



| | |
|------------------|---|
| Title | トドマツ林分の齡構成と個体の生長経過について |
| Author(s) | 渋谷, 正人; SHIBUYA, Masato; 五十嵐, 恒夫 他 |
| Citation | 北海道大學農學部 演習林研究報告, 44(1), 153-174 |
| Issue Date | 1987-02 |
| Doc URL | https://hdl.handle.net/2115/21198 |
| Type | departmental bulletin paper |
| File Information | 44(1)_P153-174.pdf |



トドマツ林分の齡構成と個体の 生長経過について

渋谷正人* 五十嵐恒夫** 松田 彊***

Age Distribution and Individual Growth Pattern in
Todo Fir (*Abies sachalinensis* FR. SCHM.) Stands

By

Masato SHIBUYA*, Tsuneo IGARASHI**
and Kyo MATSUDA***

要 旨

トドマツが優占する天然生林分3箇所 (Plot 1, 2, 3 とした) で林分構造および各個体の齡と生長経過について調査を行い、林分の成立過程に関し検討した。各調査区ともトドマツが本数、胸高断面積合計で約80%以上を占め、林型的にはPlot 1が複層林型、Plot 2, 3は上層木だけから成る単層林型であった。齡構成では全調査区で不規則な集中性がみられた。生長速度は個体による変異が大きく、一定の傾向は認められなかった。また $m-m$ 法により個体分布パターンを解析した結果、全調査区とも集中分布であった。基本構成要素が集団であったPlot 2と3について集団の抽出を行ったところ、面積は50~250 m²で、5~16個体で形成されていた。Plot 1は林分全体が1集団 (面積250 m²) であった。集団内の齡構成はほぼ同齡であり、個体の分布パターンと齡の空間的分布は一致すると判断された。さらに現在の上層木は初期生長が良好で、被圧期間は短い場合が多いので、個体集団は一斉更新したものと推定された。以上よりトドマツ林分は小面積の同齡パッチから構成され、その成立過程には他動的な作用が大きいと結論された。また一斉更新がトドマツの更新パターンの一つと考えられた。

キーワード： トドマツ、齡構成、生長経過、動態、一斉更新。

1986年8月30日受理 Received August 30, 1986.

* 北海道北見林務署

Kitami District Forest Office, Hokkaido.

** 北海道大学農学部造林学講座

Laboratory of Silviculture, Faculty of Agriculture, Hokkaido University.

*** 北海道大学農学部附属演習林雨龍地方演習林

Uryu Experiment Forest, Faculty of Agriculture, Hokkaido University.

目 次

| | |
|--------------------------------|-----|
| はじめに | 154 |
| I 調査地の概況 | 155 |
| I-1 雨龍地方演習林の概況 | 155 |
| I-2 調査地付近の林況について | 155 |
| II 調査方法 | 158 |
| III 結 果 | 159 |
| III-1 林分構成 | 159 |
| III-2 林分の齢構成および個体の分布パターン | 160 |
| 1) 林分の齢構成 | 160 |
| 2) 個体の分布パターンと個体集団 | 160 |
| III-3 生長経過 | 165 |
| IV 考察および結論 | 168 |
| IV-1 トドマツ林分の構造と動態 | 168 |
| IV-2 トドマツの更新パターンと耐陰性 | 169 |
| おわりに | 170 |
| 摘 要 | 171 |
| 引用文献 | 172 |
| Summary | 173 |

はじめに

森林の形成・変遷には長時間を要するが、生物集団として絶えず変化する動的な存在であると言え、時間とともに変化する性質が本質である。森林を理解するには動態を把握することが重要であり、樹木の世代交代の契機となる要因と過程を明らかにすることが必要である。このために直接的に長期間にわたりある林分の変化を詳細に記録することは難しいが、現存の林分から過去の動態を推測することがある程度可能である。この場合手掛りとなるのが、林分の構造である。

構造とは具体的には、現在までの経過の中で形成されてきた樹木個体間の相互関係のことであり、これは林分の変遷の結果であり、過去の経歴の具象化したものと言える。そして林分の空間的構造と、年輪測定をもとにした時間的構造が、個体間の関係をとらえ動態を理解するには、特によい情報源となる。

通常林分の変遷は、その要因によって自動的な (autogenic) 変化と他動的な (allogenic) 変化に大別される²²⁾。自動的な変化は、個体の生長によって起こる土壌や微気候などの森林環境の内的変化が、より耐陰的な種の成立を導き世代交代がなされる場合を言い、林分の齢構成は普通同齢あるいは非同齢なパターンとなる。これに対し他動的な変化は、自然または人為によるディスターバンスに起因するもので、世代交代は生長空間の解放によって可能となる。齢構成は、ある限られた期間内に上層の世代交代や新しい個体の定着が行われるため不規則なパタ

ーンとなる。後者は極相林の維持機構^{12),14),17),24),31)}や複數種の共存機構^{1),2),7),18)}として有力である。これらの研究から、突発的に生じる大小様々なディスタールバンスに対する対応の違いにより、種の共存が可能となっていることが示されている。したがって複數種が混生し林分が構成される場合、単一種から成る場合に比べ林分構造は複雑になるが、各樹種の生態的特性と世代交代の機構を知ることによってその動態は理解されうると考えられる。この視点にたてば、北海道の針広混交林を理解するうえでは、各樹種に対しての種生態学的アプローチが特に有効であろう。

また林分の時間的構造に影響する要因としては、植生の遷移度、ディスタールバンス（人為的作用も含む）の規模と頻度、樹木の隔年結果現象、埋土種子集団の動態および生物要因（動物による干渉など）などが考えられる。いずれも長期間の観察を要するものであるが、ディスタールバンスの時期や種類、規模については、林分の齡構成と個体の生長経過などの検討から間接的に知ることができる^{15),16)23)}。

そこで本論文では、針広混交林を理解する一手段として、全道に広く分布し重要な位置を占めている²¹⁾トドマツから成る林分を対象とし、林分構造の検討を行い、発達過程を明らかにするとともに、世代交代にかかわるトドマツの特性について考察することを目的とする。具体的には林分の齡構成、個体の生長経過およびそれらの空間的分布パターンの解析を行う。その結果に基づき林分変遷の要因と過程について検討するが、調査地付近では過去に伐採と風害の記録があるので、特に他動的な作用が中心となると考えられる。

なお調査地は北海道大学農学部付属雨龍地方演習林である。1984年1~2月に調査地付近の踏査を行い、その他の調査は同年4~5月にかけて実施した。

I. 調査地の概況

I-1 雨龍地方演習林の概況

本演習林は石狩川の支流雨龍川の水源地帯にあたり、北緯44°3'~29'、東経142°1'~20'にわたり南北に細長く存在し、現在の面積は約23,800 haである (Fig. 1)。植物地理学上は汎針広混交林帯²⁶⁾に属し、温量指数¹³⁾は暖かさの指数46.7°C、寒さの指数-66°Cである。年平均気温は3.5°C、年平均降水量は約1,640 mmとなっている。地質は一部に砂岩、礫岩、頁岩を基岩とする新第三紀層および蛇紋岩も出現するが、概して安山岩を中心とする火成岩から成っている。

林相は総体的に広過混交林で、一般に過熟木が多く後継樹の発生は不良である。主な樹種はトドマツ、アカエゾマツ、ミズナラ、カンパ類などである。低蓄積の林分や無立木ササ地が広範に存在し、現在の平均蓄積量は約70 m³/haとなっている。

I-2 調査地付近の林況について

調査地は演習林内母子里地区402林班 (林班面積302.92 ha) である (Fig. 2)。当演習林では

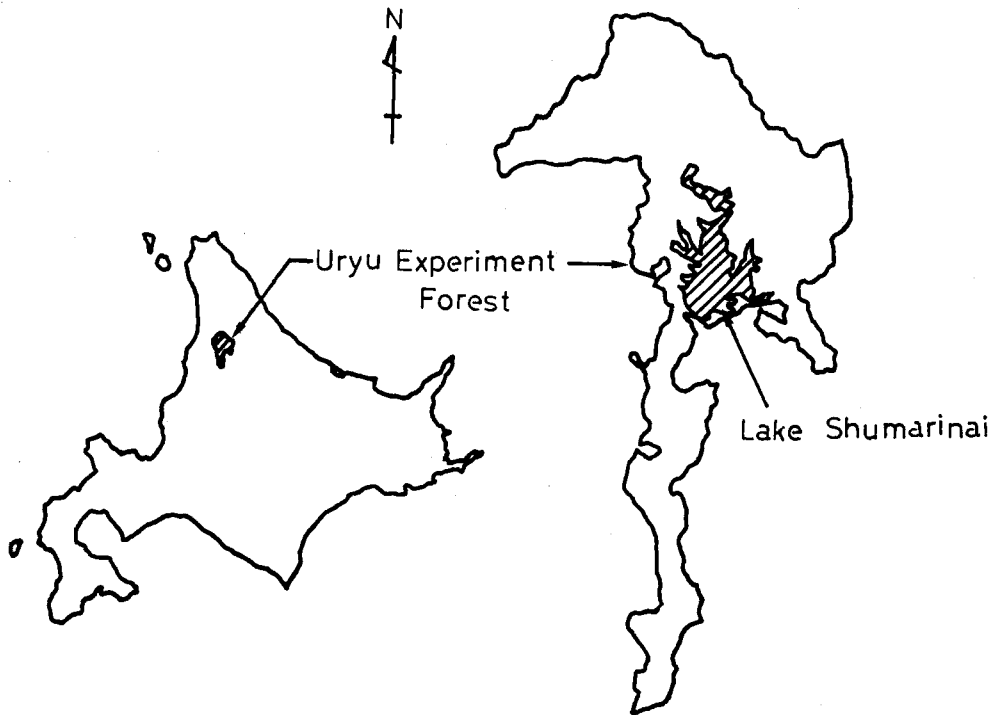


Fig. 1. Location of Uryu Experiment Forest.

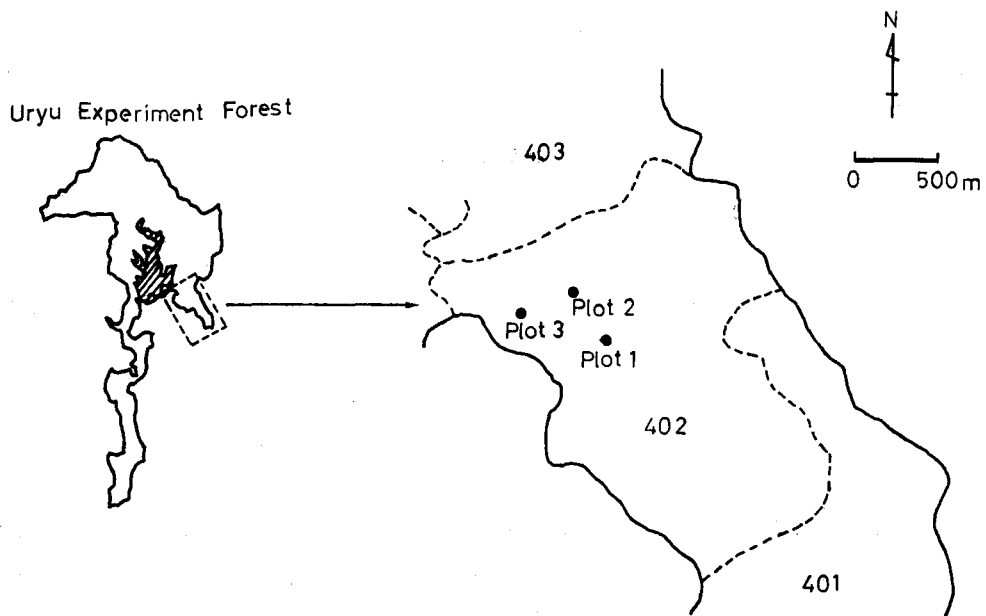


Fig. 2. Location of investigated plots.

1912(明治45)年に仮施業案が編成され、択伐高林作業を中心にほぼ全域にわたって伐採が行われてきた。自然状態におけるディスターションにより林内に生じるギャップの種類や大きさによって、成立してくる種や修復のされ方に相違がある^{7),32),34)}ように、人間による伐採は単にその時点における森林の構造および機能を変化させるばかりでなく、伐採の強度や方法の違いにより、その後成立してくる次世代の樹木集団の種組成や密度などに大きな影響を与え、森林の回復過程をも左右すると考えられる。したがって現存する森林の林歴を知ることは重要である。本林班における過去の伐採状況を Table 1 に示した。

1938(昭和13)年以降幾度かの伐採が行われている。1960(昭和35)年までは広葉樹が中心で針葉樹の伐採量は少ないが、1961(昭和36)~1964(昭和39)年に針葉樹が集中的に伐採されている。過去47年間の伐採量は7,404 m³(針葉樹3,771 m³, 広葉樹3,633 m³)であった。

Table 1. Cut volume in the investigated compartment from 1938 to 1983

| Year | Area (ha) | Cut volume (m ³) | | |
|-------------------------|--------------|------------------------------|-------------------|----------|
| | | Conifers | Broadleaved trees | Total |
| 1938 | — | 120.232 | 403.215 | 523.447 |
| 1940 | 38 | | 865.069 | 865.069 |
| 1954 | 12 | | 29.025 | 29.025 |
| 1958 | — | | 136.957 | 136.957 |
| 1959 | 6 | | 192.102 | 192.102 |
| 1960 | 6 | 3.060 | 115.843 | 118.903 |
| 1961 | 31.8 | 304.238 | 196.102 | 500.340 |
| 1962 | 69 | 459.900 | 94.795 | 554.675 |
| 1964 | 94.6 | 813.292 | | 813.282 |
| 1965 | 2.2 | 2.677 | 51.630 | 54.630 |
| 1983 | — | 2067.29 | 1547.45 | 3614.74 |
| Total (m ³) | — | 3770.679 | 3633.027 | 7403.706 |

Table 2. Cut volume around the investigated area (1983~1984)

| | Conifers | | | Broadleaved trees | | | | | | | Total |
|--------------------------|----------|-------|---------|-------------------|--------|--------|-------|-------|--------|---------|---------|
| | As | Pg | Total | Qm | B. spp | A. spp | Tj | Fm | Others | Total | |
| Number | 1197 | 10 | 1207 | 166 | 199 | 121 | 84 | 19 | 141 | 730 | 1937 |
| (%) | 61.80 | 0.52 | 62.31 | 8.57 | 10.27 | 6.25 | 4.34 | 0.98 | 7.28 | 37.69 | 100.00 |
| Volume (m ³) | 1487.86 | 29.89 | 1517.75 | 650.12 | 275.67 | 111.13 | 69.84 | 28.09 | 76.96 | 1212.29 | 2730.04 |
| (%) | 54.50 | 1.09 | 55.59 | 23.83 | 10.10 | 4.07 | 2.56 | 1.03 | 2.82 | 44.41 | 100.00 |

As: *Abies sachalinensis*, Pg: *Picea glehnii*, Qm: *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*, B. spp: *Betula* spp, A. spp: *Acer* spp, Tj: *Tilia japonica*, Fm: *Fraxinus mandshurica* var. *japonica*, Others: *Kalopanax pictus*, *Ulmus davidiana* var. *japonica*, *Magnolia obovata*, *Phellodendron amurense* var. *sachalinense*, *Alnus hirsuta*, *Sorbus commixta*, *Acanthopanax sciadophylloides*, *Salix* spp., *Sorbus alnifolia*.

調査区は朱鞠内湖へ注ぐ蔭の沢の支流にはさまれたなだらかな丘陵地帯に設定した。本調査区付近では造林地造成のため1983(昭和58)~1984(昭和59)年の冬期に伐採が行われた。樹種別の伐採量をTable 2に示す。伐採法がほぼ皆伐に近かったので、これは調査区付近の林相を表わすものと考えられる。全体としては量的にやや針葉樹の多い混交林であり、樹種別にはトドマツが本数・材積とも1/2以上を占め、他にミズナラ、カンバ類が多い。また同時に古い伐根が、散見されたが量的には少なく、調査区付近では伐採による影響はそれほど大きくないと言える。

II. 調査方法

調査区は林相が異なりトドマツが優占する林分に3箇所を設定した(Fig. 2)。Plot 1では樹高1.3 m以上の個体を対象に毎木調査を行った後伐倒し、年輪測定のため円板を採取した。全個体地上0.3 mの位置で採取し、その後は採材長にあわせて採取した。梢頭部分に関しては1 m毎とした。また幹曲りの激しい個体については、幹長を測定し樹高との比を求めて円板採取位置を決定した。樹高1.3 m未満のトドマツは全個体持ち帰り、地上0.0 mと0.3 mの位置で円板を採取した。トドマツ以外の樹高1.3 m未満の個体はほとんどがナナカマドであり、20個体採集しトドマツと同様に処理した。年輪測定は研究室で行い、最大直径と最小直径を決め、ルーペまたは実体顕微鏡($\times 8 \sim \times 24$)を用いて、最外側から5年毎の長さを0.5 mmまで4方向について測定した。樹高1.3 m未満の個体のうち、若齢なものについては芽鱗痕により齢を決定した。樹高1.3 m以上の個体の齢は、採集した樹高1.3 m未満の個体から地上0.3 mに達するまでに要する平均年数を求め、地上0.3 mにおける年輪数にこれを加えて推定した。

Plot 2, 3については、伐根を利用して個体の位置と年輪の測定を行った。各個体の位置は簡易コンパスを用いて測量した。年輪測定はPlot

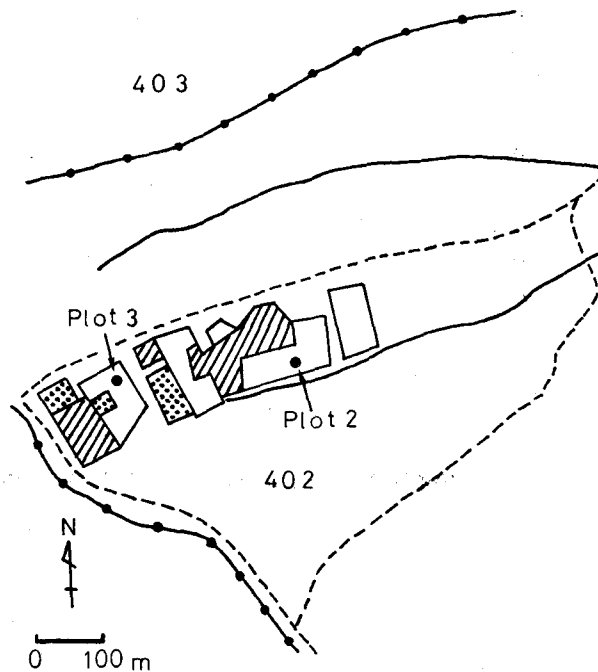


Fig. 3. Forest types around the investigated area.

- border of compartment
- river
- forest road
- coniferous stand
- ▤ broadleaved stand
- ▨ mixed stand

1と同様に4方向についてルーペを用いて1 mmまで測定した。また伐根の高さ(伐採高)も同時に記録した。伐採高はPlot 2が16~154 cm, 平均63.3 cm, Plot 3が38~93 cm, 平均64.0 cmであった。生立木については, 胸高直径5 cm以上の個体を対象とし, 位置, 種および胸高直径を記載した。

伐採高に達するまでに要する年数を求めるため, 20個体について地上0.3 mの位置で伐根から円板を採取し, 年輪数を算定した。そして伐採高における年数との差を求め, 0.3 mから伐採高に達するまでの平均生長速度を求めた。各個体の齡は, 地上0.3 mに達するまでの年数と0.3 mから伐採高までの年数および伐採高における年輪数を合計し決定した。

年輪測定結果は, 4方向の平均値を2倍し直径生長曲線とした。

またトドマツの初期生長速度を求めるために, 調査区付近における生産材(元玉)の年輪測定もあわせて行った。

III. 結 果

III-1 林分構成

各調査区の概況をTable 3に示す。各調査区ともトドマツが個体数, 胸高断面積合計において約80%以上を占める林分で, その他ナナカマド, ダケカンバ, ミズナラ等が随伴する。Plot 1は林床植生が貧弱でトドマツ稚樹(樹高1.3 m未満とする)が多数存在する。Plot 2, 3ではクマイザサが広範な面積を占め, 樹木はその中に小群状に成立しており, また胸高直径5 cm未満の下層木はほとんどみられない。個体密度的にはPlot 1は高密度な林分, Plot 2, 3は低密度の林分である。

胸高直径頻度分布をFig. 4に示す。Plot 1は典型的なL字型分布であり, トドマツは各階

Table 3. General features of each plot

| Plot | No. of indiv. | | Basal area (m ² /ha) | | Area (ha) | Density (/ha) | Species* |
|--------|---------------|----|---------------------------------|-------|-----------|---------------|----------------------------|
| Plot 1 | height ≥1.3 m | | | | 0.025 | 2950 | As, Sc, Be, Amm |
| | As | 58 | As | 58.19 | | | |
| | others | 16 | others | 4.87 | | | |
| | height <1.3 m | | | | | | |
| | As | 59 | | | | | |
| Plot 2 | As | 90 | As | 15.87 | 0.64 | 160 | As, Pg, Tj, Qm, Be, Bp, Sc |
| | others | 14 | others | 3.21 | | | |
| Plot 3 | As | 55 | As | 14.61 | 0.36 | 170 | As, Ks, Mo, Qm, Sc |
| | others | 6 | others | 0.72 | | | |

* As: *Abies sachalinensis*, Pg: *Picea glehnii*, Sc: *Sorbus commixta*, Be: *Betula ermanii*, Amm: *Acer mono* var. *mayrii*, Tj: *Tilia japonica*, Qm: *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*, Bp: *Betula platyphylla* var. *japonica*, Ks: *Kalopanax pictus*, Mo: *Magnolia obovata*.

に連続に分布するが、他樹種は不連続で小径な個体が多い。Plot 2は25~50 cmの個体数が多いつり鐘型分布を示し、樹種別にはトドマツ、その他の樹種ともほぼ連続して出現する。また胸高直径50 cm以上の大径木も存在する。Plot 3は多少の凹凸はあるものの10~50 cmの各階では一様に分布し、50 cm以上の個体数は少なくなっている。トドマツは連続的に出現するが、他樹種は個体数が少ないこともあり不連続である。胸高直径分布から Plot 1は複層林分、Plot 2, 3は下層木が乏しく上層木だけから成る林分である。

III-2 林分の齢構成および個体の分布パターン

1) 林分の齢構成

齢頻度分布を Fig. 5 に示した。

Plot 1 に関しては樹高 1.3 m 未満の

トドマツについても示した。各調査区の齢の分布範囲は、Plot 1 のトドマツは 49~111 年、他樹種は 9~90 年、樹高 1.3 m 未満のトドマツが 1~54 年、Plot 2 のトドマツは 82~232 年、Plot 3 のトドマツは 68~187 年であった。3 調査区中で Plot 1 は比較的若齢な個体から構成され、樹高 1.3 m 以上のトドマツは 40~120 年階に連続して分布し、60~100 年の個体数の多いつり鐘型を成し、また 40 年未満の個体を欠いている。Plot 2 では 110~200 年には連続的に出現し、120~140 年、160~170 年の 2 つのピークをもつ分布型となっている。Plot 3 は 60~190 年に連続し、100~110 年、160~170 年の 2 つのピークをもち、齢構成上 130 年階を境とする 2 グループが認められた。

齢と胸高直径の関係を Fig. 6 に示した。Plot 1 では相関関係が存在する ($r=0.52, p<0.01$) が、Plot 2, 3 では認められない (各々 $r=0.04, 0.27$)。しかし Plot 1 に関しても実際には齢の差約 60 年の間で胸高直径 1~48 cm までの幅があり、同様に Plot 2, 3 においても個体による変異が大きく、生長速度に関して一定の傾向はみられない。

2) 個体の分布パターンと個体集団

各調査区の個体の分布と齢を Fig. 7 に示した。個体の分布パターンの解明と個体集団の

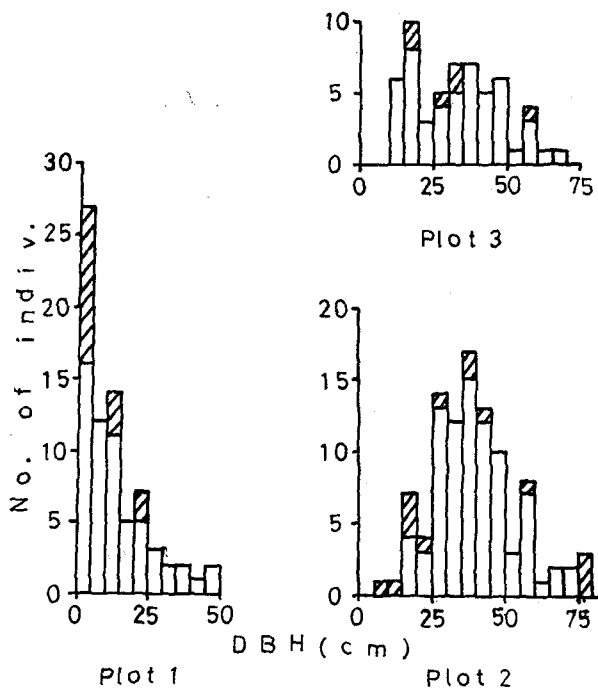


Fig. 4. Frequency distribution of DBH in each plot.

Diameters of breast height in Plot 2 and 3 were estimated from the relation between diameters of breast height and those of butt end of 1st logs.

□ *Abies sachalinensis* ▨ others

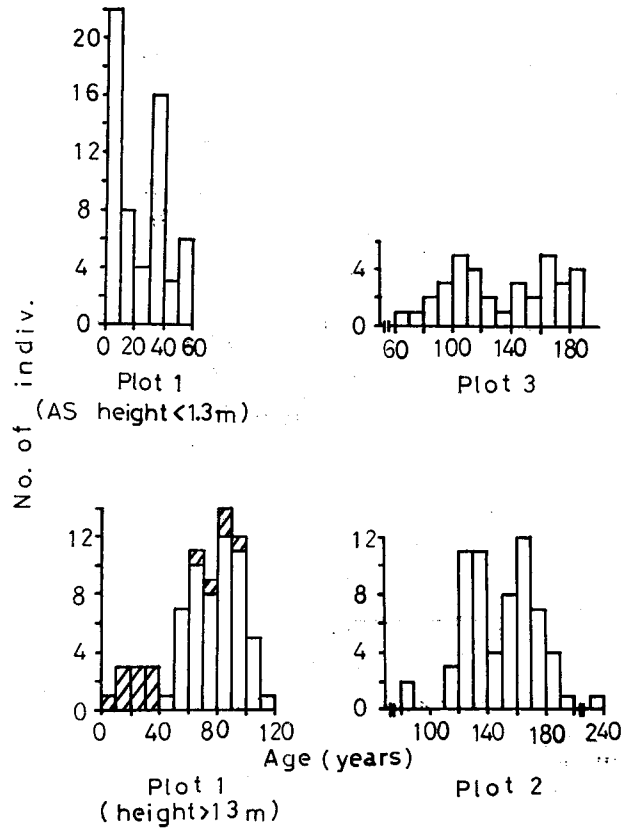


Fig. 5. Frequency distribution of age in each plot.

As: *Abies sachalinensis*
 □: *Abies sachalinensis*
 ▨: others

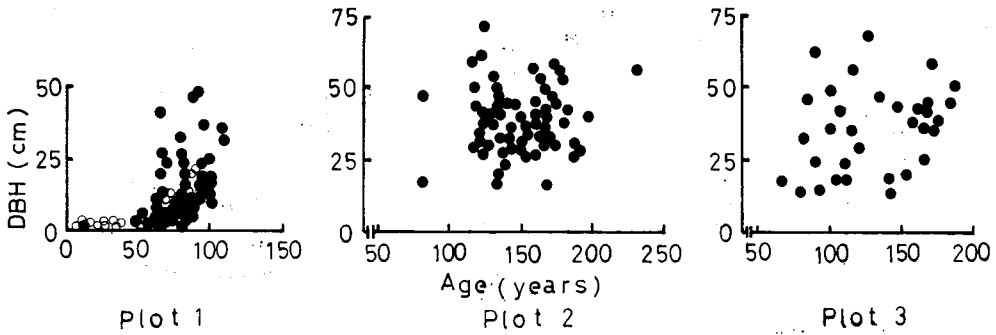


Fig. 6. Relationship between DBH and age in each plot.

● *Abies sachalinensis*
 ○ others

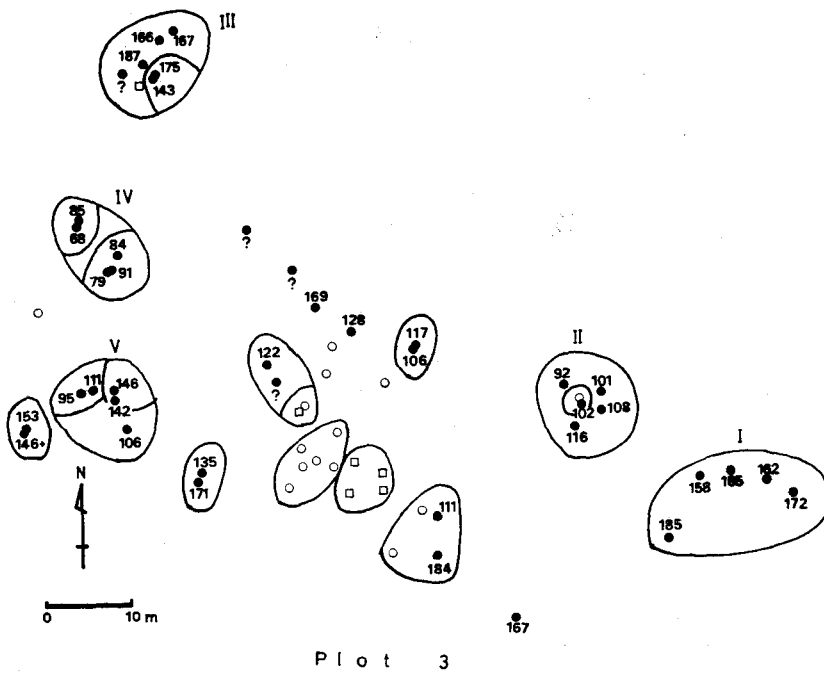
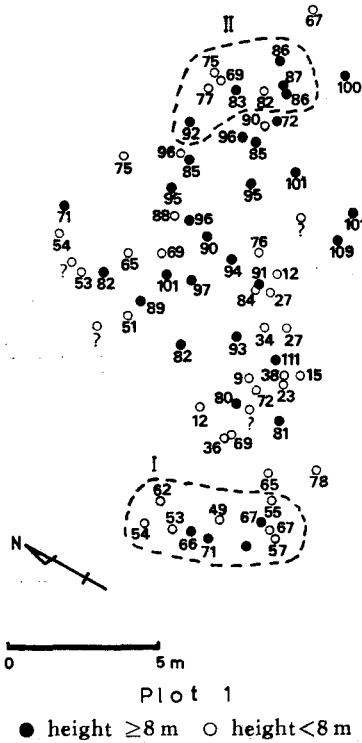


Fig. 7. Individual distribution
 Number indicates individual age. The mark ? are individuals arbitrary and those inner line in Plot 2 and 3 are based on

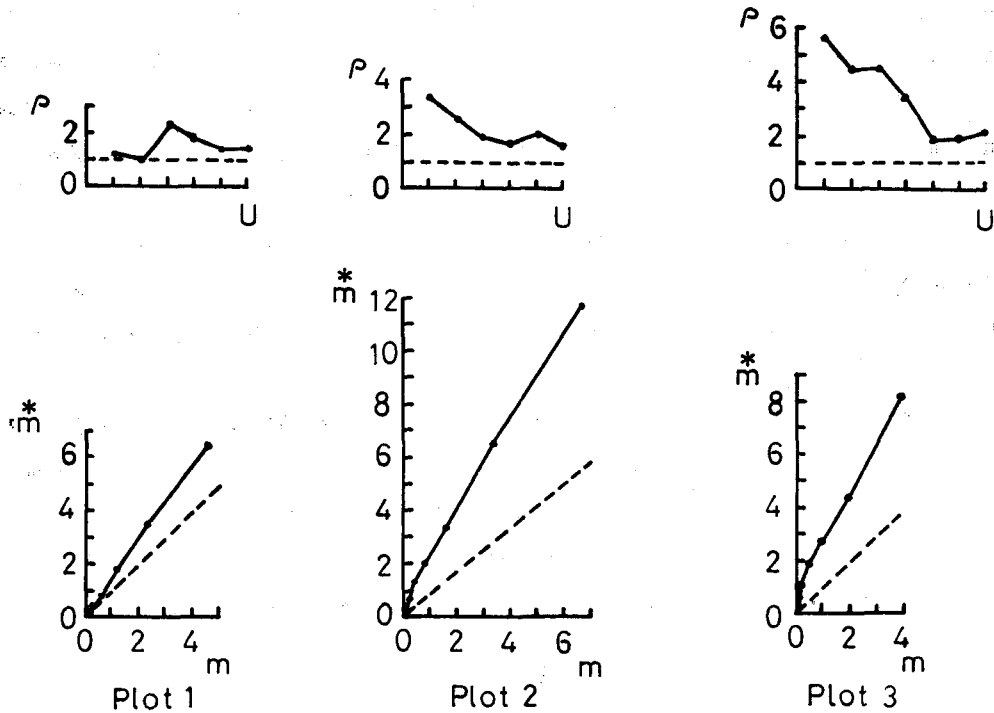


Fig. 8. Analysis of distributional pattern of each plot by $\bar{m}-m$ method.

Table 4. Results of analysis of distributional pattern in each plot

| Plot | Distributional pattern | Clump size (m ²) | Basic component | Regression |
|--------|------------------------|------------------------------|-----------------|--------------------|
| Plot 1 | slightly aggregated | 2 | individual | $y = 1.36x + 0.06$ |
| Plot 2 | aggregated | 16~32, 256 | colony | $y = 1.74x + 0.48$ |
| Plot 3 | aggregated | 6, 48 | colony | $y = 2.02x + 0.56$ |

集団, また No. V は 95~111 年の 3 個体と 142~146 年の 2 個体に分けられ, 同齡個体から成る最小単位の集団が混在している。Plot 2 の面積 256 m² の集団は 7~16 個体を含み集団内の齡の差は 50~77 年と大きい。しかし No. I を除き同一集団内で完全に連続的な齡構成を示すものではなく, Fig. 9 に示したように齡分布には偏りがみられ, No. II, III では 120~140 年, No. IV では 150~180 年に属する個体が非常に多くなっている。さらに個体の集中する齡階より若齡な個体はほとんどみられず, ある期間内にはほぼ一斉に成立した個体と小数の前生樹から構成されていることがわかる。

1 集団として扱った Plot 1 は, 上層を形成する個体の殆どが 80~111 年の約 30 年の間に属すること, 本調査区に生立する先駆性の顕著なダケカンバ 3 個体が 85~90 年の一斉的な齡をもつことなどから, この集団は現在より 90 年ほど前に好適な条件下で一斉に更新し成立したものと推測され, またこの場合も林冠層は一斉更新群と小数の前生樹という構成になっている。Table 6 に現在上層木となっている個体の初期生長速度と被圧個体の生長速度を示した。上層

Table 5. Number of individuals and range of individual age of colonies in Plot 2 and 3

| Plot, colony size | No. of indiv. | Age (years) min~max | Difference of age* (years) |
|--------------------------------------|---------------|---------------------|----------------------------|
| Plot 2 size: 16~32 m ² | 2 | 133-159 | 26 |
| | 2 | 118-121 | 3 |
| | 2 | 163-164 | 1 |
| | 3 | 122-136 | 14 |
| | 3 | 120-188 | 68 |
| | 4 | 121-174 | 53 |
| | 5 | 124-134 | 10 |
| | 2 | 169-178 | 9 |
| Plot 2 size: 256 m ² | 4 | 155-179 | 24 |
| | 7 | 118-184 | 68 |
| | 16 | 117-188 | 71 |
| | 12 | 121-178 | 77 |
| Plot 3 size: 6 m ² | 12 | 129-179 | 50 |
| | 2 | 106-117 | 11 |
| | 2 | 143-175 | 32 |
| | 2 | 68- 85 | 17 |
| | 3 | 79- 91 | 12 |
| | 2 | 142-146 | 4 |
| | 2 | 95-111 | 16 |
| Plot 3 size: 48 m ² | 2 | 135-171 | 36 |
| | 5 | 158-185 | 27 |
| | 6 | 92-116 | 24 |
| | 7 | 143-187 | 44 |
| | 5 | 68- 91 | 23 |
| | 5 | 95-146 | 51 |

* difference between maximum age and minimum age.

木の初期生長速度は被圧個体の生長速度の約5倍であり、定着直後から旺盛な生長をしていたことがわかる。このことからトドマツ林分の一斉的な成立を裏付けうる。

III-3 生長経過

個体の分布パターンの解析により抽出された集団のうち、Plot 2 の面積 256 m² の 4 集団、Plot 3 の面積 48 m² の 5 集団、および Plot 1 の集団 I, II (Fig. 7) について個体の生長経過を示した (Fig. 10)。集団内の齢構成により、齢の差の小さい (齢の差が 30 年未満あるいはそれに類する) 集団と大きい集団に分け示した。Plot 1 の 2 集団は一斉更新した場合の比較例として適当な個体数だけ抽出した。また直径生長曲線にはある時点から急激に生長量が増大するパターンが多くみられたので、その頻度を調査区別に求めた (Fig. 11)。生長量の急激な増大は規則的あるいはランダムに起こるのではなく、ある期間に集中的に起こる傾向が認められ、この頻度が最も多く観察された Plot 2 では 30 年前と 50~60 年前に、Plot 1 と 3 ではそれぞれ 30 年前

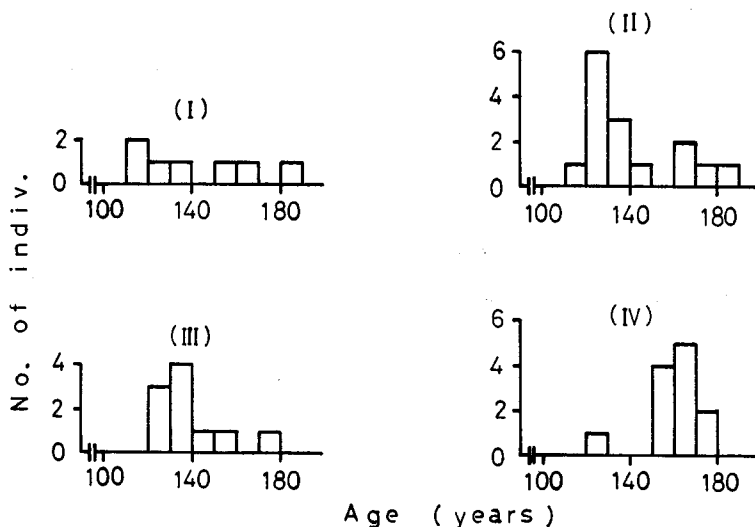


Fig. 9. Frequency distribution of age in the colonies that have 256 m² area in Plot 2.

Table 6. Growth rate of canopy trees and suppressed trees in Plot 1

| Sampled trees | | Growth rate (cm/year)* |
|------------------|-----------------------|------------------------|
| | | <u>min-max</u> |
| | | <u>average</u> |
| Canopy trees | height ≥ 10 m N=12 | 5.44-28.46 17.57 |
| Suppressed trees | height < 4 m N=20 | 2.5-5.2 3.5 |

* In case of canopy trees it is the average growth rate from 0.3 m to 4 m above the ground, in suppressed trees it is the average until the present time (1984).

と25年前に集中している。また個体の齢とは無関係で、集団内で同調する場合が多い (Fig. 10)。

各個体の現在の直径と生長経過との関係についてみると、まず齢の差が小さい集団の場合、定着時期が早く初期生長速度の大きい個体が、その後もより良い生長を示す傾向がある。特に個体間の距離の小さい密な集団 (Plot 1-I, II, Plot 3-II, III, IV) において顕著である。Plot 1-I, II は上層個体と下層個体が明瞭に分化している集団であるが、個体の定着開始後 15~20 年の間に個体間の分化が明らかになり始め、その後は次第に差が大きくなっていく。Plot 3-II, III, IV の場合は個体間の差は Plot 1 の場合ほど甚しくないが、定着後 20~30 年間に優劣が決定し、その関係が現在まで保たれている場合が多い。Plot 2-IV についてはほとんどの個体が直径 30 cm 以上に達しており、また個体間の距離が大きく生長に必要な空間は確保されていたと判断されることから、個体による優劣はあまりないと考えられる。この集団に関しては定着時期や初期生長速度と現在の直径との間には関係は認められないが、60 年ほど前と 20~30 年前に生

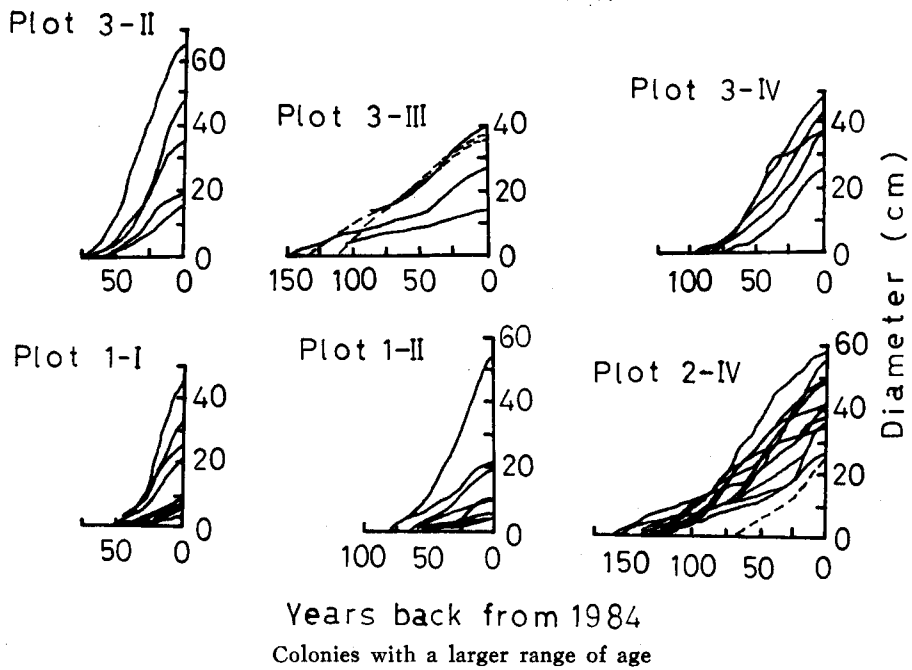
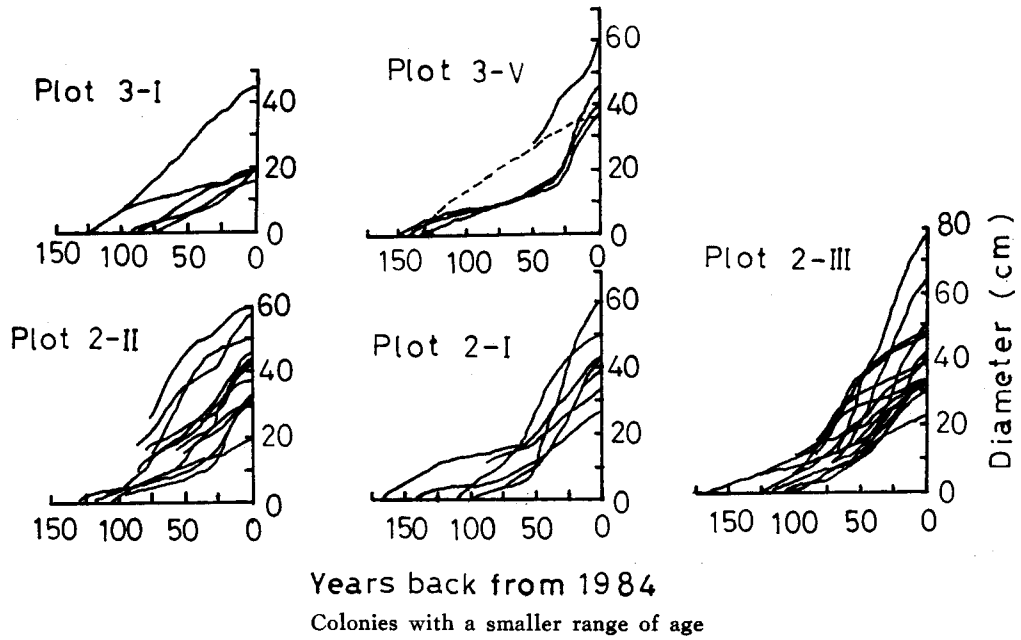


Fig. 10. Growth curves of diameter at cutting height.
Brown lines are growth rates of the top end of 1st logs.

長の好転した個体が多く生長パターンの同調がみられる。

齢の差の大きい集団のうち Plot 2 の 3 集団は Plot 2-IV と同様の状況にあり、個体間の優劣はあまり大きくないと考えられ、定着時期および初期生長速度と直径の間には関係はみられない。しかし Plot 2-III 内に存在する小集団や Plot 3-I のように個体間距離の小さい場合には、非同齢であっても密な同齢集団と同じ傾向が認められる。

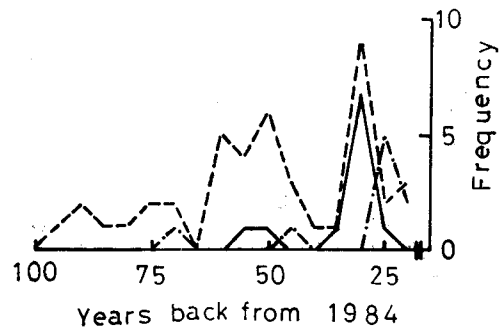


Fig. 11. Frequency distribution of the sudden increases of growth rate in each plot.

— Plot 1 ---- Plot 2 - · - Plot 3

IV. 考察および結論

IV-1 トドマツ林分の構造と動態

調査された 3 林分は齢構成上はいずれも非同齢林であったが、Plot 1 では一斉更新した個体が優占し、Plot 2, 3 に関しては、個体の分布パターンの解析から抽出した集団内では、齢の差は 30 年未満あるいはある限られた 20~30 年以内に属する個体が大半を占めており、特に密な集団では顕著であった。一般にトドマツは生活上の特性として耐陰性が高いこと³⁾と集団内における生長パターンの同調性を考慮すると、今回抽出された集団は、同齢林の性格が強いと考えられる。そしてこのことは個体の分布パターンが齢の空間的分布と一致することを示唆し、林分は小面積の同齢パッチがモザイク状に配置されたものと結論できる。またその面積は集団として認めうるのは 50~250 m² 程度であったが、樹冠の広がりやを考慮するとおよそ 1.5~2 倍となろう。渡邊²⁹⁾も北見地方のエゾマツ・トドマツ林で同様な齢分布を見出し出しているが、集団の大きさは 38 坪 (125.4 m²)~322 坪 (1062.6 m²) であり、本調査の結果に比して 1.5~2.5 倍となっている。

もし林分が自動的な変化をするならば、齢の頻度分布に不規則な集中性はみられず、林冠を形成する個体は林分内で徐々に置換されるため、上層はより老齢なものによって占められ、また少なくとも空間的に群状に分布しないはずである。したがって一斉に更新した多数の個体と少数の前生樹から成る小面積同齢パッチの集合体という林分構造は、他動的な要因に起因している可能性が高く、何らかのディスタージャンプによりギャップ内で更新が行われたと考えられる。OLIVER and STEPHENS¹⁸⁾は、他動的な林分において林冠木は様々な齢の個体から成ると仮定しており、トドマツの生態的寿命が 150~200 年程度^{4),5),9)}であることを考えると、調査林分はこの見解にも適合する。

ギャップサイズに関して RUNKLE²⁰⁾は 'fairly small gap' として 50~100 m²、HIBBS⁷⁾は 'small opening' として半径が周囲の樹高の 1/4 未満の円の面積をあげている。この調査で得

られた50~250 m² (樹冠の広がりを考慮して2倍の面積とすると100~500 m²) という同齡集団がそのままギャップの大きさに対応しているとすれば、RUNKLE や HIBBS の示した最少面積と大差なく、面積的には比較的小さなものである。

ギャップの修復様式は面積によって異なり、一般に耐陰性の高い種は小面積のギャップにおいて他種より卓越する^{7),20)} が、上層に達するためには数回の疎開を必要とする場合が多い。本調査においても多数の個体に急激な生長量の増大がみられた。高田・小林²⁵⁾ のスギ人工林での調査によると、気候の変動や林分構造の変化がなく、各個体の遺伝的性質や近接個体間の競争などだけに基づく場合、類似した直径生長パターンを示す個体数は、均質な集団内においてもせいぜい30%であり、本調査でみられた集団内における生長パターンの同調現象は非常に顕著なものと言える。またその時期は胸高直径10~20 cm に多い。矢島³⁹⁾ の調査例によるとこれは樹高にしておよそ10~15 m であり、階層構造上中間層に当り、したがって個体が林冠層へと展開する過程で上層の疎開現象が重要な役割を果たしていると考えられる。

個体の生長パターンからディスタージョイントは、50~60年前にPlot 2付近に、25~30年前には3調査区に共通にみられる広い面積にわたるものが発生したと推測される。1937年以前は明確な記録が残っていないのでディスタージョイントの原因は特定できないが、25~30年前の生長の増大は、大規模な伐採はなかった(Table 1)ので、1954(昭和29)年の15号台風による風倒被害によるものと考えられる。

IV-2 トドマツの更新パターンと耐陰性

トドマツ林の齡構成に関する研究には、他動的な要因による一斉林^{19),27)28)}、パッチ状の同齡集団が混在する林分²⁹⁾、択伐林の年齢構成の林分⁶⁾などの例があるが、齡とともに連続的に個体密度が減少するのではなく、ある限られた齡階に集中的に分布する場合が多い。本研究の結果からも、上層木として残存できる個体の定着機会は、時間的にも空間的にも限られたものであると言え、ほとんど被圧期間の認められない個体も多数存在した。

このような構造が創出される原因としては、①林床におけるササや草本類、または上木による強い被圧作用などのため実生の定着機会が時間的・空間的に限定されている、②実生は毎年あるいはある周期をもちながら平均的に供給されるが、耐える被圧期間には限度があり、実生あるいは稚樹群は被圧から解放されなければ崩壊するということが考えられる。前者の場合は定着条件が好転したとき一斉に更新が行われ、また後者の場合には上層の疎開が起こったときに存在した実生あるいは稚樹群によって修復され、その集団内の齡構成は可能な耐陰期間の中でばらつくであろう。もしも平均的な耐陰期間が短かければ、ほぼ同齡に近い構成となる。トドマツの耐陰期間の長さに関する調査例は少ないが、上層木として展開した個体は被圧期間の短いものが多くおおむね40年未満であり³⁰⁾、長期間の被圧はその後の生長に不利に作用することから、上層まで展開しうる個体の生態的な被圧期間はそれほど長くはないと考えられ

る。また本研究の生産材元玉調査から得られた初期樹高生長速度*は12.6 cm/年 ($N=45$)で、Table 6 に示した被圧個体の3.6倍であり、少なくとも定着後ある程度の生長が確保されることが必要であると言える。

このような更新パターンを示す場合にも、Plot 1 にみられるように林相的には複層林型を呈することもある。Plot 1 の例では、一斉更新後約90年経過した現在まで新たな更新が継続しており、ほぼ同齢の個体でも上層と下層に分化し異なる階層を形成している。そして上層個体が生態的寿命に達した後世代交代が行われるものとすれば、あまり齢の違わない現在の下層個体が次世代に優占する確率は低く、さらに遅れて定着した若齢な個体が優占する可能性が高いため、複層林型を呈する場合でも、世代間の齢の関係においては不連続になると考えられる。このようにトドマツには同齢集団が一斉に更新・上層木化する更新パターンが認められるものと考えられる。

一般に耐陰性が高い種は、実生バンクや稚樹バンクを形成し次世代を確保し、世代交代がなされ、この性質が個体群維持に大きな役割を果たしていると考えられる。しかし一斉な更新パターンは世代交代が機会的である確率が高く、さらに上述のように被圧に耐えられる期間が生態的にはそれほど長くないことを考えあわせれば、トドマツの耐陰性を過大視することは避けた方がよく、被圧されることなく一斉に上層木化が行われる更新様式にも大いに注目する必要があると考えられる。

森林の動態を考える場合、いかにして上層木の置換が行われるか、個体レベルで言うと、どのようにして上層へ展開するかを論ずるべきであり、各樹種の示す色々な性質もこの視点から評価されるべきである。本研究においては一斉的な更新パターンが結論されたが、これ以外のトドマツの更新様式や特に耐陰性の果たす生態的な役割の大きさに関しては未解明である。今後の課題であろう。

おわりに

本研究の検討方法ではトドマツ林分の動態の部分的記載を行ったにすぎず、林分の変遷についても間接的な推測がなされただけである。トドマツの更新様式として他動的な要因に基づく不連続なパターンを強調したが、ある期間内に集中的に更新が起こる原因や生活特性の異なる他種と混生した場合のトドマツの動態などについては、これから解明していかなければならない。また種子および稚幼樹期の生態をも含めた全生活史を通じた詳細な検討も必要である。

さらに林業的な視点に立てば、ある種の人為作用を与えた場合、どんな樹種がどのように反応してくるのかをみきわめることが重要であり、したがって齢構成や生長経過をも含めた林分構造の解析は今後も継続される必要がある。特に世代交代の要因とそれに対する各樹種の反応を探る努力がなされるべきである。

* (元玉の長さ)+(元口年輪数-末口年輪数)

本研究を行うにあたり多大なご援助をいただいた北海道大学農学部造林学講座の柴草良悦助教授、藤本征司助手、矢島崇助手、大学院生、学生の皆様に、また調査を進めるにあたりご援助いただいた雨龍地方演習林の秋林幸男助手、門松昌彦助手、母子里作業所主任松本吉夫技官はじめ職員の皆様に厚く御礼申し上げます。

摘 要

1) 北海道の針広混交林の主要樹種であるトドマツが優占する天然生林分3箇所 (Plot 1, 2, 3 とした) において、林分構造、齢構成および各個体の生長経過を明らかにし、林分の成立様式について検討を行った。

2) 林型的には、Plot 1 は稚樹から上層木まで連続して分布する高密度な複層林分、Plot 2, 3 はともに下層木が乏しく上層木だけで構成された低密度な林分であった。齢構成は各調査区とも不規則な集中性があり、Plot 1 は 60~100 年の個体が多い若齢な林分であり、Plot 2 では 120~140 年、160~170 年に、Plot 3 では 100~110 年、160~170 年に分布のピークが認められた。また齢と胸高直径の関係においては、各調査区で明瞭な相関関係は認められず、個体による変異が大きく、生長速度に関して一定の傾向はみられなかった。

3) 空間的な個体の分布パターンを解明するために、 $m-m$ 法により個体分布様式と集中斑の大きさの検討を行った。Plot 1 は弱い集中分布をし、基本構成要素は個体であった。Plot 2, 3 では集中分布で、基本構成要素は集団であり、集団の大きさは、Plot 2 では 16~32 m² および 256 m²、Plot 3 では 6 m² および 48 m² であった。この結果にしたがい、Plot 2, 3 に関し集団の抽出を行ったが、個体集団として認めうるものの面積はおよそ 50~250 m² (樹冠の広がりを考慮するとこの 1.5~2 倍程度) で、5~16 個体で形成されていた。また Plot 1 は林分全体を 1 集団 (面積 250 m²、個体数 74) として扱った。

4) 個体集団はある期間内にはほぼ一斉に成立した多数の個体と少数の前置樹から構成され、個体間の齢の差はおよそ 30 年未満で、集団内の齢構成は同齢あるいはそれに近い構成であった。このことから個体の分布パターンと齢の空間的分布は一致すると判断された。また個体の生長経過に関しては、上層へと展開した個体は初期生長が良好で、被圧期間は認められないかあるいは短い場合が多かった。さらに生長過程には急激に生長量が増大するパターンがみられ、集団内ではそれが同調する傾向が認められた。このパターンは林冠の疎開に起因するものと推定された。

5) 以上の結果より、トドマツ林分は小面積の同齢パッチがモザイク状に集合したものと結論された。そしてその成立・発達過程には他動的な要因の作用が大きいと推測された。さらに一斉更新がトドマツの更新パターンの一つと考えられた。

引用文献

- 1) FORCIER, L. K. 1975. Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. *Science* 189: 808-810.
- 2) FOX, J. F. 1977. Alternation and coexistence of tree species. *Amer. Nat.* 111: 69-89.
- 3) 原田 泰 1954. 森林と環境 —森林立地論—. 159 pp, 北海道造林振興協会, 札幌.
- 4) 春木雅寛・石川幸男 1983. 野幌国有林(野幌自然休養林)の現況調査(都市近郊における森林の維持管理と施業法), 1-77, 北海道営林局.
- 5) 服部正相 1950. 北海道北部山岳地帯の原生林に関する研究. 北海道林業試験報告 19: 1-194.
- 6) 林 行五 1951. 伐痕の年輪から見たトドマツ・エゾマツ林の構成. 北方林業 4: 60-62.
- 7) HIBBS, D. E. 1982. Gap dynamics in a hemlock-hardwood forest. *Can. J. For. Res.* 12: 522-527.
- 8) 井上由扶・谷口信一 1955. 林分構成(石狩川源流原生林総合調査団編: 石狩川源流原生林総合調査報告), 285-334, 旭川営林局.
- 9) 石塚森吉 1981. 針広混交林の形成過程 —一定山溪における解析から—(天然林における樹群構造と更新の解析(第2報)), 89-101, 北海道営林局.
- 10) IWAO, S. 1968. A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal population. *Res. Popul. Ecol.* 5: 1-20.
- 11) IWAO, S. 1972. Application of the m-m method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. *Res. Popul. Ecol.* 14: 97-128.
- 12) JONES, E. W. 1945. The structure and reproduction of the virgin forest of the north temperate zone. *New. Phytol.* 44: 130-148.
- 13) 吉良龍夫 1949. 日本の森林帯(林業解説シリーズ17). 36 pp, 日本林業技術協会, 東京.
- 14) KOHYAMA, T. and FUJITA, N. 1981. Studies on the *Abies* population of Mt. Shimagare. I Survivorship curve. *Bot. Mag. Tokyo* 94: 55-68.
- 15) LORIMER, C. G. 1980. Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest. *Ecology* 61: 1169-1184.
- 16) NAKA, K. and YONEDA, T. 1984. Community dynamics of evergreen broadleaf forests in southwestern Japan. III Revegetation in gaps in an evergreen oak forest. *Bot. Mag. Tokyo* 97: 275-286.
- 17) NAKASHIZUKA, T. 1984. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* BLUME) forest. V Population dynamics of beech in a regeneration process. *Jap. J. Ecol.* 34: 411-419.
- 18) OLIVER, C. D. and STEPHENS, E. P. 1977. Reconstruction of a mixed-species forest in central New England. *Ecology* 58: 562-572.
- 19) 太田嘉四夫・五十嵐恒夫・藤原滉一郎 1969. 北海道の森林における主要樹木の時間的・空間的分布. その1 トドマツ天然林(予報). 日林北支講 19: 45-48.
- 20) RUNKLE, J. R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern north America. *Ecology* 63: 1533-1546.
- 21) 佐野淳之・藤本征司・川崎舜平 1981. 北海道営林局(直轄)管内の天然林の樹種構成とその特徴について(天然林における樹群構造と更新の解析(第2報)) 1-15, 北海道営林局.
- 22) SPURR, S. H. and BARNES, B. V. 1980. *Forest Ecology*. 3ed. 687 pp, John Wiley & Sons, New York.
- 23) 鈴木英治 1979. ツガ天然林の更新. I 樹幹解析によって推定した成熟林分の動態. *Jap. J. Ecol.* 29: 375-386.
- 24) 鈴木英治 1982. ツガ天然林の更新. 鹿大理科報告 31: 65-128.
- 25) 高田和彦・小林正吾 1984. スギの直径生長についての樹木間の関係. 日林誌 66: 192-194.
- 26) 館脇 操 1955-57. 汎針広混交林帯(I-VI). 北方林業 80: 8-11, 82: 7-9, 85: 10-13, 87: 8-11, 93: 12-15, 95: 17-23.
- 27) 上田弘一郎 1936. 樺太天然林の更生に関する調査. 日林誌 18: 61-80.

- 28) 植村恒三郎 1928. 樺太及北海道に生育するエゾマツ及トドマツの天然更新に就ての根本的考察. 林学会雑誌 10: 1-21.
- 29) 渡邊兵左衛門 1933. 北海道に於けるトドマツ, エゾマツを主林木とせる天然林の作業種に関する一考察. 林学会雑誌 15: 2-13.
- 30) 渡辺定元 1970. 北海道天然林のサクセションのバターンオンについて I. 北方林業 22: 349-356.
- 31) WATT, A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. J. Ecol. 35: 1-22.
- 32) WHITMORE, T. C. 1976. Gaps in the forest canopy. In tropical trees as living systems (TOMLINSON, P. B. and ZIMMERMANN, M. H., ed.). 639-655, Cambridge University Press, Cambridge.
- 33) 矢島 崇 1982. 針広混交林における主要構成樹種の生長過程に関する研究. 北大演研報 39(1): 1-54.
- 34) 山本進一 1981. 極相林の維持機構 —ギャップダイナミクスの視点から—. 遺伝 33: 8-16.

Summary

In this study, the dynamics of todo fir (*Abies sachalinensis* FR. SCHM.) stands, the main tree species in mixed forests in Hokkaido, was examined by investigating their spatial structure, age distribution, and individual growth patterns. Three survey plots were set in natural stands dominated by todo fir in the Uryu Experiment Forest of Hokkaido University in northern Hokkaido. The results obtained are as follows:

1) In all plots, more than nearly 80% of the individuals and basal area consisted of todo fir. Trees were distributed in all layers with high density in Plot 1, but Plots 2 and 3 were composed of only canopy trees and had a low density. Age distributions were irregular in all plots. The peaks in age distributions were recognized as 60~100 years, 120~140 years and 160~170 years, and 100~110 years and 160~170 years in Plots 1, 2, and 3, respectively. The relationship between DBH and age was obscure in every plot, and individual growth rates were extremely varied.

2) Individual distributional pattern and clump size were analyzed by the $m-m$ method to explicate the spatial structure in each plot. The distributional pattern in Plot 1 was slightly aggregated and the basic component was individual. In Plots 2 and 3, the distributions were remarkably contagious and the components were colonies. The clump sizes were 16-32 m² and 256 m² in Plot 2 and 6 m² and 48 m² in Plot 3. According to these results, colonies were chosen in Plots 2 and 3 with the area of individual groups being 50-250 m² (1.5~2 times larger considering the extent of canopy); the colonies included 5~6 individuals. In Plot 1, the whole stand was treated as one colony (area=250 m², n=74).

3) Most individuals of the colonies were established during a short period with a few individuals established earlier. Because the age difference in the colonies was less than approximately 30 years, the colonies were regarded as even-aged or similar to it. Therefore, it was concluded that the spatial distribution of tree age corresponded with that of individuals. Concerning individual growth patterns, trees which had reached the canopy layer had larger growth rates in their youth; most of them had no or shorter periods of suppression. Sudden increases of growth rate were recognized in growth curves and were synchronized in many colonies: it is presumed that this growth pattern was due to openings in the canopy layer.

4) It is concluded that todo fir stands consist of a mosaic of even-aged patches and that allogenic factors exceedingly influenced the establishment process and development of the stands; furthermore, the establishment as even-aged stands is considered an important regeneration pattern of todo fir.