

アカマツ・ヒノキ・広葉樹混交林の構造と二次遷移

赤井 龍男・阪上 俊郎・大野 次朗

Structures and Secondary Succession in Mixed Forest of *Pinus densiflora*, *Chamaecyparis obtusa* and Broad Leaved Tree.

Tatsuo AKAI, Toshio SAKAUE and Jiro OHNO

要 旨

本報告は京都市北部郊外の京都大学演習林上賀茂試験地に存在する二次林の諸構造を解析、記録するとともに、遷移の過程を推定しようと試みたものである。調査は現在若いアカマツが優占するヒノキ・広葉樹混交林（林分Ⅰ）と、ヒノキが優占するアカマツ・広葉樹混交林（林分Ⅱ）の16×16 m の方形プロットで行なった。

林分Ⅰは閉鎖状態ではなく、下層にヒノキ稚樹や広葉樹が多い。林分Ⅱは閉鎖林で、ヒノキの枯死木が多く、下層植生も少ない。上層に混交する広葉樹のうち、約1/3が常緑広葉樹である。この天然生林におけるヒノキの樹高分布型は、相対的な立木密度の増加に従って、更新の継続している状態のL型から競争状態の正規型へ変化していくものと思われる。

森下の分散指数 (I_s) および厳の平均こみあい度 ($\bar{m}^*$) と平均密度 (m) の関係を用いて林木や稚樹の分布様式を解析した結果、ヒノキの優勢木はランダムに分布するが、劣勢木や稚樹は集団をもつ集中分布を示す。特に林分Ⅰの稚樹の集中性はきわめて高く、一方集団内も集団間もランダム分布を示す。またアカマツと広葉樹の分布様式は、大きい集団をもつ集中分布である。林分Ⅱの枯死木は明らかに集中的に分布し、寄り集まって枯死しているようである。

森下の分布相関指数 (R_s'') を用いて解析したところ、上層を共有するアカマツとヒノキは、互いにさけ合って分布している。また階層間では、ヒノキの優勢木と劣勢木との間に正の相関が認められ、劣勢木が被圧されている状態を示している。これに反し、ヒノキ稚樹は相反の状態を示し、優勢木の樹冠のすき間に更新しているようである。

森林の相観は最上層から樹高の1/2下方までの階層に含まれる樹種の本数割合で特徴付けられる。すなわち林分Ⅰではアカマツ約77%，林分Ⅱではヒノキ72%で、それぞれの樹種が優占している。上層から順次積算した無被陰の樹冠面積に対する被陰樹冠面積の関係は指数関数的で、切片の値からアカマツがヒノキより陽性種であること、ヒノキでは密度が高くなると被陰樹冠の増加率は小さくなることがわかった。

資料木の年齢解析から、調査林分はヒノキ、アカマツ混交林を、林分Ⅰは約30年前に皆伐し、林分Ⅱは約50年前に皆伐、約30年前に間伐した後、自然に放置された二次林であり、さらに伐採前すでに林内に更新していたヒノキの稚樹や、伐採後あるいは間伐後更新したいろいろな樹木が生長した森林であることが明らかになった。したがって以上のことから、林分Ⅱは林分Ⅰより森林の発達が人為的に進められた森林であると判断されよう。

はじめに

近畿から中国山陽地方にかけての天然生二次林にはアカマツを主体にした陽樹林が多いが、燃料用としての広葉樹利用の減少、マツクイムシ被害の増大などの影響もあって、最近アカマツ林の衰退が目立ってきている。そしてアカマツに変わりヒノキや広葉樹が次第に優勢になりつつあるが、これはまたアカマツが極相種ではなく植生遷移の過程の初期にあらわれる陽樹であるため、自然放置するとやがて陰樹におき変わって行くからであるとされている^{1,2,3)}。特に京都市周辺ではヒノキの侵入が多く、一時的にヒノキが優占するようになるが、さらに遷移が進むと暖(温)帯林の代表とされるシイ、カシ類の常緑広葉樹(照葉樹)林になると思われている⁴⁾。しかし実際に遷移がどのように進むかどうかは確かめられていない。

このように森林が伐採など何らかの原因で破壊された後自然の推移にゆだねておくと、いわゆる二次遷移が始まるが、極相に至るまでの間、気候、土壌、植物相互の関係などさまざまな要因が働き、種組成とか平面的には分布様式、垂直方向には階層構造の移り変わりがそこにみられるはずである。しかし現在の情報量では数百年以上のながい遷移の流れの中で、現実の森林が一体どの過程にあるのか、すなわち未来の遷移方向は勿論、過去の歴史を正確に把握することさえ容易でない。また最近^{5,6)}これまでえられた知見から数学モデルによって遷移の姿を追跡しようという試みがなされているが、定量的データが少ないため現在はまだ推定の精度が低い。したがってもっとも正確な遷移の情報、知見は、各種の環境下における長期間の記録の積重ねによってえられるといえよう。しかしながら遷移の解析に役立つような過去の記録は、種組成の記録以外ほとんどみかけない。

本研究は以上のような観点から、京都大学演習林上賀茂試験地に存在する伐採後数十年間放置された二次林について、その立木構成、分散構造および垂直構造の現状を明らかにするとともに伐倒木の年齢解析も加えて遷移の過程を推定しようと試みたものである。しかし森林の遷移に対して主要な役割をもっているとされる光、土壌、種子などの要因については今回はふれなかった。ただこの調査資料がヒノキの天然更新や針広混交型の風致林の造成に対して有力な知見を与えるとすれば幸いである。

本報告は分散構造や垂直構造の調査解析をそれぞれ阪上と大野が行ない、三者によってとりまとめたものである。資料の収集にあたり鬼石長作技官の多大な助力ならびに演習林関係者の協力があつた。各位に深く感謝の意を表したい。

1. 調査地の概況

調査は京都市街地の北東部に位置する京都大学農学部附属演習林上賀茂試験地の24林班(3.1 ha)と26林班(2.5 ha)で行なった。両林分とも昭和33年に国有林から移管されたもので、中腹を境にして相観が異なり、以前は両林班とも2小班に区画されていたようである。すなわち本調査の終了後発見した大阪営林局の森林調査簿(昭和29~38年)によると、斜面下部は昭和21年に上部は大正12~14年の間に伐採された記録があり、伐採後はいずれも天然下種更新にま

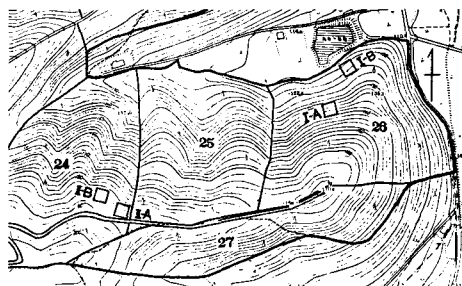


Fig. 1. Map of sample plots in Kamigamo Experimental Forest.

かせてあったようである。したがって現在の林相はいずれも天然生の二次林であるが、後述のように下部は若いアカマツ優勢林、上部はヒノキ優勢林とその相観が異なっている。そこで調査地を2大別することにし、下部は林分Ⅰとして26林班に、上部は林分Ⅱとして24林班に設定し、さらに調査項目、伐倒、調査年度のちがいなどから2つずつ隣接して16×16 mのプロットを設け、それぞれ分散構造の調査プロットAと垂直構造の調査プロットBとした。各プロットの位置はFig. 1のようである。

両林分とも北西に面し、傾斜は林分Ⅰは約24°、林分Ⅱは約21°である。土壌型は尾根筋ではB₀型、中腹以下はB_D型であるが、全般に瘠悪な土壌でヒノキ、アカマツの生長はあまりよくない。

2. 種組成と直径、樹高分布

種組成および立木の構成状態の調査は主としてプロットⅠ—A、Ⅱ—Aにおいて行なった。昭和49年現在の種組成および林分量はTable 1～3のようであった。

プロットⅠ—AはTable 1, 2から明らかなように、平均樹高約7 mのアカマツを最上層木にしてその下にヒノキや広葉樹が混生するが、一般のアカマツ林のように二段林⁹⁾にはなっていない。そして優勢木（プロットⅠ—Aでは樹高5.5 m以上の上層木）の中ではヒノキが本数、胸高断面積合計とも多い。しかし上層木の断面積合計は約23 m²/haで完全な閉鎖状態には至っていない。5.5 m以下の下層種はヒノキと20数種の広葉樹で比較的本数の多いのはヒサカキである。また全樹種のうち約1/3が常緑広葉樹である。

プロットⅡ—AはTable 3のように、大部分ヒノキで占められ、アカマツは著しく少なく、相観はヒノキの純林にみえるほどである。優勢木（プロットⅡ—AではH>6 m）の胸高断面積合計は約30 m²/haで閉鎖状態が進んでいるため、中、下層にヒノキの枯死木が多数みられる。またヒノキ稚樹（高さ0.5 m以下）はほとんど成立せず、林床植生もヒサカキ、アセビ、サカキなどが散生するのみで著しく少ない。上層に混生する広葉樹の種のうち、約1/3が常緑広葉樹であり、さらに暖帯の指標とされるカシ類のうち、すでにアラカシが成立しつつあるのは興味深い。

つぎにプロット内に成立している各樹種の大きさの分布特に樹高分布についてみてみよう。Fig. 2はプロットⅠ—Aにおける樹高0.5 m以上のヒノキとアカマツの樹高階別の本数分布を示したものである。アカマツは図から明らかなように、ほぼ正規型の分布をしており、ほとんど個体が上層空間にまで出ているが、中層以下にはみられず後継樹は全くないことになる。

Table 1. Composition of dominant trees in Plot (Stand) I—A

Species	Number of trees per hectare	Basal area per hectare (m ²)	Mean height (m)
アカマツ (<i>Pinus densiflora</i>)	1,836	7.36	6.99
ヒノキ (<i>Chamaecyparis obtusa</i>)	7,695	11.79	4.09
リョウブ (<i>Clethra barbinervis</i>)	2,930	1.57	—
ゴンゼツ (<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>)		1.02	—
タカノツメ (<i>Evodiopanax innovans</i>)		0.65	—
○ソヨゴ (<i>Ilex pedunculosa</i>)		0.66	—
○カナメモチ (<i>Photinia glabra</i>)		0.08	—
イソノキ (<i>Rhamnus crenata</i>)		0.04	—

○: Evergreen broad-leaf trees. The mark applies in Table 2, 3.

Table 2. Number of species of undergrowth in Plot I—A

Species	Number of trees per hectare
ヒ ノ キ (<i>Chamaecyparis obtusa</i>) H<0.5m	14,375
○ヒ サ カ キ (<i>Eurya japonica</i>)	18,281
コバノ ミツバツツジ (<i>Rhododendron reticulatum</i>)	8,164
○ア セ ビ (<i>Pieris japonica</i>)	6,211
ネ ジ キ (<i>Lyonia elliptica</i>)	3,203
ヤ マ ウ ル シ (<i>Rhus trichocarpa</i>)	2,109
ウ ス ノ キ (<i>Vaccinium hirtum</i>)	1,992
○サ カ キ (<i>Cleyera japonica</i>)	1,523
モ チ ツ ツ ジ (<i>Rhododendron macrosepalum</i>)	1,133
ツクバネウツギ (<i>Abelia spathulata</i>)	1,016
○ソ ヨ ゴ (<i>Ilex pedunculosa</i>)	781
○シャ シ ャ ン ポ (<i>Vaccinium bracteatum</i>)	547
○カ ナ メ モ チ (<i>Photinia glabra</i>)	312
リ ヨ ウ ブ (<i>Clethra barbinervis</i>)	195
ク リ ノ キ (<i>Castanea crenata</i>)	117
○ア ラ カ シ (<i>Quercus glauca</i>)	156
ア オ ハ ダ (<i>Ilex macrospora</i>)	117
ゴ ン ゼ ツ (<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>)	78
コ ナ ラ (<i>Quercus serrata</i>)	39
タ カ ノ ツ メ (<i>Evodiopanax innovans</i>)	39
○イ ス ツ ゲ (<i>Ilex crenata</i>)	39
○ク ロ ソ ヨ ゴ (<i>Ilex longipedunculata</i>)	39
イ ソ ノ キ (<i>Rhamnus crenata</i>)	39
Others	rare

Table 3. Composition of dominant trees in Plot II—A

Species	Number of trees per hectare	Basal area per hectare (m ²)	Mean height (m)
ヒ ノ キ (<i>Chamaecyparis obtusa</i>)	12,030	24.52	5.12
〃 (〃)-Dead trees	7,850	0.75	—
ア カ マ ツ (<i>Pinus densiflora</i>)	234	1.13	6.80
リ ヨ ウ ブ (<i>Clethra barbinervis</i>)	2,890	4.19	—
タ カ ノ ツ メ (<i>Evodiopanax innovans</i>)			
ネ ジ キ (<i>Lyonia elliptica</i>)			
ゴ ン ゼ ツ (<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>)			
○ア ラ カ シ (<i>Quercus glauca</i>)			
ソ ヨ ゴ (<i>Ilex pedunculosa</i>)			
○カ ナ メ モ チ (<i>Photinia glabra</i>)			
○シャ シ ャ ン ポ (<i>Vaccinium bracteatum</i>)			

Undergrowths so *Eurya japonica*, *Pieris japonica*, *Cleyera japonica* etc. are a few.

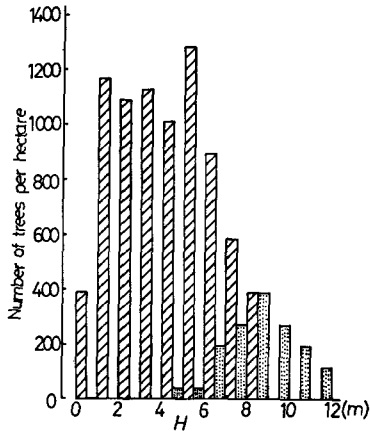


Fig. 2. Height distribution of *Chamaecyparis obtusa* (oblique line) and *Pinus densiflora* in Plot (Stand) I-A.

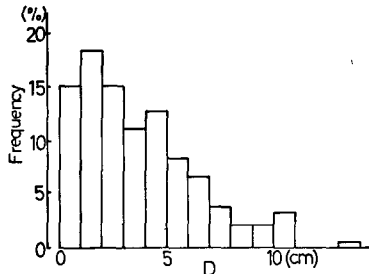


Fig. 3. Frequency distribution of diameter breast high (D) of *Chamaecyparis obtusa* in Plot I-A.

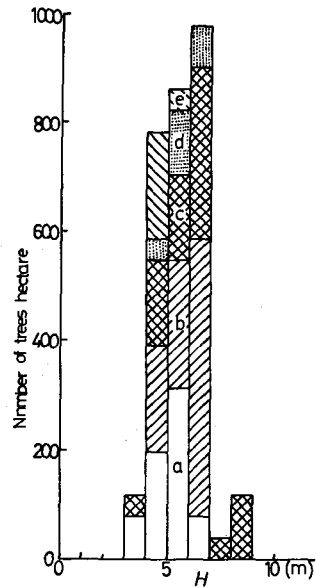


Fig. 4. Height distribution of broad leaved trees in Plot I-A.

- a: *Evodiopanax innovans*
- b: *Clethra barbinervis*
- c: *Acanthopanax sciadophylloides*
- d: *Ilex pedunculosa*
- e: Others

プロット I-A のヒノキの樹高分布はアカマツに続く上層から下層までくまなく分布し、高さ 0.5 m 以下の稚樹まで含めれば L 型分布に近い型となり、更新が継続していることを示している。一方このヒノキの直径分布をみると Fig. 3 のようで、かなりはっきりした L 型分布を示すが、これは密度の高い状態における樹木間の競争の激しさをあらわしているのではなく、前述のように比較的林内が明るい^{10, 11)}ため、更新が継続している状態であることを示している。

広葉樹の樹高分布は Fig. 4 のようで、ほとんどは樹高 4~7 m の間にあり、バラツキが少ない。すなわち広葉樹のほとんどは中層に存在し、ほぼ一定の樹高階にあるようである。

プロット II-A におけるヒノキおよびアカマツと広葉樹の樹高分布はそれぞれ Fig. 5, 6 に示したようである。ヒノキの分布型は枯死木も含めるとプロット I-A と同様ほぼ L 型を示すが、生立木だけについてみるとほぼ正規型である。これは未閉鎖のプロット I-A が更新を継続しているに反し、このプロットは閉鎖が進み個体間の競争が激しくなってきたため、被圧された下層の個体から^{10, 11)}枯死していくためと考えられる。

一方プロット II はアカマツが著しく少ないので広葉樹と一緒にして樹高分布を Fig. 6 に示したが、広葉樹の樹高分布はプロット I-A と同様、ほとんどは 4~7 m の樹高階すなわち中層に存在するようであった。

以上のように天然生林においては相対的な立木密度の増加、閉鎖の進行に従ってヒノキの樹高

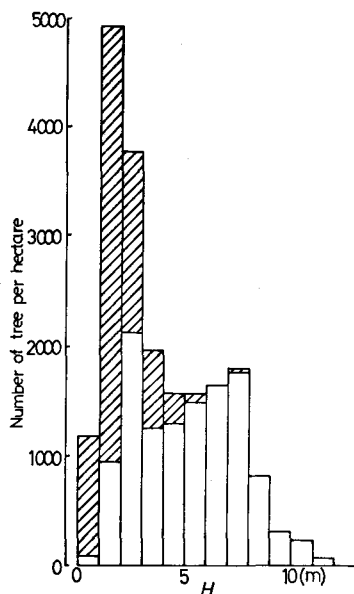


Fig. 5. Height distribution of *Chamaecyparis obtusa* in Plot (Stand) II-A.
Oblique line: dead trees

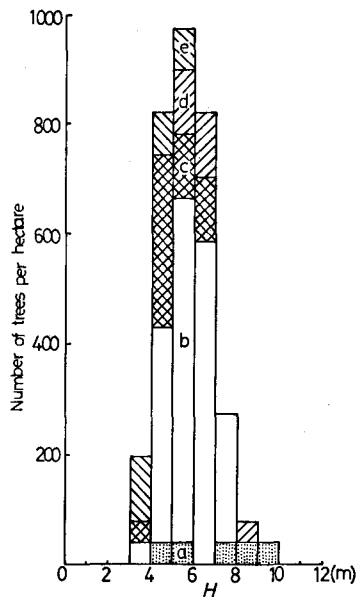


Fig. 6. Height distribution of *Pinus densiflora* and broad leaved trees in Plot II-A.

a: *Pinus densiflora*
b: *Evodiopanax innovans*
c: *Lyonia elliptica*
d: *Clethra barvinervis*
e: Others

分布は更新の継続している状態の L 型から競争状態の正規型へ変化していくものと思われる。

3. 林木の分布様式

天然生林あるいは択伐林などを客観的に把握する方法として前述のような直径とか樹高の分布型を用い論議されてきたが、それはあくまで群落の平均値的（あるいは総数として）な構造であり、各個体あるいは個体群の相互の平面的、空間的関係をあらわしたものではない。このように種個体群の分布様式の解析方法としてはいろいろな提案があるが、LLOYD により提案され¹³⁾ 厳が^{14, 15)} 発展させた平均こみあい度 (mean crowding, m^*) と平均密度 (m) の関係とか、森下の分散指数 (index of dispersion, I_s) は、これらの関係にある程度確かな知見を与える。最近これらの方法を用いた森林に対する分布様式の解析が次第に行なわれるようになってきた。¹⁶⁾ ^{17, 18, 19, 20, 21, 22, 23)}

しかし林木の場合はその個体の大きさに対する適当な調査枠の広がり方を考えると地形、土壌などの環境が不均質になりやすいこと、傾斜地では林木の立つ位置と樹冠の空間的位置とにずれが生じやすいこと、生長や遷移の進行の速度が比較的遅く、分布様式の時間的変化を追跡ににくいことなどいろいろな問題がある。ただこのようなことを充分認識した上で解析を行なうならば、林木の生長あるいは遷移にともなう分散構造の変化についてある程度の予見がえられるであろう。したがってここでは最小枠を 1×1 m とした 16×16 m の方形調査地を条件の均一なプロット I-A, II-A に設け、全個体の D (または D_0) と H を測定し、各樹種の階層別の分布様式をもとめ検討することにした。

Fig. 7 はプロット I—A における各樹種とヒノキの階層別の分散指数 (I_s) と枠サイズ (方形区面積) の関係を示したものである。また同じ資料でヒノキだけについて平均こみあい度 ($\bar{m}^*$) と平均密度 (m) の関係を Fig. 8 に示した。

まずヒノキについて検討してみよう。優勢木 (プロット I—A では樹高 5.5 m 以上の上層木) の分布はほぼランダムで、全体的には Fig. 8 から認められるように切片 $\alpha = 0$ で個々の優勢木はランダムに分布しているようである。これに反し劣勢木の分布は明らかに強い集中性を示し、個体間にも正の集合性がみられ集団 (clump, colony) をもつ分布といえる。そして集団内部の分布

はランダムであるが集団自体の分布は集中分布する傾向が認められる。したがって森林の上層を占める優勢木はランダムに分布するが、劣勢木は後述の広葉樹とその間を埋めるように集中的に分布していると考えられる。ヒノキの優勢木、劣勢木を合わせた全個体についてみると、より本数の多い劣勢木の分布に影響されて集中分布する傾向を示している。

一方、最下層の天然生ヒノキ稚樹 (ここでは高さ 0.5 m 以下とする) は、

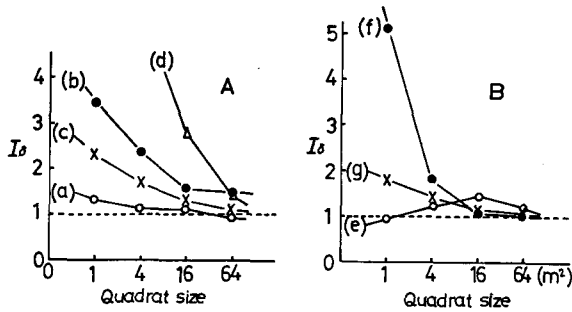


Fig. 7. I_s (index of interspecific correlation) — quadrat size relations in the populations of forest of Plot I—A.

A: *Chamaecyparis obtusa*

- (a): Dominant tree ($H > 5.5m$)
- (b): Dominated tree ($H < 5.5m$)
- (c): Total (a+b)
- (d): Seedlings ($H < 0.5m$)

B:

- (e): *Pinus densiflora*
- (f): Broad leaved tree
- (g): All trees (included *Chamaecyparis obtusa*)

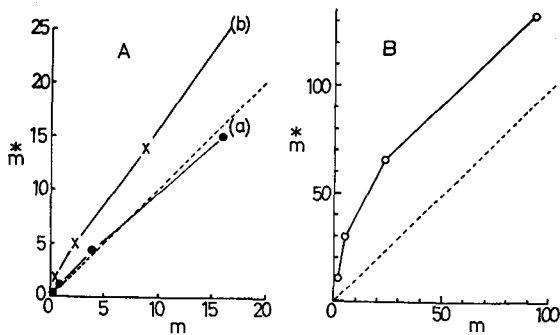


Fig. 8. Relations of mean crowding ($\bar{m}^*$) to mean density (m) in the distributions of *Chamaecyparis obtusa* of Plot I—A.

A: Trees ($> 0.5m$ height)

- (a): Dominant tree
- (b): Dominated tree

B: Seedlings ($< 0.5m$ height)

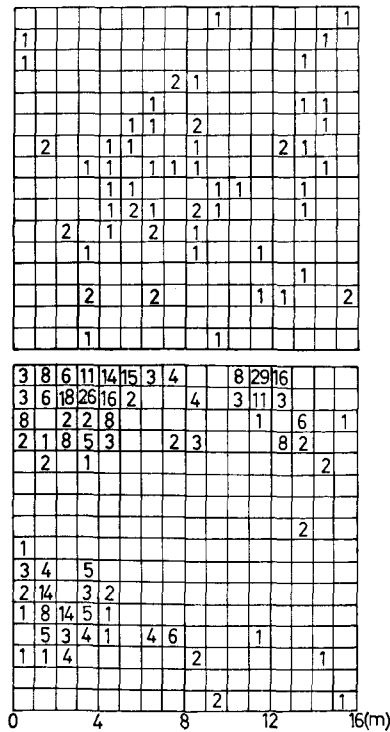


Fig. 9. Number of *Chamaecyparis obtusa* at 1x1m quadrat in Plot I—A.
Upper: Dominant trees ($H > 5.5m$)
Lower: Seedlings ($H < 0.5m$)

集中分布を示しその集中性はきわめて高い。そして集団をもつ分布型を示し、集団内部の分布はランダム、集団自体の分布もほぼランダムといえよう。これはヒノキ稚樹の成立できるある広がりをもった最適空間がランダムに存在するが、それ以外では更新が困難であることを意味していると考えられる。たとえば Fig. 9 に示したヒノキ優勢木の分布図とヒノキ稚樹の分布図を重ねてみればある程度理解されるであろう。このような稚樹の集中分布は他の報告^{24, 25)}と同じ傾向を示している。

アカマツの分布は Fig. 7 から認められるように、大きい集団をもった集中分布で、集団内部の分布は一様であると解される。しかしプロット I—A におけるアカマツの分布はほとんど下方に片寄っているので、全体としてみると上述のような分布型になるが、もともと上木が純林状のアカマツ林ではコロニー内部の分布と同様ランダムあるいは一様的に分布する傾向をもつと思われる。それが集中分布を示すというのは、マツクイムシ被害などの影響もあって本試験地のアカマツは遷移の進行過程の衰退期にあるといえるかも知れない。

つぎに広葉樹について検討してみよう。このプロットは Table 1, 2 に示したように、多くの種類を含み、その分布様式は樹種の性質によってそれぞれ異なると思われるが、広葉樹として一括してみると Fig. 7 から明らかなように著しい集中性を示す。しかも集団をもつ分布で集団内部はランダム、集団自体の分布はやや一様な傾向を示すようである。これは広葉樹には株立ちするものが多いことと関連があると考えられる。

以上のうち稚樹を除いた全種、全個体の分布様式は、Fig. 7 のように、やや集中的である。充分遷移の進んだ天然生林では、群落全体の分布様式はランダムになるという報告からすると、この林分は遷移の初期段階にあるともいえよう。そして本林分の分布様式は強い集中分布を示す本数の多いヒノキ劣勢木の存在に大きく影響されているものと思われる。

ヒノキが優占するプロット II—A の各林木の分布様式は、基本的にはプロット I—A と同じ傾向をもっている。すなわち Fig. 10 の I_s —枠サイズ関係から認められるように、ヒノキに関しては、優勢木（プロット II—A では樹高 6 m 以上の上層木）はランダム分布、

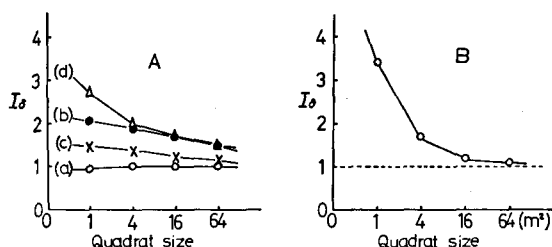


Fig. 10. I_s —quadrat size relations in the populations of Plot II—A.

A: *Chamaecyparis obtusa*

- (a) Dominant tree ($H > 6m$)
- (b) Dominated tree ($H < 6m$)
- (c) Total (a+b)
- (d) Dead tree

B: *Pinus densiflora* and broad leaved tree

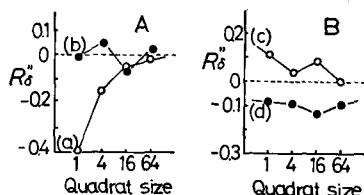


Fig. 11. R_s'' (index of interspecific correlation)²⁵⁾ —quadrat size relations between two species or two strata in Plot I—A.

A: Two species

- (a): *Pinus densiflora*—*Chamaecyparis obtusa* of dominant tree ($H > 5.5m$)
- (b): *Pinus densiflora*—*Chamaecyparis obtusa* of dominated tree ($H < 5.5m$)

B: Two strata of *Chamaecyparis obtusa*

- (c): Dominant tree—Dominated tree
- (d): Dominant tree—Seedlings

劣勢木は集団をもつ集中分布で、集団内部の分布はランダム、集団自体の分布は集中的な傾向を示す。

一方、プロットⅡ-Aの林内には前述のようにヒノキ稚樹はほとんどないが、枯死木が多いので、その分布様式を調べてみると比較的強い集中分布を示し、部分的にかたまって枯死木を生じていることがわかる。これは被圧木が次第に枯死していくことから考えて、劣勢木と同じ分布様式をとるのは当然であろう。

プロットⅡ-Aにはアカマツが少ないので、広葉樹と一緒にして分布様式を調べてみると (Fig. 11) これらヒノキ以外の全個体の分布は集団をもつ集中分布で、集団内部もそれ自体ランダム分布であり、上層優占種のヒノキの空間をうめるように分布しているものと思われる。

4. 樹種間、階層間の分布相関

各個体の平面的な分布様式は前述のように各樹種、各階層によって特徴を示すが、それぞれの空間的な配置は互いにかかわりをもつのか、複雑な天然生林の階層構造を明らかにするための一つの重要な問題であるといえよう。そこで森下の集団間の分布相関 (inter specific correlation) を用いて解析してみた。改正された2つの集団間の分布相関の指数 R_s'' はつぎのようである。

$$R_s'' = C_s' - W_s' = \frac{\sum_i x_{1i} x_{2i}}{\bar{\delta}_g N_1 N_2} - \frac{1}{l \bar{\delta}_g}$$

$$\bar{\delta}_g = \frac{\sum_i x_{1i}(x_{1i}-1) + \sum_i x_{2i}(x_{2i}-1)}{N_1(N_1-1) + N_2(N_2-1)}$$

l : 方形区数

x_{1i}, x_{2i} : 1群および2群の第*i*番目の方形区における個体数

N_1, N_2 : 1群および2群の個体数

$R_s'' > 0$ 両群間に正の相関 (相引的)

$R_s'' = 0$ 両群は独立に分布

$R_s'' < 0$ 両群間に負の相関 (相反的)

同じ林分内の各樹木の分散構造が主として光条件に支配されているとすると、傾斜地では特に広葉樹は斜面の下側に傾きやすく、樹冠の空間的な位置と幹の根元の場合とは平面的にずれるので、 R_s'' を用いる場合は注意する必要がある。したがってここでは直立する性質のあるヒノキとアカマツについて解析してみた。

Fig. 11 はプロットⅠ-Aにおける樹種間、階層間の R_s'' と幹サイズの関係を示したものである。まずアカマツとヒノキ優勢木の R_s'' はマイナスで負の相関があり、上層階を共有する両種共同体は互いに強くさけあって分布しているといえる。アカマツとヒノキの劣勢木との間には一定の相関がみられず、幹の大きさによって種々に変化し、独立的に分布する傾向がある。

つぎにヒノキの階層間の分布相関をみてみよう。Fig. 11-Bから認められるように、ヒノキ優勢木と劣勢木は正の相関があり、優勢木の下に被圧されている状態を示すと思われるが、優勢木とヒノキ稚樹とはさけあいの状態にあり、Fig. 9からも認められるように稚樹は優勢木の樹冠下をさけて光条件の適切な樹冠のすき間によく更新しているようである。

上層林冠をヒノキが優占するプロットⅡ-Aでのヒノキの階層間の R_s'' と幹サイズの関係は

Fig. 12 のようである。優勢木と劣勢木との相関はプロット I—A と同様、株サイズの大きさによって異なるが、小さい株サイズでは正の相関があることから、優勢木の被圧を強くうけたものは次第に枯死していくであろう。すなわちこの枯死木とヒノキ全個体との R_s'' は Fig. 12 のように正の相関をもつことから、ヒノキの枯死木は現在生存している個体の被圧をうけて枯死していったものと思われる。

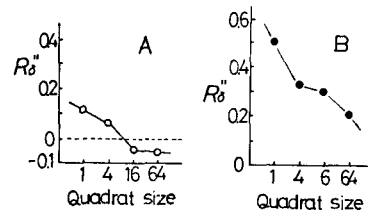


Fig. 12. R_s'' —quadrat size relations between two strata of *Chamaecyparis obtusa* in Plot II—A.

A: Dominant tree—Dominated tree
B: All tree—Dead tree

5. 林分の垂直構造

森林の垂直構造を理解するには樹高の頻度分布、階層別の被度、分布相関および生産構造をもとめる方法などがあるが、遷移の進行過程を明らかにするためには階層別の樹種構成と樹冠構造を解析する必要がある。これらをもとめるために昭和 50 年夏、プロット I—B、II—B において調査を行なった。

調査地は 2×2 m を最小株とした 16×16 m の方形区で、そこにあらわれる樹高 1 m 以上の全生立木の樹高と、5 m 以上のものについては樹冠の空間的、平面的位置と大きさを調べた。各プ

Table 4. Composition of forest stand in Plot B (tree H>5m)

Plot (Stand)	Species	Mean diameter at breast height (cm)	Mean height (m)	Number of tree per hectare	Basal area per hectare (m ²)
I—B	<i>Pinus densiflora</i>	10.90	10.30	1,680	17.70
	<i>Chamaecyparis obtusa</i>	6.96	7.36	3,280	12.70
	Broad leaved trees	3.75	6.31	2,770	3.76
II—B	<i>Pinus densiflora</i>	11.20	10.10	703	7.31
	<i>Chamaecyparis obtusa</i>	9.35	8.53	4,530	35.10
	Broad leaved trees	2.87	5.41	313	0.21

ロットの樹高 5 m 以上の立木構成状態は Table 4 のようで、プロット I、II—A に類似するが、平均樹高が高く断面積合計も大きくて比較的成長がよいようであった。

まず、1 m ごとの階層に含まれる樹種別の樹幹数の変化を検討してみよう。Fig. 13 はプロット I—B における上層から下層に樹高階が下がるに従ってあらわれる個体数の加算値を示したものである。アカマツは上層

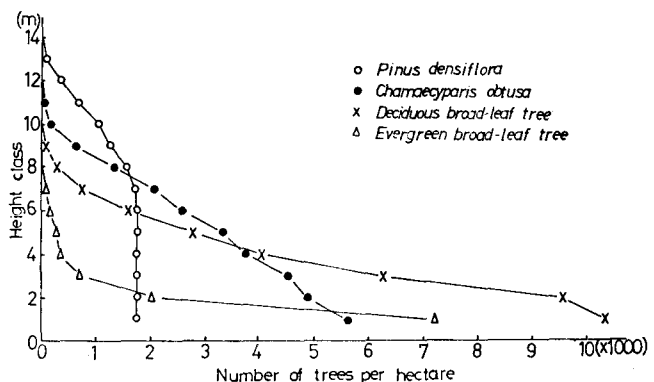


Fig. 13. Changes of tree number at each stratum of forest stand in Plot I—B.

林冠を形成するほぼ 9 m 以下の階層を優占しているが、6 m 以下の樹高のアカマツは全く存在していない。すなわち後継樹は全くみられないということである。

ヒノキは樹高階が下がるに従ってほぼ一定の比率で本数が増加する。これは 11 m 以下の各階層にそれぞれの樹高階をもつヒノキが同数ずつあらわれることを意味し、更新が継続している状態を示しているといえよう。そして中層（4～8 m 高）ではヒノキが優占種であることが認められる。

広葉樹は落葉、常緑とも樹高階が下がるに従って各階層の本数はほぼ指数関数的に増加するが、現段階では大きさ、個体数とも落葉広葉樹の方がまさっている。

プロット II-B の林分は Fig. 14 のように、中、上層ではアカマツは衰退し、ヒノキが優占している。しかしヒノキの下層木は著しく少なく、このままの状態では更新は継続しないように思われる。そして広葉樹は落葉、常緑とも下層ほど多く、プロット I-B と同様の傾向を示しているが、これはこの地域における遷移の方向であるかも知れない。

さて森林の相観は上層林冠を占有する樹種の割合によって決められるので、階層別の樹幹数の

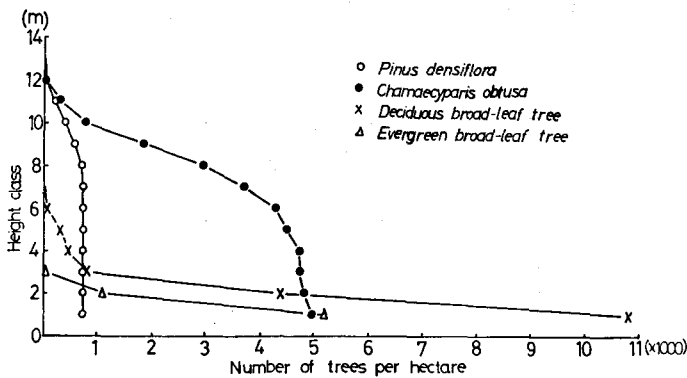


Fig. 14. Changes of tree number at each stratum of forest stand in Plot II-B.

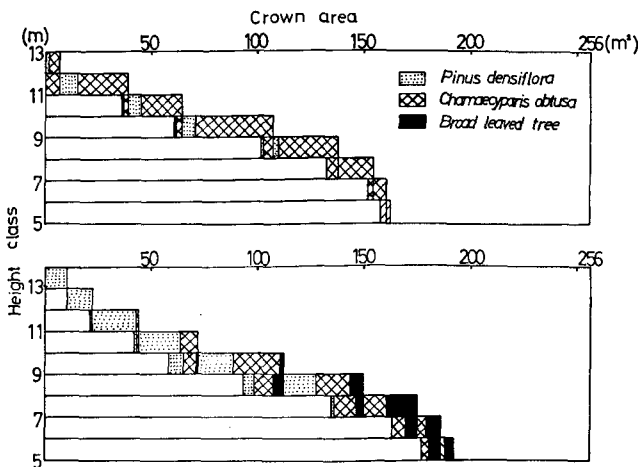


Fig. 15. Crown area of trees in each stratum over 5m height. Upper: Plot II-B
Lower: Plot I-B

分布はその特徴を量的に把握するのに役立つ。たとえば Fig. 13, 14 において、上層林冠を形成する最高樹高階から $\frac{1}{2}$ 下方までの間に占める各樹種の階層ごとの本数合計(面積でもよい)の比率は、プロット I-B ではアカマツ約 77%, ヒノキ約 23%, プロット II-B ではそれぞれ約 28% と 72% となり、相観の特徴をよくあらわしている。これは後述の年齢解析から考えても、京都市周辺でよくみられるアカマツからヒノキへの遷移の進行を意味しているものと思われる。

つぎに樹冠構造について検討してみよう。まず樹高 5 m 以上の各樹木の樹冠投影図をもとめ、それをその樹木が達している樹高階の樹冠面積として、各樹種別にプロット内 (256 m²) を合計し、各階層ごとにまとめてみた。その結果が Fig. 15 である。この図はより上部の樹高階の樹冠によって

被陰をうけている面積（各階層別の投影図でより上部の樹冠が重なっている部分）と被陰をうけていない面積に分けてあり、各階層の右端の値は上層からその階まで無被陰樹冠面積の合計値ということになる。

Fig. 15 から認められるように、無被陰樹冠に対する被陰樹冠の比率は下層にいくに従って大きくなり、プロット I-B では 6 m 樹高階で両者がほぼ等しくなる。また上層階の無被陰樹冠はプロット I-B ではアカマツが、プロット II-B ではヒノキが多く、森林の相観をよくあらわしている。5 m 樹高階における無被陰樹冠の合計面積は、プロット I-B では全面積の約 75%，プロット II-B では約 63% となっているが、実際の樹冠空隙率は特にプロット II-B ではもっと小さくなっているように観察されるので、樹冠投影図の誤差はある程度あるように思われる。

ヒノキとアカマツについて上層階からの被陰樹冠面積の積算値と無被陰のそれとの関係をもとてみると Fig. 16 のようになった。これから認められるように、いずれも無被陰樹冠面積 (C_0) の増加に従って被陰樹冠 (C_s) は指数関数的に増加する傾向があるので関係式は

$$\log C_s = M + n C_0$$

となる。無被陰面積が 0 になった時の切片の値 (M) は、アカマツはヒノキより著しく小さく、被陰下ではほとんど生育できない陽性樹種であると判断されよう。

また勾配 n は被陰樹冠の増加割合であるが、アカマツは被陰の増加率が大きいので、一定の階層の深さ以下では生存できなくなる。一方プロット II-B のヒノキは遷移が進み密度依存による競争が起こっているため、ヒノキ自身の階層構造は単純になり被陰樹冠の増加率は比較的少なくなると思われる。

6. 年齢構成と遷移の考察

現在の森林の成立経過が明らかでない場合、適当な資料木の年齢解析は森林の発達過程をさぐるよい手引きとなる。一般には樹高と伐根の年齢とから、年齢構成と生長状態を検討することが多い。^{29, 30)} Fig. 17 はプロット I-A, II-A において、各樹種、各階層から伐倒した資料木すべての樹高と年齢の関係をもとめたものである。

図から認められるように、同じプロット内でもヒノキのバラツキは大きく、上、中層間の年齢差はあまりない。このような現象は他の森林でも認められ、特に被圧期間の長短が大きく影響しているようである。また、プロット I のヒノキは 50 年生以下でプロット II よりも若く、上層木の年樹高生長量もよい。樹高 1 m 前後の下層のヒノキは上、中層木より明らかに年齢は若く、後から更新したものである。しかしプロット II では 20 年生以下のものが成立せず、その当時以降に閉鎖が強くなったものと考えられる。^{4, 26)}

アカマツや上、中層の落葉広葉樹はいずれも 20~30 年生で、その前後のものが少ない。これは

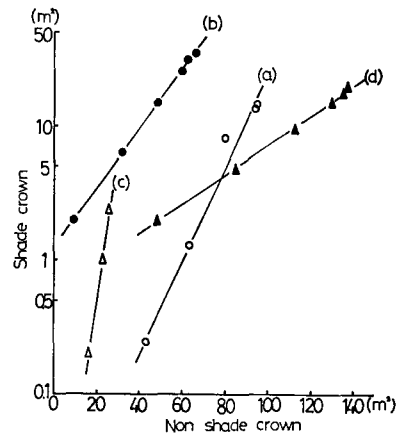


Fig. 16. Relations between shaded and non-shaded crown area integrated from upper stratum to 5 m height.
(a) : Plot I-B, *Pinus densiflora*
(b) : " *Chamaecyparis obtusa*
(c) : Plot II-B, *Pinus densiflora*
(d) : " *Chamaecyparis obtusa*

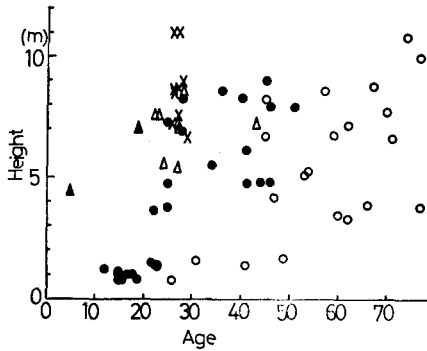


Fig. 17. Relations between height and age of sample trees in Plot A.

- *Chamaecyparis obtusa*-Plot I-A
- " " -Plot II-A
- × *Pinus densiflora*
- △ Deciduous broad-leaf tree
- ▲ Evergreen broad-leaf tree

当時皆伐など何らかの原因で一斉にそれらが更新したが、その後は閉鎖が進んで更新や生長が困難になったためと思われる。常緑広葉樹ではソヨゴ、アラカシなどが年齢からして、後から更新したように耐陰性も高いと思われるが、次代の森林のない手になるほどの様子は現在まだみられない。

以上のように Fig. 17 からもある程度過去の更新過程が推定できるが、詳しい生長の経過は明らかでない。これに反し、樹幹解析からとめられる生長曲線は、変曲点の存在などによって過去の森林環境の急激な変化が推定できる。全プロットの上、中層木のうち、いろいろな大きさの資料木 86本を倒し、樹幹解析を行なったが、そのうちの代表木の樹高生長の経過を Fig. 18, 19 に示した。なお現在の階層から過去の状態が推定しやすいように、横軸は伐倒年から過去への年数で示した。

林分 I のヒノキの樹高生長曲線をみると、プロット A, B とも、昭和 50 年現在から数えて 27～28 年前の年代に明らかな変曲点がある。ヒノキの稚樹は陽光をうければいち早く生長を始めることから、また丁度その時期にアカマツや陽性の落葉広葉樹が一斉に更新していることから判断して、この林分は昭和 21～22 年頃皆伐されたものと思われる。そしてその後の生長曲線にはあまり大きな変動がみられないので、この 30 年間手入れを行なうことなく自然に放置されたものと考え

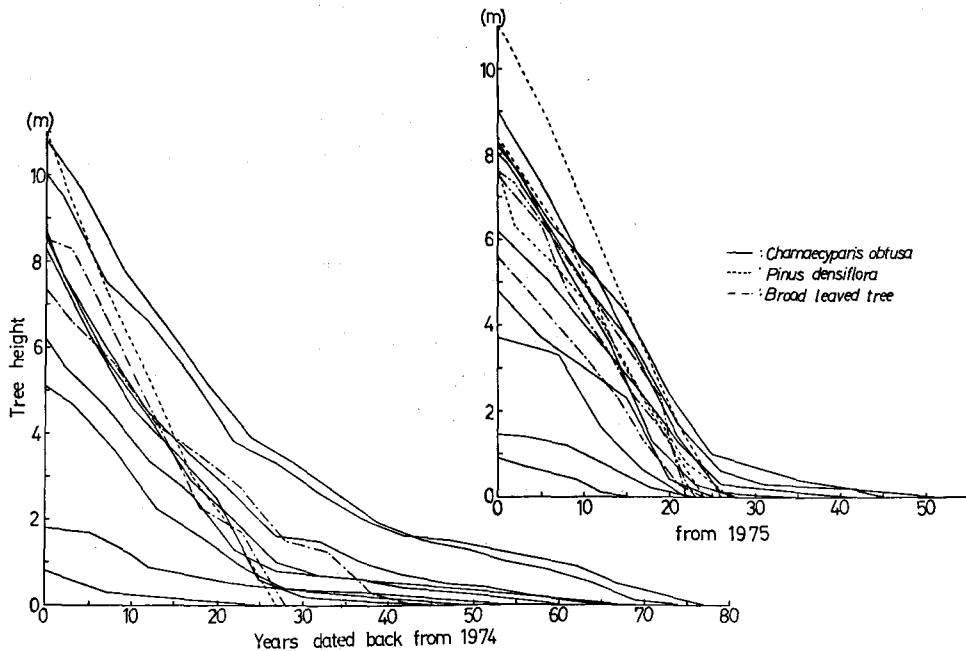


Fig. 18. Process of height growth by stem analysis of sample trees in Plot A.

Upper: Plot I-A
Lower: Plot II-A

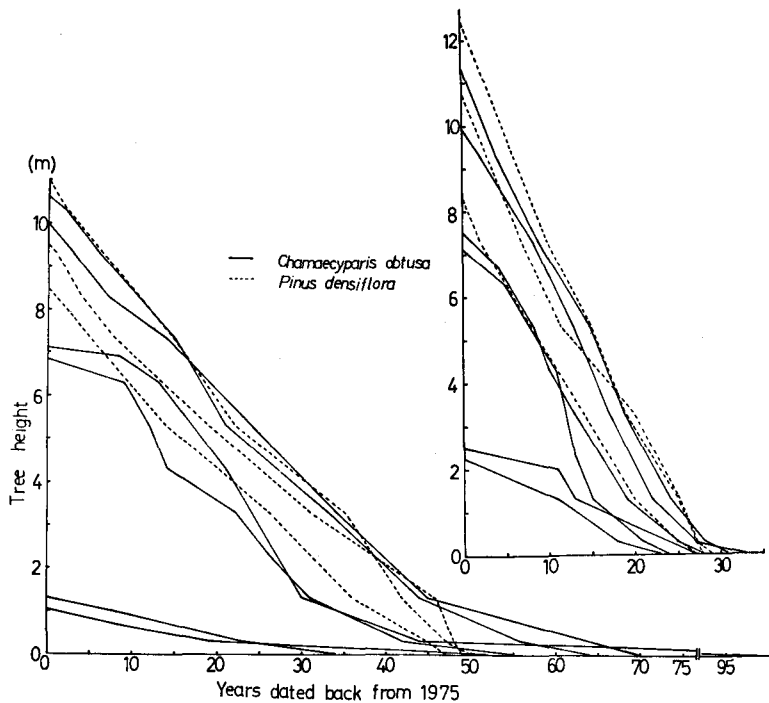


Fig. 19. Process of height growth by stem analysis of sample trees in Plot B.

Upper: Plot I—B

Lower: Plot II—B

られよう。

一方林分Ⅱにおけるアカマツの発生は、プロットⅡ—B (Fig. 19) では約 47～50 年前、プロットⅡ—A では約 28 年前にみられ、また両林分のヒノキの樹高生長はほぼアカマツの発生年度に促進されている。このことから多分それぞれの年度において林分環境に大きな変化があったものと思われた。すなわち調査時の昭和 50 年現在から約 50 年前に皆伐され、さらに約 30 年前に間伐されたものと考えるのがもっとも妥当であろう。

このような推定の確かさを検定するため、過去の記録をさがしてみた。本調査地は昭和 33 年に大阪営林局より移管されたものであるが、幸い昭和 29 年度の森林調査簿が発見された結果、林分Ⅰ、Ⅱは別の小班であることがわかった。そして林分Ⅰは昭和 21 年に林分Ⅱは大正 12～14 年に伐採と記載されているが、これは上述の推定伐採年とよく一致した。また林分Ⅱの備考欄に間伐 20% という数字の記載があるが、実行年度は不明である。しかし年齢解析から判断して、多分林分Ⅰの皆伐と同時にすなわち昭和 21 年に間伐したものであろう。

一方この記録によると、昭和 29 年当時、林分Ⅰはアカマツ 100%、林齢 8 年とされている。しかし年齢構成から明らかなように、ヒノキの稚樹や幼樹はすでに下層に成立していたはずである。そして少なくともこの 20 年間にさらに遷移が進み、これらのヒノキが優占種の仲間入りをするようになったのである。

林分Ⅱについては、アカマツの年齢は 30～32 年、混交比はアカマツ 85%、ヒノキ 15%、平均樹高はアカマツ 5 m、ヒノキ 4 m、ha あたり蓄積はアカマツ 34 m³、ヒノキ 6 m³ と記録されている。29 年当時に比較してこの林分も相観が変化し、前述のように現在はほぼ完全にヒノキの優占する森林となった。

さて、伐採前の状態はどのようなであったか、残念ながら森林調査簿にも記載がなく、不明である。しかし林内にはかなり腐朽しているがヒノキの伐根が残っており、プロットⅠには直径15～35 cm のものが約310本/ha、プロットⅡには10～40 cm のものが約740本/ha あった。この伐根の大きさと本数から推定して、前生林はヒノキの純林ではなく、伐根は残っていないが多分いくらかアカマツや広葉樹が混交した林分ではなかったかと思われる。したがって林内は比較的明るかったはずで、Fig. 18, 19 から認められるように、伐採時すでに30～50 cm 高さのヒノキの前生稚樹が成立しており、これが生長して現在の上層木になったものであろう。一方中層木の大部分は伐採後あるいは間伐後に発生、生長した稚樹である。

ヒノキ稚樹の発生初期の分布様式は、前述のように多くの場合集中分布であるので、ヒノキについては遷移の進行とともに集中→ランダムと分布様式が変化するはずである。しかしアカマツについてはよくわからない。ただ伐採時成立していたヒノキ稚樹や枝条材にさまたげられて集中分布的に更新が始まったと思われるが、優占度の高い混交率100%の時期は少なくともランダム分布であったと考えられる。とすればアカマツは集中→ランダム→集中と遷移を進めるパターンをもつものかも知れない。

ともかく林分Ⅱは当初林分Ⅰより遷移の進んだ森林であると考えられていたが、以上のような解析の結果、間伐という人為的手段で森林の発達が早められた二次林であることが確かめられた。このようなことから、分散構造、垂直構造、年齢構成などの解析は遷移の過程をたぐる有効な手段になると思われた。ただ林分Ⅱのように現在ヒノキ優占林の下層に後継稚樹がない場合には、確かな遷移の方向を予見することは困難である。しかし、もし人為を加えて択伐林型に誘導しようとするなら、現在の優勢木を適時にぬき伐りしてやれば、少なくともヒノキや広葉樹の稚樹は集中分布的に更新するであろうし、順次複層林を形成するようになるであろう。

お わ り に

以上の諸資料は上賀茂試験地における一事例であるが、京都市周辺だけでもいろいろな二次林があり、ヒノキを全くもたないアカマツ・広葉樹混交林もみられる。すなわち二次遷移の場合はその初期条件、たとえば前生樹の構成状態、破壊のうけ方、周辺の諸環境などによって遷移の進行に差が生じるはずである。したがって、単極相説、多極相説などいずれの考え方をとるにしても、途中相における遷移の前後関係は複雑で、極相に至るまでのルートは一つだけでないと思われる。

引 用 文 献

- 1) 沼田真編：図説植物生態学 1969
- 2) 田川日出夫：生態遷移Ⅰ—生態学講座 11—a 1973
- 3) 沼田真編：群落の遷移とその機構—植物生態学講座 4 1977
- 4) 四手井綱英・赤井龍男・斎藤秀樹・河原輝彦：ヒノキ林—その生態と天然更新 1974
- 5) ODUM, E. P.: Fundamentals of Ecology 1971
- 6) 島津康男：システム生態学—生態学講座 36 1973
- 7) MONSI, M. and Y. OSHIMA: A theoretical analysis of the succession process of plant community, based upon the production of matter. 1955
- 8) V. R. ヴォロブエフ：土壌の生態学（菅野一郎監訳）1963
- 9) 四手井綱英編：アカマツ林の造成 1963
- 10) 吉良竜夫：植物生態学—生態学大系 2（上）1960
- 11) 依田恭二：森林の生態学 1971

- 12) PIELOU, E. C.: Mathematical Ecology 1977
- 13) LLOYD, M.: Mean crowding. J. Anim. Ecol. **36** 1967
- 14) IWAQ, S.: A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. Res. Pop. Ecol. **10** 1968
- 15) IWAQ, S.: Application of the m^* - m method to the analysis of spatial patterns by changing the quadrat size. Res. Pop. Ecol. **14** 1972
- 16) MORISITA, M.: Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E (Biol) **2** 1959
- 17) 西川匡英・西沢正久: 天然林の更新樹調査法に関する研究 林試研報 **289** 1977
- 18) OGAWA, H., K. YODA and T. KIRA: A preliminary survey on the vegetation of Thailand. Nature & life in Southeast Asia **1** 1961
- 19) 宮田逸夫・小谷信夫・小野勇一: I_d 法によるオヒルギ *Bruguiera conjugata* (L.) Merrill の分散構造の解析 九大海外学術調査委報告 **1** 1963
- 20) 太田嘉四夫・五十嵐恒夫・藤原晃一郎: 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 **18** 1969
- 21) 太田嘉四夫・五十嵐恒夫・藤原晃一郎: 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2 アカエゾマツ天然林-(2)平面分布 日林北支講 **20** 1971
- 22) 北元敏夫・四手井綱英: 林木の空間分布の研究 (I) 人工一斉林における優勢木, 劣勢木の分布 京大演報 **43** 1972
- 23) 西川匡英: 更新樹調査法に関する研究 (III) — I_d 指数法と m^* - m 法 日林講 **85** 1974
- 24) GHENT, A. W.: Studies of regeneration in forest stands devastated by the spruce budworm. For. Sci. **15** 1969
- 25) 加茂皓一・赤井龍男: ヒノキ人工林における再生産過程の検討 (III) 大枝ヒノキ人工林における天然生ヒノキ稚樹の動態と分散構造 京大演報 **48** 1976
- 26) 赤井龍男ほか: 混交したヒノキ択伐林分の構造と更新 日林大論集 **87** 1976
- 27) MORISITA, M.: Measuring of interspecific association and similarity between communities. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E (Biol) **3** 1959
- 28) MORISITA, M.: Composition of the I_d -index. Res. Pop. Ecol. **13** 1971
- 29) 太田嘉四夫・五十嵐恒夫・藤原晃一郎: 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2 アカエゾマツ天然林, (1)令構成と樹高 日林北支講 **19** 1970
- 30) 太田嘉四夫・五十嵐恒夫・湊克之: 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3 アカエゾマツ天然林伐採跡地(予報) 日林北支講 **20** 1971

Résumé

This report is to state the experimental results of our study to analyze and record the growing structure of the secondary forests existing in Kamigamo Experiment Station of Kyoto University Forest which locates in the northern suburbs of Kyoto City and besides to presume the process of its succession. Many investigations were performed on the quadrat plots of 16 m×16 m in a mixed forest of *Chamaecyparis obtusa* and broad leaved tree occupied predominantly by young *Pinus densiflora* (Stand or Plot I) and in a mixed forest of *Pinus densiflora* and broad leaved tree occupied predominantly by *Chamaecyparis* (Stand II).

Stand I was insufficient stocking and there were many seedlings of *Chamaecyparis* and broad leaved trees in its lower stratum. Stand II was a closed forest and there were many dead trees of *Chamaecyparis* and few undergrowths there. Approximate one thirds of the broad leaved trees mixed in the upper stratum were composed of evergreen broadleaf trees (Table 1~3). It seems that the height distribution of *Chamaecyparis obtusa* in the natural regenerated forest will be changed from the L type where its seedlings are regenerating to the normal distribution type where the condition of competition is seen, in proportion to the increase of relative stand density (Fig. 2, 5).

As the result of the analysis of distributional pattern of seedlings and trees by means of Index of dispersion (I_d) by MORISITA and relation of Mean crowding (m^*) to Mean density (m) by IWAQ, it was seen that the dominant trees of *Chamaecyparis obtusa* were

distributed at random, and on the other hand the dominated trees and the seedlings were distributed contagiously, having clumps. Specially the contagious degree of the seedlings in Stand I was very high, and both the distributions of intra-clump and inter-clump were at random (Fig. 7~9). The distributional pattern of *Pinus densiflora* and the broad leaved trees showed a contagious distribution having large clumps. The dead trees of Stand II were apparently distributed contagiously and seemed to be dead aggregately (Fig. 10).

As the result of the analysis of its distributional pattern by means of Index of interspecific correlation (R_s'') by MORISITA, it was seen that the community of *Pinus densiflora* and *Chamaecyparis obtusa* where they have the same upper stratum commonly was dispersed in such a state which two communities were repulsive to each other. In the inter stratum, it was seen that a positive correlation existed between the dominant tree of *Chamaecyparis obtusa* and the dominated tree of the one, where the dominated tree was oppressed; on the contrary, the seedlings of *Chamaecyparis obtusa* showed a repulsive state and it seemed that they regenerated in the spaces between the crowns of dominant trees (Fig. 11, 12).

The physiognomy of forest was so characterized as to be in proportion to the ratio of number of tree species in the stratum positioning up to one thirds of the overall tree height from the highest stratum. In Stand I *Pinus densiflora* was dominant occupying approximate 77%, and on the other hand in Stand II *Chamaecyparis obtusa* was dominant occupying approximate 72% respectively (Fig. 13, 14).

It was recognized that the correlation of the shaded crown area to the non-shaded crown area which was integrated in consecutive order beginning at the highest stratum was exponential, and that *Pinus densiflora* was intolerant than *Chamaecyparis obtusa* from the data of the values of their intercept and in case of *Chamaecyparis obtusa* the increasing rate of the shaded crown became smaller as the density become higher (Fig. 16).

From the age analysis of the sample trees, it was cleared that Stand I was the secondary forest which had left at natural state after a mixed forest of *Chamaecyparis obtusa* and *Pinus densiflora* was felled about 30 years ago, and on the other hand Stand II was the secondary forest whose mixed forest was felled about 50 years ago and thinned about 30 years ago. Furthermore, it was understood that both the forest stands grew up of the seedlings of *Chamaecyparis* which had already regenerated in the stand before each cutting, and of the various tree species which had regenerated naturally in the stand after cutting or thinning (Fig. 17~19). Judging from the result of analysis mentioned above, therefore, it can be said that the development of the forest of Stand II was more progressed artificially than Stand I.