

論 文

カラマツ人工林内における広葉樹の更新過程

花田尚子¹・渋谷正人^{*2}・斎藤秀之²・高橋邦秀²

花田尚子・渋谷正人・斎藤秀之・高橋邦秀：カラマツ人工林内における広葉樹の更新過程 日林誌 88:1~7, 2006 北海道石狩低地帯南部の41~51年生のカラマツ人工林において、林内への広葉樹の侵入過程を明らかにするため、施業履歴、林分構造、広葉樹の樹種構成、樹齢、埋土種子の種組成を調べた。広葉樹の密度は、林床にササが優占する林分で小さく、ササ類は広葉樹の更新に負の影響を与えていたと考えられた。広葉樹の更新個体数は、間伐後に増加する傾向が顕著であり、間伐は広葉樹の更新契機になっていると考えられた。また広葉樹の樹種数は、間伐とともに段階的に増加しており、特にギャップ種は、初回の間伐以降に樹種数が増加していた。埋土種子の種構成は、広葉樹の樹種構成とは類似しておらず、カラマツ人工林内での広葉樹類の更新には、種子バンクの寄与は小さいと推察されたが、埋土種子についてはさらなる検討が必要と考えられた。結論として、カラマツ人工林内での広葉樹の更新には、ササが負の影響を与えており、間伐は広葉樹の個体数を増加させるだけではなく、林内の種多様性も高める効果があること、さらに広葉樹の更新時期や樹種構成には更新特性が強く影響することが示唆された。

キーワード：カラマツ人工林、間伐、更新特性、広葉樹、埋土種子

Hanada, N., Shibuya, M., Saito, H., and Takahashi, K.: **Regeneration Process of Broadleaved Trees in Planted *Larix kaempferi* Forests.** J. Jpn. For. Soc. 88: 1~7, 2006 To examine the regeneration process of broadleaved trees in planted larch (*Larix kaempferi*) forests, we investigated stand structures, species compositions and age distributions of broadleaved trees related to thinning histories, and species compositions of buried viable seeds in six planted larch forests located in the southern part of the Ishikari lowlands in Hokkaido, northern Japan. Density of broadleaved trees was lower in planted larch forests with dense sasa (*Sasa* spp.), and it was assumed that sasa inhibited the regeneration of broadleaved trees in planted larch forests. It was also assumed that thinning positively influenced the regeneration of broadleaved trees in the plantations, because the density of the trees increased after thinning. The number of species of broadleaved trees increased stepwise with thinning, and especially, the number of gap-dependent species markedly increased after the first thinning in the planted larch forests. Species composition of buried viable seeds was not similar to species composition of broadleaved trees. It was guessed that the seeds contributed little to the regeneration of broadleaved trees in planted larch forests, and yet more detailed examination of buried viable seeds will be needed. Consequently, it was concluded that sasa negatively influenced the regeneration of broadleaved trees, and that thinning increased both density and species diversity of the trees in planted larch forests. Furthermore, it was suggested that the timing of the regeneration and species composition of broadleaved trees in planted larch forests are closely related to regeneration habits of the trees.

Key words: broadleaved tree, buried viable seed, planted larch forest, regeneration habit, thinning

I. はじめに

北海道では、拡大造林期以降、トドマツとカラマツが広く植栽された。現在多くのカラマツ人工林は植栽当時に想定されていた伐期に達しているが、主伐が延長されている林分が多い（和ら、1998）。一方で、森林生態系の保全・修復と種多様性の維持が求められており、人工林にも多様な機能を発揮させることが指向されている（長池、2000）。森林の多様な機能と経済性を両立させるため、複層林施業、長伐期施業など、標準伐期による皆伐一斎林施業とは異なる管理技術の確立が提唱されている（梶山、2004）。

カラマツ人工林は、林内が他樹種の人工林に比べて明るいため、草本類や木本類が侵入・混生しやすく（千葉、1981），そのため、林内に多くの広葉樹が更新しているカ

ラマツ人工林が少なくない。この特徴に注目して、林内に更新した広葉樹を育成し、混交林へ誘導する施業法が検討されている。カラマツ人工林内の種多様性については、Nagaike (2002) や渡辺・矢島 (2002) によって報告されている。また小山 (2002) は、北海道空知地方のカラマツ人工林内の種多様性を評価し、カラマツ人工林における広葉樹育成施業の可能性を示唆している。広葉樹を育成する施業法を確立するためには、広葉樹の種構成、密度、更新時期などに関する知見をさらに蓄積する必要がある。しかし、カラマツ人工林内での広葉樹の更新時期や更新契機を明らかにした例はない。

カラマツ人工林では、植栽後10~15年ほどで林冠が閉鎖し、それにともなって林床植生が衰退し、消失することもある（永野、1981）。また一般には植栽後数年間下刈り

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: shibuya@for.agr.hokudai.ac.jp

¹ 北海道大学大学院農学研究科森林政策学分野 (060-8589 札幌市北区北9条西9丁目)

Laboratory of Forest Policy, Graduate School of Agriculture, Hokkaido University, Nishi-9, Kita-9, Kita-ku, Sapporo 060-8589, Japan.

² 北海道大学大学院農学研究科造林学分野 (060-8589 札幌市北区北9条西9丁目)

Laboratory of Silviculture, Graduate School of Agriculture, Hokkaido University, Nishi-9, Kita-9, Kita-ku, Sapporo 060-8589, Japan.

(2005年2月15日受付: 2005年8月2日受理)

が行われるため、植栽木以外の更新は期待できないと考えられる。その後間伐が行われると林内の光環境が改善され、樹木の更新が可能になると考えられる。その一例として、東北地方の33年生のカラマツ人工林の調査結果があげられ、無間伐区では林床には草本類しか生育していないかったのに対し、間伐区では下層に広葉樹が優占していた（下田ら, 1966）。

また、一般にカラマツの葉リターを中心とした堆積有機物層が、カラマツ人工林では厚く堆積している（Takeda *et al.*, 1987）。堆積有機物層が発達していると、種子や実生への歯害が多く、また実生の成長の物理的な障害となり、その定着・成長が阻害される（Carson and Perterson, 1990; Molofsky and Augspurger, 1992）。五十嵐ら（1987）はカラマツの天然下種更新について、 A_0 層とA層を除去しB層を露出させる程度の深い地表処理が必要だとしている。また杉田ら（2003）により、カラマツ人工林内での有機物層の攪乱が広葉樹類の更新を促進した例が示されており、広葉樹の天然更新に関しても地表処理は有効であると考えられる。さらにカラマツ人工林を含めた北海道の森林では、林床にササ類が優占することが多い（豊岡ら, 1983；橋場, 1985）。ササ類が多いと広葉樹類の稚樹密度が低下することが知られており（岩本・佐野, 1998），ササ類の繁茂は樹木の更新阻害要因といえる。

一般に、間伐は林内の光環境を改善すると同時に、集材作業などの際、堆積有機物層を攪乱し樹木の更新を促進する効果が期待できる。北海道では間伐に重機を用いることが多い。重機の走行や集材作業によって、堆積有機物層を含めて地表面が攪乱され、ササ類などの林床植生も攪乱を受けるため、樹木の更新阻害要因が緩和されると考えられる。このように、林冠閉鎖以降に行われる間伐により、カラマツ人工林内に広葉樹が更新できる機会が生じているのではないかと考えられる。

間伐による攪乱は、通常大面積な裸地を生じさせるようなものではなく、個別の攪乱箇所は、列状や単木状などの比較的小面積なものである。このため、典型的な陽樹類よりも、小面積のギャップで更新可能な樹種が多くなると考えられる。小山（2002）は、カラマツ人工林内では、ギャップ種に分類される広葉樹類の密度が高い傾向にあることを示している。また人工林の面積にもよるが、カラマツ人工林への高木類の種子散布は、通常母樹がないために、散布距離の大きい種や鳥散布種を除けば少ないと推察される。種子バンクを形成する樹種では、散布後の種子の生存期間が長く更新に適した条件が整うまで待機することができるため、人工林内の更新には有利だと考えられる。

以上から、本研究では、カラマツ人工林内における広葉樹の侵入過程を明らかにすることを目的とし、次の3点について検討した：1) 広葉樹は間伐を契機として更新し、またギャップ種が多い、2) 広葉樹の更新密度にはササの繁茂が影響している、3) 広葉樹の更新には種子バンクが大きな役割を果たしている。これらを検討するため、まず

ササの優占度の異なるカラマツ人工林の林分調査を行い、林分構造と樹種構成を明らかにした。また林内に分布する広葉樹の樹齢査定を行い、施業履歴との関係を検討した。さらに埋土種子組成を調べ、林内に分布する広葉樹の種構成と比較を行い、広葉樹の更新過程と由来について考察した。

II. 調査地と方法

1. 調査地

調査は、北海道森林管理局石狩森林管理署内の千歳国有林374林班に小班、244林班へ小班、245林班ろ小班、恵庭国有林5002林班わ小班、5002林班の小班、5180林班ち小班で行った。千歳の調査区を順にそれぞれC1, C2, C3、恵庭の調査区をE1, E2, E3と名付ける。これらの林分は、1950～1960年代に植栽された壮齢のカラマツ人工林である。

これらの調査地が位置する石狩低地帯南部の苦小牧周辺では、支笏カルデラに由来する火山噴出物が広い台地をつくり、その上部には樽前・恵庭火山に由来する火山灰および軽石層が分布する（藤原, 1987）。北海道ササ分布図（豊岡ら, 1983）によると、石狩低地帯西端の恵庭・千歳国有林は、クマイザサとチシマザサの分布の境界域に位置している。現況では、千歳国有林では林床にササがほとんどみられない林分が多いのに対して、恵庭国有林ではチシマザサが濃く繁茂している林分、クマイザサが繁茂している林分の両方がみられる。恵庭国有林と千歳国有林は連続して隣接し、自生する広葉樹類の種構成はほぼ等しいが、ササの分布に違いがみられるため、カラマツ林の林分構造や樹種構成、更新に対するササの影響を比較するのに適していると考え、調査地とした。

調査林分の選定の際、カラマツの密度が非常に低く、カラマツと同程度の樹高の広葉樹が多い林分が両国有林にみられた。そのような林分はすでに混交林化しており、生育している広葉樹は植栽時に伐り残された個体、あるいは植栽後初期に人工林内で更新した個体ではないかと考えられた。このように混交林化した林分は一般的なカラマツ人工林でないと考え、調査地の対象から除外した。

2. 方法

1) 林分調査および個体の採取

調査は、各調査地に10m×50mの方形区を設定して行った。林分構造を把握するため、方形区内の樹高1.3m以上のツル植物を除く木本植物種について、樹種を同定し樹高と胸高直径を測定した。また、方形区内に2m×2mの小方形区を10カ所設け、小方形区内の樹高1.3m未満のツル植物を除く木本植物種について、樹種を同定し樹高を測定した。さらに、林床植生を把握するため、小方形区内に出現したすべてのツル植物・草本植物・ササ類を同定し被度を測定した。またこの小方形区内に、1m×1mの刈り取り区を設け、林床植生をすべて刈り取り、ササ類とそれ以外に分けてオープンに入れ、80°Cで48時間以上乾燥させ、現存量を測定した。

方形区内の広葉樹類の樹齢を調べるため、地際で広葉樹

を伐倒し円盤を採取した。樹高 1.3 m 以上の高木・低木種の個体の中から、試料木を選択した。ただし胸高直径 15 cm 以上または樹高 20 m 以上で、個体サイズから明らかにカラマツの林冠閉鎖前に林内に成立したと判断されるものは、対象から除外した。除外したのは各林分で 1~4 個体であり少數である。試料木は各樹高階から一定比率で選択し、各林分で 50 本前後の広葉樹を試料木とした。C1, C2 では 50%, C3 では 25%, E1, E2, E3 では条件を満たしたすべての広葉樹が伐倒対象となった。持ち帰った円盤は、伐採面の年輪数を精査して樹齢を求めた。また菊沢 (1983) と Koike (1988) に従い、広葉樹の更新特性の類型区分を行った。耐陰性が高く林内でも更新可能な種を極相種、小面積の孔状攪乱地で更新する種をギャップ種、耐陰性が低く大面積の攪乱地で更新する種を先駆種とした。

2) 埋土種子

埋土種子を調べる場合、土壤試料の採取方法は、調査区の大きさや調査目的によって検討する必要がある。埋土種子は狭い範囲では種組成の偏りが大きいため、多量の土壤を 1 カ所から採取するより、少量の土壤を多数回に分けて広範囲から採取した方がよいこと (Bigwood and Inouye, 1988) や、埋土種子は地表 0~10 cm の L 層~H 層に集中して分布していること (中越, 1981) が報告されている。埋土種子組成の推定に必要な土壤試料量は、精度の高い推定を行うためには多量の試料が必要だが、まれにしか出現しない種を除けば、比較的少ない試料で検出することができる (酒井, 2001)。

本研究では、10 m × 50 m の調査区全体の埋土種子組成を把握することを目的とし、山口ら (1997) の方法に従い、各調査区でそれぞれ 5 L の土壤を採取した。採土は、容積 100 mL の採土管 (底面積 20 cm², 深さ 5 cm の円柱) を用いて、各調査区でそれ無作為に 50 カ所から採土した。土壤と種子の分離はふるい分け法 (露崎, 1990) によった。対象は直径 0.75 mm 以上の植物の種子とした。0.75 mm と 2 mm のふるいを重ね、土壤 500 mL ずつを、流水中で 10 分程度ふるった。ふるいの上に残った土壤を実体顕微鏡下で検鏡し、種子を取り出してシャーレに集めた。種子の同定は外部形態から判断して行った。種子の活性の判断は胚乳押しつぶし法 (露崎, 1990) によった。顕微鏡下で、実験針を用いて種子胚乳を押しつぶし、胚乳が健全でみずみずしいものを発芽力のある活性種子と判断した。

III. 結 果

1. 林 態 況

調査林分の林況を表-1 に示す。間伐回数、間伐年月といった施業履歴は、国有林林班管理簿から調べた。各林分の植栽仕様や間伐方法は明らかでなかったが、一部の記録から、haあたり 2,500 本~3,000 本の密度で植栽され、初回の間伐は列状間伐であったと推測される。調査林分は林齡 41~51 年生の壮齡林であり、間伐回数は 1~4 回、カラマツの密度は 300~460 本/ha であった。更新していた

広葉樹の密度は、千歳では 2,180~4,780 本/ha、恵庭では 880~1,500 本/ha であり、林分によってばらつきはあるものの、千歳では恵庭よりも広葉樹の密度が高い傾向があつた。樹高分布は、全調査地でカラマツは樹高 20 m 前後からそれ以上にモードがあり、平均樹高は 18.3~25.9 m であった。ほとんどの広葉樹は樹高 10 m 未満に分布し、平均樹高は 3.9~6.5 m で、カラマツの下層に分布していた。樹高 1.3 m 未満の木本類の密度は、千歳では 1.15~2.07 本/m²、恵庭では 0.40~0.70 本/m² であり、千歳で高かった。

千歳の各林分の林床植生は、ササがほとんどみられず、オシダなどのシダ植物や、ツタウルシ、ツルアジサイが多かった。調査区ごとの林床植生の平均現存量は 41.0~96.4 g/m² で、ササ類の比率は 0~31% であった。恵庭ではクマイザサが繁茂しており、ササ以外の植物は少なかった。E3 では一部にチシマザサもみられた。平均現存量は 173.2~429.1 g/m² で、そのうちササ類が 85~97% を占めていた (表-1)。

2. 広葉樹の樹齢と樹種構成

図-1 に広葉樹の樹齢分布を示した。各調査区において、更新個体数は間伐後に増加する傾向が顕著であった。1 年あたりの平均更新個体数は、初回間伐以前には 0.25~0.77 本/500 m²、初回間伐後は 1.00~2.94 本/500 m² であった。すべての林分において、初回間伐後の平均更新個体数が初回間伐前と比べて大きく、初回間伐後は間伐前の 1.23~8.77 倍であった。また 6 調査区中 4 調査区で、初回間伐直後の更新個体数が最大となっていた。

広葉樹の樹種別の平均個体数密度、出現頻度と更新特性を表-2 に示した。出現種にはギャップ種と極相種が多く、カンバ類・ヤナギ類・ハンノキ類などの先駆種はほとんどみられなかった。出現した林分数が多い樹種は、イタヤカエデ、キタコブシ、ハリギリ、ホオノキ、アオダモ、ハルニレ、ミヤマザクラ、ヤマグワ、ヤマモミジなどであった。これらのうち、イタヤカエデ、ミヤマザクラ、ヤマモミジは極相種だが、他はすべてギャップ種である。種子の散布型別にみると、鳥散布種と風散布種が多く、動物散布種は少なかった。各林分で出現した広葉樹の種数は 15~26 種で、種数は広葉樹の密度が高いほど多い傾向があった (表-1)。

図-2 に樹種数の時間的な推移を示した。出現した広葉樹の種数は、緩やかに増加した後いったん 10 種前後に安定し、その後間伐を契機として階段的に増加していた。更新特性別にみると、極相種は初回間伐以前から更新し緩やかに増加を続けていたのに対し、ギャップ種は、初回の間伐以降に種数が増加していた。

3. 埋土種子構成

埋土種子の種構成と密度を表-3 に示した。活性種子密度の最小は C3 の 670 粒/m²・5 cm, 最大は E2 の 1,760 粒/m²・5 cm, 平均 1,075 ± 399 粒/m²・5 cm であった。埋土種子は恵庭で多い傾向がみられるが、活性種子がみられた高木類は 1~4 種で、千歳の林分と恵庭の林分の間に大きな違いはみられなかった。活性種子がみられた高木類は、

表-1. 林分概況

調査区	林 齢	間伐回数	個体数密度 ¹⁾ (本/ha)		樹 高 ²⁾		広葉樹種数	林床植生現存量 (g/m ²) ³⁾	
			カラマツ	広葉樹	カラマツ	広葉樹		合 計	うちササ類
C1	47	4	420	2600	21.0 5.7~29.2	4.4 1.3~20.3	22	41.0±25.4	0
C2	41	3	400	2180	18.3 10.9~22.7	4.4 1.3~17.7	21	96.4±50.8	0
C3	43	3	460	4780	19.1 9.2~22.4	3.9 1.3~16.2	26	50.2±26.5	15.7±24.4
E1	51	3	420	920	25.9 22.4~28.8	6.5 1.5~26.0	15	173.2±108.8	148.0±96.7
E2	51	1	300	880	18.3 12.0~22.9	4.9 1.4~17.8	16	370.4±291.3	359.1±284.6
E3	44	2	380	1500	23.0 22.4~28.8	4.6 1.6~24.0	21	428.7±189.9	374.6±208.8

¹⁾樹高 1.3 m 以上。²⁾上段は平均樹高、下段は範囲。³⁾ササ類はクマイザサとチシマザサ、ササ以外ではオシダ、ツタウルシ、ツルアジサイが優占種。

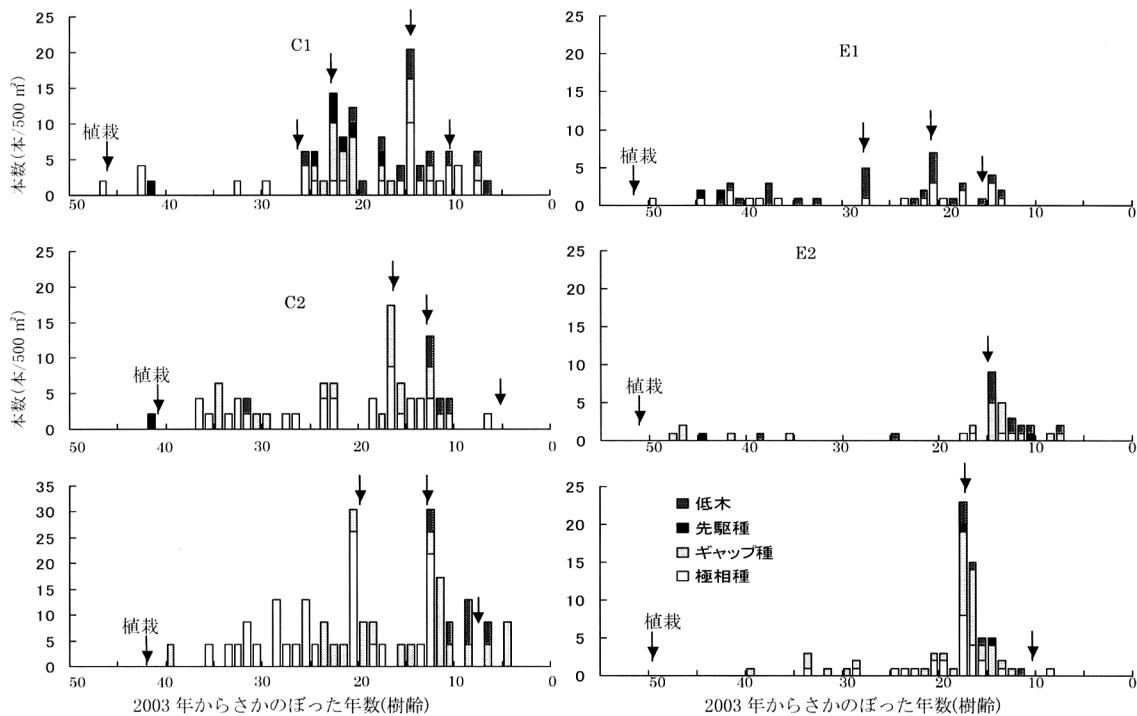


図-1. 広葉樹の樹齢分布図

植栽年以外の矢印は各間伐後の翌春を示す。

ウダイカンバ、シラカンバ、カラマツ、ヤマグワ、ヤマウルシであった。また全活性種子密度には、広葉樹密度と負の関係 ($y = 42952 x^{-0.499}$, y : 活性種子密度, x : 広葉樹密度, $r^2 = 0.868$, $p < 0.01$) が認められた。

IV. 考 察

1. カラマツ人工林における広葉樹の更新過程

広葉樹の個体数密度は、林分によってばらつきはあるものの、林床にササが優占する林分で低かった（表-1）。ササの多いE2とE3では間伐回数は少ないが、カラマツの密度が低いことから、植栽後のカラマツの消失が多かった林分だと考えられる。長期間にわたり林冠が閉鎖しておらず林内は明るかったと推測されるが、広葉樹密度は低かつた（表-1）。これらのことから、落葉広葉樹二次林（岩本ら, 1998）、アカマツ人工林（國崎, 2004）と同様カラマツ人工林においても、ササ類は広葉樹の更新に負の影響を与えていると考えられる。

広葉樹の更新個体数は、間伐後に増加する傾向が顕著であった（図-1）。鈴木ら（2005）も高齢ヒノキ人工林について、林内への広葉樹の侵入には過去の施業履歴が深く関係していることを示唆している。間伐は、広葉樹の更新契機になっていると考えられる。しかし初回間伐以前に更新した広葉樹もみられた。比較的初回間伐以前の更新個体数が多いC2, C3, E1, E2では、植栽4~7年後から連続的に更新がみられた。今回の調査では外見上明らかに萌芽由来と判断される広葉樹はみられなかったが、杉田ら（2003）

広葉樹の更新個体数は、間伐後に増加する傾向が顕著であった（図-1）。鈴木ら（2005）も高齢ヒノキ人工林について、林内への広葉樹の侵入には過去の施業履歴が深く関係していることを示唆している。間伐は、広葉樹の更新契機になっていると考えられる。しかし初回間伐以前に更新した広葉樹もみられた。比較的初回間伐以前の更新個体数が多いC2, C3, E1, E2では、植栽4~7年後から連続的に更新がみられた。今回の調査では外見上明らかに萌芽由来と判断される広葉樹はみられなかったが、杉田ら（2003）

表-2. 広葉樹の出現頻度と更新特性

樹種	平均個体数密度 (本/ha)	出現林分数	出現パターン ¹⁾	更新特性 ²⁾	種子散布型
高木	イタヤカエデ	280	6	2	風
	キタコブシ	143	6	2	鳥
	ハリギリ	97	6	2	鳥
	ホオノキ	83	6	2	鳥
	アオダモ	43	5	2	風
	ハルニレ	143	5	2	風
	ミズキ	77	5	2	風
	ミヤマザクラ	97	5	2	風
	ヤマグワ	40	5	2	鳥
	ヤマモミジ	120	5	2	鳥
	アズキナシ	167	4	2	風
	キハダ	23	4	2	鳥
	コシアブラ	47	4	2	風
	シナノキ	60	4	2	鳥
	サワシバ	117	3	2	風
	シウリザクラ	40	3	2	鳥
	シラカンバ	13	3	2	風
	ナナカマド	23	3	2	鳥
	ミズナラ	60	3	2	動物
	ヤチダモ	43	3	2	風
	ヤマウルシ	50	2	2	鳥
	オニグルミ	13	2	0	動物
	ハウチワカエデ	13	2	0	風
	エゾヤマザクラ	7	1	1	鳥
	カツラ	7	1	1	風
	ニガキ	10	1	0	鳥
低木	ノリウツギ	133	4	2	風
	イヌエンジュ	17	3	2	風
	エゾニワトコ	27	2	2	鳥
	タラノキ	43	2	2	*
	エゾクロウメモドキ	3	1	1	*
	オガラバナ	3	1	1	風
	カンボク	7	1	1	鳥
	ハシドイ	10	1	1	*
	ワタゲカマツカ	3	1	1	*
	ツリバナ	13	1	0	*
針葉樹	ミツバウツギ	3	1	0	*
	イチイ	10	1	1	鳥
	エゾマツ	20	1	1	風
	トドマツ	3	1	1	風

¹⁾ 恵庭だけに出現 (0), 千歳だけに出現 (1), 両方に出現 (2)。²⁾ 菊沢 (1983), Koike (1988) による。*, 不明。

によれば下刈り作業の終了により前生樹が萌芽更新した可能性も考えられる。また、樹齢査定の試料木からカラマツの林冠閉鎖前に林内に成立していたと判断された少数個体 (1~4 個体/調査区) を除外したこと考慮すると、実際の初回間伐以前の更新個体数は図-1 よりもやや多い可能性が考えられる。

広葉樹の種構成については、出現頻度が高い樹種の多くはギャップ種であり、先駆種は少なかった (表-2)。通常の施業が行われているカラマツ人工林内では、大面積の攪乱地が生じることはないため、強い光を必要とする先駆種は、種子が散布されても実生の生育が困難であり、小面積の攪乱地で更新可能なギャップ種が有利であると考えられる。この結果については、小山 (2002) が北海道空知地方のカラマツ人工林に更新した広葉樹について同様の傾向を示しており、通常の施業林ではある程度一般的な傾向と推察される。

調査林内の広葉樹の個体数と種数は、間伐にともなって階段的に増加しており、特にホオノキ、ミズキ、コシアブ

ラ、ハリギリなどのギャップ種は、初回の間伐以降に種数、個体数ともに増加していた (図-1, 2)。このことから、間伐によって林内の環境が変化し侵入が可能になった種があり、特にギャップ種の更新には間伐による林冠の疎開と地表の攪乱が有効であったことが示唆される。間伐による攪乱環境は、ギャップ種の種子の発芽と定着に強く影響すると考えられる。一方極相種は比較的初期から更新はじめ、緩やかに増加を続けていた (図-2)。極相種は耐陰性が高く、間伐以前の閉鎖林下でも更新可能であったためと考えられる。またギャップ種と極相種では光合成特性の季節変化が異なり、カラマツ林内の極相種の稚樹は秋季遅くまで安定した光合成特性を保つことが示されている (Kitaoka and Koike, 2004)。このような光合成特性の違いも、樹種間の更新時期の違いに影響していると考えられる。

種子の散布型別では、4 林分以上に出現した 14 樹種 (表-2) のうち、風散布型が 5 種、鳥散布型が 9 種で、鳥散布型が多い。通常の人工林施業では、広葉樹類の母樹が

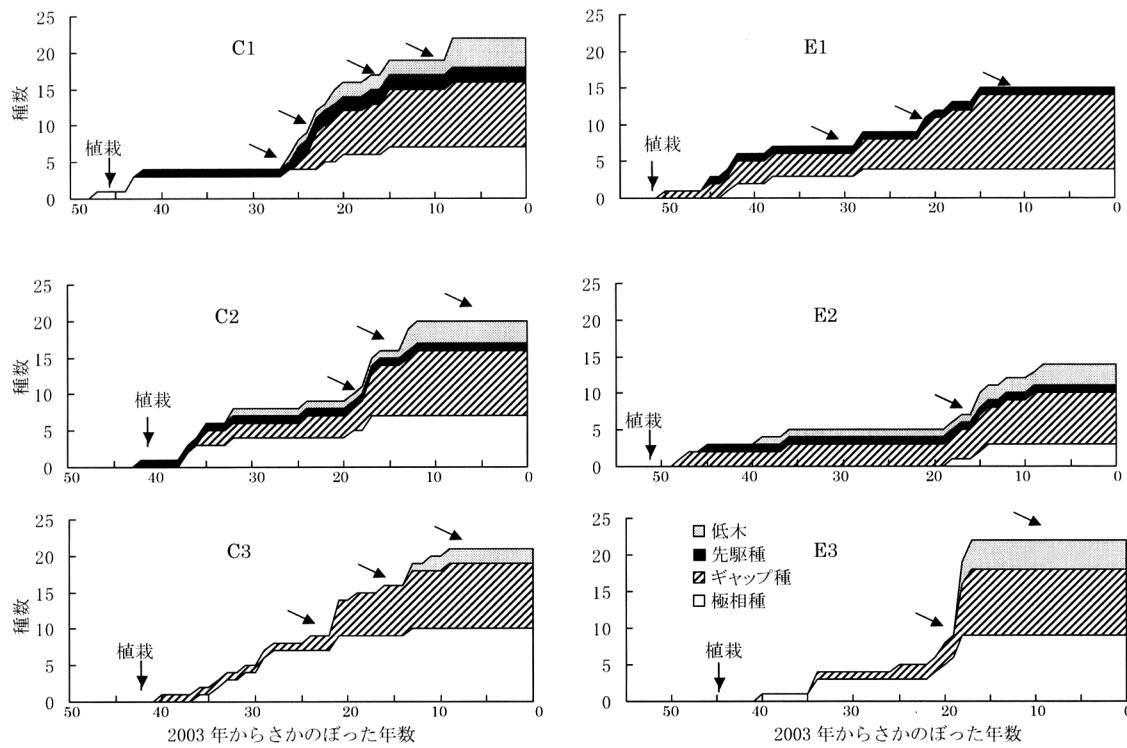


図-2. 広葉樹の種数の推移

植栽年以外の矢印は各間伐後の翌春を示す。

表-3. 埋土種子組成

植物種	C1		C2		C3		E1		E2		E3	
	種子密度	活性種子密度										
高木類												
シラカンバ	360	60	190	10	270	50	540	60	180	20	280	100
ウダイカンバ	260	40	140	30	110	0	2490	260	780	110	390	110
ヤマグワ	0	0	100	20	40	0	490	50	500	40	140	20
キハダ	0	0	10	0	30	0	20	0	20	0	0	0
ミズキ	10	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0
ミヤマザクラ	20	0	0	0	0	0	0	0	20	0	0	0
ヤマウルシ	20	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ハルニレ	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
サワシバ	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0
ダケカンバ	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0
カラマツ	310	30	20	0	140	0	120	10	80	0	100	0
低木類 ¹⁾	300	20	870	40	370	40	2580	280	1800	170	820	40
木本性ツル類 ²⁾	290	50	90	0	60	10	230	100	1720	200	0	0
草木類 ³⁾	1410	580	2710	870	1380	570	1390	570	1830	1210	1550	680
種子密度合計	2990	790	4130	970	2420	670	7790	1310	7030	1760	3280	950
出現種数	29	18	23	14	23	7	24	18	30	18	21	14

種子数の単位は粒/m²・5 cm 深。¹⁾ タラノキ、エゾニワトコ、ムラサキシキブなど。²⁾ ツルアジサイ、ヤマブドウなど。³⁾ カヤツリグサ科不明種、スミレ属不明種、エゾイラクサ、ズヤクシユ、ウドなど。

林内に少ないため、散布距離の大きい鳥散布型の種子をもつ樹種が有利なためと考えられる。風散布型のうちハルニレの散布距離は不明だが、他の樹種はおよそ 30 m 以下であり（森、1991），散布距離はそれほど大きくない。このような樹種の侵入過程については、人工林内外からの種子散布量の調査を含め、今後検討する必要がある。

以上のように、カラマツ人工林内での広葉樹の更新には、ササの繁茂が負の影響を与えており、間伐は広葉

樹の個体数を増加させるだけではなく、林内の種多様性を高める効果があることが示唆される。

2. 種子バンクの役割

中越（1981）は直接検視法（露崎、1990）により宮島のアカマツ二次林で 400～1,745 粒/m²・10 cm の活性埋土種子を、六甲再度山のシイ林で 926 粒/m²・10 cm の活性埋土種子を、比婆山のブナ林で 904～940 粒/m²・10 cm の活性埋土種子を抽出している。Naka and Yoda (1984) は

0.5~5 mm のメッシュを用いたふるい分け法により、京都のコナラ属が優占する極相林で、 $2,748 \pm 1,138$ 粒/ $m^2 \cdot 5$ cm の活性埋土種子を抽出している。山口ら (1997) は比重選別法 (露崎, 1990) により、北海道洞爺湖中島で、 $893 \sim 1,094$ 粒/ $m^2 \cdot 5$ cm の活性埋土種子を抽出している。本研究では平均 $1,075 \pm 399$ 粒/ $m^2 \cdot 5$ cm の活性埋土種子が抽出された。地域や林種、土壤からの種子の分離法が異なるため厳密な比較はできないが、本研究で得られた値はこれまでの報告値の範囲内にあった。

埋土種子の種構成 (表-3) を広葉樹の種構成 (表-2) と比較すると、イタヤカエデ、キタコブシ、ハリギリ、ホオノキ、アオダモなど、出現頻度の高い高木種が埋土種子からは欠如していた。一方で埋土種子には、調査地内ではほとんどみられなかったシラカンバ、ウダイカンバの2種が突出して多くみられた。本州中部でカラマツ人工林内の埋土種子構成を調べた芳野・石橋 (2001) も、木本類の埋土種子は非常に少なく、林内に更新している広葉樹の種組成とは異なることを示している。これらの結果をみると、カラマツ人工林の埋土種子の種構成と更新している広葉樹類の種構成は類似していないといえる。調査林分周辺に位置する森林のほとんどは壮齢の針葉樹人工林であった。このことから調査林分への種子散布源となり得る広葉樹の種構成および密度は、調査林分への広葉樹の侵入開始当初から現在までそれほど大きな変化はなかったと考えられ、調査林内の広葉樹または隣接する林分に成立している母樹から間伐の前後に散布された種子が、広葉樹の更新において重要な役割を果たしているという可能性が示唆される。

しかし、本調査地における木本種の活性種子密度は低く (表-3)、木本種の埋土種子調査を行うには採取した土壤量が不十分だった可能性がある。種子バンクの経時的な変化も考慮すべきであり、今回の結果から、広葉樹の更新への種子バンクの寄与について結論づけることはできない。より精度の高い埋土種子調査と種子散布量の継続的な調査を行う必要があると考えられる。

本研究を進めるにあたり、北海道立林業試験場の渡辺一郎氏には、数多くの有益なご助言をいただきました。また北海道大学造林学研究室の皆様には、調査を手伝っていただきました。ここに感謝の意を表します。

引用文献

- Bigwood, D.W. and Inoue, D.W. (1988) Spatial pattern analysis of seed banks; An improved method and optimized sampling. *Ecology* 69 : 497-507.
- Carson, W.P. and Peterson, C.J. (1990) The role of litter in an old-field community: impact of litter quantity in different seasons on plant species richness and abundance. *Oecologia* 85 : 8-13.
- 千葉宗男 (1981) 森林の保育とは. (カラマツ造林学. 浅田節夫・佐藤大七郎編著, 289 pp, 農林出版, 東京). 127-150.
- 橋場 功 (1985) 林内に届く光と木のめばえと育ち具合. (天然林を考える. 北海道営林局編, 128 pp, 北方林業会, 札幌). 72-76.
- 藤原嘉樹 (1987) 苦小牧周辺の第四紀の地史について. 北大演研報 44 : 395-404.
- 五十嵐恒夫・矢島 崇・松田 疊・夏目俊二・滝川貞夫 (1987) カラマツ人工林の天然更新. 北大演研報 44 : 1019-1040.
- 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成育様式. 日林誌 80 : 311-318.
- 梶山恵司 (2004) 21世紀日本の森林林業をどう構築するか. 富士通総研研究レポート : 182.
- 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.
- Kitaoka, S. and Koike, T. (2004) Invasion of broad-leaf tree species into a larch plantation: seasonal light environment, photosynthesis and nitrogen allocation. *Physiol. Plant.* 121 : 604-611.
- Koike, T. (1988) Leaf structure and photosynthetic performance as related to the forest succession of deciduous broad-leaved trees. *Plant Species Biol.* 3 : 77-87.
- 小山浩正 (2002) 近自然型森林造成方法の提案—(I) 人工レフュージアとしてのカラマツ林の価値—. 北方林業 54 : 193-197.
- 國崎貴嗣 (2004) 岩手県鳴門地方のアカマツ人工林における亜高木類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.
- 森 徳典 (1991) 北方落葉広葉樹のタネ取り扱いと造林樹種—. 139 pp, 北方林業会, 札幌.
- Molofsky, J. and Augspurger, C.K. (1992) The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73 : 68-77.
- 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.
- Nagaike, T. (2002) Difference in plant species diversity between conifer (*Larix kaempferi*) plantations and broad-leaved (*Quercus crispula*) secondary forests in central Japan. *For. Ecol. Manage.* 168 : 111-123.
- Naka, K. and Yoda, K. (1984) Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwestern Japan. II. Species composition and density of seeds buried in the soil of a climax evergreen oak forest. *Bot. Mag. Tokyo* 97 : 61-79.
- 永野正造 (1981) 植付けおよび造林初期の保育. (カラマツ造林学. 浅田節夫・佐藤大七郎編著, 289 pp, 農林出版株式会社, 東京). 127-150.
- 中越信和 (1981) 森林の下に埋もれている種子群. (種子の科学. 沼田真編, 214 pp, 研成社, 東京). 101-124.
- 和 孝雄・小鹿勝利・尾張敏章 (1998) 北海道におけるカラマツ林業の動向—統計資料の解析. 北演研報 55 : 97-112.
- 酒井 敦 (2001) 人工林における埋土種子組成推定の試み. 森林総研所報 5 : 3.
- 下田 一・千葉宗男・永野正造・戸沢俊治 (1966) 小岩井におけるカラマツ間伐試験1—林齡33年生までの生育経過. 日林東北支講.
- 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への誘導—小岩井農場山林における事例—. 東北森林誌 8 : 1-9.
- 鈴木和次郎・須崎智応・奥村忠充・池田 伸 (2005) 高齢級化に伴うヒノキ人工林の発達様式. 日林誌 87 : 27-35.
- Takeda, H., Ishida, Y., and Tsutsumi, T. (1987) Decomposition of leaf litter in relation to litter quality and site conditions. *Mem. Coll. Agric., Kyoto Univ.* 130 : 17-38.
- 豊岡 洪・佐藤 明・石塚森吉 (1983) 北海道ササ分布図. 林試北海道支場.
- 露崎史郎 (1990) 埋土種子集団の研究法—種子の教材利用—. 生物教材 25 : 9-20.
- 渡辺由起子・矢島 崇 (2002) 植物種多様性から見たカラマツ人工林の再評価. (十勝平野の森林の変遷と現状—森と郷土の共生のために—. 57 pp, どんぐりばんく, 帯広市). 40-50.
- 山口信一・矢島 崇・渋谷正人・高橋邦秀 (1997) 敷布種子および埋土種子からみたエゾシカ高密度生息地における植生回復の可能性. 森林立地 39 : 94-100.
- 芳野元信・石橋整司 (2001) カラマツ造林地内における広葉樹の更新—埋土種子の構成—. 日林学術講 112 : 507.