HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	林内かき起こし地における樹木の更新と光環境
Author(s)	倉橋, 良之; 渋谷, 正人; 矢島, 崇; 松田, 彊
Citation	北海道大学農学部 演習林研究報告, 56(1), 55-69
Issue Date	1999-02
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/21449
Type	bulletin (article)
File Information	56(1)_P55-69.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

林内かき起こし地における樹木の更新と光環境

倉橋　良之[1]　渋谷　正人[1]　矢島　崇[1]　松田　彊[2]

Regeneration Pattern of Tree Species and Light Regime on Scarified Sites with Sparse Canopy Trees in Northern Japan

by

Yoshiyuki KURAHASHI[1], Masato SHIBUYA[1], Takashi YAJIMA[1] and Kyo MATSUDA[2]

要　旨

北海道大学雨龍演習林において，上木の残存する疎林内のかき起こし跡地での樹木の更新状況を調査した。樹冠の疎開部ではカンバ類が優占する群落となっていたが，面積的には少ないものの，樹冠下やその周辺部では，ミズナラやトドマツの群落や，これらとカンバ類が混生する群落もみられた。上木のない大面積のかき起こし地と異なり，多様な種構成やサイズ構造をもつ更新群落がパッチ状に分布するという特徴がみられた。このような群落が形成される要因として，上木が残存することにより林床の光条件が多様になることと，母樹としての上木が残存する影響を考え，上木の樹冠からの距離と林床の光条件の関係，および上木の種構成と更新群落の種構成の関係について検討した。

光条件は，樹冠下では相対照度はおよそ15～30%で，樹冠縁では40%前後，疎開部の中心付近では80%以上となり，上木の樹冠の影響が大きかった。こうした光条件の変化にともない，典型的陽樹であるカンバ類の密度と成長が影響され，更新群落の構造に変化が生じると考えられた。また，母樹までの距離が近いため，種子の散布能力の小さい樹種の更新もみられた。以上の結果から，疎林内のかき起こし地では，大面積のかき起こし地に比べ，種構成や群落構造が多様な林分を造成することも可能であると考えられた。

キーワード：林内かき起こし，光環境，更新・生残特性，種子散布型

1998年8月31日受理．Received August 31, 1998.

1：北海道大学農学部造林学講座
Laboratory of Silviculture, Faculty of Agriculture, Hokkaido University

2：北海道大学農学部附属演習林
The University Forests, Faculty of Agriculture, Hokkaido University

I. はじめに

大型機械によるかき起こし作業は，天然更新補助作業として北海道の森林造成に大きな成果をあげてきた。かき起こし地の多くではカンバ類を中心とした二次林が成立し，無立木ササ地を林地に転換するという当初の目的はほぼ達成されている（三好，1996）。その一方で，様々な樹種の混交する森林の造成が望まれるようになり，かき起こしを応用した混交林の造成技術の確立が検討されるようになった（松田・滝川，1985；松田，1993；佐藤，1995）。

高木類の更新・生残特性には，更新環境との関係において，いくつかの生態的な樹種区分が認められている（MARKS, 1975；SWAINE and WHITMORE, 1988）。北海道の高木性の広葉樹類については，KOIKE（1988）により，early successional 種，mid successional 種，late successional 種の3種群が区分されていて，とくに光環境を中心として，種群ごとに出現環境が異なることが示されている。さらに，北海道大学苫小牧演習林において，閉鎖林冠下の樹種ごとの稚樹密度と，風害後の再生林の上層個体のうちの前生樹の割合を樹種ごとに検討した肥後（1994）の結果では，KOIKE による区分が，各樹種の天然林内における出現パタンによく適合することが示されていて，光環境に応じて更新してくる樹種構成が異なることが示されている。このような高木類の更新・生残特性を考慮すると，ある更新面の光環境が空間的に異質であれば，全体としては，多様な樹種あるいは樹種群の更新が期待できると考えられる。

すでに雨龍演習林をはじめとする北海道大学農学部附属演習林では，疎林内に分布する小面積ササ地や択伐跡地の樹冠下をかき起こし，多様な樹種の更新を期待する方法が試みられてきた。このようなかき起こし作業を行った場合，大面積のかき起こし地と比べると，母樹までの距離が近く，種子の飛散能力の小さい樹種も更新面に侵入可能であり（小山・矢島，1989），より多様な樹種から構成される林分となる可能性が考えられる。また上木が残存することにより，林床の光環境が多様となるため，樹種によっては稚樹の定着・成長に影響を受け，林分の種構成や群落構造に違いが生じることも示唆されている（林田・小山，1990b；林田ら，1991；佐藤，1993；清和，1994）。

樹冠下をかき起こした所では，疎開地に比べ埋土種子や落下種子の種類数や種子数が多いという報告（林田・小山，1990a；佐藤，1995）もあり，かき起こし11年後の樹冠下における木本類の種多様性が，樹冠外に比べ高いという報告（林田ら，1991）もある。

このように疎林内や樹冠下のかき起こし地では，上層木があることにより，林床の光環境が多様となり，また散布および埋土種子群の動態が変化し，大面積かき起こし地にみられるようなカンバ類の一斉林とは異なる種構成や構造をもつ林分となることが期待される。

本報告では，高木類の出現環境が生態的種群によって異なるという考え方にもとづき，疎林内のかき起こし跡地の更新群落の種構成や群落構造は大面積かき起こし地とは異なると考え，樹木の更新状況を把握することを目的とした。具体的には，更新群落の群落構造を把握し，それと上木の種構成との関係について，また上木の影響による林床の光条件の変化と，更新群落の構造や樹種ごとの成長量との関係について検討した。

II. 調査地と調査方法

II－1　調　査　地

調査は，北海道大学農学部附属雨龍演習林の320林班と411林班の疎林内のかき起こし地で行った。当演習林は，北緯44°3′～29′，東経142°1′～20′の範囲にあり，植物地理学的には汎針広混交林帯に属する。

標高は海抜175～904mであり，北部は朱鞠内湖を中心に，雨龍川源流部のなだらかな山岳地帯となっている。また，南部は雨龍川左岸の比較的急峻な山腹斜面を占めている。地質は，多くは新第三紀の安山岩類からなり，土壌は深く埴質である。気象は多雪寒冷で特徴づけられる。年平均気温は3.0℃であり，最高気温は33.7℃，最低気温は－41.2℃を記録し，年較差70℃以上と寒暖の差がはげしい。年平均降水量は1540mmであるが，その大部分は9月から3月に集中し，10月下旬から4月末まで降雪をみる。最大積雪深は多い年では約2.8mに達し，道内でも有数の多雪寒冷地となっている（北海道大学農学部附属演習林，1992）。

林相は，トドマツ，アカエゾマツ，ミズナラ，

シナノキ，イタヤカエデ，カンバ類からなる針広混交林である。山腹部は概して疎林で無立木ササ地が広く分布し，尾根付近ではダケカンバの疎林となっている。広葉樹はミズナラの構成比率が高く，小面積ではあるが純林に近い林分が随所にみられる。

Ⅱ－2　調査方法

調査は1995年の夏期と1996年の夏期に行った。かき起こし地での樹木の更新には，種子の供給源となる周辺の母樹の樹種構成や密度，位置が影響すると考えられる。また，林冠の疎開面積は上木の分布によって決まり，疎開面積の大きさによって林床の光条件が影響を受けると考えられる。このため本研究では，上木の樹種構成や密度および疎開面積が異なる疎林内のかき起こし地３箇所に調査区を設置した。

林冠の疎開面積が比較的大きい320林班に調査区Ａ，同じ林班で中程度の疎開面積の林分に調査区Ｂ，疎開面積の小さい411林班に調査区Ｃを設定した。各調査区の概要を表－１に示した。1995年の時点で，調査区Ａ，Ｃはかき起こし後８年，Ｂは16年であった。疎開面積は，樹冠投影図よりプラニメーターを用いて求めた。総疎開面積はＡ，Ｂ，Ｃの順に大きく，個々の最大疎開面積は調査区Ｂで0.07ha，調査区Ａで0.06ha，調査区Ｃで0.02haであった。

表－１　調査区の概要

調査区	かき起こし年	面積(ha)	総疎開面積(ha)
A	1987.10	0.12	0.09
B	1979. 7	0.09	0.07
C	1987. 8	0.11	0.05

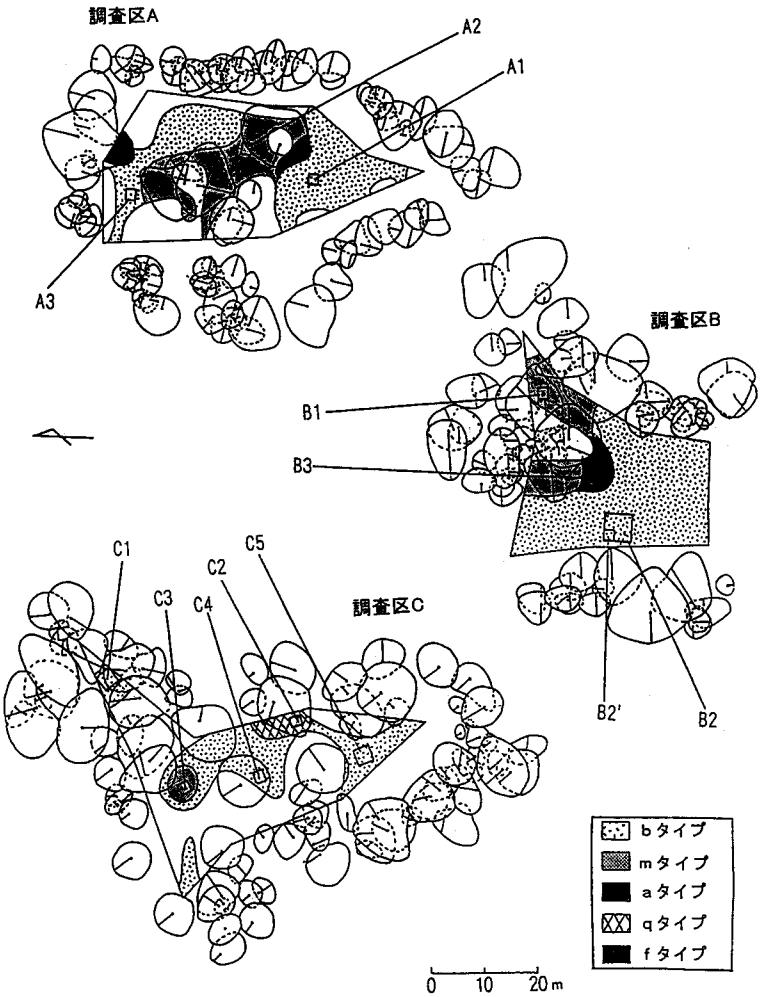
まずコンパス測量により，およそ0.1haのかき起こし面を含むように調査区を設置し，調査区をほぼ二等分するように基線を設定した。そして基線を中心として調査区内を５ｍ×10ｍのグリッドに区切った。樹木の更新状況は調査区内を踏査し，優占種とサイズおよび密度により更新群落のタイプ区分を行い，グリッドを利用して群落の分布域をマッピングした。

次に，群落の林分構造を把握するために，タイプごとに適当なサイズのコドラートを設置して，すべての更新木の樹種と樹高を0.1ｍ単位で測定した。なお樹高10cmに満たない実生は，すべて0.1ｍとした。陽樹であるカンバ類の成長は光条件によって著しく変化する可能性があるので，カンバ類の優占する群落については，光条件の異なる位置でいくつかのコドラートを設置した。また，かき起こし後の経過年数の長い調査区Ｂのカンバ類が上層を占める群落では，樹種間のサイズ分化が進んでいたので，樹高1.3ｍ以上の個体については５ｍ×５ｍのコドラートを設け樹種と樹高を調べ，1.3ｍ未満の個体については，その内部に２ｍ×２ｍのコドラートを設けて樹種と樹高を調べた。さらに，更新木の更新時期と成長経過を把握するために，コドラートの周辺から，個体数の多かったシラカンバ，ダケカンバ，トドマツ，ミズナラをサンプリングし，樹幹解析を行った。

上木については，調査区の外周から20ｍの範囲で，調査区内の光環境に影響を与えていると考えられる個体については，位置，樹種，樹高，胸高直径，クローネ幅を，光環境には影響を与えていないが，種子を散布していると考えられる個体については樹種と胸高直径を測定した。

調査区内の林床付近の光条件を把握するために，グリッドに区切ったライン上で１ｍ間隔で照度計（ミノルタ T-1H）により照度を測定した。反復は５回とし，平均照度を求めた。測定は曇天時に行い，基本的に地上から2ｍの高さで測定した。更新した個体の樹高が2ｍを越える場合は，更新木よりも高い位置で測定した。同時に林外における平均照度も測定した。さらに照度計と光量子センサー（Li-Cor，LI-190SA）を用いて，照度と光合成有効放射束密度（PPFD）の関係を求めた。対象とした調査区は，かき起こし後８年あるいは16年経過していたが，かき起こし後には伐採などによる上木の消失はなかったので，林床付近の光条件は，かき起こし当時に比べ大きな変化はなかったと考えられる。

上木の測定結果より樹冠投影図を作成し，樹冠の分布と更新面の照度との関係について検討した。ある測点における照度は，おもに南側にある最も近い上木の樹冠の影響を強く受けると考えられる。そのため，照度を測定した地点より南東から南西の範囲にある最短の樹冠までの距離を樹冠投影図上で決定し，照度との関係を調べた。この際，樹冠縁にある測点については距離を０とし，樹冠内にある測点については，樹冠縁からの最短距離の負の値とした。



図－1　更新群落の分布

さらに最も近い樹冠をもっている個体の樹種（針葉樹か広葉樹か），樹高，生枝下高，樹冠深度をパラメータとして加え，ステップワイズ法により照度についての重回帰を行った。

Ⅲ．結　　果

Ⅲ－1　更新状況

図－1に各調査区の更新状況を示した。区分された群落のタイプは，以下のようであった。

・カンバ類の密度が高く，成長も良い群落…bタイプ

・カンバ類の密度がひじょうに低いあるいは成長が悪いため，相対的にトドマツや他の広葉樹の成長が良いあるいは密度が高い群落…mタイプ

・ほぼトドマツの純群落となっている群落…aタイプ

・ほぼミズナラの純群落となっている群落…qタイプ

・更新木がほとんどなく，裸地状の箇所…fタイプ

いずれの調査区においても，樹冠の疎開した部分ではカンバ類の優占する群落となっており，樹冠下とその周辺では，トドマツやミズナラなどの広葉樹が優占的である群落や，ミズナラとトドマツの純群落となっている部分がみられた。面積的にはササ地を除いた更新面積のうち，約60～80%がbタイ

表－2　更新状況

調査区A

更新タイプ	b	m	f	合計
面積（ha）	0.047	0.021	0.008	0.076
割合（%）	61.8	27.6	10.6	100

調査区B

更新タイプ	b	m	a	合計
面積（ha）	0.056	0.019	0.007	0.082
割合（%）	68.3	23.2	8.5	100

調査区C

更新タイプ	b	q	m	合計
面積（ha）	0.036	0.004	0.003	0.043
割合（%）	83.7	9.3	7.0	100

更新タイプについては、本文参照。

プで，約20～40%がm，a，qタイプであった（表－2）。

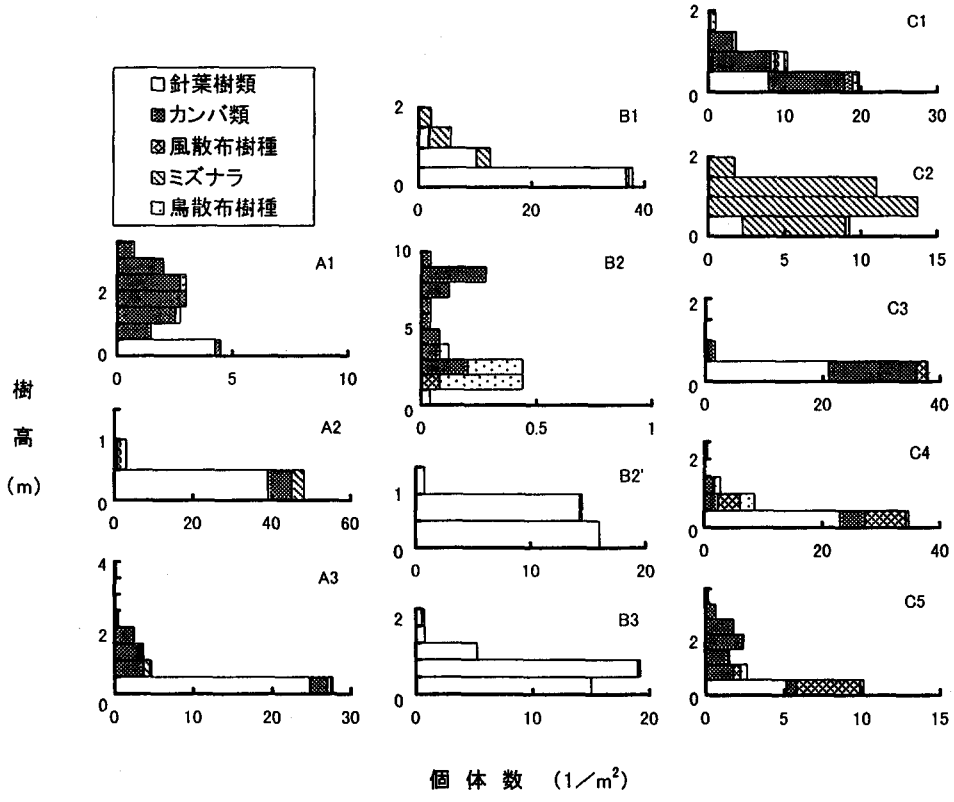
更新タイプごとに設置したコドラート内の樹種構成と個体数を表－3に，サイズ構造を図－2に示す。コドラート内に出現した樹種は，調査区Aでは8種，調査区Bでは10種，調査区Cでは9種であった。そのうち針葉樹とカンバ類はほぼすべてのコドラートに出現し，個体数も多かった。これらとその他の風散布種子の樹種（菊沢，1983）を加えると，多くのコドラートで全個体数の8割以上を占め，更新の主体は風散布型の種子をもつ樹種であることがわかる。キハダやナナカマドなどの鳥散布型の種子をもつ樹種（菊沢，1983）の個体数は少なかったが，B2のように局所的に個体数や種数が多いところもみられた。また，A2やB1，C2のようにミズナラの個体数が多い更新箇所もみられた。密度はおよそ20～60本／m²と幅広くなっており，一様でなかった。これらの更新種のうち，シラカンバ，ダケカンバ，エゾノバッコヤナギ，キハダはearly successional種，ハリギリ，ナナカマドはmid successional種，イタヤカエデ，アズキナシ，ミズナラはlate successional種（KOIKE，1988；小池，1988）であり，トドマツとアカエゾマツもlate successional種と考えられる。

群落のサイズ構造は，bタイプのA1，A3，C5では，樹高1m以上はほぼすべての個体がカンバ類によって構成されていた。1m未満では，コドラートによっても異なるが，ミズナラや鳥散布型種子をもつ樹種，カンバ類および針葉樹以外の風散布型種子をもつ樹種が，個体数は少ないが混生している。0.5m未満の層はトドマツを主体とし針葉樹の密度が高かった。B2はかき起こし後16年経過しているため1.3m以上の個体は密度が減少しているが，

表－3　コドラート内の更新樹種

コドラート名	A1	A2	A3	B1	B2	B2'	B3	C1	C2	C3	C4	C5
面積（m²）	4	4	4	4	25	4	4	9	4	4	4	9
更新タイプ	b	m	b	m	b	－	a	b	q	b	b	b
風散布型												
トドマツ	12	148	77	174		123	162	68	9	62	56	41
アカエゾマツ	4	9	12	11		1				24	36	6
シラカンバ	25	2	31	1	24		2	18		14	14	53
ダケカンバ	26	24	21		4			171		53	21	26
エゾノバッコヤナギ	1		3					3			3	2
イタヤカエデ					1	1		10		7	33	40
鳥散布型												
キハダ			2	1	12			5	1	1	7	7
ハリギリ					2							
ナナカマド				1	1			2			2	
アズキナシ					2							
重力散布型												
ミズナラ	1	22	4	32	4			27	143			
合計	69	205	150	220	50	125	164	304	153	161	172	175
密度（本／m²）	17.3	51.3	37.5	55.0	2.0	31.3	41.0	33.8	38.3	40.3	43.0	19.4

種子の散布様式は、菊沢（1983）に従った。



図－2　更新群落（コドラート）の樹高分布
図中の記号は，コドラート名（図－1参照）を表す。
風散布樹種，鳥散布樹種については，表－3を参照。

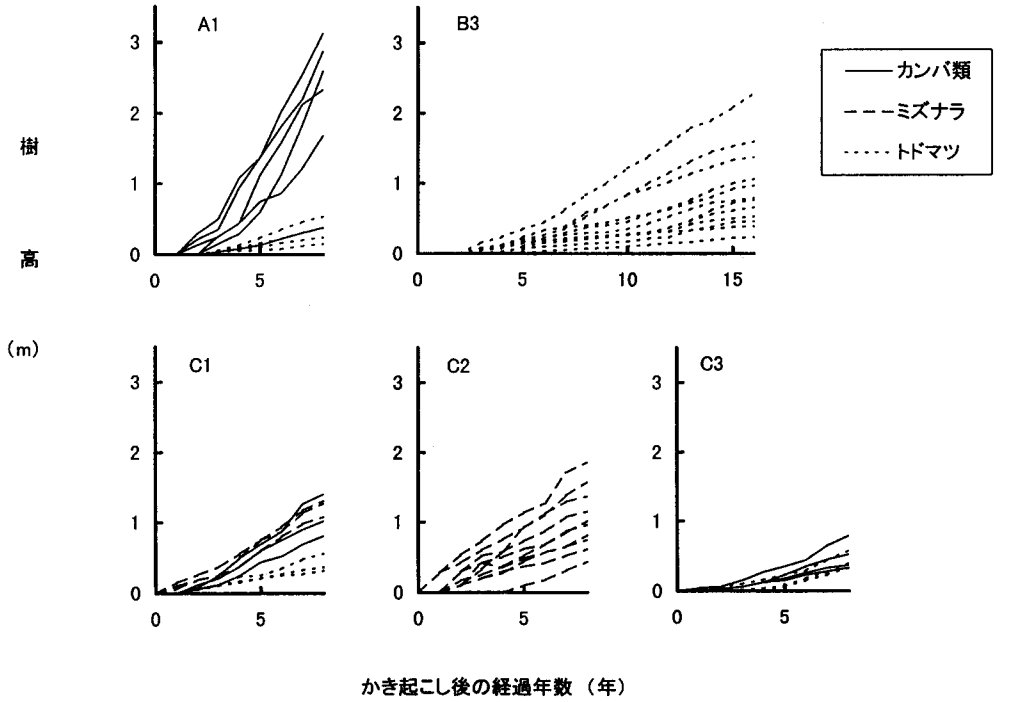
A1，A3，C5と同様に，樹高6m以上の層はカンバ類が占め，それ以下ではカンバ類とともに鳥散布型の樹種やミズナラなどが混生する。また1.3m以下ではトドマツを主とする針葉樹の密度が高かった。

A3とC1，C4はbタイプとしたが，面積の小さい疎開部や樹冠下に分布する群落であり，光条件がやや悪い箇所であった。A3の種構成や群落構造は，同じ調査区のA1と大きな違いはないが，カンバ類は，A3ではA1に比べサイズの小さい個体が多い傾向がある。カンバ類の樹高分布のモードは，A1では1.5～2.0mにあるのに対し，A3では0.5～1.0mであった。樹冠下に設置したC1とC4ではそうした傾向が顕著であり，同じ調査区のC5と比較した場合，カンバ類の分布が低い樹高階に多いことが分かる。さらにC1では個体数は少ないがミズナラが混生しており，1.5m以上の樹高階では個体数も多い。

mタイプでは，A2とC3のように，カンバ類の成長が，同じ調査区内のbタイプの群落に比べ著しく悪く，針葉樹とカンバ類の多くの個体は樹高0.5m未満であった。これに加え，A2ではミズナラの個体数が比較的多く，サイズも針葉樹とカンバ類に比べ大きく，上層を占めていた。またB1ではカンバ類は1個体のみであり，針葉樹とミズナラによってそのほとんどが占められていた。サイズはミズナラの方が大きく，上層を占めていた。

B3とC2は，ほぼトドマツとミズナラの純群落となっていた。B3はアカエゾマツの上木の樹冠の周辺部にあり，C2はミズナラ上木の樹冠の直下であり，上木の樹冠の影響が大きいと考えられる。

図－3にサンプリングした個体の樹高成長経過を示した。同じ更新タイプでは，樹種ごとの成長や侵入時期に大きな違いはみられなかったため，各更



図－3　サンプル個体の樹高の成長経過

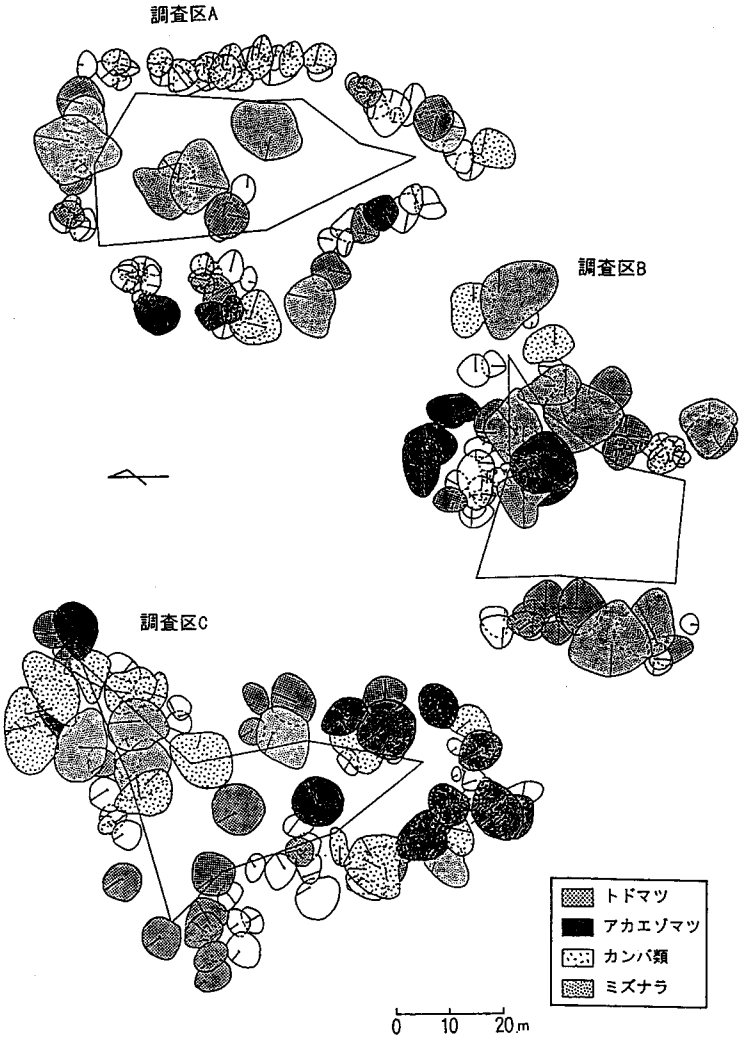
新タイプについて典型的なコドラートについてのみ示した。全更新タイプに共通することは，樹種に関係なく，かき起こし後4年目までの間に，大部分の個体が集中して侵入していることである。タイプごとにみると，bタイプのA1ではカンバ類とトドマツはほぼ同時期に侵入し，しかし成長は著しく異なり，カンバ類の年平均樹高成長量はおよそ0.3～0.4m／年で，トドマツでは0.05m／年程度であった。両種を比べると，とくに成長曲線の初期勾配が著しく異なっているのがわかる。同じbタイプでも，樹冠下にあるC1では，ダケカンバの成長曲線はA1に比べ傾きが緩く，成長が抑えられており，ダケカンバとミズナラの成長経過にほとんど差がみられない。一方，トドマツは両種に比べ成長が遅く，曲線の傾きもA1の場合とほとんどかわらなかった。年平均樹高成長量はダケカンバとミズナラでおよそ0.15m／年，トドマツでは0.05m／年であった。

mタイプのC3では，ダケカンバの成長量が小さく，トドマツと同じような成長経過をたどっていた。また，成長曲線の初期勾配もほとんど差がなく，定着直後からカンバ類の成長が強く抑制されている。年平均樹高成長量は両種とも0.05m／年前後であった。

qタイプのC2とaタイプのB3では，各個体の樹高の成長経過には，bタイプの群落におけるほどの顕著な差は認められなかった。しかし，サイズが小さい被圧個体では極端に成長が遅かった。年平均樹高成長量は，ミズナラが0.15m／年程度，トドマツが0.10m／年程度であった。

樹種別にみると，トドマツとミズナラの樹高成長量は，コドラート間であまり差はみられなかったが，カンバ類では大きく変化していた。

このように，同じタイプであっても，更新群落の種構成や群落構造はひじょうに不均一であり，とくにカンバ類の成長量の変化が大きい。このことは種子供給量の違いや光条件などの立地環境の不均質性により説明される可能性がある（樋口・肥後，1994a）。以下では，上木の樹冠による林床付近の光条件の変化と母樹の配置に注目し，このような不均質性をもたらした要因について検討する。



図－4　調査区周辺の母樹の分布

Ⅲ－2　調査区周辺の母樹と更新樹種

調査区内とその周辺の上木の種構成と直径階別頻度分布を表－4に示す。いずれの調査区でもトドマツの個体数が最も多く，次いでダケカンバやミズナラ，アカエゾマツが多い。この4種で全個体数の8割前後を占めており，それ以外の樹種は少なかった。しかしダケカンバが多くミズナラの少ない調査区や，逆にミズナラが多くダケカンバの少ない調査区がみられるなど，種ごとの個体数は調査区によって異なっている。サイズは調査区Aでは胸高直径30cm未満の小中径木が多く，50cm以上の大径木は12個体と少なく，トドマツとミズナラがそのほとんどを占めていた。調査区Bでは30cm未満の個体は全体のおよそ1/2で，50cm以上の大径木の割合が高く，樹種はトドマツやミズナラ，アカエゾマツであった。調査区Cでは30cm未満の小中径木は全体の1/3程度であり，他の調査区に比べ少なかった。50cm以上の大径木の個体数は3調査区中で最も多く，個体数の多い4種でみられた。とくにアカエゾマツの大径木が多かった。

全調査区を通じて優占種であったトドマツ，アカエゾマツ，ミズナラ，カンバ類の上木の調査区内

表－4　調査区周辺の上木の直径階別頻度分布

（a）調査区A

胸高直径（cm）	5~20	~30	~40	~50	50~	合計
トドマツ	19	6	2	7	4	38
ダケカンバ	13	6	1			20
ミズナラ	2	2	1	1	6	12
アカエゾマツ		6		3	1	10
シラカンバ	3	2	2	1		8
イタヤカエデ	5					5
キハダ	3	2				5
シナノキ			3		1	4
エゾノバッコヤナギ	2					2
ウダイカンバ				1		1
ナナカマド		1				1
合計	47	25	9	13	12	106

（b）調査区B

胸高直径（cm）	5~20	~30	~40	~50	50~	合計
トドマツ	5	6	7	4	4	26
ミズナラ	6				8	14
アカエゾマツ		1	1	1	5	8
ダケカンバ	2	1	1	1		5
キハダ	5					5
ハリギリ	4					4
シナノキ			1	1		2
ナナカマド	1					1
合計	23	8	10	7	17	65

（c）調査区C

胸高直径（cm）	5~20	~30	~40	~50	50~	合計
トドマツ	7	3	12	7	3	32
ダケカンバ	3	3	4	4	5	19
アカエゾマツ	4	1		2	12	19
イタヤカエデ	3	1	3	1		8
ミズナラ		1	1	2	4	8
ホオノキ	2	1				3
ナナカマド	1	1				2
シラカンバ		1				1
合計	20	12	20	16	24	92

とその周辺における分布は図－4のようであった。図－2と比較すると，樹冠の疎開部ではカンバ類の優占する群落となり，上木の樹冠が群状に分布する部分とミズナラの樹冠下と周辺で，カンバ類がほとんどない群落，あるいはカンバ類と他の樹種の成長があまりかわらない群落となっていることが分かる。

樹種別にみると，トドマツの上木はどの調査区においても比較的均等に分布しており，密度に違いはあるものの，更新個体は更新面に一様に分布していた。これに対しアカエゾマツでは，個体数はやや少ないが，上木の樹冠がかき起こし面にかかるように分布する個体があるにもかかわらず，更新個体数は少なかった（表－3）。カンバ類の上木の個体数は調査区によって異なっていたが，樹冠の疎開部には多くの個体が更新し，若齢のカンバ林となっていることが多かった。ミズナラは，上木の樹冠がかき起こし面を覆っている部分では更新していたが，母樹がない所では，ほとんど更新がみられなかった。

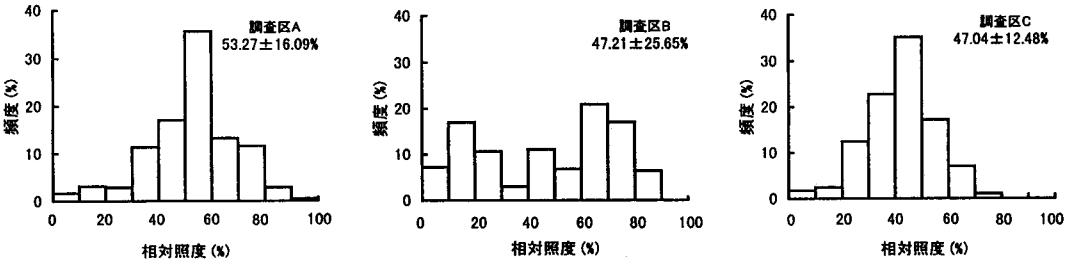
Ⅲ－3　上木の樹冠による光条件の変化と更新木の成長への影響

i）上木の樹冠分布と光条件

各調査区内の相対照度の頻度分布を図－5に示す。3調査区の平均相対照度は42～53％と明るく，総疎開面積（表－1）の大きい調査区でやや高い傾向がみられた。調査区Aでは，相対照度50～60％にモードをもつ一山型の分布となっており，数％台から90％台に分布し，分布の幅は広かった。調査区Bでは10～20％と60～70％にモードをもつ二山型の分布で，調査区Aと同様に，分布の幅は数％台から90％台までと広かった。調査区Cは40～50％にモードがあり，調査区Aに比べて低く，分布も70％台までで，3調査区中最も幅が狭かった。

図－6に光合成有効放射束密度（PPFD）と照度の関係を示した。測定は晴天時や林内外を含めて行ったが，測定条件による明らかな測定値の分離はみられなかった。直達光条件（晴天時）下と散乱光条件（曇天時）下でPPFD－照度関係が異なるとする例（LARCHER, 1995）もあるが，決定係数も高く（$r^2=0.999$），図に示した関係により照度からPPFDが精度高く推定できる。回帰式の切片は0とは有意に異なるが（t検定，$p<0.01$），小さな負の値であった。最近光環境は，照度（lux）ではなくPPFDによって記述されることが多いが，この結果から相対PPFDは相対照度とほぼ等しいとみることができる。またこれらの関係は通常原点を通る直線であると考えられるが，切片＝0と仮定した場合の回帰式は$y=18.72x$（$r^2=0.999$）である。この回帰式と図－6の回帰式との間には，説明力には有意な差はない（$F=1.10$，$p=0.27$）。

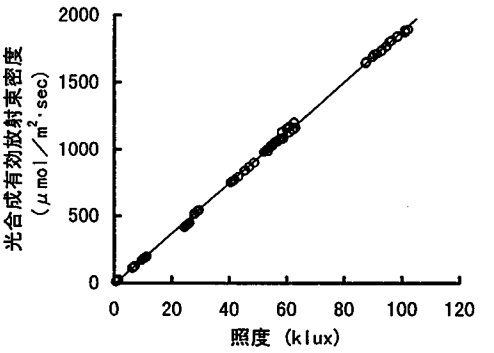
ある測点における相対照度の推定式をステップ



図－5　相対照度の頻度分布

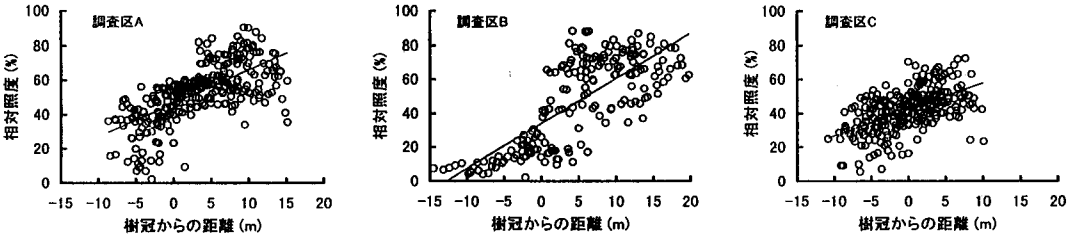
図中の数字は，平均値±標準偏差。

ワイズ法による重回帰で求めたが，すべての調査区で共通に独立変数となったのは，最も近い樹冠までの距離だけであった。そこで，ここでは，応用的に利用しやすく，相対照度の目安を与える関係として，相対照度と樹冠までの距離の関係を図－7に示した。いずれの調査区においてもばらつきは大きかったが，有意な回帰がえられた（$p<0.01$）。回帰式は調査区によって異なるが，樹冠までの距離が－5 m，すなわち樹冠内に5 m入ったところでは，おおよそ相対照度は20～30%，樹冠縁（距離0）では35～50%，樹冠から10m離れたところでは60%前後の値となり，樹冠の内外で明るさは大きく変化するといえる。



図－6　光合成有効放射束密度と照度

回帰線：$y=18.84x-7.31$（$r^2=0.999$）。



図－7　相対照度と上木樹冠からの距離

回帰線；

調査区A：$y=1.94x+46.40$（$r^2=0.45$），

調査区B：$y=2.65x+34.07$（$r^2=0.57$），

調査区C：$y=1.56x+42.17$（$r^2=0.31$）。

ii）光条件と更新木の樹高成長

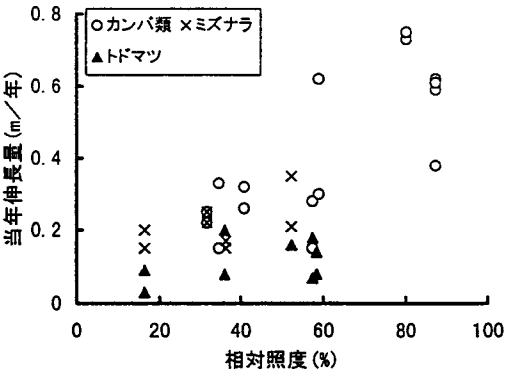
全調査区で多くの更新個体がみられたカンバ類について，コドラート別の平均樹高と標準偏差，最大樹高およびコドラート付近の相対照度の関係を表－5に示した。カンバ類の個体数が少なかったC2と，かき起こし後の経過年数の違いによりサイズが大きく異なる調査区Bは除いた。

両調査区A，Cにおいて，相対照度が高くなるにつれて平均樹高と最大樹高は大きくなる傾向がある。しかし，A2とC3は極端に成長が悪く，とく

表－5　カンバ類の平均樹高、最大樹高、密度と相対照度の関係

コドラート	A2	A3	A1	C1	C4	C5	C3
相対照度(%)	52.4	58.9	87.4	31.6	34.6	40.9	57.4
平均樹高(m)	0.28(0.18)	1.19(0.69)	1.92(0.74)	0.68(0.34)	0.76(0.55)	1.65(0.75)	0.33(0.27)
最大樹高(m)	0.7	3.7	3.3	1.7	2.3	3.4	1.6
カンバ類密度(本／m²)	6.0	13.0	12.8	21.0	8.8	8.8	16.8

カッコ内は標準偏差を表す。



図－8　当年伸長量と明るさの関係

にC3は調査区C内で最も明るいコドラートであることから，光条件以外にも成長を抑制する要因があるのではないかと考えられる。密度と光条件，平均樹高との間には，一定の関係は認められなかった。

トドマツやミズナラは，コドラートによっては，カンバ類に被圧されていることがあるため，単純に平均樹高と相対照度の関係をコドラート間や樹種間で比較することはできない。そこで，各樹種が上層を占めるコドラートの周辺よりサンプリングした個体から，コドラート内でみられた最大樹高に近いサイズの2個体の当年伸長量と照度の関係を比較した(図－8)。

3種のうちカンバ類にのみ正の相関関係が認められ（$r=0.76$，$p<0.01$），光条件が良いほど当年伸長量が大きくなる傾向があるが，とくに相対照度60%以上での伸長量が大きくなっている。トドマツとミズナラについては，サンプル数が少ないことや，サンプルの得られた照度の幅が狭かったことも原因と考えられるが，明瞭な関係は認められなかった。また相対照度30～40%では，樹種間の当年伸長量の差異は小さくなり，とくにカンバ類とミズナラでは同程度の伸長量となっている。

Ⅳ．考　　察

Ⅳ－1　疎林内のかき起こし地での樹木の更新

i）　疎林内のかき起こし地における種子の散布

かき起こしでは多くの場合表土を除去するので，ササや落葉とともに埋土種子も排除されてしまう（林田・小山，1990a)。このため更新の材料である種子は，かき起こし後に散布される種子が主体となると考えられる。そのために，かき起こし面の近くに母樹となる上木が分布する疎林内のかき起こし地では，上木の種構成が多様であるほど，更新樹種も多様になる可能性がある。今回調査した調査区周辺の林相はトドマツ，アカエゾマツ，ミズナラ，ダケカンバを中心とする針広混交林であった。このうちトドマツとカンバ類の更新個体は，全調査区に一様にみられた。ミズナラの更新は，かき起こし面にかかるように分布している個体の樹冠下とその周辺だけにみられた。これらの樹種のうち，種子の生産量が多く飛散能力も高いカンバ類は，調査区Bのように周辺に上木が少なくても，十分な種子散布量があり，次に種子の飛散能力が高いトドマツでは，今回調査したような直径20～30mくらいの疎開面積ならば，十分な種子量が確保されるといえる。種子の散布距離が最も小さいミズナラでは，稚樹の更新は母樹の樹冠下とその周縁部に限られる。かき起こし後に更新してくる樹種は，上木からかき起こし面までの距離とその樹種構成によって大きく影響されるといえ，落葉広葉樹林の伐採跡地における落下種子の種構成が，林縁からの距離と植生の構造に影響されるという指摘（樋口・肥後，1994b）とも一致する。このため，樹種による種子の飛散能力の違いは，更新群落の種構成を決める重要な要因であるといえる。道北地方でみられる代表的な高木類の種子の飛散距離は，更新に有効な種子数が落下するのは，ダケカンバで40m程度，ウダイカンバ，シラカンバでは200～300m，トドマツ，アカエゾマツ，イタヤ

カエデで20～30m，ミズナラ，シナノキで10～15mの範囲であるとされているので(今田, 1968；中野・村井, 1970；小笠原ら, 1980；高橋ら, 1980；菊沢, 1983)，直径40m程度の孔状疎開地ならば，ほとんどの樹種の種子が到達可能で，潜在的には多様な樹種の更新が可能といえる。反対に，疎開面積が大きい大面積のかき起こし地では，飛散能力が高いカンバ類が更新の主体になると考えられる。

攪乱跡地に存在する残存木の下には，鳥散布型種子をもつ樹種の種子や稚樹が集中的に分布することがある例もあり（DEBUSSCHE and ISENMANN, 1994)，上木が残存する疎林内のかき起こし地では，風散布型や重力散布型の樹種に加え，アズキナシ，ナナカマドなどの鳥散布型の種子の樹種の更新も期待できる。それによって，更新樹種がより多様になることが考えられる。今回の結果では，全ての調査区で3～4種の鳥散布型の樹種を含めた8～10種の樹種が更新していた。

また散布された種子は，ササ地に比べかき起こし地では動物による被食率が低い（林田・五十嵐, 1995）という報告もあり，この面からはミズナラのような大型で被食されやすい種子をもつ樹種にとっては，かき起こし地は更新に適した場所だと考えられる。

ii）光条件と群落の構造の変化

群落のサイズ構造は，カンバ類の優占するところでは，上層にカンバ類が分布し，中～下層に他の広葉樹が分布し，最下層に針葉樹類が分布する構造となっていたが(図－2)，このようなサイズ構造は，かき起こし地においては典型的な構造であるといえる（奥村ら, 1984)。しかし，late successional 種であるミズナラやトドマツの純群落に近い箇所もあり，過去の報告例とは異なる傾向もみられた。

また，多くの個体の侵入はかき起こし後4年目までの間に集中しており，樹種による時期のずれはほとんどなく（図－3)，これらの傾向は過去の報告例とも一致する(奥村ら, 1984)。群落の齢構造は，1995年時点で，調査区A，Cでは4～8年生，調査区Bでは12～15年生の個体が中心であった。

更新個体の成長経過は樹種により大きく異なっており，とくにカンバ類の年平均樹高成長量は，成長のよい個体では0.4m／年以上となり，ミズナラやトドマツに比べ2倍以上となっていた。侵入時期にほとんど差がないことを考えると，樹種間の成長量の差は，群落のサイズ構造を決める大きな要因となっていると考えられる。

大面積のかき起こし地のように，上層の疎開面積が大きくほぼ裸地状になっているところでは，種子の飛散能力が高くて初期成長量が大きいカンバ類が優占するが，疎林内のかき起こし地では光条件が多様になるため（図－5)，樹種によっては被陰の影響を受け，その結果群落の種構成やサイズ構造に変化が生じることが考えられる。カンバ類は典型的な early successional 種であり，光飽和点や光補償点は高く，最大光合成速度も高いが，弱光下では陰樹に比べ光合成速度が小さくなることが知られている(KOIKE and SAKAGAMI, 1985；小池, 1988；1991)。したがって，疎林内でのかき起こし地のように，部分的に暗い箇所がある場合には，耐陰性の高い樹種の成長がカンバ類よりも相対的に大きくなり，陰樹が優占する可能性も考えられる。調査区Cのコドラート C1では，ミズナラがカンバ類よりもやや上層を占め，平均樹高はミズナラで1.0m，ダケカンバが0.7mであり，ミズナラの方が有意に大きかった（t検定，$p<0.01$)。最大樹高もそれぞれ1.9mと1.7mであり，ミズナラの方が大きく，侵入時期に差はないので，相対照度30％程度ではミズナラの樹高成長がカンバ類の成長を上回ることもあるようである。シラカンバの苗木を用いた被陰実験(藤村・坂上, 1985）で示されているように，およそ相対照度30％からシラカンバの樹高成長が低下し始めることと，30％付近ではカンバ類とミズナラの当年伸長量がほとんど差がなかったという今回の結果（図－8）とを考えあわせると，相対照度30％以下ではカンバ類の成長が抑制され，ミズナラやトドマツが優占する群落が形成される可能性があるといえる。

このように，光条件は，とくに陽性の樹種の樹高成長に影響を与えるが，それ以外にも光発芽性の種子を持つ樹種に対しては発芽・定着にも影響を与えることが考えられる。ダケカンバの発芽量が，相対照度33％では，裸地におけるおよそ1/20になったという実験例（中野・村井, 1970）があり，樹種によっては光条件により，発芽・定着にも影響があると考えられる。

以上のように，疎林内のかき起こし地では，散布される種子が多様になる可能性があることと，上木の樹冠の存在により光条件が多様になり，陽性の

樹種の更新や成長が強く影響され，群落のサイズ構造が変化することが考えられ，更新群落の種構成やサイズ構造が多様になる可能性が指摘できる。

Ⅳ－2　樹冠の分布と光条件

相対照度の頻度分布より（図－5），上木の樹冠が分布することにより，裸地に比べて明らかに暗い部分が生じるといえる。また図－7の回帰線が調査区ごとに異なるように，上木樹冠の分布のしかたや密度によって，林床の照度は大きく影響される。例えば上木樹冠が集団状に分布する調査区Bでは，相対照度の頻度分布には2つのモードがあり，比較的明るい部分と暗い部分が生じ，他調査区に比べ回帰線（図－7）の傾きも大きい。NAKASHIZUKA (1985) は，樹冠の高さとギャップ面積を変数として，ギャップ内における相対照度の変化を記述する比較的単純なモデルを提唱している。そのモデルでは，林内における樹冠の高さに大きな変化がなく，さらに林床植物の影響がない場合，林床付近における光条件はおおよそギャップ面積から推定可能なことが示されている。したがって図－7に示した関係によって，林床付近における相対照度を大まかに推定することは可能なことであると考えられる。しかしNAKASHIZUKAモデルによって示されているように，ギャップ面積とギャップの中心における相対照度の関係は単純な直線関係ではなく，また各林分に固有な関係であり，より精度の高い予測を必要とする場合は，これらのことに十分に留意する必要がある。

さらにある程度まとまって分布する樹冠の下であっても，それを構成する樹種により照度が変化する傾向がみられた。調査区Bと調査区Cの群状に分布する樹冠（図－5で，各調査区の北東部分）の下では，前者の相対照度が平均15％程度であるのに対し，後者は約30％であった。調査区Bはおもに針葉樹とミズナラにより樹冠が構成され，調査区Cではダケカンバとミズナラにより構成されており，群状に分布する樹冠下であっても，樹種により光条件には違いがあると考えられる。ダケカンバは枯れ上がりやすく，樹冠深度は小さくなるが，針葉樹の樹冠深度はダケカンバに比べ大きく，葉の分布のしかたや性質などによる樹冠の質的違いによって，このような差が生じるのではないかと考えられる。

このように，樹種や樹冠の形態によっても更新面の光条件は変化すると考えられるが，3調査区の樹冠分布と照度の関係からおおまかに推測すると，疎林内において，直径10mの孔状疎開地の中心付近で相対照度は50～55％，直径20mの孔状疎開地の中心付近で65％前後と推測できる。

Ⅴ．おわりに

今回の調査結果では，かき起こし直後からの更新群落の推移については不明であるが，施業的には，時間の経過にともなう種構成の変化を把握し，更新群落の取り扱い方について検討する必要がある。多様な樹種の更新を目的としてかき起こし作業を行う場合，周辺の母樹の種構成や分布をあらかじめ把握しておき，結実の豊凶なども予測した上で行う必要があると考えられる。また，疎開面積の大きさで，林床のおおよその明るさを予測し，明るさを制御することで陽性の樹種，とくにカンバ類の成長を抑え，他の樹種と混生するように誘導していく必要もあると考えられる。さらに，場合によっては，根差しや植え込み，播種を併用し，確実な更新をはかることが効果的だと考えられる。

疎林内のかき起こしでは，上木の根系を傷つけないように作業する技術や，残された上木をどのように扱うかといった技術的面での課題が残るが，多様な樹種の更新を容易に行える可能性があるという点で重要であり，このような課題を意識して，さらなる検討を重ねていく必要があろう。

北海道大学農学部森林科学科造林学講座高橋邦秀教授には，原稿を校閲いただいた。また本研究を行うにあたっては，雨龍演習林の皆様にいろいろと便宜をはかっていただいた。感謝申し上げます。さらに現地調査をお手伝いいただいた北海道大学森林科学科（当時）の伊藤雅之君，川合由香さん，熊谷雄介君，立原泰直君，枷場英代さん，豊島久乃さん，笹岡英二君，上島信彦君，川辺千尋さん，小根沢久枝さんにお礼申し上げます。なお本研究は文部省科学研究費補助金基盤研究(C)(2)(No. 08660170)によった。

引用文献

DEBUSSCHE, M. and ISENMANN, P. (1994): Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation. Oikos **69**, 414～426.

藤村好子・坂上幸雄 (1985)：シラカンバ苗木の生長におよぼす庇陰の影響. **96**回日林論, 339～340.

林田光祐・小山浩正 (1990a)：北海道の針広混交林におけるかき起こし地の更新初期動態 (I)－埋土種子の分布とかき起こしによるその変化－. **101**回日林論, 447～448.

林田光祐・小山浩正 (1990b)：針広混交林内かき起こし跡地の埋土種子と実生の発生. 日林北支論**38**, 41～43.

林田光祐・福田仁士・秋林幸男・松田 彊 (1991)：樹冠下のかき起こしによる天然下種更新—かき起こし後11年間の経過—. 日林北支論**39**, 35～37.

林田光祐・五十嵐恒夫 (1995)：かき起こし後の林床における野ネズミによる種子の捕食. 日林誌**77**, 474～479.

肥後睦輝 (1994)：風害跡地二次林を構成する樹種の再生様式－前生樹割合, 成長速度, 閉鎖林冠部での稚樹密度にもとづいて－. 日林誌**76**, 531～539.

樋口高志・肥後睦輝 (1994a)：伐採跡地における実生の発生・定着－伐採4年後における再生群落の構造と幼樹の生存・成長－. **105**回日林論, 255～256.

樋口高志・肥後睦輝 (1994b)：伐採跡地における落下種子の種構成. 岐阜大農研報**59**, 1～10.

北海道大学農学部附属演習林 (1992)：北海道大学演習林概要. 52 pp.

今田盛生 (1968)：ミズナラ単木母樹からの種子散布. 日林北支講**17**, 61～63.

菊沢喜八郎 (1983)：北海道の広葉樹林. 152 pp, 北海道造林振興協会, 札幌.

KOIKE, T. and SAKAGAMI, Y. (1985): Comparison of the photosynthetic responses to temperature and light of *Betula maximowicziana* and *Betula platyphylla* var. *japonica*. Can. J. For. Res. **15**, 631～635.

KOIKE, T. (1988): Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broad-leaved trees. Plant Species Biology **3**, 77～87.

小池孝良 (1988)：落葉広葉樹の生存に必要な明るさとその生長に伴う変化. 林木の育種**148**, 19～23.

小池孝良 (1991)：落葉広葉樹の光の利用の仕方—光合成特性—. 森林総合研究所北海道支所研究レポート No.2.

小山浩正・矢島 崇 (1989)：かき起こし地における侵入樹種の分布様式と階層構造の推移. 日林北支論**37**, 55～57.

LARCHER, W. (1995): Physiological Plant Ecology (3rd ed.). 506pp, Springer, Berlin.

MARKS, P. L. (1975): On the relation between extension growth and successional status of deciduous trees of the northeastern United States. Bull. Torrey Bot. Club **102**, 172～177.

松田 彊 (1993)：混交林の維持と再生. 北方林業**46**, 123～126.

松田 彊・滝川貞夫 (1985)：ササ地の天然更新補助作業に関する実証的研究. 北大演研報**42**, 909～940.

三好英勝 (1996)：道有林におけるかき起こし作業の成果. 北方林業**48**, 105～108.

中野 実・村井英夫 (1970)：造林樹種の特性 前編 カンバ類の更新. 118 pp, 北方林業叢書, 札幌.

NAKASHIZUKA, T. (1985): Diffused light conditions in canopy gaps in a beech (*Fagus crenata* Blume) forest. Oecologia **66**, 472～474.

小笠原繁雄・高橋康夫・倉橋昭夫・濱谷稔夫 (1980)：トドマツ, イタヤカエデ及びシナノキの種子の飛散. 日林北支講**29**, 65～67.

奥村日出雄・矢島 崇・滝川貞夫・松田 彊 (1984)：大型機械によるかき起こし地の天然更新. 日林北支論**33**, 83～85.

佐藤 創 (1993)：かき起こし後のキハダの更新初期過程. 日林北支論**41**, 196～198.

佐藤 創 (1995)：林内かき起こしにより混交林をつくる試み. 光珠内季報**100**, 7～10.

清和研二 (1994)：落葉広葉樹の定着に及ぼす種子サイズと稚苗のフェノロジーの影響. 北海道林業試験場研究報告**31**, 1～68.

SWAINE, M. D. and WHITMORE, T. C. (1988): On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. Vegetatio **75**, 81～86.

高橋康夫・今野 進・佐藤昭一・柴田 前・畑野健一 (1980)：エゾマツ・トドマツの天然更新に関する研究—種子の飛散について—. 日林北支講**29**, 62～64.

Summary

Regeneration of tree species on 3 scarified sites with sparse canopy trees in the Uryu Experimental Forest of Hokkaido University was investigated on species composition, sapling density, size structure and height growth rate. Birches were dominant in large canopy gaps, although oak, fir

and mixed stands sometimes occurred under and around tree canopies. Regenerated stands of species other than birches accounted for small portions of scarified area. Investigated sites consisted of small patches of tree stands with various species composition and size structure, differing from a large scarified site. It was assumed to establish such small patches that canopy trees made light condition on the ground heterogeneous and dispersed their seeds. Then we examined relationships between light condition (RLI) and distance from the nearest canopy expanding in southeast- to southwest-directions, and between species composition of canopy trees and of regenerated saplings.

RLIs were approximately 15-30% and 40% under the canopy and canopy edge, respectively, and it reached about 80% in the center of a canopy gap. It was apparent that canopy trees influenced intensively the light condition on the ground. Such heterogeneous light condition affects sapling growth, especially in light-demanding species as birches, and results in various structures of regenerated stands. Species of large and heavy seeds also regenerated together with wind-dispersed species such as birches and conifers, because of their proximity to a scarified site. It was expected that a regenerated stand on a scarified site with sparse canopy trees is more diverse in species composition and stand structure than on a site with few canopy trees.

Key words : scarification under the canopy, light regime, regeneration and survival habit, seed dispersal type