

表題 : 照葉樹二次林における林冠構成萌芽株集団の動態が林分構造の変化に及ぼす影響

英語表題 : Dynamics of multi-stem clump structure of canopy trees affects the change in stand structure of secondary lucidophyllous forests.

著者 : 井藤宏香¹・伊藤 哲^{2*}・塚本麻衣子³・中尾登志雄²

Authors: Hiroka Ito¹, Satoshi Ito^{2*}, Maiko Tsukamoto³, Toshio Nakao²

所属¹: 鹿児島大学大学院連合農学研究科

所属²: 宮崎大学農学部

所属³: 宮崎大学大学院農学研究科

所属英語¹: The United Graduate School of Agricultural Science, Kagoshima University

所属英語²: Faculty of Agriculture, University of Miyazaki

所属英語³: Graduate School of Agriculture, University of Miyazaki

所在地²: 〒889-2192 宮崎市学園木花台西 1-1 宮崎大学農学部生物環境科学科

所在地英語²: Department of Biological Production and Environmental Science, Faculty of Agriculture, University of Miyazaki, 1-1 Gakuen Kibanadai Nishi, Miyazaki 889-2192, Japan

*連絡・別刷請求先 E-mail: s.ito@cc.miyazaki-u.ac.jp

*Corresponding author E-mail: s.ito@cc.miyazaki-u.ac.jp

要旨和文

井藤宏香・伊藤哲・塚本麻衣子・中尾登志雄：照葉樹二次林における林冠構成萌芽株集団の動態が林分構造の変化に及ぼす影響 日林誌

二次林の遷移に伴う株構造の変化が林分構造の変化に及ぼす影響を明らかにするために、林齢の異なる照葉樹二次林で調査を行った結果、二次林の発達過程には次の3つの段階が検出された。1) 伐採後18年を経た段階では、萌芽由来の照葉樹林型高木種が林冠を優占し、伐採直後に優占していた先駆種は、林冠に到達した萌芽個体の被圧によって消失したと考えられた。2) 伐採後23-46年では、林冠個体の多幹率(全個体に対する多幹個体の割合)と平均幹本数、そして実生由来の下層個体の数が減少しており、林冠が閉鎖したために、劣勢な幹の自然間引や実生の定着阻害が起きたと考えられた。3) 伐採後60年を経過する段階から萌芽由来の林冠個体が減少しており、株内での幹の競争により単幹化した個体で枯死が発生していることが示唆された。同時に林床の実生も増加しており、林冠個体の枯死に伴う林冠ギャップの形成と林冠構造の複雑化により林床の光環境が好転し、再び実生が侵入したと考えられた。

キーワード: 株構造, 階層構造, 林分構造, 遷移, 光環境

要旨英文

Ito, H., Ito., Tsukamoto, M. and Nakao, T. : **Dynamics of multi-stem clump structure of canopy trees affects the change in stand structure of secondary lucidophyllous forests. J. Jpn. For. Soc.**

We investigated stand and multi-stem clump structure of nine stands of secondary lucidophyllous (warm-temperate natural evergreen) forests with different ages to clarify the effects of the dynamics of multi-stem clump structure on the change in stand structure along the secondary succession after felling. As a result, three major stages were detected in the developmental process of the secondary forest as follows. 1) Up to 18 years after felling, secondary forests consisted of both multi-stem canopy trees of sprout-origin and understory individuals of seedling origin of lucidophyllous species, whereas pioneer species which might have dominated the canopy at the stand initiation stage disappeared due to the suppression by evergreen multi-stem individuals of sprout origin. 2) The proportion of multi-stem individual and average number of stems of canopy trees decreased during 23-46 years after felling. This change indicated stem exclusion within the clump of multi-stem individuals. We suggest that the severe competition between stems within the clumps provided a dark environment on the forest floor, resulting in exclusion of the seedlings of lucidophyllous species. 3) Since 60 years after felling, the number of canopy trees of sprout origin decreased, indicating the change from death of stem level to individual level. This probably resulted in gap formation and heterogeneous canopy structure, which improved the light environment on the forest floor and promoted the reinitiation of understory

individuals.

Keywords: multi-stem clump structure, stratification, stand structure, succession, light environment

はじめに

森林が伐採などによる一斉攪乱を受けると、実生や萌芽の発生によって二次林が再生する(Marks, 1974; Bormann and Likens, 1979; Yamamoto, 1989; White, 1991; 頭山・中越, 1992; Bond and Midgley, 2001)。萌芽は、地下部に残存する根茎の貯蔵養分を利用して成長できるため(Bellingham and Sparrow, 2000)、実生に比べて一般に成長が速く(伊藤, 1996; Bond and Midgley, 2001; del Tredici, 2001; Kennard et al., 2002)、枯死率も低い(Kennard et al., 2002)ことから、二次林の再生過程において、萌芽は重要な更新材料であり(紙谷, 1986; 伊藤, 1996)、これまで木材として利用価値の高い樹種を中心に伐採後の萌芽特性が調査されてきた(たとえば、松井, 1951; 櫻村ら, 1953; 三善, 1959; 紙谷, 1986)。暖温帯の照葉樹二次林では、林冠を優占するシイ、カシ類などの高木性の照葉樹林樹種(以後、照葉樹林型高木種)の萌芽性が非常に高く(三善, 1959)、照葉樹林型高木種の萌芽による一斉更新が、いわゆるシイ・カシ萌芽林(宮脇, 1981)の再生に貢献している(伊藤, 1996; 新里ら, 2002; Wu et al., 2006)。

一方、萌芽が幹置換を行うことにより、同じ個体が長い期間同じ空間を優占するため、新しい個体の侵入・定着の機会を減少させ、潜在的に種多様性を低下させている(Bond and Midgley, 2001)。遷移途中段階の照葉樹二次林においても、萌芽個体が林冠を閉鎖し平坦で高密度の葉層を形成することによって下層構成個体が欠落し、種組成の貧化および階層構造の単純化する例がしばしばみられる(伊藤ら, 1988; 伊藤, 1996)。このような萌芽個体による林冠の閉鎖がみられる一方で、萌芽株内では幹間の競争によって幹の淘汰が起きる(伊藤, 1996)。さらに、遷移の進んだ二次林では、下層に多様な種類の低木種や高木種稚幼樹が

存在し、林分全体の多様性が高く、複雑な階層構造が形成される(松田ら、1998)。したがって、一斉攪乱後に成立した萌芽林の種組成および階層構造の複雑化にとっては、遷移に伴う低木種や高木種の実生の侵入が必要であり、このプロセスには林冠を構成する萌芽個体の株内での淘汰に伴う林冠構造の変化が関与していると推察される。これまで、相観的に判断される温帯林の一斉攪乱後の一般的な林分構造の変化プロセスとメカニズムは Oliver (1981)によってモデル化されており、「更新初期(stand initiation)」、「林冠構成幹の競争激化による幹の排除(stem exclusion)」、「下層個体の再加入(understory reinitiation)」、「老齢化(old growth)」の4つのステージに分類されている。このモデルは、上述したような照葉樹二次林の発達過程にも適合すると考えられる。Oliver (1981)は、下層個体の再加入によって階層構造が発達するきっかけとして幹間の強い競争状態が林冠の疎開に関与していると推論している。しかし、競争の激化した株内の幹の淘汰のプロセスや、単幹化した個体の自己間引きによる林冠疎開と下層の光環境の改善についての定量的な評価は行われておらず、とくに常緑広葉樹二次林についてはこれらの情報が不足している。

現在、管理放棄された里山において、下層の欠落した単純な種組成の群落が問題となってきた(紙谷、1996; 坂井、2000; 加藤・谷地、2003)。このような単純化した萌芽林の構造を多様な林分構造に誘導するためには、遷移の進行に伴う林分構造の単純化および複雑化のプロセスを、林冠を構成する萌芽株の構造(株構造)の変化とこれに対応した実生由来の稚幼樹の排除・再加入の面から明らかにする必要がある。そこで本研究では、Oliver (1981)が模式的に示した遷移モデルを南九州の林齢の異なる常緑広葉樹二次林を比較することで検証するとともに、二次林の林冠を構成する萌芽株内の幹間の競争が林分構造の変化に及ぼす影響を株構造および林床の光環境の解析から明らかにし、二次林の発達段階における林分構造の多様化の機構と時期を解明することを目的とした。

方法

1. 調査地

調査は、宮崎大学農学部附属自然共生フィールド科学教育研究センター田野フィールド(演習林)内の3年から84年生までの照葉樹二次林9林分を対象に行った(図-1,表-1)。調査林分の選定においては、同じ遷移系列上の林分の比較を可能にするために、採草地利用など過去の土地利用が異なる場所を避け、斜面傾斜や凹凸度など地形的に類似した場所を選択した。なお、演習林内の二次林は基本的に管理が同じ(皆伐後は放置)であることから、伐採後の人為的干渉による林分間の構造変異への影響はほぼ無視できるものと考えられる。

調査地は標高100-300mの暖温帯に位置し、シイ、カシ類を中心とする常緑広葉樹林帯(宮脇,1981)である。調査地の平均気温は16.5℃、年降水量は2800-3100mmである(宮崎大学田野演習林, <http://www.fsc.miyazaki-u.ac.jp/muf/db/weather.htm>)。調査した林分の林齢は、林分Aで3年生、林分Bで14年生、林分Cで18年生、林分Dで23年生、林分Eで45年生、林分Fで46年生、林分Gで59年生、林分Hで82年生および林分Iで84年生である。各林分の斜面位置は一部を除いて上部斜面である。ただし、林分A、HおよびIはプロットの一部に下部斜面を含んでいる。

2. 調査方法

2005年8月から10月および2007年6月から7月に、各林分の群落高および林分構造の不均一さに応じて100-300m²のプロットを設定し、プロット内に出現した樹高30cm以上の生存幹すべてについて、樹種名および樹高を記録し、胸高直径(DBH,地上高1.3m)が1cm以上の幹についてはDBHを記録した。また、

地上高 1.3m 以下の位置で分幹している個体を「多幹個体」とし、単独の幹のみの個体を「単幹個体」と定義して、全ての個体について多幹および単幹の別を記録した。また、樹高階別の胸高断面積合計 (BA) の分布に基づき、樹高階の増加に伴って BA が急増する樹高階を閾値として各林分における「林冠構成個体」と「下層構成個体」を分類した。区分に用いた閾値は、林分 A:2m, 林分 B:6m, 林分 C:8m, 林分 D:8m, 林分 E:8m, 林分 F:10m, 林分 G:8m, 林分 H:8m および林分 I:12m である。「下層構成個体」のうち、単幹個体を実生由来の個体とみなし、「実生由来の下層個体」として扱った。

林床の光環境を把握する目的で、各林分の地上高 1m における相対照度を測定した。測定は曇天時に行い、各プロット内でランダムに選んだ 20-40 地点で照度 (51001 デジタル照度計, 横河メータ&インスツルメンツ) を測定し、同時に測定した開地の値を用いて相対照度を算出した。なお、群落高が低く地上高 1m での葉群の繁茂が著しかった林分 A は相対照度の測定から除外した。

3. 解析方法

各調査林分の株構造を明らかにするために、林冠構成個体の多幹率 M (Multi-stem-individual ratio: 全個体数に対する多幹個体の割合) および平均幹本数 (1 個体あたりの平均の萌芽幹数) を算出し、林分間で比較を行った。多幹率 M は以下の式 (1) で求めた。

$$M(\%) = Nm/N \times 100 \quad \text{式 (1)}$$

ここで、 Nm は多幹個体の個体数、 N は総出現個体数である。林分間の多幹率の差を検定するために、多幹個体の割合が林分間で変わらず全プロットが多幹個体の割合に等しいという帰無仮説のもとで、ブートストラップ確率を計算するリサンプリング法を用いて多幹個体および単幹個体の割合の多重比較を行った。リサンプリング回数は 1 万回である。また、林冠構成個体の萌芽幹について株内での樹高

のばらつきを評価するために、株ごとに幹の樹高の変動係数を求め、各林分での平均値を比較した。平均幹本数および樹高の変動係数の平均値についてはクラスカルウォリス検定を行い、多重比較にはシェッフエの方法を用いた。

照葉樹二次林の階層構造の変化過程におよぼす照葉樹林型高木種の萌芽株集団の動態の影響を明らかにするために、各樹高階における単幹個体・多幹個体の胸高断面積合計(BA)の構成比率を調査林分間で比較した。その際、先駆種と遷移後期種の交代など遷移に伴う種組成を考慮した解析を行うために、生育環境および生活形などの生態的な特性が異なる樹種タイプに分類し、各樹種タイプの組成を調査林分間で比較した。なお、樹種タイプは、生育環境および生活形に着目して、図鑑の記載(大井・北川, 1992; 奥田, 1997; 茂木ら, 2000)を参考に次の4タイプに分類した: 1)先駆種タイプ(遷移初期種), 2)照葉樹林型高木種タイプ(遷移後期型の林冠構成種), 3)照葉樹林型低木種タイプ(遷移後期型の下層構成種), および, 4)その他(生育環境が不明なもの, 雑木林型および夏緑樹林型の種)。出現樹種のリストおよび樹種タイプを付表に示す。また、各林分のBAを算出する際に、DBH1cm未満の個体については、DBH0.5cmとして扱った。各林分の樹高階別胸高断面積合計の分布から、林冠個体のBAに対する下層個体の相対的なBA量を林分間で比較し、下層個体のBAが相対的に大きいほど階層がより明瞭に分化していると判断した。さらに照葉樹林型高木種の林冠構成個体の個体単位、幹単位の動態を明らかにするために、ha当たりの個体数および幹数を算出し、林分間で比較した。

また、種多様度の指標として、Gleasonの d (Gleason, 1922)を次の式(2)で算出し、林分間で比較した。

$$d = S / \log A \quad \text{式(2)}$$

ここで、 S は総出現種数、 A は面積(m^2)を示す。

相対照度の平均値を分散分析により林分間で比較した。多重比較には Tukey

の HSD を用いた。また、各林分の平均相対照度と林齢、最大樹高、幹密度および多幹率との関係を Spearman の順位相関係数により分析した。また、相対平均照度を従属変数とし、互いに相関のなかった最大樹高、幹密度および多幹率を独立変数とする重回帰分析を行った。

結果

1. 林分構造の概要

表 - 1 に、各林分の平均樹高、最大樹高、ha あたりの個体数、ha あたりの幹数および Gleason の d を示す。平均樹高は、林分 A (3 年生) で 1.4m と低く、林分 B (14 年生) から林分 F (46 年生) までの林分で 2.5-4.6m と高い傾向がみられ、林分 G (59 年生)、林分 H (82 年生) および林分 J (84 年生) でそれぞれ 2.4m、2.5m および 2.1m であった。最大樹高は、林分 A (3 年生) で 5.0m と低く、林分 B (14 年生) から林分 J (84 年生) までの林分で 10-30m と高かった。

ha 当たりの個体数は林分 C で最も高く、ついで林分 A、林分 B および林分 I で高い傾向がみられ、林分 D から林分 H までは低かった。一方、ha 当たりの幹数は林分 C で最も高く、ついで林分 A、林分 B、林分 D および林分 I で高い傾向がみられ、林分 E から林分 H までは低かった。

Gleason の d は林分 A および林分 I で最も高く、ついで林分 B、林分 C、林分 G および林分 H で高い傾向がみられ、林分 D から林分 F まで低い傾向がみられた。

2. 平均幹本数と多幹率

各林分の林冠構成個体の多幹率、平均幹本数および多幹個体の樹高の変動係数の平均値を表 - 2 に示す。多幹率は、林分 A および林分 H で有意に低く、

林分 B, 林分 C, 林分 D, 林分 E および林分 G で有意に高かった ($p < 0.05$)。平均幹本数は, 林分 D で有意に高かった (Scheffe, $p < 0.05$)。林分 D-F の林分間で多幹率および平均幹本数に有意な差はみられなかったが, 林齢が高いほど平均幹本数が少ない傾向にあった。樹高の変動係数の平均値は, 林分 A および B が林分 D に比べて有意に低かった (Scheffe, $p < 0.05$)。有意な差はみられなかったものの, 林分 B-F の変動係数の平均値は林分 G-I に比べて低い傾向がみられた。

3. 単幹・多幹別および樹種タイプ別のサイズ構造

図 - 2 に各林分の樹高階別胸高断面積合計 (BA) 分布, 図 - 3 に各林分の下層における 1ha 当たりの個体数を示す。樹高階別 BA 分布は林齢が高くなるに従って, 大きな樹高階に分布が偏る傾向がみられた。林分 A では, 上下層ともに単幹の先駆種によって優占されていた。一方, 林分 B および林分 C では, 上下層とも先駆種は少なく, 照葉樹林型樹種によって占められていた。また, 多幹の照葉樹林型高木種が林冠層を構成していた。林分 D-F の林分では, 多幹の照葉樹林型高木種が林冠層を構成し, 下層における照葉樹林型樹種の単幹の個体数の割合は林分 A-C に比べて少なかった。林分 G-I では, 照葉樹林型高木種が林冠層を構成し, 下層における単幹の照葉樹林型樹種の個体数は林分 D-F に比べて多かった。

林冠層における照葉樹林型高木種の ha 当たりの個体数, 幹数および多幹個体の個体数・幹数の割合を図 - 4 に示す。林分 B および林分 C の ha 当たりの多幹個体の個体数は, 1500 および 800 (個体/ha) であり, 林分 A の 100 (個体/ha) よりも多かったが, 全個体に対する多幹個体の割合には顕著な差はみられなかった。また, 林分 B および林分 C の ha 当たりの多幹個体の幹数は, 個体数の場合と同様に, 林分 A よりも多い傾向であった (林分 A: 2267 (本/ha); 林分 B: 4900

(本/ha); 林分 C: 2720(本/ha))が、多幹個体の幹数の割合に顕著な差はみられなかった。林分 D-F の林分では、林齢の増加に伴い、ha 当たりの全幹数は減少する傾向がみられたが(林分 D:6300(本/ha); 林分 E:3300(本/ha); 林分 F:1500(本/ha)), ha 当たりの個体数は幹数ほど著しい減少はみられなかった(林分 D:1400(個体/ha); 林分 E:1000(個体/ha); 林分 F:700(個体/ha))。さらに、林分 D-F の林分では、林齢の増加に伴い全個体に対する多幹個体の個体数および幹数の割合も減少する傾向がみられた。林分 H および林分 I の ha 当たりの多幹の個体数は、150 および 300(個体/ha)であり、林分 G の 500(個体/ha)と比べて少なかった。林分 H および林分 I の全個体に対する多幹の個体数の割合は、林分 G と比べて低い傾向がみられた。また、林分 H および林分 I の ha 当たりの多幹個体の幹数についても、個体数の場合と同様に、林分 G よりも少なかった(林分 G:2150(本/ha); 林分 H:1250(本/ha); 林分 I:1250(本/ha))。林分 H および林分 I の多幹個体の幹数の割合は、林分 G よりも低い傾向がみられた。

4. 林床の光環境

林分 B から I の林床の平均相対照度は 0.8% ~ 5.9% の範囲にあり、林分 D で最も低く、林分 I で 5.9% と他の林分に比べて有意に高かった ($p < 0.05$) (表 - 1)。相対照度と林齢および最大樹高の間には有意な正の相関(林齢: 0.802, $p = 0.022$; 最大樹高: 0.729, $p = 0.046$) が認められた。相対照度と幹密度および林冠構成個体の多幹率との相関係数はともに負の値(幹密度: -0.539, $p = 0.171$; 多幹率: -0.551, $p = 0.171$) であったが、いずれも有意ではなかった。相対照度を目的変数とし、最大樹高、幹密度および多幹率を独立変数とする重回帰分析では有意なモデル(自由度調整済み $R^2 = 0.409$, $p < 0.001$) が得られた。独立変数はいずれも有意であり、最大樹高は正の効果(標準化回帰係数 = 0.559, $p < 0.0001$) を示し、幹密度および多幹率は負の効果(標準化回帰係数 = -0.143

および-0.138, $p=0.07$ および 0.021)を示した。

考察

1. 伐採後の経過年数に伴う株構造の変化

本研究では、林冠構成個体の多幹率、平均幹本数および照葉樹林型高木種の多幹個体数を林齢の異なる林分間で比較することにより、遷移の進行に伴う株構造の変化を定量的に解析した。株構造の比較結果から、照葉樹二次林の遷移に伴う株構造の変化過程は以下のように推察される。

伐採後 3 年から 18 年にかけて、多幹率が 13.4% から 43.8% に増加した。これは、伐採後 18 年までに林冠層の優占種が実生由来の単幹個体(主に先駆種)から萌芽由来の照葉樹林型高木種の多幹個体に交代したことを反映している。伐採後 23 年の段階で多幹率、平均幹本数および照葉樹林型高木種の萌芽個体の幹本数は最も高く(表 - 2 および図 - 4)、この段階で照葉樹林型高木種の萌芽個体が林冠層を完全に優占していた。伐採後 45 年および 46 年の林分においても、多少のばらつきはみられるものの、林冠構成個体の多幹率(42.9-58.3%)および平均幹本数(2.1-2.9 本)が高く維持されており、樹高の変動係数も 59 年生以上の 3 林分と比較してやや低めである(表 - 2)ことから、照葉樹林型高木種の萌芽個体は、伐採後 14 年から 50 年前後にかけて樹高の比較的揃った萌芽幹による多幹構造を維持しながら林冠層を優占し、閉鎖度の高い均一な林冠を形成すると推察される。また、この過程は Oliver (1981)の示した「林冠構成幹の競争激化による幹の排除」のステージに相当すると考えられる。

一方、伐採後 23 年から 46 年にかけて、多幹率および平均幹本数が最も高い(表 - 2)ことから株内の幹間競争の激化が示唆された。一方、伐採からの経過年数に沿って平均幹本数および多幹率が減少する傾向がみられ(表 - 2)、照葉樹

林型高木種の萌芽個体の個体数に減少傾向はみられなかったものの、幹本数 5700(本/ha)から 2000(本/ha)前後まで急激に減少していたことから、多幹個体の単幹化が起こると推察された。すなわち、伐採後 23 年から 46 年までは、林冠個体の株内での幹間競争が激化し、劣性と考えられる幹が枯死し、多幹個体の単幹化が起き始める時期であると考えられる。

その後、伐採後 59 年から 84 年にかけて多幹率が、54.2%から 28.6%まで減少し(表 - 2)、それに伴い、林冠層の照葉樹林型高木種の萌芽個体数および萌芽個体の占める割合が急激に減少していた(図 - 4)。この変化は、単幹化した林冠個体において個体レベルの枯死が発生する時期であること示唆している。この過程は、Oliver (1981)のモデルにおける「下層個体の再加入」のステージに相当すると考えられる。

2. 株構造の変化が実生由来の下層個体の発生および消長に与える影響

株構造および林分構造解析の比較から、二次林の発達過程では、伐採後 10-15 年および 60 年前後を境に次のように、Oliver (1981)の模式に対応した遷移初期、中期、後期の大きく 3 つの段階があると考えられる。

遷移初期の伐採後 18 年を経た段階では、萌芽由来の林冠個体と林床に実生由来の照葉樹林型樹種による群落が構成されていた。これは、伐採後 3 年の林分で優占が確認されたような実生由来の先駆種のほとんどが、この段階までに林冠層に到達した照葉樹林型高木種の萌芽個体による被圧によって消失したためと考えられた。この段階まで萌芽個体による林冠被覆は先駆種に対しては劣悪な光環境であると考えられる。一方、伐採後 18 年の段階で、実生由来の照葉樹林型樹種が下層に存在した。これらの林分の相対照度(1.5 ~ 1.8%)が下層個体の葉群の下で測定された値であることを考慮すると、下層個体にとっての実際の光環境は今回の測定値よりも良好であり、下層における実生由来の照葉樹林型常

緑広葉樹を枯死に至らせるほど劣悪ではないと考えられる。伐採直後に林冠層を優占する先駆種のほとんどは落葉性であり、それらの樹種の葉層は常緑性樹種よりもクチクラ層が発達せず光透過率が高い(依田, 1971)。したがって、伐採後 18 年までに林冠層にわずかに残存する先駆種によって、林床の光環境がある程度良好に維持されていたと考えられる。すなわち、伐採後 10-15 年程度までの遷移初期の段階は、萌芽株が先駆種を駆逐しながら林冠を優占し、同時に林床では実生由来の照葉樹林型樹種が維持されるため、発達した階層構造(図 - 2)と高い種多様性(表 - 1)が形成・維持される段階であるといえる。すなわちこの段階までは、Oliver (1981)の示す「林冠構成幹の競争激化」によって萌芽幹および先駆種の排除は起きているものの、実生由来の下層個体の著しい排除には至っていないと考えられる。

遷移中期の伐採後 23-46 年生の林分(すなわち伐採後約 50 年まで)では、一般に耐陰性が高いとされる照葉樹林型樹種の実生由来の下層個体も消失する傾向が認められた(図 - 2, 3)。したがって、この段階は一旦林床に成立した照葉樹林型樹種の稚樹が消失する段階であるといえる。この段階では、前述のように萌芽株内での幹の枯死により林冠構成個体の多幹率および平均幹本数は減少していた(表 - 2)。この段階に林冠構成株内で枯死する幹は主に劣勢で樹高や樹冠サイズの比較的小さい幹であると推察されることから、幹の枯死は大きなギャップの形成には寄与しないと考えられる。すなわち、この段階での萌芽幹の枯死は林床の光環境に大きな改善をもたらすとは考えにくく、逆に高さの揃った高密度の葉層が林冠に形成されることによって、林床の光環境は悪化すると推察される。これらの林分で下層がほぼ欠落した状態で測定した相対照度(0.8~3.6%)がより若齢林分(14-18 年生)の下層葉群下の値とほとんど違わなかったことも、この段階における林床の光環境の悪化を示唆している。このような光環境の悪化によって、すでに定着していた林床の照葉樹の稚樹が枯死にいたるとともに、実生由来の下層個体

が新しく侵入・定着することも阻害され、階層構造の単純化(図 - 2)および種多様性の低下(表 - 1)のもたらしていると推察される。すなわち、この段階は Oliver (1981)の指摘する下層の幹の排除が顕著に起きるステージであるといえる。また、この結果は、間伐の遅れた針葉樹人工林の下層における植生の貧化(たとえば、清野、1990)と基本的に同じ現象が照葉樹二次林の遷移中期でも起きていることを示している。

遷移後期の伐採後約 60 年を経過する段階からは、下層の単幹個体の密度と種多様性が上昇する傾向が認められた(図 - 2, 3, 表 - 1)。この結果は、この段階から下層に実生由来の照葉樹林型高木種が新たに侵入し定着したためであろう。遷移後期の二次林においては、林冠にギャップが形成されることによって下層の個体密度が高くなると報告されている(堤 1989)。今回調査を行った林分で伐採後約 60 年の段階から、林冠を構成する萌芽由来の個体が幹の枯死によって単幹化することに伴って、萌芽個体のサイズは増加すると考えられる。この段階から実生由来の下層個体が侵入・定着が顕著になる現象には、上に述べたような単幹化した萌芽由来の個体の発達や、個体レベルでの枯死に伴う林冠構造の変化が関与していると推察される。すなわち、萌芽個体が単幹化し幹サイズが大きくなることに伴って、樹冠のクラスター構造の形成などにより林冠構造が不均一化し、これが林床の光環境の改善に寄与すると考えられる。また、単幹化したサイズの大きな個体が台風などの攪乱を受ける場合は、多幹株の小サイズ幹が個別に攪乱を受ける場合と比べて面積の大きな林冠ギャップを形成すると考えられ、これもこの時期の林床の光環境に好転つながると推察される。これら高齢林分では、繁茂した下層個体の下で測定した相対照度が遷移中期林分(23-46 年生)と同等かそれよりも良好であった。重回帰分析によって示された相対照度に対する幹密度および多幹率の負の効果も、このような林冠構造の変化を介したものであろう。このように、この時期には株内の幹の枯死によって多幹個体が単幹化し、さらに個体レベルでの

枯死が起きることで、再び実生由来の照葉樹林型樹種の侵入・定着が促進され、階層構造が再度発達する時期であるといえる。さらに、遷移後期群落の林床を構成する実生由来の照葉樹林型低木種の侵入・定着も伴っていた(図 - 2, 3)ことも、伐採後 60 年を経過する段階での種多様性の増加をもたらす要因のひとつである。

以上のように、照葉樹二次林が放置された場合、Oliver (1981)が温帯林で指摘したように萌芽株内の幹の競争が激化することによって、間伐の遅れた単純同齢人工林と同様に伐採後 50 年前後までは多様性の低い林分になり、伐採後 60 年以降に林床の光環境の改善に伴って、階層構造の発達した多様性の高い林分に移行することが明らかになった。この結果は、萌芽更新によって成立したシイ・カシ萌芽林を適切に管理し、多様な林分構造へ誘導する際の有用な情報となる。発達した自然林のような階層構造を持ち種多様性の高い林分へ早期に移行させるためには、伐採後 10-15 年後から下層に定着した照葉樹林樹種の稚樹の生残・成長を促進するような林冠構造の制御を行うことが有効であろう。ただし、萌芽個体の林冠閉鎖による下層の稚樹の消失時期は林分ごとにばらつくことが予想され、そのばらつきの要因の一つとして、伐採前の群落の初期条件が挙げられる。すなわち、萌芽可能な前生樹個体の個体密度、個体サイズおよび配置など、林分の初期条件によって、攪乱後の萌芽個体の密度や株内での幹の発生密度本数に違いが生じ、その後の萌芽個体間や萌芽個体内の幹間での競争状態、実生の消長過程に影響を及ぼす可能性がある。したがって、今後二次林における株構造の変化に伴う、林分構造の変化過程を詳細に明らかにするためには、初期条件が明確に異なる林分間での比較を行う必要があるだろう。

本研究の一部は、平成 16 年度農林水産省先端技術を活用した農林水産研究高度化事業 (No.1614) の補助を受けた。

引用文献

- Bormann, FH., Likens, GE. (1979) Pattern and process in a forested ecosystem. Springer-Verlag, New York.
- Bellingham, PJ., Sparrow, AD. (2000) Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89: 409-416.
- Bond, WJ., Midgley, JJ. (2001) Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends. Ecol. Evol* 16: 45-51.
- del Tredici, P. (2001) Sprouting in temperate trees: a morphological and ecological review. *Bot. Rev* 67: 121-140.
- Gleason, HA. (1922) On the relation between species and area. *Ecology* 3: 158-162.
- 伊藤哲 (1996) 樹木の萌芽の生理的機能の解明による森林の動態制御に関する研究. 宮崎大学農学部附属演習林報告 13: 1-122.
- 伊藤哲・須崎民雄・矢幡 久・岡野哲郎 (1988) 北部九州沿岸のマテバシイ林に関する生態学的研究. 九州大学農学部学芸雑誌 42(3・4): 163-186.
- 紙谷智彦 (1986) 豪雪地帯におけるブナ二次林の再生過程に関する研究(II) 主要構成樹種の伐り株の樹齢と萌芽能力の関係. 日本林学会誌 68: 127-134.
- 紙谷智彦 (1996) 雑木林の更新技術. 「雑木林の植生管理」. 147-158pp, ソフトサイエンス社, 東京.
- 樫村大助・斉藤久夫・貴田忍 (1953) ブナ萌芽林に関する研究(第 報) 伐採後の萌芽状況(その2). 日本林学会誌 35: 154 - 156.
- 頭山昌郁・中越信和 (1992) 森林攪乱の生態学的考察. 生物科学 44:113-127.

- 加藤和弘・谷地麻衣子 (2003) 里山林の植生管理と植物の種多様性および土壌の化学性の関係. 日本造園学会誌 66(5):521-524.
- Kennard, DK., Gould, K., Putz, FE., Fredericksen, TS., Morales, F. (2002) Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. For. Ecol. Manage 162: 197-208.
- 清野嘉之 (1990) ヒノキ人工林における下層植物群落の動態と制御に関する研究. 森林総合研究所研究報告 359:1-122.
- Marks, PL. (1974) The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. Ecol. Monogr. 44: 73-88.
- 松井善喜 (1951) 温帯北部地域の広葉樹の萌芽性について. 北海道林試集報 69:132-151.
- 松田敦・伊藤哲・佐藤盛樹・野上寛五郎(1998) 天然生広葉樹二次林の森林構造に及ぼす地形因子の影響. 日林九支研論集 51: 59-60.
- 宮脇昭 (1981) 日本植生誌. 至文堂, 東京.
- 三善正市 (1959) カシ・シイ類の中心郷土地帯における常緑広葉樹の林分構成・成長・更新ならびに施業に関する研究. 宮崎大学農学部演習林報告 3.
- 茂木透・勝山輝男・太田和夫・崎尾均・高橋秀男・石井英美・城川四郎・中川重年・吉山寛 (2000) 樹に咲く花. 山と溪谷社, 東京.
- 大井次三郎・北川 政夫 (1992) 新日本植物誌. 至文堂, 東京.
- 奥田重俊 (1997) 日本野生植物館. 小学館, 東京.
- Oliver, CD., (1981) Forest development in north America following major disturbance. For. Ecol. Manage 3: 153-168.
- 坂井敏純 (2000) 里山林をめぐる森林・林業施策の動向. 日本造園学会誌

63(4): 342-343.

新里孝和・呉立潮・西端統宏・新本光孝 (2002) 西表島における天然林皆伐
13年後の二次遷移. 琉球大学農学部学術報告 49: 231-239.

堤利夫 (1989) 森林生態学.31-42pp, 朝倉書店, 東京.

White, AS. (1991) The importance of different forms of regeneration to
secondary succession in a Marine hardwood forest. Bull. Torrey Bot. Club
118: 303-331

Wu, L., Shinzato, T., Aramoto, M., Ishigaki, C., Kuto, T. (2006)
Contribution of regeneration sources in early succession stage of a
subtropical evergreen broad-leaved forest after selective logging in
Okinawa. Sci. Bull. Fac. Agr. Univ. Ryukyus 59: 75-81.

Yamamoto, S. (1989) Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. Botanical
Magazine 102: 93-114.

依田恭二 (1971) 森林の生態学.27-28pp, 築地書館, 東京.

Caption

Fig 1. Location of study stands

図—1 調査林分の位置

Fig2. Cumulative basal area (BA) distribution each tree height class in each stand. Upper and lower panels indicate multi-stem and single-stem individuals, respectively. The BA of multi-stem-individuals was represented as the BA of the largest stem within the clump. Arrows indicate threshold heights for distinguishing the canopy layer and understory.

図 - 2 各林分における樹高階別胸高断面積合計 (BA)

各図の上段および下段はそれぞれ多幹個体および単幹個体を示す。

多幹個体の BA は株内で最大の幹の BA を用いた。

矢印は各林分における「林冠層」および「下層」の区分に用いた高さを示す。

Fig3. Number of individuals per 1 hectare in understory layer of each stand.

Upper and lower panels indicate multi-stem and single-stem individuals, respectively.

図 - 3 各林分の下層における 1ha 当たりの個体数

各図の上段および下段はそれぞれ多幹個体および単幹個体を示す。

Fig4. Number of individuals and ratio of multi-stem individuals (a), and number of stems and ratio of stem in multi-stem individuals (b) in relation to lucidophyllous tree species in canopy layer of each stand.

図 - 4 各林分の林冠層における照葉樹林型高木種の個体数および全個体に占める多幹個体の割合 (a), 幹数および多幹個体の幹数の割合 (b)

図-1.井藤ら

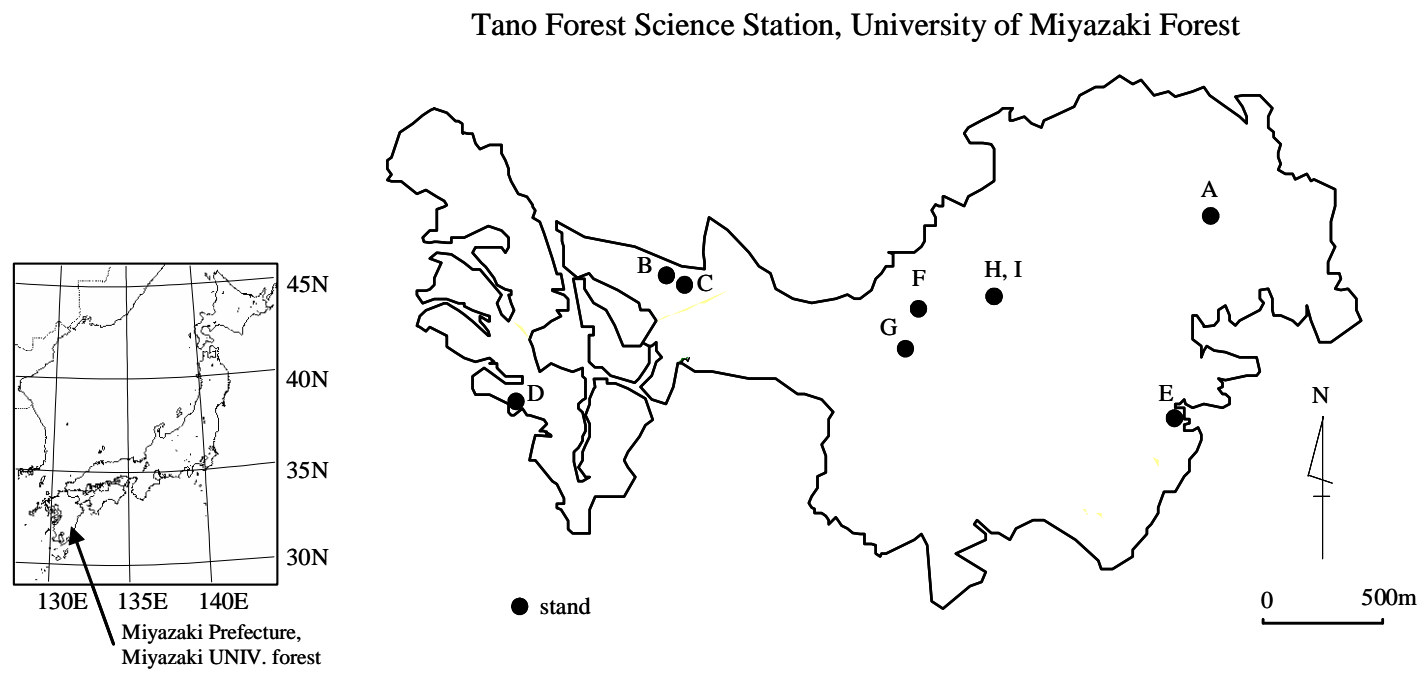


図-2.井藤ら

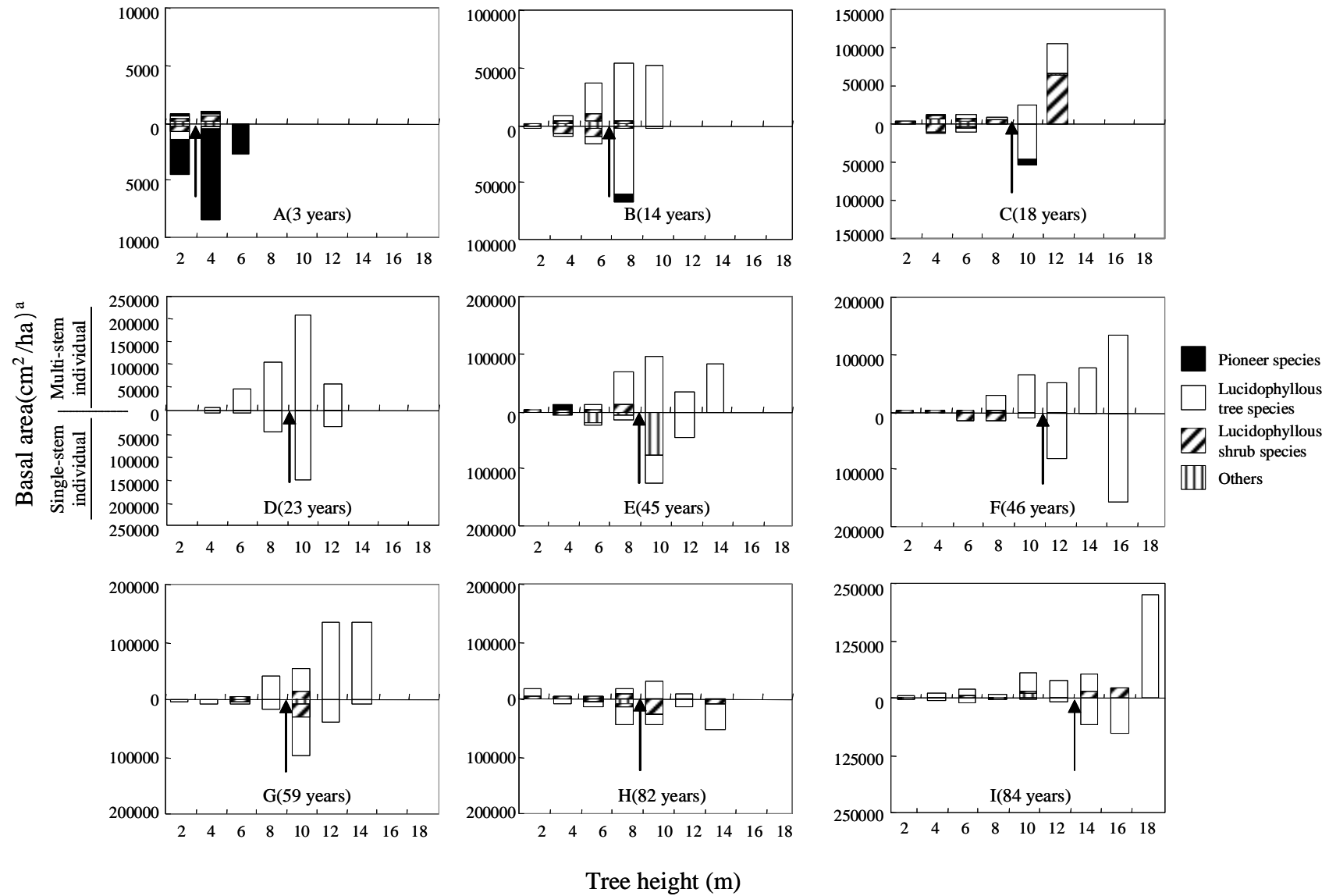


図-3.井藤ら

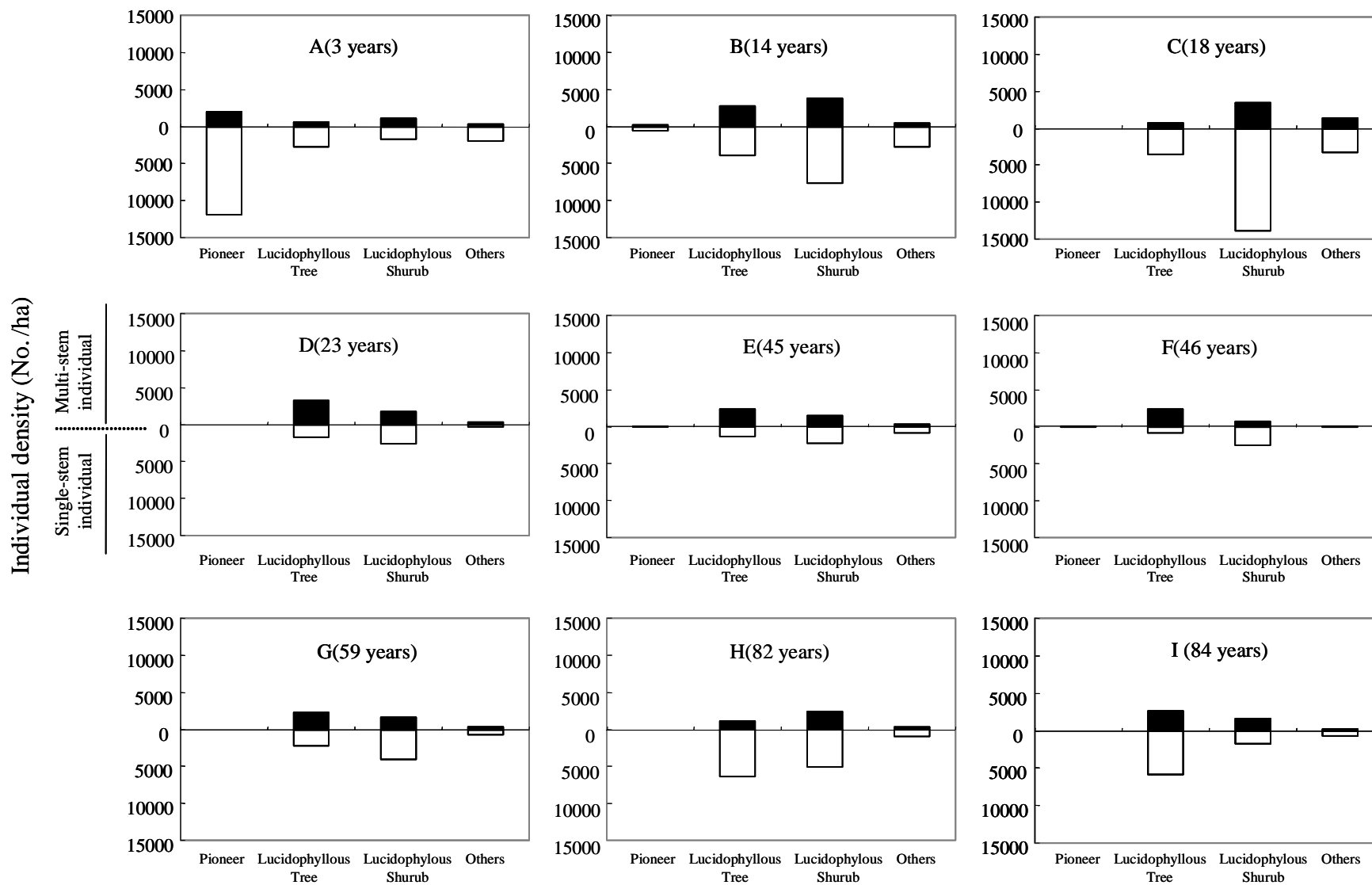


図-4.井藤ら

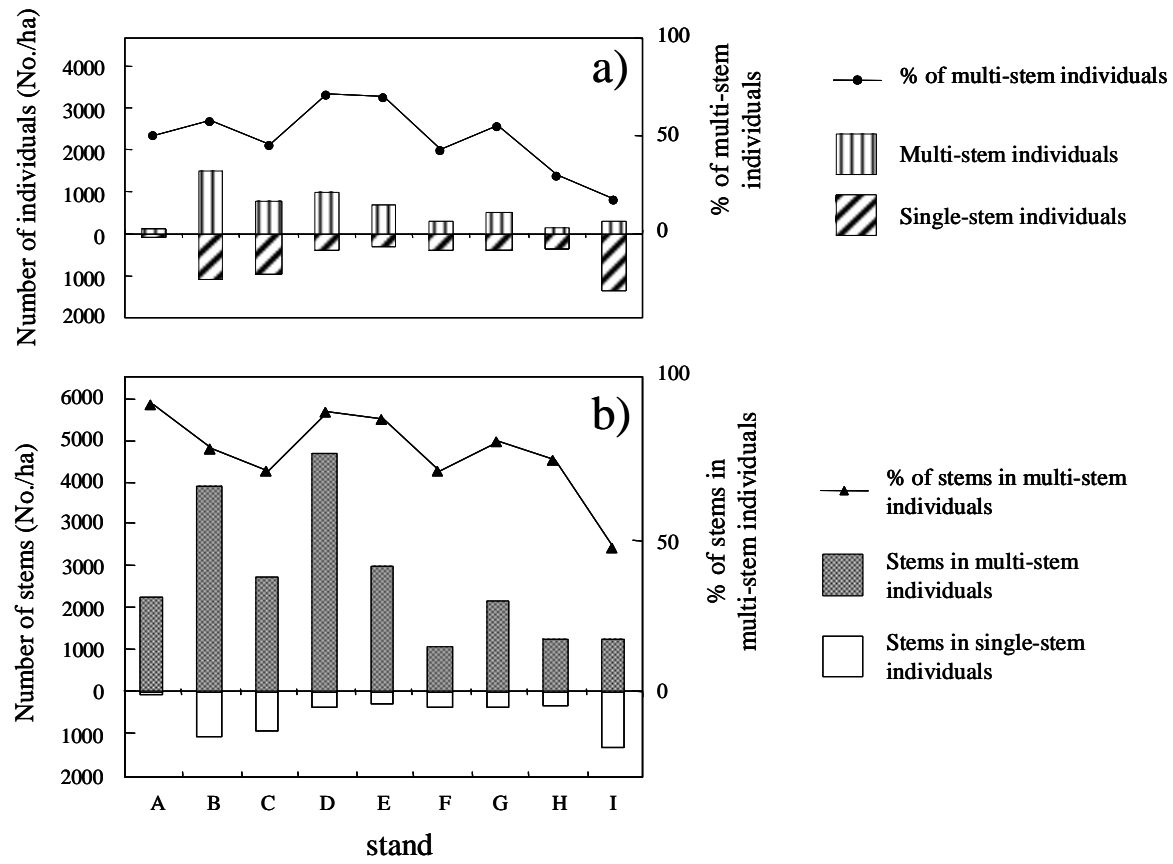


Table 1. Stand age, area, slope position and summary of stand structure in each stand.

表-1 各林分の林齢, 面積, 斜面位置および林分構造の概要

Stand	Stand age (yr)	Area (ha)	Slope position	Average height (m)	Maximum height (m)	Individual density (No. /ha)	Stem density (No. /ha)	Gleason's <i>d</i>	RLI (%)		
A	3	0.03	upper and lower slope	1.4	5	28267	43300	21.4	-	-	
B	14	0.01	upper slope	3.1	10	26400	50900	18.0	1.8	(0.7)	c
C	18	0.01	upper slope	2.5	12	45600	69120	18.4	1.5	(0.8)	c
D	23	0.01	upper slope	3.9	11.5	11900	43500	8.0	0.8	(0.5)	c
E	45	0.01	upper slope	4.2	13	10300	29200	11.5	3.6	(1.1)	b
F	46	0.01	upper slope	4.6	15	7600	19000	6.0	2	(0.8)	bc
G	59	0.02	upper slope	2.4	14	15350	29350	15.2	3.1	(1.3)	b
H	82	0.02	upper and lower slope	2.5	14	17250	28900	17.4	3.6	(1.4)	b
I	84	0.02	upper and lower slope	2.1	30	27000	42750	24.7	5.9	(2.8)	a

RLI: Relative light intensity measured at 1m above ground surface. Figures in parentheses indicate standard deviations. Same letters (small letter) indicate no significant difference (Tukey's HSD, $p>0.05$)

RLI: 地上高 1m の地点で測定された相対照度。括弧内の数値は標準偏差を示す。同じアルファベット(小文字)は平均値間に有意差が無いことを示す (Tukey's HSD, $p>0.05$)。

Table 2. Multi-stem-individual ratio, average stem number per individual and average coefficient of variation of stem height of multi-stem individual in relation to canopy trees in each stand. The same alphabet (small letter) shows no difference in average stem number per individual and average coefficient of variation of stem height of multi-stem individual (Scheffe, $p<0.05$).

表-2 各林分の林冠構成個体の多幹率, 1 個体当たりの平均幹本数および多幹個体の樹高の変動係数の平均値.

同じアルファベット(小文字)は, 1 個体当たりの平均幹本数および多幹個体の樹高の変動係数の平均値に差がないことを示す (Scheffe, $p<0.05$).

Stand	Multi-stem-individual ratio (%)	Average stem number per individual	Average coefficient of variation of stem height of multi-stem individual (%)
A	13.4	1.8 b	58.1 b
B	54.8	2.2 b	45.3 b
C	43.8	2.1 b	28.2 ab
D	71.4	4.4 a	100.9 a
E	58.3	2.9 b	65.2 ab
F	42.9	2.1 b	81.8 ab
G	54.2	2.6 b	91.8 ab
H	20.0	2.5 b	127.5 ab
I	28.6	2.2 b	86.5 ab

Appendix. Species list of each species type.

付表 樹種タイプ別の樹種名リスト

Species type	Species name	Nomenclature by Ohwi and Kitagawa (1992)	
Lucidophyllous tree	スダジイ	<i>Castanopsis sieboldii</i>	
	ツブラジイ	<i>Castanopsis cuspidata</i>	
	クスノキ	<i>Cinnamomum camphora</i>	
	ヤブニツケイ	<i>Cinnamomum japonicum</i>	
	ユズリハ	<i>Daphniphyllum macropodum</i>	
	ヒメユズリハ	<i>Daphniphyllum teijsmannii</i>	
	トキワガキ	<i>Diospyros morrisiana</i>	
	イスノキ	<i>Distylium recemosum</i>	
	ホルトノキ	<i>Elaeocarpus sylvestris</i>	
	ツゲモチ	<i>Ilex goshiensis</i>	
	モチノキ	<i>Ilex integra</i>	
	クロガネモチ	<i>Ilex rotunda</i>	
	カゴノキ	<i>Litsea coreana</i>	
	ハリハリノキ	<i>Litsea acuminata</i>	
	ヤマモモ	<i>Myrica rubra</i>	
	イヌガシ	<i>Neolitsea aciculata</i>	
	シロダモ	<i>Neolitsea sericea</i>	
	マテバシイ	<i>Lithocarpus edulis</i>	
	ホソバタバ	<i>Machilus japonica</i>	
	タブノキ	<i>Machilus thunbergii</i>	
	イヌマキ	<i>Podocarpus macropyllus</i>	
	アラカシ	<i>Quercus glauca</i>	
	ハナガガシ	<i>Quercus hondae</i>	
	ウラシロガシ	<i>Quercus salicina</i>	
	イチイガシ	<i>Quercus gilva</i>	
	モッコク	<i>Ternstroemia gymnanthera</i>	
	Lucidophyllous shrub	タニワタリノキ	<i>Adina pilulifera</i>
		アオキ	<i>Aucuba japonica</i>
		ヤブツバキ	<i>Camellia japonica</i>
		サカキ	<i>Cleyera japonica</i>
		アリドオシ	<i>Damnacanthus indicus</i>
		カクレミノ	<i>Dendropanax trifidus</i>
ナワシロクミ		<i>Elaeagnus pungens</i>	
ヒサカキ		<i>Eurya japonica</i>	
ヤツデ		<i>Fatsia japonica</i>	
イヌビワ		<i>Ficus erecta</i>	
ホソバイヌビワ		<i>Ficus erecta f.sieboldii</i>	
クチナシ		<i>Gardenia jasminoides</i>	
シイモチ		<i>Ilex buergeri</i>	
ナナミノキ		<i>Ilex chinensis</i>	
ルリミノキ		<i>Lasianthus japonicus</i>	
ネズミモチ		<i>Ligustrum japonicum</i>	
イスセンリョウ		<i>Maesa japonica</i>	
ヤマビワ		<i>Meliosma rigida</i>	
リンホク		<i>Prunus spinulosa</i>	
タイミンタチバナ		<i>Rapanaea neriiifolia</i>	
ミズハイ		<i>Symplocos glauca</i>	
クロキ		<i>Symplocos kuroki</i>	
クロハイ		<i>Symplocos prunifolia</i>	
カンザブドウノキ	<i>Symplocos theophrastaefolia</i>		

Appendix. Species list of each species type. (Continued)

付表 樹種タイプ別の樹種名リスト(つづき)

Species type	Species name	Nomenclature by Ohwi and Kitagawa (1992)	
Pioneer	ネムノキ	<i>Albizia julibrissin</i>	
	タラノキ	<i>Aralia elata</i>	
	クサキ	<i>Clerodendrum trichotomum</i>	
	マルバウツギ	<i>Deutzia scabra</i>	
	カラスサンショウ	<i>Zanthoxylum ailanthoides</i>	
	ノリウツギ	<i>Hydrangea paniculata</i>	
	イイギリ	<i>Idesia polycarpa</i>	
	アカメガシワ	<i>Mallotus japonicus</i>	
	ヌルデ	<i>Rhus javanica</i> var. <i>roxburghii</i>	
	ハゼノキ	<i>Rhus succedanea</i>	
	ヤマウルシ	<i>Rhus trichocarpa</i>	
	ヤマイバラ	<i>Rosa sambucina</i>	
	クマイチゴ	<i>Rubus crataegifolius</i>	
	ナガハモミイチゴ	<i>Rubus palmatus</i>	
	ニワトコ	<i>Sambucus racemosa</i> ssp. <i>sieboldiana</i>	
	キブシ	<i>Stachyurus praecox</i>	
	イワガネ	<i>Villebrunea frutescens</i>	
	ツクシヤブウツギ	<i>Weigela japonica</i>	
	Others	イタヤカエデ	<i>Acer mono</i>
		ヤマヒハツ	<i>Antidesma japonicum</i>
ムラサキシキブ		<i>Callicarpa japonica</i>	
ヤブムラサキ		<i>Callicarpa mollis</i>	
ミスギ		<i>Cornus controversa</i>	
クマノミスギ		<i>Cornus macrophylla</i>	
カキノキ		<i>Diospyros kaki</i>	
コバンモチ		<i>Elaeocarpus japonicus</i>	
コマユミ		<i>Euonymus alatus</i> f. <i>striatus</i>	
ゴンズイ		<i>Euscaphis japonica</i>	
ヤマトアオダモ		<i>Fraxinus longicuspis</i>	
マルバアオダモ		<i>Fraxinus sieboldiana</i>	
ハナイカダ		<i>Helwingia japonica</i>	
タマミズキ		<i>Ilex micrococca</i>	
カナクキノキ		<i>Lindera erythrocarpa</i>	
ホオノキ		<i>Magnolia hypoleuca</i>	
ヤマグワ		<i>Morus bombycis</i>	
コバンノキ		<i>Phyllanthus flexuosus</i>	
クロマツ		<i>Pinus thunbergii</i>	
ケカマツカ		<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>zollingeri</i>	
ヤマザクラ		<i>Prunus jamasakura</i>	
コナラ		<i>Quercus serrata</i>	
ミサオノキ		<i>Randia cochinchinensis</i>	
コバノミツバツツジ		<i>Rhododendron reticulatum</i>	
エゴノキ		<i>Styrax japonica</i>	
コバノガマズミ		<i>Viburnum erosum</i> var. <i>punctatum</i>	