



Title	北海道大学苫小牧演習林における大面積調査区データにもとづいた落葉広葉樹林の群落構造
Author(s)	日浦, 勉; 藤戸, 永志; 石井, 正; 浪花, 彰彦; 菅田, 定雄; 石田, 清; 村上, 正志; 加藤, 悦史; 前野, 華子; 福島, 行我; 酒井, 武
Citation	北海道大学農学部 演習林研究報告, 55(1), 1-10
Issue Date	1998-02
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/21424
Type	bulletin (article)
File Information	55(1)_P1-10.pdf



[Instructions for use](#)

北海道大学苫小牧演習林における大面積調査区 データにもとづいた落葉広葉樹林の群落構造

日浦 勉* 藤戸 永志* 石井 正* 浪花 彰彦*
菅田 定雄* 石田 清** 村上 正志*** 加藤 悦史****
前野 華子***** 福島 行我***** 酒井 武*****

Stand structure of a deciduous broad-leaved forest in Tomakomai
Experimental Forest, based on a large-plot data

by

Tsutom HIURA*, Eishi FUJITO*, Tadashi ISHII*, Akihiko NANIWA*,
Sadao SUGATA*, Kiyoshi ISHIDA**, Masashi MURAKAMI***, Etsushi KATO****,
Hanako MAENO*****, Yukia FUKUSHIMA***** and Takeshi SAKAI*****

要 旨

北海道大学苫小牧地方演習林の成熟林分に9 haの永久調査区を設けて林分構造を解析した。調査区内には34種の本木植物が出現し、アサダ、イタヤカエデ、カツラ、ミズナラが胸高断面面積合計で優占し、他にサワシバ、アオダモ、シウリザクラの個体密度が高かった。ニガキ、バッコヤナギといった先駆的な樹種も含まれ、種多様度 H' は2.61であった。胸高直径の頻度分布は、アサダ、ヤマモミジ、ヤチダモ、エゾマツでは一山型を示し、その他の樹種はL字型を示した。各樹種個体群の密度と最大サイズには正の相関があった。バイオマスは地形の平坦な部

1997年8月29日受理。Received August 29, 1997

- * 北海道大学苫小牧演習林
Tomakomai Research Station, Hokkaido University Forests
- ** 森林総合研究所北海道支所
Forestry and Forest Products Research Institute, Hokkaido Branch
- *** 北海道大学低温科学研究所
Low Temperature Institute, Hokkaido University
- **** 北海道大学大学院地球環境研究科
Graduate School of Earth and Environmental Science, Hokkaido University
- ***** 北海道大学農学部森林科学科
Department of Forest Science, Hokkaido University
- ***** 森林総合研究所四国支所
Forestry and Forest Products Research Institute, Shikoku Branch

分と谷底で小さく、斜面下部で高い傾向があった。枯死木に占める立ち枯れの割合はサイズが増すにつれ減少し、逆に根返りの割合が増大する傾向にあった。これらの林分構造の特徴は攪乱の履歴と深く結び付いていると考えられた。

キーワード：落葉広葉樹林，種組成，サイズ分布，群集動態，大規模攪乱

はじめに

稀にしか起らない攪乱は森林の動態に大きな影響を及ぼす。このため森林を構成する各樹木個体群の動態を綿密に解析するためには、稀なイベントを捕捉できる大面積の永久調査区が不可欠である(中静 1991)。一方、森林生態系は樹木だけでなく様々な生物や物理環境との相互作用によって維持されている。森林群集の動態や生物多様性の維持機構を解明するためには各生物群個別の動態を解析するだけでなくその相互作用ひとつひとつを明らかにしていく必要がある。このような背景のもと、世界各地で熱帯林を中心に大面積調査区を設けて森林動態がモニタリングされてきている(CONDIT 1995)。日本でも4ヘクタール以上の森林調査区は北海道知床半島(渡部・久保田 1996)、東京大学北海道演習林(芝野他 1996)、岩手大学御明神演習林(杉田他 1995)、福島県小川学術参考林(MASAKI *et al.* 1992)、長野県カヤノ平(渡部 1989)、奈良県春日山(神崎 1992)、京都大学芦生演習林(山中他 1993)、島根県大山(YAMAMOTO *et al.* 1995)、宮崎県綾(TANOUCHI and YAMAMOTO 1995)など10箇所を超えている。しかしいずれの調査区も樹木分群集のモニタリングが主体で、他のさまざまな生物群も含めた森林生態系全体の群集動態と生物多様性の維持機構を野外操作実験も積極的に取り入れて明らかにしようとする試みはない。苫小牧演習林では1997年に9ヘクタールの永久調査区を設定し、森林生物群集動態のモニタリングを開始した。本論文はこれらの基礎となる森林の樹木分群集の組成と構造を明らかにすることを目的とする。

調査地と方法

北緯42°40′、東経141°36′に位置する北海道大学苫小牧演習林の成熟した落葉広葉樹林(204林班)に調査区を設定した。苫小牧演習林の月平均気温は-3.2~19.1度、温量指数は55°C・month、年降水量は1304mmである(前田 1985)。積雪深は20cm程で冬期は50cm程度土壤凍結する。調査区は標高約45mから90mの平坦面と北向きの斜面にまたがって設定した。この地域の土壌は薄く、約330年前の樽前山の火山降下物が1-2m堆積している(五十嵐 1987)。また、洞爺丸台風はこの地方の森林に大きな打撃を与えた(三島他 1958)。林床には高さ1m程度のスズ(*Sasa borealis*)がパッチ状に分布している。

調査区は300m×300mで、地形測量を行い全体を225個の20m×20mグリッドに分割し

た。グリッドの各格子点には長さ 1.5 m の鉄製単管を打ち込んだ。胸高直径 10 cm 以上の樹木個体の胸高位置に赤ペイントを施し、アルミ製ナンバープレートをステンレス釘で固定した。1997 年 4 月にスチール製巻尺で mm 単位で胸高周囲長を測定した。また、ランダムにグリッドを 4 ヲ所選び、胸高直径 1 cm 以上のミズナラとアオダモの樹高を測竿またはブルメライスで、胸高直径をノギスまたはスチール製巻尺で測定した。

また、胸高直径 10 cm 以上の枯死木について位置と直径をしるし、枯損状態を立ち枯れ、幹折れ、根返りの 3 タイプに分類した。枯損木中の養分の滞留は森林の養分循環において重要な位置を占めることから、腐朽の程度をまず知る必要がある (Harmon *et al.* 1986)。また、枯損木はキツツキなど森林性鳥類の営巣・採餌場所やリター分解菌類のハビタットとしても重要である。本研究では腐朽度を I) 樹皮が完全に残り材も固い、II) 樹皮が半分以上残っている、III) 樹皮が半分以上はげ落ち材が柔らかい、の 3 段階に分けた。

胸高直径と樹高の関係を下記の拡張相対成長式 (小川 1969) にあてはめ、非線形回帰分析によって各パラメータを推定した。

$$1/H = 1/AD^b + 1/H^*$$

またこの式によって得られた推定樹高を用いて全ての個体の D^2H (cm^2m) を算出し、バイオマスの指標とした。従って、全ての幹が円錐形であると仮定するとこの値の 1/3 が幹材積となる。

結果と考察

種組成

9 ha の調査区内に 34 種出現したが、針葉樹はエゾマツが 27 個体生育しているのみで、ほとんどが落葉広葉樹によって占められていた (表 1)。胸高断面積合計で最も優占していたのはアサダで、以下イタヤカエデ、カツラ、ミズナラ、シナノキの順である。個体密度が最も高かったのはイタヤカエデで、以下アサダ、サワシバ、シウリザクラ、アオダモ、シナノキの順であり、種毎のデモグラフィックな解析を行うのに必要なサンプル数 100 以上を満たしたのは計 13 種であった。各樹種の積算胸高断面積から計算した SHANNON-WEAVER の多様度指数 H' (SHANNON and WEAVER 1949) は 2.61 であった。

より北方に位置する森林での蔓植物を除く木本植物は、道北地方で 15.5 ha 内に 25 種 (日浦他 1995)、道央地方で 36.25 ha 内に 33 種であることが報告されている (芝野他 1996)。本調査地はこれらの報告より調査面積が狭く、かつマーキングの境界条件が大きなサイズの個体からであるにもかかわらず出現種数が多かった。また、本調査地の多様度指数は道北地方の針広混交林 ($H' = 1.03 \sim 2.20$, 日浦他 1995) や、日本海型のブナ林 ($H' = 0 \sim 2.49$, HIURA 1995)、

照葉樹林 ($H'=1.59\sim 1.93$, YAMAMOTO 1992) より高い値となった。これはブナのような純林を形成する種が欠けていること、針葉樹はエゾマツのみしか出現しないにもかかわらず道央以北での分布が稀である種 (アオダモ, ハクウンボク, ヤマモミジ, アサダ) が含まれること、1669年から1739年の樽前山の大噴火や1952年の洞爺丸台風といった大規模な攪乱から十分な時間がたっていないために、ニガキ, バッコヤナギ, ケヤマハンノキ, ヤマグワ, ウダイカンバといった先駆的な樹種とミズナラ, シナノキ, イタヤカエデといった極相的な樹種 (KIKUZAWA 1983) が共存している (CONNELL 1978) ことによると考えられる。

Table 1. Population parameters of major tree species in the 9-ha permanent plot.

Species	Code	Density (ha^{-1})	Mean dbh (cm)	Max. dbh (cm)	Basal area (m^2/ha)
<i>Picea jezoensis</i>	Pj	3.0	38.9±16.5	85.8	0.42
<i>Salix bakko</i>	Sb	0.1	13.1	13.1	0.001
<i>Carpinus cordata</i>	Cac	46.3	14.9± 4.3	30.8	0.87
<i>Ostrya japonica</i>	Oj	48.1	34.8±10.0	77.8	4.94
<i>Betula maximowicziana</i>	Bm	0.8	35.5± 9.7	48.7	0.08
<i>Alnus hirsuta</i>	Ah	0.1	10.5	10.5	0.003
<i>Quercus crispula</i>	Qc	15.0	41.4±24.5	94.3	2.72
<i>Ulmus davidiana</i>	Ud	7.3	22.4±16.7	77.9	0.59
<i>Ulmus lacinitata</i>	Ul	0.1	19.8	19.8	0.003
<i>Morus bombycis</i>	Mb	6.1	13.5± 3.0	25.3	0.54
<i>Cercidiphyllum japonicum</i>	Cj	21.8	38.8±20.9	81.9	3.32
<i>Magnolia hypoleuca</i>	Mh	16.0	21.4± 9.4	57.6	0.69
<i>Magnolia kobus</i>	Mk	8.3	18.8± 7.2	41.9	0.26
<i>Hydrangea paniculata</i>	Hp	0.1	10.5	10.5	0.001
<i>Prunus sargentii</i>	Ps	7.4	17.3± 5.9	35.5	0.19
<i>Prunus maximowiczii</i>	Pm	3.8	14.9± 5.1	27.2	0.07
<i>Prunus ssiori</i>	Pss	30.3	17.4± 6.8	49.1	0.83
<i>Sorbus comixta</i>	Sc	1.8	15.7± 4.9	32.8	0.04
<i>Sorbus alnifolia</i>	Sa	15.8	17.0± 6.8	50.0	0.41
<i>Phellodendron amurense</i>	Pa	1.6	25.9± 6.7	36.5	0.09
<i>Picrasma quassioides</i>	Pq	0.7	12.6± 2.3	16.6	0.01
<i>Euonymus oxyphyllus</i>	Eo	1.1	12.7± 4.2	24.2	0.02
<i>Acer japonicum</i>	Aj	2.8	14.6± 3.6	25.8	0.05
<i>Acer palmatum</i> var. <i>matsumurae</i>	Ap	27.6	24.2± 8.1	47.9	1.40
<i>Acer mono</i>	Am	90.6	20.3±10.8	74.3	3.75
<i>Tilia japonica</i>	Tj	29.9	26.8±17.9	94.2	2.44
<i>Tilia maximowiczii</i>	Tm	6.9	20.3± 7.8	47.1	0.26
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	Acs	1.6	15.7± 5.6	28.2	0.03
<i>Kalopanax pictus</i>	Kp	4.3	31.7±19.1	81.2	0.46
<i>Cornus controversa</i>	Cc	14.7	19.1± 6.3	42.7	0.46
<i>Styrax obassia</i>	So	11.3	12.5± 1.8	18.2	0.14
<i>Syringa reticulata</i>	Sr	5.6	13.8± 3.5	24.5	0.09
<i>Fraxinus mandshurica</i>	Fm	4.7	26.0±10.5	80.8	0.29
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	Fl	38.3	15.9± 4.7	35.7	0.83

サイズ構造

複数種込みの拡張相対成長式は下記の式で表わされた (図1)。

$$1/H = 1/2.04 D^{0.83} + 1/29.93$$

H*は観察される最大樹高より 30—50 % 高い値をとると報告されている (小川 1969) が、この調査区の最大樹高は 26.5 m であったから、H*は最大樹高より 10 % 程度高いのみであった。

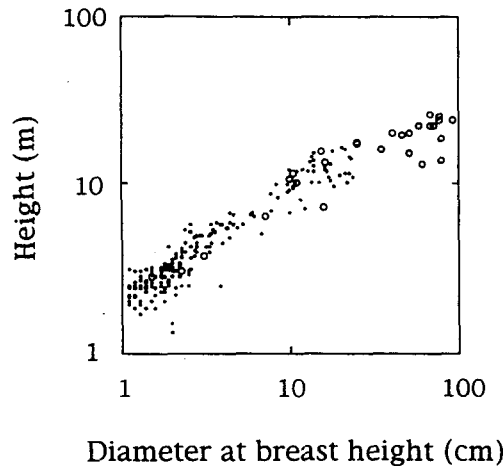


Fig. 1 Relationship between diameter at breast height and tree height in the plot (n=258). Fitted curve to extended allometric relation was $1/H = 1/2.04D^{0.83} + 1/29.93$. Open circles, *Quercus crispula*; solid circles, *Fraxinus lanuginosa*.

胸高直径の頻度分布は、アサダ、ヤマモミジ、ヤチダモ、エゾマツでは 30 cm 程度にモードのある一山型を示し、その他の樹種は L 字型を示した (図 2)。樽前山の大噴火による火山降下物、Ta-b と Ta-a によってこの地方の森林は大きな打撃を受け、そこから再生してきたと考えられている (五十嵐 1987)。4 種に見られた一山型のサイズ分布は、いずれの種も耐陰性が比較的高いことから、この攪乱の後集中的に更新し、その後土壌攪乱がともなう契機が無いことのために更新が起っていないことを反映していると思われる。一方他の樹種では胸高直径 10 cm 未満の稚樹も豊富に存在したため、連続した更新が起っていると考えられる。

各樹種個体群の密度と最大サイズには正の相関があった ($R=0.384$, $P=0.025$, 図 3)。また胸高直径の頻度分布の歪度と最大サイズとのあいだには有為な相関はなかった ($R=0.203$, $P>0.05$)。多種が安定共存していると考えられる森林では、構成種の最大到達サイズと新規加入率にはトレードオフが見られる (KOHYAMA 1993)。小径木の個体密度の高さやサイズ分布の歪みの大きさは新規加入速度の速さを反映すると仮定すると、この林分は十分に安定した森林構造には達していないと考えられる。

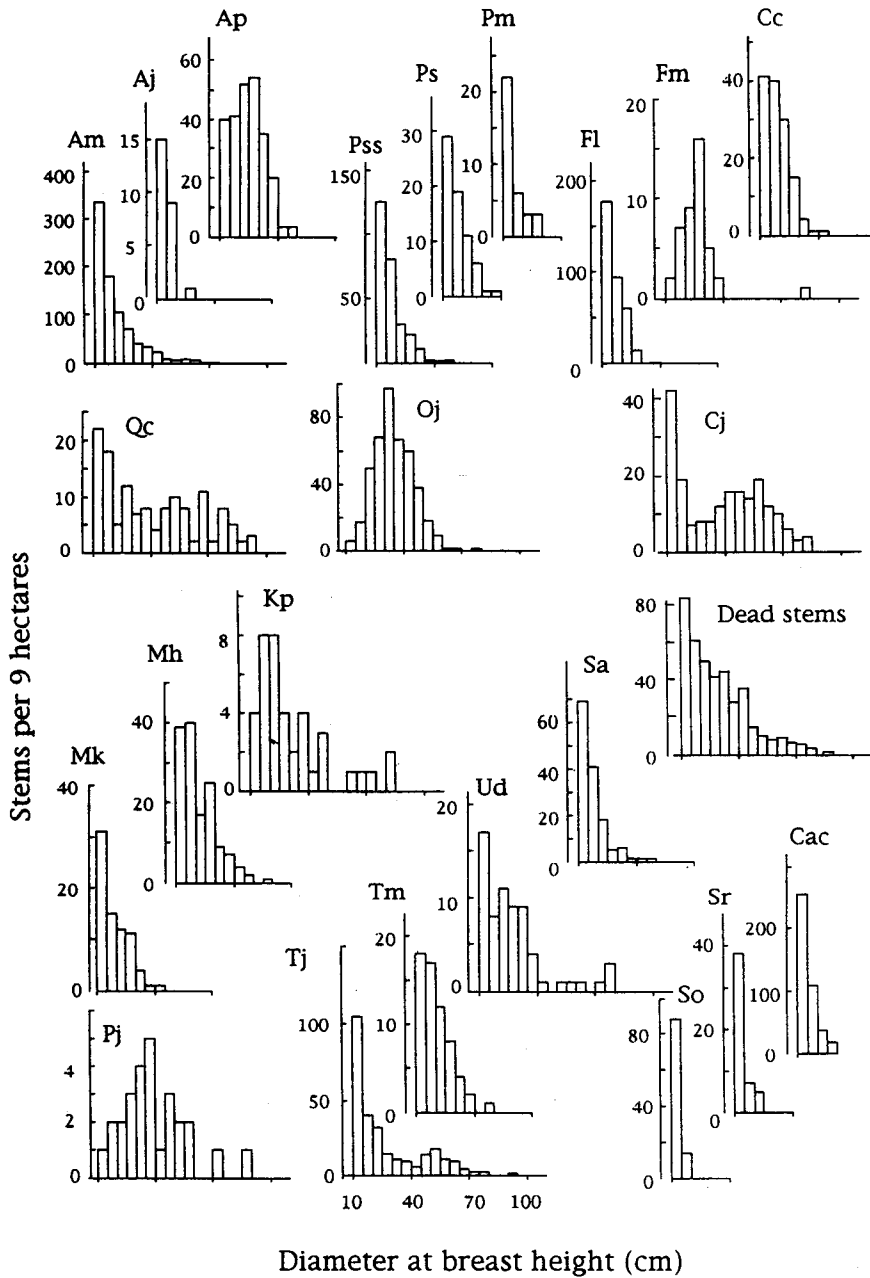


Fig. 2 Frequency distribution of diameter at breast height for dead stems and each species which have 20 individuals or more. Each species code is the same as in table 1.

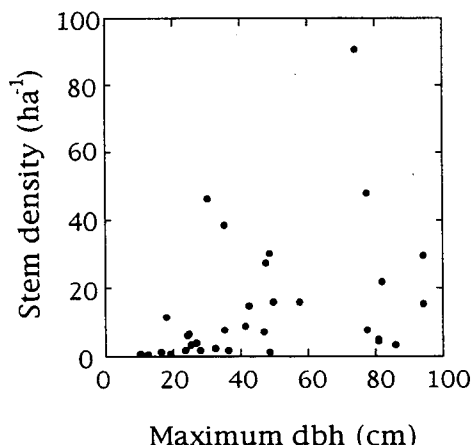


Fig. 3 Relationship between maximum dbh of each species and stem density.

枯死木

9ヘクタール内に見い出された枯死木は計441本で、全サイズ込みで立ち枯れが32.7%、幹折れが23.4%、根返りが40.8%、不明が3.2%であった。立ち枯れが占める割合はサイズが増すにつれ減少し、逆に根返りの割合が増大する傾向にあり、直径20 cm以上では根返りの割合は45%に達した(表2)。腐朽度は全サイズ込みでIが27.9%、IIが46.0%、IIIが25.6%であった。

Table 2. State of injuries for each size class in the 9-ha plot. Size class was divided into three class of diameter at breast height (cm, dbh). Sample sizes were in parenthesis.

State of injuries	Size class		
	10 ≤ dbh < 20	20 ≤ dbh < 40	40 ≤ dbh
Standing dead	43.4% (79)	27.1% (45)	21.5% (20)
Stem broken	22.5% (41)	21.7% (36)	28.0% (26)
Uprooted	34.1% (62)	45.8% (76)	45.2% (42)
Unknown	0% (0)	5.4% (9)	5.4% (5)
Total	(182)	(166)	(93)

他の広葉樹林では直径20 cm以上の枯死木中根返りの占める割合は通常30%以下である(YAMAMOTO 1989, 1992)。本調査地の根返り枯死木の多さは、樽前火山降下物が厚く堆積して土壌が不安定であり、強風の影響を受けて根ごと倒れやすいことを反映するのかもしれない。腐朽の動的平衡を仮定した場合、腐朽度の分布は各クラスの滞留時間が一定の場合L字型に、滞留時間が増加する場合一山型になる(HARMON *et al.* 1986)。枯損木のサイズ分布がL字型であること(図2)とあわせると、各クラス毎に滞留時間が増加していることを示すものと考えられる。

バイオマスの空間分布

バイオマスはグリッドによって大きく変動し、最大約 1200 から最小 100 $\text{cm}^2\text{m}/\text{m}^2$ まで 12 倍の差があった(図 4)。地形の平坦な調査区の南側と谷底で小さく、斜面下部で大きい傾向があった(図 5)。

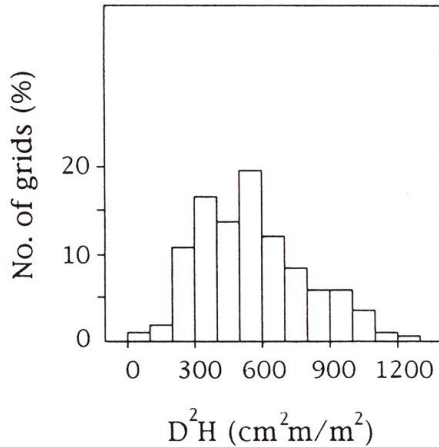


Fig. 4 Frequency distribution of aboveground biomass per grid in the plot.

バイオマスの大きなばらつきは、調査区内の林冠ギャップの存在や、大径木が近接して生育しているグリッドがあることなどバイオマスがモザイク状に分布していることを反映している。また、平坦な地形に生育していた大径木が洞爺丸台風などによって風倒を起したために、この部分のバイオマスが斜面下部と比較して小さいものと考えられる。谷底でバイオマスが小さいのは水分など土壌条件によるものと推察される。

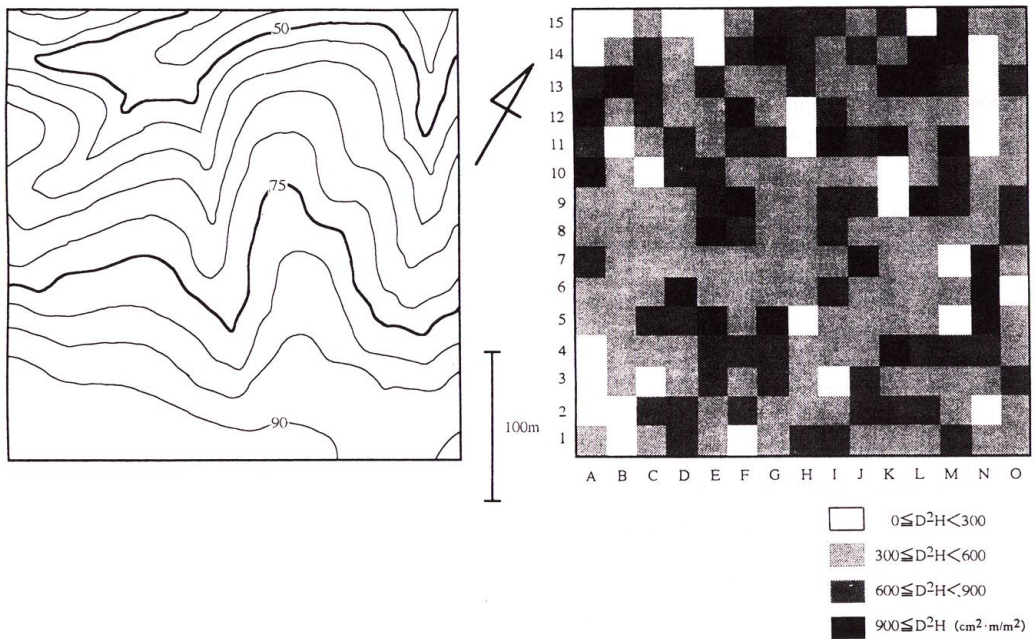


Fig. 5 Topographic map and aboveground biomass distribution in the plot.

おわりに

以上の林分構造の特徴は、いずれも本調査地の攪乱の履歴と深く結び付いていることが示唆された。今後は樹種毎の攪乱に対する応答様式や共存の機構を解析していく予定である。また、この調査区では樹木分群集の長期動態の解析のほかに以下の個別研究がすでに開始されており、調査区内に高さ 25 m, 半径 40 m をカバーする林冠観測用ゴンドラも設置された。

1. 森林性鳥類のテリトリーマッピングと採餌行動の季節変化
2. 鱗シ目昆虫の個体群動態と樹木フェノロジーの関係
3. 樹木の光合成能の垂直的变化の種間差
4. 樹木のシュートデモグラフィの 3 次元分布
5. 飛翔昆虫相の階層分化とその季節変化
6. 低木から高木までの樹木個体群の開花結実プロセス
7. 森林の葉群構造とショウジョウバエ群集構造との関係
8. 菌類子実体の空間分布と季節変動
9. 再捕獲法による野ネズミの個体群動態
10. 林床植物相の空間分布と季節変化
11. ミズナラの個体別種子生産量の年次変動

今後は 9 ヘクタール調査区をモニタリングを中心とする 4 ヘクタール部分と、野外操作実験を主体とする周囲 5 ヘクタール部分に分け、これらの個別研究を連関させて森林生態系における生物多様性の維持と群集動態のメカニズムを明らかにしていきたい。

謝 辞

本研究を行うに当たっては、大泉登市、吉田柗巳、長谷川勝治、保川守、及川幸雄、佐藤智明、三好等の各技能補佐員の方々に多大な協力を頂き、青井俊樹、中野繁氏に便宜を図っていただいた。ここに記して心からお礼申し上げる。なお本研究は北海道大学演習林のプロジェクト研究「北方天然林の動態」の一部として実施されたものである。本研究の一部は文部省科学研究費 (no. 08406011, 09NP1501) の助成を受けた。

引用文献

- CONDIT, R. (1995): Research in large, long-term tropical forest plots. *TREE* **10**, 18-22.
- CONNELL, J. J. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**, 1302-1310.
- HARMON, M. M., FRANKLIN, J. J., SWANSON, F. F., SOLLINS, P., GREGORY, S. S., LATTIN, J. J., ANDERSON, N. H., CLINE, S. P., AUMEN, N. G., SEDELL, J. R., LIENKAMPER, G. W., CROMACK, K., and CUMMINS, J. W. (1986): Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.*, **15**, 133-302.
- HIURA, T. (1995): Gap formation and species diversity in Japanese beech forests: a test of the intermediate disturbance hypothesis on a geographic scale. *Oecologia* **104**, 265-271.

- 日浦 勉・藤原滉一郎・北条 元・岡田穰一・有働裕幸・奥山 悟・守田英明・福田仁士・藤戸永志・福井富三・高島 守・有倉清美・杉山 弘・竹田哲二 (1995): 北海道大学中川地方演習林における原生保存林の森林構造とその長期動態. 北大演習林研報 52, 85-94.
- 五十嵐八枝子 (1987): 苫小牧演習林における植生の変遷. 北大演習林研報 44, 405-427.
- 神崎 護 (1992): 地形測量を組み合わせた毎木調査の紹介: 春日山照葉樹林から. 標識 2, 1-4.
- KIKUZAWA, K. (1983): Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Can. J. Bot.*, **61**, 2133-2139.
- KOYAMA, T. (1993): Size-structured tree populations in gap-dynamic forest: the forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species. *J. Ecol.*, **81**, 131-143.
- 前田 豊 (1985): 苫小牧地方演習林の気象報告. 北大演習林業務資料 19, 27-54.
- MASAKI, T., W. SUZUKI, K. NIHYAMA, S. IIDA, H. TANAKA and T. NAKASHIZUKA (1992): Community structure of a species-rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, Central Japan. *Vegetation* **98**, 97-111.
- 三島 憲・谷口信一・菱沼勇之助 (1958): 苫小牧地方演習林における風害状態(2)天然林. 北大演習林研報 19, 1-39.
- 中静 透 (1991): 森林動態の面積長期継続研究について. *日生態会誌* **41**, 45-53.
- 小川房人 (1969): 樹高・胸高直径関係における林型区分の試み JIBP-PT-F 昭和 43 年度報告 3-17.
- SHANNON, C. E. and WEAVER, W. (1949): *The mathematical theory of communication*. Univ. Illinois Press, Chicago.
- 芝野伸策・岡村行治・高橋康夫・渡邊定元 (1996): 森林の動態解明のための針広混交林地帯での面積長期継続調査地設定の手法. *日本生態学会誌* **46**, 55-168.
- 杉田久志・下本晴夫・成松真樹 (1995): 岩手大学御明神演習林大滝沢試験地における樹種の空間分布とサイズ構成. 岩手大学農学部演習林報告 26, 115-130.
- TANOUCHI, H. and YAMAMOTO, S. (1995): Structure and regeneration of canopy species in an old-growth evergreen broad-leaved forest in Aya district, southwestern Japan. *Vegetation* **177**, 51-60.
- 渡部 修・久保田康弘 (1996): 冷温帯針広混交林のギャップ形成パターンが林木種の更新過程に与える影響. *日生態会誌* **46**, 233-243.
- 渡部隆一 (1989): カヤノ平ブナ原生林の研究. III 1979-1988 年の期間における林木の死亡. 信大志賀自然教育施設研究業績 26, 7-14.
- YAMAMOTO, S. (1989): Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. *Bot. Mag. Tokyo* **102**, 93-114.
- YAMAMOTO, S. (1992): Gap characteristics and gap regeneration in primary evergreen broad-leaved forests of Japan. *Bot. Mag. Tokyo* **102**, 93-114.
- 山中典和・松本 淳・大島有子・川那辺三郎 (1993): 京都大学芦生演習林モンドリ谷集水域の林分構造. 京都大学農学部演習林報告 65, 63-76.

Abstract

Community structure of a matured deciduous broad-leaved forest in Tomakomai Experimental Forest was investigated by using 9ha-plot data. 34 tree species were found in the plot, and species diversity (H') was 2.61. Dominant species were *Ostrya japonica*, *Acer mono*, *Cercidiphyllum japonicum*, and *Quercus crispula*. Frequency distributions of dbh were unimodal for *O. japonica*, *Acer palmatum*, *Fraxinus mandulica*, and *Picea jezoensis*. The distributions were L-shaped for other species. Positive correlation was found between maximum size and density of each species. Biomass in flat plateau and valley bottom were smaller than those in lower slope. Percentage of uprooted trees for large sized stems was higher than that for small sized stems. It was suggested that these stand structure was influenced by catastrophic disturbance such as volcanic eruption and windstorm.