

天然生アカマツ・ヒノキ林における下層樹木のサイズ構造

嵯元 道德・武田 博清

Size Structure of Understory Trees in a
Natural *Pinus densiflora* - *Chamaecyparis obtusa* Forest

Michinori SAKIMOTO and Hiroshi TAKEDA

要 旨

京都大学上賀茂試験地にある天然生アカマツ・ヒノキ混交林のアカマツ優占林分とヒノキ優占林分において、下層樹木の地際直径にもとづいてサイズ構造を調べた。下層樹木全種の直径分布はアカマツ林よりヒノキ林において地上茎数の密度が幾分低かった。優占的な5種（ヒサカキ、コバノミツバツツジ、モチツツジ、ネジキ、ヒノキ）を選び、対数変換した地際直径分布に正規型曲線を当てはめた。ヒサカキ、コバノミツバツツジ、モチツツジ、そしてネジキの直径分布は上に凸型の曲線によって近似された。一方、ヒノキの直径分布は下に凸型の曲線によって近似された。凸型曲線の上下の違いはこの森林においてこれらの種が示す萌芽型と実生型といった繁殖型に一致していた。アカマツ林とヒノキ林における地際直径分布を比較したところ、モチツツジとネジキが両林分においてかなり明瞭な違いを示した以外、他の3種は大きな違いを示さなかった。

ヒノキを除いた4種において、株当たり地上茎数の多い株がヒノキ林において減少する傾向を示した。これは、ヒノキ林において株当たり地上茎数を減少するといった可塑性を通して殆どの種は株個体を維持しようとした結果と考えた。また、プロット当たりの株数はネジキとモチツツジのみがヒノキ林において少なくなった。ヒノキ林下はふつつアカマツ林下よりかなり暗い。二つの優占林分間において見られた種間の直径分布や株サイズの相違は、上層がもたらす光環境に対する下層樹種の反応であり、それぞれの種の耐陰性を示しているものと考えられた。

は じ め に

森林の構造を解析する際、おもに樹幹の直径分布をもとに数多くの研究がなされてきている。その中には、直径分布にいくつかの確率密度関数の当てはめを試みて解析している場合もかなり多い^{1,2,3,4)}。こうした研究の多くは林冠層に到達しうる樹種をおもに対象としてきたために、下層を形成する樹種は殆ど除外されてきている。森林の林冠層を構成する樹種も、その生活史のなかでは下層段階において種内あるいは種間の何等かの相互作用を経て林冠層に達するのがふつつである。上層を構成する種も、下層段階における他の下層樹種との比較を通して、より詳細な性質が明らかにされる可能性がでてくると思われる。したがって、森林の構造を理解する上では下層樹木に関する研究が当然必要となってくる。

林冠を構成する樹種に対応して樹冠下の光環境が形成されており、樹冠下の光環境はふつつ種ごとに異なる。したがって、上層林冠の影響を受けて生育する下層種は異なる樹種からなる林分レベル間において比較した場合、異なったサイズ構造を示す可能性がある。本報では京都市近郊

にある京都大学農学部附属演習林上賀茂試験地のアカマツ・ヒノキ混交林において、下層を形成している樹木を対象にして、その直径分布にある確率密度曲線を当てはめてサイズ構造を調べた。さらに、アカマツ優占林とヒノキ優占林に分けて下層樹木のサイズ構造の違いを比較・検討した。

なお本研究を進めるにあたり有益な助言を頂いた岩坪五郎教授に感謝の意を表します。また調査に際し御協力を頂いた京都大学農学部森林生態学研究室の皆様、ならびに京都大学上賀茂試験地の皆様に感謝致します。

調査地と方法

本調査は京都大学農学部附属演習林上賀茂試験地にある天然生アカマツ・ヒノキ混交林において行った。調査プロットのサイズは12 x 12 m（水平距離）であり、閉鎖林冠下を選んだ14個のプロットはいずれも斜面上部に設置した。この調査では上層木を胸高直径10 cm以上のものとした。ここではアカマツとヒノキの混交比（胸高断面積比）の異なる林分が広がっている。そこで、以下に示す混交比をもとに先の14個のプロットをアカマツ優占林（ $0 \leq \text{混交比} \leq 0.5$ ；6プロット）とヒノキ優占林（ $0.5 < \text{混交比} \leq 1$ ；8プロット）に分けた。

混交比 = (ヒノキの胸高断面積) / (アカマツとヒノキの全胸高断面積)

アカマツ優占林とヒノキ優占林の平均混交比はそれぞれ0.3と0.76であった。

この森林においては上層と下層がかなり明瞭に分かれていて樹高4.5mを越す下層樹木個体は殆どなかった。そこで、下層樹木は地際直径3mm以上で樹高30 cmから450 cmの範囲に含まれているものとした。下層樹木については全個体の種名、全地上茎の地際直径、そして樹高を測ると同時に株サイズも調べた。

下層樹木のサイズ構造を調べるに当たり、混交比によって分けたアカマツ優占林とヒノキ優占林において、各優占林分ごとにプロット当たりの各地際直径階の平均を求めた。そして、甲山²⁾が提示した以下に示す“正規型回帰モデル”を下層樹木の地際直径分布に当てはめた。

$$F(x) = a \exp(bx + cx^2)$$

あるいは、対数変換すると

$$\text{Log}_{10} F(x) = a' + b'x + c'x^2,$$

ここで、 x は樹木のサイズ（地際直径）、 $F(x)$ はサイズ x の頻度、 a, b, c, a', b', c' はパラメーターである。この対数正規曲線を下層樹木の地際直径分布に当てはめるに際し、 $\text{Log}_{10} F(x)$ の残差平方の和が最小になるようにしてそれぞれのパラメーターの値を決定し回帰曲線式を求めた。

結果と考察

図-1は下層樹木全種についてプロット当りの地際直径分布を、アカマツ優占林とヒノキ林優占林それぞれについて示したものである。いずれの林分の直径分布も上に凸型の分布となった。細かく見ると、サイズ分布の中ほどにおいては両林分間で大きな差は認められなかったが、小さい直径サイズ（30mm以下）において二つの曲線の間に幾分開きが見られ、ヒノキ林において下層樹木の立木密度がいくらか低下する傾向を示した。大きい直径サイズにおいてもヒノキ林においてわずかに密度が低下する傾向が見られたが、その差は大きくなかった。

図-2は下層樹木のうち優占種であるヒサカキ(*Eurya japonica*)、コバノミツバツツジ

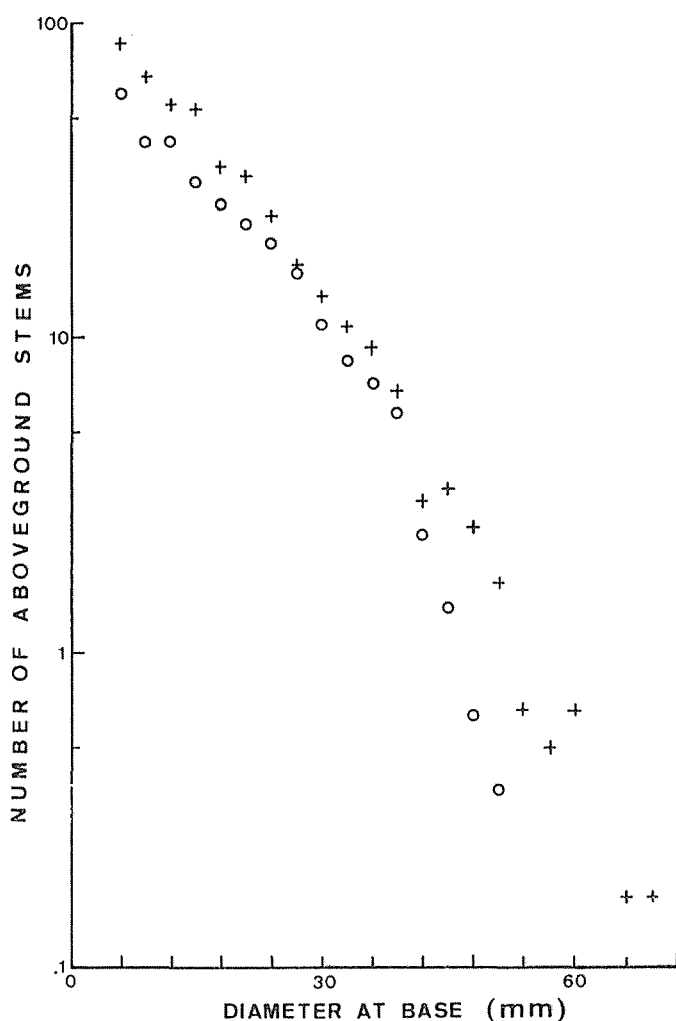


Fig. 1 Frequency distribution of diameter at base for under-story trees.

+ : *Pinus densiflora* dominated stand
 O : *Chamaecyparis obtusa* dominated stand

図-1 下層樹木全種についての地際直径分布

ずれる分布となり、全体の密度が低下していた。ネジキの直径分布はアカマツ林とヒノキ林において分布型に違いは見られなかった。しかし全直径階の密度が低下したために、アカマツ林の曲線がヒノキ林のそれを上から覆うような分布型になった。そしてヒノキ林においては直径55mmを越す個体は見られなかった。ヒノキはアカマツ林とヒノキ林間において直径分布に大きな相違は見られなかった。

アカマツ優占林とヒノキ優占林間において直径分布に明瞭な違いが見られる種と見られない種が存在した。違いが見られる種の直径分布は回帰曲線だけから判断すれば、いずれの種も合同な曲線を描きヒノキ林において密度が低くなった。このことはこれらの種がヒノキ樹冠下の環境よりもアカマツ樹冠下の環境を好むといった下層木と上層木との相関関係があれば、アカマツの混

(*Rhododendron reticulatum*), モチツツジ (*Rhododendron macrosepalum*), ネジキ (*Lyonia ovalifolia*), そしてヒノキ (*Chamaecyparis obtusa*)の5種の地際直径分布をアカマツ林とヒノキ林について示したものである。ヒサカキ, コバノミツバツツジ, モチツツジそしてネジキは上に凸型の直径分布を示し, 上に凸型の正規型曲線によって近似された。さらに, コバノミツバツツジとモチツツジは明瞭なモードをもつ直径分布であった。一方, ヒノキは他の下層樹木の直径分布とは逆に下に凸型の正規型曲線で近似された。それぞれの種の直径分布をアカマツ林とヒノキ林間において比較すると, ヒサカキは直径18mm以上の直径階の密度には両林分において差は見られなかったが, 18mm以下の直径階の密度がヒノキ林においてわずかに低下する傾向が見られた。コバノミツバツツジは両林分において大きな差は見られなかった。モチツツジは合同な曲線がヒノキ林においてちょうど真下に

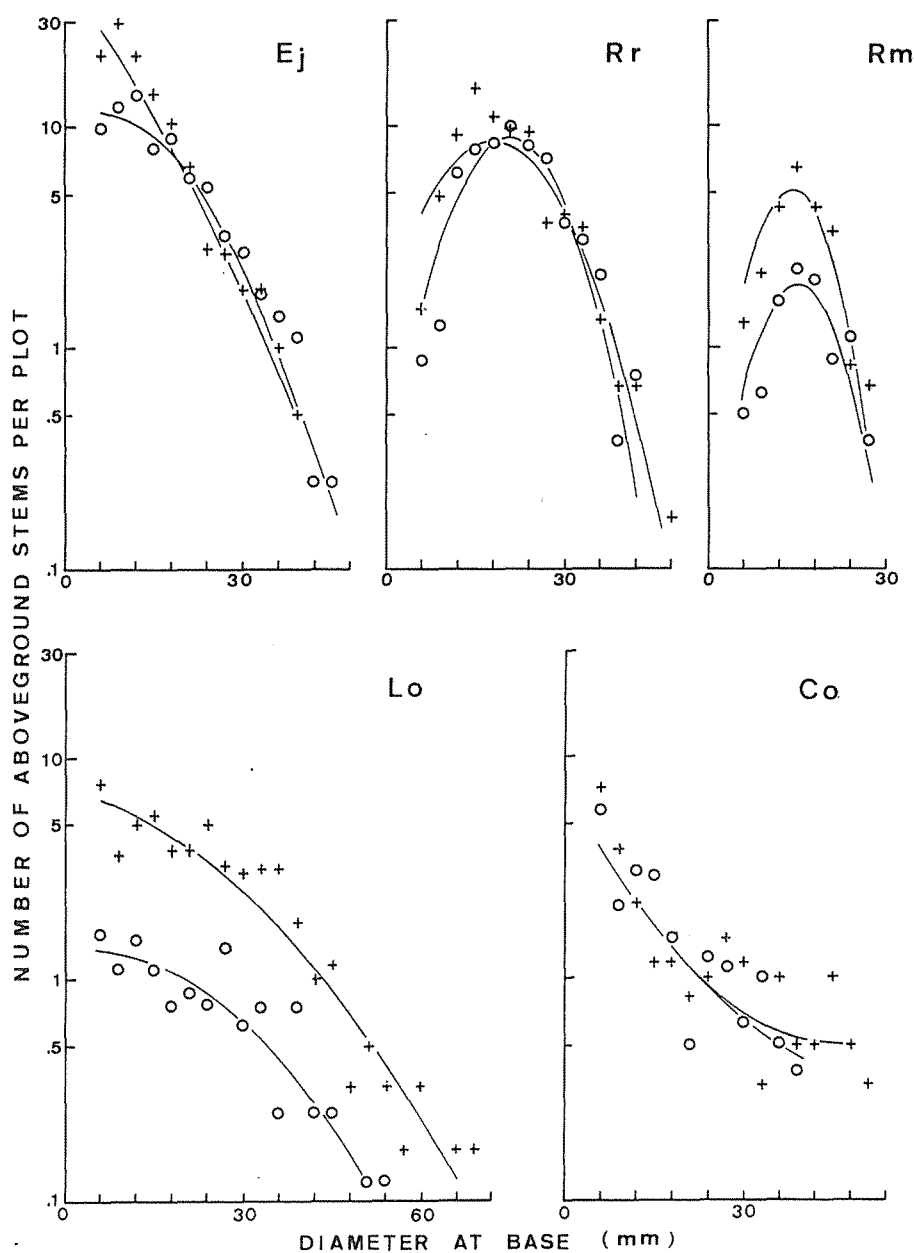


Fig. 2 Frequency distribution of diameter at base for five understory trees.
 + : *P. densiflora* dominated stand
 O : *C. obtusa* dominated stand
 Ej : *Eurya japonica*, Rr : *Rhododendron reticulatum*, Rm : *Rhododendron macrosepalum*, Lo : *Lyonia ovalifolia*, Co : *Chamaecyparis obtusa*

図-2 優占的な下層樹木5種についての地際直径分布

交比率の小さいヒノキ優占林分においてはモチツツジのように単純に密度だけが低くなり合同な曲線を描く分布になる。また、ネジキのようにヒノキ林において大きな個体サイズが見られなく

なったのは、ヒノキ林における潜在的な最大サイズが制限されていることを示唆している。この制限要因は上層がもたらす光強度と考えられるが、種間において見られた直径分布の林分間の違いはそれぞれの種の耐陰度の違いによるものと思われる。

下層樹木5種の直径分布は上に凸型の曲線で近似できる種が殆どであったが、ヒノキのように下に凸の曲線で近似される種も見られた。これら二つのタイプの相違点として、上に凸型の種（ヒサカキ、コバノミツバツツジ、モチツツジ、ネジキ）はこの森林においていずれも殆ど萌芽によって繁殖しているのに対し、下に凸型のヒノキは全く実生によって繁殖するといった違いが上げられる。生物の死亡はふつう年齢に依存した生理的寿命にもとづいて生じるとされている場合が多い。しかし、中には生物の寿命は年齢依存よりもサイズ依存的に生じているという報告がいくつかある⁵⁶⁾。もし下層樹木の死亡がサイズ依存的であれば、その地際直径分布は一つの生存曲線と見なすことができる。小産小死型の萌芽による再生や繁殖は個体を維持していく上でより安全な戦略としてその有利性が指摘されてきている⁷⁾。

こうしたことから、この森林において萌芽により再生することの多い下層樹種は、地上茎の死亡率が低いために上に凸型の直径分布を示したのであろう。一方、実生による繁殖はふつう萌芽型に較べ多くの危険をとまなうために死亡率が非常に高い多産多死型が多い。ヒノキは実生から更新する。こうしたことからヒノキは下に凸型の直径分布を示したものと思われる。おおまかには以上のような理由から、繁殖型の違いに対応して上に凸型と下に凸型といった直径分布の違いが見られたのであろう。

しかし、モードをもったコバノミツバツツジとモチツツジについてはそれぞれのモードの位置が20mmと15mmとなっており、萌芽によっていきなりこのサイズまで肥大生長したと考えるにはモードの位置のサイズがあまりに大きすぎるように思われる。したがって、下層樹木の直径分布を大まかには生存曲線を表しているものとみなすことができるが、大きなサイズの位置にモードを示す種が存在したことは全ての直径分布を単純に生存曲線と見なすわけにはいかないことを示唆している。

図-3はアカマツ林（6プロットの合計）とヒノキ林（8プロットの合計）について株当たり地上茎数（株サイズ）の株数頻度分布をそれぞれ示したものである。アカマツ林とヒノキ林においていずれの種もL型分布を示した。ヒノキを除いた4種はいずれもヒノキ林において単幹型の比率が高くなった。そこで有意検定を行った結果、ヒサカキとネジキのみがヒノキ林において有意な差が認められた（ $P < 0.05$, Kolmogorov-Smirnov 検定）。しかし、有意な差は認められないものの単木型のヒノキを除き、他の2種もヒノキ林において株当たり地上茎数の多い株が存在しなくなる傾向を示した。

この研究では、調査した14個のプロットを上層木の胸高断面積にもとづく混交比によって0.5以下をアカマツ優占林、0.5を越す林分をヒノキ優占林として二つの林分に分けた。それぞれの林分の混交比は0.3と0.76であった。崙元と武田⁹⁾は、アカマツ・ヒノキ林において上層木の混交比勾配に沿って光勾配が形成されていることを報告している。このために、ヒノキ優占林における林冠下の光環境はアカマツ林冠下のそれよりかなり悪くなっている。また、崙元と武田⁹⁾は、光環境の異なるアカマツ優占林とヒノキ優占林における下層ヒノキの樹冠形態を比較した。そして、光ストレスの厳しいヒノキ優占林の下層ヒノキの樹冠は、葉量が減ると同時に、より生産効率の高い葉群配置をもたらすと考えられる樹冠の単層化を起こしているということを報告した。この森林の下層樹木を含めて下層を構成する樹種は、ふつう一つの株から地上茎を複数出す複幹型の生育形を示す場合が多い。複幹型を示す株の個々の地上茎は、葉群を分け合って一つの樹冠を形成している。下層樹木の樹冠も光ストレスが厳しいヒノキ優占林分において、下層ヒノキの

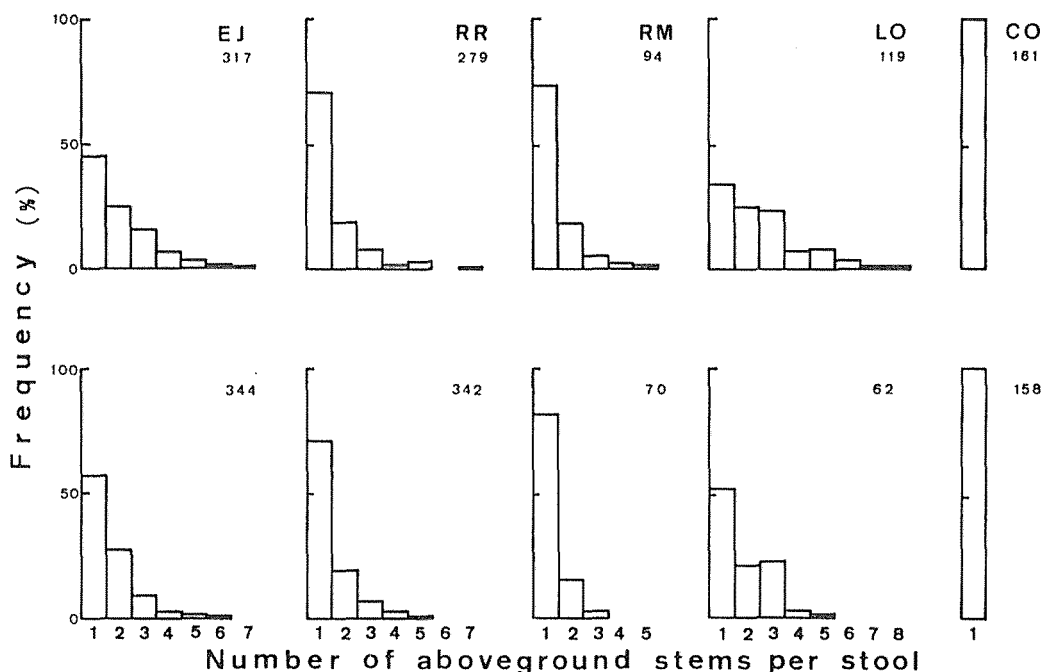


Fig. 3 Frequency distribution of number of aboveground stems per stool for five understory tree species.

Upper row : *P. densiflora* dominated stand

Lower row : *C. obtusa* dominated stand

Abbreviations of plant names are the same as Fig. 2.

Small number in figure is number of stools.

図-3 優占的な下層樹木5種についての株当たり地上茎数の株数の頻度分布
上段：アカマツ優占林、下段：ヒノキ優占林

樹冠と同じように単層化するならば、一つの樹冠を分け合っている株内の複数の地上茎のなかには、同化部分と非同化部分とのバランスを崩し易いものがでてきてそれが枯れる。結局、いくつかの樹種において見られたように、株当たりの地上茎数の多い株は、光環境の厳しいヒノキ林においては株を維持できない。そのために、株を維持していくうえでより有利な株当たり地上茎数の少ない株個体への調整機構が働く。この一種の適応形態と考えられる可塑性を示すことによって株個体を維持する。こうしたことから株当たり地上茎の多い株がヒノキ林において見られなくなる傾向を示したのであろう。

表-1はプロット当り平均株数をアカマツ優占林とヒノキ優占林について示したものである。いずれの種もヒノキ優占林において株数の平均値自体は小さくなる傾向を示したが、モチツツジとネジキのみがヒノキ林において有意に少なくなり($P < 0.05$)、ヒサカキ、コバノミツバツツジ、そしてヒノキには有意な差が見られなかった。直径分布の種間比較のところで、林分間において違いが見られる種とそうでない種の違いは、各々の種の耐陰性の違いによるのであろうとしたが、林分間における株数の相違の有無によりははっきりと耐陰性の違いが出たものと考えられる。

天然林における上層木をおもな対象にしたサイズ構造の分布はふつう下に凸型の曲線になるL型を示す場合が多い。しかし、今回行った下層樹木のサイズ構造の分布は上に凸型の分布となった。これは先ほど述べたように、上層木の殆どが実生起源であるのに対し、この森林の下層樹木

Table 1 Mean number of stools per plot.

Species	Stand a)	No. of stools/plot b)
<i>E. japonica</i>	P	52.8 ± 24.5
	C	43 ± 27.5
<i>R. reticulatum</i>	P	46.5 ± 28.4
	C	42.8 ± 19.4
<i>R. macrosepalum</i>	P	15.8 ± 10.3
	C	8.8 ± 11.1
<i>L. ovalifolia</i>	P	20.5 ± 10.2
	C	7.8 ± 8.5
<i>C. obtusa</i>	P	26.8 ± 21.4
	C	21 ± 26.2

- a) P : *Pinus densiflora* dominated stand,
 C : *Chamaecyparis obtusa* dominated stand
 b) Mean with standard deviation

いった生育型などの可塑性を通して、個体を維持しようとする株内調節機構（耐陰性の高い種はこの機構だけで個体を維持できる）が働いているために、二林分間の直径分布に大きな差が見られなかったのであろう。一方、モチツツジとネジキの直径分布は、アカマツ優占林とヒノキ優占林の間でかなりはっきりした密度低下が見られた。これは先の3種の樹木と同様に樹冠形や生育型の可塑性（株内調節機構）を通して個体を維持しようとするけれども、前にも述べたようにヒノキ林下で個体を十分に維持しようほどの耐陰性が高くない。このことが大きい株の存在を難しくし、株当たり地上茎数が減少するために直径分布に見られたような密度の低下を招いたものと推察できる。

の殆どが萌芽起源であるということに起因しているものと考えられる。また、コバノミツバツツジ、ヒノキ、そしてヒサカキの直径分布はアカマツ優占林とヒノキ優占林の間で大きな違いは見られなかった（図-2）。ヒノキは単幹型の生育型であるために株サイズの相違は見られないが、ヒサカキとコバノミツバツツジは株当たり地上茎数の多い株がヒノキ優占林において見られなくなるか、株当たり本数の少ない株が優占的になるといったことは先に示した（図-3）。このことは、下層ヒノキの樹冠形態に関する研究報告から得られた樹冠形態の単層化や、今回の研究結果から得られた株サイズを小さくすると

引用文献

- 1) BAILEY, R. L. and DELL, T. R.: Quantifying diameter distributions with the Weibull function. *For. Sci.* **19**, 97-104, 1973
- 2) KOHYAMA, T.: Tree size structure of stands and each species in primary warm-temperate rain forests of southern Japan. *Bot. Mag., Tokyo.* **99**, 267-279, 1986
- 3) LEAK, W. B.: The J-shaped probability distribution. *For. Sci.* **11**, 405-409, 1965
- 4) MEYER, H. A.: Structure, growth and drain in balanced uneven-aged forests. *J. Forestry* **50**, 85-92, 1952
- 5) SILVERTOWN, J. W.: Introduction to plant population ecology. Longman, White Plains, NY. pp209, 1982
- 6) WERNER, P. A.: Predictions of fate from rosette size in teasel(*Dipsacus fullonum* L.). *Oecologia* **20**, 1103-1111, 1975
- 7) GRIME, J. P.: Plant strategies and vegetation processes. John Wiley, New York. pp222, 1979
- 8) 峯元道徳・武田博清: 天然生アカマツ・ヒノキ林における下層植生の構造. 97回日林論. 251-252, 1986
- 9) 峯元道徳・武田博清: 天然生アカマツ・ヒノキ林におけるヒノキ下層木の樹冠形態の可塑性とその更新. 100回日林論. 345-346, 1989

Résumé

Size structures basing on diameter at base (DB) of understory trees were studied in *P. densiflora* and *C. obtusa* stands in a natural coniferous forest of Kyoto. Diameter distributions of whole understory trees were rather similar between the *Pinus* dominated and *Chamaecyparis* dominated stands. The normal-type regression model by Kohyama was fitted to the DB distribution of dominant five species (*Eurya japonica*, *Rhododendron reticulatum*, *Rhododendron macrosepalum*, *Lyonia ovalifolia*, and *Chamaecyparis obtusa*). *E. japonica*, *R. reticulatum*, *R. macrosepalum*, and *L. ovalifolia* were approximated by upward convex curves. In contrast, *C. obtusa* was approximated by downward convex curve. The DB distributions reflected the reproduction patterns such as sprouting and seedling types. The abundance of *R. macrosepalum* and *L. ovalifolia* were higher in the *Pinus* stand than in the *Chamaecyparis* stand. The DB distributions were similar between the two stands. Other three species did not show clear difference. With the exception of *C. obtusa* (single stem type), the number of stems per stool of four species (multiple stems type) was smaller in *C. obtusa* stand. *R. macrosepalum* and *L. ovalifolia* decreased number of stools in *C. obtusa* stand. These differences in size structure among five understory trees reflected the shade tolerance level of each species in response to light conditions which overstory trees form.

Appendix 1 Total basal area, density and mixing-ratio of overstory trees.

Stand	Sampled plots	Total basal * area (m ² /ha)	Mixing- * ratio
<i>Pinus</i> dominated stand	6	38.9	0.30
<i>Chamaecyparis</i> dominated stand	8	42.7	0.76

* Mean values are shown

Appendix 2 Regression lines and multiple correlation coefficients.

Species	Stand ^{a)}	Regression line	R *
<i>E. japonica</i>	P	$\log f(x) = 1.65213 - 0.03493x - 0.00042x^2$	0.9845
	C	$\log f(x) = 1.02098 + 0.01363x - 0.0122x^2$	0.9746
<i>R. reticulatum</i>	P	$\log f(x) = 0.1982 + 0.08067x - 0.00224x^2$	0.9541
	C	$\log f(x) = -0.58481 + 0.14723x - 0.00356x^2$	0.9233
<i>R. macrosepalum</i>	P	$\log f(x) = -0.6485 + 0.19603x - 0.00715x^2$	0.9486
	C	$\log f(x) = -1.03603 + 0.17608x - 0.00593x^2$	0.9111
<i>L. ovalifolia</i>	P	$\log f(x) = 0.85051 - 0.00676x - 0.0003x^2$	0.9595
	C	$\log f(x) = 0.11689 + 0.00328x - 0.00047x^2$	0.9277
<i>C. obtusa</i>	P	$\log f(x) = 0.88842 - 0.05225x + 0.00058x^2$	0.8639
	C	$\log f(x) = 0.85981 - 0.04804x + 0.00044x^2$	0.8824

a) P: *Pinus densiflora* dominated stand,
C: *Chamaecyparis obtusa* dominated stand

* multiple correlation coefficients