97-123.
- Iwao, S. (1977) Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowding. Res. Popul. Ecol. 18: 243-260.
- 片岡寛純 (1982) ブナ林の保続. 135 pp, 農林出版, 東京.
- Kira, T., Shinozaki, K., and Hozumi, K. (1969) Structure of forest canopies as related to their primary productivity. Plant Cell Physiol. 10: 129-142.
- Moriyama, Y. and Yamamoto, S. (1994) Occurrence pattern and size structure of clonal patches of *Chamaecyparis pisifera* under a closed canopy and a canopy gap in an old-growth *C. pisifera* forest. J. Jpn. For. Soc. 76: 426-432.
- 村井三郎 (1951) 青森営林局管内森林植生の概要(V). 青森林友 29: 2-13.
- 緒方正名・大崎紘一・菊池 進・金関正弘 (1983) 医学統計手法. 210 pp. 同文書院, 東京.
- 桜井尚武・斎藤勝郎 (1983) ミズナラ稚樹の成立過程に関する研究 (II) 稚樹の発生消長について. 日林論 94: 365-366.
- 佐藤典生 (1994) ブナ・ミズナラ林下に成立するヒバ稚樹の個体群構造. 105 pp, 岩手大学修士論文.
- 佐藤典生・橋本良二 (1993) ヒバ稚樹集団の遺伝変異にもとづく集団形成過程の検討. 日林論 104: 553-554.
- 杉田久志 (1993) ヒバ林の成立過程(I)撹乱の歴史. 日林誌 72: 100-107.
- 高橋清隆・橋本良二 (1996) ミズナラ-ヒバ天然生林の林冠構造と構成種の更新・成長特性. 岩手大演報 27: 61-76.
- 高村邦太郎 (1935) 内真部営林署管内に於けるヒバ林の成立に就いて. 青森林友 238: 1-32.
- 山口礼子・佐藤典生・橋本良二 (1996) 篠宿地方に分布するヒバ自然集団の遺伝変異の解析. 岩手大演報 27: 13-28.
- 山内倭文夫 (1936) ヒバ伏条の成立に関する実験. 日林誌 18: 723-749.
- 山崎明一・樋口銀蔵・佐藤多亮 (1975) 自然保護を前提としたヒバ林施業における技術体系の検討について. 青森局林技研集 27: 97-106.

(1997年12月18日受付, 1998年5月2日受理)