

九州大学北海道演習林のカラマツ人工林および落葉広葉樹天然林における
斜面方位と斜面上の位置の違いによる植生の特徴*前田由香**・菱 拓雄***・田代直明***・馬淵哲也***・井上幸子***・
長 慶一郎***・山内康平***・緒方健人***・久米 篤***

九州大学農学部附属北海道演習林において、斜面の方位や斜面上の位置の違いが植生構造に与える影響を明らかにするため、カラマツ人工林の下層落葉広葉樹植生と落葉広葉樹天然林植生について、方位の異なる斜面の尾根部・中腹部・谷部に調査区を設置し植生調査を行った。カラマツ人工林内の下層広葉樹の胸高断面積合計の割合は3.8-46.8%であり、カラマツが北斜面や沢で胸高断面積が大きいものに対して、下層広葉樹の断面積合計は南斜面で北斜面よりも大きかった。天然林の広葉樹の断面積合計ではこうした斜面位置に対する傾向はみられなかった。人工林及び天然林双方において、落葉広葉樹の種構成は南斜面ではミズナラのようなストレスに強い種が、沢にはハルニレ、ヤチダモやハシドイなどの湿生種が優占し、北斜面にはミズナラやヤチダモ、オオバボダイジュ、アサダ、サワシバ、アオダモ、カツラ、ハクウンボク、エゾイタヤなど湿生種から乾性種まで様々な種が優占していた。いずれの調査区でも、南斜面より北斜面において種多様度が高く、人工林の下層落葉広葉樹植生では北斜面上部で、天然林では沢で多様度がもっとも高かった。北海道演習林におけるカラマツ人工林の下層落葉広葉樹植生は、天然林の斜面方位や斜面上の位置の違いによる植生構造の違いに対応しており、こうした分布特性や樹種の多様性は土壌環境と関係が深いことが推察された。

キーワード：斜面方位，下層植生，カラマツ人工林，冷温帯落葉樹林，九州大学農学部附属北海道演習林

1. はじめに

天然林では、斜面方位や斜面上の位置の違いによる微気候や土壌条件の違いによって、植生が異なることが知られている(Whitaker 1960; Odum 1983)。九州大学農学部附属北海道演習林(以下、北海道演習林)でも、天然生林の植生を広域にわたり調査した結果、斜面の向きや斜面上の位置によって植生が異なることが示されている(岡野, 1995)。一方、北海道演習林では人工林が全体の約30%を占めており、その人工林の約80%を落葉針葉樹のカラマツ(*Larix kaempferi*)人工林が占めているが、カラマツ人工林の下層に発達する落葉広葉樹植生の群落構造が、天然生林に示されたような立地に応じた違いを示すのかは明らかでない。近年、生態系の自然環境保全や生物多様性の保全を考慮するうえで、国土の約40%を覆う人工林において、植栽木だけでなく、下層植生の群落構造や多様性も考慮することが、人工林の機能を正當に評価するうえで重要とされている(長池 2000)。そこで本研究では、北海道演習林のカラマツ人工林内に天然更新した落葉広葉樹の群落構造と立地の関係を明らかにし、落葉広葉樹天然林に見られる群落構造と立地との関係について比較解析することを目的とし、カラマツ人工林と落葉広葉樹天然林において、斜面方位別、斜面上の位置別に調査区を設置し、植生調査を行った。

2. 調査地と調査方法

2.1. 調査地

北海道演習林は、北海道十勝支庁管内足寄郡足寄町(43° 17' N, 143° 33' E)に所在している。標高約150-450m、総面積3,713haの比較的緩やかな丘陵地で、火山灰を母材とする黒色土あるいは黒ボク土で覆われている(岡野, 1995)。年間平均気温は5.9℃、年間降水量は782mmであり、年間最大積雪深は平均42cmである(九州大学農学部附属演習林, 2002)。また、冬季には最低気温-30℃、夏季には最高気温35℃程度まで達することもあり、気温の年較差が大きく、降水量や積雪が少ないという内陸的特性を示す。

北海道演習林15林班の間伐前の約35年生カラマツ人工林(谷部のみ56年生)と20・21林班の間伐後の約50年生カラマツ人工林を「人工林」とし、19・20林班の自然林保全区(230年生以上)を「天然林」として、2008年に調査地を設定した(図1)。各調査地において、南尾根部、南中腹部、谷部、北中腹部、北尾根部に20m四方の調査区を設置した。本稿では、20・21林班を「20林班」と記した。「20林班」のカラマツ人工林の北中腹部は21林班に位置し、北尾根部の斜面とは異なる。また、南尾根部を「南上」、南中腹部を「南下」、谷部を「沢」、北中腹部を「北下」、北尾根部を「北上」と示した。さらに、カラマツ人工林の調査区名には末尾に林班名の「15」または「20」、天然林には「天」と示した。

* Yuka Maeda, Takuo Hishi, Naoaki Tashiro, Tetsuya Mabuchi, Sachiko Inoue, Kei-ichiro Cho, Kohei Yamauchi, Taketo Ogata, Atsushi Kume: Tree species composition according to different slope direction and position on the slope in the cool temperate natural deciduous forests and larch plantations of Ashoro Research Forest.

** 九州大学大学院生物資源環境科学府森林資源科学専攻

*** 九州大学農学部附属演習林

(2009年10月30日受付; 2010年2月2日受理)

天然林の谷部においては、段丘上に位置する地点である「沢天1」と、沢の氾濫による攪乱を受けやすく、湿地を含む地点である「沢天2」に、植生が類似する調査区を2か所設けた。調査区設定時期は2008年6月、沢天2のみ2009年7月である。

2. 2. 植生調査

調査は2008, 2009年に行った。各調査区内の樹高2.0m以上の全木本を対象に、胸高部位1.3mの樹幹にスプレーペンキでマークし、そのマークの15cm上方に個体IDを刻印したアルミタグをステンレス釘で打ちつけた。萌芽幹などの各幹は1個体として扱った。カラマツについては、ス

プレーペンキで個体IDをマークした。マークした樹木の樹種を同定し、胸高部位においてスチールメジャーを用いて周囲長(0.1cm括約)、測高器(パーテックスレーザーVL400, ハグロフ社, スウェーデン)を用いて樹高(0.1m括約)を測定した。天然林の北上と北下においては、周囲長15cm以上かつ樹高2mを超える個体については、環境省・モニタリングサイト1000プロジェクトの規定(新山・柴田, 2004)に従って調査を行った。若干の木本のつる植物が存在したが、解析には含めなかった。また、データには草本・ササ・シダ類は含まれない。以下、カラマツ人工林の下層落葉広葉樹植生を「下層植生」とする。

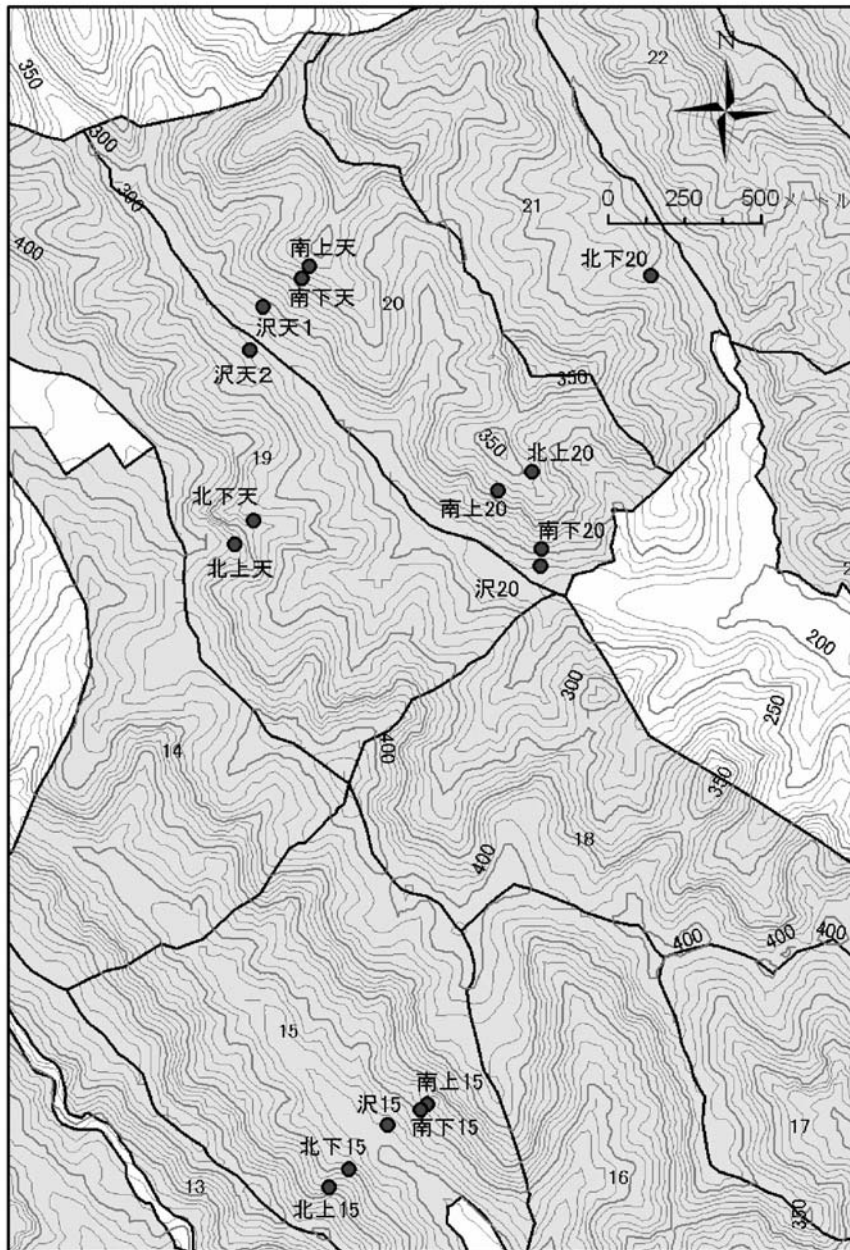


図1 調査地の概要
太線は林班界, 林班中央の数字は林班名, ●は調査区設置箇所, 太文字は調査区名。

2. 3. 解析方法

調査区ごとの種多度指数には、Shannon-Wienerの H' (木元・武田, 1989)を用いた。多様度指数 H' は、 $H' = - \sum p_i \ln p_i$ で求められ、個体数と胸高断面積の2つの数値からそれぞれ算出した。ただし、個体数 H' の算出には、 p_i に総幹数に対する種 i の幹数の割合、断面積 H' の算出には、 p_i に総胸高断面積に対する種 i の胸高断面積の割合を用いた。

カラマツ個体の胸高断面積と樹高平均値の斜面位置による違いをTukeyのHSD検定を用いて比較した。カラマツ林のカラマツと下層広葉樹の胸高断面積合計の関係をピアソンの相関解析を用いて解析した。

3. 結 果

人工林の下層植生

全調査区(0.4ha)で、カラマツは164個体確認された。個体数密度は調査区によって様々だった(表1)。また、個体の胸高断面積や樹高にも試験区間で違いが見られた。胸高断面積合計は南斜面で北斜面より小さい傾向がみられた。

下層植生は、15林班(0.2ha)、20林班(0.2ha)でそれぞれ35種564個体、27種591個体確認された(表1)。個体数密度は、15林班、20林班でそれぞれ2820ha⁻¹、2955 ha⁻¹、胸高断面積合計は、15林班、20林班でそれぞれ3.7m²ha⁻¹、7.4 m²ha⁻¹だった。各調査区のhaあたりの下層広葉樹個体数密

度と胸高断面積合計は、北斜面より南斜面の方で大きかった。カラマツと下層広葉樹の胸高断面積合計の間には有意な負の相関がみられた(n=10, r=-0.788, P<0.01)。

全樹木に占める下層植生の胸高断面積の割合は、15林班では平均12.3%、20林班全体では平均23.6%だった(表1)。調査区別にみると、15林班では大きい順に、沢、南下、南上、北下、北上であり、それぞれ21.1%、18.5%、12.7%、4.0%、3.8%だった。また、20林班では、大きい順に、南上、南下、沢、北上、北下であり、それぞれ46.8%、24.9%、20.4%、16.6%、11.1%だった。

各調査区での下層広葉樹の種ごとの個体数密度を表2に、個体数密度における優占種および優占度を表3に示す。15林班、20林班に共通してみられるのは、南斜面ではミズナラ(*Quercus crispula*)とエゾイタヤ(*Acer pictum mono*)の優占度が非常に高く、沢ではハルニレ(*Ulmus davidiana* var. *japonica*)やヤチダモ(*Fraxinus mandshurica*)の優占度が高かった。また、北斜面ではサワシバ(*Carpinus cordata*)、ヤチダモ、ハクウンボク(*Styrax obassia*)など、林班や斜面位置によって様々な樹種が優占していた。エゾイタヤは斜面の向きや位置に関わらず優占度が高かった。

各調査区での種ごとの胸高断面積合計を表4に、胸高断面積合計における優先種と優占度を表5に示す。15林班、20林班に共通してみられるのは、個体数密度の傾向と同様

表1 各調査区の林分の特徴。カラマツの林齢、間伐履歴の有無、個体数密度、胸高断面積合計、胸高直径平均、樹高平均、および広葉樹の個体密度、胸高断面積を示し、人工林ではカラマツに対する下層広葉樹の胸高断面積合計に占める割合を示している。平均値には標準偏差を付す。各数値右肩のアルファベット小文字は、林班内において調査区間に有意差(P<0.05)があることを示す(Tukey's HSD test)。

15林班	北上	北上	南上	南下	沢	
林齢	33	33	33	33	56	
間伐履歴	なし	なし	なし	なし	あり	
個体密度(ha ⁻¹)	775	750	650	375	150	
BA合計(m ² ha ⁻¹)	29.4	26.2	26.8	22.5	26.9	
平均直径(cm)	22 ± 4 ^c	21 ± 4 ^c	23 ± 3 ^c	27 ± 3 ^b	47 ± 6 ^a	
平均樹高(m)	18 ± 4 ^d	22 ± 3 ^b	20 ± 2 ^{cd}	21 ± 2 ^{bc}	30 ± 1 ^a	
広葉樹密度(ha ⁻¹)	2275	3175	1900	4300	2000	
広葉樹BA(m ² ha ⁻¹)	1.12	1.09	3.91	5.10	7.14	
広葉樹の割合(%)	3.8	4.0	12.7	18.5	21.1	
20林班	北上	北下	南上	南下	沢	
林齢	51	43	51	51	51	
間伐履歴	あり	あり	あり	あり	あり	
個体密度(ha ⁻¹)	300	250	350	350	150	
BA合計(m ² ha ⁻¹)	23.6	29.4	15.8	23.1	27.4	
平均直径(cm)	31 ± 4 ^c	39 ± 4 ^b	24 ± 4 ^d	29 ± 5 ^{cd}	48 ± 5 ^a	
平均樹高(m)	30 ± 2 ^a	33 ± 2 ^a	20 ± 2 ^c	24 ± 3 ^b	33 ± 1 ^a	
広葉樹密度(ha ⁻¹)	2025	900	4025	4300	2900	
広葉樹BA(m ² ha ⁻¹)	4.61	3.66	13.89	7.64	7.01	
広葉樹の割合(%)	16.6	11.1	46.8	24.9	20.4	
天然林	北上	北下	南上	南下	沢1	沢2
広葉樹密度(ha ⁻¹)	3925	525	775	975	2300	1175
広葉樹BA(m ² ha ⁻¹)	38.5	25.4	24.6	44.3	18.7	29.4

表2. 各立地における落葉広葉樹の樹種別個体数密度 (ha⁻¹) と全調査区における優占度 (%)

	北15	北下15	南上15	南下15	沢15	北上20	北下20	南上20	南下20	沢20	北上天	北下天	南上天	南下天	沢天1	沢天2	全調査区における優占度
エゾイタヤ	150		850	1450	650	1150	500	350	3425	225	675	25		25	1125	100	28.55
ミズナラ	25		225	1425		100		3300	175		25		225	275			15.41
ハシドイ		600		175	475		50			1925					150	500	10.34
アオダモ	300	100		50					50		2000						6.67
ヤチダモ	325	75	150	100	75					150					500	150	4.07
ハクウンボク	300	1150															3.87
ノリウツギ	150					175	25				225	75	300	275		100	3.54
ハリギリ	175	75	200	125		175	50	175	200		75			75			3.54
ハルニレ					600	25	100			375					50	100	3.34
サワシバ	350	400		25											50		2.20
オオバボダイジュ		25	75	25		50	50				100	275			50		1.73
ハウチワカエデ	25					100					475		25				1.67
エゾヤマザクラ				200	25			25	175		100				50		1.53
イヌエンジュ	50		150	25		25		50	100					50	75	25	1.47
ヤマウルシ	75		25					100			100		150	100			1.47
アサダ	25		75	100		25					150	25		50		25	1.27
ヤマグワ				75	125	25	100					50			25	50	1.20
キタコブシ	25	350										50					1.13
ヤマモミジ	75	75				50								25	175	25	1.13
キハダ			25	250												25	0.80
カラコギカエデ									75	200							0.73
ミヤマザクラ	25		50	50									50	75	25		0.73
アズキナシ	50	200														50	0.67
ヤエガワカンバ			25	75					75				25	25			0.60
シナノキ	100	50													25		0.47
カツラ						100											0.40
ネムロブシダマ	25		50	75													0.40
エゾニワトコ		75															0.20
オニグルミ					25	25	25										0.20
ミツバウツギ				50						25							0.20
エゾノクロウメモドキ					25												0.07
オガラバナ	25																0.07
オヒョウ												25					0.07
ケヤマハンノキ																25	0.07
シラカンバ									25								0.07
タラノキ				25													0.07
ナツハゼ								25									0.07
合計	2275	3175	1900	4300	2000	2025	900	4025	4300	2900	3925	525	775	975	2300	1175	100

表3 各調査区における落葉広葉樹の個体数密度上位3種までの優占種および優占度 (%)

調査区	1	2	3
北15	サワシバ (15.4)	ヤチダモ (14.3)	ハクウンボク (13.2)
北下15	ハクウンボク (36.2)	ハシドイ (18.9)	サワシバ (12.6)
南上15	エゾイタヤ (44.7)	ミズナラ (11.8)	ハリギリ (10.5)
南下15	エゾイタヤ (33.7)	ミズナラ (33.1)	キハダ (5.8)
沢15	エゾイタヤ (32.5)	ハルニレ (30.0)	ハシドイ (23.8)
北上20	エゾイタヤ (56.8)	ノリウツギ (8.6)	ハリギリ (8.6)
北下20	エゾイタヤ (55.6)	ハルニレ (11.1)	ヤマグワ (11.1)
南上20	ミズナラ (82.0)	エゾイタヤ (8.7)	ハリギリ (4.3)
南下20	エゾイタヤ (79.7)	ハリギリ (4.7)	ミズナラ (4.1)
沢20	ハシドイ (66.4)	ハルニレ (12.9)	エゾイタヤ (7.8)
北上天	アオダモ (51.0)	エゾイタヤ (17.2)	ハウチワカエデ (12.1)
北下天	オオバボダイジュ (52.4)	ノリウツギ (14.3)	ヤマグワ (9.5)
南上天	ノリウツギ (38.7)	ミズナラ (29.0)	ヤマウルシ (19.4)
南下天	ミズナラ (28.2)	ノリウツギ (28.2)	ヤマウルシ (10.3)
沢天1	エゾイタヤ (48.9)	ヤチダモ (21.7)	ヤマモミジ (7.6)
沢天2	ハシドイ (42.6)	ヤチダモ (12.8)	ハルニレ (8.5)

15北: 三位同率アオダモ (13.2%)

20南下: 三位同率エゾヤマザクラ (4.1%)

天北下: 三位同率キタコブシ (9.5%)

天沢2: 三位同率エゾイタヤ, ノリウツギ (8.5%)

に、南斜面ではミズナラとエゾイタヤの優占度は非常に高く、沢ではハルニレやヤチダモの優占度が高かったことと、北斜面では場所によって様々な樹種が優占していたことが挙げられる(表5)。また、エゾイタヤは斜面の向きや位置に関わらず優占度が高かった。

度指数は、沢については15林班では最も低く、20林班では南北斜面の間くらいと、一定した傾向は見られなかった(表6)。また、15林班と20林班に共通して南斜面より北斜面の方で多様度指数は大きい傾向にあり、南上の多様度指数は低く、北上の多様度指数は最も高かった。

落葉広葉樹の個体数密度および断面積をもとにした多様

表4 各立地における落葉広葉樹の樹種別胸高断面積合計(m²ha⁻¹)と全調査区における優占度(%)

	北上15	北下15	南上15	南下15	沢15	北上20	北下20	南上20	南下20	沢20	北上天	北下天	南上天	南下天	沢天1	沢天2	全調査区における優占度
ミズナラ	0.019		0.345	1.951		0.127		12.608	1.061		11.080		22.573	39.290			37.737
ハルニレ					4.586	0.295	0.901			2.217					5.191	12.771	11.001
オオバボダイジュ		0.008	0.312	0.123		0.133	0.366				5.901	17.948			0.851		10.866
エゾイタヤ	0.065		2.545	1.151	1.250	1.313	1.126	0.382	4.820	0.147	7.369	0.093		0.071	1.158	1.278	9.648
ヤチダモ	0.168	0.017	0.187	0.109	0.293					2.638					3.938	9.687	7.220
アサダ	0.012		0.163	0.255		0.163					2.040	6.568		0.273		1.989	4.858
ハリギリ	0.056	0.029	0.144	0.215		0.315	0.088	0.608	0.531		6.410			2.422			4.584
ハシドイ		0.106		0.195	0.236		0.198			1.805					0.577	1.407	1.918
エゾヤマザクラ				0.259	0.240			0.140	0.438		1.979				1.289		1.841
イヌエンジュ	0.025		0.048	0.009		0.040		0.006	0.099					0.450	2.807	0.048	1.497
ノリウツギ	0.070					0.163	0.020				0.294	0.119	0.564	0.969		0.098	0.973
アオダモ	0.068	0.025		0.017					0.043		2.036						0.928
ヤマダマ				0.063	0.373	0.149	0.917					0.210			0.296	0.082	0.886
ヤマモミジ	0.060	0.053				0.130								0.054	1.523	0.199	0.856
ヤエガワカンバ			0.014	0.129					0.465				0.901	0.406			0.812
カツラ						1.431										0.387	0.771
ハウチワカエデ	0.019					0.161					1.300		0.079				0.660
ケヤマハンノキ																1.049	0.444
キハダ			0.040	0.486												0.361	0.376
ヤマウルシ	0.030		0.017					0.135			0.082		0.374	0.231			0.368
サワシバ	0.177	0.181		0.010											0.431		0.339
シナノキ	0.130	0.067													0.553		0.318
ハクウンボク	0.121	0.425															0.231
ミヤマザクラ	0.013		0.073	0.049									0.086	0.113	0.090		0.180
オニグルミ					0.117	0.191	0.042										0.148
オヒョウ												0.334					0.142
キタコブシ	0.036	0.115										0.149					0.127
カラコギカエデ									0.093	0.194							0.122
シラカンバ									0.088								0.037
アズキナシ	0.033	0.054															0.037
エゾノクロウメドキ					0.044												0.018
ネムロブシダマ	0.002		0.017	0.020													0.017
ミツバウツギ				0.027						0.011							0.016
タラノキ				0.029													0.012
オガラバナ	0.019																0.008
ナツハゼ								0.007									0.003
エゾニワトコ		0.005															0.002
合計	1.123	1.085	3.906	5.100	7.137	4.611	3.657	13.886	7.639	7.012	38.491	25.422	24.576	44.279	18.706	29.356	100

表5 各調査区における落葉広葉樹の胸高断面積合計上位3種の優占種および優占度(%)

調査区	サワシバ(%)	ヤチダモ(%)	シナノキ(%)
北上15	サワシバ(15.7)	ヤチダモ(15.0)	シナノキ(11.6)
北下15	ハクウンボク(39.1)	サワシバ(16.6)	キタコブシ(10.6)
南上15	エゾイタヤ(65.2)	ミズナラ(8.8)	オオバボダイジュ(8.0)
南下15	ミズナラ(38.2)	エゾイタヤ(22.6)	キハダ(9.5)
沢15	ハルニレ(64.3)	エゾイタヤ(17.5)	ヤマダマ(5.2)
北上20	カツラ(31.0)	エゾイタヤ(28.5)	ハリギリ(6.8)
北下20	エゾイタヤ(30.8)	ヤマダマ(25.1)	ハルニレ(24.6)
南上20	ミズナラ(90.8)	ハリギリ(4.4)	エゾイタヤ(2.7)
南下20	エゾイタヤ(63.1)	ミズナラ(13.9)	ハリギリ(7.0)
沢20	ヤチダモ(37.6)	ハルニレ(31.6)	ハシドイ(25.7)
北上天	ミズナラ(28.8)	エゾイタヤ(19.1)	ハリギリ(16.7)
北下天	オオバボダイジュ(70.6)	アサダ(25.8)	オヒョウ(1.3)
南上天	ミズナラ(91.8)	ヤエガワカンバ(3.7)	ノリウツギ(2.3)
南下天	ミズナラ(88.7)	ハリギリ(5.5)	ノリウツギ(2.2)
沢天1	ハルニレ(27.8)	ヤチダモ(21.1)	イヌエンジュ(15.0)
沢天2	ハルニレ(43.5)	ヤチダモ(33.0)	アサダ(6.8)

天然林の落葉広葉樹植生

天然林(0.24ha)で、落葉広葉樹は28種396個体確認された。個体数密度は1650ha⁻¹、胸高断面積合計は30.2m²ha⁻¹だった。また、調査区別のhaあたりの個体数密度と胸高断面積合計は、斜面の方位や位置による明確なパターンは見られなかった(表1)。

各調査区での種ごとの個体数密度を表2に、個体数密度における優占種および優占度を表3に示す。表3より南斜面ではミズナラ、ノリウツギ(*Hydrangea paniculata*)の優占度が高く、沢ではハルニレやヤチダモの優占度が高かったことと、北斜面では場所によって様々な樹種が優占したことが特徴として挙げられる。この特徴は概ね人工林でみられた下層落葉広葉樹の傾向と共通していた。

各調査区での種ごとの胸高断面積合計を表4に、胸高断面積合計における優先種と優占度を表5に示す。天然林の調査区ごとの特徴として、南斜面ではミズナラの優占度が9割前後と極めて高く、沢ではハルニレやヤチダモの優占度が高いことと、北斜面では場所によって様々な樹種が優占していたことが挙げられ、これらは人工林の斜面位置と下層落葉広葉樹の傾向でみられた傾向と共通していた。

個体数密度からみた多様性指数は、沢2と南下で最も高く、南上で最も低く、北斜面や沢1の調査区はその間にあった(表4)。胸高断面積合計からみた多様性指数は、0.39から2.06と値のレンジが広く、沢1で2.06と最も高く、次に北上、沢2、北下、南下の順に高く、南上で最も低い値であった。

4. 考 察

人工林のカラマツ

20林班では、林班別の個体数密度と胸高断面積合計は15林班より小さいが、各個体の胸高断面積と樹高は大きかった(表1)。15林班の北斜面では、2006年に低気圧による風

発生しており、土壌の表層から10cmほどで礫が見られる(菱未発表)。また、20林班の全立地と15林班の沢では間伐が行なわれているため(表1)、これらがカラマツの現存量に大きく反映していると考えられる。

菱ほか(2010)は、天然林、人工林ともに、土壌は谷部、北下部、北上部、南下部、南上部の順に湿潤であり、表層土壌のC/N比は南斜面>北斜面 谷部の順に高いことを示した。20林班におけるカラマツの個体別の胸高断面積は沢>北下>北上 南下 南上、樹高は沢 北下 北上>南下>南上であることから、本調査地ではC/N比が低い湿潤土壌ほど、カラマツの個体サイズが大きくなると考えられた。

人工林の下層植生と天然林の落葉広葉樹植生

本研究における15林班と20林班のカラマツ人工林における下層植生の種数はそれぞれ35種、27種であり、胸高断面積合計はそれぞれ3.7m²ha⁻¹、7.4m²ha⁻¹、全体に占める下層植生の胸高断面積の割合はそれぞれ3.8-21.1%、11.1-46.8%だった(表1)。富山県の60年生カラマツ人工林では、全体に占める下層植生の胸高断面積の割合が31.5-51.8%(Yoshida *et al.*, 2005)と報告されており、全体に占める下層植生の胸高断面積の割合は、本研究の値に比べて同等かやや高め範囲にあった。これらカラマツの値は、常緑針葉樹人工林における下層植生の胸高断面積や現存量の割合よりも大きい範囲にある。例えば、九州大学農学部附属福岡演習林で管理放棄されている50年生ヒノキ(*Chamaecyparis obtusa*)人工林においては、下層植生の広葉樹の種数は25種であり、胸高断面積合計は0.6m²ha⁻¹、全体に占める下層植生の広葉樹の胸高断面積の割合は、約1.1%であった(池崎 2009)。また、道南の25-80年生のトドマツ(*Abies sachalinensis*)人工林で行われた研究では、トドマツの地上部現存量に対する木本・草本・シダ類を含む下層植生の現存量の割合は1%未満がほとんどで、最大でも4.12%であった(宇都木ほか 2007)。これらのことから、落葉針葉樹であるカラマツ人工林では、ヒノキ、トドマツ等の常緑針葉樹人工林と比較して、下層広葉樹の占める現存量の割合は大きい傾向があると判断された。日本の針葉樹人工林では、下層植生の挙動に対して光環境が影響しているといわれている(長池 2000)。落葉針葉樹であるカラマツ人工林は、常緑針葉樹人工林よりも林床が明るい(花田ほか 2006)。トドマツ林やヒノキ林などに比べてカラマツ人工林の下層植生の種数や現存量比が高いことは、上層造林木による林床の光環境の違いによるものと考えられる。

15林班と20林班のカラマツ人工林の下層植生の斜面別の胸高断面積合計は北斜面より南斜面の方で大きく、上層木のカラマツでは逆の傾向が見られ(表1)、これらの間には負の相関があった。これは上層木の現存量が大きくなると光の遮断量が増加し、下層植生の現存量に影響を与えているためだと考えられた。

岡野(1995)によると、天然林の南西斜面の上部、北東斜面の上部、斜面下部にそれぞれミズナラ群落、イタヤカ

表6 各立地における落葉広葉樹の種数および個体数密度、胸高断面積合計から算出した多様性指数(Shannon-WeighnerのH')

調査区	種数	H'(個体数)	H'(断面積比)	
人工林 下層 広葉樹	北上15	19	2.53	2.59
	北下15	12	1.93	1.91
	南上15	12	1.87	1.34
	南下15	18	1.94	1.97
	沢15	8	1.53	1.20
	北上20	13	1.64	2.02
	北下20	8	1.50	1.61
	南上20	7	0.72	0.42
	南下20	9	0.89	1.28
	沢20	6	1.11	1.27
天然林 落葉 広葉樹	北上天	10	1.58	1.89
	北下天	7	1.50	0.77
	南上天	6	1.44	0.39
	南下天	10	1.93	0.53
	沢天1	12	1.65	2.06
	沢天2	12	1.93	1.50

エデ・ミズナラ・アサダ群落, イタヤカエデ・ヤチダモ・ハルニレ群落が成立し, この序列が乾性から湿生への植生変化であることが示唆されている。本調査における人工林及び天然林双方において, 落葉広葉樹は南斜面ではミズナラのようなストレスに強い種が, 沢にはハルニレ, ヤチダモやハシドイ (*Syringa reticulata*) などの湿生種が優占し, 北斜面には南斜面に優占するミズナラや沢に優占するヤチダモも含め, カツラ (*Cercidiphyllum japonicum*), オオバボダイジュ (*Tilia maximowicziana*), アサダ (*Ostrya japonica*), サワシバなど湿生種から乾性種までを含む様々な種が優占していた。本調査地における土壤の含水率は, 天然林, 人工林に関わらず, 沢は湿生で, 斜面上部ほど乾性の性質を持ち, その傾向は南斜面で強く, 北斜面はその中間的な環境であることが示されている (菱ほか, 2010)。南斜面が乾性種に, 沢が湿生種に占められ, 北斜面には様々な種が優占しているのは, こうした土壌環境への対応として捉える事ができる。

樹木の成長期における土壌乾燥以外にも, 斜面方位によるストレス要因が存在する。北海道演習林の位置する十勝内陸部では, 冬季の放射冷却により最低気温が低い上に降雪量が少なく, 雪による地表面への断熱効果が小さいため, 地下60cm以深まで土壌が凍結する。春季における積雪と土壌凍結の融解の過程には斜面方位で大きな違いがあり, 南斜面で乾燥ストレスがより大きい可能性が示唆されている (小林ほか 2004)。十勝内陸部では, 年間降水量が少ないことに加えて相対日射量の南北差が低緯度地域に比べて大きい (岡野 1995) ため, こうした日射量に起因したストレスも南北斜面間での植生の違いを生じさせる要因となっていると考えられる。各樹種の分布選好性の決定要因を明らかにするためには, このようなストレスに対する各樹種の耐性や樹種の生理特性なども, 各樹種の斜面上での分布とともに調べていく必要がある。

人工林の下層落葉広葉樹と天然林の多様性指数は北斜面で中庸から高い値を示し, 沢では高い場合から低い場合までがみられ, 南斜面の多様性は概ね低い値であった (表6)。多様性指数は寡種の優占度が高い場合に低くなるため, 南斜面における多様性指数の低さは南斜面における種数の相対的な少なさとともに, ミズナラまたはエゾイタヤの優占度が他種よりも明らかに高い (表3, 5) ためであると考えられた。

群集が利用する資源量と多様性との関係については, これまでに多くの研究がなされてきた。例えば, 資源量に対する群集の多様性は一山型になるという研究がある (Wardle, 2001)。一方, 資源量が多いほど多様であるという見解もある (Burnes *et al.* 1998)。本研究で対象とした調査地の範囲では, 南斜面より北斜面で多様性が高い傾向にあった。菱ほか (2010) は土壌のC/N比や林床有機物堆積量などから, 本調査地の土壌は沢, 北斜面, 南斜面の順に肥沃であると推察している。これに従えば, 本研究では資源量に対する樹木の多様性は天然林では南斜面で多様性が低く, 北斜面,

沢に向かって高くなる線形増加型あるいは飽和型, 人工林では南斜面から北斜面に向かって高くなり, 北斜面から沢に向かって低めになる一山型が成立するように思われた (表6)。いずれの場合においても南斜面の多様性の低さは資源量の低い場合には多様性が低くなるという条件に当てはまるように思われた。

本研究によって, 北海道演習林のカラマツ人工林の下層植生が, 天然生林でみられるような斜面方位や斜面上の位置の違いによる植生構造に対応していることが明らかになった。今後, 北海道演習林の森林生態系機能を明らかにしていくためには, 天然生林の斜面方位や斜面上の位置の違いによる植生構造の特徴を踏まえた上で, 下層植生を含めた人工林の生産や分解, 栄養塩類の循環などを明らかにしていくことが重要と考えられる。

謝 辞

植生調査データの一部は, 環境省・モニタリングサイト1000プロジェクトの一環として採取されたものである。また, 査読者の方には非常に丁寧で有益なコメントを頂いた。ここに記して感謝の意を表す。本研究の一部は, 文部科学省科学研究費補助金・若手研究(B) No.19780118 (代表: 菱拓雄) および九州大学教育プログラム・研究拠点形成プロジェクト (代表 榎木勉: 森林における長期生態研究を核とした教育研究基盤の整備) を用いて行われた。

引用文献

- Barnes, B.V., Zak, D.R., Denton, S.R., Spurr, S.H. (1998) Forest Ecology 4th Ed. Wiley, New York.
- 花田尚子・渋谷正人・育藤秀行・高橋邦秀 (2006) カラマツ人工林内における広葉樹の更新過程. 日林誌88:1-7.
- 菱 拓雄・前田由香・田代直明 (印刷中) 九州大学北海道演習林の天然落葉広葉樹林およびカラマツ人工林における斜面方位に着目した土壌と大型土壌動物の特徴. 九州大学農学部演習林報告 91
- 池崎翔子 (2009) ヒノキ不成績人工林における林分構造および物質生産の地形による変異. 九州大学修士論文.
- 木元新作・武田博清 (1989) 群集生態学入門. 共立出版, 東京.
- 小林 元・田代直明・作田耕太郎・扇 大輔・岡野哲郎 (2004) 九州大学北海道演習林の北東斜面と南西斜面におけるアカエゾマツ若齢木の成長と光合成・積雪および季節凍土との関連. 北海道の林木育種47: 23-26.
- 九州大学農学部附属演習林 (2002) 九州大学農学部附属演習林北海道演習林第6次森林管理計画書. 九州大学農学部附属演習林.
- 長池卓男 (2000) 人工林生態系における植物種多様性. 日林誌 82(4): 407-416.
- 新山 警・柴田鏡江 (2004) モニタリングサイト1000森林コアサイト設定, 調査マニュアル. Ver.1. 環境省 自然環境局 生物多様性センター モニタリングサイト1000 (<http://www.biodic.go.jp/moni1000/index.html>)

- Odum , E.P. (1983) Basic Ecology. Saunders College Publishing ,
New York. (E.P.オダム著・三島次郎訳(1991) 基礎生態学.
培風館, 東京.)
- 岡野哲郎(1995) 立地環境による森林群落の分布と種組成の推定
に関する生態学的研究. 九州大学博士論文.
- 宇都木 玄・飯田滋生・阿部 真・田内裕之(2007) 人工林施業
に伴うトドマツ人工林内下層植生現存量の変化. 日林誌89(3):
174-182
- Wardle , D. A. (2001) No observational evidence for diversity
enhancing productivity in Mediterranean shrublands.
Oecologia 29(4):620-621.
- Whittaker , R. H. (1960) Vegetation of the Siskiyou mountains ,
Oregon and California. *Ecol Monogr* 30: 279-338.
- Yoshida T. , Hasegawa M. , Taira H. , Noguchi M (2005) Stand
structure and composition of a 60-year-old larch (*Larix
kaempferi*) plantation with retained hardwoods. *J For Res* 10:
351-358.

Summary

We investigated the difference in forest structures among slope directions and slope positions in the larch (*Larix kaempferi*) plantations and in the deciduous broad-leaved natural forests of Ashoro Research Forest (ARF). The ratio of broad-leaved understory trees to larch in basal area was ranged from 3.8 to 46.8% in two plantations. Basal area of larch was higher in north-slopes than in south-slopes , whereas basal area of understory vegetation was lower in north-slopes than in south-slopes in the plantations. In the natural forests , total basal areas were not different among slope directions and positions. Both in natural and plantation stands , *Quercus crispula* was dominant in the south-slopes; *Ulmus davidiana* var. *japonica* , *Fraxinus lanuginosa* , and *Syringa reticulata* were dominant in the valley. There were various dominant species in the north-slopes as *Quercus crispula* , *Fraxinus mandshurica* , *Tilia maximowicziana* , *Ostrya japonica* , *Carpinus cordata* , *Fraxinus lanuginosa* , *Cercidiphyllum japonicum* , *Styrax obassia* and *Acer pictum* subsp. *mono* by forest types and slope positions. Both in natural forests and in understory vegetation in plantation , diversity index (Shannon-Weighner $s H$) was higher in north-slopes than in south-slopes. Diversity index was the highest in the upper of north-slopes of the plantation forests and the valley of the natural forest. The distribution and diversity of understory broad-leaved species in the larch plantation was corresponded to the differences in the slope direction and positions on the slope as natural forest in ARF , suggesting that the vegetation and diversity of broad-leaved trees in ARF may relate with soil fertility.

Keywords: slope direction , understory vegetation , larch plantation , cool temperate natural deciduous forest , Ashoro Research Forest (ARF) of Kyushu University