



Title	北海道大学中川演習林の北方針広混交林におけるトドマツ, ミズナラ, イタヤカエデの直径成長におよぼす込み合い効果
Author(s)	日浦, 勉; 上島, 信彦; 奥田, 篤志; 北條, 元; 石田, 亘生; 奥山, 悟
Citation	北海道大学農学部 演習林研究報告, 55(2), 255-261
Issue Date	1998-09
Doc URL	<a href="http://hdl.handle.net/2115/21439">http://hdl.handle.net/2115/21439</a>
Type	bulletin (article)
File Information	55(2)_P255-261.pdf



[Instructions for use](#)

# 北海道大学中川演習林の北方針広混交林における トドマツ, ミズナラ, イタヤカエデの直径成長に およぼす込み合い効果

日浦 勉\* 上島 信彦\*\* 奥田 篤志\* 北條 元\*  
石田 亘生\* 奥山 悟\*

Crowding Effects on Diameter Growth for *Abies sachalinensis*, *Quercus  
crispula* and *Acer mono* Trees in a Northern Mixed Forest, Nakagawa  
Experimental Forest

by

Tsutomu HIURA\*, Nobuhiko UEJIMA\*\*, Atsushi OKUDA\*, Hajime HOHJO\*,  
Nobuo ISHIDA\* and Satoru OKUYAMA\*

## 要 旨

北海道大学中川地方演習林の針広混交林に 0.64 ha の永久調査区を設け、胸高直径 10 cm 以上の個体にデンドロメータを取り付けて直径成長の季節変化と年成長量に対する込み合い効果を解析した。トドマツでは針葉樹の近隣個体の込み合い度が高いほど直径成長が抑制されたが、広葉樹の込み合い効果はなかった。反対にミズナラでは広葉樹の込み合い度が高いほど成長が抑制されたが、針葉樹の込み合い効果はなかった。イタヤカエデにはいずれの込み合い効果も検出されず、3種に共通して成長関数の決定係数は低かった。これらの結果はミズナラとトドマツの相互置換的更新を促進する機構の一つとして考えられる一方、確率的な効果など他の要因が成長決定に対して支配的であることが示唆された。

キーワード：確率過程・サイズ構造・種内競争・相互置換的更新・共存

---

1998年2月27日受理。 Received February 27, 1998.

\*北海道大学農学部附属演習林

The Hokkaido University Forests, Faculty of Agriculture, Hokkaido University

\*\*網走支庁林務課

Abashiri Forest Service, Hokkaido government

## はじめに

複数種で構成された北方針広混交林の動態や維持機構を解明するためには、各構成種のデモグラフィックな特性と個体間の相互作用を同時に明らかにする必要がある。北方針広混交林における針葉樹と広葉樹の共存条件として、相互置換的な更新や新規加入率と死亡率の時間的変動が重要であると考えられている(上島ら 1997; Hiura and Fujiwara in review)。また、北方針広混交林の構成種の齢構造やサイズ依存的な成長特性についてはいくつかの報告があるが(Suzuki et al. 1987; Hiura et al. 1996; Sano 1997)、個体間競争が樹種ごとの成長に及ぼす効果についての報告はほとんどない(Kubota and Hara 1995)。固着性の生物である樹木では空間的な異質性やサイズ構造をとおした種内・種間競争がおこっているため、これらの要因を同時に考慮した解析が必要である。しかし北方林ではその単位葉量あたりの生産力の低さ(Kira and Shidei 1967)から成長速度も遅いことや、凹凸のある樹皮を持つ樹種が多いためには輪尺や巻き尺を用いた短期間の調査では測定誤差が大きい。そこで本研究ではデンドロメータを用いて成長を測定することでこの問題を克服した。同一ギルド内の競争効果はギルド間の競争効果よりも強く働くと予想され、これを検証するために北方針広混交林における優占種3種の直径成長パターンとこれに及ぼす光資源をめぐる針葉樹・広葉樹のギルド内・ギルド間の競争の効果を解析した。

## 調査地と野外調査方法

北緯 44°50′, 東経 142°04′ に位置する北海道大学中川地方演習林 (20 林班) に調査区を設置した。調査地の標高は約 60 m で、ごく小さな沢が数本入った広い尾根上である。調査地の気候は、年平均気温 6.5°C, 年間降水量 1250 mm で積雪期間は半年間に及ぶ(館脇・五十嵐 1971)。この地域は汎針広混交林帯に属しており、林床はクマイザサ (*Sasa senanensis*) に深くおおわれている(日浦ら 1995; 上島ら 1997)。

調査地は成熟した林分で、面積 100 m<sup>2</sup> 以下の比較的小規模な林冠ギャップが散在していた。この林分では 1946 年にエゾマツ (*Picea jezoensis*) がごく小敷伐され、調査プロット内にも伐根が 2 個存在した。優占種であるトドマツ (*Abies sachalinensis*)、ミズナラ (*Quercus crispula*, 大場 1989)、イタヤカエデ (*Acer mono*) の胸高断面積比はそれぞれ 40%, 36%, 13% で、この 3 種で全個体の 90% 程度を占める(上島ら 1997)。

平均斜度 20 度の南西向き斜面に 80 m × 80 m の調査プロットを 1995 年 3 月に設定し、プロット内及びプロットの周囲 10 m の範囲内の胸高直径 10 cm 以上の全個体をセオドライト (CS-20 A, Topcon 社製) を用いてマッピングし、胸高直径を測定した。プロット内の胸高直径 10 cm 以上の全個体にデンドロメータを取り付けたが、このデンドロメータは Liming (1957) の方法に従いステンレスの薄板とスプリングによって作成したもので、0.1 mm の精度

で増減を読み取ることが可能である。デンドロメータを樹幹にフィットさせるためにミズナラやエゾマツなど樹皮に凹凸のあるものは設置面を滑らかにして設置し、1年間放置したのち融雪直後の1996年4月から積雪直前の1996年11月まで1ヶ月ごとにデンドロメータの読みとりを行った。1996年の4月から11月までの成長量を年成長量とした。

### データ解析

近隣の個体が着目する個体の成長におよぼす効果を検討するために、込み合い度をあらわす指標 (CI: Canopy tree Index) を算出した。込み合い度はサイズの大きい近隣個体ほど強く、着目する個体までの距離が離れている個体ほど弱いことが予想される (Weiner 1984)。込み合い度の頻度分布の正規性を保つために Weiner (1984) の方法を一部改変し以下のように計算した。

$$CI = \ln \sum (x^2 / r^2) \quad (1)$$

ここで  $x$  は胸高直径 (cm),  $r$  は着目する個体までの距離 (m) であり、各個体から 10 m 以内の胸高直径 10 cm 以上の個体について積算した。ゴンベルツ型の成長関数 (Kohyama 1991) に針葉樹と広葉樹の込み合い度を独立に組み込んで以下のように成長関数を与えた。

$$G_x = x[a - a_1 \ln x - a_2 CI_c - a_3 CI_b] \quad (2)$$

ここで  $G_x$  は年成長量 (mm),  $a, a_1, a_2, a_3$  は定数,  $CI_c, CI_b$  はそれぞれ針葉樹と広葉樹の込み合い度をあらわす。 $a$  はポテンシャルな成長量を,  $a_1$  はサイズ依存的な成長量の減少度合いを,  $a_2$  は針葉樹との二方向競争による成長量の減少度合いを,  $a_3$  は広葉樹との二方向競争による成長量の減少度合いをそれぞれ表わすことになる。調査林分の優占種であるトドマツ ( $n=125$ ), ミズナラ ( $n=57$ ), イタヤカエデ ( $n=89$ ) の3種についてそれぞれこれらの定数を重回帰により求めた。

### 結果と考察

#### 成長量の季節変化と年成長量

直径成長量の季節変化のパターンは種によって異なり、トドマツは5月から6月にかけて成長のピークを示したのに対し、ミズナラでは7月から8月、イタヤカエデでは6月から7月にかけて最も高い成長量を示した (図1)。3種に見られたこれら成長ピークの時期のずれは成長ホルモンの分泌時期や養分の転流速度、材構造等の違いが主に関与していると考えられる (Kozlowski 1971) が、この他に開葉時期の違い (Kikuzawa 1983) と葉の加齢に伴う光合成速度の低下率の違い (Koike 1988) も関係しているのかもしれない。すなわち早く開葉し、葉の加齢に伴う光合成速度の低下率が大きい樹種ほど成長のピークが早く訪れる傾向にあると考

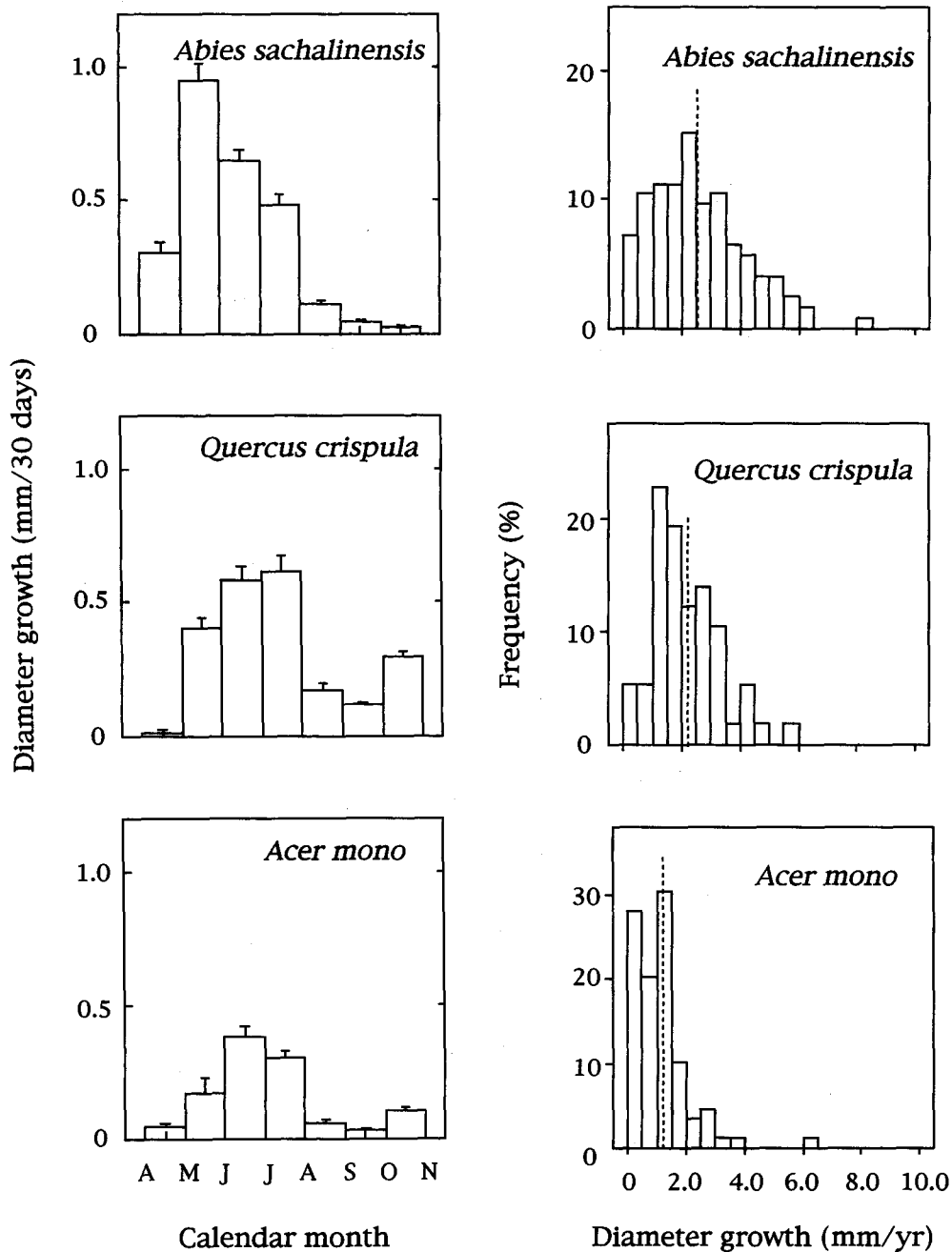


Fig. 1 Mean and its SE of seasonal diameter growth for the target species.

Fig. 2 Frequency distribution of annual diameter growth for the target species. Dashed lines show average values.

えられる。いずれにせよこれらの差は季節成長パタンに関係する種特異的なものと考えられるが、それぞれの具体的なつながりの解明には生理学的なアプローチが必要であろう。

年成長量はトドマツで  $2.5 \pm 1.6$  mm/yr と最も大きく、イタヤカエデは  $1.1 \pm 1.0$  mm/yr で最も小さく、ミズナラは  $2.2 \pm 1.2$  mm/yr で両者の中間であった。しかし年成長量の頻度分布はいずれの種も正に歪んだ形を示した (図 2)。成長量の頻度分布が正に歪んでいたことは、成熟した他の森林の傾向 (Kohyama and Hara 1989) と一致する。これは光をめぐる競争が一方的であること (Hara 1988) や成熟した林内の光資源の水平分布が対数正規分布であることを反映しているものと考えられる (Yoda 1974 ; Yoda et al. 1983)。

### 込み合い効果

個体ごとの込み合い度はいずれの種でも広葉樹が 10 前後、針葉樹が 7 前後の値で種間に差はなかった (表 1, ANOVA,  $P > 0.1$ )。このことはいずれの種でも似通った込み合い条件下にあることを示す。しかしサイズ依存的な成長パタンや、成長量におよぼす込み合い効果は種間で大きく異なった (表 2)。ポテンシャルな成長量とサイズの増加にともなう成長の低下はトドマツで最も大きく ( $a = 0.0488$ ,  $a_1 = 0.0095$ ,  $P < 0.001$ )、イタヤカエデで最も小さくサイズ増加にともなう成長低下は見られず ( $a = 0.0116$ ,  $P < 0.1$ ,  $a_1 = 0.0020$ ,  $P > 0.1$ )、ミズナラは両者の中間であった ( $a = 0.0410$ ,  $a_1 = 0.0088$ ,  $P < 0.001$ )。トドマツでは針葉樹の及ぼす込み合い効果が負に作用していたが ( $a_2 = 0.0010$ ,  $P < 0.001$ )、広葉樹の込み合い効果はなかった ( $a = 0.0000$ ,  $P > 0.1$ )。ミズナラでは広葉樹の及ぼす込み合い効果は統計的には有意水準限界に近く、弱く負に作用していた可能性があるが ( $a_3 = 0.0004$ ,  $P < 0.1$ )、針葉樹の込み合い効果はなかった ( $a_2 = 0.0001$ ,  $P > 0.1$ )。一方イタヤカエデではいずれの込み合い効果もなく ( $a_2 = 0.0000$ ,  $a_3 = 0.0000$ ,  $P > 0.1$ )、成長量のサイズ依存的な減少も統計的には検出されなかった。またいずれの種でも成長関数 (2) の決定係数は 0.4 程度以下と低かった。

Table 1. Mean and SD of canopy index for each species in the study plot

Species	CI <sub>b</sub>	CI <sub>c</sub>	n
Abies sachalinensis	9.9±3.0	7.4±3.2	125
Quercus crispula	9.5±3.0	6.6±3.3	57
Acer mono	10.4±2.5	6.8±2.7	89

Table 2. Parameters of the growth function eq. 2 estimated by multiple regression for each species

Species	a	a <sub>1</sub>	a <sub>2</sub>	a <sub>3</sub>	R <sub>2</sub>	P
Abies sachalinensis	0.0488***	0.0095***	0.0010***	0.0000ns	0.256	<0.001
Quercus crispula	0.0410***	0.0088***	0.0001ns	0.0004*	0.430	<0.001
Acer mono	0.0116*	0.0020ns	0.0000ns	0.0000ns	0.016	0.711

\*\*\*,  $P < 0.001$ ; \*,  $P < 0.1$ ; ns,  $P > 0.1$

Hiura and Fujiwara (in review) は同じ北方針広混交林における15年間のデモグラフィックデータを行列モデルを用いて解析したが、針葉樹、広葉樹いずれの成長にも密度依存性は検出されず、稚樹の新規加入率と死亡率にのみ相互置換的な密度依存性を見出した。本研究ではトドマツの成長率が針葉樹ギルドの込み合い度のみを負の影響を受け、ミズナラの成長率が広葉樹ギルドの込み合い度のみを負の影響を受けていた可能性がある。測定精度をあげ、空間的な異質性も考慮に入れることにより北方針広混交林でもギルド間競争よりギルド内競争が強く働いていることを示すことが可能になったと考えられる。また、このようなトドマツとミズナラの成長パターンは、実生定着段階でおこる両者の相互置換的な更新(上島他 1997)をさらに促進し、両者の共存条件を広げるものと考えられる。しかしもう一つの優占種であるイタヤカエデの成長率はいずれのギルドの込み合い度に対しても独立であった。またいずれの種でも成長関数の決定係数が低かったことは、北方針広混交林では本研究で取り上げた要因以外の確率的な過程など他の要因が優占種の成長速度決定に対して支配的であることを示唆している。今後はさらに測定樹種やサンプル数をふやすと同時に、成長の年次変動の解析も行っていく予定である。

## 謝 辞

本研究を行うにあたって中川地方演習林職員の方々には便宜を計って頂き、岩木昭治・樋口清市・宗原喜一郎・木村孝男・森永育男・野村和良・川本文明・照井勝己・山科健五・斉藤満の各技能補佐員の方々には野外調査に御協力頂いた。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。本研究の一部は北海道大学特定研究費と文部省科学研究費(08406011, 09 NP 1501)の助成を受けた。

## 引用文献

- Hara, T. (1988): Dynamics of size structure in plant populations. *TREE* 3, 129-133.
- Hiura, T. and Fujiwara, K. in review. Density-dependence and coexistence of conifer and broad-leaved trees in a northern mixed forest. *J. Veg. Sci.*
- Hiura, T., Sano, J. & Konno, Y. (1996): Age structure and response to fine-scale disturbances of *Abies sachalinensis*, *Picea jezoensis*, *Picea glehnii*, and *Betula ermanii* growing under the influence of a dwarf bamboo understory in northern Japan. *Can. J. For. Res.* 26, 289-297.
- 日浦勉・藤原晃一郎・北條元・岡田稷一・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, 北大演研報 52, 85-94.
- Kikuzawa, K. (1983): Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Can. J. Bot.* 61, 2133-2139.

- Kira, T. and Shidei, T. (1967): Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. *Jpn. J. Ecol.* **17**, 70-87.
- Kohyama, T. and Hara (1989): Frequency distribution of tree growth rate in natural forest stands. *Ann. Bot.* **64**, 47-57.
- Kohyama, T. (1991): Simulating stationary size distribution of trees in rain forests. *Ann. Bot.* **68**, 173-180.
- Koike, T. (1988): Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broad-leaved trees. *Pl. Sp. Biol.* **3**, 77-87.
- Kozlowski, T.T. (1971): Growth and development of trees. II Cambial growth, root growth, and reproductive growth. Academic Press, New York.
- Kubota, Y. and Hara, T. (1995): Tree competition and species coexistence in a sub-boreal forest, northern Japan. *Ann. Bot.* **76**, 503-512.
- Liming, F.G. (1957): Homemade dendrometers. *J. For.* **55**, 575-577.
- 大場秀章 (1989): ブナ科. 佐竹義輔・原寛・亘理俊次・富成忠夫編, 日本の野生植物木本 I, pp. 66-78.
- Sano, J. (1997): Age and size distribution in a long-term forest dynamics. *For. Ecol. Manage.* **92**, 39-44.
- Suzuki E., Ota, K., Igarashi, T., and Fujiwara, K. (1987): Regeneration process of coniferous forests in northern Hokkaido. 1. *Abies sachalinensis* forest and *Picea glehnii* forest. *Ecol. Res.* **2**, 61-75.
- 館脇操・五十嵐恒夫 (1971): 北大天塩・中川地方演習林の森林植生, 北大演研報 **28**, 1-192.
- 上島信彦・日浦勉・原拓史 (1997): 北方針広混交林におけるトドマツとミズナラの実生の定着におよぼす要因, 森林立地 **39**, 86-93.
- Weiner, J. (1984): Neighbourhood interference amongst *Pinus rigida* individuals. *J. Ecol.* **72**, 183-195.
- Yoda, K. (1974): Three-dimensional distribution of light intensity in a tropical rain forest of West Malaysia. *Jpn. J. Ecol.* **24**, 247-254.
- Yoda, K., Nishioka, M. and Dhanmanonda, P. (1983): Vertical and horizontal distribution of relative illuminance in the dry and wet seasons in a tropical dry-evergreen forest in Sakaerat, NE Thailand. *Jpn. J. Ecol.* **33**, 97-100.

## Summary

We examined seasonal pattern and crowding effect on diameter growth for three dominant tree species by using dendrometers in a northern mixed forest, Nakagawa Experimental Forest. Negative effect of crowding of conifers was found in the diameter growth for *Abies sachalinensis* trees, and negative effect of crowding of broad-leaved trees was found in the growth for *Quercus crispula* trees. Furthermore, significant negative effect of crowding of conifers on *Quercus crispula*, and that of broad-leaved trees on *Abies sachalinensis* were not found. The degree of crowding of neither conifers nor broad-leaved trees affected on diameter growth in *Acer mono*, and coefficient of determinations of the growth functions were low for the all species. These results suggest that it is one of the mechanisms which accelerate a reciprocal replacement of *Abies sachalinensis* and *Quercus crispula* although other factors such as stochastic processes are dominant in regulation of growth for major species in a northern mixed forest.