



Title	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
Author(s)	日浦, 勉; HIURA, Tsutomu; 藤原, 滉一郎 他
Citation	北海道大学農学部 演習林研究報告, 52(2), 85-94
Issue Date	1995-08
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/21387
Type	departmental bulletin paper
File Information	52(2)_P85-94.pdf



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

日浦 勉* 藤原滉一郎* 北條 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*

Stand Structure and Long-term Dynamics of Primeval Forests
 in Nakagawa Experimental Forest, Hokkaido University

by

Tsutomu HIURA*, Koichiro FUJIWARA*, Hajime HOJYO*, Joichi OKADA*, Hiroyuki UDO*,
 Satoru OKUYAMA*, Hideaki MORITA*, Hitoshi FUKUTA*, Eishi FUJITO*, Tomizo FUKUI*,
 Mamoru TAKAHATA*, Kiyomi ARIKURA*, Hiroshi SUGIYAMA* and Tetsuji TAKEDA*

要 旨

北海道大学中川地方演習林の原生保存林に14カ所計15.5haの永久調査区を設けて15年間その動態をモニタリングした。調査区内には25種の木本植物が出現し、トドマツ (*Abies sachalinensis*), エゾマツ (*Picea jezoensis*), ミズナラ (*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*), ナナカマド (*Sorbus commixta*), イタヤカエデ (*Acer mono*), ハリギリ (*Kalopanax pictus*) が優占種あるいは高出現頻度種として認められた。調査初期の種多様度は1.03~2.20であったが、15年間で一つの調査区を除きいずれもわずかながら増加した。胸高断面積密度は7.86~49.43m²/haで、6倍以上の差がみられた。胸高直径の頻度分布は針葉樹が一山型、広葉樹がL字型を示した。最小サイズクラスの個体数は針葉樹、広葉樹いずれも時間的に増減したが、針葉樹の他のサイズクラスの個体数はほぼ一定で、広葉樹の他のサイズクラスの個体数は単調に増加した。胸高直径の分布密度関数の傾きは、林分の胸高断面積密度が増加するにつれ緩やかとなり、上層木密度の増加につれ新規加入率が低下することが示唆された。全調査区を込みにした死亡率は0.45%/年で、森林の回転時間は平均222年であった。

キーワード：北方針広混交林・種組成・サイズ分布・長期動態

1995年3月31日受理 Received March 31, 1995

* 北海道大学農学部附属演習林 The Hokkaido University Forests, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo 060

はじめに

天然林を保続可能な施業の対象として取り扱っていく場合、伐採による上層木密度の減少の影響などを評価するとともに自然状態での森林動態の機構を解明し、両者を定量的に比較した結果に基づいてこれを行うことが不可欠である。森林は多くの樹種で構成され、かつ三次元的にも巨大で複雑な群集構造を持つことから、森林動態の機構解明には各々の樹種個体群動態の把握と森林構造そのものの変動の解析の双方からのアプローチが求められる。森林群集の動態の解析には、種毎の新規加入、成長、死亡の継時的なデータが不可欠である(LIKENS, 1987; RISSER, 1991)が、これらのパラメータは偶発的な物理的攪乱やこれにともなう個体密度の変化などによって時空間的に大きく変動する。しかしこれまでの研究の多くは、測定期間が長いものは調査面積が小さく、調査面積が大きいものは測定期間が短いために群集動態の時空間的な変動を十分には記述できていない(SWAIN et al., 1987; HARCOMBE, 1986; NAKASHIZUKA, 1991; PLATT et al., 1988)。また、熱帯林を中心に大規模森林観測プロジェクトが進行しているが(HUBBELL, 1979, CONDIT, 1995)、北方林ではいまだその数は少ない。

これらのことを背景とし、中川地方演習林では北方針広混交林の長期的な動態を明らかにするため、1960年代後半から現在に至るまで、原生保存林及び択伐林に1 ha前後の面積規模を持つ長期観察林が約50カ所設定され継時的に計測が行われている。このうち本論文では箴島及びパンケ原生保存林に設定された14カ所の調査区合計15.5haのデータを用いて林分構造とその15年間の推移を報告する。

調査地と方法

調査は北海道北部に位置する北海道大学中川地方演習林内に設けられた箴島地区原生保存林およびパンケ地区原生保存林で行った。中川地方演習林はほぼ全域が北方針広混交林に属し(TATEWAKI, 1958)、トドマツ、エゾマツなどの針葉樹とミズナラ、イタヤカエデなどの落葉広葉樹が優占する。箴島地区は風倒による大規模な攪乱の影響は少ないが、パンケ地区は1961年の台風によって林冠の大部分が失われた林冠木密度の低い林分が多い。両地域とも過去に伐採が入った記録はないが、パンケ地区では調査区外で若干の風倒処理が行われている。両地区とも林冠を形成する個体は樹高20~30mに達し、林床にはチシマザサとクマイザサが繁茂している。

これら両地区の標高70-320mの山腹斜面に面積0.5-2.25haの永久調査区を1971年から1976年にかけて計14カ所設定した(表1)。各調査区を50m×50mの区画に分け、胸高直径6 cm以上の全個体についてアルミプレートにステンレス釘によって固定し個体識別を行った後、全立木の胸高位置に赤ペイントを施し、樹種同定、2cm括約の輪尺による胸高直径の測定を行っ

た。ただし落葉期の樹種同定が困難なヤナギ属, ハルニレ属は属レベルでの同定とし, エゾヤマザクラとミヤマザクラ, エゾイタヤとベニイタヤの区別は行わなかった。以後5年毎の3, 4月の残雪期に計4回個体毎の直径成長, 死亡, 新規加入の再測を繰り返した。

種多様度の比較には, 各種の積算胸高断面積から計算した以下の SHANNON-WEAVER の多様度指数(SHANNON & WEAVER, 1949)を用いた。

$$H' = -\sum P_i \ln P_i \quad (1)$$

ここで P_i は i 番目の種の積算胸高断面積比を示す。

Table 1. General description of study stands

Plot no.	Elevation(m)	Slope aspect	Slope degree	Surveyed area (ha)
O 1	200	W	20	0.50
O 2	230	NW	17	0.75
O 3	320	N	36	0.50
O 4	280	N	26	0.75
O 5	320	NW	20	0.50
O 6	310	NW	28	0.50
O 7	110	S	22	0.75
O 8	120	NE	22	1.00
O 9	210	W	24	1.25
O10	210	NE	10	0.75
P 1	190	S	15	2.25
P 2	70	N	18	2.00
P 3	200	S	18	2.25
P 4	150	NW	24	1.25

結果および考察

種組成とその変化

各調査区に出現した樹種とその積算胸高断面積を表2に示す。15.5ha内に出現した樹種は25種で, トドマツ, ナナカマド, イタヤカエデ, ハリギリは全ての調査区に生育していた。積算胸高断面積による優占度の高い樹種はトドマツ, エゾマツ, ミズナラ, イタヤカエデであった。プロットO1では先駆的な樹種がみられなかったが, それ以外のどの調査区でもヤナギ, ウダイカンバ, ケヤマハンノキ, ミズキのような先駆的な性質を持つ樹種, ミズナラ, シナノキ, イタヤカエデのような極相的な樹種, ホオノキ, コシアブラ, ハリギリのようなギャップ依存的な樹種(KIKUZAWA, 1983; KOIKE, 1988)が混在していた。

Table 2. Species composition and basal area (m²/ha) at each plot.

Species	O 1	O 2	O 3	O 4	O 5	O 6	O 7	O 8	O 9	O 10	P 1	P 2	P 3	P 4
<i>Taxus cuspidate</i>	0.06	—	—	—	—	0.05	0.20	—	0.01	—	—	0.01	0.01	0.03
<i>Abies sachalinensis</i>	16.71	9.73	17.44	11.65	7.88	7.22	17.64	0.41	17.45	14.67	4.23	3.90	4.93	4.22
<i>Picea jezoensis</i>	9.90	0.22	19.94	10.64	15.82	17.02	—	—	2.25	—	—	0.01	0.07	4.07
<i>Picea glehnii</i>	2.07	0.01	—	0.67	0.28	—	—	—	0.72	0.20	10.14	1.17	7.20	0.002
<i>Salix</i> spp.	—	—	—	—	—	—	—	0.01	—	—	0.01	—	—	0.05
<i>Juglans ailanthifolia</i>	—	—	—	—	—	—	0.02	2.45	—	—	—	—	—	0.17
<i>Betula maximowicziana</i>	—	0.18	0.31	0.24	—	0.08	—	—	0.01	—	0.10	0.12	0.07	—
<i>Betula ermanii</i>	—	3.77	3.86	0.91	0.56	1.00	—	—	1.42	5.83	—	0.07	0.04	0.28
<i>Alnus hirsuta</i>	—	—	—	0.004	0.15	0.01	0.40	0.29	0.06	0.42	0.01	0.05	0.01	0.05
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	3.95	5.66	—	3.17	3.79	1.01	7.68	0.10	7.94	7.12	0.31	0.12	0.22	0.51
<i>Ulmus</i> spp.*	—	0.21	—	0.15	—	0.05	0.47	4.32	—	0.34	—	—	—	2.34
<i>Morus bombycis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.02
<i>Cercidiphyllum japonicum</i>	—	—	—	—	—	—	—	3.10	—	—	—	—	—	—
<i>Magnolia obovata</i>	—	0.13	0.33	0.18	0.09	0.75	0.46	0.02	0.31	—	0.09	0.82	0.06	0.42
<i>Prunus</i> spp.**	—	0.07	0.39	0.19	0.02	0.22	0.08	—	0.10	—	0.03	0.10	0.06	0.05
<i>Prunus ssiiori</i>	—	0.01	—	0.05	0.22	—	0.43	—	—	—	—	—	—	0.15
<i>Sorbus commixta</i>	0.57	0.40	1.54	0.68	0.74	0.72	0.56	0.07	0.43	1.22	0.16	0.41	0.63	0.30
<i>Sorbus alnifolia</i>	—	0.13	—	0.04	—	0.04	0.30	0.01	—	—	0.09	0.11	0.02	0.04
<i>Phellodendron amurense</i>	—	0.07	0.16	0.03	—	0.59	0.19	0.55	0.10	0.04	0.01	0.01	0.002	0.10
<i>Acer mono</i> ***	1.87	2.63	2.40	1.09	1.58	1.02	4.63	6.50	1.42	0.99	0.22	0.64	0.03	3.28
<i>Tilia japonica</i>	0.15	2.23	1.48	1.40	1.68	1.63	3.26	5.51	0.64	0.36	—	—	—	3.23
<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	0.16	0.32	0.30	—	0.20	0.23	—	—	0.27	0.57	0.25	0.15	0.28	—
<i>Kalopanax pictus</i>	0.60	1.77	1.28	0.26	0.09	0.21	2.27	1.00	0.26	0.24	0.07	0.17	0.13	1.14
<i>Cornus controversa</i>	—	0.05	—	0.03	0.02	—	0.04	0.23	0.04	0.03	—	—	—	0.23
<i>Fraxinus mandshurica</i> var. <i>japonica</i>	—	—	—	—	—	—	—	0.91	—	—	—	—	—	0.45

* : contained *U. davidiana* and *U. laciniata*, ** : contained *P. sargentii* and *P. maximowiczii*, *** : contained *A. mono* and *A. mono* var. *mayrii*.

アカエゾマツの優占度はパンケ地区が0.01~64.5%, 箴島地区が0~5.7%とパンケ地区のほうが高かった(Mann-Whitney U test, $0.025 < P < 0.05$)。これは箴島地区の基岩層が先第三紀層なのに対し、パンケ地区の大部分は超塩基性の蛇紋岩によっておおわれていることにより、アカエゾマツ以外の樹種の生育が阻害されていることが主な要因であると考えられる。

第一回目の測定時における各調査区の小径木も含めた種多様度は1.03~2.20であった。この種多様度はプロットP 2を除いた全ての調査区で15年の期間にわずかに増加した(図1)。日本の他の成熟した森林群集の林冠木の種多様度は日本海型のブナ林が0~2.49, 太平洋型のブナ林が1.46~3.75(HIURA, in press), 照葉樹林が1.59~1.93(YAMAMOTO, 1992a)である。本研究のデータは小径木も含んでいるので、対象を林冠木に限定すると種多様度はわずかに低下す

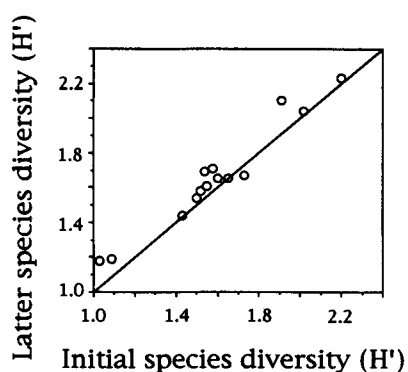


Fig. 1. Changes of species diversity at each stand.

A solid line showed the latter species diversity was the same as the initial species diversity.

ると考えられるが、北方針広混交林の種多様度は他の森林群集のそれに比べて低いとはいえない。

胸高断面積密度はプロットP 2の7.86m²/haからプロットO 3の49.43m²/haまで6倍以上の差があった。単木的な風倒によるギャップ形成がおもな攪乱である熱帯林や温帯林では、1 ha程度の調査区を設ければサイズ構造はほぼ安定する(KOHYAMA, 1991)。一方北方林の場合、調査区的面積が1 ha前後であれば原生状態の森林でもこの程度の密度変動が起こりうることを示しており、熱帯林や温帯林に比べて攪乱サイズが非常に大きいことを示唆する(YAMAMOTO, 1992b)。

サイズ構造

全調査区を込みにし、針葉樹と広葉樹に分けた胸高直径の頻度分布の推移を図2に示す。ここでのサイズクラスは個体数配分を考慮してオクターブで5つに分割した。すなわちクラス1が8 cm満, クラス2が8~16cm, クラス3が16~32cm, クラス4が32~64cm, クラス5が64cm以上である。針葉樹はオクターブクラスに分割しても一山型を示し、最小サイズクラスで個体数の変動がみられるものの、それ以外のサイズクラスでは変動がほとんどなかった。一方広葉樹ではL字型を示し、最小サイズクラスで個体数の増減がみられたものの、それ以外のクラスでは調査期間を経る毎に単調に増加し、特に直径8~16cmのクラスの増加が著しかった。両者にみられたこのような頻度分布の傾向は、1回目の再測データを用いた密度非依存型の推移行列モデルから求められる安定サイズ分布と一致するが、2, 3回目の再測データから得られた安定サイズ分布とは一致しない(未発表データ)。よって各調査区毎の林分構造を組み入れた解析が必要である。

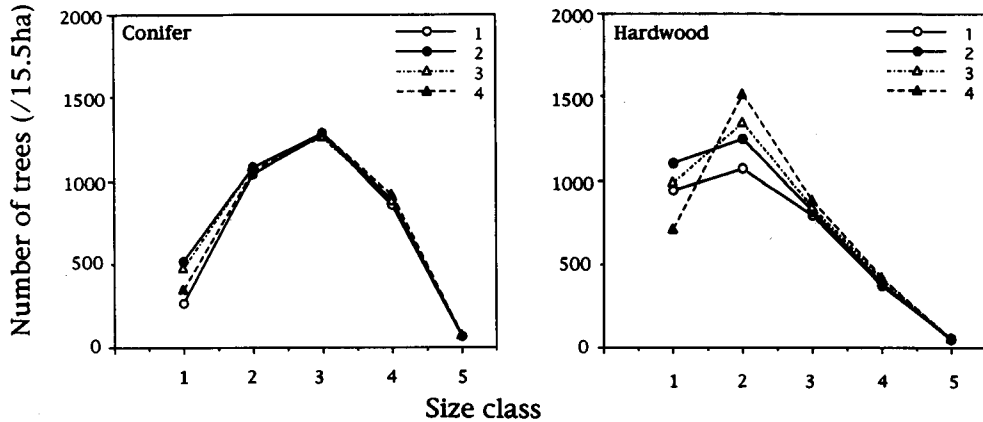


Fig.2. Frequency distribution of diameter at breast height (dbh) of conifer and hard wood species at each census in all stands. Size class 1,2,3,4,5 include trees of dbh < 8 cm, 8 < dbh < 16, 16 < dbh < 32, 32 < dbh < 64 and 64 < dbh, respectively. Each symbol showed the data at each census.

図3に8 cm毎にクラス分けした各調査区の胸高直径の頻度分布を示す。どのプロットも群落全体としては基本的にL字型を示すが、針葉樹ではO9、O10のように顕著な一山型を示す林分もある。また、林分全体のサイズ分布の形もそれぞれ異なっている。この胸高直径の頻度分布を定量的に比較するため、ガンマ型の分布密度関数(KOHYAMA, 1986)に当てはめそのパラメータを求めた。この分布密度関数は以下の形式を持ち、対数変換して重回帰分析にかけることによって最小二乗法で容易に係数値を求められることと、L字型分布へのあてはまりが良いことにその利点がある。

$$f(x) = a x^c \exp(bx) \quad (2)$$

ここで x は胸高直径クラス毎の頻度、 a は曲線全体の高さ、 b はその傾き、 c は分布の歪みを表す。各林分とも胸高直径8 cm以上の個体を対象とし、表3に調査区毎に得た各パラメータと重回帰係数を示した。いずれの調査区でも重回帰係数は約0.87以上とこの関数へのあてはまりが良く、各パラメータはプロット毎に様々な値を取った。各パラメータには相互に相関があり、 a と b には正の相関 ($r=0.655$, $P < 0.01$)、 b と c には負の相関 ($r=-0.796$, $P < 0.01$)、 a と c には負の相関 ($r=-0.975$, $P < 0.001$) がみられた。このことはサイズ分布の型が一定の規則性に従って決定されていることを示唆する。また各パラメータのうち b は胸高断面積密度と正の相関があった(図4: $r=0.547$, $P < 0.05$)。すなわち、大径木が増え胸高断面積密度が高くなるにつれ曲線の傾きが緩やかとなる。曲線の傾きは大径木の密度に対する小径木の密度の多少を相対的に表すことになるので、大径木が増加するにつれ更新が悪くなっているこ

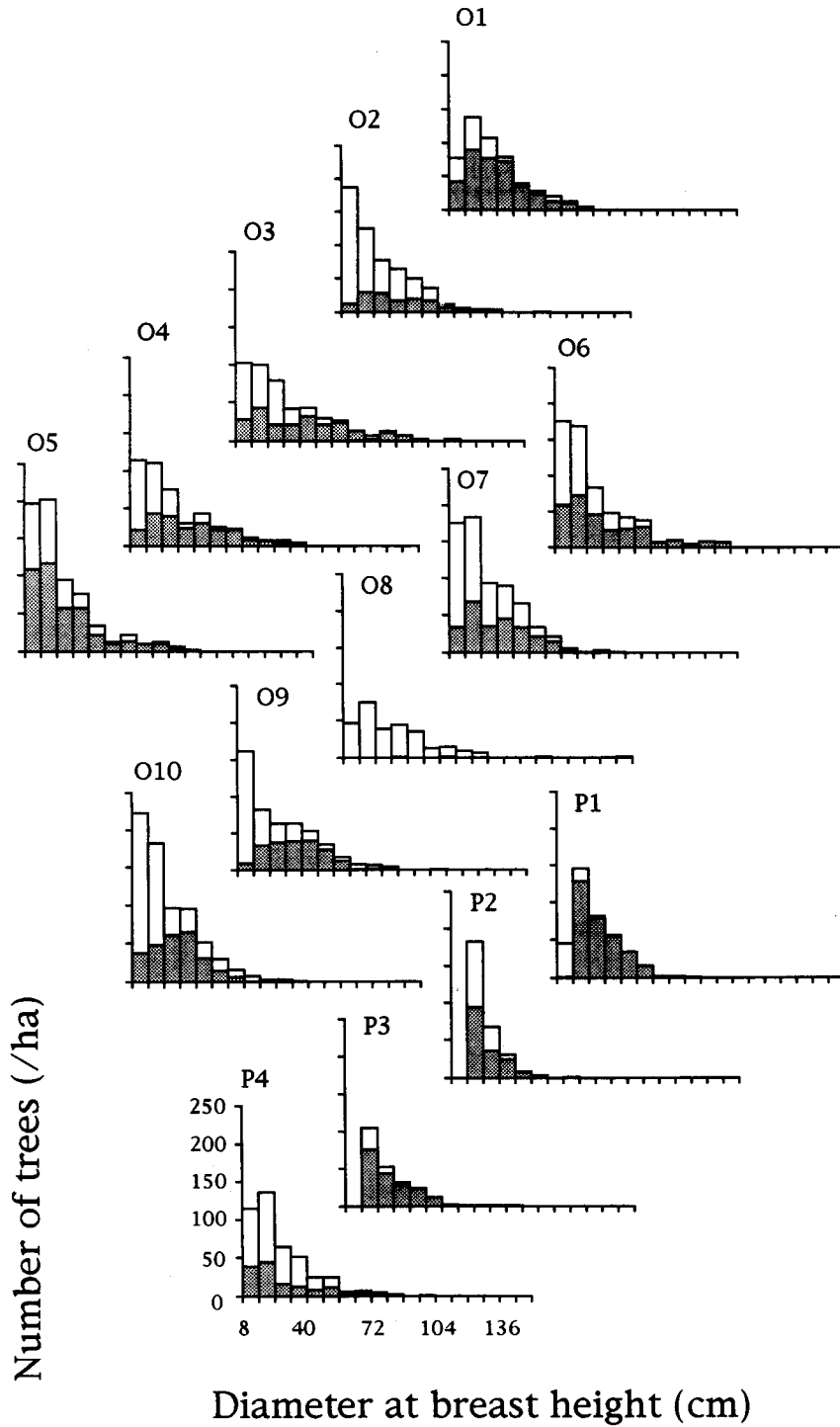


Fig. 3. Frequency distribution of diameter at breast height at first census in each stand. Abbreviation of each stand is the same as in Table 1. Shaded and open bars shows conifer and hardwood species, respectively.

とを示すものと考えられる。新規加入率が上層木密度に依存して減少することは推移行列モデルの解析によっても示されている（未発表データ）。

Table 3. Estimated parameters in eq. 2 by the least square method at each plot.

Parameter	O1	O2	O3	O4	O5	O6	O7	O8	O9	O10	P1	P2	P3	P4
a	3.316	3.441	3.129	5.472	7.326	8.700	3.558	8.177	-0.980	4.122	4.128	4.644	5.840	6.623
b	-0.092	-0.095	-0.066	-0.039	-0.039	-0.016	-0.103	-0.037	-0.134	-0.092	-0.126	-0.186	-0.086	-0.060
c	1.077	1.010	0.855	-0.142	-0.640	-1.317	1.129	-1.148	2.721	0.857	1.025	1.131	-0.019	-0.363
R ²	0.980	0.969	0.955	0.955	0.929	0.875	0.940	0.868	0.952	0.986	0.968	0.975	0.959	0.964

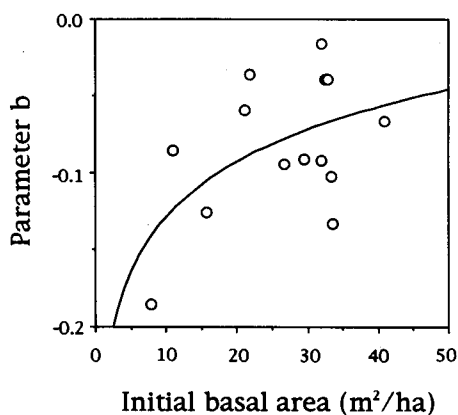


Fig. 4. Relationship between initial basal area and the parameter b in eq. 2 of the stands.

死亡率と森林の回転時間

プロット毎の15年間の全種・全サイズを込みにした死亡率は最小0.01%/年から最大1.39%/年であり、140倍の差があった。このことは森林の動態が時空間的に非常に大きく変動し、その解析には大面積・長期間のモニタリング調査が不可欠であることを示している。15.5ha全体の死亡率は平均0.45%/年であり、動的平衡状態を仮定して森林の回転時間を計算すると222年となる。この研究で解析に用いられたプロットは合計15.5haであり、林冠が疎開した林分から大径木が多く胸高断面積密度の高い森林まで様々な密度を持つ林分を含み、かつ長期間にわたって計測されている。よって今回得られた森林の回転時間は信頼性の高いものといえる。熱帯林と温帯林での数年間、数ヘクタールのモニタリングから得られている森林の回転時間は70~150年であり(BROKAW, 1982; SWAINE et al.,1987; YAMAMOTO, 1989; NAKASHIZUKA, 1991; NAKASHIZUKA et al.,1992), これと比較すると今回得られた北方針広混交林の回転時間はやや長いといえよう。

おわりに

これまでの大面積・長期にわたる調査の蓄積によって非常に貴重なデータが得られてきた。しかしいくつかの問題点も存在する。これまでの毎木調査は2cm括約による5年毎の再測で行ってきたが、この測定方法では解析方法とその解釈に限界がある。また、地形的な制約あるいはチシマザサの繁茂による調査区へのアプローチの困難さを回避するため調査時期が残雪期に限定されており、種子供給量、実生の定着など更新初期動態に関する情報が欠落している。今後は、無雪期の調査区へのアプローチを容易にする歩道の作設などとともに、測定精度の向上やより詳細なデータを得る努力が必要であろう。

謝 辞

本調査を行うに当たっては、中川地方演習林の教官の方々に様々な便宜を図って頂き、技能補佐員の方々には野外調査に多大な協力を頂いた。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。また本研究の一部は、学内特定研究の助成を受けた。

文 献

- BROKAW, N.V.L. (1982) The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 14: 158-160.
- CONDIT, R. (1995) Research in large, long-term tropical forest plots. *TREE* 10: 18-22.
- HARCOMBE, P.A. (1986) Stand development in a 130-year-old spruce-hemlock forest based on age structure and 50 years of mortality data. *For. Ecol. Manage.* 14: 41-58.
- HIURA, T. in press. Gap formation and species diversity in Japanese beech forests: a test of the intermediate disturbance hypothesis on a geographic scale. *Oecologia*.
- HUBBELL, S.P. (1979) Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
- KIKUZAWA, K. (1983) Leaf survival of woody plants in deciduous broad-leaved forests. 1. Tall trees. *Can. J. Bot.* 61: 2133-2139.
- KOHYAMA, T. (1986) Tree size structure of stands and each species in primary warm-temperate rain forests of southern Japan. *Bot. Mag. Tokyo* 99: 267-279.
- 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.
- LIKENS, G.E. (ed) (1987) *Long-term studies in ecology*. Springer-Verlag, New York.
- NAKASHIZUKA, T. (1991) Population dynamics of coniferous and broad-leaved trees in a Japanese temperate

- mixed forest. *J.Veg.Sci.*2: 413-418.
- NAKASHIZUKA,T.,IDA,S.,TANAKA,H.,SHIBATA,M.,MASAKI,T.& NIYAMA,K.(1992) Community dynamics of Ogawa Forest Reserve, a species rich deciduous forest, central Japan. *Vegetatio* 103: 105-112.
- PLATT,W.J.,EVANS,G.W.& RATHBUN,S.L.(1988) The population dynamics of a long-lived conifer (*Pinus palustris*). *Am.Nat.*131: 491-525.
- RISSER,P.G.(ed)(1991) Long-term ecological research. An international perspective. John Wiley & Sons, Chichester.
- SHANNON,C.E.& WEAVER,W.(1949) The mathematical theory of communication. Univ. Illinois Press, Chicago.
- SWAINE,M.D.,LIEBERMAN,D.& PUTZ,F.E.(1987) The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *J.Trop.Ecol.*3: 359-366.
- TATEWAKI,M.(1958) Forest ecology of the island of the North Pacific Ocean. *J.Fac.Agr. Hokkaido Univ.* 50: 371-486.
- YAMAMOTO,S.(1989) Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. *Bot.Mag.Tokyo* 102: 93-114.
- YAMAMOTO,S.(1992a) Gap characteristics and gap regeneration in primary evergreen broad-leaved forests of Japan. *Bot.Mag.Tokyo* 105: 29-45.
- YAMAMOTO,S.(1992b) Gap theory in forest dynamics. *Bot.Mag.Tokyo* 105: 375-383.

Abstract

Community structure and dynamics of primeval boreal mixed forests in Nakagawa Experimental Forest was investigated by using the 15.5 ha, 15 year-census data. We found 25 tree species, and *Abies sachalinensis*, *Picea jezoensis*, *Quercus mongolica*, *Sorbus commixta*, *Acer mono*, and *Kalopanax pictus* dominated in the plots. Initial species diversities were 1.03 - 2.20 (H'), then its values slightly increased during 15 years. Basal area densities were 7.86-49.43 m²/ha at each plot. Frequency distribution of diameter at breast height of conifer and hardwood species showed bell-shaped and L-shaped, respectively. The frequency distribution of conifer species was almost stable except the minimum size class, while individual number of hardwood species monotonically increased in each size class. The basal area densities larger, the slope of a distribution density function more gentle. It suggested that there was negative density dependence between canopy tree density and recruitment rate. Average mortality rate was 0.45%/yr, and the corresponding turnover time was 222 years.